

# **I I. Geologisches Geschehen und organische Entwicklung.**

Von

**Otto H. Schindewolf, Berlin.**

## **Inhalt.**

|                                                                              | Seite. |
|------------------------------------------------------------------------------|--------|
| I. Einleitendes . . . . .                                                    | 166    |
| II. Tektonisches Geschehen als Entwicklungsfaktor? . . . . .                 | 168    |
| 1. Allgemeines und Grundsätzliches . . . . .                                 | 168    |
| 2. Zwei Beispiele . . . . .                                                  | 173    |
| 3. Aussterben . . . . .                                                      | 177    |
| 4. Typenentstehung . . . . .                                                 | 178    |
| III. Tektonisches Folgegeschehen als Entwicklungsfaktor? . . . . .           | 181    |
| IV. Vulkanisches Geschehen als Entwicklungsfaktor? . . . . .                 | 183    |
| V. Schlussfolgerungen. Kosmisches Geschehen als Entwicklungsfaktor . . . . . | 184    |
| VI. Literatur (Auswahl) . . . . .                                            | 187    |

## **I. Einleitendes.**

Revolution und Evolution, Zeiten durchgreifender, gewaltsamer Umwälzungen und andererseits Zeiten ruhiger, stetiger Entwicklung haben in der Erdgeschichte vielfach miteinander abgewechselt. Einen ähnlichen Rhythmus zeigt die organische Entwicklung. Auch hier gab es Perioden explosiver, stürmischer Entfaltung (Anastrophen J. WALTHER's) und solche allmählicher, kontinuierlicher Umbildung. Es liegt somit nahe, eine gesetzmässige Verknüpfung der beiderlei Erscheinungen anzunehmen und die Ursache für die einzelnen Phasen der organischen Entwicklung in entsprechenden geologischen Ereignissen zu suchen. Das hat man getan, seit man von einer Entwicklung des Organischen überzeugt ist und sich Gedanken über deren Triebkräfte gemacht hat.

Solange einerseits das geologische Wissen und andererseits die Kenntnisse über die Verbreitung der fossilen Lebewesen und über die inneren Gesetzmässigkeiten der Entwicklung nur gering waren, konnte man in völlig

naiver Weise das Auftreten und Verschwinden der einzelnen Faunen und Stämme unmittelbar mit gebirgsbildenden Prozessen in Verbindung bringen. Die Auffaltungen von Gebirgen beispielsweise und die entsprechenden Meeresregressionen sollten die Ursache für das Aussterben mariner und für die Entstehung kontinentaler Lebewelten bilden. Seit CUVIER (Kataklysmentheorie) und d'ORBIGNY ist dieser Gedanke immer wieder in mehr oder weniger extremer Form vertreten und ebensooft widerlegt worden. Wenn man die neueren Äusserungen zu dieser Frage, so etwa von E. W. BERRY, E. DACQUÉ, C. DIENER, C. L. FENTON, E. HENNIG, K. HUMMEL, H. F. OSBORN, E. STROMER, H. H. SWINNERTON, J. WALTHER, R. WEDEKIND und vielen anderen, überblickt, erkennt man, dass heute wohl die Mehrzahl der Forscher, die sich mit dem Problem beschäftigt hat, von dieser einseitigen Vorstellung abgerückt ist.

Dagegen glaubte jüngst T. SZALAI (1936), offenbar ohne genügendes Wissen um seine Vorgänger und deren Widersacher, enge und unmittelbare »Beziehungen zwischen den Gebirgsbildungen der Erde und der Entwicklung des Lebens« neu entdeckt zu haben. Die Gedankengänge dieser Arbeit sind eigentlich von vornherein überholt und widerlegt. Da der Aufsatz indessen in einer angesehenen Zeitschrift erschienen ist und ihm daher von weiteren Kreisen eine massgebende Bedeutung beigelegt werden könnte, erscheint es mir angebracht, aus diesem Anlass den heutigen Stand der Dinge unter einem durchaus anderen Gesichtswinkel nochmals darzulegen. Es kann das hier lediglich in aphoristischer Form geschehen, ohne Berücksichtigung aller Einzelfragen und -beispiele und ohne volle Würdigung der überreichen Literatur. Dabei erheben die nachfolgenden Ausführungen keinerlei Anspruch darauf, neue Tatsachen und Gedanken zu bringen; sie bezwecken allein eine neue Beleuchtung und kritische Abwertung älterer Beobachtungen und Auffassungen.

Als etwaige geologische, d. h. tellurische Triebkräfte der organischen Entwicklung kommen tektonische und vulkanische Ereignisse in Betracht. Die ersteren wollen wir hier in die unmittelbaren und die mittelbaren Auswirkungen der Tektogenese gliedern. Unter den unmittelbaren Wirkungen oder dem tektonischen Geschehen schlechthin verstehen wir die Veränderungen in der Verteilung von Land und Meer, den Wechsel von Trans- und Regressionen, die direkt und primär durch die Auffaltung der Gebirge bzw. durch die epirogenen Bewegungen verursacht worden sind. Allein auf diese Vorgänge und ihre Einflüsse auf die Lebewelt beziehen sich die Darlegungen von SZALAI. Als tektonisches Folgegeschehen fassen wir alsdann einige Erscheinungen zusammen, die sich sekundär als Wirkung aus der neuen Umgrenzung von Land und Meer, aus der veränderten Morphologie der Erdoberfläche ergeben.

## II. Tektonisches Geschehen als Entwicklungsfaktor?

### 1. Allgemeines und Grundsätzliches.

Der Grundgedanke SZALAI's ist der, dass die Entwicklung des Lebens eng mit den Orogenesen der Erdgeschichte verknüpft ist. Die in ihrem Gefolge auftretenden Trans- und Regressionen sollen eine wesentliche Ursache für Entstehung, Umwandlung und Aussterben der Organismenwelt bilden.

Zwingende Beweise für diese Auffassung ist SZALAI schuldig geblieben. Alle seine Argumentationen enthalten eine grundsätzliche Verwechslung von Vorbedingung und Ursache. Er sagt beispielsweise:

»Am Ende der Bildung der Kaledoniden im Silur oder am Anfang des Devons tauchten die ersten Landpflanzen, die Psilophyten, auf. Sie wurden in Europa, besonders in Norwegen, in Schottland und im Rheinland festgestellt, im Gebiet des Old Red-Landes, das am Ende des Silurs mit der Erhebung der Kaledoniden an die Stelle der Geosynklinale des Kambrium-Silurs getreten war. So geriet die Pflanzenwelt des Meeres auf Trockengebiet, und es eröffnete sich die Möglichkeit zur Anpassung an das Leben auf dem Festlande.«

Dazu ist zu bemerken, dass Festländer selbstverständlich eine Voraussetzung zur Entfaltung der Kontinentalflora sind. Es fehlt dagegen jeder Beweis dafür, dass die kaledonische Faltung nun auch die unmittelbar bewirkende Ursache für die Entstehung der Landpflanzen bildete, ein Beweis, der tatsächlich nicht zu erbringen ist. Denn diese Faltung ist ja doch nicht das erste Ereignis der Erdentwicklung, das überhaupt Festländer schuf. Auch zuvor schon hatte es Faltungen gegeben; Kontinentalgebiete haben von jeher auf der Erde bestanden, und häufig war sicherlich auch früher bereits die Algenvegetation des Meeres auf Trockengebiete geraten. Die »Möglichkeit zur Anpassung an das Leben auf dem Festlande« war daher wiederholt, so z. B. während des im ganzen doch geokratischen Kambriums, geboten worden, ohne dass sich Landflora entwickelten.

Wenn wir alsdann im Unterdevon, vielleicht auch schon im Obersilur, die Entstehung und eine weltweite Verbreitung der Psilophyten feststellen — ausser in den von SZALAI genannten Gebieten treten sie auch in Böhmen, Sibirien, Nordamerika, Australien auf —, so liegt offensichtlich der Grund darin, dass zu diesem Zeitpunkte die Thallophyten des Meeres eine derartige Entwicklungshöhe erreicht hatten, dass ein Teil von ihnen die Festländer erobern konnte. Nicht die zufällige Schaffung der kaledonischen Kontinentalgebiete war für die Besiedlung der Festländer massgebend, sondern die Entstehung von Leitbündeln, Stützgeweben und sonstigen Spezialisierungen war es, die gewisse Abkömmlinge der Meeresflora zu einem Leben auf dem festen Lande und zur Ausnutzung der »Möglichkeiten« befähigte, die zu jener Zeit, ebenso wie auch früher und später, bestanden.

Entsprechendes ist gegenüber den sonstigen »Begründungen» SZALAT's einzuwenden. Wir greifen willkürlich die folgenden Sätze heraus:

»Sämtliche Gebiete, in denen an das Wasserleben angepasste Reptilien vorkommen, sind Transgressionsgebiete.»

