

# Geobiologische Aspekte hadaischer, archaischer und proterozoischer Lebenswelten

(vorgetragen in der Plenarsitzung am 9. Mai 2008)

JOACHIM REITNER

## *Einführung*

Betrachtet man die erdgeschichtliche Entwicklung der Erde, so lassen sich vier größere Entwicklungsabschnitte unterscheiden, in denen sich die grundlegenden Veränderungen des Planeten Erde widerspiegeln. Die Prozesse des globalen Wandels („Global Change“) sind vielfältig und haben ihre wesentlichen Ursachen in geochemischen und vor allem in biogeochemischen Zyklen. Seit Beginn eines organischen Protostoffwechsels in der Frühzeit der Erde (Hadaikum), der im Archaikum sukzessive in einen von Organismen gesteuerten Metabolismus übergeht, werden wichtige globale Stoffkreisläufe wie die Zyklen des Kohlenstoffs, des Stickstoffs, des Schwefels usw. durch diese gesteuert. Das Archaikum wird vom Proterozoikum abgelöst, das durch das sogenannte „Great Oxidation Event“ vor rund 2,5 Milliarden Jahren (Giga Years = Gy) eingeleitet wird. Durch dieses Ereignis wird die ursprünglich anaerobe Welt durch eine aerobe Welt abgelöst, bedingt durch aerobe Photosynthese, die als Stoffwechselprodukt Sauerstoff freisetzt. Verantwortlich für dieses Ereignis sind überwiegend Cyanobakterien (Blaugrünalgen).

Der vierte und jüngste Zeitabschnitt der Erdgeschichte wird als Phanerozoikum bezeichnet und ist durch die erkennbare Präsenz von komplexen Organismen wie Metazoen und Pflanzen gekennzeichnet. Auch dieser Zeitraum wurde vor rund 550 Millionen Jahren (Million Years = My) durch eine metabolische Innovation eingeleitet – der Beginn einer enzymatisch gesteuerten Biomineralisation. Man geht heute davon aus, dass die Entwicklung der Biomineralisation an grundlegende Veränderungen der



Joachim Reitner, Professor der Paläontologie an der Georg-August-Universität Göttingen, O. Mitglied der Göttinger Akademie seit 1998

Zeitalter der Erde	
<b>Phanerozoikum (0,544-0 Gy) Aerobe Welt</b>	Moderne Organismen Baupläne, enzymatisch gesteuerte Biomineralisation
<b>Proterozoikum (2,5 – 0,544 Gy) Beginn der aeroben Welt</b>	Zwischen 850-630 My „Schneeball-Erde“ Ereignisse; Beginn der Metazoen Entwicklung; Anaerobe Methanoxidation (AOM); aerobe Photosynthese; Zeitalter der Stromatolithe; Entstehung der Eukaryoten Zelle durch Endosymbiose; Zeitabschnitt mit einer der heutigen ähnlichen Plattentektonik
<b>Archaikum (4,0-2,5 Gy) Anaerobe Welt</b>	Anaerobe Photosynthese; mikrobielle Methanogenese; Zeitabschnitt mit einer der heutigen noch sehr unähnlichen Plattentektonik
<b>Hadaikum (4,53-4,0 Gy) Anaerobe Welt</b>	Zeitabschnitt ständigen Wiederaufschmelzens der Erdkruste durch Meteoriten- Einschläge; Entstehung des Mondes; präbiotische Welt (Fe/S-Welt; RNS-Welt)

Abbildung 1: Übersicht über die vier grundlegenden Zeitalter der Erde mit einigen wichtigen kennzeichnenden Ereignissen

Ozeanwasserchemie gebunden war, etwa an massive Veränderungen der Ca-Ionen-Konzentration im Meerwasser nach der letzten globalen Totalvereisung („Schneeball Erde“) im Cryogenium.

### *Schlüsselergebnisse der frühen organischen Evolution*

#### *1. Hadaikum*

Das Sonnensystem hat ein Alter von rund 4,566 Gy, und man geht davon aus, dass die Erde durch Akkretion von chondritischen Kleinplaneten entstanden ist (Wood et al. 2006). Als Chondriten werden bestimmte Steinmeteoriten bezeichnet, die eine durchschnittliche chemische Zusammensetzung wie auch die Erde haben. Chondriten stellen kondensiertes Solarnebelmaterial dar und repräsentieren den „Urstoff“, aus dem die Erde entstanden ist. Das erste Erdzeitalter, Hadaikum, umfasst einen Zeitraum von 4,53 Gy bis vor rund 4 Gy und markiert die Entstehungsphase der Erde. Dieser Zeitraum ist geprägt durch ein ständiges Wiederaufschmelzen der Erdkruste, das bedingt ist durch eine hohe Einschlagsfrequenz von großen kosmischen Körpern wie Kometen, Asteroiden und kleineren Meteoriten (Koeberl 2006). Die Einschlagfrequenz war 1000-mal höher als heute. Die Primordialatmosphäre bestand aus Silikatdämpfen und H<sub>2</sub>. Durch Entgasung des Erdkörpers mittels Differentiation des chondritischen Mantels kamen weitere Gase zur Atmosphäre, H<sub>2</sub>S, CO<sub>2</sub> und auch H<sub>2</sub>O. Von er-

