21. Jahrgang | Heft 2

Oktober 2014

JOURNAL

STUDIUM INTEGRALE

Kambrische Explosion

Archäologisches zu David & Salomo

Junge Saturnringe

Fuxianhuia – alt und „modern“

20 Millionen Jahre geologischer Dauerstillstand?

Die Schmiedefeld-Formation im Ordovizium von Thüringen ist nach Isotopen-Datierungen in ca. 20 Millionen Jahren entstanden. Trotzdem ist die Formation einerseits sehr geringmächtig und die Geländedaten belegen zudem schnelle Ablagerung, andererseits lassen sich paradoxerweise keine Langzeit-Schichtlücken finden. Ein weiteres Problem ist nahezu fehlende Abtragung auf dem nahen Festland, was fast zu einem Totalausfall von Sediment-Eintrag in das Gebiet der Formation führte. Hinzu kommt, dass sowohl für das Abtragungs- als auch das Ablagerungsgebiet praktisch ein Erlöschen tektonischer Hebung bzw. Senkung ermittelt wurde.

Für Ablagerungsraum und festländisches Liefergebiet der Formation bedeuten diese Befunde nahezu ereignislosen geologischen Dauerstillstand, faktisches Fehlen von 20 Millionen Jahren. Das Fehlen von Langzeit-Prozessen ist somit auch eine ernsthafte Anfrage an die Isotopen-Datierungen. Die Problematik folgt aus dem geologischen Langzeit-Paradigma; dagegen vermeidet eine kurzzeitige Entstehung der Formation diese Widersprüche.

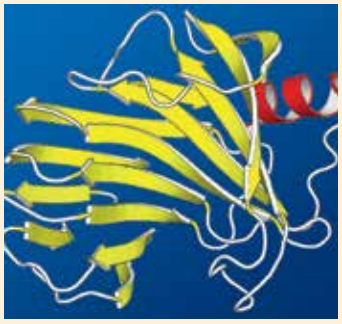
Die Schmiedefeld-Formation ist kein Einzelfall. Im zweiten Teil des Buches wird eine Anzahl ähnlich problematischer Schichtfolgen vorgestellt und am Schluss in einer wissenschaftstheoretischen Diskussion der methodologische Ansatz des Buches begründet.

Erhältlich im Buchhandel oder direkt unter www.wort-und-wissen.de

Manfred Stephan
20 Millionen Jahre geologischer Dauerstillstand?
Die ausweglosen Widersprüche der Schmiedefeld-Formation und ähnliche Beispiele
SCM Hänssler, 2012
Hardcover 16,5 x 24, 265 Seiten, zahlreiche farbige Abbildungen.
ISBN 978-3-7751-5403-1
29,95 EUR [D]/30,90 EUR [A]/ 46,50 CHF

Erhältlich auch bei:
Studiengemeinschaft Wort & Wissen · Rosenbergweg 29 · 72270 Baiersbronn
Telefon (0 74 42) 8 10 06 · Fax (0 74 42) 8 10 08 · email sg@wort-und-wissen.de

Editorial



Wie können Naturwissenschaftler mit ihrem methodischen Instrumentarium die erstmalige Entstehung des Lebens untersuchen? Nach gängigen Hypothesen soll sich dieses Ereignis auf einer frühen Erde unter unspezifischen Bedingungen ereignet haben (Abiogenese). „Unspezifisch" heißt: Ohne Zielvorgabe im Blick auf zukünftiges Leben, ohne besondere Randbedingungen, alleine auf der Basis physikalisch-chemischer Prozesse, ohne kompetente Steuerung von außen. Eine Reise in die Vergangenheit ist uns verwehrt; daher simulieren Naturwissenschaftler im Labor verschiedenste Szenarien, um z.B. Moleküle zu erzeugen, die in heutigen Zellen wichtige Funktionen erfüllen. In Unkenntnis der genauen Gegebenheiten in der Vergangenheit werden bei Simulationsexperimenten solche Randbedingungen benutzt, die die Entstehung komplexer, biologisch relevanter Moleküle begünstigen. Aber auch passende Randbedingungen alleine bringen noch nicht die für lebende Zellen erforderlichen Moleküle hervor. Wissenschaftler, die sich mit der Frage der Entstehung von Leben befassen, sind – auch aufgrund der bisher fehlenden Antworten – sehr kreativ darin, neue Ideen für Simulationsversuche zu entwickeln. Hier gilt es genau hinzusehen: Ist die für Experimente gewählte Ausgangssituation für eine Abiogenese „realistisch"? Ist in Versuchsaufbau und -durchführung eine Lenkung versteckt oder werden Eingriffe vorgenommen, die abiogenetisch nicht erwartet werden können? Viele Simulationsversuche demonstrieren, dass durch kluge Konzepte und basierend auf chemischem Know how komplexe chemische Strukturen erzeugt und damit biochemische Systeme etabliert werden können. Damit wird aber eine Design-Hypothese gestützt und Ideen, die auf einer naturalistischen Konzeption beruhen, in Frage gestellt.

Zwei Autoren dieser Ausgabe von **STUDIUM INTEGRALE JOURNAL** befassen sich mit diesen Fragen anhand konkreter Beispiele. Harald Binder analysiert neue Versuche zur RNA-Welt-Hypothese, und Boris Schmidtgall stellt die Ergebnisse vor, die bei Experimenten zur Entstehung von Tetrapyrrolen gewonnen wurden. Tetrapyrrole sind ein zentraler Bestandteil des molekularen Gerüsts wichtiger biologischer Funktionseinheiten wie beispielsweise des grünen Blattfarbstoffs Chlorophyll und des „roten Blutfarbstoffs" Hämoglobin und sind daher interessante und bedeutsame Moleküle. Die Probleme werden deutlich, wenn man über isolierte Teilaspekte hinaus größere Zusammenhänge beachtet, und die bisherige Erfahrung bestätigt sich erneut, dass nicht erkennbar ist, wie mit unspezifischen Randbedingungen Schritte zum Leben nachgezeichnet werden können.

Modelle zur Lebensentstehung müssen auch die Frage nach der Herkunft von Enzymen plausibel beantworten. Das sind Proteine, die durch ihre Struktur in der Lage sind, biochemische Reaktionen zu katalysieren. Unter dem Titel „Die Suche nach der Nadel im Heuhaufen" stellt Matti Leisola aktuelle Ergebnisse der experimentellen Forschung auf diesem Gebiet vor. Einer der Forscher hält die Entstehung funktioneller Proteine für „etwas, das einem Wunder sehr ähnlich ist". Ist es vielleicht tatsächlich ein Wunder?

Im Sommer 2013 erschien das Buch „Darwin's Doubt" von Stephen Meyer, das sich dem markantesten Einschnitt in der Fossilüberlieferung der Tierwelt widmet, der so genannten „kambrischen Explosion". Das Buch des bekannten Befürworters von „Intelligent Design" erschien in einem renommierten Verlag und schaffte es in die TOP 10 der Bestsellerliste der *New York Times*, und schon nach wenigen Monaten gab es bereits über 300 Rezensionen auf *amazon.com*. Mit dem Titel knüpft der Autor an das Eingeständnis von Charles Darwin an, dass das plötzliche Erscheinen der Baupläne im Kambrium eine ernsthafte Bedrohung für seine Theorie sei. Meyer behauptet, dass dieses Problem seither nicht entschärft wurde. Das Buch wurde kontrovers und oft sehr unsachlich diskutiert. Reinhard Junker stellt die wichtigsten Fossilbefunde rund um die „kambrische Explosion" vor.

Eine der am häufigsten angeführten und sehr populären Behauptungen, die das Wirken eines Schöpfers in Frage stellen sollen, ist das Vorkommen von Fehlkonstruktionen bei Lebewesen. „Pfusch am Bau" sei dagegen Kompromissen des evolutionären Wandels zuzuschreiben. Das Linsenauge der Wirbeltiere wird in diesem Zusammenhang besonders häufig genannt. Doch damit soll nun Schluss sein, folgt man einer Darstellung von *spektrum.de*. Demnach sei die Behauptung, das Linsenauge sei fehlkonstruiert, nun plötzlich ein Scherz. Henrik Ullrich erläutert in einem Kommentar, was hinter diesem überraschenden Umschwung steckt.

Auch unsere kosmische Umgebung hält Überraschungen bereit. Peter Korevaar gibt einen Überblick über unsere Kenntnisse des Ringsystems des Planeten Saturn. Eine Reihe von Befunden kann nur befriedigend erklärt werden, wenn die Saturnringe sehr viel jünger sind als gemeinhin angenommen. Zusammen mit anderen Befunden ergeben sich Anhaltspunkte für eine kosmische Katastrophe in jüngerer Zeit. Es gibt also viel Stoff für eine spannende Lektüre.

Ihre Redaktion **STUDIUM INTEGRALE JOURNAL**

IMPRESSUM

Herausgeber
Studiengemeinschaft Wort und Wissen e.V.,
Rosenbergweg 29, D-72270 Baiersbronn,
Tel. (0 74 42) 8 10 06, Fax (0 74 42) 8 10 08
email: sg@wort-und-wissen.de

Redaktion
Dr. Harald Binder, Konstanz
Dr. Martin Ernst, Kirchzarten
Dr. Reinhard Junker, Baiersbronn

Korrespondenzadresse
Dr. Reinhard Junker, Rosenbergweg 29,
D-72270 Baiersbronn

Design
DESIGNBYTHOLEN
Regine Tholen AGD, Langgöns

Produktion
Dönges – Gutenberghaus Druck & Medien
GmbH & Co. KG, Dillenburg

Erscheinungsweise und Bezugsbedingungen
Die Zeitschrift erscheint zweimal jährlich. Jahresbezugspreis € 15,00; für Studenten € 10,00; Preise inkl. Versandkosten und MwSt. Auslandspreise auf Anfrage. Einzelhefte: € 8,50 (inkl. Versandkosten). Bestellungen richten Sie an den Herausgeber. Das Abonnement kann zum Jahresende gekündigt werden. Die Kündigung muss schriftlich erfolgen.

Alle Rechte vorbehalten.

Die Verantwortung für den Inhalt tragen die jeweiligen Autoren. Der Herausgeber und die Redaktion identifizieren sich nicht zwangsläufig mit allen Details der Darlegungen.

TITELBILD

Fossil des Trilobiten *Olenellus gilberti* aus dem Unterkambrium (Chisolm-Schiefer, Pioche-Formation, Half Moon-Mine, Pioche, Nevada, USA). Pete Lawrance collection. Trilobiten gehören zu den sehr zahlreichen Fossilien der „kambrischen Explosion" (vgl. S. 64ff.). (© naturepl.com)

ISSN 0948-6135

Inhalt

THEMEN

R. Junker — Die kambrische Explosion der Lebewesen. 1. Zur Abfolge der Fossilüberlieferung — 64

S. Stocksmeier — Streit um das 10. Jahrhundert. Gibt es archäologische Indizien für ein Königtum Davids & Salomos in Jerusalem? — 73

M. Kotulla — Island: eine Insel, zwei „Kontinente". 1. Was Island einzigartig macht — 81

REZENSIONEN

H. Binder — The music of life (D. Noble) — 124

KURZBEITRÄGE

P. Korevaar	Das Alter der Saturnringe	91
R. Junker	Rippenquallen: Eine Welt für sich	95
H. Binder	Magnesiumionen: Notwendig und (zer-)störend in der RNA-Welt	97
M. Leisola	Die Suche nach der Nadel im Heuhaufen	99
B. Schmidtgall	Tetrapyrrole – Biokatalysatoren der ersten Stunde?	104
R. Junker	Evolution vom Wasser ans Land: gar nicht so schwer?	107
M. Kotulla	Seismische Tomographie: Durchleuchtung der Erde gewinnt an Schärfe	110

KOMMENTAR

H. Ullrich	„Fehlkonstruktion Auge“: Am Ende nur ein Scherz?	114

STREIFLICHTER

Königsfarn – 180 Millionen radiometrische Jahre lang unverändert	116
Kambrische Herzenssachen	117
Ein weiterer Baustein der kambrischen Explosion: Gliederfüßer als Filtrierer	118
Antarktische Mücke mit Minigenom	119
Mit großen Augen – neue fossile Augenfliegen	120
Von Anfang bis heute fast unverändert: Programmierter Zellabbau	120
Ursprung des Mondes: Bestätigung einer Theia-Protoerde-Kollision?	121
Zirkon-Populationen unterschiedlichen Alters fordern geodynamische Modelle heraus	123

Die kambrische Explosion der Lebewesen

1. Zur Abfolge der Fossilüberlieferung

Im unteren Teil der geologischen Periode des Kambriums ist eine große Anzahl unterschiedlichster Tierbaupläne erstmals fossil überliefert. Dieses plötzliche Erscheinen wird in der Fachwelt häufig als „kambrische Explosion" bezeichnet. Ältere Formen des Präkambriums repräsentieren eigene Baupläne und sind kaum als Vorläufer der kambrischen Tierwelt interpretierbar.

Reinhard Junker

Einleitung

Die Präkambrium-Kambrium-Grenze in der geologischen Periodenfolge markiert die größte Diskontinuität in der Fossilüberlieferung (vgl. Abb. 1, 2). Der untere Teil des Kambriums ist durch eine große Anzahl erstmals fossil erhaltener Tiergruppen in enormer *Verschiedenartigkeit** gekennzeichnet, während vergleichbare Formen oder passende Vorstufen in tieferen Schichten des oberen Präkambriums weitgehend fehlen. Daher wird bis heute in der Paläontologie (Fossilforschung) von der „kambrischen Explosion" gesprochen (Valentine 2004, Erwin & Valentine 2013).

Lebewesen aus allen bekannten Tierstämmen*, die Hartteile besitzen, sind in kambrischen Schichten (meist bereits im Unterkambrium) vertreten. Zu den im Kambrium vertretenen Tierstämmen gehören z.B. Schwämme (Porifera), Hohltiere (Coelenterata), Ringelwürmer (Annelida), Armfüßer (Brachiopoda), Gliederfüßer (Arthropoda), Weichtiere (Mollusca), Stachelhäuter (Echinodermata) und auch Chordatiere (Chordata; darunter als „erste" Wirbeltiere auch kieferlose Fische). Diese Tierstämme sind zudem von Beginn ihres fossilen Nachweises an in der Regel in verschiedene, deutlich abgrenzbare Untergruppen (Klassen*) aufgespalten (Cooper & Fortey 1998, 152) und geographisch meist weit verbreitet. Die verschiedenartigen Tiergestalten sind zudem durch komplexe Beziehungen miteinander verbunden; es tauchen also ganze *Ökosysteme* plötzlich in komplexer Form auf; ihre fossile Überlieferung endet oft ebenso abrupt.

Die Verschiedenartigkeit der Formen innerhalb der einzelnen Stämme ist häufig von Beginn ihrer Fossilüberlieferung an beträchtlich. So kommt das *Ausmaß der gestaltlichen Unterschie-*

Kompakt

Im unteren Teil der erdgeschichtlichen Periode des Kambriums (Abb. 1, 3) ist eine große Anzahl von Tiergruppen in enormer *Verschiedenartigkeit** fossil überliefert, während vergleichbare Formen oder passende Vorstufen in älteren Schichten des Präkambriums weitgehend fehlen. Dieses ziemlich abrupte Erscheinen einer vielgestaltigen Tierwelt wird als „kambrische Explosion" bezeichnet.

Es ist mittlerweile zwar eine erhebliche Anzahl von Vielzellern auch im Präkambrium entdeckt worden, doch handelt es sich dabei häufig um Formen, die nicht als Vorstufen der kambrischen Tierwelt gewertet werden, sondern eigene Linien repräsentieren, die früh ausgestorben sind (v. a. die Ediacara-Fauna). Die präkambrischen Formen erscheinen ihrerseits in drei Faunenvergesellschaftungen ebenfalls relativ abrupt. Auch die vielfältigen winzig kleinen (< 2mm) beschalten Fossilien im untersten Kambrium (sog. „small shelly-Fauna") eignen sich nur teilweise als mögliche Vorläufer; für ihr Auftreten können ökologische Gründe wahrscheinlich gemacht werden. In den unterkambrischen Stufen des Tommotiums und Atdabaniums (Stufen 2 und 3 in der neueren Nomenklatur, vgl. Abb. 2) nimmt die Verschiedenartigkeit der Formen rasant zu; diese Phase von ca. 6-10 Millionen radiometrischen[1] Jahren wird meistens als eigentliche kambrische Explosion bezeichnet. Radiationen* im jüngeren Kambrium und Ordovizium führen zu keiner markanten Erhöhung der Verschiedenartigkeit der Tierstämme mehr; während des Kambriums wird in der Regel bereits das Maximum an Verschiedenartigkeit der Tierstämme erreicht. Nur relativ wenige Formen werden als mögliche Vorläufer der kambrischen Tierstämme diskutiert, ihre Natur ist meist umstritten. Eine Anzahl neuerer Fossilfunde vergrößert die kambrische Vielfalt noch weiter.

[1] Altersangaben beruhen auf radiometrischen Datierungen, sie sind nicht absolut zu verstehen, sondern von Voraussetzungen abhängig (vgl. Kotulla 2014).

de unter den kambrischen Gliederfüßern der Spanne heutiger Formen nahe. „Bis zum späten Unterkambrium sind sowohl Verschiedenartigkeit als auch Breite der Taxa* ebenso groß wie diejenige in heutigen Ozeanen oder übertreffen diese sogar“ (Fortey et al. 1996, 16; die Formen selber sind aber verschieden von den heutigen). Ähnlich stellt auch Erwin (1999, 622f.) fest: „… alle zeigen die entwicklungsgeschichtliche Breite der Entwicklungslinien zur Zeit der frühkambrischen Phase der Radiation.“ Zu den auch heute vertretenen Tierstämmen kommen zahlreiche Formen hinzu, bei denen unklar oder umstritten ist, ob sie sich überhaupt an bekannte Tierstämme anschließen lassen und die den kambrischen Reichtum an Tiergestalten noch erheblich vergrößern (Gould 1991).

Thomas et al. (2000) stellen 182 Strukturelemente skelettragender Tierstämme zusammen (sowohl von Innen- als auch Außenskeletten) und weisen nach, dass 146 davon in den Skeletten des mittelkambrischen Burgess-Schiefers vorkommen. „Innerhalb von 15 Millionen Jahren des Erscheinens der Kronengruppen der Tierstämme mit Hartteilen als wesentlichem Bestandteil sind mindestens 80% der Skelett-Designelemente, die unter heutigen und ausgestorbenen marinen Vielzellern bekannt sind, genutzt worden“ (Thomas et al. 2000, 1239).

Die hauptsächlichen Unterschiede zwischen den Bauplänen der Tierwelt waren also zu Beginn der dokumentierten Fossilüberlieferung vielzelliger Organismen bereits vorhanden. Valentine (2004) stellt in seiner Monographie der kambrischen Tierwelt fest, dass sich dieser markante Einschnitt seither durch viele Forschungen bestätigt hat. Fortey et al. (1996, 23) stellen außerdem fest: „Es gibt kaum Fossilien, welche auf Verbindungen zwischen den Stämmen hinweisen.“ Und nach Valentine (2004, 31, 35) sind von keinem einzigen Stamm die Vorläufer bekannt, ebenso sei der Weg der Entstehung bei allen Klassen der Wirbellosen unbekannt. Differenzierung *innerhalb* der Stämme oder der Klassen in jüngeren Schichten sind zwar immer noch sehr erheblich, aber in ihrem Ausmaß geringer als während der postulierten, aber fossil weitgehend nicht belegten hypothetischen vorkambrischen Evolution (Erwin et al. 1997, 126).

Die kambrische Explosion als schwerwiegendes evolutionstheoretisches Problem

Nach Gould (1991, 38) war evolutionstheoretisch erwartet worden, dass bei schrittweiser Evolution (dem Evolutionsmodus der Synthetischen Evolutionstheorie) die Verschiedenartigkeit der Lebewesen allmählich größer werden sollte, und er sprach in diesem Sinne vom „Kegel wachsender Verschiedenheit“ (s. u.; Abb. 6). Das Bild, das der kambrische und präkambrische Fossilbericht zeigt, ist davon deutlich verschieden, wie die bisherigen Ausführungen schon zeigten. Daraus ergeben sich mehrere evolutionstheoretische Probleme: Weshalb fehlen passende Vorstufen und Bindeglieder weitgehend? Wie können – Evolution vorausgesetzt – in so kurzer Zeit derart viele ganz unterschiedliche Baupläne entstehen? Diese Fragen haben das Potential, eine evolutive Entstehung der kambrischen Tierwelt in Frage zu stellen.

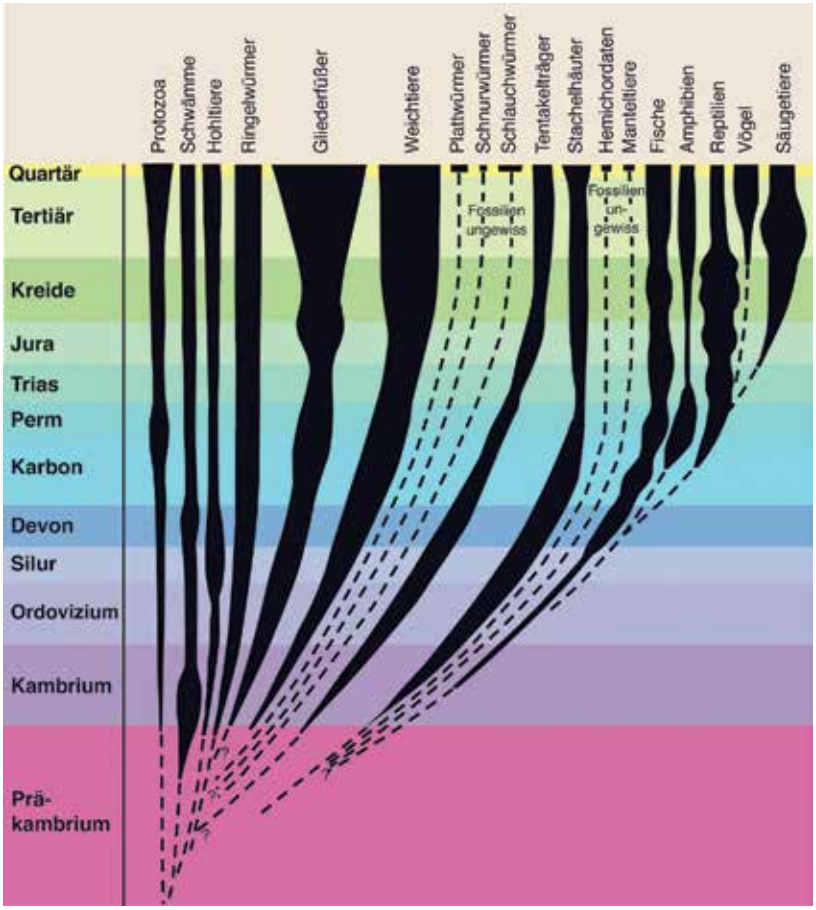


Abb. 1 Grober Überblick über die fossile Dokumentation von Tierstämmen im Phanerozoikum* sowie der Klassen des Stamms der Chordatiere (Fische bis Säugetiere). (Nach Czihak et al. 1981, verändert)

Kritik

Der explosive Charakter des fossilen Erscheinens der kambrischen Vielfalt der Tierbaupläne wird von manchen Autoren jedoch bestritten und entsprechende Darstellungen werden kritisiert. Die wichtigsten Kritikpunkte kann man wie folgt zusammenfassen: 1. Die kambrische Explosion sei bei weitem nicht so explosiv wie das oft behauptet wird. 2. Es gebe durchaus Erklärungen dafür, wie die neuen Baupläne in kurzer Zeit entstehen konnten. Das auch als „Darwins

„Es gibt kaum Fossilien, welche auf Verbindungen zwischen den Stämmen hinweisen.“

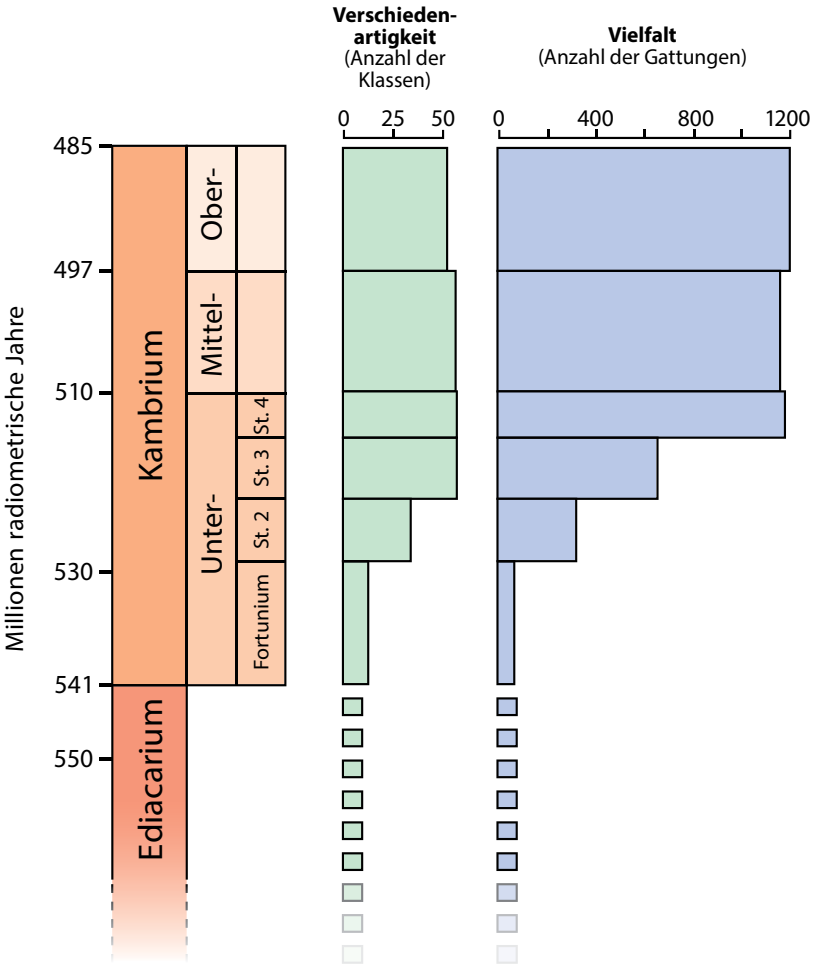


Abb. 2 Kambrische Explosion, dargestellt anhand der Anzahl der Klassen (Verschiedenartigkeit, disparity) und der Anzahl der Gattungen (Vielfalt, diversity). Im oberen Teil des Unterkambriums erfolgt eine rasante Zunahme. St.=Stufe. Stufe 2 wurde früher als Tommotium, Stufe 3 als Atdabanium bezeichnet. Diese Bezeichnungen werden im Text teilweise beibehalten, insbesondere in Zitaten. (Nach Marshall 2006, vereinfacht)

Hinweis: Die Z-Verweise beziehen sich auf Zusatzmaterial unter www.si-journal.de/jg21/heft2/kambrium.pdf

Dilemma" benannte evolutionstheoretische Problem der kambrischen Explosion sei durchaus lösbar, wenn nicht sogar bereits gelöst. Die nachfolgenden Ausführungen widmen sich dem ersten Kritikpunkt. Zum zweiten Kritikpunkt ist ein Beitrag in der nächsten Ausgabe von *Studium Integrale Journal* vorgesehen.

Wie explosiv war die kambrische Explosion?

Der Begriff „Explosion" soll in diesem Artikel *beschreibend* verstanden werden, ebenso die Begriffe „erscheinen" und „auftauchen". Diese Begriffe sollen zum Ausdruck bringen, dass eine erhebliche Vielfalt von Lebensformen abrupt fossil in Erscheinung tritt, ohne dass damit zugleich eine Aussage über die *Entstehungsweise* gemacht werden soll. Evolutionstheoretiker benutzen diesen Begriff dagegen als Metapher, mit der eine sehr schnelle Evolution beschrieben werden soll.

Einige Forscher behaupten, die kambrische Explosion habe sich über einen langen Zeitraum von bis zu 80 Millionen Jahren hingezogen, so dass der Begriff „Explosion" gar nicht gerechtfertigt sei, sondern einer veralteten Sicht entspreche. Entsprechende Behauptungen finden sich vor allem im Internet. Zwei Experten auf dem Gebiet der kambrischen Paläontologie, Douglas Erwin und James Valentine, haben dagegen ihrem im Jahr 2013 erschienenen Buch den Titel „The Cambrian Explosion" gegeben. Nachfolgend soll gezeigt werden, dass die Aufblähung auf 80 Millionen Jahre unsachgemäß ist, da verschiedene Aspekte der Paläontologie des Kambriums *und des Präkambriums* (insbesondere des Ediacariums als letzter Periode des Präkambriums) durcheinander gebracht werden, wodurch das evolutionstheoretische Problem des plötzlichen Erscheinens verschleiert wird. Man muss hier nämlich vier Aspekte unterscheiden:

1. Die vorkambrische Fossilüberlieferung,
2. die „small shelly-Fauna" zu Beginn des Kambriums,
3. das Erscheinen zahlreicher Tierbaupläne im Unterkambrium (die eigentliche „kambrische Explosion") und
4. die weitere *Radiation* dieser Baupläne bzw. das Erscheinen von Untergruppen und Kronengruppen im Verlauf des Kambriums (und später).

Die Vermischung dieser vier Aspekte ist deshalb unsachgemäß, weil die vorkambrischen Fossilien nur in wenigen Fällen als mögliche Vorläufer einiger weniger kambrischer Formen diskutabel sind und weil viele Baupläne *erstmals* tatsächlich in einem engen Zeitfenster erscheinen.

Die Ediacara-Fauna und andere vorkambrische Faunen

Die kambrische Tierwelt umfasst nicht die ersten bzw. ältesten Vielzeller. Auch aus dem Präkambrium (vgl. Abb. 1) sind Vielzeller-Fossilien bekannt, vor allem die rätselhafte Ediacara-Fauna. Sie verschwindet großenteils zu Beginn des Kambriums wieder von der Bildfläche, einige Formen sind auch noch aus dem Kambrium bekannt (Narbonne 2005).

Bei der Ediacara-Fauna handelt es sich meist um eigenartige, zentimeter- bis dezimetergroße Organismen, fast ausschließlich ohne inneres oder äußeres Skelett (Abb. 3). Sie wurde erstmals 1946 bei Ediacara (Australien) entdeckt und inzwischen auf fast allen Kontinenten gefunden. Es handelt sich um rätselhafte Organismen: Seilacher (1992) sieht in ihnen spezialisierte einzellige Mikrobenhüllen, „lebende Luftmatratzen" (mit Protoplasma gefüllte Pneus), ohne innere Organe; die Körperhüllen sind in sehr verschiedener Weise mit Lamellen abgesteppt. Angesichts der ungewöhnlichen Baupläne ist die taxonomische* Einordnung hoch umstritten, weil meist keine klaren gemeinsamen anatomischen Details mit anderen Gruppen vorliegen. Die Ediacara-Fossilien wurden schon als Proto-

zoen (Einzeller), als flechtenartige Organismen, als Verwandte der Nesseltiere (Cnidaria, z. B. Quallen), als Schwestergruppe der Cnidaria und dem Rest der Tiere, als Repräsentanten weiterentwickelter Stämme, als Repräsentanten eines neuen Reiches oder als Vertreter einer der bekannten Stämme (Nesseltiere, Plattwürmer, Ringelwürmer, Gliederfüßer, Stachelhäuter) interpretiert (Narbonne 2005, 431f.). Eine klare Beziehung zu bekannten Stämmen ist somit nicht nachvollziehbar oder mindestens fraglich. Darüber besteht unter den Bearbeitern weitgehend Einigkeit (vgl. Z-1). Die Ediacara-Fauna birgt daher so gut wie keine geeigneten Vorläufer für die im Kambrium auftauchenden Formen, mit eventueller (umstrittener) Ausnahme der Weichtiere, Schwämme, vielleicht Nesseltiere und einem Wurm-Stamm – gegenüber etwa 30 nachgewiesenen kambrischen Stämmen (Meyer 2013, 81-97; Narbonne 2005, 433).

Ediacara-Fossilien wurden mittlerweile an über 30 Lokalitäten auf mehreren Kontinenten gefunden und bislang sind mehr als 270 Arten beschrieben worden. Sie werden im System der Historischen Geologie in die Zeitspanne zwischen 575-542 Millionen radiometrische Jahre datiert und repräsentieren die ältesten bekannten komplexen makroskopischen Lebensformen (Shen et al. 2008, 81). Man unterscheidet heute drei verschiedene biostratigraphische*Vergesellschaftungen: Avalon (579-560 Ma), White Sea (560-550 Ma) und Nama (550-541 Ma) (Erwin 2011, 1039; Narbonne 2005; Waggoner 2003). Die drei Vergesellschaftungen sind jeweils auf einen bestimmten Lebensraum beschränkt und repräsentieren drei hauptsächliche Ökotypen in einem globalen Umfang (Grazhdankin 2011, 343). Zu weiteren Details siehe Z-2.

Fazit. Insgesamt kann gefolgert werden, dass eine Verbindung zwischen der vorkambrischen Organismenwelt und der kambrischen Explosion nicht nachgewiesen oder allenfalls sehr schwach ist (Erwin et al 1997, 132). Es ist daher nicht gerechtfertigt, die kambrische Explosion auf die zeitlich vorangehende Ediacara-Fauna des Präkambriums auszudehnen.

Die „small shelly-Fossilien" an der Basis des Kambriums

In der untersten Stufe des Unterkambriums (Abb. 2) ist eine kleinwüchsige (< 2 mm) beschalte Fauna fossil überliefert (Abb. 4); einige mit erkennbar moderner Struktur, während von den meisten Mitgliedern dieser Fauna nur „winzige Klingen, Hauben und Becher von unbestimmter Zugehörigkeit" gefunden wurden (Gould 1991, 60). Diese Fauna ist unter der Bezeichnung „small shelly-Fauna" bekannt geworden. Die small shelly-Fauna hat phosphathaltige Schalen, ist weltweit verbreitet, taucht zeitgleich mit phosphatführenden Sedimenten auf und verschwindet mit deren Ausklingen wieder – ein deutlicher Hinweis auf ökologi-

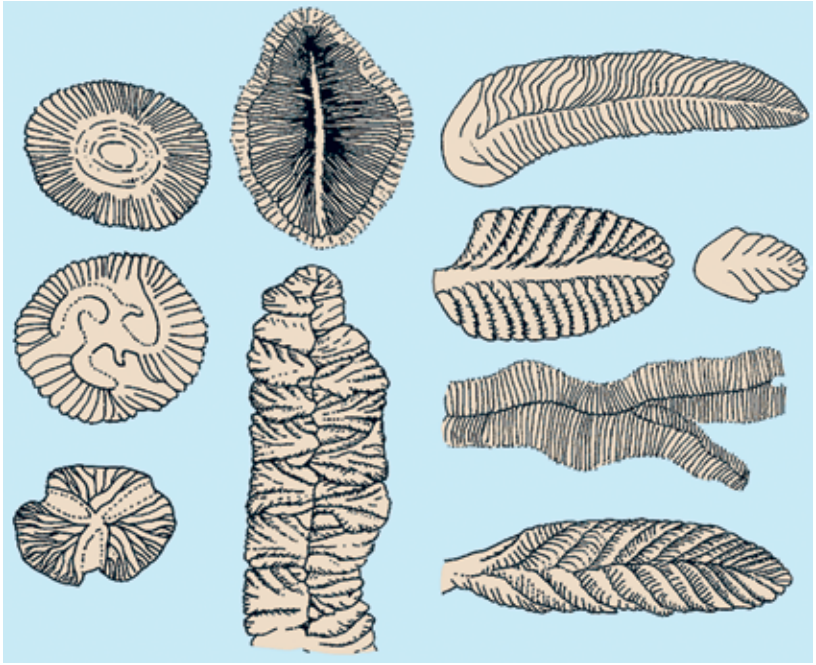


Abb. 3 „Ediacara-Fauna": eigenartige, hartkörperlose Organismen, die erstmals 1946 bei Ediacara (Australien) entdeckt und inzwischen auf fast allen Kontinenten gefunden wurden. Näheres im Text. (Nach Gould 1991)

Glossar

Biostratigraphie: Schichtbeschreibung auf der Basis des Fossilinhalts.
Chorda: Elastischer Stützstab entlang der Körperachse bei den danach benannten Chordatieren.
Cladismus, cladistisch: Auf quantifizierbare Daten basierende Taxonomie, in der alle verfügbaren Merkmale von Organismen gleichberechtigt berücksichtigt werden, um Verwandtschaftsbeziehungen in einem Baumdiagramm darzustellen.
Cladogramm: Baumdiagramm, Ähnlichkeitsbaum (→ Cladismus); auch als Dendrogramm bezeichnet.
homolog: bauplangleich, als „abstammungsbedingt ähnlich" interpretiert.
Kambrium: Erdgeschichtliche Periode, in der in großer Zahl und Verschiedenartigkeit zahlreiche Tierbaupläne erstmals fossil überliefert sind (vgl. Abb. 1,2).
Klasse. Die nächst feinere Unterteilung von → Tierstämmen.
Phanerozoikum: Das Phanerozoikum umfasst alle geologischen Systeme, die in großem Umfang Vielzeller-Fossilien bergen, vom → Kambrium bis heute (vgl. Abb. 1). „Phanerozoikum" bedeutet „das Leben erscheint" (in fossil erhaltener Form). Mittlerweile ist auch im jüngeren Präkambrium eine Reihe von Vielzellergruppen entdeckt worden (vgl. Abschnitt „Ediacara-Fauna").
Radiation: Entstehung vieler unterschiedlich angepasster Arten aus einer Stammform in relativ kurzer Zeit.
Sediment(gestein): Durch Ablagerung entstandene Schichten bzw. geschichtetes Gestein.
Taxon, pl. Taxa: Klassifikationseinheit in der → Taxonomie, z. B. Art, Gattung, Familie.
Taxonomie: Biologische Arbeitsrichtung, die die Mannigfaltigkeit der Organismen beschreibt, benennt und ordnet.
Tierstämme. Das Tierreich wird in Stämme unterteilt, die Unterschiede zwischen den Stämmen sind also maximal; man kann sagen, die Stämme stehen für die größten Bauplanunterschiede. Die Stämme werden weiter unterteilt in → Klassen.
Trilobiten: Dreilappige Krebstiere.
Verschiedenartigkeit und Vielfalt: Mit Verschiedenartigkeit *(disparity)* wird die morphologische Variation, also die Unterschiedlichkeit von Bauplänen innerhalb einer größeren Formengruppe bezeichnet, im Gegensatz zur Vielfalt *(diversity)* innerhalb eines engen Verwandtschaftskreises. Beispielsweise würde man Hunderassen als vielfältig bezeichnen, dagegen sehr verschiedene Säugetierarten (etwa von Fledermaus bis Blauwal) als verschiedenartig.

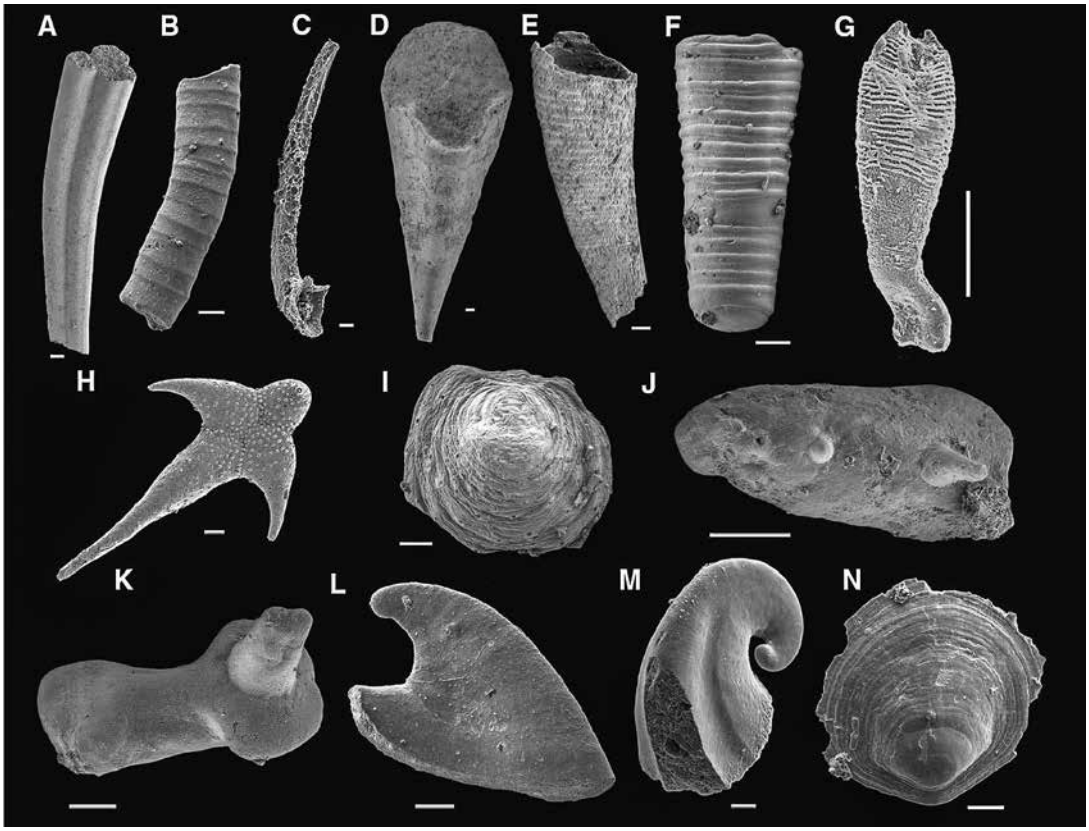


Abb. 4 Kambrische small-shelly-Fossilien. **A** *Anabarites tripartitus* (Anabaritidae, inc. sed.); **B** *Hyolithellus* sp. (Hyolithelminthes); **C** *Protohertzina unguliformis* (Protoconodonta); **D** hyolithomorpher Hyolith; **E** *Conotheca brevica* (orthothecimorpher Hyolith); **F** *Cupitheca* sp. (inc. sed.); **G** *Australohalkieria superstes* (Coeloscleritophora, Halkieriidae); **H** *Archiasterella hirundo* (Coeloscleritophora, Chancelloriidae); **I** *Micrina* sp. (Tommotiidae); **J** *Paracarinachites sinensis* (Paracarinachitida); **K** *Cambroclavus fangxianensis*; **L** *Anabarella simesi* (Mollusca); **M** *Pelagiella deltoides* (Mollusca); **N** *Ocruranus finial*. Länge der Balken jeweils 0,1 mm. (Aus Maloof et al. (2010), Fig. 2; aus verschiedenen Quellen zusammengestellt; © Geological Society of America; http://www.geosociety.org/pubs/copyrt.htm)

sche Zusammenhänge (vgl. Maloof et al. 2010, 1750f., 1752; Erwin & Valentine 2013, 151; Stephan 1994). Die nachfolgenden Organismen besitzen dagegen Karbonate als vorrangiges Baumaterial. Die Diversität der small shelly-Fossilien ist erheblich und dürfte viele verschiedene Linien repräsentieren (Erwin & Valentine 2013, 149). Auch wenn viele small shelly-Fossilien kaum verstanden seien, repräsentieren sie nach Erwin & Valentine (2013, 151) doch eine große und phylogenetisch getrennte Gruppe, die auf ein enges Zeitfenster beschränkt ist.

Die Beziehung der small shelly-Fauna zu den später auftauchenden Tiergruppen ist unklar.

Eine phylogenetische Beziehung der small shelly-Fauna zu den später im (Unter-)Kambrium auftauchenden Tiergruppen ist unklar. Marshall (2006) sieht keine engere Verbindung der small shelly-Fossilien mit den hauptsächlichen Innovationen der kambrischen Tierwelt der unterkambrischen Stufen des Tommotiums und Atdabaniums (Stufen 2 und 3; vgl. Abb. 2). Er stuft viele als taxonomisch problematisch und schwer zu diagnostizieren ein, „selbst auf dem taxonomischen Niveau von Tierstämmen". Lediglich einige Formen können Armfüßern (Brachiopoda) oder Weichtieren (Mollusca) zugeordnet werden (Marshall 2006, 360; Maloof et al. 2010, 1735). Marshall & Valentine (2010, 1193) schließen die small shelly-Fauna von dem „zehn Millionen Jahre dauernden geologisch abrupten Erscheinen von Fossilien ganz verschiedener Baupläne" aus.

Auch wenn einzelne small shelly-Fossilien möglicherweise einigen bekannten Tierstämmen zugeordnet werden können, ändert dies nichts daran, dass mit Beginn des Tommotiums abrupt eine weitaus größere Formenvielfalt auftritt (vgl. Abb. 2). Die small shelly-Fauna ist daher nicht geeignet, die kambrische Explosion nennenswert zu entschärfen.

