

den Manteltieren (Tunicata oder Urochordata) zu den Chordatiern gehören.

Nun hat eine internationale Arbeitsgruppe unter der Leitung von Nicholas PUTNAM vom Joint Genome Institute des US-amerikanischen Energieministeriums in Walnut Creek und Linda HOLLAND von der University of California in San Diego das Genom (Erbgut) des Lanzettfischchens entschlüsselt. Einige Ergebnisse sollen kurz vorgestellt und diskutiert werden.

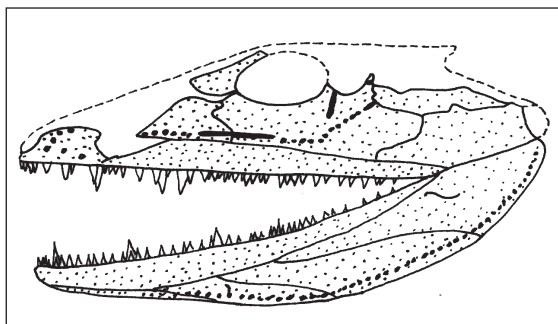
Komplexität des Erbguts. Einmal mehr erweist sich das Erbgut eines vergleichsweise einfach gebauten Organismus als ziemlich komplex. Das 520 Millionen Basenpaare lange Genom enthält mit 21 900 proteincodierenden Abschnitten nicht viel weniger Gene als der Mensch. Auch in den nicht-codierenden Bereichen gibt es zahlreiche Übereinstimmungen. Angesichts der langen evolutionären Trennungszeit von Mensch und Lanzettfischchen findet GEE (2008) in einem Kommentar diese Übereinstimmung „bemerkenswert“. Die großen genetischen Übereinstimmungen machen deutlich, dass die individuelle Entwicklung und die hypothetische Evolution nicht alleine über die Gene verstanden und abgeleitet werden können. Vielmehr sollen bei den Wirbeltieren alte Gene neu kombiniert und ihre Funktion und Steuerung verändert worden sein. Wie das funktionieren kann, ist einer der Gegenstände der neueren Forschungsrichtung „EvoDevo“, die die Entstehung von Neuem in der Evolution vor allem in Prozessen der Ontogenese (Individualentwicklung) sucht (vgl. den Artikel über „Evo-Devo“ in dieser Ausgabe).

Die Daten des Gensatzes von *Amphioxus* legen im Vergleich mit denen der Wirbeltiere nahe, dass sich das Ur-Genom der Wirbeltiere sehr früh, nämlich vor der Trennung der Knorpel- und Knochenfische, zweimal komplett verdoppelt hat. GEE (2008) spricht von einem „genomischen Sturm“. Die dafür erforderlichen Mechanismen liegen im Dunkeln. Wie die Verdopplungen des Erbguts mit dem Neuerwerb von Organen bei den Wirbeltieren verbunden sein könnte, ist ebenso unbekannt. Damit der verdoppelte Gensatz auch für die Ausbildung neu genutzt werden kann, müsste eine umfangreiche Reprogrammierung erfolgen. Mechanismen dafür sind ebenfalls nicht bekannt.

Konflikt Morphologie-Moleküle. Ebenfalls nicht neu ist die Feststellung, dass die verfügbaren Daten zu den Ähnlichkeiten auf genetischer Ebene nicht mit den Merkmalsübereinstimmungen auf anatomischer Ebene übereinstimmen. Die lange Zeit favorisierte Ableitung der Chordatiere von Larven sessiler (festsitzender) Manteltiere ist genetisch nicht nachvollziehbar und wird daher aufgegeben (HOLLAND et al. 2008, 9). Denn die Genomanalyse ergab, dass sich – evolutionstheoretisch betrachtet – die Manteltiere später von den Wirbeltieren getrennt haben müssen als *Branchiostoma*. Als wahrscheinlicher wird jetzt angesehen, dass der hypothetische gemeinsame Vorläufer ein frei lebendes, zweiseitig-symmetrisches wurmartiges Tier war (HOLLAND et al. 2008, 9).

