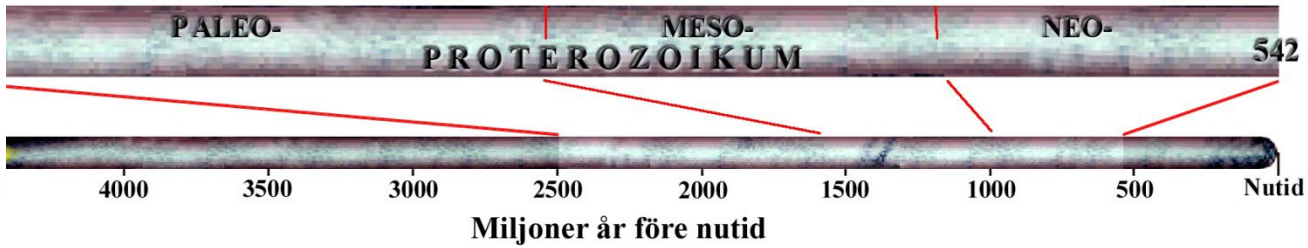


Livets utveckling

Lektion 2

Livets under arkeikum, proterozoikum och den ”kambriska explosionen”



Den arkeiska eonen och förutsättningarna för liv



Den fantastiska mångfald som vi idag ser bland djur och växter är **resultatet av flera miljarder års kemisk och biologisk utveckling**. Naturligtvis skulle vi vilja ha fossil som kunde åskådliggöra de allra tidigaste utvecklingsskedena, då det skapades liv ur icke-levande föreningar. Tyvärr saknas dessa fossilfynd. Våra teorier om livets ursprung är därför baserade på den kunskap vi har om dagens biologiska system samt information från studier av den arkeiska berggrunden, meteoriter och planeternas beståndsdelar.

Av alla planeterna i vårt solsystem är det **endast Jorden som härbärgerar liv** i den form som vi känner till. En av orsakerna är dess storlek - på en **större planet** skulle gravitationskraften skapa en så **tät atmosfär** att solljuset inte skulle tränga igenom - och så vitt vi vet så är solljuset är en förutsättning för de flesta formerna av liv.

På en **mindre planet** skulle **gravitationen inte vara tillräcklig** för att bibehålla en atmosfär som innehöll den livgivande gasen syre.

Jordens atmosfär gjorde det möjligt

Ursprungligen saknade jorden atmosfär - solvindarna svepte bort alla lätta atomer från jordens yta.

När solvindarna avtog kunde lättare atomer ackumuleras vid jordytan och jordens första primitiva atmosfär skapades.

Genom vulkaner släpptes gaser ut på jordytan – huvudsakligen **kväve** (N) och **koldioxid** (CO_2), men också **metan** (CH_4) och **ammoniak** (NH_3) - dock fanns **inget fritt syre** (O_2).

Från denna primitiva början inträffade två viktiga händelser på jorden .

1) livet utvecklades och
2) en modern atmosfären utvecklades från en reducerande atmosfär som saknade fritt syre till en med betydande mängder fritt syre. Dessa två händelser är intimt förknippade med varandra.

Den primitiva atmosfären innehöll alltså **kväve** (N), **väte** (H) och **syre** (O) bundet i form av vattenånga och **kol** (C) tillsammans med syre bundet i form av gasen koldioxid.

Dessa fyra grundämnen är de fundamentala byggstenarna i alla organiska föreningar och i allting levande.

Hur kunde då dessa dessa grundämnen förenas till de stora och komplexa molekyler som karakteriserar allt levande ?

Jordens första primitiva atmosfär

Vi vet att under Jordens tidiga utveckling utsattes den ständigt för meteoritnedslag och vulkanutbrott vilket gjorde att gaserna i den primitiva atmosfär ständigt förnyades.

Vi vet att i den primitiva atmosfären skedde ständig blixturladdningar.

Ut detta bör alltså det första livet ha uppstått

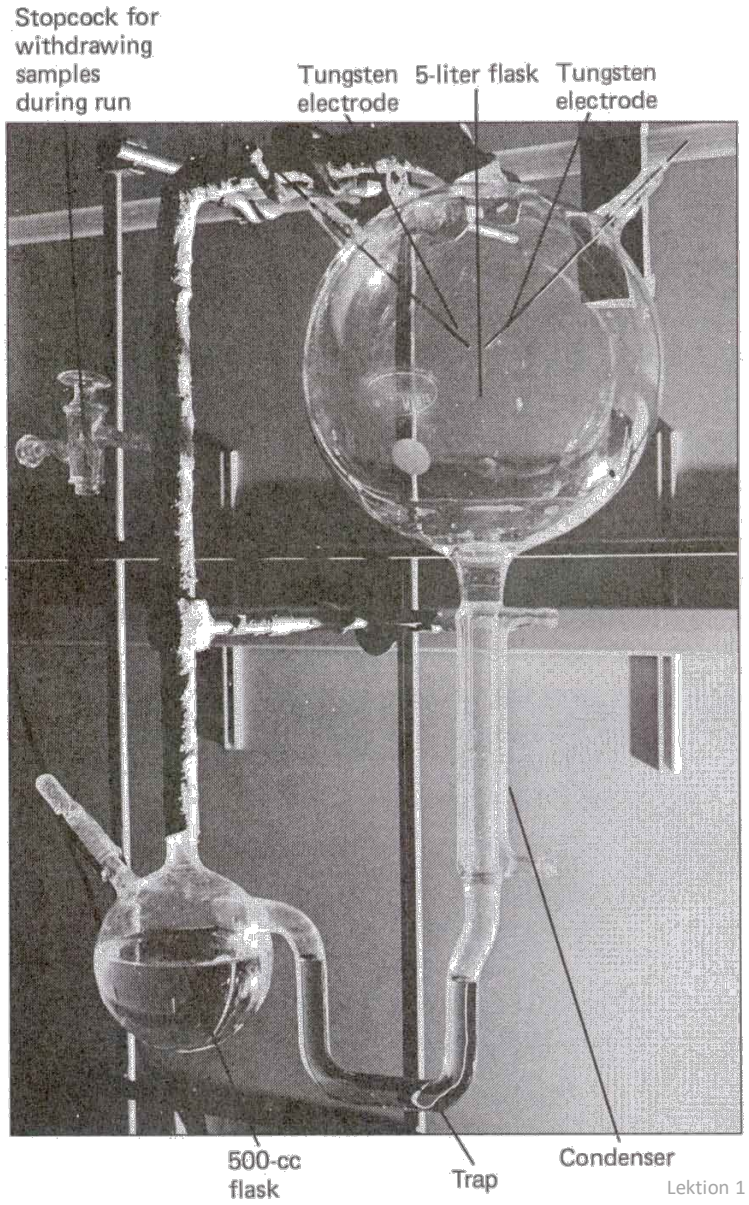


Miller-Urey's experiment 1953

Stanley Miller utförde 1953, efter in idé av Harald Urey, ett experiment där han i ett slutet system hade uratmosfärens komponenter (metan, ammoniak, väte och vattenånga).

Blandningen utsattes för upprepade elektriska urladdningarna under en veckas tid.

När han sedan analyserade den då rödaktiga vätskan visade sig att det syntetiserats flera **aminosyror** . . .

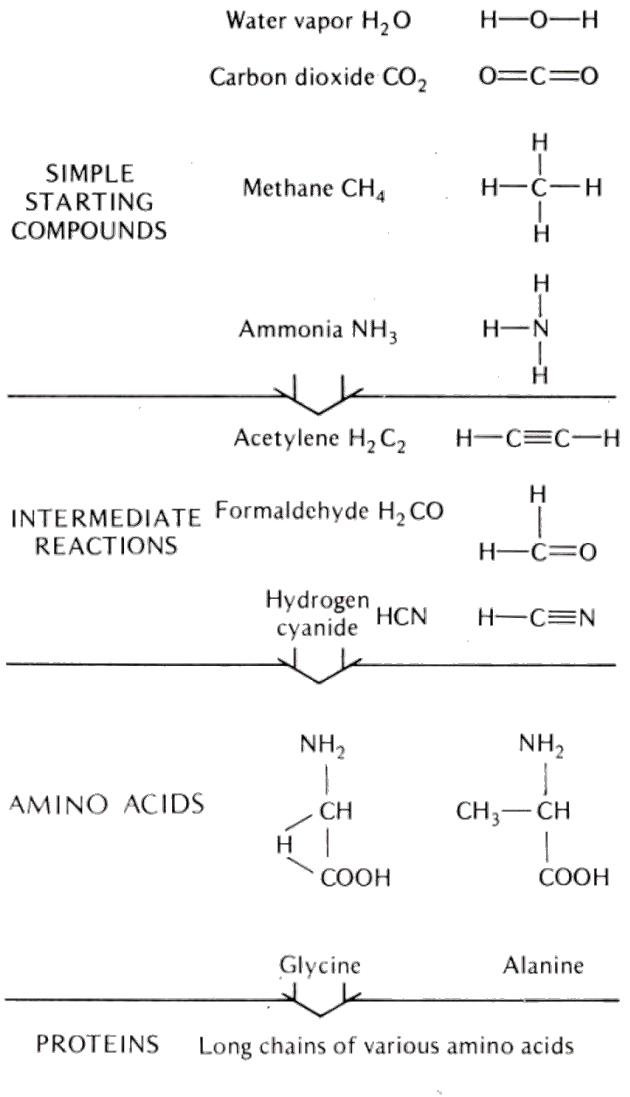


Aminosyror – livets byggstenar

Miller-Urey's experiment visade att **organiska molekyler**, som aminosyror **kan bildas ur icke-biologiskt material**.

Processen kallas - ***abiotisk syntes***.

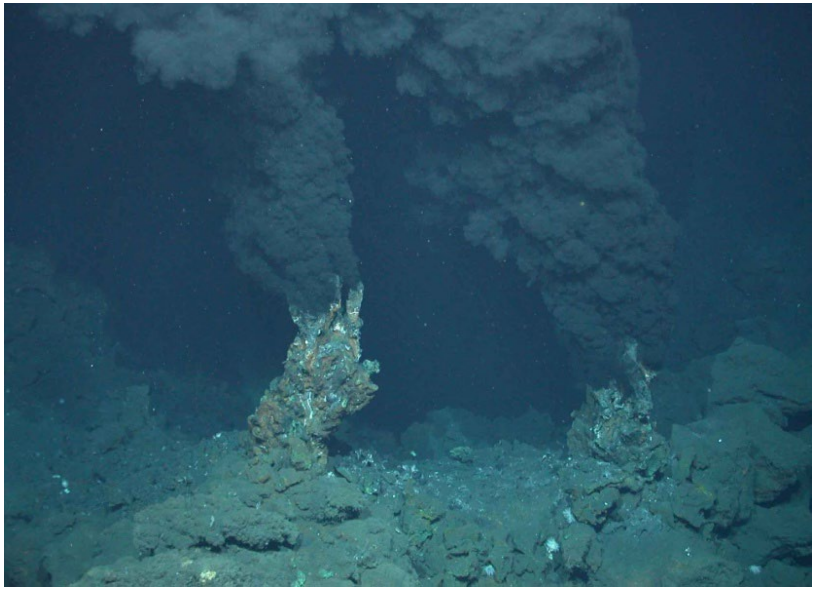
För att sedan aminosyrorna skall forma proteinlika molekyler krävs att vatten frigörs. För att avlägsna vatten från aminosyresoppan krävs temperaturer på 140°C - någonting som den vulkaniska aktiviteten i den primitiva jordskorpan kunde erbjuda.



Första livet kanske utvecklades vid en mittoceanisk rygg

Efter det att Miller och Urey genom sitt experiment framställt aminosyror fastslog de att livet uppstod i den ”organiska ursoppa” som bildats i små vattenfyllda dammar och som utsattes för upprepade blixturladdningar. I ett brev skrivet 100 år tidigare spekulerade även Charles Darwin i att livet kunde ha uppstått i ”a warm little pond”. Problemet med denna idé är att den förutsätter en atmosfär med såväl metan och ammoniak snarare än en het koldioxidatmosfär. Även en mycket liten mängd O_2 skulle nämligen ha oxiderat och därmed också förstört de kemiska byggstenarna som krävdes för att framställa de nödvändiga organiska föreningarna.

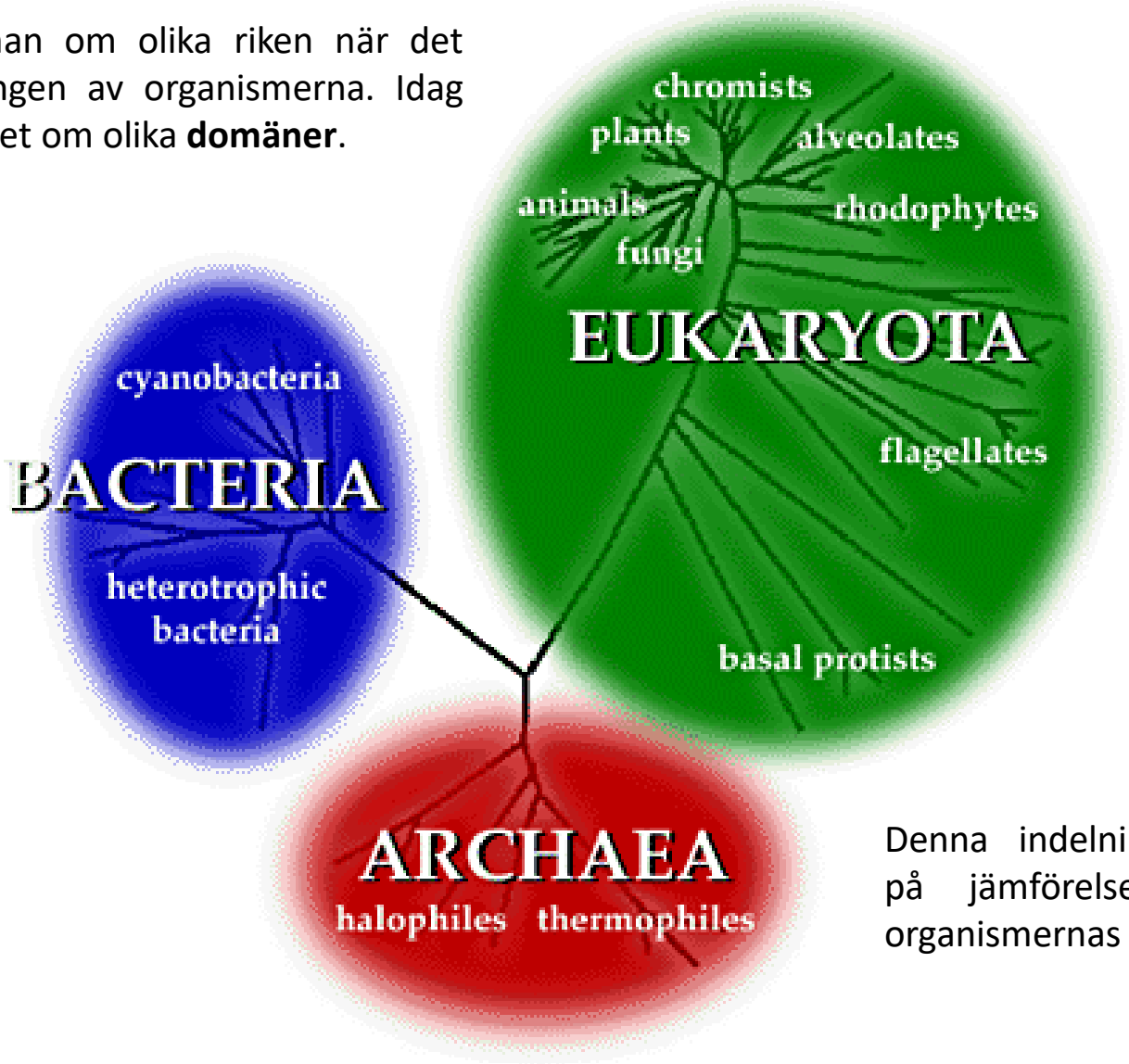




Livet bör alltså har utvecklats i en miljö som inte exponerades för Jordens atmosfär. En tänkbar miljö är på havsbottnen i närheten av de mitt-oceaniska ryggarna i anslutning till sk. ”black smokers

Livet idag indelas i tre domäner

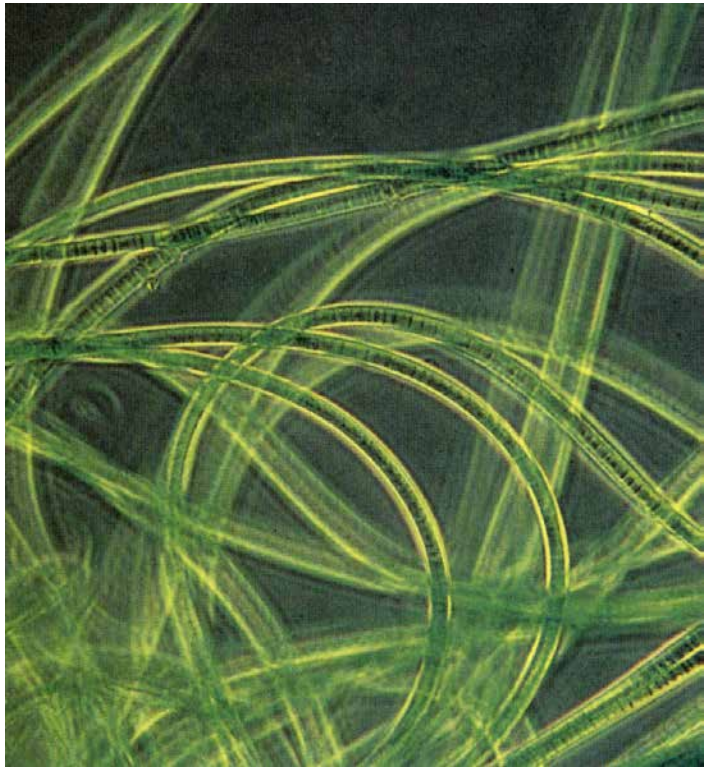
Förr talade man om olika riken när det gällde indelningen av organismerna. Idag talar man istället om olika **domäner**.



Denna indelning bygger på jämförelser mellan organismernas DNA

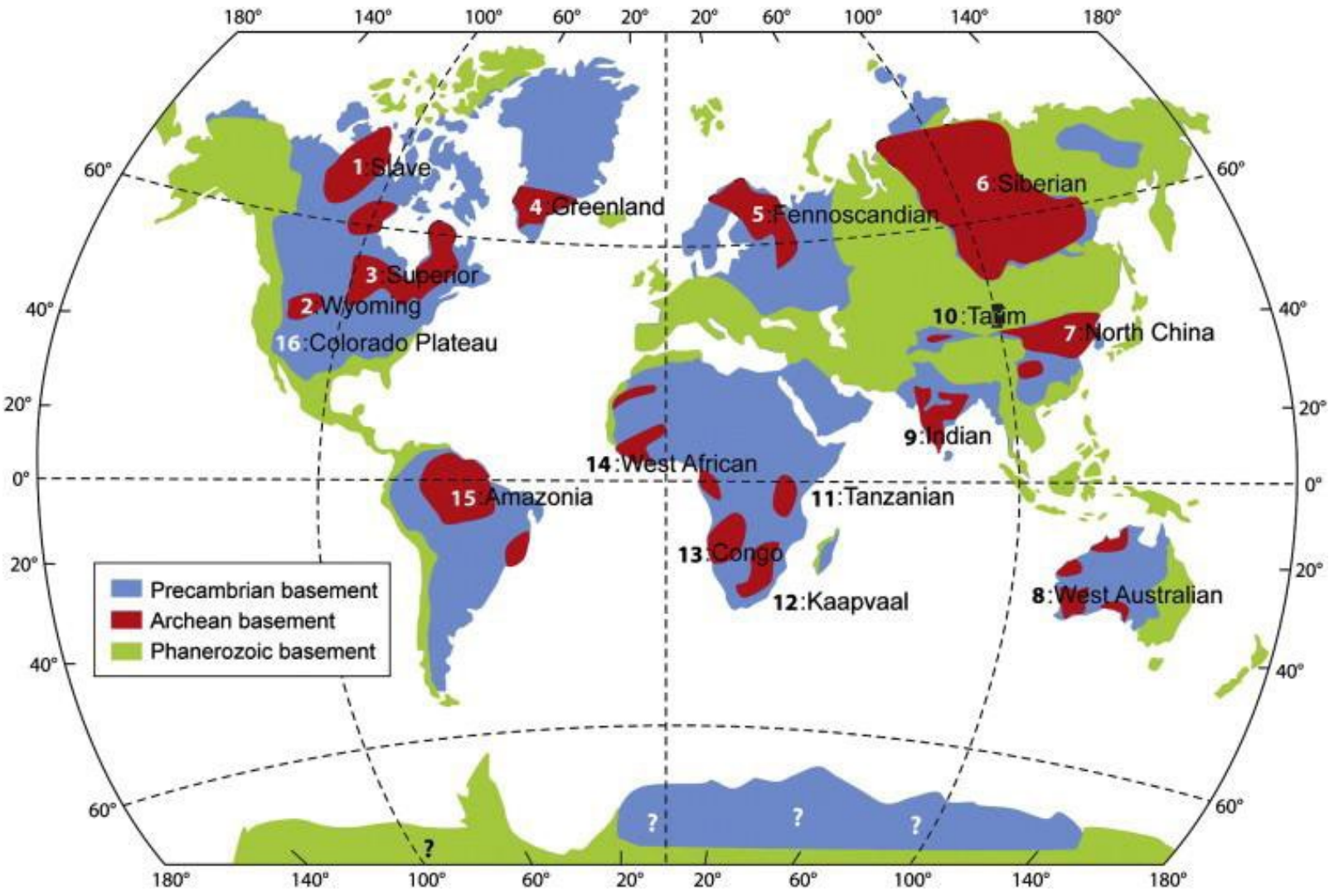
Archea – arkebakterier och Bakteria - bakterier





Arkebakterierna saknar, liksom bakterierna, den cellkärna som karaktäriserar eukaryoterna. Arkebakterierna klassificerades på 1970-talet. Man hade då bara hittat dem i extrema miljöer där inga andra organismer kunde leva, t.ex. i **extremt sura miljöer** (ned till pH 0,8); i **miljöer med hög saltkoncentration** (upp till 30 %); **extrem hetta** (över 300°C) eller **hög svavelkoncentration**. Senare har man hittat arkebakterier även i många andra vanliga miljöer - bl.a. förekommer de ofta som plankton i världshaven.

