



Hillert Ibbeken (ed.)

Fossil Design

Zeichen versteinerten Lebens/Signs of Petrified Life

With texts by Hillert Ibbeken, Helmut Keupp, Rudolf zur Lippe and Katja Schoene and photographs by Hillert Ibbeken. 204 pp. with 176 ill. in colour., 280 x 300 mm, hard-cover., German/English. ISBN 978-3-936681-24-6
Ca. Euro 68.00, sfr 108.00, £ 48.00, US\$ 89.00, \$A 118.00

Fossils are the petrified remains of former living organisms. Their systematics and their former living conditions are studied and described in palaeontology. In contrast to this, this book attempts to show the character of these life forms as signs and to pursue the question of whether fossils and representations of fossils can be considered »beautiful«. For this reason, the pictures' sequence is not based on a palaeontological system of classification, but instead progresses from realistic representations of, for instance, a coral's body in its entirety through ever smaller sectors of the image and details divorced from context to almost abstract images.

In an introductory text, Hillert Ibbeken explains the concept and the methodology of the work. The ambiguous expression »design« is used deliberately – not in the sense of a purposive undertaking by a creating subject, but in the sense of nature making a mark, guided by mutation and selection.

Katja Schoene writes about fossils' reception in the early modern age. »The plants and animals enclosed in stone appeared too fantastical for anyone to consider them as anything other than »freaks of nature« (lusus naturae). Explanations of their origin were as multifarious as their different manifestations.«

Rudolf zur Lippe deals with the forms of petrified life in relation to philosophical perspectives, pursuing the question of what »beauty« means and indicating, among other things, that the expression »beauty« cannot be unequivocally defined; that, for instance, different cultures may have entirely different ideals of beauty.

The illustrated section is followed by a glossary by Helmut Keupp with a synopsis of life's development on Earth and a table of the Earth's history.

Katja Schoene is an art historian and works with the Stiftung Preußische Schlösser und Gärten Berlin-Brandenburg. Rudolf zur Lippe is a philosopher. Before retiring, he held the chair of aesthetics at the University of Oldenburg. Helmut Keupp is director of the Institute of Palaeontology at the Freie Universität Berlin. Before retiring, Hillert Ibbeken was professor of geology at the Freie Universität Berlin. He has had a lifelong interest in photography.

Distributors

Brockhaus Commission
Kreidlerstraße 9
D-70806 Kornwestheim
Germany
tel. +49-7154-1327-33
fax +49-7154-1327-13
menges@brocom.de

Gazelle Book Services
White Cross Mills
Hightown
Lancaster LA1 4XS
United Kingdom
tel. +44-1524-68765
fax +44-1524-63232
sales@gazellebooks.co.uk

National Book Network
15200 NBN Way
Blue Ridge Summit, PA 17214
USA
tel. +1-800-4626420
fax +1-800-3384550
custserv@nbnbooks.com

Tower Books
Unit 2/17 Rodborough Road
Frenchs Forest, NSW 2086
Australia
tel. +61-2-99755566
fax +61-2-99755599
info@towerbooks.com.au

Fossils are the petrified remains of former living organisms. Their systematics and their former living conditions are studied and described in palaeontology. In contrast to this, this book attempts to show the character of these life forms as signs and to pursue the question of whether fossils and representations of fossils can be considered »beautiful«. For this reason, the pictures' sequence is not based on a palaeontological system of classification, but instead progresses from realistic representations of, for instance, a coral's body in its entirety through ever smaller sectors of the image and details divorced from context to almost abstract im-ages.

In an introductory text, Hillert Ibbeken explains the concept and the methodology of the work. The ambiguous expression »design« is used deliberately – not in the sense of a purposive undertaking by a creating subject, but in the sense of nature making a mark, guided by mutation and selection.

Katja Schoene writes about fossils' reception in the early modern age. »The plants and animals enclosed in stone appeared too fantastical for anyone to consider them as anything other than »freaks of nature« (lusus naturae). Explanations of their origin were as multifarious as their different manifestations.«

Rudolf zur Lippe deals with the forms of petrified life in relation to philosophical perspectives, pursuing the question of what »beauty« means and indicating, among other things, that the expression »beauty« cannot be unequivocally defined; that, for instance, different cultures may have entirely different ideals of beauty.

The illustrated section is followed by a glossary by Helmut Keupp with a synopsis of life's development on Earth and a table of the Earth's history.

Katja Schoene is an art historian and works with the Stiftung Preußische Schlösser und Gärten Berlin-Brandenburg. Rudolf zur Lippe is a philosopher. Before retiring, he held the chair of aesthetics at the University of Oldenburg. Helmut Keupp is director of the Institute of Palaeontology at the Freie Universität Berlin. Before retiring, Hillert Ibbeken was professor of geology at the Freie Universität Berlin as well. He has had a lifelong interest in photography.

Was ist die menschliche Kunst? Eine gewisse Natur, die die Materie von außen behandelt. Was ist die Natur? Eine Kunst, die die Materie von innen gestaltet. Was ist ein Kunstwerk? Der Geist des Künstlers in der von ihm getrennten Materie. Was ist ein Werk der Natur? Der Geist der Natur in der mit ihr verbundenen Materie.

Marsilio Ficino, 1482

What is human art? A certain nature that handles material from the outside. What is nature? An art that designs material from the inside. What is a work of art? The spirit of the artist in the material separated from him. What is a work of nature? The spirit of nature in the material combined with nature.

Marsilio Ficino, 1482



Fossil Design

Zeichen versteinerten Lebens Signs of Petrified Life

photographiert und herausgegeben von
Photographs and editing by

Hillert Ibbeken

mit Beiträgen von
with contributions by

Hillert Ibbeken
Helmut Keupp
Rudolf zur Lippe
Katja Schoene

Fossilien sind die versteinerten Überreste ehemaliger Lebewesen. Ihre Systematik und ihre damaligen Lebensverhältnisse werden von der Paläontologie wissenschaftlich untersucht und beschrieben. Im Gegensatz dazu versucht das hier vorgelegte Buch, den Zeichencharakter dieser Lebensformen herauszustellen und der Frage nachzugehen, ob Fossilien und ihre Darstellungen »schön« genannt werden dürfen. Dementsprechend folgt die Reihung der Bilder keiner paläontologischen Systematik, sondern sie geht vom realistisch dargestellten Ganzkörper, etwa einer Koralle, zu immer stärkeren Teilbildern und ver-fremdenden Ausschnitten bis hin zu fast abstrakten Bildern.

In einem einführenden Text stellt Hillert Ibbeken das Konzept und die Methodik der Arbeit vor. Ganz bewußt wurde der mehrdeutige Begriff »Design« verwendet, nicht im Sinne eines zielorientierten Handelns durch ein Schöpfersubjekt, sondern als ein Zeichensetzen durch die Natur, gesteuert durch Mutation und Selektion.

Katja Schoene schreibt über die Rezeption von Fossilien in der frühen Neuzeit. »Zu wunderbar erschienen die im Stein eingeschlossenen Pflanzen und Tiere, als daß man sie für etwas anderes als ein »Spiel der Natur« (lusus naturae) halten mochte. Der Vielfalt ihrer Erscheinungen entsprach die Vielfalt der Erklärungen zu ihrer Entstehung.«

Rudolf zur Lippe behandelt die Formen versteinerten Lebens unter philosophischen Gesichtspunkten und geht dabei der Frage nach, was unter dem Begriff »Schönheit« zu verstehen ist, wobei er unter anderem darauf hinweist, daß »Schönheit« nicht eindeutig bestimmbar ist, daß zum Beispiel verschiedene Kulturen ganz unterschiedliche Schönheitsideale haben können.

Dem Bildteil folgt ein Glossar von Helmut Keupp mit einer gedrängten Darstellung der Entwicklung des Lebens auf der Erde und einer erdgeschichtlichen Tabelle.

Katja Schoene ist Kunsthistorikerin und arbeitet bei der Stiftung Preußische Schlösser und Gärten Berlin-Brandenburg. Rudolf zur Lippe ist Philosoph und hatte bis zu seiner Emeritierung den Lehrstuhl für Ästhetik an der Universität Oldenburg inne. Helmut Keupp ist Direktor des Instituts für Paläontologie der Freien Universität Berlin. Hillert Ibbeken war bis zu seiner Pensionierung Professor für Geologie ebenfalls an der Freien Universität Berlin und beschäftigte sich zeitlebens mit Photographie.