»Im Jura vertiefte und verbreiterte sich die Geosynklinale. So verstehen wir es, dass die Anpassung der Reptilien an das Wasserleben sich fortsetzte und dass hier neue Formen erscheinen, vor allem die Ichthyosaurier. Die Meereschildkröten treten hauptsächlich in der Jura- und Kreideformation auf. In der Kreide finden wir die ältesten Seeschlangen.»

»Mit der Überschwemmung des Festlandes mag auch das Bestreben der Reptilien, die Luft als Lebensraum zu gewinnen, zusammenhängen. Im unteren Jura haben wir so die ersten fliegenden Reptilien *Dorygnathus* und *Campylognathus*, im Malm die ersten Vögel *Archaeornis* und *Archaeopteryx*.»

»Die Vorgänge, welche sich mit der austrischen Bewegung einstellten, haben die Strömung des Wassers der Geosynklinale gegen die Weltozeane in Gang gesetzt. Diese Erscheinung führte zu einer Transgression, und so eröffnete sich wiederholt eine Möglichkeit, dass die Lebewesen sich dem Wasser anpassen.»

Selbstverständlich können an das Wasser angepasste Tiere nur im Wasser leben, und die fortschreitende Anpassung der Reptilien an das Meeresleben wird sich gewiss allein im Meere abspielen. Ebenso bildet das Vorhandensein von Luft die unerlässliche Voraussetzung für die Entstehung der fliegenden Reptilien und Vögel. Aber Festländer, Meere und Luft, kurz Biotope jeglicher Art, hat es zu jeder Epoche der Erdgeschichte gegeben. Einzelne Habitate mögen zu gewissen Zeiten ausgedehnter, in anderen eingengter gewesen sein; vorhanden aber waren sie jederzeit und auch genügend umfangreich, um den Fortbestand einer entsprechenden Fauna zu gewährleisten bzw. um das Entstehungszentrum einer neuartigen Lebensgemeinschaft abzugeben.

Faltungen, relative Erweiterungen und Einschränkungen der Kontinental- und Meeresgebiete haben jeweils auch vor dem in Anspruch genommenen tektonischen Ereignisse bereits stattgefunden, ohne dass sie zu dem betreffenden organischen Ergebnis führten. Wenn wir daher zu einer bestimmten Zeit das Auftreten mariner oder fliegender Reptilien beobachten, so ist es klar, dass andere Gründe dafür massgebend sind, nämlich solche, die in der Organisation der Tiere selbst liegen.

Da die Erdgeschichte überaus reich an Faltungsphasen ist und infolgedessen ein häufiger Wechsel in der Ausdehnung von Land und Meer vorliegt, fällt es nicht schwer, zu irgendeinem biologischen Ereignis einen passenden tektonischen Vorgang herauszufinden, besonders wenn man es mit den zeitlichen Verhältnissen nicht allzu genau nimmt. Der Beweis dafür, dass der geologische Vorgang nun aber die oder auch nur eine wesentliche Ursache für dieses biologische Ereignis darstellt, ist jedoch nicht zu führen.

Selbst der etwaige Nachweis, dass die ersten Meeresreptilien gerade

an einem Orte entstanden sind (SZALAI schreibt lediglich von »vorkommen« und »auftreten«), der durch eine Transgression unmittelbar zuvor Meeresgebiet geworden ist, würde lediglich belegen können, dass durch ein tektonisches Ereignis in dem betreffenden Gebiete die Vorbedingungen für den Übergang zum Wasserleben geschaffen wurden. Das aber wäre nur ein rein zufälliges Zusammentreffen; denn, wenn nicht hier, dann wären die entsprechend organisierten und befähigten Tiere eben an einer anderen Stelle ins Wasser gegangen. Sie haben es dort aufgesucht, wo sie es fanden; und dabei spielte es keine Rolle, ob es sich um ein altes oder um ein erst neu angelegtes Meeresbecken handelte.

Im übrigen aber sind offensichtlich die von SZALAI behaupteten Zusammenhänge zwischen der Entstehung von Meeresformen und thalattokraten Zeiten nicht einmal formal in allen Fällen zutreffend. So betonte beispielsweise J. F. POMPECKJ (1925, S. 23), dass es »nicht etwa die kurzwährende, geringfügige Einengung des Landes durch die unbedeutende Transgression des Muschelkalkmeeres war, welche die Ichthyosaurier usw. der Meere entstehen liess«, sondern dass das Erscheinen dieser Formen gewiss schon während der geokratischen Buntsandsteinzeit erfolgte. Er fährt fort: »Analog hat sich später u. a. das Werden der Wale aus Landraubtieren nicht etwa als Folge einer thalattokratischen Zeit abgespielt, sondern vielmehr in der Zeit einer von der jüngeren Kreide ins Alttertiär sich erstreckenden Vergrößerung von Landgebieten, z. B. des afrikanischen Kontinentes.«

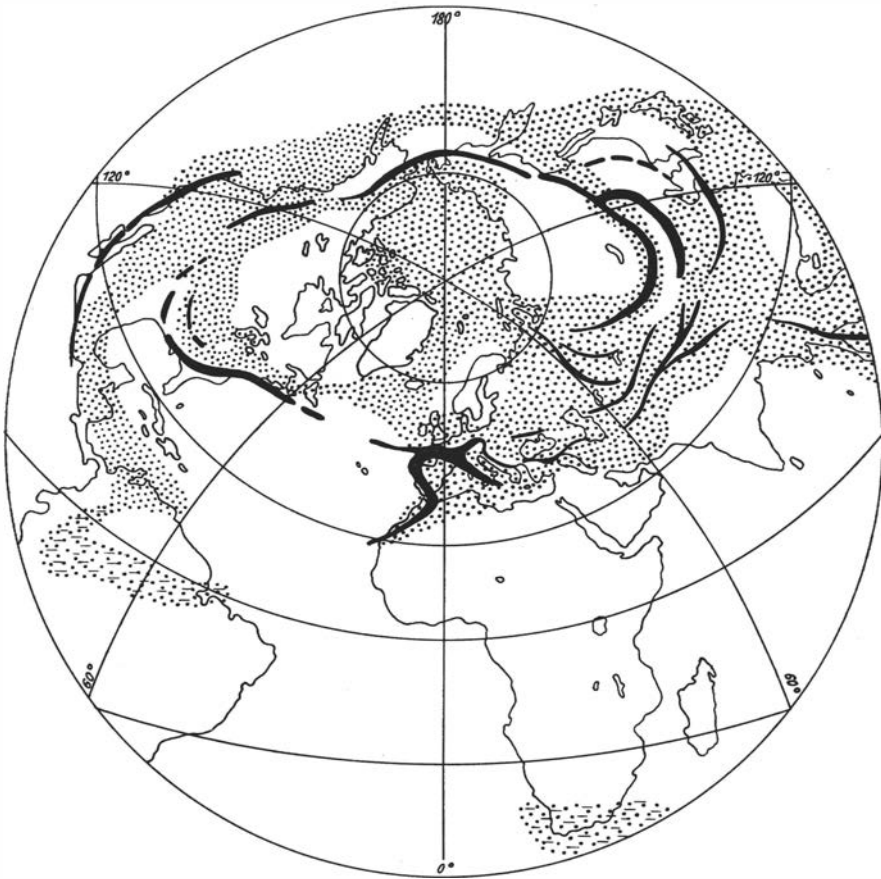
Das heisst doch soviel, dass die Tiere eben dann in die Meere bzw. auf die Festländer gingen, wenn ihre Zeit gekommen war, d. i. wenn ihre Organisation eine entsprechende Höhe erreicht hatte und die notwendigen Spezialisierungen angelegt oder ermöglicht waren. Die jeweilige Ausdehnung der Land- und Meeresgebiete war ihnen dabei höchst gleichgültig; die notwendigen Lebensräume standen zu jeder Zeit der Erdgeschichte zur Verfügung.

---

Wir haben uns dabei einmal zu vergegenwärtigen, welche räumliche Bedeutung denn überhaupt Gebirgsbildungen für das gesamte Erdbild haben. Bei früheren Gelegenheiten habe ich wiederholt hervorgehoben, dass alle tektonischen Ereignisse, selbst auch Trans- und Regressionen grössten Ausmasses, verglichen mit den unberührten, stabil gebliebenen Gebieten, doch nur mehr oder weniger regional beschränkte Erscheinungen sind.

Das soll uns die in der Abbildung beigelegte Karte veranschaulichen, auf der im Anschluss an F. KOSSMAT (1936) die Verteilung der Land- und Meeresgebiete zur Unterkarbonzeit (Visé) und andererseits die Faltengebirgszüge eingetragen sind, die während des Karbons aus den Geosynklinal-

trögen aufgestiegen sind. Die Verschiebungen in der Ausdehnung von Land und Meer sind hier, bezogen auf die bestehenden Kontinental- und Meeresräume, nur äusserst gering, selbst wenn man hinzunimmt, dass auch noch an die Faltengebirge angrenzende weitere Gebietsstreifen durch Heraushebung trockengelegt sein mögen.



