

Paul G. Layer, Ulrich Lüttge, Darmstadt

Faden oder Kugel und die Landnahme von Flora und Fauna

„Aus dieser Identität der Gastrula bei Repräsentanten der verschiedensten Thierstämme, von den Spongien bis zu den Vertebraten, schliesse ich nach dem biogenetischen Grundgesetze auf eine gemeinsame Descendenz der animalen Phylen von einer einzigen unbekanntenen Stammform, welche im Wesentlichen der Gastrula gleichgebildet war: Gastraea.“

Ernst Haeckel (1872 [1])

Der Kugel als Grundbauform des Lebens begegnen wir im gesamten Organismenreich, angefangen von sphärischen einzelligen Lebewesen wie der Namibperle (*Thiomargaritha namibiensis*), einem großen marinen Bakterium, über kugelige, vielzellige Algen wie der Süßwasseralge *Volvox*, marinen Rippenquallen wie der Seestachelbeere (*Pleurobrachia*) und den frühen Entwicklungsstadien tierischer Vielzeller (Metazoa). Alle diese kugeligen Gestalten finden wir fast ausschließlich in wässrigem Milieu. An Land sind die Pflanzen hingegen generell langgestreckt. Tiere haben spätestens beim Auszug aus einer aquatischen Umgebung die Kugelform aufgegeben. Diese Beobachtung führt zur Frage nach den grundlegenden Prinzipien der Bauplanevolution im Zusammenhang mit dem Landgang der Tiere und Pflanzen.

Beim Landgang konnte auf bereits im aquatischen Milieu entwickelte Grundformen zurückgegriffen werden. Bei den Pflanzen waren es die von Algen bekannten Zellfäden, aus denen die bipolare Langform hervorging. Mit dem einen Ende dem mineralischen Untergrund verhaftet und mit dem anderen in die Atmosphäre reichend, schufen sie die Grundlagen für terrestrische Tiere. Der Schritt ans Land vollzog sich bei Tieren mehrfach und ging von einer größeren Zahl von Bauplänen aus. Wie die evolutionäre Entwicklungsbiologie (EvoDevo) nahelegt, gingen diese auf kleine Abwandlungen in der Embryonalentwicklung zurück, die in kurzen Zeiträumen große Entwicklungsschritte (Makrosprünge) möglich machen. Entsprechend rasch konnten sich die Tiere auch an terrestrische Bedingungen anpassen.

Die Kugel stellt die Grundbauform aller Organismen dar. Betrachten wir aber allein die Vielzeller, so gibt es eine Zäsur: Bei vielzelligen Tieren (Metazoa) kommt die Kugelform generell bei Ontogenese-Stadien vor (Abb. 1), in einigen Fällen – insbesondere bei den Vertretern ursprünglicher Bautypen im aquatischen Bereich – aber auch im adulten Stadium. Vielzellige Pflanzen – insbesondere die Höheren Pflanzen (Gefäßpflanzen) sind dagegen generell langgestreckt. Dies ist bereits an der evolutionären Basis zu erkennen, an der vermutlich fädige grüne Algen standen, wenngleich es bei Grünalgen auch sphärische und sogar hoch organisierte Kugelformen gibt. Eine genauere Betrachtung ergibt, dass bei Pflanzen und

eigentlich auch bei Tieren die Aufgabe der Kugelform mit dem Auszug aus einer aquatischen Umgebung zusammenhängt. In zunächst naivem Staunen haben sich hier ein Botaniker (U.L.) und ein Zoologe (P.G.L.) der Frage genähert, warum die Höheren Pflanzen mit der Aufgabe der Kugelform anders als die Tiere den Weg über die langgestreckte Fadenform zur bipolaren Langform eingeschlagen haben. Dies führte dann zur Frage, wie es zur Evolution des Landgangs kam.

Der Übergang vom aquatischen Leben zum Landleben war möglich, weil die Organismen in ihrem ursprünglichen Milieu zwei große Entwicklungslinien begründeten, die sich hinsichtlich der Prinzipien der Morphogenese stark voneinander unter-

schieden und sich zugleich in ihrem Energiestoffwechsels und ihrer Lebensweise ergänzten: die Photosynthese betreibenden Pflanzen und die heterotrophen, auf organische Substanz und auf verfügbaren Sauerstoff angewiesenen Tiere. Bereits im alten Lebensraum hatten beide Linien gewissermaßen einen Morpho-Setzkasten entwickelt, der es ihnen erleichterte, das Festland zu besiedeln. Pflanzen griffen auf die langgestreckte Fadenform zurück und entwickelten daraus die stationäre, bipolare Langform. Diese ermöglichte es ihnen, den mineralischen Untergrund und gleichzeitig die gasförmige Atmosphäre der frühen Erde zu erschließen und somit eine Biom-Coevolution von Flora und Fauna an Land einzuleiten. Bei den Tieren gab es eine Fülle verschiedener Baupläne, die beim Landgang in unterschiedlicher Weise sehr rasch an die neuen Bedingungen angepasst wurden.

Die Entstehung des „Morpho-Setzkastens“ reicht weit in das Präkambrium zurück. Der zum Ausklang des Präkambriums vorhandene Formenreichtum – so unsere These – verdankte sich tiefgreifenden Abwandlungen der Ontogenese. Diese treten – wie die Evolutionäre Entwicklungsbiologie (EvoDevo) zeigt – unter bestimmten Konstellationen gehäuft und abrupt auf, was zu einschneidenden phänotypischen Abwandlungen und damit einer rasanten Makroevolution führen kann.

Evolutionärer Status vor der Landnahme

Entwicklung der Atmosphäre

Das Alter der Erde wird auf 4,6 Milliarden Jahre geschätzt. Das Leben ist vor 4 Milliarden Jahren entstanden. Damals enthielt die Uratmosphäre der Erde noch keinen Sauerstoff, der für das heutige Leben essentiell ist (vgl. NR 7/2013, S. 341).

Obwohl der Ursprung des Lebens im Dunkeln liegt, ist es eine weit akzeptierte Hypothese, dass in der Zeit vor 3,9 bis 3,7 Milliarden Jahren LUCA gelebt haben könnte, der letzte gemeinsame Vorfahre (Last Universal Common Ancestor, vgl. Tabelle) allen rezenten zellulären Lebens [2]. Seinen Stoffwechsel soll er mit Kohlendioxid, Wasserstoff und Stickstoff betrieben haben, wie sie in heißen Tiefseequellen austreten. Vermutlich hat er seinen Energiebedarf aus chemischen Reaktionen gedeckt. Aus der Zeit vor 3,3 bis 3,5 Milliarden Jahren lassen sich erste Stromatolithen [3] nachweisen, mikrobielle Biofilmlagerungen in Kalksteinsedimenten. Um diese Zeit, vor 4 Milliarden Jahren, begann die Bildung der heutigen Atmosphäre, in der sich der Sauerstoffgehalt langsam aufgebaut hat.

Die ersten zur Photosynthese befähigten Organismen waren vermutlich Cyanobakterien („Blualgen“, rezent z.B. *Nostoc*), welche sich zu langen Fäden und Biofilmen zusammenlagern können und möglicherweise schon ab der Zeit vor 3,5 Milliarden Jahren existierten [4]. Genomische Vergleiche deuten darauf hin, dass sich die oxygene Photosynthese der Cyanobakterien aber erst relativ spät, vor etwa 2,3 Milliarden Jahren, entwickelt hat. In der Zeit davor könnten sie eine nicht-oxygene Photosynthese betrieben haben.

Der Anstieg der atmosphärischen O₂-Konzentration durch die Photosyntheseaktivität der prokaryotischen Cyanobakterien und dann der verschiedenen Gruppen von eukaryotischen Algen verlief aber sehr langsam, da viel Sauerstoff zunächst das in der Erdkruste reichlich vorhandene reduzierte Eisen oxidierte (sichtbar an Lagen von Bändereisenerz aus diesem Zeitalter). Im Zeitraum vor 1,8 Milliarden bis 800 Millionen Jahren soll sie nur 0,1% des heutigen Wertes betragen haben, was als Grund für das späte Auftreten der Metazoa angesehen

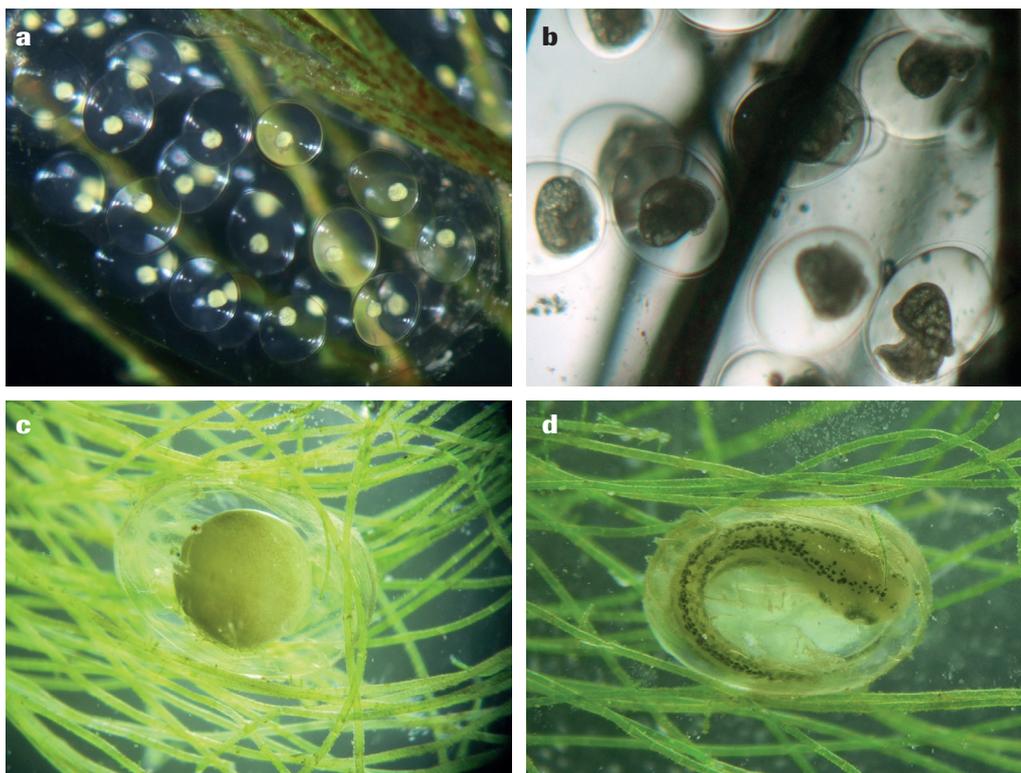


Abb. 1. Die Kugel in der Ontogenese der Metazoen. – **a, b.** Eigelege der Spitzen Schlammschnecke (*Lymnea stagnalis*), **a:** frühes Stadium, **b:** Jungschnecken mit Gehäuse in der Eihülle. – **b, c.** Eizelle und schüpfbereite Larve des Bergmolchs (*Ichthyosaura alpestris*) in der Eihülle. [Photos NR/Rd]

Tab. ??????? ??????? ??????? ???????

