

Morphologie, Phylogenie und systematische Stellung chinesischer Mikrofossilien

(Süd-Shaanxi, County Ningqiang, Xuanjiangping)

eine „Jugend forscht“-Arbeit
aus dem Bereich der Mikropaläontologie

von
D. SCHÜTZ

Nürnberg
2006

Inhaltsverzeichnis

1.0	Einleitung	1
1.1	Einführung	1
1.2	Präzision der Aufgabenstellung	1
2.0	Material	2
2.1	Herkunft	2
2.2	Alter	2
2.3	Stratigraphie	2
2.4	Taphonomie	2
2.5	Präparation und Aufbereitung des fossilen Materials.....	3
2.6	Paläosynökologie	3
3.0	Untersuchung	3
3.1	REM-Aufnahmen.....	3
3.2	Lichtmikroskopische Untersuchung.....	5
3.3	Semi-Dünnschnitte	5
3.4	Peel-Präparate	6
3.5	Dünnschliffe.....	6
4.0	Systematik und Phylogenie	7
4.1	Vorhergehende Überlegungen.....	7
4.2	Theoretische Grundlagen	7
4.2.1	Einführung in die Kladistik.....	7
4.2.2	Terminologie.....	8
4.2.3	Verfahren zur Rekonstruktion phylogenetischer Beziehungen.....	8
4.2.3.1	UPGMA.....	8
4.2.3.2	NJ.....	9
4.3	Rekonstruktionsdurchführung.....	9
4.3.1	Verwendetes Datenmaterial	9
4.3.2	Aufbereitung der erhaltenen Bäume	10
4.4	Ergebnis der phylogenetisch-systematischen Untersuchung.....	10
5.0	Überlegungen zur Evolution der Mikrofossilien.....	11
5.1	Das Gallertoid-Modell	12
5.2	Klassifizierte Morphospezies im Kontext zum Gallertoid-Modell	12
5.3	Evolutionsmodell	14
6.0	Zusammenfassung & Diskussion	14
	Quellenverzeichnis	14

1.0 Einleitung

1.1 Einführung

Am 21. März 2003 referierte HD Dr. A. BRAUN vom Paläontologischen Institut der Universität Bonn im Rahmen des Jahrestreffens des Arbeitskreises Konstruktionsmorphologie (AKKoM) im Forschungsinstitut Senckenberg (FIS) über kugelförmige phosphatisierte chinesische Mikrofossilien. Da weder deren Anatomie noch systematische Stellung geklärt war, bat Herr Dr. M. GUDO – der Initiator von AKKoM und Leiter der Sektion „Vergleichende Anatomie und Histologie“ – Herrn Dr. BRAUN um die Überlassung einiger Exemplare zum Zwecke eigener Untersuchungen. Wegen des sehr knapp bemessenen Zeitplans von Herrn Dr. GUDO wurden mir nach einiger Zeit die erwähnten Objekte zur Bearbeitung und Untersuchung überlassen. Neben diesen anfänglich wenigen Exemplaren erhielt ich später auf Anfrage bei Herrn Dr. Braun weitere Exemplare.

Nach einer Literaturrecherche im Vorfeld wurde zunächst vermutet, daß es sich bei den Mikrofossilien um ähnliche organismische Überreste handeln könnte, die 1998 erstmals von XIAO, ZHANG & KNOLL und später von KNOLL & CARROLL (1999) beschrieben wurden. Für diese anfängliche Annahme sprach zunächst im Vergleich mit den von Dr. BRAUN präsentierten Objekten die annähernd selbe morphologische (kugelige) Gestalt, die Überlieferung durch Phosphatisierung sowie die geographische Nähe der beiden Fundorte (Yangtze-Plattform). Da die von XIAO, ZHANG & KNOLL (1998) bzw. KNOLL & CARROLL (1999) beschriebenen Fossilien nur in geringem Maße (und auch hier nur rein morphologisch) untersucht waren, sollte zuerst die Hauptaufgabe die Ermittlung der inneren morphoanatomischen Strukturen sein. Weiterhin sollte ein morphoanatomischer Vergleich der Exemplare mit Adultformen und Embryonal- bzw. Larvenstadien unterschiedlicher animaler und pflanzlicher Taxa durchgeführt werden, um einen Hinweis auf deren Identität (systematische Stellung) zu erhalten.

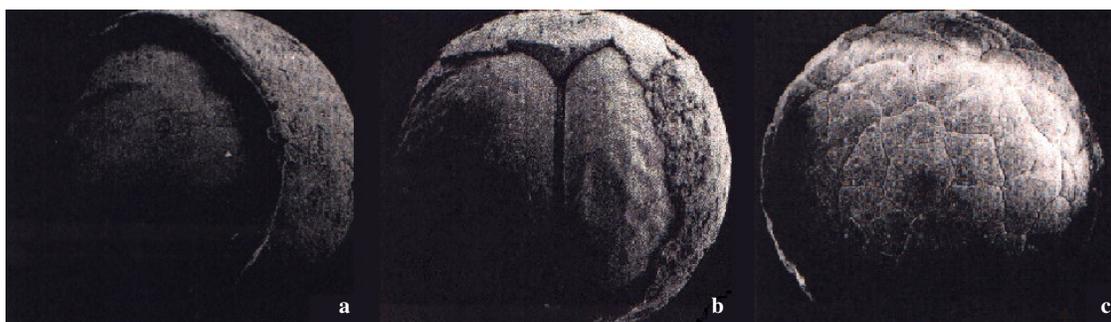


Abb. 1: REM-Aufnahmen fossiler Embryonen

Aufnahmen der von XIAO, ZHANG & KNOLL (1998) erstmals beschriebenen Fossilobjekte (XIAO & KNOLL 1999).

- a: *Megasphaera ornata* (Einzelzelle; umgeben von einer äußeren „Schale“)
- b: nach erster Zellteilung
- c: fossiler Embryo von *Megasphaera ornata* mit gut sichtbaren Einzelzellen (äußere polygonale Hülle abpräpariert; vermutlich Morula)

1.2 Präzision der Aufgabenstellung

Bereits nach ersten optischen, lichtmikroskopischen Untersuchungen war klar, daß es sich bei den Objekten von Dr. BRAUN nicht um die von XIAO, ZHANG & KNOLL (1998) beschriebenen Mikrofossilien handelt. Zwar lassen sich rein vom Äußeren die kugelförmigen Objekte nicht unterscheiden, betrachtet man jedoch aufgebrochene Exemplare und vergleicht sie mit Abb. 1a – c, so ist ein deutlicher Unterschied erkennbar. Die in dieser Arbeit behandelten Fossilien besitzen unter der äußeren Wand z. T. „fadenförmige“ Verspannungen, z. T. auch eine weitere innere Kugel, die ebenfalls durch solche fadenförmigen Gebilde an der äußeren Hülle befestigt ist, und nicht wenige große Zellen ähnlich der Embryonen von *Megasphaera ornata*. Daher hat sich die ursprüngliche Aufgabenstellung geändert.

Gemäß der neuen Aufgabenstellung und der sich bei ihrer Bearbeitung ergebenden Fakten werden in der vorliegenden Arbeit folgende Themenschwerpunkte bearbeitet:

- Zunächst sollen der Vollständigkeit halber einige allgemeine Informationen zu Herkunft und Fundort des Untersuchungsmaterials gegeben werden.
- Im Anschluß daran werden die zur Untersuchung der Mikrofossilien herangezogenen Methoden beschrieben und die dabei gewonnenen Erkenntnisse präsentiert.
- Da durch die bei der Untersuchung festgestellten morphoanatomischen Strukturen keine eindeutige und fehlerfrei belegbare Aussage bzgl. der systematischen Stellung der Untersuchungsobjekte gemacht werden konnte, sollte mittels einer kladistischen Analyse die Einordnung ins LINNÉsche System erleichtert werden. Daher wurde zunächst für als nähere Verwandte in Frage kommende Organismen durch Vergleich mit den vorliegenden phosphatisierten Fossilien eine Distanzmatrix und aus dieser mit Hilfe der

zuverlässigsten kladistischen Algorithmen phylogenetische Bäume erstellt, die gemäß der Phänetik¹ eine systematische Zuordnung von Organismen dieser Graphen erlauben.

- Zuletzt wurde die phylogenetische Stellung der vorliegenden Mikrofossilien untersucht.

2.0 Material

2.1 Herkunft

Die Mikrofossilien stammen aus dem unteren Teil der Kuanchuanpu-Formation. Sie wurden von phosphatischen Halden des unteren Kambriums (an der Grenze zum Präkambrium) aus einer ca. 80 m mächtigen phosphatischen Karbonat- und Kieselgesteinsschicht gesammelt. Die Formation überlagert die präkambrische (karbonatische) Dengying-Formation.

Gesammelt wurde in der Nähe des Dorfes Xuanjiangping in der Region Kuanchuanpu, County Ningqiang, Provinz Süd-Shaanxi. Das Gebiet liegt ca. 300 km südwestlich von Xian.

2.2 Alter

Wie bereits erwähnt wurde, wurde an der Grenze der karbonatisch-präkambrischen und phosphatisch-karbonatisch-kambrischen Gesteinsschichten gesammelt. Anhand stratigraphischer Untersuchung läßt sich für die kugeligen Fossilien daher ein Alter von 543 – 540 ma² erschließen.

2.3 Stratigraphie

Das Probengestein, aus dem die Mikrofossilien stammen, ist schwarzes, stark bituminöses, sparitisches und phosphatisches Kalkgestein. Es stammt aus den Bänken im unteren Teil der Kuanchuanpu-Formation.

2.4 Taphonomie

Die vorliegenden Fossilien wurden durch Phosphatation und der Einbettung in marines Kalkgestein überliefert. Die frühe diagenetische Phosphatation bewirkte dabei vollständige Konservierung der Untersuchungsobjekte mit hoher morphologischer Wiederabgebearbeitung.

Eine kontinuierliche Phosphatation war jedoch nur zu bestimmten Zeiten möglich, da der Wechsel des pH-Werts und der Aktivität (Konzentration) von P und HCO_3^- sowie lokale bakterielle Aktivität den Vorgang der phosphatischen Fossilisation ein- und ausschalteten. Hierdurch entstand auch das für den Fundort der Fossilien so typische heterogene taphonomische Schichtbild, in dem sich phosphatische und nichtphosphatische Horizonte mehrmals abwechseln (vgl. Abb. 2).

