

Den Kambriske Eksplosion – Dag fem i skabelsesberetningen

For cirka 600 til 545 millioner år siden skete der noget markant i livets historie. De flercellede dyr (Metazoa) udvikledes fra encellede organismer. Dette skete formentlig på forholdsvis kort tid i en begivenhed populært kaldet den Kambriske Eksplosion. Denne artikel opsummerer hvor meget vi ved om denne vigtige begivenhed på nuværende tidspunkt, palæontologisk, geologisk og biologisk. Forfatteren modtog DNFs Schibbye'ske Præmie i 2006.

Af Jakob Vinther
Yale University, USA

Præludium: Livet i Prækambrium

Prækambrium er den periode som strækker sig fra Jordens dannelse for cirka 4.6 milliarder år siden og frem til Phanerozoikums begyndelse for 542 millioner år siden. Phanerozoikum betyder livets æra og er kendetegnet ved tilstedeværelsen af sedimentære bjergarter med en rigdom af fossiler, både encellede og flercellede. Prækambrium er derimod præget af aflejringer med få spor af liv. De første fossiler som man mener er organiske efterladenskaber, kendes fra Australien og er 3.5 milliarder år gamle. De er en slags bakteriemåtter der voksede på havbunden, udskilte kalk, bandt partikler til sig og kunne derved bygge sig op og danne store rev-strukturer på havbunden. Disse kaldes stromatolitter (Fig. 1) og kendes også i dag i blandt andet Australien (Shark Bay) hvor de dannes af cyanobakterier. Man har også fundet fossiler i disse gamle stromatolitter som kunne være cyanobakterier. Cyanobakterier, eller blågrønalger, er forholdsvis basale livsformer, og er som andre bakterier encellede organismer uden en cellekerne (prokaryoter), og DNA'et ligger derfor løst inde i cellen. De ældste spor af muligt liv man kender, er fra Isua i Sydvestgrønland. Dette er små

kulpartikler i metamorfe sedimenter (Fig. 2), som har en isotop-sammensætning hvor der er mindre af den tunge kulstof-isotop 13 i forhold til kulstof 12 hvilket er karakteristisk for organisk kulstof da organismer helst optager den lette isotop.

Gennem Prækambrium findes der en højere og højere diversitet af stromatolitter-former. For omkring 2.5 milliard år siden, i den periode der kaldes Mesoproterozoikum, findes de første fossile tegn på encellede organismer med en cellekerne: eukaryoter. Dannelsen af eukaryote celler er vigtig for den senere udvikling af flercellede organis-

mer da både planter og dyr udelukkende er opbygget af eukaryote celler med en cellekerne og med en række organeller der kan tage sig af forskellige opgaver i cellen. Eukaryote celler er også mange gange større end prokaryoter. De første flercellede organismer er en slags rødalger fundet i arktisk Canada og er lidt under en milliard år gamle. De første spor af metazoer, eller dyr, findes i den allerøverste del af Prækambrium i Neoproterozoikum hvor man finder forskellige fossiler af mulige dyr og horisontale gravegange på fossile lagflader af sandsten. Fossilerne findes i sedimenter, umiddelbart efter

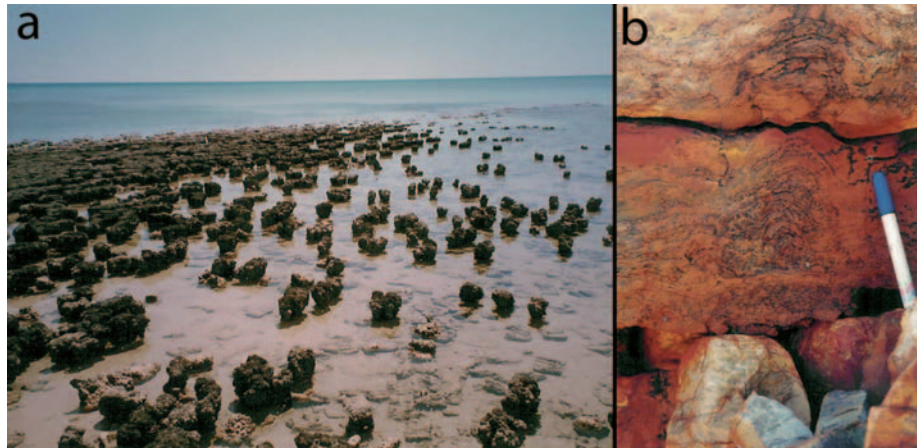


Fig. 1. Stromatolitter er strukturer bygget op af fine lag af kalk og andre partikler som er udfældet eller kittet sammen af bakteriers aktivitet. a) recente stromatolitter fra Shark Bay i Vest Australien; b) nogen af de ældste fossile stromatolitter også fra Vestaustralien, det østlige Pilbara, som er cirka 3.4 milliarder år gamle. Billederne er taget af David A. Evans, Yale University.



Fig. 2. *Isua*-forekomsten i Sydvestgrønland. Bjergarten er en metamorf gnejs, dannet af metamorfe, marine sedimenter som blev aflejret for cirka 3.9 milliarder år siden. De mørke bånd i klippeformationen indeholder kulpartikler som er formodet organiske. Foto: Minik Rosing, Geologisk Museum, København.

en række af såkaldte diamikte aflejringer (dårligt sorteret sediment), som findes over hele Verden. Disse diamikte aflejringer er tolket som istidsaflejringer (glaciationer) og findes på kontinenter, der på dette tidspunkt har ligget nær ækvator som for eksempel Grønland og Nordamerika. Dette tyder på at der har været omfattende glaciationer. Denne begivenhed kaldes af mange forskere for Snowball Earth (Snebolds-Jorden) da det ser ud til at det meste af Jorden kunne have været dækket af is.

De først kendte fossiler af dyr fra Prækambrium blev beskrevet fra Australien fra en lokalitet som hedder Ediacara i Flinders Ranges og er på sin vis besynderlige fossiler da det er organismer bevaret som aftryk i en forholdsvis grov sandsten. Dette er ikke et typisk aflejringsmiljø for bevaring af

fossiler, især ikke fossiler uden hårde skeletdele, som disse organismer har været. Dette kan kun ske fordi der har været en slags bakterie- eller algefilm på overfladen af havbunden der har stabiliseret sedimentet i en sådan grad at aftryk af organismer bliver bevaret uden at blive forstyrret som det normalt ville ske. Man mener også at bakterieaktivitet på de rådende dyr har skabt et iltfattigt miljø med brintsulfider der efterfølgende blev omdannet til en hind af pyrit (jern-sulfid) på dyret hvorved der dannedes et mere modstandsdygtigt aftryk som oftest senere blev opløst. Man finder ofte på prækambriske, sedimentære lagflader nogle strukturer som bliver betegnet elefant-skind som er forstenede algematser. Det aftryk som organismen efterlod i algemåten, blev derefter udfyldt med sand,

og fossilerne findes derfor som aftryk på undersiden af disse sandstensbænke (Fig. 3a). Denne fossile fauna bliver kaldt for Ediacara-biotaen, og den kendes nu fra det meste af verden, bl.a. Australien, Rusland, England, Irland, New Foundland, vestlige Canada og Namibia. De strækker sig i alder fra for ca. 575 millioner år siden og frem til for ca. 545 millioner år siden, lige inden overgangen til Kambrium.

Der kendes en lang række former som er enten cirkulære, vifteformede eller med forskellige typer for symmetri (Fig. 3). Mange former har noget, der ligner radiær-symmetri som især i dag kendes hos polydyrene (Cnidaria) såsom vandmænd og søanemoner. Der findes også kolonier af polydyr i dag som danner vifte- eller fjerformede kolonier og hæfter til havbunden ved en basal forankringsskive (søfjer), og sådanne former kendes også fra Ediacara biotaen (Fig. 3i), men disse er dog ikke direkte beslægtet med moderne søfjer. Nogle former udviser noget der minder om bilateral symmetri og kunne være en slags tidlige dyr med bilateral symmetri som os selv.