Ereignis, Auftritt von Organismen	vor Mio. Jahren	Eigenschaften/ Lebensweise	Kommentar/Bewertung	Erdzeitalter	Referenz
Entstehung der Erde	4600	Dynamik durch Plattentektonik, Atmosphäre, Land und Meer, Gezeiten durch Sonne und Mond, Jahreszeiten	Planet in habitabler Zone	Hadaikum	Frey, Lösch, 2004
LUCA – Last Common Universal Ancestor (hypothetisch)	3900 – 3700	Postulat: Lebensweise anaerob, thermophil, CO ₂ -fixierend	Ausgangspunkt heutigen Lebens, vor Verzweigung von Bacteria, Archaea und Eukarya	Archaikum	Weiss et al., 2016
Stromatholiten	3700 – 3500	biogene Kalk-Sedimentgesteine Lagen von mikrobiellen Biofilmen	Zeugnis von Lebensgemeinschaften aus heterotrophen und photoautotrophen Mikroorganismen	Archaikum	Kadereit et al., 2014 Frey, Lösch, 2004
Cyanobakterien („Blaualg“)	2500 – 2300 evtl. schon 3500	u. a. fadenbildend, Photosynthese (anoxygen, später oxygen)	etablieren O ₂ -Atmosphäre, Vorläufer für Chloroplasten (anoxygene Photosynthese konvergent auch bei anderen Prokaryoten)	Proterozoikum	Frey, Lösch, 2004 Soo et al., 2017
Aerobe Atmung	2300		aerobe Atmung (mehrfach entstanden)	Proterozoikum	Soo et al., 2017
Eukaryotische Einzeller	1500 – 900		Fossilien, ähnlich den rezenten Chlorococcales (Chlorophyta)	Proterozoikum	Frey, Lösch, 2004
Chlorophyta (Grünalgen)	1500 – 700	Diploblasten, flächig, oft auch aufrechte Formen	koloniebildend: Übergang zur Vielzelligkeit mehrmals	Proterozoikum	Kadereit et al., 2014 Frey, Lösch, 2004 Palmer, 2000
Endosymbiose von heterotrophen Eukaryoten mit Cyanobakterien: → Grünalgen	1000 – 700	Photoautotrophe Eukaryoten	Trennung von Pflanze und Metazoen		
Bitter Springs Formation (Australien)	980 – 850 720 – 635	Silifizierte Cyanobakterien, auch Grünalgen			
Mesostigmatophytina	700	<i>Mesostigma</i> einzellige grüne Alge	Basaler Streptophyt	Proterozoikum	Petersen et al., 2006
„Schneeball“-Erde endet	650	O ₂ wird aus Mineralien aus Schmelzeis frei	Atmosphärischer Sauerstoffgehalt steigt innerhalb 2 – 3 Mio. Jahre rapide an	Neoproterozoikum, Cryogenium	Shen et al., 2008 Frei et al., 2009
erste Bilateria Doushantuo-Formation, China	635 – 551	Bilateria, u. a. † <i>Vernanimalcula</i> („Frühlingstierchen“)	sehr gute Fossilabdrucke winzig: 0,1 – 0,2 mm, teilweise strittig	Neoproterozoikum	Chen et al., 2004 Budd und Jensen, 2017
Ediacara-Fauna	575 – 541	Diploblasten, flächig, oft aufrechte Formen, Weichkörper, marin, weltweit verbreitet	Vendobionta-Hypothese: „...wie von einem anderen Stern“, evtl. riesige heterotrophe Einzeller oder (z. T.) Metazoen?	Neoproterozoikum (Ediacarium)	Droser, Gehling, 2015 Bobrovsky et al., 2018 Seilacher, Gishlick, 2015
Anoxia im Meer	540	werden Tiere ans Land verdrängt?	am Meeresboden wenig/kein O ₂ , O ₂ -Gehalt in Atmosphäre unklar	Ende Ediacarium/ Kambrium Beginn kamb. Expl.	Zhang et al., 2018 Dahl et al., 2010
„small shelly fauna“		mineralisierte Skelette bzw. Skelettreste (Calcium, Silicium), meist in Phosphaten konserviert	Überreste wirbelloser Tiere	Ediacarium/ Kambrium	Matthews et al., 1975 Bengtson et al., 2004
Kambrische Explosion Burgess-Schiefer Chengjian-Fauna	543 +/- 5	z. T. auch schon große Bilateria	viele rezenten Tierstämme bzw. Baupläne vorhanden	Beginn Kambrium	Elicki, 2003
Moose	510 – 440			Mittleres Ordoviciem	
Landnahme Pflanzen	etwa ab 400		evtl. schon im Ediacarium	Grenze Silur-Devon	Frey, Lösch, 2004

Ereignis, Auftritt von Organismen	vor Mio. Jahren	Eigenschaften/ Lebensweise	Kommentar/Bewertung	Erdzeitalter	Referenz
Psilophyten	400	Gabelteilige nackte Spross-Systeme, noch ohne echte Wurzel, amphibisch lebend	erste Landpflanze † <i>Rhynia</i>	Devon	Frey, Lösch, 2004
Armeleuchteralgen (Charophyceae)	380 – älteste unumstrittene Fossilien	Armeleuchterartige Thalli, aufrechte Rasen im Wasser	Mehrzellige Streptophyten (zu denen auch alle Landpflanzen gehören)	Devon	Kadereit et al., 2014
Quastenflosser („Crossopterygii“)	409	Skelett und Flossen erlauben Schwimmen im „Kreuzgang“	† Rhipidistia: marine Stammlinienvertreter der Tetrapoden † <i>Osteolepis</i> , † <i>Panderichthys</i>	Oberdevon	Johanson et al., 2006 Westheide, Rieger, 2009
Landgang der Wirbeltiere (Tetrapoda)	415-360	Extremitäten geeignet zum Landgang, Lungenatmung, amphibisch lebend	Stammlinie der Tetrapoden † <i>Acanthostega</i> † <i>Ichthyostega</i>	Devon	Benton, 2007
Insekten	407 385 324	ältestes Insekt erstes komplettes Insekt (<i>Dicondylia</i> , ungeflügelt, evtl. Nymphe) ältestes geflügelte Insekt	† <i>Rhyniella</i> (Springschwanz) Arthropoda evtl. schon ab 480 Flügelfragment († Archaeoptera)	Unterdevon Mitteldevon Karbon	 Garrouste et al., 2012 Prokop et al., 2005
Steinkohlewälder Schachtelhalme, Bärlappe, Samenfarne, Koniferen	359 - 299	ausdauernde, baumförmige Holzgewächse	Wälder tragen zur Anreicherung von atmosphärischem O ₂ bei	Karbon	Kadereit et al., 2014
Amniota	320	Amniotenei, direkte Entwicklung (ohne Larve) voll terrestrisch	† <i>Hylonomus</i> gilt als einer der ältesten Amnioten, in Sumpfwäldern gefunden, vermutlich insektenfressende „Eidechse“	Karbon	Benton, 2007
umfängliche Landnahme durch Tetrapoden	251 230	große Amphibien aufrecht gehende Dinosaurier	† Stegocephalia (Dachschädel-lurche), † <i>Mastodonsaurus</i> ab 251 MJ, † <i>Eoraptor</i> , † <i>Herrerasaurus</i> , gehören zu den ältesten Dinosauriern, biped, basale Theropoda (?)	Ende Perm, nach dem großen Massensterben Obertrias	Benton, 2007
Koloniebildende und vielzellige Chlorophyta /Chlorophyceae	290 – 208	Süßwasseralgen, planktisch, auch im Aufwuchs, flache bis kugelförmige Aggregate aus 4 bis 128 Zellen	„warziges Zackenrädchen“ Chlorococcales: z.B. <i>Pediastrum</i>	Perm / Trias	Bresinsky et al., 2008
Volvocales	240 – 200	<i>Volvox</i> , etwa 16000 Zellen, Vielzeller, Verlust der Unsterblichkeit	Ähnliche Formen viel früher? siehe Chlorophyten	Trias	Kadereit et al., 2014
Braunalgen Phaeophyceae	145 – 99	höchst differenzierte Algen mit Cauloid, Phylloid, Rhizoid	gesicherte Fossilien für dieses Zeitalter	Übergang Jura/ Kreide	Kadereit et al., 2014

wird [4]. Auch vor Beginn der Ediacara-Periode (571 – 541 Mio. Jahre, s. u.), der letzten Periode des Erdaltertums, war sie nicht so hoch [5] wie lange Zeit angenommen [6]. Anfangs war Sauerstoff ein „Umweltgift“, an das sich die Organismen anpassen mussten. Die Evolution der aeroben Respiration war dabei eine entscheidende Anpassung. Der ansteigende Sauerstoffgehalt hatte für das weitere Geschehen zwei wichtige Auswirkungen:

Zum einen ermöglichte er vor etwa 1,5 Milliarden Jahren den Aufstieg O₂-veratmender Organismen (Aerobier), zum anderen führte er ab der Zeit vor 750 bis 400 Millionen Jahren zu dem Aufbau einer vor UV-Strahlung schützenden Ozonschicht, was eine entscheidende Voraussetzung für die Eroberung terrestrischer Lebensräume war.

Es ist zu beachten, dass die Angaben zur Sauerstoffkonzentration auf Untersuchungen ehemaligen Meeresbodens beruhen, wobei angenommen wird, dass sie die atmosphärischen Werte widerspiegeln [5]. Es handelt sich also um Näherungswerte. Die O_2 -Schwankungen in der Atmosphäre, z. B. durch Sauerstoffmangel in den Ozeanen, dürften hoch gewesen sein, doch darüber ist wenig bekannt.

Sauerstoff und das explosive Auftreten heterotropher Formen im Präkambrium

Aufgrund von weltweiten Ablagerungen in Gletschern wird angenommen, dass es vor dem Ediacarium eine globale Vereisungsperiode gegeben hat (Hypothese der „Schneeballerde“), die bis vor 650 Millionen Jahren anhielt (Tab.). Erst danach stieg der Sauerstoffgehalt abrupt stark an, und damit tauchen erstmals Fossilfunde einer echten Fauna auf.

Besonders gut sind Fossilabdrücke der Doushantuo-Formation in Südchina erhalten (vor 635 bis 551 Mio. Jahre) ([7]). Wegen der Lückenhaftigkeit des Fossilberichts darf man aber davon ausgehen, dass sich erste tierische Formen bereits viel früher entwickelt haben [8]. In der Doushantuo-Formation finden sich neben Cyanobakterien und Algen auch mikroskopisch kleine Fossilien verschiedenster (auch mehrzelliger) Tiere, deren Größe oft im Submillimeterbereich liegt. Die Deutung dieser Mikrofossilien ist teilweise strittig; einige werden als Embryonen von Schwämmen und Nesseltieren diskutiert. Besondere Aufmerksamkeit erregten die als *Vernanimalcula* („Frühlingstierchen“) beschriebenen Funde. Bei ihnen könnte es sich um die ersten Bilateria gehandelt haben [9]. Diese Funde früher tierischer Formen werden der Ediacara-Fauna zugerechnet, so benannt nach dem Fundort in Australien, wo sie zuerst entdeckt wurden. Sie wurde auf allen Kontinenten außer der Antarktika nachgewiesen. Dabei handelte es sich häufig um flach ausgebreitete, aber auch um aufrechtstehende Formen. Die Organismen bestanden wohl nur aus Weichgewebe und waren oft zweischichtig (diploblastisch) gebaut. Ob die

als Vendobionta bezeichneten Organismen eventuell riesenhafte heterotrophe (vielkernige) Einzeller waren, wie von dem Tübinger Paläontologen A. Seilacher postuliert ([10], er sprach von Leben wie „von einem anderen Stern“, NR 11/2000, S. 553) bleibt umstritten. Jedenfalls lassen sich viele von ihnen keinen rezenten Tiergestalten oder nicht einmal einer der bekannten Großgruppen zuordnen. Ihr Verschwinden bleibt bis heute rätselhaft (s. dazu [11]). Zu den massiven faunistischen Umbrüchen dürften u. a. atmosphärische Veränderungen beigetragen haben, insbesondere zuerst eine erste Oxygenierungsphase im Meer und in der Atmosphäre um die Zeit vor 560 bis 550 Millionen Jahren [5, 12], gefolgt von einer ausgeprägten Anoxie am Meeresboden etwa vor 550 bis 541 Millionen Jahren [13].

