

Die Energieversorgung der Lebewesen in der Stammesgeschichte

Von Univ.-Prof. Dr. Engelbert Broda

Vortrag, gehalten am 18. Juni 1969

Die Lebensprozesse erfordern ständige Arbeitsleistung. Mechanische Arbeit ist für die Bewegung der Lebewesen und die Überwindung äußerer Widerstände notwendig. So braucht ein 70 kg schwerer Mensch zur Besteigung eines 1000 Meter hohen Berges im theoretischen Minimum 70 000 kgm = 165 (Kilo-)Kalorien. Auch wenn sich der Organismus nicht bewegt, ist „innere Arbeit“ zu leisten. So werden 45 Kalorien gebraucht, um 1 kg Kalium als Chlorid entgegen einem 20fachen Konzentrationsgefälle aus dem Blutserum in die Blutkörperchen zu pumpen, und für die Synthese von 1 kg Eiweiß aus Aminosäuren sind etwa 25 Kalorien nötig. Dies gilt für „reversibel“ geführte Prozesse; diese erfolgen unendlich langsam. Prozesse, die mit endlicher Geschwindigkeit ablaufen, haben geringeren Wirkungsgrad. Daher ist die von

den Lebewesen für die gleichen Zwecke benötigte Energie in Wirklichkeit viel größer.

In der zeitgenössischen Biosphäre wird die Energie letzten Endes fast ausschließlich aus dem Sonnenlicht erhalten. Die grünen Pflanzen verwandeln durch Photosynthese Lichtenergie in chemische Energie. Die von ihnen unter Reduktion von CO_2 aufgebauten organischen Stoffe werden von ihnen selbst und von den nichtphotosynthetischen Lebewesen, u. a. von vielen Arten von Bakterien sowie von den Pilzen und Tieren, zur Energiegewinnung verwertet. Die Stoffe können manchmal zunächst vergoren werden, und die Produkte der Gärung werden veratmet, wobei wieder CO_2 entsteht. In anderen Fällen findet direkte Veratmung zu CO_2 statt. Durch die gegenläufigen Prozesse von photosynthetischer Reduktion und respiratorischer Oxidation werden nach grober Schätzung jährlich 100 Milliarden Tonnen Kohlenstoff der Atmosphäre entzogen und ihr wieder zurückgegeben — mindestens 50mal mehr, als dem Kohlenstoffgehalt des jährlich geförderten und zum größten Teil auch wieder verbrannten Erdöls entspricht.

Die Photosynthese erfolgt in den meisten Pflanzen durch Chloroplasten, eine Art von subzellulären „Organellen“, die Atmung in den meisten Pflanzen und in den Tieren durch Mitochondrien, eine andere Art von Organellen. Die Nutzbarmachung der in Stoffen niedergelegten chemischen

Energie für chemische, mechanische oder andere Zwecke erfordert zumeist, daß zunächst in einer mit Gärung oder Atmung gekoppelten endergonen (freie Energie bindenden) Reaktion Adenosintriphosphat (ATP) aus Adenosindiphosphat (ADP) und Orthophosphat aufgebaut wird. Bei der Anwendung des ATP wird dieser Aufbau rückgängig gemacht, und die in ATP gespeicherte chemische Energie steht für Arbeitsleistung zur Verfügung.

Gegenwärtig kommt also der Pflanze insofern der bioenergetische Primat zu, als ganz vorwiegend durch sie das Sonnenlicht nutzbar gemacht wird. (Viel weniger wird von den photosynthetischen Bakterien beigetragen — siehe später.) Ohne Pflanzenwuchs könnte daher auch kein tierisches Leben, wie wir es kennen, dauernd existieren. Wenn aber Pflanzen vorhanden sind, kann die Biosphäre mit ihren gegenläufigen Prozessen in alle Zukunft weiter bestehen — so lange die Sonne scheint. Welche Aussagen sind nun andererseits über die Existenz und Entwicklung dieser bioenergetischen Prozesse in der Vergangenheit möglich?

Gewiß bestehen die heute ablaufenden Prozesse schon seit langem. In der ersten Periode, die uns reichlich Fossilien hinterlassen hat, im Kambrium (Beginn vor 600 Millionen Jahren = 0,6 Äonen), haben schon zahlreiche höhere Pflanzen und Tiere existiert, und ihre bioenergetischen Prozesse waren zweifellos den uns heute vertrauten Prozessen sehr

ähnlich. Doch können wir die gleiche Annahme nicht machen, wenn wir weiter in die Vergangenheit zurückblicken. Wenn man überhaupt glaubt, daß das Leben auf der Erde aus unbelebten Stoffen entstanden ist und daher anfangs einfach und primitiv war, muß man die Existenz von Pflanzen für die ersten Zeiträume verneinen.

