

Zur neueren Diskussion über die kambrische Explosion

von Reinhard Junker

Einleitung

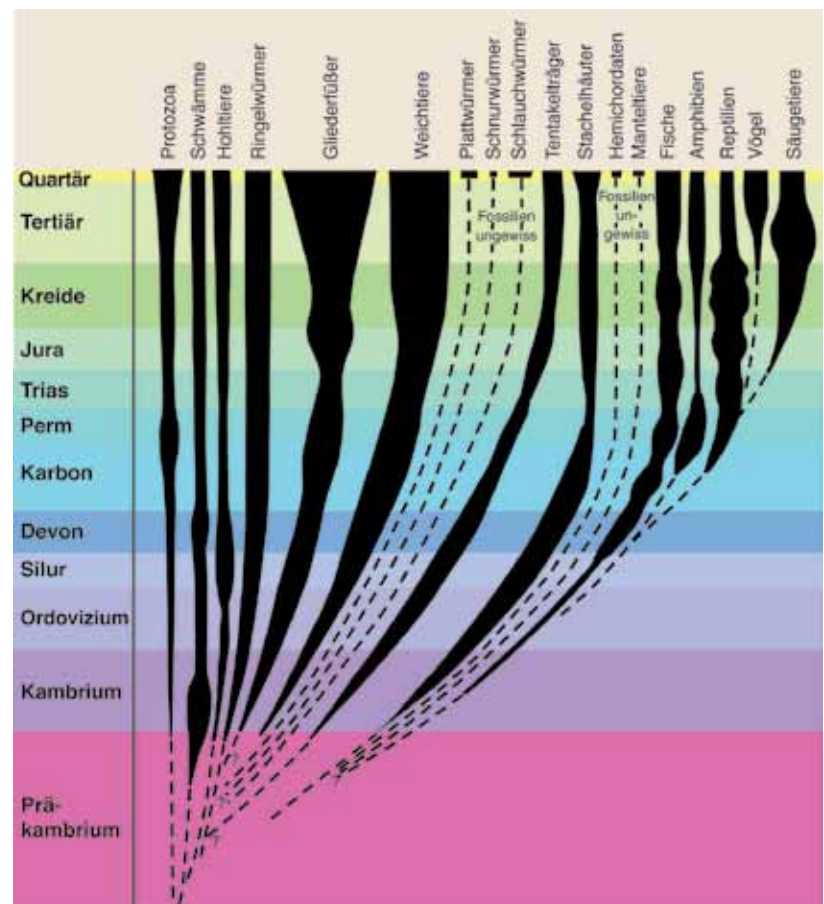
Die Präkambrium-Kambrium-Grenze in der geologischen Periodenfolge markiert die größte Diskontinuität in der Fossilüberlieferung (vgl. Abb. 1). Der untere Teil des Kambriums ist durch eine große Anzahl erstmals fossil erhaltener Tiergruppen in enormer *Verschiedenartigkeit* gekennzeichnet, während vergleichbare Formen oder passende Vorstufen in tieferen Schichten des oberen Präkambriums weitgehend fehlen. Daher wird bis heute in der Paläontologie (Fossilforschung) von der „kambrischen Explosion“ gesprochen (VALENTINE 2004, ERWIN & VALENTINE 2013).

Lebewesen aus allen bekannten Tierstämmen, die Hartteile besitzen, sind in kambrischen Schichten (meist bereits im Unterkambrium) vertreten. Zu den im Kambrium vertretenen Tierstämmen gehören z. B. Schwämme (Porifera), Hohltiere (Coelenterata), Ringelwürmer (Annelida), Armfüßer (Brachiopoda), Gliederfüßer (Arthropoda), Weichtiere (Mollusca), Stachelhäuter (Echinodermata) und auch Chordatiere (Chordata; darunter als „erste“ Wirbeltiere auch kieferlose Fische). Diese Tierstämme sind zudem von Beginn ihres fossilen Nachweises an in der Regel in verschiedene, deutlich abgrenzbare Untergruppen (Klassen) aufgespalten¹ und geographisch meist weit verbreitet. Die verschiedenartigen Tiergestalten sind zudem durch komplexe Beziehungen miteinander verbunden; es tauchen also ganze *Ökosysteme* plötzlich in komplexer Form auf; ihre fossile Überlieferung endet oft ebenso abrupt.

Die Verschiedenartigkeit der Formen innerhalb der einzelnen Stämme ist häufig von Beginn ihrer Fossilüberlieferung an beträchtlich. So kommt das *Ausmaß der gestaltlichen Unterschiede* unter den kambrischen Gliederfüßern der Spanne heutiger Formen nahe (FORTEY et al. 1996, 14; die Formen selber sind aber verschieden von den heutigen). WRAY et al. (1996, 572) weisen darauf hin, dass die am ältesten datierten fossilen Trilobiten* (dreilappig gebaute krebsartige Tiere) auf verschiedene biogeographische Regionen verteilt und morphologisch so gestaltet sind, dass sie in Cladogrammen*

(Ähnlichkeitsbäumen = Baumdiagrammen) als hochspezialisiert erscheinen.² Ähnliches gilt für Weichtiere und Armfüßer (FORTEY et al. 1996, 21) sowie für Moostierchen (Bryozoen) (VALENTINE et al. 1996, 376; COOPER & FORTEY 1998, 152). Allgemein schreiben FORTEY et al. (1996, 16) über die Verschiedenartigkeit der kambrischen Formen am Ende des Unterkambriums: „Bis zum späten Unterkambrium sind sowohl Verschiedenartigkeit als auch Breite der Taxa* ebenso groß wie diejenige in heutigen Ozeanen oder übertreffen diese sogar“ (FORTEY et al. 1996, 16).³ Ähnlich stellt auch ERWIN (1999, 622f.) fest: „... alle zeigen die entwicklungs-geschichtliche Breite der Entwicklungslinien zur Zeit der frühkambrischen Phase der Radiation.“⁴ GEYER (1998) spricht vom „abrupten Auftreten von Metazoen- [Vielzeller-] Gruppen, deren

Abb. 1 Grober Überblick über die fossile Dokumentation von Tierstämmen im Phanerozoikum* sowie der Klassen des Stamms der Chordatiere (Fische bis Säugetiere). (Nach CZIHAK et al. 1981, verändert)



Kompakt

Im unteren Teil der erdgeschichtlichen Periode des Kambriums (Abb. 1, 3) ist eine große Anzahl von Tiergruppen in enormer *Verschiedenartigkeit* fossil überliefert, während vergleichbare Formen oder passende Vorstufen in älteren Schichten des Präkambriums weitgehend fehlen. Diese markante fossile Diskontinuität – das ziemlich abrupte Erscheinen⁵ einer vielgestaltigen Tierwelt – wird als „kambrische Explosion“ bezeichnet.

Es ist mittlerweile zwar eine erhebliche Anzahl von Vierzellern auch im Präkambrium entdeckt worden, doch handelt es sich dabei häufig um Formen, die nicht als Vorstufen der kambrischen Tierwelt gewertet werden, sondern eigene Linien repräsentieren, die früh ausgestorben sind (v. a. die Ediacara-Fauna). Die präkambrischen Formen erscheinen ihrerseits in drei Faunenvergesellschaftungen ebenfalls relativ abrupt. Auch die vielfältigen winzig kleinen (< 2mm) beschalteten Fossilien im untersten Kambrium (sog. „small shelly-Fauna“) eignen sich nur teilweise als mögliche Vorläufer; für ihr Auftreten können ökologische Gründe wahrscheinlich gemacht werden. In den unterkambrischen Stufen des Tommotiums und Atdabaniums (Stufen 2 und 3 in der neueren Nomenklatur, vgl. Abb. 3) nimmt die Verschiedenartigkeit der Formen rasant zu; diese Phase von ca. 6-10 Millionen radiometrischen⁶ Jahren wird meistens als eigentliche kambrische Explosion bezeichnet. Radiationen* im jüngeren Kambrium und Ordovizium führen zu keiner markanten Erhöhung der Verschiedenartigkeit der Tierstämme mehr; während des Kambriums wird in der Regel bereits das Maximum an Verschiedenartigkeit *der Tierstämme* erreicht. Nur relativ wenige Formen werden als mögliche Vorläufer der kambrischen Tierstämme diskutiert, ihre Natur ist meist umstritten. Eine Anzahl neuerer Fossilfunde vergrößert die kambrische Vielfalt noch weiter.

Worauf die kambrische Explosion zurückzuführen ist, konnte im Rahmen evolutionärer Modelle bisher nicht geklärt werden. Diskutiert werden genetische, ökologische und geologische Ursachen. Die Vielfalt der nachweisbaren Baupläne erfordert das Vorhandensein entsprechender genetischer Grundlagen. Ein Zusammenhang mit dem Auftreten von Hox-Genen* oder mit Genduplikationen* ist eher unwahrscheinlich. Häufig werden zahlreiche Neuerschaltungen von Genen als Ursache angenommen, doch ist experimentell nicht gezeigt, dass auf diese Weise neue Bauplanelemente entstehen können; im

Gegenteil ist bekannt, dass Änderungen in Kernbereichen von Gen-Regulations-Netzwerken zu schweren Schädigungen führen. Dass dies zur Zeit des Kambriums grundlegend anders gewesen sein könnte, ist spekulativ und wenig plausibel. Zudem kann allgemein aus der Art der Unterschiede zwischen verschiedenen Organismen nicht auf den Modus ihrer Entstehung (und auch nicht auf Evolution) geschlossen werden, da Unterschiede keinen Mechanismus begründen können.

Aufgrund von Genvergleichen heute lebender Formen verschiedener Tierstämme wird evolutionstheoretisch allgemein ein genetisch komplexer Vorfahre angenommen. Wie dieser hypothetische Organismus entstanden ist, ist unbekannt. Weiter stellt sich die Frage, wofür er die vielen Gene primär benötigte, die bei den später entstandenen kambrischen Tierstämmen für die Ausbildung von Organen genutzt werden, die beim gemeinsamen genetisch komplexen Vorfahren noch nicht existiert haben können.

Die Auffassung, der Fossilbericht des Kambriums und Präkambriums könnte sehr unvollständig sein (Artefakt-Hypothese), ist angesichts zahlreicher für Fossilisierung geeigneter Sedimentgesteine* sowie 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.

Neben genetischen werden auch ökologische und geologische Veränderungen als Auslöser der kambrischen Explosion in Betracht gezogen. Aber auch diese beantworten nicht die offenen Fragen, sondern liefern lediglich ein Spektrum der zu berücksichtigenden Begleitumstände. 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. Davon abgesehen sind alle Vorschläge für ökologische und / oder geologische Auslöser umstritten.



Abb. 2 Die verschiedenen Klassifikationsebenen am Beispiel der Hundartigen. Je nach Autor können auch noch Unter- und Überfamilien, Teilklassen u. a. m. eingeführt werden.

hochgradige Verschiedenartigkeit in ihrem Ausmaß rätselhaft bleibt. Schon im Unterkambrium, oder zumindest bis zum späteren Kambrium, tauchen fast alle heutigen Stämme auf, daneben aber auch Metazoen, die sich nicht oder nur unter Zurechtbiegen der Diagnosen in die gängigen Tiergruppen einordnen lassen.“ Denn zu den auch heute vertretenen Tierstämmen

kommen zahlreiche Formen hinzu, bei denen unklar oder umstritten ist, ob sie sich überhaupt an bekannte Tierstämme anschließen lassen und die den kambrischen Reichtum an Tiergestalten noch erheblich vergrößern. So beschreibt GOULD (1991) unter den Fossilien des Burgess-Schiefers in Britisch-Kolumbien (Kanada) 20 neue Tierstämme mit großen Bauplan-Unterschieden, die er als „irre Wundertiere“ bezeichnet; die äußerst vielgestaltigen Tiere nennt er „einzigartige Gliederfüßer“ mit einem „Maximum an anatomisch leistungsfähigen Möglichkeiten“. Seiner Meinung nach übertreffen die Burgess-Fossilien „wahrscheinlich das gesamte Spektrum des wirbellosen Lebens in den heutigen Ozeanen“ (vgl. auch CONWAY MORRIS & PEEL 1995, 306⁷). Andere Paläontologen sind zurückhaltender. Sie meinen, dass das damalige Tierspektrum nicht so groß war wie GOULD annimmt, und kritisieren die Aufstellung so zahlreicher neuer Tierstämme

(z. B. FORTEY 2002). Doch wie immer man diese Funde auch taxonomisch* einordnet, es ändert nichts an der erstaunlichen Verschiedenartigkeit kambrischer Tiergestalten.

THOMAS et al. (2000) stellen 182 Strukturelemente skeletttragender Tierstämme zusammen (sowohl von Innen- als auch Außenskeletten) und weisen nach, dass 146 davon in den Skeletten des mittellkambrischen Burgess-Schiefers vorkommen. „Innerhalb von 15 Millionen Jahren des Erscheinens der Kronengruppen der Tierstämme mit Hartteilen als wesentlichem Bestandteil sind mindestens 80% der Skelett-Designelemente, die unter heutigen und ausgestorbenen marinen Vielzellern bekannt sind, genutzt worden“ (THOMAS et al. 2000, 1239).⁸

Die hauptsächlichen Unterschiede zwischen den Bauplänen der Tierwelt waren also zu Beginn der dokumentierten Fossilüberlieferung vielzelliger Organismen bereits vorhanden. VALENTINE (2004) stellt in seiner Monographie der kambrischen Tierwelt fest, dass sich dieser markante Einschnitt seither durch viele Forschungen bestätigt hat. FORTEY et al. (1996, 23) schreiben: „Es gibt kaum Fossilien, welche auf Verbindungen zwischen den Stämmen hinweisen.“⁹ Unter den kambrischen und den wenigen präkambrischen Formen finden sich also kaum Fossilien, welche die verschiedenen Stämme miteinander verbinden. Schon hier sei angemerkt, dass auch solche verbindenden Formen nicht automatisch als evolutionäre Bindeglieder bzw. Übergangsformen interpretiert werden können. Vermittelnde Formen passen dann nicht als Bindeglieder, wenn zwar *einzelne* Merkmale zu einer Übergangstellung passen, andere aber nicht und dazu widersprüchlich sind (Nähere Erläuterungen im Kasten „Bindeglieder oder Mosaikformen?“).

Auch VALENTINE (2004, 31, 35) stellt fest, dass von keinem einzigen Stamm die Vorläufer bekannt sind, ebenso sei der Weg der Entstehung bei allen Klassen der Wirbellosen unbekannt. „Der Fossilbericht vor der Explosion ist noch zu dürftig (oder zu wenig bekannt), um klare Rekonstruktionen der Formen zu erlauben, die Vorläufer der kambrischen Stämme waren“ (VALENTINE 2004, 5). Zur Herkunft der Chordatiere, zu denen vor allem die Wirbeltiere gehören, stellen WEHNER & GEHRING (1995, 716) fest: „Der evolutive Ursprung der Chordaten liegt völlig im Dunkeln.“ Nachfolgende Veränderungen (d. h. die Differenzierung *innerhalb* der Stämme oder der Klassen) sind zwar immer noch sehr erheblich, aber in ihrem Ausmaß geringer als während der postulierten, aber fossil weitgehend nicht belegten hypothetischen vorkambrischen Evolution (ERWIN et al. 1997, 126).¹⁰ „Was danach noch an evolutiven Transformationen erfolgte, waren bei aller Formenvielfalt im Grunde nur

Zum Verständnis der Klassifikation

Das Tierreich wird in **Stämme** unterteilt, die Unterschiede zwischen den Stämmen sind also maximal; man kann sagen, die Stämme stehen für die größten Bauplanunterschiede. Die Stämme werden weiter unterteilt in **Klassen**, beispielsweise werden die Chordatiere* in die Klassen der Knochenfische, Knorpelfische, Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere sowie weitere Gruppen

ohne echte Wirbelsäule (die nur die Chorda* [= sog. „Rückensaiten“, elastischer Achsenstab] als Stützstab besitzen) unterteilt. In der Cladistik* (= Verfahren in der Systematik, bei dem Organismen aufgrund von sog. abgeleiteten Merkmalen in einem Verzweigungsdiagramm angeordnet werden) werden diese Unterteilungen teilweise anders vorgenommen. Vgl. auch Abb. 2.

Verschiedenartigkeit und Vielfalt

Mit **Verschiedenartigkeit (disparity)** wird die morphologische Variation, also die Unterschiedlichkeit von Bauplänen innerhalb einer größeren Formengruppe bezeichnet, im Gegensatz zur **Vielfalt (diversity)** innerhalb eines engen Verwandtschaftskreises. Beispielsweise würde man zehn Hunderassen als *vielfältig* bezeichnen, dagegen zehn sehr verschiedene Säugetierarten (etwa von Fledermaus bis Blauwal) als *verschiedenartig*.

schafftskreises. Beispielsweise würde man zehn Hunderassen als *vielfältig* bezeichnen, dagegen zehn sehr verschiedene Säugetierarten (etwa von Fledermaus bis Blauwal) als *verschiedenartig*.

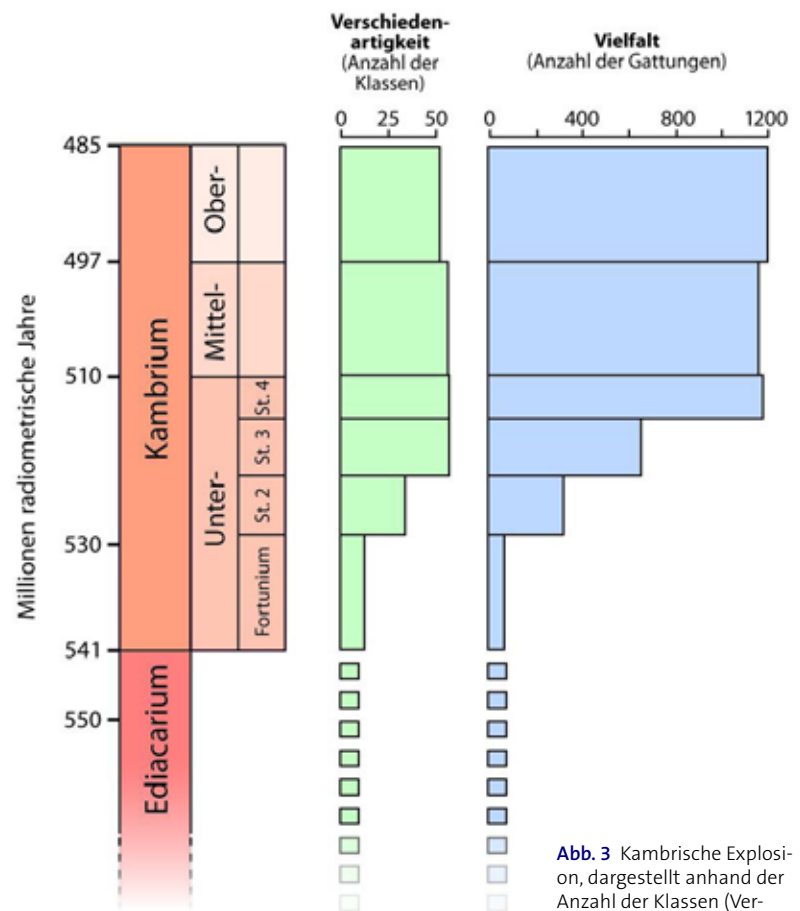


Abb. 3 Kambrische Explosion, dargestellt anhand der Anzahl der Klassen (Verschiedenartigkeit, disparity) und der Anzahl der Gattungen (Vielfalt, diversity). Im oberen Teil des Unterkambriums erfolgt eine rasante Zunahme. St.=Stufe. Stufe 3 wurde früher als Tommotium, Stufe 3 als Atdabanium bezeichnet. Diese Bezeichnungen werden im Text teilweise beibehalten, insbesondere in Zitaten. (Nach MARSHALL 2006, vereinfacht).

Variationen der in der kambrischen Revolution etablierten Grundbaupläne“ (SEILACHER 1992, 19).

Fossilien des Präkambriums

Es ist mittlerweile zunehmend auch aus dem obersten Präkambrium eine ganze Anzahl von

Hinweis

Zugunsten der Lesbarkeit des Textes wurden weitere Belege zu den jeweiligen Ausführungen, einige weiterführende Argumente sowie Originalzitate in einen ausführlichen Anmerkungs­teil an den Schluss gestellt.

Tierfossilien und Fossilien unklarer systematischer Stellung entdeckt worden. Diese Formen eignen sich aber größtenteils nicht als eventuelle Vorläufer der kambrischen Baupläne (s. u.), da sie meist sehr verschieden von den kambrischen Formen sind (vgl. Abschnitt 1.1).

Die kambrische Explosion als schwerwiegendes evolutionstheoretisches Problem

Schon DARWIN hatte die Vielfalt der kambrischen Fossilien als Problem für seine Theorie vermerkt, das einer Lösung durch das Auffinden passender Vorstufen bedürfe, sonst wäre der Befund eine ernsthafte Anfrage an seine Theorie. Nach GOULD (1991, 38) war evolutionstheoretisch erwartet worden, dass bei schrittweiser Evolution (dem Evolutionsmodus der Synthetischen Evolutionstheorie) die Verschiedenartigkeit der Lebewesen allmählich größer werden sollte und sprach in diesem Sinne vom „Kegel wachsender Verschiedenheit“ (s. u.; Abb. 10). Das Bild, das der kambrische und präkambrische Fossilbericht zeigt, ist davon deutlich verschieden, wie die bisherigen Ausführungen schon zeigten. Daraus ergeben sich mehrere evolutionstheoretische Probleme: Weshalb fehlen passende Vorstufen und Bindeglieder weitgehend? Wie können – Evo-

lution vorausgesetzt – in so kurzer Zeit derart viele ganz unterschiedliche Baupläne entstehen? Diese Fragen haben das Potential, eine evolutive Entstehung der kambrischen Tierwelt in Frage zu stellen.

Kritik

Der explosive Charakter des fossilen Erscheinens der kambrischen Vielfalt der Tierbaupläne wird von manchen Autoren jedoch bestritten und entsprechende Darstellungen werden kritisiert. Nach Erscheinen des Buches „Darwin’s Doubt“¹¹ durch einen bekannten Befürworter des Ansatzes des „Intelligent Design“ (MEYER 2013) wurde diese Kritik ziemlich laut.¹² Die wichtigsten Kritikpunkte an MEYERS Buch kann man wie folgt zusammenfassen. 1. Die kambrische Explosion sei bei weitem nicht so explosiv wie das oft behauptet wird. 2. Es gebe anders als MEYER behauptet durchaus Erklärungen dafür, wie die neuen Baupläne in kurzer Zeit entstehen konnten. Unter Berücksichtigung dieser beiden Einwände sei das auch als „Darwins Dilemma“ benannte evolutionstheoretische Problem der kambrischen Explosion lösbar, wenn nicht sogar bereits gelöst. Beiden Kritikpunkten widmen sich die folgenden Ausführungen.

1. Wie explosiv war die kambrische Explosion?

Der Begriff „Explosion“ soll in diesem Artikel *beschreibend* verstanden werden (genauso wie die Begriffe „erscheinen“ und „auftauchen“; vgl. Anm. 5) und zum Ausdruck bringen, dass eine erhebliche Vielfalt von Lebensformen abrupt fossil in Erscheinung tritt. Evolutionstheoretiker benutzen diesen Begriff dagegen als Metapher, mit der eine sehr schnelle Evolution beschrieben werden soll. Im evolutionstheoretischen Deutungsrahmen wird in diesem Zusammenhang u. a. diskutiert, ob die „Explosion“ echt ist (oder nur ein Erhaltungsartefakt) und falls ja, wie Evolution so rasant erfolgen konnte. Mit diesen beiden Fragen befasst sich der vorliegende Artikel in wesentlichen Teilen.

Einige Forscher behaupten, die kambrische Explosion habe sich über einen langen Zeitraum von bis zu 80 Millionen Jahren hingezogen, so dass der Begriff „Explosion“ gar nicht gerechtfertigt sei, sondern einer veralteten Sicht entspreche.¹³ Wenn es so wäre, wäre es erstaunlich, dass zwei Experten auf dem Gebiet der kambrischen Paläontologie, Douglas ERWIN und James VALENTINE, ihrem im Jahr 2013 erschienenen Buch den Titel „The Cambrian Explosion“ gegeben

haben. VALENTINE hat 2004 ein voluminöses Werk zur kambrischen Explosion herausgebracht, in dem er zu folgendem Fazit gelangt: „Insgesamt implizieren die kambrischen Fossilien eine Explosion von Bauplänen, die zugrundeliegenden Ursachen bleiben jedoch unsicher“ (S. 194).¹⁴ Weiter schreibt er: „Organismen mit den charakteristischen Bauplänen, die wir von den heute lebenden Stämmen kennen, erscheinen abrupt im Fossilbericht, viele von ihnen in einem engen geologischen Zeitfenster von vielleicht 5 bis 10 Millionen Jahren. ... Keiner dieser Stämme kann über fossile Zwischenformen zu einer Vorläufergruppe zurückverfolgt werden ... In keinem Fall wurde ein Formen-Kontinuum über ein breites Feld von Bauplangestalten gefunden; die Stämme ähneln einander auch nicht stärker während ihrer frühen Fossilgeschichte“¹⁵ (S. 37; Hervorhebungen nicht im Original).

Nachfolgend soll gezeigt werden, dass die Aufblähung auf 80 Millionen Jahre unsachgemäß ist, da verschiedene Aspekte der Paläontologie des Kambriums und des Präkambriums (insbesondere des Ediacariums als letzter Periode des Präkambriums) durcheinander gebracht werden,

wodurch das evolutionstheoretische Problem des plötzlichen Erscheinens verschleiert wird. Man muss hier nämlich vier Aspekte unterscheiden:

1. Die vorkambrische Fossilüberlieferung,
2. die „small shelly-Fauna“ zu Beginn des Kambriums,
3. das Erscheinen zahlreicher Tierbaupläne im Unterkambrium (die eigentliche „kambrische Explosion“) und
4. die weitere *Radiation* dieser Baupläne bzw. das Erscheinen von Untergruppen und Kronen-
gruppen im Verlauf des Kambriums (und später).

Die Vermischung dieser vier Aspekte ist deshalb unsachgemäß, weil die vorkambrischen Fossilien nur in wenigen Fällen als mögliche Vorläufer einiger weniger kambrischer Formen diskutabel sind und weil viele Baupläne *erstmal*s tatsächlich in einem engen Zeitfenster erscheinen. Dies soll nachfolgend genauer ausgeführt werden. Anschließend werden weitere Argumente kritisch betrachtet, durch die die evolutionstheoretische Problematik der kambrischen Explosion entschärft werden soll.

1.1 Die Ediacara-Fauna und andere vorkambrische Faunen entschärfen die kambrische Explosion nicht

Die kambrische Tierwelt umfasst nicht die ersten bzw. ältesten Vielzeller. Auch aus dem Präkambrium sind Vielzeller-Fossilien bekannt, vor allem die rätselhafte Ediacara-Fauna. Sie verschwindet großenteils zu Beginn des Kambriums wieder von der Bildfläche, einige Formen sind auch noch aus dem Kambrium bekannt (NARBONNE 2005).

