

Physikalische Zwänge und Effizienz in der Evolution biologischer Organismen

Günter F. W. Pehl

2005

Inhalt

Einleitung

1. Die Uratmosphäre der Erde und ihre Rolle als Ursprung des Lebens	5
2. Experimente zur Simulation der chemischen Evolution	6
2.1. Die Bildung von einfachen Molekülen	6
2.1.1. Proteinogene Aminosäuren	6
2.1.2. Kohlenhydrate	7
2.1.3. Lipide	8
2.1.4. Nukleotidbasen, Nukleoside und Nukleotide	9
2.2. Die Bildung von Polymeren	11
2.2.1. Oligopeptide	11
2.2.2. Polynukleotide	16
2.2.3. Evolution der Polymere	18
3. Mögliche Vorläufer von biologischen Organismen (sphärische Körper)	19
4. Biologische Organismen	22
4.1. LUCA	22
4.2. Aggregate	22
4.3. Genverdopplung	24
4.4. Kontrollgene	25
4.5. Arbeitsteilung	26
4.6. Höherentwicklung	28
4.7. Einige weitere Beispiele für physikalische Zwänge	31
4.7.1. Bäume	31
4.7.2. Tiere	32
5. Zusammenfassung	34

Tabellen (Hauptteil)

1	Mögliche Zusammensetzungen der Uratmosphäre auf der Erde	5
2	Außerirdische Vorkommen von Bestandteilen der Uratmosphäre der Erde	5
3	Chemische Verbindungen aus der Uratmosphäre der Erde: Anteil der Synthesewege	6
4	Chemische Verbindungen aus der Uratmosphäre der Erde: Anteil der Ausgangsstoffe	7
5	Wege zur Synthese von Glykolaldehyd aus der Uratmosphäre der Erde	7
6	Kohlenhydrate in geologischen Funden und in Meteoriten	8
7	Synthesewege für Ribose und Desoxyribose	8
8	Älteste Vorkommen von Fettsäuren	9
9	Synthesewege für Nukleotidbasen aus der Uratmosphäre der Erde	9
10	Synthesewege für Nukleotide	10
11	Synthese von Harnstoff aus den Bestandteilen der Uratmosphäre der Erde	10
12	Synthese von Dicyan aus Bestandteilen der Uratmosphäre der Erde	11
13	Synthesen von Oligopeptiden aus den einfachstmöglichen Ausgangsstoffen	12
14	Synthese von Peptiden aus den einfachstmöglichen Ausgangsstoffen	13
15	Relative Hydrolysegeschwindigkeit von Dipeptiden	13
16	Aminosäure-Anteil verschiedener Copolymere (mol-%)	14
17	Proteinoid-Zusammensetzung in Abhängigkeit vom Anteil der eingesetzten Aminosäuren (mol-%)	14
18	Aminosäure-Anteil in verschiedenen Polymeren (mol-%)	15
19	Reaktionsgeschwindigkeiten bei Organismen	18
19a	Anzahl der Chromosomen und Gene sowie Mindestanzahl der Basenpaare im haploiden Genom	25
20	Veränderung der Anzahl der Kopfknochen bei Wirbeltieren	27
21	Mittlerer Anteil der gemessenen Höhe (H) an der kritischen Höhe (H_k)(%)	31
22	Elastizitätsgrenzen (σ) von grünem Holz verschiedener Baumarten (%)	31

Tabellen (Anhang)

23	Auflistung der proteinogenen Aminosäuren, die aus Bestandteilen der Uratmosphäre der Erde synthetisiert wurden (nach Synthesewegen)	37
24	Auswertung der Tabelle 23	40
25	Synthese von proteinogenen Aminosäuren aus der Uratmosphäre der Erde und deren Vorkommen	41
26	Fundstellen präkambrischer Chemofossilien, die auch proteinogene Aminosäuren enthalten	42
27	Fundstellen präkambrischer Chemofossilien, die keine proteinogene Aminosäuren enthalten	43
28	Meteoriten, die neben anderen organischen Verbindungen proteinogene Aminosäuren enthalten	43
29	Meteoriten, die organ. Verbindungen, aber keine proteinogenen Aminosäuren enthalten	47
30	Anteile der in Meteoriten gefundenen biogenen Aminosäuren	48
31	Aus den Bestandteilen der Uratmosphäre der Erde synthetisierten chemischen Verbindungen	48
32	Maximale Anzahl der Zelltypen in Kategorien	58
33	Experimentelle Mikrosysteme ("Protozellen")	58
34	Höhe und Durchmesser einzelner Bäume	59
35	Beispiele für mehrfach entstandene Merkmale bei Organismen	62

Ein organisches Wesen ist ... nicht bloß Maschine, denn die hat lediglich bewegende Kraft, sondern es besitzt eine ... sich fortpflanzende bildende Kraft, welche durch das Bewegungsvermögen allein ... nicht erklärt werden kann. (I. Kant "Kritik der Urtheilskraft, zweiter Theil"; 1790)

Einleitung

Das Phänomen der Evolution ist bei genauer Betrachtung kein rein biologisches. Es handelt sich, abstrahiert gesehen, um eine autonome Entwicklung von Systemen. Deren Untersuchung bedarf einer interdisziplinären Zusammenarbeit. Vorstöße einzelner Wissenschaftsbereiche führten zwar zu wertvollen Erkenntnissen, berührten aber kaum den Zusammenhang. Einige Autoren haben das erkannt und beginnen bei der Beschreibung der Evolution mit dem "Urknall" des Universums. Allerdings ist die Evolution der Materie (vom Urknall bis zum System von Galaxien), die auch die Bildung von Elementen und anorganischen Molekülen einschließt, etwas völlig Anderes als die Evolution von Biosystemen. Der wesentliche Unterschied besteht darin, dass die Evolution der Materie aufgrund erkennbarer Gesetze vorhersagbar ist, während die biologische Evolution durch das Wirken von Mutation und Selektion eine Prognose nicht zulässt. Doch lässt eine bloße Aneinanderreihung der (meist hypothetischen) Ereignisse bis zum derzeitigen Stand der biologische Evolution, noch keine Gesetzmäßigkeiten erkennen. Die größte mathematische Durchdringung erfolgte in der Populationsdynamik, die jedoch nur einen Zeitraum von wenigen Jahrtausenden umfasst und außerdem eine Höherentwicklung überhaupt nicht behandelt.

Untersuchungen mittels Simulationen, die einen Sollzustand vorgeben (Evolutionsstrategien und genetische Algorithmen), sind nichts weiter als Optimierungsmethoden, die technischen Zwecken dienen und, obwohl biologische Termini Verwendung finden, nichts mit der hier zu betrachtenden Evolution zu tun haben.

In dieser Arbeit soll gezeigt werden, welche Rolle physikalische Zwänge und die Effizienz von Strukturen und Prozessen bei der Entstehung und Evolution von Organismen gespielt haben könnten.

Die Bildung von komplizierten aus einfachen Molekülen, in der Literatur im Zusammenhang mit der Entstehung des Lebens auch oft als "chemische Evolution" bezeichnet, ist die Voraussetzung für die Entstehung und Weiterentwicklung komplexer Systeme (Organismen). Es ist von sekundärer Bedeutung, ob dieser Vorgang ausschließlich auf der Erde stattfand oder auf anderen Objekten im Weltall. Ebenso spielt es prinzipiell keine Rolle, wann diese Entwicklung erfolgte und vermutlich im kosmischen Bereich auch noch andauert. In der vorliegenden Arbeit wird davon ausgegangen, dass die Anfänge der chemischen Evolution auf der Erde stattfanden.

Es sei darauf hingewiesen, dass hier nur experimentell gesicherte Ergebnisse berücksichtigt wurden. Von Hypothesen, wie z.B. ein Vorgang möglicherweise abgelaufen sein könnte um eine nächst höhere Stufe der Biomolekülbildung zu erreichen, wird hier abgesehen. Sie sind in der einschlägigen Literatur bereits ausführlich behandelt worden.

Abkürzungen in den Tabellen, Spalte "Energie":

UV = UV-Strahlen; E = elektrische Entladungen; W = Wärme; Zahlen = °C.

Unter "Uratmosphäre" ist stets die angenommene Uratmosphäre der Erde (Tabelle 2) gemeint.

Stand: Mitte 2005

1. Die Uratmosphäre der Erde und ihre Rolle als Ursprung des Lebens

Nach der Bildung der Erde sind infolge der relativ geringen Gravitation die leichten Gase, hauptsächlich Wasserstoff (H₂) und Helium (He), zum größten Teil in den Weltraum entwichen. Es entstand so eine zweite Atmosphäre, die aufgrund ihrer Bestandteile für die Bildung von für die Entstehung des Lebens relevanten chemischen Verbindungen bedeutend war. Sie existierte ca. 0,5 Md. a lang (von vor ca. 4 Md. bis 3,5 Md. a). Ihre Zusammensetzung ist noch umstritten. Die Angaben beruhen auf Überlegungen, die mit oder ohne Berücksichtigung von tätigen Vulkanen, Vergleichen mit anderen Planeten unseres Sonnensystems und geologischen Befunden gemacht wurden (Tab.1). (Umfangreiche Untersuchungen haben ergeben, dass seit mindestens 3,6 Md. a oder wahrscheinlich seit 3,9 Md. a Vulkangase bestehend aus H₂O, CO₂ und SO₂ dominiert haben [78] (hier nicht berücksichtigt).

Tabelle 1: Mögliche Zusammensetzungen der Uratmosphäre auf der Erde

H ₂	N ₂	CO	CO ₂	CH ₄	NH ₃	H ₂ S	HCN	H ₂ O	Literatur
+	+	(+)	+	+	+	(+)	-	+	195
(+)	+	(+)	+	(+)	(+)	(+)	-	+	384
+	-	-	-	+	+	+	+	+	87
+	+	+	+	-	-	-	-	+	409
(+)	+	(+)	+	-	-	-	-	+	96
+	-	-	-	+	+	(+)	(+)	+	353

() = geringe Mengen

Es ist von Bedeutung, dass diese Bestandteile auch im außerirdischen Raum nachgewiesen wurden (Tab.2).

Tabelle 2: Außerirdische Vorkommen von Bestandteilen der Uratmosphäre der Erde

Moleküle	Planeten/Monde [325]	Kometen [79]	interstellare Materie	Literatur zu interst. Materie
H ₂	+	-	+	238
N ₂	+	+	+	205
CO	+	+	+	466
CO ₂	+	+	+	184
CH ₄	+	+	+	184
NH ₃	+	+	+	54
H ₂ S	-	+	+	210
HCN	+	+	+	407
H ₂ O	+	+	+	55

Anzumerken ist, dass die Möglichkeit der Bildung von NO aus CO₂ und N₂ durch Blitzeinwirkung bestand, was experimentell bewiesen wurde [302]. Damit ergibt sich eine zusätzliche Quelle zur Bildung von Stickstoffverbindungen, die hier jedoch nicht berücksichtigt wurde. Trotz einiger qualitativer und quantitativer Unterschiede in der hypothetischen Zusammensetzung der Uratmosphäre, ist doch eine Gemeinsamkeit erkennbar: die Uratmosphäre war im chemischen Sinne reduzierend. Dies war nun eine Voraussetzung für die Abfolge von chemischen Reaktionen aus den Bestandteilen der Atmosphäre, die zu biologisch relevanten Molekülen geführt haben. Da die meisten für die Entstehung des Lebens relevanten Moleküle aus der Uratmosphäre nicht spontan gebildet werden ($\Delta_R G^0 > 0$), wurde ein großes Angebot an Energie benötigt.

Als Energiequellen gab es folgende Möglichkeiten: UV-Strahlung, elektrische Entladungen, Wärme, radioaktive Strahlung, kosmische Strahlung und der Aufschlag von Boliten, wobei die drei erstgenannten wohl den größten Anteil gehabt haben dürften. UV-Strahlung konnte

infolge des Fehlens einer Ozonschicht ungehindert einwirken, häufige und heftige langanhaltende Gewitter führten zu elektrischen Entladungen und die noch nicht ganz abgekühlte Erde sowie vulkanische Tätigkeit lieferten die zu einer chemischen Reaktion notwendige Temperatur.

Nach einer neuen Kalibrierung der Lutetium-176-Zerfallsrate, wird das Alter der ersten festen Erdkruste auf 60 bis 260 Mill. a nach der Kondensation der ältesten festen Materie im Sonnensystem (vor 4,566 Md. a [137]) geschätzt [378].

2. Experimente zur Simulation der chemischen Evolution

2.1. Die Bildung von einfachen Molekülen

Die direkte Synthese aus den Bestandteilen der angenommenen Uratmosphäre der Erde ergab eine Vielzahl (über 190) von chemischen Verbindungen (hier "Primärprodukte" genannt), die zu einem großen Teil biologisch nicht relevant sind. Mittels derselben Energiequellen konnten daraus über 430 weitere Verbindungen ("Sekundärprodukte") synthetisiert werden (Tab.3).

Tabelle 3: Chemische Verbindungen aus der Uratmosphäre der Erde: Anteil der Synthesewege (%)¹⁾

<u>Primärprodukte</u>		<u>Sekundärprodukte</u>	
Syntheseweg	Anteil	Syntheseweg	Anteil
UV	29	UV	21
E	83	E	19
W	24	W	71

1) Es wurde berücksichtigt, dass zur Synthese einer Verbindung mehrere Wege möglich sind.

Tabelle 3 zeigt, dass die meisten Primärprodukte durch elektrische Entladungen und die meisten Sekundärprodukte durch Wärme synthetisiert werden konnten. An Produktklassen konnten aliphatische und aromatische Kohlenwasserstoffe, Säuren, Aldehyde, Alkohole, Nitrile, alizyklische und heterozyklische Verbindungen sowie Schwefelverbindungen synthetisiert werden. Aber auch die biologisch wichtigen Verbindungen, wie Aminosäuren, Kohlenhydrate, Nukleotidbasen, Nukleoside, Nukleotide und Oligopeptide. Dabei sind zunächst die proteinogenen Aminosäuren von Interesse. Im Folgenden ist zu berücksichtigen, dass die Lebensdauer chemischer Verbindungen in wässriger Lösung nicht unbegrenzt ist, sondern beispielsweise abhängig vom pH-Wert und der Temperatur sehr schwanken kann.

2.1.1. Proteinogene Aminosäuren

Eine sehr große Anzahl von Laborversuchen, die 1953 in diesem Zusammenhang erstmals von S. L. Miller [275] durchgeführt wurden, zeigt, dass die Synthese von biologisch relevanten chemischen Verbindungen unter den oben genannten Bedingungen möglich ist.

Ältere Versuche, die bis in die Mitte des 19. Jhd. zurückreichen, wurden zwar unter anderen Aspekten durchgeführt, liefern hier jedoch wertvolle Ergebnisse. Tabelle 23 und 24 (Anhang) zeigen die Ergebnisse zur Synthese von rezent-essentiellen (proteinogenen) Aminosäuren. Aber auch in Meteoriten und geologischen Funden des Präkambriums ("Chemofossilien") wurde ein großer Teil dieser Aminosäuren gefunden (Tab.25, 26, 28 u. 30; Anhang).

Von den 20 proteinogenen Aminosäuren konnten alle bis auf Glutamin synthetisiert werden, von dem auch keine Vorkommen festgestellt wurden. Tryptophan konnte allerdings aus CH₄, NH₃ und H₂O nur in Gegenwart von Kieselgel bei 1 000⁰ bis 1 050⁰ C gewonnen werden [437]. Es fällt auf, dass bisher, bis auf Glycin, noch keine außerirdischen Vorkommen von Aminosäuren entdeckt worden sind. Allerdings konnten in einem wässrigen Extrakt von Proben der Apollo 11-Mondmission, geringe Mengen Glycin (32 µg/kg) und Alanin (36 µg/kg)

nachgewiesen werden [298]. Außerdem wurden in Proben der Apollo 11- und 12-Mondmission in einem wässrigen Extrakt nach Hydrolyse Glycin, Glutaminsäure, Alanin und in geringen Mengen Asparaginsäure, Threonin, Serin, Tyrosin und Phenylalanin gefunden [156]. Glycin wurde auch als einzige Aminosäure im interstellaren Raum [220] und in Kometen [67] nachgewiesen.

Die sterisch aktiven proteinogenen Aminosäuren treten alle in der L-Form auf. In den Syntheseprodukten, Meteoriten und geologischen Funden sind meistens beide sterischen Formen (D und L) enthalten. Da sich die Enantiomeren in geologisch kurzer Zeit ineinander umwandeln und so Racemate bilden [8], ist es falsch, aus dem Vorhandensein einer L-Form den Schluss zu ziehen, dass es sich hierbei um eine Form biotischen Ursprungs handelt. Aus diesem Grund wird hier auch nicht zwischen den sterischen Formen unterschieden.

Wie aus der Tabelle 25 (Anhang) ersichtlich, ist auch hier der überwiegende Teil der proteinogenen Aminosäuren durch elektrische Entladungen synthetisiert worden. In Tabelle 23 (Anhang) sind die an den Synthesen beteiligten Ausgangsstoffe nach der verwendeten Energieart aufgelistet worden. Tabelle 4 zeigt den Gesamtanteil der mindest erforderlichen Ausgangsstoffe für diese Synthesen.

Tabelle 4: Chemische Verbindungen aus der Uratmosphäre der Erde: Anteil der Ausgangsstoffe (Auswertung von Tabelle 24 (Anhang))¹⁾

Ausgangsstoff	Anteil (abs.)	Anteil (%)	Ausgangsstoff	Anteil (abs.)	Anteil (%)
CH ₄	16	30,2	HCN	3	5,7
NH ₃	13	24,5	CO ₂	1	1,9
H ₂ O	13	24,5	CO	0	0,0
N ₂	7	13,2	Summe	53	100,0

1) Ohne H₂S, das nur für die Synthese von Cystein und Methionin von Bedeutung ist.

Dabei ist ersichtlich, dass die häufigsten Ausgangsstoffe CH₄, H₂O und NH₃ sind, wobei auffällt, dass CO₂ nur einen geringen Anteil und CO gar keinen hat. Mit dieser Kombination der Ausgangsstoffe konnten alle 17 schwefelfreien Aminosäuren synthetisiert werden. Dies könnte ein Hinweis darauf sein, dass diese drei Ausgangsstoffe tatsächlich ein Bestandteil der Uratmosphäre der Erde gewesen sind. Die meisten unterschiedlichen Synthesemöglichkeiten haben Glycin (20), Alanin (18), Asparaginsäure (15), Glutaminsäure (13) und Serin (13). Sie dürften bei der Bildung von Oligopeptiden bevorzugt worden sein.

2.1.2. Kohlenhydrate

Aus den Bestandteilen der Uratmosphäre der Erde konnte bisher nur der einfachste Aldehydzucker Glykolaldehyd synthetisiert werden. Dabei wurden zwei Synthesewege beschritten (Tab.5).

Tabelle 5: Wege zur Synthese von Glykolaldehyd aus der Uratmosphäre der Erde

Ausgangsstoffe	Energieform	Literatur
CO ₂ , H ₂ O	E	33, 250, 251, 253, 402
CO, H ₂	E	251

In geologischen Funden oder Meteoriten konnte Glykolaldehyd bisher nicht ermittelt werden. Er wurde jedoch in einer interstellaren Wolke in der Milchstraße gefunden [301].

Einige Kohlenhydrate wurden in geologischen Funden und Meteoriten nachgewiesen (Tab.6).

Tabelle 6: Kohlenhydrate in geologischen Funden und in Meteoriten

Verbindung	geolog. Fund	Literatur	Meteoriten	Literatur
Amylose	+	433	-	-
Arabinose	+	306, 433	+	77, 192
Galaktose	+	306, 433	-	-
Glucose	+	306, 433	+	77, 192
Glykopyranose	+	433	-	-
Mannose	+	306, 433	+	77, 192
Rhamnose	+	306, 433	-	-
Ribose	+	306, 433	-	-
Xylose	+	306, 433	-	-
Zellulose	+	433	-	-

Eine Reihe von Kohlenhydraten konnte als Sekundärprodukte synthetisiert werden. Darunter die biogenen Zucker Fructose [268], Galaktose [76, 268], Glucose [76, 208, 268], Glycerinaldehyd [461], Mannose [76, 208], Ribulose [268], Sorbose [268, 183], Xylose [76, 208, 268], Arabinose [76, 151, 208, 268] und Erythrose [461]. Von Bedeutung ist hier die Synthese von Ribose und Desoxyribose, da sie ein Bestandteil der Nucleinsäuren sind (Tab.7). Der hierfür benötigte Formaldehyd kann direkt aus Bestandteilen der Uratmosphäre synthetisiert werden (insgesamt 17 Synthesewege mit UV bzw. E als Energiequelle).

Tabelle 7: Synthesewege für Ribose und Desoxyribose

Ausgangsstoffe	Energie	Literatur
Ribose		
HCHO, H ₂ O	UV	335, 338
CH ₄ , NaHCO ₃ , Kaolin ¹⁾	E	208
Paraformaldehyd, N ₂ , H ₂ O, Serpentin ¹⁾	90	76
HCHO, H ₂ O, CaCO ₃	Siedehitze	268
HCHO, H ₂ O, Tonerde ¹⁾	Rückfluss	130
Desoxyribose		
HCHO, H ₂ O	UV	338
HCHO, Acetaldehyd, H ₂ O, CaO	≤ 50	318

- 1) Erste Spuren von Organismen wurden in Form von mikrobeähnlichen, strukturierten Fäden bzw. Zellen in Südafrika (Kromberg-Formation der Onverwacht-Gruppe) und Westaustralien (Strelley-Pool- und Apex-Chert) identifiziert [388]. Das Alter dieser Fundstellen liegt bei ca. 3,4 Md. a. Auch lässt das Verhältnis der Kohlenstoffisotope (¹²C/¹³C), das sich bei organischer Herkunft von anorganischer unterscheidet, in Sedimenten von Isua (Südwest-Grönland) [379] und Akilia (Südwest-Grönland) [285], den Schluss zu, dass lebende Organismen bereits vor ca. 3,8 Md.a existierten [172, 284] (siehe aber [458]). Neuere Untersuchungen haben ergeben, dass bereits vor ca. 4 Md. a die Divergenz zwischen Archaeobakterien und einer zu den Eukaryoten führenden Linie erfolgt sein müsste [165]. Da die Bildung erster Proteine und Nucleinsäuren wesentlich eher erfolgt sein musste, und nach Weaver [460], Sedimente des Präkambriums wenig oder kein Kaolinit und Montmorillonit enthalten, bleibt zu überlegen, ob zu dieser fraglichen Zeit (etwa vor 4 Md. a) schon für die relevanten Synthesen geeignete Tonminerale, besonders Montmorillonit, vorhanden waren. Es muss jedoch darauf hingewiesen werden, dass die erwähnten Altersangaben für Mikroorganismen noch sehr umschritten sind.

2.1.3. Lipide

Die Gruppe der Lipide beinhaltet u.a. Fette und Phosphatide. Während die Fette in der modernen Zelle als Reservestoffe und Energiespeicher dienen, sind die Phosphatide am Membranaufbau beteiligt.

Die einfachsten Phosphatide bestehen aus langkettigen Fettsäuren (unpolare Schwänze) und Phosphorsäureestern (polarer Kopfteil). Die Fettsäuren haben in rezenten Membranen eine Kettenlänge von mindestens 16 Kohlenstoffatomen, wobei gesättigte und ungesättigte Säuren auftreten. Langkettige Säuren (C_8 bis C_{19}) konnten aus Oxalsäure in wässrigem Medium in einem Bereich von 100 bis $400^{\circ}C$ synthetisiert werden [364].

Oxalsäure konnte aus einer alkalischen wässrigen Lösung von HCN nach längerem Stehen (> 1 Monat) bei Raumtemperatur [99] und aus CH_4 , N_2 , NH_4Cl und H_2O mittels elektrischer Entladungen [483] gewonnen werden.

In Meteoriten konnten höhere Fettsäuren (C_{11} bis C_{28}), darunter ungesättigte, gefunden werden [297, 300, 405]. In geologischen Funden wurden ebenfalls höhere Fettsäuren (C_{11} bis C_{24}), einschließlich ungesättigte, nachgewiesen (Tab.8) [152, 171, 406, 457].

Tabelle 8: Älteste Vorkommen von Fettsäuren¹⁾

Formation	Alter (Md. a)	n-Fettsäuren	unges. Fettsäuren	Literatur
Onverwacht	3,4	14 – 16, 18	.	152
Soudan	2,7	14, 16, 18	.	457
Gunflint	2,0	12, 14 - 20	16, 18	406, 457
Paradise Creek	1,6	11 - 24	16, 18	406

1) Angaben in Anzahl der C-Atome

Außerhalb der Erde wurden keine höheren Fettsäuren entdeckt.

2.1.4. Nukleotidbasen, Nukleoside und Nukleotide

Alle Nukleotidbasen konnten aus Bestandteilen der Uratmosphäre bzw. zusätzlich mit Ammoniumsalzen (als Puffer) synthetisiert werden (Tab.9).

Tabelle 9: Synthesewege für Nukleotidbasen aus der Uratmosphäre der Erde

Base	Ausgangsstoffe	Energie	Literatur
Adenin	HCN, H_2O	UV	335
	CH_4, NH_3	E	482
	HCN, NH_3, H_2O	20 – 90	256
		70	314, 323
		27 – 100	322
		< 100	313
	CO, NH_3, H_2	950	480
	CO, NH_3, H_2	650	480
Cytosin	HCN, H_2O	UV	335
	CH_4, NH_3	E	482
Guanin	CO, NH_3, H_2	650	480
	HCN, NH_3, H_2O	20 – 90	256
Hypoxantin	$CH_4, N_2, H_2O, (NH_4)_2CO_3$	E	208
	$CH_4, N_2, NH_3, H_2O, NH_4Cl$	E	206
Thymin, Uracil	$CH_4, N_2, H_2O, NH_4\text{-Salze}$	E	208
Xanthin	$CH_4, N_2, H_2O, NH_4\text{-Salze}$	E	208

Nukleoside konnten nur als Sekundärprodukte synthetisiert werden. Die Reaktion von CH_4 , N_2 , $(NH_4)_2CO_3$ und H_2O mittels elektrischer Entladungen führte zur Bildung von Adenosin, Cytidin, Guanosin, Thymin, Uridin und Xanthosin [207, 208]. Ein weiterer Syntheseweg ist die Reaktion der Nukleotidbasen in Meerwasser bei $100^{\circ}C$ mit Ribose. Hierbei konnten Adenosin, Guanosin und Xanthosin gewonnen werden [128]. Auch reagiert Adenin mit Ribose

bei 100⁰ C [127] und bei 170⁰ C [202]. Nukleotide konnten ebenfalls nur als Sekundärprodukte synthetisiert werden (Tab.10).

Tabelle 10: Synthesewege für Nukleotide

Nukleotid	Ausgangsstoffe	Energie	Literatur
AMP-2', AMP-3', AMP-5'	Adenosin, CO ₂ , H ₂ O		
	+ (NH ₄) ₂ HPO ₄ , NH ₄ HCO ₃	E	475
	+ (NH ₄) ₂ HPO ₄ , NH ₄ HCO ₃ , H ₂	E	475
	+ KH ₂ PO ₄ , N ₂ , H ₂	E	475
	+ KH ₂ PO ₄ , K ₂ HPO ₄ , N ₂ , H ₂	E	475, 476
	Adenosin, Na ₅ P ₃ O ₁₀ , H ₂ O	Rückfluss	389
	Adenosin, Grahamsches Salz ¹⁾ , H ₂ O	Rückfluss	389
AMP-2', ATP-5'	Adenosin, Trimetaphosphat, H ₂ O	37	53
UMP-5'	Uridin, Ca(H ₂ PO ₄) ₂	65, 85	13
	Uridin, Harnstoff ²⁾ , NH ₄ H ₂ PO ₄	85, 100	308
	Uridin, Grahamsches Salz ¹⁾	126	51
	Uridin, NaH ₂ PO ₄	160	288
α-Cytidin-5'-monophosphat	Ribose-5-phosphat ³⁾ , NH ₃ , H ₂ O,	Dampfbad	376
	Cyanamid ⁴⁾ , Cyanoacetylen ⁵⁾		
	Ribose-5-phosphat ³⁾ , NH ₃ , H ₂ O	Dampfbad	376
	Dicyan ⁶⁾ , Cyanoacetylen ⁵⁾		

- 1) Grahamsches Salz (Natriummetaphosphat) kann aus NaH₂PO₄ bei 650⁰ C gewonnen werden [389].
- 2) Harnstoff kann direkt aus Bestandteilen der Uratmosphäre der Erde synthetisiert werden (Tab.11).
- 3) Ribose-5-phosphat kann aus Ribose, Dicyan⁶⁾ und Orthophosphat bei 25⁰ C gewonnen werden [75, 151]
- 4) Cyanamid kann aus CO und NH₄⁺ mittels elektrischer Entladungen [187] oder aus NaCN, NH₄Cl und H₂O unter UV-Einwirkung [254] erhalten werden.
- 5) Cyanoacetylen entsteht direkt aus Bestandteilen der Uratmosphäre der Erde: CH₄ und N₂ [352, 374, 444], CH₄ und NH₃ [444, 467], CH₄, NH₃ und H₂O [71]. Alle Reaktionen erfolgen mittels elektrischer Entladungen.
- 6) siehe Tabelle 12

In Schema 1 (Anhang) sind Mehrstufen-Synthesen von einigen Nukleotiden aus Bestandteilen der Uratmosphäre dargestellt.

Tabelle 11: Synthese von Harnstoff aus Bestandteilen der Uratmosphäre der Erde

Ausgangsstoffe	Energie	Literatur
CO, CH ₄ , NH ₃ , H ₂ O	UV	82
CO, NH ₃	UV	80, 82, 177
HCN, H ₂ O	UV	335
CO, N ₂ , H ₂	E	61
CH ₄ , NH ₃ , H ₂ , H ₂ O	E	175, 277
CH ₄ , N ₂ , H ₂ , H ₂ O	E	277, 382
CH ₄ , NH ₃ , H ₂ O	E	70
CO, N ₂ , H ₂ , H ₂ O	E	382
CO ₂ , N ₂ , H ₂ , H ₂ O	E	382
CO, N ₂ , H ₂ O	E	170
CO, NH ₃ , H ₂ O	950	480
HCN, NH ₃ , H ₂ O	90	257
CO, NH ₃	1 000	163
HCN, NH ₃ , H ₂ O	20 – 90	256
HCN, H ₂ O	Raumtemperatur	99

Tabelle 12: Synthese von Dicyan aus Bestandteilen der Uratmosphäre der Erde

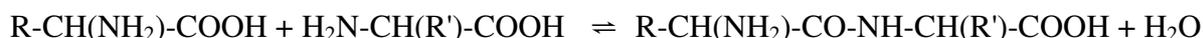
Ausgangsstoffe	Energie	Literatur
HCN	UV	283
	Hitze	327
CO ₂ , N ₂	E	38
CO, N ₂	E	329
CH ₄ , NH ₃ , H ₂ O	E	70
CH ₄ , N ₂	E	352, 444
CO, N ₂	1 500 – 1 800	373, 413, 432

In Tabelle 31 (Anhang) sind aus den Bestandteilen der Uratmosphäre der Erde synthetisierte chemische Verbindungen aufgelistet. Die Einteilung nach der Anzahl der Ausgangsverbindungen soll dazu beitragen, aus ermittelten Daten von außerirdischen Objekten, mögliche Reaktionen anzuzeigen.

2.2. Die Bildung von Polymeren

2.2.1. Oligopeptide

Proteine sind aus Aminosäuren zusammengesetzt. Ihre Bildung im wässrigen Milieu ist jedoch problematisch, da bei der Reaktion von Aminosäuren untereinander Wasser entsteht. Da dieses aber zwangsweise im Überschuss vorhanden ist, und auch aus reaktionskinetischen Gründen ($\Delta G^0 = + 8,4$ bis $+ 16,7$ kJ [477]), wird das Reaktionsgleichgewicht nach links verschoben:



Dennoch konnte eine Reihe von Oligopeptiden in wässrigem Milieu synthetisiert werden (Tab.13 u. 14). Die Problematik der Peptidsynthese in wässriger Lösung könnte durch eine Direktsynthese aus HCN umgangen worden sein. So konnte aus einer wässrigen Lösung von HCN bei Raumtemperatur nach 1 bis 6 Monaten eine polymere Substanz gewonnen werden, die hauptsächlich aus einem Aminosäure-Polymerisat besteht [98; siehe auch 280]. Auch die Reaktion von HCN in wässriger NH₃-Lösung bei Kühlung mit Eiswasser, ergab ein Polymer, dass nach Hydrolyse folgende Aminosäuren aufwies (in absteigender Menge): Glycin, Asparaginsäure, Alanin, Arginin, Histidin + Serin, Lysin, Threonin, Glutaminsäure, Leucin + Isoleucin und Valin [267].

Die Behandlung von Asparagin in wässriger Lösung mehrere Tage unter Rückfluss, ergab ein Polymer mit einem Mol.-Gew. von 380 bis 530 (3,3 bis 4,4 Aminosäurereste pro Molekül). Nach Dialyse der Lösung oder des rohen Polypeptidgemisches konnten Polymere mit einem Mol.-Gew. von 1 700 bis 3 000 (15 bis 26 Aminosäurereste pro Molekül) erhalten werden [214].

