

Evolution

Zufall und Zwangsläufigkeit der Schöpfung

*Im Auftrag
der Akademie der Wissenschaften zu Göttingen
und der Georg-August-Universität Göttingen*

*herausgegeben von
Norbert Elsner, Hans Joachim Fritz,
Stephan Robbert Gradstein und Joachim Reitner*



WALLSTEIN VERLAG

Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek
Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet
diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie;
detaillierte bibliografische Daten sind im Internet
über <http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

© Wallstein Verlag, Göttingen 2009
www.wallstein-verlag.de

Vom Verlag gesetzt aus der Adobe Garamond
Umschlaggestaltung: Rothe Grafik, Georgsmarienhütte,
unter Verwendung der Zeichnung »Darwin« von Michael M. Prechtl
Druck: Druck- und Verlagshaus Fromm GmbH & Co. KG, Osnabrück

ISBN 978-3-8353-0301-0

Die »Schneeball-Erde«

Eine eisige Welt vor 600 Millionen Jahren oder das Rätsel vom Ursprung der modernen Tierstämme

VON
JOACHIM REITNER

Vorbemerkung

Betrachtet man den fossilen Bericht, so fällt auf, dass erst seit rund 543 Millionen Jahren Organismen in größerer Zahl auftreten. Dieses plötzliche Auftreten von zahlreichen Taxa mit Beginn des Kambriums wird auch als »Kambrische Explosion« bezeichnet und stellt eines der einschneidendsten Ereignisse der Erdgeschichte dar.¹ Die Kambrische Explosion am Beginn des sogenannten Phanerozoikums ist ein klassisches geobiologisches Ereignis. Es zeigt welchen Einfluss Umweltveränderungen von globalem Ausmaß auch auf die genetische Vielfalt gehabt haben. Das Erkennen der meisten Fossilien ist letztlich ein Ergebnis einer enzymatisch gesteuerten Biomineralisation, die eine morphologische Erhaltung der Organismen ermöglicht hat. Wir wissen heute, dass wichtige physiologische Prozesse wie die Steuerung des zellulären Kalzium-Haushaltes erheblich durch extrinsische Prozesse gesteuert werden. Durch unsere jüngsten Forschungen zu diesem Thema ist es uns gelungen, einen wichtigen Stoffwechselweg dieses Prozesses aufzuklären. Das Enzym Carboanhydrase steuert in basalen vielzelligen Tieren die Skelettbildung aus Kalziumkarbonat, indem es Hydrogenkarbonat (HCO_3^-) synthetisiert, das mit Kalziumionen (Ca^{2+}) zu kristallinem Kalziumkarbonat reagiert. Benötigt werden dazu noch organische Matrizenmoleküle, die eine Kristallkeimbildung ermöglichen.²

Welche Evolutionsprozesse allerdings die Mehrzahl der modernen Tierstämme ermöglicht haben, war und ist unter Paläontologen umstritten. Eine mögliche Antwort darauf könnten die sogenannte »Schneeball-Erde«-Szenarien darstellen, Totalvereisungen der Erde, die in bestimmten erdgeschichtlichen Zeiträumen aufgetreten sind.

- 1 S. Conway Morris: *Burgess Shale Faunas and the Cambrian Explosion*. Science 246, 339 (1989).
- 2 D. J. Jackson, L. Macis, J. Reitner, B. M. Degnan and G. Wörheide: *Sponge Paleogenomics Reveals an Ancient Role for Carbonic Anhydrase in Skeletogenesis*. Science 316, 1893-1895 (2007).

Zeitalter der Erde

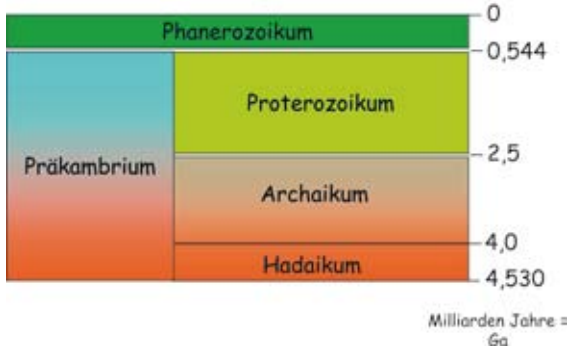


Abb. 1: Übersicht über die großen Abschnitte der Erdgeschichte. Im Hadaikum wurde der Planet Erde in seinen geologischen Grundstrukturen geformt. Das Archaikum ist die Zeit der anaeroben Atmosphäre und der Entstehung des Lebens. Im Proterozoikum kam es zum Überschuss von atmosphärischen Sauerstoff und Entwicklung von komplexen Zellen (Eukaryota). Das Phanerozoikum ist die Zeit der modernen Tier- und Pflanzenstämme.

Übersicht über archaische und früh-proterozoische kritische Intervalle der Erdgeschichte und deren gekoppelte Evolutionereignisse

Die Erde hat ein Alter von rund 4,6 Milliarden Jahren (**Abb. 1**). Man geht davon aus, dass sie durch Akkretion von chondritischen Kleinplaneten entstanden ist. Als Chondriten werden bestimmte Steinmeteoriten bezeichnet, die eine durchschnittliche chemische Zusammensetzung haben wie auch die Erde. Chondriten stellen kondensiertes Solarnebelmaterial dar und repräsentieren den ›Urstoff‹, aus dem die Erde entstanden ist. Radiometrische Messungen an diesen Meteoriten ergaben ein Alter von rund 4,6 Milliarden Jahren. Auf der Erde gibt es allerdings keine so alten Gesteine, bedingt durch geologische Prozesse, die die alten radiometrischen Signaturen gelöscht und die radiometrischen ›Uhren‹ wieder auf Null gesetzt haben. Die ältesten Minerale (Zirkone), die man gefunden hat, sind rund 4,4 Milliarden Jahre alt, die ältesten Gesteine sind die Acasta Gneise (NW-Kanada) mit 4,03 Milliarden Jahren (**Abb. 2**). Ansonsten ist der geologische Bericht des sogenannten Hadaikums (4,6-4 Milliarden Jahre) ziemlich dürftig. Lebensspuren oder besser Biosignaturen aus dieser Zeit sind nicht vorhanden.

Die geologische Geschichte unseres Planeten wird ab 3,9 Milliarden Jahren umfangreicher abgebildet. Von besonderem Interesse ist dabei der

Die ältesten Lebensspuren- Biosignaturen



Isua Supracrustal Belt
SW-Grönland (50°W, 65°N)
1-3 km mächtige Abfolge
3,7-3,9 Ga

Isua Quarzit

$\delta^{13}\text{C}_{\text{Graphit}} = -5.9\text{‰ bis } -22.2\text{‰}$

Schidlowski et al. (1979)

Banded Ironstone Formations-BIF

$\delta^{13}\text{C}_{\text{Graphit}} = -23\text{‰ to } -34\text{‰}$

Mojzsis et al. (1996)

Metasedimente

$\delta^{13}\text{C}_{\text{Graphit}} = -11.4\text{‰ to } -20.2\text{‰}$

Rosing (1999)

Abb. 2: Übersicht über die frühesten Biosignaturen. Es handelt sich um chemische Fossilien, hier um $\delta^{13}\text{C}$ Werte, die eindeutig Photosynthese-gesteuerten Stoffwechsel repräsentieren. – M. Schidlowski, P. W. U. Appel, R. Eichmann and C. E. Junge: *Carbon isotope geochemistry of the 3,7 x 109-yr-old-Isua sediments, West Greenland: implications for the Archaean carbon and oxygen cycles*. *Geochimica, Cosmochimica Acta* 43, 189-190 (1979); S. J. Mojzsis, G. Arrhenius, K. D. McKee-gan, T. M. Harrison, A. P. Nutman and C. R. L. Friend: *Evidence for life on Earth before 3800 million years ago*. *Nature* 384, 55-59 (1996); M. T. Rosing: *C-13-depleted carbon microparticles in 3700-Ma sea-floor sedimentary rocks from west Greenland*. *Science* 283, 674-676 (1999).

Isua Zone (Isua Supracrustal Belt) in SW-Grönland (**Abb. 2**). Hier finden sich neben typischen Kristallingesteinen auch schon Sedimente, die zeigen, dass es zu dieser Zeit Kontinente mit Verwitterungsprozessen gegeben hat. Die Sedimente sind von besonderem Interesse, da sich in ihnen Kohlenstoffreste (Graphit) befinden, die eine eindeutige Biosignatur aufweisen³. Die $\delta^{13}\text{C}$ -Werte des Graphits sind unerwartet leicht und zeigen, dass eine enzymatisch gesteuerte Biosynthese stattgefunden haben muss. Der $\delta^{13}\text{C}$ -Wert gibt das Verhältnis des schweren Isotops ^{13}C zum leichten ^{12}C bezogen auf einen Standard an. Je leichter das Verhältnis ist, umso deutlicher ist die biogene Signatur. Die $\delta^{13}\text{C}$ Signaturen von orga-

3 M. T. Rosing: *C-13-depleted carbon microparticles in 3700 Ma sea-floor sedimentary rocks from west Greenland*. *Science* 283, 674-676 (1999).

nischen Verbindungen aus Meteoriten sind ungewöhnlich schwer ($\delta^{13}\text{C} +25\%$), Werte, die nicht durch enzymatisch gesteuerte Lebensprozesse fraktioniert worden sind. Die gemessenen $\delta^{13}\text{C}$ Graphit-Werte pendeln um $-5,9\%$ bis -34% mit einem durchschnittlichen Maximum um -22% . Diese Werte sind charakteristisch für Photosynthese gesteuert über das Enzym Ribulose-1,5-bisphosphat-carboxylase/-oxygenase (RuBisCO). Sie wurden auch in Graphiten vergleichbaren Alters aus sogenannten ›Banded Iron Formations‹ (Gebänderte Eisenerz Formationen), im Folgenden mit ›BIF‹ abgekürzt, gemessen, so dass man davon ausgehen kann, dass diese leichten $\delta^{13}\text{C}$ -Werte genuin sind und somit die definitiv ältesten Biosignaturen darstellen.

