

Neuere Forschungen zur Lebewelt im Kambrium und Jung-Präkambrium – ein Überblick

Manfred Stephan, Lerchenweg 26, 71394 Kernen

Zusammenfassung: Im Anschluß an neuere Veröffentlichungen werden Makroorganismen kambrischer und präkambrischer Konservat-Fossilagerstätten diskutiert. Während besonders GOULD mit maximaler Bandbreite der Körperbaupläne bereits im Unterkambrium rechnet, wird diese Hypothese von anderen Paläontologen zum Teil wieder modifiziert. Eine neue Sicht jungpräkambrischer Lebensformen („Vendobionten“) wurde vor allem von SEILACHER ausgearbeitet. Die ökologischen Bedingungen für das Auftreten verschiedener Organismen-Gruppen nacheinander scheinen in der Forschung stärkere Beachtung zu finden.

Die Fauna des Burgess-Schiefers – ein taxonomischer Umbruch

1991 erschien das inzwischen sehr bekannt gewordene Buch „Zufall Mensch“ des Harvard-Paläontologen und Evolutionsbiologen St. J. GOULD. Sein Hauptinhalt kommt im Titel der amerikanischen Ausgabe (1989) besser zum Ausdruck: „Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History“. Es schildert stilistisch glänzend und differenziert, aber leicht verständlich für einen weiteren Leserkreis die Revision der berühmten Weichkörper-Fauna des mittelmambrischen Burgess-Schiefers (Britisch-Kolumbien, Kanada) durch drei englische bzw. irische Forscher. Während ihr Entdecker und Erstbeschreiber, der amerikanische Paläontologe Ch.D. WALCOTT (1850–1927), die zahlreichen, in oft hervorragender Erhaltung gefundenen Fossilien heutigen Tierstämmen bzw. -klassen zuordnete, bahnte sich seit der Neubearbeitung ab 1971 ein wissenschaftliches Umdenken an. Der Paläontologe H. WHITTINGTON und seine Schüler D. BRIGGS und S. CONWAY MORRIS revidierten bis 1988 den taxonomischen Status von zahlreichen Burgess-Organismen. Soweit es sich um Gliederfüßer (Arthropoda) handelte, konnte WALCOTT'S Einstufung als Krebstiere (Crustacea) zumeist nicht aufrecht erhalten werden. Vielmehr wurden nun mindestens 20 einmalige Baupläne unter ihnen beschrieben, die im bisherigen zoologischen System der Gliederfüßer nicht unterzubringen waren. GOULD faßt sie unter dem Superlativ „einzigartige Arthropoden“ zusammen.

Noch aufregender war die Revision einer ganzen Reihe weiterer Faunenelemente, deren Einordnung sogar in die bekannten Tierstämme nicht gelang. Sie mußten – was allerdings umstritten ist angesichts eines derart folgenreichen zoologischen Schrittes! – etwa 15–20 neu aufzustellenden Stämmen zugeordnet

werden, als deren quasi einzige Repräsentanten sie fungieren würden. GOULD bezeichnet sie aufgrund ihrer einmaligen, nie gesehenen Anatomie drastisch als „irre Wundertiere“; er spricht in Superlativen z.B. von einem „Maximum an anatomisch leistungsfähigen Möglichkeiten“ (324), die „so verschieden voneinander und so anders sind als alles, was heute lebt, daß jeder als ein eigener Stamm eingestuft werden sollte“ (107). Oder: „Der Burgess-Shale umfaßt eine große anatomische Verschiedenartigkeit, wie sie nie wieder erlangt wurde und auch heute von keinem der in den Weltmeeren lebenden Geschöpfe erreicht wird“ (230).

„Der Burgess-Shale umfaßt eine große anatomische

Verschiedenartigkeit wie sie nie wieder erlangt wurde und auch heute von keinem der in den Weltmeeren lebenden Geschöpfe erreicht wird“

GOULD berichtet, daß der Respekt der drei Neubearbeiter vor der Anatomie und der „effizienten Ernährungs- und Fortbewegungsweise der Burgess-Sonderlinge“ während der Revision ständig wuchs. „Sie sprachen immer weniger von einem 'primitiven' Bauplan und bemühten sich immer stärker, die funktionalen Spezialisierungen von Burgess-Tieren zu erkennen“ (263).

GOULD hatte 1972 gemeinsam mit dem Paläontologen N. ELDREDGE vom Museum of Natural History in New York die Evolutionstheorie vom „punctuated equilibrium“ (etwa: unterbrochenes Gleichgewicht) entwickelt (s. u.). Damit sollte der durchgehende paläontologische Befund erklärt werden, wonach die typischen Lebensformen plötzlich und voll ausgebildet auftauchten. „Neue Arten treten in den Fossilfunden beinahe stets plötzlich und ohne Verbindungsglieder zu Vorläufern im älteren Gestein derselben Region auf.“ GOULD nennt dieses Phänomen „das Geschäftsgeheimnis der Paläontologie“ (1989, 188f). Die Theorie an sich ist allerdings nicht neu, sondern wurde in ähnlicher Form z.B. bereits von den Tübinger Paläontologen K. BEURLIN 1933 und O.H. SCHINDEWOLF 1947 vertreten (vgl. MÜLLER 1992, 261–274). Im Sinne dieser Theorie fragt GOULD in seinem Buch, ob die „einzigen Arthropoden“ und „irren Wundertiere“ aus dem Mittelmambrium des Burgess-Schiefers womöglich bereits im Unterkambrium auftauchen,

gemeinsam mit den frühesten Fossilien mit Außenskeletten. Wurde also die im Burgess-Schiefer beobachtete maximale Bauplanverschiedenheit bereits in der sogenannten kambrischen Explosion – wie das schlagartig anmutende Erscheinen beschalter, differenzierter Faunenelemente oft genannt wird – selbst erreicht?

Die Fossilagerstätte Chengjiang und Organismenhorizonte in Südwest-China

1984 entdeckten chinesische Forscher in der schon lange bekannten unterkambrischen Fossilfundstätte Chengjiang (Südwestchina) eine reiche Weichkörper-Fauna, die möglicherweise ebenso spektakulär ist wie die des Burgess-Schiefers und vielleicht reichhaltiger als andere inzwischen bekannt gewordene unterkambrische Konservat-Lagerstätten. In einem Übersichtsartikel geben CHEN et al. (1992) einen Einblick in den Stand der paläontologischen Forschung. Die Autoren nennen mehrere Gattungen aus Chengjiang, die schon aus dem Burgess-Schiefer bekannt waren, so ein zweiklappiger Weichkörper-Trilobit, ein „einzigartiger Arthropode“ und einige „irre Wundertiere“ (s. o.). Nach dem Trilobiten *Eoredlichia* gehört die Fauna in die gleichnamige Trilobiten-Zone der zuerst in Rußland benannten Atdabanian-Stufe des Unterkambriums (MÜLLER 1992, 477; GOULD 1991, 250), also die 2. Trilobiten-Zone (vgl. Abb. 1).

