

Det tidlige flercellede liv

af Ulla Asgaard

”Vandet vrimle med en vrimmel af levende væsener” - ifølge Moses (1,1,20) var dette hvad Gud sagde tidligt om morgenen den 4. dag af skabelsen. Men hvilke geologiske vidnesbyrd har vi om de flercellede dyrs opståen og tidlige udvikling ?

Ved Kambriums begyndelse for ca. 600 millioner år siden finder vi svampe, gopler og koraldyr, ledorm, led dyr, bløddyr, brachiopoder og pighude, hvoraf de fire sidstnævnte grupper alle har et veludviklet skelet af kalciumkarbonat (CaCO_3). Foruden de tidlige repræsentanter for dyregrupper, der også lever i dag, findes i tidlig Kambrium en række gådefulde kegle- og hueformede skaller af kalciumfosfat, hvis tilhørsforhold inden for dyreriget endnu er ukendt.



Figur 1. Ledormen Dickinsonia fra den sen-Prækambriske Ediacara fauna i Australien. Ormen kunne blive op til 30 cm lang. Foto: V. Poulsen.

Går vi endnu lidt længere tilbage i tiden, mellem 600 og 700 millioner år før nu, optrådte i 5 verdensdele en rig fauna af dyr uden kalkskelet - mest kendt er faunaen fra Ediacara i Australien (fig. 1). Ediacara-faunaen rummer godt 30 dyrearter bevaret som aftryk af bløddelene i den sandede aflejring. Heraf er 19 tydet som vandmænd og koraldyr, 5 som ledorme (2 af dem er endda mulige overgangsformer til led dyr), 1 urbløddyr, 1 pighud og ca. 4 former, hvis tilhørsforhold er helt ukendt.

Foruden aftryk af dyrene selv forekommer en lang række af deres gravespor. Sporene kan ud fra deres ydre form tolkes som spor efter ikke leddelte dyr som fladorme, men også fra vel-leddelte (segmenterede) dyr som ledorm og leddy. Man kender også lodrette enkeltrør eller U-formede rør, som har rummet segmenterede eller usegmenterede dyr, der levede af at filtrere næringspartikler fra havvandet.

Går vi længere tilbage i tid, findes ingen rester af flercellede dyr - kun spredte gravespor, og de findes med sikkerhed kun tilbage til ca. 900 millioner år før nu. Angivelser af formodede ældre gravespor har ved nærmere eftersyn vist sig at være ikke-biologiske fænomener som udtørringssprækker eller trykdeformerede bølgeslagsmærker og andre aflejningsstrukturer. Mange tror derfor, at de første flercellede dyr opstod for godt 1000 millioner år siden.

Vi har imidlertid ingen vidnesbyrd om, hvordan de første dyr så ud. Zoologer har på grundlag af studier af nulevende dyrerækker fremsat hypoteser for de første encellede dyrs opståen og opbygning.

De to mest primitive rækker af flercellede dyr vi kender i dag er svampene (*Porifera*) og goplerne og koraldyrene (*Cnidaria*), begge rækker har kun to celleg - ektoderm og entoderm - i kroppen (fig. 2). Mellem ektoderm og entoderm kan der være løse vandrende celler, som kan udskille et geleagtigt stof hos (*Cnidaria*) eller afstivende nåle eller spikler (hos *Spongia*). Nogle af cellerne kan være primitive nerveceller, og andre igen kan danne elastiske fibriller som en slags forløbere til muskelceller.

Af de to rækker regnes *Spongia* som den mest primitive, og på grund af de karakteristiske kraveceller regnes svampene af mange zoologer for at nedstamme fra kolonier af encellede flagellater med en lignende krave, og de står dermed isoleret fra de øvrige flercellede dyr.