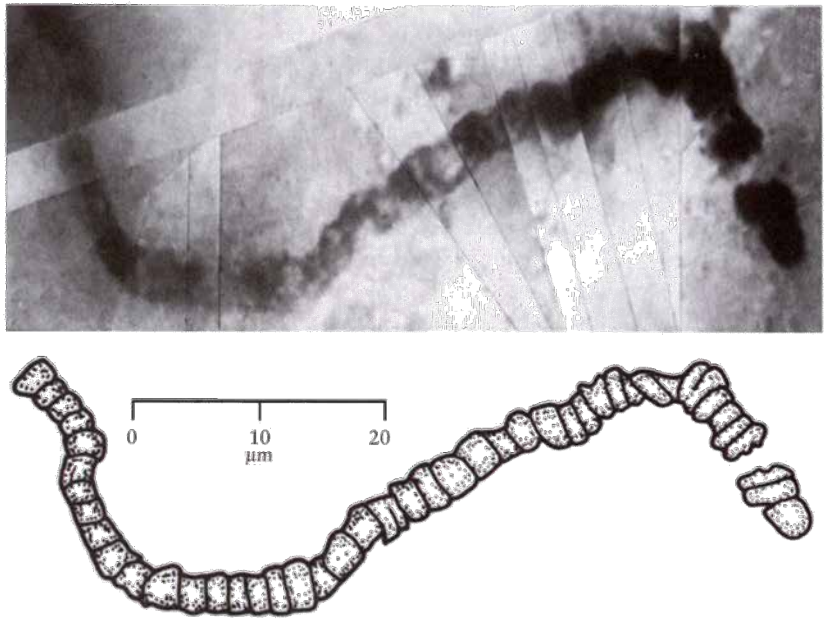
Arkeiska (>2,5 miljarder år gamla) bergarter



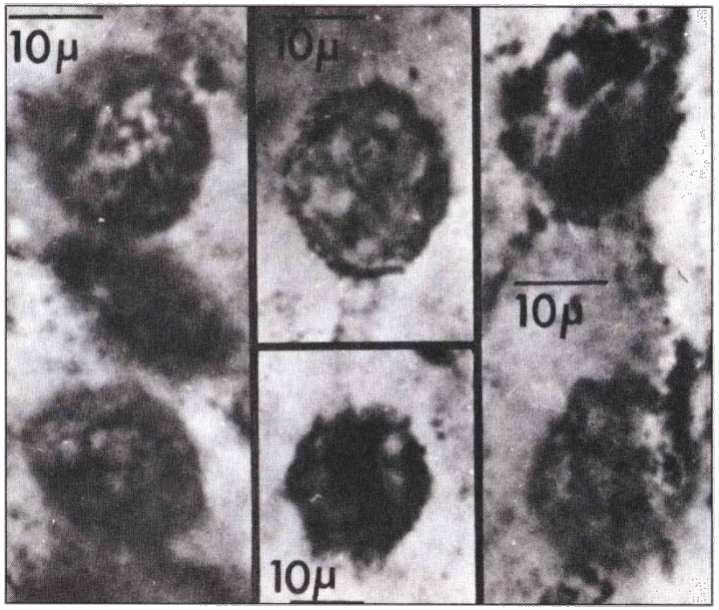
Det är bara på dessa ställen vi har möjligheter att finna arkeiska fossil

Några av de allra äldsta fossilen man hittat

De äldsta fossil som hittats är trådformiga bakterieceller som man beräknar vara 3,5 Ga (Ga = giga år = miljarder år) gamla. De har påträffats i västra Australien och Sydafrika. Fossilens form påminner mycket om moderna fotosyntetiserande bakterier.



Trådformig bakterier från Warrawoona gruppen i nordvästra Australien daterade till 3,5 Ga



Bakterier från Fig Tree Formation i Sydafrika. De dateras till 3,1 Ga.

Ocillatoria – kanske en modern motsvarighet ?

Den fotosyntetiserande blågröna bakterien *Ocillatoria* är en modern motsvarighet till dessa första bakterier och de är också bland de första att producera syre, först i vattnet och sedan till atmosfären



Stromatoliter – laminära bakteriemattor

Stromatoliter är domformiga finlaminerade sedimentära strukturer, vanligtvis bestående av stora delar kalk även om kalken många gånger kan ha ersatts av flinta.



Stromatoliter från Great Slave Lake i nordvästra Kanada. Dessa är omkring 2 Ga - men påminner mycket om de moderna . . . .

Stromatoliter – laminära bakteriemattor

. . . stromatoliterna som hittas i bl.a. i tidvattenområdena vid Shark Bay i västra Australien

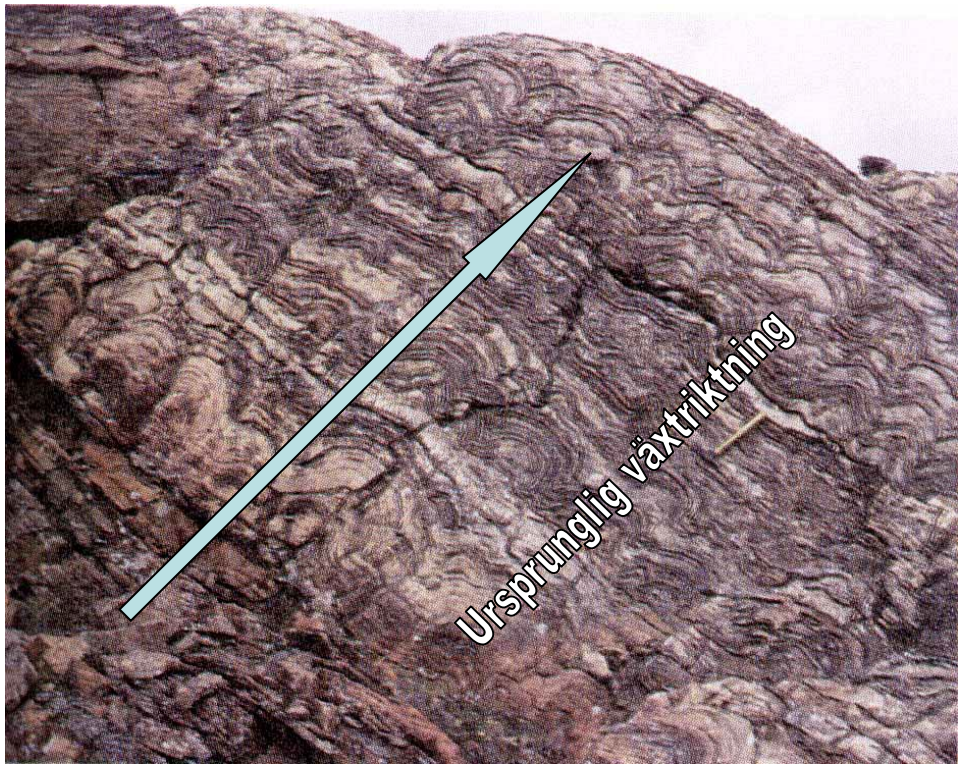




Stromatoliter är bakteriemattor som huvudsakligen byggs upp av **foto-syntetiserande blågröna bakterier**. De bildas vanligtvis i kustområden där den kraftiga avdunstningen leder till en speciell sedimentation och kemi.

Fossila stromatoliter i tvärsnitt

Stromatoliter är ju laminära organiska sedimentära strukturer. De bildas genom att sedimentpartiklar infångas och kalk ($CaCO_3$) utfälls under metabolisk aktivitet och tillväxt hos mattlika kolonier av blågröna bakterier och vissa andra bakterier. Här kan Du se hur de tillväxer (observera att lagren ursprungligen varit horisontella).





Fossila stromatoliter, 3, 5 Ga, Pilbara Formation, västra Australien.

BIF – banded iron formation

BIF - står för **Banded Iron Formation**, en förkortning för skiktade sedimentära järnkoncentrationer med en järnhalt överstigande 15 %. Åldern på BIF är övervägande mellan (3,8) 2,5 och 1,8 Ga. Det är röda järnoxidrika lager som alternerar med lager av kvarts. Många gånger är det miljontals mikroskopiska lager som tillsammans bildar stora mäktigheter.



Banded iron formation, Karijini National Park, Western Australia

BIF – olika bildninghypoteser

Det finns två hypoteser om hur BIF med sina till synes säsongsbundna utfällningar av järn har bildats, en oorganisk och en organisk process. Ingen av dessa kan troligen på egen hand ha bildat dem, så troligt är att båda processerna förekom. I den första, oorganiska processen, bildade ultraviolett strålning en järnförening vid vattenytan:

$Fe + 2H_2O$ (+ ultraviolett strålning) → FeO.OH + 3H

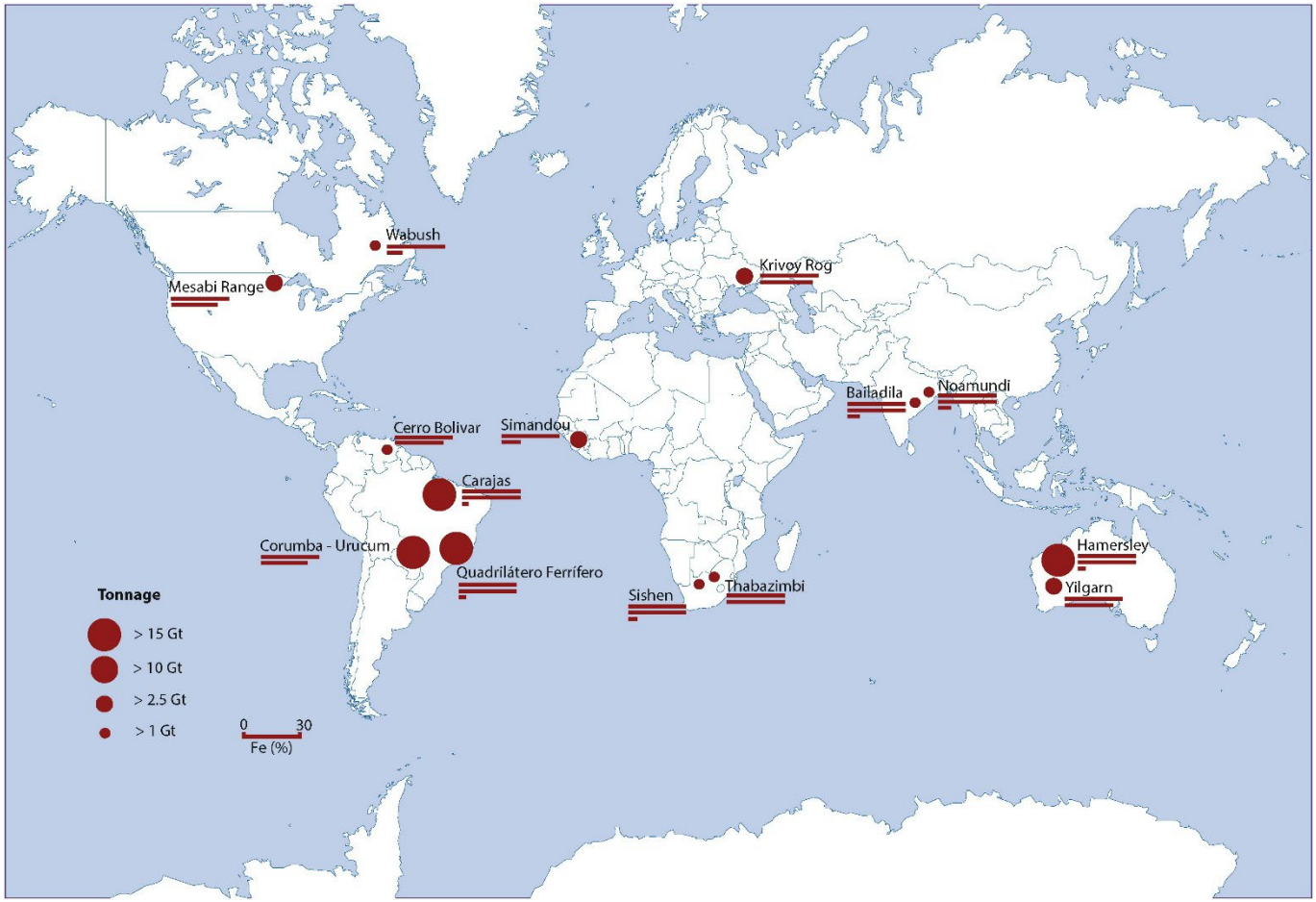
Den olösliga järnhydroxiden fälldes ut som ett lager järnmalm på havsbottnen. Denna kemiska reaktion bör ha varit som kraftigast under sommarhalvåret, då solljuset var starkast. Denna oorganiska modell kan förklara varför BIF förekommer i formationer på Grönland vid 3,8 Ga, långt innan vi har några direkta bevis för fotosyntetiserande organismer.

I den andra, organiska processen bildade bakteriell fotosyntes BIF – detta är kanske hypotesen med flest anhängare. Här tror forskarna att det syre som producerades av de fotosyntetiserande bakterierna i haven oxiderade Fe^{2+} till Fe^{3+} och bildade järnoxid (Fe_2O_3).

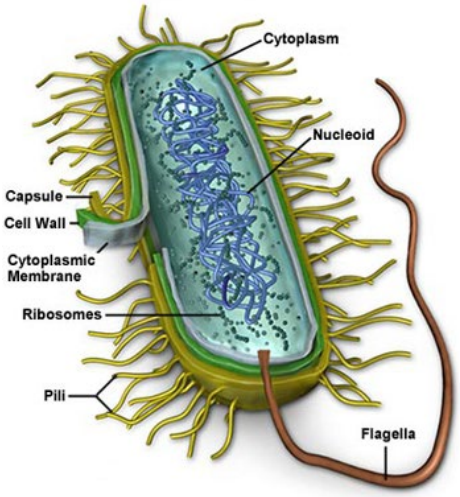
Även här bör processen ha varit som starkast under sommaren då solljuset var som intensivast. Samma årstidsbundna upwelling som förde upp näringsämnen till bakterierna förde med sig de lösta järnjonerna och ledde till avsättning av järnmalm på havsbotten.

BIF – Banded Iron Formation

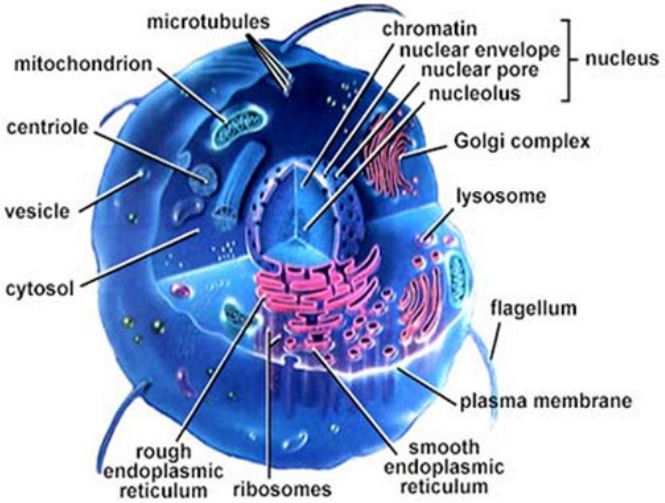
Banded iron formations (BIF) är alltså beteckningen för skiktade sedimentära järnkoncentrationer som man huvudsakligen finner i formationer äldre än 1,8 Ga. En stor del av dagens järnmalmfyndigheter är just av BIF-typ – de största fyndigheterna finner vi bl.a. i USA, Kanada, Australien, Ukraina och Brasilien



Utveckling av eukaryota celler



prokaryotic cell
(bacteria)



eukaryotic cell
(protists, fungi, animals, plants)

Förmodligen uppstod den eukaryota cellen i samband med sammanslagningen av två bakterieceller, där en av bakteriecellerna kom att leva inne i den andra. Den bakteriecellen som inkorporerades kom delvis att förändras och formar en struktur som kallas mitokondrie, det finns en eller flera mitokondrier i nästan alla eukaryota celler.

I mikrokondrierna sker omvandling av olika energirika föreningar, typ kolhydrater och fett, till energi. Mitokondriernas ursprung konfirmeras av att deras DNA och RNA skiljer sig från den omgivande cellens. Man tänker sig att den mindre cellen, som sedermera blev en mitokondrie, blev uppäten av den större men visade sig vara resistent mot dess matsmältningsprocess.

De första eukaryoterna växtcellerna

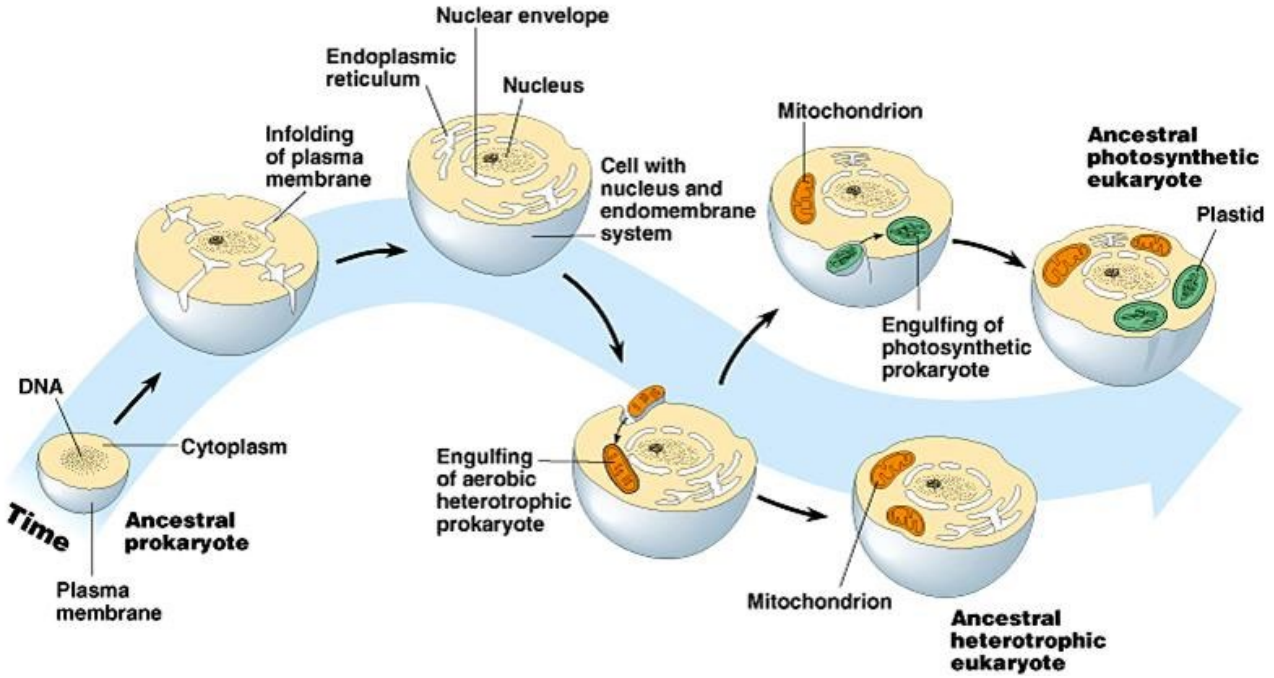
Vidare anses allmänt att de växtlika protoctisterna som utvecklades något senare också var resultatet av förening av två olika celler.

I detta viktiga evolutionära steg inkorporerade den eukaryota cellen en blågrön bakterie.

Bakterien utvecklades till en kloroplast i vilken själva fotosyntesen sker, såväl hos de växtlika protoctisterna som hos de högre växterna som utvecklades ur dem.

Likheterna mellan kloroplaster och blågröna bakterier är slående. Hos båda finns pigmentet klorofyll, vilket absorberar solljuset och tillåter fotosyntesen, i ett membran-system i cellen.

Dessutom innehåller kloroplasterna, precis som mitokondrierna sitt eget DNA och RNA.



De äldsta fossilen av eukaryoter

Eftersom de första eukaryoterna anses ha bildats genom att en cell inkorporerade en annan måste de ha varit encelliga. Flercelliga protoctister - bl.a. sjögräsliknande alger - utvecklades troligen strax efteråt och ur dessa utvecklades eukaryota celler (med mitokondrier och kloroplaster). De äldsta fossila eukaryoterna man funnit daterar sig till 2,1 Ga. Det var löst vridna algtrådar av släktet *Grypania*. Dessa har man hittat på ett flertal platser bl.a. i Nordamerika, Kina och Indien.

.



