

Sterben und Neubeginn im Spiegel der Paläofloren

Vom Anbeginn des Lebens auf der Erde, vor etwa 3,5 Milliarden Jahren, verlief die Entwicklung der Organismen nicht geradlinig und stetig, sondern vielmehr in oft unberechenbaren Sprüngen. Nach geologischen Maßstäben gemessen starben die meisten Tier- und Pflanzenarten nach einer eher kurzen Zeitspanne aus. Vor diesem als „Hintergrundrauschen“ zu verstehenden Kommen und Gehen der Arten verstärkte sich das Erlöschen ganzer Tiergruppen in Zeiten weltumspannender Katastrophen jedoch um ein Vielfaches^{33, 85}. Fünf große sowie einige kleinere Massenaussterben hat man für die Zeit des Phanerozoikums, vom Beginn des Kambrium bis heute, gezählt (Abb. 1).

Unser Wissen über möglicherweise stattgefundene Massenaussterbe-Ereignisse im Gang der Erdgeschichte bei den Pflanzen gründet sich einerseits auf Großrestfunde, z. B. fossile Blätter, Hölzer und Fruktifikationen, andererseits auf die fossile Überlieferung immenser Mengen mikroskopisch kleiner Pollen und Sporen der Landpflanzen sowie die Mikrofossilien des Phytoplanktons, die in den Sedimentgesteinen fossil erhalten geblieben sind. Aus diesen Fossilien, die aus unterschiedlich alten Erdschichten vorliegen, geht mit Sicherheit hervor, dass die Zusammensetzung des Pflanzenkleides der Erde im Laufe von unvorstellbar langen Zeiträumen kontinuierlich gewechselt hat. Doch gingen die großen Schnitte der Tier- und Pflanzenevolution nicht einheitlich einher, vielmehr liegen die

Periode	Ära	Phyto-Ära	Evolutionen-Ereignisse	Alter (Ma)
Neogen	Känozoikum	Käno-phytikum	Evolution der Angiospermen	1,8
				5,3
				23,8
Paläogen		33,7		
		54,8		
Kreide	Meso- zoikum	Meso- phytikum		65
Jura				144
Trias				206
Perm				248
			Ausbreitung der Samenpflanzen	290
← Stefan Westfal	Paläozoikum	Paläo- phytikum	Evolution der Landpflanzen	323
Karbon				354
Devon		417		
Silur		443		
Ordovizium		490		
Kambrium	Prä- kambrium	Protero- phytikum	die frühesten Pflanzen	543
				4600
		Archäoph.		

Abb. 1. Die unterschiedlichen Faunen- und Florenschnitte der Erdgeschichte. Die Tabelle verweist auf die schon lange bekannte Tatsache (vgl. POTONIÉ ET GOTHAN^{67, S. 442}), dass charakteristische Evolutionsschritte der Flora jenen der Fauna um viele Millionen Jahre vorseilen. Die fünf Ären der Pflanzenentwicklung (mit grüner Farbe unterlegt) definieren sich in das Archäophytikum (mit zellkernlosen Bakterien, Cyanophyta), das Proterophytikum (mit höher entwickelten Algen, die schon einen Zellkern besaßen), das Paläophytikum (mit der Entwicklung der Gefäßpflanzen und der Eroberung des Festlandes), das Mesophytikum (mit der steigenden Zunahme der nacktsamigen Pflanzen) und das Käno-phytikum (mit der Entwicklung der bedecktsamigen Pflanzen). Nach neueren Ansichten ist der Beginn des Mesophytikums an die Grenze vom Westfal zum Stefan innerhalb des Karbons zu legen. Zusätzlich sind in der Tabelle die fünf großen Massenaussterbe-Ereignisse des Phanerozoikums mit roter Farbe markiert.

Wendepunkte der Pflanzenevolution immer ein wenig früher (Abb. 1). Zu Recht nannte deswegen der amerika-

nische Paläobotaniker ALFRED TRAVERSE⁸⁹ seinen Aufsatz über den Vergleich der Evolutionsmechanismen bei Tieren und Pflanzen „Die Pflanzenevolution tanzt nach einem anderen Takt“.

Zwar haben Katastrophentheorien im Wandel der geologischen und paläobiologischen Wissenschaftsgeschichte schon verschiedentlich eine Rolle gespielt (vgl. Beitrag HANSCH in diesem Katalog), aber erst die intensiven Forschungen der letzten 30 Jahre ermöglichten Einsichten, die unser Wissen über den Fortgang der Evolution unter dem Einfluss von globalen Massenaussterbe-Ereignissen von Grunde auf revolutioniert haben. Dabei ist der Lichtkegel des gegenwärtigen Interesses nach wie vor auf das Entziffern der Muster in den Phasen von Krise und nachfolgender Erholung sowie auf das Aufspüren und auf die Abgrenzung immer neuer Aussterbe-Ereignisse gerichtet. In zunehmendem Maße werden hierbei auch die terrestrischen Ökosysteme der erdgeschichtlichen Vergangenheit mit einbezogen, jedoch scheint die Erforschung von Massenaussterben in der Pflanzenwelt mit furioser Entwicklung gerade erst in den letzten Jahren begonnen zu haben. Obwohl die diesbezüglichen Untersuchungen keinesfalls als abgeschlossen bezeichnet werden können, soll hier über die bislang erzielten Ergebnisse insbesondere bei den fünf großen Massenaussterben des Phanerozoikums berichtet werden, zusammen mit einem kurzen Abriss über den Gang der Entwicklung der Pflanzenwelt.

Die frühe Entwicklung

Wahrscheinlich waren die einfach gestalteten Archaen (früher als Archaeobakterien bezeichnet) die ersten Lebewesen, die die für uns heute lebensfeindlich erscheinende frühe Erde vor 4 Milliarden Jahren besiedelten. Erst vor etwa 3,5 Milliarden Jahren begannen photosynthetisierende Prokaryoten (Organismen, deren Zellen keinen membranumgrenzten Kern aufweisen) Sauerstoff in die Atmosphäre abzugeben, der jedoch anfänglich durch chemische Elemente und Verbindungen aufgenommen wurde, welche rasch mit Sauerstoff reagierten, z. B. durch Schwefel und durch Eisen. Es gibt sichere Hinweise, dass bis vor ungefähr 2,3 Milliarden Jahren in solche Sauerstoffspeicher Sauerstoff eingegangen ist, z. B. in die Bändereisenerze (Abb. 2a), deren weltweite Entstehung bald ausschließlich vor 2,5 bis 1,9 Milliarden Jahren stattgefunden hat. Nach diesem archaischen Entwicklungsstadium unserer Erde konnten solche Bildungen dann nicht mehr entstehen, weil schon im Wasser der tiefen Ozeane die Sauerstoffkonzentration graduell angestiegen war.

Zu diesen ältesten Zeugnissen der Photosynthese zählen die fossilen Stromatolithen (Abb. 2b, 2c). Diese Lebensgemeinschaften von blaugrünen Algen oder Cyanobakterien lebten vorwiegend im flachen Wasser am Meeresboden. Dort bildeten sie Matten, durch die Schwebstoffe eingefangen und letztendlich Gesteinskörper aufgebaut werden konnten, die sich

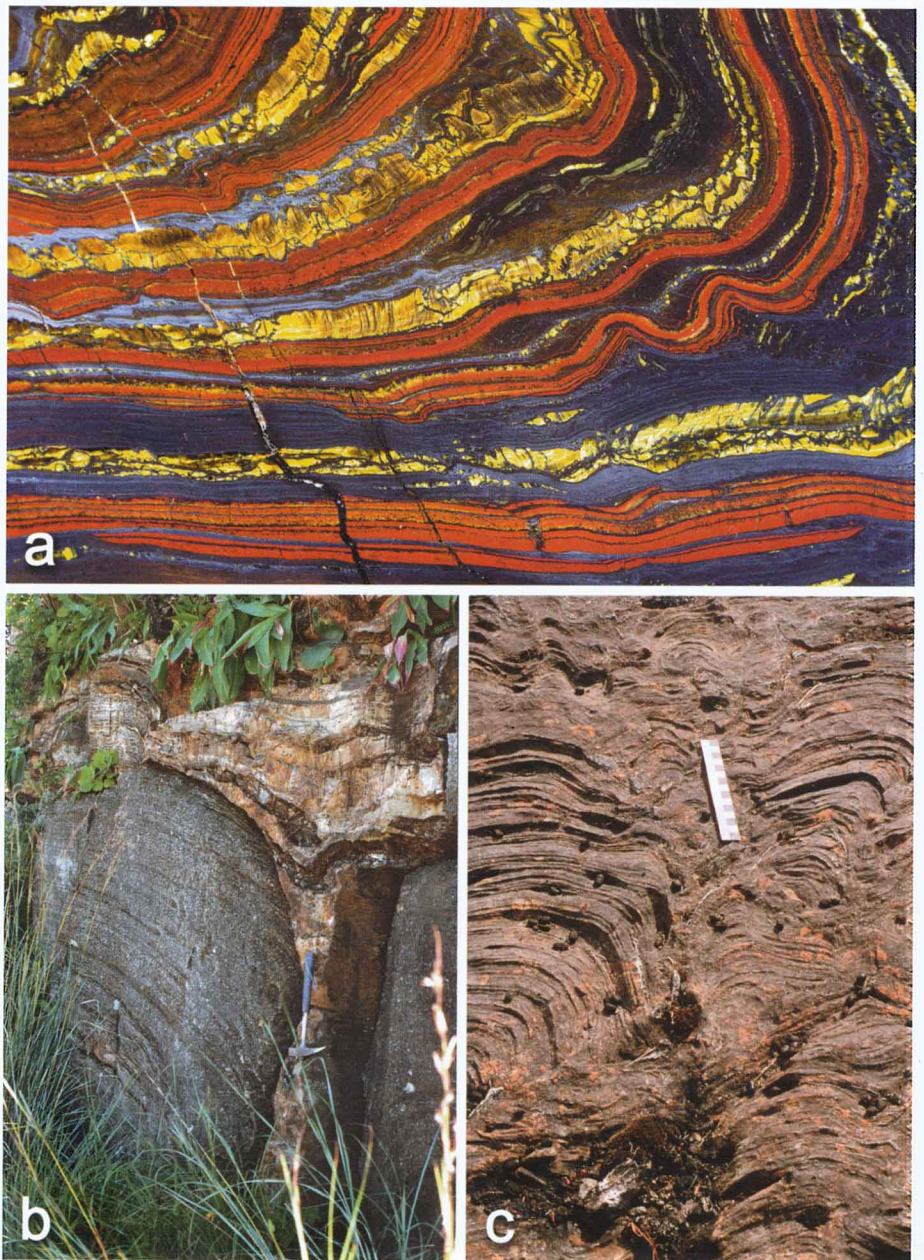


Abb. 2. Geologische und paläontologische Beweisstücke zur frühen Entwicklung des Sauerstoffs und der Photosynthese auf der Erde. Diese fossilen Dokumente der Erdgeschichte illustrieren den frühen Weg zu einer homöostatischen Erde, einer Grundvoraussetzung der Gaia-Theorie.

a: Gebändertes Eisenerz, Jaspilit, Hamersley Range, Australien. Die alternierenden Lagen des polierten Gesteinsquerschnittes bestehen aus blaugrauem Hämatit, rotem Jaspis und gelbem Tigerauge. Bändereisenerze sind zwar keine Fossilien, aber dennoch Zeugen archaischen Lebens im Meer vor ca. 2,5 bis 1,9 Milliarden Jahren. Schon vor etwa 3,5 Milliarden Jahren begannen photosynthetisierende Prokaryoten molekularen Sauerstoff zu produzieren. Dieser wurde jedoch anfänglich durch chemische Elemente und Verbindungen aufgenommen, die rasch mit Sauerstoff reagierten, z. B. durch die hier gezeigten Bändereisenerze. Sammlung des Mineralogischen Museums der Universität Würzburg.

b: Große Stromatolithendome, Transvaal, Südafrika, 2,6 Milliarden Jahre alt. Die biogenen Sedimentstrukturen entwickelten sich aus wechselnden Lagen an organisch reichem Material, vorwiegend aus klebrigen fadenförmigen Algen und Cyanophyten (blaugrünen Algen), in die dünne anorganische Sedimentlagen eingeschaltet sind.

c: Stromatolithen, Rocknest Formation, Nordkanada, ca. 1,9 Milliarden Jahre alt.

kuppel- oder tafelartig vom Meeresboden abhoben. Stromatolithen zählen zu den ältesten Lebensspuren der

Erde, sie blieben aus 3,5 Milliarden Jahren alten Gesteinen des Präkambriums fossil überliefert.

Die Entwicklungskrise der planktischen Algen im Präkambrium

Im späten Präkambrium, vor etwa 900 – 940 Millionen Jahren, wurde die Biosphäre massiv durch die Entwicklung multizellulärer Organismen verändert. In diesem Zeitraum spielen Vereisungsphasen der Erde in Zusammenspiel und Rückkopplung mit dem globalen Aufblühen des Phytoplanktons, z. B. den Acritarchen, eine Rolle. Zu den fossilen Acritarchen werden aus Sporopollenin bestehende Palynomorphen gezählt, die allem Anschein nach schon zu den Eukaryoten zu rechnen sind (Eukaryoten sind Organismen, deren Zellen einen echten Zellkern und Organellen besitzen); es sind überwiegend kugelige, glattschalige oder auch skulptierte Formen mit komplizierten Zellwänden, die meist kleiner als 100 µm sind und die vermutlich von Algen gebildet wurden.

Vor ca. 700 Millionen Jahren war die Gruppe der Acritarchen bereits mit zahlreichen Arten evoluiert. Diese stürmische Entwicklung kam jedoch vor etwa 650 Millionen Jahren, kurz vor der Wende zum Phanerozoikum, zum Stillstand (Abb. 3). Dieser Tiefpunkt der proterozoischen Acritarchen-Evolution ist vor allem aus skandinavischen Ablagerungen bekannt geworden, bei denen eine Aussterberate von 70 % dokumentiert werden konnte⁹⁵. Ähnliche Krisen des Phytoplanktons sind auch aus Afrika und Australien bekannt geworden.

Eine Innovation im jüngsten Präkambrium und im ältesten Paläozoikum war die Entwicklung von Algen mit kalkigen Skelettsubstanzen. In der gleichen Zeit geht die Stromatolithenbildung rapide zurück; dies wurde ur-

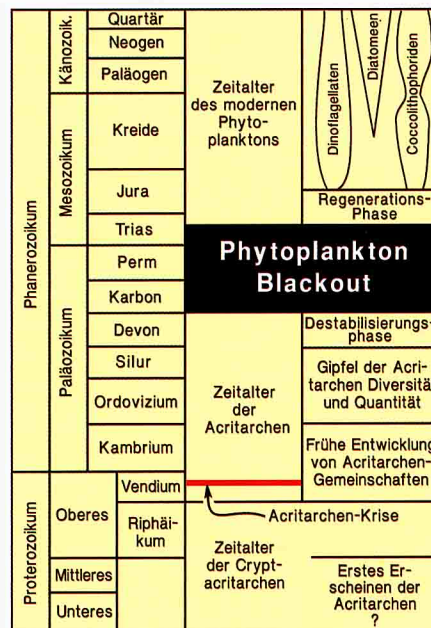


Abb. 3. Entwicklung des Phytoplanktons während des Proterozoikums und Phanerozoikums.

sächlich wahrscheinlich durch die Evolution algenfressender Tiergruppen verursacht.

Die Gaia-Hypothese

Der Anstieg der Sauerstoffkonzentration in der Atmosphäre wird hauptsächlich mit der Entfaltung der Eukaryoten in Zusammenhang gebracht; nur durch diese Entwicklung wurde die

Entstehung vielzelliger Organismen überhaupt erst möglich (Abb. 2). Doch erst vor etwa 350 Millionen Jahren, im Karbon, erreichte der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre erstmals einen heutigen Wert. Wie hieraus zu ersehen ist, sorgten schon am Anfang des Lebens die Lebewesen selbst aktiv dafür, ein lebensfreundliches System auf der Erde zu erschaffen. Diese Erkenntnis ist auch Bestandteil einer Hypothese, die als sogenannte „Gaia-Hypothese“ heute von immer mehr Forschern anerkannt wird und ursprünglich durch den ehemaligen NASA-Wissenschaftler JAMES LOVELOCK begründet wurde. Das Gaia-Prinzip⁵⁸ ist ein interdisziplinärer Ansatz, bei dem davon auszugehen ist, dass sich nicht nur die einzelnen Lebewesen ihrer Umwelt anpassen, diese sich aber im Wesentlichen unabhängig entwickelt – sondern dass in Wahrheit ein kompliziertes Verbund- und Rückkopplungssystem vorliegt. Die Böden und die Gesteine, die Ozeane und auch die Atmosphäre, die wir atmen, das alles ist mit allen Lebewesen demnach nur Teil eines einzigen gigantischen zusammenhängenden evolutionären Prozesses.

Lebewesen passen sich ihrer Umwelt an, aber auch die Umwelt passt sich in einer Art Co-Evolution an die Lebewesen an und wirkt hierdurch wieder auf deren Entwicklung zurück. Solche Rückkopplungssysteme scheinen in der Tat dafür verantwortlich zu sein, dass viele Parameter, die unsere Umgebung charakterisieren, konstant bleiben, wie etwa die mittlere globale Temperatur

und der CO_2 -Gehalt. Analog zur Physiologie der Lebewesen, wie bei der Konstanzhaltung der Körpertemperatur, wird dieses Verhalten als Homöostasis bezeichnet.

Außerdem veränderte die zunehmende Anreicherung mit Sauerstoff in den Zeiten der frühen Erde die Dichte der Atmosphäre. Das Reflexionsvermögen des Sonnenlichts wurde beeinflusst, es entstand ein Puffersystem gegen allzu harte Strahlung. Ein Gleichgewicht stellte sich ein. Im Laufe der Evolution sind die Gesteine und Meere, die Gase der Atmosphäre und die Vielfalt der Lebewesen zu einem untrennbaren Ganzen zusammengewachsen. Diese vielfach vernetzte Erde ist nach der Gaia-Hypothese ein selbstregulierendes System, ein hochempfindlicher Organismus, bei dem abiotische und biotische Teile in enger Wechselwirkung stehen.