Både svampe og koraldyr er fastsiddende bunddyr udviklede fra fritsvømmende kolonier af encellede dyr. Det næste trin i udviklingen må være dyr, der kan erobre den udstrakte havbund ved at bevæge sig frit på og i den. Det første udviklingstrin i denne leveys er fladormene, der sjældent når en større længde end et par cm (fig. 3). De er beklædt med fimrehår over hele kroppen, og det er især ved hjælp af fimrehårene, at ormene maver sig frem i og på sedimentet - de betjener sig dog også af grove bølgetog af muskelbevægelser.

Det næste trin i udviklingen førte til større og mere smidige dyr. Det kræver to ting: 1. en god funktionel opdeling af muskelsystemet og 2. et skelet at hænge det mere avancerede muskelsystem op på. Begge dele opnås ved skabelsen af et stærkt segmenteret dyr, hvor musklerne deles op i "pakker" og den indre kropshule (coelomet) ligeledes deles op og tjener som et indre, hydrostatisk skelet. En sådan sammensat proces kræver tilkomsten af et nyt celleg i dyrene - nemlig mesodermen.

De gennemførte segmenterede dyr kan tænkes opstået på to måder - enten fra gopler eller fladorme. I gopler rummer udposningerne fra mavevæggen kønscel-

lerne. Udposningerne kan afsnøres og deles op som i fig. 3 og bliver til mesodermsække, hvis hulrum er coelom, og hvorfra celler danner muskel- og blodkarsystem, kønsceller og nyrer. Den anden mulighed er, at man "sammensmelter" vævet fra fladormens kønsceller og nyrer og på denne måde danner segmenter. Ud fra begge hypoteser kan man få dannet en ledorm, som opfylder alle krav til størrelse og smidig bevægelighed, fig. 3.

De fleste zoologer synes at være enige, når det gælder det videre udviklingsmønster. Leddyrene (de uddøde trilobiter, krebsdyr, spindlere og insekter) er udviklet fra ledorm, de er stærkt segmenterede med et ydre hudskelet af kitin, som musklerne er fæstnet til. Hudskelettet kunne hos trilobiter og krebsdyr forstærkes med kalk. Desuden har leddyrene udviklet leddede, pansrede lemmer, hvor ledorme altid har haft et par udvækster med kitinbørster på hvert segment. Gennem leddyrenes udvikling fra trilobiterne og frem til spindlere og insekter ser man desuden en reduktion i antallet af segmenter og en stigende specialisering i funktionen af de enkelte segmenter.

Bløddyr (urbløddyr, snegle, blæksprutter og muslinger) kan også afledes fra ledormene. Hos bløddyrerne udvikles der et ydre skelet bestående af en eller to skaller af kalciumkarbonat, og i gruppens udvikling skete hurtigt et tab af den oprindelige segmentering, der erstattedes af en "falsk" segmentering, idet deres krophuleopdeling ikke svarer til coelomerne hos de andre dyrerækker.

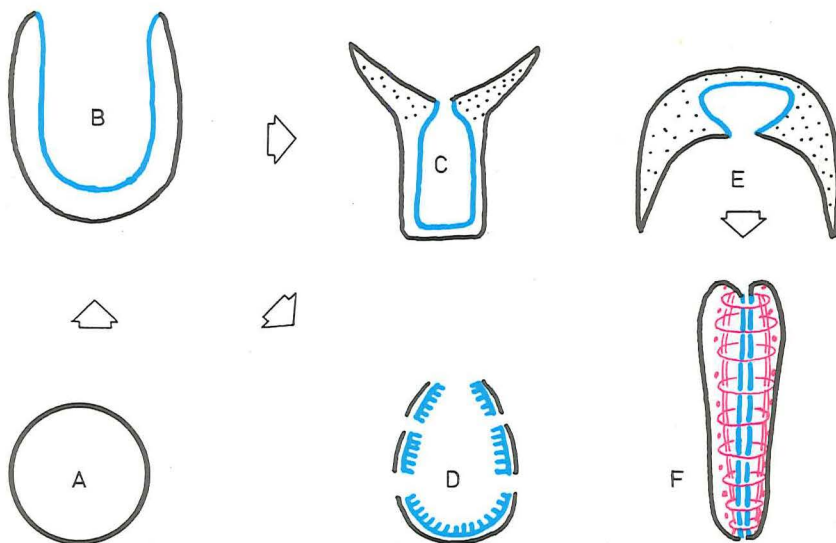
Udviklingen medfører hos bløddyrerne, at det blev nødvendigt at danne specielle åndedrætsorganer i form af gæller, da dyret nu er omsluttet af et skelet, der dækker en stor del af overfladen. Den stive skal, hvortil musklerne kan fæstnes, overfløddiggjorde det indre hydrostatiske skelet, og derved gik det indre skelet og segmenteringen tabt. Dog har bløddyrerne en form for falsk segmentering af blodkarsystemet, der fungerer ligesom et indre hydrostatisk skelet. Det gælder især muslingerne, der har brug for den indre afstivning, når de graver ved hjælp af fod og skal (fig. 4).

