

Die kambrische Explosion der Lebewesen

2. Ursachenforschung

Die Fossilüberlieferung zeigt im Unterkambrium ein plötzliches Erscheinen verschiedenster Tierstämme. Wie kann dieses fast schlagartige Auftreten evolutionstheoretisch erklärt werden? Diskutiert werden genetische Neuerschaltungen und geologische oder ökologische Auslöser, aber auch die Unvollständigkeit des Fossilberichts vom Kambrium und Präkambrium.

Reinhard Junker

Einleitung

Im ersten Teil des Artikels über die kambrische Explosion der Tierstämme wurde der paläontologische Befund vorgestellt. Die Fossilüberlieferung zeigt im Unterkambrium ein plötzliches erstmaliges Erscheinen zahlreicher Tierstämme in großer Verschiedenartigkeit und Vielfalt und auch in weiter geographischer Verbreitung. Dieser Befund ist evolutionstheoretisch unerwartet und wurde durch neuere Funde eher noch verstärkt. Es stellt sich evolutionstheoretisch die Frage nach den Triebfedern und den Mechanismen der Entstehung der Vielfalt der kambrischen Tierwelt.

Musste überhaupt neue genetische Information entstehen?

Das Erscheinen einer sehr verschiedenartigen Tierwelt im Kambrium beinhaltet die Entstehung zahlreicher neuer Organe. Dies wiederum erfordert unter anderem auch ein entsprechendes Ausmaß an genetischer Innovation und entsprechend neuer Proteine. Grundsätzlich sind zwei Wege der Entstehung neuer „Proteinfolds“ (Faltungsstrukturen) als kleinster selektierbarer Einheiten struktureller Neuheiten möglich: Von einem funktionalen Gen (bzw. Protein) zu einem neuen funktionalen Gen oder ausgehend von einem funktionslosen DNA-Abschnitt zu einem funktionalen Gen. Inwieweit diese Wege gangbar sind, ist Gegenstand aktueller Forschung

– Ausgang offen (vgl. CARVUNIS et al. 2012). Im ersten Fall muss der vorübergehende Verlust von Funktionalität, dem Selektion entgegensteuern würde, verkraftet werden, während im zweiten Fall Selektion nur dann wirken kann, wenn irgendeine Minimalfunktion vorliegt. Dahinter steht das Problem, dass nach empirischen Studien unter den möglichen Aminosäurekombinationen von Proteinen nur ein winziger Bruchteil ein funktionales Protein ermöglicht; SCHERER & KEIM (2013, 122) geben die Zahl 10^{-44} an, wenn ein Protein nur irgendeine beliebige Funktion erfüllen soll. LEISOLA (2014) kommt zum Schluss, dass die Entstehung einer gänzlich neuen Funktion durch ungerichtete natürliche Evolution bislang nicht nachgewiesen ist.

Die Entstehung neuer Tierstämme erfordert aber weit mehr als einzelne neue Gene. Darüber hinaus stellt sich nämlich die schwierige Frage, woher *Regulationsgene* und die hierarchisch aufgebauten Gen-Regulationsnetzwerke (GRN*) kommen. Diese werden für die korrekte Ausbildung verschiedenster Organe (insbesondere ihrer frühen Stadien) benötigt und sind sehr empfindlich gegen Mutationen. Änderungen der GRN führen zum Zusammenbruch des betreffenden Organs und zu schweren Missbildungen. Wie können sie also Schritt für Schritt evolutiv aufgebaut worden sein, wenn schon kleine Änderungen zum Ausfall führen? Und wie konnten sie anschließend so stark geändert worden sein, dass sie zur genetischen Grundlage für neue Bauplanelemente wurden? Mutationen, die die frühe Embryogenese (und damit die

Regulationsgene und -netzwerke) betreffen, könnten zwar größere Auswirkungen haben, weil sie frühe Weichenstellungen betreffen, erwiesen sich im Experiment aber durchweg als destruktiv. Auf der anderen Seite sind *geringe* Änderungen zwar selektierbar, ermöglichen aber nicht die Entstehung neuer Baupläne – ein Umstand, den der Genetiker John F. McDONALD (1983, 92f.) als „Großes Darwin'sches Paradoxon“ bezeichnet hat. Dieses Paradoxon spricht ebenfalls gegen eine evolutive Entstehung der Vielfalt der kambrischen Formen.

Wird ein Teil eines Entwicklungs-GRN unterbrochen, hat dies immer katastrophale Folgen, weshalb ihre Flexibilität minimal ist.

MARSHALL (2013) bestreitet, dass der Ursprung neuer Baupläne enorme Mengen neuer genetischer Information und viele neue Proteinfolds erfordere. Neue Tierstämme beruhten nicht auf dem Besitz bzw. dem Erwerb neuer Gene, sondern auf *Neuverschaltungen vorhandener Gene* in den GRN. Auch ERWIN & VALENTINE (2013, 264) und SPERLING et al. (2013, 13450) sehen in den kombinatorischen Möglichkeiten der Regulations-Netzwerke eine Quelle für evolutionäre Neuheiten. Doch diese Idee ist reine Spekulation und darüber hinaus stehen ihr experimentelle Befunde entgegen. Denn wie bereits erwähnt, sind schon kleinste Änderungen der Kernbereiche der GRN nachteilig und oft tödlich. Der Entwicklungsbiologe Eric DAVIDSON schreibt: „Es gibt *immer* eine beobachtbare Auswirkung, wenn ein Teil eines Entwicklungs-GRN unterbrochen wird. Da die Folgen *immer* katastrophal schlecht sind, ist ihre Flexibilität minimal, und da alle Teile miteinander verbunden sind, hat das ganze Netzwerk daran Anteil, dass es nur einen Weg gibt, wie die Sache funktioniert“ (DAVIDSON 2011, 40; Hervorhebungen nicht im Original).

