

Zeitschrift: Archives des sciences [1948-1980]
Herausgeber: Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève
Band: 19 (1966)
Heft: 1

Artikel: Paleontologische Überlieferung und Faunenschnitte
Autor: Brönnimann, Paul
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-739321>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 05.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

PALAEONTOLOGISCHE ÜBERLIEFERUNG UND FAUNENSCHNITTE

VON

Paul BRÖNNIMANN



ABSTRACT

Per 919408

The fossil record indicates major faunal breaks at the limits of the eras. The advent of most of the invertebrate phyla at the base of the Cambrian and the virtual absence of animal fossils in the Precambrian is discussed in the light of the BERKNER-MARSHALL Model of the evolving atmosphere. It is further suggested that the Permo-Triassic and Cretaceous-Tertiary faunal breaks are the results of extinction through modifications of the biotopes which were possibly caused by extra-terrestrial events.

RÉSUMÉ¹

I. L'apparition d'un groupe animal de rang supérieur (Ordre, Classe, Phylum) est souvent imprécise et se trouve reculée dans le temps par de nouvelles découvertes. Un bon exemple de ce fait est fourni par les Tintinnina; cependant la phylogénèse de ce Sous-Ordre reste problématique, certains auteurs établissant une relation directe entre les formes calcaires du Mésozoïque et les formes organiques actuelles, d'autres niant cette relation. En général, l'extinction d'un groupe est mieux précisée; mais des exceptions existent, celle des Coelocanthes, par exemple. A l'échelle géologique, l'extinction semble être un phénomène presque instantané, probablement lié au milieu; quant à l'apparition des groupes, on est de plus en plus amené à la considérer comme progressive, et provoquée par des changements lents du milieu (par exemple l'augmentation du contenu en oxygène de l'atmosphère).

II. Le problème de nos lacunes dans la connaissance du bilan paléontologique est souvent posé; ainsi, alors qu'on connaît environ 800.000 espèces d'Insectes vivants, on n'a décrit que 12.000 espèces fossiles. Pourtant, la connaissance des quelques taxa d'importance phylogénétique primordiale devrait suffire à la reconstitution de l'histoire d'un groupe et à l'établissement d'une stratigraphie relative. Tel est le cas des Insectes, et plus encore des Céphalopodes et des Trilobites; le caractère orthogénétique de l'évolution découle de l'étude de tels groupes.

III. Parmi les coupures faunistiques importantes des temps géologiques, celle de la limite Précambrien/Cambrien, qui sépare l'Aphanérozoïque (durée 5 à 6 milliards d'années) du Phanérozoïque (durée 570 à 600 millions d'années), est sans contredit la plus marquante. A ce moment, le nombre des classes connues double, et celui des genres augmente de 227,5%. La plupart des phyla du monde animal — à l'exception des Vertébrés — apparaissent alors soudainement. Les auteurs récents admettent que, durant le Précambrien, l'enveloppe atmosphérique a évolué, son contenu en oxygène, d'abord très faible, augmentant lentement. Les premières manifestations de la vie ont probablement tiré leur énergie de la fermentation; l'augmentation en oxygène est à rapporter à des phénomènes de photosynthèse, dus aux végétaux autotrophes, apparus vraisemblablement il y

¹ Es ist mir eine angenehme Pflicht Herrn DANILO RIGASSI, Genf, für die kritische Durchsicht der vorliegenden Arbeit sowie für die Redaktion der Zusammenfassung in französischer Sprache zu danken.

a 2 ou même 2,7 milliards d'années. Selon CLOUD, l'oxygène de photosynthèse aurait atteint un volume suffisant au développement des Métazoaires il y a environ 1,2 milliards d'années. Les faunes du Cambrien semblent donc avoir été précédées par de longues lignées. Une teneur en O de 1% environ (effet PASTEUR) permet le passage de la fermentation à l'oxydation chez les organismes primitifs, ce passage représentant un accroissement de 30 à 50 fois du potentiel énergétique par molécule. BERKNER et MARSHALL corrélaient l'effet PASTEUR et la limite Précambrien/Cambrien; d'autre part, ils fixent à 10% d'oxygène (soit, selon eux, à la limite Cambrien/Ordovicien) le point où la vie fut possible à la surface des mers et sur les continents, ce contenu en O fournissant aux organismes à la fois leur potentiel énergétique et une protection contre les rayons ultraviolets; nous nommons ici ce point « valeur de BERKNER-MARSHALL ». Le modèle de ces auteurs, ou ses variantes, paraît fondé à première vue. Par contre, il semble exclure la possibilité d'une vie intense avant le Cambrien. La grande différenciation des groupes dès la base du Cambrien induit au contraire le paléontologue à considérer les faunes cambriennes comme résultant d'une longue évolution; le maigre bilan paléontologique du Précambrien ne reflète probablement pas, comme le supposent BERKNER et MARSHALL, l'état réel des faunes de cette période; il résulte plutôt, croyons-nous, d'une inaptitude à la fossilisation des organismes d'alors. A cet égard, on se référerait plutôt aux conceptions de CLOUD.

IV. BROOKS a proposé une autre explication de la grande coupure faunistique à la limite Précambrien/Cambrien. Selon lui, seules les formes planctoniques auraient existé au Précambrien, les formes benthiques apparaissant au Cambrien. D'après VANGEROW, l'existence chez les formes du Cambrien de squelettes ou de coquilles inconnues auparavant est à mettre en relation avec le contenu en oxygène de l'atmosphère. Sa courbe des variations en oxygène en fonction du temps est comparée à celle de BERKNER et MARSHALL (fig. 3).

V. Deux autres coupures faunistiques importantes, quoique moindres que la césure Précambrien/Cambrien, ont été reconnues par la paléontologie: ce sont les limites Crétacé/Eocène et Permien/Trias, sur lesquelles se base d'ailleurs la division du Phanérozoïque en ères. Ces limites se caractérisent par la disparition d'importants groupes et par l'apparition de groupes nouveaux qui, après un temps plus ou moins long, atteignent un développement égal à celui de leurs prédécesseurs. La figure 4, établie dans une perspective géologique, ne tend pas à analyser le moment d'extinction exact des différents groupes considérés, mais à mettre en évidence le fait qu'aucun de ces groupes ne franchit la limite Crétacé/Tertiaire. La variété de ces groupes est très grande: organismes terrestres, marins (aussi bien planctoniques que nectiques ou récifaux). Tous ces groupes, appartiennent au type de développement progressif de MÜLLER; ils se trouvaient en pleine vigueur peu avant leur disparition qui, en raison de leur variété même, ne saurait être attribuée à des facteurs purement internes. Il serait d'ailleurs difficile d'expliquer cette extinction massive de groupes écologiquement et géologiquement si différents par un seul facteur. Envisager, comme le fait ARAMBOURG le phénomène de l'extinction comme un cas spécial de l'évolution nous paraît satisfaisant. L'orthogénèse, résultant d'une sélection et d'une canalisation des mutants, est naturellement favorable au développement d'un groupe à ses débuts; mais, par la suite, l'adaptation au milieu peut devenir si grande qu'un changement infime du biotope est léthal. Ainsi les facteurs internes orthogénétiques, dont nous ignorons presque tout, amèneraient le groupe à un point de spécialisation tel que l'influence des facteurs externes peut mettre en jeu l'existence même du groupe. En ce qui concerne la limite Crétacé/Tertiaire, on peut invoquer des changements de pH et de température. Mais le fait que cinq ordres puissants de Reptiles disparaissent à la fin du Crétacé, alors que quatre autres se poursuivent sans incident dans le Tertiaire, montre que ce problème de l'extinction n'est pas simple. Peut-être faudrait-il, ainsi que l'ont suggéré plusieurs auteurs, tenir compte de facteurs cosmiques.

I

Die in den stratigraphischen Tabellen angegebenen Lebensdauern von Organismengruppen hängen einerseits von der Fossilisierbarkeit der Organismen und andererseits von der geologischen Durcharbeitung der Sedimente ab (NEWELL, 1959). Je besser der Fossilinhalt einer Formation bekannt ist, umso eindeutiger können

Zeitpunkte des ersten und des letzten Auftretens von Organismengruppen belegt werden. Umso genauer wird damit die palaeontologische Basis für die Unterteilung der relativen Zeitskala und umso begründeter werden unsere phylogenetischen Erkenntnisse. Können wir jemals ganz sicher sein über das tatsächliche erste Auftreten einer Tiergruppe höheren Ranges, wie einer Ordnung, einer Klasse oder eines Phylums? Von den vielen Beispielen die zeigen, wie der Zeitpunkt des ersten Auftretens einer Tiergruppe durch neue Funde in immer frühere geologische Vergangenheit zurückgeschoben wird, möchte ich hier nur die Tintinnina CLAPARÈDE und LACHMANN, eine Unterordnung der Ciliata PERTY, erwähnen (Fig. 1). Die Tintinnina liefern auch ein gutes Beispiel dafür, wie neue morphologische Interpretationen konventionelle Auffassungen über phylogenetische Zusammenhänge und damit auch über die Lebensdauer von Organismengruppen einschneidend beeinflussen können. So nimmt DOBEN (1963) an, dass die organisch- und kalkig-wandigen Loricae durch Zwischenformen verbunden seien, die Tintinnina somit eine einheitliche phylogenetische Gruppe im Sinne CAMPBELLS (1954) und COLOMS (1948) darstellten mit einer stratigraphischen Verbreitung Jura bis Gegenwart. Sollte andererseits BONETS (1956) und REMANES (1964, 1965) Vermutung zutreffen, wonach die rezenten und fossilen organisch-schaligen Tintinnina möglicherweise von den durch kalkige Loricae charakterisierten rein fossilen Familien zu trennen wären, so würde das den von COLOM, CAMPBELL und DOBEN postulierten einheitlichen Charakter der Tintinnina in bezug auf Phylogenie und stratigraphische Verbreitung vollständig ändern.

