

Die kambrische Explosion der Lebewesen

1. Zur Abfolge der Fossilüberlieferung

Reinhard Junker

Dieses PDF-Dokument enthält

1. Zusatztexte

- Z-1 Eine klare Beziehung der Ediacara-Fauna zu bekannten Stämmen ist nicht nachvollziehbar oder mindestens fraglich
- Z-2 Weitere Details zur Ediacara-Fauna
- Z-3 Autoren, die für die kambrische Explosion maximal ca. 10 Millionen Jahre veranschlagen
- Z-4 Stammgruppen und Kronengruppen
- Z-5 Bindeglieder oder Mosaikformen?
- Z-6 Einige diskutierte Vorläufer der kambrischen Tierwelt
- Z-7 Neuere Funde, die die kambrische Explosion „verstärken“
- Zusätzliche Abbildungen (ZA-1 bis ZA-14)

2. Originalzitate und weitere Belege zu den Ausführungen der einzelnen Abschnitte (ZZ-1)

3. Ausführlichere Literaturliste (ZL-1)

1. Zusatztexte

Z-1: Eine klare Beziehung der Ediacara-Fauna zu bekannten Stämmen ist nicht nachvollziehbar oder mindestens fraglich.

Dazu eine Reihe von Zitaten verschiedener Bearbeiter:

- „The controversy continues, with some authorities claiming affinities with living animals, while others, no less vigorously, declare that the Ediacaran animals are a ‘side branch’ in the story of metazoan evolution, if relevant at all. Whatever the ultimate outcome of these debates, it is certainly true that the Ediacaran animals are not, in any simple sense, obvious ‘ancestors’ of those that came later“ (FORTHEY et al. 1997, 429).
- „Despite the controversy that surrounds these fossils, it is generally agreed that ediacarans are a highly heterogenous assemblage united by preservational circumstance rather than by close phylogenetic affinity“ (BUDD 2003b, 6).
- „The Ediacaran biota remains one of the greatest enigmata within evolutionary paleobiology. ... a growing number of paleontologists argue that Ediacaran creatures were not ancestral to Cambrian life at all“ (BRASIER & ANTCLIFFE 2005, 1115).
- „The biological interpretation of Ediacaran fossils and their relationships, if any, to modern animals remain controversial. ... The difficulties placing Ediacarans in the scheme of animal evolution have led to the proposal that they represent an extinct experiment in multicellular life“ (CARROLL et al. 2005, 2). „Given the uncertainty of the relationships of the Ediacarans to modern phyla and the paucity of body fossils prior to the Cambrian, it is difficult to pinpoint the origins of modern animals based on the fossil evidence“ (3).

- „The cnidariomorphs are clearly not directly ancestral to bilaterians and do not help to solve the puzzle of their ancestries. The few possible Vendian bilaterians have not produced clues that help close the gaps between the bodyplans of living phyla“ (VALENTINE 2004, 188).
- BUDD (2008, 1426) schreibt zu den Doushantuo-Fossilien: „However, nearly all of these fossils have proved to be highly controversial. ... some of the more extravagant claims, such as that the Doushantuo biota includes representatives of bilaterians and deuterostomes, do not currently stand up to scrutiny.“
- „It is difficult to relate rangeomorphs to any modern group of macroscopic organisms, and they appear to represent a ‘forgotten’ architecture and construction that characterized early stages in the terminal Neoproterozoic evolution of complex multicellular life“ (NARBONNE 2004, 1143). Als Rangeomorpha werden einige sessile fossile Formen des Ediacariums bezeichnet, die eine spindelkamm-, busch- oder farnartige Form besaßen und einige Zentimeter bis wenige Dezimeter groß wurden.
- „.... the affinities of the Ediacaran biota and metazoan fauna have not been resolved...“ (NEWMAN 2010, 284)
- „Among these fossils should be organisms that can be unambiguously assigned to the Metazoa and to more inclusive lineages (e.g., Bilateria), but mostly these fossils are enigmatic and lineages with diagnostic bilaterian apomorphies have not been identified. ... Emerging consensus is that these fossils represent multiple independent clades of macroscopic organisms ... Aside from putative sponges, of the nine likely clades of Ediacaran organisms that we recognize, only two can confidently be assigned to the crown Metazoa....“ (ERWIN et al. 2011, 1093).
- „Most Ediacaran fossils have no clear relationship with modern animals. Putative Neoproterozoic ‘embryos’ were more likely to have been protists. Putative permineralized metazoans may instead have been crystal-lined vughs [wohl Aushöhlungen], and other permineralized Ediacaran fossils were red algae or glomeromycotan lichens“ (RETALLACK 2012, 89).
- „If they [the Ediacaran fossils] were animals, they bore little or no resemblance to any other creatures, either fossil or extant“ (Anonymus 2012).
- Zur Avalon-Explosion schreiben ERWIN & VALENTINE (2013, 114): „The phylogenetic affinities of these fractally constructed organisms remain a mystery ... they represent architectures unlike any of the metazoan group.“ Die Zuordnung von Ediacara-Fossilien zu heute lebenden Tierstämmen sei fantasiereich wie etwa *Dickinsonia* zu Anneliden, *Parvancorina* und *Spriggina* zu Arthropoden und *Arkarua* zu Echinodermen (128). Andere Gattungen sind noch schwerer einzuordnen (128f.).

Z-2: Weitere Details zur Ediacara-Fauna

Die Formenvielfalt der ältesten unter ihnen – die auf 575-565 Millionen Jahre datierte Avalon-Gruppe von Neufundland – wurde kürzlich genauer analysiert. Es zeigte sich, dass der insgesamt bekannte Formenreichtum der Ediacara-Fossilien schon zu Beginn der Fossiliüberlieferung voll ausgeprägt war. SHEN et al. (2008) verwenden daher den Begriff „Avalon Explosion“; sie sprechen von einem „gescheiterten Experiment“, interpretieren die Ediacara-Formen also als blinde Enden des hypothetischen evolutionären Stammbaums. Nach CONWAY MORRIS (2005) herrschten in den drei Ediacara-Faunenvergesellschaftungen unterschiedliche Umweltbedingungen. *Innerhalb* der drei Gruppen könnten keine Veränderungen im Laufe der geologischen Zeit festgestellt werden. Die Ediacara-Fossilien entsprachen insgesamt nicht dem, was man evolutionär erwarten würde.¹ NARBONNE et al. (2012, 417) sehen dagegen in den drei Faunenvergesellschaftungen jeweils größere

¹ „What is clear is that there are three principal Ediacaran assemblages, and each is controlled by specific environmental conditions. However, when you track each assemblage through geological time there is effectively no change within it. ... Ediacarans are quite different from what we expected. The moral is simple: trust nature rather than textbooks“ (CONWAY MORRIS 2005).

evolutionäre Innovationen in Bezug auf Vielzelligkeit, Segmentation (Körpergliederung), Beweglichkeit und Kalzifizierung.²

Vor einigen Jahren wurden weitere Formen beschrieben, die wahrscheinlich noch älter und taxonomisch von der Avalon-Fauna verschieden sind (YUAN et al. 2011)³: Benthische Makrofossilien, die meist *in situ* als kohlige Abdrücke in der Lantian-Formation (Südchina) überliefert sind. Die über 3.000 Einzelstücke weisen ein beträchtliches Ausmaß an taxonomischer Vielfalt und morphologischer Differenzierung auf und lassen sich in fünf morphologische Gruppen unterteilen. Ihre genauen Verwandtschaftsverhältnisse sind unsicher. Zwei der fünf Typen ähneln modernen Algen. Ein Typ ist Nesseltier-artig, während der Aufbau der Körperachse der letzten beiden Typen rätselhaft ist und den Verdauungstrakt eines wormartigen Tieres repräsentieren könnte (YUAN et al. 2011, 391f.). Die phylogenetischen Zusammensetzungen bei beiden Faunen seien „drastisch verschieden“ (YUAN et al. 2011, 393); NARBONNE (2011, 239) sieht unter ihnen keine gemeinsamen Taxa, vielleicht nicht einmal auf der taxonomischen Ebene des Tierreichs („kingdom“-Level).⁴

Z-3: Autoren, die für die kambrische Explosion maximal ca. 10 Millionen Jahre veranschlagen

- CARROLL (2000): Innerhalb weniger als 10 Millionen Jahren erscheinen fast alle hochentwickelten (advanced) Tierstämme.⁵
- VALENTINE et al. (1999) sprechen von einem Zeitraum zwischen etwa 530 und 520 Millionen Jahren⁶, ebenso VALENTINE (2002).
- BELL (1997): „Innerhalb einer Periode von nur 5-10 Millionen Jahren.“
- VAVOURI & LEHNER (2009): „Plötzliches Auftauchen einer fast vollständigen Vielfalt von Tierbauplänen vor ungefähr 530 bis 520 Millionen Jahren.“⁷
- OHNO (1996): Fast alle heutigen Tierstämme tauchen während einer „erstaunlich kurzen Dauer“ von nur 6-10 Millionen Jahren auf.
- ERWIN et al. (1997, 132): In Gesteinen des Tommotiums und Atdabaniums im Unterkambrium, zwischen etwas 530 und 525 Millionen Jahren erfolgte die kambrische Explosion.⁸
- ERWIN et al. (2011): „Verschiedene Bilateria-Linien tauchen offenbar innerhalb weniger Millionen Jahre während des frühen Kambriums auf ...“⁹ „Studien von Fossilien des Ediacariums und

² „Each assemblage exhibits a major evolutionary innovation in complex multicellularity, segmentation, mobility, or calcification that is unknown from previous assemblages and is inferred to represent a significant development in the evolution of life“ (NARBONNE et al. 2012, 417).

³ „The Geologic Time Scale 2012“ stellt sie deutlich abgegrenzt in den unteren Teil des Ediacariums zwischen 635 und 580 Millionen Jahre (NARBONNE et al. 2012, 419).

⁴ „These different preservational and ecological windows reveal different evolutionary pathways in the Ediacaran development of complex multicellularity among algae, animals and extinct groups such as rangeomorphs and erniettomorphs“ (NARBONNE 2011, 340). Vgl. auch ERWIN et al. (1997, 126): „The Cambrian record of life is in sharp contrast with that of the preceding eons“

⁵ „The most conspicuous event in metazoan evolution was the dramatic origin of major new structures and body plans documented by the Cambrian explosion. Until 530 million years ago, multicellular animals consisted primarily of simple, soft-bodied forms, most of which have been identified from the fossil record as cnidarians and sponges. Then, **within less than 10 million years**, almost all of the advanced phyla appeared, including echinoderms, chordates, annelids, brachiopods, molluscs and a host of arthropods. The extreme speed of anatomical change and adaptive radiation during this brief time period requires explanations that go beyond those proposed for the evolution of species within the modern biota.“

⁶ „The Cambrian explosion is named for the **geologically sudden** appearance of numerous metazoan body plans (many of living phyla) **between about 530 and 520 million years ago**, only 1.7% of the duration of the fossil record of animals.“

⁷ „Because of the sudden appearance of a near complete diversity of animal body plans in the fossil record around **530- 520 million years ago**, this diversification is commonly referred to as the ‘Cambrian explosion’.“

⁸ „However, it is in rocks of the later Tommotian and Atdabanian stages of the Early Cambrian, between about 530 and 525 million years ago, that fossil assemblages first include most of the basic body plans of living animals. This is the ‘Cambrian explosion’, ...“ (ERWIN et al. 1997, 132).

