

Skript zur Veranstaltung Biomaterialien

Günther Bendoroth

21. Juni 2007

Inhaltsverzeichnis

1	Theorie der Entwicklung des Organismus	11
1.1	Historische Entwicklungstheorien	11
1.1.1	Statisches Organismuskonzept	11
1.1.2	Bereitstellung der Voraussetzungen für ein Entwicklungsmodell	13
1.1.3	Zwei konkurrierende dynamische Modelle	14
1.1.4	Koexistenz der Theorien	16
1.2	Synthetische Theorie	19
1.3	Kritik an der Synthetischen Theorie	20
1.4	Das Organismuskonzept	23
1.4.1	Die Ebenen	26
1.4.2	Der Existenzraum	26
1.5	Optimaler-Punkt oder Optimaler-Pfad im Existenzraum	28
1.5.1	Zwang zur Optimierung	28
1.5.2	Arten der Optimierung	30
1.6	Zusammenfassung	32
2	Die Zelle	37
2.1	Physikalische Randbedingungen für das Leben	37
2.2	Materiell-Historische Voraussetzungen	38
2.3	Komponenten der Zelle	40
2.4	Zwang zur Reproduktion	41

2.5	Die Prokarientenentwicklung	42
2.5.1	Ernährung durch Diffusion	42
2.5.2	Entwicklung der Fotosynthese	44
2.5.3	Entwicklung eines Recyclingverfahrens	46
2.6	Die Eukarientenentwicklung	47
2.6.1	Leben stellt Nahrung für Leben dar	47
2.6.2	Entwicklung der Zellbewegung	48
2.6.3	Die Endosymbiontentheorie	50
2.7	Zusammenfassung	52
3	Pflanzenkonstruktion	54
3.1	Entwicklungsbedingungen der ‘Pflanze’ in offenem Wasser . .	54
3.2	Entwicklungsbedingungen der Pflanze in den Gezeitenzonen und Uferbereichen	58
3.3	Landpflanzen	64
3.3.1	Ernährungstechnische Voraussetzungen	64
3.3.2	Ausgangsbedingungen der Landpflanzenkonstruktion .	65
3.3.3	Die Organe der höheren Landpflanzen und ihre Ent- wicklung.	72
3.4	Entwicklung der geschlechtlichen Fortpflanzung	88
3.5	Anmerkungen zur Heterotrophie von Pflanzen	93
3.6	Resumé	95
4	Tierkonstruktion	101
4.1	Einleitung	101
4.2	Die Wurmkonstruktion	104
4.2.1	Die Coelomatengrundkonstruktion	104
4.2.2	Lokomobile Varianten der Coelomwurmgrundkonstruk- tion	106
4.2.3	Sessile Varianten der Coelomwurmkonstruktion	111
4.3	Die Chordaten	112

4.3.1	Sessilität der Chordatenkonstruktion	114
4.3.2	Die Fischkonstruktion	116
4.3.3	Der Landgang (Lurchenkonstruktion)	118
4.3.4	Das Reptilienniveau	122
4.3.5	Die Vogel- und Säugerkonstruktion	124
4.4	Die Mollusken	127
4.4.1	Die Schneckenkonstruktion (Gastroponden)	129
4.4.2	Die Muschelkonstruktion (Lamellibranchiata)	131
4.4.3	Die Tintenfische (Cephalopoden)	132
A	Literaturliste	136
A.1	Mathematik	136
A.2	Biologie	136
A.2.1	Allgemein	136
A.2.2	Biomechanik	137
A.3	Mechanik	137
A.3.1	Grundlagen	137
A.3.2	Material und Optimal Design	137
B	Optimales Wachstum	138
C	Knickrohr	142
C.1	Knicken eines Stabes mit konstanten Querschnitt	142
C.2	Optimale Geometrie eines Knickrohres	144
D	Allokation	146
D.1	Randbedingungen	146
D.2	Einfaches Modell	147
D.2.1	Der Produktionsterm	147
D.2.2	das Modell	148
D.2.3	Einfaches Modell mit Ungleichungsrandbedingungen . .	151

D.3	Erweitertes Modell	153
D.4	Modell mit offenem Ende	157

Abbildungsverzeichnis

1.1	Angiospermenblüte	12
1.2	Ordnungschema mit dichotomen Verzweigungen	13
1.3	Komplexitätsentwicklung der Lebewesen nach LAMARCK	15
1.4	MENDELscher Erbgang (intermediär)	17
1.5	Mögliche Entwicklungsrichtungen einer Population im Rahmen der <i>SYNTHETISCHEN THEORIE</i>	20
1.6	Organismuskonzept der <i>SYNTHETISCHEN THEORIE</i>	21
1.7	Schemaskizze einer Dampfmaschine	24
1.8	Ebenenkonzept der BIONOMIETHEORIE	25
1.9	Phasenraum von Ständer und Krone einer Landpflanze. Der grau unterlegte Bereich ist der Existenzraum. Die Trennungslinie ist die Knickgrenze.	27
1.10	Funktionsplot des Wachstumsmodells (1.6)	31
1.11	Beispiel für die Optimierungstypen A und B	32
1.12	Beispiel für das funktionale Vorgehen zur Isolation eines Optimierungsproblems zur Untersuchung von Organismen	34
1.13	Strukturdiagramm eines Allokationsschemas bei Ständerpflanzen	35
1.14	Optimaler Pfad im Phasenraum für das Allokationsproblem einer Landständerpflanze	36
2.1	MILLER's experiment	39

2.2	Anordnung von Phosphorlipiden in wässriger Lösung, wobei die kleinen Kreise Wassermoleküle, die großen Kreise Phosphatköpfe und die gezackten Schwänze Fettsäuren des Phosphorlipids darstellen.	41
2.3	Hefeknospong	42
2.4	FIGGsches Gesetz	43
2.5	Schemaskizze der Photosynthese	44
2.6	Die Abbildung rechts zeigt die Eiweißkomponenten (Actin und Myosin) des Muskels und links den Kontraktionsmechanismus	49
2.7	Entwicklung der Euzyte gemäß der <i>Endosymbiontentheorie</i> . .	50
2.8	Ergebnis der Euzytenentwicklung (links Tier, rechts Pflanze) .	51
2.9	Zellentwicklung	52
3.1	Die Änderung des Sonnenlichtspektrum beim Durchgang durch die Atmosphäre und das Wasser. Ausgezogene Linie entspricht dem Intensitätsmaximum der Strahlung. Unterbrochene Linien bezeichnen die kurz- resp. langwellige Grenze des Sonnenspektrums. Die Bezeichnung Grün-, Braun- bzw. Rotalge gibt das Verbreitungsmaximum der einzelnen Algen an.	55
3.2	Der Würfel repräsentiert eine Pflanzenzelle. Die Pfeile bezeichnen die Flächen, die sichtbar sind und mit der Umgebung in Verbindung stehen. Es gibt immer doppelt so viele Flächen je Würfel, die Kontakt zur Umgebung haben, wie dargestellt. A) Einzeller, B) fädige Konstruktion, C) flächige Konstruktion . .	58
3.3	Die Nährstoffversorgung ist in der Gezeitenzone wie im offenen Wasser räumlich homogen (siehe Tab.3.1 und Abbildung 3.1) zeitlich aber inhomogen. Wobei der Versorgungsgrad an Salzen und Wasser sich umgekehrt zum Grad der Versorgung mit Licht verhält.	60
3.4	Vegetationsprofil einer Felsenküste im Nordatlantik. Zu erkennen ist zum einen die Verteilung der unterschiedlichen Pigmentierung und zum anderen die Verteilung der Wuchsformen, mit einer kontinuierlichen Größenzunahme der Pflanzen bis zu den Ständeralgen und anschließender Abnahme.	61
3.5	Spannungsverteilung durch Belastungen des Ständers	72

3.6	Querschnitte verschiedener Ständerkonstruktionen: A) Holunder mit Trennung von Leit- und Festigungsgewebe. B) tropischer Baumfarn mit weit peripher angeordneten Festigungsgewebe und Trennung von Festigungs- und Leitgewebe. C) Schachtelhalm mit hohlem Stamminneren und Trennung von Festigungs- und Leitgewebe. D) Mais Ein Gras mit massiven Stengel, peripher und um die Leitbündel angeordneten Festigungsgewebe. E) Psilophyt mit zentralgelegenen und verkoppelten Festigungs- und Leitgewebe. Alle Organismen mit Ausnahme von A bauen ihre Ständer gemäß dem Kegelschichtenwachstum auf. Außerdem sind alle Stämme mit Ausnahme von E gemäß dem optimalen Design aufgebaut (Festigungsgewebe liegt peripher).	75
3.7	Eine Sigillarie aus dem Erdaltertum und eine rezente Palme. Sie sind beide Vertreter des Kegelschichtenwachstums. Um eine rasches Höhenzunahme zu erreichen, besitzen sie einerseits eine nur auf die Stammspitze beschränkte Krone, und haben andererseits Arten entwickelt, die nur am Ende ihrer Lebensspanne fruktifizieren.	76
3.8	Fiktive Aufwachskurven von Ständern mit primären und sekundären Dickenwachstum	77
3.9	Modell für die Belastung, die ein Pflanzenständer erfährt . . .	78
3.10	Aufbau von Gymno- und Angiospermenholz	80
3.11	Wurzeltypen a) Flachwurzel (Fichte) b) Herzwurzel (Buche) c) Pfahlwurzel (Kiefer)	85
3.12	Brettwurzel eines tropischen Urwaldriesens	86
3.13	a) bifartiales Laubblatt b) Kiefernadel	87
3.14	Der Zufall steuert die Dominanz des Sporo- resp. Gametophyten bei Landgefäßpflanzen	92
3.15	Landgang	99
4.1	Der Acoelomat besitzt keine gestaffeltes Höhlensystem (Beispiel.Plattwurm). Der Pseudocoelomat (Fadenwurm) besitzt zwar ein zweites Kammersystem. Dies ist aber nicht durch Bindegewebsscheiden unterteilt, wie beim Coelomaten	104

4.2	Die Entwicklung von kleinen tierischen Vielzeller, angetrieben durch Zilien, zum Coelomaten, der sich durch Schlängelbewegungen des Körpers im Wasser voranbewegt	105
4.3	Fadenwurm	106
4.4	Polychaet (Seeringelwurm)	107
4.5	Regenwurm a) Querschnitt b) Längsschnitt. 1 - Haut und Ringmuskulatur 2 - Borsten 3 - Nephridien (Nieren) 4 - Längsmuskulatur 5 - Darm 6 - Ringblutgefäß 7 - Dorsalgefäß 8 - Ventralgefäß 9 - Ganglien	108
4.6	Ausführen von bauchseitiger Peristaltik führt zur Molluskenkonstruktion (Schnecke)	110
4.7	Ein typisches Beispiel für den Mischtyp zwischen Schlängler und Peristaltiker ist der Wattwurm	111
4.8	Neben dem semisessilen Wattwurm ist der Chaetopterus ein Beispiel für einen sessilen Anneliden	112
4.9	Chordatengrundkonstruktion	113
4.10	Bauplan eines Tunikaten (Manteltier)	114
4.11	a) Enteropneusten b) Pterobranchier	116
4.12	Stammbau der Stachelhäuterentwicklung	117
4.13	Bauplan eines Fisches	118
4.14	Entwicklung der Landwirbeltierextremität	119
4.15	Die Entwicklung der terrestrischen Gasversorgung der Landwirbeltiere	121
4.16	Chordatenstammbaum	128
4.17	Die Entwicklung der Molluskenkonstruktion	129
4.18	Klassische Landlungenschnecke, wie die Weinbergschnecke . .	130
4.19	Die Muschelkonstruktion	132
4.20	Die Nautiluskonstruktion stellt eine sehr urtümliche Cephalopodenkonstruktion dar.	133
4.21	Die Krakenvariante der Cephalopoden verliert die Schale . . .	134
4.22	Schwimmende Cephalopoden a) Kalamar b) Loligo	135

B.1 Normplot des Modells (B.3) unter Vernachlässigung der Kro- nenexzentrizität	140
--	-----

Tabellenverzeichnis

1.1	Paarungswahrscheinlichkeiten	18
3.1	Ernährungsbedingungen autotropher Pflanzen	65
3.2	Höhen und Schlankheitsgrade (Höhe / Durchmesser) verschiedener Ständer	79
3.3	Prozentualer Anteil der verschiedener Kormophytenkonstruktionen in der Erdgeschichte (Daten beruhen auf Schätzungen) .	82
3.4	Heterotrophe Pflanzen verschiedener Konstruktionsniveau . . .	94
4.1	Sessilität unterschiedlicher Konstruktionsniveaus	103

Kapitel 1

Theorie der Entwicklung des Organismus

1.1 Historische Entwicklungstheorien

1.1.1 Statisches Organismuskonzept

Ausgehend vom Kenntnisstand der frühen Neuzeit mussten einem die Organismen als statische, unveränderliche Einheiten vorkommen. Jeder konnte bei seinen eigenen Nachkommen beobachten, dass sie bis auf einige wenige Abweichungen eine Mischung aus den Merkmalen von einem selbst und seinem Geschlechtspartners bestanden. Auch konnte man beobachten, dass nur gleiche Einheiten in der Lage sind, sich fortzupflanzen. Es ist zwar möglich manche sich stark ähnelnde Organismen zur erfolgreichen Fortpflanzung zu bewegen. Die aus dieser Anstrengung entstandenen Nachkommen tragen aber zu meist irgendwelche Mängel, die ein Weiterbestehen solcher Linien unmöglich macht. So sind etwa die Nachkommen von Pferd und Esel (Maultiere) steril. Neben diesen offensichtlichen Einsichten war der Kenntnisstand über die Anzahl, den Aufbau und die Funktion der unterschiedlichen Organismen äußerst beschränkt. Somit begann die Wissenschaft der Organismen (Biologie) wie alle Naturwissenschaften mit dem Sammeln und Ordnen von Phänomenen, sprich Organismen. Ein erstes recht einheitliches Ordnungskonzept wurde von dem schwedischen Naturforscher Karl von LINNE im 18. JH. vorgelegt. Er ordnete die großen Landpflanzen nach ihren unterschiedlichen Geschlechtsteilen (Blüten). Die Blüten der meisten Landpflanzen sind relativ gleichförmig aufgebaut. Sie bestehen aus sogenannten Kelchblättern, in deren Schutz sich die Blüte entwickelt, aus den Blütenblättern, den Staubblättern (männliche

Geschlechtsteilen) und dem Fruchtknoten (weibliche Geschlechtsteile). Aus der Anordnung, der Form und der Anzahl dieser Elemente leitet sich das Ordnungsschema ab.

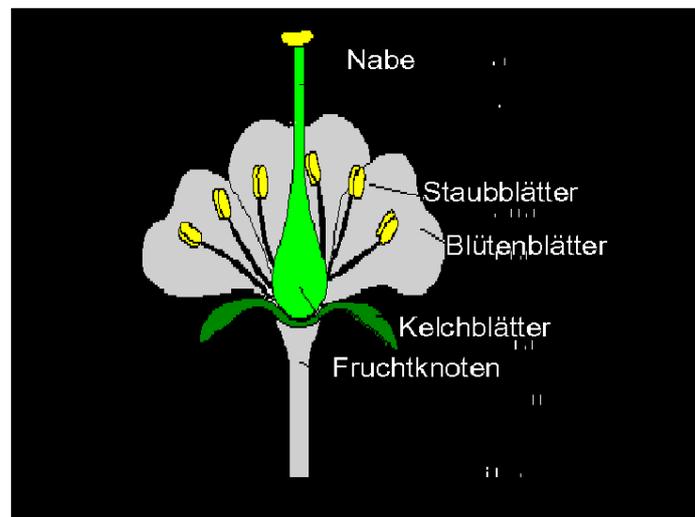


Abbildung 1.1: Angiospermenblüte

Was für die Blütenpflanzen funktioniert, geht prinzipiell auch für alle anderen Organismen. Die Aufgabe ist nur: finde ein Merkmal, das von möglichst vielen Organismen besessen wird. Von dort aus gelangt man mit möglichst vielen dichotomen (sich gabelnde) Alternativen in einer baumartigen Verzweigung zu den einzelnen Organismen.

Das Modell ist kein Herkunftsmodell. Es ist auch nicht beabsichtigt, da die Arten als unwandelbar angesehen wurden und somit auch nicht auseinander hervorgehen konnten. LINNEs Auffassung geriet aber schon damals ins Wanken. Die ihm bekannten Ergebnisse der menschlichen Züchterpraxis veranlassten ihn, einen Übergang von einer Art zur anderen nicht mehr auszuschließen.

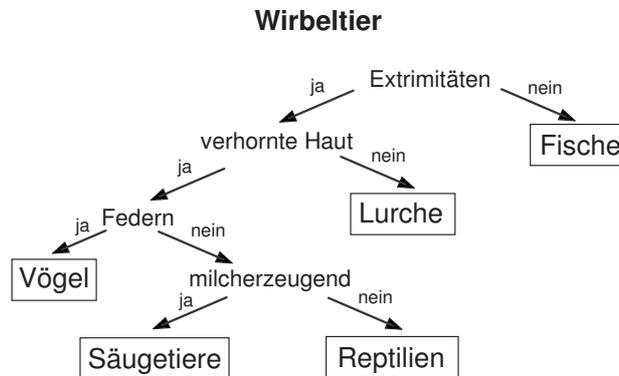


Abbildung 1.2: Ordnungschema mit dichotomen Verzweigungen

1.1.2 Bereitstellung der Voraussetzungen für ein Entwicklungsmodell

Durch die vergleichenden anatomischen Untersuchungen an Tieren, durch die immer größer werdende Anzahl an Funden versteinertes Lebewesen (Fossilien) wuchs die Erkenntnis, dass eine sinnvolle Erklärung dieser Formen nur durch eine Abstammungstheorie der Organismen möglich wäre.

Eines der größten Hindernisse für eine Abstammungstheorie war der Mangel an Entwicklungszeit. Noch im 18. Jh. wurde das Alter der Erde aus den der Menschheit bekannten historischen Zeugnissen bestimmt. Die ältesten historischen Spuren stammten aus den Überresten der Hochkulturen im nahen und mittleren Osten und als überliefertes geschichtliches Relikt, die Bibel. Das aus diesen Kenntnissen gewonnene Alter der Erde betrug zwischen fünf und zehntausend Jahren. Erst mit der Etablierung der Geologie im späten 18. und frühen 19. Jh. wurde die Altersbestimmung der Erde abgekoppelt von dem Alter der menschlichen Hochkulturen.

Die Geologie entwarf eine Entwicklungstheorie von der Veränderung der Erdoberfläche. Sie besagt, dass die Veränderung der Erdoberfläche auf einen beständigen Auf- und Abbau von Gesteinsschichten beruhe. Der Aufbau geschehe zum einen durch Ergussgestein vulkanischen Ursprungs und zum anderen aus Sedimentation von feinen Gesteinspartikeln, wie etwa Sand, durch Wind und Wasser. Der Abbau geschieht durch Gesteinserosion mittels Wind, Wasser und Sonne. Weiterhin wurde angenommen, dass die Abläufe von Sedimentation und Erosion, die aktuell geschehen, auch die Abläufe zu früheren Zeiten waren. Mittels dieser Hypothese erschien es möglich, aus der Schichtdicke eines Sediments auf die Zeit zu schließen, die für sein Entstehen

benötigt wurde. So wurden aus einigen tausend Jahren für die Erdentwicklung einige Millionen Jahre bis zur Mitte des 19. Jh..

Neben der Bereitstellung langer Entwicklungszeiträume begann man auch die Zuchtpraxis in der Landwirtschaft zu verändern. War es bis weit ins 18. Jh. üblich, die züchterischen Erkenntnisse mündlich und lokal weiter zu reichen, so begann man im späten 18. und frühen 19. Jh. Zuchtbücher einzuführen, die die Zuchtergebnisse festhielten und somit einen dokumentierten Einblick in die Variabilität von Organismen zuließ.

1.1.3 Zwei konkurrierende dynamische Modelle

Die Ursache für das Dasein der Organismen im statischen Modell wurde allgemein einem Schöpfungsakt zugeschrieben, der zu meist nicht durch natürliche Phänomene erklärbar war. Der nicht natürliche Ursprung ließ sich auch leicht aufrecht erhalten, da er nur am Anfang der Entwicklung vorhanden sein muss. Alles Nachfolgende ist unveränderbar festgelegt und braucht daher keine aussernatürliche Ursache für sein Weiterbestehen. Anders bei einem dynamischen Modell: hier muss die Entwicklung beständig vorangetrieben werden. Somit muss auch eine permanent vorhandene Ursache für den weiteren Werdegang vorhanden sein. Eine solche Ursache kann entweder im Organismus selbst liegen, von außen auf ihn einwirken, oder aus einer Kombination aus beidem bestehen. Die beiden Entwicklungsmodelle aus dem 19. Jh., die die größte Verbreitung fanden, betonten jeweils nur den einen der möglichen Aspekte.

LAMARC und die Psychologie der Organismen

LAMARC war ein französischer Naturgelehrter und Chef des Pariser Botanischen Gartens. Er veröffentlichte zu Anfang des 19. Jh. eine Entwicklungstheorie, die die Entwicklungsursache fast ausschließlich in den Organismus verlegte. Er unterstellte den Organismen einen Willen zur Veränderung, der die Daseinsbedingungen verbessern sollte. So würden etwa Landpflanzen einen Ständer entwickeln wollen, um ihre Ernährungsbedingungen zu verbessern, oder das klassische Beispiel, die kurzhalsigen Vorfahren der Giraffe würden ihre Hälse verlängert haben wollen, um an das bessere Blattwerk der oberen Baumregionen zu gelangen. Verlegt man aber die Triebfeder der Entwicklung in das Wollen des einzelnen Organismus, so kann man keine einheitliche Entwicklung der gesamten Gruppe garantieren. Um dieses Manko aufzuheben, unterstellte LAMARC, dass sich das Leben nach einem einheitli-

chen Schema entwickeln würde. Die übergreifende Triebfeder der Entwicklung wäre eine Erhöhung der Komplexität der Organismen.

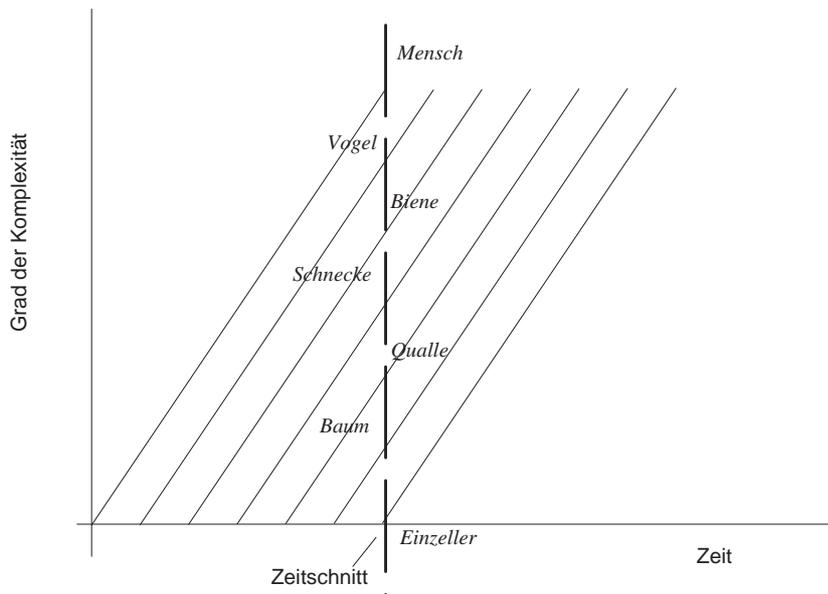


Abbildung 1.3: Komplexitätsentwicklung der Lebewesen nach LAMARCK

Nach seiner Vorstellung (siehe Abb. 1.3) entsteht ständig neues Leben aus anorganischer Materie. Dieses neu entstandene Leben befindet sich am Anfang auf der niedrigsten Komplexitätsstufe als Einzeller. Sein weiterer Entwicklungsweg führt ihn über diverse mehrzellige Daseinsstadien bis zur komplexesten Stufe, den Menschen. Diese Entwicklungsdynamik sprengt nun den alten von LINNE gebrauchten Artbegriff, den der Morphospezies. LAMARCK bedient sich vielmehr des von BOUFFON entwickelten Artbegriffes, der alle Organismen zu einer Art zusammenfasst, die in der Lage sind miteinander fortpflanzungsfähige Nachkommen zu erzeugen. LAMARCKs Theorie hat aber zwei gravierende Probleme. Das erste Problem ist, dass die Herkunft des Drangs der Organismen nach der Erhöhung ihrer Komplexität nicht angebar war. Das andere viel gewichtigere Problem war, dass seine Theorie keine Abstammungstheorie war. Die strikte Trennung der Entwicklungslinien der einzelnen Organismen widersprach sowohl der züchterischen Praxis als auch der nahe liegenden Interpretation des Zusammenhangs fossiler mit rezenten Organismen. Mit dem Fehler, keine Abstammungstheorie zu sein, war die

alternative Entwicklungstheorie, diejenige von DARWIN und WALLACE, nicht ausgestattet.

DARWIN und WALLACE und die Züchteranalogie

Die zur LAMARCSchen konkurrierende Theorie war die von DARWIN und WALLACE. Sie wurde etwas später entwickelt und besagt, dass die Entwicklung des Organismus durch die Umwelt getrieben wird. Der Mechanismus soll analog dem der Züchtung von Nutzorganismen durch den Menschen funktionieren. Aus der Menge an Nachkommen, die Nutzorganismen aufweisen, werden nur solche zur Fortpflanzung zugelassen, die dem Züchter genehme Merkmale aufweisen. Die Rolle des auslesenden Züchters soll bei dieser Theorie die Natur übernehmen. Dieser Ausleseprozess solle dergestalt ablaufen, dass vitale Populationen immer mehr Nachkommen erzeugen, als in einer gegebenen Umwelt überlebensfähig sind. Durch die Knappheit der Ressourcen werden immer diejenigen den besten Reproduktionserfolg haben, die mit den vorhandenen Ressourcen am sparsamsten umgehen. Ergebnis dieses Prozesses soll die Anpassung der Organismen an die Umwelt sein. Durch Mechanismen wie Isolation und eine damit einhergehende Veränderung der Umwelt können sich vormals gemeinschaftlich entwickelte Populationen so weit trennen, dass sie nicht mehr fähig sind, fortpflanzungsfähige Nachkommen untereinander zu erzeugen. Diese Theorie ist somit eine Abstammungstheorie, die durch außerhalb des Organismus liegenden Faktoren (Umwelt) die Entwicklung der Organismen vorantreibt.

1.1.4 Koexistenz der Theorien

DARWINs Theorie erfuhr eine zwiespältige Rezeption. Als Abstammungslehre erlebte sie eine breite Anerkennung in den verschiedenen Teildisziplinen der Biologie. Andererseits wurde aber auch schnell auf die Defizite der Theorie verwiesen. Neben vielen Detailkritiken schälten sich zwei Hauptkritikpunkte heraus:

1. Sie erklärt nicht, wie es zur Aufspaltung in Arten kommt
2. Sie ist nicht in der Lage zu erklären, wie eine kleine Verbesserung sich innerhalb einer Population durchsetzen kann.

Punkt zwei konnte im Laufe der letzten 150 Jahre entkräftet werden, wohingegen Punkt eins nach wie vor als Kritik bestehen bleibt.

Der Kritikpunkt zwei leitet sich ab aus der Annahme, die über die Vererbung der Merkmale zu DARWINs Zeiten bestand. Man nahm damals an, dass sich die Merkmale bei der Vererbung vermischen würden. Am Beispiel der Vererbung von Blütenfarben lässt sich diese Annahme leicht erklären. Nehmen wir an, es entstünde in einem Heer weissblütiger Pflanzen durch Zufall eine schwarzblütige. Diese Farbe wäre selektiv von Vorteil. Würde das schwarze Individuum sich mit den weißen paaren, so würden unter der Verschnitthypothese graue Nachkommen entstehen. Auch wenn dieser Nachkomme einen Selektionsvorteil gegenüber den Weißen hätte, würde dieser bei der nächsten Paarung erneut gemindert werden, da die weit überwiegende Anzahl der potentiellen Partner weiß ist. Schlussendlich wäre die schwarze Farbe trotz Selektionsvorteil wegen des Gesetzes der großen Zahl von Weiß geschluckt worden.

Dass sich die Vererbung von Merkmalen nicht gemäß der Verschnitthypothese verhält, wurde in mehreren Etappen aufgeklärt. Die erste Hürde wurde in etwa zur selben Zeit wie DARWINs Veröffentlichung gelöst.

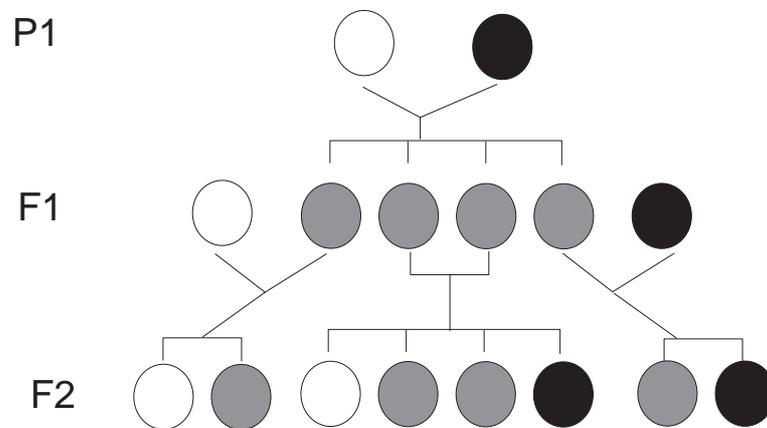


Abbildung 1.4: MENDELscher Erbgang (intermediär)

Ein böhmischer Benediktiner Pater namens Gregor MENDEL unternahm in seinem Klostersgarten Vererbungsexperimente an der gewöhnlichen Erbse. Er

Tabelle 1.1: Paarungswahrscheinlichkeiten

Merkmalsausprägungen	Wahrscheinlichkeiten
schwarz	pp
grau	$pq + qp = 2pq$
weiß	qq

konnte zeigen, dass Merkmale wie die Blütenfarbe sich nicht mischen sondern als Pakete vererbt werden. Abb. 1.4 zeigt eines der Experimente. Obwohl die Nachkommengeneration F1 die These der Vermischung stützen würde, zeigt die Nachkommengeneration F2 dass wieder die einzelnen Farben rein erhalten werden. Auch das Rückkreuzen der F1 Generation mit der Eltern generation P1 ergibt erneut die reine Farbe. Dieses Ergebnis lässt sich nur erklären, wenn man annimmt, dass die Farben als Einheiten vererbt werden.

Diese Einsicht in die Vererbung wurde aber erst 30 Jahre nach ihrer Entdeckung zum Allgemeingut der Biologie. Mittels dieser Erkenntnis gelangten unabhängig von einander zwei Wissenschaftler zur Formulierung, wie sich Merkmale in einer Population verteilen (HARDY ein englischer Mathematiker und WEINBERG ein deutscher Biologe). Die Gesetzmäßigkeit, die sie aufstellten, besagt, dass sich bei Abwesenheit von Selektion und unter der Voraussetzung zufälliger Paarung die Häufigkeiten von Merkmalen in einer Population sich nicht verschieben.

Vorausgesetzt ein Merkmal (Blütenfarbe) hätte zwei Ausprägungen (schwarz und weiß). Die relativen Häufigkeiten dieser Ausprägungen wären p für schwarz (A) und q für weiß (a). Die Summe der relativen Häufigkeiten ist dann:

$$p + q = 1 \quad (1.1)$$

In jedem Organismus sind die Merkmalsausprägungen eines Merkmals doppelt vorhanden (doppelter Chromosomensatz). Bei der Erzeugung der Geschlechtszellen werden die unterschiedlichen Merkmalsausprägungen getrennt. Angenommen beide Ausprägungen würden zufällig in die nächste Generation vererbt, dann sind die Wahrscheinlichkeiten der verschiedenen Kombination gleich dem Produkt der Einzelwahrscheinlichkeiten. In unserem Fall sind die Wahrscheinlichkeiten gleich der Häufigkeiten. Die Wahrscheinlichkeit, dass schwarz auf schwarz trifft ist also $p \cdot p$. Die weiteren Wahrscheinlichkeiten sind in Tabelle 3.1 aufgelistet

Die Summe aller möglichen Kombinationen muss auch wieder gleich eins sein. Die Häufigkeit der Ausprägung A (schwarz) in der nächsten Generation ist demnach:

$$p_p = p^2 + pq \quad (1.2)$$

Setzt man Beziehung (1.1) in (1.2) ein, so erhält man:

$$p_p = p^2 + pq = p^2 + p(1 - q) = p \quad (1.3)$$

Die Merkmalsfrequenzen (moderner ausgedrückt: Genfrequenzen) werden somit durch die Paarung nicht verändert. Tritt eine Veränderung der Häufigkeiten auf, so muss Auslese stattgefunden haben. Mittels des HARDY WEINBERG Gesetzes kann man die Selektion über die Dynamik der Genfrequenzen modellieren. Das HARDY WEINBERG Gesetz ist der Ausgangspunkt für eine neue Disziplin innerhalb der Biologie, die Populationsgenetik.

1.2 Synthetische Theorie

Die Vereinigung der DARWINSchen Evolutionstheorie mit der Populationsgenetik in den 40 ziger und 50 ziger Jahren des vorigen Jh. führte zu der noch heute weit verbreiteten Basistheorie über organismischen Wandel in der Biologie, zur Synthetischen Theorie. Durch die MENDELsche Vererbungstheorie konnte eines der größten Probleme der DARWINSchen Evolutionstheorie beseitigt werden. Diese Vererbungslehre zeigt, wie selektiv positive Merkmale trotz ihrer verschwindend geringen Frequenz beim zufälligen Neuentstehen erhalten bleiben. Das aus der MENDELschen Vererbungstheorie abgeleitete HARDY-WEINBERG Gesetz bietet darüber hinaus die Möglichkeit, Evolutionsprozesse zu quantifizieren und damit vorhersagbar und empirisch testbar zu machen.

Merkmale der *SYNTHETISCHEN THEORIE* sind:

- Die Entwicklungseinheiten sind die Merkmale mit ihrer physischen Vertreter in den Genen von untereinander fortpflanzungsfähigen Individuen (Population) bezeichnet als Genpool.
- Die Variation der Gene geschieht ungerichtet und zeitlich zufällig, entweder durch Mutation oder durch Mechanismen der Rekombination wie Cross Over.

- Die Selektion greift wie der menschliche Züchter von außen (Umwelt) in die Population ein und verändert Merkmale entweder direktional (in bestimmte Richtungen), stabilisieren (Entwicklungsstillstand) oder notwendig für die Artbildung disruptiv (siehe Abb. 1.5).
- Es gibt einen Unterschied zwischen den vorhandenen Merkmalsausprägungen (Genotyp) und ihrem Erscheinungsbild im Organismus (Phänotyp) (z.B. Dominant Rezessiver Erbgang bei dem die Farbe Weiß zwar im Erbgut vorhanden sein kann, aber durch die Merkmalsausprägung Schwarz überdeckt wird).

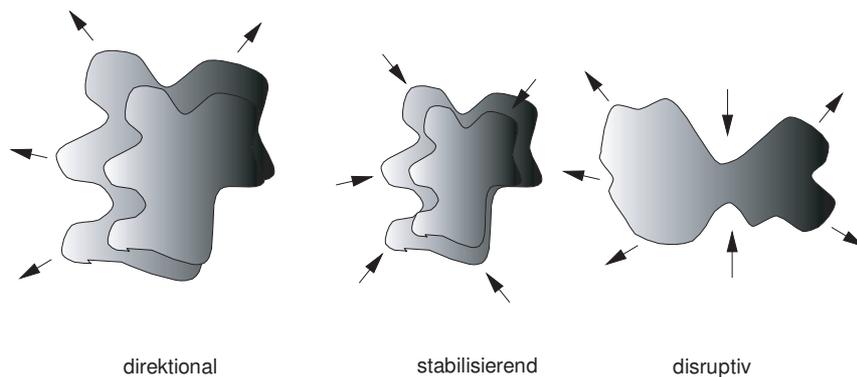


Abbildung 1.5: Mögliche Entwicklungsrichtungen einer Population im Rahmen der *SYNTHETISCHEN THEORIE*

1.3 Kritik an der Synthetischen Theorie

Neben der ungeklärten Vererbungsfrage hatte und hat die auf der Züchteranalogie beruhende *SYNTHETISCHE THEORIE* noch weitere Erklärungsprobleme. Die Begründung für die Artbildung wäre hier anzuführen. Da bei

der Synthetischen Theorie die Entwicklung immer von außen angestoßen wird, muss für die disruptive Selektion eigentlich immer davon ausgegangen werden, dass sich widersprechende Umwelteinflüsse gleichzeitig herrschen müssen, wie warm und kalt oder feucht und trocken. Da dies aber meist sachlogisch nicht möglich ist, wird als Hilfskonstruktion von einer räumliche Isolation von Subpopulationen ausgegangen, die nach der Isolation unterschiedlichen Umwelten ausgesetzt sind. Diese Hilfskonstruktion mag für Landbedingungen wegen der stark unterschiedlichen Umweltbedingungen, den Wanderbewegungen tierischer Organismen und den großen geologischen Veränderungen wie Vulkanausbrüchen, Erdbeben und Kontinentaldrift gelten, für Lebewesen, die in den Ozeanen leben, kann dies aber nicht zutreffen. Andererseits ist es aber nicht anzunehmen, dass in diesen Bereichen keine Artbildung stattgefunden haben soll.

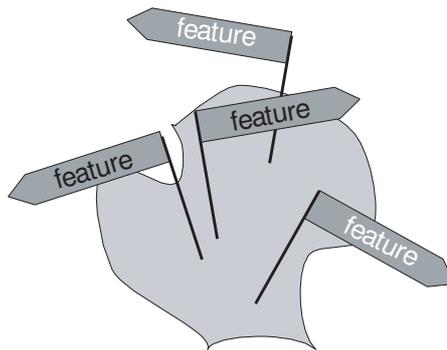


Abbildung 1.6: Organismuskonzept der *SYNTHETISCHEN THEORIE*

In der *SYNTHETISCHEN THEORIE* kommen keine Organismen vor; oder anders formuliert, der Organismus ist lediglich Hülle oder Trägermasse für Merkmale, die mehr oder weniger sichtbar für die Umwelt sind. Die Umwelt verändert durch den Reproduktionserfolg einzelner Merkmale deren Zusammensetzung in der Population.

Ein solcher Organismus ist ein reines Kunstprodukt. Dies kann alleine schon aus der Tatsache abgeleitet werden, dass für die wenigsten Merkmale eine physikalische Repräsentanz (Gen) existiert. Da Gene immer nur für Eiweiße kodieren, gibt es auch nur einzelne Gene für Merkmale, die aus Eiweißen, bestehen wie z.B. Farben oder Strukturproteine. Bei allen anderen Merkmalen sind viele Gene und verschiedene Teilbereiche des Organismus mit ihrer Erzeugung beschäftigt. D.h. fast alle Merkmale entstehen unter Mitwirkung der unterschiedlichsten Teile des Organismus.

Auch die Übertragung des Züchtermodells durch DARWIN & WALLACE hat zumindest zwei problematische Aspekte. Ein Züchter findet immer schon einen funktionierenden Organismus vor. Oder anders formuliert, er sieht die nicht funktionierenden Varianten nicht, da die Natur für ihre Beseitigung sorgt, oder er sie nicht in sein Kalkül miteinbezieht. Diese Betrachtungsweise hat Auswirkungen auf den Selektionsbegriff. Die Selektion bezieht sich damit defakto nur auf die Auslese funktionierender organismischer Varianten. D.h. der Selektionsprozess ist gleichzusetzen mit einem Optimierungsprozess. Übersetzt heißt dies, es interessiert immer nur die Fragestellung, wie verändert sich ein Merkmal (was dies auch immer sein mag) um seine alte oder neue Funktion besser als vorher zu erfüllen. Die nachweislich existierende Auslese, die durch die Disfunktionalität verursacht wird, wird entweder nicht thematisiert, wie z.B. die Tatsache, dass die meisten befruchteten Embryos sich nicht zu adulten Organismen entwickeln, oder wieder auf die Ebene der Merkmale transferiert, indem solche Phänomene wie Krebs oder der Tod eines Organismus als Ursache von Aktivitäten irgendwelcher Gene aufgefasst werden.

Neben des Selektionsbegriffs ist auch die Annahme über die Art und Weise wie Selektion stattfindet direkt aus der Züchteranalogie übernommen worden. Der Züchter greift willkürlich und von Außen in das Geschehen ein. Er setzt die Ziele der Entwicklung. Die Organismen haben diese Entwicklungsziele sich zu eigen zu machen. D.h., nur der angepasste überlebt (survival of the fittest). Diese Sicht der Dinge führt meines Erachtens notwendigerweise zu der Aussage: "Und wäre das Auge nicht sonnengleich, nimmer könnt es sie schauen."

Was beinhaltet diese Aussage ? Sicher nicht, dass die Augen kleine Sonnen wären, in denen irgend welche Kernfusionen stattfänden. Dies wäre sicher genau so absurd, wie die Aussage ein Organismus, der sich an das Wasser anpasst, würde zu Wasser. Was besagt diese Aussage sonst? Das Auge und Sonne würden miteinander wechselwirken? Das tun aber andere Körperteile auch. Vielleicht, dass es eine spezifische Wechselwirkung gibt? Jeder mit der

Sonne wechselwirkende Teil des Körpers wechselwirkt spezifisch. Die Haut wird braun, die Haare bleichen aus, usw. Mit anderen Worten, es ist eigentlich absolut unklar, was mit der Anpassung an die Umwelt gemeint ist.

1.4 Das Organismuskonzept

Die Maschinenanalogie

Eines der zentralen Probleme bei der Beschreibung der Entwicklung der Organismen durch die Synthetische Theorie ist das nicht vorhanden sein eines spezifischen Organismuskonzepts, außer man würde ein Merkmalskonklumerat als spezifisches Organismusmodell anerkennen. Es existieren aber neben dem Merkmalssack noch eine Reihe von abweichenden Organismusmodellen in der Biologie. Sie reichen von metaphysischen Modellen, wie das der Lebenskraft (Entelechie von ROUX), bis zur einfachen Gleichsetzungen zwischen Maschine und Organismus (LAMETRIE). Auffällig ist, dass Maschinen sehr oft als Modelle für Organismen herangezogen werden (vgl. v. BERTALANFFY). Was qualifiziert Maschinen als Modelle für Organismen? Dies sind hauptsächlich zwei Eigenschaften:

Maschinen und Organismen können von vergleichbarer Komplexität sein. Maschinen wie Organismen haben einen Zweck, sie verfolgen ein Ziel.

Jedes Zeitalter hat seine komplexen Beispielmaschinen. So sind zu Beginn der Neuzeit die Uhrwerke die komplexesten Maschinen. Sie dienen somit häufig als Vergleich. Das hier vorgestellte Organismusmodell wird sich einer Antriebsmaschine als Paradigma bedienen, da an ihr das Prinzip der Energieumwandlung innerhalb der Maschine am besten verdeutlicht werden kann.

Abb. 1.7 zeigt die Prinzipskizze einer Dampfmaschine. Der Zweck einer solchen Maschine ist der Antrieb anderer Maschinen. Eine solche Maschine besteht aus einer Vielzahl unterschiedlicher Baugruppen. Diese Baugruppen haben zum großen Teil eine eigene Vorgeschichte. So kommt die eigentliche Antriebseinheit, Kolben und Zylinder, aus dem Pumpenbau; Exzenter wurden in alten Hammerwerken benutzt etc.. Die Verkopplung solcher disperater Bauteile zu einem neuen Ganzen erfolgte durchaus in einem trial and error Prozess. Entscheidend für den Aufbau ist das Erreichen des Zweckes.

Die quantitative Beschreibung der Maschine erfolgt durch die Beschreibung der einzelnen Baugruppen. Innerhalb der Baugruppen erfolgt die Beschreibung mittels der unterschiedlichsten Naturgesetze. So wird die Erzeugung des Dampfes im Kesselhaus durch physikochemische Gesetze, die Wirkung dieses

Dampfes im Zylinder mit Gesetzen der Thermodynamik und schlussendlich die Bewegung und Kraftübertragung der Kolbenstange auf das Schwungrad mittels Gesetzen der klassischen Mechanik beschrieben.

All diese unterschiedlichen Baugruppen werden verkoppelt durch den Material- und Energietransfer zwischen ihnen. Die Maschine bleibt solange funktionsfähig, solange dieser Transfer nicht unterbrochen wird.

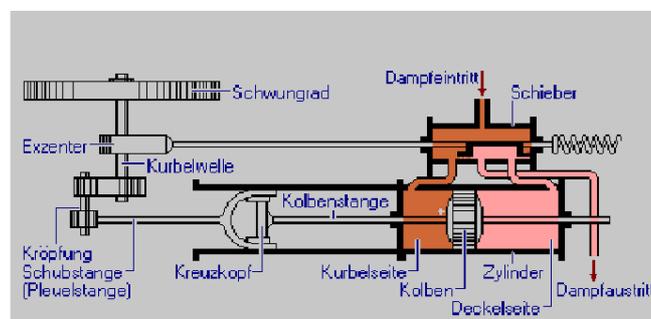


Abbildung 1.7: Schemaskizze einer Dampfmaschine

Dieses Modell lässt sich auf Organismen übertragen. Auch einen Organismus kann man in unterschiedliche Teile zergliedern. Die Existenz dieser Teile ist ebenfalls historisch zu begründen. Die quantitative Beschreibung findet ebenfalls in den einzelnen Ebenen nach disparaten Naturgesetzen statt. Die Kopplung der Ebenen geschieht gleichfalls über den Material- und Energietransfer.

Hier endet die Analogie, denn ab hier kommt ein prinzipieller Unterschied zwischen Maschine und Organismus zum Tragen, dies ist die Autonomie des Organismus. Die Geschichte der Bauteile, die Ziele, die der Organismus verfolgt, sind immer nur aus ihm heraus zu erklären, wo hingegen dies alles bei der Maschine extern, durch den Menschen determiniert ist.

Alle stofflichen Veränderungen sind gekoppelt mit der Erhöhung der Entropie, oder anders ausgedrückt mit der Erhöhung der Unordnung. Organismen sind aber hoch geordnete Strukturen, die nicht nur ihren Ordnungsgrad aufrecht erhalten sondern sogar noch erhöhen können. Eine Grundvoraussetzung, die es dem Organismus erlaubt, seinen hohen Ordnungsgrad aufrecht zuerhalten, ist der Entropieexport. Da alle Prozesse, die innerhalb des Organismus statt finden, die Entropie erhöhen, würde diese Entropieerhöhung zum Zerfall dieser Ordnung führen, wenn sie nicht nach außen abgegeben werden kann. Dieser Entropietransport kann aber nur erfolgen, indem der Organismus niederentropische Materie und Energie aufnimmt und hochentropische wieder abgibt. Daraus folgt, dass ein grundlegendes Ziel der Organismen sein muss, um diesen Entropiefluss ständig durch eigene Aktionen aufrecht zu erhalten. Wird dieser Fluss prinzipiell unmöglich, so degradiert der Organismus und wir sprechen vom Tod des Lebewesens.