heblicher Bedeutung waren aber die gasförmigen und auch die flüssigen Bestandteile, die durch die Kometen und Meteoriten auf die Erde kamen. Durch sie gelangten erhebliche Mengen an  $\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{CO}_2$ ,  $\text{CO}$ ,  $\text{NH}_3$ ,  $\text{N}_2$ , allg.  $\text{C}_{\text{org}}$ ,  $\text{CH}_4$  und weitere einfache, aber auch komplexe organische Verbindungen wie Aminosäuren auf die Erde. Die Bildung des Erdkerns fällt in die Zeit des frühen Hadaikums, und bedingt durch den erheblichen Hitzefluss kam es rasch zu einer Gesteinsdifferenzierung und damit auch zur primordialen Bildung von granitischer Erdkruste. Die geologische Überlieferung aus dieser Zeit ist leider extrem schlecht, da durch die wiederholte Aufschmelzung der jungen Erdkruste die radiometrischen Uhren immer wieder von neuem eingeschaltet wurden. Die ältesten Minerale (Zirkone), die man gefunden hat, sind rund 4,4 Milliarden Jahre alt (Wilde et al 2001), die ältesten Gesteine sind die Acasta-Gneise (NW-Kanada) mit 4,03 Milliarden Jahren und die Gesteine aus dem Nuvvuagittuq Greenstone Belt im nördlichen Quebec (Kanada) mit 4,280 Gy (O'Neil et al. 2008).

Das wichtigste Ereignis im Hadaikum war kurz nach der Bildung des Erdkörpers eine Kollision mit einem Planeten von der Größe des Mars (Koeberl 2006). Durch diesen Giga-Impakt vor rund 4,5 Gy entstand der Mond, der in der Folge eine erhebliche positive Auswirkung auf die Entwicklung der Erde haben sollte.

Lebensspuren oder besser Biosignaturen aus dieser Zeit sind extrem selten, obwohl alle präbiotischen Prozesse damals abgelaufen sein müssen. Die Ausnahme sind Diamanten und Graphit-Reste, die in den Jack Hill-Zirkonen gefunden wurden (Nemchin et al. 2008). Die Diamant- und die Graphiteinschlüsse sind unterschiedlichen Alters. Interessant sind die hadaischen (4,2 Gy) C-Isotopenwerte dieser Kohlenstoffphasen, die teilweise extrem leicht sind,  $\delta^{13}\text{C}$ -Werte bis zu  $-50\text{‰}$  zeigen und definitiv eine Biosignatur darstellen. Dies bedeutet allerdings, dass schon in dieser Zeit ein Methanstoffwechsel stattgefunden hat, der vermutlich über Enzyme gesteuert wurde. Ob dieser schon zellulär gesteuert war, bleibt unklar. Denkbar ist auch, dass an Mineraloberflächen ein Fraktionierungsprozess über Ni-basierte Protoenzyme katalytisch abgelaufen ist. Die postulierte Thioester-Welt (de Duve 1994), eine Eisen-Schwefel-Welt (Wächtershäuser 1990) und auch eine postulierte RNS-Welt (Gilbert 1986) müssen in dieser Zeit existiert haben. Es ist davon auszugehen, dass zeitweise flüssiges Wasser vorhanden war und in diesem sich auch organische Verbindungen angereichert haben („Ursuppe“ – „Primordial Soup“). Welche Rolle allerdings die „Ursuppe“ für die Entstehung von Leben gespielt hat, ist unklar, und es wird heute bestritten, dass sie eine wesentliche steuernde

Funktion ausgeübt habe, wie dies seit den Versuchen von Miller (1953) vermutet wurde. Die moderne Sicht über die präbiotische Welt wird heute dominiert von Prozessen, die an heißen sulfidischen submarinen Quellen abgelaufen sind. Es ist davon auszugehen, dass die hadaischen Ozeane eine unzählige Menge an hydrothermalen Systemen aufgewiesen haben, Stellen, an denen das Ozeanwasser wie in einem Durchlauferhitzer aufgeheizt wurde. Durch diesen Vorgang wurden Mineralien und Elemente aus den ozeanischen Krusten herausgelöst und dann in der näheren Umgebung der Quellen wieder präzipitiert (Russel & Hall 2006). Es entstanden so überwiegend Metallsulfide wie z. B. die Eisensulfide Pyrit und Greigit. An deren Mineraloberflächen bildeten sich Makromoleküle, u.a. auch einfache Ribonukleinsäuren (RNS).

RNS ist eines der wenigen Moleküle, welche sowohl Informationen speichern als auch katalytische Funktionen wahrnehmen können. In der RNS-Welt wird davon ausgegangen, dass es zu Beginn des Lebens sich selbst replizierende RNS-Moleküle gegeben habe, aus denen sich dann durch Evolution komplexere Systeme entwickelt haben könnten. Kiederowski (1986) hat gezeigt, dass bereits kleine RNS-Stränge die Fähigkeit zur Selbstreplikation besitzen (Gesteland et al. 1999). Eine der entscheidenden Annahmen der RNS-Welt lautet, dass diese sich an Mineralien wie Pyrit und RNS katalytisch aus den in der „Ursuppe“ vorhandenen Ribosen und Basen gebildet habe. Aus der Vielfalt unterschiedlicher RNS-Stränge könnten zufällig solche mit der Fähigkeit zur Selbstreplikation entstanden sein. Diese vermehrten sich möglicherweise rasch und setzten sich so durch. Eine molekulare Evolution könnte so begonnen haben.