Entwicklungs-GRN sind Kontrollsysteme, die mindestens drei Aufgaben gleichzeitig bewältigen müssen: Überwachung, Vergleich mit Sollwerten und bei Bedarf Korrektur. Wenn MARSHALL (2013) annimmt, dass zur Zeit der kambrischen Explosion die GRN labiler als heute oder daher eher veränderbar waren, hat er die Empirie gegen sich. Nach allem, was wir über GRN wissen, würde eine Labilität zu fehlerhaften Reaktionen führen; wie solche labilen GRN aussehen könnten, wurde daher aus gutem Grund vermutlich noch nie konkret vorgeschlagen. Dazu kommt, dass die Annahme, Änderungen der GRN könnten konstruktive *morphologische Innovationen* nach sich ziehen, reine Spekulation ist. Experimentelle Belege fehlen. Angesichts der Tatsache, dass die GRN nach

Kompakt

Im unteren Teil des Kambriums* erscheint in einem geologisch kurzen Zeitraum erstmals eine große fossile Vielfalt unterschiedlichster Tierbaupläne. Worauf diese „kambrische Explosion“ des Lebens zurückzuführen ist, konnte im Rahmen evolutionärer Modelle bisher nicht geklärt werden.

Häufig werden zahlreiche Neuverschaltungen von Genen als Ursache angenommen, doch ist experimentell nicht gezeigt, dass auf diese Weise neue Bauplanelemente entstehen können; vielmehr führen Änderungen in Kernbereichen von Gen-Regulations-Netzwerken zu schweren Schädigungen.

Aufgrund von Genvergleichen heute lebender Formen verschiedener Tierstämme wird evolutionstheoretisch allgemein ein genetisch komplexer Vorfahre angenommen. Wie dieser hypothetische Organismus entstanden ist, ist unbekannt. Unklar ist auch, wofür er die vielen Gene primär benötigte, die bei den später auftauchenden kambrischen Tierstämmen für die Ausbildung von neuen Organen genutzt werden.

Die Auffassung, der Fossilbericht des Kambriums und Präkambriums könnte sehr unvollständig sein (Artefakt-Hypothese), ist angesichts zahlreicher für Fossilisierung geeigneter Sedimentgesteine* sowie aufgrund des Vorkommens von sehr kleinen Fossilien und von fossilisierten Weichteilen unplausibel. Molekulare Daten (Gensequenzvergleiche von Tieren aus verschiedenen heutigen Tierstämmen) lassen zwar den Schluss auf eine mehr oder weniger tief präkambrische Entstehung der Tierstämme zu (die dann erst im Kambrium fossil in Erscheinung treten). Daraus resultiert jedoch keine Erklärung für die Entstehung der kambrischen Formen, sondern die Befunde dokumentieren eine Diskrepanz zwischen morphologisch-paläontologischen und molekularen Daten.

Auch ökologische und geologische Veränderungen werden als Auslöser der kambrischen Explosion in Betracht gezogen. Diese liefern lediglich ein Spektrum der zu berücksichtigenden Begleitumstände, können aber nicht als Ursachen gelten. So ermöglichen weder ein freier Raum, abiotische Faktoren wie Klimaänderungen oder ein hypothetisches Räuber-Beute-Wettrüsten *an sich* eine Evolution der Baupläne, sondern könnten allenfalls als Triebfedern dafür gewertet werden. Alle Vorschläge für ökologische und / oder geologische Auslöser sind umstritten.

allem, was wir wissen, kaum veränderbar sind, gibt es auch keinen Grund zur Annahme, dass sie durch einen natürlichen Evolutionsprozess aus sehr viel einfacheren Vorstufen *aufgebaut* werden konnten.

Selbst wenn man MARSHALLS Hypothese von der Labilität der GRN zur Zeit des Kambriums gelten lassen würde, würde auch die funktionale *Neuverschaltung* vorhandener Gene neue Information benötigen – angesichts der vielfältigen Baupläne in einem enormen Ausmaß. Die Neuverschaltung müsste mit nachgeschalteten Genen harmonieren. Eine Neuverschaltung innerhalb der GRN alleine würde zudem noch keine neuen Strukturen ermöglichen, denn dafür würde genetische Information für viele spezialisierte Proteine benötigt, z.B. für die Bildung der extra-

Glossar

Genduplikation: Gen-Verdopplung.

GRN: Gen-Regulations-Netzwerk.

homolog: bauplangleich, als „abstam-mungsbedingt ähnlich“ interpretiert.

Hox-Gene: Familie von Regulationsgenen, die bei der Gliederung des Embryos entlang der Körperlängsachse maßgeblich beteiligt sind.

Kambrium: Erdgeschichtliche Periode, in der in großer Zahl und Verschiedenartigkeit zahlreiche Tierbaupläne erstmals

fossil überliefert sind.

Sediment(gestein): Durch Ablagerung entstandene Schichten bzw. geschichtetes Gestein.

Signalübertragung: Auf Signalübertragungswegen werden in den Zellen zum Beispiel äußere Reize nach ihrer Umwandlung ins Zellinnere mittels Enzymen und Botenstoffen weitergeleitet. Über diese Signalkette wird der zelluläre Effekt erreicht.

Genetische Studien weisen auf einen komplexen Vorfahren hin

Unter der evolutionstheoretischen Voraussetzung eines gemeinsamen Ursprungs aller Tierstämme resultiert aus zahlreichen vergleichenden genetischen Studien an heutigen Arten, dass der zu postulierende gemeinsame Vorfahr genetisch überraschend komplex gewesen sein muss (vgl. z. B. OHNO 1996). Heute ist nachgewiesen, dass auch bei entfernt verwandten Tiergruppen und über die verschiedensten Tierbaupläne hinweg oft dieselben Regulationsgene bei den einzelnen Organsystemen genutzt werden. Beispielsweise spielt dasselbe Regulationsgen *dll* eine zentrale Rolle bei der Bildung der Beine von Wirbeltieren und von Gliederfüßern, den Röhrenfüßchen der Stachelhäuter, den Ampullae und Siphons der Manteltiere, den Parapodien der Ringelwürmer und den Lobopodien der Onychophoren (TABIN et al. 1999) (Abb. 1). Das Masterkontrollgen *Pax6* bzw. *eyeless* kann sogar zwischen Maus und Fruchtfliege ausgetauscht werden, ohne dass es seine Wirkung verliert. Ähnliche Regulationsgene bei nichtverwandten Tiergruppen werden auch bei der Bildung von Herzen (CARROLL 2005a, 70), des Kopfes (GILBERT 2003, 754), der Körperachse und der Achse der Extremitäten (SHUBIN & MARSHALL 2000, 327) oder bei der segmentalen Wiederholung von Strukturen (WILLMER 2003, 39) aktiviert.

