

Das Präkambrium/Kambrium-Problem: Molekulare Uhren und Fossilien

Die „kambrische Explosion“: Fossilien

Im Unterkambrium tauchen sämtliche bislang bekannten Tierstämme und ein Großteil der Tierklassen im Fossilbericht ohne dokumentierte passende Vorläufer in differenzierter Form auf, neben vielen fremdartigen Tiergruppen auch Formen aus heute vorkommenden Stämmen: Gliederfüßer (Arthropoden), Weichtiere (Mollusken), Armfüßer (Brachiopoden), Schwämme (Poriferen), Stachelhäuter (Echinodermen), Ringelwürmer (Anneliden) und Chordatiere (BOWRING et al. 1993, 1293; vgl. GOULD 1989; CONWAY MORRIS & PEEL 1995; FORTEY et al. 1996, 23; COOPER & FORTEY 1998, 152; vgl. Abb. 1). Das Ausmaß der gestaltlichen Unterschiede unter den kambrischen Gliederfüßern kommt der Spanne heutiger Formen nahe (FORTEY et al. 1996, 14). „By the late Lower Cambrian both disparity and the range of taxa match, or even exceed (GOULD 1989) those of the recent oceans“ (FORTEY et al. 1996, 16).

WRAY et al. (1996, 572) weisen z. B. darauf hin, daß die frühesten fossilen Trilobiten auf verschiedene biogeographische Regionen verteilt und morphologisch so gestaltet sind, daß sie in Cladogrammen hochspezialisiert erscheinen. Ähnliches gilt für Weichtiere und Armfüßer (FORTEY et al. 1996, 21) sowie für Moostierchen (Bryozoen) (VALENTINE et al. 1996, 376).

Das Problem „Makroevolution“,

verschärft sich erheblich, wenn

zahlreiche neue Konstruktionen parallel
in verschiedensten Linien in kurzer Zeit
entstanden sein sollen.

Aufgrund dieser Situation sollte man evolutionstheoretisch eine längere evolutive Vorgeschichte vermuten, die fossil jedoch nicht belegt ist. Also eine explosive, plötzliche Entfaltung? Nicht umsonst wird von einer kambrischen „Explosion“ gesprochen. Eine derart explosives Auftreten so vieler unterschiedlichster Lebensformen ist evolutionstheoretisch jedoch sehr problematisch, weil die Mechanismen dafür unbekannt sind. Makroevolutionäre Übergänge sind ohnehin mechanistisch ungeklärt (JUNKER & SCHERER 2001);

das Problem verschärft sich aber noch erheblich, wenn zahlreiche neue Konstruktionen nahezu parallel in verschiedensten Linien in kurzer Zeit entstanden sein sollen. Daher vermuten viele Forscher doch eine allmähliche Evolution und suchen nach Gründen dafür, weshalb die Vorläuferformen der vielfältigen kambrischen Formen fossil nicht nachgewiesen sind (s. u.).

Molekulare Uhren

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). Dazu wird die molekulare Uhr benutzt. Die zugrundeliegende „Philosophie“ lautet: Je länger zwei Arten auf getrennten Wegen evolviert sind, desto größere Unterschiede in den Sequenzen von Proteinen und der DNA sind zu erwarten. Kann aus paläontologischen und geologischen Daten der Zeitpunkt der Trennung zweier Linien abgeschätzt werden, so ergibt sich aus den Sequenzunterschieden eine „Ganggeschwindigkeit“ der moleku-

Abb. 1: Stormers phylogenetischer „Rasen“ an der Präkambrium/Kambrium-Grenze. (Aus FORTEY et al. 1996; die Bezeichnung „Rasen“ benutzen diese Autoren)