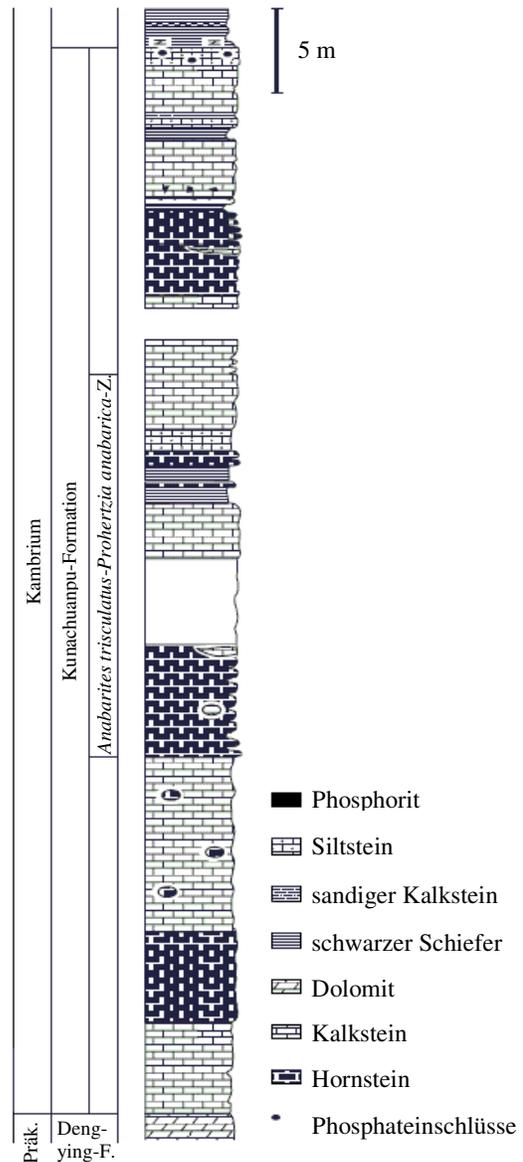


Abb. 2: Stratigraphie der Kuanchuanpu-Formation bei Xuanjiangping (bearbeitet nach STEINER et al. 2004)

¹ syn. numerische Systematik; Teilgebiet der Systematik und Evolutionistik (Evolutionbiologie), das versucht Lebewesen aufgrund ihrer Gesamtähnlichkeiten zu klassifizieren. (SNEATH & SOKAL 1973, CLIFFORD & STEPHENSON 1975, WIESEMÜLLER, ROTHE & HENKE 2003)

² ma: Millionen Jahre

2.5 Präparation und Aufbereitung des fossilen Materials

Das gesammelte Gestein wurde mit Hilfe eines Mörsers in wenige cm große Stücke zerkleinert und anschließend mit 10 – 15 %iger Acetonsäure behandelt. Weiter wurden die Gesteinsproben mit einem (Nylon-)Dreifachsieb der Porengrößen 1.200 µm, 600 µm und 300 µm in entsprechende Kornfraktionen aufgeteilt. Nach dem Auswaschen (mit Aqua dest.) und Trocknen der einzelnen Fraktionen wurden die Mikrofossilien mit Hilfe eines Binokulars per Hand aussortiert.

2.6 Paläosynökologie

In den untersuchten Gesteinsproben fanden sich neben den hier betrachteten phosphatischen Kugeln noch Vertreter folgender Taxa:

- St.: Cnidaria (Nesseltiere)
 - Kl.: Hydrozoa
 - Kl.: Anthozoa (Korallen)
 - Ord.: Tabulata
 - Kl.: Scyphozoa
- div. mehrzellige Algen

Alle diese Fossilien waren ebenfalls – gemäß der Taphonomie – überwiegend phosphatisiert. Sie konnten jedoch aufgrund fehlender Bestimmungsliteratur und der durch die Präparations-, Sedimentations- und Morphogenese Prozesse veränderten morphologischen Strukturen nicht näher bestimmt werden. Des Weiteren wurde in der Literatur (CHEN et al. 2004, STEINER et al. 2004) ermittelt, daß sich in der Kuanchuanpu-Formation – ob jedoch auch im selben Horizont wie die vorliegenden Mikrofossilien blieb unermittelt – noch folgende Taxa wiederfinden:

- St.: Porifera (Schwämme)
- St.: Procoelomata
 - Kl.: Coeloscleritophora
 - Ord.: Chancelloriida
- St.: Arthropoda (Gliederfüßer)
 - Kl.: Crustacea (Krebstiere)
 - div. Crustaceae-Eier

3.0 Untersuchung

3.1 REM-Aufnahmen

Zur Untersuchung wurde das Rasterelektronenmikroskop (REM) *Stereoscan S4-10* des FIS (Sektion „Marine Evertibraten II“, Leitung Dr. FIEGE) herangezogen. Bevor die Mikrofossilien untersucht werden konnten, mußten sie zur Erreichung von Wasserfreiheit und elektrischer Leitfähigkeit vorbehandelt werden. Die notwendige Hydrophobizität wurde bei einigen Exemplaren bereits durch Lufttrocknung erreicht. Da manche Fossilien danach jedoch immernoch einen geringen Anteil an Wasser enthielten, der bei REM-Aufnahmen selbst leichte Verschleierungen erzeugte, erfolgte nach der Lufttrocknung eine weitere Trocknung mit Hilfe der Kritisch-Punkt-Methode (Critical Point Method). Dabei wurden die Objekte in 100 % Aceton überführt. In der Druckkammer der Kritisch-Punkt-Apparatur wurde bei 9 °C das Medium Aceton durch flüssiges CO₂ ausgetauscht. Durch Erwärmen der Probenkammer auf über 31 °C bei einem Druck von 73,8 bar wird der kritische Punkt für CO₂ erreicht, d. h. das CO₂ wechselt schlagartig seinen Aggregatzustand von flüssig zu gasförmig und ist nun bei Überführung an Luft trocken. Anschließend wurden die Fossilien auf einer selbstklebenden Kunststoffplatte auf einem Aluminiumträger befestigt und dieser in den Dioden-Sputter-Apparat (*Edwards Sputter Coater S 150 B*) gebracht. Der Aluminiumträger wurde dabei an der Anode befestigt. Nach Anlegen einer Spannung wurden aus der Gold-Palladium-Kathode Goldatome heraus-

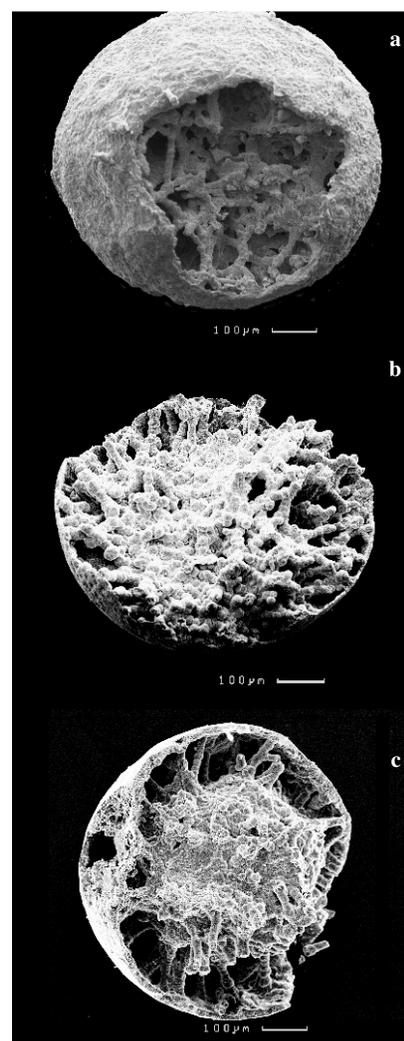


Abb. 3: Typisierung der Fossilien

Es können folgende Morphospezies unterschieden werden:

- a: Typen mit gleichmäßiger Verteilung der fadenförmigen Strukturen
- b: Typen, bei denen die fadenförmigen Strukturen im Inneren konzentriert sind
- c: Typen mit innerer Kugel

geschleudert, die sich dann aufgrund der elektromagnetischen Anziehung zur negativ geladenen Anode hin bewegen und dabei am Präparat haften blieben, wodurch dieses elektrisch leitfähig wurde (Kathodenzerstäubung). Erst jetzt konnten die in dieser Arbeit dargestellten REM-Aufnahmen angefertigt werden.

Bereits während des Anfertigungens der Aufnahmen wurde – wie die späteren lichtmikroskopischen Betrachtungen bestätigten – festgestellt, daß alle Fossilien in den in Abb. 3a – c gezeigten anatomischen Formen vorliegen:

- Morphospezies A:
Formen mit gleichmäßiger Verteilung der internen fadenförmigen Strukturen (Abb. 3a)
- Morphospezies B:
Formen mit konzentriertem Vorkommen der kugelinernen Verspannungen im Zentrum der Kugeln (Abb. 3b)
- Morphospezies C:
Formen mit hohlem, jedoch bei vielen Objekten nach Aufbruch mit einer Präparationsnadel verfüllten, Innenraum, in den die äußeren fädigen Strukturen münden (Abb. 3c)

Bei einigen wenigen untersuchten Exemplaren ist die äußere Wand (Abb. 4a) von kegelförmigen Gebilden, die basal in mehrere Einzelstränge dissoziieren, bedeckt (Abb. 4b). Besonders interessant in diesem Zusammenhang erscheint, daß sich ähnliche Strukturen auch bei fossilen und rezenten Larven von Seeanemonen (*Actinaria*) finden (vgl. Abb. 4c). Dabei handelt es sich um „verbackene“ Cilien, sog. Cilienruder. Sie werden von den ektodermalen Zellen ausgebildet und dienen der Fortbewegung bzw. dem Heranstrudeln von Nahrungspartikeln der Planularlarven. Gleichzeitig kann anhand dieser Strukturen das Vorliegen pflanzlicher Organismen ausgeschlossen werden, da es keine pflanzlichen Organismen gibt, die Cilienruder besitzen (SITTE et al. 2002). Es liegen also animale Fossilien vor.

