

MASSEUDDØEN

David A.T. Harper og Arne Thorshøj Nielsen

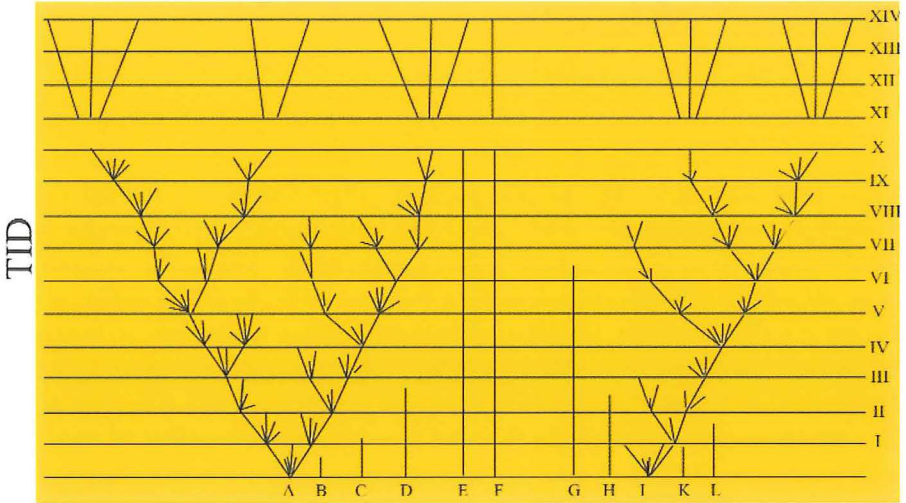
Livet har udviklet sig fra oprindeligt én art langt tilbage i Prækambrium til den mangfoldighed af organismer, som findes på kloden i dag. Denne udvikling er dog langt fra sket gradvis over årmillionerne, for flere gange blev udviklingen sat voldsomt tilbage ved uddøen af meget store dele af det eksisterende liv, og det ses endda, at hele økosystemer blev udslettet. Der tales særligt om de 5 store 'events' (event, engelsk = hændelse) med massiv massuddøen, som fandt sted i yngste Ordovicium og Yngre Devon samt ved Perm-Trias grænsen, Trias-Jura grænsen og Kridt-Palæogen grænsen. Heraf var Perm-Trias katastrofen langt den største, hvor omkring 95 % af alle arter uddøde. Ikke desto mindre er Kridt-Palæogen katastrofen den alment mest kendte og den, som har været mest intensivt studeret – det var her bl.a. dinosaurerne uddøde. Palæogen er i øvrigt en ny betegnelse for den ældre del af det tidsafsnit, der tidligere gik under det velkendte navn Tertiær. Den masseuddøen, der skete på Kridt-Palæogen grænsen, beskrives derfor også hyppigt under navnet K-T 'eventen'.

Hver af disse katastrofale masseudryddelser medførte en delvis nulstilling af livets udvikling, og typisk opstod helt nye livsformer i kølvandet på uddøen af de hidtil dominerende dyr og planter. Eksempelvis kan Mesozoikum (250-65 millioner år) siges at være krybdyrenes æra, mens Kænozoikum (de sidste 65 millioner år) blev pattedyrenes æra.

BAGGRUND

I løbet af ca. 4 milliarder år har livet her på jorden udviklet sig fra en enkeltcellet mikroorganisme til omkring 10 millioner arter (inklusive mennesket), og ikke alene er diversiteten (=mangfoldigheden), men også kompleksiteten af økosystemerne øget dramatisk. I sin berømte bog 'Arternes oprindelse' fra 1859, der gjorde op med de religiøse forestillinger om, at alle arter var skabt af Gud og ikke forandrede sig, forudsagde Charles Darwin en gradvis langsom udvikling igennem tid af både diversitet og kompleksitet af dyre- og plantesamfundene (figur 1). Efterfølgende forskning har imidlertid vist, at evolution ikke er gradvis og jævnt fremadskridende. Livet har udviklet sig med forskellig hastighed til forskellig tid, og ved flere lejligheder har udviklingen været afbrudt og er blevet sat tilbage af mere eller mindre massive masseuddøener. Disse 'events' forårsagede kraftige fluktuationer i diversiteten og medførte hver gang en restrukturering af økosystemerne både i havet og på land.

Begrebet 'masseuddøen' har været kendt i over 200 år. Allerede i slutningen af 1700-tallet opdagede den franske anatom og palæontolog Baron Georges Cuvier interval-



Figur 1: Darwin's oprindelige figur 'livets træ', der skematisk viser udviklingen af nye former gennem tid (tidsaksen er opad).

ler med ret omfattende uddøen af bløddyr- og pattedyrfaunaer i den kænozoiske lagpakke i Pariserbassinnet. Desuden blev en lang række af de markante forandringer i den fossile dyre- og planteverden, som danner basis for inddelingen af de geologiske tidsperioder, identificeret allerede i begyndelsen af 1800-tallet. Cuvier påpegede, at 2 af disse omvæltninger var særligt markante, nemlig dem der i nutidens terminologi definerer Perm/Trias og Kridt/Palæogen grænserne. Ikke alene var disse omvæltninger særdeles markante, de synes også at være foregået meget hurtigt, og de



Figur 2: John Phillip's oprindelige opstilling af Palæozoikum, Mesozoikum og Kænozoikum, baseret på markante skift i livets udvikling. Taxa angiver antal dyr og planter: De palæozoiske faunaer var domineret af brakiopoder; rugose og tabulate koraller; crinoider; trilobitter og graptolitter; der stort set alle uddøde på Perm/Trias grænsen. Mesozoikum er kendetegnet af de store reptiler; belemnitter og ammonitter m.fl., der uddøde på Kridt-Palæogen grænsen. Kænozoikum er bl.a. pattedyrenes store æra.

inddeler Phanerozoikum (de sidste 545 millioner med højere liv på Jorden) i æraerne Palæozoikum, Mesozoikum og Kænozoikum (disse betegnelser blev dog først introduceret i 1860'erne, figur 2).