Diese erstaunliche Ähnlichkeit gilt nicht nur für einzelne Gene, sondern sogar für ganze Signalübertragungswege*. So sind z. B. der Notch-Signalweg (SHUBIN & MARSHALL 2000, 327) oder die Wnt-Genfamilie (notwendig bei der Signaltransduktion in der frühen Embryonalentwicklung; KUSSEROW et al. 2005) weit verbreitet und gelten daher als früh etabliert.

Evolutionstheoretisch muss angenommen werden, dass der hypothetische gemeinsame Vorfahr alle homologen* genetischen Elemente besaß, die aber z. T. ursprünglich im Organismus andere Funktionen hatten als heute (ARTHUR 2002, 761). Diese Überlegungen laufen darauf hinaus, dass ein (unerwartet) komplexer Vorläufer der Tierstämme angenommen werden muss (CARROLL 2005a, 144; ADOUTTE et al. 2000, 4456; NEWMAN 2010; MARSHALL & VALENTINE 2010; ERWIN & VALENTINE 2013, 336). Wie dieser evolutiv entstanden sein könnte, ist völlig unklar; das Problem der Entstehung wird in die fernere Vergangenheit verschoben. Als Alternative könnte eine konvergente (unabhängige) Evolution von gleichen Regulationsgenen in Betracht gezogen werden, doch das gilt als noch unwahrscheinlicher (s. z. B. GILBERT 2003, 753) und wird faktisch ausgeschlossen. Nach der kambrischen Evolution gab es dann – in evolutionstheoretischer Perspektive – keinen nennenswerten Zuwachs im „genetischen Baukasten“ mehr (NEWMAN 2010, 284). ERWIN et al. (2011, 1094) fassen diese Befunde zusammen: „Daher war der letzte gemeinsame Vorfahr der Vielzeller und besonders der Eumetazoa (Gewebetiere) ein genetisch komplexes Tier, das alle Familien proteincodierender Gene besaß, die während der Entwicklung benötigt werden, bis auf das potentielle Fehlen des Hox-Gen-Komplexes, welcher benötigt wird, um die Vielfalt der morphologischen Strukturen auszubilden, welche in den Kronengruppen vorkommen.“

Wie aber sind die betreffenden Gene entstanden, bevor die Vielzeller evolvierten? Und warum sind sie entstanden, bevor sie in der Weise benötigt wurden, wie sie in den Vielzellern eingesetzt werden? Hier wird argumentiert, dass sie in den Vorfahren der kambrischen Tierwelt andere Aufgaben erfüllten und später für neue Aufgaben rekrutiert bzw. mehrfach verwendet wurden (siehe Abschnitt „Musste überhaupt neue genetische Information entstehen?“).

zellulären Matrix oder für Skelettelemente, für Regulation der Entwicklung, für spezialisierte Gewebe, für Instandhaltung der Gewebe und Organe, für die Bestandteile der Sinnesorgane und die Auswertung der durch sie aufgenommenen Umweltinformation, für die Produktion der Geschlechtszellen und vieles mehr. Dass alleine Neuerschaltungen vorhandener Gene das ermöglichen sollen, ist empirisch ohne Grundlage.

Erklärungen oder Beschreibungen?

Die Argumentation mit Neuerschaltungen vorhandener Gene beruht auf einer Argumentation,

in der Evolution *vorausgesetzt* wird. Nur dann kann aus Unterschieden zwischen Tierstämmen und aus der Art dieser Unterschiede ein möglicher „Mechanismus“ erschlossen werden. Diese Vorgehensweise, aus der Art der Unterschiede zwischen verschiedenen Organismen auf den Modus der Evolution zu schließen, mag üblich und selbstverständlich sein; logisch ist sie nicht. Denn Unterschiede können keinen Mechanismus begründen. *Beschreibungen des Istzustands ermöglichen keine Erklärungen des Werdegangs*. Sie können lediglich als Indizien für ein vorgegebenes Ursprungsmodell fungieren. Hier von Mechanismen oder Erklärungen zu sprechen, ohne die (unbewiesene) Voraussetzung dafür zu nennen, ist irreführend. Dass und wie genetische Änderungen die kambrische Explosion ausgelöst haben, bleibt ohne entsprechende experimentelle Belege spekulativ.

Es wurde auch die Idee geäußert, dass die Hox-Gene eine besondere kausale Rolle bei der kambrischen Explosion gespielt haben (MARSHALL 2003; 2006, 366). Dem widersprechen VALENTINE et al. (1999, 851) und CABEJ (2013, 269): Es gebe keine Korrelation zwischen Hox-Genen und der morphologischen Entwicklung der kambrischen Tierwelt (vgl. FINNERTY et al. 1996; ERWIN et al. 1997, 135; KNOLL & CARROLL 1999, 2134). Hox-Gene sind bei Rippenquallen nachgewiesen, die bereits vor der kambrischen Explosion existiert haben (RYAN et al. 2007). Auch Genduplikationen lieferten keine überzeugende Begründung für die kambrische Explosion: „Im Gegenteil zeigen die Befunde, dass das Kambrium in die ‚stillen Perioden‘ der Genduplikationen fällt“ (CABEJ 2013, 269).