Das Erscheinen zahlreicher Tierbaupläne im Unterkambrium

Mit der „kambrischen Explosion" ist diejenige Phase des Kambriums gemeint, in der der größte Teil der morphologischen Innovation fossil erstmals belegt ist (und in diesem Sinne „auftaucht"). In evolutionstheoretischer Deutung heißt das: Der Hauptteil der in der Sedimentationsabfolge des Kambriums dokumentierten morphologischen Innovationen erfolgte in einem Zeitfenster von nur 5-6 Millionen, allenfalls 10 Millionen Jahren (Bowring et al. 1993, 1297). Dabei tauchen mindestens 16 neue Tierstämme und etwa 13 Klassen erstmals im Fossilbericht auf (vgl. Abb. 2, 5). Dies wird in einer neueren Arbeit von Erwin et al. (2011, Fig. 1) im Grundsatz ebenso bestätigt wie von Erwin & Valentine (2013) in ihrem jüngst erschienenen Buch „The Cambrian Explosion" (S. 5): Eine große Verschiedenartigkeit und ein

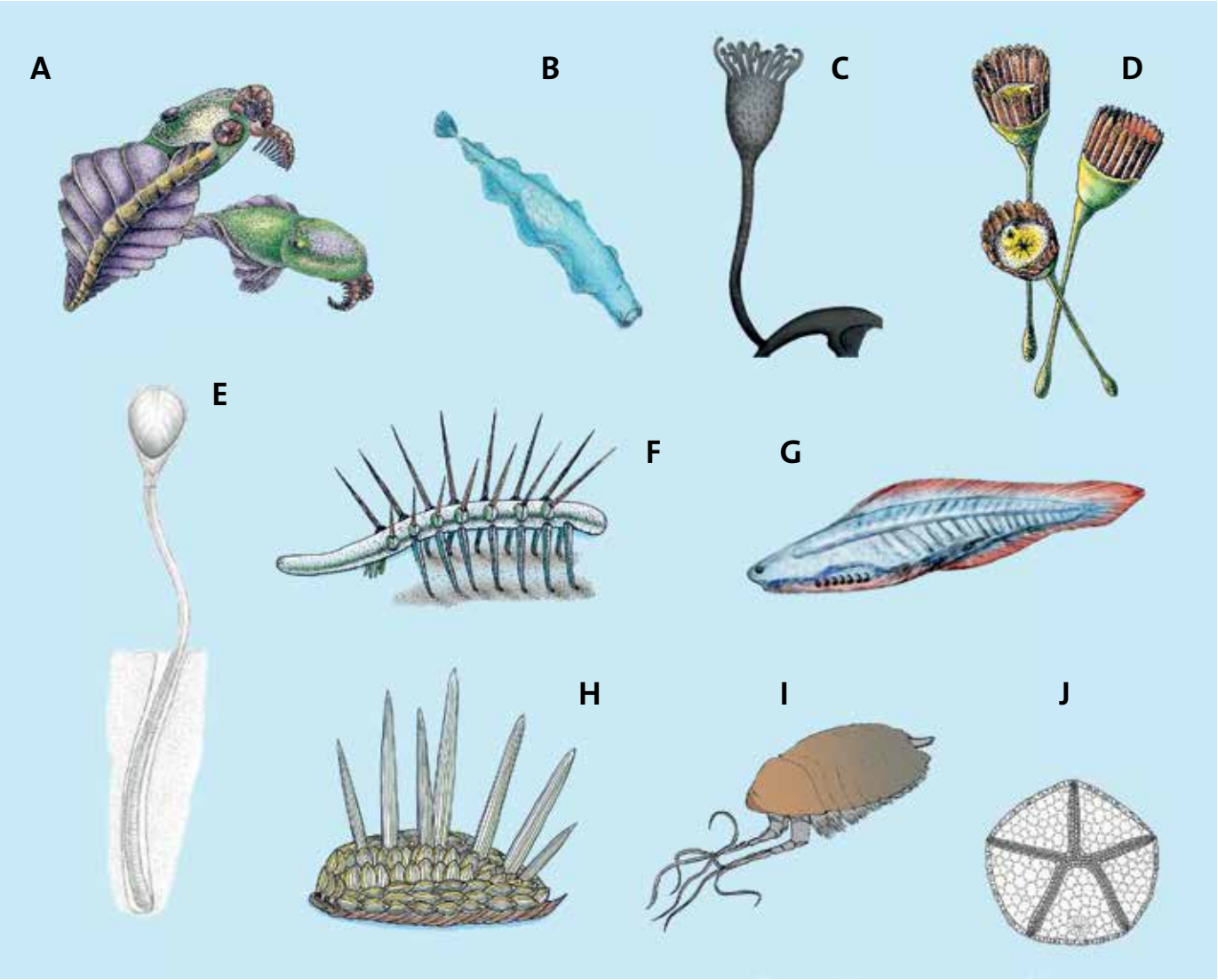


Abb. 5 Vielfalt von Bauplänen, die im Unterkambrium fossil überliefert sind. **A** *Anomalocaris* (Lobopoda, inc. sed.; ca. 50-100 cm lang), **B** *Eognathacantha ercainella* (Chaetognatha, Pfeilwürmer), **C** *Cotyledion tylodes* (Entoprocta, Kelchwürmer; Kelchbreite ca. 6 mm), **D** *Dinomischus* (incertae sedis; ca. 3 cm), **E** *Lingulella chengjiangensis* (Brachiopoda, Armfüßer; Schale ca. 1 cm), **F** *Hallucigenia* (Onychophora, Stummelfüßer, inc. sed.; ca. 5 cm), **G** *Haikouichthys* (Chordata, Vertebrata; ca. 3 cm), **H** *Wiwaxia* (incertae sedis ; ca. 5 cm), **I** *Leanchoilia* (Arthropoda, Gliederfüßer; ca. 5 cm), **J** *Stromatocystites* (Echinodermata). – Quellen: A, D, F, H nach Gould 1991 und Marianne Collins; B Wikimedia Commons, Apokryltaros (Wikipedia, CC SA 3.0), C aus Zhang et al. (2013), E Quelle unbekannt, G Wikimedia Commons, Nobi Tamura (CC BY-SA 3.0), I Wikimedia Commons, CC BY-SA 3.0, J www.echinologia.com

großer Reichtum von Tierfossilien erscheine in einem geologisch kurzen Intervall von 530 bis 520 Millionen Jahren im Unterkambrium. Fast alle größeren skeletttragenden heute lebenden Stämme erscheinen mit komplexen Organen erstmals in fossiler Form. Die Autoren sprechen von einem „geologisch abrupten" Erscheinen, es gebe keine schöne Abfolge des Erscheinens zunehmend komplexerer Organismen. Sie unterstreichen, dass die Grundstruktur der Ökosysteme des Phanerozoikums* innerhalb von höchstens 10 Millionen Jahren nach dem Beginn der Diversifizierung der Bilaterier (Zweiseitentiere) erreicht worden sei. Die magere fossile Überlieferung vor dem Kambrium erlaube nicht die Rekonstruktion der Baupläne der letzten gemeinsamen Vorfahren der kambrischen Stämme außer in einem sehr allgemeinen Sinne (Marshall & Valentine 2010, 1194). Die frühen kambrischen marinen Ökosysteme erscheinen so komplex wie moderne Ökosysteme, zumindest in Bezug auf ihre Ernährungsbeziehungen (Erwin & Valentine 2013, 234). Die noch frühere Fauna enthält dagegen nicht zahlreiche große, komplizierte Baupläne (Erwin & Valentine 2013, 6). (Zahlreiche Zitate, wonach für die kambrische Explosion maximal ca. 10 Millionen Jahre zu veranschlagen sind, sind in Z-3 zusammengestellt.)

Valentine & Jablonski (2003, 520) fassen zusammen: „[A]lle Klassen der wirbellosen Meerestiere sind im Verborgenen entstanden – sie können nicht mit ihren Ahnen durch intermediäre Formen in Verbindung gebracht werden – was auf viele andere Ordnungen ebenfalls zutrifft. Insofern verhalten sich die Taxa wie die Stämme, die wie oben beschrieben ebenfalls kryptogenetisch sind."

Die Feststellung, dass die eigentliche kambrische Explosion bzw. ihr Hauptteil in einer Zeitspanne von maximal 10 Millionen radiometrischen Jahren erfolgt, wird von zahlreichen

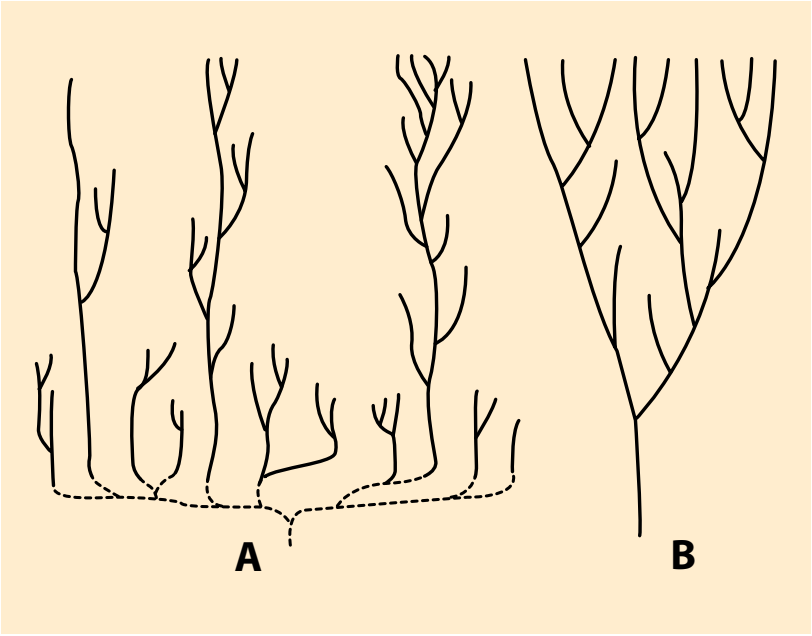


Abb. 6 Das punktualistische (A) und das gradualistische (B) Modell („Kegel wachsender Verschiedenheit) in Stammbaumdarstellungen. (Nach Gould 1991)
Es bestehen signifikante Lücken zwischen den Tierstämmen von Anfang an. Gould (1991) charakterisierte das Muster des fossilen Erscheinens von Taxa, das bei gradueller Evolution zu erwarten ist, als „Kegel wachsender Verschiedenheit" (Abb. rechts), d. h. von älteren zu jüngeren Schichten sollte die Verschiedenartigkeit allmählich zunehmen. Aber weder die kambrische noch die heutige marine Fauna zeige dieses Muster, vielmehr sind die Baupläne ausgesprochen in Äste mit einzigartigen Konstruktionen gruppiert, mit auffälligen Lücken im architektonischen Stil, und dieses Muster ist auch bei Klassen innerhalb der Stämme und bis zu einem gewissen Ausmaß auch bei den Ordnungen innerhalb der Klassen festzustellen (vgl. Erwin & Valentine 2013, 340).

Autoren geteilt (Nachweis unter Z-3). Somit ist es im evolutionstheoretischen Rahmen unsachgemäß und irreführend, wenn die kambrische Explosion auf das gesamte Kambrium oder noch darüber hinaus ausdehnt wird.

Bei der Diskussion um die Dauer der eigentlichen kambrischen Explosion darf zudem nicht aus den Augen verloren werden, dass auch eine langsame Evolution nicht die Entstehung der Baupläne und das Fehlen von Zwischenformen erklärt. Gerade wenn man eine allmähliche Entstehung der Baupläne annimmt, wäre die Fossilüberlieferung von weitaus mehr Bindegliedern zu erwarten.

Bindeglieder oder Mosaikformen? Befinden sich unter den unterkambrischen Fossilien Formen, die als evolutionäre Bindeglieder interpretiert werden könnten? Manche Formen weisen einen Mix aus Merkmalen auf, die typisch sind für verschiedene Tierstämme. Solche *Mosaikformen* sind als gemeinsame Vorläufer der betreffenden Stämme jedoch ungeeignet; um als Bindeglied passend zu sein, müssten ihre Merkmale in Bezug auf die verbindenden Tierstämme jeweils primitiv sein. Eine mosaikartige Verteilung von Merkmalen bei verschiedenen Taxa führt zu *netzförmigen* Verbindungen, die nur durch Annahmen von Konvergenzen in einen Stammbaum „übersetzt" werden können. Anders ausgedrückt: Die Formen nähern sich zur Basis der Fossilüberlieferung hin nicht an, sondern weisen unterschiedliche Mosaike auf. „Manche davon erscheinen wie eine Mischung aus mehreren der bekannten Gruppen, andere ähneln überhaupt nichts Bekanntem, außer vielleicht irgendwelchen letzten Überlebenden der Ediacara-Fauna" (Janvier 2003). Beispiele sind *Vestustovermis* (Chen et al. 2005), *Nectocaris* (Conway Morris 1976, Smith & Caron 2010, Bengtson 2010), *Hurdia* (Daley et al. 2009) oder *Vetulicola* (Luo 2004). Zu weiteren Details siehe Z-5; einige diskutierte Vorläufer der kambrischen Tierwelt werden in Z-6 vorgestellt.

Verschiedenartigkeit vor Vielfalt

Die kambrische Explosion ist nicht nur wegen des plötzlichen Erscheinens vieler Baupläne markant, sondern auch deshalb, weil während des Kambriums in der Regel bereits das Maximum an Verschiedenartigkeit *der Tierstämme* erreicht wird (Valentine 2004, 35, 431; innerhalb der Tierstämme gibt es allerdings die bekannten erheblichen Veränderungen des Formenspektrums vom Kambrium bis heute; nur das *Ausmaß der Verschiedenartigkeit* wird nicht mehr größer). Der Fossilbericht zeigt vielfach zwei Muster: Explosionen morphologischer Innovation und danach Stabilität von Bauplänen über große Zeiträume hinweg (Davidson & Erwin 2010, 184; Erwin & Valentine 2013, 157). Das ist das klare Gegenteil von ursprünglichen evolutionstheoretischen Erwartungen. Beispielsweise sind unter den Gliederfüßern die größeren Untergruppen im Unter- und Mittelkambrium präsent, ebenso eine Reihe von Stammgruppen der Arthropoden, die verschiedenen Linien angehören (Budd & Telford 2009). Dieses Muster trifft besonders auf die Stachelhäuter (Echinodermen) zu: Eine Reihe von Stammgruppen-Echinodermen, zweiseitig symmetrische und dreistrahlige Formen eingeschlossen, erscheint im Unterkambrium, und bis zum Ordovizium können 21 Stachelhäuter-Klassen unterschieden werden. Aber die morphologischen Merkmale, durch die die fünf fünfstrahligen Echinodermen-Klassen definiert werden, die bis heute überlebt haben, sind seit dem Ordovizium stabil geblieben (Davidson & Erwin 2010, 185). Zu einer ähnlichen Feststellung gelangen Newman & Bhat (2008,1f.) und stellen ausdrücklich fest, dass dieses Muster evolutionstheoretisch nicht vorhergesagt wurde (vgl. auch Erwin & Valentine (2013, 213).

Frühe Vielfalt auch innerhalb der Tierstämme

Erwin & Valentine (2013) erwähnen bei mehreren Tierstämmen früh etablierte Vielfalt, die wiederum nicht evolutionär zu erwartenden Mustern folgt: So sind einerseits sehr früh Fossilien von Schwämmen überliefert, andererseits weisen einige von ihnen Kombinationen von Merkmalen auf, die Kronengruppen zugeordnet werden oder einzigartig sind, weshalb entweder deren unabhängige Entstehung oder

nachträglicher Verlust angenommen werden müsse (S. 159). Die erste nachweisbare Radiation der Rippenquallen (Ctenophora) gehe weit über das heutige Ausmaß hinaus, ebenso gebe es an der Basis des Kambriums eine beträchtliche Vielfalt bei den Nesseltieren (Cnidaria) (S. 165). Die Stachelhäuter (Echinodermata) zeigen das allgemeine Muster der Vielzeller, nämlich einer früh etablierten großen Spanne verschiedenartiger Gestalten (S. 169); mehr als 20 Echinodermen-Klassen im Kambrium und Ordovizium stehen fünf heute lebenden gegenüber (S. 170). Auch Fossilien aller drei heute lebenden Chordaten-Unterstämme (Cephalochordaten, Urochordaten und Wirbeltiere) finden sich ab Stufe 3 des Unterkambriums (S. 174) (vgl. Abb. 2). Die Ecdysozoa („Häutungstiere") erscheinen im Kambrium morphologisch ähnlich kompliziert

Verschiedenartigkeit vor Vielfalt ist das Gegenteil von früheren evolutionstheoretischen Erwartungen.

wie die heutigen Formen, es handelt sich aber fast ausschließlich um Stammformen heutiger Kronengruppen (S. 179). Die morphologische Diversität der Extremitäten kambrischer Lobopoden und Onychophora (Stummelfüßer) sei viel größer als bei heutigen Formen (S. 187, 189, 202). Kronen-Krebstiere (Crustacea) finden sich unter den frühen kambrischen Fossilien (S. 202). Kambrische Ringelwürmer (Annelida)-Fossilien werden zwar nicht heutigen Gruppen zugeordnet, seien aber morphologisch genauso komplex wie deren Kronengruppen (S. 203). Diese Gruppe zeige 520 Millionen Jahre lang eine „außerordentlich konservative morphologische Form". Und schließlich seien alle Klassen und 14 von 27 Ordnungen der Armfüßer (Brachiopoda) im Kambrium nachgewiesen worden (S. 213).

Neuere Funde, die die kambrische Explosion „verstärken"

Nach wie vor werden Funde gemacht, die das Ausmaß der kambrischen Explosion eher vergrößern als verringern. Einige Beispiele aus der Forschung der letzten Jahre sollen kurz vorgestellt werden (Details siehe Z-7).

• Eine neuere Studie hat gezeigt, dass die Priapuliden (Priapswürmer) schon wenige Millionen Jahre nach ihrem erstmaligen fossilen Nachweis zu Beginn des Kambriums eine Variationsbreite erreicht haben, die der heutigen annähernd gleichkommt (Wills et al. 2012).

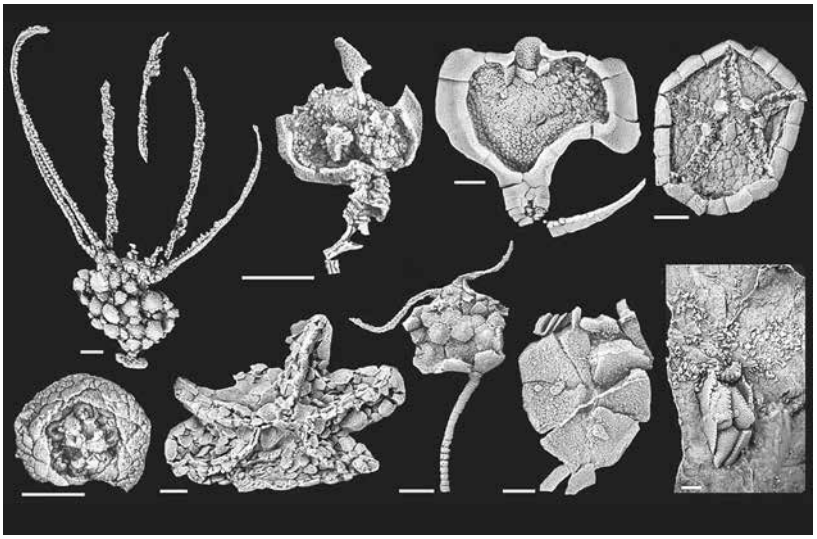


Abb. 7 Verschiedene Stachelhäuter-Gruppen (Echinodermen) aus dem Mittelkambrium Spaniens. (Aus Zamora et al. 2010, Abdruck mit freundlicher Genehmigung)

• Im Nordwesten Kanadas wurden in Flachmeer-Ablagerungen aus dem mittleren bis späten Kambrium zahlreiche neue Funde von Körperanhängen krebsartiger Tiere beschrieben (Harvey et al. 2012). Sie konnten z. B. Branchiopoden (Blattfuß- oder „Urzeitkrebse"), Copepoden (Ruderfußkrebse) und Ostracoden (Muschelkrebse) zugeordnet werden. Teilweise zeigten sie überraschende Ähnlichkeiten mit heute lebenden Formen. Die Autoren stellen fest, dass die früheste Radiation von Krebsartigen, die zu den oben beschriebenen verschiedensten Formen geführt haben muss, „im Fossilbericht kryptisch", also nicht belegt sei.

• 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) schließen aus der Größe der Augen, dass auch das Gehirn hochentwickelt gewesen sein muss.

• Eine Vielzahl von Fossilfunden verschiedenster Taxa von Stachelhäutern (Echinodermen) aus dem untersten Mittelkambrium Spaniens (Abb. 7) wurde im Jahr 2010 beschrieben (Zamora 2010). Sie erweitern das bekannte Formenspektrum beträchtlich. Da viele dieser Taxa fast am Beginn des Mittelkambriums fossil erscheinen, müsse ihr Ursprung wahrscheinlich ins Unterkambrium vorverlegt werden (so Zamora).

• Metanauplius-Larven von *Wujicaris muelleri* 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.

Fazit

Paläontologisch stellt sich die Fossilüberlieferung des Ediacariums und des Unterkambriums nach wie vor als ausgesprochen explosiv dar. Das heißt: Der Hauptteil der Tierstämme und viele Klassen innerhalb der Stämme erscheinen erstmals in einem engen geologischen Zeitfenster von 6-10 Millionen Jahren. Viele neuere Funde vergrößern die Vielfalt kambrischer Formen. Der Großteil präkambrischer Formen eignet sich nicht als Vorläuferformen kambrischer Organismen und erfordert eigene Entstehungshypothesen. Dieser Befund widerspricht evolutionstheoretischen Erwartungen. Mechanismen für das abrupte Erscheinen der vielfältigen Tierwelt des Kambriums sind nicht bekannt. Es werden verschiedene biotische und abiotische Auslöser der Explosion diskutiert; sie sind alle umstritten und ermöglichen keine Erklärung.

Literatur

Bengtson S (2010) A little kraken wakes. Nature *465*, 427-428.

Bowring SA, Grotzinger JP & Isachsen CE (1993) Calibrating rates of early Cambrian evolution. Science *261*, 1293-1298.

Budd GE & Telford MJ (2009) The origin and evolution of arthropods. Nature *457*, 812-817.

Chen JY, Huang DY & Bottjer DJ (2005) An Early Cambrian craniate-like chordate. Nature *402*, 518-522.

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.

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.

Davidson EH (2011) Evolutionary bioscience as regulatory systems biology. Dev. Biol. *357*, 35-40.

Davidson EH & Erwin (2010) Evolutionary innovation and stability in animal gene networks. J. Exp. Zool. *314B*, 182-186.

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.

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.

Fortey RA, Briggs DEG & Wills MA (1996) The Cambrian evolutionary 'explosion': decoupling cladogenesis from morphological disparity. Biol. J. Linn. Soc. *57*, 13-33.

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.

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.

Janvier P (2003) Die explosive Entstehung der Tierwelt. Spektr. Wiss. 5/2003.

Kotulla M (2014) Gültigkeit und Grenzen geologischer Zeitbestimmung. Online-Loseblattsammlung, Stand: 1. Ergänzungslieferung 03/2014, http://www.wort-und-wissen.de/loseblattsammlung.html.

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.

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 (2006) Explaining the Cambrian 'explosion' of animals. Ann. Rev. Earth Planet. Sci. *34*, 355-384.

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.

Meyer SC (2013) Darwin's Doubt. The explosive origin of animal life and the case for intelligent design. New York.

Narbonne GM (2005) The Ediacara biota: Neoproterozoic origin of animals and their ecosystems. Annu. Rev. Earth Planet. Sci. *33*, 421-442.

Newman SA & Bhat R (2008) Dynamical patterning modules: physico-genetic determinants of morphological development and evolution. Phys. Biol. *5*, 015008, 1-13.

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.

Seilacher A (1992) Vendobionta als Alternative zu Vielzellern. Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst. *89, Erg.bd. 1*, 9-20.

Shen B, Dong L, Xiao S & Kowalewski M (2008) The Avalon explosion: Evolution of Ediacara morphospace. Science *319*, 81-84.

Smith M & Caron JB (2010) Primitive soft-bodied cephalopods from the Cambrian. Nature *465*, 469-472.

Stephan M (1994) Neuere Forschungen zur Lebewelt im Kambrium und Jung-Präkambrium – ein Überblick. Stud. Integr. J. *1*, 4-11.

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 (2004) On the origin of phyla. Chicago and London.

Valentine JW & Jablonski D (2003) Morphological and developmental macroevolution: a paleontological perspective. Int. J. Dev. Biol. *47*, 517-522.

Waggoner B (2003) The Ediacaran Biotas in Space and Time. Integr. Comp. Biol. *43*, 104-113.

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.

Zamora S (2010) Middle Cambrian echinoderms from north Spain show echinoderms diversified earlier in Gondwana. Geology *38*, 507-510.

Zhangsend XG, Maas A, Haug JT, Siveter DJ & Waloszek D (2010) An eucrustacean metanauplius from the Lower Cambrian. Curr. Biol. *20*, 1075-1079.

Weitere Literatur siehe ZL-1 im Online-Zusatzmaterial.

Anschrift des Verfassers:
Reinhard Junker, Rosenbergweg 29, 72270 Baiersbronn; email: sg@wort-und-wissen.de

Streit um das 10. Jahrhundert

Gibt es archäologische Indizien für ein Königtum Davids & Salomos in Jerusalem?

War Jerusalem im 10. Jahrhundert v. Chr. nur ein kleines Dorf im judäischen Bergland, das ein spärlich besiedeltes Hinterland kontrollierte[1], und David – falls er überhaupt historisch existierte – nur ein kleiner Stammesfürst, der erst Jahrhunderte später zum Herrscher eines Großreichs hochstilisiert wurde? Oder gibt es tatsächlich archäologische Hinweise darauf, dass Jerusalem in dieser Zeit die Hauptstadt eines zentral verwalteten großen Reiches war, das sogar über den Norden des Landes herrschte?

Sonja Stocksmeier

Veränderungen in der Biblischen Archäologie

In den vergangenen 25 Jahren hat es große Veränderungen im Bereich der Biblischen Archäologie gegeben. Zum einen kamen durch archäologische Grabungen viele neue, teilweise spektakuläre Funde ans Licht. Zum anderen waren es aber auch gerade einige dieser Entdeckungen, die manche bis dahin als sicher geltenden Vorstellungen in Frage gestellt haben. Insbesondere die Historizität des Geeinten Reiches in Israel unter David und Salomo wurde zum Streitpunkt zwischen israelischen Archäologen. Hatte es wirklich ein von Jerusalem aus zentral regiertes Königtum im 10. Jh. v. Chr. gegeben oder deuteten die archäologischen Funde nicht eher darauf hin, dass Jerusalem um diese Zeit nur eine kleine, unbedeutende Ortschaft war, die höchstens das spärlich besiedelte Hinterland kontrollierte (Finkelstein & Silberman 2006), und dass Juda sich überhaupt erst im 9. Jh. v. Chr. zu einem Staatswesen entwickelte? Damit wären David und Salomo entweder mythologische Figuren oder kleine Stammesfürsten, die erst im Nachhinein zu Großkönigen stilisiert wurden.

Abb. 1 Künstlerische Rekonstruktionszeichnung der Davidsstadt zur Königszeit mit Festung und „Millo" im Zentrum, rechts daneben der Ophel (Palast-Areal) und das Tempelgelände; im Vordergrund sieht man die Wachtürme über der Gihon-Quelle. (Bild aufgenommen im archäologischen Park der Davidsstadt)

Wie kam es zur Ablehnung der Historizität?

In den 1990er Jahren gelangte Israel Finkelstein von der Universität Tel Aviv zu der Ansicht, dass die bis dahin übliche Datierung der stratigraphischen Schichten in Megiddo und anderen Tells* nicht stimmen könne. Den Anstoß dazu hatte eine Neubewertung der bichromen* Philisterkeramik gegeben (Finkelstein 1995; 1996). Ausschlaggebend war allerdings die Grabung Ussishkins in Jesreel, da der dortige Keramikbefund seiner Ansicht nach große Ähnlichkeit mit dem von Megiddo hat, welcher traditionell ins 10. Jh., also in die Zeit Davids und Salomos datiert wurde. Nun datierte aber Ussishkin (und ebenso Finkelstein) diese Keramik aus Jesreel in die Zeit der Omriden* (9. Jh.), die dort eine Palastanlage besaßen (vgl. 1. Kön 21,1). Für diese Datierung sprach auch die Ähnlichkeit der Paläste in Jesreel und Samaria, der von den Omriden neu gegründeten Hauptstadt des Nordreichs Israel (vgl. 1. Kön 16,24). Da es sich bei Samaria um eine Neugründung handelte, sollte die Keramik dort nicht älter als ihr Gründervater Omri sein.

Die Konsequenzen einer solchen Umdatierung bestünden für Megiddo darin, dass sämtliche Monumentalbauten, die nach der traditionellen Chronologie König Salomo (965-926) zugeschrieben wurden, d. h. das gewaltige Sechskammertor und die daran anschließende Kasemattenmauer, nun in die Zeit Omris (882-871) oder Ahabs (871-852) fielen. Die nahezu identischen Sechskammertore in Hazor und Geser[2] wären dann ebenfalls erst im 9. Jh. von den Omriden erbaut worden, und für die Zeit des Geeinten Reiches unter David und Salomo blieben archäologisch gesehen nur die spärlichen Reste, die man zuvor in die Richterzeit datiert hatte. Finkelstein ist überzeugt, dass erst der Dynastie der Omriden im Nordreich Israel im 9. Jh. die für eine Zentralregierung nötige Bevölkerung und Wirtschaftskraft zur Verfügung stand (Finkelstein 2013). Zur Unterscheidung von der traditionellen Chronologie spricht man bei dieser um 50-100 Jahre niedrigeren Datierung von der *low chronology** Finkelsteins.

Dieser *low chronology* wurde sofort von anderen Archäologen wie Amihai Mazar und Amnon Ben-Tor heftig widersprochen. Zum einen wurde die „Ähnlichkeit" der Keramik aus Jesreel und Megiddo in Frage gestellt, zum anderen veränderte sich laut Mazar die Keramik vom 10. bis zum 9. Jh. in dieser Gegend nicht wesentlich, außerdem würden durch die Umdatierung alle nachfolgenden Schichten unzulässig verkürzt, um nur zwei zentrale Gegenargumente zu nennen (Mazar 1997; Ben-Tor & Ben-Ami 1998). Die Diskussion wurde in den letzten zwei Jahrzehnten in verschiedenen Zeitschriften und Büchern sowie auf Konferenzen ausgetragen, ist aber noch längst nicht beendet. Insbesondere Eilat Mazars Entdeckung eines beeindruckenden Steingebäudes in der Davidsstadt in Jerusalem im Jahr 2005 hat sie wieder aufflammen lassen, denn größere Monumentalgebäude im 10. Jh. würden für eine zentralisierte Verwaltung sprechen und wären damit ein Indiz für das Geeinte Reich unter David und Salomo. Allerdings ist die Archäologie der Davidsstadt nicht ganz unproblematisch.

Kompakt

In den letzten Jahrzehnten wurde die Historizität des Geeinten Reiches unter David und Salomo, wie die Bibel es schildert, von einigen Archäologen und Theologen heftig bestritten. Ausgehend von einer Umdatierung bestimmter Keramikformen kam insbesondere der israelische Archäologe Israel Finkelstein zu dem Ergebnis, dass es in Jerusalem keinerlei archäologische Spuren für ein davidisches Großreich im 10. Jh. gebe. Die Stadt sei viel zu klein und unbedeutend gewesen, um als Zentrum eines größeren Reiches gedient zu haben, es gebe keinerlei Monumentalarchitektur. Damit wären die Berichte der Bibel über das Geeinte Reich unter David und Salomo keine historisch zuverlässigen Darstellungen, sondern ideologische Rückprojektionen aus einer sehr viel späteren Zeit.

Hier soll gezeigt werden, dass es trotz der archäologisch schwierigen Situation in der Davidsstadt deutliche Hinweise auf eine Zentralverwaltung im Jerusalem des 10. Jahrhunderts gibt. Dafür sprechen zwei Monumentalbauwerke, deren genaue Datierung zwar noch umstritten ist, die aber in jedem Fall schon in der fraglichen Zeit existiert haben. Selbst wenn sie vor dem 10. Jh. erbaut worden sein sollten, spricht die fortgesetzte Nutzung dafür, dass sie im 10. Jh. in Gebrauch waren. Damit hatte die Stadt zur Zeit Davids ein beeindruckendes Verwaltungsgebäude, was die biblische Darstellung von der Regierung König Davids archäologisch unterstützt.

Ob es weitere archäologische Indizien für das Geeinte Reich gibt, hängt von der derzeit in Frage gestellten Datierung bestimmter Keramiktypen ab, durch die bestimmte Schichten und Gebäude zeitlich eingeordnet werden.

Die archäologische Situation in der Davidsstadt

Schon seit ca. 150 Jahren suchen Forscher in Jerusalem nach Spuren der Vergangenheit, einige aus religiösen Gründen, andere waren auf Schatzsuche und wieder andere hatten historisches Interesse (vgl. Tab. 1). Im Fokus waren dabei hauptsächlich der Tempelberg, das Wassersystem ausgehend von der Gihon-Quelle und der östliche Teil der alten Davidsstadt[3] inklusive des Osthangs hinunter zum Kidrontal (Abb. 2).

Leider entsprachen die Grabungen vor 1960 nicht heutigen wissenschaftlichen Standards, d.h. es wurde noch nicht auf die Stratigraphie* geachtet, und in vielen Fällen sind die genauen Fundorte der einzelnen Stücke überhaupt nicht angegeben. Nur das Grabungsareal, in dem sie gefunden wurden, ist bekannt. Ähnlich wie bei modernen Raubgrabungen fehlt den Funden damit fast jeglicher Kontext. Sie können nicht mehr genutzt werden, um bestimmte Schichten oder andere Funde zu datieren. Damit ist ein

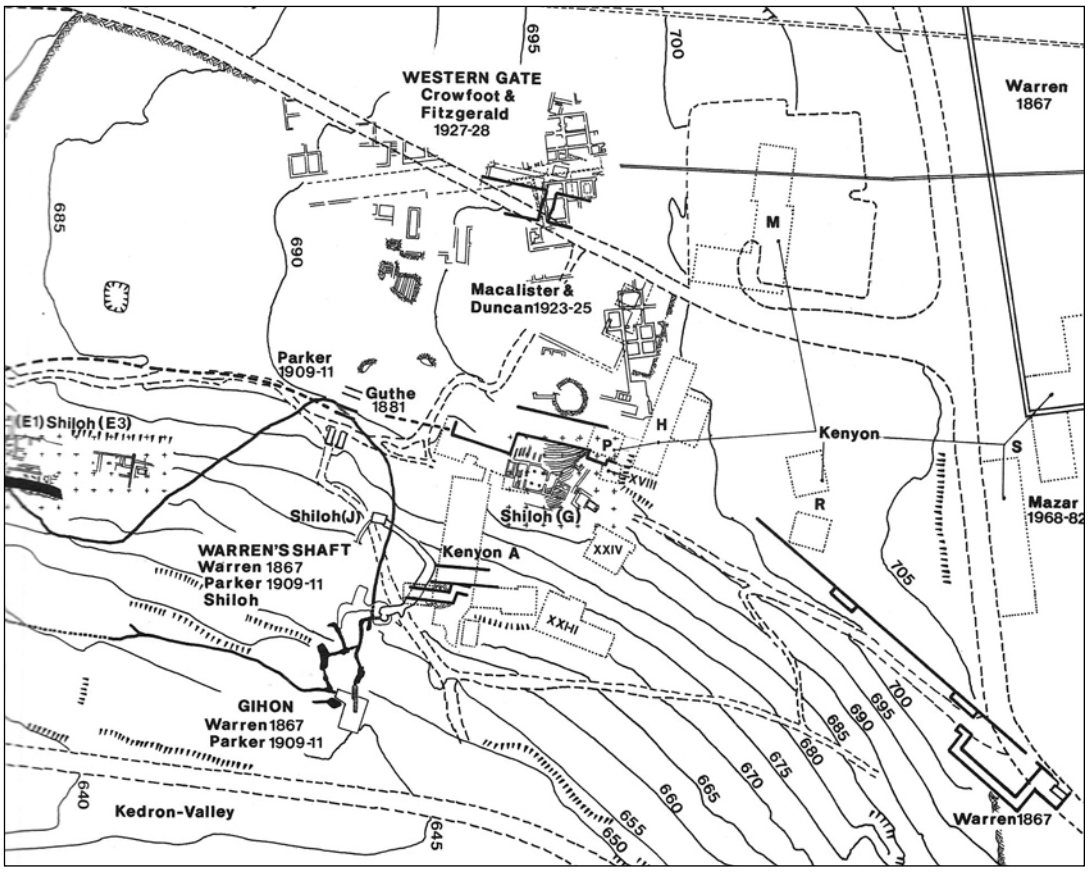


Abb. 2 Karte mit Ausschnitt der Grabungsareale. (Nach Y. Shiloh, Qedem 19, 1984, S. 40, mit freundlicher Genehmigung von Dr. Donald T. Ariel)

großer Teil ihrer wissenschaftlichen Bedeutung verloren. Was allerdings bleibt, ist die Tatsache ihrer Existenz an diesem Ort, und im günstigsten Fall eine schriftliche Erwähnung in den damaligen Grabungsberichten.

Mit wachsendem Wissen und zunehmender Erfahrung kommt es auch vor, dass Funde aus früheren Grabungen, die von ihren Ausgräbern falsch interpretiert und datiert wurden, neu gedeutet werden können. Zum Beispiel entdeckte die Parker-Grabung zwei rechteckige Steinsäulen, die sie als Tor und damit Teil der Stadtbefestigung deuteten (Vincent 1911). Jahrzehnte später stieß die Shiloh-Grabung weiter nördlich erneut auf derartige Steinsäulen, und man erkannte anhand des Kontextes, dass es sich eigentlich um die Stützpfeiler von Häusern aus der Eisenzeit II[4] handelte, sogenannten *four-room-houses**. Da die Parker-Expedition lediglich Tunnel durch den Hügel trieb, hatte sie das Haus um die Pfeiler herum nicht sehen können.

Oder, um noch ein anderes Beispiel zu nennen, auch das Sechskammertor in Geser wurde erst als solches erkannt, als Yigal Yadin, der ein ebensolches schon in Hazor ausgegraben hatte, sich die alten Grabungspläne von Geser noch einmal anschaute. Der frühere Ausgräber R. A. S. Macalister hatte 1902-1907 lediglich die eine Hälfte des Tores gefunden und es als Makkabäerburg identifiziert; damit lag er sowohl zeitlich als auch von der Bedeutung des Gebäudes her falsch. Es handelte sich um ein Stadttor aus der israelitischen Königszeit (Yadin 1958). Der amerikanische Archäologe William Dever konnte Yadins Erkenntnis Ende der 1960er Jahre durch Ausgrabung bestätigen. Es liegt nahe anzunehmen, dass sich in den Aufzeichnungen früherer Grabungsexpeditionen sowie in ihren Plänen noch mehr solcher Irrtümer verbergen, die mit wachsender Kenntnis korrigiert und richtig interpretiert werden können, um dann neue nützliche Informationen zu liefern.

Mit wachsender Kenntnis können frühere Fehlinterpretationen korrigiert werden.

Abgesehen von verlorenen oder falsch gedeuteten Daten stellt auch das Terrain der Davidsstadt ein gewisses Problem dar. Die

Tab. 1 Archäologische Untersuchungen und Grabungen in der Davidsstadt

Edward Robinson & Eli Smith	1937-39
Charles Warren	1867-70
Charles Clermont-Ganneau	1867-1872
Conrad Schick	1880-1889
Hermann Guthe	1881
Frederick Jones Bliss & Archibald Campbell Dickie	1894-97
Montague Brownslow Parker & Louis Hugues Vincent	1909-11
Raymond Weill	1913-14 & 1923-24
Robert Alexander Stuart Macalister & John Garrow Duncan	1923-25
John Winter Crowfoot & Gerald Milnes Fitzgerald	1927-28
Kathleen Mary Kenyon	1961-67
Yigal Shiloh	1978-85
Eilat Mazar	2005-2008; 2009-

Glossar

Area: Eine Grabung ist meist in mehrere Bereiche unterteilt, die zur Unterscheidung mit Buchstaben bezeichnet werden
Bichrome Philisterkeramik: Keramik mit roter und schwarzer Bemalung, die mit der Ansiedlung der Philister in Kanaan in der frühen Eisenzeit in Verbindung steht und sich vermutlich aus der vorausgegangenen monochromen Keramik sowie importierter Ware aus der Ägäis (Myc IIIC) entwickelt hat. Sie wurde bislang traditionell um 1200-1000 datiert.
EZ: Eisenzeit
Four-room-house: Eine typische Hausform für das Israel der Eisenzeit, bei der sich um einen rechteckigen Innenhof drei Wohn- bzw. Arbeitsräume gruppieren
Glacis: Aufschüttung, die den Verteidigern eine gute Sicht und ein freies Schussfeld auf die angreifenden Feinde ermöglicht.
Low chronology: Vom israelischen Archäologen Israel Finkelstein entwickelte niedrigere Chronologie, die von der bis dahin üblichen traditionellen Chronologie um 50-100 Jahre nach unten abweicht.
Omriden: Nach dem Vater König Ahabs benannte Dynastie im Nordreich Israel
Red slip hand burnished ware: Keramik mit rotem oder rötlich-braunem Überzug, die noch von Hand poliert wurde; das Politurmuster ist ungleichmäßiger als bei der späteren, auf der Töpferscheibe polierten (wheel burnished) Keramik. Traditionell wird diese Form als Kennzeichen für die Eisenzeit IIa gesehen.
Revidierte Chronologie: Eine von Peter van der Veen und Peter James vertretene Chronologie, die davon ausgeht, dass die traditionelle Chronologie ca. 150-200 Jahre zu hoch angesetzt ist und die Zeit Davids nicht zu Beginn der EZ IIa, sondern schon zu Beginn der EZ I angesetzt werden muss (vgl. Tabelle).
SBZ: Spätbronzezeit
Square: Seit Kenyon ist es üblich geworden, Grabungen in Form von gleichmäßigen Quadraten (squares) durchzuführen und die Zwischenwände stehen zu lassen, damit man an ihnen auch später noch die Schichtenfolge ablesen kann.
Stratigraphie: Abfolge von Schichten, die auf die Besiedlungsphasen eines Ortes hinweisen und zu Datierungszwecken genutzt werden können.
Tell: Siedlungshügel, bei dem die Besiedlungsphasen in Schichten übereinanderliegen.
Terminus post quem: Ein Zeitpunkt, nachdem ein Ereignis erst stattgefunden haben kann.

Archäologie in Jerusalem unterscheidet sich von der anderer Tells, da die Stadt auf Felsen gebaut ist. Die Häuser waren aus Stein statt aus Lehmziegeln, daher wurden sie nach einer Zerstörung nicht einfach eingeebnet und überbaut. Man verwendete die Steine wieder für die nachfolgenden Gebäude, deshalb gibt es nur wenig deutlich erkennbare Stratigraphie (Keel 2007). Darüber hinaus wurde in römischer und byzantinischer Zeit oft der gesamte Schutt vergangener Jahrhunderte beseitigt, um direkt auf oder sogar in den Fels hinein bauen zu können (Reich 2011). Dadurch sind viele Spuren früherer Generationen unwiederbringlich zerstört worden. Das betrifft insbesondere den südöstlichen Teil der Davidsstadt, wo Raymond Weill 1913-14 einer Idee von Charles Clermont-Ganneau folgend nach den Königsgräbern der Davidsdynastie suchte. Er fand auch zwei tonnenförmige Kammern[5] und mehrere in den Fels gehauene Vertiefungen, stellte aber fest, dass ein großer Teil dieses Gebiets in späterer Zeit als Steinbruch benutzt worden war.

Trotz dieser erschwerten Voraussetzungen hat es jedoch schon mehrfach spektakuläre Funde in der Davidsstadt gegeben. Um zwei davon soll es im Folgenden gehen.

Die *Stepped Stone Structure*

Im Nordosten der Davidsstadt wurde schon 1923-25 von Macalister & Duncan eine riesige stufenförmige Steinstruktur, flankiert von zwei Türmen, entdeckt und ansatzweise ausgegraben, von den Ausgräbern damals als „defense glacis“ (Verteidigungs-Glacis*) bzw. „Jebusite Rampart“ (Jebusiter-Schutzwall) bezeichnet (Macalister & Duncan 1926). Kathleen Kenyon setzte die Freilegung dieses heute als *Stepped Stone Structure* (Steinstufen-Struktur) bezeichneten Bauwerks in den 1960er Jahren fort, ebenso Yigal Shiloh in den 1980ern (Abb. 2, Area G). Über einer Unterkonstruktion aus senkrecht und parallel zum Hang verlaufenden Terrassenmauern, deren Zwischenräume mit Steinen, Erde und Schutt gefüllt sind, liegen mehrere Schichten stufenförmig angeordneter großer Steine. An einigen Stellen gibt es auch keine Unterkonstruktion, und die Steine reichen bis auf den Grund.

Man ist sich heute weitgehend einig, dass diese beeindruckende Anlage dazu diente, den steilen Hang an dieser Stelle zu befestigen, damit er nicht durch die heftigen winterlichen Regenfälle ins Tal geschwemmt wurde, um damit ein großes oberhalb gelegenes Gebäude abzustützen. Immer wieder wird sie auch mit dem biblischen „Millo“ in Verbindung gebracht, ein Begriff, der wörtlich so etwas wie „Füllung“ bedeutet, aber nie übersetzt wird. Von König David heißt es nach seiner Eroberung Jerusalems, er „baute ringsumher, vom Millo an nach innen zu“ (2. Sam 5,9; 1. Chr 11,8). Auch von Salomo oder Hiskia wird berichtet, sie hätten am Millo gebaut oder ihn repariert (vgl. 1. Kön 9,15.24; 11,27; 2. Chr 32,5). Viele Forscher akzeptieren die schon von Kenyon vorgeschlagene Identifizierung der Stufenstruktur als Millo; da dies jedoch noch nicht vollständig gesichert ist, wird in der Literatur meist der Begriff *Stepped Stone Structure* verwendet.

Hinsichtlich ihrer Datierung gibt es allerdings unterschiedliche Positionen. Margreet Steiner von der Universität Leiden, die gemeinsam mit Henk Franken die lange Zeit unveröffentlichten Grabungsergebnisse der Kenyon-Grabung herausgegeben hat, ist der Ansicht, bei der terrassenartigen Unterkonstruktion und dem darüber liegenden Steinmantel handle es sich um zwei verschiedene Konstruktionen aus unterschiedlichen Epochen. Die Terrassenstruktur datiert sie aufgrund eines darin gefundenen *collared-rim jar* (Kragenrandkrug) auf das 12. Jh. (Ende SBZ IIb/Anfang EZ I), den darüber liegenden Steinmantel ins 10. Jh. auf den Beginn der EZ II. Sie hält ihn für eine spätere Erweiterung, da Kenyons Grabung weiter südlich gezeigt habe, dass ein Teil der *Stepped Stone Structure* keine terrassenartige

Abb. 3 Ein Teil der *Stepped Stone Structure* (SSS). Man sieht, wie die Steinreihen der breiten Mauer (W20) (rechts oben) geradlinig in die Konstruktion der SSS (Mitte) übergehen. (Foto: S. Stocksmeier)

Unterkonstruktion besitze, sondern bis zum Fels hinunter aus übereinandergeschichteten Steinen bestehe (Steiner 1994; 1998).[6]

Anders sieht dies Jane Cahill, eine frühere Mitarbeiterin Shilohs, die beide Bestandteile der *Stepped Stone Structure* als zeitgleich betrachtet und sie aufgrund der darin gefundenen Keramik auf das Ende der SBZ IIb oder den Beginn der EZ I datiert (Cahill 1998; 2003).[7] Hierin wird sie unterstützt von Ronny Reich, der es für unmöglich hält, dass die am Hang gelegenen Terrassenmauern längere Zeit ohne den steinernen Schutzmantel den heftigen winterlichen Regenfällen standgehalten hätten (Reich 2011).

Nach der traditionellen Chronologie wäre demnach laut Steiner die ursprüngliche Terrassenkonstruktion kanaanitischen bzw. jebusitischen Ursprungs, während der Bau des darüber liegenden Steinmantels in die Zeit Davids & Salomos fiele. Cahill zufolge stammt allerdings beides gemeinsam aus kanaanitisch-jebusitischer Zeit und wurde von David nicht erbaut, sondern weiterverwendet.