Das Ende einer Organismengruppe, den Zeitpunkt ihres Auslöschens, können wir dagegen meist mit grösserer Sicherheit festlegen. Doch auch hier gibt es Fälle, wo neue Funde die althergebrachten Auffassungen über das Ende einer Tiergruppe grundlegend geändert haben. Dies ist z.B. durch den Fund des Coelacanthens *Latimeria* im Jahre 1938 im Indischen Ozean in der Nähe der südafrikanischen Küste recht eindrucksvoll unter Beweis gestellt worden.

Ausser den Tintinnina und *Latimeria* könnten noch andere Beispiele angeführt werden die zeigen, dass das erste, manchmal auch das letzte, stratigraphische Auftreten einer Organismengruppe durch neue Funde nach unten oder nach oben verschoben wird. Dies weist darauf hin, dass die wirkliche Lebensdauer mancher Organismengruppe nicht immer, vielleicht nur ausnahmsweise, vollständig durch Fossilien belegt ist. Die Linien der stratigraphischen Tabellen, die die vertikale Verbreitung der Taxa angeben, sind somit nur als Linien zu interpretieren, die andeuten welche Teile der an sich unbekannten wirklichen Lebensdauer der betreffenden Organismengruppen durch Fossilien belegt sind.

Es scheint, dass das Erlöschen von Organismengruppen oft mit äusseren Ereignissen zusammenhängt, die weltweit und in relativ kurzer Zeitspanne sich auf die Lebewelt ausgewirkt haben. In geologischer Perspektive gesehen sind diese Zeitspannen so kurz, dass das Erlöschen oft als ein plötzlicher Vorgang erscheint.

Ord. Spirotrichida Bütschli Unterord. Tintinnina Claparède und Lachmann											
Quartaer	Tintinnina		Codonella								
Tertiaer											
Kreide obere								Sen.			
Kreide untere								Priscofolliculina			
Jura								Ap.			
Trias								Colomiella 1956			
Perm											
Carbon											
Devon											
Gothlandium											
Ordovizium											
Cambrium											
	1858	1885	1901a	1901b	1929	1939 und 1948	1954	1956 1957	1963	1965	1966
	Claparède und Lachmann	Rüst	Lagerheim	Lorenz	Kofoed und Campbell	Colom	Campbell (Treatise)	Bonet Deflandre und Deunff	Cuvillier und Sacal	Eicher	

Fig. 1.

Entwicklung der Kenntnis der fossilen und rezenten Tintinnina CLAPARÈDE und LACHMANN von 1858 bis 1966.

Während der Drucklegung wurden Tintinnina aus dem oberen Silur der Betischen Cordillere, Südspanien, beschrieben (HERMES, 1966). Des weiteren soll noch auf eine Tintinnina hingewiesen werden, die in Microfacies italiane (Agip Mineraria, 1959, pl. 22) aus den Schichten mit *Daonella styriaca*, Carnium, vom Monte Cammarata, Sizilien, beschrieben worden ist.

Das erste Auftreten von Tiergruppen wurde ebenfalls oft mit zeitlich verhältnismässig kurzen äusseren Ereignissen in Verbindung gebracht, wie z.B. Orogenesen. Doch scheint man immer mehr von solchen Überlegungen abzukommen (SIMPSON, 1950). Die grossen Züge der Entwicklung der Organismen werden heute eher mit langanhaltenden, nur allmählich sich auf die Lebewelt auswirkenden Änderungen in den grundlegenden äusseren Einflüssen, wie z.B. mit dem allmählich zunehmenden Sauerstoffgehalt der Atmosphäre, zu erklären versucht.

II

Der Frage nach der Vollständigkeit der Überlieferung durch Fossilien wird heute vielleicht mehr Bedeutung beigemessen als dies vor einigen Jahren noch der Fall war. SCHINDEWOLF hat sich eingehend mit dieser Frage auseinandergesetzt. Er (1950, p. 133) kam zum Schlusse, dass mit dem „... Schlagwort von der Lückenhaftigkeit der Überlieferung ein arger Missbrauch getrieben worden ist“, und „... dass die Stofflücken, die für den Palaeontologen bestehen, sicherlich nicht von dem Ausmasse sind, wie bei einem Zoologen, der es unternimmt, allein aus der heute lebenden Tierwelt ein natürliches System und die Stammesgeschichte aufzubauen“. Dem wäre entgegenzuhalten, dass das Problem des Neontologen nur ein Spezialfall des viel allgemeineren Problems des Palaeontologen ist, der sich nicht nur mit den Organismen eines diskreten ausserordentlich kurzen Zeitintervalls, wie die Gegenwart ihn darstellt, sondern mit der Gesamtheit der Organismen zu beschäftigen hat, die im Verlaufe der „geologischen“ Zeit gelebt haben. Die Stofflücken der Palaeontologie müssen deshalb sehr viel umfangreicher sein als die der Neontologie.

Zur Illustration dieser Verhältnisse möchte ich die Insekten erwähnen als höchstentwickeltes Phylum der Hyponeurier, von denen nach MÜLLER (1963, p. 202) zur Zeit etwa 800 000 rezente Arten bekannt sind. Man schätzt, dass zu diesen im Verlaufe der Zeit noch etwa 400 000 weitere rezente Arten hinzukommen werden. Demgegenüber sind gegenwärtig nur rund 12 000 fossile Insektenarten bekannt, d.h. 1,5% der beschriebenen oder 1% der zukünftigen, geschätzten totalen Zahl der rezenten Arten. Diese sind auf 34 Ordnungen verteilt, die zur Hauptsache nur aus der ersten und der zweiten Virenzphase in der Terminologie MÜLLERS (1961) stammen, d.h. aus den Intervallen Oberkarbon-Perm und Lias-Oberkreide. Die im Verhältnis zur Zahl der rezenten sehr geringe Zahl der fossilen Insektentaxa weist darauf hin, dass wir über die Palaeontologie der Insekten noch sehr wenig wissen.

Der Grund ist wohl darin zu suchen, dass die Insekten Landtiere sind. Da terrestrische Ablagerungen im allgemeinen beschränkt sind, sowohl was ihre Verbreitung wie auch Dicke anbelangt, sind die Fossilisierungsmöglichkeiten der Insekten ebenfalls verhältnismässig beschränkt. Dazu kommt, dass Überreste die aus Chitin bestehen, sehr rasch durch Oxydierung zerstört werden können. Dies kann für die terrestrischen Ablagerungen oberhalb des Grundwasserspiegels häufig

festgestellt werden. Fossile Insekten werden deshalb hauptsächlich in solchen terrestrischen Sedimenten gefunden, in denen reduzierende Bedingungen herrschen. Dazu gehören Torfe, Lignite, Kohlen, dann auch bituminöse Sedimente, wie z.B. diejenigen der eozänen Green River Formation von Wyoming, USA, und auch lagunäre und „back-reef“ Sedimente, die sowohl vor starken Wellen wie auch vor Oxydierung geschützt sind, wie z.B. die Ablagerungen von Solnhofen (PIERCE, W. D., 1957, pp. 943-952).

Es ist natürlich schon so, und SCHINDEWOLF (1950) hat mit Recht darauf hingewiesen, dass man nicht alle Arten einer Tiergruppe zu kennen hat, die im Verlaufe der geologischen Vergangenheit existierten, um Aussagen über deren Entwicklung und über deren Bedeutung für die relative phanerozoische Zeitskala machen zu können. Zu diesem Zwecke würde es an sich genügen, Kenntnis der für die Phylogenie kritischen Taxa zu besitzen. Dies mag in gewissen Tiergruppen heute bereits der Fall sein. Dazu gehören auch die zugegebenermassen mangelhaft belegten Insekten, deren wichtigste Entwicklungsstufen trotzdem bekannt sind. Als Vertreter der ältesten und primitivsten Entwicklungsstufe finden wir im Devon das hexapodale Insekt. Darauf folgen im Carbon die geflügelten Formen. Erst vom Jura an kennen wir die dritte, wichtige Entwicklungsstufe, charakterisiert durch die Pupa, die es dem Insekt ermöglicht, widrige Umweltsbedingungen zu überstehen. Aber in anderen Gruppen, vor allem innerhalb der Mikroorganismen im weitesten Sinne, sind unsere Formenkenntnisse noch sehr beschränkt und erlauben häufig nicht einmal sehr allgemeine entwicklungsgeschichtliche Überlegungen.