Der photosynthetische Apparat der höheren Pflanze, der ihre spezifische Stoffwechsel- und bioenergetische Leistung ermöglicht, ist nämlich stark entwickelt. In ihrem inneren Aufbau zeigen die Chloroplasten erstaunliche Differenzierung, und die Biochemiker haben in diesen Organellen bereits eine große Zahl von kompliziert gebauten Stoffen aufgefunden, deren Anwesenheit — und zwar in ganz bestimmter räumlicher Anordnung — für die Funktion unentbehrlich ist. Unmöglich die Annahme, daß die Pflanze mit ihren Chloroplasten fix und fertig aus leblosem Material entstanden ist!

Da wir nun an pflanzen-unabhängiges Leben nicht gewöhnt sind, glaubte man sich durch Jahrzehnte in einer Sackgasse. Man könnte vielleicht eine Lösung des Problems der Entstehung der bioenergetischen Prozesse von der Seite der Induktion her erwarten, d. h. von einer Suche nach Überresten primitiver Lebewesen in ältesten Gesteinsschichten und von der Analyse derartiger Überreste. Leider sind die Ergebnisse solcher Untersuchungen bis in

die letzte Zeit bescheiden gewesen. Das ist verständlich, denn die einfachsten Lebewesen waren wahrscheinlich von vornherein zart und vergänglich, und außerdem sind ihre Überreste während enormer Zeiten zerstörenden Einflüssen ausgesetzt gewesen.

Als fruchtbarer hat sich die Deduktion erwiesen, und zwar verdanken wir die entscheidenden Annahmen und Überlegungen über den Ursprung des Lebens O p a r i n (1924) und (unabhängig) H a l d a n e (1929). Der Ausgangsgedanke war, daß die Atmosphäre der Urerde keinen freien Sauerstoff enthielt. Diese Annahme ist insofern begründet, als im Sonnensystem überhaupt Wasserstoff gegenüber anderen Elementen vorwiegt. Dies war wohl auch die Lage in der Uratmosphäre. Unter Einwirkung der ultravioletten Strahlung der Sonne konnten sich aus H_2 , H_2O , CH_4 , CO , CO_2 , NH_3 , N_2 und dgl. organische Stoffe bilden. Diese waren unter den gegebenen Verhältnissen keiner Oxidation durch freien Sauerstoff ausgesetzt. Pflanzen waren also zur Bildung und Nachbildung organischer Stoffe nicht erforderlich.

Die Ausbeute an photochemisch erzeugter organischer Substanz war groß, weil die UV-Strahlen damals reichlich bis zur Erdoberfläche durchdringen konnten. Die Stratosphäre enthielt nämlich mangels an freiem Sauerstoff im Gegensatz zur Gegenwart kein Ozon; dieses Gas absorbiert UV-

Licht intensiv. Ureys Mitarbeiter Miller hat 1952 in berühmten Versuchen gezeigt, daß bei Bestrahlung geeigneter Gasmischungen zahlreiche organische Verbindungen erzeugt werden, unter denen sich auch Bausteine von Lebewesen (wie Aminosäuren) befinden.

Durch Aufnahme der auf der Urerde photochemisch gebildeten Stoffe durch den Urozean entstand eine „Ursuppe“. In dieser entwickelten sich dann in Prozessen, die von Oparin, Bernal und anderen diskutiert wurden, aber hier nicht besprochen werden können, Vor-Lebewesen, die von Pirie „Eobionten“ genannt wurden. Von diesen stammten einfache Lebewesen ab, die vermutlich den heutigen Bakterien ähnlich waren. Ebenso wie diese bestanden sie wohl aus Zellen, die von einer Membran (Lipoid + Protein) umgeben waren. Durch die Membran kann die Zelle ein mehr oder weniger konstantes inneres Milieu aufrecht erhalten.

Die Eobionten und einfachsten Lebewesen mußten demnach in einer sauerstofffreien („anoxygenen“) Atmosphäre nutzbare Energie finden. Offenbar deckten sie ihren Energiebedarf durch gärungsähnliche Prozesse. Das Leben auf Grund von Gärung wurde schon von Pasteur als „Leben ohne Luft“ bezeichnet. Nach der modernen Auffassung, die von Wieland, Kluyver und Kalckar begründet wurde, ist das Wesen der Gärung die

energieliefernde (exergone) Verschiebung von Wasserstoffatomen von einer zur anderen Molekülart. (Die H-Atome sind natürlich, abgesehen von den hier belanglosen Wasserstoff-Ionen, mit Elektronen identisch.) Es handelt sich also um ausnutzbare Oxidations-Reduktions- (Redox-) Reaktionen. Beispielsweise entsteht bei der alkoholischen Gärung der Hefepilze und mancher Bakterien aus Glukose (hochreduzierter) Alkohol und (hochoxidiertes) CO_2 . Die zeitgenössischen Bakterien sind zu einer verwirrenden Vielfalt von Gärungsprozessen befähigt.

