

# Die Temperaturabhängigkeit biologischer Prozesse

Temperature-Dependence of Biological Process

K. Trincher

Institut für Biophysik der Akademie der Wissenschaften der UdSSR

Z. Naturforsch. 34 c, 474 – 477 (1979) ; eingegangen am 11. April 1978

Arrhenius Equation, Phase-Change, Water, Mitochondria, Metabolizing Cell

Temperature dependence of biological processes is described by the modified Arrhenius equation, in which the constant is replaced by a temperature-variable coefficient. The theoretical foundation for this replacement is given and experimentally verified.

1. Die Temperaturabhängigkeit der Geschwindigkeit chemischer Reaktionen wird durch die Arrheniusgleichung beschrieben:

$$v = v_0 \cdot e^{-E/R T} . \quad (1)$$

Hier sind:  $v$  die Frequenz,  $E$  die Aktivierungsenergie,  $R$  die Gaskonstante,  $T$  die absolute Temperatur.

In Anwendung auf in Wasser ablaufende Fermentreaktionen hat die Arrheniusgleichung die Form:

$$v = v_0 \cdot e^{-E_1/R T} \text{ und } v = v_0 \cdot e^{-E_2/R T}, \quad (2)$$

wo  $v_0$  ein und derselbe Proportionalitätskoeffizient ist, während  $E_1$  sich auf den Temperaturbereich  $T \div 0^\circ\text{C}$ , und  $E_2$  sich auf den Temperaturbereich  $0^\circ\text{C} \div T$  bezieht, wobei  $E_1 < E_2$  ist (siehe Abb. 1 und 2). Wir haben es also bei der Temperaturabhängigkeit der Geschwindigkeit von Fermentreaktionen *in vitro* mit Prozessen in verschiedenen Temperaturbereichen zu tun, in denen sich das Wasser in verschiedenen Phasenzuständen befindet.

Während das wäßrige Reaktionsmilieu ein strukturhomogenes System darstellt, das sich je nach dem Temperaturbereich in flüssigem oder quasikristallinischem Zustand befindet, ist das Reaktionsmilieu von isolierten Mitochondrien ein in struktureller Hinsicht heterogenes System. Analog dem wäßrigen Reaktionsmilieu *in vitro*, das bei  $0^\circ\text{C}$  einen Phasenwechsel erfährt, erfährt das Reaktionsmilieu von isolierten Mitochondrien bei dem Temperaturpunkt  $T^* > 0^\circ$  einen Phasenwechsel, wodurch der Reaktionsverlauf sprunghaft verändert wird. Während jedoch der Phasenwechsel des wäßrigen Reaktionsmilieus *in vitro* nur das momentane Ansteigen der Aktivierungsenergie zur Folge hat, bedingt der Phasenwechsel in den isolierten Mitochondrien nicht nur das momentane Ansteigen der Aktivierungsenergie,

sondern auch die sprunghafte Veränderung des Proportionalitätskoeffizienten (siehe Abb. 3).

2. Die Fermentreaktionen innerhalb der lebenden Zelle verlaufen bei der Zelltemperatur  $T_z$ , die unbedingt höher sein muß, als die Temperatur des der

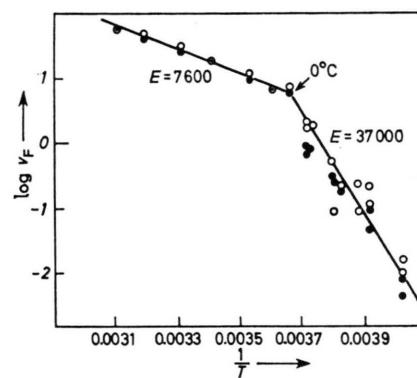


Abb. 1. Die Temperatur-Aktivitätskurve der Hydrolyse von Tributyrin durch Pankreas-Lipase unter Zusatz von ungefähr 36% Glycerin (leere Kreise) und ohne Glycerin (volle Kreise). (Sizer and Josephson, 1942, cit. nach Johnson *et al.* [1]).

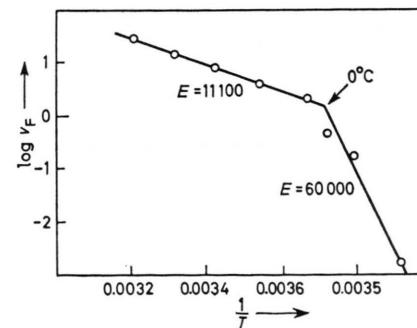


Abb. 2. Die Temperatur-Aktivitätskurve der Hydrolyse von Saccharose durch Hefeinvertase, ohne Glycerinzusatz (Sizer and Josephson, 1942, cit. nach Johnson *et al.* [1]).



