

utb.

Wolfgang Oschmann

# Leben der Vorzeit

Grundlagen der Allgemeinen  
und Speziellen Paläontologie



Wolfgang Oschmann

# Leben der Vorzeit

Grundlagen der Allgemeinen und Speziellen Paläontologie

Haupt Verlag

**Prof. Dr. Wolfgang Oschmann**, \*1954, promovierte an der Ludwig-Maximilians-Universität in München. Nach Aufhalten an den Universitäten Lucknow (Indien), Bremen und Würzburg wurde er 1993 an die Universität Tübingen berufen. Seit 1998 ist er Professor für Paläontologie am Institut für Geowissenschaften der Goethe Universität in Frankfurt.

1. Auflage 2018

Bibliographische Informationen der Deutschen Nationalbibliothek:

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliographie; detaillierte bibliographische Daten sind im Internet über <http://dnb.dnb.de> abrufbar.

Copyright © 2018 Haupt Bern

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

Umschlaggestaltung: Atelier Reichert, D-Stuttgart

Umschlagfoto: *Steneosaurus*, ein Meereskrokodil (Unterjura) aus dem Museum des Instituts für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen, D-Tübingen

Satz: Werkstatt-Produktion GmbH, D-Göttingen

Printed in Germany

UTB-Band-Nr.: 4893

ISBN: 978-3-8252-4893-2



# Inhaltsverzeichnis

<b>Vorwort</b> .....	11
<b>Paläontologie – was ist das?</b> .....	13
<b>Teil I – Allgemeine Paläontologie</b> .....	15
<b>1 Taphonomie und Fossilisation: Wie entsteht ein Fossil?</b> .....	17
1.1 Zersetzung des Weichkörpers .....	18
1.2 Organische und mineralische Hartteile .....	20
1.3 Transport und Einbettung .....	23
1.4 Biologische Zerstörung von Hartteilen .....	25
1.5 Fossildiagenese .....	27
<b>2 Taxonomie und Systematik</b> .....	30
2.1 Ordnungsprinzipien der Taxonomie .....	30
2.2 Probleme bei der Artabgrenzung .....	32
2.3 Konzepte zur Klassifizierung in der Paläontologie .....	35
<b>3 Evolution</b> .....	37
3.1 Historische Entwicklung .....	37
3.2 Mikro- und Makroevolution .....	40
3.3 Stammbäume und Kladogramme .....	44
3.4 Gesetzmäßigkeiten der Evolution .....	44
3.5 Erdgeschichtliche Entwicklungen .....	46
3.6 Ontogenie und Evolution .....	46
3.7 Wege der Artbildung .....	48
<b>4 Ökologie und Paläoökologie</b> .....	50
4.1 Marine (aquatische) Lebensräume und Organismen .....	50
4.2 Terrestrische Lebensräume .....	52
4.3 Ökologische Faktoren .....	53
4.3.1 Abiotische Ökofaktoren .....	54
4.3.2 Biotische Ökofaktoren .....	64
<b>5 Ichnologie</b> .....	68
5.1 Einteilung von Spuren .....	68
5.2 Stockwerkbau (Tiering) .....	71
5.3 Ichnofazies und Ichnofazieszonierung .....	72
<b>6 Form und Funktion</b> .....	74
6.1 Beispiele für Konstruktionsprinzipien .....	75
6.2 Analogie und Homologie .....	77
6.3 Tetrapodenextremität .....	81
6.4 Spezialanpassungen: Schnelles Laufen, Schwimmen und Fliegen .....	82

<b>7</b>	<b>Stratigraphie (Biostratigraphie)</b>	85
7.1	Historische Entwicklung	85
7.2	Methoden der Altersbestimmung	87
7.3	Massenaussterbeereignisse	92
<b>8</b>	<b>Paläobiogeographie</b>	98
8.1	Beispiele für paläobiogeographische Provinzen und Ausbreitungswege	100
<b>Teil II – Spezielle Paläontologie</b>		105
<b>9</b>	<b>Die Einteilung der Organismen</b>	107
<b>10</b>	<b>Procaryota und Protista</b>	112
10.1	Procaryota	112
10.2	Protista (ein- bis wenigzellige Eucaryota)	114
10.2.1	Autotrophe Protista	115
10.2.2	Heterotrophe Protista	118
<b>11</b>	<b>«Makroalgen»</b>	127
11.1	Phaeophyta (Braunalgen)	127
11.2	Rhodophyta (Rotalgen)	127
11.3	Chlorophyta	128
<b>12</b>	<b>Embryophyta (Landpflanzen)</b>	131
12.1	Besiedlung der Festländer	131
12.2	Nicht-vaskuläre Pflanzen	134
12.3	Gefäßsporenpflanzen	134
12.3.1	Frühe Gefäßsporenpflanzen	134
12.3.2	Lycopodiophyta (Bärlapppflanzen)	137
12.3.3	Equisetopsida (Schachtelhalmartige)	139
12.3.4	Farnartige	140
12.3.5	Progymnospermopsida	144
12.4	Spermatophytina (Samenpflanzen)	144
12.4.1	Gymnospermae (Nacktsamer)	145
12.4.2	Angiospermae (Bedecktsamer)	154
<b>13</b>	<b>Fungi (Pilze)</b>	163
<b>Reich Animalia (Tiere, Metazoa)</b>		165
<b>14</b>	<b>Stamm Porifera (Schwämme)</b>	167
14.1	Merkmale	167
14.2	Wichtige Gruppen der Porifera	169
<b>15</b>	<b>Cnidaria</b>	174
15.1	Unterklasse Hexacorallia (Tabulata, Rugosa, Scleractinia)	175
15.2	Phylogenie, Stratigraphie und Ökologie	179
<b>Protostomia (Urmünder)</b>		182

<b>16 Bryozoa (Ectoprocta, Moostierchen)</b> .....	183
16.1 Merkmale und Wuchsformen .....	183
16.2 Stratigraphie und Phylogenie .....	185
16.3 Wichtige Gruppen der Bryozoa .....	186
<b>17 Stamm Brachiopoda</b> .....	190
17.1 Merkmale .....	190
17.2 Wichtige Gruppen der Brachiopoda .....	193
17.3 Ökologie, Ontogenie, Stratigraphie und Phylogenie .....	197
<b>18 «Würmer»</b> .....	199
<b>Stamm Mollusca</b> .....	201
<b>19 Klasse Bivalvia (Lamellibranchiata, Pelecypoda, Muscheln)</b> .....	205
19.1 Systematik .....	208
19.2 Taphonomie, Stratigraphie und Phylogenie .....	212
19.3 Ökologie .....	213
19.4 Fortpflanzung und Ontogenie .....	215
<b>20 Klasse Gastropoda (Schnecken, Bauchfüßer)</b> .....	217
20.1 Merkmale .....	217
20.2 Systematik .....	220
20.3 Taphonomie und Stratigraphie .....	223
20.4 Ökologie .....	223
20.5 Ontogenie und Phylogenie .....	224
<b>21 Klasse Cephalopoda (Kopffüßer)</b> .....	227
21.1 Merkmale der Nautiloidea und Ammonoidea .....	228
21.2 Systematik der Nautiloidea .....	231
21.3 Systematik der Ammonoidea .....	233
21.4 Coleoidea .....	236
21.5 Stratigraphie .....	238
21.6 Phylogenie .....	239
21.7 Ontogenie .....	240
21.8 Ökologie .....	241
<b>Stamm Arthropoda (Gliederfüßer)</b> .....	244
<b>22 Trilobitomorpha</b> .....	248
22.1 Merkmale .....	248
22.2 Systematik der Trilobita .....	250
22.3 Ontogenie .....	255
22.4 Phylogenie .....	256
22.5 Straphigraphie und Biogeographie .....	256
22.6 Ökologie .....	257
22.7 Taphonomie .....	258

<b>23</b>	<b>Unterstamm Chelicerata (Kieferklauenträger)</b>	259
23.1	Klasse Merostomata	259
23.2	Klasse Arachnida (Spinnentiere)	261
<b>24</b>	<b>Myriapoda (Tausendfüßer)</b>	264
<b>25</b>	<b>Crustacea (Krebstiere)</b>	267
25.1	Merkmale und systematischer Überblick	267
25.2	Branchiopoda	268
25.3	Thecostraca	270
25.4	Ostracoda	270
25.5	Malacostraca	272
<b>26</b>	<b>Hexapoda (Sechsfüßer)</b>	277
26.1	Systematik der Hexapoda	277
26.2	Pterygota (Fluginsekten)	279
26.3	Neoptera (Neuflügler)	280
26.3.1	Exopterygota	281
26.3.2	Endopterygota	283
26.4	Ökologie der Hexapoda	287
26.5	Ontogenie der Hexapoda	288
	<b>Deuterostomia (Sekundärmünder)</b>	291
<b>27</b>	<b>Stamm Echinodermata (Stachelhäuter)</b>	292
27.1	Merkmale und systematischer Überblick	292
27.2	Wichtige Gruppen der Echinodermata	293
27.3	Pelmatozoa	294
27.3.1	Unterstamm Blastozoa	294
27.3.2	Unterstamm Crinozoa	296
27.4	Eleutherozoa	300
27.4.1	Unterstamm Echinozoa (Echinoidea und Holothuroidea)	300
27.4.2	Unterstamm Asterozoa (Asteroidea und Ophiuroidea)	306
<b>28</b>	<b>Stamm Hemichordata (Kiemlochtiere)</b>	309
28.1	Enteropneusta	309
28.2	Pterobranchia	309
28.2.1	Ökologie, Taphonomie und Stratigraphie	312
	<b>Stamm Chordata (Chordatiere, Rückenseitentiere)</b>	314
<b>29</b>	<b>Tunicata, Cephalochordia und basale Vertebrata</b>	316
29.1	Tunicata (Manteltiere)	316
29.2	Unterstamm Cephalochordia (Acrania, Schädellose)	316
29.3	Unterstamm Vertebrata (Craniata, Wirbeltiere)	316
29.4	«Fische»	317
29.4.1	Cyclostomata (Rundmäuler) und Agnatha (Kieferlose)	317
<b>30</b>	<b>Gnathostomata («kiefertragende Fische») und Amphibien</b>	321
30.1	Placodermi (Panzerfische)	321