Dieses Ergebnis überrascht, denn es bedeutet, dass mikrobielle Photosynthese über RuBisCO bereits vor rund 3,9 Milliarden Jahren stattgefunden hat. RuBisCO ist ein komplexes Protein (Eiweiß) und erfordert eine entsprechend komplexe Biosynthese. Es handelte sich um eine Photosynthese, die unter anaeroben (sauerstofffreien) Bedingungen erfolgte, wie sie heute von anaeroben phototrophen Bakterien bekannt ist. Es ist anzunehmen, dass auch mikrobielle Methanogenese stattgefunden hat. Grundsätzlich muss davon ausgegangen werden, dass die ersten prokaryoten Zellen (Zellen ohne eigentlichen Zellkern) an submarinen, heißen, hydrothermalen Quellen entstanden sind. Alle molekularbiologischen Daten weisen auf einen solchen Entstehungsort hin. Die präbiotische Synthese von Makromolekülen benötigte die katalytische Funktion bestimmter Mineraloberflächen wie beispielsweise von Pyrit, die an den Hydrothermalquellen entstehen⁴. Letztlich sind zwei Domänen des Lebens entstanden, die Bacteria und die Archaea, die beide an ihren phylogenetischen Wurzeln hyperthermophile (hitzeliebende) Vertreter aufweisen. Die wesentlichen Unterschiede beider Domänen liegen in der Art der Membranlipide (Membran-Fette), bei den Bacteria sind die hydrophilen Kopfgruppen der Lipide über Ester-Verbindungen mit den hydrophoben Enden (langkettige Carbonsäuren) verbunden. Bei den Archaea sind die hydrophilen Kopfgruppen über Ether-Verbindungen mit hydrophoben Isoprenoid-Ketten verbunden. Beide Domänen haben auch unterschiedliche metabolische (Stoffwechsel-) Pfade, so finden sich unter anderem alle Photosynthese treibenden Mikroben in der Domäne Bacteria und alle methanogenen Mikroben in der Domäne der Archaea. Je höher entwickelt die mikrobiellen Organismen sind, desto weniger Temperatur vertragen sie. Das Leben ist eine Abkühlungsgeschichte.

4 G. Wächtershäuser: *Evolution of the First Metabolic Cycles*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 87, 200-204 (1990).

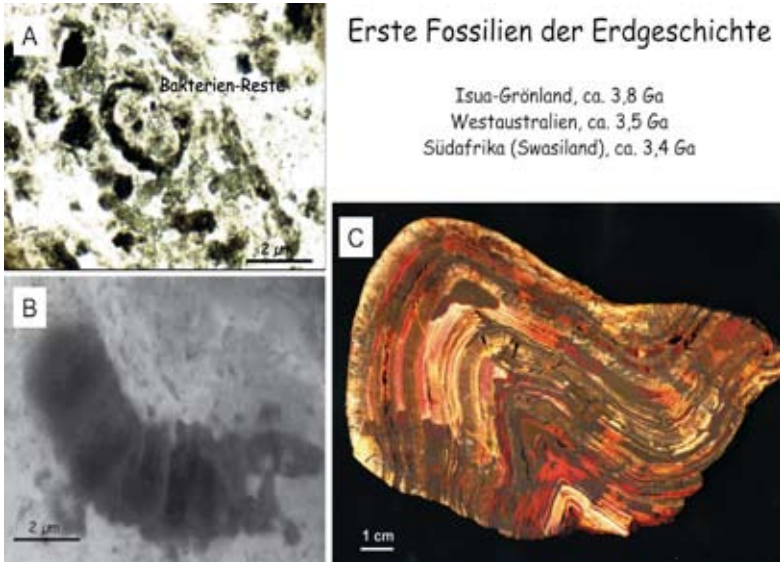


Abb. 3: Beispiele sehr früher mikrobieller Fossilien. (A) Bakterien-Reste aus silikatischen Partien (Cherts) von Banded Iron Stone Formations (BIFs) aus Swasiland (Südafrika). (B) Bakterien-Reste, eventuell Cyanobakterien, aus dem Apex Chert von Westaustralien. (C) Stromatolithischer BIF aus Swasiland. – J. W. Schopf: *Microfossils of the early Archaean Apex Chert: new evidence for the antiquity of life*. Science 260, 640-646 (1993).

Die ältesten, morphologisch erkennbaren mikrobiellen Reste sind aus dem sogenannten Apex-Chert (3,5 Milliarden Jahre) (Abb. 3); Cherts sind Silizium-reiche, opalartige Gesteine, die in Westaustralien und im Swasiland (Südafrika) (3,4 Milliarden Jahre) zu finden sind. Die mikrobiellen Fossilien befinden sich ausschließlich in Chert-Lagen, die zwischen den BIF eingeschlossen sind. Oft handelt es sich um kleine hydrothermale Mounds (Hügelstrukturen), die in submarinem vulkanischem Gestein eingelagert sind.

Die anaerobe Welt des Archaikums endete vor rund 2,7 Milliarden Jahren (Abb. 4). In den späten Phasen des Archaikums haben sich Photosynthese treibende Cyanobakterien (»Blaugrünalgen«) entwickelt, die ein extrem giftiges Stoffwechselprodukt abgaben, nämlich Sauerstoff. Diese oxygene cyanobakterielle Photosynthese ($6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$) hat die größte globale Umweltveränderung bzw. Umweltkatastrophe unseres Planeten verursacht. Im Archaikum war der Gehalt an freiem Sauerstoff (O_2) in der Atmosphäre mit unter einem Prozent

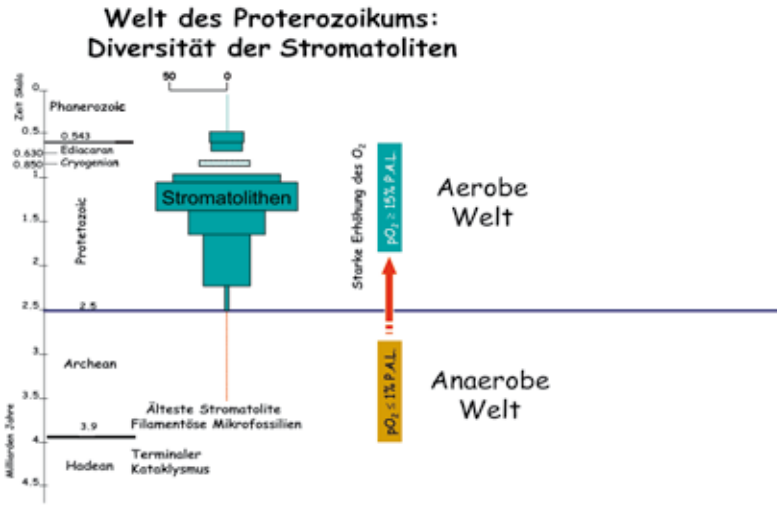


Abb. 4: Übersicht über die Entwicklung von aeroben, vermutlich durch Cyanobakterien gebildeten Stromatolithen im Proterozoikum. Verändert nach G. Arp: Calcification of non-marine cyanobacterial biofilms (USA, PR China, Indonesia, Germany) – Implications for the interpretation of fossil microbialites. Dissertation Georg-August-Universität Göttingen 1999.

extrem gering. Allerdings entstand O₂ durch die photolytische Spaltung von Wasser in den oberen Schichten der Atmosphäre, das sehr rasch durch Niederschläge in aquatische Bereiche verbracht wurde. Ein Teil davon reagierte mit reduziertem Schwefel zu Sulfat, welches durch mikrobielle Sulphatreduktion wieder metabolisiert wurde. Gekoppelt mit diesem Prozess entwickelte sich auch die anaerobe Methanoxidation (AOM), die Methan in CO₂ und Protonen zerlegt. Durch diesen Prozess wurden die hohen Methangehalte der Atmosphäre und im Wasser signifikant reduziert. Methan ist ein extremes Klimagas und reflektiert die Wärmestrahlung zurück auf den Erdkörper. Durch die Reduzierung des Methans kam es auch zu einer langsamen aber signifikanten Reduzierung der Oberflächentemperatur. Vermutlich steht auch die erste große globale Vereisung, die sogenannten Huron-Vereisung (**Abb. 5**) vor rund 2,5 Milliarden Jahren in einem engen Zusammenhang mit der Reduzierung des freien globalen Methans und dem zunehmenden O₂ in der Atmosphäre. Es muss davon ausgegangen werden, dass es durch den steigenden O₂-Gehalt auf einige Prozent in der Atmosphäre zu einem

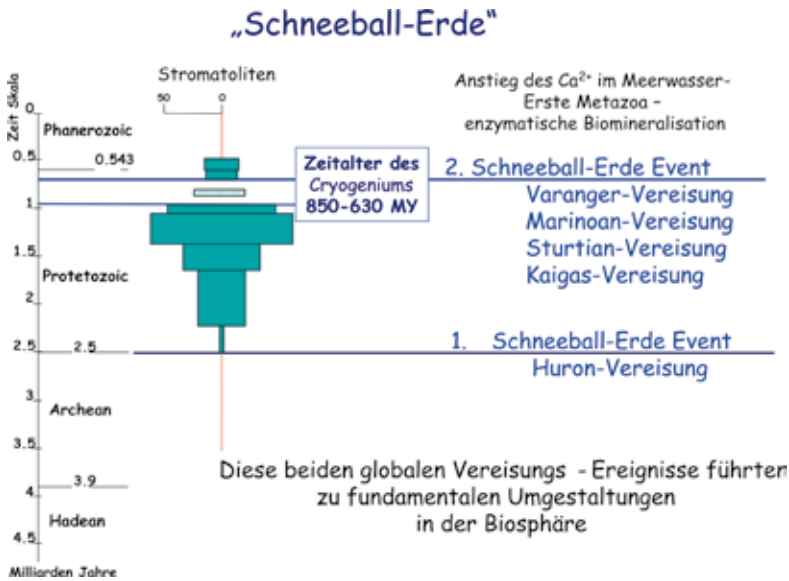


Abb. 5: Übersicht über die »Schneeball-Erde«-Situationen. Verändert nach G. Arp: Calcification of non-marine cyanobacterial biofilms (USA, PR China, Indonesia, Germany) – Implications for the interpretation of fossil microbialites. Dissertation Georg-August-Universität Göttingen 1999.

dramatischen Einbruch in der Bioproduktion gekommen ist, verbunden mit einem Massensterben (»Mass Extinction«) bei den anaeroben Organismen. Die parallel sich entwickelnden Cyanobakterien entzogen durch die aerobe Photosynthese der Atmosphäre auch im erheblichen Maße CO_2 , was zusätzlich den Abkühlungstrend verstärkt haben muss. Es kam vermutlich zu einer negativen Rückkopplungsschleife, die letztlich die erste globale Vereisung der Erdgeschichte verursacht hat⁵. Verbunden mit dieser Vereisung ist die weltweite Bildung von BIFs, die auf die wechselnden Sauerstoffgehalte in den Ozeanen zurückzuführen sind. Das hydrothermal geförderte Fe^{2+} wird oxidiert zu Fe^{3+} durch periodischen Eintrag O_2 -reichen Oberflächenwassers, eventuell durch Schmelzwasser. Es kommt zu ausgedehnten Rotsedimenten auf den Kontinenten. Das ganze Ereignis wird durch eine positive $\delta^{13}\text{C}$ Exkursion, das sogenannte Lo-

5 R. E. Kopp et al.: *The Paleoproterozoic snowball Earth: A climate disaster triggered by the evolution of oxygenic photosynthesis*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 32, 11131-11136 (2005).

magundi-Jatulian Event, charakterisiert und begleitet. Der Anstieg des ^{13}C wird zum einen erklärt durch die geringe Bioproduktion in dieser Zeit und zum anderem durch die AOM, die dem System erhebliche Mengen an ^{12}C entzieht. Der globale ›Dissolved Inorganic Carbon‹-Speicher, kurz ›DIC‹, ist somit mit ^{13}C angereichert.

