

KANN DER FAUNENWANDEL VOM MESOZOIKUM ZUM KÄNOZOIKUM DURCH EINE KATASTROPHE ERKLÄRT WERDEN?

Kurt TURNOVSKY *

SUMMARY — From time to time somebody forwards the opinion that between the Mesozoic and the Kainozoic some catastrophic event must have happened, to account for the difference in the fauna, especially the extinction of the Dinosaurs. This is considered to be wholly unnecessary.

1. The faunal change is not as sudden as it seems on superficial observation. Some mesozoic forms disappear already before the conventional boundary between the Cretaceous and the Tertiary, others survive it (*v. Ammonoidea* and *Belemnoidea*). Modern types (*Placentalia*, *Octopoda*) make their appearance already in the Upper Cretaceous. Thus the appearance of new, the extinction of old forms is a drawn-out process, lasting from about Turonian up to the Eocene, with probably a peak at the top of the Maestrichtian.

2. Extinction mainly concerns forms of high specialization which are at the end of an evolutionary cycle. Such forms are susceptible to even small changes in external conditions, which do not touch more robust forms. Small initial changes may lead to a cumulative effect.

The faunal change between Mesozoic and Kainozoic is no more catastrophic than any other in the history of life.

ZUSAMMENFASSUNG — Die Arbeit tritt der immer wieder auftauchenden Meinung entgegen, der Faunenwandel vom Mesozoikum zum Känozoikum müsse durch eine Katastrophe verursacht sein. Dagegen spricht folgendes :

1. Der Faunenschnitt ist nicht so unvermittelt wie es bei oberflächlicher Betrachtung scheint» Einerseits sterben manche mesozoische Formen schon vor der konventionellen Grenze zwischen Kreide und Tertiär aus, während andere sie überleben (Ammoniten, bzw. Belemniten). Moderne Typen (Plazentalsäuger, Octopoden) erscheinen bereits in der Oberkreide. Aussterben der alten, Auftreten der neuen Formen ist somit ein allmählicher Vorgang»

2. Die Vernichtung bezieht sich vor allem auf spezialisierte Formen die am Ende eines Entwicklungszyklus stehen. Solche Formen sind auch gegen geringe Änderungen der Aussenbedingungen empfindlich, von denen robustere Formen nicht berührt werden. Geringe Änderungen können aber zu einem kumulativen Effekt führen.

* Maden Tetkik ve Arama Enstitüsü

Der Faunenwandel zwischen Mesozoikum und Känozoikum ist also nicht katastrophaler wie jeder andere im Verlaufe der Geschichte des Lebens». Die Umstellung des faunistischen Bildes erfolgt durchaus nach dem für eine solche üblichen Schema.

Eine der wichtigsten Aufgaben der Paläontologie ist es, eine Erklärung für das Aussterben von Gruppen von Lebewesen zu geben - gleichgültig ob es sich um Arten, Gattungen, Familien Ordnungen ja vielleicht ganze Klassen handelt. Besonders eindrucksvoll erscheint ein solches Erlöschen wenn es nicht nur eine Tiergruppe betrifft sondern Angehörige zahlreicher verschiedener systematischer Einheiten. Ein solcher Vorgang spielte sich an der Zeitwende vom Mesozoikum zum Känozoikum ab. Wohl sind auch in früheren geologischen Epochen faunistische Änderungen von ähnlichem Ausmass vorgekommen, doch betreffen sie meist Tierformen die nur dem Spezialisten eingehender bekannt sind«. Auch liegen uns diese faunistischen Übergänge zeitlich fern»

An der Zeitwende vom Mesozoikum zum Känozoikum erlö» sehen v.a* : Dinosaurier, Flugsaurier, die marinen Saurier die altertümlichen Krokodile (*Mesosuchia*), Ammoniten, Belemniten, Rudisten, Inoceramen[^] sowie verschiedene typische Foraminiferen (*Globotruncana*[^] *Orbitoides*)*

Andererseits erscheinen die für das Känozoikum typischen Formen : Höhere Säugetiere, echte Vögel (*Neornithes*)_o octopode Cephalopoden, unter den Foraminiferen die Globorotalien, Discocyclinen und Nummuliten* (Diese Liste erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit sondern enthält nur einige der wichtigsten Formen, Insbesondere wäre unter Gastropoden, Lamellibranchiern, Echinodermen, manches Beispiel für ein Erlöschen einerseits, Neuer-scheinen andererseits auf dem systematischen Niveau von Gattungen und Arten beizubringen.)