Man inddeler oftest dyreverdenen i følgende tre grupper: dem uden egentlig symmetri og vævs-lag (havsvampe=Porifera), dem med radiær symmetri, en mund og to vævslag (polydyrene=Cnidaria og ribbegølerne=Ctenophora) og de bilaterale dyr, med mund, anus, ofte forskellige kredsløbs-systemer og tre vævslag (Bilateria). Mange Ediacara-organismer udviser symmetri som minder om den man ser hos polydyr og måske hos de 'højere' bilaterale dyr, men de er så markant forskellige fra de moderne organismer og dem der senere opstår i

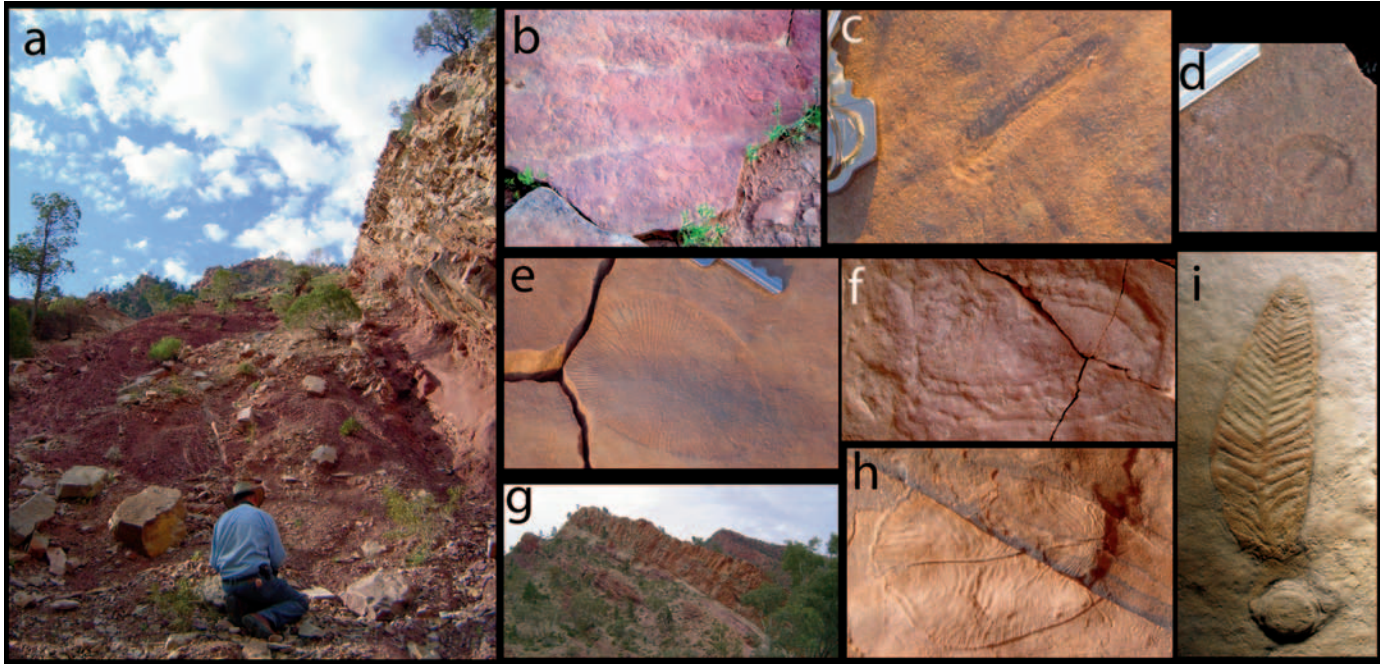


Fig. 3. Ediacara-leddet i Syd Australien. a) klippeformation i Brachina Gorge, Flinders Ranges. På undersiden af sandstenslagene der hælder til højre finder man Ediacara-fossilerne; b) cirkulære aftryk på en stor lagflade, måske en fasthæftnings-skive som den på Charniodiscus (i); c) Spriggina, en organisme af ukendt affinitet; d) Parvancorina, en organisme af ukendt affinitet, men er nogen gange blevet sammenlignet med Marella (Figur 6f); e) Dickinsonia costata, en mulig stamgruppe til eumetazoerne (bilaterier og polypdyr); f) Kimberella, en mulig bilaterie. Den findes ofte i Rusland associeret med skrabespor og er derfor tolket som en slags mollusk; g) Ediacara-leddet i Brachina gorge; h) Dickinsonia tenuis, en større art end D. costata, bevaret i forskellige niveauer; i) Charniodiscus arboreus, en stor (ca. 40 cm lang), vifteformet organisme der hæftede til havbunden og minder meget om moderne søjler i funktion. Billeder 'a-h' er taget af Erik Sperling, Yale University, billede 'i' er taget på Dolf Seilachers udstilling: Fossil Art (Spor i Tiden) i Aarhus.

Kambrium at deres status stadig er forholdsvis usikker. Nogle mener at de måske kunne være en separat gren af dyr der ikke udvikledes til nogen af de moderne former. Dolf Seilacher, en bemærkelsesværdig palæontolog fra Tübingen og Yale University, er kommet med det interessante forslag at nogle af formerne kunne være en slags kæmpe protister! Altså en slags kæmpe encellede organismer ligesom en moderne gruppe af besynderlige protister der hedder Xenophyophora. Men der findes en form som kaldes *Kimberella* som er

blevet tolket som en slags mollusk. *Kimberella* (Fig. 3f) findes i Rusland ofte associeret med skrabespor på lagfladerne. Disse skrabespor kunne afspejle at fossilerne rent faktisk er dyr der bevægede sig rundt på havbunden og spiste af de algemætter der dækkede den.

Prækambriske embryoner

Et særdeles markant fund i slutningen af 1990'erne blev kundgjort ved annonceringen af fosforit-aflejringer i Sydkina med fosfatiserede mikrofossiler som

er cirka 580 millioner år gamle. Derimellem har man fundet velbevarede alger med cellestrukturer bevaret og rør som er dannet af polypdyr, men den største overraskelse er en stor mængde fossiler som ligner embryoner eller meget tidlige fostre i forskellige celledelingsstadier (Fig. 4). Kun meget tidlige stadier er bevaret hvilket gør at størstedelen af dem er svære at henføre til en bestemt taxonomisk gruppe, men de minder meget om enten polypdyr eller havsvampe.

Inden for de sidste år er man begyndt

at bruge avanceret teknologi såsom et røntgen-synkrotron-mikroskop til at undersøge Doushantuo-embryonerne. Dette mikroskop kan lave detaljerede billeder af de små fossiler, og man kan endda se ind i fossilet og studere dets struktur. Dette har vist at der i visse tilfælde er bevaret cellekerner under celledelings-aktivitet. Blandt andet er der også beskrevet et stort embryo med flere tusind celler. I dette embryo kan man ikke se et såkaldt blastocoel (et slags væskefyldt hulrum) der burde være dannet på dette tidspunkt hvis det var et flercellet dyr. Derfor tolker man det som værende en stamgruppe til alle dyrene.

Særlig velbevarede fosfatiserede mikrofosser kendes fra flere steder og blev først opdaget i begyndelsen af 1980'erne i Øvre Kambriske kalkstenskonkretioner (anthrakonit) fra den skandinaviske alunskifer. Her fandt man små krebsdyr, bevaret i de fineste detaljer med lemmer og små børster så man næsten ikke kunne skelne dem fra moderne former i et skanning elektron mikroskop. I midten af 1990'erne fandt man ud af at en række fossiler fra Nedre Kambriske fosfatiske aflejringer i Sibirien og det nordlige Kina også var fosterstadier af dyr. Disse er dog mere udviklede end de prækambriske fra Sydchina, som er meget tidlige cellesta-

dier. De sibiriske former er højt udviklede dyr der kan erkendes som segmenterede orme, rullet sammen inde i en ægkapsel. Måske er denne form for bevaring mere almindelig end man tror, da man nu har disse fossiler fra det meste af verdenen også fra den efterfølgende periode, kaldet Ordovicium (488-444 millioner år før nu). Alle fosfatiserede fostre der er fundet hidtil, er bevaret med en ægkapsel som formentlig er den primære årsag til deres bevaring da der derfor er blevet skabt et lokalt kemisk miljø hvor fosfaten kunne udfældes tidligt. Derfor er det også en begrænsende faktor for hvilke fossiler man finder.