⁹ „**Diverse bilaterian clades emerged apparently within a few million years** during the early Cambrian, and various environmental, developmental, and ecological causes have been proposed to explain this abrupt appearance.“

Kambriums erweitern die morphologische Vielfalt der Linien zunehmend, aber das Auftauchen von Überresten und Spuren von Zweiseitentieren im Kambrium bleibt abrupt“ (ERWIN et al. 2011, 1091).¹⁰

- ERWIN & VALENTINE (2013, v, 5) sprechen von einem explosiven Erscheinen vieler verschiedener, morphologisch abgegrenzter Fossilien in einem „geologisch kurzen Intervall zwischen ungefähr 530 und 520 Millionen Jahren“, darunter auch Tiere, die ausschließlich Weichteile enthalten.¹¹

- Von einem „plötzlichen Erscheinen“ oder „plötzlicher Ausweitung“ von Stämmen und Unterstämmen sprechen auch FORTEY et al. (1996)¹², CHEN (2009)¹³, CAPORALE (2009), GROSBERG (1990)¹⁴, WRAY et al. (1996)¹⁵, BROMHAM (2003)¹⁶ und WHEAT & WAHLBERG (2013)¹⁷.

- Als „voll ausgebildet und als zu ihren Stämmen zugehörig erkennbar“ bezeichnen BARNES et al. (2001, 9f.) die kambrische Vielfalt; der Fossilbericht helfe nicht zum Verständnis ihres Ursprungs und ihrer frühen Diversifikation.¹⁸

- Von einem „geologischen Augenblick“, in dem alle verschiedenen Körperbaupläne erscheinen, sprechen KOONIN (2007)¹⁹ und PETERSON et al. (2009)²⁰.

- Viele evolutionstheoretisch orientierte Biologen, die keine Paläontologen sind, verstehen die aktuelle Literatur zur kambrischen Fossilüberlieferung ebenfalls so, dass die „Explosion“ echt ist. Als aktuelles Beispiel sei CABEJ (2013, 239ff.) zitiert, der die Explosion als echt betrachtet; sie dürfe nicht durch präkambrische Formen ausgedehnt werden, da die Ediacara-Fauna nicht als Vorläufer kambrischer Formen interpretiert werden könne, sondern als „gescheitertes Experiment“ zu betrachten sei. Er zeigt auf, dass mit der kambrischen Explosion fünf größere Übergänge zusammenfallen: Zentralisierung des Nervensystems, Triploblastie (Vorkommen von drei Keimblättern), zweiseitige Symmetrie, Auftreten von Organen und Organsystemen, Bildung eines Gehirns (CABEJ 2013, 269).

Z-4: Stammgruppen und Kronengruppen

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

¹⁰ „Studies of Ediacaran and Cambrian fossils continue to expand the morphologic variety of clades, but the appearance of the remains and traces of bilaterian animals in the Cambrian remains abrupt.“

¹¹ „.... during a relatively narrow time span in the early Cambrian (after about 542 Ma), there is an explosive appearance of many different, morphologically distinct fossils, including representatives of most of the major animal groups that are alive today“ (ERWIN & VALENTINE 2013, v). „.... geologically brief interval between about 530 to 520 Ma ...“ (5).

¹² „Nobody seriously doubts that the **sudden appearance** in the fossil record of numerous marine animal groups of both familiar and enigmatic type close to the base of the Cambrian reflects one of the important events in the history of the biosphere.“

¹³ „Beautifully preserved organisms from the Lower Cambrian Maotianshan Shale in central Yunnan, southern China, document the **sudden appearance** of diverse metazoan body plans at phylum or subphylum levels, which were either short-lived or have continued to the present day.“

¹⁴ „...the profound morphological gaps among the major groups, set against the background of **sudden appearances** in the fossil record of many novel taxa and the absence of easily recognizable transitional forms.“

¹⁵ „Darwin recognized that the **sudden appearance** of animal fossils in the Cambrian posed a problem for his theory of natural selection. ... Recent geochronological studies have reinforced the impression of a 'big bang of animal evolution' by narrowing the temporal window of apparent divergences to just a few million years.“

¹⁶ „The apparently **sudden origin** of animal phyla has contributed to the view that phyla represent a fundamental level of organization.“

¹⁷ „This paucity of metazoan fossils in the strata of Earth is broken by the **sudden appearance** of highly developed metazoan fossils in the Cambrian, a pattern colloquially referred to as the Cambrian evolutionary 'explosion'!“

¹⁸ „Most of the animal phyla that are represented in the fossil record first appear, '**fully formed**' and identifiable as to their phylum, in the Cambrian The fossil record is therefore of no help with respect to understanding the origin and early diversification of the various animal phyla...“

¹⁹ „The Cambrian explosion in animal evolution during which all the diverse body plans appear to have emerged almost in a **geological instant** is a highly publicized enigma.“

²⁰ „Part of the intrigue with the Cambrian explosion is that numerous animal phyla with very distinct body plans arrive on the scene in a geological blink of the eye, with little or no warning of what is to come in rocks that predate this interval of time.“

Bauplan der Kronengruppe besitzt, und alle seine Nachfahren, die andererseits nicht zur Kronengruppe gehören (vgl. VALENTINE 2002, 286/288²¹; vgl. Abb. ZA-1).

Bei den unterkambrischen Formen soll es sich meistens²² um Stammgruppen-Fossilien handeln und nur relativ selten um Kronengruppen-Fossilien (Abb. ZA-1; vgl. MARSHALL & VALENTINE 2010, 1193). Das Problem der kambrischen Evolution wird dadurch nicht entschärft, denn dieses besteht darin, dass eine große Anzahl unterschiedlichster detaillierter Baupläne in einem engen Zeitfernster erstmals fossil nachweisbar sind. Eine Reihe der unterkambrischen Fossilien wird darüber hinaus sogar zu Kronengruppen gestellt (vgl. den gedruckten Text)

Z-5: Bindeglieder oder Mosaikformen?

BUDD (2003a, 158) schreibt zu den basalen kambrischen Taxa (Hervorhebungen nicht im Original): „One further aspect about these now extinct basal taxa is that they would have accumulated *their own autapomorphies* not possessed by the extant taxa. As a result, these basal fossil taxa are bound to differ from the extant clades: they will not be diagnosable as members of those clades; and they will show a confusing mixture of some but not all features of those clades, together with a set of features absent from them. It should be noted that this characteristic mix has been repeatedly noted in Cambrian fossils. For example, Hughes (1975) said of the Cambrian arthropod *Burgessia*: ‘what is apparent from this restudy is that *Burgessia* did possess a mixture of characters . . . many of which are to be found in modern arthropods of various groups’ (Hughes, 1975, p. 434).“ Weiter weist BUDD (2003a, 159) darauf hin, dass es im Kambrium eine große Anzahl ungewöhnlicher Taxa gibt: „First, the spectacular preservation of the various Cambrian exceptionally-preserved biotas such as the Burgess Shale (Whittington, 1985) and, more recently, Chengjiang (e.g., Hou and Bergström, 1997), Sirius Passet (Conway Morris, 1998) and Orsten biotas (e.g., Walossek, 1993), revealed a great array of unusual taxa, almost unparalleled in the subsequent fossil record.“ Viele kambrische Taxa könnten nicht einmal auf dem Level von Tierstammen eingeordnet werden (vgl. GOULD 1991). Ähnlich ZHANG et al. (2013, 6): „It is notable that a significant number of animals that arose in Cambrian explosion have combinations of very unfamiliar morphologies and anatomies, not encountered in extant phyla.“

VALENTINE (2004, 115f.) stellt fest, dass sich höhere Taxa zwar relativ leicht voneinander abgrenzen lassen, ihre Beziehungen jedoch umstritten seien. Er stellt acht verschiedene Verzweigungsmuster, die von Fachleuten vorgeschlagen wurden, in einer Abbildung nebeneinander; sie unterscheiden sich erheblich – ein Indiz dafür, dass es kaum oder gar keine passenden Bindeglieder, sondern verschiedenste Mosaiken gibt. VALENTINE schreibt dazu: „These eight schemes, while representative, are far from exhaustive of the variety that have been proposed. There has been more agreement on the contents of the higher-level Linnean taxa than on their interrelationships“ (S. 116). An anderer Stelle: „[I]nstability in the position of phyla in phylogenetic trees, whether based on morphological, developmental, or molecular data, is commonplace“ (S. 148). Ähnliches stellen ZHANG et al. (2013, 5) über die Lophotrochozoa fest.²³

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

²¹ „Crown groups are those that include the last common ancestor of living members of a phylum (the crown ancestor), and all its descendants. Stem groups are those that include the first taxon that displayed the characteristic bodyplan of the phylum (the stem ancestor) and all of its descendants except those composing the crown group“ (VALENTINE 2002, 286/288).

²² Es gibt Ausnahmen: Nach ZAMORA (2010, 507) tauchen mutmaßliche Kronengruppen von Echinodermen früher als die Stammgruppen auf. ZHANG et al. (2007) beschreiben eine Art der Krebstiere aus dem Unterkambrium, die sie einer Kronengruppe zuordnen. Und ERWIN & VALENTINE (2013, 104) schreiben: „The Cambrian explosion encompasses the whole range of major morphological design features that we catalog among the crown phyla.“ Und: „Thus, **crown crustaceans** (and therefore crown arthropods) are likely to be represented among early Cambrian fossils“ (S. 202).

²³ „Despite the relatively stable composition of the Lophotrochozoa, the precise internal relationships of the clade, and its morphological origins remains obscure, largely owing to the widely disparate nature of the phyla contained“ (ZHANG et al. 2013, 5).

Z-6: Einige diskutierte Vorläufer der kambrischen Tierwelt

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

Chordatiere (Chordata). Die Gattung *Yunnanozoon* aus Chengjiang (Unterkambrium, China) wird von manchen Autoren zu den Chordaten oder Hemichordaten gestellt (11). Die Deutung der fossil überlieferten Merkmale ist umstritten, es gilt aber als unwahrscheinlich, dass *Yunnanozoon* eine Chorda* besaß. Es wurden zwar hunderte Fossilien dieser Gattung gefunden, aber das Fossil ist so ungewöhnlich, dass seine Verwandtschaftsbeziehungen unsicher bleiben (VALENTINE 2004, 417). Ähnliche Fossilien sind *Haikouella* (CHEN et al. 1999), das aus denselben Schichten wie *Yunnanozoon* stammt, und *Pikaia* (Abb. ZA-2) aus dem Mittelkambrium (Burgess-Schiefer, Kanada). *Pikaia* besaß wahrscheinlich einige Merkmale, die typisch sind für Chordatiere (Kiemenöffnungen, Chorda, Nervenstrang und segmentierte Muskeln), unterscheidet sich von diesen aber in anderen Merkmalen (LACALLI 2012; vgl. CONWAY MORRIS & CARON 2012). Zu *Pikaia* schreibt LACALLI (2012, 2): „Wir haben sehr wenige Belege von vergleichenden Studien, die zeigen, wie der Achsenkomplex evolviert ist, alles auf einmal oder Schritt für Schritt oder, falls Letzteres, was die Schlüsselschritte gewesen sein könnten.“²⁴ Da *Pikaia* erst im Mittelkambrium gefunden wurde, trägt es nichts zum Verständnis der kambrischen Explosion bei. Nach ERWIN & VALENTINE (2013, 311) bleiben die adaptiven Pfade, die zu vielen stark abgeleiteten Merkmalen der Chordatiere führen, spekulativ.

