

Tierphysiologie und ihre physikalischen Grundlagen

- 1.1 Tiere in ihrer Umwelt – 5**
- 1.2 Genetische und physiologische Anpassung – 5**
- 1.3 Leben als Systemleistung – 6**
 - 1.3.1 Organisation lebendiger Systeme – 6
 - 1.3.2 Offene Systeme, Fließgleichgewicht – 7
 - 1.3.3 Turnoverraten – 8
- 1.4 Thermodynamische Aspekte – 9**
 - 1.4.1 Energie, Arbeit, Leistung – 10
 - 1.4.2 Energieerhaltungssatz, Energiebilanz – 11
 - 1.4.3 Energiequellen und Energietransfer – 13
 - 1.4.4 Entropiesatz – 14
 - 1.4.5 Entropie und Leben – 16
 - 1.4.6 Arbeitsfähigkeit biochemischer Reaktionen: freie Enthalpie – 16
 - 1.4.7 Energietransfer: Phosphorylierungspotenzial – 19
 - 1.4.8 Redoxsysteme, Redoxpotenzial – 20
- 1.5 Stoff- und Energietransfer an Membranen – 21**
 - 1.5.1 Aufbau der Zellmembran – 21
 - 1.5.2 Freie Permeation, Diffusion – 26
 - 1.5.3 Osmose – 28
 - 1.5.4 Donnan-Verteilung – 29
 - 1.5.5 Katalysierte (erleichterte) Diffusion – 29
 - 1.5.6 Ionenkanäle – 31
 - 1.5.7 Aktiver Transport – 39
 - 1.5.8 Membranpotenzial – 43
 - 1.5.9 Endo- und Exocytose – 49
 - 1.5.10 Transepithelialer Transport – 51
- 1.6 Fragen zum Selbststudium – 52**
- Weiterführende Literatur – 52**

Tierphysiologie¹ ist die Lehre von den Körperfunktionen der Tiere auf allen organisatorischen Ebenen. Im Zusammenwirken mit der **Morphologie** (Strukturlehre)² werden in der Physiologie Struktur-Funktions-Beziehungen auf dem Niveau der Moleküle (molekulare Physiologie), der Zellorganellen und Zellen (Zellphysiologie), der Gewebe und Organe (Organphysiologie), der Organismen (Systemphysiologie) wie auch deren funktioneller Bezug zu den Umweltbedingungen (Ökophysiologie) studiert. Wie in der Physik und der Chemie werden dabei die kausalen Zusammenhänge von Prozessen innerhalb der Ebenen und über diese hinweg ergründet. Außerdem ist die Physiologie bemüht, die Bedeutung von Teilfunktionen eines Organismus für die erfolgreiche Auseinandersetzung des Individuums mit seiner Umwelt zu ergründen, und fragt daher immer auch nach dem Zweck eines Phänomens bzw. seiner biologischen Bedeutung (**Teleonomie**)³. Die Physiologie ist daher eine integrative Wissenschaft, die bemüht ist, durch systematischen Einsatz anerkannter und nachvollziehbarer Methoden die physikalischen und chemischen Gesetzmäßigkeiten zu erkennen, durch die Lebewesen in der Lage sind, sich zu entwickeln, sich selbst zu erhalten und sich fortzupflanzen. Sie nutzt zur Erreichung dieses Ziel Erkenntnis aus anderen biologischen Teilwissenschaften, der Molekularbiologie, der Genetik und der Biochemie und bedient sich ihrer Methoden. Sie umfasst daher auch moderne Wissenschaftsdisziplinen wie die **Transkriptomik**⁴, die **Proteomik**⁵, die **Metabolomik**⁶ und die **funktionelle Genomik**⁷.

Neben der Tierphysiologie, die spezifisch die Körperfunktionen aller mehrzelligen heterotrophen⁸ Lebewesen untersucht, haben sich in den letzten 100 Jahren entsprechende Wissenschaftsgebiete für die Mikroorganismen (Mikrobenphysiologie) und die Pflanzen (Pflanzenphysiologie) entwickelt. Naturgemäß schließt die Tierphysiologie auch das Studium der Physiologie des Menschen (Humanphysiologie) ein, obwohl dieses traditionell vornehmlich nicht von Naturwissenschaftlern, sondern von Medizinern⁹ betrieben wird. Die thematische Einbindung der Human- in die Tierphysiologie legt eine enge Zusammenarbeit von Medizinern und Naturwissenschaftlern in der weiteren Entwicklung des Fachgebiets nahe.