Ein in neuerer Zeit hinzugekommenes Problem bei der Datierung stellt der Umstand dar, dass die früher als Marker für das 10. Jh. benutzte Keramik (*hand burnished red slip ware**) in die Diskussion geraten ist. Falls diese Art der Keramik ins späte 10. oder sogar erst ins 9. Jh. gehört, ergeben sich historisch völlig andere Zuordnungen. Finkelstein z. B. kommt aufgrund seiner *low chronology* zu dem Ergebnis, dass die frühere Phase der *Stepped Stone Structure* vermutlich ins 9. Jh. (EZ IIa) zu datieren sei, während die spätere Phase aus der hellenistischen Zeit stamme (Finkelstein/Herzog/Singer-Avitz/Ussishkin 2007). Damit hätte die gesamte Struktur nichts mehr mit der Zeit Davids zu tun, sondern wäre erst deutlich später in der Phase des geteilten Reiches erbaut worden.

Die Terrassenmauern können schwerlich längere Zeit ohne steinernen Schutzmantel dem Winterregen standgehalten haben.

Avraham Faust dagegen hält seit der Entdeckung der *Large Stone Structure* (s. u.) die gesamte Diskussion über die Datierung der *Stepped Stone Structure* für erledigt, da E. Mazar überzeugend gezeigt habe, dass beide Strukturen Teile derselben architektonischen Anlage seien (Abb. 3 und 6) und der Bau der *Large Stone Structure* nicht später als EZ I erfolgt sein könne (Faust 2010). In diesem Fall wären beide entweder von David erbaut oder hätten schon einige Zeit vorher existiert und wären von ihm weiterhin genutzt worden.

Die *Large Stone Structure*

Seit 2005 ist die *Stepped Stone Structure* nicht mehr das einzige bekannte Monumentalgebäude innerhalb der Davidsstadt. Aufgrund mehrerer behauener Steinblöcke sowie eines proto-äolischen Kapitells[8], die Kenyon nördlich der *Stepped Stone Structure* in *Square* A XVIII* gefunden hatte, kam

Abb. 4 Ein proto-äolisches Kapitell aus Megiddo, das dem von K. Kenyon entdeckten Kapitell aus der Davidsstadt sehr ähnlich sieht. (Foto: J. J. Bimson, Rockefeller Museum, Jerusalem)

Eilat Mazar zu dem Schluss, dass diese von einem Königspalast weiter oben am Hang herunter gerollt sein mussten (vgl. Abb. 4). Auch Shiloh hatte in der Nähe (in *Area* G*) weitere solcher behauener Steine gefunden.

Als Mazar 2005 an der von ihr vermuteten Stelle eine archäologische Grabung durchführte, stieß sie unter Überresten aus späteren Zeiten auf ein gewaltiges Steingebäude, das sie der Keramik nach ganz ans Ende der EZ I oder den Anfang der EZ II datierte (Mazar 2009). Da die Stelle ihrer Ansicht nach vorher unbesiedelt war, geht sie davon aus, dass es sich hierbei um den von David gebauten Palast aus 2. Sam 5,11 handelt. In der Literatur hat sich, weil diese Identifizierung strittig ist, die Bezeichnung *Large Stone Structure* (in Analogie zur *Stepped Stone Structure*) durchgesetzt (Abb. 5).

Amihai Mazar stimmt Eilat Mazar in Bezug auf die Datierung weitgehend zu, allerdings hält er die EZ IIa-Keramik für Hinweise auf eine spätere Phase der Nutzung bzw. Reparatur des Gebäudes. Anders als Eilat Mazar identifiziert er es nicht als Davids Palast, sondern als die durch David von den Jebusitern eroberte Burg Zion (2. Sam 5,7.9) (Mazar 2006).

Auch Avraham Faust hält E. Mazars Datierung ganz ans Ende der EZ I für zu spät, weil das Bauwerk mindestens zwei Schichten EZ I-Keramik aufweise und daher über einen längeren Zeitraum in der EZ I existiert haben müsse (Faust 2010). Da keinerlei behauene Steine, wie Kenyon und Shiloh sie weiter unten am Hang entdeckten, *innerhalb* des Gebäudes gefunden wurden, obwohl einige Mauern in beträchtlicher Höhe erhalten sind, vermutet Faust, dass diese erst aus späterer Zeit stammen und nicht in die Bauzeit der *Large Stone Structure* gehören (Faust 2010).

Abb. 5 Mauern der *Large Stone Structure* (LSS). (Aus Biblical Archaeological Review 2006-1, S. 24)

Nach einer längeren Zeit der Nutzung in der EZ I wurde die *Large Stone Structure* in der EZ IIa weiter genutzt.

Sowohl A. Mazar als auch Faust kommen also zu dem Schluss, dass die *Large Stone Structure* nach einer längeren Zeit der Nutzung in der EZ I mit einigen baulichen Veränderungen in EZ IIa weiter genutzt wurde. Bezogen auf die traditionelle Chronologie würde das bedeuten, dass dieses Gebäude schon vor der Zeit Davids gebaut und bewohnt und nach der Eroberung von ihm und seinen Nachkommen weiterbenutzt wurde. Diese Beschreibung würde tatsächlich am ehesten der Jebusiterfestung entsprechen. Auch die *Stepped Stone Structure* wäre dann jebusitischen Ursprungs.

Eilat Mazar versucht, die Verbindung zwischen Gebäude und David beizubehalten, indem sie den Bau der *Large Stone Structure* ganz ans Ende der EZ I bzw. in die Übergangszeit zur EZ IIa schiebt und gleichzeitig David früher ansetzt als normalerweise üblich (Mazar 2006).[9] Ein so spätes Datum für die Errichtung der Anlage ist aber insbesondere aufgrund der zwei festgestellten EZ I-Schichten innerhalb des Gebäudes unwahrscheinlich.

Nach der revidierten Chronologie* (vgl. Tab. 2) allerdings, bei der die EZ I ca. um 1000 beginnt, könnte man David als Erbauer der *Large Stone Structure* annehmen (van der Veen & James 2008); auch der Bau der *Stepped Stone Structure* wäre dann ihm zuzuschreiben. Damit fiele die spätere Weiternutzung des Gebäudes in EZ IIa in die Zeit des geteilten Reiches (etwa in die Zeit Joschaphats bzw. Ahabs). Allerdings hätte man in diesem Fall keine archäologischen Indizien für die von David eroberte Jebusiterfestung; sie müsste entweder an anderer Stelle gelegen haben oder vor dem Bau der *Large Stone Structure* beseitigt worden sein.

Eigentlich würde man erwarten, dass Finkelstein mit seiner *low chronology* eine mittlere Position zwischen traditioneller und revidierter Chronologie einnimmt. Dem ist aber in diesem Fall nicht so. Zusammen mit Ze´ev Herzog, Lily Singer-Avitz und David Ussishkin bezweifelt er, dass die von Mazar entdeckten Mauern alle in dieselbe Zeit gehören und datiert viele davon, insbesondere auch die über 5 m breite östliche Begrenzungsmauer (W 20), die mit der *Stepped Stone Structure* verbunden ist, in die hellenistische Zeit (Finkelstein / Herzog / Singer-Avitz / Ussishkin 2007). Der 2007 veröffentlichte Artikel berücksichtigt jedoch die Grabungsergebnisse der zweiten *season* Mazars nicht, daher sind viele Punkte darin inzwischen überholt oder unhaltbar geworden, insbesondere die Datierung der Mauer W 20 (Faust 2010).

Fazit

In jedem Fall besaß Jerusalem im 10. Jh. ein in seiner Umgebung einzigartiges Monumentalgebäude bestehend aus der *Stepped Stone Structure* und der *Large Stone Structure*. Unabhängig davon, ob man in David den Erbauer dieser Anlage sieht oder sie den Jebusitern zuschreibt, hatte die Stadt ein beeindruckendes und aktives Verwaltungsgebäude; denn selbst wenn das Bauwerk schon vor der Zeit Davids errichtet worden sein sollte, deutet die darin gefundene Keramik auf eine fortgesetzte Nutzung hin. Es stellt also ein starkes Argument für ein von Jerusalem aus zentral regiertes und verwaltetes Reich dar, wie die Bibel es zur Zeit Davids beschreibt.

Um die Frage zu klären, ob David der Erbauer war oder es sich um die schon vorhandene Jebusiterburg handelt, sind weitere Untersuchungen zur Chronologie nötig, denn alles hängt an der Datierung. Die zeitliche Einordnung der Keramik entscheidet auch darüber, ob die 2009-10 von Eilat Mazar auf dem Ophel (erneut) ausgegrabene Toranlage in die Zeit Davids & Salomos gehört, denn ihre Erbauung kann durch die darin gefundene Keramik ins 10. Jh. datiert werden. Wenn aber die Keramik, die traditionell ins 10. Jh. datiert wird, gar nicht ins 10. Jh. gehört, dann verschiebt sich auch hier die Zuordnung. Gehört sie doch ins 10. Jh. hätte man hier weitere Indizien, die für ein großes Geeintes Reich unter David und Salomo sprechen.

Ebenso hängt die Datierung der Sechskammertore und Kasemattenmauern in Hazor, Megiddo und Geser, die ein deutliches Zeichen einer überregional organisierten Verwaltung sind, an der verwendeten Chronologie. So kann Finkelstein sie in die Zeit der Omriden einordnen (9. Jh.), während Mazar und Ben-Tor sie für salomonisch halten (10.Jh.). In diesem Fall hätte man einen archäologischen Beweis für Salomos Städteausbau in 1. Kön 9,15. Im Fall der revidierten Chronologie müsste man sie vermutlich Ahab und Joschaphat zuschreiben.

Archäologische Periode	Traditionelle Chronologie	Low chronology (Finkelstein)	Revidierte Chronologie (van der Veen & James)
EZ Ia	1200-1100	1150-1050	1000-ca.900
EZ Ib	1100-1000	1050-930	ca.900-870
EZ IIa	1000-900	930-800	870-750
EZ IIb	900-700	800-720/700	750-650
EZ IIc	700-586	720/700-586	650-586

Tab. 2 Übersicht über die verschiedenen Datierungs-Modelle. (Daten nach van der Veen & James 2008)

Es bleibt abzuwarten, welche Datierung sich schließlich als die richtige erweisen wird. Hier ist noch einiges an Forschung nötig, um die vorhandenen Fakten und Indizien zeitlich sicher einordnen und dadurch zuverlässig auswerten zu können. Wie Amihai Mazar sehe ich einen Weg dahin in einer sehr viel genaueren und umfassenderen Keramikanalyse (Mazar 1997), die man auf Grundlage der Stratigraphie möglichst vieler Tells in ein widerspruchsfreies System bringen müsste. Dieses Netz aus relativen Daten müsste dann an möglichst vielen Fixpunkten, d.h. absoluten Daten (wie z.B. datierbaren Zerstörungsschichten, Inschriften, außerbiblischen Belegen), aufgehängt werden und sollte so eine zuverlässigere und detailliertere Chronologie liefern.

Anmerkungen

1 Vgl. Finkelstein & Lieberman (2006)

2 Die Ähnlichkeit der Toranlagen in Hazor, Megiddo und Geser hatte in Verbindung mit 1. Kön 9,15 dazu geführt, diese Bauwerke in die Zeit Salomos zu datieren.

3 Aufgrund einer falschen Überlieferung schon aus neutestamentlicher Zeit lokalisierte man bis ca. 1900 n.Chr. die ursprüngliche Davidsstadt auf dem SW-

Abb. 6 Ausgrabung von Eilat Mazar 2005-2007. Die obere Mauer der sog. Davidpalasts (vorne) schließt an die Millo-Konstruktion (hinten links) an. (Foto: J. J. Bimson)

Hügel Jerusalems, der daher bis heute den Namen Zion trägt. Erst allmählich erkannten die ersten Ausgräber anhand des archäologischen Befundes, dass die alttestamentliche Stadt Davids auf dem SO-Hügel gelegen haben musste.

4 Im Folgenden verwendete Abkürzungen: EZ = Eisenzeit, SBZ = Spätbronzezeit.

5 Weill identifizierte sie als Gräber und bezeichnete sie mit T_1 und T_2. Diese Deutung ist allerdings umstritten. Andere Archäologen halten diese Kammern für Keller aus der Zeit des zweiten Tempels, da sie den von Bliss & Dickie weiter südlich gefundenen Kellern ähneln. Zuletzt hat Jeffrey Zorn sich für eine Identifikation mit Gräbern der davidischen Dynastie ausgesprochen (Zorn 2012).

6 Eine Erklärung für diese unterschiedliche Bauweise könnte 2. Chr. 32,5 liefern. Als Hiskia im 8. Jh. den Millo ausbessern ließ, wusste man vielleicht nichts mehr über die ursprüngliche Bauweise mit der zugrundeliegenden Terrassenkonstruktion und schichtete einfach nur noch Steine übereinander.

7 Cahill stützt sich hierbei insbesondere auf einen von Shiloh in *Square* B4 senkrecht in die Struktur hinein gegrabenen Schacht, woraus sie sowohl die architektonische Einheit von Unterkonstruktion und Steinmantel ableitet als auch den *terminus post quem** (zwischen SBZ II und EZ I) für ihre Erbauung (Cahill 2003).

8 Proto-äolische (auch proto-ionisch genannte) Kapitelle sind in Samaria, Megiddo, Hazor und Ramat Rachel gefunden worden. Sie stellen eine stilisierte Palme dar, scheinen in enger Beziehung zum Königshaus zu stehen und datieren nach traditioneller Chronologie ins 10./9. Jh. bzw. nach Finkelsteins *low chronology* ins 9./8. Jh. (Keel 2007). Interessant ist, dass Macalister schon 1903 ein Bruchstück eines solchen Kapitells auch in Geser gefunden hat (Macalister 1904).

9 Faust zeigt in seinem Artikel, dass auch Mazar David eigentlich in die EZ IIa einordnet und bemerkt, dass man alle Entwicklungen und Veränderungen, die die EZ IIa mit sich bringt und die normalerweise mit dem Entstehen des Königtums in Israel verbunden werden, verlieren würde, wenn man David und seinen Palast in die EZ I verschiebt. Man hätte dann zwar ein monumentales Gebäude, aber nichts darüber hinaus (Faust 2010).

Literatur

Ben-Tor, Amnon & Ben-Ami, Doron, Hazor and the Archaeology of the Tenth Century B.C.E., in: Israel Exploration Journal *48*, 1998, S.1-37.

Cahill, Jane, Jerusalem in David and Solomon´s Time. It Really Was a Major City in the Tenth Century B.C.E., in: BAR, November/December 2004, S. 20-31.62-63.

Cahill, Jane, Jerusalem at the Time of the United Monarchy: The Archaeological Evidence. S.13-80 in A. Killebrew and A.G.Vaughn (Hg.) Jerusalem in Bible and Archaeology: The First Temple Period, Atlanta, Society of Biblical Literature, Atlanta 2003.

Cahill, Jane, David´s Jerusalem: Fiction or Reality? It Is There: The Archaeological Evidence Proves It, in: BAR, July/August 1998, S. 34-41.63.

Faust, Avraham, The Large Stone Structure in the City of David: A Reexamination, Zeitschrift des Deutschen Palästina-Vereins *126*, 2011, S. 116-130.

Finkelstein, Israel, The Forgotten Kingdom. The Archaeology and History of Northern Israel, Society of Biblical Literature, Atlanta 2013.

Finkelstein, Israel; Herzog, Ze´ev; Singer-Avitz, Lily & Ussishkin, David, Has King David´s Palace in Jerusalem Been Found?, in: Tel Aviv *34/2*, 2007, S.142-164.

Finkelstein, Israel & Silberman, Neil Asher, David and Solomon, Free Press, New York 2006.

Finkelstein, Israel, The Archaeology of the United Monarchy: An Alternative View, in: Levant *28*, 1996, S. 177-87.

Finkelstein, Israel, The Date of the Settlement of the Philistines in Canaan, in: Tel Aviv *22*, 1995, S. 213-37.

Keel, Othmar, Die Geschichte Jerusalems und die Entstehung des Monotheismus. Teil 1, Vandenhoeck & Ruprecht, Göttingen 2007.

Macalister, R. A. S. & Duncan, J. Garrow, Excavations on the Hill of Ophel, Jerusalem, in: Palestine Exploration Fund Annual No. 4, 1923-1925, London 1926.

Macalister, R.A.S., Sixth Quarterly Report on the Excavation of Gezer, in: Israel Exploration Journal 36, 1904, S. 9-26.

Mazar, Amihai, Jerusalem in the 10th Century B.C.E: „The Glass Half Full", in: Ancient Israel and Its Near Eastern Context: Essays in Honor of Nadav Na´aman, Y. Amit, E. Ben-Zwi, I. Finkelstein and O. Lipschits (Hg.), Winona Lake, Ind., Eisenbrauns 2006, S. 255-72.

Mazar, Amihai, Iron Age Chronology: A Reply to I. Finkelstein, in: Levant *29*, 1997, S. 157-67.

Mazar, Amihai, Archaeology of the Land of the Bible 10,000-586 B.C.E., The Anchor Bible reference library, Doubleday, New York 1990.

Mazar, Eilat, The Palace of King David. Excavations at the Summit of the City of David. Preliminary Report of Seasons 2005-2007, Shoham Academic Research and Publication, Jerusalem/New York 2009.

Mazar, Eilat, Did I Find King David´s Palace?, in: BAR January/February 2006, S. 16-27.70.

Reich, Ronny, Excavating the City of David. Where Jerusalem´s History Began, Israel Exploration Society & Biblical Archaeology Society, Jerusalem 2011.

Steiner, Margreet L., Excavations by Kathleen M. Kenyon in Jerusalem 1961-1967, Vol. III: The Settlement in the Bronze and Iron Ages, Sheffield Academic Press, London/New York 2001.

Steiner, Margreet, David´s Jerusalem: Fiction or Reality? It´s Not There: Archaeology Proves a Negative, in: BAR, July/August 1998, S. 26-33.62-63.

Steiner, Margreet L., Re-dating the Terraces of Jerusalem, in: Israel Exploration Journal *44*, 1994, S. 13-20.

Ussishkin, David, Samaria, Jezreel and Megiddo. Royal Centres of Omri and Ahab, in: Lester L. Grabbe (Hg.), Ahab Agonistes. The Rise and Fall of the Omri Dynasty, T & T Clark, London / New York 2007, S. 293-309.

Van der Veen, Peter & James, Peter, Geschichtsbild in Scherben?, in: Spektrum der Wissenschaft, Dezember 2008, S. 88-93.

Vaughn, Andrew G. & Killebrew, Ann E. (Hg.), Jerusalem in Bible and Archaeology. The First Temple Period, Society of Biblical Literature, Atlanta 2003.

Vincent, Louis-Hugues, Underground Jerusalem: Discoveries on the Hill of Ophel, 1909-11, Cox, London 1911.

Yadin, Yigal, Solomon´s City Wall and Gate at Gezer, Israel Exploration Journal *8*, 1958, S. 80-86.

Zorn, Jeffrey R., Is T1 David´s Tomb?, in: BAR, November/December 2012, S. 44-52.78.

Anschrift der Verfasserin:
Sonja Stocksmeier, Rosenbergweg 29, 72270 Baiersbronn; email: sonja.stocksmeier@gmail.com

Island: eine Insel, zwei „Kontinente“

1. Was Island einzigartig macht

Almannagjá, Skjaldbreiður, Mývatn, Askja, Ódáðahraun – fremdartige Namen, die dem Islandkenner wohl vertraut sind. Es sind Orte, Strukturen, Phänomene der Erdoberfläche, die eines gemeinsam haben: Sie befinden sich in einer vulkano-tektonisch aktiven Zone, die mitten durch Island verläuft. Sie wird als Grenzzone definiert, an welcher die tektonischen Platten Nordamerikas und Eurasiens auseinanderdrifften. Doch nur in Island tritt eine divergierende Plattengrenze auf dem Festland maßgeblich zu Tage. Wie kommt es zu dieser einzigartigen geologischen Situation und was sind die besonderen Charakteristika der plattentektonischen Grenzzone?

Michael Kotulla

Spätestens mit Ausbruch des relativ kleinen Eyjafjallajökull[1] ist der isländische Vulkanismus in das öffentliche Bewusstsein weiter Teile der nördlichen Hemisphäre getreten. Die explosive Eruption am 14. April 2010 (Abb. 1) katapultierte feinkörnige Asche bis in die Stratosphäre, und Jetstreams verteilten sie rasch nach Süden und Osten. Sicherheitshalber wurde in weiten Teilen Europas über mehrere Tage der Flugverkehr unterbrochen. Der Grund: Aschepartikel schmelzen in den Triebwerken, was zu deren Ausfall führen kann, und ihre scharfkantigen Mikrogläser können die Flugzeugoberflächen gefährlich aufrauen. Die Aschepartikel des Eyjafjallajökull wurden u.a. von Gislason et al. (2011) untersucht, die die Luftverkehrsbedenken als gut begründet bestätigten. Vom Stillstand waren weltweit insgesamt 100.000 Flüge und sieben Millionen Passagiere betroffen. Der gesamtwirtschaftliche Schaden betrug einer Studie der Oxford Economics zufolge 5 Milliarden US$ an entgangenem Bruttoinlandsprodukt.

Islands vulkano-tektonisch aktives System

Übersicht

Island hat eine Ausdehnung von etwa 300 x 500 km; wird der durch einen scharfen Rand begrenzte Schelfbereich hinzugenommen, so zeichnet sich eine Plattform mit einer Dimension von etwa 450 x 750 km ab (Abb. 2 und Z-1). Die Insel besteht aus neogenen* (jungtertiären) und quartären vulkanischen Gesteinen, hauptsächlich basaltischen Laven; neogene Sedimentgesteine sind selten. Der geologischen Karte (Abb. 3) kann

Abb. 1 Der explosive Ausbruch des Eyjafjallajökull am 14. April 2010. Die Aschepartikel in der Troposphäre brachten den europäischen Flugverkehr für Tage zum Erliegen. Foto: Thorsten Boeckel (freundliche Zurverfügungstellung); Aufnahme um 16:08 Uhr Ortszeit aus nördlicher Richtung in etwa 2.000 m Höhe.

Kompakt

Die divergierende (auseinanderstrebende) Plattengrenze in Island ist eine komplexe Deformationszone, die aus vier etwa 40-50 km breiten Rift-Zonen* besteht; diese wiederum setzen sich aus 3-6 quasiparallelen bis zu 200 km langen vulkanischen Spaltenschwärmen und innewohnenden Zentralvulkanen zusammen. Der Hotspot unter Zentralisland – durch eine seismisch interpretierte positive Wärmeanomalie gekennzeichnet – gilt als Indiz für einen tiefen Manteldiapir, der die gesamte isländische Plattform (Fläche: ~300.000 km², Höhe ~2-3 km) hauptsächlich im Tertiär aufgebaut haben soll. Die Interaktion eines Manteldiapirs mit einem mittelozeanischen Rücken wird häufig als geologische Einzigartigkeit Islands herausgestellt.

Die gegenwärtige (rezente) vulkano-tektonische Aktivität in Island ist allerdings sehr gering. Es scheint, als seien die geodynamischen Prozesse der Vorzeit, die zum Aufbau der gewaltigen isländischen Plattform geführt haben, im Wesentlichen zur Ruhe gekommen oder abgeklungen. Die beschriebene zylindrische Struktur unter Zentralisland scheint im Wesentlichen „inaktiv" zu sein und könnte als Diapir-Relikt angesprochen werden.

Hinweis: Die Z-Verweise beziehen sich auf das Zusatzmaterial unter www.si-journal.de/jg21/heft2/island1.pdf.

ein deutlich zweiseitig-symmetrischer Aufbau entnommen werden. Die ältesten Formationen befinden sich im äußersten Westen und Osten; beidseits zum Zentrum werden die Einheiten jünger.

Schon Schwarzbach (1964) stellte in *Geologenfahrten in Island* als einzigartiges Charakteristikum der Insel neben dem Vulkanismus das übermäßige und geordnete Vorkommen von Spalten heraus, was ihn dazu bewog, Island als „Land der Spalten" (S. 54) zu bezeichnen. Der Erkenntnisgewinn der letzten Jahrzehnte führte dazu, die Phänomene im Kontext geodynamischer Zusammenhänge zu deuten. Demnach bildet die zentrale, sich von Norden nach Süden bzw. Südwesten verzweigende Zone das gegenwärtige vulkano-tektonisch* aktive System Islands (Abb. 3, im Wesentlichen der Bereich mit der roten Farbsignatur). Es setzt sich hauptsächlich aus vier etwa 40-50 km breiten, südwestlich/südlich bis nordöstlich/nördlich ausgerichteten Grabensystemen zusammen. Sie bestehen aus einer staffelartigen Anordnung von 3-6 quasi-parallelen, 5-15 km breiten und bis zu 200 km langen vulkanischen Spaltenschwärmen, die, wenn sie einen zentralen Vulkan aufweisen, geothermale Hochtemperatur-Systeme konstituieren (> 200° C in 1.000 m Tiefe). Die Spaltenschwärme werden als Oberflächenausdruck vulkanischer Gangschwärme im Untergrund (Trønnes 2002) oder einer Krustendehnung interpretiert.

Die nachfolgende Gliederung und Charakterisierung der Zonen erfolgt im Wesentlichen nach Einarsson (2008).

Einzelne Zonen und ihre Charakteristika

Reykjanes-Halbinsel (RH). Die Reykjanes-Halbinsel im Südwesten Islands (Abb. 3) wird als strukturelle Fortsetzung des untermeerischen Reykjanes-Rückens (Teil des Mittelozeanischen Rückens, Abb. 2) angesehen. Die prominenten Strukturelemente sind dehnender Natur mit einer (nord)nordöstlichen Richtung (30-40°) (Abb. Z-2): Hyaloklastit*-Rücken (Abb. 4, Z-3 und Z-4), die durch Spalteneruptionen unter der pleistozänen Eisdecke entstanden (vgl. Gudmundsson et al. 1997), postglaziale* eruptive Spalten, Abschiebungen* und offene Spalten. Die fünf Schwarmsysteme werden nach den geothermalen Gebieten ihres Zentralbereiches benannt: Reykjanes, Svartsengi, Krísuvík (Abb. Z-5), Brennisteinsfjöll und Hengill. Eine

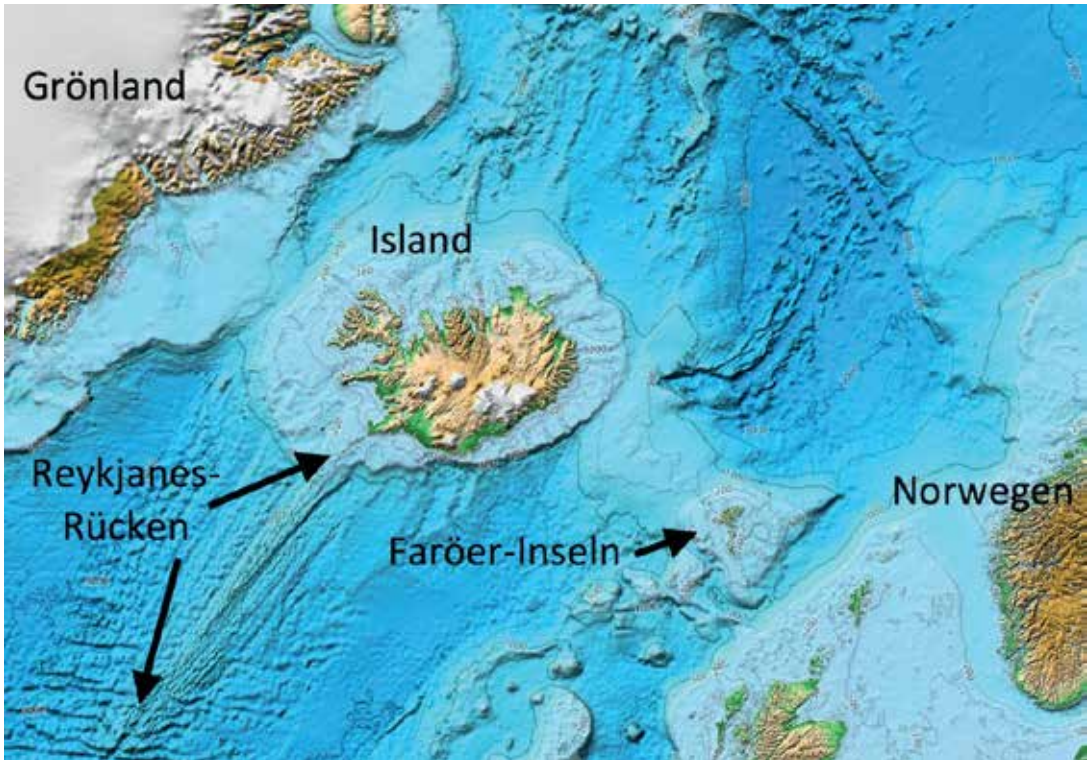


Abb. 2 Bathymetrische und (Relief-) Karte des Nordatlantik zwischen Grönland und Norwegen. Im Zentrum liegt Island. Die isländische Plattform umfasst zusätzlich den Island umgebenden Schelfbereich; er bildet einen scharfen Rand. In einer WNW-OSO-Achse bestehen allerdings zwei Kontakte der isländischen Plattform zur Umgebung: Zum Schelfbereich Grönlands und zum südwestlich gelegenen Plateau der Faröer-Inseln. Bild: http://ngdc.noaa.gov; Einfügungen durch den Verfasser.

Die auffälligsten Strukturmerkmale fast aller vulkanischen Zonen sind Spaltensysteme.

letzte vulkanisch aktive Periode datiert von 950 bis 1240 n. Chr.; dagegen ist die seismische* Aktivität der Halbinsel bis heute hoch.

Im Hochtemperaturgebiet Svartsengi unweit des internationalen Flughafens Keflavik liegt im 1226 entstandenen Lavafeld Illahraun (dt.: *Lava des Schreckens*) das inzwischen international bekannte Thermalfreibad Blaue Lagune (isl.: *Bláa Lónið*, Abb. 5), ein Nebenprodukt des nahe gelegenen Geothermalkraftwerkes Svartsengi (Leistung insgesamt etwa 150 Megawatt).

Des Weiteren befindet sich etwa 20 km südöstlich Reykjavik der Thrihnukagigur (dt.: *Dreigipfelkrater*). Der nordöstlichste der drei „Gipfel" ist ein Schlackenkegel und überragt seine Umgebung um etwa 35 m. Über eine kleine Öffnung am Top führt eine Gondel in einen Hohlraum, der an manchen Stellen eine Höhe von 120 m erreicht; die Kaverne ist eine (obenflächennahe) entleerte Magmakammer. Hier kann aus einer Innenperspektive beobachtet werden, dass das Magma auf Spalten zur Oberfläche drang (Abb. 6, Z-6 und Z-7). Die „Befahrung" einer Magmakammer wird touristisch und medial als Alleinstellungsmerkmal verwertet (www.insidethevolcano.com).

Eine Zone hoher seismischer Aktivität (mit Magnituden bis 7), West-Ost-orientiert, etwa 70 km lang und 10-15 km breit, wird als „Verbindungsstück" zwischen der Reykjanes-Halbinsel und der Östlichen Vulkanischen Zone gedeutet.

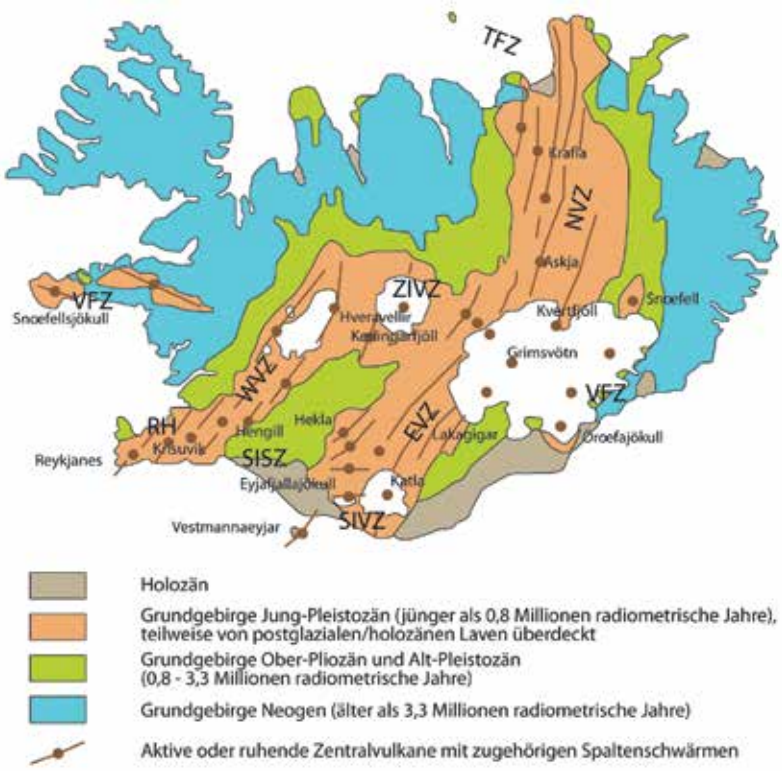


Abb. 3 Vereinfachte geologische Karte Islands. Die Formationen werden beidseits vom Rand zur Mitte hin jünger. Der sich von Norden nach Süden bzw. Südwesten aufspaltende Bereich des jungpleistozänen Grundgebirges (rote Farbe) deckt sich im Wesentlichen mit dem gegenwärtigen vulkano-tektonisch aktiven System Islands. Diese 50-150 km breite Zone ist der deformierte Grenzbereich zweier großer divergierender tektonischer Platten, der nordamerikanischen und eurasischen (siehe auch Abb. 10). Karte modifiziert nach Jóhannesson & Saemundsson (1998) sowie T. Weissenberger[4]. Zonengliederung und -charakterisierung siehe Textteil; VFZ: Vulkanische Flankenzone, RH: Reykjanes-Halbinsel, SISZ: Südisländische Seismische Zone, WVZ: Westliche Vulkanische Zone, ZIVZ: Zentralisländische Vulkanische Zone, NVZ: Nördliche Vulkanische Zone, TFZ: Tjörnes Bruchzone, EVZ: Östliche Vulkanische Zone, SIVZ: Südisländische Vulkanische Zone.

Diese **Südisländische Seismische Zone** (**SISZ**, Abb. 3) ist durch Nord-Süd-verlaufende Störungszonen charakterisiert.

Abb. 4 Thorbjarnarfell (243 m), Reykjanes-Halbinsel, nahe der Blauen Lagune. Der durch eine subglaziale vulkanische (Spalten-) Eruption im Pleistozän entstandene Bergrücken besteht hauptsächlich aus Hyaloklastiten. Die Spalten dominieren die Struktur des frei stehenden Berges mit einer Grundfläche von etwa 1,2 x 1,8 km (Fortsetzung im Untergrund nicht bekannt). Zum Vergleich: Die subglaziale Gjálp-Eruption 1996 dauerte 13 Tage und bildete einen Hyaloklastit-Rücken von 6-7 km Länge und 200-300 m Höhe unter einer 500-750 m dicken Eisbedeckung (Gudmundsson et al. 1997). Foto: M. Kotulla (17. 8. 2014), Richtung SW.

Abb. 5 Das Nützliche mit dem Angenehmen verbinden. Das Thermalfreibad Blaue Lagune auf der Reykjanes-Halbinsel unmittelbar neben dem Geothermalkraftwerk Svartsengi (östlich, nicht im Bild), vom nahegelegenen Thorbjarnarfell (Abb. 3) aus gesehen. Das Bad befindet sich in einem im Jahre 1226 entstandenen Lavafeld. Im Hintergrund der 12 km entfernte Flughafen Keflavik. Der Flughafen liegt – (platten)tektonisch betrachtet – auf der nordamerikanischen Platte, während das Lavafeld in der vulkanisch aktiven Grenzzone zwischen den Platten liegt. Am Horizont noch zu erkennen ist der 120 km entfernte schnee- und eisbedeckte Snæfellsnes-Vulkan. Foto: M. Kotulla (17. 8. 2014), Richtung NW.

Abb. 6 In der Magmakammer des Thrihnukagigur. Eine einzigartige Perspektive: „Inside the volcano". Die farbenprächtige, bis zu 120 m hohe Kaverne wird längs von einer basaltisch (grau) verfüllten Spalte durchzogen; in der Mitte am Top die kleine, etwa 4 x 4 m große Öffnung. Der *Dreigipfelkrater* liegt etwa 20 km südöstlich Reykjavik. Foto: Stefan Drüeke (2014, freundliche Zurverfügungstellung).

Westliche Vulkanische Zone (WVZ). Diese Grabenbruch-Zone (Abb. 3 und Z-8) schließt sich an die Reykjanes-Halbinsel und die SISZ an. Sie umfasst das Hengill-Vulkansystem (Abb. Z-9 und Z-10) mit seinen Spaltenschwärmen; hierzu gehört im Nordosten der Thingvellir-Graben, der teilweise mit dem Thingvallvatn-See verfüllt ist. Der weitere Verlauf der Zone, seiner vulkanischen Systeme und Strukturen in nordöstlicher Richtung ist durch die Überdeckung des Langjökull-Gletschers weitestgehend verschleiert. Schildvulkane sind in der „Westzone" verbreitet; sie entstanden in nur einer einzigen Ausbruchsphase (Busche et al. 2005, 34). Von der Skjaldbreiður (dt.: *Schildbreite*, Abb. Z-11) leitet sich die allgemeine Bezeichnung dieser Bauform ab. Die vulkanische Aktivität dieser Zone in historischer Zeit (ab 871 n. Chr.) war allerdings niedrig.

Die spektakulären Dehnungsstrukturen im Thingvellir-Graben (Abb. 6, Z-12 bis Z-14) – dort liegt die altisländische Thingstätte (dt.: *Ebene der Vollversammlung*), von 930 bis 1789 „Hauptstadt und Regierungssitz" Islands, mit der bedeutenden Almannagjá (dt.: *Allmännerschlucht*) – werden als Abschiebungen in Folge von Krustendehnung und nicht (mehr) als Folge von Spaltenintrusionen und Lavaeffusion gedeutet (Einarsson 2008).

Südlich des Langjökull liegt das kleine Vulkansystem Haukadalur mit dem berühmten Thermalgebiet Geysir. Die namengebende Springquelle Stóri-Geysir (dt.: *großer Geysir*, 60+ m, Abb. Z-15) ist gegenwärtig sehr selten aktiv. Ihre „Ingangsetzung" erfolgte, historisch dokumentiert, im Jahre 1294 nach einem Erdbeben. Dagegen ist der benachbarte Strokkur (dt.: *Butterfass*, 25-35 m, Abb. Z-16) – „ersatzweise" – im Minutentakt tätig. Weiter im Norden, unter dem nördlichen Bereich des Langjökull, befindet sich der Zentralvulkan Hveravellir mit dem gleichnamigen Geothermalfeld (Abb. Z-17) unweit der Kjölur-Hochlandroute (Abb. Z-18).

Glossar

Abschiebung: Relative Abwärtsbewegung einer Gesteinsscholle gegenüber einer anderen; tektonisch eine Form der Dehnung (Zerrung).

Caldera: Kesselartige Vertiefung an Vulkanen; durch Einsturz über weitgehend entleertem Magmaherd (Einbruchscaldera) oder nach gewaltiger Explosion (Explosionscaldera) entstanden.

Diapir: Pfropfenförmiger Gesteinskörper, teilweise pilzförmig, z. B. Salzdiapir; auch für andere Phänomene verwendet (magmatische Intrusionen; Manteldiapir, siehe Abb. Z-29).

glazial: Eiszeitlich, Erscheinungen im Zusammenhang mit einer Eiszeit; subglazial: dem Eisschild/Gletscher untergelagert; postglazial: nacheiszeitlich, korrespondiert häufig mit Holozän.

Hyaloklastit: Aus Hyaloklasten *(zerbrochenem Glas)* bestehendes vulkanisches Eruptivgestein, hauptsächlich submariner oder -glazialer Entstehung; stark hydratisiert und brekziiert (auch als Tuffbrekzie oder Palagonit bezeichnet), sehr glasreich; die extreme Fragmentierung des Magmas erfolgt durch Explosion und/oder thermischen Schock infolge rascher Abkühlung.

Lithosphäre: Die Erdkruste sowie der oberste, starre Teil des Erdmantels (siehe Abb. Z-28).

Neogen: System der Stratigraphischen Tabelle, die Serien Miozän und Pliozän umfassend; vormals auch als Jungtertiär bezeichnet. Dem Neogen folgt unmittelbar das Quartär.

Plattentektonik: Konzept (Theorie) einer „globalen" Tektonik, wonach die → Lithosphäre in wenige größere und kleinere „Platten" zerlegt ist und die Platten horizontale Bewegungen ausführen können. Als „Bewegungs"-Motor werden Konvektionsströme im Mantel angenommen. Zahlreiche tektonische Großformen der Erdkruste (z. B. Kettengebirge, Ozeanbecken) werden auf plattentektonische Prozesse zurückgeführt.

Rift-Zone, Rifting: Grabenbruch-Zone, langgestreckte tektonische Dehnungszone in der Erdkruste; Rifting bezeichnet das Aufreißen, den Aufreiß-Prozess.

Seismisch: Die Seismik betreffend; sie untersucht die Entstehung, Ausbreitung und Auswirkung von Erdbeben.

Tektonik: Der Bau der Erdkruste (bzw. der Lithosphäre) und die diesen Bau erzeugenden Prozesse.

Vulkano-tektonisch: Vulkanische und tektonische Prozesse in enger Wechselbeziehung.

Für die östlich gelegenen Vulkansysteme Hofsjökull und möglicherweise Tungnafellsjökull gliedert Einarsson eine separate **Zentralisländische Vulkanische Zone** (**ZIVZ**, Abb. 3) aus.

Östliche Vulkanische Zone (EVZ). Die Grabenbruch-Zone reicht vom östlichen Ende der SISZ im Süden bis nach Zentralisland, wo sie auf die „West-" und „Nordzone" trifft (Abb. 3). Charakteristisch sind lange, lineare, parallel verlaufende Strukturen mit einer strengen nordöstlichen Ausrichtung; es sind hauptsächlich vulkanische Spalten und ältere, subglazial* entstandene hyaloklastische Rücken (Abb. Z-19). Die Zentralvulkane der „Ostzone" liegen vorwiegend in Zentralisland; größtenteils sind sie von den Eismassen des Vatnajökull-Schildes (dt.: *Wassergletscher*, Abb. Z-20) bedeckt. Sie gehören zu Spaltenschwärmen, die südwestlich des Gletschers zu beobachten sind. Ihre eruptive Aktivität in historischer Zeit war verhältnismäßig hoch und ergiebig (2-15 km³): Vatnaöldur-Spalte (um 872), Eldgjá-Spalte (934), Veiðivötn-Spalte (um 1480), Laki (1783). Die Laki-Spalte ist Teil des vulkanischen Systems des Grímsvötn, die Vatnaöldur- und die Veiðivötn-Spalten sowie der Heljargjá-Graben gehören zum Bárðarbunga-System (seit 16. August 2014 erneut aktiv, siehe Kasten). Die Eldgjá-Spalte (Abb. Z-21) ist Teil des Katla-Vulkansystems, welches allerdings einer separaten Südisländischen Vulkanischen Zone (SIVZ, Abb. 3) zugerechnet wird. Es wird angenommen, dass sich die vulkanische Aktivität mit der Zeit von der Westlichen Vulkanischen Zone auf die Östliche Vulkanische Zone verlagert hat.

Während der Laki-Spalteneruption 1873-74 entstanden über 130 kegelförmige Krater in

Abb. 7 Grabenbruch in der Almannagjá, der Allmännerschlucht. Die riesige spektakuläre Spalte ist gleichzeitig eine Verwerfung mit abgesunkenem Ostflügel. Mehrere solcher tiefer parallel verlaufender Spalten zerreißen die Lavafelder über Kilometer. Die postglaziale Krustendehnung führte zur Ausbildung eines symmetrischen tektonischen Grabens, im Bild der Westteil. Thingvellir, etwa 40 km NO Reykjavik, Westliche Vulkanische Zone. Foto: M. Kotulla (5. 8. 2014), Richtung NNO, im Hintergrund der Armannsfell.

Abb. 8 Laki-Krater. Während der Spalteneruption 1873-74 entstandene Krater-Reihe in strenger SW-NO-Ausrichtung. 15 km³ Lava verteilte sich auf einer Fläche von 600 km². Die Gasexhalationen führten in Island und Westeuropa zu langanhaltenden Säureniederschlägen und in der Folge zu einer erhöhten Sterberate. Östliche Vulkanische Zone, etwa 15 km bis zum Vatnajökull-Gletscher. Foto: Janos Rajki, 25. 7. 2013, Aufnahme etwa von der Mitte der Reihe Richtung NO (freundliche Zurverfügungstellung).

Abb. 9 Solfatarenfeld Hverir. Das Hochtemperaturgebiet mit heißen Quellen, kochenden Schlammtöpfen und Gasausströmungen gehört zum Krafla-Vulkansystem. Nördliche Vulkanische Zone, 5 km östlich des Myvatn (dt.: *Mückensee*). Foto: M. Kotulla (9. 8. 2014), im Hintergrund der Námafjall (dt.: *Minenberg*).

strenger SW-NO-Ausrichtung (Abb. 8). An der 25 km langen Spalte flossen etwa 15 km³ Lava, die sich über eine Fläche von 600 km² verteilte, aus; des Weiteren wurde etwa 1 km³ Asche gefördert. Die exzessiven Gasexhalationen der 8-monatigen Eruptionsperiode (insbesondere SO_2, das in der feuchten Atmosphäre zu H_2SO_4 reagierte) führten in Island und Westeuropa zu langanhaltenden Säure-Aerosolniederschlägen (sog. „dry fogs“) und in der Folge zu einer erhöhten Sterberate (Thordason & Self 2003).

Subglaziale Eruptionen können gewaltige Gletscherläufe (isl.: *Jökulhlaup*, katastrophische Fluten) auslösen. Der in der jüngsten Vergangenheit größte Gletscherlauf ereignete sich 1996. Infolge einer Spalteneruption sammelte sich rasch Schmelzwasser im Krater des Grimsvötn. Der Gletschersee brach schließlich am 4. November aus; am Morgen des 5. November ergossen sich Fluten über die Sanderfläche des Skeiðarársandur (max. Flussrate 45.000 m³/s). Binnen Stunden wurden bis zu 9 m Sediment aufgeschüttet, und die Küstenlinie wurde um 900 m meerwärts verlagert. Die eigens für solche Flutkatastrophen konstruierte, tiefverankerte Brückenkonstruktion der Ringstraße wurde in dem Teilabschnitt über den Gígjukvísl-Fluss zerstört und mitgerissen (Kotulla 2014a).