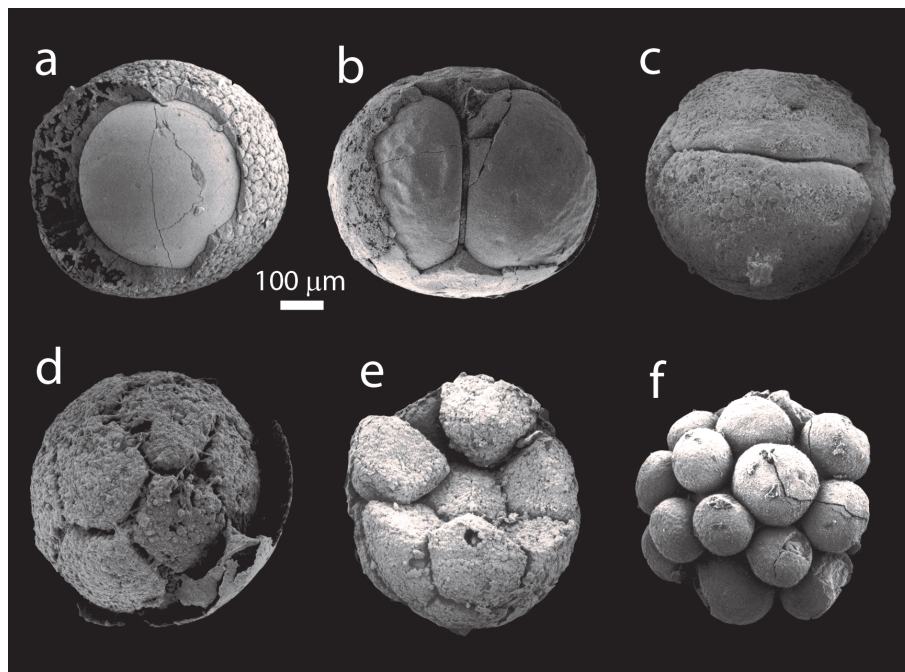


Fig. 4. Fosfatiserede embryoner fra Doushantuo, Guizhou provinsen, Sydchina. Billederne viser forskellige stadier i celledeling fra a) en celle, b) to celler til f) mange celler. Læg mærke til antydningen af en æg-membran, som formentlig har haft stor betydning for bevaringen. Skalaen gælder for alle fossilerne. Billederne er venligst stillet til rådighed af Shuhai Xiao, Virginia Tech University.

Sporfossiler

Når dyr ikke har hårde skeletdele (som har en større sandsynlighed for at blive til et fossil end bløddele), kan man i stedet bruge de spor dyrene efterlader sig når de kravler over havbunden eller graver sig igennem sedimentet. Man kan ofte finde forstenede lagflader med originale strukturer såsom bølgeribber og krybespor. Dette kan for eksempel forekomme når man har et lag af ler i mellem sandlag som vil kunne splittes i grænsen mellem de to lag med stor letthed. De ældste accepterede spor af krybende dyr er cirka 560 millioner år gamle og er spor, som kunne være sat af orme der kravlede hen over bunden. De har dog ikke været bredere end én millimeter og er ikke særlig almindelige. Som nævnt foroven har man fundet spor af *Kimberella* med skrubespor som kunne være efter en radula, hvilket er kendetegnet for molluskerne. Så meget tyder på at der kunne have været orm-lignende dyr og måske mollusker i den øverste del af Prækambrium. Dog fin-

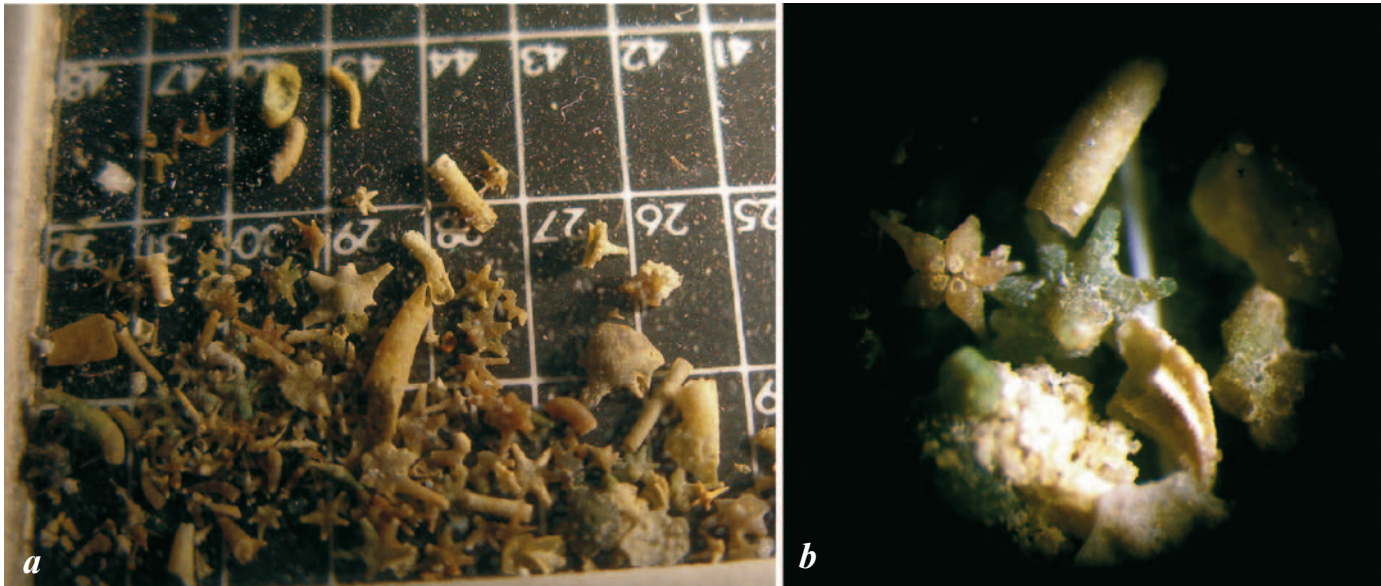


Fig. 5. 'Small shelly fossils' fra Sydaustralien, Nedre Kambrium. Størstedelen af de stjerneformede skeletdele er fra den besynderlige organisme, *Chancelloria*. Andre er svampespikler, hyolitter og sachtider. Skeletdelene er omkring 1-3 mm store. b) er forstørrelse af a). Foto fra Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm.

der man ikke spor efter gravende dyr hvilket tyder på at dyr med en kropshule specielt udviklet til gravning ikke er opstået endnu. Prækambriske sediment er generelt kendetegnet ved at være særdeles lagdelte uden de store forstyrrelser. Lige så snart man kigger på sediment i Kambrium, findes der pludselig et væld af sporfossiler, og sediment er aflejret på lavt vand er pludselig ofte rodet mere igennem af dyr. Meget tyder på at havbunden i Prækambrium har været dækket af en slags kompakt bakteriemåtte, som har stabiliseret havbunden og har bevaret Ediacara-organismene som levede på den. Da organismer som kunne græsse på disse algemåtter, opstod, forsvandt de, og samtidig begyndte dyr gradvist at grave mere intenst i havbunden. Overgangen fra Prækambrium til Kambrium er fak-

tisk markeret ved den markante forskel i mængden og typer af sporfossiler der ses i sedimenterne.

Levet i Kambrium

Det som især kendetegner Kambrium er forstenede skeletdele og en pludselig tilsynkomst af en hidtil uset diversitet af organismer, både encellede og flercellede, planter og dyr. Der findes en mængde forskellige fossiler fra dyr såsom mollusker, brachiopoder, arthropoder og mange andre besynderlige former. Den pludselige opståen af alle disse dyregrupper på ingen tid har været diskuteret meget, og det kunne umiddelbart se ud som der har været en begivenhed, som gjorde at dyrene fik hårde skeletdele. Nogle mener at det kunne have noget at gøre med en ændring i havvands-kemien som gjorde det muligt for dyr at udskille mineraler.

Nogle mener at det kan være forårsaget af at der opstod rovdyr der gjorde at byttedyrene skulle opfinde forsvarsmekanismer såsom hårde skaller og pigge. Samtidig skulle rovdyrene udvikle hårde dele såsom kløer og tænder til at indfange og tygge byttet.

Nedre Kambrium er kendetegnet ved at der blev aflejret og udfældet store mængder af fosfat i sedimenterne, eksempelvis "de grønne skifre" på Bornholm. Meget af kendskabet til dyrelivet i Kambrium skyldes at man finder forstenede skaller af dyr hvor skallen er erstattet af fosfat. Fosfat er ret modstandsdygtigt over for organiske syrer, og man kan derfor opløse den omgivende kalksten hvorefter de fosfatiserede fossiler ligger tilbage. Oftest er det kun små skaller der bliver fosfatiseret og disse fossiler er sjældent mere

end et par millimeter store (Fig. 5). Derfor kaldes denne type fossiler på engelsk for Small Shelly Fossils (små ”skallede” fossiler, eller bare for SSF). Nogen har derfor ment at de første dyr i Nedre Kambrium kunne have været meget små i forhold til senere. Dette er der ingen grund til at antage. Tilstedeværelsen af SSF skyldes alene bevarelingsmåden som favoriserer små skaller frem for store. Man kan være heldig at finde store skaller bevaret i Nedre Kambriske aflejringer, som bare ikke er bevaret så godt. Mange af fossilerne i kategorien SSF har et usikkert ophav. Dette skyldes at mange organismer i Kambrium så anderledes ud end deres efterkommere eller var helt unikke. Derfor kan det være lidt af et puslespil at arbejde med disse fossiler (et godt eksempel er historien om *Halkieria*, se VARV 2004.4).