Armfüßer (Brachiopoda). Als Vorläufer der Brachiopoden wurde *Halkieria* (Abb. ZA-3) aus dem Unterkambrium vorgeschlagen. Die Homologien, die dafür als Belege herangezogen werden, sind jedoch „sehr spekulativ“ (VALENTINE 2004, 335).

Weichtiere (Mollusca). Auch für die Weichtiere wird *Halkieria* als Vorläuferform genannt. Die oben erwähnte Kritik von VALENTINE gilt nach dessen Auffassung für diese Vorläuferstellung genauso wie im Falle der Brachiopoden. Das trifft auch auf die Gattung *Wiwaxia* (Abb. ZA-4) zu, die in diesem Zusammenhang ebenfalls angeführt wird. *Wiwaxia* weist im Übrigen *insgesamt* einen eigenartigen Bauplan ohne deutliche Nähe zu anderen Bauplänen auf. Zu den Mollusken schreibt VALENTINE (2004, 312) zudem: „Der frühe Fossilbericht von Weichtieren zeigt ein Muster, das ziemlich ähnlich dem Fossilbericht der Vielzeller-Stämme ist. Die meisten Klassen der heute lebenden Weichtiere mit Hartteilen tauchen im Kambrium auf, jedoch fehlen klare intermediäre oder ursprüngliche Linien, die ein Nachverfolgen ihrer Stammgeschichte erlauben würden“ (Hervorhebung nicht im Original).²⁵ Und FORTEY et al. (1996, 21) merken an: „Wie die kalzifizierten Trilobiten tauchen die beschalten Weichtiere plötzlich auf.“²⁶

Kimberella (Abb. ZA-5) aus dem Ediacarium (oberes Präkambrium) weist zu den Mollusken nur eine allgemeine Formähnlichkeit auf (VALENTINE 2004, 310), eine phylogenetische Beziehung ist unsicher, und *Kimberella* ist zudem ein komplexer Organismus.

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

²⁴ „We thus have very little evidence from comparative studies to indicate how the axial complex evolved, all at once or step by step, and if the latter, what the key steps might have been.“

²⁵ „The early fossil record of Mollusca has a pattern that is quite similar to the record of the metazoan phyla as a whole. Most of the durably skeletonized living molluscan classes appear in the Cambrian, but clear intermediate or ancestral lineages that would permit tracking their phylogenies are lacking.“

²⁶ „Thus, like the calcified trilobites, the shelled molluscs appear ‘instantly’.“

Gliederfüßer (Arthropoda). Als Gattung, die von Würmern zu Gliederfüßern vermitteln soll, wird der mittelkambrische Lobopode *Aysheaia* (Abb. ZA-6) genannt; er ähnelt deutlich heute lebenden Stummelfüßern (Onychophora) und könnte als „Wurm mit Füßen“ bezeichnet werden. *Aysheaia* könnte aber allenfalls als *Modell* für eine Übergangsform gelten, jedoch nicht als reales Bindeglied, denn es gibt komplexere Formen, die älter sind (*Microdictyon* aus dem Unterkambrium; VALENTINE 2004, 261). VALENTINE (2004, 260) stellt zudem fest: „Jede der kambrischen Formen ist von anderen und von heutigen Stummelfüßern mehr verschieden als heutige Stummelfüßer untereinander.“²⁷ Hier gilt wie in vielen anderen Fällen, dass die anfängliche fossil überlieferte Vielfalt besonders groß ist. *Aysheaia* ist also nur eine von zahlreichen Formen ihres Taxons, die plötzlich auftreten; es handelt sich also nicht um einen *paläontologischen* Beleg für die Entstehungsweise der Gliederfüßer, sondern bietet allenfalls ein vergleichend-biologisches Argument.

Als nächste „Evolutionsstufe“ zu den Gliederfüßern wird manchmal der ungewöhnliche Räuber *Anomalocaris* (Abb. ZA-7) angeführt. Auch hier wird vergleichend-biologisch argumentiert, indem auf Gemeinsamkeiten mit den Lobopoden (lobopodenartige Füße) einerseits und den Gliederfüßern (arthropodenartige „Füße“ am Vorderende) andererseits verwiesen wird; außerdem wird das Maul als wurmartig beschrieben. Aufgrund dieses Merkmalsmixes und vieler weiterer spezieller Merkmale passt *Anomalocaris* jedoch keineswegs in eine Übergangsstellung zu den Gliederfüßern. VALENTINE (2004, 281) kommt daher zum Schluss, dass es sich bei dieser und ähnlichen Formen weder um Stammgruppen noch um Schwesterngruppen der Gliederfüßer handeln könne. Außerdem lebte *Anomalocaris* gleichzeitig mit den Gliederfüßern. Über deren frühe Fossilüberlieferung schreibt VALENTINE (2004, 275): „Obwohl viele frühe Gliederfüßer eine nicht-mineralisierte Haut besaßen, kam eine erstaunliche Vielfalt früher Gliederfüßer-Typen ans Licht, so viele und so unverwechselbar, dass sie große Probleme bei der Anwendung der Regeln der Systematik verursachen. ... Diese offenkundig plötzliche Explosion der Evolution der arthropodenähnlichen Bauplantypen ist selbst unter den Gruppen der kambrischen Explosion herausragend.“²⁸

Als Trilobiten-Vorläufer sehen manche Autoren aufgrund von Ähnlichkeiten in der Kopfregion die präkambrische Gattung *Spriggina* (Ediacarium) an. Die Ähnlichkeit ist jedoch nicht sehr ausgeprägt; VALENTINE (2004, 175) hält ihre Verwandtschaft für zweifelhaft. Diskutiert werden auch die präkambrischen Gattungen *Bomakellia* und *Parvancorina* (Überblick bei GON 2004). VALENTINE (2004, 287) hält diese und noch andere Gattungen nicht für „ganz überzeugend“ als Vorfahren der Gliederfüßer. Aufgrund der fehlenden fossil erhaltenen Details und weil die Ähnlichkeiten nur oberflächlicher Natur sein könnten, wird die Befundlage auch von GON (2004) als „weder klar noch eindeutig“ eingeschätzt. Ansonsten tauchen auch die Trilobiten plötzlich in großer Vielfalt und in weiter geographischer Verbreitung auf: „Die frühesten Trilobitenfossilien teilen sich in klare biogeographische Provinzen auf und haben Baupläne, die in gut aufgelösten Cladogrammen als hoch entwickelte Arthropoden platziert werden“ (WRAY et al. 1996, 572, s. o.).²⁹

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

Diania cactiformis. Diese eigenartige Gattung (Abb. ZA-8) wurde in der Erstveröffentlichung (LIU et al. 2011) als intermediär zwischen kambrischen Lobopoden und Euarthropoden eingestuft. Das wird nach MA et al. (2013) und ERWIN & VALENTINE (2013, 189) heute als unwahrscheinlich angesehen, weil neue phylogenetische Analysen *Diania* zwischen andere kambrische Lobopoden stellen und Sklerotisierung der Körperanhänge nicht nachweisbar ist.

²⁷ „Each of the Cambrian forms is more different from the others and from living onychophorans than living onychophorans are from each other.“

²⁸ „Although many early arthropods had nonmineralized cuticles, a marvelous diversity of early arthropod body types has come to light, so many and so distinctive as to pose important problems in applying the principles of systematics. ... This evidently sudden burst of evolution of arthropodlike body types is outstanding even among the Cambrian explosion taxa.“

²⁹ „The earliest trilobite fossils fall into distinct biogeographic provinces and have morphologies that on well-resolved cladograms place them as highly derived arthropods.“