Ein Forschungsbericht über die Schichtfolgen und Organismen-Horizonte in China und ihre mutmaßliche Entstehung wurde kürzlich von einer Forschergruppe der Freien Universität Berlin veröffentlicht (ERDTMANN et al. 1994). Danach treten ca. 40m unter der Konservat-Lagerstätte die ersten Trilobiten auf (1. Trilobiten-Zone des Atdabanian). Weitere ca. 100 m tiefer, in der ersten Unterkambrium-Stufe, dem gleichfalls nach einer sibirischen Lokalität benannten Tommotian, das hier (wie auch z.B. in Sibirien und Skandinavien) noch keine Trilobiten führt (GOULD 1991, 250), erscheint eine hochdiverse Faunenvergesellschaftung sogenannter

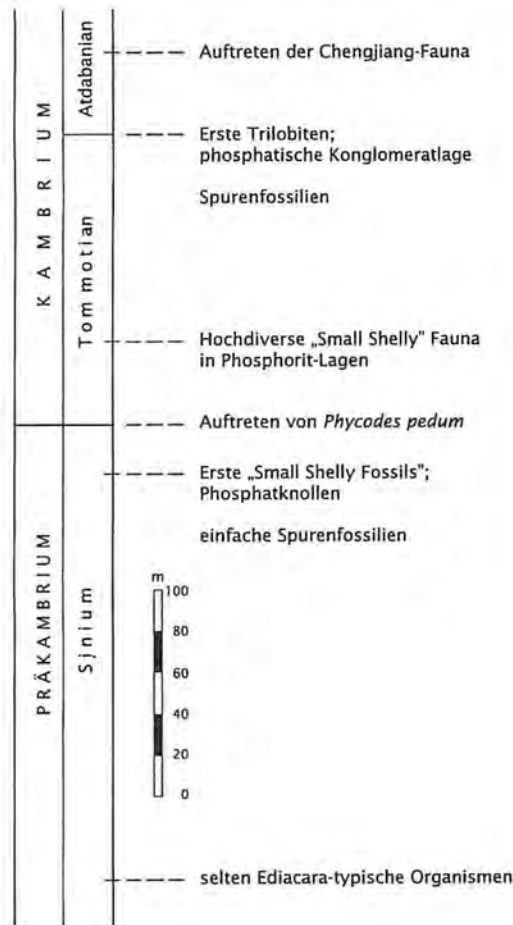


Abb. 1:
Schematische
Organismenabfolge,
z. T. mit dem Auftre-
ten phosphatischer
Lagen in Südwest-
China (vereinfacht
umgezeichnet nach
ERDTMANN et al. 1994)

„Small Shelly Fossils“ (Abb. 2). Diese „kleinwüchsige Muscheltierfauna“ enthält einige Lebensformen „mit erkennbar moderner Struktur, doch ihre meisten Mitglieder sind winzige Klingen, Hauben und Becher von unbestimmter Zugehörigkeit“ (60).

Noch einmal etwa 40 m tiefer im Profil läßt man in China mit dem Auftreten des Spurenfossils *Phycodes pedum* das Unterkambrium beginnen, und weitere ca. 20 m im Liegenden (Sinium-Stufe, höchstes Präkambrium) treten vereinzelt „Small Shelly Fossils“ auf, die den ersten „Biomineralisationsevent“ markieren.

Die jungpräkambrischen Vendobionten und paläoökologische Fragen

Ein ungefähr 200 m tiefer im Schichtgebäude liegender Sedimentstapel enthält vereinzelt Abdrücke harkörperloser Organismen, wie sie zunächst 1946 bei Ediacara (Australien) zahlreich entdeckt und später nach und nach aus dem obersten Präkambrium praktisch aller Kontinente beschrieben wurden. Anfangs sah man in diesen verschiedenartigen Abdrücken im Sandstein eine Tierwelt („Ediacara-Fauna“), deren Angehörige als primitive Vorläufer moderner Gruppen gedeutet wurden. Vorwiegend solle es sich um Hohltiere (Coelenterata), aber auch Ringelwürmer

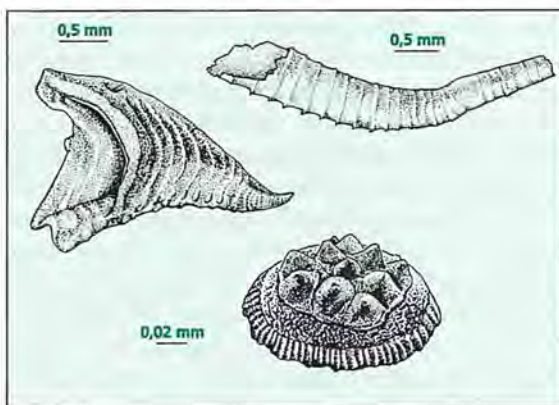


Abb. 2: „Small Shelly“-Fossilien: Organismen unbekannter taxonomischer Zugehörigkeit aus dem Kambrium. A Tommotia, B Hyolithellus, C Lenargyrion. (umgezeichnet nach GOULD 1991)

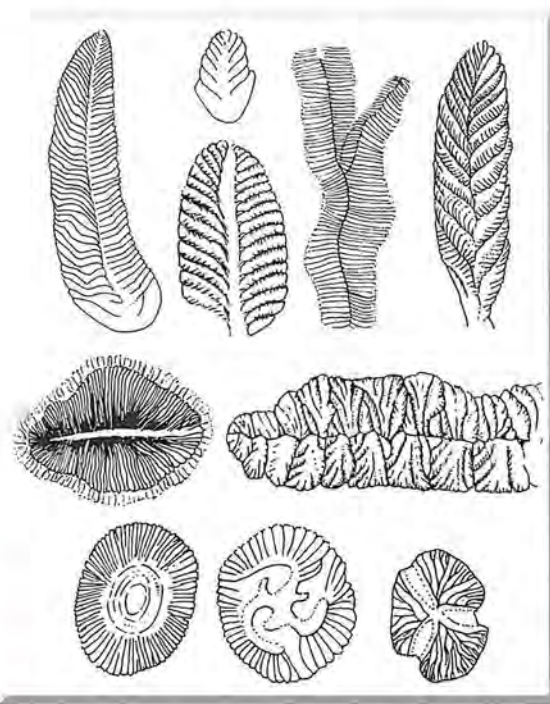


Abb. 3:
Einige Vertreter der
eigenartigen
„Vendobionten“.
(umgezeichnet nach
GOULD 1991)