Meget forståelse for det tidlige liv i Kambrium stammer fra lokaliteter hvor aflejringsforhold og tidlige fossiliseringsprocesser har muliggjort at blødere dele af organismer kunne blive bevaret. Den mest berømte overhovedet er Burgess-skiferen fra Canada hvor talrige former med tiden er blevet beskrevet, som viser at den kambriske dyreverden var meget mere kompleks end man ville have forventet (Fig. 6). Burgess-skiferen har også dannet grobund for talrige evolutionsteoretiske værker om hvordan livet opstod, og hvordan livets udvikling er foregået. Det mest berømte værk er af Stephen Jay Gould (1941-2002), på dansk fik det titlen *Forunderlige Liv* hvor han argumenterer for at livets udvikling i virkeligheden er ret tilfældig. Han kommer med det teoretiske eksempel at hvis man spolede tiden tilbage til Kambrium og lod livets ud-

vikling køre frem til i dag, ville vores verden ikke nødvendigvis se ud som vi ser den nu. I den modsatte grøft findes den britiske palæontolog Simon Conway Morris' værk *The Crucible of Creation* som argumenterer for, også med udgangspunkt i Burgess-skiferen, at verden ville se nøjagtig ud som den gør i dag lige meget hvor ofte man end spolede uret tilbage. I Burgess-skiferen har man fundet en rigdom af fossiler. Charles Doolittle Walcott, som fandt lokaliteten i begyndelsen af 1900-tallet, samlede mere end 60.000 fossiler som er i Smithsonian's samling i Washington DC. Alle fossilerne blev samlet i det samme brud der i dag bliver kaldt Walcott Quarry (Fig. 6a). Walcott blev senere den første inspektør for det institut der senere blev til NASA som er USAs rumprogram. Han fandt ud af at Burgess-skiferen bevarede meget mere end de allerhårdeste dele som for eksempel kalkskelettet, men også meget finere dele såsom arthropoder med umineraliseret skelet, trilobitter med lemmer og antenner, orme og andre besynderlige organismer. Meget ofte kan man finde tarmen bevaret i fossilet (Fig. 6g).

Fig. 6. Burgess shale, Mellem Kambrium, British Columbia, Canada. a) Walcott Quarry, som befinder sig i 2300 meters højde. Størstedelen af fossilerne som befinder sig i Royal Ontario Museet og på Smithsonian i Washington DC, er fra dette sted. Bjerget til højre i baggrunden er Wapta Mountain; b) billede af litologien, skiferen er aflejret som turbiditter (mudderstrømme) med forskellig kornstørrelse og kalkindhold hvilket giver de farveforskelle som man ser; se lup for skala; c) *Wiwaxia corugata*, en stamgruppe til molluskerne; se mønt for skala; d) rekonstruktion af *Wiwaxia*. Fra Bengtson and Conway Morris, 1984, *Lethaia*; e) gribelem fra *Anomalocaris*, se fig 9, b for komplet fossil fra Kina; f) *Marella splendens*, en arthropod; se flue for skala; g) priapulid (penisorm) med tarmindehold bevaret, længde cirka 10 cm; h) *Scenella*, en mulig *Monoplacofor* og altså en basal mollusk i) *Agnostid*, en slags trilobit lignende arthropod, længde cirka en cm; j) *Vauxia*, en havsvamp (*Porifera*); k) *hyolit*, *Haploprentis*, ukendt dyregruppe med konisk skal og et låg; l) trilobit, olenelliid form, længde 3.5 cm. Alle billeder er taget på lokaliteten i august 2006.

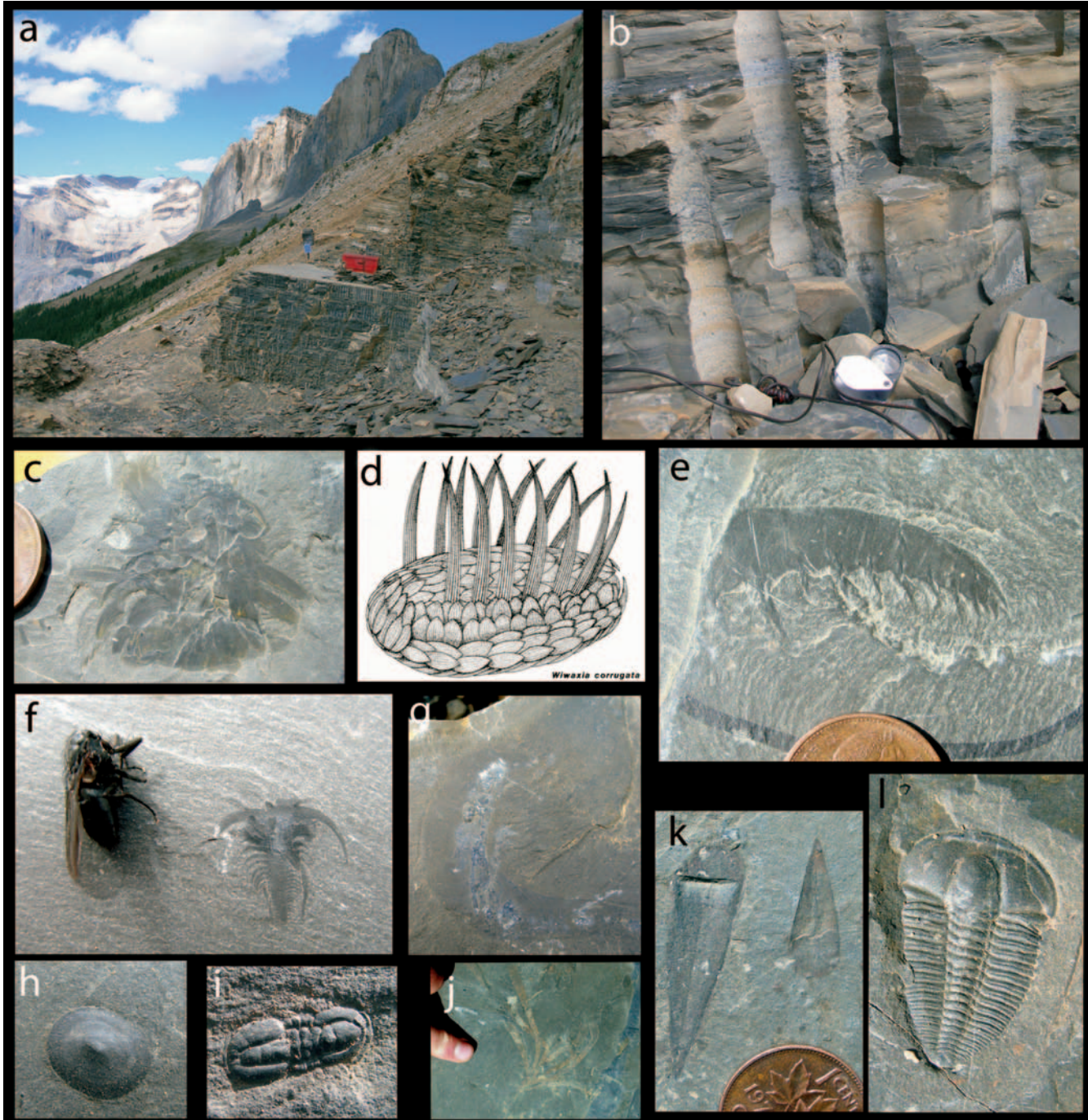
→

Man har fundet over 180 forskellige arter af dyr og alger i Burgess-skiferen. Det mest almindelige fossil er en arthropod, som hedder *Marella*. En af de mere interessante organismer er *Wiwaxia* som er en tidlig mollusk, dækket af talrige organiske skæl (Fig. 6c, d).

