

Das unaufhörliche Ballett der Arten

Die heute lebenden Arten stellen nur einen winzigen Teil der Gesamtheit der Biodiversität dar, die einmal auf der Erde existiert hat. Man schätzt, dass 99 Prozent der durch die biologische Evolution entstandenen Arten verschwunden sind. Die chronologische Analyse der andauernden Erneuerung der Arten ermöglicht es, die Urzeit in immer feinere Intervalle zu unterteilen. Dies ist eine Voraussetzung, um die Evolution in ihrer zeitlichen Dimension zu verstehen. Allerdings haben längst nicht alle Arten Spuren ihres Auftritts hinterlassen.

Prof. Dr. Hugo Bucher, Paläontologisches Institut und Museum Universität Zürich

Wie wird in der Paläontologie Zeit definiert? Eine erste grundsätzliche Schwierigkeit dieser Zeitmessung ist, dass das Signal weder periodisch noch linear ist, im Gegensatz zur physischen Zeit, wie sie vom Menschen wahrgenommen wird. Ein zweites Hindernis der paläontologischen Zeit, das einfacher zu erfassen ist, besteht in den unterschiedlichen Grössenordnungen gegenüber der menschlichen Zeitskala.

Die Lebensdauer der Arten, d.h. die Zeit zwischen dem evolutionären Erscheinen einer Art bis zu deren endgültigen Aussterben, bildet die Basis der paläontologischen Uhr. Diese unterscheidet sich stark von der «menschlichen» Zeit, die der Entwicklungszeit eines Individuums von der Befruchtung bis zum Tod entspricht. Es ist dieses unaufhörliche Ballett von Erscheinen und Aussterben, das es ermöglicht, die «tiefe» Zeit in aperiodische Einheiten und solchen von variabler Dauer einzuteilen, deren hierarchisches Gefüge letztendlich die geologische Zeitskala bildet. Je grösser die Anzahl gleichzeitig aussterbender oder erscheinender Arten ist, desto höher wird die hierarchische Stellung der entsprechenden Grenze in der geologischen Zeitskala sein. So gründen zahlreiche wichtige Grenzen der fossilbildenden Zeiten (bspw. Grenze Perm-Trias, Trias-Jura, Kreide-Tertiär) auf einem Massenaussterben, d.h. auf besonderen Zeiträumen in der Geschichte des Lebens und der Erde, in welchen sich das Aussterben auf eigenartige Weise konzentriert.

Koexistenz von Arten

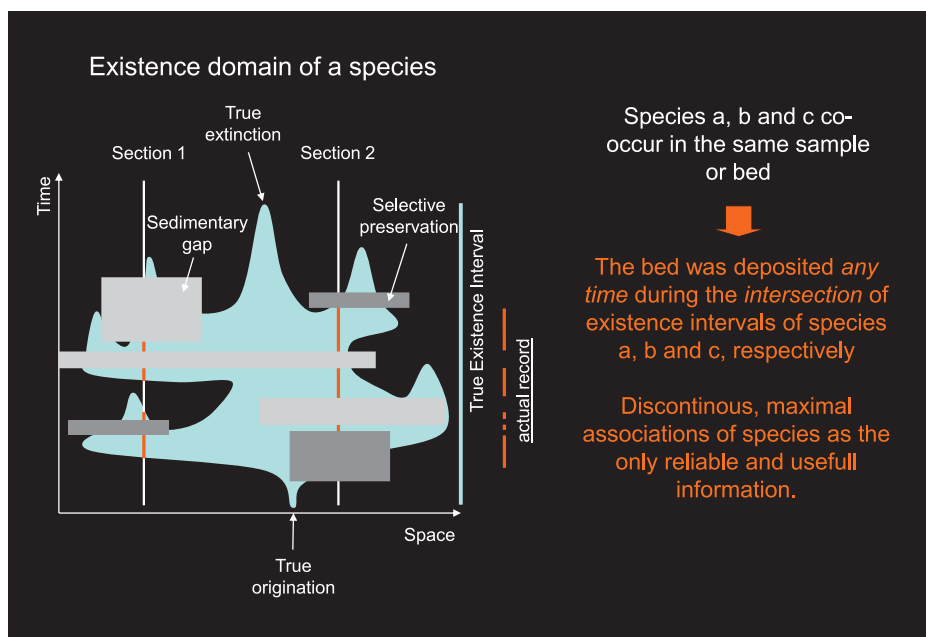
Am anderen Ende der paläontologischen Zeitskala sind die kürzesten und zuverlässigsten elementaren Zeitgrenzen durch die Assoziation der Arten definiert. Darunter versteht man die sowohl räumliche (am gleichen Ort und also gemeinsam in einer

