

- eukaryotische einzellige Algen in Hydrozoen (z. B. in der Süßwasserhydra und in Korallen, *Pocillopora*) und Meermuscheln (*Tridacna*);
- prokaryotische Rhizobien (Knöllchenbakterien), die Luftstickstoff fixierende Symbiosen bilden (Kap. 29.2.1.1);
- prokaryotische Cyanobakterienzellen in Zellen von Pilzen oder höheren Pflanzen (Abb. 1-4, Abb. 29-9);
- Chloroplasten aus eukaryotischen Algenzellen in den Zellen von Ciliaten oder Schnecken (Kap. 29.2.4.2). Die Zellbestandteile außer den Chloroplasten werden verdaut; die Chloroplasten gelangen phagocytisch in die Zellen der Verdauungsdrüse des Wirtes, wo sie sechs Wochen bis drei Monate photosynthetisch aktiv bleiben, aber nicht mehr teilungsfähig sind und dann ersetzt werden müssen.

1.6.2.3 Glaucophyta

Die Glaucophyta (Subregnum Glaucobionta; Kap. 21.2.2) umfassen nur drei frei bewegliche monadale Arten. Ihre Chloroplasten erinnern so stark an Cyanobakterien, dass man sie lange als rezente Endosymbionten (Cyanelle) angesehen hat. Die Glaucophyta-Chloroplasten enthalten Phycobilisomen und Phycocyanin als akzessorisches Photosynthesepigment (Kap. 1.4.3, Kap. 10.2.2), und sie besitzen sogar noch eine, wenn auch dünne, Peptidoglycan-Zellwand. Die drei Arten sind keiner der bekannten großen systematischen Gruppen zuzuordnen und stellen wahrscheinlich *Relikte der Evolution* dar. Heute neigt man dazu, sie nicht als rezente Endosymbiosen, sondern als *die ersten Algen* anzusehen, wo der Organisationstyp der Eucyten erreicht wurde.

1.6.3 Symbiogenese

Bereits die vielfältigen Beispiele rezenter Endosymbiosen legen nahe, dass organelenhaltige Eukaryontenzellen vielfach oder polyphyletisch entstanden sein können, wie es auch in Abbildung 1-13 dargestellt ist. Eine primäre eukaryotische Urzelle ist vielleicht monophyletisch durch einmaliges serielles Einwandern von zwei prokaryotischen Zellen als spätere Mitochondrien und Chloroplasten entstanden. Die Beobachtung sekundärer und tertiärer Endosymbiosen (Kap. 1.6.2.1) unterstreicht den polyphyletischen Ursprung der Eukaryonten und zeigt, dass man Stammbäume nicht als reine Abfolge von Verzweigungen sehen darf, sondern wegen wiederholter Fusionereignisse der Endosymbiosen als regelrechte Netzwerke betrachten muss (Kap. 21).

Urkaryonten und ihre Endosymbionten haben dann eine Milliarden Jahre lange *Coevolution* durchgemacht. Wir bezeichnen dies als die Symbiogenese, in der sich Wirtszellen und Endosymbionten in vielfältiger Weise ganz eng aufeinander abgestimmt haben und die Endosymbionten allmählich zu richtigen Zellorganellen geworden sind. Diese Coevolution hat deutlich erkennbare Spuren hinterlassen:

- Die Erbinformation der DNA der aus Endosymbionten entstandenen Organellen (Kap. 1.6.2.1), Mitochondrien (*Chondriom*) und Chloroplasten (*Plastom*), codiert bei weitem nicht für alle Komponenten dieser Organellen. Zur Ausbildung aller ihrer Funktionen ist ein kompliziertes Zusammenwirken von Chondriom oder Plastom und Genom erforderlich. Zum Beispiel besteht die Ribulosebisphosphat-Carboxylase (Kap. 10.4.2) aus zwei Untereinheiten, von denen eine vom Plastom und die andere vom Kerngenom codiert wird (Kap. 10.4.2).
- Dies wurde früher als Gegenargument gegen die Endosymbiontentheorie angeführt, was aber heute nicht mehr haltbar ist, sondern molekular gut erklärt werden kann. Die Molekularbiologie hat einen umfangreichen intrazellulären Gentransfer (*horizontaler Gentransfer*, vgl. Kompakt 29-1) zwischen Endo-

symbionten und Zellkern und auch zwischen verschiedenen Endosymbionten (Mitochondrien und Chloroplasten) und damit eine gewaltige Restrukturierung des genetischen Materials während der weiteren gemeinsamen Evolution der Urkaryonten und Endosymbionten einwandfrei nachgewiesen. Bestimmte molekulare Funktionseinheiten vom Kerngenom und der Organelangenome werden auch gemeinsam gesteuert.