Um eine stabile dreidimensionale Struktur zu erhalten, scheinen jedoch mindestens 30 bis 40 Aminosäurereste (Einheiten) in einer Kette notwendig zu sein [465].

Da die Bildung von Peptidbindungen vom Energieinhalt der beteiligten Aminosäurereste abhängig ist, deuten die unterschiedlichen Hydrolysegeschwindigkeiten (Tab.15) darauf hin, dass die Bildung von Polypeptiden aus Aminosäuregemischen nicht einer Zufallsverteilung unterliegt, sondern die Art der Aminosäuren an der wachsenden Polymerkette sich nach deren Energieinhalt richtet. Ein Beispiel dafür ist die Synthese eines Oligopeptides aus einem Gemisch von Glutaminsäure mit Glycin und Tyrosin. Es wurde das Hexapeptid α -Pyroglutamyl-glycyl-tyrosyl- α -glutamyl-tyrosyl-glycin mit einer Ausbeute von 9 % erhalten, was bei einer Zufallskombination nie der Fall gewesen wäre [299]. Die Zusammensetzung etwaiger Oligo-

peptide auf der Urerde wäre also nicht ganz zufällig gewesen, sondern hätte physikalisch-chemischen Gesetzen unterlegen, wobei natürlich auch das Angebot an zufällig vorhandenen Aminosäuren eine Rolle gespielt hat. Eine Untersuchung thermodynamischer Eigenschaften von Dipeptiden in wässrigem Milieu zeigte, dass ein Temperaturanstieg die Stabilität der Peptidbindung gegenüber Hydrolyse erhöht [395].

Tabelle 13: Synthesen von Oligopeptiden aus den einfachstmöglichen Ausgangsstoffen¹⁾

Einfache Oligopeptide

Oligopeptid	Ausgangsstoffe	Energie	Literatur
Diglycin	CO, N ₂ , H ₂ O	E	170
	Glycin, H ₂ O	Sonnenlicht	328
		180	450
		200,225,250	181,182
	Glycin	ca. 200	167
	Glycin, Trimetaphosphat ⁷⁾ , H ₂ O	Raumtemperatur	58
Triglycin	Glycin, Na ₃ PO ₄	95	103
	Glycin, Trimetaphosphat ⁷⁾ , H ₂ O	Raumtemperatur	58
	Glycin, H ₂ O	180	450
		200,225,250	181,182
Tetraglycin	Glycin, Harnstoff ²⁾ , H ₂ O	90	295
	Diglycin, Harnstoff ²⁾ , H ₂ O	90	295
	Triglycin, Glycinamid ³⁾ , H ₂ O	105	304
Pentaglycin	Triglycin, Diketopiperazin ⁴⁾ , H ₂ O	90	295
Hexaglycin	Glycin, NH ₄ OH, H ₂ O	130	320
	Diglycin, Harnstoff ²⁾ , H ₂ O	90	295
Dialanin	Alanin, NH ₃ , H ₂ O, Na-Trimetaphosphat ⁷⁾	Raumtemperatur	346
	Alanin, Dicyandiamid ⁵⁾ , H ₂ O	Raumtemperatur	411
Trialanin	Alanin, Dicyandiamid ⁵⁾	Raumtemperatur	411
Diglutaminsäure	Glutaminsäure, H ₂ O	Sonnenlicht	328
Dileucin	Leucin, Glycin, Cyanamid ⁶⁾ , H ₂ O	UV	339
Trileucin, Tetraleucin	Leucin, Cyanamid ⁶⁾ , H ₂ O, MgCl ₂	80	162
Di-,Tri-,Tetraphenylalanin	Phenylalanin, Cyanamid ⁶⁾ , H ₂ O	80	162

Zusammengesetzte Oligopeptide

Glycylglutaminsäure	Glutaminsäure, H ₂ O	Sonnenlicht	328
Glycylglycylalanin	Alanin, Diketopiperazin ⁴⁾ , H ₂ O	90	295
Glycylleucin	Glycin, Leucin, Cyanamid ⁶⁾ , H ₂ O	UV	339
Glycyltyrosin	Tyrosin, H ₂ O	Sonnenlicht	328

1) Primär- und Sekundärprodukte

2) siehe Tabelle 11

3) Glycinamid kann aus HCN, NH₃ und H₂O bei 70⁰ C synthetisiert werden [323].

4) Diketopiperazin kann aus Glycin, Harnstoff und H₂O bei 90⁰ C synthetisiert werden [295].

5) Dicyandiamid kann aus HCN und H₂O mittels UV-Strahlung synthetisiert werden [380].

6) Cyanamid kann aus CO und NH₄OH unter Einwirkung elektrischer Entladungen synthetisiert werden [187].

7) Trimetaphosphat kann aus Harnstoff und NH₄H₂PO₄ bei 72⁰ bis 100⁰ C synthetisiert werden [324].

Die Bildung von Peptiden wird durch Verbindungen wie Cyanamid, Dicyanamid, Diketopiperazin und Phosphaten gefördert. Aber auch Cu(II)-Salze mit NaCl, die nach geochemischen Daten auf der Urerde ausreichend vorhanden waren [59], ergeben in hoher Konzentration mit Aminosäuren Oligopeptide [366]. Dabei hat sich bei der Reaktion von Paaren aus verschiedenen Aminosäuren Diglycin als ein Katalysator zur Bildung von Homo- und Hetero-Dipeptiden gezeigt [334]. Unter Gezeitsimulation (wiederholtes Eindampfen und Auflösen) wurde eine Reihe von Aminosäuren mit CuCl₂ und NaCl behandelt. Dabei konnten die Dimere von Glycin, Alanin, Asparaginsäure und Glutaminsäure gewonnen werden. Eine Dimerisation von Valin und Prolin erfolgte jedoch nicht. Außerdem wurde auch Triglycerin gebildet. Nach demselben Verfahren wurden aus Gemischen von Glycin mit jeweils einer weiteren Aminosäure beide möglichen Dimere synthetisiert (Partner-Aminosäure): Alanin, Asparaginsäure, Valin, Glutaminsäure und Prolin. Des Weiteren wurden die beiden Dimere aus einem Valin-Asparaginsäure-Gemisch gewonnen [366].

Unter wechselnden Temperaturen (200⁰ bis 250⁰ C und Abkühlung auf 0⁰ C) bei einem Druck von 23 MPa, konnten aus einer wässrigen Glycin-Lösung Di- und Triglycerin sowie Diketopiperazin gewonnen werden [182]. Bei Zugabe von CuCl₂ wurden außerdem Tetra- und Hexaglycerin synthetisiert [181].

Gute Ergebnisse wurden auch bei der Verlängerung der Peptidkette in Anwesenheit von Tonmineralen, besonders Montmorillonit, erzielt, wodurch die Stabilität der Peptidbindung gegenüber Hydrolyse erhöht wird [47, 169, 286] (siehe aber Fußnote von Tabelle 7).

Tabelle 14: Synthese von Peptiden aus den einfachstmöglichen Ausgangsstoffen

Polymer	PG	Ausgangsstoffe	Energie	Literatur
Polyglycin	.	Glycin, versch. Polyphosphate, H ₂ O	140	57 ¹⁾
	12	Glycin, NH ₄ OH, H ₂ O	140, 150	320
	18	Glycin, NH ₄ OH, H ₂ O	160	320
Peptid	12, 14, 16	Glycin, Valin, (NH ₄) ₂ HPO ₄ , H ₂ O, N ₂	140	57
Peptid	.	Glycin, H ₂ O	120, 140	41
	.	Glycin, Pyrophosphat, H ₂ O	120, 140	41

PG = Polymerisationsgrad

1) siehe auch [58 u. 103]

Tabelle 15: Relative Hydrolysegeschwindigkeit von Dipeptiden [434]

Gly-Gly = 1 Gly-Ala = 0,62 Leu-Gly = 0,23 Val-Gly = 0,015

(Hydrolysemedium: 10n HCl:Eisessig = 1:1 bei 37⁰ C)

Durch Anwendung höherer Temperaturen lassen sich Aminosäuren ebenfalls zu Polypeptiden polymerisieren. Da hierbei Wasser aus dem Reaktionssystem austritt, verschiebt sich das Reaktionsgleichgewicht zu Gunsten der Peptidbildung. Aus oben genannten Gründen ist jedoch auch hier keine gezielte Synthese möglich [189]. Das Erhitzen von Aminosäuren liefert im Allgemeinen Teere, Pyrolyseprodukte und Diketopiperazine [10, 68, 196, 272]. Es ist jedoch möglich, bei einem großen Überschuss an Asparaginsäure oder Glutaminsäure, auf thermischen Wege aus einem Aminosäuregemisch Peptide zu synthetisieren [109]. Auch ist außerdem ein ausreichender Anteil an Lysin erforderlich [108]. In frischen Lapilli und Bimsstein eines Vulkans auf Hawaii wurden Oligopeptide gefunden, deren Zusammensetzung der dieser synthetischen "Proteinoide" ähnlich ist [211].

Beim Erhitzen von Asparaginsäure mit Glutaminsäure (mol-Verhältnis 2:1) 6 h bei 175⁰ C wurde ein Polymer mit einem mittleren Molekulargewicht von 25 000 erhalten [155]. Nach Erhitzen eines Gemisches aus Aminosäuren bei 180⁰ C konnten Polymere mit einem Molekulargewicht von bis zu 300 000 isoliert werden [105, 106].

Ein Beispiel für eine Copolymerisation ist die Behandlung von Glutaminsäure (28,6 mol-%) bei 180⁰ C (30 Min.) und anschließender Erhitzung mit Glycin (71,4 mol-%) bei 170⁰, 180⁰ und 190⁰ C (60 Min.). Die Anteile an den Aminosäuren im nicht-diffundierbaren Teil des gebildeten Polymers betragen im Mittel 14,6 mol-% Glutaminsäure und 85,5 Mol.-% Glycin [154]. Tabelle 16 zeigt hier deutlich die Temperaturabhängigkeit der Zusammensetzung der Aminosäureanteile in Copolymeren.

Tabelle 16: Aminosäure-Anteil verschiedener Copolymere (mol-%)¹⁾ [153]

Glycin-Lysin-Copolymer				Asparaginsäure-Lysin-Copolymer			
Temp.	Dauer (h)	Glycin	Lysin	Temp.	Dauer (h)	Asparagins.	Lysin
180	2	86,7	13,3	170	2	35,1	64,9
190	1	76,1	23,9	180	2	33,0	67,0
200	0,5	74,5	25,5	190	2	26,8	73,2
				200	2	25,7	74,3
				210	2	23,6	76,4

1) Abhängig von Reaktionstemperatur und -zeit; Einsatz je 50 mol-% der entsprechenden Aminosäuren

Bei einer Aufschlammung von Aminosäure-Gemischen bei 65⁰, 75⁰ bzw. 85⁰ C in Wasser, bildeten sich nach 81 Tagen Proteinoide [359]. Wird Asparagin in siedendem Wasser zu Asparaginsäure hydrolysiert, entsteht ein Gemisch aus Aspartyl-oligo- polypeptiden [214]. Beim Erhitzen eines Gemisches aus verschiedenen Aminosäuren unter N₂ bei 192⁰ bis 194⁰ C (6 h) entstanden Proteinoide, deren Gehalt an Asparaginsäure, Glutaminsäure und Lysin im Bereich dessen ist, der auch in biogenen Proteinen gefunden wird [110] (Tab.17).

Tabelle 17: Proteinoide-Zusammensetzung in Abhängigkeit vom Anteil der eingesetzten Aminosäuren (mol-%) [110]

Aminosäure	E	P	E	P	E	P	E	P	E	P
Asparagins.	30,0	40,34	25,0	30,08	10,0	7,25	6,0	4,12	4,0	3,65
Glutamins.	30,0	13,91	25,0	13,78	10,0	8,75	6,0	8,07	4,0	7,45
Alanin	4,45	4,38	5,56	5,21	8,90	7,01	6,0	5,02	4,0	4,22
Arginin ¹⁾	4,45	3,85	5,56	4,47	8,90	4,75	6,0	3,99	4,0	3,46
Glycin	4,45	5,88	5,56	7,33	8,90	10,97	6,0	8,00	4,0	6,97
Histidin ¹⁾²⁾	4,45	3,87	5,56	4,28	8,90	4,75	6,0	4,59	4,0	4,03
Isoleucin	4,45	2,07	5,56	2,59	8,90	6,17	6,0	2,90	4,0	2,25
Leucin	4,45	4,75	5,56	5,25	8,90	10,95	6,0	6,53	4,0	5,33
Lysin ¹⁾	4,45	6,67	5,56	9,72	8,90	14,04	40,0	39,62	60,0	47,05
Prolin	4,45	1,90	5,56	2,26	8,90	3,82	6,0	3,70	4,0	2,56
Valin	4,45	4,83	5,56	5,38	8,90	9,97	6,0	5,37	4,0	4,81
Summe	100,05	92,45	100,04	90,35	100,1	88,43	100,0	91,91	100,0	91,78
allo-Isoleu.	-	2,07	-	2,51	-	5,05	-	2,45	-	2,04
NH ₃	-	5,77	-	6,87	-	6,23	-	5,35	-	5,46
Summe		100,29		99,73		99,71		99,71		99,28

E = eingesetzte Aminosäuren; P = Aminosäuren im Polymer

1) Hydrochlorid; 2) Hydrat

Die Aminosäure-Zusammensetzung von Polymeren in Abhängigkeit vom Syntheseweg wird in Tabelle 18 gezeigt.

Tabelle 18: Aminosäure-Anteil in verschiedenen Polymeren (mol-%)¹⁾

Aminosäure	I [215]		II [107]		III [291]	IV [266]
	E	P	E	P	P	P
Asparaginsäure	40	68,2	14,7	68,86	0,59	3,1
Glutaminsäure	40	10,1	13,3	9,77	0,02	-
Alanin	1,25	4,6	0,023	4,55	0,44	0,6
Arginin	1,25	0,6	0,023	0,92	0,02	-
Glycin	1,25	2,6	0,023	3,56	22,44	76,3
Histamin	1,25	1,5	0,023	1,20	0,06	1,7
Isoleucin	1,25	0,8	0,023	1,02	0,01	0,8
Leucin	1,25	1,2	0,023	1,43	0,11	-
Lysin-HCl	1,25	2,5	0,023	2,20	0,44	1,7
Prolin	1,25	0,2	0,023	0,35	-	-
Valin	1,25	1,3	0,023	1,03	0,04	-
Thyrosin	1,25	0,1	0,023	0,11	0,15	1,9
Methionin	1,25	2,6	0,023	1,89	-	-
Phenylalanin	1,25	1,0	0,023	1,38	-	-
Serin	1,25	0,7	0,023	0,64	0,33	2,8
Tryptophan	1,25	0,7	0,023	0,66	-	-
Cystein	1,25	0,2	0,023	0,11	-	-
Tyrosin	1,25	1,0	0,023	1,32	-	-
NH ₃	-	-	-	-	75,36	11,0

I Das Aminosäure-Gemisch wurde unter Stickstoff 3 h bei 170⁰ C erhitzt.

II Glutaminsäure wurde 30 Min. bei 175⁰ bis 180⁰ C erhitzt und danach unter Zugabe der restlichen Aminosäuren unter Stickstoff bei 170⁰ C behandelt.

III Polymerisation von Diaminomalonitril durch Erhitzen mit H₂O auf 100⁰ C (24 h); Höchstwerte aus vier verschiedenen Fraktionen.

Diaminomalonitril kann aus HCN, NH₃ und H₂O (UV oder 25⁰, 30⁰, 40⁰ C) [375] oder aus CH₄ und NH₃ (elektrische Entladungen) [482] synthetisiert werden.

IV Reaktion von CH₄ mit NH₃ mittels elektrischer Entladungen

E = eingesetzte Aminosäuren; P = Aminosäuren im Polymer

1) Die Werte wurden zum Vergleich aus den Originalen in mol-% umgerechnet.

Es ist bemerkenswert, dass bei den Synthesewegen III und IV, der Anteil an Glycin recht hoch ist. Bei den Synthesewegen I und II ist der Anteil an Glycin nach dem von Alanin unter den in kleineren Mengen zugesetzten Aminosäuren ebenfalls hoch.

Die höchsten Energiebeträge sind zur Bildung von Dipeptiden erforderlich. Sie vermindern sich jedoch mit zunehmender Kettenlänge [84]. Es ist daher anzunehmen, dass sich die Bildung niederer Oligopeptide lokal an wasserarmen bzw. durch Gezeiten temporär trockenen Orten vollzog, die sich z.B. an Ufern der Meere befanden.

Bereits bei der Strukturbildung von Polypeptidketten wird mit der Bildung der α -Helix, eine beständige, energetisch bevorzugte (energieärmere) Konformation realisiert. Die Bildungswärme der NH...OC-Brücke zwischen den Peptidketten ist mit 42 bis 50 kJ/mol etwas größer als die der normalen H-Brücken (21 bis 42 kJ/mol) [204]. Die Energie der Konformation wird dadurch minimiert, dass sich durch kurzreichende Wechselwirkungen erst relativ kleine Konformations-Sequenzen einstellen (Helix- und Faltblattstrukturen, statistische Knäuelabschnitte), die sich dann weiter zu sphäroiden Gebilden zusammenlagern [92]. Diejenige Konformation ist stabil, die die niedrigste Energie aufweist.

Es wird angenommen, dass Ferredoxin (wie aus *Clostridium pasteurianum* gewonnen), aufgrund seiner einfachen Struktur, seiner geringen Anzahl an Aminosäureresten (55) und seinem Vorkommen in primitiven Organismen, ein sehr altes Enzym ist, das ursprünglich nur aus Alanin, Asparaginsäure, Serin und Glycin bestanden haben dürfte [156]. Es scheint eines der ersten Proteine zu sein, die auf der Erde gebildet wurden [150]. Die qualitative Zusammensetzung dieses Proteins stimmt auch mit den Aminosäuren überein, die bei der Simulation die häufigsten Synthesewege aufweisen (siehe S.6).

Die Bildung von Enzymen war einer starken Selektion unterworfen. Wie F. Parak auf einer Konferenz ausführte [326], kann ein Proteinmolekül verschiedene Abweichungen seiner Konformation annehmen. Dennoch ist dies für die Funktion als Katalysator von Vorteil. Durch den dadurch wechselnden Energiezustand, der von allen Proteinmolekülen einer Art asynchron realisiert wird, wird die Aktivität erleichtert [383]. Das bedeutet, dass auch hier wieder aus einer zweifellos großen Menge spontan gebildeter Proteine, nur jene "überlebten", die in einem biochemischen Reaktionssystem Verwendung fanden bzw. dieses überhaupt erst ermöglichten. Außerdem sind solche katalytisch wirksamen Proteine bevorzugt, die durch ihre kompakte sphäroidale Makrokonformation niedrigviskose Lösungen ergeben und daher schneller an ihren Bestimmungsort gelangen können [91].

Von Interesse ist der Umstand, dass der Nachweis einer Peptid-Selbstreplikation gelungen ist. Ein α -helikales Peptid mit 32 Aminosäureresten, das auf der Leucin-Zipper-Domäne des Transkriptionsfaktors GCN4 der Hefe basiert, konnte autokatalytisch in neutraler, wässriger Lösung repliziert werden [231]. Hierdurch wäre ein neuer Aspekt zu einer DNA-freien Evolution von Proteinen gegeben.

Aus den vorliegenden Experimenten lassen sich folgende Schlussfolgerungen ziehen:

Die Aminosäurezusammensetzung der Peptide ist von der Synthesetemperatur abhängig (Tab.16).

Die deutlich dominierende Aminosäure im Ausgangsgemisch, dominiert meistens auch im Polymer (Tab.17).

Bei Synthesen mit Asparaginsäure und Glutaminsäure als dominierende Aminosäuren, wurden an 2. Stelle Lysin und Glycin im Polymer gefunden (Tab.17). Die Synthesen aus Bestandteilen der Uratmosphäre ergaben im Polymer Glycin als den weitaus höchsten Anteil (Tab.18, III und IV). Das entspricht auch den Befunden aus Meteoriten (Tab.30, Anhang).

Aus den vorliegenden Daten kann angenommen werden, dass die Aminosäuren Glycin, Asparaginsäure, Glutaminsäure, Lysin und Alanin die hauptsächlichen Bestandteile der ersten Peptide auf der Erde waren.

2.2.2. Polynukleotide

Die Bildung von Polynukleotiden ohne Enzyme und ohne Matrize ist bisher von wenig Erfolg gekrönt worden. Zwar wurden einige Ergebnisse mit einem Zusatz von z.B. Polyphosphatestern, Carbodiimid, Polyornithin und Imidazol erzielt, doch dürften diese Reaktionen auf der frühen Erde kaum durchführbar gewesen sein. Gute Ergebnisse wurden auch unter Einsatz von Tönen, besonders von Montmorilloniten, erhalten [180] (siehe aber Fußnote von Tabelle 7).

Von Bedeutung für mögliche Reaktionen auf der frühen Erde sind folgende Synthesen:

- Eine wässrige Lösung von Thymidin-monophosphat (TMP-5') und Cyanamid ergab nach einer Behandlung bei 90⁰ C u.a. Di- und Tri-thymidylyl (5' → 3') säure [180]. (Thymidinphosphate können durch Reaktion von Harnstoff mit Ammoniumchlorid und verschiedenen Phosphaten bei 65⁰ C und gelegentlicher Durchfeuchtung erhalten werden [18].)
- Durch Erhitzen von Uridin mit NaH₂PO₄ auf 160⁰ C wurde u.a. Uridylyl (3' → 5') uridin erhalten [288, 401], während beim Erhitzen von Uridin mit Harnstoff und NH₄H₂PO₄ bei 100⁰ C sich die Uridin-Oligonukleotide UpU, UpUp bzw. pUpU und UpUpU bildeten. Die Mehrheit der Bindungen waren 3',5' neben 2',5' und 5',5' [308]. Die Erwärmung von

Uridin-2'(3')-phosphat auf 160⁰ C ergab Di- und Tri-uridin-triphosphat, vorwiegend mit 3',5'-Bindungen neben 2',5'-Bindungen [287].

(Es sei an dieser Stelle erwähnt, dass die 3',5'-Bindung, die in biogenen Nucleinsäuren vorkommende ist.)

Da Adenyl-3',5'-adenosin stärker selektiv für eine rechtshändige Stapel-Konformation ist als Adenyl-2',5'-adenosin, kann angenommen werden, dass hier die 3',5'-Bindung während des Evolutionsprozesses überlegen war [439]. Allgemein könnten 3',5'- gegenüber 2',5'- Bindungen der RNA infolge ihrer niedrigeren Hydrolyse-Geschwindigkeit, ihrer besseren Fähigkeit, eine Helix zu bilden sowie ihres Vermögens, Schleifen und Haarnadeln zu bilden, selektiert worden sein [377].

Etwas erfolgreicher waren Synthesen von Nucleinsäuren in Gegenwart von Matrizen. Doch entstehen hierbei vorwiegend 2',5'-Phosphatbindungen [431].

Wesentlich bessere Ergebnisse wurden bei Zusatz eines Enzyms erzielt, ohne dass eine Matrize vorlag. So konnten die Nucleosid-Triphosphate ATP, UTP, CTP und GTP in Gegenwart von Q β -Replikase (ein Enzym aus dem Bakteriophagen Q β von *Escherichia coli*) und ohne Matrize, in einer katalytischen Reaktion zur Synthese von selbstreplizierender RNA führen. Dabei wurden z.B. RNA-Moleküle mit einer mittleren Länge von 120 Nucleotiden gewonnen [17]. Polynucleotid-phosphorylase (PNPase) polymerisiert die Nucleosid-Diphosphate ADP, GDP, UDP, CDP und IDP, wobei Ribonucleinsäuren mit einer Kettenlänge von > 300 Nucleotiden entstehen. Da das Enzym eine ziemlich genaue Spezifität für den Zuckeranteil, jedoch nicht für die Basen besitzt, werden allerdings nur Zufallspolymere gebildet [148, 263].

Nun sind die genannten Enzyme sehr komplizierte Moleküle: So liegt das Mol.-Gew. der Q β -Replikase bei ca. 215 000 [221] und das der PNPase bei ca. 258 000 [344]. Es ist also kaum anzunehmen, dass Enzyme mit dieser Größenordnung bereits im Präkambrium vorhanden waren. Um überhaupt eine katalytische Wirkung hervorzurufen, müsste das Enzym eine Kettenlänge von 30 bis 100 Aminosäureresten haben [350]. Was jedoch nicht ausschließt, dass auf der Uerde auch andersartige, sogar auch anorganische Katalysatoren, wenn auch mit sehr geringer Spezifität, wirksam gewesen sein konnten. Auch die ursprünglich von Fox [siehe 108] hergestellten sogen. Proteinoide zeigen geringe katalytische Eigenschaften (z.B. Decarboxylierung von Oxaloesigsäure [357] sowie Aminierung und Desaminierung [216]).

Untersuchungen von L. Orgel und Mitarbeitern haben gezeigt, dass sich, wenn eine entsprechende Matrize (Polynucleotid) vorliegt, auch ohne Enzyme die Bildung von Polymeren, wenn auch sehr kurzkettenigen, erfolgt. Ein Gutes Ergebnis wurde durch Zugabe von Zink-Ionen als Katalysator erzielt, wobei mittels Poly-Cystin-Nucleotiden (Poly-C) als Matrize und Guanidin-Nucleotiden als Monomere, Poly-Guanidin-Nucleotide (Poly-G) mit bis zu 40 Basen erhalten wurden [90]. Es ist jedoch fraglich, ob im Archaikum Zink-Ionen zur Verfügung standen. Doch könnten allgemein zweiwertige Metall-Ionen wirksame Katalysatoren für die Polynucleotid-Bildung gewesen sein.

Über die Mindestlänge einer funktionsfähigen Nucleinsäure liegen noch keine gesicherten Erkenntnisse vor. Die wichtigsten Aufgaben einer präbiotischen Nucleinsäure dürften Katalyse und Replikation gewesen sein. Eine zu große Fehlerrate bei der Replikation hätte zu einer Vielfalt verschiedener Individuen geführt, die eine ursprünglich vorteilhafte Katalyse nicht mehr hätten ausführen können. Nach einer Faustregel sollte die Replikationsfehlerate pro Nucleotid nicht größer sein als der Kehrwert der Länge einer Nucleinsäure [190]. Somit errechnet sich z.B. für eine Nucleinsäure aus 100 Nucleotiden eine maximale Fehlerrate von $1/100 = 0,01$, was einer Replikationsgenauigkeit von 99 % entspricht (50 Nucleotide: 98 %; 10 Nucleotide: 90 %). Umstritten ist auch, ob die ersten Nucleinsäuren als RNA oder DNA vorlagen. Am wahrscheinlichsten ist jedoch, dass es RNAs waren, da diese rezent an der Proteinsynthese beteiligt sind.

2.2.3. Evolution der Polymere

Wenn man bedenkt, dass das Genom des einfachsten Mikroorganismus (*Mycoplasma genitalium*) noch aus 580 kb [122] und ca. 470 Genen [113] besteht, was im Mittel 1,16 kb/Gen entspricht, so sind die Ergebnisse der oben beschriebenen Nukleinsäure-Synthesen sehr bescheiden. Doch scheinen sie immerhin dafür zu sprechen, dass die Evolution der Nukleinsäuren auf katalytischem Wege begann. Erst danach erfolgte die Synthese über Matrizen und Enzyme, was die Replikation und damit eine Vererbung von Information eingeleitet hat.

Die Bildung von höheren Polymeren ist in den biologischen Zellen nur noch mit Hilfe von Katalysatoren möglich, die die Reaktionszeiten auf ein Minimum herabsetzen (Tab.19). Dazu haben sich im Verlauf der Evolution Proteine (Enzyme) herausgebildet, die, nach Metallen, in einfachster Form wahrscheinlich auch auf der frühen Erde agierten. In diesem Zusammenhang wird auch die katalytische Wirkung von Nukleinsäuren (Ribozyme) diskutiert. Die Wirksamkeit der Enzyme hängt dabei wesentlich von ihrer Substratspezifität ab. Hierbei war die katalytische Wirkung der ersten als Enzyme agierenden Proteine zufällig, wobei ein Angebot an unterschiedlichen Proteinen bestand, von denen sich nur die wirksamsten durchsetzten. Noch wurden die Proteine auf der oben beschriebenen Weise gebildet, wodurch eine große Vielfalt zur Verfügung stand. Nur jene Systeme hatten Bestand, deren Proteine die Bildung von Polymeren ermöglichte, die für das System von Nutzen waren, wie z.B. Nukleinsäuren, Polysaccharide, Proteine und Lipide. Die Entwicklung von hochwirksamen Enzymen während der Evolution zeigt, dass hier eine Selektion nach einer höheren Effizienz stattgefunden hat.

Ein weiteres Beispiel von Effizienzsteigerung ist hier die Erhöhung der Replikationsgeschwindigkeit durch Gabelung der DNA und die damit ermöglichte gleichzeitige Replikation von zwei Strängen. Dadurch ist es z.B. möglich, dass die lange Replikationszeit bei *Escherichia coli*, die kürzere Zeit der Zellteilung (ca. 20 Min. unter günstigsten Bedingungen) nicht beeinträchtigt.

Tabelle 19: Reaktionsgeschwindigkeiten bei Organismen

Objekt	Vorgang	Geschwindigkeit	Literatur
DNA (<i>E. coli</i>)	Replikation eines Stranges	ca. 42 Min. ¹⁾	249
Proteine	Synthese (Mittelwert)	3 – 5 AS/s	246
Protein	Synthese (400 AS)	ca. 30 s ²⁾	247
Protein (<i>E. coli</i>)	Synthese (100 AS)	ca. 5 s ³⁾	233
Titin ⁴⁾	Synthese (30 000 AS)	7 200 – 10 800 s ⁵⁾	246
Genom (Mensch)	Replikation	8 h ⁶⁾	249

AS = Aminosäurereste

1) ca. 1 000 bp/s; 2) 13,3 AS/s 3) 20 AS/s 4) bisher größtes beschriebenes Protein;

5) 2,4 bis 4,2 AS/s 6) ca. $1 \cdot 10^5$ bp/s

Die oben gezeigten Synthesen von relevanten chemischen Verbindungen konnten nur zu Ansammlungen von zufällig entstandenen Molekülen führen. Nirgendwo war die Zusammensetzung der Gemische gleich. Auch war die Bildung der oben beschriebenen Sekundärprodukte, im Gegensatz zum gezielten Einsatz der Ausgangsstoffe im Labor, rein zufällig. So zeigen die oben angeführten Synthesewege lediglich, dass die Bildung bestimmter Verbindungen im Prinzip möglich war. Neben einer großen Anzahl anderer Verbindungen, die ebenfalls als Primär- und Sekundärprodukte synthetisiert werden konnten, hatten sich die für die Entstehung lebender Systeme relevanten Verbindungen durchgesetzt.

Es wird oft von der äußerst geringen Wahrscheinlichkeit gesprochen, dass sich die für den Stoffwechsel nötigen Verbindungen zufällig ergeben haben sollten. Es war jedoch vermutlich so, dass viel Möglichkeiten bestanden, einen Stoffwechsel in Gang zu setzen, der nicht einmal mit dem rezenten auch nur annähernd identisch gewesen wäre. Eine davon ist dann zufällig realisiert worden. Es besteht sogar die Wahrscheinlichkeit, dass auf anderen Himmelskörpern,

falls es dort Leben geben würde, gänzlich andere Stoffwechselwege als auf der Erde beschritten worden sind.

Auch die Struktur (Konfiguration) der Proteine ist einem physikalischen Zwang unterworfen. Von der Vielzahl mathematisch möglicher Anordnungen verschiedener aktiver Gruppen in einem Protein, ist nur eine aus sterischen und bindungsrelevanten Gründen möglich. Ein Beispiel ist die Rückbildung des RNase-Enzyms nach seiner Denaturierung zu seiner ursprünglichen, aktiven Form [6].

Nach der Bildung von katalytisch wirkenden Proteinen war es möglich, eine Abfolge chemischer Reaktionen zu realisieren, die zur Synthese wichtiger Stoffwechselprodukte führen, die bisher nicht aus der Synthese einfacher Moleküle zur Verfügung standen. Dabei hat sich als besonders effizient die Bildung von Reaktionszyklen gezeigt, da hier der zur Reaktion kommende Ausgangsstoff mit einem Reaktionspartner zusammenkommt, der im Zyklus immer wieder neu gebildet wird. Es entfällt also für seine Bildung ein gesonderter Syntheseweg. Außerdem können Zwischenprodukte als Ausgangsstoffe für andere Synthesen genutzt werden. An dieser Stelle sei darauf hingewiesen, dass bisher kein zyklisches System katalytischer Reaktionen bekannt ist, das seine Katalysatoren selbst synthetisiert [269].

Aber auch Zyklen selber unterlagen einer Selektion zur besseren Effizienz. Als ein Beispiel sei der Zitronensäurezyklus genannt, der von Meléndez-Hevia et al. [274] in dieser Hinsicht eingehend untersucht wurde. Es wurde gefunden, dass von fünf chemisch möglichen Synthesewegen, über einen Zyklus Acetyl zu oxidieren (mit Brenztraubensäure (2x), Oxallessigsäure, Fumarsäure bzw. Phosphor-maleinsäure als erster Reaktionspartner), der in fast allen Organismen vorkommende, auf Oxallessigsäure basierende Zyklus (Krebs-Zyklus), die höchste Effizienz aufweist.