Z-7: Neuere Funde, die die kambrische Explosion „verstärken“

Zusatzinfos zum gedruckten Text

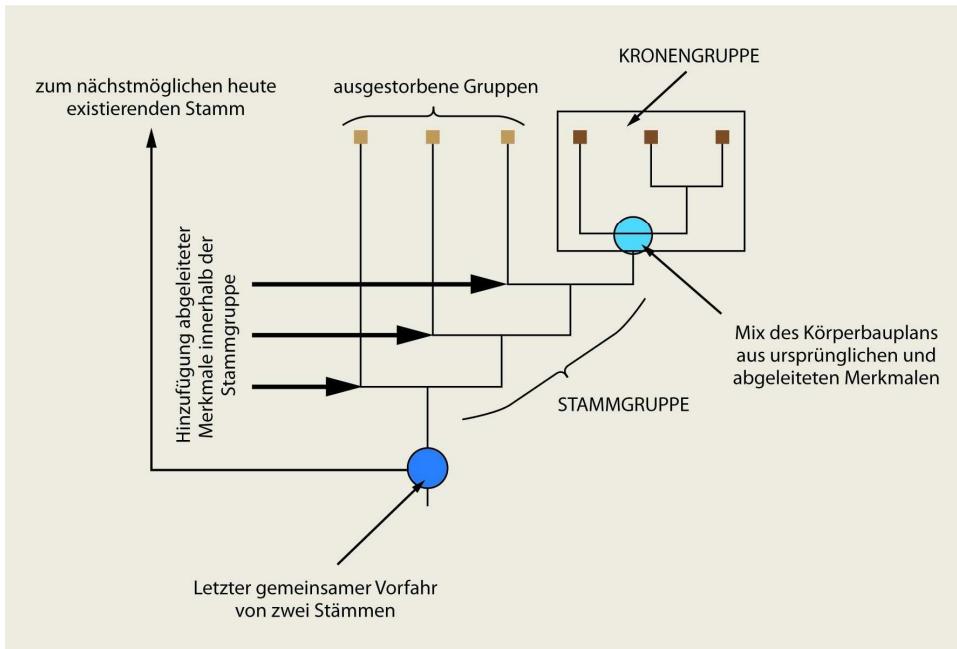
- Aus dem mittelkambrischen Burgess-Schiefer sind seit über 100 Jahren wurmartige Organismen bekannt, die als *Spartobranchus tenuis* klassifiziert wurden. Kürzlich wurde durch eine genaue Analyse (CARON et al. 2013) nachgewiesen, dass es sich dabei eindeutig um Eichelwürmer handelt, eine Tiergruppe, die zusammen mit den Pterobranchia (Flügelkiemer) zu den Hemichordaten („Halbchordatiere“) gehören (vgl. Abb. ZA-9; vgl. auch GEE 2013). Die kambrischen Eichelwürmer gleichen erstaunlicherweise heutigen Formen aus der Gruppe der Harrimaniiden.³⁰ Bislang waren die Eichelwürmer erst aus der Trias bekannt (nach radiometrischen Datierungen vor 200-250 Millionen Jahren). Die Eichelwürmer tragen damit nicht nur zur „Verstärkung“ der kambrischen Explosion bei, sondern sind auch ein Beispiel für *Stasis* – das nahezu unveränderte „Stehenbleiben“ eines Bauplans über geologische Zeiträume hinweg. Da auch die Pterobranchia (s. o.) aus dem Kambrium bekannt sind, ist klar, dass der Ursprung der Hemichordaten entsprechend ins Unterkambrium verlegt werden muss (CARON et al. 2013, 503).
- Eine neuere Studie hat gezeigt, dass die Priapuliden (Priapswürmer, (Abb. ZA-10) bereits kurz nach ihrem erstmaligen Auftritt im Fossilbericht im Kambrium das gleiche Maß an Verschiedenartigkeit aufweisen wie heute, jedoch bei anderer Artenzusammensetzung. Dieser Tierstamm hatte schon wenige Millionen Jahre nach seinem Erscheinen im Fossilbericht (zu Beginn des Kambriums) eine Variationsbreite erreicht, die der heutigen annähernd gleichkommt (WILLS et al. 2012).
- Im Nordwesten Kanadas wurden in Flachmeer-Ablagerungen aus dem mittleren bis späten Kambrium zahlreiche neue Funde von Körperanhängen eindeutig krebsartiger Tiere beschrieben (HARVEY et al. 2012; so genannte „Small Carbonaceous Fossils“, SCFs; Abb. ZA-11). Sie wurden aus Bohrkernen von Ölbohrungen herauspräpariert. Es handelt sich um Mundwerkzeuge (mindestens vier unterschiedliche Typen von Mandibeln), um sehr gut erkennbare komplexe Filteranhänge und andere Extremitäten. Sowohl durch ihre allgemeine Form als auch anhand detaillierter Ornamentierung konnten sie verschiedenen Typen von Krebsartigen zugeordnet werden, z. B. Branchiopoden (Blattfuß- oder „Urzeitkrebs“), Copepoden (Ruderfußkrebs) und Ostracoden (Muschelkrebs). Teilweise zeigten sie überraschende Ähnlichkeiten mit heute lebenden Formen. Nach Ansicht der Beschreiber verleiht das „moderne“ Aussehen der SCF dazu, ihre Träger als abgeleitete (d. h. höher evolvierte Formen) einzustufen, obwohl sie wegen ihrer Fundlage theoretisch eigentlich eher ursprünglich sein sollten. Die detaillierten Ähnlichkeiten mit heute lebenden Formen zeugen von einem frühen Ursprung und dauerhafter Konservierung mehrerer komplexer Futterbeschaffungs-Anpassungen, einschließlich der mandibularen Asymmetrie. Die Fossilien zeigen auch deutliche Änderungen in der Ökologie bezüglich Körpergröße und Lebensraum. Die Autoren stellen fest, dass die früheste Radiation von Krebsartigen, die zu den oben beschriebenen verschiedensten Formen geführt haben muss, „im Fossilbericht kryptisch“ sei. Mit anderen Worten, sie existiert im Fossilbericht nicht, es gibt keine Hinweise, wie sich die verschiedenen Untergruppen der Krebstiere (Crustacea) herausgebildet haben. Sie erscheinen plötzlich, eine Teil-Explosion der großen kambrischen Explosion (vgl. BRAUN 2012).
- In jüngerer Zeit wurden mehrere Funde von sehr gut erhaltenen Komplexaugen unterkambrischer Fossilien gemacht. Sie demonstrieren, dass Augen im Fossilbericht nicht primitiv beginnen, sondern in komplexer Form, vergleichbar den Komplexaugen heutiger Gliederfüßer (LEE et al. 2011). Manche dieser fossilen Komplexaugen können es mit den leistungsfähigsten Facettenaugen heutiger Gliederfüßer aufnehmen. PATERSON et al. (2011) beschreiben 2-3 cm große Facettenaugen ein und desselben Individuums, die der Gattung *Anomalocaris*, einem formidablen Räuber (Abb. ZA-7), zugeordnet werden. Die Augen sind aus 16.700 sechseckigen Linsen zusammengesetzt und gehören

³⁰ <http://www.cbc.ca/news/technology/story/2013/03/13/science-phallus-fossil-acorn-worm.html>

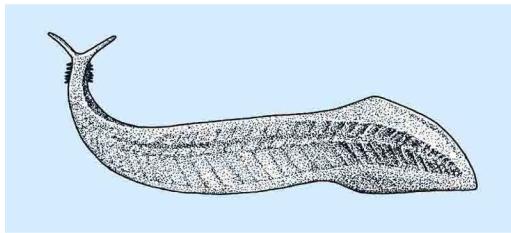
damit zu den größten und bestauflösenden bekannten Facettenaugen. Übertroffen werden sie diesbezüglich nur von den Komplexaugen einiger heute lebender räuberischer Libellen mit bis zu 28.000 Einzelaugen. Die Augen von *Anomalocaris* waren gestielt und ermöglichen daher nahezu eine Rundsicht. PATERSON et al. (2011) schließen aus der Größe der Augen, dass auch das Gehirn hochentwickelt gewesen sein muss. Die neuen Funde erweitern das Spektrum von Augentypen im Kambrium, von schwach auflösenden Augen eodiscoider Trilobiten bis zu den hochauflösenden Augen von *Anomalocaris*.

- Eine Vielzahl von Fossilfunden verschiedenster Taxa von Stachelhäutern (Echinodermen) aus dem untersten Mittelkambrium Spaniens (Abb. ZA-12) wurde im Jahr 2010 beschrieben (ZAMORA 2010). Sie erweitern das bekannte Formenspektrum beträchtlich, sowohl was die räumliche als auch die zeitliche Verbreitung betrifft; darüber hinaus sei eine Mannigfaltigkeit von ökologischen Strategien verwirklicht gewesen. Die mittelkambrischen Stachelhäuter in Spanien bildeten die verschiedenartigste bekannte Vergesellschaftung von Stachelhäutern überhaupt, denn die acht verschiedenen Arten zeigen ganz verschiedene Baupläne und besetzten sehr unterschiedliche ökologische Nischen. Da viele dieser Taxa fast am Beginn des Mittelkambriums fossil erscheinen, müsse ihr Ursprung wahrscheinlich ins Unterkambrium vorverlegt werden (so ZAMORA). Dies passe auch zu schon früher entdeckten isolierten bruchstückhaften Funden in anderen Regionen. ZAMORA (2010, 507) stellt außerdem fest, dass die Reihenfolge des fossilen Erscheinens der Stachelhäuter-Gruppen bislang nicht zu derzeit vertretenen cladistischen Verwandtschaften passt. Mutmaßliche Kronengruppen von Echinodermen tauchten fossil früher als die Stammgruppen auf.
- Bryozoen („Moostierchen“), mikroskopisch kleine, Kolonien bildende Tiere (vgl. Abb. ZA-13) waren bis vor kurzem erst aus dem Ordovizium bekannt. LANDING et al. (2010, 549) beschreiben erstmals eine Bryozoe (die Art *Pywackia baileyi*) aus dem oberen Kambrium. Sie ist einfach konstruiert, besitzt jedoch spezialisierte Zooide. Mit diesem Fund kann nun auch diese Tiergruppe in die kambrische Formenvielfalt aufgenommen werden.
- Metanauplius-Larven von *Wujicaris muelleri* (Abb. ZA-14) sind die ältesten bisher entdeckten Larven von Krebsen aus dem Unterkambrium Chinas (ZHANGSEND et al. 2010). Ihr Körperbau erinnert stark an heutige Krebse in diesem Entwicklungsstadium, zum Beispiel an Ruderfüßer oder Seepocken. Wahrscheinlich hatten die Beine der Tiere die gleichen Funktionen in Bezug auf Fortbewegung und Nahrungsfang. Die Spezialisierungen ihrer Beine ermöglichen es den Krebslarven, in Bewegung zu bleiben und gleichzeitig Nahrung abzufangen. Die untersuchten Krebslarven verfügten von Anfang an über komplexe Extremitäten genauso wie die modernen Krebse.

Zusätzliche Abbildungen (ZA-1 bis ZA-14)



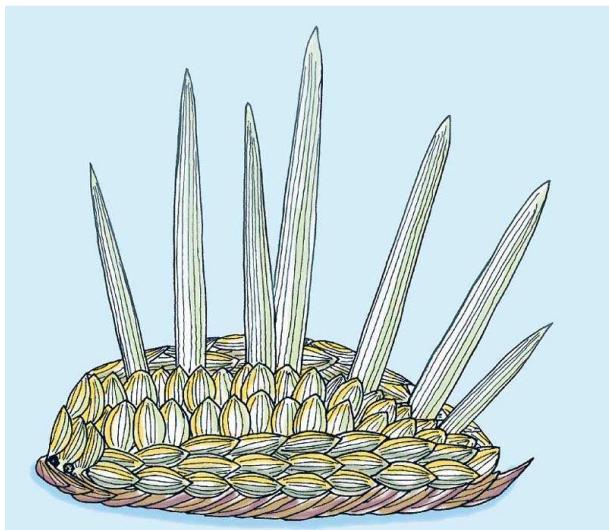
ZA-1 Graphische Darstellung von „Stammgruppe“ und „Kronengruppe“. (Nach Budd & Jensen 2000)



ZA-2 Pikaia gracilens wird als möglicher Vorläufer der Wirbeltiere diskutiert. (Nach Gould 1991)



ZA-3 Halkieria evangelista aus der grönlandischen Lagerstätte Sirius Passet, Unterkambrium. (GNU Freie Dokumentations-Lizenz)



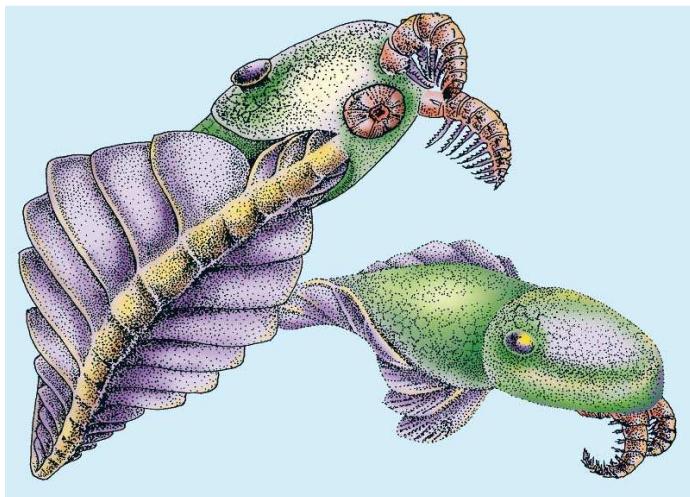
ZA-4 Wiwaxia (incertae sedis; ca. 5 cm groß). (Nach Gould 1991; Marianne Collins)



ZA-5 Kimberella quadrata. (Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Foto: Eduard Solà Vázquez, Creative-Commons-Lizenz)



ZA-6 Aysheaia pedunculata. (Foto: Claire H., Creative-Commons-Lizenz)