Die Grenzen zwischen diesen Fachgebieten werden zunehmend fließender, weil sich die Erkenntnis Bahn bricht, dass ein Individuum einer Art nur in Interaktion mit Individuen anderer Arten dauerhaft funktionieren kann. Gerade die In-

teraktion von Epithelzellen der Oberfläche von Tieren (Integument, Darm) mit Mikroorganismen (*bacterial communities*) ist von großer Bedeutung für die Gesunderhaltung und die Ernährung von Tieren. In vielen Fällen ist die Präsenz symbiotischer Mikroorganismen auch für die korrekte ontogenetische Entwicklung von Organsystemen notwendig. So induziert die Anwesenheit des Bakteriums *Vibrio fisheri* bei dem Kalmar *Euprymna scolopes* die Entwicklung des Leuchtorgans. Da in solchen **Symbiosen** beide Partner die Körperfunktionen des jeweils anderen beeinflussen, lassen sich viele Körperfunktionen von Tieren nur dann korrekt verstehen, wenn diese Interaktionen berücksichtigt werden und Forscher über ihre Disziplinengrenzen hinaus denken.

Historisch betrachtet hat sich das Fachgebiet Tierphysiologie erst im 20. Jahrhundert als eigene Wissenschaftsdisziplin etabliert. Dieser Prozess wurde angetrieben von der Erkenntnis, dass nur der Vergleich sich entsprechender Funktionen und deren struktureller Grundlagen bei unterschiedlichen Tierarten (vergleichende Physiologie) zu einem wahren Verständnis tierischer Funktionen führen kann, weil Aufbau und Funktion eines Organsystems oder eines Stoffwechselregulationssystems, zum Beispiel beim Menschen, nur aus der Kenntnis von evolutiven Vorgängersystemen und den sich daraus ergebenden Limitationen für genetische Anpassungsprozesse wirklich verstanden werden können. Als Beispiel sei hier das menschliche Herz erwähnt, dessen Aufbau und Funktionsweise einem Ingenieur sicherlich merkwürdig vorkommen mag, weil materialtechnisch, konstruktiv und energetisch besser konstruierte Pumpsysteme denkbar sind. Da die Natur allerdings in der **Evolution**¹⁰ nichts völlig neu erfinden, sondern immer nur mit vorhandenem, ererbtem Material »spielen« kann, erschließt sich die Bau- und damit auch die Funktionsweise des menschlichen Herzens nur aus der Kenntnis seiner Entstehungsgeschichte. Die ursprünglichen Antriebsorgane für Kreislaufsysteme bei unseren sehr frühen Vorfahren waren kontraktile Gefäßabschnitte, die sich durch Schleifenbildungen und Längstrennungen einzelner Abschnitte in vielen kleinen Evolutionsschritten, die teilweise anhand heute noch lebender Tierarten sogar belegbar sind, zu dem entwickelt haben, was wir heute bei Säugetieren antreffen. Dies war neben rein praktischen Erwägungen, dass Tiere aufgrund vieler Struktur- und Funktionsähnlichkeiten mit dem Menschen bis heute als **Modellorganismen** herangezogen werden, ein weiterer wesentlicher Grund, warum zunächst humanmedizinisch interessierte Forscher immer intensiver auch Studien an Tieren begonnen haben. Dieselben Überlegungen führen weitsichtige Mediziner auch heute wieder dazu, neue Denkweisen zur Interpretation von Erkrankungen am Menschen zu propagieren. So könnte die »evolutionäre Medizin« uns zu einem besseren Verständnis von Stoffwechselerkrankungen (z. B. Diabetes) verhelfen, woraus neue Konzepte der **Patho-**

¹ *physis* (griech.) = Natur; *logos* (griech.) = Wort, Vernunft, Sinn, Lehre

² *morphe* (griech.) = Gestalt, Form

³ *telos* (griech.) = Zweck, Ziel, Ende, auf ein Ziel hin strebend

⁴ *transcribere* (lat.) = um-/überschreiben

⁵ *proteios* (griech.) = grundlegend, bzw. *protos* (griech.) = erster

⁶ *metabolismos* (griech.) = Umwurf, Umsatz

⁷ *genus* (lat.) = Herstellung, Herkunft

⁸ *heteros* (griech.) = der andere, ungleich; *trophe* (griech.) = Ernährung

⁹ *ars medicinae* (lat.) = ärztliche Kunst, Heilkunde

¹⁰ *evolvere* (lat.) = ausrollen, entwickeln, ablaufen

physiologie¹¹ entstehen und neue Therapieansätze resultieren könnten.