Karte der Land- und Meeresverteilung zur Unterkarbonzeit (Visé-Stufe) mit Eintragung der hauptsächlichsten karbonischen Faltengebirge. Punktiert: Meer; weiss: Land; punktiert-gestrichelt: Kontinentalablagerungen der Südländer; stark ausgezogen: Kettengebirge. (Kombiniert nach F. KOSSMAT, 1936, Taf. 3, Fig. 1 u. 2).

Es darf dabei nicht vergessen werden, dass manche der karbonischen Faltenzüge bereits in kaledonischer Zeit angelegt und damit teilweise ohnehin schon Land waren. Ferner ist zu beachten, dass die eingetragenen Faltengebirge das Gesamtergebnis einer ganzen Reihe von Einzelphasen gewesen sind, so dass also der Landzuwachs in einem einzelnen Zeitabschnitt ganz wesentlich geringer gewesen ist, als unsere stets zusammenfassenden paläogeographischen Karten glauben machen.

Wenn man dann weiter noch hinzufügt, dass nach neuerer Auffassung (E. W. BERRY, A. BORN, H. F. REID, M. RICHTER u. a.) die variszischen und ebenso auch die übrigen Gebirgsketten durch den Faltungsakt wahrscheinlich gar nicht einmal ursprünglich als Hochgebirge angelegt, sondern erst nachträglich zu bedeutenderer Höhe herausgehoben wurden, dass also Faltung und Hebung zeitlich nicht unbedingt zusammenfallen, so erhellt aus all dem, welch geringen Einfluss orogenetische Ereignisse doch nur auf die Gestaltung und Verschiebung der Gesamtlebensräume gehabt haben.

Ist die genannte Auffassung richtig, dann müssen die Hebungs- und Senkungsvorgänge während der anorogenen Zeiten von erheblich grösserer Bedeutung für die negativen und positiven Strandverschiebungen gewesen sein als die eigentlichen Faltungsperioden. Im übrigen ist ohnehin bekannt, dass Regressionen keineswegs stets mit orogenen Phasen verknüpft sind, sondern auch in anorogenen Zeiten auftreten können. Eine schematische Gleichsetzung der Strandverschiebungen mit orogenen Phasen ist insofern ohnehin unmöglich.

Alle diese Auswirkungen tektonischer Ereignisse bedingen lediglich paläogeographische und damit natürlich auch biogeographische Veränderungen. Sie haben jedoch im einzelnen Falle keineswegs grundsätzlich neue Verhältnisse geschaffen, die zu Impulsen der Stammesentwicklung hätten werden können und müssen.

So kann man also auch nicht sagen, dass durch die Erhebung der Varisziden und die entsprechende Regression nun etwa erstmalig Reliktenmeere und schliesslich trockenes Land gebildet wurden und dass darin ein Anlass für die Entstehung der ersten amphibischen Vierfüssler (SZALAI, S. 115) bestanden hätte. Selbst ein äusserlich-räumlicher Zusammenhang dieser Art ist nicht einmal ersichtlich: Die bisher ältesten Stegocephalen sind durch G. SÄVE-SÖDERBERGH aus der hochoberdevonischen Remigolepis-Serie Ostgrönlands beschrieben worden. Von einer vorausgehenden Faltungsphase ist hier aber weit und breit nichts bekannt. Die Faltungen sind in diesem Gebiete jünger, und die Ichthyostegiden haben sich offensichtlich noch nicht danach richten können.

Wenn ferner die Entfaltung der Fische mit siluro-devonischen Krustenbewegungen in Zusammenhang gebracht wird, so ist dazu zu sagen, dass 1) die Entstehung der Fische älter ist und dass wir 2) über das Entstehungszentrum der Fische, Süsswasser oder Meerwasser, nichts Sicheres wissen. Wie ROMER & GROVE neuerdings wieder wahrscheinlich gemacht haben, ist mit Süsswasser zu rechnen, so dass also entgegen der gewöhnlichen Auffassung nicht irgendwelche Transgressionen für das Erscheinen der Fische verantwortlich gemacht werden können.

## 2. Zwei Beispiele.

Im folgenden wollen wir zwei Tierstämme, deren stammesgeschichtlicher Werdegang in den Hauptzügen klar zu überblicken ist, daraufhin prüfen, ob und welche Beziehungen bei ihnen zwischen den Gebirgsbildungen und der Entwicklung bestehen. Es sind das die Trilobiten und die Cephalopoden, die in flachen Meeresgebieten lebten und in deren Entfaltung sich daher tektonische Wirkungen, wie Trans- und Regressionen, deutlich abbilden müssten. Derartige Kausalbeziehungen sind wiederholt behauptet worden. Vor allem wurde betont, dass die variszische Faltung für das Erlöschen der Trilobiten bestimmend war. Dem haben mit guten Gründen bereits H. H. SWINNERTON (1927), I. P. TOLMACHOFF (1928) u. a. widersprochen.

Über die Urfänge der Trilobiten wissen wir nichts. Sie sind im Kambrium bereits in reicher Formenfülle vertreten; ihre Wurzel liegt im Vorkambrium. Ein erster Einschnitt der Trilobiten-Entwicklung befindet sich an der Grenze vom Kambrium zum Ordovizium. Zahlreiche Formenreihen sterben während des Kambriums, vor allem an seiner Oberkante aus, und zahlreiche neue treten alsdann im Ordovizium an deren Stelle. Ein orogenetischer Prozess, der für diese durchgreifende Umprägung der Trilobitenfauna verantwortlich gemacht werden könnte, ist nicht bekannt. Im Ordovizium erreichen die Trilobiten mit mindestens 25 Familien und je einer bedeutenden Gattungsfülle ihre grösste Formenmannigfaltigkeit und ihre üppigste Blüte.

Von da ab setzt ein ganz allmählicher und unaufhaltsamer Rückgang ein. Familie für Familie stirbt aus, ohne dass sie durch neue ersetzt werden. Eine grosse Anzahl von Formenkreisen erlischt zunächst an der Grenze vom Ordovizium zum Silur. Als Ursache könnte hier etwa die kaledonische Gebirgsbildung angenommen werden. Auffallend bliebe jedoch dabei, dass kein allgemeines Massensterben stattfindet, sondern dass eben nur gewisse Stämme erlöschen, andere dagegen unbeeinflusst die Grenze Ordovizium/Gotlandium überschreiten. Wir ersehen daraus: wenn überhaupt Einflüsse tektonischer Art im Spiele sind, so kommt doch dabei dem organischen Material eine ganz entscheidende Rolle zu. Innere Gründe, die in der Organisation der betreffenden Trilobitenstämme selbst liegen, bestimmen über Erlöschen oder Fortbestehen.

Mit Ausgang des Gotlandiums verschwinden wiederum verschiedene Familien, ohne dass eine entsprechende Gebirgsbildung bekannt ist. Im Devon erfolgt sodann ein ganz rapider Niedergang der Trilobiten. Während des Mitteldevons und sodann in der Tiefstufe des Oberdevons sterben die meisten der noch bestehenden Stämme aus, wiederum ohne dass hier ein gebirgsbildendes Ereignis stattfand. Allein die drei Familien der Phaco-



pidae, Otarionidae und Proetidae bleiben von der einst riesigen Formenfülle übrig.

R. & E. RICHTER (1933) haben uns anschaulich das ganz allmähliche Erlöschen der letzten Phacopiden während des Oberdevons geschildert. Die eine der beiden Unterfamilien, die Dalmanitinae, ist im Oberdevon nur noch mit zwei Gattungen vertreten und stirbt im unteren Oberdevon aus. Davon ist *Asteropyge* mit 3 Untergattungen in der Manticoceras-Stufe (Oberdevon I) noch weit verbreitet, danach aber verschwunden. Von der Gattung *Phacopidella* stirbt die eine Untergattung, *Ductina*, am Ausgang des Oberdevons II aus, die andere, *Dienstina*, während des Oberdevons III. In der weiteren Unterfamilie der Phacopinae erstreckt sich die Gattung *Phacops* durch das gesamte Oberdevon hindurch, verarmt aber immer mehr an Artenzahl. Die Untergattungen *Nephranops* und *Trimeroccephalus* erlöschen in der Stufe III, *Dianops* und *Cryphops* gegen Ausgang und *Phacops* s. str. unmittelbar an der Hangendgrenze des Oberdevons (Stufe VI).

Lediglich zwei Familien sind alsdann im Karbon noch vertreten, die Otarionidae, die schon während des Unterkarbons erlöschen, und die Proetidae, die mit zwei Restgattungen *Neoproetus* und *Pseudophillipsia* bis in das Perm hineinreichen und hier dann den ganz allmählichen Sterbeprozess der Trilobiten zum Abschluss bringen. Verschiedene gebirgsbildende Ereignisse haben während dieses langsamen Verfalls des Trilobitenstammes stattgefunden, ohne jedoch irgendwelche Beziehungen zu dem allmählichen Erlöschen aufzuweisen, ebenso wie es umgekehrt unmöglich ist, den tatsächlichen Wendepunkten der Entwicklung entsprechende orogene-tische Phasen zuzuordnen.

