DIE ENTFALTUNGSGE-SCHICHTE DES LEBENS

Karl, BEURLEN, Tübingen

1. Historische Reminiszensen
2. Methodologische Bemerkungen
3. Die Anfänge des Lebens
4. Die Besiedlung des festen Landes
5. Die Entfaltung des Tierreichs während der Erdgeschichte
6. Entwicklungszyklen
7. Der Sinn der stammesgeschichtlichen Entfaltung

1. Historische Reminiszenzen.

Als seit der Renaissance ein neues Verhältnis des Menschen zu seiner natürlichen Umwelt erwachte, begann nicht nur mit GALILEI eine systematische Erforschung der gesetzmäßigen Zusammenhänge in unserer stofflichen Umwelt, weitete sich nicht nur mit KOPERNIKUS und KEPPLER der Blick in den außerirdischen Raum, sondern man begann auch die Vielfalt der Tier- und Pflanzenformen zu erfassen. Mit dem neuen Hilfsmittel des Mikroskopes lernte man in die ganz neue Welt der Klein-Organismen vorzudringen -- LEUWENHOEK, SWAMMERDAM --. Man begann auch den Körper der Organismen anatomisch zu zergliedern -- MALPIGHI, VESAL --.

Die zunächst jeder Ordnung und Übersicht sich entziehende Mannigfaltigkeit der Tier- und Pflanzenformen ist in der Mitte des 18. Jahrhunderts durch das logisch ordnende Genie von LINNE in ein logisch aufgebautes System gebracht worden. Durch die Festlegung der hierarchisch sich zusammenfügenden System-Kategorien -- von der Klasse über die Familie bis zur Gattung und Art -- wurde eine klare und kurze Kennzeichnung jeder Form mit Hilfe der Differentialdiagnose ermöglicht. Die differentialdiagnostische Methode enthüllte in der Mannigfaltigkeit eine eindrucksvolle Ordnung hierarchisch gestufter Ähnlichkeiten von einfachst organisierten ("niederen") bis zu den höchst komplizierten ("höheren") Formen, die in einer lückenlosen Reihe sich darstellen.

Diese Erkenntnis mußte im Zusammenhang mit der anderen Erkenntnis, daß alle Organismen -- zum mindesten die vielzelligen, für die primitivsten, einzelligen ist es erst durch PASTEUR eindeutig nachgewiesen worden -- nicht durch Urzeugung entstehen können, sondern von anderen Organismen herstammen -- omne vivum ex ovo zwangsläufig zu der Vorstellung eines Zusammenhanges zwischen den verschiedenen Tier- und Pflanzentypen führen.

Im Gefolge des systematischen Werkes von LINNE keimte die Vorstellung, daß die so auffälligen, hierarchisch abgestuften Ähnlichkeiten vom Niederen zum Höheren die Folge einer fortschreitenden Umbildung von einfacheren zu komplizierteren Formen, d.h. aber einer stammesgeschichtlichen Entfaltung seien. Diese Vorstellung wurde vor allem auch dadurch gestützt, daß die komplizierteren, "höheren" Formen sich mit besseren und vielseitigeren Lebensmöglichkeiten, differenzierteren Lebensäußerungen in ihre Umwelt einfügen, besser "angepaßt" sind. Pflanzen- und Tierwelt haben sich offenbar immer besser an die Gegebenheit der Umwelt angepaßt; sie haben diese immer besser für ihre Bedürfnisse zu benützen gelernt. Solche aus dem LINNE'schen System sich anbietende Gedankengänge haben das Denken der Biologen an der Wende vom 18. zum 19. Jahrhundert sehr stark beschäftigt. Am bekanntesten geworden als Vertreter solcher Gedankengänge ist J.J. LAMARCK, der daher als einer der Begründer der Abstammungslehre gilt. Die gute Angepaßtheit der Organismen an ihre Lebensgewohnheiten und ihre Umwelt durch entsprechend gestaltete Organe -- und damit auch der stammesgeschichtliche Wandel und Fortschritt -- wurden von LAMARCK dadurch erklärt, daß durch stetige Übung und Gewöhnung von Generation zu Generation die Organe immer besser ausgestaltet und ausgebildet wurden.

Die von LAMERCK begründete und durch Anpassung erklärte Abstammungslehre hat sich nicht durchgesetzt. Diese Theorie setzte ja voraus, daß im organismischen Fortschritt ein auf bestimmte Anpassungsziele und Zweckmäßigkeiten ausgerichtetes Verhalten vorhanden sei. Solche vitalistischen Gedankengänge, welche den Organismen besondere Fähigkeiten zuerkennen, hatten in der herrschenden naturwissenschaftlichen Vorstellungswelt, die nur kausal-mechanische Zusammenhänge als real anerkannte, keinen Platz. Im übrigen konnte ja dann später durch die

Vererbungslehre das lamerckistische Konzept unmittelbar widerlegt werden. Im individuellen Leben erworbene "Anpassungs"-Merkmale erwiesen sich als nicht erblich.

Dieser erste vitalistische Ansatz zur Abstammungslehre konnte daher nicht zum Zuge kommen. Abstammungstheoretische Vorstellungen aber waren durch das System der hierarchisch abgestuften Ähnlichkeiten so sehr nahegelegt, daß sie trotz der Ablehnung des Lamarckismus aus dem Bewußtsein der Biologen nicht mehr verschwinden konnten. Der rund ein halbes Jahrhundert nach LAMARCK gemachte zweite Ansatz von DARWIN führte trotz heftigster Polemik gegen seine Theorie zu raschem Erfolg; denn die von DARWIN entwickelte, von den Erfahrungen der Haustierzüchtung ausgehende Erklärung des stammesgeschichtlichen Wandels fügte sich zwanglos dem kausal-mechanischen Denken der Naturwissenschaft ein. Alle Organismen -- so stellte DARWIN fest -- bringen eine große Zahl von Nachkommen hervor, von der nur ein kleiner Bruchteil bis zur Geschlechtsreife heranwächst und zur Fortpflanzung kommt. Die übrigen werden im Kampf ums Dasein vernichtet. Da aber alle Organismen mehr oder weniger stark variieren, jedes Individuum also etwas verschieden ist von den anderen, werden in diesem Kampf ums Dasein jeweils die am besten ausgestatteten ausgelesen. Das summiert sich in der Folge der Generationen, so daß die Arten sich fortschreitend umwandeln, immer besser und zweckmäßiger ausgestattet werden. Der stammesgeschichtliche Fortschritt ist die Folge eines kausal-mechanischen Vorganges, nämlich der von den Gegebenheiten der Umwelt bewirkten Selektion. Die zunehmend bessere Ausstattung und größere Leistungsfähigkeit der Organismen ist gewissermaßen das Nebenergebnis des Mechanismus Variabilität/Selektion. Das ursprüngliche Konzept DARWIN's mußte freilich später durch die Vererbungslehre grundlegend geändert werden (Neodarwinismus), der Gedankengang als solcher aber blieb der gleiche und er gilt auch noch für die neueste

Version der Vererbungslehre durch die Biochemie.

Der bis heute anhaltende Erfolg des DARWIN'schen Ansatzes beruht darauf, daß in ihm ein kausal-mechanisches Denkmodell vorliegt. Dabei wird freilich übersehen, daß das Denkmodell nur eine Scheinerklärung bietet. Die Selektion kann ja im Sinn einer fortschreitenden Entwicklung zu immer besser ausgestatteten und komplizierter organisierten Typen nur wirksam sein, wenn zuvor in den Mutationen das "Material" geliefert worden ist. Weshalb und wie das möglich ist, dieses entscheidende Problem ist aus der Theorie ausgeklammert und wird einfach als gegebene Tatsache hingenommen. Man beruft sich auf den kausaler Analyse sich entziehenden Zufall. Das ist auch bei den Diskussionen in der Biochemie, die vorgibt das Mutationsproblem und den Vererbungsvorgang erklärt zu haben, nicht anders geworden. Wo man sich freilich nicht nur auf die Laboratoriumsbefunde der Genetik und Biochemie beschränkt, sondern mit den Organismen selber, ihrem Verhalten und ihren Lebensäußerungen sich unmittelbar auseinandersetzt, so etwa in der Verhaltensforschung (K. LORENZ), da treten durch die Hintertüre verschämt lamarckistische Gedankengänge ein. Das kann auch durch das krampfhafte Bemühen mit Hilfe einer entsprechenden Terminologie das darwinistische Konzept festzuhalten, nicht fanz verhüllt werden.

2. Methodologische Bemerkungen.

Die Abstammungslehre von LAMARCK über DARWIN bis zur modernen Genetik und Biochemie ist eine logische Deduktion aus den hierarchisch abgestuften Ähnlichkeiten im System der Organismen. Sie ist plausibel, wenn man die Idee der Schöpfung ablehnt und das Prinzip "omne vivum ex ovo" anerkennt. Die stammesgeschichtlichen Rekonstruktionen, etwa in den Stammbäumen der Natürlichen Schöpfungsgeschichte HAECKEL's waren daher im Prinzip

nur stammesgeschichtliche Umschreibungen des "Natürlichen Systems" und entbehrten einer realen Grundlage. Streng methodisch gesehen, ist die so begründete Abstammungslehre daher nur eine mögliche Hypothese, neben der auch andere möglich wären, wie sie etwa GOETHE mit seiner idealistischen Morphologie entwickelt hat, in der er die verschiedenen Typen als abwandelnde Realisierungen eines zugrunde liegenden allgemeineren Bauplanes (Urform) auffaßte.

Die moderne genetische biochemische Biologie ist zurückhaltender geworden. Sie vermeidet stammesgeschichtliche Rekonstruktionen. Sie beschränkt sich auf eine Analyse der Kausalzusammenhänge, durch welche ein genetisch festgelegtes Artbild in ein anderes seinerseits genetisch festgelegtes Artbild sich umwandeln kann. Sie meint, wenn der Mechanismus und die Möglichkeit einer solchen Abwandlung geklärt sei, so sei damit die Abstammungslehre überhaupt bewiesen und erklärt.

Das ist ein grundsätzlicher Irrtum. Sicher ist es wichtig und entscheidend zu erkennen und zu beweisen, ob überhaupt die Möglichkeit besteht, daß ein genetisch fixiertes Artbild sich ändert und welche Vorgänge und Mechanismen dabei auftreten und eine solche Abwandlung bewirken. Aber das ist nur ein Aspekt, der eine Abstammungslehre theoretisch möglich macht, wobei wir zuzufügen haben, daß jahrzehntelange Vererbungs- und Mutationsforschung zwar viele, mit wenigen Ausnahmen pathologische oder letale Klein-Mutationen nachweisen konnte, die ausnahmslos im Rahmen des gegebenen Artbildes bleiben, aber keine den Artrahmen überschreitende Abwandlungen. Die Abstammungslehre bleibt, bei allen genetischen und biochemischen Fortschritten, in diesem Rahmen nur eine mögliche Hypothese und logische Deduktion.

Wenn wir davon ausgehen, so wie das bei der Aufstellung der Abstammungslehre der Fall war, daß die Hierarchie der abgestuften Ähnlichkeiten vom Niederen zum Höheren Ausdruck und Folge einer stammesgeschichtlichen Entfaltung ist, daß die Artabwandlungen immer neue und immer kompliziertere und immer leistungsfähigere Organsysteme und Organisationen hervorgebracht haben, dann müßte man vor allem die Frage klären, weshalb bei diesem Geschehen immer wieder ganz Neues und Leistungsfähigeres erschien und damit eine eindeutige Höherentwicklung bewirkte. Einzeller und auch einfache Vielzeller, wie etwa Medusen sind ja doch in ihrem Lebensraum in jeder Hinsicht leistungsfähig -- wie hätten sie sonst durch die ganze Erdgeschichte hindurch überleben können? --; der viel berufene Selektionsdruck kann also nie ein zureichender Grund der Höherentwicklung sein. Man müßte aber auch die mindestens ebenso bemerkenswerte Frage beantworten, weshalb neben den höher entwickelten Nachfahren auch die primitiveren Formenkreise, aus denen sie durch Zuchtwahl hervorgegangen sind, überlebt haben, ohne von ihren leistungsfähigeren Abkömmlingen verdrängt und ausgemerzt worden zu sein.

Man hat in der Tat gelegentlich von einem Vervollkommnungsprinzip gesprochen und dafür auch einen eigenen Terminus, die Anagnese, eingeführt -- ein Verlegenheitsausweg, mit dem das strenge Selektionsprinzip aufgehoben wird. Aber weshalb ist dieses Vervollkommnungsprinzip im einen Falle wirksam, im anderen nicht oder nur in viel geringerem Maße? Man hat darauf hingewiesen, daß in den verschiedenen Lebensräumen und unter den ganz verschiedenen ökologischen Gegebenheiten eben jeweils verschiedene Selektionswirkungen bestanden, die im einen Fall höhere Komplikationen, im anderen die einfacheren Organisationen begünstigten usf. Aber die Entstehung von immer wieder ganz Neuem, aber doch irgendwie gut

Funktionierendem, was nun rückwirkend auch den Lebensraum und die ökologischen Bedingungen veränderte, ist damit nicht kausal erfaßbar. So rücken denn, wie schon erwähnt, in der Verhaltensforschung ganz verstohlen und terminologisch gut verhüllt, lamarckistische Gedankengänge wieder ein.

Die Problematik der Abstammungslehre, die durch Extrapolation aus der Hierarchie der abgestuften Ähnlichkeiten deduziert worden ist und die eine Höherentwicklung durch Entstehung neuer Organe und Organsysteme, die zuvor nicht vorhanden waren, eine fortschreitende Komplikation der Organisation erklären muß, diese Problematik bleibt ungelöst. Vor ihr versagt der Selektionsmechanismus. Eine Auslese kann immer nur erfolgen, wenn zuvor ein entsprechendes Angebot vorhanden ist, aus dem ausgelesen werden kann.

Am Anfang von alledem steht ein methodologischer Denkfehler. Einer der entscheidenden Ausgangspunkte DARWIN's waren die Erfahrungen bei der Haustierzüchtung, die in der Tat nach dem DARWIN'schen Modell vorgeht. Aber zum einen wird auch bei den extremsten Zuchterfolgen das vorgegebene Artbild nicht durchbrochen, zum anderen aber -- und das ist das Entscheidende ist der Selektionsmechanismus hier durch den zielgerichteten und bewußten Willen des Züchters bestimmt. Dieser aber ist im Geschehen des stammesgeschichtlichen Wandels nicht vorhanden. Hier herrschen einzig und allein die durch die physikalischen und chemischen Bedingungen bestimmten Außengegebenheiten, in denen eine Lebewelt primitivster Einzeller alle Voraussetzungen zum Dasein hat und sich optimal entfalten kann. Es ist kein zureichender Grund dafür zu sehen, weshalb unter diesen Gegebenheiten komplizierter gebaute Organismen herausgezüchtet werden sollten.

J. v. UEXKÜLL hat in seiner auch heute noch sehr lesens-

werten Theoretischen Biologie nachdrücklich auf alle diese Ungereimtheiten in der Abstammungslehre herkömmlicher Art hingewiesen. Sie ist besten-falls eine aus bestimmten Befunden unter der Denkvoraussetzung einer mechanistischen Naturvorstellung deduzierte Hypothese.