De øvrige dyrerækker - på nær en - har alle et fast skelet og derfor meget få segmenter, idet det faste skelet helt har overtaget det hydrostatiske coelomskelets funktion. Til de rækker hører brachiopoderne og bryozoerne, der begge har et ydre, ektodermalt dannet skelet af kalk, pighuderne (søpindsvin, søstjerner, slangestjerne og søliljer samt mange uddøde grupper) med et fast kalkskelet, der, selv om det ligger lige under overhuden, er af mesodermal oprindelse, og hvirveldyrerne som de højeste med indre mesodermskelet af kalciumfosfat. Endelig er der visse ormegrupper som pølseormene, der helt har mistet enhver form for segmentering.

Skulle vi forsøge at tegne et stamtræ for de flercellede dyr ud fra de zoologiske betragtninger, vil det kunne se ud som fig. 5.

Den sen-Prækambriske Ediacara-fauna viser en rigdom af dyr, der til fulde har udnyttet såvel segmentering som det hydrostatiske skelet, men der er til gen-

gæld ingen spor af et ydre skelet. Overfor står de Nedre-Kambriske faunaer, der foruden de ”bløde” former rummer repræsentanter for alle dyrerækker med et hårdt ydre skelet.



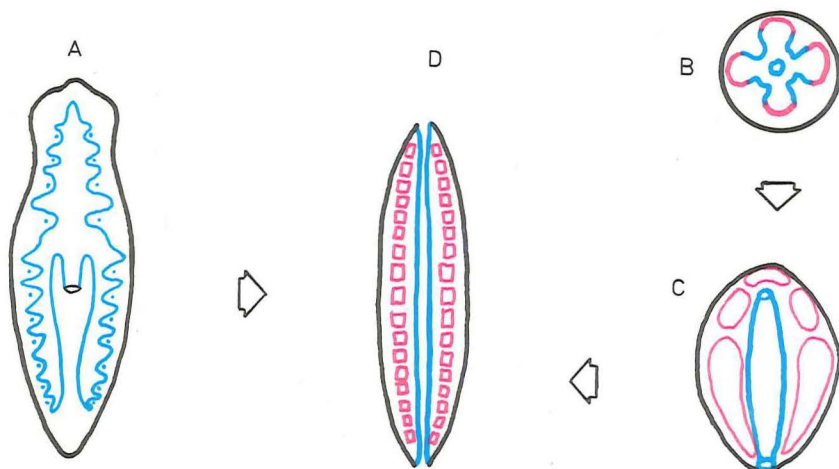
Figur 2. A: Kugleformet flagellatkoloni. B: Krukkeformet ”urform” med to cellelag - ydre ectoderm (sort) og indre entoderm (blå). C: Cnidarie - polyp. D: Svamp med kraveceller. E: Cnidarie - gople (vandmand). F: Ledorm (rød farve viser mesoderme muskler, kønsceller og primitive nyrer).