Den store opmærksomhed omkring Burgess-skiferen har gjort at man har ledt efter tilsvarende lokaliteter andre steder. I dag kender man lokaliteter fra det meste af verden. Nogle af de mest interessante lokaliteter er Chengjiang fra Yunnan provinsen i Sydchina og Sirius Passet fra Nordgrønland, men der er også fundet lokaliteter i Australien (Emu Bay skiferen), Polen, Sibirien (Sinsk biotaen), Utah (Wheeler og Marjum) og Pennsylvania (Kinzers) i USA og en anden lokalitet fra Sydchina som kaldes Kaili.

Sirius Passet, Nordgrønland

I det nordligste Grønland fandt man under Grønlands Geologiske Undersøgelses kartering i 1980'erne en lokalitet med virkelig velbevarede fossiler fra Nedre Kambrium. Lokaliteten er ældre end Burgess-skiferen, men der er fundet en lang række af de samme fossiler plus





en masse nye former. Man har nok samlet cirka 4-5000 fossiler i løbet af tre sæsoner frem til 1994. Siden da har ingen været deroppe og samlet mere

materiale, og på nuværende tidspunkt befinder størstedelen af materialet sig på universitetet i Uppsala. En af de mest interessante organismer deroppe-

Fig. 7. *Halkieria evangelista* fra Sirius Passet, Nordgrønland. Fossilerne er opbevaret på Geologisk Museum i København. Forenden er øverst i billedet. Skala er i mm.

fra er en form der hedder *Halkieria* (Fig. 7) som er en fladtrykt orm med en stor skal i hver ende og zoner af imbrikerede skæl på kroppen. *Halkieria* blev først beskrevet som løse skæl fra Bornholm af den danske palæontolog Christian Poulsen i 1967. Han opkaldte fossilet efter fotografen Christian Halkier som tog billederne til monografien. *Halkieria* fra Nordgrønland har vigtige implikationer for forståelsen af molluskernes tidligste udvikling. Fossilet blev dog tidligere anset for at være en stamgruppe til brachiopoderne, da den i sin tid blev beskrevet af Simon Conway Morris og en professor fra Uppsala ved navn John Peel.

Chengjiang-biotaen

I 1984 lavede den kinesiske palæontolog Hou Xianguang feltarbejde omkring byen Chengjiang i Yunnan provinsen. Ved bjerget Maotianshan undersøgte han et mudderstens interval fra Heilipu Formationen, Yuanshan-leddet fra Nedre Kambrium. Her fandt han en arthropod, som hedder *Naraoia*, der også kendes fra Burgess-skiferen. Den har ikke som sin nære slægtning trilobitten et hårdt skelet, der let bliver til et fossil, men i stedet et blødt ydre skelet. Ud over det kunne man også se at lemmerne og antennerne var bevaret. Efter en dags intens indsamling var flere exceptionelt bevarede arthropoder og orme fundet. Lokaliteten fik langsomt stor opmærksomhed og store indsamlinger igennem 1990'erne og de seneste år har betydet at store mængder af fos-



Fig. 8. Chengjiang-lokaliteten i Yunnan Provinsen, Sydchina. Nedre Kambrium, Heilinpu Formationen, Yuanshan-leddet. a) den første lokalitet, som blev opdaget af Hou Xianguang i 1984; b) fossilindsamling af Nanjing-universitetet nær byen Haikou i baggrunden. Billederne taget i August 2005.

siler fra området omkring Chengjiang og Kunming er blevet indsamlet af tre konkurrerende videnskabelige grupper fra Kina.

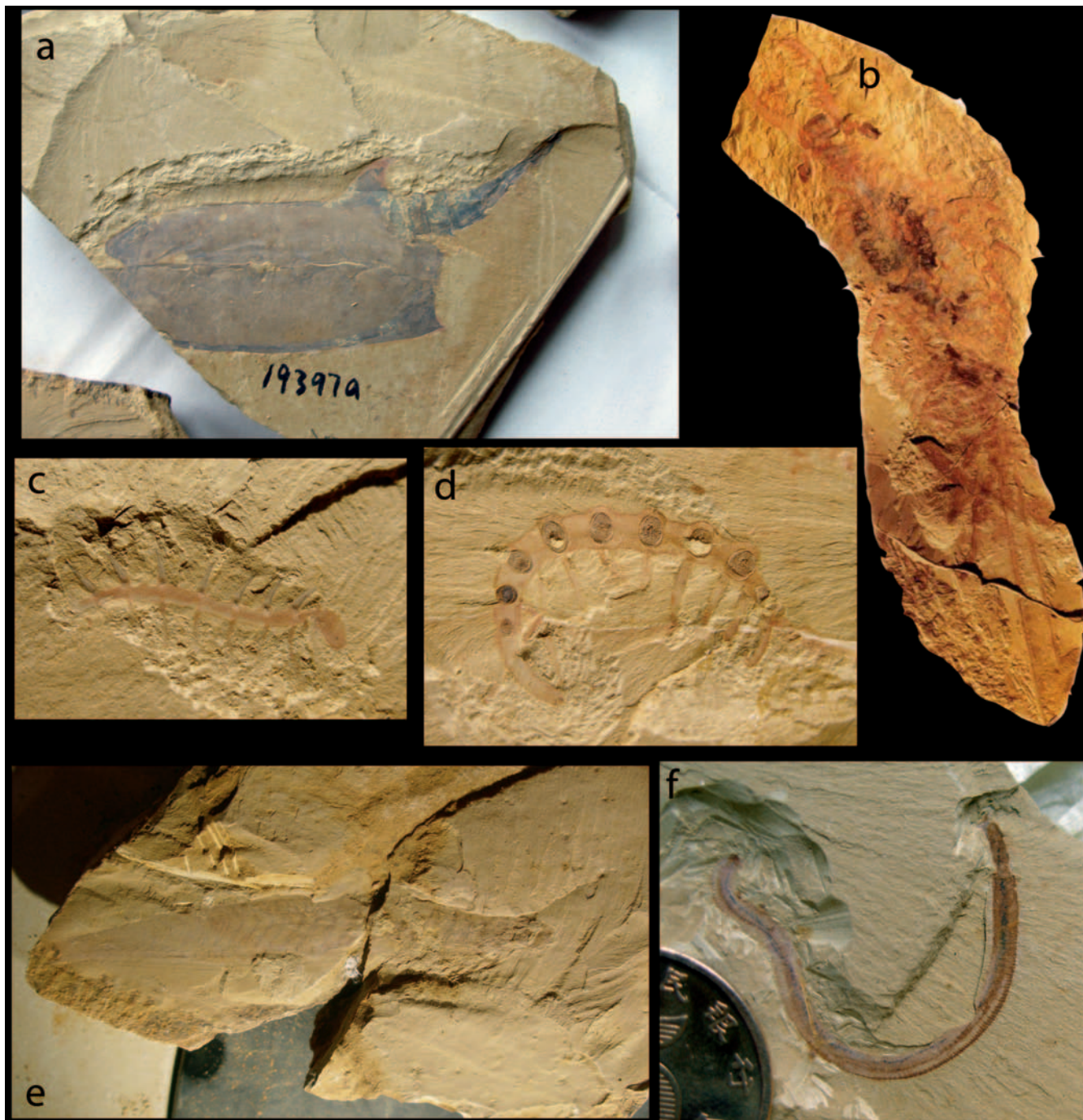
Bjergarten er en blød muddersten som på grund af de tropiske omgivelser blotningerne findes i, er forvitret fra grå-sort til en gul bjergart (Fig. 8). Fossilerne er typisk bevaret som rødlige aftryk i mudderstenen og ofte er tarmen bevaret som en sort stribe (Fig. 9f) eller fyldt med sediment inde i fossilet. Man har undersøgt aftrykkene under et skanning elektron mikroskop og fundet at de rødlige aftryk består af jernoxider, men som i virkeligheden er omdannet fra pyrit (jernsulfid eller svovlkis). Dette kan erkendes ved at jernoxiderne stadigvæk har krystalform som en pyritkrystal (pseudomorf) med bipyramider, kuber og framboider (hindbær-formet). Sedimentet er særdeles jernholdigt og måden fossilet er bevaret på, er formentlig ved at dyrene blev begravet i

det iltfattige sediment, hvor sulfatreducerende bakterier har dannet en hinde, rig på brintsulfid på overfladen af det rådne dyr. Det jernholdige sediment har efterfølgende reageret med brintsulfiden og udfældet en hinde af pyrit på dyret. Mudderet er efterfølgende blevet begravet dybere og er blevet presset sammen til en fast muddersten. Da bjergarten blev presset op til overfladen, har den tropiske varme og høje luftfugtighed fået bjergarten til at forvitres og omdannet pyritten til jernoxider som farver fossilet i de rødlige farver.