Dies eröffnete die sogenannte kambrische Explosion über einen Zeitabschnitt von etwa 30 Millionen Jahren am Übergang vom Präkambrium zum Kambrium (neuere Autoren grenzen diese Zeitspanne sogar auf 543 ± 5 Mio. Jahre ein). Im Burgess-Schiefer in Kanada und auch in China (Chengjiang-Faunengemeinschaft) wurde eine Vielzahl von versteinerten Tierarten gefunden, die offenbar annähernd gleichzeitig aufgetreten sind. In den untersten fossilführenden Schichten fanden sich wiederum viele Mikrofossilien (small shelly-Fauna; [14]). Bei den Tieren der kambrischen Explosion waren *de facto* alle Baupläne heute lebender Tierarten schon vertreten: radiärsymmetrische, bilaterale, arthropodenartige genauso wie wirbeltierartige. Es waren etwa 30 bis 35 Baupläne und möglicherweise sogar mehr als heute noch existieren. Die zahlreichen Tierfossilien des Kambriums werden von Trilobiten (Arthropoden), nadellosen Schwämmen (Archaeocyaten), Brachiopoden (Armfüßer) und Echinodermen (Stachelhäuter) beherrscht [9, 15]. Alle diese Tiere waren an das Leben im Meer gebunden, wobei sich im Gezeitenbereich manche benthisch lebenden Formen durch den stetigen Wechsel von Ebbe und Flut an das Landleben adaptiert haben könnten. Viele dieser Tierarten verschwanden beim Massensterben am Ende des Kambriums vor ca. 492 Millionen Jahren. Nach Ende der großen Eiszeit im Ordoviciem herrschte in Wassertiefen bis 100 Meter ein ausgeprägter Sauerstoffmangel, in größeren Tiefen sogar eine vollständige Anoxie, so dass gegen Ende des Silurs der Gehalt an Sauerstoff und CO_2 in der Atmosphäre minimal war [16].

Erst mit der Landnahme der Pflanzen und verstärkter Entwicklung von Gefäßpflanzen an der Grenze zwischen Silur und Devon (vor etwa 400 Mio. Jahren) erreichte die Sauerstoffkonzentration der Erdatmosphäre hohe Werte (18%; auch hier beruhen die Daten auf Untersuchungen des ehemaligen Meeresbodens), wie sie für das Überleben größerer Tiere an Land notwendig waren (Vorläufer Tetrapoda, vgl. [17, 5]). Die Photosynthese der Wasserpflanzen allein dürfte für die starke Oxygenierung nicht ausgereicht haben. Das Land eroberten Tiere frühestens ab dem oberen Devon (etwa ab 350 Mio. Jahre; [5, 18]). Der früheste Fund eines kompletten Insekts wurde auf die Zeit vor 385 Millionen Jahren datiert; im Allgemeinen jedoch kennt man gesicherte Funde erst ab dem Ende des Perms (zunächst Arthropoda [19, 20]; später Tetrapoda, s. Tabelle). Bis vor 270 Millionen Jahren erfolgte ein steiler Sauerstoffanstieg in der Karbonzeit auf 35%, was zeigt, wie stark besonders eine

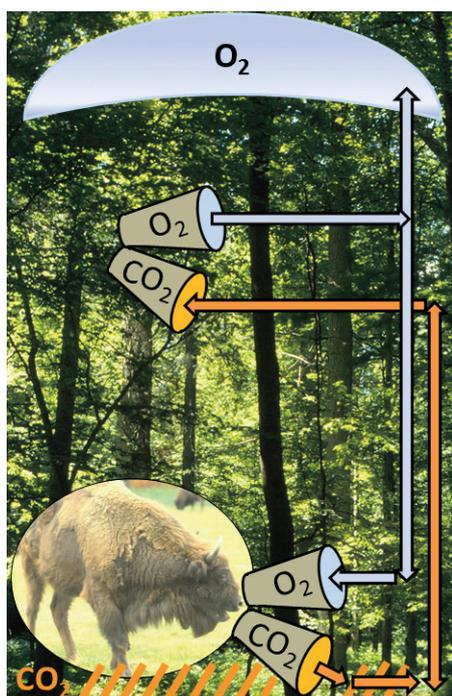


Abb. 2. Schema zum Aufbau der Sauerstoff-Glocke durch Pflanzen und Nutzung durch Tiere. Das Hintergrundbild zeigt einen nachgezüchteten Wisent (*Bison bonasus*) im letzten europäischen Urwald bei Białowieża, Polen.

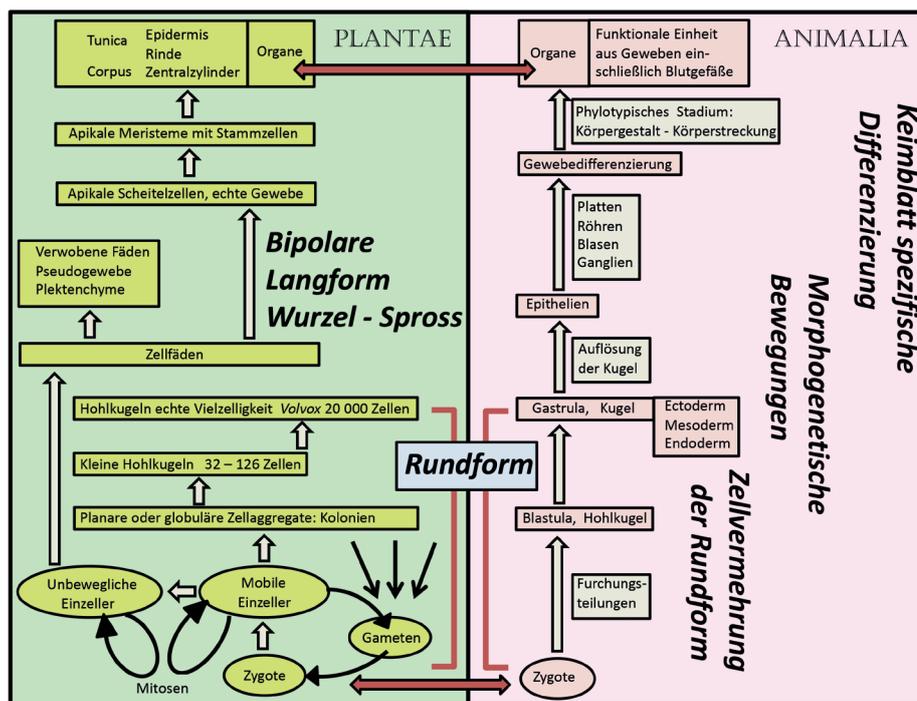


Abb. 3. Vergleichbare onto- und phylogenetische Rund- und Langformstadien bei Pflanzen und Tieren.

üppige terrestrische Vegetation zur Ausbildung der Sauerstoffatmosphäre beiträgt. Diese „Sauerstoffglocke“ (Abb. 2) dürfte u. a. den erstaunlichen Riesenwuchs von Tieren, insbesondere von Insekten [19], begünstigt haben. Nach dem Karbon sank die Sauerstoffkonzentration bis zu der Zeit vor ca. 240 Millionen Jahren wieder auf unter 12%, gefolgt von einem erneuten Anstieg, bis dann ab der Grenze zwischen Trias und Jura (200 Mio. Jahre), dem Zeitalter der Dinosaurier, der heutige Wert von 21% erreicht wurde. Insgesamt war der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre also wiederholt sehr starken Schwankungen unterworfen und hat den Verlauf der Landnahme durch Pflanzen und Tiere maßgeblich mitbestimmt.

Die Kugelform im Tierreich

Metazoa – Vom Ei über das Zellaggregat zur Hohlkugel

Alle Eier der Vielzeller gleichen mehr oder weniger der reinen Kugelform (Abb. 1). Sie sind sehr verschieden groß, sind ideal-sphärisch bis zylindrisch-gestreckt und enthalten je nach Art der Ontogenese viel, wenig oder fast gar keinen Dotter. Die Kugelform der Eizelle wird auch in jeder Frühentwicklung bis hin zur sogenannten Gastrulation beibehalten (s. Ausnahmen unten). Besonders vertraut sind natürlich die Eier der Sauropsiden (Vögel und Reptilien), deren dotterreiche Eizelle (das „Gelbe vom Ei“) von durch Membranen kompartimentierte Eihüllen umgeben ist: Im Falle der Vögel und auch vieler Reptilien (z. B. Schildkröten) ist die äußere Hülle eine Kalkschale. Bei diesen raumstrukturierten Kugeln-in-einer-Kugel [21] handelt es sich um Anpassungen an das terrestrische Leben.

Die befruchtete Eizelle, die Zygote, beginnt sofort mit mitotischen Zellteilungen (Furchungsteilungen), während derer keine Zunahme des ursprünglichen Eivolumens zu verzeichnen

ist; d. h., die Zellen in der zunächst kompakten Zellkugel werden ständig kleiner und kleiner (Abb. 3, rechts; [22]). Die Zellzyklen sind anfangs derart schnell, dass noch keine an der Gestalt- und Organbildung beteiligten embryonalen Gene abgelesen werden können, sondern der Keim ist noch ganz von maternalen, also von der Mutter stammenden Faktoren im Ei abhängig. Die Ausstattung mit Dotter und dessen Verteilung im Ei bedingen je spezifische Raum- und Zeitmuster der Furchungsteilungen. Dies drückt sich noch im Blastula-Stadium durch verschieden große dotterreiche Zellen am vegetativen Pol der drei gezeigten Modelle aus (Abb. 4b, Seestern und Frosch). Der große Dottervorrat bei den Sauropsiden führt dazu, dass sich auf der Dotterkugel eine Keimscheibe ausbildet, in der die Zellteilungen stattfinden (Abb. 4b, Vogel).

Die ursprüngliche Entwicklung der

Metazoen läuft aber über dotterärmere Eier, wobei das sogenannte Blastula-Stadium durchlaufen wird, was durch eine je nach Tiergruppe (bzw. Dottergehalt und -verteilung im Ei) mehr oder weniger gleichmäßige, ein- oder auch mehrschichtige Hohlkugel dargestellt wird. Die mitotischen Zyklen im Embryo können zeitlich und räumlich hoch koordiniert sein (z. B. Fadenwürmer).

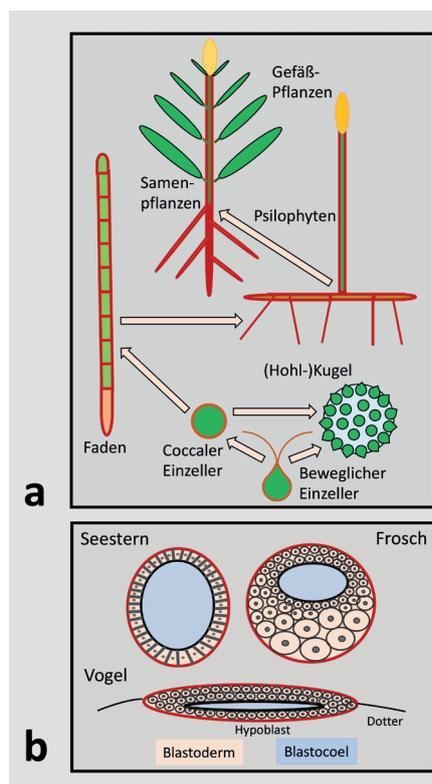


Abb. 4. Formenevolution schematisch: – a. Entwicklungsweg bei Pflanzen von der Kugelform über Faden bis zur bipolaren Langform, die zur Ausgangsform der Gefäßpflanzen wurde. – b. Entwicklung der Metazoen: Die Kugelform wird lange Zeit beibehalten und ist bleibt Grundlage bis zur Ausbildung der Körpergrundgestalt.

Bereits die frühen Furchungsabläufe können Auswirkungen auf die Adultform haben. Eindrucksvoll ist das bei den Schnecken. Sie durchlaufen wie alle Mollusken eine Spiralquartettfurchung, deren Besonderheit darin besteht, dass die synchrone Teilung von anfangs vier in einer Ebene liegenden Zellen, ungleich verläuft. Es werden vier kleine Tochterzellen (Quartett) nach oben abgegeben, wobei sie durch schräge Teilungsspindel in die Lücken der vier großen Zellen zu liegen kommen. Dadurch entsteht eine spiralförmige und hochkompakte Zellordnung, die in den meisten, aber eben nicht allen Fällen rechtsdrehend ist. Es bleibt ein unerklärtes Faszinosum, dass die Spiralrichtung des ersten Quartetts schon andeutet, welche Drehrichtung das Gehäuse der adulten Schnecke zeigen wird.