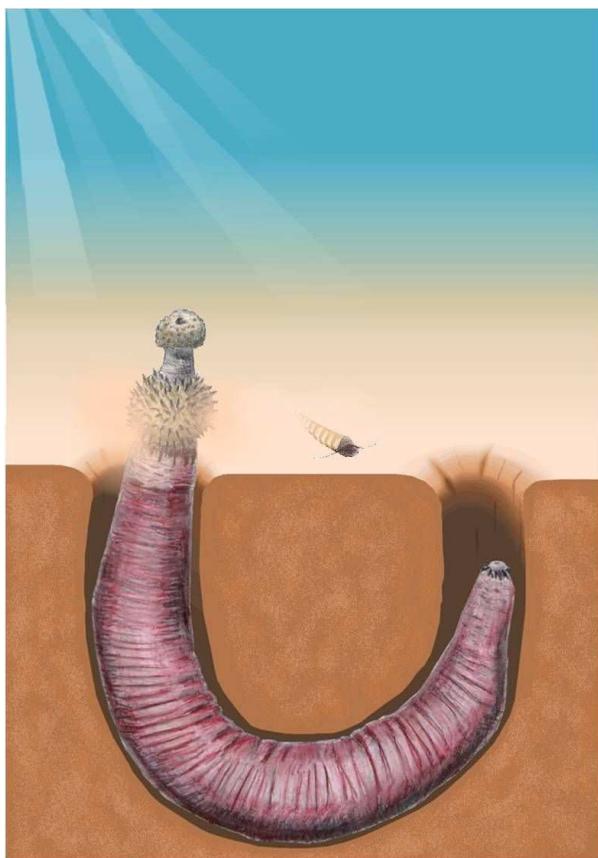
ZA-7 Anomalocaris (Lobopoda, inc. sed.; ca. 50-100 cm lang). (Nach Gould 1991; Marianne Collins)



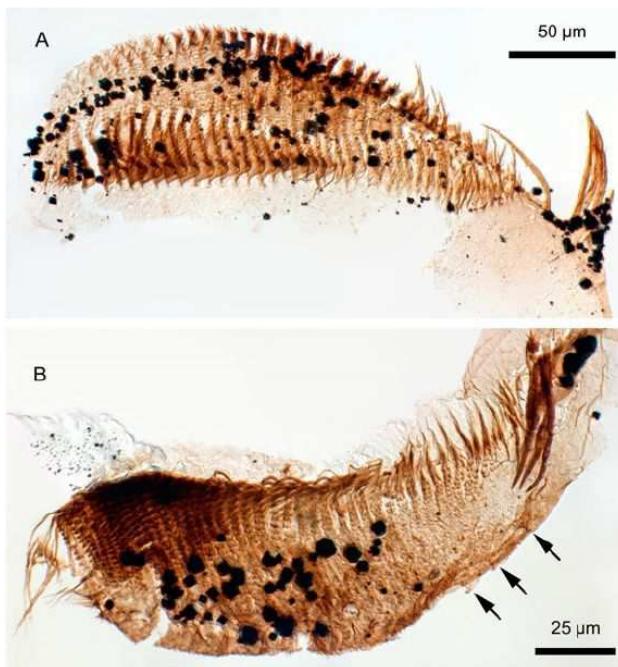
ZA-8 Rekonstruktion von Diania cactiformis. (Wikimedia Commons, CC BY-SA 3.0)



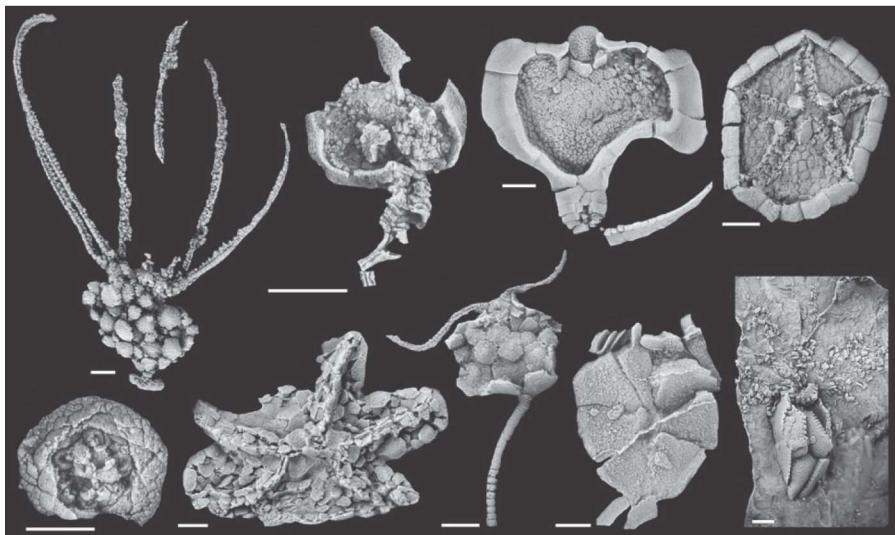
ZA-9 Bunte Vielfalt von Eichelwürmern. (Aus Spengel, J.W.: Die Enteropneusten des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. Berlin 1893)



ZA-10 Zeichnerische Rekonstruktion des ausgestorbenen Priapuliden *Ottoia* aus dem kambrischen Burgess-Schiefer. (Wikimedia Commons, smokeybjb)



ZA-11 Branchiopoden-artige Mandibeln aus der Deadwood Formation, die als rechte und linke Mandibeln eines einzigen Taxon interpretiert werden und eine Asymmetrie zeigen. Ein ähnliches Muster kommt heute bei Lepidocaris und einigen Branchiopoden der Anostraca (Kiemenfüßer) vor. (Aus Harvey et al. 2012, supporting online material)



ZA-12 Verschiedene Stachelhäuter-Gruppen (Echinodermen) aus dem Mittelkambrium Spaniens. Balken jeweils 2 mm. (Aus Zamora et al. 2010, © Geological Society of America)



ZA-13 Süßwassermoostierchen. (Wikimedia commons)



ZA-14 Dreidimensionales Modell von Wujicaris muelleri in verschiedenen Richtungen. (Aus Zhangsend et al. 2010)

2. Originalzitate und weitere Belege zu den Ausführungen der einzelnen Abschnitte (ZZ-1)

Zur Einleitung

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

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

FORTEY et al. (1996, 16): „By the late Lower Cambrian both disparity and the range of taxa match, or even exceed (Gould, 1989) those of the Recent oceans.“

ERWIN (1999, 622f.): „... all demonstrate the phylogenetic breadth of lineages involved in the Early Cambrian phase of the radiation.“

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

THOMAS et al. (2000, 1239): „Here, we show that structural elements deployed in the skeletons of Burgess Shale animals (Middle Cambrian) incorporate 146 of 182 character pairs defined in this morphospace. Within 15 million years of the appearance of crown groups of phyla with substantial hard parts, at least 80 percent of skeletal design elements recognized among living and extinct marine metazoans were exploited.“ (Vgl. CARROLL 2001)

FORTEY et al. (1996, 23): „There are hardly any fossils which suggest links between phyla.“

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

Zum Abschnitt „Wie explosiv war die kambrische Explosion?“

Diese Auffassung, dass es eine kambrische Explosion gar nicht gebe, sondern eine über 80 Millionen radiometrische Jahre währende Radiation, findet sich vor allem im Internet, so in einer Rezension des Paläontologen Daniel R. PROTHERO auf amazon.com (<http://tinyurl.com/ok2aro9>) oder auf der facebook-Seite der AG Evolutionsbiologie

(<https://www.facebook.com/AGEvolutionsbiologie/posts/544522338949480>), wo aus http://www.uniprotokolle.de/Lexikon/Kambrische_Explosion.html zitiert wird: „Der Begriff ‚kambrische Explosion‘ ist eigentlich falsch und stammt aus der Zeit in der die ersten Fossilien des Burgess-Schiefer entdeckt wurden. Damals entstand das Bild dass auf einen Schlag alle modernen Tiergruppen entstanden seien. Nach neueren Erkenntnissen dauerte diese Periode aber 50 Millionen Jahre und war keineswegs

ungewöhnlich plötzlich.“ (Dieses Zitat stammt aus einer veralteten Version des Wikipedia-Artikels über „Kambrische Explosion“.) –MARSHALL (2013) wirft in seiner Rezension von S. MEYERS Buch „Darwin’s Doubt“ dem Autor vor, er würde die Plötzlichkeit der kambrischen Explosion übertreiben; genauso so Nick MATZKE, <http://pandasthumb.org/archives/2013/06/meyers-hopeless-2.html>; beide behaupten einen Zeitraum von 30 Millionen Jahren für die kambrische Explosion.

VALENTINE (2004, 194): „In sum, the Cambrian fossils imply an explosion of bodyplans, but the underlying causes remain uncertain.“ – In seiner Rezension von *The Cambrian Explosion* (ERWIN & VALENTINE 2013) stellt LOWE (2013, 1070) fest: „The Ediacaran and Cambrian periods witnessed a phase of morphological innovation in animal evolution unrivaled in metazoan history, yet the proximate causes of this body plan revolution remain decidedly murky. The grand puzzle of the Cambrian explosion surely must rank as one of the most important outstanding mysteries in evolutionary biology. Evidence of early representatives of all the major animal phyla first appear abruptly in the Cambrian (starting 542 million years ago). This spectacular morphological diversity contrasts strongly with Precambrian deposits, which have yielded a sparse fossil record with small, morphologically ambiguous trace fossils or the enigmatic but elegant creatures of the Ediacaran fauna“ (Hervorhebungen nicht im Original).

VALENTINE (2004, 37): „Organisms with the characteristic bodyplans that we identify as living phyla appear abruptly in the fossil record, many within a narrow window of geologic time – perhaps 5 to 10 million years, beginning about 530 Ma (chap. 5). Nearly all of these are stem taxa. ... none of them can be traced through fossil intermediates to an ancestral group. ... In no case is a morphological continuum found across a broad range of bodyplan morphologies, nor do phyla resemble each other more closely during their early fossil histories.“

Zum Abschnitt „Ediacara-Fauna und andere vorkambrische Faunen“

Die Andersartigkeit der Ediacara-Fauna beschreibt MARSHALL (2006, 376) wie folgt: „Compared with Phanerozoic animals, the Ediacaran biota are remarkable by their lack of macroscopic sensory organs (compound eyes, antennae, setae, etc.), the virtual absence of macroscopic organs for interacting with other organisms or the environment (there are no legs, swimming appendages, claws, etc.). They show no signs of predation, except for bore holes in some of the earliest skeletonized fossils, *Cloudina*, from the latest Ediacaran.“

VALENTINE & ERWIN (1987, 132): „This confusing state of affairs arose because these body fossils do not share definitive anatomical details with modern groups, and thus the assignments must be based on vague similarities of overall shape and form, a method that has frequently been misleading in other cases.“

Ein Beispiel für besonders unklare taxonomische Einordnung ist *Dickinsonia*, die mehr als 1 m groß sein kann, jedoch nur wenige Millimeter dick war. Gewöhnlich wird diese Gattung zu den Nesseltieren (Cnidaria) gestellt, es wurden aber auch verwandtschaftliche Beziehungen zu den Platyhelminthes, den Annelida, zu einem ausgestorbenen Tierstamm Proarticulata oder sogar zu einem eigenen, von den Metazoa getrennten Tierreich. Keine dieser Zuordnungen gelingt ohne Schwierigkeiten (VALENTINE 2004, 222).

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

„Although many SSFs are still poorly understood, it is clear that they are a large and phylogenetically disparate assemblage, representing a thriving fauna whose preservation was restricted to a rather narrow taphonomic window (...)“ (ERWIN & VALENTINE 2013, 151).