Die Prozesse der primären Zellbildung sind allerdings weitgehend unbekannt. Neben den molekularen Informationsträgern mussten sich aus Lipiden (Lipidhüllen mit Doppelmembranen) auch ancestrale Zellen gebildet haben, in denen z. B. die Vorläufer-DNS und RNS eingeschlossen werden konnten. Vermutlich sind auch diese Vorgänge an den heißen hydrothermalen Quellen abgelaufen. Es wird davon ausgegangen, dass es einen Last Universal Common Ancestor (LUCA) gegeben habe, aus dem sich die beiden primären Domänen des Lebens, Bacteria und Archaea, entwickelt hätten (Penny & Poole 1999). Beide Domänen haben an der Wurzel des phylogenetischen Baumes thermophile und hyperthermophile Taxa, so dass die Vermutung unterstützt wird, dass der LUCA unter heißen Bedingungen gebildet worden sei. Gaucher et al. (2008) vermuten aufgrund von Proteinanalysen bei Bakterien, dass der LUCA einiges mit der Domäne Bacteria gemeinsam habe und in einem Temperaturumfeld von rund 70°C

entstanden sei. Aufgrund der 16sRNS-Genanalysen ist ersichtlich, dass alle archaischen Mikroorganismen thermophil waren.

## 2. *Archaikum*

Die geologische Geschichte unseres Planeten wird ab 3,9 Milliarden Jahren umfangreicher abgebildet. Von besonderem Interesse sind dabei der Isua-Supracrustal Belt in SW-Grönland (Appel et al. 1998) und der ca. 3,6 Gy alte Pilbara-Kraton in Westaustralien mit den wesentlich älteren detritischen Jack Hill-Zirkonen (s.o.). Hier finden sich neben typischen Kristallingesteinen der Erdkruste auch Sedimentgesteine, die zeigen, dass es zu dieser Zeit schon Kontinente mit Verwitterungsprozessen gegeben hat. Die Sedimente sind von besonderem Interesse, da sich in ihnen Kohlenstoffreste (Graphit) befinden, welche die ältesten Biosignaturen aufweisen. Die Isotopenwerte des Kohlenstoffs ( $\delta^{13}\text{C}$ -Werte) des eingeschlossenen Graphits sind unerwartet leicht und zeigen, dass eine enzymatisch gesteuerte Biosynthese stattgefunden haben muss. Der  $\delta^{13}\text{C}$ -Wert gibt das Verhältnis des schweren Isotops  $^{13}\text{C}$  zum leichten  $^{12}\text{C}$ , bezogen auf einen Standard, an. Je leichter das Verhältnis ist, desto deutlicher ist die biogene Signatur. Die  $\delta^{13}\text{C}$ -Signaturen von organischen Verbindungen aus kohligem Chondriten (Murchison Meteorit) (Daten in Reitner 2004) sind ungewöhnlich schwer ( $\delta^{13}\text{C} +25\%$ ), Werte, die nicht durch enzymatisch gesteuerte Lebensprozesse fraktioniert worden sind. Die gemessenen  $\delta^{13}\text{C}$  Graphit-Werte pendeln um  $-5,9\%$  bis  $-34\%$  mit einem durchschnittlichen Maximum um  $-22\%$ . Diese Werte sind charakteristisch für Photosynthese, gesteuert über das Enzym Ribulose-1,5-bisphosphat-carboxylase/-oxygenase (RuBisCO). Diese Werte wurden auch in Graphiten vergleichbaren Alters aus sog. Banded Iron Formation (BIF) gemessen, so dass man davon ausgehen kann, dass diese leichten  $\delta^{13}\text{C}$ -Werte genuin sind und somit die definitiv ältesten Biosignaturen darstellen (Schidlowski 1979; Mojzsis et al. 1996; Rosing 1999). Dieses Ergebnis überrascht, da es bedeutet, dass mikrobielle Photosynthese über RuBisCO bereits vor mindestens rund 3,9 Milliarden Jahren stattgefunden hat. RuBisCO ist ein komplexes Protein und erfordert eine entsprechend komplexe, genetisch gesteuerte Biosynthese. Es handelte sich vermutlich um eine Photosynthese, die unter anaeroben Bedingungen erfolgte, wie sie heute von anaeroben phototrophen Bakterien bekannt ist. Es ist anzunehmen, dass auch mikrobielle Methanogenese stattgefunden hat. Grundsätzlich muss davon ausgegangen werden, dass die ersten prokaryoten Zellen, wie vorher schon erwähnt, an submarinen, hydrothermalen

Quellen entstanden sind. Letztlich sind aus dem LUCA zwei Domänen des Lebens entstanden, die Bacteria und die Archaea, die beide an ihren phylogenetischen Wurzeln hyperthermophile Vertreter aufweisen. Die wesentlichen Unterschiede beider Domänen liegen in der Art der Membranlipide: bei den Bacteria sind die hydrophilen Kopfgruppen der Lipide über Ester-Verbindungen mit den hydrophoben Enden langkettiger Carbonsäuren, bei den Archaea hingegen über Ether-Verbindungen mit hydrophoben Isoprenoid-Ketten verbunden. Beide Domänen haben auch unterschiedliche metabolische Pfade. So finden sich u.a. alle Photosynthese treibenden Mikroben in der Domäne Bacteria und alle methanogenen Mikroben in der Domäne der Archaea. Je höher entwickelt die mikrobiellen Organismen sind, desto weniger Temperatur vertragen sie. Das Leben ist eine Abkühlungsgeschichte.