(Annelida) und Gliederfüßer (Arthropoda) handeln, die aber noch keine Skeletteile besaßen. Seit den frühen achtziger Jahren jedoch scheint eine andere Interpretation dieser rätselhaften Fossilien an Boden zu gewinnen. Sie wird von dem Geomikrobiologen W. KRUMBEIN von der Universität Oldenburg vertreten (GALL & KRUMBEIN 1992), wurde aber besonders von dem Tübinger Paläontologen (jetzt Yale University, USA) und Crafoord-Preisträger (Zu-Preis zum Nobelpreis) A. SEILACHER ausgearbeitet und findet auch andere Befürworter (vgl. z.B. GOULD 1991, 352–354; HAGDORN 1993; ERDTMANN et al. 1994). SEILACHER (1989; weitergeführt 1994, Vortrag am 8. Januar 1994 im Löwentormuseum in Stuttgart) bezeichnet die Ediacara-Organismen als „Vendobionten“ (nach der jungpräkambrischen Vendium-Stufe; ungefähr zeitgleich mit dem chinesischen Sinium) und sieht in ihnen eher spezialisierte, große (z.T. mehr als 25 cm lang), einzellige Mikrobenhüllen, die als mit Protoplasma gefüllte „Pneus“ gewissermaßen „lebende Luftmatratzen“ ohne innere Organe darstellten und deren Körperhülle in sehr verschiedener Weise mit Lamellen abgesteppt war und so ein „hydraulisches Skelett“ bildete (Abb. 3). Im und auf dem sandigen Sediment bewegter Flachmeerbereiche waren sie sozusagen durch Mikrobenfilme „festgeklebt“ und führten ein uns fremdartig anmutendes Leben „unter ganz spezifischen Umweltbedingungen“ (ERDTMANN et al. 1994). Wie sollte man sich ihre weitere Existenz auch vorstellen angesichts einer hochdifferenzierten Fauna von Räubern, die im Unterkambrium weltweit in Erscheinung traten? (vgl. ELDRIDGE 1994, 92f.) Schon zuvor waren die aus „normalen“ Mikrobenmatten aufgebauten Stromatolithen zahlenmäßig zurückgegangen, während sie im älteren Präkambrium offenbar prächtig gediehen. Heute wachsen ähnliche Stromatolithen

nur noch in besonderen ökologischen Nischen – wie der völlig übersalzenen Haifischbucht an der Westküste Australiens. Sie ist „ein regelrechtes Solbad und Gift für fast alle Meerestiere. Die Stromatolithen können in der Shark Bay einfach deswegen gedeihen, weil sie dort die einzig vorhandene Lebensform sind. Sie haben keine Feinde“, schreibt der Paläontologe P.D. WARD (1993) von der University of Washington in Seattle in seinem neuen Buch, das der Frage gewidmet ist, warum „lebende Fossilien“ noch leben.

Überhaupt scheinen ökologische Fragestellungen in der gegenwärtigen Forschung in den Vordergrund zu treten (KNOLL 1991). Die Ediacara-Organismen (Vendobionten) stellen nach der neuen Interpretation eine Gruppe völlig isolierter Lebewesen dar, die keinen evolutiven Bezug zu den nächstjüngeren, gleichfalls weltweit auftretenden Fossilien der „Small Shelly Fauna“ im höchsten Sinium/Vendium und Tommotian haben (GOULD 1991, 352; WARD 1993, 44). Vielmehr starben sie ohne Nachkommen aus; womöglich sogar, wie manche Forscher neuerdings annehmen, durch ein Massensterben im spätesten Präkambrium (TOLLMANN & TOLLMANN 1993, 302–305). Allerdings werden in wurmartigen Tieren, von denen man nur Spuren, Fährten und Höhlen im Sand des Vendobionten-Biotops kennt, z.T. Vorfahren späterer Organismengruppen vermutet.

Auch sehen z.B. ERDTMANN et al. (1994) in bestimmten Elementen der „hochdiversen Faunenvergesellschaftung“ der „Small Shelly Fossils“ aus der unterkambrischen, noch trilobitenfreien Tommotian-Stufe „möglicherweise“ frühe Angehörige von Brachiopoden (Armfüßern), Pelecypoden (Muscheln) und Gastropoden (Schnecken). GOULD (1991, 356f.) meint dazu: „Vielleicht aber – und diese Interpretation findet neuerdings bei den Fans der kleinen Schalenfauna zunehmend Anklang – stellen die meisten Tommotian-Sonderlinge einzigartige Anatomien dar, die früh entstanden und rasch wieder verschwunden sind.“

Sehr wichtig scheinen aus ökologischer Sicht die Hinweise von ERDTMANN et al. (1994) auf Phosphorit-Vorkommen in ihrem Arbeitsgebiet in China zu sein und besonders, daß sich weltweit im ausgehenden Präkambrium und im gesamten Unterkambrium große schichtgebundene Phosphat-Lagerstätten gebildet haben. Auf die Bedeutung dieses Phänomens für die Lebewelt im allgemeinen hatte vor kurzem auch der frühere Kieler Meeresgeologe E. SEIBOLD (1991) hingewiesen. Sowohl als lebenswichtiger Nährstoff für Tiere und Pflanzen wie auch als geeignetes Mineral zur Bildung von Skeletteilen ist Phosphat unverzichtbar. „Die ersten Organismen mit der Fähigkeit zur Ausbildung von mineralischen Hartteilen, die ‘Small Shelly Fossils’, treten zeitgleich mit sedimentären Phosphoriten auf und liegen heute in phosphatischer Erhaltung vor“ (ERDTMANN et al. 1994). Allerdings ist bisher nicht klar, wie weit diese Fossilien primär, also im Leben, phosphatschalig waren, oder ob erst im Sediment eine sekundäre Mineralneubildung zu Phosphat geführt hat (Fossilmetasomatose). In jedem Fall ist

es interessant, daß schon bald nach dem Ausklingen des „Phosphatic Event“ im Kambrium Phosphat durch Karbonate als vorrangiges Baumaterial für Skelette abgelöst wurde. Man wird erwägen müssen, ob ökologische Hintergründe für das regelhafte horizontgebundene Auftreten der verschiedenen Organismengruppen in präkambrischen und kambrischen Gesteinen nicht eine viel wesentlichere Rolle spielen als bisher zumeist angenommen wurde.