Das Lomagundi-Jatulian Event⁶ hat eine Zeitdauer von rund 250 Millionen Jahren, in der die geobiologische Umgestaltung der Erde zu einer aeroben Atmosphäre stattgefunden hat. Die folgende Zeit wird als Proterozoikum bezeichnet und hat eine Zeitdauer von rund 1,5 Milliarden Jahre (Abb. 1, 5). Die Cyanobakterien spielen hier eine dominante Rolle. Aufgrund der hohen Karbonat Alkalinität (hohe Gehalte an HCO_3^- , CO_3^{2-}) der Ozeane kam es zur sogenannten Stromatolith-Bildung. Stromatolithen sind mineralisierte Biofilme, oft dominiert durch Cyanobakterien. Durch die hohe Alkalinität der Ozeane, bedingt durch Silikatverwitterung im Hinterland und auch durch bakterielle Sulfatreduktion, war der Kalziumgehalt der proterozoischen Ozeane sehr gering. Ein erheblicher Teil des Kalziums wurde von den Biofilmen extrem rasch zu CaCO_3 remineralisiert, so dass es zu enorm mächtigen und weiterverbreiteten Stromatolith-Formationen in den Schelfgebieten der Kontinente gekommen ist. Ein weiterer wichtiger Evolutionsschritt erfolgte vor rund 2 Milliarden, die Entstehung der eukaryoten Zelle (Zellen mit Zellkern) vermutlich durch Endosymbiose.⁷ Es spricht vieles dafür, dass der Zellkern sich aus einem Archaeon gebildet hat. Durch Aufnahme eines Alpha-Proteobacteriums (Mitochondrien) entstanden die einzelligen Protisten, und durch zusätzliche Aufnahme von einzelligen Cyanobakterien (Chloroplasten) Algen. Eukaryote Zellen fanden Aufnahme in prokaryotische Biofilme und bildeten den Grundbauplan basaler Metazoa. Es gab nur wenige größere Organismen wie die einige Zentimeter große *Grypania spiralis*, eventuell ein komplexer Biofilm und die scheibenförmige *Chuarina*. Die Prokaryota-Protisten-Welt war über rund 1,5 Milliarden Jahre eine ökologisch und morphologisch extrem stabile Welt ohne kritische Intervalle, die sich durch eine langsame gradualistische Evolution auszeichnet hat. Die dominierenden Primär- und O_2 Produzenten waren die Cyanobakterien, fossil erhalten durch Stromatolithen (Abb. 8).

6 V. A. Melezhik and A. E. Fallick: *A widespread positive delta C-13(carb) anomaly at around 2.33-2.06 Gy on the Fennoscandian Shield: A paradox?* Terra Nova 8, 141-157 (1996).

7 L. Margulis: *Die andere Evolution*. Heidelberg: Spektrum Verlag 1999.

Neoproterozoische »Schneeball-Erde«-Ereignisse

Vor rund 850 Millionen Jahren beginnt sich die stabile Situation auf der Erde allmählich zu verändern. Es wird kühler, und dokumentiert durch diverse Exkursionen des $\delta^{13}\text{C}$ zeigen sich rasche Wechsel in der globalen Bioproduktion. Diese Zeit wird Cryogenium genannt und umfasst einen Zeitraum von rund 220 Millionen Jahren (Abb. 5). Im Cryogenium war die Zeit der ökologischen und morphologischen Stabilität vorbei. Die Abkühlungsereignisse führten wiederum zu einer grundlegenden Veränderung der Biosphäre, vergleichbar mit dem Lomagundi-Jatulian Event vor rund 2,5 Milliarden Jahren. Kruschwitz hat 1992⁸ als Erster den Begriff 'The Snowball Earth' ('Schneeball Erde') geprägt und damit eine der faszinierendsten Theorien aufgestellt, die wir in der erdgeschichtlichen Analyse kennen. Insgesamt sind drei solcher Ereignisse bekannt: (1) Das Kaigas-Ereignis vor rund 750 Millionen Jahren, ein bis dato wenig untersuchtes Ereignis, (2) die Sturtian-Vereisung vor rund 730 Millionen Jahren und (3) die Marionan/Varanger-Vereisung vor ca. 630 Millionen Jahren (Abb. 5). Die Hypothese der globalen Vereisungen basiert vor allem auf der Analyse der letzten beiden Vereisungen, deren geologischer Bericht global am besten ausgebildet ist. Die modernen Untersuchungen basieren im Wesentlichen auf den Arbeiten von Hoffman und Schrag^{9, 10} sowie von Kennedy et al 2001.¹¹

Wie erkennt man als Geowissenschaftler eiszeitliche Sedimente und andere Spuren, die auf eine Vereisung hinweisen? Indizien für eine Schneeball Erde-Vereisung müssen sich erst einmal weltweit finden lassen, was auch in der Tat der Fall ist. Auf allen heutigen Kontinenten sowie auch auf den ehemaligen Kontinentalplatten finden sich in zeitlich extrem guter Übereinstimmung eindeutige Hinweise auf Vereisungen. Wir können dabei vier Indizien heranziehen:

– Das natürliche Verhältnis von $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ liegt bei 1/99 und wird durch vulkanische Ausgasungen erzeugt. Die Schwankungen der stabilen C-Isotopen sind ein exzellenter Seismograph, um die globale Biopro-

8 J. L. Kirschvink: *Late Proterozoic low-latitude global glaciation: The snowball Earth*. In: J. W. Schopf and C. Klein (Eds.): *The Proterozoic Biosphere: A Multi-disciplinary Study*. Cambridge: Cambridge University Press 1992, S. 51-52.

9 P. F. Hoffman and D. P. Schrag: *The snowball Earth hypothesis: testing the limits of global change*. *Terra Nova* 14, 129 – 155 (2002).

10 P. F. Hoffman and D. P. Schrag: *Snowball Earth*. *Scientific American* 282, 68-75 (2000).

11 M. J. Kennedy, N. Christie-Blick and L. E. Sohl: *Are Proterozoic cap carbonates and isotopic excursions a record of gas hydrate destabilization following Earth's coldest intervals?* *Geology* 29, 443-446 (2001).



Abb. 6: »Schneeball-Erde«-Szenarien. Verändert nach Pearson Educations (2006).

duktion zu messen. In den Schneeball Erde-Zeiten gibt es nur wenig Primärproduktion, das heißt, das leichte ^{12}C wird nicht verstoffwechselt und bleibt im »Dissolved Inorganic Carbon«-Speicher (DIC-Reservoir) vorhanden. Wir sehen einen rapiden Anstieg des leichten ^{12}C z. B. in Kalksteinen aus dieser Zeit, die aus dem DIC-Reservoir entstanden sind. Nach dem Ende der Vereisungen nimmt der Anteil an ^{13}C signifikant zu, bedingt durch die wieder beginnende Bioproduktion.

- Die proterozischen Kontinente waren weitgehend äquatorial gruppiert, wie aus der paläomagnetischen Analyse von Gesteinen hervorgeht (Abb. 6). Die Position an den Breitengraden lässt sich einigermaßen rekonstruieren, die der Längengrade nicht. Die Pole waren ohne Landmassen.
- Die wichtigsten direkten Beweise für eine Vereisung sind besondere Sedimente, die nur bei Gletschern und in sehr kaltem Wasser entstehen. Gletscher erzeugen besondere Sedimente die als Moränen bezeichnet werden. Im fossilen Bericht werden diese als Tillite bezeichnet. Charakteristisch sind ein hoher Grad an Unsortiertheit der Komponenten und Kratz- sowie Hobelspuren an Gesteinen und Komponenten. Im marinen Bereich werden diese Sedimente als Diamiktite bezeichnet (Abb. 7). Viele Gletscher kalben ins Meer und transportieren damit auch Sediment. Besonders interessant sind sogenannten Dropstones, die von tauenden Eisbergen in tiefe Meeresbereiche herabfallen und als erratische Blöcke in den Sedimenten zu finden sind. In kaltem Wasser kann auch ein hydratisierter Kalzit gebildet werden, sogenannte Ikaite, der ein Markermineral für kaltes phosphatreiches Wasser darstellt. Ikaite wird durch Wasserverlust in sogenannte Glendonite umgewandelt, die mineralogisch stabil sind.