[GEE H (2008) The amphioxus unleashed. *Nature* 453, 999-1000; PUTNAM MH, BUTTS T et al. (2008) The amphioxus genome and the evolution of the chordate karyotype. *Nature* 453, 1064-1071; HOLLAND LZ, ALBALAT R et al. (2008) The amphioxus genome illuminates vertebrate origins and cephalochordate biology. *Genome Research*, doi 10.1101/gr.073676.107] R. Junker

Abb. 1: Rekonstruierter Schädel von *Ventastega curonica*. (Nach AHLBERG et al. 1994)



Ventastega curonica – ein früher Vierbeiner

In den letzten Jahrzehnten wurde eine ganze Reihe von Fossilien des Oberdevons entdeckt, die in den Übergangsbereich Fische–Vierbeiner (Tetrapoden) gestellt werden. Die neuen Funde führten zu einem Paradigmenwechsel bezüglich der Evolution der Vierbeiner-Extremität: Der Übergang von Flossen zu Beinen soll demnach *im Wasser* entstanden sein und nicht erst im Zuge der Eroberung des Landes. Wir hatten in *Studium Integrale Journal* in einer Artikelserie die Gründe für dieses Umdenken dargestellt (JUNKER 2004). Die mittlerweile bekannte Formenvielfalt lässt sich in mancher Hinsicht evolutionär im Sinne stammesgeschichtlicher Abfolgen deuten, da unterschiedliche Merkmalsmosaiken von Fisch- und Vierbeinermerkmalen vorkommen, die teilweise als evolutionäre Abfolgen interpretierbar sind. Andererseits werden die wasserlebenden oberdevonischen Vierbeiner als evolutive Sackgasse angesehen, und die Formenvielfalt zeigt auch widersprüchliche Merkmalskombinationen

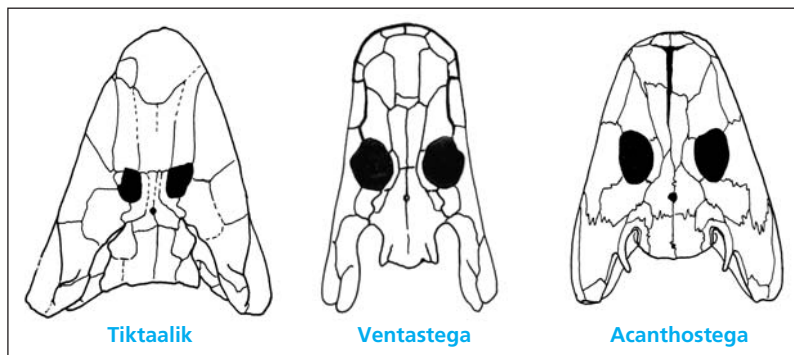


Abb. 2: Schädel von Tiktaalik, Ventastega und Acanthostega von oben. (Nach AHLBERG et al. 2008)

(Konvergenzen, s. u.). Alternativ zu einer evolutionären Deutung der Oberdevon-Tetrapoden kommt auch eine ökologische Deutung in Frage. Die oberdevonischen Formen waren offenbar an ein Leben als im Uferbereich lauernde Räuber angepasst. Ihre besonderen Merkmalskombinationen sind vermutlich von daher zu verstehen.

Eine dieser Arten ist *Ventastega curonica* aus dem oberen Oberdevon Lettlands (Abb. 1). Sie ist schon seit 1994 bekannt und beschrieben (AHLBERG et al. 1994, CLACK 2002, 130). AHLBERG und sein Team von der Universität Uppsala veröffentlichten nun weiteres Fundmaterial. Gefunden wurden Schädelteile, Teile des Schultergürtels und ein Teil des Pelvis (Schambein). In vielen Merkmalen (Schädelform, Schultergürtel) ähnelt *Ventastega* der achtzehigen, wasserlebenden Gattung *Acanthostega* (vgl. Abb. 2 und 3), andere Merkmale (z. B. die Bezahnung, Teile des Schädels) tendieren mehr zu fischartigen Formen wie *Panderichthys*. Daher kann *Ventastega* morphologisch zwischen fischartige Gattungen wie *Tiktaalik* (vgl. Abb. 2) und wasserlebenden Vierbeinern gestellt werden, wobei insgesamt eine deutlich größere Nähe zu *Acanthostega* gegeben ist.

Trotz vieler fehlender Skeletteile rekonstruieren AHLBERG et al. (2008) bei *Ventastega* eine Körperform, die *Acanthostega* stark ähnelt (Abb. 4; ca. 1 m lang). Diese Position ergibt auch eine phylogenetische Analyse (AHLBERG et al. 2008); allerdings treten zahlreiche Konvergenzen (unabhängig entstandene Merkmalsübereinstimmungen) auf, sodass die evolutive Analyse wenig konsistent ist (niedriger Konsistenzindex). Dass es sich bei *Ventastega* um einen Vierbeiner handelt, wird indirekt anhand der Merkmale von Schulter- und Beckengürtel erschlossen; es sind allerdings keine Teile der Extremitäten entdeckt worden.