In der Evolution des Stoffwechsels wurde immer wieder auf bereits existierende Strukturen zurückgegriffen, die ursprünglich verschiedene Zwecke verfolgten. Entscheidend war das Auftreten eines neuen Enzyms, das die schon vorhandenen Verbindungen zu einem effizienteren oder gänzlich neuen Reaktionsweg führte, der wiederum die Effizienz des Gesamtstoffwechsels erhöhte.

Das äußerst starke Bestreben der Nukleinsäuren, wenn auch katalytisch, über Wasserstoffbrücken Bindungen einzugehen, was in dieser Form bei keinem anderen Polymer der Fall ist, scheint die eigentliche Ursache dessen zu sein, was unter Leben zu verstehen ist.

3. Mögliche Vorläufer von biologischen Organismen (sphärische Körper)

Für die Entstehung einer ersten lebenden Zelle gibt es bisher noch keine ausreichende Theorie. Doch sind einige Voraussetzungen anzunehmen, die physikalisch begründet sind. Um die chemischen Reaktionen nicht in einem als quasi-unendlich großen Raum anzusehenden Medium und damit unter einem ständigen Wechsel an Substanz-Art und dessen Konzentration ablaufen zu lassen, muss der Reaktionsraum endlich und vor allem wesentlich kleiner sein. Hier bieten sich tropfengroße, vom umgebenden Wasser durch Wände abgegrenzte, hohle Sphären an, in denen bestimmte Reaktionen ablaufen können, ohne von anderen Verbindungen beeinflusst zu werden. Als ein Beispiel solcher Sphären sind Koazervate bekannt, die bereits in den 1930iger Jahren von Bungenberg de Jong [39, 40] eingehend untersucht worden sind.

Miteinander nicht mischbare Flüssigkeiten können durch Einwirkung von Energie die tröpfchenförmige Verteilung der einen Komponente in einer anderen bilden (Emulsion). Dabei streben die Tröpfchen ein System mit kleinster Oberfläche und größtem Volumen an. Dadurch ist das System jedoch instabil und hat das Bestreben, sich über eine Aggregation der Tröpfchen und nachfolgender Koaleszenz wieder zu entmischen. Dieser Vorgang kann verhindert werden, wenn grenzflächenaktive Substanzen, welche die Oberflächenspannung des Dispersionsmittels senken, hinzukommen. Hierbei handelt es sich um Moleküle, die im Falle von Wasser als Dispersionsmittel, aus einem hydrophilen Ende und einer daran befindlichen

langen hydrophoben Kette bestehen. Die unter der Sammelbezeichnung Lipide in Frage kommenden Fette und Öle sind jedoch bisher noch nicht aus Bestandteilen der Uratmosphäre synthetisiert worden (siehe 2.1.3. Lipide).

Die Oberfläche einer Flüssigkeit ist am kleinsten, wenn sie die Form einer Kugel hat. Dabei nimmt das Verhältnis von Oberfläche (O) zu Volumen (V) mit zunehmenden Radius (r) ab ($O/V = 3/r$). (Es ist bei Vergleichen darauf zu achten, dass die Dimensionen gleich sind.) Flüssigkeiten lassen sich umso schwerer emulgieren, je größer die Grenzflächenspannung der beiden Komponenten ist.

Eine Koazervation kann (in Wasser) nur dann erfolgen, wenn Ladung und Hydratation nicht mehr vorhanden bzw. sehr klein sind. Das Koazervat besteht aus Wasser und festen Teilchen, wobei das Wasser mit dem Umgebungswasser nicht mehr mischbar ist [40]. Der Wassergehalt künstlicher Koazervate liegt bei 50 bis 85 % [309] (Zellen von Mikroorganismen: 70 bis 85 % [124]), die Oberflächenspannung beträgt 0,2 bis 2 mN/m [310]. Das Koazervat kann aus dem Dispersionsmittel verschiedene Stoffe absorbieren. So werden viele organische Verbindungen fast völlig aufgenommen. Bei einigen Stoffen erfolgt die Aufnahme bereits bei einer Konzentration von 0,01 % im Umgebungswasser [311].

Bei einer Anzahl von Laborversuchen wurde die Bildung von Mikropartikeln beobachtet, welche, wenn auch nicht unbedingt als Vorläufer biologischer Zellen anzusehen sind, doch die Leichtigkeit zeigen, mit der sich zellähnliche Gebilde spontan bilden können. Einige Beispiele sind in der Tabelle 33 (Anhang) aufgeführt. Eine hypothetische Protozelle dürfte einen Durchmesser von 20 μm haben. Hierbei wird allerdings ein Gehalt von 10^{10} Polymeren, bestehend aus Proteinen ($2 \cdot 10^{-20}$ g/Molekül) und Nukleinsäuren ($2 \cdot 10^{-19}$ g/Molekül) sowie 90 % Wasser angenommen [193].

Zum Vergleich enthält eine Zelle von *Escherichia coli* mit einem Durchmesser von 0,62 μm (als Kugelform berechnet; Anzahl der möglichen Teilchen: ca. $100 \cdot 10^9$) und einem Wassergehalt von 70 % ca. $1 \cdot 10^6$ Proteine mit dem mittleren Mol.-Gew. von 40 000. Sie haben am Trockengewicht einen Anteil von 50 % (weitere 20 % sind Zellwand-Polymere) [120]. Der mittlere Zelldurchmesser von Bakterien beträgt 1 μm und der Pflanze und Tieren 100 μm [119]. Physikalische Zwänge machen es sehr unwahrscheinlich, dass Strukturen, die einen Durchmesser von $< 0,04 \mu\text{m}$ haben, die notwendige Komplexität und Stabilität für ein biologisch selbst-replizierendes System liefern können [289]. Es wurde berechnet, dass der Mindestdurchmesser eines nichtbeweglichen Mikroorganismus 0,1 bis 0,2 μm beträgt. Damit übereinstimmend wurde bei entsprechenden Bakterien ein Wert von 0,14 μm gefunden. Bei beweglichen Mikroorganismen dürfte der Mindestdurchmesser ca. 0,6 μm betragen [86].

Die von S. W. Fox et al. [108] auf thermischem Wege aus Aminosäure-Gemischen gewonnenen Mikrosphären, haben Membranen, die aus Proteinen bestehen. Sie zeigen jedoch gegenüber Sphären mit Lipid-Membranen als Trennschicht eine geringere Effizienz (zu große Permeabilität für Lösungen kleiner Moleküle) und sind daher, wenn überhaupt entstanden, im Verlauf der Evolution von Lipiden verdrängt worden [293]. Da die biologische Zelle zum größten Teil aus Wasser besteht und alle Reaktionen in diesem Milieu ablaufen, ist es höchst unwahrscheinlich, dass die Entstehung der Zelle nicht im Wasser erfolgte, was bedeutet, dass die Bildung von Mikrosphären nach Fox wahrscheinlich nicht der Ursprung der biologischen Zelle ist.

In wässrigem Medium bilden polare Lipide spontan Mizellen [234] oder Doppelschichten [235]. Energetisch vorteilhaft ist jedoch die Bildung von Vesikeln, gegenüber Mizellen oder Lamellen [270]. Das ist bei Phospholipiden beobachtet worden (Bildung von Liposomen) [11]. Außerdem wurde gefunden, dass unter bestimmten Bedingungen eine Reihe von einkettigen Amphilien (Fettsäuren, Alkohole, Amine, Alkylphosphate und Alkylsulfate) Doppelschichten bilden kann. Die minimale Kettenlänge bei Vesikeln betrug bei physiologischen Temperaturen 10 Kohlenstoffatome [157, 158]. Es wurde festgestellt, dass zur Bildung von

Protein-Hüllen, amphiphile Proteine mit einem Molgew. von 2 000 erforderlich sind. Stabile Lipidhüllen werden aus verschiedenen Dialkylphospholipiden und Fettsäuren gebildet [479].

Ein "lebensfähiges" Koazervat müsste Aminosäuren und Nukleosidtriphosphate (NTP) aus seiner Umgebung aufnehmen und die gleichen Moleküle synthetisieren [194].

Zur Bildung von Vorläuferzellen bieten sich besonders lipid-ähnliche Verbindungen an, da sie fähig sind, mittels entropie-angetriebener, hydrophober Wechselwirkungen, aus einer wässrigen Phase spontan zu Mikrokörpern mit einer Doppelschicht zu aggregieren [367, 436].

Welche von den beschriebenen Mikrokörpern schließlich zu einer echten Protozelle als Vorläufer der biologischen Zelle führte, bleibt offen. Natürlich kann auch ein völlig anderer Weg gegangen worden sein, der bisher noch nicht entdeckt worden ist. Es hat sich jedoch durch die bisherigen Erkenntnisse, die Möglichkeit einer spontane Bildung von Molekülaggregaten gezeigt, welche durch Bildung von Membranen und Kompartimenten, eine plausible Vorstufe zur Protozelle darstellen.

Für eine Evolution zur Protozelle ist die gleichzeitige Existenz von vielen Mikrokörpern notwendig, da nur hier eine Selektion bezüglich der Effizienz der Aufnahme relevanter Stoffe durch eine Membran, sowie der Produktion von für das Fortbestehen des Mikrokörpers geeigneter Verbindungen, erfolgen kann. Auch dürfte hier die Konkurrenz um Ressourcen eine wesentliche Rolle gespielt haben.

Die Theorie der Zellteilung wurde eingehend von N. Rashevsky [348] abgehandelt. Das Modell einer biologischen Zelle (ein sphärisches Gebilde, umhüllt von einer Membran, in dem sich katalytisch wirksame Teilchen befinden, an deren Oberfläche Stoffwechselprodukte erzeugt oder verbraucht werden; die Reaktionsrate ist konstant, die Teilchen sind gleichmäßig verteilt, die innere Flüssigkeit ("Zytoplasma") ist statisch) führt zu folgendem Ergebnis: Die Gesamt-Energie-Änderung, E_g , bei der Teilung einer Zelle sei $\Delta E_g = \Delta E_O + \Delta E_M + \Delta E_V$ (E_O = Oberflächenenergie; E_M = Energie aus den auf die Membran gerichteten Kräften; E_V = Energie aus der Volumenexpansion). Berechnet auf den Durchmesser, d , der ursprünglichen Zelle, zeigt sich, dass für kleine Werte von d , $\Delta E_g > 0$ und für große Werte von d , $\Delta E_g < 0$. Oberhalb des kritischen Wertes, d_k , ist $E = 0$; die Zelle ist mechanisch instabil. Sie teilt sich unter einem Abfallen der Energie. Ist die Permeabilität der Membran sehr groß, so errechnet sich $d_k = 63,0 \mu\text{m}$, ist der Diffusionskoeffizient sehr groß, erhält man $d_k = 19,2 \mu\text{m}$. Diese Werte sind von derselben Größenordnung wie die der mittleren Größe biologischer Zellen [348]. Dass sich Kompartimentsysteme spontan in zwei Tochtereinheiten aufspalten, nachdem ihr Volumen eine bestimmte Größe überschritten hat, konnte experimentell nachgewiesen werden [198].

Folgende Schlüsse lassen sich ziehen:

1. Die Bildung von sphärischen Körpern, wie sie auch bei biologischen Zellen vorliegen, ist durch physikalische Zwänge bestimmt.
2. Auch die Charakteristik der die Körper von der Umgebung abgrenzenden Membranen folgt physikalischen Gesetzen.
3. Ihre Zusammensetzung setzt ein Angebot an bestimmten chemischen Verbindungen voraus, deren direkte Synthese aus der Uratmosphäre jedoch bisher noch nicht gelungen ist. Als Sekundärprodukte oder gar Tertiärprodukte ist ihr Erscheinen auf der frühen Erde zwar denkbar aber ihr gleichzeitiges Zusammentreffen zur Bildung einer funktionsfähigen Membran doch nur sehr wenig wahrscheinlich. Hier dürfte als ein realisierender Faktor der immerhin große Zeitraum von vielen Millionen Jahren eine entscheidende Rolle gespielt haben¹⁾.
4. Auch die Teilung sphärischer Körper nach ihrem Anwachsen unterliegt einer Gesetzmäßigkeit. Sie dürfte bei den ersten biologischen Zellen jene bevorzugt haben, die mit der Teilung auch vorhandenes Erbgut mit verteilt haben.

5. Die Entstehung dieses Erbgutes (Nukleinsäuren, die in der Lage waren, sich zu reproduzieren und eine Proteinsynthese regulieren konnten) ist bisher ungeklärt. Es ist sozusagen das "missing link" in der Entstehung lebender Organismen aus anorganischer Materie.

-
- 1) Um die geologisch großen Zeiträume etwas besser begreiflich zu machen, sei folgender Vergleich angeführt: Gegeben sei ein Behälter mit einem Volumen von 1 m^3 (= 1 000 L). Wenn dort alle 1 000 Jahre ein Tropfen Wasser von 1 ml hineingegeben wird, so dauert es 1 Mill. a bis sich in dem Behälter 1 L Wasser befinden und 1 Md. a bis der Behälter voll ist. Das heißt, dass, wenn das Experiment seit Beginn unserer Zeitrechnung laufen würde, sich z. Z. erst 2 Tropfen Wasser im Behälter befinden. Da ein Zeitraum von 1 000 a ca. 33 Menschen-Generationen entspricht, hätten 32 Generationen in dieser Zeit überhaupt keine Wassergabe erlebt.

4. Biologische Organismen

4.1. LUCA

Von großem Interesse ist die Frage nach einem Organismus, der den Ursprung aller Lebewesen gewesen sein könnte. Dieser hypothetische Organismus wird als LUCA (last universal common ancestor) bezeichnet. Er soll der Ausgangspunkt der drei Domänen der lebenden Organismen (Bacteria, Archaea und Eucarya) sein.

Als Einzeller besaß LUCA im Gegensatz zu den Protozellen schon alle Gene, die für Stoffwechsel, Membranbau, Vererbung usw. notwendig sind. Ihre Anzahl wird aus der Minimalanzahl in rezenten Genomen auf 500 bis 600 geschätzt. Allerdings konnten bisher durch Vergleich von Genomsequenzen stark divergierender rezenter Organismen, nur 63 gemeinsame Gene ermittelt werden, die möglicherweise ein Bestandteil von LUCA gewesen sind, wobei die meisten dem Translations-System angehören und einige Komponenten des Transkriptions-Systems sind [212]. Es ist jedoch unwahrscheinlich, dass alle Gene von LUCA unverändert in nachfolgende Organismen eingegangen sind, so dass sein Genom durchaus größer gewesen sein kann. Hierbei ist auch zu berücksichtigen, dass viele funktionelle Abläufe noch nicht die Effizienz rezenter Organismen hatten und damit auch die entsprechenden Gene nicht gleich den rezenten sein konnten.

Eine andere Hypothese geht davon aus, dass unter LUCA kein einzelner Organismus, sondern eine Gemeinschaft von Organismen mit einem mehr oder weniger gemeinsamen Genpool zu verstehen ist. Hierbei wird ein bei rezenten Organismen nachgewiesener horizontaler Gentransfer berücksichtigt, der in dieser Gemeinschaft eine dominierende Rolle gespielt haben dürfte. Erst als die evolvierten Zellen genügend integriert waren und ein horizontaler Gentransfer kaum noch Einfluss zeigte bzw. stattfand, dürfte die eigentliche Basis des universalen genetischen Baumes gebildet worden sein [468, 469, 470].

4.2. Aggregate

Ein weiterer Schritt zu höherer Organisation in der Evolution biologischer Systeme, war der Zusammenhalt von Zellen nach ihrer Teilung.

Prinzipiell gibt es zwei Wege, einen vielzelligen Organismus hervorzubringen: entweder kleben die Nachkommen einer Einzelzelle nach der Teilung zusammen oder verschiedene Einzelzellen aggregieren zu einer Kolonie. Die erste Möglichkeit ist für Organismen aquatischen Ursprungs, die zweite für terrestrische Kolonien typisch [472].

Es wird angenommen, dass die Vielzelligkeit von Organismen vor ca. 970 Mill. a begann [415]. Fossile Funde aus dem Archaikum (filamentöse Mikroorganismen) sind umstritten [31, 387, 443]. Es wird vermutet, dass es mindestens 20 separate Anläufe gegeben hat, vielzellige Organismen zu bilden [354]. Vielzelligkeit ist neben Sexualität eine Voraussetzung für eine Höherentwicklung. Nichtaggregierte Einzeller, die sich durch Teilung vermehren, können durch Mutation zwar einer veränderten Umwelt angepasst werden (z.B. Resistenz von Bakterien gegenüber Antibiotika), doch ist durch die Nichtvermischung des Erbgutes in einer Popu-

lation, keine Zelldifferenzierung und damit auch keine Bildung von Organen bzw. eine Arbeitsteilung möglich.

Eine hochentwickelte Struktur bei Einzellern sind die Cilien und Geißeln der Eukaryoten. Sie dienen durch Schlagbewegungen der Fortbewegung bzw. Nahrungszufuhr. Anders gebaut sind die Geißeln der Bakterien, die eine Fortbewegung durch Rotation ermöglichen. Beide Varianten sind eine durch bestimmte Proteine hervorgerufene Eigenschaft, die mit einer Arbeitsteilung durch verschiedene spezialisierte Zellen nichts zu tun haben.

Die einfachste Form eines Zellclusters ist jedoch problematisch. Da noch keine Zelldifferenzierung stattgefunden hat, ist eine Kooperation für die individuelle Zelle nachteilig. So werden Eigenschaften ausgebildet, die nur für eine Kohäsion erforderlich sind. Auch ist eine Bewertungsmöglichkeit der Nahrung verringert und ein Anstieg von toxischen Abprodukten des Stoffwechsels zu verzeichnen [347]. Als ein Vorteil für die Gruppe wäre eine erhöhte Effizienz zur Nutzung externer Energie-Ressourcen denkbar [22, 331]. Auch könnte die Bildung einer widerstandsfähigen Struktur als Vorteil gesehen werden, die den Einzelzellen Schutz bietet [474]. Weniger überzeugend sind mögliche Vorteile bei der Verbreitung (Sporen) und bei einem Schutz vor Räubern [22].

Versuche an *Pseudomonas fluorescens* haben gezeigt, dass kooperative Gruppen durch die Überproduktion eines adhesiven Zellulose-Polymers gebildet werden [408], das individuelle Zellen veranlasst, sich denen der Gruppe anzuschließen.

Nachdem eine Differenzierung der Zellen erfolgte, ergaben sich für einen Zellcluster viele Vorteile, die sich in Funktionen äußerten, die bei einer einzelnen Zelle nicht durchführbar sind. Dass hier ein gewisser Zwang vorliegt, zeigt eine Untersuchung an *Myxococcus xanthus*. Ein gegenüber dem Wildtyp mangels extrazellulärer Pili zum sozialen Schwärmen unfähiger Stamm, evolvierte mit der Bildung kohäsiver Fibrillen, eine neue mechanische Basis zum kooperativen Schwärmen [459].

Rezente Beispiele für Aggregation sind zunächst die mechanisch zusammengehaltenen und unbeständigen Zellanhäufungen (alle Zellen undifferenziert) der Coenobien (z.B. bei Cyanobakterien). Als nächste Stufe sind die Zellkolonien anzusehen, bei denen sich jetzt schon eine bestimmte Morphologie herausgebildet hat und die eine funktionelle Einheit (ein Individuum) darstellen. Bei den hier am höchsten ausgebildeten Formen bestehen die Zellen bereits aus verschiedenen Typen (Arbeitsteilung). Die höchste Organisationsstufe (Vielzahl der Zellen, Differenzierung, Polarität) hat die Gattung *Volvox* erreicht. Ihre durch Plasmodemesmen verbunden zahlreichen Zellen (*V. globator* bis zu 16 000) sind mit je zwei Geißeln, einem Augenfleck und einem Chloroplasten versehen. Sie bilden eine Hohlkugel, die bereits als ein vielzelliges Individuum anzusehen ist [427]. Auch bei den Aggregationsverbänden, die sich aus ursprünglich unabhängigen Zellen bilden, liegt ein vielzelliger Organismus vor (z.B. Grünalgen, Myxomyceten).

Es kann also ein Evolutionsverlauf in der Folge Einzeller → lose Zellverbände → Zellverkettungen (Filamente) bzw. Zellkolonien (Hohlkugeln) angenommen werden. Die Entstehung von Vielzellern ermöglichte eine Differenzierung von Zellen, was zu einer Arbeitsteilung und damit zu einer höheren Effizienz der Systemerhaltung führte. Dies war auch neben der Größenzunahme der Organismen, die Grundlage für die Bildung von Geweben und Organen, was schließlich die Entstehung von höheren Organismen ermöglichte. Außerdem wurde durch die Bildung von Mehrzellern, das Verhältnis von Masse zur Oberfläche verbessert und damit der Stoffwechsel effizienter. Denn der Energiebedarf eines vielzelligen Organismus ist kleiner als der, welcher sich aus der Summe seiner einzelnen Zellen ergibt.

In Abbildung 1 (Anhang) ist die Zunahme der Zellentypen in der Zeit dargestellt. Wenn auch nur wenige Daten verwendet wurden, deutet die Kurve doch an, dass die Zunahme der Zellentypen noch nicht abgeschlossen ist.

4.3. Genverdopplung

Die Höherentwicklung der Organismen im Verlauf der Evolution war zwangsläufig mit einer Vergrößerung des Genoms verbunden. Die Zunahme der für die zusätzlichen Funktionen und morphologischen Erweiterungen benötigten Gene hatte auch eine Zunahme der DNA zur Folge. Dieser Zuwachs an Nukleinsäuren konnte durch Polyploidisierung oder Verdopplung einzelner Gene erfolgen. Die hier relevanten Vorgänge beziehen sich auf Gameten, welche haploid zu diploiden Zygoten verschmelzen, die dann durch einfache Zellteilung (Mitose) die somatischen Zellen bilden.

Polyploide sind eine Folge von mehrfachen Störungen bei der Meiose, wobei die Chromosomen nicht wie üblich zur Zellteilung voneinander getrennt werden, sondern in diploider Anzahl in einer Zelle verbleiben. Polyploide, meist Tetraploide, kommen rezent am häufigsten in Pflanzen vor, traten aber auch in der Vergangenheit außerdem bei Hefen und Knochenfischen auf [2]. Bei Säugetieren dürfte eine Polyploidisierung kaum vorkommen, da sie den Mechanismus der Inaktivierung eines der beiden X-Chromosomen weiblicher Organismen (zur Kompensierung der Gendosis bzgl. männlicher Organismen, die nur ein X-Chromosom enthalten) unterbrechen würden [131]. Polyploidie ermöglicht eine weitere Arbeitsteilung durch Differenzierung von ursprünglich gleichen Genen [426].

Bei einer Polyploidisierung wird das ganze Genom vervielfältigt. Triploide Organismen in sexueller Form sind steril, da ihre Gameten ein unausgewogenes Chromosomenkomplement enthalten. Bei ungeschlechtlich sich vermehrenden Tieren können jedoch Polyploide auftreten, was ebenfalls zur Evolution beigetragen haben dürfte. Infolge der komplizierten Analyse ist jedoch die Identifizierung einer Genomduplikation in der Phylogenie von Genfamilien sehr erschwert (Verlust und Gewinn von Genfamilien-Mitgliedern nach der Duplikation). Dennoch dürfte eine Genomduplikation gegenüber den einfachen Duplikationen von Genen eine große Chance für eine koordinierte Evolution bieten.

Bei *Saccharomyces cerevisiae* konnte gezeigt werden, dass das Genom durch Duplikation des Vorfahren-Genoms entstanden ist [200]. Beim Arabidopsis-Genom erfolgten in den letzten 350 Mill. a sogar drei Duplikationen des ursprünglichen Genoms [261].

Eine Verdopplung von einzelnen Genen kann durch ungleiches Crossingover entstehen. Dieser Vorgang tritt ebenfalls während der Meiose auf und kann als ein Unfall angesehen werden. Er kann in seiner Häufigkeit Punktmutationen gleichgestellt werden [203].

Genduplikationen sind somit Abschnitte von zusätzlichem Nukleinsäurematerial. Das resultierende Chromosom enthält dann zwei identische Gene, die tandemartig angeordnet sind. Diese beiden Gene können prinzipiell zu folgenden Ereignissen führen:

1. Beide Gene werden gleichzeitig exprimiert und verdoppeln dadurch ein erforderliches Angebot an diesbezüglichen Proteinen.
2. Ein Gen behält seine ursprüngliche Funktion, während das andere durch Mutation eine neue, vorteilhafte Funktion erwirbt.
3. Das doppelte Gen verliert durch Mutation seine ursprüngliche Funktion und wird stumm (Pseudogen).

Die starke Zunahme der DNA-Menge im Verlauf der Evolution ist vermutlich durch wiederholte Duplikation der Gene erfolgt. So enthalten Protostomia und die Deuterostomia-Vorfahren der Vertebraten in der Regel nur eine Ausführung eines Gens, während bei den Chordata meist mehrere Kopien eines Gens vorgefunden werden. Die Genome der Chordaten dürften sich also mindestens zweimal verdoppelt haben, wobei die erste Verdoppelung vor der kambrischen Explosion und die zweite im frühen Devon stattfand [420]. Bei den Fischen erfolgte im späten Devon eine weitere Verdopplung des Genoms auf acht Kopien des ursprünglichen Genoms der Deuterostomia [420].

Noch ungeklärt ist, wie oft Genduplikate entstehen und wie oft sie zu neuen Funktionen führen. Untersuchungen von Eukaryoten-Daten zeigen, dass duplizierte Gene im Mittel mit einer Rate von 0,01 pro Gen pro Mill. a entstehen, wobei die überwiegende Mehrheit innerhalb von einigen Mill. a stumm wird [259].

Die Anzahl der duplizierten Gene ist in den einzelnen Taxa sehr unterschiedlich. So wird deren Anzahl bei *Haemophilus influenza* mit 284, gegenüber *Saccharomyces cerevisiae* 1 858, *Drosophila melanogaster* 5 536 und *Caenorhabditis elegans* 8 971, angegeben [363].

Diese unterschiedlichen Werte für duplizierte Gene dürften mit dafür verantwortlich sein, dass die Anzahl der Basenpaare, Chromosomen und Gene nicht mit der Höhe ihrer Komplexität korrelieren (siehe Tab.19a).

Tabelle 19a: Anzahl der Chromosomen und Gene sowie Mindestanzahl der Basenpaare im haploiden Genom¹⁾

Taxon	Basenpaare (x 10 ⁹)	Chromosomen	Gene (x10 ³ , gerundet) ²⁾
<i>Mycoplasma genitalium</i>	0,000 58 [419]	1 [242]	0,36
<i>Encephalitozoon cuniculi</i>	0,002 9 [248]	11 [197]	2,00
<i>Escherichia coli</i>	0,004 7 [419]	1 [240]	3,67
<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	0,012 [419]	18 [248]	6,21
<i>Neurospora crassa</i>	0,043 [260]	7 [248]	13
<i>Caenorhabditis elegans</i>	0,100 [260]	6 [248]	21
<i>Arabidopsis thaliana</i>	0,125 [260]	5 [292]	25
<i>Drosophila melanogaster</i>	0,137 [260]	4 [102]	14
<i>Zea mays</i>	3 [260]	10 [296]	50
<i>Mus musculus</i>	2,5 [260]	20 [445]	30
<i>Homo sapiens</i>	3,2 [419]	23 [296]	30

1) Zahlen in Klammern = Literatur; 2) Literatur [260]

Mit dem Anstieg der Basenpaare im Verlauf der Höherentwicklung (siehe Tab.19a) hat zwangsläufig auch das Volumen der Zellen zugenommen (μm^3): Bakterien 1; Hefen 1 000; Pflanzen und Tiere 10 000 [119].

4.4. Kontrollgene

Eine weitere Erhöhung der Effizienz ist, dass die Expression von Genen nicht einzeln erfolgt, sondern von Kontrollgenen gesteuert wird. Das heißt, die relevanten Gene werden nicht permanent exprimiert, sondern nur bei Bedarf abgerufen. Die Kontrollgene sorgen also dafür, dass bestimmte Enzyme nur dann gebildet werden, wenn sie für einen bestimmten, nicht ständig vorkommenden Stoffwechselfvorgang benötigt werden. Nach Beendigung des Vorganges, wird ihre Produktion wieder eingestellt. So ist es möglich, dass die Anzahl der benötigten Enzymtypen im Leben einer Zelle auf ein Minimum reduziert ist.

Die Unterschiede bei der Genexpression zwischen Zelltypen in einem Organismus können Hunderte und Tausende sein, die jedoch häufig nur von einem kleine Satz von Regulator-Proteinen kontrolliert werden [49]. Gleichmaßen werden z.B. trotz der strukturellen Unterschiede zwischen Knochen, Knorpel, Dentin und Schmelz, diese Gewebe von nur einem Zelltyp, den Scleroblasten, synthetisiert [46]. Auch hier zeigt sich eine Erhöhung der Effizienz darin, dass nicht für jedes einzelne Merkmal ein besonderes Gen zur Verfügung stehen muss. Es können also große morphologische Veränderungen durch kleine Mutationen im Bereich des Regelungs-Mechanismus hervorgerufen werden. Überhaupt sind, soweit man weiß, morphologische Veränderungen selten mit der Evolution gänzlich neuer Proteine verbunden.

Außerdem sind histologisch erkennbare Zelltypen äußerst konservativ und unterscheiden sich im gesamten Metazoenreich kaum [135].

In Prokaryoten wird diese Steuerfunktionen von einem sog. Operon ausgeübt, das aus mehreren, verschiedenen Elementen besteht, die sich auf DNA-Abschnitten befinden und regulatorisch (An- bzw. Abschalten der betreffenden Gene) wirken.

In Eukaryoten ist dieser Regulierungsmechanismus nur selten zu finden. Hier kommt ein anderes System zum Einsatz. Dies sind die sogen. Homöobox-Gene. Die Homöobox besteht aus einer Sequenz von 180 Nukleotiden, die eine Sequenz aus 60 Aminosäureresten codiert, welche Homöodomäne genannt wird. Sie ist Teil eines Transkriptionsfaktors, der sich wiederum an ein anderes Homöobox-Gen bindet und dieses aktiviert bzw. deaktiviert. Hierdurch wird die mRNA-Produktion reguliert. Diese Vorgänge erfolgen während der Entwicklungsphase eines Organismus. Sie bewirken die Bildung von Mustern und wirken so z.B. auf die Bildung von Gliedmaßen ein.

Homöobox-Gene, die bei Vertebraten auch als Hox-Gene bezeichnet werden, zeigen unter den einzelnen Taxa eine gewisse molekulare Verwandtschaft. So wird z.B. die Entwicklung der Flügel von Fruchtfliegen und die Bildung der Gliedmaßen in der Crustaceae *Artemia* von annähernd denselben Homöobox-Genen kontrolliert [391]. Manchmal kann eine bestimmte Homöodomäne in verschiedenen Organismen eine ähnliche Funktion ausüben. Alle Tiere besitzen im Prinzip die gleichen Homöobox-Gene. Für die Realisierung von komplexen Merkmalen (z.B. Augen, Ohren, Enzymketten) sind Gen-Teams erforderlich. "Was sich durch Evolution verändert ist das Team, nicht die Gene selbst." (Dawkins) [74]. So war vor mehr als 500 Mill. a das Prinzip der Morphogenese des Auges festgelegt. Das dafür zuständige Homöobox-Gen, Pax-6, steuert über 2 500 andere Gene für das Auge. Die im Tierreich bestehenden über 40 [138] verschiedenen Ausführungen der Sehorgane haben alle dasselbe Steuerungselement und somit einen gemeinsamen Ursprung [133]. Selbst Angiospermen und Pilze bilden Homöodomänen, die denen der Metazoen sehr ähnlich sind. Dies alles deutet auf eine evolutionäre Verwandtschaft der Homöobox-Gene hin. Diese Konservierungen zeigen allgemeine Entwicklungsfunktionen, die zurück bis ins Präkambrium reichen dürften [430].

Da Proteine komplexe Netze bilden, kann selbst eine geringe Erhöhung der Anzahl von Protein-Domänen zu zahlreichen neuen Wechselwirkungen führen. Die Evolution der Regulierung erschafft neue Kombinationen der Genexpression und führt zu einer höheren Komplexität.

4.5. Arbeitsteilung

Der erste Schritt zu einem effizienteren Zustand eines biologischen Systems, ist nach der Aggregation gleichartiger Zellen, ihre Differenzierung und die damit verbundene Arbeitsteilung. Es entstanden so neue Zelltypen mit neuen Aufgaben. Wahrscheinlich gab es vor 2,5 Md. a nicht mehr als zwei verschiedene Zelltypen [442]. Bonner sieht folgende zwei Hauptursachen für die Entstehung von einfachen Vielzellern:

1. eine effektive Ernährung (z.B. enzymatische Verdauung großer Nahrungsteilchen bei Myxomyceten);
2. eine effektive Ausbreitung (z.B. Sporenbildung bei Pilzen) [22].

Die Bestimmung der Anzahl der verschiedenen Zelltypen stößt mit ihrer steigender Zahl auf immer größere Schwierigkeiten. Als ein Beispiel bringt Bonner die Anzahl der Neuronentypen im ZNS von Säugern. Sie beträgt nach morphologischen Gesichtspunkten 10 bis 20, jedoch vielleicht auch 50 bis 100, wenn Neuronen mit verschiedenen Neurotransmitter- und Rezeptor-Eigenschaften einbezogen werden [28].

