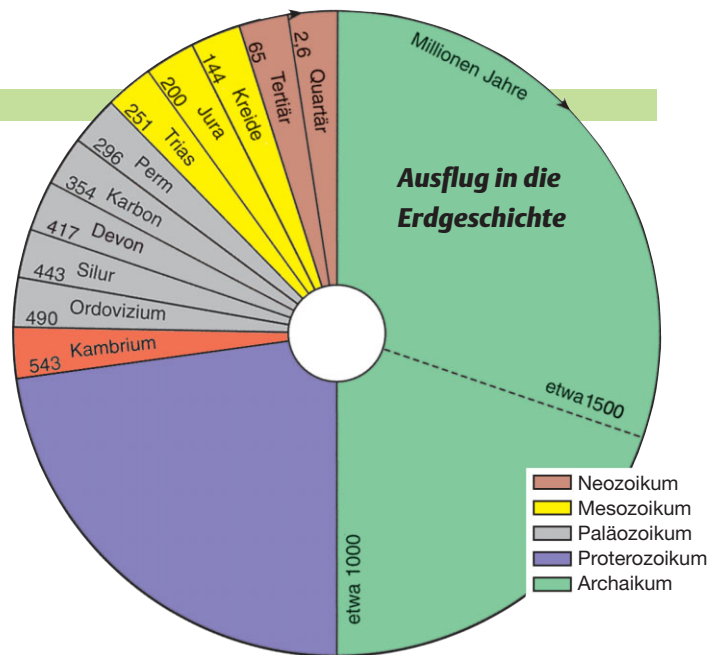


Als das Leben „explodierte“ und eine völlig neue Welt entstand: Das Kambrium

OLAF ELICKI



Das Kambrium begann mit einem Paukenschlag der Evolution. Es liefert uns erstmals in der Erdgeschichte eine Vielzahl von Zeugnissen einstigen Lebens und zeigt uns in Gestalt atemberaubender, mehr als eine halbe Milliarde Jahre alter Fossilien die frühesten Schritte unserer eigenen Evolution. Kein anderes Erdzeitalter hat unseren Planeten so dramatisch verändert.

Jedes Zeitalter unseres Planeten zeichnet sich durch markante Eigenheiten, wie etwa immense Meeresvorstöße, das Entstehen und Vergehen von Gebirgen, globale Klimaveränderungen oder das Auftreten neuer oder das Aussterben alter Faunen und Floren aus. Unter allen ► Formationen in der Geschichte der Erde nimmt jedoch das Kambrium eine ganz besondere Stellung ein. Diese Periode trennt das Präkambrium vom ► Phanerozoikum und zugleich auch das Proterozoikum vom Paläozoikum, dem Erdaltertum; es war ein unglaublich produktives und spektakuläres „Experimentierfeld“ der Evolution und – damit zusammenhängend – zugleich die Zeit einer grundlegenden Neuordnung globaler Prozesse.

Das Kambrium wurde als erdgeschichtliches System 1835 von Adam Sedgwick aufgrund von Untersuchungen an Gesteinsserien in Wales (römischer Name = Cambria) eingeführt. Da die Sedimente des Kambriums klassischerweise das erste in stärkerem Maße fossilführende Zeitalter repräsentieren, ist die zeitliche Definition seiner Basis problematisch – immer wieder wurden „noch ältere“ Schalen oder Gehäuse von Organismen gefunden, brachten modernere Untersuchungsmethoden bislang unerkannte, ältere Skelettelemente ans Licht. Dies – und auch Fehler bei der absoluten Altersbestimmung – führte dazu, dass die Untergrenze dieses Systems seit seiner Einführung mehrfach unterschiedlich eingestuft wurde. Erst vor etwa einem Jahrzehnt hat sich die Internationale Stratigraphische Kommission deshalb darauf verständigt, im besonderen Fall des Kambriums auf ein kurz vor den ersten schalentragenden Organismen auftretendes ► Spurenfossil (*Trichophycus*

(*Phycodes pedum*) zurückzugreifen, um die Grenze des Kambriums und damit auch die des Paläozoikums und des Phanerozoikums zu definieren (Abbildung 1): Die Lage einer kontinuierlichen Sediment- und Fossilienabfolge, in der erstmals dieses Spurenfossil auftritt, markiert die untere Kambrium-Grenze.

Das Typusprofil dieser wichtigsten Formationsgrenze, der so genannte „Global Stratotype Section and Point“ (GSSP) befindet sich im südöstlichen Neufundland. Mit Hilfe moderner radiometrischer Altersdatierungen (etwa von vulkanischen Aschen) gelang es schließlich, die biostratigraphischen Alter der Kambriumgrenzen nun auch chronostratigraphisch einzuschätzen. So wissen wir heute, dass das Kambrium einen Zeitraum von circa 50 Millionen Jahren repräsentiert, wobei der größte Anteil vom Unterkambrium eingenommen wird. Das Kambrium wird in Unter- (von circa 543 bis circa 510 Millionen Jahre), Mittel- (bis circa 500 Millionen Jahre) und Oberkambrium (bis circa 490 Millionen Jahre) unterteilt (Abbildung 2). Zur biostratigraphischen Gliederung und Abgrenzung des



ABB. 1 *Trichophycus (Phycodes) pedum* ist das Spurenfossil, mit dessen erstem Auftreten die Präkambrium-Kambrium-Grenze international definiert ist. Die Art der Spurenanlage lässt auf komplexere Metazoen als Erzeuger schließen und stellt einen deutlichen qualitativen Unterschied zu den einfach strukturierten Spuren des Präkambriums dar. Das hier abgebildete Exemplar stammt aus dem mittleren Elbruz-Gebirge im Norden des Iran.

Die mit einem grünen Pfeil markierten Begriffe werden im Glossar erklärt.

Kambriums werden vor allem Trilobiten (Arthropoden), aber auch spezielle Schwämme (Archaeocyathen), Phytoplankton (Acritarchen), Graptolithen, zahnähnliche ▶ Conodonten und phosphatschalige Mikrofossilien („small shelly fossils“) benutzt. Ein grundlegendes Problem besteht jedoch in den ausgeprägten Endemismen vieler Organismen. Das bedeutet, dass viele kambrische Formen nur in bestimmten paläogeographischen Gebieten vorkommen, was eine globale Korrelation der kambrischen Gesteinsserien und damit das Aufstellen eines einheitlichen globalen Zeitschemas erheblich erschwert.