An der Basis des Schichtgliedes, in dem im Profil von Chengjiang (Südwestchina) die ersten Trilobiten erscheinen (1. Trilobiten-Zone der unterkambrischen Atdabanian-Stufe), ist eine 0,2 m mächtige phosphatische Konglomeratlage ausgebildet (ERDTMANN et al. 1994). Wie oben in Kürze beschrieben tritt in der 2. Trilobiten-Zone die reichhaltige Wirbellosen-Fauna mit Weichteilerhaltung auf. Es ist von hohem Interesse zu sehen, wie unterschiedlich diese neuen Fossilfunde gedeutet werden. Dazu genügt bereits eine Beschränkung auf einige von CHEN et al. (1992) und GOULD (1991) aus dem Unterkambrium Chinas bzw. dem Mittelkambrium Kanadas gemeinsam aufgeführte Gattungen.

Gemeinsame Gattungen im Burgess-Schiefer und in Chengjiang – ein Interpretationsvergleich



Abb. 4: Der Weichkörper-Trilobit *Naraoia* in einer Camera lucida-Zeichnung. (umgezeichnet nach GOULD 1991)

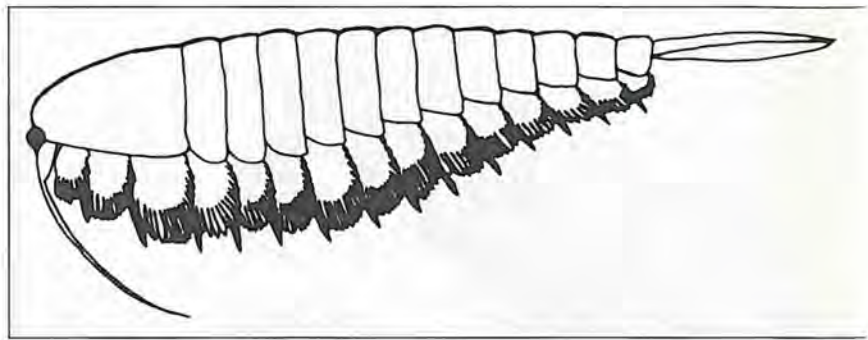


Abb. 5:
Der Gliederfüßer
Alalcomenaeus
(umgezeichnet nach
GOULD 1991)

Der weichleibige Trilobit *Naraoia* (Abb. 4) mit seiner zweiklappigen Schale, die kaum eine Ähnlichkeit mit dem „gewöhnlichen“ Außenskelett eines Trilobiten aufweist, ist laut GOULD ein Beispiel für die anfänglich bedeutend größere anatomische Verschiedenartigkeit der Trilobiten-Baupläne, zumal ein Thorax (Rumpf bzw. Rumpfsegmente) nicht vorhanden ist. Nach dem Trilobitenforscher und Mitbegründer der Evolutionstheorie vom „unterbrochenen Gleichgewicht“, N. ELDREDGE (s. u.), war die anatomische Verschiedenartigkeit der Trilobiten jedoch erst nach dem Kambrium am größten (ELDRIDGE 1994, 95f.). CHEN et al. bezeichnen *Naraoia* lakonisch als „Proto-Trilobit“ – insofern vielleicht verständlich, als ein weichleibiger Trilobit (und ein an *Anomalocaris* erinnerndes Fossil; s. u.) in osteuropäischen Schichten anscheinend bereits unterhalb des ersten Auftretens gewöhnlicher Trilobiten, also im ersten Abschnitt des Unterkambriums, gefunden wurde (GOULD 1991, 249f.). Das würde bedeuten: in der Tommotian-Stufe; doch scheint diese Einstufung bisher nicht völlig gesichert zu sein.

GOULD sieht im Anschluß an seinen Gewährsmann WHITTINGTON in dem „einzigartigen Arthropoden“ *Alalcomenaeus* (Abb. 5) eine Gattung mit einem hochgradig spezialisierten Körperbau, mit einzigartigen Merkmalen und einer einzigartigen Anordnung von Körperteilen. Nach den von CHEN et al. angeführten Paläontologen handelt es sich lediglich um einen primitiven Vertreter der Arthropoden, der sich als phylogenetischer Vorläufer verschiedener Ordnungen darstellen könnte.

Für GOULD gehören die folgenden drei Lebewesen zu den „irren Wundertieren“. Der riesige Räuber *Anomalocaris* – das größte Kambrium-Fossil (Abb. 6) – könnte sich mit seinen einander überschneidenden seitlichen Lappen wie ein moderner Rochen schwimmend fortbewegt haben. Die bedrohlich wirkenden, mit Dornen versehenen segmentierten Fangwerkzeuge erinnern zwar an Arthropoden, doch sei Segmentierung nicht auf Gliederfüßer beschränkt. Er besitze sonst keine Arthropoden-Eigenschaften, sein Körper trage keine gegliederten Anhänge und der ständig geöffnete, mit einem Plattenring umgebene Mund sei einzigartig, völlig anders als alles im Stamm der Gliederfüßer. Soweit GOULD. Durch Vergleich der Plattenringe kleinerer, guterhaltener *Anomalocaris*-Exemplare mit größeren, zerfallenen Kieferplatten-elementen aus Chengjiang wird inzwischen auf