---

Gleichzeitig und in den gleichen Habitaten spielt sich im jüngeren Palaeozoikum die Entfaltung der ältesten Ammonoideen ab, aber mit durchaus umgekehrtem Vorzeichen. Im Unter-, Mittel- und Oberdevon, wo die Trilobiten bereits eine erhebliche Abnahme ihrer Formenfülle und einen ausgesprochenen Rückgang erkennen lassen, setzt die Entfaltung der Goniatiten mit immer neuen, formenreichen Familien von weltweiter Verbreitung ein. Ins Oberdevon fällt ferner das Aufblühen einer ganzen neuen Unterordnung, der Clymenien.

Dieses völlig entgegengesetzte Verhalten der Ammonoiten und der Trilobiten in den gleichen Lebensräumen wäre ausserordentlich auffallend, wenn tektonische Ereignisse einen massgebenden Einfluss auf ihre Entwicklung gehabt haben sollten. Man müsste einen ähnlichen Entwicklungsablauf erwarten, da ja angeblich Transgressionen durch Erweiterung des Lebensraumes fördernd, Regressionen nachteilig auf die Meeresorganismen einwirkten. Doch sind bei dem Entstehen und in der weiteren Stammesent-

wicklung der Ammonoideen, ebensowenig wie bei den Trilobiten, derartige Beziehungen erkennbar.

Es bleibt hinzuzufügen, dass die Ammonoideen nicht etwa Feinde der Trilobiten waren, so dass ihr Aufblühen den Trilobiten zum Verhängnis werden konnte. Eher bestand ein umgekehrtes Verhältnis. Doch haben die Trilobiten, selbst zur Zeit ihrer höchsten Blüte, die Vorläufer der Ammonoideen, die Nautiloideen, nicht auszurotten vermocht. Ihr Niedergang wird infolgedessen auch wohl kaum die üppige Entfaltung der Ammonoideen begünstigt haben.

An der Oberkante des Devons findet ein Massensterben unter den Clymenien statt, das bemerkenswerterweise mit Entartungserscheinungen, sehr auffallenden Gehäuseanomalien, gepaart ist. Im Karbon ist ein weiteres Aufblühen der Goniatiten, das Auftreten einer ganzen Reihe neuer Familien zu beobachten. Mediansattelbildung, die für alle jüngeren Ammonoiten bezeichnend ist, tritt hier in allgemeiner Verbreitung auf, und ausserdem setzt erstmalig die für die Phylogenie der Ammonoiten so wichtige Zerschlitzung der Lobenlinie ein. Sie erfährt während des Perms eine weitere Fortbildung, so dass wir hier von den ersten echten Ammoniten sprechen können.

Eine gewaltige Zunahme der Formenmannigfaltigkeit findet alsdann in der Triasperiode statt. Alle erdenklichen Möglichkeiten der Gehäuse-, Skulptur- und Lobenentwicklung werden hier verwirklicht und erschöpft. Der Höhepunkt der Entfaltung liegt in der Obertrias, in der Karnischen Stufe. Gegen Ausgang der nächstfolgenden, der Norischen Stufe tritt eine erhebliche Verarmung der Ammonitenfauna ein, und zwar in einer Zeit tektonischer Ruhe. Zahlreiche seither reich vertretene und weit verbreitete Faunenelemente sterben aus und werden nicht wieder durch neue Formenkreise ergänzt. Dieser Auslöschungsprozess setzt sich im Rhät fort mit dem Ergebnis, dass sämtliche Stämme der Triasammoniten verschwinden mit alleiniger Ausnahme der Phylloceren.

Eine einzige Gattung überschreitet die Trias-Grenze und wird alsdann zum Ausgangspunkt eines erneuten üppigen Aufblühens des Ammonitenstammes in Jura und Kreide. Die Skulpturenentwicklung und zahlreiche andere Differenzierungsrichtungen, die bei den Trias-Ammoniten zu beobachten waren, wiederholen sich hier noch einmal auf einer neuen, höheren Ebene.

Ebenso wiederholt sich mit Ausgang der Kreideformation das Schicksal der altemsozoischen Ammonitenstämme. Von der Unterkreide ab einsetzend, findet ein allmähliches Erlöschen der einst blühenden Geschlechter statt, das hier aber nun vollkommen ist. Kein einziger Ammonit, ebenso auch kein Belemnit überdauert die Kreide/Tertiär-Grenze, während die nächstverwandten Nautiloideen im Tertiär und in der Jetztzeit, wenn auch stark verarmt, noch fortleben.

Dabei bestehen auffallende Parallelen im Aussterbeprozess an der Trias- und an der Kreide-Grenze. Hier wie dort geht dem Erlöschen die Ausbildung mannigfacher »Nebenformen« voraus. Es zeigen sich abnorme Gehäusegestalten, Auflösungen der Ammonitenspirale, Entwicklung ungewöhnlicher Schneckenspiralen, Reduktionen der Lobenlinie, Riesenwuchs u. a. m., und zwar in verschiedenen Stämmen und gleichmässig im gesamten Verbreitungsgebiete.

Angesichts dieser Wiederholung der genau gleichen Ereignisse und Erscheinungen in einem und demselben Tierstamme müsste man erwarten, dass am Ausgang von Trias und Kreide die gleichen geologischen Voraussetzungen bestanden hätten, sofern diese als Ursache in Betracht kämen. Ein Blick auf die von SZALAI gegebene Tabelle (S. 121) zeigt jedoch, dass das nicht der Fall ist, dass nach dieser Darstellung vielmehr am Ende der Trias eine extrem geosynklinale, an der Kreide-Grenze dagegen eine extrem orogene Phase vorlag. Unter völlig entgegengesetzten tektonischen Vorbedingungen hat sich also hier das gleiche biologische Ergebnis eingestellt! Allerdings liessen sich, wie wir hinzufügen, gemeinsame Züge darin finden, dass im Rhät und nach dem Obersenon umfangreiche Meeresregressionen stattfanden; aber diese können nicht für das bereits vorher einsetzende Aussterben der Ammoniten verantwortlich sein.

Wir fassen zusammen: Der Gegensatz im Entwicklungsrhythmus der Trilobiten und der ältesten Ammoniten, der im gleichen Lebensraum unter denselben geologischen Bedingungen besteht, das Nichtzusammenfallen von Niedergang und Aufblühen mit orogenen Phasen, die durchaus verschiedene tektonische Konstellation beim gleichartigen Aussterben der Trias- und der Kreide-Ammoniten sprechen unbedingt dagegen, dass gebirgsbildende Prozesse die Triebkräfte der organischen Entwicklung bilden oder auch nur irgendwie entscheidend dabei mitwirken.

Die Ammoniten sind nicht ausgestorben als Folge der alpidischen Gebirgsbildung, wie immer wieder, auch neuerdings noch (S. v. BUBNOFF, L. F. SPATH, L. D. STAMP usw.) behauptet, aber von K. BEURLIN, C. DIENER, H. H. SWINNERTON, I. P. TOLMACHOFF u. a. bereits zwingend widerlegt worden ist.

Ebensowenig ist die variszische Gebirgsbildung für das Erlöschen der Trilobiten verantwortlich. Wie H. H. SWINNERTON (1927, S. 530) mit Recht betont hat, würde diese Auffassung höchstens dann Berechtigung haben können, wenn etwa der Höhepunkt der Trilobiten-Entwicklung im Karbon gelegen und dann ein plötzliches, gleichzeitiges Verschwinden in eindeutigen Zusammenhang mit einer orogenetischen Phase erfolgt wäre. Wie wir gezeigt haben, verhalten sich jedoch die Trilobiten durchaus anders.

### 3. Aussterben.

Ist es überhaupt theoretisch vorstellbar, dass weltweit verbreitete Tiergruppen durch eine Gebirgsbildung, durch Verschiebung in den Land- und Meeresgrenzen, vernichtet werden können? Bei einigem Nachdenken ist diese Frage nur mit einem klaren Nein zu beantworten.

Wir wiesen oben bereits auf den mehr oder weniger lokalen bzw. beschränkt regionalen Charakter aller dieser geologischen Vorgänge hin. Die Heraushebung und Trockenlegung eines seither marinen Gebietes kann daher bestenfalls zu einem örtlichen Sterben der Meeresfauna führen. Gewöhnlich allerdings werden derartige Auffaltungen, Hebungen und Regressionen sich nicht einmal katastrophenartig abspielen, so dass wenigstens die vagile Lebewelt genügend Zeit und Gelegenheit hat, sich mit dem rückflutenden Meere zurückzuziehen. Geologische Ereignisse dieser Art werden daher im wesentlichen örtliche Verschiebungen der Lebensbereiche zur Folge haben. Sie werden aber niemals zu einem völligen und gleichzeitigen Verschwinden bestimmter Habitate auf der ganzen Erdkugel und damit auch niemals zu einem Erlöschen lebenskräftiger, weltweit verbreiteter Organismenstämme führen können, wie es etwa die Ammoniten und die Trilobiten zu ihrer Blütezeit waren.

