

Teil A: Anfänge

COPYRIGHTED MATERIAL



Die Evolution bis zu den einfachsten Pflanzen: Progenoten – Prokaryonten – Eukaryonten

1.1 Einleitung

Die Biologie, und natürlich auch ein so großes Teilgebiet der Biologie wie die Botanik, konfrontiert den Neuling mit einer zunächst unübersehbaren *Fülle von Formen und Erscheinungen*. Man hat zwei verschiedene Möglichkeiten des Eindringens in dieses große Fachgebiet. Erstens kann man in der Natur schon ohne besondere Vorkenntnisse und Ausrüstung sehr viele Beobachtungen machen; man kann beginnen, mehr oder weniger erschöpfende Erklärungen zu erarbeiten, langsam zu schwierigeren Fragestellungen vordringen und schließlich versuchen, allgemeine Gesetzmäßigkeiten zu verstehen. Ein anderer Weg fängt bei der Betrachtung der einfachsten heute lebenden (rezent) Einzeller an und schreitet zu immer höher organisierten Pflanzen fort, so wie die Evolution der Organismen (Kompakt 1-1) vor $4 \cdot 10^9$ Jahren von ganz einfachen Urzellen ausgegangen ist und zu hoch komplizierten Lebewesen, wie etwa den Blütenpflanzen, geführt hat. Der bekannte Evolutionsforscher THEODOSIUS DOBZHANSKY (1900–1975) hat gesagt: „*Erst Evolution gibt der Biologie ihren Sinn.*“ Wir wollen deshalb in diesem Kapitel den zweiten Weg beschreiten. Diesen Weg geht auch die biologische Systematik, z. B. die Pflanzensystematik, wenn sie versucht, ein natürliches System der Pflanzen zu erarbeiten. Ein solches natürliches System ist ein phylogenetisches System, in dem die etwa 500 000 bisher bekannten lebenden Pflanzenarten möglichst nach ihren natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen, d. h. nach ihrem „Stammbaum“, geordnet werden.

Die Evolution bis zu den einfachsten Pflanzen: Progenoten – Prokaryonten – Eukaryonten

- Einleitung
- Die ersten Schritte der Evolution von Lebewesen
- Die Ernährungsweise
- Die Prokaryonten
- Die eukaryotischen Zellen
- Evolution der Eukaryontenzellen
- Die Domänen und Reiche der Organismen
- Zusammenfassung und Übungsaufgaben
- Weiterführende Literatur

1.2 Die ersten Schritte der Evolution von Lebewesen

Die heute am weitesten akzeptierte naturwissenschaftliche Kosmologie beginnt mit dem *Urknall (Big Bang)* und den gewaltigen Umsetzungen von Materie und Energie, die schließlich auch zur Entstehung unseres Planetensystems und der Erde geführt haben. Kompakt 1-2 fasst die wichtigsten Daten zusammen.

Kompakt 1-1 Evolution

- Evolution ist der Angelpunkt für die Erklärung der Vielfalt des Lebens (G. L. STEBBINS).
- Evolution bedeutet, dass sich verschiedene Formen des Lebens auseinander entwickelt haben (Biogenese nach R. W. KAPLAN).

Kompakt 1-2 Zeittafel wichtiger Ereignisse der Evolution

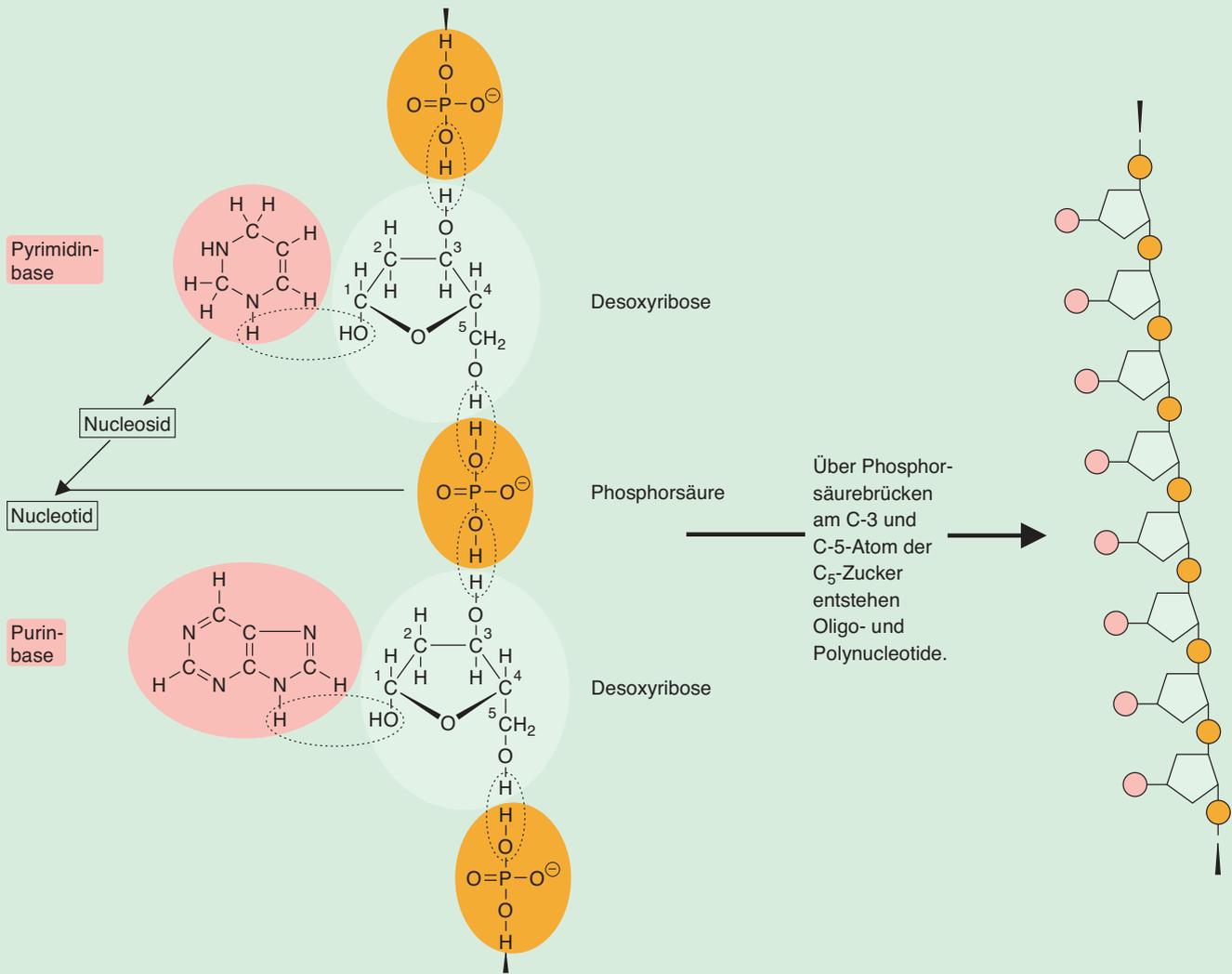
Zeitpunkt in Milliarden (10^9) Jahren in der Vergangenheit	Ereignisse und Zustände
13,7	Urknall
6–5	Entstehung unseres Planetensystems
5	Verfestigung der Erdkruste, H_2 (Wasserstoff) Hauptbestandteil der Erdatmosphäre
5–4	Entstehung der Urozeane
4–3	Chemische Evolution und Entstehung der ersten Urzellen
3	Erste Ansätze zur Photosynthese
3–2	Giftwirkung der photosynthetischen Sauerstoff (O_2)-Anreicherung in der Atmosphäre
2	Abtrennung des Reiches Pilze
2,0–1,5	Photosynthese voll entwickelt, 0,2 % O_2 in der Atmosphäre, Evolution der Atmung
1,8	Trennung der Reiche Animalia und Plantae
1,0–0,5	Entstehung höher entwickelter mariner Lebewesen
0,5–0,4	Frühes Silur (Ordovicium), alle großen Algengruppen voll entwickelt, viele der heute bekannten großen Tierstämme existent, Übergang der Organismen zum Landleben: die ersten Sprosspflanzen als Landpflanzen, 12 % O_2 in der Atmosphäre
0,2–0,1	Auftreten der ersten Angiospermen (Unter-Kreide)

Für das Verständnis der Entstehung von Lebewesen ist es wichtig zu wissen, dass in der *Uratmosphäre* der Sauerstoff fehlte, der heute 21 % unserer Atmosphäre ausmacht. Durch Urgewitter konnten auf der sich abkühlenden Erdoberfläche die *Urmeere* entstehen. Verschiedene, mehr oder weniger reduzierte Gasmoleküle in der Atmosphäre dienten dann als Substrate für die *chemische Evolution*. Die Energie von Blitzentladungen ermöglichte die Synthese einfacher organischer Moleküle, und aus den ersten Reaktionsprodukten entstanden in Milliarden Jahren die Monomeren und schließlich die Oligo- und Polymeren biologisch wichtiger Moleküle.