Bei der Ediacara-Fauna handelt es sich meist um eigenartige, zentimeter- bis dezimetergroße Organismen, fast ausschließlich ohne inneres oder äußeres Skelett (Abb. 4, 5). Sie wurde erstmals 1946 bei Ediacara (Australien) entdeckt und inzwischen auf fast allen Kontinenten gefunden. Später wurden diese Organismen von dem deutschen Paläontologen SEILACHER als Vendobionten bezeichnet (nach der jungpräkambrischen Vendium-Periode, heute Ediacarium). Es handelt sich um rätselhafte Organismen: SEILACHER sieht in ihnen spezialisierte, einzellige Mikrobenhüllen, „lebende Luftmatratzen“ (mit Protoplasma gefüllte Pneus), ohne innere Organe; die Körperhüllen sind in sehr verschiedener Weise mit Lamellen abgesteppt. Angesichts der ungewöhnlichen Baupläne ist die taxonomische* Einordnung hoch umstritten.¹⁶ Die Ediacara-Fossilien wurden schon als Protozoen (Einzeller), als flechtenartige Organismen, als Verwandte der Nesseltiere (Cnidaria, z. B. Quallen), als Schwe-

Glossar

Biostratigraphie: Schichtbeschreibung auf der Basis des Fossilinhalts.

Chorda: Elastischer Stützstab entlang der Körperachse bei den danach benannten Chordatiern.

Cladismus, cladistisch: Auf quantifizierbare Daten basierende Taxonomie, in der alle verfügbaren Merkmale von Organismen gleichberechtigt berücksichtigt werden, um Verwandtschaftsbeziehungen in einem Baumdiagramm darzustellen.

Cladogramm: Baumdiagramm, Ähnlichkeitsbaum (→ Cladismus); auch als Dendrogramm bezeichnet.

Genduplikation: Verdopplung eines Gens.

homolog: bauplänglich, als „abstammungsbedingt 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 (vgl. Abb. 1,3).

Phanerozoikum: Das Phanerozoikum umfasst alle geologischen Systeme, die in großem Umfang Vielzeller-Fossilien bergen, vom → Kambrium bis heute (vgl. Abb. 1). „Phanerozoikum“ bedeutet „das Leben erscheint“ (in fossil erhaltener Form). Mittlerweile ist auch im jüngeren Präkambrium eine Reihe von Vielzellergruppen entdeckt worden (vgl. Abschnitt 1.1).

Radiation: Entstehung vieler unterschiedlich angepasster Arten aus einer Stammform in relativ kurzer Zeit.

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

Signalübertragung: Biochemische und physiologische Prozesse, durch die Zellen auf Reize reagieren, diese umwandeln und weiterleiten.

Taxon, pl. Taxa: Klassifikationseinheit in der → Taxonomie, z. B. Art, Gattung, Familie (vgl. Abb. 2).

Taxonomie: Biologische Arbeitsrichtung, die die Mannigfaltigkeit der Organismen beschreibt, benennt und ordnet.

Trilobiten: Dreilappige Krebstiere.

sterguppe der Cnidaria und dem Rest der Tiere, als Repräsentanten weiterentwickelter Stämme, als Repräsentanten eines neuen Reiches oder als Vertreter einer der bekannten Stämme (Nesseltiere, Plattwürmer, Ringelwürmer, Gliederfüßer, Stachelhäuter) interpretiert (NARBONNE 2005, 431f.; vgl. DZIK 2003, 114). RETALLACK (2012) interpretiert die Ediacara-Fauna als große ses-

Abb. 4 „Ediacara-Fauna“: eigenartige, hartkörperlose Organismen, die erstmals 1946 bei Ediacara (Australien) entdeckt und inzwischen auf fast allen Kontinenten gefunden wurden. Näheres im Text. (Nach GOULD 1991)

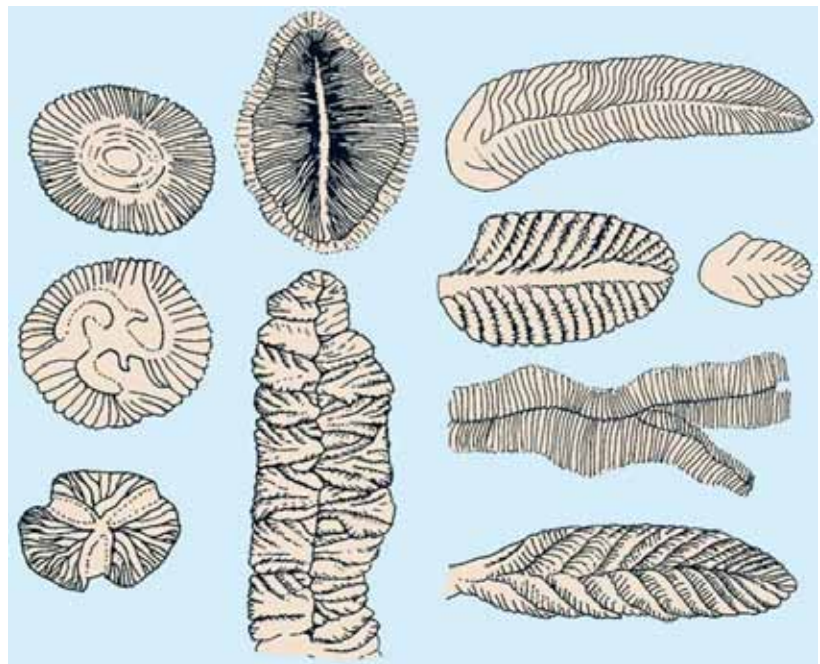




Abb. 5 Eines der Ediacara-Fossilien: *Dickinsonia costata*. Die systematische Zugehörigkeit dieser Gattung ist sehr umstritten. Die Größe variiert von einigen Zentimetern bis über 1 m bei nur wenigen Millimetern Dicke. (GNU Freie Dokumentations-Lizenz)

sile (festsitzende) landlebende Organismen, die flechtenartig auf kühlen, trockenen Böden gelebt hätten (vgl. RETALLACK 1994). Diese Deutung ist aber sehr umstritten (XIAO & KNAUTH 2012). „Dieser verwirrende Zustand folgte aus der Tatsache, dass diese Körperfossilien keine gemeinsamen anatomischen Details mit modernen Gruppen hatten, und daher die Zuordnungen anhand ungefährender Ähnlichkeiten wie äußerliche Gestalt und Form vorgenommen werden müssen, eine Methode, die häufig auch in anderen Fällen zu falschen Schlüssen führte“ (VALENTINE & ERWIN 1987, 132).¹⁷ Eine klare Beziehung zu bekannten Stämmen ist somit nicht nachvollziehbar oder mindestens fraglich.¹⁸ Darüber besteht unter den Bearbeitern weitgehend Einigkeit (vgl. FORTEY et al. 1997, 429¹⁹; BUDD & JENSEN 2000, 270; BUDD 2003b²⁰; BRASIER & ANTCLIFFE 2004, 1115²¹; CARROLL et al. 2005²²; VALENTINE 2002, 289; VALENTINE 2004, 188²³; BUDD 2008²⁴; NARBONNE 2004, 1143²⁵; NEWMAN 2010, 284²⁶; ERWIN et al. 2011, 1093²⁷; RETALLACK 2012²⁸; Anonymus 2012²⁹; ERWIN & VALENTINE 2013, 114ff.³⁰; vgl. auch das Lehrbuch von ZRZAVÝ et al. 2009, 210³¹). Die Ediacara-Fauna birgt daher so gut wie keine geeigneten Vorläufer für die im Kambrium auftauchenden Formen. Bei großzügiger Interpretation mögen Vertreter von drei oder maximal vier Tierstämmen identifizierbar sein: Weichtiere, Schwämme³², vielleicht Nessel-tiere und ein Wurm-Stamm – gegenüber etwa 30 nachgewiesenen kambrischen Stämmen (MEYER et al. 2001, 19; MEYER 2013, 81–97; NARBONNE 2005, 433); doch das ist unter den Fachleuten umstritten. „Die evolutionären Beziehungen zwischen Ediacara-Gruppen und kambrischen Tieren bleiben unklar“ (XIAO 2008)³³. PETERSON et al. (2009, 737) stellen fest: „Obwohl das Ediacarium voller organischer Formen ist, ist es bemerkenswerterweise schwach bestückt mit

tierischen Vorfahren; außer den Schwämmen konnte nur *Kimberella* (Abb. 14) eine breite Akzeptanz als Vielzeller erreichen, möglicherweise als weichtierartiger Vielzeller.“³⁴

Ediacara-Fossilien wurden mittlerweile an über 30 Lokalitäten auf mehreren Kontinenten gefunden und bislang sind mehr als 270 Arten beschrieben worden. Sie werden im System der Historischen Geologie in die Zeitspanne zwischen 575–542 Millionen radiometrische Jahre datiert und repräsentieren die ältesten bekannten komplexen makroskopischen Lebensformen (SHEN et al. 2008, 81). Man unterscheidet heute drei verschiedene biostratigraphische Vergesellschaftungen: Avalon (579–560 Ma), White Sea (560–550 Ma) und Nama (550–541 Ma) (ERWIN 2011, 1039; NARBONNE 2005; WAGGONER 2003). Die drei Vergesellschaftungen sind jeweils auf einen bestimmten Lebensraum beschränkt und repräsentieren drei hauptsächliche Ökotypen in einem globalen Umfang (GRAZHDANKIN 2011, 343).³⁵

Die Formenvielfalt der ältesten unter ihnen – die auf 575–565 Millionen Jahre datierte Avalon-Gruppe von Neufundland – wurde kürzlich genauer analysiert. Es zeigte sich, dass der insgesamt bekannte Formenreichtum der Ediacara-Fossilien schon zu Beginn der Fossilüberlieferung voll ausgeprägt war. SHEN et al. (2008) verwenden daher den Begriff „Avalon Explosion“; sie sprechen von einem „gescheiterten Experiment“, interpretieren die Ediacara-Formen also als blinde Enden des hypothetischen evolutionären Stammbaums. Nach CONWAY MORRIS (2005) herrschten in den drei Ediacara-Faunenvergesellschaftungen unterschiedliche Umweltbedingungen. Innerhalb der drei Gruppen könnten keine Veränderungen im Laufe der geologischen Zeit festgestellt werden. Die Ediacara-Fossilien entsprächen insgesamt nicht dem, was man evolutionär erwarten würde.³⁶ NARBONNE et al. (2012, 417) sehen dagegen in den drei Faunenvergesellschaftungen jeweils größere evolutionäre Innovationen in Bezug auf Vielzelligkeit, Segmentation (Körpergliederung), Beweglichkeit und Kalzifizierung.³⁷

Vor einigen Jahren wurden weitere Formen beschrieben, die wahrscheinlich noch älter und taxonomisch von der Avalon-Fauna verschieden sind (YUAN et al. 2011)³⁸: Benthische Makrofossilien, die meist *in situ* als kohlige Abdrücke in der Lantian-Formation (Südchina) überliefert sind. Die über 3.000 Einzelstücke weisen ein beträchtliches Ausmaß an taxonomischer Vielfalt und morphologischer Differenzierung auf und lassen sich in fünf morphologische Gruppen unterteilen. Ihre genauen Verwandtschaftsverhältnisse sind unsicher. Zwei der fünf Typen ähneln modernen Algen. Ein Typ ist Nessel-tierartig, während der Aufbau der Körperachse

der letzten beiden Typen rätselhaft ist und den Verdauungstrakt eines wurmartigen Tieres repräsentieren könnte (YUAN et al. 2011, 391f.). Die phylogenetischen Zusammensetzungen bei beiden Faunen seien „drastisch verschieden“ (YUAN et al. 2011, 393); NARBONNE (2011, 239) sieht unter ihnen keine gemeinsamen Taxa, vielleicht nicht einmal auf der taxonomischen Ebene des Tierreichs („kingdom“-Level).³⁹

Fazit

Insgesamt kann gefolgert werden, dass eine Verbindung zwischen der vorkambrischen Organismenwelt und der kambrischen Explosion nicht nachgewiesen oder allenfalls sehr schwach ist. „... die Körperfossilien (des Präkambriums) tendieren nicht dazu, definierte anatomische Details mit modernen Gruppen zu teilen, daher müssen die Zuordnungen auf vage Ähnlichkeiten der ungefähren Form und Gestalt gegründet werden, eine Methode, die sich in anderen Fällen oft als irreführend erwiesen hat“ (ERWIN et al. 1997, 132).⁴⁰ Es ist daher keinesfalls gerechtfertigt, die kambrische Explosion auf die zeitlich vorangehende Ediacara-Fauna des Präkambriums auszudehnen.

1.2 Die „small shelly-Fossilien“ an der Basis des Kambriums

In der untersten Stufe des Unterkambriums ist eine kleinwüchsige (< 2 mm) beschalte Fauna fossil überliefert (Abb. 6); einige mit erkennbar

moderner Struktur, während von den meisten Mitgliedern dieser Fauna nur „winzige Klängen, Hauben und Becher von unbestimmter Zugehörigkeit“ gefunden wurden (GOULD 1991, 60). Diese Fauna ist unter der Bezeichnung „small shelly-Fauna“ bekannt geworden. In einer Kritik des Buches „Darwin’s Doubt“ (MEYER 2013) bemängelt MARSHALL (2013), dass die „small shelly-Fossilien“ von MEYER nicht berücksichtigt worden seien. Dadurch würde die Wucht der kambrischen Explosion übertrieben dargestellt. Denn diese Fossilien tauchen bereits zu Beginn des Kambriums auf und würden das Zeitfenster der kambrischen Explosion auf über 20 Millionen Jahre vergrößern. MEYER (2013) erwähnt diese Fossilien allerdings doch, wenn auch nur in einer Fußnote (S. 425). Die small shelly-Fauna hat phosphathaltige Schalen, ist weltweit verbreitet, taucht zeitgleich mit phosphatführenden Sedimenten auf und verschwindet mit deren Ausklingen wieder (ein deutlicher Hinweis auf ökologische Zusammenhänge, vgl. MALOOF et al. 2010, 1750f., 1752⁴¹; ERWIN & VALENTINE 2013, 151; STEPHAN 1994). Die nachfolgenden Organismen besitzen dagegen Karbonate als vorrangiges Baumaterial. Die Diversität der small shelly-Fossilien ist erheblich und dürfte viele verschiedene Linien repräsentieren (ERWIN & VALENTINE 2013, 149). Auch wenn viele small shelly-Fossilien kaum verstanden seien, repräsentieren sie nach ERWIN & VALENTINE (2013, 151⁴²) doch eine große und phylogenetisch getrennte Gruppe, die auf ein enges taphonomisches⁴³ Fenster beschränkt ist. MALOOF et al. (2010) un-

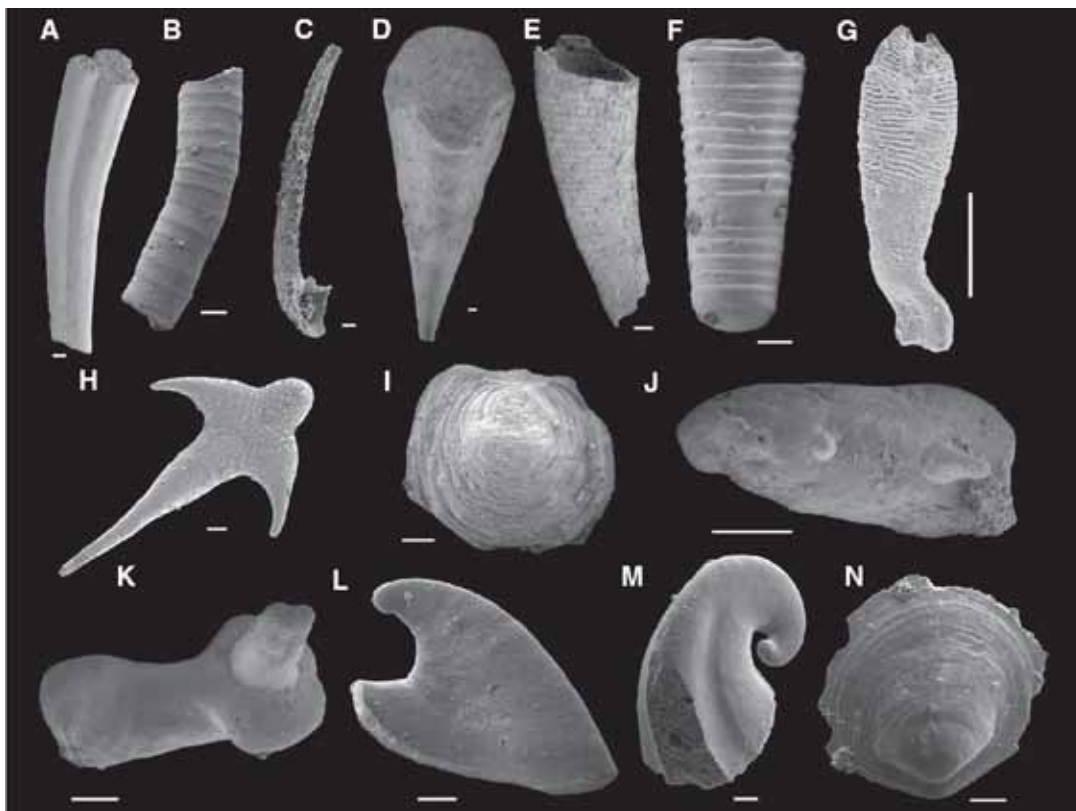


Abb. 6 Kambrische small-shelly-Fossilien. **A** *Anabarites tripartitus* (Anabaritidae, inc. sed.); **B** *Hyolithellus* sp. (Hyolithelminthes); **C** *Protohertzina unguiformis* (Protoconodonta); **D** hyolithomorpher Hyolith; **E** *Conotheca brevic*a (orthohectimorpher Hyolith); **F** *Cupithec*a sp. (inc. sed.); **G** *Australohalkieria superstes* (Coeloscleritophora, Halkieriidae); **H** *Archiausterella hirundo* (Coeloscleritophora, Chancelloriidae); **I** *Micrina* sp. (Tommotiidae); **J** *Paracarinachites sinensis* (Paracarinachitida); **K** *Cambroclavus fangxianensis*; **L** *Anabarella simesi* (Mollusca); **M** *Pelagiella deltoides* (Mollusca); **N** *Ocruranus finial*. Länge der Balken jeweils 0,1 mm. (Aus MALOOF et al. (2010), Fig. 2; aus verschiedenen Quellen zusammengestellt; © Geological Society of America; <http://www.geosociety.org/pubs/copyrt.htm>)

- CARROLL (2000): Innerhalb weniger als 10 Millionen Jahren erscheinen fast alle hochentwickelten (advanced) Tierstämme.⁵⁷
- VALENTINE et al. (1999) sprechen von einem Zeitraum zwischen etwa 530 und 520 Millionen Jahren⁵⁸, ebenso VALENTINE (2002).
- BELL (1997): „Innerhalb einer Periode von nur 5-10 Millionen Jahren.“
- VAVOURI & LEHNER (2009): „Plötzliches Auftauchen einer fast vollständigen Vielfalt von Tierbauplänen vor ungefähr 530 bis 520 Millionen Jahren.“⁵⁹
- OHNO (1996): Fast alle heutigen Tierstämme tauchen während einer „erstaunlich kurzen Dauer“ von nur 6-10 Millionen Jahren auf.
- ERWIN et al. (1997, 132): In Gesteinen des Tommotiums und Atdabaniums im Unterkambrium, zwischen etwas 530 und 525 Millionen Jahren erfolgte die kambrische Explosion.⁶⁰
- ERWIN et al. (2011): „Verschiedene Bilateria-Linien tauchen offenbar innerhalb weniger Millionen Jahre während des frühen Kambriums auf...“⁶¹ „Studien von Fossilien des Ediacariums und Kambriums erweitern die morphologische Vielfalt der Linien zunehmend, aber das Auftauchen von Überresten und Spuren von Zweiseitentieren im Kambrium bleibt abrupt“ (ERWIN et al. 2011, 1091).⁶²
- ERWIN & VALENTINE (2013, v. 5) sprechen von einem explosiven Erscheinen vieler verschiedener, morphologisch abgegrenzter Fossilien in einem „geologisch kurzen Intervall zwischen ungefähr 530 und 520 Millionen Jahren“, darunter auch Tiere, die ausschließlich Weichteile enthalten.⁶³
- Von einem „plötzlichen Erscheinen“ oder „plötzlicher Ausweitung“ von Stämmen und Unterstämmen sprechen auch FORTEY et al. (1996)⁶⁴, CHEN (2009)⁶⁵, CAPORALE (2009), GROSBERG (1990)⁶⁶, WRAY et al. (1996)⁶⁷, BROMHAM (2003)⁶⁸ und WHEAT & WAHLBERG (2013)⁶⁹.
- Als „voll ausgebildet und als zu ihren Stämmen zugehörig erkennbar“ bezeichnen BARNES et al. (2001, 9f.) die kambrische Vielfalt; der Fossilbericht helfe nicht zum Verständnis ihres Ursprungs und ihrer frühen Diversifikation.⁷⁰
- Von einem „geologischen Augenblick“, in dem alle verschiedenen Körperbaupläne erscheinen, sprechen KOONIN (2007)⁷¹ und PETERSON et al. (2009)⁷².
- Viele evolutionstheoretisch orientierte Biologen, die keine Paläontologen sind, verstehen die aktuelle Literatur zur kambrischen Fossilüberlieferung ebenfalls so, dass die „Explosion“ echt ist. Als aktuelles Beispiel sei CABEJ (2013, 239ff.) zitiert, der die Explosion als echt betrachtet; sie dürfe nicht durch präkambrische Formen ausgedehnt werden, da die Ediacara-Fauna nicht als Vorläufer kambrischer Formen interpretiert werden könne, sondern als „gescheitertes Experiment“ zu betrachten sei. Er zeigt auf, dass mit der kambrischen Explosion fünf größere Übergänge zusammenfallen: Zentralisierung des Nervensystems, Triploblastie (Vorkommen von drei Keimblättern), zweiseitige Symmetrie, Auftreten von Organen und Organsystemen, Bildung eines Gehirns (CABEJ 2013, 269).

Tab. 1 Einige Autoren, die für die kambrische Explosion maximal ca. 10 Millionen Jahre veranschlagen.

teilen die ältesten unterkambrischen Faunen in drei Schübe („pulses“).

Eine phylogenetische Beziehung der small shelly-Fauna zu den später im (Unter-)Kambrium auftauchenden Tiergruppen ist unklar. MARSHALL (2006), der MEYERS Buch „Darwin's Doubt“ kritisiert (s. o.), sieht selbst keine engere Verbindung der small shelly-Fossilien mit den hauptsächlichsten Innovationen der kambrischen Tierwelt der unterkambrischen Stufen des Tommotiums und Atdabaniums (Stufen 2 und 3; vgl. Abb. 3). Er stuft viele als taxonomisch problematisch und schwer zu diagnostizieren ein, „selbst auf dem taxonomischen Niveau von Tierstämmen“. Lediglich einige Formen können Armfüßern (Brachiopoda) oder Weichtieren (Mollusca) zugeordnet werden (MARSHALL 2006, 360; MALOOF et al. 2010, 1735).⁴⁴ In einem später veröffentlichten Artikel schließen MARSHALL & VALENTINE (2010, 1193) die small shelly-Fauna von dem „zehn Millionen Jahre dauernden geologisch abrupten Erscheinen von Fossilien ganz

verschiedener Baupläne“ aus; diesen Zeitraum setzen sie mit der „kambrischen Explosion“ gleich.⁴⁵ Auch VALENTINE (2004, 304) merkt an, dass die small shelly-Fauna schwer zu interpretieren ist.

Auch wenn einzelne small shelly-Fossilien möglicherweise einigen Tierstämmen zugeordnet werden können, ändert dies nichts daran, dass mit Beginn des Tommotiums abrupt eine weitaus größere Formenvielfalt auftritt (vgl. Abb. 3). Die small shelly-Fauna ist nicht geeignet, die kambrische Explosion nennenswert zu entschärfen, denn der Hauptteil neuer Tierstämme taucht fossil in einem engen geologischen Zeitfenster fossil auf (vgl. Abschnitt 1.3).⁴⁶

1.3 Das Erscheinen zahlreicher Tierbaupläne im Unterkambrium ist nach wie vor „explosiv“

Aus den bisherigen Ausführungen geht hervor, dass mit der „kambrischen Explosion“ diejenige Phase des Kambriums gemeint ist, in der der größte Teil der morphologischen Innovation fossil erstmals belegt ist (und in diesem Sinne „auftaucht“). BOWRING et al. (1993, 1293) interpretieren diesen Befund so, dass sich während der Stufen des Tommotiums und Atdabaniums (vgl. Abb. 3, St. 2 und 3) die Tiere so rasant entwickelten, dass am Ende des Atdabaniums die meisten heutigen Stämme und Klassen der im Meer lebenden Wirbellosen bereits vorhanden waren.⁴⁷ In evolutionstheoretischer Deutung heißt das: Der Hauptteil der in der Sedimentationsabfolge des Kambriums dokumentierten morphologischen Innovationen erfolgte in einem Zeitfenster von nur 5-6 Millionen, allenfalls 10 Millionen Jahren (BOWRING et al. 1993, 1297). Dabei tauchen mindestens 16 neue Tierstämme und etwa 13 Klassen erstmals im Fossilbericht auf (vgl. Abb. 7). Dies wird in einer neueren Arbeit von ERWIN et al. (2011, Fig. 1) im Grundsatz ebenso bestätigt wie von ERWIN & VALENTINE (2013) in ihrem jüngst erschienenen Buch „The Cambrian Explosion“ (S. 5): Eine große Verschiedenartigkeit und ein großer Reichtum von Tierfossilien erscheine in einem geologisch kurzen Intervall von 530 bis 520 Millionen Jahren im Unterkambrium. Fast alle größeren skeletttragenden heute lebenden Stämme erscheinen mit komplexen Organen erstmals in fossiler Form. Die Autoren sprechen von einem „geologisch abrupten“ Erscheinen⁴⁸, es gebe keine schöne Abfolge des Erscheinens zunehmend komplexerer Organismen.⁴⁹ Später (S. 226) unterstreichen sie, dass die Grundstruktur der Ökosysteme des Phanerozoikums* innerhalb von höchstens 10 Millionen

Hinweis

Schöne Bilder und Rekonstruktionen vom Burgess Shale gibt es unter http://burgess-shale.rom.on.ca/en/transcripts/slideshow_gould.html

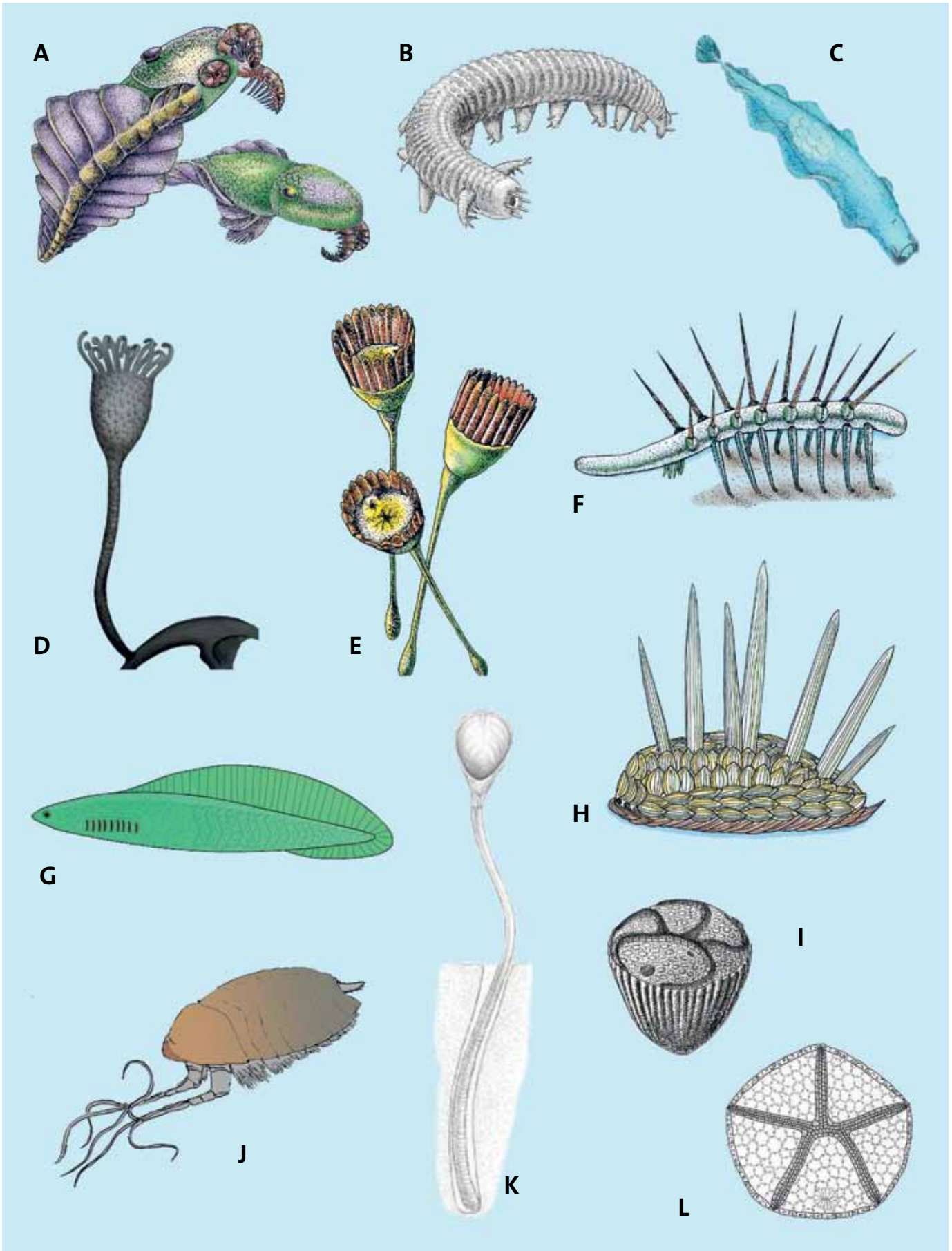


Abb. 7 Vielfalt von Bauplänen, die im Unterkambrium fossil überliefert sind. **A** *Anomalocaris* (Lobopoda, inc. sed.; ca. 50-100 cm lang), **B** *Aysheaia* (Lobopoda; ca. 1-6 cm), **C** *Eognathacantha ercainella* (Chaetognatha, Pfeilwürmer), **D** *Cotyledion tylodes* (Entoprocta, Kelchwürmer; Kelchbreite ca. 6 mm), **E** *Dinomischus* (incertae sedis; ca. 3 cm), **F** *Hallucigenia* (Onychophora, Stummelfüßer, inc. sed.; ca. 5 cm), **G** *Haikouichthys ercaicunensis* (Chordata, Vertebrata; ca. 3 cm), **H** *Wiwaxia* (incertae sedis; ca. 5 cm), **I** *Leanchoilia* (Arthropoda, Gliederfüßer; ca. 5 cm), **J** *Lingulella chengjiangensis* (Brachiopoda, Armfüßer; Schale ca. 1 cm), **K** *Camptostroma* (Echinodermata, Stachelhäuter; ca. 1,5 cm), **L** *Stromatocystites* (Echinodermata). – **Quellen:** A, E, F, H nach GOULD 1991; B www.burgess-shale.com.on.ca; illustration copyright Marianne COLLINS, C, G, I Wikimedia Commons, D aus ZHANG et al. (2013), J Quelle unbekannt, K aus DZIK (1993), L www.echinologia.com

Bindeglieder oder Mosaikformen?