Gastrulation, eine Kugeleinstülpung und Streckung zur Körpergrundgestalt

Aus der Blastula entsteht durch den Prozess der Gastrulation ein aus drei Keimblättern bestehender Keim. Besonders gut lässt sich das bei Seesternen verfolgen, deren Blastula eine einschichtige gleichmäßige Hohlkugel ist und sich an einer Stelle einsenkt, so dass ein aus zwei Zelllagen bestehender becherartiger Keim (Gastrula) entsteht, dessen Öffnung als Urmund (Blastoporus) bezeichnet wird. Vom Urmund ausgehend schiebt sich sodann durch Zellteilungen eine Zellschicht zwischen äußere und innere Zelllage, was zur Bildung von drei Keimblättern führt: Die äußere Schicht des Bechers wird zum Ekto-, die innere zum Ento- und die mittlere zum Mesoderm. Bei diesen Entwicklungsprozessen der tierischen Frühstadien spielen unterschiedliche morphogenetische Zellbewegungen mit, wie etwa die Invagination (Einstülpung, wie für den Übergang von der Blastula zur Gastrula beschrieben) oder die Interkalation (Einschiebung von Zellen), die zu jeweils definierten Formveränderungen im Zell- und Gewebeverbund führen.

Wie der Name schon andeutet, bringen die Keimblätter unterschiedliche Organe und Strukturen hervor (Ektoderm: Haut, Nervensystem, Endanteile am Verdauungstrakt, u. a.; Mesoderm: Muskulatur, Knochen, Gefäße, u. a.; Entoderm: Verdauungstrakt). Die Bildung von drei Keimblättern findet man bei allen bilateral-symmetrischen Tieren, d. h. sämtlichen tierischen Lebewesen, ausgenommen den Schwämmen und den Hohltieren. Schwämme bilden keine Keimblätter und auch keine richtigen Gewebe aus. Hohltiere (Coelenterata) bilden nur ein inneres und äußeres Keimblatt (Ekto- und Entoderm), zeigen allerdings schon die molekularen Anlagen zur Bildung eines Mesoderms [23, 24].

Die Blastula- und Gastrulabildungen können in den verschiedenen Gruppen stark abgewandelt sein. Wie erwähnt wird bei den Sauropsiden eine Keimscheibe ausgebildet, die als eine extrem abgeflachte Kugel verstanden werden kann, und entlang der späteren Körperlängsachse anstelle eines Urmundes einen Primitivstreifen ausbildet. Zellen bewegen sich von allen Seiten auf ihn zu und wandern ins Innere, um Meso- und Entoderm zu bilden. Vergleichbar verläuft die Gastrulation der Säugetiere, die mit den Sauropsiden zu den Amnioten gehören, den Lebewesen, die sich vollständig an das Leben an Land angepasst haben. Diese Umgestaltungen werden durch molekulare Kaskaden determiniert, die teilweise bis in die unbefruchtete Eizelle zurückverfolgt werden können, und die sich – in unserem Zusammenhang besonders wichtig – seit dem Präkambrium nicht wesentlich verändert haben (s. u.; [22]).

Im Hinblick auf Kugelform und Landgang bei den Tieren bleibt anzumerken, dass

- (1) die Blastula und die Gastrula kugelförmige Entwicklungsstadien sind, über die sich die zukünftige Körpergestalt herausbildet. Mit der anschließenden Streckung des Körpers verlässt der Embryo *de facto* die ursprüngliche Kugelgestalt (Abb. 3, rechts, oben; Abb. 4).
- (2) Die überwältigende Mehrzahl der animalischen Frühentwicklungen findet *de facto* aquatisch statt. Dies gilt insbesondere auch für die Amnioten, also alle Landwirbeltiere (Sauropsiden + Säugetiere), die sich vollständig an das terrestrische Leben angepasst haben, und nicht wie die Amphibien ihre Entwicklung im aquatischen Milieu durchlaufen. Selbst im Falle des kalkschalengeschützten Vogel- und Reptilieneis schwimmt der Keim quasi in einem flüssigkeitsgefüllten Aquarium, der Amnionhöhle. Es handelt sich um eine ektodermale Membranhülle (Amnion), die sich gleichzeitig mit der Streckung des Embryos aus der Keimscheibe herausbildet und den Embryo und das Fruchtwasser enthält.

Bei terrestrischen Wirbellosen, die ihre meist kleinen Eier ohne den Schutz durch eine Kalkschale an Land ablegen [21], greifen andere Mechanismen. Neben einer schützenden Außenhaut gehören dazu u. a., dass die ersten Furchungsstadien z. B. bei Insekten sehr schnell nur als Kernteilungen ohne echte Zellteilung (d. h., in einem Syncytium) ablaufen, und/oder dass die Gastrulation schon bei relativ geringer Zellzahl einsetzt (z. B. beim Fadenwurm *Caenorhabditis elegans* im 24-Zellstadium; ähnlich bei Schnecken) und somit die Körperstreckung früh aus einer kompakten Zellkugel beginnt (bei Pflanzen hingegen kommt es zu Fadenbildung; s. unten) [22]. Somit lassen sich die verschiedenen Frühstadien im ganzen Tierreich auf kugelige oder wenigstens kugelähnliche Ausgangsformen im Blastulastadium zurückführen.

Der Weg von der Rundform zur Langform im Pflanzenreich

Die Rundform bei Grünalgen.

Die einfachsten grünen Pflanzen finden wir bei den Grünalgen (Chlorophyta), zu denen einzellige, koloniale und mehrzellige Arten zählen. Es gibt bewegliche Grünalgen, die sich mit Geißeln fortbewegen, aber auch unbegeißelte, die sich im Plankton treiben lassen oder dem Substrat verhaftet sind. Vor einer Milliarde Jahren war die ausgestorbene (†) einzellige † *Chuarica circularis* weltweit verbreitet, die 1899 vom Beschreiber Charles D. Walcott (Entdecker der Burgess-Schiefer) als Brachiopode angesehen wurde, die aber hinsichtlich ihrer chemischen Zusammensetzung eine Affinität zu eukaryotischen Algen erkennen lässt [25]. Sichere Fossilien einzelliger Algen sind aus der 980 bis 850 Millionen Jahre alten Bitter Springs Formation in Zentralaustralien bekannt [26]. Manche normalerweise bewegliche Formen werfen bei Stress, z. B. bei der Austrocknung von Gewässern, die Geißeln ab und bilden unbewegliche Zysten als Dauerstadien. Die Ausbildung von Geißeln zeigt eine deutliche Dynamik. Bestimmte unbewegliche Einzeller (*Chloro-*

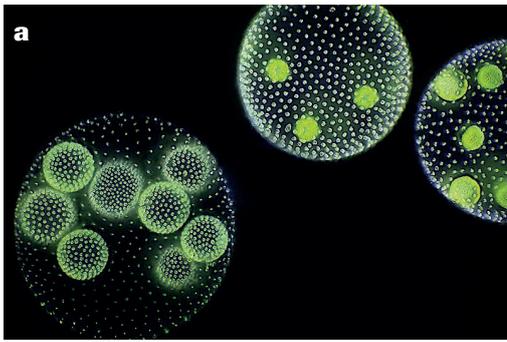


Abb. 5. Die Kugelalge *Volvox* sp.: – **a.** Mutterkugeln mit Tochterkugeln (im Dunkelfeld), – **b.** Aufplatzen einer Mutterkugel und Entlassen der Tochterkugeln (Hellfeld). Die in eutrophen Süßgewässern lebenden Kugelalgen bestehen aus mehreren Tausend Zellen, die zwei Geißeln zur Fortbewegung tragen. Sie bilden eine von Gallerte gefüllte Hohlkugel und sind über Pflasmabrücken zu einem arbeitsteiligen Gesamtorganismus

nismus miteinander verbunden, der eine Polarität zeigt: Die Zellen der vorderen Hälfte haben große Augenflecken und dienen vor allem der Photosynthese und Fortbewegung. Die Zellen des Hinterendes sind größer und haben nur kleine Augenflecken; hier liegen auch die generativen Zellen. Bei der vegetativen Fortpflanzung teilen sie sich mehrfach längs und bringen einen becherartigen Hohlnapf mit nach innenweisenden Zellgeißeln hervor. Über einen Umstülpungsprozess entstehen daraus Tochterkugeln, die schließlich die Mutterkugel verlassen. [Photos Frank Fox, www.mikro-foto.de | CC BY-SA 3-0]

cocum) erzeugen bei der vegetativen Vermehrung zur Verbreitung noch bewegliche Sporen, die dann ihre Geißeln verlieren. *Chlorella* hat nur noch unbewegliche Sporen. Es gibt kapsale Einzeller, bei denen die Geißeln, soweit noch vorhanden, steif und reduziert sind. Dies macht es plausibel, dass bei den Grünalgen der Weg zu weiterer Differenzierung über den Verlust der Geißeln führte. Wenn auch einzellige bewegliche Algen oval gestreckt sein mögen (z. B. *Euglena*), war die Ausbildung langgestreckter Fadenformen erst möglich, nachdem Zellen bei der Querteilung hintereinander liegen bleiben konnten, und dazu war die Aufgabe der Geißeln Voraussetzung (s. u. *Ulothrix*).

Unter den rezenten Formen kommt vielleicht *Chlamydomonas* dem Bau einer ursprünglichen, einzelligen Grünalge recht nahe (Abb. 3, links; [27]). In ihrer Verwandtschaft (Chlamydomonales, Syn. Volvocales) gibt es mehrzellige Formen, die dadurch entstehen, dass bei der vegetativen Vermehrung durch Zellteilung die Tochterzellen in einer ausgeschiedenen Gallerte beieinander liegen bleiben. Bei *Gonium* sind es flache Tafeln von 4 bis 16 Zellen, bei *Stephanosphaera* Kränze von 4, 8 oder 16 Zellen und bei *Pandorina* Kugeln von 16 Zellen. Diese Kolonien sind durch Geißeln ihrer Zellen beweglich. Unbewegliche Kolonien finden wir in einer anderen Grünalgenordnung, den Sphaeropleales: vier Zellen bei *Scenedesmus*, flache Tafeln bei *Pediastrum*, Hohlkugeln bei *Coelastrum* und bis zu zwei Meter lange vielzellige Hohlnetze bei *Hydrodictyon*. Bei der vegetativen Vermehrung treten bewegliche Zoosporen auf. *Pandorina* ist in unserem Zusammenhang besonders bemerkenswert, weil es bei ihr zur Kugelform kommt. Bei *Eudorina* und *Pleodorina* sind es Hohlkugeln aus 32 bzw. 128 Zellen, die schon eine gewisse Polarität der Schwimmrichtung aufweisen. Solche Hohlkugeln zeigen eine verblüffende Strukturähnlichkeit zu bestimmten Formen von Blastulae und Gastrulae bei Tieren. Diese Formen der Algen sind aber noch keine echten Vielzeller, soweit die Zellen in Gallerten nebeneinander liegen und nicht durch Plasmabrücken miteinander verbunden sind. Die höchste Stufe der Entwicklung sphärischer Formen bei den Chlamydomonales finden wir dann in der Gattung *Volvox* (Abb. 5), deren Hohlkugeln bei *Volvox globator* etwa 16 000 Zellen umfassen. Sie bilden eine einlagige Zellschicht an der Kugeloberfläche

und zeigen Polarität, in dem sie nach außen gerichtete Geißeln und lichtempfindliche Augenflecken besitzen. Dies erinnert an ein Epithel von Tieren. Die Kugeln selber zeigen auch eine gewisse Polarität mit ihrer Schwimmrichtung („vorne“) und verstärkter Aktivität der Photosynthese („hinten“). Die einzelnen Zellen der Kugeloberfläche bleiben bei der Zellteilung durch Plasmabrücken (Plasmodesmen) verbunden, die den Informationsaustausch zwischen ihnen ermöglichen. *Volvox* ist ein echter vielzelliger Organismus. Bei vegetativer Vermehrung und Teilung einzelner Zellen entstehen Tochterkugeln, die in den Hohlraum gelangen und dort weiter heranwachsen. Wenn sie groß genug sind, zerreißt die Mutterkugel, die Tochterkugeln werden frei, und die Mutterkugel bleibt als Leiche zurück (Abb 5b). Hier begegnen wir sozusagen dem Tod zum ersten Mal. Bis dahin sind in der ganzen Reihe der Chlamydomonales die einzelnen Zellen auch bei den kleineren Kolonien noch potentiell unsterblich. Wenn sie bei ihrer Teilung vergehen, wird alles lebende Material auf die Tochterzellen verteilt.