Von erheblichem Interesse ist auch Methan als Biosignatur. Methan ist ein C1-Kohlenwasserstoff und kann auf verschiedene Art und Weise gebildet werden. Nicht jedes Methan ist primär organischen Ursprungs. Methan entsteht über die sog. Fischer-Tropsch-Reaktion aus  $\text{CO}_2$  und  $\text{H}_2$  abiotisch bei hohen Temperaturen und hohem Druck (McCollom et al. 1999; Fischer 1935). Aus dem Erdmantel gast Methan aus mit einer  $\delta^{13}\text{C}$ -Signatur ( $-10\text{‰}$ ), die auf keinen organischen Ursprung hinweist. Dieses Methan entsteht vermutlich aus geogenem  $\text{CO}_2$  und  $\text{H}_2$ . Der Wasserstoff bildet sich hauptsächlich bei der Serpentinisierung, einem Hydratisierungsprozess von ultrabasischen Gesteinen. Die Synthese wird begünstigt, wenn das Mineral Awaruit, eine Eisen/Nickel-Legierung, präsent ist. An der Oberfläche des Awaruits wird bei niedrigen Temperaturen um  $200^\circ\text{C}$  katalytisch abiotisch Methan erzeugt. Methan ist auch in Kometen in geringen Mengen vorhanden und kann somit auch extraterrestrischen Ursprungs sein (Gibb et al. 2003). Soweit bekannt ist, sind die  $\delta^{13}\text{C}$ -Werte dieses Methans sehr stark ins Positive verschoben. Biologisches Methan kann grundsätzlich auf zweierlei Art entstehen, erstens durch Thermogenese aus komplexen organischen Verbindungen und zweitens durch mikrobielle Synthese. Bei der mikrobiellen Synthese ist vor allem der autotrophe Prozess von besonderer Bedeutung, der eine biologische Fischer-Tropsch-Reaktion darstellt und enzymatisch gesteuert wird. Interessant ist in diesem Zusammenhang, dass bei der Methanogenese ein Coenzym den letzten Syntheseschritt vollzieht (Methyl-Coenzyme M Reduktase F430 Komplex-MCR), das aus einem Porphyrin-Ring mit einem Ni-Zentrum (Thauer & Shima 2006) besteht. Das so gebildete Methan ist isotopisch extrem leicht ( $\delta^{13}\text{C} -50 \text{‰}$   $-100\text{‰}$ ) und stellt somit eine exzellente Biosignatur dar.

Nachgewiesen wurde altes biologisch gebildetes Methan in sog. Fluid-Inklusionen in Cherts des archaischen Pilbara Kratons in Westaustralien mit einem Alter von rund 3,5 Gy (Ueno et al. 2006). Dies ist ein klarer Beweis dafür, dass autotrophe, enzymatisch gesteuerte Methanogenese bereits in dieser Zeit präsent war. Beide grundlegenden Stoffwechselwege, Photosynthese, getragen durch Bakterien, und Methanogenese, getragen durch Archaea, waren bereits seit dem frühen Archaikum vor rund 3,9 bis 3,5 Gy auf der noch anaeroben Erde vorhanden und haben die biogeochemischen Zyklen nachhaltig beeinflusst.

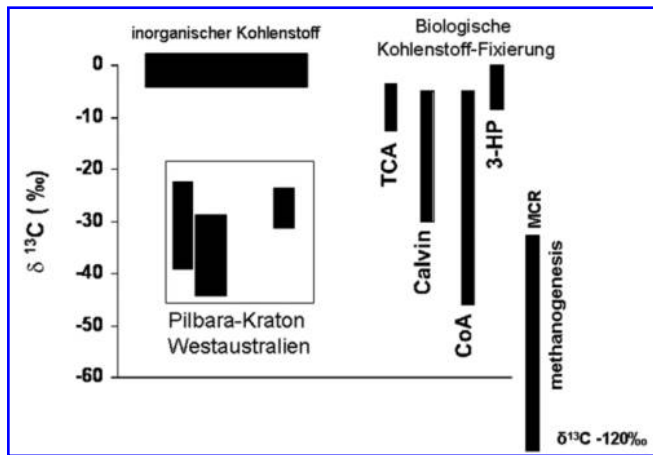


Abbildung 2: Übersicht über die Fraktionierung stabiler Kohlenstoffisotope in wichtigen biologischen Stoffwechselwegen im Vergleich mit den gefundenen Werten aus dem archaischen Pilbara Kraton in Westaustralien und dem inorganischen Kohlenstoff (Daten aus Brasier et al. 2002; Ueno et al. 2001; House et al 2003;)

Die ältesten, morphologisch erkennbaren mikrobiellen Reste sind aus dem sog. Apex-Chert (3,5 Milliarden Jahre) in Westaustralien und aus Swasiland (Südafrika) (3,4 Milliarden Jahre) bekannt geworden (Schopf 1993; Schopf et al. 2002; Westall et al. 2006). Von Brasier et al. (2002) werden allerdings die als fossile Bakterien interpretierten Reste als diagenetische abiogene Strukturen angesehen. Die vermutlich mikrobiellen Fossilien befinden sich ausschließlich in Chert-Lagen, die zwischen „Banded Iron Stone Formations“ (BIFs) eingelagert sind. Oft handelt es sich dabei um kleine, hydrothermal gebildete Hügelstrukturen (Mounds), die in submarinem vulkanischen Gestein eingelagert sind. Furnes et al. (2004) haben aus archaischen Pillow-Basalten der Onverwacht Group (3,47 Gy) in Südafrika eindeutige Bohrspuren von ancestralen Mikroben gefunden, einem Lebens-

raum, der heute noch in den modernen ozeanischen Krusten zu finden ist (Peckmann et al. 2008).