Befinden sich unter den unterkambrischen Fossilien Formen, die als evolutionäre Bindeglieder interpretiert werden könnten? Manche Formen weisen einen Mix aus Merkmalen auf, die typisch sind für verschiedene Tierstämme. Solche *Mosaikformen* sind als gemeinsame Vorläufer der betreffenden Stämme jedoch ungeeignet; um als Bindeglied passend zu sein, müssten ihre Merkmale in Bezug auf die verbindenden Tierstämme jeweils primitiv sein (s. z. B. Abb. 8). Eine mosaikartige Verteilung von Merkmalen bei verschiedenen Taxa führt zu *netzförmigen* Verbindungen, die nur durch Annahmen von Konvergenzen in einen Stammbaum „übersetzt“ werden können. Anders ausgedrückt: Die Formen nähern sich zur Basis der Fossilüberlieferung hin nicht an, sondern weisen unterschiedliche Mosaik auf.⁷³ Beispiele sind *Vestustovermis* (CHEN et al. 2005), *Nectocaris* (CONWAY MORRIS 1976, SMITH & CARON 2010, BENGTSON 2010), *Hurdia* (DALEY et al. 2009) oder *Vetulicola* (LUO 2004).

BUDD (2003a, 158) schreibt zu den basalen kambrischen Taxa (Hervorhebungen nicht im Original): „One further aspect about these now extinct basal taxa is that they would have accumulated *their own autapomorphies* not possessed by the extant taxa. As a result, these basal fossil taxa are bound to differ from the extant clades: they will not be diagnosable as members of those clades; and they will *show a confusing mixture* of some but not all features of those clades, together with a set of features absent from them. It should be noted that this characteristic mix has been repeatedly noted in Cambrian fossils. For example, Hughes (1975) said of the Cambrian arthropod *Burgessia*: ‘what is apparent from this restudy is that *Burgessia* did possess a mixture of characters . . . many of which are to be found in *modern arthropods of various groups*’ (Hughes, 1975, p. 434).“ Weiter weist BUDD (2003a, 159) darauf hin, dass es im Kambrium eine große Anzahl ungewöhnlicher Taxa gibt: „First, the spectacular preservation of the various Cambrian exceptionally-preserved biotas such as the Burgess Shale (Whittington, 1985) and, more recently, Chengjiang (e.g., Hou and Bergström, 1997), Sirius Passet (Conway Morris, 1998) and Orsten biotas

(e.g., Walossek, 1993), revealed a *great array of unusual taxa*, almost unparalleled in the subsequent fossil record.“ Viele kambrische Taxa könnten nicht einmal auf dem Level von Tierstämmen eingeordnet werden (vgl. GOULD 1991). Ähnlich ZHANG et al. (2013, 6): „It is notable that a significant number of animals that arose in Cambrian explosion have combinations of very unfamiliar morphologies and anatomies, not encountered in extant phyla.“

VALENTINE (2004, 115f.) stellt fest, dass sich höhere Taxa zwar relativ leicht voneinander abgrenzen lassen, ihre Beziehungen jedoch umstritten seien. Er stellt acht verschiedene Verzweigungsmuster, die von Fachleuten vorgeschlagen wurden, in einer Abbildung nebeneinander; sie unterscheiden sich erheblich – ein Indiz dafür, dass es kaum oder gar keine passenden Bindeglieder, sondern verschiedenste Mosaik gibt. VALENTINE schreibt dazu: „These eight schemes, while representative, are far from exhaustive of the variety that have been proposed. There has been more agreement on the contents of the higher-level Linnean taxa than on their interrelationships“ (S. 116). An anderer Stelle: „[I]nstability in the position of phyla in phylogenetic trees, whether based on morphological, developmental, or molecular data, is commonplace“ (S. 148). Ähnliches stellen ZHANG et al. (2013, 5) über die Lophotrochozoa fest.⁷⁴

ERWIN & VALENTINE (2013, 176) gelangen zu einer ähnlichen Einschätzung: „The stem groups, however, commonly have *unusual synapomorphies* that are not known among crown groups or that are *mixtures of characters* not shared by any crown group“ (Hervorhebungen nicht im Original).

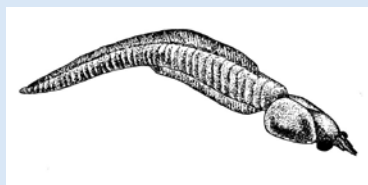


Abb. 8 Die Gattung *Nectocaris* hat Merkmale, die teils für Chordatiere (Rumpf), teils für Gliederfüßer (Kopfbereich) typisch sind. Als Übergangsform ist die Gattung ungeeignet, da weder die Chordatiere aus den Gliederfüßern hervorgegangen sein können noch umgekehrt. (Nach GOULD 1991)

Jahren nach dem Beginn der Diversifizierung der Bilaterier (Zweiseitentiere) erreicht worden sei.⁵⁰ Die magere fossile Überlieferung vor dem Kambrium erlaube nicht die Rekonstruktion der Baupläne der letzten gemeinsamen Vorfahren der kambrischen Stämme außer in einem sehr allgemeinen Sinne (MARSHALL & VALENTINE 2010, 1194). Die frühen kambrischen marinen Ökosysteme erscheinen so komplex wie moderne Ökosysteme, zumindest in Bezug auf ihre Ernährungsbeziehungen (ERWIN & VALENTINE 2013, 234).⁵¹

Die noch frühere Fauna enthält dagegen nicht zahlreiche große, komplizierte Baupläne (ERWIN & VALENTINE 2013, 6); außerdem sehen diese beiden Autoren noch weitere unabhängige Hinweise auf den explosiven Charakter in der Vielfalt der Spuren und der Zunahme an organisch-wandigen (organic-walled) Mikrofossilien (acritarchs) (ERWIN & VALENTINE 2013, 6f.).

Dass es sich bei den unterkambrischen Formen meistens⁵² um Stammgruppen-Fossilien handeln soll und nur relativ selten um Kronengruppen-Fossilien (s. Kasten, Abb. 9; vgl. MARSHALL & VALENTINE 2010, 1193), entschärft das Problem der kambrischen Evolution nicht und ist – entgegen MALOOF et al. (2010, 1752⁵³) – schon gar keine Lösung.

VALENTINE & JABLONSKI (2003, 520) fassen zusammen: „Sofort sind wir mit einem Problem konfrontiert, denn alle Klassen der wirbellosen Meerestiere sind im Verborgenen entstanden – sie können nicht mit ihren Ahnen durch intermediäre Formen in Verbindung gebracht werden – was auf viele andere Ordnungen ebenfalls zutrifft. Insofern verhalten sich die Taxa wie die Stämme, die wie oben beschrieben ebenfalls kryptogenetisch sind. Die meisten Stämme entstanden jedoch aus kleinen, weichkörperartigen, schwer fossilisierbaren Gruppen, so dass das Fehlen fossiler Vorläuferformen einfach zu verstehen ist. Auf den anderen Seite entstanden die Klassen und Ordnungen gut erhaltener Kronengruppen größtenteils nach der Evolution erhaltungsfähiger Skelette, und ihr plötzliches Auftauchen spiegelt wahrscheinlich einen relativ schnellen Modus des Ursprungs ihrer neuen Architektur wider, denn sonst wären die Vorläuferlinien im Fossilbericht zu erwarten.“⁵⁵ Die Zunahme an Verschiedenartigkeit war am Ende des Unterkambriums weitgehend abgeschlossen (MARSHALL 2006, 360⁵⁶); Änderungen danach im Mittel- und Oberkambrium führten zum Erscheinen von Kronengruppen innerhalb der Tierstämme.

Die Feststellung, dass die eigentliche kambrische Explosion bzw. ihr Hauptteil in einer Zeitspanne von maximal 10 Millionen radio-metrischen Jahren erfolgte, wird von zahlreichen

Autoren geteilt (Tab. 1). Somit ist es im evolutionstheoretischen Rahmen unsachgemäß und irreführend, wenn einige Autoren die kambrische Explosion auf das gesamte Kambrium oder noch darüber hinaus ausdehnen (vgl. Anm. 8).

Bei der Diskussion um die Dauer der eigentlichen kambrischen Explosion darf zudem nicht aus den Augen verloren werden, dass auch eine langsame Evolution nicht die Entstehung der Baupläne und das Fehlen von Zwischenformen erklärt. Gerade wenn man eine allmähliche Entstehung der Baupläne annimmt, wäre die Fossilüberlieferung von weitaus mehr Bindegliedern zu erwarten.

Schließlich ist noch folgender Befund auffällig: Es bestehen signifikante Lücken zwischen den Tierstämmen von Anfang an. GOULD (1991, 38) charakterisierte das Muster des fossilen Erscheinens von Taxa, das bei gradueller Evolution zu erwarten ist, als „Kegel wachsender Verschiedenheit“ (vgl. Abb. 10), d. h. von älteren zu jüngeren Schichten sollte die Verschiedenartigkeit allmählich zunehmen. Aber weder die kambrische noch die heutige marine Fauna zeigen dieses Muster, vielmehr sind die Baupläne ausgesprochen in Äste mit einzigartigen Konstruktionen gruppiert, mit auffälligen Lücken im architektonischen Stil, und dieses Muster ist auch bei Klassen innerhalb der Stämme und bis zu einem gewissen Ausmaß auch bei den Ordnungen innerhalb der Klassen festzustellen. Die Lücken zwischen den Bauplänen der Kronengruppen existierten schon, als die ersten Fossilien während der kambrischen Explosion erschienen und sind seither geblieben (ERWIN & VALENTINE 2013, 340).⁷⁵ „Die morphologische Verschiedenartigkeit ist zwischen den meisten Tierstämmen so groß, dass die homologen* Bezugspunkte und Orientierungen, die für quantitative Untersuchungen der vergleichenden Morphologie benötigt werden, fehlen“ (ERWIN & VALENTINE 2013, 340).⁷⁶

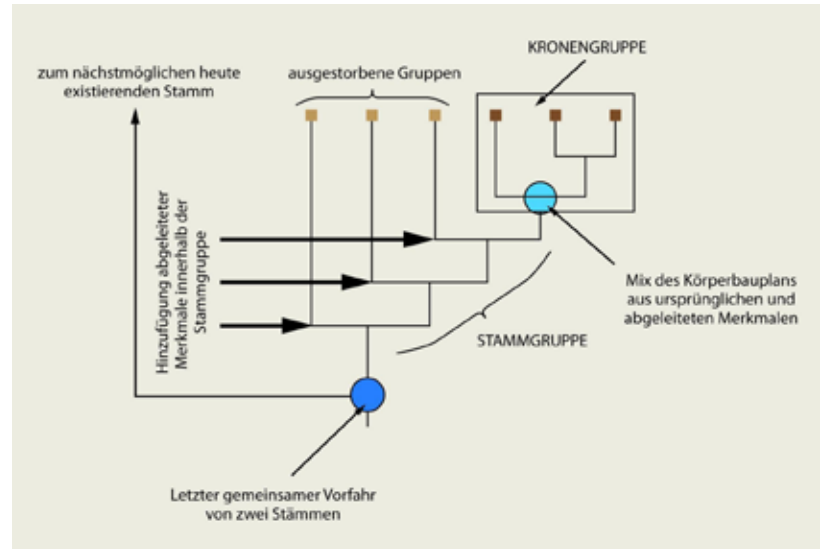
1.4 Verschiedenartigkeit vor Vielfalt

Die kambrische Explosion ist nicht nur wegen des plötzlichen Erscheinens vieler Baupläne markant, sondern auch deshalb, weil während des Kambriums in der Regel bereits das Maximum an Verschiedenartigkeit der Tierstämme erreicht wird (VALENTINE 2004, 35, 431⁷⁷; innerhalb der Tierstämme gibt es allerdings die bekannten erheblichen Veränderungen des Formenspektrums von Kambrium bis heute; nur das Ausmaß der Verschiedenartigkeit wird nicht mehr größer). Der Fossilbericht zeigt vielfach zwei Muster: Explosionen morphologischer Innovation und danach Stabilität von Bauplänen über große Zeiträume

Kronengruppe, Stammgruppe

Zu einer *Kronengruppe* gehören der letzte gemeinsame Vorfahr eines Taxons (z. B. eines Stammes, einer Klasse, Ordnung usw.) und alle seine heute lebenden oder nur fossil bekannten Nachfahren. *Stammgruppen* schließen einerseits

darüber hinaus das erste Taxon ein, das den charakteristischen Bauplan der Kronengruppe besitzt, und alle seine Nachfahren, die andererseits nicht zur Kronengruppe gehören (vgl. VALENTINE 2002, 286/288⁵⁴; vgl. Abb. 9).



hinweg (DAVIDSON & ERWIN 2010, 184⁷⁸; ERWIN & VALENTINE 2013, 157⁷⁹). Das ist das klare Gegenteil von ursprünglichen evolutionstheoretischen Erwartungen.⁸⁰ DAVIDSON & ERWIN (2010, 184) schreiben: „Wenn jede dieser größeren Gruppen in der Fossilüberlieferung auftaucht, umfasst sie eine große, wenn nicht die vollständige morphologische Breite (Verschiedenartigkeit), die sich auch in der nachfolgenden Geschichte der betreffenden Gruppen zeigt. Geht man die Linné’sche Klassifikation von Stämmen, Klassen, Ordnungen usw. hinab, stellen wir fest, dass alle marinen Tierstämme (außer den Bryozoen⁸¹) im

Abb. 9 Graphische Darstellung von „Stammgruppe“ und „Kronengruppe“. (Nach BUDD & JENSEN 2000)

Abb. 10 Das punktualistische (A) und das gradualistische (B) Modell („Kegel wachsender Verschiedenheit“) in Stammbaumdarstellungen. (Nach GOULD 1991)

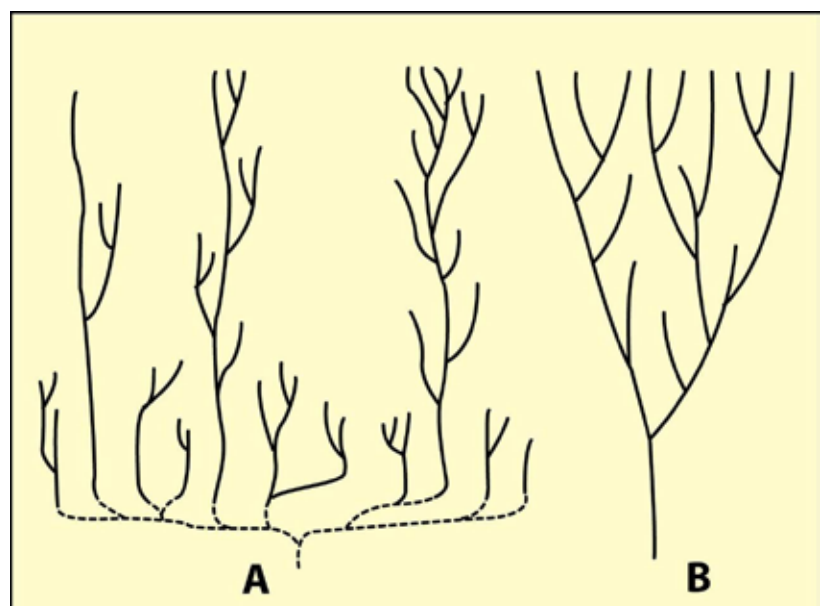
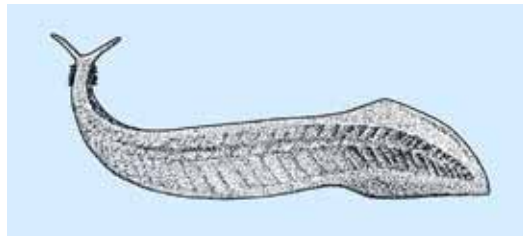


Abb. 11 *Yunnanozoon lividum*. (© Nanjing Institute of Geology and Paleontology, Chinese Academy of Science. Foto: Maoyan ZHU)



Abb. 12 *Pikaia gracilens* wird als möglicher Vorläufer der Wirbeltiere diskutiert. (Nach GOULD 1991)



frühen Kambrium überliefert sind und es keine Hinweise auf Übergangsformen zwischen den Stämmen gibt. Die meisten größeren Klassen sind ebenfalls im Kambrium vertreten, und hinsichtlich der gemeinsamen Merkmale, durch die die Klassen definiert werden, sind sie im Wesentlichen seither unverändert geblieben.⁸² Beispielsweise sind unter den Gliederfüßern die größeren Untergruppen im Unter- und Mittelkambrium präsent, ebenso eine Reihe von Stammgruppen der Arthropoden, die verschiedenen Linien angehören (BUDD & TELFORD 2009). Dieses Muster trifft besonders auf die Stachelhäuter (Echinodermen) zu: Eine Reihe von Stammgruppen-Echinodermen, zweiseitig symmetrische und dreistrahlige Formen eingeschlossen, erscheint im Unterkambrium, und bis zum Ordovizium können 21 Stachelhäuter-Klassen unterschieden werden. Aber die mor-

Abb. 13 *Halkieria evangelista* aus der grönländischen Lagerstätte Sirius Passet, Unterkambrium. (GNU Freie Dokumentations-Lizenz)



phologischen Merkmale, durch die die fünf fünfstrahligen Echinodermen-Klassen definiert werden, die bis heute überlebt haben, sind seit dem Ordovizium stabil geblieben (DAVIDSON & ERWIN 2010, 185).⁸³ Zu einer ähnlichen Feststellung gelangen NEWMAN & BHAT (2008, 1f.) und stellen ausdrücklich fest, dass dieses Muster evolutionstheoretisch nicht vorhergesagt wurde.⁸⁴ Dieses Muster des frühen Erreichens der morphologischen Verschiedenartigkeit und der taxonomischen Breite sei verbreitet, und es folge ein Verlust im Laufe der geologischen Zeit, so ERWIN & VALENTINE (2013, 213).⁸⁵

Der Befund der frühen und bald maximalen Verschiedenartigkeit gilt nicht nur für die kambrischen Formen, sondern auch für Untergruppen, die erst in jünger datierten geologischen Systemen fossil in Erscheinung treten. Dies hat eine im Jahr 2013 veröffentlichte systematische Studie über die Fossilabfolgen verschiedener Organismengruppen gezeigt (HUGHES et al. 2013). Demnach wird der Höhepunkt der Verschiedenartigkeit der untersuchten Gruppen frühzeitig erreicht und nimmt im Laufe der Fossilüberlieferung ab.⁸⁶

Frühe Vielfalt auch innerhalb der Tierstämme

ERWIN & VALENTINE (2013) erwähnen bei mehreren Tierstämmen früh etablierte Vielfalt, die wiederum nicht evolutionär zu erwartenden Mustern folgt: So sind einerseits sehr früh Fossilien von Schwämmen überliefert, andererseits weisen einige von ihnen Kombinationen von Merkmalen auf, die Kronengruppen zugeordnet werden oder einzigartig sind, weshalb entweder deren unabhängige Entstehung oder nachträglicher Verlust angenommen werden müsse (S. 159⁸⁷). Die erste nachweisbare Radiation der Rippenquallen (Ctenophora) gehe weit über das heutige Ausmaß hinaus, ebenso gebe es an der Basis des Kambriums eine beträchtliche Vielfalt bei den Nesseltieren (Cnidaria) (S. 165). Die Stachelhäuter (Echinodermata) zeigen das allgemeine Muster der Vielzeller, nämlich einer früh etablierten großen Spanne verschiedenartiger Gestalten (S. 169); mehr als 20 Echinodermen-Klassen im Kambrium und Ordovizium stehen fünf heute lebenden gegenüber (S. 170). Auch Fossilien aller drei heute lebenden Chordaten-Unterstämmen (Cephalochordaten, Urochordaten und Wirbeltiere) finden sich ab Stufe 3 des Unterkambriums (S. 174) (vgl. [Abb. 3](#)). Die Ecdysozoa („Häutungstiere“) erscheinen im Kambrium morphologisch ähnlich kompliziert wie die heutigen Formen, es handelt sich aber fast ausschließlich um Stammformen heutiger

Kronengruppen (S. 179). Die morphologische Diversität der Extremitäten kambrischer Lobopoden und Onychophora (Stummelfüßer) sei viel größer als bei heutigen Formen (S. 187, 189, 202). Kronen-Krebstiere (Crustacea) finden sich unter den frühen kambrischen Fossilien (S. 202). Kambrische Ringelwürmer (Annelida)-Fossilien werden zwar nicht heutigen Gruppen zugeordnet, seien aber morphologisch genauso komplex wie deren Kronengruppen (S. 203). Diese Gruppe zeige 520 Millionen Jahre lang eine „außerordentlich konservative morphologische Form“.⁸⁸ Und schließlich seien alle Klassen und 14 von 27 Ordnungen der Armfüßer (Brachiopoda) im Kambrium nachgewiesen worden (S. 213).

1.5 Einige mögliche Vorläufer der kambrischen Tierwelt

Manche Fossilien werden als mögliche Vorläufer kambrischer Tierstämme diskutiert; hier sollen einige Beispiele, vor allem in Anlehnung an VALENTINE (2004), kurz vorgestellt werden.

Chordatiere (Chordata). Die Gattung *Yunnanozoon* aus Chengjiang (Unterkambrium, China) wird von manchen Autoren zu den Chordaten oder Hemichordaten gestellt (Abb. 11). Die Deutung der fossil überlieferten Merkmale ist umstritten, es gilt aber als unwahrscheinlich, dass *Yunnanozoon* eine Chorda* besaß. Es wurden zwar hunderte Fossilien dieser Gattung gefunden, aber das Fossil ist so ungewöhnlich, dass seine Verwandtschaftsbeziehungen unsicher bleiben (VALENTINE 2004, 417). Ähnliche Fossilien sind *Haikouella* (CHEN et al. 1999), das aus denselben Schichten wie *Yunnanozoon* stammt, und *Pikaia* (Abb. 12) aus dem Mittelkambrium (Burgess-Schiefer, Kanada). *Pikaia* besaß wahrscheinlich einige Merkmale, die typisch sind für Chordatiere (Kiemenöffnungen, Chorda, Nervenstrang und segmentierte Muskeln), unterscheidet sich von diesen aber in anderen Merkmalen (LACALLI 2012; vgl. CONWAY MORRIS & CARON 2012). Zu *Pikaia* schreibt LACALLI (2012, 2): „Wir haben sehr wenige Belege von vergleichenden Studien, die zeigen, wie der Achsenkomplex evolviert ist, alles auf einmal oder Schritt für Schritt oder, falls Letzteres, was die Schlüsselschritte gewesen sein könnten.“⁸⁹ Da *Pikaia* erst im Mittelkambrium gefunden wurde, trägt es nichts zum Verständnis der kambrischen Explosion bei. Nach ERWIN & VALENTINE (2013, 311) bleiben die adaptiven Pfade, die zu vielen stark abgeleiteten Merkmalen der Chordatiere führen, spekulativ.

Armfüßer (Brachiopoda). Als Vorläufer der Brachiopoden wurde *Halkieria* (Abb. 13) aus

dem Unterkambrium vorgeschlagen. Die Homologien, die dafür als Belege herangezogen werden, sind jedoch „sehr spekulativ“ (VALENTINE 2004, 335).