Hillert Ibbeken

Fossil Design

Menges

069,00 Euro
108,00 sfr
048,00 £
089,90 US \$
118,00 \$A

ISBN 3-432-566-48-0
5 7 9 0 0

Fossil Design

Zeichen versteinerten Lebens
Signs of Petrified Life

photographiert und herausgegeben von
Photographs and editing by
Hillert Ibbeken

mit Beiträgen von
with contributions by
Hillert Ibbeken
Helmut Keupp
Rudolf zur Lippe
Katja Schoene

Edition Axel Menges

Inhalt

6	Hillert Ibbeken: Fossil Design – Zeichen versteinerten Lebens
8	Katja Schoene: Zwischen Wissenschaft und Kunst – Fossilien in der frühen Neuzeit
14	Rudolf zur Lippe: Formen versteinerten Lebens
22	Bildteil
198	Helmut Keupp: Glossar
204	Geologische Zeittafel

Contents

7	Hillert Ibbeken: Fossil Design – Signs of petrified Life
11	Katja Schoene: Between science and art – Fossils in the early modern age
18	Rudolf zur Lippe: Forms of fossilized life
22	Pictorial section
201	Helmut Keupp: Glossary
204	Geological time scale

© 2008 Edition Axel Menges, Stuttgart / London
ISBN 978-3-936681-24-6

Alle Rechte vorbehalten, besonders die der Übersetzung in andere Sprachen.
All rights reserved, especially those of translation into other languages.

Druckvorstufe / Prepress: Reinhard Truckenmüller
Druck und Bindearbeiten / Printing and binding:
Everbest Printing Company, Ltd., China

Übersetzung ins Englische / Translation into English:
Anne Beck, Michael Robinson
Design: Axel Menges

Diploctenium
Oberkreide, etwa 84 Ma
Montsech, Spanien
Vergrößerung: etwa 5,6x
Glossar: Korallen / Scleractinia

Diploctenium
Late Cretaceous, approx. 84 Ma
Montsech, Spain
Enlargement: approx. 5.6x
Glossary: Corals / Scleractinia

Placosmilia
Oberkreide, etwa 84 Ma
Montsech, Spanien
Vergrößerung: etwa 4x
Glossar: Korallen / Scleractinia

Placosmilia
Late Cretaceous, approx. 84 Ma
Montsech, Spain
Enlargement: approx. 4x
Glossary: Corals / Scleractinia



Placosmilia
Oberkreide, etwa 84 Ma
Montsech, Spanien
Vergrößerung: etwa 4x
Glossar: Korallen / Scleractinia

Placosmilia
Late Cretaceous, approx. 84 Ma
Montsech, Spain
Enlargement: approx. 4x
Glossary: Corals / Scleractinia

Cyclolites
Oberkreide, etwa 84 Ma
Montsech, Spanien
Vergrößerung: etwa 3x
Glossar: Korallen / Scleractinia

Cyclolites
Late Cretaceous, approx. 84 Ma
Montsech, Spain
Enlargement: approx. 3x
Glossary: Corals / Scleractinia



Rhynchonella
Unterkreide, etwa 135 Ma
Grube Marie, Steinloh, Deutschland
Vergrößerung: etwa 4x
Glossar: Armfüßer

Rhynchonella
Early Cretaceous, approx. 135 Ma
Marie Mine, Steinloh, Germany
Enlargement: approx. 4x
Glossary: Brachiopods

Cyrtospirifer
Oberdevon, etwa 370 Ma
Barvaux, Belgien
Vergrößerung: etwa 3x
Glossar: Armfüßer

Cyrtospirifer
Late Devonian, approx. 370 Ma
Barvaux, Belgium
Enlargement: approx. 3x
Glossary: Brachiopods



Platystrophia
Oberordovizium, etwa 450 Ma
Richmond, Indiana, USA
Vergrößerung: etwa 7x
Glossar: Armfüßer

Platystrophia
Late Ordovician, approx. 450 Ma
Richmond, Indiana, USA
Enlargement: approx. 7x
Glossary: Brachiopods

Pliomera
Ordovizium, etwa 465 Ma
St. Petersburg, Rußland
Vergrößerung: etwa 4,5x
Glossar: Gliedertiere/Trilobiten

Pliomera
Ordovician, approx. 465 Ma
St. Petersburg, Russia
Enlargement: approx. 4.5x
Glossary: Arthropods/trilobites



Helmut Keupp

Glossar

Frühere Lebensformen können auf ganz unterschiedliche Weise in den Sedimentgesteinen fossil überliefert werden. Wir sprechen von sogenannten Körperfossilien, wenn konfigurierte Reste des ehemaligen Organismus selbst in ihrer Originalsubstanz oder, wie in den meisten Fällen, in chemisch veränderter Form als »Versteinering« vorliegen, also Mumien, Knochen, Schalen, Blätter und ähnliches. Oft sind die Reste im Lauf der Zeit aufgelöst worden, dann zählen auch ihre unmittelbaren Abformungen durch das umgebende Gestein zu den Körperfossilien, Abdruck und Steinkern genannt. Bei den Chemofossilien sind Abbauprodukte der organischen Substanzen fein verteilt im Sediment enthalten, so Amino- und Fettsäuren oder Bitumina. Aber auch die Auswirkungen aktiver Lebensäußerungen auf das Sediment können, ohne daß das verursachende Lebewesen selbst fossil geworden ist, als Spurenfossilien wichtige Informationen über die Lebewesen und ihre Umweltbedingungen liefern.

Photoautotrophe Organismen

Es handelt sich hierbei um Lebewesen, die ihren Stoffwechsel auf der Basis der Photosynthese bewerkstelligen, das heißt, daß sie mit Hilfe von Farbkörperchen und der Nutzung des Sonnenlichts als Energieträger in der Lage sind, aus anorganischen Stoffen, aus Kohlendioxid und Wasser unter Freisetzen von elementarem Sauerstoff organische Substanzen aufzubauen, etwa Zucker und Stärke. Sie bilden als erstes Glied der Nahrungsketten die Voraussetzung für tierisches, für heterotrophes Leben.

Cyanobakterien, Blue-green Algae, sind heute im Meer, im Süßwasser oder auf dem Festland weit verbreitete, Matten bildende Bakterien ohne Zellkern. Sie können mit Hilfe von grünen und blauen Farbkörperchen, die unterhalb der Zellwand auf dem sogenannten Thylakoid angereichert sind, Photosynthese betreiben, vorwiegend mittels des nieder-energetischen, nur wenige Meter in die Wassersäule vordringenden Rotlicht-Spektrums. Sie gelten als die »Erfinder« der Photosynthese. Ihre seit knapp 4 Milliarden Jahren zurückverfolgbare Aktivität ist zum einen durch den CO2-Entzug für die Ablagerung der ersten Kalksteine in den Urozeanen verantwortlich, in Form der fein laminierten »**Stromatolithe**« und »**Loferite**«, das sind dichte Kalke mit laminiert angeordneten Hohlräumensystemen, zum anderen durch die permanente O2-Produktion für die seit etwa 2 Milliarden Jahren wirksame Umstellung der Atmosphäre von der anoxischen zu einer oxischen. Werden in der Brandung rotierende Körper von Filmen mit Cyanobakterien überzogen, entstehen konzentrische laminierte Kalkkörper, die »**Onkoide**«.

Rotalgen sind Vertreter der sogenannten Eucaryonten, deren Zellverband aus hoch organisierten Zellen mit klar definierten Kompartimenten aufgebaut ist, zum Beispiel einem Zellkern. Aufgrund ihrer roten Farbkörperchen nutzen sie für die Photosynthese vorwiegend das hochenergetische blaue und violette Licht. Sie erreichen dadurch im Meer bei optimalen Lichtverhältnissen Eindringtiefen von mehr als 200 m. Manche Gruppen verkalken ihre Zellwände, so daß der wenig spezialisierte Zellverband, der Thallus, in seiner primären Struktur fossil überliefert werden kann.

Seit dem ausgehenden Ordovizium, vor etwa 450 Millionen Jahren, haben die Pflanzen das Festland erobert und dort Pionierarbeit für landlebende Tiere geleistet, die in der darauffolgenden Epoche der Erdgeschichte, dem Silur, nachfolgen.

Die Evolution der höheren Landpflanzen beginnt mit einfachen Gefäßpflanzen, die ihre Zellverbände zu echten Geweben differenzieren, besonders zu Leitgeweben oder Gefäßen. Die Gefäßpflanzen lassen sich von den Grünalgen ableiten, den Thallophyten, die keine entsprechende Differenzierung der Zelle besitzen. Grüne Pflanzen nutzen für ihre Photosynthese kurz- und langwelliges Licht. Von den drei Großgruppen der Landpflanzen: Moosartige oder Bryophyta, Farnartige oder Pteridophyta und Samenpflanzen oder Spermatophyta sind vor allem die beiden letzten Gruppen im Fossilreport häufig anzutreffen. Die Moose als an feuchte Standorte des Landlebens angepaßte »Thallophyten« führen eher ein Schattendasein.