Nördliche Vulkanische Zone (NVZ). Diese Grabenbruch-Zone erstreckt sich von Zentralisland bis zur Nordküste (Abb. 3 und Z-22). Die wichtigsten vulkanischen Systeme werden nach ihren Zentralvulkanen benannt (von Süden nach Norden): Kverkfjöll, Askja, Fremrinámar, Krafla und Theistareykir. Ihre nördlich bis nordnordöstlich verlaufenden linearen Spaltenschwärme sind schräg gegeneinander versetzt und grenzen sich von Westen nach Osten deutlich ab. Der größte ist der Askja-Spaltenschwarm mit einer beachtlichen Längen-Ausdehnung von ~200 km (Hjartardóttir 2008, Jóhannesson & Sæmundsson 2009). Die Spaltenschwärme sind hauptsächlich in den postglazialen Lavaströmen gelegen. Das größte Lavafeld Islands, Ódáðahraun (dt.: *Missetäterlavafeld*), umfasst 4.400 km² und reicht vom Vatnajökull bis etwa zum Mývatn (dt.: *Mückensee*, Abb. Z-23 und Z-24); es setzt sich aus Laven unterschiedlichen Alters und unterschiedlicher Herkunft zusammen.

Eine explosive (plinianische) Eruption der Askja (dt.: *Schachtel*) in 1875 führte zur Entstehung einer inneren Caldera* (Abb. Z-25). Diese jüngste Caldera Islands, ein Kessel mit einem Durchmesser von etwa 5 km, verfüllte sich über Jahrzehnte mit Wasser und beherbergt nun den Öskjuvatn-See (dt.: *Calderensee*). Der Randbereich der Innencaldera ist instabil; erst kürzlich, am 21. Juli 2014, ereignete sich ein gewaltiger Bergsturz, der einen Tsunami mit einer Wellenhöhe von etwa 20-30 m auslöste (siehe Kasten). Sechs weitere (kleinere) Eruptionen erfolgten in den 1920er-Jahren und 1961, letztere entlang des nördlichen Randbereiches der Außencaldera; der Lavastrom erreichte binnen 24 Stunden eine Länge von 7-8 km (Fließgeschwindigkeit etwa 5 m pro Minute; Gesamtlänge 9,2 km) (Schwarzbach 1964).

Die instrumental aufgezeichnete Krafla-„Aufreiß"-Periode von 1975-1984 wurde von Spalteneruptionen (Krafla-Feuer) begleitet (Abb. Z-26); hierbei wurde hauptsächlich der nördliche Krafla-Spaltenschwarm aktiviert (Hjartardóttir 2012). Im südlichen Spaltenschwarm-Bereich befindet sich der Námafjall (dt.: *Minenberg*); in dem Hochtemperaturgebiet gibt es zahlreiche Solfatarenfelder (z.B. Hverir, Abb. 9) sowie das kleine Geothermalkraftwerk Bjarnaflag.

Vulkanische Flankenzone (VFZ). Außerhalb der zuvor definierten Zonen gibt es weitere vulkanisch aktive Gebiete, die u.a. als Flankenzonen bezeichnet werden: Das Snæfellsnes-Vulkansystem im Westen, die **Südisländische Vulkanische Zone** (**SIVZ**) mit den Systemen Hekla, Katla und Eyjafjallajökull sowie das Öræfajökull-Gebiet (Abb. Z-27), zusätzlich mit den Systemen von Esjufjöll und Snæfell. In diesen Gebieten fehlen gut entwickelte Spaltenschwärme.

Plattentektonische Interpretation

Die isländischen Grabenbruch-Zonen mit ihren Spaltenschwarm-Systemen (Reykjanes-Halbinsel sowie die Westliche, Östliche und Nördliche Vulkanische Zone) werden auch als Rift-Zonen bezeichnet. Im Kontext des plattentektonischen Konzepts wird der Rifting („Aufreiß")-Prozess als Folge des Auseinanderdriftens (Divergierens) von Lithosphärenplatten* (Abb. Z-28) gedeutet. Der Prozess soll durch auf- bzw. nachströmendes Mantelmaterial (im Sinne einer Konvektionsströmung) in Gang gesetzt bzw. gehalten werden; in der Spreizungszone bildet sich neue ozeanische

Die nordamerikanisch-eurasische Plattengrenze kann nicht auf einer Brücke überschritten werden.

Kruste, die beidseits der Spreizungsachse an die divergierenden Lithosphärenplatten „angeschweißt" wird.

Die Gesamtheit der Rift-Zonen bildet oberflächlich die Plattengrenze ab; diese ist aber nicht eine „einfache" Grenzlinie, über die hinweggeschritten werden kann, sondern eine komplexe Deformationszone, die sich von Norden nach Süden von etwa 50 km auf 150 km verbreitert. Die jeweils westlichsten und östlichsten Begrenzungen der Gesamtheit der Rift-Zonen markieren den Übergang von der jeweiligen Lithosphärenplatte zur Plattengrenzen-Deformationszone (Abb. 3, im Wesentlichen etwa die Grenzlinie grüner zu roter Farbsignatur, jeweils von außen zur Mitte hin).[2]

Demzufolge verläuft – auf der großen Skala – rittlings über Island der Grenzbereich zweier großer tektonischer Platten, der nordamerikanischen und eurasischen. Z. B. liegen Reykjavik und Keflavik (Flughafen) – auf pleistozänem Untergrund – tektonisch bereits in Nordamerika, während Höfn und der Küstenort Djúpivogur im Osten – auf neogenem Untergrund – tektonisch zu Eurasien gehören (Abb. 3 und Z-1). Auf den ersten Anschein allerdings sieht man der Insel Island ihre zwei „Kontinente" nicht an (Abb. 2).

Im engeren Sinne wird die nordamerikanisch-eurasische Plattengrenze durch den „linienhaften" Verlauf der Epizentren der Erdbeben definiert (Abb. 10). Der geologische Dienst der USA (USGS) bspw. legt (schematisch) eine enge Grenzzone über Island. Der jeweilige Übergang

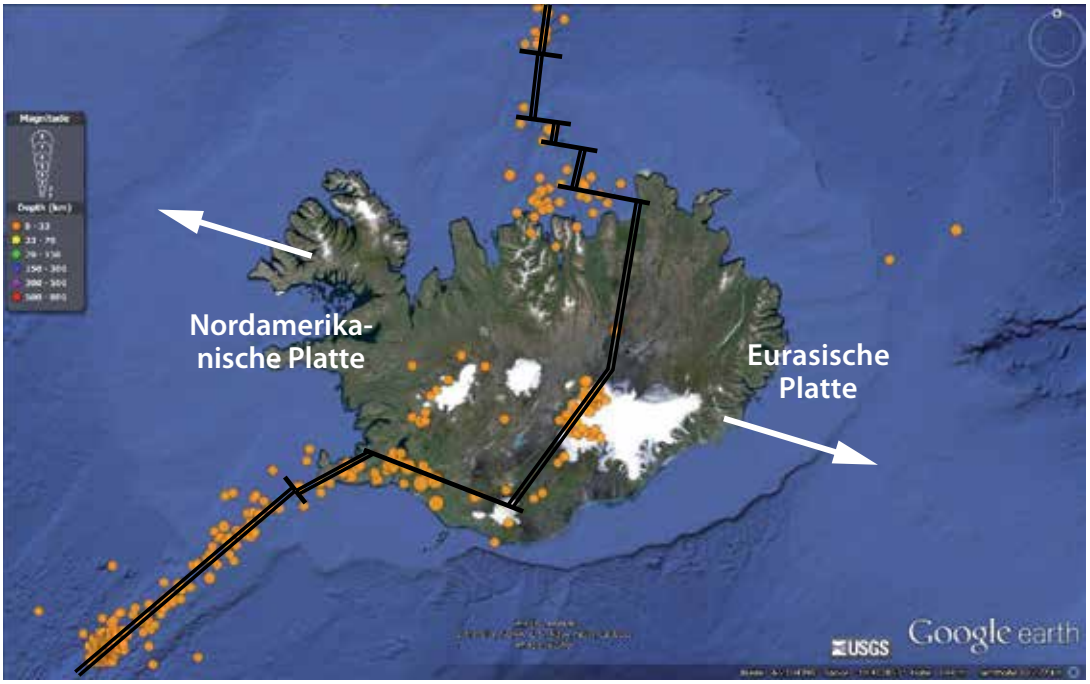


Abb. 10 Definition der nordamerikanisch-eurasischen Plattengrenze. Die Karte weist alle Erdbeben der Magnitude 4 und größer für den Zeitraum 1984-2013 aus. Die mittelatlantische Plattengrenze wird durch den „linienhaften" Verlauf der Epizentren der Erdbeben definiert. Der USGS legt (schematisch) eine enge Grenzzone über Island, der Grenzbereich hat allerdings eine Ausdehnung von bis zu 150 km (vgl. Textteil und Abb. 3). Der Scheitelgraben des mittelatlantischen Rückens hat in Island über eine Ausdehnung von etwa 350 km seinen einzigen festländischen Anteil; es schließen im SW der Reykjanes-Rücken, im N der Kolbeinsey-Rücken, an. Bild: Google Earth, Bildbreite etwa 1.050 km; Daten und Grenzziehung: USGS (earthquake.usgs.gov), geologischer Dienst der USA; Grenze nachgebildet durch den Verfasser (einfache Linie: Transformstörung; doppelte Linie: divergierende Plattengrenze).

Islands unruhige Erde

Bergsturz in Askja löst Tsunami aus

Am 21. Juli 2014 ereignete sich gegen 23:24 Uhr ein gewaltiger Bergsturz in den Öskjuvatn, dem Caldera-See der Askja (Abb. 11, Z-25 und Z-30). Der Bergsturz an der südostlichen Caldera-Wand, bei dem schätzungsweise 30-50 Millionen m^3 Material freigesetzt wurden, verursachte eine Flutwelle von 20-30 m Höhe, die den gesamten Uferbereich „abspülte" und erodierte; mancherorts schoss die Flutwelle ~50 m die äußere, ansteigende Caldera hinauf. Glücklicherweise hielten sich zu diesem Zeitpunkt weder Wissenschaftler noch Touristen am See auf. Es soll sich möglicherweise um den größten bekannten Bergsturz seit der Besiedlung Islands handeln (IMO*).

Askja ist ein Zentralvulkan der Nördlichen Vulkanischen Zone Islands. Ihre innere Caldera bildete sich 1875 nach einer explosiven Eruption; während dieser Periode entstand auch der unmittelbar nördlich anschließende kleine Explosionskrater Viti (Abb. Z-25).

Nach dem vorläufigen Bericht von Helgason et al. (2014) umfasst das Bergsturz-Areal eine Breite von 800 m und eine Auslauflänge von etwa 1000 m; die Sturztiefe beträgt 350 m. Nur ein Teil der Schuttmassen gelangte in den abflusslosen See, der um 1-2 m anstieg. Das flache Gebiet südöstlich des Viti ist horizontal durch die Flutwelle 400 m tief „landeinwärts" überspült worden, mit deutlichen Wellenauflaufmarken. Dabei erreichte(n) die Welle(n) ein um 50 m höheres Niveau als der Wasserspiegel des Öskjuvatn (alte Marke 1053 m ü. NN). Die Rückströmung des Flutwassers verursachte an Kulminationspunkten metermächtige hufeisenförmige Abbrüche (ihre Fig. 7). – Zu eigenen Beobachtungen vor Ort und weiteren Informationen siehe ZE-1 sowie Abb. Z-31 bis Z-39.

Der Bergsturz in den Caldera-See erinnert an den Ausbruch des Mount St. Helens vom 18. Mai 1980. Damals lösten die in den Spirit Lake stürzenden Schuttmassen (0,5 km^3) eine Flutwelle aus, die am Nordufer des Sees bis zu 260 m in die Höhe schoss und dabei die gesamte Vegetationsdecke samt Boden wegriss und darüber hinaus das anstehende Untergrundgestein erodierte. Die dabei entstandenen Schrammen ähneln denen, die von Gletschern erzeugt werden (Fritzsche 1995).

Explosiver Ausbruch des Bárðarbunga befürchtet – Lavaeruption im Holuhraun hält unvermindert an

Am 16. August 2014 wurde eine plötzlich eintretende seismische Aktivität im Bárðarbunga-Vulkankomplex unterhalb des Vatnajökull-Eisschildes registriert. Bis zum Abend des 18. August ereigneten sich 2.600 Erdbeben in Herdtiefen von hauptsächlich 5-10 km. Als Ursache dieser Schwarmbeben wurden sogleich Magmenbewegungen in Verbindung mit Gangintrusionen vermutet. Mit Einstufung der Aktivität des Bárðarbunga auf Stufe „orange", der zweithöchsten verfügbaren Alarmstufe, erfolgte am 19. August eine entsprechende Warnmeldung für die Luftfahrt.

Die erste umfassendere Auswertung der Beben zeigte eine Verdichtung der Häufigkeit im Randbereich der 10 km durchmessenden Caldera des Bárðarbunga sowie die sukzessive Bildung eines von der Caldera weg nach Nordosten gerichteten 5-10 km tiefen Ganges unter dem Dyngjujökull-Gletscher, der bis zum 24. August eine Länge von 30 km aufwies (Abb. Z-40 bis Z-42). Die Daten wurden dahingehend interpretiert, dass sich Magma entlang des Ganges bewegt und sich möglicherweise am NO-Ende des Ganges ansammelt und ggf. dort an die Erdoberfläche dringen wird.

Schließlich erfolgte eine Spalten-Eruption am 29. August mit dem Austritt von Lava im Holuhraun-Gebiet (N des Dyngjujökull), entlang einer älteren Spalte. Der zuvor erwähnte Gang hatte sich um weitere 10 km nordöstlich bis dorthin „fortgepflanzt". Die Eruption setzte sich am 1. September fort (Abb. 12); zeitweilig erreichten die Lavafontänen Höhen von über 100 m. Am 7. September hatte die Zunge des zu diesem Zeitpunkt über 11 km langen Lavastromes den westlichen Hauptarm des Jökulsá á Fjöllum (dt.: *Gletscherfluss aus den Bergen*) erreicht (Abb. Z-43 bis Z-45); sie folgt nun seinem Bett. Bis zum 8. September bedeckte die frische Lava im Holuhraun eine Fläche von 19 km^2. Damit ist die Holohraun-Eruption wahrscheinlich die größte Lava-Eruption in Island seit dem 19. Jahrhundert. Am 5. September wurde eine Absenkung der Eisoberfläche des Bárðarbunga von bis zu 15 m festgestellt; sie soll von einer Absenkung des Caldera-Bodens herrühren, die möglicherweise von einem Abfließen von Magma in die aktive Spalte (Abb. Z-46) ausgelöst wurde.

Die vorbereitenden Schutzmaßnahmen beziehen sich auf einen möglichen explosiven Ausbruch des Bárðarbunga und demzufolge Gefährdungen durch Gletscherausbruchsfluten (Gletscherläufe) und den Ausstoß und der Verbreitung vulkanischer Asche. Im Fokus steht das nordwärts gerichtete Drainage-System des Jökulsá á Fjöllum. Zusätzlich werden – mit anhaltender Eruptionstätigkeit im Holuhraun – Gefährdungen durch den massiven Austritt von SO_2 nicht ausgeschlossen und sorgfältig beobachtet (vgl. Laki-Spalteneruption oben).

(Stand 9. September 2014, Quelle: IMO*)

* Isländischer Meteorologischer Dienst, http://en.vedur.is/.

Abb. 11 Bergsturz vom 21. 7. 2014 in den Caldera-See der Askja. Breite der Abbruchkrone etwa 800 m. Ein Teil der schätzungsweise 30-50 Millionen m^3 Schuttmassen gelangte in den See und löste eine 20-30 m hohe Flutwelle aus. Foto: Sveinn Brynjolfsson, IMO*, http://en.vedur.is/avalanches/articles/nr/2929 (freundliche Zurverfügungstellung).

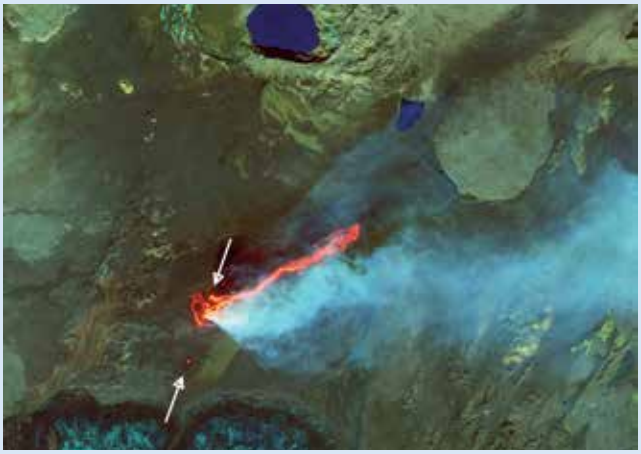


Abb. 12 Spalteneruption im Holuhraun-Gebiet. Der Ausbruch begann am 29. August 2014; nach 8 Tagen erreichte der Lavastrom eine Länge von etwa 10 km. Der Lavaaustritt folgt streng einer N-NO-orientierten Linie (weiße Pfeile, kleinerer Ausbruchspunkt unterhalb), eine Ausrichtung die für die Nördliche Vulkanische Zone typisch ist. Oben (N) der Zentralvulkan Askja mit dem Calderasee Öskjuvatn, unten (S) die nördlichen Ausläufer des Vatnajökull-Eisschildes; Bildbreite: 36 km. LANDSAT 8-Falschfarbenaufnahme, Foto/Credit: NASA (5. September 2014).

zum festländischen Teil des Mittelatlantischen Rückens, der etwa um 200 km Richtung Osten/Südosten versetzt ist, wird durch zwei Bruchzonen markiert (vgl. Abb. 3 und Abb. 10): Im Süden die Südisländische Bruchzone (SIFZ, auch SISZ genannt), im Norden die Tjörnes-Bruchzone (TFZ).

Islands Hotspot

Island ist ein „heißer Fleck". Das zeigt sich nicht nur in der Anzahl und Dichte an Thermalgebieten (~250) und heißen Quellen (~700) in Verbindung mit den zahlreichen Hochtemperaturgebieten, sondern insbesondere an einer gegenwärtigen seismischen Anomalie im ~100-

Die heutige vulkanische Aktivität ist nicht vergleichbar mit dem gewaltigen, inselaufbauenden Vulkanismus der Vorzeit.

400 km tiefen Untergrund Zentralislands (mit Zentrum zwischen Hofsjoküll und Vatnajökull). Die niedrigere Wellenausbreitungsgeschwindigkeit wird als eine um bis 200° höhere Temperatur gegenüber der Umgebung interpretiert. Die positive Temperaturanomalie wird auf die mögliche Existenz eines Manteldiapirs (Abb. Z-29) zurückgeführt („Iceland Mantel Plume"), einer vertikalen zylindrischen Aufströmung heißen Materials aus dem unteren Mantel (Morgan 1971). Erreicht nach diesem Konzept das Material den Top des oberen Mantels, verteilt es sich nach allen Seiten und bildet unterhalb der Lithosphäre über dem „Diapir*-Schlauch" einen pilzartigen „Diapir-Kopf" aus. Eine partielle Schmelze des aufströmenden Materials soll schließlich in ~100-120 km Tiefe beginnen.[3] Im Falle Islands soll ein Manteldiapir zusätzlich und maßgeblich an der Produktion ozeanischer Kruste und damit am Entstehen und Werden Islands beteiligt gewesen sein. Die Krustendicke schwankt zwischen 15-20 km in den Randbereichen Islands und 46 km unter Zentralisland (Bjarnason 2008).

Doch sieht die Struktur im Untergrund Islands einem Diapir ähnlich? Zahlreiche Autoren wollen mit Hilfe der seismischen Tomographie (siehe gleichlautenden Kurzbeitrag auf Seite 110 dieses Journals, Kotulla 2014b) einen Diapir tatsächlich nachgewiesen haben: Tryggvason et al. (1983) einen „Stock" bis in 375 km Tiefe mit einem Durchmesser von etwa 200-250 km; Wolfe et al. (1997) eine zylindrische Zone im Tiefenbereich von 100-400 km mit einem Radius von 150 km; Shen et al. (1998) folgern aus einer leicht ausgedünnten Übergangszone (Tiefenbereich 410-660 km) einen aus dem unteren Mantel stammenden heißen und schmalen Diapir. Allen et al. (2002) beschreiben den „Island-Diapir" als ein gewaltiges vertikales System („plumbing system"), das Manteldiapir-Schmelze in Magmenkammern der oberen Kruste transportiert, wo (dann) die Krustenbildung stattfindet. Foulger & Anderson (2005) dagegen nehmen als Ursache der zusätzlichen Ergiebigkeit („fertility") von Gesteinsschmelze zuvor subduzierte ozeanische Kruste an, die im oberen Mantelbereich unter Island aufgearbeitet („recycled") wurde.

Nüchtern betrachtet kann für den Tiefenbereich ~100-400 km mit größerer Sicherheit eine zylindrische Struktur („Diapir-Ruine"?) identifiziert werden, die einem „Diapir-Schlauch" ähnelt; es kann aber weder eine „Diapir-Kopf"-ähnliche Struktur erkannt noch eine Fortsetzung der „Diapir-Schlauch"-Struktur in Tiefen >400 km sicher verfolgt werden (vgl. Bjarnason). Hauptgrund hierfür ist das begrenzte Datenmaterial; für eine hochauflösende (Tiefen-) Tomographie bedarf es u.a. eines dichteren Seismometer-Netzwerkes (vgl. Kotulla 2014b).

Auch wenn die Ursache noch unklar ist, muss ein über das Produktionsniveau ozeanischer Kruste an divergierenden Platten hinaus lebhafter (exzessiver) Vulkanismus stattgefunden haben, der durch erhöhte Materialförderung die isländische Plattform gebildet hat. Andernfalls gäbe es die Insel nicht. Insofern beschreibt Bjarnason (2008) die erhöhte Produktion an Gesteinsschmelze – unabhängig von der Herkunft und dem Prozess – mit dem Begriff „Meltspot" (dt.: *Schmelzfleck*); demnach ist (war?) Islands Hotspot ein Meltspot.

Zusammenfassung und Ausblick

Im Vergleich zu den ozeanischen Rücken, deren Scheitelgräben im Normalfall 1.500 bis 2.500 m über den zwischen 3.000 bis 6.000 m tiefen Tiefseeboden aufragen, ist das isländische Plateau etwa 3.000 m höher. Die Krustendicke des Plateaus beträgt etwa das Drei- bis Vierfache im Vergleich zur durchschnittlichen Ozeankruste (Bjanarson 2008), die geringer als 10 km ist. Island ist zudem die einzige Stelle, an der ein Scheitelgraben einen festländischen Anteil aufweist; er erstreckt sich über 350 km (Busche et al. 2005).

Diese Gegebenheiten machen Island geologisch einzigartig. Aktuelle Beobachtungen (u.a. Vulkanismus, Tektonik – auch unter Einbeziehung der hier nicht diskutierten Plattenbewegungen –, Seismik) zeichnen ein Bild eines gegenwärtigen vulkano-tektonisch aktiven Systems quer durch Island, das gut begründet als eine Deformationszone zweier auseinander-

driftender Platten interpretiert werden kann. Die größte vulkanische Insel der Erde verdankt ihre Existenz einer ehemals lokal extrem hohen Produktionsrate ozeanischer Kruste. Für diese hohe Produktionsrate werden sich überlagernde Prozesse der Magmenbildung und -aufströmung durch Konvektionsströme (Konzept der Plattentektonik) und zylindrische Ströme (Konzept des Manteldiapirs) vorgeschlagen; was allerdings im Untergrund geschah bzw. geschieht ist rätselhaft. Das gegenwärtige Bild des isländischen Hotspots (seismisch interpretierte positive Wärmeanomalie) und die heute geringe vulkanische Aktivität im Vergleich zur Vorzeit, als die gewaltige isländische Plattform gebildet wurde, lassen auf ein drastisches „Abklingen" oder „zur Ruhe kommen" ehemals geodynamisch hochenergetischer Prozesse schließen (vgl. Kotulla 2014b).

Im zweiten Teil des Artikels (nächste Ausgabe) wird – ausgehend von der geologischen Situation in Island – u.a. der Frage nachgegangen werden, ob die Bewegungsraten der tektonischen Platten in der Erdvergangenheit, wie nach konventioneller Vorstellung, niedrig und vorwiegend graduell (niedrigenergetisch) oder hoch (katastrophisch, hochenergetisch) gewesen waren bzw. gewesen sein konnten.

Dank

Eine im August 2014 durchgeführte Exkursion nach Island war zuvor durch den Leitungskreis der SG Wort und Wissen angeregt worden. Für die Motivation und vollumfängliche finanzielle Unterstützung möchte ich mich ausdrücklich bedanken. Dr. Martin Ernst, Dr. Reinhard Junker und Thomas Veigel danke ich für die Durchsicht des Manuskripts und wertvolle Hinweise, Thorsten Boeckel, Janos Rajki, Sveinn Brynjolfsson und Stefan Drüeke für die Zurverfügungstellung von Fotos (siehe Abbildungen), des Weiteren – das Zusatzmaterial betreffend – den Personen, die ihre Fotos und Grafiken frei verfügbar gestellt haben. Mein Dank gilt zudem Frank Meyer für die grafischen Arbeiten (u.a. Abb. 3).

Anmerkungen

1 Der Ausweis der isländischen geographischen Bezeichnungen erfolgt in der isländischen oder englischen Schreibweise.

2 Abb. 3 weist im Süden Islands – eingerahmt von WVZ, ZIVZ, EVZ und SISZ – einen Bereich mit grüner Farbsignatur aus, der von den zwei Zweigen der vulkano-tektonisch aktiven Zone mit roter Farbsignatur umschlossen wird. Diese Scholle, die keine interne Deformation zeigt, wird Hreppar genannt und plattentektonisch als Mikroplatte interpretiert (Einarsson 2008).

3 Siehe auch Streiflicht *Zirkon* auf Seite S. 123 dieses Journals.

4 http://www.tobias-weisenberger.de/.

Literatur

Allen RM, Nolet G, Morgan WJ, Vogfjörd K, Nettles M, Ekström G, Bergsson BH, Erlendsson P, Foulger GR, Jakobsdóttir S, Julian BR, Pritchard M, Ragnarsson S & Stefánsson R (2002) Plume-driven plumbing and crustal formation in Iceland. J. Geophys. Res. *107*, doi: 10.1029/2001JB000584.

Bjarnason IT (2008) An Iceland hotspot saga. Jökull *58*, 3-16.

Einarsson P (2008) Plate boundaries, rifts and transforms in Iceland. Jökull *58*, 35- 58.

Foulger GR & Anderson DL (2005) A cool model for the Iceland hotspot. J. Volc. Geotherm. Res. *141*, 1-22.

Fritzsche T (1995) Die Ausbrüche des Mt. St. Helens – und die Folgen. Studium Integrale Journal *2*, 3-11.

Gislason SR, Hassenkam T, Nedel S, Bovet N, Eiriksdottir ES, Alfredsson HA, Hem CP, Balogh ZI, Dideriksen K, Oskarsson N, Sigfusson B, Larsen G & Stipp SLS (2011) Characterisation of Eyjafjallajökull volcanic ash particles and a protocol for rapid risk management. PNAS, doi: 10.1073/pnas.1015053108.

Gudmundsson MT, Sigmundsson F & Björnsson H (1997) Ice-volcano interaction of the 1996 Gjálp subglacial eruption, Vatnajökull, Iceland. Nature *389*, 954-957.

Helgason JK, Brynjólfsson S, Jóhannesson T, Vogfjörð KS & Grímsdóttir H (IMO); Hjartardóttir AR, Sæmundsson T, Höskuldsson Á, Sigmundsson F & Reynolds H (University of Iceland) (2014) Rockslide in Askja, July 21 2014 - Preliminary results of observations. http://en.vedur.is/avalanches/articles/nr/2929; 11. 8. 2014.

Hjartardóttir ÁR (2008) The fissure swarm of the Askja central volcano. Master thesis, Reykjavik.

Hjartardóttir ÁR, Einarsson P, Bramham E & Wright TJ (2012) The Krafla fissure swarm, Iceland, and its formation by rifting events. Bull. Vocanol. *74*, 2139-2153.

Jóhannesson H & Sæmundsson K (1998) Geological map of Iceland. 1:500 000. Tectonics. Icelandic Inst. of Nat. Hist.

Jóhannesson H & Sæmundsson K (2009) Geological map of Iceland. 1:600 000. Tectonics. Icelandic Inst. of Nat. Hist.

Kotulla M (2014a) Megafluten. Stud. Integr. J. *21*, 4-11.

Kotulla M (2014b) Seismische Tomographie: Durchleuchtung der Erde gewinnt an Schärfe. Stud. Integr. J. *21*, S. 110-113.

Morgan WJ (1971) Convection plumes in the lower mantle. Nature *230*, 42-43.

Oxford Economics (26. 5. 2010) The Economic Impacts of Air Travel Restrictions Due to Volcanic Ash. [http://www.oxfordeconomics.com/my-oxford/projects/129051].

Schwarzbach M (1964) Geologenfahrten in Island. 2. erweiterte Auflage, Ludwigsburg.

Shen Y, Solomon SC, Bjarnason IT & Wolfe CF (1998) Seismic evidence for a lower-mantle origin of the Iceland plume. Nature *395*, 62–65.

Trønnes RG (2002) Field trip: Introduction. Geology and geodynamics of Iceland. In: Planke S (ed.) Iceland 2002 – Petroloeum Geology Field Trip Guide. Prepared for Statoil Faroes Licence Groups by Volcanic Basin Petroleum Research. Nordic Volcanological Insititute and Iceland National Energy Authority, 23-43.

Thordarson T & Self S (2003) Atmospheric and environmental effects of the 1783–1784 Laki eruption: A review and reassessment. J. Geophys. Res. *108*, D14011, doi:10.1029/2001JD002042.

Tryggvason K, Husebye E & Stefansson R (1983) Seismic image of the hypothesized Icelandic hotspot. Tectonophys. *100*, 97-118.

Wolfe CJ, Bjarnason IT, VanDecar JC & Solomon SC (1997) Seismic structure of the Iceland mantle plume. Nature *385*, Titelseite und 245247.

Anschrift des Verfassers:
Michael Kotulla, SG Wort und Wissen,
Rosenbergweg 29, 72270 Baiersbronn;
email: m.kotulla@wort-und-wissen.de

Kurzbeiträge

Das Alter der Saturnringe

Ein ausgesprochen faszinierendes Schauspiel im Sonnensystem bieten uns die Ringe des Planeten Saturn. Sie werden derzeit eingehend vom der Raumsonde Cassini untersucht. Und eine Frage beschäftigt die Forscher besonders: Welche Mechanismen sind für den Erhalt des Ringsystems über so lange Zeit verantwortlich? Obwohl verschiedene Modelle diskutiert werden, ist die Frage weiterhin unbeantwortet. Kann es sein, dass die Ringe wesentlich jünger sind als gemeinhin angenommen? Tiscareno (2013) räumt ein, dass „verschiedene Aspekte der Ringe schwer vereinbar sind mit einem Ringalter so hoch wie das des Saturns."[1]

Peter Korevaar

Nach gängiger wissenschaftlicher Vorstellung ist unser Sonnensystem etwa 4,6 Milliarden Jahren alt. Die Planeten, Monde, Asteroiden und Kometen seien zeitgleich mit der Sonne entstanden und würden seitdem weitestgehend ungehindert und unverändert unter Einfluss der gegenseitigen Schwerkraftsanziehung ihre Bahnen ziehen. Folglich werden alle Objekte und Phänomene im Sonnensystem als entsprechend alt eingestuft. Diese Vorstellung wirft jedoch immer wieder Fragen auf, wir berichteten über ein Beispiel in der vorherigen Ausgabe dieses Journals (Korevaar 2014).

Im Folgenden werden die Saturnringe beschrieben, die Ringaspekte, die die Forscher vor Erklärungsprobleme stellen, besprochen und angedachte Erklärungsversuche, inklusive der Möglichkeit eines jungen Ringsystems, diskutiert.

Die Saturnringe

Schon 1610 stellte Galileo Galilei mit einem der ersten Teleskope fest, dass Saturn „einen Henkel" hat. Christiaan Huygens erkannte 1655, dass dieser „Henkel" in Wirklichkeit ein dünner, flacher Ring sei, der Saturn nicht berühre. Weitere 20 Jahre später stellte Giovanni Domenico Cassini fest, dass es sich nicht um einen einzelnen Ring, sondern vielmehr um ein Ringsystem, bestehend aus mehreren Ringen handelt, siehe Abb. 1. Gut zu sehen ist die nach ihm benannte Cassinische Teilung, die die beiden Ringe A und B voneinander trennt. Cassini vermutete außerdem schon damals, dass die Ringe aus einzelnen Partikeln bestehen.

Cassini sollte mit dieser Vermutung Recht behalten: Inzwischen wissen wir, dass das Ringsystem aus mehreren Hauptringen besteht, die

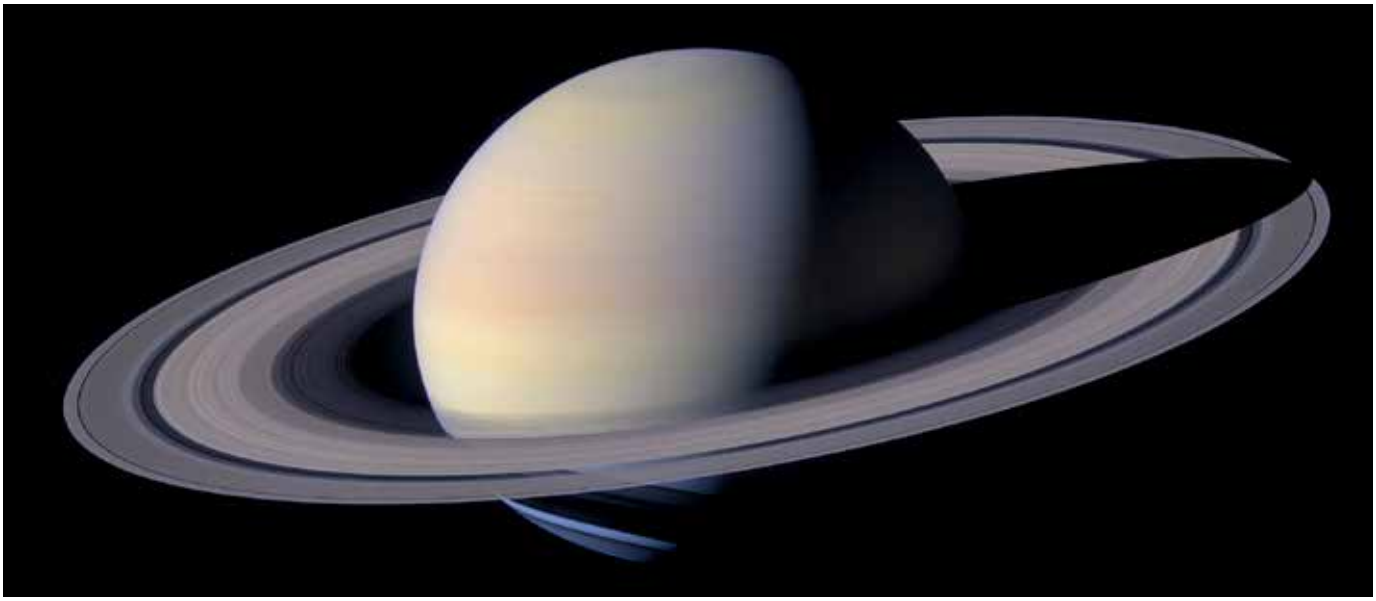


Abb. 1 Saturnaufnahme in Echtfarben durch die Raumsonde Cassini. (NASA)

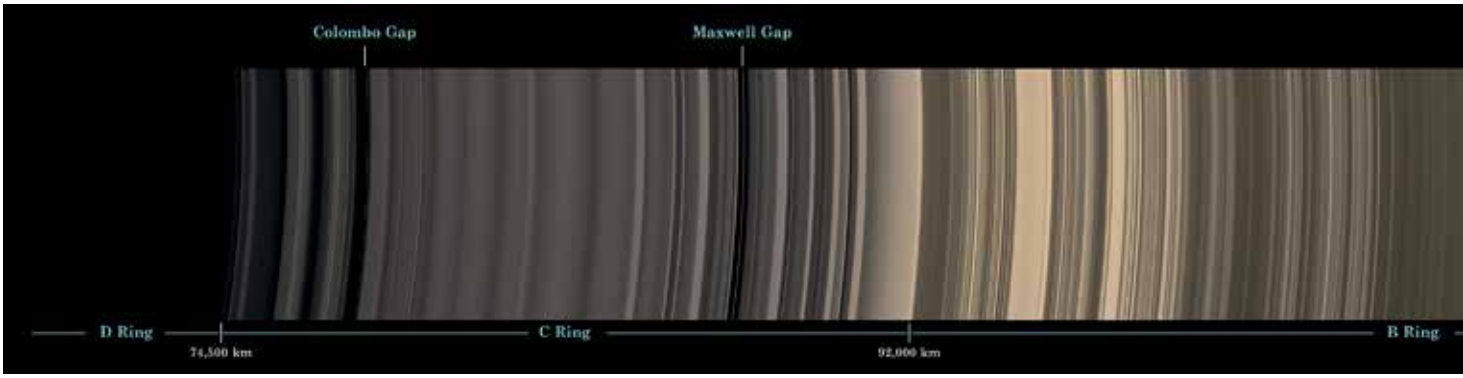


Abb. 2 Hochauflösende Detailaufnahme der Saturnringe, dazwischen die Cassinische Teilung. Der hohe Wassereisanteil und die Helligkeit, insbesondere des B-Rings, sind Hinweise auf ein junges Alter. (NASA)

sich in unzählige Unterringe aufteilen. Insbesondere die Bilder der Raumsonde Cassini zeigen die Ringe in hoher Auflösung (Abb. 2). Es wird geschätzt, dass das Ringsystem aus bis zu 100.000 einzelnen, klar voneinander getrennten Unterringen besteht. Und diese wiederum bestehen aus Eis- und Gesteinsbrocken mit Größen bis zu wenigen Metern. Das Ringsystem ist mit 10-100 Metern extrem dünn im Vergleich zum Gesamtdurchmesser des Ringsystems von etwa 1 Million Kilometer. Würde man das Ringsystem mit normalem Kopierpapier, das eine Dicke von 0,1 mm hat, verhältnisgerecht nachbauen, hätte dieser Papierring einen Durchmesser von 2 km! Auch wenn dies sehr erstaunlich klingt, gibt es eine plausible Erklärung dafür, dass das Ringsystem so dünn ist und auch stabil dünn bleibt: Der Planet Saturn ist als Gasplanet durch die hohe Drehgeschwindigkeit stark abgeflacht und ruft damit eine zusätzliche Gravitationskomponente (Quadrupol J_2 genannt) hervor, die Material, das um den Planeten dreht, genau in die Drehfläche des Planeten führt. Ein „Ausbrechen" nach oben oder nach unten wird somit kontinuierlich korrigiert.

Es wird geschätzt, dass das Ringsystem aus bis zu 100.000 einzelnen, klar voneinander getrennten Unterringen besteht.

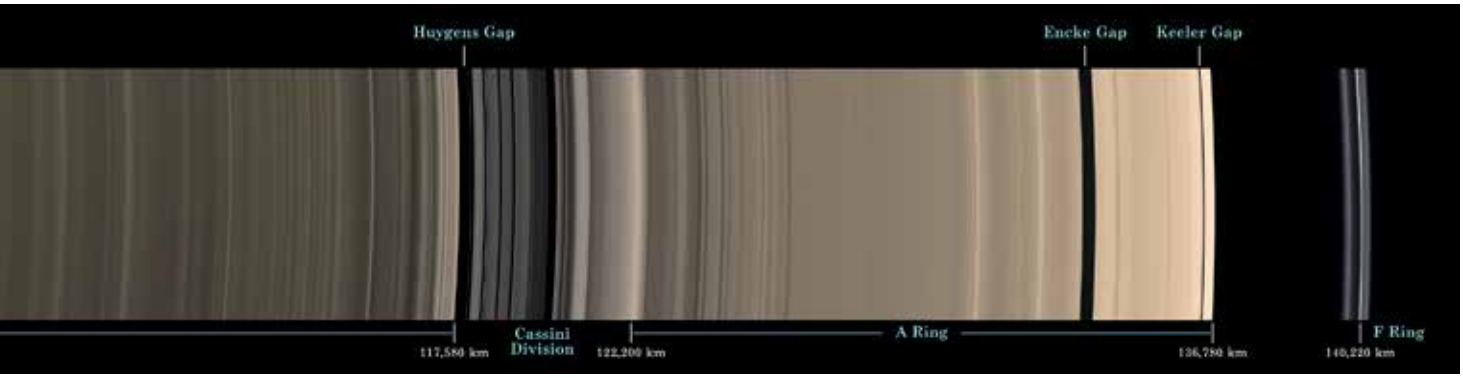
Entstehung der Saturnringe

Charnoz (2009) widmet sich ausführlich der Frage nach Alter und Entstehung der Ringe. Dabei wird unterschieden zwischen dem Alter des Materials, aus dem die Ringe bestehen, und dem Alter der aktuell beobachteten Ringstruktur. Diese Unterscheidung macht Sinn, denn auch mit altem Material lassen sich neue Strukturen bilden.

Allgemein nehmen Astronomen an, dass das Ringsystem des Saturns schon früh in der Entwicklung des Sonnensystems entstanden sei. Damals soll es mehrere Perioden gegeben haben, in denen viele frisch entstandene Gesteins- und Eisbrocken auf instabilen Bahnen quer durch das Sonnensystem geflogen und dabei mit Monden und Planeten kollidiert sind. Bei der letzten dieser katastrophischen Perioden, auch LHB[2] genannt, sollen unter anderem die großen Mare auf dem Erdmond durch Einschläge entstanden sein, die ihm das typische Mondgesicht verliehen haben.

Einer dieser Brocken soll nun, so die Theorie, nicht in den Saturn gestürzt, sondern innerhalb der Roche-Grenze von Saturn eingefangen und durch die starken Gezeitenkräfte auseinander gerissen worden sein und so das Material für das Ringsystem geliefert haben. Die zerstörerischen Gezeitenkräfte sind nahe dem Planeten am stärksten; die Roche-Grenze ist die Distanz vom Zentrum des Planeten, innerhalb derer die Gezeitenkräfte stärker sind als die Eigengravitation, die das eingefangene Objekt zusammenhält. Die Roche-Grenze ist materialabhängig und beträgt bei Saturn ca. 140.000 km für Wassereis. Da die Ringe fast ausschließlich aus Wassereis bestehen, muss das ursprünglich eingefangene Objekt einen hohen Eisanteil gehabt haben, d.h. entweder ganz aus Eis oder mit einem dicken Eismantel bedeckt gewesen sein.

Dass ein solches Einfangen erst kürzlich und nicht beim LHB vor mehreren Milliarden Jahren erfolgt sein könnte wird von den Astronomen ausgeschlossen, da es in der jüngeren Vergangenheit keine größeren Katastrophen im Sonnensystem gegeben habe. Die Wahrscheinlichkeit, dass ein einziges Objekt, das auf den Saturn trifft, die Ringe hervorruft, ist sehr unwahrscheinlich. Das Objekt muss nämlich die richtige Bahnrichtung, Geschwindigkeit, Größe und Zusammensetzung haben, um innerhalb der Roche-Grenze eingefangen und zerstört zu werden und dabei das Ringsystem entstehen zu lassen. Daher wird auf das LHB verwiesen, da zum damaligen Zeitpunkt viele Objekte durch das Sonnensystem schwirrten, was die Wahrscheinlichkeit erhöhte, dass eines davon die passenden Eigenschaften in sich vereinte und so das Ringsystem hervorbrachte. Dieser Erklärungsversuch lässt allerdings die kritische Frage offen, warum der Planet Jupiter



nicht ebenfalls ein solches Ringsystem hat, zumal Jupiter mehr LHB-Objekte anziehen würde als Saturn, weil er größer und schwerer ist.

Das Alter der Ringstrukturen

Es gibt verschiedene Gründe, die dafür sprechen, dass die Ringstrukturen, die wir heute beobachten können, wesentlich jünger sind als das vermeintlich hohe Alter des Ringmaterials. Die folgenden Argumente sind entnommen aus Charnoz (2009).

1. Viskose Ausdehnung der Ringe

Die Eis- und Gesteinsbrocken, aus denen die Saturnringe bestehen, bewegen sich auf nahezu kreisförmigen Bahnen um den Planeten, die Bahngeschwindigkeit nimmt aber mit dem Abstand zum Saturn ab. Die Brocken bewegen sich also auch relativ zu ihren Nachbarn. Zusammen mit minimalen Abweichungen der Kreisform führt dies dazu, dass ständig Kollisionen im Ringsystem stattfinden. Durch diese Kollisionen werden die Brocken in geringfügig andere Bahnen gelenkt, das Nettoergebnis ist, dass sich die Ringe verbreitern. Schätzungen ergeben, dass die Breite des A-Rings sich in höchstens einigen Hundert Millionen Jahren verdoppelt. Dieser Zeitraum ist wesentlich kürzer als das vermeintliche Alter des Ringmaterials und stellt eine ungelöste Diskrepanz dar: Wären die Ringe schon mehrere Milliarden Jahren alt, dürfte es aufgrund dieser Ausdehnung keinen A-Ring mehr geben. Der sehr helle B-Ring hingegen würde sich wesentlich langsamer ausdehnen und könnte somit theoretisch älter sein als der A-Ring und falls seine Masse höher ist als bisher abgeschätzt, sogar aus der Zeit des LHB stammen.

Wären die Ringe schon mehrere Milliarden Jahren alt, dürfte es aufgrund der viskösen Ausdehnung keinen A-Ring mehr geben.

Andererseits berücksichtigen Colwell et al. (2009) zusätzlich den Effekt der Eigengravitation des Ringmaterials und schließen daraus sogar auf wesentlich kürzere Zeitskalen unter einer Million Jahre für die Ausdehnung der Ringe.

2. Einwirkung von Meteoriten

Das Ringsystem ist dem ständigen Beschuss von Meteoriten und Meteoritenstaub ausgesetzt. Durch die große Fläche kollidieren viele Meteoriten mit den Ringteilchen. Schätzungen ergeben, dass im Laufe des vermeintlich hohen Alters des Sonnensystems das Ringsystem eine so große Menge an Material gesammelt haben könnte, dass sie vergleichbar mit der Masse der Ringe selbst ist. Wenn dies aber so wäre, würde der Anteil an Wassereis bei maximal 50% und nicht, wie aktuell gemessen bei 96% liegen. Außerdem wären die Ringe durch die Einwirkung des kohlenstoffhaltigen Meteoritenstaubs viel dunkler. Cuzzu & Estrada (1998) schließen daraus, dass die Ringe wesentlich jünger als das Sonnensystem sind. Interessant ist anzumerken, dass die deutlich weniger ausgeprägten Ringe um Jupiter, Uranus und Neptun tatsächlich eine solche Verschmutzung und Verdunklung aufweisen und dies macht noch eindrucksvoller den Unterschied zu den hellen, sauberen Saturnringen klar.