30.2	Acanthodii (Stachelhaie)	323
30.3	Chondrichthyes (Knorpelfische)	324
30.4	Osteichthyes (Knochenfische)	326
30.4.1	Actinopterygii (Strahlenflosser)	327
30.4.2	Sarcopterygii (Fleischflosser)	330
30.5	Basale Tetrapoda (Landwirbeltiere) und Amphibien	332
30.5.1	Amphibia	333
<b>31</b>	<b>Basale Amniota (Oberkarbon und Perm)</b>	<b>339</b>
<b>32</b>	<b>Amniota I: Diapsida und Vögel</b>	<b>344</b>
32.1	Testudinata (Chelonia, Schildkröten)	344
32.2	Lepidosauromorpha	345
32.3	Archosauromorpha	348
32.3.1	Archosauria	349
32.4	Pterosauria (Flugsaurier)	350
32.5	Dinosauria	353
32.5.1	Ornithischia (Vogelbeckensaurier)	355
32.5.2	Saurischia (Echsenbeckensaurier)	361
32.5.3	Aves (Vögel)	366
<b>33</b>	<b>Amniota II: Therapsida und Säugetiere</b>	<b>374</b>
33.1	Therapsida	374
33.2	Mammalia (Säugetiere)	376
33.2.1	Radiation der mesozoischen Säugetiere	377
33.2.2	Känozoische Säugetiere	380
<b>Glossar</b>		<b>391</b>
<b>Register</b>		<b>395</b>



## Vorwort

Die Aufmerksamkeit, die der Paläontologie in der Gesellschaft zuteil wird, ist sehr variabel. Die meisten Kinder durchlaufen eine «Dinosaurier-Phase», in der sich mehr oder weniger gut gearbeitete Kunststoffmodelle als Spielzeug großer Beliebtheit erfreuen. Meistens verliert sich das Interesse aber mit dem Erreichen der Pubertät, worauf sich die Aufmerksamkeit stärker auf andere, «lebensnähere» Bereiche richtet. Für viele Erwachsene verkörpert Paläontologie die Sammelleidenschaft leicht verschrobener Zeitgenossen, die ihre Funde dann in verstaubten Vitrinen zur Schau stellen. Ein Ziel dieses Buches ist es zu zeigen, dass die Paläontologie eine moderne, interdisziplinär arbeitende Wissenschaft ist, die sehr viel zum Verständnis der heutigen Organismenvielfalt, ihrer Baupläne und ihrer Lebensweise beiträgt.

Es gibt bereits etliche Lehrbücher zur Paläontologie. Wozu also noch eines? Nahezu alle Bücher mit paläontologischen Inhalten behandeln nur Teilaspekte, z. B. die Mikropaläontologie, Invertebratenpaläontologie, Wirbeltierpaläontologie, Paläoökologie oder Evolution. Mein Anliegen ist es, die Paläontologie in ihrer gesamten Breite als Einführung in einem Buch zusammenzufassen, um Studierenden und eventuell auch interessierten Laien einen Einstieg in der gesamten fachlichen Breite zu ermöglichen. Ich bin mir bewusst, dass der Anspruch, die gesamte Breite des Fachs in einem Buch zu behandeln, ziemlich vermessen ist. Ein Buch wie das hier vorliegende kann nur einen Überblick geben und hoffentlich das Interesse wecken, über weiterführende Literatur das Wissen zu vertiefen. Der Grundstock für dieses Buch besteht aus den Vorlesungsunterlagen zu einer einführenden Vorlesung, die ich 1988 zum ersten Mal gehalten und im Laufe der Zeit erweitert und aktualisiert habe. Als Interessentenkreis sehe ich vor allem Studierende der Geowissenschaften, möglicherweise auch der Biowissenschaften im Bachelor- und Masterstudium. Vielleicht ist es auch für Lehrende hilfreich und für interessierte Laien attraktiv.

Während des Schreibens konnte ich mich mit vielen Kollegen austauschen und von den anregenden Diskussionen profitieren. Stellvertretend hervorheben möchte ich dabei meine Kollegen aus Frankfurt, Prof. Dr. Eberhard Gischler und Priv. Doz. Dr. Joachim Blau. Dr. Susanne Feist-Burkhardt stellte Abbildungen von Palynomorpha zur Verfügung. Vor allem Joachim Blau bin ich zu Dank verpflichtet, weil er das Manuskript gelesen und viele hilfreiche Anmerkungen gegeben hat. Zuletzt möchte ich mich aber vor allem auch bei meiner Frau Christine bedanken, die auf viele gemeinsame Wochenenden verzichtet hat, die für die Arbeit an diesem Buch notwendig waren.

November 2017, Wolfgang Oschmann



**Schwach verknöchertes, teilweise pyritisiertes Embryo eines Fischeisäuriers**  
(Länge: 12 cm, Unterjura).

## Paläontologie – was ist das?

Die Paläontologie ist die Lehre über die ehemaligen Lebewesen. Sie ist im Schnittfeld der Geologie und der Biologie angesiedelt. Der Begriff «Paläontologie» wurde von Henri de Blainville (1777–1850), einem französischen Zoologen und Anatomen 1825 aufgestellt und leitet sich aus dem Griechischen ab: palaios (παλαιος, alt, ehemalig), on (ον, Wesen, Leben) und λογος (logos, Wort, Lehre). Mit diesem neuen Begriff wurden die vorher gebräuchlichen Begriffe Oryktologie (ορυκτος) oryktos, griech. für «ausgegraben») und Petrefaktenkunde präzisiert. Die Forschungsobjekte der Paläontologie sind die Fossilien (fossilis, lat. «ausgegraben»). Heute werden darunter echte Organismenreste, Lebensäußerungen früherer Lebewesen wie z. B. Spuren (Fußabdrücke, Wurmbauten), Ausscheidungen und Stoffwechselprodukte sowie chemische Reste von Organismen (Chemofossilien) verstanden. Der Begriff «Fossil» geht auf Georgius Agricola (1494–1555) zurück, der aber auch Minerale und Artefakte darunter verstanden hat.

Fossilien sind bereits seit der griechischen Antike bekannt und z. B. von Xenophanes und Eradostenes im 5. bzw. 3. vorchristlichen Jahrhundert richtig als Überreste von Organismen gedeutet worden. Conrad Gessner (1516–1565), ein Schweizer Arzt und Naturforscher, verfasste die erste systematische Auflistung der Tierwelt in seinem vierbändigen Werk «Historia animalum». Er beschreibt darin auch die z. T. große Ähnlichkeit von lebenden Tieren und Fossilien. Als Begründer der modernen Paläontologie gilt der Zoologe Georges Cuvier (1769–1832). Er begründete die vergleichende Anatomie bei lebenden Tieren und Fossilien. Ausgestorbene Organismen erklärte er durch seine Kataklysmentheorie (Katastrophentheorie). Danach wurden mehrfach in der erdgeschichtlichen Vergangenheit alle oder fast alle Organismen durch Katastrophen ausgelöscht und sind im Anschluss durch Neuschöpfung wieder entstanden. Dem widersprach Charles Lyell (1797–1875), ein britischer Geologe in seinem Werk «Principles of Geology». Er propagierte den Aktualismus (auch Aktualitätsprinzip oder Uniformitätsprinzip genannt). Dabei wird die heutige Situation als Vergleich zur Erklärung der Vorgänge in der erdgeschichtlichen Vergangenheit genutzt. Der Aktualismus hat sich in der Folge als Arbeitsmethode sehr bewährt und führte auch zur Aktuopaläontologie als neuer Forschungsrichtung. Auch die Evolutionstheorie von Charles Darwin (1809–1882) wurde vom Aktualitätsprinzip beeinflusst. Es wurde aber rasch erkannt, dass der Aktualismus nicht immer angewendet werden kann. Frühere Organismen lebten oft unter völlig anderen Rahmensituationen als spätere. So wechselte z. B. das Klima in der Erdgeschichte zwischen Eiszeiten und Treibhausklimabedingungen, die mit unserem heutigen Klima nicht vergleichbar sind. Besonders die Bedingungen auf der frühen Erde, als kein oder kaum freier Sauerstoff verfügbar war, lassen sich nicht aktualistisch erklären. Ebenso wenig lassen sich Massenaussterbeereignisse damit erklären. Heute wissen wir, dass es sich dabei um *singuläre* Ereignisse handelt, ausgelöst z. B. durch Meteoriteneinschläge oder extremen Vulkanismus. Auch wenn noch nicht zu

allen Massenaussterbeereignissen eine konsistente Erklärung vorliegt, sind globale Katastrophen als Auslöser allgemein akzeptiert.