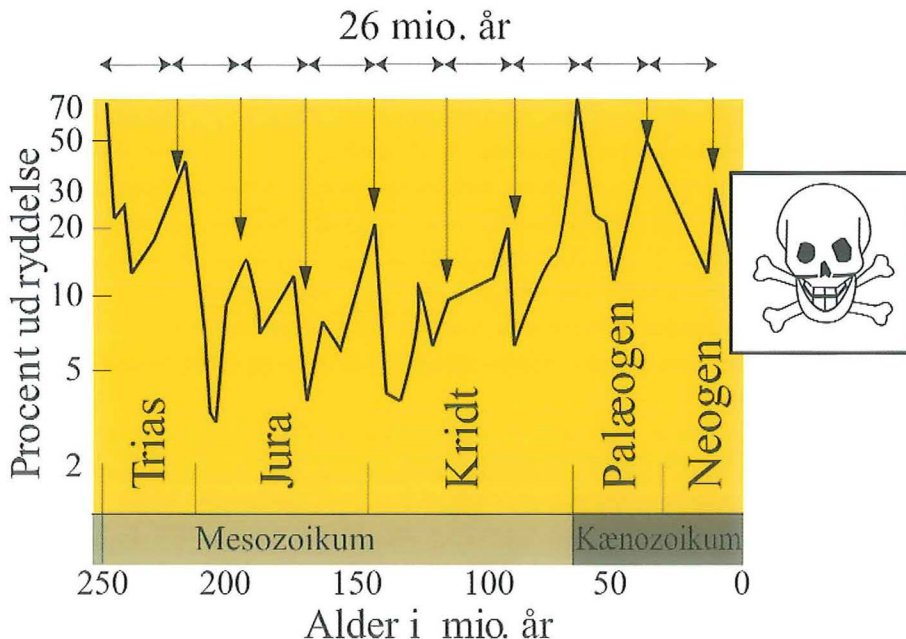
Cuvier's tanker og modeller om katastrofisme blev imidlertid meget kraftigt imødegået af den britiske palæontolog Charles Lyell i første halvdel af 1800-tallet og hans holdninger fik stor indflydelse. Det medførte, at katastrofisme ikke længere blev anerkendt som en realistisk model i videnskabelige kredse. Denne holdning prægede faktisk videnskabelig tankegang helt op til 1980. Lyell var ophavsmanden til det såkaldte *uniformitaristiske princip* (= det aktualistiske princip), dvs. den velkendte læresætning: Nutiden er nøglen til fortiden. Ifølge dette princip er studiet af nutidige processer nøglen til en forståelse af fortiden, hvilket selvfølgelig et godt stykke hen af vejen er en indlysende sandhed. Men den tager ikke højde for, at verden til andre tider kan have set fundamentalt anderledes ud. Baseret på det aktualistiske princip antog Lyell, at de geologiske processer, som foregår over kolossale tidsspannd, er langsomme og gradvise. Der var således ikke behov for ekstraordinære katastrofale hændelser for at forklare livet på Jorden endside Jordens geologiske udformning. Charles Darwin var et fremtrædende medlem af Lyell's uniformitaristiske skole, og ifølge hans modeller for evolution skete små gradvise tilpasninger langsomt over lang tid som udtryk for en mere og mere effektiv tilpasning af dyre- og planteformerne til de eksisterende miljøer.

Begrebet masseuddøen, forårsaget af katastrofale ikke-biologiske faktorer, havde meget få tilhængere helt frem til 1950'erne, hvor for eksempel amerikaneren Norman Newell og tyskeren Otto Schindewolf påpegede, at masseuddøen havde været et tilbagevendende fænomen igennem geologisk tid, og disse forskere fremlagde hypoteser omkring cyklicitet af masseuddøen og den mulige indvirkning af ikke-jordiske årsager. Alligevel skal vi helt frem til omkring 1980 før problemstillingerne omkring masseuddøen blev taget alvorligt af flertallet af palæontologer – så længe varede Lyell's indflydelse på det videnskabelige tankegods.

TILBAGE TIL KATASTROFE-TEORIERNE

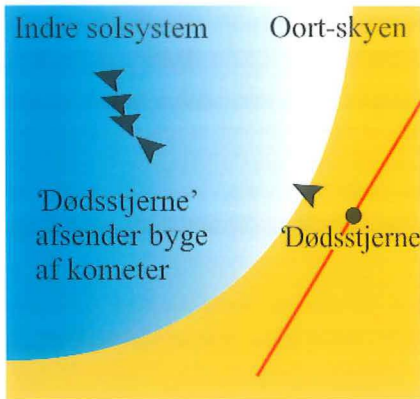
To studier i de tidlige 1980'ere ændrede på afgørende vis den generelle opfattelse af sandsynligheden for masseuddøen. Først identificerede en forskergruppe omkring nobelprismodtageren Luis Alvarez og hans søn Walter Alvarez usædvanligt høje koncentrationer af det platinlignende grundstof iridium i et lerlag lige på Kridt-Palæogen grænsen i Gubbio i de Apenninske Bjerge i Italien og i Stevns Klint (Fiskeler). Sidstnævnte sted er koncentrationen i øvrigt af ukendte årsager endnu højere end de fleste andre steder i verden, et forhold man dog først senere har fået kendskab til. Iridium er forholdsvis sjældent i de overfladenære bjergarter på Jorden, mens grund-

stoffet er mere almindeligt i visse typer meteoritter. Påvisningen af den høje koncentration af iridium (iridium-anomalien) også i Stevns Klint var den direkte årsag til at Alvarez-gruppen lancerede hypotesen om, at masseuddøen i slutningen af Kridttiden blev forårsaget af nedslag af et stort 'fremmedlegeme' fra verdensrummet. Det andet studie, der medvirkede til en ændret opfattelse af masseuddøen, var en analyse udført af David Raup og Jack Sepkoski omkring forandringer i dyrelivet igennem de sidste 250 millioner år. Disse forfattere påviste en 26 millioner års cyklicitet af uddøen igennem Mesozoikum og Kænozoikum (figur 3).



Figur 3: Cyklisk uddøen igennem de sidste 250 millioner år i følge Raup & Sepkoski.

Disse 2 vigtige artikler blev et vendepunkt for den generelle opfattelse af masseuddøen og muligheden for indtræden af usædvanlige katastrofer, og i kølvandet blev publiceret en lang række undersøgelser af mulige cykliske og ikke-jordiske årsager til masseuddøen. For eksempel kunne den ikke-cirkulære bane af en teoretisk 'dødsstjerne', Nemesis, hældningen af Mælkevejens plan eller indflydelsen af en ukendt planet længere ude end Pluto alle forstyrre Oort kometskyen og forårsage byer af kometer i vores solsystem hvert 26. million år (figur 4). Disse meget omtalte studier gav anledning til intense og til tider ophedede diskussioner af uddøen over korte tidsrum og deres mulige (og umulige) årsager.



Figur 4: Oort kometskyen strækker sig ca. fra Pluto og halvvejs til de nærmeste stjerner og udgør den yderste del af vores solsystem (op til 3 lysår eller ca. 30 trillioner kilometer fra solen). Her ligger temperaturerne om dagen på kun 4 grader over det absolutte nulpunkt – når kometerne kommer tæt på vores sol stiger temperaturen og isen fordamper; hvilket giver den karakteristiske 'hale', der peger væk fra solen. Det er fra Oort skyen at kometer med omløbstider på over 200 år (og op til millioner af år) stammer. På grund af den yderlige placering i solsystemet, hvor tiltrækningen fra vores egen sol er ringe, kan tiltrækningen fra andre stjerner let forstyrre skyen og ændre kometerne's omløbsbaner, hvilket kan give højere rater af 'impact' på jorden. Det er på baggrund heraf, at hypotesen om Nemesis stjernen blev foreslået. Det skal i øvrigt understreges, at selv om der tales om en 'sky' med ca. 6 trillioner kometer, så anslås deres totale masse til kun at udgøre ca. 40 gange jordens masse, og i 'skyen' er der tital millioner kilometer in mellem de enkelte kometer.

HVAD ER MASSEUDDØEN?

Arter uddør når hele populationen, som bærer arvematerialet, bliver udryddet eller så spredt, at formering ophører. Det gør sig naturligvis gældende at sjældne arter, der kun består af små, lokale populationer, lettere uddør end vidt udbredte almindelige arter med mange individer. Lokale populationer, og særligt dem, der kræver specielle miljøforhold, kan udryddes blot ved at ændre de lokale forhold, eksempelvis ved relativt kortvarige klimatiske forandringer, eller f.eks. ved introduktion af nye sygdomme, parasitter eller rovdyr. I moderne tid er mange arter uddøde som følge af ændringer af det lokale miljø i tropiske regnskove eller koralrev, og for eksempel *dodoen* på Mauritius og *moaen* på New Zealand blev udryddet på grund af menneskers jagt. I geologisk sammenhæng er de fleste tidsrum karakteriseret af forholdsvis lave, såkaldte 'baggrunds' uddøen-rater, dvs. uddøen, der ikke er knyttet til specielle 'events'. I gennemsnit eksisterer arter i ca. 4 millioner år. Nogle få tidsintervaller skiller sig imidlertid ud ved at udvise usædvanligt høje frekvenser af uddøen. Disse bredspektrede (= rammer mange forskellige dyre- og evt. plantearter) masseuddøener med kort varighed har indtrådt gentagne gange inden for de sidste 550 millioner år.