Diese Zusammenhänge lassen erwarten, dass die Tierphysiologie auch in Zukunft eine überaus dynamische Wissenschaftsdisziplin bleiben wird. Daher ist es auch die Mühe wert, die bisherigen wissenschaftlichen Erkenntnisse und Konzepte in der Tierphysiologie in Lehrbüchern darzustellen, um Einsteigern in das Fach die Möglichkeit zu geben, diese inhaltlich nachzuvollziehen und aktiven Forschern Anregungen für die Bearbeitung bisher nicht oder unvollständig gelöster Fragestellungen zu liefern.

1.1 Tiere in ihrer Umwelt

Obwohl man wissenschaftlich natürlich keine Antwort auf die Frage nach dem Sinn des Lebens geben kann, ist es möglich, nach der biologischen Bedeutung von Phänomenen zu fragen. So haben erwachsene Tiere Geschlechtsorgane, um selbstähnliche Nachkommen in mehr oder weniger großer Zahl zu erzeugen (**Fortpflanzung, Reproduktion**) und damit die Art zu erhalten. Da Tiere sich in aller Regel geschlechtlich fortpflanzen, dient der Tierkörper in diesem Sinn als Produktionsort von **Fortpflanzungszellen (Keimzellen, Gameten)**¹² und manchmal zusätzlich auch als Ort der geschützten Frühentwicklung der Nachkommen (bei viviparen Tierarten). Zur Erzielung und Aufrechterhaltung ihrer Reproduktionsfähigkeit müssen Tiere also ihre Embryonal- und Juvenilentwicklung überleben und eine ausreichend lange Zeit in voll entwickeltem Zustand und in ausreichendem Ernährungs- und Gesundheitszustand leben. Dazu müssen sie Nahrung finden, diese selektieren, aufnehmen, verarbeiten und schließlich die Verdauungsprodukte resorbieren und diese in den Bau- und Energiestoffwechsel einschleusen. Sie müssen sich vor Gefahren und Fressfeinden in Acht nehmen, sich in ihren Körperfunktionen und im Verhalten im Rahmen ihrer genetisch gesetzten Grenzen allen Umweltveränderungen anpassen, um als Individuum zu überleben. Schließlich müssen sie optimale Rahmenbedingungen für die Reproduktion und die Brutpflege schaffen. All diese Leistungen können nur dann erfolgreich erbracht werden, wenn das Tier seine basalen Lebensfunktionen entsprechend seiner genetischen Anlagen umwelt- und körperegerecht regulieren kann (diese Leistungen untersucht die vegetative Physiologie), Information aus der Umwelt aufnehmen und sachgerecht verarbeiten kann (diese Leistungen untersucht die Sinnes- und Neurophysiologie) sowie adäquat auf solche Stimuli reagieren kann (diese Leistungen untersuchen die Effektorphysiologie und die Verhaltensphysiologie).

¹¹ *pathos* (griech.) = Leiden, Sucht

¹² *gametes* (griech.) = Gatte

1.2 Genetische und physiologische Anpassung

Die Generationenfolge in einer **Population**¹³ von Tieren kann also nur dann dauerhaft fortgesetzt werden, wenn es eine Mindestanzahl von Individuen in der Population gibt, die in genetischer Hinsicht optimal an die jeweiligen Umweltbedingungen, die abiotischen und biotischen Faktoren ihres Lebensraums, angepasst sind. Dieser Zustand ist ein Produkt der Evolution, die durch zwei Faktoren angetrieben wird: erstens die zufällige und ungerichtete Veränderung des Erbmaterials während der Herstellung der Fortpflanzungszellen (**Keimbahnzellen**) durch **Mutation**¹⁴ und Ausprägung der neuen Merkmale in dem betroffenen Organismus und zweitens die **Selektion**¹⁵ auf die Tauglichkeit der neuen Merkmale in der Auseinandersetzung des betroffenen Individuums mit der Umwelt, die sich anhand der Nachkommenzahl (Steigerung oder Verminderung des relativen Anteils der Merkmalsträger in der gesamten Population) bemerkbar macht. Begünstigt die Gesamtheit aller genetisch bedingten Merkmale eines Individuums seine Fortpflanzungsrate im Vergleich mit der anderer Individuen dieser Population, so ist dieses Individuum genetisch besser an seine Umwelt angepasst als andere. Diese genetische Anpassung beinhaltet auch, dass sich das Individuum lebenslang adäquat auf die üblichen Schwankungen der Bedingungen des Lebensraums (z. B. Temperatur oder Salinität des Mediums) einstellen kann. Das Phänomen, dass Tiere trotz gleichen genetischen Hintergrundes im Körperbau oder in ihren physiologischen Funktionen umweltbedingte Unterschiede aufweisen können, bezeichnet man als **phänotypische Plastizität**¹⁶. Den Vorgang, der im derzeitigen Entwicklungszustand des Organismus zur Optimierung der Körperfunktionen unter neuen Umweltbedingungen führt, bezeichnet man als **physiologische Anpassung** oder **Akklimatisierung**¹⁷. Das Ausmaß, in dem Tiere ihre Körperfunktionen an Änderungen der Umweltbedingungen anpassen können, wird als **Reaktionsnorm**¹⁸ bezeichnet. Dieser Begriff wird allerdings von Wissenschaftlern verschiedener biologischer Fachgebiete unterschiedlich angewandt. Entwicklungsbiologen verstehen darunter die maximale Breite möglicher umweltbedingter Ausbildungsformen körperlicher Merkmale während der Individualentwicklung (**Ontogenie**)¹⁹, die in der Regel lebenslang beibehalten werden. Ökophysiologen und die vergleichend arbeitenden Physiologen verstehen darunter die maximale Breite der physiologischen Anpassungsfähigkeit von tierischen Körperfunktionen an wechselnde Umweltbedingungen, die Individuen mehrfach oder häufig während ihres Lebens durchlaufen können.