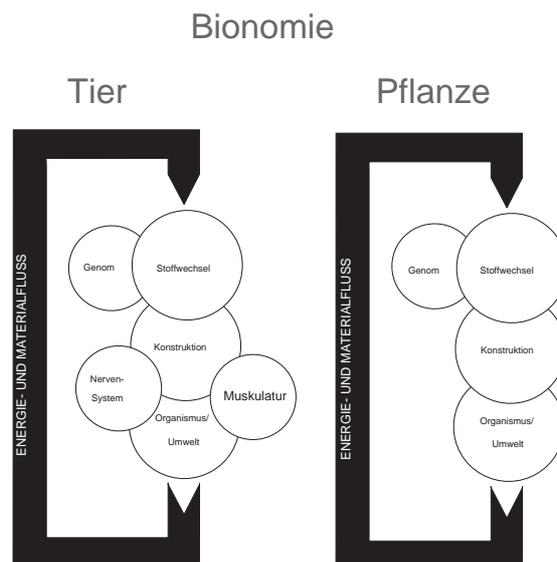


Abbildung 1.8: Ebenenkonzept der BIONOMIETHEORIE

Abb. 1.8 zeigt ein mögliches Ebenenmodell für Tiere und Pflanzen. Die einzelnen Ebenen haben sich historisch entwickelt. In welche Ebenen man den Organismus auch immer unterteilt, zentral ist der Schluss des Material- und Energieflusses durch Eigenleistung des Organismus. Es ist dabei gleichgültig,

ob dies durch Lokomotion, wie im Fall tierischer Organismen, oder durch Wachstum, wie im Fall der Pflanzen, geschieht.

1.4.1 Die Ebenen

Analog zu geschichtlichen Konstituierung der Baugruppen von Maschinen sind auch die Ebenen des Organismus geschichtlich bedingt. Unterschiedlich ist aber die Form, in welcher die Geschichte aufgehoben ist. Die Geschichte der Maschinen ist hauptsächlich extern in Form von Wissen, das in den einzelnen Fachdisziplinen wie Maschinenbau, Elektrotechnik oder Informatik vorhanden ist, aufgehoben. Organismen müssen ihre Geschichte in sich tragen und weitergeben können. Dies erzeugt die Ebene der Genetik zwingend für alle Organismen.

Gleiches gilt für die Produktionsstätten. In Falle von Maschinen sind sie extern. Organismen müssen sie ebenfalls inkorporieren. Dies konstituiert die Ebene des Stoffwechsels für alle. Auch die nächste Ebene, die der Konstruktion, ist konstitutiv für alle Organismen. Sie umfasst alle mechanischen und geometrischen Einrichtungen eines Organismus, sprich seine Gestalt (Morphe). Unterebenen wie Muskulatur und Nervensystem als Subebene der Konstruktion bei Tieren, stellen lediglich geschichtlich bedingte Unterschiede dar. Die abschließende Ebene der Organismus-Umweltbeziehung fasst alle Einrichtungen der Organismen zusammen, die die direkte Antizipation der Umwelt durch das Lebewesen verrichten. Eine nicht zwingende Ebene, da ihre Bestandteile schon in den anderen Ebenen beschrieben sind. Die Eigenschaften und Wechselwirkungen der Bauteile werden aber unter einem neuen Aspekt gesehen. So ist beispielsweise das Bein eines Menschen sicher Bestandteil der Ebene Konstruktion. Es wird in dieser Ebene von seinen statischen Aspekten her betrachtet, wie etwa seinem Skelett- Muskelverband. In der Ebene Organismus-Umwelt werden die dynamischen Eigenschaften betrachtet, die es ermöglichen, dass wir uns fortbewegen.

1.4.2 Der Existenzraum

Alle Elemente und Ebenen konstituieren sich nur, wenn sie zum kontinuierlichen Material- und Energiefluss beitragen. Die Aufrechterhaltung dieses Flusses bestimmt auch ihre jeweilige Funktion. Dieses Funktionieren findet unter bestimmten "natürlichen" Randbedingungen statt. Diese Randbedingungen können unterschiedlicher Natur sein, wie etwa physikalische oder chemische. Allen gemein ist aber, dass sie Begrenzungen für die Verwirklichung

von funktionellen Einheiten des Organismus vorgeben. Sie erzeugen also einen Raum, in dem sich die entsprechende Struktur ausbilden kann.

Ein Beispiel zur Verdeutlichung: Der Material- und Energieinput von grünen Landpflanzen besteht aus Wasser, Mineralien, CO_2 und Licht. Sie finden Mineralien und Wasser im wesentlichen nur unterirdisch vor, Licht und CO_2 aber nur überirdisch. Um die beiden Ernährungsräume zu vereinen, haben viele Landpflanzen einen Ständer entwickelt. Die Funktion des Ständers besteht nun darin, den Transport von Wasser und Mineralien zur Krone und den Rücktransport von Zuckern zur Wurzel zu bewerkstelligen und aufrecht zustehen, um der Krone eine optimale Lichternte zu ermöglichen.

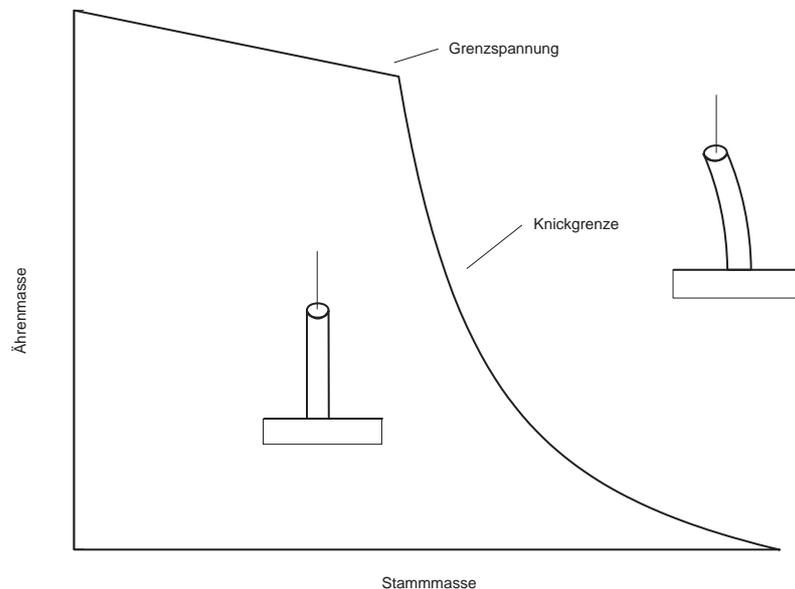


Abbildung 1.9: Phasenraum von Ständer und Krone einer Landpflanze. Der grau unterlegte Bereich ist der Existenzraum. Die Trennungslinie ist die Knickgrenze.

Betrachtet man lediglich letztere Funktion, so wird durch das Schwerfeld der Erde ein Existenzraum erzeugt, der seine rechte Begrenzung (siehe Abb. 1.9) durch die Knickgrenze des Ständers unter Kronen- und Eigenlast und seine obere Grenze durch die maximale Druckspannung, die das Material erträgt, erhält. Ein überschreiten des Existenzraumes führt entweder zum Ausknicken des Ständers oder zu seinem Bruch, wegen des Überschreitens

der Versagensspannung.

Selbst die Existenzraumgrenzen sind in den meisten Fällen abhängig von den Eigenleistungen der Organismen. Im obigen Beispiel ist die Knickgrenze abhängig von der Geometrie des Ständers und den Materialeigenschaften der eingesetzten Stoffe. Beide Größen sind vom Organismus beeinflussbar. Das gleiche gilt für die Grenzspannung. Sie ist abhängig vom Zusammenhalt des Verbundmaterials Zellulose und Lignin.

Die Grenze muss auch nicht statisch sein. So legen Gräser ihre Geometrie schon früh fest, dadurch, dass sie den Stengelquerschnitt früh festlegen. Die Festigkeit des Materials wird aber während des gesamten Wachstums immer größer. Übertragen auf die Existenzraumgrenze heißt das, die Grenze verschiebt sich im Laufe der Existenz immer weiter in Richtung Ertragen höherer Kronenlasten.

1.5 Optimaler-Punkt oder Optimaler-Pfad im Existenzraum

1.5.1 Zwang zur Optimierung

Alle Zustände innerhalb des Existenzraumes sind mögliche Zustände. Als solche könnten sie vom Organismus auch eingenommen werden, ohne dass der Organismus disfunktional werden würde. Die eingenommenen Zustände sind aber nicht gleich verteilt über den gesamten Raum, es findet vielmehr eine Häufung der eingenommenen Zustände in ganz bestimmten Bereichen des Existenzraums statt. Es findet demnach neben der Selektion in funktionale und disfunktionale Zustände noch eine weitere Selektion statt. Diese Form der Selektion ist eine Selektion nach Optimalitätskriterien.

Jegliches Individualleben ist prinzipiell endlich! Wenn Individualleben nicht durch externe Ursachen, wie Verletzungen oder Beute werden beendet wird, so wird es sich irgendwann durch interne Ursachen beendet. Ausgefallene Teilbereiche des Organismus müssen permanent ersetzt werden. Mit zunehmendem Alter geschehen Fehler bei diesem Ersatz, die früher oder später unweigerlich zur Disfunktionalität des Einzellebewesen führen. Leben kann somit als Form nur weiterbestehen, wenn die Individuen sich reproduzieren. Der Aufwand, der für die neuen Organismen betrieben werden muss, muss immer so groß sein, dass wiederum reproduzierfähige Einheiten entstehen können, um die Voraussetzungen für die erneut notwendige Reproduk-

tion zu schaffen. Sich Reproduzieren kann ein Organismus aber erst dann, wenn sein Ertrag an Material und Energie den Aufwand, den er für seine Erhaltung und das Erlangen dieses Materials und Energie betreiben muss, übersteigt. Der erwirtschaftete Überschuss kann jetzt für die Nachkommenproduktion verausgabt werden. Welche Auswirkungen eine Verbesserung der Reproduktionfähigkeit auf die Zusammensetzung einer Population hat, soll mittels eines kleinen Modells verdeutlicht werden.

Die Grundannahme des Modells sei, dass keine Ressourcenknappheit herrscht. Unter solch einer Randbedingung kann angenommen werden, dass

- das Wachstum der Organismen unbegrenzt ist.
- die Vermehrung proportional zur ihrer Menge ist.

Für das Wachstum der Organismen gilt demnach folgender Ansatz:

$$\frac{dx}{dy} = r x \quad (1.4)$$

wobei x die Anzahl der Individuen, t die Zeit und r eine Konstante (Wachstumsrate) ist, die größer Null sein muss.

Das Modell wird in der Literatur als *Exponentielles Wachstum* bezeichnet. Hierbei ist die Veränderung der Anzahl der Individuen je Zeit proportional zur Veränderung der Individuenanzahl selbst. Die Lösung der DGL (1.4) ist:

$$x(t) = x_0 e^{rt} \quad (1.5)$$

Nehmen wir den Fall an, in der Population träte zufällig eine Variante auf, die ein höheres Wachstum als der ursprüngliche Typ aufweisen würde ($r_m > r_u$). Um die Veränderung der Anteile der beiden Typen über die Zeit betrachten zu können, ist der jeweilige relative Anteil des Typs an der Population von Interesse. Er ist das Verhältnis der Anzahl des jeweiligen Typs zur Gesamtzahl der Population. Der relative Anteil A_u des ursprünglichen und des mutierten Typs A_m an der Population ist:

$$\begin{aligned} A_u &= \frac{x_{0_u} e^{r_u t}}{x_{0_u} e^{r_u t} + x_{0_m} e^{r_m t}} = \frac{1}{1 + \frac{x_{0_m}}{x_{0_u}} e^{(r_m - r_u)t}} \\ A_m &= \frac{x_{0_m} e^{r_m t}}{x_{0_u} e^{r_u t} + x_{0_m} e^{r_m t}} = \frac{1}{1 + \frac{x_{0_u}}{x_{0_m}} e^{(r_u - r_m)t}} \end{aligned} \quad (1.6)$$

Da $r_m > r_u$ ist folgt aus 1.6:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} A_m(t) = 1$$

und

$$\lim_{t \rightarrow \infty} A_u(t) = 0$$

D.h. nach ausreichend vielen Generationen hat sich der Typ mit dem schnelleren Wachstum (A_m) durchgesetzt. Oder anders formuliert, der Typ mit der höchsten Wachstumsrate setzt sich langfristig durch.

Der Modellgraf in Abb. 1.10 zeigt das numerische Resultat des Modells (1.6) für einen 0,1%igen Unterschied in den Wachstumsraten und einem Anfangsunterschied der Individuen (x_{0_m}/x_{0_u}) von 1/100. Die Rechnung ergibt ein Verschwinden des ursprünglichen Typs nach 1000 Generationen.

Das Ergebnis des Modells (1.6) kann nur so interpretiert werden, dass sich immer die Variante durchsetzt, die die höchste Reproduktionsrate aufweist. Erreichen kann man dies aber nur, wenn die Differenz zwischen Aufwand und Ertrag einer Konstruktion maximiert wird. Das "Leben" löst demnach neben dem Existenzproblem auch ein Optimierungsproblem.

1.5.2 Arten der Optimierung

Organismen können es sich nicht leisten ihren Betrieb wegen Umbaus zu schließen. D.h., der Veränderungsprozess muss während des laufenden Betriebs erfolgen. Daraus folgt, dass Zwischenstufen, die disfunktional im Sinne der Bionomie sind, nicht eingenommen werden können. Auch Zwischenschritte, die zwar funktional sind, aber eine Verschlechterung des Ertrags darstellen, führen nur dann zum Ziel, wenn sie schnell überwunden werden können und das Absenken des Ertrags nicht all zu groß ist.

Zwei Typen der Optimierung sind möglich:

1. Optimierung durch die Steigerung der Effizienz eines Prozesses, d.h. bei konstantem Ertrag den Aufwand für Bau und Unterhalt zu verringern.
2. durch eine Erhöhung des Aufwands für Bau und Erhalt den Ertrag überproportional zu steigern.

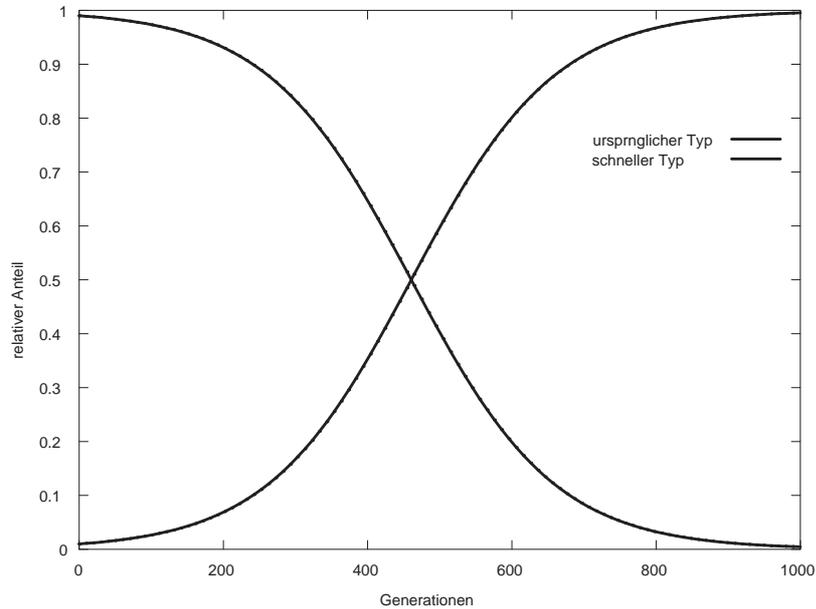


Abbildung 1.10: Funktionsplot des Wachstumsmodells (1.6)

Abb. 1.11 zeigt ein fiktives Beispiel für die beiden Optimierungstypen. Im Fall A ergibt eine Effizienzsteigerung des Stoffwechsels einer bodenauffliegenden Pflanze zwar keine Verbesserung des Ertrags, aber eine Minimierung des Aufwands, wie die Darstellung der Bilanz in der Abb. 1.11 zeigt. Wohingegen durch die Entwicklung eines Ständers, dargestellt im unteren Teil der Abb. 1.11, zwar der bauliche Aufwand gesteigert wird, der Ertrag aber überproportional wächst und somit ebenfalls eine Steigerung des Überschusses erfolgt.

Die Optimierung kann sowohl statischer Natur sein, indem sie beispielsweise die Veränderung eines bestimmten morphologischen Merkmals betrifft, wie etwa die Verbesserung eines Pflanzenständers, oder sie dynamischer Natur, wenn z.B. die Steuerung des Wachstums von Pflanzen optimiert wird (vgl. nächsten Abschnitt).

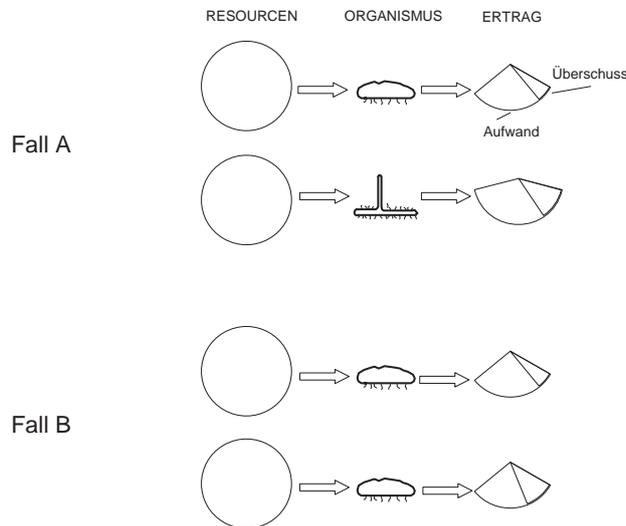


Abbildung 1.11: Beispiel für die Optimierungstypen A und B

1.6 Zusammenfassung

Die zur Zeit weit verbreitetste Entwicklungstheorie der Organismen ist die Synthetische Theorie. Sie stellt eine Verknüpfung zwischen der Entwicklungstheorie von DARWIN & WALLACE und bestimmter Erkenntnisse aus der Populationsgenetik dar. Die DARWIN & WALLACEsche Theorie ist die Übertragung der Handlungsweise von Züchtern in die Natur. Grundlage der Theorie ist das Phänomen, dass die Nachkommen von Organismen in ihren Eigenschaften von denen der Erzeugergeneration abweichen. Menschliche Züchter nutzen diese Tatsache dahingehend aus, dass sie unter den Nachkommen nur diejenigen zur Fortpflanzung kommen lassen, die ihnen genehme Eigenschaften aufweisen. Den Vorgang der Zielsetzung, die der Züchter vornimmt, wird von DARWIN auf die Natur übertragen. Ganz analog zum Züchtermodell sieht die Natur nur Merkmale, die sie nach ihren jeweiligen Zielen bewertet.

Die vermeintlichen Träger der Merkmale wurden in den Genen manifestiert. Ihre Verbreitung in Populationen von Organismen wurde und wird im Rahmen der Populationsgenetik untersucht. Gene ersetzen die Merkmale. Der

Organismus ist eine mehr oder minder verbundene Ansammlung von disparaten Merkmalen. Diese Merkmale werden von der Natur ,sprich Umwelt, nach ihren Zielen verändert. Den konsequenten Kulminationspunkt dieser Theorie stellt das Buch von RICHARD DAWKINS "The Selfish Gene" dar. Hier wird das gesamte Entwicklungsgeschehen der Lebewelt als Konkurrenzkampf von Genen innerhalb von Populationen dargestellt.

Die *SYNTHETISCHE THEORIE* setzt einen funktionsfähigen Organismus voraus. In Ermangelung eines Organismusmodells kann sie auch keine Aussagen über die Natur der Selektion machen. Sie kann daher nicht begründen, ab wann eine Variation von Merkmalen (Genen) zur Destruktion des Organismus führt. Manche Apologeten dieser Theorie gehen sogar soweit, dass sie Letalitätsgene einführen, wie geschehen bei DAWKINS, die nicht nur einzelne Zellen zu bestimmten Anlässen umbringen sondern den gesamten Organismus. Selektion im Rahmen dieser Theorie ist vom Wesen her immer nur ein Anpassungsprozess. Dieser Anpassungsprozess ist ferner ein Prozess, der von Außen, von der Umwelt, gesteuert wird. Oder anders gesagt, die Umwelt setzt die Ziele, an welche die in Populationen organisierten Genkomplexe sich anzupassen haben.

Alternativ zu diesem Entwicklungsmodell ist ein organismuszentriertes Evolutionsmodell zu sehen. Dieses Modell beschäftigt sich zuerst mit dem Funktionieren eines Organismus. Das hier vorgestellte Modell zergliedert den Organismus in disparate Ebenen, die durch einen kontinuierlichen Energie- und Materialfluss verkoppelt sind. Unterbrechungen dieses Flusses führen zur Disfunktionalität der Einheit. Mittels eines solchen Modells lässt sich sowohl das Funktionieren von Maschinen als auch das von Organismen beschreiben. Organismen unterscheiden sich aber insofern von Maschinen, da sie durch eigene Aktivitäten den Energie- und Materialfluss aufrecht erhalten müssen. Die Umwelt ist in diesem Modell keine vom Organismus unabhängige Größe, sondern die Funktionalität des Organismus bestimmt, welche Aspekte der Umwelt für ihn Relevanz haben und welche nicht. So ist das Schwerfeld der Erde für aquatisch lebende Algen keine relevante Größe, wohingegen es für Landständerpflanzen äußerst wichtig ist. Das Aufrechterhalten der Funktionalität bestimmt die Grenzen, in welchen ein Organismus existieren kann.

Durch die organismuszentrierte Sicht wird der Selektionsbegriff ein anderer als in der Synthetischen Theorie. Die Selektion wird in diesem Modell zweischichtig. Zum einen findet eine Selektion zwischen funktionierenden und nicht funktionierenden Varianten statt und zum anderen findet unter allen möglichen Varianten ein Prozess statt, der bevorzugt solche entstehen lässt, die sich durch bestimmte optimale Eigenschaften auszeichnen. D.h., die Um-

welt gibt bei dieser Theorie lediglich den Rahmen nicht aber die Ziele der Entwicklung vor. Das Optimierungsziel der organismischen Entwicklung ist ein internes. Es werden alle Einrichtungen und Verhaltensweisen bevorzugt, die die Differenz zwischen Aufwand für die Erstellung und den Unterhalt und dem Ertrag eines Organismus maximieren.

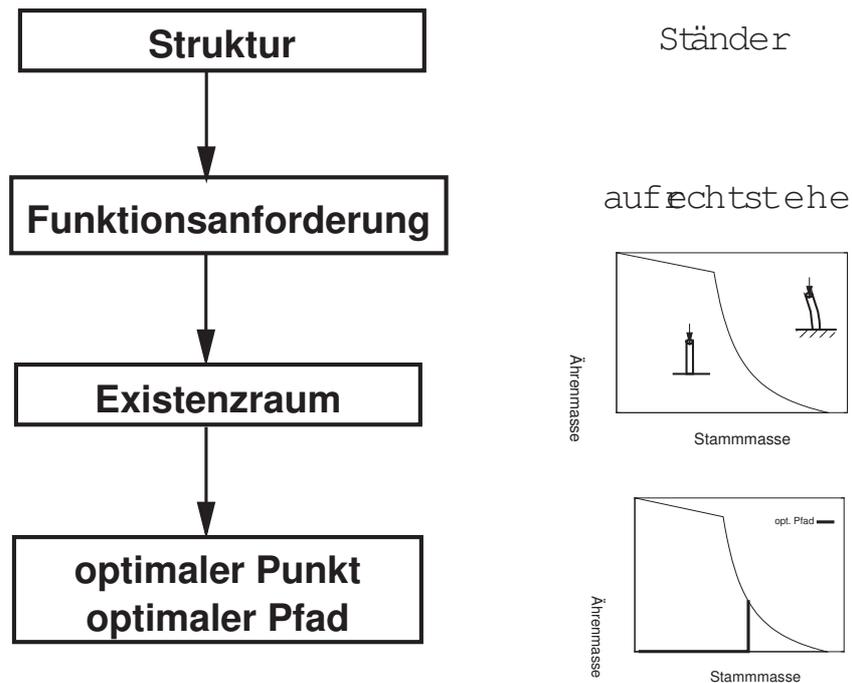


Abbildung 1.12: Beispiel für das funktionale Vorgehen zur Isolation eines Optimierungsproblems zur Untersuchung von Organismen

Abb. 1.12 fasst noch einmal die Vorgehensweise an Hand eines Beispiels zusammen. Beispielsorganismen sind Gräser. Die zu betrachtende Struktur ist der Ständer. Seine Funktionalität ist aus dem Aufrechterhalten des Energie- und Materialflusses zu bestimmen. Zur Ernährung benötigen autotrophe Pflanzen Wasser, Mineralien, Licht und Gase. Wasser und Mineralien befinden sich hauptsächlich im Sediment, wohingegen Licht und Gase in der Atmosphäre vorhanden sind. Diese Lücke überbrückt der Ständer. Seine mechanischen Funktionen sind:

1. Die Struktur muss in bestimmterweise porös sein, um einen Materialfluss zu ermöglichen. Weiterhin muss die Struktur aufrecht stehen bleiben.

2. Eine adäquate poröse Struktur vorausgesetzt, kann man mittels der beiden letzten Anforderungen einen Existenzraum erzeugen, der alle möglichen Varianten von den unmöglichen scheidet.

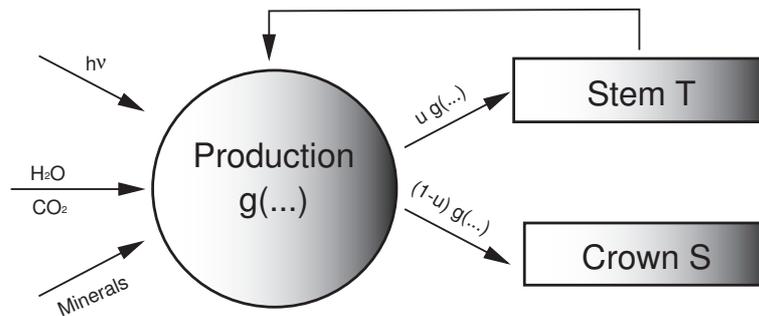


Abbildung 1.13: Strukturdiagramm eines Allokationsschemas bei Ständerpflanzen

Der in Abb. 1.9 dargestellte Phasenraum zwischen Ständer- und Kronenmasse stellt einen zweidimensionalen Schnitt des Problems dar, da der Ständerquerschnitt und der Elastizitätsmodul konstant gehalten wurden. Der Existenzraum wird begrenzt durch die positiven Achsen der Ständer- und Kronenmassen. Die rechte Begrenzung entsteht durch die Anforderung, dass der Ständer nicht knicken darf, die obere Begrenzung folgt aus der Anforderung, dass der Materialzusammenhalt gewährleistet sein muss.

Alle Kombinationen innerhalb der grauen Fläche stellen mechanisch überlebensfähige Varianten dar. Solche Gräser, die am Ende ihrer Entwicklung eine Krone (Ähre) besitzen, die eine maximale Masse aufweist, werden sich bevorzugt entwickeln, da sie auch die meisten Körner tragen können,

Zur Bestimmung dieser Variante muss ein "Optimaler-Pfad-Problem" gelöst werden. Das Beispielsmodell basiert auf einem Modell dargestellt in Abb. 1.13.

Die beiden Massekompartimente aus Abb. 1.13 werden gespeist von einem Produktionsterm $g(\dots)$. Dieser wird sowohl durch die Umwelt versorgt (Licht, Wasser, Gas und Mineralien), als auch durch die Vergrößerung des Stammes. Ziel ist es, dass nach Ablauf der Vegetationsperiode die Masse der Krone maximiert wird. Um dieses Ziel zu erreichen, muss eine optimale Strategie für die Steuervariable u , die für die Aufteilung der Produktion in die verschiedenen Kompartiments verantwortlich ist, gefunden werden. Die Lösung dieses "Optimaler-Pfad-Problem" ist in Abb. 1.14 dargestellt. Strategien, die

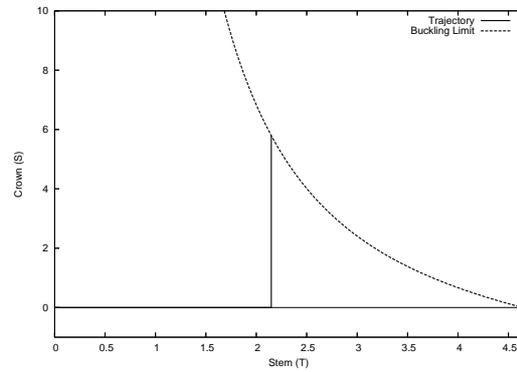


Abbildung 1.14: Optimaler Pfad im Phasenraum für das Allokationsproblem einer Landständerpflanze

von der in Abbildung 1.14 dargestellten, abweichen, erzeugen eine geringere Kronenmasse am Ende der Vegetationsperiode.

Kapitel 2

Die Zelle

2.1 Physikalische Randbedingungen für das Leben

Der zweite Hauptsatz der Thermodynamik besagt, dass alle Aktivitäten innerhalb eines Systems zur Erhöhung der Entropie führen. Seit BOLZMANN kann man die Entropie mit dem Grad an Ordnung innerhalb eines Systems identifizieren. Je größer die Entropie, um so größer die Unordnung. Leben ist aber ein hoch geordneter Zustand. Weiterhin zeigt die Geschichte der Lebewesen, dass sich der Ordnungsgrad im Laufe der Zeit immer mehr erhöht hat. Dies kann aus physikalischer Sicht nur gelingen, wenn die anfallende Entropie vernichtet wird. Entropievernichtung kann aber nur durch Entropietransport geschehen.

In der Physik unterscheidet man entropische Systeme nach ihrem Grad an Geschlossenheit.

- Systeme, die keinen Austausch mit ihrer Umgebung haben, werden als abgeschlossene Systeme bezeichnet. Für sie gilt, dass die Entropieproduktion $dS/dt \geq 0$. In solchen Systemen kann demnach die Ordnung nur abnehmen.
- Systeme, die einen Austausch von Energie mit ihrer Umgebung zulassen, werden geschlossene Systeme genannt. Die Entropieproduktion in solchen Systemen muss in zwei Terme aufgespalten werden. Es folgt für die Entropieproduktion:

$$\frac{dS}{dt} = \frac{dS_i}{dt} + \frac{dS_e}{dt}$$

Für den ersten Term in in dieser Beziehung gilt nach wie vor, dass die Entropieproduktion größer gleich Null ist ($dS_i/dt \geq 0$). Für den zweiten Term gilt je nach den Austauschverhältnissen, dass dieser Term sowohl größer als auch kleiner Null sein kann ($dS_e/dt \leq 0$). Ein Beispiel für die Entstehung von Ordnung in einem solchen System ist die Bildung von Eiskristallen aus flüssigem Wasser durch den Entzug von Wärme. Eiskristalle weisen einen wesentlich höheren Ordnungsgrad auf als flüssiges Wasser. Erreicht wird dieser Grad durch den Abtransport von Wärme. Mit dem Energietransport ist ein Entropietransport gekoppelt.

- Für die letzte Art von Systemen, den offenen Systemen, gilt für die Entropieproduktion das Gleiche wie für die geschlossenen Systeme. Der Unterschied zu den geschlossenen Systemen besteht nur darin, dass neben dem Austausch von Energie auch der Austausch von Materie mit der Umgebung zugelassen ist. Prominentestes Beispiel für ein solches System sind Organismen. D.h. notwendige Voraussetzung für die Entwicklung der Organismen ist das Vorhandensein einer Begrenzung zur Umwelt, die einen selektiven Austausch von Materie und Energie mit ihr zulässt.

2.2 Materiell-Historische Voraussetzungen

Auffällig ist, dass im Laufe der Erdgeschichte sich eine immense Vielfalt von Organismen entwickelt haben, obwohl die Baustoffe für diese Entwicklung sehr einheitlich sind. Diese Stoffe sind Kohlenhydrate, Fette, Eiweiße und Kernsäuren. Alle basieren auf langkettigen Kohlenstoffgerüsten. Eine Erklärung für diese Einheitlichkeit ist sowohl funktioneller als auch historischer Natur. Als Grundgerüst für alle Stoffklassen dienen die Kohlehydrate. Neben dieser Funktion als Ausgangsstoff werden sie noch als Betriebsstoff (Verbrennung) und als Strukturstoff (Wandmaterial von Pflanzen - Zellulose - und Tieren - Chitin) verwendet. Fette sind fast ausschließlich Energiespeichersubstanzen. Sie eignen sich als Speicher deshalb besonders gut, weil ihre Energiedichte (Energiegehalt/Masse) sehr hoch ist. Die Eiweiße sind das Mädchen für alles, da sie sich durch eine enorme Vielfalt an räumlichen und chemischen Eigenschaften auszeichnen. Diese Vielfalt erschwert aber das Speichern von Information, das besser durch einheitliche Strukturen zu gewährleisten ist. Diese Funktion wird von den Kernsäuren übernommen, Ansonsten dienen die Eiweiße sowohl für die Aufrechterhaltung der Struktur als auch des Stoffwechsels (näheres siehe Anhang).

Die historische Komponente wurde durch eine Reihe von Experimenten, beginnend in den 50-iger Jahren, versucht zu klären. Eine Voraussetzung für diese Experimente ist, dass die Zusammensetzung der Atmosphäre im Urzustand der Erde bekannt ist. Nach Überlegungen aus der Geologie bestand die Uratmosphäre aus Wasser, Wasserstoff, Kohlendioxid, Stickstoff und verschiedenen Edelgasen. Bringt man diese Gase zusammen mit flüssigem Wasser in einen Rücklaufkühler, erhitzt dieses Gemisch und führt noch elektrische Entladungen, die Blitze simulieren sollen, in die Apparatur ein, so erhält man nach geraumer Zeit im Wasser ein Gemisch aus Zuckern, Aminosäuren, Kernsäurebasen und Fettsäuren (Miller-Experiment).

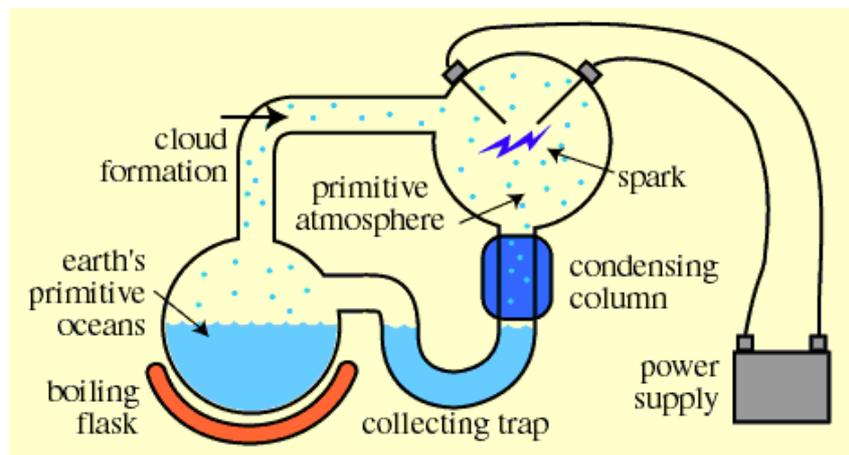


Abbildung 2.1: MILLER's experiment

D.h. dass alle Grundbausteine des Lebens durch Prozesse, die nicht durch Lebewesen ausgelöst wurden, darstellbar sind. Unter bestimmten Randbedingungen, ist es auch möglich, aus den Einzelbausteinen Polymere zu erzeugen. So entstehen aus Kernsäurebasen Kernsäuren von bestimmten Maximallängen, oder aus Aminosäuren kleine Peptide. Dies ist sicherlich immer noch kein Leben, aber es ist zumindest der Ausgangspunkt für die Entstehung von Leben. Es gibt eine Reihe von Modellvorstellungen, wie aus diesen Bausteinen sich Grundformen des Lebens entwickelt haben könnten (vgl. EIGEN & SCHUSTER).

2.3 Komponenten der Zelle

Die Grundkonstruktion allen Lebens ist die Zelle. Sie umfasst alle Elemente, die für das Aufrechterhalten des Bionomiekreislaufs nötig sind. Orientieren wir uns an den Komponenten des Bionomiekreislaufs in Abbildung ?? . Hier sind die Komponenten Genetik, Stoffwechsel und Konstruktion zu sehen. Genetik beinhaltet den Speicher, in dem die geschichtlich erfolgreichen Baupläne für die Erzeugung von Eiweißen in Form von langkettigen Kernsäuren gespeichert sind. Eiweiße und ihre Anordnung in Membranen in der Zelle sind dafür verantwortlich, dass ein funktionierender Stoffwechsel vom Organismus betrieben werden kann der alle notwendigen Komponenten der Zellen erzeugt. Schlussendlich benötigt die Zelle eine Hülle, die sowohl die mechanische Geschlossenheit als auch eine gezielte Durchlässigkeit für Material und Energie ermöglichen muss. Die mechanische Geschlossenheit wird gewährleistet durch ein Netzwerk aus langkettigen Eiweißen. Die Lochgröße, die durch dieses Maschenwerk entsteht, ist aber so, dass eine gezielte Aufnahme und Abgabe von Stoffen nicht möglich ist. Ein Dichtmittel wird benötigt. Als Dichtmittel stehen die so genannten Phosphorlipide zur Verfügung. Sie bestehen aus einem Phosphat- und einem Fettsäureanteil. Der Phosphatanteil hat eine elektrische polare Ladungsverteilung, wohingegen die Fettsäure elektrisch neutral ist. Wasser ist ein polares Medium. Es entsteht eine unterschiedliche Ladungsverteilung, indem das Sauerstoffatom die Elektronen der Wasserstoffatome stärker an sich bindet als es die Wasserstoffatome können. Ein Phosphorlipid orientiert sich demnach im Wasser so, dass sich die Phosphatköpfe mit Wasser umgeben und die Fettsäuren sich mit anderen Fettsäuren umgeben.

In Abbildung 2.2 ist ein Phosphorlipid dargestellt. Die organischen Schwänze der Fettsäuren wenden sich vom Wasser ab und stecken somit in dem Hüllengerüst aus Eiweißen. Die Phosphorköpfe ragen hingegen in die wässrige Lösung innerhalb und außerhalb der Zelle.

Die Pforten für den Austausch einer derartig abgedichteten Membran bilden bestimmte globalere Eiweiße. Sie bilden Tunnel aus, deren Oberflächen elektrisch positiv, negativ oder neutral sein können. Dadurch ist ein selektiver Austausch sowohl von geladenen als auch ungeladenen Partikeln möglich. Partikel, die den Durchmesser der Tunnel überschreiten, sind vom Austausch ausgeschlossen. So können keine der wertvollen Eiweiße des Stoffwechsels und keine der Kernsäuren verloren gehen.

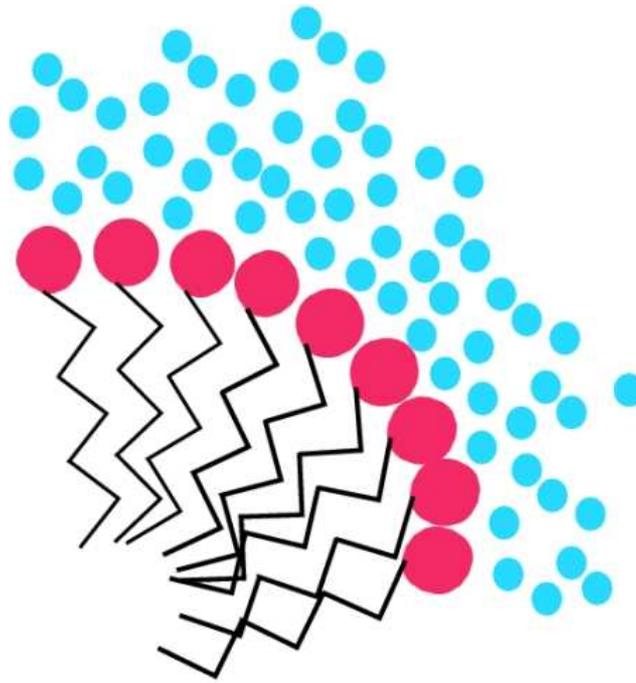


Abbildung 2.2: Anordnung von Phosphorlipiden in wässriger Lösung, wobei die kleinen Kreise Wassermoleküle, die großen Kreise Phosphatköpfe und die gezackten Schwänze Fettsäuren des Phosphorlipids darstellen.

2.4 Zwang zur Reproduktion

Diese Protozyten (Vorzellen), deren Aufbau im vorigen Abschnitt skizziert wurde, unterlagen immer der Gefahr der Deaggregation. Gefahrenquellen lagen sowohl im Einwirken äußerer Faktoren, wie Strahlung oder Wärme, als auch in endogenen Faktoren, wie Fehler beim Ablesen der Bauvorschriften für die Enzyme. Die Existenz einer solchen Protozyte war demnach zeitlich beschränkt. Wenn das Leben weiterbestehen sollte, musste ein Mechanismus entwickelt werden, der immer wieder neue Individuen aus alten erzeugte, die die Fehler des alten Organismus nicht beinhalteten. Dies ist aber nur möglich, indem sich der gesamte Apparat reproduziert und seine Funktionsfähigkeit unter Beweis stellt. Solange kein mechanischer Apparat entwickelt war, musste die Verteilung der verdoppelten Bestandteile der Zelle, wie Genom oder Membranen durch Wachstum geschehen. Dieser Reproduktionsprozess geschah wahrscheinlich ähnlich, wie ihn heutige Bakterien durchführen. Komponenten, die in Lösung waren, wurden sicherlich nicht immer zu gleichen Antei-

len auf die Tochterzellen verteilt. Nur solche Komponenten, die an Membranen befestigt waren, konnten durch Verdoppelung ihrer selbst und der Membran auf der sie sich befanden, durch Wachstum gleichmäßig verteilt werden. Da die mechanische Integrität der äußeren Membran während des gesamten Verdopplungsprozesses gewahrt bleiben muss, war für die Teilung eine Form, die die heutigen Bakterien noch durchführen, denkbar: Die Teilung durch Knospung. Durch Umbau bestimmter Stellen der äußeren Membran wird an diesen Stellen die Steifigkeit herabgesetzt. Die so entstehende Beule kann durch hinzufügen von weiterem Membranmaterial vergrößert werden. Durch Veränderung der Membransteifigkeit kann wiederum eine Einschnürung gebildet werden, die Voraussetzung der Trennung des Gebildes ist.

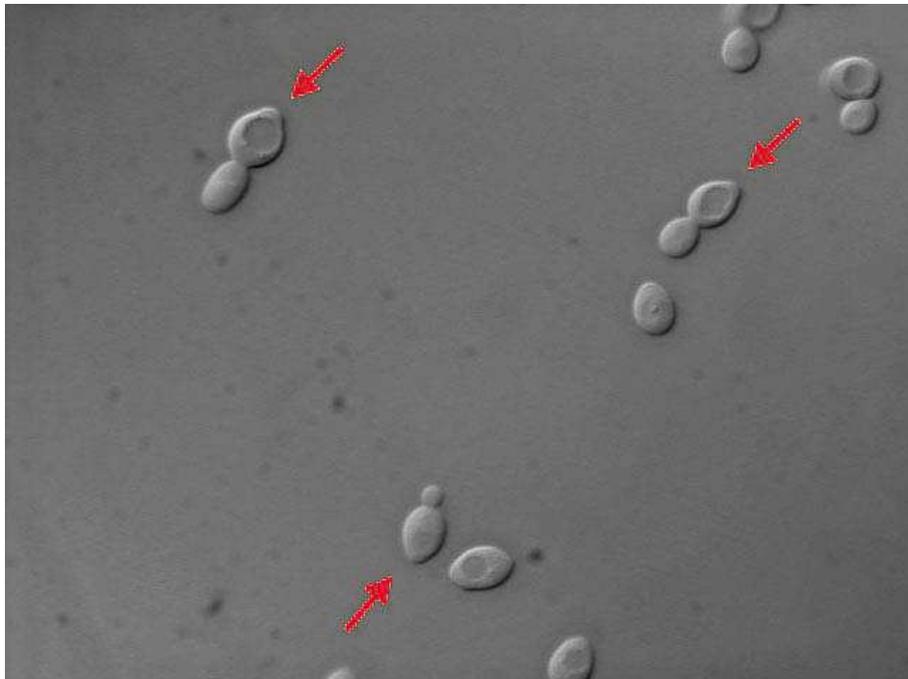


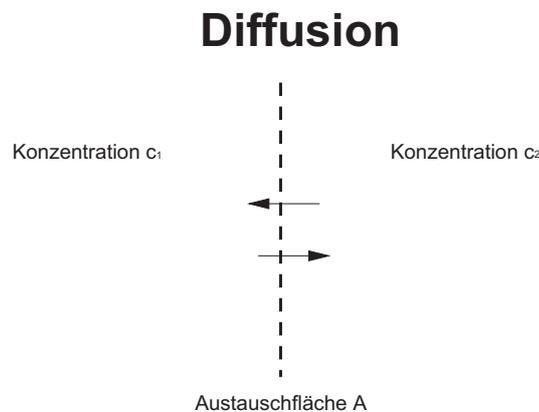
Abbildung 2.3: Hefeknospung

2.5 Die Prokariontenentwicklung

2.5.1 Ernährung durch Diffusion

Um den Bionomiekreislauf zu schließen, muss ein ständiger Zustrom von Nahrungspartikeln gewährleistet sein. Im Fall unserer Protozyten ist dieser

Strom relativ einfach zu zur Verfügung gestellt. Die benötigten Nährstoffe sind niedermolekular und werden durch nicht biogene Randbedingungen erzeugt. Niedermolekulare Stoffe sind durch die BROWNsche Molekularbewegung gleichförmig im Wasser verteilt. Ein Organismus, der sich von solchen Partikeln ernährt, kann an sie nur diffusiv gelangen. Das bedeutet, um seine Versorgungslage zu verbessern, kann er nur den Gradienten der Stoffkonzentration und/oder die Leitfähigkeit der Membran für solche Stoffe verbessern. Die Stoffe aktiv aufzusuchen würde sich aber nur auf eine Ortssuche von stärkeren Gradienten als der gegenwärtigen beschränken. Eine Deformation des Organismus war dafür nicht notwendig. Vortriebe, die durch Anhänge, wie etwa Flagellen oder bewegliche Membranen, entstanden, waren eine ausreichende Entwicklung. Zusätzliche mechanische Einrichtungen bieten einem Organismus mit dieser Ernährungsweise keine Steigerung seiner Effizienz. Sie sind, wenn sie entstehen, lediglich Material- und energiezerend und werden nicht lange Überleben. Die Entwicklungswege solcher einfacher Organismen gehen, daher in Richtung der besseren Nutzung der aufgenommenen Nahrungspartikel.



$$dm/dt = D A dc/dx$$

Diffusionsgesetz mit m = Masse, t = Zeit, c = Konzentration, x = Ort, D = Diffusionskoeffizient

Abbildung 2.4: FIGGsches Gesetz

2.5.2 Entwicklung der Fotosynthese

Neben den durch die physikalischen Bedingungen auf der Erde geschaffenen Nährstoffen existiert eine weitere unendlich große Energiequelle, die Sonne. Gelingt es den Organismen sie zu nutzen, so kann das Leben so lange existieren, wie die Sonne selbst existiert. Alle Zellen aller Organismen treiben ihren Stoffwechsel mit einer einzigen Reaktion voran. Es ist die Umsetzung von Adenosintriphosphat (ATP) in Adenosindiphosphat (ADP). Die Rücktransformation des des ADP Pools in den einen ATP Pool wird durch den Abbau von Kohlenhydraten, Eiweißen und Fetten bewerkstelligt. Erfolgt die Rücktransformation aber durch Sonneneinstrahlung, so wird eine Menge an Nahrungssubstanz gespart. Diese Ersparnis kann nun für die Reproduktion ausgegeben werden. Die Rücktransformationskapazität von ADP kann aber auch weit über den aktuellen Bedarf an ATP hinausgehen. Das so erzeugte überschüssige ATP kann nun in irgendeiner Form gespeichert werden. Nahe liegend ist es hierfür die Umkehrung des ehemaligen Erzeugungsprozesses von ATP zu nutzen. So wird das überschüssige ATP in Form von Zucker gespeichert. Zucker ist aber ein osmotisch aktives Molekel, das durch seine Produktion zur Erhöhung des Zellinnendrucks führt. Um ein Platzen der Zellkonstruktion zu verhindern, ist es notwendig den Zucker osmotisch zu neutralisieren. Dies kann durch Polymerisation einzelner Zucker zu langkettigen Kohlenhydraten geschehen, wie beispielsweise Stärke. Aber auch osmotisch nicht mehr oder nur noch schwach aktive Polymere benötigen Platz. Der Transport der nicht wasserlöslichen Kohlenhydrate an die äußere Seite der Membran schafft diesen.