Nogle arter, der øjensynligt forsvandt i forbindelse med uddøen, dukker af og til op igen nogle millioner år senere og må derfor have overlevet som en eller flere små populationer på ukendte steder, der ikke er bevaret i den geologiske lagsøjle. Dog viser disse såkaldte *Lazarus taxa* sig jævnligt at være et resultat af utilstrækkelig indsamling – arterne er blevet sjældne, men var ikke uddøde. Det bibelske navn refererer til Lazarus, der stod op fra de døde. Såkaldte *Elvis taxa* dukker også op kort tid efter uddøen 'events'; de ligner meget de arter, der eksisterede tidligere, men er ikke beslægtede. Navnet refererer til rockidolet Elvis Presley: Efter hans død er en masse 'efterligninger', der forsøger at se ud som ham, dukket op, men ingen er i direkte slægtskab. Grupper kan også blive så decimerede i forbindelse med masseuddøen, at de helt uddør kort efter. På engelsk kaldes sådanne grupper for '*Dead Clades Walking*' (omvandrende døde grupper).

ÅRSAGER TIL MASSEUDDØEN

Hovedårsagen til masseuddøen menes at være ændringer i det fysiske miljø snarere end biologiske faktorer. Sådanne miljøændringer må have været geografisk vidt udbredte, gennemgribende og ret pludselige for at kunne ramme så bredt, som de gør. Dyr og planter var derfor ikke i stand til at migrere (flytte levested) og kunne ikke nå at udvikle sig til at klare de ændrede miljøforhold. Fem mulige hovedårsager til masseuddøen bliver ofte fremhævet: Klimatiske forandringer, havniveauforandringer, oceanografiske forandringer, nedslag af asteroider/kometer fra verdensrummet og endelig massiv vulkansk aktivitet.

De fleste masseuddøener var forbundet med klimatisk forandring i en eller anden form. Det kan være ekstreme temperaturvariationer, men også tørke eller stærkt forøget nedbør kan have spillet ind, særligt i miljøer på land. Klimatiske forandringer kan forårsages af vulkanisme og/eller 'impact' (*impact* = engelsk ord for nedslag af himmellegeme). Faldende havniveau har ofte været foreslået at spille ind ved kraftigt at reducere omfanget af lavvandede havområder, der er levested for mange dyr, men denne mekanisme er aldrig blevet overbevisende dokumenteret. De fleste 'events' med uddøen synes faktisk at være forbundet med de tidlige faser af stigende havniveau. Dette kan afspejle en sammenhæng mellem iltsvind i havene samtidig med, at havniveaustigningen bredte sig ind i de lavvandede havområder. Oceanografiske forandringer ser ud til at være en vigtig faktor. Variationer i sammensætningen af kulstof (den stabile kul-isotop ^{13}C) viser, at kraftige udsving i den organiske produktion afspejler ændringer i den primære produktion. En række 'events' med uddøen synes helt sikkert at have en sammenhæng med kraftigt globalt iltsvind i havene – dette var dog næppe den eneste betydende faktor, men den kan have medvirket kraftigt. Hvis økosystemerne i forvejen var under pres, kan endnu en miljøændring have været dråben, der fik 'bægeret til at flyde over' med store konsekvenser.

Nedslag af asteroider associerede med iridium-anomalier sammen med *chokkvarts* (figur 5) og mikrotektitter (størknede smeltedråber dannet af jordisk materiale ved 'impact') har fået megen omtale i pressen, og er blevet foreslået ansvarlige for flere af de større uddøener, hvoraf dog kun Kridt/Palæogen 'eventen' er alment accepteret knyttet til et 'impact' (se afsnittet De 'Fem store' sidst i artiklen).



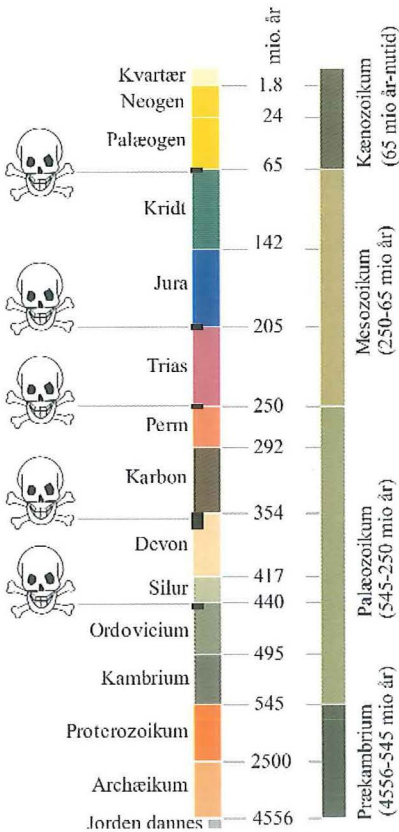
Figur. 5: Chok-kvarts. Sådanne korn har været udsat for meget høje og pludselige tryk. Kvartskornene er gennemsat af tynde, svage zoner, som ved ætsning med syre ses som revner. Chok-kvarts dannes især ved nedslag af større meteoritter. Kvartskornene ved K/P grænsen er typisk omkring 0,1 millimeter store.

Store nedslag kan have en voldsom dominoeffekt på det globale miljø (se tabel 1). Skyer af støv og fordampet materiale kan forårsage et næsten totalt mørke på kloden og derved lukke af for fotosyntese. Derved forsvinder det første led i fødekæden, som derfor hurtigt kollapser. Store nedslag kan også give omfattende skovbrande. Temperaturændringer, både afkøling ('atomvinter' på grund af refleksion af sollys fra partikler i atmosfæren) og kraftig opvarmning (på grund af et stærkt forhøjet indhold af drivhusgasser i atmosfæren) kan også forårsages af store 'impacts'. Massiv vulkanisme er også blevet fremhævet som en mulig årsag til omfattende ændringer af det globale klima. Kraftige udbrud over en meget kort årrække kan utvivlsomt forårsage store klimatiske forandringer, og der er nogen sammenhæng mellem periodiciteten (ca. 30 millioner år) af både uddøener og udbrud. Kraftig, kortvarig vulkanisme er påvist i forbindelse med flere masseuddøener (Perm/Trias, Kridt/Palæogen og nok også Trias/Jura), og sammenhængen er så påfaldende, at der i øjeblikket ledes intensivt efter mulige vulkanfelter af samme alder som de andre masseuddøener. Ligesom der ledes efter spor af 'impact'.

DE 'FEM STORE' EVENTS

Der er påvist fem store 'events' med uddøen i Phanerozoikum (figur 6). De er af lidt forskelligt omfang, og ingen enkelt årsag synes at være fælles for dem. Uddøenerne i slutningen af Ordovicium, sen Devon, ved Perm-Trias grænsen, ved Trias-Jura grænsen og ved Kridt-Palæogen grænsen havde voldsom indflydelse på livets udvikling og økosystemernes sammensætning på Jorden. Detaljer vedrørende disse 'events' fremgår af afsnittet De 'Fem store' sidst i artiklen.