Der faunistische Schnitt ist so gross, dass immer wieder Versuche gemacht worden sind, ihn durch eine Katastrophe zu erklären. Dem steht von allem Anfang als schwerstwiegendes Argument entgegen, dass der Wandel der Pflanzenwelt sich bereits bedeutend früher abgespielt hat und die Oberkreide paläobotanisch bereits zum Neophytikum zu zählen ist! Dennoch werden immer wieder Meinungen geäußert, dass speziell etwa das Erlöschen der

Grossaurier nur durch eine Katastrophe zu erklären sei. Diese Tiere, so wird argumentiert, befanden sich in der Oberkreide noch in voller Blüte, waren zahlreich, hatten sich an verschiedene Lebensbedingungen angepasst, hausten auf dem Land, im Meer, ja sogar in den Lüften. Sie waren so gross und wehrhaft dass sie von keinerlei tierischen Feinden ausser Fleischfressern unter ihnen selbst gefährdet werden konnten.

Der wesentliche Punkt ist aber, dass es ja nicht die Saurier allein sind die aussterben. Vom Standpunkt eines Palaeontologen ist es am meisten bemerkenswert, dass auch die planktonische, weltweit verbreitete Foraminiferengattung *Globotruncana* erlischt!

Für alle andern Formen die an der Wende der beiden Epochen aussterben können lokale Ursachen herangezogen werden. Es mag sein dass wir aus Gründen lückenhafter geologischer Ueberlieferung bei der einen oder andern Form ein allgemeines Aussterben annehmen, während sie anderswo, an Stellen die entweder noch unerforscht sind oder wo keine Sedimentation und auch keine Fossilisation stattfand noch lange weiterexistiert haben mögen! Als Beispiel dafür diene die Fischgruppe der *Coelacanthidae* die für seit der Kreide erloschen gehalten wurde, während sie in Wirklichkeit, wie seit 1938 bekannt wurde noch heute im Indischen Ozean lebt. Die Globotruncanen aber waren weltweit verbreitet. Wir kennen sie nicht nur aus dem Bereich der Transgressionsmeere die in der Oberkreide weite Gebiete der Kontinente bedecken, sondern auch von den Seamounts im Pazifik! Für solche über das ganze Weltmeer verbreiteten und anscheinend auch praktisch gleichzeitig aussterbenden Formen versagen alle Erklärungen lokaler Natur. Jeder Erklärungsversuch des mesozoisch-kaenozoischen Faunenwandels muss also die Globotruncanen nicht nur berücksichtigen sondern von ihnen ausgehen!

Wenn irgendwo so könnte man hier an eine Katastrophe denken. Wo immer man ein Profil beobachtet, überall zeigt sich dass die Globotruncanen im selben Niveau erlöschen. Ein Erscheinen überlegener Feinde oder Nahrungskonkurrenten lässt sich nicht beobachten. Die Globorotalien erscheinen erst mit dem Beginn des Palaeozäns, während die Globotruncanen bereits mit dem Ende des Maastrichts erlöschen. Globigerinen existieren bereits zusammen mit Globotruncanen und zeigen keine auffällige Blüte nach deren Verschwinden, noch auch knapp vorher.