Fossilien reichen weit in die Erdgeschichte zurück. Allerdings war lange unklar, wie groß diese Zeitspanne tatsächlich ist. Die Zeitvorstellung über das Alter unserer Erde wurde lange durch die drei sogenannten Buchreligionen (Judentum, Christentum und Islam) geprägt, deren Schöpfungsgeschichten weitgehend ähnlich sind. Dabei wurde immer von einer relativ kurzen Zeitspanne (kleiner als 10 000 Jahre) vom Beginn der Schöpfung bis zur Gegenwart ausgegangen. Am deutlichsten wird das in der «Berechnung» des Schöpfungszeitpunkts durch James Ussher (1581–1656), der anglikanischer Bischof in Irland war. Er setzt den 23. Oktober 4004 v. Chr. (einen Sonntag) als Anfangsdatum fest. Kurioserweise gibt es eine ähnliche Berechnung auch von Isaac Newton (1643–1726). Der englische Kanalbauingenieur William Smith (1769–1839) erkannte als Erster den Nutzen von Fossilien zur Altersbestimmung. Seine Erkenntnis wurde von dem deutschen Geologen Leopold von Buch (1774–1853) zum **Leitfossilkonzept** erweitert, welches besagt, dass bestimmte Fossilien für bestimmte Zeitabschnitte der Erdgeschichte charakteristisch sind. Es wurde von zahlreichen anderen Forschern und für alle Zeitalter weiterentwickelt und in der **Biostratigraphie** immer detaillierter untergliedert. Das Leitfossilienkonzept erlaubt aber keinerlei Aussagen über die absoluten Alter der Gesteine und Fossilien. Eine solche wurde erst möglich durch die Entdeckung der Radioaktivität durch den französischen Physiker Antoine Henri Becquerel im Jahr 1896 und der darauf aufbauenden absoluten Zeitbestimmung (Geochronologie) durch den englischen Geologen Arthur Holmes 1913. Mit der Geochronologie konnten seither die Relativalter der Biostratigraphie geeicht werden.

Die Paläontologie wird in zwei große Themenbereiche gegliedert; die Allgemeine und die Spezielle Paläontologie. Themen der **Allgemeinen Paläontologie** sind Taphonomie und Fossilisation, Paläoökologie, Konstruktionsmorphologie, Systematik und Taxonomie, Evolution, Biostratigraphie und Biogeographie (Kap. 1 bis 8). Die **Spezielle Paläontologie** behandelt die verschiedenen Organismengruppen innerhalb der Bakterien, eucaryotischen Einzeller, Pflanzen, Pilze und Tiere (Kap. 9–33). Sie wird aus praktisch-methodischen Gründen unterteilt in die Teildisziplinen Mikropaläontologie, Invertebraten- und Vertebratenpaläontologie sowie Paläobotanik.

# Teil I

## Allgemeine Paläontologie

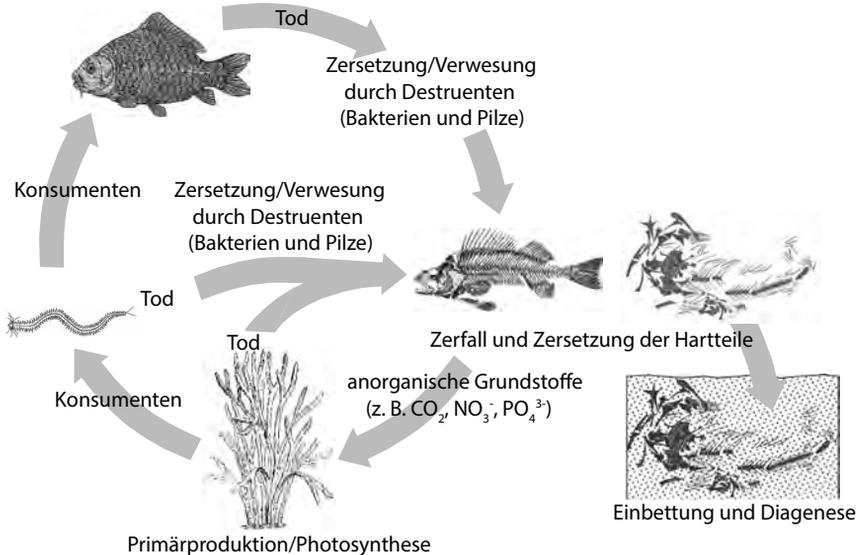


Ichthyosaurier *Stenopterygius* (Unterjura); Ausschnitt mit Teilen der Wirbelsäule und Rippenbögen. Unterhalb der Rippenbögen ist der Mageninhalt sichtbar, der aus den chitininigen Fanghäkchen von gefressenen Belemniten besteht.

Die Allgemeine Paläontologie beinhaltet übergeordnete Themenfelder, die sich nicht auf bestimmte Organismengruppen beschränken. In der **Taphonomie und Fossilisation** werden die Vorgänge vom Tod bis zum Auffinden eines Fossils behandelt. Analog zur Biologie wird mithilfe der **Taxonomie und Systematik** versucht, Ordnung in die Vielfalt der Lebewesen zu bringen und verwandtschaftliche Beziehungen zu erkennen. Die **Paläoökologie** betrachtet Fossilien als ehemalige Lebewesen, um die Interaktionen der Organismen untereinander und mit ihrer Umwelt zu verstehen. Damit können die Lebensbedingungen in fossilen Ökosystemen rekonstruiert werden. Bei vielen Organismen gibt es klar erkennbare Zusammenhänge zwischen **Form und Funktion**. Aus den Konstruktionen von Organismen und Organen wird versucht, ihre Funktion in ihrer Umwelt zu erkennen. Darüber hinaus wird versucht abzuleiten, welche evolutionsgeschichtlichen Möglichkeiten und Limitierungen sich aus bestimmten Bauplänen ergeben. Die Paläontologie liefert auch wesentliche Erkenntnisse zur **Evolution**: Zusammen mit der Molekulargenetik ist sie die wichtigste Informationsquelle, um Entwicklungslinien und Stammbäume zu etablieren. Mithilfe der Stratigraphie und vor allem der **Biostratigraphie** wird eine sehr detaillierte zeitliche Einteilung der Erdgeschichte möglich. Sie bildet die Basis für alle Geowissenschaften. Die **Biogeographie** untersucht räumliche Verteilungsmuster von Organismen in der Erdgeschichte. Sie erlaubt unter anderem Rückschlüsse auf Klimaentwicklungen und die Verschiebung von Kontinenten.

# 1 Taphonomie und Fossilisation: Wie entsteht ein Fossil?

Die fossile Erhaltung eines Lebewesens ist der Ausnahmefall. Der Kreislauf von Entstehung und Zerstörung verhindert die Bildung von Fossilien. Der biogene Stoffkreislauf beginnt mit dem Aufbau der organischen Substanz durch autotrophe Organismen. Über die Zwischenstufen von Pflanzenfressern und räuberischen Konsumenten wird schließlich durch Zersetzungs- und Verwesungsprozesse die organische Substanz wieder in anorganische Grundstoffe zurückgeführt (Abb. 1-1). Vom Weichgewebe eines Organismus bleibt normalerweise nichts übrig. In den meisten Fällen werden auch die Hartteile zersetzt. Wie diese Prozesse ablaufen und warum doch Reste von Weichgeweben und Hartteilen übrigbleiben, ist Forschungsgegenstand der Taphonomie.



**Abb. 1-1:** Der biogene Kreislauf von Entstehung und Zersetzung der Organismen bis zur Einbettung. Die Erhaltung von fossilen Resten ist der Ausnahmefall.

Der Begriff «Taphonomie» wurde 1940 von dem russischen Paläontologen Iwan Antonowitsch Jefremov geprägt und beinhaltet die Vorgänge vom Tod eines Organismus bis zum Auffinden als Fossil. Die Voraussetzung dafür, dass sich ein Fossil bilden kann, ist der Tod eines Lebewesens. Es gibt verschiedene Todesursachen, z. B. Alterstod, Hungertod,

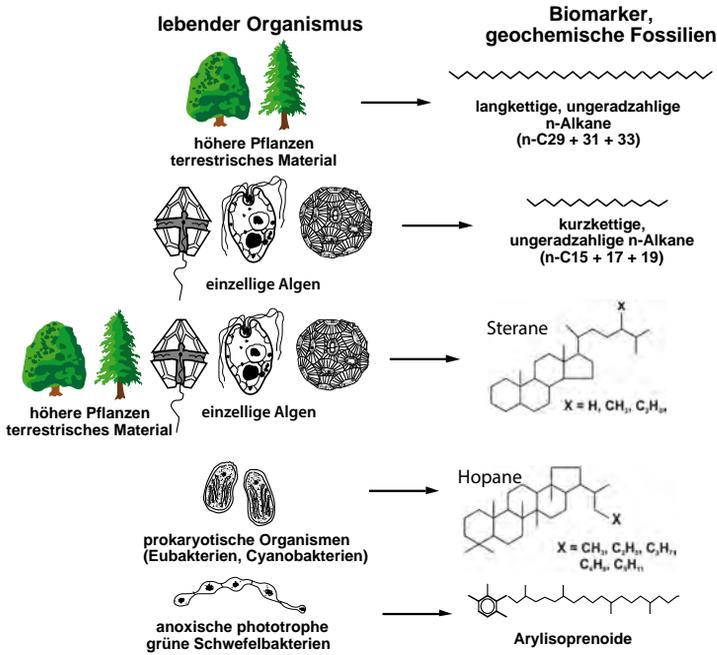
tödliche Krankheiten oder Prädation. Die Todesursachen können teilweise noch am Fossil festgestellt werden, z. B. durch pathologische Veränderungen an Schalen oder Knochen.