Andre 'events' med uddøen i mindre skala er også kendt. Her kan nævnes uddøen henover Cenomanian-Turonian grænsen i Yngre Kridt for 93,5 millioner år siden.



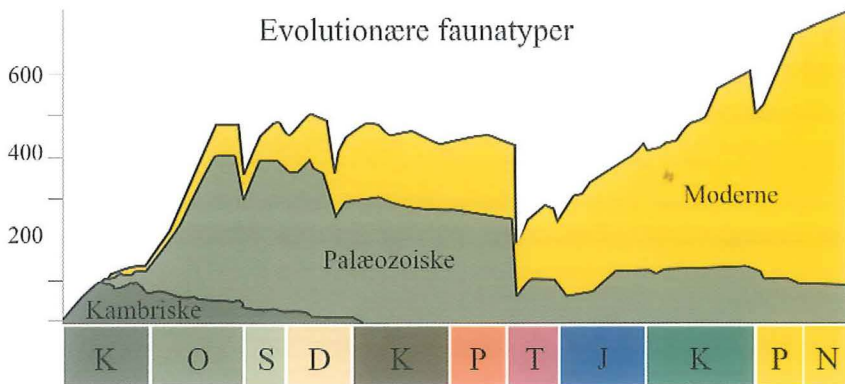
Figur. 6:
De fem store 'events' med masseuddøen.

Denne påvirkede ammonitter, muslinger (inklusive de ejendommelige revbyggende rudister), dinoflagellater, kokkolitter og ostrakoder. Af mulige mekanismer er en kraftig forøgning af iltvind i havene (måske som følge af frigivelse af metan fra oceanernes bundslam) eller 'impact' blevet nævnt i litteraturen. En større uddøen henover Eocæn-Oligocæn grænsen i Palæogen for 34 millioner år siden medførte tab af mange grupper af muslinger, brakiopoder, pighuder, snegle og pattedyr. Det formodes, at global afkøling spillede en rolle i denne uddøen.

ADAPTIV RADIATION

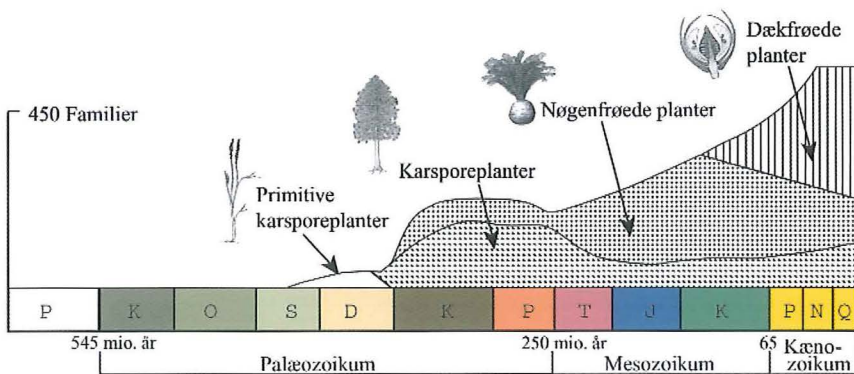
Efter uddøen følger en periode, hvor de overlevende dyr og planter tilpasser sig de nye forhold og udvikler sig til at 'indtage' de tomme pladser i økosystemerne, som de uddøde former tidligere udfyldte. Denne udvikling kan foregå med stor hastighed og betegnes da *adaptiv radiation*. Der har helt generelt ikke været forsket lige så meget i denne fase, som i faserne med masseuddøen. Efter en masseuddøen bliver økosystemerne restrukturerede, og tidligere ubetydelige grupper kan nu blive dominerende (f.eks. pattedyr efter uddøen af dinosaurer). Uddøen deler således livets historie i en række segmenter, der hver er præget af sin egen fauna. Statistiske analyser udført af Jack Sepkoski og andre har afsløret et generelt mønster for den overordnede udvikling i både marine og terrestriske (= landlevende) faunaer (figur 7, 8, 9).

Udviklingen inden for landplanter er mindre entydigt koblet til de 5 store masseuddøener. En forskergruppe med Karl Niklas i spidsen opstillede i de tidlige 1980'ere en succession af 4 udviklingstrin for landplanter: tidlige/primitive karplanter, kar-



Figur 7: Hovedfaserne i det marine livs udvikling i følge Sepkoski. Der skelnes mellem 3 overordnede udviklings-selskaber.

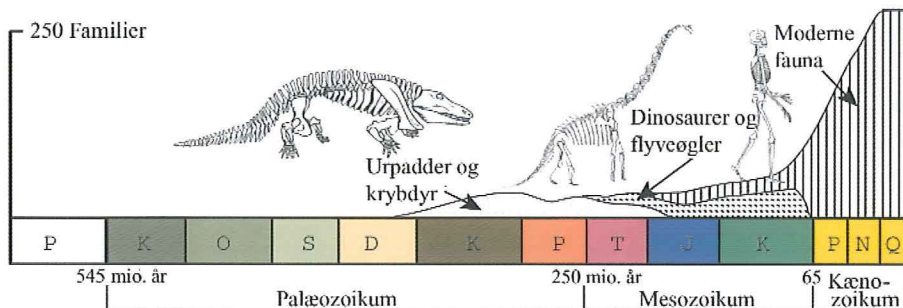
sporeplanter, nøgenfrøede og dækfrøede (figur 8). Mens både karsporeplanter og nøgenfrøede planter udviklede mange nye arter i Ældre Karbon, så havde nøgenfrøede planter allerede spredt sig i mellemste Karbon, uden nogen sammenhæng med en større masseuddøen. På samme måde finder man, at den første opblomstring af dækfrøede planter fandt sted i løbet af Kridttiden uden sammenhæng med en uddøen. Denne plantegruppe blev dog hurtigt den altdominerende lige efter Kridt-Palæogen 'eventen'.



Figur 8: Overordnede udviklings-selskaber inden for planteverdenen.

Michael Benton beskrev i midten af 1980'erne, at udviklingen af tetrapoder (= firbenede landdyr) kan inddeles i 3 faser (figur 9): Den sen palæozoiske fauna (I), der var domineret af visse typer urpadder samt både pattedyrlignende og anapside krybdyr (eneste nulevende repræsentanter for denne gruppe er skildpadder, der først opstod i Trias), den mesozoiske fauna (II), der var domineret af diapside krybdyr (fir-

ben, slanger, krokodiller, svanøgler, dinosaurer og flyveøgler), mens den kænozoiske eller moderne fauna (III) var og er domineret af frøer, salamandere, firben, slanger, skildpadder, krokodiller, fugle og pattedyr. Adaptiv radiation i Trias efter masseuddøen i slutningen af Perm markerer opståen af Fauna II, masseuddøen på overgangen Trias/Jurå og Kridt/Palæogen markerer nedgang i Fauna II og opblomstring af Fauna III. Disse hændelser er derfor markante i udviklingen af den terrestriske vertebratfauna.



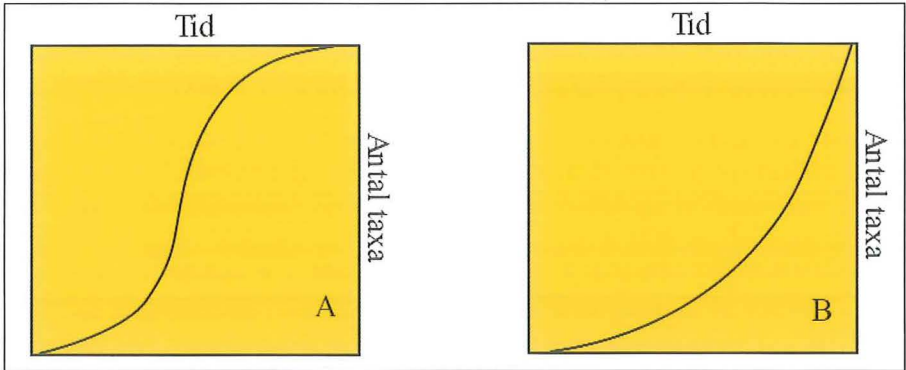
Figur 9: Overordnede udviklingselskaber inden for vertebrater; der lever på landjorden.