Wir wiederholen: Die Hierarchie der abgestuften Ähnlichkeiten von den einfachsten bis zu den kompliziertesten Formentypen legt zusammen mit der Tatsache, daß es keine Urzeugung gibt, die Vorstellung der Abstammungslehre nahe. Anstatt sich nun in kausale Analyse und Deduktionen zu verlieren, hätte man bei einem methodologisch sauberen Vorgehen zunächst prüfen müssen, ob trotz der alltäglichen Erfahrung einer Konstanz des Artbildes, von der man immer überzeugt war, ein diese Alltagserfahrung widerlegender Artenwandel durch Tatsachen belegt werden kann. Die Haustierzüchtung hat ja zwar extreme Rassen-Abweichungen schaffen können, aber das Artbild nicht durchbrochen, und gleiches gilt für die Genetik und die Mutationsforschung. Man hätte also untersuchen müssen, ob es tatsächlich Zeugnisse dafür gibt, daß die Lebewelt aus einfachsten Anfängen zu der heutigen Mannigfaltigkeit sich entwickelt hat, ob also tatsächlich die heutige Lebewelt das Ergebnis einer stammesgeschichtlichen Entfaltung ist. Sodann hätte man untersuchen müssen, in welcher Form sich der Werdegang des Lebens während der Erdgeschichte abgespielt hat. Wenn tatsächlich die Mannigfaltigkeit der heutigen Lebewelt in einem Umbildungsprozeß aus einfachsten Anfängen entstanden ist, so ist dies ein geschichtlicher Ablauf. Einen solchen aber muß man kennen, wenn man ihn erklären und ursächlich verstehen will.

Eine Abstammungslehre aus dem Zustand der heutigen Lebewelt logisch zu deduzieren, also gewissermaßen als hypothetisches Postulat hinstellen und diese Hypothese dann,

ohne den faktischen Ablauf, ohne das reale Geschehen zu kennen, ursächlich begründen und erklären zu wollen, daß heißt das Pferd am Schwanze aufzäumen!

Zu der Zeit als die Origin of species von DARWIN erschien, im Jahre 1859, war die Formationsgliederung der Erdrinde in ihren Grundzügen bekannt. Es lagen zahlreiche umfassende Tafelwerke vor, in denen der Fossilinhalt der aufeinander folgenden Formationen dargestellt war. Man hatte die Formationsfolge auch schon in die drei großen Zeitalter des Paläozoikums, Mesozoikums und Känozoikums aufgegliedert, das Paläozoikum als das Zeitalter der Fische und Lurche, das Mesozoikum als das der Saurier, das Känozoikum als das der Säugetiere gekennzeichnet. Eigenartigerweise hatte man in der Geologie-Paläontologie aus diesen Befunden zunächst keine weiteren Schlußfolgerungen über den Werdegang des Lebens gezogen. In der Biologie hat man sich mit der Kenntnisnahme der drei Zeitalter begnügt und darin eine Bestätigung abstammungstheoretischer Vorstellungen gesehen, blieb aber ausschließlich auf die Analyse der Kausalmechanismen des Artwandels konzentriert und hielt es für überflüssig, den tatsächlichen Werdegang des Lebens zu klären, um auf einem solchen Fundament erst an die Ursachenfrage zu gehen. Man nahm den aus dem "Natürlichen System" extrapolierten "Stammbaum" als Realität. Es hat eigenartigerweise nach dem Erscheinen der Origin of species noch relativ lange gedauert, bis man an das fossile Material stammesgeschichtliche Gesichtspunkte herantrug. Mittlerweile ist nun in rund 100 Jahren ein ungeheuer reiches Material über den Werdegang des Lebens während der Erdgeschichte und über die Entfaltungsgeschichte der einzelnen Tier- und Pflanzenstämme zusammengetragen und hinsichtlich der stammesgeschichtlichen Zusammenhänge untersucht worden. So können wir heute den tatsächlichen stammesgeschichtlichen Werdegang von Tier- und

Pflanzenwelt zum Teil bis in die speziellsten Einzelheiten rekonstruieren. An dem damit gegebenen Tatsachen-Fundament muß jede Theorie, jede Kausal-Erklärung des Abstammungsgeschehens gemessen werden.

3. Die Anfänge des Lebens.

Die Anfänge des Lebens liegen im Dunkeln. Wir wissen aber, daß es weiter in die Vorzeit der Erde zurückreicht, als man früher gemeint hatte. Auf organismische Herkunft deuten Reste aus dem älteren Präambrium, deren radiometrisches Alter mit 3,5 Milliarden Jahre angegeben wird. Teils als Bakterien, teils als Blaualgen deutet man Reste aus Formationen mit einem Alter von rund 3 Milliarden Jahren. Chlorophyll-ähnliche Verbindungen konnte man in Gesteinen gleichen Alters nachweisen. In archaeischen Zeiten würden damit primitivste Organismen gelebt haben, die aber wohl noch kernlose Zellen hatten. Die nachgewiesenen Chlorophyll-Derivate zeigen, daß in diesen frühen Zeiten auch schon die Fähigkeit zur Photo-Synthese entwickelt war.

In Formationen, deren radiometrisches Alter mit rund 2,5 Milliarden Jahren angegeben wird, sollen neben den primitiven prokaryoten Organismen auch schon Grünalgen mit Zellkern vorhanden gewesen sein. Kalke mit stromatolithischen Strukturen, die man als durch Algen hervorgebracht deutet, sind im jüngeren Präkambrium, in Formationen mit dem radiometrischen Alter von 2 - 2,5 Milliarden Jahren und jünger, mit großen Mächtigkeiten weltweit verbreitet. Sie beweisen eine mengenmäßig unvorstellbar große Algenproduktion für die Zeit des jüngeren Präkambriums.

In Formationen mit einem radiometrischen Alter von rund 700 Millionen Jahren fanden sich Reste auch schon etwas größerer Organismen, z.T. wohl auch tierischer Na-

tur, deren erkennbarer Bauplan aber nicht erlaubt, sie mit irgendeiner bekannten Pflanzen- oder Tiergruppe zu vergleichen. In Formationen des jüngsten Präkambriums, deren radiometrisches Alter mit ungefähr 600 Millionen Jahren angegeben werden kann, sind, erstmals in Australien, Abdrücke tierischer Organismen gefunden worden, unter denen neben anderen, die mit keiner bekannten Tiergruppe in Beziehung gebracht werden können, auch Reste vorkommen, die den Coelenteraten (Medusen), den Anneliden und den Gliederfüßern zugeordnet werden können. Nach dem Fundort in Australien, wo diese Fossilgemeinschaft entdeckt worden ist, spricht man von der Ediacara-Fauna. Sie ist seither auch an anderen Orten in Nordamerika und Afrika nachgewiesen worden. Alle Arten dieser Fauna haben noch keine Hartteile.

Aus diesen Befunden ergibt sich eine außerordentlich langdauernde Frühphase des organismischen Werdegangs, die durch pro-karyotische, z.T. auch schon assimilierende Primitiv-Organismen gekennzeichnet ist, zu denen bald auch schon Algen mit Zellkern treten. Diese Frühphase umfaßt einen um ein Vielfaches größeren Zeitraum als die Entfaltung des sich darauf aufbauenden tierischen Daseins. Für dieses liegen eindeutige Zeugnisse erst aus der Schlußphase des Präkambriums vor, dann aber gleich in einer erstaunlichen Mannigfaltigkeit und Differenzierung, freilich noch ohne Hartteilbildungen.

Man stellt sich die Situation ungefähr folgendermaßen vor: Eine aus astrophysikalischen Gründen angenommene ursprünglichste Edelgas-Atmosphäre ist an den Weltraum schon in der Anfangsphase der Erdentwicklung verloren gegangen, da die Anziehungskraft der relativ kleinen Erdkugel nicht ausreichte, sie festzuhalten. Aus den Gas-Exhalationen des in der irdischen Vor- und Frühgeschichte sehr intensiven Vulkanismus entstand eine neue

Atmosphäre, die in der Hauptsache aus Wasserdampf, Kohlensäure, Stickstoff-Verbindungen (Ammoniak) sowie Methan und anderen Kohlenwasserstoffen zusammengesetzt war, aber keinen Sauerstoff enthielt. Sauerstoff ist in der chemischen Zusammensetzung der Erde unterrepräsentiert und daher zur Gänze in oxidischen Verbindungen festgelegt. Freier Sauerstoff kann also nicht auftreten und kommt in vulkanischen Gas-Exhalationen daher auch nicht vor. Das Fehlen von Sauerstoff in dieser vulkanisch entstandenen Ur-Atmosphäre wird unter anderem durch die Seifen-Lagerstätten des Archaikums bewiesen, die durch rein mechanische Verwitterung ohne Mitwirkung von Oxidationsvorgängen entstanden sind.

Die Ur-Atmosphäre enthielt sonach sämtliche Komponenten, die für den Aufbau organischer Verbindungen notwendig sind. Labor-Experimente zeigten, daß unter bestimmten Bedingungen, etwa durch elektrische Funkenbildung (Blitz), starke Erwärmung, ultra-violette Bestrahlung, in einer Atmosphäre von der angenommenen Zusammensetzung spontan organische Verbindungen, wie Amino-Säuren, Saccharide u.a. entstehen können. Man schloß daraus, daß in dieser Frühzeit der Erde spontan die Aufbaustoffe der Organismen sich gebildet haben. Sie konnten sich -- auch das ist experimentell nachgewiesen -- tröpfchenartig zusammenschließen und gelegentlich sogar ein umschließendes Häutchen bilden. So, meint man, seien erste einfachste Zellen auf rein chemischen Wege entstanden, womit eine "Urzeugung" unter den besonderen Bedingungen der irdischen Frühzeit bewiesen sei.

Das freilich ist ein Irrtum. Organische Verbindungen, auch wenn sie sich zu einem von einem Häutchen umschlossenen Tröpfchen koagulieren, sind keine organismische Zelle. Diese ist, auch schon beim primitivsten Bakterium, ein kompliziert durchstrukturiertes Gebilde mit einem

wohl geordneten, differenzierten Stoffwechsel und ausgeprägter Eigenständigkeit gegenüber der Außenwelt. Zwischen dem einfachen koagulierten Tröpfchen und der Zelle klafft ein unüberbrückbarer Hiatus. Man muß einen zusätzlichen, ordnenden Impuls das "Leben" annehmen, das die durch die gegebene Situation gebotene Möglichkeit ausnützte und mit Hilfe der zur Verfügung stehenden "organischen" Substanzen die übergeordnete, differenziert geordnete, organismische Struktur der Zelle hervorbrachte.

Eingefügt sei hier: Die organischen Verbindungen sind nicht sauerstoff-gesättigt. Das ist die Folge davon, daß das Leben sich in einer sauerstoff-freien Atmosphäre konstituierte und die in dieser chemischen Umwelt entstandenen chemischen Verbindungen zu seinem Aufbau verwandte. Daß das organische Baumaterial nicht sauerstoff-gesättigt ist, erkennen wir unschwer daraus, daß reiner Sauerstoff für das Leben Gift ist, daher als Desinfektionsmittel verwandt werden kann, und daß jeder tote Organismus in unserer heutigen Sauerstoff-Atmosphäre rasch durch Oxidation (Verwesung) zerfällt.

Das ursprünglichste bakterielle Leben basierte darauf, daß es sich aus der Wasserdampf-Kohlensäure-Methan-Atmosphäre seine Aufbaustoffe holen konnte. Mit der fortschreitenden Konsolidierung der Erdkruste nahm der Vulkanismus und damit auch die Förderung vulkanischer Gas-Exhalationen ab. Da das bakterielle Leben seine Aufbaustoffe laufend aus der Atmosphäre entnahm, mußte die atmosphärische Nahrungsquelle langsam versiegen. Der Ansatz zu einem organismischen Sein dieser ersten Bakterienwelt hätte daher nach den chemischen Gesetzen langsam aushungern müssen. Das geschah nicht. Vielmehr brachte diese ursprünglichste, auf Gärungsprozessen beruhende Lebensform mit der Photo-Synthese die Fähigkeit hervor, durch Ausnützung der eingestrahlten Sonnen-Energie

die ihm notwendigen Baustoffe unter Abscheidung von Sauerstoff aus anorganischen Verbindungen zu synthetisieren. Dem bakteriellen Dasein stockte sich das pflanzliche Algendasein auf. Das Leben wurde von der ursprünglichen atmosphärischen Nahrungsquelle unabhängig. Der durch die Photo-Synthese frei gesetzte Sauerstoff ging in das umgebende wässerige Medium und von hier in die Atmosphäre ein. Er wurde wohl zunächst rasch wieder verbraucht durch die Oxidationsverwitterung an der Erdoberfläche. Dabei entstanden die weit verbreiteten Eisenerzlagerstätten des jüngeren Präkambriums.

Die im Vergleich zu heute noch recht große Kohlensäure-Menge in der Atmosphäre begünstigte das auf der Photo-Synthese aufbauende Algenwachstum, zumal da ein tierisches, die Algenwiesen abweidendes Leben nicht da war. Es ist dies die Zeit, in welcher sich weltweit die mächtigen stromatolithischen Algenkalk-Formationen aufhäuften, als Produkt dieser so extrem luxurierenden Algenwelt. Im Verfolg dieser Entwicklung mußten nicht nur die Kohlensäure Reserven der Atmosphäre sich langsam aufbrauchen, sondern es mußte schließlich auch überschüssiger, freier Sauerstoff in der Atmosphäre verbleiben. Die alte Atmosphäre, aus welcher das Methan und die anderen Kohlenwasserstoffe schon verbraucht waren, aus welcher der Wasserdampf infolge der endgültigen Konstitution der Erdrinde längst zum größten Teil als flüssiges Wasser sich niedergeschlagen hatte, wurde zu einer sauerstoff-haltigen, Stickstoff-Kohlensäure-Atmosphäre, in welcher der Kohlensäure-Gehalt langsam ab- und der Sauerstoff-Gehalt ebenso zunahm.

Früher oder später mußte für das luxurierende Algenwachstum der kritische Zustand eintreten, in dem der sich erschöpfende Kohlensäure-Gehalt den Aufbau-Prozeß der Photo-Synthese abbremste und der steigende Sauerstoff-Gehalt Substanz-zerstörende Wirkung ausübte.

Wiederum war der Fortbestand des Lebens bedroht. Nach der einfachen chemischen Gesetzlichkeit hätte die Entwicklung ihr Ende finden müssen. Aber wiederum fand das Leben den Ausweg der nicht nur den Fortbestand sicherte, sondern zu einer neuen Höherentwicklung führte, indem die Algenwelt das tierische Dasein hervorbrachte. Seine ersten Spuren finden wir in der Zeit von vor 700 Millionen Jahren und rasch entfaltete es sich zu der Ediacara-Fauna, die sich fast unmittelbar zu der reichen kambrischen Fauna weiterbildete. Diese neue tierische Daseinsform verzichtet auf die originäre Synthese der organischen Baustoffe; sie verbrauchte, mit dem Wegfall der Photo-Synthese, keine Kohlensäure mehr. Sie verwertete für ihren Aufbau die von der Algenwelt im Übermaß produzierte organische Substanz und gewann ihre Energie durch die Atmung. Mit Hilfe des im Wasser, bzw. der Atmosphäre vorhandenen Sauerstoffes oxidierte sie die aufgenommenen organischen Substanzen, setzte damit die in ihnen gespeicherte Sonnen-Energie wieder frei, um sie für die eigenen Lebensprozesse zu verwenden. Eine weitere, das Leben bedrohende Zunahme freier Sauerstoff-Mengen wurde damit abgestoppt.