Die Anzahl der Zelltypen ist nicht mit der Anzahl der Gene korreliert. So enthalten z.B. die Einzeller *Mycoplasma genitalium* und *Escherichia coli* 470 [113] bzw. 4 288 [21] Gene. *Caenorhabditis elegans* (ca. 50 Zelltypen) enthält 18 424 Gene [362] und *Arabidopsis thaliana* (ca. 30 Zelltypen) ca. 24 000 Gene [245].

Die Anzahl der differenzierten Zellen (Tab. 32; Anhang) kann allerdings nur bedingt als ein Maßstab der Höherentwicklung genommen werden, da gleiche Zellen verschiedene Formen bilden können (z.B. Knochen) oder bestimmte Zellen bei höherentwickelten Organismen nicht vorkommen (z.B. Schuppen, Federn).

Die erste Bildung von Vielzellern aus den Zellaggregaten führte zu einer Vielzahl von Zelldifferenzierungen. Bei den Tieren (Metazoen) folgten nach der Arbeitsteilung in Nahrungsaufnahme und -verdauung, die Ausbildung von Mund- und Darmkanal, Ektoderm und Entoderm (primäre Keimblätter), eine effizientere Koordination von Bewegung und Nahrungsaufnahme, die Hervorbringung eines Koordinationszentrums (Gehirn) sowie das Mesoderm (sekundäres Keimblatt), aus dem Muskulatur, Skelettelemente, Exkretions- und Geschlechtsorgane und Blutgefäßsysteme hervorgehen [453]. Auch scheinen sich die Chorda dorsalis, das Rückenmark und die Myomeren speziell als Anpassung an eine aktive Lebensweise entwickelt zu haben [44].

Die vielzelligen Pflanzen sind vermutlich aus coenobial organisierten Zellverbänden entstanden [424]. Merkmale, die eine erhöhte Effizienz aufweisen, sind bei der Höherentwicklung der Angiospermen unter anderem Wegfall der Blütenblätter, Vereinigung der Kronblätter, geringere Anzahl der Staubblätter und Samenanlagen sowie Sammelfrüchte statt getrennte Fruchtblätter [410].

Aber auch bei Tieren ist eine quantitative Reduktion von Merkmalen ein Zeichen von Rationalisierung und damit Erhöhung der Effizienz (Tab. 20)

Tabelle 20: Veränderung der Anzahl der Kopfknochen bei Wirbeltieren [265]

Taxon	ursprüngl. Anzahl	rezente Anzahl
Amphibia	93	36
Reptilia	79	43
Mammalia	42	9
Pices - Mammalia	143	9

Dies ist eine Entwicklung, die in erster Linie als eine Erhöhung der Effizienz statt einer Folge von Umwelteinflüssen anzusehen ist. Nach Gould und Lewontin sind viele Merkmale nicht durch Adaptation, sondern aus einer strukturellen Notwendigkeit oder Zufälligkeit entstanden [140].

Der Vorteil der Arbeitsteilung gegenüber einer autonomen Handlungsweise ist ökonomisch belegt. Dieser Umstand ist auch für die Evolution von Organismen von Bedeutung. Hierbei spielt die Steigerung der Effizienz physiologischer Arbeitsteilung eine wesentliche Rolle.

Bereits in der ersten funktionsfähigen Zelle muss es eine Grundaufteilung der molekularen Vorgänge gegeben haben: eine Nukleinsäure sorgte für die Replikation und die Transkription und Proteine für die Katalyse der chemischen Reaktionen. Auch bei primitiven Organismen wie Einzellern, zeigen sich einfache Merkmale der Arbeitsteilung. So sind bereits sporenbildende Bakterien ein Beispiel für eine gewisse Arbeitsteilung. Die Sporen sind gegenüber der Umwelt sehr beständig und wandeln sich bei günstigen Bedingungen wieder in vegetative Zellen um [25, 123]. Bestimmte Cyanobakterien besitzen in ihrer Zellkette alternierend auf die Stickstoff-Fixierung und die Photosynthese spezialisierte Zellen, da beide Vorgänge nicht in einer Zelle nebeneinander ablaufen können [29].

Der gleichzeitige Ablauf verschiedener chemischer Reaktionen erfordert eine räumliche Trennung durch Kompartimente. Dieses wird in Form von Organellen realisiert, wodurch die Effizienz der Stoffwechselabläufe wesentlich erhöht wird. Organellen sind in der Zelle nebeneinander wirkende Strukturen, die unterschiedliche Aufgaben bewältigen. Ihre Teilautonomie ist mit ein Beweis für die Entstehung eukaryotischer Zellen aus prokaryotischen durch Endosymbiose. Eine besondere Art der Symbiose liegt bei der Amöbe *Pelomyxa palustris* vor. Sie enthält statt Zellorganellen verschiedene Bakterien, die sich am Stoffwechsel beteiligen [400].

Der Zusammenschluss von Eukaryoten-Zellen zu Vielzellern ermöglichte eine neue Form der Arbeitsteilung. Es konnten jetzt neue Strukturen, wie z.B. Muskel- und Knochengewebe, Organe, Verdauungs-, Fortpflanzungs- und Nervensysteme (bei Tieren) sowie Spross-, Wurzel- und Blattorgane (bei Pflanzen) entstehen. Auch hier ist eine ständige Steigerung der Effizienz zu beobachten. So besteht z.B. beim Holz von Laubbäumen und Sträuchern eine Arbeitsteilung zwischen dem Hydrosystem (Tracheen) und dem Festigungssystem (Holzfasern), was ein wesentlicher Fortschritt gegenüber den Nadelhölzern ist, wo das Tracheidengewebe beide Aufgaben wahrnimmt [422].

Eine höhere Form der Arbeitsteilung ist die Staatenbildung im Tierreich. Sie ist mit einer morphologischen und physiologischen Differenzierung der Individuen verbunden. Die höchste Form der Arbeitsteilung ist hier der Sozialverband. Er ist bei Organismen, die kein entwickeltes Nervensystem besitzen, durch Hormone realisiert (Insekten).

Es wird immer jene Art von Arbeitsteilung durch Selektion bevorzugt werden, die dem Gesamtsystem (Organismus) eine Zeiteinsparung bei der Systemerhaltung bringt. Dieser Vorgang ist von der Umwelt weitgehend unabhängig und unterliegt hauptsächlich einer inneren Selektion. Arbeitsteilung führt nicht nur zu einer höheren Effizienz, sondern ermöglicht auch ohne diese nicht ausführbare Aktivitäten und ist somit die Voraussetzung dafür, dass bestimmte Abläufe überhaupt erst realisiert werden können. Hierin liegt der eigentliche Motor der Höherentwicklung.

4.6. Höherentwicklung

F. M. Wuketits schreibt: "Evolution bedeutet ... in der Biologie die Veränderung der Arten in der Zeit" [473]. Diese generell vertretene Ansicht bedarf jedoch aufgrund ihrer allgemein gehaltenen Formulierung einer genaueren Betrachtung. Es ist nicht jede Veränderung oder Neubildung von Arten als eine Höherentwicklung zu betrachten. Durch Adaptation veränderte bzw. neugebildete Arten stellen keine Höherentwicklung dar. Dieser Vorgang kann als eine "horizontale Evolution" bezeichnet werden. Eine Höherentwicklung zu komplexeren Organismen ist somit eine "vertikale Evolution" zu nennen.

Während die horizontale Evolution hauptsächlich eine Folge äußerer Selektion ist (Adaptation an eine veränderte Umwelt), wird die vertikale Evolution vorwiegend durch eine „innere Selektion“ verursacht. (Der Begriff "Selektion" ist im Grunde nicht zutreffend, da er ein bewusstes Handeln voraussetzt. Besser wäre von einem Eignungsraster auszugehen, der durch physikalische, chemische und physiologische Zwänge determiniert ist. Dieser Raster trennt quasi automatisch, überlebensfähige von nichtüberlebensfähigen Spezies. Der Selektionsbegriff hat sich aber seit Darwin etabliert und soll hier deshalb beibehalten werden.) Für die von der äußeren Umwelt unabhängige innere Selektion bildet der Organismus selber eine Quasi-Umwelt ("innere Umwelt"). Die innere Selektion bezieht sich auf die Erhöhung der Effizienz lebensnotwendiger Vorgänge (z.B. Stoffwechsel, Arbeitsteilung von Zelltypen mit nachfolgender Gewebe- und Organbildung) in Organismen. Aber auch die effiziente Beschaffung und Verwertung von Ressourcen (Landgang, Flugfähigkeit, Nahrungsaufnahme, Verdauung) wird durch die innere Selektion initiiert. Natürlich sind Organismen mit einer höheren Effizienz gegenüber solchen mit einer geringeren im Vorteil und können diese Verdrängen. Hier ist die äußere Selektion wieder wirksam. –Wesentlich ist jedoch, dass die innere Selektion auch dann wirkt, wenn die Umwelt konstant bleibt. Denn es ist nicht sehr wahrscheinlich, dass langzeitige Trends in der Evolution, durch Adaptation an langzeitige physikalische Umweltveränderungen erfolgen [129]. Somit ist die innere Selektion die eigentliche Ursache für eine Höherentwicklung. Die Morphologie der Organismen ist physikalischen Zwängen unterworfen, und ihre optimale Ausbildung ist ebenfalls eine Folge der inneren Selektion.

Effizienzerhöhung spielt auch bei der horizontalen Evolution eine Rolle, da durch sie erst eine Adaptation an Umweltveränderungen ermöglicht wird. Extreme Beispiele sind Organismen, die bei hohen Temperaturen oder bei hohen Salzkonzentrationen existieren. Besonders zu erwähnen sei hier *Deinococcus radiodurans*, das durch ein gegenüber anderen Organismen sehr effizientes DNA-Reparatursystem gegen radioaktive Strahlungen resistent ist [121]. Eine andere Form der Effizienzerhöhung ist die Bildung überlappender Gene, wie sie bei Viren zu beobachten ist. Hier entsteht ein höherer Informationsgehalt bei infolge Raumbegrenzung gleichbleibender Gengröße.

Darwin vertritt die Meinung, dass die natürliche Selektion oder das Überleben des Tüchtigsten, nicht notwendig einen Fortschritt der Entwicklung einschließt. Sie zieht vielmehr nur aus solchen Veränderungen Vorteile, die einem Wesen in seinen Lebensbeziehungen nützen. Denn welche Vorteile könnte z.B. ein Regenwurm haben, dass er höher organisiert ist? Hat er keinen Vorteil davon, so wird er durch die natürliche Zuchtwahl gar nicht oder wenig verbessert und auf unabsehbare Zeiten in seinem niedrigen Zustand verharren [72]. Außerdem wäre ein höher organisierter Regenwurm kein solcher mehr sondern ein völlig anderer Organismus. Nach dem Entstehen eines höherentwickelten Merkmals (z.B. ein neues Organ) beginnt infolge der Anpassung an die Umwelt und der Bevorteilung gegenüber niederer Organismen, eine vermehrte Radiation und durch horizontale Selektion die Entstehung neuer Arten. Ein Wechsel der Umweltbedingungen kann zwar zu einer Änderung oder Erweiterung einer Organfunktion führen, jedoch nicht zu einer Organneubildung. Doch führt häufig ein neues Organ zu einer Existenz in einer neuen Umwelt.

Alle rezenten Organismen haben gegenüber ihrer Umwelt die gleiche Fitness, da sie sonst nicht existent sein könnten und ausgestorben wären. Die Fitness ist also nicht mit Höherentwicklung korreliert. Mikroorganismen und Pflanzen sind zwar optimiert, jedoch Sackgassen bzgl. einer Höherentwicklung.

Die Erhöhung der Effizienz bei der Höherentwicklung lässt sich u.a. an folgenden Beispielen erkennen:

1. Reduktion der Anzahl gleichartiger Strukturen (Williston'sche Regel, 1917), nachdem ihr Erscheinen überhaupt zunächst von Vorteil war, dann aber einer angemessenen Anzahl zugeführt wurde.
2. Zunahme von Plastizität und Umweltunabhängigkeit (z.B. Homoiothermie).

Allgemein kann man sagen, dass die Evolution einem Prozess entspricht, dessen Grenze die maximale Unabhängigkeit von der Umwelt ist. Eine vollständige Unabhängigkeit kann es jedoch nicht geben, da die Umwelt als Nahrung dient.

Die innere Selektion führt zu einer Rationalisierung der funktionstragenden Elemente (Organe), wobei jedoch immer die Effizienz des gesamten Organismus maßgebend ist, nicht die seiner einzelnen Organe. Die Beurteilung der Effizienz von Organismen ist von deren Lebensraum abhängig. So ist prinzipiell zwischen wasser- und landbewohnenden Organismen zu unterscheiden. Die Entwicklung der Hand als Greiforgan, das die Grundlage allen Fortschritts ist, konnte bei im Wasser lebenden Organismen nicht erfolgen, da die entsprechende Anatomie zur Entwicklung der Flossen als Fortbewegungsorgane genutzt werden musste. Die bei Einzellern bewährte Kontrolle der Genexpression durch die Operon-Methode ist für vielzellige Organismen nicht genügend effizient.

Als ein konkretes Beispiel für eine Effizienzerhöhung sei der im oberen Perm (Tatar; vor 252 bis 248 Mill. a) lebende Anomodont *Suminia getmanovi* [168] genannt. Er zeigt aufgrund seines Gebisses, die Fähigkeit, widerstandsfähige Pflanzenkost mechanisch zu zerkleinern. Sein Gebiss ist für hochfaserige Pflanzen deutlich mehr spezialisiert und damit effizienter als bei jedem anderen bekannten Tetrapoden im Paläozoikum. Dies ist das hierfür bisher älteste bekannte Beispiel in der Evolutionsgeschichte der terrestrischen Vertebraten. Es zeigt einen Zusammenhang zwischen der Evolution des Schädelaufbaus des Anomodonten-Dicynodonten-Typus und der umfassenden oralen Verarbeitung von hochfaserigem Pflanzenmaterial.

Somit scheint die diesbezügliche effiziente orale Verarbeitung ein bedeutender Faktor in der Evolution der Anomodonten gewesen zu sein [365].

Die Realisierung biologischer Erfordernisse hängt immer von den physikalischen Möglichkeiten ab. Da diese nicht unbegrenzt sind, sind bei verschiedenen Organismen für dieselbe Funktion gleiche Konstruktionen gebildet worden, wobei für viele homologe Organe ein unterschiedlicher Keimursprung besteht und auch der Entwicklungsablauf verschieden sein kann [414]. Das mehrmalige Auftreten ähnlicher Merkmale in verschiedenen Organismen wird einmal als Homologie und zum anderen als Konvergenz gedeutet. Die Unterscheidung ist oft mit Schwierigkeiten verbunden und erfordert theoretische Vorgaben bzw. Wahrscheinlichkeitsbetrachtungen. Es scheint jedoch so zu sein, dass die Ähnlichkeiten der Merkmale nicht eine bestimmte phylogenetische Abstammung erfordern, sondern die voneinander unabhängige Erhöhung der Effizienz durch innere Selektion widerspiegeln. Die erhöhte Effizienz wird durch die Entwicklung eines optimalen Bauplanes erreicht, der dann bei allen diesbezüglichen Organismen zwangsläufig gleich sein muss. Homologie oder Konvergenz wären dann hier rein zufällig. Der Grund, dass im Verlauf der Höherentwicklung ab einer bestimmten Stufe (z.B. Insekten), die Anzahl der Arten zurückgeht, dürfte sein, dass mit Erhöhung der Komplexität der Organismen, die Möglichkeiten einer morphologischen Realisierung weiterer Baupläne geringer werden.

Eine Höherentwicklung kann auch durch eine Zusammenlegung einzelner Strukturen erfolgen. Dies geschieht dann sehr kurzfristig, was auch das Fehlen von manchen Zwischenstufen bei den fossilen Belegen erklären dürfte. Das unterstützt auch in gewisser Weise die Hypothese der Entstehung von Cilien und Geißeln der Eukaryoten, wonach sie durch eine Ectosymbiose von Spirochaeten mit einem archaebakterien-ähnlichem Wirt gebildet wurden [262]. Die Entstehung der rotierenden Bakterien-Geißeln ist jedoch noch ungeklärt. Bei den Mollusken dürften Organe im Verlauf der Evolution vervielfältigt worden sein, was vermutlich größtenbedingend war. So mussten z.B. Urmützenschnecken, die größer als 2 mm wurden, ihre Körperorgane (Kiemen, Nieren, Gonaden) vervielfachen. Bei der rezenten *Neopilina galathea* sind 8 Muskelbündel hintereinander angeordnet, sowie 5 Paar Kiemen und 6 Paar Nieren vorhanden [160].

Das Entwicklungstempo der Organismen ist nicht konstant. So haben sich, wie schon Darwin vermutete [73], einfacher organisierte Gruppen langsamer entwickelt als höher organisierte [191]. Auch sind viele Merkmale höherer Effizienz nicht nur einmal innerhalb einer Entwicklungsreihe entstanden, sondern mehrmals (Tab.35; Anhang).

Die Mehrzelligkeit überhaupt dürfte mehrfach unabhängig voneinander und zu verschiedenen Zeiten entstanden sein [22]. Stebbins schätzt, dass mehrzellige Organismen mindestens 17mal unabhängig aus Einzellern entstanden sind [454]. Fraktalähnliche Netze, die einen Stoffwechsel erst effizient machen, sind viele Male entstanden (Blätter, Bäume, Lungen, Därme, Schwämme, Respirations- und Zirkulationssysteme usw.) [464].

Bei den höheren Pflanzen haben sich bei der in mehreren parallelen Entwicklungslinien erfolgten Differenzierung der Di- und Monocotyledonen, bestimmte morphologische Richtungen immer wieder durchgesetzt: z.B. Holz- zu Krautpflanzen, einfaches zu differenziertes Perianth (Blütenhülle), freie zu verwachsenen Perianthblättern bzw. Fruchtblättern und radiäre zu dorsiventraler Blütensymmetrie [429].

Der Übergang von Gametophyten zu sporophytischen Mutterpflanzen bei der Befruchtung, hat den Samenpflanzen gegenüber Farnpflanzen wesentliche Vorteile bei der Besiedlung trockenen Landes gebracht. So werden fest umwandete Pollenkörner statt Spermatozoiden verfrachtet. Bei der Pollenschlauchbefruchtung fällt zudem noch die Abhängigkeit von Feuchtigkeit weg, so dass eine an Gegenwart von Wasser gebundene Befruchtung vermieden wird. Außerdem werden Samen anstelle von Megasporen verbreitet, wodurch Schutz und Versorgung von Zygote und embryonalen Sporophyten wesentlich verbessert werden [428]. Hier

zeigt sich neben einer Adaptation an eine neuen Umwelt, auch eine Steigerung der Effizienz der Fortpflanzung.

4.7. Einige weitere Beispiele für physikalische Zwänge

4.7.1. Bäume

Einer unbegrenzten morphologischen Entwicklung stehen physikalische Zwänge entgegen. Als ein Beispiel sei das Höhenwachstum von Bäumen angeführt, wobei diese näherungsweise als Säulen angesehen werden können (ohne Berücksichtigung der Kronen).

Die Höhe (H) einer Säule ist infolge des Eigengewichtes begrenzt. Diese Grenze ist die sogen. Knickgrenze. Sie ist vom Durchmesser (d) der Säule, dem Elastizitätsmodul (E) und der Dichte (D) des Säulenmaterials abhängig. Berechnungen von Greenhill [141] haben ergeben, dass eine Abhängigkeit

$$H = 1,26 [E \cdot (d/2)^2 / D]^{1/3} \quad (1)$$

besteht. Die mittlere Dichte (grünes Holz) aus 12 verschiedenen Hölzern (Nadel- und Laubbäume) [244] ergibt 844 kg/m^3 , der Elastizitätsmodul (grünes Holz) ergibt einen Mittelwert von $110 \cdot 10^7 \text{ kg/m}^2$. Durch Einsetzen dieser Werte in Gleichung (1) erhält man

$$H_k = 86,7 \cdot d^{2/3}, \quad (2)$$

wobei H_k die kritische Höhe ist. An Hand von Literaturangaben wurden die Daten von 78 Bäumen ausgewertet und deren maximal mögliche (kritische) Höhe nach Gleichung (2) berechnet (Tab.34, Anhang).

Wie schon McMahon [271] und Bonner [23] zeigten, wird von Bäumen die Knickgrenze nicht erreicht. Sie wird in sehr unterschiedlichem Maße unterschritten, wobei sich bei gesonderter Betrachtung einzelner Baumtypen Unterschiede zeigen (Tabelle 21).

Tabelle 21: Mittlerer Anteil der gemessenen Höhe (H) an der kritischen Höhe (H_k) (%)¹⁾

	Gymnospermen	Angiospermen	Palmen	Fossilien
Anteil	36,5	24,3	40,8	24,6
Anzahl d. Objekte	23	32	5	18

1) Berechnet aus Daten der Tabelle 34 (Anhang). Die Palmen wurden aufgrund ihrer besonderen elastischen Bauweise getrennt bewertet.

Es fällt auf, dass im Gegensatz zur großen Streuung bei rezenten Bäumen, die fossilen Bäume einen ziemlich konstanten Abstand zu ihrer Knickgrenze aufweisen (siehe Tabelle 34, Anhang) Die Daten zeigen, dass alle Baumarten in ihrem Längenwachstum weit unter der Knickgrenze einer entsprechenden Säule liegen. Was die Elastizität betrifft, so zeigen Laubbäume und Nadelbäume keinen Unterschied, was für eine diesbezügliche optimale Lösung spricht (Tab. 22).

Tabelle 22: Elastizitätsgrenzen (σ)¹⁾ von grünem Holz verschiedener Baumarten (%)²⁾ [462]

Taxon	Min.	Max.	Taxon	Min.	Max.
Nadelbäume (10 Arten)			Laubbäume (32 Arten)		
Abies alba	0,16	-	Carpinus betulus	0,18	-
Sequoiadendron giganteum	-	0,40	Platanus acerifolia	-	0,43

- 1) Die Elastizitätsgrenze ist die Messlänge, welche die Materialprobe aufweist, bei der die Ausgangslänge nicht mehr zurückgebildet wird. Sie wird als eine Verhältniszahl (%) ausgedrückt: $\sigma = 100 (l_g - l_0) / l_0$, wobei l_0 die Ausgangslänge und l_g die Grenzlänge ist.
- 2) Es ist jeweils die Art mit dem kleinsten Wert (Min.) und dem größten (Max.) der untersuchten Arten aufgeführt.

Der aufgrund theoretischer Überlegungen beste Bautyp entspricht dem Konstruktionsprinzip 1a (Typ 1, Tracheiden-Stufe der Nadelbäume [399]) aus dem Oberdevon [290]. Die Vollholzigkeit, die bei den rezenten Bäumen überwiegt, hat gegenüber den materialsparenden Hohlstämmen zwei wesentliche Vorteile: die Nutzung innerer Wachstumsvorspannungen und die Möglichkeit, große Kronen zu bilden. Wenn die maximale Gesamtgröße und die maximale Blattfläche entscheidend sind, sind hohe Bäume mit ausgedehnten Kronen von Vorteil [399]. Bei den Nadelbäumen (Gymnospermen) besteht das Holz im Wesentlichen aus Tracheiden, die sowohl für die Festigkeit als auch für die Wasserversorgung zuständig sind. Im Verlauf der Evolution erfolgte durch die Entwicklung der Laubbäume (Angiospermen) und damit der zusätzlichen Bildung von Tracheen eine Arbeitsteilung: die Tracheiden bilden das Festigkeits- und die Tracheen das Hydrosystem. Damit konnte die Effizienz des Wassertransportes bedeutend verbessert werden (maximale Strömungsgeschwindigkeit [mm/s]: in Tracheiden: 0,4; in Tracheen: 40), während das Festigungsgewebe lediglich modifiziert wurde. Das komplex gebaute Holz der Laubbäume lässt eine Vielzahl von Gewebekombinationen zu und ist dadurch anpassungsfähiger als Nadelholz [399, 422, 423].

Dieser sehr unterschiedliche Entwicklungsverlauf ist sicher für die starke Streuung der Baumhöhen mit verantwortlich. Eine andere Ursache ist, wie durch Feldversuche belegt, dass der Stammquerschnitt häufig mit dem Gewicht der Blätter eng korreliert [394].

Ein Beispiel für eine effiziente Wasserversorgung bei einem Nadelbaum ist *Metasequoia glyptostroboides* (ein "lebendes Fossil"). Um während der Polarnacht eine permanente Photosynthese durchführen zu können, besitzt der Baum ein hydraulisch effizientes Xylem, das ein schnelles Höhenwachstum und eine schnelle Kronenentwicklung erlaubt. Das hat jedoch zur Folge, dass das Holz sehr dünnwandig und somit mechanisch schwach ist. Die Dichte ist mit durchschnittlich 270 kg/m^3 gegenüber anderen Hölzern (800 bis $1\,500 \text{ kg/m}^3$) sehr klein und somit auch die Belastbarkeit gering. Der Baum besitzt damit gerade eine Mindeststabilität, die er allerdings durch seitliche Verstreben erhöht [188]. Dieses Beispiel zeigt deutlich, dass die Gewährleistung der Wasserversorgung vor der mechanischen Festigkeit den Vorrang hat, was auch aus der Tabelle 21 hervorgeht.

4.7.2. Tiere

Ein Vertebraten-Vierfüßler kann von der Mechanik her, als ein Barren betrachtet werden, der an seinen Enden durch Beine gestützt wird. Daraus ergeben sich näherungsweise die Beziehungen $W \propto L^{3/2}$ (W = Breite, L = Länge) und $L \propto M^{1/4}$ bzw. $W \propto M^{3/8}$ (M = Masse des Rumpfes). Das heißt, je schwerer das Tier umso kürzer relativ zur Breite der Rumpf. Auch die Stärke der Extremitäten (d) steht grob mit der Länge und der Rumpfmasse in folgendem Zusammenhang:

$$d/L \propto M^{1/4}.$$

Daraus folgt, dass die Masse eines Vertebraten-Vierfüßlers, die Größe und Form seines Rumpfes und die Stärke der Extremitäten determinieren dürfte [349].

Allgemeine Zwänge treten auch bei der terrestrischen Fortbewegung auf, die zwar mit der Körpermasse ansteigen, jedoch von der Körperform, der Anzahl der Füße und der Art des

Knochenbaus relativ unabhängig sind. So ist z.B. die massenspezifische mechanische Energie, die für die Fortbewegung in einer bestimmten Distanz benötigt wird, für Tiere in einem Bereich von fünf Größenordnungen (Schaben, Säugetiere, Vögel) annähernd dieselbe, wobei jedoch die Stoffwechselkosten bei den größten Massen gegenüber den kleinsten nur Einhundertstel beträgt [126]. Ähnlichkeiten zeigen sich auch bei der Schrittfrequenz [125].

Als ein Beispiel seien die Dinosaurier genannt. Ihre Beine waren infolge der Konstruktion des Beckengürtels nicht mehr seitlich, sondern unter dem Körper angeordnet, wodurch eine effektivere schnelle Fortbewegung ermöglicht wurde [418]. Außerdem wurde damit dem relativ zu anderen Tieren extrem hohen Gewicht Rechnung getragen.

Der auf oszillierendem Hub basierende Antrieb bei schwimmenden und fliegenden Tieren kann mit der Strouhal-Zahl (St) gemessen werden. Sie ist eine Kennzahl für turbulente bzw. reibungsbehaftete, inkompressible Strömungen. Sie ist allgemein auf zyklische Bewegungen anwendbar (z.B. $St = s \cdot f / v$; s = Flügelspanne, f = Flügelschlagfrequenz, v = Geschwindigkeit). Der optimale Bereich beträgt bei schwimmenden Tieren $0,2 < St < 0,4$. Dieser Wert wurde bei Delphinen, Haien und Knochenfischen gemessen [360, 446 - 448]. Ein Beweis dafür, dass hier zu einer hohen Effizienz selektiert worden ist. Das trifft auch annähernd auf Fledermäuse und Insekten sowie auf Vögel im Reiseflug zu [438].

Diese Abhängigkeiten physiologischer und morphologischer Größen von der Körpermasse wird beim Vergleich von Arten interspezifische Allometrie genannt und folgen der allgemeinen Gleichung

$$y = a \cdot x^b,$$

wobei y die physiologische bzw. morphologische Größe und x die Körpermasse ist. Die Konstante a kann, abhängig von der Spezies-Gruppe und der gewählten Größenordnung, um einige Größenordnungen schwanken. Die Konstante b hat einen sehr unterschiedlichen Wert und wird meistens (gerundet) als Bruch angegeben.

Eine Gesetzmäßigkeit hat sich auch bei der Stoffwechselrate gezeigt. Sie folgt, in der Höhe des Sauerstoffverbrauchs ausgedrückt, der allgemeinen Beziehung $V = a \cdot m^b$ (V = Sauerstoffverbrauch pro Stunde; m = Körpermasse), wobei die Konstanten a und b von der taxonomen Gruppe abhängig sind und b um den Wert 0,75 schwankt.

Um die in einem System verteilte Energie zu minimieren, muss das Stoffverteilungsnetz ein selbstähnliches Fraktal sein, wie es z.B. bei Arterien, Arteriolen und Kapillaren bei Säugern realisiert ist. Diese Forderung ist bei allen Lebewesen erfüllt, die bezüglich ihrer Stoffwechselraten einer $3/4$ -Potenz-Regel unterliegen (y = Stoffwechselrate; $b = 3/4$), die sich aus dieser fraktalen Struktur ergibt. Nicht-fraktale Systeme (z.B. Verbrennungs- und Elektromotoren) zeigen eine Drittel-Potenz-Regel [463]. Im Verlauf der Evolution führten also die Bildung fraktal-ähnlicher Strukturen, die Maximierung der für den Stoffwechsel erforderlichen Austauschflächen zur Maximierung der Stoffwechselkapazität und eine Minimierung von Transportabständen und -zeiten, zu einer Erhöhung der Stoffwechseleffizienz [464].

Da fast alle rezenten Organismen, gleich welcher Stufe der Höherentwicklung sie angehören, dieser $3/4$ -Potenz-Regel der Stoffwechselrate unterliegen, könnte darauf hinweisen, dass hier das Maximum der Effizienz erreicht ist.

Ein Beispiel für die bestimmende Rolle allometrischer Regeln ist die Entwicklung der Gehäuseform der Landschnecke *Cerion*. Bei der starken Vielfalt dieser Formen, die für diese Gattung charakteristisch ist, wird ihre Veränderungen von allometrischen Regeln bestimmt, obwohl grundsätzlich auch viele andere Typen möglich wären [294].

5. Zusammenfassung

Die Evolution der Organismen erfolgt in zwei Richtungen: die horizontale Evolution (Adaptation) und die vertikale (Höherentwicklung, auch Makroevolution genannt). Beiden Richtungen liegen Mutationen zugrunde. Die horizontale Evolution ist ein Optimierungsvorgang. Durch Adaptation an Umweltänderungen entstehen neue Arten. Sie unterscheiden sich hauptsächlich durch meist morphologische Merkmale, die keinen Unterschied im Grundbauplan aufweisen. Bei der vertikalen Evolution unterscheiden sich die Arten jedoch durch eine wesentliche Änderung der Grundbaupläne.

Die Ursache und der Verlauf der Höherentwicklung sind immer noch ein kontrovers diskutiertes Thema der Evolutionsbiologie. Erschwerend für das Studium ist, bis auf wenige Ausnahmen, das Fehlen von paläontologischen Funden, die eine lückenlose Entwicklungsreihe liefern könnten. Trotzdem ist ein deutlicher Trend von primitiven Organismen (Einzellern) bis zu höherentwickelten, komplexeren Lebewesen zu erkennen.

Diese Entwicklung ist nicht nur auf die Einwirkung einer physikalischen oder biologischen Umwelt (äußere Selektion) zurückzuführen. Sie erfolgt auch bei gleichbleibendem Milieu. Hierbei ist die treibende Kraft also nicht eine äußere Selektion, welche die für die gegebene Umwelt fitteste Mutante bevorzugt. Es ist vielmehr eine innere Selektion, die einen Organismus bevorzugt, der aufgrund eines geänderten Bauplanes eine höhere Fitness als andere Organismen aufweist. Dieser neue Bauplan ist effizienter als alle anderen. Es ist also die Steigerung der Effizienz, die eine Höherentwicklung verursacht. Diese innere Selektion nach maximaler Effizienz ist demnach die eigentliche Ursache der Entstehung von Metazoen aus Einzellern. Sie wird durch Arbeitsteilung von differenzierten Zellen und später von Organen und sogar Organismen realisiert.

Effizienz ist jedoch nicht mit Wirtschaftlichkeit zu verwechseln. Ein persönliches Gespräch mit einer Bank zum Zweck einer Kreditaufnahme, ist effizienter als ein entsprechendes Telefonat, das aufgrund eingesparter Fahrkosten ökonomischer wäre. Auch in der belebten Natur sind viele Vorgänge trotz ökonomischer Nachteile effizient, da nur in dieser Form bestimmte Vorteile realisiert werden können. Im Vordergrund steht also nicht das energetische Optimum sondern eine maximale effiziente Fitness des Organismus.