Det hårde skelet

Det har været foreslået, at de flercellede dyr udvikledes i havet, og at ”koden” for skeletdannelse udvikledes helt selvstændigt i de enkelte celler, at det skete uafhængigt i de forskellige dyrerækker. ”Koden” tænkes at være mængdeforholdet mellem forskellige aminosyrer i de enkelte celler. Kun nøglen manglede. Hvad var det så for en nøgle, der blev sat i låsen for ca. 600 millioner år siden ?

To amerikanske forskere, Rhoads og Morse, argumenterede i 1971 overbevisende for at nøglen var ilt og ingen har siden modsagt dem. Ilt var også nøglen til livets opståen for ca. 3800-3500 millioner år siden. Dengang drejede det sig om atmosfærens iltniveau, der var nået til en tusindedel af det, vi har idag. Ifølge Rhoads og Morse er et iltniveau på en tiendedel af det nutidige den egentlige nøgle til skaldannelse, og det niveau blev nået for ca. 600 millioner år siden.

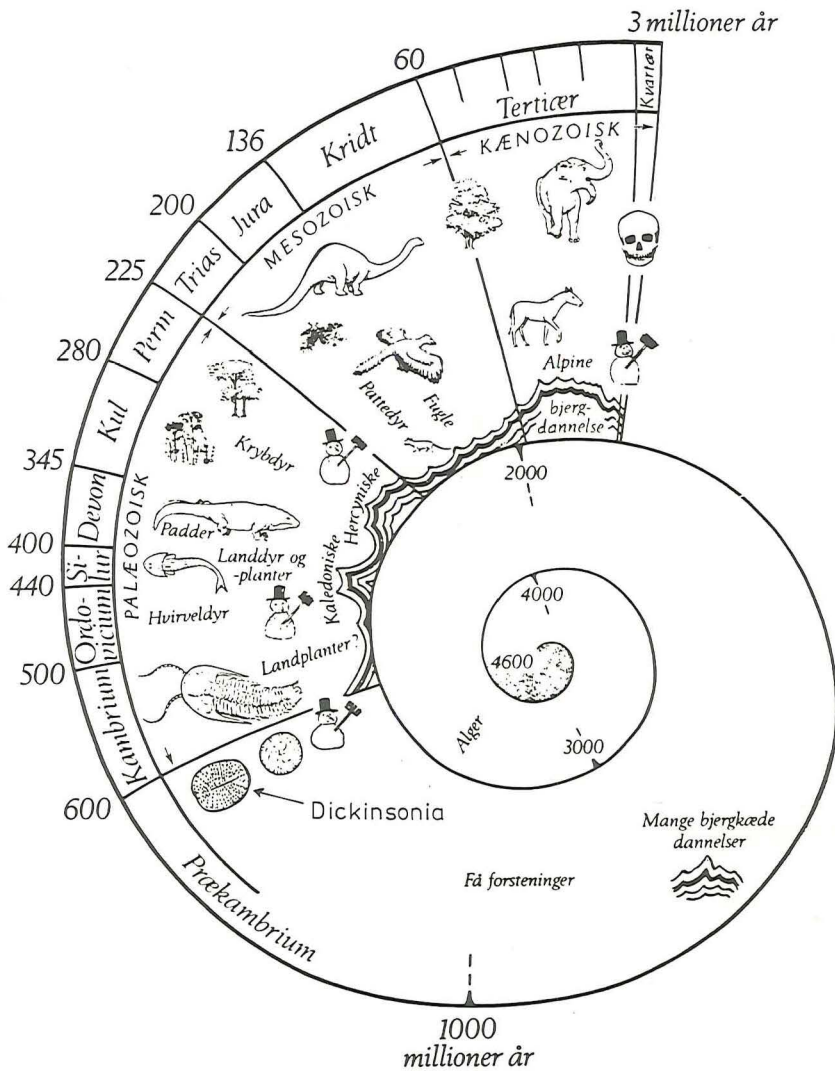
De to forskere anvendte det aktualistiske princip - ”nutiden er nøglen til fortiden” - idet de undersøgte iltniveau og fauna i en række nutidige iltfattige bassiner som Sortehavet, den Californiske Bugt og nogle dybe bassiner i Stillehavet ud for Californiens kyst, og anvendte deres resultater ved tolkningen af faunaerne fra sen-Prækambrium og Nedre Kambrium.