Es lässt sich schwer vorstellen₃ welcher Art ein im strengen Sinn des Wortes katastrophales Ereignis gewesen sein müsste^ das die Globotruncanen vernichtet^ die Globigerinen aber₃ die den gleichen Lebensraum bewohnen^ übrig lässt. Dies gilt sogar auf dem Niveau der Art₅ denn *Globigerina erettm*® überschreitet die Grenze Maastricht/Dan« und erlischt erst mit dem beginnenden Palaeozän»

Wieder neue Aspekte aber ergeben sich₅ wenn wir die Globotruncanen in ihrer Stammesentwicklung betrachten. Es handelt sich um eine Gruppe die während der Oberkreide in einer lebhaften Entwicklung steht_j was sie ja zu so guten Leitfossilien macht. Nun zeigt sich im oberen Maastricht deutlich_„ dass die Blüte dieser Gattung zu ende ist. Wir haben einerseits wieder ein Auftreten einkieliger Formen (*GL stuarti* Lapp,) und anderseits kompliziert gebaute grosse Formen (*GL leupoldi* Bolli und *GL contusa* Cushman,)« So etwas beobachtet man meist am Ende eines Entwicklungszyklus - ähnliches liegt ja auch bei den Ammoniten und Belemniten vor₅ wo knapp vor dem Aussterben einerseits komplizierte Formen erscheinen^ anderseits wieder plötzlich altertümliche Züge (pseudoceratitische Lobenlinien^ geradegetreckte Formen wie *Bacillites*).

Von diesem Gesichtspunkt aus lässt sich vielleicht die Frage des Aussterbens selbst weltweit verbreiteter Formen einigermaßen befriedigend lösen«

Wenn wir — im geologischen Sinn — irgend ein Ereignis als eine Katastrophe bezeichnen wollen, so ist wohl die pleistozäne Eiszeit ein gutes Beispiel, Ohne im Einzelnen die Erklärungsmöglichkeiten für eine Eiszeit zu diskutieren^ scheint es doch am wahrscheinlichsten dass sich die vielen Einzelfaktoren die für den Temperaturhaushalt der Erde verantwortlich sind im allgemenen« genseitig so ausgleichen dass nur in geringen Grenzen ein Auf und Ab möglich ist« Selten nur im Verlauf der Erdgeschichte scheint es zu einer Störung zu kommen₃ die ein gewisses Absinken bewirkt und damit eine Eiszeit (Zwischen permischer und pleistozäner Eiszeit liegen rund 200 Millionen Jahre)«

Selbst die Eiszeit aber mit ihren grossen Gletschermassen und Packeismassen in den Polarmeeren (Eisberge bis zu den Azoren) hat die planktonische Fauna nicht entscheidend verändert. War-

meliebende' Globorotalien und Globigerinarten wurden nicht vernichtet[^] sondern nur zeitweilig in niedrigere Breiten zurückgedrängt von wo sie aber beim Rückzug des Eises wieder nach Nord bzw« Süd vordrangen.

Hätte es an der Wende vom Mesozoikum zum Känozoikum etwas wie eine Eiszeit gegeben, so müssten wir diese geologisch feststellen können. Wir beobachten aber nichts dergleichen. Eine geringe Abkühlung ist natürlich immer denkbar und wäre geologisch nicht nachweisbar[^] sondern nur aus faunistischer Umstellung. Auch hier wäre es freilich schwierig, sich vorzustellen wie sie weltweit, also auch in der Äquatorialzone sich ausgewirkt haben sollte, zumal wir gesehen haben dass die heutige Tropenfauna die pleistozäne Eiszeit unbeeinträchtigt überlebt hat«

Was immer wir nun an Erklärungen heranziehen mögen—denken wir für den Augenblick sogar an Katastrophen (Meteorfälle, Supernovae) — es kann sich gerade auf das Weltmeer nicht so stark ausgewirkt haben wie auf das Land*. Es mag sein, dass die laramische Gebirgsbildung zu einer gewissen chemischen Umstellung geführt hat, vielleicht in Zusammenhang mit Vulkanismus. Doch auch hier würde gelten, dass es sich um Vorgänge handelte die zwar für Globotruncana verderblich waren, nicht aber für Globigenna*

Dies lässt sich aber eben daraus verstehen, dass erstere Gattung am Ende ihrer Entwicklung stand*. Sie hatte gewissermassen ihre biologische Energie erschöpft[^] sie war einseitig angepasst (ev. Algensymbiose) sodass sie für relativ geringfügige Änderungen ihres Milieus sehr empfindlich war. Damit wäre aber als wesentlicher Faktor herausgearbeitet[^] dass die Ursache des Erlöschens von Globotruncana biologisch-entwicklungsmässig bedingt ist und die Aussenbedingungen nur den Anlass gaben!