Das Archaikum ist charakterisiert durch seine anaerobe Atmosphäre und eine erhebliche ökologische Stabilität. Im späten Archaikum vor rund 2,7 Gy finden sich in gut erhaltenen Sedimenten erste Hinweise auf eine aerobe Photosynthese, die durch Cyanobakterien eingeleitet wird. Cyanobakterien (Blaugrünalgen) sind in der Regel Photosynthese treibende Bakterien, die als Stoffwechselendprodukt molekularen Sauerstoff  $O_2$  produzieren. Cyanobakterien besitzen Phycobilisomen, Chlorophyll a, nur vereinzelt Chlorophyll b und d, und kein Bakteriochlorophyll. Sie leiten das „Great Oxidation Event“ ein, welches schließlich zur modernen Sauerstoffatmosphäre führt. Nachgewiesen ist die Existenz von Cyanobakterien durch das Auftreten von spezifischen Biomarkern vor rund 2,7 Gy, den 2-Methyl-Bacteriohopaepolyolen (Methyl BHP). Allerdings tritt dieser Biomarker auch bei anoxygenen phototrophen Bakterien auf, jedoch nur gelegentlich, so dass dieser Biomarker als Hinweis für ein erstes verstärktes Erscheinen von Cyanobakterien gilt. In den gleichen Zeitraum fällt auch das erste Auftreten von Steranen (Cholestan), einem Biomarker, der für das Auftreten eines eukaryotischen Stoffwechsels spricht. Dieser Befund ist allerdings sehr problematisch. Eine Entwicklung der Eukaryota sollte eigentlich an den Sauerstoffstoffwechsel gekoppelt sein (Brocks et al 2003; Rasmussen et al 2008).

### 3. Proterozoikum

Die strikt anaerobe Welt des Archaikums endet vor rund 2,6 Milliarden Jahren mit dem „Great Oxidation Event“ (Kaufman et al. 2007). In den späten Phasen des Archaikums haben sich die Photosynthese treibenden Cyanobakterien rasant entwickelt (Kato et al. 2008). Die oxygene cyanobakterielle Photosynthese ( $6CO_2 + 6 H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2$ ) hat die größte globale Umweltveränderung unseres Planeten verursacht. Im Archaikum war der Gehalt an freiem Sauerstoff ( $O_2$ ) in der Atmosphäre mit unter einem Prozent extrem gering. Allerdings entstand  $O_2$  durch die photolytische Spaltung von Wasser in den oberen Schichten der Atmosphäre und wurde sehr rasch durch Niederschläge in aquatische Bereiche verbraucht. Ein Teil davon reagierte mit reduziertem Schwefel zu Sulfat, welches durch mikrobielle Sulphatreduktion wieder metabolisiert werden konnte. Gekoppelt mit diesem Prozess entwickelte sich auch die anaerobe Methanoxidation (AOM), die Methan in  $CO_2$  und  $H_2$  zerlegt. Rezent werden bis dato drei verschiedene AOM-Systeme beobachtet mit unterschiedlicher



Beteiligung von sulfatreduzierenden Bakterien. Der vermutlich ursprünglichste Typ wird repräsentiert durch das Archaeon ANME 2 (Archaeon der Methanosarcinales-Gruppe) mit einem Fe-Sulfid (Greigit) bildenden sulfatreduzierenden Bakterium. Diese enge physiologische Wechselbeziehung zwischen einem methanoxidierenden Archaeon (Euryarchaeota) und einem sulfatreduzierenden Proteobakterium stellt eine phylogenetisch frühe Form der „Endosymbiose“ dar (Zillig 1991). AOM ist eigentlich eine reverse Methanogenese. Der enzymatische Weg der Methanogenese läuft rückwärts ab, und ein modifiziertes MCR zerlegt das Methan wieder (Krüger et al. 2003; Heller et al. 2008). Durch diesen Prozess wurden die hohen Methangehalte in der Atmosphäre und im Wasser signifikant reduziert. Methan ist ein extremes Klimagas (25-mal stärker als  $\text{CO}_2$ ) und reflektiert die Wärmestrahlung zurück auf den Erdkörper. Durch die Reduzierung des Methans kam es auch zu einer langsamen, aber signifikanten Reduzierung der Oberflächentemperatur. Vermutlich steht auch die erste große globale Vereisung („Schneeball Erde“), die sog. Huron-Vereisung vor rund 2,4 Milliarden Jahren, in einem engen Zusammenhang mit der Reduzierung des freien globalen Methans und der Zunahme von  $\text{O}_2$  in der Atmosphäre. Es muss davon ausgegangen werden, dass es durch den Anstieg des  $\text{O}_2$ -Gehalts auf einige Prozent in der Atmosphäre zu einem dramatischen Einbruch in der Bioproduktion gekommen ist, verbunden mit einer „Mass Extinction“ bei den anaeroben Organismen. Die sich parallel entwickelnden Cyanobakterien entzogen durch die aerobe Photosynthese der Atmosphäre in erheblichem Maße auch  $\text{CO}_2$ , was den Abkühlungstrend zusätzlich verstärkt haben muss. Es kam vermutlich zu einer negativen Rückkopplungsschleife, die letztlich die erste globale Vereisung der Erdgeschichte verursacht hat. Verbunden mit dieser Vereisung ist auch die weltweite Bildung von „BIFs“, die auf den Wechsel der Sauerstoffgehalte in den Ozeanen zurückzuführen sind. Das hydrothermal geförderte  $\text{Fe}^{2+}$  wird oxidiert zu  $\text{Fe}^{3+}$  durch periodischen Eintrag  $\text{O}_2$ -reichen Oberflächenwassers, eventuell durch Schmelzwasser. Die unterschiedlichen BIF-Vorkommen können sicherlich auch unterschiedliche Ursachen gehabt haben. Grundsätzlich denkbar sind neben einer oxygenen Photosynthese, die  $\text{O}_2$  in die Oberflächenwasser verbracht hat, auch phototrophe  $\text{Fe}^{2+}$ -oxidierende Grüne- und Purpurbakterien (Heisig & Schink 1998; Kappler 2005). Es kommt auch zu ausgedehnten Rotsedimenten auf den Kontinenten. Das ganze Ereignis wird durch eine positive  $\delta^{13}\text{C}$ -Exkursion, das sog. Lomagundi-Jatulian Event, charakterisiert und begleitet (Melezhik et al. 2007). Der Anstieg des  $^{13}\text{C}$  wird zum einen erklärt durch die geringe Bioproduktion in dieser Zeit und zum anderen durch die AOM, die dem System erhebliche Mengen an