Figur 3. A: Fimreorm. B: Gople med køns-celle i udposning fra mavehulen. C: Hypotetisk form med mesodermale krophuler (coelomer) afsondret fra mavehulen. D: Ledorm. Pilene angiver de to udviklingsveje, der kan føre til vel-segmenterede dyr med et indre hydrostatisk skelet. Sort = ydre ektoderm. Blå: indre ektoderm. Rød: mesodermale krophuler.

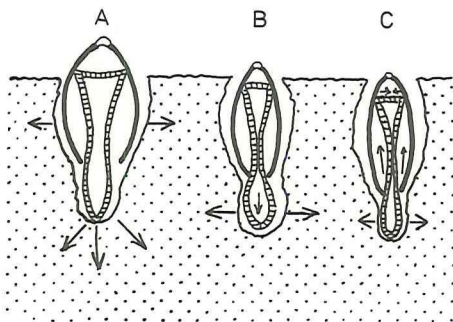
De fandt, at i de dele af bassinerne, hvor mængden af opløst ilt i bundvandet var mindre end 0.1 milliliter per liter havvand, fandtes ingen flercellede dyr, mens havbundsmudder med et iltindhold mellem 0.3 og 1 ml/l indeholdt en artsfattig fauna af små ledorme og leddyr med tyndt hudskelet uden kalk. Så snart iltindholdet overskred 1 ml/l, blev faunaen rigere, formerne større og dyr med et solidt ydre skelet dukkede op - hovedsagelig muslinger, snegle, pansrede krebsdyr, brachiopoder og stenkoraller.

Den fossile fauna fra 900-700 millioner år siden viser gravegange af små organismer, der har været ”ormeformede” og maksimalt 1-2 millimeter i diameter. Fra 700-600 millioner år siden findes en voksende rigdom af gravegange, der fortæller om stedse større dyr med god segmentering, og endelig har man den ”bløde” Ediacara-fauna, der rummer store ledorm - op til 30 cm længde.