Det mest almindelige fossil er en priapulid orm, som kan findes i stort antal på visse lagflader (Fig. 9f). Derudover findes der et meget stort antal arthropoder (leddyr) som f.eks. krebsdyr, trilobitter m.m.). Mange af de meget berømte former fra Burgessskiferen kendes også fra Chengjiang, såsom *Anomalocaris*, som har været et

af de største rovdyr på det tidspunkt (Fig. 9b). Forskellige lobopoder kendes herfra i stort antal. Lobopoder er beslægtet med nutidens fløjlsdyr og bjørnedyr. *Hallucigenia* (Fig. 9c) fra Burgessskiferen blev berømt da den først blev vendt på hovedet i sin rekonstruktion. *Microdictyon* (Fig. 9d) har besynderlige plader på ryggen og disse plader kendes fra det meste af verdenen som 'small shelly fossils', men det var først da hele dyret blev opdaget i Chengjiang at man fandt ud af hvilken gruppe fossilerne hørte til.

Der er blevet opdaget en anden gruppe af relativt almindelige former som kaldes *Vetulicolia*. Disse er så forskellige fra nogen anden kendt form, at man har lavet en ny dyrerække (phylum) for dem (Fig. 9a). Det diskuteres kraftigt hvordan *Vetulicolia* passer ind i slægtskabstræet. Nogle mener at de er deuterostomer, som er den gruppe, vi selv tilhører. Foreløbig



er det spørgsmål åbent. Dette er dog ikke den eneste fossilgruppe fra Nedre Kambrium hvis systematiske position der diskuteres. Der er fundet en lang række former og der beskrives flere og flere som ikke umiddelbart kan placeres nøjagtigt i det nuværende slægtskabstræ.

En lang række af andre former som vi kender i dag, men som normalt ikke findes fossilt er også fundet her i Chengjiang. Her kan nævnes følgende eksempler: søpunge (urochordater), pilorme (chaetognather), sipunculider, stikkelsbærgopler (ctenophorer) med flere. Her er også fundet en række former som kendes andre steder: bløddyr (mollusker), leddyr (arthropoder), børsteorme (annelider), armfodder (brachiopoder), lobopoderne, pighude (echinodermer) og overraskende nok også chordater som er den gruppe vi selv tilhører sammen med fisk og trævemunde (Fig. 9e). Chordaterne er ken-

Fig. 9. Fossiler fra Chengjiang. a) Vetulicola cuneata, en organisme af ukendt affinitet; længde cirka 14 cm; b) Anomalocaris, komplet eksemplar; længde cirka 20 cm; c) Hallucigenia, en lobopod; hovedet formentlig til højre med en lille øjeplet; længde 3 cm; d) Microdictyon, en anden lobopod hovedet er til venstre, længde 4 cm; e) Haikouichthyes, en tidlig købelos fisk. Læg mærke til de V-formede muskelelementer langs kroppen og kønsorganerne (gonaderne) langs bugen på bagkroppen. Længde cirka 7 cm; f) priapulid orm, Maotianshania, med tarmindehold og prostomium udkrænget; se mønt for skala. Billede a) fotograferet i Chen Junyans laboratorium i Chengjiang og b) fotograferet af Diying Huang. c) - e) fotograferet i Hou Xianguang's laboratorium i Kunming.

←

detegnet ved deres serielle, zig-zag formede muskler langs kroppen og en bruske-streng som strækker sig fra hovedet til halen.

Den Kambriske Eksplosion og dens årsag

De førnævnte lokaliteter viser os sammen med den totale viden vi har om denne periode, at flercellede dyr ser ud til at opstå og udvikles på meget kort tid i en periode på ca. et halvt til et helt hundrede millioner år med et dramatisk skridt i overgangen fra Prækambrium til Kambrium hvor talrige fossiler pludselig er at finde. Stort set alle rækker af dyr opstod formentlig ved denne overgang. De som ikke er fundet, er udelukkende dyrerækker der ikke har nogen fossil historie overhovedet, for eksempel på grund af deres uanselige størrelse. Man kan dog forvente at de også opstod her, eller at i hvert fald deres stamformer gjorde det. Dette kan vi sige på baggrund af vores umiddelbare viden om dyrenes slægtskab. Så på kort tid opstod formentligt samtlige rækker af dyr, og efterfølgende opstod der formentligt ikke større dyrerækker, men primært kun diversifikation på klasseniveau. Dette skal dog ikke forstås som at én klasse giver direkte ophav til en anden klasse: evolution foregår på populations og artsniveau.

Man kan spørge sig selv hvilken årsag der var til at dyrene udvikledes lige akkurat på dette tidspunkt og ikke før. I næsten tre en halv milliard år regerede de encellede organismer enfoldigt (nogen vil mene at det gør de stadig). Flercellede alger opstod formentligt for ca. 900 millioner år siden, men dyrene opstod nok ikke før for ca. 660 millioner år siden hvor man

finder de ældste biomarkører (specifikke organiske molekyler) for en bestemt gruppe havsvampe (mere præcist demospongier) som er nogle af de mest basale dyr. Dette er i mellem to store glaciationer i Snowball Earth-tiden. Nogen mener at disse store glaciationer kunne have forårsaget den Kambriske Eksplosion, og som det nævnes senere i denne artikel, har det måske haft en indflydelse. Man mener imidlertid at den primære faktor er en øgning i atmosfærens og oceanernes iltindhold. Dette fremgår af studiet af svovlisotoper og jernpartikler som Donald Canfield på Syddansk Universitet er førende i studiet af. En øgning af atmosfærens iltindhold vil også øge den kontinentale forvitring af bjergarterne på grund af iltens korrosive effekt. Dette er der også tegn på i form af øget sediment fra kontinenterne i slutningen af Prækambrium. For nyligt er der blevet påvist tydelige tegn på en øgning af iltindholdet i de prækambriske oceaner for cirka 575 millioner år siden ved hjælp af kulstofisotoper og jernindholdet i sedimenterne.

At betragte iltindholdet i atmosfæren som begrænsende faktor for livets udvikling, giver meget god mening, da størstedelen af de moderne organismer er afhængige af ilt til deres metaboliske processer. Iltindholdet er derfor en fysisk barriere for hvor stor man kan blive. Ilt diffunderer ind via overfladen på en organisme så jo større man bliver jo mindre overflade per masseenhed vil der også være. Dette er eksemplificeret i alle dyr. Næsten alle organismer som er store, har udviklet specialiserede åndedræts/respirations-organer. De eneste der ikke har udviklet særlige ånde-

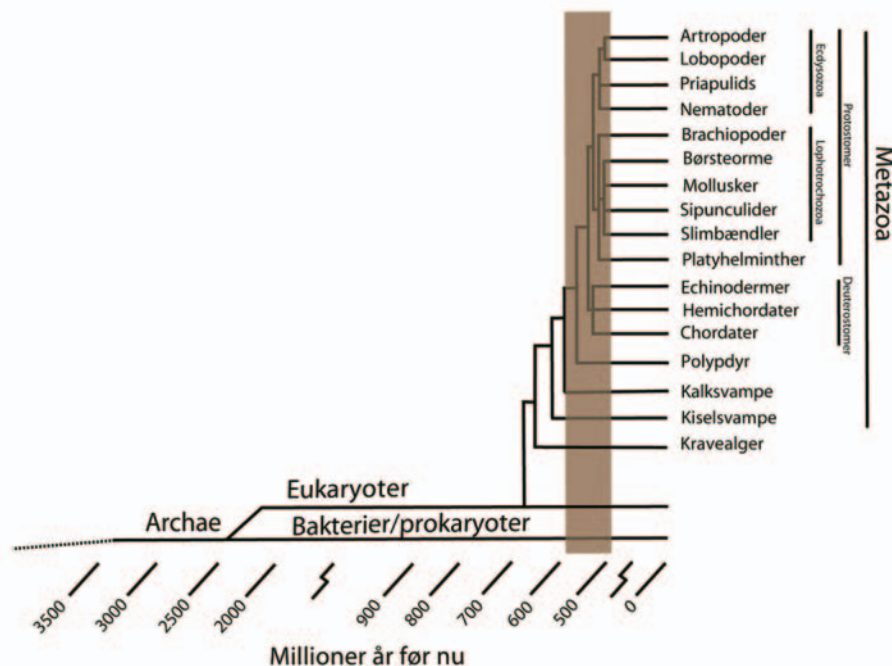


Fig. 10. Diagram som illustrerer metazoernes fremkomst angivet på en tidsskala. Eukaryoterne menes at være opstået for cirka 2.2 milliarder år siden. Det farvede område angiver hvor den Kambriske Eksplosion foregik.