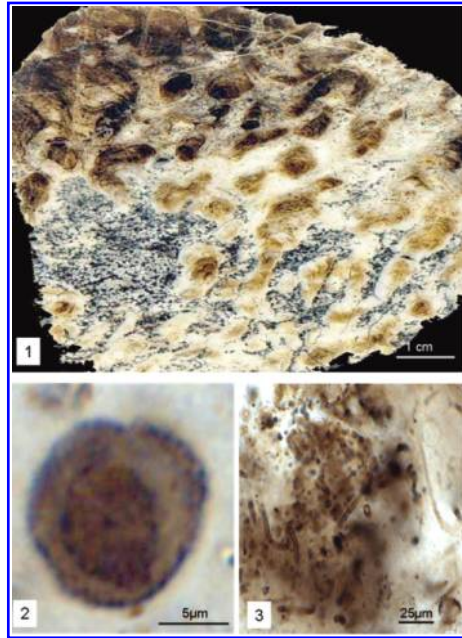


Abbildung 3: Mikrobielle Strukturen und erste eukaryote Zellen aus dem 2,2 Gy alten Gunflint Chert Stromatolithen (Gunflint Range, nördliche Küste des Lake Superior, Kanada). Das Gestein ist vollständig silifiziert und enthält exzellent erhaltene Mikroorganismen. Abbildung 3.1 zeigt die stromatolithische Struktur des Gesteins. Die Stromaolithe sind aufgrund ihres hohen organischen Anteils bräunlich eingefärbt. Abbildung 3.2 zeigt eine frühe eukaryote Zelle mit großem Zellkern. Abbildung 3.3 zeigt ein guterhaltenes Geflecht aus cyanobakteriellen Filamenten.

$^{12}\text{C}$  entzieht. Der globale DIC- („Dissolved Inorganic Carbon“)-Speicher ist somit mit  $^{13}\text{C}$  angereichert.

Das Lomagundi-Jatulian Event hat eine Zeitdauer von rund 250 Millionen Jahren, in der die geobiologische Umgestaltung der Erde mit einer aeroben Atmosphäre im wesentlichen stattgefunden hat. Die folgende Zeit wird als Proterozoikum bezeichnet und erstreckte sich über rund 1,5 Milliarden Jahre. Die Cyanobakterien spielen eine dominante Rolle. Aufgrund der hohen Karbonatalkalinität (hohe Gehalte an  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{CO}_3^{2-}$ ) der Ozeane kam es zur sog. Stromatolithbildung. Stromatolithen sind mineralisierte Biofilme, die oft durch Cyanobakterien dominiert sind (Kempe & Degens 1985). Durch die hohe Alkalinität der Ozeane, bedingt durch Silikatverwitterung im Hinterland und auch durch bakterielle Sulfatreduktion, war der Kalziumgehalt der proterozoischen Ozeane sehr gering. Ein

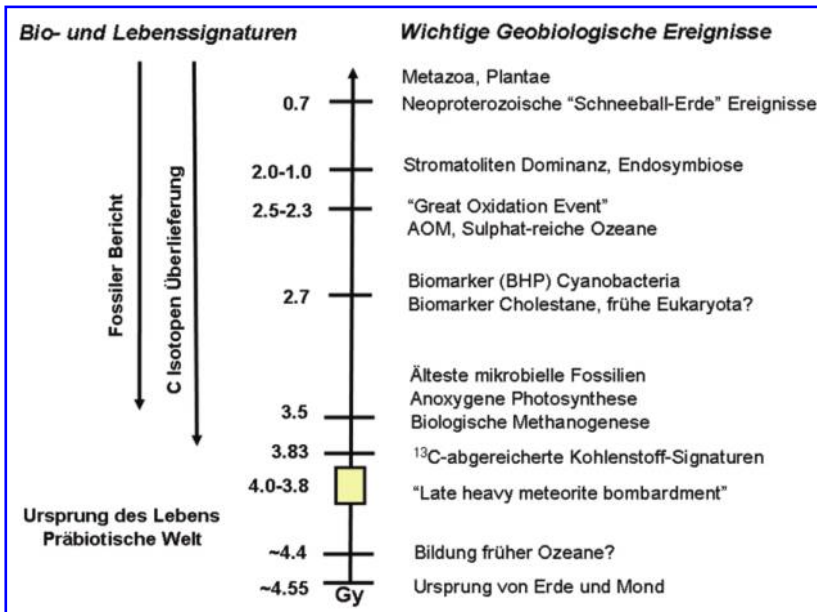


Abbildung 4: Übersicht über wichtige globale geobiologische Ereignisse des Hadaikums, des Archaikums und des Proterozoikums

erheblicher Teil des Kalziums wurde von den Biofilmen extrem rasch zu  $\text{CaCO}_3$  remineralisiert, so dass es in den Schelfgebieten der Kontinente zu enorm mächtigen und weitverbreiteten Stromatolithformationen kam. Ein weiterer wichtiger Evolutionsschritt geschah vor rund 2 Milliarden Jahren, die Entstehung der eukaryoten Zelle, vermutlich durch Endosymbiose (Sagan 1967 u.v.a.). Es spricht vieles dafür, dass sich der Zellkern aus einem Archaeon gebildet hat. Durch Aufnahme eines Alpha-Proteobakteriums (Mitochondrien) entstanden die einzelligen Protisten und durch zusätzliche Aufnahme von einzelligen Cyanobakterien (Chloroplasten) Algen. Eukaryote Zellen fanden Aufnahme in prokaryotische Biofilme und bildeten den Grundbauplan basaler Metazoa.