- Das molekularbiologische Zusammenwirken von Kerngenom und Organelangenomen erfordert den gezielten Transport von Proteinen zu ihren Wirkungsorten („Targeting“). Aber auch das Zusammenwirken im Stoffwechsel und die metabolische Regulation der Aktivitäten der Organellen mit dem Rest der Zellen macht vielfältige Transportprozesse nötig, und spezielle *Transporter* sind dazu in den Hüllmembranen der Organellen entstanden.

1.6.4 Hydrogen-Hypothese

Neuerdings konnte gezeigt werden, dass rezente *Archaezoa* (Kap. 1.6.1) in ihrer Kern-DNA Gensequenzen aufweisen, die nur durch Gentransfer von Mitochondrien stammen können, obwohl die Archaezoa selbst gar keine Mitochondrien besitzen. Der Befund zwingt zu der Schlussfolgerung, dass diese Archaezoa ursprünglich Mitochondrien besessen haben und diese sekundär wieder verloren haben müssen. Wenn nur solche Organismen die ersten Vorstufen für die weitere Evolution gewesen wären, stünde dies im Widerspruch zur oben entwickelten Endosymbionten-Theorie, denn diese fordert ja einen amitochondriellen Ur-Eukaryont als Wirt für respiratorische Endosymbionten, aus denen sich dann die Mitochondrien entwickelt haben.

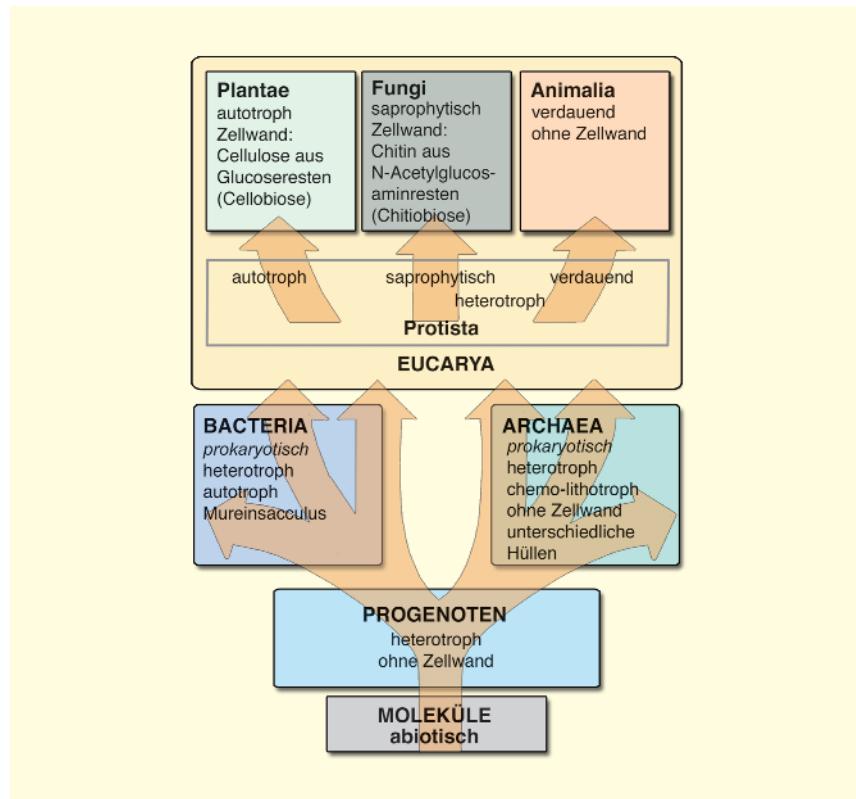
Eine alternative Hypothese, die sogenannte Hydrogen-Hypothese, versucht daher, ohne die Annahme von Urkaryonten auszukommen und nimmt an, dass die ersten kompartimentierten Eucyten aus einer zellulären Symbiose von methanogenen Archaea mit α -Proteobakterien hervorgingen. Die α -Proteobakterien bilden unter anaeroben Bedingungen H_2 , das die Archaea für die Methanproduktion benötigen. Die Symbiose machte die methanogenen Archaebakterien unabhängig von abiotischen H_2 -Quellen, sodass diese ihren Lebensraum enorm ausweiten konnten. Eine weitere im Gegensatz zur Endosymbiontentheorie stehende Annahme der Hydrogen-Hypothese ist, dass das Proteobakterium von der Archaea-Zelle nicht durch Phagocytose einverleibt wurde, denn dies wäre wegen der Außenhülle der Archaea kaum möglich gewesen. Es wird vielmehr postuliert, dass das Proteobakterium wegen der damit verbundenen Maximierung der Kontaktfläche vom Archaebakterium zunehmend umwachsen und so schließlich zum Endosymbionten wurde.