Nur in einem einzigen Sonderfalle ist die Vernichtung eines Organismenstammes durch eine geologische Katastrophe denkbar, dann nämlich, wenn dieser Stamm nur einige wenige Vertreter umfasst, die auf ein enges Lebensgebiet beschränkt sind. In diesem Falle aber handelt es sich stets um Relikte einst weit verbreiteter Gruppen, die ihre Blüte längst überschritten haben und ohnehin auf dem Aussterbeetat stehen. Das tektonische Ereignis vollendet alsdann lediglich einen seit langem eingeleiteten, Schritt für Schritt fortgeführten Sterbeprozess, und man kann daher nicht sagen, dass dieses Ereignis nun die Ursache des Erlöschens bildet. Es ist vielmehr, wie insbesondere I. P. TOLMACHOFF (1928) herausgearbeitet hat, scharf zu unterscheiden zwischen »Extinction» und »Extermination», zwischen dem natürlichen Aussterben und andererseits der gewaltsamen Vernichtung oder Ausrottung, sei es durch geologisches Geschehen oder durch das Hinzutreten des Menschen.

Das natürliche Aussterben aber kann seine Gründe nur in den Organismen selbst haben, wie neuerdings von einer stets wachsenden Anzahl von Autoren angenommen wird. Wir haben gesehen, dass im Entwicklungsgange der Trilobiten und der Ammoniten eine Gruppe nach der anderen ausfällt, ohne dass äussere Ereignisse damit in kausalem Zusammenhange stehen. Schliesslich beruht der Bestand dieser Stämme nur auf einigen wenigen Gliedern, und wenn diese nun tatsächlich durch eine geologische Katastrophe vernichtet sein sollten, so wäre das nicht der wahre, innere

Grund des Aussterbens; es wäre lediglich eine Ausrottung kurz vor dem ohnehin nahen Ende.

Das Vorliegen innerer, organischer Ursachen für das Aussterben wird weiterhin dadurch unterstrichen, dass dem Erlöschen nahezu allgemein Entartungserscheinungen, Überspezialisierungen, hypertrophe Organbildungen, Häufung pathologischer Anzeichen usw., voranzugehen pflegen. Auf derartige Anomalien haben wir oben bei den einzelnen Sterbeepochen der Ammonoiten kurz hingewiesen; Entsprechendes gilt auch für die Trilobiten. Von Bedeutung ist dabei, dass die abnormen und extremen Spezialisierungen bei den Ammoniten, welche die Möglichkeit einer Um- und Fortbildung verbauten, vor der rhätischen bzw. der postsenonen Regression auftraten.

Auch Grössenzunahme und Riesenwuchs gehören hierher. Wie C. ZIMMER (1928) und K. BEURLIN (1933) wahrscheinlich gemacht haben, ist wohl nahezu allgemein mit der abnormen Grössenzunahme eine Herabsetzung der Vermehrungsrate verbunden. ZIMMER spricht in diesen Fällen, wo die durchschnittliche Vermehrungsziffer unter die Verminderungsziffer sinkt, von »kranken« Arten, die den Keim des Todes und Aussterbens in sich tragen. An der Berechtigung dieser Auffassung ist m. E. nicht zu zweifeln, und man wird BEURLIN zustimmen können, wenn er alle diese Begleiterscheinungen des Aussterbens auf Stoffwechselstörungen im Gefolge einer allmählichen Abnahme der Geschlechtsdrüsen-Funktion zurückführt. In ähnlicher Weise rechnen C. M. CHILD und C. L. FENTON mit einer phyletischen »Seneszenz«. Wir sehen, dass damit der Aussterbeprozess in einer Zeit scheinbarer Blüte und üppigster Entfaltung bereits eingeleitet ist.

Aus allen diesen Gründen müssen wir gebirgsbildende Ereignisse als Ursache des Aussterbens weit verbreiteter Faunen und Organismengruppen ablehnen. Sie mögen bisweilen auch einmal als Glied in die verschiedenen Kausalketten eintreten, die hier zusammenlaufen, sich überkreuzen und verflechten; aber sie spielen, verglichen mit den übrigen Faktoren, offensichtlich eine so geringfügige Rolle, dass sie praktisch zu vernachlässigen sind.

#### 4. Typenentstehung.

Eine andere Frage ist es, ob das tektonische Geschehen die Ursache für das Entstehen neuer Organismenstämme und für deren fortschreitende Umbildung abgeben kann. Der lokale oder nur räumlich beschränkte Charakter der geologischen Ereignisse würde nicht dagegen sprechen, besonders wenn man annimmt, dass neue Tier- und Pflanzengruppen nur monoton entstanden und sich von ihren jeweiligen Entstehungszentren aus über die Erde verbreiteten (wogegen jedoch mancherlei gewichtige Einwände möglich sind).

Ich vermag indessen nicht einzusehen, inwiefern eine bestimmte geographische Verschiebung der Lebensräume entscheidend auf die Entwicklung

eingewirkt haben sollte, da ohnehin auch vor dieser Verschiebung die betreffenden Habitate bereits vorhanden waren. Gewiss mögen ganz spezielle geographisch-morphologische Verhältnisse, Isolation u. a. m. zur Rassen- und Artbildung, zu bestimmten Anpassungen geführt haben, aber der grosse Gang der Stammesentwicklung ist ein anderer, wie von E. DACQUÉ, K. BEURLIN und mir wiederholt ausgeführt worden ist.

Das Entscheidende dabei ist die sprunghafte Entstehung neuer Baupläne und Typenorganisationen; erst nachdem diese entstanden sind, kommt es zur weiteren Aufspaltung in Arten, Rassen und Lokalformen. Dabei ist es von grundlegender Bedeutung, dass die Typenmerkmale von ganz anderer Art sind als die Anpassungsmerkmale, dass sie primär keinerlei Beziehungen zu einem bestimmten Milieu und einer bestimmten Lebensweise haben. Die Anpassung an die verschiedenen Lebensräume hat sich vielmehr erst auf der Grundlage der gegebenen Typen vollzogen und hat die Typenkomplexe selbst unberührt gelassen.

Die an das Festland, die an das Meer und die an die Luft angepassten Reptilien sind ihrem inneren Wesen nach stets Reptilien geblieben, wie es die Urformen dieses Typus waren; Pferd, Wal und fliegender Hund sind und bleiben stets Säugetiere. Es führte kein gerader Weg von den an das Meerleben angepassten Reptilien zu den sie ablösenden marinen Säugern, was zu erwarten wäre, wenn die Anpassung ein entscheidender, der Typenentstehung übergeordneter Faktor wäre. Die entsprechenden Gedankengänge STEINMANN's sind einmütig abgelehnt worden; die äussere Form als Anpassungsergebnis ist sekundär gegenüber dem zunächst herausgebildeten Säugertypus, der mit irgendwelchen Anpassungserscheinungen nichts zu tun hat und aus anderen Gründen entstanden ist.

Die Baupläne der Pelecypoden, Gastropoden und Cephalopoden innerhalb der Mollusken sind nicht durch Anpassung an verschiedene Lebensräume geworden, sondern sie sind in dem gleichen Milieu vorhanden und entstanden.

Der lange Giraffenhals hat sich erst auf der Grundlage und innerhalb des Giraffidentypus entwickelt. Etwas grundsätzlich Neues ist dadurch nicht entstanden; die mit dem Bauplan gegebene Zahl der sieben Halswirbel ist unverändert geblieben.

Die Zonenfossilien verdanken, worauf E. DACQUÉ bereits hinwies, ihre stratigraphische Brauchbarkeit allein dem Umstande, dass die Entwicklung der Gattungen und Arten sich unabhängig von den örtlich stets wechselnden Umweltsverhältnissen vollzog und dass eben nicht willkürlich, nur von den Aussenbedingungen geleitet, überall eine völlig verschiedene Artbildung herrschte. Bei den Ammonoiten beispielsweise haben wir etwa zur Devon-, Trias- und Jura-Zeit in weltweiter Verbreitung die gleiche Aufeinanderfolge von Gattungen und selbst von offenbar genotypisch gleichartigen Artkom-

plexen, die erst sekundär in den verschiedenen Gebieten in einzelne Lokalrassen zerfielen.