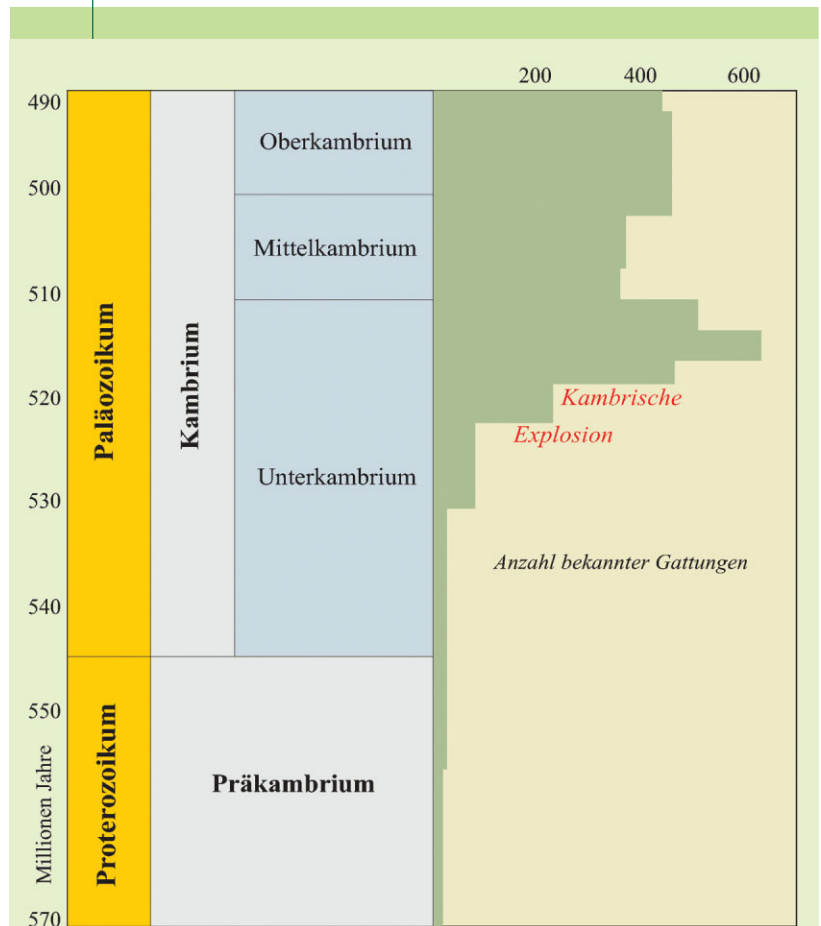
Um einen Eindruck von diesem erstaunlichen Zeitalter zu gewinnen, werfen wir zuerst einen Blick auf die Paläogeographie der damaligen Zeit, auf die Entwicklung von Klima und Meeresspiegel und auf die typischen Sedimentations- und Lebensräume, bevor wir schließlich in die bizarre und exotische, mitunter aber auch vertraut erscheinende Lebewelt des Kambriums eintauchen.

Puzzlespiel: Paläogeographie

Tektonisch betrachtet war das Kambrium eher ein ruhiges Zeitalter. Jedoch spielen für die dramatischen Prozesse an seinem Beginn grundlegende tektonische Vorgänge im oberen Proterozoikum eine wesentliche Rolle. Während einer gewaltigen Gebirgsbildung (Greenville-Orogen) hatten sich vor etwa einer Milliarde Jahren alle Landmassen zu einem Superkontinent vereint (Rodinia oder Proto-Pangea). Diese riesige Landmasse zerbrach aufgrund tektonischer Prozesse 250 Millionen Jahre später zu einer Reihe kleinerer und größerer Kontinente (die größten waren Laurasia, Sibiria, Baltica und Ost- und West-Gondwana; Abbildung 3). Im Bereich der Präkambrium-Kambrium-Grenze vereinigten sich in der so genannten Panafrikanischen Orogenese die beiden letztgenannten zu dem Großkontinent Gondwana (Abbildung 4), der im Wesentlichen die heutigen Südkontinente umfasste (Indien, Australien, Neuseeland, Antarktika, Afrika, Südamerika; [10]). Das uns vertraute Mittel- und Südeuropa repräsentiert dabei eine Anzahl von mehr oder weniger isolierten „Splittern“ des westlichen Gondwana-Randes (Perigondwana). Diese hatten sich zu unterschiedlichen Zeiten im älteren Paläozoikum (zumeist im Ordovizium) von dem Paläokontinent gelöst und bilden – gemeinsam mit jüngeren geologischen Einheiten – heute gleichsam einen tektonischen wie paläogeographischen Flickenteppich. Es gibt deutliche Hinweise darauf, dass während des Kambriums zwar schon erste Riftingprozesse den Zerfall Perigondwanas einleiten, dennoch waren die heute isoliert auftretenden „Krustensplitter“ (beispielsweise Spanien, Südfrankreich/Sardinien, Normandie, Gebiete Ost- und Mitteldeutschlands, Gebiete Tschechiens) zu dieser Zeit wohl noch Elemente eines mehr oder weniger einheitlichen ▶ Schelfareals [3].

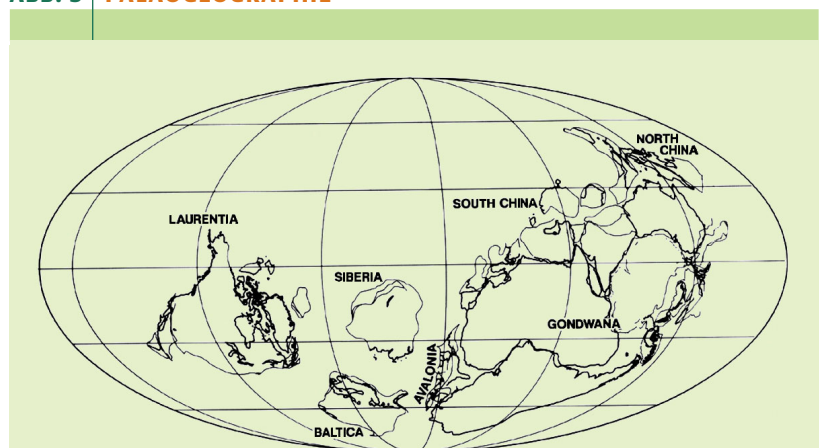
Wie weit entfernt die kambrischen Kontinente jeweils voneinander lagen, ist noch Gegenstand der wissenschaftlichen Forschung. Wenn man bedenkt, dass während der vergangenen 500 Millionen Jahre überall auf der Welt we-

ABB. 2 | STRATIGRAPHISCHE GLIEDERUNG



Die Grenzen des Kambriums sind erst seit wenigen Jahren international definiert. Das System währte insgesamt etwas über 50 Millionen Jahre, wobei der längste Zeitraum das Unterkambrium war. Die „Kambrische Explosion“ nimmt eine Spanne von zehn bis 15 Millionen Jahren ein.

ABB. 3 | PALÄOGEOGRAPHIE



Im höheren Unterkambrium existierten eine Reihe größerer Paläo-Kontinente, der größte von ihnen war Gondwana. Die Ableitung der ehemaligen Lage dieser Landmassen beruht auf einer Kombination aus verschiedenen paläontologischen, sedimentologischen und geophysikalischen Untersuchungsmethoden [10].

sentliche Anteile der Lithosphäre durch nachfolgende tektonische Prozesse verschwunden oder durch Druck und Temperatur metamorph völlig umgewandelt worden sind, ist anzunehmen, dass diese Frage wohl kaum jemals mit letzter Gewissheit zu beantworten sein wird. Insbesondere über die Lage der Kontinente in Bezug auf die Längengrade während des Kambriums gibt es nur Theorien. Sicherer hingegen sind deren paläogeographische Breitenlagen. Diese werden durch eine Kombination aus der Verbreitung der Organismen (etwa tropische und subtropische Schwämme), dem Auftreten charakteristischer Warmwassersedimente (Karbonate oder Evaporite) und geophysikalischen Messungen (Lage der Landmassen innerhalb des irdischen Paläomagnetfeldes) ermittelt.

Vom Schneeball zum Treibhaus

Auch beim Blick auf die Entwicklung von Meeresspiegel und Klima im Kambrium müssen wir zuerst wieder auf die Ausgangssituation im oberen Proterozoikum schauen.