Zum Abschluss meiner Bemerkungen über die Problematik der palaeontologischen Überlieferung möchte ich nicht unterlassen zu bemerken, dass wir in vielen Fällen wiederum verhältnismässig gute und durchgehende Kenntnis der fossilen Überreste von Organismengruppen besitzen. Als Beispiele können die Cephalopoden und die Trilobiten erwähnt werden, nur um zwei stratigraphisch wichtige Gruppen herauszugreifen. Diese Kenntnisse berechtigen nicht nur eingehende relative Zeitunterteilungen aufzustellen, sondern sie vermitteln auch wertvolle Hinweise über den Ablauf der Entwicklung der Invertebrata im allgemeinen. Die Tatsache, dass die Entwicklung im Gebiete der Palaeontologie durchwegs orthogenetisch verläuft, geht auf Untersuchungen durch Fossilien gut belegter Organismengruppen zurück.

III

Wohl der bedeutendste Faunenschnitt, den wir kennen, liegt an der Grenze Praecambrium-Cambrium, die für den Palaeontologen das Phanerozoikum mit einer ungefähren Dauer von 570×10^6 bis 600×10^6 Jahren vom ungleich längeren Praecambrium oder Aphanerozoikum mit einer ungefähren Dauer in der Grössenordnung von 5000×10^6 bis 6000×10^6 Jahren, d.h. ungefähr der 10-fachen Dauer des Phanerozoikums, trennt (Fig. 2). Nach den Statistiken von MÜLLER (1961, 1964)

zeigt sich eine Verdoppelung in der Zahl der Klassen des Tierreiches an der Praecambrium-Cambrium Grenze, und in der Zahl der cambrischen Genera eine Zunahme von 227,5% verglichen zum höchsten Praecambrium. An dieser Grenze setzen die meisten Phyla des Tierreiches unvermittelt ein mit Ausnahme der Vertebrata, die erst seit dem unteren Ordovizium durch Fossilien nachgewiesen sind. Phylogenetisch wichtig ist die Tatsache, dass nach dem Ordovizium kein einziges neues Phylum, charakterisiert durch eine unabhängige Organisation, mehr erscheint. Die Evolution der Tierwelt spielt sich von diesem Zeitpunkt an ausschliesslich im Rahmen der existierenden Phyla und der existierenden Organisationen ab.

Der ausserordentliche Gegensatz zwischen dem praktisch fossilleeren Praecambrium und dem relativ fossilreichen Cambrium hat immer wieder zu theoretischen Betrachtungen über dessen Ursachen angeregt. Neuerdings haben sich BERKNER und MARSHALL (1965a, 1965b), dann auch CHILINGAR (1956), CHILINGAR und BISSELL (1963), DUROV (1960, 1961) und VANGEROW (1965, MS) mit den Ursachen dieses Faunenschnittes befasst und Theorien vorgelegt, die sich entweder mit den physikalisch-chemischen oder mit den biologischen Aspekten des praecambrisch-cambrischen Gegensatzes auseinandersetzen.

Das BERKNER-MARSHALL Modell fügt sich in den geochemischen Rahmen ein, der durch die Arbeiten von OPARIN (1938, 1959), HOLLAND (1962) und anderen geschaffen worden ist (Fig. 3). Man darf heute feststellen, dass seit diesen Arbeiten wohl von den meisten Geologen und Palaeontologen angenommen wird, dass sich die Lufthülle im Verlaufe des Praecambriums von einem verhältnismässig sauerstoffarmen zu einem verhältnismässig sauerstoffreichen Gasgemisch entwickelt hat. Nach dieser Auffassung muss das Leben in einer sauerstoff-freien oder sehr sauerstoffarmen Atmosphäre, d.h. im wesentlichen in einem reduzierenden Milieu begonnen haben. Energie zur Aufrechterhaltung der Lebensfunktionen wurde anfänglich nicht durch Oxydierung sondern durch den chemisch wesentlich einfacheren, wenn auch nicht gleich wirkungsvollen Prozess der Fermentierung beschafft, der ja ohne Sauerstoff auskommt. Es wird weiterhin angenommen, dass erst mit der Erfindung der autotrophen Organismen durch den Prozess der Photosynthese nach und nach Sauerstoff sich in der Atmosphäre in grösseren Mengen anreicherte, wobei in der relativ kurzen Zeitspanne vom Cambrium bis zum Karbon, d.h. im ersten Drittel des Phanerozoikums, im Verlaufe von ungefähr 225×10^6 bis 255×10^6 Jahren, sich die Sauerstoffmenge auf den gegenwärtigen Wert von 20,92% der Atmosphäre (Troposphäre) erhöht haben soll.

CLOUD (1965) hat kürzlich in einer sehr kritisch gefassten Studie die Möglichkeiten der terrestrischen Sauerstoffbeschaffung zusammengestellt. Er kam dabei zum Schluss, dass erstens Sauerstoff nicht aus dem Erdinnern bezogen werden kann, wie z.B. die edlen Gase, und dass zweitens die Sauerstoffmengen minim sind, die aus der photolytischen Dissoziation von CO_2 und H_2O entstehen. Als einzige Sauerstoffquelle verbleiben somit nur noch die autotrophen Pflanzen, die Sauerstoff auf

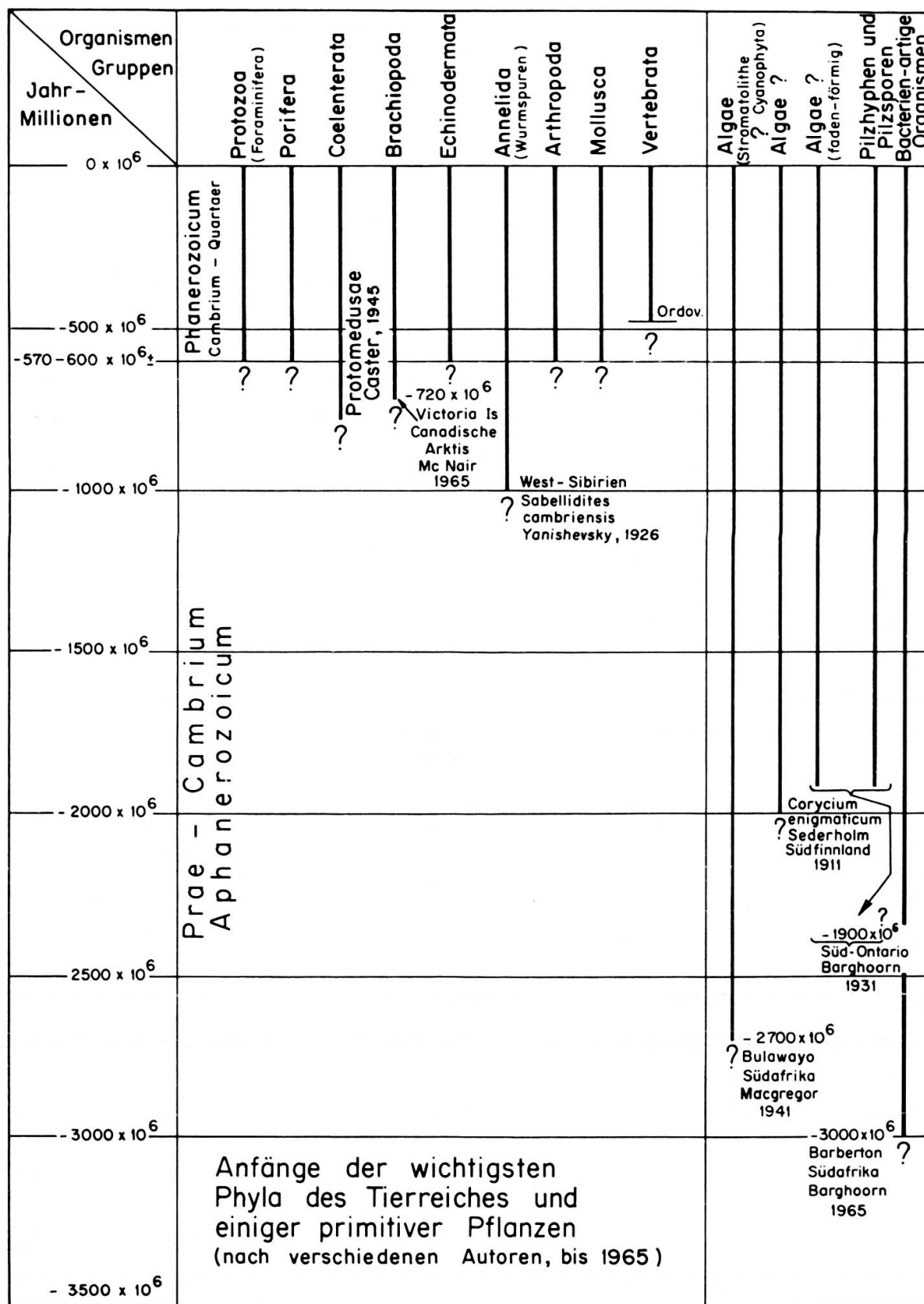


Fig. 2.