Ediacara-faunan

De mest djurlika av de encelliga eukaryoterna var protozoerna. De tillhör riket Protoctista. De tillgodogör sig sin föda på ett heterotrofiskt sätt, genom att ”äta” andra celler. Amöbor är exempel på protozoer. Fossil av dessa protozoer är mycket vanliga i många fanerozoiska bergarter, till stor det beroende på att många av dem utvecklade skal eller skelett - vilket bevaras lättare som fossil än mjukvävnad. De flesta proterozoiska protozoerna saknade dock skal och skelett varför de sällan bevarades fossilt.

Man har dock under de senaste decennierna har funnit välbevarade fossil ifrån är större, flercelliga djur. Fossilen består till största delen av avtryck av metazoer i den sedimentära bergarten. Metazoer är flercelliga djur där cellerna är helt eller delvis organiserade i vävnader - t.ex. epitel, bindväv, nervvävnad och olika organ.



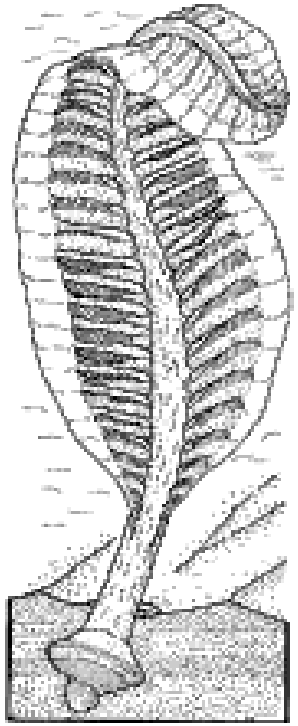
Ediacara – en välbevarad fauna från omkring 600 Ma

Ett av de bäst kända fynden av neoproterozoiska metazoer kommer från Ediacara Hills i södra Australien. 1946 undersökte den australiensiske malmgeologen Reginald Sprigg en bergskedja strax norr om Adelaide. Han fann i vad som en gång varit en sandstrand tusentals avtryck av större flercelliga djur. Man har daterat fynden i Ediacara Hills till en 50 miljoner års period som tog sin början för 630 miljoner år sedan. Även om spridda fynd av proterozoiska metazoer hade beskrivits tidigare i den vetenskapliga litteraturen så var detta första gången den rika och välbevarad fauna kunde studeras i detalj. Fynden i Ediacara Hills kom att ge namn åt ”Ediacara-faunan” - ett samlingsbegrepp för neoproterozoiska ”mjukvävnads”-djur.



Fynd från Ediacara

Den andra gruppen påminner om dagens sjöpennor. Det var kolonilevande former av cnidarier (nässeldjur). Fynd från England visar att ”sjöpennan” var fäst i en cirkulär platta som förmodligen fungerade som ”ankare”. Dessa cirkulära ”ankare” hittas ofta separerade från själva polypkolonin varför kanske många av de cirkulära fossilen funna i olika Ediacara-faunor kanske snarare utgör fästanordningar för kolonilevande polyper snarare än avtryck av maneter och medusor.





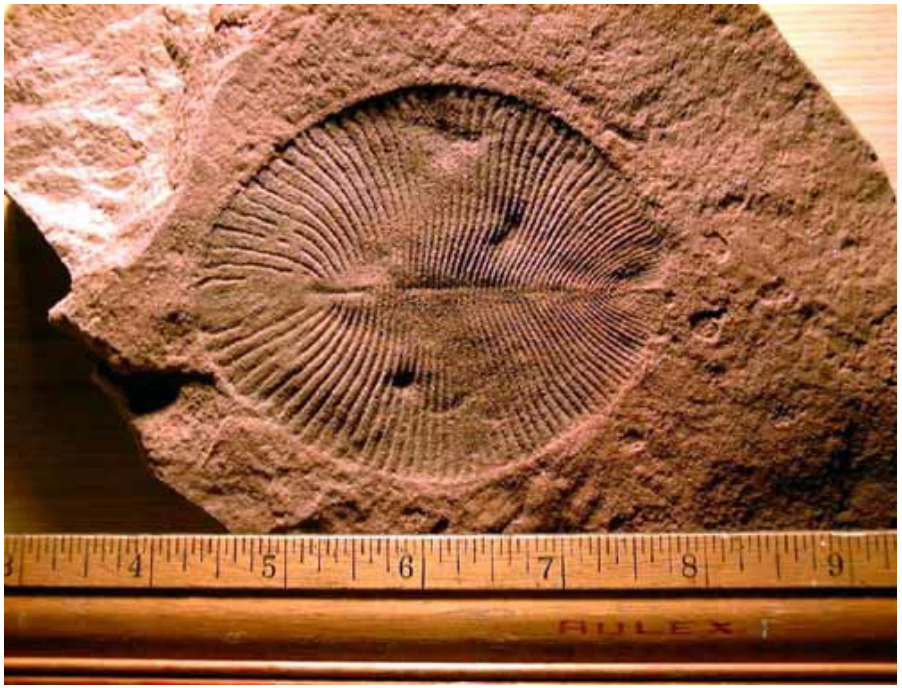
Charniodiscus från Ediacara

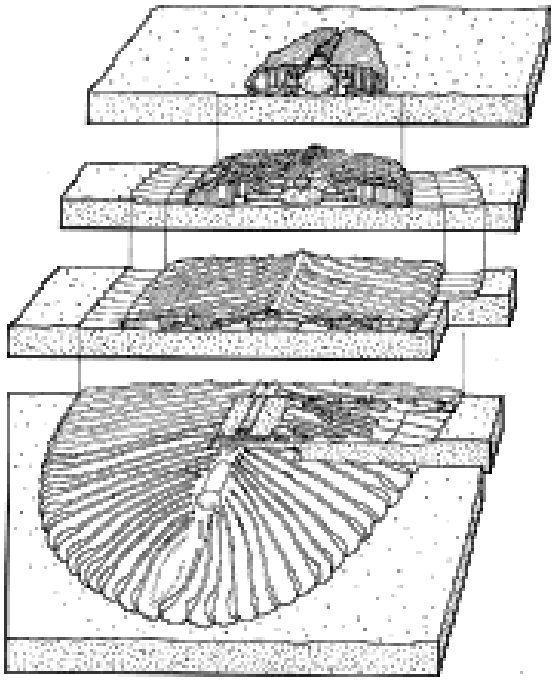


Modern sjöpenna

Fynd från Ediacara

Den tredje gruppen utgörs av bilateralsymmetriska former, vilka ofta är segmenterade. Många har förts till gruppen Annelida (maskar) men numera anser man att åtminstone en del former kan vara besläktade med Arthropoda (leddjuren).

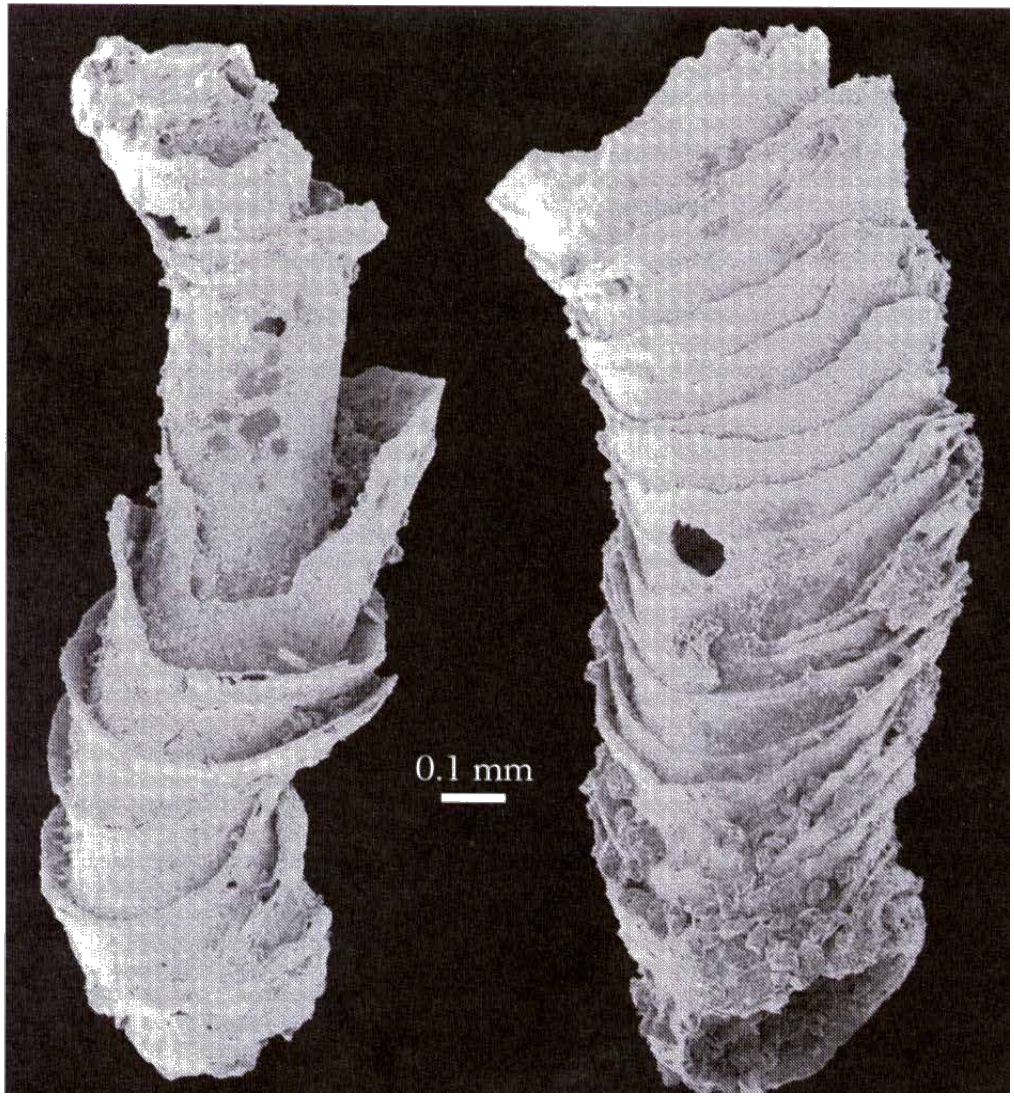




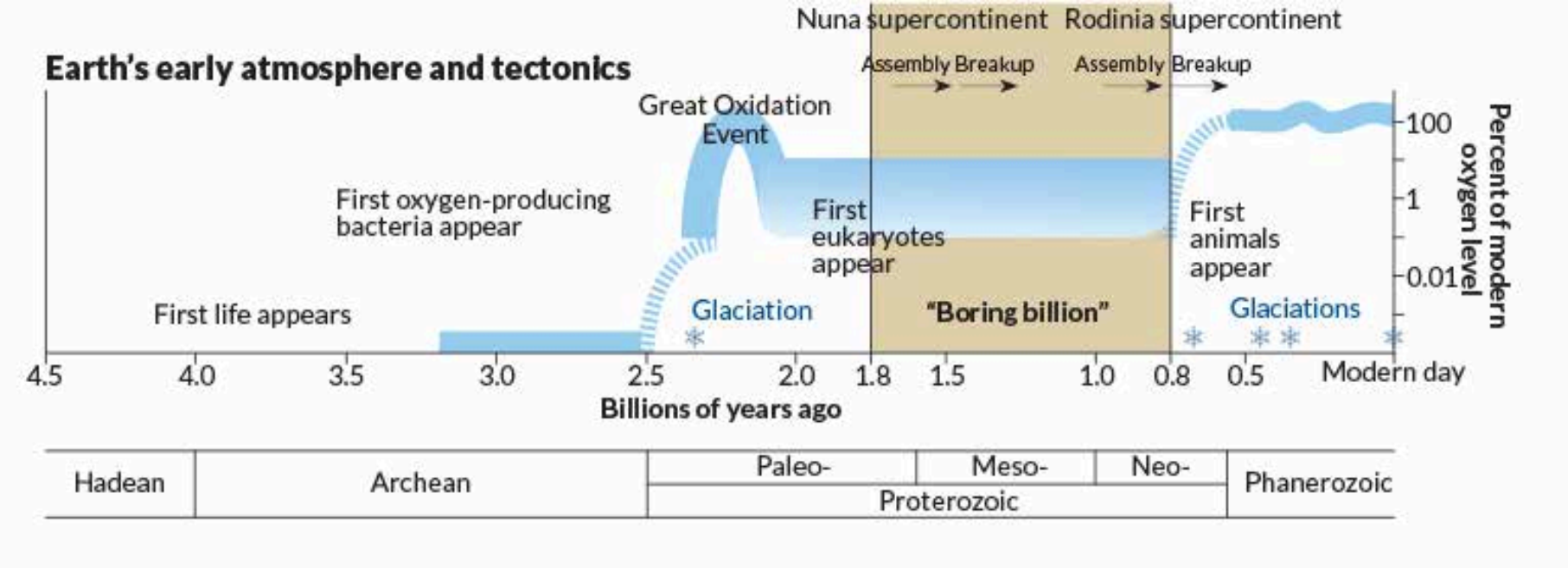
Dickinsonia

De första skalbärande djuren och spårfossil

Alla de djur som diskuterats ovan har endast haft mjukvävnad och det som bevarats som fossil är de avtryck de gjort i en mycket finkornig sandsten. Dock har vi fynd av ett släkte av skalbärande djur i Ediacara-faunan. Släktet som först hittades i neoproterozoiska bergarter från Nama Group i Namibia har givits namnet *Cloudina* efter den amerikanske geologen Preston Cloud. Fossilet är ett par centimeter långt rörformigt skal av kalciumkarbonat. Man tror att röret beboddes av en segmenterad mask (Annelida). Sedermera har *Cloudina* också hittats i Brasilien samt på några andra platser på södra halvklotet.

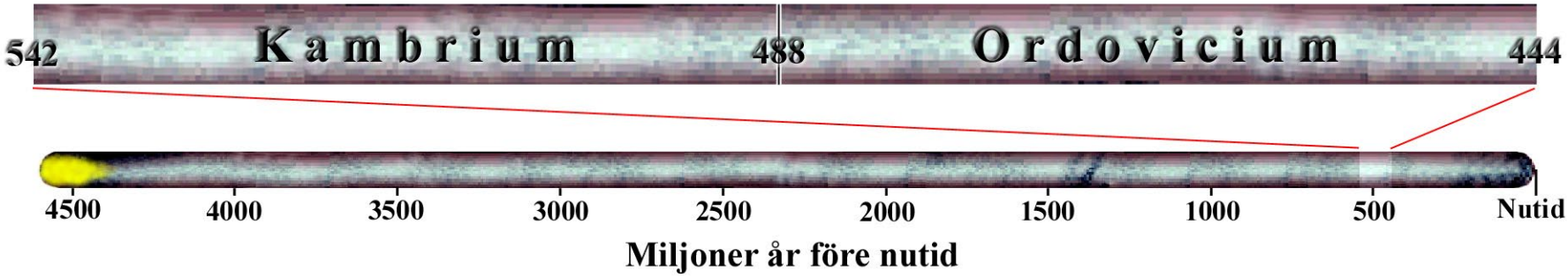


Syrehalten i atmosfären



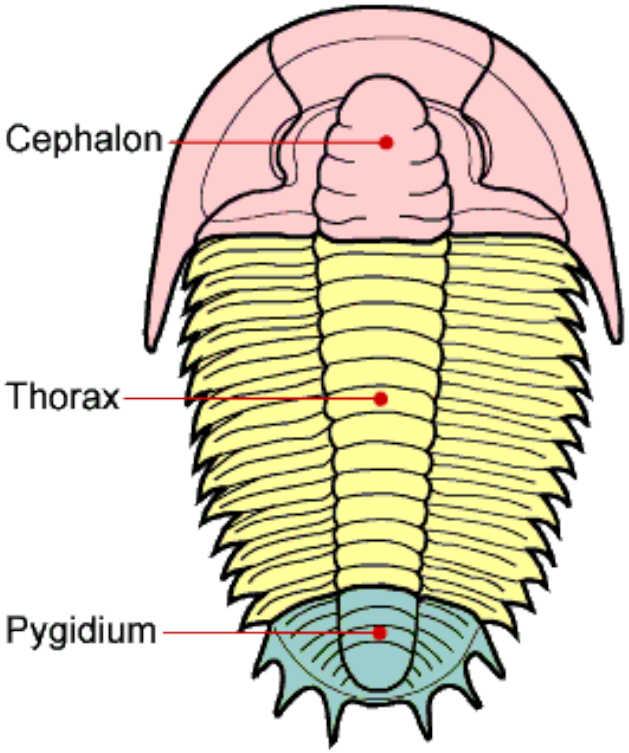
Den ”kambriska explosionen”

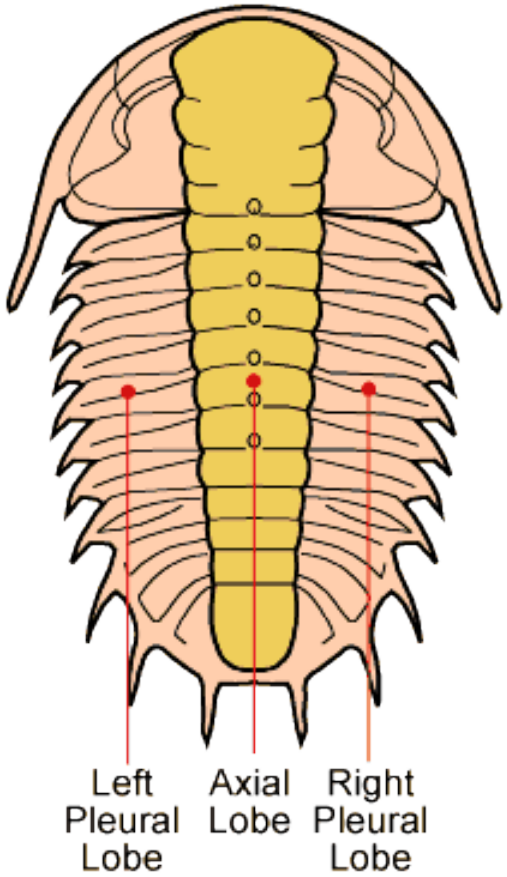
Tiden före 600 Ma kännetecknas av stromatoliter och mikrofossil. Mellan 600 och kambriums början, 544 Ma dominerades organismvärlden av Ediacara-faunans mjukvävnadsformer. Förutom några små rörformade fossil av kalciumkarbonat finns inga fossil med hårdvävnad bevarade. Kambrium skiljer sig därför markant från proterozoikum i det att haven fylldes med en helt ny typ av livsformer - ett brett spektra av djur, många med ett hårt skelett eller skal.



Berättelsen om livet under underpaleozoikum kommer att vara en historia om livet i havet. Man har föreställt sig att vissa enkla former av enkla eukaryoter och svampar skulle kunna ha anpassat sig till en sötvattensmiljö. Dock har man ännu inte funnit några fossila bevis för liv i underpaleozoiska limniska miljöer. Den terrestra miljön saknade troligen alla former av liv, det var först i mellanpaleozoikum som de första växterna, insekterna och vertebraterna tog steget upp på torra landbacken.