Die **Farnartigen** sind Gefäßpflanzen mit einem speziellen Vermehrungsmodus, einem komplexen Generationswechsel mit Sporenbildung. Zu dieser Gruppe gehören erstens verschiedene Gruppen von **Farnen**, zum Beispiel Nacktfarne, eigentliche Farne und Samenfarne wie *Pecopteris*, *Sphenopteris*, *Neuropteris* und *Mariopteris*, zweitens die **Bärlappgewächse**, zum Beispiel *Lepidodendron* und *Sigillaria*, und drittens die **Schachtelhalme**, zum Beispiel *Annularia* und *Mesocalamites*. Diese drei Gruppen haben im Jungpaläozoikum erstmals große Bäume entwickelt und gemeinsam mit ersten Samenpflanzen, den Gymnospermen, großflächige Sumpfwälder entstehen lassen, die u. a. im Karbon Grundlage für die Steinkohlebildung waren.

Die Samenpflanzen gliedern sich in die Nacktsamer oder **Gymnospermen**, die Nadelhölzer oder **Coniferen** und die Blütenpflanzen oder **Angiospermen**. Die ursprünglicheren Gymnospermen haben so prominente Gruppen wie die **Cycadeen**-Verwandten *Glossopteris*, *Nilssonia*, *Thinnfeldia* und *Ginkgo* hervorgebracht. Die Coniferen prägten vor allem die Flora des ausgehenden Paläozoikums und des Erdmittelalters. Die Angiospermen entwickelten sich seit dem Beginn der Kreidezeit besonders formenreich. Insbesondere die Entwicklung von Gräsern hat das Landschaftsbild der Erde und die Tierwelt grundlegend verändert. Es kam zu Steppenbildung und in ihrem Gefolge zu weidenden Herden.

Heterotrophe Organismen

Der tierische Organismus ist für seine Ernährung auf einen Stoffwechsel angewiesen, der bereits vorgefertigte organische Substanzen umsetzt. Durch den grundsätzlich eucaryontischen Zellbauplan sind alle Tiere für die Energieversorgung auf die Sauerstoffatmung angewiesen.

Foraminiferen sind Einzeller mit einer den Amöben ähnlichen Zweiteilung der Zelle in ein inneres dichtes und äußeres transparentes Plasma. Die meist nur Bruchteile eines Millimeters, jedoch im Extremfall bis 20 cm groß werdenden Zellen bauen ein aus einzelnen Kammern zusammengesetztes Gehäuse aus Kalk, verkittetem Feindetritus oder polymerem organischen Material, aus-Tektin. Ein mehr oder weniger komplexes Porensystem in den Gehäusewänden und zwischen den Kammern sichert die Kommunikation zwischen den Kammern. Ihre artspezifische Formenvielfalt macht die Foraminiferen zu

klassischen Leitfossilien der Mikropaläontologie, die eine zuverlässige Altersbestimmung der sie einschließenden Sedimentgesteine ermöglichen.

Die filigran gebauten **Radiolarien** sind seit mehr als 500 Millionen Jahren ein wichtiger Bestandteil des heterotropen Meeres-Planktons. Ihre formenreichen Skelette bestehen aus Kieselsäure, aus Skelett-Opal und bauen radialstrahlige Gitterkugeln, Spumellarien, oder polar zentrierte, mützenförmige Körper, die sogenannten Nascellarien. Auf den Böden insbesondere tiefer Ozeane, auf denen wegen des hohen CO2-Gehalts jeglicher Kalk aufgelöst wird, bilden sie den Hauptanteil oft bunter Kiesel-schiefer-Sedimente, der **Radiolarite**.

Schwämme oder Porifera stellen die ursprünglichste Organisationsstufe vielzelliger Tiere dar, sie besitzen weder echte Gewebe noch differenzierte Organe. Mit Hilfe ihrer inneren Kragengeißelzellen erzeugen sie einen Wasserstrom, der durch ein komplexes Porensystem der Schwammwand geleitet wird. Sie werden deshalb als Strudler bezeichnet. Die Schwämme bauen ein aus einzelnen Nadeln zusammengesetztes Sklerenskelett auf, das bei den ursprünglichen Formen aus Kieselsäure, SiO2 nH2O, besteht oder aus Spongïn, bei den abgeleiteten Kalkschwämmen aus Kalk. Unabhängig von diesem primären Sklerenskelett können viele Schwämme mit Hilfe ihrer äußeren Zellschicht, dem Pinacoderm, ein zusätzliches, stets kalkiges Basalskelett bilden. Diese sekundären Basalskelette haben bei einzelnen Gruppen, bei den **Corallinen Schwämmen**, die Funktion des primären Stützskeletts übernommen, so die Archaeocyathinen, Stromatoporen und Chaetetiden. Die **Bohrschwämme**, etwa *Cliona*, verzichten auf die Bildung eines eigenen Basalskeletts und bohren in fremdes Kalksubstrat, um ihren Körper darin zu schützen.

Chancellorien sind eine auf das Kambrium beschränkte Gruppe von Strudlern unklarer systematischer Zuordnung. Aufgrund ihrer sternförmigen, in die lederartige Außenhaut eingelagerten Kalk-Skleren wurden sie ursprünglich in die Verwandtschaft der Schwämme gestellt. Die abweichende Morphologie der Skleren, sie sind aus hohlen Einzelementen zusammengesetzt, und Unterschiede in der Struktur der Außenhaut führen zu einer Diskussion ihrer Zuordnung zu Polypen höher entwickelter Nesseltiere. Möglicherweise stehen sie sogar an der stammesgeschichtlichen Basis der »Deuterostomie«, zu denen unter anderem die Stachelhäuter und Wirbeltiere gehören.

Von den radiär-symmetrischen Lebewesen, den Radiata, haben vor allem die **Korallen** ein gutes Erhaltungspotential, da sie ihre Polypen bzw. Polypenkolonien durch ein kombiniertes Innen- und Außenskelett aus Kalk stützen. Die sackförmige Grundkonstruktion der Radiata bestehe aus einem zentralen Gastralraum mit einer von Tentakeln umgebenen, kombinierten Mund- und Afteröffnung. Die dickwandigen **Rugosa**, die ihre radialen Septen zur Stütze ihrer Gastralraum-Einfaltungen in einer vierzähligen Symmetrie ausbauen, sind im Erdaltertum, im Paläozoikum, verbreitet und fungieren zusammen mit corallinen Schwämmen als wichtige Riffbildner. Sie sterben am Ende des Paläozoikums aus. Ihre Rolle wird durch die sich in der Trias neu etablierenden modernen, dünnwandigen Steinkorallen übernommen, die **Scleractinia**. Sie zeichnen sich durch eine konsequente sechszählige Radialsymmetrie aus. Die ebenfalls nur auf das Paläozoikum beschränkte Gruppe der **Tabulata** läßt ihre zwölfzählige Radialsymmetrie infolge der Reduktion von Kalksepten kaum mehr erkennen.

Bilateral gebaute Tiere, die **Bilateralia**, haben grundsätzlich zwei verschiedene Körperöffnungen, Mund und After, und ordnen ihren Körper entlang einer Längsachse so an, daß die Nahrung vom Mund aus sukzessive und gegenüber der Radiata-Konstruktion deutlich effektiver aufbereitet werden kann.

Ringelwürmer oder Annelida sind durch eine serielle Wiederholung gleichartiger Körperabschnitte gekennzeichnet. Die sogenannten Sedentaria, das sind festsitzende Anneliden mit strudelnder Ernährungsweise, bauen zum Teil feste, röhrenförmige Kalkgehäuse, *Serpula*. **Armfüßer** oder Brachiopoda sind eine formenreiche Gruppe doppelklappiger Meeres-Strudler, deren Blütezeit im Erdaltertum lag. Heute leben sie bevorzugt an einem häutigen Stiel befestigt oder mit der Schale unmittelbar aufgewachsen in verborgenen Habitaten, oft in größeren Wassertiefen oder abgeschirmten Felsnischen. Ihr zentrales Versorgungsorgan, der paarige Lophophor, ist zugleich Strudelapparat und Atmungsorgan, dient jedoch nicht der Fortbewegung, wie der auf einer ursprünglich falschen Annahme gründende Name vermuten läßt. Bei den ursprünglicheren Formen sind die beiden Schalenklappen, die durch ihren hohen organischen Materialanteil oft »hornig« erscheinen, nicht durch ein sich verzahnendes Scharnier verbunden. Die zum Strudeln notwendige Öffnung der Schalen erfolgt bei ihnen vielmehr durch ein komplexes System aus Öffner-, Schließ- und Stabilisierungsmuskeln, welche den Weichkörper so komprimieren, daß die Schalen auseinanderklaffen und damit eine sogenannte indirekte Öffnung bilden. Dagegen haben die moderneren, artikulaten Brachiopoden durch Rückverlagerung des Öffnermuskelansatzes vor das Scharnier eine direkte Schalenöffnung über Hebelzug entwickelt. Dabei verhindert ein durch Zähne und Zahngruben ineinander greifendes Schloß ein seitliches Ausbrechen der Schalen. Um die Zugkräfte effektiv wirksam werden zu lassen, ist bei den Articulata eine steife, kalkige Schale unabdingbar. Ihre Schalen werden gerne mit Muschelschalen verwechselt. Brachiopoden haben aber eine kleinere Dorsal- und größere Ventral-schale, letztere ist häufig mit einem Stielloch versehen, so daß die Spiegelebene senkrecht durch die Mitte beider Schalen verläuft. Bei den Muscheln dagegen sind die beiden Klappen rechts-links orientiert, so daß die Spiegelebene in der Regel parallel zur Klappennah verläuft und beide Schalenhälften spiegelsymmetrisch sind.