## 1.1 Zersetzung des Weichkörpers

Nach dem Tod erfolgt die Zersetzung des Weichkörpers. Weichkörperstrukturen gehen bei der Fossilierung fast immer verloren. Seltene Ausnahmen sind die spektakulären Funde in besonderen Fossilagerstätten (z. B. Burgess-Shale (Kambrium, Kanada); Chengjiang-Fauna (Kambrium, China), Hunsrück-Schiefer (Devon, Deutschland), Posidonienschiefer (U.-Jura, Deutschland), Solnhofen-Plattenkalk (O.-Jura, Deutschland), Santana-Formation (Kreide, Brasilien), Johol Biota (Kreide, China), Messel (Alttertiär, Deutschland)), in Bernstein sowie Mumien aus Mooreseen und Gletschern. Als «Verwesung» werden Zersetzungsprozesse mit Sauerstoff (aerob) bezeichnet, während «Fäulnis» Zersetzungsprozesse ohne Sauerstoff (anaerob) bezeichnet. Die Erhaltung von Weichkörperstrukturen ist meist an sauerstoffarme bis sauerstofffreie Milieus gebunden.

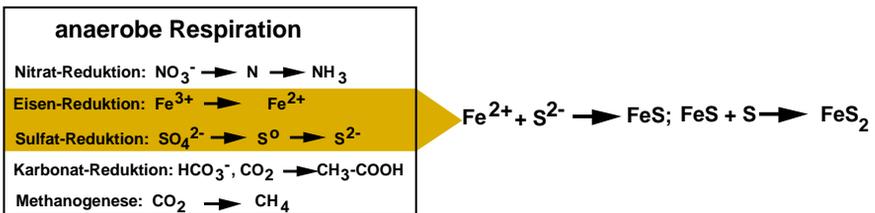
Der Weichkörper von Organismen besteht im Wesentlichen aus Kohlenhydraten, Eiweißen und Lipiden. Kohlenhydrate und Eiweiße werden rasch zersetzt. Lipide (z. B. Fette und Wachse) sind hingegen teilweise überlieferbar (z. B. in Schwarzschiefern); dasselbe gilt für Gerüstkohlenhydrate und Gerüsteiweiße (siehe unten). Spezifische Molekülgruppen können als **Biomarker** (chemische Fossilien) überliefert werden und sind für bestimmte Organismen oder Organismengruppen diagnostisch. Dazu einige Beispiele: Langkettige, ungeradzahlige n-Alkane stammen von Landpflanzen, kurzkettige, ungeradzahlige n-Alkane von einzelligen Algen. Sterane sind Reste von Zellmembranstrukturen der Eucariota und Hopane sind Relikte der Zellmembran von Eubakterien. Sehr diagnostisch sind auch Arylisoprenoide: Sie sind Reste der Photosynthesepigmente grüner Schwefelbakterien (Chlorobiaceae), die in anoxischen Gewässern Photosynthese betrieben (Abb. 1-2).

Auch ohne freien Sauerstoff geht der Abbau der organischen Substanzen weiter. Verschiedene anaerobe Bakterien sind in der Lage, den Sauerstoff aus oxidierten Verbindungen wie z. B. Nitrat, Fe(III)-Hydroxid oder Sulfat zu nutzen. Durch die Reduktion dieser Substanzen steht Sauerstoff für die Oxidation der organischen Substanzen zur Verfügung. Dabei können durch bakterielle Stoffwechselprodukte mineralische Ausfällungen wie z. B. Markasit, Pyrit, Siderit oder Phosphat entstehen, welche die Weichteilstrukturen ersetzen und somit überliefern. Von diesen Reaktionen ist die Pyritisierung am häufigsten. Die Reduktion von Fe(III)-Hydroxid und Sulfat liefert  $\text{Fe}^{2+}$  und  $\text{S}^{2-}$ , die spontan zu Eisensulfid reagieren. Durch Anlagerung von Schwefel entsteht daraus Markasit und Pyrit (Abb. 1-3). In seltenen Fällen ist auf diese Weise die Erhaltung eines kompletten Weichteilorganismus möglich. Spektakulär ist z. B. die Erhaltung eines *Octopus* aus dem Dogger von La Voulte-sur-Rhône (Südfrankreich) oder die Pyriterhaltung von Trilobiten, bei denen nur die Rückenseite des Panzers verkalkt ist, sodass im Normalfall keine Informationen über die Bauchseite vorliegen. Die Anzahl der Beinpaare und die Antennen wurden erst durch

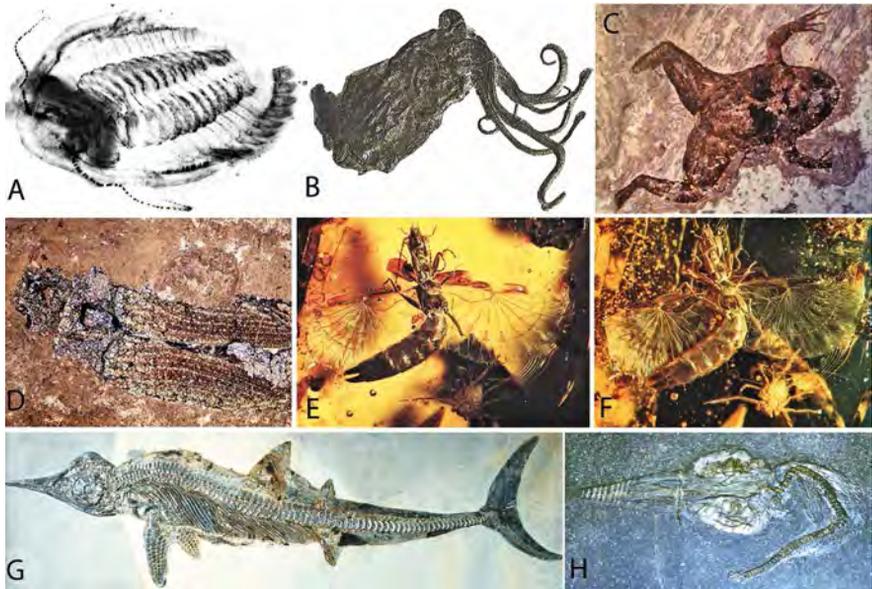


**Abb. 1-2:** Beispiele für Biomarker, die in organisch reichen Sedimenten Auskunft über ihre Ursprungorganismen geben.

Röntgenaufnahmen an pyritisierten Fossilien sichtbar (Abb. 1-4). Manche Wirbeltiere, z. B. Frösche oder Ichthosaurier, können komplett inklusive der Hautumrisse, sogenannter «Hautschatten», erhalten bleiben. In diesen Fällen bleiben die schwer abbaubaren Farbpigmente der Haut (z. B. Melanin) erhalten. Die vollständigste Überlieferung erlaubt der Einschluss in Bernstein (fossiles Harz). Besonders Insekten bleiben dabei vollkörperlich mit allen Details erhalten.



**Abb. 1-3:** Zusammenfassung der wesentlichen anaeroben Stoffwechselprozesse. Für die Erhaltung von Weichteilstrukturen ist die Eisen- und Sulfatreduktion besonders wichtig. Sie führt zur Bildung von Pyrit.

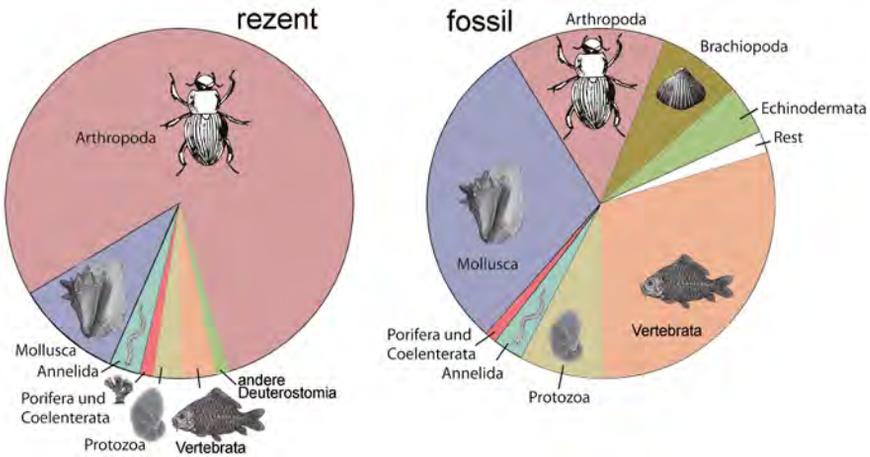


**Abb. 1-4:** Weichteilerhaltung bei verschiedenen Organismen. A: Unterseite eines pyritisierten Trilobiten mit Beinchen und Antennen. B: Ein komplett in Pyrit erhaltener Octopus (Dogger, La Voulte-sur-Rhône, Südfrankreich). C: Erhaltung der Haut bei einem Frosch (Eozän, Messel). D: Irisierende Farben der Cuticula bei einem Käfer (Eozän, Messel). E, F: Bernstein mit eingeschlossenem Ohrwurm (Dermaptera). Während des Todeskampfes wurde der Ohrwurm von Spinnen befallen, die ebenfalls im Harz eingeschlossen wurden (Dominikanischer Bernstein). G: Ichthyosaurier *Stenopterygius*, die Rückenflosse und der obere Teil der Schwanzflosse sind nicht verknöchert, aber als «Hautschatten» erhalten (Länge 1,8 m, Unterjura, Posidonienschiefer). H: Schwach verknöchertes, teilweise pyritisiertes Embryo eines Fischeisauriers (Länge 12 cm, Unterjura, Posidonienschiefer); (kompiliert aus Stürmer 1983, Fischer & Riou 1982, Oschmann et al. 2000, Schlee 1980, Oschmann 2000).