Der Sauerstoffgehalt der Atmospähre war in jenen Zeiten wohl noch wesentlich geringer als heute, ausreichend indessen um ein primitives, noch wenig aktives tierisches Dasein zu ermöglichen. Gegen höhere Sauerstoff-Gehalte wäre aber das Leben dieser Zeit wohl noch nicht gewappnet gewesen, da sie die organischen Substanzen zu sehr angegriffen hätten. Aus dieser Tatsache ist auch das auf den ersten Blick erstaunliche Phänomen verständlich, daß uns in diesen doch recht alten Formationen die hartteil-lose Ediacara-Fauna durch relativ gut erhaltene Reste fossil überliefert ist. Im allgemeinen gilt ja doch die Regel, daß abgesehen von Sonderfällen, wie im Posidonienschiefer -- hartteil-lose Organismen

und Weichteilreste fossil nicht überliefert werden, da sie nach dem Tode der Organismen allzu rasch verwesen, daher kaum Möglichkeiten der Fossilisierung bestehen. In der noch sehr sauerstoff-armen Atmosphäre jener Zeiten vollzog sich die Verwesung viel langsamer; die Möglichkeiten zur Fossilisierung von Weichteilen waren entsprechend größer.

Man kann den Entwicklungsgang des Lebens in diesen frühen, kryptozoischen Zeiten in großen Zügen ungefähr in der geschilderten Form rekonstruieren; viele von diesen Zusammenhängen lassen sich auch experimentell nachvollziehen. Die Experimentalbefunde und die dürftigen Fossilreste verleihen dem Rekonstruktionsversuch recht erhebliche Wahrscheinlichkeit. Der Blick auf den Geschensablauf lehrt:

1) Die bakterielle Urzeugungsphase ist gekennzeichnet durch die spontane Entstehung organischer Verbindungen. Irgendein zusätzlicher Impuls fügte diese Bausteine zu dem kompliziert strukturierten Gebilde der Zelle mit ihrem Stoffwechsel zusammen, ein Vorgang der aus rein chemischen Gegebenheiten nicht erklärbar ist.

2) Aus der durch das bakterielle Leben folgenden Verarmung der Atmosphäre an Baustoffen für die organischen Verbindungen resultierte nicht dessen chemisch zu erwartendes Verschwinden durch Aushungern, sondern durch die Hervorbringung der Fähigkeit zur Photo-Synthese machte das Leben sich vom natürlichen Vorhandensein seiner Baustoffe frei und synthetisierte sie unter Ausnützung der Sonnen-Energie unter Freisetzung von Sauerstoff aus Wasser und Kohlensäure.

3) Auf die Gefahr, in dem sich mehrenden Sauerstoff-Abfall sich aufzulösen, und angesichts der abnehmenden Kohlensäure-Reserven keine Ausgangssubstanzen für die Synthese mehr vorzufinden, reagierte das Leben durch

die Hervorbringung des tierischen Daseins. Auf der vorhandenen Algensubstanz aufbauend und diese in der Atmung (Sauerstoff-Verbrauch) zersetzend, erneuerte dieses immer wieder die Kohlensäure-Reserven und bremste gleichzeitig eine zu starke, schädliche Zunahme des Sauerstoffes ab.

4) Die Biosphäre mit der Sauerstoff-Atmosphäre und ihrem ausgewogenen Kreislauf-Gleichgewicht mit der Produktion organischer Substanz durch Photo-Synthese unter Freisetzung von Sauerstoff und Verbrauch von Kohlensäure auf der einen Seite und auf der anderen durch Verbrauch der organischen Substanz und von Sauerstoff unter Freisetzung von Kohlensäure -- dieses Gleichgewicht zwischen pflanzlicher und tierischer Produktion und die Sauerstoff-Atmosphäre selber ist das Resultat der organismischen Früh-Entwicklung.

Die ökologische Umwelt, in welcher während des Phanerozoikums das Leben sich so mannigfaltig fortbildete, ist vom Leben selbst hervorgebracht. Sie ist nicht eine ursprüngliche Umweltgegebenheit, an die das Leben sich angepaßt hat, sondern gerade umgekehrt hat das Leben die gegebenen Verhältnisse ausgenützt und seinen Bedürfnissen entsprechend aus- und umgestaltet. Das Leben hat sich gegen die einfache chemische Kausalität durchgesetzt in seiner Eigenständigkeit und in Jahrmilliarden den Raum geschaffen, in dem es sich entfalten konnte. Es hat die Erdoberfläche zu der Biosphäre gemacht. Nicht das Leben hat sich an eine chemisch-physikalische Umwelt angepaßt, sondern es hat diese Umwelt seinen Bedürfnissen angepaßt.

Im Rahmen der einfachen chemischen Kausalität dürfte das Leben, dessen Bausteine nicht Sauerstoff-gesättigt sind, in unserer heutigen Sauerstoff-Atmosphäre überhaupt nicht bestehen. Es steht im chemischen Ungleichgewicht zu seiner Umgebung. Es schützt sich gegen den

zerstörenden Angriff des Sauerstoffs durch widerstandsfähige Tegumente, die vom Sauerstoff nur sehr langsam oxidiert werden und die sich durch den Stoffwechsel stetig erneuern, wie auch der gesamte Stoffbestand eines Organismus -- anders als etwa bei Kristallen -- in einem stetigen Stoffdurchfluß durch den Kreislauf ununterbrochen neu hergestellt wird mit seinen ganzen hoch differenzierten Strukturen. In dem Moment, in dem dieser Stoffdurchfluß aufhört -- wir nennen dies Tod -- zerfällt der Organismus durch Oxidation in seine chemischen Bestandteile und damit wird das chemische Gleichgewicht mit der Umgebung hergestellt. In der Atmung hat der tierische Organismus die erstaunliche Fähigkeit entwickelt, den Sauerstoff wohl dosiert aufzunehmen und im Körper sofort so zu binden, daß er keine zerstörende oxidierende Wirkung auf die Gewebe und Organe ausüben kann, sondern erst in der Verdauung, wo er gebraucht wird zur Aufspaltung der aufgenommenen Nahrung und zur Energie-Freisetzung.

Im Rahmen der einfachen chemischen Kausalität hätte das Leben schon auf seiner bakteriellen, auf Gärung aufbauender Anfangsphase zugrunde gehen müssen, nachdem die organischen Grundbaustoffe der Ur-Atmosphäre verbraucht waren. Statt dessen hat es die Fähigkeit zur Photo-Synthese, die pflanzliche Daseinsform hervorgebracht.

Im Rahmen der einfachen chemischen Kausalität hätte das pflanzliche Algenleben zugrunde gehen müssen durch den allmählichen Verbrauch der Kohlensäure-Reserven, in seinem Sauerstoff-Abfall langsam verbrennend. Statt dessen hat es das tierische Dasein hervorgebracht und damit ein Gleichgewicht geschaffen, in dessen Kreislauf die Kohlensäure-Reserven sich stetig erneuern und der Sauerstoff-Gehalt in für das Leben nicht schädlichen Grenzen gehalten wird. Dieses Gleichgewicht besteht nicht aus

sich, sondern wird aufrecht erhalten durch den stetigen Stoffdurchfluß im Kreislauf zwischen Pflanzen- und Tierwelt.

Das Leben ist nicht ein Produkt einfacher chemischer Vorgänge und Reaktionen, sondern es ist ein eigenständiges -- wie GOETHE sagen würde -- Urphänomen, das wir nicht erklären können, so wenig wie etwa die Gravitation, sondern das wir in seiner Eigenständigkeit anzuerkennen haben. Dieses Urphänomen Leben schafft sich seine Form und seine körperliche Gestaltung unter Ausnützung der einfachen chemischen Vorgänge und Prozesse. Man kann daher durch die chemische Analyse alles lebendige und organismische Geschehen, wie auch die organischen Baustoffe, in chemische Reaktionen und Abläufe auflösen und als eine Folge von ineinander wirkenden chemischen Prozessen beschreiben. Aber das ist dann eben nicht mehr ein lebendiger und wachsender und sinnvoll sich verhaltender Organismus, sondern es ist der sezierte, in seine Bestandteile aufgelöste Leichnam eines solchen.

4. Die Besiedlung des festen Landes.

Das tierische Dasein hat nicht mehr die Arbeit der organischen Stoff-Synthese zu leisten. Es kann die in der organischen Substanz gespeicherte Sonnen-Energie durch den Atmungs-Sauerstoff unmittelbar freisetzen und darüber für seine Lebensaktivität verfügen. Der Energie-Umsatz -- nicht mehr von der Sonnen-Einstrahlung abhängig ist daher intensiver und rascher als im pflanzlichen Dasein. Die Lebensaktivität ist größer und in der Folge davon wird auch die gestaltliche Ausdifferenzierung vielseitiger und mannigfaltiger. Dazu kommt: Das auf der Photo-Synthese aufbauende pflanzliche Dasein be-

darf in erster Linie des Sonnenlichtes, des Wassers und der atmosphärischen Kohlensäure. All dies ist überall auf der Erdoberfläche vorhanden. Die Pflanze braucht daher keine Ortsveränderung; sie kann da, wo sie ist, bleiben. Die äußerst geringe eigene Energie-Produktion reicht aus, um sich an dem Ort, wo sie ist, dem Lichte zuzuwenden. Das tierische Dasein braucht zu seinem Bestand organische Substanzen. Sie stehen nicht so automatisch überall zur Verfügung wie das Sonnenlicht an der Erdoberfläche oder das Wasser oder die in ihm gelöste oder in der Atmosphäre vorhandene Kohlensäure. Der tierische Organismus muß seine Nahrung suchen. Er muß beweglich sein und entsprechende Organe ausbilden, wie er auch Organe braucht, die ihm erlauben, die benötigten organischen Substanzen von den nicht-organischen zu unterscheiden. Daher ist eine sehr viel vielseitigere Ausdifferenzierung der körperlichen Ausgestaltung notwendig, welche durch die reichere, arbeitssparende Energie-Gewinnung ermöglicht wird, ebenso wie diese auch die größere Beweglichkeit erlaubt.

Dem intensiveren Energie-Umsatz und der größeren Lebensaktivität des tierischen Daseins entspricht es, wenn wir feststellen, daß dieses, einmal konstituiert, sich in einem mit der frühen Entwicklung des pflanzlichen Daseins, das ja Jahrmilliarden umfaßt, vergleichsweise sehr kurzen Zeitraum von noch nicht einmal 200 Millionen Jahren reich und vielseitig entfaltet von den ersten Anzeichen tierischen Daseins über die Ediacara-Fauna bis zu der vielgestaltigen kambrischen Fauna, mit der die auch im einzelnen überschaubare und analysierbare Entfaltung der Lebewelt beginnt.

Die ganze Frühentwicklung, mit der wir uns bisher beschäftigt haben, spielte sich im Wasser ab, wohl in flachen, gut durchlichteten Meeresräumen. Chemische

Prozesse, und so auch die in den Organismen ablaufenden Reaktionen, gehen ja normalerweise in Lösung vor sich. Der Organismus enthält daher eine große Menge Wasser. Das Vorhandensein von reichlicher Körperflüssigkeit ist unabdingbare Notwendigkeit für den Ablauf sämtlicher Prozesse im Körperinnern. An der Atmosphäre besteht immer die Gefahr der Austrocknung durch Verdunstung von der Körperoberfläche aus. Ein Organismus ist an der Luft daher nur lebensfähig, wenn seine Körperoberfläche so ausgebildet ist, daß sie ihn gegen zu starke Verdunstung schützt. Die Primitiv-Organismen der Frühzeit verfügten wohl noch kaum über einen nennenswerten Verdunstungsschutz. Die frühe Bildung organischer Verbindungen, die danach in der Zelle zusammengefaßt wurden, konnten ohnedies nur in wässeriger Lösung, d.h. im Meere entstehen. Hier entstanden denn auch die ersten organismischen Zellgebilde und hier entwickelte sich weiterhin das primitive Leben der Frühzeit und brachte seine ersten Differenzierungen und Fähigkeiten hervor. Daher ist auch die Konzentration der Körperflüssigkeit fast aller Organismen ungefähr gleich der des Meerwassers. Dadurch ist gleichzeitig auch garantiert, daß dem Körper nicht durch Osmose nennenswerte Wassermengen entzogen werden, bzw. umgekehrt dieser allzu sehr aufgeschwemmt wird.

Auch das tierische Leben entwickelte sich zunächst in der wässerigen Umgebung des Meeres, nicht nur weil es in seinen Anfängen wohl noch keinen Verdunstungsschutz hatte, sondern auch weil ihm ein Stützgewebe von Hartteilen fehlte, wie übrigens auch der primitiven Pflanzenwelt, so daß das Wasser den Körper tragen und stützen mußte. Dazu kommt, daß das Wasser nur geringe Mengen von Sauerstoff gelöst enthält. Diese geringe Sauerstoff-Konzentration konnte den Organismen die noch keinen Schutz in Form widerstandsfähiger Körper-Tegumente hatten nicht gefährlich werden. Wenn auch der Sauerstoff-Ge-

halt der Atmosphäre in der Frühzeit der tierischen Entwicklung wohl noch wesentlich geringer war als heute, so konnten hier die Konzentrationen größer werden als im Wasser.

Die Festländer waren noch lebensfeindliche Wüsten. Das blieb auch während des älteren Paläozoikums noch so. Die frühe Entwicklung der Tierwelt im Kambrium, Ordovicium bis in das Silur vollzog sich wie die der Pflanzen, im Schutze des Wassers. Und im marinen Medium verharrte die Pflanzenwelt auf dem Stadium der Algen-Organisation, da ein tragendes Stützgewebe nicht nötig war und die Nährflüssigkeit des Meerwassers den Körper allseitig umspülte, so daß auch keine Notwendigkeit zum Transport von Nährstoffen innerhalb des Körpers vorhanden war.

Die Besiedlung der Festländer setzte ein im oberen Silur, mit dem Erscheinen erster, noch sehr primitiver Landpflanzen, die zwar wohl noch an eine feuchte Umwelt gebunden waren, z.T. wohl auch noch im flachem Wasser standen, aber mit ihren Sporangien tragenden Sprossen in die freie Luft emporragten. Blätter fehlten diesen ersten Landpflanzen noch (Psilophyten = Nacktfarne).

Der Übergang zum Landleben erforderte eine durchgreifende Umbildung des Pflanzenkörpers. Der in die Luft herausragende, aufrechte Sproß wird nicht mehr vom Wasser getragen, er bedarf eines tragenden, verfestigenden Stützgewebes. Er braucht eine gegen zu starke Verdunstung schützende Deckschicht, in der Spaltöffnungen sich bilden, die eine mäßige, und regulierbare Verdunstung und damit die Möglichkeit eines Stoffkreislaufes gestatten. Vor allem aber ist die Aufnahme von Nährstoffen und von Nährflüssigkeit nur in den basalen Teilen möglich, die im feuchten Bodengrund oder im Wasser wurzeln. Diese Nährstoffe müssen in den aufragenden, dem Licht ausgesetzten Sproß transportiert werden, wo über die Photo-Synthese die organischen Baustoffe gebildet werden, die

nun nicht nur das Wachstum des Sprosses ermöglichen, sondern die auch in die basalen, nicht dem Licht ausgesetzten Teile zu deren Aufbau und Wachstum zurücktransportiert werden müssen. Es muß ein diesen Stofftransport ermöglichendes Gefäß-System entwickelt werden. Der Pflanzenkörper, der bei den im Wasser driftenden Algen ein nicht durch Gewebe differenzierter, gefäßloser Thallus bleiben konnte, gliedert sich in einen basalen Wurzelteil, welcher vor allem der Verankerung und der Nahrungsaufnahme zu dienen hat, und einen dem Licht ausgesetzten Sproßteil, in dem die Photo-Synthese erfolgt und der auch die Fortpflanzungsorgane hervorbringt. Für den Stoffaustausch zwischen Wurzel- und Sproßteil gliedert sich das Gefäßsystem ab. Waren die Algen Thallus-Pflanzen, so sind die Landpflanzen Gefäßpflanzen. Schon die ersten Landpflanzen die einfachen Psilophyten haben vom Basalteil abgegliederte Sprosse und einfachste Gefäßbündel.