Moostierchen oder Bryozoa sind seit dem Ordovizium bekannte, stets kolonial lebende, teilweise nur Bruchteile eines Millimeters messende kleine Tiere, deren häufig verkalkte Kolonien teils aufrecht, bäumchenförmig wachsen, daher der deutsche Name »Moostierchen«, teils häufig aber nur flache Krusten bilden. Die Einzelindividuen, die Zooide, die in Röhren der Kolonie leben, kommunizieren über ein Kanalsystem miteinander, über das Stolon, und sind zur Erfüllung ganz unterschiedlicher Aufgaben ausgebildet, für Ernährung, Verteidigung oder Fortpflanzung, mit morphologisch oft ganz unterschiedlichen Formen. Das zentrale Organ der Bryozoen ist – wie bei den ihnen verwandten Brachiopoden – ein Lophophor, dessen Tentakeln ring- oder hufeisenförmig um die Mundöffnung angeordnet sind.

Gliedertiere oder Arthropoda leiten sich von ursprünglich ringelwurmähnlich segmentierten Vorfahren ab und haben durch die »Erfindung« von isoliert beweglichen Gliedmaßen eine ungeheuer erfolgreiche Konstruktion lanciert. Die Arthropoden wurden dadurch zu den erfolgreichsten Räubern des Erdaltertums, unter-

stützt durch eine ausgezeichnete Rundum-Sehfähigkeit mit Komplexaugen, mit Facettenaugen. Der Körper ist zu drei größeren Segmenten verschmolzen, Cephalon, Thorax und Pygidium. Als Widerlager für die Muskulatur der Gliedmaßen entwickelte sich ein fester Außenpanzer aus Chitin, teilweise durch Kalkeinlagerungen verstärkt. Da aber die polymerisierte Chitinhaut nicht wachstumsfähig ist, müssen sich Arthropoden, solange sie an Größe zunehmen, regelmäßig häuten. Die Gliederfüße waren ursprünglich als Spaltbeine mit einem als Kiemen fungierenden Seitenast konstruiert. Nach deren Spezialisierung besonders im Bereich des Cephalons können verschiedene Großgruppen unterschieden werden.

Die **Trilobiten**, deren Blütezeit im Altpaläozoikum lag, entsprechen fast ganz dem Grundmuster der Arthropoden: klare Dreigliederung des Körpers mit einem verkalkten Rückenpanzer, dem Tergit. Das Cephalon enthält neben einem Antennenpaar fünf Gliedmaßenpaare auf der Unterseite, die wie alle weiteren Gliedmaßen im Thorax und Pygidium überwiegend noch als »Laufbeine« konstruiert sind.

Die **Spinntiere** oder Chelicerata haben die Antennen reduziert und den Körper zu zwei Segmenten verschmolzen, Prosoma und Opisthosoma. Charakteristisch ist im Kopfbereich die Umgestaltung der vorderen Gliedmaßen zu zangenartigen Cheliceren und einem Paar Tastfühlern, den Pedipalpen, sowie die Reduktion der Gliedmaßen im Opisthosoma auf vier Paar Laufbeine. Bereits im Paläozoikum haben sich erste Vertreter der Spinnen und Skorpione durch die Entwicklung einer Trachaeen-Atmung auf dem Festland etabliert.

Die große Gruppe der Mandibulata umfaßt vor allem die aquatisch lebenden Krebse, Crustacea, Diantennata, und die auf dem Festland extrem erfolgreichen Insekten. Ihre gemeinsamen Merkmale sind die Ausbildung eines komplexen Kauapparates aus Ober- und Unterkiefer, Mandibeln und Maxillen, die aus der Umwandlung von ursprünglich drei Gliedmaßenpaaren des Kopfbereichs erfolgte. Die Körpergliederung ist ursprünglich, dreigliederig, geblieben.

Die vielgestaltige und überwiegend im Wasser, aber auch auf dem Festland lebende Gruppe der **Krebse** oder Crustacea besitzt zwei Antennenpaare gemeinsam. Häufig sind die teilweise kräftig verkalkten Rückenpanzer von Kopf und Thorax zu einem Carapax verwachsen, allerdings nur äußerlich. Die modernen Zehnfuß-Krebse, die Malacostraca haben an ihren fünf Paar Laufbeinen des Thorakalbereichs zum Teil kräftige Scheren entwickelt, während die Rankenfußkrebse mit dem Carapax am Untergrund festsitzen und ihre Laufbeine in lange Strudelwerkzeuge umgestaltet haben. Dies sind die Cirripedier, beispielsweise Seepocken oder **Balanus**.

Die Anpassung der **Insekten** an das Landleben geht mit der Entwicklung einer Trachaeen-Atmung zusammen, die unabhängig von der der Spinnen entwickelt wurde, sowie der Bildung von zwei Paar Flügeln, die aus dorsalen Fortsätzen thorakaler Körpersegmente entstanden. Die stammesgeschichtliche Entwicklung der Insekten wurde durch die enge Wechselbeziehung zur Entwicklung der Landpflanzen immer wieder gefördert, eine Co-evolution. So konnte sich mit der Etablierung der Steinkohlewälder erstmals eine teilweise großwüchsige Vielfalt von Insekten entwickeln, etwa Libellen mit bis zu 70 cm Spannweite. Mit der Entwicklung der Blütenpflanzen und entsprechender Regenwälder entstand das unübersehbare Heer heute lebender Formen. Zwei Umstände beschränken fossile Insektenfunde vorwie-

gend auf sogenannte »Fossilagerstätten« mit besonders konservierenden Erhaltungsbedingungen, wie etwa anoxische, küstennah oder in terrestrischen Senken abgelagerte Schwarzschiefer, feinkörnige Plattenkalke oder Einschlüsse in Harzfallen im daraus entstehenden Bernstein. Der eine Umstand ist, daß es in den Chitinpanzern grundsätzlich keine Kalkeinlagerungen gibt. Der andere, daß der terrestrische Lebensraum nur selten über längere erdgeschichtliche Zeiten hinweg geeignete Möglichkeiten zur Fossilisation bietet.

Weichtiere oder Mollusca sind durch einen dreiteiligen Körper gekennzeichnet, den Kopf mit Reibzunge oder Radula, den Fuß und einen Eingeweidesack. Das alles wird von einem muskulösen Mantel umschlossen und besitzt keine inneren Stützelemente. Die meisten Mollusken bilden dafür eine Kalkschale aus, die primär als Außenskelett und Schutzorgan, als Gehäuse, dient. Die drei bedeutendsten Großgruppen dieser conchiferen oder Schalen tragenden Weichtiere haben sich im Kambrium durch ihre jeweilige Spezialisierung im Nahrungs-erwerb differenziert:

Die **Schnecken** oder Gastropoda haben sich als auf dem Boden kriechende Weidegänger spezialisiert. Die Kiemen lagen ursprünglich auf der dem Boden zugewandten Bauchseite des hinteren Körperabschnitts. Damit sie hinreichend mit Frischwasser versorgt werden konnten, wurde der Hinterleib unter seitlicher Drehung oder Torsion über den Kopf vor das dorsal gelegene Herz positioniert, damit entstanden die »Prosobranchier«. Diese Torsion führte zu einer asymmetrischen bzw. nur noch einseitigen Anlage der Kiemen und einer Spiralisierung des Körpers und des einteiligen Gehäuses. Einige Formen wurden im Verlauf der Evolution zu aktiven Schwimmern, oder sie ließen sich passiv im Wasser treiben, der planktonischen Lebensweise. Sie machten die Torsion wieder rückgängig, behielten die Asymmetrie der Kiemen jedoch weitgehend bei, sie werden »Opisthobranchier« genannt. Heute bewohnen die Schnecken als eine der artenreichsten Tierklassen nahezu alle aquatischen und terrestrischen Lebensräume.

Die **Muscheln** oder Bivalvia haben sich als erfolgreiche Nahrungsstrudler eingenischt und zunächst die sessile Lebensweise optimiert. Dazu gehört nicht nur der Ausbau der Kiemen als Strudel- und Filterapparat, sondern auch die Ausbildung einer zweiklappigen Schale, die während der aktiven Phase über eine Spannfeder, das Ligament, am gezähnelten Klappenscharnier, dem Schloß, geöffnet und in der Ruhezeit zum Schutz über ein Muskelsystem geschlossen wird.