Pflanzen im Ordovizium, Silur und Devon

Schon im Ordovizium treten erste kutinisierte Epidermen, allerdings noch ohne Spaltöffnungen, sowie Sporen in Tetraederform auf. Am Ende des Silurs eroberten Psilophytales und Rhyniales, die ersten Gefäßpflanzen (Tracheophyta; Pflanzen, die ein Leitbündelsystem besitzen), das Festland^{7, 19, 20, 45}. Die gegabelten Sprosse der Psilophytales („Nacktpflanzen“) besaßen noch keine Blätter und noch keine echten Wurzeln, aber endständige Sporangien, wie

am Beispiel von *Cooksonia*, der ersten Landpflanze, zu ersehen ist (Abb. 4). Die Anpassung an das Landleben wäre ohne evolutionäre Neuerungen bei diesen Pflanzen nicht möglich gewesen. Alle oberirdischen Teile waren mit einer Kutikula – einem Häutchen aus Kutin – bekleidet, um das Austrocknen der Pflanze zu verhindern. Die Epidermen hatten regulierbare Spaltöffnungen (Stomata) zum Gasaustausch mit der Atmosphäre (Abb. 4a), des Weiteren war schon ein primitives Leitgewebe mit einem aus Tracheiden (röhrenförmigen Einzelzellen) bestehenden Xylem zum Wasser- und Ionentransport sowie dem Phloem zum Transport organischer Stoffe entwickelt. Aber auch die Reduktion der allzu harten Strahlung durch den Schutzschild der Atmosphäre war, wie schon erwähnt, eine Voraussetzung bei der Eroberung des Festlandes durch die ersten Pflanzen.

Mit dem Oberdevon begann die Zeit der Bärlappe, Schachtelhalme und Altfarne^{18, 47, 102}. Ebenso erschienen die ältesten Samenpflanzen, die Pteridospermen (Farnsamer). Diese im jüngeren Paläozoikum sehr erfolgreiche Pflanzengruppe trug noch eine farnähnliche Belaubung, vermehrte sich aber nicht mehr durch Sporen, sondern bereits durch echte Samen.

Die ältesten Wälder der Erde sind oberdevonischen Alters. Baumförmige Pflanzen wie die der Gattung *Archaeopteris* bekamen mit ihren langen Wurzeln Zugang zu Nahrungsstoffen, zu denen kleinere Pflanzen vormals

keinen Zugang hatten (Abb. 5). Durch die nun initiierte Bodenbildung der Landpflanzen wurde die Erosionsrate an Land gebremst, ein wichtiger Moment im Ablauf der großmaßstäblichen geologischen Prozesse der Erde.

Die biologische Krise am Ende des Devons

Im Oberen Devon, an der Frasnium-Famennium-Grenze, konnten mehr als die Hälfte der marinen Tiergattungen nicht überleben. Die fossile Überlieferung bei den terrestrischen Pflanzen aus dieser Zeit zeigt zwar eine Verringerung der Diversität (Anzahl der Pflanzenarten), allerdings existieren bislang keine Zeugnisse für ein weitreichendes Aussterben zwischen den höheren Taxa (Stamm, Klasse, Familie).

Doch ist der großartige Aufstieg der terrestrischen Vegetation im Devon simultan begleitet von einem graduellen Niedergang des marinen Phytoplanktons. Dieser Kollaps liegt kurz vor der Devon-Karbon-Grenze (Abb. 3), nur wenige Acritarchen aus dem *Micrhystridium/Veryhachium*-Komplex können vereinzelt noch diese Grenze überschreiten. Erst nach etwa 140 Millionen Jahren, in der oberen Trias, hat sich das Phytoplankton wieder erholt und es erscheinen die ersten Dinoflagellaten (begeißelte Einzeller), gefolgt von den Coccolithophoriden (Kalknannoplankton) im unteren Jura und den Silicoflagellaten und den Diatomeen (Kieselalgen) in der Kreide⁷⁴.

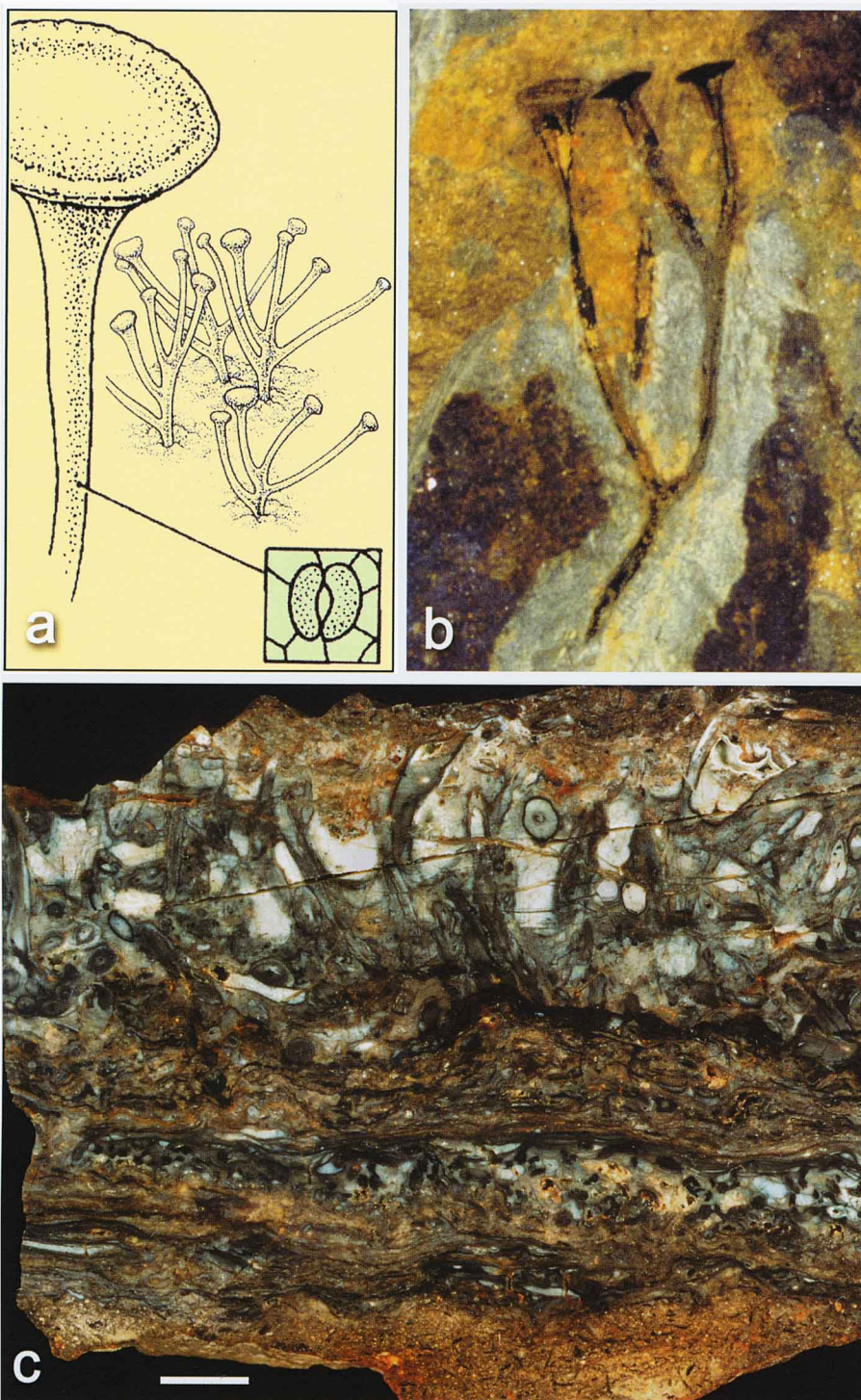


Abb. 4. Landpflanzen aus dem Oberen Silur und dem Unteren Devon.

a: Die erste Landpflanze der Erde, *Cooksonia pertonii*. Lebensbild und Rekonstruktion des Sporophyten mit terminalem Sporangium. Die Spaltöffnungen (Stomata) in der Kutikula ermöglichten den regulierten Gasaustausch mit der Atmosphäre.

b: Das Pflanzenfossil *Cooksonia pertonii*, mit endständigen Sporangien. Oberes Silur, Shrewsbury, England. Der kohlige Abdruck ist ca. 2,5 cm lang. Sammlung HANS STEUR, Ellecom, Niederlande.

c: Profilschnitt durch eine Bank des Rhynie-Chert, Unteres Devon, Pragian (ca. 396 Millionen Jahre alt), Rhynie bei Aberdeen, Schottland. Der polierte Gesteinsanschliff zeigt einige Horizonte fossiler Pflanzen, die durch Kieselsäure (SiO_2) permineralisiert wurden. Im oberen Bildbereich die etwa 3–4 mm starken Achsen der Pflanze *Aglaophyton major* in Lebendstellung. Maßstab: 1 cm.

Paradoxerweise wird für diesen „Phytoplankton-Blackout“ der tropischen Ozeane die Expansion der ter-

restrischen Flora im oberen Devon verantwortlich gemacht. Mit der Entwicklung der ersten *Archaeopteris-*

Wälder kam es zur tiefgründigen Bodenbildung (Abb. 5), bei der aber nicht nur, wie schon erwähnt, rapide Erosion verhindert wurde, sondern bei der erstmals in der Erdgeschichte auch die Nährstoffe aus der neu geschaffenen Bodenzone über die Flusssysteme in die Meere gelangten. Dort kam es möglicherweise zur Eutrophierung (Überdüngung durch überhöhten Nährstoffeintrag) der flachen Ozeane und somit zur biologischen Krise des Phytoplanktons^{2, 74}.

Die Entwicklung der Pflanzenwelt im Karbon und Perm

Die höchsten Raten der Artenbildung bei den Landpflanzen waren im Devon und im Karbon zu verzeichnen⁶⁴. In der Zeitspanne vom unteren Devon bis zum oberen Karbon entwickelte sich die Flora weltweit von kleinen unscheinbaren Pflanzen mit einer Höhe meist unter einem Meter zu einem gehölzreichen Ökosystem mit Bäumen bis zu 35 m Höhe. Sumpfwälder – das Ausgangsmaterial der späteren umfangreichen paralischen und limnischen Steinkohlenlager – nehmen große Gebiete des Festlandes auf der nördlichen Halbkugel ein. Die üppige formenreiche Landflora ist gekennzeichnet durch Farne und Pteridospermen (Abb. 6a) sowie durch Riesenformen der Bärlapp- und Schachtelhalm-Gewächse (Abb. 6b, 6e). In der

südlichen Hemisphäre, auf dem durch die Kontinente Australien, Afrika, Südamerika, Antarktis und Indien gebildeten Südkontinent Gondwana, lag der mit einem dicken Eispanser bedeckte Südpol. Die eher kühl-gemäßigte Flora Gondwanas ist durch die häufig vorkommenden zungenförmigen Blattreste der sogenannten *Glossopteris*-Flora gekennzeichnet, bei denen es sich um Pteridospermen mit vielgestaltigen Fruktifikationen handelt. Der Zeitabschnitt vom Karbon zum Perm ist klimatisch geprägt durch den Übergang von einem Kühlhaus- zu einem Treibhaus-System.

Der Ausgangspunkt der mesophytischen Florenentwicklung lag im oberen Karbon, an der Wende vom Westfal zum Stefan (vgl. Abb. 1). Dort starben die weitverbreiteten baumförmigen Bärlappgewächse weitgehend aus und es begann – mit anfänglich noch verhaltener Dynamik – der Siegeszug der Samenpflanzen, die sich dann im Mesozoikum mit starker Radiation entwickeln konnten. Es erscheinen die ersten Ginkgophyten und Cycadophyten. Bei den nacktsamigen Pflanzen, den Gymnospermen, erhält der Befruchtungsvorgang seine völlige Unabhängigkeit vom Wasser. Während bei den paläozoischen Pteridospermen die beweglichen Spermatozoiden bei ihrer Fortbewegung noch an das Medium Wasser gebunden sind, bildet der auskeimende Pollen der Gymnospermen einen Pollenschlauch, durch den die männlichen Spermazellen unmittelbar auf die weibliche Eizelle übertragen

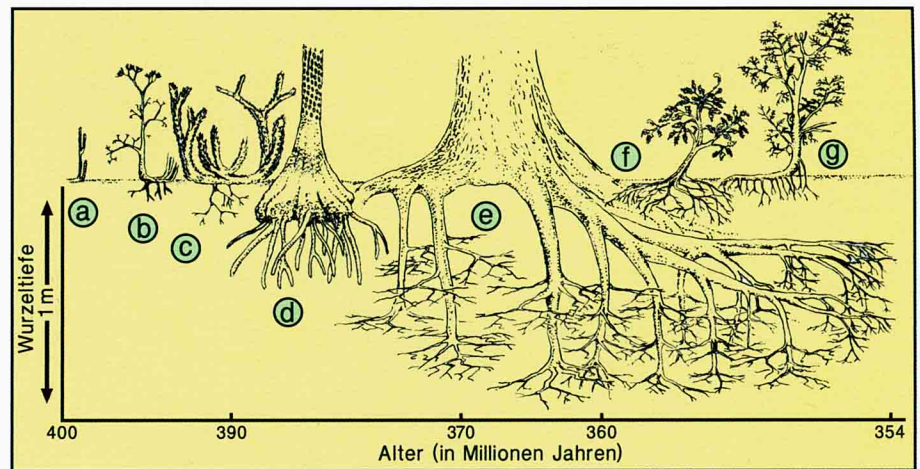


Abb. 5. Die relative Größe, Form, und Durchwurzelungstiefe von Pflanzen im unteren, mittleren und oberen Devon (ca. 400–354 Millionen Jahre; die Zeitachse ist nicht maßstäblich gezeichnet). Folgende repräsentative Pflanzentypen wurden mit ihren Wurzelsystemen eingezeichnet: a: *Rhyniopsida*, z. B. *Aglaophyton*; b: *Trimerophytina*, z. B. *Psilophyton*; c: frühe krautige Lycopsiden, z. B. *Asteroxylon*; d: frühe baumartige Lycopsiden, z. B. *Lepidodendron*; e: Progymnospermen, z. B. *Archaeopteris*; f: frühe Gymnospermen, z. B. *Elkinsia*; g: Filicopsidae, z. B. *Rhacophyton*.

werden. Im Gegensatz zu den bedecktsamigen Pflanzen waren die Samenanlagen aber noch nicht in ein Fruchtblattgehäuse eingeschlossen.

Pteridospermen (Abb. 6c, 6d), Cordaiten, Koniferen (Abb. 6f), Ginkgophyten und Cycadeen charakterisierten im Perm das Vegetationsbild. Auch hier liegen hohe Raten der Artenbildung vor⁶⁴. Die Oberkarbon-Floren dominierten bis in das untere Perm hinein, dann allerdings nahm ihre Bedeutung ab. Im oberen Perm lässt sich die Flora nach Provinzen in eine südliche *Glossopteris*-Flora (mit großblättrigen Resten von *Gangamopteris* und mit weiträumigen Kohlebildungen), eine Cathaysia-Flora (Südost-Asien und China), eine Euramerische und eine Angara-Flora (das heutige Sibirien) unterscheiden.

Euramerika kollidierte im mittleren Abschnitt des Karbons mit Gondwanaland. Durch die Verschmelzung der Landmassen wurden im Perm weiträumige Wanderungsbewegungen der Pflanzenwelt möglich, die sich in Becken- und in Hinterlandwäldern differenzieren konnten^{46, 47, 98}. In der Südhemisphäre machte die *Glossopteris*-Flo-

ra graduell der mesophytischen Flora Platz. Eine begonnene weltweite Untersuchung zeigt, dass Hauptkomponenten der permischen Flora, z. B. die Vertreter der Pteridospermen, der Cordaiten und der Glossopteriden, schon vor dem eigentlichen Perm-Trias-Massenaussterbe-Ereignis einen markanten Niedergang erlitten, die Farne, Cycadeen und Ginkgo-Gewächse jedoch danach, in der späteren Trias, reichlicher wurden⁶⁹.

Die Paläophytikum/Mesophytikum-Grenze innerhalb des Perms (vgl. Abb. 1) ist nach neueren Untersuchungen nicht gerechtfertigt. Es hat sich mittlerweile gezeigt, dass die in früherer Zeit so stark betonten Unterschiede eher auf Überlieferungs-, Aufsammlungs- und Kenntnislücken zurückzuführen sind^{46, 47}. Als passendes Äquivalent für den markanten Florenwechsel Paläophytikum/Mesophytikum käme in diesem Zusammenhang, wie bereits ausgeführt, die Grenze vom Westfal zum Stefan in Frage.

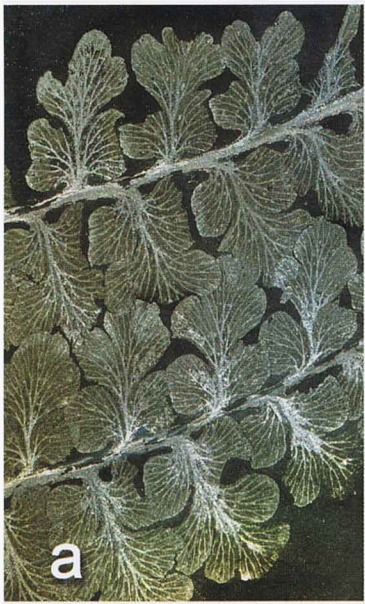


Abb. 6. Pflanzenfossilien aus dem Karbon und Perm.

a: *Eusphenopteris* sp., Fiederchen. Westfal, Piesberg bei Osnabrück.

b: *Lepidodendron* sp., Verzweigung. Westfal, Ruhrkarbon.

c: *Autunia conferta*, Wedel. Unteres Perm, Lebach, Saar-Nahe-Becken (Slg.-Nr. 51/9/1, Sammlung Museum für Naturkunde, Berlin).

d: *Rhachyphyllum schenkii*, Fiederchen. Unteres Perm, Sobernheim.

e: *Calamites* sp., Steinkernerhaltung, Westfal, Ruhrkarbon.

f: *Walchia piniformis*, beblätterte Achse. Unteres Perm, Fischbach-Niederwörresbach.