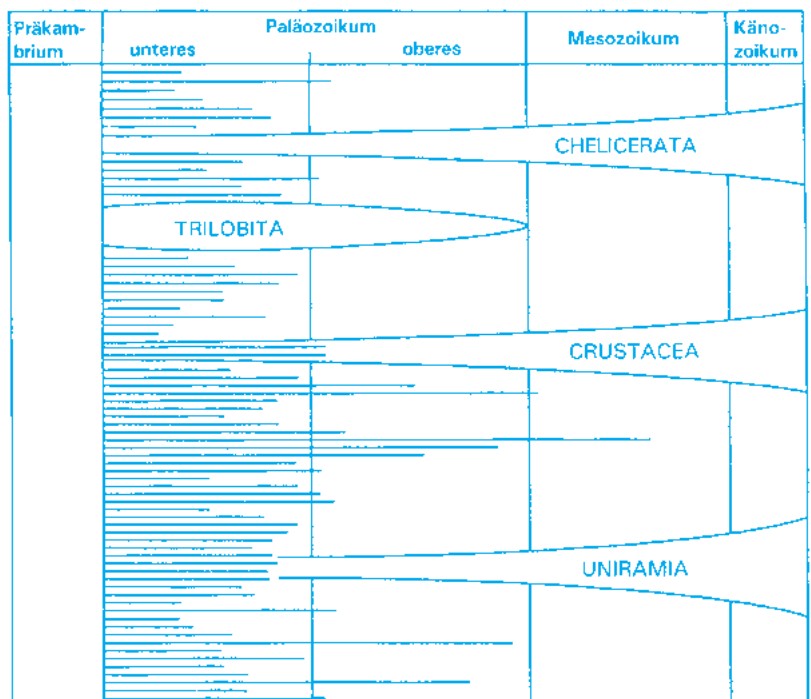


Abb. 2: Divergenzzeiten für Aufspaltungen einiger Tierstämme. (Aus WRAY et al. 1996)

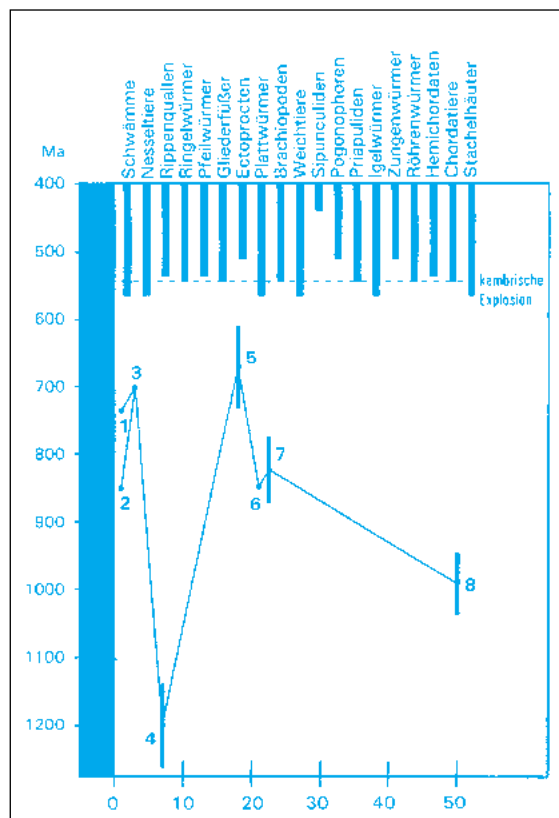
	Divergenzzeit (Millionen Jahre) nach Daten von:						
	ATPase 6	Cyto- chrom	Cyto- chrom- oxidase I	Cyto- chrom- oxidase II	β- Hämo- globin	NADH 1	18S rRNA
Stachelhäuter-Chordaten	786	883	1160	608	1312	971	1288
Gliederfüßer-Chordaten	887	953	1272	803	1506	1338	1453
Ringelwürmer-Chordaten	1059	1078	1465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

laren Uhr für das betreffende Protein bzw. Gen. Die so bestimmte molekulare Uhr kann dann eingesetzt werden, um den (ungefähren) Trennungszeitpunkt anderer Arten anzugeben, für die es keine fossile Dokumentation gibt. Voraussetzung für eine brauchbare molekulare Uhr ist allerdings, daß Aminosäure- bzw. Nucleotidaustausche über längere makroevolutionäre Zeiträume hinweg in konstanten Raten erfolgen, was häufig nicht der Fall ist (AYALA 1999; vgl. JUNKER 2001).