Die **Kopffüßer** oder **Cephalopoda** sind als primäre Räuber die fortschrittlichste und intelligenteste Gruppe der Weichtiere. Neben extrem dotterreichen Eiern, die ein Larvenstadium außerhalb des Eies überflüssig machen, entwickelten sie vier herausragende Eigenschaften:

1. Der Fuß wurde in ursprünglich zehn Greif-Tentakel und einen röhrenförmigen Trichter umgebaut, mit dessen Hilfe sie das Atemwasser ruckartig aus der Kiemenhöhle ausstoßen und sich damit nach dem Rückstoßprinzip im Wasser fortbewegen können.

2. Es wurde ein konzentriertes Gehirn ausgebildet, das die Entwicklung intelligenter Jagd- und Tarnstrategie erlaubt.

3. Zusätzlich zur Radula entstand ein kräftiger Kieferapparat, er ähnelt einem Papageienschnabel.

4. Das einteilige Gehäuses wurde energiesparend als hydrostatischer Auftriebsapparat genutzt, der das Körpergewicht des Tieres im Wasser kompensiert. Dazu

wurden im hinteren Gehäuseabschnitt, im Phragmokon, in regelmäßigen Abständen Trennwände, Septen, eingezogen. Die einzelnen Kammern sind durch einen durchbluteten Hautschlauch, einen Siphon, untereinander und mit dem Weichkörper verbunden. Er sorgt für eine stickstoffreiche Gasfüllung, die dem Gehäuse den notwendigen Auftrieb verleiht und in den Kammern durch Abpumpen oder Fluten von Wasser die Tiefenlage austariert.

Die ursprünglicheren Vertreter der Kopffüßer, etwa *Nautilus*, haben sich das Außengehäuse bis heute erhalten, sie heißen Ectocochlia. Das Gros der modernen Tintenfische, der Coleoidea, verlagert das Gehäuse zunächst ins Innere des Körpers, zum Beispiel Belemniten, *Sepia* oder *Spirula*. Anschließend wird es im Zuge der Phylogenie weitgehend oder vollständig reduziert wie bei den Kalamaren oder Kraken. Die Coleoiden werden damit zu schnellen und gewandten Schwimmern.

Seit dem frühen Erdaltertum stellen Kopffüßer-Gehäuse eine der häufigsten und formenreichsten Fossilien in den Meeresablagerungen. Dabei unterscheiden wir bei den Ectocochlia zwischen den ursprünglichen Nautiliden und den abgeleiteten Ammoniten. Beide haben anfangs langgestreckte, konische Gehäuse und rollen diese dann unabhängig voneinander spiralförmig ein, um eine günstigere Schwimmposition ihres im letzten Teil des Gehäuses, der Wohnkammer, befindlichen Weichkörpers zu erzielen.

Bei den **Nautiliden** sind die Kammerscheidewände meist einfach, urglasförmig gewölbt, der Siphon ist kräftig und durchzieht die Kammern oft zentral. Sie haben mit dem Nautilus der Südsee in größeren Wassertiefen bis heute überlebt. Im Erdaltertum waren ihre Gehäuse oft noch gestreckt, sie heißen dann »**Orthoceraten**«.

Die **Ammoniten** sind eine sehr formenreiche Gruppe, die 350 Millionen Jahre lang, vom Devon bis zur Kreide, die Weltmeere beherrschte. Ihr meist planspiral aufgerolltes Gehäuse ist wie das der Nautiliden gekammert. Zur Optimierung ihrer hydrostatischen Eigenschaften haben sie aber die Kammerscheidewände wellblechartig gebogen und ihre Nahtlinien, die Suture oder Lobenlinie, wo sie auf der Gehäuseinnenseite auftreffen, zunehmend gefälteilt. Die bei Steinkern-Erhaltung sichtbare Lobenlinie ist ein wichtiges Bestimmungsmerkmal. Der dünne Siphon ist stets randständig und gewährleistet einen einheitlich gerichteten Wasserfluß in den Kammern. Im Verlauf des Erdmittelalters haben viele Ammoniten ihre papageischnabelartigen Kiefer als Freißwerkzeug aufgegeben, den Unterkiefer zu einem Deckel, dem Aptychus, umgebaut und sich auf das Fressen von Plankton verlegt. Diese Spezialisierung, die besonders in der Kreidezeit auch heteromorphe, oft trochospirale oder hakenförmige Gehäuseformen sinnvoll gemacht hat, wurde den Ammoniten am Ende der Kreidezeit, einer weltweiten Planktonkrise, zum Verhängnis.

Die **Belemniten** sind im Erdmittelalter weitverbreitete Gruppen der Coleoideen mit einem gestreckten, gekammerten Innengehäuse und mit randständigem, zarten Siphon. In seinem hinteren Bereich wurde das Innengehäuse von einem fossil gut überlieferbaren, massiven Rostrum aus Kalk umwachsen. Es diente als Türlergewicht, um das Tier von einer vertikalen in eine horizontale, schwimmfähige Position einzukippen. Ammoniten und Nautiliden haben denselben Effekt durch die Spiraleinrollung ihres Gehäuses erreicht. Die ebenfalls am Ende der Kreidezeit ausgestorbenen Belemniten-Verwandten hatten an ihren zehn Fangarmen kräftige Hornhäkchen oder Onychiten, während die heutigen zehnen- und achtarmigen Vertreter Saugnäpfe entwickelten.

Die seit dem Altpaläozoikum, dem Kambrium, verbreiteten **Stachelhäuter** oder Echinodermata sind durch ein wachstumsfähiges Innenskelett aus einzelnen, beweglich zueinander angeordneten Kalkplatten charakterisiert, die bei manchen Gruppen, etwa den Seeigeln, auch zu kompakten Kapseln verwachsen können. Während die planktonisch lebenden Larven noch deutlich bilateral symmetrisch sind, lassen alle modernen Vertreter im Adultstadium eine mehr oder weniger deutliche fünfzählige Radial-Symmetrie erkennen. Sie wird besonders durch die Anlage des sogenannten Wassergefäßsystems sichtbar, des Ambulakralsystems. Dies ist ein nur bei dieser Gruppe vorkommendes hydraulisches Organ, das zur Fortbewegung, Atmung und Nahrungszufuhr verwendet werden kann. Wir unterscheiden zwischen gestielten, strudelnden und frei beweglichen Vertretern, die sich oft durch Abweiden des Substrates oder durch das Fressen von Detritus ernähren. Zu den am Untergrund fixierten Formen gehört eine Reihe nur aus dem Erdaltertum bekannter Formen, so die scheibenförmigen und armlosen **Edrioasteroideen**, die mit ihrer abgeflachten Dorsalseite dem Untergrund auflagen. Die größte Formenvielfalt unter den festsitzenden Echinodermen erlangten die **Seelilien** oder **Crinoidea**, deren kelchartige Kronen mit langen, fächerartige Armen auf einem beweglichen Stiel an eine Blume erinnern. Die isolierten Skelett-Elemente, insbesondere die Stielglieder, die Trochiten, treten sehr häufig auf und sind dann gesteinsbildend. Seit dem Mesozoikum haben sich auch frei schwimmende Seelilien entwickelt, Haarsterne wie *Saccocoma* und *Comatula*. Dies geschah durch eine Reduktion der Stiele.

Zu den frei beweglichen Echinodermaten oder »Eleutherozoa« gehören verschiedene am und im Meeresboden lebende Gruppen, wie etwa die sehr beweglichen **Schlangensterne**, die Ophiurioidea, die stammesgeschichtlich näher mit den Seelilien verwandt sind. Sie haben ihre Organe auf die zentrale Körperscheibe konzentriert, so daß ihre langen, dünnen Arme ausschließlich der Fortbewegung dienen. Bei den behäbigen, räuberisch lebenden **Seesternen**, den Asteroidea, beherrschen die fünf Arme dagegen einen Teil der Organe.

Bei den **Seeigeln**, den Echinoidea, ist ein Teil der Skelettplatten zu festen Coronen verwachsen, mit Stacheln, die über Muskeln bewegt werden können. Die Mundöffnung der streng pentamer-symmetrischen Gehäuse der »regulären Seeigel« liegt im Zentrum der Unterseite, die Afteröffnung im Zentrum der Oberseite. Diese Seeigel sind bevorzugt Weidegänger der Substrate. Diese Seeigel sind bevorzugt Weidegänger der Substrate. Entsprechend haben sie auch einen sehr kräftigen, aus zahlreichen kalkigen Elementen zusammengesetzten Kiefer-Apparat, die sogenannte »Laterna Aristotelis«, mit dem sie auch in den felsigen Untergrund Kühlen schaben können.