Die Prokaryota-Protisten-Welt war über rund 1,5 Milliarden Jahre eine ökologisch und morphologisch extrem stabile Welt ohne kritische Intervalle, die durch eine langsame graduelle Evolution ausgezeichnet war. Die dominierenden Primär- und  $\text{O}_2$ -Produzenten waren die Cyanobakterien, fossil erhalten durch Stromatolithen. Die ökologisch stabile Zeit des Proterozoikums war mit dem Cryogenium vor rund 850 My zu Ende. Das Cryogenium ist charakterisiert durch verschiedene Schneeball-Erde-

Szenarien, die später die modernen Metazoenbaupläne und die enzymatisch gesteuerte Biomineralisation hervorgebracht und somit den letzten großen Zeitabschnitt der Erdgeschichte, das Phanerozoikum, eingeleitet haben (Reitner 2009).

## Literatur

- Brasier, M. D., O.W. Green, A. P. Jephcoat, A. K. Kleppe, M. J. Van Kranendonk, J. F. Lindsay, A. Steele, and N. V. Grassineau. (2002): Questioning the evidence for Earth's oldest fossils. — *Nature*, 416, 76–81.
- Brocks, J., Logan, G. A., Buick, R. & Summons, R. E. (2003): Archean Molecular Fossils and the Early Rise of Eukaryotes. — *Science*, 285, 1033–1036.
- De Duve, Chr. (1994): Ursprung des Lebens. — 296 S., Spektrum Verlag (Heidelberg).
- Fischer, F. (1935): Die Synthese der Treibstoffe (Kogasin) und Schmieröle aus Kohlenmonoxyd und Wasserstoff bei gewöhnlichem Druck. — *Brennstoff-Chemie*, 16, 1–11.
- Furnes, H., Banerjee, N. R., Muehlenbachs, L., Staudigel, H. & Wit de, M. (2004): Early Life Recorded in Archean Pillow Lavas. — *Science*, 578–581.
- Gaucher, E. A., Govindarajan, S. & Ganesh, O. K. (2008): Palaeotemperature trend for Precambrian life inferred from resurrected proteins. — *Nature*, 451, 704–707.
- Gesteland, R. F., Cech, T. R. Atkins, J. F. (1999): *The RNA World*. — 709 S. Cold Spring Harbor Monograph Series, Kansas City.
- Gibb, E. L., Mumma, M. J., Dello Russo, N., DiSanti, M. A. & Sauer-Magee, K. (2003): Methane in Oort cloud comets. — *Icarus*, 165, 391–406.
- Gilbert, W. (1986): Origin of life: The RNA world. — *Nature*, 319, 618.
- House, C. H., Schopf, J. W., Stetter, K. O. (2003): Carbon isotopic fractionation by Archaeans and other thermophilic prokaryotes. — *Org.Geochem.* 34, 345–356.
- Heising, S. & Schink, B. (1998): Phototrophic oxidation of ferrous iron by a *Rhodospirillum rubrum* strain. — *Microbiology*, 144, 2263–2269.
- Heller, C., Hoppert, M. & Reitner, J. (2008): Immunological Localization of Coenzyme M Reductase in anaerobic Methane-Oxidizing Archaea of ANME 1 and ANME 2 Type. — *Geomicrobiology Journal*, 25, 1–8.
- Kappler, A., Pasquero, C., Konhauser, K. O., & Newman, D. K. (2005): Deposition of banded iron formations by anoxygenic phototrophic Fe (II)-oxidizing bacteria. — *Geology*, 33, 865–868.
- Kato, Y. et al. (2009): Hematite formation by oxygenated groundwater more than 2.76 billion years ago. — *Earth and Planetary Science Letters*, 278, 40–49.
- Kaufman, A. J. et al. (2007): Late Archean Biospheric Oxygenation and Atmospheric Evolution. — *Science*, 317, 1900–1903.
- Kempe, S. & Degens, E. T. (1985): An early soda ocean. — *Chemical Geology* 53 (1–2), 95–108.
- Schidlowski, M., Appel, P. W. U., Eichmann, R. & Junge, C. E. (1979): Carbon isotope geochemistry of the 3,7 x 10<sup>9</sup>-yr-old Isua sediments, West Greenland: implications for the Archean carbon and oxygen cycles. — *Geochimica, Cosmochimica Acta*, 43, 189–190.