Weichtiere (Mollusca). Auch für die Weichtiere wird *Halkieria* als Vorläuferform genannt. Die oben erwähnte Kritik von VALENTINE gilt nach dessen Auffassung für diese Vorläuferstellung genauso wie im Falle der Brachiopoden. Das trifft auch auf die Gattung *Wiwaxia* (Abb. 7H) zu, die in diesem Zusammenhang ebenfalls angeführt wird. *Wiwaxia* weist im Übrigen insgesamt einen eigenartigen Bauplan ohne deutliche Nähe zu anderen Bauplänen auf. Zu den Mollusken schreibt VALENTINE (2004, 312) zudem: „Der frühe Fossilbericht von Weichtieren zeigt ein Muster, das ziemlich ähnlich dem Fossilbericht der Vielzeller-Stämme ist. Die meisten Klassen der heute lebenden Weichtiere mit Hartteilen tauchen im Kambrium auf, jedoch fehlen klare intermediäre oder ursprüngliche Linien, die ein Nachverfolgen ihrer Stammgeschichte erlauben würden“ (Hervorhebung nicht im Original).⁹⁰ Und FORTEY et al. (1996, 21) merken an: „Wie die kalzifizierten Trilobiten tauchen die beschalteten Weichtiere plötzlich auf.“⁹¹

Kimberella (Abb. 14) aus dem Ediacarium (oberes Präkambrium) weist zu den Mollusken nur eine allgemeine Formähnlichkeit auf (VALENTINE 2004, 310), eine phylogenetische Beziehung ist unsicher, und *Kimberella* ist zudem ein komplexer Organismus.

Ringelwürmer (Annelida). Von den zuletzt genannten Gattungen wird auch eine Linie zu den Ringelwürmern gezogen. Doch auch hier können nur einzelne Merkmale eine Beziehung herstellen; im Gesamten weichen die Baupläne deutlich voneinander ab.

Gliederfüßer (Arthropoda). Als Gattung, die von Würmern zu Gliederfüßern vermitteln soll,

Abb. 14 *Kimberella quadrata*. (Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Foto: Eduard Solà Vázquez, Creative-Commons-Lizenz)





Abb. 15 *Aysheaia pedunculata*. (Foto: Claire H., Creative-Commons-Lizenz)

wird der mittelkambrische Lobopode *Aysheaia* (Abb. 15) genannt; er ähnelt deutlich heute lebenden Stummelfüßern (*Onychophora*) und könnte als „Wurm mit Füßen“ bezeichnet werden. *Aysheaia* könnte aber allenfalls als *Modell* für eine Übergangsform gelten, jedoch nicht

als reales Bindeglied, denn es gibt komplexere Formen, die älter sind (*Microdictyon* aus dem Unterkambrium; VALENTINE 2004, 261). VALENTINE (2004, 260) stellt zudem fest: „Jede der kambrischen Formen ist von anderen und von heutigen Stummelfüßern mehr verschieden als heutige Stummelfüßer untereinander.“⁹² Hier gilt wie in vielen anderen Fällen, dass die anfängliche fossil überlieferte Vielfalt besonders groß ist. *Aysheaia* ist also nur eine von zahlreichen Formen ihres Taxons, die plötzlich auftreten; es handelt sich also nicht um einen *paläontologischen* Beleg für die Entstehungsweise der Gliederfüßer, sondern bietet allenfalls ein vergleichend-biologisches Argument.

Als nächste „Evolutionstufe“ zu den Gliederfüßern wird manchmal der ungewöhnliche Räuber *Anomalocaris* (Abb. 7A) angeführt. Auch hier wird vergleichend-biologisch argumentiert, indem auf Gemeinsamkeiten mit den Lobopoden (lobopodenartige Füße) einerseits und den

Das Schicksal des „Frühlingstierchens“

Im Jahr 2004 wurde von Funden einfacher zweiseitig organisierter Vielzeller (Bilateria, „Zweiseitentiere“) berichtet, die als mögliche älteste fossil dokumentierte Vorläufer der ab dem Kambrium explosionsartig fossil auftretenden Tierstämme diskutiert wurden (Abb. 16). Die Fundschicht der Doushantuo-Formation im Südwesten Chinas wird ca. 50 Millionen radiometrische Jahre vor den Beginn des Kambriums datiert. Es würde sich damit um die ersten Bilateria handeln, die deutlich unterhalb der Kambrium-Grenze gefunden wurden (CHEN et al. 2004, 218) und die Funde würden damit in Frage stellen, ob es wirklich eine explosive Entstehung der Tierstämme zu Beginn des Kambriums gab (vgl. BOTTJER 2005).

Die Fossilien sind mit ca. 0,2 mm Länge ausgesprochen klein. Dennoch wurden verschiedene Strukturen als Mund, Rachen, Verdauungstrakt, Anus und paarweise Hohlräume entlang des

Verdauungstraktes gedeutet und paarig an der Außenhaut vorkommende Beulen als mögliche Positionen von Sinnesorganen angesehen. Es wurde sogar eine dreidimensionale Rekonstruktion veröffentlicht (Abb. 17). Die Forscher nannten diesen frühen Vielzeller *Vernanimalcula*, was so viel bedeutet wie „kleines Frühlingstierchen“ – in Anspielung auf ihr Auftreten nach der hypothetischen globalen „Schneeball-Erde“-Vereisung im jüngsten Präkambrium (vgl. zur Hypothese der „Schneeball-Erde“ STEPHAN 2004). Die organismische Natur der Fossilien war allerdings von Anfang an nicht unbestritten. Es könnte sich um dünne Mineralkrusten handeln, die sich rund um die Hüllen toter, einfach aufgebauter Organismen gebildet hätten, so Stefan BENGTSON, zumal solche „Mini-Särge“ in den untersuchten Gesteinen im Südwesten Chinas keine Seltenheit seien (STOKSTAD 2004).

Die Ergebnisse einer jüngst veröffentlichten Untersuchung haben die Kritik vollauf bestätigt (BENGTSON et al. 2012). Die Autoren stellen nicht nur in Frage, dass *Vernanimalcula* ein Vorfahre der Bilaterier war, sie halten die Fossilien nicht einmal für Reste von Lebewesen, sondern für mineralische Strukturen, die nichts mit Lebewesen zu tun haben – daher die Überschrift ihrer Arbeit: „Ein Gnadentod ... für *Vernanimalcula*“ (BENGTSON et al. 2012). Die erkennbare Schichtung sei charakteristisch für Abfolgen diagenetischer Mineralisation, die zu Ausfüllungen von Hohlräumen führe, schreiben die Autoren. (Als Diagenese bezeichnet man den Prozess der Gesteinsverfestigung.)



Abb. 17 Rekonstruktion eines Phantoms: *Vernanimalcula*. Künstlerische Gestaltung: Amadeo BACHAR (www.abachar.com).

Die Autoren der Erstveröffentlichung hätten die Anzeichen einer Diagenese ignoriert. Die Schlussfolgerung, dass es sich um einfach gebaute Tiere gehandelt habe, sei durch die Befunde von vornherein nicht gedeckt gewesen. Es gebe keine Hinweise darauf, dass es sich um tierische Überreste handle. Damit erübrigen sich alle evolutionstheoretischen Schlussfolgerungen, die unter Bezugnahme auf *Vernanimalcula* getroffen wurden.

Die Autoren schließen ihren Artikel mit der Hoffnung, dass *Vernanimalcula* nun in Frieden ruhen könne, befreit von der schweren Last einer unangemessenen evolutionären Bedeutung. Damit ist auch klar: Die Hoffnung, dass *Vernanimalcula* die kambrische Explosion des Lebens entschärfen könne, hat sich nicht erfüllt.



Abb. 16 *Vernanimalcula*, das „Frühlingstierchen“. (Aus CHEN et al. 2004, Copyright 2004 by AAAS)

Gliederfüßern (arthropodenartige „Füße“ am Vorderende) andererseits verwiesen wird; außerdem wird das Maul als wurmartig beschrieben. Aufgrund dieses Merkmalsmixes und vieler weiterer spezieller Merkmale passt *Anomalocaris* jedoch keineswegs in eine Übergangstellung zu den Gliederfüßern. VALENTINE (2004, 281) kommt daher zum Schluss, dass es sich bei dieser und ähnlichen Formen weder um Stammgruppen noch um Schwestergruppen der Gliederfüßer handeln könne. Außerdem lebte *Anomalocaris* gleichzeitig mit den Gliederfüßern. Über deren frühe Fossilüberlieferung schreibt VALENTINE (2004, 275): „Obwohl viele frühe Gliederfüßer eine nicht-mineralisierte Haut besaßen, kam eine erstaunliche Vielfalt früher Gliederfüßer-Typen ans Licht, so viele und so unverwechselbar, dass sie große Probleme bei der Anwendung der Regeln der Systematik verursachen. ... Diese offenkundig plötzliche Explosion der Evolution der arthropodenähnlichen Bauplantypen ist selbst unter den Gruppen der kambrischen Explosion herausragend.“⁹³

Als Trilobiten-Vorläufer sehen manche Autoren aufgrund von Ähnlichkeiten in der Kopfregion die präkambrische Gattung *Spriggina* (Ediacarium) an. Die Ähnlichkeit ist jedoch nicht sehr ausgeprägt; VALENTINE (2004, 175) hält ihre Verwandtschaft für zweifelhaft. Diskutiert werden auch die präkambrischen Gattungen *Bomakellia* und *Parvancorina* (Überblick bei GON 2004). VALENTINE (2004, 287) hält diese und noch andere Gattungen nicht für „ganz überzeugend“ als Vorfahren der Gliederfüßer. Aufgrund der fehlenden fossil erhaltenen Details und weil die Ähnlichkeiten nur oberflächlicher Natur sein könnten, wird die Befundlage auch von GON (2004) als „weder klar noch eindeutig“ eingeschätzt. Ansonsten tauchen auch die Trilobiten plötzlich in großer Vielfalt und in weiter geographischer Verbreitung auf: „Die frühesten Trilobitenfossilien teilen sich in klare biogeographische Provinzen auf und haben Baupläne, die in gut aufgelösten Cladogrammen als hoch entwickelte Arthropoden platziert werden“ (WRAY et al. 1996, 572, s. o.).⁹⁴

Eumetazoa. Für ERWIN & VALENTINE (2013, 324) ist der Weg von Schwämmen zu den Eumetazoa (Gewebetiere) der rätselhafteste aller evolutionären Übergänge; es gebe weder heute lebende Bindeglieder (mit der möglichen Ausnahme der Placozoa) noch Hinweise fossiler Art.

***Diania cactiformis*.** Diese eigenartige Gattung (Abb. 18) wurde in der Erstveröffentlichung (LIU et al. 2011) als intermediär zwischen kambrischen Lobopoden und Euarthropoden eingestuft. Das wird nach MA et al. (2013) und ERWIN & VA-



Abb. 18 Rekonstruktion von *Diania cactiformis*. (Wikimedia Commons, CC BY-SA 3.0)

LENTINE (2013, 189) heute als unwahrscheinlich angesehen, weil neue phylogenetische Analysen *Diania* zwischen andere kambrische Lobopoden stellen und Sklerotisierung der Körperanhänge nicht nachweisbar ist.

1.6 Genetische Studien weisen auf komplexe Vorfahren hin

Unter der evolutionstheoretischen Voraussetzung eines gemeinsamen Ursprungs aller Tierstämme resultiert aus zahlreichen genetischen Studien an heutigen Arten, dass der zu postulierende gemeinsame Vorfahr genetisch komplex gewesen sein muss. 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 bei der Bildung der Beine von Wirbeltieren und von Gliederfüßern dasselbe Regulationsgen *dll* eine zentrale Rolle (Abb. 19). Das Masterkontrollgen *Pax6* bzw. *eyeless* kann sogar zwischen Maus und Fruchtfliege ausgetauscht werden, ohne dass es seine Wirkung verliert. Diese erstaunliche Ähnlichkeit gilt nicht nur für einzelne Gene, sondern sogar für ganze Signalübertragungswege⁹⁵ (z. B. Abb. 20). Homologe Proteine üben in verschiedenen Organismen z.T. verschiedene Funktionen in nicht-homologen Organen aus (GILBERT 2003, 763). CARROLL (2005a) bezeichnet diese konservierten Gene als „tool kit-Gene“ (Baukasten-Gene).

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 (WRAY 2001, 2256; CARROLL 2005a, 144; ADOUTTE et al. 2000, 4456⁹⁶; NEWMAN 2010; MARSHALL & VALENTINE 2010; ERWIN & VALENTINE 2013, 336⁹⁷). Wie dieser evolutiv entstanden sein könnte, ist völlig

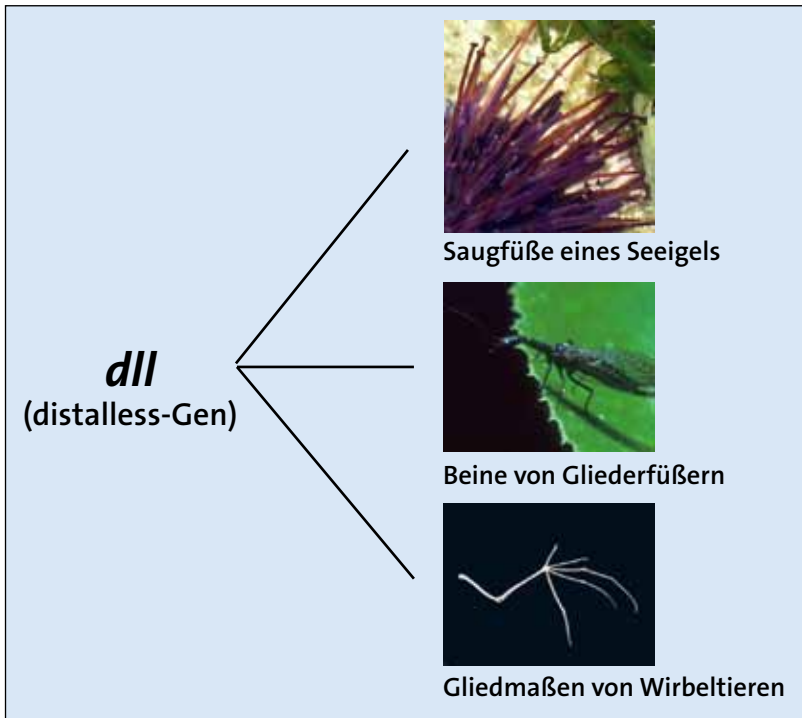
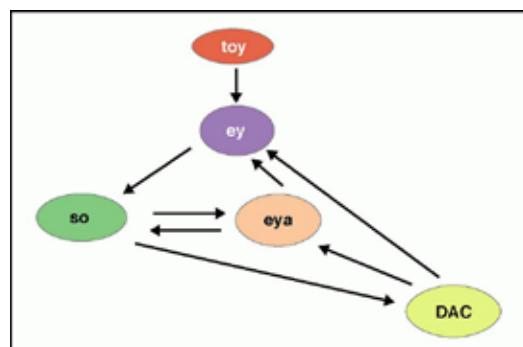


Abb. 19 Das Regulationsgen *dll* (*distalless*) bzw. das homologe Gen *dlx* codiert für ein Steuerprotein der Transkription (mit einem besonderen Abschnitt, der Homeodomäne, welche an der DNA andockt), das während der Embryonalentwicklung verschiedenster Tierstämme (drei davon sind abgebildet) exprimiert wird, in z. T. sehr verschiedenen, nicht homologen Strukturen. (Erläuterungen im Text; Fotos: von oben nach unten: GNU-Lizenz für freie Dokumentation, Reinhard Junker, Westfälisches Museum für Naturkunde Münster)

unklar; das Problem der Entstehung wird nur in die fernere Vergangenheit verschoben. Aber die Alternative, eine konvergente (unabhängige) Evolution von gleichen Regulationsgenen, 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 (Gebetiere) 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. Folglich können die morphologische Einfachheit der basalen Tiere und die großen Unterschiede in den Bauplänen von Schwämmen, Gliederfüßern oder Wirbeltieren nicht auf das Fehlen dieser proteincodierenden Genfamilien zurückgeführt werden, sondern stattdessen muss es an den

Abb. 20 Regulationsgene am Beginn der Augenentwicklung der Fruchtfliege *Drosophila* und bei Wirbeltieren. Das Toy-(twin-of-eyeless)-Protein scheint den Entwicklungsweg durch Aktivierung des *eyeless*-Gens (*ey*) anzuschalten. Das Eyeless-Protein ist ein *pax6*-Homologon, das andere Gene aktiviert. Der Entwicklungsweg wird durch positives Feedback der Proteine aufrechterhalten, die die Gene der anderen Proteine aktivieren. (Nach CZERNY et al. 1999)



Unterschieden der zeitlichen und räumlichen Nutzung dieser Gene und an ihrer Regulation liegen.“⁹⁸

Diese Befunde haben der Idee Auftrieb gegeben, dass die kambrische Explosion dadurch möglich wurde, dass die bereits vorhandenen tool kit-Gene in verschiedensten Weisen in kurzer Zeit neu verschaltet wurden, so dass die große Zahl der im Unterkambrium fossil dokumentierten Baupläne rasch entstehen konnte. Auf diese Idee wird in Abschnitt 2.1 ausführlich eingegangen.

1.7 Neuere Funde, die die kambrische Explosion „verstärken“

Nach wie vor werden Funde gemacht, die das Ausmaß der kambrischen Explosion eher vergrößern als verringern. Einige Beispiele aus der Forschung der letzten Jahre sollen kurz vorgestellt werden.

- Aus dem mittellkambrischen Burgess-Schiefer sind seit über 100 Jahren wurmartige Organismen bekannt, die als *Spartobranchius tenuis* klassifiziert wurden. Kürzlich wurde durch eine genaue Analyse (CARON et al. 2013) nachgewiesen, dass es sich dabei eindeutig um Eichelwürmer handelt, eine Tiergruppe, die zusammen mit den Pterobranchia (Flügelkiemer) zu den Hemichordaten („Halbchordatiere“) gehören (s. Kasten; gl. Abb. 21; vgl. auch GEE 2013). Die kambrischen Eichelwürmer gleichen erstaunlicherweise heutigen Formen aus der Gruppe der Harrimaniiden.⁹⁹ Bislang waren die Eichelwürmer erst aus der Trias bekannt (nach radiometrischen Datierungen vor 200–250 Millionen Jahren). Die Eichelwürmer tragen damit nicht nur zur „Verstärkung“ der kambrischen Explosion bei, sondern sind auch ein Beispiel für *Stasis* – das nahezu unveränderte „Stehenbleiben“ eines Bauplans über geologische Zeiträume hinweg. Da auch die Pterobranchia (s. o.) aus dem Kambrium bekannt sind, ist klar, dass der Ursprung der Hemichordaten entsprechend ins Unterkambrium verlegt werden muss (CARON et al. 2013, 503).

- Eine neuere Studie hat gezeigt, dass die Priapuliden (Priapwürmer, (Abb. 22) bereits kurz nach ihrem erstmaligen Auftritt im Fossilbericht im Kambrium das gleiche Maß an Verschiedenartigkeit aufweisen wie heute, jedoch bei anderer Artenzusammensetzung. Dieser Tierstamm hatte schon wenige Millionen Jahre nach seinem Erscheinen im Fossilbericht (zu Beginn des Kambriums) eine Variationsbreite erreicht, die der heutigen annähernd gleichkommt (WILLS et al. 2012).

- Im Nordwesten Kanadas wurden in Flachmeer-Ablagerungen aus dem mittleren bis späten Kambrium zahlreiche neue Funde von Körperanhängen eindeutig krebstartiger Tiere beschrieben (HARVEY et al. 2012; so genannte „Small Carbonaceous Fossils“, SCFs; Abb. 23). Sie wurden aus Bohrkernen von Ölbohrungen herauspräpariert. Es handelt sich um Mundwerkzeuge (mindestens vier unterschiedliche Typen von Mandibeln), um sehr gut erkennbare komplexe Filteranhänge und andere Extremitäten. Sowohl durch ihre allgemeine Form als auch anhand detaillierter Ornamentierung konnten sie verschiedenen Typen von Krebsartigen zugeordnet werden, z. B. Branchiopoden (Blattfuß- oder „Urzeitkrebse“), Copepoden (Ruderfußkrebse) und Ostracoden (Muschelkrebse). Teilweise zeigten sie überraschende Ähnlichkeiten mit heute lebenden Formen. Nach Ansicht der Beschreiber verleitet das „moderne“ Aussehen der SCF dazu, ihre Träger als abgeleitete (d. h. höher evolvierte Formen) einzustufen, obwohl sie wegen ihrer Fundlage theoretisch eigentlich eher ursprünglich sein sollten. Die detaillierten Ähnlichkeiten mit heute lebenden Formen zeugen von einem frühen Ursprung und dauerhafter Konservierung mehrerer komplexer Futterbeschaffungs-Anpassungen, einschließlich der mandibularen Asymmetrie. Die Fossilien zeigen auch deutliche Änderungen in der Ökologie bezüglich Körpergröße und Lebensraum. Die Autoren stellen fest, dass die früheste Radiation von Krebsartigen, die zu den oben beschriebenen verschiedensten Formen geführt haben muss, „im Fossilbericht kryptisch“ sei. Mit anderen Worten, sie existiert im Fossilbericht nicht, es gibt keine Hinweise, wie sich die verschiedenen Untergruppen der Krebstiere (Crustacea) herausgebildet haben. Sie erscheinen plötzlich, eine Teil-Explosion der großen kambrischen Explosion (vgl. BRAUN 2012).

- In jüngerer Zeit wurden mehrere Funde von sehr gut erhaltenen Komplexaugen unterkambrischer Fossilien gemacht. Sie demonstrieren, dass Augen im Fossilbericht nicht primitiv beginnen, sondern in komplexer Form, vergleichbar den Komplexaugen heutiger Gliederfüßer (LEE et



al. 2011). Manche dieser fossilen Komplexaugen können es mit den leistungsfähigsten Facettenaugen heutiger Gliederfüßer aufnehmen. PATTERSON et al. (2011) beschreiben 2-3 cm große Facettenaugen ein und desselben Individuums, die der Gattung *Anomalocaris*, einem formidablen

Abb. 21 Bunte Vielfalt von Eichelwürmern. (Aus SPENGLER, J.W.: Die Enteropneusten des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. Berlin 1893)

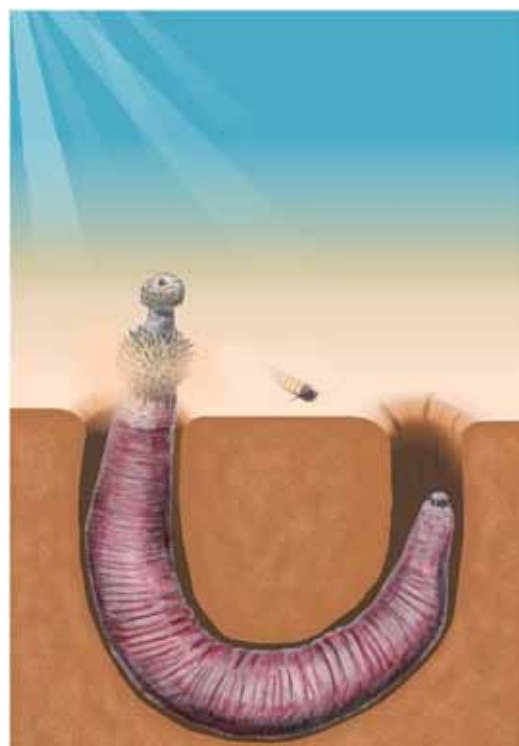


Abb. 22 Zeichnerische Rekonstruktion des ausgestorbenen Priapuliden *Ottoia* aus dem kambrischen Burgess-Schiefer. (Wikimedia Commons, smokeybjb)

Hemichordaten

„Halbe Chordatiere“; auch als Kiemenlochtiere bezeichnet; Tierstamm mit weniger als 100 bekannten Arten; diese besitzen einen weichen, wurmähnlichen, aber innen ungegliederten Körper, sind äußerlich dreigeteilt (Kopfschild, Krage und Rumpf). Sie werden traditionell als Urform der Chordatiere angesehen (die Chorda ist ein flüssigkeitsgefüllter Stützstab), zu denen auch die Wirbeltiere gehören; ihre systematische Stellung ist aber umstritten.

Abb. 23 Branchiopoden-artige Mandibeln aus der Deadwood Formation, die als rechte und linke Mandibeln eines einzigen Taxon interpretiert werden und eine Asymmetrie zeigen. Ein ähnliches Muster kommt heute bei *Lepidocaris* und einigen Branchiopoden der Anostraca (Kiemenvüßler) vor. (Aus HARVEY et al. 2012, supporting online material)

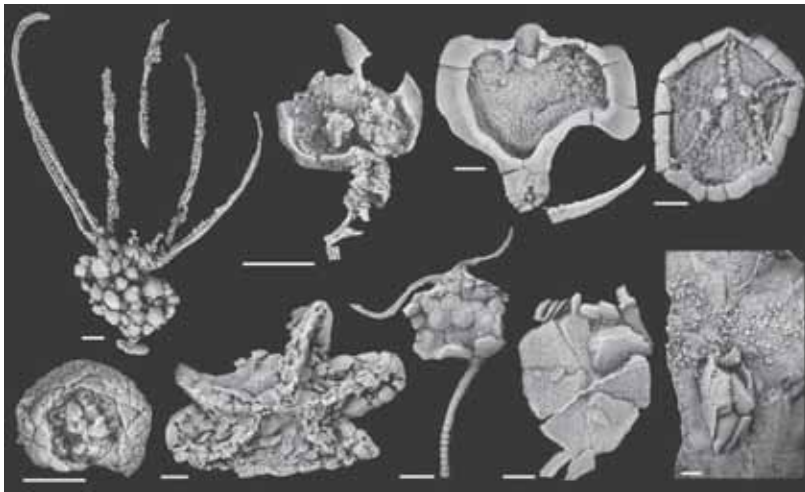
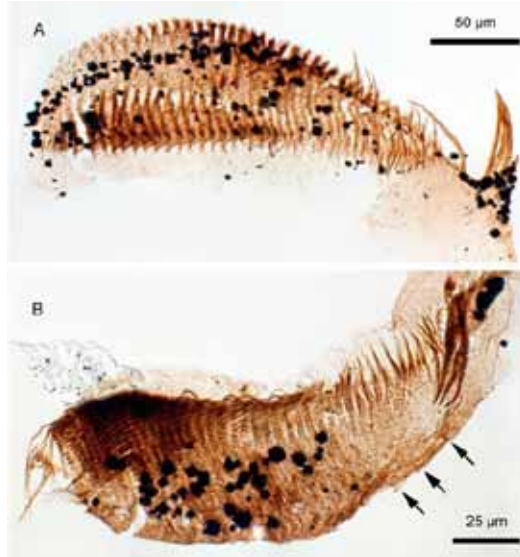


Abb. 24 Verschiedene Stachelhäuter-Gruppen (Echinodermen) aus dem Mittelkambrium Spaniens. Balken jeweils 2 mm. (Aus ZAMORA et al. 2010, © Geological Society of America)

Räuber (Abb. 7A), zugeordnet werden. Die Augen sind aus 16.700 sechseckigen Linsen zusammengesetzt und gehören damit zu den größten und bestauflösenden bekannten Facettenaugen. Übertroffen werden sie diesbezüglich nur von den Komplexaugen einiger heute lebender räuberischer Libellen mit bis zu 28.000 Einzelaugen. Die Augen von *Anomalocaris* waren gestielt und ermöglichten daher nahezu eine Rundschau. PATERSON et al. (2011) schließen aus der Größe der Augen, dass auch das Gehirn hochentwickelt gewesen sein muss. Die neuen Funde erweitern das Spektrum von Augentypen im Kambrium, von schwach auflösenden Augen eodiscoider

Abb. 25 Süßwasseramoostierchen. (Wikimedia commons)



Trilobiten bis zu den hochauflösenden Augen von *Anomalocaris*.