Einzellige Grünalgen, die den rezenten Zellen entsprechen, aus denen sich bei Teilung die erwähnten Kolonien bilden, sind vor etwa einer Milliarde Jahren entstanden [26]. Bei den Kolonien hat sich als ein grundsätzliches Konstruktionsmodul die aus einer Zelllage bestehende Hohlkugel entwickelt. Der Höhepunkt wurde mit *Volvox* erreicht, ist allerdings erst – wie molekulargenetische Vergleiche zeigen – vor 200 bis 240 Millionen Jahren aufgetreten [28]. Dieser komplexe Organisationstyp blieb auf diese Gattung beschränkt, und hat in der Evolution nicht weitergeführt. Zu dieser Zeit gab es längst hochentwickelte Landpflanzen, die sich aus Fäden entwickelt hatten, und auch bei den Chlamydomonales waren neben den Hohlkugeln schon fädige Arten vorhanden, auf die im Folgenden eingegangen wird.

Die Tendenz zur Langform bei Pflanzen setzt sich durch

Die Landpflanzen – d. h. Moose, Farnpflanzen (Unterabteilung Pteridophytina) und Samenpflanzen (Unterabteilung Spermatophytina) – gehören alle zur Abteilung der Streptophyta, zu der in der Unterabteilung Streptophytina vor allem auch die Armleuchteralgen gehören [29]. Zusammen mit der Algenab-

teilung der Chlorophyta (Grünalgen) bilden die Streptophyta das Subregnum Chlorobionta. Von besonderem Interesse für die Diskussion des Landgangs bei Pflanzen sind daher die Ulvophyceae, eine Gruppe der Chlorophyta, in der wir unterschiedlichste Organisationsformen von unbeweglichen, kokkalen einzelligen Arten und Arten bis hin zu Vielzellern finden. Bei diesen Grünlagen kann man studieren, wie durch Aufgabe der Geißeln und der Beweglichkeit unterschiedliche Wuchsformen gebildet werden können.

Bei der Teilung können die Tochterzellen hintereinander liegen und somit Fäden bilden. Bei der am Boden fixierten *Ulothrix* teilen sich alle Fadenzellen und verlängern so den Faden. Wenn Teilungen nicht nur in einer Richtung quer zur Längsachse (antiklinal), sondern auch in der Längsrichtung (periklinal) erfolgen, bilden sich bei den Ulvophyceae die flachen Gewebethalli des jedem Strandwanderer vertrauten Meersalats *Ulva lactuca*. Die verzweigten Fäden von *Chladophora* mit vielkernigen (polyenergid) Einzelzellen wachsen dagegen hauptsächlich nur noch durch Teilung an den Spitzen; am anderen Ende liegt die nicht mehr teilungsfähige, der Verankerung dienende Rhizoidzelle.

Vegetative und generative Vermehrungsstadien sind bei den Grünalgen noch begeißelte einzellige Zoosporen und Gameten. Fäden können sich gegenseitig umspinnen und Pseudogewebe erzeugen (Plektenchyme), wie wir sie bei Rotalgen und Pilzen antreffen. Echte Gewebe entstehen aus zentralen Bildungszentren an der Spitze, wie es sich schon bei *Chladophora* andeutet. Mit den Fäden liegt bei den Pflanzen eine Grundform vor. Sie eignen sich als Module für den Aufbau komplexer Morphologien. Die Rundform jedoch wurde nur in wenigen Fällen (*Volvox*) genutzt und ermöglichte keine weitere Differenzierung. Dies steht im Gegensatz zu den Tieren, bei denen die Rundform in der frühen Ontogenese dominiert. Die fädigen Grünalgen sind Wasserpflanzen, aber wir werden sehen, dass die Ausbildung ihrer Langform die Landnahme der Pflanzen vorbereitet und die gesamte weitere Evolution des Lebens auf dem Festland bestimmt hat. Offensichtlich ist die bipolare Langform die angemessenste für die von den Höheren Pflanzen unter dem Einfluss physikalischer Kräfte an Land zu erbringenden Leistungen.

Der entscheidende Mechanismus für die Ausbildung der Langform beruht auf der Aktivität von Scheitelzellen an ihren beiden Enden, aus denen sich dann die Spitzen- oder Apikalmeristeme entwickelt haben (Abb. 3, links). Scheitelzellen finden wir bei vielen Algen, bei Moosen und bei Farnpflanzen (Pteridophyta: Schachtelhalme, Bärlappgewächse, Farne). Sie teilen sich einschneidig in einer Richtung antiklinal wie bei *Chladophora*, oder in mehreren Richtungen zwei-, drei oder sogar vierschneidig und bauen dann – mit den beiden Polen Wurzel- und Sprossspitze der Langform – hochentwickelte komplexe Pflanzengestalten auf.

Unter den im Wasser lebenden grünen Algen sind die Armleuchteralgen (Charophyceae; Characeae), welche auf Schlamm kniehohe Rasen bilden, die am höchsten entwickelten Formen. Die ältesten fossilen Belege sind 380 Millionen Jahre alt (vgl. Tab.). Ihr komplexer Körper entsteht aus einer apikalen einschneidigen Scheitelzelle. Seitliche Ausstülpungen neuer Schei-

telzellen wiederholen das Ordnungsprinzip des Hauptastes, so dass charakteristische armleuchterartige Verzweigungen entstehen. Die Charophyceen gehören zur großen Abteilung der Streptophyta und werden als die nächsten Verwandten der Gefäßpflanzen angesehen.

Bei den Algen und bei vielen Pteridophyten unter den Gefäßpflanzen erfolgt das bipolare Längenwachstum noch durch Scheitelzellen. Bei den Gymnospermen und Angiospermen finden wir dann an der Spitze liegende Bildungsgewebe (Apikalmeristeme). Sie leiten sich direkt vom Bildungsgewebe des Embryos ab. Es sind primäre Meristeme mit einem Zentrum von Stammzellen. Mit ihrer Totipotenz können pflanzliche Stammzellen aus somatischen Zellen von Gewebestücken oder nach Isolation einzelner somatischer Zellen in der Zellkultur ganze Pflanzen regenerieren (somatische Embryogenese). Der entscheidende Grund, dass in der Ontogenese bei Pflanzen die Langform gegenüber der Kugelform bevorzugt wird und entsprechend auch beim Aufbau des Pflanzenkörpers zum Zuge kommt ist, dass die pflanzlichen Stammzellen niemals im Organismus beweglich sind. Viele tierische Stammzellen sind hingegen mobil und können spezifische Orte der Gewebekonstruktion aufsuchen. Die pflanzlichen Stammzellen stehen dagegen fest im Verbund, sie sind in Zellwänden eingeschlossen und bleiben im Zentrum der Apikalmeristeme als Stammzellzentren, von wo aus sie das Längenwachstum ermöglichen. Dabei bilden sich aus ihren Abkömmlingen die Zelllagen von Tunica und Corpus (Abb. 3, links oben). Aus dem Corpus entsteht bei den Gefäßpflanzen der Zentralzylinder. Aus der Tunica entwickeln sich Epidermis und Rinde. Alle drei erinnern an die drei Keimblätter der Tiere. Bei dieser Analogie fällt auf, dass die Pflanzen im Prinzip eigentlich zu unbegrenztem Wachstum ihrer Langform befähigt sind. Die Höhenbeschränkung der größten Bäume beruht nicht etwa auf einem inneren entwicklungsphysiologischen Programm, sondern schlicht auf physikalischen Gesetzmäßigkeiten, die das Hochsteigen von Wassersäulen in die Baumkronen begrenzen. Demgegenüber sind die Größen, die verschiedene Tiere erreichen, in engen Schwankungsbreiten artspezifisch festgelegt.

Landnahme durch Pflanzen

Warum mussten Pflanzen den Tieren bei der Landnahme vorausgehen?

Für das Leben, das sich im Wasser entwickelt hatte und im Wasser geborgen war, stellte das Festland ein unwirtliches Milieu dar. An Land gab es für heterotrophe Organismen zunächst keine Nahrungsgrundlage, wie sie etwa für die Ediacara-Fauna und für die Tiere der kambrischen Explosion, die alle im Wasser lebten, durch organische Moleküle im Ozeanwasser oder durch abzuweidende Matten von Mikroorganismen noch gegeben waren. Nur die photoautotrophen Pflanzen, die mit Hilfe der Energie des Sonnenlichtes allein mit anorganischen Materialien existieren können, waren in der Lage, das Land zu erschließen.

Der Landgang von Pflanzen und Tieren erfolgte wohl in einer wechselseitig sich bedingenden gemeinsamen Evolution (Coevolution), die allerdings in aquatischen Lebensräumen mit

auto- und heterotrophen Organismen vorbereitet worden war. Die Landnahme durch Gefäßpflanzen erfolgte, wie durch Fossilfunde belegt ist, tatsächlich deutlich vor dem effektiven Landgang der Tiere (s. Tabelle: grob vor etwa 400 vs. 320 Millionen Jahren [18]). Dies war für die Sphäre des Lebens auf der Erde (Biosphäre) als Ganzes notwendig. Damit konnten nicht nur neue Arten, sondern ganz neue Verbünde evolvieren. Im Rückblick betrachtet war der Landgang ein einschneidendes und folgenreiches Ereignis in der Evolution der gesamten Sphäre des Lebens auf der Erde. Ohne die Landpflanzen hätte sich diese Biosphäre nicht in der Weise entfalten können. Sie haben damit prägenden Einfluss auf alle Lebensräume der Erde, von der Pedosphäre, Hydrosphäre und Kryosphäre bis hin zur unteren Atmosphäre (Troposphäre).

Voraussetzung für das Erschließen der anorganischen Erdoberfläche war die Fähigkeit der Pflanzen, sich im Substrat zu verankern. Sie wurde bereits im Wasser entwickelt. Viele Algen waren von einer aktiv schwimmenden oder passiv schwebenden Lebensweise zum Leben auf dem Untergrund (Benthal) übergegangen, wo sie sich fixierten.

Wo finden wir nun Hinweise für die Besiedelung von Standorten mit der fadenartigen Formbildung bei autotrophen Organismen? Fäden von Grünalgen haben an einem Ende Rhizoidzellen ausgebildet, mit denen sie festgewachsen sind. Auch die im Flachwasser rasenbildenden Characeen sind durch lange Rhizoidzellen im Schlamm verankert. Die morphologisch am Höchsten differenzierten Algen sind die Braunalgen (Phaeophyceae). Sie haben mit blattähnlichen flachen Abschnitten (Phylloide), stielähnlichen Achsen (Cauloide) und wurzelähnlichen Verankerungen (Rhizoide) Organe entwickelt, die Blättern, Sprossen und Wurzeln der höheren Pflanzen analog (nicht homolog!) sind (Tabelle). In morphologischer Hinsicht erscheinen sie denkbar gut für das stationäre Landleben vorbereitet zu sein. Sie haben sich aber erst im Jura entwickelt, lange nach der ersten Landnahme der Pflanzen und gehören phylogenetisch zu einem anderen Verwandtschaftskreis. Die Vorfahren der Landpflanzen (also der Moose und Gefäßpflanzen) sind unter den Verwandten der Characeen, oder nach neueren molekularen Datensätzen eventuell auch der beweglichen einzelligen *Mesostigma viride* zu suchen [29, 30].

Die sessile Lebensweise ist die typische Eigenschaft aller Höheren Pflanzen, wobei in diesem Zusammenhang daran zu erinnern ist, dass auch einige Tiere sessil leben: So umfasste die Ediacara-Fauna neben zu Kriechbewegungen fähigen Vertretern auch Formen, die im Meeresboden fest verankert waren. Im Wasser existieren heute Tiergruppen, die am Meeresgrund oder an Uferfelsen festsitzen, wie etwa Korallen, Schwämme, Ringelwürmer, Moostierchen, Muscheln, aber auch Gliedertiere (Seepocken) und sogar Chordaten (Seescheiden).