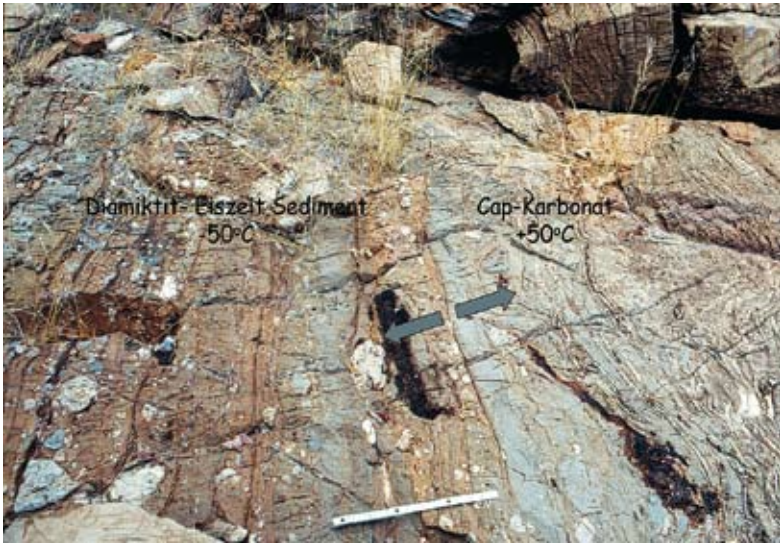


Abb. 7: Beispiel für ein »Klima-Paradox« am Ende der letzten globalen Vereisung (Marinoan) in Namibia (Fransfontain). Dem glazialen Sediment (Diamiktit) liegt unmittelbar das sogenannte Cap-Karbonat auf. Cap-Karbonate sind sehr schnell, in wenigen 100 Jahren gebildete Kalke, die in der Regel den Diamiktiten aufliegen. Bei ihrer Bildung spielen Methan-Ausgasungen durch sich zersetzende Methanhydrate in den Dauerfrostböden vermutlich eine steuernde Rolle; die $\delta^{13}\text{C}$ -Werte sprechen dafür. Die Temperaturwechsel waren gravierend und konnten in der Summe bis zu 100°C betragen.

Diese sedimentologischen Phänomene finden sich weltweit und begründen die Schneeball-Erde-Hypothese. Weiterhin von Bedeutung sind die submarine Bildung von »Banded Iron Stone Formations« (BIF). Sie treten marin bevorzugt in Milieus mit wechselnden REDOX Verhältnissen auf. Das hydrothermale Fe^{2+} wird zu Fe^{3+} oxidiert durch periodischen Eintrag von O_2 -reichem Oberflächenwasser, das durch Schmelzwasser eingetragen wurde.

- Charakteristisch sind massive Karbonatlagen am Top von terminalen Diamiktiten. Diese werden als Cap-Carbonate (**Abb. 7**) bezeichnet und dürften eigentlich nicht in enger Beziehung zu den eiszeitlichen Sedimenten stehen. Kalke entstehen nur in warmen Gewässern und sind ein sedimentologisches Problem und werden deshalb auch als Klimaparadoxon bezeichnet. Sie haben eine Schlüsselfunktion im Verständnis der Vereisungsereignisse.

Szenarien der Vereisungsgeschichte

Bedingt durch die Position der Kontinente im äquatorialen-tropischen Bereich muss mit kräftigen monsunartigen Niederschlägen gerechnet werden. Der CO_2 -Gehalt der Atmosphäre sinkt durch die Regen-Auswaschung. Die Folge davon ist eine verstärkte Silikatverwitterung im kontinentalen Hinterland und eine signifikante Abkühlung durch den atmosphärischen CO_2 -Verlust. Die vulkanischen CO_2 -Ausgasungen und metabolisches CO_2 können den Verlust nicht komplett ausgleichen, so dass es zu einem gravierenden CO_2 -Defizit kam. In der weiteren Folge kam es zu Eisbildungen in den Hochgebirgen, wie heute im Himalaya, und an den Polen. Der einhergehende Albedo-Effekt, der durch die wachsenden Schnee- und Eisflächen entsteht, verstärkte noch den Abkühlungseffekt. Der Albedo-Effekt ist die Rückstrahlung von Licht- und Wärmeenergie in den Weltraum bedingt durch die weißen Flächen. Man geht davon aus, dass innerhalb von ca. 1000 Jahren der Planet weitgehend zugefroren ist (Abb. 6).

In der Hochzeit der Vereisung bedeckte Eis die Ozeane und einen großen Teil der Kontinente. Kalkuliert wird eine globale Jahresdurchschnittstemperatur (JDT) von ca. -50°C . Die heutige globale JDT beträgt ca. 0°C . Auf Grund der Kälte war die Atmosphäre extrem trocken, ähnlich wie man dies heute von Teilen der Antarktis kennt. Es kam zu einem Stillstand im Anwachsen der kontinentalen Gletscher. Kleine Bereiche der Kontinente waren eisfrei und es bildeten sich glaziale Sandwüsten mit Dünen und allen anderen Wüsten-Charakteristika. Dieser klimatische Zustand ist auch zugleich der Scheitelpunkt in der Entwicklung der Schneeball-Erde. Der endogene Vulkanismus produzierte natürlich weiterhin CO_2 , welches nicht durch phototrophe Organismen (aktive Biomasse) metabolisiert wurde. Ebenso fehlten die Niederschläge, die das CO_2 wieder aus der Atmosphäre ausgewaschen hätten. Die Entwicklung dieses Zustandes dauerte ca. 10 Millionen Jahre. Die Folge war ein dramatischer Anstieg des CO_2 und somit ein beginnender Treibhauseffekt. Der Meeresspiegel war erheblich abgesenkt, vermutlich um einige 100 Meter, bedingt durch die massive Eisbildung.

Der Treibhauseffekt führte zu einem partiellen Abschmelzen der Eisdecke und zur Bildung von Niederschlägen, die erst einmal die Aktivität der Gletscher wieder mobilisierte. Ein Teil der Ozeanfläche war wieder eisfrei und verringerte auch den Albedo-Effekt. Die Temperatur stieg vermutlich innerhalb von wenigen 1000 Jahren rapide an. Dieser Zeitraum ist im geologischen Bericht am besten dokumentiert, da die Fließaktivität der Gletscher sich in den Sedimenten nachweisen lässt. Dropstones und Diamiktite repräsentieren diesen Zustand. Auch die Bildung der Ikaite/Glendonite fällt vermutlich in diesen Zeitraum. Der gra-

vierende Temperaturanstieg von rund 100° C führte zu einem Klima-Paradox. Vermutlich war die globale JD_T am Ende der Abschmelzvorgänge +50°C. In diese Phase fällt auch die Bildung von Banded Iron Formations (BIF).

Dieser schnelle und enorme Temperaturanstieg führte zu einer raschen Kalksteinbildung im flachen Wasser unmittelbar auf den eiszeitlichen Tilliten und Diamiktiten. Die Kalksteinbildungen werden als »Cap-Karbonate« bezeichnet und stellen ein erhebliches Problem dar (Abb. 7). Sie finden sich auf allen Kontinenten und markieren das Ende des globalen Vereisungszyklus. Mittlerweile wissen wir durch eigene Forschungen, dass die Cap-Karbonate sich in hoch-alkalischen Milieus gebildet haben. Bedingt durch die massive Silikatverwitterung in der Folge der Abschmelzvorgänge und Niederschläge wurden im erheblichen Maße Karbonat-Ionen und auch divalente (zweiwertige) Kationen in das küstennahe Meerwasser gespült. Ein Teil der Karbonat-Ionen wurde auch durch anaerobe Oxidation von Methan erzeugt. Durch die Auftauprozesse kam es zu einer Destabilisierung von Methanclathraten in den ehemaligen Dauerfrostböden. Clathrate sind »Eiskäfige« in denen zum Beispiel einzelne Moleküle von Methan gefangen sind. Ein Teil des Methans entwich, ohne zu zerfallen in die Atmosphäre und steigerte den Treibhauseffekt, der restliche Teil wurde von methanotrophen mikrobiellen Konsortien metabolisiert. Das dabei freigesetzte leichte ¹²C zeigt sich als typische Methan-Biosignatur in den Cap-Carbonaten. Ausgasungsphänomene sind in den Karbonatkomplexen auch physikalisch als Entgasungsröhren sichtbar. Die Cap-Karbonate stellen oft auch den Beginn einer erneuten Vereisungsphase dar. Mit den Cap-Karbonaten der Marinoan/Varanger Vereisung vor rund 630 Millionen Jahren wurde allerdings der Schneeball Erde-Vereisungszyklus beendet.

Wo war das Leben während der Vereisungsphasen?

Eine kritische Frage war und ist, ob es Oasen des Lebens während der Schneeball- Erde-Situationen gegeben hat. Es lassen sich vermutlich drei Oasen benennen, an denen das proterozoische Leben überlebt hat. Grundsätzlich muss man davon ausgehen, dass die Ozeanflächen nicht komplett vereist waren und es keinen Kontakt mit der Atmosphäre gegeben hat. Es gibt neben der klassischen Schneeball Erde-Hypothese auch die der »Schneematsch-Erde«-Hypothese (»Slush-Ball-Earth«)¹², die

12 A. Micheels and M. Montenari: *A snowball Earth versus a slushball Earth: Results from Neoproterozoic climate modelling sensitivity experiments*. Geosphere 4, 401-410 (2008).

mehr von offenen Ozeanen ausgeht. Größere Löcher im Eis hat es sicherlich gegeben, verursacht durch Gezeitenkräfte. Vergleichbar mit Höhlensystemen, die in den durch Licht beeinflussten Eingangsbereichen Oasen für phototrophe Organismen darstellen, gab es Spalten im Ozean-Eis, durch die Licht eingedrungen ist und wo lokale Inseln mit pflanzlichem und bakteriellem Leben entstanden sind und kleine Nahrungsketten aufgebaut wurden. Diese sehr variablen Oasen hatten vermutlich auch ein hohes Evolutionspotential bedingt durch allopatrische Isolation. Weitere Oasen von Biodiversität stellten Cold Seeps (kalte Fluidaustritte, z. B. von Methan) und heiße Hydrothermal-Quellen aus H_2S -Fluiden (Black Smoker, Hot Seeps) dar. Vermutlich werden auch in den tiefen Meeresbereichen nicht-phototrophe Mikroorganismen existiert haben, die allerdings nicht als Oasen bezeichnet werden können. Die kontinentalen Bereiche waren sicherlich oberflächlich frei von organischem Leben. Dies gilt allerdings nicht für die Tiefe Kontinentale Biosphäre, die seit dem Anbeginn des Lebens in Fluid-führenden Gesteinsklüften bis heute existiert.