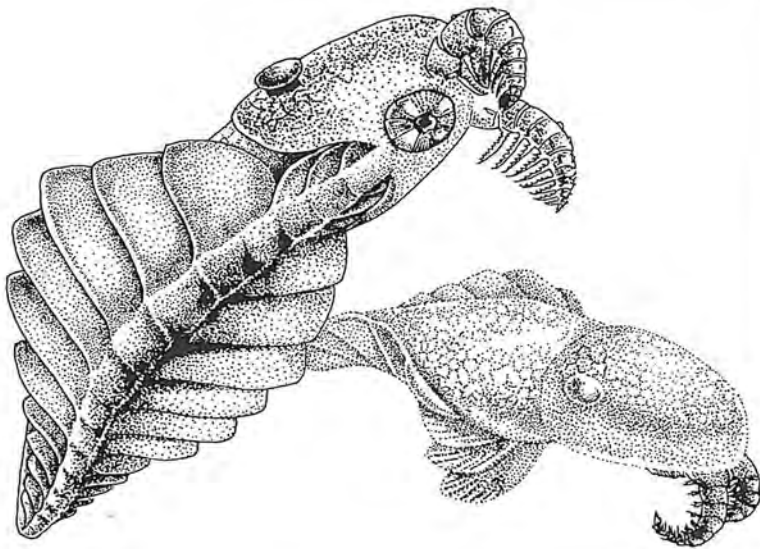
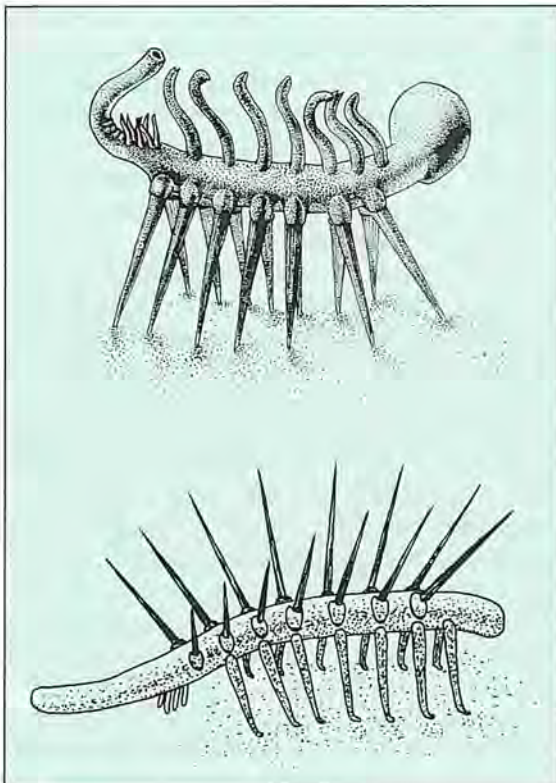


Abb. 6: Zwei Arten von *Anomalocaris*. Oben: *A. nathorsti*, von der Unterseite gesehen, mit kreisförmigem Mund; unten: *A. canadensis*, von der Seite gesehen, in schwimmender Position. (umgezeichnet nach GOULD 1991)

Riesenformen von 2 Meter Länge geschlossen (CHEN et al. 1994; BRIGGS 1994)! CHEN et al. (1992) bezeichnen diesen mächtigen Kambrium-Sonderling allerdings als „Pseudoarthropoden“, denn neuerem Fundmaterial nach scheint *Anomalocaris* doch entsprechende anatomische Merkmale aufzuweisen. Dazu sollen z.B. ein starkes Außenskelett, Wachstum durch Häutung, Segmentierung und der Kiemenbau gehören (CHEN et al. 1994; vgl. HOEFER 1991), wobei allerdings die genaue Beziehung zu den Gliederfüßern umstritten ist. Nach CONWAY MORRIS handelt es sich bei *Hallucigenia*

Abb. 7: Die zweieinhalb Zentimeter große *Hallucigenia*. Oben: in der früheren Rekonstruktion von CONWAY MORRIS, unten in der neuen Rekonstruktion, buchstäblich umgedreht. (umgezeichnet nach GOULD 1991 und HOEFER 1991)



(Abb. 7) um „die bizarre und traumhafte Erscheinung des Tieres“, wie GOULD zustimmend seinen zweiten paläontologischen Gewährsmann zitiert (170). Man wisse bei dem Geschöpf weder sicher, wo vorn und hinten sei, noch welches die Ober- bzw. Unterseite darstelle. An der Unterseite (?) trage es 7 Paar spitz zulaufende, ungegliederte Stacheln (Stützen? Beine?). Unklar sei die Fortbewegungsweise, die Funktion der 7 Tentakeln auf der Oberseite (?) usw. Oder ist *Hallucigenia* kein vollständiges Tier, sondern der komplizierte Anhang eines größeren, noch unentdeckten? Ein solches Lebewesen könnte noch merkwürdiger sein als *Hallucigenia* nach CONWAY MORRIS' Interpretation, mutmaßt GOULD. Die von CHEN et al. angeführten Autoren stufen *Hallucigenia* jedoch in die Gruppe der „gepanzten Lobopoda“ (Stummelbeiner; vgl. KRUMBIEGEL 1992) ein und stellen das Fossil zum Stamm Onychophora (Stummelfüßer). Nach erneuter sorgfältiger Präparation des besterhaltenen Fossils kamen tatsächlich „zwei Beine mit je zwei Klauen“ und weitere Stummelfüßer-Merkmale zum Vorschein. Die ehemals als Beine gedeuteten Stacheln dienten wohl als Rückenstacheln der Feind-Abwehr, während es sich bei den „Tentakeln“ um eine mißdeutete Reihe von 7 Beinen handeln soll. Da CONWAY MORRIS noch keine zweite Beinreihe gefunden hatte, kam es zu der Rekonstruktion des Tieres in „Rückenlage“ (Abb. 7, oben). Der neuen Interpretation des anscheinend vollständig erhaltenen Fossils stimmen laut HOEFER (1991) nun auch CONWAY MORRIS und GOULD zu, wobei noch immer etwas unklar bleibt, welches die Vorder- bzw. Hinterseite des Tieres ist (Abb. 7, unten).

Bei *Dinomischus* (Abb. 8) fand CONWAY MORRIS zwar engste Parallelen zum kleinen Stamm der Entoprocta (Kelchwürmer), doch im Grunde ist das Fossil auch für ihn – wie GOULD berichtet – etwas Absonderliches, ein Ding für sich, das keine Ähnlichkeiten mit anderen Metazoen aufweist und vermutlich einem ausgestorbenen Stamm angehört. Selbst CHEN et al. zählen in diesem Fall *Dinomischus* zur großen Anzahl der auch in Chengjiang gefundenen Taxa mit fraglicher oder völlig unklarer Natur und setzen ein Fragezeichen zur Einordnung bei den Kelchwürmern.

So scheint sich zu zeigen, daß die Hypothese von der anfänglichen, bereits im Unterkambrium maximalen Bauplanbreite der Wirbellosenfauna vielleicht nicht im ursprünglich gedachten Ausmaß zutrifft, sich aber in den Grundzügen bewährt. GOULDS dritter Gewährsmann BRIGGS ist inzwischen der Meinung, die Verschiedenartigkeit der Arthropoden-Baupläne sei in der Gegenwart mindestens ebenso eindrucksvoll wie im Kambrium (BRIGGS et al. 1992; vgl. GEE 1992, LEVINTON 1991). Nicht zuletzt hier stellt sich dringlich die Frage nach den Methoden, die der Gewichtung anatomischer Merkmale zugrundeliegen. Davon hängt die unterschiedliche Einstufung im taxonomischen System und in Stammbaum-Konstruktionen großenteils ab, worauf z.B. auch in der Neuauflage des „Fossil Record“ (WILLS & SEPKOSKI 1993, 543) hingewiesen wird.