geologischen Schicht gefunden) wie auch zeitliche (d.h. zur gleichen Zeit in verschiedenen ökologischen Gemeinschaften und Umgebungen) Koexistenz von Arten. Da die Mechanismen der Artbildung und des Aussterbens der Arten von Natur aus an beschränkte geographische Räume gebunden sind, kann man den genauen Zeitpunkt des echten Erscheinens (im evolutionären Sinn) oder Aussterbens nicht dazu verwenden, um in anderen fossilbildenden Abfolgen synchrone und leicht erkennbare Zeitlinien zu definieren. In letzteren werden die ersten lokalen Erscheinungen älter als die echte evolutionäre Erscheinung sein und das lokale Aussterben wird jünger sein als das endgültige Aussterben (Diachronismus des lokalen Erscheinens und Aussterbens, siehe Abbildung). Die maximalen Assoziationen von Arten, die räumlich oder zeitlich koexistiert haben, bilden eigentlich die einzigen elementaren, reproduzierbaren und zuverlässigen Einheiten in der tiefen Zeit. Es sind keine synchronen, unmittelbaren und senkrecht zur physischen Zeitachse stehenden Linien, sondern getrennte, aufgrund der maximalen Koexistenzen von Arten gebildete Intervalle. Ohne externe Kalibrierung, beispielsweise mit Hilfe des radiometrischen Alters (das selber auch nicht frei von Unsicherheiten ist!), bleibt die absolute Dauer dieser Intervalle undefiniert. Mit taxonomischen Gruppen, deren Evolution gesamthaft schnell verläuft (z.B. Ammoniten, Conodonten, Nager etc.), liegt die maximal mögliche Auflösung, die für solche durch maximale Assoziationen definierte Intervalle und deren Trennungintervalle erreicht werden kann, in der Grössenordnung von 20 000 bis 50 000 Jahren. Gemessen an der menschlichen Zeitskala mögen diese Grössenordnungen sehr gross erscheinen. Wenn man aber bedenkt, dass man hier von Intervallen

spricht, die beispielsweise 250 Millionen Jahre zurückliegen, erreicht man bereits eine unglaubliche Auflösung. Deren Präzision ist mit derjenigen der besten zurzeit für so alte Zeiten erhältlichen radiometrischen (auch absolut genannten) Datierungsmethoden vergleichbar. In der Fachsprache nennt man solche in urzeitlichen Umgebungen erkennbaren Zeitintervalle Biochronozonen. Je homogener die Umweltbedingungen an der Oberfläche des Ozeans sein werden, desto grösser wird die geographische Ausdehnung einer solchen, beispielsweise aus Plankton- und Nektonorganismen gebildeten Biochronozone, sein. So lassen sich urzeitliche Zeiträume erkennen, die durch eine starke, der heutigen biogeographischen Verteilung ähnlichen Längszonation charakterisiert sind. Bedeutende Stressepisoden im Ozean (Änderungen des pH, der Temperatur, des Salzgehalts, des Sauerstoffgehalts etc.) führen zu einem massiven Rückgang der globalen Vielfalt. Arten, die die Krise überstehen, werden hingegen stark dazu tendieren, Kosmopoliten zu werden, d.h., global sehr leicht erkennbare Biochronozonen zu bilden.

Kontinuum des Balletts

Unsere Zeitmessung, die direkt vom Ballett der Arten abhängig ist, ist also eine Funktion vom Verhältnis zwischen Erscheinungs- und Aussterbensrate. Die Paläontologen haben sich gefragt, ob die Intensität des Aussterbens sich zunehmend verteilt (Potenzgesetz) oder ob das Massenaussterben tatsächlich eine eigene Kategorie bildet, die durch einen quantitativen und qualitativen Sprung vom Grundausterben getrennt ist. Gemäss den jüngsten Erkenntnissen handelt es sich eigentlich um ein Kontinuum. Wenn die Intensitäten des Aussterbens tatsächlich einem Potenzgesetz zu folgen scheinen,