„While many represent individual animals, others represent individual components of the armor of much larger animals (Conway Morris & Peel 1995). Some of the described genera belong to known phyla such as Brachiopoda and Mollusca. However, many are problematic, including the cambroclaves, coeloscleritopherans, cribricyatheans, machaeridians, tommotiids, as well as a diverse

array of incertae sedis [Fossilien unklarer taxonomischer Zugehörigkeit]“ (MARSHALL 2006, 360). „The most diverse group of small shelly fossils with clear affinities to an extant taxon is the molluscs“ (MALOOF et al. 2010, 1735).

„By the beginning of the Cambrian Period, near 543 million years ago, a few kinds of 'small shelly' fossils are found, <2mm in largest dimension. The small shellys rose to a peak in abundance and diversity during the period from 530 to 520 million years ago, when representatives of living phyla are found among them. During that same period, a chiefly larger-bodied invertebrate fauna of up to a dozen phyla, and including many soft-bodied forms, is also first represented by fossils. This geologically abrupt appearance of fossils representing quite disparate bodyplans of many living metazoan phyla is termed the Cambrian explosion...“ (MARSHALL & VALENTINE 2010, 1193).

„Nevertheless, quibbling of that sort reduces the debate to one of semantics. The key question is not how many different events should be included within the designation 'Cambrian explosion.' Nor is it about the total amount of time that some arbitrarily designated series of separate paleontological events covers. Instead, the key question is what caused the discontinuous appearance of morphological novelty within specific, and measurably narrow, windows of geological time -- whatever we choose to call them. Thus, Darwin's Doubt focuses on the crucial Tommotian and Atdabanian stages of the Cambrian explosion -- where 13-16 new animal phyla arose within a 5-6 million year window -- as a defining challenge to the efficacy of the neo-Darwinian mechanism. Marshall doesn't explain how the origin of the small shelly fossils diminishes the problem of the origin of the morphological novelty within that window of time“ (LUSKIN 2013c).

Zum Abschnitt „Das Erscheinen zahlreicher Tierbaupläne im Unterkambrium ist explosiv“

„During the ensuing Tommotian and Atdabanian stages, animals diversified rapidly, so that by the end of the Atdabanian, most of the extant phyla and classes of marine invertebrates were already in place“ (BOWRING et al. 1993, 1293).

„[A] great variety and abundance of animal fossils appear in deposits dating from a *geologically brief interval* between about 530 to 520 Ma, early in the Cambrian period. During this time, nearly all the major living animal groups (phyla) that have skeletons first appeared as fossils (at least one appeared earlier). Surprisingly, a number of those localities have yielded fossils that preserve details of complex organs at the tissue level, such as eyes, guts, and appendages. In addition, several groups that were entirely soft-bodied and thus could be preserved only under unusual circumstances also first appear in those faunas. Because many of those fossils represent complex groups such as vertebrates (the subgroup of the phylum Chordata to which humans belong) and arthropods, it seems likely that all or nearly all the major phylum-level groups of living animals, including many small soft-bodied groups that we do not actually find as fossils, had appeared by the end of the early Cambrian. This *geologically abrupt* and spectacular record of early animal life is called the Cambrian explosion“ (ERWIN & VALENTINE 2013, 5).

„There is no neat sequence of appearance of increasing complex architectural grades with time, but rather a geologically abrupt appearance of body plans that range across levels of complexity from sponges to chordates“ (ERWIN & VALENTINE 2013, 158).

„[T]he basic structure of Phanerozoic ecosystems had been achieved within at most 10 million years after the onset of bilaterian diversification“ (ERWIN & VALENTINE 2013, 226).

„Indeed, the early Cambrian marine ecosystems appear to have been as complex as many modern ecosystems, at least in terms of their trophic relationships. The Chengjiang biota provides excellent documentation of how far the ecological diversification had progressed by Cambrian Stage 3: at least two dozen different modes of life are present, including a variety of infaunal burrowers as well as suspension, microparticle, and larger particle feeders (...), pelagic forms, and predators“ (ERWIN & VALENTINE 2013, 225f.). „When the topologies are compared, it turns out that the distribution of trophic types within Cambrian communities was remarkably similar to that of modern communities“ (ERWIN & VALENTINE 2013, 234). „At the outset of this research, significant differences between the architectures of these Cambrian food webs and modern marine webs were expected. Surprisingly, the

diversity, complexity, resolution, and network structure are remarkably similar to what is described in modern marine food webs“ (ERWIN & VALENTINE 2013, 234).

Es gibt Ausnahmen: Nach ZAMORA (2010, 507) tauchen mutmaßliche Kronengruppen von Echinodermen früher als die Stammgruppen auf. ZHANG et al. (2007) beschreiben eine Art der Krebstiere aus dem Unterkambrium, die sie einer Kronengruppe zuordnen. Und ERWIN & VALENTINE (2013, 104) schreiben: „The Cambrian explosion encompasses the whole range of major morphological design features that we catalog among the crown phyla.“ Und: „Thus, **crown crustaceans** (and therefore crown arthropods) are likely to be represented among early Cambrian fossils“ (S. 202).

„... the problem that nearly all the animal phyla appear in the Lower Cambrian with no evidence of intermediate taxa was solved by the recognition that most Lower Cambrian fossils represent stem-groups of living phyla ...“ (MALOOF et al. 2010, 1752). Die Autoren schreiben selber „Nonetheless, it is true that many Early Cambrian taxa are at least recognizably related to crown-group phyla, suggesting that many of the basic features that distinguish the major groups of animals had evolved by this time (Budd, 2008). In other words, the Early Cambrian diversification of animals is marked by high disparity“ (MALOOF 2010, 1732).

Zum Abschnitt „Verschiedenartigkeit vor Vielfalt“

„[P]hya for which we have good early records usually achieve great morphological disparity early in their histories (chap. 13), for example, Arthropoda (Briggs et al. 1992), Bryozoa (Taylor and Curry 1985; Anstey and Pachut 1995), and Echinodermata (Paul 1977; Campbell and Marshall 1987)“ (VALENTINE 2004, 35).

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

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

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

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

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

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

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

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

„... it now seems likely that no entirely novel body plans have arisen since that period. This is not what would have been predicted by the standard model for evolutionary change—the Neo-Darwinian synthesis“ (NEWMAN & BHAT 2008, 1f.).

„This pattern is the common one of early achievement of morphological disparity and taxonomic breadth, followed over geological time by the loss of major clades“ (ERWIN & VALENTINE 2013, 213). ERWIN & VALENTINE (2013, 216) schreiben weiter: „The most remarkable pattern to emerge from any analysis of early Cambrian metazoa diversification is the extraordinary breadth of morphological innovation. It is evident at many different scales, from the obvious generation of morphologically distinctive groups to diversity in anatomical details. ... Many morphologically distinctive groups (high disparity) in the Cambrian had relatively few species (low diversity) compared with similar groups today. ... the early species of most new major clades were widely distributed across the eventual morphological range of the group – its morphospace boundaries – taxa evolving later tended largely to fill in this space rather than extending it by a significant amount.“

Wird die Verschiedenartigkeit gegen die erdgeschichtliche Zeit aufgetragen, nimmt sie nach einem frühen Maximum im Laufe der Zeit wieder ab. Es sei auch kein Trend in den Verschiedenartigkeitsprofilen während dieser gesamten Zeitspanne erkennbar. Ausnahmen von diesem Befund gebe es nur bei Massenaussterbeereignissen sowie bei Formengruppen, die sich erst in jüngerer erdgeschichtlicher Zeit entfaltet haben und gegenwärtig noch existieren (HUGHES et al. 2013).

„Thus, some of the earliest sponges show combinations of characters – spicules in this case – that are either found restricted to different crown classes today or are unique. Either some of these characters evolved independently in different clades or the extinct sponge clades that combine characters are ancestral to living clades and have lost characters differentially“ (ERWIN & VALENTINE 2013, 159).

3. Ausführlichere Literaturliste (ZL-1)

- ANONYMUS (2012) Life on land. *Nature* 492, 153-154.
- ARTHUR W (2002) The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology. *Nature* 415, 757-764.
- AXE DD (2004) Extreme functional sensitivity to conservative amino acid changes on enzyme exteriors. *J. Mol. Biol.* 341, 1295-1315.
- AYALA FJ (1999) Molecular clock mirages. *BioEssays* 21, 71-75.
- AYALA FJ, RZHETSKY A & AYALA FJ (1998) Origin of the metazoan phyla: Molecular clocks confirm paleontological estimates. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 95, 606-611.
- BARNES RSK, CALOW P, OLIVE PJW, GOLDING DW & SPICER JI (2001) The Invertebrates: A New Synthesis, 3rd ed. Malden, MA.
- BELL MA (1997) Origin of the metazoan phyla: Cambrian explosion or proterozoic slow burn. *Trends Ecol. Evol.* 12, 1-2.
- BENGTSON S (2010) A little kraken wakes. *Nature* 465, 427-428.
- BENGTSON S, CUNNINGHAM JA, YIN C & DONOGHUE PCJ (2012) A merciful death for the ‘earliest bilaterian,’ *Vernanimalcula*. *Evol. Dev.* 14, 421-427.
- BOTTJER DJ (2005) The early evolution of animals. *Sci. Am.* 293, 42-47.