Von den aufgenommenen Proteobakterien können dann zwei Evolutionstrends ausgegangen sein. Einerseits entstanden aus ihnen die bei bestimmten rezenten anaeroben eukaryotischen Einzellern anzutreffenden DNA-freien Mitochondriäquivalente, die als Hydrogenosomen bezeichnet werden. Bei Anwesenheit von Sauerstoff hingegen entstanden aus ihnen die Mitochondrien. Eine starke Stütze der Hydrogen-Hypothese ist der Befund, dass methanogene Archaea Histone und Nucleosomen besitzen, wie sie für die eukaryotische Zelle typisch sind (Kap. 19.2).

1.7 Die Domänen und Reiche der Organismen

Die Evolution und die Gliederung der Organismen in Domänen und Reiche ist in Abb. 1-14 zusammengefasst. Die entscheidenden Merkmale für diese Gliederung sind *ernährungsphysiologische Charakteristika* (Kompakt 1-7), *Zellwandstrukturen* und *molekulare Charakteristika*. Die wichtigste Arbeitsweise der Phylogenetik war immer der Vergleich abgestufter Ähnlichkeiten bei rezenten Organis-

Abb. 1-14: Domänen (ARCHAEA, BACTERIA, EU-CARYA) und Reiche (z. B. Plantae, Fungi, Animalia) der Organismen.



men. Dies erstreckt sich heute von der morphologisch-anatomischen Ebene bis hin zur molekularen Ebene. Auf der molekularen Ebene vergleicht man Basensequenzen von Polynucleotiden (DNA, RNA) und Aminosäuresequenzen von Proteinen von ubiquitär vorkommenden Makromolekülen bei verschiedenen Organismen. Der Ähnlichkeitsgrad ist eine statistische Größe, die sich aus Berechnungen der *Sequenzhomologie* ergibt, und sagt etwas über die Verwandtschaft der betreffenden Organismen aus. Man hat auch Vorstellungen darüber, wie viel Zeit im Durchschnitt verstreicht, bis etwa eine Aminosäure oder eine Base ausgetauscht wird. Daraus gewinnt man Anhaltspunkte darüber, wann sich Organismen oder Organismengruppen in der Evolution voneinander getrennt haben (*phylogenetische Uhr*). Die *Genomik*, die vollständige Genome sequenziert, erlaubt zunehmend auch Vergleiche auf der Ebene ganzer Organismen (Kap. 20.4.5). Damit entwickelt sich die Evolutionsforschung vom Errichten logischer, aber spekulativer Gedankengebäude immer mehr hin zu einer empirischen Wissenschaft.