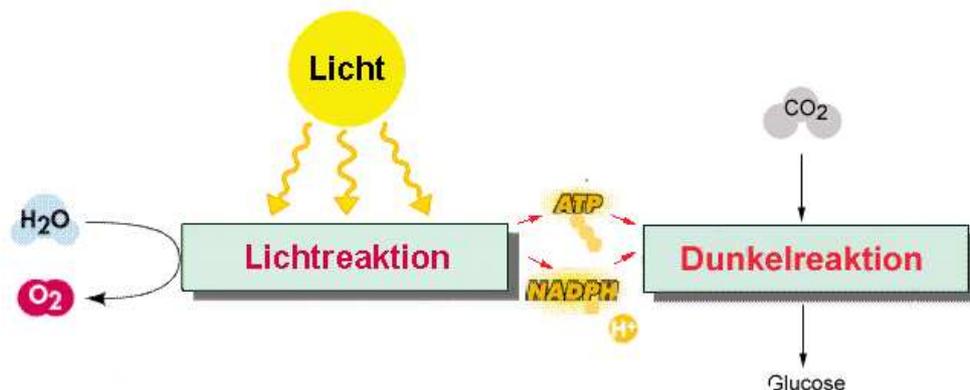


Abbildung 2.5: Schemaskizze der Photosynthese

Mit der Anlagerung von Speichermolekeln an die äußere Membran entsteht aber gleichzeitig eine neue mechanische Situation. Eine mechanisch geschlossene Außenhaut aus Kohlenhydraten erhöht die mechanische Widerstandsfähigkeit der Zelle gegen den osmotischen Druck. Solange eine durchschnittliche Porengröße der Außenhaut nicht unter die der größten Molekel, die zum Austausch mit der Umwelt durch den Stoffwechsel der Zelle bestimmt sind, fällt, ist ein funktionierender Stoffwechsel gewahrt, und der Organismus hat sich weiter unabhängiger von Umwelteinflüssen gemacht.

Ein derart unabhängiger Organismus muss eigentlich nur noch gewährleisten, dass er sich in den oberflächennahen Wasserschichten befindet. Hier sind die Versorgungsbedingungen optimal für ihn. Seine Nahrung besteht ja nur aus Licht, Wasser, Salzen und Gasen. All diese Bestandteile sind im Oberflächenwasser von Seen, Flüssen und Ozeanen homogen verteilt. Um den Aufenthalt solcher Konstruktionen in diesen Wasserschichten zu ermöglichen, sind relativ einfache konstruktive Einrichtungen nötig. Es reicht vollkommen aus, die Dichte zu kontrollieren oder sich mit einfachen externen Antriebseinheiten wie Geiseln oder beweglichen Membranen in diesen Schichten zu halten. Verbesserte Lokomotionseinheiten führen zu keiner Effizienzsteigerung und sind somit nur material- und energiezehrend. Sie können zwar immer wieder entstanden sein, wenn sie die Anforderung der Bionomie erfüllt hatten. Ihre Überlebenschancen waren aber eher gering, da sie den effizienteren, weniger mobilen Konstruktionen in der Nachkommenproduktion unterlegen waren.

Nicht vorhandene Bewegungseinrichtungen schaffen jedoch ganz spezielle Bedingungen bei der Reproduktion. Da alle in der Zelle vorhandenen Einrichtungen wie das Genom oder die Fotosyntheseeinheiten verdoppelt und auf die Tochterzellen gleichmäßig verteilt werden müssen, treten ganz bestimmte Beschränkungen durch das nicht Vorhandensein von Bewegungseinrichtungen auf. Ohne Bewegungseinrichtungen kann die Verteilung einzelner Elemente nur durch Wachstum bewerkstelligt werden. Alle zu verteilenden Konstruktionselemente müssen demnach an der Zellmembran befestigt sein, um über das Wachstum dieser Membran in die entstehenden Tochterzellen verteilt werden zu können. So ist zum Beispiel das Genom in einem Ring angeordnet, der an der Membran befestigt ist. Damit unterliegt das Genom einer mechanischen Längenbeschränkung. Es darf nicht länger werden, als der mechanische Zusammenhalt des Ringes es zulässt. Diese Längenbeschränkung hat aber auch zur Folge, dass die Speicherkapazität des Genoms stark beschränkt ist. Eine Entwicklung zu mehrzelligen Lebewesen ist schon aus diesem Grund für Konstruktionen auf diesem Niveau ausgeschlossen.

2.5.3 Entwicklung eines Recyclingverfahrens

Entwicklungswege, die Organismen auf diesem Konstruktionsniveau offenstanden, sind eigentlich nur in der Verbesserung der Ausnutzung des Nahrungsangebots möglich.

Um aus ADP ATP herzustellen benötigt man Wasserstoff. Diesen Wasserstoff muss die Fotosynthese bereitstellen. Er kann aus einer Reihe von vorhandenen Verbindungen gewonnen werden (H_2O , H_2S , ...). Vermutlich wegen des unbegrenzten Vorhandenseins von Wasser ist es zur Gewinnung von Wasserstoff herangezogen worden. So kann aus CO_2 und H_2 Zucker gebaut werden, der Ausgangsstoff für alle organischen Stoffe. Andererseits stellen Wasser und Kohlendioxid die am stärksten oxidierten und damit mit der höchst möglichen Entropie versehenen Stoffe dieses Stoffwechselweges dar. Eine Entwicklung hin zur Aufoxidierung organischer Stoffe zu Wasser und Kohlendioxid ist demnach der Stoffwechselweg mit dem höchst möglichen Gewinn an Energie und Entropie. Er stellt das physikalische Ende der Effizienzsteigerung der Stoffwechselwege dar. Mit Erreichen dieser Stufe ist auch gleichzeitig erreicht worden, dass die Ausgangsstoffe des Fotosyntheseprozesses wieder hergestellt werden können. Dass dieser prinzipiell mögliche Recyclingweg aber nur sehr unvollständig durchgeführt worden ist, zeigt die Entwicklung der stofflichen Zusammensetzung der Atmosphäre. Der Anteil von knapp 20% Sauerstoff und der geringe Anteil von CO_2 (etwa 0,3%) sind Ausdruck dieser Unvollständigkeit. Die Anteile an organischem Kohlenstoff, die dem atmosphärischen Sauerstoff entsprechen, sind im Sediment der Erdkruste deponiert, zum Teil in konzentrierter Form als Lagerstätten von Kohle, Erdgas und -Öl, zumeist aber verstreut in den Sedimentgesteinen.

Nur die Archebakterien, die in der Tiefsee vorkommen, besitzen als überkommener Prokaryontentyp lediglich eine Zellmembran. Nach der obigen Argumentation leiten sich somit all diese Konstruktionen von ehemals fotosynthetisch aktiven Zellen ab. Organismen, die ihren Stoffwechsel diffusiv verrichten, erleiden durch eine Zellwand mit ausreichend großen Poren kaum Einbußen bei ihrem Stoffwechsel, gewinnen, jedoch entschieden mehr mechanische Stabilität gegenüber osmotischen Drücken. Dementsprechend wird die Zellwand auch bei Verlust der Fotosynthesefähigkeit als Konstruktionselement beibehalten.

2.6 Die Eukariontenentwicklung

2.6.1 Leben stellt Nahrung für Leben dar

Die sauerstofffreien Bedingungen der Uratmosphäre waren die Voraussetzung dafür, dass die Umwelt permanent organisches Material produziert hat. Eine diffusive Versorgung der Uroorganismen mit Nahrung war somit automatisch gewährleistet. Neben dieser externen Nahrungsversorgung stellen natürlich alle vorhandenen Lebewesen gegenseitig eine natürliche Nahrungsquelle für sich dar. Im Unterschied zur molekularen Nahrung ist diese Quelle aber wesentlich größer und nicht mehr homogen verteilt. Will man diese Nahrung nutzen, sind zwei Eigenschaften zu entwickeln. Einmal das Ansteuern der Nahrung und ihr Zerkleinern. Wie im vorigen Abschnitt dargestellt scheitert schon die Entwicklung von Lokomotionseinrichtungen an den diffusiven Ernährungsverhältnissen.

Mit der Entwicklung der Fotosynthese ändert sich das Bild. Die Zwangsläufigkeit mit ihr einhergehende Freisetzung von Sauerstoff veränderte die Lebensbedingungen dramatisch. Sauerstoff ist ein äußerst aggressives Element, das sich sehr schnell mit anderen Elementen verbindet. So besteht die Erdkruste im wesentlichen aus Metalloxiden, eine Folge der biogenen Sauerstoffproduktion. Aber nicht nur mit den Metallen der Erdkruste ging und geht der Sauerstoff Verbindungen ein, sondern auch mit den allermeisten organischen Verbindungen. Das Freisetzen von Sauerstoff hatte demnach zwei Folgen für die damalige Lebenswelt. Er griff zum einen die Organismen direkt an und, was noch viel weitreichender war, er vernichtete die bis dahin vorhandene Produktion von organischem Material aus den physikalischen Bedingungen der Erde.

Zu allererst greift der Sauerstoff natürlich den Produzenten selbst an. Wie lange es gedauert hat, bis die fotosynthetischen Prokaryonten effektiven Schutz vor dem selbst produzierten Sauerstoff entwickelt hatten, ist spekulativ. Aber nachdem dieses Niveau erreicht wurde, war der Weg frei für die weltweite Verbreitung dieser Formen. Fotosynthese erlaubte zum ersten Mal eine drastische Vermehrung von Organismen, da die Produktion nur vom Salzgehalt des Wassers beschränkt wird. Für die nicht Fotosynthese betreibenden Organismen hatte dies zwei Konsequenzen. Überleben konnten nur solche, die einen effektiven Oxidationsschutz entwickelten und den Erwerb von Nahrung umstellten. Weg von der diffusiven Versorgung, hin zum aktiven Aufsuchen und Zerkleinern anderer Lebewesen.

Zum aktiven Aufsuchen der Nahrung benötigt die Zelle eine steuerbare Vor-

triebseinrichtung. Der Vortrieb kann entweder durch Anhänge wie Geiseln oder bewegliche Membranen erfolgen oder indem sich der gesamte Zellaib verformt. Externe Bewegungseinrichtungen waren aber schon auf dem Niveau der Prozyte entwickelt worden und standen somit schon zur Verfügung. Weit komplizierter gestaltete sich die Lösung des Zerkleinerungsproblems. Eine mechanische Zerkleinerung scheidet aus. Es kommt also eigentlich nur eine chemische Zerkleinerung in Frage. Angenommen eine Angreiferzelle hätte ihre Beutezelle erreicht, so müsste sie die Zerkleinerungschemikalien in das umgebende Wasser abgeben. Nur ein Bruchteil der Agenzien würde an den vorgesehenen Wirkort gelangen und seine Arbeit effektiv verrichten können. Dieser ganze Vorgang wäre zu optimieren, wenn der Verdauungsraum beschränkt werden könnte. Diese Beschränkung könnte sinnvoll geschehen mit der Inkorporierung der Beute in den räuberischen Organismus. Um dies zu ermöglichen, wären zwei Entwicklungen absolut notwendig. Zum einen eine Vergrößerung des Räubers und zum anderen die Deformationsfähigkeit von ihm dergestalt, dass die Beute von ihm vollkommen umschlossen werden könnte.

Die Entwicklung beider Eigenschaften hat zur Folge, dass schwerwiegende mechanische Probleme gelöst werden müssen. Zellen zu vergrößern, ohne die Membranstabilität zu gefährden, wird häufig durch den Einsatz von Gallerte erreicht. Der Einsatz von Gallerte verbietet sich aber in diesem Fall, da sie die Deformation des Zellkörpers vehement erschwert. Die Alternative zu Gallerte ist die Entwicklung eines Zellskelets (Cytoskelet) aus passiven und aktiven (kontraktilen) Elementen. Gallerte kommt dort zum Einsatz, wo Versteifungen beispielsweise in Formen von Lagern für Geiseln benötigt werden.

2.6.2 Entwicklung der Zellbewegung

Zellbewegung ist nur dann möglich, wenn Energieformen wie chemische oder Strahlungsenergie, die den Organismen direkt zugänglich sind, in mechanische Energie gewandelt werden. Eine häufige Wandlung von chemischer in mechanische Energie wird bei der Synthese von Eiweißen automatisch mitgeliefert. Eiweiße sind Makromoleküle, die aus langen Ketten von Aminosäuren bestehen. Dadurch, dass die Aminosäuren unterschiedliche Ladungsverteilungen besitzen, können nach der Synthese stark von einer Kette abweichende räumliche Konfigurationen eingenommen werden. Je nach ihrer Ladungsverteilung und ihrer Anordnung in der Kette stoßen sich einzelne Kettenteile ab oder ziehen sich an. Eiweiße können dadurch sehr vielfältige räumliche Konfi-

gurationen einnehmen und sind deshalb für die unterschiedlichsten Funktionen im Organismus einsetzbar. Eine räumliche Änderung des Moleküles kann aber nicht nur zum Zeitpunkt der Synthese auftreten. Sie kann vielmehr auch durch eine Reaktion des Moleküles mit einem anderen erzeugt werden. Erfolgt diese Reaktion geometrisch und zeitlich koordiniert, kann sie zur Veränderung der Form des Organismus eingesetzt werden. Um diesen Prozesse zur Zellbewegung einzusetzen, muss er reversibel sein, um immer wieder erneut einsetzbar zu sein. Die Reversibilität wird erreicht, indem der Reaktant durch eine der Konformationsänderung entgegengesetzte Kraft wieder aus dem Eiweiß entfernt wird. Da nun die Bindungsstelle wieder frei geworden ist, kann eine Konformationsänderung durch die vorherige Reaktion erneut ausgelöst werden. D.h. Reversibilität wird nur durch die passive Dehnung des Moleküls erreicht. Sämtliche Bewegungen von Organismen beruhen auf diesem Konzept. Alle organismischen Bewegungseinrichtungen müssen so konstruiert sein, dass eine Kontraktion mechanisch wieder aufgehoben werden kann. Konstruktionen, die dies nicht gewährleisten, sind disfunktional und nicht überlebensfähig. Der Antagonismus im Fall unserer Zelle ist der Zellinnen- druck. Durch eine Kontraktion verringert sich das Volumen der Zelle. Da die Zellmembran semipermeabel ist, verliert sie an Wasser. Dies steigert aber den osmotischen Druck. Ist die Kontraktionsreaktion beendet, so bringt der erhöhte osmotische Druck die Zelle in ihre Ausgangslage zurück.

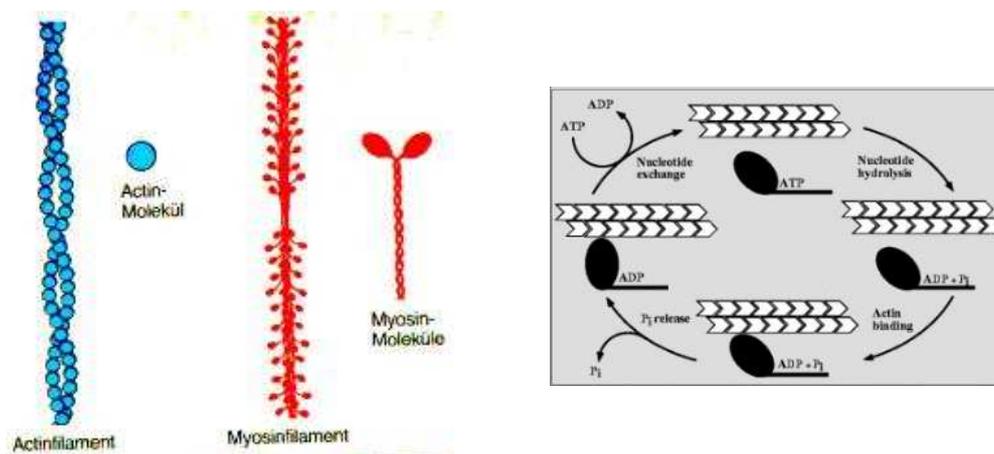


Abbildung 2.6: Die Abbildung rechts zeigt die Eiweißkomponenten (Actin und Myosin) des Muskels und links den Kontraktionsmechanismus

Diese Form der Kontraktion kann sowohl für die Bewegung der Zelle und ihrer Bestandteile eingesetzt werden, als auch für die Lokomotion (Fortbewegung) verwendet werden.

2.6.3 Die Endosymbiontentheorie

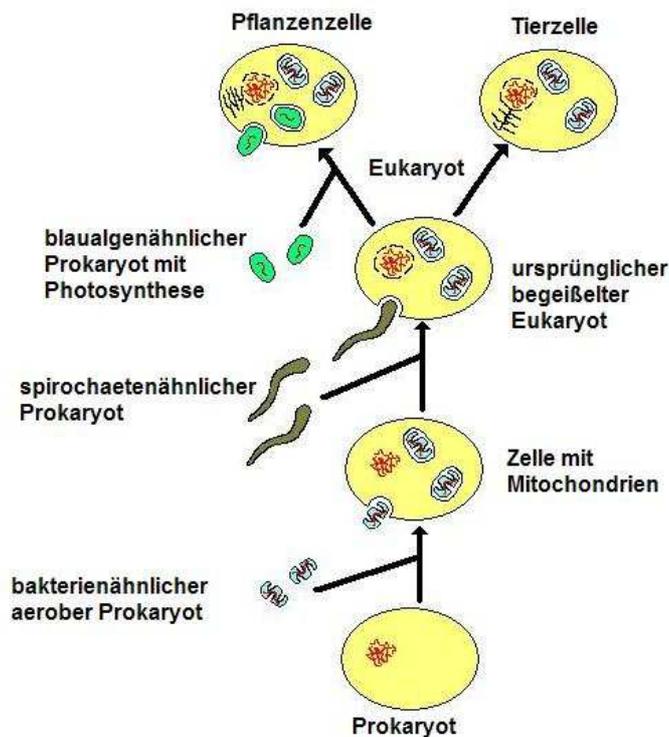


Abbildung 2.7: Entwicklung der Euzyte gemäß der *Endosymbiontentheorie*

Die Entwicklung der Photosynthese hat also zur größten ökologischen Krise auf diesem Planeten geführt. Sie war die Ursache für die Vernichtung des meisten bis dahin entstandenen Lebens, aber auch der Auslöser der Entwicklung einer Formenvielfalt, die bis zu diesem Zeitpunkt überhaupt nicht möglich gewesen war. Von dem Zeitpunkt der vollentwickelten Photosynthese an gab es nur noch zwei mögliche Ernährungswege. Entweder die Organismen betrieben eben diese Photosynthese, oder sie mussten sich von anderen Organismen ernähren.

Wie im Abschnitt 2.6.2 beschrieben, war die optimierte Art Beute zu machen, das Einschließen von Beuteorganismen in den eigenen Zelllaib. Beim Einschluss und bei der Verdauung des Fremdorganismus können natürlich die unterschiedlichsten Disfunktionen auftreten. Vom Platzen der räuberischen Zelle über die Unfähigkeit der Verdauung der eingeschlossenen Beute bis zur Unmöglichkeit der Entsorgung der unverdaulichen Beutereste ist alles möglich. So kann das Auftreten der Disfunktion, eine Zelle nicht verdauen zu können, dazu führen, dass die eingeschlossene Zelle ihre diffusive

Ernährungsweise fortsetzt. Aus diesem Zufall kann sich im Laufe der Zeit ein Zusammenspiel der beiden Zellen zu gegenseitigem Vorteil entwickelt haben. Aus dieser Abhängigkeit kann ein Zustand entstehen, in welchem keiner der beiden Partner ohne den anderen mehr überlebensfähig ist (Symbiose). Die Abhängigkeit geht so weit, dass die Organellen Teile ihres (nicht mehr benötigten) genetischen Material verloren oder die entsprechenden Gene teilweise in das Kern-Genom integriert wurden. Einzelne Protein-Komplexe in den Organellen, wie z.B. die ATP-Synthase, werden so zum Teil aus kernkodierten, zum Teil aus invaginiert kodierten Untereinheiten zusammengesetzt.

Den effektivsten Nutzen für die Wirtszelle können aber nur solche Zellen liefern, die entweder in der Lage sind das organische Material vollständig zu oxidieren, oder die den Wirt unabhängig von der Aufnahme organischen Material machen, die also Photosynthese betreiben. Dies sind auch genau die beiden Zelltypen, die am Ende der Entwicklung in den Wirtszellen verblieben sind. Die Organellen, die die vollständige Oxidation durchführen heißen Mitochondrien und die, die die Photosynthese betreiben heißen Chloroplasten.

Genetische Vergleiche deuten darauf hin, dass Chloroplasten von Cyanobakterien und Mitochondrien von aeroben Proteobakterien abstammen. Diese Form der Endosymbiose zwischen einem Eukaryoten und einem Prokaryoten wird als primäre Endosymbiose bezeichnet. Entstand das Zellorganell durch die Aufnahme eines Eukaryoten, wird dies als sekundäre Endosymbiose bezeichnet.

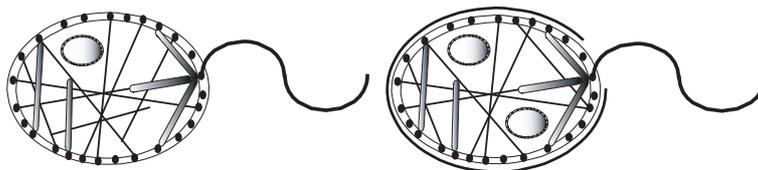


Abbildung 2.8: Ergebnis der Euzyttenentwicklung (links Tier, rechts Pflanze)

Abbildung 2.8 zeigt das Ende dieser Entwicklung. Es bleiben somit zwei Zelltypen übrig. Beide Typen zeichnen sich durch volle Zellmobilität aus. Der eine Zelltyp ist auf andere Organismen, deren Leichen oder Leichenteile als Nahrung angewiesen (Tier), wohingegen der andere Typ Photosynthese betreibt. Für diesen Typ gilt das, was im Abschnitt 2.5.2 für die Entwicklung des photosynthesebetreibenden Prokaryoten gilt. Auch hier bildet sich eine Wand heraus und die Zellmobilität beschränkt sich auf Fortsätze wie Zilien oder Geißeln.

2.7 Zusammenfassung

Um die eigene Ordnung zu erhalten, muss ein gezielter Austausch zwischen dem Organismus und seiner Umgebung durch den Organismus erfolgen. Durch die anaeroben Bedingungen der Atmosphäre wurden am Anfang der Evolution des Lebens die Nährstoffe ständig durch physikochemische Reaktionen in der wässrigen Umgebung der Uroorganismen erzeugt. Dies ermöglichte eine diffusive Ernährung, die auch gleichzeitig die höchste Differenz zwischen Ertrag und Aufwand aufweist. Demnach ist eine kleine, immobile, mit keiner Zellbewegung ausgestattete Lebensform, die sich diffusiv ernährt, der dominierende Organismustyp. Dieser Typ hat sich in Richtung auf Verbesserung der Effizienz des Stoffwechsels entwickeln können.

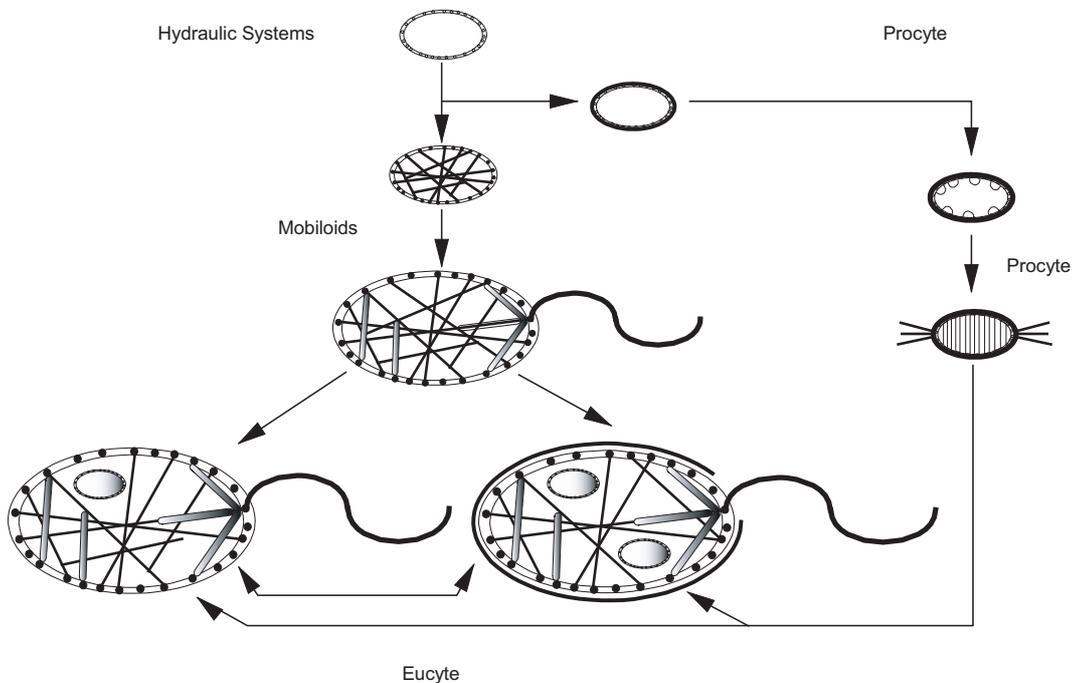


Abbildung 2.9: Zellentwicklung

Mit der Entwicklung der Photosynthese und damit einhergehend der massiven Produktion von Sauerstoff verändert sich die Lage grundlegend. Sauerstoff als eines der stärksten Oxidationsmittel hat zunächst die Organismen selbst angegriffen. Was aber noch weiterreichender war, ist das Verhindern der abiotischen Produktion von organischen Verbindungen. Die dadurch verursachte Katastrophe führte zu einer Entwicklung eines komplett neuen Zelltyps, der Eucyte, die zum einen lokomobil wurde und zum anderen

die effektivsten Varianten der Prozyten in sich aufnahm (Endosymbiontentheorie). Dadurch, dass die Ernährung der verbleibenden Organismen von nun an entweder durch Photosynthese oder durch die Aufnahme anderer Organismen, deren Teile oder deren Leichen erfolgen kann, ist dies auch der Ausgangspunkt für die Entwicklung mehrzelliger Lebewesen (There is always a bigger fish).

Kapitel 3

Pflanzenkonstruktion

3.1 Entwicklungsbedingungen der 'Pflanze' in offenem Wasser

Die Grundform der Pflanzen dürfte etwa einem Einzeller-Organismus entsprechen haben. Die physikalische Umgebung der 'Urpflanze', desjenigen tierischen Organismus, der sich mit Cyanobakterien ausgestattet und sie als Chloroplasten domestiziert hat, bestand aus Wasser und darin relativ gleichmäßig verteilten, gelösten Gasen und Salzen, die den einen Teil der Komponenten der Ernährung darstellen. Hinzu kommen mußte ein Energiezustrom in Form von Licht, der im Wasser nicht in allen Tiefen gleich sein konnte. Das Sonnenlicht, dringt in das Wasser ein und wird mit zunehmender Eintringtiefe stärker absorbiert, so daß in tieferen Bereichen eine Mangelsituation entsteht (Abb. 3.1). Im Gegensatz zur exponentiell abfallenden Strahlungsdichte sind die übrigen Nährstoffe homogen verteilt.

Wegen dieser Homogenität der 'Nahrung' waren die Lokomotionsanforderungen an die autotrophe 'Pflanze' gering. Eine im offenen Wasser lebende Pflanze mußte lediglich verhindern, daß sie aus diesem homogenen Raum herausfiel, was schon durch Einrichtungen, die dem Absinken entgegenwirken, wie Gas- bzw. Fettblasen, erreicht werden konnte. Natürlich ist auch bei Substratbindung die Nutzung der aufgezeigten Gegebenheiten möglich, so lange die Liegeflächen dem Licht exponiert sind. Propulsion ist aber keine notwendige Erfordernis für Pflanzen an der Oberfläche zu bleiben.

Lokomotion, wie sie für Tiere und auch die Vorläufer aller Pflanzenkonstruktionen zu fordern ist, bedeutet dagegen immer Impulsübertragung auf das

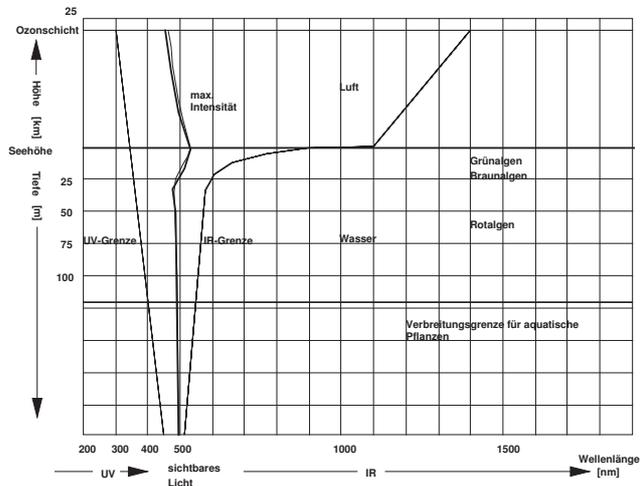


Abbildung 3.1: Die Änderung des Sonnenlichtspektrum beim Durchgang durch die Atmosphäre und das Wasser. Ausgezogene Linie entspricht dem Intensitätsmaximum der Strahlung. Unterbrochene Linien bezeichnen die kurz- resp. langwellige Grenze des Sonnenspektrums. Die Bezeichnung Grün-, Braun- bzw. Rotalge gibt das Verbreitungsmaximum der einzelnen Algen an.

umgebende Medium. Dies setzt Beweglichkeit des gesamten oder zumindest eines Teils des Körpers für die Impulserzeugung, also die Kraftübertragung auf das Medium voraus. Umwandete und damit biegesteife Zellen, wie sie sich nach der Ausstattung mit Chloroplasten und der Umwandung mit Zellulose ausformen, vermögen keine solchen Deformation propulsorisch wirksam durchzuführen. Somit können bei voll entwickelten Pflanzen, die auftretenden Lokomotionseinrichtungen nur externe Teileinheiten sein, wie Cilien oder Flagellen, die als Propulsoreinrichtungen aus dem tierischen Stadium ererbt waren. Schon die Vorläuferkonstruktionen, die Cyanobakterien aufnahmen, konnten keine volle Ausstattung mit Cilien besitzen.

Die Stellen, an denen diese Antriebseinheiten der primitiven Pflanzen in der Zellmembran verankert sind, müssen wandfrei sein, da nur so das oder die Antriebsaggregate nach außen gestreckt werden können und ihre Bewegungs-

freiheit garantiert bleibt. Solche 'offenen Stellen' beeinträchtigen natürlich die mechanische Funktion der Wand, die nicht mehr völlig abschließt. Auch können durch die Wand gestreckte Fortbewegungseinheiten aus thermodynamischen und konstruktionstechnischen Gründen nur kleine Gesamtsysteme, also planktische Schweber, effektiv antreiben oder in der Schwebelage halten.

Da aber, wie oben beschrieben, aus ernährungstechnischen Gründen eigentlich kein Antrieb erforderlich ist, unterbleibt bei einer Vielzahl von Formen dieses Konstruktionsniveaus auch die Ausbildung von Propulsionseinrichtungen. Schwebelilien sind dagegen bei planktischen Kleinpflanzen weit verbreitet. Konkurrenz um die Ressourcen entsteht damit nahezu allein bei Wachstum und Vermehrung. Das bedeutet für alle Varianten, die entweder ihr Oberflächen/Volumenverhältnis verkleinern oder nicht produktive Körperteile entwickeln, automatisch eine Verschlechterung ihrer Konkurrenzsituation.

Der Typ mit dem schlechten Oberflächen/Volumenverhältnis erleidet Einbußen in der Gas-, Salz- und Lichtversorgung, weil Teile der Konstruktion auf andere Leistungen umgewidmet sind. Der Typ mit photosynthetisch inaktiven Körperteilen verschlechtert die Produktionsbedingungen für organisches Material und damit für die eigene Körpersubstanz. Zusätzlich muß für die Synthese und den Unterhalt funktionsloser Teile Energie und Material aufgebracht werden. Daraus folgt für im freien Wasser lebende Pflanzen, gleichgültig ob in den Ozeanen oder in mehr oder minder stehenden Salz- oder Süßgewässern, daß der Zwang besteht, sich auf ein- bis wenige Zellen umfassende Organisationstypen zu beschränken. Auch jedwede Unterteilung der Körperkonstruktion in produzierende und unterstützende Organe unterbleibt. Die ein- und wenigzelligen Organismen wurden permanent in der Konkurrenz erzwungen, indem die Tendenz zur Zellaggregation auf Grund dieser wirkenden Tendenzen unterdrückt wird.

Denkbar wäre eine vielzellige Pflanze, die in ein produzierendes und in ein tragendes Organ (z. B. Luftkammern) unterteilt wäre. Ein- bis Wenigzeller können sich aber mit den vorher beschriebenen Propulsions- oder Schwebelilien in der Oberflächenschicht des Wassers aufhalten und erleiden keine Produktionsverluste durch den Aufbau und die Versorgung nicht produzierender Organe und durch Selbstbeschattung durch diese Organe. Ausnahmen bilden die Uferbereiche stehender Gewässer, natürlich auch des Meeres, wo es zur Ausbildung von Haftorganen pelagisch lebender Formen kommen kann, und zu benthischen Formen, die wieder pelagisch geworden sind, wie im Falle des Saragossas. Weshalb es in der Uferzone zu einem Wechsel zwischen benthischer und pelagischer Form kommt, wird im nächsten Abschnitt dargelegt.

Durch die räumliche Gleichverteilung der Ressourcen im Wasser kann sich nur eine geringe Formenvielfalt pflanzlicher Organismen ausbilden. Welche Formen ausgebildet werden, ob einzellige, eindimensional verzweigt-fädige oder zweidimensional flächige Formen, ist eine Frage des optimalen, maximalen Wachstum ermöglichenden Verhältnisses zwischen dem diffusiven Einstrom von für die Produktion benötigtem Material und dem ebenfalls diffusiven Ausstrom von Syntheseprodukten.

Um die Verhältnisse in relevanter Weise abschätzen zu können, soll eine idealisierte Zelle in Gestalt eines Würfels betrachtet werden. Der Würfel, der hier aus Gründen der geometrischen Einfachheit an die Stelle abgerundeter oder ellipsoider Gebilde tritt, besitzt sechs gleichgroße Oberflächen. Wächst er nun zu einem Faden heran, der aus mehreren aneinander anschließenden Würfeln besteht, so wird die Nahrungsausbeute schlechter. Dies gilt unabhängig davon, ob Verzweigungen auftreten oder nicht; in der fädigen Organisation besitzt jeder Würfel zwei benachbarte Würfel (unter Vernachlässigung der Randzellen). Damit haben zwei der sechs Oberflächen keinen Kontakt mehr mit ihrer Umgebung. Es reduziert sich somit die Oberfläche zur Umgebung für jeden Würfel um ein Drittel. Bei flächigen Gebilden geht die Reduktion der freien Fläche weiter und umfaßt zwei Drittel der Zelloberflächen. Der Ein- bzw. Ausstrom von Material durch Diffusion bezogen auf das Volumen wird bei der Aggregation von Würfeln von Konstruktionstyp zu Konstruktionstyp kleiner (Abb. 3.2).

Für die pelagisch lebenden Pflanzen ergeben sich aus konstruktiven (Nahrungsaufnahme durch Diffusion) und aus ernährungstechnischen Gründen (Nahrungsangebot räumlich homogen verteilt) sowie aus den Bedingungen der Konkurrenz (keine Ausbildung nicht produktiver Organe) Zwänge, die dazu führen, daß das Größenwachstum der einzelnen Organismen beschränkt bleibt. Mit der Beschränkung auf kleine Organismen sowie die Herausbildung einzelliger bis einige Zellen umfassender Organismen, deren Zellen alle zur Photosynthese befähigt sind, sind die konstruktiven Möglichkeiten pelagisch lebender Pflanzen erschöpft. Alle Varianten, die von diesen Konstruktions-typen abweichen, wachsen langsamer und werden ständig ausgelesen, d. h. sie bleiben gegenüber den anderen Varianten, die nahe am Paradigma liegen, zurück.

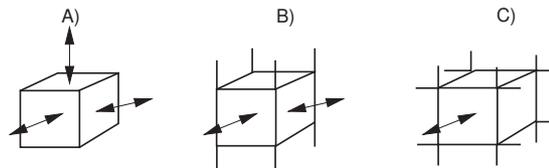


Abbildung 3.2: Der Würfel repräsentiert eine Pflanzenzelle. Die Pfeile bezeichnen die Flächen, die sichtbar sind und mit der Umgebung in Verbindung stehen. Es gibt immer doppelt so viele Flächen je Würfel, die Kontakt zur Umgebung haben, wie dargestellt. A) Einzeller, B) fädige Konstruktion, C) flächige Konstruktion

3.2 Entwicklungsbedingungen der Pflanze in den Gezeitenzonen und Uferbereichen

Andere Bedingungen als im Pelagial herrschen in Küstennähe, vor allem in den Brandungszonen der Ozeane. Frei im Wasser lebende pflanzlichen Konstruktionen existieren in diesem Bereich unter zwei Bedingungen, die diese Formen existenziell bedrohen.

1. Sie unterliegen einer möglichen mechanische Vernichtung durch die Brandung bei Wirkung der Wasserwellen und der in ihnen aufgewirbelten Partikel wie Sand oder Steinen.
2. Sie können durch das Auflaufen und Abflauen des Wassers entweder partiell oder permanent, wenn sie oberhalb der Gezeitenzone angespült wurden, von einem Teil ihrer Nährstoffbasis abgeschnitten sein.

Pflanzliche Konstruktionen, die sich dem passiven Verdriftetwerden durch Verankerung im Untergrund (Haftorgane) entziehen und durch Verfestigung ihrer Umwandlung der mechanischen Bedrohung durch die Brandung trotzen können, erschließen sich diesen neuen Lebensraum.

Es entwickeln sich in den neu auftretenden Konstruktionen zwei funktionell unterschiedliche Organe als Differenzierung des vorher einheitlichen Körpers. So entsteht ein Bereich oder ein Organ, das weiterhin der Produktion organischen Materials durch Photosynthese dient und ein Organbereich, der vom produzierenden versorgt wird und der Verankerung auf dem Untergrund dient. Aus der über vorangegangene Zwischenschritte vollzogenen Verankerung ergeben sich neue Versorgungsbedingungen. Wegen des periodischen Auf- und Ablaufens der Gezeiten zerfällt die zeitliche Einheitlichkeit des Ernährungsraums.

In der Hochwasserzone herrschen die gleichen optimalen Bedingungen was Intensität und spektrale Zusammensetzung der Sonneneinstrahlung anbelangt, wie an Land. Die Versorgung mit Wasser und Nährsalzen ist jedoch schlecht wegen der geringen Bedeckungszeit mit Wasser. In der Niedrigwasserzone ergibt sich wegen der langen Bedeckungszeit ein hoher Versorgungsgrad mit Wasser und Salzen, jedoch eine schlechtere Versorgung mit Licht, wegen des langandauernden großen Abstands des Grunds von der Wasseroberfläche und der hohen Absorptionsfähigkeit des Lichts im Wasser. So sind in 1 m Wassertiefe nur noch 50 % der Strahlungsintensität der Oberfläche vorhanden. Zusätzlich zur Absorption wird auch noch das Lichtspektrum beim Durchdringen des Wassers immer weiter eingeengt, weil die Absorption nicht über alle Wellenlängen gleichmäßig erfolgt (Abb. 3.1). Jenseits der Gezeiten- und Brandungszone in Richtung auf die offene See ergibt sich für die sessil gewordene Pflanzenkonstruktion durch den ständig größer werdenden Abstand zwischen Untergrund und Wasseroberfläche eine stetig zunehmende Verschlechterung der Lichtversorgung bei etwa gleichbleibender Wasser- und Salzversorgung (Abb. 3.3). Es beginnt hier der Bereich der schon behandelten pelagischen Formen mit eigenständigen Selektionszwängen.

Die Versorgung mit Wasser und Nährsalzen könnte in der oberen Gezeitenzone und an Land verbessert werden, wenn ein vorhandenes Reservoir im Meeresboden mit wurzelähnlichen Organen erschlossen würde. Ein solches Reservoir kann aber nur in einem porösen Untergrund wie Sand entstehen. Ein derartig gestalteter Boden läßt jedoch eine Pflanzenkonstruktion mit Bodenverankerung nicht zu, da bei ansteigendem und abfallendem Wasser ständig die obersten Bodenschichten verschoben werden und so keinen festen Untergrund für die Ansiedlung von seßhaften Pflanzen bieten. Der im Was-

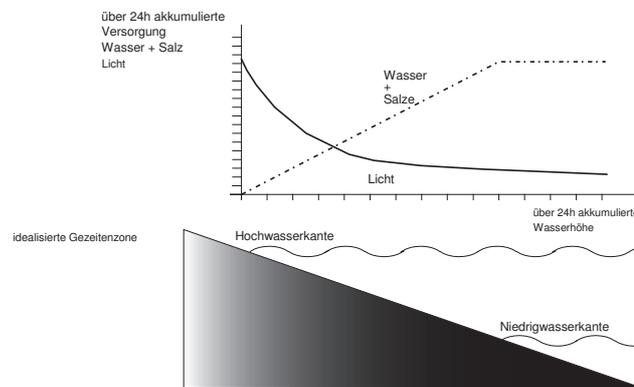


Abbildung 3.3: Die Nährstoffversorgung ist in der Gezeitenzone wie im offenen Wasser räumlich homogen (siehe Tab.3.1 und Abbildung 3.1) zeitlich aber inhomogen. Wobei der Versorgungsgrad an Salzen und Wasser sich umgekehrt zum Grad der Versorgung mit Licht verhält.

ser aufgewirbelte und mit der Strömung verdriftete Sand verursacht zusätzlich eine große mechanische Belastung für alle potentiell ansiedlungsfähigen Pflanzen. Die genannten Mechanismen stellen ein beinahe unüberwindliches Hindernis für die Besiedlung dieses Lebensraums dar.

Die vorhandene Alternative für die Verankerung ist ein felsiger Untergrund, der aber faktisch keine Speichermöglichkeiten für Wasser aufweist und deshalb keine Entwicklungsmöglichkeit für wurzelähnliche Organe bietet. Die letzte verbleibende Möglichkeit wäre die Entwicklung eines Wasser- und Mineralspeichers in der Pflanze selbst. Ein solcher Speicher ist aber nur effizient zu betreiben, wenn die Pflanze die Abgabe von Wasser während der Trockenzeit regeln kann. Dies erfordert zusätzlich zum Speicher einen Verdunstungsschutz entweder aus einer Wachsschicht, die der Pflanze aufliegt und/oder eine Körperform, die ein kleines Oberflächen/Volumenverhältnis aufweist. Dieser Schutz beeinträchtigt aber gleichzeitig den für die Versorgung notwendigen diffusiven Zustrom von Gasen, Wasser und Salzen im überfluteten Zustand. Das so entstehende Dilemma kann offensichtlich von einer auf felsigem Boden stehenden Pflanzenkonstruktion nicht überwunden werden.

Die Verschlechterung der Lichtversorgung mit zunehmendem Abstand zur Wasseroberfläche kann durch unterschiedliche Pigmentausstattungen der Chloroplasten (Abb. 3.1) und durch einfache Vergrößerung des Organismus kompensiert werden, wobei in allen Raumrichtungen wachselnde fädige bis zweidimensional blattartige Konstruktionen möglich sind. Durch die gleichförmig sich verändernden Lichtverhältnisse ergibt sich eine klare Zonierung der Pflanzentypen. Die Grün- und verschiedene Braunalgen leben in der Hochwasserzone; die großen Tange und die wieder kleiner werdenden Rotalgen in der Niedrigwasserzone und jenseits davon (Abb. 3.4).

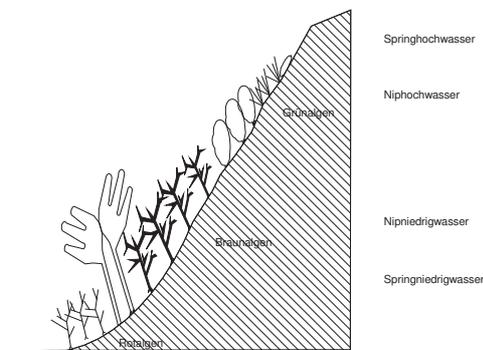


Abbildung 3.4: Vegetationsprofil einer Felsenküste im Nordatlantik. Zu erkennen ist zum einen die Verteilung der unterschiedlichen Pigmentierung und zum anderen die Verteilung der Wuchsformen, mit einer kontinuierlichen Größenzunahme der Pflanzen bis zu den Ständeralgen und anschließender Abnahme.

Die mechanische Beanspruchung durch die Brandung bietet schon solchen kleinen sessilen Pflanzen einen Überlebensvorteil, die fähig sind Festigungselemente in ihre Zellwände einzubauen. Diese Beanspruchung nimmt mit der Vergrößerung der Organismen zu. Ihr kann in verschiedener Art begegnet werden. Zum einen durch zunehmende Verstärkung der Zellwände und oder durch Ausscheidung von Schleim. Beides ist aber nur begrenzt möglich, weil mit diesen Veränderungen eine Verschlechterung der Diffusion gekoppelt ist. Zum anderen ist eine Abwandlung durch spezielle Formgebung wie unre-

gelmäßige Oberfläche, gewellte Ränder und gelappte Thalli möglich. Mittels dieser Ausformungen kann ein Teil der Energie der Wellen, die auf die Pflanzen einwirken, über Reibung vernichtet werden (STRASSBURGER 1978). Durch Ausbildung eines Ständers können bei robusteren Formen weitere Höhenunterschiede im Tidenhub überwunden werden.

Mit zunehmender Größe der Organismen entstehen ungleiche Bedingungen für die photosynthesebetriebene Produktion im Pflanzenkörper. Die oberen Bereiche der Pflanze sind immer bestmöglich mit allem versorgt und haben optimale Produktionsbedingungen, wohingegen Pflanzenregionen, die näher an der Verankerung gelegen sind, durch den zunehmenden Abstand zur Wasseroberfläche und durch die Abschattung darüberliegender Pflanzenteile progressiv schlechter mit Licht versorgt werden. Neben dem Lichtgradienten in der Wassersäule besitzen die Ständeralgen ein weiteres Lichtversorgungsproblem. Der Stengel muß aus mechanischen Gründen ein gewisses Verhältnis zwischen Durchmesser und Höhe aufweisen (siehe Abschnitt Ständerentwicklung der Landpflanzen); es werden bei Verdickung des Ständers zwangsläufig die innen liegenden Zellen durch die äußeren abgeschattet. Dieser Effekt addiert sich zu den vorher genannten. Es muß somit wegen der unterschiedlichen Produktionsbedingungen in den verschiedenen Regionen und Teilen der Pflanze ein Gradient an verfügbarem produzierten Material von der Spitze zum Boden entstehen. Bei kleinwüchsigen Pflanzen können auftretende Engpässe in der Versorgung einfach über Diffusion von organischem Material zwischen den einzelnen Zellen ausgeglichen werden. Mit zunehmender Größe wird dieser Prozeß zu langsam, um einen Ausgleich zu schaffen und eine Versorgung der nicht mehr Licht erntenden Bereiche zu sichern. Durch das Entstehen spezialisierter Zellstränge mit schräggestellten Querwänden (Oberflächenvergrößerung) und größeren Durchlässen wird der Durchflußwiderstand herabgesetzt und damit die gleichmäßige Versorgung aller Pflanzenteile erleichtert und gewährleistet (Saftleitung).