Der Beginn des »Komplexen Lebens«

Nichts war mehr wie vor den Schneeball-Erde-Situationen. Durch das Abschmelzen der Gletscher und generell des Meer-Eises wurden große sterile Flächen freigesetzt. Mikrobielles Leben muss sich sehr schnell auf diesen freien Flächen ausgebreitet haben. Ein Teil hat sicherlich bei der Bildung der Cap-Karbonate mitgewirkt. Allerdings waren die mikrobiellen Konsortien vollkommen andere als vor dem Cryogenium (Abb. 8). Die Stromatolithe vor der Schneeball Erde Zeit waren komplett anders aufgebaut als die Mikrobialithe danach (Abb. 8A). Die klassischen proterozoischen Stromatolithe wie *Conophyton* zeigten eine sehr klare regelmäßige Schichtung, die auf dünne Biofilme zurückzuführen sind. Dieser Typus bildete vermutlich polysaccharidreiche exopolymere Schleimsubstanzen, die sehr rasch verkalkten, wie wir es heute von wenigen stromatolithischen Strukturen aus Sodaseen kennen. Die neoproterozoischen Post-Schneeball-Erde-Mikrobialithe zeigen eine gröbere und dickere Schichtung. Die stromatolithischen Lagen sind oft thrombolithisch aufgebaut (Abb. 8B) im Gegensatz zu den mittelproterozoischen Stromatolithen. Hier wird vermutet, dass die exopolymeren Substanzen wesentlich proteinreicher gewesen sind. Die thrombolithische Struktur wird oft durch Pelloide erzeugt, die durch die Verkalkung degradiertes proteinreicher Schleime entstehen. Dieser Wechsel in den Mikrostrukturen der Stromatolithe ist fundamental und für die weitere Entwicklung des kom-

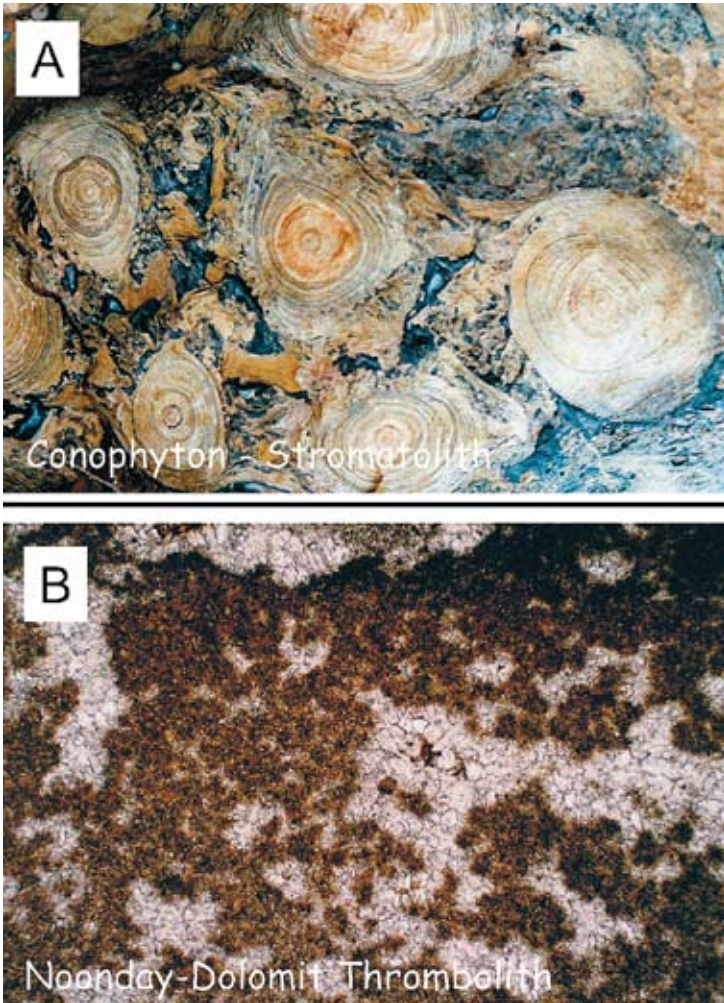


Abb. 8: Beispiele für verkalkte mikrobielle Strukturen (Mikrobialithe). Die mikrobiellen Systeme haben sich in der Folge der globalen Vereisungen fundamental verändert. (A) *Conophyton*-Stromatolithe aus dem späten Proterozoikum (ca. 1 Milliarde Jahre) vor dem Cyrogenium. Es handelt sich um typische fein laminierte, komplexe Stromatolithe, die vermutlich durch die metabolische Tätigkeit von Cyanobakterien gebildet wurden. In den nacheiszeitlichen Milieus treten diese Typen nicht wieder auf. (B) Charakteristisches thrombolithisches Gefüge aus Peloiden, wie sie häufig in den Mikrobialithen nach der letzten großen globalen Vereisung auftreten. Diese Strukturen entstehen vorwiegend in Protein-reichen Exopolymeren Substanzen, die von Mikroben gebildet werden. Noonday-Dolomit (Death Valley, Kalifornien).



Abb. 9: Kleine *Dickinsonia* (Vendobionta) eingebettet in eine sogenannte ›Elephant-Skin‹-Struktur. Dabei handelt es sich um einen mineralisierten (pyritisierten) Biofilm. Ediacaran, Pangea-Formation, Weißes Meer.

plexen Lebens von grundlegender Bedeutung. Die Biofilme des Neoproterozoikums waren vermutlich komplexe Gebilde aus prokaryoten Organismen und einzelligen tierischen oder pflanzlichen Eukaryoten.

Das Experiment »Vendobionta«

Die Zeit nach dem Cryogenium wird Ediacarium genannt, welches nach einer älteren Zeitskala zum sogenannten Vendium gehört. Es umfasst den Zeitraum von 630-543 Millionen Jahren und repräsentiert das terminale Präkambrium. In dieser Zeit entwickelten sich unter anderem die modernen Tierstämme. Es war aber auch eine Zeit, in der verschiedene Organismen-Baupläne entwickelt wurden, die allerdings nur kurzfristig existiert haben und ab dem Einsetzen des Phanerozoikums vor 543 Millionen Jahren wieder verschwunden sind. Das wichtigste Experiment war die Entwicklung der ›Vendobionta‹- oder Ediacara Organismen (Abb. 9), benannt nach den Ediacara-Hügeln in Südaustralien, dem ersten Fundort dieser Organismen. Es handelt sich um fremdartige Organismen, die



Abb. 10: Pyritisierte große, fadenförmige, Sulfid oxidierende Bakteriengemeinschaften (Beggiatoa-Typ), die sich auf den Sulfat reduzierenden Bakteriengemeinschaften der »Elephant-Skin«-Struktur gebildet haben; Ediacaran, Pangea-Formation, Weißes Meer. – M. Steiner and J. Reitner: *Evidence of organic structures in Ediacara-type fossils and associated microbial mats*. *Geology* 29, 1119-1122 (2001).

keinen unmittelbaren Bezug zu modernen Bauplänen aufweisen. Allerdings haben die Entdecker und ursprünglichen Bearbeiter¹³ geglaubt, es handele sich um die Stammgruppen der modernen Tiere. Davon ist man heute vollkommen abgekommen, allerdings mit Ausnahmen, die später erklärt werden. Der Tübinger Paläontologe Seilacher hat 1989 und 1992^{14, 15} ein alternatives phylogenetisches Modell dazu entwickelt. Nach sorgfältiger Analyse des Bauplans der Ediacara Organismen wurde von ihm das Bauplan-Prinzip des »Pneus« dafür entwickelt. Die Organismen

13 M. F. Glaessner: *The oldest fossil faunas of South Australia*. *Int. J. Earth Sci.* 47, 522-531 (1959).

14 A. Seilacher: *Vendozoa – Organismic construction in the Proterozoic biosphere*. *Lethaia* 17: 229-239 (1989).

15 A. Seilacher: *Vendobionta and Psammocorallia: lost constructions of Precambrian evolution*. *J. Geol. Soc., London* 149, 607-613 (1992).

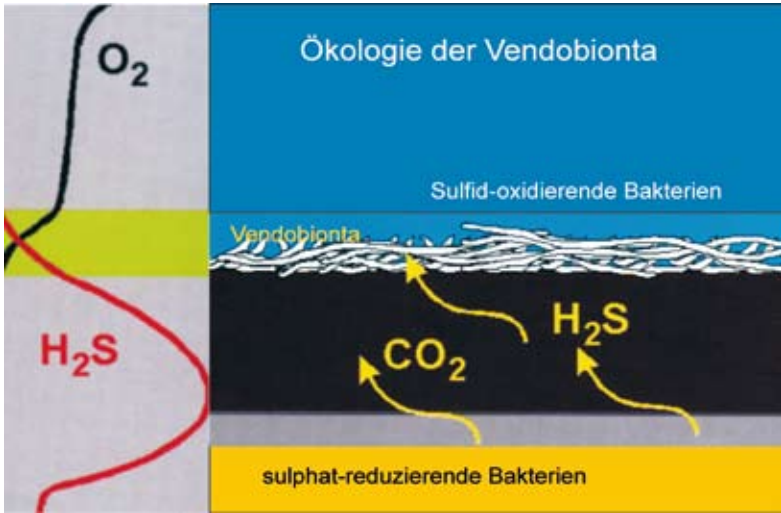


Abb. 11: Ökologisches Modell der Vendobionta.

haben in der Tat Ähnlichkeit mit ›Luftmatratzen‹ oder ›Steppdecken‹ (›quilt‹). Das Quilt-Prinzip ist eine Apomorphie (kennzeichnendes Merkmal) dieser Organismengruppe.

Die phylogenetische Position der Vendobionta ist unbekannt. Der Paläontologe Seilacher sieht Beziehungen zu großen einzelligen Organismen (Großforaminiferen). Allerdings sind die Bauplanübereinstimmungen nicht überzeugend. Interessant ist die Beobachtung, dass diese Organismen offensichtlich einen Teil von mikrobiellen Matten oder Biofilmen darstellen (Abb. 10, 11). In allen bekannten Fundpunkten lässt sich eine enge Beziehung zu Sediment stabilisierenden, flächigen mikrobiellen Systemen erkennen. Weiter von Bedeutung ist, dass die Vendobionta bevorzugt in siliziklastischen Sedimenten auftreten und nicht in karbonatischen Systemen – mit einer Ausnahme aus Plattenkalken in Sibirien.¹⁶ Die meisten der bekannten Vendobionta-Gemeinschaften sind an flach subtidale Environments gekoppelt, oft in gut durchlüftetem, bewegtem Wasser. Die meisten Vendobionta, beispielsweise das Taxon *Dikinonia* (Abb. 9), sind flach und in die mikrobiellen Matten integriert. Diese Gemeinschaften werden im Ediacara-Typus zusammengefasst. Einige der Taxa, so etwa *Rangaea*, stehen aufrecht und haben eine Form wie sie

¹⁶ D. Grazhdankin: *Patterns of distribution in the Ediacaran biotas: facies versus biogeography and evolution*. *Paleobiology* 30, 203-221 (2004).

von Seefedern (Pennatulacea, Octocorallia, Cnidaria) bekannt ist. Sie besitzen eine Art Haftscheibe, mit der sie in den mikrobiellen Matten verankert sind. Diese Gruppe wurde unter dem Begriff Avalon-Typ zusammengefasst und ist beschränkt auf niederenergetische Fazies des tieferen Wassers. Es gibt noch eine dritte ökologische Gruppe, die unter dem Begriff Nama Biota zusammengefasst wird. Ein wichtiger Vertreter dieser Gruppe ist *Ernietta*. Diese findet sich vor allem in Namibia und ist auch danach benannt. Diese Formen sind konzentriert auf küstennahe Bereiche in kleinen Rinnen und zeigen oft eine dreidimensionale Erhaltung. Es handelte sich sicherlich um Filterorganismen. Die scheibenförmigen und auch die 3D-Typen haben vermutlich vom Metabolismus der Mikroorganismen profitiert.