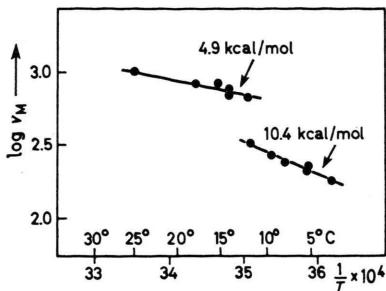


Abb. 3. Arrhenius-Gerade der Succinat-Oxydation in isolierten Mitochondrien aus der kälteempfindlichen Gurke (Lyons and Raison, 1970, cit. nach Kumamoto *et al.* [4]).

Zelloberfläche unmittelbar anliegenden Außenmilieus  $T$ , das der Rezipient der von der metabolisierenden Zelle ausgeschiedenen Wärme ist.

Es hat also zu gelten:

$$\Delta T = T_z - T > 0. \quad (3)$$

Indem wir nun das durch die Gl. (3) formulierte Gesetz der positiven Temperaturdifferenz zwischen der Zelle und dem sie unmittelbar umgebenden Außenmilieu in betracht ziehen, haben wir die Arrheniusgleichung in Anwendung auf die fermentativen Prozesse, die innerhalb der lebenden Zelle vor sich gehen, folgendermaßen zu schreiben:

$$v_{\text{bio}} = v(T_z) \cdot e^{-E/R T}. \quad (4)$$

Hier bedeuten:  $v_{\text{bio}}$  die Frequenz eines beliebigen biologischen Prozesses,  $v(T_z)$  der temperaturvariable Proportionalitätskoeffizient, dessen Größe von der Temperatur der Zelle bzw. des vielzelligen Organismus abhängt.

Für jede Zelle bzw. für jeden vielzelligen Organismus besteht ein bestimmter Temperaturbereich des Außenmilieus, durch den die Temperaturgrenzen der Lebenstätigkeit abgesteckt werden. Dieser biologische Temperaturbereich ist durch die folgende Beziehung gegeben:

$$T_{\min} \leqq T \leqq T_{\max}. \quad (5)$$

Hier bedeuten:  $T_{\min}$  die minimale Temperatur des Außenmilieus, bei der die Lebenstätigkeit der Zelle aufhört, und  $T_{\max}$  die maximale Temperatur des Außenmilieus, bei der die Lebenstätigkeit der Zelle ihre maximale Intensität erreicht.

Wenn sich die Zelle bei veränderlicher Temperatur des Außenmilieus befindet, jedoch innerhalb des biologischen Temperaturbereichs, haben wir:

$$\Delta T = f(T). \quad (6)$$

Es ist offensichtlich, daß die Temperaturdifferenz zwischen der Zelle und dem Außenmilieu abnimmt, wenn die Außentemperatur sinkt, und daß  $\Delta T$  den Nullwert erreicht, wenn die Temperatur des Außenmilieus die untere Grenze erreicht, die nicht mehr mit der Lebenstätigkeit der Zelle vereinbar ist.

Es gilt demnach:

$$\Delta T_{\min} = f(T_{\min}) = 0, \quad (7)$$

was zu bedeuten hat, daß der Verlust der Lebensfähigkeit der Zelle infolge der Temperatursenkung des Außenmilieus durch das Verschwinden der Temperaturdifferenz zwischen der Zelle und dem Außenmilieu manifestiert wird.

Für die obere Temperaturgrenze des Außenmilieus, die mit der Lebenstätigkeit der Zelle vereinbar ist, gilt die Beziehung:

$$\Delta T_{\max} = f(T_{\max}), \quad (8)$$

wo  $\Delta T_{\max}$  die maximale Temperaturdifferenz zwischen der Zelle und dem sie umgebenden Außenmilieu ist.

Wir wollen nun für  $f(T)$  die einfachste Funktion, nämlich die lineare Abhängigkeit der Temperaturdifferenz  $\Delta T$  von der Außentemperatur  $T$  wählen, d. h.:

$$\Delta T = \Delta T_{\max} \cdot \frac{T - T_{\min}}{T_{\max} - T_{\min}}. \quad (9)$$

Die Temperaturvariable  $v(T_z)$  in der Gl. (4) können wir jetzt der Temperaturdifferenz zwischen der Zelle und dem Außenmilieu  $\Delta T$  proportional setzen, d. h.:

$$v(T_z) = \alpha \cdot \Delta T, \quad (10)$$

wo  $\alpha$  eine Konstante ist, die die Dimension  $\text{sec}^{-1} \cdot \text{grad}^{-1}$  besitzt.