3. Einfluss der inneren Saturnmonde

Einige Monde von Saturn befinden sich sehr nahe am Ringsystem (Mimas, Enceladus) und einige ganz kleine Objekte, „Moonlets“ (Minimonde) genannt, befinden sich sogar im Ringsystem selbst. Diese Moonlets und Monde waren zeitweise Hoffnungsträger für die Stabilisierung der Ringe. Man hoffte, dass sie die Ausdehnung der Ringe verhindern könnten. Inzwischen ist aber bekannt, dass dies nicht möglich ist (Tiscareno 2013). Im Gegenteil, diese Objekte ziehen Drehmoment aus dem Ringsystem ab und können die Ausdehnung höchstens etwas bremsen, aber nicht aufhalten. Außerdem werden die Moonlets durch die ständigen Kollisionen im

Ringsystem nach und nach in maximal 10 Millionen Jahren zerstört und ihre bloße Existenz ist somit ein weiterer Hinweis auf ein relativ junges Alter der Ringstruktur.

4. Die Existenz der unzähligen Unterringe

Die hochauflösenden Bilder von Cassini zeigen sehr eindrucksvoll, wie fein strukturiert das Ringsystem ist (Abb. 2). Wie werden solche Strukturen erklärt und wie lange können sie bestehen, ohne verschmiert zu werden? Es handelt sich genau genommen nicht um separate Unterringe, sondern vielmehr um Dichtevariationen. In Wirklichkeit sind die dunklen Teile zwischen den Unterringen nicht leer, sondern enthalten lediglich weniger Material als die direkte Umgebung. Diese Feinstruktur lässt sich sehr zufriedenstellend durch Resonanzen erklären, die durch die kleinen Monde hervorgerufen werden. Dabei spielt insbesondere der Mond Mimas eine Rolle, weil er sich sehr nah am Ringsystem befindet. Solange diese Monde ihre Bahnen ziehen, bleibt auch die Feinstruktur der Ringe erhalten. Ohne die Monde würden sich diese Dichtevariationen in sehr kurzer Zeit (weniger als 1 Monat) verschmieren. Obwohl also die Feinstruktur an sich nur sehr kurzlebig ist, stellt sie kein Argument gegen ein hohes Alter der Ringe oder der Ringstruktur dar, weil die Struktur aktiv durch die Monde von Saturn aufrechterhalten wird.

Diskussion

Die Diskrepanz zwischen dem vermeintlich hohen Alter des Ringsystems und des Ringmaterials einerseits und dem deutlich niedrigeren Alter der dynamischen Ringstrukturen stellt eine große Herausforderung für die Astronomen dar. Offen wird zugegeben, dass Entstehung, Alter und Erhalt der Ringe noch ungelöst sind. Dies wirft die berechtigte Frage auf, ob die Ringe jünger sind als bisher angenommen. Gemeinhin werden größere Katastrophen in der Neuzeit des Sonnensystems verneint. Doch die immer größer werdende Zahl an Anomalien im Sonnensystem (Korevaar 2007, 2014), nicht nur bei Saturn, könnte darauf hindeuten, dass generell das Entstehungsszenario des Sonnensystems mit als letzter größeren Katastrophe des LHB vor 4 Milliarden Jahren einfach nicht genügt als alleinige Erklärung für alle Beobachtungen im Sonnensystem.

Es drägt sich hier ein Vergleich mit der Geologie auf: Vom Anfang des 19. Jahrhunderts bis in die 70er Jahre des 20. Jahrhunderts wurden sämtliche geologischen Befunde im Rahmen des Aktualitätsprinzips gedeutet. Katastrophen wurden dabei als unbedeutende Randerscheinungen vernachlässigt. Erst in den letzten Jahrzehnten kam das Bewusstsein wieder, dass Katastrophen die Erdoberfläche maßgeblich mitgestaltet haben und dies legt für viele Formationen wesentlich kürzere Entstehungszeiten nahe.

Steht in der planetaren Astronomie ein Umdenken bezüglich Katastrophen in jüngerer Zeit bevor?

Es ist nicht unwahrscheinlich, dass in der planetaren Astronomie ein ähnliches Umdenken bevorsteht. Wenn es in der rezenten Vergangenheit des Sonnensystems größere Katastrophen gegeben hat, beispielsweise hervorgerufen durch eine wesentlich höhere Anzahl von Kometen oder durch das Auseinanderbrechen eines Planeten zwischen Mars und Jupiter, würden sich viele Anomalien inklusive der Frage nach Entstehung und Alter der Saturnringe auflösen.

Anmerkungen

1 Übersetzung durch den Autor. In original: „Several aspects of the rings are difficult to reconcile with a ring age comparable to that of Saturn."

2 LHB: Das Late Heavy Bombardement (letzte schwere Bombardement) soll vor ca. 4 Milliarden Jahren die unruhige Entstehungsphase des Sonnensystems abgeschlossen haben. Dabei sollen die großen Gasplaneten in ihre jetzigen stabilen Bahnen gewandert sein und dabei viele Asteroiden und Kometen gestört und quer durch das Sonnensystem geschleudert haben. Es handelt sich hierbei nicht um eine bewiesene Tatsache, sondern um eine Arbeitshypothese.

Literatur

Cuzzi JN & Estrada PR (1998) Compositional evolution of Saturn's rings due to meteoroid bombardment. Icarus *132*, 1-35.

Colwell JE, Esposito LW & Srem evi M (2006) Self-gravity wakes in Saturn's A ring measured by stellar occultations from Cassini. Geophys. Res. Lett. *33*, L07201.

Colwell JE et al. (2007) Self-gravity wakes and radial structure of Saturn's B ring. Icarus *190*, 127-144.

Korevaar P (2007) Woher stammen kurzperiodische Kometen? Stud. Integr. J. *14*, 38-39.

Korevaar P (2014) Zu viele Zufälle im Sonnensystem, Stud. Integr. J. *21*, 38-39.

Tiscareno MS (2013) Planetary Rings. Planets, Stars and Stellar Systems, *Volume 3*, 309-375, Springer.

Rippenquallen – eine Welt für sich

Die Untersuchung des Erbguts der Seestachelbeere (*Pleurobrachia bachei*; Ctenophora, Rippenquallen) sowie Daten zur Transkription (Ablesen des Erbguts) aus zehn weiteren Rippenquallen-Arten bestätigten frühere Deutungen, wonach die Rippenquallen aus evolutionärer Perspektive zu den ursprünglichsten Tieren gehören und ihr komplexes Nervensystem unabhängig vom Nervensystem anderer Tiere entstand. Die Befunde können verschieden interpretiert werden, jede evolutionstheoretische Deutung aber wirft schwerwiegende ungelöste Fragen auf.

Reinhard Junker

In der Diskussion um Schöpfung und Evolution wird häufig behauptet, es gebe keine Befunde, die die Evolutionsanschauung in Frage stellen würden, und die Evolutionstheorie werde laufend bestätigt. Vermutlich würde man sich aber kaum darauf verständigen können, was überhaupt widersprechende Befunde wären. Die zweite Behauptung, es gebe immer wieder Bestätigungen, kann man hingegen besser überprüfen, weil Biologen wiederholt Erwartungen formuliert haben, die sie aus der Evolutionstheorie abgeleitet haben. Eine solche Erwartung war, dass ähnliche komplexe Organsysteme nicht zweimal unabhängig entstehen könnten. Nicht umsonst gelten (komplexe) Ähnlichkeiten als Hinweise auf gemeinsame Abstammung und bilden die Basis für Stammbaumrekonstruktionen. So wird Leonid Moroz, Neurowissenschaftler an den Universität von Florida, bezüglich der Entstehung des Nervensystems zitiert: „Jeder ist der Auffassung, dass diese Art von Komplexität nicht zweimal auftreten könne, aber dieser Organismus legt nahe, dass es doch passiert ist“ (Callaway 2014).

Die Rede dabei ist von der Rippenqualle *Pleurobrachia bachei*, bekannt als Seestachelbeere, und darüber hinaus vom ganzen Tierstamm der Rippenquallen (Ctenophora). Moroz bezeichnet diese ungewöhnlichen Organismen als „Aliens, die auf die Erde gekommen sind“ (Callaway 2014). Rippenquallen sind Prädatoren (Räuber) des Meeres und bewegen sich mit Hilfe eines Bündels von Cilien fort. Ihre Beute fangen sie mit innervierten Tentakeln, die von klebrigen Zellen (sog. Colloblasten) gesäumt sind, und verschlingen sie mit ihren Mund, dem sich ein sackartiger Darm anschließt. Die Rippenquallen besitzen ein Nervennetz mit regionalen Spezialisierungen, darunter Sinnesorgane für Lichtrezeption und die Schwerkraftempfindung. Es ist auch bei der Wahrnehmung der Beute und der Bewegung der Muskulatur im Einsatz.

Das Nervensystem ist es, das für die Überraschung seiner mutmaßlich zweimaligen unabhängigen Entstehung sorgt. Schon die Untersuchung des Genoms (komplettes Erbgut) der Rippenqualle *Mnemiopsis leidyi* hatte nahelegt, dass das Nervensystem der Rippenquallen unabhängig vom Nervensystem anderer Tiere entstanden sei (Ryan et al. 2013). Dafür gibt es zwei Gründe: Die Rippenquallen müssen aufgrund von Gen- und Proteinvergleichen an die Basis des Tierreichs gestellt werden, und nicht – wie zuvor angenommen – die einfacher gebauten Schwämme (Porifera) und Plattentiere (Placozoa), die kein Nervensystem besitzen. Und zweitens unterscheidet sich das Nervensystem der Rippenquallen in vielerlei Hinsicht von dem aller anderen Tiere mit Nervensystem. Beides wurde nun durch die Entschlüsselung des Genoms der Seestachelbeere *Pleurobrachia*

Abb. 1 Seestachelbeere *Pleurobrachia bachei* (© Cory Baker, CC BY 3.0, Wikimedia Commons)

bachei bestätigt, sowohl die basale Position der Rippenquallen als auch die großen Unterschiede in ihrem Nervensystem gegenüber anderen Organismen. Einige Bespiele dafür: Viele der sonst vorhandenen Komponenten des Nervensystems (Regulationsgene, Strukturgene, Signalmoleküle) fehlen bei der Seestachelbeere. Während in fast allen sonstigen Nervensystemen dieselben zehn primären Neurotransmitter (Botenstoffe an den Kontaktstellen von Nervenzellen) im Einsatz sind, nutzt *Pleurobrachia* nur einen oder zwei von ihnen. Außerdem stellte sich heraus, dass einige biologisch aktive molekulare Substanzen, die bei anderen Organismen spezifisch für Nervenzellen sind, bei der Seestachelbeere zwar auch vorkommen, aber überraschenderweise nicht in Nervenzellen, sondern in anderen Geweben genutzt werden (Moroz et al. 2014, Hejnol 2014).

Bemerkenswert ist weiter, dass *Pleurobrachia* weder microRNA besitzt (bei den meisten anderen Tieren ein wichtiger Teil der Genregulation) noch die bei anderen Tieren wichtigen *Hox*-Gene (die u. a. eine Schlüsselrolle bei der Formung der Körperachsen spielen).

Für die evolutive Einordnung der Rippenquallen ergibt sich ein Trilemma.

Für die evolutive Einordnung der Rippenquallen ergibt sich aus der Befundsituation ein Trilemma:

1. Die zweimalige unabhängige Entstehung des Nervensystems widerspricht bisherigen Erwartungen im Rahmen evolutionstheoretischer Deutungen (s. o.). Es ist ohnehin unbekannt, wie ein Nervensystem evolutiv entstanden ist; nun ist man damit konfrontiert, dass dies zweimal unabhängig geschehen sein muss.

2. Es kann alternativ auch angenommen werden, dass ein Nervensystem nur einmal entstanden ist und die Schwämme und Plattentiere es (samt anderen Merkmalen) wieder verloren haben. Diese Sichtweise steht vor dem Problem, weshalb ein derart nützliches komplexes Organsystem komplett aufgegeben worden sein sollte.

3. Es ist nicht endgültig gesichert, dass die Rippenquallen tatsächlich an der Basis des evolutionären Tier-Stammbaums stehen. Früher waren die Rippenquallen und die Nesseltiere aufgrund mancher Gemeinsamkeiten zu den Hohltieren zusammengefasst worden. Das Nervensystem könnte auch in diesem Fall nur einmal entstanden sein. Da aber die Nervensysteme von Rippenquallen und anderen Tieren wie dargestellt in vielerlei Hinsicht verschieden sind, stellt sich dann die Frage, wie und warum der enorme Umbau des Rippenquallen-Nervensystems in das Nervensystem der anderen Tiere erfolgte.

Hejnol (2014) versucht in seinem Kommentar aus dem Bock einen Gärtner zu machen und meint, die neue Sicht von der unabhängigen Entstehung zweier unterschiedlicher Nervensysteme sei ein Schlag gegen die anthropozentrische Sicht, dass komplexe Merkmale allmählich entstanden seien, was schließlich in der Entstehung des Menschen gipfelte, und dass komplexe Merkmale nicht zweimal evolvieren würden. Aber so einlinig funktioniere Evolution nicht, sondern sie sei ein Prozess, der in allen Linien voranschreite.

Der Kommentar ist sehr erhellend. Aus ihm geht hervor, welche grundsätzlichen Unterschiede bezüglich des Grundverständnisses von Evolution unter den Evolutionsbiologen existieren. Die Behauptung, Evolution führe zu einem Wandel mit ähnlichen komplexen Resultaten in verschiedenen Linien, ist gewagt und beruft sich auf Vorgänge, die bislang niemand kennt und nicht durch Faktenwissen gestützt ist. Und weshalb soll die Erwartung, dass komplexe Organsysteme nicht zweimal entstehen, anthropozentrisch sein? In Wirklichkeit wurde diese Erwartung aus der Kenntnis der bislang ermittelten Evolutionsmechanismen abgeleitet und propagiert (s. o.); diese Erwartung wurde hier enttäuscht. Wenn eine Organismengruppe wie die hier vorgestellten Rippenquallen trotz vieler Gemeinsamkeiten klar von anderen abgrenzbar ist und keine natürlichen Mechanismen bekannt sind, wie diese Grenzen evolutionär überbrückt werden können, muss dies als schwerwiegendes Problem innerhalb des evolutionsbiologischen Forschungsprogramms auch so benannt werden. Unabhängig davon besteht als Alternative die Deutungsmöglichkeit, dass die Grenzen primär existierten, d. h. nicht die Folge einer wie auch immer gedeuteten Evolution, sondern Folgen einer Schöpfung sind.

Anmerkungen

1 Zum Begriff: Hier gemeint als Abstammung aller Lebewesen von andersartigen Vorfahren.

2 „‚Everyone thinks this kind of complexity cannot be done twice,' Moroz says. ‚But this organism suggests that it happens'" (Callaway 2014).

Literatur

Callaway E (2014) Jelly genome mystery. Nature *509*, 411.

Hejnol A (2014) Excitation over jelly nerves. Nature *510*, 38-39.

Morot LL, Kocot KM et al. (2014) The ctenophore genome and the evolutionary origins of neural systems. Nature *510*, 109-114.

Rokas A (2013) My oldest sister is a walnut? Science *342*, 1327-1329.

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

Magnesiumionen: Notwendig und (zer-)störend in der RNA-Welt

Die populäre RNA-Welt-Hypothese* als Erklärung zur Lebensentstehung muss neben ergiebigen Synthesen für RNA-Polymere* auch deren zuverlässige Vermehrung (Replikation) plausibel machen. Im Labor sind Reaktionssysteme entwickelt worden, mit denen RNA in Gegenwart von Magnesiumionen in hoher Konzentration repliziert werden kann. Aber die Wirkung der Metallionen ist zwiespältig, sie wirken sich auch destruktiv auf die RNA-Moleküle aus. Kann dieser Zwiespalt überwunden werden und wenn ja, welchen Einfluss hat die Lösung auf die Erklärungskraft der RNA-Welt-Hypothese?

Harald Binder

Jack Szostak, der für seine Arbeiten über das Enzym Telomerase 2009 gemeinsam mit Blackburn und Greider den Nobelpreis für Physiologie und Medizin erhalten hatte, führt in seinem Labor seit vielen Jahren auch experimentelle Untersuchungen zu Fragen der Lebensentstehung durch. In der Wissenschaftszeitschrift *Science* veröffentlichte er eine Arbeit über die Matrix-gestützte★ Synthese von RNA in einfachen Modellzellen und den Einfluss von Magnesiumionen (Mg^{2+}) auf dieses System (Adamala & Szostak 2013). Diese Arbeit hat verschiedene Echos hervorgerufen. Vor allem wurden Aspekte aufgenommen und betont, die die Plausibilität der RNA-Welt-Hypothese★ erhöhen. In die Laborexperimente flossen aber Vorgaben und Randbedingungen ein, die vom chemischen Fachwissen und durch das erhoffte Resultat – vervielfältigte RNA – bestimmt waren, z.B. in Form der gewählten Reaktionsbedingungen, der Art und der Konzentrationen der eingesetzten Chemikalien. Diese Randbedingungen stellten sicher, dass bestimmte Reaktionen überhaupt abliefen. Dadurch wird das Experiment aber nicht nur modellhaft für einen bestimmten Aspekt der RNA-Welt-Hypothese, sondern entfernt sich weit von einer zufälligen ungesteuerten oder auch nur wahrscheinlichen Situation. Die oben zitierte Veröffentlichung soll hier kurz dargestellt und diskutiert werden, wobei die experimentellen Befunde sowohl hinsichtlich ihrer Unterstützung der RNA-Welt betrachtet als auch deren problematische Konsequenzen aufgezeigt werden.

In einem Übersichtsbeitrag hatte Szostak (2012) acht Hauptschwierigkeiten für die Vermehrung (Replikation) von RNA-Molekülen dargestellt und Lösungsmöglichkeiten dafür erörtert. Die Replikation von RNA ist für die Entstehung und Aufrechterhaltung der RNA-Welt von grundlegender Bedeutung. Sowohl für die durch Ribozyme★ katalysierte RNA-Replikation als auch für die Replikation ohne Katalysator sind einerseits hohe Konzentrationen von Mg^{2+} oder anderer zweiwertiger Kationen erforderlich. Die Autoren geben 50 bis 200 mM an. Andererseits werden in Gegenwart von Mg^{2+} dieser Konzentrationen die RNA-Polymere★ verstärkt hydrolytisch abgebaut. Als Modelle für einfache Zellen (Protozellen), in denen die Replikation abläuft, verwendete Szostak Vesikel (*lat.:* Bläschen) aus Fettsäuren. In diesen Bläschen ist der Reaktionsraum durch eine Lipiddoppelschicht von der Umgebung abgetrennt. Die Fettsäuren dieser Doppelschicht bilden aber mit Mg^{2+} Salze und dadurch werden die zellähnlichen Gebilde zerstört. Mg^{2+}-Ionen sind also für die Replikation einerseits erforderlich und andererseits zerstören sie erstens die als Matrizen dienenden RNA-Polymere sowie zweitens die sie umgebende Fettsäuredoppelschicht. Es liegen also unvereinbare Bedingungen vor.

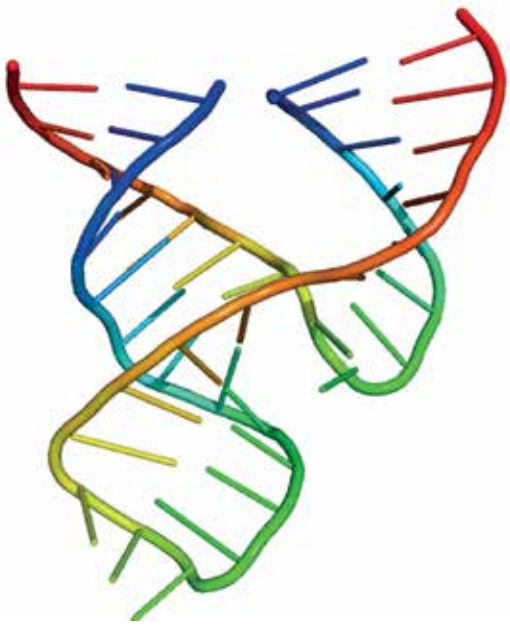


Abb. 1 In der RNA-Welt-Hypothese spielen Ribozyme eine zentrale Rolle, RNA-Moleküle, die sowohl genetische Information speichern als auch enzymähnliche Aktivität entfalten. Das hier gezeigte Ribozym wird aufgrund seiner Raumstruktur als Hammerhead-Ribozym bezeichnet und u.a. von Viren z.B. zum Schneiden (Splicen) von RNA-Molekülen verwendet. (Wikipedia, CC BY-SA 3.0)

Die neuen Untersuchungen

In einer experimentellen Studie wurde im Labor von Szostak nach kleinen Molekülen gesucht, die die Fettsäurevesikel vor einer Zerstörung durch Mg^{2+} bewahren können (Adamala & Szostak 2013). Sie fanden heraus, dass unter anderem Citrat und Oxalat jeweils mit Mg^{2+} einen Chelatkomplex bilden, was zur Folge hat, dass die Vesikel nicht zerstört werden und gleichzeitig die Lipiddoppelschicht für kleine Moleküle durchlässiger wird. Die erhöhte Durchlässigkeit der Modellmembran erleichtert die notwendige Zufuhr an aktivierten Nukleotiden* für die Replikation im Inneren der Vesikel, was für das Modell günstig ist. Da diese Durchlässigkeit jedoch nicht selektiv ist, d. h. auch andere, störende Moleküle in den Reaktionsraum gelangen, liegt darin auch ein Nachteil für das Modell.

Die Reaktion zur Verlängerung von kurzen RNA-Startermolekülen verlief in einem Versuchsansatz in Gegenwart von Mg^{2+} und Citrat langsamer als ohne Citrat, weil ein Teil des Mg^{2+} vom Citrat gebunden war. Aber die Aktivität der Magnesiumionen war noch hoch genug, um die Reaktion des kurzen RNA-Oligomers* mit aktivierten Nukleotiden zu ermöglichen.

Bei der Replikation von RNA anhand von Matrix-Molekülen zeigt sich, dass sich die entstehenden komplementären Doppelketten nur schwer voneinander trennen lassen, sie weisen eine hohe Schmelztemperatur auf. Für die Synthese eines weiteren RNA-Oligomers im nächsten Zyklus ist diese Trennung aber unabdingbar. Mg^{2+} erhöht die Schmelztemperatur zusätzlich, stört also wiederum die RNA-Replikation. Adamala & Szostak zeigten nun, dass in Gegenwart von Citrat die Schmelztemperatur um einen kleinen Betrag verringert werden kann (von 75 °C auf 71 °C).

In zellulären RNA-Polymerasen, die die Verknüpfungsreaktionen zwischen RNA-Polymer und aktivierten Nukleotiden katalysieren, sind ebenfalls Magnesiumionen beteiligt, die im aktiven Zentrum des Enzyms durch die benachbarten Aminosäuren komplexiert und so in ihrer Aktivität genau dosiert sind. In den bekannten Enzymen sorgen also fein austarierte Konstellationen dafür, dass die Wirkung von Mg^{2+} passend ist.

Adamala & Szostak betonen die positiven Effekte, die sie für Citrat in ihrem Reaktionssystem zur nichtkatalysierten Matrix-gestützten RNA-Replikation in Protozellen nachweisen konnten: Die Lipiddoppelschichten der Modellmembranen werden selbst bei hohen Mg^{2+}-Konzentrationen nur wenig beeinträchtigt, wenn gleichzeitig die vierfache molare Menge an Citrat zugegeben wird. Die Komplexierung von Mg^{2+} durch Citrat reduziert zwar deren Wirkung, gewährleistet aber noch genügend Aktivität für eine RNA-Synthese unter den von ihnen gewählten Laborbedingungen.

Es kommt auf die Kreativität der Wissenschaftler an, damit im Labor Bedingungen erzeugt werden, mit denen chemische Probleme wie die im Titel angedeuteten gelöst werden können.

Kritik

Die Autoren verweisen selbst darauf, dass Citrat bisher nicht als prominentes Produkt in Synthesereaktionen zur Chemie der Lebensentstehung beschrieben wurde, auch wenn Butch et al. (2013) mögliche Synthesewege zu einem frühen Zitronensäurezyklus untersucht haben. Damit ist noch nicht klar, wie die notwendige Regulation der Aktivität von Mg^{2+} in der RNA-Welt realisiert worden sein könnte, solange Citrat nicht verfügbar ist. Weiterhin zeigen Amadala & Szostak zwar, dass unter besonderen Bedingungen Citrat Mg^{2+} in einer Weise komplexiert, die genügend Mg^{2+}-Aktivität für die Reaktion von aktivierten Nukleotiden und RNA-Molekülen

Glossar

Aktivierte Nukleotide: Damit RNA-Polymere durch einzelne Nukleotide verlängert werden können, müssen letztere reaktiv sein. Im Labor kann man dies durch Anfügen energiereicher Verbindungen erreichen. In der entsprechenden Biosynthese kommen energiereiche Triphosphate zum Einsatz.

Matrix-gestützte Synthese: Die Replikation von DNA erfolgt semikonservativ, d. h. anhand eines bereits vorhandenen Einzelstranges der Doppelhelix wird ein neuer DNA-Strang synthetisiert; so entsteht eine neue Doppelhelix, die aus einem alten und einem neu synthetisierten DNA-Makromolekül besteht. Der alte, bereits vorhandene DNA-Strang dient bei der Synthese als Matrix für die Synthese des neuen komplementären Stranges. Dieses Prinzip funktioniert auch für RNA-Polymere.

Oligomer: Kettenförmiges Molekül aus wenigen Bausteinen.

Polymer: Langes kettenförmiges Molekül aus vielen molekularen Bausteinen.

Ribozyme: RNA-Polymere mit enzymatischen Eigenschaften, d. h. sie können bestimmte Reaktionen aufgrund ihrer dreidimensionalen Struktur sowie chemisch aktiver Funktionen katalysieren. Der Begriff wurde durch Zusammenfügen von *Ribo*nukleinsäure und En*zyme* gebildet.

RNA-Welt: Die RNA-Welt-Hypothese besagt, dass RNA-Moleküle bei der Entstehung erster lebender Systeme von fundamentaler Bedeutung sind. In der Sequenz der Nukleotide wird die Informationsspeicherung realisiert und die dreidimensionale Struktur des Polymers zeigt ähnliche Eigenschaften wie Enzyme, d. h. sie könnten manche Stoffwechselreaktionen katalysieren (→ Ribozyme). Im Labor sind verschiedene Strategien zur Erzeugung von Ribozymen für verschiedenste biochemische Prozesse entwickelt worden. Wie RNA-Moleküle unter unkontrollierten Bedingungen synthetisiert werden können, ist bisher unbekannt. Die RNA-Welt ist derzeit dennoch die populärste Erklärung zur Lebensentstehung; alternativ dazu werden einfache, vernetzte Reaktionssysteme diskutiert, die einfache Vorstufen des Stoffwechsels darstellen sollen.

liefert. Das kann als Stützung der RNA-Welt-Hypothese gewertet werden. Die sehr speziellen Randbedingungen wie Reinheit der verwendeten Chemikalien, aufeinander abgestimmte Konzentrationen, Art der aktivierten Nukleotide, pH-Wert u. a. schränken die Plausibilität des dargestellten Reaktionssystems für erste Schritte in einer hypothetischen RNA-Welt aber stark ein. Ob ineffiziente Synthesen von Citrat oder von ähnlichen Molekülen tatsächlich bei „Organismen der RNA-Welt" einen Auslesedruck in Richtung katalytisch aktiver RNAs erzeugen, wie Müller & Tor (2014) formulieren, muss erst noch gezeigt werden. Entgegen der oft euphorischen Aufnahme von Untersuchungsergebnissen wie den hier vorgestellten demonstrieren sie doch vor allem, dass es auf die Kreativität der Wissenschaftler ankommt, damit im Labor Bedingungen erzeugt werden, mit denen chemische Probleme wie die im Titel angedeuteten gelöst werden können. Typischerweise sind diese Lösungen an spezielle Randbedingungen gekoppelt, die den Modellcharakter des experimentellen Systems für eine ungelenkte Entstehung des Lebens drastisch verringern.

Literatur

Adamala K & Szostak JW (2013) Nonenzymatic template-directed RNA synthesis inside model protocells. Science *342*, 1089-1100.

Butch C, Cope ED, Pollet P, Gelbaum L, Krishnamurthy R & Liotta CL (2013) Production of tartrates by cyanide-mediated dimerization of glyoxylate: a potential abiotic pathway to the citric acid cycle. J.A. Chem. Soc. *135*, 13440-13445.

Müller UF & Tor Y (2014) Zitronensäure und die RNA-Welt. Angew. Chem. *126*, 5346-5348.

Szostak JW (2012) The eightfold path to non-enzymatic RNA replication. J. Syst. Chem. 3:2

Die Suche nach der Nadel im Heuhaufen

Modelle zur Lebensentstehung müssen u.a. die Frage nach der Herkunft der Enzyme plausibel beantworten. Proteine, die durch ihre Struktur in der Lage sind, biochemische Reaktionen zu katalysieren, müssen früher oder später zur Verfügung stehen. Moderne Labormethoden ermöglichen Synthesen von Protein-Bibliotheken mit einer unüberschaubaren Vielfalt an Proteinen, die sich in ihrer Sequenz unterscheiden. Welche Hinweise liefern die bisherigen Erkenntnisse für eine mögliche Entstehung erster funktionsfähiger Proteine?

Matti Leisola

Enzyme sind dadurch charakterisiert, dass sie komplexe molekulare Prozesse des Stoffwechsels mit hoher Spezifität und Effektivität katalysieren. Könnten Menschen Proteine auf vergleichbarem Niveau entwickeln, würde dies erstaunliche Möglichkeiten in der Biotechnologie eröffnen, z. B. Enzyme zur Synthese ganz spezieller Produkte oder zum gezielten Abbau von Problemstoffen. Als besondere Herausforderung erscheint bei Enzymen, dass trotz der Größe ihrer Struktur die eigentliche katalytische Aktivität auf einen kleinen Bereich der Gesamtstruktur begrenzt ist. Ein Protein durchschnittlicher Größe ist aus ca. 300 Aminosäuren aufgebaut, die in einer riesigen Zahl von Variationen (20^{300}) kombiniert werden können. Diese enorme Vielfalt stellt den Sequenzraum dar (Abb. 1). Die Vorstellung, dass katalytische Aktivität unter zufällig angeordneten Polypeptiden (lange Kettenmoleküle aus Aminosäuren) ziemlich häufig auftreten könnte, geht zurück auf die Arbeit von Sidney Fox über Protein-Mikrosphären in den 1950er Jahren (Fox & Kaoru 1958). Wie ist diese Idee heute, fast 60 Jahre später, zu bewerten? Die bekanntesten neueren Arbeiten, die sich mit dieser Position auseinandersetzen, wurden im Labor des Nobelpreisträgers Jack Szostak seit den frühen 1990er Jahren durchgeführt. 60 Jahre experimentelle Forschung haben uns jedoch dem Ziel nicht näher gebracht, enzymatische Aktivität in Polypeptiden mit zufälliger Sequenz zu finden.

Allgemein stimmen Naturwissenschaftler darin überein, dass nur ein sehr kleiner Teil der möglichen Proteinstrukturen eine für entsprechende Funktionen notwendige dreidimensionale Struktur ausbildet (vgl. Abb. 1). Wie groß dieser Anteil ist, wurde in der Fachliteratur umfangreich diskutiert. Auf der Basis von bekannten Cytochrom C-Sequenzen bestimmte Hubert Yockey (1979) diesen Anteil mit 10^{-65} als äußerst gering. Reidhaar-Olson & Sauer (1990) errechneten einen Anteil von 10^{-63}. Später leitete Douglas Axe (2004) von seinen Untersuchungen über Penicillin abbauende

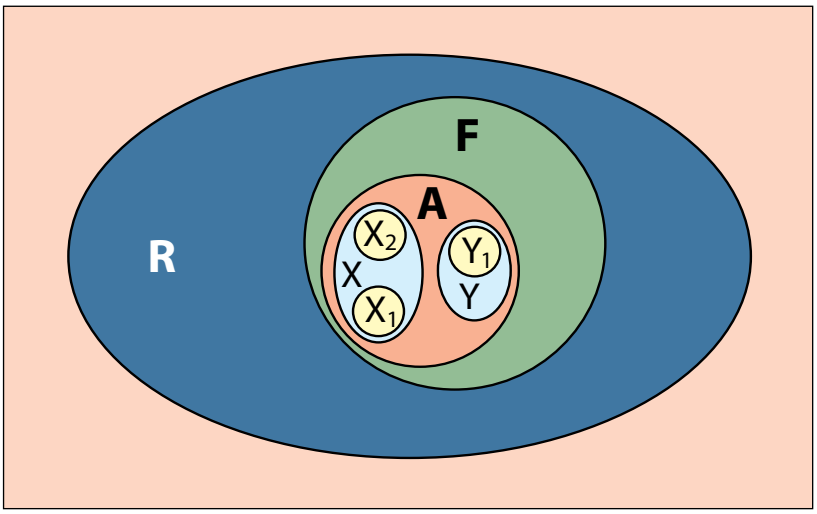


Abb. 1 Vereinfachte und schematische Darstellung des Sequenzraumes *R* von Aminosäuresequenzen mit verschiedenen Fraktionen. Es gibt eine gewisse Anzahl von Sequenzen (Bereich F), die sich in eine bestimmte stabile Raumstruktur falten können. Eine stabile Faltung ist eine notwendige, aber noch keine hinreichende Bedingung für eine biologische Funktion. Die Fraktion mit einer biologischen Aktivität ist durch die Ellipse A symbolisiert. Dieser Bereich soll alle biologischen Aktivitäten umfassen, seien es Enzym-, Struktur- oder Regulationsfunktionen. Unter diesen gibt es Proteine mit bestimmten Funktionen, z. B. einer β-Lactamase-Funktion (Ellipse X). Es muss aber auch beachtet werden, dass eine bestimmte Funktion von unterschiedlichen Faltungstypen, die möglicherweise keinerlei Sequenzähnlichkeit zueinander haben, ausgeführt werden kann (z. B. X_1 und X_2). In Ellipse A befinden sich neben der Funktion X tausende von verschiedenen Funktionstypen, z. B. Funktion Y.

β-Lactamasen ab, dass die Wahrscheinlichkeit, ein funktionsfähiges Enzym unter zufälligen Sequenzen zu finden, ungefähr 10^{-77} – 10^{-53} beträgt. In kritischen Übersichtsbeiträgen kamen Axe (2010) und Kozulic (2011) zu dem Schluss, dass funktionale Proteine außerhalb der Reichweite von zufälligen Reaktionen liegen.

Zufallssequenzen, die an ATP binden

Die Arbeitsgruppe des Nobelpreisträgers Jack Szostak ist eine der wenigen Forschungsgruppen, die in experimentellen Studien versuchen, in zufällig erzeugten Sequenzen RNA- und Protein-Moleküle zu finden, die eine biologische Funktion aufweisen. Seit über 20 Jahren erstellt die Arbeitsgruppe Bibliotheken von bis zu 10^{13} Molekülen (Bartel & Szostak 1993). Durch Nutzung von sehr leistungsfähigen *in vitro* Selektionsmethoden, in welchen die Proteine mit der jeweils codierenden mRNA verknüpft werden (Roberts & Szostak 1997), durchlief eine Bibliothek von fast 10^{13} Proteinsequenzen mehrere Zyklen von zufälliger Veränderung (Mutagenese) und Selektion auf ATP-Affinität (Keefe & Szostak 2001). Schließlich erhielten die Autoren ein kurzes Protein, das eine signifikante ATP-Bindungsaktivität zeigte, obwohl es nur geringe strukturelle Stabilität aufwies. Aufgrund dieser Resultate kamen sie zu dem Schluss, dass funktionelle Sequenzen mit einer Wahrscheinlichkeit von 10^{-11} gefunden werden können, also unter 10^{11} Proteinen mit unterschiedlichen Sequenzen eine mit ATP-Bindungsfähigkeit. Diese Wahrscheinlichkeit ist verglichen mit den oben genannten hoch. Eine verkürzte Version dieses Proteins, von den Autoren als „artificial nucleotide-binding protein", ANBP bezeichnet, war strukturell stabil genug, um es zu kristallisieren, und so konnten die Wissenschaftler den ersten Bericht über die Struktur eines Proteins aus einer Zufallsbibliothek vorstellen (Lo Surdo, Walsh & Sollazo 2004). Im Vergleich zu anderen ATP-bindenden Proteinen zeigt die Struktur von ANBP jedoch ein sehr eng begrenztes Potential als Enzym. Die Bedeutung dieser Veröffentlichung wurde in einem Übersichtsartikel über Protein-Engineering (Leisola & Turunen 2007) kurz diskutiert.

Information aufgrund von Zufall?

Als die eben genannte zufällig erzeugte ATP-bindende Aminosäuresequenz später in Zellen synthetisiert (exprimiert) wurde, entstanden jedoch Probleme, und die Zellen waren nicht lebensfähig (Stomel et al. 2009). Wir können daraus ableiten, dass Zellen mit dieser Sequenz keine Nachkommen hinterlassen hätten. Bei genauerer Analyse der Arbeiten von Szostaks Arbeitsgruppe zeigt sich auch, dass diese Experimente insofern nicht wirklich zufällig waren, als beträchtlicher Einsatz in Form von konzeptionellen Überlegungen und Information eingebracht wurde. In lebenden Systemen außerhalb des Labors wäre die Wahrscheinlichkeit für die Entstehung dieser ATP-bindenden Struktur viel kleiner als 10^{-11}, da zufällige Mutationen in der DNA Stopp-Codons produziert hätten, an welchen die Proteinbiosynthese abgebrochen wäre und die dadurch verursachte Verschiebung des Leserahmens für die Nukleotid-Tripletts katastrophale Konsequenzen nach sich gezogen hätte. Die Experimente waren bewusst so

Experimente, in die ein beträchtlicher Einsatz in Form von konzeptionellen Überlegungen und Information eingebracht wird, bilden keine Zufallsprozesse ab.

konzipiert, dass solche Möglichkeiten verhindert werden. Demnach ist es wichtig, zwischen solchen Experimenten im Reagenzglas *(in vitro)* und Mutationen in natürlichen Systemen *(in vivo)* zu unterscheiden. Mutationsexperimente mit natürlichen Systemen zeigen, dass nur eine von 10 Milliarden aktiven Mutanten der Triosephosphatisomerase in zellulären Zusammenhängen ordentlich funktioniert (Silverman, Balakrishnan & Harbury 2001). Die Ursache dafür könnte darin liegen, dass sich selbst funktionsfähige Sequenzen in Zellen nicht richtig falten. Sie ballen sich leicht zusammen und bleiben so nicht in Lösung. Aus diesem Grund haben Szostak et al. nur kurze Aminosäureketten, Zufallssequenzen aus 80 Aminosäuren hergestellt. Lebende Zellen enthalten komplexe biomolekulare Maschinen, die als Chaperone bezeichnet werden und die große Proteine da-

rin unterstützen, sich richtig zu falten. Darüber hinaus ist es keine Überraschung, dass zufällige Proteinstrukturen aufgrund der vielen chemisch funktionalen Seitenketten der Aminosäuren ATP binden. Proteine, die ATP und andere Nukleotide binden, sind in der Natur sehr verbreitet: es gibt mehr als 70.000 sogenannter Rossman-Domänen, die NAD(P) binden und fast 200.000 Nukleotidphosphat-Hydrolasen (Dessailly et al. 2009). Die Bindung von ATP ist biochemisch in Stoffwechselsystemen sehr häufig und stellt eigentlich kein repräsentatives Beispiel für Funktionalität von Proteinen dar.

Funktionsfähige Sequenzen, die den natürlichen Proteinen ähnlich sind, scheinen also in den Bibliotheken mit Zufallssequenzen sehr selten zu sein. Proteine, die Faltung zeigen, neigen zu Problemen mit der Löslichkeit (Doi et al. 2005). Selbst wenn man die N-terminale Hälfte des Kälteschock-Proteins CspA mit gleich langen Zufallssequenzen verknüpft (Riechmann & Winter 2000), erhält man nur sehr wenige gefaltete Proteine (eines von 10^7). Als Schlussfolgerung aus diesen Beobachtungen kann man sagen, dass die völlig zufällige Suche kaum ein geeigneter Weg zu sein scheint, um neue Proteine für den Einsatz in der Biotechnologie zu finden. Das hält uns jedoch nicht davon ab, mittels zufälliger Methoden die Umgebung von *bekannten funktionalen* Proteinstrukturen zu erforschen.

Zufallsmethoden in begrenztem Sequenzraum

Einige eindrückliche praktische Erfolge wurden mit sogenannten gesteuerten Evolutionsmethoden erzielt (Leisola & Turunen 2006). Dabei ist der Ausdruck „gesteuerte Evolution" ein Widerspruch in sich selbst, da eine gesteuerte Evolution nicht mehr zufällig ist. Der Ausgangspunkt für Experimente dieser Art ist ein funktionsfähiges, richtig gefaltetes Protein. Die Erforschung bezieht sich somit nur auf einen kleinen begrenzten Bereich. Darüber hinaus muss eine Abfolge der Mutationen existieren, die über richtig gefaltete, selektierbare Varianten zum gewünschten Punkt führt, sonst werden zufällige Mutationen die Information für enzymatische Aktivität rasch zerstören, wodurch der weitere Weg abgebrochen wird.

Experimente dieser Art haben Szostak et al. in ihren neueren Untersuchungen durchgeführt und dadurch etwas erzeugt, was sie als neue enzymatische Aktivität bezeichnen (Seelig & Szostak 2007; Chao et al. 2013). Sie behaupten, damit sei erstmals mittels Zufall eine neue Ligase-Aktivität erzeugt worden. Wie können wir diese Studie verstehen?

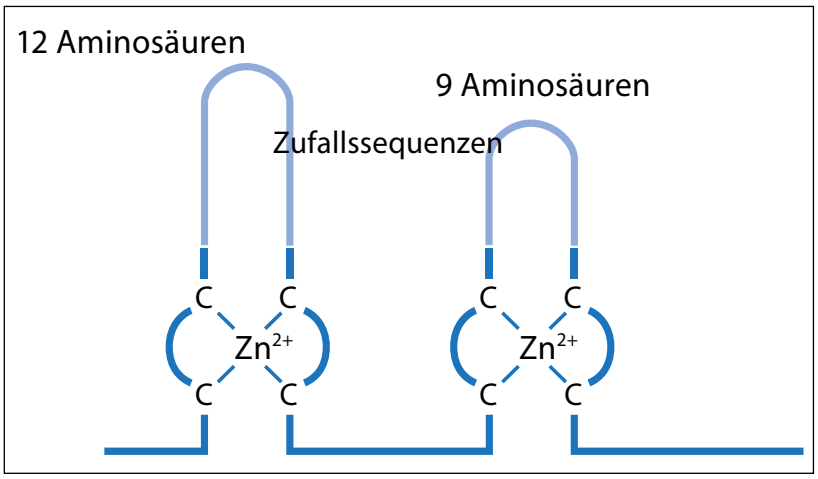


Abb. 2 Zinkfingerdomänen stabilisieren zufällige Schleifen. (Nach Seelig & Szostak 2007)

Als Ausgangspunkt für ihre Untersuchung wählten Seelig & Szostak die aus 460 Aminosäuren bestehende Sequenz des Retinoid-X-Rezeptors, RXRα, die in der Natur an DNA bindet. In zwei kleinen Schleifen wurden insgesamt 21 Aminosäuren zufällig ausgetauscht, wobei eine Bibliothek aus 10^{12} Zufallssequenzen (bezogen auf die 21 Aminosäuren) erzeugt wurde. Die Schleifen waren als Zinkfingerdomänen stabilisiert (Abb. 2). Damit ist, wenn überhaupt, nur ein kleiner Beitrag aus dem Bereich der Schleife selbst für die stabile Faltung erforderlich. Unter den erzeugten Zufallssequenzen zeigten einige Ligaseaktivität, d.h. aktivierte RNA-Moleküle können mit weiterer RNA verknüpft werden. Diese Aktivität wurde dann durch gerichtete Evolutionsmethoden weiter optimiert.

Die Autoren verglichen dann die erzielte Ligaseaktivität mit den spontan ablaufenden, durch Mg^{2+} katalysierten Verknüpfungsreaktionen und schlossen auf eine um mindestens $2 \cdot 10^6$ höhere Aktivität. Wie verhält sich dieses künstlich erzeugte Enzym aber im Vergleich zu natürlichen Ligasen? Eine Studie über die Kinetik einer Ligase wurde vor kurzem veröffentlicht (Gregory 2011). Für T4-DNA-Ligase, die an DNA-Doppelhelices Phosphorsäurediesterbindungen erzeugt, wird eine Katalysekonstante k_{kat} von annähernd 1 s^{-1} und die Michaeliskonstante K_m mit ca. 3 nM angegeben. Das von Seelig & Szostak beschriebene „Enzym" hat eine k_{kat} von ca. 1 h^{-1} (also ungefähr 3600 mal geringer). Die entsprechende Michaeliskonstante wird von den Autoren nicht angegeben. Sie schreiben aber, dass bei 10 mM Substrat noch keine Sättigung erreicht ist. Das bedeutet, dass K_m mindestens so hoch, d.h. größer als 10 mM ist, was wiederum ein gut 3.000-fach schlechterer Wert als bei T4-Ligase ist. Der Wert für k_{kat} / K_m für dieses sogenannte „Enzym" ist daher im Vergleich zur natürlichen T4-Ligase 10 Millionen mal schlechter. Hätten die Autoren ihre Befunde mit realen Enzymen verglichen, wäre deutlich geworden, dass sie nicht wirklich ein Enzym haben.