Der Existenzbereich einer Art wird von der Gesamtheit der Punkte, die eine Art räumlich und zeitlich belegt, gebildet. Die Form dieses Volumens wird hauptsächlich durch die Umweltbedingungen, die die Verteilung der Art regeln, bestimmt. Die orthogonale Projektion dieses Volumens auf die Zeitachse entspricht dem Intervall der Existenz der Art. Im abgebildeten Beispiel kann keine Sektion – egal welche geographische Position diese einnimmt – die Gesamtheit des Existenzintervalls einfangen. Die Ablagerungslücken und die selektive Erhaltung verkürzen auch die Ablagerung der Art in den ausgewählten Sektionen. Schlussendlich stellt man fest, dass die effektive Ablagerung (rot gekennzeichnet) nur eine diskontinuierliche Fraktion des Existenzintervalls bildet. Dies entzieht dem ersten lokalen Erscheinen und Aussterben jegliche zeitliche Bedeutung. Die einzige logische Folgerung daraus ist, dass wenn eine Art in einer bestimmten geologischen Schicht vorhanden ist, sich diese Schicht während der Gesamtheit oder einem Teil des Existenzintervalls dieser Art gebildet hat. Wendet man den gleichen Gedankengang auf n beschriebene Arten in einer selben Schicht an, muss daraus gefolgert werden, dass sich diese Schicht während der Intersektion der n Existenzintervalle gebildet hat. Ein solches Intervall wird maximal (d.h. einmalig) sein, wenn die Liste der assoziierten Arten nicht in einer grösseren Liste eines anderen Intervalls enthalten ist. Diese maximalen Assoziationen sind die einzige zuverlässige Vorgehensweise, um synchrone Zeitintervalle der fossilen Ablagerung zu extrahieren.

sind die Intensitäten der Diversifizierungsphasen, die auf das Aussterben folgen, weit weniger bekannt und Gegenstand intensiver Forschung.

Es scheint bereits klar, dass die mittleren Erscheinungsraten einer bestimmten Gruppe während der Phasen der Wiederherstellung der Biodiversität zunehmen. Zu beachten ist hier, dass eine Diversifizierung auch anders ausgelöst werden kann, beispielsweise durch einen Rückgang der Aussterbensraten. Die ökologischen Lücken, die durch Gruppen ausgestorbener Arten hinterlassen werden, bilden offensichtlich einen starken evolutionären

Stimulus, sowohl für bestimmte Gruppen, die überlebt haben, als auch für andere neu erschienene Arten. Die Phasen des Aussterbens und der Diversifizierung führen also zu einer Beschleunigung des Balletts der Arten und erzeugen damit eine grössere Anzahl Biochronozonen als in den intermediären Phasen, die von einer langsamen Erneuerung der Fauna gekennzeichnet sind.

Die numerischen Simulationen, die auf einer inversen Vorgehensweise vom Typ Monte-Carlo-Algorithmus basieren, haben auch gezeigt, dass die von den Biochronozonen gefangene Zeitmenge in

Zeiten des Aussterbens und der Diversifizierung signifikant niedriger ist, als in den stabilen Phasen der Biodiversität (Escarguel & Bucher 2006). Diese bedeutenden Variationen des Verhältnisses zwischen Erscheinungs- und Aussterbensrate ermöglichen paradoxerweise eine viel feinere Messung der paläontologischen Zeit. Die Analyse und Modellierung dieser Aussterbens- und Wiederherstellungsepisoden der Biodiversität ist auch ein wichtiges und neues Ziel der Paläontologie, das unsere Gesellschaft wegen der Störungen, die durch eine junge und nimmer satte Art verursacht werden, direkt betrifft.

Spurlos verschwunden

Diese grossen oder kleinen Fluktuationen der Biodiversität dienen dazu, die letzten 540 Millionen Jahre der Geschichte des Lebens in Biochronozonen zu unterteilen. Diese wiederum sind selber in Stockwerke, Epochen und Perioden unterteilt, und dies seit der kambrischen Explosion, die als Zeitpunkt für das Auftreten der wichtigsten Tierphyla mit den wichtigsten Bauplänen gilt. Im Vergleich zum Erdalter (4,5 Milliarden Jahre) oder sogar zu den ältesten irdischen Lebensspuren (Archaeobacteria, ab 3,8 Milliarden Jahre) mögen diese letzten 540 Millionen Jahre (das Phanerozoikum) schon sehr kurz erscheinen. Unsere Messung der paläontologischen Zeit hängt eigentlich auch von einer wichtigen evolutionären Innovation ab, die sich im Kambrium ereignete: die Mineralisierung des Gewebes, sowohl in Form des externen wie auch internen Skeletts. Diese mineralisierten Gewebe steigern die Fossilisationsfähigkeit der ausgestorbenen Organsimen gegenüber dem Schicksal der weichen Gewebe, die normalerweise nicht erhalten bleiben. Nur ungefähr das letzte Sechstel des Balletts der Arten ist für uns sichtbar und damit direkt in relativer Zeit analysierbar. ■

Referenzen

- Escarguel, G., und Bucher, H., 2004. Counting taxonomic richness from discrete biochronozones of unknown duration: a simulation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 202: 181–208.
- Guex, J., 1991. *Biochronological Correlations*. Springer.