Die Vendobionta treten das erste Mal vor rund 580 Millionen Jahren auf, repräsentiert durch die Avalon-Biota vom Mistaken Point in Neufundland. Die jüngsten Funde kennt man aus dem Süden von Namibia mit einem Alter von ca. 545 Millionen Jahren. Einige Nachläufer gibt es noch im unteren Kambrium; ob sie allerdings zu den Vendobionta *sensu strictu* gehören, ist unklar.

Festzuhalten ist, dass die Vendobionta eventuell eine Schwestergruppe der Metazoa darstellen. Sicher ist, dass sie keine Stammgruppenvertreter der modernen Metazoa sind. Das »Experiment« ist an ausgedehnte, gut entwickelte mikrobielle Mattensysteme gekoppelt, die es in dieser Form ab dem Kambrium nicht mehr gegeben hat. Immerhin ist es 40 Millionen Jahre lang gelaufen. Es gibt einige wenige den Vendobionta zugeordnete Taxa, die möglicherweise doch Stammgruppenvertreter von einigen Taxa der modernen Metazoa darstellen. Es handelt sich um *Kimberella*, die vermutlich den Urmollusken repräsentiert¹⁷ und eventuell das Taxon *Ovatoscutum*, welches morphologische Ähnlichkeiten mit der Segel-Qualle *Velella* aufweist, die zu den Hydrozoa gestellt wird.

Weng'an »Embryos«

Ein weiteres interessantes stammesgeschichtliches Experiment sind die phosphatisierten »Embryos« der Phosphatlagerstätte von Weng'an in China (Provinz Guizhou)¹⁸ (Abb. 12). In dieser Lagerstätte finden sich unglaubliche Mengen an kleinen Kugeln mit einem Durchmesser von

17 N. J. Butterfield: *Hooking some stem-group »worms«: fossil lophotrochozoans in the Burgess Shale*. Bioessays 28 (12), 1161-1166 (2006).

18 S. Xiao, X. Yuan and A. H. Knoll: *Eumetazoan fossils in terminal Proterozoic phosphorites?* Proc. Natl. Acad. Sci. USA 97, 13684-13689 (2000).

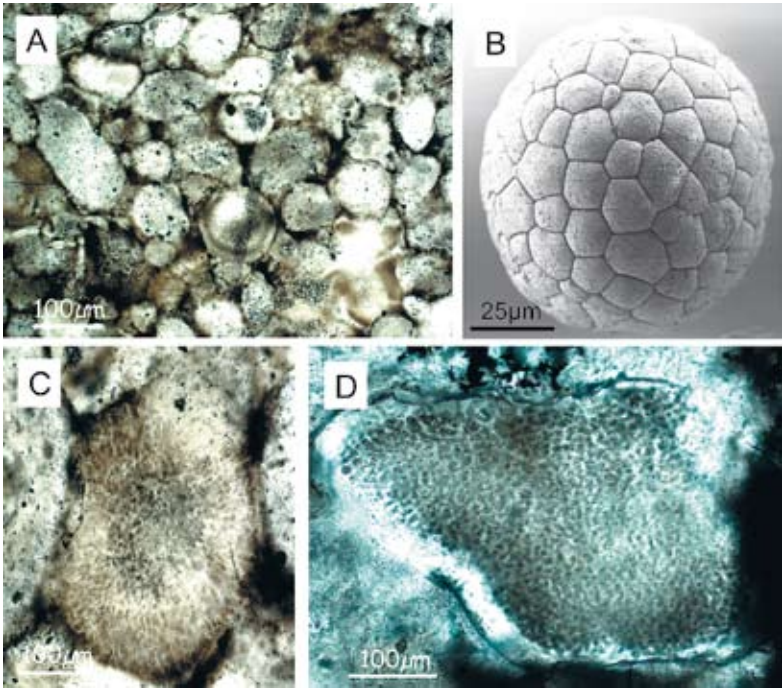


Abb. 12: Weng'an-Phosphorite (Zentral China). (A) Dicht gepackte ›Embryos‹, phosphatischer Grainstone. Vermutlich handelt es sich um phosphatisierte große Schwefelbakterien. (B) Typisches multizelluläres ›Embryo‹-Stadium (rasterelektronenmikroskopisches Bild). (C) und (D) Vermutlich Larvenstadien von frühen Schwamm-Larven.

0,5 bis 1 mm, die Strukturen unterschiedlicher Zellteilungsstadien aufweisen. Die Erhaltung ist teilweise sehr gut und zeigt auch zelluläre Reste. Einige der kleinen Strukturen zeigen charakteristische Spuren von komplexen Schwamm-Larven und möglicherweise Larven mit einem bilateralen Bauplan (Abb. 13). Allerdings sind die bis dato erfolgten Interpretationen sehr mutig und vernachlässigen vollkommen die taphonomischen und diagenetischen Prozesse, die zur Erhaltung dieser Organismen geführt haben. Auffällig ist das Massenvorkommen dieser ›embryonalen‹ Stadien, ohne dass adulte (ausgewachsene) Organismen bekannt sind. Dies kann ebenfalls diagenetische Ursachen haben und mit der Phosphatisierung zusammenhängen. Es gibt aber auch eine alternative Möglichkeit, solche Strukturen zu erklären. Basierend auf den Arbeiten von

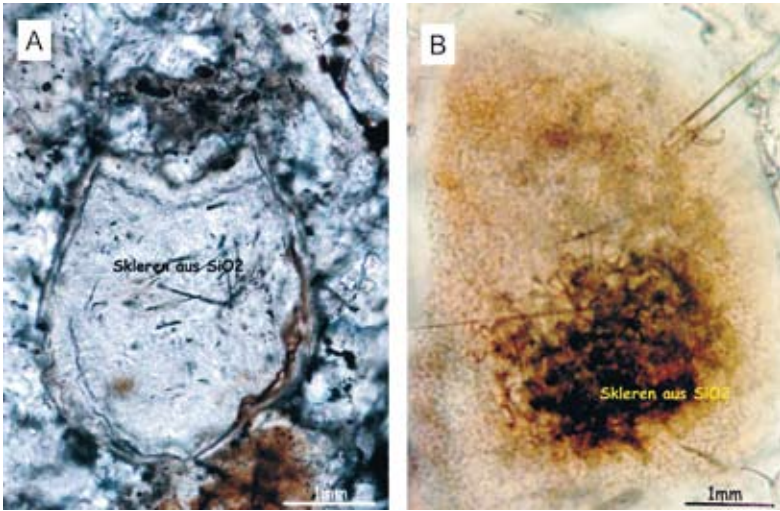


Abb. 13: A. *Parenchymella*-Schwamm-Larve mit larvalen kleinen Skleren aus dem Weng'an Phosphorit. B. Als Vergleich eine *Parenchymella*-Schwamm-Larve von *Cladorhiza*, einem demospongiden Tiefsee-Schwamm. Die Larve besitzt ein hoch entwickeltes spikuläres Skelett. Es handelt sich hier um die ältesten Nachweise von Schwammfossilien und einer silikatischen Biomineralisation!

Schulz und Schulz aus dem Jahre 2005¹⁹ haben Bailey et al. 2007²⁰ eine alternative Erklärung dieses Massenvorkommens an phosphatisierten Zellaggregaten geliefert. Sie führen diese Strukturen auf sehr große, Sulfid oxidierende Bakterien der *Thiomargarita*-Gruppe zurück. Das charmante an dieser Interpretation ist auch, dass diese Bakterien in der Lage sind, große Mengen an Phosphorit zu bilden und in Form, Größe und Funktion mit den fossilen Strukturen aus dem Doushantuo (Ediacarium, 580 Millionen Jahre) übereinstimmen. Man kennt diese Giganten unter den Bakterien aus sogenannten Upwelling-Zonen der heutigen Ozeane, die bevorzugt an den Westküsten durch Auftrieb nährstoffreicher Tiefenwässer auftreten. Eine vergleichbare Situation muss auch für die Verhältnisse während des Doushantuo in Zentralchina angenommen werden.

19 H. N. Schulz and H. D Schulz: *Large Sulfur Bacteria and the Formation of Phosphorite*. Science 307, 416-418 (2005).

20 J. K. Bailey et al.: *Evidence of giant sulfur bacteria in Neoproterozoic phosphorites*. Nature 445, 198-201 (2007).

Folgt man dieser sehr schlüssigen Interpretation, so müssen viele der erst kürzlich vorgenommenen phylogenetischen Überlegungen zur frühen Entwicklung der Metazoa überdacht werden. Als gut begründet bleiben nur die kleinen *Parenchymella*-SchwammLARVEN mit kleinen Skleren als Spuren früher Metazoa übrig.

Schwämme als basale Tiere

Generell gibt es einen Konsens, dass die Schwämme oder Porifera an der Wurzel der Metazoa stehen.²¹ Bei den Schwämmen handelt es sich um aktive Filterorganismen, die durch die Bewegung der Choanocyten-Geißeln einen Wasserstrom erzeugen, der durch die Einströmporen (Ostien) Nährstoffe in gelöster und partikulärer Form ansaugt. Metabolische Endprodukte werden entweder in Biomineralen recycelt und/oder über das Osculum wieder an die Wassersäule abgegeben (Bernoulli-Kamin Prinzip). Schwämme sind histologisch gesehen komplexe Biofilme. Ihre Biomasse kann bis zu 60% aus Mikroben bestehen (Abb. 14). Die Mikrobengemeinschaften haben unterschiedliche Funktionen und sind essentiell für den Organismus. Vermutlich bestand der Urschwamm aus einem komplexen Biofilm mit assoziierten Choanoflagellaten. Die mutualistische Gemeinschaft aus Pro- und Eukaryoten war sicherlich der Beginn eines kontrollierten multizellularen Systems. Dieses System produziert eine Vielzahl von Biomarkern, deren erste Spuren schon aus dem Altproterozoikum bekannt sind (24-Isopropylcholestan).