Zur Entwicklung dieser Modellvorstellungen zur präbiotischen Synthese von Biopolymeren trugen die von dem 22 Jahre alten Chemiestudenten STANLEY MILLER 1953 in Chicago durchgeführten Versuche entscheidend bei. Er stellte in einem Glaskolben ein Gemisch aus Methan (CH_4), Ammoniak (NH_3) und Wasser (H_2O) als Modell einer Uratmosphäre her und simulierte Gewitterblitze durch starke elektrische Funkenentladungen. Nach 24 Stunden fand er in dem Kolben eine ganze Reihe verschiedener Verbindungen, u. a. die wichtigen Aminosäuren Glycin, Alanin und Asparaginsäure. STANLEY MILLER hat sein Interesse an abiotischen Synthesen organischer Moleküle zeitlebens nicht verloren.

Andere einfache Moleküle von großer Bedeutung waren stickstoffhaltige organische Basen, Zucker, wie z. B. Pentosen (C_5 -Zucker), Phosphorsäure sowie Fette und Lipide. *Fette und Lipide* setzen sich aus Fettsäuren und Glycerin zusammen (Kompakt 1-3). Aus organischen Basen, Pentosen (C_5 -Zucker) und Phosphorsäure bilden sich *Nucleotide* (Kompakt 1-4). Aminosäuren lagern sich spontan und selbstregulierend über die Peptidbindung zu Peptiden, mit steigender Zahl der Bausteine zu Oligopeptiden und schließlich zu *Proteinen* zusammen (Kompakt 1-5, Kap. 14.3). Diese drei Stoffgruppen ermöglichten die grundlegen-

Kompakt 1-4 Nucleoside und Nucleotide



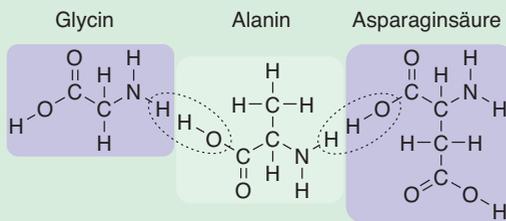
Organische Basen und C₅-Zucker vereinigen sich zu Nucleosiden. Nucleoside und Phosphorsäurereste bilden Nucleotide. Mit der Pentose Ribose entstehen Polynucleotide

der Ribonucleinsäure (RNA); tritt an ihre Stelle die Desoxyribose, bildet sich Desoxyribonucleinsäure (DNA).

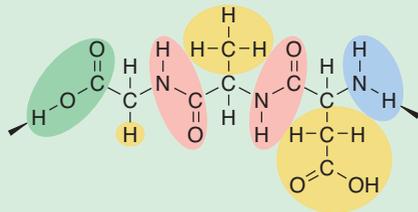
den Ereignisse, die für die Entstehung der ersten einfachen Vorstufen des Lebens, der Urzellen oder Progenoten, ausschlaggebend waren:

- **Abgrenzung.** Durch ihren hydrophilen „Kopf“ und ihre hydrophoben oder lipophilen „Schwänze“ sind Lipidmoleküle amphipolar (Kompakt 1-3). Sie können im wässrigen Milieu Doppelfilme bilden und dadurch kleine Tröpfchen von der Lösungsphase abgrenzen (Abb. 1-1). In den Doppelfilmen sind die lipophilen Kohlenwasserstoff-Ketten gegenüberliegender Moleküle aufeinander zu gerichtet und bilden den lipophilen Bereich der *Lipiddoppelmembran*. Die hydrophilen Pole grenzen an zwei wässrige Phasen an, die Außenphase und die Innenphase des Tröpfchens. Die Tröpfchen können Einschlüsse enthalten; solche *Koazervate* könnten in der *Ursuppe* entstanden sein.

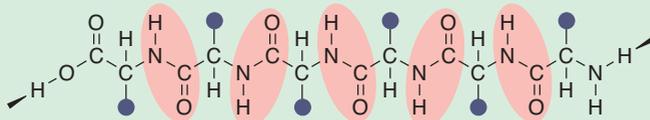
Kompakt 1-5 Die Peptidbindung



Zwischen Aminogruppe $\left(\begin{array}{c} \text{H} \\ | \\ -\text{N} \\ | \\ \text{H} \end{array} \right)$ und Carboxylgruppe $\left(\begin{array}{c} \text{O} \\ || \\ \text{C} \\ | \\ \text{O} \\ | \\ \text{H} \end{array} \right)$
entsteht die **Peptidbindung**.



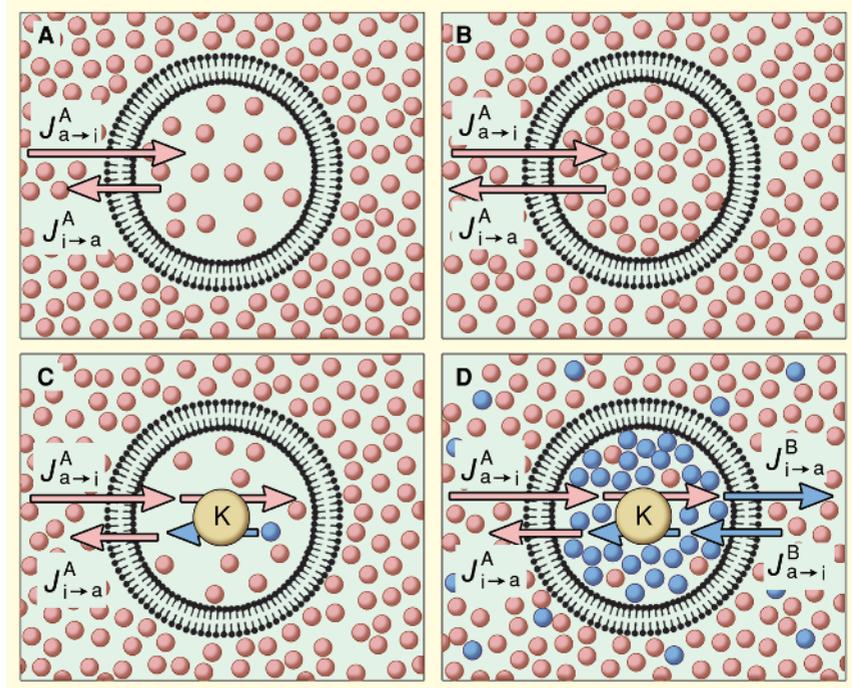
Durch Kettenverlängerung am **Amino-Ende (-NH₂)** und am **Carboxyl-Ende (-COOH)** (Pfeile!) entstehen höhere Oligopeptide, Polypeptide, Proteine.



Würde ein Koazervat durch seine Membran von der Umgebung hermetisch abgeschlossen, wäre jede weitere Entwicklung ausgeschlossen. Also musste für die Entstehung lebender Zellen die Membranbarriere von Anfang an eine Doppelfunktion haben. Sie musste Abgrenzung und zugleich Kommunikation durch kontrollierten Stoffaustausch gewährleisten. Enthielt ein Koazervat nach seiner zufälligen Bildung zunächst andere Konzentrationen an gelösten Stoffen als die Ursuppe selbst, konnten die Konzentrationsunterschiede zu einem Transport durch Diffusion durch die Membran führen. Mit dem Ausgleich der Konzentrationsunterschiede aber musste das Tröpfcheninnere wieder identisch mit dem Hauptteil der Ursuppe werden, und auch damit wäre keine weitere Entwicklung mehr möglich gewesen.

- *Emanzipation von der Umgebung*. Entwicklungsmöglichkeiten konnten sich erst ergeben, wenn das koazervate Tröpfchen durch Zufall einen *makromolekularen Katalysator* mit eingefangen hatte. Durch Oberflächeneffekte bei der Anlagerung kleinerer Moleküle können Polymere die kleinen Substratmoleküle reaktionsbereiter machen; sie wirken katalytisch. Wenn auf diese

Abb. 1-1: Koazervate Tröpfchen und die Substanzflüsse an ihren Membranen. Die Substanzflüsse, J , sind Diffusionsprozesse (vgl. Kap. 4.4.2); sie sind durch Pfeile und die Reihenfolge der Indizes a (außen) und i (innen) sowie die Buchstaben A bzw. B für die diffundierenden Teilchen gekennzeichnet. (A)→(B): Die Konzentration der Substanz A (A: rot) ist zunächst außen (a) größer als innen (i): $[A]_a > [A]_i$. Der Influx $J_{a \rightarrow i}^A$ ist größer als der Efflux $J_{i \rightarrow a}^A$. Mit der Zeit gleicht sich der Konzentrationsunterschied aus, $[A]_a = [A]_i$ und $J_{a \rightarrow i}^A = J_{i \rightarrow a}^A$. (C)→(D): Die Ausgangssituation (C) entspricht der von (A): $[A]_a > [A]_i$. Aber das Tröpfchen hat einen makromolekularen Katalysator (K) eingeschlossen, der die Reaktion $A \rightarrow B$ (B: blau) katalysiert; im Inneren des Tröpfchens wird die Substanz B gebildet. Dadurch bleiben $[A]_a > [A]_i$, $[B]_i > [B]_a$, $J_{a \rightarrow i}^A > J_{i \rightarrow a}^A$, $J_{i \rightarrow a}^B > J_{a \rightarrow i}^B$. Das Tröpfchen ist ein offenes System.



Weise eine chemische Reaktion $A \rightarrow B$ im Tröpfcheninneren sehr viel rascher ablauf als im Hauptteil der Ursuppe, so konnte sich das Tröpfchen wirklich von der Ursuppe emanzipieren. Nun wäre im Inneren die Konzentration von A immer kleiner und die von B immer größer als außen gewesen. Die Konzentrationsunterschiede von A und B wären mit der Zeit nicht mehr verschwunden, sondern hätten für eine dauernde Nettoaufnahme von A und Nettoabgabe von B gesorgt. Auch diese Systeme hat man sich nicht nur ausgedacht, sondern im Experiment nachgebaut (Abb. 1-1).