Die sogenannten »Irregulares« haben im Zuge ihrer Umstellung auf ein Leben im Inneren des weichen Meeresbodens ihre Gehäuse umkonstruiert und mit einer bilateralen Symmetrie überlagert, indem sie die Mundöffnung, in der der Kieferapparat zunehmend reduziert wird, nach vorne, die Afteröffnung dagegen an den Hinterrand verlegt haben. Das atmungsaktive Ambulakralsystem wird dorsal konzentriert (Petaloide), während es auf der Unterseite kaum erkennbar der Fortbewegung im Sediment und dem Transport von Sedimentpartikeln dient. Zarte Hohlstacheln bedecken die Oberfläche mit einem elastischen »Pelz« und können zusammen mit langen Ambulakralfüßchen schlauchartige Siphonen bil-

den, die den Kontakt mit der Sedimentoberfläche halten.

Die **Graptolithen** sind eine auf das Erdaltertum beschränkte Gruppe kolonial lebender Tiere, die mit modernen Branchiotremata, den Hemichordata verwandt sind. Ursprünglich lebten die strauchförmigen Kolonien, die **Dendroidea**, am Boden, während sich im Ordovizium die **Graptolithina** durch die Entwicklung von Schwebvorrichtungen das planktonische Leben eroberten. Ihre zarten Kolonien aus organischen Skleroproteinen haben sich besonders in sogenannten »Schwarzschiefern« erhalten, die unter sauerstofffreien Bedingungen abgelagert wurden. Sie waren dort weder der normalen Verwesung noch am Boden lebenden Aasfressern ausgesetzt. Die Einzelindividuen konnten in millimeterkleinen Theken ein- oder mehrzeilig an den Ästen der Kolonie angeordnet sein, sie standen über ein Schlauchsystem, das Stolon, miteinander in Verbindung.

Die primär im Wasser lebenden **Wirbeltiere** oder **Vertebrata**, die **Fische**, erscheinen mit den kieferlosen Panzerfischen oder Agnatha bereits vor knapp 480 Millionen Jahren im frühen Ordovizium. Ihr gemeinsames Merkmal ist die durch Knorpel, wie bei Haien und Rochen, oder durch Knochen stabilisierte Wirbelsäule. Eine an das Süßwasser angepaßte Gruppe der räuberischen Quastenflosser, der Crossopterygier, stellt mit ihren paarig angelegten, kräftigen Bauchflossen die Ausgangsform aller landlebenden Wirbeltiere, der Tetrapoden, dar, die seit dem Ober-Devon vor etwa 370 Millionen Jahren mit zunehmender Unabhängigkeit vom Wasser das Festland erobert haben. Während die Amphibien und Lurche ihre frühe Jugend, die Entwicklung der Larven, noch im Wasser verbringen, legen die Kriechtiere oder Reptilia und alle von ihnen abgeleiteten höheren Wirbeltiere amniotische, will sagen flüssigkeitsgefüllte Eier, welche die Embryonalentwicklung vom aquatischen Milieu unabhängig machen und den verschiedenen Saurier-Gruppen die flächendeckende Besiedlung des Festlands ermöglichen. Der Erwerb der Warmblütigkeit macht schon die Flug- und Dinosaurier zunehmend unabhängiger vom Klima und ebnet den Weg für die globale Entfaltung der Säugetiere, der Mammalia, seit der Obertrias vor etwa 220 Millionen Jahren und der Vögel, der Aves, seit dem Oberjura vor 150 Millionen Jahren.

Die **Spurenfossilien** oder Lebensspuren, die auf der Sedimentoberfläche oder im Sedimentkörper angelegt werden, können nach dem vermuteten Zweck der verursachenden Lebensäußerung klassifiziert werden. *Scolithos* sind senkrecht im Watt-Sediment angelegte Wohnbauten, während es sich bei *Cosmoraphe* um mäandrierend auf der Sedimentoberfläche angelegte Weidespuren handelt. Fucoiden und Chondriten sind im Weichsubstrat angelegte Freißbauten. Lebensspuren, die im Gegensatz zu Körperfossilien nicht umgelagert werden können, geben zuverlässige Auskunft über die Umweltbedingungen zur Ablagerungszeit, über die Beschaffenheit des Substrats, über Nährstoffangebot, Sauerstoffgehalt und Hydrodynamik.

Auf den Schichtflächen des feinkörnigen Sandsteins der jungprotozoischen Ediacara Formation Australiens, etwa 800 Millionen Jahre alt, findet sich eine reiche Überlieferung von Lebensspuren, darunter auch Ruhe­spuren von in ihrer systematischen Stellung unklaren Organismen wie zum Beispiel *Dickinsonia*, deren Körperkonfiguration detailliert überliefert ist. Derartige **Vendobionta**, die offensichtlich bilateral symmetrisch, also keine radial gebauten Polypen waren, sind bisher nur in Form solcherer Phantom-Fossilien bekannt.

Helmut Keupp

Glossary

Fossils of ancient forms of life are often preserved in very different ways in sedimentary rocks. We use the term »body fossils« when the configured fossil remnants of earlier organisms have been preserved either in their original substance or, as is generally the case, chemically changed: mummified remains, bones, shells, leaves, etc. The remains themselves have often been dissolved over the years; in such cases their direct moulds – impressions and casts – in the surrounding rock also count as body fossils. In the case of chemofossils, decay products of organic substances (amino and fatty acids or bitumens, for example) are finely dispersed in the sediment. But an organism's activities can also leave traces in the sediment even if the organism itself has not actually been fossilised. These trace fossils can supply important information about the organisms and the environment in which they lived.

Geology

Photoautotrophic organisms

Their metabolisms rely on photosynthesis; that is, they use pigments and the energy of sunlight to convert inorganic matter (carbon dioxide and water) into organic products such as sugars and starch and to release oxygen. They are the first link in the food chains and the precondition for animal, for heterotrophic life.

Blue-green algae (Cyanobacteria) are mat-forming bacteria without a nucleus, now widespread in the sea, in freshwater or on land. With the help of green and blue pigments that collect on membrane systems known as thylakoids beneath the cell wall, they are able to conduct photosynthesis, primarily by means of the low-energy red light spectrum that penetrates only a few metres into the water column. They count as the »inventors« of photosynthesis. Their activity can be traced back for just under four thousand million years: on the one hand, their removal of CO2 is responsible for the deposition of the first limestones in the primal ocean, the finely laminated **stromatolites** and **loferites**, dense carbonates with banded cavity systems; on the other hand, permanent O2 production is responsible for oxygenating the Earth's originally anoxic atmosphere over the past two thousand million years. If bodies rotating in the waves are coated with cyanobacteria films, concentrically laminated calcium carbonate structures known as **oncoids** are formed.

Red algae belong to what are known as eukaryotic organisms: their cell structure consists of a complex organisation of cells with clearly defined compartments, for example a nucleus. Because of their red pigments, red algae primarily use high-energy blue and purple light for photosynthesis. In this way they can penetrate to depths of more than 200 m, given optimal light conditions. Some groups calcify their cell walls, so the relatively simple multicellular structure, the thallus, may be preserved in fossil form.

In the terminal Ordovician period, about 450 million years ago, plants started to conquer the mainland, paving the way for land animals that first appeared in the subsequent period of the Earth's history, the Silurian.

Evolution of the higher terrestrial plants began with simple vascular plants, which developed their cell structures into true tissues, especially vascular tissues or vessels. The vascular plants evolved from green algae (thallophytes), which have no such cellular differentiation. Green plants use short- and long-wave light for photosynthesis. Of the three main groups of land plants (mosses or Bryophyta, ferns or Pteridophyta, and seed plants or Spermatophyta), the last two occur most frequently in the fossil record. Mosses, »thallophytes«, adapted to wet terrestrial habitats, tend to be of minor importance.

Fern-like plants are vascular plants with a special mode of reproduction, a complex alternation of generations involving spore formation. This group includes, first, various groups of **ferns** such as silver ferns, true ferns, and seed ferns such as *Pecopteris*, *Sphenopteris*, *Neuropteris* and *Mariopteris*, second, **club moss plants** such as *Lepidodendron* and *Sigillaria*, and, third, **horse tail plants** such as *Annularia* and *Mesocalamites*. During the late Palaeozoic, these three groups produced large trees for the first time in the Earth's history; together with the first seed plants, the gymnosperms, they created large swamp forests that were the basis for coal formation during the Carboniferous period, for example.

Seed plants are divided into **gymnosperms**, **conifers**, and **angiosperms**. The more primitive gymnosperms have produced such prominent **cycad**ean-related species as *Glossopteris*, *Nilssonia*, *Thinnfeldia* and *Ginkgo*. Conifers dominated the flora of the late Palaeozoic and the Mesozoic. In the early Cretaceous, angiosperms started to develop great morphological diversity. In particular the evolution of grasses has fundamentally changed the earth's landscapes and its animal world, leading to open grasslands and subsequently to grazing herds.

Heterotrophic organisms

Geology

Animal organisms feed on already existing organic matter. Because of their eukaryotic cell structure, all animals obtain energy by breathing oxygen.