MODELLERING AF DIVERSITET Gennem Tid

Livets udvikling udviser en række karakteristiske trends, der flere gange afbrydes af masseuddøener. Diversitetsmønstrene (diversitet = mangfoldighed, kan være antal arter/slægter/familier) kan være temmelig forskellige på forskellige taxonomiske niveauer – eksempelvis kan udviklingsmønstrene for arter, slægter og familier afvige ganske betydeligt indbyrdes. Størrelsesordenen og ‘timing’en af diversitetsændringer kan være forskellig for de forskellige taxonomiske grupper og afhænge af biogeografiske og miljømæssige præferencer. Udviklingen af marint liv er således temmelig forskellig fra den udvikling, der ses i terrestriske økosystemer.

Der er opstillet 2 forskellige modeller for udviklingen af diversitet. *Ligevægtsmodellen* forudsiger, at grupper efter en langsom start udvikler sig hurtigt til den når et plateau eller ligevægtsniveau, der markerer bæredygtigheden af habitatet, regionen eller planeten. Marine faunaer udviser øjensynligt dette mønster, hvor dyrene i de respektive kambriske, palæozoiske og ‘moderne’ faunaer (se figur 3) successivt indtager flere og flere økologiske nicher og derved opnår højere diversitet. Dyrene i den ‘moderne’ fauna graver dybere og deler intervallet lige under havbunden i en række zoner med hver sin specialiserede fauna, og de fanger også deres bytte mere effektivt og danner mere komplekse revstrukturer. Den alternative, såkaldte *ekspansionsmodel* forudsiger, at livet udvikler sig eksponentielt ved at nye tilpasninger muliggør indta-

gelsen af nye habitater. Ifølge denne model vil livet forsat udvikle sig i det uendelige, kun begrænset af tilgængeligheden af kulstof, som er en nødvendig byggesten i alle livsformer.



Figur 10: Modeller for udviklingen af diversitet igennem tid.
A: Ligeveægtsmodellen, B: Ekspansionsmodellen.

'SNOWBALL EARTH' OG FREMKOMSTEN AF METAZOER

En af de mest dramatiske forandringer i klodens klima formodes at være sket i yngste del af Prækambrium (ca. 600 millioner år siden). Ifølge en teori fremsat af Paul Hoffman og Dan Schrag dækkede is gentagne gange hele jordkloden fra Nord- til Sydpolen med havis henover alle oceanerne på dette tidspunkt. Dette medførte en næsten total uddøen af liv på kloden. Denne sen prækambriske masseuddøen påvirkede dog kun mikroorganismer, for endnu var der ikke opstået højere liv. Den primære produktion ophørte, fødekæderne kollapsede og ilten forsvandt totalt i de dybere dele af oceanerne (ilt er et spildprodukt fra fotosyntese). Desuden nedsattes cirkulationen i oceanerne formodentligt på grund af isen. Sidstnævnte omstændighed medførte fornyet dannelse af de ejendommelige kvartsbåndede jernmalme, som ellers er karakteristiske for den ældre del af Prækambrium, hvor der ikke var fri ilt på kloden. Der skete ingen forvitring på landjorden – en proces som forbruger CO_2 – og med fraværet af biologisk aktivitet (planter binder også CO_2) steg atmosfærens indhold af CO_2 på grund af vulkansk udgasning. På et tidspunkt, hvor CO_2 -indholdet i atmosfæren formodentligt lå 300-400 gange over nutidens, skiftede jordens klima til drivhusforhold og iskapen smeltede. Den meget kraftige kemiske forvitring af landmasserne (på grund af det høje CO_2 -indhold) medførte en kolossal tilførsel af calcium til oceanerne, der forårsagede en udfældning af kalk (det ses mange steder, at de sen prækambriske istidsaflejringer overlejres af kalklag). Over et kort tidsinterval kan Jordens klima have skiftet imellem drivhus- og kølehusfaser – der kendes 3 inter-

valler med vidt udbredte glaciationer i sen Prækambrium. Hoffman og Schrag har foreslået, at fremkomsten af Ediacara Faunaen (med de første flercellede egentlige dyr) helt mod slutningen af Prækambrium lige før Kambriums begyndelse nok ikke er tilfældig. De ekstreme skift i de klimatiske forhold kan have forårsaget en serie mutationer, der førte til fremkomsten af de første metazoer (flercellede dyr).

EN SJETTE MASSEUDDØEN?

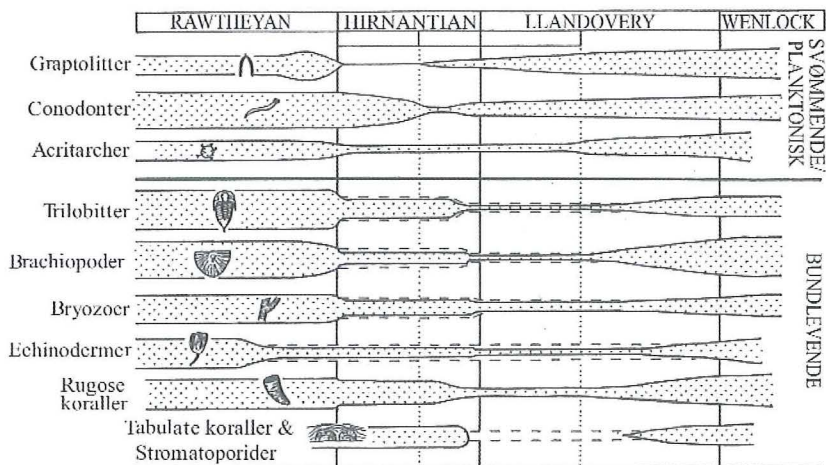
De fleste økologer er enige om, at vi i øjeblikket oplever en massiv uddøen, der kan føje sig til rækken som den sjette store masseuddøen i livets historie. Udslettelsen af mange store pattedyr og ikke-flyvende fugle i Afrika, Australien, Madagaskar og New Zealand kan sættes i direkte forbindelse med ankomsten af mennesker i disse områder. Yderligere uddøen kan forårsages af destruktion af regnskove, omlægning af store arealer til landbrug med ændring af habitater samt påvirkning af koralrev, hvor særligt tropiske regnskove og koralrev er steder med stor biodiversitet. Overslag viser, at i størrelsesordenen 40 hektar tropisk regnskov (= mere end 70 tønder land) forsvinder i minuttet. Forurening påvirker atmosfæren og er måske medvirkende til en global opvarmning, selv om der ikke er helt videnskabelig enighed om dette forhold. Forsuring af atmosfæren med lokal såkaldt syreregn og mulige effekter på ozonlaget er andre kemiske påvirkninger, som mennesket påfører omgivelserne, og som kan lede til ændring af habitater med uddøen til følge. Data sammenstillet af 'The International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources' (de såkaldte 'Red Data Books') har anført ødelæggelse af habitater, introduktion af nye arter i en lang række områder samt den kemiske forurening som hovedårsagen til en nedgang i artsantallet.