AHLBERG et al. (2008) bestätigen ihre frühere Einschätzung (AHLBERG et al. 1994, 306), dass *Ventastega* einer der primitivsten Tetrapoden sei. Dies steht allerdings im Gegensatz zur stratigraphischen Stellung, da *Ventastega* ausgerechnet zu den jüngsten oberdevonischen Tetrapoden gehört. Diese Vierfüßer bilden insgesamt eine ausgeprägt paraphyletische Gruppe (AHLBERG 1995, 423f.), d. h. die Formenvielfalt lässt sich nicht in ein widerspruchsfreies Stammbaumschema bringen; viele Gattungen gelten daher als totes Ende eines Stammbaums. AHLBERG et al. (2008, 1203) schätzen auch die Gemeinsamkeiten von *Ventastega* und *Acanthostega* als paraphyletisch ein.

Der Übergangsstatus von *Ventastega* gilt also nicht für alle Einzelmerkmale. So zeigt der Vergleich des Schädeldachs mit den „benachbarten“ Gattungen *Tiktaalik* und *Acanthostega* (Abb. 2) eine deutliche Nähe zwischen *Ventastega* und *Acanthostega*. Insgesamt ist der Schädel aber nicht intermediär. AHLBERG et al. (2008) weisen am Schluss ihres Artikels darauf hin, dass es keine einfache



Abb. 3: Rekonstruktion von *Acanthostega* als schwimmender Vierbeiner
(© Richard HAMMOND)

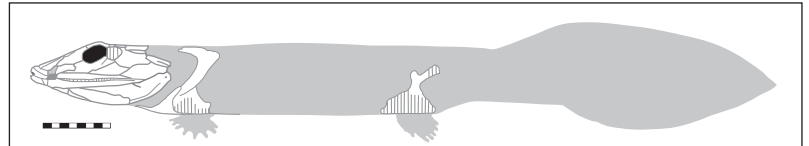


Abb. 4: Rekonstruktion von *Ventastega* mit den fossil nachgewiesenen Skeletteilen. Maßstab: 10 cm
(Nach AHLBERG et al. 2008)

Linie von *Tiktaalik* über *Ventastega* zu *Acanthostega* gibt. Die Autoren schreiben: „Mindestens zeigt sich die Anwesenheit einer beträchtlichen Diversität von Formen unter den frühesten Tetrapoden.“

[AHLBERG PE (1995) *Elginerpeton pancheni* and the Earliest Tetrapod Clade. *Nature* 373, 420-425; AHLBERG PE, LUKSEVICS E & LEBEDEV OA (1994) The first tetrapod finds from the Devonian (Upper Famennian) of Latvia. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 343, 303-328; AHLBERG PE, CLACK JA, LUKSEVICS E, BLOM H & ZUPINS I (2008) *Ventastega curonica* and the origin of tetrapod morphology. *Nature* 453, 1199-204; CLACK JA (2002) *Gaining Ground. The origin and evolution of Tetrapods*. Bloomington and Indianapolis: Indiana University Press; JUNKER R (2004) Vom Fisch zum Vierbeiner – eine neue Sicht zu einem berühmten Übergang. Teil 1: Überblick und tetrapodenartige Fische des Oberdevons. *Stud. Int. J.* 11, 3-10.] R. Junker

Präkambriische Explosion

Eine der ausgeprägtesten Diskontinuitäten in der Fossilüberlieferung findet sich am Übergang vom Präkambrium zum Kambrium. In kambrischen Sedimenten tritt eine hochdifferenzierte Tierwelt so plötzlich und vielfältig auf, dass von der „kambrischen Explosion“ (VALENTINE 2004) oder vom „Urknall der Paläontologie“ gesprochen wird. Lebewesen aus allen bekannten Tierstämmen, die Hartteile besitzen, sind im Kambrium (meist bereits im Unterkambrium) vertreten. Dazu gehören z. B. Schwämme, Hohltiere, Ringelwürmer, Armfüßer, Gliederfüßer, Weichtiere, Stachelhäuter und auch Chordatiere (darunter sehr wahrscheinlich auch kieferlose Fische als erste Wirbeltiere). Diese Tierstämme sind zudem von Beginn ihres fossilen Nachweises in der Regel in verschiedene, deutlich abgrenzbare Untergruppen aufgespalten und geographisch meist weit verbreitet.

In den unter dem Kambrium abgelagerten Schichten des Präkambriums wurden dagegen vergleichsweise wenige Vielzeller gefunden. Diese werden meist als Ediacara-Fauna bezeichnet (benannt nach dem ersten Fundort, den Ediacara-Bergen in Australien; vgl. Abb. 1). Dabei handelt es sich um eigenartige, harkörperlose Organismen. Der Paläontologe SEILACHER sieht in ihnen speziali-