Hier zeigt sich eine grundlegende Eigenschaft aller Organismen. Sie können nicht als stationäre Gleichgewichte existieren:

Alle Organismen sind *offene Systeme*, durch die sehr dynamisch ein ständiger Fluss von Materie und Energie erfolgt. Ihre Zusammensetzung und Gestalt kann nur im Zustand eines *Fließgleichgewichts* (Kap. 2.1) von der Zeit unabhängig sein.

- *Speicherung und Weitergabe der Information über die erreichte Organisationsstufe.* Zur Weitergabe von Information ist das Leben an *Autokatalyse* gebunden. Dazu sind Polypeptide (Kompakt 1-5) nicht befähigt, wohl aber Polynucleotide (Kompakt 1-4, Kap. 20.4.1). Erste hypothetische makromolekulare Katalysatoren waren daher zunächst wahrscheinlich chemische Strukturen, die der RNA (Kompakt 1-4) ähnelten. Aus einer solchen prä-RNA-Welt entwickelte sich dann eine RNA-Welt, wo die RNA sowohl chemische Umsetzungen katalysierte als auch Information speicherte und in autokatalytischer RNA-Replikation weitergab. Die Information wird in Form der Reihenfolge verschiedener organischer Basen an den Polynucleotidsträngen festgehalten. Damit beschäftigt sich die molekulare Genetik. (Zur Definition des Begriffs *Gen* vgl. Kompakt 1-6.) Die molekularen Prozesse der Proteinsynthese sind so komplex, dass sich der Gang der Evolution der Proteinbiosynthese schwer vorstellen lässt. Aus der RNA-Welt entwickelte sich später die heutige DNA-Welt. Die Bildung der Ribose war am Anfang unter den Bedingungen der primitiven Erde viel einfacher als die der Desoxyribose. Selbstreplizierende Moleküle unterliegen der natürlichen Selektion, und die DNA erwies sich dann als stabiler und einer Reparatur von Fehlern bei der Replikation leichter zugänglich als die RNA.

Kompakt 1-6 Das Gen (Die Erbinheit)

- Die kleinste Funktionseinheit eines DNA-Makromoleküls, die jeweils eine funktionsfähige Proteinkette codiert (D. VON DENFFER).
- Ein Sequenzabschnitt der DNA, der die gesamte genetische Information für die Erzeugung eines bestimmten Genprodukts – RNA, Protein – umfasst (P. SITTE).
- Der Musterabschnitt der DNA, der für eine Proteinkette verantwortlich ist (C. BRESCH).

1.3 Die Ernährungsweise

Eine ganz andere Frage ist, wie die ursprünglichen (primordialen) Zellen den Energiebedarf für den Aufbau und Erhalt ihrer Strukturen und für ihren Stoffwechsel bestritten haben. Hierzu gibt es zwei hypothetische Erklärungen. Die Vorstellung von der Ursuppe sagt, dass die Zellen *heterotroph* (Kompakt 1-7) waren und sich durch die Aufnahme organischer Moleküle aus der Ursuppe ernährten. Eine andere Hypothese nimmt geothermische und geochemische Umsetzungen an, sodass die ersten Organismen *chemo-autotroph* (oder *chemo-lithotroph*) waren (Kompakt 1-7), wie heute noch viele Archaeobakterien. Begrenzte Lebensgemeinschaften können z. B. auf dem tiefen Grund der Ozeane allein von der Assimilation anorganischer Ausgangsverbindungen durch extrem hitzeangepasste thermophile chemo-autotrophe Archaeobakterien existieren, wobei vulkanische Wärme letztlich als Energiequelle dient.

Die Begrenzung und Erschöpfung von Ressourcen muss aber allmählich zur ersten Ernährungs- und Energiekrise geführt haben. Einen Ausweg aus dieser Krise bot die Ausnutzung der *Sonnenenergie* durch die Lebewesen. Das führte zur *Evolution der Photosynthese*. Grüne chlorophyllhaltige Zellen wurden unab-

Kompakt 1-7 Begriffe zur Ernährungsweise

Begriff	Ernährungsweise
<i>heterotroph</i>	Aufnahme von organischen Molekülen aus der Umgebung (Saprophyten), von autotrophen Pflanzen (Herbivoren) oder von anderen heterotrophen Organismen (Carnivoren).
<i>auxotroph</i>	Notwendigkeit der Aufnahme spezieller organischer Verbindungen, z. B. Vitamine u. a. Wirkstoffe.
<i>photo-organotroph</i>	Licht liefert Energie; einfache organische Moleküle aus der Umgebung liefern Reduktionsäquivalente.
<i>autotroph</i>	Ausschließlich anorganische Moleküle aus der Umgebung werden für den Bau- und Betriebsstoffwechsel benötigt.
chemo-autotroph (chemo-lithotroph)	Die Oxidation reduzierter anorganischer Moleküle liefert Energie und Reduktionsäquivalente.
photo-autotroph (photo-lithotroph)	Licht liefert Energie; reduzierte anorganische Moleküle liefern Reduktionsäquivalente.
<i>mixotroph</i>	Gleichzeitiges Ausnützen verschiedener Möglichkeiten der Ernährungsweise.

hängig von den Energieumsetzungen im Urmeer, von organischen Substanzen in dem sie umgebenden Milieu oder von geochemischen Reaktionen. Sie konnten die Energie absorbiertes Lichtquanten für die Assimilation anorganischer Substanzen als Bau- und Betriebsstoffe für ihren Stoffwechsel ausnutzen. Damit erwarben sie einen außerordentlichen Vorteil. Sie waren *photo-autotroph* oder *photo-lithotroph* (Kompakt 1-7). Wenn wir die ernährungsphysiologische Gliederung der Organismenreiche (s. Abb. 1-14) ein wenig strapazieren, könnten wir sagen, dass es die ersten „Pflanzen“ waren.

Wir grenzen die Pflanzen von den übrigen Lebewesen nämlich durch die ernährungsphysiologische Charakterisierung als autotrophe Organismen ab (Kompakt 1-7), die alle Bau- und Betriebsmaterialien aus einfachen anorganischen Ausgangsverbindungen der unbelebten Umwelt aufbauen können. Dies gilt für die Kohlenstoffgerüste, die in der Photosynthese aus Kohlendioxid (CO_2) und Wasser (H_2O) gebildet werden. Es gilt auch für den Einbau von Stickstoff aus Nitrat-Ionen (NO_3^-), Nitrit-Ionen (NO_2^-), Ammoniak (NH_3) und von Schwefel aus Sulfat-Ionen (SO_4^{2-}) und Sulfid-Ionen (S^{2-}) in organische Verbindungen. In der Ökologie der Stoffkreisläufe bezeichnet man die autotrophen Pflanzen als *Primärproduzenten*, als die ersten Glieder von Nahrungsketten.

Die Photosynthese der ersten Primärproduzenten war noch nicht mit der Freisetzung von Sauerstoff (O_2) aus dem Wasser verbunden. Diese entwickelte sich in der *Evolution der Photosynthese* erst schrittweise aus Vorstufen, wo das CO_2 durch Reduktionsäquivalente $[\text{2H}]$ aus anderen Molekülen als dem H_2O reduziert wurde (Kap. 2.6.3). Mit der photosynthetischen Spaltung des Wassers zu Reduktionsäquivalenten $[\text{2H}]$ und O_2 (Kap. 2.6.3) war die Anreicherung des O_2 in der ursprünglich mehr reduzierenden Uratmosphäre bis zur heutigen Konzentration von 21% O_2 verbunden, und die *Evolution der an O_2 gebundenen Atmung* folgte auf die Evolution der Photosynthese.

1.4 Die Prokaryonten

Die Diskussion der Frühstadien der Evolution hat gezeigt, welche Ausstattung lebende Zellen mindestens haben müssen:

- Membranen zur *Abgrenzung* und zum kontrollierten Kontakt mit der Umgebung;
- Makromoleküle zur *Informationsspeicherung und -weitergabe* (DNA, RNA);
- Makromoleküle zur Oberflächenbildung und *Katalyse* (Proteine, Enzyme);
- membrangebundene Redoxsysteme zur *Energieübertragung* (Kap. 9.2.2, Kap. 10.2.6).

Eine Betrachtung der einfachsten rezenten Organismen, der prokaryotischen Einzeller (Abb. 1-2), zeigt, wie diese Erfordernisse strukturell gelöst sind.

Der Ausdruck *prokaryotisch* bezeichnet eine bestimmte Organisationsstufe des Lebens. Er bezieht sich vor allem darauf, dass die DNA noch nicht in Chromosomen in einem Zellkern organisiert ist. Aber auch in anderer Hinsicht sind diese Zellen noch wenig gegliedert; z. B. sind die Redoxketten der Atmung und Photosynthese noch nicht in besonderen Organellen enthalten, die von einer eigenen Membran umgeben sind. Prokaryotische Zellen bilden dazu lediglich mehr oder weniger komplizierte Einfaltungen der das Cytoplasma nach außen begrenzenden Membran, der Plasmamembran oder des Plasmalemmas, gegen das Innere der Zellen.