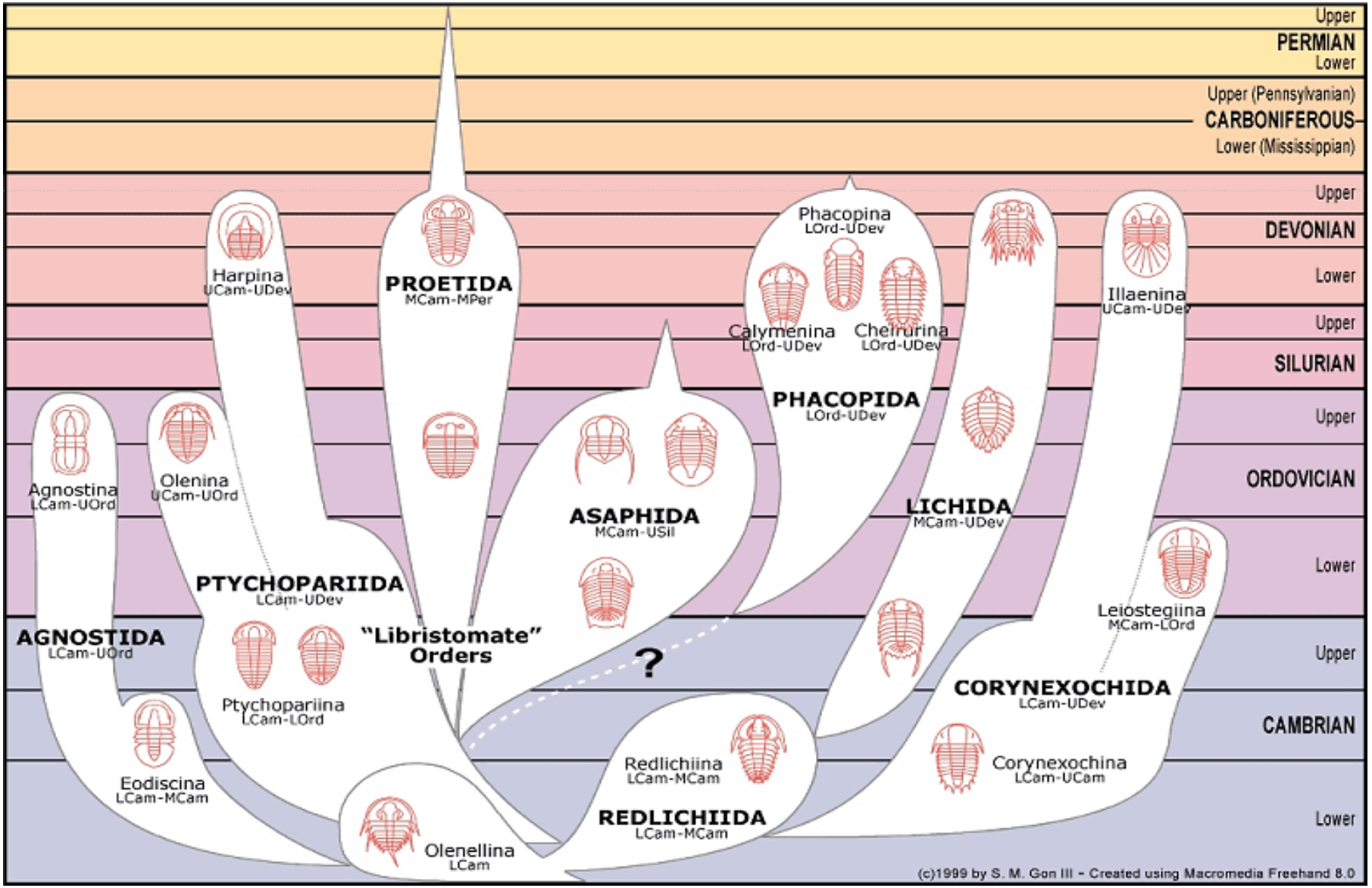
Trilobiter – en stor grupp skalbärare





Trilobit = “tre lober”

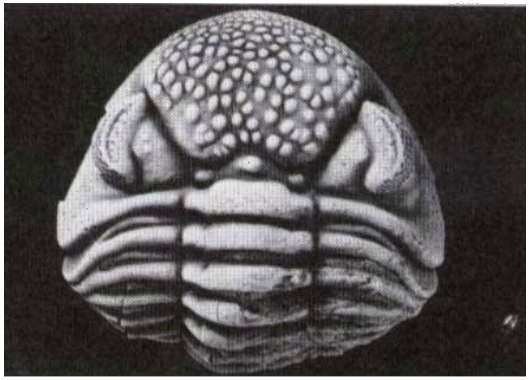
Trilobiter – gruppen dog ut i översta perm

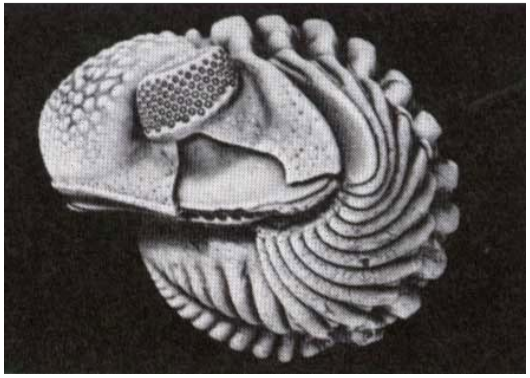


Trilobiternas olika skyddsmekanismer

Hos trilobiterna kan man se en utveckling av olika skyddsmekanismer mot angripare. Vissa utvecklade långa taggar medan andra kunde rulla ihop sig som skydd. Andra hade ett plogliknande skal såväl i bakändan som framändan för att lättare kunna gräva ned sig i sedimentet.

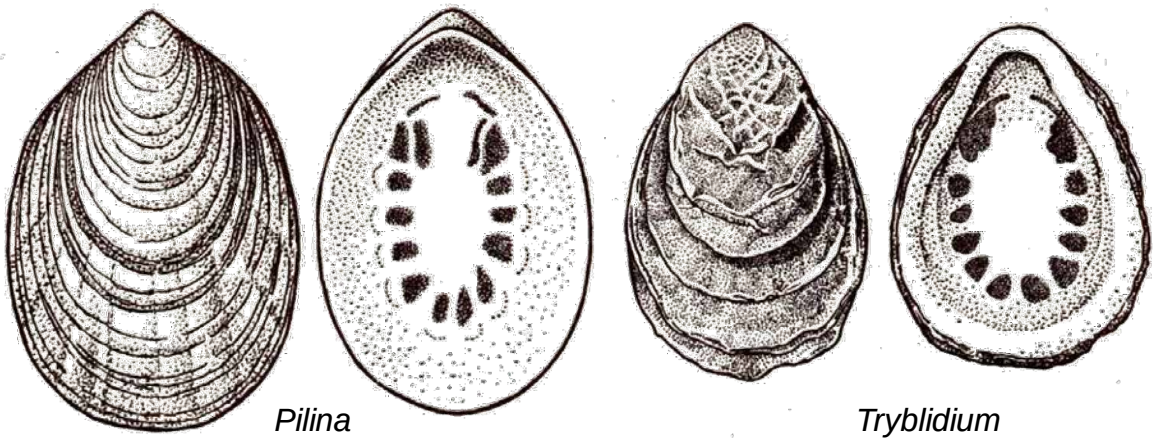




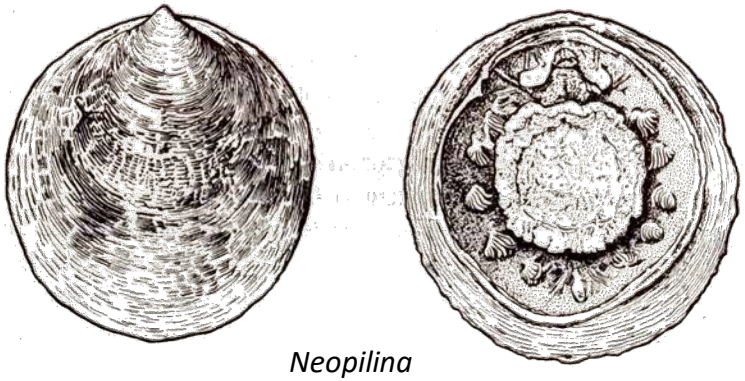


Monoplacophora - urmollusker

Trilobiterna kom snabbt att bli dominerande i haven men en del andra grupper fanns också representerade. Bland de skalbärande djuren delades havsbottnen med urmollusker och inartikulata brachiopoder. Klassen Monoplacophora (urmollusker) tillhör fylum Mollusca (blötdjur) och är primitiva mollusker med en bilateralsymmetrisk grundplan och ett mössformigt skal och utgör föregångarna till musslor och sniglar.



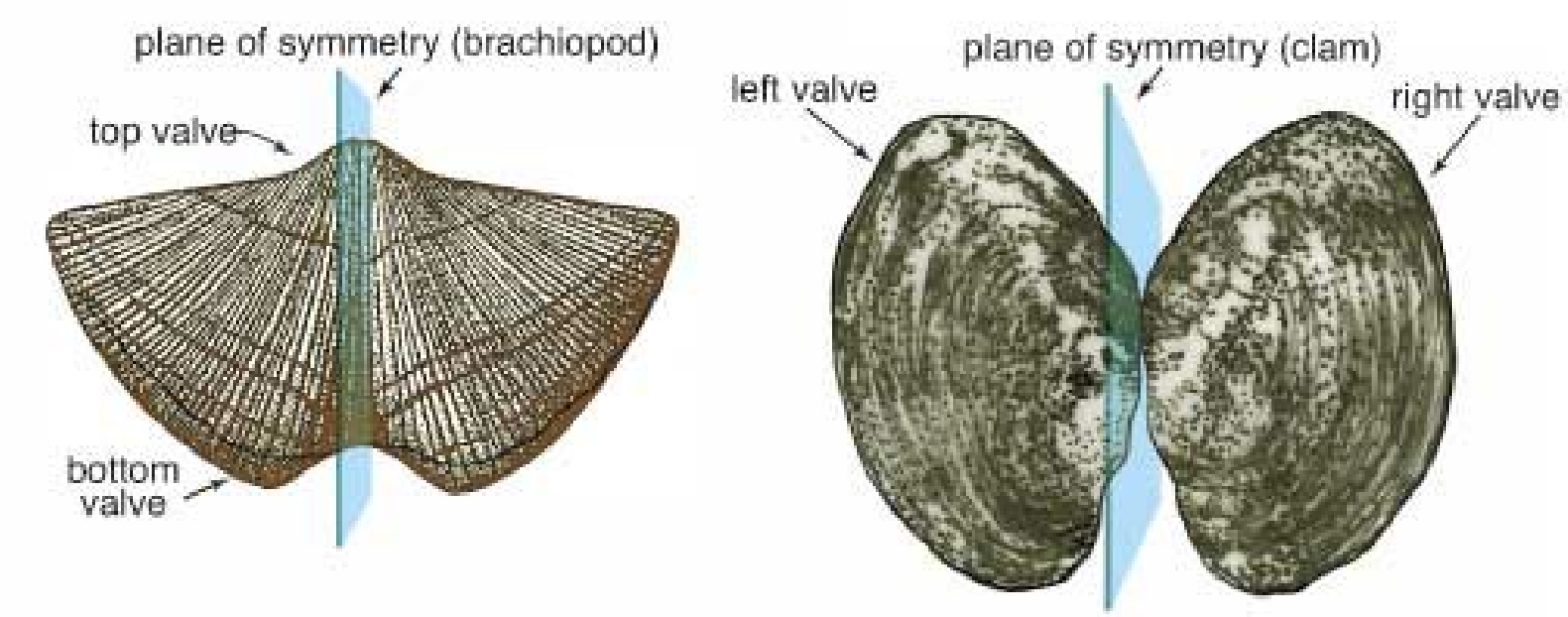
Pilina *Tryblidium*



Neopilina

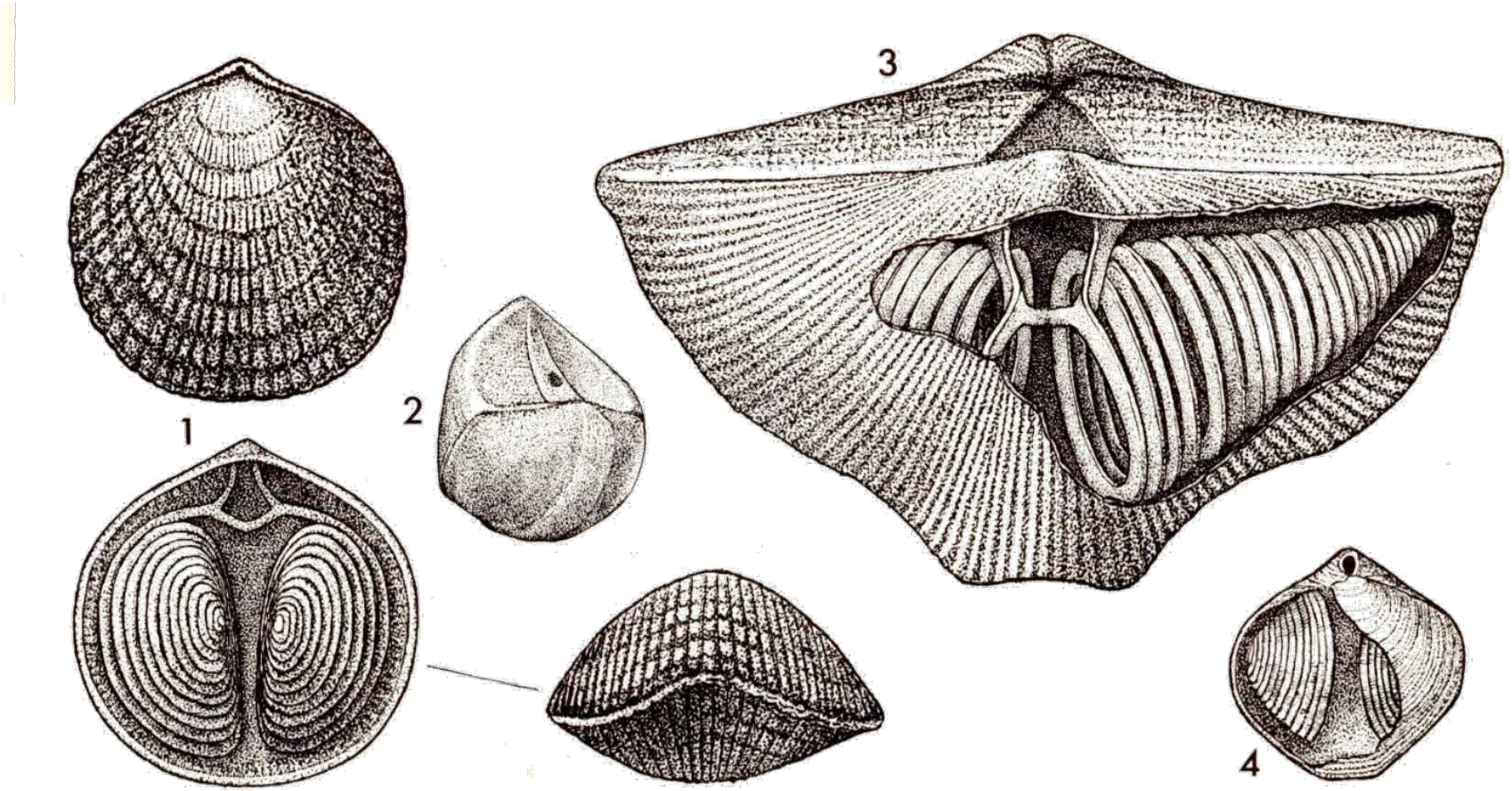
Brachiopoder - armfotingar

Fylum Brachiopoda (armfotingar) utgörs av djur som vid första anblicken påminner mycket om musslor men egentligen har en helt annan byggnad. Liksom majoriteten av dagens musslorna har de ett tvåklaffigt skal men till skiljer från dessa genom att djurets symmetriplanet går genom skalen. Detta gör att det bildas ett ventralt och ett dorsalt skal.



Brachiopoder - armfotingar

Det svenska namnet armfoting har de fått efter det skaft (pediculus) som utgår från en öppning i skalen där de är fästa vid varandra.



Brachiopoder - armfotingar

.

Brachiopoderna är i nutiden en ganska blygsam grupp (260 arter) men tidigare var det en mycket artrik grupp - över 30000 fossila arter finns beskrivna

Ordningen Brachiopoda delas in i två klasser - Articulata (artikulata brachiopoder) vilka precis som musslorna har en låsrand som hjälpte till att hålla skalhalvorna på platsoch få den att sluta tätt . Hos den andra klassen, Inarticulata (inartikulata brachiopoderna) saknar de två skalhalvornas låsrand tänder och gropar. Istället styrs skalhalvorna i sidled av muskelbuntar.

En ytterligare skillnad är att de hade ett skal av kalciumbarbonat medan de inartikulata brachiopoderna vanligtvis hade ett skal av kalciumfosfat.



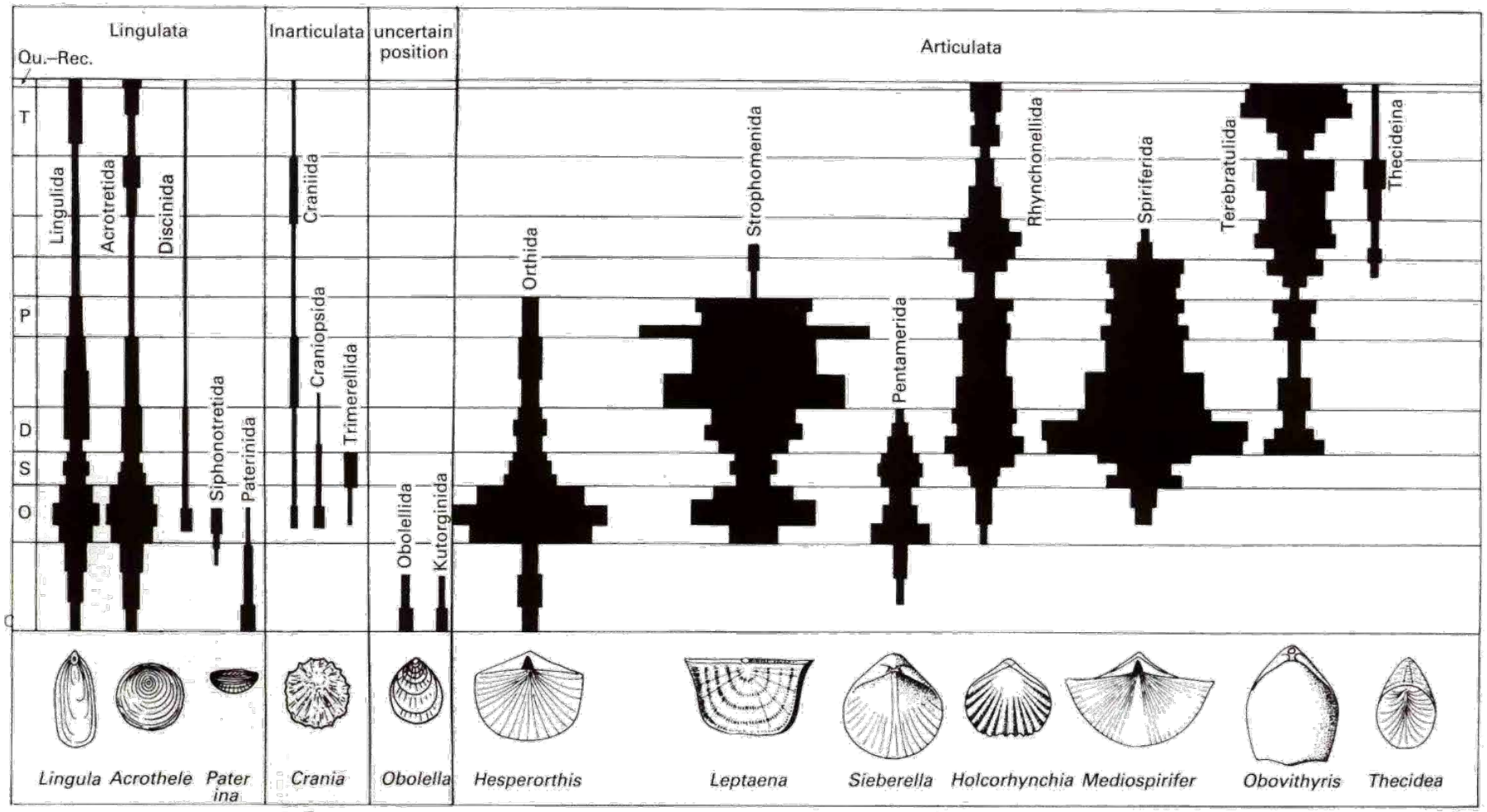
Artikulat brachiopod



Inartikulat brachiopod

Brachiopoder – utbredning genom tiden

Utbredningen genom tiden visar på hur brachiopoderna blivit allt mera utkonkurrerade av musslorna vilka idag lever i samma ekologisk nischer oh är starka konkurrenter.



Anomalocaris – det första stora rovdjuret?

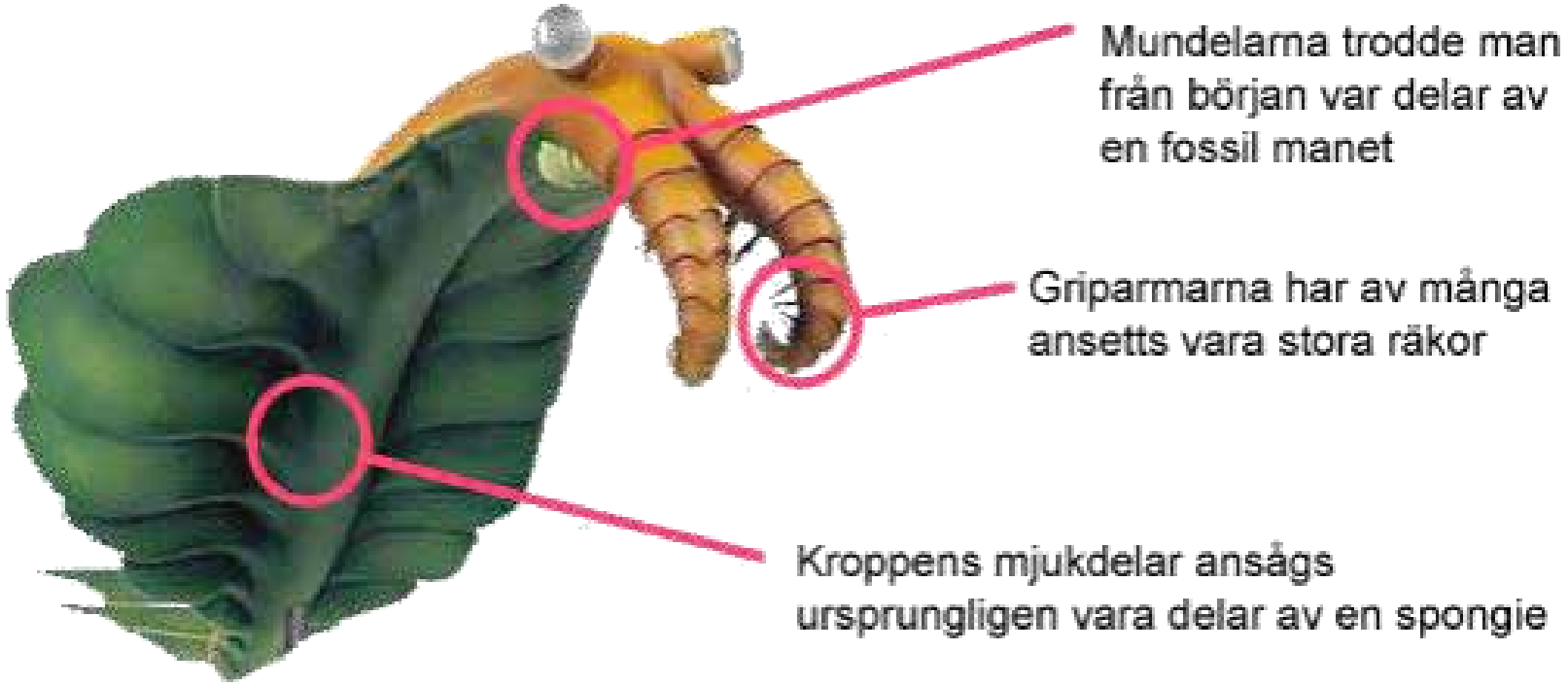
Kanske var det uppträdandet av nya typer av större rovdjur som ledde till att Ediacara-faunans mjukvävnadssläkten minskade i betydelse och ersattes med skalbärande djur, vanligtvis större än de som förekom i Tommotian-faunan. Stora rovdjur är bl.a. väl representerade i en välbevarad underkambrisk fauna från Chenjiang i provinsen Yunnan i södra Kina. Här begravdes ett djursamhälle hastigt av lera vilket hindrade mjukvävnaderna från att ruttna bort. Chenjiang-faunan är bara omkring 30 miljoner år yngre än den skal/skelettlösa Ediacara-faunan men uppvisar helt andra former av mjukvävnadsorganismer. Uppenbarligen kom den globalt spridda Ediacara-faunan att försvinna i slutet av proterozoikum eller väldigt tidigt i kambrium.