Der Schritt von der Thallus- zu der Gefäßpflanze vollzieht sich an der Wende von Silur zu Devon. Der an die Luft herausragende Sproß empfängt eine größere Menge von Licht-Energie als der im Wasser untergetauchte Thallus, da das Wasser einen Teil der Lichteinstrahlung absorbiert. Die Photo-Synthese intensiviert sich und damit auch der organische Stoff-Aufbau. Sämtliche Lebensprozesse der Landpflanze werden aktiviert. Wenn die ans Wasser gebundenen Algen durch Jahrmilliarden hindurch auf der einfachen Organisationsgrundlage des Thallus stehen bleiben und sich nur geringfügig wandeln, vor allem in den Fortpflanzungsorganen, so tritt nunmehr infolge der Aktivierung der Lebensprozesse eine rasche, fast überstürzte Differenzierung und Weiter- und Umbildung ein, bei gleichzeitiger starker Steigerung des Größenwuchses. Von den zu Anfang noch nackten Sprossen gliedern sich die Blätter ab und vergrößern die Licht aufnehmende

Oberfläche beträchtlich, wodurch der gesamte Lebensablauf noch zusätzlich intensiviert wird. Es entstehen die Bärlapp-, Schachtelhalm- und Farngewächse, zum Teil baumwüchsige Riesenformen hervorbringend. In rascher Folge, fast gleichzeitig damit entstehen auch die ersten Samenpflanzen (Nacktsamer), auch sie groß und baumwüchsig, bei denen die Vorgänge der Fortpflanzung und Verbreitung besser auf die Bedingungen des Landlebens eingestellt sind als bei den Sporenpflanzen.

Der Übergang aufs feste Land bewirkt einen gewaltigen Anstoß zu einer vielseitig differenzierten, reichen Pflanzenwelt, die dank der intensivierten Photo-Synthese ein Übermaß organischer Stoffproduktion hervorbringt. Das Ergebnis sind die weltweit verbreiteten gewaltigen Steinkohlenlagerstätten.

Dadurch wird nun auch der durch die Photo-Sythese bewirkte Verbrauch der atmosphärischen Kohlensäure, ebenso wie auch die Abgabe von Sauerstoff an die Atmosphäre gesteigert. Die bis dahin im Vergleich zu heute noch etwas Kohlensäure-reichere und Sauerstoff-ärmere Atmosphäre bekommt in dieser Zeit wohl die Zusammensetzung, die auch heute noch besteht. Der höhere Sauerstoff-Gehalt der Atmosphäre bedingt in der Folgezeit einen rascheren Zersatz organischer Stoffe. Die so gewaltige Aufhäufung von Steinkohlen, wie sie für die Steinkohlen-Periode (Karbon) typisch ist, klingt daher nach-karbonisch rasch ab. Späterhin werden solche gewaltigen Anhäufungen organischer Produkte auf der Festlandsoberfläche nur noch unter besonderen Bedingungen und nicht mehr so weltweit auftreten können.

Dem Übergang der Pflanzen auf das Festland folgt auf dem Fuße der Vorstoß der Tierwelt auf das Festland, die ja nun auch auf dem bis dahin keine Nahrung in Form organischer Stoffe bietenden Festland einen reichen Nahrungs-

tisch vorfinden. Der Vorstoß aufs Festland gelingt vor allem den Formenkreisen, die ein den Körper tragendes und stützendes Skelett haben, so daß sie des Wassers als stützendem Element entraten können, und deren Atmungsorgane vor Austrocknung einigermaßen geschützt sind. Das sind vor allem die Wirbeltiere mit ihrem gut gegliederten Innenskelett und ihren vom Vorderdarm (Schlund) aus gebildeten Atmungsorganen, und die Gliederfüßer mit ihrem gegliederten Hautskelett, das sie gleichzeitig vor Verdunstung schützt, und deren Atmungsorgane auf der Körperunterseite relativ gut geschützt sind.

Und ähnlich wie bei den Pflanzen, so bedeutet auch bei den Tieren der Übergang zum Landleben eine starke Aktivierung der Lebensprozesse und in der Folge eine rasch fortschreitende Differenzierung und Fort- und Umbildung. Die festländische Oberfläche bietet nicht nur eine große, engräumig wechselnde Verschiedenheit der Lebensbedingungen, im Vergleich zu den relativ monotonen Verhältnissen im ozeanischen Raum, damit einen Anstoß zu verschiedenartigster Differenzierung gebend, sondern es ist auch der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre wesentlich größer als im Wasser. Wenn also einmal die Fähigkeit zur Atmung, d.h. zur wohl dosierten Sauerstoff-Aufnahme und zum gebundenen, für die Gewebe unschädlichen Sauerstoff-Transport zu den Stellen, wo er für die Verdauung gebraucht wird, erworben war, so ermöglichte die freie Verfügbarkeit über den Sauerstoff eine Intensivierung der Atmung und damit eine Beschleunigung und Verstärkung des gesamten Stoff- und Energie-Umsatzes. Die zum Landleben übergegangenen Vertreter der Wirbeltiere und Gliederfüßer bringen nicht nur im Vergleich zu den im Meere verbleibenden Vertretern eine ungleich viel größere Mannigfaltigkeit und Differenzierung hervor, sondern das vollzieht sich auch, ebenso wie bei den Land-

pflanzen in einem außerordentlich beschleunigten Tempo. Sämtliche Lebensaktivitäten sind gesteigert.

Wenn z.B. die Fische vom Devon bis zur Gegenwart ihren Grundtypus vom ganoiden zum teleostiden Typus nur mäßig um- und weiterbilden, so haben die Tetrapoden in der gleichen Zeit ihre Organisation von den Lurchen und Stegocephalen über die Vielfalt der Reptilien und Saurier zu den Vögeln und Säugetieren weitergebildet. Gleiches zeigt sich sogar beim Vergleich von den zum aquatischen Leben zurückkehrenden Tetrapoden mit den auf dem Festland bleibenden; man stelle etwa die trägen Schildkröten den Eidechsen und Schlangen gegenüber. Und wenn wir bei den Gliederfüßern die extrem konservativen Limuliden, aber auch die um vieles umbildungsfreudigeren Krebse den Spinnen und Insekten gegenüberstellen, so finden wir auch hier den gleichen Verhaltensgegensatz.

Der an der Wende von Silur zu Devon erfolgende Vorstoß der Pflanzen- und Tierwelt auf das rasch sich besiedelnde Festland bedeutet wiederum, so wie zuvor die überstürzte Entfaltung der Tierwelt an der Wende vom Präkambrium zum Kambrium, einen neuen Anstoß im Werdegang des Lebens: In der vorausgehenden Zeit des älteren Paläozoikums -- vom Kambrium bis zum Silur -- registrieren wir eine relativ gleichförmige Umbildung der zu Anfang entstandenen Grundtypen und Baupläne; nunmehr erscheint in einer fast überstürzten Umbildung eine in gesteigerter Aktivität und Gestaltungskraft sich äußernde neue Intensität und Dimension.

Aber nicht nur hat, wie wir vermuten müssen, dank der Entwicklung der Landpflanzenwelt die Atmosphäre ihren heutigen Charakter als eine relativ Sauerstoff-reiche Atmosphäre bekommen, wodurch der biosphärische Grundkreislauf intensiv iert und beschleunigt wurde, sondern es hat auch die immer vollständiger werdende Pflanzendecke

der Festländer sämtliche Vorgänge der Verwitterung, der Erosion und Abtragung, des Wasserkreislaufes nachhaltigst gewandelt und damit wohl auch auf das Klima und die Luftströmungen sich ausgleichend und harmonisierend ausgewirkt. In welchem Ausmaß das der Fall war, kann man sich ungefähr vorstellen, wenn man betrachtet, wie die weiträumige Waldvernichtung in Nordamerika eine Versteppung, ja Verwüstung verursacht hat.

Der Vorstoß und die immer vollständigere Besiedlung des Festlandes hat diese ursprünglich wüstenhaft unwirtlichen Räume zu Lebensräumen umgewandelt und damit die Bedingungen für die so vielfältige Entwicklung der Landlebewelt geschaffen. Auch hier hat das Leben sich nicht den Gegebenheiten angepaßt, sondern hat den seinen Bedürfnissen entsprechenden Rahmen geschaffen. Die Biosphäre ist zu einer geschlossenen, die gesamte Erdoberfläche, einschließlich der Wasser- und Lufthülle, umschließenden Hülle des Erdkörpers geworden. Und es ist der von der Aktivität des vielseitig differenzierten Lebens aufrecht erhaltene Stoffkreislauf, der fast zur Gänze die Geschehensabläufe an der Erdoberfläche regelt und ordnet. Wenn wir seit Jahren beobachten, daß immer katastrophaler sich auswirkende Klima- und Wetter-Unregelmäßigkeiten -- Sturmfluten, Überschwemmungen, Dürrekatastrophen -- auftreten, so ist dies z.T. wohl die Folge davon, daß wir mit unserer technisierten Zivilisationslandschaft der Biosphäre immer größere Wunden zufügen.

Eine der biosphärischen Zusammenhänge nicht bewußte und daher lebensfeindliche, ja das Leben verachtende Technologie verringert fortschreitend unsere Lebensqualitäten. Wenn uns die Umwelt zu einem langsam ins Bewußtsein dringenden Problem geworden ist, so wird daraus deutlich, wie sehr eine nur mechanistisch-kausale Zusammenhänge anerkennende Wissenschaft, die in einer entsprechen-

den Technologie sich erfüllt, ihren Blick vor der Realität verschlossen hat. Diese Realität ist eben nicht nur kausal-mechanisch determiniert, sondern die kausal-mechanischen Beziehungen sind einem durch sie sich verwirklichenden Ordnungszusammenhang eingefügt. Dieser bestimmt entscheidend das Geschehen und darf nicht ungestraft durchbrochen werden.

5. Die Entfaltung des Tierreichs während der Erdgeschichte.

Wir haben den Werdegang des Lebens in seinen Hauptzügen verfolgt. Wir haben erkannt, daß die vom Leben erfüllte Erdoberfläche die Biosphäre, nicht eine ursprüngliche Gegebenheit ist, an die das Leben sich angepaßt hat, sondern daß, gerade umgekehrt, die Biosphäre das Produkt des Lebens ist. Die Biosphäre ist eine eigenständige Zone, in der -- das ist selbstverständlich -- die chemischen und physikalischen Kausalbeziehungen ebenso gelten wie überall. Sie aber stehen hier im Dienst einer übergeordneten, eben der lebendigen Gesetzlichkeit, die sich ihrer bedient, sie in einer komplexeren Strukturordnung zusammenfügt und bindet.

Wir haben des weiteren erkannt, daß diese Biosphäre nicht von Anfang an vorhanden war, sondern sich aus einfachsten Anfängen zu einer immer umfassenderen Strukturordnung weitergebildet hat, indem sie immer mehr und immer durchgreifender chemische und physikalische Gesetzmäßigkeiten in sich eingliederte.

Wir haben schließlich erkannt, daß dieser in der geschlossenen Biosphäre ausmündende Werdegang nicht ein gleichförmig fortschreitender Prozeß ist, sondern in wenigen großen Etappen sich vollzogen hat. Einer sehr lange dauernden Frühphase einer an das Meer gebundenen Algenwelt baut sich, nachdem diese mit der Sauerstoff-

Atmosphäre die Voraussetzungen dafür geschaffen hat, in einem fast stürmisch verlaufenden Neuansatz das tierische Dasein, zunächst auf das Meer beschränkt, auf. Mit dem ebenso stürmisch verlaufenden Neuansatz durch die Eroberung des festen Landes leitet sich sodann die Bildung der geschlossenen Biosphäre ein.

Damit haben wir den allgemeinen Rahmen. Wir gehen mehr ins Einzelne. Wir wollen, uns auf die Hauptzüge beschränkend, den dank der fossilen Überlieferung auch im einzelnen verfolgbaren Werdegang der Tierwelt vom Kambrium bis zur Gegenwart uns vor Augen führen.

In einem, an der Erdgeschichte gemessen, kleinen Zeitabstand folgt der Ediacara-Fauna die um ein Vielfaches differenziertere Fauna des Kambriums. In ihr sind, mit Ausnahme der Wirbeltiere, sämtliche Tierstämme durch Fossilien belegt, zwar jeweils mit noch recht einfach gestalteten Frühformen, aber doch durch ihre typischen Baupläne wohl charakterisiert. Die verschiedenen Stämme -- Poriferen, Coelenteraten, Arthropoden, Mollusken, Tentaculaten, Echinodermen -- sind deutlich voneinander abgesetzt und unterschieden. Vermittelnde Zwischenformen zwischen ihnen sind nicht vorhanden. In der Ediacara-Fauna waren neben Formen, die keinem bekannten Tierstamm zuzuordnen sind und die im Kambrium schon wieder verschwunden waren, primitivste Vertreter von Coelenteraten, Anneliden und Arthropoden nachzuweisen. Zu ihnen treten nun also Primitiv-Vertreter aller übrigen Tierstämme.

Da die noch durchweg hartteil-lose Ediacara-Fauna nur dank sehr günstiger Erhaltungsbedingungen überliefert ist, darf man mit Sicherheit annehmen, daß die in der kambrischen Fauna neu auftretenden Stämme in der Ediacara Zeit noch nicht existierten. Sie sind also in dem erdgeschichtlich kurzen Zeitraum zwischen der Ediacara-

Zeit und dem Kambrium, d.h. mehr oder weniger gleichzeitig nebeneinander entstanden. Die Ediacara-Fauna stand -- so darf man daraus schließen -- dem Anfang der tierischen Entwicklung noch sehr nahe. Ihr ging keine lange Vorgeschichte voraus. Die alte Stammbaumvorstellung, die ja nur eine stammesgeschichtliche Umschreibung des Systems ist und welche daher die differenzierteren Baupläne als nacheinander aus einem Zentralstamm primitivster Baupläne abgezweigte Seitenäste auffaßte, war durch das unvermittelte gleichzeitige Auftreten sämtlicher Tierstämme im Kambrium zur Annahme einer langen, nicht durch Fossilien belegten Vorgeschichte gezwungen. Das hat die Entdeckung der Ediacara-Fauna nicht bestätigt. Diese Stammbaum-Vorstellung muß verlassen werden. Die verschiedenen Baupläne der Tierstämme sind nicht durch zunehmende Differenzierung auseinander hervorgegangen, sondern sie konstituierten sich schon in der Anfangsphase der tierischen Entwicklung mehr oder weniger gleichzeitig nebeneinander. Sie sind verschiedene Ausprägungen eines ihnen allen gemeinsamen Grundtypus, dessen Organisation man sich als einen Gastrula-ähnlichen Bauplan vorstellen darf. Dieser ist in den Coelenteraten, zwar mehr oder weniger stark modifiziert, aber nicht durchgreifend umgestaltet, erhalten geblieben.

Die kambrische Tierwelt ist in allen Stämmen von der Ediacara-Fauna unterschieden durch das Vorhandensein von Hartteilen (Skelett- und Schalenbildungen). Die Fähigkeit zur Hartteilbildung ist der entscheidende Fortschritt von der Ediacara- zur kambrischen Fauna. Ihr ist wohl die rasche Ausprägung der so verschiedenartigen, gleichzeitig erscheinenden Baupläne zu verdanken. Die Hartteile fixieren ja nicht nur weitgehend die Körpergestalt, sondern als Stütz- und Aufhänge-Organe für die Weichteile ermöglichen sie auch eine

stärkere Körper-Differenzierung. Art und Gestalt der ersten Anlage der Hartteile wird entscheidend für die Bauplan-Gestaltung.