Foraminifera are unicellular organisms. Like the amoeba cell, the foraminiferan cell is divided into a granular endoplasm and a transparent ectoplasm. The cells are mostly only fractions of a millimetre in size, but in exceptional cases may be as large as 20 cm; they build a multichambered test of calcium carbonate, cemented fine detritus, or polymeric organic substance (tectin). An often complex pore system in the test walls and between the chambers ensures communications between the chambers. Because of their morphological diversity the foraminifera are classic index fossils in micropalaeontology, enabling reliable dating of the surrounding sedimentary rocks.

The intricately built **radiolarians** have been an important component of heterotrophic marine plankton for more than 500 million years. Their skeletons are composed of silica (biogenetic opal) and display a wide array of shapes. There are two main groups: spumellarians, shaped like radial latticed spheres, and nassellarians, with pole-centred, bell-shaped bodies.

On very deep ocean floors, where the high CO2 content dissolves all calcium carbonate, they are the principal components of **radiolarites**, the often colourful siliceous shales.

Sponges (Porifera) represent the primary organisation level of multicellular animals, possessing neither true tissue nor complex organs. By means of choanocytes, they create a water current that pumps water through the complex pore system of their sponge walls; hence they belong to the suspension feeders. Sponges build scleroskeletons composed of individual spicules made of silicic acid (SiO2 nH2O) or organic spongin in the original forms and of calcium carbonate in the case of the phylogenetically derived calcareous sponges. Irrespective of this primary scleroskeleton, many sponges are able to use their outer layer of cells (pinacoderm) to produce an additional, always calcareous basal skeleton. These secondary basal skeletons have assumed the function of primary support skeletons in the case of the **coralline sponges**, the Archaeocyatha, Stromatopora and Chaetetids, for example. The »**boring sponges**« such as *Ciona* do not produce their own basal skeletons; instead, they protect their bodies by boring into calcareous substrates.

Chancellorians are a group of suspension feeders of uncertain affinity occurred only in the Cambrian. Because of star-shaped, calcareous sclerites in their leathery outer membranes an affinity with sponges was originally presumed. Deviating morphology of the sclerites (they consist of hollow individual elements) and differences in the outer membrane structure suggest they may be polyps of more highly developed cnidarians. They may even be at the phylogenetic base of the deuterostomes, which also include echinoderms and vertebrates.

Among the radially symmetrical organisms (Radiata), the **corals** are most likely to be preserved because their polyps or polyp colonies are supported by combined internal and external calcareous skeletons. The basic sac-like shape of their polyps consists of a central gastric cavity, with tentacles surrounding a single central opening for both mouth and anus. The thick-walled **Rugosa**, whose radial septa evolved in four-fold symmetry to strengthen their gastrovascular cavity, were common during the Palaeozoic Era and were major reef-builders, together with coralline sponges. They became extinct at the end of the Palaeozoic. Their role was taken over by **Scleractinia**, modern thin-walled stony corals that appeared during the early Triassic. They have a consistent sixfold radial symmetry. **Tabulata** were another group living only during the Palaeozoic; their twelvefold radial symmetry is now barely recognisable owing to reduction of their calcareous septa.

Bilateralialia, bilaterally symmetrical organisms, have two different body openings, mouth and anus; their bodies are located along a longitudinal axis, allowing food to be digested in successive stages: a much more effective construction than that of Radiata.

The bodies of **Annelida** (segmented worms) are a sequence of identical segments. The Sedentaria group are sessile, suspension-feeding annelids, some of which (e. g., the genus *Serpula*) build hard tube-like casings of secreted calcium carbonate.

Brachiopods (Brachiopoda) are a diverse group of two-shelled, filter-feeding marine animals, which was most abundant during the Palaeozoic Era. Today they live by preference in hidden habitats, where they are attached to a substrate by a fleshy stalk (pedicle) or one shell, often in very deep water or rock crannies. Their

central organ, the paired lophophore, is both a filter-feeding structure and a breathing organ, but is not used for locomotion, as was originally assumed and their name suggests. In the primary forms, the two shells, which often seem horn-like owing to their high organic content, are not joined by an interlocking hinge. The shells are opened for feeding by a complex system of diductor, adductor and adjustor muscles that squeeze the soft body and let the shells open, creating an indirect opening. By contrast, more modern, articulate brachiopods shifted their diductor muscle attachments posteriorly in front of the hinge and so were able to lever the shell open. A hinge with teeth and sockets prevents the shell from lateral dislocation. For leverage to be effective, Articulata require hard calcareous shells. Their shells are often mistaken for bivalve shells. Yet brachiopods have a smaller dorsal and a larger ventral shell; the latter often has a pedicle opening, so the plane of symmetry runs through the middle of both shells. Bivalve shells are on the right and left sides of the body, so the plane of symmetry is generally parallel to the hinge line and the two shell halves are mirror-symmetrical.

Bryozoans (Bryozoa) have existed since the Ordovician period and are sometimes only a fraction of a millimetre in size. They always live in colonies, which are often calcified and sometimes grow vertically in the shape of a small tree (hence their German name, Moostierchen, which means little moss animals), but sometimes form only flat crusts. The individuals (zooids), which live in colony tubes, communicate with each other via a channel system (stolon). They have evolved to manage very different tasks (nutrition, defence or reproduction) and often have very different anatomies. The main organ of the bryozoans – like that of the brachiopods, to which they are related – is a lophophore whose tentacles surround the mouth opening in a circular or horseshoe pattern.

Arthropods (Arthropoda) derive from ancestors that were segmented like worms. Their success story is due to the »invention« of jointed legs which made them the most successful predators of the Palaeozoic, in conjunction with their excellent all-round vision due to compound (facetted) eyes. The body is fused into three large parts: cephalon, thorax and pygidium. A hard outer armour made of chitin, sometimes strengthened by calcium carbonate, supports the muscles of the limbs. Because these polymerised chitin exoskeletons do not grow, arthropods moult periodically as long as they continue to gain size. Their limbs were originally biramous, with a side branch acting as a gill. Arthropods can be classified into various major groups according to their specialised appendages, especially in the cephalon region.

Trilobites, which were most abundant during the early Palaeozoic, correspond almost completely to the basic arthropod pattern: a clearly three-part body with a calcareous dorsal plate (tergite). The cephalon has one pair of antennae and five pairs of appendages on its underside. Like all the other pairs of appendages in the thorax and pygidium, they still function mainly as »walking legs«.

Chelicerates (Chelicerata) have reduced antennae and their bodies are divided into two segments: pro-soma and opithosoma. Their front limbs have evolved into pincer-like chelicerae and a pair of sensory appendages (pedipalps), and the appendages of the pro-

soma have been reduced to four pairs of walking legs. During the Palaeozoic already, the first spiders and scorpions adapted to terrestrial life by developing tracheal breathing.

The large Mandibulata group mainly comprises water-dwelling crabs (= Crustacea, Diantennates), and the terrestrial insects. They all have a complex biting mechanism consisting of upper and lower jaws, mandibles and maxillae resulting from the transformation of what were originally three pairs of appendages in the head area. They retain their primary three-part body division.

Crustaceans (Crustacea) are a very diverse group that is primarily water-dwelling but can also live on land. All of them have two pairs of antennae. In many cases, the sometimes strongly calcified dorsal plate covering head and thorax has fused into a carapace, but only externally. Modern decapods (Malacostraca) have developed sometimes strong pincers on the five pairs of walking legs of the thorax, whereas cirripeds such as **barnacles** (= balanids) are cemented to the substrate by their carapace and have transformed their walking legs into long ciliary feeding tools.

Insects adapted extremely successfully to a terrestrial lifestyle, developing tracheal respiration – evolved independently of spiders – and forming two pairs of wings that evolved from dorsal extensions of thoracic body segments. The phylogenetic evolution of insects benefited repeatedly from close interaction with the evolution of terrestrial plants: a coevolution. For example, the spread of Carboniferous forests meant that many, sometimes giant insects were able to develop, including dragonflies with wing spans of up to 70 cm. With the development of flowering plants and rain-forests came the vast multitude of still-extant forms. There are two reasons why insect fossils are mainly found only in fossil »lagerstätten« with good conservation conditions, such as anoxic black shales deposited near the coast or in terrestrial depressions, fine-grained platy limestones, or trapped in fossilised resin (amber). First, chitin armour does not contain any calcareous deposits. Second, the terrestrial environment rarely provides suitable conditions for fossilisation over long geological periods.

Molluscs (Mollusca) have bodies which are divided into three parts: the head with a radula, the foot, and a visceral sac, all of which are enclosed by a muscular mantle and have no internal supports. Instead, most molluscs secrete calcium carbonate, primarily as an external skeleton and protective shell. The three major groups of these conchiferous (shell-bearing) molluscs were formed during the Cambrian owing to their respective specialised feeding habits:

Snails (Gastropods) graze while gliding along the ground. Their gills were originally located on the ventral side of the posterior body. To obtain enough fresh water, the rear body turned sideways (torsion) over the head and positioned the gills in front of the dorsally located heart; this is how »Prosobranchia« evolved. This torsion led to asymmetrical or only one-sided location of the gills and to a spiral shape of the body and the one-piece shell. In the course of evolution some species became active swimmers or drifted passively in the water (planktonic lifestyle). They reversed torsion again, but most of them kept asymmetric gills; they are known as »Opisthobranchia«.