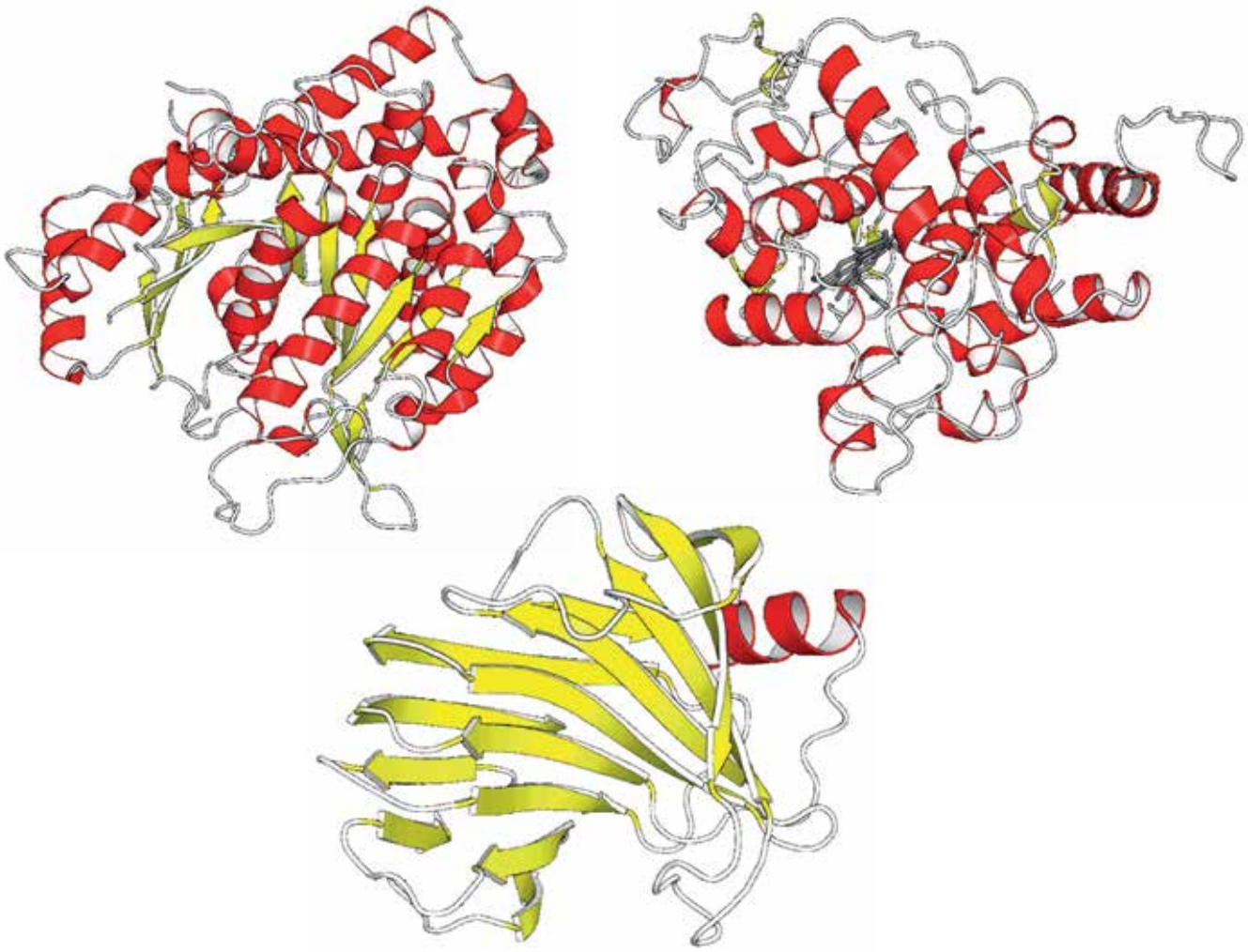


Abb. 3 Drei Beispiele von holzabbauenden Enzymen, mit denen der Autor gearbeitet hat, in dreidimensionaler modellhafter Darstellung. Oben links: Cellubiohydrolase; rechts: Lignin-Peroxidase, unten: Xylase.

Darüber hinaus wurde bei dem genannten Experiment eine Vereinfachung für den mehrstufigen Prozess eingeführt (natürliche Ligasen müssen, bevor sie Phosphorsäurediester bilden können, mit ATP reagieren). Im Experiment wurde dieser Schritt durch den Einbau von energiereichem Triphosphat in das Substrat umgangen. Legt man die künstliche Struktur und die nichtnatürliche Reaktion, die katalysiert wird, zugrunde, wird deutlich, dass das erzeugte „Enzym" in einer lebendigen Zelle nicht funktionieren würde. Das Experiment ist kein Beispiel für einen zufälligen evolutionären Prozess. Es wurde intelligent konzipiert und ausgeführt, außerdem wurden dafür Methoden und Bibliotheken genutzt, die seit über 20 Jahren entwickelt werden. Truman hat die Studien von Szostak et al. unter dem Aspekt der Information analysiert (Truman 2013).

Was wäre wenn?

Nehmen wir an, dass die beschriebene Abfolge von Mutationen sich in einer lebenden Zelle ereignet hätte. Wäre dies ein Beweis für zufällige Evolution? Seelig & Szostak erzeugten $4 \cdot 10^{12}$ mutierte Proteine. Nach Analyse der aktiven Sequenzen schlossen die Autoren, dass 9 der 21 Aminosäuren für die beobachtete Funktion verantwortlich waren. Von diesen waren nur vier in allen aktiven Sequenzen vorhanden. Nehmen wir an, dass die Mutationshäufigkeit bei *Escherichia coli* unter künstlichen Bedingungen 10^{-7} pro Nukleotid und pro Zellteilung beträgt. Um eine Zelle zu finden, in der diese vier spezifischen Aminosäuren gleichzeitig vorhanden sind, wären 10^{28} Bakterien nötig. Das ist die geschätzte Menge an Bakterien auf der Erde. Wie schafften es die Forscher, die Aktivität überhaupt zu finden, wenn die Wahrscheinlichkeit so klein ist? Der Grund dafür liegt darin, dass sie für ihre willkürliche Suche einen sehr kleinen Bereich (von 21 Aminosäuren) in einem richtig gefalteten Protein aus 460 Aminosäuren auswählten. Wenn alle 9 Aminosäuren (die nachgewiesenermaßen für die Aktivität verantwortlich sind) für die Aktivität wichtig wären, würde die Wahrscheinlichkeit, diese Aktivität zu finden, $2 \cdot 10^{-12}$ betragen. Das bedeutet, dass statistisch zwei solcher Mutanten in der von ihnen erzeugten Population zu finden wären. Wenn nur die vier in allen aktiven Se-

quenzen nachgewiesenen Aminosäuren genügen würden, um die Aktivität zu verursachen, dann beträgt die Wahrscheinlichkeit $6 \cdot 10^{-6}$. Dies bedeutet, dass ca. eine Million aktive Strukturen in der Population von Mutanten vorhanden sind.

Fazit

Was kann man aus diesen Studien lernen, wenn man die berühmte Nadel im Heuhaufen sucht? Liefern sie den Beweis, dass Zufallsprozesse funktionsfähige Proteine wie Enzyme mit der entsprechenden 3-dimensionalen Struktur erzeugen? Diese Untersuchungen sind interessant, aufschlussreich und sie unterstützen eigentlich die Schlussfolgerungen von Designkonzepten: Nach über 20 Jahren intelligenter Forschungsarbeit, der Anwendung moderner Methoden der Gentechnologie und dem Einsatz von Computermodellierung wurde, ausgehend von einem Enzym mit seiner natürlich gefalteten Struktur, mit eingeschränkten zufälligen Sequenzvariationen in einem kleinen Bereich des Proteins durch gelenkte Evolution eine Aktivität erzielt, die im Vergleich zur natürlichen mehrstufigen Reaktion 10 Millionen mal langsamer war. „Es ist keine starke Übertreibung, diesen experimentellen Aufwand damit zu vergleichen, dass man einen mit Sand gefüllten Trichter genauso über einen Strand bewegt, dass die Botschaft zu lesen ist: Hier ist der Beweis für Evolution. Zugegebenermaßen wäre es hierbei nicht nötig, dass für die Botschaft die exakte Lage jedes Sandkörnchens genau bestimmt wäre, aber die Ursache für die gesamte Erscheinung ist eindeutig nicht zufällig" (Dieser Vergleich stammt von Truman, persönliche Mitteilung).

Nach Tawfik ist die Entstehung funktioneller Proteine „etwas, das einem Wunder sehr ähnlich ist".

Dan Tawfik (2013) formuliert folgendermaßen: Wenn man ein Enzym identifiziert hat, das für eine gesuchte Reaktion eine schwache, unklare Aktivität aufweist, so ist ziemlich klar, dass man durch Mutationen und entsprechende Selektion diese Aktivität um mehrere Größenordnungen verbessern kann. Was fehlt, ist eine Hypothese für die früheren Etappen, in denen noch gar keine enzymatischen Aktivitäten vorliegen, also ohne aktive Zentren und Faltungen, bei denen Selektionsmechanismen als Ausgangspunkte ansetzen können. Evolution steckt in der Zwickmühle: Nichts kann sich entwickeln, bevor es nicht bereits besteht und funktioniert. Nach Tawfik ist die Entstehung funktioneller Proteine „etwas, das einem Wunder sehr ähnlich ist". Ich würde sogar noch weiter gehen und sagen: Es ist ein Wunder.

Literatur

Axe DD (2004) Estimating the prevalence of protein sequences adopting functional enzyme folds. J. Mol. Biol. *341*, 1295-1315. doi:10.1016/jmb.2004.06.058.

Axe DD (2010) The case against a Darwinian origin of protein folds. BIO-Complexity 2010(1):1-12. doi:10.5048/BIO-C.2010.1.

Bartel DP & Szostak JW (1993) Isolation of new ribozymes from a large pool of random sequences. Science *261*, 1411-1418. doi:10.1126/science.7690155.

Chao F-A et al. (2013) Structure and dynamics of a primordial catalytic fold generated by in vitro evolution. Nat. Chem. Biol. *9*, 81-83. doi:10.1038/nchembio.1138.

Dessailly BH et al. (2009) PSI-2: Structural genomics to cover protein domain family space. Structure *17*, 869-881. doi:10.1016/j.str.2009.03.015.

Doi N, Kakukawa K, Oishi Y & Yanagawa H (2005) High solubility of random-sequence proteins consisting of five kinds of primitive amino acids. Prot. Eng. Des. Sel. *18*, 279-284. doi:10.1093/protein/gzi034.

Fox S & Kaoru W (1958) Thermal Copolymerization of Amino Acids to a Product Resembling Protein. *Science* New Series, Vol. 128, No. 3333 p. 1214.

Gregory JS (2011) Kinetic Characterization of Single Strand Break Ligation in Duplex DNA by T4 DNA Ligase. J. Biol. Chem. *286*, 44187-44196. doi: 10.1128/MCB.23.16.5919-5927.2003.

Keefe AD & Szostak JW (2001) Functional proteins from a random-sequence library. Nature *410*, 715-718. doi:10.1038/35070613.

Kozulic B (2011) Proteins and Genes, Singletons and Species: http://vixra.org/abs/1105.0025.

Leisola M & Turunen O (2007) Protein engineering: opportunities and challenges. Appl. Microbiol. Biotechnol. *75*, 1225-1232. doi:10.1007/s00253-007-0964-2.

Lo Surdo P, Walsh MA & Sollazo M (2004) A novel ADP- and zinc-binding fold from function-directed in vitro evolution. Nat. Struct. Mol. Biol. *11*, 382-383. doi:10.1038/nsmb745.

Reidhaar-Olson JF & Sauer RT (1990) Functionally acceptable substitutions in two α-helical regions of λ repressor. Proteins 7, 306-316. doi: 10.1002/prot.340070403.

Riechmann L & Winter G (2000) Novel folded protein domains generated by combinatorial shuffling of polypeptide segments. Proc. Natl. Acad. Sci. *97*, 10068-10073.

Roberts RW & Szostak J (1997) RNA-peptide fusions for the *in vitro* selection of peptides and proteins. Proc. Natl. Acad. Sci. *94*, 12297-12302.

Seelig B & Szostak JW (2007) Selection and evolution of enzymes from a partially randomized non-catalytic scaffold. Nature, *448*, 828-833. doi: 10.1038/nature06032.

Silverman JA, Balakrishnan R & Harbury PB (2001) Reverse engineering the (β/α)8 barrel fold. Proc. Natl. Acad. Sci. *98*, 3092-3097. doi:10.1073/pnas.041613598.

Stomel JM et al. (2009) A man-made ATP binding protein evolved independent of nature causes abnormal growth in bacterial cells. PLoS ONE 4:e7385. doi:10.1371/journal.pone.0007385.

Tawfik D (2013) http://www.asbmb.org/asbmbtoday/asbmbtoday_article.aspx?id=48961.

Truman R (2013 Information Theory - Part 4. Fundamental Theorems of Coded Information Systems Theory. J. Creation *27*, 71-77. http://creation.com/cis-4.

Yockey HP (1977) A calculation of the probability of spontaneous biogenesis by information theory. J. Theor. Biol. *67*, 377-398. http://dx.doi.org/10.1016/0022-5193(77)90044-3.

Tetrapyrrole – Biokatalysatoren der ersten Stunde?

Zahlreiche Schlüsselfunktionen im Ablauf von physiologischen Vorgängen heutiger Organismen werden von zyklischen Molekülen übernommen, die als Tetrapyrrol-Makrozyklen bezeichnet werden. Daher besteht großes Interesse an der Formulierung einer schlüssigen Hypothese für deren Abiogenese*. Bisherige Versuche der Simulation von Vorgängen, die zur Bildung dieser Verbindungen geführt haben sollen, ergeben jedoch keine gute Basis für ein plausibles Modell der erstmaligen Bildung von Tetrapyrrol-Makrozyklen.

Boris Schmidtgall

Abiogenese

Hypothetische erstmalige natürliche Entstehung von Leben durch bloße physikalisch-chemische Prozesse, ohne Voraussetzung von schon vorhandenem Leben.

Relevanz von Tetrapyrrol-Makrozyklen

Aufgrund ihres häufigen Vorkommens in unterschiedlichen biochemischen Funktionseinheiten, ihrer auffälligen Geometrie und der faszinierenden chemischen und physikalischen Eigenschaften sind Tetrapyrrole seit langem Gegenstand intensiver Untersuchungen. Zu den bekanntesten Beispielen gehören die Aufklärung der Struktur des grünen Blattfarbstoffs Chlorophyll (Willstätter & Fischer 1913) und des „roten Blutfarbstoffs" Hämoglobin (Fischer & Zeile 1929). Bei Tetrapyrrolen handelt es sich um flache (planare), ringförmige Moleküle, die aus vier gleichen Untereinheiten zusammengesetzt sind. Zu den in der Natur am häufigsten vorkommenden Makrozyklen dieses Typs zählen Porphin **1**, Chlorin **2** und Corrin **3** (Abb. 1).

Aufgrund ihrer Stabilität kommen diese Verbindungen in größerer Menge in Sedimenten, Kohle und Erdöl vor (Schaeffer et al. 1993). Ihre ringförmige Struktur ermöglicht das Binden bestimmter Metallionen (Abb. 1), die einen Radius von 60–70 pm aufweisen (z. B. Mg^{2+} im Chlorophyll oder Co^{2+} im Vitamin B_{12}). Größere Metallionen wie Pb^{2+} (Blei) passen nicht ins Zentrum der zyklischen Verbindungen, während zu kleine Ionen wie Be^{2+} (Beryllium) oder Al^{3+} (Aluminium) nicht fest gebunden werden. Verbindungen aus Tetrapyrrolen und Metallionen werden als „Komplexe" bezeichnet und spielen bei zahlreichen physiologischen Vorgängen in Organismen eine zentrale Rolle.

Das Tetrapyrrolgerüst kommt als zentraler Bestandteil in biologisch relevanten Stoffen wie dem „grünen Blattfarbstoff" Chlorophyll oder dem „roten Blutfarbstoff" Hämoglobin vor.

Für die Photosynthese ist das Chlorophyll (Mg^{2+}-Porphyrin-Komplex) als Bestandteil des Lichtsammelkomplexes unverzichtbar. Der Sauerstoff-Transport im Blut vieler Lebewesen erfolgt durch das Hämoglobin, ein Enzym, in dessen Zentrum ein Fe^{2+}-Porphyrin-Komplex als Bindestelle für molekularen Sauerstoff fungiert. Weitere wichtige Funktionen von Metall-Tetrapyrrol-Komplexen sind die Beteiligung an Entgiftungsprozessen in der Leber (Monooxygenasen) und der Elektronentransport in der Atmungskette (Q-Cytochrom-c-Oxidoreduktase und Cytochrom-c-Oxidase).

Das Vorkommen porphinoider Ni^{2+}-Komplexe bei Archaebakterien gilt als Indiz dafür, dass diese Verbindungen bereits in einem frühen Stadium der angenommenen schrittweisen Lebensentstehung eine wichtige Rolle gespielt haben könnten (Eschenmoser 1988). Der Weg zur Entstehung von Tetrapyrrolen galt jedoch lange Zeit als ungeklärt. In den vergangenen Jahren hat die Forschungsgruppe um Lindsey

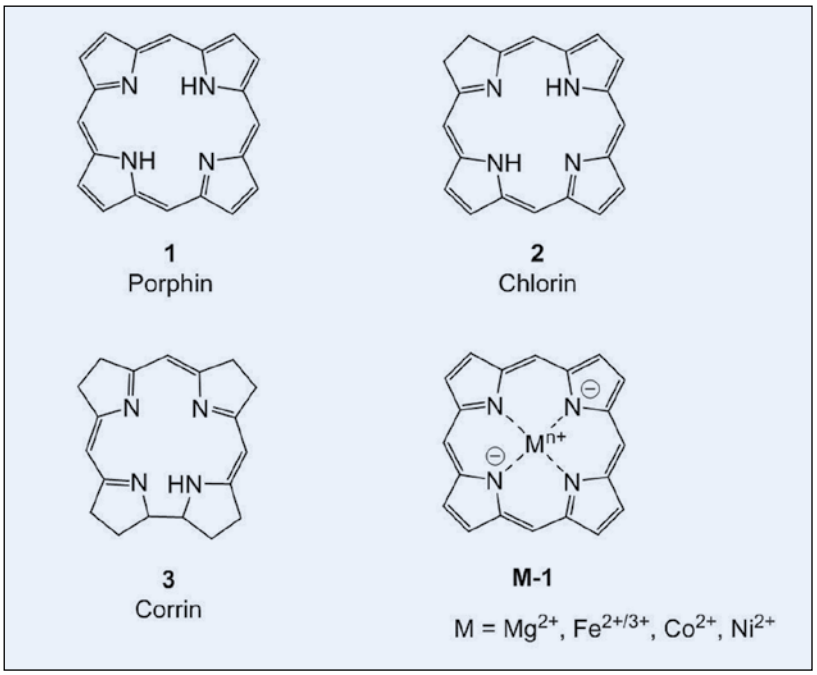


Abb. 1 In Organismen häufig vorkommende Tetrapyrrol-Makrozyklen und der Metallion-Komplex M1.

Hypothesen für die präbiotische Entstehung dieser Verbindungen auf der Basis von experimentellen Untersuchungen etabliert (Lindsey et al. 2009, Lindsey et al. 2011).

Analyse der Plausibilität des Modells zur Biogenese von Tetrapyrrol-Makrozyklen

Schon die gezielte Laborsynthese von Porphin **1** (Abb. 1) stellte bis vor kurzem noch eine beträchtliche Herausforderung dar. Im Jahr 1959 wurde eine Porphin-Synthese mit einer Ausbeute von mageren 5% in einer Publikation des *Journal of Organic Chemistry* beschrieben (Krol 1959). Vermutlich galten deshalb experimentelle Arbeiten zu Hypothesen über die präbiotische Entstehung dieser Verbindungen lange als wenig attraktiv. Erst im Jahr 2007 gelang es der Arbeitsgruppe um Lindsey, den Magnesium-Komplex **Mg-1** des Porphins in einer Ausbeute von 30% herzustellen (Lindsey 2007). Allerdings handelte es sich dabei um eine reine Laborsynthese, die für eine Diskussion potentieller präbiotischer Vorgänge ungeeignet ist. Der erste Versuch, eine Entstehung von Tetrapyrrol-Verbindungen unter als präbiotisch bezeichneten Bedingungen zu simulieren, wurde von Mauzerall durchgeführt (Mauzerall 1960). Bei diesen Versuchen wurde jedoch eine organische Verbindung (Porphobilinogen **PBG**) eingesetzt, deren abiogenetische Entstehung nicht als gegeben betrachtet werden kann. Zudem wurde nur eine Vorstufe (Uroporphyrinogen III, Abb. 3) der physiologisch relevanten Makrozyklen Porphin **1**, Chlorin **2** und Corrin **3** erhalten. In einer Reihe von aktuellen Publikationen beschrieb die Gruppe um Lindsey nun Ergebnisse ihrer experimentellen Arbeiten, die eine mögliche Lösung für das zuerst genannte Problem der früheren Arbeiten (Entstehung von **PBG**) darstellen sollen.

Als Rahmenbedingungen für die Simulationen wurden eine anaerobe Atmosphäre, die Abwesenheit von Enzymen und das Vorhandensein höherer Konzentrationen an Aminolävulinsäure (**ALA**) und eines β-Ketoesters (**KE**) (Reaktion I, Abb. 2) oder eines 2,4-Diketons (**1-AcOH**) (Reaktion II, Abb. 2) in einer wässrigen Lösung angenommen. **ALA** wurde als Ausgangsverbindung in den Experimenten gewählt, da dieses Molekül auch in der Biosynthese (in lebenden Zellen) stets der Ausgangspunkt für die Bildung von Tetrapyrrol-Makrozyklen ist (Marks 1966). Auf diese Weise sollte demonstriert werden, dass heutige physiologische Vorgänge ihren Ursprung in chemischen Reaktionsabläufen ohne Beteiligung von Enzymen haben. Allerdings sind weder **KE** noch **1-AcOH** in der Biosynthese von Porphyrinen involviert. Diese Verbindungen wurden bei den Simulationsexperimenten eingesetzt, da die Kondensation von **ALA** mit sich selbst ohne Steuerung durch Enzyme hauptsächlich zum Dihydropyrazin (**DHP**) führt und nicht zum **PBG** (Reaktion III, Abb. 2).

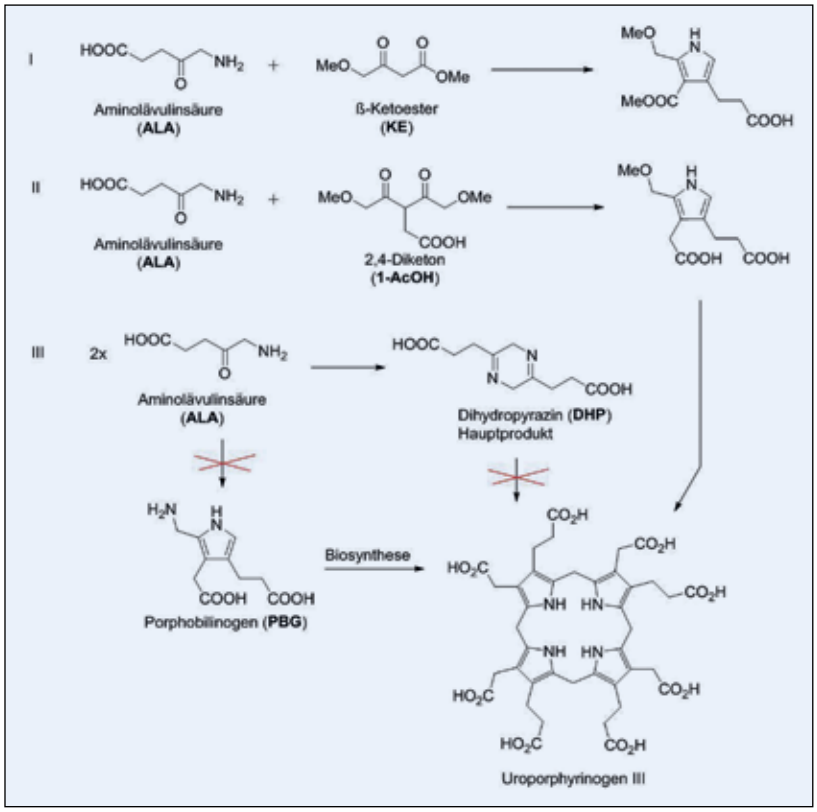


Abb. 2 Von Lindsey untersuchte Reaktionen zur Bildung von **PBG** und dessen struktureller Analoga.

Die Reaktionsbedingungen wurden hinsichtlich der Parameter Temperatur (70-100 °C bzw. 28-85 °C), pH-Wert (5-7) und Konzentration der Reaktionspartner (2-40 mM bzw. 5-240 mM) variiert, um zu belegen, dass diese Reaktionen keiner allzu spezifischen Bedingungen bedürfen (robuste Reaktion). Bei den durchgeführten Reaktionen konnte in einer maximalen Ausbeute von 10 % der Makrozyklus Uroporphyrinogen III (Abb. 2) als Gemisch mit einigen Nebenprodukten erhalten werden. In diesen Versuchen wurde folglich die spontane Organisation von acht einfachen, azyklischen Molekülen zu einer relativ komplexen Verbindung (Tetrapyrrol) nachgewiesen. Nach Ansicht der Autoren eignen sich diese Befunde als Indiz für die Plausibilität der spontanen Selbstorganisation von Katalysatoren, metabolischen Zyklen und Vorläufern von Photosynthese-Systemen.

Gemäß Lindsey handelt es sich bei der untersuchten Reaktion um ein beeindruckendes Beispiel der Selbstorganisation von acht azyklischen Molekülen (4 x **ALA** + 4 x **KE** oder 4 x **ALA** + 4 x **1-AcOH**) zu einem Tetrapyrrolgerüst (Lindsey 2011). Allerdings deutet die Ausbeute von maximal 10 % an, dass die Reaktion nicht der hauptsächlich ablaufende Prozess ist. Die tatsächliche Hauptreaktion ist die Polymerisation. Zudem ist mit diesen Befunden keinesfalls der

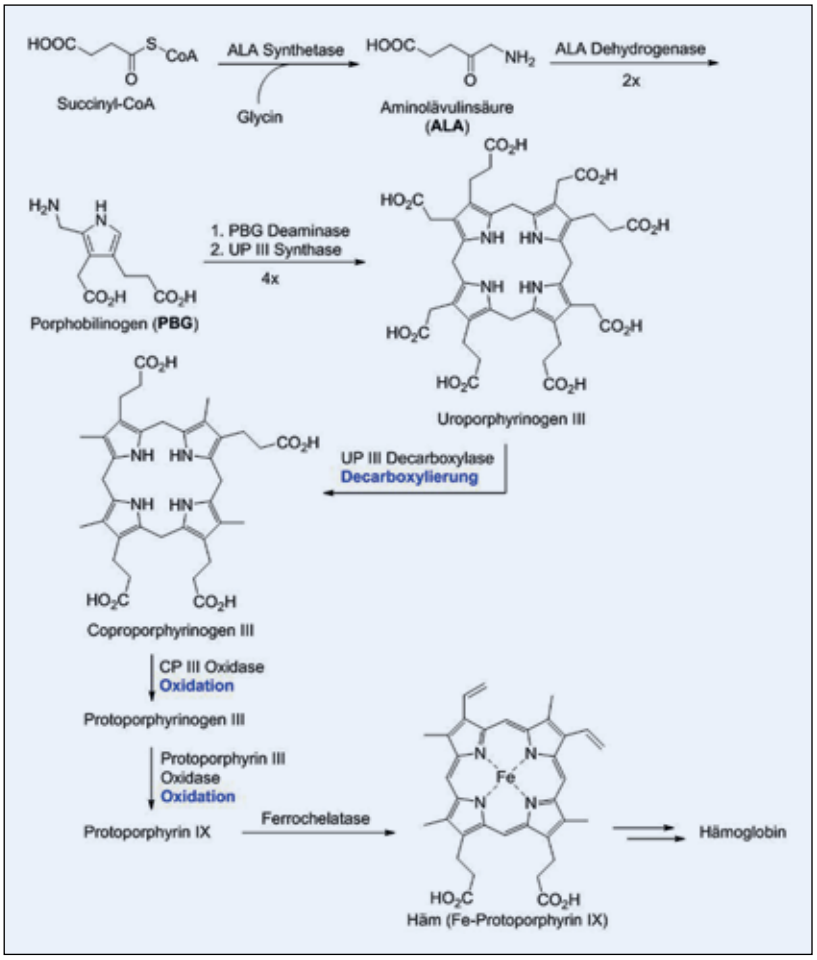


Abb. 3 Biosynthese des Häm-Systems als Beispiel für die biologische Entstehung von Porphyrinen.

Nachweis für die Abiogenese von Tetrapyrrolen erbracht, die in den bereits erwähnten biologischen Funktionseinheiten vorkommen. Bei allen beschriebenen Experimenten wurde kein Protoporphyrin IX (Abb. 2) erhalten, sondern nur die metabolische Vorstufe Uroporphyrinogen III (Abb. 3). Für die Weiterreaktion zum Protoporphyrin IX (unmittelbare Vorstufe vom Häm bzw, Chlorophyll) wären noch einige weitere Schritte notwendig, darunter vier regioselektive Decarboxylierungen und zwei Oxidationsschritte (Abb. 3).

Diese Reaktionen verlaufen in Zellen in unterschiedlichen Kompartimenten und unter Beteiligung von Enzymen. Besonders die Katalyse der Decarboxylierungen durch das Enzym Uroporphyrinogen III-Decarboxylase erweist sich als spektakulär, denn die Beschleunigung der Reaktionsgeschwindigkeit beträgt $6 \cdot 10^{24}$ M^{-1}. Es handelt sich dabei um die effizienteste Reaktionsbeschleunigung durch ein Enzym, die bisher bekannt geworden ist (Lewis 2008). Das bedeutet aber auch im Umkehrschluss, dass die entsprechende unkatalysierte Reaktion extrem langsam ist. Folglich ist dieser Vorgang auf die Katalyse angewiesen. Dazu passt auch der Befund (With 1975), dass die unkatalysierte Decarboxylierung nur unter sehr harschen Bedingungen abläuft (200 °C, 5 min). Auch die darauf folgenden Oxidationen von Coproporphyrinogen III und Protoporphyrin IX sind unter den von Lindsey gewählten Bedingungen problematisch, da in Gegenwart oxidierender Reagenzien die Ausgangsverbindung **ALA** nicht beständig wäre. Überhaupt ist die chemische Verbindung **ALA** nur bei niedrigem pH-Wert (2.3) und unter anoxischen Bedingungen wenige Monate haltbar. Auch Lindsey und Mitarbeiter berichteten, dass diese Verbindung bei einer Temperatur von -15 °C aufbewahrt werden musste (Lindsey 2009). Diese Eigenschaft zeichnet sie als hochgradig ungeeignet für eine längere Verweildauer in einer präbiotischen Welt aus. Zumindest kann **ALA** nicht in einer von Lindsey vorausgesetzten „warmen Welt" als Ausgangsverbindung angenommen werden.

Völlig unklar ist, wie porphinoide Verbindungen sich mit anderen Makromolekülen zu den eigentlich wirksamen biologischen Strukturen verknüpft haben könnten.

Das entscheidende Problem ist jedoch die nicht einmal im Ansatz behandelte Fragestellung, wie porphinoide Verbindungen sich mit anderen Makromolekülen zu den eigentlich wirksamen biologischen Strukturen (Photosysteme, Hämoglobin, Porphyrin-haltige Enzyme) verknüpft haben könnten. Enzyme, die z. B. Häm-Einheiten enthalten, sind auf die Proteinhülle angewiesen, da anderenfalls die Spezifität der Reaktionen nicht gegeben wäre. Im Zusammenhang mit der Stoffwechsel-zuerst-Hypothese bezeichnete Orgel das Fehlen der Spezifität einfacher Vorgänger von späteren komplexeren Enzymen als das ungelöste Kernproblem (Orgel 2008): „Die größte Herausforderung für Verfechter von Metabolismus-zuerst-Hypothesen – die durch das Fehlen der Spezifität nichtenzymatischer Katalysatoren verursachten Probleme – sind generell nicht berücksichtigt worden."[1] Verknüpfende Reaktionen mit porphinoiden Verbindungen dürften allerdings ohne geeignete Katalysatoren äußerst schwer zu realisieren sein, da Porphyrine aufgrund ihrer hohen thermodynamischen Stabilität ausgesprochen reaktionsträge sind. Sie stellen folglich eher eine Sackgasse auf dem Weg zu komplexen biologischen Strukturen dar als eine realistische Zwischenstufe.

Die Bildung porphinoider Verbindungen bedarf einer spezifischen Katalyse

Zusammenfassend gesagt kann auf der Grundlage bisheriger Experimente kein schlüssiges Modell für die Entstehung porphinoider Verbindungen

formuliert werden. Trotz ihrer thermodynamischen Stabilität bedarf es einer gezielten Steuerung der chemischen Reaktionen durch komplexe und spezialisierte Enzyme, damit aus einfachen Vorläufern wie **ALA** die Tetrapyrrole **1**-**3** gebildet werden können.

Anmerkung

[1] „The most serious challenge to proponents of metabolic cycle theories – the problems presented by the lack of specifity of most nonenzymatic catalysts – has, in general, not been appreciated."

Literatur

Eschenmoser A (1988) Vitamin B_{12}: Experimente zur Frage nach dem Ursprung seiner molekularen Struktur. Angew. Chem. *100*, 5-40.

Fischer H & Zeile K (1929) Synthese des Hämatoporphyrins, Protoporphyrins und Haemins. Justus Liebiegs Ann. Chem. *468*, 98-116.

Krol S (1959) A new synthesis of porphyrin. J. Org. Chem. *24*, 2065–2067.

Lewis CA & Wolfenden R (2008) Uroporphyrinogen decarboxylation as a benchmark for the catalytic proficiency of enzymes. Proc. Natl. Acad. Sci. *105*, 17328–17333.

Dogutan DK, Ptaszek M & Lindsey JS (2007) Direct synthesis of magnesium porphine via 1-formyldipyrromethane. J. Org. Chem. *72*, 5008-5011.

Lindsey JS et al. (2009) Simple formation of an abiotic porphyrinogen in aqueous solution. Orig. Life Evol. Biosph. *39*, 495-515.

Lindsey JS et al. (2011) Abiotic formation of uroporphyrinogen and coproporphyrinogen from acyclic reactants. New J. Chem. *35*, 65-75.

Marks GS (1966) The biosynthesis of heme and chlorophyll. Bot. Rev. *32*, 56-94.

Mauzerall D (1960) The condensation of porphobilinogen to uroporphyrinogen. J. Am. Chem. Soc. *82*, 2605-2609.

Orgel LE (2008) The implausibility of metabolic cycles on the prebiotic earth. PLoS Biology *6*, e18.

Schaeffer P et al. (1993) Extraction of bound porphyrins from sulfur-rich sediments and their use for reconstruction of palaeoenvironments. Nature *364*, 133.

Willstätter R & Fischer M (1913), Untersuchungen über Chlorophyll XXIII. Die Stammsubstanzen der Phylline und Porphyrine. Justus Liebigs Ann. Chem. *400*, 182-194.

With TK (1975) Decarboxylation of uroporphyrin by heating at atmospheric pressure. Biochem J. *147*, 249-251.

Evolution vom Wasser ans Land: gar nicht so schwer?

Lebewesen sind in der Lage, auf Umweltänderungen durch Veränderungen im Bau, in der Physiologie oder im Verhalten zu reagieren (Plastizität). Das Erbgut enthält also Variationsprogramme, die bei Bedarf abgerufen werden. Diese Fähigkeit machten sich Forscher zunutze und ließen lungenatmende Flösselhechte auf Land aufwachsen. In der ungewohnten Umgebung zeigten die Fische als plastische Reaktion veränderte Verhaltensweisen und Änderungen im Bau einiger Knochen, die auf dem Land eine Verbesserung der Fortbewegung ermöglichen. Könnte diese plastische Fähigkeit in der angenommenen Evolution von Fischen zu Vierbeinern eine wichtige Rolle gespielt haben?

Reinhard Junker

Lebewesen haben die faszinierende Fähigkeit, sich unterschiedlichen Umweltbedingungen individuell anpassen zu können. Bestimmte Umweltreize können Veränderungen im Körperbau, in der Physiologie oder im Verhalten auslösen, die das Überleben ermöglichen oder erleichtern. Das Erbgut wird dabei nicht geändert, vielmehr sind im Erbgut Variationsprogramme verankert, die bei Bedarf abgerufen werden können. Diese Fähigkeit nennt man Plastizität („Formbarkeit") oder (im deutschen Sprachraum) Modifikation und sie gehört sozusagen zur Standard-Ausstattung von Lebewesen. Ein typisches Beispiel ist die Bildung von Hornschwielen an Händen oder Füßen aufgrund verstärkter mechanischer Beanspruchung der Haut.

Plastizität und Evolution

In der Evolutionsforschung hat das Phänomen Plastizität in den letzten Jahren vermehrt Aufmerksamkeit gefunden. Dabei wird der Frage nachgegangen, ob plastische Reaktionen das Potential beinhalten könnten, zu evolutionären Neuheiten zu führen. Auf den ersten Blick erscheint das wenig plausibel, denn plastische Änderungen sind keine Merkmale, die erst neu erworben wurden, sondern gehören bereits zum (zeitweise) verborgenen Repertoire der Lebewesen. Dennoch lautet eine Idee in Bezug auf Evolution wie folgt: In Extremumwelten (unter stark stressenden Bedingungen) könnten aufgrund einer plastischen Reaktion Merkmale

Abb. 1 Der Flösselhecht *Polypterus senegalus*, mit dem die Experimente durchgeführt wurden. (Wikipedia, CC BY 2.0)

ausgeprägt werden, die sonst nicht zum Vorschein kommen und die Ansätze zu einer weitergehenden Evolution darstellen könnten. Doch mehr als eine Idee ist dieser Ansatz bisher nicht.

Flösselhechte als Modell

Eine Forschergruppe hat diese Idee kürzlich angewendet auf die Frage, wie aus Fischen Vierbeiner geworden sein könnten (Standen et al. 2014). Es sind hierzu zwar einige Fossilien bekannt, doch kann diesen kaum irgendwelche Information entnommen werden, *wie* die zahlreichen für diesen Übergang notwendigen Änderungen abgelaufen sind. Dazu machten die Forscher nun Versuche mit dem Senegal-Flösselhecht *(Polypterus senegalus)*. Flösselhechte gelten als urtümliche Strahlflosser-Fische, die an der Basis des Strahlflosser-Fisch-Stammbaums stehen, sozusagen unweit der Abzweigung der Fleischflosser, zu denen die mutmaßlichen Landwirbeltiervorläufer gehören. In gewissem Sinne stehen sie den damaligen mutmaßlichen ersten Landgängern also nahe.

Flösselhechte besitzen eine paarige Lunge, die zugleich als Schwimmblase fungiert, und sind zur Luftatmung befähigt. Sie leben zwar fast ausschließlich im Wasser in krautigen Uferbereichen, können aber auch auf Land überleben und von einem Wasserloch zum nächsten gelangen. Das schaffen sie, weil sie sich mit Hilfe ihrer kräftigen Brustflossen auf Land fortbewegen können und in der Lage sind, ihren Kopf etwas anzuheben. An dieser Fähigkeit knüpften die Wissenschaftler an. Sie zogen die Fische acht Monate lang außerhalb des Wassers auf und machten dabei bemerkenswerte Beobachtungen: Im Vergleich zur im Wasser aufgezogenen Kontrollgruppe setzten die Fische ihre Flossen näher an der Körpermitte auf und machten kürzere Schritte, wodurch sie weniger abrutschen. Außerdem hielten sie ihren Kopf höher und bewegten Flossen und Schwanz weniger, was das Laufen verbessert und Energie spart. Das veränderte Verhalten sei wahrscheinlich durch das häufige Üben erlernt, so die Forscher. Noch erstaunlicher sind Veränderungen in der Anatomie. Schlüsselbeine und Cleithrum (ein Knochen des Schultergürtels von Knochenfischen und einiger Vierbeiner) waren verlängert, wodurch der Platz zwischen dem Kiemendeckel und der Flosse vergrößert wird, was der Flosse mehr Bewegungsraum verleiht. Es handelt sich also um ein typisches Beispiel von Plastizität. Interessanterweise sind die auf Land aufgezogenen Fische nicht schlechter im Schwimmen als die im Wasser aufgezogene Kontrollgruppe.

Die bei den Flösselhechten beobachteten Veränderungen ähneln den Ausprägungen bei einigen fossilen Formen, die als Vorläufer der Landwirbeltiere diskutiert werden (s. u.). Daher formulieren die Forscher die Idee, dass auch bei diesen Formen vor 400 Millionen Jahren zur Zeit des Devons die beim Flösselhecht beobachtete phänotypische Plastizität eine vielleicht wesentliche Rolle gespielt haben könnte.

Ein Beitrag zur Erklärung von Makroevolution?

Das Experiment von Standen et al. (2014) liefert interessante Ergebnisse. Es erinnert an ein unfreiwilliges Experiment mit einer Ziege, die von Geburt an nur Vorderbeine hatte, es aber lernte damit umzugehen, was ebenfalls auch anatomische Veränderungen zur Folge hatte (Slijpers Ziege; Beschreibung z. B. bei West-Eberhard 2005, 611). Kirschner & Gerhart (2005) nennen diese Fähigkeit von Geweben und Organen, auf äußere Reize flexibel reagieren zu können, „exploratives Verhalten". Explorative Systeme sind „antwortend", d. h. sie reagieren auf äußere Signale. Allerdings entstehen dadurch keine neuen Bauelemente und keine neuen Wechselwirkungen wie z.B. neue Muskelansatzstellen oder neue Knochenelemente.

Die Änderungen betreffen keine Neuheiten, sondern sind Variationen vorhandener Konstruktionselemente.

Zur Einschätzung der möglichen Bedeutung in Bezug auf Evolution, insbesondere zur Frage, wie evolutionäre Neuheiten entstehen könnten (Makroevolution), sollen nachfolgend einige Aspekte zusammengestellt werden.

- Die Änderungen betreffen keine Neuheiten, sondern sind Variationen vorhandener Konstruktionselemente. Die Flösselhechte besaßen anfangs bereits die Fähigkeit, auf Land zu gehen und auf Land zu überleben. Darüber, wie diese Fähigkeit entstand, geben die Experimente keinen Aufschluss.

• Die Fische würden das experimentell hervorgerufene Verhalten in ihrem natürlichen Lebensraum nicht zeigen. Dort graben sie sich bei Wasserknappheit in den Schlamm. Freiwillig würden die Fische die Versuche der Fortbewegung auf Land vermutlich nicht machen.

• Standen et al. (2014) ziehen Vergleiche der Knochenveränderungen mit dem fossilen Quastenflosser *Eusthenopteron* und mit den Tetrapoden (Vierbeinern) *Acanthostega* und *Ichthyostega*, die zu den ältesten Tetrapodengattungen gehören. *Eusthenopteron* war ein reines Wassertier und seine Merkmalsausprägungen sind daher kaum geeignet, eine beginnende Landanpassung zu belegen. Ähnliches gilt auch für *Acanthostega*. Dieser war zwar ein Vierbeiner und besaß acht Finger, lebte aber wahrscheinlich ebenfalls ausschließlich im Wasser, was aus einer Reihe anatomischer Merkmale geschlossen wird (Clack 2002, 124). Aussagekräftiger ist dagegen der Vergleich mit *Ichthyostega*, da diese Gattung sehr wahrscheinlich auch an Land ging und klassisch als das „erste Amphibium" gilt. Dennoch: *Ichthyostega* war sehr ungewöhnlich konstruiert mit stark überlappenden Rippen und ist in dieser und anderer Hinsicht ganz einzigartig gebaut (Ahlberg et al. 2005). Diese Autoren betrachten *Ichthyostega* als eines von mehreren kurzlebigen evolutionären Experimenten; diese Gattung wäre daher ebenfalls kein idealer Kandidat für eine Modellierung des Übergangs von Wasser ans Land.

• Dass es Ähnlichkeiten der anatomischen Veränderungen im Vergleich mit fossilen Formen gibt, die als Vorläufer der Vierbeiner diskutiert werden, ist nicht überraschend, da es dafür eine funktionelle Notwendigkeit gibt.

• Beim Übergang vom Leben im Wasser zu einem Leben an Land sind zahlreiche sehr viel grundlegendere Änderungen notwendig als die plastischen Änderungen, die bei den Flösselhechten beobachtet wurden.

• Hutchinson (2014) weist darauf hin, dass Flösselhechte trotz ihrer Plastizität keine landlebenden Nachfahren haben.

Es ist unklar, woher die plastischen Fähigkeiten kommen, meist wird große Plastizität aus Ausgangssituation betrachtet.

• Ob die plastisch erworbenen Merkmale bei *Polypterus* auch an die Nachkommen weitergegeben werden, ist derzeit nicht geklärt; das soll eine Fortsetzung des Experiments über mehrere Generationen zeigen. Plastische Änderungen gehen bei Wegfall der betreffenden Bedingungen wieder verloren; sie müssen im Laufe vieler Generationen fixiert werden, um evolutive Bedeutung zu erlangen. Ob dies bei *Polypterus* möglich ist, ist nicht bekannt; Pennisi (2014) meint, das sei ein „Geheimnis".

• Zahlreiche Studien zur Plastizität der Lebewesen zeigen ziemlich übereinstimmend, dass es einen Trend von anfangs hoher Plastizität in Richtung verringerter Plastizität gibt (Überblick bei Junker 2014). Diese Beobachtung machten die Forscher auch bei den außerhalb des Wassers aufgezogenen Flösselhechten: Ihre Gehbewegungen weisen eine verringerte Variabilität auf (Standen et al. 2014, 56). Interessant wird hier sein, welche Tendenz sich bei den geplanten Mehr-Generationen-Experimenten zeigen wird.

• Wie auch in anderen Fällen ist unklar, woher die plastischen Fähigkeiten kommen (Hutchinson 2014); klar ist aber, dass sie im normalen Lebensraum der Flösselhechte nützlich sind.

Schlussfolgerungen

In der Tagespresse wurden die Befunde zur Plastizität der Flösselhechte teilweise stark überbewertet. Eine der Überschriften lautete: „Evolution in acht Monaten: Wie Fische laufen lernen" (www.ruhr-lippe-marktplatz.de). Was bisher Theorie gewesen sei, sei nun in der Praxis ansatzweise nachgewiesen worden. Das ist irreführend und auch keineswegs die Aussage des Originalartikels. Standen et al. (2014, 54) schreiben vielmehr: „Unsere Resultate eröffnen die Möglichkeit, dass umweltinduzierte Entwicklungs-Plastizität die Entstehung der Land-Merkmale, die zu den Vierbeiner führten, erleichtert haben." Ob sie diese Entstehung auch ermöglichen, ist angesichts der oben genannten Befunde und Probleme mehr als fragwürdig.

Literatur

Ahlberg PE, Clack JA & Blom H (2005) The axial skeleton of the Devonian tetrapod *Ichthyostega*. Nature *437*, 137-140.