Wichtigste praecambrische Fossilien nach verschiedenen Autoren zusammengestellt.

Während der Drucklegung kam mir die Arbeit von CLOUD, GRUNER und HAGEN (1965) zur Kenntnis, in der das Vorkommen von Pyritkugeln mit Mikrostrukturen wahrscheinlich biologischen Ursprunges in der praecambrischen Soudan Iron Formation, NE Minnesota, Nordamerika, bekannt gegeben wurde. Das absolute Alter dieser Mikrostrukturen wird auf mehr als 2700×10^6 Jahre geschätzt.

photosynthetischem Wege herstellen. Erst nach Erscheinen der autotrophen Pflanzen konnte sich allmählich Sauerstoff in der terrestrischen Atmosphäre in genügenden Mengen anreichern um eine Ozonschicht zu bilden, die dick genug war um die lethale ultraviolette Strahlung der Sonne abzuschirmen, und um die Entwicklung der Metazoa energiemässig überhaupt zu ermöglichen. Es wird heute auf Grund der Fossilien, die aus dem Praecambrium beschrieben worden sind, und die von RUTTEN (1962), CLOUD (1965), MÜLLER (1965), MURRAY (1965) und anderen, mehr oder weniger kritisch zusammengestellt worden sind, angenommen, dass autotrophe Pflanzen bereits vor etwa 2000×10^6 Jahren, vielleicht schon vor 2700×10^6 (2600×10^6 nach CLOUD, 1965, p. 33), lebten, wenn die Datierung der Stromatolithe von Bulawayo, Rhodesia, als gesichert angenommen werden darf. Diese Datierung ist jedoch für CLOUD (1965, p. 33) immer noch ein fragwürdiger Punkt, da die Pegmatite, deren absolutes Alter zur Datierung der Bulawayo Stromatolithe benutzt worden sind, sich etwa 500 km von diesen entfernt befinden. CLOUD nimmt auf Grund dieser Datierungen und auf Grund des Alters typischer praecambrischer Eisenformationen, die sich im Intervall von — 3000×10^6 bis — 1700×10^6 Jahren bildeten, an, dass Sauerstoff in der Atmosphäre sich erst im Intervall von — 1700×10^6 bis — 1200×10^6 Jahren anzureichern begann und etwa von — 1200×10^6 Jahren an in genügenden Mengen vorhanden war um die Entwicklung der Metazoa einzuleiten. Die biologischen Ereignisse, die zu den Metazoa führten, vor allem die Änderung in der Energiebeschaffung, ausgedrückt durch den Wechsel von der Fermentierung zur Oxydierung, waren erst möglich, nachdem die physikalischen Bedingungen dazu erfüllt waren. Da die Entwicklung der Metazoa wahrscheinlich eine lange Zeitspanne benötigte um die Entwicklungsstufe des Cambriums überhaupt zu erreichen, muss angenommen werden, dass die nötigen physikalischen und chemischen Bedingungen nicht erst kurz vor der Basis des Cambriums, sondern lange vorher erreicht worden sind. Diese Überlegung basiert sich vor allem auf die verhältnismässig langen Zeiträume, die die phanerozoische Stammesentwicklung benötigte. Der CLOUDsche Wert von — 1200×10^6 Jahren scheint im Vergleich dazu wahrscheinlich nicht zu niedrig angesetzt zu sein.

BERKNER-MARSHALL weisen darauf hin, dass in manchen primitiven Organismen der Wechsel von der Fermentierung zur Oxydierung bei einem Sauerstoffgehalt von ungefähr 1 % dessen gegenwärtiger Menge erfolgt. Dieser Wert von 1 % wurde vor ungefähr 100 Jahren bereits von PASTEUR gefunden und wird deshalb mit PASTEUR Effekt oder PASTEUR Wert bezeichnet. Mit dem Wechsel von der Fermentierung zur Oxydierung wird pro Molekül 30 bis 50 mal mehr Energie erhalten. Oxydierung, mit der damit zusammenhängenden wesentlich erhöhten Energieproduktion, bedeutet somit für die Organismen geradezu unermessliche Möglichkeiten der Entwicklung im Vergleich zu denjenigen der Fermentierung.

BERKNER-MARSHALL fixieren in ihrem Modell die Kurve der Sauerstoffzunahme so, indem sie den PASTEUR Wert von 1 % der gegenwärtigen Sauerstoffmenge an die

Basis des Cambriums legen. Sie versuchen somit den ausserordentlichen Faunenschnitt an der Wende Praecambrium-Cambrium mit dem Wechsel von der Fermen-
tierung zur Oxydierung zu erklären. Des weiteren definieren sie mit dem 10% Wert der gegenwärtigen Sauerstoffmenge, den ich hier den BERKNER-MARSHALL Wert nenne, den Moment in der Entwicklung der Atmosphäre, in dem der Sauerstoffgehalt genügte um einmal Leben an der Wasseroberfläche und auf dem Land zu ermöglichen und zum andern dieses durch die Bildung eines Ozonschirmes gegen schädigende Ultraviolettstrahlung der Sonne zu schützen. Von diesem Moment an, der von BERKNER-MARSHALL an die Basis des Ordoviziums gelegt wird, d.h. auf etwa — 500×10^6 Jahre, sei die Entwicklung der Landtiere und damit die Kolonisierung der Kontinente überhaupt erst möglich geworden.

Das Wichtige am BERKNER-MARSHALL Modell ist einerseits die Fixierung der Kurve der Zunahme des Sauerstoffes mit dem 1% Wert an der Basis des Cambriums und mit dem 10% Wert an der Basis des Ordoviziums, und andererseits deren Korrelation mit zwei wichtigen Stufen der Evolution. Diese Fixierung wirkt vom zoologischen Standpunkt aus nicht besonders einleuchtend. Man würde gerne auch noch andere Varianten des Modelles näher untersuchen, wie z.B. den Vorschlag von CLOUD (1965), den PASTEUR Wert in den Zeitraum von — 600×10^6 bis — 1200×10^6 Jahren vorzuverschieben. Dies würde vom Zoologen aus gesehen etwas mehr Zeit geben um die vielfältige und hochorganisierte Lebewelt im Cambrium zu entwickeln. Auch über die zeitliche Festlegung des BERKNER-MARSHALL Wertes von 10% könnten ebenfalls noch andere Varianten berücksichtigt und begründet werden.

Das BERKNER-MARSHALL Modell stellt insofern einen Fortschritt dar, als es versucht die Kurve der Sauerstoffzunahme zeitlich zu fixieren. Leider postuliert es auch, dass die dürftige praecambrische Überlieferung das wirkliche Bild der praecambrischen Lebewelt sein müsse. Wörtlich übersetzt schreiben die beiden Autoren (1965, p. 419): „Nach unserem gegenwärtigen Modell können keine Vorläufer (des cambrischen Lebens) über so lange Zeiträume erwartet werden; in der Tat, sie dürfen nicht existieren bis zum Zeitpunkt wo durch die Erhöhung des Sauerstoffgehaltes der Atmosphäre neue Möglichkeiten entstehen.“ Diese Auffassung mag mit der Dürftigkeit der Überlieferung des Aphanerozoikums wohl in Übereinstimmung sein. Wie ich aber einleitend dargestellt habe, brauchen die dürftigen Fossilreste jedoch nicht unbedingt das Bild des praecambrischen Lebens darzustellen. Im Gegensatz zu BERKNER-MARSHALL glaube ich, dass im Praecambrium bereits ein hochentwickeltes Leben herrschte, das jedoch zum wesentlichen Teil nicht fossilisierbar war. Es gab keine explosive Entwicklung im Sinne SCHINDEWOLFS an der Wende Praecambrium-Cambrium, so wie sie von BERKNER-MARSHALL verlangt wird. Zur Begründung meiner Auffassung möchte ich nur eine ganz allgemeine zoologische Überlegung anführen. Ich weise darauf hin, dass ausser den Vertebrata alle Phyla des Tierreiches an der Basis des Cambriums bereits bekannt sind. Wir finden zusammen Protozoa, Porifera, Coelenterata und Coelomata, also Gruppen, die wahrschein-

lich eine Gross-Entwicklungsreihe darstellen. Der Übergang von Coelenterata zu Coelomata, d.h. die Entwicklung der Coelomsäcke aus den Gastralaschen des Coelenterons, wie sie von LEUKHART (1848) entworfen und später von den Gebrüdern HERTWIG (1881) ausgearbeitet wurde (REMANE, 1959), diese Entwicklung kann nur über lange Zeiträume hinaus möglich sein und kann sich kaum an der Basis des Cambriums plötzlich abgespielt haben.