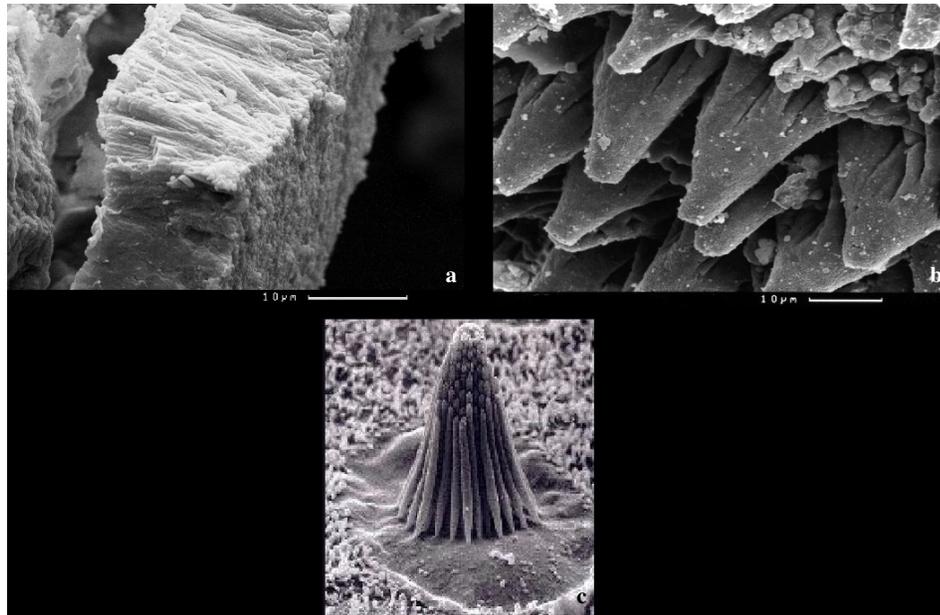


Abb. 4: Außenwand

- a: Außenwand
- b: Cilienruder an der Außenwand einiger untersuchter Fossilobjekte
- c: Cilienruder rezenter Tiere

Bei genauer Betrachtung der kugelinernen Verspannungen zeigt sich, daß sich diese aus \pm ball- oder kugelförmigen, manchmal auch eierförmigen, Gebilden zusammensetzen, die sich aneinander lagern (Abb. 5a). Daher liegt die Vermutung nahe, daß es sich bei den kugeligen Einzelgebilden um niedrig-traubige Ausbildungsformen von Apatit in dem phosphatischen Probestein handelt. Anfangs wurde diese These jedoch schnell verworfen, da der kristalline Apatit i. d. R. Kristallkörner (niedrig-traubige Ausbildungsformen) ohne Hohlräume bildet, jedoch bei ausnahmslos allen kugelinernen Verspannungen bei Aufsicht (vgl. Abb. 5b) ein innerer Hohlraum (ähnlich einem Kanal) vorhanden ist. Wie spätere Recherchen ergaben, kann die niedrig-traubige Abscheidungsform von Phosphat jedoch sehr unterschiedlich ausfallen und oftmals dort, wo sich kleine, sphärolitische Phosphatstrukturen entlang feiner Fäden bilden, sich von ursprünglich isolierten Kristallisationszentren ausgehend beim Wachstum treffen und mit benachbarten Sphäroliten zusammenwachsen. Dabei kann deren Größe über den mikrokristallinen Zustand hinausgehen und der Eindruck von Zellreihen entstehen. Die inneren Hohlräume könnten dann dadurch zu erklären sein, daß ein ursprünglich vergängliches organisches Gebilde (z. B. Zellreihen, Plasmainhalte, koloniebildende Bakterien, etc.) vom Apatit überkrustet wurde und sich dann zersetzte. Um den Sachverhalt, ob es sich bei den in Abb. 5 gezeigten Strukturen lediglich um anorganisch-phosphatische Auskristallisationen handelt oder tatsächlich um organisches versteinertes Material (Zellen), wurden Dünnschliffe polarisationsmikroskopisch betrachtet (vgl. Kapitel 3.5 „Dünnschliffe“, S. 6). Dabei bestätigte sich die Annahme vom Vorliegen organischer Strukturen. Es wird daher angenommen, daß die inne-

ren Verspannungen, die die Fossilien durchziehen, Zellen sind, die in ihrer Gesamtheit z. B. bei Schwämmen vorhandene Kanalisationsstrukturen darstellen, die Frischwasser in das Tier hinein (Ingestion) bzw. aus dem Tier hinaus befördern (Egestion), so daß die ballförmigen Gebilde entlang der kugelinternen Verspannungen als Kanalzellen interpretiert werden können. Darüber hinaus fanden sich auch Überreste ehemals vom Apatit überkrustete Kanäle, die sich nach Auskristallisation zersetzten (vgl. Abb. 6d).

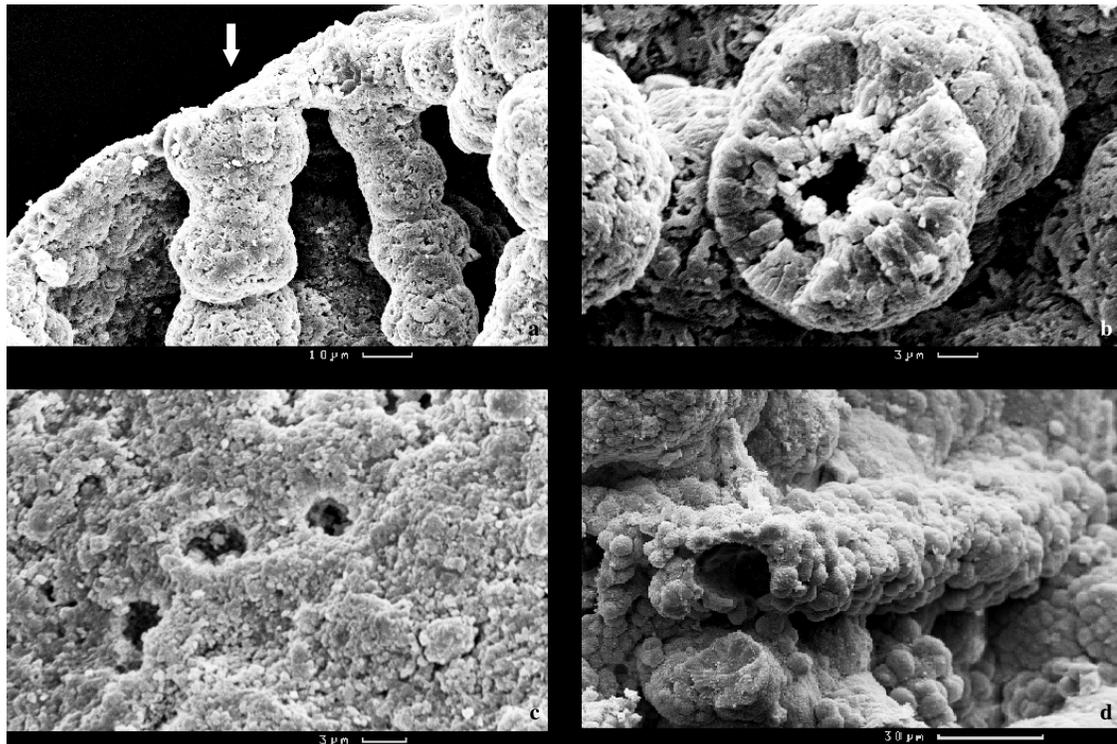


Abb. 5: Kanalisationsstrukturen

- a: Seitenansicht
- b: Einsicht in den Kanal; die Kanalzellen bilden einen internen, röhrenförmigen Hohlraum
- c: Mündung von Kanalzellen in die Außenwand
- d: von Apatit überkrusteter ursprünglicher Kanal, der sich nach Auskristallisation zersetzte

An vereinzelt Stellen innerhalb der Kugel sind aber auch die niedrig-traubigen Apatit-Kristalle zu beobachten, die dann jedoch meist konzentriert an einer Stelle auftreten (vgl. Abb. 5d). Diese haben jedoch nur $\frac{1}{4}$ bis maximal $\frac{1}{2}$ der Größe wie die als Kanalzellen identifizierte kugelige, zusammengelagerten Strukturen.

3.2 Lichtmikroskopische Untersuchung

Als Untersuchungsgeräte wurden ein handelsübliches Binokular (*Leica ZOOM 2000*) zur Vorauswahl und zur Sortierung der Fossilien nach morphologischen Gesichtspunkten sowie ein Lichtmikroskop (*Leica BF 200*) zur genaueren Betrachtung verwendet.

Bei den lichtmikroskopischen Betrachtungen selbst ergaben sich keine neuen Erkenntnisse. Es wurden jedoch die bei den REM-Untersuchungen bereits betrachteten Strukturen in ihrem steten Vorkommen bestätigt, insbesondere die Typisierung anhand der inneren morphologischen Gebilde.

3.3 Semi-Dünnschnitte

Darüber hinaus wurden Semi-Dünnschnitte am elektronischen Rotationsmikrotom von in Histocryl eingebetteten Objekten erstellt. Die Auswertung dieser blieb jedoch ohne Befund, da das Einbettungsmedium (Histocryl), ein Kunstharz, aufgrund seiner Viskosität nach dem Gießen nicht in die Kugeln (wegen der zu großen Oberflächenspannung des Histocryls) eindringen und so die kugelinternen Mikrostrukturen stabilisieren konnte. So kollabierten die Kanäle und die Kugelaußenwand bei Kontakt mit dem Mikrotommesser.

3.4 Peel-Präparate

Zusätzlich wurden Peels von den phosphatischen Mikrofossilien erstellt. Hier wurden einige Objekte in Epoxidharz eingebettet. Dann wurden die eingebetteten Fossilien mit feinkörnigem Schleifpapier (Körnung 1.000^3) angeschliffen, mit zweimolarer Salzsäure (2M HCl) angeätzt, abgewaschen (mit entionisiertem Wasser), mit Aceton bestrichen und auf eine Acetatfolie gedrückt, wo sie einige Minuten blieben. Durch das Anschleifen mit dem Schleifpapier blieb jedoch Schleifstaub in der Schleifmatrix hängen und wurde so beim eigentlichen Peelen mit übertragen. Darüber hinaus wurde nur die äußere Wand der Fossilien, nicht aber die inneren Strukturen auf die Acetatfolie übertragen. Auch diese Untersuchung verlief daher ohne Befund.

3.5 Dünnschliffe

Weiterhin wurden Dünnschliffe erstellt. Dabei wurden die Mikrofossilien – wie auch schon bei der Herstellung der Semi-Dünnschnitte und Peel-Präparate – aufgrund ihrer Gesamtgröße von bis zu max. 1 mm komplett in das Gießharz Epoxy-Fix (*Voss-Chemie*) eingebettet. Versuche mit dem weicherem Acrylharz waren weniger erfolgreich, da in der Schleifmatrix Schleifstaub zurückblieb.

Als Gießformen wurden Vulkanfiberringe (\varnothing außen: 20 mm, \varnothing innen: 12 mm, Dicke: 3 mm) verwendet. Diese Ringe wurden zunächst mit Uhu auf Polyethylenfolie geklebt. Die Folie läßt sich nach dem Eingießen und Aushärten des Kunstharzes mühelos abziehen. Nach dem Aufkleben wurden die Ringe innen mit Büfa-Trennlack bestrichen, um ein späteres Herauslösen der Gießteile aus der Form zu erleichtern.