Verschiedene Studien mit Hilfe molekularer Uhren erbrachten sehr unterschiedliche Ergebnisse. Nach Daten von WRAY et al. (1996) unter Zugrundelegung von 7 Uhren (Abb. 2) muß die Aufspaltung der Tierstämme tief ins Präkambrium verlegt werden, teilweise bis auf ca. 1,6 Milliarden Jahre. Dabei ergeben sich je nach zugrundegelegtem Molekül sehr verschiedene Zeiten (Abb. 2).

AYALA et al. (1998) kritisierten die Divergenzzeiten von WRAY et al. (1996) aufgrund methodischer Fehler und gelangen aufgrund eigener Studien auf der Basis von 18 Protein-codierenden Genorten auf viel geringere Divergenzzeiten (vgl. Abb. 3, Nr. 5).

Abb. 3: Divergenzzeiten für die Trennung von Proto-stomiern (Gliederfüßern u. a.) und Deuterostomiern (Chordatiere u. a.) nach unterschiedlichen Studien. Im Text erwähnt: 4 = WRAY et al. 1996, 5 = AYALA et al. 1998, 8 = WANG et al. 1999. (Nach WANG et al. 1999)



Ein Jahr später legten WANG et al. (1999) eine weitere, nochmals erheblich umfangreichere Studie vor (50 Gene als Grundlage). Demnach wird der Ursprung der Tierstämme wieder weit ins Präkambrium geschoben (Abb. 3). Damit spricht diese am breitesten angelegte Studie doch wieder für eine frühe Entstehung der Tierstämme.

Gründe für das plötzliche fossile Erscheinen

Sollten die molekularen Uhren zuverlässig sein, so stellt sich für die Evolutionsbiologen aufgrund der umfangreichen Studie von WANG et al. (1999) weiterhin die Frage, weshalb es eine so große zeitliche Lücke zwischen dem Ursprung der Tierstämme und ihrer erstmaligen Dokumentation im Fossilbericht gibt. Dazu wurden in den letzten Jahren folgende Ideen geäußert:

1. Die präkambrischen Vorläuferformen waren sehr klein, vielleicht sogar mikroskopisch klein und blieben daher unentdeckt (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. 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 abgegeben. Außerdem könnten solche Miniaturorganismen angesichts unzähliger Mikrofossilfunde fossil durchaus entdeckt werden.

2. Die Vorläufer hatten noch keine fossilisierbaren Hartteile: „The so-called Cambrian 'explosion' 600 million years ago would then largely relate to the acquisition of skeletons“ (BRASIER 1998). Hierbei handelt es sich 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 präkambrischen Vendobionten zeigen. BROOKE (1999, 211) stellt denn auch 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 das vielfach unabhängig voneinander.

Es bleibt darüber hinaus nur noch die Möglichkeit, die molekularen Uhren als unglaublich zu betrachten und eine viel spätere Aufspaltung der Tierstämme anzunehmen. Dann aber stellt sich die Frage nach den Mechanismen in schärfster Form. Hierzu wurde vorgeschlagen, daß ein Zusammenhang mit der Evolution von Regulationsgenen (wie beispielsweise Hox-Gene) bestehen könnte (z. B. BRASIER 1998, 548). Durch geringfügige Änderungen bei Regulationsgenen könnten große morphologische Änderungen eintreten. Doch dies ist nur möglich, wenn entsprechende Strukturelemente bereits vorhanden sind. Deren Herkunft wird durch Hox-Gene und deren Mutationen nicht erklärt.