Die biologische Krise an der Perm-Trias-Grenze

Die evolutionäre Entwicklung der Pflanzenwelt wurde weltweit jäh am Ende des Perms durch das größte Massenaussterbe-Ereignis der Erdgeschichte unterbrochen. Die zweiphasige ökologische Krise, initiiert durch multiple Ursachen, z. B. durch die regressive Verschmälerung der Schelfe, anoxische Bedingungen, den extremen Vulkanismus der sibirischen Flutbasalte und letztendlich durch den Impakt eines extraterrestrischen Körpers^{15, 21, 34, 50, 85}, betraf in einschneidender Weise auch die Pflanzenwelt. Die spektakuläre Bestätigung des extraterrestrischen Einschlags gelang erst unlängst durch den Nachweis von sogenannten Fullerenen mit einer eigentümlichen Signatur von Edelgasen⁸. Fullerene sind Moleküle, die aus sechzig oder bis zu einigen hundert Kohlenstoff-Atomen zusammengesetzt sind. Sie haben eine Gitterstruktur, die käfigartig gebaut ist. Im Inneren dieser Moleküle blieben Edelgase mit einem Isotopenverhältnis gefangen, die nur durch allerhöchste Druck- und Temperaturbedingungen außerhalb unseres Sonnensystems in diese Käfigstruktur gelangt sein konnten. Durch den Impakt sind die Fullerene als feinste Partikel zeitgleich in das Sediment gelangt und bilden hierdurch einen Marker für den Asteroideneinschlag an der Perm-Trias-Grenze, dessen Einschlagskrater bisher aber noch nicht gefunden werden konnte.

Es kam weltumspannend zu einem weitgehenden Absterben der Pflanzen, das im besonderen Maße die Gehölzpflanzen betraf. Wahrscheinlich fand dieses Ereignis mit leichter zeitlicher Verzögerung in der sogenannten „endpermischen Todeszone“ statt, d. h. nach dem Zusammenbruch der marinen Lebensformen⁶⁷. Durch dieses Waldsterben wurden in kürzester Zeit enorme Mengen an pflanzlicher Biomasse für Destruenten verfügbar (Abb. 7a). Dieser Kollaps des terrestrischen Ökosystems (Abb. 7b) ist global in marinen, lakustrinen und fluviatilen Ablagerungen der Perm-Trias-Grenze durch den rapiden Rückgang der Koniferenpollen und den plötzlichen Anstieg der Pilzkomponente (the „fungal spike“) in den palynologischen Zählprofilen bezeugt^{55, 66, 86, 97, 100}.

Sowohl die baumartigen Calamiten, ebenso die permischen Cordaiten, aber offenbar auch die noch im Zechstein vertretenen Koniferen der Walchiaceae mit der Gattung *Ortiseia* sind an der Perm-Trias-Grenze erloschen^{5, 66}. Nach CLEAL (zitiert in KERP⁴⁶, vgl. auch WANG⁹⁹) kommen von 20 Familien der Pteridophyten (Farne, Bärlappe, Schachtelhalme) aus dem Perm nur noch sechs in der Trias vor. Noch dramatischer gestaltete sich der Niedergang bei den Gymnospermen (nacktsamigen Pflanzen): von 20 permischen Familien kommen nur noch vier in der Trias vor.

Die Entwicklung der Pflanzen in der Trias

Aus dem unteren und mittleren Buntsandstein der Germanischen Trias sind zahlreiche fluviatile und Süßwasserablagerungen bekannt geworden, die unter humiden bis semihumiden Bedingungen sedimentiert wurden. Erst durch den Nachweis des Massenaussterbens an der Perm-Trias-Grenze auch in der Paläovegetation verstehen wir, dass in diesen eigentlich für eine Paläoflora prädestinierten Ablagerungen eben kaum fossile Pflanzenreste vorkommen können⁵⁰. Die wenigen bekannt gewordenen pflanzlichen Fossilarchive aus der Unteren Trias, allesamt mit nur geringer Diversität^{22, 50}, sind durch die breite ökologische Anpassungsfähigkeit ihrer repräsentativen Florenelemente gekennzeichnet, insbesondere durch das Vorkommen der opportunistischen Lycopsidengattungen *Isoetes* und *Pleuromeia* (Abb. 8, 10a), die weltweit über einen Zeitraum von vier bis fünf Millionen Jahren in den Untertriasflorengemeinschaften^{55, 71, 72}.

Pleuromeia wurde zwar nur etwa zwei Meter hoch, war aber eine anpassungsfähige krautige Pionierpflanze. Durch den Feinbau der Makro- und Mikrosporen sowie durch die Architektur der Wurzelträger lassen sich Ähnlichkeiten zur heutigen Gattung *Isoetes* erkennen^{25, 31, 32}. Typisch ist die vierfach unterteilte Stammbasis mit hornartig nach oben gerichteten wur-

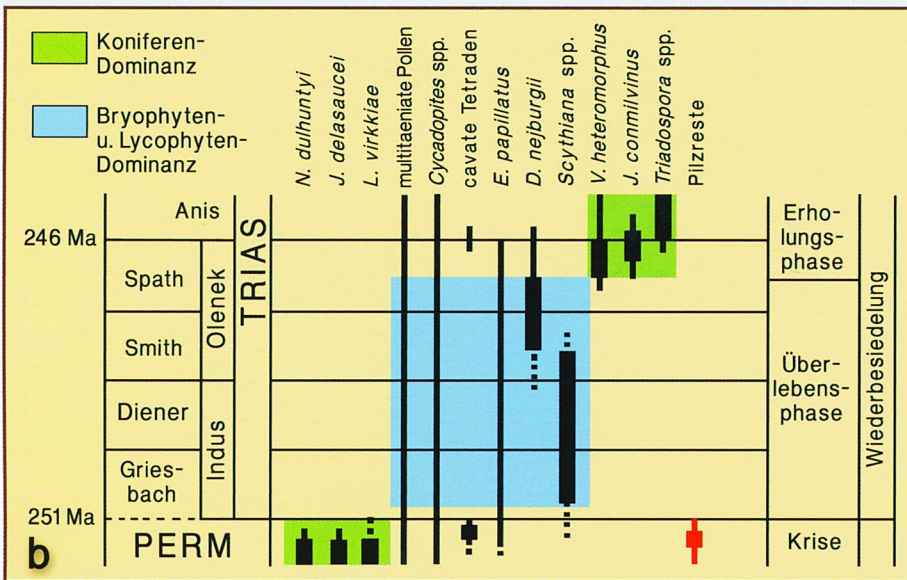


Abb. 7. Das Waldsterben an der Perm-Trias-Grenze und die Lycophyten-Phase in der frühen Trias. a: Mikroskopische Aufnahme von Pilzresten (Bestandteil des „fungal spike“) aus dem Tesero-Horizont des Perm-Trias-Grenzprofils vom Straßenaufschluss aus der Umgebung von Tesero (ca. 30 km südöstlich von Bozen), Dolomiten, Italien.

b: Vereinfachtes Schema der Verbreitung von ausgewählten Sporen und Pollen an der Perm-Trias-Grenze Europas. In Rot: der „fungal spike“ direkt am Ende des Perms. Die Kontinuität bei den Koniferen (grün unterlegt) ist durch eine Lücke in der frühen Trias unterbrochen. Beinahe 4–5 Millionen Jahre lang dominieren hier die Überreste der bärlappartigen Pflanzen und Moose (blaues Feld).

zelbesetzten Auswüchsen (Abb. 8, 10a). Aus der Stammbasis geht ein unverzweigter Stamm hervor, der je nach Alter der Pflanze teilweise mit Blättern bedeckt war und in einem Sporangienzapfen endete (Abb. 9a, 10a). Nach dem intensiven ökologischen Kollaps an der Perm-Trias-Grenze siedelte *Pleuromeia* in Monobeständen in lockerer Verteilung an oasenartigen Standorten (Abb. 9); eine dichte Vege-

tationsdecke war zu diesem Zeitpunkt offensichtlich noch nicht wieder vorhanden. Die nach geologischen Maßstäben nur kurze *Pleuromeia*-Erholungsphase nach dem Kollaps an der Perm-Trias-Grenze mit der späteren Wiederplatznahme durch eine Flora mit höherer Diversität zeigt beispielhaft die pflanzensoziologische Entwicklung. Eine vorher weniger erfolgreiche Gruppe, die der Isoetales, hatte



Abb. 8. *Pleuromeia sternbergii* aus dem Unteren Buntsandstein (Indus) von Bernburg, Sachsen. a: Stammbasis, Seitenansicht. Erkennbar sind drei der vier hornartigen Ausstülpungen in Steinkernerhaltung, die mit Wurzelnarben bestückt sind. Slg.-Nr. BSC 445, Sammlung des Geologisch-Paläontologischen Instituts der Universität Heidelberg. b: Stammbasis mit Wurzelnarben, Ansicht von unten. Maßstab: 1 cm. Sammlung des Instituts für Geologische Wissenschaften, Universität Halle/Saale.

als Generalist die Möglichkeit zur adaptiven Radiation und füllte den freigewordenen ökologischen Raum.

Die *Pleuromeia*-Vegetation wurde anschließend durch Koniferen-Gemeinschaften der Gattung *Voltzia* ersetzt (Abb. 10d, 10f). In Europa sind hier die Vorkommen aus dem Voltziensandstein der Vogesen^{26, 30} und die anisischen Floren der Südalpen zu nennen, die zur Zeit einer genaueren paläobotanischen Untersuchung unterzogen werden (E. KUSTATSCHER & J.H.A. VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, pers. Mitt.). In den Triasfloren der Südhemisphäre wurde die kühl-gemäßigte

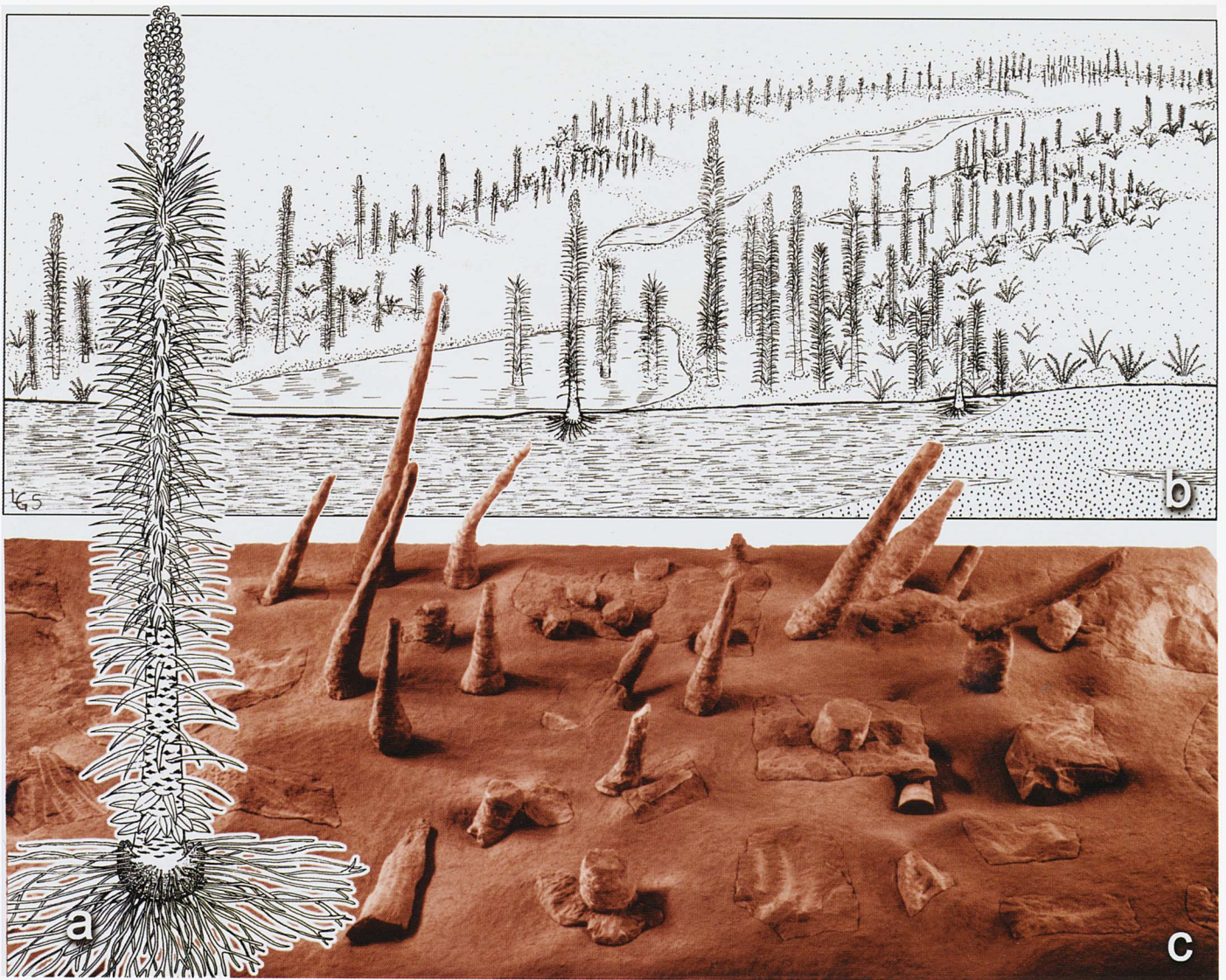


Abb. 9. *Pleuromeia sternbergii*, ein opportunistisches Bärlappgewächs aus dem Buntsandstein der Germanischen Trias.

a: Rekonstruktion einer fortpflanzungsreifen Pflanze, 1,5–2 m lang, mit einem endständigen Sporangienzapfen. Mit fortschreitendem Alter wurden die Blätter nahe der Stammbasis abgeworfen.

b: Das Biotop von *Pleuromeia sternbergii*. Die monotypischen Bestände sind vereinzelt mit der Farnpflanze *Anomopteris* vergesellschaftet. Der saumförmige Siedlungstreifen markiert noch den Uferbereich eines abgeschnürten Flusses mit ehemals höherem Wasserstand. Rekonstruktion nach Vorkommen der Lokalität Lammersdorf in der Eifel (Mittlerer Buntsandstein).

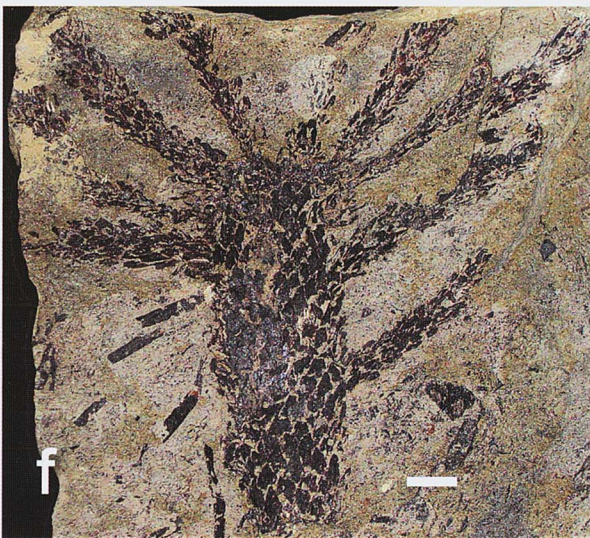
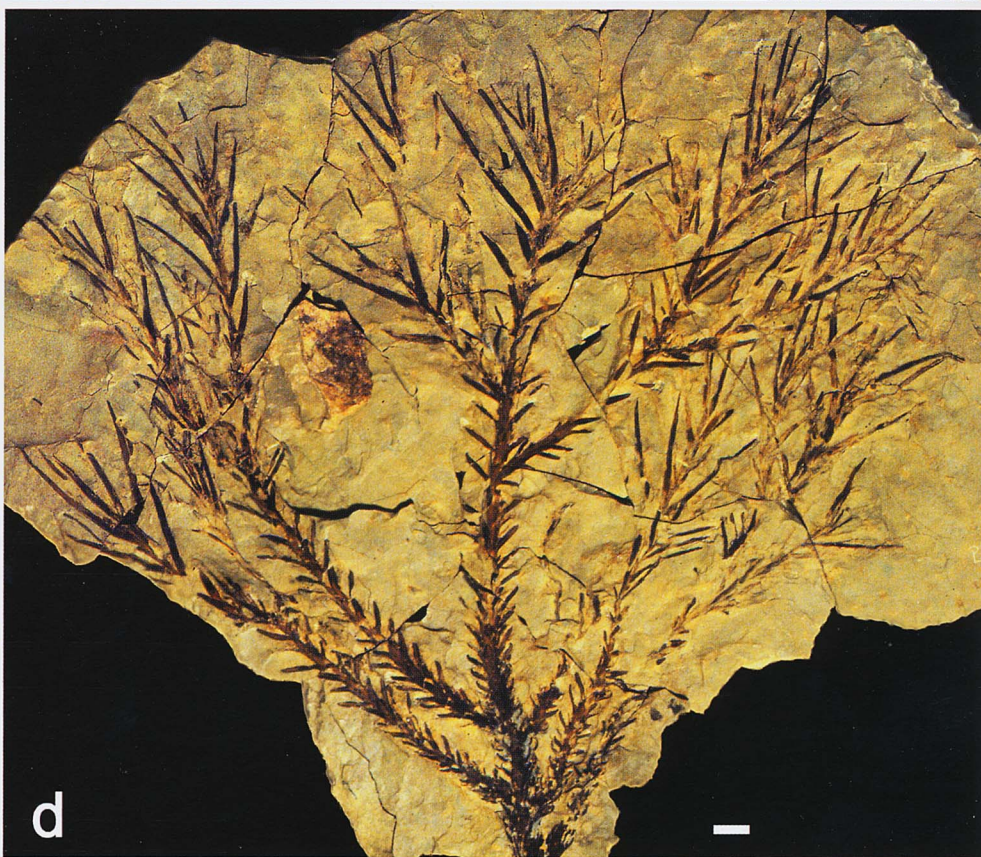
c: Steinkernerhaltung von *Pleuromeia sternbergii* in Lebendstellung, von der Lokalität Lammersdorf in der Eifel (Mittlerer Buntsandstein). Die hier abgebildete Montage befindet sich im Staatlichen Museum für Naturkunde, Karlsruhe.

Glossopteris-Flora graduell durch die *Dicroidium*-Flora verdrängt⁴.

Wie schon vorher im Perm sind auch in der Trias generell hohe Raten der Artenbildung zu verzeichnen⁶⁴. Doch erst an der Grenze Unter-/Mitteltrias kam es zum Wiederaufleben größerer Bestände holzbildender Gewächse⁵⁶. Sogar schnell wachsende krautige Koniferen, z. B. *Aethophyllum stipulare* (Abb. 10e), sind noch in der Flora des anisichen Voltziensandsteins vertreten^{26, 30, 75}.