Die Innenzellen der Ständer, die aus mechanischen Gründen, analog zur Entwicklung des Landpflanzenständers mit primärem Dickenwachstums, nicht benötigt werden und auch keinen Beitrag zur Gesamtproduktion mehr leisten, können nun eine andere Funktion übernehmen. Sie vermögen organisches Material, das nicht für Wachstum und Unterhalt gebraucht wird, zu speichern. Dieser Nährstoffspeicher ermöglicht z. B. den Laminarien zu einem saisonalen Laubabwurf zu gelangen und damit über die Lebensspanne des Phylloids hinaus zu persistieren.

Die Bedingungen in der Gezeitenzone erlauben aber nicht die Herausbildung von Wasserleitgewebe. Um Wasserleitgewebe produktionssteigernd einsetzen

zu können, müssen zwei Umweltbedingungen gleichzeitig vorhanden sein; ein Untergrund, der Wasser speichern kann (Sedimentboden) und lange Perioden der Abwesenheit der Überdeckung mit Wasser und Salzen oberhalb des Untergrunds. Der Grund, warum Sedimentböden denkbar ungeeignet für die Besiedlung durch Formen der Gezeitenzone sind, wurde schon eingangs des Abschnitts ausgeführt. Als Gegenargument könnte jedoch eingeworfen werden, daß es Küstenbereiche gibt, die dem direkten Einfluß der Brandung durch vorgelagerte Inseln, Riffe, etc. entzogen sind. Der 'beruhigte' flache Meeresboden böte nun Besiedlungsmöglichkeiten für benthische Algen. Die Ruhigstellung des Bodens geht aber einher mit der Verminderung des Gezeitenhubs (Beispiele solch ruhiggestellter Wasserregionen sind die Binnenmeere wie Ostsee und Mittelmeer, wenn man von den eher zufällig auftretenden Stürmen absieht). Der speicherfähige Untergrund wäre jetzt vorhanden, es fehlt aber die zweite Determinante, das Trockenfallen, und damit die Notwendigkeit, sich bei intensiverer Photosynthese aus dem Untergrund mit Wasser versorgen zu müssen.

Die Situation stellt sich somit wie folgt dar: Entweder verursacht ein großer Gezeitenhub lange Zeiten des Trockenfallens, verunmöglicht aber eine Besiedlung eines porösen Untergrunds wegen des Verdriftens der oberen Sedimentschichten, oder ein gebremster Hub läßt die Besiedlung des Sediments zu, schränkt aber die Zeiten des Trockenfallens soweit ein, daß kein effizientes Betreiben von Wasserleitgewebe möglich und nötig ist. Das läßt den Schluß zu, daß es faktisch unmöglich ist, die beiden für die Entstehung von Wasserleitgewebe in der Gezeitenzone notwendigen physikalischen Bedingungen gleichzeitig zu realisieren.

Die Randzonen von mehr oder minder stehenden Gewässern eröffnen dagegen zwei andere Entwicklungswege.

Pelagische Pflanzen können schrittweise sehr wohl zu benthischen werden, weil im flachen Uferbereich die Homogenität des Ernährungsraums bis zum Untergrund reicht. Es können somit neue Formen entstehen, die sowohl pelagische, im wesentlichen zur Ausbreitung und vegetativen Vermehrung dienende, als auch benthische, im wesentlichen zur sexuellen Vermehrung dienende, Stadien ausbilden.

Sedimentböden können in wenig bewegten Gewässern als Haftgrund für zunehmend stärker zur benthischen Lebensweise befähigten Algen dienen. Schrittweise kommt es über Festliegen zu einer zunehmenden Verankerung. Sedimentböden lassen auch ein Eindringen der sich schrittweise bildenden Haftorgane in den Untergrund zu. Das ermöglicht einerseits eine bessere Verankerung und andererseits, wenn diese Haftorgane in der Lage sind, aus ihrer

Umgebung Mineralien aufzunehmen, eine Verbesserung der Ernährung. Dieser Weg ist der erfolgreiche, der zur 'Eroberung' des Landes durch pelagische, dann aber auf dem Substrat sich verankernden Formen führen kann.

Benthische Algen im stehenden Gewässer können aber primär nur kleine Organismen mit einer Pigmentzusammensetzung vergleichbar derjenigen der heutigen Landpflanzen sein, da sie nur in den Flachwasserbereichen der Ufer einigermaßen frei von der Lichtkonkurrenz pelagischer Formen sind.

3.3 Landpflanzen

Alle bisher betrachteten Pflanzenkonstruktionen waren an die große räumliche Einheitlichkeit der Versorgungsbedingungen im Wasser gebunden. Im nun zu besprechenden großen irdischen Lebensraum der Pflanzen, nämlich dem Land, herrschen dagegen heterogene Bedingungen vor (Tab. 3.1).

3.3.1 Ernährungstechnische Voraussetzungen

Betrachtet man konkret im Bereich des Landes das räumliche Auseinanderfallen der Versorgungsaspekte, so stellt man fest, daß die Versorgung mit Sonnenlicht oberhalb des Bodens einheitlich ist, was Intensität und spektrale Zusammensetzung anbelangt (Abb. 3.1). Das Licht kann aber nicht in den Boden eindringen. Auch die Versorgung mit Gas ist oberhalb des Bodens homogen und optimal, im Boden, wenn das Gas überhaupt eindringen kann, wird die Zufuhr von Gas mit zunehmender Tiefe schlechter. Anders der zweite Aspekt. Die Versorgung mit Wasser und damit auch mit Salzen ist uneinheitlich, je nachdem ob man die Pflanzenbereiche innerhalb oder oberhalb der Oberfläche betrachtet. Oberhalb des Bodens erfolgt die Versorgung bestenfalls über Niederschläge. Es ist dies eine räumlich und zeitlich inhomogene Versorgung. Falls der Untergrund wasserdurchlässig ist, wie dies für sandige oder lehmige Böden gilt, kann der Niederschlag im Untergrund gespeichert werden. Es kann somit ein Wasserreservoir für die Pflanze entstehen, das eine kontinuierliche Versorgung mit Wasser und den gelösten Mineralien ermöglicht. Mineralien aus dem Boden können sich im Wasser lösen und über diesen Weg mit dem aufgenommenen Wasser die Pflanze erreichen. Mineralien kommen in begrenzter Menge auch in der Atmosphäre als Stäube vor, und können beschränkt über die Niederschläge die Pflanze erreichen. Auf diese Weise versorgten sich eine Reihe von epiphytischen Formen (WALTER 1979). Für den Übergang an Land dürfte dieser Zustrom von Mineralien aber

nur eine untergeordnete Rolle gespielt haben. Dagegen stellen die im Boden befindlichen Mineralien jedoch ein um ein Vielfaches größeres Reservoir dar, das beim Landgang sicher primär genutzt worden ist.

Aus dem konstruktiven Aufbau und den Ernährungsanforderungen von autotrophen Pflanzen folgt, daß eine bestmögliche Versorgung mit allen benötigten Nährmitteln auf dem Land dann erreicht werden kann, wenn die Pflanzen mit ihrer Körperorganisation eine Verbindung zwischen dem mineralreichen Wasser im Boden den Gasen und dem Licht oberhalb des Bodens herstellen können. Die hierzu überleitenden konstruktiven Transformationen, sind im folgenden als Sequenz von Abwandlungen zu rekonstruieren.

Tabelle 3.1: Ernährungsbedingungen autotropher Pflanzen

im Wasser

	Licht	Gas	Mineralien	Wasser
unterwasser	+/-	o	+	+
überwasser	+	+	o/-	o/-

am Land

	Licht	Gas	Mineralien	Wasser
unterirdisch	-	o/-	+	+/-
überirdisch	+	+	o/-	o/-

mit + optimal, o mittelmäßig und - nicht vorhanden

3.3.2 Ausgangsbedingungen der Landpflanzenkonstruktion

Zieht man Fossilien als Dokumente heran, so ist die Eroberung des Lands durch Lebewesen und somit auch durch Pflanzen erdgeschichtlich spät erfolgt (vor etwa 400 Mill. Jahren). Ob die Besiedlung tatsächlich erst wegen der Verminderung lebensfeindlicher Umweltbedingungen wie der UV-Strahlung so spät begann, oder ob wegen schlechter Versteinerungsmöglichkeiten lediglich keine Belege für ein früheres Leben auf den Lande vorliegen, oder aber ob die Suche nach fossilen Belegen deshalb scheitert, weil man keine einigermaßen konzisen theoretischen Vorstellungen hat, wonach man als potentiellen Ausgangsformen suchen soll, sei dahingestellt. Man sollte nicht ausschließen,

daß es verschiedene aufeinanderfolgende Versuche zum Übergang an Land gegeben hat, wahrscheinlich von leicht differenten Ausgangskonstruktionen aus. Es ist hier nach den prinzipiellen Bedingungen für den Übergang zu suchen, die sich unabhängig von der geologischen Formation formulieren lassen müssen. Da es aber als gesichert gelten kann, daß das Leben sich zuerst im Wasser entwickelt hat, stand, unabhängig davon, zu welcher Zeit auch immer der Landgang vollzogen wurde, eine große Palette der in den vorigen Abschnitten entwickelten Pflanzenkonstruktionen als Kandidaten für den Landgang zur Verfügung. Welcher Typ durch seine Stoffwechselfunktionen die besten Voraussetzungen für eine Verbreitung hatte, läßt sich relativ klar begründen.

Die Pigmentausstattung der im Wasser nahe der Oberfläche lebenden Algen, sowohl pelagischer als auch benthischer, war das Ergebnis eines vorangegangenen Selektionsprozesses der durch die Lichtausbeute bedingt war. Die Entwicklung der Vorgängerorganisation fand in Bereichen des Wassers statt, die dem Land vergleichbare Lichtverhältnisse aufwiesen. Eine Pflanze, die mit der entsprechenden Pigmentausstattung versuchen würde, das Land zu erobern, hätte jedenfalls von ihren physiologischen Vorbedingungen her die besten Produktionsvoraussetzungen gegenüber ihren Konkurrenten. Ob nun irgendwelche Algen aus diesem Bereich die Vorläufer der rezenten Landpflanzen waren, läßt sich über den einfachen Vergleich und das Herausfinden von Ähnlichkeiten nicht begründen, da auch an Land eine Vielzahl von Pflanzen mit unterschiedlicher Pigmentausstattungen nebeneinander existieren (Beispiel Blutbuche). Es ist die voranstehende Unterstellung lediglich ein Indiz, das mit einem evolutionären Ablaufmodell erhärtet werden muß.

Wesentlich uneindeutiger ist die Lage bei der Bestimmung der Morphologie der Vorläuferkonstruktion der Landpflanzen. Alle im Wasser lebenden Pflanzen unterliegen der Gefahr, ans Ufer gespült zu werden; dies gilt für Einzeller über fädige und flächige Thalli bis zur Ständeralge. Welche der differenten Algenkonstruktionen könnte als Ausgang für die Landpflanzenentwicklung und die den Übergang sichernden Konstruktionen in Frage kommen? Soll eine der Grünalgenkonstruktionen als Vorläufer in Betracht gezogen werden, so scheidet die Ständeralgenkonstruktion von vornherein aus. Die Ständeralgen sitzen auf dem Substrat fest, heben aber die photosynthetisierenden Flächen nicht gegen die Gravitation vom Substrat ab.; nur im Wasser werden sie schwebend gehalten. Ein Übergang zu hoch- und freistehenden Landpflanzen ist aus der gegebenen Situation biomechanisch und versorgungstechnisch nicht möglich; weil keine Wasserleitgewebe und kein Verdunstungsschutz für die abgehobenen Pflanzenteile existierte. Es müßte, wollte man diesen Übergang voraussetzen, eine sprunghafte Entwicklung in Ansatz gebracht werden.

Da Grünalgen wegen ihrer Pigmentzusammensetzung nur in den obersten Wasserschichten produktiver als andere Algen sind, stellen sie die wirklichen Kandidaten für den Landgang. Damit ist aber ihr Größenwachstum begrenzt und es konnte nicht zur Ausbildung einer Ständerkonstruktion kommen (vgl. Abschnitt 3.2). Das heißt, als Ausgangsorganismen kommen nur einzellige, fädige und oder flächig thallose Formen mit oder ohne Haftorgane aus dem Bestand von Grünalgenformen in Frage.

Ein weiteres und gewichtigeres Argument schränkt die mögliche Anzahl der Ausgangskonstruktionen weiter ein. Jeder Organismus, der den Übergang an Land bewältigen konnte, mußte von Anfang an bionom sein. Bionom sein heißt, daß von Beginn an durch organismische Eigenleistung das Wiedererlangen von Material- und Energieinput so gestaltet sein mußte, daß auch beim Übergang an Land der Ertrag den Aufwand zumindest ausglich. Sobald Konkurrenz auftritt, ist derjenige Organismus der am besten überlebensfähige, der eine möglichst große positive Differenz zwischen Ertrag und Aufwand zustande zu bringen vermag und diese Differenz in die Vermehrung zu investieren vermag (vgl. Abschnitt über die Theorie).

Was bedeutet dies für unsere an Land gespülten Ausgangsorganismen? Für alle galt, daß sie einen Mechanismus entwickelt haben mußten, der es ihnen ermöglichte, das Austrocknen zu Überstehen. Von den im Wasser entwickelten Organen konnten nur die photosynthetisch aktiven Teile und solche Haftorgane, die auch zum Mineraltransport befähigt waren, ihre alte Funktion behalten. Sowohl die reinen Haftorgane als auch die Ständer verloren an Land ihre Funktion. Eine einfache Verankerung im Boden bot deshalb keine Vorteile, weil wie oben beschrieben, die Versorgungsbedingungen für diese Landpflanzen über große Areale sehr einheitlich waren, und ein Verdriftung sogar vorteilhaft sein konnte, wegen möglicher ergiebigerer Niederschläge an dem neuen Ort. Der Ständer ermöglicht zwar die Eroberung des Luftraums und somit der dritten Dimension, aber nur unter bestimmten Voraussetzungen, die auf diesem Entwicklungsstand nicht gegeben waren. Bei den Vorläufern haben und hatten sich im Wasser keine Wasserleitgewebe entwickeln können und auch kaum Stützgewebe der photosynthetisierenden Organe, da das Medium Wasser durch sein Vorhandensein sowohl für den Auftrieb der Phylloide als auch für die Wasser- und Nährstoffzufuhr von außen sorgte. Der Ständer wie auch das Haftorgane, die vorher die Anheftung allein gesichert hatten, wurden an Land zu Ballast, da sie der Pflanze für die Erstellung und den Unterhalt Kosten verursachten, aber nichts zur Steigerung der Produktion beitrugen; sie konnten weder Wasseraufnahme aus dem Sediment noch Sicherung der Mineralzufuhr aus dem gleichen Bereich bewerkstelligen. Organismen, die diese Organe nicht besessen hatten, oder sie verloren, waren

im ersten Schritt produktiver und damit konkurrenzfähiger als solche, die sie beibehielten.

Aus dem Dargelegten läßt sich somit folgern, daß die ersten Landpflanzen reine Bodenaufleger gewesen sein müssen, die entweder ausschließlich aus photosynthetisierendem Gewebe bestanden oder zusätzlich mit einem Bodenorgan, das gleichzeitig Verankerung und die Aufnahme von Wasser und Mineralien ermöglichte, ausgestattet waren, wie dies bei vielen Süßwasseralgen der Fall ist.

Ein so gebauter Organismus konnte seine Produktivität erhöhen, wenn er sich auf der Unterlage flächig vergrößerte und eventuell mehrere Lagen photosynthetisierender Zellen übereinander legte. Dieses dreidimensionale Wachstum war unter Schwerkraftbedingungen erst mit oder nach Entstehung eines spezifischen Zellteilungsmodus (Phragmoplastenbildung) möglich. Phragmoplastenbildung sichert durch Einbau von Wänden in die sich vergrößernde Zelle die Abtrennung von Kompartimenten in allen Raumrichtungen.

Dieser Entwicklungsweg der Unterteilung eines einheitlichen Bodenauflegers in eine Vielzahl von Zellen konnte solange weiter verlaufen, wie entsprechend den Gesetzen der Statik ein Zusammenhalt der Konstruktion gewahrt wurde. Weiterhin mußte die Penetration von Gas und Licht in die Pflanze gesichert sein und eine Steigerung der Produktionsleistung ermöglichen. Wenn auch schon ein Ansatz von 'Wurzelorganen' von der Vorläuferkonstruktion her vorhanden war oder nun einzelne Zellen der unteren Schicht, die auf dem Boden auflag, mit Ausbuchtungen in das Kapillarsystem des Bodens vordrangen, so war bessere Verankerung garantiert, gleichzeitig konnte der Anschluß dieser Pflanzen an das Bodenskapillarsystem leicht gelingen, und damit der Grundstein zu einer kontinuierlichen Versorgung mit Wasser und Salzen aus dem Substrat gelegt werden. Es leuchtet ein, daß diese Entwicklung nur allmählich und sicher von einer Vielfalt von experimentierenden Formen durchlaufen worden ist.

Solche flächenhafte Pflanzenkonstruktionen lagen einerseits nicht völlig plan auf dem Boden auf und andererseits wies der Untergrund dieser Pflanzen möglicherweise auch sehr unterschiedliche Wasserleitfähigkeiten und Speichereigenschaften auf. Gehen wir von dem hypothetischen Fall aus, daß etwa die Hälfte des Organismus auf einem wasserdurchlässigen Untergrund (Sediment), die andere Hälfte auf einem wasserundurchlässigen Boden (Fels) lag. Im Falle des Wasserverlusts durch Verdunstung trockneten die Regionen, die auf dem Felsenuntergrund auflag oder sich wachsend vom Untergrund abgehoben hatten, schneller aus, als die Pflanzenteile auf dem Sediment. Die aufliegenden Teile hatten ja direkten Kontakt zum kapillaren Wasser

des Substrats. Die auf Felsuntergrund liegenden oder wegen des beschleunigten Wachstums abgehobenen Bereiche der flächenhaften Thalli konnten sich bei der Austrocknung nicht mit Bodenwasser versorgen. Es baute sich somit innerhalb des Thallus eine Saugspannung zwischen den unterschiedlich versorgten Regionen auf. Das Wasser wanderte von den vom Untergrund aus sich versorgenden Regionen zu den schneller austrocknenden Flächenteilen. Als Folge floß nun zuerst Wasser diffusiv solange in die schlechter versorgten Teile bis der Gradient ausgeglichen war. Dieser Quertransport sicherte die Arbeitsfähigkeit der unterversorgten Teile.

Der Saugspannung ist aber der diffusive Widerstand, den die einzelnen Zellen des Thallus beim Durchfluß des Wassers verursachen, entgegengesetzt. Das heißt bei Überbrückung längerer Strecken ergibt sich eine Unterversorgung des saugenden Teils, und somit eine Minderung der Produktion. Es mußten nun im Übergang Formen mit unzulänglicher Wasserverschiebbarkeit austrocknen, also eingehen. Nur die besser ausgestatteten Varianten eröffneten die weitere Transformation. Sie vermochten größere Bereiche mit ungleicher Substratgestaltung zu besiedeln.

Der diffusive Widerstand in den flächigen Thalli konnte wesentlich herabgesetzt werden, durch Vergrößerung der Durchlässe in den das Innere unterteilenden Zellwänden. Dies kann aber bei größeren Saugspannungen eine fatale Wirkung auf die so veränderte Zelle haben. Durch die Herabsetzung des diffusiven Widerstands besteht die Möglichkeit des Kollabierens der Zelle. Dem kann aber über den Einbau von Verstärkungen in der Zellwand entgegen gewirkt werden.

Es ergab sich somit, daß die Entwicklung von Wasserleitgefäßen die gleichzeitige Entwicklung von Festigungseinrichtungen bedingte. Nur die Kombination von beidem eröffnete die folgenden Transformationsschritte. Von diesem Entwicklungsniveau der Organisation an stand den pflanzlichen Organismen eine innere Differenzierung und damit eine organische Grundlage zur Verfügung, die zwei wesentliche Eigenschaften aufwies, die es ermöglichten, mit ihren Photosyntheseorganen die dritte Dimension, den Luftraum, zu erobern:

1. Es war eine Einrichtung für schnellen Wasserferntransport vorhanden, der vom direkten Wasserbezug jedes Bereichs des Thallus aus dem Boden unabhängig machte.
2. Die Entwicklung des Wasserleitsystems parallel mit den Verfestigungselementen, eröffnete schrittweise die Möglichkeit, Photosyntheseorgane gegen die Schwerkraft vom Boden abzuheben. Sowohl für Stabilisierung

der abgehobenen Bereiche, wie für Wasserversorgung war Garantie gegeben.

Der weitere Entwicklungsweg des beim Wachstum sich randlich wellenden und immer mehr Bereiche vom Substrat abhebenden flächenhaften Thallus kann wie folgt ausgesehen haben:

Wasserleitstränge entwickelten sich ausgehend von den im Substratkontakt gut versorgten Bereichen hin auch zu Regionen der Pflanze, die sich schon wachsend vom Untergrund entfernt hatten. Diese Wasserleitstränge verliehen den 'Wellen' des Thallus eine erhöhte Festigkeit und damit die Möglichkeit noch weiter in den Luftraum hinein zu wachsen. Dies zog erneut die Notwendigkeit der Verlängerung der Leitgewebe in die weiter abgehobenen Partien nach sich. Nur Varianten, die dies leisteten, überschritten die Begrenzungen der jeweils voranliegenden Organisation. Selektiv getrieben wurde der ganze Transformationsprozeß von der verbesserten Produktion durch die Vergrößerung der Pflanzenoberfläche im Verhältnis zur kontaktierten Substratfläche und die Möglichkeit die photosynthetisierenden Bereich senkrecht zur Sonneneinstrahlung zu stellen. Mit der Abhebung der photosynthetisierenden Flächen und ihr durch mechanische Stabilisierung ermöglichtes Vordringen in den Raum, wurde Lichternte in der dritten Dimension besser möglich. Auch daraus ergaben sich Überlebens- und Reproduktionsvorteile.

Die auf dem Boden verbleibenden Pflanzenteile verloren im Gefolge der fortschreitenden Differenzierung ihre photosynthetisch aktiven Teile, da sie wegen zunehmender Beschattung durch hochgereckte Teile und durch stärkeres Wachsen in den Untergrund ihrer Photosynthese-Funktion verlustig gingen. Der Übergang zum Kormus war erreicht.

Mit der Entfernung der photosynthetisierenden Teile vom Boden und der damit einhergehenden Vergrößerung der Oberfläche stieg auch die Transpiration. Da die Pflanze die Wasser- und Mineralversorgung aus dem Boden durch verstärktes Wachstum der basalen Teile nach unten bewerkstelligen konnte, war sie nicht mehr darauf angewiesen, ihren Wasserbedarf wie anfangs vielleicht teilweise direkt aus den Niederschlägen zu decken. So konnte leicht ein Gewebeabschluß der oberirdischen Pflanzenorgane gegenüber der Luft entstehen; auf diese Weise entstand ein Transpirationsschutz. Vollständige Verhinderung des Materialaustauschs mit der Atmosphäre war aber wegen des für den Stoffwechsel nötigen Gasaustauschs und der Erfordernis, Saugspannung für den Antrieb der Wasserversorgung zu erzeugen, nicht möglich. Deshalb mußte der Schutz immer begrenzt bleiben. Wurden spezifische Durchlässe so ausgebildet, daß der Gasaustausch zudem regulierbar wurde, so hatte dies eine weitere Effizienzsteigerung der Systemdurchströmung zur Folge. Spaltöff-

nungen haben sich vermutlich aus zuerst wenig geordneten Durchlässen in der Gewebslage gebildet, die von umgebenden Zellen über Turgeszenz kontrollierbar wurden.

Fast alle rezenten autotrophen Landpflanzen lassen sich in die Organe Blatt, Stamm und Wurzel zergliedern. Diese im Typus einheitliche Gliederung des pflanzlichen Organismus ergibt sich als Resultat des evolutiven Differenzierungsprozesses zum einen daraus, daß alle Nährstoffe molekular und weitestgehend homogen verteilt sind, wenn auch in verschiedenen Sphären (Tab. 3.1). Zum anderen ist die gegebene Situation Ausdruck der konstruktiv bedingten Immobilität von Landpflanzen, die aber mit der Lichternte und dem Gaszustrom von oben sowie der Materialversorgung von unten in zwingende Beziehung gebracht ist. Aus der Verkopplung der beiden Bedingungen folgt, daß das erweiternde Wachstum des Organismus fast immer mit einer Verbesserung der Versorgung gepaart ist. Betrachtet man nun unter der Maßgabe dieser zwei Punkte die konstruktiven Entwicklungsmöglichkeiten der Pflanze, so ergibt sich folgendes Bild:

Oberirdisch führt eine Vergrößerung der Lichtfangorgane (Blätter) und ihre variable Stellung zur Sonne, zu einer wenn auch teilweise durch die Eigenbeschattung geminderten Steigerung des Ertrags. Das Wachstum der Wasser- bzw Salzaufnahmeorgane (Wurzeln) führt zu einer proportionalen Verbesserung der Versorgung der Pflanze, wobei hier ohne größere statische Probleme ein dreidimensionales Wachstum im Boden möglich ist, da im Boden kleinere Biegebeanspruchungen als überirdisch auftreten.

Für die Effizienzsteigerung der Lichtsammelorgane ist die Ausbreitung in die dritte Dimension des Luft- bzw Lichtraums der verbleibende Weg (Abb. 3.5), der auch große Vorteile in der Konkurrenz eröffnete. Die optimale Konstruktion eines Ständersystems neuer Art mit Stabilisierungsstrukturen und Versorgungsbahnen führt nun weiter. Ein mehr oder minder kreisförmiger Querschnitt des sich entwickelnden Stengels ist unter mehreren Gesichtspunkten die günstigste Lösung. Ein zylindrischer Ständer bietet dem Wind von allen Seiten den gleichen Widerstand und die kürzesten Wege für den diffusiven Transport von den Transportbahnen zu den Verbrauchsorten. Der bauliche Aufwand für den Ständer steigt jedoch überproportional zum Höhenzuwachs und zur Vergrößerung der photosynthetisierenden hochgereckten Flächen.

Neben diesem physiologischen Problem entsteht nun auch ein neues mechanisches Problem. Ein Ständer muss schon aus ökonomischen Gründen eine möglichst schlanke Konstruktion sein (kleiner Querschnitt in Relation zur Höhe). Solche Konstruktionen unterliegen aber einem Stabilitätsproblem nämlich dem Knicken. Knicken bedeutet aber für den Ständer, dass seine

Funktion, aufrecht stehen bleiben, aufgehoben ist. Damit ist die Knickgrenze die Wachstumsgrenze für jeden Ständer.

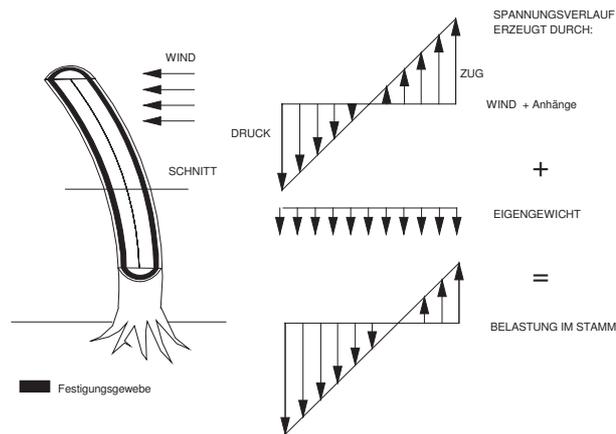


Abbildung 3.5: Spannungsverteilung durch Belastungen des Ständers

Damit sind die konstruktiven Möglichkeiten der photosynthetisierenden Pflanze an Land erschöpft: Entweder es entsteht ein mehr oder minder dem Untergrund aufliegendes Produktionsorgan mit oder ohne Wasseraufnahmeorgane, entsprechend der Beschaffenheit des Untergrunds, oder es werden zusätzlich zwischen 'Wurzel' und 'Blatt' ein oder mehrere Ständer zur Eroberung des Licht- bzw. Luftraums aufgebaut und eingeschaltet. Beide Varianten besitzen Vertreter unter den rezenten Landpflanzen. Die erste Variante wird von den Moosen und Flechten verwirklicht. Die zweite vom großen Rest der Landpflanzen.

3.3.3 Die Organe der höheren Landpflanzen und ihre Entwicklung.

Die Ständerentwicklung

Die neu auftretenden Ständerpflanzen waren wegen der Vermehrung ihrer Oberfläche relativ zu ihrer Bodenbedeckung produktiver als die Bodenauf-
lieger, wenn die Versorgung mit Wasser und Salzen es zuließ (Abb. 3.5). Die

Konkurrenzsituation in den Produktionsbedingungen verschärfte sich für die bodenauffliegenden Pflanzen noch aus einem weiteren Grund.

Da Pflanzenteile, die in den Luftraum ragen, genauso das Licht absorbieren, wie die am Boden liegenden, verursachten allein die in die Luft gehaltenen Teile Schatten und damit verschlechterte Photosynthesebedingungen für die Bodenaufflieger. Mit zunehmender geografischer Verbreitung der sich entfaltenden und schrittweise an Effizienz gewinnenden Ständerpflanzen wurden aber nicht nur die Bodenpflanzen beschattet, sondern auch die Ständerpflanzen untereinander; es kam also ein sich selbst treibender Konkurrenzprozeß in Gang. Je höher und ausladender die Ständerpflanzen werden konnten, um so eher entgingen sie der Beschattung durch andere. Mit dem Größerwerden der Ständerkonstruktion trat neben die Druckbelastung durch das Eigengewicht des Ständers und dem Knickwbn eine neue Belastungsart, die der Biegung durch den Wind und durch die immer weiter überragenden photosynthetisierenden flächenhaften Anhänge (MATTHECK 1990, 1992). Dieser Belastung mit möglichst geringem Aufwand an Material zu begegnen, hieß so peripher wie möglich Festigungselemente in die Ständer einzubauen (NACHTIGALL 1978). Je näher am Zentrum die Festigungsstrukturen sich bildeten, umso weniger wirksam waren sie, weil durch die Biegung die größten Spannungen in den Randfasern der Stämme entstehen (Abb. 3.5). So mußten im Selektionsgeschehen Pflanzen, die mit immer stärker exzentrisch liegenden Verfestigungen ausgestattet waren, die Oberhand gewinnen. Die optimale Ständerkonstruktion mit dem weit außen liegenden Festigungsge- webe ist durch zwei unterschiedliche Konstruktionsmodi verwirklicht worden, die auf verschiedenen Entwicklungsbahnen liegen.

Diese zwei Entwicklungswege leiten sich aber aus einer einheitlichen Bedin- gung für das Wachstum der Ständer ab.

Das Wachstumsende der Ständer ist bestimmt von der Knickgrenze der Kon- struktion. Diese Grenze ist abhängig von der Belastung, die die Krone auf den Ständer ausübt und von der Biegesteifigkeit des Ständers. Die Biege- steifigkeit ist ein Produkt aus dem Materialeigenschaften (E-Modul) und der Geometrie (Querschnitt) der Ständers. Das Festigungsmaterial der Ständer wird aber aus den Wänden der Zellen des Ständers aufgebaut. Zellwandmate- rial, das einmal von der Zelle ausgeschieden wird, ist nicht mehr resorbierbar. Dies ist der Hauptgrund warum Blätter von saisonalen Bäumen abgeworfen werden müssen. Optimal für das Wachstum des Ständers wäre, wenn er im- mer möglichst dicht an der Knickgrenze entlang wachsen würde. Dies würde gewährleisten, dass immer das schlechtest mögliche Material und das geringst mögliche Volumen zum Erreichen einer bestimmten Höhe gekoppelt mit einer

bestimmten Kronenlast verwandt wird. Ein solches Wachstum setzt aber voraus, dass sowohl das Material sich verbessern oder verschlechtern als auch die Geometrie zu und abnehmen kann. Dies ist beim Bau von Knochen möglich nicht aber bei Pflanzenständern. Da bei ihnen immer nur Material zugelegt werden kann, muss, um der Knickgrenze entgegen zu wachsen zu können, immer ein Merkmal im Überschuss vorgegeben werden, damit die korrespondierende Eigenschaft nachziehen kann. Entweder der Organismus gibt die Geometrie zu Beginn des Wachstum im Überschuss vor; d.h. er legt schon früh den maximalen Querschnitt des Ständers fest; und vergrößert die Materialeigenschaft nach mechanischer Notwendigkeit (Formstrategie), oder er legt einen maximalen E-Modul zu Beginn fest und variiert die Geometrie (Materialstrategie).

Als Phänomen sind diese Wachstumsmodie in der Biologie bekannt. Die Formstrategie wird als *primäres Dickenwachstum*, die Materialstrategie wird als *sekundäres Dickenwachstum* bezeichnet.

Der erste Modus stellt den entwicklungsgeschichtlich zuerst beschrittene Weg dar; er dominierte die Ständerkonstruktion während des Erdaltertums und Teilen des Erdmittelalters. Er ist jedoch später vom zweiten Ständerbaumodus, der sich vor allem im Mesozoikum ausbreitete, fast vollständig verdrängt worden (Tab. 3.3)

Der erste Wachstumsmodus hat zur Folge, dass durch das frühe festlegen des Ständerquerschnitts auch die Elemente des Stamms zu Beginn eindeutig festgelegt werden können. Um Verformungen zu minimieren, muss in den Bereichen, wo die größte Spannung auftritt auch das widerstandsfähigste Material angebracht sein. Abbildung 3.6 zeigt, dass die meisten Kontruktionen dieses Typs dieser Anforderung nachkommen. Ihr Festigungsgewebe befindet sich perifer. Optimiert kann ein solcher Stengel auch dadurch werden, dass die Funktion Festigung von der Funktion Stofftransport entkoppelt wird. Material kann weiterhin gespart werden, indem Bereiche, die spannungsarm sind, überhaupt nicht mit Ständermaterial verfüllt werden. Diese spannungsarmen Bereiche sind die Zentren der Stämme. Sie werden entweder gänzlich ohne Material sein, wie bei den Gräsern, oder sie sind der ideale Platz, um Vorräte für die Reproduktion zu lagern, wie bei diversen Palmen.

Das frühe Festlegen der Anzahl der Leitgefäße zog eine weitere Beschränkung nach sich. Die Leitgefäße müssen während der gesamten Lebenszeit die Versorgung der Pflanze aufrecht erhalten. Somit verbieten sich für diese Konstruktionen Standorte, die durch länger anhaltenden Wassermangel (Frost oder Trockenheit) gekennzeichnet sind. Die in den Trockenperioden auftretenden hohen Saugspannungen können zum Abreißen der Wassersäule in

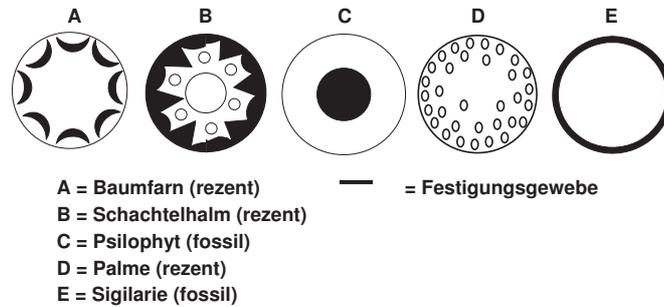


Abbildung 3.6: Querschnitte verschiedener Ständerkonstruktionen: A) Hohlzylinder mit Trennung von Leit- und Festigungsgewebe. B) tropischer Baumfarn mit weit peripher angeordneten Festigungsgewebe und Trennung von Festigungs- und Leitgewebe. C) Schachtelhalm mit hohlem Stamminnenen und Trennung von Festigungs- und Leitgewebe. D) Mais Ein Gras mit massiven Stengel, peripher und um die Leitbündel angeordneten Festigungsgewebe. E) Psilophyt mit zentralgelegenen und verkoppelten Festigungs- und Leitgewebe. Alle Organismen mit Ausnahme von A bauen ihre Ständer gemäß dem Kegelschichtenwachstum auf. Außerdem sind alle Stämme mit Ausnahme von E gemäß dem optimalen Design aufgebaut (Festigungsgewebe liegt peripher).

den Leitgefäßen führen und damit zum Ausfall der Wasserversorgung (LARCHER 1980). Ausgefallene Leitungen könnten aber nur durch neu gebaute ersetzt werden. Ein Neuaufbau war aus statischen Gründen nur in den Randbereichen des Stammes möglich. Da aber aus den oben angeführten Gründen eine Verbreiterung des Querschnitts, also regenerierende Neubildung, ausgeschlossen ist, war auch der Ersatz von Versorgungsleitungen und damit Reparatur nicht möglich; die Beschränkung war unvermeidlich. Die gleiche Einschränkung des geografischen Verbreitungsraums (Areale mit kontinuierlicher Wasserversorgung) ist auch heute noch an der Verbreitung der Palmen und Baumfarne zu sehen. Neben dem mangelnden Ersatz von Leitgefäßen war natürlich auch deren Anzahl fixiert. Eine festgelegte Anzahl an Leitgefäßen

kann auch nur ein bestimmtes Areal an Blättern bedienen. D.h. die Größe der Krone war somit auch festgelegt. Kronen bestehend aus Ästen, Zweigen und Blättern obsolet, da sie auf Zuwachs ausgelegt sind. Eine kompakte Einheit zur Photosynthese ist notwendig. Der Gebrauch von Wedeln hat sich sowohl bei den Farnen als auch bei den Palmen durchgesetzt (Abb. 3.7).

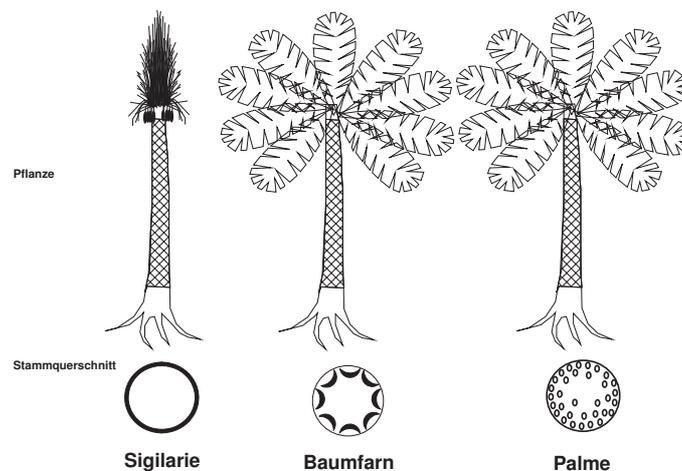


Abbildung 3.7: Eine Sigillarie aus dem Erdaltertum und eine rezente Palme. Sie sind beide Vertreter des Kegelschichtenwachstums. Um eine rasches Höhenzunahme zu erreichen, besitzen sie einerseits eine nur auf die Stammspitze beschränkte Krone, und haben andererseits Arten entwickelt, die nur am Ende ihrer Lebensspanne fruktifizieren.

Als Hauptkonkurrenznachteil erweist sich aber das Aufwuchsverhalten dieser Stammkonstruktion. Wie aus Abbildung 3.8 ersichtlich, wachsen Ständer mit primärem Dickenwachstum progressiv. D.h. ihre Höhe nimmt immer schneller zu, je älter sie sind. Ständer mit sekundärem Dickenwachstum wachsen degressiv. D.h. ihr Höhenzuwachs nimmt mit der Zeit ab. Pflanzen mit sekundärem Dickenwachstum haben somit in der Jugend einen Selektionsvorteil gegenüber solchen, die primäres Dickenwachstum aufweisen, da sie von den ersteren überwipfelt werden und damit beschattet werden.

Bei der zweiten Wachstumsvariante wird die Materialqualität vorgegeben und die Geometrie wächst der Knickgrenze entgegen. Bei der Geometrieveränderung stellt sich die Frage nach welchem Modus dies geschieht? Wird die Kon-

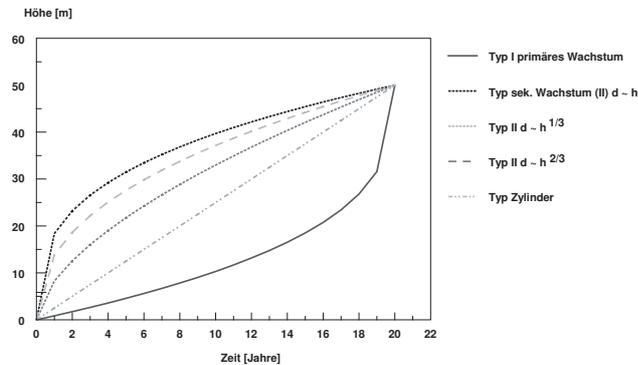


Abbildung 3.8: Fiktive Aufwachskurven von Ständern mit primären und sekundären Dickenwachstum

struktions zu schlank, dann wird die Knickgrenze erreicht, obwohl bei einer weniger schlanken Konstruktion für das vorgegebene Material eine größere Höhe erreichbar gewesen wäre. Es stellt sich demnach für die Konstruktion des Ständers die Frage nach der optimalen Gestaltveränderung. Unter mechanischen Gesichtspunkten ist eine optimale Gestalt eine, die das Entstehen von Spannungsspitzen vermeidet. Spannungen entstehen, wenn ein Bauteil belastet wird, sei es durch externe Kräfte oder durch sein Eigengewicht. Abb. 3.5 zeigt die Spannungen, die durch die Belastungen an einem kreisrunden Ständer entstehen, wenn er durch Wind, Krone und Eigengewicht belastet wird.

Man sieht deutlich, dass die Drucklasten homogene Spannungen im Ständer erzeugen. Die Windlast erzeugt eine Biegespannung, deren Spitze in der Randfaser des Stammes ist. Bei Ständern treten demnach die Spannungsspitzen in den Randfasern der Konstruktion auf. Ein optimales Wachstum wäre gegeben, wenn die Randspannungen einen homogenen Verlauf aufweisen würden. Oder anders gesprochen, die Randspannung in dem Schnitt des Ständers unterhalb der Krone müsste derjenigen entsprechen, die in allen anderen Schnitten herrschen sollte.

Die Spannungen, die in der Fläche A_0 auftreten, werden verursacht durch die

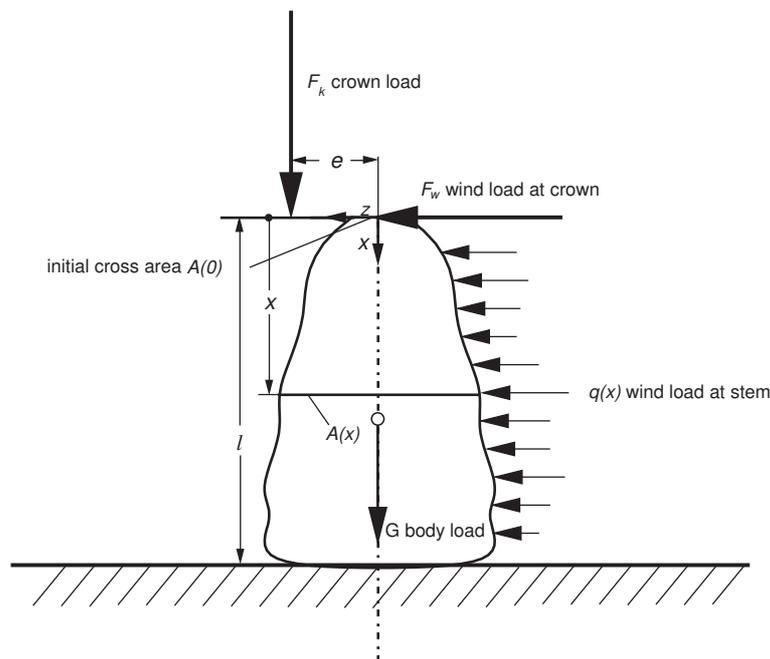


Abbildung 3.9: Modell für die Belastung, die ein Pflanzenständer erfährt

Kronenlast und ihre Exzentrizität (vgl. Abb. B.1). In den weiteren Flächen $A(x)$ treten noch Spannungen auf, die vom Wind und vom Eigengewicht der Konstruktion ausgelöst werden. Aus der Forderung der konstanten Randspannung (MATTHECK) ergibt sich, dass die Spannungen in A_0 und $A(x)$ gleich sein müssen:

Das Modell verknüpft die Lasten wie Wind, Krone und Eigengewicht mit der geometrischen Veränderung des Stammes (siehe Annex B). Man erhält eine Abhängigkeit des Stammdurchmessers von der Stammhöhe und diesen Lasten. Gemäß dieser Gesetzmäßigkeit wächst nun der Stamm der Knickgrenze entgegen.

Eine solche Stammkonstruktion verkehrt alle Eigenschaften der Alternativkonstruktion in ihr Gegenteil. War bei der Alternativkonstruktion die Verteilung und Menge der Leitgefäße und Festigungsgewebe gegeben, so ist jetzt variabel. Es können je nach Bedarf und Vermögen der Pflanze defekte Röhren ersetzt und zusätzlich gebaut werden. Das heißt für die Anlage der Krone gilt eine Freiheit in weiten Grenzen, die je nach den aktuellen Erfordernissen und Möglichkeiten der Pflanze den Zuwachs regelt. Die Kombination aus variablen F_k und der Ständergeometrie lässt aus den selben Baum entweder eine schlanke hohe Konstruktion mit kleiner Krone entstehen, oder eine

kurze gedrungene Konstruktion mit mächtig ausladender Krone. Diese Variabilität ermöglicht eine wesentlich effizientere Nutzung der Umweltressourcen als bei der Alternativkonstruktion. Kein Vorteil, der nicht durch einen Nachteil zu erkaufen ist. Die optimale Anordnung des Ständermaterials, die bei der Formstrategie erreichbar ist, geht bei der Materialstrategie verloren. Da alle Bereiche, die im aktuellen Zeitpunkt innen sind, früher einmal aussen waren und aussen die größten Spannungen auftreten, muss dort auf das Festigungsgewebe sein. Daraus folgt, dass der gesamte Stamm verholzen muss.

Tabelle 3.2: Höhen und Schlankheitsgrade (Höhe / Durchmesser) verschiedener Ständer

Pflanze	Höhe [m]	max. Schlankheitsgrad
Roggen *	1,5	500
Bambus *	25-40	133
Palme *	30-40	60
Tanne	70	42
Eukalyptus	128	28
Sequoie	100	15

* Pflanzen mit *primärem Dickenwachstum*

Die konstruktive Unfähigkeit die Ständerbestandteile optimal anzuordnen hat zwei unmittelbare Konsequenzen: Die Totalverholzung macht die Ständer schwerer und kostenintensiver in der Herstellung. Es werden im Mittel kleinere Schlankheitsgrade als bei Konstruktionen mit primärem Dickenwachstum erreicht (vgl. Tab. 3.2). Das Konstruktionsniveau sekundäres Dickenwachstum hat sich stammesgeschichtlich später entwickelt als das des primären Dickenwachstums. Durch die stammumfassende Anordnung der Leitgefäße, sowie die Bauweise der Gefäßzellen, mit Öffnungen in allen Wänden, entsteht im Stamm eine Art von gestrecktem ‘Schwamm’ (Abb. 3.10), durch den das Wasser von der Wurzel bis zu den Blättern gelangt. Dieser stammartige ‘Schwamm’ erhöht zwar den Transportwiderstand für das Wasser im Vergleich zu einer langgestreckten Röhre, es können aber Regionen, die eine Embolie durch das Abreißen des Wasserfadens erlitten haben und in den unproduktiven, trockenen Zeiten nur schlecht ersetzbar sind, umflossen werden.