In $3\text{--}4 \cdot 10^9$ Jahre alten Ablagerungen und Gesteinen (Stromatolithen; Kap. 1.4.3) findet man Einschlüsse, die man mit mehr oder weniger großer Sicherheit als *Mikrofossilien* deuten kann. Sie sind kugelig oder häufig auch fädig und ähneln den rezenten Prokaryonten.

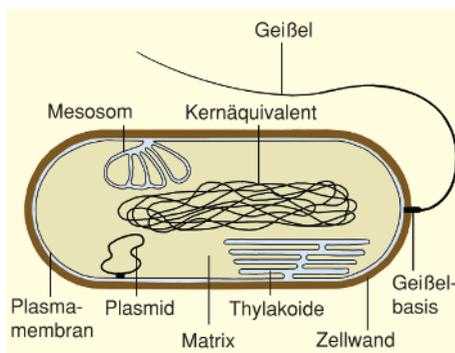


Abb. 1-2: Schema einer Bakterienzelle.

Die rezenten Prokaryonten zerfallen in zwei Gruppen, die sich bezüglich der äußeren Hülle vor allem aber auch molekularbiologisch so stark unterscheiden, dass sie sich in der Evolution gänzlich unabhängig aus hypothetischen Urformen (Progenoten) entwickelt haben müssen. Dafür wurde die taxonomische Kategorie der Domänen geschaffen, der die Kategorie der Reiche als nächste untergeordnet ist (Kap. 1.7).

1.4.1 Archaeobakterien

Archaeobakterien haben keine Zellwand, die auch den Progenoten noch fehlte. Verschiedenartige Hüllen können aber vorhanden sein.

Wir finden unter den Archaeobakterien Spezialisten mit Anpassungen an extremste Standorte. Hierzu gehören die *Halobakterien* (Kap. 2.6.1), *Methan bildende Bakterien* und *thermophile Formen*, die unter geologisch bedingtem hohem Druck noch bei über 100 °C lebensfähig sind und sogar ihr Wachstumsoptimum finden. Archaeobakterien sind chemo-autotroph (Kompakt 1-7) oder heterotroph.

1.4.2 Eubakterien

Verschiedene Formen rezenter Bakterien sind in Kompakt 1-8 dargestellt. Die kleinsten Bakterien haben einen Durchmesser von etwa $2 \cdot 10^{-4}$ mm.

Die mechanische Stabilisierung der Zellform wird durch eine *Zellwand* gewährleistet, die gleichzeitig der Zelle einen äußeren Schutz bietet (Abb. 1-2). Bei den Eubakterien entwickeln sich verschiedene Typen der Zellwand. Die morphologische und chemische Struktur der Zellwand ist sogar ein wichtiges allgemeines Merkmal für die Systematik der Domänen und Reiche (Kap. 1.7, Abb. 1-14). Man kann die Eubakterienzellwand als ein makromolekulares Netz von Muropeptiden aus Aminoszuckern und Aminosäuren ansehen (*Mureinsacculus*), in das die Zelle eingehüllt ist. Ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal bietet die GRAM'sche Färbung. Einschichtige (monomolekulare) Sacculi sind *gram-negativ*, der Farbstoff wird leicht wieder ausgewaschen. Vielschichtige Sacculi sind *gram-positiv*.

Auf die Zellwand der Bakterien (Abb. 1-2) folgt nach innen die äußere Plasmabegrenzung, die *Plasmamembran*. In ihr sind die Systeme des kontrollierten Stoffaustauschs mit dem umgebenden Milieu (*Carrier* oder Träger; *Permeasen*; *Ionenkanäle*, Kap. 4.3, Kap. 4.5) lokalisiert. Sie trägt die Redoxsysteme der Atmungskette (Kap. 9.2.2). Dazu können zur Oberflächenvergrößerung auch Membraneinstülpungen in das Innere der Zellen gebildet werden (*Mesosomen*). Bei den photo-autotrophen Bakterien bilden andere Einstülpungen der Plasmamembran die *Thylakoidstapel*. Unter Thylakoiden versteht man die durch diese Membranen abgegrenzten Räume innerhalb des Cytoplasmas. Die Thylakoidmembranen tragen das Chlorophyll und die Redoxsysteme der photosynthetischen Elektronentransportkette (Kap. 10.2.6).

Die DNA der Bakterien liegt in Form eines ringförmig in sich geschlossenen Doppelstrangs vor, der bei einer Zelle des Darmbakteriums *Escherichia coli* 1,4 mm lang und $5 \cdot 10^{-5}$ mm dick ist. Die *E. coli*-Zelle selbst ist etwa $2 \cdot 10^{-3}$ mm lang und 10^{-3} mm dick. Der *DNA-Doppelstrang* liegt zusammengeknäult im zentralen Cytoplasma der Zelle und erscheint als fädiges Netzwerk des sog. *Kernäquivalents*. Zusätzlich finden wir in Bakterienzellen noch kleinere DNA-Ringe, die *Plasmide*.

Besonders erwähnenswert sind noch die *Geißeln*, mit denen viele Bakterien gerichtete, aktive Schwimmbewegungen im Substrat durchführen können (z. B. bei bestimmten Bazillen mit einer Geschwindigkeit von $200 \mu\text{m s}^{-1}$). Eine Bakteriengeißel besteht aus spiralig angeordneten globulären Proteinmolekülen (*Flagellin*). Die Geißel ist an Proteinringen in der Bakterienhülle befestigt,

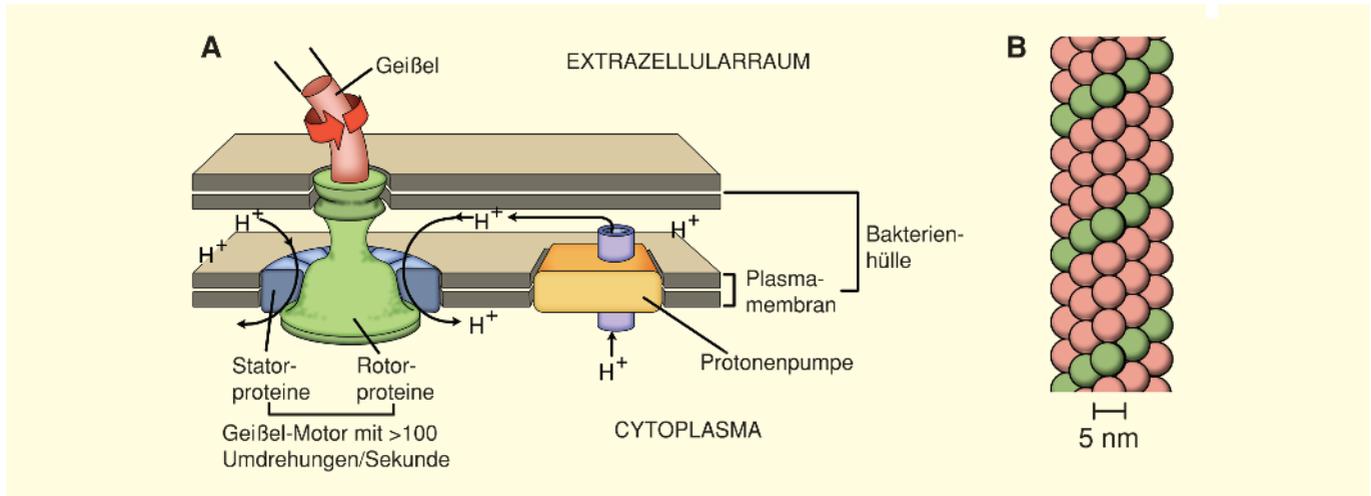


Abb. 1-3: Molekularer Motor der Bakteriengeißel, angetrieben durch eine Protonenpumpe mit Rotor- und Statorproteinen (A) (in Anlehnung an ALBERTS, B. et al. (2004), *Molekularbiologie der Zelle*, 4. Aufl., Wiley-VCH, Weinheim) und den globulären Flagellinmolekülen der Geißel (B).

Kompakt 1-8 Formen rezenter Bakterien

kugelig	Kokken	
stäbchenförmig	Bacillen	
gebogen	Vibrionen	
schraubig gedreht	Spirillen	
keulenförmig	Corynebacterien	
verzweigt, mycelbildend, fadenbildend (Zellien bleiben nach der Teilung miteinander verbunden)	Mykobakterien	

die mit der Geißel rotieren, was durch Statorproteine stabilisiert wird (Abb. 1-3). Der Antrieb ist ein von einer Protonenpumpe in der Membran (Kap. 4.4.1) aufgebauter Protonengradient und das Ganze ein molekularer Motor vergleichbar den ATP-synthetisierenden ATPasen der Mitochondrien (Kap. 9.3) und Chloroplasten (Kap. 10.3, Abb. 10-21).

Unter den heterotrophen Bakterien findet man Möglichkeiten der Verwertung einer unglaublichen Vielfalt von Substraten. Dies erklärt das breite Spektrum ökologischer Bedingungen, unter denen Bakterien existieren können. Einige Bakterien sind autotroph und betreiben Chemosynthese (Kompakt 10-5) oder Photosynthese (Kap. 10). Ihre Kleinheit und ihr geringes Gewicht sichert den Bakterien eine weite Verbreitung. Zur Überdauerung ungünstiger Bedingungen werden Sporen als widerstandsfähige Dauerstadien gebildet.