Dass und wie genetische Änderungen die kambrische Explosion ausgelöst haben, bleibt ohne entsprechende experimentelle Belege spekulativ.

CARROLL (2005b, 1162) schreibt zur Rolle von Genduplikationen, dass die Daten zwar einen Beitrag von Genduplikationen zur Evolution der Körperformen nahelegen, diese sich aber zu selten ereigneten, als dass sie als Ursache für die weitere Evolution gelten könnten. Für CARROLL (2005b) sind daher Änderungen in Regulationsgenen entscheidend (s. o.). CABEJ (2013, 269) dagegen sieht eher in der Zentralisierung des Nervensystems mit der Ausbildung eines voll entwickelten integrierten Kontrollsystems die treibende Kraft hinter der kambrischen Explosion. Doch auch hier kann nur eine Begleiterscheinung konstatiert werden; die Herkunft der Kontrollsysteme liegt im Dunkeln (vgl. JUNKER 2014).

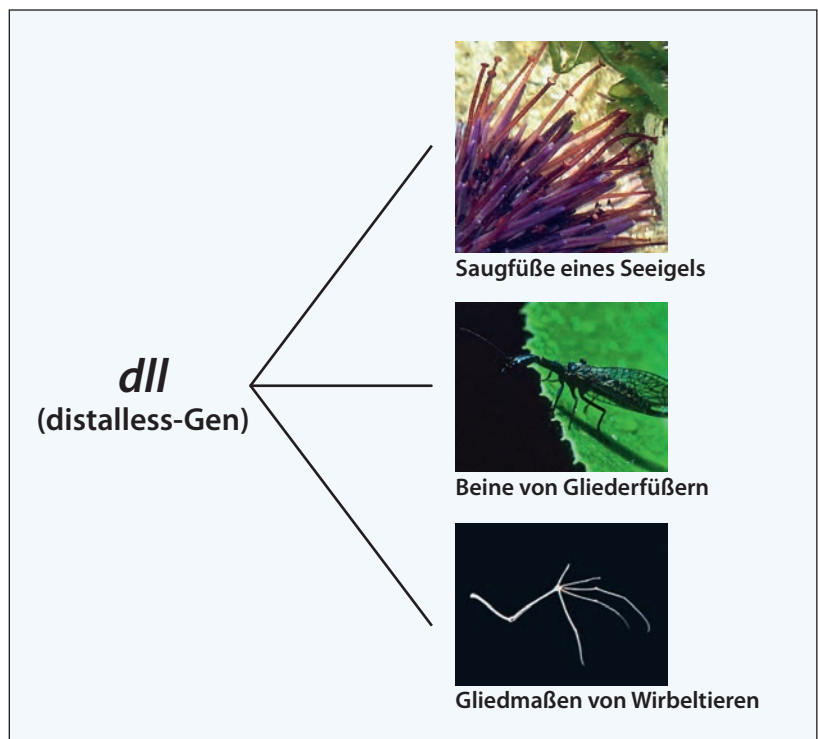
Unvollständigkeit des Fossilberichts? Die Artefakt-Hypothese

Nach der Artefakt-Hypothese ist die Explosion gar nicht „echt“. Vielmehr hätten sich die Tierstämme in einem für die Evolution sonst normalen Tempo gleichsam im Verborgenen entwickelt, seien aber größtenteils erst im Kambrium in fossiler Form in Erscheinung getreten. Die Rede ist also von der Unvollständigkeit des Fossilberichts, was bereits Charles DARWIN als mögliche Lösung des Rätsels der kambrischen Explosion ins Spiel brachte (DARWIN 1859, 365–369).

Doch die Gründe, die für das fossile Fehlen von bereits existierenden Formen vorgebracht werden, sind nicht stichhaltig. Denn es sind Weichteilerhaltungen und auch sehr kleine Organismen fossil bekannt, so dass Vorläufer fossilisierbar gewesen wären. Aus dem Präkambrium sind zahlreiche Vielzellerfossilien bekannt, aber kaum solche, die als Vorfahren der kambrischen Tierwelt geeignet sein könnten.

Hatten die Vorläufer noch keine fossilisierbaren Hartteile? Diese Vermutung äußert BRASIER (1998). Es handelt sich dabei um eine ad hoc-Hypothese, für die es keine Anhaltspunkte gibt. Auch in diesem Szenario könnte man in seltenen Fällen Fossilisation erwarten, zumal fossile Weichteilerhaltung unter besonderen Bedingungen grundsätzlich möglich ist, wie z.B. die präkambrische Ediacara-Fauna zeigt. Präkambrische Gesteinsschichten bestehen aus vielen Arten von Sedimenten*, in denen Organismenreste detailliert erhalten bleiben können (MEYER et al. 2001, 17). BROOKE (1999, 211) stellt fest, dass es präkambrische Sedimente gibt, in denen Tiere hätten fossilisiert werden können, und erwähnt gelegentlich auftretende Spurenfossilien. Weiter stellt sich die Frage, wie die Hartteile plötzlich entstehen konnten, und zwar vielfach unabhängig voneinander. VALENTINE (2004, 463) weist in diesem Zusammenhang auch darauf hin, dass in kleinerem Maßstab auch *nach dem Erwerb von Hartteilen* regelmäßig ein explosives Auftreten von niederrangigeren Taxa und das Fehlen von Bindegliedern zu beobachten sei. Hier scheidet das Fehlen von Hartteilen als Erklärung für das Fehlen einer Fossildokumentation definitiv aus; diese Erklärung ist auch für die kambrische Explosion unglaublich.

Das Postulat, vorkambrische Organismen hätten nur Weichteile gehabt, ist zudem aus anatomischen Gründen unplausibel. Viele Stämme wie z.B. die Armfüßer (Brachiopoda) konnten nicht zuerst Weichteile evolvieren und erst später die Hartteile, weil ihr Überleben größtenteils von der Schutzwirkung der Hartteile abhängt. Beides müsste zusammen evolvieren.