- BOWRING SA, GROTZINGER JP, ISACHSEN CE, KNOLL AH, SM PELECHATY SM & KOLOSOV P (1993) Calibrating rates of early Cambrian evolution. *Science* 261, 1293-1298.
- BRASIER M (1998) From deep time to late arrivals. *Nature* 395, 547-548.
- BRASIER M & ANTCLIFFE J (2004) Decoding the Ediacaran enigma. *Science* 305, 1115-1117.
- BRAUN H-B (2012) Kryptische Krebse: Moderne Crustaceen-Fossilien aus dem Kambrium. *Stud. Integr. J.* 19, 93-94.
- BROMHAM L (2003) What can DNA tell us about the Cambrian Explosion? *Integr. Comp. Biol.* 43, 148-156.
- BROOKE M de L (1999) How old are animals? *Trends Ecol. Evol.* 14, 211-212.
- BUDD GE (2003a) The Cambrian fossil record and the origin of the phyla. *Integr. Comp. Biol.* 43, 157-165.
- BUDD GE (2003b) Animal phyla. In: HALL BK & OLSON WM (eds) *Keywords and concepts in evolutionary developmental biology*. Cambridge, MA, pp 1-10.
- BUDD GE (2008) The earliest fossil record of the animals and its significance. *Phil. Trans. R. Soc. B* 363, 1425-1434.
- BUDD GE & JENSEN S (2000) A critical reappraisal of the fossil record of the bilaterian phyla. *Biol. Rev.* 75, 253-295.
- BUDD GE & TELFORD MJ (2009) The origin and evolution of arthropods. *Nature* 457, 812-817.
- CABEJ NR (2913) Building the most complex structures on earth. An epigenetic narrative of development and evolution of animals. Amsterdam: Elsevier.
- CAPORALE LH (2009) Putting together the pieces: evolutionary mechanisms at work within genomes. *BioEssays* 31, 700-702.
- CARON JB, CONWAY MORRIS S & CAMERON CB (2013) Tubicolous enteropneusts from the Cambrian period. *Nature* 495, 503-506.
- CARROLL RL (1993) *Paläontologie und Evolution der Wirbeltiere*. Stuttgart, New York.
- CARROLL RL (2000) Towards a new evolutionary synthesis. *Trends Ecol. Evol.* 15, 27-32.
- CARROLL SB (2001) Chance and necessity: the evolution of morphological complexity and diversity. *Nature* 409, 1102-1109.
- CARROLL SB (2005a) Endless forms most beautiful. The new science of evo devo and the making of the animal kingdom. London.
- CARROLL SB (2005b) Evolution at Two Levels: On Genes and Form. *PLoS Biol.* 3(7): e245.
- CARROLL SB, GRENIER JK & WEATHERBEE SD (2005) *From DNA to diversity*, 2nd ed. Blackwell Publishing.
- CARVUNIS AR, ROLLAND T et al. (2012) Protogenes and *de novo* gene birth. *Nature* 487, 370-374.
- CHEN JY, BOTTJER DJ, OLIVERI P, DORBOS SQ, GAO F, RUFFINS S, CHI H, LI CW & DAVIDSON EH (2004) Small bilaterian fossils from 40 to 55 Million years before the Cambrian. *Science* 305, 218-222.
- CHEN JY, HUANG DY & BOTTJER DJ (2005) An Early Cambrian craniate-like chordate. *Nature* 402, 518-522.
- CHEN JY, HUANG DY & LI C-W (1999) An Early Cambrian problematic fossil: *Vetustovermis* and its possible affinities. *Proc. R. Soc. 272B*, 2003-2007.
- CHEN JY (2009) The sudden appearance of diverse animal body plans during the Cambrian explosion. *Int. J. Dev. Biol.* 53, 733-751.
- CLITES EC, DROSER ML & GEHLING JG (2012) The advent of hard-part structural support among the Ediacara biota: Ediacaran harbinger of a Cambrian mode of body construction, *Geology* 40, 307-310.
- CONWAY MORRIS S (1976) *Nectocaris pteryx*, a new organism from the Middle Cambrian Burgess Shale of British Columbia. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, S. 705-713.
- CONWAY MORRIS S (1997) Molecular clocks: Defusing the Cambrian 'explosion'? *Curr. Biol.* 7, R71-R74.
- CONWAY MORRIS S (2003) The Cambrian „explosion“ of metazoans. In: MÜLLER GB & NEWMAN SA (eds) *Origination of organismal form*. Cambridge, MA, pp 13-31.
- CONWAY MORRIS S (2005) Ediacarans. *Curr. Biol.* 15, R8.

- CONWAY MORRIS S & CARON JB (2012) *Pikaia gracilens* Walcott, a stem-group chordate from the Middle Cambrian of British Columbia. *Biol. Rev.* 87, 480-512.
- CONWAY MORRIS S & PEEL JS (1995) Articulated halkieriids from the Lower Cambrian of North Greenland and their role in early protostome evolution. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 347, 305-358.
- COOPER A & FORTEY R (1998) Evolutionary explosions and the phylogenetic fuse. *Trends Ecol. Evol.* 13, 151-156.
- CZIHAK G, LANGER H & ZIEGLER H (1981) *Biologie: Ein Lehrbuch*. Berlin, Heidelberg.
- DALEY AC, BUDD GE, CARON JB, EDGECOMBE GD & COLLINS D (2009) The Burgess shale anomalocaridid *Hurdia* and its significance for early euarthropod evolution, *Science* 323, 1597-1600.
- DARWIN C (1990/1859) *Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl*. Leipzig, 3. Aufl. der deutschen Übersetzung von Carl W. Neumann.
- DAVIDSON EH (2011) Evolutionary bioscience as regulatory systems biology. *Dev. Biol.* 357, 35-40.
- DZIK J (1993) Early metazoan evolution and the meaning of its fossil record. In: HECHT MK et al. (eds) *Evolutionary Biology*, vol. 27, 339-366.
- DZIK J (2003) Anatomical information content in the Ediacaran fossils and their possible zoological affinities. *Integr. Comp. Biol.* 43, 114-126.
- ERWIN DH (1999) The origin of bodyplans. *Am. Zool.* 39, 617-629.
- ERWIN D, VALENTINE J & JABLONSKI D (1997) The origin of animal body plans. *Am. Sci.* 85, 126-137.
- ERWIN DH, LAFLAMME M, TWEEDT SM, SPERLING EA, PISANI D & PETERSON KJ (2011) The Cambrian conundrum: Early divergence and later ecological success in the early history of animals. *Science* 334, 1091-1097.
- ERWIN DH & VALENTINE JW (2013) The Cambrian explosion. The construction of animal biodiversity. Greenwood Village, Colorado.
- FINNERTY JR, MASTER VA, IRVINE S, KOURAKIS MJ, WARRINER S & MARTINDALE MQ (1996) Homeobox genes in the Ctenophora: identification of paired-type and Hox homologues in the atentaculate ctenophore, *Beroë ovata*. *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.* 5, 249-258.
- FORTEY R (2002) Trilobiten! Fossilien erzählen die Geschichte des Lebens, München.
- FORTEY RA, BRIGGS DEG & WILLS MA (1996) The Cambrian evolutionary ‘explosion’: decoupling cladogenesis from morphological disparity. *Biol. J. Linn. Soc.* 57, 13-33.
- FORTEY RA, BRIGGS DEG & WILLS MA (1997) The Cambrian evolutionary ‘explosion’ recalibrated. *BioEssays* 19, 429-434.
- GEE H (2013) Tubular worms from the Burgess Shale. *Nature* 495, 458-459.
- GEYER G (1998) Die kambrische Explosion. *Paläontologische Zeitschrift* 72, 7-30.
- GIBSON AK, SMITH Z, FUQUA C, CLAY K & COLBOURNE JK (2013) Why so many unknown genes? Partitioning orphans from a representative transcriptome of the lone star tick *Amblyomma americanum*. *BMC Genomics* 14, 135.
- GILBERT SF (2003) *Developmental Biology*. 7th ed. Sunderland, Mass.
- GON III SM (2004) Origins of Trilobites. www.aloha.net/~smgon/origins.htm.
- GOULD SJ (1991) *Zufall Mensch*. München – Wien; Original 1989: *Wonderful Life*. New York: W. W. Norton & Co.
- GRAZHDANKIN D (2011) Ediacaran biota. In: REITNER J & THIEL V (eds) *Encyclopedia of Geobiology*. doi: 10.1007/978-1-4020-9212-1, pp 342-348.
- GROSBERG RK (1990) Out on a Limb: Arthropod Origins. *Science* 250, 632-633.
- GUBANOV AP, SKOVSTED CB & PEEL JS (2004) *Anabarella australis* (Mollusca, Helcionelloida) from the Lower Cambrian of Greenland. *Geobios* 37, 719-724.
- HARVEY THP, VÉLEZ MI & BUTTERFIELD NJ (2012) Exceptionally preserved crustaceans from western Canada reveal a cryptic Cambrian radiation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109, 1589-1594.
- HUGHES M, GERBER S & WILLS MA (2013) Clades reach highest morphological disparity early in their evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 13875-13879.
- JANVIER P (2003) Die explosive Entstehung der Tierwelt. *Spektr. Wiss.* 5/2003.
- JUNKER R (2001) Unbeständige molekulare Uhren. *Stud. Int. J.* 8, 30-31.

- JUNKER R (2011) Von komplex nach einfach? Genesisnet,
http://www.genesisnet.info/schoepfung_evolution/n166.php
- JUNKER R (2013) Immer verworrenen: Verwandtschaftsbeziehungen der ältesten Vielzeller.
 Genesisnet, http://www.genesisnet.info/schoepfung_evolution/n206.php
- KHALTURIN K, HEMMRICH G, FRAUNE S, AUGUSTIN R & BOSCH TCG (2009) More than just orphans:
 are taxonomically-restricted genes important in evolution? *Trends Genet.* 25, 404-413.
- KNOLL AH & CARROLL SB (1999) Early animal evolution: Emerging views from comparative biology
 and geology. *Science* 284, 2129-2137.
- KOONIN EV (2007) The Biological Big Bang model for the major transitions in evolution. *Biology
 Direct* 2:21.
- KOTULLA M (2014) Gültigkeit und Grenzen geologischer Zeitbestimmung. Online-
 Loseblattsammlung, Stand: 1. Ergänzungslieferung 03/2014, <http://www.wort-und-wissen.de/loseblattsammlung.html>.
- KUSSEROW A, PANG K, STURM C, HROUDA M, LENTFER J, SCHMIDT HA, TECHNAU U, VON
 HAESELER A, HOBMAYER B, MARTINDALE MQ & HOLSTEIN TW (2005) Unexpected complexity
 of the Wnt gene family in a sea anemone. *Nature* 433, 156-160.
- LACALLI T (2012) The Middle Cambrian fossil *Pikaia* and the evolution of chordate swimming.
EvoDevo 3:12.
- LANDING E, ENGLISH A & Keppie JD (2010) Cambrian origin of all skeletalized metazoan phyla –
 Discovery of earth's oldest bryozoans (Upper Cambrian, southern Mexico). *Geology* 38, 547-550.
- LEE MSY, JAGO JB, GARCÍA-BELLIDO DC, EDGEcombe GD, GEHLING JG & PATERSON JR (2011)
 Modern optics in exceptionally preserved eyes of Early Cambrian arthropods from Australia.
Nature 474, 631-634.
- LEE MSY, SOUBRIER J & EDGEcombe GD (2013) Rates of phenotypic and genomic evolution during
 the Cambrian explosion. *Curr. Biol.* 23, 1889-1895.
- LIU J, STEINER K, DUNLOP JA, KEUPP H, SHU D, OU Q, HAN J, ZHANG Z & ZHANG X (2011) An
 armoured Cambrian lobopodian from China with arthropod-like appendages. *Nature* 470, 526-530.
- LONG M, BETRÁN E, THORNTON K & Wang W (2003) The origin of new genes: Glimpses from the
 young and old. *Nat. Rev. Genet.* 4, 865-875.
- LOWE CJ (2013) What led to metazoa's big bang? *Science* 340, 1170-1171.
- LUO ZX (2004) A window on early animal evolution. *Nature* 430, 405. (Rezension von: The Cambrian
 fossils of Chengjiang, China: The flowering of early animal life).
- LUSKIN C (2013a) *Current Biology* paper's assumptions and methodology dramatically underestimate
 "rates of change" in the Cambrian explosion.
http://www.evolutionnews.org/2013/10/current_biology078581.html
- LUSKIN C (2013b) How "sudden" was the Cambrian explosion? Nick Matzke misreads Stephen
 Meyer and the paleontological literature; *New Yorker* Recycles Misrepresentation.
http://www.evolutionnews.org/2013/07/how_sudden_was_074511.html
- LUSKIN C (2013c) More on small shelly fossils and the length of the Cambrian explosion: A
 concluding response to Charles Marshall.
http://www.evolutionnews.org/2013/10/more_on_small_s078251.html
- MA X, EDGEcombe GD, LEGG D & HOU X (2013) The morphology and phylogenetic position of the
 Cambrian lobopodian *Diania cactiformis*. *J. Syst. Palaeont.*,
<http://dx.doi.org/10.1080/14772019.2013.770418>
- MALOOF AC, PORTER SM, MOORE JL, DUDAS FO, BOWRING SA, HIGGINS JA, FIKE DA & EDDY MP
 (2010) The earliest Cambrian record of animals and ocean geochemical change. *Geol. Soc. Amer.
 Bull.* 122, 1731-1774.
- MARSHALL CR (2003) Nomothetism and understanding the Cambrian "explosion". *Palaeos* 18, 195-
 196.
- MARSHALL CR (2006) Explaining the Cambrian 'explosion' of animals. *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.*
 34, 355-384.
- MARSHALL CR (2013) When prior belief trumps scholarship. *Science* 341, 1344.