Das plötzliche Auftreten der Makroorganismen – doch ein primitiver Beginn?

Offenbar hat es sich aber bestätigt, daß die hochkomplexen Lebensformen im Sinne von GOULD plötzlich im geologischen Profil auftauchen. Das gilt für die Vendobionten (Ediacara-Organismen) der obersten Präkambrium-Stufe (KNOLL 1991) ebenso wie für die „hochdiverse Faunenvergesellschaftung“ der „Small Shelly Fossils“ in der ersten Unterkambrium-Stufe, der aber noch knapp unterhalb der Präkambrium-Kambrium-Grenze eine „primitive erste, nur wenige altertümliche Formen“ umfassende „kleinwüchsige Muscheltierfauna“ vorangehen soll (ERDTMANN et al. 1994). Es gibt jedoch zu denken, daß diese Autoren wie auch CHEN et al. (1992; s. o.) die plötzlich in der zweiten Unterkambrium-Stufe (wenn nicht vereinzelt noch darunter) erscheinenden Fossilien mit Weichteilerhaltung ebenfalls z.T. als primitiv bezeichnen und als unspezialisierte Vorläufer späterer komplexer Organismen betrachten oder sie in diesem Sinne mit der „Proto“-Vorsilbe versehen. Dahinter steht die traditionelle gradualistische Sicht der Makroevolution. Sie drückt sich z.B. in den folgenden Sätzen von ERDTMANN et al. (1994) aus: „Die allgemein als 'kambrische Explosion der Metazoa' bezeichnete Massenfaltung tierischen Lebens dürfte zwar im frühen bis mittleren Kambrium stattgefunden haben, stellt jedoch keinen 'Urknall des tierischen Lebens' dar. Die Entwicklung begann vielmehr 'nicht explosiv' im Präkambrium und ist teilweise nur durch lückenhaft überlieferte 'Fenster' wie die Fossilagerstätten der unterkambrischen Yu'an-shan-Schichten von Chengjiang oder des mittellkambrischen Burgess-Schiefers in Kanada überliefert.“

Die Lückenhaftigkeit der Fossilüberlieferung im allgemeinen und besonders in der Zeit vor den ältesten, Makrofossilien führenden Sedimentgesteinen hatte bereits Ch. DARWIN (1809–1882) in seinem epochenmachenden Buch über die Entstehung der Arten postuliert (1859, 428–467), um einen Erklärungsversuch für das Fehlen der „Binde- und Übergangsglieder zwischen allen lebenden und ausgestorbenen Arten“ zu geben. DARWIN erkannte, daß ihre Zahl „unermesslich groß gewesen sein“ mußte, „wenn meine Theorie richtig ist“ (431), nämlich die gradualistische Theorie der Makroevolution. Für ihn war das Postulat der Lückenhaftigkeit derart bedeutsam, daß er folgerte: „Wer unsere geologischen Urkunden für annähernd vollständig hält, muß meine Theorie verwerfen“ (467).

Nach mehr als einem weiteren Jahrhundert intensiver Forschung halten gegenwärtig zahlreiche Paläontologen die geologischen Urkunden, aufs Ganze gesehen, für sehr viel weniger lückenhaft als DARWIN zugestehen mochte. Das gilt besonders für marine Sedimentgesteine, die vor allem mit Hilfe von Zonen-Leit-

fossilien immer detaillierter untergliedert werden konnten. Dabei lassen sich Schichtlücken in einem Gebiet u.a. durch parallelisieren mit biostratigraphisch vollständigeren Sedi-mentfolgen in anderen Regionen recht gut ermitteln (vgl. GEYER 1973, 229–239; SEIBOLD 1991, 202–210). Entdeckungen von Konservat-Lagerstätten wie in Kanada oder China sorgen darüber hinaus immer wieder für besondere paläontologische Überraschungen. Wenn die Zahl der Binde- und Übergangsglieder unermesslich groß gewesen wäre, ist es kaum verständlich, wieso die typischen Fossilformen plötzlich und voll ausgebildet im geologischen Profil erscheinen; dieser alte Befund hat sich jedoch bis heute immer wieder bestätigt, obgleich inzwischen ungeheure Mengen an Fossilien geborgen und beschrieben wurden. Bei den vergleichsweise wenigen Funden etwa von Zwischenklassenrang – als wohl spektakulärstes Beispiel sei *Archaeopteryx* genannt – ist zum Teil auch unter Spezialisten umstritten, ob ihnen dieser Status tatsächlich zukommt (vgl. JUNKER & SCHERER 1992, 193–208).

Diesem gesamten Sachverhalt versuchten GOULD und ELDREDGE Rechnung zu tragen, als sie die Evolutionstheorie vom „unterbrochenen Gleichgewicht“ (punctuated equilibrium; s. o.) formulierten. Das biologische Gleichgewicht wurde demnach durch sprunghafte Speziationsereignisse („punctuations“) in kleinen Populationen während zu kurzer Zeiträume unterbrochen, um den Artbildungsprozeß fossil abbilden zu können. In der Tat weiß man heute, daß Speziationen unter Umständen binnen weniger Generationen erfolgen können (JUNKER 1993; SCHERER 1993). Wenn aber GOULD (1991, 250) mit solchen biologischen Befunden den (angenommenen) evolutiven „Hauptstoß“ in Verbindung bringt, der „sich sehr früh im Unter-Kambrium“ vollzog und der „vermutlich das ganze Burgess-Spektrum“ entstehen ließ, so hat sich ein derart maximaler Neu- und Umbildungsprozeß, der nicht nur neue Arten, sondern zahlreiche neue Stämme (!) hervorgebracht haben mußte, biologisch als sehr fragwürdig erwiesen und läßt sich mit empirischen Daten bisher nicht belegen (SCHERER 1991; JUNKER & SCHERER 1992).