Unmittelbar vor dem Kambrium, im oberen Proterozoikum, gab es mehrere Vereisungsphasen. Es gibt Hinweise darauf, dass mindestens eine von ihnen (Varanger-Verei-

sung vor 600 Millionen Jahren) so intensiv war, dass die Erde bis zum Äquator von einem dicken Eispanzer bedeckt war – in der englischsprachigen Literatur nennt man dies die „snowball earth“-Theorie [6]. Dies bedeutet aber auch, dass kurz vor beziehungsweise zu Beginn des Kambriums der Meeresspiegel sehr tief gelegen haben muss, weil gewaltige Wassermassen im Eis gebunden waren. Durch eine erst ansatzweise erklärable Prozessfolge kam es mit Beginn des Kambriums zu einem klimatischen Umschwung: Es wurde wärmer, die Eismassen schmolzen, der Meeresspiegel stieg an. Weltweit verbreitete typische Eiszeitsedimente (so genannte Tillite) im oberen Proterozoikum und mächtige Salzablagerungen im Unterkambrium (beispielsweise bis zu 2.000 Meter mächtige Evaporite in Pakistan) sind deutliche Hinweise für eine solche Abfolge [2].

Generell stieg der Meeresspiegel während des gesamten Kambriums permanent an. Dieser Anstieg war in seinem Ausmaß wahrscheinlich der bedeutendste des gesamten Phanerozoikums. Allerdings vollzog er sich nicht ganz gleichförmig, sondern wurde von mehreren kurzen, regionalen bis globalen Phasen unterbrochen, in denen der Meeresspiegel wieder etwas zurückging. Vor allem im Unter- und Oberkambrium wechselten regionale ▶ Trans- und Regressionsphasen sehr häufig, was zu zahlreichen Sedimentationsunterbrechungen und damit zu Überlieferungslücken führte. Das Resultat: In vielen Regionen existieren keine durchgehenden Unter- und Oberkambrium-Abfolgen, zumeist sind in den betreffenden Gesteinsserien nur die Phasen verstärkter Sedimentakkumulation während eher kurzer Zeiträume dokumentiert; oft steckt mehr Zeit in den Lücken zwischen den Profilabschnitten als in den vorhandenen Sedimenten selbst.

Der generell sehr hohe Meeresspiegel während des Kambriums steht auch mit den fehlenden polaren Eiskappen im Zusammenhang – nirgends fand man bislang einen Hinweis auf das Vorhandensein von Eis im Kambrium. Dies, sowie charakteristische Faunenbilder und Sedimentverteilungen lassen auf ein ausgeglichenes und warmes Klima zu Beginn des Kambriums schließen, welches sich bis zum Ordovizium allmählich etwas abkühlte. Vom ausgehenden Proterozoikum in das Kambrium hinein hatten wir somit eine Entwicklung vom „ice house“- zum „warm house“-Klima, wahrscheinlich sogar mit „Treibhaus“-Phasen.

Die Zusammensetzung der frühen Erdatmosphäre unterschied sich dabei grundlegend von der heutigen. Jedoch wird aufgrund sedimentologischer, geochemischer und nicht zuletzt paläobiologischer Indizien angenommen, dass bereits in der Atmosphäre des Kambriums der Sauerstoffgehalt etwa 15 Prozent betrug. In diesem Umstand wird eine der Ursachen für die explosionsartige Entfaltung höheren Lebens zu dieser Zeit vermutet.

Sedimentationsräume im Kambrium

Wie bereits erwähnt, kam es zu Beginn des Kambriums regional zur Ablagerung mächtiger Evaporitabfolgen. Im Zuge des nachhaltigen Transgressionstrends entstanden

ABB. 4 | GONDWANA



Der Großkontinent Gondwana vereinigte im Kambrium die heutigen Südkontinente. An seinem westlichen Rand befanden sich in subäquatorialer Position Sedimentationsräume, deren Gesteinsfolgen heute in Süd- und Westeuropa sowie im Nahen und Mittleren Osten zu finden sind [3].



ABB. 5 Durch den drastischen Meeresspiegelanstieg im Kambrium wurden weite Randgebiete der Paläo-Kontinente überflutet. Hinter der Küstenlinie wurden Gebirge erodiert, deren Abtragungsschutt durch temporäre Flüsse transportiert wurde und den präkambrischen Untergrund unter sich begrub. Dieses Beispiel aus dem südjordanischen Wadi Ram zeigt solche horizontal abgelagerten kambrischen Sandsteine, die das präkambrische Grundgebirge bedecken. Ähnliche geologische Verhältnisse und Sedimentationsmechanismen sind in diesem Gebiet auch heute wieder zu beobachten.

durch Überflutung rund um die Kontinente riesige Flachwasser-Gebiete (Abbildung 5), in denen die Evaporite wieder gelöst wurden. Durch die Neuverteilung der Landmassen seit dem Rodinia-Zerfall wurden zudem die ozeanischen Zirkulationsmuster neu strukturiert. Dies führte im Unterkambrium zur Sedimentation von ► Phosphoriten, Sand- und Tonsteinen (Abbildung 6) und schließlich zur Anlage riesiger ► Karbonat-Plattformen (beispielsweise in Marokko, Spanien und Sibirien). Die Mächtigkeit solcher unterkambrischen Karbonatabfolgen erreicht – obgleich diese nur relativ kurze Zeitabschnitte repräsentieren – mitunter weit über 1.000 Meter. Mit der allmählichen Abkühlung des Klimas und auch durch die im Mittel- und Oberkambrium erfolgende paläogeographische Verlagerung ei-



ABB. 6 Zu Beginn des Kambriums kamen in weiten Teilen Westgondwanas – wie hier im Unterkambrium des marokkanischen Anti-Atlas – gewaltige Mengen von Sand- und Tonsteinen zur Ablagerung, die eine Mächtigkeit von mehr als 1.000 Metern erreichen konnten.

niger Landmassen (wie beispielsweise Gondwana) aus dem äquatorialen Bereich in Richtung Süden kam die Karbonatsedimentation vielerorts weitgehend zum Erliegen: Jetzt wurden vor allem typische Abtragungs- und Verwitterungsgesteine wie Sandsteine, Silte und Tonsteine sedimentiert.

Innerhalb des Kambriums hebt sich besonders das Unterkambrium (aufgrund der bereits erwähnten Meeresspiegelfluktuationen) durch ein buntes Spektrum an Sedimenttypen und Ablagerungsräumen hervor. Bis in relativ hohe Breiten fand Karbonatsedimentation statt (Abbildung 7). Doch diese Karbonat-Areale waren alles andere als gleichförmig! Erstmals in der Erdgeschichte strukturierten Riff-Komplexe die flachmarinen Sedimentationsräume. Riffbauer waren vor allem Cyanobakterien (Abbildung 8) und Schwämme (Archaeocyathen; Abbildung 9). Wenngleich die einzelnen Riffkörper auch nicht übermäßig groß wurden (etwa zehn bis 20 Meter hoch und 20 bis 150 Meter lang), durch ein ständiges Überwachsen und Überstapeln konnten sie gewaltige Ausmaße erlangen: So ist im Unterkambrium von Sibirien ein Riffkomplex mit einer Länge von nahezu 800 Kilometern bekannt! Wie eine Barriere trennte er offenmarine von lagunären, übersalzenen „back reef“-Bereichen ab und wirkte damit kontrollierend auf Sedimentation und Lebewelt.

Auf den meisten Karbonatplattformen traten solche Schwamm-Mikroben-Riffe auf. Anderenorts übernahmen mächtige Kalksandbänke aus schalig aufgebauten Kalksteinkügelchen (so genannte „oolite shoals“) eine ähnliche Funktion. Die Ausfällung der Karbonate erfolgte hier vor allem mikrobiell. In Bereichen mit herabgesetztem oder fehlendem Eintrag von Verwitterungsschutt und Flussfracht



ABB. 7 Als sich das Klima im Unterkambrium erwärmte, wurden bis in höhere paläogeographische Breiten mächtige Karbonat-Sequenzen sedimentiert. Das Bild zeigt abgelagerte Kalke und Dolomite im Bereich des Toten Meeres (Wadi Al Hisa, Jordanien).