Die Dimension der Konstanten  $\alpha$  läßt auf ihre physikalische Bedeutung schließen: die Konstante  $\alpha$  ist ihrer Dimension nach gleich dem Verhältnis der Boltzmannschen Konstanten  $k$  zum Plankschen Wirkungsquantum  $h$ :

$$[\alpha] = \left[ \frac{k}{h} \right] = \left[ \frac{\text{erg} \cdot \text{grad}^{-1}}{\text{erg} \cdot \text{sec}} \right]. \quad (11)$$

Aus (9) und (10) folgt:

$$v(T_z) = \alpha \cdot \Delta T_{\max} \cdot \frac{T - T_{\min}}{T_{\max} - T_{\min}}. \quad (12)$$

Durch Einsetzen von (12) in (4) erhalten wir:

$$v_{\text{bio}} = \alpha \cdot \frac{\Delta T_{\max}}{T_{\max} - T_{\min}} \cdot (T - T_{\min}) \cdot e^{-E/R T}. \quad (13)$$

Die individuellen Temperaturparameter der Zelle  $\Delta T_{\max}$ ,  $T_{\max}$  und  $T_{\min}$  gehen in die Gl. (13) als ein dimensionsloser Faktor  $\beta$  ein:

$$\beta = \frac{\Delta T_{\max}}{T_{\max} - T_{\min}}. \quad (14)$$

Aus (13) und (14) folgt:

$$v_{\text{bio}} = \alpha \cdot \beta \cdot (T - T_{\min}) \cdot e^{-E/R T}, \quad (15)$$

und schließlich:

$$v_{\text{bio}} = C \cdot (T - T_{\min}) \cdot e^{-E/R T}, \quad (16)$$

wo  $C$  eine individuelle Konstante ist:  $C = \alpha \cdot \beta = \text{const.}$

In logarithmischer Schreibweise haben wir:

$$\lg v_{\text{bio}} = B + \lg(T - T_{\min}) - A \cdot \frac{1}{T},$$

wo sind:

$$B = \lg C, \quad A = \frac{E}{2,3 \cdot R}, \quad T_{\min} \leqq 273 \text{ K}. \quad (17)$$

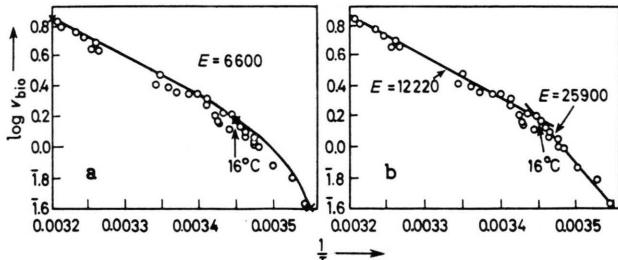


Abb. 4. Die Temperaturabhängigkeit der Kriechgeschwindigkeit der Ameise *Liometopum apiculatum* (Crozier, 1924–1925; Shapley, 1920, cit. nach Johnson et al. [1]).

3. In den Abb. 4 a – 8 a sind die auf Grund der Gl. (17) ermittelten theoretischen Kurven für verschiedene biologische Prozesse, die an einzelligen und vielzelligen Organismen untersucht wurden, in Arrhenius-Diagrammen eingetragen. Wie aus dem Verlauf der theoretischen Kurven ersichtlich ist, lie-

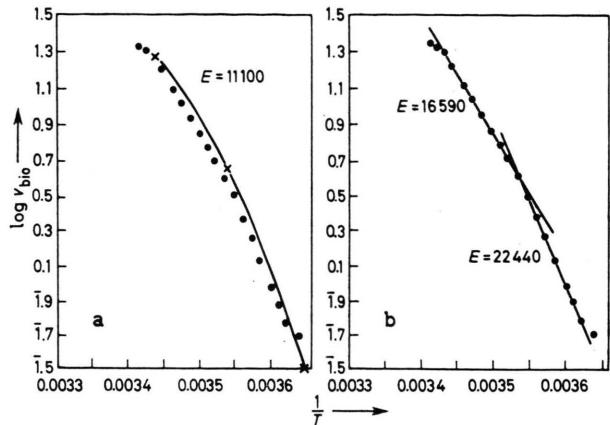


Abb. 5. Die Temperaturabhängigkeit der Helligkeit der Lumineszenz von *Bacterium phosphorens* (Morrison, 1924–1925; Root, 1932; cit. nach Johnson et al. [1]).