Da die Festigungs- und Wasserleitfunktion nicht getrennt ist, müssen die Lumen der Leitbahnen klein bleiben. Wegen der konstruktiv bedingten kleinen Leitgefäße können mit der Hilfe von Ventilen (Hoftüpfel) Unterbrechungen



Abbildung 3.10: Aufbau von Gymno- und Angiospermenholz

der Wasserfäden durch Embolien und Vereisungen lokal begrenzt werde. Die Leitgefäße bleiben dadurch länger funktionsfähig als beim Tracheentyp.

Der Modus ‘sekundäres Dickenwachstum’ des Stamms ermöglichte einer so ausgestatteten Baumkonstruktion sich auf Kosten der bisherigen baumartigen Konkurrenten in den humiden Siedlungsgebieten auszubreiten, da sie wegen des effizienteren Höhenwachstums eine besser Lichtausbeute erzielte. Weiterhin konnten, verursacht durch den konstruktiv bedingten Wandel in der Wasserversorgung, nun auch Standorte besiedelt werden, die sich durch Perioden längeren Wassermangels auszeichnen. Der Verbreitungsraum vergrößerte sich.

Zwei Tendenzen in der Landpflanzenentwicklung sind dargestellt. Einmal die schrittweise Entwicklung der modernen Wurzel als Aufnahme- und Verankerungsorgan, was die Grasentwicklung überhaupt erst ermöglichte; und einhergehen mit der Wurzelentwicklung die Eroberung immer größerer Höhen durch die Ständer.

Erreicht wurde dieses Konstruktionsniveau in der Erdgeschichte zuerst von einigen Farnen und einer Gruppe von Samenpflanzen, die wegen ihrer recht einheitlichen sexuellen Fortpflanzung unter dem Begriff Nacktsamer oder Gymnospermen subsumiert wurden.

Eine Gruppe der Gymnospermen, die der Korniferen, hat eine zusätzlichen Mechanismus entwickelt, der es ihnen erlaubt in extreme kältetrockene Regionen vorzudringen. Es ist der Einbau von Ventilen in die Durchlässe der Wasserleitzellen, den sogenannten Hoftüpfeln (vgl. Abb. 3.10). Diese Ventile sind geöffnet, solange der Druck der aneinander grenzenden Zellen in etwa gleich ist. Friert das Wasser in einer der beiden Zellen zu, dann erhöht sich schlagartig die Druckdifferenz und das Ventil schließt. Wird das Wasser wieder flüssig, so öffnet sich das Ventil wieder. Durch den Einsatz dieser

Ventile wird verhindert, das die Zellen beim festfrieren wegen Embolie vollkommen unbrauchbar werden. Die physikalische Fähigkeit von Wasser Gase in sich aufzunehmen, nimmt mit sinkender Temperatur ab. So kann es geschehen, das beim Auftauen des Wasser der Zelle durch die ausgegaste Luft die kapilare Wassersäule reisst und die Zelle für immer unbrauchbar wird. Die Hoftüpfel geben die Zelle erst dann wieder frei, wenn die Luft wieder in das sich erwärmende Wasser aufgenommen wurde.

Trotz der Möglichkeit einer variablen Stamm- und Kronengestaltung müssen die Nachteile, wie Totalverholzung und suboptimale Anordnung der Ständerbauelemente sich die Waage gehalten haben. Aus Tabelle 3.3 kann man entnehmen, dass über sehr lange Zeiträume es dieser Konstruktionstyp nicht geschafft hatte, sich entscheidend gegenüber seiner Alternativkonstruktion durchzusetzen. Dies sollte erst einer weiteren Gruppe mit sekundären Dickenwachstum vorbehalten sein, den Angiospermen.

Dieser Gruppe gelang es, durch eine Weiterentwicklung des 'sekundären Dickenwachstums' über das Stadium und die Ausprägungsform der Gymnospermen hinaus einen Großteil der Nacktsamer und der übrigen Ständerpflanzen wieder zu verdrängen (Tab. 3.3).

Die konstruktive Modifikation der Angiospermen setzte eine 'Gymnospermenlösung' als Vorläuferkonstruktion voraus und besteht im wesentlichen in einer erneut auftretenden Trennung von Wasserleit- und Festigungsgewebe, jedoch unter Beibehaltung des 'sekundären Dickenwachstums' und einer Umgestaltung des Leitgefäßsystems. Das 'schwammartige Leitgewebe' wurde durch mehr oder minder durchgehende Röhren mit einem erweiterten Querschnitt ersetzt. Das brachte eine Herabsetzung des Wasserleitwiderstands und somit eine erhebliche Verbesserung der Versorgung der Produktionsorgane. Die Trennung von Festigungs- und Leitgewebe geschah entweder räumlich, indem Bereiche zwischen den neu entstehende Leitgefäßen als Festigungstränge ausgebildet wurden, oder zeitlich, indem funktionsuntauglich gewordene Leitstränge selbst verfüllt und damit , einen Funktionswechsel hin zur Stabilisierung durchlaufend, Standfestigkeit sichernd wurden.

Die Konstruktionen mit dieser Art des Stamm- und Kronenaufbaus und einer spezifischen Effizienzsteigerung der Photosyntheseorgane (wie z.B. die Ausbildung von Licht- und Schattenblättern) verdrängten in den warmen, humiden Arealen nach und nach die dort vorkommenden Gymnospermen-Konstruktionen (Tab. 3.3). In Arealen mit längeren Trockenperioden ist ein so gebauter Stamm jedoch der Vorgängerkonstruktion unterlegen. Wegen der großen Querschnitte der Wasserleitröhren besteht die Gefahr eines früheren Abreißen der Wassersäule als bei den kleineren Querschnitten der Gymnospermen-

Tabelle 3.3: Prozentualer Anteil der verschiedenen Kormophytenkonstruktionen in der Erdgeschichte (Daten beruhen auf Schätzungen)

Erdzeitalter	Alter[10 ⁶ a]	Pterido	Gymno	Angio	Anzahl
Gegenwart	0	5%	0,3%	94,7%	238800
Ende Kreide	65	8,8%	2,2%	89%	22500
Beginn Kreide	135	50%	50%	0%	3000
Mitte Jura	170	40%	60%	0%	2500
Spätes Carbon	300	60%	40%	0%	500

Der relative Anteil an der Artenanzahl spiegelt nicht die Biomassenverhältnisse wieder. Hier dreht sich zu mindest in der Gegenwart das Verhältnis zwischen Pteriophyten und Gymnospermen um.

Konstruktionen , zusätzlich erschwert der geringere Grad der Vernetzung das Umfließen der Regionen, die von einem Abriß betroffen sind. Erst durch zwei konstruktive Veränderungen gelang es den Angiospermenkonstruktion dann doch in Gebiete vorzudringen, die längere Trockenperioden aufweisen. Die Modifikation der Konstruktion bestand zum einen in einem vollständigen Laubabwurf während der Trockenheit und zum anderen darin, daß gegen Ende der Feuchtperiode das Leitgefäßsystem wieder nach Art der Vorgängerkonstruktion, also mit kleinlumigeren Gefäßen ausgebildet wurde (Frühholz und Spätholz Abb. 3.10). Diese Form der zumindest lokalen Entkopplung von Flüssigkeitsleit- und Festigungsfunktion führt wieder ein Stück in Richtung auf die Eigenschaft, die Pflanzen mit primären Dickenwachstum aufweisen, nämlich die optimale Anordnung der Bauelemente innerhalb eines Ständers. M. E. ist dies die Erklärung für den überwältigenden Erfolg, den diese Konstruktion binnen so kurzen erdgeschichtlicher Zeiträume aufzuweisen hatte (vgl. Tab. 3.3). Ein Erfolg, der bis heute ungebrochen anhält.

Das erneute Auflösen der Verkopplung von Festigungs- und Leitgewebe bei den Angiospermen-Konstruktionen ermöglichte jetzt auf einem neuen Konstruktionsniveau die Entwicklung krautiger Pflanzen mit *sekundärem Dickenwachstum*. Damit war das Vordringen solcher Konstruktionen in Schwachlichtregionen, wie Waldböden, möglich, die bis dahin nur von den erhalten gebliebenen krautigen Varianten der Schachtelhalme, Bärlappe, Farne und den Moosen besiedelt waren. Diese Uralttypen erfuhren eine weitere Einschränkung ihres Besiedlungsraumes aber keine totale Verdrängung. Mit neu auftretenden krautigen Konstruktionen, wie Gräsern, Sukkulenten, usw, konnten aber auch Gebiete erobert werden, die wegen ihrer lang anhaltenden

Trockenperioden und mineralarmer Böden für Pflanzen bislang überhaupt nicht besiedelbar gewesen waren.

Die neu auftretende Konstruktion Gras ist besonders hervorzuheben, weil sie sich durch eine völlig neue und ganz spezifische Ständerkonstruktion auszeichnet. Die Gräser bilden überdauernde große Wurzelsysteme unterhalb der Erdoberfläche aus (BELL 1979). Diese Wurzeln können neben der Versorgung mit Wasser und Mineralien auch Speicherfunktionen übernehmen. Es kann nun eine Entwicklung eintreten, die das Vordringen in Areale ermöglicht, die sich durch verminderte Qualität der Böden und oder durch abnehmende Wasserversorgung auszeichnen. Mit der Übernahme der Speicherfunktion vom Ständer in die Wurzel kann den zunehmend schlechteren Produktionsbedingungen zeitweise durch vollständige Reduktion des Ständers begegnet werden. Der persistierende Teil der Pflanze befindet sich jetzt unterhalb der Bodenoberfläche, und ist somit auch vor der Vernichtung durch tierischen Konsumenten besser geschützt. Bei ausreichend günstigen Umweltbedingungen können aus der Wurzel erneut einzelne Blätter in den Luftraum wachsen und die photosynthetische Produktion kann wieder aufgenommen werden. Treiben nun benachbarte Blattanlagen gleichzeitig aus, so kann es geschehen, daß die Stiele der einzelnen Blätter über längere Strecken vereint bleiben. Der so entstandene größere Querschnitt sich umgreifender Blätter bringt höhere Stabilität, ermöglicht mit zunehmender Verstärkung durch Aneinanderlegen der Blattbasen ein sich beträchtlich steigendes Höhenwachstum und somit bei geeigneten Umweltbedingungen eine verbesserte Position in der Lichtkonkurrenz gegenüber den stiellosen Varianten.

Der verstreutporige Typ ist auf eine weitestgehende, kontinuierliche Wasserversorgung während der gesamten Vegetationsperiode angewiesen, um seine Leitgefäße funktionsfähig zu erhalten. Der ringporige Typ versucht mit weitlumigen Gefäßen zu Beginn der Vegetationsperiode das gesamte Wasserangebot zunutzen. Dies hat aber zur Folge, daß bei steigender Wärmezufuhr im Sommer die weitlumigen Gefäße unbrauchbar werden und englumigere ersetzt werden müssen (vgl. Abb. 3.10).

Zwei Ständerarchitekturen haben sich im Laufe der Entwicklungsgeschichte auf dieser neuen Grundlage herausgebildet. Der Hohlzylinder, wie bei vielen Gräsern, oder der massive Zylinder, wie z. B. bei Mais. Alle Ständer zeichnen sich aber dadurch aus, daß die Leitgewebe in Bündel aufgeteilt über den Ständerquerschnitt verteilt sind, wobei jedes der einzelnen Bündel einem spezifischen Blatt angehört. Die Reduktion des ursprünglichen Ständers und die Herausbildung des neuen zog auch den Verlust des 'sekundären Dickenwachstums' nach sich. Somit ergaben sich Stammwachstumsverhältnisse,

wie sie schon im Erdaltertum auftraten. Ohne *sekundäres Dickenwachstum* muß der Ständerquerschnitt schon früh in der in der Individualgeschichte festgelegt sein. Es entstanden genau dieselben limitierten Bedingungen für das Wachstum, wie sie für viele Bäume im Erdaltertum auch bestimmend waren. Durch die Einlagerung von Verfestigungselementen (Silikate oder Lignin) konnten aber auch hier Ständer von beachtlicher Höhe entstehen. Dies führen Schilfgräser, der Bambus und die Palmen vor Augen.

Die Wurzelentwicklung

Mit der Ausbildung kleiner Zellfortsätze, die sich in das Kapillarsystem des Bodens einsenkten, war bei den ersten thallosen Landpflanzen der Anschluß an das Bodenwasserreservoir hergestellt. Diese Verbindung durfte in keiner Phase der Entwicklung der oberirdischen Teile wieder verloren gehen. Für die Versorgung der Pflanze ist aber nicht nur das unmittelbar an die Fortsätze angrenzende Bodenwasser verfügbar, da das gespeicherte Wasser über das Bodenskapillarsystem nachgezogen werden kann. Die für die Versorgung benötigten Wurzeln der ersten Landpflanzen konnten deshalb sehr klein bleiben.

Mit dem Auftreten und der Vergrößerung des Stengels bei den Ständerpflanzen wanderte nun der Schwerpunkt der Pflanze immer weiter vom Boden in die Höhe. So entstand ein instabiles Gleichgewicht für die aufgerichteten Teile des Organismus. Jede Kraft, die fähig war, wie z. B. Wind, den Schwerpunkt außerhalb der Unterstützungsfläche zu bringen, verursachte unweigerlich das Umfallen des Gebildes. Dieses Phänomen machte bei den sich aufrichtenden Varianten eine Verankerung im Untergrund nötig. Oder anders gesagt, erst eine Verlängerung des Sprosses in den Boden ermöglichte die Verlängerung der vertikalen Achse, also die Streckung des Stammes nach oben. Die Wurzel ist demnach ein Zwitterwesen. Sie muß zum einen mechanische Anforderungen erfüllen, wie Zug- und Druckspannungen so in den Boden einleiten, daß keine ungleichmäßigen Oberflächenspannungen entstehen und eine optimale Verankerung ermöglicht wird. Zum anderen muß sie auch die Versorgung mit Bodenwasser und Nährsalzen bestmöglich garantieren. Unter mechanische Gesichtspunkten wäre die Herausbildung einer herzförmigen Wurzel, wie etwa bei Buchen und Eichen auftreten, die optimale Lösung. Sie erzeugt die höchst mögliche Stabilität der Verankerung im Boden bei geringstmöglichen Einsatz an Material.

Von dieser optimalen Form gibt es aber eine Vielzahl an Abwandlungen. Sie sind sowohl mechanischen als auch physiologischen Ursprungs. Die mechanische Qualität der Verankerung des Baumes im Sediment mittels einer

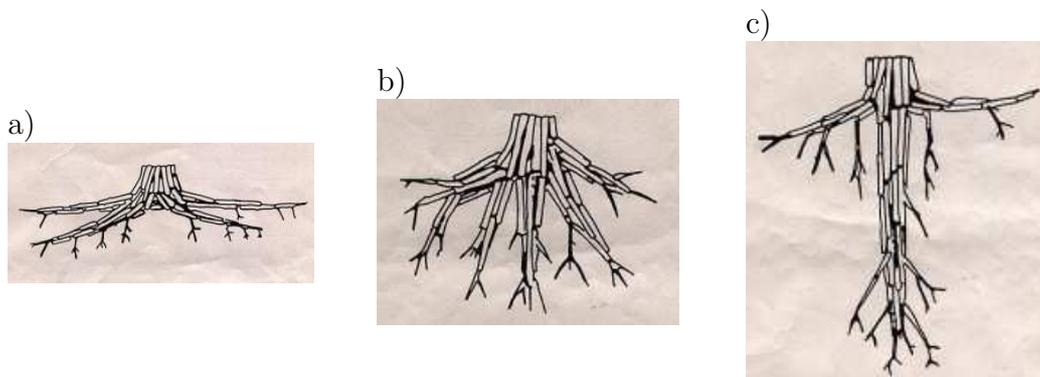


Abbildung 3.11: Wurzeltypen a) Flachwurzel (Fichte) b) Herzwurzel (Buche) c) Pfahlwurzel (Kiefer)

Herzwurzel hängt wesentlich von der Reibung verursacht durch die Flächenpressung des Wurzelballens in den Untergrund ab. Diese Reibung nimmt mit zunehmendem Wassergehalt des Sediments ab. Ein Phänomen, das jedem von uns bekannt ist. Das Laufen auf trockenem Sediment ist wesentlich einfacher als auch feuchtem. Durch die Herabsetzung der Reibung wird die Koordinations- und Energieleistung des Läufers stark erhöht, um ein Ausgleiten auf dem Untergrund zu vermeiden. Die Antwort des Baumes auf die Veränderung der Gründungsbedingungen ist die Herausbildung einer schwimmenden Gründung in Form von flachen Wurzeln. Dieser Wurzeltyp kompensiert die verminderte Reibung durch die Erhöhung der Wurzelfläche. Flachwurzler sind z.B. Pappel, Weiden und Birken, die in unseren Breiten hauptsächlich in der Nähe von Gewässern oder in Sümpfen und Mooren vorkommen. In weiter nördlichen Breiten (Skandinavien oder Sibirien) kommen sie auf Permafrostböden neben Fichten und Lärchen vor. Diese Gymnospermen sind ebenfalls Flachwurzler. Die absolut größte Anzahl an Flachwurzler kommt aber in den tropischen Regenwäldern vor. Wobei es hier bei den Urwaldriesen zu einer Modifikation der Flachwurzel, der Brettwurzel kommt (Abb. 3.12).

Die brettförmigen Auswüchse im unteren Stammbereich leiten das Biegemoment in den Boden unter der Maßgabe der konstanten Oberflächenspannung ein. Weitgehend physiologischer Natur ist die Herausbildung einer Pfahlwurzel. Sie wird hauptsächlich von solchen Konstruktionen erstellt, die in ariden Gebieten wachsen, aber vermeiden müssen, dass ihre Leitgefäße durch die Trockenheit unbrauchbar werden. Viele Palmen, Gräser und Kiefern besitzen diesen Wurzeltyp. Die Pflanzen versuchen mittels einer Pfahlwurzel Anschluss an das Grundwasser zu finden.



Abbildung 3.12: Brettwurzel eines tropischen Urwaldriesens

Die Blattentwicklung

Konstruktionen, die photosynthetisch aktives Gewebe basierten, das in die dritte Dimension ragte, waren fähig, ihre Produktion auszuweiten, da das Verhältnis von Produktionsoberfläche zu Bodenfläche bei ihnen größer ist als das der reinen Bodenbedecker, weil die dritte Dimension zur Lichternte genutzt werden kann. Dies ist einer der bedingenden Faktoren für die Herausbildung von Ständerkonstruktionen. Die Erweiterung der Produktionsflächen geschah entweder, indem eine Pflanze mehrere Stengel vom Boden in die Luft trieb, oder einzelne Triebe sich in der Luft verzweigten. Eine Vergrößerung der Oberfläche der Triebe trug zur weiteren Produktionssteigerung bei. Erweiterungen mit einem großen Oberflächen/Volumenverhältnis waren auch hier die effizienteste Lösung für die photosynthetisch aktiven Gewebe. Mit zunehmender Lichtkonkurrenz kam es zur Konzentration auf wenige bis einen starken Ständer mit oder ohne Verzweigungen und auf viele kleine Seitenständer mit Gewebeerweiterungen. Die weitere Entwicklung der Gewebeerweiterungen, sowohl was ihre Anordnung als auch ihre Ausformung anbe-

langt, geschah in einer Weise, die jedem Organismustyp eine zunehmend bessere Lichtausbeute ermöglichte. Der Abwurf der 'Blätter', die wegen Eigen- oder Fremdbeschattung oder aus Altersgründen funktionsuntüchtig geworden sind, geschah durch Herausbilden eines Trenngewebes unter vorheriger Resorption wichtiger Stoffe. Durch die Auflösung des kompakten Gewebeverbands im Inneren und die damit einhergehende Verbesserung des Gasaustausch der photosynthetisch aktiven Zellen der Blätter entwickelte sich eine effizientere Art der Photosynthese, wenn ausreichend Wasser am Standort zur Verfügung stand und die Versorgung durch das Leitgefäßsystem (Tracheen) gewährleistet werden konnte (bifartiales Blatt Abb. 3.13_a).

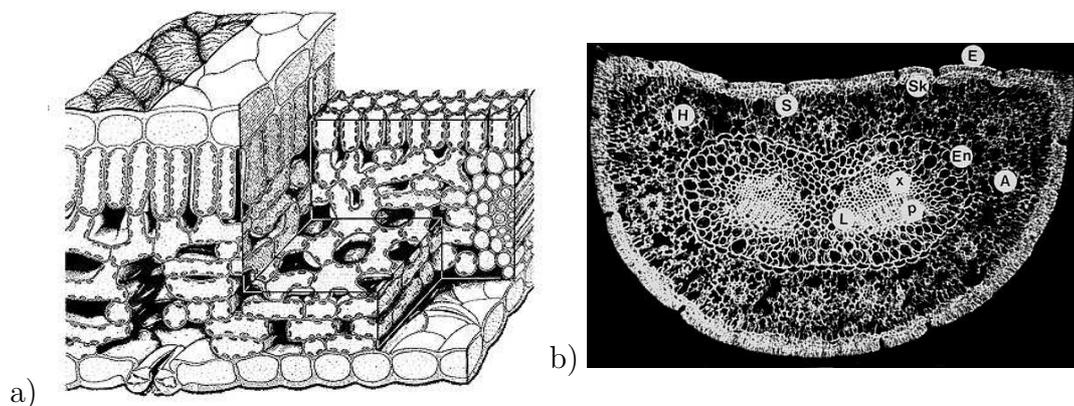


Abbildung 3.13: a) bifartiales Laubblatt b) Kiefernnadel

Die großen Hohlräume innerhalb des bifartialen Blattes erleichtern den Gasaustausch mit der umgebenden Luft. Der Eintrag von dem zur Produktion von organischem Material benötigten CO_2 ist aber mit einem Verlust an Wasser gekoppelt. Dieser Verlust ist proportional zum Eintrag. Der Wasserertrag der Pflanze bestimmt also die Produktivität. Die Blattkonstruktion muss aber den Wasserverfügbarkeitsbedingungen einer Pflanze an einem bestimmten Standort Rechnung tragen. Dicke Wachsauflagen und kleinere Hohlräume der bifartialen Blätter mindern zwar die Produktivität, verhindern aber auch das Funktionsloswerden der Leitgefäße durch Embolie durch die Entwicklung schwächerer Söge als beim originalen bifartialen Blatt.

Wie schon die Hoftüpfel der Leitgefäße der Koniferen eine konstruktive Antwort auf die Überlebensfordernisse in frosttrockenen Gebieten darstellen, zeigt auch das Blattwerk dieser Bäume entsprechende konstruktive Eigenschaften. Bifartiale Blätter weisen eine hundertprozentige Feuchtesättigung der Luft in den Blattkarven auf. Fällt die Temperatur unter den Gefrierpunkt von Wasser, so entstehen innerhalb der Kavernen auf den Zellwänden der die Kaverne bildenden Zellen Eiskristalle. Diese Kristalle wachsen durch

die Zellwand und Membran ins innere der Zellen und zerstören sie so. Aus diesem Grund werden die meisten bifartialen Blätter zu Beginn der frosttrockenen Periode in unseren Breiten abgeworfen. Zwei konstruktive Maßnahmen verhindern eine Schädigung des Blattes durch Frost. Maßnahme eins ist die Einführung von Frostschutzmittel in die Zellen. Dies geschieht durch die Erhöhung der Zuckerkonzentration im Plasma der Zellen. Die erhöhte Zuckerkonzentration führt zur Absenkung des Gefrierpunkts. Wird aber auch dieser Punkt unterschritten, so gefriert das Plasma schlagartig (schockgefrieren) und ohne Bildung wachsender Eiskristalle. Dieser Effekt garantiert aber nur dann das Überleben der Blattzellen, wenn von außen keine Wasserkristalle einwachsen können. Demnach ist die zweite konstruktive Maßnahme die Verhinderung des Entstehens von Zellzwischenräumen (Kavernen). Die Lösung ist eine verzahnte Zellwand, die die Zellen untereinander fixiert und dadurch einen spaltfreien Verband gewährleistet (Abb. 3.13_b).

Mit dem Verschwinden der inneren Hohlräume, wird aber der Austausch von Gasen durch Diffusion stark erschwert, was die Produktivität ebenso stark senkt. Um den Produktionsabfall zu kompensieren, müssen die Diffusionswege minimiert werden. Dies geschieht über die Form der Blätter. Es sind kleine längliche Gebilde (Nadeln), die zum einen ein großes Oberflächen zu Volumenverhältnis aufweisen und zum anderen durch ihre längliche Form die absoluten Diffusionswege minimieren.

3.4 Entwicklung der geschlechtlichen Fortpflanzung

Im Anschluß an die Darlegung zur Entstehung der Organisation des Grundkörpers und der Individualentwicklung der autotrophen Pflanzen soll auf die Entwicklung der Fortpflanzung bei Pflanzen eingegangen werden. Betrachtet man die Fortpflanzung unter dem Blickwinkel der Konkurrenzfähigkeit der einzelnen Pflanze, so tritt die Vermehrung als eine von vielen Bilanzgrößen im Lebenswirtschaftsplan des pflanzlichen Organismus auf. Die Fortpflanzung ist deshalb eine marginale Größe in der Entwicklungsgeschichte der Einzelpflanzen. Entscheidende Bedeutung erlangt sie in folgenden Punkten:

1. Die sexuelle Fortpflanzung durch Verschmelzung abgegrenzter Subelemente stellt über die Rekombination des genetischen Materials eine Quelle für neue organismische Varianten dar und liefert damit eine der Grundlagen der evolutiven Entwicklung der Lebewesen.

2. Die Produkte der geschlechtlichen Fortpflanzung können den vielzelligen und daher hochgradig immobilen Pflanzen zur großräumigen Verbreitung dienen.

Wie schon eingangs beschrieben (Kapitel 2), war durch die Entwicklung eines form- und bewegungskontrollierenden Zytoskeletts die Voraussetzung zur aktiv kontrollierten Zellverschmelzung geschaffen. Sie stellt wiederum die Voraussetzung für die geschlechtliche Fortpflanzung dar, weil sich so auch das genetische Material der einzelnen Zellen vereinigen und rekombinieren konnte. Um ein astronomisches Anwachsen des molekularen Materials zu verhindern, mußte sich ein Mechanismus herausbilden, der die Verdoppelung der Gene wieder rückgängig machte, die Reduktionsteilung. Es entstanden mit Einschaltung von Reduktionsstadien notwendigerweise, sicher über weniger geordnete Zwischenstadien, zwei Zellgenerationen, eine mit einfachem Satz an Genen (haplonte Generation) und eine mit doppeltem Gensatz (diplonte Generation).

Die allgemeine Tendenz in der Lebewelt geht nun dahin, die haploide Generation zu reduzieren. Der Grund, warum die diploide Generation überwiegt, ist wohl darin zu suchen, daß der doppelte Satz an Genen variantenreichere Organismen zur Folge hat als der einfache. Diese Tendenz wird bei Pflanzen aber wesentlich häufiger durchbrochen als bei Tieren. Dieses Durchbrechen ist durch eine besondere Eigenschaft der pflanzlichen Konstruktion verursacht.

Wie eingangs der Abschnitts begründet, ist die Pflanze aus konstruktiven Gründen ab einer gewissen Größe im Wasser und vor allem an Land vollständig immobil. So dienen vor allem im Wasser die einzelligen beweglichen Stadien bei der Zellteilung auch der Verbreitung der Organismen. Dort hat sich ein großes Spektrum von geschlechtlichen Vermehrungsarten herausgebildet. Es reicht von der eher beiläufigen sexuellen Vermehrung, wo die einzelligen Stadien als große, mit allen Organellen ausgestattete, gleichgestaltete Zellen vorliegen, die sowohl in der haplonten als auch in der diplonten Generation zur Ausbildung einer mehrzelligen Pflanze befähigt sind; über eine Arbeitsteilung in große, vegetative (diplonte) und kleine, generative haplonte Pflanzen; bis hin zur Ausbildung von Geschlechtszellen mit haplontem Chromosomensatz auf der diplonten Generation, die synchron von der Elterngeneration ins Wasser abgegeben werden, um sich dort zu vereinen und die nächste diplonte Generation zu bilden.

Alle diese Ausbreitungsmöglichkeiten der Pflanzen sind im Wasser möglich, nicht aber an Land. Hier finden sie als zeitlich und räumlich kontinuierliches Medium zum einen den Boden und zum anderen die Atmosphäre. Freies Wasser ist nur gelegentlich nach Regenfällen für die Verbreitung nutzbar. Im

oder am Boden oder in der Luft ist eine aktive Lokomotion der Pflanzenkonstruktionen unmöglich. Beide Medien können für die pflanzliche Verbreitung genutzt werden. Der Boden erlaubt Ausbreitung durch 'lokomotorisches' Wachstum, wie es bei den Pilzen geschieht: Im Boden wachsende haplonte Mycelien können beim Aufeinandertreffen verschmelzen und sich genetisch rekombinieren. Der Luftraum ist nutzbar durch Stadien, die sich vom Wind passiv verdriften lassen. Diesen Weg haben viele autotrophe Landpflanzen beschritten.

Der letztgenannte Weg ist im Laufe der Entwicklungsgeschichte dieser Organismen von unterschiedlichen Verbreitungsstadien genutzt worden. Den einfachsten Weg bildet die Verbreitung über windgetragene vegetative Pflanzenteile, Luftsporen, die meist gegen Verdunstung besonders geschützt sind. Sie können, von Wind irgendwo angeweht, bei günstigen Bedingungen in feuchtem Milieu auswachsen. Dieser Weg ist wohl auch von den ursprünglichen Landpflanzen (Moosen, Schachtelhalmen, Bärlappen und Farnen) aber auch den Pilzen beschritten worden. Anders stellt sich die Situation dar, wenn sexuelle Vermehrung vollzogen wird. Hier müssen sich zwei Partner finden, um verschmelzen zu können. Eine zufällige Verdriftung durch den Wind hieße zwar einen hohen Aufwand an Material betreiben zu müssen, um zu einem erfolgreichen Kontakt zu kommen, bietet aber auch die Gewähr einer optimalen Durchmischung des genetischen Materials. Ein anderes Problem in diesem Zusammenhang hat wahrscheinlich die geschlechtliche Vermehrung durch die Luft der ursprünglichen Landpflanzen verhindert: die Vereinigung im Trockenen. erfordert die Entwicklung eines relativ komplizierten Modus des Zusammenwachsens (Entstehung des Pollenschlauchs). Andererseits war aber bei den primitiven Landpflanzen sicher noch das Verfahren der sexuellen Vermehrung der im Wasser lebenden Vorgängerkonstruktionen vorhanden. Mit Hilfe eines temporären Özeans in Form von stehendem Wasser nach Regenfällen konnten zumindest zeitweise aktiv schwimmende Zellen (Gameten) entlassen werden, die einander im feuchten Milieu aufsuchen konnten, um zu verschmelzen.

Eine effizientere Form der sexuellen Fortpflanzung stellte auf allen Ebenen und bei fast allen Organismen (Tiere wie Pflanzen) die Unterteilung der Geschlechtszellen in kleine, lokomobile, den genetischen Apparat tragende und große, eher immobile, auf dem Mutterorganismus verbleibende Zellen, dar. Die unbeweglichen aber größeren Geschlechtszellen lieferten als Eizellen den organisatorischen Apparat für die Konstruktion der nächsten Generation, wohingegen die kleinen beweglichen Geschlechtszellen für die Instandhaltung der Konstruktionsunterlagen (Genom) zuständig sind (vgl. Abschnitt Theorie).

Hier kam nun ein zumindest zufällig erscheinendes Moment in der Geschichte der Pflanzenentwicklung zum Tragen. Wo die Behältnisse der Geschlechtszellen (Archegonien) auf dem thallösen Gebilde sich ausbildeten und angeordnet verblieben, ob oben, an der Seite oder auf der Unterseite des Thallus, war für die Befruchtung und die anderen Aspekte der sexuellen Aktion bedeutungslos, solange eine kontinuierliche Wasserverbindung zwischen den vereinigungs-fähigen Geschlechtszellen vorhanden war.

Für die weitere Entwicklung der Pflanzen gewann die Lage der Archegonien eine entscheidende Bedeutung, die die Entstehung verschiedener Organisationen bedingte. Bei allen Gebilden, bei denen sie vornehmlich auf der Oberfläche des Thallus lagen, konnte die sich neu entwickelnde Pflanze nicht leicht oder überhaupt keinen Kontakt zum Boden erhalten. Die Verwurzelung im Substrat war beträchtlich erschwert. Die Wasser- und Mineralversorgung mußte bei den vom Substrat abgeschnitten bleibenden neuen Individuen über die darunter liegende Mutterpflanze gewährleistet werden. Durch diesen Effekt wird die haplonte Pflanze (Gametophyt) zur Hauptpflanze und die aufgesattelt bleibende diplonte Pflanze, der Sporophyt, abhängig von der Versorgung durch den Gametophyten. Außerdem ist das Größenwachstum einer solchen Pflanze beschränkt, da sie einen kontinuierlichen Wasserfilm zwischen den Geschlechtsorganen benötigen. Diese Bedingungen, in denen die Geschlechtszellen den Weg auch noch aktiv von einer Pflanze zur nächsten zurücklegen können, sind nicht mehr gewährleistet, wenn die Gametophyten eine gewisse Größe überschreiten. Die so charakterisierte Konstruktion führt zu den heutigen Moosen. Bei ihnen bilden die haploiden Gametophyten die im Boden verwurzelte Grundkonstruktion, der sich die diploide Pflanze (Sporophyt) aufsattelt.

Bei denjenigen thallösen Pflanzenkonstruktionen, die die Behälter für die Geschlechtszellen hauptsächlich am Rande oder unterhalb des Thallus ausformten, konnten die aus der Vereinigung der Geschlechtszellen erwachsenden Organismen sehr leicht den nahen Boden erreichen und somit zu unabhängigen diploiden Pflanzen auswachsen (Abb. 3.14). Diese organisatorische Variante eröffnete den Weg in Richtung auf Dominanz der diploiden Generation (Sporophyt) und bildet den Ausgangspunkt für die Entwicklung aller weiteren photosynthetisierenden Landpflanzen.

Nur die Sporophyten, die sich aus Archägonien bildeten, die sich am Rand oder unterhalb der Gametophyten befanden, konnten sich zu eigenständigen Pflanzen entwickeln. So kann die zufällige Lage der Eizellen auf der Pflanze der Ausgangspunkt sein für die Entwicklung zweier unterschiedlicher Pflanzengruppen.

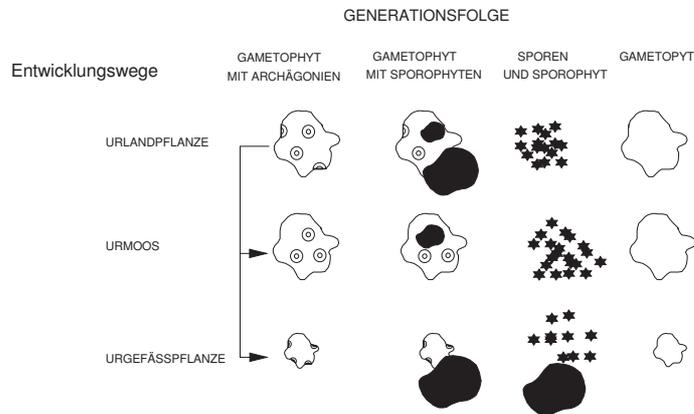


Abbildung 3.14: Der Zufall steuert die Dominanz des Sporo- resp. Gametophyten bei Landgefäßpflanzen

Die weitere Entwicklung der geschlechtlichen Fortpflanzung der autotrophen Pflanzen ist in den Entwicklungslinien zu den organisatorisch komplexeren Kormophyten gekennzeichnet durch die Reduktion des Gametophyten und seine Verlagerung auf den Sporophyten. Mit dieser Verlagerung einher ging in vielen evolutiven Schritten die zunehmende Sicherung der Unabhängigkeit der Befruchtung vom Wasser (Entwicklung des Pollens und der Pollenschlauchbefruchtung) und der Ausbildung eines Samens (embryonale Sporophyten) als Ausbreitungsstadium. Den vorläufigen Endpunkt der Entwicklung stellt die Nutzung von Tieren als Träger der männlichen Gameten (Pollen) oder auch der Verbreitung der Pflanzen durch Samen dar. Wobei die Befruchtung hauptsächlich durch fliegende Insekten erfolgt. Sie erhalten als Kompensat für ihre 'Bemühungen' den pflanzlichen Nektar. Die Verbreitung der Samen geschieht im wesentlichen durch Säuger und Vögel. Ihr Kompensat ist das den Samen umgebende Fruchtwesen.

3.5 Anmerkungen zur Heterotrophie von Pflanzen

Mit dem Entstehen der verschiedenen autotrophen Pflanzen ergab sich auch immer die Möglichkeit, daß auf den verschiedenen Konstruktionsniveaus organisatorische Varianten zur Heterotrophie übergangen; dies geschah über vermittelnde Zwischenstadien, so daß alle Gradierungen auch heute noch vorliegen. Dieser Übergang konnte aber nur geschehen nach Maßgabe der Ernährungsbeschränkung, die die pflanzliche Konstruktion mit sich bringt, nämlich der Fähigkeit nur Molekeln diffusiv aufnehmen und abgeben zu können. Ein erneuter Übergang zu freier Lokomotion und phagocytotischer Aufnahme korpuskulärer Nahrung war nicht mehr möglich, wiewohl aus schon genannten Gründen der mototrische Apparat der einzelnen Zellen erhalten geblieben war.

Das wäßrige Milieu mit seiner Eigenschaft, alle kleinen Partikeln schnell gleichmäßig zu verteilen, bietet keine allzu günstigen Voraussetzungen für die Entstehung heterotropher Pflanzen (siehe Anfang des Abschnitts). Erst mit der Herausbildung makroskopischer Tiere und makroskopischer autotropher Pflanzen waren konstruktiv und ernährungstechnisch die Voraussetzungen geschaffen, daß sich eine Vielzahl heterotropher Pflanzen entwickeln konnten (Tab. 3.4). Dies bedarf der Erklärung.

Eine häufig zu beobachtende Erscheinung bei Pflanzen ist das Aufwachsen auf oder das Überwachsen von anderen Pflanzen (Epiphyten). Solche auf anderen autotroph bleibenden Pflanzen reitenden Epiphyten versuchen auch oft, in die unter ihnen liegenden Pflanzen einzuwachsen, um sich in ihnen zu verankern und so an die Wasser- und Saftversorgung der Trägerpflanze Anschluß zu finden. Dieser Weg schrittweiser Verkoppelung mit einer parasitisch genutzten Unterpflanze ermöglicht es dem vormals autotrophen Organismen bei Anschluß an den internen Versorgungsapparat der befallenen Pflanzen zuerst teilweise dann aber voll zur Heterotrophie überzugehen. Diejenigen Pflanzenformen, die in der Entwicklungsgeschichte am erfolgreichsten diesen Weg beschritten haben, waren Vertreter der fädig verzweigten thallosen Algen. Sie bilden heute den Hauptanteil einer stark prävalierenden heterotrophen Pflanzengruppe, nämlich der Pilze.

Begründet ist der unübersehbare Erfolg der Pilze wesentlich durch ihre konstruktive Ausstattung. Fädig verzweigte Organismen weisen ein großes Oberflächen-/Volumenverhältnis auf; dies stellt eine optimale Voraussetzung für diffusive Aufnahme von Nahrung aus der Umgebung dar. Die auf Diffusion von Molekeln basierende Ernährungsweise ist aber das Erfolgsrezept

Tabelle 3.4: Heterotrophe Pflanzen verschiedener Konstruktionsniveau

Konstruktionsniveau	Beispiel
Prokaryonten	Bakterien
Eukaryonten	Flagellaten, Schleimpilze
fädige, flächige Konstruktionen	Pilze
Moose	Cryptothallus
Farne	Ophioglossum simplex
Samenpflanze	Mispel

verändert nach ZIMMERMANN:1969

der Pilzkonstruktionen, deren mehrmalige Entstehung wohl anzunehmen ist. Vergleichbar große Oberflächen/Volumenrelationen unter den autotrophen Pflanzenkonstruktionen weisen nur noch einzellige Formen (Abb. 3.2), wie Algen und Cyanobakterien auf. So entstanden aus den autotrophen Blaualgen die Bakterien, die trotz ihrer heterotrophen Ernährungsart an die Zellkonstruktionen gefesselt bleiben, da sie wegen ihrer Herkunft kein Zellskelett besitzen.

Anders ist die Lage bei den heterotroph gewordenen einzelligen Algen. Da sie ein Cytoskelett besitzen, können sie immer aufs neue die Wand auflösen und zur ursprünglichen Art der eukaryonten Ernährung und Bewegung übergehen. Die Landverhältnisse bieten den fädig verzweigten heterotrophen pflanzlichen Organismen die besten Entwicklungs- bzw. Verbreitungsbedingungen, nicht allein wegen der Dominanz der makroskopischen autotrophen Pflanzen. Diese Dominanz bedeutet, daß die Nahrung für die Primärkonsumenten ebenfalls makroskopisch ist und diskontinuierlich verteilt. Dies hat auch eine Dominanz makroskopischer tierischer Primärkonsumenten zur Folge. Hier existiert ein Gegensatz zum Wasser, wo die homogen verteilte Primärnahrung wegen der Kleinheit der Pflanzen erst durch etwas größere Primär-Konsumenten akkumuliert werden muß. Erst an diese schließen sich die großen Organismen als Filtrierer und Räuber an.

Die makroskopischen Tiere stellen genau wie die autotrophen Pflanzen eine potentielle Nahrungsquelle für heterotrophe Pflanzen, vor allem Pilze, aber auch Einzeller dar; dabei ist es nicht entscheidend, ob die befallenen Organismen lebend oder tot sind. Das bedeutet, dass an Land viele große und kompakte Nahrungseinheiten vorliegen, die nach ihrem Ableben für mehr oder minder lange Zeiträume erhalten bleiben, da Wind und Regen bei weitem nicht so effizient ihr Auflösungswerk verrichten können, wie das im Me-

dium Wasser geschehen kann. Alle diese Bedingungen eröffnen dem fädig verzweigten Organismustyp, allen voran den Pilzen, die Möglichkeit, in die 'Nahrungspakete', also die lange ihre Struktur haltenden Leichen, aber auch die noch lebenden Systeme, einzuwachsen. Dort kann durch Abgabe von Fermenten – wobei die Fermente an ihrer Arbeitsstätte bleiben, anders als im Wasser – der Inhalt zerkleinert werden, und die so erhaltenen Nahrungsfragmente bis hin zu Makromolekülen können porengerecht aufgenommen werden. Um möglichst effizient Nahrung aufzunehmen, betreiben die meisten Pilzarten ein riskantes Spiel, was die mechanische Geschlossenheit ihrer Zellen anbelangt. Sie vergrößern zum Teil ihre Zellwanddurchlässe so weit, daß der mechanische Zusammenhalt nur noch marginal gewährleistet ist, und es somit häufig zum Platzen einzelner Zellen kommt. Es widerstreiten offensichtlich die Stabilisierungsfunktion der Zellwand und die Erfordernis, große Poren zur Aufnahme möglichst groß dimensionierter Nahrung zu bilden.

3.6 Resumé

Abschließend soll der Versuch unternommen werden, die konstruktiv bedingten Entwicklungsdeterminanten in holzschnittartiger Form herauszuarbeiten.

Der Grundbaustein der pflanzlichen Konstruktion ist die durch Zellulose-Ausscheidung bewandete und stabilisierte Zelle; ihre Organisation steht im Gegensatz zu tierischen Konstruktionen, bei welchen die Hydrauliken durch innere Verspannungen geformt und bewegt werden, bei Komplizierung aber gallertige Strukturen in die inneren Membransysteme einbezogen werden.

Die Pflanzenorganisation muß begriffen werden als eine Transformation der Tierkonstruktion, bei der mit dem Übergang zur Photosynthese durch Aufnahme von Cyanobakterien und später anderen autotrophen Systemen bei Ausbildung der Zellwand die lokomotorische Aktivität verlorengegangen ist. Von dieser Grundlage aus lassen sich nun eine Reihe von Bedingungen für die Entwicklung der Pflanzenorganisation ableiten:

1. Die Pflanze kann im Gefolge der Zellteilungen im Wechselspiel von einzelnen Zellhydrauliken und bei Nutzung des Widerlagers der ihr benachbarten Zellen aufgebaut werden. Hat sich nämlich eine biegesteife Wand um die Zelle gebildet, so stellt sie das mechanische Widerlager für die darauf folgenden durch Teilung entstehenden Zellen dar.
2. Die biegesteife Wand verhindert, daß Formveränderungen der Zelle eine mechanische Wirkung auf die Umgebung haben; damit ist jegliche

Art der Fortbewegung durch Verformung der Körpergrundorganisation und die Bewegung von Anhängen ausgeschaltet. Die einzige Bewegung der voll entwickelten Pflanze besteht in der wachsenden Ausformung und dem wachsenden Vorschub. Daraus folgt, daß Lokomotion primär nur im Wasser möglich ist und auch nur von mikroskopisch kleinen Einheiten vollzogen werden kann (GRAY 1968). Das bedeutet für die Entwicklung makroskopischer Pflanzen, daß sie konstruktiv bedingt immobil sind, im Gegensatz zu tierischen Konstruktionen, die ihre gesamte Körperform zu deformieren und propulsorisch zu nutzen vermögen (GUTMANN 1972 - 1991). Die pflanzliche Organisation mit ihrer Immobilisierung schließt weiterhin das Entstehen von motorischen Subeinrichtungen und Lokomotionsorganen, von Reizaufnahmeeinrichtungen und das Herausbilden einer schnellen und weiträumigen Reizleitung und Verarbeitung (Nervensystem) aus.

3. Nahrung kann für Pflanzen wegen der Abschließung durch die Zellwand und des Wegfalls der deformierenden Aktion durch interne Fibrillensysteme ausschließlich aus einzelnen Molekeln bestehen. Soll die Zellwand den Aufwand für die Osmoregulation minimieren, dürfen die Durchlässe in ihr nicht zu groß sein; die darunterliegende Membran kann nicht mehr bei der Phagocytose eingesetzt werden, was die räuberische Aktion ausschließt. Die Aufnahme der Nahrung geschieht bei Pflanzen fast ausschließlich diffusiv. Für die autotrophen Formen und somit für die große Mehrheit der Pflanzen zergliedert sich die Welt in drei große 'Bereiche, das freie Wasser, die Ufer- und Gezeitenzone, der Flüsse, Seen und Ozeane und das Festland. Diese 'Großbereiche sind durch die unterschiedliche räumliche und zeitliche Verteilung der Nahrung in ihnen charakterisiert (Tab. 3.1).

Da die 'Nahrung', also Licht, Mineralien, Wasser und Gase in den drei 'Ökosystemen' auf die einzelnen Abteilungen sehr homogen verteilt ist, bedeutet Wachstum der Pflanze fast immer auch eine Steigerung der energetischen und materiellen Versorgung.

Die Homogenität der Nahrung, was Qualität und Verteilung angeht, erzeugt auch eine primäre Einheitlichkeit der Ausbildung von Organen in den verschiedenen Umwelten.

Wegen der räumlichen Homogenität des Nahrungsangebots im offenen Wasser bestehen die dort entstandenen autotrophen Pflanzen ausschließlich aus produzierendem Organ, das als flächenhaftes Gebilde die Photonen der Sonne einfängt und über die Oberfläche Mineralstoffe und Gase aufnimmt. Das

homogene Nahrungsangebot und die diffusive Ernährungsweise beschränken im freien marinen Bereich die Größe der pflanzlichen Organismen auf eine bis wenige Zellen; so werden die Transportwege kurz gehalten.