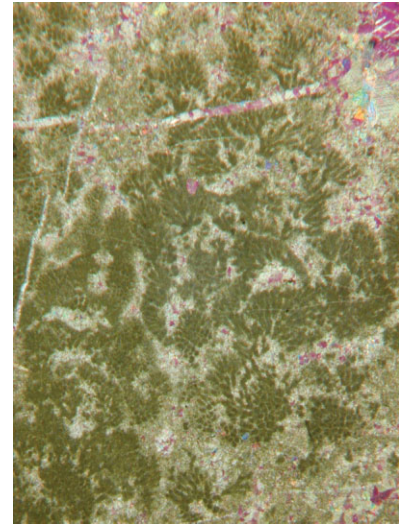
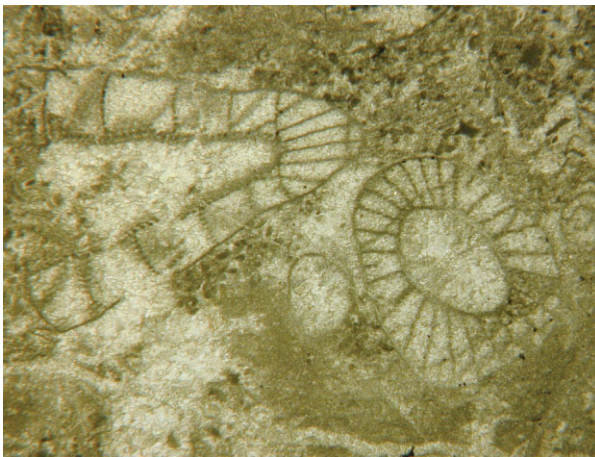


ABB. 8 Zu den bedeutendsten Karbonatbildnern im Kambrium zählten Cyanobakterien. Häufig ist die büschelartig aufwachsende Form Epiphyton, hier aus dem Unterkambrium im Raum Leipzig. Bildbreite: 0,3 cm.

ABB. 9 Die ersten „echten“ Riffe der Erdgeschichte wurden von Cyanobakterien und typisch unterkambrischen Schwämmen (*Archaeocyathen*) aufgebaut. Die kelchartigen Schwämme waren nach dem Prinzip zweier ineinander geschachtelter Kreiskegel organisiert, die durch Querwände miteinander in Verbindung standen. Die Abbildung (Unterkambrium, Raum Leipzig) zeigt einen Längs- und einen Querschnitt durch einen solchen Organismus. Bildbreite: 1 cm.



und langsamen Meeresspiegelanstiegs konnten Karbonat- abfolgen ungestört und kontinuierlich wachsen und – ähnlich heutigen Rifften – ein sich selbst organisierendes Sedimentations- und Ökosystem bilden.

Weitere typische Karbonatgebiete waren Lagunen (Abbildung 7). Diese scheinen in größerer Ausdehnung nicht selten gewesen zu sein: In Jordanien und Deutschland etwa waren sie wohl zumindest zeitweise die Hauptsedimentationsgebiete mächtiger Karbonatserien. Wurden sie oder Teile von ihnen vom offenen Ozean permanent und vollständig abgeschlossen, kam es typischerweise auch zur Bildung von Eindampfungsgesteinen wie feingeschichteten Dolomiten und Gipsen.

Besonders interessant sind die Bereiche am Rande früherer Meere. Hier verzahnten sich terrestrische Sedi-

mente wie äolische Sanddünen oder Schuttfächer der physikalischen Verwitterung mit Strandbildungen und Sedimenten temporär überfluteter, mitunter Watt-artiger Ebenen. Schon geringe Veränderungen des Meeresspiegels lassen sich im sedimentären und biotischen Charakter dieser Bereiche sicher nachweisen. Hervorragende Beispiele für solche Nahtstellen finden sich unter anderem in Nordamerika und im Mittleren Osten.

Natürlich gibt es auch Süßwasserablagerungen von kambrischen Flüssen und Seen. Um das durch Abtragung entstandene Sedimentaufkommen abschätzen zu können, muss man sich vergegenwärtigen, dass die Landoberfläche im Kambrium sich deutlich von der heutigen unterschied. Man geht heute davon aus, dass die kambrische Landschaft zumindest nicht vollständig nackt war. Flechten und Biofilme verschiedener Art mögen in Bereichen mit ausreichendem Flüssigkeitsangebot verbreitet gewesen sein. Dennoch wurde aufgrund fehlender geschlossener Pflanzendecken prinzipiell sicher erheblich mehr Material abgetragen, umgelagert und wieder sedimentiert, als es heute der Fall ist.

Die Geburt einer neuartigen Welt

Was bei der Betrachtung des Kambriums zumeist als besonders auffälliges Merkmal angesehen wird, ist dessen Lebewelt. Sie erscheint uns ungewohnt und bisweilen grotesk. Die zu Recht als „Kambrische Explosion“ bezeichnete vehemente Entfaltung der Organismen zu Beginn dieses Zeitalters kann durchaus als das entscheidende evolutive Ereignis auf unserem Planeten gewertet werden – wir werden dieser Frage noch genauer nachgehen. Zuerst wollen

ABB. 10 – 12 | „SMALL-SHELLY“-FOSSILIEN

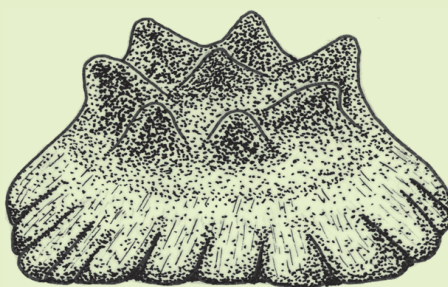


ABB. 10 Das phosphatische Mikrofossil *Hadimopanella* ist im Unter- und Mittelkambrium häufig zu finden. Es ist wohl ein Skelettelement von Panzerwürmern, die im Kambrium einen bedeutenden Anteil der im Sediment lebenden Fauna stellten. Durchmesser: ca. 0,1 mm.

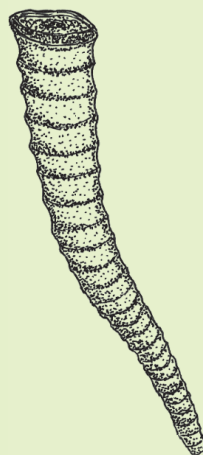


ABB. 11 Typische phosphatische Wurmröhre eines so genannten Hyolithelminthen aus dem Unterkambrium (*Hyalolithelus*). Die Röhre des Tieres war auf dem Sediment fest angewachsen. Größe: ca. 0,5 cm.

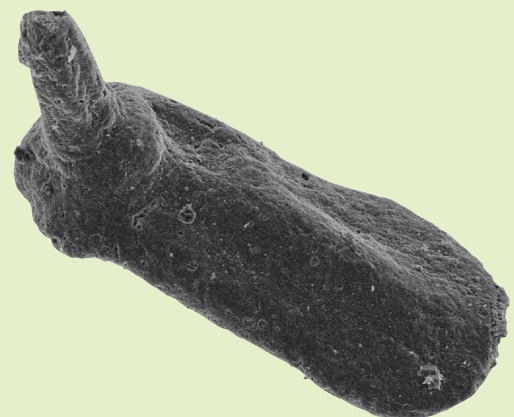


ABB. 12 Dieser so genannte Cambroclave aus dem Mittelkambrium Sardiniens ist Element eines komplexen Außenskeletts, welches wahrscheinlich mosaikartig aus diesen phosphatischen Schilden aufgebaut war. Wie das komplette Tier ausgesehen haben mag, ist bis heute völlig unklar. Breite des Objektes: ca. 0,5 mm.

wir uns einen Überblick über die Organismen jener Zeit verschaffen.