## 1.2 Organische und mineralische Hartteile

Fossilien bestehen überwiegend aus organischen und mineralischen Hartteilen. Viele Organismen haben im Laufe der Evolution sehr stabile organische Zellwände und Skelette entwickelt. Mineralische Skelettsubstanzen gibt es seit etwa 550 Mio. Jahren. Organismen mit mineralischen Hartteilen haben eine höhere Überlieferungschance, deshalb ist die Häufigkeitsverteilung bei Fossilien deutlich verschieden von der Häufigkeitsverteilung der heutigen Organismengruppe (Abb. 1–5).

**Organische Hartteile** bestehen aus Gerüstkohlenhydrat und Gerüsteiweißen. Die wichtigsten **Gerüstkohlenhydrate** sind Chitin und Cellulose. Chitin tritt überwiegend bei Pilzen und Arthropoden, z. T. mit Mineraleinlagerungen aus Kalk auf. In seltenen Fällen kann die Cuticula von Insekten mit Farberhaltung vorliegen (Abb. 1-4). Cellulose ist auch wesentlicher Bestandteil des pflanzlichen Stützgewebes. Bei verholzten Pflanzen wird zu-



**Abb. 1-5:** Insekten werden heute auf etwa 5 bis 10 Mio. Arten geschätzt, fossil sind sie viel seltener erhalten. Wirbeltiere und Mollusken sind im Fossilbericht dagegen überproportional häufig (verändert nach Ziegler 1972).

sätzlich **Lignin** in das Stützgewebe eingelagert. Beide sind gut erhaltungsfähig, z. B. als Lignit oder Kohle. Die Zysten von manchen Einzellern (z. B. Dinoflagellaten) und von pflanzlichen Sporen und Pollen bestehen aus dem sehr widerstandsfähigen, komplexen Polymer **Sporopollenin**, das aus verschiedenen organischen Molekülen besteht.

**Gerüsteiweiße** oder **Strukturproteine** (z. B. Keratine oder Sclerotine) sind ebenfalls weit verbreitet. Keratine sind der Hauptbestandteil der Haare, Hufe oder Hörner bei Säugetieren, bei Vögeln werden daraus die Federn und bei Reptilien die Schuppen gebildet. Sclerotin kommt neben Chitin auch im Arthropodenskelett vor. Auch das Kollagen, das als Bestandteil des Bindegewebes und der Haut bei fast allen Tieren vorkommt, besteht aus Scleroprotein. Bei Sauerstoffmangel sind auch Gerüsteiweiße erhaltungsfähig.

**Mineralische Hartteile** (Abb. 1-6) sind im Tierreich weit verbreitet und bestehen vor allem aus Kalk ( $\text{CaCO}_3$ ) in den Modifikationen Kalzit, Hochmagnesiumkalzit oder Aragonit, Skelettopal ( $\text{SiO}_2$ ) und Ca-Phosphat ( $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{OH}$ ). Bei Hochmagnesiumkalzit werden etwa 10–15 % des Kalziums im Kalzit durch Magnesium ersetzt. Die meisten Fossilien bestehen aus mineralischen Resten. Nach dem Tod und der Zersetzung der Weichteile zerfallen normalerweise auch Skelette in ihre Einzelemente, die zusätzlich durch Strömung oder Aasfresser oft separiert und verteilt werden. Ammoniten- und Gastropodengehäuse sind einteilig (abgesehen von Operculum und Aptychen, siehe Kap. 20 und 21), Muscheln zerfallen in zwei Klappen. Seepocken bestehen aus 6 bis 8 Teilen. Wirbeltiere zerfallen in Hunderte von Knochen (der Mensch besteht z. B. aus 206 Einzelknochen). Seelilien sind aus Tausenden sehr ähnlichen Einzelementen aufgebaut. Bei sehr vielen und sehr ähn-

lichen Skelettelementen ist es nach dem Zerfall sehr schwierig, sich eine klare Vorstellung vom Aussehen des ursprünglichen Organismus zu machen (Abb. 1-7).

Arthropoda (Gliederfüßer) besitzen ein Exoskelett. Beim Größenwachstum müssen sie die starren Panzer häufig wechseln (siehe Abb. 2-3 und Kap. 22 ff). Diese Häutungs-

		Aragonit	Kalzit	hoch-Mg Kalzit	Aragonit + Kalzit	Ca- Phosphat	Skelett- opal
Phytoplankton	Diatomeen		●				●
	Coccolithophorida		●				
Algen	Dasycladaceae	●	●	●			
	Charophyceae		●	●			
	Corallinaceae			●			
Zooplankton	Radiolaria						●
	Foraminifera	●	●	●			○
	Calpionellida		●				
Porifera	Demospongiae						●
	Calcarea		●				
	Stromatoporoidea		●	●			
	Hexactinellida						●
Cnidaria	Octocorallia						
	Rugosa	●	●				
	Tabulata	●					
	Scleractinia	●					
Bryozoa		●	●				
Brachiopoda	articulate Brachiopoda	●	●				
	inarticulate Brachiopoda		●			●	
Mollusca	Bivalvia	●	●		●	●	
	Gastropoda	●	○				
	Nautiloidea	●	○				
	Ammonoidea	●	○				
	Belemnoidea	●	○				
Arthropoda	Trilobita		●				
	Ostracoda		●				
	Cirripedia		●				
	Decapoda		●				
Echinodermata				●			
Chordata	Conodonta					●	
	Vertebrata					●	

Abb. 1-6: Zusammensetzung der wichtigen mineralischen Hartteile bei verschiedenen Organismengruppen (offene Kreise: nur untergeordnet vorhanden).

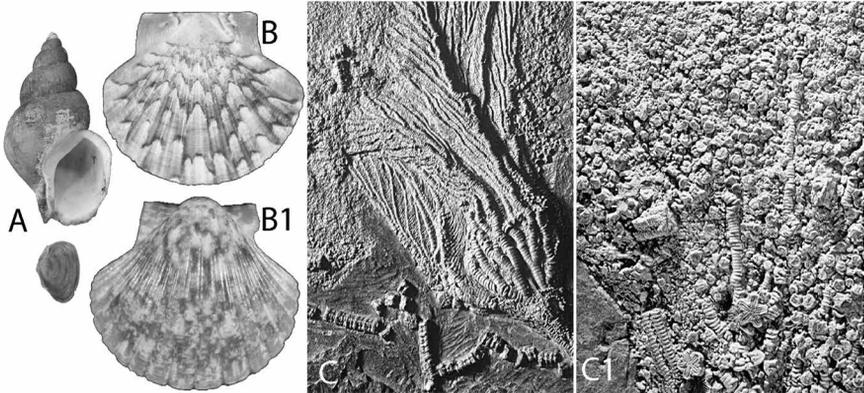
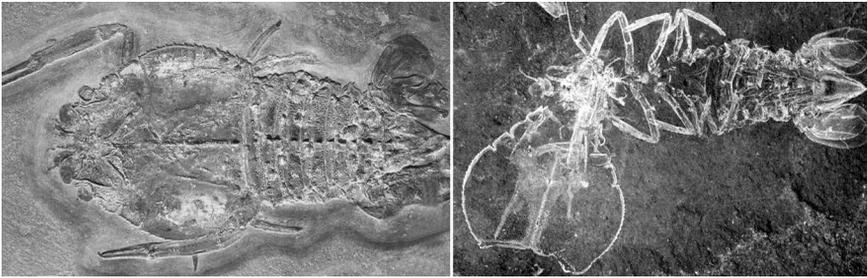
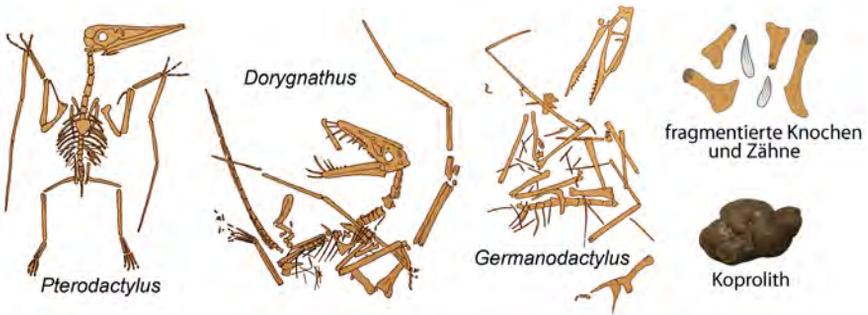


Abb. 1-7: Zerfall der Hartteile bei verschiedenen Organismen. A: Ein Gastropode besteht aus einer Schale und einem Operculum (Deckel). B: Muscheln bestehen aus zwei Klappen. C, C1: Crinoiden (Seelilien) bestehen aus vielen Tausend Skelettelementen. C: Gut erhaltene Krone von *Seirocrinus* (Posidonien-schiefer, Unterjura). C1: zerfallene Krone von *Seirocrinus* (Posidonien-schiefer, Unterjura).