Verschaffen molekulare Daten Zeit für die Bildung der kambrischen Baupläne?

Neben den Fossilien bieten Daten der vergleichenden Biologie unter evolutionstheoretischen Prämissen einen völlig unabhängigen Zugang zur Frage nach der Entstehungszeit der Tierstämme (d.h. der Zeitpunkte der Aufspaltung der evolutionstheoretisch postulierten gemeinsamen Vorläufer). Es wird evolutionstheoretisch argumentiert, dass je länger zwei Arten auf getrennten Wegen evolviert sind, desto größere Unterschiede in den Sequenzen von Proteinen (Abfolgen der Aminosäuren) bzw. der DNA zu erwarten sind. Kann aus paläontologischen und geologischen Daten der Zeitpunkt der Trennung zweier Linien abgeschätzt werden, so ergibt sich unter geeigneten Umständen aus den Sequenzunterschieden eine „Ganggeschwindigkeit“ der „molekularen Uhr“ für das betreffende Protein bzw. Gen. Die so bestimmte molekulare Uhr kann dann eingesetzt werden, um den ungefähren Trennungzeitpunkt anderer Arten anzugeben, für die es keine fossile Dokumentation gibt. Voraussetzung für eine brauchbare molekulare Uhr ist allerdings, dass Aminosäure- bzw. Nukleotidaustausche über längere Zeiträume hinweg in konstanten Raten erfolgen, was häufig nicht der Fall ist (AYALA 1999; vgl. JUNKER 2001).

Verschiedene Studien mit Hilfe molekularer Uhren erbrachten in den letzten knapp 20 Jahren sehr unterschiedliche Ergebnisse (Abb. 2). Nach Daten von WRAY et al. (1996) unter Zugrundelegung von sieben Uhren muss die Aufspaltung der Tierstämme tief ins Präkambrium verlegt wer-

Abb. 1 Das Regulationsgen *dll* (*distalless*) bzw. das homologe Gen *dlx* codiert für ein Steuerprotein der Transkription (mit einem besonderen Abschnitt, der Homeodomäne, welche an der DNA andockt), das während der Embryonalentwicklung verschiedenster Tierstämme (drei davon sind abgebildet) exprimiert wird, in z. T. sehr verschiedenen, nicht homologen Strukturen. (Erläuterungen im Text; Fotos: von oben nach unten: GNU-Lizenz für freie Dokumentation, R. JUNKER, Westfälisches Museum für Naturkunde Münster)

den, teilweise bis auf ca. 1,6 Milliarden Jahre (das wären über 1 Milliarde Jahre vor der Kambrium-Grenze). Dabei ergeben sich je nach zugrunde gelegtem Gen bzw. Protein sehr verschiedene Zeiten (Tab. 1; vgl. CONWAY MORRIS 1997). Neuere Studien haben das Blatt in Richtung sehr viel späterer Divergenzzeiten gewendet. Mittlerweile scheint sich ein Konsens von ca. 700 Millionen Jahren für den letzten gemeinsamen Vorfahren der Bilateria („Zweiseitentiere“) und von ca. 800 Millionen Jahren für alle Metazoen (vielzellige Tiere) herauszukristallisieren (ERWIN et al. 2011). Es verbleibt damit eine zeitliche Lücke von ca. 150–170 Millionen Jahren vom theoretisch ermittelten Ursprung der Bilateria und der (eigentlichen) kambrischen Explosion. Das sei Zeit genug für die evolutive Entwicklung der Baupläne, wird manchmal argumentiert, und man müsse daher keine explosive Entstehung der kambrischen Tierwelt annehmen. Doch angesichts der Tatsache, dass trotz guter Fossilisationsbedingungen im jüngsten Präkambrium kaum halbwegs passende Vorläufer gefunden

wurden, ergibt sich aus dieser Konstellation eher ein Problem für evolutionäre Deutungen: Die evolutionäre Deutung der molekularen Ähnlichkeiten passt nicht ohne weiteres mit den fossilen Zeugnissen zusammen.

Zudem beruht die Argumentation, die molekularen Daten sprächen für einen größeren Entstehungszeitraum der kambrischen Tierwelt auf der Voraussetzung, dass die molekularen Unterschiede evolutionär entstanden sind.