Auf Grund des Nebeneinandervorkommens an der Basis des Cambriums von Protozoa, Porifera, Coelenterata und Coelomata müssen wir unbedingt auf eine lange organische Entwicklung im oberen Teil des Praecambriums schliessen. Diese Entwicklung kann kaum vor der Erreichung des PASTEUR Wertes sich abgewickelt haben. Dies ist ein weiterer Grund weshalb man eher die CLOUDsche Variante der Festsetzung des PASTEUR Wertes berücksichtigen möchte als die des BERKNER-MARSHALL Modells. Abgesehen von den Einzelheiten der Fixierung der Kurve der Sauerstoffzunahme, die man mit Recht kritisieren kann, trennt uns von BERKNER-MARSHALL in erster Linie die verschiedene Interpretation des Faunenschnittes. Wir betrachten die Dürftigkeit der praecambrischen Überlieferung als eine Folge der Unfossilisierbarkeit der damals lebenden Organismen. BERKNER-MARSHALL dagegen fassen sie als das wirkliche Bild der praecambrischen Lebewelt auf.

IV

Ausser dem BERKNER-MARSHALL Modell, dessen Erklärung des Faunenschnittes an der Wende Praecambrium-Cambrium mit der Erreichung des PASTEUR Wertes von 1 % der gegenwärtigen Sauerstoffmenge abzulehnen ist, stehen uns noch weitere Theorien zur Verfügung, die sich auf dieses palaeontologisch so bedeutende Ereignis beziehen. Bevor jedoch auf die bereits erwähnten neueren Theorien eingegangen werde, soll die BROOKSsche Planktontheorie aus dem Jahre 1894 kurz erwähnt werden. Dies nicht nur weil sie immer wieder vertreten wird (SOLLAS, 1912; RAYMOND, 1935; SEILACHER, 1956), sondern weil sie sowohl mit entwicklungsgeschichtlichen Überlegungen wie auch mit dem tatsächlichen palaeontologischen Befund an der Praecambrium-Cambrium Grenze in Einklang steht.

Nach BROOKS existieren im eigentlichen Praecambrium im wesentlichen noch keine benthonischen Organismen. Diese ökologische Gruppe sei erst an der Wende Praecambrium-Cambrium entstanden. Die Grosszahl der im Praecambrium existierenden Organismen gehörten alle dem Plankton an, waren alle klein und weichkörperig und deshalb nur in ausserordentlich seltenen Fällen durch Fossilien nachweisbar. Nach mündlicher Mitteilung von Prof. A. SEILACHER, Tübingen, ist z.B. die merkwürdige Fauna von Ediacara, Australien, als Planktonfauna zu interpretieren. Die Grösse der einzelnen Formen, die uns nur durch Abdrücke bekannt sind, schwankt von weniger als einem Centimeter bis zu einem Maximum von 15 bis 16 Centimetern (SPRIGG, 1947; GLAESSNER und DAILY, 1959). Das Alter der Ediacara

Fauna ist noch etwas fraglich. Cambrium ist nicht ausgeschlossen, da der die Fauna enthaltende Pound Sandstein, der unter *Archaeocyatha* führenden Schichten liegt, immer noch cambrischen Alters sein könnte (fide MÜLLER, 1961). Es ist aber nicht wesentlich, ob es sich hier noch um Praecambrium oder schon um Cambrium handelt, die Hauptsache ist, dass die Fauna von der Wende Praecambrium-Cambrium stammt. Die Theorie von BROOKS steht mit entwicklungsgeschichtlichen Überlegungen, wonach in der Ontogenese mariner Organismen Larvenstadien planktonischer Natur vor den benthonischen Adultstadien existieren, nicht im Widerspruch. Ebenso steht sie nicht im Gegensatz zu der Annahme, dass aus zoologischen und physikalischen Gründen bereits eine lange Entwicklung im Praecambrium stattgefunden haben muss. Andererseits sagt die BROOKSSche Theorie nichts aus über das Erscheinen skelett- und schalentragender Benthosformen im Cambrium. Mit dieser Frage beschäftigt sich die von VANGEROW (1965, MS) entwickelte Theorie der Abhängigkeit von Skelettbildung und Sauerstoffzunahme der Atmosphäre.

Dieser Autor hat anlässlich der Verhandlungen der Palaeontologischen Gesellschaft in Zürich im September 1965 eine Kurve der Sauerstoffzunahme der terrestrischen Atmosphäre vorgelegt, die mit derjenigen von BERKNER-MARSHALL gewisse Ähnlichkeiten aufweist (Fig. 3). VANGEROW nimmt den Sauerstoff-Nullpunkt etwa bei 1500×10^6 Jahren an, also viel später als BERKNER-MARSHALL, und lässt die Kurve steil bis zum Cambrium und dann etwas langsamer bis zur Gegenwart ansteigen, ohne jedoch den PASTEUR Wert und den BERKNER-MARSHALL Wert überhaupt explizit zu berücksichtigen. In der Darstellung VANGEROWS wird der PASTEUR Wert von 1% der gegenwärtigen Sauerstoffmenge schon im Praecambrium erreicht. In dieser Beziehung würde VANGEROWS Kurve mehr der CLOUDschen Auffassung entsprechen. VANGEROWS Kurve zeigt an der Grenze Praecambrium-Cambrium 11,4% Sauerstoff, d.h. etwas mehr als den 10% BERKNER-MARSHALL Wert, der in der BERKNER-MARSHALL Kurve erst an der Grenze Cambrium-Ordovizium erreicht wird. Ohne physiologische Daten vorzulegen, vermutet nun VANGEROW, dass an dieser Wende die Sauerstoffkonzentration der Atmosphäre genügt habe, um einmal die normalen Lebensfunktionen zu ermöglichen, und zum andern dem Organismus auch die nötige Energie geliefert zu haben, um fossilisierbare Hartteile, wie Kalkschalen und Panzer überhaupt auszuschcheiden. Ohne, wie erwähnt, den 10% Wert in seiner Bedeutung für die Kalkabsonderung physiologisch begründen zu können, besteht nach Vangerow eine direkte Abhängigkeit zwischen Menge des atmosphärischen Sauerstoffes und der Skelettbildung. Und da Fossilien erst von der Basis des Phanerozoikums an häufig sind, vermutet VANGEROW weiter, dass diese Menge ungefähr an der Praecambrium-Cambrium Grenze erreicht worden ist. Es handelt sich bei VANGEROWS Überlegungen nicht um eine zahlenmässige Festsetzung der Sauerstoffkonzentration an der Wende Praecambrium-Cambrium, wie bei BERKNER-MARSHALL, sondern vielmehr um die blosse Feststellung der physiologischen Abhängigkeit zwischen Sauerstoffmenge und Skelett- und damit Fossilbildung.

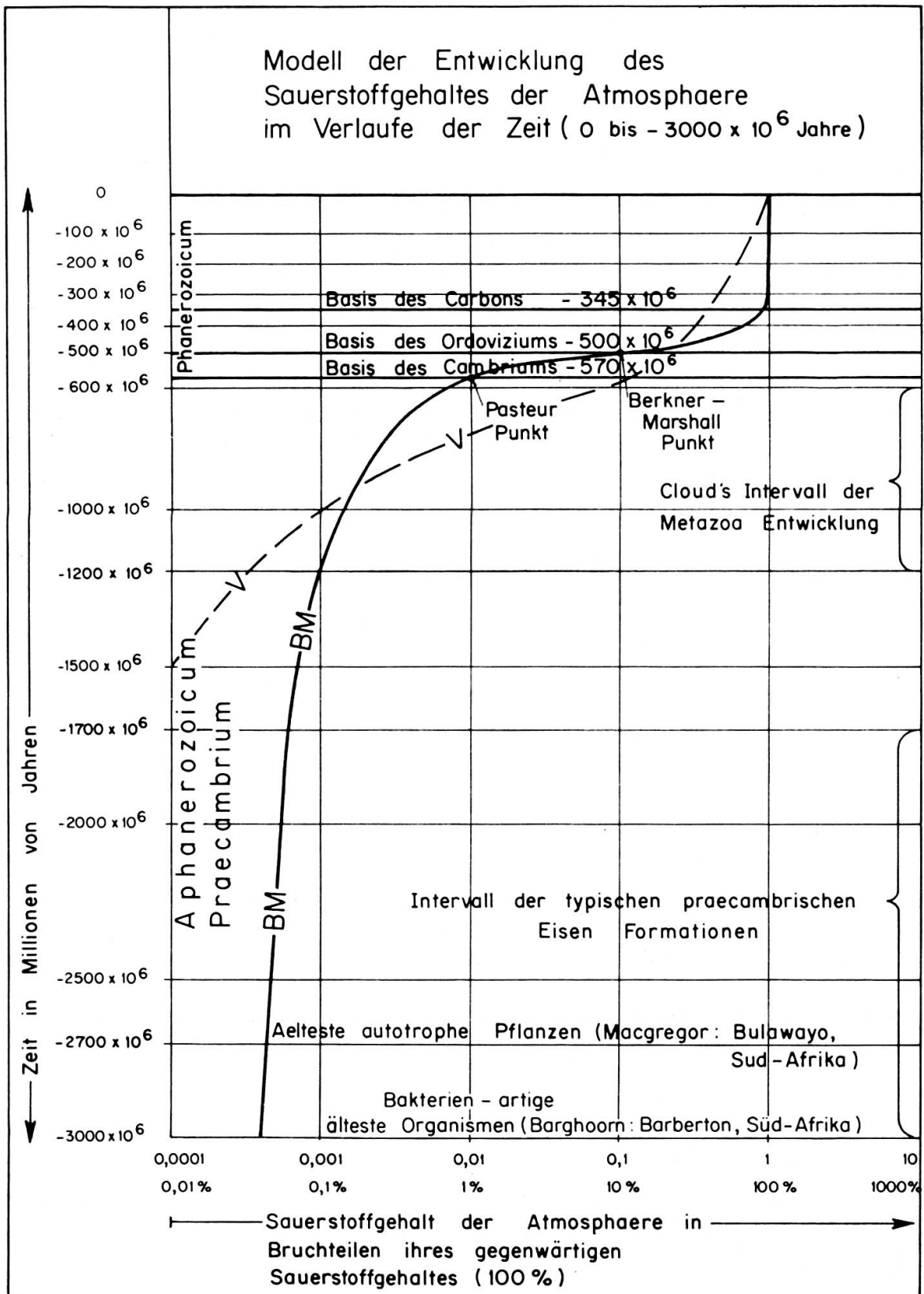


Fig. 3.