Auch die Keuperfloren der Germanischen Trias müssen durch die Dynamik des Massenaussterbens und der daran anschließenden Phase der Erholung neu bewertet werden. Vier Pflanzenhorizonte in größerer geographischer Verbreitung – im Unteren Keuper (Ladin), Schilfsandstein (Karn), Coburger Sandstein/Kieselsandstein (Karn) und im Rhät – geben derzeit einen Einblick in die Florenentwicklung^{39, 41, 42}. Einerseits lassen sich noch paläophytische Florenelemente definie-

ren, die das ökologische Desaster an der Perm-Trias-Grenze gut gemeistert haben und in ihrer Entwicklungsge-
schichte bis in das Perm oder sogar an den Florenwechsel Paläophytikum/Mesophytikum im Westfal/Stefan zurückreichen, z. B. die Cycadeen und der Farnsamer *Lepidopteris* mit seinen Fruktifikationen. Zugleich erscheinen im Keuper viele moderne Florenelemente des Mesophytikums zum ersten Mal.



Das herausragende Ereignis ist der Aufstieg der Bennettiteen ab dem Unteren Keuper, durch die Wedel der Gattung *Pterophyllum* sicher bezeugt. Die Bennettiteen ähnelten zwar äußerlich den Cycadeen, die Samen in ihren hoch entwickelten Reproduktionsorganen waren aber zwischen sterilen Schuppen eingeschlossen, die zu einem Panzer verwachsen konnten und regelrechte Früchte bildeten. Damit hatten die Blüten fast den Entwicklungsstand der Bedecktsamigkeit erreicht. Ab dem Schilfsandstein treten mit den Gattungen *Dictyophyllum* und *Clathropteris* zum ersten Male leptosporangiate Farne aus der Familie der Dipteridaceae auf, ein Einzelfund belegt das Vorkommen der Matoniaceae *Phlebopteris* schon im Unteren Keuper. Die Koniferen evolvierten mit breiter Radiation ab dem Karn und erscheinen mit modernen Arten, z. B. *Schizolepis*, *Stachyotaxus* und *Palissya* in der Rhätflora, aus der die Cycadophytenreste

der Gattung *Nilssonia* und die der vielgestaltigen Pteridospermen *Pachypteris* [*Thinnfeldia*] und *Umkomasia* besonders hervorzuheben sind.

Abgesehen von der durch Koniferen dominierten Flora des Voltziensandsteins, die sich regional auf das Gebiet der Vogesen im östlichen Frankreich beschränkt, zeigen die zahlreichen Fundorte des Unteren Keupers (Erfurt-Formation, Ladin) im mitteleuropäischen Triasbecken zum ersten Male wieder eine Florenvergesellschaftung mit größerer Diversität nach dem Aussterbe-Ereignis an der Perm-Trias-Grenze. In ihr haben die Reste krautiger Schachtelhalme ein deutliches Übergewicht. Zu nennen ist *Equisetites arenaceus* (Abb. 10c), *E. conicus*, *Neocalamites merianii*, eher selten wurden bislang die Reste von *E. macroleon*, *N. schoenleinii*, *Schizoneura paradoxa* (Abb. 10g) und von *Phyllothea* sp. gefunden. Die Vormacht der Equisetales ist in fossilen Floren ande-

rer Perioden der Erdgeschichte eher selten verwirklicht, sie ist aber zum Teil auch in anderen Ladinfloraen der Welt beobachtet worden. Auch unter Berücksichtigung sedimentologischer und taphonomischer Gesichtspunkte konnte diese Ausnahmeerscheinung bislang aber nur wenig zufriedenstellend erklärt werden.

Unter dem Eindruck des nun evident gewordenen Perm/Trias-Waldsterbens bietet sich nun die plausible Schlussfolgerung an, die Schachtelhalm-dominierte Flora des Unteren Keupers als fortgeschrittene Pionierflora in einer mehr als 20 Millionen Jahre währenden Phase der Florenkonsolidierung zu begreifen. Dies trifft durchaus auch für weitere, in ihrer Zusammensetzung ähnlich gekennzeichnete Floren des Ladins zu¹⁰⁰. Der im Unterkeuper am weitesten verbreitete Schachtelhalm *Equisetites arenaceus* pflanzte sich nicht nur durch seine Sporen fort, sein außergewöhnliches Reproduktionspotential beinhaltete auch die vegetative Vermehrung. Aus kleinen Ästen wuchsen zarte Adventivwurzeln heraus. Die von der Mutterpflanze an Sollbruchstellen abgeworfenen Äste konnten durch das Wasser verfrachtet und an entfernten Orten angelandet werden. Durch diesen zusätzlichen Verbreitungsmechanismus war das üppige Wachstum der monotypischen *Equisetites*-Dickichte in der Paläovegetation der Unterkeuper-Zeit gesichert⁴⁴. Als ein Vertreter moderner Lycopodiopsida und als Nachfolger der vordem so erfolgreichen Gattung *Pleu-*

Abb. 10. Pflanzenfossilien aus der unteren und mittleren europäischen Trias.

a: *Pleuromeia sternbergii*, Stammbasis mit anhaftenden Wurzeln (Appendices); daneben ein isolierter Sporenzapfen. Unterer Buntsandstein (Indus), Bernburg, Sachsen. Slg.-Nr. BSC 448, Sammlung des Geologisch-Paläontologischen Instituts der Universität Heidelberg.

b: *Annalepis* sp., zwei Sporophylle einer zu den Isoetales (Lycopodiopsida) gerechneten Pflanze in organischer Verbindung mit Makrosporen in situ, Unterer Keuper (Ladin), Schleierth. Sammlung KELBER, Würzburg.

c: *Equisetites arenaceus*, Schachtelhalmgewächs (Equisetopsida), Sproßgipfel, Unterer Keuper (Ladin), Schleierth. Slg.-Nr. SCHL-027, Sammlung KELBER, Würzburg.

d: *Voltzia heterophylla*, Voltziensandstein (Unteres Anis), Vilsberg. Sammlung GRAUVOGEL und GALL, Ringendorf, Frankreich.

e: *Aethophyllum stipulare* mit männlichen Zapfen, Voltziensandstein (Unteres Anis), Arzviller. Länge: 110 cm. Sammlung GRAUVOGEL und GALL, Ringendorf, Frankreich.

f: Beblätterter Koniferenzweig aus dem Anis der alpinen Trias. Kühwiesenkopf/Monte Pra della Vacca, Prags/Braies, nordöstliche Dolomiten. Sammlung WACHTLER, Innichen.

g: *Schizoneura paradoxa*, beblätterte Achse eines Schachtelhalmgewächses. Unterer Keuper (Ladin), Schleierth. Slg.-Nr. SCHL-060, Sammlung KELBER, Würzburg.

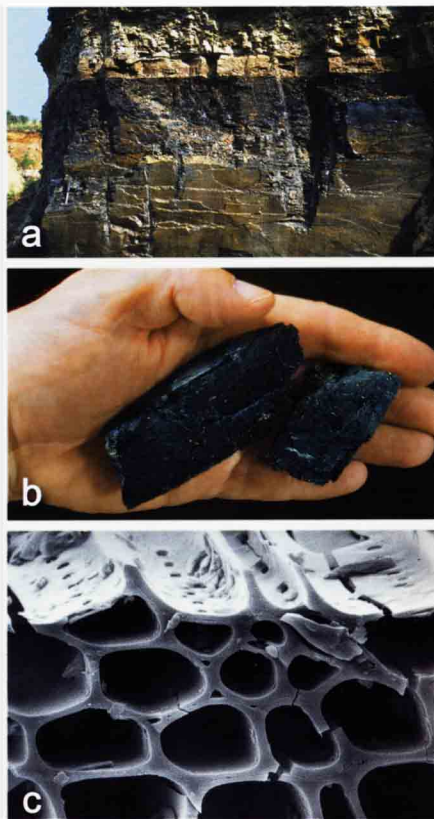


Abb. 11. Hinweise für die Produktion pflanzlicher Biomasse aus dem Keuper der Germanischen Trias.

a: Kleines Kohleflöz aus dem Unteren Keuper (Ladin), aufgeschlossen 1980 südlich von Krautheim, Franken. Maßstab: Hammer, im Bild links unten.

b: Kohle („Lettenkohle“) aus einer Kohlenlinse aus dem Hangenden des Werksandstein-Schichtenstapels des Unteren Keupers (Ladin). Fundort: Werksandsteinbruch Schleiereth. Sammlung KELBER, Würzburg.

c: *Dadoxylon* sp.; Koniferenholz im Querschnitt, Tracheiden in Holzkohlenerhaltung. Oben die in Längsreihen angeordneten Hof-tüpfel. Fundort: Coburger Sandstein (Mittlerer Keuper), Ebelsbachtal.

romeia erscheint *Annalepis* (Abb. 10b) ab dem Unteren Keuper^{32, 39, 42}.

Obwohl schon in der Untertrias, im Skyth, weltweit paralische Bedingungen vorhanden waren, liegen wegen des end-permischen totalen Zusammenbruchs der Gehölzflora aus der Unter- und Mitteltrias weltumspannend keine Kohlebildungen vor^{50, 73}. Die kleinen Kohleflöze aus dem Unteren Keuper Mitteleuropas gehören zu den ersten Kohlebildungen nach der Perm-Trias-Krise (Abb. 11a, 11b).

Ein weiterer wichtiger Hinweis für das Wiedererstarken der Vegetation, einhergehend mit der Produktion größerer Mengen pflanzlicher Biomasse, ist durch die Funde fossiler Holzkohlen (Fusit) gegeben, die besonders im Coburger Sandstein/Kieselsandstein, aber auch schon im Unteren Keuper vorkommen⁴⁰. Unter dem Raster-Elektronenmikroskop (REM) lassen sich die unverfüllten Tracheiden und die durch den Vorgang der Pyrolyse homogenisierten Tracheidenwände gut erkennen (Abb. 11c). Die fossilen Holzkohlenfunde bezeugen Wildfeuer in den Ökosystemen der germanotypen Oberen Trias. Sie sind ein sicherer Hinweis für die Rekonsolidierung in der Pflanzenwelt, denn als Grundvoraussetzung für eine Entzündung durch Blitzschlag ist nicht nur ein entsprechender Sauerstoffgehalt in der Atmosphäre erforderlich, sondern auch eine respektable Menge an entzündbarem pflanzlichem Material, etwa während einer Dürreperiode nach einem verheerenden Windbruch durch Stark-

wind. Fossile Holzkohlen als Zeugnisse ehemaliger Wildfeuer in der Erdgeschichte können keinesfalls als sichere Dokumente für einen extraterrestrischen Impakt herangezogen werden. Sie sind vielmehr Zeugnisse regionaler Katastrophen und gehören als fester Bestandteil in das Inventar der terrestrischen Ökologie^{38, 77}.

Die Keuperflora der Germanischen Trias vermitteln im Einklang mit anderen obertriadischen Tieflandflora der äquatorialen Breiten einen eher uni-

formen Eindruck¹³. Besonders bei der artenreich entwickelten Unterkeuper-Flora ist durch die „Gondwana“-Floranelemente *Schizoneura*, *Phyllothea*, *Linguifolium* sowie durch das Auftreten von Blattgestalten mit retikulärer Nervatur („*Sagenopteris*“) und möglicherweise auch von *Dicroidium* der einheitliche triadische Charakterzug unverkennbar. Schon in der Trias und aus dem Jura werden Fossilreste der Pflanze *Sanmiguelia* oder die gegabelten Blätter der Gattung *Furcula* mit Netznervatur als Vorläufer der bedecktsamigen Pflanzen (Angiospermen) diskutiert³. Für den Übergangsbereich vom Karn zum Nor, aus dem aber nur wenige Pflanzenfossilien bekannt geworden sind, wird ein zusätzliches Massenaussterbe-Ereignis immer wahrscheinlicher^{79, 84}.

Die biologische Krise an der Trias-Jura-Grenze

Das Trias-Jura-Aussterbeereignis, die drittstärkste Aussterbekrise des Phanerozoikums, ist das bisher noch am wenigsten untersuchte Massenaussterben. Mikro- und Makroflora belegen einen etwa 95prozentigen Florenwechsel der vorhandenen Arten in Europa und Nordamerika^{24, 96, 102}. Bisher konnte kein Wechsel in der Gesamtkomposition der Makropflanzenfossilien erkannt werden, ebenso nicht in den Pollenprofilen der südlichen Regionen von Nordamerika⁶. Dazu im Widerspruch stehen neuere Untersu-

chungen aus der Obertrias des Newark-Beckens des östlichen Nordamerika. In diesen Grenzprofilen mit Iridium-Anomalien konnte auch ein Maximum von Farn-Sporen, eine „fern spike“-Zone festgestellt werden⁶⁵. Heute gehören Farne, ökologisch betrachtet, zu den opportunistischen Pflanzen, die als erste nach einem katastrophalen Feuer oder nach einem Vulkanausbruch als Pioniere das brachliegende Land wieder besiedeln. Deshalb wird dieser Sachverhalt auch als typisch für das Szenario nach einem traumatischen extraterrestrischen Impakt erachtet.

Gegenwärtige Studien an fossilen Blattfossilien aus Grönland und Schweden lassen allerdings eine massive Klimaerwärmung sowie eine Zunahme der Kohlendioxid-Konzentration in der Atmosphäre für diesen Zeitabschnitt erkennen⁶⁰. Auch die überwältigende Zunahme der *Classopollis-Corallina*-Pollen (zu der Koniferengruppe der Cheirolepidaceae gehörend), stützt die Vorstellung eines heißer und trockener werdenden Klimas in dieser Zeit^{69, 102}. Es scheint nicht ausgeschlossen zu sein, dass sowohl die globale Erwärmung als auch die Zunahme des CO₂ in der Atmosphäre dafür verantwortlich sind, dass die großflächigen Blätter aus der Obertrias der Cape-Stewart-Formation von Grönland, besonders jene der Ginkgophyten, durch kleinere oder durch mehr geschlitzte Blatt-Typen der Gattung *Baiera* und *Sphenobaiera* ersetzt wurden^{60, 102}. Doch gibt es auch nach diesen Untersuchungen bis jetzt kein klar

ersichtliches Zeugnis für ein Massenaussterben bei den terrestrischen Pflanzen an der Trias-Jura-Grenze⁶⁹.

In Deutschland ist für eine Pro- oder Contra-Beurteilung eines Massenaussterbe-Ereignisses die geologische Situation in Franken in der Umgebung der Städte Coburg und Bayreuth besonders gut geeignet, weil hier der untere Jura in terrestrischer neben mariner Fazies mitsamt dem Übergangsbereich im obersten Keuper auf größerer Fläche über Tage ansteht. Während im Rhät im Zentrum des mittteleuropäischen Triasbeckens bereits marine Sande abgelagert wurden, war im Gebiet des heutigen Frankens bis in den Jura hinein noch eine Küstenebene vorhanden, in der fluviatile Ablagerungen in mäandrierenden Rinnen gebildet wurden. Obwohl dieser fluviatile Gürtel durch das immer weiter vorrückende Meer zum Böhmischem Massiv hin zurückgedrängt wurde, blieben diese Ablagerungsbedingungen und damit auch der Siedlungsgrund einer Paläovegetation bis in den frühesten Lias erhalten^{27, 41}.

Dieser Schichtenstapel wurde über einen langen Zeitraum hinweg „Rhät-Lias-Grenzschichten“ oder „Infralias“ genannt, weil man in der Frühzeit der geologischen Erforschung keine Kriterien einer exakten stratigraphischen Grenzziehung gefunden hatte. Aus den gleichen Gründen wurde die seit langem bekannte Makroflora aus diesen Schichten pauschal als „Rhät-Lias-Flora“ bezeichnet (Abb. 12). Die Makrofloren von vielen Fundpunkten kontra-

stieren stark zu den älteren Unterkeuper-, Schilfsandstein- und Coburger Sandstein-Floren der oberen Trias³⁹, sie sind sich in ihrer Grundzusammensetzung und aufgrund der Evolutionshöhe der einzelnen Arten jedoch sehr ähnlich. Unter den modernen Farnen sind die wichtigen Gruppen der Dipteridaceen und der Matoniaceen sehr weit entwickelt (Abb. 12b, 12g). Bei den Cycadeen dominieren die sterilen Wedelreste von *Nilssonia*, innerhalb der Koniferen sind die Gattungen *Schizolepis*, *Stachyotaxus* und *Palissya* hervorzuheben. Die in den älteren Triasfloren dominante Koniferengruppe der Voltzien ist in den Rhät-Lias-Floren schon erloschen.

Erst GOTHAN^{28, 29} gelang eine phytostatigraphische Unterscheidung nach Makro-Pflanzenfossilien durch die Anwesenheit oder Abwesenheit der Leitpflanzen *Lepidopteris ottonis* für das Rhät (Abb. 12a) und von *Thaumatopteris brauniana* für den Unteren Jura (Abb. 12f), allerdings soll *Thaumatopteris* im Donez-Becken und im Iran bereits in der obersten Trias, im Abschnitt des Nor, vorkommen und scheidet damit als exaktes pflanzliches Leitfossil aus⁷⁸.

Mittlerweile lassen sich aber durch den wissenschaftlichen Fortschritt der geologischen Untersuchungen sowohl auf feinstratigraphischer wie auch auf palynologischer Grundlage die fränkischen Rhät- von den Liasschichten sicher unterscheiden^{1, 36, 41, 42, 43}. Die reichen Aufsammlungen fossiler Makropflanzenreste über viele Jahrzehnte



Abb. 12. Pflanzenfossilien aus dem fränkischen Rhät (Trias) und Lias (Jura).

Maßstab jeweils 1 cm.

a: Rechter Bildbereich: *Lepidopteris ottonis*, Fiedern; Linker Bildbereich: 2 Reste von *Peltaspermum* sp., den schildförmigen Samenträgern von *Lepidopteris*.