Den truende mulige kollaps af flere økosystemer kan blive en aktuel test af mange af de foreslåede årsager og mekanismer for uddøen i fortiden, hvilket kan blive en anvendelse af det aktualistiske princip, som Lyell aldrig ville have kunnet forestille sig.

DE “FEM STORE”

YNGSTE ORDOVICIUM

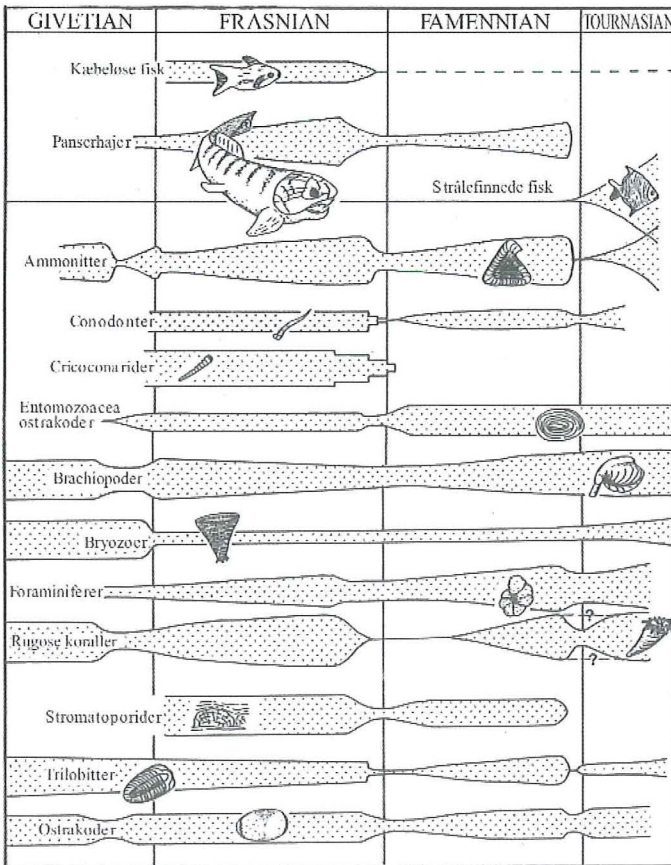
Denne uddøen var den næststørste i livets historie og skete i 2 faser i løbet af ca. 1 million år. Over 10 % af familierne, 60 % af slægterne og 85 % af arterne forsvandt (figur 11). De fleste større dyregrupper, f.eks. brakiopoderne, bryozoerne, korallerne, graptolitter og trilobitter blev ramt, og desuden blev et bredt spektrum af både phyto- og zooplankton reduceret. Et flertal af forskere mener, at de 2 uddøen-pulser på en eller anden måde hænger sammen med kortvarige, men meget kraftige glaciationer. Glaciale aflejringer af denne alder er til stede i store områder af det gamle Gondwana-kontinent (bl.a. Afrika, Sydamerika, dele af Sydeuropa og Mellemøsten, se VARV 1971,4), og den sammenhørende globale sænkning af havniveauet kan spores over hele jorden. Det hurtige skift fra drivhus- til kølehusklimatiske forhold (se temabox), afkøling af havene, faldet i havniveau og omlægning af strømsystemer medførte store forandringer i det oceaniske system. Polare faunaer migrerede mod tropenerne, mens mange varmtvandsfaunaer forsvandt som følge af, at det tropiske bælte indsnævredes. Omlægning af havstrømmene dræbte mange dybtvandsformer. Den efterfølgende klimatiske tilbagevenden til drivhusforhold medførte afsmeltning af iskapperne, hurtig havniveauanstigning og vidt udbredt iltsvind i havene. Mange faunaer i de lavvandede have blev ramt i denne anden fase af uddøen. Den store uddøen i slutningen af Ordoviciet ser således ud til at være forårsaget af omfattende og formodentligt hurtige klimatiske ændringer, oceaniske omlægninger og havniveauændringer i tilknytning til væksten og afsmeltningen af en stor iskappe i Gondwana.



Figur 11: De vigtigste grupper, som blev påvirket af masseuddøen i slutningen af Ordoviciet (Hirnantian). Basis af Llandovery svarer til Ordoviciet/Silur grænsen.

YNGRE DEVON

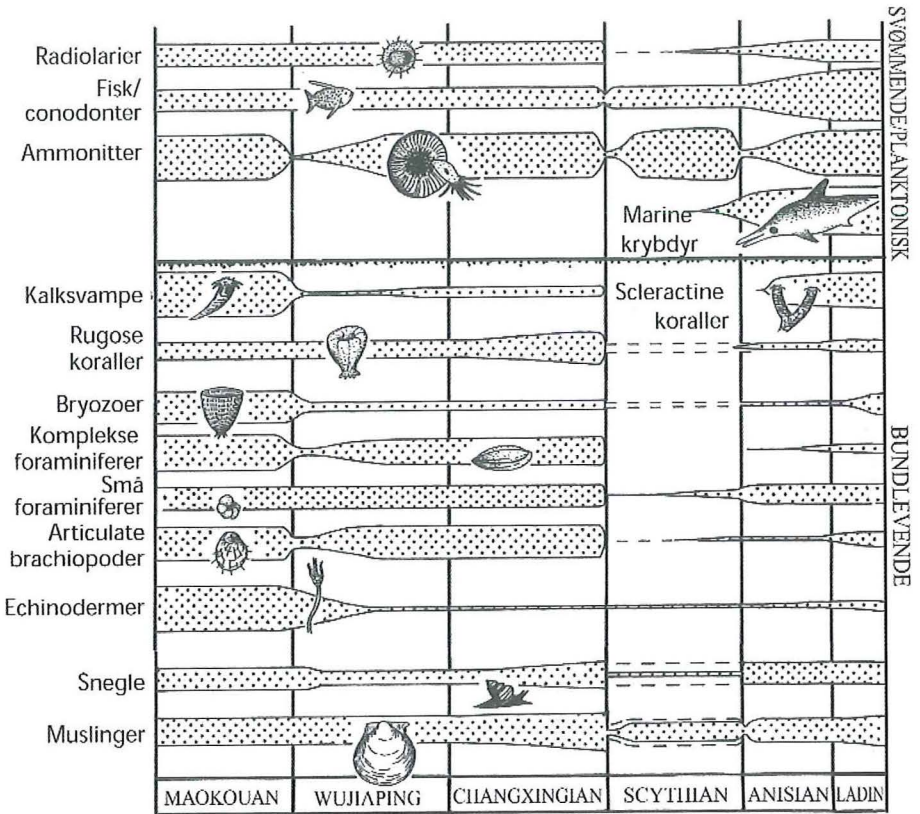
Den store masseuddøen i Yngre Devon skete i løbet af ca. 3 millioner år, hvor mere end 20 % af familierne, ca. 55 % af slægterne og ca. 80 % af alle arter blev udsløttet (figur 12). Fem separate pulser af uddøen, der påvirkede både marine og terrestriske (= landlevende) faunaer, er erkendt. Tabulate og rugose koraller blev sammen med mange grupper af brakiopoder, conodonter, stromatoporider og fisk voldsomt decimerede, og i særdeleshed tropiske faunaer og revsamfund blev hårdt ramt. Ingen enkelt årsag kan forklare disse uddøener, men det har været foreslået, at de skyldtes global afkøling i kombination med udbredt iltsvind og havniveauforandringer. Flere nedslag af større himmellegemer har også været bragt i forslag, og der er faktisk indikationer på, at Yngre Devon var et tidsinterval med forhøjet frekvens af 'impacts'.