Das Leben auf der Erde lässt sich bis vor etwa dreieinhalb Milliarden Jahren nachweisen. Während der ersten circa 80 Prozent dieses Zeitraumes beschränkte es sich jedoch auf Mikroben, relativ einfach gebaute Organismen niedriger Organisationsstufe. Erst mit dem ausgehenden Proterozoikum ist mit der skelettlosen so genannten ► Ediacara-Fauna erstmals höher strukturiertes Leben überliefert. Es gibt allerdings molekularbiologische und geochemische Hinweise, dass mehrzelliges Leben bereits zwischen einer und eineinhalb Milliarden Jahren vorhanden gewesen ist. Im Verlauf der Erdgeschichte können fünf grundlegende evolutive Faunenbilder beobachtet werden: Im oberen Proterozoikum ist es die Ediacara-Fauna selbst, die sowohl Vorläufer späterer Formen beinhaltet als auch völlig unbekannte Organismen – so genannte Vendobionten –, die kurz darauf wieder ausstarben. Auf das Kambrium entfallen die nachfolgende „small shelly“-Fauna im untersten Kambrium und die „Kambrische Fauna“. Schließlich folgen noch die „paläozoische“ und die „moderne“ Fauna, auf die wir jedoch nicht näher eingehen wollen.

Die zu Beginn des Kambriums auftretende „small shelly“-Fauna setzt sich vorwiegend aus phosphatischen Hartteilen zusammen, deren systematische Zugehörigkeit zumeist nicht bekannt ist. Zudem stellen sie häufig nur einzelne Skelettelemente komplexer Tiere dar, so dass ihre Interpretation zusätzlich erschwert wird (Abbildungen 10–12). Einige dieser Mikrofossilien können wahrscheinlich in die Nähe früher Panzerwürmer, Korallen oder Mollusken gestellt werden. Andere Skelettelemente ähneln kei-

ner der heute bekannten Formen, so dass eine Interpretation der Lebensweise und der Stellung im System der Organismen erst nach dem Fund vollständig erhaltener Exemplare gewagt werden kann. Bis zu diesem Zeitpunkt weichen bildliche Rekonstruktionen verschiedener Paläontologen oft erheblich voneinander ab. Trotz dieser Probleme ist die Bedeutung dieser einmaligen Fauna nicht nur paläobiologisch, sondern auch geologisch groß. Noch bevor die ersten Trilobiten oder Archaeocythen überhaupt auftreten, weisen die „small shelly“-Fossilien bereits eine erstaunliche Vielfalt und einen überraschend hohen Organisationsgrad auf. Damit ist es uns ausschließlich mit ihrer Hilfe möglich, die wohl auffallendste Erscheinung der „Kambrischen Explosion“, das Aufkommen der ► Biomineralisation, zu studieren.

Das Kambrium wird oft als das Zeitalter der Trilobiten bezeichnet (Abbildungen 13–15). Zweifellos sind die Arthropoden generell die dominierende Fossil-Gruppe – und die Trilobiten eine sehr „dankbare“ dazu, denn etwa zwei Drittel aller Trilobitenfamilien sind kambrisch: Aufgrund ihrer Häufigkeit, ihrer weiten Verbreitung und raschen Entwicklung sowie ihres eine fossile Überlieferung erleichternden, mineralisierten Externskelettes sind sie hervorragend dafür geeignet, Sedimentserien zeitlich zu untergliedern. Für diesen Zweck eignen sich auch sehr gut die bereits erwähnten Archaeocythen – nadellose Schwämme, die fast ausschließlich im Unterkambrium zu finden sind. Eine weitere Gruppe dominierender Fossilien wird durch phosphatschalige Brachiopoden repräsentiert. Leider sind diese Organismen stratigraphisch jedoch bei weitem nicht so gut verwertbar wie die erwähnten Trilobiten

ABB. 13 – 15 | TRILOBITEN

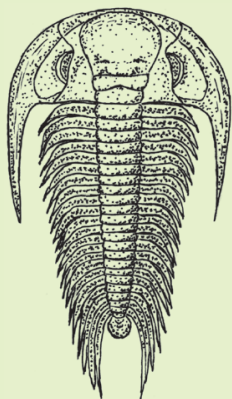


ABB. 13 *Paradoxides*, ein auch im deutschen Mittelkambrium weit verbreiteter Trilobit. Größe: ca. 4 cm.

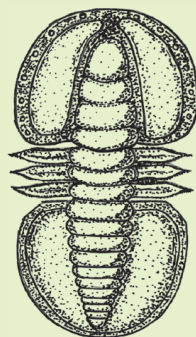


ABB. 14 *Serrodiscus silesius* ist ein blinder Trilobit aus dem Unterkambrium von Görlitz. Im Gegensatz zu den vielgliedrigen Trilobiten (Polymerida) gehört diese Form zu den Agnostida, die sich durch etwa gleich aussehende Kopf- und Schwanzschilde sowie eine geringe Anzahl von Rumpsegmenten auszeichnen. Größe: ca. 1 cm.



ABB. 15 Massenlage agnostider Trilobiten (*Hypagnostus parvifrons*) aus dem Mittelkambrium Südschwedens. Bild: 5 cm.



ABB. 16 Sehr kleine, seitlich abgeflachte, mütenartige Mollusken (Monoplacophoren) sind in kambrischen Sedimenten mitunter ausgesprochen häufig. Die abgebildete Form (*Planutenia inclinata*) stammt aus dem Unterkambrium von Görlitz. Objektbreite: ca. 1,5 mm.

und Archaeocyathen. Die typische „Kambrium-Fauna“ wird komplettiert durch Eocrinoiden (Echinodermen), Hyolithen (vermutlich frühe Mollusken, Schnecken und Muscheln; Abbildung 16). Zu diesen auffälligen Organismengruppen gesellten sich noch eine Reihe weiterer Formen (wie frühe Korallen, Graptolithen und sogar die ersten Chordaten; Abbildung 17).

Das Leben fand im Kambrium vor allem in den Flachbereichen statt. Insbesondere marine Habitate waren zahlreich bevölkert und strotzten vor biologischer Diversität. Zahlreiche der hier lebenden Formen verschwanden kurz nach ihrem erdgeschichtlichen Erscheinen wieder und hinterlassen nur eine Ahnung von der ungeheuren Vielfalt jener Welt.

Karbonatische Ablagerungs- und Lebensräume waren vor allem durch Mikroben-Schwamm-Riffe, Lagunen mit äußerst reichem Leben im und auf dem Sediment und offenen-marine Bereiche mit vielen nektischen Formen gekennzeichnet. Die durch Sand-, Silt- und Tonsedimentation geprägten flachen Schelfe dagegen wurden vor allem durch Trilobiten, Echinodermen und Brachiopoden besiedelt. Doch schon in etwas tieferen Bereichen wurde das Leben sichtlich ärmer. Nur einige an dunklere Verhältnisse adaptierte Organismen (einige Trilobiten, eventuell auch einige Brachiopoden) konnten hier noch existieren. Nur sehr selten wird von kambrischen Habitaten berichtet, die noch tiefer anzusiedeln sind. Dies mag zum einen daran liegen, dass solche Sedimente (aufgrund nach-kambrischer Subduktion oder Metamorphose) heute kaum noch existieren; zum anderen spielt aber auch die fehlende Fähigkeit der kambrischen Organismen eine Rolle, sehr tiefe Bereiche überhaupt zu besiedeln: Das marine Leben im Kambrium spielte sich fast ausschließlich in den lichtdurchfluteten oberen 200 Metern der Ozeane ab.