Die Landnahme entwickelte sich wohl aus flachen Gewässern heraus, möglicherweise im Grenzbereich zwischen Meer und Land. Eine andere Vorstellung ist, dass sich dieser entscheidende Evolutionsschritt bei jahreszeitlich schwankendem Wasserstand und regelmäßig trockenfallenden Ufern im Randbereich von Süßgewässern ausbreitete. Zu diesem Bild würde passen, dass die Characeen im Süßwasser leben.

Die Landnahme durch die Gefäßpflanzen entfaltete sich in der geologisch sehr kurzen Zeit von 10 bis 20 Millionen Jahren. Einfacher organisierte Landpflanzen sind die Moose. Ihre ältesten Fossilien datieren aus dem mittleren Ordovici-um (510–440 Millionen Jahre). Sie sind damit deutlich älter als die Gefäßpflanzen, deren Landnahme sich an der Grenze zwischen Silur und Devon im Unter-Devon (vor etwa 409–386 Millionen Jahren) ereignete. Die ältesten bekannten Pflanzen, die den ursprünglichen Gefäßpflanzen nahekommen dürften, sind die ausgestorbenen Psilophyten, die zu den Farnpflanzen (Pteridophyta) gehören. Sie lebten zum Teil noch untergetaucht im Wasser oder ragten halb aus dem Wasser heraus. Berühmt sind die Arten der Gattung †*Rhynia*. Es waren Landpflanzen, die gabelig verzweigte Spross-Systeme ohne Blätter und Wurzeln hatten und bis zu einem Meter hohe, binsenartige Rasen bildeten. Die Verankerung im Untergrund übernahmen zu Rhizomen umgewandelte Sprossabschnitte. Damit fehlte aber eine Wurzel, ein Schlüsselmerkmal der Gefäßpflanzen, das erst die großräumige Entstehung terrestrischer Biome und Ökosysteme möglich machte. Jede Verbesserung der Verankerungsfähigkeit bedeutete in dieser Phase einen bedeutenden Selektionsvorteil. Entscheidend für die Evolution der Wurzel war aber ganz besonders die Fähigkeit, Nährstoffe und Wasser aus dem Untergrund zu beziehen. Erst mit der Wurzel wurde die bipolare Langform der Landpflanzen komplett (Abb. 4, oben).

Warum konnten nur stationäre Landpflanzen komplexes Leben auf der Erdoberfläche etablieren?

Während untergetaucht lebende Pflanzen Wasser sowie in ihm gelöste Nährstoffe über die gesamte Oberfläche beziehen können, leben Landpflanzen gleichzeitig in zwei grundverschiedenen Milieus, der gasförmigen Atmosphäre mit dem Sonnenlicht und dem Kohlendioxid der Luft für die Photosynthese, sowie dem Gestein oder dem Boden für die Mineralstoff- und Wasserversorgung. Es ist kaum vorstellbar, wie die Herausforderungen der beiden so unterschiedlichen Milieus durch frei bewegliche Pflanzen hätten gelöst werden können. Dazu waren die Ausbildung bipolarer Langformen mit Spross und Wurzel und die stationäre Raumnutzung Voraussetzung. Dies hatte entscheidende Bedeutung auch für die Evolution der Tiere, denn die Autotrophie der Pflanzen führte nicht nur zum Aufbau organischer Substanz, die nun landlebenden Tieren als Nahrung zur Verfügung stand, sie setzten mit der sedentären Lebensweise auch Stoffkreisläufe in Gang. Dabei begründeten sie als Primärproduzenten Nahrungsnetze mit Konsumenten (heterotrophe Tiere) und Sekundärproduzenten (Zersetzer: Bakterien und Pilze).

Mineralstoffe, vor allem Stickstoff und Schwefel, liegen nämlich im anorganischen Milieu in oxidierter Form vor und können von den Pflanzen für ihren eigenen Stoffwechsel reduziert werden, womit sie dann auch tierischem Leben zur Verfügung stehen. Die Freisetzung von Mineralstoffen durch Verwitterung aus dem Gestein und ihre Mobilisierung durch das Zusammenwirken von Pflanzen und Mikroorganismen ist ein langwieriger Vorgang, der an stationäres Verweilen gebunden ist. Nur so konnte es allmählich zur Bildung erster Böden kommen. Es

ist anzunehmen, dass es eine Zeitlang brauchte, ehe über eine Coevolution von Pflanzen, Mikroorganismen und Kleintieren die Voraussetzungen für eine üppige Vegetation geschaffen wurden, denn Böden sind äußerst komplexe, mehrphasige Systeme aus Verwitterungsprodukten des gesteinsbildenden Materials, dem Humus als Zersetzungsprodukt des organischen Materials und gas- und wassergefüllten Hohlräumen.

Die ersten Landpflanzen der Gattung †*Rhynia* hatten noch keine Wurzeln mit einem Zentralzylinder und Leitungsbahnen, sondern waren mit Rhizomen im Untergrund verankert. Sie trugen an diesen Erdsprossen haarförmige Rhizoidzellen, die der Mineralstoffaufnahme dienten. Besonders bedeutsam ist, dass bereits bei †*Rhynia* Mykorrhiza-Pilze nachgewiesen wurden. Diese im Wurzelbereich etablierte Symbiose zwischen Pflanzen und Pilzen ist für die Nährstoffversorgung bei rezenten Pflanzen umfassend verwirklicht. Man muss davon ausgehen, dass die Mykorrhiza wesentlich dazu beigetragen hat, dass Pflanzen das Land als Lebensraum erschließen konnten. Der Landgang war damit eine Gemeinschaftsleistung von Pflanzen und Pilzen.

Der Landgang durch grüne autotrophe Organismen dürfte sich in zwei Wellen vollzogen haben. Es mag eine ganz frühe Welle durch Cyanobakterien und einfache Grünalgen gegeben haben. Wir können heute noch beobachten, wie quasi jede für höhere Pflanzen uneinnehmbare freie Fläche von Biofilmen besiedelt wird, wie sie z. B. die bekannten aus Cyanobakterien bestehenden schwarzen sogenannten Tintenstriche auf den Felsen der Dolomiten oder auf Betonbauten darstellen. Auch auf dieser „niedereren Ebene“ zeigt sich: Es ist das autotrophe Leben, das die Entfaltung weiteren Lebens ermöglicht. Darauf ist im Unter-Devon eine zweite Welle der Landnahme durch die Psilophyten gefolgt. Man kann vermuten, dass die erste Welle eine Voraussetzung für die zweite gewesen war, wenn das auch nicht zwingend so gewesen sein muss. Jedenfalls war der Landgang durch die Psilophyten von Mykorrhiza-Pilzen begleitet.

Landgang der Pflanzen und die Gasdampf-Glocke

Die Erdatmosphäre kann man sich als eine gasgefüllte Glocke vorstellen, in der das lebenswichtige Gas Sauerstoff sowie Wasserdampf ein vielfältiges tierisches Leben erst möglich machen. Die Landvegetation gewährte sowohl in vertikaler wie in horizontaler Richtung eine gleichmäßige Bereitstellung einer dem Landleben von Tieren angemessenen Atmosphäre, die durch die große Höhe von Bäumen immer die größten Tiere weit überragt hat (Abb. 2). In der Frühzeit der Biosphäre war dies von fundamentaler Bedeutung. Zum einen trugen Bäume wesentlich zum Wasserkreislauf der Biosphäre bei. Pflanzen nehmen durch die Wurzeln Wasser aus dem Boden auf und transportieren es in ihren Sprossen zu den Blättern, wo es zur Aufrechterhaltung physiologischer Funktionen und zur Photosynthese benötigt wird. Zu einem guten Teil aber verdunstet es insbesondere über die geöffneten Spaltöffnungen (Transpiration). Dadurch beeinflussen Pflanzen das Mikroklima durch Abkühlung und Erhöhung der Luftfeuchte, sowie über Wolkenbildung und Niederschlag auch das Makroklima.

Mindestens ebenso bedeutend ist, dass die Vegetation, insbesondere durch hoch aufwachsende Bäume, die heute bis etwa

120 m erreichen können, eine vom Boden bis in große Höhen hinauf weitgehend stabile Versorgung mit Sauerstoff bereitstellt und gleichzeitig das für tierisches Leben unzuträgliche Kohlendioxid entsorgt. Vereinfacht kann man sich die hohen Bäume wie Funktürme mit vielen Plattformen vorstellen, auf denen in jeder Höhe sowohl Blas- wie auch Saugdüsen angebracht sind, welche Sauerstoff ausblasen und gleichzeitig CO₂ absaugen (Abb. 2). Diese Gasdampf-glocke hatte insbesondere in der frühen Phase der Landnahme bei der Evolution der Biosphäre Bedeutung. Erste Bäume und von ihnen geprägte Wälder kennt man aus dem Karbon. Ihre Überreste haben sich – wohl mangels holzabbauender Organismen – in mächtigen Lagen als Steinkohle erhalten. Damals dominierten baumwüchsige Bärlappgewächse (Schuppenbäume, †*Lepidodendron*, Siegelbäume †*Sigillaria*), Schachtelhalmgewächse (z. B. Kalamiten, †*Calamites*), Samenfarne (†Pteridospermae) und Gymnospermen (†Cordaiten, Verwandte der Koniferen).

Noch heute verursacht die Vegetation eine zwar insgesamt geringe, aber dennoch messbare Wirkung auf die Gasverteilung in Bodennähe, wie dies für den tropischen Regenwald gezeigt wurde (Abb. 6, [31]). Dort baut sich durch die Atmung der Tiere und vor allem der Bodenorganismen über Nacht am Waldboden eine sehr hohe CO₂-Konzentration auf, so dass die Pflanzen im Unterwuchs am folgenden Morgen und Vormittag bei mehr als der doppelten durchschnittlichen CO₂-Konzentration der

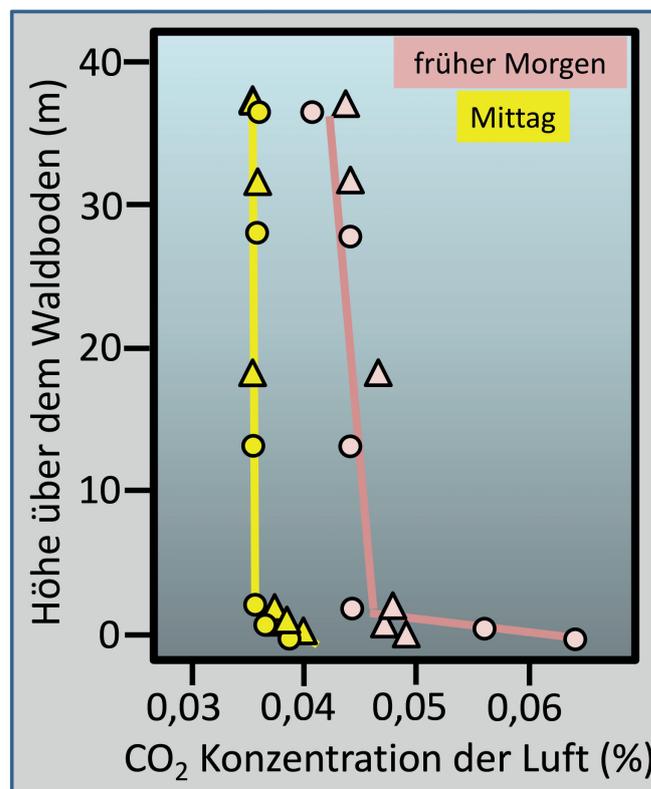


Abb. 6. Vertikales Profil der CO₂-Konzentration in der Luft bei einem tropischen Regenwald in Französisch Guyana. In der Nacht baut sich knapp über dem Waldboden durch die Atmung von Organismen im Boden und in Bodennähe eine hohe CO₂-Konzentration bis zu ca. 0,07 (%) auf, die dann am Tag durch die Photosynthese wieder abgesenkt wird (vgl. Abb. 2). Kreise und Dreiecke sind Daten der Regen- bzw. Trockenzeit. Nach Messungen von [31].