Die Hartteile der kambrischen Fauna sind überwiegend aus organischen Skelett-Substanzen gebildet (Chitin, Spongin, Conchiolin). Chemisch gesehen sind sie Harnsäure-Derivate. Die Hartteilbildung ist also wohl von den Ausscheidungsprodukten des Stoffwechsels ausgegangen, die nicht mehr abgestoßen, sondern an der Körperoberfläche lokalisiert und sodann als Schutz- und Stütz-Organ in Funktion genommen wurden. Die Mineralisierung der Hartteile durch Kieselsäure- oder Kalkeinlagerung in die organische Skelettsubstanz tritt im Kambrium noch zurück.

Wenn in der kambrischen Fauna sämtliche Tierstämme mit Ausnahme der Wirbeltiere vertreten sind, so zeigt diese Fauna ihren urspünglichen Sondercharakter darin, daß neben den Coelenteraten, die schon in der Ediacara-Fauna vorherrschten und die auch im Kambrium noch weitgehend hartteil-los blieben (Medusen), vor allem die Arthropoden, die ein Hautskelett bilden, d.h. die abgeschiedenen Feststoffe unmittelbar im Tegument abgelagerten, und die Poriferen, die kleine Hartteil-Elemente (Spikula) im Mesenchym ablagern, durch Formenvielfalt sich auszeichnen und auch mengenmäßig überwiegen. Schalenbildner (Brachiopoden und vor allem Mollusken), welche mit der Schale ein von bestimmten Partieen der Körperoberfläche ausgeschiedenes neues Organ bilden, treten demgegenüber etwas zurück, ebenso wie auch die kompliziertere Kalkskelette bildenden Echinodermen. Die auf das Kambrium beschränkten, noch etwas problematischen Archaeocyathen nehmen eine Sonderstellung ein.

Die kambrische Tierwelt zeigt zwar eine erstaunliche Formenvielfalt, aber das gilt vor allem für das Un-

terkambrium -- reichere Fossilgemeinschaften sind nicht gleichmäßig in allen kambrischen Formationen verbreitet, sondern neben lokalen, fossilreichen Vorkommen sind weit verbreitet fossilarme bis fossilleere Schichtfolgen vorhanden. Man muß sich wohl vorstellen, daß diese Fauna sich von einzelnen, lokalen, getrennten Entfaltungszentren aus entwickelte, zwischen denen noch kaum oder gar nicht besiedelte Meeresräume sich befanden. Im Laufe des Kambriums weiteten sich diese Entfaltungszentren mehr und mehr aus zu einer immer geschlosseneren Besiedlung der marinen Räume.

Im Ordovicium waren die marinen Räume vollständig besiedelt. Die ordovicischen Formationen zeichnen sich überall durch ihre mehr oder weniger reiche Fossilführung aus. Der Stoffwechsel hat sich in sämtlichen Tierstämmen so weitergebildet, daß er die Fähigkeit hatte, den im Meerwasser immer gelöst enthaltenen Kalk in die Hartteile einzubauen. Kalk ist seit dem Ordovicium bis zur Gegenwart das vorherrschende Aufbaumaterial der Hartteile. Auf dieser Basis erfolgte nun im Ordovicium eine mannigfaltig sich differenzierende Entfaltung sämtlicher im Kambrium mit ihren Grundbauplänen ausgeprägten Tierstämme.

Innerhalb der Coelenteraten erscheinen die massigen, riffbilden Stromatoporen; die Tabulaten und Tetrakorallen mit ihren kräftigen Kalkskeletten entfalten sich reich. Bei den Arthropoden registrieren wir neben anderen vor allem die z.T. Riesenformen hervorbringenden Muschelkrebse mit kräftiger Kalkschale; die Trilobiten lagern verstärkt Kalk in ihr Hautskelett ein, sind außerordentlich viel gestaltig und z.T. großwüchsig; auch die Merostomen entfalten sich reich. Bei den Brachiopoden treten die im Kambrium vorherrschenden Hornschaler zurück und die kalkschaligen, artikulaten Brachio-

poden bringen fast sprunghaft eine unübersehbare Formenvielfalt hervor und bilden durch ihre Massenentfaltung ein vorherrschendes Faunenelement. Bei den im Kambrium noch seltenen Mollusken zeigen die Muscheln und vor allem die Schnecken eine erste Entfaltung und die Kopffüßer (Tintenfisch-Verwandte) bringen sprunghaft eine gewaltige Formenfülle hervor; unter ihnen fallen vor allem die einige Meter lang werdenden Riesen der Geradhörner auf. Die Stachelhäuter, noch selten im Kambrium und noch mit im allgemeinen zarten Skeletten, bringen in rascher Entfaltung die oft in gesteinsbildender Häufigkeit auftretenden, massive Skelettkapseln bildenden Beutelstrahler (Cystoideen) und einige kleinere, verwandte Formengruppen hervor, neben denen auch schon die Seelilien sich zu entfalten beginnen und Seesterne mit massiven Skeletten erscheinen, sowie erste, noch ganz primitive Seeigel. Als Seltenheit kommen im Ordovicium in Form von Resten primitiver Chordaten erste Vertreter des im Kambrium noch nicht nachgewiesenen Vertebraten-Stammes vor. Manches spricht dafür, daß auch dieser Stamm in das Kambrium zurückreicht, aber nicht dokumentiert ist, da er noch keine Hartteile hervorbrachte.

Diese Mannigfaltigkeit, in der die im Kambrium durch ihre Grundbaupläne konstituierten Stämme während des Ordoviciums sich spezifizieren und differenzieren, ohne daß abgesehen von den Chordaten -- ein neuer Bauplantypus dazukommt, setzt sich mit geringen Akzentverschiebungen, nur wenig modifiziert in das Silur fort. Die Riesenformen der Gehäuse-Cephalopoden sind verschwunden, ebenso wie auch bei den Muschelkrebsen und Trilobiten nicht mehr die vorherigen Größen erreicht werden. Unter den Stachelhäutern sind die Cystoideen bis auf wenige Nachzügler verschwunden, umso reicher entfalten sich an ihrer Stelle die Seelilien und die Knospenstrahler (Bla-

stoideen) künden sich mit ersten Vertretern an.

Im Devon nimmt die Formenvielfalt der Trilobiten und Muschelkrebse merklich ab; es erscheinen die ersten Vorläufer der höheren Krebse. Die Brachiopoden sind mit gleichbleibender Formenfülle noch immer vorherrschendes Faunen-Element. Muscheln und Schnecken, die ihnen gegenüber noch im Hintergrund bleiben, entfalten sich etwas reicher. Unter den Gehäuse-Cephalopoden treten die bis dahin herrschenden gerade gestreckten Formen in den Hintergrund, an ihrer Stelle erscheinen die spiralig eingerollten Ammoniten. Unter den Stachelhäutern setzen die Seelilien formenreich fort; die reicher entfalteten Knospenstrahlen treten an die Stelle der fast ganz verschwundenen Beutelstrahler; die Alt-Seeigel beginnen sich reicher zu entfalten. Gleichzeitig mit dieser, die ordovicisch-silurische Entwicklung nur wenig modifizierenden Weiterbildung der marinen Wirbellosen-Fauna tritt mit den aus den noch kieferlosen Chordaten-Vorformen des Silur hervorgegangenen gnathostomen, ausgestorbenen Panzerfischen, den Haien und den echten Fischen ein neues Element in der marinen Lebewelt in den Vordergrund. Auch hier registrieren wir das Phänomen, daß der gnathostome Wirbeltier-Typus in seinen Anfängen mit zahlreichen, gleichzeitig nebeneinander auftretenden Ausprägungen erscheint. Gleichzeitig auch vollzieht sich der im vorhergehenden Abschnitt geschilderte Vorstoß der Pflanzen- und Tierwelt auf das Festland, der eine stürmische Entfaltung der festländischen Lebewelt einleitet.

Karbon und Perm zeigen eine relativ gleichförmige Weiterbildung der marinen Lebewelt. Während unter den Wirbeltieren die verschiedenen Panzerfisch-Gruppen rasch wieder verschwinden, die Lungenfische und Quastenflosser noch relativ reich sich entfalten und die Haie und

Fische sich formenreich weiterbilden, beobachten wir in der Wirbellosen-Fauna während dieser das Ende der paläozoischen Ära einleitenden Perioden eine langsam einsetzende Verarmung der Formenfülle. Muschelkrebse und Trilobiten, die schon im Devon im Abstieg waren, gehen noch weiter zurück und die Trilobiten verschwinden mit letzten Nachzüglern im Perm ganz. Die Tetrakorallen, im Karbon noch formenreich, nehmen im Perm rasch ab, um dann ganz zu verschwinden, ebenso die Tabulaten Korallen. Auch die Knospenstrahler, im Karbon noch reich entwickelt, starben im Perm aus, ebenso die meisten Formenkreise der Seelilien, von denen nur ein Formenkreis über das Perm hinaus überlebt. Gleiches gilt für die im Karbon reich entfalteten Alt-Seeigel. Von den bis in das Perm eine beherrschende Rolle spielenden formenreichen Brachiopoden erlöschen am Ende des Perm die meisten Formenkreise; nur zwei von ihnen überleben und spielen in nachpermischen Zeiten noch eine gewisse Rolle. Nur die höheren Krebse, die Gehäuse-Cephalopoden, Muscheln und Schnecken reichen mit zunehmender Entfaltung in die folgenden Zeiten hinein.

Die marine Wirbellosen-Fauna ist am Ende des Perm eigenartig verarmt. So ist denn das beginnende Mesozoikum, die Trias, durch eine im Vergleich zu den paläozoischen Formationen relativ monotone marine Wirbellosen-Fauna gekennzeichnet Die Mollusken (Ammoniten und Nautilen, Muscheln und Schnecken), neben denen die höheren Krebse eine gewisse Rolle spielen, bestimmen das Gepräge. Brachiopoden, Seelilien, Muschelkrebse sind nur durch wenige überlebende Formenkreise vertreten. An der Stelle der verschwundenen Tetrakorallen erscheinen die ersten, wenigen und noch seltenen Vertreter der Hexakorallen. An die Stelle der verschwundenen Alt-Seeigel treten die ersten noch seltenen Vertreter der modernen Seeigel, bleiben aber im Faunenbild bedeutungslos.

Das ändert sich durchgreifend vom beginnenden Jura an. Die von den am Ende des Paläozoikums verschwundenen Formenkreisen frei gewordenen Lebensräume werden durch eine ungeheuer reiche Entfaltung erfüllt, die von den Stämmen ausgeht, welche ohne stärkere Einschnitte die Wende von Perm zu Trias überlebt haben. Das sind zunächst die Ammoniten, die vom Jura an bis zum Ende der Kreide als Neo-Ammonoideen ihre höchste Blüte erleben und eine ungeheure Formenvielfalt hervorbringen. Zu ihnen kommen die zaghaft schon im Karbon erscheinenden Belemniten und echten Tintenfische, bei denen die Schale vom Weichkörper umwachsen wird und mehr oder weniger stark sich zurückbildet. Das sind sodann die Muscheln, die während des Paläozoikums immer im Schatten der Brachiopoden gestanden waren, mit der Entfaltung monomyarer Formenkreise (Austern, Pectiniden usf.), sowie der heterodonten und desmodonten Formenkreise. Das sind weiter die Schnecken, bei denen die höher differenzierten Formenkreise der siphonostomen Schnecken und die Hinterkiemer sich reich entfalten. Von den Brachiopoden spielen nur die beiden überlebenden Formenkreise der Terebrateln und Rhynchonellen noch eine gewisse Rolle.

An die Stelle der verschwundenen Trilobiten treten nun die höheren Krebse, vor allem die Zehnfüßerkrebse, unter denen alle heute noch lebenden Formenkreise mit ihren Frühformen erscheinen. Die Muschelkrebse entfalten sich aus den wenigen überlebenen Gruppen zu der neuen Formenfülle der heute noch lebenden Formenkreise. Der einzige überlebende Formenkreis der artikulaten Seelilien erlebt im Jura noch eine Nachblüte. Aus den dürftigen Anfängen der Trias entfalten sich, an der Stelle der verschwundenen Alt-Seeigel, die modernen Seeigel, von denen alle heute noch lebenen Formenkreise, mehr oder weniger gleichzeitig erscheinend, formenreich vertreten sind. Die ersten Vorläufer der Hexakorallen

aus der Trias -- Nachfolge-gruppe der paläozoischen Tetrakorallen -- kommen zu formenreicher Entfaltung. Wir erwähnen noch die Schwämme, die nach einer ersten Entfaltung im älteren Paläozoikum ganz in den Hintergrund getreten waren, und die jetzt im Jura eine bis in die Oberkreide sich fortsetzende arten- und individuenreiche Entfaltung erleben. Zuzufügen wäre, daß auch die einzelligen Foraminiferen, die wir bis in das frühe Paläozoikum zurückverfolgen können, die aber, abgesehen von einer karbonisch-permischen Entfaltungsphase, immer recht bedeutungslos geblieben waren, vom Jura an mit ihren kalkschaligen Formenkreisen eine bis zur Gegenwart zunehmende Entfaltung einleiten.

Wenn wir die überreiche Formenfülle der marinen Wirbellosenfaunen, die sich vom Jura an aus der verarmten Trias-Fauna herausgebildet hat, mit der des Paläozoikums vergleichen, so zeigt sich, daß die mesozoische Formenvielfalt anderer Art ist als die paläozoische. Die Caesur an der Wende von Präkambrium zu Kambrium kann nicht gleichgesetzt werden der an der Wende von Paläozoikum zu Mesozoikum.

Am Beginn des Präkambrium tritt uns eine breit gefächerte Vielfalt neu auftretender Baupläne entgegen. Diese alle entfalten sich während des Paläozoikums teils rascher, teils fast stürmisch, teils langsamer, teils vielfältig aufspaltend und sich verzweigend, teils geschlossener und einfacher bleibend nebeneinander, jeweils im Rahmen ihres Bauplan-Typus verharrend. Das gibt den paläozoischen Faunen ihre unverwechselbare Vielfalt. Am Ende des Paläozoikums verschwindet ein Teil dieser im Paläozoikum blühenden Stämme ganz. Ein anderer Teil persistiert mit seinen Spätformen, die aber, keine Entfaltungskraft mehr zeigend, konservativ verharrend, nur noch ein Schattendasein führen. Einige

wenige bringen nach einer kritischen Phase an der Wende von Paläozoikum zu Mesozoikum eine neue, verjüngte Entfaltung hervor, und nur einige wenige Stämme führen in stetig sich steigernder Umbildung, Differenzierung und Höherbildung zu immer reicherer Formenvielfalt. Diese sind es, welche nun die durch die ganz ausgeschiedenen oder in den Hintergrund getretenen Stämme frei gewordenen Lebensräume erfüllen und das Bild der mesozoischen marinen Lebewelt bestimmen.

Wir haben nicht mehr die Vielfalt der heterogenen, verschiedenen Baupläne, sondern eine Konzentration auf eine Auslese aus den im kambrischen Aufbruch entstandenen Bauplänen, die aber nun dafür umso vielseitiger und differenzierter sich auseinanderfalten.