Anschließend wurden in die vorbereiteten Formen das Epoxidharz mit Härter (Mischungsverhältnis 5 : 1) gegossen. Erst nachdem das Harz in die Formen gegossen wurde, wurden die Fossilobjekte hinzugegeben, um überflüssige Luftblasenbildung im Harz zu vermeiden.

Nach dem vollständigen Aushärten des Harzes (ca. zwei Tage) wurde das Gießteil aus dem Vulkanfiberring gelöst und mit einer Säge parallel zur Auflagefläche abgeschnitten. Anschließend wurde mit Naßschleifpapier (Körnung 320^4 , 600^5 und 1.000) das Kunstharz abgetragen. Während des Schleifvorgangs wurde regelmäßig unter dem Stereomikroskop beobachtet, ob die gewünschte Stelle im Präparat erreicht wurde.

Als nächstes wurde das Präparat auf einen gläsernen Objektträger des Gießener Formats (28 x 48 x 1,35 mm) befestigt, der zur besseren Haftung des Klebers angeraut wurde. Als Kleber diente *Araldit 2020 A + B* (Verhältnis 10 : 3,5).

Nach dem Aushärten des Klebers wurde der obere Teil des Harzes abgesägt und wieder mit den selben Körnungen wie zuvor (320, 600, 1.000) abgeschliffen. Die Feinbearbeitung des Materials begann bei einer Dicke von ca. 100 μm . Um auf die gewünschte Präparatdicke von ca. 30 μm zu gelangen wurde *Micro-mesh fine finishing abrasive*⁶ (*Micro-Surface*) verwendet.

Um die Dünnschliffe vor mechanischen Einwirkungen zu schützen, wurden sie zuletzt in ein handelsübliches Harz (*Euparan*) eingeschlossen und mit Deckgläsern mit Hilfe von *Canada-Balsam* abgedeckt. (THOR-MANN 2002)

Die geschliffenen Präparate wurden unter dem Lichtmikroskop betrachtet (vgl. Abb. 6). Auch dabei wurden vorher genannte Strukturen bestätigt. Es wurden keine Hinweise auf skelettale Elemente gefunden. Da zunächst vermutet wurde, daß die kugeligen und röhrenbildenden Elemente evtl. wenig-traubige bzw. sphärolitische Apatit-Kristalle oder andere anorganische Kristallisationen darstellen könnten, wurden die Dünnschliffe unter dem Polarisationsmikroskop bei gekreuzten Polarisatoren betrachtet. Dabei konnten (vermutlich an besonders dünnen Stellen der Dünnschliffe) keine Interferenzfarben beobachtet werden, was als eindeutiger Hinweis auf das Vorliegen organischer Überreste zu verstehen ist. Es handelt sich also – wie auch Herr Dr. BROCKE vom FIS auf Anfrage hin bestätigte – durchweg um organische Gebilde. Einzig verfüllte Exemplare (die Kanalisationsstrukturen sind dann nicht mehr unter dem Lichtmikroskop als solche zu erkennen) wiesen anorganische Kristallstrukturen (Interferenzfarben) auf. Bei Fossilien mit internem Hohlraum ist auch dieser oft mit solchen Kristallen verfüllt (vgl. Abb. 6). Es wird vermutet, daß die Organismen nach ihrem Tod absanken, gelöste anorganische Stoffe über die Kanalstrukturen ins Innere eindringen und dort wieder ausgefällt wurden. Ebenfalls wurde mit Hilfe der Polarisationsmikroskopie bestätigt, daß die äußere Hülle, die unter dem Rasterelektronen- bzw. Lichtmikroskop keine Zellstrukturen aufwies, ebenfalls organischen Ursprungs ist. Daher wird davon ausgegangen, daß es sich um ein äußeres Abschlußepithel handelt.

³ Korngröße 18,3 μm

⁴ Korngröße 46 μm

⁵ Korngröße 32 μm

⁶ Körnung 12.000, Korngröße 2 (\pm 0,5) μm

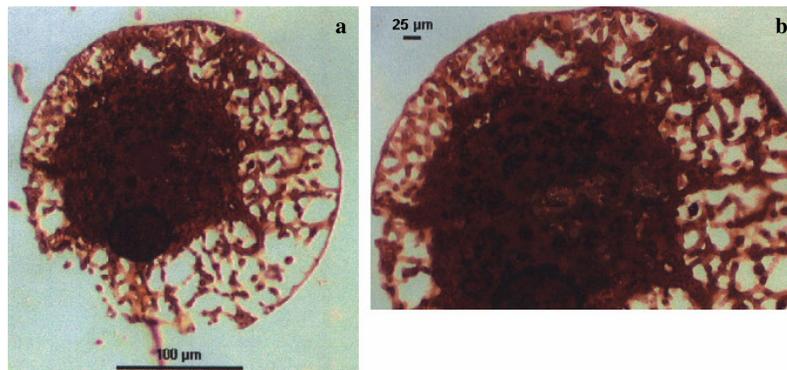


Abb. 6: Dünnschliff durch Morphospezies C

Die Übersichtsaufnahme (a) des Dünnschliffs zeigt deutlich den Grundaufbau von Morphospezies C: eine interne (im Dünnschliff) kreisförmige Struktur, die hier (vermutlich mit ursprünglich in Wasser gelöstem und wieder ausgefällttem Sedimentgestein) verfüllt ist sowie äußere Kanäle, die vom äußeren Abschlußepithel her kommen und in die innere Kugel münden. Außerdem sind in der Nahaufnahme (b) auch die einzelnen Kanalzellen angedeutet erkennbar.

4.0 Systematik und Phylogenie

4.1 Vorhergehende Überlegungen

Da die alleinige Untersuchung der phosphatischen Mikrofossilien keine eindeutige Aussage über die systematische Stellung zuließ (die Mikrofossilien besitzen einige Charaktere, die für bestimmte Taxa einerseits sprechen, andererseits zeigen sie aber gleichzeitig Strukturen, die eine Zuordnung zu diesen Taxa ausschließen) wurde ein phänetisch-kladistischer Vergleich durchgeführt. Dabei kamen die beiden gebräuchlichsten und nach Maßgabe der vorliegenden Daten vorhersagesichersten Baumrekonstruktionsverfahren UPGMA und NJ zum Einsatz. Sie werden später noch genauer erörtert.

4.2 Theoretische Grundlagen

4.2.1 Einführung in die Kladistik

Die Kladistik⁷ klassifiziert Lebewesen anhand ihrer zeitlichen Entstehung und hat die Darstellung der Phylogenese⁸ in Form von sog. phylogenetischen Bäumen (vgl. Kapitel 4.2.2 „Terminologie“, S. 8) zum Ziel. Jeder Abzweig in einem solchen Baum ist oftmals durch neuartige Organstrukturen definiert, die für die verschiedenen Untersuchungsobjekte (OTUs⁹) auf dieser Astgabel spezifisch sind. (CAMPBELL 1998)

Voraussetzung für die Rekonstruktion phylogenetischer Beziehungen ist das Vorhandensein von Datenmaterial, das die stammesgeschichtliche Entwicklung der untersuchten OTUs widerspiegelt. Solche Zeugnisse der Phylogenie liefern anatomische und morphologische Strukturen (z. B. Organhomologien, Rudimente, etc.), Vergleiche von Embryonalstadien (gemäß der Biogenetischen Grundregel¹⁰ nach HAECKEL 1866a, b), paläontologische Daten sowie parasitologische Vergleiche, Verhaltenshomologien und Ähnlichkeiten molekularbiologischer Strukturen (DNA, RNA, Proteine). Letztere versagen jedoch als Datenlieferant bei der phylogenetischen Rekonstruktion fossiler Formen und werden daher im Folgenden nicht weiter berücksichtigt. (BUSELMAIER 1997, KRAMER et al. 2002)

Bei kladistischen Arbeitsweisen wird i. d. R. davon ausgegangen, daß jeder Organismus sowohl plesiomorphe (ursprüngliche) Merkmale, die bereits bei seinen Vorfahren existierten, als auch apomorphe (abgeleitete) Charaktere, die sich erst in jüngerer Zeit bei der Entstehung dem des OTU zugehörigen Taxons entwickelten, besitzt. Demzufolge haben nur Synapomorphien (synapomorphe Daten) Aussagekraft bzgl. der Phylogenese. Es müssen zur Rekonstruktion phylogenetischer Linien also Datensätze herangezogen werden, die sowohl plesiomorphe als auch apomorphe Organisations- und Struktureigenschaften beinhalten. (CAMPBELL 1998, HENNING 1950, KRAMER et al. 2002, SUDHAUS & REHFELD 1992)

⁷ syn. phylogenetische Systematik

⁸ Stammesgeschichte

⁹ operational taxonomic units; im Folgenden: den untersuchten Mikrofossilien ähnelnden Organisationsformen

¹⁰ Die Ontogenese (Embryonalentwicklung) ist eine kurze und schnelle Wiederholung der Phylogenie (Stammesgeschichte) (BUSELMAIER 1997).

4.2.2 Terminologie

Da phylogenetische Bäume mathematisch gesehen kreislose (zyklusfreie) Graphen sind, besitzt jeder innere Knoten mindestens drei Kanten, einen Vorfahren (im Folgenden werden Bastarde¹¹ ausgeschlossen) und mindestens einen Nachfahren (SCHOPPA 1999). Weiterhin darf jedes in die phylogenetische Rekonstruktion aufgenommene Taxon nur einmal im resultierenden Stammbaum vertreten sein (HEUN 2005).

Jedes Internodium (innerer Knoten, Vorläufer-Taxon) in einem solchen phylogenetischen Baum repräsentiert Vorläufervertreter weiterer Internodien oder Untersuchungstaxa (Terminalnodien) und wird als HTU¹² bezeichnet. Sie sind daher immer Vertreter eines (möglicherweise unbekanntes) Taxons, aus dem sich im Laufe der Phylogenese weitere Taxa entwickelt haben. Sog. OTUs hingegen repräsentieren mit in die phylogenetische Rekonstruktion aufgenommene Taxa, für die entsprechende synapomorphe Daten vorhanden sind (untersuchte Taxa). Der Vorläufer aller OTUs und HTUs, die im rekonstruierten Baum zu finden sind, ist in der Wurzel zu suchen, d. h. kladistische Verfahren bilden ausschließlich monophyletische Bäume. (KRAMER et al. 2002)

4.2.3 Verfahren zur Rekonstruktion phylogenetischer Beziehungen

Da bei charakterbasierten Verfahren oftmals nur wenige Charaktere bei der phylogenetischen Untersuchung Verwendung finden und damit ein großer Datenverlust einhergeht, wird die stammesgeschichtlich-systematische Untersuchung nur anhand distanzbasierter Verfahren durchgeführt.