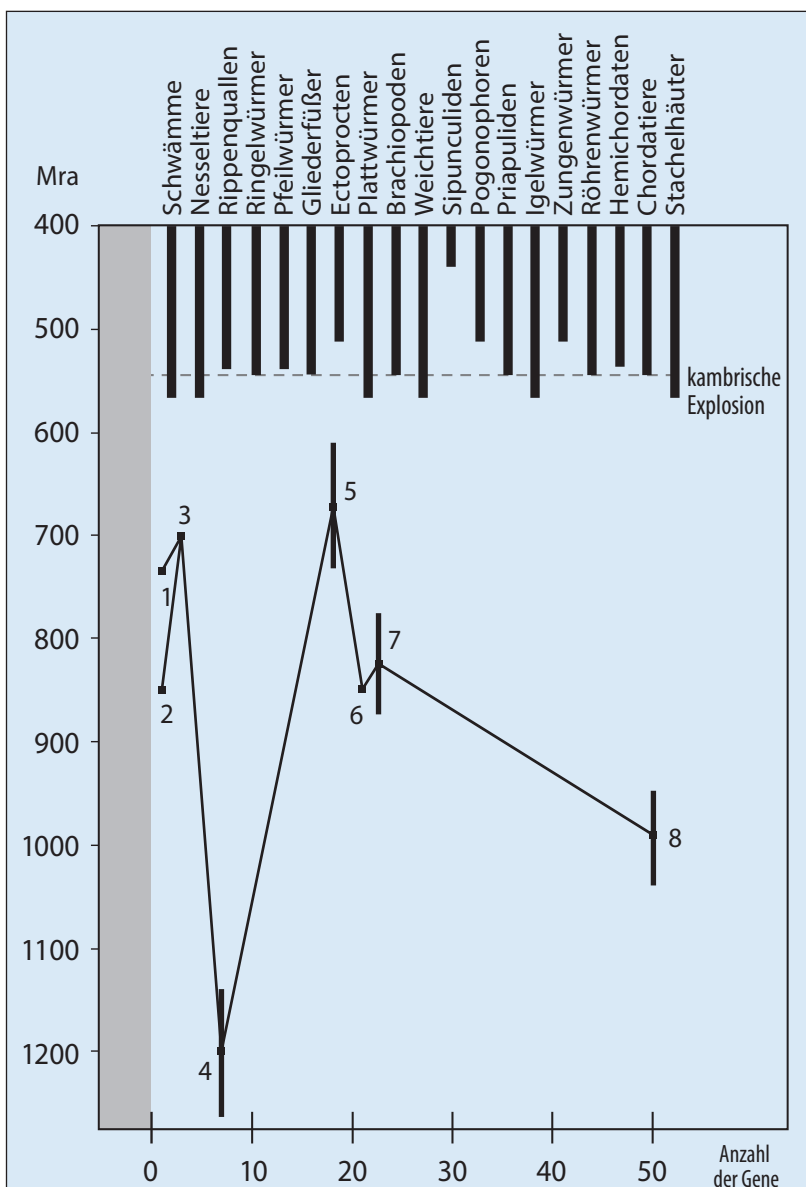
Ökologische und andere Auslöser

Angesichts der Datenlage akzeptieren viele Biologen, dass es im Verlauf des Kambriums eine mehr oder weniger heftige „Explosion“ der Tierstämme gegeben hat, so dass sich die Frage nach möglichen Ursachen oder Auslösern für eine stark beschleunigte Evolution stellt. Die Idee eines genetischen Auslösers wurde bereits diskutiert. Nachfolgend werden ökologische und geologische Auslöser sowie weitere Vorschläge kurz vorgestellt (vgl. VALENTINE 2002, 300ff.).

Waren die Vorläuferformen sehr klein?

Eine Variante der bereits erwähnten Artefakt-Hypothese ist die Mutmaßung, dass die Vorläuferformen sehr klein, vielleicht sogar mikroskopisch klein waren und daher unentdeckt blieben (CONWAY MORRIS 1997, FORTEY et al. 1996, 26). Was aber führte dann zu ihrer Größenzunahme? BROOKE (1999, 121) referiert dazu die Vermutung einiger Wissenschaftler, dass größere chemische Veränderungen in den Ozeanen und die stark erhöhte Sauerstoffkonzentration in der Erdatmosphäre den Tieren ermöglicht hätte, Hartteile zu bilden (vgl. MARSHALL 2006, 364, der aber auf Kritiker dieser Auffassung hinweist: Die Ediacara-Formen seien teilweise so groß gewesen, dass kein Sauerstoffmangel angenommen werden könne). Die Gewebe konnten an Größe zunehmen, weil der Sauerstoff besser in die Organe diffundieren konnte. Die Kette von Ursache und Wirkung sei jedoch bei weitem nicht geklärt. Hier werden allenfalls notwendige Voraussetzungen genannt, jedoch keine Erklärungen gegeben. Außerdem könnten solche Miniaturorganismen angesichts unzähliger Mikrofossilfunde fossil durchaus entdeckt werden. Immerhin sind über 400 Fundstellen im Präkambrium bekannt, die so zarte Geschöpfe wie Mikrofossilien (einzelne Organismen), Algen u.a. bergen (SCHOPF 1994). Die Ansicht, wonach die evolutionär zu fordernden Vorläufer aufgrund der Zartheit ihres Baus oder aufgrund schlechter Fossilisationsbedingungen nicht gefunden worden seien, kann daher nicht überzeugen.

Abb. 2 Divergenzzeiten für die Trennung von Protostomiern (Gliederfüßern u. a.) und Deuterostomiern (Chordatiere u. a.) nach unterschiedlichen Studien. Die Zahlen stehen für verschiedene Studien. Mra: Millionen radiometrische Jahre. (Nach WANG et al. 1999)



	Divergenzzeit (Millionen Jahre) nach Daten von:						
	ATPase 6	Cyto- chrom	Cyto- chrom- oxidase I	Cyto- chrom- oxidase II	ß- Hämo- globin	NADH 1	18S rRNA
Stachelhäuter-Chordaten	786	883	1160	608	1312	971	1288
Gliederfüßer-Chordaten	887	953	1272	803	1506	1338	1453
Ringelwürmer-Chordaten	1059	1078	1465	773	1621	1221	1214
Weichtiere-Chordaten	1045	–	1333	788	1511	1492	1183
Kieferlose-Kiefermäuler	462	895	511	487	–	638	–

Tab. 1 Divergenzzeiten für Aufspaltungen einiger Tierstämme. (Nach WRAY et al. 1996)

Theorie vom „freien Raum“

Nach dieser Theorie konnten die vielen Baupläne sich deshalb so schnell entwickeln, weil viele unbesetzte ökologische Nischen vorhanden waren. Nach verbreiteter Auffassung gab es jedoch auch sonst in der Erdgeschichte Phasen mit vielen freien ökologischen Nischen, ohne dass neue Grundbaupläne entstanden wären. Zudem kann ein ökologisch freier Raum an sich nicht ursächlich dafür sein, dass neue Baupläne entstehen.