Ähnliches wiederholt sich an der Wende von Mesozoikum zu Känozoikum. Wiederum erlöschen einige der bis dahin noch blühenden Stämme, vor allem die Ammoniten und Belemniten, einige der im Mesozoikum reich entfalteten Muschelgruppen, vor allem die Pachyodonten, und Schnekkengruppen, wie die Nerineen. Die im Mesozoikum so reich entfalteten Schwämme treten in den Hintergrund. Die mit den Überlebergruppen der Terebrateln und Rhynchonellen im Mesozoikum noch eine beschränkte Nachblüte erlebenden Brachiopoden treten nun noch mehr zurück in die Bedeutungslosigkeit. Gleiches gilt für die Seelilien, bei denen die Artikulaten als einzige Überlebergruppe noch eine gewisse Rolle im Mesozoikum spielten. Mit umso größerer Formenvielfalt aber erfüllen nunmehr die Schnekken, Muscheln, Seeigel, See- und Schlangensterne, die höheren Krebse und die Hexakorallen die gesamten marinen Lebensräume. Und sie bestimmen das Gepräge der marinen Wirbellosen-Welt. Es hat also noch eine weitere Konzentration hinsichtlich der vorherrschenden Baupläne stattgefunden, diese aber sind vielseitiger auseinandergefaltet.

Wir erkennen nicht das Bild eines Stammbaumes, in dem aus einem zentralen Hauptstamm immer neue Seitenäste abzweigen, sondern das eines Stammstrauches, in dem aus der Wurzel zahlreiche Triebe sprossen. Diese kümmern teils von Anfang an, wenig wachsend und bald wieder absterbend, teils wachsen und verzweigen sie sich rasch und kräftig, um früher oder später abzusterben, teils wachsen sie, weniger verzweigt rasch in die Höhe, um erst später sich reicher zu verästeln und mit ihrem Schatten die weniger hoch gewachsenen verkümmern oder absterben zu lassen.

Am Anfang der Entwicklung des Tierreiches, so fassen wir zusammen, steht eine außerordentlich breit gefächerte Organisationsmannigfaltigkeit der marinen Wirbellosen, neben denen der Wirbeltierstamm,erst mit Verspätung durch Fossilien belegt, in Erscheinung tritt. Die Mehrzahl dieser verschiedenartigen Organisations- und Bauplantypen verschwindet nach einer mehr oder weniger reichen und mehr oder weniger raschen Entfaltung entweder ganz oder fristet mit dem einen oder anderen überlebenden Zweig, der sich nichtmehr wesentlich weiterbildet, ein Schattendasein bis zur Gegenwart. Nur einige Organisationstypen aus dem reichen Anfangsangebot entfalten sich durch die gesamte, überblickbare Erdgeschichte und erleben eine in Etappen sich vollziehende Weiter- und Höherbildung ihrer Grundorganisation. Unter diesen schiebt sich der erst verspätet in Erscheinung tretende Vertebratenstamm immer stärker als beherrschendes Element in den Vordergrund.

6. Entwicklungszyklen.

Das in diesem Überblick erkennbare Verhaltensschema im stammesgeschichtlichen Ablauf finden wir immer wieder, auch wenn wir mehr ins Einzelne gehen und die Entfaltung innerhalb der Stämme, Klassen, Ordnungen usf. analysieren.

Ein erster primitiver Tetrapode mit noch kleinen, schwachen Extremitäten, einer langen, kaum gegliederten Wirbelsäule und einem flachen, breiten, von einem geschlossenen Schädeldach bedeckten Kopf tritt uns im Devon entgegen. Wir können ihn den Lurchen (Amphibien) im weiteren Sinn zuordnen.

Schon im Karbon prägt sich dieser einfache Grundtypus in einer Fülle verschiedener, gleichzeitig nebeneinander auftretender Abwandlungen aus, die alle ein amphibisches Leben führten, z.T. wohl auch zeitlebens Kiemen hatten. Die meisten von ihnen verschwinden schon im Perm wieder. Nur zwei Formenkreise überleben bis zur Gegenwart, die Schwanzlurche (Urodelen)und der in den Kröten-ähnlichen (Anuren) kulminierende Formenkreis, der im Jung-Paläozoikum und Mesozoikum mit den Stegocephalen eine schon in der Trias aussterbende großwüchsige Seitenlinie hervorbrachte.

Innerhalb dieser jung-paläozoischen, vielgestaltigen amphibischen Tetrapoden treffen wir neben den durch ihren breiten, flachen Schädel mit geschlossenem Schädeldach sich als den Amphibien im eigentlichen Sinn zugehörig ausweisenden Formenkreisen in den Anthracosauriern eine Gruppe an, die zwar auch amphibisch lebte, aber durch schmäleren, höheren Schädel, der eine etwas größere Gehirnhöhle umschloß, und durch andere korrelativ damit verknüpfte, anatomische Eigenschaften reptiloide Züge erkennen läßt. In Hylonomus erscheint sogar schon ein erstes echtes Reptil. Schon in dieser

Frühphase der Tetrapoden-Entwicklung, im Karbon, sind neben den zahlreichen Formenkreisen der Amphibien auch schon auf den Reptil-Typus hinweisende Formen und sogar echte Reptilien vorhanden. Diese sind nicht Abkömmlinge der Amphibien, sondern der reptiloide Grundtypus ist schon zu Beginn neben dem amphiboiden aufgetreten, als reptiloide Ausprägung des Tetrapoden-Grundtypus.

Während die Amphibien durch die Verbreiterung und Verflachung des Schädels die Schädelform der Fisch-Vorläufer sehr stark abwandeln, hält der reptiloide Typus konservativer an der schmäleren und höheren Schädelform der Fische fest. Der höher gewölbte Schädel erlaubt eine freiere Entwicklung des Gehirnschädels als der sehr flache, von einem geschlossenen Schädeldach bedeckte Amphibienschädel. Die dotterreicheren Eier ermöglichen eine Embryonalentwicklung im Ei und machen dadurch die Metamorphose einer frei lebenden, kiemenatmenden Larve zum luft-atmenden Adultstadium überflüssig. Die reptiloide Ausprägung des Tetrapoden-Grundtypus wird dadurch umwelt-unabhängiger.

Schon im Perm ist der im Karbon erscheinende Reptil-Typus durch zahlreiche, ganz verschiedenartig ausgeprägte Formenkreise vertreten, die gleichzeitig nebeneinander auftreten. Auch hier wieder eindrucksvoll das gleiche Phänomen, daß der Grund-Bauplan schon in seinen Anfängen sich in typisch verschiedenen Ausprägungen realisiert. Während die Amphibien durch die starke Schädel-Verflachung in einer Weise festgelegt sind, daß kaum Raum für eine freiere Entwicklung des Gehirnschädels vorhanden ist, gestattet der höher gewölbte Schädel der Reptilien eine freiere Entwicklung auch der Gehirnkapsel. Die Bildung von Schläfen-Durchbrüchen des Schädeldaches, wodurch die Kiefermuskulatur auf die

Schädel-Außenseite sich verlagern kann, gibt der Entwicklung des Gehirnschädels noch zusätzliche Raum-Möglichkeiten. Neben Formenkreisen, die am geschlossenen Schädeldach festhalten und rasch wieder aussterben -- die Schildkröten sind ein eigenartig abgewandelter Abkömmling dieser konservativen Primitiv-Gruppen -- erscheinen schon im Perm zahlreiche Formenkreise mit Schläfendurchbrüchen.

Bei dieser differenzierten Umbildung des Schädels durch die Schläfendurchbrüche zeigt sich wieder eine breite Auffächerung schon von der Wurzel her. Neben den wieder zum Leben im Wasser zurückkehrenden Ichthyosauriern und Sauropterygiern, die eine Sonderstellung einnehmen, registrieren wir eine Auffächerung nach zwei Umbildungsmodellen. Bei dem einen bilden sich zwei Schläfenöffnungen, zu denen noch eine dritte Präorbital-Öffnung kommen kann. Dieses sauroide Umbildungsmodell entfaltet sich in den zur Bipedie tendierenden Dinosaurier-Gruppen, den Krokodilen und Flugsauriern. Es kulminiert in den sauroid bleibenden, den Schädel in Knochenspangen auflösenden Schlangen und Eidechsen und den über die Reptilien hinausführenden Vögeln. Ihm ist auch der Sonderstamm der Rhynchocephalen zuzuordnen. Das andere theromorphe Umbildungsmodell -- ebenfalls schon im Perm breit aufgefächert -- bildet nur eine große Schläfenöffnung und zeigt von Anfang an die Tendenz zur Gebißdifferenzierung; es ist die Vorstufe der späteren Säugetiere.

So wie der amphiboide und reptiloide Bauplan sich schon in der noch amphibisch lebenden Frühphase der Tetrapoden-Entwicklung sondern, so erfolgt auch schon in der Reptiloiden Frühphase eine Sonderung der Bauplan-Typen, die reptilische Vorbereitungsstufen einerseits der Vögel, anderseits der Säugetiere sind.

Die Entfaltung dieser letzteren -- und wohl auch der Vögel, deren Entfaltungsgeschichte wegen der allzu lückenhaften fossilen Dokumentation nicht im einzelnen rekonstruierbar ist -- zeigt wiederum das gleiche Verhalten. Ihre ersten kleinwüchsigen Vertreter erscheinen im untersten Jura. Die seltenen Funde lassen erkennen, daß gleich von Anfang an verschieden differenzierte Formenkreise nebeneinader auftreten, die aber mit Ausnahme der Pantotherien schon früh wieder ausgestorben sind. Diese bilden den Säugetier-Grundtypus, aus dem einerseits die Beuteltiere, anderseits die plazentalen Säugetiere hervorgegangen sind. Diese erscheinen nach einer längeren, im Dunkel liegenden Anfangsphase mit kleinen primitiven Insectivoren in der oberen Kreide. An der Wende von Kreide zu Tertiär fächert dieser Ausgangstypus bei gleichzeitiger, stärkerer oder geringerer Größenzunahme in die Frühformen der verschiedenen Ausprägungen des Säugetier-Typus auf. Insectivoren, Raubtiere, Primaten, Fledermäuse, Nagetiere und die verschiedenen Huftierstämme treten mit ihren zwar noch primitiven und wenig differenzierten, aber wohl charakterisierten Frühformen im beginnenden Tertiär fast gleichzeitig nebeneinander auf; während des Tertiärs entfalten sich diese verschiedenen Ausprägungen des Grundtypus teils rascher, teils langsamer, teils stärker teils schwächer sich verzweigend, teils früher oder später wieder erlöschend, teils in zunehmender Differenzierung überdauernd, aber immer im Rahmen des ersten Ansatzes bleibend. Die größte Formenvielfalt ist schon gegen Ende des Alttertiärs erreicht. Viele der frühen Differenzierungsreihen verschwinden schon im Altteritär, andere im Lauf des Jungtertiärs; umso reicher falten sich die überlebenden Stämme auseinander. Im ausgehenden Tertiär und im Quartär treten viele der bis dahin herrschenden Stämme mehr und mehr in den Hin-

tergrund vor allem die der Großsäuger. Der aus den Primaten hervorgehende Mensch schiebt sich mehr und mehr in den Vordergrund. Nur die Kleinsäuger-Gruppen reichen mit zunehmender Formenvielfalt über das Quartär in die Gegenwart hinein.

Das was wir in einem allzu kursorischen Überblick an dem Beispiel der Tetrapoden skizziert haben, würden wir in der gleichen Form an jeder anderen großen Gruppe darstellen können, etwa bei der Enfaltungsgeschichte der Trilobiten oder Brachiopoden oder Seeigel oder Muscheln oder Ammoniten usf. Wir könnten auch zu den niedrigeren Kategorieen, etwa der Ordnungen oder Familien weitergehen, etwa die Entfaltungsgeschichte der Unpaarhufer, der Paarhufer, der Neo-Ammonoideen, der pachyodonten Muscheln, der Austern, der spatangoiden Seeigel usf. untersuchen. Wir würden überall den gleichen Entfaltungsmodus feststellen.

Nirgendwo gibt es die gleichmäßig fortschreitende, stammbaum-artige Entfaltung derart, daß ein zentraler Hauptstamm sich fortschreitend weiterbildet und differenziert und sich im Fortschreiten dieses Vorgangs immer verästelt. Immer vielmehr steht am Anfang eine kurz dauernde Phase, in welcher ein einfacher Grundtypus in mehr oder weniger zahlreiche Ausprägungen auffächert, die gleichzeitig nebeneinander auftreten und zwischen denen es keine Querverbindungen gibt. Wenn diese verschiedenen Ausprägungen übergangslos aus dem Grundtypus hervorgegangen zu zu sein scheinen, so ist dies wohl dadurch bedingt, daß die jeweilige spezifische Ausprägung in einer sehr raschen Umbildung erfolgte, so daß normalerweise wegen der Lückenhaftigkeit der fossilen Überlieferung die wenigen Zwischenglieder nicht erhalten geblieben sind. In wenigen, seltenen Fällen, so z.B. beim Übergang von den gerade gestreckten Bactriten zu den spiralig einge-

rollten Ammoniten, hat man dank günstiger Überlieferungsbedingungen den Übergang vom Ausgangstypus zur spezifischen Ausprägung Schritt für Schritt verfolgen können. Dabei hat es sich bestätigt, daß es sich um eine fast überstürzte Umprägung von Generation zu Generation handelt. Verf. hat vor vielen Jahren diese am Anfang stehende, vielgestaltige Auffächerung eines gegebenen Grundtypus in die nebeneinander erscheinenden Ausprägungen als die Phase der explosiven Entwicklung beschrieben. SCHINDEWOLF hat für diesen Vorgang später den Begriff der Typogenese geprägt.

Der Anfangsphase folgt eine lang dauernde Phase gleichmäßiger, kontinuierlicher Weiterbildung, deren Richtung und Spezialisierung durch die spezifische Organisation der in der Typogenese entstandenen Ausprägung bestimmt ist. Ich habe das seinerzeit als die Phase der orthogenetischen Weiterbildung bezeichnet und SCHINDEWOLF hat dafür den Begriff der Typostase eingeführt. Dabei kann man beobachten, daß die möglichen Abweichungen von der einmal gegebenen und eingeschlagenen Spezialisationsrichtung sich im Verlauf der Typostase fortschreitend verringern. Die Abwandlungsbreite verengt sich stetig. DE ROSA hat dies chon vor langer Zeit erkannt und ich habe dabei vom ROSA'schen Prinzip gesprochen. ERBEN hat diese Erscheinung als Einengung der evolutiven Bandbreite beschrieben. Die Spezialisierung wird immer einseitiger, die Abwandlungsmöglichkeit entsprechend geringer und damit die Abhängigkeit von ganz speziellen Umwelt- und Lebensbedingungen immer größer. Bei weitergehender Spezialisierung in der eingeschlagenen Richtung kann es zu extremen Einseitigkeiten kommen, wie bei den Riesen-Dinosauriern, Elefanten-Stoßzähnen usf. Im Zusammenhang damit kann auch eine gesteigerte individuelle Variabilität auftreten. Solche Erscheinungen zeigen eine im Aussterben endigende Spätphase an. Für sie hat SCHINDEWOLF

den Begriff der Typolyse geprägt.

Der Verf. hat seinerzeit diesen, in vielen Zügen dem individuellen Lebenszyklus von Jugend, Reife und Alter analogen Entwicklungszyklus unmittelbar mit dem Individualzyklus in Parallele gesetzt, zumal da der Entwicklungszyklus zumeist auch durch eine stetige Größenzunahme gekennzeichnet ist. Die Vertreter der Typogenese sind in der Regel relativ kleinwüchsig; im Verlauf der Typostase nimmt die Größe stetig zu.