Zu den Bakterien, die durch Gärungen nicht nur leben können, sondern müssen, und die Sauerstoff nicht einmal vertragen, gehören z. B. die Clostridien. Manche Clostridien gewinnen Energie durch „Spaltung“ von Glukose in 3 Moleküle Essigsäure, andere Arten zersetzen organische Stoffe zu CO_2 , H_2 und anderen Produkten. Organismen, die ihren Energiebedarf durch Vergärung organischer Substrate ohne freien Sauerstoff decken, werden als „anaerobe Organotrophe“ bezeichnet. Zu ihnen gehörten offenbar die ersten Lebewesen.

Zweifellos gab es zu jeder Zeit vielerlei Formen von Lebewesen. Diese Arten rangen miteinander (im Sinne D a r w i n s) im Kampf ums Dasein. Für das erfolgreiche Überleben mußte die Fähigkeit zur Arbeitsleistung mitentscheidend sein. Früher oder später wurde die Eigenschaft erworben, die

Energie weitgehend über die Form von ATP zu gewinnen und auch wieder anzuwenden. Die Nützlichkeit des „ATP-Systems“ erhellt aus der Tatsache, daß sich sämtliche heute existierende Lebewesen seiner bedienen. U. a. ist ATP für den Aufbau von Eiweiß und von Nukleinsäuren unentbehrlich. So führt auch die alkoholische Vergärung eines jeden Moleküls Glukose zum Aufbau von 2 Molekülen ATP, die dann zur Verwertung bereit stehen.

Um auch für die Nachkommen nützlich zu sein, mußten die bioenergetischen Fähigkeiten der Individuen verankert, also in genetischer (Erb)-Substanz festgelegt werden. In den heutigen Organismen erfolgt diese „Kodierung“ durch Desoxyribonukleinsäure (DNS), und man glaubt, daß diese Substanz oder ihre einfacheren Vorläufer schon früh für die Vererbung maßgebend wurden. Man darf annehmen, daß die Entwicklung jedenfalls schon seit sehr langer Zeit durch den heute geläufigen Mechanismus von Mutation + Selektion erfolgte. Bei der Vererbung ergaben sich demnach von Zeit zu Zeit zufällig Änderungen der Struktur der DNS, und es blieben bevorzugt jene Wesen am Leben und pflanzten sich fort, deren DNS auf Grund ihrer besonderen Zusammensetzung einen günstigen Aufbau der Zellen bewirkte. Doch kann auf diese sehr wichtige Problematik hier ebenfalls nicht eingegangen werden.

Da sich die Urlebewesen mit zunehmender Geschwindigkeit vermehrten, organisches Material durch UV-Licht aber nur mit etwa konstanter Geschwindigkeit nachgebildet wurde, mußte sich die Ursuppe allmählich erschöpfen — ähnlich wie auch eine Zuckerlösung, in der sich Hefe befindet, selbst dann verarmt, wenn Zucker gleichförmig nachgeliefert wird. Daher mußten jene Lebewesen entscheidende Vorteile gewinnen, die eine neue Energiequelle erschlossen. Es scheint uns nachträglich, daß nur die direkte Ausnutzung von Sonnenlicht durch die Organismen in Frage kam. Man kann ja unseren damaligen Vorfahren die Erschließung von Atomenergie aus Uran 235 kaum zumuten!

Durch die Zellen verwertet wurde offenbar das sichtbare Licht. Dieser Gedanke wird schon dadurch nahegelegt, daß UV-Licht auch durch die heutigen Lebewesen kaum nutzbar gemacht wird. Begreiflich: Da die Photonen (Quanten) des UV-Lichts besonders energiereich sind, wirken sie eher molekül-zerstörend, als daß sie in den komplizierten und empfindlichen Molekülen der Organismen sachte Umwandlungen herbeiführen würden. Solche wohldefinierte, nicht-destruktive Umwandlungen sind für (Kreis-) Prozesse notwendig, bei denen der Ausgangszustand wieder hergestellt werden soll, so auch für photochemische Prozesse zur Energiegewinnung. Doch war die Abhängigkeit der Lebewesen von sichtbarem Licht kein Nachteil, denn

der solare Energiefluß ist im sichtbaren Bereich trotz der geringeren Energie der Einzelphotonen wegen ihrer größeren Zahl viel stärker als im UV-Bereich.

In den gegenwärtigen Photosynthetikern hebt das Lichtquantum bei seiner Absorption ein Elektron des Chlorophylls auf eine höhere Bahn. Ein solches relativ schwach gebundenes Elektron wird leicht an ein Oxidationsmittel abgegeben, wobei im Chlorophyllmolekül ein Loch hinterbleibt. Das Loch wird durch ein Elektron gestopft, das durch ein Reduktionsmittel gespendet wird, dieses bezieht seinerseits ein Elektron von einem weiteren Reduktionsmittel usw. usw. Das Gesamtergebnis ist also ein Elektronenfluß über eine Anzahl von Stoffen. Zu den Gliedern dieser Kette gehören in den uns bekannten photosynthetischen Lebewesen unter anderem Cytochrome, Flavoproteine und NAD oder NADP (Nikotinamid-Adenin-Dinukleotid (-Phosphat), auch als DPN bzw. TPN bekannt). Mit dem Elektronenfluß der Photosynthese ist nach Arnon auch ein direkter Aufbau von ATP verbunden („Photophosphorylierung“).