Solche Untersuchungen zeigen, dass die Kluft zwischen den Archaeabakterien und Eubakterien ebenso groß ist, wie zwischen jeder dieser beiden prokaryotischen Gruppen und den Eukaryonten. In mancher Hinsicht stehen die Archaeabakterien den Eukaryonten sogar näher als den Eubakterien. So muss man schließen, dass aus gemeinsamen Vorfahren (*Progenoten*) *drei Domänen* entstanden sind, die *Archaeabakterien* (oder *Archaea*), die *Eubakterien* (oder *Bacteria*) und über verschiedene Endosymbiosen die *Eukaryonten* (oder *Eucarya*). Daraus entwickelten sich dann Reiche. Über einzellige Eukaryonten (*Protista*) kam es durch ernährungsphysiologische Differenzierung zu Reichen, zu den autotrophen Pflanzen (*Plantae*), den Pilzen (*Fungi*) als Zersettern von Biomasse (Saprophyten) und den Tieren (*Animalia*) als Konsumenten mit verdauender Ernährungsweise. Das Reich der Fungi hat sich vor $2,0 \cdot 10^9$ Jahren abgegliedert, und die Reiche der Plantae und Animalia wurden vor $1,8 \cdot 10^9$ Jahren getrennt.

Zusammenfassung

1. Präbiotische Synthesen einfacher organischer Moleküle im Urmeer erlaubten die Entstehung erster Urzellen (Progenoten). Wichtige einfache Bausteine waren Aminosäuren, stickstoffhaltige organische Basen, einfache Zucker (Pentosen).
2. Größere Moleküle als Grundausstattung der Progenoten mussten dann Proteine, Lipide und Nucleotide gewesen sein.
3. Für die frühe Entwicklung der Progenoten war eine Emanzipation von der Umgebung entscheidend.
4. Nach der Abgrenzung und Emanzipation von der Umgebung entwickelte sich zunächst eine Ribonucleinsäure-Welt mit Katalysen, Speicherung und Weitergabe von Information durch RNA. Dann entstand die Desoxyribonucleinsäure-Welt mit komplexer Synthese von Proteinen als Katalysatoren (Enzyme).
5. Der Verbrauch der Ressourcen organischer Verbindungen im Urmeer führte zur ersten Ernährungs- und Energiekrise, aus der die Ausnutzung der Energie des Sonnenlichts mit der Evolution der Photosynthese herausführte.
6. Die grundlegend notwendige strukturelle und funktionelle Ausstattung lebender Zellen realisierte sich erst auf der Organisationsstufe der Prokaryonten. Vor $3 \cdot 10^9$ Jahren haben sich die Reiche der Archaeabakterien und der Eubakterien getrennt, und durch die Prokaryonten wurde der Ursprung für das Reich der Eukaryonten gebildet.
7. Cyanobakterien sind besondere Eubakterien, die zur Photosynthese mit zwei Photosystemen und daher zur O₂-Bildung befähigt sind.
8. Die Prokaryonten hatten ein wahrscheinlich über Phagocytose entstandenes Endomembransystem und eine Art Zellkern. Durch phagocytotische Aufnahme von prokaryotischen Bakterien und Cyanobakterien als Endosymbionten haben sie dann ihren cytologischen Aufbau als Eukaryonten vervollständigt.
9. Die Eukaryonten sind im Vergleich zu den Prokaryonten vielfältig kompartimentiert.
10. Nach der Eucyten-Theorie trennen alle Membranen in den eukaryotischen Zellen immer eine wässrige Phase von einer plasmatischen Phase.

Übungsaufgaben

Wie kann man sich die Bildung dieser Bausteine im Urmeer vorstellen (STANLEY-MILLER-Versuche)?

Beschreiben Sie die chemischen Strukturen dieser Moleküle.

*Wie ist diese Emanzipation von der Umgebung erfolgt?
Was waren ihre entscheidenden Bestandteile?*

Können Sie Anhaltspunkte dafür nennen, dass zuerst eine RNA-Welt und erst danach eine DNA-Welt entstanden ist?

Nennen Sie sieben Begriffe, durch die verschiedene Ernährungsweisen der Organismen beschrieben werden können.

Beschreiben Sie die cytologischen Strukturen von Eubakterien, Archaeabakterien und Prokaryonten. Wodurch unterscheiden sie sich?

Woher kommt die Bezeichnung Cyanobakterien? Früher hat man die Cyanobakterien meist als Blaualgen bezeichnet und gerne zu den Pflanzen gerechnet. Warum sollte man das nicht mehr tun?