Bei distanzbasierten Verfahren wird zwischen den untersuchten OTUs mit Hilfe ihrer Charakterausprägung ein Abstand d_{ij} zueinander ermittelt. Dabei werden zwei Sequenzen¹³ i und j jeweils positionsweise (bei n Positionen) abgearbeitet und je ein Unterschied als 1 gezählt:

$$d_{ij} = \sum_{a=1}^n |a_i - a_j|$$

Der ermittelte Abstand (phyletische Distanz) kann – unter der Annahme einer molekularen Uhr (molecular clock) – als relativer Zeitraum interpretiert werden, in dem sich zwei Taxa durch Spezifikation aus ihrem gemeinsamen Vorfahren (dem HTU ihrer Astgabel) entwickelt haben.

Für die verwendeten Distanzen wird angenommen, daß sich die Sequenzen durch Veränderung des Erbguts (und damit auch der morphoanatomischen Erscheinungen) auseinander entwickelten und daß die Anzahl der im Genom der Taxa etablierten Mutationen (also derer, die einem Weiterbestehen eines Taxons nicht im Wege stehen) zur zeitlichen Dauer korreliert ist. Es wird also angenommen, daß die Evolution graduell¹⁴ verläuft. (HEUN 2005)

Im Folgenden werden die Algorithmen der beiden wichtigsten distanzbasierten Methoden, anhand derer der kladistische Vergleich durchgeführt wurde, beschrieben.

4.2.3.1 UPGMA

Der Algorithmus von UPGMA¹⁵ geht ursprünglich auf SOKAL & MITCHENER (1958) zurück und wurde 1967 von FITCH & MARGOLIASH weiterentwickelt.

In jedem Iterationsschritt werden die beiden Sequenzen i und j (der OTUs I und J) der geringsten Abweichung (des kleinsten Abstands) zueinander gesucht ($d_{ij} = \text{minimal}$). Die Repräsentanten dieser Sequenzen (OTUs) haben ihre Höhe h bei 0 und werden durch ein HTU miteinander verbunden. Die Höhe des Internodiums zwischen I und J wird durch die Formel

$$h_{ij} = \frac{d_{ij}}{2}$$

berechnet. Aus den beiden Sequenzen i und j wird nun eine neue Sequenz k durch Vereinigung von i und j ($k = i \cup j$) gebildet. Diese Sequenz repräsentiert HTU K , welches I und J miteinander verbindet. Zu ihr wird anschließend wieder die Sequenz l mit dem kleinsten Abstand aus den noch verbleibenden Sequenzen ermittelt. Der Repräsentant der Sequenz wird sodann über ein neues HTU mit der Höhe

$$h_{kl} = \frac{d_{kl}}{2}$$

und dem HTU zwischen I und J verbunden.

Die Iteration bricht ab, sobald alle Sequenzen dem Kladogramm (phylogenetischen Baum) zugeordnet wurden. (KRAMER et al. 2002)

¹¹ Mischlinge (Hybriden) aus zwei verschiedenen Arten (BUSELMAIER 1997)

¹² hypothetical taxonomic unit

¹³ Unter Sequenz ist hier die Ausprägung (1 für das Vorhandensein und 0 für das Fehlen eines Merkmals) aller bei der Untersuchung verwendeter Merkmale für ein OTU zu verstehen.

¹⁴ gleichmäßig

¹⁵ Unweighted Pair Group Method with Arithmetic mean

4.2.3.2 NJ

Der Algorithmus von NJ¹⁶ geht auf SAITOU & NEI (1987) zurück.

Ausgangspunkt der Rekonstruktion ist ein Sterngraph (Busch). Die Anzahl aller OTUs wird mit L (in der durchgeführten Untersuchung L = 18, vgl. Kapitel 4.3.1 „Verwendetes Datenmaterial“, S. 9) bezeichnet. In jedem Iterationsschritt werden zwei OTUs zu Nachbarn (den nächsten Verwandten) zusammengefaßt, d. h. durch ein HTU miteinander verbunden. Hierbei werden anfangs die OTUs (später die verbliebenen OTUs und neu entstandenen HTUs) ausgewählt, für die der Ausdruck

$$S_{ij} = d_{ij} - (r_i + r_j)$$

minimal ist. Der Summand r_i wird durch

$$r_i = \frac{1}{L-2} \sum_{k \in L} d_{ik}$$

berechnet. Homolog dazu gilt:

$$r_i = \frac{1}{L-2} \sum_{k \in L} d_{jk} \cdot$$

Dieser Schritt wird so lange vollzogen, bis die Anzahl der noch nicht in die Untersuchung einbezogenen OTUs gleich 2 ist. Die beiden verbleibenden Terminalnodien werden anschließend durch eine Kante miteinander verbunden.

4.3 Rekonstruktionsdurchführung

4.3.1 Verwendetes Datenmaterial

In die phylogenetische Untersuchung wurden nur Organismengruppen (und z. T. deren ontogenetische Formen) einbezogen, deren Morphologie und Anatomie Affinität zu den während der Untersuchungen an den phosphatisierten Mikrofossilien entdeckten und interpretierten Strukturen haben. Daher wurden folgende Gruppen betrachtet:

- Placozoa
- Ctenophora (Rippenquallen)
- Porifera (Organisationsform: Ascon-Typ)
- Porifera (Organisationsform: Leucon-Typ)
- Porifera (Organisationsform: Sycon-Typ)
- Porifera, Gemmula (Dauerform)
- Porifera, Amphiblastula (Larvenstadium)
- Porifera, Coeloblastula (Larvenstadium)
- Porifera, Parenchyma (Larvenstadium)
- Choanoflagellata
- Actinaria, Planula (Larvenstadium)
- Vendozoa
- Archaeocyathida
- Stromatopora
- Tabulata
- Morphospezies A
- Morphospezies B
- Morphospezies C

Die Wahl der Untersuchungskriterien (Charaktere) gestaltete sich etwas schwieriger, da als Untersuchungs- und Vergleichsobjekte überwiegend Ganzkörperfossilien, Dünnschliffe und Anschliffe (aus den Sammlungen des FIS) verwendet wurden, an denen die gewählten Charaktere erkannt werden mußten. Außerdem mußte der Großteil der Untersuchungskriterien gemäß dem Apo- und Plesiomorphieprinzip von HENNIG (1950) bei mindestens zwei Untersuchungstaxa (OTUs) vorliegen. So kamen folgende Untersuchungscharaktere zum Einsatz:

- Außenzellen
 - mit Cilien
 - mit Cilienrudern
 - mit Geißeln
 - ohne Cilien(ruder) oder Geißeln
- Innenzellen
 - mit Cilien
 - mit Geißeln
 - ohne Cilien oder Geißeln

¹⁶ Neighbour-Joining-Method

- Habitus
 - ± kugelförmig
 - ± konus- bzw. eierförmig
 - ± diskus- bzw. scheibenförmig
 - ± becherförmig
- innere Zellen
 - fest verbunden
 - lose
 - ± undifferenziert (bei Fossilien keine Differenzierungen feststellbar)
- Skelettelemente (Sklerite, Nadeln)
- Körperöffnungen
 - eine
 - zwei
 - viele
- Kanäle im Innern
 - ± gleichmäßig verteilt
 - ± im Zentrum konzentriert
 - ± an anderer Stelle Konzentriert
- interne Hohlräume
 - groß (im Vergleich zum restlichen Körper)
 - klein (im Vergleich zum restlichen Körper)

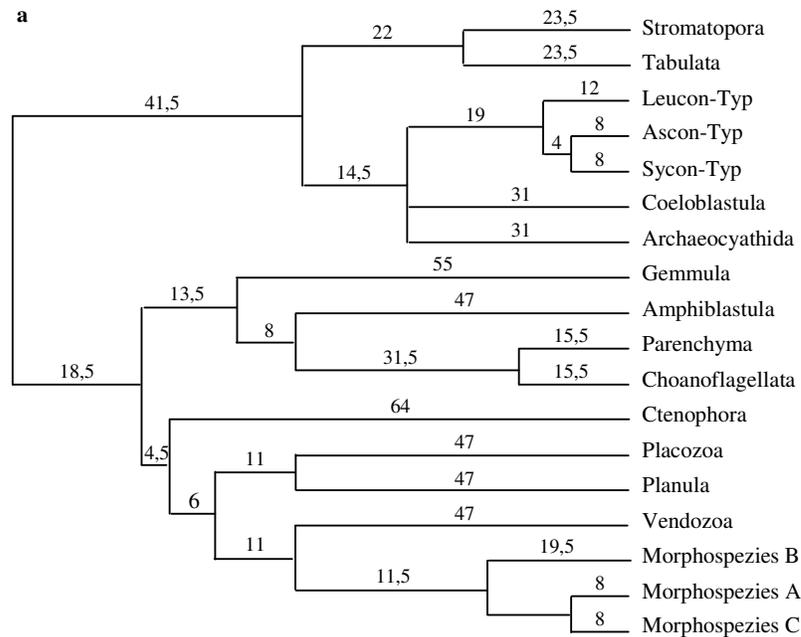
Mit Hilfe dieser Daten wurden Sequenzen und aus diesen dann eine Distanzmatrix errechnet, die zur Rekonstruktion phylogenetischer Bäume durch UPGMA und NJ herangezogen wurde.

4.3.2 Aufbereitung der erhaltenen Bäume

Da die Topologie der erhaltenen phylogenetischen Graphen bei distanzbasierten Verfahren von der Reihenfolge abhängig ist, in der die Untersuchungstaxa dem Baum hinzugefügt werden, wurde sowohl für UPGMA als auch für NJ für alle möglichen Anordnungen der OTUs Bäume erstellt. Aus diesen wurde anschließend ein resultierender UPGMA- und NJ-Baum generiert. Dazu wurde ein Majority-Rules-Consensusbaum erstellt, d. h. aus ursprünglich vielen Bäumen jeweils die Teilbäume zusammengesetzt, deren Topologie am häufigsten erschienen ist. (WÄGELE 2001)

4.4 Ergebnis der phylogenetisch-systematischen Untersuchung

Die phylogenetische Untersuchung lieferte zwei Bäume (vgl. Abb. 7a, b).