In der Gezeitenzone bleibt zwar die räumliche Homogenität des Nahrungsangebots erhalten, sie ist aber wegen des Auf- und Ablaufens des Wassers zeitlich begrenzt. Da sich in der Gezeitenzone für die dort persistierenden Pflanzen zusätzlich die Notwendigkeit der Verankerung ergibt, entstehen neue Organe und neue Entwicklungswege. Je nach der Stelle, an der sich eine Alge in der Gezeitenzone festheftet, findet sie ganz standortspezifische Wasserbedeckungszeiten, Wasserhöhen über Grund und damit Lichtverhältnisse vor. Auf der Grundlage des periodischen Wechsels ergibt sich eine Zonierung der Algenkonstruktionen: Kleine Wuchsformen, bestehend aus Haft- und Produktionsorganen dominieren in der Hochwasserzone; zunehmend größere Organismen dominieren in tieferen Bereichen: sie bestehen aus Haft- und Produktionsorganen, bis hin zu Pflanzen in der Niedrigwasserzone, die, um die immer größer werdende Distanz zwischen Wasseroberfläche und Grund zu überbrücken, zwischen Verankerungen und Lichtorganen einen Ständer ausbilden. Diese Ständer erlauben es, die produktiven Organe in der Nähe der Oberfläche zu halten (Abb. 3.4). Alle diese unterschiedlichen Pflanzenkonstruktionen besitzen eine gemeinsame Eigenschaft. Sie photosynthetisieren ausschließlich unter Wasser. Somit ist die Schwerkraft für diese Organismen keine relevante Umweltgröße, die einen Einfluß auf ihre Entwicklung haben könnte. So bleiben selbst die vielzelligen makroskopischen Algen im wesentlichen zweidimensionale Pflanzen mit ziemlich einfachen 'Bauplänen'. Dementsprechend sind z. B. fast alle Gewebe der Algen aus aneinander gehefteten Zellfäden aufgebaut.

Wesentliche neue Entwicklungsbedingungen treten an Land auf; sie fordern den das Land erobernden Pflanzen neue konstruktive Lösungen ab, bzw. erst das Auftreten konstruktiver Wandlungen ermöglicht den Übergang auf und die Eroberung weiter Teile des Lands. An Land zerfällt die räumliche Homogenität des Nährstoffangebots (Tab. 3.1) und außerdem tritt die Schwerkraft als wesentliche Entwicklungsdeterminate auf. Um die räumliche Inhomogenität, mit Licht und Gas oberirdisch sowie Wasser und Salz unterirdisch, zu überwinden, muß die autotrophe Pflanze aus einer einheitlichen Grundkonstruktion zumindest zwei Organen herausdifferenzieren; letzten Endes entstehen als Vorbedingung der Landeroberung abgegrenzte produzierende Teile, 'Blätter' und Versorgungsorgane Wurzeln. Die Lichtausbeute vermag sich zu verbessern, wenn sich zusätzlich ein Ständer zwischen Blatt und Wurzel entwickelt. Dieser Ständer kann aber nicht 'direkt', sondern nur im Zusammenspiel mit der Ausbildung von Wasserleitungssystemen entstehen. Mit der

Vergrößerung der Landpflanze kam zunehmend die Wirkung und der Einfluß der Schwerkraft ins Spiel. In der weiteren Entwicklung hatten die Pflanzen dem Rechnung zu tragen und ihre Organisation entsprechend auszubilden.

Nur die Fähigkeit jeder einzelnen Zelle, in drei Dimensionen Tochterzellen abzuschneiden, bot die Gewähr, daß Biege-, Drehmomente, etc. durch Wachstum entstanden auch durch Wachstum wieder kompensiert werden konnten. Die Entwicklung des Phragmoblasten bei flächenhaft aufliegenden primitiven Konstruktionen auf festem Substrat bot die zelluläre Voraussetzung für die nachfolgende konstruktive Ausgestaltung von räumlichen Gebilden. Erst der Phragmoblast ermöglicht als interne Einziehung von kompartimentierenden Strukturen in den Zellen neue Wände in beliebigen Richtungen des Raumes einzuziehen; nur so konnten sich die Gefüge in alle Raumrichtungen wachsend vordrängen und komplexe Strukturen ausbilden.

Es kam, ausgehend von den flächenhaften Aufliegern, bei Auswachsen von Fäden in das Sediment zur Verankerung im Boden und im flächenhaften Thallus zur Ausbildung von Gefäßen, die den Transport von Wasser im Inneren in die photosynthetisierenden Organe bewirkte, während im Gegenzug Syntheseprodukte auch zu den Wurzeln wandern konnten. Die Photosynthese betreibenden Organe behalten natürlich in allen Entwicklungsstadien ihre flächenhafte Ausgestaltung.

Die Einschaltung von Ständern mit großer Festigkeit und einbezogenen Gefäßen erlaubt die Erhebung in die dritte Dimension, die Ernte des Lichtes im Raum. Voraussetzung hierfür war die sich ergebende größere Festigkeit der Leitgewebe, die zuerst gegen Kollabieren gesichert werden mußten. Der Kollabierschutz brachte aber auch die Knicksteifigkeit mit sich, die über die Stabilisierung von 'Bahnen' das Abheben von Teilen des Thallus ermöglichte und das Hochschieben von Blattgebilden erlaubte; die Versorgung mit Wasser und Mineralien vom Substrat her war über die integrierten Leitgefäße garantiert.

Die Entwicklung von Wurzeln und Ständern vermag nur bei gegebenen Umweltbedingungen und der Grundausstattung der Pflanzen über wenige geordnete, damit aber rational rekonstruierbare, Bahnen zu verlaufen. So kann zuverlässig ausgeschlossen werden, daß Ständeralgen den Übergang an Land schafften (Abb. 3.15). Nur flächenhafte Vorläufer konnten im Gefolge organisatorischer Transformationen die Optionen des festen Landes nutzen. Voraussetzung war, daß sich flächenhafte Thalli dem Substrat auflegten und durch Auswachsen von fädigen Gebilden nach unten den Anschluß an das Wasser und die Mineralien im Sediment erlangten; zudem mußte es durch Differenzierung des flächigen Thallus zur Ausbildung sich abhebender photosynthetisierender Flächen vom Substrat kommen; Voraussetzung hierfür war,

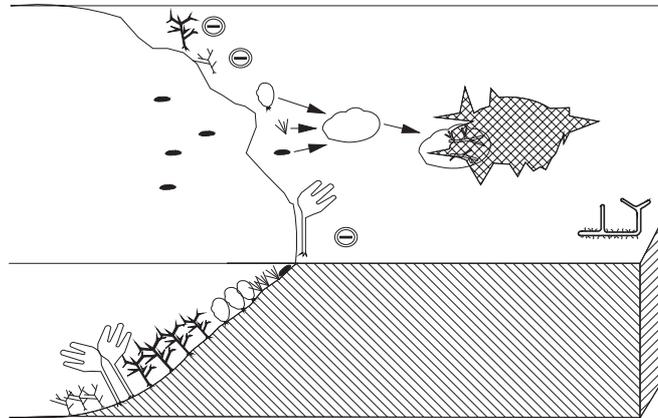


Abbildung 3.15: Landgang

daß sich in den Leit- und Festigungsgeweben neue konstruktive Einrichtungen ausbildeten, die zweierlei sicherten, einerseits die Versorgung entfernterer Bereiche und die Stabilisierung des thallösen Gefüges erbrachten: Gefäße und stabilisierende Einrichtungen, die zuerst fest verkoppelt waren, erlaubten die Abhebung von flächigen Thallusbereichen und ihr Vorstrecken in die dritte Dimension. So konnten die Pflanzen auf dem Land das Licht in der dritten Dimension ernten und zuerst als krautige Systeme primitiven (suboptimalen) Zuschnittes durch organisatorischen Wandel gestaffelte Stockwerke über dem Substrat erzeugen. Die Ausbildung größerer oberirdischer Ständer führte bei exzessiver Größenzunahme und wechselseitiger Lichtkonkurrenz zwangsläufig zu Stabilitätsproblemen der Ständerkonstruktion, die nur durch eine Verankerung im Substrat zu lösen waren. Verschiedene konstruktive Lösungen mündeten letztlich in der Verlängerung des Ständers ins Substrat und dessen unterirdische Verzweigung. Die Wurzel war entstanden. Die Ständerentwicklung, die durch die zunehmende Verbesserung des Höhenwachstums und der Versorgungsleistung mit Wasser und Mineralien für die Blätter gekennzeichnet ist, ermöglichte das erneute Entstehen von krautigen Pflanzen, die sich aber jetzt durch den Besitz von Wurzeln auszeichneten im Gegensatz zu den überkommenen krautigen Organismen wie Moosen, Farnen, Bärlappen und Schachtelhalmen. Diese Wurzelkräuter, vor allem die Gräser, sind nun Konstruktionen, die nicht wie ihre Vorfahren, die Bäume, hauptsächlich

Lichtakquisiteure blieben. Durch den Besitz der Wurzeln ist bei ihnen die Mineralakquisition entscheidend verbessert worden; sie können jetzt Regionen besiedeln, die sich durch extremen Mangel an Nährstoffen auszeichnen, also Schwachlichtbereiche und mineralarme Gebiete. Sie sind durch den Besitz der Wurzel Wasser- und Mineral-Aquisiteure geworden.

Die verschiedenen organisatorischen Stadien der baumartigen und krautigen Konstruktionen sind fossil auch in zeitlicher Folge nachweisbar; sie lassen sich zwingend dem Modell zuordnen und zeigen die Abhängigkeit der erreichten Organisation von der Regulierung der Festigkeits- und Versorgungsproblematik. Auch die heutigen Pflanzen können dem vorgelegten Konstruktionsmodell im Hinblick auf die organisatorisch-konstruktiven Eigenheiten eindeutig zugeordnet werden.

Von den unterschiedlichen im Wasser entstandenen Pflanzen scheidet die großen Tange (mit oder ohne Ständer) als Vorläufer der Landpflanzen aus. Aus den verbleibenden Konstruktionen hatten die Organismen eine Entwicklungsvorteil, die eine Pigmentausstattung besaßen, die vergleichbar mit der der rezenten Grünalgen waren. Aus den aus dem Wasser kommenden verschiedenen pflanzlichen Konstruktionen entstanden Fladen, die ein Wasserleitgefäßsystem durch Aufliegen auf verschieden wasserdurchlässigen Untergründen oder durch partielles Abheben der Pflanze vom Boden entwickelten. Die sich aus diesen Pflanzen entwickelten Gefäßpflanzen hatten wahrscheinlich einen zylindrischen Körper wegen der guten Oberflächen-Volumenrelation.

Selbst im Hinblick auf die Generationen-Differenzierung (haplonte und diplonte Organisationsphase) lassen sich die Optionen aus den konstruktiven Organisationsprinzipien ableiten. Je nach Lage der die Eizellen bildenden Organe baut sich die diplonte Organisation auf dem Gametophyten auf (Moose) oder aber der Gametophyt trägt die Sporophyten-Konstruktion (Farne und höhere Gefäßpflanzen, auch die sogenannten Kormophyten).

Kapitel 4

Tierkonstruktion

4.1 Einleitung

Wie im Abschnitt zur Zellentwicklung beschrieben, führte der Verlust der diffusiven Ernährung durch die Produktion von O_2 aus der Photosynthese zu zwei prinzipiell möglichen Ernährungsformen. Entweder die Organismen betrieben eben jene Photosynthese, oder sie mussten anderes Leben vernichten, um sich selbst ernähren zu können. Dies hatte zum einen die Verstärkung der Entwicklung von beweglichen Einheiten eingeleitet, da die potentielle Nahrung jetzt aufgesucht werden musste, und zum anderen eine Vergrößerung der Individuen zu Folge, da die Beute nur chemisch bearbeitet werden konnte. Die vorhandenen motorischen Einheiten führten zu einer vollkommenen Neugestaltung der Zellbestandteile und damit schlussendlich zur Euzyte. Durch Inkorporation von Prozyten entstanden auch auf dem Euzytenneveau die beiden trophischen Typen Auto- und Heterotrophe.

Für die heterotrophen Euzyten standen auf diesem Konstruktionsniveau potentiell alle Prozyten als Nahrung zur Verfügung. Euzyten sind aber auch potentielle Nahrung für andere heterotrophe Euzyten. Da aber auf diesem Konstruktionsniveau nach wie vor keine mechanischen Zerkleinerungsapparate zur Verfügung standen, war das Nutzen dieser Nahrungsquelle wieder an die Vergrößerung der potentiellen Räuber gebunden. Im Gegensatz zur autotrophen Variante der Euzyte, die mit der Entwicklung der Euzyte ihr konstruktives Ende im offenen Wasser gefunden haben (vgl. Abschnitt Pflanzenentwicklung), entwickeln sich im tierischen Bereich durch das Nahrungsangebot immer größere Konstruktionen.

Diese Größenzunahme ist aber auch beschränkt. Für alle Lebewesen gilt, dass

der Material und Energieeintrag, den sie erzielen, den Aufwand für ihren Aufbau, Unterhalt und Reproduktion zu mindest ausgleichen muss. Grundlage aller Fressbeziehungen sind die autotrophen Pflanzen. Man kann ein Ebenenmodell der Fressbeziehungen der Organismen untereinander einführen, dass sich aus den Abstand der gefressenen Beute zu den Primärproduzenten definiert (Trophieebenenmodell). Die Basis des Modells bilden die autotrophen Pflanzen (Produzenten). Organismen, die sich fast ausschließlich von den Produzenten ernähren, sind Primärkonsumenten (2. Ebene). Solche, die sich auch von Organismen der 2. Ebene ernähren, sind demnach Sekundärkonsumenten (3. Ebene).

Die Produzenten entwickeln je nach ihren Ertragsmöglichkeiten in bestimmten Umwelten eine Besatzdichte. Diese Besatzdichte ist maßgeblich für die Besatzdichten der nachfolgenden Trophieebenen. Je höher die Trophieebene umso niedriger ist die Besatzdichte. Für terrestrische Ökosysteme gilt die Faustregel, dass die Energiedichte je Ebene um den Faktor 10 abnimmt. Für jedes Ökosystem wird die Besatzdichte in einer Trophieebene einmal so gering, dass es keine organismische Konstruktion mehr gibt, die Aufwand und Ertrag mehr ausbalanzieren kann. Organismen auf niedrigen Trophieebenen haben somit kaum ein Versorgungsproblem, sind aber einer hohen Gefahr ausgesetzt, Beute zu werden. Hingegen solche auf hoher Trophieebene werden seltener oder überhaupt nicht gefressen, haben aber zunehmende Versorgungsprobleme.

Die erste Unterteilung der Ökosysteme erfolgt in terrestrische und aquatische. Sie unterscheiden sich hauptsächlich in der Dichte des für die Organismen durchdringbaren Mediums. Die Dichte des Wasser entspricht in etwa der Dichte der Organismen selbst, wo hingegen die Dichte der Luft wesentlich geringer als die der Organismen ist. Aus diesem physikalischen Unterschied sind aquatische Ökosysteme dreidimensional besiedelbare System, terrestrische im wesentlichen nur zweidimensional besiedelbar. Um die dritte Dimension in terrestrischen Systemen zu besiedeln, müssen erhebliche Anstrengungen von Organismen erbracht werden. Für autotrophe Pflanzen bedeutet dies, dass sie neben ihren produktiven Geweben auch noch unterstützende Gewebe wie Stämme, Äste, Zweige und Wurzeln benötigen, um die produktiven Gewebe versorgen und platzieren zu können. Dieser Zwang entfällt im Wasser. Die autotrophen Pflanzen im offenen Wasser bestehen somit nur aus produktiven Anteilen und sind mikroskopisch klein. Terrestrische autotrophe Pflanzen sind hingegen hauptsächlich makroskopisch und bestehen nur zu einem Bruchteil aus produktiven Geweben. Verwertbar für die Konsumenten sind aber fast ausschließlich die produktiven Gewebe der Primärproduzenten.

Wegen der Kleinheit der Produzenten sind auch die Primärkonsumenten in aquatischen Systemen klein. Zusätzlich ist die verwertbare Besatzdichte der Produzenten in aquatischen Systemen wesentlich höher als in terrestrischen. Aus diesen beiden Gründen gibt es in aquatischen Ökosystemen mehr trophische Ebenen als in terrestrischen. Die Vielzahl der tropischen Ebenen und die Möglichkeit des sich dreidimensional Bewegens für fast alle Organismen eröffnet dem tierischen Leben eine weitere in terrestrischen Ökosystemen nicht vorhandenen Option, die der Sessilität.

Es gibt zwei Varianten von sessilen Konstruktionen, eine passive und eine aktive. Die passive Variante versucht durch Oberflächenvergrößerung ihres Körpers sich in der dreidimensionalen Wasserwelt zu platzieren. Dies geschieht zum einen durch aufspalten ihres Körpers in diverse Arme (Tentakeln), die sowohl passiv als auch aktiv im Wasserstrom bewegt werden. Mittels Fangeinrichtungen wird potentielle Beute festgehalten und aktiv zum Mund geführt. Die aktive Variante ernährt sich hauptsächlich aus Beute, die um ein Vielfaches kleiner ist als sie selbst. Wegen der trophischen Zusammenhänge ist die Dichte solch kleiner Organismen vergleichsweise hoch, so dass eine der diffusiven Ernährungsweise der Urprozyten vergleichbare Situation entsteht. Um den Diffusionsprozess zu steigern, erzeugen die meisten aktiven, sessilen Organismen einen gezielten Wasserstrom, der ihnen die Nahrung vermehrt zu führt.

Tabelle 4.1: Sessilität unterschiedlicher Konstruktionsniveaus

Konstruktionsniveau	Beispiel
Gallertoide	Schwämme und Korallen
Wurmkonstruktion	Röhrenwürmer und Wattwürmer
Chordaten	Tunikaten und Enteropneusten
Stachelhäuter	Seelilien
Weichtiere	Muscheln
Gliederfüssler	Seepocken

Wie man aus Tabelle 4.1 entnehmen kann, gibt es auf jedem Konstruktionsniveau, das sich neu entwickelt hat, sessile Varianten in aquatischen Ökosystemen.

4.2 Die Wurmkonstruktion

4.2.1 Die Coelomatengrundkonstruktion

Neben den sessilen Varianten des Gallertoidniveau haben sich auch lokomobile entwickelt. Die Tenoforenkonstruktion ist wegen ihres Antriebs mittels Cilien in ihrer Größe auf den mikroskopischen Bereich beschränkt. Die Möglichkeit der Vergrößerung eröffnet sich erst durch den Antrieb durch Körperverformung. Ein sinnvoller Antriebsmechanismus stellt die Durchbiegung eines zylindrisch gestreckten Körpers dar. Durch die Beschleunigung von Wasser in Biegerichtung wird eine Gegenimpuls erzeugt, der neben der Komponente quer zur Bewegungsrichtung auch eine Komponente in Bewegungsrichtung aufweist. Um die Querkomponente zu kompensieren muß mindestens eine Halbwelle über den Körper laufen.

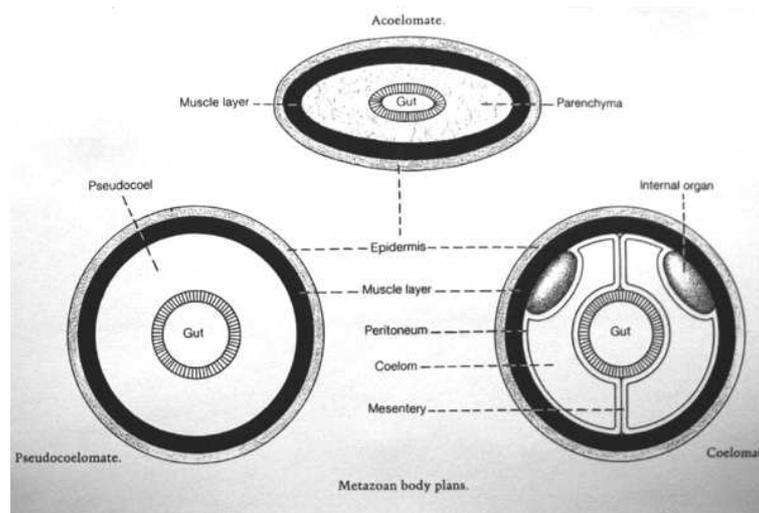


Abbildung 4.1: Der Acoelomat besitzt keine gestaffeltes Höhlensystem (Beispiel.Plattwurm). Der Pseudocoelomat (Fadenwurm) besitzt zwar ein zweites Kammersystem. Dies ist aber nicht durch Bindegewebsscheiden unterteilt, wie beim Coelomaten

Zur effizienten Nutzung des Vortriebs für die Nahrungsaufnahme ist ein durchgängiger Darm, der seinen Einlaß in Bewegungsrichtung hat und seinen Auslaß am entgegengesetzten Ende, vorteilhaft. Entstanden aus der Gallertoidkonstruktion ist diese Variante außer in den Bereich des Darms vollkommen mit Bindegewebe verfüllt. Wie im Abschnitt Bindegewebe beschrieben verhält es sich viskoelastisch, d.h. die Verformungsenergie wird nicht

vollständig in Bewegung zurückgeführt sondern ein Teil wird dissipiert. Wird in den Zonen der höchsten Deformation den Flanken das Bindegewebe durch Wasser ersetzt, so findet eine Effizienzsteigerung in mehrerlei Hinsicht statt. Der Biege widerstand der der Deformation entgegengesetzt wird herabgesetzt. Die Dissipation bei der Bewegung wird minimiert. Es entsteht ein doppeltes Höhlensystem, das die Bewegung des Verdauungsapparats entkoppelt von der lokomotorischen Bewegung der Gesamtkonstruktion.

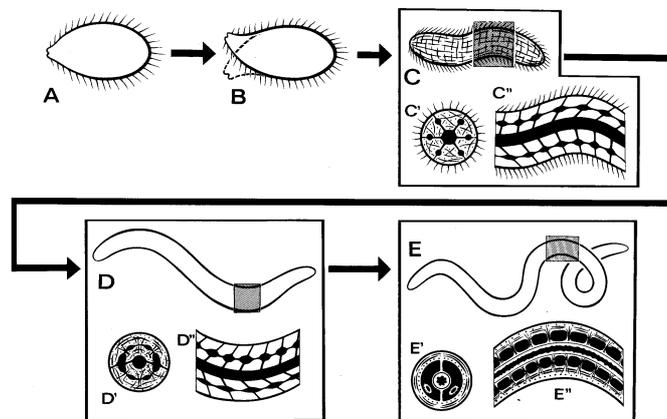


Abbildung 4.2: Die Entwicklung von kleinen tierischen Vielzeller, angetrieben durch Zilien, zum Coelomaten, der sich durch Schlängelbewegungen des Körpers im Wasser voranbewegt

In mehr oder minder regelmäßigen Abständen bleiben Bindegewebscheiden (Septen, s. Abb. 4.2) erhalten, die die zylindrische Form der Konstruktion gewährleisten. Zusätzlich wird durch sie der Darm an an der Außenhaut der Konstruktion aufgehängt.

Die Nematodenvariante (Pseudocoelomat)

Alternativ zur Formkontrolle durch Septen, kann diese durch eine durch eine feste Aussenhaut, die von innen unter Druck steht, erreicht werden (Nematodenkonstruktion). Bei den Nematoden (Fadenwürmern) wird die Aussenhaut aus Chitinfasern, eine Faser gebildet aus polymerem Zucker, erzeugt. Die Fasern sind in mehreren Lagen gleichförmiger Orientierung angebracht. Die einzelnen Lagen stehen senkrecht zu einander, wobei die Faserschichten

zur Längsachse entweder in einem Winkel von 45° oder 135° orientiert sind. Diese Anordnung ermöglicht ein leichtes Biegen bei Längenkonstanz. Da eine solche Außenhaut biegeschlaff ist, benötigt sie einen Innendruck als formgebenden Mechanismus. Die Nematoden erzeugen einen Ruhedruck von 1-2 bar Überdruck. Spitzendrücke von bis zu 4 bar bei Bewegung sind auch gemessen worden.

Das Bindegewebe innerhalb der Konstruktion wird nicht nur überflüssig sondern auch hinderlich beim Biegen. Es wird vollständig durch Zellgewebe (Parenchym) oder Wasser ersetzt.

Eine solche Konstruktion ist zu keiner anderen Körperdeformation als dem Biegen befähigt. Konsequenterweise bleiben auch nur die Muskelorientierung erhalten, die das Schlängeln ermöglicht. Der Wurm besitzt ausschließlich Längsmuskulatur.

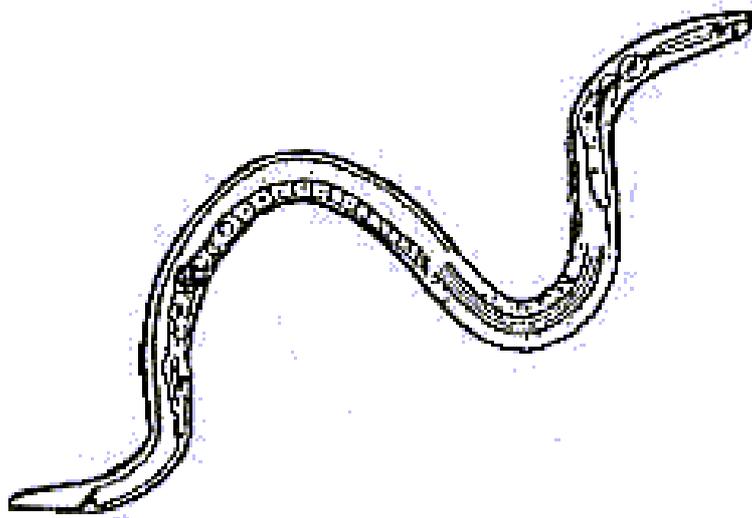


Abbildung 4.3: Fadenwurm

4.2.2 Lokomobile Varianten der Coelomwurmgrundkonstruktion

Der Schlängelvortrieb

Die ursprünglich aus den Erfordernissen des Schlängels entstandene Coelomatenkonstruktion ist aus ihren Baueigentümlichkeiten heraus zu fast al-

len im Tierreich bekannten Fortbewegungsarten fähig. Sie kann schlängelschwimmen mit und ohne Körperanhänge. Sie kann kriechen mittels Peristaltik oder Anhängen und sie kann graben durch Peristaltik, durch schlängeln oder durch Anhängen. Jede dieser verschiedenen Fortbewegungsarten erfordert ganz spezielle konstruktive Varianten der Coelomgrundkonstruktion. Mit die geringsten Abweichungen entstehen durch das Schlängelschwimmen mittels Anhängen. Ausbuchtungen der Septen führen zu Anhängen, die durch zusätzliches Schlagen den Vortrieb erhöhen. Effizienzsteigern wirkt der Einbau von Stäben in die Anhänge zur Versteifung. Die Septen werden auf das Maß reduziert, welches zur Verankerung der Anhänge, des Darms und zur Formkontrolle der Gesamtkonstruktion benötigt wird. Eine solche Konstruktion ist neben dem Schwimmen durch schlängeln auch in der Lage mittels ihrer Anhänge schlängeln auf einem Untergrund zu laufen (Abb. Polychaet).

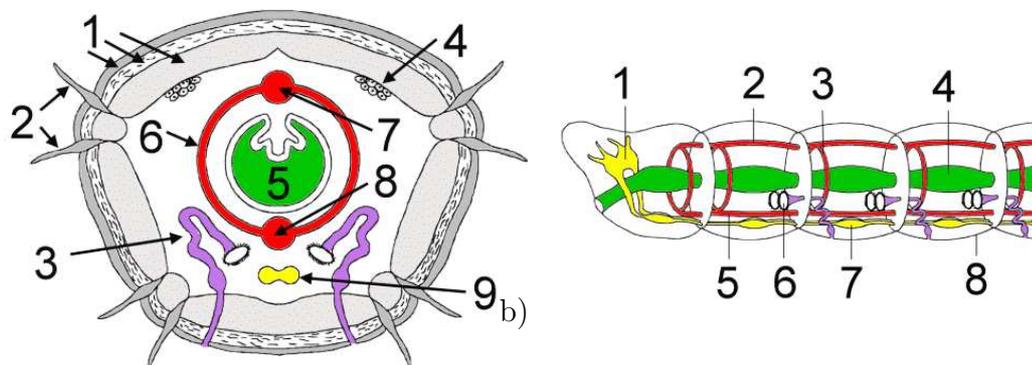


Abbildung 4.4: Polychaet (Seeringelwurm)

Vortrieb mittels Peristaltik

Das Kriechen Alternativ zur schlängelnden Bewegung ist die Bewegung mittels Peristaltik auf oder im Grund. Um auf dem Untergrund voranzukommen haben sich zwei alternative Lösungen entwickelt.

- Ganzkörperperistaltik



a)

Abbildung 4.5: Regenwurm a) Querschnitt b) Längsschnitt. 1 - Haut und Ringmuskulatur 2 - Borsten 3 - Nephridien (Nieren) 4 - Längsmuskulatur 5 - Darm 6 - Ringblutgefäß 7 - Dorsalgefäß 8 - Ventralgefäß 9 - Ganglien

- Teilkörperperistaltik

Die Ganzkörperperistaltik kann nur funktionieren, wenn die Coelomräume zwischen den den Septen abgeschlossen sind und damit eine Volumenkonstanz gewährleisten, weil ihre wässrige Füllung inkompressibel ist.

Wie aus der Abbildung 4.5 zu entnehmen ist, existieren zwei senkrecht aufeinanderstehende Lagen von Muskeln. Die äußere umfaßt die Konstruktion radiär, die innere längs. Wegen der Volumenkonstanz der Coelomsäcke führt der nachfolgend beschriebene Bewegungsablauf zur Lokomotion.

- 1. Schritt** Die zirkulär umfassenden Muskeln eines Coelomsacks beginnen zu kontrahieren. Das hat zur Folge, dass sich der Querschnitt in diesem Abschnitt verkleinert. Wegen der Volumenkonstanz muss sich dieser Abschnitt dadurch verlängern. Durch diese Verlängerung wird aber der innenliegende Längsmuskelblock verlängert und dadurch zur erneuten Kontraktion befähigt. Weitere Folge der Verjüngung ist das Abheben der verjüngten Abschnitte vom Boden.
- 2. Schritt** Er ist der Antagonist zum 1. Schritt. Durch die Kontraktion der Längsmuskulatur wird der ursprüngliche Zustand wieder hergestellt. Wegen der Volumenkonstanz setzt sich eine Verkürzung des Segments in eine Vergrößerung seines Radiuses um. Einhergeht die passive Dehnung der zirkulären Muskulatur und damit ihre erneute Befähigung zur Kontraktion. Zur Unterstützung der Fortbewegung sind seitlich am Bauch Borsten vorhandene, die sich im Untergrund verankern lassen.

Werden die Schritte nun noch in einer bestimmten Abfolge ausgeführt, so entsteht die typische Lokomotion eines Regenwurms.

Die Teilkörperperistaltik führt die Körperdeformation nur da aus, wo sie Kontakt mit dem Untergrund hat. Um eine verbesserte Fortbewegung zu erreichen, muß der Körper sich dorso-ventral abflachen, damit die Kontaktfläche zwischen Körper und Untergrund erhöht wird. Zur Fortbewegung ist es nun ausreichen eine sinusförmige Deformationswelle über den Bauch laufen zu lassen, die in den Berührungsflächen eine gerichtete Kraft auf den Untergrund überträgt. Diese Art des Kriechens ist wesentlich effizienter als die der Ganzkörperperistaltik. Durch die Befreiung der dorsalen Seite des Organismus von der Lokomotion, geschehen sehr schnell Änderungen im Konstruktionsgefüge, die in Richtung der Mollusken führen (siehe Abb. 4.6). Es existieren außer den Schnecken keine Wurmkonstruktionen mit dieser Fortbewegung mehr. Weshalb die Peristaltiken erster Art heute noch existieren, hat seinen Grund darin, daß sie sich zu einer anderen Fortbewegungsart als dem Kriechen wesentlich besser gebrauchen lassen, der Fortbewegung im Sediment.

Das Graben Die Form der Regenwurmperistaltik eignet sich hervorragend zum Graben. Die kurzen, dicken Partien des Körpers können mittels Reibung und/oder durch verkeilen der Borsten im Grabgang als Widerlager dienen, um den Körper von dort aus durch den ersten Schritt der Bewegung im Sediment voranzuschieben. Der Mund und der Darm kann hierbei wie der Bohrkopf und das Gestänge einer Bohreinheit funktionieren. Der Mund lockert das Sediment und der Darm transportiert es ab. Während des Transports können die organischen Bestandteile des Bohrguts verdaut werden. Neben dieser reinen Form der Grabperistaltik hat sich eine Mischform zwischen Schlängel und Peristaltik zum Graben entwickelt.

Schlängeln und Peristaltik zum Graben Die weitaus häufigste Grabkonstruktion der Anneliden (Würmer) ist der Mischtyp zwischen Peristaltiker und Schlängler. Das Schlängeln und die Peristaltik sind zumeist räumlich getrennt in den einzelnen Konstruktionen. Geschlängelt wird in den Kopf- und Schwanzbereichen, wohingegen der dazwischenliegende Teil die Peristaltik ausführt. Zu erkennen ist dies auch in der Art der Konstruktion. Die Kopf- und Schwanzbereiche sind weiterhin segmentiert, wohingegen der zentrale Bereich unsegmentiert ist. Dieser Bereich ist demnach ein einziger Coelomsack. Durch die Septen in den segmentierten Bereichen wird die zylindrische Form

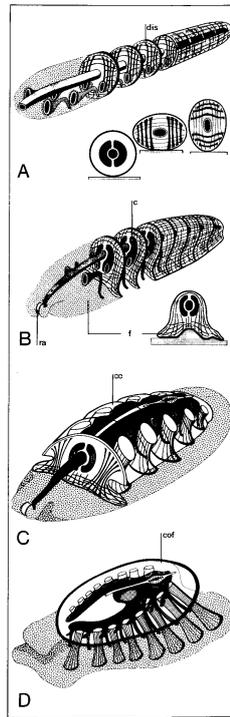


Abbildung 4.6: Ausführen von bauchseitiger Peristaltik führt zur Molluskenkonstruktion (Schnecke)

gehalten und der Schängelantagonismus kann wirksam werden. Im unsegmentierten Bereich kann nun der Ring- und Längsmuskelantagonismus das Sediment verschieben.



Abbildung 4.7: Ein typisches Beispiel für den Mischtyp zwischen Schlängler und Peristaltiker ist der Wattwurm

4.2.3 Sessile Varianten der Coelomwurmkonstruktion

Auch innerhalb dieses Konstruktionsniveaus haben sich Varianten entwickelt, die sich aus dem relativ homogen verteilten Plankton bedienen. Schon die im vorigen Abschnitt beschriebenen grabenden Varianten der Anneliden sind zu einer semi-sessilen Lebensweise übergegangen. Einige dieser Arten nutzen den Atmungsstrom, den sie mit den Cilien ihrer Kiemen in der Röhre erzeugen, als Nahrungsquelle, indem sie das Sediment, durch welches der Atmungsstrom gelaufen ist, auffressen. Dieser Teil des Sediments ist eine Art Filter, indem die meisten Organismen des Planktons des Atmungsstroms sich früher oder später verfangen. Filtrierende Varianten gibt es auch, die mittels ihrer Anhänge einen kontinuierlich, gerichteten Wasserstrom in ihrer Röhre erzeugen (Chaetopterus siehe Abb. 4.8).

Neben den Filtriervarianten haben sich auch Tentakelvarianten entwickelt. Ausgehend von einer grabenden Konstruktion ist das Erstellen von Röhren entweder durch graben im Sediment oder durch Anlagerung von Sedimentpartikel an der Haut unproblematisch. Eine solche Röhre bietet zweier me-

chanische Eigenschaften. Zum einen ist sie mechanisches Widerlager bei den vor und Rückbewegungen des Organismus in ihr, und zum anderen stellt sie einen Schutz vor Fressfeinden der inlokomobilen Lebewesen dar. Das segmentierte Vorderende dieser Wurmkonstruktion bietet ideale Voraussetzungen zur Entstehung von Tentakeln, wegen der hydraulischen Abgeschlossenheit des Coeloms. Anders als bei den Coelenteraten können bei den Anneliden jetzt die Tentakeln unabhängig vom Füllungsstand des Verdauungstrakts wegen des gestaffelten Höhlensystems bewegt werden.

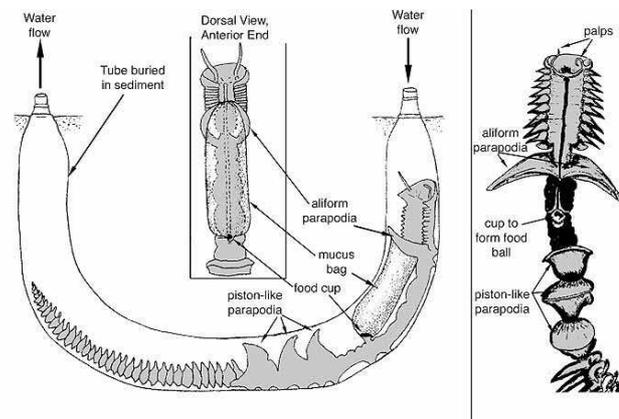


Abbildung 4.8: Neben dem semisessilen Wattwurm ist der Chaetopterus ein Beispiel für einen sessilen Anneliden

4.3 Die Chordaten

Vorläufer ist eine metamere Schlingelde Wurmkonstruktion. Die Metamerie ist eine Grundvoraussetzung für den Schlingelantrieb, da sie die mechanische Voraussetzung für die gezielte Ansteuerung von Muskelpartien zur wechselseitigen Kontraktion bietet. Bei der Wurmkonstruktion kann die Muskulatur nur an den Septen und der Außenwand angreifen. Daraus folgt, je näher die Muskeln an der Neutralenfaser des gebogenen Zylinders liegen um so ineffektiver können sie eingesetzt werden, da der Kontraktionsweg immer kleiner wird (Abb. 4.9).

Würden die Septen an einer zentralen biegesteifen Einheit, die zusätzlich die Längenkonstanz der Konstruktion gewährleisten würde, angreifen, könnten auch weiter innen liegende Muskeln über die Septen einen Beitrag leisten. Diese konstruktive Einheit heißt Chorda. Sie ist ein biegsamer Stab beste-

hend aus einem fasrigen Mantel und einer wassrigen Füllung. Sie liegt in der Mittelachse der zylindrischen Konstruktion oberhalb des Darms (Abb.4.9). Durch diese Anordnung sind sowohl laterale als auch dorso- ventrale Biegebewegungen möglich.

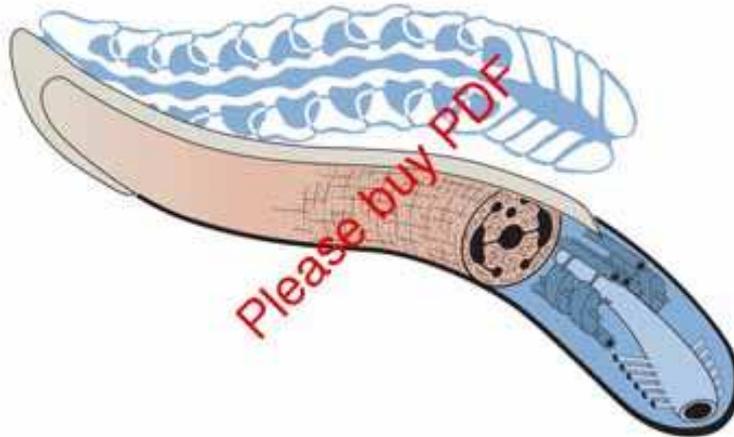


Abbildung 4.9: Chordatengrundkonstruktion

Durch die jetzt sinnvoll muskuläre Verfüllung des Zylinders kann die Antriebsleistung von nur noch einem Teil des Körpers erbracht werden und nicht wie bei der Wurmkonstruktion vom gesamten Körper. Der Antrieb wird auf den Schwanzbereich verlagert. Um diese Effizienzsteigerung überhaupt erstellen zu können, muß die eine zentraler Gasaustausch mit geschlossenem Versorgungssystem entstanden sein. Der Gasaustausch sollte sinnvollerweise im Kopfbereich angesiedelt sein, um den durch die Bewegung entstandenen Wasserstrom für die Atmung nutzen zu können. Für einen effektiven Austausch ist ein möglich großes Oberflächen zu Volumen Verhältnis wichtig. Dies wäre sowohl mit einem Tentakelkranz nach außen als mit Oberflächenaufweitung im vorderen Darmbereich möglich. Die Aufweitungen im Mundbereich besitzen den Vorteil neben der relativen Geschützttheit die Gasversorgung auch ohne Lokomotion sicherzustellen, da durch den abgeschlossenen Mundraum und den Epithelcilien ein Wasserstrom erzeugt werden kann auch bei lokomotorischer Inaktivität. Durch Ausbuchtungen der Mundränder (Abb. 4.9) konnten Kiemenbögen entstehen und so eine Möglichkeit den Atemwasserstrom am Darm vorbei nach außen zu leiten. In den Kiemenbögen wird das Blut im Gegenstromprinzip geleitet, um einen optimalen Gasaustausch und eine Minimierung des Wärmeverlustes zu gewährleisten.

4.3.1 Sessilität der Chordatenkonstruktion

aktive Filtrierer

Es verwundert sicherlich keinen mehr, daß auch dieses Konstruktionsniveau erneut Varianten hervorgebracht hat, die das im Wasser mehr oder minder homogen verteilte Angebot an Kleinstlebewesen (Planton) nutzen. Gute konstruktive Voraussetzungen bietet der Gasaustauschapparat der lokomobilen Vorläuferkonstruktion. Um mittels Cilien einen Wasserstrom erzeugen zu können, müssen die Kanäle eng sein. Durch diese Kanäle kann ein effektives filtern von Plankton erreicht werden. Die geschieht bei den Tunikaten (vgl. Abb. 4.10).

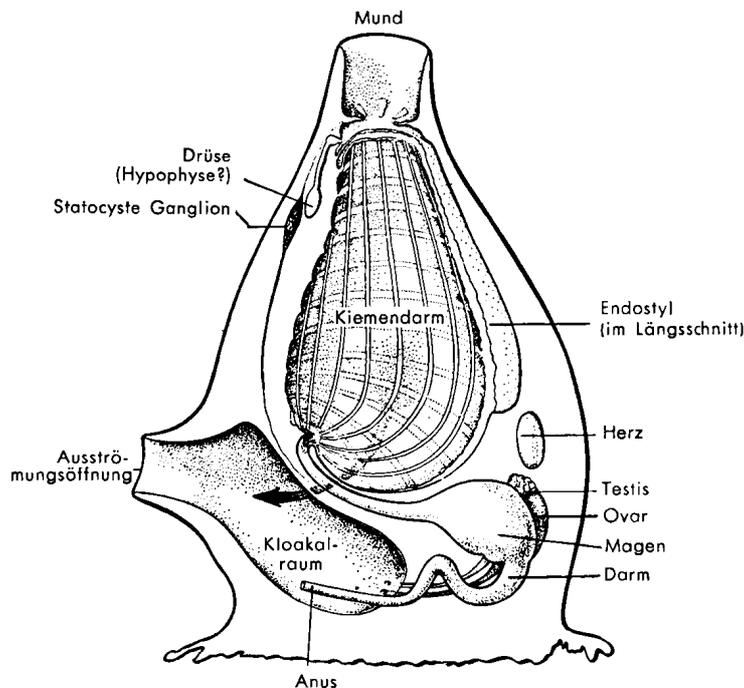


Abbildung 4.10: Bauplan eines Tunikaten (Manteltier)

Im Gegensatz zur Schwammkonstruktion können jetzt Konstruktionselemente schon differenzierter Vorläuferkonstruktionen genutzt werden. Im Fall der Tunikaten bleibt der Darm erhalten. Er dient als Sammelauslaß des Filterwassers der Filtrierreüße. Damit wird ähnlich wie bei den Schwämmen ein zusätzlicher Sogeffekt erreicht. Eine weitere schwammartige Entwicklung stellt das Verlegen des Afters in die Nähe des Reußeneinlasses dar. Die damit erreich-

te Zirkulation erhöht wiederum den den Durchsatz an Filtrat. Die Sessilität erzwingt auch hier keine Bilateralsymmetrie sondern eine Radiärsymmetrie. Da eine Körperdeformation nicht mehr nötig ist und sogar hinderlich bei der Nahrungsaufnahme, wird die periphere Muskulatur durch Bindegewebe ersetzt. Ähnlich wie beim Schwamm muß eine Restbiegbarkeit erhalten bleiben, deshalb wird das Matrixmaterial weiterhin Gallerte. Der Faseranteil, der gewöhnlich aus Eiweißderivaten wie Kollagen besteht, wird aus Chitin gebildet. Chitin ist ein Kohlenhydratderivat und damit kostengünstiger zu erstellen als Eiweißderivate bei einem Nahrungsangebot, das im wesentlichen aus einzelligen Algen besteht. Chitin hat vergleichbaren mechanischen Eigenschaften wie Kollagen (vgl.). Die Larve der Tunikaten nutzen aber die Lokomotionsmöglichkeiten des Chordatenniveau, indem ein Larvenschwanz existiert, der gemäß der Chordatenbauvorschrift mit Chorda und Längsmuskulatur erstellt wird.

Neben der Option im freien Wasser zu filtern gibt es die Möglichkeit dies im Sediment zu tun wie etwa bei einige Polychaetenarten (Wattwurm). Im Gegensatz zur Wurmkonstruktion, die neben dem Coelom auch über Längs- und Ringmuskulatur verfügt, existieren die Ringmuskeln beim Chordat nicht mehr. Der Weg das Sediment mittels Hydraulik zu verdrängen ist somit ausgeschlossen. Als Alternative steht nur die Möglichkeit zur Verfügung mit schlängelnden Bewegungen das Sediment zu verdrängen. Die konstruktive Lösung sieht demnach wie folgt aus: Das vordere Ende der zylindrischen Wurmkonstruktion bleibt unverändert also mit Längsmuskeln und einer Chorda. Es ist als schlängelndes Graborgan einsetzbar. Das hintere Ende wird zu einem Filtrierorgan umgebaut, indem der Kiemenapparat erweitert wird und ausschließlich zum filtern genutzt wird. Die Chorda wird entfernt, da dieser Abschnitt für die Lokomotion nicht mehr benötigt wird. Der verbliebene Rest der Längsmuskulatur wird zur Kontraktion des Filtrierapparats genutzt und dient wahrscheinlich als Fresschutz. Zwischen Grab- und Filtrierorgan wird ein Kragen ausgebildet zur mechanischen Trennung der unterschiedlichen Abschnitte und als Widerlager des Grababschnittes.

Um größere aber noch relativ homogen verteilte Organismen als Nahrung nutzen zu können, ist als konstruktive Lösung die Ausbildung eines Tentakelkranzes effektiv (vgl. Coelenteraten). Aus Ausbuchtungen des Kragens der Pteriograncherkonstruktion kann ein solches Organ entstanden sein. Ein Grabrüssel wird dadurch funktionslos und aus der Konstruktion entfernt.

Der mit der Kragenmuskulatur ausgestattete Tentakelkranz bildet wiederum den Ausgangspunkt für eine erneut zur Lokomobilität befähigte Gruppe von Organismen den Echinodermeten (Stachelhäutern siehe Abb. 4.12).