Des weiteren wirft die unter- und mittellkambrische Fauna die Frage auf, ob bzw. wieweit der Begriff des Primitiven objektiv begründbar oder ob er nicht vielmehr theoriegeleitet ist und den Blick auf den komplexen Bau eines Organismus zu verstellen droht. Es ist ein Verdienst des Buches von GOULD, anhand der Taxonomie-Geschichte der Tierwelt des Burgess-Schiefers darauf hingewiesen zu haben. D.M. RAUP,

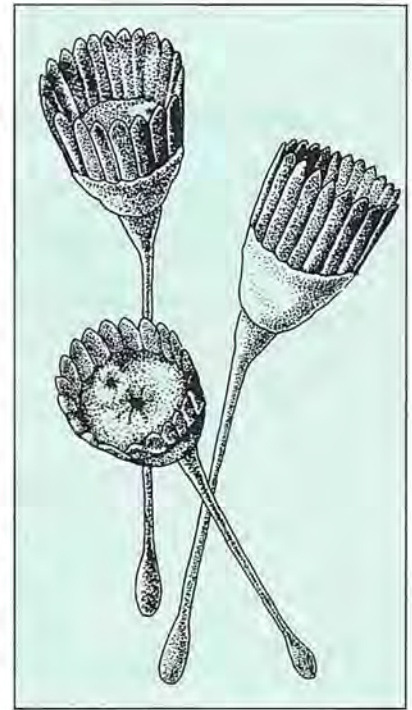


Abb. 8:
Drei Exemplare
des ca. 3 cm großen
gestielten Tieres
Dinornis.
(umgezeichnet nach
GOULD 1991)

Evolutionsbiologe und Paläontologe an der Universität Chicago, lenkt ebenfalls den Blick auf dieses Problem, wenn er die Zeit seit dem Kambrium unter die Überschrift „600 Millionen Jahre Wirrwarr“ stellt und zu der verbreiteten Vorstellung „vom Einfachen zum Komplizierten, vom Primitiven zum Höherentwickelten“ schreibt: „Aber solche Verallgemeinerungen halten einer näheren Nachprüfung nicht stand. In Wirklichkeit war die Evolution des Lebens im Phanerozoikum ein ständiges Vor und Zurück mit viel allgemeinem Wirrwarr.“

**„In Wirklichkeit
war die Evolution des Lebens
im Phanerozoikum ein ständiges
Vor und Zurück mit viel
allgemeinem Wirrwarr.“**

Wichtige Artengruppen entwickelten sich, gediehen für einige Zeit und starben dann aus; die Organismen, die ihre Stelle einnahmen, waren anders, aber nicht wesentlich komplizierter, höher entwickelt oder größer“ (1992, 45).

Nochmals – das paläoökologische Problem

Abschließend ist zu überlegen, ob angesichts solcher Befunde und Thesen wie den vorgestellten nicht – wie oben angedeutet – eine *ökologische* (vgl. KNOLL 1991), auf Evolution aber verzichtende Interpretation des Auftretens der Lebewelt im Jungpräkambrium und Unterkambrium diskutiert werden sollte. Nachdem das Szenario der Makroevolution bisher nicht mit Daten aus der Rezentbiologie gestützt werden konnte (SCHERER 1991; JUNKER & SCHERER 1992), wäre etwa zu erwägen, ob nicht das *sukzessive*, weltweit gleichzeitige fossile Erscheinen verschiedener Organismengruppen gestaffelt nacheinander *umweltbedingter* Natur ist. Das gilt u.a. für die jungpräkambrischen, nach neuerer Hypothese steppdeckenartig gebauten und „unter ganz spezifischen Umweltbedingungen“ lebenden Vendobionten, aber auch die etwas spätere, „für unterkambrische Verhältnisse hochdiverse Faunenvergesellschaftung“ der „Small Shelly Fossils“ (ERDTMANN et al. 1994) sowie die darüber auftretende hochdifferenzierte Chengjiang-Fauna, deren Erscheinen (mit bisher annähernd 100 entdeckten Arten) ein komplexes Ökosystem voraussetzt, das plötzlich auftaucht (CHEN et al. 1994). Unterstrichen wird dies durch eine weitere unterkambrische Konservat-Lagerstätte in der nordwest-kanadischen Mount Cap Formation, aus der kürzlich Krebstiere mit komplizierten Filterapparaten zum Fang von Mikroplankton beschrieben wurden. Ihr Erscheinen signalisiert

eine fundamentale Umstellung im Ökosystem (BUTTERFIELD 1994). Wohl nicht zufällig ist das Auftreten dieser Faunen mit mineralischen Hartteilen an phosphathaltige Sedimente geknüpft, die weltweit verbreitet sind. Die Denkansätze von Paläontologen wie GOULD oder SEILACHER sollten m.E. dazu ermutigen, über gewohnte Forschungswege hinauszufragen, wobei allerdings die Theorie der Makroevolution selbst vom kritischen Zweifel nicht ausgenommen werden dürfte.

Literatur

- BRIGGS DEG (1994) Giant Predators from the Cambrian of China. *Science* 264, 1283–1284.
- BRIGGS DEG, FORTEY RA & WILLS MA (1992) Morphological Disparity in the Cambrian. *Science*, 256, 1670–1673.
- BUTTERFIELD NJ (1994) Burgess Shale-type fossils from a Lower Cambrian shallow-shelf sequence in northwestern Canada. *Nature* 369, 477–479.
- CHEN J, ERDTMANN B-D & STEINER M (1992) Die Unterkambrische Fossilagerstätte Chengjiang (China). *Fossilien* 9, 273–282.
- CHEN J, RAMSKÖLD L & ZHOU G (1994) Evidence for Monophyly and Arthropod Affinity of Cambrian Giant Predators. *Science* 264, 1304–1308.
- DARWIN Ch (1859) *On the Origin of Species*. London. (Hier zitiert nach: Die Entstehung der Arten, Stuttgart 1963).
- ELDREDGE N (1994) *Wendzeiten des Lebens. Katastrophen in Erdgeschichte und Evolution*, Heidelberg – Berlin – Oxford.
- ERDTMANN B-D, STEINER M & SIEGMUND H (1994) Entwicklungsgeschichte des höheren Lebens an der Wende vom Präkambrium zum Kambrium. *Aufschluß* 45, 26–35.
- GALL J-C & KRUMBELN WE (1992): Weichkörperfossilien. *Fossilien* 9, 35–49.
- GEE H (1992) Something completely different. *Nature* 358, 456–457.
- GEYER OF (1973) *Grundzüge der Stratigraphie und Fazieskunde, Bd. 1*. Stuttgart.
- GOULD SJ (1989) Die episodische Natur evolutionärer Veränderungen. In: *Der Daumen des Panda*. Frankfurt/M., S. 187–194.
- GOULD SJ (1991) *Zufall Mensch. Das Wunder des Lebens als Spiel der Natur*. München – Wien.
- HAGDORN H (1993) Adolf Seilacher, Paläontologe und Crafoord-Preisträger 1992. *Fossilien* 10, 121–123.
- HOEFER I (1991) Rätsel richtiggestellt. *Spektrum der Wissenschaft*, September, S. 26–30.
- JUNKER R (1993) Prozesse der Artbildung. In: SCHERER S (Hg) *Typen des Lebens*. Berlin, S. 31–45.
- JUNKER R & SCHERER S (1992) *Entstehung und Geschichte der Lebewesen*, 3. Aufl., Gießen.
- KNOLL AH (1991) Das Ende des Proterozoikums: Schwelle zu höherem Leben. *Spektrum der Wissenschaft*, Dezember, S. 100–108.
- KRUMBIEGEL G (1992) *Xenusion – Bindeglied zwischen den Tierstämmen?* *Fossilien* 9, 238–242.
- LEVINTON JS (1993) Die explosive Entfaltung der Tierwelt im Kambrium. *Spektrum der Wissenschaft*, Januar, S. 54–62.
- MÜLLER AH (1992) *Lehrbuch der Paläozoologie*, Bd. I, 5. Aufl.,