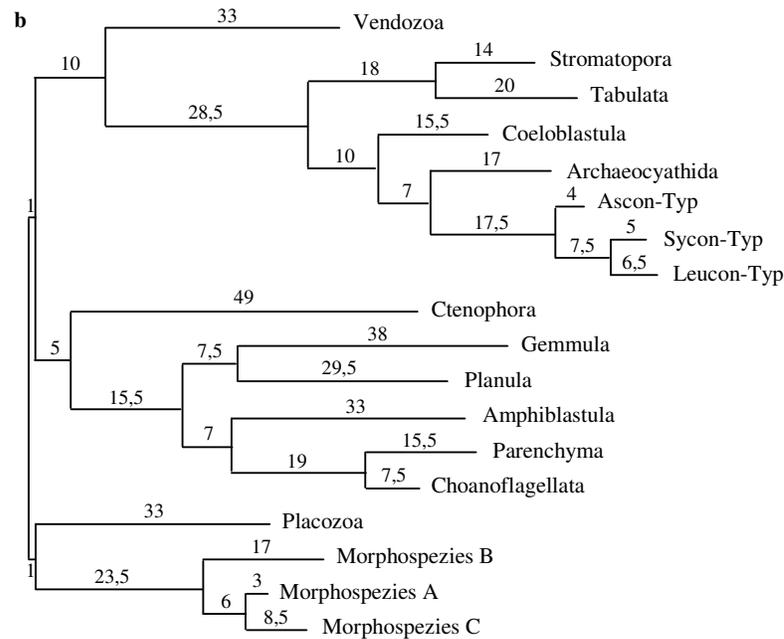


Abb. 7: Rekonstruierte phylogenetische Graphen

a: UPGMA-Baum

b: NJ-Baum

UPGMA gruppiert anhand der erhobenen Daten alle drei untersuchten Morphotypen eng zusammen. Dabei sind Fossilien der Morphospezies C mit Morphospezies A besonders nahe verwandt. Ferner zeigt sich eine Verwandtschaft dieser Fossiltypen mit Morphospezies B. Alle drei untersuchten chinesischen Morphotypen scheinen anhand UPGMA in enger Verwandtschaft zu den nur fossil bekannten Vendozoen zu stehen. Daher läßt sich ausschließen, daß die untersuchten Mikrofossilien – wie noch anfangs vermutet – ontogenetische Stadien darstellen, wenn sich auch zumindest phänetisch eine relativ hohe Ähnlichkeit zur (nur rezent untersuchten) Planularlarve der Actinaria (Seeanemonen) zeigt.

Genauso wie UPGMA bestätigt NJ die phylogenetische (und daher auch systematische) Beziehung der untersuchten Mikrofossilien zueinander. Anders jedoch wurde als Nachbar in diesem Baum nicht die Vendozoen, sondern das Taxon Placozoa benannt. Weiterhin schließt der NJ-Baum die Möglichkeit, daß es sich bei den chinesischen Phosphatfossilien um embryonale Stadien (Larven) handelt, durch Clustern der Fossilien mit Adultformen (Erwachsenen) ebenfalls aus. Daher werden bei weiteren Betrachtungen Larven (Coeloblastula, Amphiblastula, Parenchyma, Planula) und Dauerstadien (Gemmula) ausgeschlossen.

Da sich auch nach der phänetisch-kladistischen Analyse keine Erkenntnisse zur systematischen Stellung der untersuchten Mikrofossilien ergaben (die Untersuchungsobjekte selbst wurden mit UPGMA und NJ zu einer homogen monophyletischen Gruppe im Baum geclustert, deren phänetischer Abstand¹⁷ zum Baumnachbar der in die Untersuchung aufgenommenen Vergleichstaxa relativ groß ist), muß davon ausgegangen werden, daß es sich um eigenständige Arten handelt. Diese scheinen Placozoen bzw. Vendozoen, also stammesgeschichtlich sehr frühen Formen, in ihrer Körperkonstruktion besonders stark zu ähneln und stellen daher selbst – bezogen auf die Phylogenie der Metazoa¹⁸ – sehr frühe Vertreter dieses Reiches dar, was bereits das Alter der Fossilien vermuten läßt.

5.0 Überlegungen zur Evolution der Mikrofossilien

Wie bereits angemerkt wurde, sprechen einige Indizien dafür, daß es sich bei den untersuchten chinesischen Mikrofossilien um evolutiv sehr frühe Tiere handelt (vgl. Kapitel 4.4 „Ergebnis der phylogenetisch-systematischen Untersuchung“, S. 10). Daher wurden mittels Literaturrecherche die einzelnen fossilen Morphospezies mit den von div. Theorien zur Metazoentstehung¹⁹ beschriebenen Evolutionsstadien verglichen, um eine mögliche plausible Erklärung für den Entwicklungsstand der Mikrofossilien zu erhalten. Dabei zeigte von allen betrachteten Evolutionsmodellen das Kompartimierungs-Modell besonders starke Kongruenz.

¹⁷ entspricht hier der Kanten- bzw. Astlänge

¹⁸ tierische Vielzeller

¹⁹ Folgende Theorien wurden untersucht: Urschleim- & Infusorien-Theorie (OKEN), Gastraea-Theorie (HAECKEL 1866b, 1874), Planula-Theorie (LANKESTER), Phagocytella-Theorie (METSCHNIKOFF 1885), Placula-Theorie (BÜTSCHLI 1884), Zellularisierungs-Theorie (HADZI 1963, HANSON 1963, STEINBÖCK 1937, 1958, 1963), Gastraea-Coelom-Theorie (syn. Bilaterogastraea-Theorie, Enterocoel-Theorie) (LEUCKART 1848, JÄGERSTEIN 1955, REMANE 1950, 1958), Trochaea-Theorie (NIELSON 1995, NIELSON & NÖRREVANG 1985), Choanoflagellaten-Theorie (JAMES-CLARK), Biofilm-Theorie (REITNER), Kompartimierungs-Modell (syn. Gallertoid-Theorie) (BONIK, GRASSHOFF, & GUTMANN 1976a, b, GRASSHOFF & GUDO 1998, 2002), Urmetazoa-Modell (MÜLLER 2001), Individualisierungs-Modell (DEWEL 2000)

Im Folgenden sollen daher das Kompartimierungs-Modell beschrieben sowie die Übereinstimmungen der kugeligen Fossilien zur Gallertoid-Theorie aufgezeigt werden. Weiterhin werden mögliche phylogenetische Beziehungen der Morphospezies dargelegt.

5.1 Das Gallertoid-Modell

Ausgangspunkt der Metazoenentstehung war ein großer vielkerniger Einzeller, vermutlich aus dem Stamm der Ciliata (Wimperntierchen), der sich von innen her kompartimentierte, indem er in Teile des endoplasmatischen Retikulums²⁰ (ER) langkettige Skleroproteine (Kollagene) einlagerte. Diese gallertig-faserige Masse stabilisierte aufgrund ihrer mechanischen Eigenschaften die Großzelle, so daß sie größer werden konnte. Sukzessive wurden dann durch das ER Plasmabereiche vollständig umschlossen, die somit per definitionem Zellen oder Syncytien darstellen. Gleichzeitig bildete sich dabei außen eine cilienbesetzte Zellschicht, die das äußere Abschlußepithel darstellte.

Später bildeten sich aus diesem Epithel Rinnen und Falten, die zu Kanälen verschlossen und ins Innere verlagert wurden (Gallertoide). Beide, sowohl Rinnen als auch Kanäle, dienten dem Nahrungserwerb, indem sie das sie durchströmende Wasser filterten und darin vorhandene Partikel und Zellen phagocytotisch aufnahmen. Die Entsorgung der Metabolite erfolgte ebenso durch die Kanäle, indem die unbrauchbaren Stoffwechselprodukte aus dem Gallertoidkörper transportiert und ins Wasser abgegeben wurden.

Um die sich in der Evolutionsphase vom Einzeller zum Gallertoid befindlichen Körperkonstruktionen aufrecht zu erhalten und somit den Schritt vom Ein- zum Vielzeller überhaupt erst zu ermöglichen, müssen bereits alle Evolutionsstadien die Fähigkeit zur Reproduktion unter Beibehaltung der neu erworbenen Eigenschaften besessen haben. Es wird vermutet, daß sich zu bestimmten Zeiten aus den pluripotenten Zellen der gallertig-faserigen Matrix spezielle Fortpflanzungszellen bildeten, die dann bei Reife ins Wasser abgegeben wurden, wobei es bei Kontakt mit weiteren solchen Zellen zur Kopulation kam. Eine weitere Form der Vermehrung wäre auch die vegetative Abschnürung einzelner Körperbereiche. Beide Möglichkeiten der Fortpflanzung finden sich noch bei allen frühen Metazoen (Mesozoa, Radiaria). (GRASSHOFF & GUDO 1998)

5.2 Klassifizierte Morphospezies im Kontext zum Gallertoid-Modell

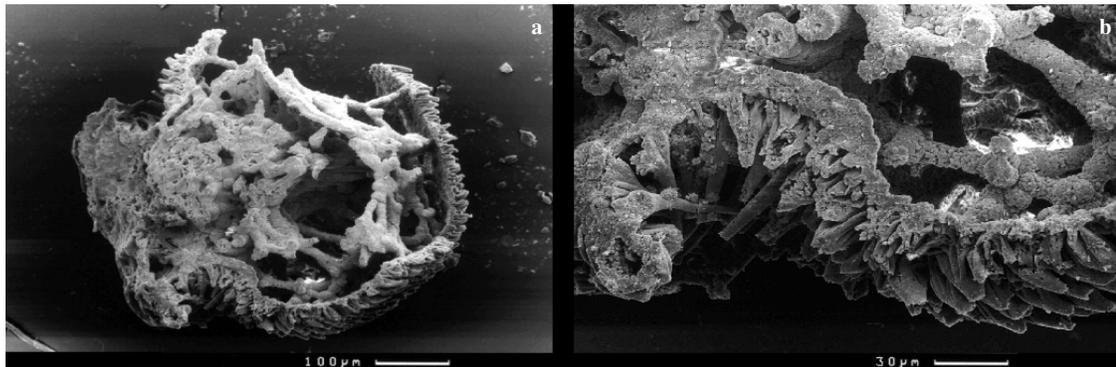


Abb. 8: Einstülpung des äußeren cilienbesetzten Epithels

Die Abbildung zeigt Morphospezies A. Deutlich zu erkennen ist im unteren Bildbereich, daß die äußere cilienbesetzte Wand nach innen eingefaltet ist und dabei eine Rinne an der Oberfläche der ursprünglichen Kugel bildet. Schließt sich diese weiter, so können Kanäle entstehen. Besonders interessant in diesem Zusammenhang ist, daß das Fossil nur relativ wenige Kanäle (z. B. im Vergleich zu Abb. 3a) besitzt und damit noch Bedarf zur Bildung neuer Kanäle (zur Sicherung des Nahrungserwerbs) hat. Solche Rinnen wurden nur bei Morphospezies A beobachtet.