Rhätssandsteinbruch Heilgersdorf. Slg.-Nr. HEI-160, Sammlung KELBER, Würzburg.

b: *Phlebopteris muensteri*, Wedelbasis. Rhät, Kipfendorf bei Coburg. Slg.-Nr. 247a, Sammlung des Museums für Naturkunde Berlin.

c: *Sagenopteris nilsoniana*, Wedel. Unterer Lias (Lias alpha 1-2), Sandgrube SCHMIDT, Forkendorf bei Bayreuth. Sammlung SCHMEIBNER, Kulmbach.

d: *Pachypteris* („*Thinnfeldia*“) *rhomboidalis*, Wedel. Unterer Lias (Lias alpha 1-2), Sandgrube Dietz, Pechgraben bei Kulmbach. Sammlung SCHMEIBNER, Kulmbach.

e: *Karkenia hauptmannii*, Fruktifikation und Belaubung einer ginkgoähnlichen Pflanze. Unterer Lias (Lias alpha 1-2), Sandgrube Dietz, Pechgraben bei Kulmbach. Sammlung SCHMEIBNER, Kulmbach.

f: *Thaumatopteris brauniana*, Fiederfragment. Unterer Lias (Lias alpha 1-2), Bocksrück bei Bayreuth. Sammlung SCHMEIBNER, Kulmbach.

g: *Dictyophyllum acutilobum*, Fiederfragmente mit Netznervatur. Rhät, Rhätssandsteinbruch Heilgersdorf. Slg.-Nr. HEI-160, Sammlung KELBER, Würzburg.

te hinweg von rhätischen und von liassischen Fundpunkten Frankens (Abb. 12) sind ein starkes Argument gegen ein Massenaussterbe-Ereignis unter den Landpflanzen an der Trias-Jura-Grenze, denn im Artenspektrum beider Florenkomplexe konnte bislang weder ein abruptes Aussetzen noch eine dramatische Verminderung der Artenzahl nachgewiesen werden. Dieses Gleichmaß der Diversität wurde auch durch palynologische Untersuchungen bestätigt¹.

Dennoch soll nach einigen Autoren^{60, 101} bei globaler Betrachtung das Massenaussterbe-Ereignis an der Trias-Jura-Grenze auch die Pflanzenwelt erheblich getroffen haben. Ob sich damit allerdings das Verschwinden des Farnsamers *Lepidopteris* an der Rhät-Lias-Grenze in Zusammenhang bringen lässt, wie von HALLAM & WIGNALL^{33, S. 152} gefordert, darf bezweifelt werden. Blattreste von *Lepidopteris* sind schon seit dem Perm bekannt, in der germanischen Obertrias sind solche Reste im Zeitfenster des Schilfsandstein (Karn) nachgewiesen. Das natürliche Erlöschen dieser langlebigen Gattung an der Trias-Jura-Grenze erscheint deshalb nicht ungewöhnlich. Jedenfalls sind die rhätischen und liassischen Floren Frankens durch ihre geologische

Situation hervorragend dafür geeignet, durch zukünftige Forschungen die Probleme von Massenaussterben der Pflanzenwelt an der Trias-Jura-Grenze zu entschlüsseln.

Die Entwicklung der Pflanzenwelt im Jura und in der Kreide

Wie kaum jemals zuvor oder danach war die Flora weltweit so einheitlich gestaltet wie in der Jurazeit. In vielen Gebieten setzt sich die schon in den Rhätfloren begonnene Florenentwicklung stufenlos in jene des Jura fort, allerdings mit stärkerer phytogeographischer Differenzierung⁷⁰. Das Florenbild ist geprägt von modernen leptosporangiaten Farnen, von Cycadeen, Bennettiteen und Ginkgophyten. Unter den Koniferen dominiert die Gruppe der Cheirolepidaceen.

Während der Kreide-Zeit drifteten die bereits getrennten Kontinente weiter auseinander, wegen der geschmolzenen Eiskappen lag der Meeresspiegel wesentlich höher als heute und viele Landmassen, wie z. B. große Teile des heutigen Europas, waren vom Meer überflutet. Das warme, feuchte Klima

in der Kreidezeit begünstigte die Entwicklung einer üppigen Vegetation^{102, 103}. Das Zeitalter der Cycadeen ging bis auf wenige Arten zu Ende, auch die Bennettiteen starben in der Oberkreide aus, nachdem sie schon nach dem Erscheinen der Angiospermen selten geworden waren. Ebenso gehen die Ginkgogewächse bis auf wenige Reste zurück. Doch kommen noch viele Gymnospermen zusammen mit den Sporenpflanzen in der Kreide vor. Die Koniferen – genannt seien besonders die Taxodiaceen und Pinaceen – wurden zur artenreichsten Gruppe in der Unterkreide.

Die letzte große Erfindung der Pflanzenevolution – die wichtigste biologische Innovation der Kreidezeit – war das Erscheinen der bedecktsamigen Pflanzen (Angiospermen) ab der höheren Unterkreide (Abb. 13). Bei den Angiospermen sind die Samenanlagen im Gegensatz zu den Nacktsamern, bei denen die Samen frei auf den Fruchtblättern liegen, von einem Fruchtknoten umhüllt. Die bunten Blüten der bedecktsamigen Pflanzen locken Bestäuber an, die in den Reproduktionsprozess mit einbezogen werden. Die Koevolution mit den Insekten, insbesondere mit den Schmetterlingen und Hautflüglern, entwickelte sich mit rasantem Tempo.

Sehr rasch erreichen die Angiospermen in großer Vielfalt die Vormacht über die Gymnospermen. Die frühesten Angiospermen der Unterkreide – krautige Pflanzen und strauchartige Gewächse – erschienen in der

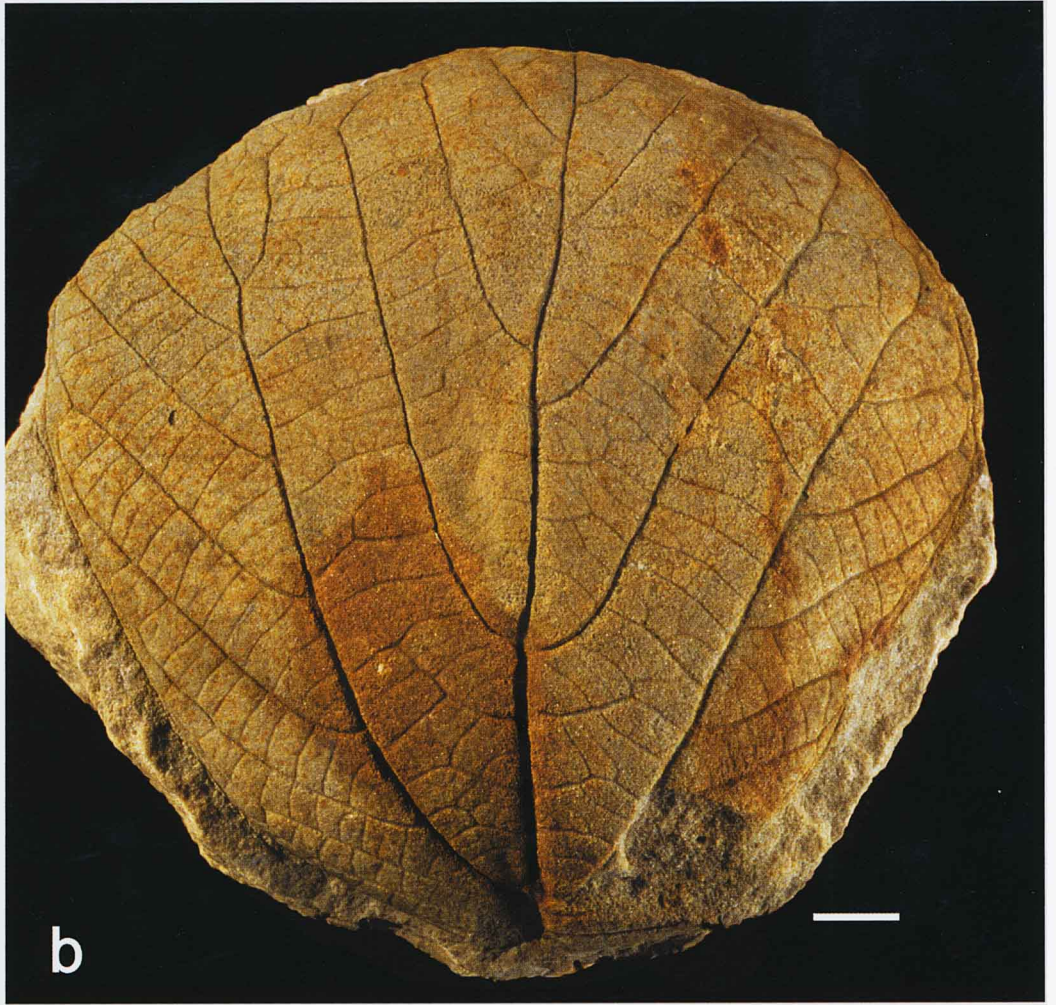


Abb. 13. Bedecktsamige Pflanzen (Angiospermen) aus der Kreidezeit.

a: Stiel mit apokarpen (getrennt stehenden) Kapselfrüchten, noch in natürlicher Verbindung an einem Blütenboden (Receptaculum); (Abbildungsbeleg zu MOHR & FRIIS⁶², Abb. 3D); Plattenkalke der Crato Formation, Apt, (Untere Kreide), Provinz Ceará, Brasilien.

b: *Credneria triacuminata*, Senon-Sandstein (Obere Kreide), Blankenburg am Harz. Abdruck eines mit eingeschlagenen Blatträndern eingebetteten dicotylen Laubblattes mit camptodromer Nervatur.

c: Zu den Nymphaeaceae (Seerosengewächsen) gehörende Pflanze mit erhaltenem Wurzelsystem (Abbildungsbeleg zu MOHR & FRIIS⁶², Abb. 5C); Plattenkalke der Crato-Formation, Apt, (Untere Kreide), Provinz Ceará, Brasilien. Alle Exponate aus der Sammlung des Museums für Naturkunde Berlin. Maßstab jeweils 1 cm.

Küstenvegetation der tropischen bis subtropischen Meere. Mit starker Radiation kolonisierten sie dann in den folgenden 20–30 Millionen Jahren sogar die Zonen der höheren Breiten. Auch die ersten Gräser erschienen zwischen 65–55 Millionen Jahren³⁷. Am Ende der Kreide-Zeit wurde die globale Vegetation in beinahe allen Biomen (Klima-/Vegetationszonen) durch die Angiospermen dominiert. Es war eine der produktivsten Zeiten hinsichtlich der Zunahme der Artenvielfalt (Abb. 15b).

Die biologische Krise an der Kreide-Paläogen-Grenze

Einhergehend mit einer Iridium-Anomalie dokumentieren verschiedene geologische Grenzprofile der Kreide-Paläogen-Grenze auch einen gleichzeitigen Florenwechsel. Hierher gehören palynologische Untersuchungen aus Nordamerika⁸⁰, die eine plötzliche Abnahme in der Quantität und Diversität der fossilen Pollen belegen, gefolgt von einem rapiden Anstieg der Farnsporen. Danach erscheinen in zunehmendem Maße wieder fossile Pollen, allerdings in völlig anderer Zusammensetzung als vor dem „fern spike“^{92, 93}. Ein ähnliches Maximum von Farnsporen ist auch aus palynologischen Untersuchungen von Japan bekannt geworden⁷⁶. Auch hier zeigen die Pollenprofile einen Übergang, ausge-

hend von reichhaltigen Angiospermen- und Gymnospermenpollen, zu einer Zone mit einem Höchstmaß an Farnsporen, wiederum gefolgt von Zonen mit zunehmenden Koniferenpollen. Durch den kürzlich nachgewiesenen „fern spike“ nun auch an der Kreide-Paläogen-Grenze in Neuseeland wird vermutet, dass es sich dabei um ein globales Phänomen handeln muss⁹⁴.

Die Charakteristik der fossilen Blätter der Kreide-Paläogen-Grenze aus dem Vermejo-Raton-Becken von Nordamerika lässt ebenfalls die Dominanz einer Farn-dominierten Zone erkennen^{102, 106}. Diese Abfolge kann nach den Blättern in fünf verschiedene paläofloristische Phasen unterteilt werden (Abb. 14). Die Phase 1 aus der obersten Kreide weist noch eine Florenvergesellschaftung auf, die aus groß- und kleinblättrigen immergrünen Angiospermenblättern zusammengesetzt war, welche überwiegend mit einer dicken Kutikula ausgestattet waren (die Kutikula verläuft als äußerste Membranlamelle über die Außenwände der pflanzlichen Epidermiszellen, sie schützt vor Wasserverlusten und erhöht die Festigkeit der pflanzlichen Oberhautzellen). Im Vergleich mit der heutigen Pflanzenwelt kommen solche Gewächse vorwiegend in trockenen subhumiden Regionen vor. Die darauf folgende Phase 2 direkt an der Kreide-Paläogen-Grenze zeigt eine Dominanz der Farne, repräsentiert durch Blattfossilien und Rhizomteile (kriechende Erdsprosse), aber auch die Reste anderer krautiger Pflanzen kommen vor. In

der Phase 3 ist eine Flora zu erkennen, die aus Pflanzen mit großen Blättern zusammengesetzt ist, welche Trüfelspitzen (verlängerte Blattspitzen, von denen das Regenwasser rasch abträufelte) und dicke, glatte Kutikulen aufweisen. Diese Merkmale sind typisch für Pionierfloren aus Gebieten mit reichlichen Niederschlägen. Die darauf folgenden Phasen 4 und 5 lassen wiederum Florenvergesellschaftungen mit eher geringer Diversität des Regenwaldes erkennen.

Die oben dargelegten mikro- und makrofloristischen Muster des Florenwechsels an der Kreide-Paläogen-Grenze werden als typisch für ein ökologisches Trauma betrachtet^{102, 105}. Besonders der plötzliche Anstieg der fossilen Farnreste wird als das Resultat einer schnellen Wiederbesiedelung, etwa nach einem weitflächigen Wildfeuer angesehen, welches nach einem extraterrestrischen Impakt ausgebrochen sein konnte^{76, 88}. Zumindest zeigt der Florenwechsel in den Makrofloren einen Klimawechsel an, der – bezeugt durch die unterschiedliche Komposition der Blattfossilien – mit einem ökologisch-traumatischen Ereignis verknüpft zu sein scheint^{93, 104, 105}.

Doch war die Krise im Pflanzenreich keinesfalls weltumfassend ausgebildet. Sogar innerhalb Nordamerikas sind die Florenwechsel der Kreide-Paläogen-Grenze unterschiedlich entwickelt. Die Vergleiche solcher geologischer Grenzprofil-Serien lassen erkennen, dass Aussterbemuster in den südlich gelegenen Regionen offenbar ausgepräg-

ter entwickelt sind als in den nördlichen Bereichen^{81, 102}. Auch bei weltweiter Betrachtung dokumentieren die Floren der höheren Breiten und die der südlichen Hemisphäre keine abrupten Aussterbe-Ereignisse zwischen den Pflanzenarten, jedoch eine graduelle Abnahme in der Diversität, die möglicherweise mit einem klimatischen Abkühlungsprozess in Verbindung gebracht werden kann^{11, 81, 82, 91}. Die Ursachen für das Aussterben an der Kreide-Paläogen-Grenze haben sich offensichtlich nur sehr schwach auf die Floren dieser Regionen ausgewirkt⁸³. Auch jüngst publizierte Daten aus Kanada zeigen allenfalls ein regionales Massensterben, jedoch kein Massenaussterben bei der Paläoflora^{61, 87}.

Gegenwärtig liegen demzufolge keine endgültigen Beweise vor, die ein Massenaussterben der Pflanzenwelt an der Kreide-Paläogen-Grenze stützen^{53, 54, 64, 102}. Diese Interpretation scheint durch experimentelle Beobachtungen bestätigt zu werden, wonach Pflanzen eine Periode der Dunkelheit und Abkühlung, ähnlich den Bedingungen nach einem extraterrestrischen Impakt, gut tolerieren können⁶⁸. Zwischen den Angiospermen – in der oberen Kreide gehören schon etwa 80 Prozent aller Pflanzen zu dieser Gruppe – konnte nur eine Aussterberate von 5–10 Prozent festgestellt werden. Dieser Sachverhalt führte zur Schlussfolgerung, dass das Muster des Florenwechsels an der Kreide-Paläogen-Grenze nicht unbedingt als Aussterbe-Ereignis zu werten ist. Zumindest genauso gut könnte ein Kli-

mawechsel mit zunehmendem saisonalem Klima dafür in Frage kommen³⁵.

Auch das Szenario eines katastrophalen Feuersturms, der nach dem extraterrestrischen Impakt weite Teile

der umliegenden Wälder heimgesucht und verbrannt haben soll, ließ bei genauerer Überprüfung Zweifel aufkommen (vgl. kontroverse Ansichten bei KRUGE ET AL.⁵¹ und JONES³⁸). Die sich zum

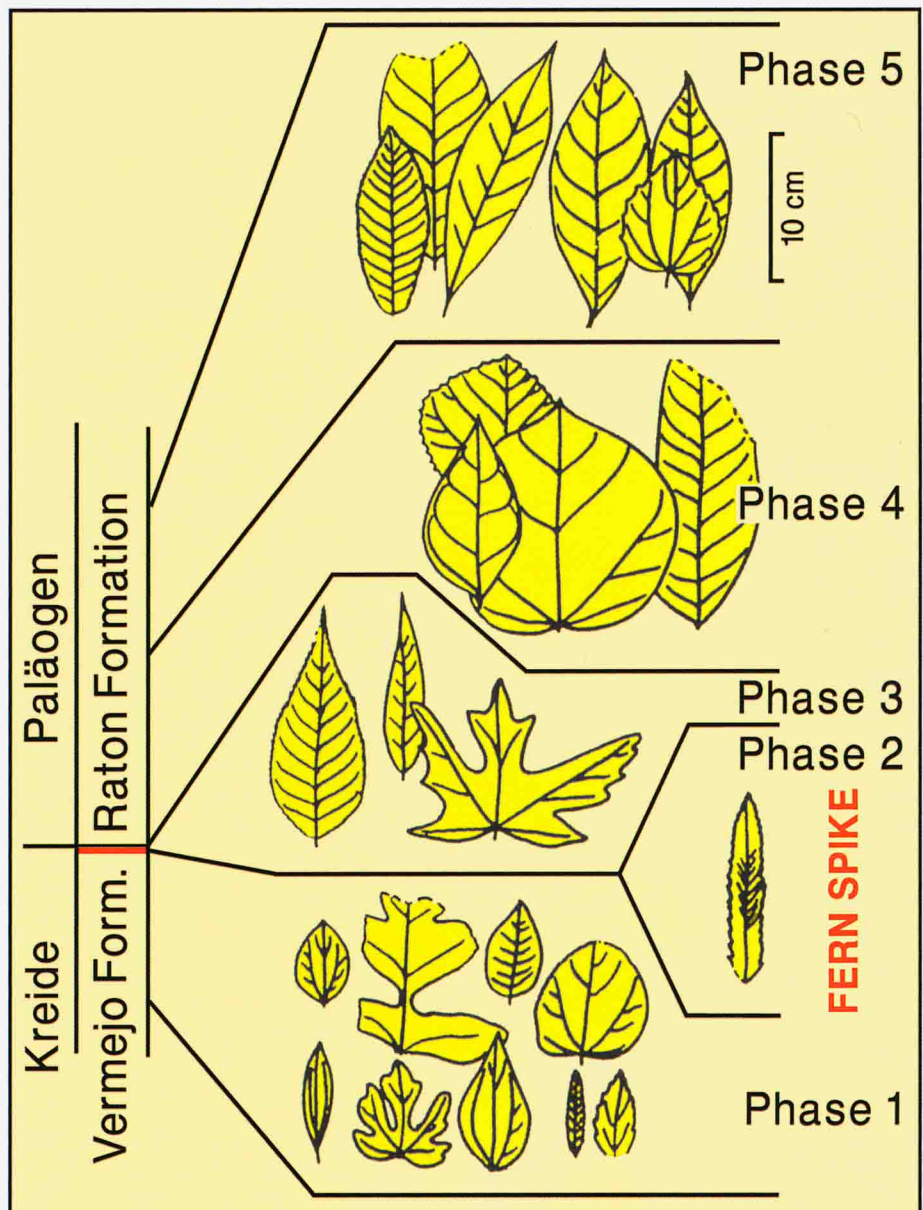


Abb. 14. Die wechselnden Blattfossilien-Gemeinschaften an der Kreide-Paläogen-Grenze des Vermejo-Raton Beckens von Nordamerika. Die Phase 2 bezeichnet den Zeitabschnitt des sogenannten „fern spike“ nach einem traumatischen Ereignis mit Blättern, Rhizom-Fragmenten, Kutilresten von Farnen und anderen krautigen Pflanzen.