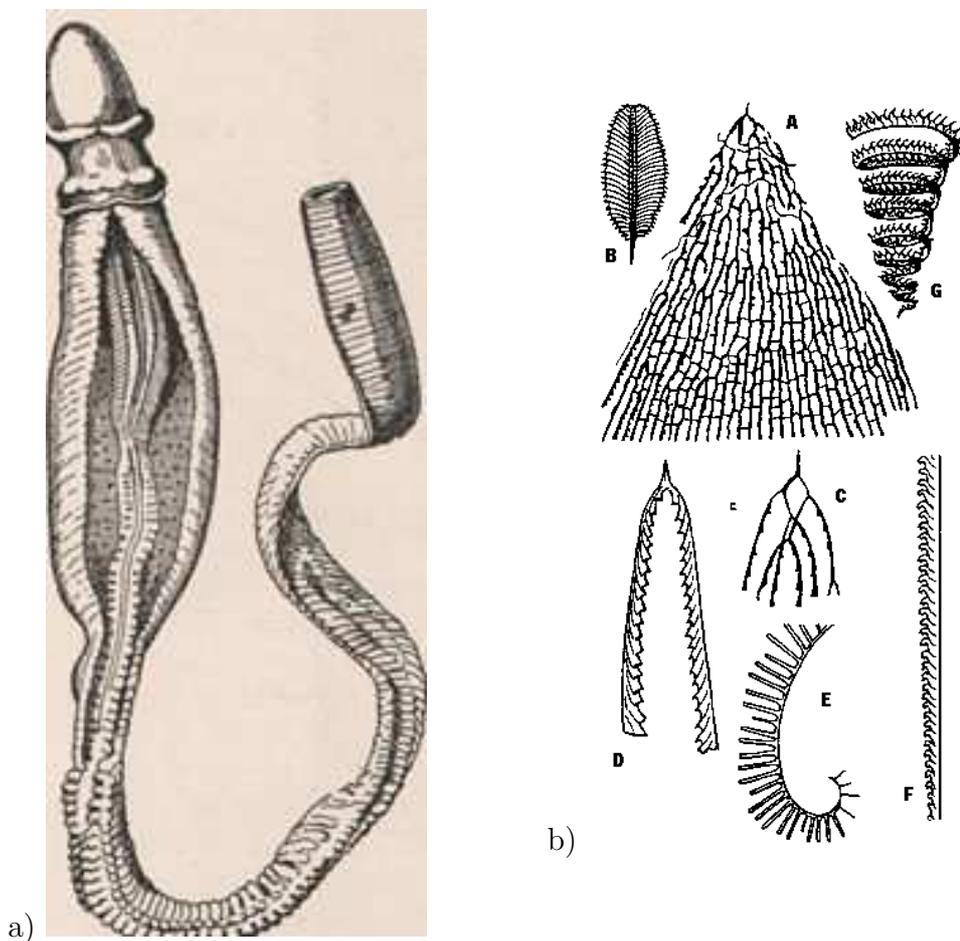


Abbildung 4.11: a) Enteropneusten b) Pterobranchier

4.3.2 Die Fischkonstruktion

Durch das Konzentrieren des Antriebs auf die Schwanzseite des Organismus wird die Frontpartie ruhig gestellt. Diese Regionen verknöchern. Auch die Antriebsregion wird versteift mittels Hornplatten dergestalt, daß nur noch ein Biegen in lateraler Richtung möglich ist und jegliche Form der Torsion ohne Aufwand an Muskulaturkontraktion zu unterbinden. Durch die Verlagerung des Antriebs auf eine Körperregion entsteht die Notwendigkeit die Raumrichtungen zu kontrollieren, die bei der Wurmkonstruktion automatisch durch die Gesamtkörperbewegung gegeben war. Um Kontrolle für die Bewegung im dreidimensionalen Raum zu erlangen, müssen die Rotationen um die Raumachsen kontrolliert werden. Die Rotation um die x-Achse wird entweder durch das Herausbilden eines Flossensaums am Bauch und am

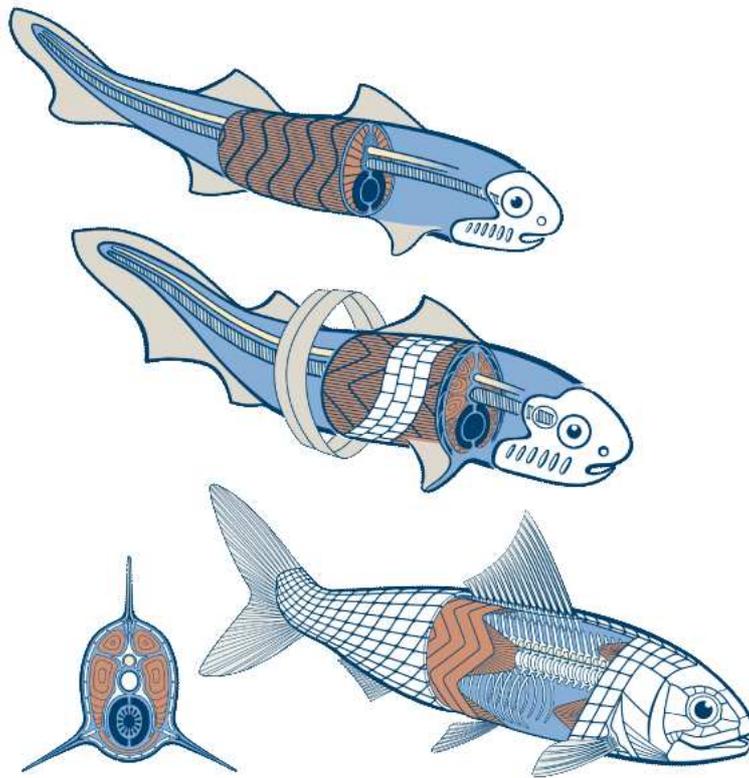


Abbildung 4.13: Bauplan eines Fisches

4.3.3 Der Landgang (Lurchenkonstruktion)

Die Anforderungen an die Steifigkeit des Skeletts sind im Wasser auf die effektive Kraftübertragung der Muskelkontraktion zur Vortriebserzeugung beschränkt. Das hat zur Folge, daß das Matrixmaterial der Skelettteile immer noch aus Gallerte besteht (Knorpelfische) oder nur zum Teil durch Kalk ersetzt wird (Knochenfische). An Land muß eine weitere Kraft durch das Skelett aufgenommen werden, die im Wasser durch den Auftrieb den die fischartigen Konstruktionen erfahren haben, kompensiert wurde, die Schwerkraft. Dies führte zum fast vollständigen Ersatz der Gallerte in den tragenden Bindegewebsanteilen und damit zur Entstehung eines neuen Bauelements, des Knochens. Als weitere Voraussetzung erhebt sich die Frage, welche der eben beschriebenen

Extremitätenentstehung

Fischkonstruktionen den Landgang erfolgreich meistern konnte ? Prinzipiell sind alle oben beschriebenen Varianten in der Lage sich an Land fortzubewegen. Die Variante, die mit den geringsten Aufwand dies bewältigen kann, ist Langstreckenschwimmervariante. Sie verfügt über zwei paarig angelegte Steuerflossen, die bauchseitig angeordnet sind. Diese Steuerorgane sind zwar an Land funktionslos, da keine Erfordernis einer dreidimensionalen Steuerung mehr besteht. Mittels der vorhandenen Steuerflossen kann der Körper vom Untergrund abgehoben werden und damit die Reibung beim Fortbewegen minimiert werden. Als Fortbewegungsmodus kann das Körperschlängeln sinnvoll eingesetzt werden, wenn ein bestimmter Umbau der Stützelemente (Knochen) und ihrer Lager in den Flossen erfolgte.

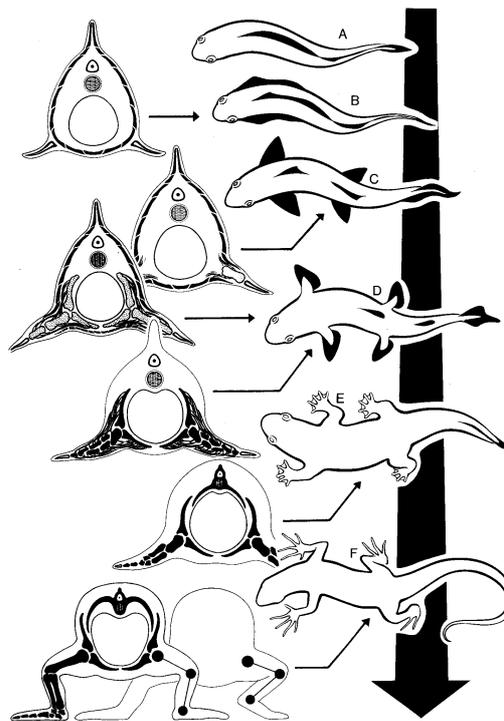


Abbildung 4.14: Entwicklung der Landwirbeltierextremität

Am distalen Ende mußte eine Stützfläche (Fuß) entstehen zur Lagerung des Körpers. Am proximalen Ende mußte eine Strebe entstehen, die mittels eines Kugellagers im Körperstamm befestigt werden mußte, da eine Beweglichkeit in allen Raumrichtungen nötig ist. Zwischen distalem und proximalem Ende

mußte eine zusätzliche Strebe entstehen zur Umlenkung des seitlichen Ansatzes der Bauchflossen senkrecht auf den Fuß. Die Gelenklagerung zwischen der proximalen Strebe und der mittleren konnte in Form eines Schaniergelenkes erfolgen, da lediglich eine Umlenkung in einer Ebene erfolgen bräuchte (siehe Abb. 4.14). Die einzig problematische Lagerung ist die zwischen der mittleren Strebe und dem distalen Ende (Fuß). Aus geometrischen Gründen wäre ein Schaniergelenk ausreichend, da lediglich eine Umlenkung des senkrecht zum Boden stehenden intermediären Teils auf den tangential stehenden Fuß erfolgen muß. Durch die schlängelnde Fortbewegung (Beispiel Krokodil) würde aber unweigerlich eine Drehung des Fusses auf dem Untergrund entstehen, wenn diese Gelenkverbindung als Schanier ausgelegt wäre. Die Alternative wäre ein Kugelgelenk, das die Aufgabe erfüllen könnte. Es erfordert aber einen hohen muskulären Kontrollaufwand im Vergleich zum Schaniergelenk. Da lediglich ein bestimmter Drehwinkel notwendig ist, hat sich folgende Lösung entwickelt. Der intermediäre Teil besteht aus zwei Knochen, die im Übergang zum Fuß kugelig gelagert sind. Wegen der Schanierlagerung am proximalen Ende verdrehen sich die beiden Knochen der intermediären Strebe gegeneinander, wenn der Fuß gedreht wird. Der Fuß kann also solange gedreht werden, bis die beiden Knochen übereinander liegen. Die dergestalt erzeugte mechanische Sperre reduziert den muskulären Kontrollaufwand erheblich.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß die vier Extremitäten der Landwirbeltiere aus dem Umbau der Steuerorgane von schnellschwimmenden Fischen stammen und demnach historisch bedingt sind. Eine mechanisch optimale Lösung stellen die sechs Extremitäten der Insekten dar (vgl.). Das Erreichen dieses Konstruktionsniveau ist den Landwirbeltieren aber verschlossen, weil es eine Erweiterung einer funktionierenden Konstruktion darstellt, für den kein Selektionszwang gemäß der Maßgabe aus Kap. angebbbar ist. Ausschließlich die Reduktion ist realisierbar, wie das Beispiel mancher Saurier und Vögel dokumentiert. Die Untergliederung in drei Teile ist funktionell bedingt und findet sich bei allen an Land mit Anhängen sich fortbewegenden Tieren wieder, wie die Insekten und die Spinnen zeigen. Lediglich die Art der Lagerung ist historisch bedingt und kann durch Reduktion der Verbindungselemente modifiziert werden.

Gasversorgung

Die Gasversorgung über Kiemen ist in der Atmosphäre nicht mehr möglich, da die feinen Verästelungen dieses tentakulären Gebildes nur durch den Auftrieb, den sie im Wasser erfahren, so voneinander getrennt sind, daß eine

genügend große Oberfläche für den Gasaustausch entsteht. In der Atmosphäre muß demnach eine konstruktive Lösung gefunden werden, die eine möglichst große Oberfläche für den Gasaustausch aktiv aufspannen kann. Zur Herstellung eines solchen Organs stehen prinzipiell die Haut und der Darm zur Verfügung, da beide Organe direkt mit der Luft in Berührung stehen. Eine Vergrößerung der Oberfläche der Haut durch Ausbuchtungen steht prinzipiell keine Funktionsbeeinträchtigung entgegen, wie das Beispiel der Kröten zeigt. Lediglich die Physik des Gasaustausch erschwert die Nutzung der Haut als solches Organ. Ein Austausch kann nur über eine flüssige Phase erfolgen. Dies hat zur Folge, daß die Haut permanent feucht gehalten werden muß. Wegen der Verdunstung besteht die Gefahr des Austrocknens dieser Organismen. Solche Konstruktionen sich deshalb auf feuchte Habitate beschränkt.

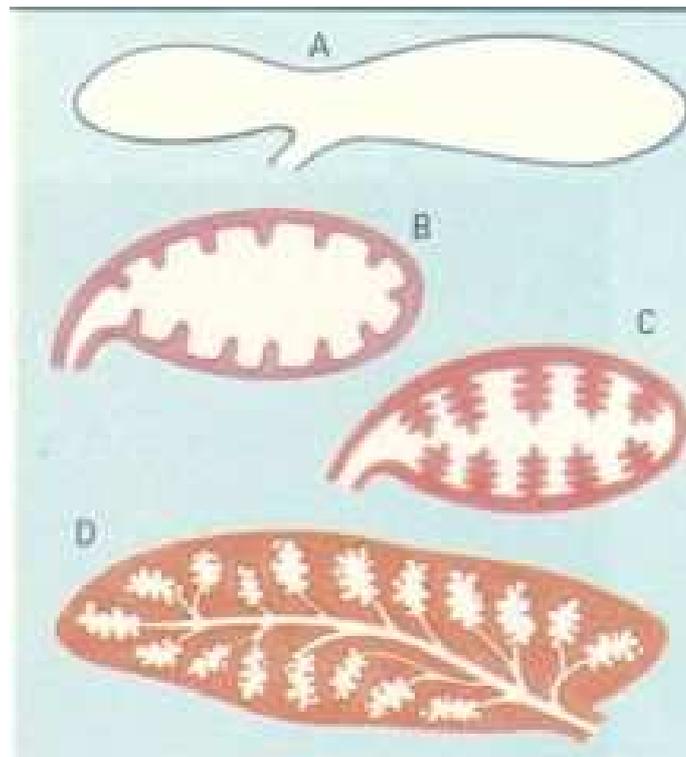


Abbildung 4.15: Die Entwicklung der terrestrischen Gasversorgung der Landwirbeltiere

Einer Erweiterung des Darms stehen prinzipiell auch keine konstruktiven Beschränkungen entgegen. Diese Erweiterung ist aber konstruktiv aufwendiger als eine Erweiterung der Haut, da eine Aussackung des Darms intern

aufgespannt werden muß, um funktionsfähig zu sein. Entscheidender Vorteil gegenüber der Alternativlösung ist wesentlich bessere Kontrolle des Wasserverlustes, da wegen der sehr niedrigen Viskosität der Luft eine kleine Öffnung zur Atmosphäre zur Ventilation ausreicht. Der Nachteil der aktiven Ventilation einer Darmaussackung zur Atmung wird durch weitestgehende von äußeren Ventilationsbedingungen kompensiert. Die Verbesserung der Lungenatmung und die Abschaffung der Hautatmung stellt den weiteren konstruktiven Weg der Landwirbeltiere dar.

4.3.4 Das Reptilienniveau

Konstruktive Voraussetzung für die Eroberung aller Landhabitats war die Verlegung der Atmung ins Innere der Organismen (Lungenatmung) und eine effektive Verdunstungskontrolle. Diese Kontrolle wurde durch die Versiegelung der Haut durch die Herausbildung einer Hornschicht erreicht. Diese Schicht wird durch das Verfüllen der obersten Epithelschichten mit Keratin bei allen echten Landwirbeltieren (Reptilien, Vögel und Säugern) hergestellt.

Die Entwicklung des Eies

Neben der Kontrolle der Evaporation stellen die mechanischen Bedingungen auf der Erdoberfläche bei der Reproduktion eine entscheidende Hürde bei der Eroberung aller Landhabitats dar. Im Gegensatz zur Pflanzenkonstruktion, die wegen ihrer Zellwand mehrzellige Konstruktionen additiv aus Einzelzellen herstellen kann, muß die tierische Konstruktion eine Vergrößerung extrazelluläres Bindegewebe und ein gestaffeltes Höhlensystem realisieren (siehe Abb. 4.1). Da die Reproduktion von lokomotorisch aktiven Tieren immer vom Ei aus erfolgen muss, besitzen die embryonalen Anfangsstadien der Chordaten keine bindegewebigen Komponenten. Solange die Reproduktion im Wasser stattfand, waren diese Stadien konstruktiv überlebensfähig, da die Schwerkraft durch den Auftrieb im Wasser kompensiert wurde. An Land gibt es diese Kompensation nicht. Dies ist der wesentliche Grund, weshalb die Reproduktion der Amphibien im Wasser stattfinden muß. Erst die Entwicklung des Reptilieneies läßt eine Reproduktion an Land zu. Durch die Einbettung der Zygote (befruchtungszelle) in ein Bassin können die bindegewebslosen Stadien der embryonalen Entwicklung mechanisch überleben. Die Konstruktion der Eischale faßt dieses Bassin, ermöglicht den Gasaustausch und reduziert die Evaporation.

Veränderung der Extremitätenstellung

Wie im Kap. 3 beschrieben, strukturieren die pflanzlichen Entwicklungsbedingungen die ökologischen Bedingungen für alle tierischen Konstruktionen. Durch die ausschließlich mikroskopischen Pflanzenkonstruktionen im offenem Wasser entsteht ein in viele trophische Ebenen gegliedertes ökologisches System. An Land entwickeln sich primär makroskopische Pflanzen, so dass für mikroskopische, heterotrophe Organismen nur eine Ernährung über den Abfall (Detritus) möglich ist. Eine tierische Konstruktion, die sich von Pflanzen ernähren will, muß selbst mikroskopisch sein. Ein Landwirbeltier mit seinem knöchernem Endoskelett hat prinzipiell die Voraussetzungen, zur Erzeugung makroskopischer Konstruktionen. Eingeschränkt wird die Vergrößerung der Konstruktion jedoch durch die Art der Extremitätenkonstruktion. Die überkommene Anordnung der Stellung der Extremitätenelemente lässt das proximale Element mehr oder minder rechtwinklig von der Längsachse des Körpers abstehen (Abb. 4.14). Dies hat zur Folge, dass nicht nur beim Erheben der Konstruktion vom Boden Muskelkraft benötigt wird, sondern auch zum Halten der Konstruktion in einer abgehobenen Stellung ist eine ständige Kontraktion der Muskeln nötig. Diese Art der Konstruktion schränkt das Größenwachstum erheblich ein, da eine Vergrößerung des Organismus auch vergrößerte Muskelleistung zum Halten der Position einschließt. Werden alle Elemente der Extremitäten senkrecht unter den Körper gestellt, kann die vom Boden abgehobene Stellung weitestgehend durch die Tragkraft der Knochen gehalten werden. Die Muskulatur muß lediglich die Stellung der Gelenke kontrollieren.

Eine solche Beinstellung bedingt eine vollkommene Veränderung der Körperbiegung beim Laufen. War die seitliche Stellung der Extremitäten auf das laterale Biegen abgestimmt, so ist mit einer säulenartigen Anordnung nur noch ein dorso- ventrales Biegen sinnvoll.

Diese Anordnung der Beine eröffnete den Reptilien in Form der Saurier Landkonstruktionen hervorzubringen von einem Lebendgewicht von 50 t und mehr. Übertroffen werden sie nur von den Walen mit Vertretern bis zu 100 t. Die Beinstellung eröffnet noch einen weiteren Entwicklungsweg, nämlich den der Bipedie. Mittels eines stark ausgeprägten Schwanzes konnte das Moment des Oberkörpers beim Drehen um das Becken ausgeglichen werden. Die Befreiung der Vorderextremitäten von Lokomotionsaufgaben eröffnete erneut vielfältige Entwicklungswege, wie etwa den zur Reduktion beim *Tyrannosaurus* oder die Ausprägung von Flügeln bei den Vögeln.

Homeothermie

Zur weiteren Steigerung der Effizienz der Konstruktion gehört sicherlich das weitestgehende Entkoppel der Körperbetriebstemperatur von der Umgebungstemperatur. Der Fischkonstruktion kann dies aus physikalischen Gründen nicht gelingen. Die für den Gasaustausch im Wasser benötigten Kiemen besitzen eine so große Oberfläche und werden permanent vom gesamten Blut durchströmt, so dass bei der hohen Wärmeleitfähigkeit des Wassers der Stoffwechsel zusammenbrechen müßte, wenn der Organismus versuchen würde die Körpertemperatur wesentlich oberhalb der Umgebungstemperatur zu halten. Erst durch den Landgang und dem Übergang zur Lungenatmung waren die physikalischen Voraussetzungen für eine Homeothermie gegeben, da Luft eine sehr geringe Wärmeleitfähigkeit besitzt. Konstruktionen, wie die großen Saurier, konnten der Homeothermie schon aus physikalischen Gründen nicht entfliehen. Die Wärmeproduktion durch Stoffwechselaktivitäten ist in etwa proportional zum Volumen, der Austausch der Wärme zwischen Organismus und Umwelt ist aber proportional zur Oberfläche. Zur groben Orientierung kann man sagen, dass das Volumen ungefähr mit der dritten Potenz der linearen Ausdehnung wächst, die Oberfläche hingegen nur zur zweiten. D.h., dass es den großen Reptilien eher schwergefallen sein wird ihre überschüssige Wärme los zuwerden, als das ihr Stoffwechsel wegen Überforderung zusammengebrochen wäre.

Kleinen Konstruktionen bereiten die eben geschilderten physikalischen Bedingungen jedoch sehr große Probleme. Diese Probleme waren erst durch die Entwicklung von Isolatoreinrichtungen bewältigbar.

4.3.5 Die Vogel- und Säugerkonstruktion

Gute Isolationseigenschaften besitzt die Luft, wenn Konvektion unterbunden wird. Um Konvektion zu verhindern muß ein Luftpolster an der Körperoberfläche festgehalten werden. Mittels Ausscheidung von Horn in Form von Haaren resp. Federn war ein solches Polster zu halten. Neben der Regulation der Körpertemperatur spielte die Stellung der Extremitäten eine entscheidende Voraussetzung für die weitere Entwicklung.

Die Entstehung der Bipedie schuf den Ausgang für die Entwicklung einer Tragfläche. Die säulenartige Anordnung der Extremitäten war Voraussetzung für die Entwicklung der Huftiere. Als Optimierung in Richtung Langstreckenläufer wurde als erstes der Fuß umkonstruiert, weg von der breiten Auflagefläche hin zur Verkleinerung und besseren Impulsübertragung auf den Un-

tergrund durch Zehenlaufen. Eine Entwicklung, die schon bei den Reptilien einsetzte, vorallem bei den Sauriern und damit auch bei den Vogelvorläufern. Durch das ausschließliche vor- und zurückpendeln der Beine entfiel die Notwendigkeit der Drehbarkeit des mittleren Abschnitts der Extremitäten. Es konnten somit beide Übergangsgelenke als Scharniere ausgelegt werden und der zweite Knochen im mittleren Stück gespart werden. Der Endpunkt dieser Reduktion zeigt die Pferdeextremität. Hier bleibt lediglich eine Zehe in Form eines Hufes übrig und Speiche und Elle sind zu einem Knochen verschmolzen.

Die Reproduktion

Die Entstehung des Reptilieneies machte die Reproduktion erneut ein Stück unabhängiger von Umweltbedingungen. Mit der Verlagerung des Reproduktionsprozesses in den weiblichen Organismus sind die biologischen Möglichkeiten der Unabhängigkeit von der Umwelt erschöpft. Diese Form der Reproduktion war mit Sicherheit schon auf dem Niveau der Saurier verwirklicht worden, ob in der Säugerform mit dotteramen Eiern und einer Versorgung über den mütterlichen Organismus (Plazenta), oder in der Form mancher heute noch lebenden Reptilien, indem die dotterreichen Eier im Eileiter ausgebrütet werden, ist schlecht bestimmbar. Einige Indizien lassen vermuten, daß es zumindest bei den Fischesauriern eine plazentale Versorgung gegeben haben muß. Den Vögel bleibt diese Art der Reproduktion verschlossen, vorallem wegen ihrer speziellen Lungenkonstruktion, die ein freipumpen der Lungenkanäle mit Luft während der Embriogenese erforderlich macht.

Die Eroberung des Luftraums

Wegen der geringen Dichte ist bis auf die Ausnahme von sehr kleinen Insekten und einigen Pflanzensamen kein Organismus fähig den Auftrieb der Luft direkt zu nutzen. Um sich in diesem Raum fortbewegen zu können, muss ein anderer physikalischer Effekt genutzt werden. Es wird der Saugdruck genutzt, der beim Umströmen von Körpern entstehen kann. Dieser Effekt ermöglicht es Körpern mit höherer Dichte als Luft sich in ihr zu bewegen. Die für diese Art von Fortbewegung benötigte Strömung kann entweder in der Atmosphäre schon vorhanden sein in Form von Wind, oder muß aktiv erzeugt werden. Biologische Motoren, die für die Erzeugung verwendet werden können, sind Muskeln. Dies begrenzt die Massen, die sich durch die Luft bewegen läßt. Heute aktiv flugfähige Wirbeltierkonstruktionen haben eine Masse von maximal 15 kg (Albatros, Kondor).

Da die Masse ein kritischer Faktor ist, wird jegliche Art der Gewichtsersparnis genutzt. Die Knochen mit den größten Hohlräumen sind bei den Flugsauriern zu finden, Röhren mit Wanddicken zu Durchmesser-Verhältnissen von 1:100. Zur Bereitstellung der Energie für den Flug ist Homeothermie eine unverzichtbare Voraussetzung. Weiterhin wird die Standardbetriebstemperatur an der Grenze des Machbaren angesiedelt. So weisen viele Vögel Betriebstemperaturen von 40°C und mehr auf im Gegensatz zu den 36,5°C der meisten Säuger.

Auch die Tragflächen werden in leichtest möglichen Art gebaut. Entweder sie bestehen aus zwischen den Fingern gespannten Häuten, wie bei den Sauriern und Säugern, oder sie sind aus dem hornigen Isoliermaterial, den Feder, der Vögel gefertigt.

Rückeroberung des Wassers

Alle echten Landwirbeltiergruppen haben Varianten hervorgebracht, die die Rückkehr in ihr ursprüngliche Habitat dem Wasser wieder vollzogen haben. Die unterschiedlichen Konstruktionsniveaus, die die einzelnen Varianten an Land erreicht hatten, brachten Konstruktionen hervor, die teilweise sehr stark von der Fischkonstruktion abweichen. Konvergente Entwicklungen sind ausschließlich in der äußeren Gestalt zu beobachten. Hier wird wenn immer möglich die hydrodynamisch günstige Tropfenform erstellt.

Die Reptilienvariante als der Fischvariante am nächsten, zeigt relativ wenig Veränderungen gegenüber der Fischkonstruktion. Sie schlängeln seitlich und bauen ihre vier Extremitäten zu den ursprünglichen Steuerorganen zurück. Erhalten bleibt die Lungenatmung und die mit einhergehende Homeothermie. Die vollkommene äußere Gleichheit zwischen Fisch und Fischeosaurier legt nahe, dass letzterer zu einem Landgang nicht mehr fähig war. Dies wirft jedoch ein Problem mit der Reproduktion auf. Reptilien, die ihre Reproduktion mittels dotterreicher beschalter Eier vollbringen, können dies nur unter atmosphärischen Bedingungen tun, weil die Gasaustauschkapazität im Wasser über eine Eierschale zu gering ist. Aus diesem Grund nehmen die Krokodile auch keine Tropfenform an. Für die Reproduktion der Ichtiosaurier folgt daher, dass sie der Säuger sehr ähnlich gewesen sein muß (lebend gebärend und plazentale Versorgung des Embryos).

Vortriebe, die nicht durch schlagen des Schwanzes erzeugt werden, sondern durch Anhänge, zeigen eine andere Entwicklungstendenz. Eine Maßnahme die Effizienz des Antriebs zu steigern, ist das Verwinden des Körperstamms zu unterbinden, insbesondere in den Lagern der Ruder also dem Schulter-

und Beckenbereich. Eine ökonomische Art der Ruhigstellung bei Wirbeltieren ist die Verknöcherung dieser Partien. Diese konstruktiven Veränderungen sind bei einer Reihe von Sauriern, wie den Plesiosauriern, zu beobachten. Konstruktiver Endpunkt dieser Entwicklung sind die Schildkröten, deren Körperstamm total verknöchert resp. verhornt ist. Die Effizienzsteigerung des Anhangsantriebs durch Versteifen des Körpers ist auch das Bauprinzip der größten Konstruktionsgruppe im Tierreich, der Arthropoden.

Der Vogelkonstruktion ist der Vortrieb durch schlängeln konstruktiv verwehrt. Der Antrieb beim Fliegen wird ausschließlich durch die Anhänge (Flügel) erzeugt. Als Widerlager wird ein steifer nicht verwindbarer Körperstamm benötigt. Mechanisch gewährleistet wird dies dadurch, daß die Wirbel der Wirbelsäule durch gegenseitige Verstiftung fixiert sind. Ein solche Konstruktion wird zur Fortbewegung im Wasser ihre Anhänge benutzen, indem sie entweder die Flügel zu einer Art Unterwasserflug nutzt, wie der Pinguin, oder mit den Hinterextremitäten rudert unter Rückbildung der Flügel, wie der Gallapagos Kormoran. Die Fähigkeit des Landgangs muß aber weiterhin erhalten bleiben, da die Reproduktion nur durch ein Reptilienei erfolgen kann.

Säuger haben durch die Entwicklung der Säulenbeine eine gedrehte Schängellebene, nicht mehr lateral sondern dorso-ventral. Da als Bewegungsmuster schon vorhanden, wird diese Schängellebene auch im Wasser beibehalten. Bei einem vorhandenen Schwanz kann sich eine Schwanzflosse ausbilden. Sie liegt aber nicht mehr in der Symmetrieebene wie bei der Fischkonstruktion sondern senkrecht dazu. Die funktionslos gewordenen Beine können wieder als Steuereinheiten genutzt werden. Durch die Querstehende Schwanzflosse werden die hinteren Extremitäten überflüssig und können mit samt dem Becken entfernt werden. Das ist das Konstruktionsniveau der Wale und Seekühe. Fehlt der Schwanz wie bei den Seehunden und Robben, so müssen die Extremitäten zur Schwanzflosse umgestaltet werden. Hier ist jegliche Form des Schwimmens möglich, vom lateralen Schängelschwimmen bis zum Anhangschwimmen.

4.4 Die Mollusken

Neben des Vortriebs durch schlängeln, was die konstruktive Grundlage für die Entwicklung der Chordaten war, ist auch die zweite Form der Lokomotion, die Peristaltik, der Ausgangspunkt für die Entwicklung einer weiteren Tiergruppe, die der Mollusken. Die Form des peristaltischen Antriebs bei

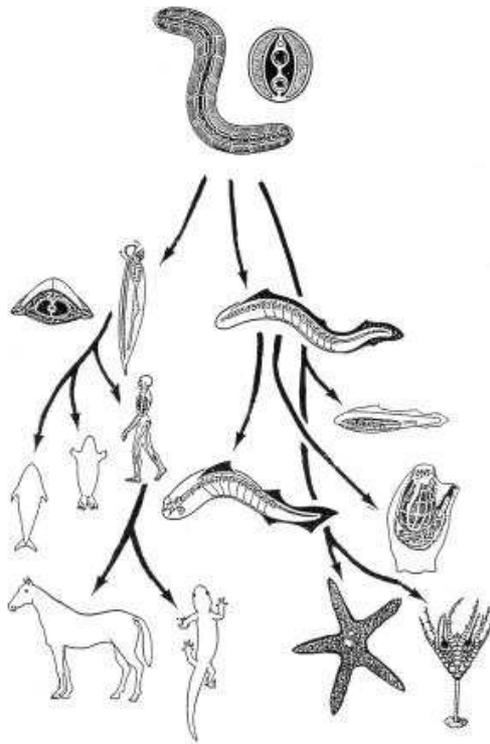


Abbildung 4.16: Chordatenstammbaum

den Anneliden ist die der Ganzkörperperistaltik. Sie wird hauptsächlich zum Vortrieb beim Graben eingesetzt (vgl. Abb. 4.5). Wird die Peristaltik lediglich zur Lokomotion auf dem Untergrund verwendet, so ist es ausreichend, wenn sie auf die Körperregionen beschränkt bleibt, die in Kontakt mit dem Substrat stehen. Konstruktiv bedeutet dies, dass nur die Verformung der Bauchseite für den Vortrieb eingesetzt wird. Die Flanken und der Rücken werden von Lokomotionsaufgaben befreit. Darüber hinaus ist eine Verformung dieser Körperpartien bei der Lokomotion nicht erforderlich. Auch bei dieser Art der Fortbewegung führt die Umgestaltung der Konstruktion von der Hydraulik hin zu einer Hebelmechanik analog zu den Chordaten zu einer Effizienzsteigerung der Antriebsleistung. Im Gegensatz zu den Chordaten steht der Molluskengrundkonstruktion keine im Körper gelegene Struktur zur Verfügung, an welcher die Muskulatur angreifen könnte. Die Muskulatur ist wie bei den Anneliden an der Haut befestigt. Daraus folgt, daß eine Versteifung auch nur aussen entstehen kann. Sie kann die lateralen und den dorsalen Teil des Körpers umfassen. Da der gesamte ventrale Bereich für die Lokomotion benötigt wird, ist ein Vergrößern der Schale im Zuge des Wachstums des

Organismus möglich, im Gegensatz zur Arthropodenkonstruktion.

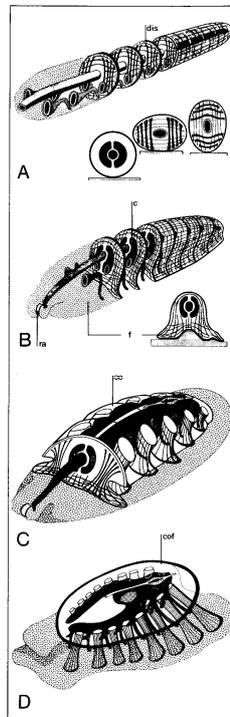


Abbildung 4.17: Die Entwicklung der Molluskenkonstruktion

4.4.1 Die Schneckenkonstruktion (Gastropoden)

Die konsequente Fortentwicklung der obengeschilderten Molluskengrundkonstruktion (Abb. 4.17) stellt die Entstehen der Schnecken (Gastropoden) dar. Bei dieser Konstruktion ist der Vortrieb direkt mit der Nahrungsaufnahme verkoppelt, indem im auf die ventrale Seite verlagerten Mundbereich sich eine Raspel (Radula) bildet, die beim Kriechen über das Substrat den pflanzlichen Bewuchs ablöst und für den Mund aufnahmefähig macht. Zur verbesserten Versorgung mit Sauerstoff entsteht ein Kiemensystem aus tentakulösen Ausstülpungen der Haut im Randbereich der Schale. Die so entstehende Höhle ist durch Cilienbesatz der äußeren Zellen der Tentakeln leicht ventilierbar. Die Verteilung des Sauerstoffs geschieht mittels eines Kreislaufsystems getrieben von einer Pumpe (Herz). Das von der Annelidenkonstruktion übernommene Coelom wird wegen seiner Funktionslosigkeit aufgelöst. Es bleibt jedoch im

Herzbereich, bei den Geschlechtsorganen (Gonaden) und den Ausscheidungsorganen (Nephron) erhalten, um eine Bewegung dieser Organe unabhängig von der Lokomotion zu ermöglichen. Die Ausformung der Schale ist nicht nur durch die Lokomotionserfordernisse bestimmt sondern auch durch Wachstumsmodi, den Platzbedarf der inneren Organe und Umwelteinflüssen. Sie umfassen einfache Näpfe bis zu spiralisch gedrehten Schalen (vgl. Abb. 4.18).

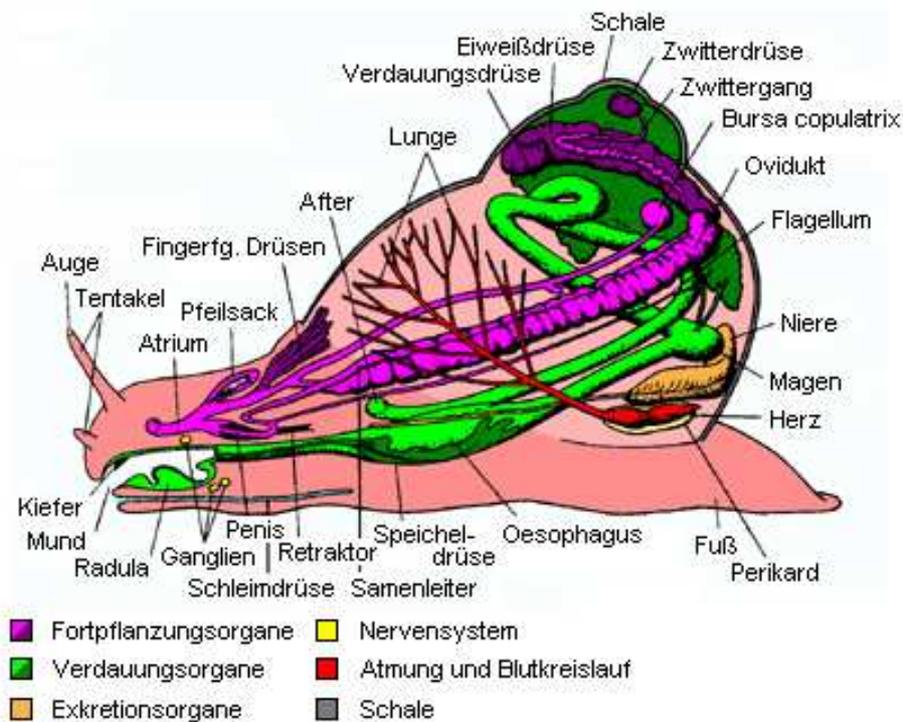


Abbildung 4.18: Klassische Landlungenschncke, wie die Weinbergschncke

Die Antriebsspezialisierung stellt aber auch hier keine Sackgasse der Entwicklung dar. So können die lateralen Teile des Kriechfußes zum Schwimmen genutzt werden, indem sinusförmige Wellen über sie ablaufen. Wegen der erneuten Verlagerung des Antriebs auf die Seiten des Organismus muß die Schale aufgelöst werden. Die kriechende Antriebsart der Gastropodenkonstruktion ist natürlich nicht nur in einer aquatischen Umgebung nutzbar sondern auch terrestrisch. Problematisch ist hier lediglich die Versorgung mit Sauerstoff an Land. Kiemenatmung ist ausgeschlossen. Es stehen prinzipiell zwei Wege offen, entweder die Atmung durch Lungen oder über die Haut. Beide Varianten existieren. Die Lunge entsteht durch den Umbau der Kiemen. Die Hautatmung hat zur Folge, daß die Schale aufgelöst werden muß, um

genügend Oberfläche zur Verfügung zu stellen. Da jeglicher Gasaustausch bei Organismen über eine flüchtige Phase stattfinden muß, muß die Haut ähnlich wie bei den Lurchen ständig feucht gehalten werden. Diese Tatsache schränkt die terrestrischen Besiedlungsareale dieser Konstruktion erheblich ein.

4.4.2 Die Muschelkonstruktion (Lamellibranchiata)

Auch das Konstruktionsniveau der Mollusken hat Varianten hervorgebracht, die sich aus dem kontinuierlich verteilten Nahrungsangebot des Wasser (Plankton) ernähren. Dies setzt die Sessilität der Konstruktion voraus. Als Nahrungsaufnahmemechanismus stehen wieder die etwas passivere Variante mittels Tentakel oder die aktivere mittels Wasserstrom erzeugt durch Cilien zur Verfügung. Historisch gesehen bieten sich die Cilien, die für die Ventilation des Kiemenapparats der Gastropoden benötigt wird, für diese Aufgabe an. Durch die Vergrößerung dieses Apparats kann sowohl die Atmung als auch die Ernährung sicher gestellt werden.

Um die Versorgung mittels Cilienschlag einsetzen zu können, müssen die gleichen hydrodynamische Bedingungen wie bei den Schwämmen oder Tunikaten erfüllt sein. Da sich der Kiemenapparat im Randbereich der Molluskenschale befindet, bietet eine Schale, die bis auf einen kleinen Spalt den ganzen Organismus umfaßt, ideale hydrodynamische Voraussetzungen für das Erzeugen eines kontinuierlichen Wasserstroms. Der Molluskenfuß bleibt weiterhin erhalten, wird aber zu einem Graborgan umgestaltet, was den Muscheln auch das Sediment als Siedlungsraum sichert.

Zur Bildung eines Spalts und zum Schutz vor Freßfeinden ist das Entwickeln einer zweigeteilten, verschließbaren Schale von Vorteil (siehe Abb. 4.19).

Im Sediment vergrabene Muscheln entwickelten aus dem Mantel ein Schlauchsystem, das aus dem Sediment hervorragt und dadurch den Wasserstrom vom Sedimentpartikeln freihält.

Das Vorhandensein des Verschlussesmechanismus der Schalen eröffnet diesen Konstruktionen eine neue Möglichkeit der Lokomotion. Durch schnellen Verschluss der Klappen wird Wasser beschleunigt. Dies führt zu einem Impuls in entgegengesetzter Richtung, der für die Fortbewegung genutzt werden kann. Da die Bewegung nicht sonderlich zielgerichtet ist, wird diese Art der Fortbewegung hauptsächlich als Fluchtbewegung genutzt.

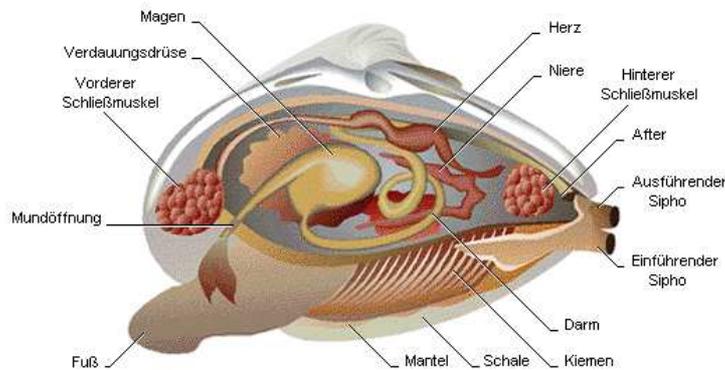


Abbildung 4.19: Die Muschelkonstruktion

4.4.3 Die Tintenfische (Cephalopoden)

Tintenfische entstehen aus der Umwandlung des muskulären Fuß einer Molluskenkonstruktion. Möglich ist sowohl der Umbau der Schnecken- als auch der Muschelkonstruktion. Zentral ist das Aufspalten des Fußes in mehrere sich längs verlängernde Bereiche, die sich in Greifarme mit Haften (Saugnapfe) umgestalten. Diese Arme dienen sowohl zum Greifen von Beute als auch zur Fortbewegung.

Erhalten bleibt bei solch einer Konstruktion die äußere Schale (siehe Abb. 4.20). Wegen der Größe der Organismen ist eine zentrale Versorgung mit Nährstoffen nötig. Es existiert ein Blutkreislaufsystem und zentrale Exkretionssysteme für Eiweißstoffwechselprodukte und den Gasaustausch.

Neben der Ventilation des Kiemenapparats durch Cilien ist eine Ventilation durch pumpen möglich. Die hydraulische Pumpe muß aber vom Herzen unterscheiden. Man kann von einer Volumenkonstanz innerhalb eines Körpers ausgehen. Wenn ein Pumpvorgang vom Herzen gestartet wird, müssen sich Teile des Körpers wie Gefäße dehnen. Diese gedehnten Teile kontrahieren sich, wenn das Herz erschlafft. Dadurch wird die Pumpe wieder passiv gedehnt. Beim Ventilieren des Kiemenapparats ist diese Volumenkonstanz der Füllung nicht gegeben, da für den Gasaustausch ein kontinuierlicher Strom erforderlich ist. Ein Dehnmechanismus ist aber wieder nur durch Volumenkonstanz erreichbar. Sie ist in die Pumpe selbst verlagert.

Der Pumpmantel (Abb. 4.21) ist folgendermaßen aufgebaut. Er wird umschlossen von einer wasserdichten Membran, wodurch die Volumenkonstanz gewährleistet ist. Die dazwischen liegenden Muskelschichten bestehen ab-

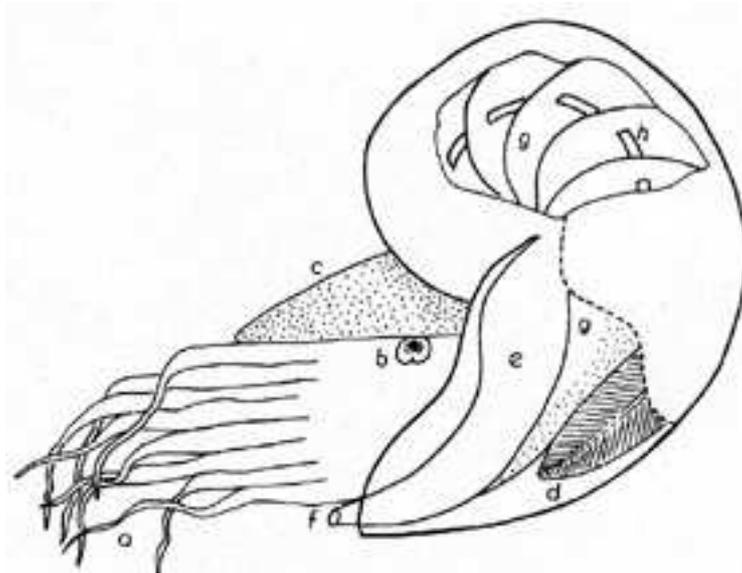


Abbildung 4.20: Die Nautiluskonstruktion stellt eine sehr urtümliche Cephalopodenkonstruktion dar.

wechselnd aus zirkulären und tangential angeordneten Muskelblöcken. Kontrahieren die zirkulären Muskeln, so führt dies zu einer Volumenverringerung der Mantelhöhle. Gleichzeitig wird aber der Mantel wegen der Volumenkonstanz dicker. Dadurch werden die tangentialen Muskeln passiv gedehnt und erlangen dadurch die Fähigkeit sich erneut zu kontrahieren. Die Kontraktion der tangentialen Muskeln führt aber wegen der Volumenkonstanz des Mantels zur Verkürzung und Aufweitung des Mantels und damit automatisch zur Vergrößerung des inneren Lumens. Die Vergrößerung des Lumens führt zur passiven Dehnung der zirkulären Muskulatur, womit der Ausgangszustand wieder erreicht wäre.

Für die Fortbewegung ist es naheliegend die Arme einzusetzen. Dies kann abgeleitet von der ursprünglichen Peristaltik als Kriechen ausgebildet werden. Aber auch schwimmende Fortbewegung ist möglich. Hier können die Kammern in den Schalen als Höhenjustiersystem eingesetzt werden (siehe Abb. 4.20). Durch gezieltes Verändern der Dichte durch Luft in den Kammer ist die Schwimmhöhe passiv veränderbar. Für die Lokomotion kann neben den Armen auch noch das Ventilationssystem eingesetzt werden. Durch schnelles Ausstoßen des Atemwassers und langsames Einsaugen kann gezielter Vortrieb erzeugt werden.