Auch kann die Tatsache, dass es komplexe Merkmale gibt, die mehrmals und unabhängig voneinander entstanden sind, als ein weiterer Beleg für die Selektion nach höherer Effizienz gewertet werden. Denn es ist unwahrscheinlich, dass in allen vergleichbaren Fällen dieselben Umweltbedingungen bestanden haben. Eine Selektion von Außen, zum Zwecke der Adaptation, kann daher nicht erfolgt sein. Dennoch führten die meisten Entwicklungen in eine Sackgasse und damit zum Aussterben. Dieses zeigt, dass die Höherentwicklung kein zielgerichteter Vorgang ist, sondern durch Versuch und Irrtum denselben Grundsätzen folgt, die der sogenannten Mikroevolution zugrunde liegen. Auch ist zu bemerken, dass das Erreichen einer höheren Effizienz durch Änderung des Bauplanes, physikalischen Gesetzen unterliegt, die hier der Entwicklung Grenzen setzen.

Der einmal entstandene Bauplan der Vertebraten, z.B., kann nur noch durch Variieren zu einer höheren Effizienz geführt werden. Eine grundlegende Änderung (z.B. der Austausch des Skeletts durch eine andere Konstruktion) ist nicht möglich. Dennoch zeigt die Evolution der Organismen eine erstaunliche Vielfalt an Entwicklungsmöglichkeiten. Die (mehrfache) Bildung der verschiedenen hocheffizienten Augentypen aus dem ursprünglichen Augenfleck eines Mikroorganismus, ist ein Beispiel dafür.

Die Entstehung der äußerst komplexen Stoffwechselabläufe dient der effizienten Ausnutzung der zur Verfügung stehenden Nahrungsstoffe. Bedeutende Etappen waren dabei der Übergang vom anaeroben zum aeroben Stoffwechsel und die Entstehung von Stoffwechselabläufen über Zyklen.

Durch die innere Selektion nach immer größerer Effizienz, besteht ein Zwang zur Höherent-

wicklung. Dabei wird jedoch nicht jedes Organ als solches separat selektiert, sondern immer das System als Ganzes, dessen Effizienz sich so einem Maximum nähert. Die Erhöhung der Effizienz führt auch zu einer immer größeren Unabhängigkeit von der Umwelt. Die sich entwickelnden Organismen werden zunehmend autark, wobei die Grenzen neben physikalischen Zwängen nur im Angebot der Ressourcen liegen.

Das Überleben unterschiedlich entwickelter Organismen steht nicht im Widerspruch zum allgemeinen Trend der Höherentwicklung. So haben alle rezenten Organismen eine für sie optimale Lebensweise erreicht, was eine Höherentwicklung nicht erforderlich macht.

Anhang

Tabelle 23: Auflistung der proteinogenen Aminosäuren, die aus Bestandteilen der Uratmosphäre der Erde synthetisiert wurden (nach Synthesewegen)

Verbindungen	N ₂	CO	CO ₂	H ₂	CH ₄	NH ₃	H ₂ S	HCN	H ₂ O	Energie	Literatur
Alanin	-	+	-	-	+	+	-	-	+	UV	82
	-	-	-	-	+	+	-	-	+	UV	69,144-146,440
	+	-	-	-	+	-	-	-	-	E	161
	+	-	-	-	+	+	-	-	+	E	278,356
	-	-	-	+	+	+	-	-	+	E	9,168,175,239,275, 276
	+	-	+	+	-	-	-	-	+	E	1,440
	+	-	-	+	+	-	-	-	+	E	277,381
	-	-	-	+	+	+	+	-	+	E	168
	-	-	-	-	+	+	-	-	+	E	1,69-71,343
	+	-	+	-	+	-	-	-	-	E	161
	-	-	-	-	+	+	+	-	+	E	282
	-	+	-	-	+	+	-	-	+	E	327
	+	-	-	-	+	+	+	-	+	E	278
	+	+	-	+	-	-	-	-	+	E	1,381
	-	-	+	+	-	+	-	-	+	E	1
	+	+	-	-	-	-	-	-	+	E	170
	-	-	-	-	+	+	-	-	+	1027	317
	-	-	-	-	-	+	-	+	+	90	151
										27 - 100	323
										20 - 100	256
Arginin	-	-	-	-	+	+	-	-	+	E	69-71
Asparagin	-	-	-	-	+	+	-	-	+	E	316
Asparaginsäure	-	-	-	-	+	+	-	-	+	UV	69
	+	-	+	-	-	-	-	-	-	E	161
	+	-	-	-	+	-	-	-	-	E	161
	-	-	-	+	+	+	-	-	+	E	142,276
	+	-	-	+	+	-	-	-	+	E	277,381
	+	-	-	-	+	+	-	-	+	E	278,356
	-	-	-	-	+	+	-	-	+	E	69-71,343
	+	-	+	-	+	-	-	-	-	E	161
	-	-	-	-	+	+	+	-	+	E	282
	+	+	-	+	-	-	-	-	+	E	381
	+	-	+	+	-	-	-	-	+	E	381
	-	+	-	-	+	+	-	-	+	E	327
	+	+	-	-	-	-	-	-	+	E	170
	-	-	-	-	+	+	-	-	+	1027	317
	-	-	-	-	-	+	-	+	+	20 - 90	256
										27 - 100	323
Cystein	-	-	-	+	+	+	+	-	+	E	258
	-	-	-	-	+	+	+	-	+	E	282
Glutaminsäure	-	-	-	-	+	+	+	-	+	UV	14,174
	+	-	-	-	+	-	-	-	-	E	161
	-	-	-	+	+	+	-	-	+	E	142,277
	+	-	-	+	+	-	-	-	+	E	277,381

Fortsetzung Tabelle 23											
Verbindung	N ₂	CO	CO ₂	H ₂	CH ₄	NH ₃	H ₂ S	HCN	H ₂ O	Energie	Literatur
Glutaminsäure	+	-	-	-	+	+	-	-	+	E	278,356
(Fortsetzung)	-	-	-	-	+	+	-	-	+	E	69-71,343
	+	-	+	-	+	-	-	-	-	E	161
	-	-	-	-	+	+	+	-	+	E	282
	+	+	-	+	-	-	-	-	+	E	381
	-	+	-	-	+	+	-	-	+	E	327
	-	-	-	-	+	+	-	-	+	1 027	317
	-	-	-	-	-	+	-	+	+	20 - 90	256
	-	+	-	+	-	+	-	-	-	1 000	481
Glycin	-	+	-	-	+	+	-	-	+	UV	82
	-	-	-	-	+	+	-	-	+	UV	69,144-146
	-	-	-	-	+	+	+	-	+	UV	14,174
	+	-	-	-	+	-	-	-	-	E	161
	-	-	+	-	-	+	-	-	+	E	252
	+	-	-	-	+	+	-	-	+	E	278,303,356
	-	-	-	+	+	+	-	-	+	E	9,142,168,175,275, 276
	+	-	+	+	-	-	-	-	+	E	1,381
	+	-	+	+	-	-	-	-	+	E	277,381
	-	-	-	+	+	+	+	-	+	E	168
	-	-	-	-	+	+	-	-	+	E	1,69-71,343
	+	+	-	+	-	-	-	-	+	E	1,381
	-	-	+	+	-	+	-	-	+	E	1
	+	-	+	-	+	-	-	-	-	E	161
	-	-	-	-	+	+	+	-	+	E	282
	+	-	-	-	+	+	+	-	+	E	278
	+	+	-	-	-	-	-	-	+	E	170
	-	-	-	-	+	+	-	-	+	1 027	317
	-	-	-	-	-	+	-	+	+	20 - 90	256
										27 - 100	323
										90	257
	-	+	-	+	-	+	-	-	-	600, 1 000	481
Histidin	-	-	-	-	+	+	-	-	+	E	70,71
Isoleucin	-	-	-	-	+	+	+	-	+	UV	14,174
	+	-	-	-	+	+	-	-	+	E	278,356
	-	-	-	-	+	+	-	-	+	E	69-71,343
	-	-	-	-	+	+	+	-	+	E	282
	-	-	-	-	-	+	-	+	+	20 - 90	256
Leucin	-	-	-	-	+	+	+	-	+	UV	14,174
	-	+	-	-	+	+	-	-	+	UV	82
	+	-	-	-	+	+	-	-	+	E	278,356
	-	-	-	-	+	+	-	-	+	E	69-71,343
	-	-	-	+	+	+	-	-	+	E	142
	-	-	-	-	+	+	+	-	+	E	282
	-	-	-	-	+	+	-	-	+	1 027	317
	-	-	-	-	-	+	-	+	+	20 - 90	256

Fortsetzung Tabelle 23											
Verbindung	N ₂	CO	CO ₂	H ₂	CH ₄	NH ₃	H ₂ S	HCN	H ₂ O	Energie	Literatur
Lysin	-	-	-	-	+	+	-	-	+	UV	69
	-	-	-	-	+	+	-	-	+	E	69-71
	-	-	-	+	+	+	-	-	+	E	142
	-	+	-	-	+	+	-	-	+	E	327
Methionin	+	-	-	-	+	+	+	-	+	E	278
	-	-	-	+	+	+	+	-	+	E	258
	-	-	-	-	+	+	+	-	+	E	282
Phenylalanin	-	-	-	-	+	+	-	-	+	E	71,337
	-	-	-	-	+	+	+	-	+	E	282
	-	-	-	-	+	+	-	-	+	1 027	317
Prolin	-	-	-	-	+	+	+	-	+	UV	14,174
	+	-	-	-	+	+	-	-	+	E	278,356
	-	-	-	-	+	+	-	-	+	E	70
Serin	-	-	-	-	+	+	-	-	+	UV	69
	+	-	-	-	+	-	-	-	-	E	161
	-	-	-	-	+	+	-	-	+	E	69,71,343
	-	-	-	+	+	+	-	-	+	E	142
	+	-	-	+	+	-	-	-	+	E	381
	+	+	-	+	-	-	-	-	+	E	381
	+	-	+	+	-	-	-	-	+	E	381
	+	-	-	-	+	+	-	-	+	E	278,356
	+	-	+	-	+	-	-	-	-	E	161
	+	+	-	-	-	-	-	-	+	E	170
	-	-	-	-	+	+	-	-	+	1027	317
	-	-	-	-	-	+	-	+	+	20 - 90	256
	-	+	-	+	-	+	-	-	-	600, 1 000	481
Threonin	-	-	-	-	+	+	-	-	+	UV	69
	-	-	-	-	+	+	-	-	+	E	69-71,343
	+	-	-	-	+	+	-	-	+	E	278,356
	-	-	-	+	+	+	-	-	+	E	142
	-	-	-	-	+	+	-	-	+	1 027	317
	-	-	-	-	-	+	-	+	+	20 - 90	256
Tyrosin	-	-	-	-	+	+	-	-	+	1 027	317
Valin	-	+	-	-	+	+	-	-	+	UV	82
	-	-	-	-	+	+	+	-	+	UV	14,174
	+	-	-	-	+	-	-	-	-	E	161
	+	-	-	-	+	+	-	-	+	E	278,356
	-	-	-	-	+	+	-	-	+	E	69-71
	+	-	+	-	+	-	-	-	-	E	161
	-	-	-	+	+	+	-	-	+	E	142
	-	-	-	-	+	+	+	-	+	E	282
	+	-	-	+	+	-	-	-	+	E	381
	+	+	-	+	-	-	-	-	+	E	381

Tabelle 24: Auswertung der Tabelle 23¹⁾

	A	S	Ausgangsstoffe ²⁾	Energie
Alanin	2	1	N ₂ , CH ₄	E
	3	6	.	.
	4	9	.	.
	5	2	.	.
Arginin	3	1	CH ₄ , NH ₃ , H ₂ O	E
Asparagin	3	1	CH ₄ , NH ₃ , H ₂ O	E
Asparaginsäure	2	2	N ₂ , CO ₂	E
			N ₂ , CH ₄	E
	3	6	.	.
	4	7	.	.
Cystein	4	1	CH ₄ , NH ₃ , H ₂ S, H ₂ O	E
	5	1	.	.
Glutaminsäure	2	1	N ₂ , CH ₄	E
	3	5	.	.
	4	7	.	.
Glycin	2	1	N ₂ , CH ₄	E
	3	8	.	.
	4	9	.	.
	5	2	.	.
Histidin	3	1	CH ₄ , NH ₃ , H ₂ O	E
Isoleucin	3	2	CH ₄ , NH ₃ , H ₂ O	E
			NH ₃ , HCN, H ₂ O	W
	4	3	.	.
Leucin	3	3	CH ₄ , NH ₃ , H ₂ O	E, W
			NH ₃ , HCN, H ₂ O	W
	4	5	.	.
Lysin	3	2	CH ₄ , NH ₃ , H ₂ O	UV, E
	4	2	.	.
Methionin	4	1	CH ₄ , NH ₃ , H ₂ S, H ₂ O	E
	5	2	.	.
Phenylalanin	3	2	CH ₄ , NH ₃ , H ₂ O	E, W
	4	1	.	.
Prolin	3	1	CH ₄ , NH ₃ , H ₂ O	E
	4	2	.	.
Serin	2	1	N ₂ , CH ₄	E
	3	7	.	.
	4	5	.	.

Fortsetzung Tabelle 24 ¹⁾				
Aminosäure	A	S	Ausgangsstoffe ²⁾	Energie
Threonin	3	4	CH ₄ , NH ₃ , H ₂ O	UV, E, W
			NH ₃ , HCN, H ₂ O	W
	4	2	.	.
Tyrosin	3	1	CH ₄ , NH ₃ , H ₂ O	W
Valin	2	1	N ₂ , CH ₄	E
	3	2	.	.
	4	7	.	.

- 1) A = Anzahl der Ausgangsstoffe; S = Anzahl der Synthesewege
 2) Nur für die minimale Anzahl der Ausgangsstoffe ausgewertet, da dies für eine Beurteilung der Synthese von Aminosäuren aus Bestandteilen der angenommenen Uratmosphäre von größerer Bedeutung ist, als die Synthese aus einer Vielzahl von Ausgangsstoffen. H₂S wurde hierbei nicht berücksichtigt, da es nur für die Synthese von Cystein und Methionin relevant ist.

Tabelle 25: Synthese von proteinogenen Aminosäuren aus der Uratmosphäre der Erde und deren Vorkommen

Aminosäure	UV	E	W	M	Ch
Alanin	+	+	+	+	+
Arginin	-	+	-	+	+
Asparagin	-	+	-	-	-
Asparaginsäure	+	+	+	+	+
Cystein	-	+	-	-	-
Glutaminsäure	+	+	+	+	+
Glycin	+	+	+	+	+
Histidin	-	+	-	+	-
Isoleucin	+	+	+	+	-
Leucin	+	+	+	+	-
Lysin	+	+	-	+	-
Methionin	-	+	-	+	+
Phenylalanin	-	+	+	+	-
Prolin	+	+	-	+	+
Serin	+	+	+	+	+
Threonin	+	+	+	+	+
Tyrosin	-	-	+	+	+
Valin	+	+	-	+	+

UV = Synthese mit UV-Strahlen; E = Synthese mit elektrischen Entladungen W = Synthese in der Wärme; M = Vorkommen in Meteoriten; Ch = Vorkommen als Chemofossilien

Tabelle 26: Fundstellen präkambrischer Chemofossilien, die auch proteinogene Aminosäuren enthalten (ungefähres Alter in Md. a)

Alter	Fundstelle	Formation	Aminosäure	Literatur
3,0	Swaziland	Fig-Tree	Alanin	332
			Glycin	332,386
			Serin	332
			Threonin	332
			Valin	332
2,9	Simbabwe	Bulawaya	Alanin	306
			Asparaginsäure	306
			Glutaminsäure	306
			Glycin	306
			Methionin	306
			Serin	306
			Threonin	306
			Tyrosin	306
			Valin	306
2,1 – 2,7	Transvaal	Witwatersrand	Alanin	306,332,345
			Asparaginsäure	306,332,345
			Glutaminsäure	306,332,345
			Glycin	306,332,345
			Methionin	306,332,345
			Prolin	332
			Serin	306,332,345
			Threonin	306,332,345
			Tyrosin	306,332,345
			Valin	306,332,345
2,0 – 2,3	Transvaal	Transvaal	Alanin	159,332
			Asparaginsäure	159,332
			Glycin	159,332
			Methionin	332
			Prolin	332
			Serin	159,332
			Threonin	159,332
			Valin	159,332
2,0	Ontario	Gunflint	Glycin	386
1,0	Finnland	Pargas-Parainen	Alanin	306
			Arginin	306
			Asparaginsäure	306
			Glutaminsäure	306
			Glycin	306
			Methionin	306
			Serin	306
			Threonin	306
			Tyrosin	306
Valin	306			
0,9 – 1,0	Australien	Bittersprings	Alanin	386
			Glycin	386

Tabelle 27: Fundstellen präkambrischer Chemofossilien, die keine proteinogene Aminosäuren enthalten (ungefähres Alter in Md. a)

Alter	Fundstelle	Formation	Alter	Fundstelle	Formation
3,8	Grönland	Isua ¹⁾	1,7 – 2,2	Minnesota	Biwabik
3,4	Swaziland	Onverwacht	1,8	Minnesota	Rove
2,6 – 2,8	Ontario	Coutchiching	1,6	Australien	McMinn
2,7	Minnesota	Soudan	1,6	Queensland	Paradise Creek
2,4	Nordatl.Region	Valen	1,2 – 1,3	Finnland	Muhos
2,2	Minnesota	Cuyuna Iron	1,3	Montana	Belt
2,2	Minnesota	Thomson	1,0	Michigan	Nonesuch

1)Neuere Untersuchungen des Graphitgesteins schließen einen primären biogenen Ursprung aus [458].

Tabelle 28: Meteoriten, die neben anderen organischen Verbindungen proteinogene Aminosäuren enthalten

Meteorit	Typ	Fundstelle	Aminosäure	Literatur
Abee	NC	Alberta	Asparaginsäure	192
			Glutaminsäure	192
			Glycin	192
			Lysin	192
			Serin	192
ALH	C2	Antarktis	Alanin	30
Allan Hills	C2	Antarktis	Alanin	66,173,213
			Asparaginsäure	66,173,213
			Glutaminsäure	66,173,213
			Glycin	66,173,213
			Isoleucin	213
			Leucin	213
			Lysin	213
			Methionin	213
			Phenylalanin	213
			Serin	213
			Threonin	213
Bjurböle	NC	Finnland	Glycin	192
			Asparaginsäure	192
			Glutaminsäure	192
			Glycin	192
			Lysin	192
Cold Bokkeveld	C2	Südafrika	Serin	192
			Threonin	192
			Valin	192
			Alanin	30
			Asparaginsäure	30
			Glutaminsäure	30
Essebi	C2	.	Glycin	30
			Serin	30

Fortsetzung Tabelle 28				
Meteorit	Typ	Fundstelle	Aminosäure	Literatur
Felix	C3	Alabama	Glutaminsäure	192
			Glycin	192
			Phenylalanin	192
			Serin	192
			Threonin	192
			Tyrosin	192
			Valin	192
Hvittis	NC	Finnland	Asparaginsäure	192
			Glutaminsäure	192
			Glycin	192
			Lysin	192
			Serin	192
			Valin	192
Ivuna	C1	Tansania	Alanin	30,89
			Asparaginsäure	30,89
			Glutaminsäure	30,89
			Glycin	30,89
			Serin	30
Karoonda	NC o. C3	Russland	Asparaginsäure	192
			Glutaminsäure	192
			Glycin	192
			Lysin	192
			Serin	192
Mokoia	C2	Neuseeland	Alanin	64
			Arginin	192
			Asparaginsäure	64,192
			Glutaminsäure	64,192
			Glycin	64,192
			Histidin	192
			Lysin	192
			Methionin	192
			Phenylalanin	192
			Serin	192
			Threonin	192
			Tyrosin	192
			Valin	192
Mighei	C2	Ukraine	Alanin	30
			Asparaginsäure	30
			Glutaminsäure	30
			Glycin	30,192
			Lysin	192
			Serin	30,192
			Valin	192

Fortsetzung Tabelle 28				
Meteorit	Typ	Fundstelle	Aminosäure	Literatur
Murchison	C2	Australien	Alanin	30,64-66,89,95, 213,225,227,230, 319,392
			Asparaginsäure	30,63-66,89,95, 213,227,228,230, 336,392
			Glutaminsäure	30,63,64,66,89,95, 213,225,227,228, 230,319,336,392
			Glycin	30,63-66,89,95, 213,225,227,228, 230,319,336,392
			Isoleucin	62,65,213,392
			Leucin	62,65,95,213,392
			Methionin	213
			Phenylalanin	213
			Prolin	95,225,227,228, 230,319,336,392
			Serin	30,65,213,392
			Threonin	65,213,392
			Tyrosin	213
			Valin	66,95,213,225, 227,228,230,319, 336,392
Murray	C2	Kentucky	Alanin	30,64,89,228,319
			Arginin	192
			Asparaginsäure	30,63,64,192,228
			Glutaminsäure	30,63,64,89,192, 228
			Glycin	30,63,64,89,192, 228
			Histidin	192
			Lysin	192
			Methionin	192
			Phenylalanin	192
			Prolin	192,228
			Serin	30,192
			Threonin	192
			Tyrosin	192
			Valin	192,228
Nakhla	SNC	Ägypten	Alanin	136
			Asparaginsäure	136
			Glutaminsäure	136
			Glycin	136
Nogoya	C2	Argentinien	Alanin	30,64
			Asparaginsäure	30,64
			Glutaminsäure	30,64
			Glycin	30,64

Fortsetzung Tabelle 28				
Meteorit	Typ	Fundstelle	Aminosäure	Literatur
Nogoya (Fortsetz.)			Prolin	64
			Serin	30,64
			Threonin	64
Norton County	AC	Kansas	Asparaginsäure	192
			Glycin	192
			Lysin	192
			Serin	192
			Valin	192
Orgueil	C1	Frankreich	Alanin	5,30,89,192,229
			Arginin	5,192
			Asparaginsäure	5,30,89,192,229
			Glutaminsäure	5,89,192
			Glycin	5,30,89,192,229
			Histidin	5,192,229
			Isoleucin	5,192
			Leucin	5,192
			Lysin	5,192
			Methionin	5,192
			Phenylalanin	5,192
			Prolin	229
			Serin	5,30,192
			Threonin	5,192
			Tyrosin	5,192
			Valin	5,192,229
Pueblito de Allende	C3	Mexiko	Alanin	30
			Asparaginsäure	30
			Glutaminsäure	30
			Glycin	30
			Serin	30
Renazzo	C2	Italien	Alanin	30
			Asparaginsäure	30
			Glutaminsäure	30
			Glycin	30
			Serin	30
Richardton	NC	North-Dacota	Asparaginsäure	192
			Glutaminsäure	192
			Glycin	192
			Lysin	192
			Serin	192
			Threonin	192
			Valin	192
Tagish Lake	C	British Columbia	Alanin	333
			Glycin	333

Fortsetzung Tabelle 28				
Meteorit	Typ	Fundstelle	Aminosäure	Literatur
Warrenton	C3	Missouri	Asparaginsäure	192
			Glutaminsäure	192
			Glycin	192
			Lysin	192
			Serin	192
			Valin	192
Yamato	C2	Antarktis	Alanin	30,392,393
			Asparaginsäure	392,393
			Glutaminsäure	392,393
			Glycin	192
			Isoleucin	392,393
			Leucin	392,393
			Prolin	392
			Serin	392,393
			Threonin	392,393
			Valin	392,393
(Mikrometeoriten)	C	Antarktis	Alanin	34
			Asparaginsäure	34
			Glutaminsäure	34
			Glycin	34
			Serin	34

Tabelle 29: Meteoriten, die organ. Verbindungen, aber keine proteinogenen Aminosäuren enthalten

Meteorit	Typ	Fundstelle	Meteorit	Typ	Fundstelle
Alais	C1	Frankreich	Indarch	NC	Russland
Al Rais	C2	Arabien	Kaba	C2	Ungarn
Asuka (A-881 458)	C2	Antarktis	Kainsaz	NC o. C3	Russland
Bells	C2	Texas	Lancé	C3	Frankreich
Boriskino	C2	Russland	Odessa	EM	Texas
Bruderheim	NC	Alberta	Ornans	C3	Frankreich
Canyon Diabolo	EM	Arizona	Pavel	.	.
Chainpur	NC	Indien	Pseudo-St.Caprais	C2 o. C3	Frankreich
Cosby's Creek	EM	Kansas	Santa Cruz	C2	Mexiko
Erakot	C2	Indien	Tagish Lake	C1	Kanada
Grosnaja	C3	Russland	Toluca	EM	Mexiko
Haripura	C2	Indien	Vigarano	C3	Italien
Holbrook	NC	Arizona			

Glossar zu den Tabellen 28 und 29

AC = Achondrit

Cx = kohliges Chondrit vom Typ x (nach neuer Nomenklatur: C1 = CI; C2 = CM; C3 = CO oder CV)

EM = Eisenmeteorit

NC = nichtkohliges Chondrit

SNC = die Achondrite Shergotti, Nakhlit und Chassignit

Tabelle 30: Anteile der in Meteoriten gefundenen biogenen Aminosäuren (Tabelle 28)

Aminosäure	Anteil (abs.)	Anteil (%)	Aminosäure	Anteil (abs.)	Anteil (%)
Alanin	16	9,1	Leucin	4	2,3
Arginin	3	1,7	Lysin	12	6,9
Asparagin	-	-	Methionin	5	2,9
Asparaginsäure	21	12,0	Phenylalanin	6	3,4
Cystin	-	-	Prolin	5	2,9
Glutamin	-	-	Serin	21	12,0
Glutaminsäure	21	12,0	Threonin	10	5,7
Glycin	24	13,7	Tryptophan	-	-
Histidin	3	1,7	Tyrosin	6	3,4
Isoleucin	4	2,3	Valin	14	8,0
			Summe	175	100,0

Tabelle 31: Aus den Bestandteilen der Uratmosphäre der Erde synthetisierte chemische Verbindungen (nach der Anzahl der Ausgangsverbindungen und nach steigender Anzahl der Kohlenstoffatome gegliedert; ohne proteinogene Aminosäuren:)

Verbindung	Formel	Energie	Literatur
1	Ausgangsverb.:	CH ₄	
Acetylen	C ₂ H ₄	UV	236
		E	7,115,444
Ethylen	C ₂ H ₄	UV	236
		E	7,115,444
Ethan	C ₂ H ₆	UV	236
		E	7,115
Allen	C ₃ H ₄	E	115
Propin	C ₃ H ₄	E	115,444
Propen	C ₃ H ₆	E	115,444
Propan	C ₃ H ₈	E	115,139,444
1,3-Butadien	C ₄ H ₆	E	115
Buten-1	C ₄ H ₈	E	115,139
Buten-2	C ₄ H ₈	E	115
Butan	C ₄ H ₁₀	E	115,139,444
Isobutan	C ₄ H ₁₀	E	115,139,444
3-Penten-1-in	C ₅ H ₆	E	115
1,3-Cyclopentadien	C ₅ H ₆	E	115
		1 200	114
Penten-1	C ₅ H ₁₀	E	115
3-Methyl-1-buten	C ₅ H ₁₀	E	115
Methylcyclobutan	C ₅ H ₁₀	E	115
Isopentan	C ₅ H ₁₂	E	115,139
Neopentan	C ₅ H ₁₂	E	115,139
Benzol	C ₆ H ₆	E	115,139,341
2-Methyl-1,3-pentadien	C ₆ H ₁₀	E	115
1-Methylcyclopenten	C ₆ H ₁₀	E	115
2-Ethyl-1-buten	C ₆ H ₁₂	E	115
2-Methyl-1-penten	C ₆ H ₁₂	E	115
3-Methyl-2-penten	C ₆ H ₁₂	E	115
Cyclohexan	C ₆ H ₁₂	E	115
2,2-Dimethylbutan	C ₆ H ₁₄	E	115,139,341
	C ₆ H ₁₄	E	115,341
3-Methylpentan	C ₆ H ₁₄	E	115,139,341

Fortsetzung Tabelle 31			
Verbindung	Formel	Energie	Literatur
Fortsetzung CH ₄			
Toluol	C ₇ H ₈	E	115,341
		1 200	114
5-Methyl-1-hexin	C ₇ H ₁₂	E	115
Phenylacetylen	C ₈ H ₆	E	115-117
		ca. 1 300	116,117
Styrol	C ₈ H ₈	E	115
		1 200	114
Ethylbenzol	C ₈ H ₁₀	E	115
2,4-Dimethylhexan	C ₈ H ₁₈	E	341
3,4-Dimethylhexan	C ₈ H ₁₈	E	341
Inden	C ₉ H ₈	E	115
		1 200	114
Naphthalin	C ₁₀ H ₈	E	115
		1 200	114
1 Ausgangsverb.: HCN			
Methan	CH ₄	UV	283
Methylamin	CH ₅ N	UV	283
Ethan	C ₂ H ₆	UV	283
Dicyan	C ₂ N ₂	Hitze	372
2 Ausgangsverb.: CO, H ₂ O			
Formaldehyd	CH ₂ O	UV	12,82
Ameisensäure	CH ₂ O ₂	UV	12,441
		E	255
Methanol	CH ₄ O	UV	12
Acetaldehyd	C ₂ H ₄ O	UV	12
Essigsäure	C ₂ H ₄ O ₂	UV	12
Ethanol	C ₂ H ₆ O	UV	12
2 Ausgangsverb.: CO, H ₂			
Formaldehyd	CH ₂ O	UV	143
		E	100,209,251,255, 355,369,370,371, 402
Ameisensäure	CH ₂ O ₂	E	251
Methan	CH ₄	E	35
Methanol	CH ₄ O	E	402
Glyoxal	C ₂ H ₂ O ₂	UV	143
Glykolaldehyd	C ₂ H ₄ O ₂	E	251,255
2 Ausgangsverb.: CO, N ₂			
Dicyan	C ₂ N ₂	E	329
		1 500 – 1 800	373,413,432
2 Ausgangsverb.: CO, NH ₃			
Cyanwasserstoff	CHN	UV	80,177
		E	330
		600	435
Formamid	CH ₃ NO	UV	93,94,177
		E	255

Fortsetzung Tabelle 31			
Verbindung	Formel	Energie	Literatur
Fortsetzung CO, N ₂			
Ammoniumcyanat	CH ₄ N ₂ O	UV	166
Harnstoff	CH ₄ N ₂ O	UV	80,82,177
		1 000	163
Semicarbazid	CH ₅ N ₃ O	UV	177
Oxalsäuremonoamid	C ₂ H ₃ NO ₃	UV	3
Oxalsäurediamin	C ₂ H ₄ N ₂ O ₂	UV	3
Hydroxyacetamid	C ₂ H ₅ NO ₂	UV	3
Biuret	C ₂ H ₅ N ₃ O ₂	UV	177
Diharnstoff	C ₂ H ₆ N ₄ O ₂	UV	166
Milchsäure	C ₃ H ₆ O ₃	UV	3
Glycerinsäure	C ₃ H ₆ O ₄	UV	3
Glycerin	C ₃ H ₈ O ₃	UV	3
Hexamethylentetramin	C ₆ H ₁₂ N ₄	UV	80
2 Ausgangsverb.: CO, H ₂ S			
Thioformaldehyd	CH ₂ S	E	255
2 Ausgangsverb.: CO ₂ , H ₂ O			
Formaldehyd	CH ₂ O	UV	9,147
Ameisensäure	CH ₂ O ₂	E	33,250,251,253,255, 402
Glyoxal	C ₂ H ₂ O ₂	UV	147
Glykolaldehyd	C ₂ H ₄ O ₂	E	33,250,253,402
2 Ausgangsverb.: CO ₂ , H ₂			
Formaldehyd	CH ₂ O	UV	16,412
		E	36,251
Ameisensäure	CH ₂ O ₂	E	251,255
Methan	CH ₄	E	36
Glykolaldehyd	C ₂ H ₄ O ₂	E	255
2 Ausgangsverb.: CO ₂ , N ₂			
Dicyan	C ₂ N ₂	E	38
Sarkosin	C ₃ H ₇ NO ₂	E	476
2 Ausgangsverb.: CH ₄ , CO			
Formaldehyd	CH ₂ O	UV	143
Glyoxal	C ₂ H ₂ O ₂	UV	143
Acetaldehyd	C ₂ H ₄ O	E	255
2 Ausgangsverb.: CH ₄ , CO ₂			
Formaldehyd	CH ₂ O	E	149,251
Ameisensäure	CH ₂ O ₂	E	251
Acetaldehyd	C ₂ H ₄ O	E	149
Isopentan	C ₅ H ₁₂	E	139
3-Methylpentan	C ₆ H ₁₄	E	139
2 Ausgangsverb.: CH ₄ , H ₂ O			
Formaldehyd	CH ₂ O	UV	82,97
Methanol	CH ₄ O	UV	97
Acetaldehyd	C ₂ H ₄ O	UV	97