Teil auf das Vorkommen von fossilen Holzkohlen (Fusit) stützende Hypothese erscheint nicht beweiskräftig, weil solche Reste (vgl. Abb. 11c) seit dem Devon von vielen Fundorten aus allen terrestrischen Ökosystemen fossil nachgewiesen werden konnten und fossile Holzkohlenreste lediglich als Indikator für regionale Wildfeuer aussagekräftig sind⁷⁷.

Die Entwicklung der Pflanzenwelt im Paläogen und Neogen

Die Angiospermen erreichen im Verlauf des Paläogen und des Neogen ein nie dagewesenes Ausmaß an Differenzierung (Abb. 15b), es resultieren hohe Raten der Artenbildung^{14, 64, 102}.

Offensichtlich führte das Aussterbe-Ereignis zu keiner tiefgreifenden Veränderung im Gesamtcharakter der Landflora, die durch Koevolution in vielfältigster Weise mit der Tierwelt, insbesondere den Insekten, Vögeln und Säugetieren, ökologisch verflochten waren.

Nie wieder hat auf der Erde ein so warmes Klima geherrscht wie im unteren Eozän. Zur Zeit dieses Klimaoptimums wuchsen in Mitteleuropa tropische und subtropische Wälder, die Palmen waren bis nach Grönland und Alaska verbreitet.

Der Nachweis für eine klimatische Abkühlung an der Grenze von Eozän-Oligozän ist durch den sukzessiven

Rückgang ganzrandiger Blattgestalten zu solchen mit gezähnten Blatträndern in den fossilen Blattfloraen dokumentiert.

Als bedeutender floristischer Entwicklungsschritt sei die Ausbreitung der Gräser genannt, die im Oberoligozän und Miozän ihr volles ökologisches Profil entwickeln konnten. Durch die evolutive Steigerung hin zu einem kontinuierlichen Wachstum der Graspflanzen und dem Mechanismus der Windbestäubung konnten auch weite offene Areale besiedelt werden. Im Neogen wurden die ökologischen Veränderungen stark von Klimawechseln bestimmt, letztendlich setzte sich die seit dem Eozän einhergehende Klimaverschlechterung fort.

In verheerender Weise wurde die Flora schließlich durch die Eiszeiten des Quartärs betroffen^{14, 16, 85}. In der nördlichen Hemisphäre wanderten vor den sich in gigantischer Größe aufbauenden Eisschilden die wärmeliebenden Pflanzen in südliche Regionen aus, nach dem partiellen Abschmelzen der Inlandeismassen in den Warmzeiten konnte sich die Flora die ehemals verlassenen Areale weitgehend wieder zurückerobern. Die Karpaten und die Alpen wirkten durch ihre geographische Lage bei den nord/süd- und süd/nördlichen Wanderungsbewegungen der Pflanzen jedoch wie ein Riegel; viele durch diese Ausgangslage stark behinderte Pflanzengruppen starben deswegen am Ende der Eiszeit aus oder konnten nicht mehr nach Mitteleuropa zurückkehren. Im Vergleich zu Nordamerika, wo die Gebirge in Nord-

Süd-Richtung orientiert sind und die migrierenden Pflanzen nach der Eiszeit relativ einfach wieder in ihre angestammten Habitate zurück gefunden haben, ist die Flora Mitteleuropas als artenarm zu bezeichnen.

In geologisch jüngster Zeit, seit Beginn des holozänen Klimaoptimums vor etwa 7 000 Jahren, hat die globale Waldfläche kontinuierlich abgenommen, wobei der Faktor der Entwicklung menschlicher Zivilisationen besonders für die dramatischen Verhältnisse der letzten 150 Jahre eine verhängnisvolle Rolle spielt. Der Mensch ist zur Bedrohung für viele Blütenpflanzen geworden, weil er sich im Verlauf seiner Entwicklung durch seine Ernährungsweise in große Abhängigkeit zu den Bedecktsamern begeben hat. Durch den Anbau von Hülsenfrüchten und Getreidegräsern in Monokulturen und der damit einhergehenden Vernichtung der sogenannten „Unkräuter“ sind viele Pflanzenarten ernsthaft bedroht. Zwar werden viele Blütenpflanzen in Gärten und Glashäusern zum Vergnügen des Menschen kultiviert, andererseits bedurfte es erst des mühsamen Weges zur Formulierung eines Natur- und Artenschutz-Gesetzes, um die rücksichtslose Vertreibung der Wildkräuter aus Wiesen, Äckern und dem Hochgebirge durch profitorientierte Interessen und Planungen zu zügeln.

Fazit

Warum spiegeln sich die biologischen Krisen der erdgeschichtlichen Vergangenheit so undeutlich in der Pflanzenwelt wider?

Nicht nur, dass die evolutionäre Fortentwicklung der Pflanzen „nach einem anderen Takt tanzt“⁸⁹, auch die Ursachen für die Massenaussterben in der Erdgeschichte führten im Pflanzenreich offensichtlich zu völlig anders gearteten Resultaten. Allerdings sind zum heutigen Zeitpunkt, mit Ausnahme des größten Massenaussterbens an der Perm-Trias-Grenze, die Konturen für weltumfassende Massenaussterben unter den Landpflanzen noch schemenhaft, zielgerichtete zukünftige Forschungen könnten hierbei jedoch schnell zu anderen Erkenntnissen führen.

Abgesehen von der größten ökologischen Katastrophe an der Perm-Trias-Grenze stimmen die Phasen hoher Aussterberaten bei den Pflanzen zeitlich nicht mit den Massenaussterbe-Ereignissen der marinen Invertebraten und der terrestrischen Wirbeltiere überein^{9, 17, 49, 64, 89}. Nach bisherigen Abschätzungen ist die Geschichte der Tracheophyten (Gefäßpflanzen) durch neun Episoden des intensiven Arten-todes gekennzeichnet (Abb. 15a). Doch nur zwei dieser neun Aussterbe-Ereignisse – keinesfalls einhergehend mit dem Erlöschen höherklassiger Pflanzengruppen – stimmen möglicherweise mit zwei kleineren Massenaussterben terrestrischer Wirbeltiere überein⁶⁴. Des Weiteren ist die Intensität

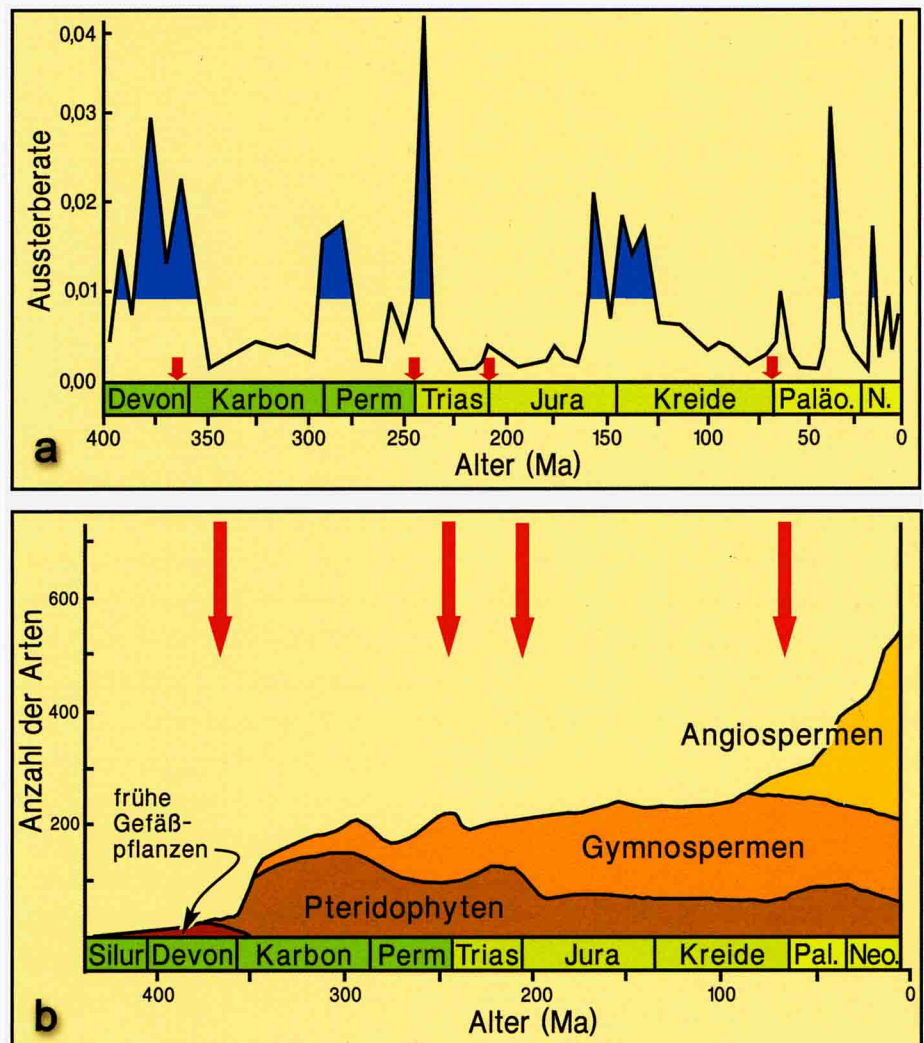


Abb. 15. Die Aussterberaten der Landpflanzen.

a: Die Aussterberaten errechnete sich aus der Anzahl der verschwundenen Arten gegenüber den vorhandenen Arten in der jeweiligen geologischen Periode. Zeiten außergewöhnlich hoher Aussterberaten (dargestellt durch blaue Flächen) stimmen nicht generell mit den größeren oder kleineren Massenaussterbe-Ereignissen des Tierreiches überein. Vier der fünf großen Massenaussterbe-Ereignisse des Phanerozoikums sind durch rote Pfeile markiert.

b: Die Diversität der Gefäßpflanzen der letzten 440 Millionen Jahre. Zusätzlich wurden vier der fünf großen Massenaussterbe-Ereignisse des Phanerozoikums eingetragen (rote Pfeile). Die terrestrischen Floren sind im Laufe ihrer gesamten Geschichte – mit Ausnahme der Perm-Trias-Krise – weitgehend immun gegenüber den Ursachen der biotischen Massenuntergänge gewesen.

des Arten-Aussterbens im Fortgang der Erdgeschichte zwischen Pteridophyten, Gymnospermen und Angiospermen nicht gleichförmig ausgebildet. Die Pteridophyten tendierten zu höheren Aussterberaten während des frühen Paläozoikums, wohingegen die Gymnospermen die Hauptlast des Aussterbens während des Mesozoikums und des Känozoikums trugen (Abb. 15b). Trotz der fünf Massenaussterben nahm die Artenvielfalt in der Erdgeschichte bis in das Quartär zu. Weil

sich die Landpflanzen anscheinend wenig berührt von den Massenuntergängen des Tierreiches fortentwickelten, scheint es wahrscheinlich, dass entweder die unmittelbare Ursache der biotischen Krisen oder der Modus der Reaktion darauf anders war als bei marinen oder terrestrisch lebenden Tieren.

Die Gründe für den bislang noch fehlenden augenfälligen Nachweis großer Massenuntergänge in der fossilen Überlieferung des Pflanzenreiches sind möglicherweise eng verknüpft mit

Reaktionsmustern, die es Pflanzen ermöglichen, einer größeren Beanspruchung durch Umweltstress zu widerstehen. Dabei eingeschlossen sind die Mechanismen des Welkens der Blätter, des Absterbens ganzer oberirdischer Achsensysteme oder das Abwerfen der Belaubung während solcher Beanspruchungen, etwa bei Trockenheit oder bei zu hohen oder zu niedrigen Temperaturen. Selbst beim Absterben ganzer Pflanzen können die subterranean Achsen, die Rhizome, bei manchen Pflanzen lebensfähig bleiben. Zu nennen sind hier auch spezialisierte Fortpflanzungseinheiten der Pflanzen, beispielsweise im Boden deponierte Samen oder Früchte, die über längere Zeiträume hinweg – gleichsam in einem Schlafzustand – ihre Keimfähigkeit erhalten können¹².

Viele Pflanzen haben die Kraft, bei negativen Lebensraumveränderungen zu migrieren. Pollen, Sporen und Samen können durch Wind, Wasser und Interaktion mit der Tierwelt großflächig und rasch verbreitet werden. Auch Mosaikrevolution – die Umwandlung einzelner Organe mit unterschiedlicher Geschwindigkeit und zu unterschiedlichen Zeiten – ist bei den Pflanzen ein außerordentlich effektives Werkzeug zur Bewältigung von Umweltstress. Trotz der Veränderung eines Pflanzenorgans, z. B. der Beblätterung, bleiben die übrigen genetischen Ressourcen der Pflanze unverändert und geschützt. Andere Anpassungen für ein Überstehen biologischer Krisen beinhalten die Fähigkeit zur freien Hybridisation (In-

dividuen, die aus einer Kreuzung artverschiedener Eltern hervorgehen), zur Polyploidie und die zur asexuellen Vermehrung^{89, 90, 102}.

Durch Polyploidie, eine spezielle Form der Genom-Mutation mit einer Vervielfältigung der Chromosomenzahl, können bei den Blütenpflanzen reproduktiv isolierte neue Biospezies entstehen. Weil schätzungsweise etwa 30–40% aller heutigen Angiospermen polyploid sind, war mit Sicherheit im Verlauf der Phylogenese der Samenpflanzen die Erhöhung der Chromosomenzahl eine wesentliche Triebfeder⁵². Viele der oben dargelegten den Pflanzen innewohnenden Wirkungsweisen sind höchstwahrscheinlich verantwortlich dafür, dass so viele lebende Fossilien – z. B. Brachsenkräuter, Schachtelhalme, Mammut- und ostasiatischer Ginkgobaum – noch in unserer heutigen Flora vorkommen.

Globale Katastrophen waren schon immer integraler Bestandteil der Evolution der Organismen^{63, 85}. Ein überraschendes Ergebnis der noch jungen Erforschung der epochalen Massenergüsse der Erdgeschichte ist der Nachweis der großen Widerstandsfähigkeit und Plastizität der höheren Pflanzen, allerdings sind die Mechanismen der Erholungsphasen sowie die evolutionsbiologischen Folgerscheinungen nach den Zusammenbrüchen terrestrischer Ökosysteme bislang noch nicht hinreichend ergründet²³. Problematisch bei der Erforschung der Massenaussterben war und ist immer noch die Prospektion vertrauenswürdiger

geologischer Grenzprofile, in denen in lückenloser Abfolge das zeitliche Vor- und Nachher der jeweiligen Massenaussterbe-Ereignisse fossil erhalten geblieben ist. Eine Verbesserung dieser Ausgangssituation durch intensivierte geologische Basisarbeit wird uns in der Zukunft die vielfältigen Phänomene der weltweiten biotischen Krisen noch besser verstehen lassen.

DANKSAGUNG

Für die Ausleihe von Exponaten danke ich Dr. Eckard Amelingmeier (Mineralogisches Museum der Universität Würzburg), ebenso Dr. Rainer Wolf (Biozentrum der Universität Würzburg) für die Anfertigung einiger REM-Aufnahmen. Weiterhin sei für die Bereitstellung von Bildmaterial Dr. Léa Grauvogel-Stamm (Ecole et observatoire des sciences de la Terre (EOST), Université Louis Pasteur, Strasbourg), Prof. Dr. Hans Kerp (Forschungsstelle für Paläobotanik, Universität Münster), Frau Evelyn Kustatscher und Prof. Dr. Carmen Loriga Broglio (Dipartimento di Scienze Geologiche e Paleontologica, Università di Ferrara), Dr. Cindy V. Looy und Dr. Johanna H.A. van Konijnenburg-van Cittert (Laboratorium voor Palaeobotanie en Palynologie, Universiteit Utrecht), Dr. Barbara Mohr (Museum für Naturkunde, Institut für Paläontologie, Humboldt-Universität, Berlin), Herrn Stefan Schmeißner (Kulmbach), Herrn Hans Steur (Ellecom, Niederlande) und Prof. Dr. Harald Strauss (Geologisch-Paläontologisches Institut, Universität Münster) sehr herzlich gedankt.