Snails are now among

the most diverse classes of animals and inhabit almost all terrestrial and aquatic environments.

Bivalves (Bivalvia) have become successful filter feeders, first optimising the sessile lifestyle. This involved not only developing their gills as suspension and filter mechanisms, but also forming a two-part shell that opens during the active phase via a tension spring, the ligament at the interlocked hinge, and is closed by the muscle system for protection during rest periods.

Cephalopods (Cephalopoda) are primary predators and the most advanced and intelligent group of molluscs. Their eggs have large yolks, making a larval stage outside the egg superfluous. They have four other major characteristics:

1. The foot was transformed into originally ten tentacles and a tube-shaped funnel, used to eject respiratory water out of the gill cavity and thus jet-propel themselves forward.

2. They have complex brains, permitting them to develop intelligent hunting and camouflage strategies.

3. In addition to the radula, a strong jaw mechanism developed, resembling a parrot’s beak.

4. The one-piece shell served as an energy-saving hydrostatic buoyancy mechanism, offsetting the animal’s weight in the water. At regular intervals septa were created in the phragmocone, the posterior part of the shell. The siphuncle, a tube of tissue with a good blood supply, connects the individual chambers both among themselves and with the soft body. It supplies nitrogen-rich gas that provides the necessary buoyancy and adjusts depth according to the submarine principle, by pumping water in or out of the chambers.

Primitive representatives of the cephalopods (the modern *Nautilus* and the extinct ammonoids) still retain external shells; they are termed Ectocochlia. Most modern sepia, the Coleoidea, developed internal shells (belemnites, *Sepia* or *Spirula*, for example). In the course of phylogeny the shells were then largely or completely reduced, as in the case of the squid or octopus. Thus, coleoids became quick and agile swimmers.

Since the early Palaeozoic cephalopod shells have been one of the most common and generically diverse fossils in marine deposits. In the case of Ectocochlia we distinguish between primary nautilids and derived ammonites. Both initially had elongated, conical shells; independently, both groups then developed coiled shells to create a more favourable floating position for the soft body in the last shell segment, the living chamber.

The chamber partitions (septa) of **Nautilids** are generally simple and convex; the siphuncle is thick and often runs through the chamber centres. Like the modern Pacific *Nautilus*, they have survived in deep water up to today. In the Palaeozoic their shells were often still long and straight; they are then called **Orthoceratids**.

Ammonites are a generically very diverse group that ruled the world’s oceans for 350 million years, from the Devonian to the Cretaceous. Their shells are generally planispiral and chambered, like those of the nautilids. To streamline their hydrostatic features, they developed wavy septa, and the sutures are increasingly folded where they meet the inner side of the shell.

Visible suture lines in cast fossils are important aids to identification. The thin siphuncle is always peripheral and permits unidirectional water flow within the chambers. In the course of the Mesozoic many ammonites abandoned their parrot-like jaws as feeding mechanisms; the lower jaw was transformed into an operculum, the aptychus, and ammonites then became plankton-feeders. Heteromorphic, often trochospiral or hook-like shell shapes developed as a result, especially in the Cretaceous. However, this planktotrophic specialisation had disastrous results when a global plankton crisis occurred at the end of the Cretaceous.

The **Belemnites** were widespread in the Mesozoic. This group of Coleoidea had an elongated, chambered internal shell and a peripheral, thin siphuncle. The back part of the shell is surrounded by a compact calcite rostrum that preserves well in fossil form. It serves as a counterweight to move the animal from a vertical to a horizontal position for swimming. Ammonites and nautilids achieved the same effect by coiling their shells. The belemnite relatives, which also became extinct at the end of the Cretaceous, had small and strong horny hooks or onychites on their ten arms, whereas the present ten- and eight-armed species developed suckers.

Widespread since the early Palaeozoic (Cambrian), **Echinoderms** (Echinodermata) possess an internal skeleton that is capable of growth and consists of flexible calcite plates that, in some groups such as sea urchins, may fuse to form compact capsules. Whereas the planktonic larvae are still clearly bilaterally symmetrical, modern adult specimens have a more or less distinct pentaradial symmetry. This is easily visible in the structure of their unique water vascular (ambulacral) system that can be used for locomotion, respiration and feeding. We distinguish between attached suspension-feeders and free-floating echinoderms that often graze on the substrate or feed on detritus. The sessile group includes a series of forms known to have existed only in the Palaeozoic, such as the disc-shaped, armless **edriasteroids** whose flat dorsal sides lie directly on the sea floor. The greatest generic diversity among the sessile echinoderms is achieved by the **sea lilies** or **crinoids**, whose cup-like crowns with long fan-like arms on a mobile stalk resemble flowers. Isolated skeletal components, especially stalk segments (trachites) are often very frequent and are then rock-forming. Since the Mesozoic, free-floating sea lilies, feather stars such as *Saccocoma* and *Comatula*, have also developed as a result of stalk reduction.

The motile echinoderms or Eleutherozoa include various groups living in or on the sea floor, such as the very motile brittle stars (**Ophiuroidea**), which are more closely related to sea lilies in phylogenetic terms. A central body disc contains all their organs, their long thin arms being used purely for locomotion. By contrast, the five arms of the sedate and predatory **sea stars (Asteroidea)** contain some of their organs.

In the case of the **sea urchins** (Echinoidea), some of the skeletal plates have fused into rigid coronae with spines worked by muscles. The mouth opening of the pentaradially symmetrical shell of the »regular sea urchin« is in the centre of the lower side, the anal opening in the centre of the top side. By preference, this sea urchin grazes the substrate surface. Accordingly, it has

a very powerful jaw (known as Aristotle’s lantern), which consists of many calcitic elements and is capable of scraping hollows in the rocky substrate.

The »irregular urchins« have adapted to life within the soft sea floor by developing bilaterally symmetrical shells: the peristome – in which the jaw mechanism is increasingly reduced – is brought towards the anterior and the periproct (= anal opening) is moved to the posterior edge. The respiratory part of the ambulacral system is concentrated on the topside (petaloids), whereas the underside part acts for locomotion in the sediment and for transporting sediment particles. Slender hollow spines cover the surface with an elastic »coat«; in conjunction with long ambulacral feet they can form tube-like siphuncles to maintain contact with the sea floor.

Graptolites are a group of colonial animals known only from the Palaeozoic. They are related to modern Branchiotremata (Hemichordata). Initially the many-branched colonies, **Dendroidea**, inhabited the sea floor, whereas during the Ordovician **Graptolithina** developed floating equipments and adopted a planktonic lifestyle. Their slender colonies of organic scleroproteins have been preserved especially in »black shales«, which were deposited under oxygen-free conditions. There they escaped exposure to normal decay and benthic scavengers. The individuals were arranged in one or more rows of millimeter-sized thecae on the colony branches and were connected to each other by a tube system, the stolon.

Primarily aquatic **vertebrates**, **fishes**, appeared in the early Ordovician already, just under 480 million years ago, the first known example being the jawless fish Agnatha. Their shared characteristic is a backbone stabilised by cartilage (like sharks or rays) or bone. A freshwater-adapted group of the predatory crossopterygians, with their powerful paired pelvic fins, are the ancestors of all terrestrial vertebrates, the tetrapods, which invaded the land in the Upper Devonian, some 370 million years ago, and became increasingly independent of water. Whereas amphibians spend their larval phase in water, reptiles and all the higher vertebrates descending from them lay amniotic (fluid-filled) eggs, enabling embryos to develop outside aquatic environments and various saurian groups to settle anywhere on land. Becoming warm-blooded made pterosaurs and dinosaurs increasingly independent of climate and paved the way for the global evolution of mammals (Mammalia) since the Upper Triassic about 220 million years ago and birds (Aves) since the Upper Jurassic about 150 million years ago.

Trace fossils, traces of biological activity, on the sediment surface or in a sediment body can be classified according to the assumed purpose of the behaviour causing them. *Skolithos* are vertical dwellings burrowed in tidal flat sediments, whereas *Cosmoraphe* are grazing trails winding across the sediment surface. Fucoids and chondrites are feeding constructions preserved in soft sediment. Unlike body fossils, trace fossils remain in their original locality and so provide reliable information about environmental conditions at the time of deposition, about the state of the sediment, the supply of nutrients, the oxygen content, and hydrodynamics.

The finegrained sandstone beds of the late Proterozoic Ediacara Formation in Australia, some 800 million years old, exhibit a wealth of trace fossils, including

resting places of organisms of unclear affinity such as *Dickinsonia*, whose body plan is preserved in detail. These **Vendobionta** were evidently bilaterally symmetrical and hence not radially aligned polyyps; up to now, such phantom fossils are the only evidence of their existence.