Fortsetzung Tabelle 31			
Verbindung	Formel	Energie	Literatur
Fortsetzung CH ₄ , H ₂ O			
Essigsäure	C ₂ H ₄ O ₂	E	4
Ethanol	C ₂ H ₆ O	UV	97
Ethylenglykol	C ₂ H ₆ O ₂	UV	97
Propionaldehyd	C ₃ H ₂ O	E	85
Acrolein	C ₃ H ₄ O	E	449
Aceton	C ₃ H ₆ O	UV	97
Propionsäure	C ₃ H ₆ O ₂	E	4
Isopropanol	C ₃ H ₈ O	UV	97
Methylethylketon	C ₄ H ₈ O	UV	97
Buttersäure	C ₄ H ₈ O ₂	E	4
Isobuttersäure	C ₄ H ₈ O ₂	E	4
Isobutanol	C ₄ H ₁₀ O	UV	97
tert.-Butanol	C ₄ H ₁₀ O	UV	97
Valeriansäure	C ₅ H ₁₀ O ₂	E	4
Isovaleriansäure	C ₅ H ₁₀ O ₂	E	4
tert.-Amylalkohol	C ₅ H ₁₂ O	UV	97
Neopentylalkohol	C ₅ H ₁₂ O	UV	97
Isocaprinsäure	C ₆ H ₁₂ O ₂	E	4
2 Ausgangsverb.: CH ₄ , N ₂			
Cyanwasserstoff	CHN	E	19,132,352,374,444
Methylamin	CH ₅ N	E	161
Acetylen	C ₂ H ₂	E	352,374,444
Acetonitril	C ₂ H ₃ N	E	352,374,444
Ethylen	C ₂ H ₄	E	352,374,444
Ethan	C ₂ H ₆	E	352,374,444
Dicyan	C ₂ N ₂	E	352,374,444
Cyanoacetylen	C ₃ HN	E	352,374,444
Acrylnitril	C ₃ H ₃ N	E	352,374,444
Propin	C ₃ H ₄	E	352,374,444
Propionitril	C ₃ H ₅ N	E	352,374,444
Propen	C ₃ H ₆	E	352
β-Alanin	C ₃ H ₇ NO ₂	E	161
Sarkosin	C ₃ H ₇ NO ₂	E	161
Diacetylen	C ₄ H ₂	E	374
Methylacrylsäurenitril	C ₄ H ₅ N	E	352
Buttersäurenitril	C ₄ H ₇ N	E	352
Isobuttersäurenitril	C ₄ H ₇ N	E	352
γ-Aminobuttersäure	C ₄ H ₉ NO ₂	E	161
Isobutan	C ₄ H ₁₀	E	352,444
Pyridin	C ₅ H ₅ N	E	118
Norvalin	C ₅ H ₁₁ NO ₂	E	161
Benzol	C ₆ H ₆	E	374
2 Ausgangsverb.: CH ₄ , NH ₃			
Cyanwasserstoff	CHN	E	50,330,444,467
Ammoniumcyanid	CH ₄ N ₂	E	330,482
Methylamin	CH ₅ N	500	83
Acetylen	C ₂ H ₂	E	444
Acetonitril	C ₂ H ₃ N	E	444,467
Ethylen	C ₂ H ₄	E	444

Fortsetzung Tabelle 31			
Verbindung	Formel	Energie	Literatur
Fortsetzung CH ₄ , NH ₃			
Aminoacetonitril	C ₂ H ₄ N ₂	E	342,467
Ethan	C ₂ H ₆	E	444
Cyanoacetylen	C ₃ HN	E	444,467
Acrylnitril	C ₃ H ₃ N	E	444
Propin	C ₃ H ₄	E	444
Propionitril	C ₃ H ₅ N	E	444
Propen	C ₃ H ₆	E	444
α -Aminopropionsäurenitril	C ₃ H ₆ N ₂	E	342
C-Methylaminoacetonitril	C ₃ H ₆ N ₂	E	342,467
N-Methylaminoacetonitril	C ₃ H ₆ N ₂	E	342,467
Diaminomalonitril	C ₄ H ₄ N ₄	E	482
Isobutan	C ₄ H ₁₀	E	444
Pyridin	C ₅ H ₅ N	E	118
		Hitze	118
Adenin	C ₅ H ₅ N ₅	E	482
Guanin	C ₅ H ₅ N ₅ O	E	482
Indol	C ₈ H ₇ N	E	116
2 Ausgangsverb.: CH ₄ , H ₂ S			
Methylmercaptan	CH ₄ S	E	351,352
Fortsetzung Tabelle 11			
Verbindung	Formel	Energie ¹⁾	Literatur
Fortsetzung CH ₄ , H ₂ S			
Schwefelkohlenstoff	CS ₂	E	352
Acetylen	C ₂ H ₂	E	351,352
Ethylen	C ₂ H ₄	E	352
Ethan	C ₂ H ₆	E	352
Dimethylsulfid	C ₂ H ₆ S	E	351,352
Ethylmercaptan	C ₂ H ₆ S	E	351,352
Dithioglykol	C ₂ H ₆ S ₂	E	351
Propin	C ₃ H ₄	E	351,352
Propen	C ₃ H ₆	E	351,352
Propan	C ₃ H ₈	E	351,352
Propylmercaptan	C ₃ H ₈ S	E	351,352
Isopropylmercaptan	C ₃ H ₈ S	E	351,352
Tetrahydrothiophen	C ₄ H ₈ S	E	351
Butan	C ₄ H ₁₀	E	351,352
Isobutan	C ₄ H ₁₀	E	351,352
tert.-Butylmercaptan	C ₄ H ₁₀ S	E	351
2 Ausgangsverb.: HCN, H ₂ O			
Harnstoff	CH ₄ N ₂ O	UV	335
		Raumtemp.	99
Oxalsäure	C ₂ H ₂ O ₄	Raumtemp.	99
Dicyandiamid	C ₂ H ₄ N ₄	UV	380
Adenin	C ₅ H ₅ N ₅	UV	335
Guanin	C ₅ H ₅ N ₅ O	UV	335
3 Ausgangsverb.: HCN, NH ₃ , H ₂ O			
Ameisensäure	CH ₂ O	20 – 90	256
		90	257

Fortsetzung Tabelle 31			
Verbindung	Formel	Energie	Literatur
Fortsetzung HCN, NH ₃ , H ₂ O			
Formamid	CH ₃ NO	70	323
Formamidin	CH ₄ N ₂	70	314,323
Harnstoff	CH ₄ N ₂ O	20 – 90	256
		90	257
Ammoniumformiat	CH ₅ NO ₂	110	264
Guanidin	CH ₅ N ₃	20 – 90	256
β-Alanin	C ₃ H ₇ NO ₂	20 – 90	256
α,β-Diaminopropionsäure	C ₃ H ₈ N ₂ O ₂	20 – 90	256
Diaminomalonitril	C ₄ H ₄ N ₄	UV	372
		25, 30, 40	372
		mäßige Temp.	321
4-Aminoimidazol-5-carboxamid	C ₄ H ₆ N ₄ O	70	314,323
		< 100	313
4-Aminoimidazol-5-carboxamidin	C ₄ H ₇ N ₅	70	314,323
Aminobuttersäure	C ₄ H ₉ NO ₂	20 – 90	256
Orotsäure	C ₅ H ₄ N ₂ O ₄	- 78	390
Hypoxanthin	C ₅ H ₄ N ₄ O	20 – 90	256
5-Aminoorotsäure	C ₅ H ₅ N ₃ O ₄	- 78	390
Adenin	C ₅ H ₅ N ₅	20 – 90	256
		- 2	390
		- 78	281
Guanin	C ₅ H ₅ N ₅ O	- 78	281
3 Ausgangsverb.: CO ₂ , H ₂ , H ₂ O			
Formaldehyd	CH ₂ O	UV	60
3 Ausgangsverb.: CO ₂ , CO, H ₂ O			
Ameisensäure	CH ₂ O	UV	12
Methanol	CH ₄ O	UV	12
Essigsäure	C ₂ H ₄ O ₂	UV	12
Ethanol	C ₂ H ₆ O	UV	12
3 Ausgangsverb.: CO, N ₂ , H ₂			
Harnstoff	CH ₄ N ₂ O	E	61
3 Ausgangsverb.: CO, N ₂ , H ₂ O			
Cyanwasserstoff	CHN	E	170
Formaldehyd	CH ₂ O	E	170
Harnstoff	CH ₄ N ₂ O	E	170
β-Alanin	C ₃ H ₇ NO ₂	E	170
Orotsäure	C ₅ H ₄ N ₂ O ₄	E	170
3 Ausgangsverb.: CO, NH ₃ , H ₂			
Harnstoff	CH ₄ N ₂ O	75 – 950	480
Biuret	C ₂ H ₅ N ₃ O ₂	75 – 950	480
Dicyandiamidin	C ₂ H ₆ N ₄ O	75 – 950	480
Cyanursäure	C ₃ H ₃ N ₃ O ₃	75 – 950	480
Melamin	C ₃ H ₆ N ₆	75 – 950	480
Cytosin	C ₄ H ₅ N ₃ O	650	480
Adenin	C ₅ H ₅ N ₅	75 – 950	480
Guanin	C ₅ H ₅ N ₅ O	650	480

Fortsetzung Tabelle 31			
Verbindung	Formel	Energie	Literatur
Fortsetzung CO, NH ₃ , H ₂			
Ornithin	C ₅ H ₁₂ N ₂ O ₂	600	481
3 Ausgnagsverb.: CH ₄ , N ₂ , H ₂ O			
Propionaldehyd	C ₃ H ₂ O	E	85
3 Ausgangsverb.: CH ₄ , NH ₃ , H ₂ O			
Cyanwasserstoff	CHN	E	70,71
Formaldehyd	CH ₂ O	E	70
Ammoniumcyanid	CH ₄ N ₂	E	70
Harnstoff	CH ₄ N ₂ O	E	70
Methylamin	CH ₅ N	UV	307
		E	71
Acetylen	C ₂ H ₂	E	70
Acetonitril	C ₂ H ₃ N	E	71
Acetaldehyd	C ₂ H ₄ O	E	70,71
Ethan	C ₂ H ₆	E	71
Ethanol	C ₂ H ₆ O	E	71
Etylamin	C ₂ H ₇ N	E	71
Dimethylamin	C ₂ H ₇ N	E	71
Ethylendiamin	C ₂ H ₈ N ₂	UV	307
Dicyan	C ₂ N ₂	E	70
Cyanoacetylen	C ₃ HN	E	71
Acrylnitril	C ₃ H ₃ N	E	71
Propionaldehyd	C ₃ H ₆ O	E	71
β-Alanin	C ₃ H ₇ NO ₂	E	1
		1 027	317
Sarkosin	C ₃ H ₇ NO ₂	E	1
Propan	C ₃ H ₈	E	71
Pyrrol	C ₄ H ₅ N	E	398
n-Butyraldehyd	C ₄ H ₈ O	E	71
Isobutyraldehyd	C ₄ H ₈ O	E	71
Aminobuttersäure	C ₄ H ₉ NO ₂	UV	69
		E	69
N-Methylalanin	C ₄ H ₉ NO ₂	E	275,276
Butan	C ₄ H ₁₀	E	71
Isobutan	C ₄ H ₁₀	E	71
Diethylamin	C ₄ H ₁₁ N	E	71
Tyramin	C ₈ H ₁₁ NO	E	71
4H-Cyclopenta[def]-phenanthren	C ₁₅ H ₁₀	1 000	312
3 Ausgangsverb.: CH ₄ , CO ₂ , N ₂			
Methylamin	CH ₅ N	E	161
Sarkosin	C ₃ H ₇ NO ₂	E	161
α,β-Diaminopropionsäure	C ₃ H ₈ N ₂ O ₂	E	161
Aminobuttersäure	C ₄ H ₉ NO ₂	E	161
γ-Aminobuttersäure	C ₄ H ₉ NO ₂	E	161
Aminoisobuttersäure	C ₄ H ₉ NO ₂	E	161
α,γ-Diaminobuttersäure	C ₄ H ₁₀ N ₂ O ₂	E	161
Norvalin	C ₅ H ₁₁ NO ₂	E	161

Fortsetzung Tabelle 31			
Verbindung	Formel	Energie	Literatur
3			
Ausgangsverb.:		CH ₄ , H ₂ S, N ₂	
Cyanwasserstoff	CHN	E	352
Methylmercaptan	CH ₄ S	E	352
Schwefelkohlenstoff	CS ₂	E	352
Acetylen	C ₂ H ₂	E	352
Acetonitril	C ₂ H ₃ N	E	352
Ethylen	C ₂ H ₄	E	352
Ethan	C ₂ H ₆	E	352
Ethylmercaptan	C ₂ H ₆ S	E	352
Dicyan	C ₂ N ₂	E	352
Cyanoacetylen	C ₃ HN	E	352
Acrylnitril	C ₃ H ₃ N	E	352
Propionitril	C ₃ H ₅ N	E	352
Propen	C ₃ H ₆	E	352
Propan	C ₃ H ₈	E	352
Butan	C ₄ H ₁₀	E	352
Isobutan	C ₄ H ₁₀	E	352
4			
Ausgangsverb.:		CO ₂ , N ₂ , H ₂ , H ₂ O	
Formaldehyd	CH ₂ O	E	382
Harnstoff	CH ₄ N ₂ O	E	382
Glykolsäurenitril	C ₂ H ₃ NO	E	382
β-Alanin	C ₃ H ₇ NO ₂	E	1
Sarkosin	C ₃ H ₇ NO ₂	E	1
Aminobuttersäure	C ₄ H ₉ NO ₂	UV	1
		E	381
4			
Ausgangsverb.:		CO, N ₂ , H ₂ , H ₂ O	
Formaldehyd	CH ₂ O	E	382
Harnstoff	CH ₄ N ₂ O	E	382
Glykolsäurenitril	C ₂ H ₃ NO	E	382
Sarkosin	C ₃ H ₇ NO ₂	E	1,381
Aminobuttersäure	C ₄ H ₉ NO ₂	E	381
Norvalin	C ₅ H ₁₁ NO ₂	E	381
4			
Ausgangsverb.:		CO ₂ , H ₂ , NH ₃ , H ₂ O	
Sarkosin	C ₃ H ₇ NO ₂	E	1
4			
Ausgangsverb.:		CH ₄ , CO, N ₂ , H ₂	
Cyanwasserstoff	CHN	E	101
Acetylen	C ₂ H ₂	E	101
Ethylen	C ₂ H ₄	E	101
Ethan	C ₂ H ₆	E	101
Propen	C ₃ H ₆	E	101
Propan	C ₃ H ₈	E	101
4			
Ausgangsverb.:		CH ₄ , CO, NH ₃ , H ₂ O	
Formaldehyd	CH ₂ O	UV	82
Harnstoff	CH ₄ N ₂ O	UV	82
Methylamin	CH ₅ N	UV	82
Ethylamin	C ₂ H ₇ N	UV	81,82

Fortsetzung Tabelle 31			
Verbindung	Formel	Energie	Literatur
Fortsetzung CH ₄ , CO, NH ₃ , H ₂ O			
β-Alanin	C ₃ H ₇ NO ₂	UV	82
		E	327
Aminobuttersäure	C ₄ H ₉ NO ₂	UV	82
		E	327
Norleucin	C ₆ H ₁₃ NO ₂	UV	82
4 Ausgangsverb.: CH ₄ NH ₃ N ₂ H ₂ O			
Ethylendiamin	C ₂ H ₈ N ₂	E	303
β-Alanin	C ₃ H ₇ NO ₂	E	278,471
Sarkosin	C ₃ H ₇ NO ₂	E	278,471
Isoserin	C ₃ H ₇ NO ₃	E	278,471
α,β-Diaminopropionsäure	C ₃ H ₈ N ₂ O ₂	E	278,471
Aminobuttersäure	C ₄ H ₉ NO ₂	E	278,356
β-Aminobuttersäure	C ₄ H ₉ NO ₂	E	278,471
γ-Aminobuttersäure	C ₄ H ₉ NO ₂	E	278,471
Aminoisobuttersäure	C ₄ H ₉ NO ₂	E	278,356,471
β-Aminoisobuttersäure	C ₄ H ₉ NO ₂	E	278,471
N-Methylalanin	C ₄ H ₉ NO ₂	E	278,471
N-Ethylglycin	C ₄ H ₉ NO ₂	E	278,471
N-Methyl-β-Alanin	C ₄ H ₉ NO ₂	E	278,471
α-Hydroxy-γ-aminobuttersäure	C ₄ H ₉ NO ₃	E	278,356
Allo-Threonin	C ₄ H ₉ NO ₃	E	278,356
α,γ-Diaminobuttersäure	C ₄ H ₁₀ N ₂ O ₂	E	278,356
N-(2-Aminoethyl)glycin	C ₄ H ₁₀ N ₂ O ₂	E	303
N-Ethylalanin	C ₅ H ₁₁ NO ₂	E	278,471
N-Ethyl-β-alanin	C ₅ H ₁₁ NO ₂	E	278,471
N-Propylglycin	C ₅ H ₁₁ NO ₂	E	278,471
N-Isopropylglycin	C ₅ H ₁₁ NO ₂	E	278,471
Isovalin	C ₅ H ₁₁ NO ₂	E	278,356
Norvalin	C ₅ H ₁₁ NO ₂	E	278,356
Pipecolinsäure	C ₆ H ₁₁ NO ₂	E	278,471
Allo-Isoleucin	C ₆ H ₁₃ NO ₂	E	278,356
Norleucin	C ₆ H ₁₃ NO ₂	E	278,356
4 Ausgangsverb.: CH ₄ , N ₂ , H ₂ , H ₂ O			
Cyanwasserstoff	CHN	E	382
Ameisensäure	CH ₂ O ₂	E	277
Harnstoff	CH ₄ N ₂ O	E	277,382
Glykolsäurenitril	C ₂ H ₃ NO	E	382
Essigsäure	C ₂ H ₄ O ₂	E	277
Glykolsäure	C ₂ H ₄ O ₃	E	277
Methylharnstoff	C ₂ H ₆ N ₂ O	E	277
Propionsäure	C ₃ H ₆ O ₂	E	277
Milchsäure	C ₃ H ₆ O ₃	E	276
β-Alanin	C ₃ H ₇ NO ₂	E	277
Sarkosin	C ₃ H ₇ NO ₂	E	277,381
Bernsteinsäure	C ₄ H ₆ O ₄	E	277
Iminodiessigsäure	C ₄ H ₇ NO ₄	E	277
α-Hydroxybuttersäure	C ₄ H ₈ O ₃	E	277
Aminobuttersäure	C ₄ H ₉ NO ₂	E	277,381
N-Methylalanin	C ₄ H ₉ NO ₂	E	277

Fortsetzung Tabelle 31			
Verbindung	Formel	Energie	Literatur
Fortsetzung CH ₄ , N ₂ , H ₂ , H ₂ O			
Iminoacetopropionsäure	C ₅ H ₉ NO ₄	E	277
Norvalin	C ₅ H ₁₁ NO ₂	E	381
4 Ausgangsverb.: CH ₄ NH ₃ H ₂ H ₂ O			
Formaldehyd	CH ₂ O	E	279
Ameisensäure	CH ₂ O ₂	E	111,276
Harnstoff	CH ₄ N ₂ O	E	174,277
Methylamin	CH ₅ N	E	111
Essigsäure	C ₂ H ₄ O ₂	E	276
Glykolsäure	C ₂ H ₄ O ₃	E	276
Methylharnstoff	C ₂ H ₆ N ₂ O	E	277,279
Ethanolamin	C ₂ H ₇ NO	E	174
Propionsäure	C ₃ H ₆ O ₂	E	276
Milchsäure	C ₃ H ₆ O ₃	E	276
β-Alanin	C ₃ H ₇ NO ₂	E	9,168,174,275,276
Sarkosin	C ₃ H ₇ NO ₂	E	168,276
Glycocyamin	C ₃ H ₇ N ₃ O ₂	E	168
Bernsteinsäure	C ₄ H ₆ O ₄	E	277
Iminodiessigsäure	C ₄ H ₇ NO ₄	E	277
α-Hydroxybuttersäure	C ₄ H ₈ O ₃	E	277
Aminobuttersäure	C ₄ H ₉ NO ₂	E	142,168,174,276
γ-Aminobuttersäure	C ₄ H ₉ NO ₂	E	174
Aminoisobuttersäure	C ₄ H ₉ NO ₂	E	276,277
N-Methylalanin	C ₄ H ₉ NO ₂	E	277
Iminoacetopropionsäure	C ₅ H ₉ NO ₄	E	277,279
4 Ausgangsverb.: CH ₄ , NH ₃ , H ₂ S, H ₂ O			
β-Alanin	C ₃ H ₇ NO ₂	E	282
Cysteinsäure	C ₃ H ₇ NO ₅ S	E	56
Aminobuttersäure	C ₄ H ₉ NO ₂	E	282
Norvalin	C ₅ H ₁₁ NO ₂	E	282
5 Ausgangsverb.: CH ₄ , NH ₃ , H ₂ , H ₂ S, H ₂ O			
Ammoniumrhodanid	CH ₄ N ₂ S	E	168
Thioharnstoff	CH ₄ N ₂ S	E	168
Thiocetamid	C ₂ H ₅ NS	E	168
β-Alanin	C ₃ H ₇ NO ₂	E	168
Sarkosin	C ₃ H ₇ NO ₂	E	168
Aminobuttersäure	C ₄ H ₉ NO ₂	E	168
7 Ausgangsverb.: CH ₄ , NH ₃ , H ₂ S, H ₂ , CO ₂ , N ₂ , H ₂ O			
Ammoniumrhodanid	CH ₄ N ₂ S	E	168

Tabelle 32: Maximale Anzahl der Zelltypen in Kategorien

Taxon	Kategorie	Anzahl	Literatur	Erstes Auftreten	Literatur
Bakterien	.	1	24,199	Präkambrium (?)	490
Algen	A	1	24	vor 1 Md. a	240
Cyanobakterien	A	3	24	vor ca. 2Md.a bis 3 Md. a (?)	241
Hefen	O	3	199	Karbon	240
Grünalgen	Kl	5	15	Kambrium	485
Schwämme	St	12	26	Kambrium	486
Rotalgen	Kl	14	15	Kambrium	485
Rädertiere	St	16	15	Tertiär	491
Kinorhyncha	Gr	16	15	Karbon	487
Farnpflanzen	A	20	15	Devon	232
Nesseltiere	St	22	15	Kambrium	486
Fadenwürmer	Kl	24	15	Karbon	492
Moose	A	26	15	Karbon	232
Mammutbaum	G	ca.30	24	Jura	243
Samenpflanzen	.	44	15	Oberkarbon	232
Gliederwürmer	St	ca.50	455	spätes Kambrium	488
Mollusca	St	ca.55	27	Kambrium	488
Stachelhäuter	St	ca.55	27	mittl.Unterkambrium	494
Kieferlose	Kl	67	164	Oberes Kambrium	232
Gliederfüßer	Gr	69	15	Unterkambrium	493
Strahlenflosser	Unter-Kl	120	164	Obersilur	232
Amphibien	Kl	120	164	Oberdevon	232
Reptilien	Kl	120	164	Oberkarbon	243
Vögel	Kl	184	456	Oberer Jura	232
Mensch ¹⁾	F	256	199	Altpleistozän	232

1) Homo erectus

A = Abteilung; F = Familie; Gr = Gruppe; Kl = Klasse; O = Ordnung; St = Stamm;
Unter-Kl = Unterklasse

Tabelle 33: Experimentelle Mikrosysteme ("Protozellen")

Ausgangsstoffe	Verfahren	Größe (µm)	Bemerkungen	Lit.
Tyrosin, FeCl ₃ , H ₂ O	Belichtung	0,5 – 15	globulare Strukturen, Knospung	32
Tyrosin, Hefeasche, H ₂ O	Belichtung	0,5 - 15	globulare Strukturen, Knospung	32
Weinsäure, (NH ₄) ₂ PO ₄ , H ₂ O, Hefeasche	Belichtung	0,5 – 15	globulare Strukturen, Knospung	32
Paraformaldehyd, H ₂ O, (NH ₄) ₂ PO ₄ , Hefeasche	Belichtung	0,5 – 15	globulare Strukturen, Knospung	32
Zitronensäure, H ₂ O, (NH ₄) ₂ PO ₄ , Hefeasche	Belichtung	0,5 – 15	globulare Strukturen, Knospung	32
Tyrosin, H ₂ O	UV	.	Kügelchen	340
Fortsetzung Tabelle 25				
Ausgangsstoffe	Verfahren	Größe (µm)	Bemerkungen	
Mikrosphären nach Fox, H ₂ O	zykl.Dehydratation u. Rehydratation	10 – 30	koazervatähnl.Gebilde, komplexe Morphologie	403
Ammoniumcyanid, H ₂ O	Erhitzen	0,1 - 15	Kügelchen	226
Nukleinsäure, H ₂ O	getrocknet u. rehydriert	30 – 100 6 – 11,5	Koazervate, Abscheidung von Knospen	404
Proteinoide, H ₂ O	Hitze u. Abkühl.	3 - 7	Mikrosphären, Zusammenlagerung, Abtrennung v. Knospen	176

Fortsetzung Tabelle 33				
Ausgangsstoffe	Verfahren	Größe (µm)	Bemerkungen	
lysineiche Proteinoiden nach Fox, H ₂ O	NaCl-Zugabe	10 - 15	Mikrosphären	358
CH ₄ , CO, N ₂ , H ₂ O	elektr. Entladung	20 x 40	Sphäroide m. runzlig texturierter Oberfläche, vielschichtiges membranartiges Inneres	104, 112
		10 x 15	Sphäroide m. wenig markierter Oberfläche, komplexes Inneres aus Granulen (0,028 µm) in membranartiger Matrix	
		1 x 2	Stäbe o. Bälle m. Granulen (0,028 µm) auf einer membranartigen Matrix	
Proteinoid nach Fox, H ₂ O, CaCl ₂	Erhitzen u. Abkühlen	ca. 1,0	Partikel m. großer morphologischer Vielfalt, stabile Kompartimente mit kleineren Partikeln (Endopartikel)	37
CH ₄ , NH ₃ , H ₂ O	- 60 °C	10 - 50	aggregierte Mikrosphären	397
Proteinoid nach Vegotsky, Lecithin, Kaliumphosphat, Glycin, H ₂ O	Erhitzen u. Abkühlen	60 - 150	Kügelchen m. semipermeabler Membran um eine Proteinoid-Ablagerung	185
Fortsetzung Tabelle 25				
Ausgangsstoffe	Verfahren	Größe (µm)	Bemerkungen	
Aminosäuregemisch, Salze v. Übergangselementen, modifiz. Meerw.	Hitze	0,3 - 2,5	Mikropartikel (Marigranulen) aus Polymeren m. membranähnlicher Struktur, knospenähnliche Anbindungen	477
		2 - 3	Mikropartikel (Marisomen), hohl m. zarter Hülle	
Lecithin, Marigranule	.	1 - 5	Lipid-Protein-Vesikel	478
Flusswasser (steril gefiltert), gelöste organ. Materie	Schütteln, ohne Licht	0,4 - 0,8	mizellähnliche Partikel aus DNA, Lipiden u. Zucker	201

Tabelle 34: Höhe und Durchmesser einzelner Bäume (überwiegend Maximalwerte)

H ^{a)}	d ^{b)}	H _k ^{c)}	H/H _k ^{d)}	Art	Familie ^{e)}	Abtlg.	Literatur ^{f)}
150	10	402	37,3	<i>Eucalyptus amygdalina</i>	Myrtaceae	A	273
140	11,2	434	32,3	<i>Sequoia gigantea</i>	Taxodiaceae	G	237
120	8	347	34,6	<i>Eucalyptus globulus</i>	Myrtaceae	A	244
100	4,5	236	42,4	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	Pinaceae	G	244
70	12	454	15,4	<i>Cupressus sempervirens</i>	Cupressaceae	G	244
70	8	347	20,2	<i>Castanea sativa</i>	Fagaceae	A	244
70	7	317	22,1	<i>Quercus robur</i>	Fagaceae	A	244
70	5,6	273	25,6	<i>Pinus lambertia</i>	Pinaceae	G	244
70	3	180	38,9	<i>Ulmus sp.</i>	Ulmaceae	A	244
70	3	180	38,9	<i>Abies alba</i>	Pinaceae	G	244
70	2	138	50,7	<i>Larix decidua</i>	Pinaceae	G	244
60	9	375	16,0	<i>Agathis australis</i>	Araucariaceae	G	451
60	3	180	33,3	<i>Araucaria excelsa</i>	Araucariaceae	G	237
60	3	180	33,3	<i>Fitzroya cupressoides</i>	Cupressaceae	G	451
60	1,2	98	61,2	<i>Pinus ponderosa</i>	Pinaceae	G	451
56	2,1	142	39,4	<i>Picea excelsa</i>	Pinaceae	G	237
53	1,6	119	44,5	<i>Larix decidua</i>	Pinaceae	G	102

Forts. Tab.34							
H ^{a)}	d ^{b)}	H _k ^{c)}	H/H _k ^{d)}	Art	Familie ^{e)}	Abltg.	Literatur ^{f)}
65	2	138	47,1	<i>Picea abies</i>	Pinaceae	G	244
50	1,7	123	40,7	<i>Fraxinus</i>	Oleaceae	A	102
48	1	87	55,2	<i>Pinus silvestris</i>	Pinaceae	G	102
46	5	254	18,1	<i>Platanus occidentalis</i>	Platanaceae	A	237
45	3	180	25,0	<i>Liriodendron tulipifera</i>	Magnoliaceae	A	237
45	2,5	160	28,1	<i>Pinus nigra</i>	Pinaceae	G	451
44	2	138	31,9	<i>Fagus sylvatica</i>	Fagaceae	A	102
40	9	375	10,7	<i>Tilia platyphylla</i>	Tiliaceae	A	244
40	2,5	160	25,0	<i>Pitys</i> sp. ¹⁾	Pityaceae	G	244
40	2,2	147	27,2	<i>Cedrus libani</i>	Pinaceae	G	451
40	2	138	29,0	<i>Aucoumea klaineana</i>	Burseraceae	A	452
40	2	138	29,0	<i>Lepidodendron</i> ²⁾	Lepidodendraceae	G	244
40	1,5	114	35,1	<i>Irvingia gabonensis</i>	Simaroubaceae	A	452
36	14	504	7,1	<i>Taxodium mucronatum</i>	Taxodiaceae	G	451
36	11,8	449	8,0	<i>Taxodium distichum</i>	Taxodiaceae	G	237
35	9	375	9,3	<i>Tilia grandifolia</i>	Tiliaceae	A	102
35	1,75	126	27,8	<i>Araucaria araucana</i>	Araucariaceae	G	451
32	1,25	101	31,7	<i>Acer pseudoplatanus</i>	Aceraceae	A	237
30	2	138	21,7	<i>Juglans regia</i>	Juglandaceae	A	244
30	2	138	21,7	.	Equisetales (O) ³⁾	G	219
30	2	138	21,7	.	Lycopodiales (O) ³⁾	G	219
30	2	138	21,7	<i>Lepidodendron</i> ⁴⁾	Lepidodendraceae	G	178
30	1,8	128	23,4	<i>Ulmus campestris</i>	Ulmaceae	A	237
30	1,5	114	26,3	<i>Archaeopteris</i> sp. ⁵⁾	Archaeopteridales(O)	G	244
30	1,5	114	26,3	<i>Sigillaria</i> sp. ⁶⁾	Sigillariaceae	G	244
30	1,5	114	26,3	<i>Cordaites</i> sp. ⁷⁾	Cordaitaceae	G	244
30	1	87	34,5	<i>Libocedrus chilensis</i>	Cupressaceae	G	451
28	1	87	32,2	<i>Carpinus betulus</i>	Betulaceae	A	102
26	3	180	14,4	<i>Dadoxylon</i> ⁸⁾	Lyginopteridaceae	G	417
25	1	87	28,7	<i>Calamites</i> sp. ⁹⁾	Calamitaceae	G	244
25	1	87	28,7	<i>Schinopsis balansae</i>	Anacardiaceae	A	452
25	0,6	62	40,3	<i>Acer saccharinum</i>	Aceraceae	A	237
25	0,6	62	40,3	<i>Betula alba</i>	Betulaceae	A	237
24	0,6	62	38,7	<i>Borassus aethiopum</i>	Palmae	A	237
24	0,3	39	61,5	<i>Lodoicea sechellarum</i>	Palmae	A	237
22	0,9	81	27,2	<i>Alnus glutinosa</i>	Betulaceae	A	237
22	0,7	68	32,4	<i>Acer campestre</i>	Aceraceae	A	102
22	0,6	62	35,5	<i>Phoenix dactylifera</i>	Palmae	A	237
20	4,5	236	8,5	<i>Dracaena draco</i>	Agaraceae	A	237
20	4,1	222	9,0	<i>Quercus pendunculata</i>	Fagaceae	A	218
20	1,7	123	16,3	<i>Cinchona</i>	Rubiaceae	A	237
20	1,5	114	17,6	<i>Archaeopteris</i> sp. ⁵⁾	Archaeopteridales (O)	G	416
20	1	87	23,0	<i>Eospermatopteris</i> sp. ¹⁰⁾	Aneurophytales (O)	G	244
20	0,6	62	32,3	<i>Pseudobornia ursina</i> ¹¹⁾	Pseudoborniales (O)	G	244
20	0,6	62	32,3	<i>Hevea brasiliensis</i>	Euphorbiaceae	A	237
20	0,4	47	42,6	<i>Cathaya argyrophylla</i>	Pinaceae	G	451
18,5	1,2	98	18,9	<i>Cedrus patula</i>	Pinaceae	G	237
18	3,7	207	8,7	<i>Ficus sycomorus</i>	Moraceae	A	237
18	1,2	98	18,4	<i>Tectona grandis</i>	Verbenaceae	A	237
15	0,95	84	17,9	<i>Taxus baccata</i>	Taxaceae	G	217
15	0,4	47	31,9	<i>Lepidosigillaria whitei</i> ¹²⁾	Lepidosigillariaceae	G	244

Forts. Tab.34							
H ^{a)}	d ^{b)}	H _k ^{c)}	H/H _k ^{d)}	Art	Familie	Abtlg.	Literatur ^{f)}
15	0,2	30	50,0	Areca catechu	Palmae	A	237
12	0,9	81	14,8	Olea europaea	Oleaceae	A	237
10	3	180	5,6	Caryophyllus aromaticus	Myrtaceae	A	237
10	0,5	55	18,2	Metroxylon rumphii	Palmae	A	237
10	0,3	39	25,6	Cyclostigma kiltorkense ¹¹⁾	Protolepidodendrales(O)	.	244
9	0,3	39	23,1	Salix caprea	Salicaceae	A	237
8	0,75	72	11,1	Fouquieria columnaris	Fouquieriaceae	A	452
8	0,2	30	26,7	Pseudosporochnus sp. ¹³⁾	Pseudosporochnaceae	.	244
6	0,2	30	20,0	Medullosa noei ¹⁴⁾	Medullosaceae	G	244
6	0,15	24	25,0	Equisetites arenaceus ¹⁵⁾	Equisetaceae	G	179

a) Höhe (m); b) Durchmesser (m); c) kritische Höhe (m); d) Anteil von H an H_k (%);
e) O = Ordnung; G = Gymnospermen; A = Angiospermen; f) bezogen auf H, d und Art

- 1) Visé (342 – 327)
- 2) Unterdevon bis Perm (417 – 248)
- 3) Oberdevon/Obercarbon (370 – 290)
- 4) Oberdevon bis Rotliegendes (370 – 256)
- 5) Frasnium (370 – 364)
- 6) Carbon bis Rotliegendes (354 – 256)
- 7) Carbon bis Unterperm (354 – 256)
- 8) Untercarbon bis Obercarbon (354 – 290)
- 9) Westfal (315 – 304)
- 10) Mitteldevon bis Oberdevon (391 – 354)
- 11) Famennium (364 – 354)
- 12) Givet bis Frasnium (380 – 364)
- 13) Mitteldevon (391 – 370)
- 14) Carbon (354 – 290)
- 15) Keuper (227 – 206)

(Fußnoten 1 bis 15: Erdzeitalter; Zahlen in Klammern: Alter in Mill. a. Es ist jeweils die volle Zeitdauer angegeben. Das bedeutet lediglich, dass die hier aufgeführten Bäume innerhalb dieses Zeitraumes vorkamen.)