Hochentwickelte Formen sind oft einseitig spezialisiert und an ganz bestimmte Aussenbedingungen angepasst sodass eine relativ geringe Störung derselben sie vernichtet während andere Formen desselben Biotops überhaupt nicht davon betroffen werden!

Besonders gefährdet sind hochspezialisierte Formen nach einer Periode grosser Blüte in Zusammenhang mit günstigen Lebensbedingungen*. Unter solchen Umständen ist die sonst stetig wirksame Ausmerzung der Minusvarianten weitgehend weggefallen.

Daher erhalten sich Erbeigenschaften die unter günstigen Aussehbedingungen nur indifferent[^] unter ungünstigen jedoch schädlich sind« Bei mangelnder Ausmerzung haben sie sich aber bei der gesamten Population verbreitet[^] die nun einem Wechsel der Aussehbedingungen zum schlechteren mit ungünstigeren Erbanlagen gegenübersteht als vor der Blütezeit!

Was für die Foraminiferen gilt, gilt auch für die Vertebraten* Als ein besonders schönes Beispiel seien die Flugsaurier herausgegriffen. Von den verschiedenen Typen des Jura sind in der Oberkreide nur wenige artenarme Gattungen der kurzschwänzigen *Pterodactyloidea* übrig geblieben und zwar Riesenformen (*Pteranodon ingens* mit 8 m Flügelspannweite)« Sie sind ausserst spezialisiert und durch ihren Körperbau auf eine Lebensweise angewiesen die etwa der unserer heutigen Albatrosse gleichkommt« Die Tiere hatten keine starke Flugmuskulatur — dh.* sie waren Segelflieger die nur dort existieren konnten wo stete Windströmungen vorhanden waren — also über dem Meere₃ vermutlich die Passatzonen bevorzugend[^] wo sie die Luftströmungen in der Art eines Segelflugzeuges ausnutzten. Ihre Nahrung kann nur aus Fischen bestanden haben« Trotz ihrer Grosse waren sie an Land völlig wehrlos» Sie können nur auf für räuberische Landtiere unzugänglichen Inseln gebrütet haben» Moderne Beispiele haben gezeigt[^] dass es eine Katastrophe bedeutet wenn solche isolierte Inseln von irgendwelchen Landtieren erreicht werden - heute z. B. Ratten die besonders den Eiern und Jungtieren gefährlich werden Auch die heutigen Raubmöven werden ev. Eieren andere Vögel gefährlich. Wir kennen nun aus der Oberkreide in *Ichthyornis* bereits einen vermutlich mövenhaft lebenden Vogel der ein guter Flieger gewesen sein muss*

Pteranodon scheint nun trotz seiner Grosse Eier nur vom Ausmass eines Gänseeies gelegt zu haben. Es war also eine lange Brutzeit nötig₃ während der die Jungen (falls nicht überhaupt nur ein Ei gelegt wurde) sicher sehr gefährdet waren.» sobald die Insel nicht mehr völlig isoliert war«

Diese Beispiel wurde etwas ausführlicher gebracht um an ihm die Gefährdung einer spezialisierten Form aufzuzeigen[^] selbst wenn diese scheinbar keine unmittelbaren Feinde hat₅ soweit es die erwachsenen Tiere betrifft« Es ist aber auch oft überlegene

Nahrungskonkurrenz wie sie ja durch die Vögel erfolgte die zum Untergang altertümlicher Formen beiträgt.