1.4.3 Besondere Eubakterien: Die Cyanobakterien als prokaryotische Algen

Die Cyanobakterien hat man traditionell immer der Botanik zugeordnet. Sie sind photo-autotroph mit zwei Photosystemen und O₂-Entwicklung (Kap. 2.6.4) wie alle Pflanzen. Man könnte sie *prokaryotische Algen* nennen. Sie gehören aber zu den gram-negativen Bakterien.

Die innerste Schicht der *Cyanobakterienzellwand* entspricht dem monomolekularen Mureinsacculus gram-negativer Bakterien. Durch äußere Lagen von Pectinen und Hemicellulosen kann sie leicht zu einer *Gallerte* verschleimen (Abb. 1-4).

Die DNA liegt wie bei den Bakterien frei als *Kernäquivalent* im Cytoplasma. Die von der Cytoplasmamembran eingestülpten *Thylakoide* durchziehen die Zellen in mehr oder weniger regelmäßiger Anordnung (Abb. 1-4). Ihnen sitzen die *Phycobilisomen* auf. Es handelt sich dabei um Komplexe aus gefärbten Proteiden (Chromoproteide, Kap. 14.3). Die farbgebenden prosthetischen Gruppen der Phycobiline werden von dem blauen Pigment *Phycocyanobilin* und bei manchen Arten dem roten Pigment *Phycoerythrobilin* gebildet (Kap. 10.2.2). Diese Farbstoffe bestehen aus einem offenen Tetrapyrrolysystem wie die Gallenfarbstoffe und das Phytochrom (Kap. 35.1.2.2, Abb. 35-4). Das blaue Pigment hat der ganzen Gruppe den Namen gegeben, die früher auch vielfach als *Blualgen* bezeichnet wurde.

Die Cyanobakterien vermehren sich vegetativ (ungeschlechtlich) durch einfache Zellteilungen. Die neuen Zellwände werden irisblendenartig vom Rand der Zelle aus gebildet (Abb. 1-4). Jede Tochterzelle erhält eine Kopie der DNA des Kernäquivalents. Durch die verschleimenden Zellwände können die Tochterzellen nach der Teilung zusammenbleiben, sodass Kolonien (*Coenobien*) entstehen. So bilden die kugeligen Zellen der *Chroococcales* (Abb. 1-5, Kompakt 34-1) oft gallertige Überzüge auf dem Untergrund. Bei den *Hormogonales* entstehen Zellfäden (Abb. 1-5). Zwischen den einzelnen Zellen dieser Fäden können durch unvollständige Zellwandbildung bei der Zellteilung Plasmabrücken erhalten bleiben.

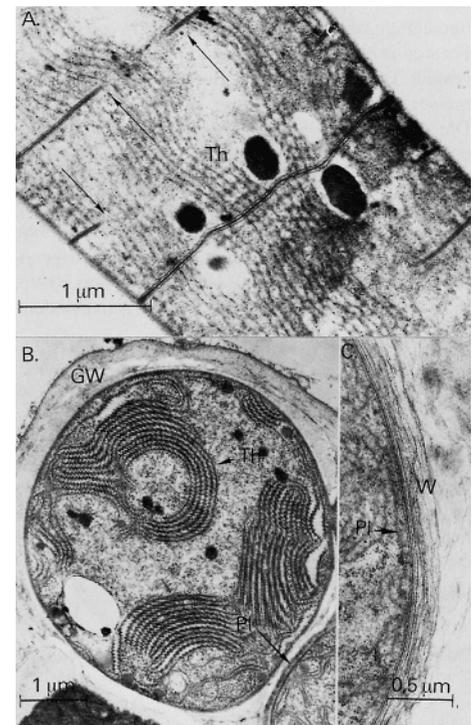


Abb. 1-4: Cyanobakterienzellen (elektronenmikroskopische Aufnahmen von E. STENGL). (A) Längsschnitt durch einen *Oscillatoria*-Faden mit irisblendenartiger Ausbildung neuer Querwände (Pfeile). (B) *Nostoc*-Zelle; endosymbiotisch (Kap. 29.2.1.1.3) in Wurzelzellen der Angiosperme *Gunnera*. (C) *Nostoc*-Zelle mit nach außen verschleimender Zellwand. GW, *Gunnera*-Zellwand; Pl, Plasmalemma (Außenmembran) der Cyanobakterien; Th, Thylakoidmembranen mit perlschnurartig aufsitzenden Phycobilisomen; W, Cyanobakterienzellwand.

Abb. 1-5: Cyanobakterien. (A) *Chroococcales*-Coenobium. (B)–(D) *Hormogonales*: (B) *Nostoc* mit Heterocyten, (C) *Rivularia*, (D) *Oscillatoria*.

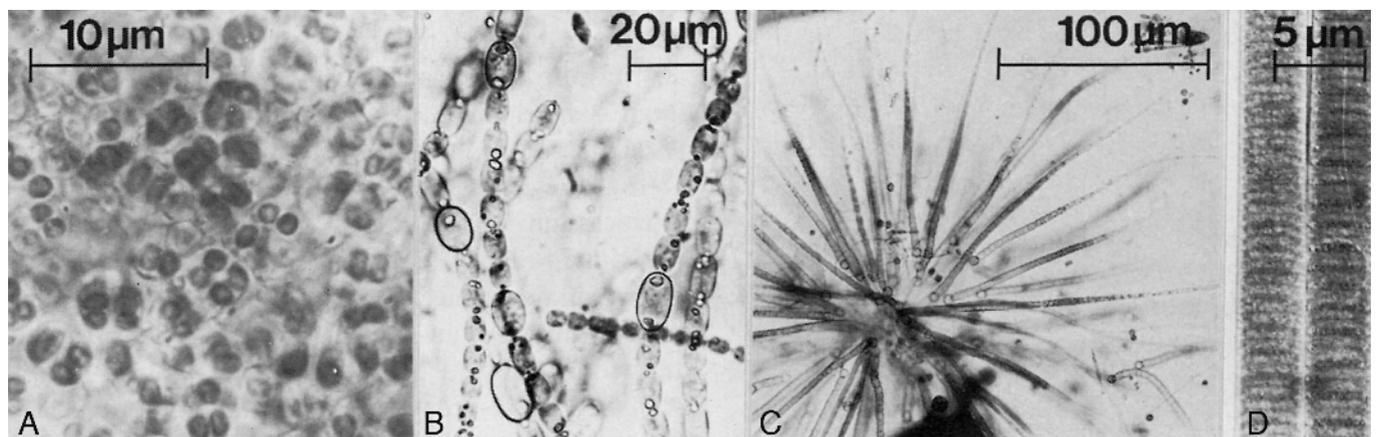
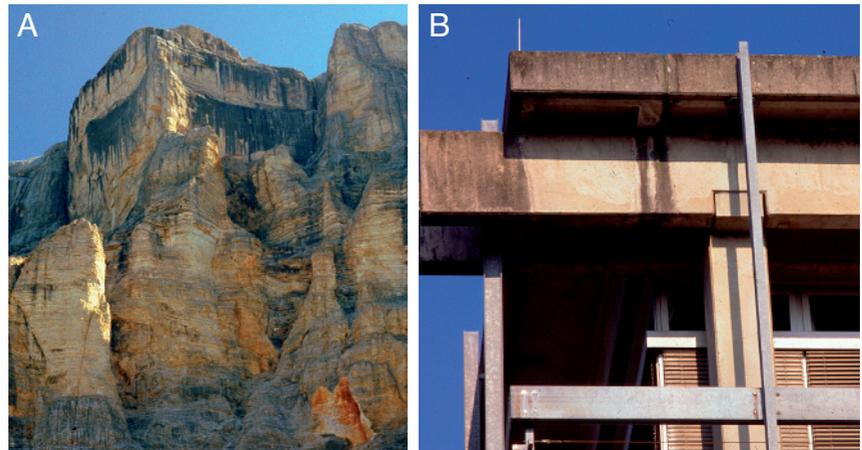


Abb. 1-6: Tintenstrichalgen (A) auf den Felsen der Dolomiten und (B) auf Sichtbeton.



Bestimmte Fadenzellen verlieren die Pigmente und bilden eine dickere Zellwand aus. Diese sog. *Heterocyten* haben besondere stoffwechselfysiologische Funktionen. Durch den Verlust der Fähigkeit zur Photosynthese und O_2 -Bildung und wegen der diffusionshemmenden Wirkung der dicken Zellwand können im Inneren dieser Zellen niedrige Sauerstoffkonzentrationen aufrechterhalten werden. Dies schafft die Voraussetzung für die Aktivität des Enzymkomplexes der *Nitrogenase*, mit dem viele Cyanobakterien zur Stickstoffernährung Luftstickstoff (N_2) zu Ammoniak (NH_3) reduzieren können (Kap. 16.3.2).

Durch Schleimabscheidung können Cyanobakterien langsame Kriechbewegungen durchführen (bis zu $4 \mu m s^{-1}$) oder eigenartige Schwingungen vollziehen (z. B. die Gattung *Oscillatoria*). Geißeln besitzen Cyanobakterien nie.