Auch die Entwicklungsreihen im kleinen, die »Trends«, sind eben im allgemeinen keine Anpassungsreihen; ihre Entfaltung zeigt eine Richtung, die von Rassenbildung und örtlicher Anpassung unabhängig und verschieden ist. Erst innerhalb der einzelnen, von den Arten dargestellten Reihenglieder erfolgte eine solche Ausbildung von Lokalrassen, geographischen Formen, faziesbeeinflussten Modifikationen, wie das beispielsweise neuerdings wieder O. M. B. BULMAN für die Graptolithen, C. DECHASEAUX für die jurassischen Pectiniden gezeigt haben. Der übergeordnete Typus, der Gattungs-, Familienkomplex usw., ist (potentiell) stets das Ursprüngliche und zeitlich Vorausgehende, erst innerhalb seines Rahmens findet die weitere Ausgliederung statt. Die Spezialanpassung bildet daher den Abschluss eines Entwicklungszyklus, niemals dessen Anfang.

Wir müssen daraus schliessen, dass die Ursachen für die Typenbildung und -umprägung andere sind als die der speziellen Anpassungen. Die Eröffnung neuer Lebensräume, die einfache Bereitstellung von Anpassungsmöglichkeiten kann daher nicht den Antrieb der Stammesentwicklung liefern.

Dabei ist weiterhin klar, dass die Anpassung an ein neues Lebenselement, etwa die Eroberung der Luft, erst dann eintreten kann, wenn die Organisation des Tieres das erlaubt, wenn entsprechende Präadaptationen vorliegen. Ein Beispiel aus der heutigen Fauna bildet etwa der Faltengecko (*Ptychozoon*). Er besitzt umfangreiche »Flughäute«, die aber nach den Beobachtungen von BARBOUR und MERTENS stets an die Bauchseite angelegt sind und auch selbst beim Sprunge nicht benutzt werden. Bei seinem Vorläufer, dem Gecko, finden wir die ersten Ausbildungsgrade derartiger Hautsäume entwickelt, und es ist offensichtlich, dass sie funktionslos bzw. zum mindesten nicht im Hinblick auf die Funktion des Fliegens entstanden sind.

Erst wenn die entsprechenden Organe vorhanden sind und einen bestimmten Ausbildungsgrad erreicht haben, können sie eine neuartige Funktion übernehmen. So mag *Ptychozoon* ein zum Fliegen (Fallschirmflug) prädestiniertes Tier sein. Das alles aber zeigt doch, dass selbst bei den stammesgeschichtlich nicht ausschlaggebenden Anpassungen das Schwergewicht auf den Organismen selbst und nicht auf den Umweltsveränderungen liegt, die wohl führen und leiten, nicht aber formen und schaffen können.

Die Behauptung SZALAI's (S. 120), »dass sich ohne die Gebirgsbildungen das Festlandleben nie aus dem Wasserleben entwickelt hätte, bzw. das Festlandleben sich nie zum Wasserleben zurückgebildet hätte«, können wir daher lediglich in dem allgemeinen Sinne gelten lassen, dass das tektonische Geschehen die Gliederung in Festländer und Meeresgebiete schafft und damit die entsprechenden Lebensräume bereitstellt. Dass diese zu-

nächst vorhanden sein müssen, ist jedoch eine platte Selbstverständlichkeit; denn niemand wird bestreiten wollen, dass — noch allgemeiner — irdisches Leben ohne Existenz der Erde unmöglich ist. Entschieden ablehnen aber müssen wir diesen Satz in seinem wohl eigentlich gemeinten Sinne, dass bestimmte Gebirgsbildungen eine unmittelbare Ursache für das Entstehen bestimmter Tier- und Pflanzengruppen abgegeben haben.

### III. Tektonisches Folgeschehen als Entwicklungsfaktor?

Ausser den seither allein behandelten direkten tektonischen Wirkungen gibt es noch verschiedene andere Vorgänge, die mittelbar durch gebirgsbildende Ereignisse verursacht sind. Es gehören hierher Verschiebungen der klimatischen Zonen, Ab- und Umlenkungen von kalten oder warmen Meeres- und Luftströmungen, Änderungen der Niederschlagsverhältnisse, Aussüssen von Meeresbecken, Eröffnung neuer und Schliessung alter Wanderwege u. dgl. m. Alle diese Erscheinungen sind indessen, wie die Gebirgsbildungen selbst, nur von beschränkter räumlicher Ausdehnung. Geographisch-morphologische Umgestaltungen können lediglich das örtliche Klima beeinflussen und die Klimagebiete verlagern, nicht aber eine einheitliche Klimaveränderung für die ganze Erde, etwa eine Erhöhung oder Erniedrigung des gesamten Wärmehaushaltes, bewirken.

Die oben aufgezählten Phänomene sind daher nicht von allgemeiner Bedeutung für die gesamten Lebensbereiche der Erdoberfläche. Für das Erlöschen weltweit verbreiteter Organismenstämme können sie mithin nicht verantwortlich sein, und für das Entstehen neuer Gruppen gelten die oben gemachten Einschränkungen. Erscheinungen des Massensterbens aus derartigen Ursachen, für die unser verehrter Jubilar C. WIMAN (1914) einst Beispiele in grosser Fülle vorgelegt hat, haben lediglich die Bedeutung eines Aderlasses für eine örtliche Faunengemeinschaft, von dem sie sich sehr schnell wieder erholt.

F. FRECH (1919) und andere Autoren haben sodann noch an eine weitere Folgewirkung der Gebirgsbildungen gedacht. Auf den gehobenen Landgebieten setzte eine verstärkte Erosion, Zersetzung und Auflösung ein; infolgedessen erfuhr der Kalkgehalt der Meere nach einem jeden Faltungsakt eine wesentliche Erhöhung. Das nun sollte den Impuls liefern für die Entstehung und reiche Entfaltung kalkschaliger Organismen. Auf diesem Wege suchte FRECH die üppige Entwicklung und beträchtliche Grössenentfaltung der karbonisch-permischen Fusulinen und der alttertiären Nummuliten zu verstehen, die auch SZALAI, und zwar unmittelbar, auf tektonisches Geschehen, auf die Bildung seichter Transgressionsmeere zurückführen wollte.



Die Auffassung FRECH's, dass der Stoffwechsel der Organismen sich automatisch mit der Masse der verfügbaren Stoffe ändere, dass erhöhter Kalkgehalt des Mediums die Ausscheidung und den Umfang von Skelettelementen, Schalenbildungen usw. steigern, braucht heute wohl ernstlich nicht mehr widerlegt zu werden, obwohl sie im paläontologischen Schrifttum immer noch eine gewisse Rolle spielt. Die Meere haben zu allen Zeiten genügend Kalk bzw. Calciumionen geführt, dass selbst umfangreichste Kalkausscheidungen erfolgen konnten, soweit der Stoffwechsel der betreffenden Organismen das zuließ und erforderte. Man denke nur daran, wie die Lebewesen weit seltenere chemische Stoffe zu speichern wissen, die zu ihrem Aufbau notwendig sind. Im übrigen hat E. DACQUÉ mit Recht darauf hingewiesen, dass die üppige Ausbildung von Kalkschalen und organischen Kalkriffen nicht mit dem Kalkgehalt, sondern mit dem Wärmegrad des Meereswassers zusammenhängt (d. h. die Tiere mit umfangreichen, dicken Kalkgehäusen und Riffbildner sind vorwiegend Bewohner wärmerer Meere).

In ähnlicher Weise suchte FRECH das Überwiegen hornschaliger Brachiopoden im Kambrium mit der Kalkarmut der damaligen Meere zu erklären. Erst nachdem die Meere durch Kalkzufuhr aus den abgetragenen Gebirgsketten kalkreicher geworden wären, hätten die hornschaligen Brachiopoden sich zu kalkschaligen umwandeln können.

Dem aber steht allein schon entgegen, dass hornschalige Abkömmlinge der kambrischen Brachiopoden-Geschlechter sich auch in den späteren kalkreichen Meeren noch häufig finden, was nicht der Fall sein dürfte, wenn zwangsläufig die Stoffverteilung der Umwelt über den Aufbau der Organismen und ihrer Hartteile entschiede. Der Stoffwechsel ist jedoch als physiologischer Prozess erblich festgelegt und nur durch eine Änderung dieser Erbanlagen wandelbar. Der Organismus trifft damit autonom die Auswahl seiner Aufbaustoffe. Er ist nicht eine chemische Retorte, in der die Umsetzungen sich einfach nach dem Massenwirkungsgesetz vollziehen.

Wie aber ist das Aussterben der Fusulinen und Nummuliten zu erklären, da nachweislich auch die Meere nach deren Niedergange kalkreich genug waren? Die Antwort darauf sehen wir in den Angaben von P. ROZLOZNIK, dass die Nummuliten zahlreiche Entartungserscheinungen, Windungsverdoppelungen, lazinate Bildungen, Umkehrung der Windungsrichtung usw., zeigen, die für innere »Krankheit« und Senilität des Stammes sprechen.