Die Entstehung der ersten photosynthetischen Lebewesen bietet insofern eines der schwierigsten und interessantesten Probleme, als über Zwischenstufen nichts bekannt ist. Es ist ganz unklar, in welcher Weise es früher einmal Übergangsformen gegeben hat. Diese Schwierigkeit hat einerseits

Granick und andererseits Gaffron zum Vorschlag veranlaßt, daß die photosynthetischen Lebewesen ursprünglich waren. Jene photochemischen Reaktionen, die zur Entstehung der Ursuppe führten, sollen in photosynthetischen Reaktionen von Eobionten eine unmittelbare Fortsetzung gefunden haben, ohne daß es zuerst ein Stadium nichtphotosynthetischer Organotrophie gegeben habe. Die gärenden Anaerobier sollen also erst später als die Photosynthetiker und aus ihnen entstanden sein. Diese Ansicht der beiden hervorragenden Autoren hat allerdings nicht viel Anklang gefunden.

Freilich ist zuzugeben, daß in unserer Umwelt zwischen den primitiven Nichtphotosynthetikern, etwa den Clostridien, und den Photosynthetikern eine arge Kluft besteht. Die heute existierenden Lebewesen sind entweder photosynthetisch, oder sie sind es nicht. Die Tiefe der Kluft wird allerdings dadurch verringert, daß es neben den hochentwickelten grünen Pflanzen einfachere photosynthetische Organismen gibt, nämlich die von Engelm ann 1883 identifizierten photosynthetischen Bakterien. Auch sie fangen das Licht durch Abarten von Chlorophyll ein. Es gibt in der heutigen Natur nicht sehr viele Arten dieser Lebewesen, und sie spielen in ihrem Gesamthaushalt eine relativ bescheidene Rolle, aber wir können uns glück-

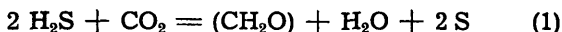
lich schätzen, daß wir sie noch beobachten und als Versuchsmaterial verwenden können.

Nachdem sich besonders der österreichische Pflanzenphysiologe Molisch um die Erforschung der photosynthetischen Bakterien verdient gemacht hatte, kam der Niederländer Van Niel zur Erkenntnis, daß diese im Unterschied zur grünen Pflanze niemals Sauerstoff freisetzen. Manche photosynthetische Bakterien, die „schwefelfreien Purpurbakterien“ leben in organischen Nährböden. Das bioenergetische Prinzip dieser photosynthetischen Organotrophen („Photoorganotrophen“) kann vereinfachend so formuliert werden, daß sie das Licht letzten Endes dazu verwenden, spontan verlaufende (exergone) Redox-Reaktionen rückgängig zu machen, also Wasserstoff endergon zu verschieben.

Da diese photosynthetischen Bakterien ebenso wie die nichtphotosynthetischen Organotrophen organische Stoffe in (relativ großer) „Substratmenge“ (also nicht nur wie Vitamine in winziger „katalytischer Menge“) benötigen, kann man zur Annahme kommen, daß sie den letzteren stammesgeschichtlich relativ nahestehen. Dann wäre zu schließen, daß sie — genauer: ihre nach dem gleichen Prinzip arbeitenden Vorfahren — die ältesten Photosynthetiker darstellen. Zusammen aus ihnen und aus den nichtphotosynthetischen Organotrophen, die ja in den Gärungen exergone Redox-Reaktionen bewir-

ken, kann man bereits ein System aufbauen, das durch seine kompensierenden bioenergetischen Reaktionen unbegrenzt weiter wirkt, falls nur Licht zur Verfügung steht.

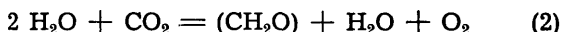
Die schwefelfreien Purpurbakterien sind also auf organisches Substrat angewiesen. Sie können zwar auch Kohlenstoff in CO_2 nutzbar machen, aber dies nur insofern, als organisches Reduktionsmittel (oder freier Wasserstoff) vorhanden ist. Daher kann es als ein wichtiger Schritt in der bioenergetischen Entwicklung betrachtet werden, daß Photosynthetiker wahrscheinlich früher oder später „lernten“, auch mineralische Reduktionsmittel zur Reduktion von CO_2 heranzuziehen. So sind die „grünen Schwefelbakterien“ und die „Purpurschwefelbakterien“ zu einer Reaktion fähig, die typisch in ihrer Gesamtwirkung als



anzuschreiben ist. Dabei bezeichnet (CH_2O) in abgekürzter Schreibweise Kohlehydrat (Körpersubstanz). Photosynthetische Bakterien, die mineralische Reduktionsmittel verwenden, werden als Photolithotrophe bezeichnet. Übrigens sind viele wirtschaftlich nutzbare Lagerstätten von elementarem Schwefel durch Reaktion (1) entstanden.