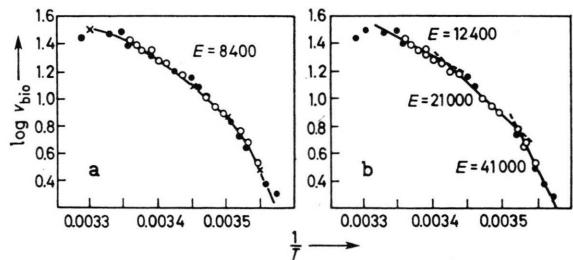


Abb. 6. Die Temperaturabhängigkeit der Frequenz der Zellteilungen von Eiern des Seegels *Arbacia* (Crozier, 1924–1925; cit. nach Johnson et al. [1]).

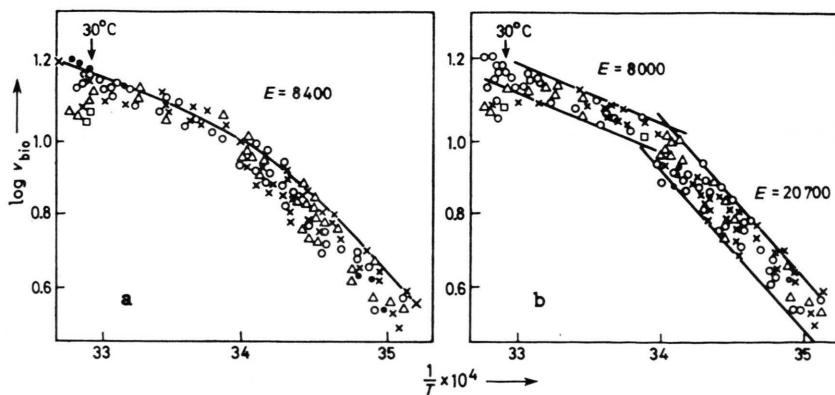


Abb. 7. Die Temperaturabhängigkeit der Frequenz der Kloakenpulsationen von *Holoturia tubulosa* (Crozier, 1924–1925, cit. nach Netter [3]).

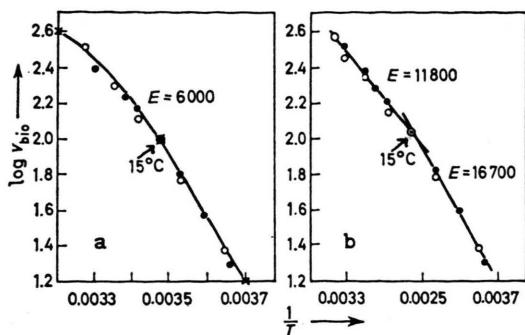


Abb. 8. Die Temperaturabhängigkeit der Zilar-Aktivität (Punkte) und der Sauerstoffabsorption (Kreise) des Kiemeneipithels der Molluske *Mytilus* (Croizer, 1924–1925; cit. nach Johnson *et al.* [1]).

gen sie alle im Bereich der experimentell festgestellten Größen. Damit hat die Gültigkeit der Gl. (17) ihre experimentelle Bestätigung erhalten.

In den Abb. 4 b – 8 b sind Arrhenius-Gerade in den Bereich der Experimentalwerte eingetragen, die

auf Grund der Crozier-Theorie erhalten wurden [1]. Entsprechend der Crozier-Theorie gibt es zwei und in manchen Fällen drei verschiedene Temperaturbereiche, deren jeder die ihm eigentümliche „master reaction“ besitzt. Es sind also zwei bzw. drei Arrhenius-Gerade und mithin vier bzw. sechs individuelle Konstanten erforderlich, um den jeweiligen Prozeß im Rahmen der Crozier-Theorie beschreiben zu können. Dieser Nachteil einer Vielzahl individueller Konstanten und die in noch bedeutenderem Maße auftretende Schwierigkeit der enorm hohen Werte der Aktivierungsenergien wurden in der Literatur vielfach kritisiert [2, 3].

Wie aus den auf Grund der Gl. (7) berechneten Aktivierungsenergien zu sehen ist, liegen sie alle zwischen  $\sim 6000$  cal und  $\sim 11\,000$  cal (siehe die Abb. 4 b – 8 a). Hieraus folgt, daß in der Gl. (17) „normale Aktivierungsenergien“ eingeschlossen sind, d. h. solche, die den fermentativen Prozessen im Organismus entsprechen.

- [1] F. H. Johnson, H. Eyring u. M. J. Polissar, *The Kinetic Basis of Molecular Biology*, John Wiley and Sons, New York 1954.
- [2] J. Bélehradek, *Temperature and Living Matter*, Proto-plasma Monographien 8, Borntraeger, Berlin 1935.
- [3] H. Netter, *Theoretische Biochemie*, p. 558 (1959).
- [4] J. Kumamoto, J. K. Raison u. J. M. Lyons, Temperature "Breaks" in Arrhenius Plots: A Thermodynamic Consequence of a Phase Change, *Journ. theor. Biology.* **Vol. 31**, N 1, 47–51 (1971).