#### IV. Vulkanisches Geschehen als Entwicklungsfaktor?

Über die Einflüsse des Vulkanismus auf die organische Entwicklung können wir uns kurz fassen. Es handelt sich dabei durchweg um rein lokale Erscheinungen, die natürlich ein örtliches Massensterben verursachen, aber sonst keine ausgedehnteren Wirkungen entfalten können. Als Belege dafür mögen die folgenden Hinweise genügen. Nach J. WANNER (1926, S. 40) wechsellagern im Perm von Timor die fossilreichen Kalke, Mergel und Tuffe mit Diabas- und Melaphyrmandelstein-Decken. Die kontinuierliche Faunenentwicklung ist dadurch aber nirgends gestört worden, abgesehen »von der Vernichtung, welche das Leben lokal durch die häufigen vulkanischen Eruptionen erfahren hat«.

Ähnliches ist überall, z. B. im Devon des Rheinischen Gebirges mit seinen Diabasergüssen festzustellen. Ferner lehren uns die Beobachtungen an heutigen Vulkanen (Krakatau u. a.), dass ein durchgreifender Faunen- und Florenwechsel durch die Ausbrüche nicht verursacht wird, dass vielmehr unmittelbar danach eine Neubesiedlung mit der alten Fauna und Flora erfolgt.

S. ARRHENIUS und F. FRECH haben noch an eine andere Folgeerscheinung des Vulkanismus gedacht, die eine bedeutende räumliche, ja weltweite Wirksamkeit entfalten sollte. Die bekannte, von diesen beiden Autoren vertretene Kohlensäurehypothese geht davon aus, dass der Atmosphäre durch den Vulkanismus grosse Mengen von Kohlendioxyd zugeführt werden. Diese Erhöhung des Kohlensäuregehaltes sollte ein allgemeines Ansteigen der Temperatur verursachen, da die Kohlensäure zwar durchlässig für die solaren Licht- und Wärmestrahlen, dagegen undurchlässig für die von der Erde reflektierten dunklen Wärmestrahlen ist.

Umgekehrt hätte eine Abnahme des Kohlensäuregehaltes, beispielsweise durch üppige Vegetation und Bindung in mächtigen Kohlenlagern, die Wärmerückstrahlung in den Weltraum vermehrt und so zu einer Temperaturerniedrigung, zu Eiszeiten geführt. Aus der lebhaften Erörterung, die diese Hypothese ausgelöst hat, scheint indessen hervorzugehen, dass schon ihre physikalischen Grundlagen nicht zutreffen und dass man daher mit den entsprechenden Phänomenen nicht rechnen darf.

Hinzuzunehmen sind dann etwa noch die Wirkungen heisser Quellen, die im Gefolge des Vulkanismus auftreten können. Ein Beispiel dafür haben wir in den Steinheimer Planorben, die unter dem Einflusse von Thermalquellen, also erhöhter Temperatur und veränderter chemischer Bedingungen, in mehreren Reihen beträchtliche morphologische Umformungen erfahren haben. Wie die neueren Darlegungen von W. WENZ gezeigt haben, handelt es sich hier jedoch um rein modifikatorische Umwandlungen, die wieder rückgängig gemacht wurden, sobald die betreffenden Einflüsse

aufhörten und wieder normale Verhältnisse eintraten. Im übrigen braucht kaum hinzugefügt zu werden, dass in solchen Fällen natürlich nur ganz örtliche Erscheinungen vorliegen.

### V. Schlussfolgerungen. Kosmisches Geschehen als Entwicklungsfaktor.

Als Ergebnis unserer seitherigen Ausführungen stellen wir fest: Die naiv buffonistische Auffassung, dass geologische Ereignisse durch die Gestaltung der Lebensräume unmittelbar die Entwicklung beeinflussen, zur Entstehung von Neuem und zum Erlöschen von Altem führen, ist abzulehnen. Lediglich die Bildung von Rassen und örtlichen Anpassungen, ferner bisweilen die letzte Ausrottung ohnehin aussterbender Geschlechter mag durch geologische Faktoren gefördert werden. Auf den grossen, allgemeinen Gang der Stammesentwicklung, vom Einzelindividuum also abgesehen, und auf das natürliche Aussterben sind sie jedoch ohne entscheidenden Einfluss.

Bildete das tektonische Geschehen die Haupttriebkraft, dann müsste die Entwicklung in den am wenigsten beeinflussten, beständigsten Teilen der Erdoberfläche, in den tieferen Dauermeeren, am langsamsten fortschreiten, im Süsswasser dagegen, wo die wechsellvollsten Verhältnisse in Zeit und Raum herrschen, ausserordentlich schnell verlaufen. Das aber ist nicht der Fall, vielmehr lässt sich selbst das Gegenteil erweisen: Die Fischfauna der Tiefsee z. B. enthält nach O. ABEL überhaupt keine altertümlichen Formen, das Süsswasser dagegen, wie u. a. K. HUMMEL hervorgehoben hat, eine Fülle davon (Petromyzonten, Dipnoer, Ganoidfische). Ebenso haben sich die Mollusken und Schildkröten des Süsswassers seit dem Tertiär nur wenig verändert. Nach HUMMEL (1929) sind beispielsweise die alttertiären *Trionyx*-Formen von rezenten kaum zu unterscheiden.

Die unserer Untersuchung zugrunde gelegte Frage haben wir damit in einem negativen Sinne beantwortet. Wir sind vielmehr zu der Auffassung gelangt, die sich gegenwärtig immer stärker durchsetzt, dass der Schwerpunkt alles Entwicklungsgeschehens in den Organismen selbst liegt, dass ihnen ein aktives Gestaltungsvermögen zukommt und dass sie nicht einfach ein passiver Spielball schwankender Ausseneinflüsse sind.

Damit aber soll nun nicht gesagt sein, dass die Entwicklung des Organischen völlig autogen verläuft. Das ist von vornherein ausserordentlich unwahrscheinlich, da sie sich ja nicht im luftleeren Raume abspielt, sondern eingegliedert ist in das tellurische und im weiteren Sinne das gesamte kosmische Geschehen. Die Entwicklung wird zweifellos von äusseren Faktoren beeinflusst sein, die erweckend, auslösend, fördernd oder hemmend

wirken, jedoch nicht auf dem Wege direkter Hervorrufung von spezifischen Anpassungen durch die Milieuveränderungen.

Das Vorliegen solcher äusseren Impulse schliessen wir daraus, dass in gewissen erdgeschichtlichen Perioden die Organismen eine besonders lebhafte Umprägung und Formbildung zeigen, dass in anderen dagegen die Entwicklung langsamer und in ruhigeren Bahnen verläuft. Besonders die Zeitwenden zwischen den Hauptepochen der Erdgeschichte, vom Paläozoikum zum Mesozoikum, von diesem zum Känozoikum, weisen je einen derartigen durchgreifenden Umbruch der Gesamtlebewelt auf. Zwar handelt es sich in beiden Fällen um ausgesprochen geokratische Zeiten, aus denen uns daher marine Faunen nur spärlich erhalten sind, so dass man etwa an unvollständige Überlieferung denken könnte. Sobald aber die Auffindung entsprechender Meeresfaunen gelingt, wie es z. B. im Perm der Fall war, zeigt es sich, dass auch in diesen tatsächlich ein durchgreifender Faunenwandel vorliegt.

Bezeichnend für derartige Zeitepochen ist, dass die Vertreter nahezu sämtlicher Stämme in eine lebhaftere Entwicklungsphase eingetreten sind und dass gleichmässig die Bewohner aller Habitate des Festlandes, des Meeres und der Luft einschneidende Umwandlungen zeigen. Irgendwelche gemeinsamen Tendenzen sind bei diesen Umprägungen der verschiedenen Organismengruppen nicht zu erkennen, vielmehr ist einfach ein Impuls da, der das seitherige Erbgefüge ändert und zu Entwicklungen in den verschiedensten Richtungen führt.

Ebenso gibt es Perioden eines allgemeinen Aussterbens, von dem nicht nur die »kranken«, einseitig spezialisierten und nicht mehr anpassungsfähigen Gruppen eines bestimmten Lebensbereiches betroffen wurden, sondern zugleich auch die unspezialisierteren Zweige der verschiedensten Habitate und vor allem die Konservativstämme selbst, die bis dahin zähe die Zeiten überdauerten und sich allgemein am längsten dem Untergange widersetzen. Ein gutes Beispiel für weltverbreitetes Aussterben geben die Reptilien an der Kreide/Tertiär-Grenze ab. Die postsenone Regression, also gebirgsbildende Einflüsse, können dafür nicht bestimmend sein; denn es sind ja nicht etwa nur die Meeresreptilien, sondern ebenso auch zahlreiche Stämme der landbewohnenden Formen zu jener Zeit ausgestorben.

Alle die genannten Erscheinungen lassen Ereignisse von nur lokaler Verbreitung ausschliessen, und wir folgern mit zahlreichen anderen Autoren, dass lediglich weltumspannende Umweltänderungen, die jeden einzelnen Lebensraum berührten, Triebkräfte der organischen Entwicklung abgeben können. Als solche kommen allgemeine Klima- und insbesondere Temperaturänderungen in Betracht, d. h. Schwankungen in der Intensität und Art der solaren Licht- und Wärmestrahlen (vgl. dazu J. WILSER, 1931).