Doch ist auch die Verbreitung dieser farbigen Schwefelbakterien Beschränkungen unterworfen. Nicht überall stehen reduzierte Schwefelverbindungen, etwa H_2S , zur Verfügung. Daher bedeutete es

offenbar einen weiteren entscheidenden Schritt vorwärts, als Organismen lernten, in der eben gegebenen Gleichung Schwefel durch Sauerstoff zu ersetzen:



Die Aufdeckung der Analogie der Reaktionen (1) und (2) verdankt man auch Van Niel. Anders als H_2S ist nun Wasser allgegenwärtig, wo immer Leben bestehen kann. Photosynthetiker, die Licht für Reaktion (2) verwenden können, brauchen daher für ihr Leben grundsätzlich nur Mineralstoffe, Wasser und CO_2 ; das sind die grünen Pflanzen. Die einfachsten uns bekannten Organismen, die diese Photosynthese vom pflanzlichen Typus durchführen, also die einfachsten „grünen Pflanzen“, sind die Blaualgen, und zwar noch ohne den Besitz von Chloroplasten. Die hoch entwickelte Sonderform der Photolithotrophie, durch die sich die grünen Pflanzen auszeichnen, könnte Photophytotrophie genannt werden. Wie man sieht, werden hier die Bakterien nicht zu den Pflanzen gerechnet. Diese Zurechnung ist überhaupt als überholt zu betrachten; auch schon bei den Blaualgen ergeben sich Probleme, wie man sehen wird.

Vom Standpunkt der Energetik ist allerdings Reaktion (2) ein sehr viel härterer Brocken als Reaktion (1) — sie ist viel stärker endergon. Der notwendige Aufwand an freier Energie für die Reduktion jedes Mol. CO_2 beträgt nämlich unter

Standardbedingungen 115 statt 17 Kalorien. Dies ist wohl auch die Ursache, warum die Pflanzen, einschließlich der Blaualgen, für die Verschiebung eines jeden Elektrons vom Reduktionsmittel (hier: Wasser) zum Oxidationsmittel CO_2 wahrscheinlich 2 Photonen benötigen. Diese müssen nacheinander durch 2 verschiedene Chlorophyllmoleküle (in „Photosystemen II und I“) absorbiert werden *). Die photosynthetischen Bakterien brauchen nur 1 Photon und haben nur Photosystem I.

Als Nebenprodukt erzeugen die Blaualgen (und anderen grünen Pflanzen) im Gegensatz zu den Bakterien freien Sauerstoff, weil sie ja den Wasserstoff des Wassers verbrauchen. Die Freisetzung des Sauerstoffs dürfte anfangs zu Schwierigkeiten geführt haben, denn dieses starke Oxidationsmittel konnte als Gift wirken. Noch heute ertragen, wie bemerkt, die meisten Anaerobier, z. B. die Clostridien, freien Sauerstoff nicht. Verschiedene Organismen haben eigentümliche Mechanismen entwickelt, um den Sauerstoff abzuwehren. So entgiften die vielfältigen Leuchtbakterien nach McElroy und Seliger den Sauerstoff in besonderen chemischen Reaktionen, und sie strahlen die sich ergebende Reaktionsenergie als Licht ab. Andere Organismen haben gelernt, freien Sauerstoff durch be-

*) Ein hervorragender Autor, Arnon, meint allerdings, daß doch 1 Photon ausreicht; Arnon begründet die Existenz der 2 Photosysteme in anderer Weise.

sondere Enzyme zur Synthese sauerstoffhaltiger Körperbausteine heranzuziehen.

Die Blaualgen selbst, wie sie heute existieren, verwenden den Sauerstoff ebenfalls als Oxidationsmittel von Körperbestandteilen. Das sind bei ihnen natürlich letzten Endes Produkte der eigenen Photosynthese. Doch wird von den Algen die bei der Oxidation verfügbare Energie in einer wohlorganisierten Reaktionskette zum Aufbau von ATP herangezogen — die Algen atmen. In der „Atmungskette“ fließen die Elektronen bzw. die ihnen äquivalenten Wasserstoffatome vom Reduktionsmittel zum freien Sauerstoff.

Atmungsketten haben auch jene zahlreichen organotrophen Bakterien, die entweder fakultativ aerob sind, wie z. B. die Coli-Bakterien, oder sich derart an freien Sauerstoff gewöhnt haben, daß sie ohne ihn überhaupt nicht mehr auskommen (obligate Aerobe), wie z. B. die Essigsäurebakterien oder Azotobacter. Solche Bakterien heißen chemoorganotroph. Es gibt auch atmende Schwefelbakterien (Thiobacillen). Sie oxidieren Schwefelverbindungen mit Sauerstoff und heißen daher chemolithotroph. Alle diese Arten von aeroben Chemotrophen bauen ATP durch Atmung auf. Mit Ausnahme einiger schwefelfreier Purpurbakterien haben sie keine Fähigkeit zur Photosynthese und auch kein Chlorophyll. Natürlich können sämtliche atmende Bakterien die Veratmung von freiem

Sauerstoff erst gelernt haben, nachdem durch die Tätigkeit der Algen eine Atmosphäre mit Gehalt an diesem Gas entstanden war.