Wenngleich quantitativ weniger bedeutsam, gab es doch bereits im Kambrium auch schon Leben im Süßwasser. Insbesondere einige wenige Arthropoden scheinen sich frühzeitig in diese Areale vorgewagt und an diese angepasst zu haben. Sogar auf dem Land gab es bereits Leben.

Die meisten Paläontologen nehmen heute an, dass die Landoberfläche des Kambriums – wo immer genügend Feuchtigkeit zur Verfügung stand – von Mikrobematten überzogen war. Zudem werden immer häufiger so genannte Kryptosporen in kambrischen nicht-marinen Sedimenten gefunden, was auf einen entsprechenden Bewuchs auf dem Land hindeutet. Jüngste spektakuläre Funde in Kanada belegen außerdem, dass einige „Kambriker“ (wahrscheinlich amphibische Arthropoden) sogar erste kurze Ausflüge über das Land unternahmen [9] – womöglich, um von einer Wasserlache zur anderen zu gelangen. Dabei bewegten sie sich über äolische Sanddünen und hinterließen uns so ihre Spuren.

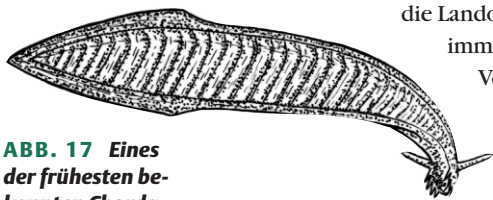


ABB. 17 Eines der frühesten bekannten Chordatiere ist *Pikaia*. Die Form lebte aktiv schwimmend in der Wassersäule. Objektlänge: ca. 4 cm.

Die meisten Paläontologen nehmen heute an, dass die Landoberfläche des Kambriums – wo immer genügend Feuchtigkeit zur Verfügung stand – von Mikrobematten überzogen war. Zudem werden immer häufiger so genannte Kryptosporen in kambrischen nicht-marinen Sedimenten gefunden, was auf einen entsprechenden Bewuchs auf dem Land hindeutet. Jüngste spektakuläre Funde in Kanada belegen außerdem, dass einige „Kambriker“ (wahrscheinlich amphibische Arthropoden) sogar erste kurze Ausflüge über das Land unternahmen [9] – womöglich, um von einer Wasserlache zur anderen zu gelangen. Dabei bewegten sie sich über äolische Sanddünen und hinterließen uns so ihre Spuren.

Doch die Entwicklung der kambrischen Lebewelt verlief alles andere als gleichmäßig und geradlinig. Neue Formen Gruppen tauchten unvermittelt auf, andere verschwanden ganz plötzlich wieder. Obgleich im Kambrium generell eine hohe Aussterberate herrschte, gibt es insbesondere im Mittel- und Oberkambrium auch einige deutliche Aussterbeereignisse, die mit Meeresspiegelschwankungen und klimatischen Veränderungen in Zusammenhang gebracht werden. So brach mit dem Verschwinden der kambrischen Schwämme beispielsweise der erfolgreiche Ökosystem-Typ der Riffe zusammen (Abbildung 18), der sich erst nach etwa 40 Millionen Jahren (dann allerdings mit anderen Organismen) wieder etablierte. Das Aussterben erfolgte sehr rasch: Für das Verschwinden einiger kambrischer Trilobiten-Familien, die sich über mehrere Millionen Jahre hinweg erfolgreich entwickelt hatten, werden Zeiträume von lediglich einigen tausend Jahren angenommen.

Das markanteste Ereignis jedoch war die „Kambrische Explosion“ [4]. Was ist darunter zu verstehen und was führte zu diesem bedeutendsten Ereignis in der Geschichte der Biosphäre?

Die Innovationsphase der Evolution

Mit dem Begriff „Kambrische Explosion“ wird das nach einer etwa drei Milliarden Jahre währenden, nahezu ausschließlich durch Mikroben charakterisierten Phase sehr plötzlich einsetzende, qualitativ und quantitativ rasante Auftreten komplexer Organismen einer erstaunlich hohen Organisationsstufe bezeichnet. Innerhalb von nur etwa zehn bis 15 Millionen Jahren erschienen fast alle heute bekannten tierischen Großgruppen mit Ausnahme der Bryozoen, die nach heutiger Kenntnis erst etwas später auftauchten [8]. Zu diesen uns vertrauten Bauplänen tierischen Lebens kamen noch weitere hinzu, die aber kurz darauf wieder verschwanden. Die „Kambrische Explosion“ repräsentiert erdgeschichtlich gleichsam einen „Wimpernschlag“, eine nie da gewesene Innovationsphase in der Evolution des Lebens auf der Erde. Auffallend ist dieses Ereignis vor allem deshalb, weil die explosionsartige biotische Diversifizierung auch grundlegende Biomineralisationspro-

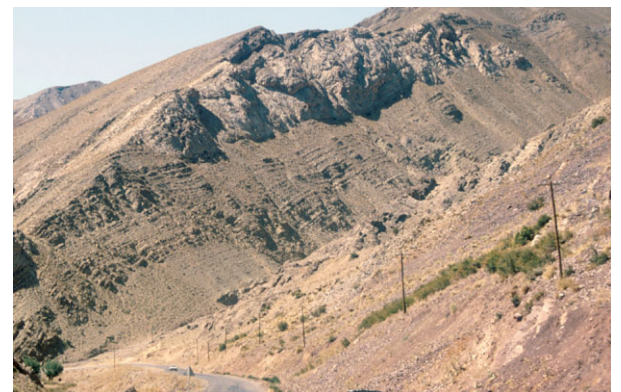


ABB. 18 Mittelkambrisches Schwamm-Riff innerhalb eines flachmarinen Ablagerungsraumes (Elbruz-Gebirge, Iran).

zesse beinhaltete. Phosphatische, kalkige oder kieselsäurehaltige Skelettelemente sind fossil wesentlich besser überlieferungsfähig als Weichteile. Doch auch innerhalb der Weichteil-Organismen fand eine rasche Diversifizierung statt: Zu etwa gleicher Zeit weisen auch die Sedimente eine völlig neue Qualität im Spuren-Repertoire auf! Viele Lebewesen sind nicht selbst als Fossilien überliefert, wohl aber die Spuren ihrer Tätigkeit wie Wühl- und Grabspuren, Wohn- und Fressbauten. Eben diese Spuren werden an der Grenze zum Kambrium deutlich komplexer: Die Organismen gingen von einer einfachen und flach im Sediment angelegten Bauweise zu einer komplizierten und in die Tiefe angelegten über. Sie erschlossen sich gleichsam die dritte Dimension, was nur durch höher organisierte und leistungsfähigere Körper möglich war. Dieser Prozess wird in Anlehnung an die „Kambrische Explosion“ zutreffend als „Agronomische Revolution“ bezeichnet. Und revolutionär war die Eroberung der Tiefe in der Tat: Man bedenke nur, dass den Organismen nun mehr und völlig neue Habitate zur Verfügung standen und dass sich das Nährstoffangebot für sedimentfressende Organismen um ein Vielfaches erhöhte. Stoffe und Elemente konnten aus bislang unerreichbaren Sphären entnommen, andere dort deponiert werden, ganze Recycling- und damit auch Ökosysteme wurden umgestellt oder neu geschaffen – und das im globalen Maßstab!

Die Ursachen und Hintergründe von „Kambrischer Explosion“ und „Agronomischer Revolution“ sind bei weitem noch nicht verstanden. Mit Sicherheit haben wir es mit einem ganzen Komplex von Ereignissen, Katalysatoren und gesetzmäßigen Entwicklungen, aber auch mit Zufällen zu tun.