¹³ *populus* (lat.) = Volk, Bevölkerung

¹⁴ *mutare* (lat.) = ändern

¹⁵ *selectio* (lat.) = Auswahl, Auslese

¹⁶ *phainomeno* (griech.) = das Sichtbare, die Erscheinung; *plastiki* (griech.) = das Formende, das Geformte

¹⁷ *clima* (lat.) = Klima

¹⁸ *reactio* (lat.) = Rückhandlung; *norma* (lat.) = Winkelmaß, Richtschnur, Maßstab, Regel, Vorschrift

¹⁹ *on* (griech.) = das Seiende; *genesis* (griech.) = Geburt, Entstehung

1.3 Leben als Systemleistung

»Leben« ist keine besondere Entität²⁰, kein Gegenstand, der zum Objekt einer wissenschaftlichen Untersuchung gemacht werden könnte. Leben existiert vielmehr nur als das »Lebendige« besonderer Naturgegenstände, die wir folgerichtig als **Lebewesen** bezeichnen. Lebendig sind weder die Baustoffe der Lebewesen (Proteine, Lipide, Nucleinsäuren usw.) noch die Funktionsmoleküle (Enzyme, Rezeptoren, Transkriptionsfaktoren usw.). Es gibt überhaupt kein »lebendiges« Molekül, mag es noch so komplex aufgebaut sein. Die Eigenschaft des **Lebendigeins** kommt ausschließlich bestimmten hochkomplexen Systemen zu, sie ist eine Systemleistung.

Das wissenschaftliche Studium dieser Systemleistung und des Zusammenwirkens der ihr zugrunde liegenden physikalischen und chemischen Mechanismen ist ureigene Aufgabe der **Biologie**²¹. Die **Physik**²² dagegen hat sich zum Ziel gesetzt, alle Erscheinungen in der unbelebten Natur unter Zurückführung auf allgemein gültige Gesetzmäßigkeiten theoretisch zu verstehen und quantitativ zu erfassen. Sie bezieht sich also zunächst nur auf die »unbelebte Natur«, wobei heute kein Zweifel mehr daran bestehen kann, dass alle physikalischen Gesetze ohne Ausnahme auch im Bereich des Organischen uneingeschränkt gültig sind. Lebewesen sind nicht in der Lage, physikalische Gesetze außer Kraft zu setzen. Dennoch werden vereinzelt (z. B. in der Homöopathie) immer noch vitalistische Theorien über das Leben vorgebracht, die die Existenz einer nur den Lebewesen innewohnende »Lebenskraft« (*vis vitalis*) fordern. Sie scheitern damit aber an zwei Kardinalfehlern: 1. Sie müssen ihren hypothetischen Faktor »Lebenskraft« mit Eigenschaften ausstatten, in irgendeiner Weise in die physikalische Gesetzmäßigkeit richtungsgewand eingreifen zu können. Da der Faktor selbst keine physikalische Kraft darstellen soll, bedeutet das zwangsläufig eine Verletzung des ersten Hauptsatzes der **Thermodynamik**²³, des Energieerhaltungssatzes. 2. Sie müssen ihrem hypothetischen Faktor das Vermögen zugestehen, selbständig beurteilen und entscheiden zu können, was den Zwecken (Zielen) des Organismus entspricht und was nicht. Jede Annahme eines solchen »vitalen Agens«, einer »ganzmachenden Ursache« (Hans Driesch*), die für die harmonische Einheit, für die Zweckmäßigkeit von Strukturen und Funktionen, für die »Planmäßigkeit« (Jakob von Uexküll*) und Zielstrebigkeit im Organischen verantwortlich gemacht wird, und damit auch jede Art von **Vitalismus**, muss daher zwangsläufig in die Unwissenschaftlichkeit abgleiten, weil evolutive Prozesse grundsätzlich nicht zielgerichtet verlaufen und daher auch keinen höheren Zweck erfüllen.