(Es gibt auch Bakterien, die anaerob atmen, und zwar fakultativ oder obligat. Hier liegt nur scheinbar ein Widerspruch vor. Diese Bakterien verwenden nämlich in ihrer Atmungskette statt freien Sauerstoffs Sulfat oder andere hochoxidierte anorganische Stoffe als terminale Oxidationsmittel (Elektronenakzeptoren). Z. B. oxidieren die praktisch wichtigen „Desulfurikanten“ organische Stoffe oder freien Wasserstoff mit Sulfat und gewinnen dabei ebenso wie die aeroben Atmer Energie in Form von ATP. Obwohl die Desulfurikanten obligate Anaerobe sind, können sie ebenso wie die aeroben Atmer erst später als die Blaualgen entstanden sein, weil in einer reduzierenden Atmosphäre Sulfat instabil gewesen wäre und daher nicht vorkommen konnte.)

Es sei betont, daß nach diesen Vorstellungen die Atmungskette und der damit verknüpfte Mechanismus der ATP-Gewinnung („oxidative Phosphorylierung“) viele Male, nämlich in den Blaualgen und in vielen Bakterienarten, unabhängig neu entstanden ist. Die Bakterien hatten sich ja stammesgeschichtlich von den Blaualgen (genauer: deren Vorfahren) und zumeist auch von einander getrennt, bevor die Algen mit der Freisetzung von Sauerstoff begannen. Dazu stimmt die große Ver-

schiedenheit der Mechanismen der Atmung bei den verschiedenen Gruppen aerober Bakterien. Gemeinsam ist allerdings allen diesen Gruppen und auch den Blaualgen die Teilnahme von Pyridin-nukleotiden (NAD oder NADP), von Flavoproteinen und von Cytochromen an der Atmungskette. Dies sind die gleichen Stoffe, die auch (zusammen mit einigen anderen, insbesondere den Chlorophyllen) stets für den photosynthetischen Apparat kennzeichnend sind, wie schon erwähnt. So kann der Gedanke gefaßt werden, daß nur Abkommen photosynthetischer Bakterien ein Atmungssystem entwickeln konnten. Danach wären die Atmungsketten in ihren verschiedenen Ausführungsformen umgestaltete photosynthetische Reaktionsketten. In all diesen Ketten findet Elektronenfluß statt.

Die Entstehung der Blaualgen ermöglichte die Entstehung von dauernden Ökosystemen auf Grundlage von Licht als Energiequelle, von CO_2 als einziger Kohlenstoffquelle und von Wasser als einzigem Reduktionsmittel. Schwefelverbindungen als Energieträger sind also überflüssig geworden. Weitere grundlegende Veränderungen im Chemismus der bioenergetischen Prozesse haben die Lebewesen seither nicht mehr vorgenommen. Wohl aber haben die späteren Formen vielfach die Fähigkeit zur Durchführung älterer Prozesse beibehalten. So können photosynthetische und atmende Organismen Gärungsenergie gewinnen.

Wenn auch die weitere Entwicklung keine Abänderung des Chemismus brachte, so wurden die bioenergetischen Prozesse doch reorganisiert. Überdies ergaben sich in den Vielzellern, nachdem sie sich aus Kolonien von Einzellern entwickelt hatten, Möglichkeiten der Arbeitsteilung zwischen spezialisierten Zellen, also der Ausbildung differenzierter Gewebe und von Organen. Dies hatte natürlich bioenergetische Konsequenzen.

Worum handelte es sich bei dieser Reorganisation? Die bestehenden Vielzeller, also die höheren Pflanzen und Tiere, stammen keineswegs unmittelbar von den bisher erwähnten Einzellern ab. Die Bakterien und Blaualgen sind sämtlich „Prokaryonten“, d. h. die innere Organisation ihrer Zellen ist insofern primitiv, als sie keine durch Membranen begrenzten Organellen haben. Sie haben keine abgeschlossenen Zellkerne. Auch die bioenergetischen Prozesse laufen in intrazellulärer Lösung, an der zellbegrenzenden Membran oder schließlich an Lamellen oder Bläschen (Thylakoiden) ab, die von dieser Membran ausgehen, nicht aber in wohlbegrenzten Chloroplasten oder Mitochondrien.

Der Unterschied zwischen den Prokaryonten und den „Eukaryonten“, die über abgeschlossene Zellkerne sowie gegebenenfalls über Chloroplasten und Mitochondrien verfügen, ist kraß. Übergänge sind nicht bekannt. Nach den Meinungen von Van

Niel, Stanier, Doudoroff u. a. liegt hier die größte entwicklungsgeschichtliche Diskontinuität innerhalb der belebten Welt vor. Alle höheren Lebewesen leiten sich direkt von eukaryontischen Einzellern ab. Zu diesen Einzellern gehören die Algen mit Ausnahme der Blaualgen, die Protozoen und die niederen Pilze.