Von ganz wenigen Ausnahmen abgesehen sind Cyanobakterien photo-autotroph. Die etwa 2000 bekannten Arten besiedeln sehr verschiedene Standorte: Gewässer, hauptsächlich Süßwasser (in bis zu $75^\circ C$ heißen Thermen), Böden, Baumrinden, Felsen (z. B. werden die bekannten „Tintenstriche“ an den Felswänden der Dolomiten von Cyanobakterien gebildet und finden sich auch an Sichtbetonbauten, Abb. 1-6). Dunkle Überzüge an Tontöpfen in Gewächshäu-

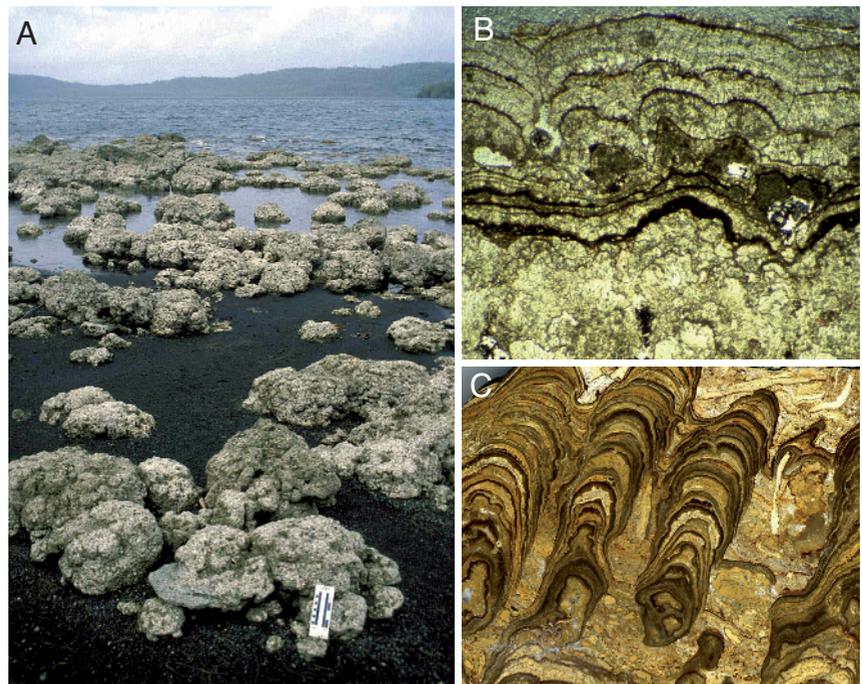


Abb. 1-7: Stromatolithen. (A) Rezente Stromatolithen im Kratersee von Niuafu'ou, Tonga (Photo: S. KEMPE). (B) Dünnschliff durch einen der in (A) gezeigten Stromatolithen aus dem Kratersee von Niuafu'ou (Photo: J. KAZMIERCZAK). (C) Dünnschliff durch einen Stromatolithen aus dem Präkambrium. Fundort Oruro; Bolivianische Anden (Photo: P. RÜDEL). Siehe auch Titelbild dieses Kapitels: Stromatolithen (*Conophyton*) aus dem Proterozoikum (ca. 10^9 Jahre alt – Mauretaniien bei Atar, Photo: O. L. LANGE, 1956).

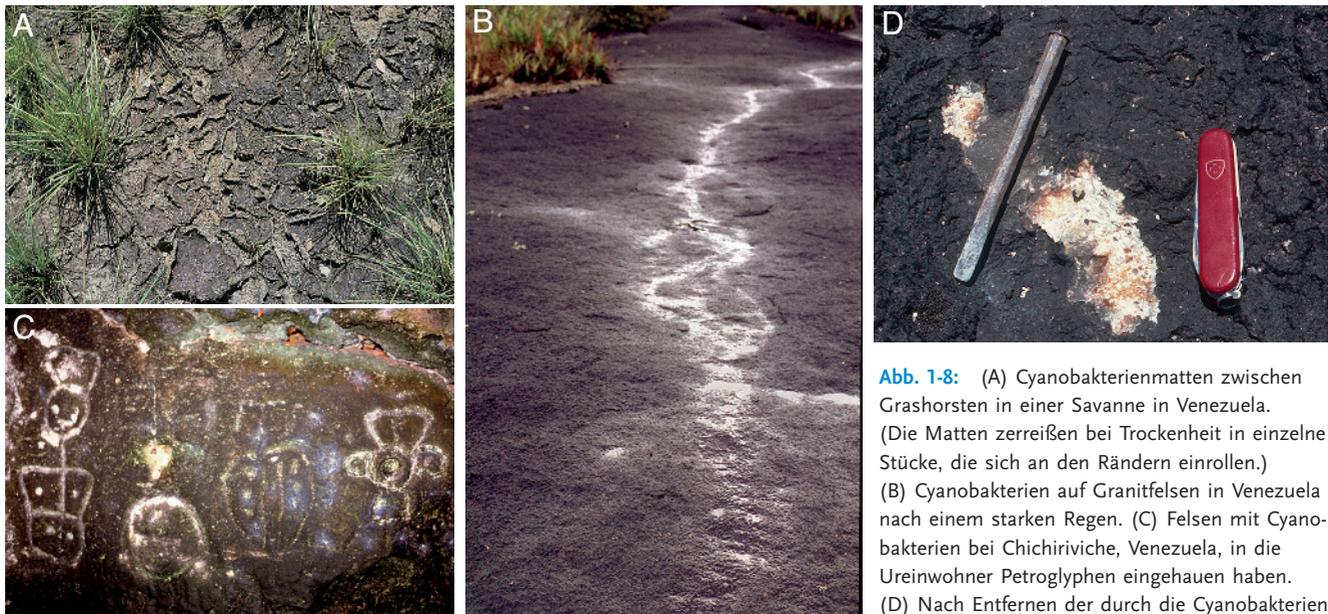


Abb. 1-8: (A) Cyanobakterienmatten zwischen Grashorsten in einer Savanne in Venezuela. (Die Matten zerreißen bei Trockenheit in einzelne Stücke, die sich an den Rändern einrollen.) (B) Cyanobakterien auf Granitfelsen in Venezuela nach einem starken Regen. (C) Felsen mit Cyanobakterien bei Chichiriviche, Venezuela, in die Ureinwohner Petroglyphen eingehauen haben. (D) Nach Entfernen der durch die Cyanobakterien schwarz gefärbten Felskruste kommt der weiße Granit zutage.

sern oder in Gießkannen im Wohnraum sind meistens Cyanobakterienkolonien. Cyanobakterien leben auch symbiotisch mit anderen Pflanzen, Tieren und Pilzen zusammen. Die bedeutendste Form dieser Symbiosen findet sich bei den Flechten. Flechten stellen *Exosymbiosen* zwischen Cyanobakterien- und Grünalgenzellen und Pilzfäden (Hyphen) dar (vgl. Kap. 29.2.3). Bei *Exosymbiosen* bleiben die Zellen der Partner frei. Dagegen werden bei *Endosymbiosen* Zellen des einen Partners in das Cytoplasma des anderen Partners aufgenommen. Die Beobachtung von Cyanobakterien als Endosymbionten spielt bei der Deutung der Evolution von eukaryotischen Zellen eine große Rolle (vgl. Abb. 1-4, Kap. 1.6.2, Kap. 29.2.1.1.3).

Die ersten Cyanobakterien haben schon im Präkambrium vor 10^9 Jahren gelebt. Dichte Matten von Cyanobakterien können durch Kalkabscheidungen Krusten, sog. *Stromatolithen*, bilden. Solche Stromatolithen sind als Fossilien aus der präkambrischen Zeit bekannt (Abb. 1-7). Cyanobakterienmatten bedecken auch heute z. B. in den feuchten Tropen fast jede vegetationsfreie Fläche, wie Felsen und offene Böden (Abb. 1-8).

1.5 Die eukaryotischen Zellen

1.5.1 Organisation: *Euglena*

Einfache Lebensformen eukaryotischer Einzeller sind freibewegliche Flagellaten. In der Evolution der grünen Organismen war der *Organisationstyp der eukaryotischen Algen* erstmals bei den *Glaucophyta* erreicht, einer sehr kleinen isolierten Gruppe von nur drei Arten. Die *Glaucophyta* sind für die Endosymbiontentheorie der Evolution eukaryotischer Zellen interessant (Kap. 1.6.2.3). Wir wollen die typische Organisation der eukaryotischen Zellen hier aber lieber anhand der *Euglenophyta* behandeln. Die Gattung *Euglena*, z. B. *Euglena gracilis*, ist nämlich besonders interessant. Sie steht nach der ernährungsphysiologischen Definition zwischen Pflanze und Tier. Bei Anzucht im Licht bilden sich grüne, autotrophe Individuen (also „Pflanzen“), bei Anzucht im Dunkeln und mit organischen Nährstoffen (Glucose oder Acetat) im Medium aber nichtgrüne, heterotrophe Individuen (also „Tiere“).

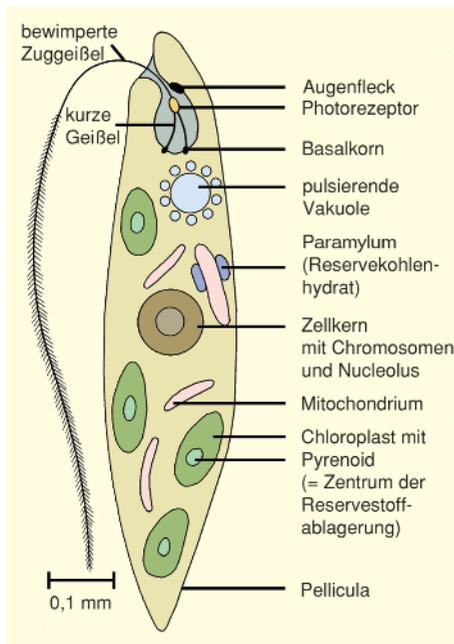


Abb. 1-9: Organisation der *Euglena*-Zelle.