Die ursprüngliche Vorstellung muß aber wohl in etwas modifiziert werden. Eine so unmittelbare Gleichsetzung von Individual- und phyletischem Zyklus, wie angenommen wurde, ist sicher nicht möglich. Zwar der Ablauf der Typogenese und Typostase hat sich auch durch die seitherigen Erkenntnisse im wesentlichen bestätigt. Die Typolyse aber, in der früher angenommenen Form, ist durchaus nicht die Regel. Zwar gibt es Fälle, bei denen die Typostase in einer extremen Vereinseitigung der Spezialisierung und auch einer übergroßen intraspezifischen Variabilität endigt, wie das etwa bei den Riesen-Dinosauriern, bei den Elefanten, den Höhlenbären, auch bei den Ammoniten der Oberkreide beobachtet werden kann. Mindestens ebenso häufig aber beobachten wir, daß eine Typostase mit ihren Spätformen, die oft nur noch kleinwüchsig sind, kaum noch abwandelnd, durch lange Zeiträume persistiert. Oft führt eine solche Stammlinie bis zur Gegenwart ein bedeutungsloses Schattendasein -- "lebende Fossilien" -- so wie etwa das zu den Mollusken gehörige, in den Tiefen des Pazifik entdeckte Tryblidium, ein Relikt der altpaläozoischen Monoplacophoren, oder der aus dem Jung-Paläozoikum stammende, seither kaum mehr abgewandelte Molukkenkrebs (Limulus), oder die Proetiden, welche kaum verändert als Nachzügler alt-paläozoischer Trilobitenformen noch bis ins Perm reichen, oder die in der Tiefsee lebende, den jurassischen Prosoponiden zuzuord-

nende Homolodromia; um auch die viel umbildungsfreudigeren Wirbeltiere zu erwähnen, erinnern wir etwa an unsere Neunaugen, welche den Typus der alt-paläozoischen, kieferlosen Chordaten fast unverändert bis zur Gegenwart festgehalten haben, oder an Latimeria, ein kaum abgewandelter Nachzügler der im Jung-Paläozoikum entfalteten Quastenflosser, deren letzte Relikte man bis zur Entdeckung von Latimeria in der Kreide ausgestorben wähnte, oder an die neuseeländische Brückenechse (Sphenodon), ein Relikt der vorwiegend alt-mesozoischen Rhynchocephalen.

Dabei gilt im allgemeinendie Regel, daß Formenkreise, welche sich nach der typogenetischen Aufspaltung mit lebhaftem Entwicklungstemperament differenzieren und spezialisieren, meist zur Großwüchsigkeit und Überspezialisierung neigen und nach dem Typolyse-Schema aussterben, während Formenkreise, die nach der typogenetischen Aufspaltung mit trägerem Entwicklungstemperament nur zögernd sich stärker spezialisieren und differenzieren, mit konservativen, kleiner bleibenden Spätformen noch durch lange Zeiträume persistieren können.

Die stammesgeschichtliche Entfaltung vollzieht sich nicht in einem gleichmäßig fortschreitenen Fluß über eine stetige, allmähliche Anpassung und Spezialisierung nach dem Denkschema LAMARCK's, noch auch über eine gleichmäßig stetige Folge kleiner und kleinster Mutationsschritte, wobei die Selektion jeweils das Tauglichste ausliest und fördert, nach dem Denkschema DARWIN's. Vielmehr herrscht eine ausgesprochene Periodizität. In aufeinander aufbauenden Etappen wird der gleichförmige Fluß typostatisch-orthogenetischer Weiterbildung in längeren oder kürzeren Zeitabständen unterbrochen durch typogenetische Entfaltungsphasen, die in einem fast überstürzten Tempo durchgreifender Umbil-

dung neue Organisations-Ansätze hervorbringen.

Es ist bemerkenswert, daß K. LORENZ, der sich nachdrücklich als ganz auf dem Boden des DARWIN'schen Denkschemas stehend bekennt, unvermerkt und ohne sich die Konsequenzen bewußt zu machen, mit seinem Fulgurations-Begriff diese Periodizität in das stammesgeschichtliche Geschehen durch die Hintertüre hineinläßt.

In der Typogenese, so erkannten wir, erscheint ein neuer, fortschrittlicher organisierter Bauplan, der sich uns freilich nur in seltenen Ausnahmefällen als undifferenzierte Grundform darstellt. Normalerweise tritt er uns nur in den ganz konkreten, in verschiedener Weise auf die Lebens- und Umwelts-Möglichkeiten eingestellten Ausprägungen entgegen. In ihnen sind gewissermaßen die verschiedenen im Bauplan gegebenen Möglichkeiten verwirklicht. Es sind -- so könnte man das anthropomorph ausdrücken -- Versuchs- und Probemodelle, die nun, jedes nach seinem Ausprägungsmodus, mit den Gegebenheiten der Außenwelt sich auseinandersetzen und sich entsprechend differenzieren. Neben Versuchsmodellen, die sich als brauchbar erweisen und daher zu fortschreitender typostatischer Differenzierung führen, sind auch andere vorhanden, die sich weniger tauglich erweisen und nach kurzer Spezialisierung, in Sackgassen ausmündend, aussterben, oder auch ganz untaugliche, die schon im Ansatz nach ganz kurzer Lebensdauer wieder verschwinden.

KOWALEWSKI hat dies, schon vor nahezu 100 Jahren, am Beispiel der tertiären Paarhufer erkannt und hat von einer adaptiven und inadaptiven Formenbildung gesprochen. O. ABEL hat diese Erscheinung später als "fehlgeschlagene Anpassung" lamarckistisch umgedeutet. KOWALEWSKI hatte den Befund im Sinne DARWIN's verstanden und tatsachen-gerechter formuliert. Er dachte an richtungslose, zufällige Abwandlungen (Mutanten), unter denen

die brauchbarsten ausgelesen, die unbrauchbaren ausgemerzt werden.

In der Tat! Nimmt man den Vorgang ganz unvoreingenommen, so entspricht er recht gut dem von DARWIN entwickelten Vorstellungsbild. Und wir dürfen diesen Gesichtspunkt hier auch durchaus als zutreffend anerkennen. Man könnte ja den Vorgang der Typogenese auch so umschreiben, daß durch richtungslos-zufällige Mutationsschritte verschiedene Ausbildungen eines gegebenen Organisationstypes entstehen, deren eine als adaptiv durch die Selektion gefördert werden und deren andere als inadaptiv durch die Selektion mehr oder weniger rasch wieder ausgemerzt werden.

Man kann aber auch den orthogenetischen, gerichteten Umbildungsablauf der Typostase im Rahmen des DARWIN'schen Auslese-Prinzips interpretieren, wie Verf. schon vor vielen Jahren ausführte, wie darnach auch SCHINDEWOLF und wie neuerdings ERBEN betont haben. Auf jedem Schritt der orthogenetischen Weiterbildung werden aus den jeweils entstehenden Mutationen die ausgelesen und gefördert, welche die im Anfang eingeschlagene Spezialisationsrichtung in der günstigsten Form weiterbilden, während weniger günstige Abweichler sich nicht durchsetzen. Die spezifischen Anpassungs- und Spezialisationsmerkmale werden dadurch immer stärker ausgeprägt. Die gleichsinnige Gerichtetheit in der Orthogenese wird vorgetäuscht, wenn wir von den spezialisierten Spätformen zu den Frühformen zurückgehen. Folgen wir aber einer orthogenetischen Umbildungsreihe von ihren Anfängen an, so sind bei jedem Schritt immer noch alle durch die richtungslos divergierenden Mutationen gegebenen Möglichkeiten frei, aber da die in der Spezialisationsrichtung liegenden Mutationen innerhalb des Lebensraums die günstigsten sind, werden diese weitergeführt.

Freilich zwingt das Phänomen der Einengung der evolutiven Bandbreite zu einer Einschränkung. Vorgegeben ist in jedem Fall die als Ganzes sinnvoll funktionierende Organisation. Mutationen, die aus diesem Rahmen ausbrechen, sind letale und pathologische Defekte. Die Stammesgeschichtlich wirksame Mutabilität ist nicht absolut frei, sondern in den Rahmen der Organisation, einschließlich der in ihm verwirklichten Spezialisierungen, gebunden. Jeder Fortschritt in der eingeschlagenen Richtung verringert automatisch die mögliche Mutationsbreite. Von der Umbildungsrichtung abweichende Formen sind umso mehr ausgeschlossen, je fortgeschrittener die spezialisierte Ausdifferenzierung der Organisation ist. Daher muß die Orthogenese entweder in extremer Vereinseitigung und Überspezialisierung endigen oder in kaum mehr abwandelnden Spätformen erstarren.

Der DARWIN'sche Mutation-Selektion-Mechanismus ist immer in den Rahmen der vorgegebenen Organisation gebunden und dieser Rahmen wird mit der spezialisierenden Ausdifferenzierung fortschreitend enger.

Ganz anders in der Typogenese. Hier erscheint ein neuer Organisationsplan, der sich in verschiedenen Ausprägungen -- wir sprachen von Versuchs-Modellen -- konkretisiert. Sie bilden den neuen Rahmen, innerhalb dessen die orthogenetischen Umbildungsreihen der Typostase sich mehr oder weniger erfolgreich differenzieren. Die Typogenese leitet also einen durch den DARWIN'schen Mutation-Selektion-Mechanismus regulierten Ablauf ein, ist aber selber, indem sie einen neuen, vom vorausgehenden Organisationsplan abweichenden Organisationsplan hervorbringt, etwas von Grund auf anderes als die normale Ausdifferenzierung eines gegebenen Organisationsrahmens.

Die <u>Seeigel</u> entfalten sich vom Silur an bis zur Gegen-

wart in zwei durch eine tiefe Caesur voneinander getrennten Etappen. In dieser Caesur wird der Bauplan der Seeigel durchgreifend umorganisiert.

Die paläozoischen Alt-Seeigel bringen in einer bis zum Perm fortschreitenden Größenzunahme plattenreiche Skelettkapseln hervor, bei denen sowohl in den ambulakralen, wie auch den interambulakralen Zonen zahlreiche, nicht regelmäßig in Reihen geordnete, kleine Plättchen vorhanden sind. Scheitel- und Mundfeld bleiben im Vergleich zu der plattenreichen Skelettkapsel klein. Diese selber ist bei dachziegeliger Verbindung der Plättchen unstarr. Bei den jung-paläozoischen Palechinoiden wird diese kugelige, plattenreiche Kapsel starr. Sie sind nur kurzlebig und starben rasch wieder aus. Auch bei den, ebenfalls an die unstarren Alt-Seeigel anschließenden Lepidocentriden wird die Skelettkapsel starr, aber die Kapsel bleibt klein, die Zahl der Plättchen ist extrem verringert und diese ordnen sich in regelmäßige Meridianreihen. Auf den in der starren Skelettkapsel fest verankerten Plättchen können deren Stachelanhänge grösser werden und als Fortbewegungsorgane in Funktion genommen werden. Das im Vergleich zur kleinen Skelettkapsel große Scheitel- und Mundschild zeigt, daß das Wachstum auf frühem, jugendlichem Stadium abgeschlossen wird. Es erfolgte also eine in früher Jugendphase sich abspielende Umorganisation. Auf dieser Grundlage entfalten sich vom Jura an die Cidariden formenreich. Sie reichen mit abnehmender Formenvielfalt noch bis in die Gegenwart.

Neben den Lepidocentriden gehen die unstarren Alt-Seeigel noch bis ins Perm weiter und erreichen erhebliche Größen sehr plattenreicher, großer Skelettkapseln mit kleinem Scheitel-und Mundfeld. In einer noch durchgreifenderen Umorganisation gehen aus ihnen die glyphostomen Euechinoiden hervor mit ihrer starren Skelettkapsel

und regelmäßig zweizeilig angeordneten Plättchen. Ihre ältesten Vertreter in der Trias sind sehr klein, haben eine aus wenigen, regelmäßig angeordneten Plättchen gebildete Skelettkapsel und ein sehr großes Mund- und Scheitelfeld. Sie zeigen ein fast larvales Aussehen. Dieser "larvale" Grundtypus prägt sich rasch schon im unteren Jura in den nebeneinander auftretenden Frühformen der verschiedenen Formenkreise der höheren Seeigel aus, die bis zur Gegenwart sich entfaltend, sich dem jeweiligen Rahmen entsprechend ausdifferenzieren. Im Vergleich zu den so verschiedenartig ausgeprägten glyphostomen Seeigel erscheint der gleichförmigere, vom jüngeren Mesozoikum an zurücktretende Stamm der Cidariden inadaptiv.

Cidariden und glyphostome Seeigel zeigen in ihren Anfängen das typische Bild der Typogenese, die darnach in einer Typostase sich fortsetzt. Beide -- die Cidariden wie auch die erfolgreicheren glyphostomen Seeigel -- sind in einer durchgreifenden Umorganisation aus den unstarren, großwüchsigen Alt-Seeigel hervorgegangen. Bei beiden erfolgt diese Umorganisation zu dem leistungsfähigeren, komplexeren Bauplan der höheren Seeigel auf dem Weg einer Verkürzung der Ontogenese, gewissermaßen durch eine Verjugendlichung, in einer Art von Neotenisierung. Diese die Umorganisierung einleitende Neotenisierung ist bei den durchgreifender und fortschrittlicher umorganisierten Glyphostomen stärker und ausgeprägter als bei den Cidariden. Skelett-Typus und Wachstumsmodus des Skelettes bei den Seeigeln macht diese Zusammenhänge besonders deutlich.

Das Beispiel der Seeigel muß hier für viele stehen. Es zeigt den entscheidenen Vorgang, der sich bei der Typogenese abspielt. In der orthogenetischen Ausdifferenzierung einer Organisation stellt sich der im An-

fang gegebene Bauplan durch spezialisierte Ausbildung einzelner Organe oder Organkomplexe entsprechend den in der Grundorganisation gegebenen Möglichkeiten immer besser auf seine Umwelt ein. Er paßt sich an. Schließlich ist er, allzu einseitig spezialisiert nicht mehr reaktionsfähig genug gegenüber den wechselnden Umweltbedingungen und wird ausgemerzt oder persistiert in mehr oder weniger konservativ erstarrten Spätformen. Es kann aber auch -- wodurch das ausgelöst ist, entzieht sich unserer Kenntnis -- auf einer solchen orthogenetischen Spätphase in einer Umkehr des fortschreitenden Differenzierungsprozesses eine Verjugendlichung eintreten. Die Ontogenese wird auf einem frühen, jugendlichen, daher noch plastischen und umbildungsfähigen Stadium abgeschlossen, in dem die Spezialisationsmerkmale noch nicht ausdifferenziert sind. Die Erbanlagen für diese aber sind deshalb nicht verschwunden, sondern sie sind latent vorhanden, da sie ja im Erbgut fest verankert sind. Sie wirken sich in der Folge so aus, daß sie gewissermaßen in die Grundorganisation zurückgenommen werden. Die in ihnen bei der Auseinandersetzung mit der Außenwelt hervorgebrachten Anpassungen werden durch einen Organisationsumbau in den Bauplan eingefügt.

Man kann sich das verdeutlichen durch die Entwicklung technischer Apparaturen, die zunächst in einem einfachen Entwurf konstruiert werden. Infolge der im Gebrauch gemachten Erfahrungen werden dem ersten Entwurf immer neue Verbesserungen zugefügt. Die Apparatur wird differenzierter und immer komplizierter. Schließlich wird unter Berücksichtigung der gemachten Erfahrungen und der hinzugefügten Verbesserungen ein neuer, leistungsfähigerer, aber gleichzeitig vereinfachter Konstruktionsentwurf an die Stelle des ursprünglichen gesetzt. Das ursprüngliche Auto war eine Pferdekutsche,

in welcher der antreibende Motor eingebaut wurde. Diese Anfangskonstruktion wurde durch immer weitere Zusätze verbessert, bis schließlich diese zusätzlichen Verbesserungen in einem neuen, nunmehr vereinfachten Konstruktionsentwurf schon berücksichtigt wurden, was sich dann in längeren und kürzeren Abständen immer wiederholte.