Figur 12: De vigtigste grupper, som blev påvirket af masseuddøen i slutningen af Devon. Basis af Tournasian svarer til Devon/Karbon grænsen.

YNGSTE PERM

Denne ubetinget største masseuddøen i livets historie medførte udslættelse af 50 % af alle familier, 85 % af slægterne og 95 % af alle dyrearter (figur 13). Det var et meget 'skarpt hjørne' i udviklingen af det marine liv, der markerer overgangen fra dominans af suspensionsædere (den 'palæozoiske fauna') til slamædere (den 'moderne fauna', figur 3). Allerede ved slutningen af Trias blev havbunden dybt og intensivt gennemgravet, med en 'arbejdsdeling' blandt dyrene, der gravede i forskellig dybde under havbunden og samtidigt var det såkaldte 'mesozoiske våbenkapløb' begyndt. Sidstnævnte fænomen sigter til, at rovdyrene blev mere effektive i Mesozoikum, hvilket medførte at byttedyrene udviklede mere effektive forsvarsmekanismer, der igen medførte at rovdyrene udviklede endnu bedre metoder til at fange byttet osv.



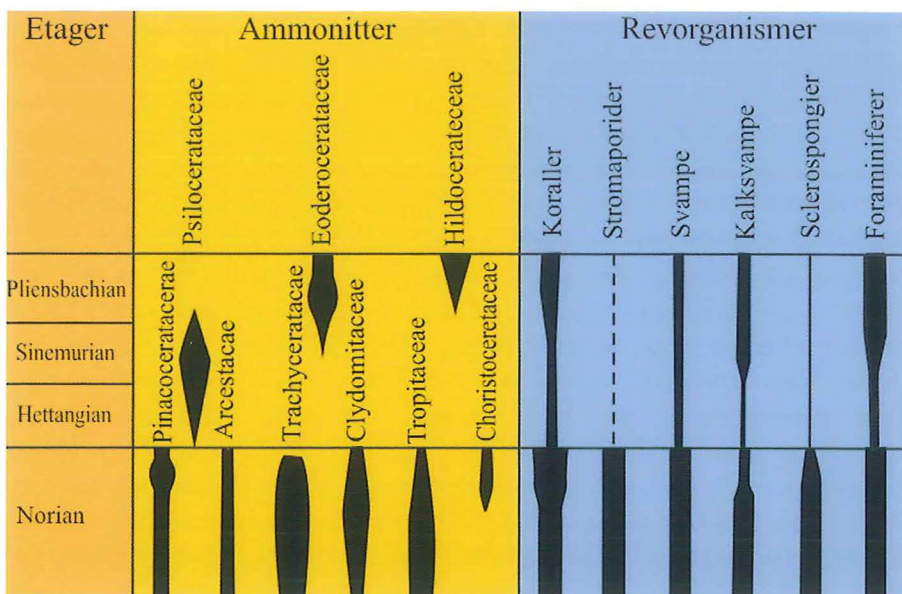
Figur 13: De vigtigste grupper, som blev påvirket af masseuddøen i slutningen af Perm. Basis af Scythian svarer til Perm/Trias grænsen.

Uddøen skete i 3 eller flere pulser i løbet af ca. 3 millioner år i sidste del af Perm. Alle dyregrupper og levemåder blev dramatisk påvirkede og rugose og tabulate koraller, trilobitter samt mange grupper af ammonitter og brakiopoder forsvandt for steds. De pauvre tidligste triassiske marine faunaer var domineret af såkaldte opportunistiske arter med bredspektret levevis. Mange forskellige årsager og årsagssammenhænge har været bragt i forslag som ophav til denne omfattende katastrofe. De fleste forskere antager, at den massive masseuddøen skyldtes et sammenfald mellem flere uheldige og til dels forbundne omstændigheder, omfattende ekstensiv vulkanisme (der kendes enorme områder med basalter i Sibirien), klimatiske forandringer, udbredt iltsvind og havniveauforandringer. Det er en generel antagelse, at flere af disse elementer bidrog til at skabe en selvforstærkende 'løbsk' drivhuseffekt, der dels medførte store temperaturstigninger, men også afstedkom nedsat cirkulation i havene (der drives af temperaturforskelle) med det resultat, at iltindholdet i bundvandet blev kraftigt nedsat. Samtidigt kan primærproduktionen af ilt via fotosyntese have været kraftigt reduceret og det stigende CO₂-indhold i atmosfæren kan også have medført store ubehageligheder (en slags kvælning) for dyrene på landjorden.

Nøglesektioner i Østgrønland har bidraget med vigtige informationer om de fossile faunaer og miljøforandringerne henover grænsen. Særligt Fiskegrav sektion på Jameson Land synes at være usædvanlig komplet. Undersøgelser viser, at en række af de vigtige faunaelementer, der dominerer i ældste Trias, fandtes allerede i Yngre Perm og overlevede den katastrofale uddøen.

YNGSTE TRIAS

Der var 2 pulser med uddøen i løbet af de sidste 15 millioner år af Trias, hvoraf den sidste og største markerer Trias/Jura grænsen. Visse typer af ammonitter, mange familier af brakiopoder, muslinger, gastropoder og marine krybdyr såvel som de sidste conodonter forsvandt ved udgangen af Trias (figur 14). På land skete der store forandringer i vegetationen, og mange grupper af padder og krybdyr uddøde. Disse omvæltninger er blevet sat i forbindelse med klimatiske forandringer forårsaget af opbrydningen af 'superkontinentet' Pangæa (VARV 1980,3) i forbindelse med åbningen af Atlanterhavet og kontinenternes bevægelse væk fra troperne. Nylige undersøgelser antyder også meget kraftig vulkanisme i Nordvestafrika associeret med denne opbrydning.



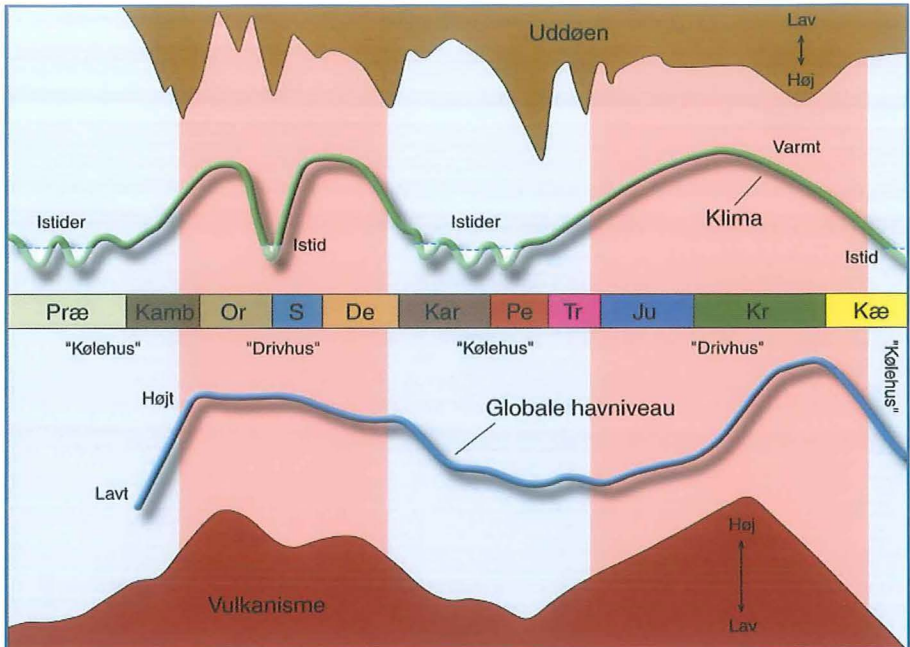
Figur 14: De vigtigste grupper, som blev påvirket af masseuddøen i slutningen af Trias. Basis af Hettangian svarer til Trias/Jura grænsen.