- Eine Vielzahl von Fossilfunden verschiedenster Taxa von Stachelhäutern (Echinodermen) aus dem untersten Mittelkambrium Spaniens (Abb. 24) wurde im Jahr 2010 beschrieben (ZAMORA 2010). Sie erweitern das bekannte Formenspektrum beträchtlich, sowohl was die räumliche als auch die zeitliche Verbreitung betrifft; darüber hinaus sei eine Mannigfaltigkeit von ökologischen Strategien verwirklicht gewesen. Die mittelkambrischen Stachelhäuter in Spanien bildeten die verschiedenartigste bekannte Vergesellschaftung von Stachelhäutern überhaupt, denn die acht verschiedenen Arten zeigen ganz verschiedene Baupläne und besetzten sehr unterschiedliche ökologische Nischen. Da viele dieser Taxa fast am Beginn des Mittelkambriums fossil erscheinen, müsse ihr Ursprung wahrscheinlich ins Unterkambrium vorverlegt werden (so ZAMORA). Dies passe auch zu schon früher entdeckten isolierten bruchstückhaften Funden in anderen Regionen. ZAMORA (2010, 507) stellt außerdem fest, dass die Reihenfolge des fossilen Erscheinens der Stachelhäuter-Gruppen bislang nicht zu derzeit vertretenen cladistischen Verwandtschaften passt. Mutmaßliche Kronengruppen von Echinodermen tauchten fossil früher als die Stammgruppen auf.

- Bryozoen („Moostierchen“), mikroskopisch kleine, Kolonien bildende Tiere (vgl. Abb. 25) waren bis vor kurzem erst aus dem Ordovizium bekannt. LANDING et al. (2010, 549) beschreiben erstmals eine Bryozoe (die Art *Pywackia baileyi*) aus dem oberen Kambrium. Sie ist einfach konstruiert, besitzt jedoch spezialisierte Zooide. Mit diesem Fund kann nun auch diese Tiergruppe in die kambrische Formenvielfalt aufgenommen werden.

- Metanauplius-Larven von *Wujicaris muelleri* (Abb. 26) sind die ältesten bisher entdeckten Larven von Krebsen aus dem Unterkambrium Chinas (ZHANGSEND et al. 2010). Ihr Körperbau erinnert stark an heutige Krebse in diesem Entwicklungsstadium, zum Beispiel an Ruderfüßer oder Seepocken. Wahrscheinlich hatten die Beine der Tiere die gleichen Funktionen in Bezug auf Fortbewegung und Nahrungsfang. Die Spezialisierungen ihrer Beine ermöglichten es den Krebslarven, in Bewegung zu bleiben und gleichzeitig Nahrung abzufangen. Die untersuchten Krebslarven verfügten von Anfang an über komplexe Extremitäten genauso wie die modernen Krebse.

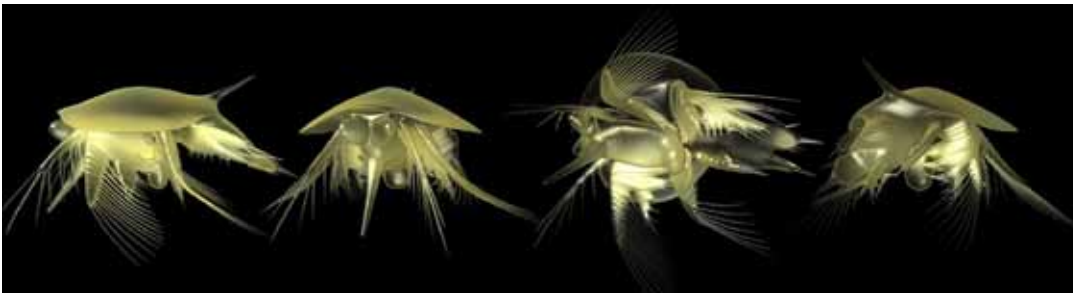


Abb. 26 Dreidimensionales Modell von *Wujicaris muelleri* in verschiedenen Richtungen. (Aus ZHANGSENG et al. 2010)

2. Erklärungsversuche

2.1 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. MEYER (2013) widmet sich diesem Aspekt im zweiten Teil seines Buches „Darwin’s Doubt“. Er wirft die Frage auf, wie neue Gene und damit neue Proteine entstehen konnten und das in so großer Zahl und in so kurzer Zeit. Hierzu geht er zunächst der Frage nach, wie neue sogenannte „Proteinfolds“ (Faltungsstrukturen) als kleinste selektierbare Einheiten struktureller Neuheiten entstanden sein könnten. Grundsätzlich sind zwei Wege 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; so ist bei einem Protein aus 150 Aminosäuren nur eine von 10^{77} Kombinationen funktional (MEYER 2013, 200).¹⁰⁰ Diese Problematik wurde von AXE (2004) diskutiert. MEYER geht auf Einwände an AXES Ausführungen ein und befasst sich mit der Behauptung, die Entstehung neuer Gene sei bereits demonstriert worden. Das tut er anhand einer Überblicksarbeit von LONG et al. (2003), in der verschiedene Weisen der Entstehung neuer Gene beschrieben werden (exon shuffling, Retrotransposition, lateraler Gentransfer, Genfusion, Duplikation, *de novo*-Entstehung). Die Quintessenz von MEYERS (2013, 212, 227) Gegenkritik: Es werden aufgrund von Vergleichen im Nach-

hinein hypothetische Szenarien entworfen, es wird aber nicht experimentell gezeigt, dass diese Wege tatsächlich auch gangbar sind.¹⁰¹ Stattdessen werden nur vage Erzählungen angeboten, durch die Prozesse suggeriert werden, die bisher nicht beobachtet wurden. Nachgewiesen seien dagegen nur relativ geringfügige Veränderungen funktionaler Gene bzw. Proteine (MEYER 2013, 223). Solche mikroevolutiven Prozesse sind auch mathematisch beschreibbar, doch damit ist das Kernproblem der Entstehung neuer Gene mit neuen Funktionen nicht tangiert. Kein Geringerer als der bedeutende Evolutionsbiologe John MAYNARD SMITH hat das Problem benannt: Erforderlich seien Doppelschritte (zwei gleichzeitig auftretende *passende* Mutationen; diese seien aber vermutlich zu selten, um eine wichtige Rolle in der Evolution von Vielzellern zu spielen (MEYER 2013, 239). Die für die mutmaßliche Evolution neuer Baupläne benötigte Zeit sei viel zu kurz, um solche Doppelschritte (erst recht Dreifachschritte usw.) *in genügender Anzahl* zur Verfügung zu haben.¹⁰²

Als weiteres molekularbiologisches Problem der kambrischen Explosion behandelt MEYER die Entdeckungen der Regulationsgene und hierarchisch aufgebauten Gen-Regulationsnetzwerke (GRNs). Diese werden für die korrekte Ausbildung verschiedenster Organe (insbesondere ihrer frühen Stadien) benötigt und sind sehr empfindlich gegen Mutationen. Änderungen führen zum Zusammenbruch des betreffenden Organs und zu schweren Missbildungen. Wie können sie also nach neodarwinistischer Vorstellung allmählich evolutiv entstanden sein, wenn schon kleine Änderungen zum Ausfall führen? Wie können sie außerdem später so stark geändert worden sein, dass sie zur genetischen Grundlage für neue Bauplanelemente werden konnten? 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

Epigenetik

Als Einwand gegen die neodarwinistischen Hypothesen thematisiert MEYER (2013) auch das in den letzten Jahren boomende Forschungsgebiet der *Epigenetik*. Es ist mittlerweile klar, dass „Vererbung“ nicht mit „DNA“ gleichgesetzt werden kann, denn es werden viele Informationen vererbt, die nicht auf der DNA gespeichert sind. Die DNA stellt nur *einen* Informationslevel dar. Auch andere Zellbestandteile (z. B. Zucker mit Zuckercode, Zellskelett, epigenetische Marker an DNA und Histonen) und die Zellhüllen „beherbergen“ Information, die vererbt wird, und

ohne diese Information der höheren (epigenetischen) Informationsebenen könnte die genetische (auf der DNA gespeicherte) Information gar nicht genutzt werden. So ist es beispielsweise nicht möglich, die Eigenschaften des Zellskeletts von den Eigenschaften der Proteine (und der betreffenden DNA) abzuleiten, aus denen es aufgebaut ist. Daraus folgt, dass natürliche Selektion und ungerichtete DNA-Mutationen alleine keine neuen Baupläne generieren können (S. 282). Das Kernstück des Neodarwinismus ist damit grundlegend in Frage gestellt.

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, so MEYER.

In seiner Rezension des Buches von MEYER kritisiert MARSHALL (2013) MEYERS Behauptung, der Ursprung neuer Baupläne erfordere enorme Mengen neuer genetischer Information und viele neue Proteinfolds. Wir wüssten heute dagegen, dass neue Tierstämme nicht auf dem Besitz bzw. dem Erwerb neuer Gene beruhten, sondern auf Neuerschaltungen vorhandener Gene in den Gen-Regulations-Netzwerke (GRNs). Ähnlich argumentieren SPERLING et al. (2013, 13450): „Weil die meisten Genfamilien, die die Entwicklung der Bilaterier steuern, bereits vor der kambrischen Diversifizierung der Baupläne entstanden, war der entscheidende Faktor in der weiteren Evolution die Einfügung der bereits existierenden Gene in zusammenhängende Netzwerke, um die Baupläne zu bauen, die zur evolvierenden kambrischen Fitnesslandschaft passten.“¹⁰³ Auch ERWIN & VALENTINE (2013, 264) sehen in den kombinatorischen Möglichkeiten der Regulations-Netzwerke eine Quelle für evolutionäre Neuheiten.¹⁰⁴ Dem Einwand MEYERS, dass Änderungen dieser Netzwerke meist zu Schädigungen bis hin zum Tod führen, hält MARSHALL entgegen, dass dies nur für die *heutigen* GRNs gelte, nachdem sie eine halbe Milliarde Jahre Evolution hinter sich hätten und entsprechend komplex verschaltet seien; zu Beginn ihrer Evolution sei das jedoch nicht der Fall gewesen.¹⁰⁵ Dieser Einwand von MARSHALL hat jedoch keinerlei empirische Grundlage. Wie die GRNs vor 500 Millionen Jahren gestaltet waren und ob sie weniger anfällig gegen Änderungen waren, ist bestenfalls unbekannt, denn niemand

weiß, wie sie verschaltet gewesen sein sollen und welche Folgen Änderungen gehabt haben könnten. Bekannt ist dagegen, dass Entwicklungs-GRNs heute in ihren Kernbereichen so stabil sind, dass auch geringe Änderungen nicht toleriert werden, wie MEYER korrekt feststellt. Der Entwicklungsbiologe Eric DAVIDSON schreibt: „Es gibt *immer* eine beobachtbare Auswirkung, wenn ein Teil eines Entwicklungs-GRNs 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. Und tatsächlich entwickeln sich die Embryonen jeder Art in derselben Weise“ (DAVIDSON 2011, 40; Hervorhebungen nicht im Original).¹⁰⁶

Geht man von diesen Befunden aus, gibt es keinen Grund zur Annahme, dass GRNs früher einmal veränderbar und deutlich labiler gewesen seien. Entwicklungs-GRNs sind Kontrollsysteme, die mindestens drei Aufgaben gleichzeitig bewältigen müssen: Überwachung, Vergleich mit Sollwerten und bei Bedarf Korrektur. Labile GRNs würden zu fehlerhaften Reaktionen führen; wie solche GRNs aussehen könnten, wurde daher aus gutem Grund vermutlich noch nie konkret vorgeschlagen.¹⁰⁷ Wenn MARSHALL (2013) also die unbewiesene und unplausible Existenz solcher labilen GRNs behauptet, dann trifft MARSHALLS Überschrift „When prior belief trumps scholarship“ über seine Rezension¹⁰⁸ auf ihn selbst zu: Die Evolutionsanschauung „übertrumpft“ die Beobachtungen.

Dazu kommt, dass die Annahme, Änderungen der GRNs könnten konstruktive morphologische Innovationen nach sich ziehen, reine Spekulation ist. Experimentelle Belege fehlen. Die Kritik von MARSHALL (2013) an MEYERS Buch ist an dieser Stelle völlig *ad hoc* und unbegründet.

Angesichts der Tatsache, dass die GRNs nach 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. Entsprechend bedienen sich hypothetische Beschreibungen ihrer Entstehung einer teleologischen Sprache, indem die „Entwicklung“ als handelndes Subjekt erscheint, das vorhandene Gene so zusammenfügt, dass die auf diese Weise entstehenden Baupläne für die entstehende kambrische Fitnesslandschaft geeignet waren (vgl. das o. g. Zitat von SPERLING et al. 2013, 13450). Was in einem natürlichen Evolutionsprozess die Stelle dieses Subjekts einnimmt, ist unbekannt.

Weitere Probleme

Selbst wenn man MARSHALLS Hypothese von der Labilität der GRNs zur Zeit des Kambriums gelten lassen würde, würde auch die sinnvolle Neuerschaltung vorhandener Gene neue Information benötigen – angesichts der vielfältigen Baupläne in einem enormen Ausmaß. Die Neuerschaltung müsste mit nachgeschalteten Genen harmonieren. Eine Neuerschaltung innerhalb der GRNs alleine würde zudem noch keine neuen Strukturen ermöglichen, denn dafür würde genetische Information für viele spezialisierte Proteine benötigt, z. B. für die Bildung der extrazellulären 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. Man weiß heute zudem, dass alle untersuchten Taxa eine erhebliche Anzahl von Genen besitzen, die Taxon-spezifisch sind, sogenannte Orphan-Gene („Waisen“-Gene) – ein weiterer Grund dafür, weshalb weit mehr als Neuerschaltungen vorhandener Gene für eine ausreichende Erklärung für die Entstehung der Tierstämme notwendig ist.¹⁰⁹ Die morphologischen Bauplan-Unterschiede korrelieren mit Unterschieden auch auf anderen Ebenen der Organisation.¹¹⁰

Erklärungen oder Koinzidenzen?

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. *Koinzidenzen sind keine Erklärungen.* Sie können lediglich als Indizien für ein vorgegebenes Ursprungsmodell fungieren. An diese selbstverständlichen Tatsachen muss hier erinnert werden. 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).¹¹¹ Dem widersprechen VALENTINE (1999, 851¹¹²) 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; RYAN et al. 2007: Hox-Gene sind bei Rippenquallen nachgewiesen, die bereits vor der kambrischen Explosion existiert haben). 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, 269¹¹³).

CABEJ (2013, 288) gibt weiter zu bedenken: „Es sind nicht nur die Beobachtungen bezüglich einer Beziehung zwischen Mutationen in Hox-Genen und der Veränderung in ihrer Funktion dürftig; viel wichtiger ist, dass sie nicht zeigen, ob die Veränderung der Funktion oder die Rekrutierung für eine neue Funktion als Folge von Mutationen geschah oder ob diese dem Auftreten der Mutationen vorausgingen.“¹¹⁴ CARROLL (2005b, 1162) schreibt zur Rolle von Genduplikationen, dass die Daten zwar nahelegen, dass zwar Genduplikationen zur Evolution der Körperformen beigetragen haben, diese sich aber zu selten ereigneten, als dass sie als Ursache für die weitere Evolution gelten könnten.¹¹⁵ Für CARROLL (2005b) sind daher Änderungen in Regulationsgenen entscheidend (s. o.); als Beispiel nennt er *FOXP2*. CABEJ (2013, 288f.) kritisiert (wie oben angesprochen), dass es sich dabei nur um Begleiterscheinungen handeln könne; ein kausaler Zusammenhang mit der Entstehung von Neuheiten (hier Sprache) sei mit Änderungen bei Regulationsgenen nicht gezeigt. Hier würden völlig überzogene Behauptungen aufgestellt: „Es wäre eine grobe Vereinfachung, Sprache als ein genetisches Phänomen zu betrachten, das von der Gegenwart oder Abwesenheit eines Gens oder der Veränderung eines Gens oder einer von ihm regulierten Sequenz abhängt“ (CABEJ 2013, 289).¹¹⁶ CABEJ (2013, 269) 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. CABEJ (2013, 270f.) selbst kommt zum Schluss, dass wir eine halbe Milliarde Jahre nach dem Kambrium zwar eine Menge fossiler Belege über die erstaunliche Radiation der Tierstämme besitzen, aber nur wenig halbwegs Gesichertes über die zugrundeliegenden Mechanismen sagen können.¹¹⁷

Der Ursprung der genetisch komplexen Vorfahren

Ein letztes Problem soll noch angesprochen werden. Wie bereits erwähnt haben viele vergleichende Studien heute lebender Formen aus verschiedenen Tierstämmen erbracht, dass evolutionstheoretisch ein genetisch überraschend komplexer letzter gemeinsamer Vorfahre aller Vielzeller angenommen werden muss (vgl. z. B. OHNO 1996). Der Vergleich von Regulationsgenen entfernt verwandter Tierstämme erbrachte bei zahlreichen Organsystemen überraschend große Gemeinsamkeiten (tiefe Homologien auf genetischer Ebene). Es sei an *pax6*, das Masterkontrollgen für die Entwicklung verschiedenster Augentypen (vgl. Abb. 20) erinnert, und an das Gen *dll*, das bei den Gliedmaßen der Wirbeltiere, den Gliedmaßen der Gliederfüßer, den Röhrenfüßchen der Stachelhäuter, den Ampullae und Siphons der Manteltiere, den Parapodien der Ringelwürmer und den Lobopodien der Onychophoren im Einsatz ist (TABIN et al. 1999) (Abb. 19). 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. Auch Signalübertragungswege* wie der Notch-Signalweg (SHUBIN & MARSHALL 2000, 327) oder die Wnt-Genfamilie (notwendig bei der Signaltransduktion in der frühen Embryonalentwicklung; KUSSEROW et al. 2005) sind weit verbreitet und gelten daher als früh etabliert. Weitere Beispiele könnten angefügt werden.

Auf diesen Erkenntnissen baut die oben diskutierte Hypothese auf, dass bei der kambrischen Explosion keine oder nur wenige neue Gene erforderlich waren, sondern vielmehr ihre Neuerschaltungen entscheidend gewesen seien. Dass diese Erklärung fragwürdig ist, wurde oben begründet, aber wenn sie zutreffen sollte, ergäben sich Folgefragen, die das Problem der Entstehung der erforderlichen Gene nur verschieben und in gewisser Weise sogar verschärfen würden: 1. *Wie* sind die betreffenden Gene entstanden, bevor die Vielzeller evolvierten? 2. *Warum* sind sie entstanden, bevor sie in der Weise benötigt wurden, wie sie in den Vielzellern eingesetzt werden? Hier wird zwar argumentiert, dass sie in den Vorfahren der kambrischen Tierwelt sehr wohl benötigt wurden, aber ursprünglich andere Aufgaben erfüllten und später für neue Aufgaben rekrutiert bzw. mehrfach verwendet wurden. Aber das führt zurück zur oben behandelten ungelösten Frage, wie Neuerschaltungen, Rekrutierung

gen funktionieren und wie dadurch Bauplan-Innovationen entstehen können.

2.2 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. Wie in Abschnitt 1.1 erläutert, sind aus dem Präkambrium zahlreiche Vielzellerfossilien bekannt, aber kaum solche, die als Vorfahren der kambrischen Tierwelt geeignet sein könnten.¹¹⁸

Zudem konnte die Artefakthypothese durch Tiefseebohrungen mittlerweile geprüft werden und sie wurde nicht bestätigt (MEYER 2013). ERWIN & VALENTINE stellen sogar fest, dass die Qualität der fossilen Erhaltung in einigen Settings vom Ediacarium bis zum Kambrium eher ab- als zugenommen habe – „das Gegenteil von dem, was manchmal behauptet wurde, dennoch finden wir eine reiche und weit verbreitete Explosion der [kambrischen] Fauna“ (ERWIN & VALENTINE 2013, 8).¹¹⁹ Auch VALENTINE (2004) konstatierte in seinem voluminösen Band „On the origin of phyla“ nach der Diskussion verschiedener Hypothesen, dass die kambrische Explosion echt ist und nicht durch die Unvollständigkeit des Fossilberichts erklärt werden kann.

Hatten die Vorläufer noch keine fossilisierbaren Hartteile? Diese Vermutung äußert BRASIER (1998)¹²⁰. 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 (s.o.) zeigt. Präkambrische Gesteinsschichten bestehen aus vielen Arten von Sedimenten, in denen Organismenreste detailliert erhalten bleiben können (MEYER et al. 2001, 17; s. o.).

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 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 unglaubhaft.¹²¹

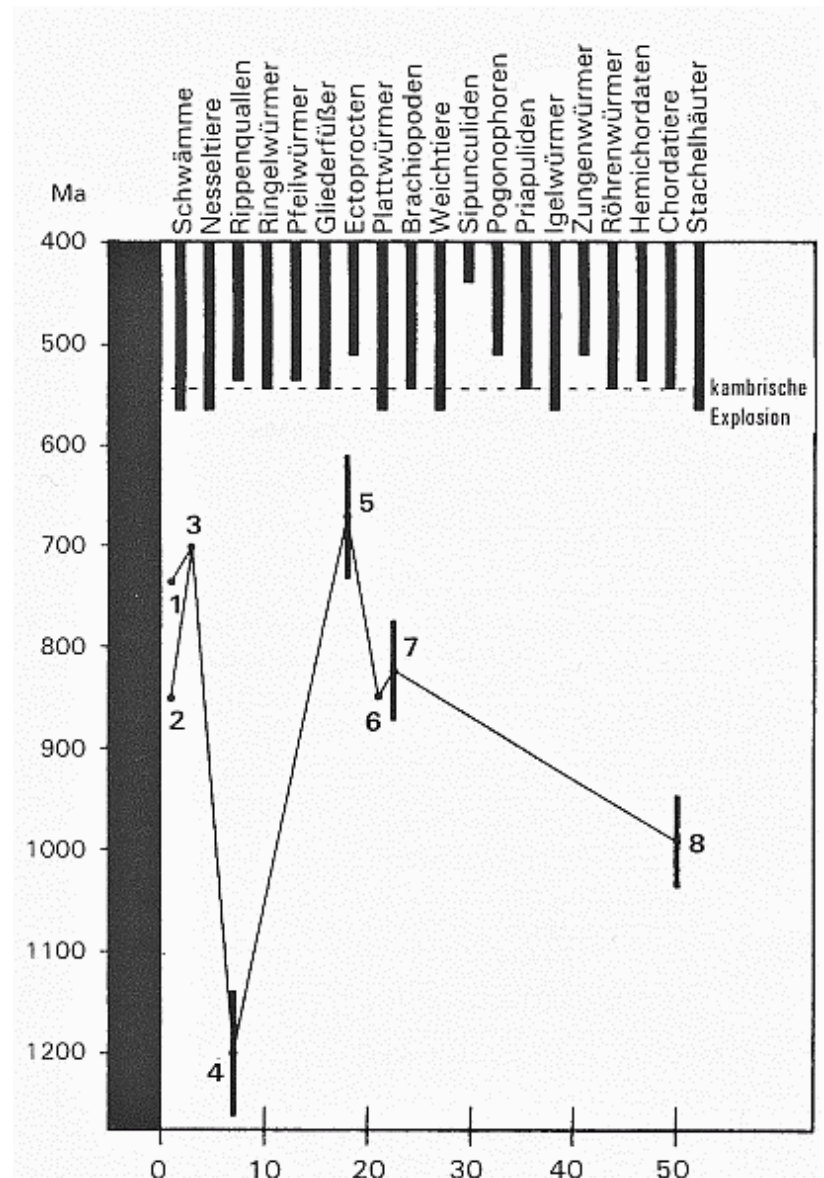
Das Postulat, vorkambrische Organismen hätten nur Weichteile gehabt, ist zudem aus anatomischen Gründen unplausibel. Viele Stämme wie z. B. die Armfüßer (Brachiopoda) konnten nicht zuerst Weichteile evolvieren und erst später die Hartteile, weil ihr Überleben großenteils von der Schutzwirkung der Hartteile abhängt. Beides müsste zusammen evolvieren. „Der Bauplan der Armfüßer kann nicht funktionieren ohne Skelett“ (VALENTINE 1986, 215).¹²²

2.3 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 (Abfolgen) von Proteinen 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 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 in den letzten knapp 20 Jahren sehr unterschiedliche Ergebnisse (Abb. 27). Nach Daten von WRAY et al. (1996) unter Zugrundelegung von sieben Uhren muss die Aufspaltung der Tierstämme tief ins Präkambrium verlegt werden, 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 Molekül sehr verschiedene Zeiten (Tab. 2; vgl. CONWAY MORRIS 1997). AYALA et al. (1998) kritisieren die Divergenzzeiten von WRAY et al. (1996) aufgrund methodischer Fehler und gelangen aufgrund eigener Studien auf der Basis von 18 proteincodierenden Genen auf viel geringere Divergenzzeiten (vgl. Abb. 27, Nr. 5). Ein Jahr später legten WANG et al. (1999) eine weitere, nochmals erheblich umfangreichere Studie vor (50 Gene als Grundlage). Demnach wurde der Ursprung der Tierstämme wieder weit ins Präkambrium geschoben (Abb. 27; vgl. auch BROOKE 1999). Neuere Studien haben das Blatt wieder in Richtung sehr viel späterer

Abb. 27 Divergenzzeiten für die Trennung von Protostomiern (Gliederfüßern u. a.) und Deuterostomiern (Chordatiere u. a.) nach unterschiedlichen Studien. Die Zahlen stehen für verschiedene Studien. (Nach WANG et al. 1999)



Tab. 2 Divergenzzeiten für Aufspaltungen einiger Tierstämme. (Nach 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 | – |

Divergenzzeiten gewendet. Mittlerweile scheint sich ein Konsens von ca. 700 Millionen Jahre für den letzten gemeinsamen Vorfahren der Bilateria („Zweiseitentiere“) und von ca. 800 Millionen Jahren für alle Metazoen (vielzellige Tiere) herauszukristallisieren (ERWIN et al. 2011).¹²³ Es verbleibt damit eine zeitliche Lücke von ca. 150–170 Millionen 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 (s. o.) 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.* Die vermeintliche Schlussfolgerung, es sei angesichts der molekularen Daten genug Zeit für die Bildung der Baupläne, kann nicht nur diesen Widerspruch nicht auflösen, sondern ist zudem nur möglich, wenn *vorausgesetzt* wird, dass die molekularen Unterschiede evolutionär entstanden sind.

2.4 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 stellt. Die Idee eines genetischen Auslösers wurde bereits in Abschnitt 2.1 diskutiert. Nachfolgend werden ökologische und geologische Auslöser sowie weitere Vorschläge kurz diskutiert (vgl. VALENTINE 2002, 300ff.).

Waren die präkambrischen Vorläuferformen sehr klein?

Eine Variante der 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, 364¹²⁴). 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 (wie bei anderen Hypothesen) 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 (einzellige Organismen), Algen u. a. bergen (SCHOPF 1994). Die Ansicht also, wonach die evolutionär zu fordernden Vorläufer aufgrund der Zartheit ihres Baus oder aufgrund schlechter Fossilisationsbedingungen nicht gefunden worden seien, kann nicht überzeugen.

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.¹²⁵ Dieser Einwand gilt auch für andere diskutierte Auslöser wie z. B. eine Anomalie der Kohlenstoffisotope an der Grenze zwischen Präkambrium und Kambrium (MARSHALL 2006, 365¹²⁶) oder die Zunahme des Sauerstoffgehalts in der Atmosphäre (BUDD 2008¹²⁷).