- 75 SCHEUCHZER, J.J. (1731-1735): *Physica Sacra* oder beheiligte Natur-Wissenschaft derer in Heil. Schrift vorkommenden Natürlichen Sachen Deutlich erklärt und bewahrt.- 4 Bd., 2001 S., Ulm (Wagnersche Druckerei).
- 76 SCHINDEWOLF, O.H. (1950): *Grundfragen der Paläontologie*.- 506 S., Stuttgart (Schweizerbart).
- 77 SEPKOSKI, JR. J.J. (1997): Biodiversity: past, present, and future.- *J. of Paleontology* 71(4): 533-539, Tulsa.
- 78 SIMPSON, G.G. (1944): *Tempo and mode in evolution*.- 237 pp., New York (Columbia University Press).
- 79 SIMPSON, S. (2002): Die Suche nach Asteroiden auf Kollisionskurs.- *Spektrum der Wissenschaft* 2002 (7): 66, Heidelberg.
- 80 SODEN, W.V. (1988): *Das Gilgamesch-Epos. Übersetzt und mit Anmerkungen versehen von Albert Schott*.- Stuttgart (Verl. Ph. Reclam jun.).
- 81 STANLEY, S.M. (1979): *Macroevolution: Pattern and Process*.- XI + 332 pp., San Francisco (W.H. Freeman & Co.)
- 82 STANLEY, S.M. (1983): *Der neue Fahrplan der Evolution. Fossilien, Gene und der Ursprung der Arten*.- 252 S., München (Harnack).
- 83 STANLEY, S.M. (1988): *Krisen in der Evolution. Artensterben in der Erdgeschichte*.- 248 S., Heidelberg (Spektrum).
- 84 STENO, N. (1669): *Nicolai Stenonis de solido intra solidum naturaliter contento dissertationis prodromus*.- 78 S., Florentinae (deutsche Übersetzung „Vorläufige Mitteilung über Festes, das in Festem auf natürliche Weise eingeschlossen ist“ durch K. Mieleitner in Ostwald's Klassikern der exakten Wissenschaften, 131 S., Frankfurt/M. 1967.)
- 85 TOLLMANN, A. & TOLLMANN, E. (1993): *Und die Sintflut gab es doch. Vom Mythos zur historischen Wahrheit*.- 560 S., München (Droemer/Knaur).
- 86 VELIKOVSKI, I. (1978): *Welten im Zusammenstoß*.- 388 S., Frankfurt/M. (Umschau-Verl.), Originalausgabe 1950.
- 87 WAGENBRETH, O. (1999): *Geschichte der Geologie in Deutschland*.- 256 S., Stuttgart (Enke).
- 88 WALLISER, O.H. (Ed.) (1995): *Global events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic*.- VIII+333 pp., Berlin, Heidelberg, New York (Springer).
- 89 WHISTON, W. (1713). *Nova Telluris Theoria*. (Neue Betrachtung der Erde).- Frankfurt/M. (Ludwigen). Englische Erstausgabe 1696.
- 90 WILSON, E.O. (2002): *The future of life*.- 244 pp., London (Little & Brown).
- 91 WOODWARD, J. (1695): *An Essay towards a Natural History of the Earth, and Terrestrial Bodies*.- London.
- 92 ZI-KUI ZHAO ET AL. (2002) : A possible causal relationship between extinctions of dinosaurs and K/T iridium enrichment in the Nanxiong Basin, South China : evidence from dinosaur eggshells.- *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 178: 1-17, Amsterdam.
- 93 ZITTEL, K.A. v. (1899): *Geschichte der Geologie und Paläontologie bis Ende des 19. Jahrhunderts*.- XI+868 S., München/Leipzig (R. Oldenbourg).
- 6 ASH, S. (1986): Fossil plants and the Triassic-Jurassic boundary.- S. 21-30; In: Padian, K. (Hrsg.): *The beginning of the age of dinosaurs*.- (Cambridge University Press), Cambridge.
- 7 BATEMAN, R.M., CRANE, P.R., DiMICHELLE, W.A., KENRICK, P.R., ROWE, N.P., SPECK, T. & STEIN, W.E. (1998): Early evolution of land plants: phylogeny, physiology, and ecology of the primary terrestrial radiation.- *Annual Rev. Ecol. Syst.*, 29: 263-292.
- 8 BECKER, L., POREDÁ, R.J., HUNT, A.G., BUNCH, T.E. & RAMPINO, M. (2001): Impact event at the Permian-Triassic boundary: Evidence from extra-terrestrial noble gases in fullerenes.- *Science*, 291: 1530-1533; Washington.
- 9 BOULTER, M.C. (1997): *Plant macroevolution through the Phanerozoic*.- *Geology Today*, May-June 1997: 102-106; London.
- 10 BOULTER, M.C., SPICER, R.A. & THOMAS, B.A. (1988): Patterns of plant extinction from some palaeobotanical evidence.- In: Larwood, G.P. (Hrsg.): *Extinction and survival in the fossil record*.- S. 1-36; (Clarendon Press), Oxford.
- 11 BRIGGS, J.C. (1995): *Global biogeography*.- 452 S., (Elsevier), Amsterdam.
- 12 BEWLY, J.D., & BLACK, M. (1994): *Seeds: Physiology of development and germination*.- 445 S.; 2. Auflage, (Plenum Press), New York.
- 13 CLEAL, C.J. & THOMAS, B.A. (1999): *Plant fossils - The history of land vegetation*.- 188 S.; (Boydell Press), Woodbridge.
- 14 COLLINSON, M.E. (2001): The rise of modern land plants.- S. 112-115; In: Briggs, D.E.G. & Crowther, P.R. (Hrsg.): *Palaeobiology II*.- (Blackwells Science), Oxford.
- 15 COURTILLOT, V. (1999): *Das Sterben der Saurier*.- 136 S.; (Enke, G. Thieme), Stuttgart.
- 16 COWLING, S.A. (2001): Plant carbon balance, evolutionary innovation and extinction in land plants.- *Global Change Biology*, 7: 231-239; London.
- 17 CRANE, P.R. (1989): Pattern of evolution and extinction in vascular plants.- S. 153-187; In: Allen, K. & Briggs, D. (Hrsg.): *Evolution and the fossil record*.- (Belhaven Press), London.

Beitrag Kelber

- 1 ACHILLES, H. (1981): Die rätsiche und liassische Mikroflora Frankens.- *Palaeontographica* (B), 179: 1-86, Stuttgart.
- 2 ALGEO, T.J., SCHECKLER, S.E. & MAYNARD, J.B. (2001): Effects of the Middle to Late Devonian spread of vascular land plants on weathering regimes, marine biota, and global climate.- S. 213-236; In: Gensel, P.G. & Edwards, D. (Hrsg.): *Plants invade the Land. Evolutionary and environmental perspectives*.- (Columbia University Press), New York.
- 3 ANDERSON, J.M. & ANDERSON, H.M. (1997): Why not look for proangiosperms in the Molteno Formation?- *Proc. 4th. Europ. Palaeobot. Palynol. Conf. Heerlen 1994 (EPPC)*; *Meded. Ned. Inst. Toegepaste Geowetenschappen TNO*, 58: 73-80.
- 4 ANDERSON, J.M., ANDERSON, H.M., ARCHANGELSKY, S., BAMFORD, M., CHANDRA, S., DETTMANN, M. HILL, R., McLOUGHLIN, S. & RÖSLER, O. (1999): Patterns of Gondwana plant colonisation and diversification.- *Journal of African Earth Sciences*, 28: 145-167; Amsterdam.
- 5 ARCHANGELSKY, S. (1996): Aspects of Gondwana paleobotany: gymnosperms of the Paleozoic-Mesozoic transition.- *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 90: 287-302; Amsterdam.

- 18 DiMICHELLE, W.A. & HOOK, R.W. (1992): Paleozoic Terrestrial Ecosystems.- S. 206-325; In: Behrensmeyer, A.K., Damuth, J.D. DiMichelle, W.A., Potts, R., Sues, H.-D. & Wing, S.L. (Hrsg.): Terrestrial ecosystems through time.- (University of Chicago Press), Chicago, London.
- 19 EDWARDS, D. (1999): Origins of plant architecture: adapting to life in a brave new world.- S. 3-21; In: Kurmann, M.H. & Hemsley, A.R. (Hrsg.): The evolution of plant architecture.- (Royal Botanic Gardens), Kew.
- 20 EDWARDS, D., & WELLMAN, C. (2001): Embryophytes on land: The Ordovician to Lochkovian (Lower Devonian) record.- S. 2-28; In: Gensel, P.G. & Edwards, D. (Hrsg.): Plants invade the Land. Evolutionary and environmental perspectives.- (Columbia University Press), New York.
- 21 ERWIN, D.H. (1996): The mother of mass extinctions.- Scientific American, July 1996: 56-62.
- 22 ERWIN, D.H. (1998): The end and the beginning: recoveries from mass extinctions.-Trends Ecol. Evol., 13: 344-349; Amsterdam.
- 23 ERWIN, D.H. (2001): Lessons from the past: Biotic recoveries from mass extinctions.- Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A., 98: 5399-5403; Washington.
- 24 FOWELL, S.J., CORNET, B. & OLSEN, P.E. (1994): Geologically rapid Late Triassic extinctions; palynological evidence from the Newark Supergroup.- S. 197-206; In: Klein, G.D. (Hrsg.): Pangaea; paleoclimate, tectonics, and sedimentation during accretion, zenith and breakup of a supercontinent.- (Geol. Soc. of America), Boulder.
- 25 FUCHS, G., GRAUVOGEL-STAMM, L. & MADER, D. (1991): Une remarquable flora a *Pleuromeia* et *Anomopteris* in situ du Buntsandstein moyen (Trias inferieur) de l'Eifel (R. F. Allemagne). Morphologie, paleoecologie et paleogeographie.- Palaeontographica, B 222: 89-120; Stuttgart.
- 26 GALL, J.-C., GRAUVOGEL-STAMM, L., NEL, A. & PAPIER, F. (1998): La crise biologique du Permien et la renaissance triasque.- C. R. Acad. Sci., 326: 1-12; Paris.
- 27 GEYER, G. (2002): Geologie von Unterfranken und angrenzenden Regionen.- 588 S.; In: Busche, D. (Hrsg.): Fränkische Landschaft: Arbeiten zur Geographie von Franken, Bd. 2. (Klett-Perthes), Gotha, Stuttgart.
- 28 GOTHAN, W. (1914): Die unterliassische (rhätische) Flora der Umgegend von Nürnberg.- Abh., Naturhist. Ges. Nürnberg, 19: 89-186, Nürnberg.
- 29 GOTHAN, W. (1935): Die Unterscheidung der Lias- und Rhätflora.- Zt. dt. geol. Ges., 87: 692-695; Berlin.
- 30 GRAUVOGEL-STAMM, L. (1978): La flore du Gres a Voltzia (Buntsandstein Supérieur) des Vosges du Nord (France). Morphologie, Anatomie, interpretations phylogénique et paléogéographique.- Mem. Sci. Geol., Université Louis Pasteur de Strasbourg Inst. Geol.; 50: 1-225; Strasbourg.
- 31 GRAUVOGEL-STAMM, L. (1999): *Pleuromeia sternbergii* (Münster) Corda, eine charakteristische Pflanze des deutschen Buntsandsteins.- S. 271-282; In: Hauschke, N. & Wilde, V. (Hrsg.): Trias - Eine ganz andere Welt.- (F. Pfeil), München.
- 32 GRAUVOGEL-STAMM, L. & LUGARDON, B. (2001): The Triassic lycopsids *Pleuromeia* and *Annalepis*: Relationships, evolution and origin.- American Fern Journal, 91: 115-149.
- 33 HALLAM, A. & WIGNALL, P.B. (1997): Mass extinctions and their aftermath.- 320 S.; Oxford University Press, Oxford.
- 34 HALLAM, A. & WIGNALL, P.B. (1999): Mass extinctions and sea-level changes.- Earth-Science Reviews, 48: 219-250; Amsterdam.
- 35 HALSTEAD, L.B. (1990): Cretaceous-Tertiary (Terrestrial).- S. 203-205; In: Briggs, D.E.G. & Crowther, P.R. (Hrsg.): Palaeobiology: a synthesis.- (Blackwell), Oxford.
- 36 HEUNISCH, C. (1999): Die Bedeutung der Palynologie für Biostratigraphie und Fazies in der Germanischen Trias.- S. 207-220; In: Hauschke, N. & Wilde, V. (Hrsg.): Trias - Eine ganz andere Welt.- (F. Pfeil), München.
- 37 JACOBS, B.F., KINGSTON, J.D. & JACOBS, L.L. (1999): The origin of grass dominated ecosystems.- Annals of the Missouri Botanical Garden, 86: 590-644; St. Louis.
- 38 JONES, T.P. (1996): Comment on „Fossil charcoal in Cretaceous-Tertiary boundary strata: Evidence for catastrophic firestorm and megawave“ by M.A. Kruege, B.A. Stankiewicz, J.C. Crelling, A. Montanari, and D.F. Bensley.- Geochimica et Cosmochimica Acta, 60: 719-720; Amsterdam.
- 39 KELBER, K.-P. (1998): Phytostatigraphische Aspekte der Makroflora des süddeutschen Keupers.- Documenta naturae, 117: 89-115; München.
- 40 KELBER, K.-P. (1999): Der Nachweis von Paläo-Wildfeuer durch fossile Holzkohlen aus dem süddeutschen Keuper.- Abstract, 69. Jahrestagung der Paläontologischen Gesellschaft in Zürich vom 20.9.-26.9.1999; Terra Nostra, 99/8: 41; Zürich.
- 41 KELBER, K.-P. (2000): Paläobotanisch-geologische Exkursion in die Obere Trias Frankens.- 70. Jahrestagung Paläont. Ges., Coburg 2000; Terra Nostra, 00/4: 120-142; Berlin.
- 42 KELBER, K.-P. & HANSCH, W. (1995): Keuperpflanzen. Die Enträtselung einer über 200 Millionen Jahre alten Flora.- museo, 11: 1-157, Heilbronn.
- 43 KELBER, K.-P. & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J.H.A. (1997): A new Rhaethian Flora from the neighbourhood of Coburg (Germany) - preliminary results.- Proceedings 4th. Europ. Palaeobot. Palynol. Conf. Heerlen 1994 (EPPC); Meded. Ned. Inst. Toegepaste Geowetenschappen TNO, 58: 105-113.
- 44 KELBER, K.-P. & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J.H.A. (1998): *Equisetites arenaceus* from the Upper Triassic of Germany with evidence for reproductive strategies.- Rev. Palaeobot. Palynol. 100: 1-26; Amsterdam.
- 45 KENRICK, P. & CRANE, P.R. (1997): The origin and early evolution of plants on land.- Nature, 389: 33-39; London.
- 46 KERP, H. (1996a): Post-Variscan late Palaeozoic Northern Hemisphere gymnosperms: the onset to the Mesozoic.- Rev. Palaeobot. Palynol., 90: 263-285; Amsterdam.
- 47 KERP, H. (1996b): Der Wandel der Wälder im Laufe des Erdaltertums.- Natur und Museum, 126 (12): 421-430; Frankfurt am Main.
- 48 KERP, H., BROUTIN, J., LAUSBERG, S. & AASSOUMI, H. (2001): Discovery of Latest Carboniferous-Early Permian radially symmetrical peltaspermeaceous megasporophylls from Europe and North Africa.- C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la planetes, 332: 513-519; Paris.