Wesentlich bessere Schwimmvortriebsysteme können aber durch Körperde-

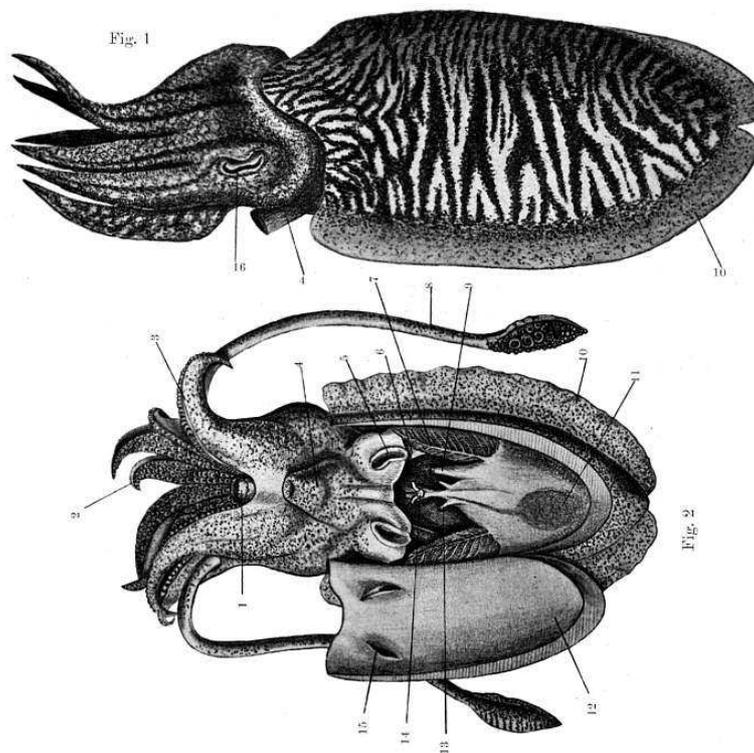


Abbildung 4.21: Die Krakenvariante der Cephalopoden verliert die Schale

formation erzeugt werden. Dieser Weg ist auch von den Cephalopoden besprochen worden. Vertreten wie Sepia oder Loligo erzeugen ihren Vortrieb durch einen Flossensaum, der auf der Manteloberfläche angebracht ist. Um einen solchen Flossensaum effektiv nutzen zu können, benötigt man ein möglichst starres Widerlager. Dies bildet sich bei diesen Formen in Gestalt eines internen Bindegewebsbereich aus. Um die Funktion des Lagers zu erfüllen, ist das Matrixmaterial des Bindegewebes aus Kalziumkarbonat. Die Cephalopoden haben demnach neben den Wirbeltieren ein internes Hartteilskelet entwickelt. Neben den Lokomotionswiderlagen existiert ein weiterer Bereich im Körper der Cephalopoden, der mit einem internen Hartteilskelet ausgestattet ist. Es ist der Mundbereich. Da diese Gruppe sich durch exzellentes Schwimmen auszeichnet, ist ihre Ernährungsweise eine räuberische. Zur mechanischen Zerkleinerung der Beute hat sich eine Art Schnabel entwickelt. Dieser Schnabel ähnelt einem Papageienschnabel. Die Mundregion ist somit der zweite Bereich mit einem internen Skelet.

Für solche Konstruktionen, die sich vornehmlich mittels ihrer Arme kriechend

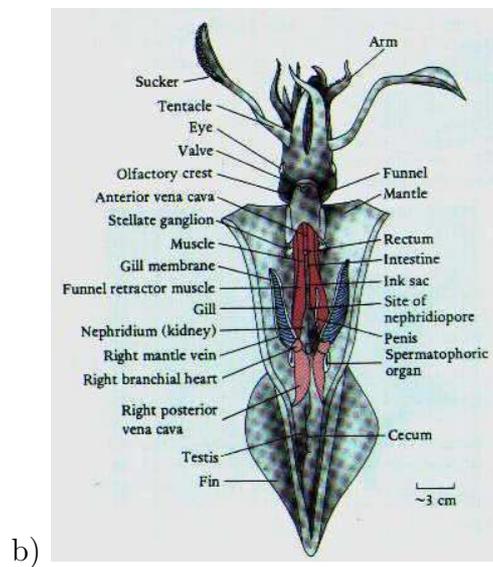


Abbildung 4.22: Schwimmende Cephalopoden a) Kalamar b) Loligo

am Meeresgrund fortbewegen, wie etwa Kraken (siehe Abb. 4.21), sind Hartteilskeletelement überflüssig. Konsequentermaßen besitzen solche Organismen auch keine.

Anhang A

Literaturliste

A.1 Mathematik

Heuser, Harro, Gewöhnliche Differentialgleichungen. B. G. Teubner, Stuttgart 1995

Braun, Martin, Differentialgleichungen und ihre Anwendungen. Springer, Berlin 1979

Bieß, Erfurth, Zeidler, Optimale Prozesse und Systeme. B. G. Teubner, Leipzig 1974

Papageorgiou, Markos, Optimierung. R. Oldenbourg, München 1991

Schöneburg, Eberhard, Genetische Algorithmen und Evolutionsstrategien. Addison-Wesley, Bonn 1994

A.2 Biologie

A.2.1 Allgemein

David Sadava, H. Craig Heller, Gordon H. Orians, William K. Purves and David Hillis, Life: The Science of Biology, Sinauer, 2005

Borradaile, L. A., The Invertebrate, Cambridge University Press, Cambridge 1977

Gutmann, Wolfgang, Die Evolution hydraulischer Konstruktionen. Waldemar Kramer, Frankfurt 1989

Prigogine Ilya, Dialog mit der Natur, Piper, München 1981

v. Bertalanffy

A.2.2 Biomechanik

Fung, Y., C., Biomechanics, Mechanical Properties of Living Tissue. Springer, Berlin 1981

Carter, Dennis, Skeletal Function and Form. Cambridge University Press, Cambridge 2001

Wainwright, S., A., Mechanical Design in Organisms. Edward Arnold, London 1976

A.3 Mechanik

A.3.1 Grundlagen

Kühhorn, A., Silber, G., Technische Mechanik für Ingenieure. Hüthig, Heidelberg 2000

A.3.2 Material und Optimal Design

Silber, G., Steinwender F., Bauteilberechnung und Optimierung mit der FEM. B. G. Teubner, Stuttgart 2005

Mattheck, C., Design in der Natur. Rombach, Freiburg 2006

Blüchel, K., Bionik. Goldmann, München 2006

Nachtigall, W., Biologisches Design. Springer, Berlin 2005

Gleich, A. Bionik. Teubner, Stuttgart 2001

Anhang B

Optimales Wachstum

Das Modell zur Bestimmung des Aufwuchsverhaltens von Pflanzenstämmern unter gegebenen Belastungen setzt sich zusammen aus Belastungen in Normalrichtung:

1. Kronenlast: F_k
2. Eigengewicht: $\gamma \int_0^x A(\xi) d\xi$

und Belastungen durch Momente:

1. Windlast an der Krone: $F_w x$
2. Windlast am Stamm: $\int_0^x q(\xi)(x - \xi) d\xi$
3. Exzentrizität der Krone: $F_k e$

Das Modell ergibt sich aus:

$$\sigma(x, z) = \frac{N(x)}{A(x)} + \frac{M(x)}{I(x)} z(x) \quad (\text{B.1})$$

mit $N(x)$ Normalkräfte, $A(x)$ Querschnittfläche, der Höhe x , den Momenten $M(x)$, den Flächenträgheitsmoment $I(x)$ und der Querschnittskoordinate $z(x)$.

Für einen kreisförmigen Kreisquerschnitt ergibt sich für die Fläche $A(x) = \frac{\pi}{4} D(x)^2$ und das Flächenträgheitsmoment $I(x) = \frac{\pi}{64} D(x)^4$. Für die Querschnittskoordinate $z(x)$ gilt: $z(x) = \frac{D(x)}{2}$, da die Hypothese der *konstanten*

Randspannung ($\sigma(x, z) = \sigma_0$) nur für die Randfaser gilt. Unter der Annahme, dass $q(x) = q_0 = \text{const.}$ ist, und für die Druckseite erhält man für die folgende Differentialgleichung durch Differentiation von (B.1) nach x :

$$0 = \left[D(x)^3 + S + K x + L \frac{x^2}{2} \right] D' - D(x) [B D(x)^3 + K + L x] \quad (\text{B.2})$$

unter Verwendung der nachfolgenden Definitionen:

$$B := \frac{\gamma}{2 \sigma_0}, \quad K := \frac{16 F_w}{\pi \sigma_0}, \quad L := \frac{16 q_0}{\pi \sigma_0}, \quad S := \frac{16 F_k e}{\pi \sigma_0}$$

Gleichung (B.2) ist eine nicht lineare DGL 1. Ordnung. Sie ist lediglich für einige spezielle Fälle exakt lösbar. Unter Vernachlässigung von L kann sie mittels eines integrierenden Faktors in eine exakte DGL überführt werden. Der integrierende Faktor ist:

$$M[D(x)] = D(x)^{-2} [D(x)^3 + K]^{-\frac{2}{3}}$$

mit der Lösung

$$C = \frac{S [B D_0^3 + K]^{\frac{1}{3}}}{K D_0} - \frac{S [B D(x)^3 + K]^{\frac{1}{3}}}{K D(x)} - \frac{x [B D(x)^3 + K]^{\frac{1}{3}}}{D(x)} + \int_{D_0}^{D(x)} \frac{\xi}{(B \xi^3 + K)^{\frac{2}{3}}} d\xi \quad (\text{B.3})$$

wobei C eine Integrationskonstante ist.

Unter Verwendung der Anfangsbedingung $D(x=0) = D_0$ folgt für (B.3):

$$0 = \frac{S [B D_0^3 + K]^{\frac{1}{3}}}{K D_0} - \frac{S [B D(x)^3 + K]^{\frac{1}{3}}}{K D(x)} - \frac{x [B D(x)^3 + K]^{\frac{1}{3}}}{D(x)} + \int_{D_0}^{D(x)} \frac{\xi}{(B \xi^3 + K)^{\frac{2}{3}}} d\xi \quad (\text{B.4})$$

Man kann zeigen, dass sich die Streckenwindlast und die punktförmige Windlast an der Krone additiv überlagern. Demnach besitzt das Modell (B.3) Allgemeingültigkeit.

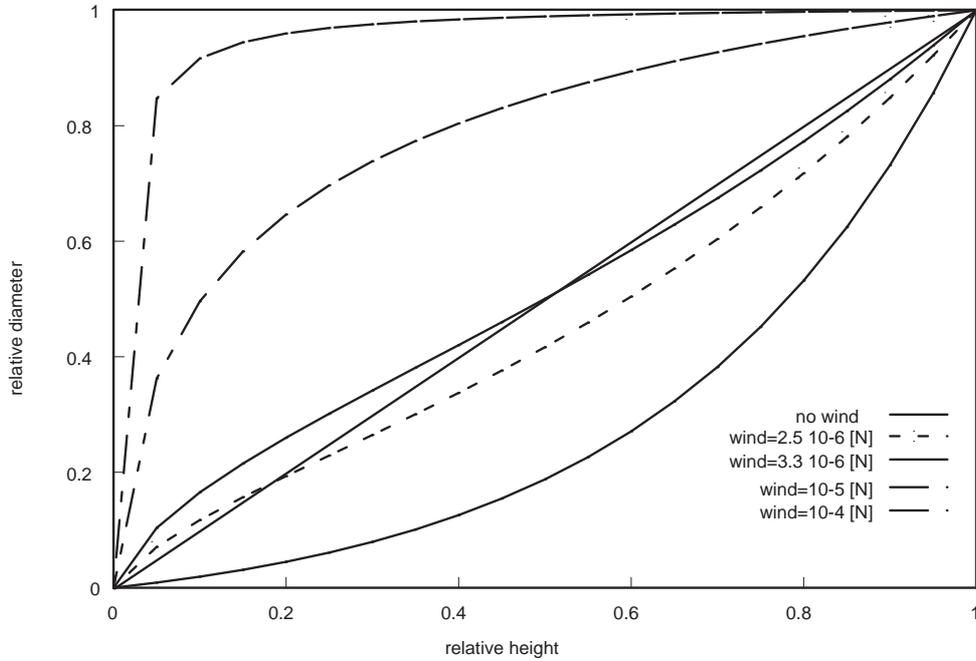


Abbildung B.1: Normplot des Modells (B.3) unter Vernachlässigung der Kronenexzentrizität

Der Normplot (Abbildung B.1) zeigt den reinen Funktionsverlauf des Modells. Die Vernachlässigung der Kronenexzentrizität schränkt nicht die Allgemeingültigkeit ein, da die Exzentrizität den selben qualitativen Kurvenverlauf wie die Windlast erzeugt (Wurzelfunktion). Vernachlässigt man auch noch die Windlast, so kann man das Modell (B.3) explizit lösen. Die Lösung lautet:

$$D(x) = D_0 e^{B x} \quad (\text{B.5})$$

Die Funktion (B.5) ist eine stetig wachsende, strikt progressive Funktion. D.h., im Normplot (Abbildung B.1) wird eine solche Funktion niemals die Winkelhalbierende schneiden. Es lässt sich somit sagen, dass ein Stamm, der nur von Normalkräften belastet wird, eine Kontur hat, die einer Exponentialfunktion entspricht. Je größer die Einwirkung von Querkräften ist, umso mehr nähert sich die Stammkontur einer rein stetig, degressiv wachsenden

Funktion an.

Anhang C

Knickrohr

C.1 Knicken eines Stabes mit konstanten Querschnitt

Transformiert man die Gleichung () mit $w'(x) = y(x)$ und $z = (l - x) - \frac{F_k}{\gamma A}$ so erhält man:

$$y''(z) + \frac{\gamma A z}{E I} y(z) = 0 \quad (\text{C.1})$$

Mit der Variablentransformation $\xi = \frac{2}{3} \delta^{\frac{1}{2}} z^{\frac{3}{2}}$ und $\delta = \frac{\gamma A}{E I}$ sowie der Ableitung der abhängigen Variablen $\frac{d^2 y}{dx^2} = \frac{1}{2} \frac{dy}{d\xi} \delta^{\frac{1}{2}} z^{-\frac{1}{2}} + \frac{d^2 y}{d\xi^2} \delta z$ erhält man aus (C.1):

$$\frac{d^2 y}{d\xi^2} + \frac{1}{3 \xi} \frac{dy}{d\xi} + y = 0$$

Die erneute Transformation $y(\xi) = u(\xi) \xi^{\frac{1}{3}}$ führt zu der nachfolgenden BESSELSchen DGL:

$$u(\xi)'' + \frac{1}{\xi} u(\xi)' + \left(1 - \frac{1}{9 \xi^2}\right) u(\xi) = 0$$

mit der Lösung:

$$u(\xi) = c_1 J_{\frac{1}{3}}(\xi) + c_2 J_{-\frac{1}{3}}(\xi)$$

wobei $J_n(\xi)$ BESSELfunktionen erster Art sind. Führt man sämtliche Rücktransformationen aus, so erhält man die endgültige Lösung von(C.1):

$$\begin{aligned} w'(x) = & c_1 J_{\frac{1}{3}} \left(\frac{2}{3} \sqrt{\frac{\gamma A}{E I}} \left[(l-x) + \frac{F_k}{\gamma A} \right]^{\frac{2}{3}} \right) \\ & + c_2 J_{-\frac{1}{3}} \left(\frac{2}{3} \sqrt{\frac{\gamma A}{E I}} \left[(l-x) + \frac{F_k}{\gamma A} \right]^{\frac{2}{3}} \right) \end{aligned} \quad (\text{C.2})$$

Die Integrationskonstanten können mittels der Randwerte $w(0) = w'(0) = w''(l) = 0$ ermittelt werden. Um c_1 und c_2 bestimmen zu können, benötigt man noch w'' :

$$w''(\xi) = \frac{c_1 \xi'}{2} \left[J_{-\frac{4}{3}}(\xi) - J_{\frac{2}{3}}(\xi) \right] + \frac{c_2 \xi'}{2} \left[J_{-\frac{2}{3}}(\xi) - J_{\frac{4}{3}}(\xi) \right] \quad (\text{C.3})$$

Zur Bestimmung von c_1 und c_2 erhält man aus (C.2) und (C.3) das nachfolgende lineare Gleichungssystem:

$$\begin{pmatrix} J_{\frac{1}{3}}(\xi_1) & J_{-\frac{1}{3}}(\xi_1) \\ J_{-\frac{4}{3}}(\xi_2) - J_{\frac{2}{3}}(\xi_2) & J_{-\frac{2}{3}}(\xi_2) - J_{\frac{4}{3}}(\xi_2) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} c_1 \\ c_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix} \quad (\text{C.4})$$

mit

$$\xi_1 = \left(\frac{2}{3} \sqrt{\frac{\gamma A}{E I}} \left[l + \frac{F_k}{\gamma A} \right]^{\frac{2}{3}} \right)$$

und

$$\xi_2 = \left(\frac{2}{3} \sqrt{\frac{\gamma A}{E I}} \left[\frac{F_k}{\gamma A} \right]^{\frac{2}{3}} \right)$$

Das lineare Gleichungssystem (C.4) hat entweder eine triviale Lösung ($c_1 = c_2 = 0$) oder eine Eigenwertlösung. Die triviale Lösung bedeutet, dass der unverformte Zustand ein stabiler ist. Für die Eigenwertlösung muss gelten, dass die Koeffizientenmatrix von (C.4) singulär werden muss. D.h., die Determinante der Koeffizientenmatrix muss verschwinden. Daraus folgt:

$$0 = J_{\frac{1}{3}}(\xi_1) \left[J_{-\frac{2}{3}}(\xi_2) - J_{\frac{4}{3}}(\xi_2) \right] - J_{-\frac{1}{3}}(\xi_1) \left[J_{-\frac{4}{3}}(\xi_2) - J_{\frac{2}{3}}(\xi_2) \right] \quad (\text{C.5})$$

C.2 Optimale Geometrie eines Knickrohres

Die Lösung der Knickgleichung (C.1) führt auf das Eigenwertproblem (C.4). Für den Knickfall ist der erste Eigenwert relevant. D.h., das Argument der BESSELFunktion in (C.5) ist eine Konstante. Daraus ergibt sich die nachfolgende Bestimmungsgleichung:

$$C = \frac{2}{3} \sqrt{\frac{\gamma A}{E I}} \left[l + \frac{F_k}{\gamma A} \right]^{\frac{3}{2}} \quad (\text{C.6})$$

Ein Rohr stellt eine gute Approximation eines Pflanzenständers mit *primären Dickenwachstum* dar. Als Optimalitätskriterium ist ein minimaler E-Modul anzunehmen, da dieser den Ständer repräsentiert, der das preiswerteste Material aufweist. Geht man zusätzlich davon aus, dass der äußere Ring die gesamte Konstruktion trägt und dass die Wichten dieses Ringes (γ_1 und des inneren Zylinders (γ_2) unterschiedlich sind. Weiterhin soll gelten, dass $\gamma_1 \geq \gamma_2$ ist. Aus diesen Annahmen folgt:

Für das Verhältnis der Wichten $\lambda = \frac{\gamma_1 - \gamma_2}{\gamma_1}$;

für die gewichtete Fläche $\gamma A = \frac{\gamma_1 \pi}{4} (d_a^2 - \lambda d_i^2)$;

und für das Flächenträgheitsmoment $I = \frac{\pi}{64} (d_a^4 - d_i^4)$.

Diese Beziehungen eingesetzt in die Gleichung (C.6) ergibt:

$$E = \frac{64 \gamma_1 (d_a^2 - \lambda d_i^2)}{9 C^2 (d_a^4 - d_i^4)} \left[l + \frac{4 F_k}{\gamma_1 \pi (d_a^2 - \lambda d_i^2)} \right]^3 \quad (\text{C.7})$$

Zur Bestimmung der optimalen Rohrform muss Gleichung (C.7) nach d_i abgeleitet werden. Daraus folgt:

$$E' = \frac{2 c_1 d_i [l (d_a^2 + \lambda d_i^2) + c_2]^2}{(d_a^4 - d_i^4)^2 (d_a^2 + \lambda d_i^2)^3} \quad (\text{C.8})$$

$$[l (d_a^2 + \lambda d_i^2)^2 + c_2 d_i^2 (d_a^2 + \lambda d_i^2) - 2 \lambda (d_a^4 - d_i^4)]$$

mit $c_1 = \frac{64 \gamma_1}{9 C^2}$ und $c_2 = \frac{4 F_k}{\gamma_1 \pi}$

Notwendige Bedingung für ein Extremum ist das Verschwinden von E' . $E' = 0$ ist dann erfüllt, wenn einer der beiden Faktoren in (C.8) verschwindet. Der erste Faktor verschwindet für:

$$d_i = 0; \quad d_i = \sqrt{\frac{\gamma_1 \pi l d_a^2 + F_k}{\lambda \gamma_1 \pi l}}$$

Die erste Lösung gilt nur im Fall, dass $\gamma_1 = \gamma_2$ ist. Die zweite Lösung ist keine, da immer gilt, dass $d_i > d_a$ ist.

Der zweite Faktor wird null, wenn gilt:

$$0 = d_i^6 - \frac{5 c_2 + 4 l d_a^2}{\lambda l} d_i^4 + \frac{2 d_a^2 (c_2 + l d_a^2)}{\lambda^2 l} d_i^2 - \frac{3 c_2 d_a^4}{\lambda l} \quad (\text{C.9})$$

Gleichung (C.9) ist ein Polynom 6. Ordnung. Mit der Substitution $y = d_i^2$ kann die Ordnung auf 3 reduziert werden. Aber lediglich für den Spezialfall $\lambda = 1$ (Hohlzylinder) lässt sich ein interpretierbares Ergebnis erzeugen. Für diesen Fall ist die Lösung von(C.9):

$$d_i = \pm \sqrt{d_a^2 + \frac{8 F_k \pm \sqrt{8 F_k (8 F_k + 3 \gamma \pi l d_a^2)}}{\gamma \pi l}} \quad (\text{C.10})$$

Nur eine Lösung von (C.10) gilt, dass $0 \leq d_i < d_a$ ist. Sie lautet:

$$d_i = \sqrt{d_a^2 + \frac{8 F_k - \sqrt{8 F_k (8 F_k + 3 \gamma \pi l d_a^2)}}{\gamma \pi l}} \quad (\text{C.11})$$

Für den Fall, dass $d_i = 0$ ist, folgt, dass der Vollzylinder die optimale Lösung ist. Dies ist dann der Fall, wenn $\gamma \pi d_a^2 l \leq 8 F_k$ oder $\gamma V_{zyl} \leq 2 F_k$ ist.

Anhang D

Allokation

D.1 Randbedingungen

Als gute Approximation eines Grasstengels kann ein Zylinder mit konstantem Querschnitt angenommen werden. Die mechanischen Grenzbedingungen sind zum einen die Knickgrenze und zum anderen die Grenzspannung des Zylinders. TIMOCHENKO gibt folgende Näherungslösung für die Knickbedingung eines Zylinders unter Zentrallast F_k an:

$$F_k = \frac{\pi^2 E I}{4 l^2} - \gamma A l \frac{\pi^2 - 4}{2 \pi^2} \quad (\text{D.1})$$

mit F_k Kronenlast, E Elastizitätsmodul, I Flächenträgheitsmoment, l kritischen Länge, γ Wichte und A Querschnittsfläche

Für einen Kreisquerschnitt ergibt sich für die Fläche $A = \frac{\pi}{4} d^2$ und das Flächenträgheitsmoment $I = \frac{\pi}{64} d^4$. Mit diesen Beziehungen in (D.1) eingesetzt erhält man:

$$F_k = \frac{\pi^3 E d^4}{256 l^2} - \frac{\gamma d^2 l (\pi^2 - 4)}{8 \pi^2} \quad (\text{D.2})$$

Transformiert man das Volumen des Zylinders in seine Masse, so erhält man:

$$\frac{T}{\varrho} = \frac{\pi}{4} d^2 l$$

mit T der Stammmasse und ϱ der Dichte

Auch die Kronenkraft F_k lässt sich in die Kronenmasse S umwandeln:

$$F_k = g S$$

mit g der Erdbeschleunigung

Durch einsetzen dieser Beziehungen in die Gleichung (D.2) erhält man:

$$S = \frac{\pi^5 E \varrho^2 d^8}{4096 T^2 g} - \frac{T (\pi^2 - 4)}{2 \pi^2}$$

ersetzt man $\frac{\pi^5 E \varrho^2 d^8}{4096 g}$ durch k_1 und $\frac{\pi^2 - 4}{2 \pi^2}$ durch k_2 , so erhält man abschließend:

$$S(T) = \frac{k_1}{T^2} - k_2 T \quad (\text{D.3})$$

Für die Grenzspannung ergibt sich:

$$\sigma_g = \frac{F_k}{A} + \frac{\gamma V}{A}$$

Transformiert man auch hier die Kronenkraft und das Volumen in die jeweiligen Mass, so erhält man:

$$S(T) = \frac{\sigma_g \pi d^2}{4 g} - T = k_3 - T \quad (\text{D.4})$$

D.2 Einfaches Modell

D.2.1 Der Produktionsterm

Gemäß der einfachen Annahme, ist der Produktionsterm abhängig von der Masse des Ständers. Diese Abhängigkeit ist sicherlich nur bei kleinen Ständermassen proportional zu seiner Masse. Bei steigender Masse geht die Produktion in eine Sättigung über. Ein weitverbreiteter Ansatz ist die Nutzung einer MICHAELIS-MENTEN Kinetik. Für die Produktion gilt:

$$g(T) = \frac{a T}{1 + b T} \quad (\text{D.5})$$

mit $a, b \in \mathbb{R}$

D.2.2 das Modell

Für das Modell geht man von der Annahme aus, dass die Pflanze die Kronen- resp. Ährenmasse maximiert. Ihre Aufgabe besteht nun darin, dass durch den Ständer produzierte organische Material so zu verteilen, dass zum Ende der Vegetationsperiode die Ährenmasse maximal wird. Zur Erfüllung dieser Aufgabe definiert man einen Verteilparameter $u(t)$, für den gilt: $0 \leq u(t) \leq 1$. Das Modell sieht hernach so aus:

$$\begin{aligned} S(t) &= \int_t^{t_e} (1 - u(t)) g(T) \\ \dot{T} &= u(t) g(T) \end{aligned} \tag{D.6}$$

Das Maximum von $S(t_e)$ kann mittels des PRONTRYAGINSchen Maximumprinzip gelöst werden. Hierfür wird die sogenannte HAMILTONfunktion benötigt. Sie lautet wie folgt:

$$H = (1 - u(t)) g(T) + p(t) u(t) g(T) = g(T) + (p(t) - 1) u(t) g(T) = \max$$

wobei $p(t)$ die sogenannte Kovariable ist. Für sie gilt:

$$\dot{p} = -\frac{dH}{dT} = -[1 + (p(t) - 1) u(t)] g'(T)$$

Das vollständige DGL-System lautet demnach:

$$\begin{aligned} S(t) &= \int_t^{t_e} (1 - u(t)) g(T) \\ \dot{T} &= u(t) g(T) \\ \dot{p} &= -\frac{dH}{dT} = -[1 + (p(t) - 1) u(t)] g'(T) \end{aligned} \tag{D.7}$$

Für die Randbedingungen des Systems (D.7) benötigt man noch die sogenannten Transversalbedingungen. Sie leiten sich aus den Randbedingungen ab. Es gilt:

$$F(S_e, T_e) = \frac{k_1}{T_e^2} - k_2 T_e - S_e$$

Die Ableitung der Transversalbedingung ist der Endwert der Kovariablen $p(t)$:

$$p(t_e) = \frac{\partial F(S, T)}{\partial T} = -\lambda \left(\frac{2 k_1}{T_e^3} + k_2 \right)$$

Die Randbedingungen für das System (D.7) lauten somit:

$$\begin{aligned} S(0) &= 0 \\ T(0) &= T_0 \\ p(t_e) &= -\lambda \left(\frac{2 k_1}{T_e^3} + k_2 \right) \end{aligned} \tag{D.8}$$

Um am Ende der Systemzeit t_e eine maximale Ährenmasse $S(t_e)$ zu erhalten, muss die HAMILTONfunktion während des gesamten Zeitraums maximal sein. Da lediglich die Verteilfunktion $u(t)$ frei wählbar ist, entscheidet sie über das Maximum dieser Funktion. Wegen der Linearität von $u(t)$ liegen ihre Extreme in den Grenzen 0 und 1. Ist nun der Term $p(t) - 1$ größer null, so nimmt die Verteilfunktion $u(t)$ ihr Maximum an. Ist der Term kleiner null, so wird die Verteilfunktion ihr Minimum annehmen müssen. Angenommen $p(t_e) - 1 < 0$, so wäre $u(t_e) = 0$. Für das System (D.7) folgt daraus:

$$\begin{aligned} S(t) &= \int_t^{t_e} g(T) dt \\ \dot{T} &= 0 \\ \dot{p} &= -\frac{d g(T)}{d T} = -g'(T) \end{aligned} \tag{D.9}$$

Die Lösung von (D.9) ist:

$$\begin{aligned} S(t) &= g(c_1) (t_e - t) \\ T &= c_1 \\ p(t) &= -g'(T) t + c_2 \end{aligned} \tag{D.10}$$

Die Integrationskonstante c_2 lässt sich aus den Randbedingungen (D.8) bestimmen. Sie wird aber für die weitere Berechnung des Systems nicht benötigt. Ihre Bestimmung wird dem interessierten Leser überlassen.

Dreht sich das Vorzeichen des Terms $p(t) - 1$, so nimmt die Verteilfunktion $u(t)$ den Wert 1 an. Für diesen Fall ist das System (D.7):

$$\begin{aligned} S(t) &= \int_0^t 0 \, dt \\ \dot{T} &= g(T) \\ \dot{p} &= -p(t) g'(T) \end{aligned} \tag{D.11}$$

Die Lösung von (D.11) ist:

$$\begin{aligned} S(t) &= 0 \\ \int \frac{dT}{g(T)} &= t + c_3 \\ p(t) &= c_4 e^{-\int g'(T) dt} \end{aligned} \tag{D.12}$$

Die Integrationskonstanten c_3 und c_4 können aus der Bedingung $p(t_s) = 1$ und der Randbedingung $T(0) = T_0$ berechnet werden. Wobei t_s der Umschaltzeitpunkt des Systems ist. Verwendet man für den Produktionsterm $g(T)$ die Funktion (D.6), so ist die Lösung der zweiten Gleichung in (D.12):

$$\frac{1}{a} \ln \left(\frac{T}{T_0} \right) + \frac{b}{a} (T - T_0) = t \tag{D.13}$$

Zu klären bleibt, ob es mehrere oder nur einen Schaltzeitpunkt t_s gibt. Das Schalten ist abhängig vom Vorzeichenwechsel des Terms $p(t) - 1$. D.h., für das Schalten ist die Kovariable $p(t)$ verantwortlich. Die Funktion für die weitere Entwicklung von t_s ist die dritte Gleichung in (D.12). Um diese Entwicklung bestimmen zu können, benötigt man $g'(T)$:

$$g'(T) = \frac{1}{(1 + bT)^2}$$

Die Entwicklungsfunktion des Stammes ist eine monoton steigende gemäß (D.13).. Daraus folgt, dass $g'(T)$ eine monoton fallende Funktion sein muss.

Daraus folgt, dass $p(t)$ ebenfalls eine monotone Funktion sein muss. Mit einer monotonen Funktion $p(t)$ kann es aber nur einen Vorzeichenwechsel im Term $p(t) - 1$ geben. Somit gibt es auch nur einen Schaltzeitpunkt t_s für das gesamte System-

Aus der Funktion (D.13) und der zweiten Gleichung des System (D.10) kann der Schaltzeitpunkt t_s bestimmt werden. Da die Funktion der Stammmasse $T(t)$ in der zweiten Phase konstant ist, muss $T(t_s) = c_1$ sein. Daraus folgt:

$$\frac{1}{a} \ln \left(\frac{c_1}{T_0} \right) + \frac{b}{a} (c_1 - T_0) = t_s \quad (\text{D.14})$$

Durch einsetzen der Gleichung (D.14) in die erste Gleichung des Systems (D.10), erhält man eine Gleichung für $S(t_e)$. Da wegen der Transversalitätsbedingung das System zum Endzeitpunkt t_e auf der Knickfunktion (D.3) liegen muss, kann man aus (D.3) und (D.14) die Konstante c_1 errechnen. Die restlichen Größen lassen sich durch einsetzen von c_1 in die Systeme (D.10) und (D.12) bestimmen.

D.2.3 Einfaches Modell mit Ungleichungsrandbedingungen

Für die Transversalitätsbedingungen gilt jetzt:

$$F(S(t), T(t)) = h = \frac{k_1}{T^2} - K_2 T - S(t) \leq 0$$

Die Ableitung dieser Ungleichung nach der Zeit ist:

$$\frac{dh}{dt} = -\dot{T} \left(\frac{2k_1}{T^3} + k_3 \right) - \dot{S}$$

Für \dot{S} und \dot{T} werden die Gleichungen aus (D.6) eingesetzt:

$$\frac{dh}{dt} = \dot{h} = -g(T) \left[u \frac{2k_1 + T^3(k_2 - 1)}{T^3} + 1 \right] \quad (\text{D.15})$$

Die HAMILTONfunktion muss jetzt um einen Term erweitert werden, der das Verhalten des System beschreibt, wenn die Bahnkurve die Knickkurve trifft:

$$\begin{aligned}
H &= (1 - u) g(T) + p u g(T) + \mu \dot{h} \text{ oder} \\
H &= g(T) \left\{ 1 + (p - 1) u - \mu \left[u \frac{2 k_1 + T^3 (k_2 - 1)}{T^3} + 1 \right] \right\} \quad (\text{D.16})
\end{aligned}$$

Solange die Ungleichung (D.15) erfüllt ist, ist $\mu = 0$. Stößt die Bahnkurve auf die Randbedingung wird $\mu \neq 0$ dafür muss aber $\dot{h} = 0$ werden. Hieraus erhält man eine Bestimmungsgleichung für die Steuervariable $u(t)$. Es gilt:

$$u(t) = \frac{T^3}{2 k_1 + T^3 (k_2 - 1)} \quad (\text{D.17})$$

Die Grenzen von $u(t)$ gelten aber nsch wie vor. Es stellt sich also die Frage, ob in gültigen Bereichen von $T(t)$ eine Steuerung auf der Knickkurve möglich ist. Der Mögliche Bereich von ist $0 \leq T(t) \leq \left(\frac{k_1}{k_2}\right)$. Die Steuerung für $u(t)$ in (D.17) muss in diesem Intervall untersucht werden.

Die Gleichung (D.17) hat einen Pol an der Stelle:

$$T_p = \left(\frac{2 k_1}{1 - k_2} \right)^{\frac{1}{3}}$$

Diese Pol liegt innerhalb des möglichen Bereichs von $T(t)$. Es gilt:

$$\frac{T_k}{T_p} = \left(\frac{1 - k_2}{2 k_2} \right)^{\frac{1}{3}} = \left(\frac{\pi^2 + 4}{2 (\pi^2 - 4)} \right)^{\frac{1}{3}} \cong 1,11 > 1$$

Die Funktion (D.17) hat außerdem eine Asymptode. Durch umformen von (D.17) erhält man den nachfolgenden Ausdruck:

$$u(t) = \frac{1}{1 - k_2} + \frac{2 k_1}{(k_2 - 1) [T^3 (k_2 - 1) + 2 k_1]} \quad (\text{D.18})$$

Die Asymptode erhält man, für den Grenzwert $T \rightarrow \infty$ von (D.18):

$$\lim_{T \rightarrow \infty} u(t) = \frac{1}{1 - k_2} = \frac{2 \pi^2}{\pi^2 + 4} \cong 1,4 > 1$$

Der mögliche Bereich von $T(t)$ kann somit unterteilt werden. In eine Bereich zwischen null und T_p und einen zwischen Polstelle und der Schnittstelle der

Knickkurve (D.2) mit der T-Achse. Für $u(t)$ gilt im ersten Bereich $0 \geq u(t) > -\infty$ und im zweiten $\infty < u(t) \leq \frac{1}{1 - 3k_2} = \frac{2\pi^2}{12 - \pi^2} \cong 9,3 > 1$.

Außer für $T(t) = 0$ liegt $u(t)$ im möglichen Bereich von $T(t)$ außerhalb des erlaubten Bereichs von $u(t)$. D.h., falls die Bahnkurve auf die Knickberandung (D.2) trifft, kann sie nicht so gesteuert werden, dass sie der Knickkurve folgt. Das hat zur Folge, dass das Optimum entweder im zulässigen Bereich oder auf der Knickkurve liegt. Somit gilt für alle t , dass $\mu = 0$ ist. Es gilt auch alles, was für das einfache Modell berechnet wurde, jedoch mit der Erweiterung, dass das Optimum nun auch innerhalb des erlaubten Bereichs liegen kann und nicht mehr nur noch auf der Knickkurve. Aus Gleichung (D.14) lässt sich durch einsetzen in die Bestimmungsgleichung der Ähre aus (D.10) nachfolgende Gleichung zur Bestimmung der Optimalen Ährenmasse bestimmen:

$$S(x) = \frac{ax}{1 + bx} \left[t_e - \frac{1}{a} \ln \left(\frac{x}{T_0} \right) - \frac{b}{a} (x - T_0) \right] \quad (\text{D.19})$$

Hier stellt x den Wert $T(t_s)$ dar. Notwendige Bedingung für ein Extremum von S aus Gleichung (D.19) ist, dass die Ableitung nach x verschwindet. D.h.:

$$\frac{dS}{dx} = 0 = \frac{at_e - \ln \left(\frac{x}{T_0} \right) - b(x - T_0)}{(1 + bx)^2} - 1 \quad (\text{D.20})$$

Liegt x innerhalb des erlaubten Bereichs von $T_0 \leq x \leq T_e$ oder auf der Knickkurve (D.2), dann ist $x = c_1$. Liegt x außerhalb dieses Bereichs, so ist $T(t_s)$ der Schnittpunkt der Bahnkurve mit Gleichung (D.2). Die restlichen Größen lassen sich wie im vorherigen Modell bestimmen.

D.3 Erweitertes Modell

Die beiden bisher behandelten Teilmodelle gingen davon aus, dass der Produktionsterm ($g(T)$) eine Bilanzgröße darstellt. D.h., dass neben der bruttonproduktion auch schon der Verlust in ihr enthalten ist (Nettoprimärproduktion). Realistischer ist es, wenn die Produktion und der Verlust entkoppelt werden. In diesem Fall muss die Ständergleichung im System (D.6) um einen

Abfallterm erweitert werden. Der einfachste Ansatz ist, den Abfall proportional zur Ständermasse zu modellieren. Das modifizierte Gleichungssystem lautet dann:

$$\begin{aligned} S(t) &= \int_t^{t_e} (1 - u(t)) g(T) \\ \dot{T} &= u(t) g(T) - \delta T \end{aligned} \quad (\text{D.21})$$

Auch die HAMILTONfunktion muss erweitert werden. Es gilt:

$$H = g(T) [1 + (p - 1) u] - \delta p T + \mu \left\{ -g(T) \left[u(t) \frac{2 k_1 + T^3 (k_2 - 1)}{T^3} + 1 \right] + \frac{\delta (k_2 T^3 + 2 k_1)}{T^3} \right\} \quad (\text{D.22})$$

Für die Steuerung $u(t)$ auf (D.2) erhält man aus (D.22):

$$u(t) = \frac{\delta (2 k_1 + k_2 T^3) T - g(T) T^3}{g(T) [2 k_1 + (k_2 - 1) T^3]} \quad (\text{D.23})$$

Hier muss ebenfalls die Gleichung (D.23) im Bereich $0 \leq T(t) \leq T_e$ untersucht werden. Die Gleichung hat den gleichen Pol wie (D.17). Erliegt somit ebenfalls im zulässigen Bereich von $T(t)$. Für die Bestimmung der Asymptode benötigt man einen expliziten Produktionsterm ($g(T)$). Es wird auch hier Gleichung (D.5) verwandt. Gleichung (D.23) kann durch Partialbruchdivision in nachfolgende Gleichung umgewandelt werden:

$$u(T(t)) = \frac{\delta b k_2}{a (k_2 - 1)} T + \frac{\delta k_2 - a}{a (k_2 - 1)} - \frac{2 k_1 [(a - \delta) - \delta b T]}{a (k_2 - 1) [(k_2 - 1) T^3 + 2 k_1]}$$

Daraus folgt für die Asymptode:

$$\lim_{T(t) \rightarrow \infty} u(T(t)) = \frac{\delta k_2 (b T + 1) - a}{a (k_2 - 1)} = \frac{2 a \pi^2 - \delta (\pi^2 - 4) (b T + 1)}{a (\pi^2 + 4)}$$

Für $\delta = 0$ geht die Asymptode in diejenige des einfachen Modells über.

Für u an der Stelle $T(t) = 0$ folgt:

$$u(0) = \frac{\delta}{a} > 0$$

Da aus sachlogischen Gründen der Zuwachs (a) größer als der Abfall (δ) sein muss, gilt $0 \leq u(0) \leq 1$. Ferner gilt, dass sich die Funktion (D.23) im Bereich $0 < T < T_p$ im Negativen an den Pol annähert. Da die Funktion monoton in diesem Bereich ist, hat sie eine dort eine Nullstelle. Für die Nullstelle gilt das nachfolgende Polynom:

$$0 = T^4 + \frac{\delta k_2 - a}{\delta b k_2} T^3 + \frac{2 k_1}{k_2} T + \frac{2 k_1}{b k_2}$$

Gemäß der veränderten HAMILTONfunktion verändert sich auch die Funktion der Kovariablen p :

$$\dot{p} = -[1 + (p - 1) u(t)] g'(T) + \delta p$$

Das neue Gesamtsystem hat demnach das folgende Aussehen:

$$\begin{aligned} S(t) &= \int_t^{t_e} (1 - u(t)) g(T) dt \\ \dot{T} &= u(t) g(T) - \delta T \\ \dot{p} &= -[1 + (p - 1) u(t)] g'(T) + \delta p \end{aligned} \tag{D.24}$$

und für den Fall, dass die Trajektorie auf die Berandung trifft und $0 \leq u(t) \leq 1$ gilt, ergibt sich für das System:

$$\begin{aligned} S(t) &= \int_t^{t_e} \left(g(T) - \frac{\delta T (2 k_1 + k_2 T^3)}{2 k_1 + (k_2 - 1) T^3} \right) dt \\ \dot{T} &= \frac{T [\delta (2 k_1 + k_2 T^3) - g(T) T^2]}{2 k_1 + (k_2 - 1) T^3} \\ \dot{p} &= - \left\{ 1 + (p - 1) \frac{\delta (2 k_1 + k_2 T^3) t - g(T) T^3}{g(T) [2 k_1 + (k_2 - 1) T^3]} \right\} g'(T) + \delta p \end{aligned} \tag{D.25}$$

Analog zum Vorgehen beim einfachen Modell gehen wir davon aus, dass zum Zeitpunkt t_e die Verteilfunktion $u(t)$ ihr Minimum annimmt. D.h., $u(t) = 0$. Damit hat das System (D.24) nachfolgendes Aussehen:

$$\begin{aligned}
S(t) &= \int_t^{t_e} g(T) dt \\
\dot{T} &= -\delta T \\
\dot{p} &= g'(T) + \delta p
\end{aligned} \tag{D.26}$$

Die Lösung von (D.26):

$$\begin{aligned}
S(t_e) &= \frac{a}{b\delta} \ln \left(\frac{1 + b c_1 e^{-\delta t}}{1 + b c_1 e^{-\delta t_e}} \right) \\
\dot{T} &= c_1 e^{-\delta t} \\
\dot{p} &= e^{\delta t} \left(\frac{a}{\delta b c_1 (1 + b c_1 e^{-\delta t})} + c_2 \right)
\end{aligned} \tag{D.27}$$

Im fall, dass $u(t) = 1$, ergibt sich folgendes System:

$$\begin{aligned}
S(t) &= 0 \\
(a - \delta) t &= \ln \left\{ \frac{T [a - \delta (1 + b T_0)]^{\frac{a}{\delta}}}{T_0 [a - \delta (1 + b T)]^{\frac{a}{\delta}}} \right\} \\
p(t) &= c_3 e^{\delta t - \int g'(T) dt}
\end{aligned} \tag{D.28}$$

Da $\int g'(T) dt$ in der dritten Gleichung des System (D.28) eine monotone Funktion ist, wird $p(t)$ nur einmal den Funktionswert 1 annehmen. Daraus folgt, dass es nur einen Schaltzeitpunkt t_s geben kann. Somit gilt das Gleichungssystem (D.28) von $0 \leq t \leq t_s$. Ab dem Zeitpunkt t_s gilt das System (D.25). $T(t_s) = c_1$. Unter Benutzung der ersten Gleichung im System (D.27) und der zweiten Gleichung im System (D.28) und der Definition $x := c_1$ erhält man eine Bestimmungsgleichung für die Ährenmasse:

$$S(t_e) = \frac{a}{b\delta} \ln \frac{1 + b x e^{-\delta t_e}}{1 + b x \left(\frac{x [a - \delta (1 + b T_0)]^{\frac{a}{\delta}}}{T_0 [a - \delta (1 + b x)]^{\frac{a}{\delta}}} \right)^{\frac{1}{a-\delta}}} \tag{D.29}$$

Um den optimalen Wert von x zu bestimmen, muss (D.29) nach x abgeleitet werden:

$$S'(t_e) = \frac{a}{\delta} \frac{a - \delta - b \delta x - \frac{x [a - \delta (1 + b T_0)]^{\frac{a}{\delta}}}{T_0 [a - \delta (1 + b x)]^{\frac{a}{\delta}}} \{b x (1 + b x) + [a - (\delta - 1)(1 + b x)] e^{\delta t_e}\}}{(b x + e^{\delta t_e})(\delta - a + b \delta x) \left[1 + b x \left(\frac{x [a - \delta (1 + b T_0)]^{\frac{a}{\delta}}}{T_0 [a - \delta (1 + b x)]^{\frac{a}{\delta}}} \right)^{\frac{1}{a-\delta}} \right]} \quad (\text{D.30})$$

Setzt man (D.30) gleich null, so erhält man das optimale x . Die daraus resultierende Gleichung lässt sich nur noch numerisch lösen. Es gilt aber auch wie beim einfachen Modell, liegt x_{opt} innerhalb des berandeten Bereichs oder auf dem Rand, so ist der Schnittpunkt der Trajektorie mit der Randkurve zu untersuchen. Für diesen Punkt gilt:

gibt es eine Steuerung, die die Bahnkurve auf der Randkurve hält, dann ist das System (D.25) für den restlichen Bahnkurvenverlauf zuständig. Falls nicht, dann ist der Schnittpunkt der optimale Wert für T_e . Kennt man T_e , so lassen sich auch die übrigen Parameter bestimmen.

D.4 Modell mit offenem Ende

Ist das Ende des Prozesses nicht bekannt, dann lässt sich die optimale Zeit t_e dadurch bestimmen, dass die HAMILTONfunktion zu diesem Zeitpunkt gleich null sein muss. Unter Verwendung von (D.22) erhält man:

$$H = g(T_e) [1 + (p(t_e) - 1) u(t)] + \mu \dot{h} - \delta p(t_e) T_e = 0 \quad (\text{D.31})$$

Aus der Transversalbedingung (D.8) erhält man den Endwert der Kovariablen $p(t_e)$:

$$p(t_e) = \lambda \left(\frac{2 k_1}{T_e^3} + k_2 \right)$$

Unter Verwendung von (D.8) erhält man aus (D.31) eine zusätzliche Bestimmungsgleichung, um die neu entstandene Größe t_e zu ermitteln. Für den Fall, dass die Trajektorie am Ende nicht auf der Berandungskurve entlang läuft, gilt, dass $u(t_e) = 0$ und $\mu = 0$ sind. Diese Bedingungen und $p(t_e)$ in (D.31) eingesetzt, ergibt:

$$0 = g(T_e) - \delta \lambda \left(\frac{2 k_1}{T_e^3} + k_2 \right) T_e$$

Unter Verwendung von (D.6) erhält man die endgültige Beziehung:

$$0 = T_e^4 + \frac{\delta \lambda k_2 - a}{\delta \lambda b k_2} t_e^3 + \frac{2 k_1}{k_2} T_e + \frac{2 k_1}{b k_2} \quad (\text{D.32})$$

Alle weiteren Berechnungen lassen sich nur noch numerisch durchführen.