Jena – Stuttgart.
 RAUP DM (1992) Ausgestorben. Zufall oder Vorsehung? Köln.
 SCHERER S (1991) Probleme makroevolutiver Hypothesen. In:
 SCHERER S (Hg) Die Suche nach Eden. Neuhausen,
 S. 45–48.
 SCHERER S (1993) Sprunghafte Bildung einer morphologisch
 klar unterschiedenen Art? Spektrum der Wissenschaft,
 August, S. 16–19.
 SEIBOLD E (1991) Das Gedächtnis des Meeres. Boden – Was-
 ser – Leben – Klima. München – Zürich.

SEILACHER A (1989) Vendozoa: Organismic construction in the
 Proterozoic biosphere. *Lethaia* 22, 229–239.
 TOLLMANN A & TOLLMANN E (1993) Und die Sintflut gab es doch.
 Vom Mythos zur historischen Wahrheit. München.
 WARD PD (1993) Der lange Atem des Nautilus oder warum
 lebende Fossilien noch leben. Heidelberg – Berlin –
 Oxford.
 WILLS MA & SEPKOSKI jr JJ (1993) Problematica. In: BENTON MJ
 (ed) *The Fossil Record* 2. London – Glasgow – New York
 u. a., pp. 543–554.

P A L Ä A N T H R O P O L O G I E

Lebte „Lucy“ mit Familie doch auf Bäumen?

Sigrid Hartwig-Scherer, *Aribostr.* 18, 85356 Freising

Zusammenfassung: Von Anfang an war die Art *Australopithecus afarensis* umstritten, unter anderem wegen eines ausgeprägten Größenunterschiedes zwischen den robusten und grazilen Formen. Neue Funde werden nun doch als Bestätigung dafür gesehen, daß *A. afarensis* als eine stark sexualdimorphe Art über fast 1 Million Jahre Bestand hatte. Darüber hinaus zeigt sich, daß beide Geschlechter stärker an das Baumleben angepaßt waren, als man bisher angenommen hatte. Gängige Vorstellungen zur Evolution des menschlich-aufrechten Ganges werden damit in Frage gestellt.

Ungewöhnlicher Sexualdimorphismus

Die Art *A. afarensis* gehört seit ihrer Etablierung zu den umstrittensten Formen der Hominidengeschichte. Am bekanntesten ist „Lucy“ (A.L. 288-1), eine „zierliche Ausgabe“ ihrer Art. In Hadar hat man außer der auf ca. 3,2 Millionen Jahre datierten „Lucy“ weitere, z.T. sehr robuste Knochenfragmente von mindestens 13 Individuen geborgen (Fundkomplex A.L. 333, Abb. 1), auch „Die erste Familie“ genannt. Eine Reihe von Anthropologen sahen und sehen in den Fossilfunden eine einzige, stark sexualdimorphe Art: die Männchen wiegen je nach Schätzverfahren das eineinhalb- bis dreieinhalbfache der Weibchen, wobei letzterer Wert das für heutige Formen bekannte Maß bei weitem überschreitet (HARTWIG-SCHERER 1993). Andere halten *A. afarensis* für eine unzulässige Vereinigung verschiedener Spezies und glauben, daß das Fundmaterial zwei oder sogar drei Arten repräsentiert.

KIMBEL und Mitarbeiter (1994) haben jetzt einen Fundkomplex beschrieben, welcher den Zeitraum von

3,0 – 3,4 Millionen Jahren umspannt. Die neuen Funde umfassen einen relativ kompletten, robust gebauten Schädel (A.L. 444-2), Ober- und Unterkiefer eines grazilen Individuums (A.L. 417-1) und zwei kräftig gebaute Armknochen (rechter Oberarmknochen A.L. 137-50; linke Elle A.L. 438-1).

Die bis vor kurzem nur sehr fragmentarisch erhaltenen Schädelteile von *A. afarensis* erlaubten bisher keine eindeutigen Rückschlüsse auf die Schädelmorphologie dieser Form. KIMBEL und Mitarbeiter versuchten vor zehn Jahren zwar eine Schädelrekonstruktion aus Teilen verschiedener Individuen, indem sie einen partiellen Gesichtsschädel eines grazilen mit dem Gehirnschädel eines robusten Individuums kombinierten (KIMBEL et al. 1984), diese Rekonstruktion stieß aber erwartungsgemäß auf Kritik. Der neue, robuste Schädel (A.L. 444-2) ist dieser Rekonstruktion nun aber gar nicht so unähnlich. Da er aus einer auf 3,0 Millionen Jahre geschätzten Schicht geborgen wurde, ist er der jüngste bekannte Vertreter von *A. afarensis* und trägt den Spitznamen „Lucy's Sohn“. Der Schädel, der einem männlichen Individuum seiner Art angehört haben soll, vereinigt eine Reihe von symplesiomorphen, d.h. ursprünglichen Merkmalen. Sein recht massiver, stark prognather (nach vorne stehender) Gesichtsschädel mit vergleichsweise großen Eckzähnen ist an einer kleinen Schädelkapsel aufgehängt, deren Kapazität erst nach vollständiger Rekonstruktion bekanntgegeben werden soll. Die ursprüngliche Kritik, daß bei der fraglichen Schädelkonstruktion unzulässigerweise zwei Arten vereinigt wurden, ist aufgrund der Ähnlichkeit mit dem neuen Fund nicht mehr haltbar. Dennoch halten einige Forscher den Schädel für zu groß, um ihn zusammen mit den grazilen Formen einer einzigen Art zuzuordnen.

Auch dem bislang „kopflösen“ weiblichen Gegen-