**Abb. 1-8:** Der Krebs *Proeryon* aus dem Posidonienschiefer (Unterjura) als «echtes» Fossil (links) und als Exuvie (rechts); (kompiliert aus Schmidt-Kaler et al. 1992).



**Abb. 1-9:** Stufenweiser Informationsverlust bei Wirbeltieren mit zunehmendem Zerfall und Trennung der Skelettelemente vom nahezu vollständigen Skelett bis zu einzelnen Zähnen, zerbrochenen und zerbissenen Knochen und Koprolithen (modifiziert nach Ziegler 1992).

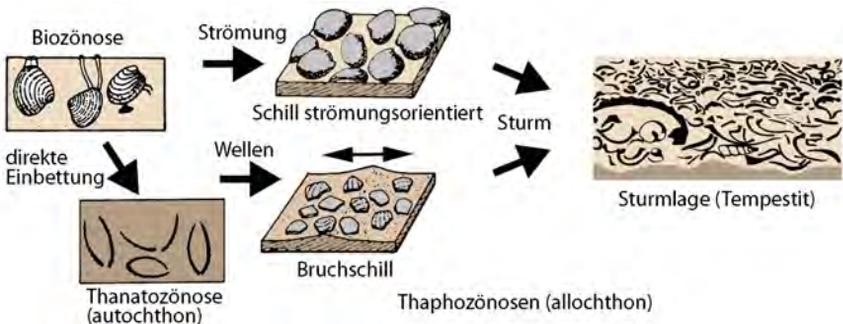
panzer (Exuvien) sind bei Trilobiten und Krebsen häufig zu finden (Abb. 1-8). Ein Organismus kann mehr als 30 Häutungspanzer hinterlassen.

### 1.3 Transport und Einbettung

Um ein Fossil zu werden, muss ein Organismus bzw. seine Hartteile eingebettet werden. Teilweise erfolgt die Einbettung am Lebens- bzw. Todesort (**autochthone Einbettung**) ohne vorherigen Transport. In diesem Fall sind die Organismen z. T. noch in Lebendstellung anzutreffen (z. B. Muscheln, vor allem grabende Formen). Normalerweise wird ein Fossil jedoch nicht am Lebensort eingebettet (**allochthone Einbettung**). Skelettelemente werden transportiert, als Schalenschill, Bruchschill oder in Sturmlagen konzentriert, in das Sediment eingebettet und oft wieder aufgearbeitet. Dieser Prozess kann mehrfach durchlaufen werden (Abb. 1-10). Auch terrestrische Organismen sind in der Regel nicht

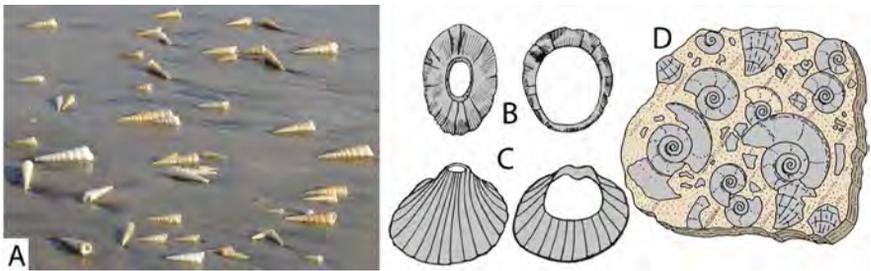
autochthon. Knochen, Zähne und andere Reste werden transportiert und in Seen oder Karsthöhlen konzentriert.

Es gibt verschiedene Begriffe, um Lebens- und Fossilgemeinschaften zu benennen. Die **Biozönose** ist die Lebendgemeinschaft, die alle Organismen einschließt, die temporär oder dauerhaft in einem bestimmten Gebiet leben. Die **Thanatozönose** ist die «Totengemeinschaft», die ohne Umlagerung am Lebensort eingebettet wurde. Der Unterschied zur Lebendgemeinschaft ist der Verlust der Weichteilfauna, z. T. der Verlust der Lebendposition, in der Regel der Zerfall des Skelettverbandes und die Zerstörung durch Inkrustierung und Bioerosion (siehe unten). Die **Taphozönose** ist die «Grabgemeinschaft» der gemeinsam eingebetteten Fossilien. Zusätzlich zu dem Informationsverlust, der zur Thanatozönose führt, kommt hier noch der postmortale Transport hinzu. Fossilgemeinschaften sind überwiegend Taphozönosen.

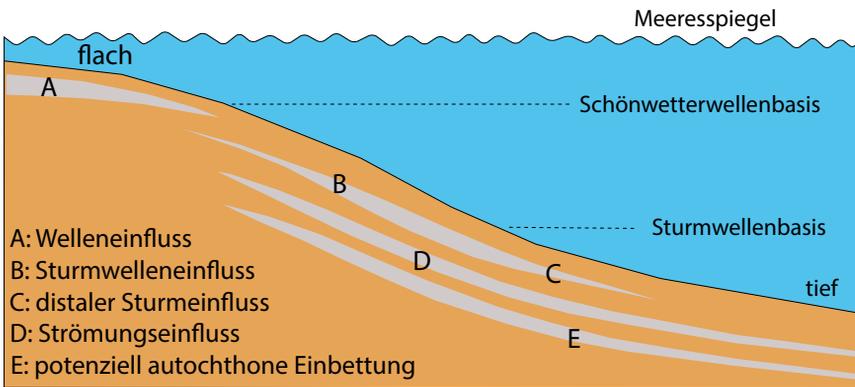


**Abb. 1-10:** Bis zur Einbettung können Schalen viele verschiedene Prozesse durchlaufen. Bei der direkten Einbettung werden sie oft in Lebendstellung erhalten. Allochthone Schalenkonzentrationen können durch Strömung, Wellenbewegung oder Stürme erzeugt werden (vereinfacht nach Fürsich & Oschmann 1993).

Schalenanhäufungen (Schill oder Bruchschill) werden durch Strömungen, Wellen- und Sturmwellen gebildet und zeigen eine an die Wassertiefe gekoppelte Zonierung. Wellenbewegung im Flachwasser verursacht Abrieb und Bruch an Skelettelementen. Diese mechanische Beanspruchung durch die ständige Wellenbewegung kann bis zum Verschwinden der Hartteile führen. Die Haltbarkeit einer Molluskenschale im Brandungsbereich beträgt oft nur wenige Wochen bis Monate. Durch Sturmereignisse wird das Schalenmaterial oft vom küstennahen Bereich weit in Richtung des offenen und tieferen Meeresbeckens transportiert und bildet typische Sturmtragen (Tempestite). Der Transport erfolgt meist als Suspension. Nach Abflauen des Sturms sinken große Schalen oder Bruchstücke zuerst zum Meeresboden und erzeugen so die typische Gradierung von Tempestiten. Sturmtragen sind in der Regel nur unterhalb der Wellenbasis erhalten. Auch bei Strömung können Schalen weit transportiert werden. Dabei werden sie oft mit der Wölbung nach oben orientiert (Abb. 1-10). Längsgestreckte Schalen (z. B. turmförmige Gastropoda) werden mit der Längsach-



**Abb. 1-11** A: Strömungseinregelung von *Turritella* auf dem Strand. B, C: Durch Abrieb (Abrasion) erzeugter «Facettenschliff» an Mollusken (B: Napschnecken, C: *Cardium*). D: Schalenansammlung aus Bruchstücken von Ammoniten und Muscheln, die eine deutliche mechanische Zerstörung durch Transport erkennen lassen (modifiziert und kompiliert aus Wikipedia, Schäfer 1972 und Ziegler 1972).



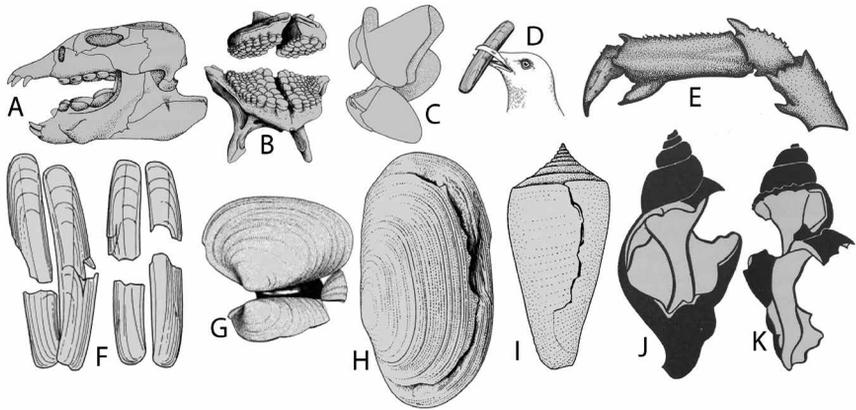
**Abb. 1-12:** Taphonomische Signaturen von Schalenanreicherungen zeigen eine Zonierung, gekoppelt an die Wassertiefe (vereinfacht nach Fürsich & Oschmann 1993).

se in die Strömungsrichtung gedreht (Abb. 1-11). Zusätzlich wird das Schalenmaterial in Abhängigkeit von der Wasserenergie nach der Größe sortiert (Transportsortierung).