Abiotische und biotische Auslöser

Gegen Ende des Präkambriums soll es mehrere starke Vereisungen der Erde gegeben haben; man spricht von einer „Schneeball-Erde“ (vgl. STEPHAN 2004). Deren Ende wird manchmal im Zusammenhang mit der Entstehung der Vielzeller und damit letztlich auch der kambrischen Explosion gesehen. Doch ein zeitlicher Zusammenhang ist fraglich, erst recht aber ein ursächlicher (MARSHALL 2006, 364f.): Es ist nicht ersichtlich, wie eine größere Umweltkatastrophe zu grundlegend neuen Komplexitätsstufen des Lebens geführt haben sollte. Dieser Einwand gilt auch für andere diskutierte Auslöser wie z.B. eine Anomalie der Kohlenstoffisotope an der Grenze zwischen Präkambrium und Kambrium (MARSHALL 2006, 365) oder die Zunahme des Sauerstoffgehalts in der Atmosphäre (BUDD 2008).

Kann eine Umweltkatastrophe ursächlich für grundlegend neue Komplexitätsstufen des Lebens sein?

SPELTING et al. (2013) diskutieren als mögliche Auslöser für die kambrische Explosion ein Räuber-Beute-Wettrüsten; damit könnte das evolutionäre Muster erklärt werden, allerdings nicht das Timing des Auftretens der Tiergruppen. YOUNG (2013) meint, dass ungewöhnliche Umweltänderungen eine Schlüsselrolle bei der Entstehung komplexer Lebensformen gespielt hätten (vgl. auch MARSHALL 2006, 369f.).

Aber alle diese Faktoren können nur als Bedingungen oder Koinzidenzen gewertet werden (vgl. auch SMITH & HARPER 2013); sie begründen in keiner Weise einen Mechanismus und ermöglichen somit keine Erklärung (vgl. SPELTING et al. 2013, 13446; CONWAY MORRIS 2003, 24). Das gilt auch für geologische Veränderungen (vgl. z.B. PETERS & GAINES 2012). Für deren *kausale Verknüpfung* mit dem Auftreten evolutionärer Innovationen gibt es keine Anhaltspunkte. Dass Veränderungen von Lebensbedingungen eine Änderung der Lebensgemeinschaften nach sich ziehen, könnte auch ausschließlich ökologische Ursachen haben: Günstige Lebensbedingungen führen zu Ausbreitung vorhandener Formen, was die Chancen auf fossile Erhaltung erhöht.

PETERSON et al. (2009, 737) äußern sich zur Frage nach den Ursachen skeptisch: Je mehr wir über die kambrische Explosion wüssten, desto unklarer würde die Ursache dafür. Bezüglich geologischer Aspekte als Auslöser schreibt BUDD (2008, 1431), dass geologische Änderungen während des jüngsten Präkambriums und des Unterkambriums zwar bei der Ursachenforschung berücksichtigt werden müssten, diese jedoch eher als „Szenerie“ und nicht als „Hauptakteure“ des „kambrischen Dramas“ angesehen werden müssten. ERWIN & VALENTINE (2013, 157) weisen außerdem darauf hin, dass die kambrischen Baupläne nach ihrer Etablierung trotz wechselnder Umweltbedingungen auf den kambrischen Meeresböden stabil geblieben seien.

Fazit

Worauf die kambrische Explosion zurückzuführen ist, konnte bisher also nicht geklärt werden. VALENTINES (2004, 194) zusammenfassende Feststellung in seiner Monographie gilt nach wie vor: „Zusammengefasst implizieren die kambrischen Fossilien eine Explosion der Baupläne, aber die zugrundeliegenden Ursachen bleiben unsicher.“ Damit widerspricht der paläontologische Befund des plötzlichen fossilen Erscheinens der kambrischen Tierwelt nach wie vor evolutionstheoretischen Erwartungen.