So können wir heute aus dem Charakter der Sedimente dieses Zeitabschnittes sowie aus dem Verlauf von Schwefel- und Kohlenstoffisotopenkurven folgern, dass Meeresspiegelanstiege, veränderte ozeanographische Zirkulationsmuster, klimatische Umstellungen, ein deutlicher Anstieg der biogenen Primärproduktion, Veränderungen in der chemischen Zusammensetzung von Hydro- und Atmosphäre sowie plattentektonische Prozesse wesentliche Faktoren bei der spektakulären Entwicklung im frühesten Paläozoikum darstellten. Die drastische Zunahme der Mutationsraten und damit die Bildung neuer Arten wurde offensichtlich sowohl von biologischen Innovationen (wie etwa dem deutlichen Anstieg der geschlechtlichen Reproduktion) als auch von äußeren Faktoren (beispielsweise dem weitgehend fehlenden UV-Schutz) maßgeblich initiiert.

Es soll nicht verschwiegen werden, dass von einigen Forschern bezweifelt wird, dass es die „Kambrische Explosion“ überhaupt gegeben hat. Ist das plötzliche Auftreten von Fossilien nur ein Effekt der mineralisierten Hartteile, die erst jetzt eine fossile Überlieferung ermöglichten? Wenngleich die Vorstellungen bezüglich des betrachteten Zeitrahmens, des Umfangs oder der Wahl der Bezeichnung der „Kambrischen Explosion“ auch unterschiedlich sein mögen, sind sich die meisten Paläontologen einig, dass ein

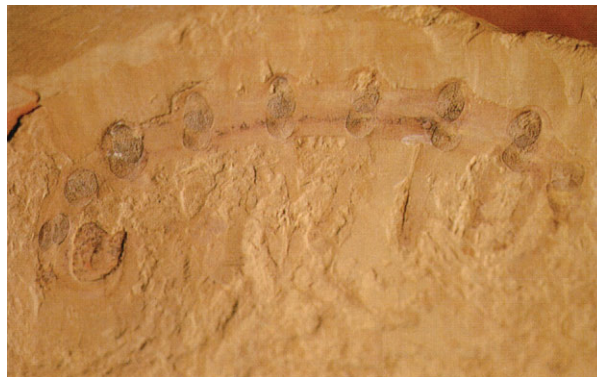


ABB. 19 *Microdictyon* ist ein klassisches Beispiel für Fehlinterpretationen in der Paläontologie - es wurde anfänglich sogar für ein Teil eines frühen Vertebratenskeletts gehalten. Nur die siebartigen Ovale stellen mineralisierte Skelettelemente dar und wurden vielfach in unterkambrischen Sedimenten gefunden. Erst Komplexfunde mit erhaltenen Weichteilen (wie dieser aus der Chengjiang-Fossilagerstätte in Südchina) beendeten das Rätselraten um die Gestalt des Trägers. Objektbreite: ca. 4 cm.

vehementen Ereigniskomplex zu Beginn des Kambriums die Biosphäre unseres Planeten nachhaltig veränderte. Nicht nur die Hartteilträger erlebten eine radiative Entwicklung, auch Einzeller und Plankton sowie die skelettlosen Weichteilorganismen diversifizierten in rasanter Geschwindigkeit. Diese Erkenntnis stammt vor allem aus der Untersuchung von so genannten „Fossil-Lagerstätten“. So werden Fossil-Fundorte mit einer außergewöhnlichen Erhaltung oder Ansammlung von Organismenresten bezeichnet. Es gibt mehrere von ihnen auch in kambrischen Sedimenten: Die Sirius-Passet-Fauna im Unterkambrium von Grönland lieferte abenteuerlich aussehende komplette Tiere [1], von denen bislang nur einzelne Skelettelemente bekannt waren.

Ein vergleichbares Alter hat die berühmte Chengjiang-Fauna Südchinas, die eine Vielzahl von Weichteilorganismen lieferte, die in den feinkörnigen Sedimenten filigran erhalten sind (Abbildung 19, [7]). Die nicht minder bekannte Fauna aus dem mittelkambrischen Burgess-Schiefer der kanadischen Rocky Mountains [1, 5] enthält zahlreiche Formen, die offensichtlich in der kambrischen Probierstube der Evolution entstanden und noch vor dem Ordovizium wieder von unserem Planeten verschwunden sind (Abbildung 20). Zehntausende von Fossilien des Burgess-Schiefers, Weichteilorganismen wie Hartteilträger, skizzieren ein nahezu unverfälschtes Bild der damaligen Biozöosen und erlauben eine Charakterisierung der ökologischen Struktur. So wird die kambrische Fauna deutlich von Arthropoden dominiert und es fällt auf, dass viele Räuber vorhanden sind (der größte Jäger war ein bis zu 80 Zentimeter großer Arthropode namens *Anomalocaris*). Allerdings wiesen nur etwa 20 Prozent der Fauna Hartteile auf; die

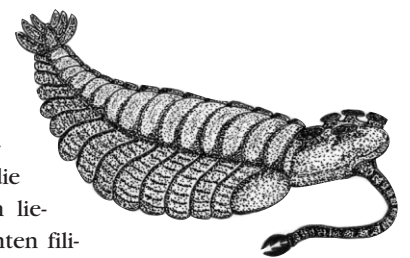


ABB. 20 Ein Kuriosum repräsentiert *Opabinia* mit seinen 5 Augen und dem rüsselartigen Greiforgan am Kopf. Das etwa 4 cm lange Tier, das aus verschiedenen unter- und mittelkambrischen Fossilagerstätten bekannt ist, wird zu den Gliederfüßern gestellt.

GLOSSAR

Biomineralisation: bezeichnet den Prozess der Bildung anorganischer, mineralischer Festkörper durch Lebewesen, wobei Skelettelemente kalkiger, kieseliger oder phosphatischer Zusammensetzung entstehen.

Conodonten: zahnartige, aus Calciumphosphat aufgebaute Mikrofossilien von vor allem paläozoischen Chordaten.

Ediacara-Fauna: charakteristische Weichteilfauna aus dem oberen Präkambrium, deren systematische Stellung kontrovers diskutiert wird; benannt nach den australischen Ediacara-Bergen.

Formation: ein erdgeschichtlicher Zeitabschnitt, der in der Regel durch paläontologische Befunde definiert ist.

Karbonat-Plattform: mariner Sedimentationsraum meist tropisch/subtropischer Gebiete, in dem vor allem Karbonate abgelagert werden.

Krypto-Sporen: Gesamtheit der sporenartigen, nicht-marinen Mikrofossilien aus dem frühen Paläozoikum.

nektisch: durch aktive, schwimmende Eigenbewegung in der Wassersäule charakterisierte Verhaltensweise (Gegensatz: planktisch).

Phanerozoikum: Gesamtheit der mittels Fossilien definierbaren Zeitabschnitte der Erdgeschichte; umfasst den Zeitraum vom Beginn des Kambriums bis heute.

Phosphorite: Sedimentgesteine, die hauptsächlich aus Calciumphosphat bestehen und in flachen Meeresteilen abgelagert werden.

Schelfe: Flachmeerbereiche um die Kontinente bis zu einer Wassertiefe von etwa 200 Metern.

Spurenfossil: fossile Fährten, Bauten, Fress-, Wohn- und sonstige Spuren der Lebenstätigkeit von Organismen.

subaerisch: auf dem Land; nicht unter Wasserbedeckung.