Man unterscheidet heute drei größere *Porifera*-Typen: Kieselschwämme, Schwämme ohne mineralische Skleren-Dictyoceratida und Kalkschwämme. Die phylogenetische Position der Kalkschwämme (*Calcarea*) ist unklar, und es gibt Hinweise, dass sie eine Schwestergruppe der *Cnidaria* darstellen. Die sklerenlosen *Dictyoceratida* gehören in die enge Verwandtschaft der *Demospongiae* (Kieselschwämme), die die Mehrheit der Schwammarten ausmacht. Vermutlich sind die sklerenlosen *Dictyoceratida* die basalen Schwämme. Neben diesen beiden Gruppen gibt es die sogenannten *Hexactinellida* (Kieselschwämme mit dreiachsigen Skleren), die sich in der Biologie und Morphologie deutlich von den *Demospongiae* unterscheiden. Gemeinsam ist ihnen allerdings eine Reihe von Lipid-Biomarkern, beispielsweise den »demospongiac acids«, die eine Apomorphie der Kieselschwämme inklusive der *Dictyoceratida* darstellen. Bei den *Calcarea* wird dieser Biomarker nicht beobachtet.

21 J. Reitner and D. Mehl: *Monophyly of the Porifera*. Verh. naturwiss. Verein Hamburg (N.F.) 36, 5-32 (1996).

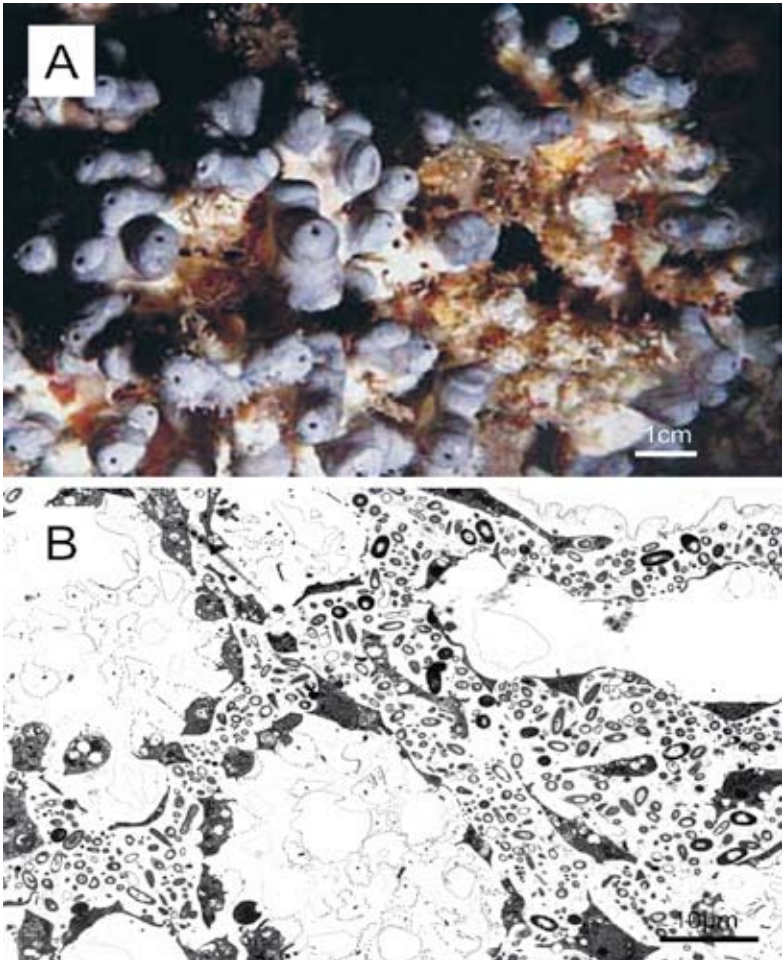


Abb. 14: (A) Thalamider coralliner Schwamm *Vaceletia* (Osprey Reef, Australien). Es handelt sich um einen der ursprünglichsten Schwämme ohne kieselige Skleren. Früheste fossile Vertreter dieses Taxons treten erstmals im unteren Kambrium auf (Archaeocyatha). (B) Es handelt sich um einen bakterienreichen Schwamm mit einer mikrobiellen Biomasse von ca. 60 %. Im Mesohyl des Schwammes finden sich komplexe biofilmartige Gemeinschaften von Mikroorganismen. Das Choanosom wird von Choanocyten gebildet, die enge morphologische Übereinstimmungen mit den Choanoflagellaten aufweisen. *Vaceletia* stellt vermutlich einen der basalsten Metazoa dar. – J. Reitner: *Coralline Spongien. Der Versuch einer phylogenetisch-taxonomischen Analyse*. Berliner geowiss. Abh., Reihe E, 1, 352 p., (1992). G. Wörheide: *A hypercalcified sponge with soft relatives: Vaceletia is a keratose demosponge*. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47, 433-438 (2008).

Interessant sind die unterschiedlichen Biominerale, die von den Schwämmen gebildet werden. Alle Kieselschwämme haben intrazellulär gebildete Skleren aus amorphen SiO_2 , allerdings in unterschiedlicher Symmetrie. Das verantwortliche Matrizenprotein gehört zu proteolytischen (eiweißabbauenden) Enzymen der Cathepsine. Eine modifizierte Form davon wird als Silicatein bezeichnet und spielt bei der Sklerenbildung bei den *Demospongiae* eine zentrale Rolle.²² Bei den *Hexactinellida* spielen verwandte, allerdings noch nicht bekannte Proteine eine steuernde Rolle. Neben den Kieselskleren können von den *Demospongiae* auch kalkige Basalskelette ausgeschieden werden. Eine wesentliche Rolle dabei spielt das Enzym Carboanhydrase, welches die intrazelluläre Alkalinität steuert. Die dabei entstehenden Karbonationen reagieren mit Ca^{2+} -Ionen zu Kalziumkarbonat.²³

Schwämme sind vermutlich die ersten Metazoa mit einer enzymatisch gesteuerten Biomineralisation, einer der wichtigsten genetischen Neuerwerbungen des späten Präkambriums und unerlässlich für die Entwicklung der modernen Metazoa-Gruppen. Die ersten morphologisch erkennbaren Schwämme sind als sog. *Parenchymella*-Larven aus den Weng'an-Phosphoriten bekannt (Abb. 13)²⁴. Vermutlich handelte es sich um freischwimmende kleine demospongide Schwämme. Erste fossile Schwammkrusten sind von den *Cloudina*-Mounds in Namibia bekannt.²⁵ Die ersten hexactinelliden Schwämme kennt man aus dem späten Präkambrium. Dictyoceratide Schwämme haben nur ein dürftiges Erhaltungspotential, und vermutlich sind die frühkambrischen Archaeocyatha verkalkte Dictyoceratida. Kalkschwämme treten das erste Mal im unteren Kambrium auf.

Cloudina-Röhren, der Beginn der kalkigen Biomineralisation

Der präkambrische Fossilbericht über *Porifera* ist außerordentlich schlecht und beschränkt sich auf sehr wenige Funde. Am deutlichsten sichtbar

22 K. Shimizu, J. Cha, G. D. Stucky and D. E. Morse: *Silicatein α : Cathepsin L-like protein in sponge biosilica*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 95, 6234-6238 (1998).

23 Chia-Wei Li, Jun-Yuan Chen, and Tzu-En Hua: *Precambrian Sponges with Cellular Structures*. Science 279, 879-882 (1998).

24 J. Reitner and G. Wörheide: *Non-Lithistid fossil Demospongiae – Origins of their Palaeobiodiversity and Highlights in History of Preservation*. In: J. N. A. Hooper and R. Van Soest (Eds.): *Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges*. New York: Kluwer 2002, S. 52-68.

25 S. W. Grant: *Shell structure and distribution of Cloudina, a potential index fossil for the terminal Proterozoic*. Amer. J. Science 290-A, 261-294 (1990).

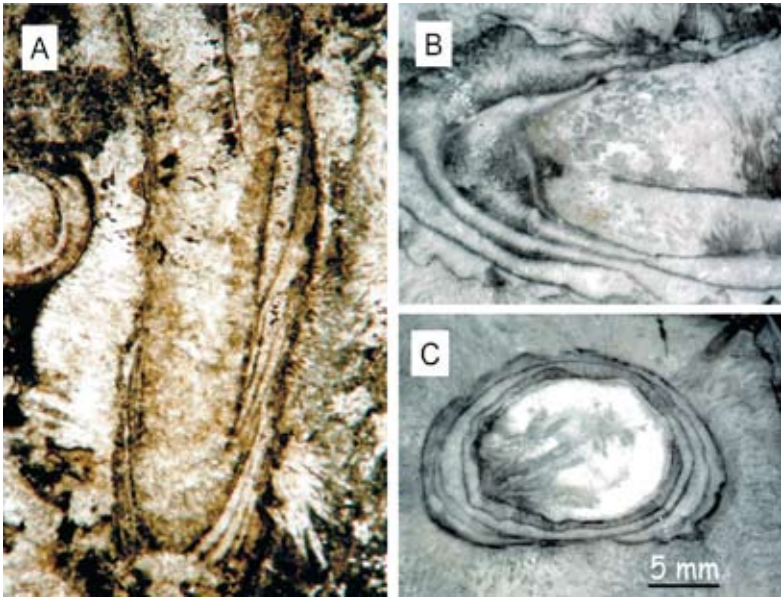


Abb. 15: *Cloudina*, der erste verkalkte, wurmartiger Organismus der Erdgeschichte, Ediacaran ca. 550 Millionen Jahre, südliches Namibia. (A), (B). Längsschnitte durch die verkalkte Röhre. (C) Röhrenquerschnitt.

wird jedoch das neoproterozoische Biomineralisationsereignis am Röhrenorganismus *Cloudina* (Abb. 15).²⁶ Die *Cloudina*-Röhre hat eine spezifische Form, die sehr an die Röhren moderner Pogonophoren (Vestimentifera) erinnert, die man von Cold Seeps und hydrothermalen Quellen kennt. Es handelt sich dabei um Organismen, die in Symbiose mit chemosynthetischen Bakterien leben, die entweder H_2S oder Methan konsumieren. *Cloudina* ist ein diverses Taxon, und mehrere Arten sind bekannt. Es gibt an Weich- und Hartböden angepasste Formen, wobei die Hartboden-Bewohner die ursprünglichsten sind. Am besten bekannt sind diese Organismen aus Cold Seep-Karbonaten in Namibia. Es handelt sich hier nicht um Methan-Seeps, sondern um vermutlich Ca^{2+} -reiche Grundwässer, die in das damals herrschende, hoch-alkalische, marine Milieu ausgetreten sind, wie man dies in vergleichbarer Weise vom Mono

26 J. P. Grotzinger, W. A. Watters and A. H. Knoll: *Calcified metazoans in thrombolite-stromatolite reefs of the terminal Proterozoic Nama Group, Namibia*. *Paleobiology* 26, 334-359 (2000).