SPERLING 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. Dagegen würde Zunahme von Sauerstoff im Ozean und in der Luft als Umwelt-Auslöser zeitlich passen, nicht aber das evolutionäre Muster erklären (SPERLING et al. 2013, 13446). YOUNG (2013) meint, dass ungewöhnliche Umweltänderungen eine Schlüsselrolle bei der Entstehung komplexer Lebensformen gespielt hätten¹²⁸ (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.¹²⁹ 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.¹³⁰ Dass aus (möglichen) Koinzidenzen auf evolutionäre Prozesse geschlossen wird, zeigt, dass das Konzept der gemeinsamen Abstammung so festgefügt ist, dass die selbstverständlich notwendige Unterscheidung zwischen Koinzidenz (Randbedingung, Frage nach einem Auslöser) und wirklich nachweisbaren Prozessen und Mechanismen gar nicht mehr vorgenommen wird.¹³¹

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.¹³² 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.¹³³ 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. VALENTINE (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.“¹³⁴

2.5 War das Tempo doch nicht so hoch?

LEE et al. (2013) behaupten, dass die Resultate einer von ihnen durchgeführten Studie über die Geschwindigkeit der Evolution zur Zeit des Kambriums Darwins Dilemma vom plötzlichen Erscheinen der kambrischen Tierwelt auflösen könnten. Sie ermittelten, unter Voraussetzung von Evolution, evolutionäre Veränderungsraten beim größten Tierstamm, den Gliederfüßern (Arthropoda; dazu gehören vor allem Insekten, Spinnentiere und Krebse). Ihre Ergebnisse basieren auf 395 morphologischen und 62 molekularen Merkmalen *heute lebender* Gliederfüßer. Die zeitliche Einordnung der mutmaßlichen Gabelungspunkte der jeweiligen Gruppen erfolgte anhand von Fossilfunden. Mit dieser Datenbasis konnten unter Voraussetzung von Evolution die Evolutionsraten in den verschiedenen Zeiträumen abgeleitet werden.

Es wurden Evolutionsraten von verschiedenen Merkmalen ermittelt: Sowohl von morphologisch-anatomischen (gestaltlichen, phänotypischen) als auch molekularen (genetischen). Die Änderungsraten dieser Merkmale während des Kambriums verglichen die Autoren mit den Raten in nachfolgenden Zeiträumen und gelangten zum Ergebnis, dass es im Kambrium eine ca. 4-fach schnellere phänotypische und ca. 5,5-fach schnellere molekulare Evolution gab, verglichen mit Veränderungen in jüngeren Abschnitten des Phanerozoikums*. Für manche Tiergruppen innerhalb der Gliederfüßer ermittelten sie eine

bis zu 10-fach erhöhte molekulare und bis zu 16-fach höhere morphologische Änderungsrate im Kambrium.

Die Autoren kommen zum Schluss, dass auch noch die höchsten Evolutionsraten im Einklang mit der Entstehung durch natürliche Selektion stünden, womit Darwins Dilemma letztlich gelöst sei. Diese Einschätzung ist insofern überraschend, als die Untersuchungen der Autoren überhaupt nichts zu den *Mechanismen* der Entstehung der kambrischen Baupläne aussagen, unabhängig davon, wie schnell die Veränderungen abgelaufen sind. Welche Rolle natürliche Selektion hatte, kann aus den Daten nicht abgeleitet werden. Allenfalls kann eventuell aus den Daten gefolgert werden, dass die kambrische Explosion nicht so markant ist wie oft dargestellt.

Aber auch diese Schlussfolgerung ist durch die von LEE et al. präsentierten Daten nicht gedeckt – aus mehreren Gründen (LUSKIN 2013a): Zunächst betrifft die Untersuchung gar nicht den zentralen Aspekt der kambrischen Explosion, nämlich den Ursprung der Tierstämme und vieler Tierklassen. Vielmehr geht es um Veränderungen *innerhalb* eines einzigen Tierstamms (der Gliederfüßer), nachdem dieser bereits entstanden ist. Die *Entstehung der Stämme* und die Geschwindigkeit *dieser* Evolution ist also gar nicht der Gegenstand der Analysen von LEE et al. Die Unterschiede innerhalb von Tierstämmen sind aber deutlich geringer als zwischen verschiedenen Tierstämmen.

Die Evolutionsraten innerhalb der Gliederfüßer wurden zudem durch Vergleiche heutiger Arten und mittels Eichung durch Fossilfunde erschlossen (s. u.). Raten innerhalb nur fossil bekannter Formen (wie z. B. Trilobiten) wurden nicht bestimmt, was z. B. vom Paläontologen Douglas ERWIN kritisiert wird, denn diese Daten könnten Einfluss auf die ermittelten Evolutionsraten haben (SERVICK 2013).

Im Übrigen tauchen die Gliederfüßer fossil abrupt im Unterkambrium auf; dieser Sachverhalt wird durch die Studie von LEE et al. nicht angemessen berücksichtigt. Sie nehmen zwar an, dass die Gliederfüßer im Ediacarium, dem letzten geologischen System vor dem Kambrium entstanden sind, eindeutige fossile Belege dafür gibt es jedoch nicht. Unklar ist, welchen Zeitraum die Autoren genau unter „frühem Kambrium“ und „kambrische Explosion“ fassen, es scheint

ein Zeitraum von etwa 40 Millionen Jahren zu sein (LEE et al. 2013, 1890). Wie oben dargelegt, hat sich die eigentliche „Explosion“ aber während nur 5–10 Millionen Jahren ereignet, was die von LEE et al. ermittelten Evolutionsraten entsprechend vervielfachen würde.

Es gibt noch einen ganz anderen Kritikpunkt an den Schlussfolgerungen, die aus den Ergebnissen von LEE et al. gezogen werden, nämlich die Auswahl der zugrundeliegenden Gene. Die Autoren haben die Datenbasis aus einer anderen Untersuchung entnommen, deren Ziel es war, die Abstammungs- bzw. Verwandtschaftsverhältnisse unter den sehr unterschiedlichen Gliederfüßern aufzuklären. Zu diesem Zweck sind (unter evolutionstheoretischen Vorgaben) solche Gene besonders geeignet, deren Änderungsraten möglichst klein sind, und das trifft auf Gene zu, die wichtige Grundfunktionen im Zellgeschehen haben (sog. „housekeeping genes“). Bei solchen Genen sammeln sich nur (nahezu) neutrale Mutationen an, die wenig Einfluss auf die Funktion haben, und dies geschieht relativ konstant während der Evolutionsgeschichte (sofern sich die Unterschiede überhaupt auf evolutivem Wege etabliert haben). Nun sind aber gerade solche Gene mit großer Wahrscheinlichkeit von der Entstehung neuer morphologischer Baupläne, wie sie während der kambrischen Explosion entstanden sind, kaum oder gar nicht beeinflusst. Viel wichtiger sind laut Evolutionstheoretikern vor allem Regulationsgene, um neue Baupläne zu erzeugen (s. o.; vgl. ERWIN & VALENTINE 2013, 252¹³⁵). Daraus folgt, dass die Untersuchung von Evolutionsraten-Änderungen im Zuge der kambrischen Explosion mittels der von LEE et al. verwendeten 62 Gene ungeeignet ist.

Die Studie von LEE et al. (2013) bietet weder Klärungen noch Hinweise auf die Ursachen der kambrischen Explosion; daher ist die Behauptung, die erhöhten Evolutionsraten im Kambrium und damit auch die kambrische Explosion seien durch natürliche Selektion erklärbar, durch die präsentierten Daten nicht gedeckt. Die Untersuchung legt den Fokus nicht auf die Entstehung der Stämme (die eigentliche „Explosion“), sondern auf Untergruppen innerhalb des Stamms der Gliederfüßer. Daher haben die Ergebnisse eine nur sehr eingeschränkte Aussagekraft zur kambrischen Explosion der Tierstämme.

Fazit

Paläontologisch stellt sich die Fossilüberlieferung des Ediacariums und des Unterkambriums nach wie vor als ausgesprochen explosiv dar. Das heißt: Der Hauptteil der Tierstämme und viele Klassen innerhalb der Stämme erscheinen erstmals in einem engen geologischen Zeitfenster von 6–10 Millionen Jahren. Viele neuere Funde vergrößern die Vielfalt kambrischer Formen. Der Großteil präkambrischer Formen eignet sich nicht als

Vorläuferformen kambrischer Organismen und erfordert eigene Entstehungshypothesen. Dieser Befund widerspricht evolutionstheoretischen Erwartungen. Mechanismen für das abrupte Erscheinen der vielfältigen Tierwelt des Kambriums sind nicht bekannt. Es werden verschiedene biotische und abiotische Auslöser der Explosion diskutiert; sie sind alle umstritten und ermöglichen keine Erklärung.

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.
- Anonymus (2012) Life on land. *Nature* 492, 153–154.
- ARTHUR W (2002) The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology. *Nature* 415, 757–764.
- AXE DD (2004) Extreme functional sensitivity to conservative amino acid changes on enzyme exteriors. *J. Mol. Biol.* 341, 1295–1315.
- 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.* 95, 606–611.
- BARNES RSK, CALOW P, OLIVE PJW, GOLDING DW & SPICER JI (2001) *The Invertebrates: A New Synthesis*, 3rd ed. Malden, MA.
- BELL MA (1997) Origin of the metazoan phyla: Cambrian explosion or proterozoic slow burn. *Trends Ecol. Evol.* 12, 1–2.
- BENGTSON S (2010) A little kraken wakes. *Nature* 465, 427–428.
- BENGTSON S, CUNNINGHAM JA, YIN C & DONOGHUE PCJ (2012) A merciful death for the 'earliest bilaterian,' *Vernanimalcula*. *Evol. Dev.* 14, 421–427.
- BOTTJER DJ (2005) The early evolution of animals. *Sci. Am.* 293, 42–47.
- BOWRING SA, GROTZINGER JP, ISACHSEN CE, KNOLL AH, SM PELECHATY SM & KOLOSOV P (1993) Calibrating rates of early Cambrian evolution. *Science* 261, 1293–1298.
- BRASIER M (1998) From deep time to late arrivals. *Nature* 395, 547–548.
- BRASIER M & ANTCLIFFE J (2004) Decoding the Ediacaran enigma. *Science* 305, 1115–1117.
- BRAUN H-B (2012) Kryptische Krebse: Moderne Crustaceen-Fossilien aus dem Kambrium. *Stud. Integr. J.* 19, 93–94.
- BROMHAM L (2003) What can DNA tell us about the Cambrian Explosion? *Integr. Comp. Biol.* 43, 148–156.
- BROOKE M de L (1999) How old are animals? *Trends Ecol. Evol.* 14, 211–212.
- BUDD GE (2003a) The Cambrian fossil record and the origin of the phyla. *Integr. Comp. Biol.* 43, 157–165.
- BUDD GE (2003b) Animal phyla. In: HALL BK & OLSON WM (eds) *Keywords and concepts in evolutionary developmental biology*. Cambridge, MA, pp 1–10.
- BUDD GE (2008) The earliest fossil record of the animals and its significance. *Phil. Trans. R. Soc. B* 363, 1425–1434.
- BUDD GE & JENSEN S (2000) A critical reappraisal of the fossil record of the bilaterian phyla. *Biol. Rev.* 75, 253–295.
- BUDD GE & TELFORD MJ (2009) The origin and evolution of arthropods. *Nature* 457, 812–817.
- CABEJ NR (2013) *Building the most complex structures on earth. An epigenetic narrative of development and evolution of animals*. Amsterdam: Elsevier.
- CAPORALE LH (2009) Putting together the pieces: evolutionary mechanisms at work within genomes. *BioEssays* 31, 700–702.
- CARON JB, CONWAY MORRIS S & CAMERON CB (2013) Tubicolous enteropneusts from the Cambrian period. *Nature* 495, 503–506.
- CARROLL RL (1993) *Paläontologie und Evolution der Wirbeltiere*. Stuttgart, New York.
- CARROLL RL (2000) Towards a new evolutionary synthesis. *Trends Ecol. Evol.* 15, 27–32.
- CARROLL SB (2001) Chance and necessity: the evolution of morphological complexity and diversity. *Nature* 409, 1102–1109.
- 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.
- CARROLL SB, GRENIER JK & WEATHERBEE SD (2005) *From DNA to diversity*, 2nd ed. Blackwell Publishing.
- CARVUNIS AR, ROLLAND T et al. (2012) Protogenes and *de novo* gene birth. *Nature* 487, 370–374.
- CHEN JY, BOTTJER DJ, OLIVERI P, DORNBOSS SQ, GAO F, RUFFINS S, CHI H, LI CW & DAVIDSON EH (2004) Small bilaterian fossils from 40 to 55 Million years before the Cambrian. *Science* 305, 218–222.
- CHEN JY, HUANG DY & BOTTJER DJ (2005) An Early Cambrian craniate-like chordate. *Nature* 402, 518–522.
- CHEN JY, HUANG DY & LI C-W (1999) An Early Cambrian problematic fossil: *Vetustovermis* and its possible affinities. *Proc. R. Soc.* 272B, 2003–2007.
- CHEN JY (2009) The sudden appearance of diverse animal body plans during the Cambrian explosion. *Int. J. Dev. Biol.* 53, 733–751.
- CLITES EC, DROSER ML & GEHLING JG (2012) The advent of hard-part structural support among the Ediacara biota: Ediacaran harbinger of a Cambrian mode of body construction. *Geology* 40, 307–310.

- CONWAY MORRIS S (1976) *Nectocaris pteryx*, a new organism from the Middle Cambrian Burgess Shale of British Columbia. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, S. 705–713.
- 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.
- CONWAY MORRIS S (2005) Ediacarans. *Curr. Biol.* 15, R8.
- CONWAY MORRIS S & CARON JB (2012) *Pikaia gracilens* Walcott, a stem-group chordate from the Middle Cambrian of British Columbia. *Biol. Rev.* 87, 480–512.
- CONWAY MORRIS S & PEEL JS (1995) Articulated halke-riids 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. *Trends Ecol. Evol.* 13, 151–156.
- CZIHAK G, LANGER H & ZIEGLER H (1981) *Biologie: Ein Lehrbuch*. Berlin, Heidelberg.
- DALEY AC, BUDD GE, CARON JB, EDGEcombe GD & COLLINS D (2009) The Burgess shale anomalocaridid *Hurdia* and its significance for early euarthropod evolution. *Science* 323, 1597–1600.
- 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.
- DZIK J (1993) Early metazoan evolution and the meaning of its fossil record. In: HECHT MK et al. (eds) *Evolutionary Biology*, vol. 27, 339–366.
- DZIK J (2003) Anatomical information content in the Ediacaran fossils and their possible zoological affinities. *Integr. Comp. Biol.* 43, 114–126.
- ERWIN DH (1999) The origin of bodyplans. *Am. Zool.* 39, 617–629.
- ERWIN DH, 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 R (2002) Trilobiten! Fossilien erzählen die Geschichte des Lebens, München.
- FORTEY RA, BRIGGS DEG & WILLS MA (1996) The Cambrian evolutionary ‘explosion’: decoupling cladogenesis from morphological disparity. *Biol. J. Linn. Soc.* 57, 13–33.
- FORTEY RA, BRIGGS DEG & WILLS MA (1997) The Cambrian evolutionary ‘explosion’ recalibrated. *BioEssays* 19, 429–434.
- GEE H (2013) Tubular worms from the Burgess Shale. *Nature* 495, 458–459.
- GEYER G (1998) Die kambrische Explosion. *Paläontologische Zeitschrift* 72, 7–30.
- GIBSON AK, SMITH Z, FUQUA C, CLAY K & COLBOURNE JK (2013) Why so many unknown genes? Partitioning orphans from a representative transcriptome of the lone star tick *Amblyomma americanum*. *BMC Genomics* 14, 135.
- GILBERT SF (2003) *Developmental Biology*. 7th ed. Sunderland, Mass.
- GON III SM (2004) Origins of Trilobites. www.aloha.net/~smgon/origins.htm.
- GOULD SJ (1991) *Zufall Mensch*. München – Wien; Original 1989: *Wonderful Life*. New York: W. W. Norton & Co.
- GRAZHDANKIN D (2011) Ediacaran biota. In: REITNER J & THIEL V (eds) *Encyclopedia of Geobiology*. doi: 10.1007/978-1-4020-9212-1, pp 342–348.
- GROSBERG RK (1990) Out on a Limb: Arthropod Origins. *Science* 250, 632–633.
- GUBANOV AP, SKOVSTED CB & PEEL JS (2004) *Anabarella australis* (Mollusca, Helcionelloida) from the Lower Cambrian of Greenland. *Geobios* 37, 719–724.
- HARVEY THP, VÉLEZ MI & BUTTERFIELD NJ (2012) Exceptionally preserved crustaceans from western Canada reveal a cryptic Cambrian radiation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109, 1589–1594.
- HUGHES M, GERBER S & WILLS MA (2013) Clades reach highest morphological disparity early in their evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 13875–13879.
- JANVIER P (2003) Die explosive Entstehung der Tierwelt. *Spektr. Wiss.* 5/2003.
- JUNKER R (2001) Unbeständige molekulare Uhren. *Stud. Int. J.* 8, 30–31.
- JUNKER R (2011) Von komplex nach einfach? *Genesisnet*, http://www.genesisnet.info/schoepfung_evolution/n166.php
- JUNKER R (2013) Immer verworrener: Verwandtschaftsbeziehungen der ältesten Vielzeller. *Genesisnet*, http://www.genesisnet.info/schoepfung_evolution/n206.php
- KHALTURIN K, HEMMRICH G, FRAUNE S, AUGUSTIN R & BOSCH TCG (2009) More than just orphans: are taxonomically-restricted genes important in evolution? *Trends Genet.* 25, 404–413.
- KNOLL AH & CARROLL SB (1999) Early animal evolution: Emerging views from comparative biology and geology. *Science* 284, 2129–2137.
- KOONIN EV (2007) The Biological Big Bang model for the major transitions in evolution. *Biology Direct* 2:21.
- KOTULLA M (2014) Gültigkeit und Grenzen geologischer Zeitbestimmung. *Online-Loseblattsammlung*, Stand: 1. Ergänzungslieferung 03/2014, <http://www.wort-und-wissen.de/loseblattsammlung.html>.
- KUSSEROW A, PANG K, STURM C, HROUDA M, LENTFER J, SCHMIDT HA, TECHNAU U, VON HAESELER A, HOBMAYER B, MARTINDALE MQ & HOLSTEIN TW (2005) Unexpected complexity of the Wnt gene family in a sea anemone. *Nature* 433, 156–160.
- LACALLI T (2012) The Middle Cambrian fossil *Pikaia* and the evolution of chordate swimming. *EvoDevo* 3:12.
- LANDING E, ENGLISH A & KEPPIE JD (2010) Cambrian origin of all skeletalized metazoan phyla – Discovery of earth’s oldest bryozoans (Upper Cambrian, southern Mexico). *Geology* 38, 547–550.
- LEE MSY, JAGO JB, GARCÍA-BELLIDO DC, EDGEcombe GD, GEHLING JG & PATERSON JR (2011) Modern optics in exceptionally preserved eyes of Early Cambrian arthropods from Australia. *Nature* 474, 631–634.
- LEE MSY, SOUBRIER J & EDGEcombe GD (2013) Rates

- of phenotypic and genomic evolution during the Cambrian explosion. *Curr. Biol.* 23, 1889-1895.
- LIU J, STEINER K, DUNLOP JA, KEUPP H, SHU D, OU Q, HAN J, ZHANG Z & ZHANG X (2011) An armoured Cambrian lobopodian from China with arthropod-like appendages. *Nature* 470, 526-530.
- LONG M, BETRÁN E, THORNTON K & Wang W (2003) The origin of new genes: Glimpses from the young and old. *Nat. Rev. Genet.* 4, 865-875.
- LOWE CJ (2013) What led to metazoa's big bang? *Science* 340, 1170-1171.
- LUO ZX (2004) A window on early animal evolution. *Nature* 430, 405. (Rezension von: The Cambrian fossils of Chengjiang, China: The flowering of early animal life).
- LUSKIN C (2013a) *Current Biology* paper's assumptions and methodology dramatically underestimate „rates of change“ in the Cambrian explosion. http://www.evolutionnews.org/2013/10/current_biology078581.html
- LUSKIN C (2013b) How „sudden“ was the Cambrian explosion? Nick Matzke misreads Stephen Meyer and the paleontological literature; *New Yorker* Recycles Misrepresentation. http://www.evolutionnews.org/2013/07/how_sudden_was_074511.html
- LUSKIN C (2013c) More on small shelly fossils and the length of the Cambrian explosion: A concluding response to Charles Marshall. http://www.evolutionnews.org/2013/10/more_on_small_s078251.html
- MA X, EDGEcombe GD, LEGG D & HOU X (2013) The morphology and phylogenetic position of the Cambrian lobopodian *Diania cactiformis*. *J. Syst. Palaeont.*, <http://dx.doi.org/10.1080/14772019.2013.770418>
- MALOOF AC, PORTER SM, MOORE JL, DUDAS FO, BOWRING SA, HIGGINS JA, FIKE DA & EDDY MP (2010) The earliest Cambrian record of animals and ocean geochemical change. *Geol. Soc. Amer. Bull.* 122, 1731-1774.
- 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>.
- MEYER SC (2013a) Darwin's Doubt. The explosive origin of animal life and the case for intelligent design. New York.
- MEYER (2013b) To build new animals, no new genetic information needed? More in reply in Charles Marshall. http://www.evolutionnews.org/2013/10/to_build_new_an077541.html
- MİYATA T & SUGA H (2001) Divergence pattern of animal gene families and relationship with the Cambrian explosion. *BioEssays* 23, 1018-1027.
- NARBONNE GM (2004) Modular construction of early Ediacaran complex life forms. *Science* 305, 1141-1144.
- NARBONNE GM (2005) The Ediacara biota: Neoproterozoic origin of animals and their ecosystems. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 33, 421-442.
- NARBONNE GM (2011) When life got big. *Nature* 470, 339-340.
- NARBONNE GM, XIAO S & SHIELDS GA (2012) The Ediacaran Period. In: *The Geologic Time Scale 2012*. Amsterdam: Elsevier, Kap. 18 (doi: 10.1016/B978-0-444-59425-9.00018-4).
- 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.
- NEWMAN SA & BHAT R (2008) Dynamical patterning modules: physico-genetic determinants of morphological development and evolution. *Phys. Biol.* 5, 015008, 1-13.
- OHNO S (1996) The notion of the Cambrian pananimalia genome. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 93, 8475-8478.
- PATERSON RJ, GARCÍA-BELLIDO DC, LEE MSY, BROCK GA, JAGO JB & EDGEcombe GD (2011) Acute vision in the giant Cambrian predator *Anomalocaris* and the origin of compound eyes. *Nature* 480, 237-240.
- PAUL CRC & SMITH AB (1984) The early radiation and phylogeny of echinoderms. *Biol. Rev.* 59, 443-481.
- 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.
- PHILIPPE H et al. (2011) Acoelomorph flatworms are deuterostomes related to *Xenoturbella*. *Nature* 470, 255-258.
- RETALLACK GJ (1994) Were the Ediacaran fossils lichens? *Paleobiology* 20, 523-544.
- RETALLACK GJ (2012) Ediacaran life on land. *Nature* 493, 89-92.
- ROTH C, RASTOGI S, ARVESTAD L, DITTMAR K, LIGHT S, EKMAN D & LIBERLES DA (2007) Evolution after gene duplication: models, mechanisms, sequences, systems, and organisms. *J. Exp. Zool. B Mol. Dev. Evol.* 308, 58-73.
- 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.
- RYAN F, PANG K et al. (2013) The genome of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and its implications for cell type evolution. *Science* 342, 1242592, doi: 10.1126/science.1242592
- SCHERER S & KEIM D (2013) Entstehung biologischer Information unter präbiotischen Bedingungen? In: JUNKER R & SCHERER S (Hg) *Evolution – ein kritisches Lehrbuch*. Gießen, 7. Auflage.
- SCHOPF JW (1994) The early evolution of life: solution to Darwin's dilemma. *Trends Ecol. Syst.* 9, 375-377.
- SEILACHER A (1992) Vendobionta als Alternative zu Vielzellern. *Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst.* 89, *Erg. Bd.* 1, 9-20.
- SERVICK K (2013) Evolution's clock ticked faster at the dawn of modern animals. *Science NOW*, <http://news.sciencemag.org/evolution/2013/09/evolution%E2%80%99s-clock-ticked-faster-dawn-modern-animals>
- SHEN B, DONG L, XIAO S & KOWALEWSKI M (2008) The

- Avalon explosion: Evolution of Ediacara morphospace. *Science* 319, 81–84.
- SHUBIN NH & MARSHALL CR (2000) Fossils, genes, and the origin of novelty. *Paleobiology* 26, 324–340.
- SMITH M & CARON JB (2010) Primitive soft-bodied cephalopods from the Cambrian. *Nature* 465, 469–472.
- SMITH MP & HARPER DAT (2013) Causes of the Cambrian explosion. *Science* 341, 1355–1356.
- STEPHAN M (1994) Neuere Forschungen zur Lebewelt im Kambrium und Jung-Präkambrium – ein Überblick. *Stud. Integr. J.* 1, 4–11.
- STEPHAN M (2004) Eine katastrophische Hypothese: Die „Schneeball-Vereisung“ der Erde. *Stud. Integr. J.* 11, 93–97.
- STOKSTAD E (2004) Controversial fossils could shed light on early animals' blueprint. *Science* 304, 1425.
- SUGA H, KOYANAGI M, HOSHIYAMA D, ONO K, IWABE N, KUMA K & MIYATA T (1999) Extensive gene duplication in the early evolution of animals before the parazoan-eumetazoan split demonstrated by G proteins and protein tyrosine kinases from sponge and hydra. *J. Mol. Evol.* 48, 646–653.
- SPELRLING EA, FRIEDER CA, RAMAN AV, GIRGUIS PR., LEVIN LA & KNOLL AH (2013) Oxygen, ecology, and the Cambrian radiation of animals. *PNAS* 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.
- THOMAS RDK, SHEARMAN RM & STEWART GW (2000) Evolutionary exploitation of design options by the first animals with hard skeletons. *Science* 288, 1239–1242.
- VALENTINE JW (1986) Fossil record of the origin of bauplane 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 & ERWIN DH (1987) Interpreting great developmental experiments: the fossil record. In: RAFF RA & RAFF EC (eds) *Development as an Evolutionary Process*. New York, pp. 71–107.
- VALENTINE JW & JABLONSKI D (2003) Morphological and developmental macroevolution: a paleontological perspective. *Int. J. Dev. Biol.* 47, 517–522.
- VALENTINE JW, JABLONSKI D & ERWIN DH (1999) Fossils, molecules and embryos: new perspectives on the Cambrian explosion. *Development* 126, 851–859.
- VAVOURI T & LEHNER B (2009) Conserved noncoding elements and the evolution of animal body plans. *BioEssays* 31, 727–735.
- VRBA ES (2004) Ecology, development, and evolution: Perspectives from evo-devo. In: HALL BK, PEARSON RD & MÜLLER GB (eds) *Environment, development and evolution. Toward a synthesis*. Cambridge, Mass., pp 85–105.
- WAGGONER B (2003) The Ediacaran Biotas in Space and Time. *Integr. Comp. Biol.* 43, 104–113.
- 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.
- WEHNER R & GEHRING W (1995) *Zoologie*. Stuttgart.
- WHEAT CW & WAHLBERG N (2013) Phylogenomic insights into the Cambrian explosion, the colonization of land and the evolution of flight in Arthropoda. *Syst. Biol.*, 62, 93–109.
- 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 (Vienna Series in Theoretical Biology)*. Cambridge, MA, pp 33–49.
- WILLS MA, GERBER S, RUTA M, HUGHES M (2012) The disparity of priapulid, archaeopriapulid and palaeoscolecid worms in the light of new data. *J. Evol. Biol.* 25, 2056–2076.
- WRAY GA (2001) Development: Resolving the *Hox* paradox. (Book reviews.) *Science* 292, 2256–2257.
- WRAY GA, LEVINTON JS & SHAPIRO LH (1996) Molecular evidence for deep Pre-Cambrian divergences among metazoan phyla. *Science* 274, 568–573.
- XIAO S (2008) Rise and demise of ghostly animals. *Science* 319, 1618–1619.
- XIAO S & KNAUTH LP (2012) Fossils come in to land. *Nature* 493, 28–29.
- 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
- YUAN X, CHEN Z, XIAO S, THOU C & HUA H (2011) An early Ediacaran assemblage of macroscopic and morphologically differentiated eukaryotes. *Nature* 470, 390–394.
- ZAMORA S (2010) Middle Cambrian echinoderms from north Spain show echinoderms diversified earlier in Gondwana. *Geology* 38, 507–510.
- ZHANG XG, SIVETER DJ, WALOSZEK D & MAAS A (2007) An epipodite-bearing crown-group crustacean from the Lower Cambrian. *Nature* 449, 595–598.
- ZHANG Z, HOLMER LE et al. (2013) A sclerite-bearing stem group entoproct from the early Cambrian and its implications. *Sci. Rep.* 3:1066.
- ZHANGSEND XG, MAAS A, HAUG JT, SIVETER DJ & WALOSZEK D (2010) An eucrustacean metanauplius from the Lower Cambrian. *Curr. Biol.* 20, 1075–1079.
- ZRZAVÝ J, STORCH D & MIHULKA S (2009) *Evolution. Ein Lese-Lehrbuch*. Heidelberg.