Über den Ursprung der Eukaryonten ist eine Diskussion im Gange, über die hier nicht ausführlich berichtet werden kann. Es sei nur kurz erwähnt, daß nach der einen Meinung die intrazellulären Organellen anfangs aus prokaryontischen Endosymbionten entstanden. So könnten sich die Chloroplasten aus parasitischen Blaualgen, die Mitochondrien aus parasitischen atmenden Bakterien entwickelt haben. Diese Blaualgen hätten von vornherein keine Fähigkeit zur Atmung gehabt, oder sie hätten sie verloren. Die einhüllende Membran der Organellen wäre dann aus der Zellmembran der Parasiten hervorgegangen. Tatsächlich sind zeitgenössische endoparasitische Blaualgen bekannt, die ihre Selbständigkeit noch nicht vollständig verloren haben und Chloroplasten vortäuschen. Nach der zweiten Meinung sind die intrazellulären, der Energiegewinnung dienenden Organellen über Bläschenbildung aus den Lamellen entstanden, die sich von der Zellmembran ableiten.

Wie dem auch sei, jedenfalls haben sich die

eukaryontischen Zellen mit ihren getrennten und spezialisierten Organellen als leistungsfähiger erwiesen. So ergeben die Mitochondrien bei der Veratmung eines Moleküls Glukose nicht weniger als 38 Moleküle ATP, also 19mal mehr als bei seiner (alkoholischen oder Milchsäure-) Vergärung; das ist auch mehr, als Bakterien bei der Veratmung von Glukose gewinnen. Überdies sind die Organellen vielfacher Regelung fähig und können daher — z. B. hormonal — dem Bedarf der Zelle angepaßt werden. Wohl aus diesen Gründen ist es nicht zur Ausbildung höherer Lebewesen mit ihren Geweben aus prokaryontischen, sondern nur aus eukaryontischen Zellkolonien gekommen.

Besondere Zellen in den höheren Tieren und Pflanzen vollbringen spezialisierte bioenergetische Leistungen. So leisten die Muskelzellen mechanische Arbeit, Leber- oder Drüsenzellen besondere Formen chemischer Arbeit, Nervenzellen oder die Zellen elektrischer Organe elektrische Arbeit, Zellen von Scheidewänden (z. B. von Schleimhäuten), transzelluläre osmotische (Pump-)Arbeit. Außerdem haben die höheren Lebewesen die Probleme des Langstreckentransports von Substraten und Produkten des Energiestoffwechsels gelöst. Schließlich müssen die Organe und Gewebe hormonal oder neural koordiniert und gesteuert werden, d. h. es wurden biokybernetische Mechanismen entwickelt.

Erfreulicher Weise beginnt nun allmählich auch die Induktion, also die Erforschung ältester Erdschichten mit modernen Methoden der Licht- und Elektronenmikroskopie sowie der Mikrochemie Ergebnisse zu zeitigen. Fossile Mikroorganismen wurden von **B a r g h o o r n** und anderen in Nordamerika und Südafrika bis hinab in Schichten aufgefunden, deren Alter sich radiometrisch zu 3,2 Äonen ergibt. Die älteren dieser Mikrofossilien wurden als Prokaryonten identifiziert, doch wurden in kalifornischen Gesteinen mit dem Alter von 1,3 Äonen auch schon eukaryontische Algen entdeckt. Man muß natürlich beurteilen, inwieweit nicht Organismen nachträglich in die Schichten eingewandert sein können.

Nach chemischer Methodik wird außerdem in alten Sedimenten nach Stoffen gefahndet, die vermutlich aus Lebewesen entstanden sind. Zu ihnen gehören die von **A b e l s o n** in solchen Schichten aufgefundenen Aminosäuren und die von **C a l v i n** untersuchten verzweigten Kohlenwasserstoffe (Isoprenderivate). Hier besteht wieder die Gefahr, daß Substanzen während der langen Zeiträume aus jüngeren Schichten nachgesickert sind und dann ein ursprüngliches Vorkommen in den älteren Schichten vortäuschen; manche der Stoffe könnten auch abiogen entstanden sein.

Schließlich auch erhält man wichtige Hinweise auf die bioenergetischen Entwicklungen aus dem

Oxidationszustand alter Gesteine. So lag ursprünglich gewiß alles Eisen der Erdoberfläche in Form von (wenig gefärbten) Ferroverbindungen vor. Vor etwa 2—3 Äonen traten in eisenhaltigen Gesteinen rote Bänder auf, die von Cloud durch lokale Entwicklung von freiem Sauerstoff und Entstehung von Ferriverbindungen als Folge der Tätigkeit der Blaualgen gedeutet werden. Ein allgemeiner Umschwung der Atmosphäre zu einem oxidierenden Zustand dürfte schließlich nach Aussage der Gesteinsanalyse vor etwa 2 Äonen eingetreten sein, und zwar erst nachdem das Eisen im Ozean oxidiert und ausgefällt worden war.