Literatur

- ADOUTTE A, BALAVOINE G, LARTILLOT N, LESPINET O, PRUD'HOMME B & DE ROSA R (2000) The new animal phylogeny: Reliability and implications. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 97, 4453–4456.
- ARTHUR W (2002) The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology. *Nature* 415, 757–764.
- AYALA FJ (1999) Molecular clock mirages. *BioEssays* 21, 71–75.
- BRASIER M (1998) From deep time to late arrivals. *Nature* 395, 547–548.
- BROOKE M de L (1999) How old are animals? *Trends Ecol. Evol.* 14, 211–212.
- BUDD GE (2008) The earliest fossil record of the animals and its significance. *Phil. Trans. R. Soc. B* 363, 1425–1434.
- CABEJ NR (2013) Building the most complex structures on earth. An epigenetic narrative of development and evolution of animals. Amsterdam: Elsevier.
- CARROLL SB (2005a) Endless forms most beautiful. The new science of evo devo and the making of the animal kingdom. London.
- CARROLL SB (2005b) Evolution at two levels: On Genes and Form. *PLoS Biol.* 3(7): e245.
- CARVUNIS AR, ROLLAND T et al. (2012) Protogenes and *de novo* gene birth. *Nature* 487, 370–374.
- CONWAY MORRIS S (1997) Molecular clocks: Defusing the Cambrian 'explosion'? *Curr. Biol.* 7, R71–R74.
- CONWAY MORRIS S (2003) The Cambrian „explosion“ of metazoans. In: MÜLLER GB & NEWMAN SA (eds) *Origination of organismal form*. Cambridge, MA, pp 13–31.
- DARWIN C (1990/1859) *Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl*. Leipzig, 3. Aufl. der deutschen Übersetzung von Carl W. Neumann.
- DAVIDSON EH (2011) Evolutionary bioscience as regulatory systems biology. *Dev. Biol.* 357, 35–40.
- ERWIN D, VALENTINE J & JABLONSKI D (1997) The origin of animal body plans. *Am. Sci.* 85, 126–137.
- ERWIN DH, LAFLAMME M, TWEEDT SM, SPERLING EA, PISANI D & PETERSON KJ (2011) The Cambrian conundrum: Early divergence and later ecological success in the early history of animals. *Science* 334, 1091–1097.
- ERWIN DH & VALENTINE JW (2013) *The Cambrian explosion. The construction of animal biodiversity*. Greenwood Village, Colorado.
- FINNERTY JR, MASTER VA, IRVINE S, KOURAKIS MJ, WARRINER S & MARTINDALE MQ (1996) Homeobox genes in the Ctenophora: identification of paired-type and Hox homologues in the tentaculate ctenophore, *Beroë ovata*. *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.* 5, 249–258.
- FORTEY RA, BRIGGS DEG & WILLS MA (1996) The Cambrian evolutionary 'explosion': decoupling cladogenesis from morphological disparity. *Biol. J. Linn. Soc.* 57, 13–33.
- GILBERT SF (2003) *Developmental Biology*. 7th ed. Sunderland, Mass.
- JUNKER R (2001) Unbeständige molekulare Uhren. *Stud. Int. J.* 8, 30–31.
- JUNKER R (2014) Rezension von: Building the most complex structures on earth (N. Cabej). *Stud. Integr. J.* 21, 58–60.
- KNOLL AH & CARROLL SB (1999) Early animal evolution: Emerging views from comparative biology and geology. *Science* 284, 2129–2137.
- KUSSEROW A, PANG K et al. (2005) Unexpected complexity of the Wnt gene family in a sea anemone. *Nature* 433, 156–160.
- LEISOLA M (2014) Die Suche nach der Nadel im Heuhaufen. *Stud. Integr. J.* 21, 99–103.
- MARSHALL CR (2003) Nomothetism and understanding the Cambrian „explosion“. *Palaios* 18, 195–196.
- MARSHALL CR (2006) Explaining the Cambrian 'explosion' of animals. *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.* 34, 355–384.
- MARSHALL CR (2013) When prior belief trumps scholarship. *Science* 341, 1344.
- MARSHALL CR & VALENTINE JW (2010) The importance of preadapted genomes in the origin of the animal bodyplans and the Cambrian explosion. *Evolution* 64, 1189–1201.
- MCDONALD JF (1983) The molecular basis of adaptation: A critical review of relevant ideas and observations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 14, 77–102.
- MEYER SC, NELSON PA & CHIEN P (2001) The Cambrian explosion: Biology's big bang. <http://www.discovery.org/articleFiles/PDFs/Cambrian.pdf>.
- NEWMAN SA (2010) Dynamical pattern modules. In: PIGLIUCCI M & MÜLLER GB (eds) *Evolution. The extended synthesis*. The MIT Press, Cambridge, Mass. & London, S. 281–306.
- OHNO S (1996) The notion of the Cambrian pananimalia genome. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 93, 8475–8478.
- PETERS SE & GAINES RR (2012) Formation of the 'Great Unconformity' as a trigger for the Cambrian explosion. *Nature* 484, 363–366.
- PETERSON KJ, DIETRICH MR & MCPEEK MA (2009) MicroRNAs and metazoan macroevolution: insights into canalization, complexity, and the Cambrian explosion. *BioEssays* 31, 736–747.
- RYAN JF, MAZZA ME, PANG K, MATUS DQ, BAXEVANIS AD, MARTINDALE MQ & FINNERTY JR (2007) Pre-bilaterian origins of the Hox cluster and the Hox code: Evidence from the sea anemone, *Nematostella vectensis*. *PLoS ONE* 2(1), e153, doi:10.1371/journal.pone.0000153.
- SCHERER S & KEIM D (2013) Entstehung biologischer Information unter präbiotischen Bedingungen? In: JUNKER R & SCHERER S (Hg) *Evolution – ein kritisches Lehrbuch*. Gießen, 7. Auflage, Kap. IV. 8.
- SCHOPF JW (1994) The early evolution of life: solution to Darwin's dilemma. *Trends Ecol. Syst.* 9, 375–377.
- SHUBIN NH & MARSHALL CR (2000) Fossils, genes, and the origin of novelty. *Paleobiology* 26, 324–340.
- SMITH MP & HARPER DAT (2013) Causes of the Cambrian explosion. *Science* 341, 1355–1356.
- STEPHAN M (2004) Eine katastrophische Hypothese: Die „Schneeball-Vereisung“ der Erde. *Stud. Integr. J.* 11, 93–97.
- SPERLING EA, FRIEDER CA, RAMAN AV, GIRGUIS PR, LEVIN LA & KNOLL AH (2013) Oxygen, ecology, and the Cambrian radiation of animals. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 13446–13451.
- TABIN CT, CARROLL SB & PANGANIBAN G (1999) Out on a limb: Parallels in vertebrate and invertebrate limb patterning and the origin of appendages. *Amer. Zool.* 39, 650–663.
- VALENTINE JW (1986) Fossil record of the origin of Baupläne and its implications. In: RAUP DM & JABLONSKI D (eds) *Patterns and processes in the history of life*. Berlin, pp 209–222.
- VALENTINE JW (2002) Prelude to the Cambrian explosion. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 30, 285–306.
- VALENTINE JW (2004) *On the origin of phyla*. Chicago and London.
- VALENTINE JW, JABLONSKI D & ERWIN DH (1999) Fossils, molecules and embryos: new perspectives on the Cambrian explosion. *Development* 126, 851–859.
- WANG DY-C, KUMAR S & HEDGES SB (1999) Divergence time estimates for the early history of animal phyla and the origin of plants, animals and fungi. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266, 163–171.
- WILLMER P (2003) Convergence and homoplasy in the evolution of organismal form. In: MÜLLER GB & NEWMAN SA (eds) *Origination of organismal form. Beyond the gene in developmental and evolutionary biology*. Cambridge, MA, pp 33–49.
- WRAY GA, LEVINTON JS & SHAPIRO LH (1996) Molecular evidence for deep Pre-Cambrian divergences among metazoan phyla. *Science* 274, 568–573.
- YOUNG GM (2013) Evolution of Earth's climatic system: Evidence from ice ages, isotopes, and impacts. *GSA Today* 23 (10), 4–10. doi: 10.1130/GSATG183A.1

Anschrift des Verfassers:

Reinhard Junker, Rosenbergweg 29, 72270 Baiersbronn; email: sg@wort-und-wissen.de