- MARSHALL CR & VALENTINE JW (2010) The importance of preadapted genomes in the origin of the animal bodyplans and the Cambrian explosion. *Evolution* 64, 1189-1201.
- MCDONALD JF (1983) The molecular basis of adaptation: A critical review of relevant ideas and observations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 14, 77-102.
- MEYER SC, NELSON PA & CHIEN P (2001) The Cambrian explosion: Biology's big bang. <http://www.discovery.org/articleFiles/PDFs/Cambrian.pdf>.
- MEYER SC (2013a) Darwin's Doubt. The explosive origin of animal life and the case for intelligent design. New York.
- MEYER (2013b) To build new animals, no new genetic information needed? More in reply in Charles Marshall. http://www.evolutionnews.org/2013/10/to_build_new_an077541.html
- MIYATA T & SUGA H (2001) Divergence pattern of animal gene families and relationship with the Cambrian explosion. *BioEssays* 23, 1018-1027.
- NARBONNE GM (2004) Modular construction of early Ediacaran complex life forms. *Science* 305, 1141-1144.
- NARBONNE GM (2005) The Ediacara biota: Neoproterozoic origin of animals and their ecosystems. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 33, 421-442.
- NARBONNE GM (2011) When life got big. *Nature* 470, 339-340.
- NARBONNE GM, XIAO S & SHIELDS GA (2012) The Ediacaran Period. In: *The Geologic Time Scale 2012*. Amsterdam: Elsevier, Kap. 18 (doi: 10.1016/B978-0-444-59425-9.00018-4).
- NEWMAN SA (2010) Dynamical pattern modules. In: PIGLIUCCI M & MÜLLER GB (eds) *Evolution. The extended synthesis*. The MIT Press, Cambridge, Mass. & London, S. 281-306.
- NEWMAN SA & BHAT R (2008) Dynamical patterning modules: physico-genetic determinants of morphological development and evolution. *Phys. Biol.* 5, 015008, 1-13.
- OHNO S (1996) The notion of the Cambrian pananimalia genome. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 93, 8475-8478.
- PATERSON RJ, GARCÍA-BELLIDO DC, LEE MSY, BROCK GA, JAGO JB & EDGEcombe GD (2011) Acute vision in the giant Cambrian predator *Anomalocaris* and the origin of compound eyes. *Nature* 480, 237-240.
- PAUL CRC & SMITH AB (1984) The early radiation and phylogeny of echinoderms. *Biol. Rev.* 59, 443-481.
- PETERS SE & GAINES RR (2012) Formation of the 'Great Unconformity' as a trigger for the Cambrian explosion. *Nature* 484, 363-366.
- PETERSON KJ, DIETRICH MR & MCPEEK MA (2009) MicroRNAs and metazoan macroevolution: insights into canalization, complexity, and the Cambrian explosion. *BioEssays* 31, 736-747.
- PHILIPPE H et al. (2011) Acoelomorph flatworms are deuterostomes related to *Xenoturbella*. *Nature* 470, 255-258.
- RETALLACK GJ (1994) Were the Ediacaran fossils lichens? *Paleobiology* 20, 523-544.
- RETALLACK GJ (2012) Ediacaran life on land. *Nature* 493, 89-92.
- ROTH C, RASTOGI S, ARVESTAD L, DITTMAR K, LIGHT S, EKMAN D & LIBERLES DA (2007) Evolution after gene duplication: models, mechanisms, sequences, systems, and organisms. *J. Exp. Zool. B Mol. Dev. Evol.* 308, 58-73.
- RYAN JF, MAZZA ME, PANG K, MATUS DQ, BAXEVANIS AD, MARTINDALE MQ & FINNERTY JR (2007) Pre-bilaterian origins of the Hox cluster and the Hox code: Evidence from the sea anemone, *Nematostella vectensis*. *PLoS ONE* 2(1), e153, doi:10.1371/journal.pone.0000153.
- RYAN F, PANG K et al. (2013) The genome of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and its implications for cell type evolution. *Science* 342, 1242592, doi: 10.1126/science.1242592
- SCHERER S & KEIM D (2013) Entstehung biologischer Information unter präbiotischen Bedingungen? In: JUNKER R & SCHERER S (Hg) *Evolution – ein kritisches Lehrbuch*. Gießen, 7. Auflage.
- SCHOPF JW (1994) The early evolution of life: solution to Darwin's dilemma. *Trends Ecol. Syst.* 9, 375-377.
- SEILACHER A (1992) Vendobionta als Alternative zu Vielzellern. *Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst.* 89, *Erg.bd.* 1, 9-20.

- SERVICK K (2013) Evolution's clock ticked faster at the dawn of modern animals. *Science NOW*, <http://news.sciencemag.org/evolution/2013/09/evolution%20%99s-clock-ticked-faster-dawn-modern-animals>
- SHEN B, DONG L, XIAO S & KOWALEWSKI M (2008) The Avalon explosion: Evolution of Ediacara morphospace. *Science* 319, 81-84.
- SHUBIN NH & MARSHALL CR (2000) Fossils, genes, and the origin of novelty. *Paleobiology* 26, 324-340.
- SMITH M & CARON JB (2010) Primitive soft-bodied cephalopods from the Cambrian. *Nature* 465, 469-472.
- SMITH MP & HARPER DAT (2013) Causes of the Cambrian explosion. *Science* 341, 1355-1356.
- STEPHAN M (1994) Neuere Forschungen zur Lebewelt im Kambrium und Jung-Präkambrium – ein Überblick. *Stud. Integr. J. 1*, 4-11.
- STEPHAN M (2004) Eine katastrophische Hypothese: Die „Schneeball-Vereisung“ der Erde. *Stud. Integr. J. 11*, 93-97.
- STOKSTAD E (2004) Controversial fossils could shed light on early animals' blueprint. *Science* 304, 1425.
- SUGA H, KOYANAGI M, HOSHIYAMA D, ONO K, IWABE N, KUMA K & MIYATA T (1999) Extensive gene duplication in the early evolution of animals before the parazoan-eumetazoan split demonstrated by G proteins and protein tyrosine kinases from sponge and hydra. *J. Mol. Evol.* 48, 646-653.
- SPERLING EA, FRIEDER CA, RAMAN AV, GIRGUIS PR, LEVIN LA & KNOLL AH (2013) Oxygen, ecology, and the Cambrian radiation of animals. *PNAS* 110, 13446-13451.
- TABIN CT, CARROLL SB & PANGANIBAN G (1999) Out on a limb: Parallels in vertebrate and invertebrate limb patterning and the origin of appendages. *Amer. Zool.* 39, 650-663.
- THOMAS RDK, SHEARMAN RM & STEWART GW (2000) Evolutionary exploitation of design options by the first animals with hard skeletons. *Science* 288, 1239-1242.
- VALENTINE JW (1986) Fossil record of the origin of bauplane and its implications. In: RAUP DM & JABLONSKI D (eds) Patterns and processes in the history of life. Berlin, pp 209-222.
- VALENTINE JW (2002) Prelude to the Cambrian explosion. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 30, 285-306.
- VALENTINE JW (2004) On the origin of phyla. Chicago and London.
- VALENTINE JW & ERWIN DH (1987) Interpreting great developmental experiments: the fossil record. In: RAFF RA & RAFF EC (eds) Development as an Evolutionary Process. New York, pp. 71-107.
- VALENTINE JW & JABLONSKI D (2003) Morphological and developmental macroevolution: a paleontological perspective. *Int. J. Dev. Biol.* 47, 517-522.
- VALENTINE JW, JABLONSKI D & ERWIN DH (1999) Fossils, molecules and embryos: new perspectives on the Cambrian explosion. *Development* 126, 851-859.
- VAOURI T & LEHNER B (2009) Conserved noncoding elements and the evolution of animal body plans. *BioEssays* 31, 727-735.
- VRBA ES (2004) Ecology, development, and evolution: Perspectives from evo-devo. In: HALL BK, PEARSON RD & MÜLLER GB (eds) Environment, development and evolution. Toward a synthesis. Cambridge, Mass., pp 85-105.
- WAGGONER B (2003) The Ediacaran Biotas in Space and Time. *Integr. Comp. Biol.* 43, 104-113.
- WANG DY-C, KUMAR S & HEDGES SB (1999) Divergence time estimates for the early history of animal phyla and the origin of plants, animals and fungi. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266, 163-171.
- WEHNER R & GEHRING W (1995) Zoologie. Stuttgart.
- WHEAT CW & WAHLBERG N (2013) Phylogenomic insights into the Cambrian explosion, the colonization of land and the evolution of flight in Arthropoda. *Syst. Biol.*, 62, 93-109.
- WILLMER P (2003) Convergence and homoplasy in the evolution of organismal form. In: MÜLLER GB & NEWMAN SA (eds) Origination of organismal form. Beyond the gene in developmental and evolutionary biology (Vienna Series in Theoretical Biology). Cambridge, MA, pp 33-49.
- WILLS MA, GERBER S, RUTA M, HUGHES M (2012) The disparity of priapulid, archaeopriapulid and palaeoscolecid worms in the light of new data. *J. Evol. Biol.* 25, 2056-2076.

- WRAY GA (2001) Development: Resolving the *Hox* paradox. (Book reviews.) Science 292, 2256-2257.
- WRAY GA, LEVINTON JS & SHAPIRO LH (1996) Molecular evidence for deep Pre-Cambrian divergences among metazoan phyla. Science 274, 568-573.
- XIAO S (2008) Rise and demise of ghostly animals. Science 319, 1618-1619.
- XIAO S & KNAUTH LP (2012) Fossils come in to land. Nature 493, 28-29.
- YOUNG GM (2013) Evolution of Earth's climatic system: Evidence from ice ages, isotopes, and impacts. GSA Today 23 (10), 4-10. doi: 10.1130/GSATG183A.1
- YUAN X, CHEN Z, XIAO S, THOU C & HUA H (2011) An early Ediacaran assemblage of macroscopic and morphologically differentiated eukaryotes. Nature 470, 390-394.
- ZAMORA S (2010) Middle Cambrian echinoderms from north Spain show echinoderms diversified earlier in Gondwana. Geology 38, 507-510.
- ZHANG XG, SIVETER DJ, WALOSZEK D & MAAS A (2007) An epipodite-bearing crown-group crustacean from the Lower Cambrian. Nature 449, 595-598.
- ZHANG Z, HOLMER LE et al. (2013) A sclerite-bearing stem group entoproct from the early Cambrian and its implications. Sci. Rep. 3:1066.
- ZHANGSEND XG, MAAS A, HAUG JT, SIVETER DJ & WALOSZEK D (2010) An eucrustacean metanauplius from the Lower Cambrian. Curr. Biol. 20, 1075-1079.
- ZRZAVÝ J, STORCH D & MIHULKA S (2009) Evolution. Ein Lese-Lehrbuch. Heidelberg.