Kurven der Sauerstoffzunahme der terrestrischen Atmosphäre
nach BERKNER-MARSHALL (BM) und nach VANGEROW (V).

Für das phanerozoische Intervall ist die BERKNER-MARSHALL Kurve vereinfacht dargestellt.

Dass es nahe liegt, diese Relation an die Wende Praecambrium-Cambrium zu legen, leuchtet ohne weiteres ein.

Nach FISCHER (1965, p. 1209), der kürzlich das BERKNER-MARSHALL Modell kritisiert und modifiziert hat, wären Kalkschalen und andere Aussenskelette nur als Schutz gegen die schädliche Wirkung der Ultraviolettstrahlung zu interpretieren. Wenn diese Überlegung richtig wäre, dann müssten Schalen und Panzer bereits im Praecambrium entwickelt worden sein und nicht, wie VANGEROW es vorschlägt, erst an der Grenze zum Cambrium, d.h. zu einem Zeitpunkt, wo wahrscheinlich bereits eine Ozonhülle den Einfall von Ultraviolettstrahlen reduziert hatte. Wenn die Schalen und Panzer nur als Schutz gegen die Ultraviolettstrahlung aufzufassen wären, so müssten sie nicht nur im Praecambrium längst existiert haben sondern in der Gegenwart auf ein Minimum reduziert worden sein, was ja keinesfalls zutrifft.

Der Vorschlag VANGEROWS vermittelt eine vernünftige Arbeitshypothese ohne sich auf Zahlenwerte, wie BERKNER-MARSHALL es tun, direkt festzulegen. Vom zoologischen und palaeontologischen Standpunkt aus könnte man die von VANGEROW aufgestellte Relation zwischen Sauerstoffmenge und Schalen- und Panzerformation an der Basis des Cambriums annehmen mit dem Vorbehalt, dass physiologische Unterlagen noch zu liefern seien, die es dann ermöglichen würden, die Sauerstoffmenge an der Basis des Cambriums quantitativ festzulegen.

Ausser den Faunenschnitt an der Wende Praecambrium-Cambrium mit diesen im Wesentlichen biologisch orientierten Theorien zu erklären, wird immer wieder versucht, ihn mit der letzten praecambrischen Eiszeit in Zusammenhang zu bringen. Die Zeugen dieser spät-praecambrischen Eiszeit, die auf etwa 750×10^6 Jahre gelegt wird, lassen auf eine weltweite Vereisung schliessen, die viel mächtiger war als alle späteren Eiszeiten. Möglicherweise war sie durch extraterrestrische Ereignisse verursacht (ÖPIK, E. J., 1958; RUDWICK, 1963). Da wir keine Vergleichsmöglichkeiten besitzen, ist es natürlich schwierig zu sagen, inwiefern eine solche allgemeine Vereisung die praecambrische Entwicklung der Metazoa beeinflusst hat. Es wird sich dabei im Wesentlichen um zwei Faktoren gehandelt haben. Einmal um den negativen klimatischen Einfluss, und zum anderen um die durch die Bindung des Wassers in der Eisdecke bedingte Reduktion der Meere, und deren Beschränkung auf die tiefsten Beckenregionen der Erdoberfläche. Es ist jedoch nicht anzunehmen, wie das von ÖPIK (1958) vorgeschlagen wird, dass dadurch die organische Welt katastrophenartig zerstört worden ist und nach Beendigung der Eiszeit sich von Neuem zu entwickeln hatte. Auch kann zurzeit nicht beurteilt werden, ob der Übergang zu den besseren klimatischen Bedingungen der Nacheiszeit, verbunden mit der Vergrößerung der Meere und der dadurch ermöglichten Besiedelung der Schelfe, eine explosive Entfaltung der praecambrischen Lebewelt nach sich gezogen hat (RUDWICK, 1963).

V

Die Palaeontologie hat noch zwei weitere wichtige Faunenschnitte erfasst, die jedoch bei weitem nicht an denjenigen an der Wende Praecambrium-Cambrium heranreichen. Diese Faunenschnitte sind charakterisiert durch das Verschwinden von mächtigen Tiergruppen einerseits und durch das unvermittelte, doch im allgemeinen noch recht zaghafte Einsetzen neuer Gruppen, die nach kürzerer oder längerer Anlaufzeit die Mächtigkeit der verschwundenen Gruppen erreichen können. Im Gegensatz zum Faunenschnitt an der Praecambrium-Cambrium Grenze, sind diese jüngeren Faunenschnitte palaeontologisch gut begründet, obgleich hin und wieder gewöhnlich unkontrollierbare Beobachtungen publiziert werden, wonach diese oder jene Gruppe die Grenzlinie überschreite. Nach den Statistiken MÜLLERS (1961) nimmt an der Wende Palaeozoikum-Mesozoikum die Zahl der Trias-Gattungen um 27% ab im Vergleich zur Zahl der Perm-Gattungen, und an der Wende Mesozoikum-Kainozoikum beträgt die Abnahme der Zahl der basalen Tertiär-Gattungen 35,2% im Vergleich zur Zahl der Maestricht-Gattungen. Ähnliche Statistiken sind kürzlich von FUNNEL und CUTBILL (1965, MS) auf Grund einer Computer Analyse der palaeontologischen Überlieferung vorgelegt worden. Nach diesen Zusammenstellungen beträgt die Abnahme in der Zahl der Familien beim Übergang vom Perm zur Trias 37, und beim Übergang von der Kreide zum Tertiär 22. Eindrücklich zeigten die von den Autoren vorgelegten Computer Diagramme die tiefen Einschnitte an den beiden erwähnten Grenzen, die ja dem Menschen Anlass dafür gegeben haben, das Phanerozoikum in die Eras zu unterteilen. Die folgenden Ausführungen beziehen sich grundsätzlich auf beide dieser Faunenschnitte, doch soll nur derjenige an der Grenze Kreide-Tertiär näher betrachtet werden.

Im Diagramm über den Faunenschnitt (Fig. 4) sind nur einige der wichtigsten Tiergruppen eingetragen worden, die vor oder an der Kreide-Tertiär Grenze verschwinden. Die im Tertiär neu erscheinenden Gruppen sind nicht berücksichtigt. Das Erlöschen wurde für alle Gruppen als gleichzeitig angegeben. Das Diagramm ist aus „geologischer Perspektive“ gezeichnet worden, d.h. es wurden darin viele Millionen von Jahre auf einen Augenblick reduziert. Untersuchte man im Einzelnen die fossile Überlieferung der verschiedenen Gruppen, so würde man auf ganz verschiedene Aussterbezeiten kommen. Wahrscheinlich stimmen die Aussterbezeiten für die angeführten Plankton-Foraminiferen überein. Ob sie auch mit denjenigen der Cephalopoden und Rudisten übereinstimmen ist eine Frage, die noch der Klärung bedarf. Nach WATSON (1950, p. 112) wurden ganz verschiedene Aussterbezeiten für die Kreidereptilien festgestellt. So datieren die letzten Ichthyosauria vom Senon, die Plesiosauria (Sauropterygia) vom Campan, und die Pythonomorpha unter den Lepidosauria vom Maestricht. Die Hauptsache in dieser graphischen Darstellung ist nicht die Festlegung des ungleichen Verschwindens der einzelnen Gruppen, sondern

vielmehr der Tatsache, dass keine dieser Gruppen die Kreide-Tertiär Grenze überlebt.