Das Aussterben der grossen Flugsaurier in der überkreide ist also wohl sicher durch rein biologische Faktoren zu erklären und zwingt ebensowenig zur Annahme einer Katastrophe wie das der Globotruncanen,

Was nun vollends entscheidend gegen eine solche spricht ist der Umstand dass weder Aussterben noch Neuerscheinen von Formen ein momentaner Vorgang ist. Unter den Vertebraten z. B. sind die Ichthyosaurier in der Oberkreide kaum mehr vorhanden» Landsaurier umgekehrt scheinen noch bis ins Laramien zu gehen, also etwa das kontinentale Äquivalent des marinen Danien» Die mesozoischen Krokodile (*Mesosuchia*) haben noch Nachzügler im Eozän, Umgekehrt erscheinen die modernen Säugetiere[^] *Placentalia* und *Marsupialia* bereits in der Oberkreide« Ähnliches gilt auch für die Evertebraten. Nur lokal noch scheinen Ammoniten bis ins Maastricht hinaufzugehen, grösstenteils sterben sie schon vorher aus« Belemniten umgekehrt haben letzte Nachzügler im Eozän» Die *Octopoda* hingegen sind in der Oberkreide bereits vorhanden! *Nummulites* und *Discocyclina* sind bereits aus dem Danien bekannt *Globorotalia* hingegen erscheint erst mit dem Paläozän»

Das Erlöschen der mesozoischen[^] das Auftreten der tertiären Typen ist somit nicht ein plötzlicher, ein katastrophal anmutender Vorgang, Der gesamte Prozess der faunistischen Umstellung ist ein allmählicher und währt etwa von der mittleren Oberkreide bis in das Untereozän! Bisher wird die Obergrenze des Mesozoikums an die Grenze Danien-Paläozän gelegt« Von mikropaläontologischer Seite wird heute mit guten Gründen argumentiert[^] das Danien bereits zum Tertiär zu ziehen. Wo immer wir nun die Grenze legen: In jedem Fall wird sie einerseits von einigen Nachzüglern überlebt während andererseits moderne Typen bereits vorher erschienen sind« Das ist aber das übliche Schema einer biologischen Umstellung und es liegt somit kein Grund vor an der «ende Mesozoikum/Känozoikum einen katastrophalen Vorgang irgendwelcher Art anzunehmen[^] sowenig wir dies bei andern Fällen faunistischer Umstellung tun.

Wenn wir unsere Aufmerksamkeit nochmals besonders den landbewohnenden Dinosauriern zuwenden[^] so sei darauf hinge-

wiesen dass wir in • geologisch viel jüngerer Zeit ein -einigermaßen 76
vergleichbares biologisches Geschehen vor uns haben₅ das Ver-
schwinden zahlreicher "Typen von Grossäugern am Ende des
Pleistocaens* Das verblüffende daran ist dass es sich um Typen
handelt^ die sich noch recht lebenskräftig zeigten und die Eiszeit
selbst überlebten. So entwickelten Elefanten sowohl als Nashör-
ner bepelzte Polarformen (Mammut₃ Wollnashorn)« Besonders
auffallend ist das Aussterben vieler Formen in Amerika: Mam-
mut₇ Mastodon₅ Riesenfaultiere ₃ Kamele und Pferde. Diese For-
men lebten geologisch vor ganz kurzer Zeit sogar nach dem Ende
der Eiszeit und z. T. in grosser Zahl. Ja₅ das merkwürdigste
ist, dass die Pferde bei ihrer Wiedereinführung durch die Spanier
verwilderten und Praerien und Pampas als zusagenden Lebensraum
fanden» Wir kennen jedoch keinerlei Katastrophe^ die sich von
Kanada bis Patagonien ausgewirkt hätte! Wir sehen einen einzi-
gen biologischen Faktor und das ist das Erscheinen des Menschen
und seine intensive Ausbreitung am Ende der Eiszeit, Man meint
zwar_f dass der primitive Mensch selbst als Jäger nicht fähig ist
Tierarten auch bei starker Verfolgung auszurotten»