Ein Alter von Fossilien von mehr als 3 Äonen ist insofern überraschend, als das gesamte Alter der Erde nur etwa 4,5 Äonen betragen dürfte. Der ganze lange Weg von der leblosen Uerde über die Ursuppe bis zur Ausbildung zellulärer Organismen — zweifellos schon mit ausgeprägter innerer Organisation — hat demnach weniger als ein Drittel der Existenzzeit der Erde beansprucht.

Seit dem Erscheinen von Schrödingers kurzem, aber geistvollem Buch „What is Life?“ im Jahre 1945 ist die Frage des Entropieflusses durch die Biosphäre zur Diskussion gekommen. Die Biosphäre bleibt, im Ganzen gesehen, auch über sehr lange Zeiträume in einem stationären Zustand, d. h. ihr Stoffgehalt, ihr Energiegehalt und ihr Entropiegehalt ändern sich nicht. In bezug

auf Stoffe liegt dies auf der Hand, denn sie werden nicht in nennenswertem Maß aufgenommen oder abgegeben. Der Energiegehalt wiederum wird dadurch aufrecht erhalten, daß gleich viel Energie — als relativ kurzwellige elektromagnetische Strahlung — zufließt und — als relativ langwellige (Wärme-) Strahlung — wieder abfließt. Dagegen gilt für die Entropie natürlich kein derartiger Erhaltungssatz. Vielmehr wird bei allen natürlichen Prozessen, an denen Wärme beteiligt ist, Entropie erzeugt.

So entsteht, wie Schrödinger darlegt, auch in der Biosphäre zusätzliche Entropie, und zwar zum Teil durch die Tätigkeit der Lebewesen selbst. Nun ist die Entropie ein inverses Maß für die Arbeitsfähigkeit; je größer unter sonst gleichen Bedingungen der Entropiegehalt, desto geringer die Arbeitsfähigkeit eines Systems. Der stationäre Zustand der Biosphäre wird aber trotz der Entropieerzeugung gewahrt, indem der Zufluß an Entropie geringer ist als der Abfluß. Dies beruht darauf, daß elektromagnetische Strahlung, auf gleiche Energie bezogen, umso mehr Entropie enthält, je größer ihre Wellenlänge ist. Man kann auch mit Schrödinger statt von einem größeren Abfluß von Entropie von einem größeren Zufluß von negativer Entropie („Negentropie“) sprechen. Die Lebewesen, die ja sämtlich für ihre bioenergetische Prozesse auf Arbeitsfähigkeit angewiesen sind, verbrauchen daher

Negentropie, „ernähren sich von Negentropie“.

Zwar ist der apriorische Erkenntniswert dieser eleganten Überlegung begrenzt, d. h. sie gestattet nicht die konkrete Beurteilung oder Vorhersage bioenergetischer Prozesse oder der Linien ihrer Entwicklung. Jedoch erlaubt diese Betrachtungsweise die Einordnung des Lebensgeschehens in die irdischen energetischen Abläufe. In thermodynamischer Sicht beruht das Leben demnach auf der teilweisen Ausnützung des Negentropiegefälles der Strahlung. Dieser Gedanke wurde schon 1886 von dem Physiker Boltzmann ausgesprochen, der von Schrödinger verehrt, aber im Zusammenhang nicht genannt wurde: „Der allgemeine Lebenskampf der Lebewesen ist daher nicht ein Kampf um die Grundstoffe — auch nicht um die Energie, welche in Form von Wärme, leider unverwandelbar, in jedem Körper reichlich vorhanden ist, sondern ein Kampf um die Entropie (genauer: Negentropie. E. B.), welche durch den Übergang der Energie von der heißen Sonne zur kalten Erde disponibel wird. Diesen Übergang möglichst auszunützen, breiten die Pflanzen die unermesslichen Flächen ihrer Blätter aus und zwingen die Sonnenenergie in noch unerforschter Weise, ehe sie auf das Temperaturniveau der Erdoberfläche herabsinkt, chemische Synthesen auszuführen, von denen man in unseren Laboratorien noch keine Ahnung hat.“

Literatur

- Oparin, A. I.: Die Entstehung des Lebens auf der Erde, Berlin 1957.
- Oparin, A. I.: Das Leben. Seine Natur, Herkunft und Entwicklung, Jena 1963.
- Bernal, J. D.: The Origin of Life, London 1967.
- Kluyver, A. J. and Van Niel, C. B.: The Microbe's Contribution to Biology, Cambridge (Mass.) 1956.
- Broda, E.: The Evolution of Bioenergetic Processes, in: Progress in Biophysics and Molecular Biology, London, Vol. 21, im Erscheinen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien](#)

Jahr/Year: 1969

Band/Volume: [109](#)

Autor(en)/Author(s): Broda Engelbert

Artikel/Article: [Die Energieversorgung der Lebewesen in der Stammesgeschichte. 65-90](#)