drætssystemer, har øget sin overflade i forhold til volumen (fladorme). Insekterne der opstod meget senere i Palæozoikum, har udviklet en slags kanalsystem der bliver kaldt trache-systemet. Dette respirationssystem har en fikseret størrelse, og insekternes størrelse er derfor meget afhængig af luftens iltindhold. I Kultiden i yngre Palæozoikum var iltindholdet markant større end det er nu. Der fandtes derfor også insekter i overstørrelse: guldsmede med vingefang på næsten en meter og kakerlakker af en kaliber man ikke vil have under sin køkkenvask. Et andet tidspunkt meget tidligere i livets historie hvor Jordens frie iltindhold gav et nyk op, var for cirka 2.2 milliarder år

siden. Dette er faktisk også tidspunktet hvor man finder de første eukaryoter som er celler der er markant større end prokaryoterne, og som vi selv er bygget af. Dette viser at mange evolutionære begivenheder der relaterer til organismers kropsstørrelse, er relateret til ilten i oceanerne og atmosfæren.

Hvad siger biologerne om dyrenes opståen?

Biologer har en fordel i forhold til palæontologerne da de kan studere de levende dyr. De kan se på mange flere karakterer og dyrenes opbygning i en grad som palæontologer af gode grunde ikke har mulighed for. Samtidig kan biologerne ekstrahere DNA og molekyl-

ler fra dyrene og derved få ekstra og måske dybere information om dyrenes slægtskab. Meget viden om overgangen fra encellede organismer til dyr kan opnås fra de nulevende former, blandt andet fordi der blandt disse findes repræsentanter for mange evolutionsmæssige stadier i kompleksitet af kropsdesign stadig bevaret. De mest basale dyr er havsvampe eller spongier (Porifera) som ikke har vævslag eller en kompleks symmetrisk opbygning af kroppen. De ernærer sig ved at filtrere vandet for organiske partikler. Vandet pumpes igennem kroppen ved hjælp af specielle celler som hedder choanocytter eller kraveceller. Navnet skyldes en slags bræmme eller krave omkring det cilie eller fimrehår som frembringer vandstrømmen. Der findes faktisk en gruppe af encellede organismer som hedder kraveflagellater eller choanoflagellater. Som navnet antyder er de også kravebærende. De danner typisk kolonier der er hæftet fast eller flyder frit rundt i vandet. Man mener derfor at de kunne være vores nærmeste encellede slægtninge hvilket for nylig også er blevet påvist med genetiske analyser. Man kan derfor forestille sig at flercellede dyr opstod ved at encellede kraveflagellater dannede kolonier, fik cellerne til at klare forskellige opgaver. Hvis de specialiserede celler dernæst er blevet fordelt i forskellige områder i organismen, har man fået dannet et dyr. Egentlig burde man anse os for at være en koloni af encellede mikrober, der har specialiseret sig til forskellige funktioner. Nogle er blevet til hudceller som beskytter resten af organismen, andre er blevet til muskelceller som driver kolonien rundt, forskellige celler er samlet til organer der holder kolonien ren for

affaldsstoffer eller omdanner de fødeemner som kolonien har indtaget til molekyler som let kan omdannes til energi og byggematerialer, og andre registrerer lys, kemiske stoffer i omgivelserne, lyd eller stød og ikke mindst findes celler der kan fungere som en kommandocentral og fortælle cellerne hvordan de skal reagere (hjernen). Alt dette plus en masse andre funktioner.

Biologerne er også i stand til at ekstrahere DNA og RNA fra organismer. Dette er jo egentlig koden for hvordan denne organisme skal konstrueres, og når en organisme ændrer sig, vil dette være udtrykt i dens arvemateriale. Desværre er det endnu for svært og kostbart at ekstrahere og kortlægge et dyrs fulde DNA-kode (genomet), men en afgrænset mængde kan imidlertid forholdsvis let og billigt sekvenseres og sammenlignes imellem dyr. For det meste bruges mitochondrielt DNA som findes i et organel i alle eukaryote celler og i virkeligheden ikke dyrets egentlige arveanlæg. Mitochondriet er en bakterie som på et tidspunkt blev inkorporeret symbiotisk i den eukaryote celle. Det nucleotide ribosomelle gen 18S er især brugt ved undersøgelse af slægtskab mellem overordnede dyrerækker. Dette kan give resultater som passer godt med hvad man i forvejen har antaget om dyrs slægtskab, andre gange giver det noget juks. Det kan dog også give bemærkelsesværdige resultater som er så konsistente at forskerne har måttet genoverveje de overordnede grupper slægtskab. Mange rækker af dyr er endnu ikke blevet erkendt som reelle, monofyletiske grupper via molekulære analyser. Dette kan tilskrives at de gener man undersøger, ofte er meget

langsomt udviklende. Så når disse dyregrupper ikke kan opløses via de nuværende molekulære analyser, skyldes det at de udvikledes fra hinanden på meget kort tid. Dog er nogle generelle grupperinger i dag bredt accepterede, baseret på molekulære analyser. Der er tre grupper af bilateralt symmetriske dyr (Fig. 10): (1) Deuterostomer som inkluderer pighude, hemichordater, søpunge og chordater; (2) Ecdysozoer som inkluderer arthropoder, lobopoder, priapulider, nematoder med flere, og som er kendetegnet ved at have en kutikula eller hudlag som skiftes flere gange i livet; (3) Lophotrochozoer inkluderer børsteorme, bløddyr (mollusker), brachiopoder, sipunculider med flere. 2 og 3 kaldes for protostomer. Polypdyrene (Cnidaria), såsom vandmænd og søanemoner sammen med ribbegopler (Ctenophora) falder nogenlunde ud basalt i forhold til de bilateralt symmetriske dyr. Havsvampe falder i flere molekulære analyser ud som en parafyletisk gruppe mellem kralvealgerne og de "højere" dyr (eumetazoer), således at kalksvampe (svampe med et kalk-skelet) er nærmere beslægtet med os end kiselsvampe er det. Dette viser os at svampene med deres vandkanal system rent faktisk er det primitive eller plesiomorfe træk for dyrene. Så vores forfader har på et tidspunkt været en fasthæftet organisme der filtrerede opløste organiske partikler og bakterier ud af vandet.

Der er i løbet af de sidste 20-30 år opnået stor forståelse for genernes funktion under udviklingen af organismer. Bilateralt symmetriske metazoer har en gruppe af "konservative" gener, som er involveret i dannelsen af de symmetri-

ske akser. Disse gener ligger som perler på en snor i DNA-strengen og kaldes for Hox (homeobox) gener. De første gener er involveret i at organisere strukturer i den forreste del af dyret, de mellemste gener står for at organisere strukturer i den mellemste del af dyret og så videre. Der er en lang række af disse hox-gener som er fælles mellem deuterostomer og protostomer hvilket betyder at deres fælles forfader havde 'værktøjskasset' for at kunne organisere de forskellige kropps-planer som karakteriserer nutidens ulige dyrerækker. Det er interessant at forskellige organrelaterede gener findes i begge grupper. Det mest berømte eksempel var nok da man i 1990'erne kunne vise at det samme gen (Pax 6) hos fluer og mus var involveret i at signalere til en række andre gener at danne øjne. Før det troede man at øjne havde udviklet sig komplet uafhængigt af hinanden. Ud over Pax 6 har man blandt andet også fundet ud af at genet distal-less (dll) som er involveret i at lave lemmer og andre udvækster, findes hos alle grupper. Dette betyder ikke at disse organer er ens (for eksempel søpindsvinpigge, fiskefinner eller arthropodlemmer). Det skal nok nærmere forstås som at den fælles forfader havde en eller anden form for funktionel udvækst på kroppen hvis gener sidenhen er blevet genbrugt ved dannelsen af andre udvækster fra kroppen hos senere udviklede dyregrupper. Andre gener som findes i begge grupper, menes at indikere at der har været et fælles oprindeligt organ. Et godt eksempel er at genet Tinman/NK2.5 som er involveret i dannelsen af hjertet hos en række forskellige dyr. Dette tolkes som at den fælles forfader for deuterostomer og protostomer havde et hjer-