- Kiedrowski von, G. (1986): A self-replicating hexadeoxynucleotide. – *Angew. Chem. Int. Ed. Engl.* 25, 932–935.
- Koerberl, Chr. (2006): The record of impact processes on the early Earth. – In: Reimold, W.U. & Gibson, R. L. (eds.), *Processes on the Early Earth.* – 1–23, *Geol. Soc. Spec. Paper*, 405.
- Kopp, R. E. et al. (2005): The Paleoproterozoic snowball Earth: A climate disaster triggered by the evolution of oxygenic photosynthesis. – *PNAS*, 32, 11131–11136.
- Krüger, M., Meyerdierks, A., Glöckner, F., NO., Amann R. & Widdel, F. (2003): A conspicuous nickel protein in microbial mats that oxidize methane anaerobically. – *Nature* 426, 878–881.
- McCollom, T. M., Ritter, G. & Simoneit, B. (1999): Lipid Synthesis under Hydrothermal Conditions by Fischer-Tropsch-Type Reactions. – *Origins of Life and Evolution of Biosphere*, 29, 153–166.
- Melezhik, V. A. & Fallick, A. E. (1996): A widespread positive delta C-13(carb) anomaly at around 2.33–2.06 Ga on the Fennoscandian Shield: A paradox? – *Terra Nova*, 8, 141–157.
- Miller, S. L. (1953): A Production of Amino Acids under possible primitive Earth conditions. – *Science*, 117, 528–529.
- Mojzsis, S. J., Arrhenius, G., McKeegan, K. D., Harrison, T. M., Nutman, A. P. & Friend, C. R. L. (1996): Evidence for life on Earth before 3800 million years ago. – *Nature*, 384, 55–59.
- Nemchin, A. A., Whitehouse, M. J., Menneken, M., Geisler, T. Pidgeon, R. T. & Wilde, S. A. (2008): A light carbon reservoir recorded in zircon-hosted diamond from the Jack Hills. – *Nature*, 454, 92–95.
- O’Neil, J., Carlson, R. W., Francis, D. & Stevenson, R. K. (2008): Neodymium-142 Evidence for Hadean Crust. – *Science*, 312, 1828–1831.
- Peckmann, J., Bach, W., Behrens, K. & Reitner, J. (2008): Putative cryptoendolithic life in Devonian pillow basalt, Rheinisches Schiefergebirge, Germany. – *Geobiology*, DOI: 10.1111/j.1472-4669.2007.00131.x.
- Penny, D. & Poole, A. (1999): The nature of the last universal common ancestor. – *Current opinion in Genetics & Development*, 9, 672–677.
- Rasmussen, B., Fletcher, T. R., Brocks, J. & Kilburn, M. R. (2008): Reassessing the first appearance of eukaryotes and cyanobacteria. – *Nature*, 455, 1101–1104.
- Reitner, J. (2004): Organomineralisation: A clue to the understanding of meteorite-related “Bacteria-shaped” carbonate particles. – In J. Seckbach (ed.), *Origins*, 195–212. (Kluwer).
- Reitner, J. (2009): Die “Schneeball Erde” – eine eisige Welt vor 600 Millionen Jahren oder das Rätsel vom Ursprung der modernen Tierstämme. – In: Elsner, N., Fritz, H.-J., Gradstein, S. R. & Reitner, J. (eds.), *Evolution Zufall und Zwangsläufigkeit der Schöpfung*, 137–167; Wallstein Verlag Göttingen.
- Rosing, M. T. (1999): C-13-depleted carbon microparticles in 3700-Ma sea-floor sedimentary rocks from west Greenland. – *Science*, 283, 674–676.
- Russel, M. J. & Hall, A. J. (2006): The onset and early evolution of life. – *Geol.Soc.of America, Mem.*108, 1–33.
- Sagan, L. (1967): On the origin of mitosing cells. – In: *J. Theoretical Biology*, 14, 255–274.

- Schopf, J. W. (1993): Microfossils of the early Archaean Apex Chert: new evidence for the antiquity of life. – *Science*, 260, 640–646.
- Schopf, J. W., Kudryavtsev, A. B., Agresti, D. G., Wdowiak, T. J. & Czaja, A. D. (2002): Laser-Raman imagery of Earth's earliest fossil. – *Nature*, 416, 73–76.
- Thauer, R. K. & Shima, S. (2006): Methyl-coenzyme M reductase in methanogenic and methanotrophic archaea. – In: *Archaea Biology* (Garrett, R. & Klenk, H.-P., eds) Blackwell Publishing, Inc. Malden, USA.
- Ueno, Y., Isozaki, H., Yurimoto & Maruyama, S. (2001): Carbon isotopic signatures of individual Archean microfossils (?) from Western Australia. – *Int. Geol. Rev.* 43, 196–212.
- Ueno, Y., Yamada, K., Yoshida, N., Maruyama, S. & Isozaki, Y. (2006): Evidence from fluid inclusions for microbial methanogenesis in the early Archaean era. – *Nature*, 440, 515–519.
- Wächtershäuser, G. (1990): Evolution of the First Metabolic Cycles. – *PNAS*, 87, 200–204.
- Westall, F. et al. (2006): The 3.466 Ga “Kittiy’s Cap Chert”, an Early Archaean microbial ecosystem. – In: Reimold, W. U. & Gibson, R. L. (eds.), *Processes on the Early Earth*. – 1–23, *Geol. Soc. Spec. Paper*, 405.
- Wilde, S. A., Valley, J. W., Peck, W. H. & Graham, C. M. (2001): Evidence from detrital zircons for the existence of continental crust and oceans on the Earth 4.4 Gyr ago. – *Nature*, 409, 175–178.
- Wood, B. J., Walter, M. J. & Wade, J. (2006): Accretion of the Earth and segregation of the core. – *Nature*, 441, 825–833.
- Zillig, W. (1991): Comparative biochemistry of Archaea and Bacteria. – *Current Opinion in Genetics and Development*, 1, 544–551.