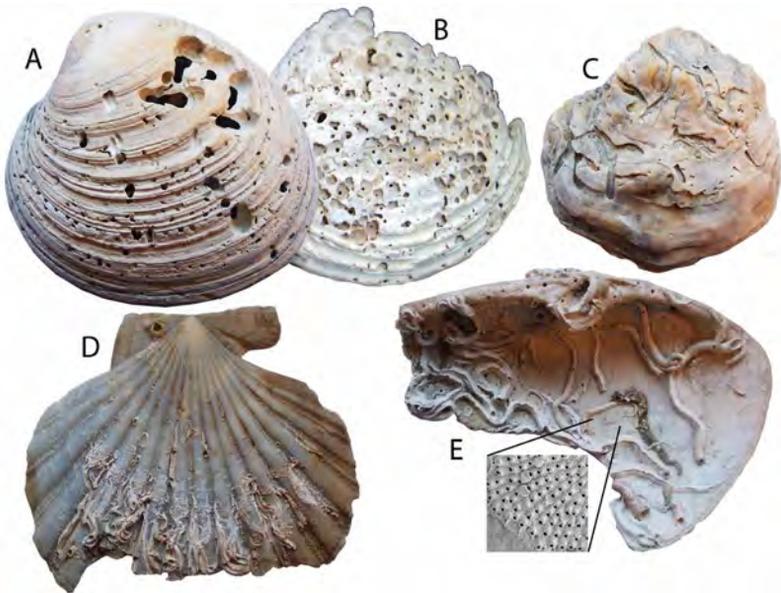
### 1.4 Biologische Zerstörung von Hartteilen

Schalentiere fressende Räuber (z. B. marine Reptilien, Fische, Tintenfische, Vögel und Krebse) zerstören die Schalen ihrer Beutetiere. Als Überreste bleiben Spei- oder Kotballen, in denen die Schalenreste mechanisch zerkleinert und oft stark angelöst bis zur Unkenntlichkeit verändert wurden. Teilweise sind aber auch Schalen mit Bruchmustern überliefert, die einem Verursacher zugeordnet werden können (Abb. 1-13).

Schalen, die länger an der Oberfläche liegen, werden von anderen Organismen besiedelt. Als **Bioerosion** wird die Besiedlung durch bohrende Organismen (z. B. Algen, Pil-



**Abb. 1-13:** Schalentiere fressende Räuber und typische, dabei erzeugte Bruchmuster. A–E: Verursachende Räuber; A: Placodontia (triasische marine Reptilien); B: Kiefer eines Umberfisches; C: Kiefer eines Tintenfisches; D: Möwe; E: Scheren einer Languste als «Bolzenschneider». F–K: Typische Schalenbruchmuster; F: Von Möwen zerbrochene Scheidenmuscheln; G–H: Bruchmuster bei Muscheln, die z. T. wieder verheilen können (H); I: Verheilte Schalenbeschädigung bei Conus; J, K: Typische, von Krebsen erzeugte Bruchmuster; (modifiziert und kompiliert nach Zuschin et al. 2003, Schäfer 1972).

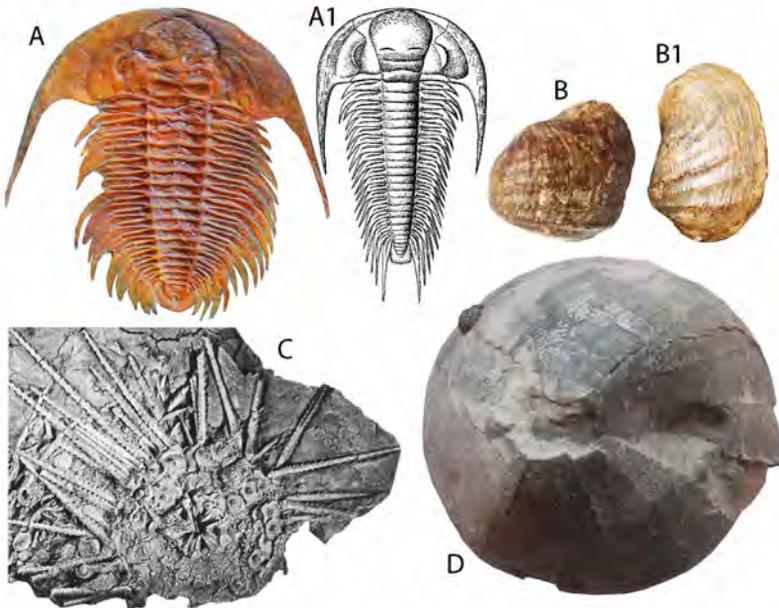


**Abb. 1-14:** Bioerosion und Inkrustierung an Muschelschalen. A: Anbohrung von *Cliona* (Bohrschwamm) und *Lithophaga* (Bohrmuschel); B: Fortgeschrittener Bohrbefall von *Cliona*; C: Anbohrung von *Polydora* (Polychaeta); D: Bewuchs von Balaniden (Seepocken) und Serpuliden (Polychaeta) auf *Pecten*; E: Bewuchs von Serpuliden und Bryozoa (Moostierchen, Ausschnitt) auf *Mya*.

ze, Schwämme, Polychaeten und Muscheln) bezeichnet. Dabei werden die Schalen mehr oder weniger stark beschädigt. Die Bohrtätigkeit des Schwamms *Cliona* kann z. B. bis zur vollständigen Zerstörung der Schalen führen. **Inkrustierer** (z. B. Rotalgen, Bryozoa, Serpuliden oder Balaniden) bewachsen Schalen von toten Organismen. Die Schale dient als Substrat und kann bis zur Unkenntlichkeit umkrustet werden.

## 1.5 Fossildiagenese

Veränderungen an Weich- oder Hartteilen, die nach der Einbettung stattfinden, werden als «Fossildiagenese» bezeichnet. Ereignisse unter größerer Sedimentbedeckung, die nach längeren Zeiträumen stattfinden, heißen «Spätdiagenese». Bei rascher Sedimentbedeckung kann es während der anaeroben Zersetzungsprozesse durch Bakterien zur Mineralisierung von Weichteilen kommen. Dieser seltene Vorgang sorgt für exzellente Erhaltung von Weichteilstrukturen (siehe Abb. 1-4). Auch die Hartteile werden während der Diagenese verändert. Auflast durch zunehmende Sedimentüberlagerung führt zur Entwässerung und Kompaktion und damit zur Volumenreduktion des Sediments. Dadurch werden die Hart-



**Abb. 1-15:** Plastische Deformation und Bruch an fossilen Hartteilen. A, A1: Tektonische Verformung eines Trilobiten (*Paradoxides*) und Zeichnung der ursprünglichen Proportionen; B: Durch Kompaktion verformter Steinkern der Muschel *Pholadomya* mit deutlicher Längenreduktion durch Auflastdruck, B1: unkompaktiert; C, D: Deformationsbruchmuster bei Seeigelgehäusen, C: regulärer Seeigel (nach Schneider et al. 2005) und D: irregulärer Seeigel.

teile häufig deformiert. **Starre Deformation** führt zu Bruch, wobei die Bruchstücke im Verband bleiben und nicht, wie beim Transport, getrennt werden. **Plastische Deformation** (Verformung) findet meist an Steinkernen (siehe unten) statt. In Druckrichtung findet eine Verkürzung durch Volumenverlust bei der Kompaktion statt. Ähnliche Deformationen können auch auf tektonische Bewegungen zurückgehen.

Abhängig von der Skelettmineralogie sind viele Fossilien anfällig für **Lösung** nach der Einbettung. Sie können dadurch teilweise oder ganz zerstört werden. Bei kalkigen Skeletten wird **Aragonit** leichter gelöst als **Kalzit**. Phosphatische und kieselige Skelettelemente sind relativ stabil. Skelette mit inneren Hohlräumen werden oft mit Sediment oder Sparit (ausgefälltem Kalzit) verfüllt und bilden einen **Steinkern**. Ein Steinkern ist somit ein Abdruck des Hohlraumes einer Schale (z. B. bei Muscheln, Schnecken und Ammoniten). Steinkerne lassen die Form des inneren Hohlraums oder, bei kompletter Lösung der Schale auch als Prägesteinkern, die Außenmerkmale der Schale erkennen (Abb. 1-16). Steinkerne, die teilweise mit Sediment und Sparit gefüllt sind, werden als «fossile Wasserwaage» bezeichnet, da sie die Lage der Horizontalen zur Zeit der Einbettung angeben.