Anomalocaris från Burgess Shale - upp till meterlånga rovdjur. De två tentaklerna – se bild på nästa sida.

Anomalocaris – det första stora rovdjuret?

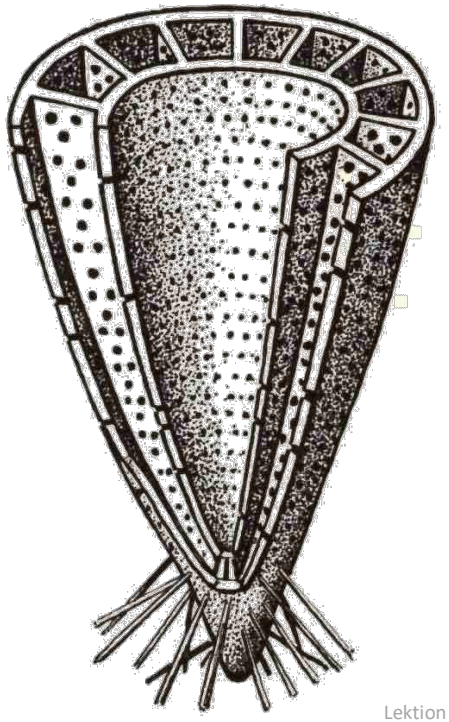
Leddjuren är den mest framträdande och diversifierade gruppen i Chenjiang-faunan. Vissa av leddjuren var segmenterade men de flesta hade ett ryggpansar som var ledat längs centralaxeln så att varje skalhalva skyddade en sida av kroppen. En av de mest spektakulära av de underkambriska leddjuren var ett stort rovdjur känt som *Anomalocaris*. De var simmande och förflyttade sig med hjälp av ett antal ”fenor” på var sida om den långsträckta kroppen. De fångade sina byten genom att spetsa dem på de taggar som fanns längs deras frontala snabelliknande utskott. En art av anomalocariderna kunde bli upp till 2 meter lång och måste ha varit ett av dåtidens mera fruktade rovdjur.



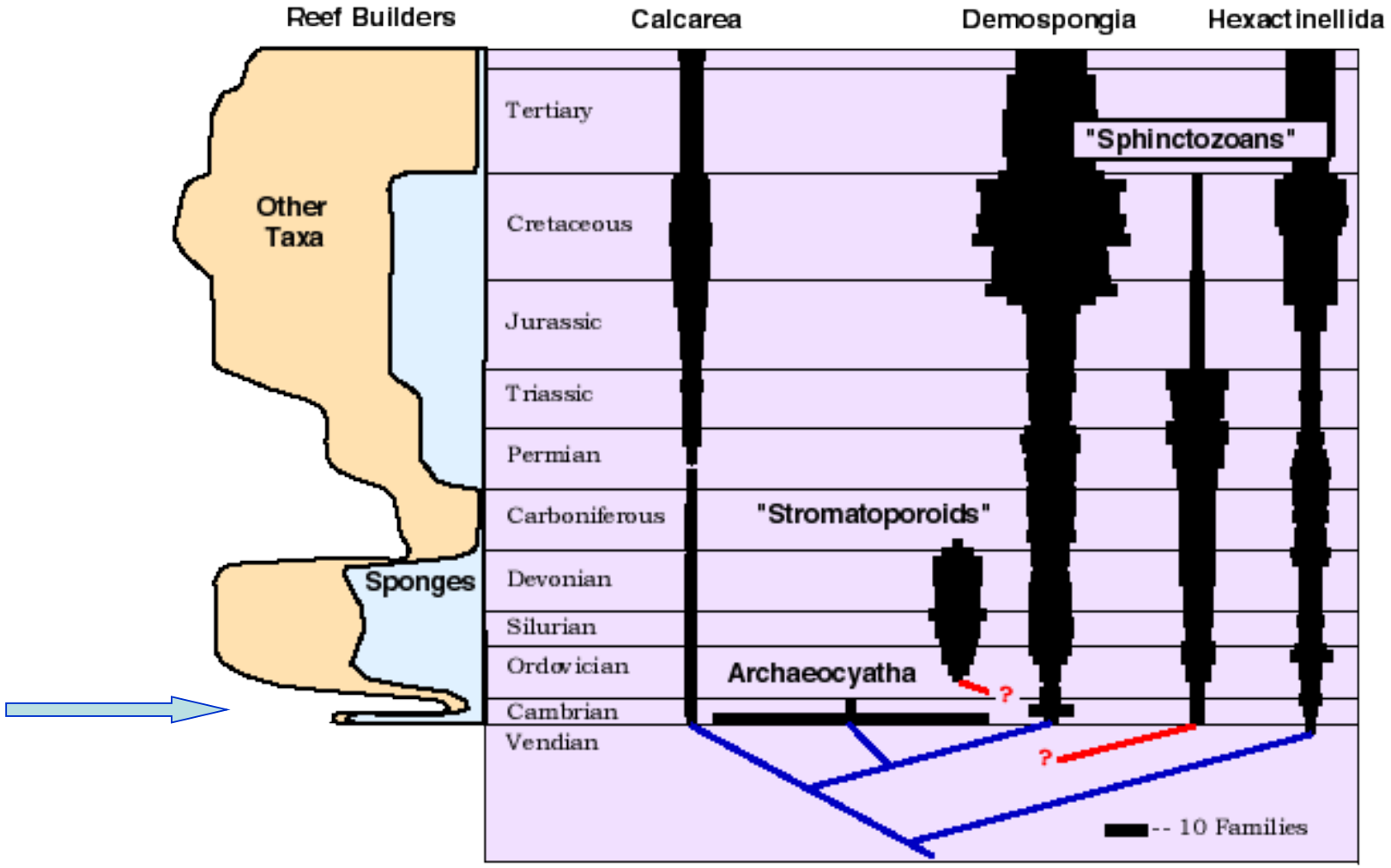
De första revbildande organismerna

De äldsta kända revbildningarna kommer från underkambrium, närmare bestämt från just Tommotian-faunan. De främsta revbildarna under denna tid tillhörde fylum Archaeocyatha, en grupp suspensionsätare som pumpade vatten genom hål i sina trattformade skelett. Archaeocyatidernas taxonomiska tillhörighet har diskuterats och flera forskare anser att de förmodligen tillhörde spongierna (svampdjur), de båda gruppernas kroppsuppbyggnad påminner mycket om varandras. Även om archaeocyatiderna var de dominerande revbildarna i underkambriska rev bidrog även andra organismer av okänt taxonomiskt ursprung med att fälla ut stora kvantiteter kalciumkarbonat och impregnera archaeocyatiderna och binda dem samman.





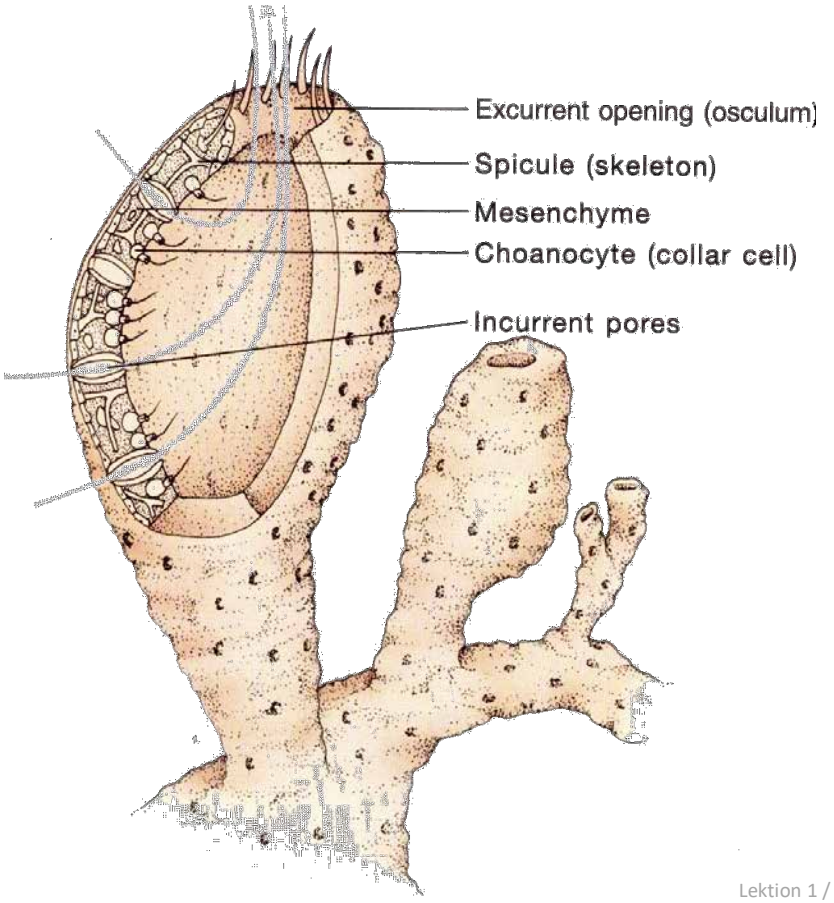
Archaeocyatiderna – de första revbildarna



Archaeocyatiderna – tidiga spongier

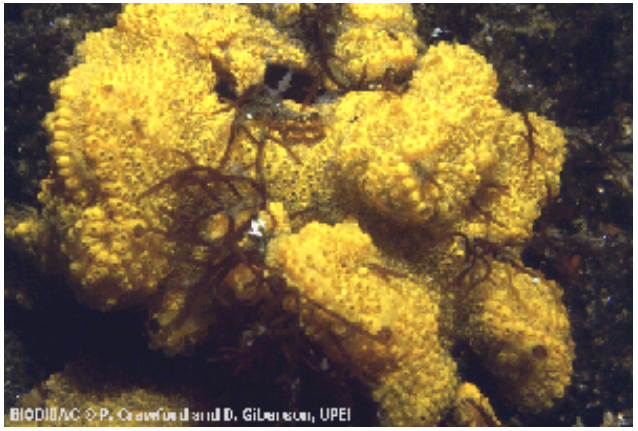
Vid underkambriums slut var archaeocyatiderna i det närmaste utdöda. Under resten av kambrium och fram till mellersta ordovicium var de enda revliknande bildningarna små oansenliga strukturer bildade av kalkutfällande organismer som tidigare levt samtidigt som archaeocyatiderna. Archaeocyatiderna försvann alltså i övre kambrium men gruppen spongier finns kvar idag och anses som en mycket basal grupp av flercelliga organismer.

Spongier är fastsittande vattenlevande organismer. De är radiärsymmetriska eller osymmetriska och saknar mun. Kroppsväggen är försedd med talrika inströmningsöppningar för vatten och utströmningen sker genom en stor öppning, *osculum*. Fossilt hittar man skelettmaterialet som utgörs av kalk- eller kiselspikler



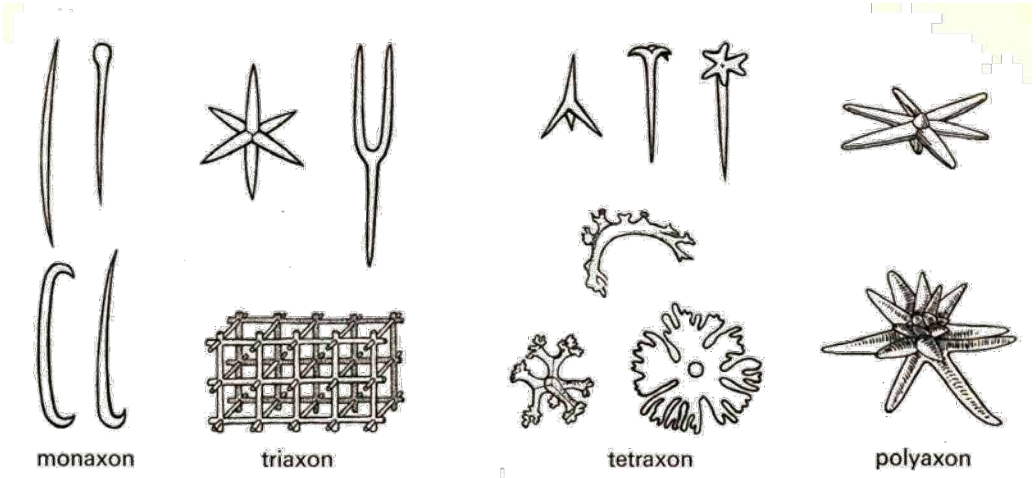
Moderna spongier och dess spikler

De moderna spongierna känner vi som bla som ”tvättsvampar” och anledningen till att vi trots att de huvudskaligen består av mjukvävnad vet att de uppträdde redan i under paleozoikum beror på deras kiselspikler bevarats.









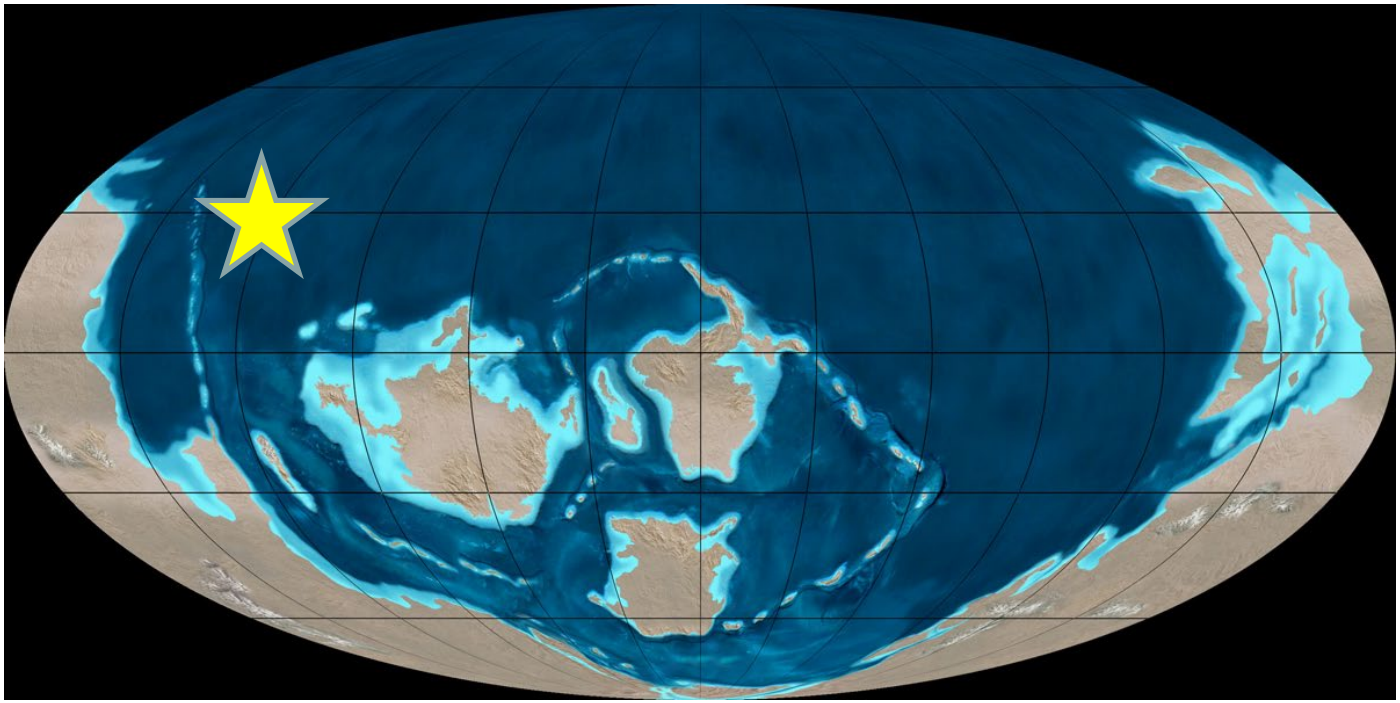
Burgess Shale

År 1909 upptäckte Charles Walcott från Smithsonian Institute de första fossilen i Burgess Shale. Han kom under de följande 11 åren att tillsammans med sin familj samla in mer än 60 000 fossil vilka senare sändes till Smithsonian Institute i Washington. Walcott ansåg att fossilen utgjorde direkta föregångare till djur som finns idag och dokumenterade de olika fossilen och försökte placera in dem i ett modernt klassificeringssystem.



Burgess Shale

Ett tiotal årmiljoner efter evolutionens ”Big Bang” uppträder en spektakulär mjukvävnads-fauna som går under namnet Burgess Shale-faunan. Den levde på och runt ett stort kalkrev beläget i ett dåtida varmt grundhav. Periodvisa lerskred kom att begrava faunan om och om igen och över årmiljonerna kom mängder av organismer att begravas i en syre- och bakteriefri miljö vilket gjorde att även deras mjukvävnad kunde bevaras. Fossilen kom som mest att täckas av 10 000 meter sediment innan området för omkring 175 miljoner år sedan började veckas upp och de fossilbärande sedimenten transporterades många kilometer österut till deras nuvarande plats - i Rocky Mountains i British Columbia, Canada.



Burgess Shale – ett nedslag i verkligheten 505 Ma

Efter Walcotts död 1927 kom hans anteckningar, foton och fossil att under mer än 50 år ligga orörda i sina lådor på Smithsonian Institute och samla damm. I slutet av 1970-talet kom den engelske forskaren Harry Whittington tillsammans med två studenter, Derek Briggs och Simon Conway-Morris, kom att damma av fossilen och studera dem på nytt. Många av fossilen kunde de inte till sin förvåning placera in i dagens klassificeringssystem. Istället förde de dem till ”fylum okänt” vilket skulle tyda på att variationen inom djurvärldens grundformer kanske till och med var större för en halv miljard år sedan än vad den är idag. Just fossilen från Burgess Shale visar att den kambriska världen var betydligt rikare än vad vi ofta föreställer oss efter att ha studerar ”normala” fyndlokaler där trilobiterna var klart dominerande.

Naturligtvis innehöll även Burgess Shale-faunan trilobiter men där fanns också många märkliga organismer som saknade skelett och skal. Man har hittat ett 20-tal olika typer av segmenterade leddjur med ledade ben vars kroppsuppbyggnad skiljer sig markant från alla levande leddjur. Dessutom har man hittat ett flertal olika masklika djur samt ett 20-tal djur som man inte kan placera i någon känd djurgrupp.