Clack JA (2002) Gaining Ground. The origin and evolution of tetrapods. Bloomington and Indianapolis: Indiana University Press.

Hutchinson J (2014) Dynasty of the plastic fish. Nature *513*, 37-38, doi:10.1038/nature13743.

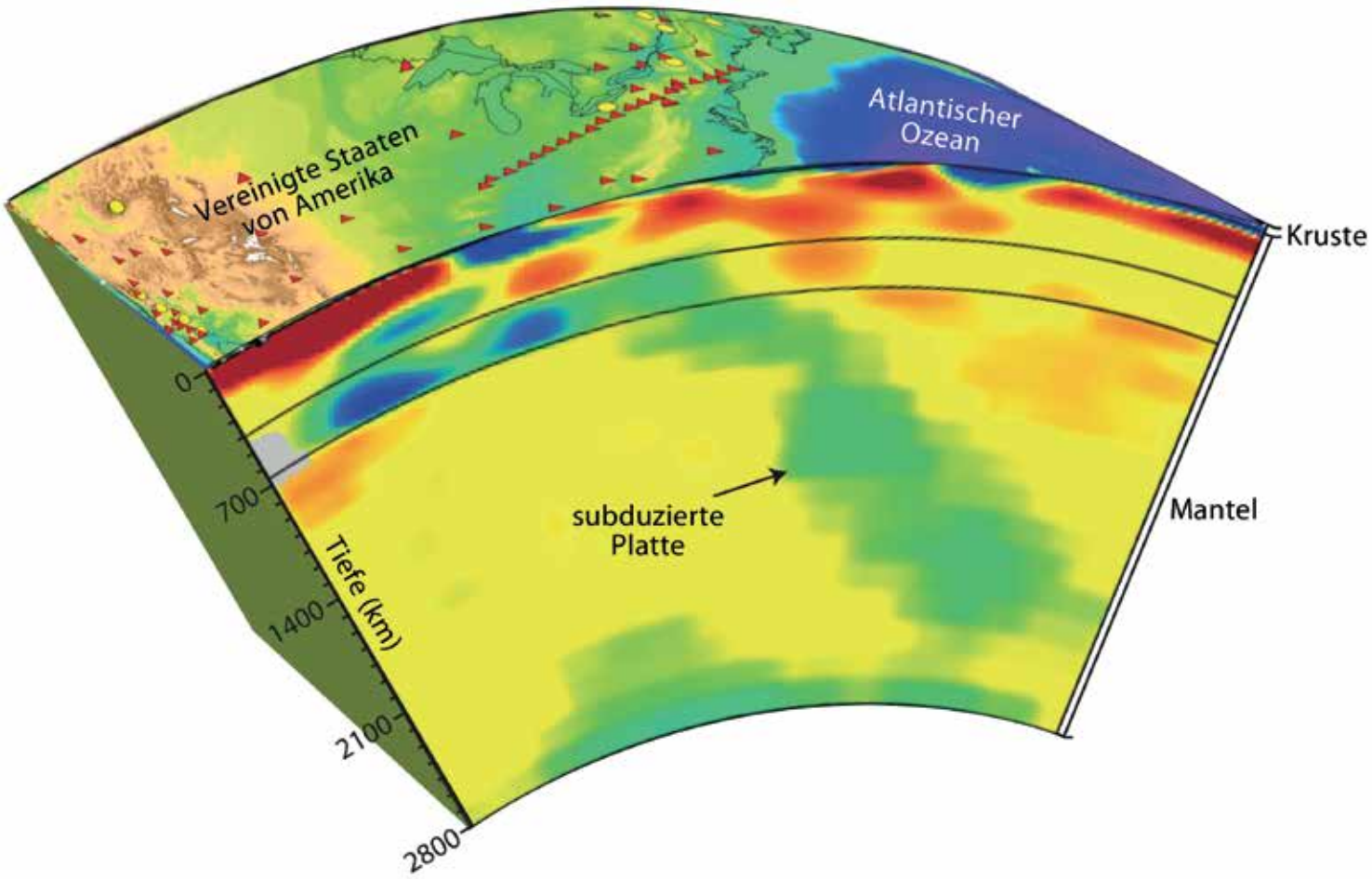
Junker R (2014) Plastizität der Lebewesen: Baustein für Makroevolution? W+W Special Paper B 14-2, http://www.wort-und-wissen.de/artikel/sp/b-14-2-plastizitaet.pdf

Kirschner MW & Gerhart JC (2005) The Plausibility of Life. Resolving Darwin's Dilemma. New Haven and London.

Pennisi E (2014) Fish raised on land give clues to how early animals left the seas. http://news.sciencemag.org/biology/2014/08/fish-raised-land-give-clues-how-early-animals-left-seas.

Standen EM, Du TY & Larsson HCE (2014) Developmental plasticity and the origin of tetrapods. Nature *513*, 54-58; doi:10.1038/nature13708

West-Eberhard MJ (2005a) Phenotypic accommodation: Adaptive innovation due to developmental plasticity. J. Exp. Zool. *304B*, 610-618.



Seismische Tomographie: Durchleuchtung der Erde gewinnt an Schärfe

Der seismischen Tomographie als bildgebendes Verfahren wird eine zentrale Rolle in der Erforschung der Struktur der Erde und ihrer Dynamik zugeschrieben. Mit den Daten des Seismometer-Netzwerkes USArray sind dreidimensionale Bilder vom Aufbau der Erde in bislang nicht gekannter Detailtreue entstanden. Im Untergrund des Yellowstone kann (ehemals?) aufströmendes Mantelgestein (Mantle Plume) bis in 800 km Tiefe (unterer Mantel) verfolgt werden.

Michael Kotulla

Die USArray-Initiative (Meltzer et al. 1999) ist Teil des US-amerikanischen Programms „EarthScope – Ein Blick in unseren Kontinent“ (Kerr 2013b). Das 2004 begonnene Projekt tritt in seine vorerst letzte Phase. Die Tomographie* des US-Kernlandes ist nahezu abgeschlossen; nunmehr erfolgt die systematische Durchleuchtung Alaskas (2014-2018) und seiner Randgebiete.

Die Datensammlung erfolgt im Wesentlichen durch ein mobiles Seismometer-Netzwerk (Array) mit 400 Seismometerstationen, das seit 2004 von der Pazifikküste schrittweise ostwärts „gewandert“ ist. Die Stationen werden jeweils für eine Dauer von zwei Jahren in einem regelmäßigen Raster von ±70 km Maschenweite aufgestellt. Daneben gibt es über 100 permanente Seismometerstationen (Referenz-Netzwerk) und einen Pool portabler Stationen für Spezialuntersuchungen.

Die Seismometer registrieren Erdbebenwellen. Auf ihrem Weg zwischen Quelle und Empfänger nehmen sie Informationen über den

Abb. 1 Seismische Tomographie. Das aktuelle Bild zeigt einen Querschnitt der Erdkruste (Crust) und des Mantels (Mantle) unterhalb von Nordamerika bis in eine Tiefe (Depth) von 2.800 km. Die unterschiedlichen Laufzeitzeiten seismischer Wellen werden interpretiert und in Wärmeunterschiede umgerechnet. Blaue und grüne Farbtöne bedeuten im Verhältnis kältere Gesteine, rote Farbtöne dagegen wärmere Regionen. Die grüne „Diagonale" im Mantel und die sich nach links (Westen) anschließenden grünen und blauen Zonen zwischen den Tiefenlinien von 410 km und 660 km (Übergangszone unterer zu oberer Erdmantel) werden als Rest einer alten tektonischen Platte (Subducted Plate), der Farallon-Platte, gedeutet, die – ausgelöst durch eine Plattenkollision – unter der nordamerikanischen Platte subduziert (abgetaucht) bzw. von der nordamerikanischen Platte überfahren wurde. Diese Platte (bzw. Plattenbewegung) wird für die Gebirgsbildung und den Vulkanismus im Westen der USA verantwortlich gemacht. (Bild: Suzan VAN DER LEE & Steve GRAND; freundliche Zurverfügungstellung)

Untergrund (Geschwindigkeitsanomalien der Wellenausbreitung) auf, die durch die seismische Tomographie entziffert werden. Auf diese Weise wird der gesamte Aufbau der Erde interpretiert und abgebildet[1].

Auf der großen Skala macht die Tomographie abtauchende (Lithosphären-) Platten, große Scherzonen (z. B. San Andreas-Verwerfung) oder aufströmendes Mantelgestein (Plumes, Manteldiapire) sichtbar. Die Textabbildungen der ausgewählten Beispiele, die hier erläutert werden, zeigen den Untergrund des nordamerikanischen Kontinents (Abb. 1, Earthscope 2008, vgl. VAN DER LEE et al. 2008) sowie des pazifischen Nordwestens (Abb. 2, OBREBSKI et al. 2010). Während Abb. 1 auf seismischen Daten vor der USArray-Initiative basiert, sind für Abb. 2 USArray-Daten verarbeitet worden.

Glossar

Seismische Tomographie: Die Durchleuchtung und Sichtbarmachung von Strukturelementen des Erdinneren, ähnlich dem Prinzip einer Röntgen-Computertomographie. Dabei werden Geschwindigkeitsanomalien der seismischen Wellenausbreitung in Temperaturunterschiede umgewandelt.

Solche dreidimensionalen und hochauflösenden Bilder (im Dekakilometer-Bereich) tragen maßgeblich zum weiteren Verstehen der Struktur der Erde und ihrer Dynamik bei. Allerdings wird zunächst (nur) ein Einblick in den Ist-Zustand (Struktur) gewährt, die Dynamik, der geodynamische Prozess, die strukturelle Veränderung mit der Zeit, muss rekonstruiert werden.

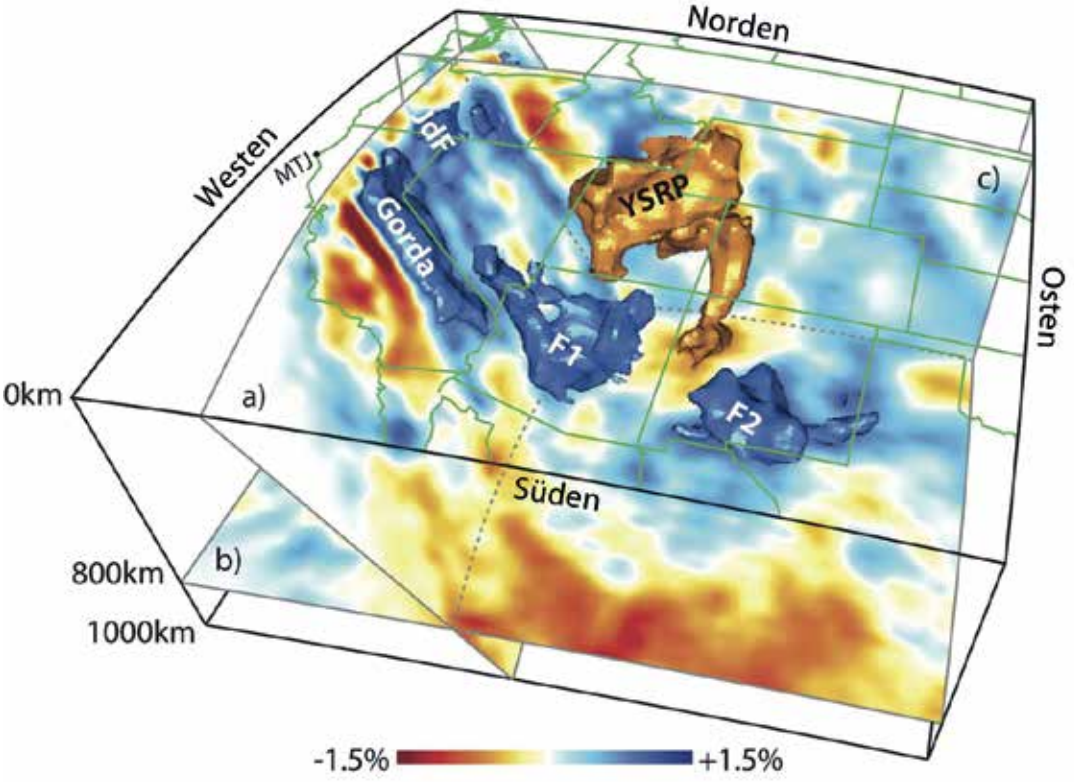


Abb. 2 3D-Bild des Untergrundes des Pazifischen Nordwestens. Die aktuelle Tomographie wird interpretiert als eine Interaktion der abtauchenden Juan-de-Fuca-Platte (JdF) bzw. der ehemals größeren Farallon-Platte (F1 und F2 als Fragmente) mit dem Manteldiapir (aufströmendes Mantelgestein), der sich unterhalb der Yellowstone-Snake-River-Ebene (YSRP, P = plain) befindet. Die Gorda-Platte, ehemals Teil der größeren Farallon-Platte, reicht etwa 600 km in die Tiefe. Die Farbskala weist die jeweilige Abweichung der P-Wellen-Geschwindigkeit vom Referenzmodell aus (blau = „kalt", rot = „warm"). Weitere Erklärungen siehe Textteil. a) Schrägschnitt entlang des Einfallwinkels der Gorda-Platte, b) Horizontalschnitt in 800 km Tiefe, c) Querschnitt etwa entlang des 45. Breitengrades; Oberfläche Abgrenzungen der US-Bundesstaaten. (Grafik aus OBRESKI et al. 2010; freundliche Zurverfügungstellung durch den Co-Autor Richard A. ALLEN)

Tomographie und Plattentektonik

Das erste Beispiel wird konventionell mit dem Konzept der Plattentektonik erklärt, wonach die Lithosphäre (Erdkruste und oberster Mantel) in wenige große und einige kleinere bewegliche Einzelteile (tektonische Platten) unterteilt (fragmentiert) ist. In Abb. 1 werden die grüne „Diagonale" im Mantel und die sich nach links (Westen) anschließenden grünen und blauen Zonen zwischen den Tiefenlinien von etwa 410 und 660 km als Rest einer alten tektonischen Platte (subduzierte Platte) gedeutet, die – ausgelöst durch eine Plattenkollision – unter der nordamerikanischen Platte subduziert (abgetaucht) ist bzw. von der nordamerikanischen Platte überfahren wurde. „Gegenwärtig" liegt der nordamerikanische Osten über dem Eintauch-Bereich der Platte in den unteren Mantel (unterhalb 660 km). Der tiefste Teil der subduzierten Platte liegt bereits unter dem Atlantischen Ozean. Diese (alte) Platte soll die ehemalige Farallon-Platte (siehe auch Pavlis et al. 2012, Siegloch & Mihalynuk 2013) repräsentieren, eine ehemals große ozeanische Platte westlich Amerika (nordamerikanische und südamerikanische Platte), deren westlichster noch vorhandener Rest durch Bruchzonen in die Juan-de-Fuca-, die Explorer- und die Gorda-Platte (Nordamerika), die Cocos-Platte (Mittelamerika) und die Nazca-Platte (Südamerika) zerlegt ist.

Es stellt sich die grundsätzliche Frage, wieso die ehemalige Farallon-Platte über mehrere Tausend Kilometer bis an die Basis des unteren Mantels überhaupt sichtbar ist. So schreiben beispielsweise Schmid et al. (2002, 17), dass erwartet werden könnte [aufgrund der langen Zeitskala], dass sich die [„kältere"] subduzierte Farallon-Platte thermisch weitestgehend an das umgebende [„wärmere"] Mantelmaterial unterhalb Nordamerikas angeglichen hat. Stattdessen zeige die Tomographie, so die Autoren weiter, positive seismische Geschwindigkeitsanomalien, die einer Wärmeanomalie von 200-400°C entspreche. In der Tat ist diese Feststellung ein wichtiges Indiz für eine ehemals extrem hohe Platten- bzw. Subduktionsgeschwindigkeit und eine kurze Zeitskala. Anstatt aber ergebnisoffen die Geodynamik und die Zeitfrage zu ergründen, entwickeln sie ein thermisches Modell, welches auf eine Subduktionszeit von 60 Millionen Jahren (verstanden als Real-Jahre) auf Basis radiometrischer Altersdaten gründet.

Yellowstone-Hotspot

Im zweiten, komplexeren Beispiel wird zusätzlich das Manteldiapir-Konzept angewendet. Die wesentlichen Strukturelemente des 3D-Bildes (Abb. 2) bestehen aus markierten blauen („kälteren") Körpern, gedeutet als herabsinkende Lithosphärenplatten (Gorda; Juan de Fuca, JdF) und Lithosphärenfragmenten (F1, F2), sowie einem gelb-roten („wärmeren") Körper, gedeutet als Manteldiapir unterhalb der Yellowstone-Snake-River-Ebene (YSRP). Bezogen auf eine zu erwartende mehrere Tausend Kilometer lange, absinkende Farallon-JdF- bzw. Farallon-Platte (s.o.) sind Ausdehnung und Eintauchtiefe (Juan-de-Fuca- (300 km) und Gorda-Platte (600 km)) überraschend gering. Die mit F1 und F2 markierten Körper östlich der abtauchenden Gorda-JdF-Lithosphäre werden als mögliche Fragmente der Farallon-JdF-Lithosphäre interpretiert.

Die in allen Facetten heute zu beobachtenden Geoprozesse sind verglichen mit der Vorzeit extrem niedrig-dynamisch und lokal begrenzt.

Mit Unterstützung geologischer Befunde an der Erdoberfläche rekonstruieren Obrebski et al. aus diesem komplexen Untergrundbild einen wahrscheinlichen Verlauf der Ereignisse: Die abtauchende Lithosphärenplatte wird von aufströmendem Mantelgestein (pilzartige Struktur) „durchschweißt", fragmentiert und teilweise durch den Plume-Kopf assimiliert. Das weiter aufsteigende Magma erreicht die Oberfläche; in kurzer Zeit werden – einem Aderlass gleich – gewaltige Lavamengen an Spaltensystemen ausgestoßen. Es entstehen die Flutbasalte des Columbia River im Osten Oregons. Eine Verlagerung der Aktivität in den südlichen Bereich des Plume-Kopfes und eine fortschreitende Subduktion bzw. Überfahrung in nordöstlicher Richtung relativ zur nordamerikanischen Platte (ca. 600 km) führt zum (abklingenden?) Vulkanismus der Yellowstone-Snake-River-Ebene und final zum heutigen Hotspot (Wärmeanomalie) des Yellowstone.

Die mögliche Existenz von Manteldiapiren und ihre Wirkungsweise wird seit über 40 Jahren diskutiert (vgl. Kerr 2013a). Sofern die aufwändige seismische Interpretation korrekt ist, haben Obrebski et al. (2010) den Yellowstone-Plume nunmehr hochauflösend bis in den oberen Teil des unteren Mantels (800 km Tiefe) abbilden (und verfolgen) können; Smith et al. (2009) gelang dies aufgrund eines gröbermaschigen Apparatur-Netzes (nur) bis in 660 km Tiefe (Grenze unterer zu oberer Mantel). Der tomographische Einzel-Befund in Verbindung mit weiteren geodynamischen, geochemischen und geologischen Überlegungen spricht für eine tiefgründige Entstehung des Mantelstroms an der Basis des unteren Mantels (2.700 - 2.900

km Tiefe). Das vermuten auch Schmandt et al. (2012), die ebenfalls auf Basis von USArray-Daten einen „heißen Mantel“ unterhalb Yellowstone bis zu einer Tiefe von etwa 900 km zeigen können. Dennoch äußern sie nüchtern: „Die Herkunftstiefe des Plume innerhalb des unteren Mantels bleibt ungewiss“ (S. 224, in Übersetzung).

Fazit

Die großskalige Durchleuchtung der Erde hat an Schärfe und Vertrauenswürdigkeit gewonnen. Dennoch kann das interpretierte Bild des Untergrundes nicht direkt überprüft werden; Tiefbohrungen dieses Ausmaßes sind nicht möglich.

Die fahrstuhlartigen Verbindungen zwischen der Oberfläche und den Tiefen des Erdmantels (Plattentektonik, Manteldiapire) scheinen allerdings weitestgehend „eingefroren“ oder „festgefahren“. So wirken nicht nur die bestandsaufnehmenden tomographischen Bilder. Die in allen Facetten heute zu beobachtenden Geoprozesse (System Erde) sind verglichen mit der Vorzeit extrem niedrig-dynamisch und lokal begrenzt. Für die Plattentektonik beschreibt es Franke so (2000, 30): „Die einzelnen Platten, aus denen sich die Kontinente zusammensetzen, sind größtenteils zur Ruhe gekommen, so dass die Plattenbewegungen innerhalb der heutigen Kontinente meist vollständig erloschen sind.“

Anmerkung

[1] Der Kurzbeitrag beschränkt sich auf das bildgebende Verfahren der seismischen Tomographie. Er behandelt nicht die unterschiedlichen Modelle und Sichtweisen zum Aufbau der Erde. Die primär seismologische Definition der Regionen – Kruste, unterer und oberer Mantel, äußerer und innerer Kern – beruht im Wesentlichen auf Unterschieden in der Dichte und der chemischen Zusammensetzung. Beispielsweise definiert die Mohorovičić-Diskontinuität die Grenzfläche Kruste/oberer Mantel mit einer (sprunghaften) Zunahme der seismischen P-Wellengeschwindigkeit auf > 7,6 km/s (ozeanische Kruste), > 7,8 km/s (kontinentale Kruste) oder, im Falle der isländischen Kruste, auf > 7,5 km/s (Bjarnason 2008). Die Gliederung in eine feste äußere Gesteinshülle, der Lithosphäre (griech. *lithos* = Stein), und einer darunter befindlichen, plastischen Asthenosphäre (griech. *asthenos* = weich) basiert auf Unterschieden im Festigkeits- bzw. Fließverhalten (Rheologie). Zur Lithosphäre gehört neben der Kruste der obere Teil des Mantels, der sog. lithosphärische Mantel. Die Lithosphärenplatten werden als starre Körper betrachtet, die auf der teilweise aufgeschmolzenen, plastischen Asthenosphäre driften bzw. driften können.

Literatur

Bjarnason IT (2008) An Iceland hotspot saga. Jökull *58*, 3-16.

Earthcope (2008) Seismic Tomography. [http://www.usarray.org/researchers/pubs]

Franke W (2002) Die vereinigten Platten von Europa. In: Wefer G (Ed.) Expedition Erde, 30-34, Berlin.

Kerr RA (2013a) The Deep Earth Machine Is Coming Together. Science *340*, 22-24.

Kerr RA (2013b) Geophysical Exploration Linking Deep Earth and Backyard Geology. Science *340*, 1283-85.

Meltzer A, Rudnick R , Zeitler P, Levander A, Humphreys G, Karlstrom K, Ekström G, Carlson R, Dixon T, Gurnis M, Shearer P & van der Hilst R (1999) USArray Initiative. GSA Today, November, 8–10.

Obrebski M, Allen RM, Xue M & Hung S-H (2010) Slab-plume interaction beneath the Pacific West. Geophysical Research Letters *37*, L14305, doi:10.1029/2010GL043489.

Smith RB, Jordan M, Steinberger B, Puskas CM, Farrell J, Waite GP, Husen S, Chang W-L & O'connell R (2009) Geodynamics of the Yellowstone hotspot and mantle plume: Seismic and GPS imaging, kinematics, and mantle flow. Journal of Volcanology and Geothermal Research *188*, 26-56.

Schmandt B, Dueker K, Humphreys E & Hansen S (2012) Hot mantle upwelling across the 660 beneath Yellowstone. Earth and Planetary Science Letters *331-332*, 224-236.

Schmid C, Goes S, van der Lee S & Giardini D (2002) Fate of the Cenozoic Farallon slab from a comparison of kinematic thermal modeling with tomographic images. Earth and Planetary Science Letters *204*, 17-32.

Siegloch K & Mihalynuk MG (2013) Intra-oceanic subduction shaped the assembly of Cordilleran North America. Nature *496*, 50-56.

Van der Lee S, Regenauer-Lieb K & Yuen DA (2008) The role of water in connecting past and future episodes of subduction. Earth and Planetary Science Letters *273*, 15-27.

Webseite

www.earthscope.org; www.iris.edu/hq/; www.usarray.org.

Kommentar

„Fehlkonstruktion Auge“: Am Ende nur ein Scherz?

Je mehr über die Eigenschaften des Wirbeltierauges erkannt wird, um so deutlicher erweist sich eine über 150 Jahre gern zitierte Einschätzung, das Auge sei eine mit Mängeln behaftete Konstruktion, als falsch. Fehleinschätzungen sind in der Wissenschaft Normalität; diesen Fall aber als bloßen Scherz abzutun, ist ein schlechter Versuch, den Verlust eines beliebten Argumentes zu bagatellisieren.

Henrik Ullrich

„Das Auge von Menschen und anderen Wirbeltieren ist von Anatomen ab und an scherzhaft als Fehlkonstruktion bezeichnet worden: Denn aus entwicklungsbiologischen Gründen ist unser Sehsinnesorgan falsch herum gebaut, also invertiert. … Das Gegenteil ist allerdings der Fall: Tatsächlich verbessert der Retinaaufbau das Bild sogar, berichten Amichai Labin vom Technion im israelischen Haifa und seine Kollegen“ (http://www.spektrum.de/news/lichtleiter-schichtdienst-im-auge/1299836).

Dieser Kommentar des Online-Wissenschaftsmagazins reiht sich ein in ähnlich klingende Wertungen der Entdeckungen israelischer Forscher zu den erstaunlichen Qualitäten von Müller-Zellen in der Netzhaut der Wirbeltiere. Es dürfte den mit der Materie vertrauten Leser verwundern, dass die unzählige Male und oft vehement vorgetragene Behauptung der „Fehlkonstruktion“ nun plötzlich als „Scherz“ bezeichnet wird. Wird also das „Aus“ des Fehlkonstruktions-Arguments beim Linsenauge hiermit besiegelt?

Wie im Eingangszitat angedeutet, galt die inverse Lage der Netzhaut (Retina) oft als Argument für einen gravierenden Konstruktionsfehler: Die lichtempfindliche Schicht im Augenhintergrund sei falsch herum angebracht. Nicht nur von Anatomen, sondern vor allem von Evolutionsbiologen wurde der Befund gern zitiert. Dieser wiederum wurde dann regelmäßig als Argument gegen „Schöpfung“ verwendet. Der Fortgang der Forschung zeigte aber zunehmend ausgeklügelte Strukturen, zu denen die Müller-Zellen gehören. Nicht nur, dass die Zellfortsätze der Müller-Zellen wie Lichtfaserkabeln das Licht nahezu verlustfrei durch die Schichtpakete von Zellen bringen, welche den Sinneszellen (Stäbchen, Zapfen) in der Netzhaut überlagert sind (Franze et al. 2007). Sie sorgen durch ihren trichterartigen Aufbau an der Außenseite der Netzhaut (Einfallsseite des Lichtes) auch dafür, dass die diskreten Unterschiede der

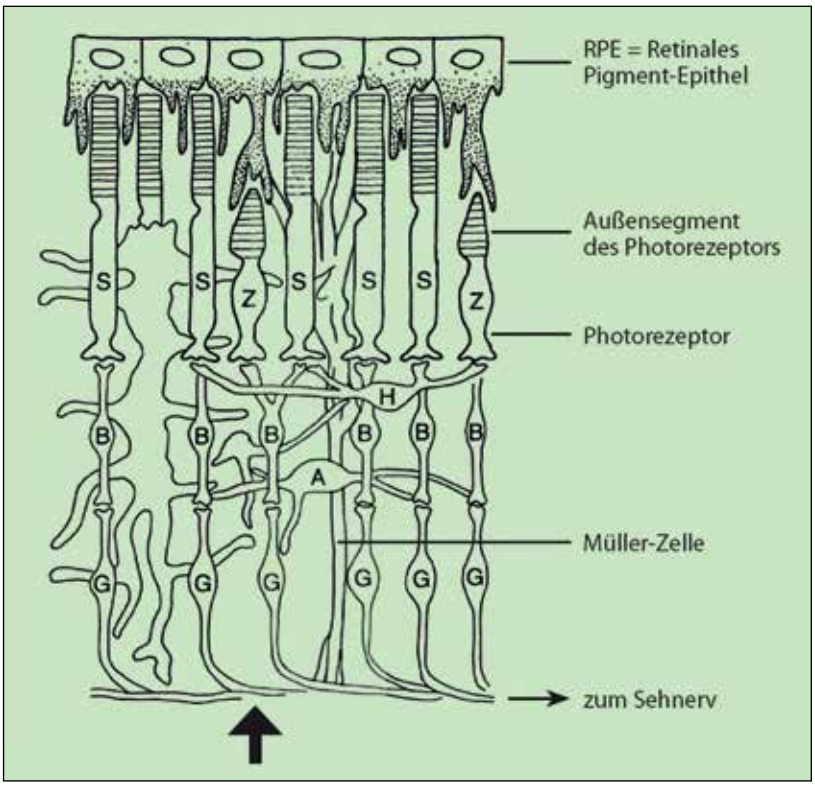


Abb. 1 Als vermeintlicher Konstruktionsfehler endgültig ausgemustert: Der Aufbau der Netzhaut bei Wirbeltieren (Retina), hier im schematischen Diagramm. Die Anordnung der Zellschichten in der Netzhaut ist invers, d. h. die lichtempfindlichen Zellen (Zapfen, Stäbchen) liegen auf der dem Licht abgewandten Seite des Zellverbundes. Diese Konstellation kann mit heutiger Kenntnis nicht mehr als fehlkonstruiert behauptet werden (siehe Text). Die inverse Konstruktion der Netzhaut der Wirbeltiere ist genial und hinsichtlich ihrer Funktion hochgradig optimiert. Der dicke Pfeil zeigt die Richtung des einfallenden Lichts an. A Amakrine Zelle, B Bipolarzelle, G Ganglienzelle, H Horizontalzelle, S Stäbchen, Z Zapfen. (Nach Adler & Farber 1986 und ergänzt nach Franze et al. 2007)

Lichtbrechung (chromatische Aberration) nicht zu einer Verschlechterung der Bildqualität führen (Labin et al. 2010, vgl. dazu Ullrich 2008, 2010).

Nun konnten die Forscher um Amichai Labin weitere Details zur Funktion dieser Zellfortsätze aufdecken. Müller-Zellen leiten das einfallende Licht abhängig von seiner spezifischen Wellenlänge gezielt zu den Zapfen- oder Stäbchenzellen. Die für das Farbsehen zuständigen Zapfenzellen erhalten durch die spezielle Innenkonfiguration (z. B. hoher Brechungsindex) der Lichtleitkabel den grün-roten Anteil des einfallenden Lichtes; die Stäbchenzellen werden gezielt mit den blau-violetten Anteilen versorgt. Dieses Phänomen entdeckten die Forscher bei Untersuchungen an der Netzhaut von Schweinen und des Menschen und konnten es mit Hilfe computerbasierter Modelle erklären.

Das Auge muss nun endgültig – wie andere Organe zuvor auch – von der Liste evolutionär bedingter Mängel gestrichen werden.

Ihrer Ansicht nach sprechen die Ergebnisse dafür, den Lichttransport durch die Netzhaut mittels der Müller-Zellen als einen integralen Bestandteil und ersten Schritt des Sehprozesses zu betrachten, sozusagen als ersten Schritt der Datenverarbeitung. Dieses Design führt zu einer Maximierung der Absorption derjenigen Photonen, die tagsüber den Zapfen zur Verfügung stehen. Bei schwachem Licht (Nacht, Dämmerung), in dem der blau-violette Anteil des einfallenden Lichtes überwiegt, werden die hochsensitiven Stäbchen (Hell-Dunkel-Sehen) bevorzugt angesprochen, was physiologisch sinnvoll ist. Neben anderen Spezialanpassungen (z. B. Verteilung Chromatin zu Heterochromatin in den Zellkernen der Sinneszellen, vgl. Ullrich 2010) legen diese Ergebnisse ein weiteres hochkomplexes Detail des Aufbaus und der Funktion des Auges offen. Wer angesichts der immer länger werdenden Liste faszinierender Eigenschaften der Wirbeltieraugen daran festhält, dass das Auge ein verbesserungswürdiger evolutionärer Flickenteppich sei, darf sich nicht wundern, wenn eine solche Sicht von der wissenschaftlichen Öffentlichkeit nunmehr zum Unsinn erklärt wird: „Dass die Photorezeptoren an der Hinterseite der Netzhaut gelegen sind, ist kein Verlegenheits-Design, es ist ein Design-Merkmal. Die Idee, dass das Wirbeltierauge, ähnlich einem von vorn zu belichtenden gewöhnlichen Fotoapparat, irgendwie verbessert werden könnte, wenn man nur die Verkabelung hinter die Photorezeptorenschicht brächte wie bei den Cephalopoden (Kopffüßer), ist unsinnig“ (http://phys.org/news/2014-07-fiber-optic-pipes-retina-simple.html).[1] Nein, es war tatsächlich kein Scherz, dem Auge und anderen Organen Konstruktionsmängel zu unterstellen. Charles Darwin hat diese Sichtweise und heuristische Erwartungshaltung als logische Konsequenz aus seiner Abstammungslehre vorgegeben. Und viele Biologen sind im letzten Jahrhundert dieser Vorgabe gefolgt und meinten sie bestätigen zu können (z. B. McAlpine 2010). Das Auge muss nun endgültig – wie andere Organe zuvor auch – von der Liste evolutionär bedingter Mängel gestrichen werden. Andere Beispiele werden dank weiterer wissenschaftlicher Forschung folgen (vgl. Ullrich 2013).

Anmerkung

[1] „Having the photoreceptors at the back of the retina is not a design constraint, it is a design feature. The idea that the vertebrate eye, like a traditional front-illuminated camera, might have been improved somehow if it had only been able to orient its wiring behind the photoreceptor layer, like a cephalopod, is folly.“

Literatur

Franze K et al. (2007) Müller cells are living optical fibers in the vertebrate retina. Proc. Natl. Acad. Sci. *104*, 8287-8292.

Labin AM, Safuri SK, Ribak EN & Perlman I (2014) Müller cells separate between wavelengths to improve day vision with minimal effect upon night vision. Nat. Comm. 5: 4319, doi:10.1038/ncomms5319.

Labin AM & Ribak EN (2010) Retinal Glial Cells Enhance Human Vision Acuity. Phys. Rev. Lett. *104*, 158102

McAlpine K (2010) Evolution gave flaved eye better vision. New Scientist, No. 2759, 6 May 2010; http://www.newscientist.com/article/mg20627594.000-evolution-gave-flawed-eye-better-vision.html.

Ullrich H (2008) Augenblicke – raffiniertes Design der Linsenaugen. Stud. Integr. J. *15*, 32-35.

Ullrich H (2010) Intelligente Konstruktion für eine optimierte Nachtsicht. Stud. Integr. J. *17*, 29-32.

Ullrich H (2013) „Die Narben der menschlichen Evolution“. Der Körper des Menschen: Ein evolutionärer Kompromiss oder ein geschaffenes Wrack? Stud. Integr. J. *20*, 68-75.

Streiflichter

Königsfarn – 180 Millionen radiometrische Jahre lang unverändert

Der Fund eines fossilen Königsfarns aus dem schwedischen Unterjura (180 Millionen radiometrische Jahre) stellt bisher bekannte Beispiele lebender Fossilien aufgrund detaillierter Erhaltung selbst von subzellulären Strukturen in den Schatten. Dass auch zelluläre Details über einen mutmaßlich so großen Zeitraum nahezu unverändert bleiben, wirft einige Fragen auf.

Lebewesen, die als Fossilien bekannt sind, aber auch heute in sehr ähnlicher Form existieren, üben eine besondere Faszination aus. Der Zahn der Zeit scheint ihnen nichts anhaben zu können. Solche „lebenden Fossilien" werden in evolutionärer Perspektive eher als Ausnahmen angesehen – widerstanden sie doch viele Millionen Jahre lang dem scheinbar unausweichlichen Drang der Natur zur Veränderung, der – so die Ansicht der Evolutionsbiologie – zur immensen Vielfalt an Formen geführt haben soll. Wenn also Evolution das Normale ist, wären unverändert lebende Fossilien als Ausnahme zu kennzeichnen. Was aber, wenn die Ausnahme zur Regel wird? Denn lebende Fossilien sind keineswegs so selten, mindestens wenn man den Vergleich zwischen heute lebend und fossil nicht zu eng auf der Artebene ansetzt, sondern auf der Ebene von Grundtypen. Wie kommt es, dass der mutmaßlich lang anhaltende Prozess der Evolution bei so vielen Organismen irgendwann zum weitgehenden Dauerstillstand gekommen ist? Ist eine *innovative* Evolution wirklich eine Grundeigenschaft des Lebens? Oder bestätigen lebende Fossilien nicht gerade das Gegenteil, dass den Veränderungen der Organismen Grenzen gesetzt sind? Aus der Sicht der Schöpfungslehre ist das häufige Vorkommen lebender Fossilien nicht überraschend, ja dies kann sogar als eine Voraussage verstanden werden, die durch Forschung geprüft werden kann.

Auch wenn lebende Fossilen also keineswegs selten sind, ist der Fund eines „lebenden Fossils" eines Königfarns, über den Bomfleur et al. (2014) berichten, bisher einzigartig und höchst erstaunlich. Dass Königsfarne (Familie Osmundaceae) sich seit dem unteren Mesozoikum (220 Millionen radiometrische Jahre) in ihrem Bau fast nicht verändert haben, ist schon länger bekannt. Der jüngst beschriebene Fund aus dem schwedischen Unterjura (180 Millionen radiometrische Jahre) stellt bisher bekannte Beispiele lebender Fossilien aufgrund detaillierter Erhaltung selbst von subzellulären Strukturen jedoch in den Schatten. Ein etwa 6 cm langes Rhizom (Erdspross) von ca. 7 mm Durchmesser und zahlreichen Ansätzen von Blattwedeln lässt aufgrund besonderer Erhaltung nicht nur die Zellwände sehr gut erkennen, sondern auch Zellkerne und Zellorganellen. Und es kommt noch besser: Einige der Zellen waren gerade in Teilung begriffen, so dass sogar spezifische Chromosomen in verschiedenen Teilungsstadien identifiziert werden können (Abb. 1). Die Größe der fossilen Zellkerne während der Interphase entspricht der Größe heutiger Osmundaceae. Die Autoren schließen daraus, dass sich die Genomgröße 180 Millionen Jahre lang nicht geändert hat, ein „hervorragendes Beispiel eines evolutionären Stillstands" (Bomfleur et al. 2014, 1376). Weder Vervielfachung des Erbguts noch nennenswerte Genverluste seien vorgekommen – der evolutionäre Stillstand ist nahezu total. „Wenn wir die feinen Zellstrukturen dieses 180 Millionen Jahre alten Fossils mit denen heute lebender Königsfarne vergleichen, sind sie eigentlich identisch", wird Bomfleur im Deutschlandfunk zitiert (http://tinyurl.com/paowga7).

Möglich wurde die hervorragende Erhaltung dadurch, dass durch eine vulkanische Schlammlawine vermutlich 70-120°C Grad Celsius heiße, mit Mineralen beladene vulkanische Wässer Kontakt mit den Pflanzen bekamen und dadurch Kalzit auskristallisierte. Das ermöglichte die Konservierung des Inhalts der Zellen bis in feinste Details. Die Fossilisierung muss ungewöhnlich schnell innerhalb weniger Minuten abgelaufen sein. Lebende Fossilien wie die Königsfarne sind eine Herausforderung für den Geltungsanspruch einer evolutionsbiologischen Interpretation des Lebens. Darüber hinaus ergeben sich aber auch Anfragen dahingehend, ob die ermittelten Zeiträume wirklich reale Zeitabschnitte repräsentieren. Diese Anfrage wiegt umso schwerer, je vehementer man auf die Evolution als eine Grundeigenschaft des Lebens verweist.

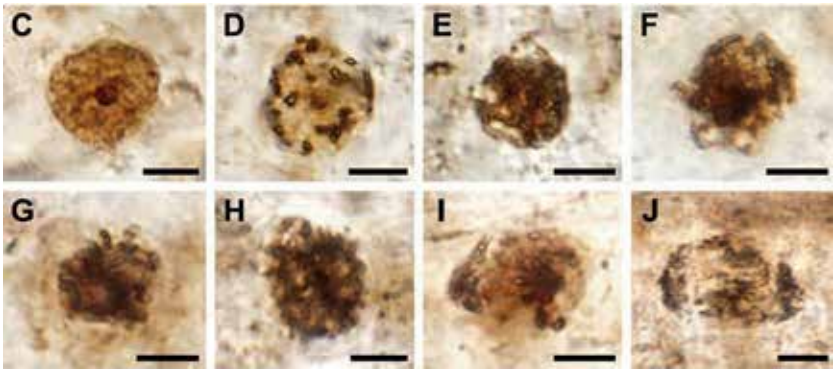


Abb. 1 Zellteilungsphasen im beschriebenen fossilen Königsfarn. C Kern der Interphase mit Nucleolus und intakter Kernmembran, D Früher Prophase-Kern mit kondensierendem Chromatin und sich auflösendem Kern und Kernmembarn, E und F späte Prophase-Zellen mit aufgewickelten Chromosomen, Nucleolus und Kernmembran vollständig aufgelöst, G and H Prometaphase-Zellen; Chromosomen ordnen sich am Kern-Äquator an, I und J mögliche Anaphase-Zellen, Chromosomen sind in Richtung der Pole. (Aus Bomfleur et al. 2014)

[Bomfleur B, McLoughlin S & Vajda V (2014) Fossilized nuclei and chromosomes reveal 180 million years of genomic stasis in royal ferns. Science *343*, 1376-1377.] *R. Junker*

Abb. 1 *Fuxianhuia protensa* in dorsaler (rückenseitiger) Sicht. (Aus Ma et al. 2014)

Kambrische Herzenssachen

Mehrfach wurde in *Studium Integrale Journal* schon über unerwartet moderne Eigenschaften kambrischer Lebewesen berichtet. Zuletzt wurden komplexe Nervensysteme bei den Gliederfüßern *Alacomenaeus* und *Fuxianhuia protensa* dokumentiert. Nun sorgt ein weiteres *Fuxianhuia*-Fossil für Furore.

Nachdem bei dieser auf 520 Millionen radiometrische Jahre datierten Art schon der Verdauungstrakt und das komplexe Nervensystem mit modern anmutendem dreigliedrigem Gehirn versteinert aufgefunden worden war (Ma et al. 2012), konnte nun an einem wirklich außergewöhnlichen Fossil das bisher älteste komplett konservierte Blutgefäßsystem im Detail untersucht werden. Das Fossil „YKLP 11335" stammt aus einer Tonsteinschicht, in der normalerweise nur schlecht konservierte Organismen gefunden werden. Generell ist das Exemplar auch nicht gut erhalten, allein an einer Art hellem Negativ-Umriss ist die segmentierte Form der Art *Fuxianhuia protensa* identifizierbar. Seltsamerweise ist ausgerechnet und fast ausschließlich das fragile Blutgefäßsystem deutlich als schwarze fein gegliederte Struktur auf dem hellen Hintergrund erhalten geblieben, vergleichbar fast einer Detailzeichnung im Lehrbuch. In der Mitte ist das längliche Herz erkennbar, von dem analog zur äußerlichen Gliederung in Segmente regelmäßig Blutgefäße zu den Seiten abgehen. Gut erkennbar sind auch kräftige Arterien zur Blutversorgung des Gehirns, der Augen und der Antennen. Diese effiziente Versorgung von Sinnesorganen und Signalverarbeitung bringt die Autoren Ma, Edgecombe und Strausfeld (2014) dazu, *Fuxianhuia protensa* als sehr beweglichen kambrischen Jäger mit gutem Seh- und Geruchssinn zu interpretieren. Interessant ist, dass die Autoren die fragliche fossile Struktur explizit durch Vergleich mit heute lebenden Gliederfüßern klar als Blutgefäßsystem identifizieren, denn seine Anordnung entspricht der, die man in vielen heutigen terrestrischen und aquatischen Gliederfüßern findet.

Fuxianhuia protensa sieht äußerlich vielleicht primitiv aus, ihre inneren Qualitäten weisen die Art nun in mehrfacher Hinsicht als modern aus, was die Autoren bei der Diskussion der angenommenen Evolution der Gliederfüßer vor Schwierigkeiten stellt: Ist die Art, wie man von ihrem Alter und Äußeren her annehmen könnte, eine ursprüngliche Stammform, müssten heutige Gliederfüßer-Arten mit niedrigerem Komplexitätsgrad, die es durchaus auch gibt, effiziente Strukturen wieder verloren haben. Wäre *Fuxianhuia* dagegen wegen seines komplexen Inneren nicht Vorläufer der heutigen Gliederfüßer, müssten letztere ihre komplexe Organisation unabhängig noch einmal entwickelt haben. Beides sind Beispiele für unplausible Szenarien, zu denen Evolutionsbiologen oft durch den Datenbefund gezwungen werden, wenn eine gemeinsame Abstammung von einfachen Stammformen vorausgesetzt wird. Dieses kambrische Fossil entspricht einmal mehr offensichtlich nicht dem theoretisch erwarteten Prinzip der Evolution von „einfach" zu „komplex". Im Gegenteil, ganz am Beginn ihres Erscheinens im Fossilbericht im frühen Kambrium, zu Zeiten der berühmten „kambrischen Explosion", besaßen Gliederfüßer schon höchst komplex entwickelte Nerven- und Blutgefäßsysteme, die sich dann über eine halbe Milliarde radiometrische Jahre offensichtlich nicht mehr geändert haben. Es kann auch hier wieder konstatiert werden, dass ein solcher Mix aus „ursprünglichen" und „modernen" Strukturen innerhalb einer Art einfacher schöpfungstheoretisch, im Sinne eines der geschaffenen Natur zugrunde liegenden „Baukastensystems" gedeutet werden kann, dessen Komponenten keine größeren Abwandlungen über die Zeit mehr erfahren.

[Ma X, Peiyun C, Hou X, Edgecombe GD & Strausfeld NJ (2014) An exceptionally preserved arthropod cardiovascular system from the early Cambrian. Nature Communications 5:3560; doi: 10.1038/ncomms4560; Ma X, Hou X, Edgecombe GD&Strausfeld NJ (2012) Complex brain and optic lobes in an early Cambrian arthropod. Nature *490*, 258-261, doi:10.1038/nature11495, 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, doi: 10.1073/pnas.1115244109] *H.-B. Braun*

Ein weiterer Baustein der kambrischen Explosion: Gliederfüßer als Filtrierer

Die kambrischen Gesteinsschichten bergen eine große Anzahl verschiedenster Baupläne, die recht abrupt in der Fossilüberlieferung erscheinen. Die dort auch vertretenen Anomalocariden galten bisher als furchterregende Räuber. Nun hat sich herausgestellt, dass einige von ihnen Filtrierer waren, die Kleinstlebewesen aus dem Wasser siebten. Damit sind sie ein weiterer Baustein der kambrischen Tier-Vielfalt und wieder einmal ein Beispiel für Konvergenz – die mehrmalige unabhängige Entstehung eines komplexen Bauplanelements.