- 49 KNOLL, A.H. (1984): Patterns of extinction in the fossil record of vascular plants.- S. 21-68; In: Nitecki, M.H. (Hrsg.): Extinctions.- (University of Chicago Press), Chicago.
- 50 KOZUR, H.W. (1998): Some aspects of the Permian-Triassic boundary (PTB) and of the possible causes for the biotic crisis around this boundary.- *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.*, 143: 227-272. Amsterdam.
- 51 KRUGE, M.A., STANKIEWICZ, B.A., CRELLING, J.C., MONTANARI, A. AND BENSLEY, D.F. (1994): Fossil charcoal in Cretaceous-Tertiary boundary strata: Evidence for catastrophic firestorm and megawave.- *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 58: 1393-1397; Amsterdam.
- 52 KUTSCHERA, U. (2001): *Evolutionsbiologie - Eine allgemeine Einführung*.- 273 S.; (Parey) Berlin.
- 53 LIDGARD, S. & CRANE, P.R. (1988): Quantitative analyses of the early angiosperm radiation.- *Nature*, 331: 344-346; London.
- 54 LIDGARD, S. & CRANE, P.R. (1990): Angiosperm diversification and Cretaceous floristic trends: a comparison of palynofloras and leaf macrofloras.- *Paleobiology*, 16: 77-93.
- 55 LOOY, C.V. (2000): The Permian-Triassic biotic crisis: Collapse and recovery of terrestrial ecosystems.- 113 S.; LPP Contribution Series, (LPP Foundation), 13, Utrecht.
- 56 LOOY, C.V., BRUGMAN, W.A., DILCHER, D.L. & VISSCHER, H. (1999): The delayed resurgence of equatorial forests after the Permian-Triassic ecological crises.- *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 96: 13857-13862.
- 57 LOOY, C.V., TWITCHED, R.J., DILCHER, D.L., VAN KONINENBURG-VAN CITTERT, J.H.A. & VISSCHER, H. (2001): Life in the end-Permian dead zone.- *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 98: 7879-7883.
- 58 LOVELOCK, J. (2000): *Gaia: A new look at life on Earth*.- 178 S.; 3. Aufl., (Oxford University Press), Oxford.
- 59 McELWAIN, J. (2001): Fossil floral dynamics and environmental change across the Triassic-Jurassic mass extinction boundary.- (Abstract); *PaleoBios*, 21(2 Suppl.2): 91; North American Paleontological Convention 2001, (NAPC); (University of California) Berkeley.
- 60 McELWAIN, J., BEERLING, D.J. & WOODWARD, F.I. (1999): Fossil plants and global warming at the Triassic-Jurassic boundary.- *Science*, 285: 1386-1390; Washington.
- 61 McIVER, E.E. (1999): Paleobotanical evidence for ecosystem disruption at the Cretaceous-Tertiary boundary from Wood Mountain, Saskatchewan, Canada.- *Can. J. Earth Sci.*, 36: 775-789.
- 62 MOHR, B.A.R. & FRIIS, E.M. (2000): Early angiosperms from the lower Cretaceous Crato Formation (Brazil), a preliminary report.- *Int. J. Plant Sci.*, 161 (6 Suppl.): S155-S167; Chicago.
- 63 MOSBRUGGER, V. (2001): *Natürliche Katastrophen aus evolutionsbiologischer Sicht*.- S. 57-76; In: Becker, H.D. & Domres, B. (Hrsg.): *Katastrophe - Trauma oder Erneuerung?* (Attempto Verlag), Tübingen.
- 64 NIKLAS, K.J. (1997): *The evolutionary biology of plants*.- 449 S.; (University of Chicago Press), Chicago.
- 65 OLSEN, P.E., KENT, D.V., SUES, H.-D., KOEBERL, C., HUBER, H., MONTANARI, A., RAINFORTH, E.C., FOWELL, S.J., SZAJNA, M.J. & HARTLINE, B.W. (2002): Ascent of dinosaur linked to an iridium anomaly at the Triassic-Jurassic boundary.- *Science*, 296: 1305-1307; London.
- 66 POORT, R.J., CLEMENT-WESTERHOF, J.A., LOOY, C.V. & VISSCHER, H. (1997): Aspects of Permian palaeobotany and palynology. XVII. Conifer extinction in Europe at the Permian-Triassic junction: Morphology, ultrastructure and geographic/stratigraphic distribution of *Nuskoisporites dulhuntyi* (prepollen of *Ortiseia*, Walchiaceae).- *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 97: 9-39; Amsterdam.
- 67 POTONIÉ, H. & GOTHAN, W. (1921): *Lehrbuch der Paläobotanik*.- 537 S.; 2. Auflage, (Borntraeger), Berlin.
- 68 READ, J. & FRANCIS, J.E. (1992): Responses of the Southern Hemisphere tree species to a prolonged dark period and their implications for high latitude Cretaceous and Tertiary floras.- *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 99: 271-290; Amsterdam.
- 69 REES, P.M., MCGOWAN, A.J. & ZIEGLER, A.M. (2000a): Patterns of global plant diversity, geography and climate in the Permian and Triassic.- Abstract, Summit 2000, 2000 GSA Annual Meeting, Reno, Nevada; The Geological Society of America (GSA). vgl. <http://rock.geosociety.org/absindex/annual/2000/51161.htm>
- 70 REES, P.M., ZIEGLER, A.M. & VALDES, P.J. (2000b): Jurassic phytogeography and climates: new data and model comparisons.- S. 297-318; In: Huber, F.M., MacLeod, K.G. & Wing, S.L. (Hrsg.): *Warm climates in Earth history*.- (Cambridge University Press), Cambridge.
- 71 RETALLACK, G.J. (1995): Permian-Triassic life crisis on land.- *Science*, 267:77-80; Washington.
- 72 RETALLACK, G.J. (1997): Earliest Triassic origin of Isoetes and quillwort adaptive radiation.- *J. of Paleont.*, 71: 500-521.
- 73 RETALLACK, G.J., VEEVERS, J.J. & MORANTE, R. (1996): Global coal gap between Permian-Triassic extinction and Middle Triassic recovery of peat-forming plants.- *GSA Bulletin*, 108: 195-207.
- 74 RIEGEL, W. (2001): *Phytoplankton development during the Late Palaeozoic*.- (Kolloquium im DFG-Schwerpunktprogramm Evolution des Systems Erde während des Jüngeren Paläozoikums im Spiegel der Sediment-Geochemie), Terra Nostra, 2001/4: 66-72; Berlin.
- 75 ROTHWELL, G.W., GRAUVOGEL-STAMM, L. & MAPES, G. (2000): An herbaceous fossil conifer: Gymnospermous ruderals in the evolution of Mesozoic vegetation.- *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, 156: 139-145; Amsterdam.
- 76 SAITO, T., YAMANOI, T. & KAIHO, K. (1986): End-Cretaceous devastation of terrestrial flora in the boreal Far East.- *Nature*, 323: 253-255; London.
- 77 SCOTT, A.C. (2000): The Pre-Quaternary history of fire.- *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 164: 297-345; Amsterdam.
- 78 SCHWEITZER, H.-J. (1978): *Die rätio-jurassischen Floren des Iran und Afghanistans. 5. Todites princeps, Thaumatopteris brauniana und Phlebopteris polypodioides*.- *Palaeontographica*, B, 168: 17-60; Stuttgart.

- 79 SIMMS, M.J., RUFFEL, A.H. & JOHNSON, A.I.A. (1994): Biotic and climatic changes in the Carnian (Triassic) of Europe and adjacent areas.- S. 352-365; In: Fraser, N.C. & Sues, H.-D. (Hrsg.): In the shadow of the dinosaurs.- (Cambridge University Press), Cambridge.
- 80 SMIT, J., & VAN DER KAARS S. (1984): Terminal Cretaceous extinctions in the Hell Creek Area, Montana: compatible with catastrophic extinction.- Science, 223: 1177-1179; London.
- 81 SPICER, R.A. (1989): Plants at the K/T boundary.- Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, 325: 291-305; London.
- 82 SPICER, R.A. (1990): Reconstructing high latitude Cretaceous vegetation and climate: Arctic and Antarctic compared.- S. 27-36; In: Taylor, T.N. & Taylor, E.L. (Hrsg.): Antarctic paleobiology: its role in reconstructing Gondwana.- (Springer Verlag), New York.
- 83 SPICER, R.A. & PARRISH, J.M. (1990): Late Cretaceous-Early Tertiary palaeoclimates of northern high latitudes: a quantitative view.- J. Geol. Soc. London, 147: 329-341; London.
- 84 SPRAY, J.G., KELLEY, S.P. & ROWLEY, D.B. (1998): Evidence for a late Triassic multiple impact event on Earth.- Nature, 392: 171-173.
- 85 STANLEY, S.M. (1998): Wendemarken des Lebens: Eine Zeitreise durch die Krisen der Evolution.- 245 S.; (Spektrum), Heidelberg, Berlin.
- 86 STEINER, M.B., ESHET, Y., RAMPINO, M.R. & SCHWINDT, D.M. (2001): Simultaneous Permo-Triassic boundary marine and terrestrial mass extinctions: The global fungal spike discovered in the Karoo Supergroup (South Africa).- Abstract; Geological Society of America (GSA), Jahrestagung, Boston, 5.-8. November 2001.
- 87 SWEET, A.R., BRAMAN, D.R. & LERBEKMO, J.F. (1999): Sequential palynological changes across the composite Cretaceous-Tertiary (K-T) boundary claystone and contiguous strata, western Canada and Montana, USA.- Can. J. Earth Sci., 36: 7743-7768.
- 88 TSCHUDY, R.H. & TSCHUDY, B.D. (1986): Extinction and survival of plant life following the Cretaceous/Tertiary boundary event, Western Interior, North America.- Geology, 14: 667-670.
- 89 TRAVERSE, A. (1988): Plant evolution dances to a different beat.- Hist. Biol., 1:277-301; Chur, London.
- 90 TRAVERSE, A. (1990): Plant evolution in relation to world crises and apparent resilience of Kingdom Plantae.- Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol., 82: 203-211; Amsterdam.
- 91 TRUSWELL, E.M. (1990): Cretaceous and Tertiary vegetation of Antarctica: a palynological perspective.- S. 71-88; In: Taylor, T.N. & Taylor, E.L. (Hrsg.): Antarctic paleobiology: its role in reconstructing Gondwana.- (Springer Verlag), New York.
- 92 UPCHURCH, G.R. (1989): Terrestrial environmental changes and extinction patterns at the Cretaceous-Tertiary boundary, North America.- In: Donovan, S.K. (Hrsg.): Mass extinctions: Processes and evidence.- S. 195-216; (Belhaven Press), London.
- 93 UPCHURCH, G.R. & WOLFE, J.A. (1987): Mid-Cretaceous to early Tertiary vegetation and climate: evidence from fossil leaves and woods.- S. 75-105; In: Friis, E.M., Chaloner, W.G. & Crane, P.R. (Hrsg.): The origins of angiosperms and their biological consequences.- (Cambridge University Press), Cambridge.
- 94 VAJDA, V., RAINE, J.I. & HOLLIS, C.J. (2001): Indication of global deforestation at the Cretaceous-Tertiary boundary by New Zealand fern spike.- Science, 294: 1700-1702; Washington.
- 95 VIDAL, G. & KNOLL, A.H. (1982): Radiations and extinctions of plankton in the late Proterozoic and early Cambrian.- Nature, 297: 57-60; London.
- 96 VISSCHER, H. & BRUGMAN, W.A. (1981): Ranges of selected palynomorphs in the alpine Triassic of Europe.- Rev. Palaeobot. Palynol., 34: 115-128; Amsterdam.
- 97 VISSCHER, H., BRINKHUIS, H., DILCHER, D.L., ELSIK, W.C., ESHET, Y., LOOY, C.V., RAMPINO, M.R. & TRAVERSE, A. (1996): The terminal Paleozoic fungal event: Evidence of terrestrial ecosystem destabilization and collapse.- Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A., 93: 2155-2158.
- 98 WANG, ZI-QIANG (1996): Past global floristic changes: The Permian great Eurasian floral interchange.- Palaeontology, 39: 189-217.
- 99 WANG, ZI-QIANG (2000): Vegetation declination on the eve of the P-T event in North China and plant survival strategies: An example of Upper Permian refugium in Northwestern Shanxi, China.- Acta Palaeontologica Sinica, 39 (Sup.): 127-153.
- 100 WANG, ZI-QIANG & CHEN, AN-SHU (2001): Traces of arborescent lycopsids and dieback of the forest vegetation in relation to the terminal Permian mass extinction in North China.- Rev. Palaeobot. Palynol., 117: 217-243; Amsterdam.
- 101 WARD, P. D., HAGGART, J. W., CARTER, E. S., WILBUR, D., TIPPER, H. W. & EVANS, T. (2001): Sudden Productivity Collapse Associated with the Triassic-Jurassic Boundary Mass Extinction.- Science, May 11; 292: 1148-1151; London.
- 102 WILLIS, K.J. & McELWAIN, J.C. (2002): The evolution of plants.- 378 S.; (Oxford University Press), Oxford.
- 103 WING, S.L. & SUES H.-D. (1992): Mesozoic and Early Cenozoic Terrestrial Ecosystems.- S. 327-416; In: Behrensmeyer, A.K., Damuth, J.D., DiMichelle, W.A., Potts, R., Sues, H.-D. & Wing, S.L. (Hrsg.): Terrestrial ecosystems through time.- (University of Chicago Press), Chicago, London.
- 104 WOLFE, J.A. (1991): Paleobotanical evidence for a June „impact winter“ at the Cretaceous/Tertiary boundary.- Nature, 352: 420-423; London.
- 105 WOLFE, J.A. & UPCHURCH, G.R. (1986): Vegetation, climate and floral changes at the Cretaceous-Tertiary boundary.- Nature, 324: 148-152; London.
- 106 WOLFE, J.A. & UPCHURCH, G.R. (1987): Leaf assemblages across the Cretaceous-Tertiary boundary in the Raton Basin, New Mexico and Colorado.- Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A., 84: 5096-5100.

Beitrag Walliser (S. 60)

- 1 ALVAREZ, L.; ALVAREZ, W.; ASARO, F. & MICHEL, H. (1980): Extraterrestrial Cause for the Cretaceous Tertiary Extinction. - Science, 208: 1095 - 1108.
- 2 AMLER, M. R. (1993): Shallow marine bivalves at the Devonian/Carboniferous boundary from the Velbert Anticline (Rheinisches Schiefergebirge).- Ann. Soc. géol. Belgique, 115, 1991:405 - 423.

Beitrag Hansch

Titelmotiv: Meteoriteneinschlag und Flugsaurier stark verändert nach George, U. (1993): Expeditionen in die Urwelt. Paläontologie.- Die Erforschung der steinernen Zeit.- 336 S., Hamburg (GEO-Verl.), und Wellenhofer, Peter (1993): Die große Enzyklopädie der Flugsaurier.- 193 S., München (Mosaik-Verl.)

Abb. 1, 8, 21, 22, 23: W. Hansch, Flein.

Abb. 2: Verändert nach: Ballard, R.D. (2001): Die Sintflut.- National Geographic, Mai 2001: 102-119, Hamburg.

Abb. 3: Aus: Paläontologie in Zürich. Fossilien und ihre Erforschung in Geschichte und Gegenwart.- Zoologisches Museum der Universität Zürich 1999, 177 S., Zürich.

Abb. 4: M. Mäuser, Naturkunde-Museum Bamberg.

Abb. 5, 6, 7, 20: Naturhistorisches Museum Heilbronn.

Abb. 9: Aus: Mayr, E. (1984): Evolution.- In: Evolution. Die Entwicklung von den ersten Lebensspuren bis zum Menschen.- Spektrum der Wissenschaft: 8-19, Heidelberg (Spektrum-Verl.).

Abb. 10: Aus: Marc Chagall.- Katalog zur gleichnamigen Ausstellung in der Kunsthalle der Hypo-Kulturstiftung München, 23.3.-30.6.1991, 297 S., München (Hirmer-Verl.).

Abb. 11: Aus: George, U. (1993): Expedition in die Urwelt. Paläontologie: Die Erforschung der steinernen Zeit.- 336 S., Hamburg (GEO im Gruner+Jahr-Verl.).

Abb. 12: Russell, D.A. (1989): Der Untergang der Dinosaurier.- In: Fossilien: Bilder frühen Lebens.- Spektrum der Wissenschaft: 130-138, Heidelberg (Spektrum-Verl.).

Abb. 13: Aus: Koeberl, C. (1996): Chicxulub - The K-T Boundary Impact Crater: A Review of the Evidence, and an Introduction to Impact Crater Studies.- Abh. Geol. Bundesanst. 53: 23-50, Wien (Beilage V.L. Sharp-ton, Lunar und Planetary Institute, Houston).

Abb. 14: Luftbildarchiv Albrecht Brugger. Landesmedienzentrum Baden-Württemberg, LMZ 827814.00.

Abb. 15: Aus: Tollmann, A. & Tollmann, E. (1993): Und die Sintflut gab es doch. Vom Mythos zur historischen Wahrheit.- 560 S., München (Droemer/Knaur).

Abb. 16: Verändert nach: Courtillot, V. (1999): Das Sterben der Saurier. Erdschichtliche Katastrophen.- 136 S., Stuttgart (Enke in G. Thieme-Verl.).

Abb. 17: Verändert nach: Becker, L. (2002): Tödliche Treffer in Serie.- Spektrum der Wissenschaft 2002 (7): 60-67, Heidelberg.

Abb. 18: Aus: Der Spiegel Nr.10 v. 2.3.1998 (J.F. Duval).

Abb. 19: W. Fuhrmannek, Hessisches Landesmuseum Darmstadt.

Abb. 24: Verändert aus: Die Jahrhundertflut. Das Protokoll der Katastrophe.- Stern, Sept. 2002, S. 31 (J. Gebhardt).

Beitrag Kelber

Abb. 1: Verändert nach: Traverse, A. (1988): Plant evolution dances to different beat.- Hist. Biol., 1: 277-301, Chur, London; Kerp, H. (1996b): Der Wandel der Wälder im Laufe des Erdalters.- Natur und Museum 126 (12): 421-430, Frankfurt/M.; Willis, K. J. & McElwain, J. C. (2002): The evolution of plants.- 378 S., Oxford (Oxford University Press).

Abb. 2: K.-P. Kelber, Würzburg (2a); H. Strauss, Münster (2b, c).

Abb. 3: Verändert nach: Riegel, W. (2001): Phytoplankton development during the Late Palaeozoic.- Terra Nostra 2001/4: 66-72, Berlin.

Abb. 4: Verändert nach: Kenrick, P. & Crane, P. R. (1997): The origin and early evolution of plants on land.- Nature 389: 33-39, London (4a); H. Steur, Ellecom, Niederlande (4b); H. Kerp, Münster (4c).

Abb. 5: Verändert nach: Willis, K. J. & McElwain, J. C. (2002): The evolution of plants.- 378 S., Oxford (Oxford University Press).

Abb. 6: H. Kerp, Münster (6a-f).

Abb. 7: C. V. Looy, Utrecht (7a); Verändert nach: Looy, C. V. et al. (1999): The delayed resurgence of equatorial forests after the Permian-Triassic ecologic crises.- Proc.Natl.Acad.Sci U.S.A. 96: 13857-13862 (7b).

Abb. 8: L. Grauvogel-Stamm, Strasbourg.

Abb. 9: Aus: Fuchs, G. et al. (1991): Une remarquable flora a *Pleuromeia* et *Anomopteris* in situ du Buntsandstein moyen (Trias inferieur) de l'Eifel (R.F. Allemagne). Morphologie, paleoecologie et paleogeographie.- Palaeontographica B 222: 89-120, Stuttgart (9a, b); L. Grauvogel-Stamm, Strasbourg (9c).

Abb. 10: L. Grauvogel-Stamm, Strasbourg (10a, d, e); E. Kustatscher, Ferrara (10f); K.-P. Kelber, Würzburg (10b, c, g).

Abb. 11: K.-P. Kelber, Würzburg (11a, b); R. Wolf, Würzburg (11c).

Abb. 12: K.-P. Kelber, Würzburg (12a, b, g); S. Schmeißner, Kulmbach (12c-f).

Abb. 13: B. Mohr, Berlin.

Abb. 14: Umgezeichnet nach: Boulter, M. C. et al. (1988): Patterns of plant extinction from some palaeobotanical evidence.- In: Larwood, G.P. (ed.): Extinction and survival in the fossil record.- 1-36, Oxford (Clarendon Press).

Abb. 15: Verändert nach: Niklas, K.J. (1997): The evolutionary biology of plants.- 449 S., Chicago (University of Chicago Press); Willis, K. J. & McElwain, J. C. (2002): The evolution of plants.- 378 S., Oxford (Oxford University Press).

Beitrag Walliser (S. 60)

Abb. 1: Nach: Sepkoski, Jr., J. J. (1995): Patterns of Phanerozoic Extinction: Perspective from Global Data Bases.- In: Walliser, O.H. (Ed.): Global Events and Event stratigraphy in the Phanerozoic.- 35-51, Berlin, Heidelberg (Springer Verl.).

Abb. 2: Nach: Walliser, O. H. (1995): Patterns and Causes of Global Events.- In: Walliser, O.H. (Ed.): Global Events and Event stratigraphy in the Phanerozoic.- 7-19, Berlin, Heidelberg (Springer Verl.).