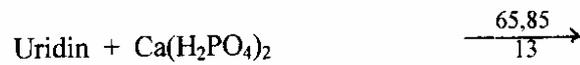
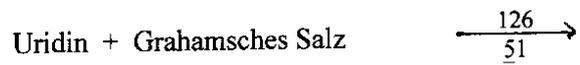
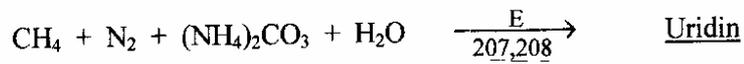
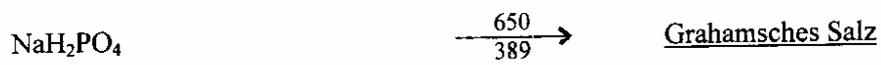
Tabelle 35: Beispiele für mehrfach entstandene Merkmale bei Organismen

Taxon	Merkmal	Anzahl der Entstehungen	Literatur
Unpaarhufer	Einfingrigkeit	2	396
Poeciliopsis	Plazenta	3	354
Vögel, Säuger, einige Eidechsen	Patella	3	43
Plethodontien	Schleuderzunge	5	361
Hautflügler	sterile Arbeiterinnen	mindestens 11	222
C ₄ -Pflanzen	Photosyntheseweg	31	169,368
Verschiedene	Augen ¹⁾	> 40 ²⁾	138
Pflanzen	Plastiden zur Photosynthese	mehrmals	484
Pflanzen	Tracheen	mehrmals	421
aggregierende Organismen	Fruchtkörper	mehrmals	22
Vögel	Flugvermögen	mehrmals	489
Fische, Amphibien, Reptilien, Mammalia u.a.	plazentale Reproduktion	mehrmals	20
Arthropoden	Komplexauge ²⁾	mehrmals	305
Drosophila-Arten	Larven als obligate Kommensalen v. Landkrebsen	mehrmals	224
Protozoen	Vielkernigkeit	mehrmals	453
obligat intrazelluläre Symbionten	Gen-Verkürzung	mehrmals	385
Verschiedene	Säugetiermerkmale ³⁾	mehrmals	48,223
Verschiedene	Knochengewebe	mehrmals	45
Landpflanzen	Samen	mehrmals parallel	428
Flugsaurier, Vögel, Säuger	Warmblütigkeit	mehrmals parallel	265,489
Agnathen, Gnathostomen	Kiemens, Kiemensbögen	parallel	47
Fische	Gefrierschutzproteine	2 ⁴⁾	52

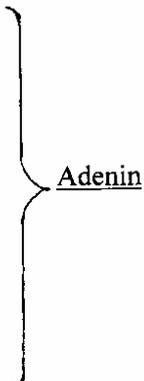
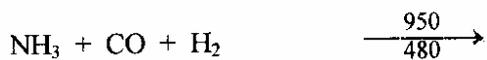
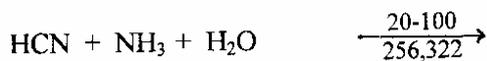
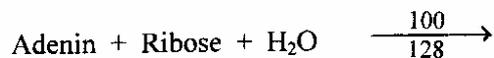
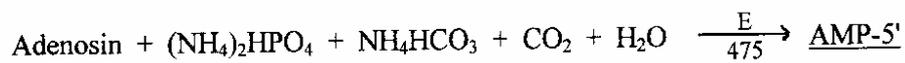
- 1) Verschiedene Augentypen, wie z.B. Lochkammeraugen (Muscheln, Tintenfische), Facettenaugen (Insekten, Krebse), Linsenaugen (Vertebraten, Kopffüßer), Blasenaugen (Schnecken, Ringelwürmer)
- 2) Bei den Augen ist wahrscheinlich eine Divergenz aus einem gemeinsamen Vorfahren erfolgt, was durch phylogenetische Untersuchungen an Pax-6-Genen belegt wird [42,134]. Die Mehrfachbildung entspricht z.T. verschiedenen Entwicklungsstadien und kann nur so verstanden werden, dass aus divergenten Linien unabhängig voneinander neben verschiedenen auch dieselben Augentypen evolviert sind.
- 3) Es entwickelten sich bei verschiedenen Taxa unterschiedliche morphologische Merkmale, die zu einer erhöhten Effizienz führten (z.B. bei Lokomotion und Verdauung) [48].
- 4) jeweils antarktischer und arktischer Fisch

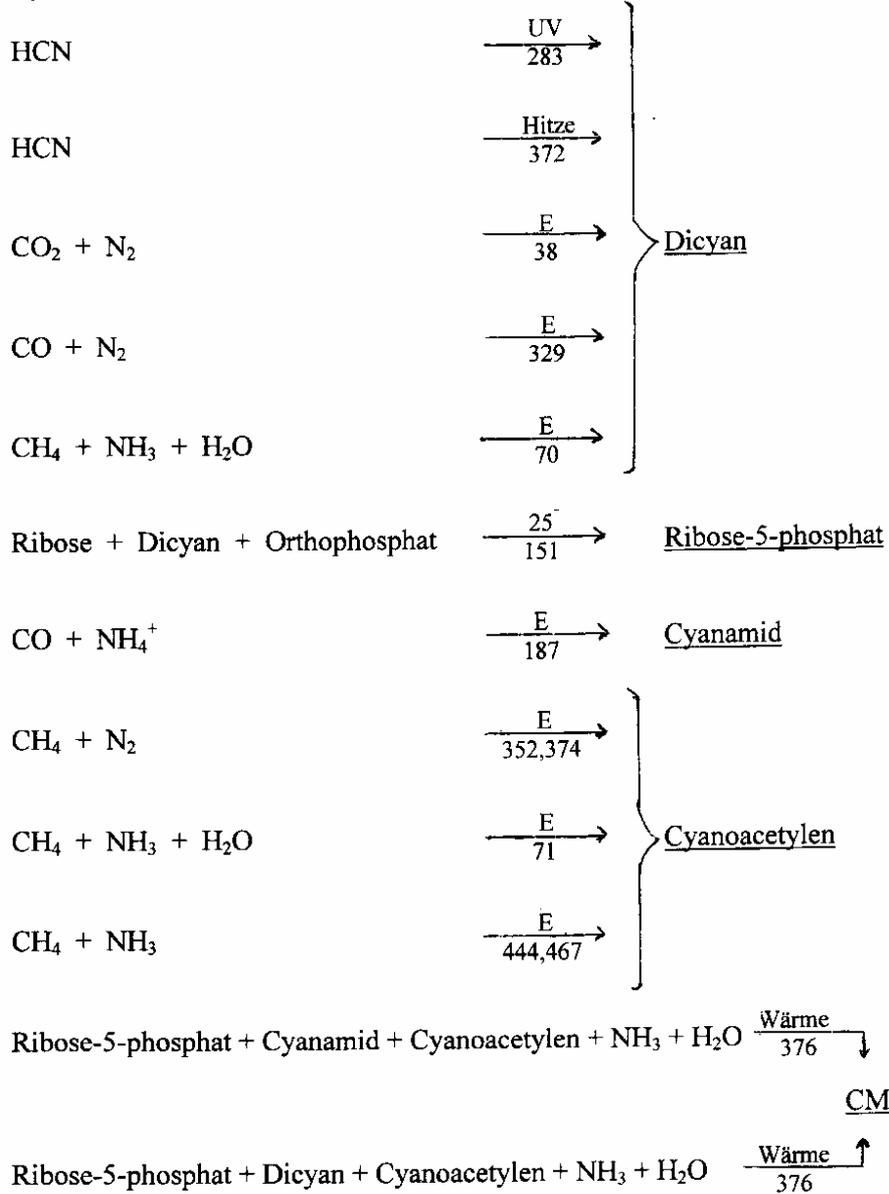
Schema 1: Mehrstufen-Synthesen von einigen Nucleotiden aus Bestandteilen der Uratmosphäre¹⁾

Uridin-5'-monophosphat (UMP-5')



} UMP-5'

Adenosin-5'-monophosphat (AMP-5')RiboseAdenosin

Cytidin-5'-monophosphat (CMP-5')

- 1) Über dem Reaktionspfeil: Energiearten (Temperaturen ohne Gradzeichen);
 unter dem Reaktionspfeil: Literaturstellen.
 Die Reaktionsgleichungen sind nicht stöchiometrisch.

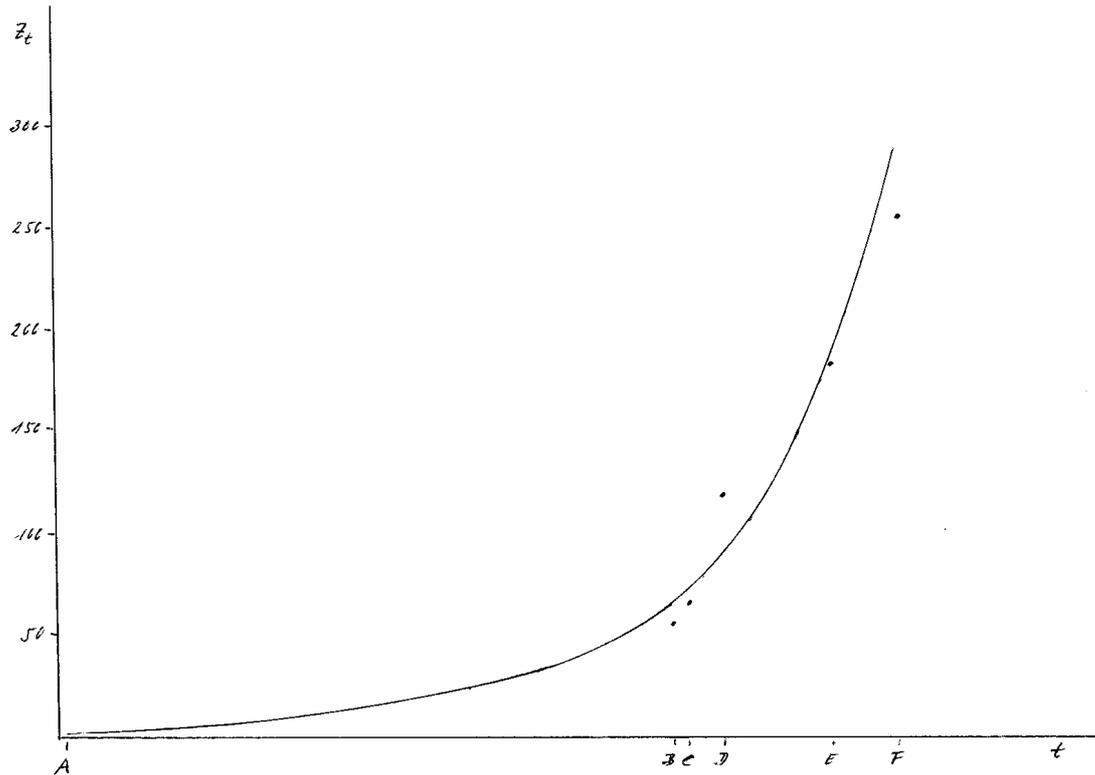


Abbildung 1: Anzahl der Zelltypen (Z_t) in Abhängigkeit von der Zeit (t, Mill.a)

A = Präkambrium (2 000); B = Unteres Kambrium (545);

C = Oberes Kambrium (505); D = Oberes Silur (423);

E = Oberer Jura (159); F = Altpleistozän (1,8)

(Die Werte wurden der Tabelle 24 entnommen)

Literatur

- 1 Abelson, P. H., Carnegie Inst.Wash.Yearb. 55(1956)171
- 2 Aburomia, R.; Khaner, O.; Sidow, A., J.Struct.Funct.Genom. 3(2003)45
- 3 Agarwal, V. K. et al., Orig.Life 16(1985)21
- 4 Allen, W. V.; Ponnampereuma,C., Curr. Mod.Biol. 1(1967)24
- 5 Anders, E. [u.a.], Science 146(1964)1157
- 6 Anfinsen, C., Angew.Chem. 85(1973)1065
- 7 Auney, R. S., Chim.Ind. 29(1933)1011
- 8 Bada, J. L.; Luyendy,K.B.P.; Maynard,J.B., Science 170(1970)730
- 9 Baly, E. C. C.; Heilbron, I. M.; Barker, W. F., J.Chem.Soc. 119(1921)1025
- 10 Bamford, C. H.; Elliott, A.; Hanby, W. E., Synthetic Polyptides, Academic Press, New York, 1956
- 11 Bangham, A. D.; Standish, M. M.; Watkins, J. C., J.Mol.Biol. 13(1965)238
- 12 Bar-Nun, A.; Hartman, H., Orig.Life 9(1978)93
- 13 Beck, A.; Lohrmann, R.; Orgel, L. E., Science 157(1967)952
- 14 Becker, R. S.; Hong, K.; Hong, J. H., J.Mol.Evol. 4(1974)157
- 15 Bell, G.; Mooers, A. O., Biol.J.Linn.Soc. 60(1997)345 (Zitate v. versch. Autoren)
- 16 Berthelot, D.; Gaudechon, H., C.R.hebd.Séances Acad.Sci. 150(1910)1169, 1327, 1517, 1690
- 17 Biebricher, C. F.; Eigen, M.; Luce, R., J.Mol.Biol. 148(1981)369
- 18 Bishop, M. J.; Lohrmann, R.; Orgel, L. E., Nature 237(1972)162
- 19 Blades, H.; Winkler, C. A., Canad.J.Chem. 29(1951)1022
- 20 Blackburn, D. G. in Knobil, E.; Neill, J. D. (Hg.), Encyclopedia of Reproduction, Vol.3, Academic Press, San Diego, CA., 1999, S.840-847
- 21 Blattner, F. R. [u.a.], Science 277(1997)1453
- 22 Bonner, J. T., The Evolution of Complexity by Means of Natural Selection, Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 1988, S.65
- 23 ---. S.83
- 24 ---. S.122
- 25 ---. S.125
- 26 ---. S.128
- 27 ---. S.131
- 28 ---. S.133
- 29 ---. S.162
- 30 Botta, O.; Glavin, D. P.; Kminek, G.; Bada, J. L., Orig. Life Evol.Biosph. 32(2002)143
- 31 Brasier, M. D. et al., Nature 416(2002)76
- 32 Briggs, M. H., Spaceflight 7(1965)129
- 33 Briner, E.; Hoefler, H., Helv.chim.Acta 23(1940)800
- 34 Brinton, K. L. F.; Engrand, C.; Glavin, D. P.; Bada, J. L.; Maurette, M., Orig. Life Evol.Biosph. 28(1998)413
- 35 Brodie, B. C., Liebigs Ann.Chem. 169(1873)270
- 36 Brodie, B. C., Liebigs Ann.Chem. 174(1874)284
- 37 Brooke, S.; Fox, S. W., Biosystems 9(1977)1
- 38 Brotherton, T. K.; Lynn, J. W., Chem.Rev. 59(1959)841
- 39 Bungenberg de Jong, H. G., Kolloid-Ztschr. 79(1937)223; 80(1937)221; Bungenberg de Jong, H. G.; Lens, J., Kolloid-Ztschr. 58(1932)209
- 40 Bungenberg de Jong, H. G.; Kruyt, H. R., Kolloid-Ztschr. 50(1930)39
- 41 Burton, F. G.; Neuman, W. F., Current Mod.Biol. 4(1971)47
- 42 Callaerts, P.; Halder, G.; Gehring, W.J., Annu.Rev.Neurosci. 20(1997)483

- 43 Carroll, R. L., Paläontologie und Evolution der Wirbeltiere, Georg Thieme, Stuttgart, New York, 1993, S.7
- 44 ---. S.19
- 45 ---. S.22
- 46 ---. S.24
- 47 ---. S.64
- 48 ---. S.412
- 49 Carroll, S. B., Nature 409(2001)1102
- 50 Chadha, M.; Ponnampereuma, C., Third Intern.Conf. on the Orig.Life, Pont-à-Mousson, Frankreich, 19. - 25. 4. 1970; ref. v. Dose, K., Naturwissenschaften 57(1970)555
- 51 Chang, S.; Williams, J. A.; Ponnampereuma, C.; Rabinowitz, J., Space Life Sci. 2(1970)144
- 52 Chen, L.; De Vries, A. L.; Cheng, C.-H. C., Proc.Natl.Acad.Sci. USA 94(1997)3817
- 53 Cheng, C. [u.a.], Orig.Life Evol.Biosph. 32(2000)219
- 54 Cheung, A. C.; Rank, D. M.; Townes, C. H.; Thornton, D. D.; Welch, W. J., Phys. Rev.Lett. 21(1968)1701
- 55 Cheung, A. C.; Rank, D. M.; Townes, C. H.; Thornton, D. D.; Welch, W. J., Nature 221(1969)626
- 56 Choughuley, A. S. U.; Lemmon, R. M., Nature 210(1966)628
- 57 Choughuley, A. S. U.; Subbaraman, A. S.; Kazi, Z. A.; Chada, M. S., Current Mod.Biol. 5(1972)48
- 58 Chung, N. M.; Lohrmann, R.; Orgel, L. E.; Rabinowitz, J., Tetrahedron 27(1971)1205
- 59 Cloud, P., Econ.Geol. 68(1973)1135
- 60 Coehn, A.; Sieper, G., Z.Physikal.Chem. 91(1916)347
- 61 Crippa, G.; Gallotti, M., Gazz.chim.ital. 59(1929)507
- 62 Cronin, J. R.; Gandy, W. E.; Pizzarello, S., J.Mol.Evol.17(1981)265
- 63 Cronin, J. R.; Moore, C. B., Science 172(1971)1327
- 64 Cronin, J. R.; Moore, C. B., Geochim.Cosmochim.Acta 40(1976)853
- 65 Cronin, J. R.; Pizzarello, S., Geochim.Cosmochim.Acta 50(1986)2419
- 66 Cronin, J. R.; Pizzarello, S.; Moore, C. B., Science 206(1979)335
- 67 Crovisier et al. (2000); zit. v. Ehrenfreund, P. et al., Rep.Prog.Phys. 65(2002)1427
- 68 Curphey, E. G., Chem. and Ind. (London) (1956)783
- 69 Czuchajowski, L.; Francik, H.; Górecka, W.; Kostuch, W., Roczn.Chem. 43(1969)1893
- 70 Czuchajowski, L.; Zawadzki, W., Roczn.Chem. 42(1968)697
- 71 Czuchajowski, L.; Zawadzki, W., Roczn.Chem. 45(1971)2049
- 72 Darwin, C., Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl, Philipp Reclam Jun., Leipzig, 1949, S.115
- 73 ---. S.305
- 74 Dawkins, R., Der blinde Uhrmacher, Kindler, München, 1987, S.205 u. 206
- 75 Degani, C.; Halmann, M. in Buvet, R.; Ponnampereuma, C. (ed.), Chemical Evolution and the Origin of Life, North-Holland Pub.Co., Amsterdam, New York, 1971, S.224
- 76 Degens, E. T., Chem.Geol. 13(1974)1
- 77 Degens, E. T.; Bajor, M., Naturwissenschaften 49(1962)605
- 78 Delano, J. W., Orig.Life Evol.Biosph. 31(2001)311
- 79 Dickens, J. E.; Irvin, W. M.; DeVries, C. H.; Ohishi, M., Astrophys.J. (1997)
- 80 Dodonova, N. Ya., Vestn.Leningr.Univ. 17(1962)Nr.16; Ser.Fiz.Khim.144; Chem.Abstr. 58(1963)5511f
- 81 Dodanova; Siderova, (1960); zit. v. Dose, K., Umschau 67(1967)683
- 82 Dodonova, N. Ya.; Siderova, A. L., Biofizika 6(1961)149
- 83 Dolgow, B., Die Katalyse in der organischen Chemie (russ.), Goschimisdat, Moskau, Leningrad, 1949

- 84 Dose, K.; Rauchfuss, H., *Chemische Evolution und der Ursprung lebender Systeme*, Wiss.Verlagsges., Stuttgart, 1975, S.119
- 85 Dowler, M. J.; Fuller, W. D.; Orgel, L. E., Sanchez, R. A., *Science* 169(1970)1320
- 86 Dusenbery, D. B., *Proc.Natl.Acad.Sci.USA* 94(1997)10949
- 87 Duve, C. de, *Ursprung des Lebens*, Spektrum, Heidelberg u.a., 1994, S.128
- 88 Eck, R. V.; Dayhoff, M. O., *Science* 152(1966)363
- 89 Ehrenfreund, P.; Glavin, D. P.; Botta, O.; Cooper, G.; Bada, J. L., *PNAS* 98(2001)2138
- 90 Eigen, M.; Gardiner, W.; Schuster, P.; Winkler-Oswatitsch, R., *Spektr.Wiss.*(1981) H.6,37
- 91 Elias, H.-G., *Makromoleküle*, Bd.1, Hüthig u. Wepf, Basel u.a., 1990, S.302
- 92 ---. S.309
- 93 Ellis, C.; Wells, A., *The chemical action of ultraviolet rays*, Reinholds Publ.Inc., NewYork, 1941
- 94 Emeléus, H. J., *Trans.Faraday Soc.* 28(1932)89
- 95 Engel, M. H.; Nagy, B., *Nature* 296(1982)837
- 96 Faupl, P., *Historische Geologie*, Facultas, Wien, 2000, S.26
- 97 Ferris, J. P.; Chen, C. T., *J.Amer.Chem.Soc.* 97(1975)2962
- 98 Ferris, J. P.; Donner, D. B.; Lobo, A. P., *J.Mol.Biol.* 74(1973)499
- 99 Ferris, J. P.; Wos, J. D.; Ryan, T. J.; Lobo, A. P.; Donner, D. B., *Orig.Life* 5(1975)153
- 100 Finlayson, D.; Plaut, J., *U.S.Patent* 1 986 885 (1935)
- 101 Fischer, F.; Peters, K., *Brennstoff-Chemie* 12(1931)268
- 102 Flindt, R., *Biologie in Zahlen*, Spektrum, Heidelberg, Berlin, 2000
- 103 Flores, J. J.; Lecki, J. O., *Nature* 244(1973)435
- 104 Folsome, C. E., *Naturwissenschaften* 63(1976)303
- 105 Fox, S. W., *Science* 132(1960)22
- 106 Fox, S. W., *Nature* 205(1965)328
- 107 Fox, S. W.; Harada, K., *J.Amer.Chem.Soc.* 82(1960)3745
- 108 Fox, S. W.; Harada, K.; Krampitz, G.; Mueller, G., *Chem.Engin.News* 48(1970)80
- 109 Fox, S. W.; Harada, K.; Vegotsky, A., *Experientia* 15/2(1959)81
- 110 Fox, S. W.; Waehneltdt, T. V., *Biochim.Biophys.Acta* 160(1968)246
- 111 Franck, B., *Chem.Ber.* 93(1960)446
- 112 Fraser, C. L.; Folsome, C. E., *Orig.Life* 6(1975)429
- 113 Fraser, C. M. [u.a.], *Science* 270(1995)397
- 114 Friedmann, N.; Bovee, H. H.; Miller, S. L., *J.Organ.Chem.* 35(1970)3230
- 115 Friedmann, N.; Bovee, H. H.; Miller, S. L., *J.Organ.Chem.* 36(1971)2894
- 116 Friedmann, N.; Haverland, W. J.; Miller, S. L. in Buvet, R.; Ponnampereuma, C. (eds.), *Chemical Evolution and the Origin of Life*, North-Holland Publ.Co., Amsterdam, New York, 1971, S.123
- 117 Friedmann, N.; Miller, S. L., *Science* 166(1969)766
- 118 Friedmann, N.; Miller, S. L.; Sanchez, R. A., *Science* 171(1971)1026
- 119 Fritsche, W., *Mikrobiologie*, Spektrum, Heidelberg, Berlin, 1999, S.37
- 120 ---. S.46
- 121 ---. S.100
- 122 ---. S.138
- 123 ---. S.338
- 124 ---. S.357
- 125 Full, R. J.; Tu, M. S., *J.Exper.Biology* 148(1990)129
- 126 Full, R. J.; Tu, M. S., *J.Exper.Biology* 156(1991)215
- 127 Fuller, W. D.; Sanchez, R. A.; Orgel, L. E., *J.Mol.Biol.* 67(1972)25
- 128 Fuller, W. D.; Sanchez, R. A.; Orgel, L. E., *J.Mol.Evol.* 1(1972)249
- 129 Futuyma, D. J., *Evolutionsbiologie*, Birkhäuser, Basel [u.a.], 1990, S.418

- 130 Gabel, N. W.; Ponnampereuma, C., *Nature* 216(1967)453
- 131 Gallardo, M. H. et al., *Nature* 401(1999)341
- 132 Gartaganis, P. A.; Winkler, C. A., *Canad.J.Chem.*; zit. v. Evans, H. G. V.; Freeman, G. R.; Winkler, C. A., *Canad.J.Chem.* 34(1956)1271
- 133 Gehring, W., *Science* 267(1995)1788
- 134 Gehring, W. J.; Ikeo, K., *Trends Genet.* 15(1999)371
- 135 Gerhart, J. C. [u.a.] in Bonner, J. T. (ed.), *Evolution and development*, Springer, Berlin, 1982, S.87
- 136 Glavin, D. P.; Bada, J. L.; Brinton, K. L. F.; McDonald, G. D., *Proc.Natl.Acad.Sci.USA* 96(1999)8835
- 137 Göpel, C.; Manhès, G.; Allègre, C. J., *Meteoritics* 26(1991)338
- 138 Goodwin, B., *Der Leopard, der seine Flecken verliert. Evolution und Komplexität.* Piper, München, Zürich, 1997, S.246
- 139 Goto, K.; Kinjo, M.; Hashimoto, K.; Ishigami, M., *J.Mol.Evol.* 23(1986)113
- 140 Gould, S. J.; Lewontine, R. C., *Proc.Royal Soc. B* 205(1979)581
- 141 Greenhill, A. G., *Proc.Cambridge Philos.Soc.*, 4(1881)65
- 142 Grossenbacher, K. A., Knight, C. A. in Fox, S. W.,(ed.), *The Origins of Prebiological Systems and of Their Molecular Matrices*, New York, 1965
- 143 Groth, W., *Z.physikal.Chem.*, B 37(1937)315
- 144 Groth, W., *Angew.Chem.* 69(1957)681
- 145 Groth, W., *Biosystems* 6(1975)229
- 146 Groth, W.; Weyssenhoff, H. v., *Naturwissenschaften* 44(1957)510
- 147 Groth, W.; Suess, H., *Naturwissenschaften* 26(1938)77
- 148 Grunberg-Manago, M., *Prog.Nucleic Acid Res.Mol.Biol.* 1(1963)93
- 149 Gutehoffnungshütte Oberhausen A.-G., BP 353 455 v. 29.4.1929; *Chem.Abstr.* 26(1932)3446
- 150 Hall, D. O.; Cammack, R.; Rao, K. K., *Nature* 233(1971)136
- 151 Halman, M.; Sanchez, R. A.; Orgel, L. E., *J.Org.Chem.* 34(1969)3702
- 152 Han, J.; Calvin, M., *Nature* 224(1969)576
- 153 Harada, K., *Bull.Chem.Soc.Japan* 32(1959)1007
- 154 Harada, K.; Fox, S. W., *J.Amer.Chem.Soc.* 80(1958)2694
- 155 Harada, K.; Fox, S. W., *Arch.Biochem.Biophys.* 86(1960)274
- 156 Harada, K.; Hare, P. E.; Windsor, C. R.; Fox, S. W., *Science* 173(1971)433
- 157 Hargreaves, W. R.; Deamer, D. W., *Biochemistry* 17(1978)3759
- 158 Hargreaves, W. R.; Mulvihill, S.; Deamer, D. W., *Nature* 266(1977)78
- 159 Harington, J. S., *Science* 138(1962)521
- 160 Haszprunar, G., *Zoologische Staatssammlung, München*; zit. v. Glaubrecht, M., *FAZ, Natur und Wissenschaft*, 27.3.1996
- 161 Hattori, Y.; Kinjo, M.; Ishigami, M.; Nagano, K., *Orig.Life* 14(1984)145
- 162 Hawker, J. R. Jr.; Oró, J., *J.Mol.Evol.* 17(1981)285
- 163 Hayatsu, R.; Studier, M. H.; Oda, A.; Fuse, K.; Anders, E., *Geochim.Cosmochim.Acta* 32(1968)175
- 164 Hedges, S. B.; Blair, J. E.; Venturi, M. L.; Shoe, J. L., *BMC Evolut.Biol.* 4(2004)2
- 165 Hedges, S. B. et al., *BMC Evolut.Biol.* 1(2001)4
- 166 Herron, J. T.; Franklin, J. L.; Bradt, P., *Canad.J.Chem.* 37(1959)579
- 167 Heyns, K.; Pavel, K., *Z.Naturforsch.* 12b(1957)97
- 168 Heyns, K.; Walter, W.; Meyer, E., *Naturwissenschaften* 44(1957)385
- 169 Hibberd, J. M.; Quick, W. P., *Nature* 415(2002)451
- 170 Hirose, Y.; Ohmuro, K.; Saigoh, M.; Nakayama, T.; Yamagata, Y., *Orig.Life* 20(1990/91)471
- 171 Hoering, T. C.; Abelson, P. H., *Carnegie Inst.Wash.Yearb.* 63(1964)262