Wenn K. LORENZ, der als Verhaltensforscher viel unmittelbarer mit dem lebendigen Geschehen und den sinnvollen Lebensäußerungen der Tiere konfrontiert ist, als der im Laboratorium arbeitende Genetiker oder Biochemiker, vom "Informationserwerb des Genoms", vom "kognitiven Mechanismus des Genoms", das "Information nicht nur zu erwerben, sondern auch zu speichern" vermag, spricht und wenn er ergänzend dazu den Begriff der "Fulguration" einführt, so trifft er damit genau den hier geschilderten Tatbestand. Als unvoreingenommener und genialer Tierbeobachter kann er sich der Realität nicht entziehen. Da er als moderner Naturwissenschaftler nur die strenge mechanische Kausalität gelten lassen darf und sich theoretisch ganz auf den Boden des DARWIN'schen Mutation-Selektion-Mechanismus stellt, umschreibt er freilich den Befund mit einer nicht immer leicht zu durchschauenden genetisch-selektionistischen Terminologie. Nachdrücklich verwahrt er sich immer wieder dagegen, daß es "Durchbrechungen der allgegenwärtigen Naturgesetze" gebe, was im übrigen auch niemand ernsthaft behauptet; es gehe vielmehr alles ganz natürlich zu, was in der Natur eigentlich auch selbstverständlich ist. Aber die "allgegenwärtigen Naturgesetze" sind eben nicht die ganze natürliche Realität.
Sie sind im Geschehen des Lebens (wahrscheinlich auch schon in der anorganischen Natur) einem teleonomischen Ordnungsgefüge eingegliedert, das auch Natur ist und das sich vermittels der Naturgesetze, vermittels der

chemischen und physikalischen Kausalität verwirklicht. DRIESCH hatte, um dies deutlich zu machen, auf den aristotelischen Begriff der Entelechie zurückgegriffen und den Begriff der Ganzheit eingeführt. Früher schon hat dies GOETHE so formuliert, daß "die Materie nie ohne Geist, der Geist nie ohne Materie existiert und wirksam sein kann". Und die Ausführungen von K. LORENZ bestätigen das trotz aller gegenteiligen Beteuerungen in jeder Zeile durch die sprachliche Ausdrucksweise, die er anzuwenden gezwungen ist, um die Tatbestände zu beschreiben und zu analysieren.

Wenn H.v. DIETFURT gemäß dem im Buchtitel "Der Geist fiel nicht vom Himmel" formulierten Programm in anregenden Ausführungen darlegt, wie aus einfachsten Anfängen über den Mutation-Selektion-Mechanismus schließlich das hoch differenzierte Nervensystem mit seinen Sinnesorganen und geistigen Fähigkeiten sich herausgebildet hat, so muß er doch in den Schlußbemerkungen auf den letzten Seiten des Buches, ganz im Sinne des zitierten Satzes von GOETHE, einräumen, daß ein geistiges Element immanent von Anfang an in allem wirksam war.

7. Der Sinn der stammesgeschichtlichen Entfaltung.

Wir wenden den Blick noch einmal zurück zu der Frühentfaltung des Tierreiches zu Beginn des Kambriums, wo in einer breit gefächerten Typogenese die Bauplantypen sämtlicher Tierstämme mit Ausnahme der Wirbeltiere mit einfachsten Frühformen uns entgegentreten, wobei die Bildung der Hartteile eine entscheidende Rolle bei der Fixierung der verschiedenen Baupläne spielt.

Poriferen und Coelenteraten konstituieren ihre Organisation auf der Basis der Gastrula. Ihnen ermangelt daher ein Gefäßsystem. Die Ausdifferenzierung von Organen verharrt bei allen weiteren Umbildungen auf einem primitiven Zustand. Während die Poriferen sich mit dem Gastrula-Urmund festheften, ihre Nahrung durch sekundäre Poren in der Körperwand gewinnen und ihre Hartteile in Form kleiner Einzelkörperchen als mesenchymatisches Innenskelett bilden, wird bei den Coelenteraten der Gastrula-Urmund zur endgültigen Mundöffnung und das Skelett entsteht als Außenskelett. Die einfache Grundorganisation schließt nennenswerten Größenwuchs aus, weshalb das Größenwachstum immer wieder in Knospung, Kolonie- und Stockbildung ausweicht. Sie macht auch, trotz aller Differenzierungen eine durchgreifende Höherentwicklung unmöglich.

Sämtliche übrigen Bauplantypen modifizieren den Gastrula-Grundtypus durch eine sekundäre Leibeshöhle, entweder als Einfaltung vom Gastrula-Urmundrand aus, als echtes Coelom, oder als Aufspaltung im Mesenchym als Schizocoel. Damit ist die Anlage eines Hohlraum-Systems für die Körperflüssigkeiten (Gefäß-System) gegeben, d.h. die Möglichkeit Nähr- und Abbau-Stoffe rasch und einfach zu verteilen, bzw. zu transportieren. Größenwuchs und auch innere Organdifferenzierung können sich steigern. Diese Stämme erreichen daher größere Organisationsvielfalt und können in ihrem jeweiligen Rahmen den gegebenen Bauplan sehr viel differenzierter ausgestalten als Poriferen und Coelenteraten. Es kommt zu viel ausgeprägterer Höher-Entwicklung der Baupläne. Die Hartteile sind durchweg den Körper umhüllende Bildungen sei es als Verfestigungen im Tegument, wie bei dem Hautskelett der Arthropoden, sei es in Form von Schalen, wie bei den Mollusken und Brachiopoden. Selbst bei den Stachelhäutern, deren Hartteile ihrer Entsteh-

ung nach ein Innenskelett sind, bildet dieses eine den Körper umhüllende Kapsel. Die Hartteilbildung als Körperumhüllung setzt dem Größenwuchs und damit auch der Organ-Ausdifferenzierung eine natürliche Grenze. Auch wenn es zu einer bemerkenswerten Höher-Entwicklung des Bauplanes kommen kann -- man braucht nur innerhalb der Arthropoden die Insekten den Trilobiten, innerhalb der Cephalopoden die modernen Tintenfische den alten Gehäuse-Cephalopoden, innerhalb der Echinodermen die modernen Seeigel den alten Beutelstrahlern gegenüberzustellen, um das eindrucksvoll zu erkennen --, so bleibt doch die gesamte Organisationshöhe irgendwie stecken, da die mit dem Bauplan und der Hartteilbildung gegebene Größenbegrenzung auch der Entfaltung eines Zentral-Nerven-Systems und damit der Sinnesorgane enge Grenzen setzt.

Der einzige Tierstamm, der uns im Kambrium noch nicht begegnet,dessen älteste Vertreter wir erst im höheren Ordovicium finden, ist der Wirbeltierstamm. Man muß aber mit guten Gründen annehmen, daß auch er schon im Kambrium bei der typogenetischen Auffächerung des Tierreiches sich konstituiert hat, aber zunächst keine Hartteile hervorbrachte und daher vor-ordovicisch nicht dokumentiert ist. Die Hartteilbildung tritt erheblich verzögert auf in einer Phase, in welcher die gewebliche Differenzierung weiter fortgeschritten ist. Sie ermöglicht die Bildung eines speziellen Knochengewebes und eines echten Innenskelettes, das tragende und stützende Funktion nicht nur für den Gesamtkörper, sondern auch für die Ausdifferenzierung der Organe und Organkomplexe hat. Mit der Differenzierung des Körpers wird auch das Innenskelett in sich gegliedert. Mit diesem Modus der Skelettbildung sind auch dem Größenwuchs keine engen Grenzen mehr gesetzt, vor allem nachdem der Knochenpanzer, welcher bei den ältesten Vertreter, analog der

Skelettkapsel der Echinodermen, den Körper kapselartig umschlossen hatte, in gelenkig verbundene Einzelteile zerlegt wurde, welche sich immer mehr ins Körperinnere verlagerten. Mit dem dadurch ermöglichten Größenwuchs entstand nun auch der Rahmen für eine freiere und stärkere Entwicklung des Zantral-Nervensystems mit seiner Gehirn-Konzentration im Kopfabschnitt und den ihm zugeordneten Sinnesorganen, welche dank der größeren Nervenmasse vielseitiger und leistungsfähiger werden.

Der Weg ist offen zu einer alle anderen Tierstämme überflügelnden Höherstufung des Grundbauplanes, die von den Kieferlosen und den Panzerfischen über die frühen echten Fische und die Quastenflosser zu den Tetrapoden und innerhalb dieser von den amphibischen über die reptiloiden Formenkreise zu den Vögeln und den Säugetieren führt, welche schließlich im Menschen kulminiert. Die Entfaltung der Tetrapoden ist oft dargestellt worden, wir haben sie oben kurz zusammengefaßt skizziert; wir brauchen sie hier nicht zu wiederholen. Wir weisen auf zwei entscheidende Punkte hin, welche diese Entfaltung bestimmen:

1. Von den durch ihre kiemen-atmenden Larven an offenes Wasser gebundenen amphibischen Formen geht der Weg über die reptiloiden Formenkreise, die durch ihre in das dotterreiche Ei verlegte Larvalentwicklung vom Vorhandensein offenen Wassers unabhängig geworden sind, zu den Vögeln und Säugetieren, die durch ihre Warmblütigkeit und ihr Fell- bzw. Federkleid, sowie durch das Lebendig-Gebären, bzw. das Ausbrüten der Eier auch vom Klima unabhängig geworden sind, und schließlich zum Menschen, der dank seiner besonderen Fähigkeiten sich die ihm gemäße Umwelt schafft. Ganz besonders eindrucksvoll zeigt sich, was wir oben in anderem Zusammenhang schon erkannten: Der <u>stammesgeschichtliche Ablauf ist</u>

nicht eine Anpassung an die Gegebenheiten der Außenwelt, sondern eine Auseinandersetzung mit diesen derart, daß das Leben sich von ihnen immer unabhängiger macht. Diese Auseinandersetzung vollzieht sich auf dem Weg über die Anpassung, diese aber ist nicht das Ziel, sondern das Mittel um die Außengegebenheiten kennen zu lernen. "Anpassung als Wissenserwerb" formuliert K. LORENZ, aber seine theoretische Grundeinstellung macht ihn für das dahinter stehende Ziel blind; die Anpassung als solche ist ihm das Ziel.

Die Wirbeltiere mit den Tetrapoden sind, dank der in ihrem Bauplan gegebenen Möglichkeiten am weitesten gekommen auf dem Weg zu einer von den Außengegebenheiten unabhängigen Eigengestaltung, wodurch die Anpassung schließlich überflüssig wird. Von ihnen aus gesehen sind alle anderen Tierstämme "inadaptive" Formenkreise. Sie bleiben ihren Bauplan-Möglichkeiten entsprechend in einen bestimmten Rahmen von Außengegebenheiten gebunden, dem sie sich einfügen, an den sie sich anpassen müssen. Sie bilden aber, zusammen mit der Pflanzenwelt, den vielgestaltig aufgefächerten Rahmen der Biosphäre, auf deren Grundlage die Tetrapoden ihre Höherstufung bis zum Menschen erreichen konnten.

2. Die Höherstufung der Tetrapoden von den Amphibien bis zum Menschen ist bestimmt durch die Entwicklung des Zentral-Nervensystems mit seiner Zentralisierung im Gehirn und den ihm zugeordneten Sinnesorganen wodurch die geistigen Fähigkeiten in der Auseinandersetzung mit den Außengegebenheiten sich verbreitern und unabhängiger und freier werden. Die Gehirn-Entwicklung ist es, welche die Schädelumgestaltung und korrelativ damit verknüpft auch die gesamte Körperentwicklung entscheidend beeinflußt. Der stark verbreiterte und abgeflachte Schädel mit seinem geschlossenen Schädel-

dach, mit dem die Amphibien sich konstituieren, engt die Entwicklungsfreiheit des Gehirnschädels ein; die Amphibien bleiben eine inadaptive Seitenlinie des Tetrapodenstammes. Der höhere, schmälere Schädel der Reptilien läßt dem Gehirn, vor allem dem Vorderhirn grösseren Spielraum; die Bildung der Schläfendurchbrüche und die Verlagerung der Kiefermuskulatur auf die Schädelaußenseite schafft für das Gehirn die Möglichkeit die Schädelkapsel noch mehr zu erweitern; das Vorderhirn und die ihm zugeordneten, die Verbindung zur Aussenwelt herstellenden Sinnesorgane können sich stärker differenzieren. Der Abbau des Kieferstieles und die neue Unterkiefergelenkung, die zu den Säugetieren führt, gibt weiteren Spielraum für die Gehirnkapsel und die Entfaltung des Vorder- bzw. Großhirns. Dessen damit eingeleitete stärkere Entfaltung kulminiert beim Menschen mit der Überwölbung der älteren Gehirnteile durch das Großhirn (Neokortex), wodurch die menschliche Körperaufrichtung induziert wird.

Ein geistiges Element also, das sich im Gehirn und den Sinnesorganen sein Werkzeug geschaffen hat, ist es, das letztlich dieses Geschehen bestimmt. "Es ist der Geist, der sich den Körper baut". Ein geistiges Element -- wir dürfen es ruhig Leben nennen -- ein Urphänomen, um die Sprache GOETHE's zu benützen, das wir als gegeben hinzunehmen haben -- ist es, das immanent der materiellen Wirklichkeit innewohnt, das in der Schaffung der Biosphäre, in der Entfaltung der organismischen Welt zur Eigengestaltung drängt, das unter Ausnützung der die Materie beherrschenden (physikalischen und chemischen) Naturgesetze, indem es die anorganischen Abläufe in eine neue, höhere und komplexere Strukturordnung fügt, zu der Gestaltung sucht, in der es aus der Abhängigkeit und Gebundenheit in diese Gesetze frei wird.

Es ist freilich -- das sei ausdrücklich betont -- kein vorgezeichneter Weg, kein auf den Menschen ausgerichteter, vorgegebener fester Plan, der sich im stammesgeschichtlichen Geschehen abwickelt, etwa im Sinne der alten Präformationstheorie. Vielmehr stellt dieses geistige Element Leben, das "nie ohne Materie existiert und wirksam sein kann", das zu seiner freien Eigengestaltung in der körperlichen Verwirklichung drängt, in einem echt epigenetischen Vorgang mit den verschiedenen Bauplänen Versuchsmodelle heraus, so wie auch der konstruierende Techniker eine ihm vorschwebende Idee in Versuchsmodellen konkretisiert, und drängt diese "nach dem Gesetz, nach dem sie angetreten" in fortschreitender Differenzierung und Höherstufung weiter und vorwärts, um über Erfolg und Mißerfolg zu dem Ziel zu finden, in dem es sich am besten verwirklicht. Das Versuchsmodell der Vertebraten, das zu den Tetrapoden sich höher stuft, hat sich als das erwiesen, das die günstigsten Ansätze zur Erreichung des Zieles einer spezielle Umweltanpassung überflüssig machenden Eigengestaltung bietet.

Das Ergebnis ist der Mensch, der in der organismischen Vielgestaltigkeit der Biosphäre eingebettet lebt, in dem das geistige Element Leben seine freieste und unabhängigste Gestaltung gefunden hat, der daher frei gestaltend auf die Biosphäre zurückwirkt und die Verantwortung vor ihr und für sie auferlegt bekommen hat. Er ist heute dabei, das in ihm verkörperte geistige Element des Lebens und damit auch sich selber zu verleugnen und in intellektueller Hybris ehrfurchtslos diese Verantwortung zu verraten.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. K. BEURLEN,
Gartenstraße 137,
7400 Tübingen