Atmosphäre Photosynthese betreiben. Nach oben hin und über dem Kronendach gleicht sich der Kohlendioxidgehalt unter dem Einfluss verschiedener Bedingungen und Kräfte – vor allem durch den Wind – dem atmosphärischen an. Er sinkt dann im Laufe des Vormittags durch die Photosynthese des Bodenbewuchses auch unten wieder ab. In der heutigen Biosphäre hat sich in der Erdatmosphäre ein Gleichgewicht zwischen den Gasen eingestellt. Deshalb sind lokale vertikale Gasverteilungsunterschiede heute nicht wirklich kritisch für die Biome.

Wie eingangs erläutert, hat auch die Atmosphäre eine Geschichte. Dies betrifft nicht nur ihre Zusammensetzung, sondern auch ihre Ausdehnung in der Höhe. Die Gasglocke musste erst aufgebaut werden. Vom Proterozoikum bis weit ins Kambrium hinein dürfte sich über mehrere 100 Millionen Jahre hinweg der Sauerstoffgehalt im Wasser und dann auch in der Atmosphäre, in der sich der Sauerstoff erst langsam anreicherte, begrenzend auf die Evolution insbesondere der Tiere ausgewirkt haben [32]. Man könnte spekulieren, dass die geringe Größe (oft unter 1 mm) vieler Fossilien der Doushantuo-Formation und der „smallshell-fauna“ auf eine Sauerstofflimitierung zurückzuführen ist. Sind die Tiere aus Sauerstoffmangel im Meer ans Land verdrängt worden? Träfe dies zu, so war der Aufbau einer für tierisches Leben geeigneten Atmosphäre mit genügend Sauerstoff in bodennahen Schichten entscheidend. Hierzu war eine terrestrische Flora zwingend notwendig.

Hätte es nur wasserlebende Pflanzen (z. B. Algen) und niedrigen Bodenbewuchs als Sauerstoffproduzenten gegeben, dann hätte sich das schwerere Kohlendioxid der Tiere in Bodennähe angesammelt, und der leichtere Sauerstoff – sofern er überhaupt in genügender Menge zur Verfügung gestanden hätte – wäre über das CO₂ hinaus nach oben entwichen (Molekulargewicht von CO₂ ist 44, von O₂ ist 32). Ein Tierleben am oder im Boden hätte sich unter diesen Bedingungen nicht entwickeln können. Die Evolution einer Landflora mit hochaufragenden Bäumen war somit eine zwingende Voraussetzung für die Entfaltung terrestrischen Tierlebens.

Werkzeug- und Formenbaukästen als Voraussetzung für den Landgang

EvoDevo-Argumente tragen zum Verständnis der Makroevolution bei

Überblickt man die Perioden der Ediacara-Fauna und der kambrischen Explosion zusammen, so kann man sich des Eindrucks nicht erwehren, die Natur habe damals eine morphologische Spielwiese erschaffen („kambrische Proberstube“, [15]), auf der viele tierische Konstruktionsformen, teilweise sogar in Miniaturausgabe, auf ihre Lebens- und Umweltauftauglichkeit „getestet“ werden konnten [7, 33]. Die Annahme, dass diese Spielwiese – insbesondere dank ihrer hoch konservierten molekularen Basis – Voraussetzung für den späteren Landgang von Flora und Fauna war, liegt nahe.

Da die Formenfülle in der Fossilüberlieferung plötzlich auftritt, drängt sich auch der Gedanke auf, dass ein wesentlicher Teil der Evolution schlagartig stattgefunden hat. Geht man davon aus, dass dieser Eindruck nicht durch eine Lücke in der

Fossilüberlieferung vorgetäuscht wird, so stellt sich die Frage nach den Ursachen. Niles Eldredge und Stephen Jay Gould hatten 1972 hierzu die Theorie des *punctuated equilibrium* vorgeschlagen [34], deren Kernaussage mit dem oben genannten Begriff der „evolutionären Spielwiese“ bereits angeklungen ist. Demnach gibt es in der Erdgeschichte lange Perioden mit phänotypisch unveränderten Arten, die im „Gleichgewicht“ untereinander und mit ihrer Umwelt stehen (Stasis). Diese Perioden werden zuweilen von Phasen des Umbruchs unterbrochen. In diesen kommt es zu rascher Artenbildung in kleinen separierten Populationen, so dass binnen kurzer Zeit eine große Vielfalt nicht nur ähnlicher, sondern auch im Bauplan unterschiedlicher Arten entsteht. Diese unterliegen einer „Artenselektion“, so dass am Ende die besonders Bewährten übrigbleiben.

Doch wie lässt sich die Entstehung der phänotypischen Vielfalt in kurzen Zeitabständen genetisch erklären? Woher kommen die unterschiedlichen Varianten, und wie kann man sich große morphologische Veränderungen auf der molekularen und zellulären Ebene vorstellen? Hier kommen Erklärungsansätze ins Spiel, die sich aus der Verknüpfung der Entwicklungsbiologie und der Evolutionsforschung ergeben und als *EvoDevo* – *Evolutionäre Entwicklungsbiologie* (*Evolutionary Developmental Biology*) bekannt wurde [22, 35]). Sie gibt das neodarwinistische Postulat einer strikten Korrespondenz von Phänotyp und Genotyp auf (d.h., dass der Phänotyp ein Abbild des Genotyps sei). Sie fasst diese nicht mehr als zwei Seiten einer Medaille auf, sondern gibt dem Einfluss der Umwelt auf die Ontogenese und in Folge auch deren Auswirkungen auf die Phylogenese einen weit größeren Spielraum als es eine genzentristische Sicht lange Zeit zugestanden hat (*nature-vs.-nurture*-Diskussion). Statt vom *survival of the fittest* sprechen die Vertreter des *EvoDevo* lieber vom *arrival of the fittest*. Dahinter verbirgt sich die Erkenntnis, dass Neuerungen, die evolutionär – und damit letztlich phylogenetisch – zum Tragen kommen, nur über einen varianten Embryo – also ontogenetisch – ursächlich begründet sein können (überspitzt: „Der erste Vogel ist aus dem Ei eines Sauriers geschlüpft“). Damit verabschiedet man sich gleichzeitig vom sogenannten *Adultozentrismus* der Neodarwinisten. Die (weitgehende) Gleichsetzung von Genotyp und Phänotyp führte zu dem Fehlschluss, dass variante Phänotypen nur eine direkte Folge varianter Genome darstellten, wie sie beim Befruchtungsvorgang (zufällig) entstanden waren. Daher seien variante Abläufe im Embryo phylogenetisch irrelevant, um das Evolutionsgeschehen hinreichend erklären zu können. Dieses „*blackboxing of the embryo*“ hat man z. B. dem Evolutionsbiologen Ernst Mayr vorgeworfen, der meinte, dass man vom Embryo nichts Wesentliches über Evolution lernen könne [36].

Die Fortschritte der molekularen Entwicklungsbiologie haben ein tiefgreifendes Verständnis der genetisch-molekularen Steuerung der tierischen und pflanzlichen Frühentwicklung mit sich gebracht. Prozesse der zeit-räumlichen Genexpression und deren Abhängigkeiten von molekularen Regulationsnetzwerken und Signalkaskaden sind aufgeklärt und haben Gültigkeit über weite Spektren von Fauna und Flora. Die *EvoDevo*-Forschung konnte vor allem nachweisen, dass die wesentlichen molekularen Mechanismen uralt sind und beim Übergang zur

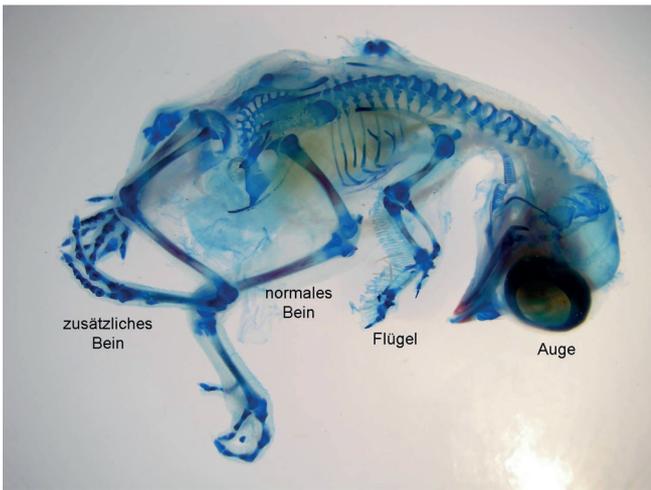


Abb. 7. EvoDevo-Mechanismen: keine oder nur wenige Genmutationen sind notwendig, um unter Einfluss von Umweltfaktoren (z. B. Hormone in Nahrung, Stress) einen Vogelembryo mit zusätzlichem Beinpaar zu erhalten. Phylogenetisch relevant wird er nicht werden. Der gezeigte Embryo wurde im Labor von P.G.L. ausgebrütet.

Mehrzelligkeit schon „erfunden“ waren. Insbesondere wichtige Entwicklungsgene und -mechanismen, wie Hox-Gene und bestimmte Signalkaskaden, haben sich bis heute nicht verändert. So sind verschiedene Familien von Hox-Genen bei nahezu allen frühen Gestaltungsprozessen führend beteiligt (s. Bsp. unten, Übergang Echsen zu Schlangen).

Ein anderes Beispiel ist der Wnt-Gencode für den Wnt-Signalweg. Es wird vermutet, dass erste Vorläufer von multizellulären Tieren in der Zeit vor etwa 650 Millionen Jahren diesen bereits in so komplexer Form entwickelt hatten, wie er bei Cnidariern (z. B. dem Polypen *Hydra*) nachgewiesen wurde. Vermutlich war er für die Entwicklung der Multizellularität wie auch der tierischen Körperpläne von ausschlaggebender Bedeutung [24].

Man spricht daher von der „molecular toolbox“ (oder bei dessen Nutzung von „tinkering“), also einem molekularen Werkzeugkasten der Evolution. Um ein Tier zu „bauen“ – so die Vorstellung – wird auf der Basis der verschiedenen Genome immer wieder auf dasselbe molekulare Werkzeugarsenal zurückgegriffen, um mit dessen (modulartigem) Einsatz aus der jeweiligen Zygote einen bestimmten Embryo bis hin zu seiner Adultform zu entwickeln. Mit ihm ließen sich grundlegende Strukturen nach zellulär-histologischen Mechanismen bauen, die immer das Potential zur Abwandlung haben, aber andererseits hinsichtlich ihres Spektrums realisierbarer Baupläne begrenzt bleiben, und sich auf das beschränken, was sich langfristig bewährt hat. Entscheidend bei der Merkmalsausbildung sind die jeweils gegebenen Umweltbedingungen im und außerhalb des Embryos, die seine Entwicklungsmöglichkeiten kanalisieren, bzw. beschränken (Constraints, dt. Einschränkungen, Kanalisierung, Entwicklungszwänge).

Wichtige Einschränkungen sind oft *physischer* Natur, z. B. Größe, Gewicht, Statik des Skeletts, etc., welche die Möglichkeiten der Formenbildung im Embryo beschränken können (s. u. a. [37]). Nach Wolfgang F. Gutmann sind Organismen als hydraulische Körper zu betrachten, die bei gleichmäßiger Kräfteverteilung zur Kugelbildung tendieren, was eine basale,

konstruktive Entwicklungseinschränkung darstellt. Von dieser Grundkonstruktion könne sich ein Organismus erst lösen, wenn er formbildende Elemente wie elastische Fasern, Stützstrukturen ausbildet, so dass mechanische Kräfte eine Abweichung von der Kugelform erzwingen (z. B. auf Einzeller-Ebene die Kieselsäureskelette der Radiolarien und Diatomeen).