Im Jahr 1989 beschrieb der unvergessene Paläontologe Stephen J. Gould in seinem Buch „Wonderful Life" (deutsch 1991) die ungewöhnliche Tierwelt des Kambriums, besonders des mittelkambrischen Burgess-Schiefers in Britisch-Kolumbien (Kanada). Unter dessen Fossilien klassifizierte er 20 neue Tierstämme mit großen Bauplan-Unterschieden, die er als „irre Wundertiere" bezeichnete; die äußerst vielgestaltigen Tiere nannte er „einzigartige Gliederfüßer" mit einem „Maximum an anatomisch leistungsfähigen Möglichkeiten". Seiner Meinung nach übertreffen die Burgess-Fossilien „wahrscheinlich das gesamte Spektrum des wirbellosen Lebens in den heutigen Ozeanen".

Zu diesen „irren Wundertieren" gehören die Anomalocariden („ungewöhnliche Garnelen"). Mit einer Länge von bis zu zwei Metern gehörten sie zu den größten Tieren der kambrischen Gewässer. Sie werden zu den Gliederfüßern (Arthropoda) gerechnet. Mit ihren Seitenlappen am segmentierten Rumpf waren sie wahrscheinlich gute und wendige Schwimmer.

Die Anomalocariden galten bislang als formidable Räuber, doch neuere Untersuchungen stellen das teilweise in Frage und liefern ein überraschendes Ergebnis. Neue Fossilfunde aus Nordgrönland legen nahe, dass einige Arten der Anomalocariden sich mit Hilfe einer ausgeklügelten Filtriertechnik von Plankton ernährten – ähnlich wie die heutigen Bartenwale wie z. B. der Blauwal. Untersucht wurden fünf fossil erhaltene, stachelbewehrte, ca. 12 cm lange Anhänge und zwei mit dem Kopfschild verbundene Anhänge von *Tamisiocaris borealis* aus der unterkambrischen Sirius-Passet-Konservat-Lagerstätte. Dabei wurden die beiden langen, stachelbewehrten Anhänge am Kopf genauer unter die Lupe genommen. Die Greifer erwiesen sich als beweglich und die filigranen Fortsätze besitzen feine, ineinander greifende Stacheln. Diese interpretieren die Forscher als Werkzeuge, mit deren Hilfe *Tamisiocaris* Organismen ab einer Größe von etwa ½ Millimeter aus dem Wasser gefischt hat (Vinther et al. 2014). „Ausgestreckt bilden sie eine Art Kamm, den der Urzeit-Gliederfüßer durch das Wasser gezogen haben könnte wie eine Art Netz. Rollte er dann die Anhänge zum Mund hin ein, bildeten ihre Borsten einen dichten Käfig, in dem gefangene Organismen hängenblieben" (Podbregar 2014).

Aufgrund der Filtrierer-Fähigkeit stellen die Forscher *Tamisiocaris* in die neue Gruppe der Cetiocaridae (Walgarnelen; *cetus*, lat. = Wal; „caris" steht

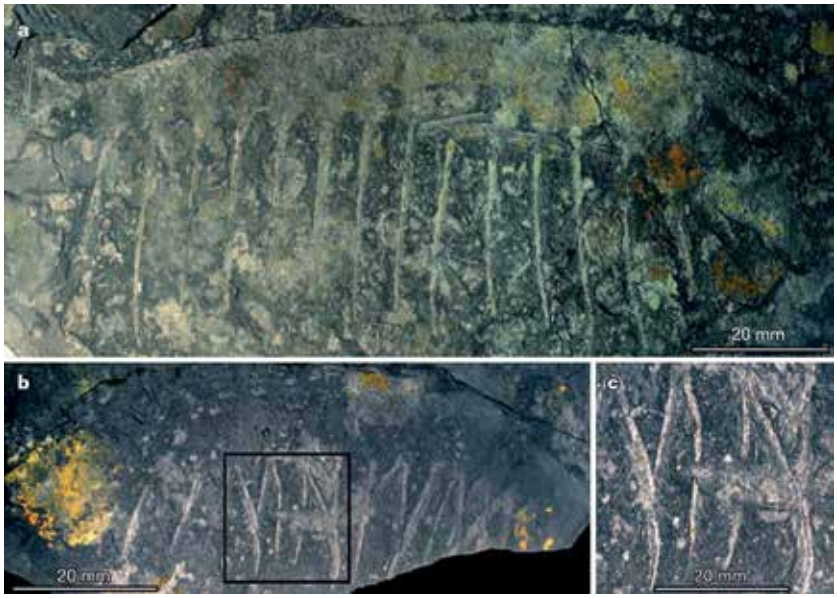


Abb. 1 Vordere Körperanhänge von *Tamisiocaris borealis* von der Sirius Passet-Lagerstätte (Unterkambrium Nordgrönland). **a** Isolierter Körperanhang, **b** Isolierter Körperanhang mit den ansitzenden Stacheln im Detail, **c** Details der Stacheln (vergrößert aus b). (Aus Vinther et al. 2014)

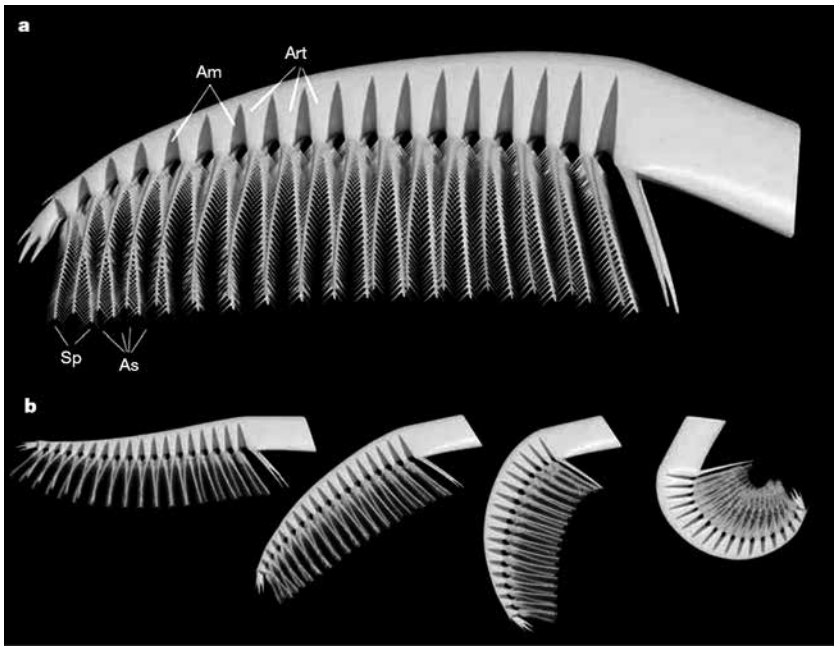


Abb. 2 Rekonstruktion von Anhängen von *Tamisiocaris*. **a** Einzelner Anhang mit Membranen (Am), einzelnen Abschnitten (Art), Stacheln (Sp) und Hilfsstacheln (As). **b** Mutmaßliche Abfolge der Bewegungen der Vorderen Anhänge von *Tamisiocaris*. (Aus Vinther et al. 2014)

für Garnele). Die Autoren schließen, dass ein vielfältiges Ökosystem mit gut entwickelten Nahrungsketten in den offenen Meeren ausgeprägt gewesen sei. Denn um als Filtrierer leben zu können, ist eine hohe Primärproduktion und ausreichend Plankton Voraussetzung. Vinther et al. (2014) geben auch eine Übersicht über die Vielfalt des Baus der Anhänge der Anomalocariden, z.B. solche mit dreizackigen Stacheln oder mit scherenartigen Anhängen und stellen fest (S. 498), dass die außerordentliche morphologische Vielfalt der Anhänge zeige, dass es sich bei den Anomalocariden nicht um ein gescheitertes Evolutionsexperiment handle, sondern um eine umfangreiche Radiation im Laufe der kambrischen Explosion.

Die Untersuchung ist in zweierlei Hinsicht bemerkenswert. Zum einen vergrößern die Beobachtungen an *Tamisiocaris* die Vielfalt an ausgeklügelten Einrichtungen, die bereits im Unterkambrium ohne erkennbare Vorfahren präsent waren. Zum anderen zeigen sie einmal mehr, dass komplexe Einrichtungen mehrfach (oft vielfach) unabhängig auftauchen – in diesem Fall die Fähigkeit der Nahrungsfiltrierung. Eine ganze Reihe von Filtrierern gibt es außer den bereits erwähnten Bartenwalen auch unter den Gliederfüßern; und die Filtrierer sind nun um ein interessantes Mitglied erweitert worden, das diese Fähigkeit unabhängig erworben haben muss (Konvergenz). Vinther et al. (2014) erwähnen, dass bei den Cetiocaridae ähnliche Einrichtungen zum Filtrieren verwirklicht sind wie bei anderen Filtrierern unter den Gliederfüßern (z.B. den Rankenfußkrebsen, Cirripedia). Dabei muss bedacht werden, dass diese Fähigkeit sehr anspruchsvoll ist und viele Details zusammenstimmen müssen. Ein allmählicher Erwerb oder – wie man evolutionstheoretisch vermutet – ein Umbau von einer räuberisch lebenden Ausgangsform ist sehr fragwürdig. Denn um ernährungsmäßig über die Runden kommen zu können, muss die Filtrierfunktion gut ausgebaut sein. Und der Verlust des räuberischen Nahrungserwerbs kann selektiv wohl kaum begünstigt werden, solange die neue Art des Nahrungsgewinns nicht ausreichend funktioniert.

Vinther et al. (2014, 499) dagegen werten die Existenz der filtrierenden Gattung *Tamisiocaris* und das Ausmaß unabhängiger (konvergenter) Entstehung ähnlicher Konstruktionen als Beleg für Vorhersagbarkeit und Kanalisierung der Evolution. Worin diese Kanalisierung aber bestehen soll, ist völlig unklar und wird nicht thematisiert.

Intelligente Strukturen können aus wissenschaftlicher Perspektive als Hinweis auf eine intelligente Verursachung gewertet werden. Auch wenn man über den Prozess der Designentstehung naturwissenschaftlich nichts aussagen kann, bedeutet dies nicht gleichzeitig, dass der Schluss auf einen übernatürlichen Entstehungsprozess deshalb unberechtigt wäre.

[Gould SJ (1989) Wonderful Life. New York: W. W. Norton & Co. (dt. 1991: Zufall Mensch. München – Wien); Vinther J, Stein M, Longrich NR & Harper DAT (2014) A suspension-feeding anomalocarid from the Early Cambrian. Nature *507*, 496-500; Podbregar N (2014) Sanfte Riesen im Urzeitmeer. http://www.wissenschaft.de/erde-weltall/palaeontologie/-/journal_content/56/12054/3250966/Sanfte-Riesen-im-Urzeitmeer/] *R. Junker*

Antarktische Mücke mit Minigenom

Belgica antarctica ist der wissenschaftliche Name einer Zuckmücke (Familie Chironomidae), die als einziges Insekt beschrieben ist, dessen Lebensraum ausschließlich die Antarktis ist (endemische Verbreitung). In diesem Ökosystem ist sie extremen Lebensbedingungen ausgesetzt, wie z. B. tiefen Temperaturen, wiederkehrender ausgeprägter Trockenheit, hoher UV-Strahlung etc. Die Larven, die während ihrer zweijährigen Entwicklung die meiste Zeit des Jahres in Eis eingeschlossen sind, entwickeln sich zu Beginn ihres dritten Sommers zu flügellosen erwachsenen Mücken. Diese suchen krabbelnd Fortpflanzungspartner, paaren sich, legen Eier und sterben nach 7-10 Tagen.

David L. Denlinger, unter dessen Leitung bereits eine Reihe von Studien über *B. antarctica* veröffentlicht worden ist, hat nun eine Untersuchung über deren Erbgut vorgelegt (Kelley et al. 2014). Das Genom ist mit 99 Millionen Basenpaaren (99 Mbp) auffällig klein, selbst das der parasitischen Kleiderlaus (*Pediculus humanus humanus*) ist mit ca. 105 Mbp umfangreicher, wie auch das der Fruchtfliege (*Drosophila melanogaster*) mit ca. 140 Mbp. Dabei codieren knapp 19 Mbp (ca. 19,4 %) für mehr als 13.500 Proteine. Die Autoren zeigen durch einen Vergleich mit anderen Mücken, dass im Genom von *B. antarctica* mit 19 Mbp ein hoher Anteil codierender DNA enthalten ist (Tab. 1).

Der absolute Umfang der codierenden DNA ist bei stark unterschiedlichen Genomgrößen durchaus vergleichbar, in allen Mücken liegen also ähnlich viele Gene vor. Die Kleinheit des Genoms von *B. antarctica* resultiert nach den vorliegenden Daten vor allem aus dem geringen Anteil an im Genom beweglichen Sequenzabschnitten (transposable elements), aus der geringen Menge sich wiederholender Sequenzbereiche und aus kürzeren und weniger in den Genen enthaltenen Einschüben (Introns).

Das von Kelley et al. (2014) präsentierte Erbgut ist das kleineste bisher bekannte Insektengenom. Die extremen Lebensbedingungen in der Antarktis stellen *B. antarctica* einerseits vor enorme Herausforderungen und bauen andererseits einen großen

Tab. 1 Absolute Größe der codierenden DNA und ihr relativer Anteil am Gesamtgenom sowie die Anteile flexibler DNA-Elemente bei einigen Mückenarten. (Nach Kelley et al. 2014)

	codierende DNA	Anteil flexibler DNA-Elemente
Aedes aegypti (Gelbfiebermücke)	22 Mbp (1,6 %)	47 %
Anopheles gambiae (Stechmücke)	20,7 Mbp (7,6 %)	16 %
Culex quinquefasciatus (Stechmücke)	24,9 Mbp (4,3 %)	29 %
Drosophila melanogaster (Fruchtfliege)	22,8 Mbp (13,6 %)	20 %
B. antarctica (antarkt. Zuckmücke)	19 Mbp (19,4 %)	0,12 %

Selektionsdruck auf, der das kleine Genom erzwingt. Die antarktische Zuckmücke stellt damit ein Beispiel für die enorme Flexibilität von Lebewesen dar und ihr Erbgut könnte sich als gutes Studienobjekt für ein besseres Verständnis der nicht-codierenden DNA-Abschnitte erweisen.

[Kelley JL, Peyton JT, Fiston-Lavier A-S, Teets NM, Yee M-C, Johnston JS, Bustamante CD, Lee RE & Denlinger DL (2014) Compact genome of the antarctic midge is likely an adaption to an extreme environment. Nat. Commun. 5:4611 doi: 10.1038/ncomms5611] *H. Binder*

Mit großen Augen – neue fossile Augenfliegen

Augenfliegen (Pipunctulidae) sind durch ihre auffällig großen, fast den gesamt Kopf einnehmenden Augen charakterisiert. Die Weibchen legen nach dem Paarungsflug ihre Eier als Parasiten (Endoparasiten) in Wirten, meist Zikaden ab. Etwas mehr als 1400 Arten sind beschrieben (etwa 110 davon kommen in Deutschland vor) und weitere ca. 1300 werden – noch nicht wissenschaftlich erfasst – vermutet. Über die Vergangenheit der Augenfliegen weiß man aus der Fossilüberlieferung vergleichsweise wenig. Bisher sind 12 Einschlüsse in Bernstein und 5 Fossilien als Abdrücke (compression fossils) dokumentiert.

Aufgrund genetischer Studien wird das Alter für den Beginn der Entfaltung dieser Familie der Zweiflügler (Diptera) mit ungefähr 70 Millionen Jahren angegeben (Wiegemann et al. 2011). Christian Kehlmaier vom Senckenberg Museum in Dresden hat nun gemeinsam mit Kollegen in zwei Veröffentlichungen drei fossile Augenfliegen beschreiben. Zwei als Einschlüsse in Baltischem Bernstein erhaltene Formen konnten sie mit computertomographischen Methoden (Micro-CT) sehr genau untersuchen und beschreiben. In einer Pressemitteilung der Senckenberg-Gesellschaft für Naturforschung wird Kehlmaier mit folgenden Worten zitiert: „Das sind schon ganz besondere Details, die wir an den etwa 40 bis 50 Millionen Jahre alten Tieren zeigen konnten“, um dann fortzufahren: „Die Lebensweise und das Aussehen der Augenfliegen haben sich vor 70 Millionen Jahren entwickelt. Die nun neu beschriebenen fossilen Arten lassen vermuten, dass schon relativ kurz nach der Etablierung der großäugigen Tiere ein reichhaltiges Artenspektrum existiert haben muss, das dem heutigen in keiner Weise nachsteht.“ Befunde dieser Art werden vor allem bei Inklusen in fossilem Harz regelmäßig angetroffen.

Bei der Interpretation der Fossilfunde im evolutionstheoretischen Deutungsrahmen muss häufig ein schnelles Auftreten angenommen werden, dem nur noch vergleichsweise geringe Änderungen folgten.

[Archibald SB, Kehlmaier C & Mathewes RW (2014) Early Eocene big headed flies (Diptera) from the Okanagan Highlands, Western North America. Can. Entomol., doi: 10.4039/tce.2013.79; Kehlmaier C, Dierick M & Skevington JH (2014) Micro-CT studies of amber inclusions reveal internal genitalic features of big-headed flies, enabling a systematic placement of *Metanephrocerus* Aczél 1948 (Insecta: Diptera: Pipunculidae). Arthropod Systematics & Phylogeny *72*, 23-36; Wiegmann BM, Trautwein MD et al. (2011) Episodic radiation in the fly tree of life. Proc. Natl. Acad. Sci. *108*, 5690-5695.] *H. Binder*

Abb. 1 Eine heutige Augenfliege mit den charakteristisch großen Facettenaugen. (© Nikola Rahmé, Senckenberg-Gesellschaft für Naturforschung)

Abb. 2 Bisher größte bekannte fossile Augenfliege *Metanephrocerus belgardeae*. (© S. Bruce Archibald, Senckenberg-Gesellschaft für Naturforschung)

Von Anfang bis heute fast unverändert: Programmierter Zellabbau

Die molekularen Bestandteile, die dem programmierten Zellabbau (oder Zelltod, Apoptose) zugrunde liegen, sind zwischen Mensch und Koralle austauschbar. Aus evolutionsbiologischer Perspektive muss ein erstaunliches Ausmaß an evolutionärem Stillstand (Stasis; Konservierung) postuliert werden. Ausgerechnet unter den basalen und damit als

stammesgeschichtlich sehr alt geltenden Vielzellern findet sich das vielseitigste Apoptose-System.

Ein wichtiger formbildender Prozess in der Ontogenese (individuelle Entwicklung von der befruchteten Eizelle bis zum ausgewachsenen Organismus) ist der programmierte Zellabbau, also das physiologische (nicht krankhafte), programmierte Absterben von Zellen (Apoptose). Während es z. B. beim krankhaft bedingten Zelltod in der Regel zu einem unkontrollierten Aufquellen und Zerplatzen der Zelle oder zu einer unkoordinierten Zerstörung von Eiweißen oder Zellorganellen kommt (Nekrose), geschieht die Auflösung der Zellbestandteile und ihr Abbau im Rahmen der Apoptose hochgradig organisiert und physiologisch gesteuert. Apoptose dient damit immer dem Erhalt oder der koordinierten Entwicklung des Organismus. Beispielsweise werden Gewebestrukturen zwischen den ontogenetischen Anlagen von Fingern und Zehen kontrolliert zum Abbau gebracht oder durch die Auflösung der Zellen von Glaskörper und Linse wird die Lichtdurchlässigkeit der Augenlinse ermöglicht. Aber auch im ausgewachsenen Organismus spielt Apoptose eine wichtige Rolle, z. B. in der Kontrolle der Zellzahl und der Größe von Geweben, bei der Entfernung entarteter Zellen oder bei der Rückbildung der Gebärmutter nach der Geburt. Bei der Apoptose werden Nachbarzellen bzw. -gewebe durch austretende Gifte wie im Fall des o.g. krankhaft bedingten Zelltodes nicht geschädigt.

Es ist schon länger bekannt, dass die molekulare Basis der Apoptose hochkonserviert ist, das heißt, sie ist bei sehr verschiedenen Organismengruppen sehr ähnlich, was evolutionstheoretisch so interpretiert wird, dass dieser Mechanismus stammesgeschichtlich sehr früh entstand und anschließend nicht mehr nennenswert verändert wurde. In einer neuen Untersuchung wiesen amerikanische Wissenschaftler (Quistada et al. 2014) nach, dass Apoptose auch bei riffbildenden Korallen vorkommt. Diese gelten im Rahmen der Evolutionsanschauung als Repräsentanten einer der ältesten Tiergruppen. Es zeigte sich, dass alle wesentlichen Komponenten des Apoptose-Programms bei Korallen vorhanden sind und denen des Menschen gleichen. Dabei spielen die Tumornekrosefaktor (TNF)-Superfamilien (TNFRSF/TNFSF) eine zentrale Rolle. Die Wissenschaftler untersuchten 53 Proteine der TNFRSF- und TNFSF-Familien in der riffbildenden Koralle *Acropora digitifera* und stellten große Sequenzähnlichkeiten mit den entsprechenden Proteinen des Menschen fest, besonders bezüglich der aktiven Zentren dieser Eiweiße. Ein Vergleich mit der Taufliege *Drosophila* ergab, dass in dieser Linie im Gegensatz zur Linie zum Menschen wichtige Teile der TNF-Superfamilie fehlen, was evolutionstheoretisch als Verlustentwicklung interpretiert wird. Zuvor war angenommen worden, dass die Zahl der Mitglieder der TNF-Superfamilie nach der Trennung der Linie der Wirbeltiere von der der Wirbellosen zugenommen habe. Nun hat sich herausgestellt, dass im Gegenteil die Korallen das vielseitigste Repertoire der TNF-Superfamilien besitzen.

Die große Ähnlichkeit der molekularen Komponenten des Apoptose-Prozesses bei Korallen und Menschen wurde eindrucksvoll demonstriert durch die Einführung eines menschlichen TNF (HuTNF) in die Korallen. Es zeigte sich, dass es direkt an die Korallen-Zellen bindet, dadurch die Caspase-Aktivität erhöht, was (über eine Kaskade von Prozessen) zur für die Apoptose typischen Bläschenbildung und zum Zellabbau führt. (Capsasen sind Enzyme, die Proteine durch Hydolyse abbauen und bei der Apoptose eine besondere Rolle spielen.) Umgekehrt führte ein TNF von Korallen (AdTNF1) bei menschlichen Zellen zu einem signifikant häufigeren physiologisch hervorgerufenen Zelltod. TNF von Korallen und Menschen sind also austauschbar.

Beispiele wie der zelluläre Apoptose-Mechanismus zeigen einerseits ein erstaunliches Ausmaß an Konservierung eines zellulären Prozesses und seiner Bestandteile; in evolutionstheoretischer Interpretation muss ein Stillstand bezüglich der Evolution dieses Mechanismus von mindestens 550 Millionen Jahren angenommen werden. Andererseits werfen sie aber auch die Frage auf, wann und wie ein solcher Mechanismus überhaupt evolutiv entstand. Denn wenn er offenkundig nicht nennenswert veränderbar ist, wie sollen dann hypothetische Vorstufen in irgendeiner Weise funktional und damit existenzfähig sein? Die Daten zeigen einmal mehr: Abruptes Auftreten und dann weitgehend Konstanz eines zentralen biologischen Struktur- und Funktionsgefüges.

[Quistada SD, Stotlanda A et al. (2014) Evolution of TNF-induced apoptosis reveals 550 My of functional conservation. PNAS early ed, doi: 10.1073/pnas.1405912111] *R. Junker*

Ursprung des Mondes: Bestätigung einer Theia-Protoerde-Kollision?

Eine im Juni 2014 veröffentlichte Pressemitteilung der Georg-August-Universität Göttingen lässt durch klare Aussagen aufhorchen: „Mond entstand durch Planetenkollision“ (Titel) und „Wissenschaftler bestätigen Impakthypothese“ (Untertitel). Die Pressemitteilung bezieht sich auf eine kürzlich in *Science* veröffentlichte Studie von Herwartz[1] et al. (2014, Zitate unten in Übersetzung), in der erstmals eine minimale Differenz in der Sauerstoff-Isotopenzusammensetzung von Mond- und Erd-Gestein aufgezeigt wird. Dies wertet die Pressestelle der Universität als „sichere“ Bestätigung der Hypothese, nach welcher der Mond aus einer Kollision einer frühen Erde (Protoerde) und eines anderen Planeten bzw. Planetesimals (Theia genannt) entstand.

Für ihre aufwändige Dreifach-Sauerstoffisotopenanalyse untersuchten Herwartz et al. lunare Proben der Apollo-Missionen der Jahre 1969-72, terrestrische Proben (Minerale des Erdmantels) und Proben von Meteoriten (Enstatit[2]-Chondrite[3]). Als Maß dient das Verhältnis des seltenen Sauerstoffisotops ^{17}O zum häufigsten Sauerstoffisotop ^{16}O ($\Delta^{17}O$). Die Differenz zwischen den untersuchten terrestrischen und lunaren Gesteinen beträgt 12±3 ppm

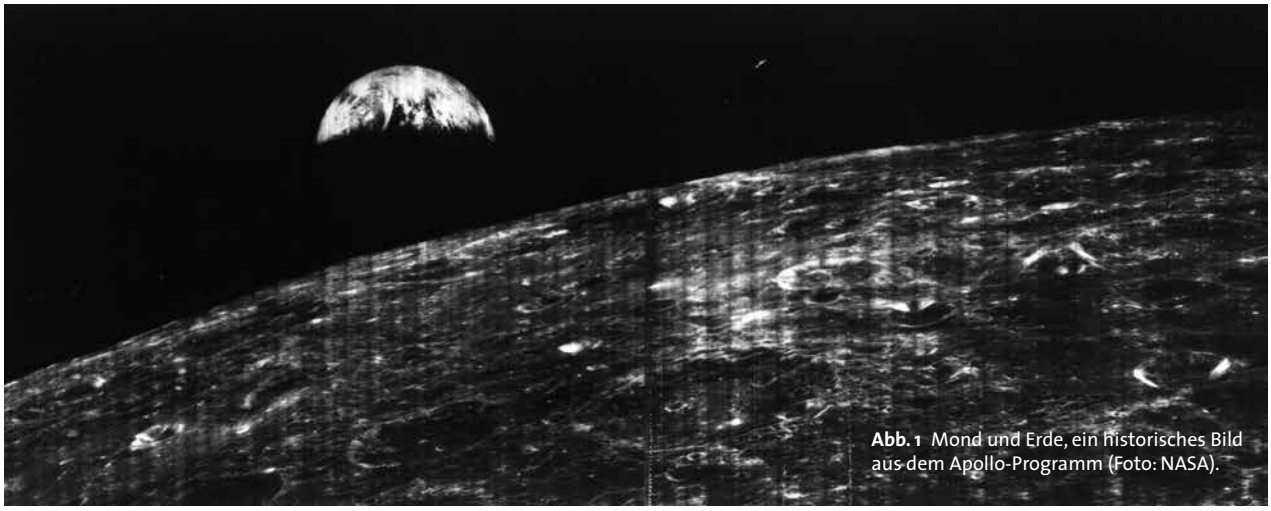


Abb. 1 Mond und Erde, ein historisches Bild aus dem Apollo-Programm (Foto: NASA).

(Anteil pro Million). Dieses Ergebnis, so Herwartz et al., „(…) unterstützt die Kollisionshypothese der Entstehung des Mondes". Die angenommene marsgroße Theia soll, so spekulieren die Autoren, eine Enstatit-chondritische Zusammensetzung gehabt haben ($\Delta^{17}O$-Differenz zu terrestrischen Proben 50 ppm).

Die Kollisionshypothese (giant impact hypotheses) ist die derzeit populärste Hypothese eines Hypothesen-„Wettstreites" zur Entstehung des Mondes; ihre moderne Ausgestaltung geht auf Hartmann & Davis (1975) zurück. Eine Erde-Mond-„Verwandtschaft" wird auf die im Wesentlichen identische chemische Zusammensetzung der beiden Himmelskörper zurückgeführt. Allerdings werden nach der Kollisionshypothese aufgrund der Isotopenheterogenität unter den Körpern des Sonnensystems Unterschiede erwartet; der theoretische Planet Theia soll deshalb eine von der Protoerde unterschiedliche Zusammensetzung gehabt haben, die sich bei der Kollision fraktionierend[4] auf Protoerde und Mond ausgewirkt habe. Eine solche Fraktionierung wurde schon aufgrund von Computermodellen erwartet, konnte aber bislang nicht bestätigt werden. Die von Herwartz et al. ausgewiesene (minimale) Differenz wird nunmehr von der Presseabteilung der Universität Göttingen als entscheidendes Indiz für die Richtigkeit der Entstehungshypothese gewertet. Die Autoren drücken sich allerdings vorsichtiger aus – „der Mond wurde möglicherweise durch eine katastrophische Kollision der Protoerde mit einem Planetesimal namens Theia gebildet", – und sie räumen ein, dass eine alternative Erklärung durch spätere Einwirkung von außen durchaus plausibel ist.

Die Interpretation der Daten wirft einige grundsätzliche Fragen auf: Zunächst, ob die an einigen Proben ermittelten $\Delta^{17}O$-Werte jeweils repräsentativ für Gesamt-Erde und Gesamt-Mond sind. Des Weiteren, inwieweit die untersuchten Gesteine die Ursprungszustände widerspiegeln. Beispielsweise wurde erst kürzlich festgestellt, dass das Mondgestein unerwartet hohe Wassergehalte aufzeigt (Hui et al. 2013), und es erscheint deshalb unklar, ob es die ursprüngliche Mondkruste repräsentieren kann. Und nicht zuletzt muss der kausale Zusammenhang hinterfragt werden. Denn eine tatsächlich unterschiedliche Isotopenzusammensetzung muss nicht zwangsläufig von einer Planetenkollision herrühren. Aus diesen Gründen kann man höchstens den Schluss ziehen, dass dieser Befund der Kollisionstheorie nicht widerspricht, von einer „Bestätigung" kann aber nicht die Rede sein.

Abb. 2 Künstlerische Darstellung einer Planeten-Kollision (Bild: NASA/JPL-Caltech)

Grenzüberschreitende Anmerkung: Mit der Kollisionshypothese wird nicht nur die Entstehung des Mondes, sondern zugleich auch die der Erde fixiert. Eingebettet in das Denkmodell einer Entstehung des Sonnensystems durch das Zusammenziehen einer Gaswolke soll die Protoerde-Theia-Kollision das letzte große Kollisionsereignis einer Vielzahl vorausgegangener Kollisionen gewesen sein und damit das Ende einer Millionen Jahre andauernden Erdentstehung in der frühen Geschichte dieses Sonnensystems markieren. In der Bibel (Genesis 1 und 2,1-2) finden wir eine Erklärung, die ohne Kollisionsmodell auskommt: Erde und Mond sind separate Schöpfungswerke in einer klar ausgewiesenen (Schöpfungs-) Reihenfolge. Gott sprach und es geschah. Dazu braucht es keine kosmische Evolution und keine langen Entstehungszeiten. Trotz seiner Kürze enthält der

Schöpfungsbericht auch im Hinblick auf die Entstehung von Erde und Mond für den Menschen essentielle Detail-Informationen.

Anmerkungen: [1] Leitautor nunmehr Universität zu Köln; [2] Mineral der Pyroxen-Gruppe, $Mg_2[Si_2O_6]$; [3] hauptsächlich aus Chondren (Silikatkügelchen, Si-O-Verbindungen) bestehend; [4] zu unterschiedlichen Anteilen aufteilend.

[Georg-August Universität Göttingen, Pressemitteilung Nr. 131 vom 6. Juni 2014, Mond entstand durch Planetenkollision, http://www.uni-goettingen.de/de/3240.html?cid=4809; Hartmann WK & Davis DR (1975) Satellite-sized planetesimals and lunar origin. Icarus *24*, 504-515; Herwartz D, Pack A, Friedrichs B & Bischoff A (2014) Identification of the giant impactor Theia in lunar rocks. Science *344*, 1146-1150; Hui H, Peslier A, Zhang Y & Neal CR (2013) Water in lunar anorthosites and evidence for a wet early moon. Nature Geoscience *6*, 177-180.] *M. Kotulla & P. Korevaar*

Zirkon-Populationen unterschiedlichen Alters fordern geodynamische Modelle heraus

In einem jurassischen Granit bei Rubiku (60 km nordöstlich Tirana, Albanien), im Mirdita-Ophiolith-Komplex, sind von Kryza & Beqiraj (2014) zwei unterschiedliche, aber in sich homogene Zirkon[1]-Populationen[2] entdeckt worden; die interpretierten Isotopenalter betragen im Mittel 1.827 ± 17 und 169 ± 2 Millionen [radiometrische] Jahre. Die älteren Zirkone sollen von einem magmatischen Zirkon-Kristallisationsereignis herrühren. Sie waren „dann", so die Autoren, zu einem überraschend großen Teil in der granitischen Magma enthalten, das bei der Platznahme des Ophioliths[3] zur Kristallisation der jüngeren Zirkone führte (Bajocian-Stufe, jüngere Mitteljura).

Im Konzept der Plattentektonik werden Ophiolithe als Fragmente ozeanischer Lithosphäre interpretiert. Sie sind Kernbausteine in der Rekonstruktion der geodynamischen Prozesse sowie der Paläogeographie. Die Ophiolith-Abfolge im zentralen Albanien gehört zu dem mesozoischen Ophiolith-Komplex des alpidischen Orogensystems[4] der Dinariden-Helleniden. Die Studie galt der Genese des Granitkomplexes als Teil der obduzierten, zerstückelten Ophiolith-Abfolge, insbesondere der zeitlichen Einordnung von Obduktion[5] und Platten-Kollision. Mit dem (überraschenden) Vorkommen zweier altersunterschiedlicher Zirkon-Populationen hat die Aufgabenstellung allerdings deutlich an Komplexität gewonnen.

Kryza & Beqiraj diskutieren (vorsichtig) mögliche geodynamische Szenarien (mittelozeanischer Rücken, MOR; Supra-Subduktionzone, SSZ, Akkretions- und Kollisions-Situationen) und die sich daraus ergebenden paläotektonischen Implikationen. Heterogene Zirkon-Zusammensetzungen sind beispielsweise auch vom Mittelatlantischen Rücken bekannt (u.a. Pilot et al. 1998, Bortnikov et al. 2008). Sie kommen zu dem Schluss, dass die betrachteten Hypothesen möglicher geodynamischer Szenarien keine zufriedenstellenden Antworten, nicht einmal zu einigen wesentlichen Fragen, geben. Die Präsenz alter Zirkone in wesentlich jüngeren Gesteinen innerhalb ophiolithischer Abfolgen laufe aber geodynamischen Modellen zuwider, die eine Interaktion ozeanischer Lithosphäre mit kontinentaler Kruste vorsehen. Letztendlich können sie – nach eigenen Angaben – auf Basis der verfügbaren und limitierten Daten die Präsenz der alten Zirkone nicht erklären; es bedarf also weiterer Studien.

Bortnikov et al. (2008) berichteten zuvor von ungewöhnlich alten (etwa 100 bis 330 und sogar etwa 2.230 Millionen [radiometrische] Jahre) und jungen (etwa 1,2 bis 1,4 Millionen [radiometrische] Jahre) Zirkonen in denselben gabbroiden (basaltischen) Gesteinsproben aus der Markov-Tiefe des Mittelatlantischen Rückens. Das plattentektonische Konzept aber, so die Autoren, erwarte in der Spreizungszone nur die Bildung neuer ozeanischer Kruste, also nicht das Vorkommen unterschiedlich alter Zirkon-Populationen dieser Streuung. Unter der Annahme, dass die alten Zirkone artfremd sind, schlagen Bortnikov et al. (2008) zur Lösung des vermeintlichen Widerspruchs einen spezifischen geodynamischen Prozess im ozeanischen Mantel vor (S. 865-6): Demnach soll eine partielle Aufnahme von Material unterschiedlichen Alters vom Friedhof („graveyard") subduzierter Krusten-Fragmente durch das Material eines aus dem Kern-Mantel-Grenzbereich aufströmenden Plumes (Manteldiapir) erfolgen. Während des Aufstiegs soll sich das Plume- und Krusten-Material noch in einem festen Aggregatszustand befinden. Das Material schmelze schließlich, wenn der Plume-Kopf die Soliduskurve überschreite und beginne sich (sodann) über die ozeanische Lithosphäre auszubreiten. Zirkon, als das höchste Temperatur-Mineral, würde zuletzt schmelzen und sich in dem basaltischen Magma auflösen.

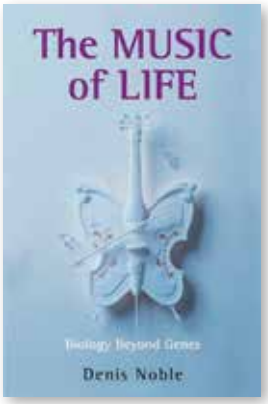
Diese Deutung führt zu der grundsätzlichen Frage, warum sich die im Mantel befindlichen alten Krustenfragmente auf einer langen Zeitskala noch nicht thermisch an das Mantel-Material angeglichen haben und samt den Zirkon-Mineralen „resorbiert" worden sind. Das Vorhandensein alten Krustenmaterials lässt vielmehr auf eine kurze Zeitachse schließen; das Material (der Friedhof) ist noch vorhanden, weil es nicht ausreichend lange „aufgeheizt" wurde. So betrachtet ist die Zirkon-Vielfalt nicht nur eine Herausforderung für geodynamische Modelle, sondern auch für die lange Zeitachse.

Anmerkungen: [1] Mineral ($ZrSiO_4$), teilweise mit geringen Mengen von Uran und Thorium; [2] Population: eine Gruppe von Zirkonen gleicher Art und gleichzeitiger Entstehung; [3] submarine basische bis ultrabasische (SiO_2-arme) magmatische Gesteinsserien; [4] Orogenese: Gebirgsbildung; [5] auf das Festland „geschoben".

[Bortnikov NS, Sharkov EV, Bogatikov OA, Zinger TF, Lepekhina EN, Antonov AV & Sergeev SA (2008) Finds of young and ancient zircons in gabbroids of the Markov Deep, Mid-Atlantic Ridge, 5°24'-5°02.2'N (Results of the SHRIMP-II U-PB dating): implications for deep geodynamics of modern oceans. Doklady Earth Sciences *421*, 859-866. – Kryza R & Beqiraj A (2014) Palaeoproterozoic (1.83 Ga) zircons in a Bajocian (169 Ma) granite within a Middle Jurassic ophiolite (Rubiku, central Albania): a challenge for geodynamic models. Int. J. Earth Sci. (Geol. Rundschau) *102*, 607-625. – Pilot J, Werner C-D, Haubrich F, Baumann N (1998) Palaeozoic and proterozoic zircons from the Mid-Atlantic Ridge. Nature *393*, 676-679.] *M. Kotulla*

Rezension

Leben als Musik – Ist das Genom das wesentliche Merkmal von Lebewesen?



Noble, Denis: The music of life. Biology beyond genes. Oxford University Press, 2008.

Die täglich wachsende Liste von verfügbaren Genomsequenzen unterschiedlichster Lebewesen verleitet zu einem Verständnis von Lebewesen, das hauptsächlich durch ihr Erbgut geprägt ist. Erfolgreiche technische Entwicklungen haben den Zugang zu riesigen Datenmengen des Erbguts von Lebewesen eröffnet. Vor allem im Zusammenhang mit dem Erbgut des Menschen sind enorme Erwartungen mit den neuen Erkenntnissen verknüpft, z. B. im Bereich der Humanmedizin. Aber was wissen wir wirklich von einem Lebewesen, wenn wir seine Genomsequenz kennen?

Der britische Physiologe Denis Noble (*1936) hatte bereits durch seine Doktorarbeit Aufsehen erregt (Hutter & Noble 1960 und Noble 1960), in der er ein mathematisches Modell entwickelte, um aktive Herzmuskelzellen zu beschreiben. Mit seinen weiteren wissenschaftlichen Arbeiten hat er dazu beigetragen, die Systembiologie als Fachgebiet zu etablieren; er gilt als einer der Pioniere dieses Forschungsbereichs.

In der Systembiologie versucht man Zellen, Gewebe und Organismen zu verstehen, indem alle biochemischen Komponenten in der hierarchischen Zuordnung und Dynamik des betrachteten Systems berücksichtigt werden. Mit einer solchen integrativen, das Gesamte ins Blickfeld nehmenden Perspektive hat sich Denis Noble auch schon mehrfach kritisch zu etablierten naturwissenschaftlichen Positionen zu Wort gemeldet. So hat er bereits wiederholt als Physiologe die Begrenztheit des Neo-Darwinismus diskutiert (Noble 2011, 2013).

Im Folgenden soll Denis Nobles 2006 erschienenes, also nicht mehr ganz neues aber sehr inspirierendes Büchlein „The Music of Life" vorgestellt werden. Darin stellt der Autor die Systembiologie in anschaulicher Weise vor (in englischer Sprache; es gibt erstaunlicherweise keine deutsche Übersetzung). Zu dem Buch gibt es auch eine lohnende Internetseite: http://musicoflife.co.uk/

In der Einleitung macht Noble deutlich, dass es ihm um eine Antwort auf die durch Erwin Schrödinger populär gewordene Frage „What is life?" geht. Bereits im Untertitel „Biology Beyond Genes" (in anderen Auflagen auch: Biology Beyond the Genome) bringt er seine Überzeugung zum Ausdruck, dass die Antwort nicht in einem Suchfeld zu finden sein wird, das auf das Erbgut begrenzt ist.

Denis Noble – selbst auch ein guter Gitarrenspieler – benützt verschiedene Bilder aus dem Bereich der Musik um seine Vorstellungen zu illustrieren. Anhand eines auf einer CD in digitaler Form gespeicherten Klavierkonzerts sensibilisiert er seine Leser für den Zusammenhang zwischen Genom und Organismus, wenn er aufzeigt, dass Musik, die einen Hörer anrühren und bewegen kann, sehr viel mehr ist als nur die spezielle Form der gespeicherten und abrufbaren Aufnahme eines Konzerts. Am Beispiel einer der größten Konzertorgeln mit ca. 30 000 Pfeifen veranschaulicht Noble die unüberschaubare Vielfalt an musikalischen Ausdrucksmöglichkeiten, die ein Organist damit hat und überträgt das auf die ähnliche Anzahl von Genen, die sich im menschlichen Erbgut finden. Nachdem der Autor mit solchen bildreichen Darstellungen den Leser eingeladen hat, verbreitete Denkmuster zu überschreiten und Lebewesen als komplexe Systeme zu betrachten, fordert er ihn mit folgenden Fragen auf, weiterzugehen: Wenn es nun eine Orgel und Musik gibt, wer ist der Organist und wer war der Komponist? Und gibt es einen Dirigenten?

Bevor Denis Noble seine Antworten skizziert erklärt er als Systembiologe, dass ähnlich wie Kochrezepte, die nicht wirklich alle Details für ein Gericht enthalten, auch ein Genom nicht alle Informationen bereitstellt, die es ermöglichen, allein daraus eine funktionsfähige Zelle zu erzeugen. Zur Entwicklung eines Lebewesens ist sehr viel mehr notwendig als nur komplette Genome.

Einen Organismus skizziert Denis Noble in verschiedenen Systemebenen, in denen (aus reduktionistischer Sicht) die jeweils nachfolgende durch die vorangegangene verursacht wird (bottom-up):

Gene – Proteine – Stoffwechsel – subzelluläre Mechanismen – Zellen – Gewebe – Organe – Organismen

Dieser kausale Zusammenhang erkläre ein funktionierendes Lebewesen jedoch nicht, vielmehr sieht Noble die Funktion des Dirigenten in Lebewesen dadurch erfüllt, dass in einem Organismus die hierarchisch *höheren* Systemebenen auf die darunterliegenden regulierend einwirken (top-down) und so ein koordiniertes, dynamisch komplexes System ermöglichen.

Bei der Suche nach einem möglichen Komponisten für die Musik des Lebens geht der Autor, der in weiten Teilen seiner Ausführungen oft entgegen etablierter Vorstellungen denkt und mit guten Argumenten für einen weiteren Horizont plädiert, jedoch nicht über den heute üblichen Vorstellungsrahmen hinaus. Bereits in der Kapitelüberschrift ist die Antwort genannt: The composer: Evolution. Auch Denis Noble singt ein Loblied auf den „großartigen Komponisten" Evolution. Er schreibt, dass dieser „große Komponist blinder war als Beethoven taub". (Dabei hat dieser seine Ausbildung u. a. bei Haydn erfahren, als sein Gehör noch nicht durch Krankheit beeinträchtigt und schließlich verloren war. Seine Werke

zeugen gerade wegen der zunehmenden Taubheit von einer außerordentlichen Begabung und taugen nicht zur Illustration von unbewusstem und ziellosem Schaffen.)

Selbst wenn man der Beschreibung zustimmt, nach der Organismen als kausal von unten nach oben strukturierte Systeme zu betrachten sind (bottom up), die in umgekehrter Richtung (top down) reguliert funktionieren und zu verstehen sind, so ist mit dieser Darstellung die Entstehung eines Werkes – also die eigentliche Arbeit des Komponisten noch gar nicht berührt. Denis Noble lädt mit seinem gut lesbaren und erfrischenden Buch interessierte Leser ein, ausgefahrene Denkwege zu verlassen und zu lernen, die Musik des Lebens zu hören, ebenso den Tunnelblick auf die Genomdaten zu erweitern und Lebewesen in ihrer strukturierten Komplexität ins Blickfeld zu nehmen. Der Autor beschließt seinen Text, indem er die Bühne verlässt und den Leser selber nach- und weiterdenken lässt. Es bleibt zu wünschen, dass viele der Einladung zum Hören der „Musik des Lebens" folgen. Und vielleicht finden sie im eigenen Nachdenken auch neue Antworten auf die Frage nach dem Komponisten.

Harald Binder

Literatur

Hutter OF & Noble D (1960) Rectifying properties of heart muscle. Nature *188*, 495.

Noble D (1960) Cardiac action and pacemaker potentials based on the Hodgkin-Huxley Equations. Nature *188*, 495-497.

Noble D (2011) Neo-Darwinism, the Modern Synthesis and the selfish genes: are they of use in physiology? J. Physiol. *589*, 1007-1015.

Noble D (2013) Physiology is rocking the foundations of evolutionary biology. Exp. Physiol. *89*, 1235-1243.

ISSN 0948-6135