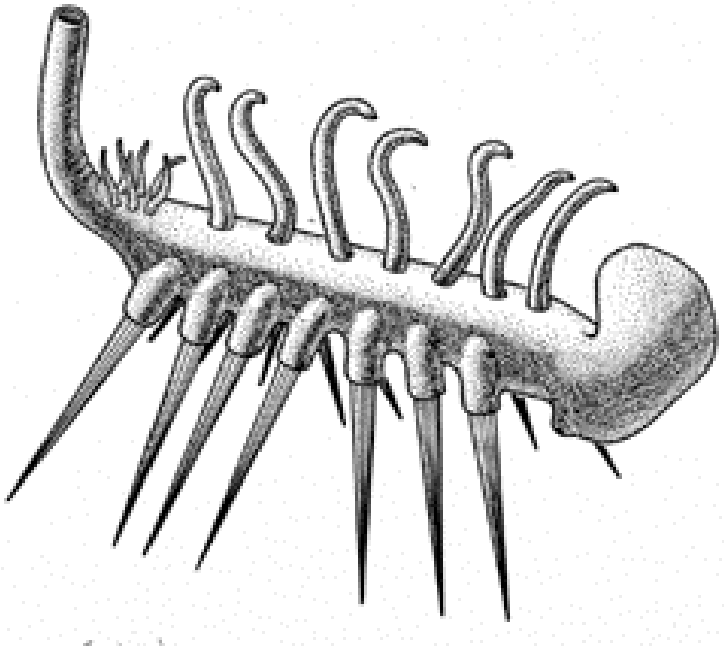


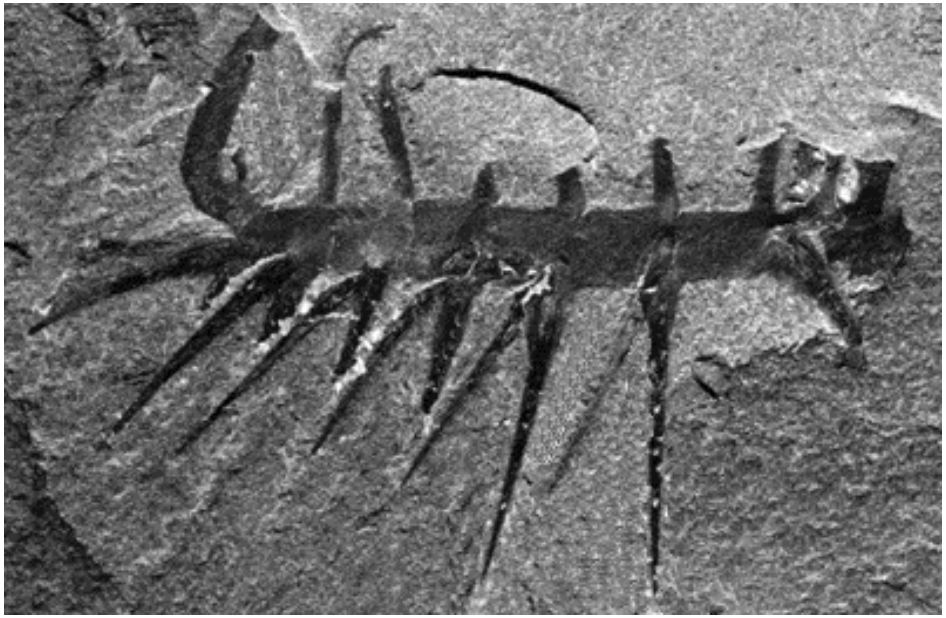
Burgess Shale – så här kanske det såg ut



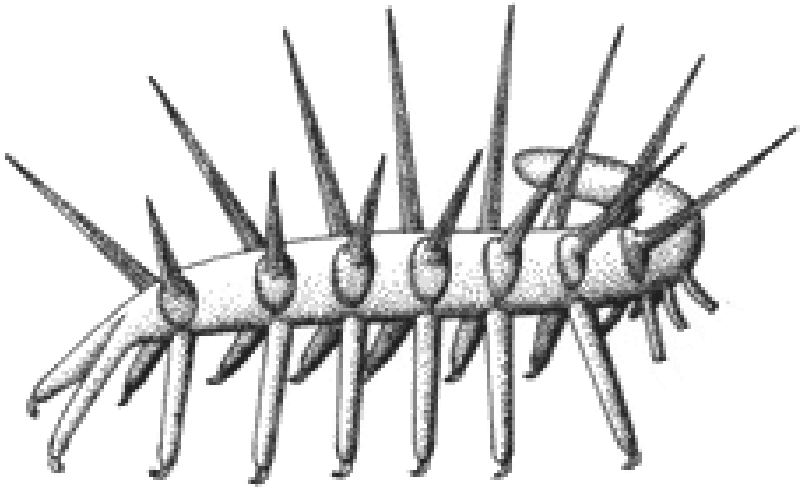
Hallucigenia – en ”styltlöpare”?

Vissa av dessa djur var onekligen märkliga - en av de märkligaste var *Hallucigenia*. När *Hallucigenia* först hittades i Burgess Shale, plattryckt i skiffern, såg den ut att ha två rader med taggar som stack ut i en riktning och en rad med tentakler som pekade åt andra hållet. Att identifiera huvudet var också ett problem. Baserat på detta fynd gjordes 1977 en rekonstruktion där djuret förflyttade sig med hjälp av de spetsiga taggarna medan sju tentakler svajade på dess ryggsida. Tentaklerna tycktes ha en mun i änden.





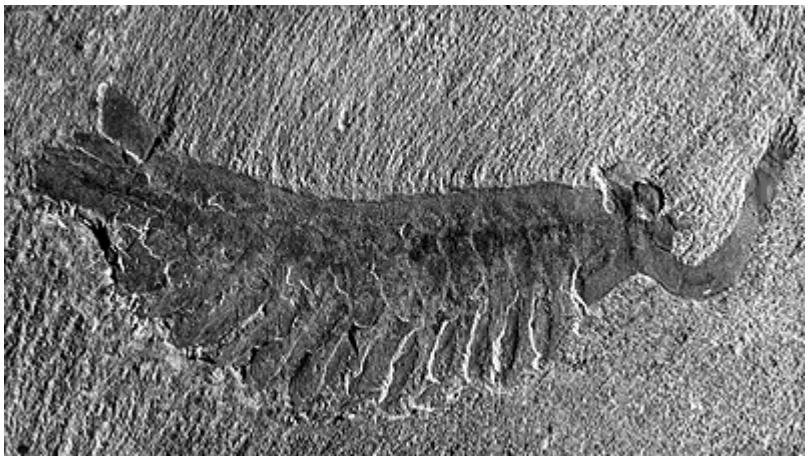
Hallucigenia – en ”styltlöpare”?

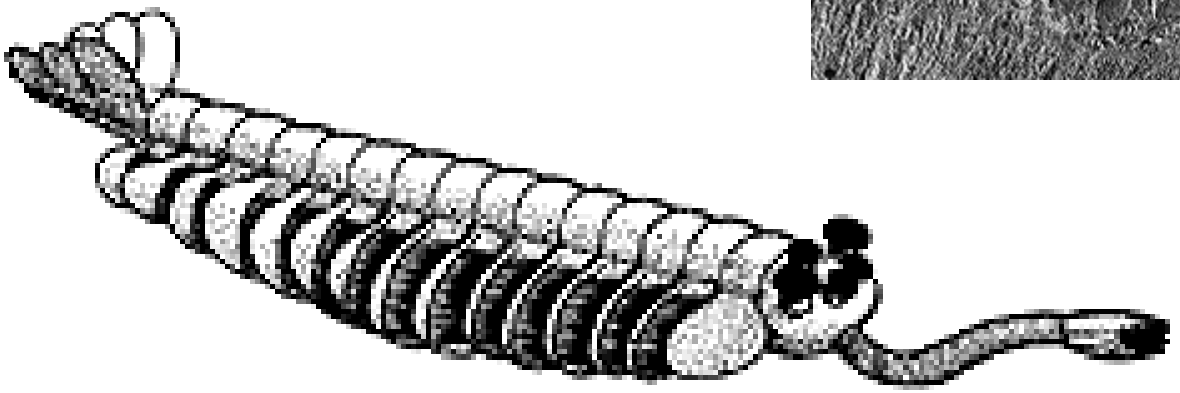


Nyligen hittades välbevarade fossil av ett närbesläktat djur i den underkambriska Chengjiang-faunan vilka visar att det egentligen finns en andra rad med tentakler och att det sitter klor på tentaklernas ändar. En rekonstruktion nu blir betydligt mer vettig - ursprungligen hade djuret vänts upp och ned! Taggarna användes inte till att förflytta sig med utan fungerade som skydd på dess rygg (jämför med sjöborrarna), och de kloförsedda tentaklerna var deras ben. Idag tror man att *Hallucigenia* tillhör fylum Onychophora (klomaskar), en grupp som anses utgöra ett utvecklingssteg mellan segmenterade maskar och leddjur. *Aysheaia* är annan representant för onychophorerna som hittats i Burgess Shale vilken visar ännu större likheter med dagens former. Dess mun är omgiven av sex fingerlika utskott och man tror att den levde som parasit på spongier eftersom de ofta hittas tillsammans med spongiespikler. Idag lever onychophorerna som rovdjur i fuktiga skogsmarker.

Obabinia – en annan märklig varelse

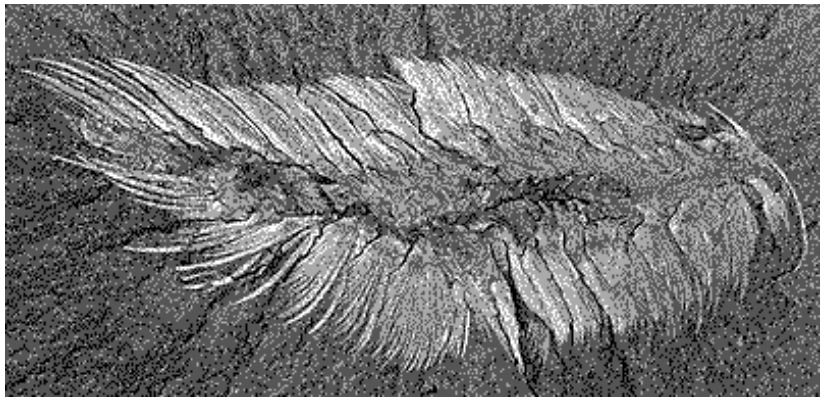
Obabinia med sina fem ögon var en annan märklig form. Den var segmenterad och hade en snabel i framändan. Man tror att *Opabinia* levde i bottensedimentet även om den eventuellt kunde ha simmat efter ett byte med hjälp av sina sidlober. Till det yttre påminner *Opabinia* en del om kräftdjuren men saknar vissa viktiga detaljer, och har därför inte kunnat föras till någon djurgrupp, vare sig utdöd eller nu levande.

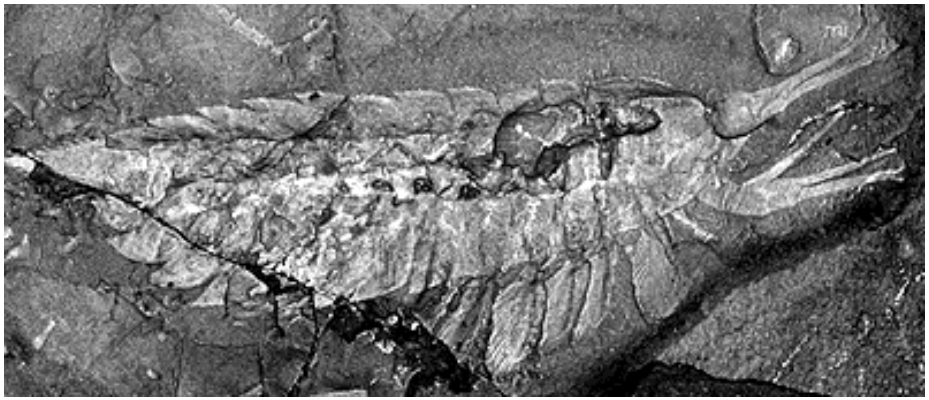


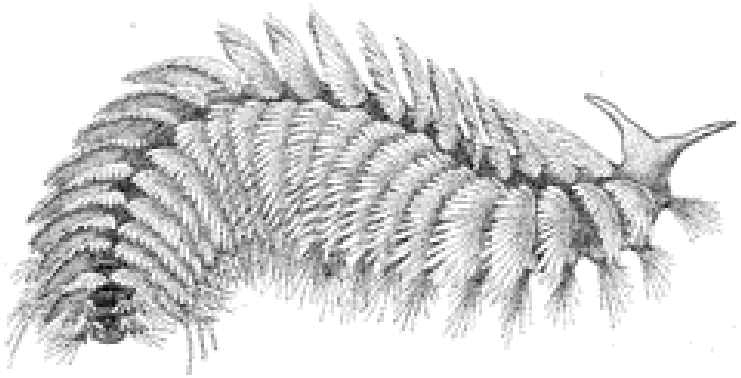


Några andra former från Burgess Shale

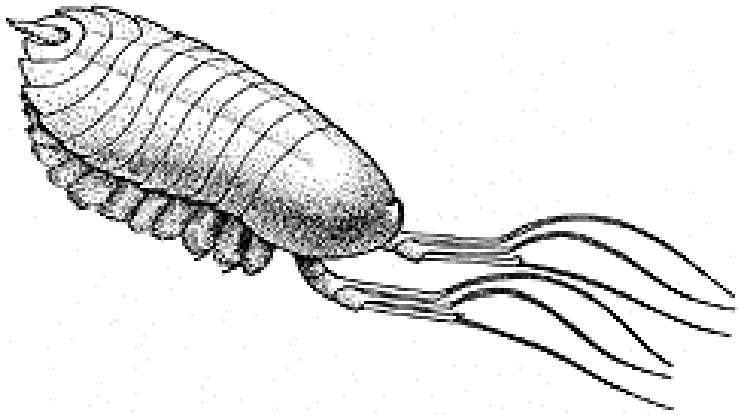
Andra former i den välbevarade Burgess Shale-faunan är *Canadia*, en havsborstmask, *Leanchoilia*, ett leddjur med långa ”känselspröt”







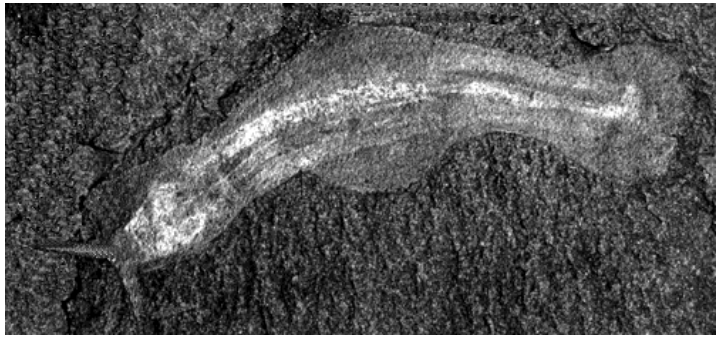
Canadia spinosa - en havsborstmask



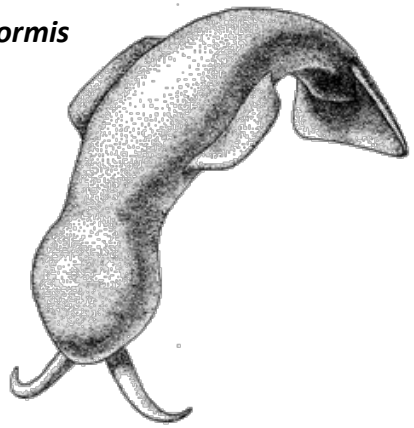
Leanchoilia superlata - ett leddjur

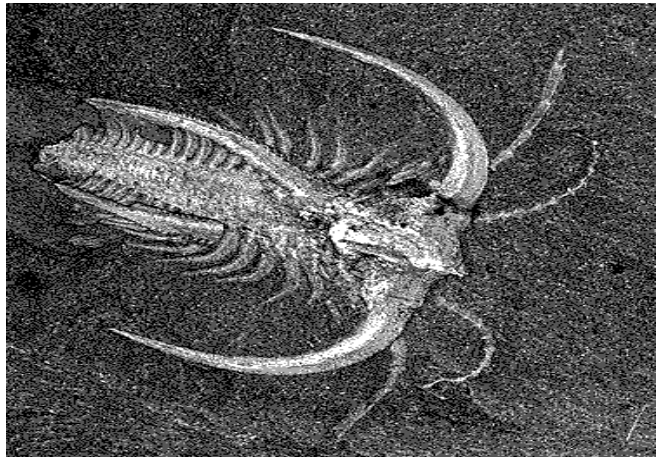
Några andra former från Burgess Shale

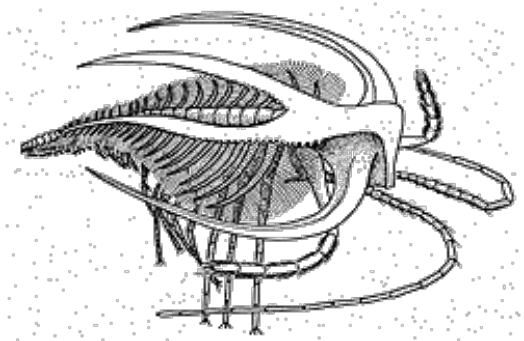
Ytterligare andra former var *Amiskwia*, ett djur med okänd taxonomisk ställning. Dess kroppsbyggnad tyder på att den var en aktiv simmare. *Marrella*, var ett av de vanligaste fossilen i Burgess Shale med över 15 000 individer. Dess märkliga huvudpansar har två par bakåtriktade taggar. Två par antenner pekar framåt och kroppen består av ett antal segment med ett par extremiteter på varje. *Marrella* utgör ett primitivt leddjur och kan ha varit föregångarna till någon av de tre stora vattenlevande leddjursgrupperna - kräftdjuren, cheliceraterna (spindlar och skorpioner) eller trilobiterna.



Amiskwia sagittiformis



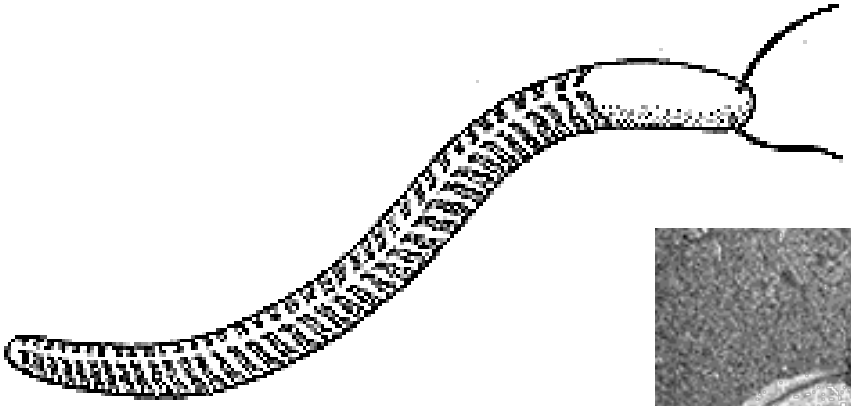


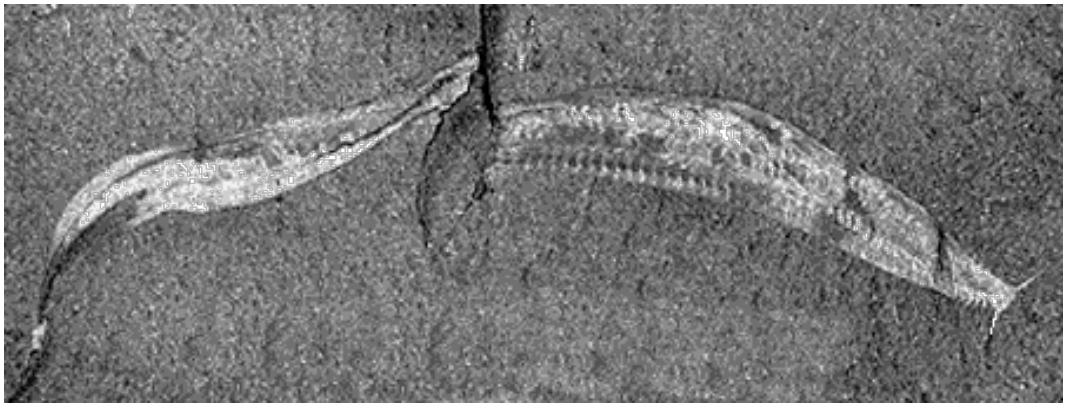


Marrella splendens - ett primitiv leddjur

De första vertebraterna – de första ryggradsdjuren

Mellan- och överkambrium omfattar endast omkring 15 miljoner år och denna tidsperiod kännetecknas av en kraftig expansion hos många djurgrupper, speciellt hos trilobiterna. Av de omkring 140 familjer av trilobiter man funnit från paleozoikum har mer än 90 familjer hittats i kambriska bergarter. Även echinodermaterna fortsatte att utvecklas liksom de artikulata brachiopoderna vilka kom att yngre paleozoiska lager bli en av de vanligaste förekommande fossilgrupperna. Men det som kanske mest ger intryck på den efterkommande världen är uppträdnadet av de första ryggradsdjuren – och det redan i Burgess Shale.



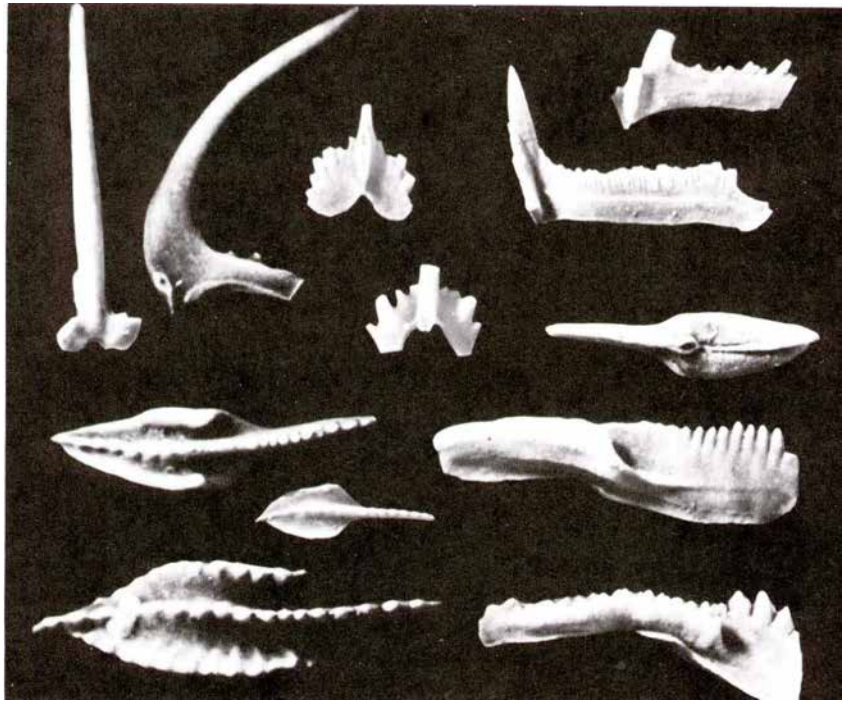


Pikaia gracilens - ett primitivt ryggsträngsdjur Bland alla märkliga djur som hittats i Burgess Shale ter sig detta ganska alldagligt men det tillhörde en grupp med stor framtids-potential - ryggsträngsdjuren. Dess närmaste nu levande släkting är lancettfisken.