KRIDT-PALÆOGEN GRÆNSEN

Denne store uddøen formodes at have fundet sted på mindre end 100.000 år og var måske den hurtigst forløbende af de 5 store uddøener. Over 10 % af familierne, 45 % af slægterne og 75 % af alle arter forsvandt. Blandt disse var de velkendte ammonitter, belemnitter og dinosaurer (der er dog ubekræftede formodninger om at enkel-

te ammonitter muligvis overlevede ind i allerældste Palæogen). I det marine system forsvandt en stor del af den basale del af fødekæden, hvilket medførte en omfattende omorganisering af hele den øvre del af fødekæden. Mange nye former så dagens lys i Danien (ældste Palæogen), og igennem en serie af adaptive radiationer retablede dyrelivet den diversitet, der eksisterede forud for den store uddøen, men med andre dyr i mange økologiske nicher. På land er den pludselige forsvinden af dinosaurerne sammenfaldende med udbredelsen af skovbrande, der efterfølges af en meget kraftig radiation af både pattedyr og planter i løbet af Palæogen med en meget kortvarig, men vidt udbredt opblomstring af bregner lige efter grænsen. Af de 5 store uddøener er Kridt-Palæogen 'eventen' den eneste, der med sikkerhed kan sammenkædes med 'impact'. Dette store nedslag, der fandt sted i det østlige Mexico, formodes at have medført en voldsom dæmpning af sollyset, en kortvarig kuldeperiode ('atomvinter'), omfattende gigantiske flodbølger (tsunamier), skovbrande og vidt udbredt syreregn, der forsurede land såvel som de øvre dele af oceanerne. Hovedbeviserne er en vidt udbredt iridium-anomali i grænselaget næsten overalt på jorden, chokmetamorf kvarts og mikrotektitter, hvilket har været beskrevet i mange videnskabelige artikler. Hertil kommer naturligvis fundet af det store krater ved Chicxulub i Mexico, som viste sig at være 65 millioner år gammelt, præcist svarende til Kridt-Palæogen grænsen. Kritiske røster har anført, at nedslaget ikke var stort nok til at skabe en atomvinter, og at forekomsten af chokkvarts og tektitter ikke nødvendigvis præcist korrelerer med den hændelse, der gav en opblomstring af bregner og atomvinter. En meget ny undersøgelse, baseret på mikrofossilvidnesbyrd, har endda påstået, at krateret i Mexico er lidt ældre en Kridt-Palæogen grænsen, men disse kritiske røster har ikke overbevist ret mange kollegaer om, at Chicxulubnedslaget ikke havde en betydelig 'aktie' i den store masseuddøen. Der er ubekræftede rygter om, at der er fundet flere kratere, og det kan ikke udelukkes, at der skete flere nedslag på samme tid, hvilket kun ville forværre de miljømæssige konsekvenser. Samtidigt var der meget kraftig vulkanisme i det nordlige Indien, der kort forud for nedslaget kan have 'stresset' økosystemerne betydeligt, så de var mere sårbare over for pludselige miljøændringer. Der er forskere som spørger, om Chicxulubnedslaget ville have haft så omfattende konsekvenser, hvis ikke det var sket i samspil med vulkanismen i Indien.

Kridt-Palæogen grænsen har været intensivt studeret i Stevns Klint (se forsiden), og derfor er denne sektion den vel nok mest kendte geologiske sektion i Danmark på verdensplan. Fundet af en kraftig iridium-anomali i Fiskeleret var stærkt medvirkende til at forskerholdet omkring Luiz Alvarez lancerede teorien om et nedslag som forklaring på den store masseuddøen på Kridt-Palæogen grænsen.



Figur 15: Kølehus- og drivhusperioder.

Klima: Drivhus- og Kølehusperioder

Jordens klima har varieret igennem tiden (figur 15). Overordnet skelnes der imellem *drivhusperioder*, hvor der ikke var iskapper på polerne, og hvor det globale klima var mere ensartet varmt end i nutiden, og *kølehusperioder*, hvor der var is på polerne associeret med en udpræget temperaturgradient mellem polområderne og ækvator. Klimaforandringer afspejler meget komplekse samspil mellem en række faktorer (som det tydeligt fremgår af nutidens debat om menneskets mulige indflydelse på klimaet), men helt overordnet ser det ud til at drivhus- og kølehusperioder er styret af pladetektoniske processer. I perioder med hurtig pladespredning er der kraftig vulkansk aktivitet og dermed udgasing af drivhusgassen CO_2 . Dette medfører en global temperaturstigning. Samtidigt er det globale havniveau højt fordi de midtoceaniske rygge i forbindelse med spredningszonerne er store og optager volumen i oceanerne, og lavvandede shelfhavs dækker derfor store dele af kontinenterne. En stor havudbredelse vil alt andet lige virke dæmpende på klimasvingninger (fastlandsklima er mere ekstremt). Det omvendte forhold gør sig gældende, når pladespredningsraterne er små: der er mindre udgasing fra vulkaner, klimaet er køligere og det globale havniveau er lavere. Det er dog sandsynligt, at andre faktorer styrede de ekstreme klimasvingninger som ses i sen Prækambrium (se teksten).

Tabel over hændelsesforløbet i forbindelse med 'impact' på Kridt/Palæogen grænsen i det nordøstlige Mexico.

Asteroiden havde en diameter på 15-20 kilometer og efterlod et krater på ca. 200 kilometer i diameter. Ved nedslaget var krateret ca. 35 kilometer dybt, derefter dannedes et rekyl på over 10 kilometers højde og materiale blev slynget halvvejs til månen før det atter faldt tilbage på jorden. Det skal i øvrigt bemærkes, at der aldrig er målt jordskælv på jorden over 9,5 på Richter skalaen.

Et sekund	- Død i lokalområdet, forårsaget af nedslaget.
Et minut	- Jordskælv, >10 på Richter skala.
10 minutter	- Skovbrande i Nord- og Centralamerika.
En time	- Kæmpe tsunami (flodbølge) rammer kysten.
10 timer	- Første uddøen.
24 timer	- Omfattende skovbrande særligt på den sydlige halvkugle på grund af tilbagefald af materiale der blev slynget op i forbindelse med nedslaget.
1 uge	- Jorden indhyllet i støv der blokerer for sollyset. Planterne (inklusive alger i havet) dør, og fødekæderne kollapsede. Temperaturen ved jordens overflade falder ('atomvinter'). Syreregn forsurede øvre dele af oceanerne.
9 måneder	- Støvskyen har lagt sig, men megen vand og CO ₂ forbliver i atmosfæren. Temperaturen stiger på grund af drivhuseffekten (måske op til 10 grader).
10-100 år	- De direkte klimaændringer ophører.
1000 år	- Vegetationen normaliseret.
1500 år	- Livet i dybhavene normaliseret.
70.000 år	- Iltniveauet i oceanerne normaliseret.
100.000 år	- Dinosaurerne uddør
300.000 år	- Ammonitterne uddør
1.000.000 år	- Oceanerne normaliseret
2.000.000 år	- Molluskfaunaen retableret
2.500.000 år	- Globale forhold normaliseret