Dies mag zutreffen. Immerhin aber stellt das. Erscheinen des
Menschen einen sehr gewichtigen neuen biologischen Faktor dar«
Auch ohne direkte Ausrottung wird dadurch das biologische
Gleichgewicht gestört was für einseitig spezialisierte Tiere eine
Gefährdung bedeutet. Elefanten Nashörner und auch Pferde sind
aber solche Tiere. Es ist hier nicht der Platz₅ auszuführen in wie
hohem Ausmass alles Leben^ Fauna sowohl als Flora,, eines bes-
timmten Raumes auf einem höchst komplizierten System wechsel-
seitiger Abhängigkeit beruht. Eine an sich geringe Störung zwingt
sofort zu einer Umstellung und in geologisch gesehen kurzer Zeit
kommt es zu einem neuen Gleichgewichtszustand^ der jedoch oft
auf dem Wege über den Untergang nicht mehr anpassungsfähiger
Tierarten oder ganzer Gruppen erreicht wird» Die Anlässe selbst
mögen relativ unbedeutender Natur sein₅ sodass sie sich einer
geologischen Feststellung entziehen^ vor allem wenn das betreffende
Ereignis länger zurückliegt*

Es soll hier nicht diskutiert werden^ welcher Art die Aende-
rung der Umweltsbedingungen in der Oberkreide war₃ die zum
Faunenwandel führte» Es mag eine relativ geringe Klimaschwan-
kung, gewesen sein₅ tektonische Vorgänge, Aenderung des Ghemis ,

mus» Strahlungen vielleicht sogar nichts weiter als eine sich allmählich vollziehende Reaktion auf den vorhergegangenen Wandel der Flora« Sicher erscheint nur dass es nichts von' katastrophaler Natur war«, soweit es die Gesamtfauuna der Erde betraf« Lokale Katastrophen mögen sich natürlich abgespielt haben—etwa die Vernichtung von Planktonorganismen durch eine kalte Strömung, die Ausrottung von Flugechsen auf einer Insel die von eierfressenden Säugetieren erreicht wurde.

L I T E R A T U R

- ABEL, O* : Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit, Jena 1927,
 BQLLI₃ BL,j Zur Stratigraphie der oberen Kreide in den höheren helvetischen Decken. *Eclog. Geol. Heb. Bd. 37*, 1944.
 BOLLI₃ BL : The Genus Globotruncana in Trinidad» *Journ. of Palaeont. Vol 25*, 1951, /
 BUBNOFFj 3* V» : Grosszyklen und Evolution. *Geol Rundschau 45/1* Stuttgart 1956»
 GROSS, W, : Ueber die «Watsonsche Regel»« *Palaeont. Z^{tschr}* Bd* 30? ^ö» J/2* Stuttgart 1956.
 HAMILTON, E₈ L, : Upper Cret« Tert* and Recent planctonic Foraminifera from Mid-Pacific flat-topped Seamounts* *Journ. of Palaeont. Vol. 27*, 1953«
 LAUBENFELS, De M, W, : Dinosaur Extinction: One more hypothesis. *Journ. of Palaeont. Voh 30, No. 1. Jan. 1956.*
 MOORE R. C, » LALICKER, C* G, » FISCHER, A. G. : Invertebrate Fossils. *McGraw Hill Book Co. New York*, 1952,
 OBERHAUSER, R₉ : Micropalaeontologische Sofortbestimmungen in der alpinen Oberkreide durch Lupenarbeit im Gelände. *Mikrofaunen aus dem alpinen Raum -70*. Hannover,, Juni 1953.
 REISS, Z. : Micropalaeontology and the Cret.»Tert. Boundary in Israel, *Bull, of the Res. Council of Israel, Sect. B, Vol 5h, 1 Sept. 1955.*
 ROMER, A* S« : Vertebrate Palaeontogy, 6th Impr* *University of Chicago Press*, Chicago 1955.
 SCHINDEWOLF₅ H. : Ueber die Faunenwende vom Palaeozoikum z, Mesozoikum. *Z^{tschr}« dtsh. geol Ges. 105*, Hannover, 1954»
 SCHINDEWOLF, H, : Tektonische Triebkräfte der Lebensentwicklung, *Geolog, Rundschau, Bd. 45, Heft 1*, Stuttgart, 1956.
 WEISS L. : Planctonic index Foraminifera of NW Peru, *Micropalaeontology, Vol 1, 4 Oct. 1955.*