Manche Kristalle der Hartteile wachsen diagenetisch weiter (z. B. bei Echinodermen) und zerstören dabei die ursprünglichen Feinbaustrukturen. Dieser Vorgang wird als **Sammelkristallisation** bezeichnet. Die **Umkristallisation** (oder Neomorphose) bezeichnet den isochemen Austausch des Skelettminerals ohne Änderung des Chemismus. Aragonit als instabile Modifikation von Kalk wird gelöst und durch die stabile Modifikation Kalzit ausgetauscht. Hierbei geht auch der Feinbau der Schalen und die primäre Isotopensignatur verloren. Den Ersatz des ursprünglichen Skelettmaterials durch ein anderes bezeichnet man als **allochemen Stoffaustausch**. Bei diesen Reaktionen sind häufig Bakterien beteiligt. Mögliche Austauschreaktionen sind die **Verkieselung**, bei der  $\text{SiO}_2$  das ursprüngliche Material ersetzt. Bei der **Verkalkung** ersetzt Kalzit das ursprüngliche Material. Bei dem Ersatz durch Pyrit ( $\text{FeS}_2$ ) spricht man von **Pyritisierung** (oder **Verkiesung**). Diese Reaktion findet im reduzierenden Milieu statt und kann zur Weichteilerhaltung führen (siehe oben). Bei der **Phosphatisierung** ersetzt Phosphat das ursprüngliche Material. Diese Reaktion findet im suboxischen Milieu statt und kann ebenfalls zur Weichteilerhaltung beitragen.



**Abb. 1-16:** Bei der Bildung eines Innensteinkerns können die äußeren Skulpturmerkmale der Schale verloren gehen. A, A1: Die Muschel *Trigonina*, A: Schalenerhaltung, B: Steinkern mit Details des Schaleninneren (Mantellinie, Schloss und Muskulatur); B, B1: Die Schnecke *Pleurotomaria*, A: Prägesteinkern mit Außenmerkmalen der Schale, B: Steinkern mit Verlust der Skulpturmerkmale. Es bleibt nur noch ein schwer bestimmbarer Innensteinkern übrig. (B, nach Monari et al. 2011). C: Konkretion mit dem Ammoniten *Amaltheus* als Kern.

Als **Inkohlung** bezeichnet man die Abgabe von Sauerstoff und Wasserstoff aus dem Gewebe von im Sediment eingebetteten Pflanzen. Dabei reichert sich Kohlenstoff an. Dieser Prozess führt über die Bildung von Torf und Braunkohle zu Steinkohle, Anthrazith und Graphit. Bei Versenkung in den Erdmantel kann sogar Diamant entstehen. Niedrig inkohltes pflanzliches Material lässt die primären Strukturen noch gut erkennen.

**Konkretionen** sind kugelige bis knollige Gebilde z. B. aus Kalk ( $\text{CaCO}_3$ ), Eisenkarbonat ( $\text{FeCO}_3$ ), Pyrit ( $\text{FeS}_2$ ) oder Ca-Phosphat ( $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{OH}$ ), die während der Zersetzung häufig um Fossilien wachsen (Abb. 1-16C). Bei den bakteriellen Zersetzungsprozessen ändern sich lokal die Redoxbedingungen und der pH-Wert, die die Ausfällung begünstigen. In Konkretionen können auch Weichteilstrukturen erhalten sein.

## Weiterführende Literatur

- Benton, M. J. & Harper, D. A. T. (1997): Basic Palaeontology.- 342 pp., Longman.  
 Benton, M. J. & Harper, D. A. T. (2009): Introduction to Palaeobiology and the fossil record.- 592 pp., Wiley-Blackwell.  
 Briggs, D. E. G. & Crowther, P.R. (2001): Paleobiology II.- 583 S.; Oxford (Blackwell).  
 Clarkson, E. N. K. (1998): Invertebrate Palaeontology and Evolution.- 451 pp. Blackwell.  
 Doyle, P. (1996): Understanding Fossils.- 409 pp. Wiley.  
 Ziegler, B. (1992): Allgemeine Paläontologie.- 248 S.; Stuttgart (Schweizerbart).

## Zitierte Literatur

- Fischer, J. C. & Riou, B. (1982): Le plus ancien octopode connu (Cephalopoda, Dibranchiata): *Proteroctopus ribeti* nov. gen., nov. sp., du Callovien de l'Ardèche (France). Comptes Rendus de l'Academie des Sciences de Paris, Serie II 295: 277–280.  
 Monari, S., Valentini, M., & Conti, M. A. (2011): Earliest Jurassic patellogastropod, vetigastropod, and neritimorph gastropods from Luxembourg with considerations on the Triassic–Jurassic faunal turnover. Acta Palaeontologica Polonica 56: 349–384.  
 Oschmann, W. (2000): Der Posidonienschiefer (Toarc, Unterer Jura) in SW-Deutschland.- In: Meischner, D. (ed.): Europäische Fossilagerstätten, 71–142; Springer.  
 Oschmann, W., Dullo, Ch., Mosbrugger, V. & Steininger, F. F. (2000): Evolution des Systems Erde: Geobiologische und Paläobiologische Prozesse als Antrieb.- Kleine Senkenberg-Reihe 35: 1–57, 27 Abb., Waldemar Kramer; Frankfurt.  
 Schlee, D. (1980): Bernstein in Natur- und Kunstgeschichte.- Bayerische Versicherungskammer, 84 S., München.  
 Schmidt-Kaler, H., Tischlinger, H. & Werner, W. (1992): Wanderungen in die Erdgeschichte: Sulzkirchen und Sengenthal – zwei berühmte Fossilfundstellen am Rande der Frankenalb. 112 S., Verlag Pfeil; München.  
 Schneider, C. L., Sprinkle, J. & Ryder, D. (2005): Pennsylvanian (Late Carboniferous) echinoids from the Winchell Formation, North-Central Texas, USA.- Journal of Paleontology, 79(4):745–762. 2005.  
 Stürmer, W. (1983): Interdisciplinary palaeontology.- Interdiscipl. Sci. Rev., 9: 1–14.  
 Ziegler, B. (1992): Allgemeine Paläontologie.- 248 S.; Stuttgart (Schweizerbart).  
 Zuschin, M., Stachowitsch, M. & Robert J. Stanton, R., J. Jr. (2003): Patterns and processes of shell fragmentation in modern and ancient marine environments.- Earth-Science Reviews 63: 33–82.

## 2 Taxonomie und Systematik

Taxonomie und Systematik umfassen in der Biologie und Paläontologie das Beschreiben und Sortieren von Organismen, z. B. von Fossilien, nach Ähnlichkeitskriterien. Ziel ist es, Ordnung und Übersichtlichkeit in die Vielfalt der Lebewelt zu bringen. Die beiden Begriffe werden meist synonym verwendet. Teilweise wird aber in der Taxonomie ein stärkerer Bezug auf das Klassifizieren in Kategorien gelegt, während die Systematik sich stärker an den verwandtschaftlichen Beziehungen orientiert.

### 2.1 Ordnungsprinzipien der Taxonomie

In der Taxonomie werden verschiedene Ordnungsprinzipien verwendet. Die klassische Methode vergleicht morphologische Ähnlichkeiten bzw. Unterschiede von Bauplänen der Weichkörper und der Hartteile von verschiedenen Organismen (oder Fossilien). Diese Methode wird in der Biologie und Paläontologie verwendet, wobei der Vergleich der Hartteile in der Paläontologie im Vordergrund steht. In der Biologie wird inzwischen der Abgleich von Aminosäure- und DNA-Sequenzen in der Molekularbiologie und Genetik zur Standardmethode. Sofern es von Fossilien noch moderne Verwandte gibt, können damit auch die Verwandtschaftsbeziehungen fossiler Organismen geklärt werden.

Heute gibt es schätzungsweise rund 600 000 Pflanzen- und ca. 2–10 Mio. Tierarten. Schätzungen über die Anzahl der fossilen Arten gehen weit auseinander; sie reichen von einer Zahl, die jener der rezenten Arten gleicht, bis zum Zehnfachen davon. Angesichts dieser immensen Fülle an ehemaligen und rezenten Organismen wird klar, dass der Bedarf an ordnenden Kategorien groß ist. Allerdings gibt es kein allgemeingültiges taxonomisches System, sondern z. T. beträchtliche Unterschiede, je nach den zugrunde gelegten Kriterien. Zudem sind taxonomische Konzepte nicht starr, sondern werden mit dem jeweiligen Stand der Wissenschaft ständig modifiziert.

Eine erste Einteilung der Tierwelt wurde von dem Schweizer Arzt und Naturforscher **Conrad Gessner** (1516–1565) in seinem vierbändigen Werk «*Historia animalium*» vorgenommen. Er unterschied lebendgebärende Vierfüßer, eierlegende Vierfüßer, die Vögel sowie Fische und Wassertiere. Das Grundprinzip der Taxonomie geht auf **Carl von Linné** (1707–1778) zurück. Er war Anatom und Mediziner in Uppsala und hat in seiner Arbeit «*Systema naturae*» (1753) die binäre Nomenklatur mit der Verwendung eines Gattungs- und Artnamens eingeführt (z. B. *Homo sapiens*) und bereits viele der höheren Kategorien aufgestellt. Antoine-Laurent de Jussieu (1748–1836) legte 1789 in seinem Werk «*Genera plantarum*» in gleicher Weise die Grundlagen der Pflanzensystematik. Linné und Jussieu gingen von der Stabilität der Arten aus, weshalb sie ihre Konzepte starr anlegten. **Charles Darwin** (1809–1882) zeigte jedoch gleichzeitig mit **Alfred Russel Wallace** (1823–1913),