Konodonter

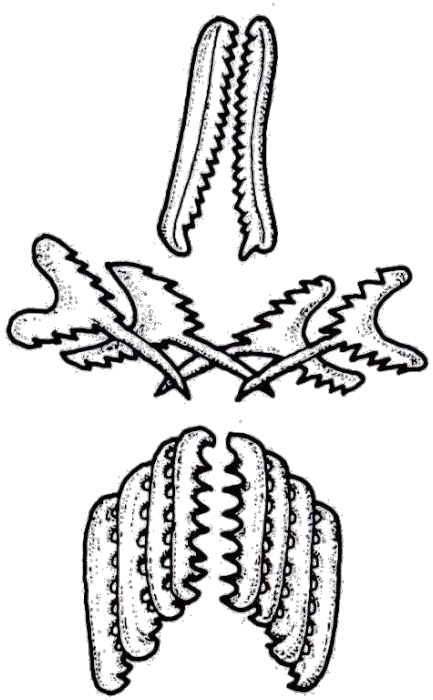
Under 1800-talet började forskarna finna små fossila tänder av kalciumfosfat som kom att kallas konodonter. Snart stod det klart att det fanns många olika typer av konodonter, eller konodontelement, och att de haft en snabb utveckling. konodonterna hittas i marina sediment från övre kambrium fram till övre delen av trias (520-210 Ma).





Clydagnathus windsorensis – ”konodont-djuret”

I mer än 100 år visste forskarna inget om det djur vars käkapparat utgjordes av dessa conodonter men 1983 fann man i Skottland lämningarna efter ”conodont-djuret” (*Clydagnathus windsorensis*). Fossilet är långt och smäckert och indelat i segment med conodonterna alldeles bakom munnen. Man förmodar att de varit tänder. Det visade sig att conodonternas bärare representerar en grupp tidiga, numera utdöda, mycket primitiva ryggsträngsdjur - de var ålliknande frisimmande former.



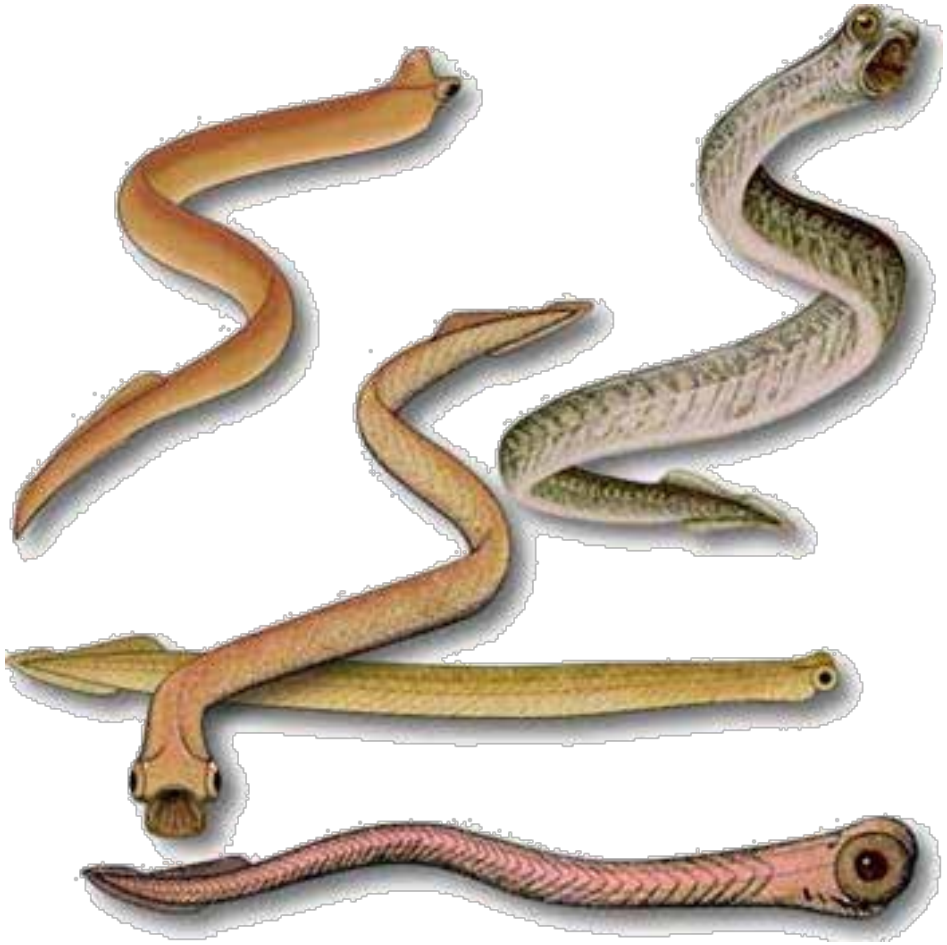


Clydagnathus windsorensis – ”konodont-djuret”

Senare har man funnit mer eller mindre kompletta fossil av olika ”conodont-djur” på flera andra platser. De uppvisar alla likheter med ryggradsdjuren - viktigast är förekomsten av en ryggsträng.

Ryggsträngen förhindrar att kroppen kortas i samband med att muskler dras ihop, - simmandet blir mera effektivt. Hos senare ryggradsdjur utvecklades en ryggrad med benkotor, vilket gav ytterligare stöd för musklerna.

Conodontdjuret har klassificerats som ett ryggradsdjur och kan möjligen ha varit en parallell utveckling med de käklösa fiskarna.



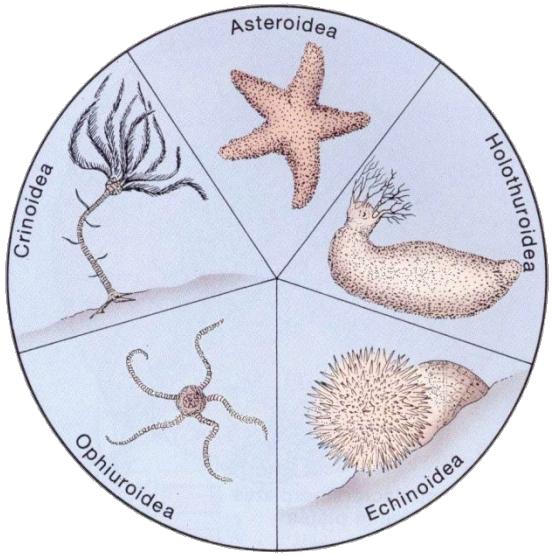
Så här tänker sig några forskare och konstnärer att conodontdjurer kan ha sett ut.

Tid för evolutionära experiment

Utvecklingen under den kambriska perioden kom att leda till en mängd grupper av djur, av vilka de flesta bara innehöll ett fåtal släkten och arter, eventuellt utgjorde några egna klasser eller t.o.m. egna fyla. Detta är tydligt i den underpaleozoiska utvecklingen av fylum Echinodermata (tagghudingar). Idag omfattar detta fylum endast ett fåtal stora grupper, som sjöstjärnor och sjöborrar, men under kambrium och ordovicium utvecklades ett stort antal märkliga klasser av echinodermater. Alla innehöll bara några få släkten och arter och de flesta levde bara under en kort tidsperiod. Det verkar som olika ”konstruktioner” provades ut på detta sätt där endast ett fåtal kom att visa sig ”användbara”. Av de många grupper av ryggradslösa djur som utvecklades under kambriums början var det bara spongierna, sniglarna, brachiopoderna och trilobiterna som kom att klara sig under en längre tid framöver även om de senare kom att uppvisa episodiska massutdöenden under kambrium.

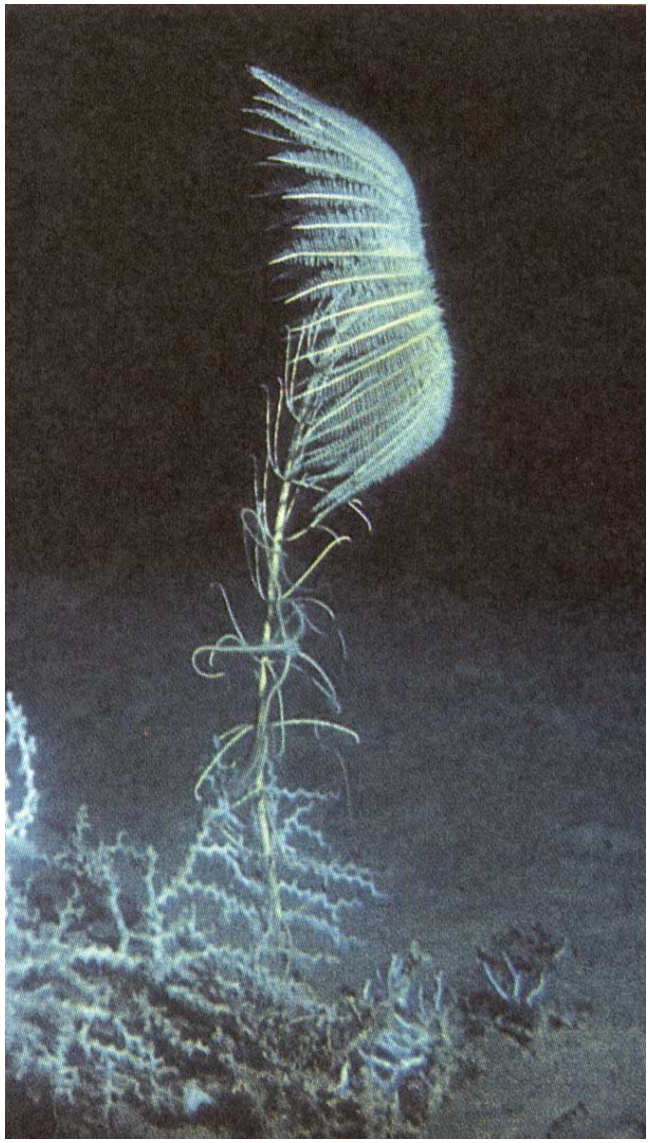
Echinodermaterna är en grupp organismer som det fanns flera fossila klasser av än det finns levande nu. Som fossil hittar vi 22 olika klasser. Idag har vi bara;

1 - *sjöliljor och hårstjärnor*
2 - *sjöstjärnor*
3 - *sjögurkor*
4 - *sjöborrar*
5 - *ormstjärnor*



Ordovicium - ännu en kraftig evolutionär ”expansion”

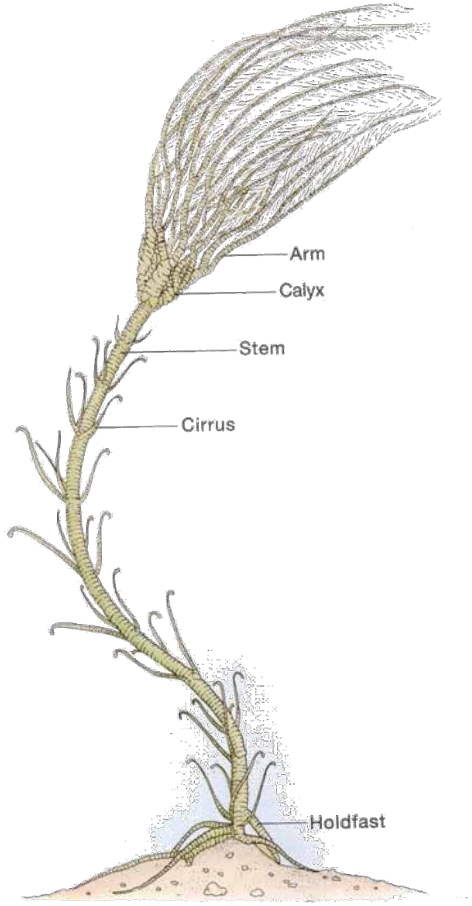
Underordovicium är en utvecklingsmässigt ganska lugn tid medan däremot mellan- och överordovicium präglades av en snabb utveckling. En uppenbar skillnad från kambrium är faunans mångfald. Under kambrium fanns omkring 150 olika djurfamiljer i haven medan det i slutet av ordovicium fanns mer än 400 familjer och denna nivå höll sig ganska stabil under resten av paleozoikum. Denna ökning av mångfalden var förmodligen en direkt konsekvens av en allt större ekologisk komplexitet. Den enkla kambriska näringsväven med detritusätande trilobiter och några få suspensionsätare kom att ersattas av en betydligt mera komplex näringsväv. Suspensionsätarna utvecklades och växte till så att de kunde filtrera strömmande vatten även en bit ovanför havsbottnen - med andra ord olika ekologiska nischer togs i anspråk. Under kambrium var det endast ett fåtal spongier och arcaeocyatider som nådde mer än ett par centimeter ovanför havsbottnen. Under ordovicium nådde ett flertal typer av organismer en halvmeter eller mer över bottnen. Krinoidéerna (sjöliljorna) kunde nå upp till 3 meter över havsbotten.



En moderna sjölilja

Krinoidéer - sjöliljor

Trots ett namn som får en att tänka på växtriket är sjölijlorna djur som lever fastsittande på havsbottnen (med en ”rot”). Den lång stammen bär upp en krona (calyx) med tentakler med vars hjälp sjöliljan filtrerar ut födopartiklarna.

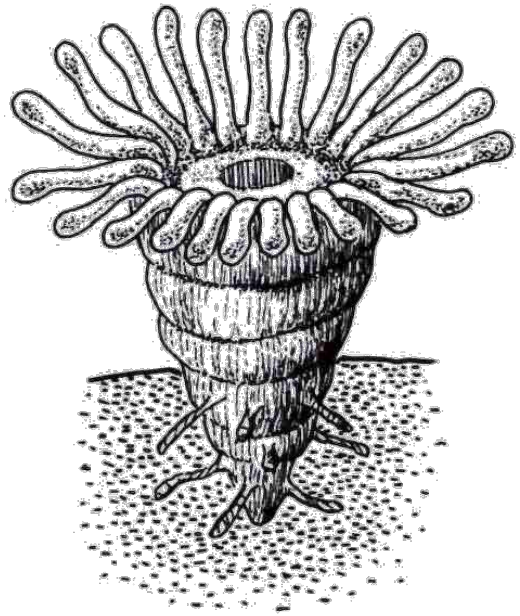




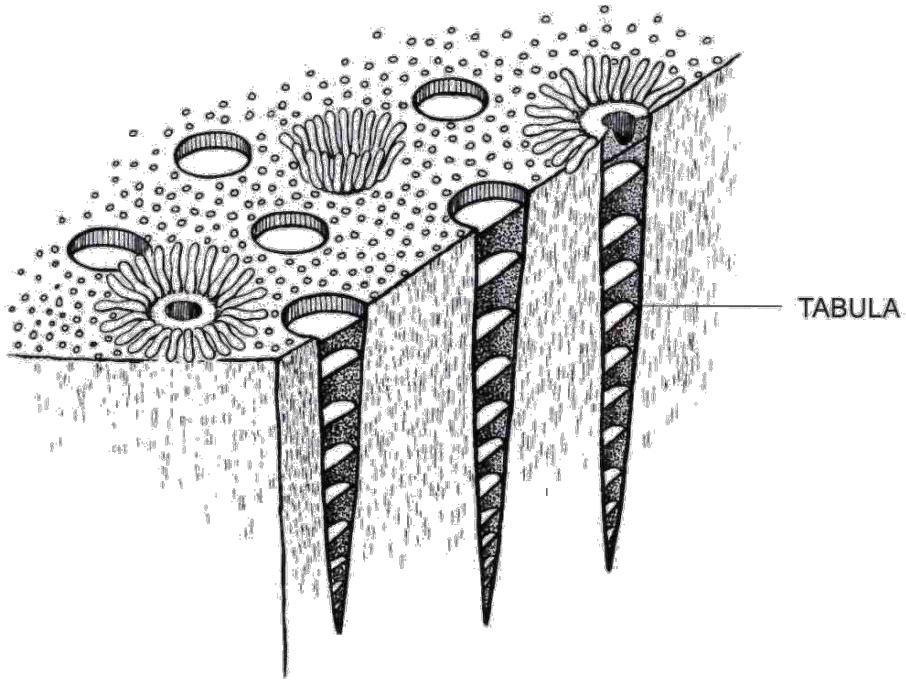
Macrocrinus

Nya formar av revbyggare uppträder – korallerna

En av de största nyheterna i de ordoviciska haven var de första riktiga korallreven. Under senare delen av ordovicium kom två olika typer av koraller att utvecklas – de rugosa och de tabulata koraller. Ordning Rugosa (rugosa koraller) omfattade former som vanligtvis var solitära men vissa arter kunde bilda kolonier. Karakteristiskt för dem är att dess septa är arrangerade i en fyrtalig symmetri. Ordning Tabulata (tabulata koraller) var kolonilevande former där individerna satt i smala rör med svagt utvecklade septa.

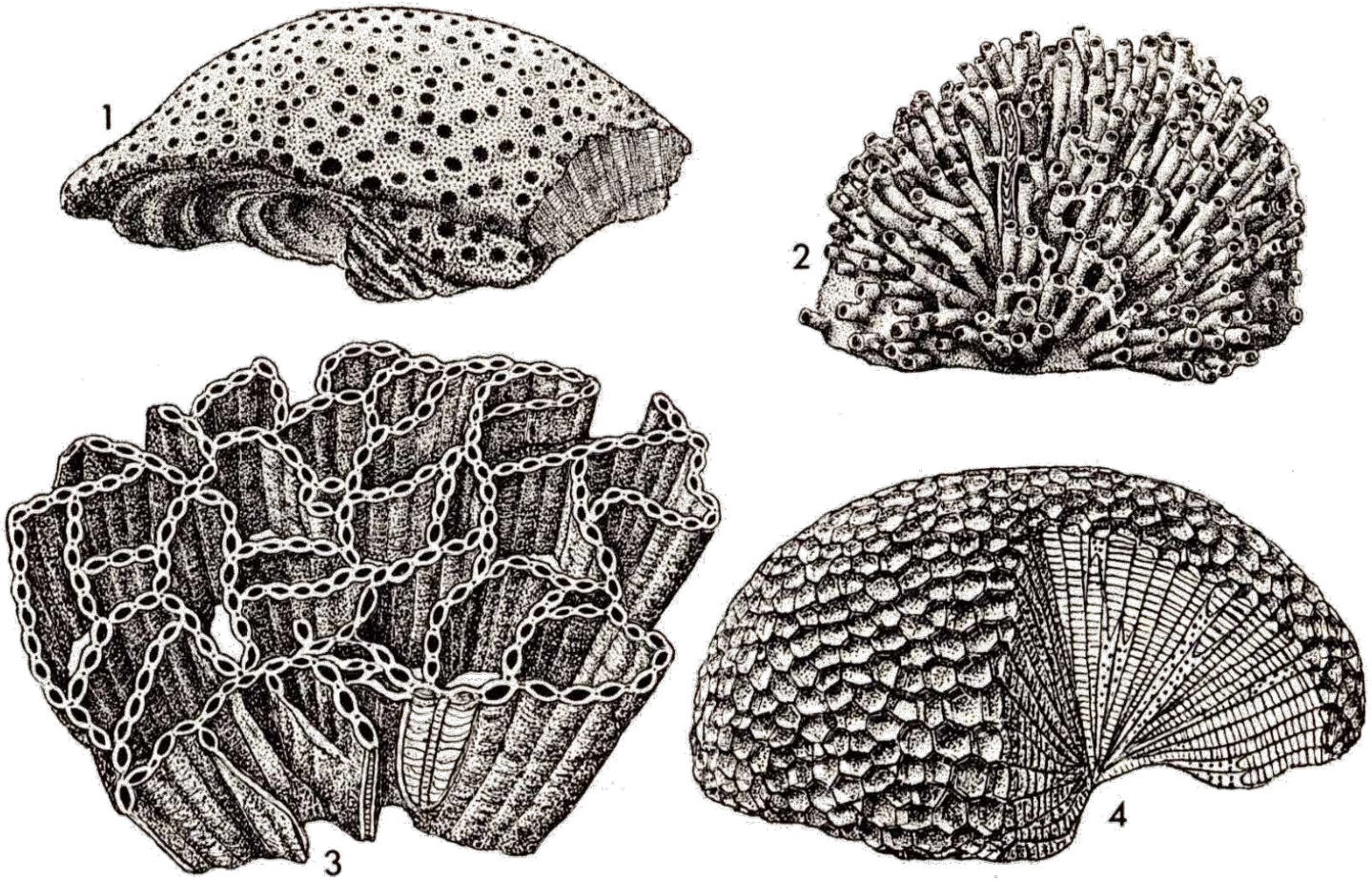


Solitär eller **rugos** korall



Kolonilevande eller **tabulat** korall

Tabulata koraller



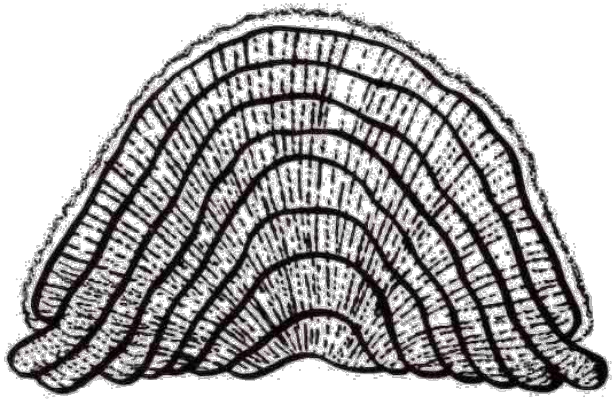
1. Heliolites - solkorall 2. Syringopora - orgelkorall 3. Halysites -kedjekorall 4. Favosites - bikakekorall