Reinhard Junker

Literatur

- AYALA FJ (1999) Molecular clock mirages. *BioEssays* 21, 71-75.
- AYALA FJ, RZHETSKY A & AYALA FJ (1998) Origin of the metazoan phyla: Molecular clocks confirm paleontological estimates. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95, 606-611.
- BOWRING SA, GROTZINGER JP & ISACHSEN CE (1993) Calibrating rates of early Cambrian evolution. *Science* 261, 1293-1298.
- BRASIER M (1998) From deep time to late arrivals. *Nature* 395, 547-548.
- BROOKE M DE L (1999) How old are animals? *Tr. Ecol. Evol.* 14, 211-212.
- CONWAY MORRIS S (1997) Molecular clocks: Defusing the Cambrian 'explosion'? *Curr. Biol.* 7, R71-R74.
- CONWAY MORRIS S & PEEL JS (1995) Articulated halkerids from the Lower Cambrian of North Greenland and their role in early protostome evolution. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 347, 305-358.
- COOPER A & FORTEY R (1998) Evolutionary explosions and the phylogenetic fuse, *Tr. Ecol. Evol.* 13, 151-156.
- FORTEY RA, BRIGGS DEG & WILLS MA (1996) The Cambrian evolutionary 'explosion': decoupling cladogenesis from morphological disparity. *Biol. J. Linn. Soc.* 57, 13-33.
- GOULD SJ (1989) *Wonderful Life. The Burgess Shale and the nature of history.* New York. (Dt.: Zufall Mensch. München, 1991)
- JUNKER R (2001) Unbeständige molekulare Uhren. *Stud. Int. J.* 8, 30-31.
- JUNKER R & SCHERER S (2001) *Evolution. Ein kritisches Lehrbuch.* Gießen (5. Aufl.).
- VALENTINE JW, ERWIN DH & JABLONSKI D (1996) Developmental evolution of metazoan bodyplans: the fossil evidence. *Dev. Biol.* 173, 373-381.
- 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.
- WRAY GA, LEVINTON JS & SHAPIRO LH (1996) Molecular evidence for deep Pre-Cambrian divergences among metazoan phyla. *Science* 274, 568-573.

Haben die Australopithecinen ausgedient? Kenyanthropus und Orrorin rütteln am Stammbaum

Zusammenfassung: Seit mehr als einem halben Jahrhundert gelten die Australopithecinen als einzig mögliche Vorfahrengruppe des Menschen. Nun rütteln die Entdecker der beiden neuen Fossilformen *Kenyanthropus* und *Orrorin* am menschlichen Stammbaum und sägen dabei kräftig am Australopithecinen-Ast. Beide Forschergruppen erheben für ihre Funde den Anspruch auf direkte Vorfahrenschaft des Menschen und rücken die Australopithecinen mehr oder weniger komplett auf einen für die menschliche Evolution unbedeutenden Seitenast. Allerdings werfen beide Fossilien bezüglich ihrer widersprüchlichen Merkmalskombinationen ähnlich gelagerte Probleme wie die altgedienten Australopithecinen auf: Auch mit den neuen Funden gelingt es nicht, einen auch nur einigermaßen widerspruchsfreien menschlichen Stammbaum zu konstruieren. Alternativ kann *Kenyanthropus* in den Grundtyp der Australomorphen gestellt werden; die Einordnung von *Orrorin* ist aufgrund des geringen Fundmaterials unsicher.

Kenyanthropus – das Flachgesicht

Ein 3,5 MrJ alter Schädel (Katalognummer KNM-WT 40000; Abb. 1) aus Lomekwi vom westlichen Ufer des Turkana-Sees in Kenya ist nach Meinung der Entdecker ein Vertreter einer neuen Hominiden-Gattung. Gleichzeitig wird er einer neuen adaptiven Radiation (= Entstehung mehrerer Taxa aufgrund von Anpassung an neue Nischen) zugeordnet (LEAKEY et al. 2001). Seine Merkmalskombination erlaube weder eine Eingliederung in die Hominidengattungen *Ardipithecus*, *Australopithecus*, *Paranthropus* (den robusten Australopithecinen) noch in *Homo*.

Der Schädel zeigt eine einzigartige Kombination von ursprünglichen und abgeleiteten Merkmalen:

- Das Gehirn und die Ohröffnung sind so klein wie bei den Schimpansen, bei *Ardipithecus ramidus* und bei *A. anamensis*,