- a: Übersicht
- b: Vergrößerung

Die im Rahmen der morphoanatomischen Untersuchungen der drei Morphotypen mit dem REM betrachteten Strukturen finden sich homolog wieder in den von der Kompartimierungs-Theorie beschriebenen Evolutionsstadien:

- Es liegen kugelige Organismen vor, die – wie sich aufgrund der bei manchen Objekten auf der Oberfläche vorhandenen Cilienruder schließen läßt – vagil in der Freiwassersäule als Plankton lebten. Die runde Form der Fossilien ist auf das Fehlen von konstruktionellen Verspannungen (z. B. Skelettelemente, Aussteifungen, etc.) und der damit aufgrund der niedrigsten Kräftewirkung verbundenen Abkuglung zu erklären

²⁰ netzartiges Doppelmembransystem, das Kanäle und Membranzisternen miteinander verbindet (BUSELMAIER 1997)

- Die äußere Membran besteht – wie sich aufgrund ihrer Dicke von bis zu max. 15 µm aussagen läßt – aus nur einer einzigen Zellschicht, einem dünnen Zellepithel, wie es auch bei der vom Gallertoid-Modell beschriebenen Genese vom Protozoen zum Metazoen entstehen würde.
- Cilienruder, die vermutlich der Fortbewegung und dem Heranstrudeln von Nahrungspartikeln dienen, bedecken das äußere, dünne Zellepithel. Es wird vermutet, daß diese Bewegungsorganellen aufgrund von Präparation, Sedimentation und Morphogenese bzw. Gesteinstorsionen verloren gingen, ursprünglich jedoch bei allen untersuchten Morphospezies präsent waren (von allen Morphospezies gibt es cilienbesetzte Exemplare).
- Das Kompartimierungs-Modell geht davon aus, daß die inneren Kanäle der Gallertoide, die bei allen untersuchten Exemplaren gegenwärtig waren, durch Rinnenstrukturen der Oberfläche entstanden sind, die sich durch Einlagerung zum Zentrum der Organismen hin verschlossen. Bei einigen wenigen untersuchten Exemplaren fanden sich auch solche Rinnen, die sich – sofern es sich bei den untersuchten Mikrofossilien um Gallertoide handelt – im Stadium der Einlagerung in den Körper befanden (vgl. Abb. 8).

Die Vermutung liegt daher nahe, daß es sich bei den untersuchten Mikrofossilien in der Tat um Gallertoide, also um allererste animale Vielzeller, handelt. Diese Hypothese wurde überprüft, indem zunächst aus den UPGMA- und NJ-Einzelbäumen ein Gesamtgraph unter Ausschluß der embryonalen Stadien und Dauerformen durch Majority-Rules-Consensus rekonstruiert wurde. Da es sich bei diesem Baum um einen ungewurzelten Graphen handelte und angenommen wird, daß die untersuchten Morphospezies (insbesondere Typ A aufgrund der beobachteten Kanalbildung, vgl. Abb. 8) die ersten Metazoen darstellen, wurde als Wurzel Morphotyp A bestimmt und der restliche Stammbaum entsprechend darüber aufgebaut (vgl. Abb. 9). Handelt es sich bei der Hypothese, daß die vorliegenden Fossilien Gallertoide darstellen, um eine wahre Aussage, so müßte die Topologie des so erstellten phylogenetischen Graphen mit der eines allgemein anerkannten (teils auf morphoanatomischen, teils auf molekularbiologischen Daten basierenden) Stammbaum (vgl. Abb. 9b) weitestgehende Übereinstimmungen zeigen.

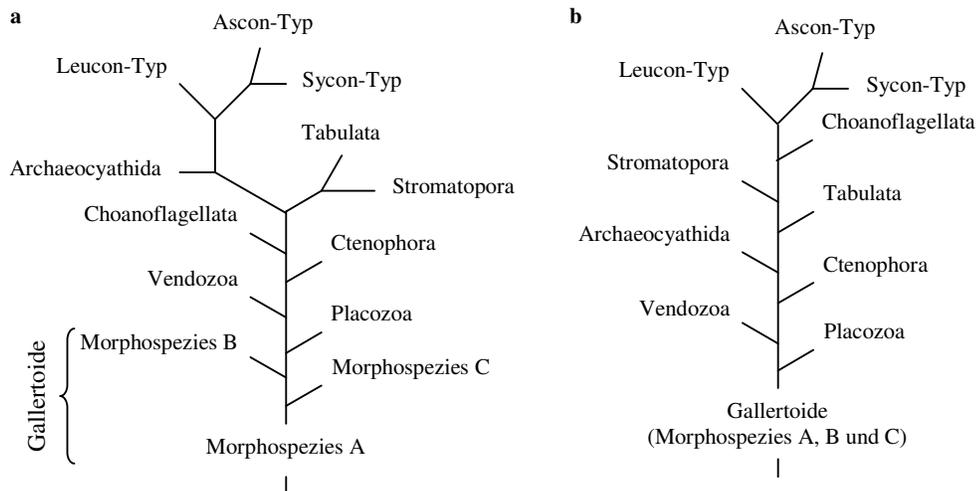


Abb. 9: Zum topologischen Vergleich herangezogene Stammbäume

Zur Überprüfung der Hypothese, daß es sich bei den untersuchten Mikrofossilien um Gallertoide handelt, wurden die beiden gezeigten phylogenetischen Bäume topologisch miteinander verglichen. Ihre Abweichung zueinander ist nur relativ gering. Es zeigt

- anhand der erhobenen Daten UPGMA- und NJ-rekonstruierter Consensusbaum, gewurzelt bei Morphospezies A
- Vergleichsgraph (bearbeitet nach CAMPBELL 1998, GRASSHOFF & GUDO 2002 und SYED & SCHIERWATER 2002)

Für den topologischen Vergleich wurden zunächst alle Terminalnodienabfolgen der Bäume aus Abb. 9a und b erfaßt. Anschließend wurde die Anzahl der bei beiden Graphen übereinstimmenden Knotenkombinationen gezählt und durch Division mit der Anzahl der Knotenkombinationen in Baum aus Abb. 9b die relative Übereinstimmung ermittelt. Es ergab sich folgender Wert:

$$\text{Quotient: } \frac{9}{11}$$

$$\text{Übereinstimmung: } 81,81 \%$$

Es zeigt sich eine sehr große Kongruenz zwischen beiden Bäumen. Dadurch wird die Identität der untersuchten Phosphatfossilien als Gallertoide noch stärker gefestigt. Die (geringe) Abweichung beider Graphen kann damit erklärt werden, daß zur Rekonstruktion vom phylogenetischen Baum aus Abb. 9a nur eine relativ geringe Datenmenge (23 Charaktere) verwendet wurde. Die Übereinstimmung beider Graphen würde unter Einbeziehung zusätzlicher Untersuchungskriterien zunehmen (WÄGELE 2001).

5.3 Evolutionsmodell

Es wird vermutet, daß Morphospezies A den ursprünglichsten Fossiltyp darstellt. Unter der Annahme, daß es sich bei den untersuchten Mikrofossilien um Gallertoide handelt und die Kompartimierungs-Theorie die Entstehung der Metazoen erklärt, wird diese Vermutung dadurch gestützt, daß Morphospezies A als einziger Fossiltyp die typischen Merkmale der frühen Gallertoide aufweist: Invagination (Einstülpung) der äußeren Körperwand im Zuge der Kanalbildung und (zumindest bei einigen Vertretern) wenig innere Kanäle, was sich als das Evolutionsstadium der Kanalbildung interpretieren läßt.

Wie bereits die phylogenetische Untersuchung (vgl. Abb. 7, 9a) ergab, hat sich aus Typ A Morphospezies C entwickelt. Der innere Hohlraum könnte dabei durch Invagination eines besonders flächigen Teils der Körperoberfläche, Verschmelzung mehrerer, zentral gelegener Kanäle und bzw. oder durch Verbreiterung solcher entstanden sein. Die so entstandene Körperkonstruktion könnte der Effizierung der Nahrungsaufnahme oder der Stabilisierung der Körperkonstruktion (durch hydraulischen Außendruckausgleich) gedient haben und ist als Vorläuferkonstruktion der Ctenophoren denkbar.

Vermutlich erst nach der Radiation der Morphotypen C sind die Fossilien des Typs B entstanden. Ihre Genese könnte durch die Zusammenlagerung vieler Kanäle im Zentrum der kugeligen Tiere aufgrund von neu gebildeten Kanälen erklärt werden. Aufgrund dieser Konstruktion wären sie als Vorläufer heutiger korallenstockbildender Cnidaria denkbar, deren (im Querschnitt) bereits zylindrischer Körper von ebenfalls um die Mittelachse herum konzentrierten Kanälen durchzogen ist.

6.0 Zusammenfassung & Diskussion

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden chinesische, überwiegend phosphatisierte, kugelige Mikrofossilien untersucht. Zunächst wurde mit Hilfe von Rasterelektronenmikroskop, Lichtmikroskop, Polarisationsmikroskop und Dünnschliffen deren strukturelle Merkmale festgehalten: Eine äußere, wahrscheinlich ursprünglich cilienunderbesetzte Zellschicht verdeckt die sich unter ihr befindlichen Kanalisationsstrukturen, die durch Zusammenlagerung mehrerer Einzelzellen zu röhrenartigen Gebilden entstehen. Sie dienen vermutlich primär der Effizierung der Nahrungsaufnahme, wobei die Nahrungspartikel im Innern des Körpers aufgenommen und nicht erst von der Außenwand zu den innen liegenden Zellen transportiert werden mußten. Gleichzeitig ließen sich anhand der Anordnung dieser internen Kanäle drei Morphospezies klassifizieren – Morphospezies A mit annähernd gleichmäßiger Verteilung der Kanäle im Körper, Morphospezies B mit Konzentration der Kanäle im Zentrum der Kugeln und Morphospezies C, bei der kurze Kanalstränge, die von der Außenwand her kommen, in einen kugelinternen Hohlraum, der von Zellen ausgekleidet ist, münden.