Constraints können auch *morphogenetischer* Natur sein, z. B. eingeschränkte Änderungsmöglichkeiten des dreigliedrigen Bauplans von Wirbeltierextremitäten (vgl. [22]). Ein Beispiel von *phyletischen* Constraints (Konservierung von Entwicklungsabläufen, die auf bestimmte Verwandtschaftsgruppen beschränkt sind) stellt die Unverzichtbarkeit der Chorda für die Wirbeltierentwicklung dar, die bei Streckung aus der Rundform hin zur Ausbildung der Körpergrundgestalt führend ist (Abb. 3, rechts). Im adulten Organismus wird die Chorda nicht mehr benötigt, sie ist eine transiente Struktur. Um im Laufe der Evolution zu neuen Varianten mit neuen, komplexen Bauplänen zu kommen – um also Makroevolution erklären zu können –, werden von Entwicklungsbiologen hinsichtlich der Evolution u. a. Mechanismen untersucht, die 1931 von Alexei N. Sewerzow aus vergleichend-biologischer Sicht als *Heterochronie*, *Heterometrie* und *Heterotopie* beschrieben worden sind (sog. biometabolische Modi) und nun mit dem Rüstzeug der Entwicklungsgenetik bearbeitet werden können. Mit den Begriffen ist gemeint, dass der Bildungszeitpunkt, die relative Größe oder der Bildungsort bestimmter Strukturen (z. B. Zeitpunkt der Augenanlage, Anzahl oder Größe der Segmente, Ort oder Art von Gliedmaßen, etc.) durch geringe genetische Veränderungen (Mutationen) *maßgeblich*, d. h., makroevolutionär wirksam abgewandelt werden können. So könnten etwa aus Echsen durch wenige Mutationsschritte bestimmter Hox-Gene Schlangen entstanden sein (dies wäre z. B. ein Fall von Heterotopie, bei dem die Beinpaare in zwei Mutationsschritten entfernt worden wären; Abb. 7; [22, 38]).

Der EvoDevo-Ansatz macht also plausibel, dass unter besonderen Konstellationen der Erdgeschichte das phänotypische Potential der Organismen – das weit größer ist als lange Zeit gedacht – ausgeschöpft werden kann und durch relativ geringe Änderungen (Mutationen) weniger Gene rasante und tiefgreifende Bauplanänderungen ermöglicht werden.

Schlussbetrachtung

Ein morphologischer Setzkasten, welcher mit überwältigender Vielfalt autotropher und heterotropher Formen vor allem nahe der Grenze vom Prä- zum Kambrium entstanden war, ermöglichte einen radikalen ökologischen Schritt mit völlig neuen Lebensbedingungen: Die Eroberung des Landes. Bei Tieren und Pflanzen ist – bereits in Form der einzelnen Zelle – die Rundform präsent und bei allen trat und tritt das Modul der Zellkugel bis hin zur Hohlkugel auf. Bei Tieren beginnt damit die embryonale Entwicklung, sie wird aber bei der Streckung des Keims aus der Gastrula, d. h. einer geschützten, selbst bei Landwirbeltieren im weitesten Sinne aquatischen Umgebung verlassen.

Bei Pflanzen war und ist diese Grundform weniger erfolgreich; die Vielgestaltigkeit und Vielfalt pflanzlichen Lebens

entstand dadurch, dass im Setzkasten das mit der Fadenform vorhandene Modul sich durchgesetzt hat. Obwohl also die so verschiedenen Organismenreiche von Flora und Fauna mit der Zellkugel grundlegende formale Gemeinsamkeiten aufweisen, mussten sie doch getrennte Wege gehen.

Damit blieb die Rundform bei Pflanzen und auch Tieren im Wesentlichen auf aquatische Milieus beschränkt. Nur die Langform der Pflanzen erwies sich als geeignet, terrestrische Lebensräume zu besiedeln, denn nur sie erlaubt es den Pflanzen bei stationärem Verweilen in einer extrem „bipolaren“ Umwelt zu existieren: der Luft und dem mineralischen Untergrund. So konnten sie Mineralstoffe verfügbar machen und eine sauerstoffhaltige Atmosphäre aufbauen und erhalten. Damit hat der Landgang der Pflanzen den der Tiere erst ermöglicht und wurde richtungsweisend für die gesamte weitere Evolution. Tierisches Leben, wie wir es kennen, war also ohne eine vorherige Erschließung des Festlandes durch Pflanzen sicherlich nicht möglich. Insofern kann man von einer gerichteten Entwicklung sprechen. Ob aber die Evolution *notwendig* so verlaufen musste, kann daraus nicht zwingend geschlossen werden [39].

Literatur

[1] I. Jahn, Geschichte der Biologie, 3. Aufl. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin 2000. – [2] M. C. Weiss et al., *Nature Microbiol.* **1**:16116 (2016). – [3] G. R. Byerly et al., *Nature* **319**, 489 (1986). – [4] N. J. Planavsky et al., *Science* **346**, 635 (2014). – [5] T. W. Dahl et al., *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **107**, 17911 (2010). – [6] I. Bobrovsky et al., *Science* **361**, 1246 (2018). – [7] J. Y. Chen et al., *Science* **305**, 218 (2004). – [8] G. A. Wray et al., *Science* **274**, 568 (1996). – [9] S. Bengtson: Early skeletal fossils. In: J. H. Lipps, B. M. Waggoner: Neoproterozoic–Cambrian Biological Revolutions, *Paleontological Soc. Papers* **10**, 67 (2004). – [10] A. Seilacher, A. D. Gishlick: Morphodynamics. Darin: Vendobionts. CRC Press, London, New York 2015. – [11] G. E. Budd, S. Jensen, *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* **92**, 446 (2017). – [12] R. Frei et al., *Nature* **461**, 250 (2009). – [13] F. Zhang et al., *Sci. Adv.* **4**: eaan8983 (2018). – [14] S. C. Matthews et al., *J. Geol. Soc.* **131**, 289 (1975). – [15] O. Elicki, *Biol. Unserer Zeit* **6**, 380 (2003). – [16] P. Wilde et al., In: M. G. Bassett et al. (Hrsg.): The Murchinson Symposium. *Spec. Pap. Palaeontol.* **44**, 123 (1991). – [17] Z. Johanson et al., *Biol. Letts.* **2**, 443 (2006). – [18] M. J. Benton: Paläontologie der Wirbeltiere. Verlag Dr. Pfeil, München 2007. – [19] R. Garrouste et al., *Nature* **488**, 82 (2012). – [20] J. Prokop et al., *Geobios* **38**, 383 (2005). – [21] R. Burton: *Egg. Nature's Miracle of Packaging*. William Collins Sons Publ. London 1987. – [22] S. Gilbert: *Developmental Biology*. 10th ed. Sinauer Ass. Sunderland, MA (USA) 2013. – [23] C. Guder et al., *Oncogene* **25**, 7450 (2006). – [24] H. Meinhardt, *Int. J. Dev. Biol.* **56**, 447 (2012). – [25] S. Dutta et al., *J. Earth Syst. Sci.* **115**, 99 (2006). – [26] W. Frey, R. Lösch: *Lehrbuch der Geobotanik. Pflanze und Vegetation in Raum und Zeit*. 2. Aufl. Spektrum Akademischer Verlag, Elsevier, München 2004. – [27] J. W. Kadereit et al.: *Strasburger. Lehrbuch der Pflanzenwissenschaften*. 37. Aufl. Springer Spektrum, Berlin, Heidelberg 2014. – [28] M. D. Herron, *Mol. Ecol.* **25**, 1213 (2016). – [29] A. Higo et al., *Nature Commun.* **9**: 5283 (2018). – [30] J. Petersen et al. *Mol. Biol. Evol.* **23**, 1109 (2006). – [31] N. Buchmann et al., pg. 95 – 113, In: S. Gourlet-Fleury et al.: *Ecology and management of a neotropical rainforest*. Elsevier, Amsterdam 2004. – [32] Y. Shen et al., *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **105**, 7376 (2008). – [33] J. Dzik, *Acta Palaeontologica Polonica* **39**, 27 (1994). – [34] N. Eldredge, S. J. Gould: Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: T. J. M. Schopf (Hrsg.): *Models in Paleobiology*. Freeman Cooper & Co. San Francisco 1972. – [35] A. Minelli: *Forms of Becoming*. The

Evolutionary Biology of Development. Princeton University, Press, Princeton, Oxford 2009. – [36] J. Maienschein, *Ludus Vitalis* **XII** (21), 237 (2004). – [37] W. F. Gutmann: Die Evolution hydraulischer Konstruktionen – organismische Wandlung statt altdarwinistischer Anpassung. W. Kramer, Frankfurt a.M. 1989. – [38] P. G. Layer, *Zeitsch. Pädag. Theol. (ZPT 4/09)* **61**, 322 (2009). – [39] L. H. Wegner, U. Lüttge (Hrsg.): *Emergence and modularity in life sciences*. Springer, Cham 2019.

Danksagung

Wir danken Dr. habil. Elmar Willbold (Hannover) für hilfreiche Kommentare zu diesem Artikel.



Prof. em. Dr. **Paul Gottlob Layer** (Jahrgang 1948) studierte Lebensmitteltechnologie und Ernährungswissenschaften an der Universität Stuttgart-Hohenheim. Nach dem Diplom wechselte er in die Neurochemie und wurde an der Universität Konstanz mit Arbeiten zur Photoaffinitätsmarkierung von cholinergen Proteinen (AChR, AChE) promoviert. Anschließend erforschte er als Postdoktorand an der Stanford University (USA) die zelluläre Rezeptorbindung des Nervenwachstumsfaktors NGF. In der Abteilung von Alfred Gierer am MPI für Entwicklungsbiologie in Tübingen wandte er sich der Musterbildung des embryonalen Wirbeltiergehirns und der Retina zu. 1984 erfolgte seine Habilitation in Zoologie an der Universität Tübingen. Seine Forschergruppe konnte er als Heisenberg-Stipendiat bis 1991 am genannten Max-Planck-Institut fortführen. Von 1991 bis 2017 hatte er den Lehrstuhl für Entwicklungsbiologie und Neurogenetik an der TU Darmstadt inne. In dieser Zeit erfolgten eine vielbeachteten Arbeiten zur Regeneration von Retinagewebe aus Stammzellen (Tissue Engineering an Organoiden) sowie der Aufklärung von nicht-neuronalen Funktionen von Cholinesterasen. Jeweils mehrmonatige Gastprofessuren und Forschungsaufenthalte führten ihn nach China, Japan und Indien. Seit vielen Jahren beschäftigt er sich mit offenen Fragen zum Neodarwinismus und dem Verhältnis von Naturwissenschaft und Theologie. Seit 2018 befindet er sich im Ruhestand.

Technische Universität Darmstadt, Fachbereich Biologie, Schnittspahnstraße 13, 64287 Darmstadt; email: layer@bio.tu-darmstadt.de.



Prof. em. Dr. **Ulrich Lüttge** (Jahrgang 1936) studierte an der Ludwig-Maximilians-Universität in München Biologie und Chemie. Er wurde an der Technischen Hochschule Darmstadt mit einem Thema über die Nektarsekretion promoviert und mit Untersuchungen über carnivore Pflanzen habilitiert. Als Postdoktorand arbeitete er je ein Jahr an der University of California, Los Angeles, USA, und an der Research School of Biological Sciences, Australian National University, Canberra. Von 1970 bis zu seiner Emeritierung 2004 war er o. Professor für Botanik an der Technischen Universität Darmstadt. Seine Forschungsschwerpunkte waren die Biophysik und Biochemie pflanzlicher Membranen, sowie die molekularen, biochemischen und physiologischen Grundlagen ökologischer Anpassungen von Pflanzen besonders in den Tropen. Er ist u. a. Mitglied der Academia Europaea und der Deutschen Akademie der Naturforscher Leopoldina und Autor des Lehrbuchs *Botanik. Die umfassende Biologie der Pflanzen* (zus. mit Manfred Kluge und Gerhard Thiel, Wiley VCH, 2010) und von *Faszination Pflanzen* (Springer, 2017). Nach seiner Emeritierung beschäftigte er sich zunehmend mit dem Spannungsfeld von Natur und Geist.

Technische Universität Darmstadt, Fachbereich Biologie, Schnittspahnstraße 3–5, 64287 Darmstadt