Wie aus dem Diagramm ersichtlich ist, handelt es sich nicht bloss um eine einzige Tiergruppe, die an der Wende Kreide-Tertiär verschwindet, sondern um eine Reihe morphologisch und ökologisch ganz verschiedenartiger Organismen: Landtiere und Meertiere, wobei von den letzteren sowohl Plankton, wie Nekton und rifflebendes Benthos betroffen werden. Das Aussterben dieser Gruppen kann deshalb kaum auf Gründe der inneren Organisation zurückgeführt werden, d.h. auf Erscheinungen, die man mit „Altwerden“ umschreiben könnte (ARAMBOURG, 1950, p. 107). Im Gegenteil bezieht es sich bei den aufgeführten ausgewählten Gruppen um solche, die sich in der obersten Kreide noch in voller Blüte befanden, was die Zahl der Arten und Individuen anbelangte. Nach MÜLLER (1961) gehören diese Gruppen zum progressiven Entwicklungstypus, bei dem sich die grösste Formenmannigfaltigkeit erst gegen das Ende der Entwicklung zeigt. Dies gilt sowohl für die angeführten Reptilienordnungen, wie auch für die Cephalopoden, Rudisten und Plankton-Foraminiferen. Der regressive Entwicklungstypus, wie er z.B. bei den Nautiliden und den Trilobiten verwirklicht ist, kennt Virenzphasen nur am Anfang der Entwicklung. Wenn eine Gruppe des regressiven Entwicklungstypes nach und nach verschwindet, wie z.B. die Trilobiten am Ende des Perms, so erscheint uns dies nicht als ein besonders hervorzuhebendes Ereignis. Wenn jedoch eine Gruppe, die sich in einer Virenzphase befindet, in geologischer Perspektive gesehen plötzlich ausstirbt, so wirkt dies auf den Betrachter als ein Ereignis, das nach Erklärungen verlangt. Die Tatsache, dass in relativ kurzer Zeit kurz vor oder an der Kreide-Tertiär Grenze nun nicht nur eine einzelne, sondern mehrere, ökologisch und systematisch verschiedene Gruppen in Virenzphasen verschwinden, lässt vermuten, dass es sich dabei um komplexe Vorgänge handelt, die schwierig durch einen einzigen Faktor zu begründen sind.

ARAMBOURG (1950) hat versucht, das Aussterben von Tiergruppen von der Entwicklung her zu untersuchen, d.h. er betrachtet das Aussterben als einen Spezialfall des viel allgemeineren Problems der Evolution der Lebewelt. Ich möchte mich dieser Interpretation hier voll und ganz anschliessen, und das Aussterben von Tiergruppen durch eine Kombination von inneren und äusseren Faktoren zu erklären suchen. Vielleicht ist es in gewissen Fällen nicht unmöglich, obwohl dies von ARAMBOURG (1950, p. 107) bezweifelt wurde, die äusseren Faktoren durch eine Resultante darzustellen. Im Falle der Plankton-Foraminiferen lässt sie sich möglicherweise durch die Kurve der Palaeotemperatur ausdrücken.

Wie bereits erwähnt, verläuft die Evolution, soweit sie palaeontologisch erfassbar ist, geradelinig oder orthogenetisch. Die Orthogenese scheint irreversibel auf ein Ziel hingerichtet zu sein, und hat früher manche Palaeontologen veranlasst ihr eine mystische innere Lebenskraft zu Grunde zu legen. Orthogenetische Evolution ist jedoch nichts mystisches und wird, so wie die Resultate der modernen experimentellen Genetik, wahrscheinlich einmal biologisch begründet werden können. Solange

jedoch eine allgemeine Theorie der Evolution fehlt, müssen wir uns damit begnügen festzustellen, dass die Orthogenese wahrscheinlich das Ergebnis von vielen, durch den „Lebenskampf“ und die Umgebung kanalisierter Mutationen ist. Durch die graduelle Anpassung an ein bestimmtes Milieu begünstigt die Orthogenese sicherlich am Anfang eine Tiergruppe sich stark zu entwickeln. Mit der Zeit jedoch kann die Anpassung so weit gehen, dass eine geringe Änderung des Biotopes nicht mehr ertragen wird. Die spezialisierte Tiergruppe wird inadaptiv in Bezug auf die Modifikationen der Umgebung. Die inneren Faktoren, ausgedrückt durch die Orthogenese, bereiten somit die Möglichkeit eines eventuellen Aussterbens lediglich vor. Erst die äusseren Faktoren, ausgedrückt durch die Modifikation des Biotopes, bestimmen, wann die Tiergruppe tatsächlich ausstirbt.

Über die sogenannten inneren Faktoren, die die Orthogenesen bestimmen, können wir nichts aussagen. Über die äusseren Faktoren, die den Biotop beeinflussen und damit unmittelbar das Auslöschen bedingen, können wir nur Vermutungen anstellen. So hat ARAMBOURG (1950) auf die enge Korrelation zwischen pH und Verbreitung der Planktonorganismen hingewiesen. Eine geringfügige Änderung des pH kann einen grossen Einfluss auf das Plankton und damit auf die vom Plankton abhängigen Organismen ausüben. Eine andere Möglichkeit liegt in Temperaturschwankungen. Wenn man die von verschiedenen Autoren aufgestellten Temperaturkurven der oberen Kreide vergleicht, so findet man durchgehend gegen Ende des Maestrichiens ein Absinken der Werte (VOIGT, 1964). Dies ist besonders deutlich an den Palaeotemperaturkurven, die auf Grund des ^{18}O : ^{16}O -Verhältnisses in Belemniten und in Austern aufgestellt wurden. Es handelt sich dabei um Werte, die je nach dem Autor zwischen 14°C und 19°C liegen. Die vorhergehenden Höchstwerte, die meist im Coniacien bis zum Campanien und selten im untersten Maestrichtien erreicht werden, betragen zwischen 20°C und 29°C . Es wäre nun schon möglich, dass die Temperaturreduktion gegen Ende der Kreide, deren Ursache nicht bekannt ist, für einige der genannten Tiergruppen wie z.B. die Plankton-Foraminiferen eine direkte oder indirekte inadaptive Modifikation des Biotopes zur Folge haben könnte. Bemerkenswert ist ferner der kürzlich gemachte Versuch, das Aussterben und das Neueinsetzen von Tiergruppen durch wiederholte Umkehrungen der geomagnetischen Polarität zu erklären. Nach SIMPSON (1966) fällt im Verlauf dieser Umkehrungen das magnetische Feld der Erde für kurze Zeit auf Null. Während der Abnahme des magnetischen Feldes wird der abschirmende Effekt der Magnetosphäre gegenüber kosmischen Strahlungen nach und nach reduziert und beim Durchgang durch den Nullpunkt für kurze Zeit eliminiert. SIMPSON berechnete, dass das durchschnittliche Radiationsniveau während des Intervalles in dem das magnetische Feld durch den Nullpunkt ging, jeweils doppelt so gross war wie das heutige Radiationsniveau. Dadurch sei die Mutationsgeschwindigkeit der Organismen wenigstens für kurze Zeit entscheidend beeinflusst worden. Nach WILSON und HAGGERTY (1966) ist jedoch die in den Gesteinen zu messende umgekehrte magnetische Polarität nicht

unbedingt auf die Umkehrung des magnetischen Feldes der Erde zurückzuführen. Die beiden Autoren weisen darauf hin, dass es sich bei diesen Erscheinungen ebenso gut um die Selbstumkehr der Polarität des Magnetismus handeln könne. Sollte diese Möglichkeit zutreffen, dann wäre SIMPSON'S Erklärungsversuch für Aussterben und Neueinsetzen von Tiergruppen hinfällig.

Ich habe hier nur drei Möglichkeiten im Bestand der vielen äusseren Faktoren erwähnt, auf deren Änderung eine spezialisierte Tiergruppe inadaptativ reagieren könnte. Die blosse Tatsache, dass neben den erwähnten 5 mächtigen Reptil Ordnungen, die kurz vor oder an der Wende Kreide-Tertiär verschwinden, 4 andere, nämlich die Rhynchocephalia, Chelonia, Crocodilia und Squamata, diese Wende überleben, weist darauf hin, dass das Aussterben schwierig zu erklären ist. Nach SCHINDEWOLF (1950, 1954), ÖPIK (1958), RUDWICK (1963) und MÜLLER (1965) wäre man berechtigt, letzten Endes kosmische Ursachen in Betracht zu ziehen.