Subduktion: durch plattentektonische Vorgänge bewirkter Prozess des Absinkens einer Lithosphärenplatte unter eine andere.

Trans- und Regressionsphasen: bezeichnen das durch plattentektonische Vorgänge oder Klimaveränderungen hervorgerufene großregionale Vorrücken und Zurückziehen der Meere.

Weichteilorganismen waren also deutlich in der Überzahl. Zum Vergleich: Unter „normalen“ Bedingungen werden gerade einmal fünf bis zehn Prozent einer Fauna fossil überliefert – die Fossil-Lagerstätte des Burgess-Schiefers dagegen enthält das nahezu vollständige biotische Spektrum dieses mittelkambrischen Lebensraumes.

Fossil-Lagerstätten haben somit eine immense Bedeutung nicht nur für die Klärung paläobiologischer und phylogenetischer Fragen, sondern auch für die Rekonstruktion fossiler Lebewelten generell. Ohne sie wären Rekonstruktionen für das Kambrium undenkbar. Zu viele unbekannte und unvorstellbare Organismen und damit auch Beziehungen, Abhängigkeiten und Interaktionen würden den Wahr-

heitsgehalt der entworfenen Modelle verschwindend gering werden lassen.

So aber ist es uns heute möglich, das Kambrium als ein Zeitalter zu charakterisieren, welches uns fremd und vertraut zugleich ist [11]: Es entstanden erstmals ökologische Beziehungen, die unseren Planeten biologisch und auch sedimentologisch völlig veränderten und die mit der Räuber-Beute-Beziehung einen neuartigen, äußerst effektiven Evolutionsmotor hervorbrachten. Es entstanden jene ökologischen Grundmuster, die auch heute noch existieren und es traten erste komplexe Nahrungsnetze auf (wenngleich die trophischen Ketten im Vergleich zu späteren relativ kurz waren); es dominierte das Leben auf dem Sediment (vorrangig Suspensionsfresser, welche die Nahrung aus dem Wasser filtrierten) und im Sediment (Substratfresser, die das Sediment nach Nahrung durchpflügten). Auch Parasitismus und Jagd waren bereits erfunden – mit der „Kambrischen Explosion“ setzte mit Vehemenz ein, was Darwin als „struggle of life“ bezeichnete.

Fremdartig und skurril erscheinen uns die Bewohner der kambrischen Lebensräume – zumindest ein Teil von ihnen. Doch die Art, sich zu ernähren, sich fortzupflanzen, Lebensräume zu besiedeln und mit anderen Organismen und der abiotischen Umgebung zu interagieren – all dies unterschied sich nicht wesentlich von dem, was wir auch heute beobachten können. Im Kambrium schuf die Evolution der Organismen eine völlig neue Welt. Alle Sphären unseres Planeten wurden grundlegend umgestaltet – einige von ihnen so stark wie nie wieder in der Erdgeschichte.

INTERNET

Offizielle Website der „International Subcommission on Cambrian Stratigraphy“:
www.uni-wuerzburg.de/palaeontologie/ISCS/index.html

„The Cambrian Period, 543 to 490 Million Years Ago“:
www.ucmp.berkeley.edu/cambrian/camb.html

„The Cambrian“:
www.peripatus.gen.nz/paleontology/Cambrian.html

Kambrische „Fossil-Lagerstätten“:
www.palaeos.com/Paleozoic/Cambrian/lagerstatten.html

Zusammenfassung

Das Kambrium repräsentiert den frühesten Zeitabschnitt der Erdgeschichte, welcher uns durch die Überlieferung von Fossilien eine detaillierte Rekonstruktion der damaligen Lebens- und Sedimentationsräume ermöglicht. Nach oberproterozoischen Vereisungsphasen stellte sich mit dem Kambrium ein „warm house“-Klima ein; bedeutende globale Meeresspiegelanstiege und paläogeographische Veränderungen schufen den Rahmen für die „Kambrische Explosion“. Während dieser innovativsten Phase der Evolution erschienen innerhalb eines geologischen relativ kurzen Zeitraumes alle heute bekannten (zuzüglich kurz darauf wieder erloschener) tierischen Baupläne – einschließlich der ersten Chordaten. Diese explosionsartige Diversifizierung der Lebewelt führte zu grundlegenden Neustrukturierungen globaler Stoffkreisläufe und veränderte die Sphären unseres Planeten nachhaltig. Mit dem Einsetzen des Kambriums entstanden die uns heute noch vertrauten Grundmuster ökologischer Zusammenhänge sowie – mit der Räuber-Beute-Beziehung – ein neuer hocheffizienter Evolutionsmotor.

Der Autor



Olaf Elicki, geboren 1962 in Köthen, studierte Geologie und Paläontologie an der Bergakademie Freiberg (Sachsen). 1992 promovierte er dort über die Paläontologie und Sedimentfazies kambrischer Karbonate Deutschlands. Seit 1995 ist Olaf Elicki am Lehrstuhl Paläontologie des Geologischen Instituts der Freiberger Universität für den Bereich Mikropaläontologie zuständig. Seine wissenschaftlichen Hauptarbeitsgebiete sind die Mikropaläontologie und Paläoökologie kambrischer Abfolgen (Schwerpunkt: „small shelly fossils“) in Mittel- und Südwesteuropa und im mittleren Osten. Er ist Mitherausgeber der Zeitschriftenreihe „Paläontologie, Stratigraphie, Fazies“ der „Freiberger Forschungshefte“.

Anschrift:

Dr. Olaf Elicki, TU Bergakademie Freiberg,
Geologisches Institut, Bernhard-von-Cotta-Straße 2,
D-09599 Freiberg

Literatur

- [1] S. Conway Morris, *The Crucible of Creation*. Oxford University Press, 1998.
- [2] J.W. Cowie, M.D. Brasier (Hrsg.): *The Precambrian-Cambrian Boundary*. Clarendon Press, Oxford, 1989.
- [3] O. Elicki, Die kambrische „Görlitz-Fauna“, Charakteristik und Bedeutung für die stratigraphische und paläogeographische Rekonstruktion Mitteleuropas, *Zeitschrift für geologische Wissenschaften* **2000**, 28, 1/2, 11-32.
- [4] G. Geyer, Die Kambrische Explosion, *Paläontologische Zeitschrift* **1998**, 72, 1/2, 7-30.
- [5] S.J. Gould, *Wonderful Life: The Burgess Shale & the Nature of History*. W.W. Norton & Company Inc., New York, 1989.
- [6] P.F. Hoffmann, D.P. Schrag, The Snowball Earth Hypothesis: Testing the Limits of Global Change, *Terra Nova* **2002**, 14, 129-155
- [7] J. Chen, Y. Cheng, H.V. Iten, The Cambrian Explosion and the Fossil Record. *Bulletin of the National Museum of Natural Sciences* 10, Taichung, Taiwan, China, 1997.
- [8] H. Lipps, P.W. Signor, *Origin and Evolution of the Metazoa*. Plenum Press, New York and London, 1992.
- [9] R.B. MacNaughton, J.M. Cole, R.W. Dalrymle, S.J. Braddy, D.E.G. Briggs, T.D. Lukie, First steps on land: Arthropod trackways in Cambrian-Ordovician eolian sandstone, southeastern Ontario, Canada, *Geology* **2002**, 30, 5, 391-394.
- [10] W.S. McKerrow, C.R. Scotese, M.D. Brasier, Early Continental Reconstructions, *Journal of the Geological Society of London* **1992**, 149, 599-606.
- [11] A.Y. Zhuravlev, R. Riding, The ecology of the Cambrian Radiation. *Perspectives in Paleobiology & Earth History*, Columbia University Press, 2001.