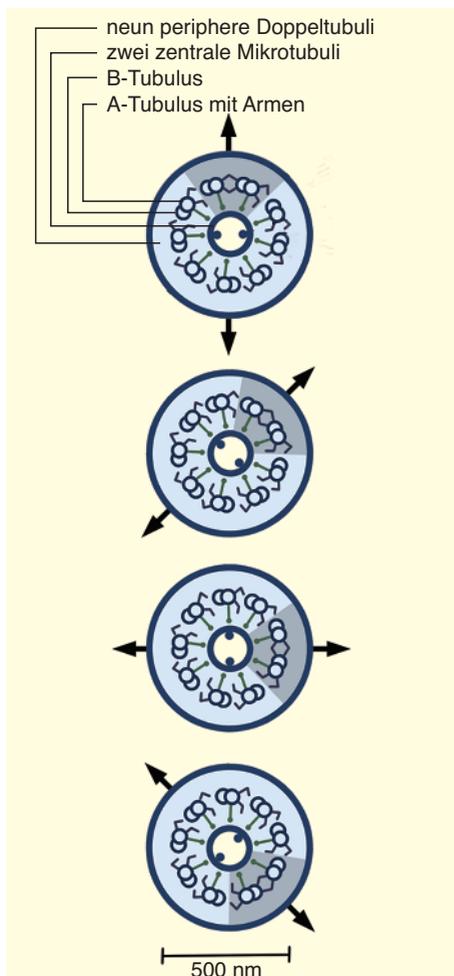


Abb. 1-10: Aufbau der Eukaryontengeißel aus 9 peripheren und 2 zentralen Tubuli.

Die Zellen sind komplex *kompartimentiert*. Sie besitzen ein internes System von Membranen (*Endomembransystem*), wodurch verschiedene Zellfunktionen vom sog. Grundplasma (*Cytosol*) abgegrenzt werden (Abb. 1-9). Die DNA ist in Form der *Chromosomen* organisiert, die im *Zellkern* lokalisiert sind, der von der Kernmembran umgeben ist. Als Besonderheit sind bei den Euglenen auch im Interphasekern kontrahierte Chromosomen sichtbar (vgl. Kap.?). Die Enzyme und Redoxsysteme der Atmung befinden sich in den *Mitochondrien*. Die entsprechende Ausrüstung zur Photosynthese liegt in den *Chloroplasten*. Mitochondrien und Chloroplasten sind bei den typischen Eukaryontenzellen vom Cytosol durch doppelte Membranhüllen abgegrenzt. Als weitere Besonderheit haben Euglenen eine dreischichtige Chloroplastenhülle (vgl. Kap.1.6.2.1 und Abb. 1-13).

Die äußere Begrenzung bildet bei *Euglena* keine feste Zellwand, sondern eine einfache, hauptsächlich aus Proteinen und Fetten bestehende flexible Hülle (*Pellicula*). Dies erlaubt den *Euglena*-Zellen einen gewissen Gestaltwechsel, sodass sie neben der charakteristischen Spindelform (Abb. 1-9) auch eine amöboide Form annehmen und Bewegungen mit Pseudopodien durchführen können. Dazu haben sie ein formgebendes Cytoskelett aus kontraktile Fibrillen (Kap. 8.2). Andere Flagellaten besitzen aber *starre Zellwände* aus Pectinen, Hemicellulose und Cellulose.

Der Name der Flagellaten beruht auf ihrer Begeißelung (*Flagellum*: Geißel). *Euglena* hat eine lange und eine kurze Geißel. Beide Geißeln sind mit je einem *Basalkörper* am Grunde einer *Geißelkammer* im Cytoplasma verankert. Die kurze Geißel verschmilzt mit der langen Geißel noch im Inneren der Geißelkammer. Die lange Geißel wirkt als Zuggeißel. Die *Euglena*-Zelle kann sich damit in der Sekunde um das Zwei- bis Dreifache ihrer Körperlänge fortbewegen.

Sehr charakteristisch ist der Feinbau der Geißeln. Einzellige bewegliche Formen mit einer, mehreren oder vielen Geißeln treten nicht nur bei den Flagellaten auf. In bestimmten vegetativen oder generativen Entwicklungsstadien finden sie sich noch bei den meisten höher entwickelten Organismen; als männliche Gameten (Spermatozoiden) im Tierreich bis hin zu den Wirbeltieren einschließlich der Hominiden und im Pflanzenreich bis zu den Gymnospermen (Nacktsamern wie Cycadeen, *Ginkgo*-Baum). Erst bei den Coniferen und Angiospermen (Bedecktsamern) ist dieses frei bewegliche, „monadale“ Stadium der Organisation ganz aus dem Entwicklungszyklus verschwunden (Kap.24.3).

Bau und Funktion der *Geißeln* sind in allen diesen Fällen die gleichen. Es handelt sich bei diesen Geißeln um einen Grundbaustein der Eukaryontenzelle. Durch die im Cytoplasma verankerten Basalkörper, von denen die Bildung der Geißeln ausgeht, sind sie auf fundamentale intrazelluläre Strukturen der Eukaryontenzelle zurückzuführen.

Die Geißel besteht aus neun peripheren und zwei zentralen Proteintubuli (Abb. 1-10). Die *zentralen Tubuli* sind spiralg umeinander gewunden. Sie haben eine stabilisierende und richtunggebende Funktion; eine Geißelkrümmung kann nur senkrecht zu ihrer Verbindungsebene erfolgen. Der eigentliche Bewegungsmechanismus liegt in den *peripheren Doppeltubuli* aus A- und B-Tubulus. Diese bestehen im Wesentlichen aus dem *Tubulin*. Die Arme des A-Tubulus bestehen dagegen aus *Dynein*. Wie bei der Muskelbewegung verkürzen und strecken sich die einzelnen beteiligten Proteine nicht selbst, sondern gleiten aneinander vorbei. Wellenförmig laufen Verkürzungen und Verlängerungen an der Geißel entlang. Den Dyneinarmen kommt dabei eine besondere Bedeutung zu. Sie haben ATP-spaltende Funktion (ATPase-Funktion) und vermitteln dadurch die Koppelung der Bewegung mit der Stoffwechselenergie. Außerdem spielen sie durch Bilden und Lösen von Bindungen mit dem B-Tubulus bei der Kraftübertragung eine Rolle (Abb. 1-10, gerasterte Sektoren). Die Geißelbewegung gleicht damit der Muskelbewegung.

Zur *Osmoregulation* besitzt die *Euglena*-Zelle eine pulsierende Vakuole. Wegen der hohen Konzentration osmotisch wirksamer Substanzen im Inneren der

Zelle (allein die Konzentration des wichtigen K^+ -Ions beträgt 100 bis 150 mM) unterliegt die im Süßwasser mit submillimolaren Ionenkonzentrationen lebende *Euglena* einem fortwährenden Einstrom von Wasser (Kap. 7.2). Da eine starre Zellwand fehlt, an der sich ein hydrostatischer Gegendruck (Turgordruck) aufbauen könnte, wird das Wasser in einer Vakuole gesammelt und in bestimmten Abständen nach außen entleert. Diese *pulsierende Vakuole* schrumpft, wächst und schrumpft in rhythmischen Abständen.

1.5.2 Schema der Eukaryontenzelle

Wenn man sich eine eukaryotische Zelle (*Eucyte*) im elektronenmikroskopischen Schnittbild ansieht, begegnet man auf den ersten Blick einer verwirrenden Fülle von Kompartimenten und Membransystemen. Neben den im vorangegangenen Abschnitt erwähnten Organellen (Zellkern, Chloroplasten, Mitochondrien) durchzieht die Zelle noch ein Endomembransystem, das *Endoplasmatische Retikulum* (ER). Durch den Fluss kleiner Vesikel, die sich von ihm abschnüren oder mit ihm verschmelzen, steht es mit der äußeren Plasmamembran, dem Plasmalemma, in Verbindung. Auf diese Weise bildet es auch weitere Organellen, z. B. die *Dictyosomen* (die in ihrer Gesamtheit den GOLGI-Apparat (Kap. 13.2.1) ausmachen) und die *Zellvakuolen*. Das ER legt sich als *Kernhülle* um den Zellkern (Nucleus) herum.

Mit einer einfachen Deutung der Membrangrenzen in diesem System gewinnen wir aus der *Eucyten-Theorie* der kompartimentierten Zelle nach EBERHARD SCHNEPF schlagartig einen Überblick und erschließen uns das Verständnis der Evolution der eukaryotischen Zelle (Abb. 1-11): *Jede Membran trennt eine wässrige Phase von einer plasmatischen Phase*. Wässrige Phasen sind dabei das Außenmedium, die vom ER abgegrenzten Räume oder Zisternen und Vesikel und die Zellvakuolen. Wässrige Phasen befinden sich auch zwischen den äußeren und inneren Membranen der Chloroplasten und Mitochondrien und in den Chloroplastenthylakoiden. Plasmatische Phasen sind das Cytosol, das Kernplasma, das Stroma der Chloroplasten und die Matrix der Mitochondrien.