Anschrift des Verfassers:

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

Der Artikel ist ebenfalls veröffentlicht unter:
http://www.wort-und-wissen.de/artikel/sp/b-14-1_kambrische_explosion.pdf

Anmerkungen

Hinweis: Bei blau gesetzten Texten handelt es sich um die übersetzten Originalzitate.

¹ „The base of the Cambrian marks not only the appearance in the historical record of animal phyla, but also of many of their component major classes“ (COOPER & FORTEY 1998, 152). „A similar, if less detailed, picture emerges if the other phyla appearing the Cambrian are considered. Molluscs, for example, are already differentiated into several clades early in the Cambrian, as are brachiopods“ (FORTEY et al. 1997, 431).

² Ähnlich VRBA (2004, 102): „The first appearances of several groups like trilobites were already widely dispersed geographically into well-defined faunal provinces.“ Ebenso FORTEY et al. (1997, 430): „It is clear that even at their first appearance they were differentiated into a number of genera; furthermore, different parts of the Cambrian world had geographically distinct faunas, defining two major and several minor faunal provinces.“

³ „By the late Lower Cambrian both disparity and the range of taxa match, or even exceed (Gould, 1989) those of the Recent oceans.“

⁴ „... all demonstrate the phylogenetic breadth of lineages involved in the Early Cambrian phase of the radiation.“

⁵ Die in diesem Artikel öfter verwendeten Begriffe „Erscheinen“ und „Auftauchen“ sind immer beschreibend gemeint und sollen zum Ausdruck bringen, dass die jeweiligen Formen in bestimmten Erdschichten vorkommen, ohne dass damit eine interpretierende Aussage über die Entstehungsweise gemacht wird.

⁶ Die Altersangaben beruhen auf radiometrischen Datierungen, sie sind nicht absolut zu verstehen, sondern von Voraussetzungen abhängig (vgl. KOTULLA 2014).

⁷ „Although the core of the Cambrian fauna is well documented in the form of groups such as trilobites, molluscs, brachiopods, sponges (including archaeocyathids), echinoderms and various soft-bodied groups (notably priapulids and annelids), there remain a significant quotient of previously enigmatic taxa, especially in the early Cambrian. Many are represented by disarticulated sclerites whose taxonomy is confused by excessive use of form-taxa, failure to recognize taphonomic variants and uncertainties concerning the nature of the original scleritome“ (CONWAY MORRIS & PEEL 1995, 306). Viele Fossilien seien aber leicht heute lebenden Stämmen zuzuordnen: „At first glance, to be sure, a survey of the Cambrian seas seems to reveal both familiar and extinct phyla. For example, even the nonspecialist has little difficulty in identifying forms characteristic of a wide range of metazoans, from sponges, cnidarians, ctenophores, and priapulids to arthropods, brachiopods, annelids, molluscs, hemichordates, echinoderms, and chordates, in the last case including even fish“ (CONWAY MORRIS 2003, 20).

⁸ „Here, we show that structural elements deployed in the skeletons of Burgess Shale animals (Middle Cambrian) incorporate 146 of 182 character pairs defined in this morphospace. Within 15 million years of the appearance of crown groups of phyla with substantial hard parts, at least 80 percent of skeletal design elements recognized among living and extinct marine metazoans were exploited“ (1239) (Vgl. CARROLL

2001).

⁹ „There are hardly any fossils which suggest links between phyla.“

¹⁰ „All of the basic architectures of animals were apparently established by the close of the Cambrian explosion. Subsequent evolutionary changes, even those that allowed animals to move out of the sea onto land, involved only modifications to those basic body plans“ (ERWIN et al. 1997, 129).

¹¹ Stephen C. MEYER widmet sich in diesem Buch dem markanten Einschnitt in der Fossilüberlieferung zu Beginn des Kambriums. Das Buch erschien im Juni 2013 in einem renommierten Verlag und schaffte es Anfang Juli in die TOP 10 der Bestsellerliste der *New York Times*. Zu diesem Zeitpunkt gab es bereits über 50 Rezensionen auf amazon.com; Ende September 2013 waren es über 300. Mit dem Titel knüpft der Autor an das Eingeständnis von Charles Darwin an, dass das plötzliche Erscheinen der Baupläne im Kambrium eine ernsthafte Bedrohung für seine Evolutionstheorie sei (S. 23).

¹² Es war zu erwarten, dass es an diesem Buch heftige Kritik geben würde. Ein Großteil der Kritik ist unsachlich, lässt erkennen, dass das Buch nicht (richtig) gelesen wurde oder es wird mit Unterstellungen gearbeitet. Darauf soll hier nicht eingegangen werden. Nur die sachliche Substanz der veröffentlichten Kritik ist Gegenstand dieses Artikels.

¹³ Diese Auffassung findet sich vor allem im Internet, so in einer Rezension des Paläontologen Daniel R. PROTHERO auf amazon.com (<http://tinyurl.com/ok2aro9>) oder auf der facebook-Seite der AG Evolutionsbiologie (<https://www.facebook.com/AGEvolutionsbiologie/posts/544522338949480>), wo aus http://www.uni-protokolle.de/Lexikon/Kambrische_Explosion.html zitiert wird: „Der Begriff ‚kambrische Explosion‘ ist eigentlich falsch und stammt aus der Zeit in der die ersten Fossilien des Burgess-Schiefer entdeckt wurden. Damals entstand das Bild dass auf einen Schlag alle modernen Tiergruppen entstanden seien. Nach neueren Erkenntnissen dauerte diese Periode aber 50 Millionen Jahre und war keineswegs ungewöhnlich plötzlich.“ (Dieses Zitat stammt aus einer veralteten Version des Wikipedia-Artikels über „Kambrische Explosion“.) –MARSHALL (2013) wirft in seiner Rezension von S. MEYERS Buch „Darwin’s Doubt“ dem Autor vor, er würde die Plötzlichkeit der kambrischen Explosion übertreiben; genauso so Nick MATZKE, <http://pandasthumb.org/archives/2013/06/meyers-hopeless-2.html>; beide behaupten einen Zeitraum von 30 Millionen Jahren für die kambrische Explosion.

¹⁴ „In sum, the Cambrian fossils imply an explosion of bodyplans, but the underlying causes remain uncertain.“ – In seiner Rezension von *The Cambrian Explosion* (ERWIN & VALENTINE 2013) stellt LOWE (2013, 1070) fest: „The Ediacaran and Cambrian periods witnessed a phase of morphological innovation in animal evolution unrivaled in metazoan history, yet the proximate causes of this body plan revolution remain decidedly murky. The grand puzzle of the Cambrian explosion surely must rank as one of the most important outstanding mysteries in evolutionary biology. Evidence of early representatives of all the major animal phyla first appear abruptly in the Cambrian (starting 542 million years ago). *This spectacular*

- morphological diversity contrasts strongly with Precambrian deposits, which have yielded a sparse fossil record with small, morphologically ambiguous trace fossils or the enigmatic but elegant creatures of the Ediacaran fauna“ (Hervorhebungen nicht im Original).
- ¹⁵ „Organisms with the characteristic bodyplans that we identify as living phyla appear abruptly in the fossil record, many within a narrow window of geologic time – perhaps 5 to 10 million years, beginning about 530 Ma (chap. 5). Nearly all of these are stem taxa. ... none of them can be traced through fossil intermediates to an ancestral group. ... In no case is a morphological continuum found across a broad range of bodyplan morphologies, nor do phyla resemble each other more closely during their early fossil histories.“
- ¹⁶ Die Andersartigkeit der Ediacara-Fauna beschreibt MARSHALL (2006, 376) wie folgt: „Compared with Phanerozoic animals, the Ediacaran biota are remarkable by their lack of macroscopic sensory organs (compound eyes, antennae, setae, etc.), the virtual absence of macroscopic organs for interacting with other organisms or the environment (there are no legs, swimming appendages, claws, etc.). They show no signs of predation, except for bore holes in some of the earliest skeletonized fossils, *Cloudina*, from the latest Ediacaran.“
- ¹⁷ „This confusing state of affairs arose because these body fossils do not share definitive anatomical details with modern groups, and thus the assignments must be based on vague similarities of overall shape and form, a method that has frequently been misleading in other cases.“
- ¹⁸ Ein Beispiel für besonders unklare taxonomische Einordnung ist *Dickinsonia* (Abb. 5), die mehr als 1 m groß sein kann, jedoch nur wenige Millimeter dick war. Gewöhnlich wird diese Gattung zu den Nesseltieren (Cnidaria) gestellt, es wurden aber auch verwandtschaftliche Beziehungen zu den Platyhelminthes, den Annelida, zu einem ausgestorbenen Tierstamm Proarticulata oder sogar zu einem eigenen, von den Metazoa getrennten Tierreich. Keine dieser Zuordnungen gelingt ohne Schwierigkeiten (VALENTINE 2004, 222).
- ¹⁹ „The controversy continues, with some authorities claiming affinities with living animals, while others, no less vigorously, declare that the Ediacaran animals are a ‘side branch’ in the story of metazoan evolution, if relevant at all. Whatever the ultimate outcome of these debates, it is certainly true that the Ediacaran animals are not, in any simple sense, obvious ‘ancestors’ of those that came later“ (FORTEY et al. 1997, 429).
- ²⁰ „Despite the controversy that surrounds these fossils, it is generally agreed that ediacarans are a highly heterogenous assemblage united by preservational circumstance rather than by close phylogenetic affinity“ (BUDD 2003b, 6).
- ²¹ „The Ediacaran biota remains one of the greatest enigmata within evolutionary paleobiology. ... a growing number of paleontologists argue that Ediacaran creatures were not ancestral to Cambrian life at all“ (BRASIER & ANTCLIFFE 2005, 1115).
- ²² „The biological interpretation of Ediacaran fossils and their relationships, if any, to modern animals remain controversial. ... The difficulties placing Ediacarans in the scheme of animal evolution have led to the proposal that they represent an extinct experiment in multicellular life“ (CARROLL et al. 2005, 2). „Given the uncertainty of the relationships of the Ediacarans to modern phyla and the paucity of body fossils prior to the Cambrian, it is difficult to pinpoint the origins of modern animals based on the fossil evidence“ (3).
- ²³ „The cnidariomorphs are clearly not directly ancestral to bilaterians and do not help to solve the puzzle of their ancestries. The few possible Vendian bilaterians have not produced clues that help close the gaps between the bodyplans of living phyla“ (VALENTINE 2004, 188).
- ²⁴ BUDD (2008, 1426) schreibt zu den Doushantuo-Fossilien: „However, nearly all of these fossils have proved to be highly controversial. ... some of the more extravagant claims, such as that the Doushantuo biota includes representatives of bilaterians and deuterostomes, do not currently stand up to scrutiny.“
- ²⁵ „It is difficult to relate rangeomorphs to any modern group of macroscopic organisms, and they appear to represent a ‘forgotten’ architecture and construction that characterized early stages in the terminal Neoproterozoic evolution of complex multicellular life“ (NARBONNE 2004, 1143). Als Rangeomorpha werden einige sessile fossile Formen des Ediacariums bezeichnet, die eine spindel-, kamm-, busch- oder farnartige Form besaßen und einige Zentimeter bis wenige Dezimeter groß wurden (vgl. Abb. 4).
- ²⁶ „... the affinities of the Ediacaran biota and metazoan fauna have not been resolved...“ (NEWMAN 2010, 284)
- ²⁷ „Among these fossils should be organisms that can be unambiguously assigned to the Metazoa and to more inclusive lineages (e.g., Bilateria), but mostly these fossils are enigmatic and lineages with diagnostic bilaterian apomorphies have not been identified. ... Emerging consensus is that these fossils represent multiple independent clades of macroscopic organisms ... Aside from putative sponges, of the nine likely clades of Ediacaran organisms that we recognize, only two can confidently be assigned to the crown Metazoa....“ (ERWIN et al. 2011, 1093).
- ²⁸ „Most Ediacaran fossils have no clear relationship with modern animals. Putative Neoproterozoic ‘embryos’ were more likely to have been protists. Putative permineralized metazoans may instead have been crystal-lined vughs [wohl Aushöhlungen], and other permineralized Ediacaran fossils were red algae or glomeromycotan lichens“ (RESTALLACK 2012, 89).
- ²⁹ „If they [the Ediacaran fossils] were animals, they bore little or no resemblance to any other creatures, either fossil or extant“ (Anonymus 2012).
- ³⁰ Zur Avalon-Explosion schreiben ERWIN & VALENTINE (2013, 114): „The phylogenetic affinities of these fractally constructed organisms remain a mystery ... they represent architectures unlike any of the metazoan group.“ Die Zuordnung von Ediacara-Fossilien zu heute lebenden Tierstämmen sei fantasiereich wie etwa *Dickinsonia* zu Anneliden, *Parvancorina* und *Spriggina* zu Arthropoden und *Arkarua* zu Echinodermen (128). Andere Gattungen sind noch schwerer einzuordnen (128f.).
- ³¹ „Im Gegensatz dazu sind nur wenige vorkambrische Fossilien erhalten, die aber von der gegenwärtigen Natur so sehr abweichen, dass uns eine Interpretation schwer fällt. ... Die Schwierigkeiten bei der Zuordnung dieses Organismus zu Flora oder Fauna verdeutlichen die Ratlosigkeit. Dagegen können die kambrischen Tiere in aller Regel sehr wohl den heute lebenden Stämmen zugeordnet werden“ (ZRZAVÝ et al. 2009, 210).
- ³² Im Jahr 2012 beschrieben CLITES et al. (2012) aus dem Ediacarium wenige Zentimeter große, kegelförmige Organismen mit langen Nadeln, wie sie von Schwämm-

- men bekannt sind. Diese möglicherweise verkieselten Nadeln der Art *Coronacollina acula* sind die ältesten bekannten Hartteile von Vielzellern.
- ³³ „However, the evolutionary relationship between Ediacaran taxa and Cambrian animals remains ambiguous.“ Und weiter: „Thus, vendobionts remain phylogenetic ghosts whose placement in the tree of life is elusive“ (XIAO 2008).
- ³⁴ „[A]lthough chock full of organic forms, the Ediacaran is remarkably reticent with its animal ancestors – besides sponges only *Kimberella* has received broad acceptance as a metazoan, possibly a molluscan metazoan.“
- ³⁵ „It remains the case, however, that the Avalon-, Ediacara-, and Nama-type biotas were each confined to a certain habitat. These assemblages thus represent three principal ecotypes on a global scale, with Avalon-type biotas distributed in quiet waters on muddy substrates; Ediacara-type biotas inhabiting microbial substrates in shallow marine wave- and current-agitated settings; and Nama-type biotas found in extremely shallow-water river-mouth bar shoals“ (GRAZHDANKIN 2011, 343).
- ³⁶ „What is clear is that there are three principal Ediacaran assemblages, and each is controlled by specific environmental conditions. However, when you track each assemblage through geological time there is effectively no change within it. ... Ediacarans are quite different from what we expected. The moral is simple: trust nature rather than textbooks“ (CONWAY MORRIS 2005).
- ³⁷ „Each assemblage exhibits a major evolutionary innovation in complex multicellularity, segmentation, mobility, or calcification that is unknown from previous assemblages and is inferred to represent a significant development in the evolution of life“ (NARBONNE et al. 2012, 417).
- ³⁸ „The Geologic Time Scale 2012“ stellt sie deutlich abgegrenzt in den unteren Teil des Ediacariums zwischen 635 und 580 Millionen Jahre (NARBONNE et al. 2012, 419).
- ³⁹ „These different preservational and ecological windows reveal different evolutionary pathways in the Ediacaran development of complex multicellularity among algae, animals and extinct groups such as rangeomorphs and erniettomorphs“ (NARBONNE 2011, 340). Vgl. auch ERWIN et al. (1997, 126): „The Cambrian record of life is in sharp contrast with that of the preceding eons“
- ⁴⁰ „This confusing state of affairs arose because these body fossils do not tend to share definitive anatomical details with modern groups, and thus the assignments must be based on vague similarities of overall shape and form, a method that has frequently proved misleading in other cases“ (ERWIN et al. 1997, 132).
- ⁴¹ Vgl. auch den Blog-Beitrag von David TYLER, „Mapping the appearances of Cambrian animals“, http://www.arn.org/blogs/index.php/literature/2010/12/23/mapping_the_appearances_of_cambrian_anim
- ⁴² „Although many SSFs are still poorly understood, it is clear that they are a large and phylogenetically disparate assemblage, representing a thriving fauna whose preservation was restricted to a rather narrow taphonomic window (...)“ (ERWIN & VALENTINE 2013, 151).
- ⁴³ In der Taphonomie geht es um die Erhaltung von Fossilien.
- ⁴⁴ „While many represent individual animals, others represent individual components of the armor of much larger animals (Conway Morris & Peel 1995). Some of the described genera belong to known phyla such as Brachiopoda and Mollusca. However, many are problematic, including the cambroclaves, coeloscleritophorans, cribricyatheans, machaeridians, tomotiids, as well as a diverse array of incertae sedis [Fossilien unklarer taxonomischer Zugehörigkeit]“ (MARSHALL 2006, 360). „The most diverse group of small shelly fossils with clear affinities to an extant taxon is the molluscs“ (MALOOF et al. 2010, 1735).
- ⁴⁵ „By the beginning of the Cambrian Period, near 543 million years ago, a few kinds of ‘small shelly’ fossils are found, <2mm in largest dimension. The small shellys rose to a peak in abundance and diversity during the period from 530 to 520 million years ago, when representatives of living phyla are found among them. During that same period, a chiefly larger-bodied invertebrate fauna of up to a dozen phyla, and including many soft-bodied forms, is also first represented by fossils. This geologically abrupt appearance of fossils representing quite disparate bodyplans of many living metazoan phyla is termed the Cambrian explosion...“ (MARSHALL & VALENTINE 2010, 1193). Es sei angemerkt, dass MARSHALL (2013) in seiner Rezension von „Darwin’s Doubt“ somit MEYER (2013) für eine Darstellung kritisiert, die er selber noch in jüngerer Zeit vertreten hat.
- ⁴⁶ „Nevertheless, quibbling of that sort reduces the debate to one of semantics. The key question is not how many different events should be included within the designation ‘Cambrian explosion.’ Nor is it about the total amount of time that some arbitrarily designated series of separate paleontological events covers. Instead, the key question is what caused the discontinuous appearance of morphological novelty within specific, and measurably narrow, windows of geological time — whatever we choose to call them. Thus, Darwin’s Doubt focuses on the crucial Tommotian and Atdabanian stages of the Cambrian explosion — where 13-16 new animal phyla arose within a 5-6 million year window — as a defining challenge to the efficacy of the neo-Darwinian mechanism. Marshall doesn’t explain how the origin of the small shelly fossils diminishes the problem of the origin of the morphological novelty within that window of time“ (LUSKIN 2013c).
- ⁴⁷ „During the ensuing Tommotian and Atdabanian stages, animals diversified rapidly, so that by the end of the Atdabanian, most of the extant phyla and classes of marine invertebrates were already in place“ (BOWRING et al. 1993, 1293).
- ⁴⁸ „[A] great variety and abundance of animal fossils appear in deposits dating from a *geologically brief interval* between about 530 to 520 Ma, early in the Cambrian period. During this time, nearly all the major living animal groups (phyla) that have skeletons first appeared as fossils (at least one appeared earlier). Surprisingly, a number of those localities have yielded fossils that preserve details of complex organs at the tissue level, such as eyes, guts, and appendages. In addition, several groups that were entirely soft-bodied and thus could be preserved only under unusual circumstances also first appear in those faunas. Because many of those fossils represent complex groups such as vertebrates (the subgroup of the phylum Chordata to which humans belong) and arthropods, it seems likely that all or nearly all the major phylum-level groups of living animals, including many small soft-bodied groups that

- we do not actually find as fossils, had appeared by the end of the early Cambrian. This *geologically abrupt* and spectacular record of early animal life is called the Cambrian explosion“ (ERWIN & VALENTINE 2013, 5).
- 49 „There is no neat sequence of appearance of increasing complex architectural grades with time, but rather a geologically abrupt appearance of body plans that range across levels of complexity from sponges to chordates“ (ERWIN & VALENTINE 2013, 158).
- 50 „[T]he basic structure of Phanerozoic ecosystems had been achieved within at most 10 million years after the onset of bilaterian diversification“ (ERWIN & VALENTINE 2013, 226).
- 51 „Indeed, the early Cambrian marine ecosystems appear to have been as complex as many modern ecosystems, at least in terms of their trophic relationships. The Chengjiang biota provides excellent documentation of how far the ecological diversification had progressed by Cambrian Stage 3: at least two dozen different modes of life are present, including a variety of infaunal burrowers as well as suspension, microparticle, and larger particle feeders (...), pelagic forms, and predators“ (ERWIN & VALENTINE 2013, 225f.). „When the topologies are compared, it turns out that the distribution of trophic types within Cambrian communities was remarkably similar to that of modern communities“ (ERWIN & VALENTINE 2013, 234). „At the outset of this research, significant differences between the architectures of these Cambrian food webs and modern marine webs were expected. Surprisingly, the diversity, complexity, resolution, and network structure are remarkably similar to what is described in modern marine food webs“ (ERWIN & VALENTINE 2013, 234).
- 52 Es gibt Ausnahmen: Nach ZAMORA (2010, 507) tauchen mutmaßliche Kronengruppen von Echinodermen früher als die Stammgruppen auf. ZHANG et al. (2007) beschreiben eine Art der Krebstiere aus dem Unterkambrium, die sie einer Kronengruppe zuordnen. Und ERWIN & VALENTINE (2013, 104) schreiben: „The Cambrian explosion encompasses the whole range of major morphological design features that we catalog among the crown phyla.“ Und: „Thus, **crown crustaceans** (and therefore crown arthropods) are likely to be represented among early Cambrian fossils“ (S. 202).
- 53 „... the problem that nearly all the animal phyla appear in the Lower Cambrian with no evidence of intermediate taxa was solved by the recognition that most Lower Cambrian fossils represent stem-groups of living phyla ...“ (MALOOF et al. 2010, 1752). Die Autoren schreiben selber „Nonetheless, it is true that many Early Cambrian taxa are at least recognizably related to crown-group phyla, suggesting that many of the basic features that distinguish the major groups of animals had evolved by this time (Budd, 2008). In other words, the Early Cambrian diversification of animals is marked by high disparity“ (MALOOF 2010, 1732).
- 54 „Crown groups are those that include the last common ancestor of living members of a phylum (the crown ancestor), and all its descendants. Stem groups are those that include the first taxon that displayed the characteristic bodyplan of the phylum (the stem ancestor) and all of its descendants except those composing the crown group“ (VALENTINE 2002, 286/288).
- 55 „Immediately we are faced with a problem, for essentially all classes of marine invertebrates are cryptogenetic – they cannot be connected to their ancestors via intermediate forms – as are many orders. In this respect the taxa in these categories are like phyla, which, as described above, are also cryptogenetic. Most phyla originated from small- and soft-bodied, poorly fossilizable groups, however, and their lack of ancestral fossil forms is easily understood. On the other hand, the classes and orders of well preserved crown groups originated chiefly after the evolution of durable skeletons, and their abrupt appearances are likely to reflect a relatively rapid mode of origin of their novel architectures, for otherwise their ancestral lineages would be expected to appear in the record.“
- 56 „However, while the increases in disparity and diversity that characterize the Cambrian „explosion“ are largely over by the end of the Early Cambrian, many crown group higher taxa are first found in the Middle and Late Cambrian and beyond“ (MARSHALL 2006, 360).
- 57 „The most conspicuous event in metazoan evolution was the dramatic origin of major new structures and body plans documented by the Cambrian explosion. Until 530 million years ago, multicellular animals consisted primarily of simple, soft-bodied forms, most of which have been identified from the fossil record as cnidarians and sponges. Then, **within less than 10 million years**, almost all of the advanced phyla appeared, including echinoderms, chordates, annelids, brachiopods, molluscs and a host of arthropods. The extreme speed of anatomical change and adaptive radiation during this brief time period requires explanations that go beyond those proposed for the evolution of species within the modern biota.“
- 58 „The Cambrian explosion is named for the **geologically sudden** appearance of numerous metazoan body plans (many of living phyla) **between about 530 and 520 million years ago**, only 1.7% of the duration of the fossil record of animals.“
- 59 „Because of the sudden appearance of a near complete diversity of animal body plans in the fossil record around **530– 520 million years ago**, this diversification is commonly referred to as the ‘Cambrian explosion’.“
- 60 „However, it is in rocks of the later Tommotian and Atdabanian stages of the Early Cambrian, between about 530 and 525 million years ago, that fossil assemblages first include most of the basic body plans of living animals. This is the ‘Cambrian explosion’, ...“ (ERWIN et al. 1997, 132).
- 61 „**Diverse bilaterian clades emerged apparently within a few million years** during the early Cambrian, and various environmental, developmental, and ecological causes have been proposed to explain this abrupt appearance.“
- 62 „Studies of Ediacaran and Cambrian fossils continue to expand the morphologic variety of clades, but the appearance of the remains and traces of bilaterian animals in the Cambrian remains abrupt.“
- 63 „... during a relatively narrow time span in the early Cambrian (after about 542 Ma), there is an explosive appearance of many different, morphologically distinct fossils, including representatives of most of the major animal groups that are alive today“ (ERWIN & VALENTINE 2013, v). „... geologically brief interval between about 530 to 520 Ma ...“ (5).
- 64 „Nobody seriously doubts that the **sudden appearance** in the fossil record of numerous marine animal groups of both familiar and enigmatic type close to the base of the Cambrian reflects one of the important events in the history of the biosphere.“

⁶⁵ „Beautifully preserved organisms from the ‘Lower Cambrian Maotianshan Shale in central Yunnan, southern China, document the **sudden appearance** of diverse metazoan body plans at phylum or sub-phylum levels, which were either short-lived or have continued to the present day.“

⁶⁶ „...the profound morphological gaps among the major groups, set against the background of **sudden appearances** in the fossil record of many novel taxa and the absence of easily recognizable transitional forms.“

⁶⁷ „Darwin recognized that the **sudden appearance** of animal fossils in the Cambrian posed a problem for his theory of natural selection. ... Recent geochronological studies have reinforced the impression of a ‘big bang of animal evolution’ by narrowing the temporal window of apparent divergences to just a few million years.“

⁶⁸ „The apparently **sudden origin** of animal phyla has contributed to the view that phyla represent a fundamental level of organization.“

⁶⁹ „This paucity of metazoan fossils in the strata of Earth is broken by the **sudden appearance** of highly developed metazoan fossils in the Cambrian, a pattern colloquially referred to as the Cambrian evolutionary ‘explosion’.“

⁷⁰ „Most of the animal phyla that are represented in the fossil record first appear, ‘**fully formed**’ and identifiable as to their phylum, in the Cambrian The fossil record is therefore of no help with respect to understanding the origin and early diversification of the various animal phyla...“

⁷¹ „The Cambrian explosion in animal evolution during which all the diverse body plans appear to have emerged almost in a **geological instant** is a highly publicized enigma.“

⁷² „Part of the intrigue with the Cambrian explosion is that numerous animal phyla with very distinct body plans arrive on the scene in a geological blink of the eye, with little or no warning of what is to come in rocks that predate this interval of time.“

⁷³ „Manche davon erscheinen wie eine Mischung aus mehreren der bekannten Gruppen, andere ähneln überhaupt nichts Bekanntem, außer vielleicht irgendwelchen letzten Überlebenden der Ediacara-Fauna“ (JANVIER 2013).