Beschreiben Sie die Phagocytose. Wie kam es zur Bildung der Organellen der Mitochondrien und Chloroplasten aus Endosymbionten?

Zählen Sie alle typischen Kompartimente und Organellen der Eukaryonten auf und nennen Sie stichwortartig ihre Funktionen.

Begründen Sie diese Aussage anhand einer Skizze einer Zelle mit den entscheidenden Membransystemen.

11. Die Endosymbiontentheorie des Ursprungs der Organelen der Mitochondrien und Chloroplasten in den eukaryotischen Zellen wird belegt durch

- die Existenz von ganz ursprünglichen rezenten Zellen (Archaezoa), die den hypothetischen Urkaryonten sehr ähnlich sind,
- zellbiologische (besonders Membranhüllen!) und molekularbiologische (besonders Organellen-DNA!) Eigenschaften der Mitochondrien und der Chloroplasten im Vergleich zu rezenten Prokaryonten,
- rezente Endosymbiosen.

12. Die ersten Algenzellen, die in der Evolution den Organisationstyp der kompartimentierten Eucyte erreicht hatten, waren Vertreter der Glaucophyta, die heute mit drei Arten rezent vertreten sind. Die Chloroplasten der Glaucophyta sind Cyanobakterien sehr ähnlich.

13. In langer Coevolution, die wir hier Symbiogenese nennen, haben sich der Urwirt (Urkaryont) und die Endosymbionten so aufeinander eingestellt, dass man sie bei den rezenten Eukaryonten nicht mehr als unabhängige, selbstständige Teile erkennen kann.

14. Eine Alternative zur Endosymbionten-Theorie stellt die Hydrogen-Hypothese dar, die ohne die Annahme von Urkaryonten arbeitet und eine zelluläre Symbiose von methanogenen Archaea und α -Proteobakterien annimmt. Eine wichtige empirisch zu klärende Frage ist dabei, ob es primär mitochondrienfreie Archaezoa wirklich gibt oder ob alle Archaezoa nur sekundär mitochondrienfrei sind.

15. Der Vergleich abgestufter Ähnlichkeiten der Organismen von der morphologisch-anatomischen bis zur molekularen Ebene führt zur stammesgeschichtlichen Gliederung in drei Domänen, die prokaryotischen Archaea und Bacteria und die eukaryotischen Eucarya mit den drei Reichen Plantae, Fungi und Animalia der Eucarya.

Diskutieren Sie das Gewicht dieser Argumente im Einzelnen, das die ursprüngliche Endosymbionten-Hypothese zur Theorie erhebt.

Inwiefern sind die Glaucophyta für die Diskussion der Endosymbionten-Theorie interessant?

Welche Spuren hat diese Coevolution in den rezenten Eukaryonten-Zellen hinterlassen?

Welche Funktionen der vermutlichen Symbionten der ersten kompartimentierten Eucyten haben der Hypothese den Namen Hydrogen-Hypothese gegeben?

Zeichnen Sie ein Schema, in dem die drei Domänen und die drei Reiche so angeordnet sind, dass man mögliche evolutive Zusammenhänge erkennen kann.

Weiterführende Literatur

- Alberts, B., Johnson, A., Lewis, J., Raff, M., Keith, R., Walter, P. (2004) *Molekularbiologie der Zelle*, 4. Auflage. Wiley-VCH, Weinheim.
 Berg, J., Stryer, L., Tymoczko, J. (2007) *Biochemie*. 6. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin.
 Fuchs, G. (2006) *Allgemeine Mikrobiologie*, 8. Auflage. Thieme, Stuttgart.
 Kaplan, R. W. (1978) *Der Ursprung des Lebens*. Thieme, Stuttgart.
 Monod, J. (1996) *Zufall und Notwendigkeit*. Piper, München.
 Smith, J. M., Szathmáry, E. (1996) *Evolution – Prozesse, Mechanismen, Modelle*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
 Stebbins, G. L. (1980) *Evolutionsprozesse*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
 Strasburger, E. (2008) *Lehrbuch der Botanik*, 36. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin.
 Werner, D. (1992) *Symbiosis of Plants and Microbes*. Chapman and Hall.