Unter Wissenschaftlern gibt es daher keinen Zweifel, dass die Funktionsweisen von Lebewesen vollständig auf bekannte Grundgesetze der Physik und der Chemie²⁴ zurückgeführt

werden können. Eine andere Frage ist, ob diese Wissenschaftsdisziplinen bereits einen Erkenntnisstand erreicht haben, der uns gestattet, das Phänomen »Leben« zu erklären. Hier müssen durchaus Zweifel angemeldet werden. Es ist der Ungeduld menschlichen Geistes zuzuschreiben, wenn man gelegentlich gegenteilige, optimistischere Äußerungen hört oder liest. Während in der Biologie von Anbeginn der Wandel, das ewige Werden und Vergehen, im Blickpunkt des Betrachters gestanden hat, entwickelt sich die Physik erst in unseren Tagen von einer »Wissenschaft vom Sein« zu einer »Wissenschaft vom Werden«, wie es uns Ilya Prigogine* so anschaulich vor Augen geführt hat. Die damit verbundene »Entdeckung der Komplexität« ist eine Herausforderung, der wir uns stellen müssen.

1.3.1 Organisation lebendiger Systeme

Lebendige Systeme repräsentieren nicht nur einen hohen Ordnungszustand, sondern mehr, nämlich einen Zustand einer immanenten (nicht fremdbestimmten) **Organisation**. Organisation ist mehr als Ordnung. Der Mathematiker John von Neumann*, einst danach befragt, worin er den Unterschied zwischen Ordnung und Organisation sähe, antwortete kurz und bündig: »*Organization has purpose; order does not.*« Der Begriff der Organisation schließt das Konzept des Zwecks, der Funktionalität ein, ist Ordnung im Dienste einer bestimmten Funktion. Die komplexe Organisation eines lebendigen Wesens erfüllt einen Zweck und ist damit teleonomisch²⁵. Dabei ist der Zweck nicht von außen bestimmt, sondern systemimmanent²⁶. Die zentrale Funktion der im Organismus und in jeder einzelnen Zelle ablaufenden stofflichen und energetischen Vorgänge ist die, zu gewährleisten, dass die ständige Selbstreproduktion des Systems erfolgreich geschehen kann. Lebendige Systeme besitzen deshalb eine integrierte, kohärente Zweckmäßigkeit, die nichts dem Lebendigen irgendwie Zugeordnetes, sondern etwas dem Lebendigen Innewohnendes ist. Laufen die Vorgänge im Organismus in der Summe nicht zweckmäßig im Sinn der Erhaltungsfunktion ab, so ist das Lebewesen in seiner Existenz bedroht und stirbt. Jacques Monod* spricht von der »Teleonomie der Organisation«. Lebendige Systeme – und nur sie – sind im wahren Sinn des Wortes selbstorganisiert.

Das kleinste noch lebens- und vermehrungsfähige System stellt die **Zelle**²⁷ dar. Sie besitzt alle Attribute des Lebens. Unterhalb des Zellniveaus ist kein selbständiges Leben möglich. Leben entstand deshalb nicht mit dem ersten RNA- oder DNA-Strang, der sich zu replizieren verstand und mutieren konnte und dadurch der Selektion unterworfen war, sondern mit dem Auftreten der ersten Zelle, wie einfach sie auch immer gewesen sein mag.

²⁰ *entitas* (lat.) = das Seiende, das Existierende

²¹ *bios* (griech.) = Leben; *logos* (griech.) = die Lehre

²² *physica* (lat.) = Naturlehre

²³ *thermos* (griech.) = warm; *dynamis* (griech.) = Kraft

²⁴ *chimeia* (griech.) = Lehre von der (Metall-)Gießerei oder von der Stoffumwandlung

²⁵ *telos* (griech.) = Ziel, Zweck, Ende

²⁶ *immanere* (lat.) = darin bleiben, anhaften

²⁷ *cellula* (lat.) = kleine Kammer