Da die untersuchten Mikrofossilien einerseits Merkmale besitzen, die für bestimmte Taxa sprechen, andererseits aber gleichzeitig auch Charaktere aufweisen, die eine Klassifikation zu diesen Organismengruppen ausschließen, handelt es sich vermutlich um eigenständige Taxa. Um deren systematische Stellung zu klären und andererseits auszuschließen, daß die Untersuchungsobjekte ihnen ähnelnde Embryonalstadien darstellen, wurde ein phänetisch-kladistischer Vergleich durchgeführt. Dabei wurde anhand UPGMA und NJ ein phylogenetischer Baum rekonstruiert. Das Ergebnis dieser Untersuchung blieb jedoch ebenfalls ohne Befund in Bezug auf die Systematik, lieferte jedoch Hinweise, daß es sich um phylogenetisch sehr frühe Metazoen handeln muß.

Um nähere Hinweise auf den Entwicklungsstand der chinesischen Mikrofossilien zu erhalten, wurden diese mit den von verschiedenen Theorien zur Metazoenentstehung beschriebenen Evolutionsstadien verglichen. Dabei zeigte v. a. das Gallertoid-Modell einen besonders hohen Grad an Übereinstimmungen. Deshalb sollte überprüft werden, in wiefern es sich bei den Fossilien um erste Metazoen handeln könnte. Hierbei wurde ein UPGMA- und NJ-basierter Consensusbaum erstellt und dieser bei den untersuchten Morphospezies gewurzelt. Wird angenommen, daß es sich bei den untersuchten Tieren um erste animale Vielzeller handelt, so müßte der erstellte Consensusbaum weitestgehend mit einem anerkannten herkömmlichen Stammbaum topologisch übereinstimmen, was er auch zu ca. 82 % tut. Daher wird angenommen, daß die Untersuchungsobjekte früheste tierische Vielzeller darstellen.

Trotz der Untersuchung etlicher Individuen, die alle das gleiche Konstruktionsprinzip aufweisen, muß beachtet werden, daß die aktuopaläontologischen Interpretationen von Funktion und Aufgabe der einzelnen Körperelemente nur die wahrscheinlichste und logischste Interpretation dieser darstellen. Möglicherweise konnten bei den Untersuchungen zusätzliche Mikrostrukturen, die aufgrund der Präparation mit Acetonsäure und der tafonomischen Bedingungen zu schaden oder abhanden gekommen sind, nicht interpretiert werden.

Quellenverzeichnis

- BONIK, K., GRASSHOFF, M. & GUTMANN, W. F. (1976a): Die Evolution der Tierkonstruktionen: I. Problemlage und Prämissen. II. Vielzeller und die Evolution der Gallertoide. – *Natur und Museum*, **106**(5): 129 – 143.
- BONIK, K., GRASSHOFF, M. & GUTMANN, W. F. (1976b): Die Evolution der Tierkonstruktionen: IV. Die Entwicklung der Ringelwürmer und ihre Aufgliederung in Vielborster, Wenigborster und Egel. – *Natur und Museum*, **106**(6): 178 – 188.
- BUSELMAIER, W. (1997): *Biologie. – Abiturwissen Biologie*, Weltbildverlag; Augsburg.

- BÜTSCHLI, O. (1884): Bemerkungen zur Gastraeatheorie. – *Morphologisches Jahrbuch*, **9**.
- CAMPBELL, N. A. (1998): *Biologie*. – Spektrum Akademischer Verlag; Heidelberg.
- CHEN, J., BRAUN, A., WALOSZEK, D., PENG, Q. & MAAS, A. (2004): Lower Cambrian yolk-pyramid embryos from Southern Shaanxi, China. – *Progress in Natural Science*, **14**(2): 167 – 172.
- CLIFFORD, H. T. & STEPHENSON, W. (1975): *An Introduction to Numerical Classification*. – Academic Press; New York.
- DEWEL, R. A. (2000): Colonial Origin of Metazoa: Major Morphological Transitions and the Origin of Bilateral Complexity. – *Journal of Morphology*, **243**: 34 – 74.
- FITCH, W. M. & MARGOLIASH, E. (1967): Construction of phylogenetic trees. – *Science*, **155**: 279 – 284.
- GRASSHOFF, M. & GUDO, M. (1998): Die Evolution der Coelenteraten, I. Gallertoid-Korallen und Oktokorallen. – *Natur und Museum*, **128**(5): 129 – 138.
- GRASSHOFF, M. & GUDO, M. (2002): The Origin of Metazoa and the Main Evolutionary Lineages of the Animal Kingdom: The Gallertoid-Hypothesis in the Light of Modern Research. – *Senckenbergiana lethaea*, **82**(1): 295 – 314.
- HADZI, J. (1963): *The Evolution of the Metazoa*. – 499 pp., Pergamon Press; Oxford.
- HAECKEL, E. (1866a): *Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformierte Descendenz-Theorie. I. Allgemeine Anatomie der Organismen. Kritische Grundzüge der mechanischen Wissenschaft von den entwickelten Formen der Organismen, begründet durch die Descendenz-Theorie*. – 462 pp., Georg Reimer; Berlin.
- HAECKEL, E. (1866b): *Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformierte Descendenz-Theorie. II. Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen. Kritische Grundzüge der mechanischen Wissenschaft von den entwickelten Formen der Organismen, begründet durch die Descendenz-Theorie*. – 462 pp., Georg Reimer; Berlin.
- HAECKEL, E. (1874): Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Klassifikation des Tierreiches und die Homologie der Keimblätter. – *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, **8**: 1 – 55; Jena.
- HANSON, E. (1963): On the Origin of the Metazoa. – *Systematic Zoology*, **7**: 16 – 47.
- HENNIG, W. (1950): *Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik*. – Deutscher Zentralverlag; Berlin.
- HEUN, V. (2005): Skriptum zur Vorlesung Algorithmische Bioinformatik III. – www.bio.informatik.uni-muenchen.de/personen/heun/lecturenotes/cb3.pdf. Lehrstuhl für Informatik der Technischen Universität München; München.
- JÄGERSTEIN, G. (1955): On the early phylogeny of the Metazoa. *Zool. Bijdr. Uppsala*, **30**: 321 – 354.
- KNOLL, A. H. & CARROLL, S. B. (1999): Early Animal Evolution: Emerging Views from Comparative Biology and Geology. – *Science*, **284** (5423): 2129 – 2137.
- KRAMER, A., SCHUBERT, L., SCHAEFER, J., STEINBOCK, L. & HOLTRUP, F. (2002): *Phylogenetische Bäume, Mathematik und Informatik. Seminararbeit zur Vorlesung Mathematik/Informatik B an der Universität Heidelberg*. – cox.iwr.uni-heidelberg.de/arkus/ProjekteB/Phylogenie.pdf; Heidelberg.
- LEUCKART, R. (1848): Über die Morphologie und Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Tiere. – *Braunschweig*
- METSCHNIKOFF, E. (1885): Vergleichende embryologische Studien. IV. Über die Gastrulation und Mesodermbildung bei Ctenophoren. – *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, **42**: 648 – 656.
- MÜLLER, W. E. G. (2001): How was metazoan threshold crossed? The hypothetical Urmetazoa. – *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, **129**: 433 – 460.
- NIELSON, C. & NÖRREVANG, A. (1985): The trochea theory: an example of life cycle phylogeny. – *The Systematics Association Special Volume*, **28**: 28 – 41.
- NIELSON, C. (1995): *Animal Evolution*. – 466 pp., Oxford University Press; Oxford, New York, Tokyo.
- REMANE, A. (1950): Die Entstehung der Metamerie der Wirbellosen. – *Zoologischer Anzeiger, Supplement*: 16 – 23.
- REMANE, A. (1958): Zur Verwandtschaft und Ableitung der niederen Tiere. – *Zoologischer Anzeiger, Supplement*, **21**: 179 – 196.
- SAITOU, N. & NEI, M. (1987): The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. – *Molecular Biology and Evolution*, **4**: 406 – 425.
- SCHOPPA, F. N. (1999): Konsequenzen wald- und forstgeschichtlicher Entwicklungen für die aktuelle genetische Zusammensetzung von Waldbaumpopulationen in Mitteleuropa. – webdoc.gwdg.de/diss/2000/schoppa/; Göttingen.
- SITTE, P., WEILER, E. W., KADEREIT, J. W., BRESINSKY, A. & KÖRNER, C. (2002): *Strasburger, Lehrbuch der Botanik*. – 1123 pp., Spektrum Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin.
- SNEATH, P. H. A. & SOKAL, R. R. (1973): *Numerical Taxonomy. The Principles and Practice of Numerical Classification*. – Freeman & Co.; San Francisco.
- SOKAL, R. R. & MITCHENER, C. D. (1958): A statistical method for evaluating systematic relationships. – *University of Kansas Science Bulletin*, **38**: 1409.
- STEINBÖCK, O. (1937): Eine Theorie über den plasmoidalen Ursprung der Vielzeller (Metazoa). – pp. 343 – 348.
- STEINBÖCK, O. (1958): Schlußwort zur Diskussion Remane – Steinböck. – *Zoologischer Anzeiger, Supplement*, **21**: 196 – 218.
- STEINBÖCK, O. (1963): Origin and affinities of Lower Metazoa. – In: DOUGHERTY, E. (ed.): *The Lower Metazoa*. – pp. 40 – 54, Univ. Calif. Press; San Francisco.
- STEINER, M., LI, G., QIAN, Y. & ZHU, M. (2004): Lower Cambrian Small Shelly Fossils of northern Sichuan and southern Shaanxi (China), and their biostratigraphic importance. – *Geobios*, **37**: 259 – 275.
- SUDHAUS, W. & REHFELD, K. (1992): *Einführung in die Phylogenetik und Systematik*. – Stuttgart, Jena, New York.
- SYED, T. & SCHIERWATER, B. (2002): The Evolution of Placozoa: A new morphological model. – *Senckenbergiana lethaea* **82**(1): 315 – 324.
- THORMANN, F. (2002): Wie schleift man Mikrofossilien? – In: HAUSMANN, K. (Ed.) – *Mikrokosmos, Zeitschrift für Mikroskopie*, **91** (3): 152 – 154; Berlin.
- WÄGELE, J.-W. (2001): *Grundlagen der Phylogenetischen Systematik*. – 320 pp., Verlag Dr. Friedrich Pfeil; Müncheln
- WIESEMÜLLER, B., ROTHE, H. & HENKE, W. (2003): *Phylogenetische Systematik*. – 187 pp., Springer-Verlag; Heidelberg, Berlin, New York.
- XIAO, S. & KNOLL, A. H. (2000): Phosphatized animal embryos from the Neoproterozoic Doushantuo Formation at Weng'an, Guizhou, South China. – *J. Paleont.*, **74**(5): 767 – 788.
- XIAO, S., ZHANG, Y. & KNOLL, A. H. (1998): Three-dimensional preservation of algae and animal embryos in a Neoproterozoic phosphorite. – *Nature*, **391**: 553 – 558.