Rugosa koraller

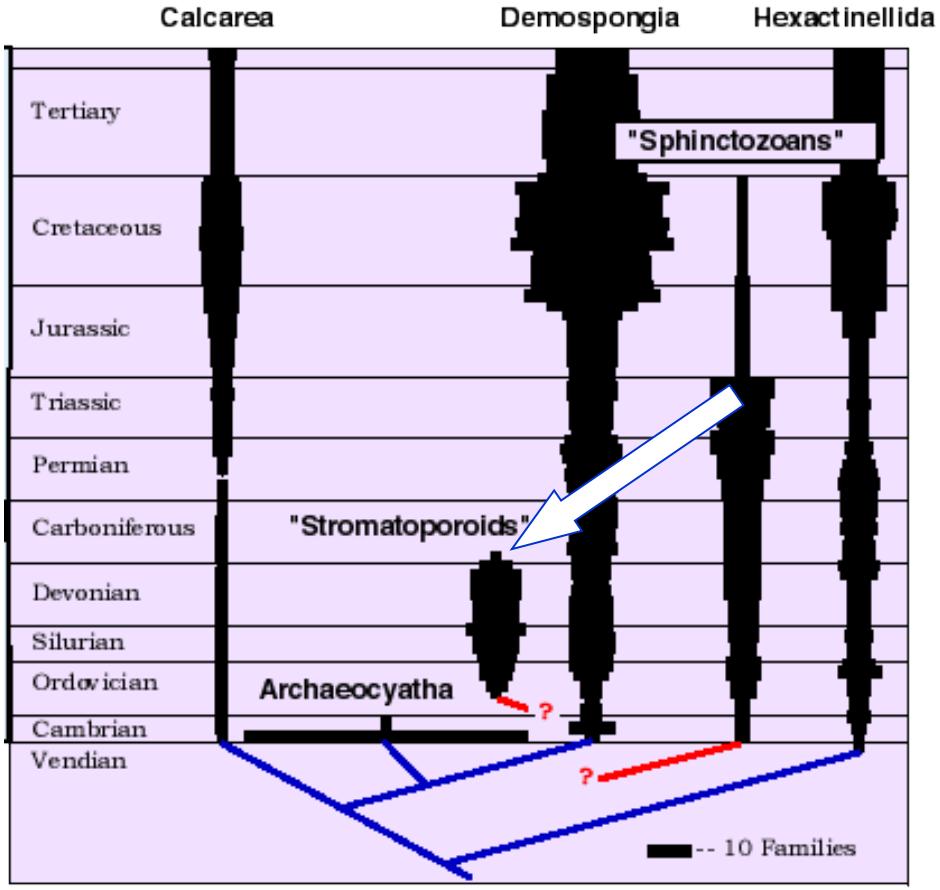


Stromatoporoidéer – ytterligare en grupp av revbyggare

Förutom koraller byggdes de ordoviciska reven också upp av stromatoporider vilket är en utdöd grupp inom fylum Porifera (spongier). Klass Stromatoporoidea förekom rikligt även under silur där de tillsammans med rugosa och tabulata koraller utgjorde viktiga revbildare i de gotländska reven.

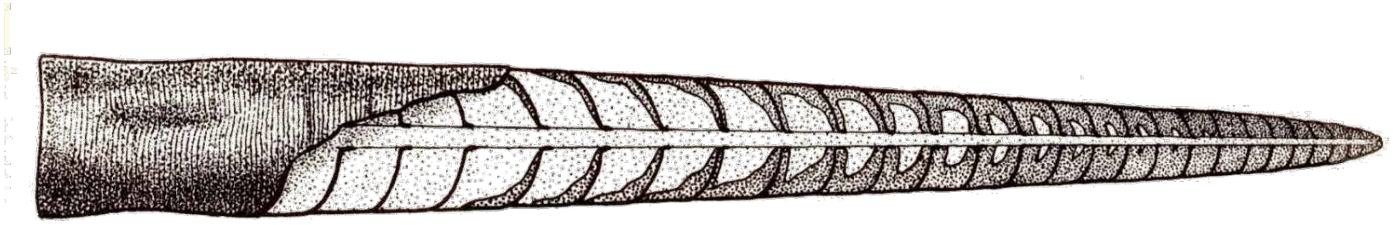


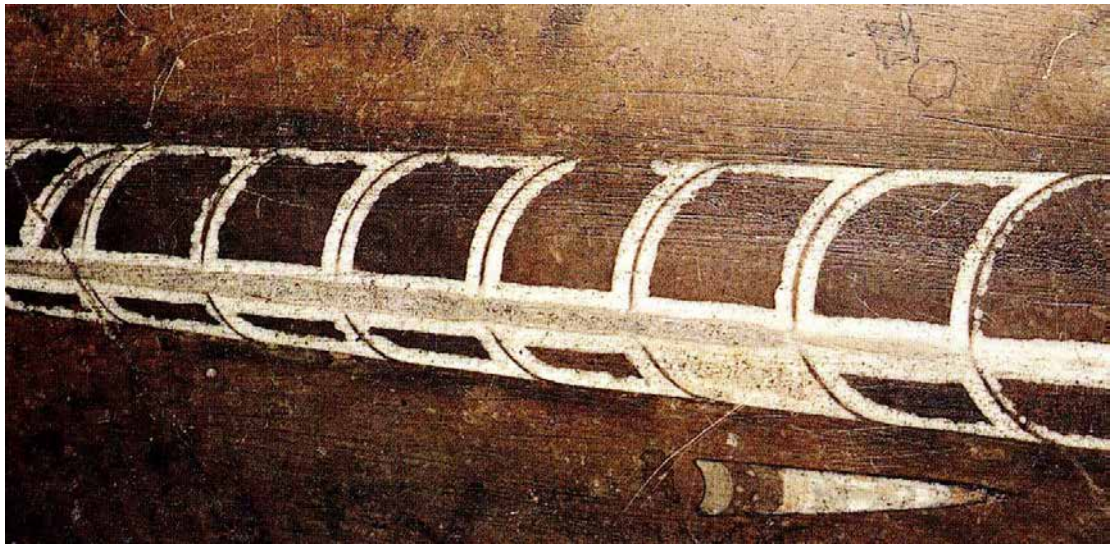




Nautiloidéer – släktingar till dagens bläckfiskarna

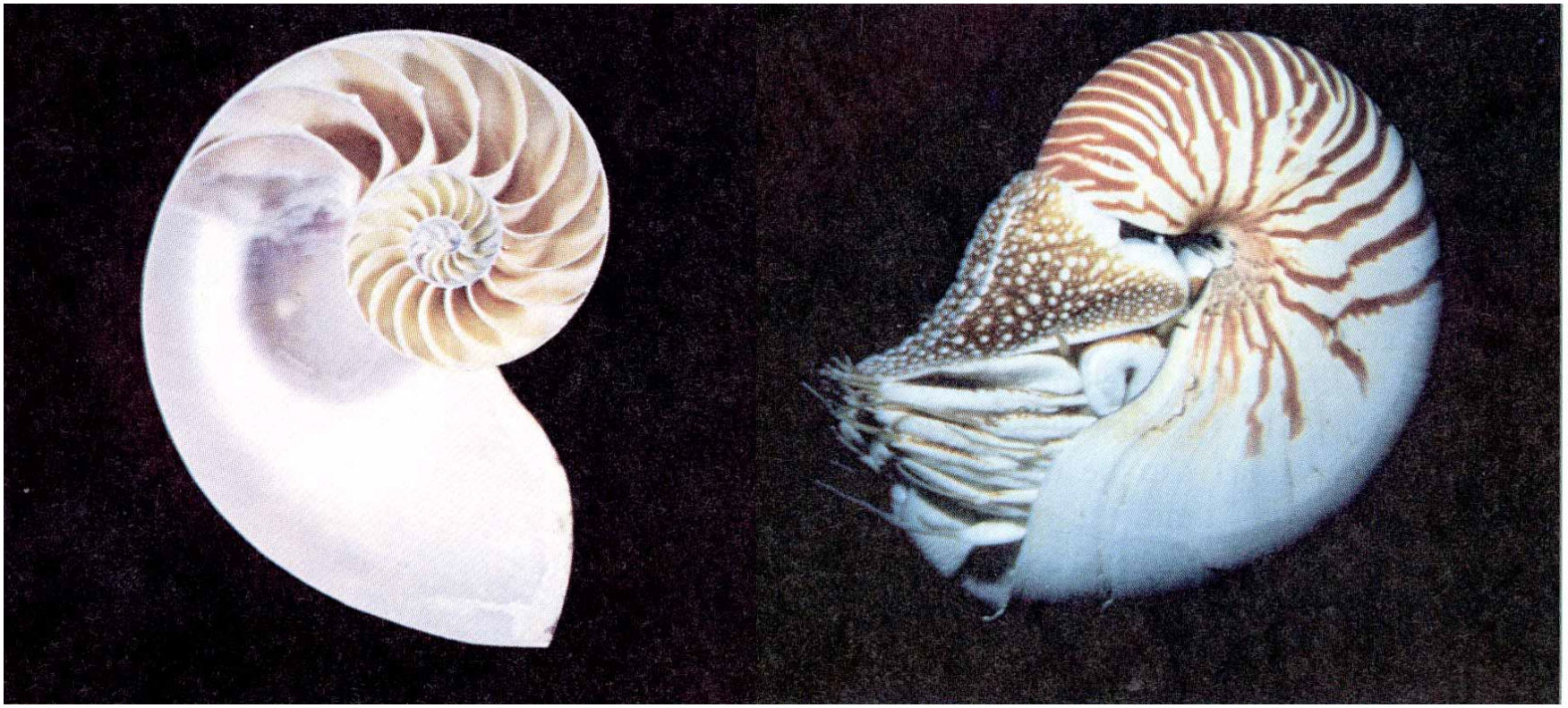
Förutom den beskrivna utvecklingen av filtrerande organismer så präglades ordovicium av en markant ökning av antalet rovdjur. Det största rovdjuret under kambrium var den vanligtvis halvmeterlånga *Anomalocaris* som vi bekantade oss med tidigare under denna lektion. I mellersta ordovicium fanns i haven upp till tio meter långa rovdjur med ett hårt skal. Det var nautiloidéerna, en grupp av mollusker besläktad med de nutida bläckfiskarna. Underklassen Nautiloidea började uppträda redan i övre kambrium och kom säkert snart att bli trilobiternas skräck och inte förvånande var trilobiterna betydligt mindre vanliga under ordovicium än de var under kambrium.





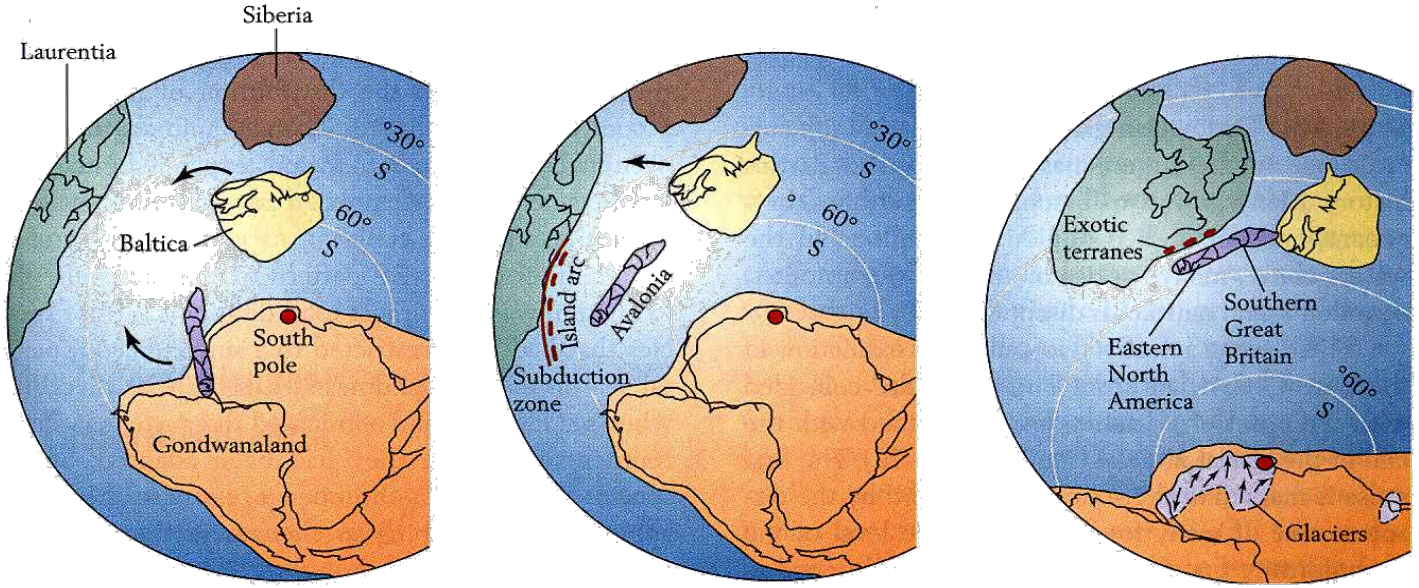
Nautilus – en nulevande nautiloidé

Skalet inrullat, tecknat i brunt och vitt med ett välutvecklat pärlemorskikt. Saknar bläcksäck. Enda nu levande släktet av nautiloideérna.



Slutet av ordovicium – ett stort massutdöende

Slutet av ordovicium markeras av ett av de första stora massutdöendena i livets historia. I de flesta avseenden var detta det näst allvarligaste i Jordens historia - t.o.m. allvarligare än den katastrof som gjorde att dinosaurierna dog ut. Det överskuggas endast av det stora massutdöendet som skedde i slutet av perm. Över 100 familjer av olika marina djur klarade inte övergången till silur. Mycket av brachiopoder, trilobiter, bryozoer och koraller försvann från havens bottnar. Från vattenpelaren ovanför försvann många arter av akritarker, graptoliter, konodonter och nautiloidéer. Orsaken var en massiv glaciation. Man har funnit spår efter en större nedisning på den sydliga Gondwanakontinenten, med centrum i nuvarande Nordafrika, som dateras till senare delen av ordovicium.

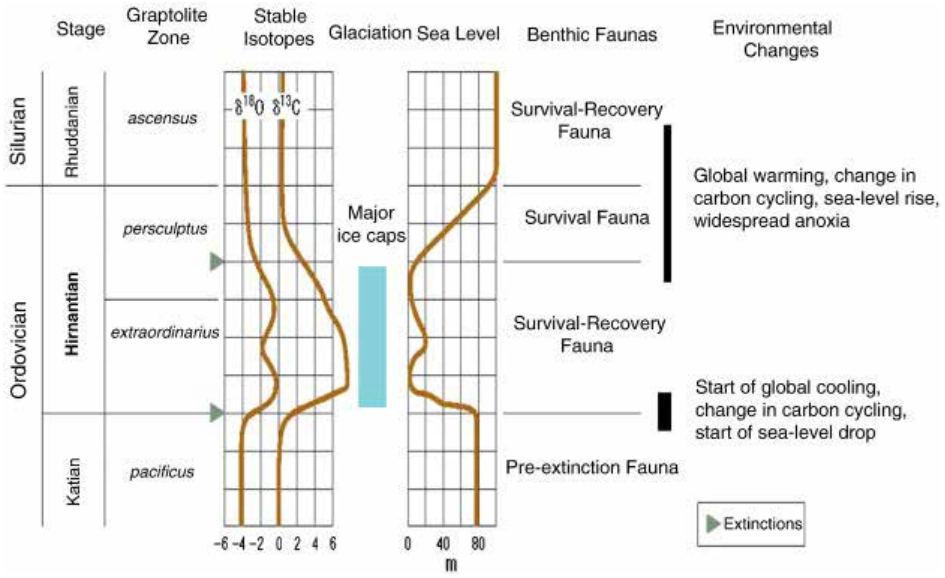


Undre ordovicium **Mellersta ordovicium** **Övre ordovicium**

Syreisotoper avslöjar klimatförändringar

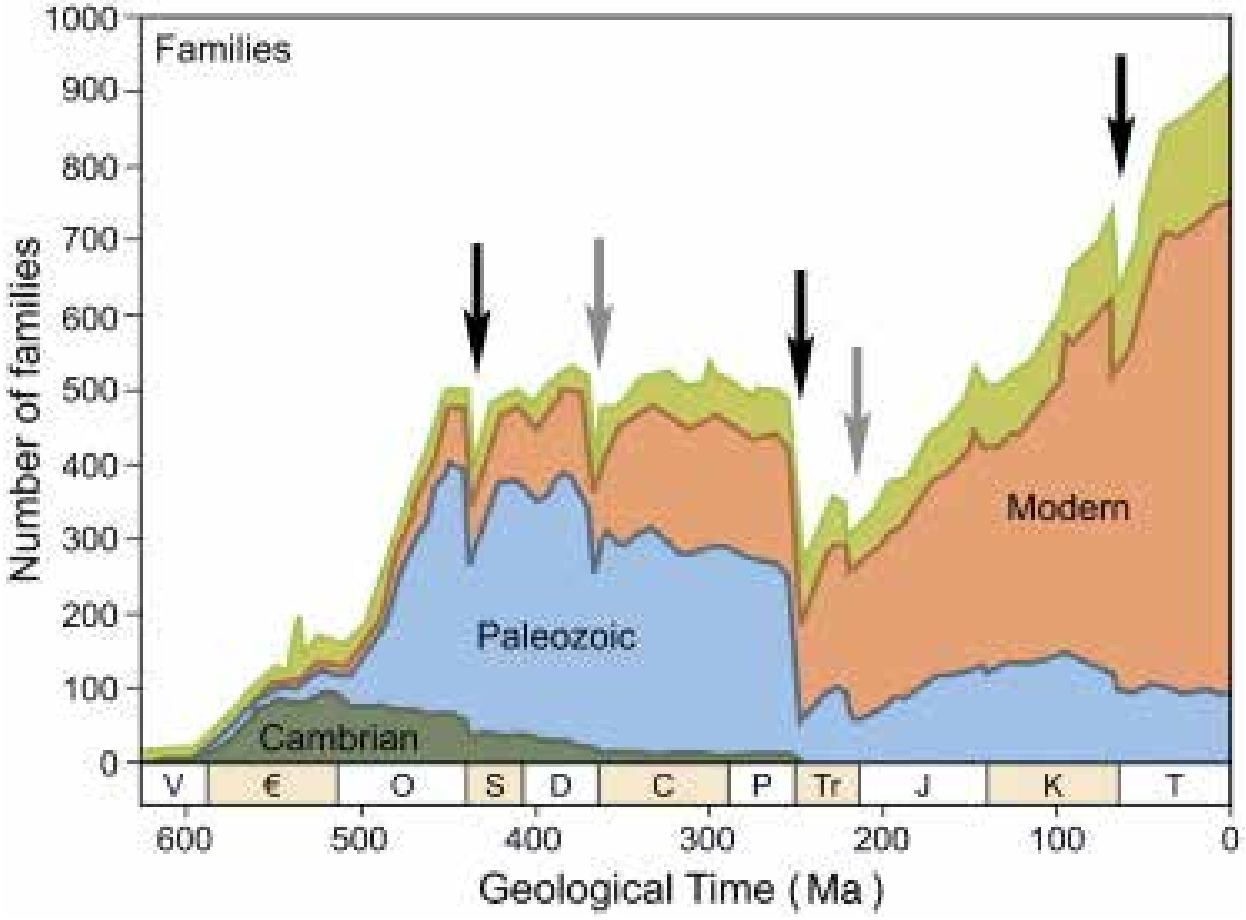
Atmosfärens syre består huvudsakligen av två syreisotoper, ungefär 99% O^{16} och ungefär 1% av det tyngre O^{18}. När vattenånga avdunstar kommer vattenångan att innehålla proportionellt större mängd av den lättare isotopen O^{16}. De tyngre vattenmolekylerna kondenserar också snabbare. På så sätt får vattnet i atmosfären ett underskott av den tyngre vattenmolekylen jämfört med havsvattnet. Under perioden mellan istiderna medför detta ingen förändring i havsvattnets sammansättning, eftersom det avdunstade vattnet kommer tillbaka till haven i form av nederbörd efter en kort tid. Under en istid binds emellertid det avdunstade vattnet upp i inlandsisar och syreisotopförhållandet i haven förändras varaktigt.

Därför kommer kallt vatten att innehålla proportionellt mer O^{18} än varmt vatten. Eftersom kalkskaliga organismer inkorporerar syre i sitt kalkskal ($CaCO_3$) i samma förhållande som råder i omgivande havsvatten kan forskarna använda förhållandet O^{18} / O^{16} i organismernas skal för att beräkna vattnets temperatur.



Det första stora massutdöendet

Antalet familjer av marina djur genom fanerozoikum, vilket indikerar de tre evolutionära faunorna (kambrisk fauna, paleozoisk fauna och den modern faunan) och de stora massutdöendena (i slutet av ordovicium, sent under devon, i slutet av perm,I slutet av trias samt i slutet av krita) .



Vi ses om en vecka !