BIBLIOGRAPHIE

- AGIP MINERARIA, 1959. Microfacies italiane. San Donato Milanese.
- ARAMBOURG, C. 1950. Le problème de l'extinction des espèces et des groupes in *Paléontologie et Transformisme*. Editions Albin Michel, Paris.
- BARGHOORN, E. S. 1957. Origin of Life. *Geol. Soc. America, Mem.* No. 67, pp. 75-86.
- BERKNER, L. V. and L. C. MARSHALL. 1965a. On the Origin and Rise of Oxygen Concentration in the Earth's Atmosphere. *J. Atmos. Sci.*, Vol. 22, pp. 225-261 (not seen).
- and L. C. MARSHALL. 1965b. Oxygen and Evolution. *New Scientist*, November 11, pp. 415-419.
- BONET, F. 1956. Zonification microfaunistica de las calizas cretácicas del Este de Mexico. *Bol. Asoc. Mex. Geol. Petr.*, vol. 8.
- CAMPBELL, A. S. 1954. Tintinnina in *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part D, Protista 3.
- CHILINGAR, G. V. 1956. Relationship between Ca/Mg ratio and geologic age. *Amer. Assoc. Petr. Geol., Bull.*, Vol. 40, pp. 2256-2266.
- 1962. Dependence on temperature of Ca/Mg ratio of skeletal structures of organisms and direct chemical precipitates out of sea water. *Bull. South. Calif. Acad. Sci.*, Vol. 61, pp. 45-60.
- und H. J. BISSELL, 1963. Note on possible reason for scarcity of calcareous skeletons of Invertebrates in Precambrian formations. *J. Pal.*, Vol. 37, pp. 942-943.
- CLOUD, P. E., Jr. 1965. Significance of the Gunflint (Precambrian) Microflora. *Science*, Vol. 148, No. 3666, pp. 27-35.
- 1965. Origin and Evolution of Atmospheres and Oceans. (Book review). *Science*, Febr. 26, 1965, Vol. 148, pp. 1021, 1022.
- J. W. GRUNER und H. HAGEN, 1965. Carbonaceous Rocks of the Soudan Iron Formation (Early Precambrian). *Science*, June 25, 1965, Vol. 148, p. 1713-16.
- H. HAGEN, 1965. Electron microscopy of the Gunflint microflora: Preliminary results. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, Vol. 54, No. 1, pp. 1-8.
- COLOM, G. 1948. Fossil Tintinnids; loricated Infusoria of the order Oligotricha. *J. Pal.*, Vol. 22, pp. 233-263.
- 1965. Essai sur la biologie, la distribution géographique et stratigraphique des Tintinnoidéens fossiles. *Ecl. Geol. Helvetiae*, vol. 58, pp. 319-334.
- DOBEN, K. 1963. Ueber Calpionelliden an der Jura/Kreide-Grenze. *Mitt. Bayr. Staatssamml. Pal. hist. Geologie*, Vol. 3, pp. 35-90.
- DUROV, S. A. 1960. About possible reason for absence of calcareous function in pre-Cambrian organisms. *Trudy Novoherk. Politekh. Inst.*, Vol. 98, pp. 81-87. (not seen.)

- DUROV, H. A. 1961. Synthesis in hydrochemistry (Origin of salts composition of natural waters) *Rostov. Knizh. Izd.*, 247 p. (not seen.)
- FISCHER, A. G. 1965. Fossils, Early Life and Atmospheric History. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, Vol. 53, No. 6, pp. 1205-1215.
- FUNNEL, B. M. und J. L. CUTBILL. 1965. Computer analysis of the fossil record. MS vorgelegt am Swansea Symposium on the Geological Record, 20. Dezember 1965.
- GLAESSNER, M. F. und B. DAILY. 1959. The geology and the late Precambrian Fauna of the Ediacara fossil reserve. *South Australia Rec.*, Vol. 13.
- HARLAND, W. P., G. A. SMITH und B. WILCOCK (editors). 1964. The Phanerozoic Time-Scale. A symposium dedicated to Professor ARTHUR HOLMES. *Geol. Soc. London*, Burlington House, London.
- HERMES, J. J., 1966. Tintinnids from the Silurian of the Betic Cordilleras, Spain. *Rev. Micropal.*, Vol. 8, No. 4, pp. 211-214.
- HOLLAND, H. D. 1962. Model for the evolution of the earth's atmosphere in Petrologic Studies: A volume to honor A. F. BUDDINGTON. *Geol. Soc. America*.
- JARVIK, E. 1960. *Théories de l'Evolution des Vertébrés*. Masson & Co., Paris.
- KOFOID, C. A. und A. S. CAMPBELL. 1929. A conspectus of the marine and fresh water Ciliata belonging to the suborder Tintinninea, etc. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, Vol. 34, pp. 1-403.
- McNAIR, A. H. 1965. Precambrian Metazoan Fossils from the Shaler Group, Victoria Island, Canadian Archipelago in Program 1965, *Annual Meet. Geol. Soc.*, America, Kansas City, p. 105.
- MÜLLER, A. H. 1961. *Grossabläufe der Stammesgeschichte. Erscheinungen und Probleme*. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- 1962. *Aus Jahrmillionen. Tiere der Vorzeit*. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- 1964. Die praekambrische Lebewelt. *Erscheinungen und Probleme. Biol. Rundschau*, Vol. 2, Heft 2, pp. 53-67.
- 1965. *Erscheinungen und Probleme stammesgeschichtlicher Grossabläufe in GERSCH, M. Gesammelte Vorträge über moderne Probleme der Abstammungslehre*, Vol. 1. Veröffentlichung der Friedrich-Schiller-Universität, Jena.
- MURRAY, G. E. 1965. Indigenous Precambrian Petroleum. *Amer. Ass. Petr. Geol., Bull.*, Vol. 49, No. 1, pp. 3-21. (Mit guter Bibliographie !)
- NAIRN, A. E. M. 1963. Problems in Palaeoclimatology. Proceedings of the Nato Palaeoclimates Conference held at the University of Newcastle upon Tyne, Jan. 1-12, 1963. *Interscience Publ.*, London-New York-Sidney.
- NEWELL, N. D. 1959. Adequacy of the fossil record. *J. Pal.*, Vol. 33, pp. 488-499.
- OPARIN, A. I. 1938. *The origin of life*. MacMillan, New York.
- ÖPIK, E. J. 1958. Climate and the changing sun. *Scient. American*, Vol. 198, No. 6, pp. 85-92.
- PIERCE, W. D. 1957. Insects in *Treatise on marine Ecology and Paleoecology*, Vol. 2, Paleoecology. *Geol. Soc. America*, Mem. 61, pp. 943-952.
- PFLUG, H. D. 1965. Organische Reste aus der Belt-Serie (Algonkium) von Nordamerika. *Pal. Zeitschrift*, Vol. 39, pp. 10-25.
- RAYMOND, P. E. 1935. Pre-Cambrian Life. *Geol. Soc. America, Bull.*, Vol. 46, pp. 375-392.
- REMANE, A. 1959. Die Geschichte der Tiere in HEBERER, G. *Die Evolution der Organismen*. Verlag Gustav Fischer, Stuttgart.
- REMANE, J. 1964. Über zwei interessante Deformationstypen bei Calpionellen-Gehäusen (Protozoa, Tintinnina ?). *N. Jb. Geol. Pal.*, Vol. 11, pp. 664-672.
- 1965. Neubearbeitung der Gattung *Calpionellopsis* COL. 1948 (Protozoa, Tintinnina ?). *N. Jb. Geol. Pal. Abh.*, Vol. 122, pp. 27-49.
- RUBEY, W. W. 1955. Development of the Hydrosphere and Atmosphere, with Special Reference to Probable Composition of the Early Atmosphere. *Geol. Soc. America, Spec. Pap.* 62, pp. 631-650.
- RUDWICK, M. J. S. 1963. The Infra-Cambrian Glaciation and the Origin of the Cambrian Fauna in NAIRN, A. E. M. Problems in Palaeoclimatology. *Interscience Publ.*, London-New York-Sidney.
- RUTTEN, M. G. 1962. The Geological Aspects of the Origin of Life on Earth. Elsevier Monographs, *Elsevier Publ. Comp.*, Amsterdam.

- SCHINDEWOLF, O. H. 1950. *Grundfragen der Palaeontologie*. E. Schweizerbarth'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- SCHOPF, J. W. und BARGHOORN, E. S. 1965. Electron Microscopy of Precambrian Microfossils. *Program 1965, Annual Meet. Geol. Soc. America*, Kansas City, p. 147.
- SEILACHER, A. 1956. Der Beginn des Kambriums als biologische Wende. *Neues Jahrb. Geol. Pal., Abh.*, Vol. 103, pp. 155-180.
- SIMPSON, G. G. 1950. Diskussionsbeitrag, pp. 116-118, zu ARAMBOURG, C. L'extinction des espèces et des groupes in *Paléontologie et Transformisme*. Ed. Albin Michel, Paris.
- SIMPSON, J. F. 1966. Evolutionary pulsations and geomagnetic polarity. *Geol. Soc. America, Bull.*, Vol. 77, pp. 197-204.
- SOLLAS, W. J. 1912. The fauna of the Proterozoic. *Eleventh Intern. Geol. Congress*, Vol. 1, pp. 499-501, Stockholm.
- SPRIGG, R. C. 1947. Early (?) Cambrian Jellyfishes from the Flinders Range, South Australia. *Trans. Roy. Soc. S. Australia*, Vol. 71.
- VANGEROW, E. F. 1965. Erdatmosphäre und Stammesgeschichte. MS des Vortrages geh. Sept. 15, 1965. *Jahresvers. Pal. Ges.*, Zürich.
- VOIGT, E. 1964. Zur Temperatur-Kurve der oberen Kreide in Europa. *Geol. Rundschau*, Vol. 54, pp. 270-317.
- VINOGRADOV, A. P. 1940. On the cause of the absence of calcareous skeletons in pre-Cambrian invertebrates. *Akad. Nauk, SSSR Doklady*, Vol. 27, pp. 232-235. (not seen.)
- WATSON, D. M. S. 1950. Diskussionsbeitrag zu ARAMBOURG, C. L'extinction des espèces et des groupes in *Paléontologie et Transformisme*. Edition Albin Michel, Paris.
- WILSON, R. L. and S. E. HAGGERTY, 1966. Reversals of the earth's magnetic field. *Endeavour*, Vol. 25, pp. 104, 109.

Manuscrit reçu le 24 février 1966.