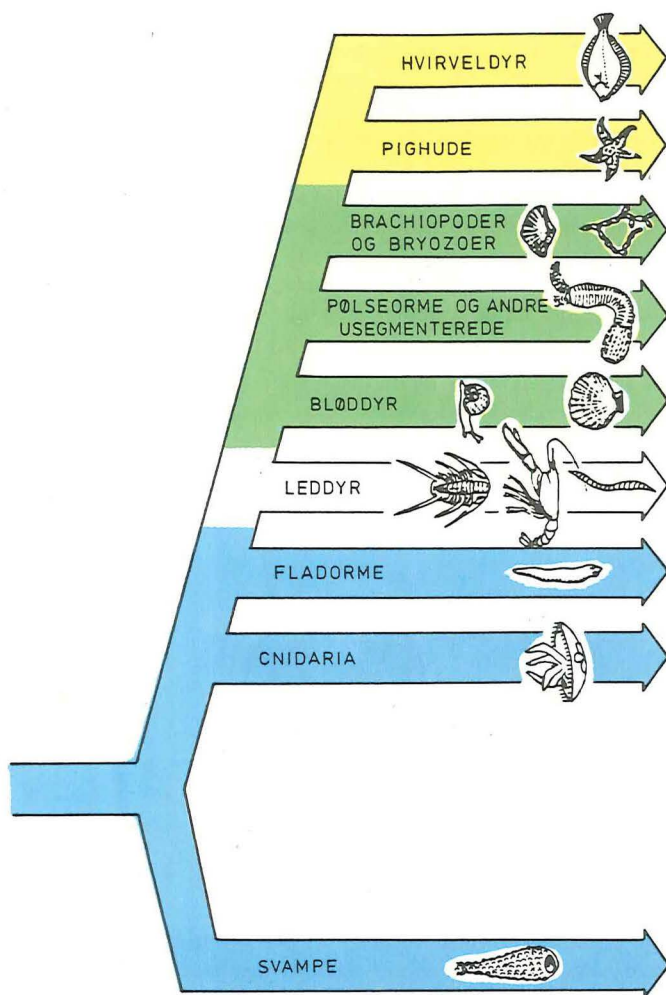


Jordens udvikling som en spiral, der fortæller sig i dybet til den fjerne fortid. Ud af de godt 5000 millioner års historie er kun de sidste 600 millioner år detaljeret opdelt - takket være de forstenede organismer. Fundene af tidlige flercellede dyr i yngre Prækambrium er vist (bl.a. Dickinsonia fra Australien). De krøllede lag viser intensiteten af bjergkædefoldninger, hvoraf mange fandt sted i Prækambrium. Snemænd viser tilstedeværelse af istider.

Herpå følger den Kambriske eksplosion med kalk- og fosfatskallede former. En tiltagen af faunaens størrelse hænger fysiologisk nøje sammen med iltindholdet i havvandet. Ved ekstremt lave iltindhold kan små, tynde dyr lige klare at ånde. Ved tiltagende iltindhold kan dyr i første omgang blive større og endelig - når grænsen 1 ml ilt/l havvand passerer - kan dyrene tillade sig den "luksus", at bruge energi til bygning af et ydre skelet. Hvor kritisk denne iltgrænse er for skaldannelsen kan ses på muslinger, der lever i tidevandszonen idag. Ved hvert lavvande må muslingerne inden for deres tættillukkede skaller gå over til et stofskifte uden brug af ilt, og udsættes de nu for langvarig tørlægning, f.eks. ved en fralandsstorm, fører det iltfri (anaerobe) stofskifte til, at muslingernes kappe begynder at opløse skallernes inderside. Det frigjorte calcium fra denne proces anvendes nu af cellerne til andre mere trængende formål. Når vandet igen overskyller muslingerne vender de tilbage til normalt åndedræt og iltstofskifte, og kappen danner igen nyt skalmateriale. Dog vil et tyndsnit af skallen vise et tydeligt ar efter den forudgående iltløse periode. Tidligere ansås en langvarig, gradvis udvikling for at være forudsætningen for den rigdom af dyreformer, der findes i Kambrium. Med den nye viden om iltniveauets store betydning forekommer det mere sandsynligt, at udviklingen af skalbærende dyr skete meget eksplosivt ved Kambriums nedre grænse, hvor mange økologiske nicher blev åbne for dyr med et ydre eller indre skelet.



Figur 4. Tværsnit gennem gravende musling. A: Lukkemusklerne slappes, og skallerne åbnes automatisk ved hjælp af det elastiske ligament (lyst) i hængselsranden foran mellem skallerne. Foden presses ned i sandet, og de åbnede skaller pres mod det omgivende sand hindrer, at muslingen glider op. B: Lukkemusklerne trækkes sammen, så skallerne lukkes om roden af foden, og denne, som forinden er pumpet fuld af blod, forankrer nu dyret i sandet. C: Blodet pumpes tilbage i kroppen, og fodens muskler trækker sig sammen, hvorved muslingen bliver trukket dybere ned i sandet. Forløbet A-C gentages, til dyret har nået den ønskede dybde.



Figur 5. Skema over udviklingen af leddeling, skelet og cellelag. Blåt: to cel-
 lelag (entoderm og ektoderm) findes, hydrostatisk skelet mangler, ægte led-
 deling mangler. Hvidt: hos leddy og ledorme findes ægte leddeling, tre cel-
 lelag (entoderm, ektoderm og mesoderm) og et veludviklet hydrostatisk ske-
 let (ledorme) eller et fast ydre skelet (trilobiter, krebsdyr m.fl.). Grønt: led-
 deling går tabt, veludviklet skelet hos bløddyr, brachiopoder og bryozoer.
 Gult: fast skelet udviklet fra mesodermen.