- 172 Holland, H. D., *Science* 275(1997)38
- 173 Holzer, G.; Oró, J., *J.Mol.Evol.* 13(1979)265
- 174 Hong, K.-Y.; Hong, J.-H.; Becker, R. S., *Science* 184(1974)984
- 175 Hough, L.; Rogers, A. F., *J.Physiol.* 132(1956)28P
- 176 Hsu, L. L.; Brooke, S.; Fox, S. W., *Curr.Mod.Biol.* 4(1971)12
- 177 Hubbard, J. S. et al., *J.Mol.Evol.* 5(1975)223
- 178 Hunger, R.; Reichert, H., *Einführung in die Paläontologie (Lehrbriefe für das Fernstudium)*, Verlag Technik, Berlin, 1952, S.292
- 179 ---. S.320
- 180 Ibanez, J. D.; Kimball, A. P.; Oró, J., *Science* 173(1971)444
- 181 Imai, E.-I.; Honda, H.; Hatori, K.; Brack, A.; Matsuno, K., *Science* 283(1999)831
- 182 Imai, E.-I.; Honda, H.; Hatori, K.; Matsuno, K., *Orig.Life Evol.Biosph.* 29(1999)249
- 183 Inghilleri, G., *Z.Physiol.Chem.* 71(1911)105
- 184 Irvin, W. M., *Orig.Life Evol.Biosph.* 28(1998)365
- 185 Ishima, Y.; Przybylski, A. T.; Fox, S. W., *Biosystems* 13(1981)243
- 186 Ivachnenko, M. F., *Paleontol.J.* 28(1994)96
- 187 Jackson, H.; Northall-Laurie, D., *J.Chem.Soc.* 87(1905)433
- 188 Jagels, R.; Visscher, G. E.; Lucas, J.; Goodell, B., *Ann. Botany* 92(2003)79
- 189 Jakubke, H.-D.; Jeschkeit, H., *Aminosäuren Peptide Proteine*, Akademie-Verlag, Berlin, 1973, S.98
- 190 Joyce, G. F., *Nature* 418(2002)214
- 191 Kämpfe, L. (Hg.), *Evolution und Stammesgeschichte der Organismen*, Gustav Fischer, Jena, 1980, S.136
- 192 Kaplan, I. R.; Degens, E. T.; Reuter, J. H., *Geochim.Cosmochim.Acta* 27(1963)805
- 193 Kaplan, R. W., *Ztschr.Allg.Mikrobiol.* 16(1976)599
- 194 Kaplan, R. W., *Naturwissenschaften* 55(1968)97
- 195 Kaplan, R. W., *Der Ursprung des Lebens*, Georg Thieme, Stuttgart, 1978, S.95
- 196 Katchalski, E., *Adv.Protein Chem.* 6(1951)123
- 197 Katinka, M. D. et al., *Nature* 414(2001)401
- 198 Kauffman, S., *Der Öltropfen im Wasser. Chaos, Komplexität, Selbstorganisation in Natur und Gesellschaft*, Piper, München, Zürich, 1996, S.113
- 199 ---. S.168
- 200 Kellis, M.; Birren, B. W.; Lander, E. S., *Nature* 428(2004)617
- 201 Kerner, M.; Hohenbeg, H.; Ertl, S.; Reckermann, M.; Spitzzy, A., *Nature* 422(2003)150
- 202 Khenokh, M. A.; Nikolaeva, M. V.; Kuzitcheva, E. A., *Studia Biophys.* 28(1971)23
- 203 Kimura, M., *Die Neutralitätstheorie der molekularen Evolution*, Paul Parey, Berlin u. Hamburg, 1987, S.97
- 204 Klages, F., *Lehrbuch der organischen Chemie*, 3.Bd., Walter de Gruyter, Berlin, 1958, S.455
- 205 Knauth, D. C.; Andersson, B.-G.; McCandliss, R.; Moos, H. W., *Nature* 429(2004)636
- 206 Kobayashi, K.; Hua, L.-L.; Gehrke, C. W.; Gerhardt, K. O.; Ponnampereuma, C., *Orig.Life* 16(1986)299
- 207 Kobayashi, K.; Hua, L.-L.; Hare, P. E.; Hobisj, M. K.; Ponnampereuma, C., *Orig.Life* 16(1986)277
- 208 Kobayashi, K.; Ponnampereuma, C., *Vivia Origino* 14(1986)41
- 209 Koenig, A.; Weinig, R., *Festschr. 100-jähr. Bestehen Technischen Hochschule Karlsruhe* 1925, 525; *Chem.Abstr.* 21(1927)3834
- 210 Körner, U., *Probleme der Biogenese*, Gustav Fischer, Jena, 1978, S.70
- 211 ---. S.116
- 212 Koonin, E. V., *Nature Rev.Microbiol.* 1(2003)127
- 213 Kotra, R. K.; Shimoyama, A.; Ponnampereuma, C.; Hare, P. E., *J.Mol.Evol.* 13(1979)179

- 214 Kovács, J.; Nagy (Kovács), H., *Nature* 190(1961)531
- 215 Krampitz, G. in Stahmann, M. A. (ed.), *Polyamino Acids, Polypeptides, and Proteins*, The University of Wisconsin Press, Madison, 1962, S.55
- 216 Krampitz, G.; Diehl, S.; Nakashima, T., *Naturwissenschaften* 54(1967)516
- 217 Krause, E. H. L. in Lutz, K. G. (Hg.) *J. Sturms Flora von Deutschland*, 1. Abteilung, 1. Bd., K. G. Lutz, Stuttgart, 1906, S.51
- 218 ---. 4. Bd., K. G. Lutz, Stuttgart, 1905, S.183
- 219 Krumbiegel, G.; Walther, H., *Fossilien*, Deutscher Verlag für Grundstoffindustrie, Leipzig, 1979, S.228
- 220 Kuan, Y.-J.; Charnley, S. B.; Huang, H.-C.; Tseng, W.-L.; Kisiel, Z., *Astrophys.J.* 593(2003)848
- 221 Küppers, B., *Naturwissenschaften* 66(1979)228
- 222 Kull, U., *Evolution*, Schroedel, Hannover, 1999, S.162
- 223 ---. S.196
- 224 ---. S.270
- 225 Kvenvolden, K. et al., *Nature* 228(1970)923
- 226 Labadie, M.; Jensen, R.; Neuzil, E., *Bull.Soc.Biol.* 49(1967)673
- 227 Lawless, J. G., *Geochim.Cosmochim.Acta* 37(1973)2207
- 228 Lawless, J. G.; Kvenvolden, K. A.; Peterson, E.; Ponnampereuma, C., *Science* 173(1971)626
- 229 Lawless, J. G.; Kvenvolden, K. A.; Peterson, E.; Ponnampereuma, C.; Jarosewich, E., *Nature* 236(1972)66
- 230 Lawless, J. G.; Peterson, E., *Orig.Life* 6(1975)3
- 231 Lee, D. H.; Granja, J. R.; Martinez, J. A.; Severin, K.; Ghadiri, M. R., *Nature* 382(1996)525
- 232 Lehmann, U., *Paläontologisches Wörterbuch*, Gustav Fischer, Jena, 1986
- 233 Lehninger, A. L., *Prinzipien der Biochemie*, Walter de Gruyter, Berlin, New York, 1987, S.200
- 234 ---. S.349
- 235 ---. S.350
- 236 Leighton, P.; Steiner, A., *J.Amer.Chem.Soc.* 58(1936)1823
- 237 Lenz, H. O.; Burbach, O., *Gemeinnützige Naturgeschichte. Das Pflanzenreich*, E. F. Thienemann, Gotha, 1881
- 238 Lequeux, J., *Umschau* 72(1972), Heft 3, S.86
- 239 Lewis, E. P., *Astrophys.J.* 12(1900)8
- 240 *Lexikon der Biologie in acht Bänden*, 1.Bd., Herder, Freiburg [u.a.], 1983
- 241 *Lexikon der Biologie in acht Bänden*, 2.Bd., Herder, Freiburg [u.a.], 1984
- 242 *Lexikon der Biologie in acht Bänden*, 6.Bd., Herder, Freiburg [u.a.], 1986
- 243 *Lexikon der Biologie in acht Bänden*, 7.Bd., Herder, Freiburg [u.a.], 1986
- 244 *Lexikon der Biologie*, 10.Bd., *Biologie im Überblick*, Herder, Freiburg [u.a.], 1992
- 245 Lin, X. [u.a.], *Nature* 402(1999)761
- 246 Lodish, H. [u.a.], *Molekulare Zellbiologie*, Walter de Gruyter, Berlin, New York, 1996, S.132
- 247 ---. S.151
- 248 ---. S.368
- 249 ---. S.387
- 250 Löb, W., *Ber.dtsch.chem.Ges.* 37(1904)3593
- 251 Löb, W., *Z.Elektrochem.* 12(1906)282
- 252 Löb, W., *Biochem.Z.* 43(1912)684
- 253 Löb, W., *Biochem.Z.* 46(1912)121
- 254 Lohrmann, R., *J.Mol.Evol.* 1(1972)263

- 255 Losanitsch, S.; Jowitschitsch, M., Ber.dtsch.chem.Ges. 30(1897)135
- 256 Lowe, C. U.; Rees, M. W., Fed.Proc. 22(1963)479
- 257 Lowe, C. U.; Rees, M. W.; Markham, R., Nature 199(1963)219
- 258 Lu, H. K. et al., K'O Hsueh Chi Lu 3(1959)150; Science Record, New Ser. III(5),192
- 259 Lynch, M.; Conery, J. S., Science 290(2000)1151
- 260 Lynch, M.; Conery, J. S., Science 302(2003)1401
- 261 Maere, S. et al., PNAS 102(2005)5454
- 262 Margulis, L. in Osawa, S.; Honjo, T. (eds.), Evolution of Life: Fossils, Molecules, and Culture, Springer, Tokyo, 1991, S.305
- 263 Mark, H. F.; Bikales, N. M. (eds.), Encyclopedia of Polymer Science and Technology, Suppl. Vol. 2, Interscience Publishers, New York u.a., 1977, S.588
- 264 Marsh, J. D. F.; Martin, M. J., J.appl.Chem. 7(1957)205
- 265 Matthes, H. W., Hercynia N.F. 9(1972)137
- 266 Matthews, C.; Moser, R. E.; Proc.Natl.Acad.Sci.USA 56(1966)1087
- 267 Matthews, C. N.; Moser, R. E., Nature 215(1967)1230
- 268 Mayer, R.; Jäschke, L., Liebigs Ann.Chem. 635(1960)145
- 269 Maynard Smith, J.; Szathmáry, E., Evolution, Spektrum, Heidelberg [u.a.], 1996, S.67
- 270 ---. S.98
- 271 McMahan, T., Science 179(1973)1201
- 272 Meggy, A. B., J.Chem.Soc. (1956)1444
- 273 Melchior, H. (Hg.), A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien, 2.Bd., Borntraeger, Berlin-Nikolassee, 1964, S.350
- 274 Meléndez-Hevia, E.; Waddell, T. G.; Cascante, M., J.Mol.Evol. 43(1996)293
- 275 Miller, S. L., Science 117(1953)528
- 276 Miller, S. L., J.Amer.Chem.Soc. 77(1955)2351
- 277 Miller, S. L., Biochim.Biophys.Acta 23(1957)480
- 278 Miller, S. L., Orig.Life 5(1974)139
- 279 Miller, S. L.; Urey, H. C., Science 130(1959)245
- 280 Minard, R.; Yang, W.; Varma, P.; Nelson, J.; Matthews, C., Science 190(1975)387
- 281 Miyakawa, S.; Cleaves, H. J.; Miller, S. C., Orig. Life Evol.Biosph. 32(2002)209
- 282 Miyoshi, E.; Ebisawa, H.; Shirai, T.; Yanagisawa, S., Nippon Kagaku Kaishi 7(1980)1120
- 283 Mizutani, H.; Mikuni, H.; Takahasi, M.; Noda, H., Orig.Life 6(1975)513
- 284 Mojzsis, S. et al., Nature 384(1996)55
- 285 Mojzsis, S.; McKeegan, K. D.; Harrison, T. M.; Nutman, A. P., Arrhenius, G., Orig.Life Evol.Biosph. 26(1996)297
- 286 Moore, P. D., Nature 310(1982)696
- 287 Morávek, J.; Kopecky, J.; Škoda, J., Coll.Czech.Chem.Comm. 33(1968)4120
- 288 Morávek, J.; Škoda, J., Coll.Czech.Chem.Comm. 32(1976)206
- 289 Morowitz, H. J., Progr.Theor.Biol. 1(1967)35
- 290 Mosbrugger, V., Konzepte d. Sonderforschungsbereiches 230 d. Univ. Stuttgart u. Tübingen (1986) Heft 16, S.145
- 291 Moser, R. E.; Claggett, A. R.; Matthews, C. N., Tetrahedron Lett. 13(1968)1599
- 292 Mozo, T. et al., Nature Genet. 22(1999)271
- 293 Mueller, P.; Rudin, D. O., Curr.Top.Bioenerget. 3(1969)157
- 294 Müller, G. in Wieser, W. (Hrsg.), Die Evolution der Evolutionstheorie, Spektrum, Heidelberg, Berlin, Oxford, 1994, S.179
- 295 Nagayama, M.; Takaoka, O.; Inomata, K.; Yamagata, Y., Orig.Life 20(1990)249
- 296 Nagl, W., Chromosomen, Organisation, Funktion und Evolution des Chromatins, 1979, Parey, Berlin, Hamburg
- 297 Nagy, B.; Bitz, M. C., Arch.Biochem.Biophys. 101(1963)240

- 298 Nagy, B. et al., *Science* 167(1970)770
- 299 Nakashima (unveröffentl.); zit. v. Fox, S. W., *Naturwissenschaften* 56(1969)1
- 300 Naraoka, H.; Shimoyama, A.; Harada, K., *Orig. Life, Evol.Biosph.* 29(1999)187
- 301 NARO, Pressemitt. v. 15.6.2000
- 302 Navarro-González, R.; McKay, C. P.; Mvondo, D. N., *Nature* 412(2001)61
- 303 Nelson, K. E.; Levy, M.; Miller, S. L., *PNAS* 97(2000)3868
- 304 Nishizawa, M.; Makino, Y.; Egami, F., *J.Mol.Evol.* 19(1983)179
- 305 Oakley, T. H.; Cunningham, C. W., *PNAS* 99(2002)1426
- 306 Oberlies, F.; Prashnowsky, A. A., *Naturwissenschaften* 55(1968)25
- 307 Ogura, K.; Migita, C. T.; Yamada, T., *J.Photochem.Photobiol. A* 49(1989)53
- 308 Österberg, R.; Orgel, L. E.; Lohrmann, R., *J.Mol.Evol.* 2(1973)231
- 309 Oparin, A. I., *Die Entstehung des Lebens auf der Erde*, Deutscher Vlg. d. Wiss., Berlin, 1957, S.265
- 310 ---. S.267
- 311 ---. S.270
- 312 Orgel, L. E.; Lohrmann, R., *Acc.Chem.Res.* 7(1974)368
- 313 Oró, J., *Biochem.Biophys.Res.Comm.* 2(1960)407
- 314 Oró, J., *Fed.Proc* 20(1961)352
- 315 Oró, J., *Ann.N.Y.Acad.Sci.* 108(1963)464
- 316 Oró, J., *Nature* 197(1963)862
- 317 Oró, J. in Fox, S. W. (ed.), *The Origins of Prebiological Systems and of Their Molecular Matrices*, Academic Press, New York, 1965, S. 137
- 318 Oró, J.; Cox, A. C., *Fed.Proc.Abstr.* 21(1962)80
- 319 Oró, J.; Gibert, J.; Lichtenstein, H.; Wikstrom, S.; Flory, D. A., *Nature* 230(1971)105
- 320 Oró, J.; Guidry, C. L., *Arch.Biochem.Biophys.* 93(1961)166
- 321 Oró, J.; Kamat, S. S., (unveröffentl.); zit. v. Oró, J., *Ann.N.Y.Acad.Sci.* 108(1963)464
- 322 Oró, J.; Kimball, A. P., *Amer.Chem.Soc., Div.Biol.Chem.* 138. Meeting, N.Y., 1960, Abstr., S.25C
- 323 Oró, J.; Kimball, A. P., *Arch.Biochem.Biophys.* 96(1962)293
- 324 Oró, J.; Siddiqui, M. A. Q., (unveröffentl.); zit. v. Oró, J., *Ann.N.Y.Acad.Sci.* 108(1963)464
- 325 Owen, T., *Orig. Life* 15(1985)221
- 326 Parak, F. in *Dahlem-Konferenz über die Einfachheit und Komplexität von Biomolekülen*, Berlin, 1998; ref. v. Hobom, B., *FAZ, Natur und Wissenschaft*, 3.6.1988
- 327 Pavlovskaya, T. E.; Pasynski, A. G., 1. U.B. Symposium Series 1(1959)151
- 328 Perti, O. N.; Bahadur, K.; Pathak, H. D., *Proc.Nat.Acad.Sci.India* 30A(1961)206
- 329 Peters, K., *Naturwissenschaften* 19(1931)402
- 330 Peters, K.; Küster, H., *Brennstoff-Chemie* 12(1931)122
- 331 Pfeiffer, T.; Bonhoeffer, S., *PNAS* 100(2003)1095
- 332 Pflug, H. D.; Meinel, W.; Neumann, K. H.; Meinel, M., *Naturwissenschaften* 56(1969) 10
- 333 Pizzarello, S. et al., *Space Sci. Div., 2001 Ann.Rep., NASA, Ames Research Center*, S.54
- 334 Plankensteiner, K.; Righi, A.; Rode, B. M., *Orig.Life Evol.Biosph.* 32(2002)225
- 335 Ponnampertuma, C. in Fox, S. W. (ed.), *The Origins of Prebiological Systems and of Their Molecular Matrices*, Academic Press, New York, 1965, S.221
- 336 Ponnampertuma, C., *Ann.N.Y.Acad.Sci.* 194(1972)56
- 337 Ponnampertuma, C.; Flores, J., 152. *Nat.Meet.Amer.Chem.Soc., N.Y.*, 1966, Abstr.
- 338 Ponnampertuma, C.; Mariner, R., *Rad.Res.* 19(1963)183
- 339 Ponnampertuma, C.; Peterson, E., *Science* 147(1965)1572
- 340 Ponnampertuma, C.; Peterson, E., *Rad.Res.* 27(1966)519

- 341 Ponnampereuma, C.; Woeller, F., *Nature* 203(1964)272
- 342 Ponnampereuma, C.; Woeller, F., *Curr.Mod.Biol.* (1967); zit. v. Ponnampereuma, C.; Gabel, N. W., *Space Life Sci.* 1(1968)64
- 343 Ponnampereuma, C.; Woeller, F.; Flores, J.; Romiez, M.; Allen, W. in Gould, R. F. (eds.), *Chemical Reactions in Electric Discharge*, Amer.Chem.Soc., Washington, 1969, S.280
- 344 Portier, C., *Eur.J.Biochem.* 55(1975)573
- 345 Prashnowsky, A. A.; Schidlowski, M., *Nature* 216(1967)560
- 346 Rabinowitz, J., *Helv.Chim.Acta* 54(1971)1483
- 347 Rainey, P. B.; Rainey, K., *Nature* 425(2003)72
- 348 Rashevsky, N., *Mathematical Biophysics*, Univ.of Chicago Press, Chicago, Ill., 1948, S.112 u. 113
- 349 ---. S.586-588
- 350 Rauchfuß, H., *Chemische Evolution und der Ursprung des Lebens*, Springer, Berlin, Heidelberg, 2005, S.161
- 351 Raulin, F.; Toupance, G., *Orig.Life* 6(1975)91
- 352 Raulin, F.; Toupance, G., *Orig.Life* 6(1975)507
- 353 Reinbothe, H.; Krauß, G.-J., *Entstehung und molekulare Evolution des Lebens*, Gustav Fischer, Jena, 1982, S.159
- 354 Reznick, D. N.; Mateos, M.; Springer, M. S., *Science* 298(2002)1018
- 355 Ricard, E., U.S. Patent 2 205 542; *Chem.Abstr.* 34(1940)7187
- 356 Ring, D.; Wolman, Y.; Friedmann, N.; Miller, S. L., *Proc.Natl.Acad.Sci.USA* 69(1972)765
- 357 Rohlfig, D. L., *Arch.Biochem.Biophys.* 118(1967)468
- 358 Rohlfig, D. L., *Orig. Life* 6(1975)203
- 359 Rohlfig, D. L., *Science* 193(1976)68
- 360 Rohr, J. J. et al., *Observation of Dolphin Swimming Speed and Strouhal Number*, Space and Naval Warfare Systems Center Technical Report No.1769 (Space and Navel Warfare Systems Center, San Diego, 1998)
- 361 Roth, G. in Hendrichs, H.; Küppers, G. (Hg.), *Selbstorganisation*, Piper, München, Zürich, 1986, S.165
- 362 Rubi, G. M. [u.a.], *Science* 287(2000)2204
- 363 Rubin, G. M. et al., *Science* 287(2000)2204
- 364 Rushdi, A. I.; Simoneit, B. R. T., *Orig.Life Evol.Biosph.* 31(2001)103
- 365 Rybczynski, N.; Reisz, R. R., *Nature* 411(2001)684
- 366 Saetia, S.; Liedl, K. R.; Eder, A. H.; Rode, B. M., *Orig.Life Evol.Biosph.* 23(1993)167
- 367 Safran, S. A., *Statistical Thermodynamics of Surfaces, Interfaces and Membranes*, Reading, Mass., Addison-Weseley, 1994
- 368 Sage, R. F.; Li, M.; Monson, R. K. in Sage, R. F.; Monson, R. K. (eds.), *Plant Biology*, 1999, S.551
- 369 Sahasrabudhey, R. H.; Deshpande, S. M., *Proc.Indian Acad.Sci.* 31A(1950)317
- 370 Sahasrabudhey, R.; Deshpande, S., *J.Indian Chem.Soc.* 28(1951)7,377
- 371 Sahasrabudhey, R.; Kalyanasundaram, *Proc.Indian Acad.Sci.* 27A(1948)366
- 372 Sainte Claire-Deville, H.; Troost, L., *Compt.rend.* 56(1863)897
- 373 Salmon, A. E., *Comptes.rend.* 151(1910)1057
- 374 Sanchez, R. A.; Ferris, J. P.; Orgel, L. E., *Science* 154(1966)784
- 375 Sanchez, R. A.; Ferris, J. P.; Orgel, L. E., *J.Mol.Biol.* 30(1967)223
- 376 Sanchez, R. A.; Orgel, L. E., *J.Mol.Biol.* 47(1970)531
- 377 Sawai, H.; Wada, M.; Kouda, T.; Ozaki, H., *Orig.Life Evol.Biosph.* 33(2003)264
- 378 Scherer, E.; Münker, C.; Mezger, K., *Science* 293(2001)683
- 379 Schidlowski, M., *Nature* 333(1988)313
- 380 Schimpl, A.; Lemmon, R. M.; Calvin, M., *Science* 147(1965)149

- 381 Schlesinger, G.; Miller, S. L., *J.Mol.Evol.* 19(1983)376
- 382 Schlesinger, G.; Miller, S. L., *J.Mol.Evol.* 19(1983)383
- 383 Schlichting I. in Dahlem-Konferenz über die Einfachheit und Komplexität von Biomolekülen, Berlin, 1998; ref. v. Hobom, B., FAZ, Natur und Wissenschaft, 3.6.1988
- 384 Schmidt, K.; Walter, R., *Erdgeschichte*, Walter de Gruyter, Berlin, New York, 1990, S.27
- 385 Schneider, A.; Ebert, D., *J.Mol.Evol.* 59(2004)90
- 386 Schopf, J. W.; Kvenvolden, K. A.; Barghoorn, E. S., *Proc.Natl.Acad.Sci.USA* 59 (1968)639
- 387 Schopf, J. W. et al., *Nature* 416(2002)73
- 388 Schopf, J. W. et al., *Orig.Life Evol.Biosph.* 33(2003)306
- 389 Schwartz, A.; Ponnampereuma, C., *Nature* 218(1968)443
- 390 Schwartz, A. W.; Goverde, M., *J.Mol.Evol.* 18(1982)351
- 391 Schwartz, J. H., *Sudden Origins*, J. Wiley, New York u.a., 1999, S.345
- 392 Shimoyama, A.; Ogasawara, R., *Orig.Life Evol. Biosph.* 32(2002)165
- 393 Shimoyama, A.; Ponnampereuma, C.; Yanai, K., *Nature* 282(1979)394
- 394 Shimozaki et al.; zit. v. Kaussmann, B.; Schiewer, U., *Funktionelle Morphologie und Anatomie der Pflanzen*, 1989
- 395 Shock, E. L., *Geochim.Cosmochim.Acta* 56(1992)3481
- 396 Siewing, R. in Siewing, R. (Hg.), *Evolution*, Gustav Fischer, Stuttgart, New York, 1987, S.147
- 397 Simionescu, C. I.; Dénes, F.; Totolin, M., *Biosystems* 13(1981)149
- 398 Simionescu, C. I.; Simionescu, B. C.; Mora, R.; Leanca, M.; Vasilescu, M., *C.R.Acad. Sci. Paris, Ser. D* 286(1978)1021
- 399 Sinn, T., *Baumkontrollen. Das Modell des Ingenieurbaumes und der biologische Baum*, 4. Zur Phylogenese. (2004)
http://www.baumstatik.de/pages/sub_pages/baumkont_sub/zur_phylogenese.html
- 400 Sitte, P., *Botanikertagung*, Gießen, Oktober 1988; ref. v. Thor, C., FAZ, Natur und Wissenschaft, 26.10.1988
- 401 Škoda, J.; Morávek, J., *Tetrahedron Letters* (1966)4167
- 402 Slosse, *Essai de Mécanique chimique II* (1879)382
- 403 Smith, A. E.; Bellware, F. T., *Science* 152(1966)362
- 404 Smith, A. E., Bellware, F. T.; Silver, J. J., *Nature* 214(1967)1038
- 405 Smith, J. W.; Kaplan, I. R., *Science* 167(1970)1367
- 406 Smith, J. W.; Schopf, J.W.; Kaplan, I. R., *Geochim.Cosmochim.Acta* 34(1970)659
- 407 Snyder, L. E.; Buhl, D., *Bull.Amer.Astron.Soc.* 3(1971)388
- 408 Spiers, A. J.; Kahn, S. G.; Bohannon, J.; Travisano, M.; Rainey, P. B., *Genetics* 161(2002)33
- 409 Stanley, S. M., *Historische Geologie*, Spektrum, Heidelberg [u.a.], 1994, S.242
- 410 Stebbins, Jr., G. L., *Evolution* 5(1951)299
- 411 Steinman, G.; Lemmon, R.M.; Calvin, M., *Sciences* 147(1965)1574
- 412 Stocklasa; J.; Zdobnický, W., *Biochem.Ztschr.* 30(1911)433
- 413 Storch, L., *Ber.dtsch.chem.Ges.* 19(1886)2459
- 414 Storch, V.; Welsch, U.; Wink, M., *Evolutionsbiologie*, Springer, Berlin [u.a.], 2001, S.49
- 415 ---. S.63
- 416 ---. S.109
- 417 ---. S.123
- 418 ---. S.134
- 419 ---. S.195
- 420 ---. S.225

- 421 Strasburger, E. (Begr.), Sitte, P. u.a (Bearb.), Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, G. Fischer, Stuttgart u.a., 1991, S.151
- 422 ---. S.199
- 423 ---. S.200
- 424 ---. S.231
- 425 ---. S.381
- 426 ---. S.517
- 427 ---. S.629
- 428 ---. S.708
- 429 ---. S.825
- 430 Strickberger, M. W., Evolution, Jones a. Bartlett, Boston u.a., 2000, S.644
- 431 Sulston, J.; Lohmann, R.; Orgel, L. E.; Miles, H. T., Proc.Natl.Acad.Sci.USA 59(1968)726
- 432 Suzuki, M.; Kondo, M.; Nakazato, C., J.Chem.Soc.Japan, Pure Chem.Sect. 73(1952)730; Chem.Abst. 47(1953)5278
- 433 Swain, F. M.; Bratt, J. M.; Kirkwood, S., Geol.Soc.Amer.Bull. 81(1970)499
- 434 Synge, R. C. M., J.Biochem. 39(1945)351
- 435 Tanaka, K., J.Res.Inst.Hokkaido Univ. 11(1964)185
- 436 Tanford, C., Science 200(1978)1012
- 437 Taube, M.; Zdrojewski, S. Z.; Samochocka, K.; Jezierska, K., Angew.Chem. 79(1967)239
- 438 Taylor, G. K.; Nudds, R. L.; Thomas, A. L. R., Nature 425(2003)707
- 439 Tazawa, I.; Tazawa, S.; Stempel, L. M.; Ts'o, P. O. P., Biochemistry 9(1970)3499
- 440 Terenin, A. N. in Proc. of First Intl. Symp. on the Origin of Life on Earth, Moscow, Pergamon Press, London, 1959, S.136
- 441 Thiele, H.; Wolf, Arch.Hyg. 60 S.29; Chem.Ztrbl. (1907)I, 492
- 442 Thoms, S. P., Ursprung des Lebens, Fischer Taschenbuch, Frankfurt a.M., 2005, S.79
- 443 Tice, M. M.; Lowe, D. R., Nature 431(2004)549
- 444 Toupance, G.; Raulin, F.; Buvet, R., Orig.Life 6(1975)83
- 445 Traut, W., Chromosomen, klassische und molekulare Cytogenetik, 1991, Springer, Berlin
- 446 Triantafyllou, G. S.; Triantafyllou, M. S.; Grosenbaugh, M. A., J.Fluids Struct. 7(1993) 205
- 447 Triantafyllou, M. S.; Triantafyllou, G. S.; Gopalkrishnan, R., Phys.Fluids A3(1991) 2835
- 448 Triantafyllou, M. S.; Triantafyllou, G. S.; Yue, D. K. P., Rev.Fluid Mech. 32(2000) 33
- 449 Trump, J. E. van; Miller, S. L., Science 178(1972)859
- 450 Tsukahara, H.; Imai, E.-I.; Honda, H.; Hatori, K.; Matsuno, K., Orig.Life Evol.Biosph. 32(2002)13
- 451 Urania Pflanzenreich in drei Bänden, Höhere Pflanzen 1, Urania, Leipzig [u.a.], 1971
- 452 Urania Pflanzenreich in drei Bänden, Höhere Pflanzen 2, Urania, Leipzig [u.a.], 1976
- 453 Urania Tierreich in sechs Bänden, Wirbellose Tiere 1, Urania, Leipzig [u.a.], 1981
- 454 Valentine, J. W., Sci.Amer. 239(1978)H.3, 104
- 455 Valentine, J.[W.], Univ.Calif., Berkely, 1991; zit. v. Glaubrecht, M., Die Welt, 2.11.1991
- 456 Valentine, J. W., Proc.Natl.Acad.Sci. 91(1994)6751
- 457 Van Hoesen, W.; Maxwell, J. R.; Calvin, M., Geochim.Cosmochim.Acta 33((1969)877
- 458 van Zuilen, M. A.; Lepland, A.; Arrhenius, G., Nature 418(2002)627
- 459 Velicer, G. J.; Yu, Y.-t. N., Nature 425(2003)75
- 460 Weaver, C. E., Geochim.Cosmochim.Acta 31(1967)2181

- 461 Weber, A. L., *Orig.Life Evol.Biosph.* 31(2001)71
- 462 Wessolly, J.; Erb, M., *Baumstatik u. Baumkontrolle*, Patzer, Berlin, 1998
- 463 West, G. B.; Brown, J. H.; Enquist, B. J., *Science* 276(1997)122
- 464 West, G. B.; Brown, J. H.; Enquist, B. J., *Science* 284(1999)1677
- 465 Wieser, W. in Wieser, W. (Hg.), *Die Evolution der Evolutionstheorie*, Spektrum, Heidelberg u.a., 1994, S.30
- 466 Wilson, R. W.; Jefferts, K. B.; Penzias, A. A., *Astrophys.J.* 164(1970)L 49
- 467 Woeller, F.; Ponnampertuma, C., *Icarus* 10(1969)386
- 468 Woese, C., *PNAS* 95(1998)6854
- 469 Woese, C. R., *PNAS* 97(2000)8392
- 470 Woese, C. R., *PNAS* 99(2002)8742
- 471 Wolman, Y.; Haverland, W. J.; Miller, S. L., *Proc.Natl.Acad.Sci.USA* 69(1972)809
- 472 Wolpert, L.; Szathmáry, E., *Nature* 420(2002)745
- 473 Wuketits, F. M., *Evolutionstheorien*, Wiss. Buchges., Darmstadt, 1988, S.7
- 474 ---. *Evolution. Die Entwicklung des Lebens*, C. H. Beck, München, 2000, S.86
- 475 Yamagata, Y.; Matsukawa, T.; Mohri, T.; Inomata, K., *Nature* 282(1979)284
- 476 Yamagata, Y.; Mohri, T.; Yamakoshi, M.; Inomata, K., *Orig.Life* 11(1981)233
- 477 Yanagawa, H.; Kobayashi, Y.; Egami, F., *J.Biochem.* 87(1980)855
- 478 Yanagawa, H.; Kojima, K.; Ogawa, Y., *Viva Origino* 14(1986)2,25
- 479 Yanagawa, H.; Ogawa, Y.; Kojima, K.; Ito, M., *Orig.Life Evol.Biosph.* 18(1988)179
- 480 Yang, C. C.; Oró, J. in Buvet, R.; Ponnampertuma, C. (ed.), *Chemical Evolution and the Origin of Life*, North-Holland Pub.Co., Amsterdam, New York, 1971, S.152 u. 153
- 481 Yoshino, D.; Hayatsu, R.; Anders, E., *Geochim.Cosmochim.Acta* 35(1971)927
- 482 Yuasa, S.; Ishigami, M., *Orig.Life* 6(1975)75
- 483 Zeitmann, B.; Chang, S.; Lawless, J. G., *Nature* 251(1974)42
- 484 Zetsche, K.; Valentin, K., *Plant Mol.Biol.* 15(1991)575
- 485 Ziegler, B., *Einführung in die Paläobiologie, Teil 1, Allgemeine Paläontologie*, Stuttgart, E. Schweizerbart'sche Vbh., 1992, S.7
- 486 ---. S.13
- 487 ---. S.16
- 488 ---. S.19
- 489 ---. S.71
- 490 Ziegler, B., *Einführung in die Paläobiologie, Teil 2, Spezielle Paläontologie*, Stuttgart, E. Schweizerbart'sche Vbh., 1991, S.9
- 491 Ziegler, B., *Einführung in die Paläobiologie, Teil 3, Spezielle Paläontologie*, E. Schweizerbart'sche Vbh., Stuttgart, 1998, S.16
- 492 ---. S.22
- 493 ---. S.84
- 494 ---. S.430

Zur Person

Günter F. W. Pehl

Jahrgang 1931

Dipl.Ing.(FH) Fachrichtung Chemie

1964 – 1967 Mitarb. am Inst.f.Allg.Botanik (Humboldt-Univ.Berlin)

1967 – 1984 Wiss.Mitarb. am Zentralen Informationsinstitut
d. Chemischen Industrie (Berlin)

Kontaktadresse: G. Pehl, 13 593 Berlin, Heerstrasse 439 (Germany)