⁷⁴ „Despite the relatively stable composition of the Lophotrochozoa, the precise internal relationships of the clade, and its morphological origins remains obscure, largely owing to the widely disparate nature of the phyla contained“ (ZHANG et al. 2013, 5).

⁷⁵ „[N]either the fauna of the Cambrian nor the living marine fauna display this pattern. In fact, metazoan morphologies are quite clumped – underdispersed is the technical term – into clades with unique body plans and with significant gaps in architectural style between them, and this pattern continues among classes within phyla and to some extent even among orders within classes. ... In other words, the morphological distances – gaps – between body plans of crown phyla were present when body fossils first appeared during the explosion and have been with us ever since“ (ERWIN & VALENTINE 2013, 340).

⁷⁶ „The morphological disparity is so great between most phyla that the homologous reference points or landmarks required for quantitative studies of comparative morphology are absent“ (ERWIN & VALENTINE 2013, 340).

⁷⁷ „[P]hyla for which we have good early records usually

achieve great morphological disparity early in their histories (chap. 13), for example, Arthropoda (Briggs et al. 1992), Bryozoa (Taylor and Curry 1985; Anstey and Pachut 1995), and Echinodermata (Paul 1977; Campbell and Marshall 1987)“ (VALENTINE 2004, 35).

„A common pattern for higher taxa is that significant taxonomic disparity is often generated very early in the history of a clade, in some cases so early that the fossil record of maximum disparity is close to the first appearance of its members“ (VALENTINE 2004, 431). „In sum, the taxonomic data of durably skeletonized forms support the notion that, among phyla, early attainment of great morphological disparity is the most common pattern. When a soft-bodied group happens to have something of an early fossil record, significant disparity is usually found“ (VALENTINE 2004, 438).

⁷⁸ „The fossil record contains abundant evidence for two seemingly contradictory patterns: bursts of morphologic innovation, often associated with what have been interpreted as adaptive radiations within clades, and long-term stability of morphology“ (DAVIDSON & ERWIN 2010, 184).

⁷⁹ „... it is clear that once these clades were established, they persisted for millions of years. This biotic stability nonetheless contrasts with changing conditions of the Cambrian seafloor“ (ERWIN & VALENTINE 2013, 157). Entsprechend formulieren diese beiden Autoren als ungelöste Grundfragen: „First, what evolutionary processes produced the gaps between the morphologies of major clades? Second, why have the morphologic boundaries of these body plans remained relatively stable over the past half a billion years?“ (ERWIN & VALENTINE 2013, 330).

⁸⁰ „[I]n the majority of Cambrian and early Paleozoic clades studied, generally at the class level, morphologic disparity initially greatly exceeds taxonomic diversity. ... It is just the opposite of the expectation of gradually expanding morphologic diversity through time“ (ERWIN & VALENTINE 2013, 341).

⁸¹ Diese Gruppe ist mittlerweile ebenfalls im Kambrium nachgewiesen (LANDING 2010); vgl. Abschnitt 1.7.

⁸² „When each of these major clades appears in the fossil record, it encompasses much, if not all, of the morphological breadth (disparity) found in the subsequent history of the clade. Progressing down the Linnean hierarchy of phyla, classes, orders, etc., we find that all marine phyla (except bryozoans) were presented by the Early Cambrian and there are no signs of intermediate forms between phyla (Erwin et al., '87). Most of the major classes also present in the Cambrian, and in terms of the shared characters by which the classes are defined, have remained fundamentally unchanged ever since“ (DAVIDSON & ERWIN 2010, 184).

⁸³ „This pattern is even more apparent in echinoderm evolution: a variety of stem-group echinoderms, including bilateral and triradial forms, appears in the Early Cambrian and some 21 echinoderm classes are presented by the Ordovician. But the morphological characters defining the five pentaradial echinoderm classes that have survived to the present have remained stable ever since the Ordovician (Paul and Smith, '84; Smith, '90; Smith et al., 2006)“ (DAVIDSON & ERWIN 2010, 185).

Vgl. auch ERWIN et al. (2011, 1091): „However, from the early Paleozoic onward there is little addition of new phyla and classes (Fig. 1), and those that are added are largely artifactual, as they represent occurrences of taxa with little or no preservation potential.“

- ⁸⁴ „... it now seems likely that no entirely novel body plans have arisen since that period. This is not what would have been predicted by the standard model for evolutionary change—the Neo-Darwinian synthesis“ (NEWMAN & BHAT 2008, 1f.).
- ⁸⁵ „This pattern is the common one of early achievement of morphological disparity and taxonomic breadth, followed over geological time by the loss of major clades“ (ERWIN & VALENTINE 2013, 213). ERWIN & VALENTINE (2013, 216) schreiben weiter: „The most remarkable pattern to emerge from any analysis of early Cambrian metazoa diversification is the extraordinary breadth of morphological innovation. It is evident at many different scales, from the obvious generation of morphologically distinctive groups to diversity in anatomical details. ... Many morphologically distinctive groups (high disparity) in the Cambrian had relatively few species (low diversity) compared with similar groups today. ... the early species of most new major clades were widely distributed across the eventual morphological range of the group – its morphospace boundaries – taxa evolving later tended largely to fill in this space rather than extending it by a significant amount.“
- ⁸⁶ Wird die Verschiedenartigkeit gegen die erdgeschichtliche Zeit aufgetragen, nimmt sie nach einem frühen Maximum im Laufe der Zeit wieder ab. Es sei auch kein Trend in den Verschiedenartigkeitsprofilen während dieser gesamten Zeitspanne erkennbar. Ausnahmen von diesem Befund gebe es nur bei Massenaussterbeereignissen sowie bei Formengruppen, die sich erst in jüngerer erdgeschichtlicher Zeit entfaltet haben und gegenwärtig noch existieren (HUGHES et al. 2013).
- ⁸⁷ „Thus, some of the earliest sponges show combinations of characters – spicules in this case – that are either found restricted to different crown classes today or are unique. Either some of these characters evolved independently in different clades or the extinct sponge clades that combine characters are ancestral to living clades and have lost characters differentially“ (ERWIN & VALENTINE 2013, 159).
- ⁸⁸ „Thus, this group has maintained an exceedingly conservative morphological mode for at least 520 million years“ (ERWIN & VALENTINE 2013, 203).
- ⁸⁹ „We thus have very little evidence from comparative studies to indicate how the axial complex evolved, all at once or step by step, and if the latter, what the key steps might have been.“
- ⁹⁰ „The early fossil record of Mollusca has a pattern that is quite similar to the record of the metazoan phyla as a whole. Most of the durably skeletonized living molluscan classes appear in the Cambrian, *but clear intermediate or ancestral lineages that would permit tracking their phylogenies are lacking.*“
- ⁹¹ „Thus, like the calcified trilobites, the shelled molluscs appear ‘instantly’.“
- ⁹² „Each of the Cambrian forms is more different from the others and from living onychophorans than living onychophorans are from each other.“
- ⁹³ „Although many early arthropods had nonmineralized cuticles, a marvelous diversity of early arthropod body types has come to light, so many and so distinctive as to pose important problems in applying the principles of systematics. ... This evidently sudden burst of evolution of arthropodlike body types is outstanding even among the Cambrian explosion taxa.“
- ⁹⁴ „The earliest trilobite fossils fall into distinct biogeographic provinces and have morphologies that
- on well-resolved cladograms place them as highly derived arthropods.“
- ⁹⁵ 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.
- ⁹⁶ „Because all of the bilaterians are now seen to descent from the same ancestor, they have shared the stock of genes possessed by this ancestor. Now, the fact that these homologies are so numerous, implies that the genome of this ancestor was a quite elaborate one“ (ADOUTTE et al. 2000, 4456). Die Autoren weisen auch darauf hin, dass manche molekularen Daten der Morphologie widersprechen und zu neuen „Lücken“ führen: „DNA sequence analysis dictates new interpretation of phylogenetic trees. Taxa that were once thought to represent successive grades of complexity at the base of the metazoan tree are being displaced to much higher positions inside the tree. This leaves no evolutionary ‘intermediates’ and forces us to re-think the genesis of bilaterian complexity“ (4453). Intermediäre Taxa zwischen Schwämmen, Cnidariern, Ctenophoren und dem letzten gemeinsamen Vorfahren der Bilateria (Urbilateria) verschwinden (4455). Daraus folgt, dass diese Gruppen sekundär vereinfacht sind, sowohl auf morphologischen als auch auf molekularem Level. „A corollary is that we have a major gap in the stem leading to the Urbilateria“ (4455). Auch manche spätere Studien legen teilweise eine Abfolge von komplex zu vereinfacht nahe (PHILIPPE et al. 2011; RYAN et al. 2013; vgl. JUNKER 2011; 2013).
- ⁹⁷ „Sponges and cnidarians appear to be ‘overdesigned.’“ (ERWIN & VALENTINE 2013, 336).
- ⁹⁸ „Thus, the last common ancestor of metazoans, and especially eumetazoans, was a genetically complex animal possessing all of the families of protein-coding genes used during development, save for the potential absence of Hox complex genes needed to build the plethora of morphological structures found throughout the crown group. Consequently, the morphological simplicity of basal animals, and the great differences in morphology between sponges and arthropods or vertebrates, cannot be due to the absence of these protein-coding gene families but instead must involve differences in the temporal and spatial deployment of these genes and their regulation.“ Ähnlich ERWIN & VALENTINE (2013, 301): „Despite their diploblastic architecture, cnidarians have many genes that mediate the development of tissues and organs in triploblastic forms. Elements of six major metazoan signaling pathways and a wide diversity of transcription factors, including members of at least fifty-six different homeodomain families, are found in cnidarians. Orthologs of many characteristic bilaterian genes are present. Perhaps most remarkable is the presence of seven genes associated with mesoderm formation in bilaterians, which suggests that the tools used to specify that third germ layer were present in the LCA of cnidarians and bilaterians. Despite the unsophisticated appearance of the average sea anemone, cnidarians possess much if not all the developmental machinery for Hox gene expression staggered along the antero-posterior axis and differentiation of other morphological elements
- „
- ⁹⁹ <http://www.cbc.ca/news/technology/story/2013/03/13/science-phallus-fossil-acorn-worm.html>
- ¹⁰⁰ Diese Abschätzung gilt allerdings für eine bestimmte

Funktion. Aber auch wenn ein Protein nur *irgendeine* Funktion erfüllen soll, ist nach experimentellen Studien ebenfalls nur ein winziger Bruchteil des Sequenzraums funktional. SCHERER & KEIM (2013, 122) geben die Zahl 10^{-44} an.

¹⁰¹ „Indeed, evolutionary biologists typically use the term ‘*de novo* origination’ to describe *unexplained* increases in genetic information; it does not refer to any known mutational process“ (S. 221).

¹⁰² MEYER zitiert eine Arbeit von Rick DURRETT und Deena SCHMIDT (Waiting for Two Mutations: With Applications to Regulatory Sequence Evolution and the Limits of Darwinian Evolution. *Genetics* 180, 1501–1509), wonach Doppelmutationen bei der Tauffliege *Drosophila* im Laufe einiger Millionen Jahre erwartet werden können, bei der Evolution des Menschen mit den viel längeren Generationszeiten dagegen erst in einem Zeitraum von über 100 Millionen Jahren; viel zu viel gemessen an der derzeit vermuteten Divergenzzeit von ca. 6 Millionen Jahren für Schimpanse und Mensch.

¹⁰³ „[B]ecause most gene families that govern bilaterian development originated well before Cambrian body plan diversification, the prime role of development was in assembling these preexisting genes into coherent networks to build body plans suited to the evolving Cambrian fitness landscape.“ Ebenso VALENTINE et al. (1999, 851): „... it is likely that much genomic repatterning occurred during the Early Cambrian, involving both key control genes and regulators within their downstream cascades, as novel body plans evolved.“ – Knol & Carroll (1999, 2134): „These observations suggest that bilaterian body plan diversification has occurred primarily through changes in developmental regulatory networks rather than the genes themselves, which evolved much earlier.“ – OHNO (1996, 8485): „Assuming a spontaneous mutation rate to be a generous 10^{-9} per base pair per year and also assuming no negative interference by natural selection, it still takes 10 million years to undergo 1 % change in DNA base sequences. It follows that 6–10 million years in the evolutionary time scale is but a blink of an eye. The Cambrian explosion denoting the almost simultaneous emergence of nearly all the extant phyla of the Kingdom Animalia within the time span of 6–10 million years can’t possibly be explained by mutational divergence of individual gene functions. Rather, it is more likely that all the animals involved in the Cambrian explosion were endowed with nearly the identical genome, with enormous morphological diversities displayed by multitudes of animal phyla *being due to differential usages of the identical set of genes*“ (Hervorhebung nicht im Original).

¹⁰⁴ Vgl. auch: „Evidence from comparative developmental studies indicates that the answer to the question of morphologic gaps *must involve discontinuities in the patterns of the gene regulatory networks*“ (ERWIN & VALENTINE 2013, 310; Hervorhebung nicht im Original); und siehe MARSHALL & VALENTINE (2010, 1190).

¹⁰⁵ „His case against current scientific explanations of the relatively rapid appearance of the animal phyla rests on the claim that the origin of new animal body plans requires vast amounts of novel genetic information coupled with the unsubstantiated assertion that this new genetic information must include many new protein folds. In fact, our present understanding of morphogenesis indicates that new phyla were not made by new genes but largely emerged through the rewiring of the gene regulatory networks (GRNs) of

already existing genes (1). Now Meyer does touch on this: He notes that manipulation of such networks is typically lethal, thus dismissing their role in explaining the Cambrian explosion. But today’s GRNs have been overlain with half a billion years of evolutionary innovation (which accounts for their resistance to modification), whereas GRNs at the time of the emergence of the phyla were not so encumbered“ (MARSHALL 2013).

¹⁰⁶ „There is *always* an observable consequence if a dGRN subcircuit is interrupted. Since these consequences are *always* catastrophically bad, flexibility is minimal, and since the subcircuits are all interconnected, the whole network partakes of the quality that there is only one way for things to work. And indeed the embryos of each species develop in only one way“; vgl. MEYER (2013, 264–270).

¹⁰⁷ „Developmental gene regulatory networks are control systems. A labile dGRN would generate (uncontrolled) variable outputs, precisely the opposite of what a functional control system does. It is telling that although many evolutionary theorists (like Marshall) have speculated about early labile dGRNs, no one has ever described such a network in any functional detail — and for good reason“ (Meyer, http://www.evolutionnews.org/2013/10/when_theory_tru077391.html)

¹⁰⁸ „When prior belief trumps scholarship.“

¹⁰⁹ MARSHALL schreibt selbst: „Animals cannot evolve if the genes for making them are not yet in place. So clearly, developmental/genetic innovation must have played a central role in the radiation“ (MARSHALL 2006, 366), und „It is also clear that the genetic machinery for making animals must have been in place, at least in a rudimentary way, before they could have evolved“ (MARSHALL 2006, 371).

¹¹⁰ „The remarkable disparity of animal morphologies at the macroscopic (i.e., anatomical or body plan) level tends to correspond to differences at *other* levels (i.e., the microscopic or molecular). Moreover, studies of „evo-devo“ model systems have repeatedly revealed that the cell and tissue specification programs that generate distinctive animal morphologies depend upon taxon-specific regulatory factors (proteins and RNAs)“ (MEYER 2013b).

„... recent genomic studies of many animals representing phyla that first arose in the Cambrian show that these animals depend upon many *unique* genes not present in any other taxa. Moreover, these genes perform many functions besides just specifying body plan development. These sequences, known as taxonomically restricted or ‘ORFan’ genes, are ubiquitous in all animal life and represent 10% or more of the genomes of each species that scientists have investigated. The presence of ORFan genes in all sequenced present-day animal genomes — and, indeed, in all life — suggests that the genomes of Cambrian animals would have likely contained many ORFan genes as well“ (MEYER 2013b; unter Bezugnahme auf GIBSON et al. [2013] und KHALTURIN et al. [2009]).

¹¹¹ MARSHALL (2003) meint, Überlegungen zur Individualentwicklung „point to the origin of the bilaterian developmental system, including the origin of *Hox* genes, etc., as the primary cause of the ‘explosion.’“

¹¹² „While the timing of the evolution of the developmental systems of living metazoan body plans is still uncertain, the distribution of *Hox* and other developmental control genes among metazoans indicates that an extensive patterning system was in place prior to

- the Cambrian“ (VALENTINE et al. 1999, 851).
- ¹¹³ „To the contrary, the evidence shows that the Cambrian falls in the ‚silent periods‘ of gene duplications“; unter Berufung auf MIYATA & SUGA (2001), SUGA et al. (1999) und ROTH et al. (2007).
- ¹¹⁴ „Not only are observations on a relationship between mutations in *Hox* genes and changes in their function scarce but also, more importantly, they do not show whether the change in the function or recruitment for a new function occurred as a result of mutations or preceded the occurrence of mutations.“
- ¹¹⁵ „Empirical evidence suggests, however, that while gene duplication has contributed to the evolution of form, the frequency of duplication events is not at all sufficient to account for the continuous diversification of lineages“ (CARROLL 2005b, 1162).
- ¹¹⁶ „... it would be a gross simplification to consider speech a genetic phenomenon related to the presence or absence of a gene or changes in a gene or its regulatory sequences.“
- ¹¹⁷ „Now, half a billion years after the Cambrian, we possess a wealth of fossil evidence on the astounding radiation of animal phyla, but we are left with little means of determining with any degree of certainty the mechanisms that drove the unprecedented rapid evolution of the Cambrian biota“ (CABEJ 2013, 270f.).
- ¹¹⁸ Vgl. FORTEY et al. (1997, 433): „But the Ediacaran faunas prove that soft-bodied organisms *can* be preserved in the Precambrian, so why are ancestors of the metazoan groups apparently absent, apart from some possible trace fossils, from sedimentary rocks more than 600 million years old?“ (Hervorhebung im Original)
- ¹¹⁹ „... a revolutionary change in the sedimentary environment — from microbially stabilized sediments during the Ediacaran [late Precambrian] to biologically churned sediments as larger, more active animals appeared — occurred during the early Cambrian. Thus, the quality of fossil preservation in some settings may have actually declined from the Ediacaran to the Cambrian, the opposite of what has sometimes been claimed, yet we find a rich and widespread explosion of [Cambrian] fauna“ (ERWIN & VALENTINE 2013, 8).
- ¹²⁰ „The so-called Cambrian ‘explosion’ 600 million years ago would then largely relate to the acquisition of skeletons“ (BRASIER 1998).
- ¹²¹ VALENTINE (2004, 188) verweist auf das Beispiel der Stachelhäuter: „For example, Ordovician Fossils record an explosive radiation of echinoderms that produced numerous higher taxa commonly assigned to classes (chap. 11). Skeletonized echinoderms are present from the Early Cambrian. Yet we cannot trace the branches that led to these separate Ordovician classes, even though they were surely skeletonized, any more than we find lineages leading to the Cambrian phyla“ (188). Und argumentiert weiter: „However, it is not possible to dismiss the sudden appearance of novel bodyplans as resulting entirely from soft-bodied ancestral histories. The early radiation of skeletonized higher taxa among all of the phyla is equally obscure“ (188). „Being small and fragile would seem like good possibilities, but in this case we happen to have a very good record of minute forms, some of which appear to be quite fragile – the small shelly faunas of the Early Cambrian. The widespread, repeated occurrence of small shellies suggests that preservation of small mineralized skeletons was at least no worse than average during that time“ (189). Allgemein stellt er fest: „Thus even those lineages whose individuals are presumably of average preservability fail to produce fossil evidence of the origins of major morphological novelties“ (VALENTINE 2004, 463).
- ¹²² „The brachiopod Bauplan cannot function without a durable skeleton.“
- ¹²³ „A compilation of the patterns of fossil and molecular diversification, comparative developmental data, and information on ecological feeding strategies indicate that the major animal clades diverged many tens of millions of years before their first appearance in the fossil record, ...“ (ERWIN et al. 2011, 1091). Aufgrund molekularer Daten schätzen die Autoren den Vorfahren aller Tiere auf ca. 800 Ma. Die Stammlinien, die zu den meisten heute vorkommenden Tierstämmen führten, seien bis zum Ende des Ediacariums vor 541 Ma evolutiv entstanden (ERWIN et al. 2011, 1092). – Vgl. ERWIN & VALENTINE (2013, 73f.): „In general, the nodes dated by molecular clock techniques are significantly older than nodes judged from the fossil record, commonly as much as one-third older, and some, surely erroneous, have been literally 1 billion years older.“
- ¹²⁴ MARSHALL 2006, 264) merkt aber kritisch an: „However, many feel that there was sufficient oxygen to support large animals well before the Cambrian ‘explosion’ (Knoll & Carroll 1999). Many of the Ediacarans had large body sizes, so there was clearly enough oxygen to support large animals by the latest Neoproterozoic ...“
- ¹²⁵ It is also hard to see how a major environmental catastrophe could have led to fundamentally new levels of developmental and morphological organization“ (MARSHALL 2006, 364f.).
- ¹²⁶ „As with the Snowball Earths, it is hard to see how a simple (even if large) environmental disturbance can lead to an increase in disparity“ (MARSHALL 2006, 265). Dieser Autor fasst zusammen: „While it is clear that the environment needs to have been conducive to the evolution of large animals for the Cambrian ‘explosion’ to proceed, none of the environmental explanations address why an environment permissive of complex animal life should necessarily lead to the evolution of complex animal life ...“ (MARSHALL 2006, 266).
- ¹²⁷ „[T]he recent trend to embrace rising oxygen levels as being the proximate cause remains unproven and may even involve a degree of circularity“ (BUDD 2008, 1425).
- ¹²⁸ „Attendant unprecedented environmental reorganization may have played a crucial role in the emergence of complex life forms“ (YOUNG 2013).
- ¹²⁹ SPERLING et al. (2013, 13446) schreiben selber: „There is no theoretical reason why ocean redox should generate the evolutionary novelties – specifically the fundamental new bauplans – seen in the Cambrian fossil record.“ Daher ist CONWAY MORRIS (2003, 24) zuzustimmen: „In terms of possible extrinsic triggers, it is clear that there were major environmental changes and crises, although as yet is far from clear whether any of these can be directly linked to the early evolution of metazoa.“
- ¹³⁰ Vgl. D. TYLER unter http://www.arn.org/blogs/index.php/literature/2012/05/02/a_trigger_for_the_cambrian_explosion: „The implication of pursuing the ecology hypothesis is that the fossil record is not so much a record of evolutionary transformation, but a record of colonisation of Earth environments by the diversity of living things. ... However, the researchers are proposing more than this. They are claiming that

the changing environment drove adaptive change in organisms such that they constructed biominerals: bones and teeth, shells and tests. This additional proposal is unsupported by evidence.“

„The alternative hypothesis this blog has been exploring is that the fossil record is perfectly capable of an ecological perspective. It is there in the Cambrian Explosion data: as soon as environments were capable of being occupied by marine animals, they were colonised. The animals were not suited to aragonite seas, so they are absent from the Ediacaran. But as soon as calcitic seas became widespread, these animals were everywhere.“ – „There is thus an *ecological story* to accompany the *fossil appearance story*: the big issue is whether the environmental change drives evolution **or** whether it constrains evolution **or** whether it limits the ecological options for animals to feed and breed. The authors recognise that their paper provides a foundation for such discussion to take place: ‘An explanation for the processes responsible for the radiation of animals, and of whether the radiation was a consequence or a cause of associated geochemical changes, requires a thorough understanding of the pattern of that radiation, to which this paper contributes.’“ (D. TYLER, ARN-Blog, http://www.arn.org/blogs/index.php/literature/2010/12/23/mapping_the_appearances_of_cambrian_anim).

¹³¹ Vgl. D. TYLER: „The concept of ‘common descent’ is so entrenched in evolutionary thought that its advocates find themselves unable to distinguish between theory and evidence“ (http://www.arn.org/blogs/index.php/literature/2013/10/08/review_of_darwin_s_doubt_part_one)

¹³² „Thus, elucidating the materialistic basis of the Cam-

brian explosion has become more elusive, not less, the more we know about the event itself, and cannot be explained away by coupling extinction of intermediates with long stretches of geologic time, despite the contrary claims of some modern neo-Darwinists“ (PETERSON et al. 2009, 737). Ihr Artikel befasst sich hauptsächlich mit dem Verlust von Tierstämmen und Bauplänen seit dem Kambrium, nicht mit deren Entstehung.

¹³³ „Thus, although the undoubtedly important suite of geological changes that took place during the close of the Proterozoic and opening of the Phanerozoic form the essential backdrop against which the Cambrian explosion must be viewed, *it still seems reasonable to regard them as scenery rather than the major players in the Cambrian drama*“ (BUDD (2008, 1431; Hervorhebung nicht im Original).

¹³⁴ „In sum, the Cambrian fossils imply an explosion of bodyplans, but the underlying causes remain uncertain.“

¹³⁵ „When it comes to understanding the genetic bases of the morphological richness and disparity of the Cambrian explosion, our primary interest is in the genes involved in specifying the development of body plans and other morphological features. That is to say, it is not the genes that control basic cellular functions (so-called housekeeping genes) that are of interest, but the genes that regulate the development of morphology from egg to adult.“

¹³⁶ „... the most parsimonious interpretation of the Cambrian fossil record is that it represents a broadly accurate temporal picture of the origins of the bilaterian phyla.“