Derartige Klimaschwankungen, letzten Endes also kosmische Ursachen,

bilden nach meiner Auffassung den Anlass für die Perioden erhöhter Mutabilität, für einschneidende Veränderungen des Erbgefüges, wie wir hier einmal ganz allgemein sagen wollen, und die dadurch eingeleitete und bedingte weitere Entfaltung der Organismen. Damit stimmt gut überein, dass wir tatsächlich verschiedene Anzeichen für starke Klimaveränderungen zu Beginn des Perms und am Ausgang der Kreide besitzen, die also in zeitlicher Beziehung zu den oben herausgegriffenen Umbildungsphasen stehen.

Diese kosmischen Einflüsse mögen sich in mannigfacher Weise mit tellurischen und organischen Vorgängen kombiniert und ein kompliziertes Netzwerk von Ein- und Aus- und Rückwirkungen ergeben haben. Sie mögen vielfach zunächst die Pflanzenwelt beeinflusst haben, deren Veränderungen dann sekundär, auf dem Umwege über die Nahrung, solche der Tierwelt nach sich zogen, und was dergleichen Möglichkeiten mehr sind. Aus diesen verwickelten Kausalkomplexen kann unser vereinfachendes Denken lediglich die wichtigsten Elementarfaktoren herauschälen, und diese bestehen meiner Überzeugung nach in weltweiten Klimaänderungen und in den Potenzen der Organismen selbst, die von sich aus die Reaktionsfähigkeit mitbringen und fernerhin über die Art des Reaktionsweges entscheiden.

Als klimatisch bedingt möchte ich beispielsweise ansprechen: die üppige Entfaltung der weltweit verbreiteten und einförmigen Steinkohlenflora, den Grössenwuchs der Insekten während der warmen Karbonperiode, die Umprägung der heterometabolen zu holometabolen Insekten im Perm, die Entstehung der Reptilien und der ersten Säugetiere, die reiche Entfaltung der plazentalen Säuger im Tertiär, das Massenerlöschen der Reptilien an der Kreide/Tertiär-Grenze (vgl. A. AUDOVA, 1929) und alle ähnlichen entscheidenden Wendepunkte in der Entwicklung der Organismen.

Unter diese Klimaänderungen durch kosmische Einflüsse fallen auch die Eiszeiten als eine Funktion aus allgemeinem Temperaturrückgang und lebhaft gegliedertem Erdrelief. Die vereisten Gebiete selbst bedeuteten dabei aber nur lokale Erscheinungen und waren dementsprechend nur von geringem Einfluss auf die Organismenwelt. Sie brachten im wesentlichen lediglich biogeographische Wirkungen hervor.

Eine weitere Verfolgung dieser hier nur angedeuteten Fragen liegt ausserhalb unseres Themas. Wir schliessen mit einem Satze J. WALTHER'S (1927, S. 771), dem wir vollinhaltlich beipflichten können: »Der Anfang, die Dauer und das Ende des Lebens sind abhängig von den Licht- und Wärmestrahlen der Sonne, und so können wir wohl sagen, dass die Geschichte des Lebens zugleich die Geschichte der Sonnenstrahlung ist.»

## VI. Literatur.

(Auswahl).

- AUDOVA, A.: Aussterben der mesozoischen Reptilien. I u. II. — *Palaeobiologica*, 2, 222—245, 365—401, Wien u. Leipzig 1929.
- BERRY, E. W.: Shall we return to cataclysmal Geology? — *Amer. J. Sci.*, (5) 17, 1—12, New Haven, Conn., 1929.
- BEURLÉN, K.: Vom Aussterben der Tiere. 1—3. — *Nat. u. Mus.*, 63, 1—8, 55—63, 102—106, 8 Abb., Frankfurt a. M. 1933.
- Vergleichende Stammesgeschichte. Grundlagen, Methoden, Probleme unter besonderer Berücksichtigung der höheren Krebse. — *Fortschr. Geol. u. Palaeont.*, 8, 26, VIII u. 317—586, 82 Abb., Berlin 1930.
- DACQUÉ, E.: Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. VIII u. 777 S., 345 Abb., Berlin (Borntraeger) 1921.
- DIENER, C.: A Critical Phase in the History of Ammonites. — *Amer. J. Sci.*, (5) 4, 120—126, New Haven, Conn., 1922.
- DREVERMANN, F.: Das Aussterben von Tieren und Menschen. — *Nat. u. Mus.*, 62, 173—183, Frankfurt a. M. 1932.
- FENTON, C. L.: Factors of evolution in fossil series. — *Amer. Naturalist*, 69, 139—173, 22 Abb., New York 1935.
- FRECH, F.: Geologische Triebkräfte und die Entwicklung des Lebens. — *Arch. Rassen- u. Gesellschafts-Biol.*, 6, 1—27, 146—171, 25 Abb., Leipzig u. Berlin 1909.
- HENNIG, E.: Von Zwangsablauf und Geschmeidigkeit in organischer Entfaltung. Rede bei der Rektoratsübernahme. 24 S., Tübingen (Laupp) 1929.
- HOERNES, R.: Das Aussterben der Arten und Gattungen sowie der grösseren Gruppen des Tier- und Pflanzenreiches. — *Festschr. k. k. Karl-Franzens-Univ. Graz*, VIII u. 255 S., Graz (Leuschner & Lubensky) 1911.
- HUMMEL, K.: Die fossilen Weichschildkröten (Trionychia). Eine morphologisch-systematische und stammesgeschichtliche Studie. — *Geol. u. palaeont. Abh.*, N. F. 16, (20), 357—487, 34 Abb., Jena 1929.
- KOSSMAT, F.: Paläogeographie und Tektonik. XXIII u. 413 S., 30 Abb., 5 Taf., Berlin (Borntraeger) 1936.
- MATTHEW, W. D.: Climate and Evolution. — *Ann. New York Acad. Sci.*, 24, 171—318, New York 1915.
- OSBORN, H. F.: The Titanotheres of Ancient Wyoming, Dakota and Nebraska. 2. XI u. 703—953, Taf. 43—236. — *Monogr. U. S. Geol. Surv.*, 55, Washington 1929.
- POMPECKJ, J. F.: Umwelt, Anpassung und Beharrung im Lichte erdgeschichtlicher Überlieferung. 24 S., Berlin (Ebering) 1925.
- RICHTER, R. & E.: Die letzten Phacopidae. — *Bull. Mus. r. Hist. nat. Belgique*, 9, Nr. 21, 19 S., 2 Taf., Bruxelles 1933.
- SCHINDEWOLF, O. H.: Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetik. Kritik und Synthese. VI u. 108 S., 34 Abb., Berlin (Borntraeger) 1936.
- STROMER VON REICHENBACH, E.: Lehrbuch der Paläozoologie. II: Wirbeltiere. IX u. 325 S., 234 Abb., Leipzig u. Berlin (Teubner) 1912.
- SWINNERTON, H. H.: Earth Movements and Extinction. — *Geol. Mag.*, 64, 529—532, London 1927.
- SZALAI, T.: Der Einfluss der Gebirgsbildung auf die Evolution des Lebens. — *Palaeont. Z.*, 18, 113—122, Berlin 1936.

- TOLMACHOFF, I. P.: Extinction and Extermination. — Bull. geol. Soc. Amer., 39, 1131—1148, New York 1928. (Ferner in: Smithson. Rep. for 1929, 269—284, Washington 1930.)
- WALTHER, J.: Geschichte der Erde und des Lebens. IV u. 570 S., 353 Abb., Leipzig (Veit) 1908.
- Allgemeine Palaeontologie. Geologische Fragen in biologischer Betrachtung. X u. 809 S., 5 Abb., 2 Taf., Berlin (Borntraeger) 1919—1927.
- WANNER, J.: Die marine Permfauna von Timor. — Geol. Rundschau, Sonderbd. (17 a), 20—48, Berlin 1926.
- WEDEKIND, R.: Umwelt, Anpassung und Beeinflussung, Systematik und Entwicklung im Lichte erdgeschichtlicher Überlieferung. — Sber. Ges. Beförder. ges. Naturw. Marburg, 62, 237—245, Berlin 1927.
- WILSER, J. L.: Lichtreaktionen in der fossilen Tierwelt. Versuch einer Paläophotobiologie. VII u. 192 S., Berlin (Borntraeger) 1931.
- WIMAN, C.: Über die palaeontologische Bedeutung des Massensterbens unter den Tieren. — Palaeont. Z., 1, 145—154, Berlin 1914.
- ZIMMER, C.: Über »kranke« Arten. — Biol. Zbl., 48, 308—317, Leipzig 1928.

*Gedruckt* <sup>23/2</sup> 1937.