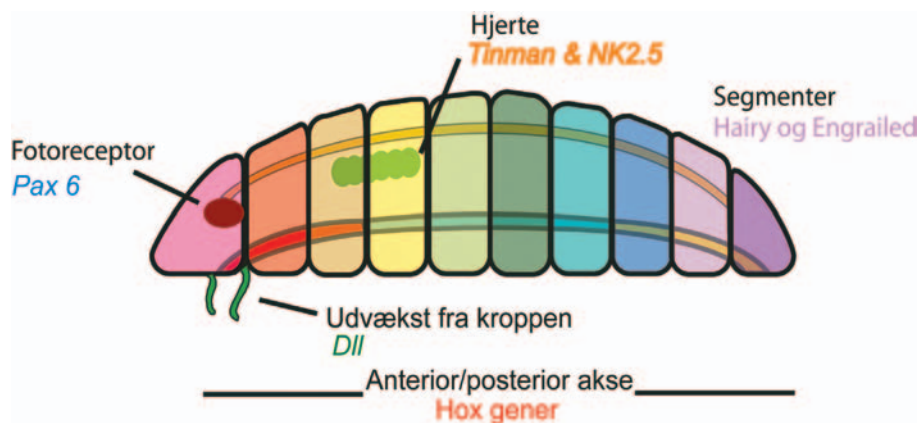


Fig. 11. Schematisk fremstilling af den fælles forfader for de to overordnede grupper af dyr, protostomer og deuterostomer. Figuren angiver de forskellige organer som de genetiske værktøjer indikerer at den fælles forfader havde. Modificeret fra: Carrol, S. B., Grenier, J. Og Weatherbee, S. 2001. Fra "DNA to Diversity, Molecular Genetics and the Evolution of Animal Design", Blackwell Science.

te. Dette er noget, som ofte forsvinder igen hos grupper af dyr som efterfølgende er blevet små da der ikke er brug for cirkulation af blod fordi overflade/volume-forholdet er så småt at simpel diffusion af ilt gennem overfladen er tilstrækkelig. Dette viser os at den tidligste prækambriske forfader til de bilateralt symmetriske dyr (undtaget en gruppe kaldet de acoele fladorme, som formentlig er søstergruppe til de to overordnede grupper) var makroskopisk (mere end en centimeter), havde en række organer ville efterlade spor og eventuelt også fossiler i de prækambriske sedimenter (Fig. 11). Derudover findes der en bestemt gruppe af gener som er relateret til formation af segmenter i kroppen hos begge grupper.

Man har prøvet at finde tidspunktet for to dyregruppers opsplætning fra hinanden via DNA hvilket populært kaldes det molekylære ur. Teoretisk går det ud på at man, hvis man antager at bestemte

dele af en organismes arvemateriale ændrer sig med en konstant hastighed, kan finde en koefficient for hvor hurtigt det ændrer sig med tiden. Ved at kende til mere moderne taxonomiske gruppers alder via fossiler kan man beregne en muteringsrate per tidsenhed som igen kan bruges til at fastslå andre gruppers alder. Dette har i visse tilfælde virket meget troværdigt, men i andre tilfælde givet nogle meget besynderlige aldre, især når man regner langt tilbage til evolutionære split der antages at være sket ved den Kambriske Eksplosion. Der har man ofte fået aldre der var dobbelt så høje (mere end en milliard år i visse tilfælde) som forventet af palæontologerne. Der er dog for nylig kommet nye resultater med forbedrede beregninger og større DNA-sekvenser fra cellekernen i stedet for mitochondriet som giver resultater der formentlig passer bedre med hvad palæontologerne mener, og som kan korreleres med store, geologiske begivenheder

såsom istider og grænsen mellem Prækambrium/Kambrium. Årsagen til de tidligere forkerte aldre har været at man har brugt kalibreringer for hvirveldyr. Da man kalibrerede for en lang række af hvirvelløse dyr, gik det op for folk at hvirveldyrenes DNA har ændret sig halvt så hurtigt som andre gruppers DNA. Derved fik man dobbelt så høje aldre. Ved at ekskludere hvirveldyrene i analysen kunne man få molekylære aldre, som kunne korreleres med den geologiske og palæontologiske viden. Blandt andet fik man en molekylær alder for splittet mellem havsvampe og polypdyr til at falde sammen med afslutningen af en Snowball-istid, og splittet mellem de to store bilateriegrupper, protostomer og deuterostomer, lå ved den allersidste Snowball-istid. Mange andre grupper i analysen divergerer fra for omkring 550 til 535 millioner år siden som er lige omkring overgangen imellem Prækambrium og Kambrium.

Konklusion

Der har været megen diskussion af hvorvidt den Kambriske Eksplosion virkelig har fundet sted. Da Charles Darwin skrev sin bog om arternes oprindelse som først udkom i 1859, var et af hans meget store problemer den pludselige opståen af dyr ved den kambriske periodes begyndelse (Dengang kaldet for Silur, nu er den inddelt i perioderne Kambrium, Ordovicium og Silur). For 30-40 år siden mente man at der var en mere eller mindre abrupt overgang fra forekomsten af encellede organismer i Prækambrium til flercellede organismer i Kambrium, men i dag ved man at det hele foregik over en længere periode end antaget,

dog ikke over så lang en periode som de tidligste molekylære analyser antydede. Vores palæontologiske viden er blevet markant større af vores udforskning af fossil-lokaliteter såsom Burgess-skiferen, Sirius Passet, Chengjiang-lokaliteterne, Det Hvide Hav og Doushantuo i Sydkina. Bedre geokemisk viden har givet os forståelse for Jordens klimatiske udvikling som med stor sandsynlighed har været en vigtig faktor for livets udvikling. En forøgelse af ilt i atmosfæren har formentlig haft den største indflydelse på dyrenes udvikling. Da de første dyr blev mobile organismer, gik det hele nok meget hurtigt. Nye økologiske nicher som af fysiske grunde ikke eksisterede før, blev dermed åbnet. Vi ved fra senere eksempler såsom dinosaurernes og havreptilernes uddøen ved kridttidens afslutning (65 millioner år siden) at pattedyrene, som i kridttiden primært var små natlevende insektædere, ikke var længe om at udfylde dinosaurernes økologiske nicher som store kødædere og planteædere. Dette skete på mindre end nogle få millioner år, og de første pattedyr gik i havet og blev senere til de moderne hvaler. Det samme skete ved den Kambriske Eksplosion, men med meget større evolutionsmæssig betydning da formentlig alle dyrerækker blev etableret på mere eller mindre en gang ved denne begivenhed. En række unikke kropsplaner med det samme genetiske værktøjssæt, men med forskellige evner til at udnytte de økologiske nicher. En lang række dyregrupper opstod. Nogle uddøde i løbet af Kambrium eller senere, og vi finder dem kun som fossiler, andre eksisterer stadig i dag (omkring 30 dyrerækker). De kommende år vil formentlig byde på mange

flere signifikante opdagelser som vil give bedre forståelse for den Kambriske Eksplosion og livets udvikling samt hvordan generne bruges til at drive evolutionen og skabe organismer.

Forslag til videre læsning

- Conway Morris, S. 1998. *The Crucible of Creation: The Burgess Shale and the Rise of Animals*. Oxford University Press. 242 sider.
- Conway Morris, S. and Peel, J. S. 1995. Articulated Halkieriids from the Lower Cambrian of North Greenland and their role in early protostome evolution. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 347: 305-358.
- Gould, S. J. 1991. *Forunderlige liv: Om skabelsens tilfældighed og livets uforudsigelige udvikling*. Gyldendal. 351 sider.
- Peterson, K. J., McPeck, M. A. and Evans, D. A. D. 2005. Tempo and mode of early animal evolution: Inferences from rocks, hox and molecular clocks. *Paleobiology* 31: 36-55.
- Vinther, J. *Halkieria* – et Kambrisk fossil, *Varv* 2004, 4.
- Vinther, J. and Nielsen, C. 2005. The Early Cambrian *Halkieria* is a mollusc. *Zool. Scr.* 34: 81- 89.
- Xiao, S., Zhang, Y. and Knoll, A. H. 1998. Three-dimensional preservation of algae and animal embryos in a Neoproterozoic phosphorite. *Nature* 391: 553.