Lake in Kalifornien und vom Van See im östlichen Anatolien kennt. Vermutlich sind die chemischen Ungleichgewichte an den untermeerischen Quellen verantwortlich für die Entwicklung der enzymatisch gesteuerten Biomineralisation. Es muss hier ähnlich wie bei der Schwamm-Biomineralisation grundsätzlich von einer Kationen-Detoxifikation (Entgiftung) ausgegangen werden. Hohe Gehalte an intrazellulärem Kalzium (mehr als 10^{-4} mol/l) sind problematisch, so dass die Kalziumionen in unlöslichen Salzen wie CaCO_3 neutralisiert werden mussten oder über einen anderen Weg, etwa über Proteine der Calmodulin-Gruppe, abgeführt wurden. Grundsätzlich ist davon auszugehen, dass der globale Kalzium-Gehalt in den Ozeanen nach dem Cryogenium erheblich angestiegen ist auf Grund der intensiven Verwitterung von Ca-Silikaten auf dem kontinentalen Hinterland. Die Organismengruppe um *Cloudina* stellt zusammen mit den Schwämmen den Beginn der genetisch gesteuerten Biomineralisation dar. Neben dem Urmollusken *Kimberella* stellt *Cloudina* den einzigen sicheren fossilen Nachweis triploblastischer Organismen im späten Präkambrium dar. *Cloudina* ist auf karbonatische Fazies beschränkt und kommt parallel mit den *Vendobionta* vor. Neben den *Cloudina*-Röhren gibt es im gleichen Biotop noch andere verkalkte Organismen, unter dem Begriff *Namacalathus* und *Namapoikia*, die vermutlich Basalskelette von Demospongien darstellen.^{26,27}

»Agronomische Revolution« und der Beginn des Phanerozoikums

Das Ediacarium war noch eine Zeit, die von komplexen flächigen mikrobiellen Mattensystemen dominiert war, und zwar in fast allen flachmarinen Biotopen. Dies gilt sowohl für die siliziklastischen als auch für die karbonatischen Ablagerungsmilieus. Am deutlichsten ist die Wechselwirkung zwischen basalen multizellularen Organismen und Biofilmen in den *Vendobionta*-Gemeinschaften zu sehen. Die Porifera stellen ebenfalls ein ursprünglich komplexes Biofilmsystem dar, das sich aus benthischen Mattensystemen heraus entwickelt hat.

Am Ende des Neoproterozoikums kommt es zu einer weiteren und folgenreichen Innovation. Wurmähnliche Metazoa entdecken als Nahrungsquelle das Innere von Sedimenten, die oft reich an organischen Stoffen sind und Partikel oft von Biofilmen überzogen sind. Es kommt zu einer vertikalen Bioturbation und somit zur Erschließung einer neuen

27 R. A. Wood, J. P. Grotzinger and J. A. D. Dickson: *Proterozoic Modular Biomineralized Metazoan from the Nama Group, Namibia*. Science 296, 2383-2386 (2002).

AGRONOMISCHE REVOLUTION

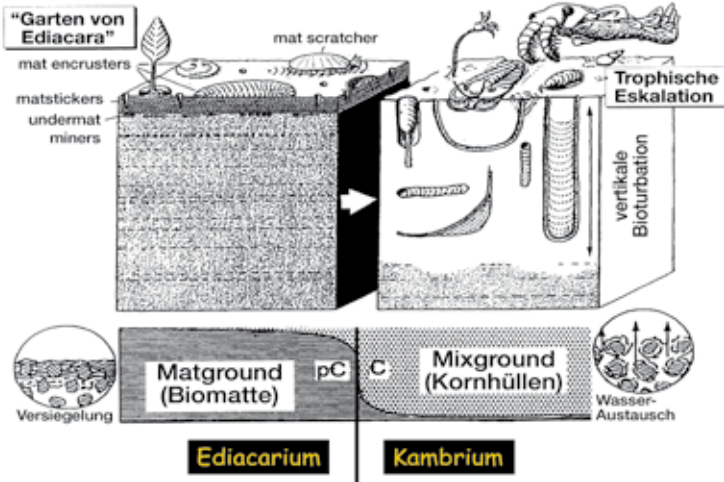


Abb. 16: Ökologiewechsel am Ende des Ediacaran. Metazoa erschließen sich eine neue Nahrungsnische, das Sediment. Seilacher und Pflüger (1994) bezeichneten diesen Ökologiewechsel als ›Agronomische Revolution‹. Mit diesem Prozess wird die moderne ökologische Welt des Phanerozoikums eingeleitet. – Siehe Fußnote 28

Nahrungsnische (Abb. 16). Seilacher und Pflüger haben 1994²⁸ den Begriff der ›agronomic revolution‹ für diesen Prozess eingeführt, der in exzellenter Weise den Wechsel von den präkambrischen Lebenswelten zur phanerozoischen Welt dokumentiert. Durch die intensive Bioturbation wurde das Ökosystem der Vendobionta zerstört und die Darm tragenden Organismen mit Mund und After konnten neue Nahrungsnischen nutzen. Dies ist vermutlich der eigentliche Grund für die folgende sogenannte ›Kambrische Explosion‹, dem rapiden Anstieg der Diversität der Metazoen auf Kosten mikrobiell gestützter Systeme.

28 A. Seilacher and F. Pflüger: *From biomats to bentic agriculture: a biohistoric revolution*. In: W. E. Krumbein, D. M Paterson and L. J. Stal (Eds.): *Biostabilisation of Sediments*. Oldenburg: Bibliotheks- und Informationssystem der Carl von Ossietsky Universität Oldenburg 1994, S. 97-105.

Resümee

Die globalen Vereisungsphasen – Schneeball-Erde-Situationen – haben im Präkambrium fundamentale Veränderungen der Ökosysteme zur Folge gehabt. Dies gilt sowohl für die Huron-Vereisung vor rund 2,5 Milliarden Jahren, mit der die Sauerstoff-Atmosphäre eingeleitet wurde, als auch für die neoproterozoischen Vereisungen (Kaigas, Sturtian, Marinoan), in deren Folge sich die Vendobionta und die modernen Metazoen Baupläne entwickelten. In beiden Fällen kommt es auch zu einer gravierenden Umgestaltung in der Dominanz der mikrobiellen Systeme. Nach der Huron-Vereisung kommt es zu einer enormen Entwicklung von cyanobakteriell-dominierten Biofilmen, die oft rasch verkalkten (Stromatolithe).

Nach den Vereisungen des Cryogeniums entwickelten sich hochkomplexe Biofilme, die oft eukaryotische Zellen als symbiontische Partner hatten. Der Porifera-Bauplan hat sich vermutlich aus solchen Gemeinschaften entwickelt. Außerdem kommt es zu einer Modifizierung in der Zusammensetzung der exopolymeren Schleims-substanzen und somit zur Bildung thrombolithitischer Mikrobialithe, und eine weitere wichtige ökologische Innovation ist die Entwicklung von Vendobionta-Gemeinschaften in und auf mikrobiellen Matten.

In der Zeit nach der letzten globalen Vereisung kam es auch zu einer fundamentalen Umgestaltung der Ozeanwasser-Chemie. Der Kalzium-Gehalt im Ozeanwasser stieg erheblich auf die heute bekannten Werte an und erzeugte vermutlich einen physiologischen Stress, der zu gesteuerter Biomineralisation führte. Der Röhrenorganismus *Cloudina* ist der erste Eumetazoa mit einem Kalkskelett. Die Häufigkeit dieser Organismen an untermeerischen, kalziumreichen Grundwasseraustritten bestätigt die Vermutung, dass die Entwicklung der Biomineralisation an biogeochemische Ungleichgewichte gekoppelt war.

Der Ursprung der modernen Tierstämme liegt nach heutiger Sichtweise in der Epoche des Ediacariums. Möglicherweise ist der Porifera-Bauplan schon im Proterozoikum entwickelt worden. Es gibt allerdings eine Diskrepanz zwischen den modernen molekularen Uhren und dem Auftreten von Fossilien moderner Tierstämme. Mit Sicherheit lassen sich im Ediacarium frühe Mollusken (*Kimberella*), Ringelwürmer (*Cloudina*), Hydrozoa (*Ovatostutum*) und Schwämme nachweisen. Inwieweit die phosphatisierten »Embryos« des Doushantuo Metazoa sind, ist unklar. Es spricht viel dafür, dass es sich dabei um phosphatisierte große Schwefelbakterien handelt.

Die moderne Welt des Phanerozoikums wird durch die »Agronomische Revolution« eingeleitet. Das Sediment wird von vielen Eumetazoa

als Nahrungsquelle entdeckt. Es kommt zur vertikalen Bioturbation und damit zur kompletten Umgestaltung der sedimentären Milieus.

Im Phanerozoikum beschleunigt sich die Entwicklung der Arten rasant, aber unterbrochen von fünf größeren Aussterbe Ereignissen. Diese haben aber keine gravierenden Folgen gehabt für die Vitalität des gesamten Planeten – auch wenn Viele einwerfen werden »Aber die Saurier sind doch ausgestorben...«. Die Vögel sind die Nachfahren der Dinosaurier und erinnern an diese viele Millionen Jahre herrschende Gruppe von Echsen. Am nachhaltigsten ist allerdings die Entwicklung und Evolution der Pflanzen im Phanerozoikum ohne die moderne Welt ein anderes Gesicht hätte – aber das ist anderes nicht minder faszinierendes Thema. – Eine »Schneeball Erde« hat es im Phanerozoikum zum Glück nicht wieder gegeben.