In der aktiven, lebenden Zelle ist das Membransystem in ständiger Bewegung. Mitochondrien und Chloroplasten können sich teilen. Dabei bleibt ihr Plasma aber immer für sich und verschmilzt nie mit dem Grundplasma der Zelle. Die übrigen Kompartimente können Teile abschnüren oder mit anderen Kompartimenten verschmelzen. Dabei findet ein Membranfluss innerhalb der Zellen statt (Kap. 5). Wir unterscheiden also neben der wässrigen Phase drei plasmatische Phasen, die *nucleocytoplasmatische Mischphase* (Cytosol und Kernplasma), das *Mitoplasma* (Mitochondrien) und das *Plastoplasma* (Chloroplasten).

1.6 Evolution der Eukaryontenzellen

Wir haben gesehen, dass sich die Eukaryontenzellen von den Prokaryontenzellen der Archaeobakterien und der Eubakterien – wenn wir einmal vom Organell der Eukaryontengeißel absehen – durch den Besitz der folgenden cytologischen Strukturen unterscheiden:

- Endomembransystem,
- Zellkern,
- lineare Chromosomen,
- Mitochondrien,
- Plastiden (Chloroplasten).

Das *Endomembransystem* und der von ihm gebildete Zellkern sind in der Evolution der Eukaryontenzellen wahrscheinlich auf dem Wege der phagozytotischen heterotrophen Ernährung von Protoeukaryonten oder sogenannten *Urkaryonten*

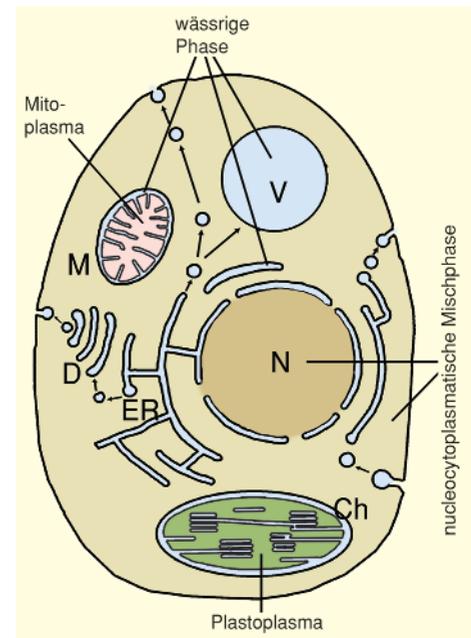


Abb. 1-11: Kompartimentierungsschema der Eukaryontenzelle nach E. SCHNEPF mit wässrigen Phasen und drei plasmatischen Phasen: nucleocytoplasmatische Mischphase, Mitoplasma (= „Matrix“ der Mitochondrien) und Plastoplasma (= „Stroma“ der Chloroplasten). Ch, Chloroplast; D, Dictyosom; ER, Endoplasmatisches Retikulum; M, Mitochondrium; N, Zellkern (Nucleus); V, Vakuole.

entstanden. Damit beschäftigt sich Kapitel 1.6.1. Dass die Eukaryontenzellen lineare Chromosomen haben, unterscheidet sie zwar von den meisten Prokaryonten, aber nicht grundsätzlich, denn es gibt auch bei einigen Bakterien lineare, also nicht ringförmige, Bakterienchromosomen und Plasmide. Die Mitochondrien und die Chloroplasten wurden von den Urkaryonten durch die Aufnahme von Atmung bzw. Photosynthese betreibenden Prokaryontenzellen als intrazelluläre Symbionten erworben. Damit beschäftigt sich Kapitel 1.6.2.

1.6.1 Urkaryonten

Wie haben die Urkaryonten ihr Endomembransystem gewonnen? Auch sie müssen Vorläufer gehabt haben. Diese Vorstufen müssen auch schon über wichtige Elemente einer nicht ganz einfachen Organisation verfügt haben. Wir nehmen an, dass sie sich durch Phagocytose ernährt haben, einen Prozess, den wir gut kennen, weil er auch von vielen rezenten heterotrophen Einzellern zur Nahrungsaufnahme benutzt wird. Dazu gehören vor allem Amöben. Bei der Phagocytose werden Nahrungspartikel vom Cytoplasma umflossen und in eine membranumgebene Nahrungsvakuole eingeschlossen, in der sie schließlich verdaut werden (Abb. 1-12).

Als phagocytotische Zellen können die Urkaryonten keine Zellwand besessen haben. Bei der Verdauung der durch die Phagocytose eingeschlossenen Nahrungspartikel bleibt die die Nahrungsvakuole umgebende Membran erst einmal übrig, und es ist die Frage, was weiter mit ihr geschieht. Wenn die Membranen vieler phagocytierter Nahrungsvakuolen nicht resorbiert wurden oder wenn die leeren Nahrungsvakuolen nicht wieder mit der äußeren Membran verschmolzen sind, kann das Membranmaterial zum Aufbau eines Endomembransystems gedient haben. Zur amöboiden Bewegung und zum Einschleusen der Nahrungsvakuolen müssen die Urkaryonten auch kontraktile Fibrillen eines Cytoskeletts (Kap. 8.2) besessen haben.

Die Urkaryonten müssen in linearen Chromosomen organisierte DNA gehabt haben, die dann in einen Zellkern eingeschlossen wurde. Die Kernhülle dürfte vom Endomembransystem gebildet worden sein. Das kennen wir genauso von den Zellkernen aller rezenter Eukaryonten, deren Kernmembran (Kap. 19.1) vom endoplasmatischen Retikulum gebildet wird. Dass lineare Chromosomen von einer solchen Kernmembranhülle eingeschlossen wurden, ist auch nicht unwahrscheinlich, denn wir kennen bei rezenten Prokaryonten lineare Chromosomen. Wir wissen auch, dass Bakterien-Chromosomen an der Plasmamembran angeheftet sind. So konnten solche Chromosomen auch ohne weiteres mit eingeschlossenen Vesikeln der Plasmamembran in das Endomembransystem und schließlich in den Zellkern der Urkaryonten gelangt sein. Zur Teilung von Zellkernen und Zellen war ebenfalls das Cytoskelett erforderlich (Kap. 8.2 und Kap. 19.3).

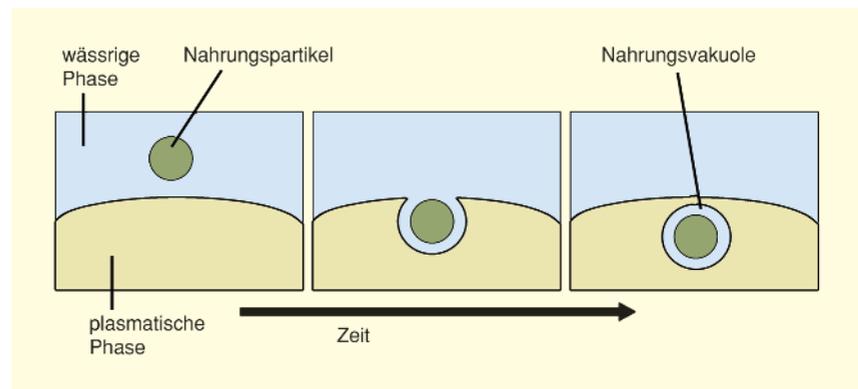


Abb. 1-12: Phagocytose eines Nahrungspartikels.

Fassen wir die Eigenschaften der Urkaryonten zusammen:

- keine Zellwand,
- keine Mitochondrien,
- keine Chloroplasten,
- äußere Plasmamembran mit der Bildung von Phagocytosevesikeln,
- Cytoskelett,
- Endomembransystem,
- Zellkern mit Chromosomen.

Es gibt noch heute rezente Protozoen, die diese Eigenschaften in sich vereinigen und die primär, offenbar nicht etwa durch sekundären Verlust, keine Mitochondrien haben. Solche ursprünglichen Einzeller werden unter dem Begriff *Archaezoa* zusammengefaßt. Die Organismenreiche der Archaeobakterien und der Eubakterien haben sich vor $3 \cdot 10^9$ Jahren voneinander getrennt. Um die gleiche Zeit war das dritte große Organismenreich der Eukaryonten durch seine Vorstufe, die Prokaryonten, ebenfalls bereits vertreten.

1.6.2 Endosymbiontentheorie der Evolution Mitochondrien und Chloroplasten enthaltender eukaryotischer Zellen

Die Phagocytose hat auch dem Erwerb der Organellen der Mitochondrien und der Chloroplasten durch die Prokaryonten in den Frühstadien der Evolution der eukaryotischen Zellen gedient. Die heterotroph, allein von reduzierten organischen Substanzen des Außenmediums lebenden Prokaryonten konnten aus den aufgenommenen Nahrungspartikeln Energie nur durch glykolytische Prozesse gewinnen. Die Prokaryonten-Zellen konnten einen großen Selektionsvorteil dadurch gewinnen, dass sie zunächst phagocytotisch aufgenommene, zur Atmung befähigte prokaryotische Zellen nicht abgebaut und verdaut, sondern als *Endosymbionten* in ihrem Cytoplasma behalten und sich ihrer speziellen Fähigkeiten bedient haben. Dadurch konnten sie die Energiegewinnung durch Atmungsprozesse gewaltig steigern. Die respiratorischen Endosymbionten haben sich dann zu Mitochondrien entwickelt, und die Wirtszellen sind zu heterotrophen Eukaryonten geworden. In einem weiteren Schritt sind dann Cyanobakterien-ähnliche prokaryotische Zellen aufgenommen worden. Dadurch wurden die Wirtszellen zur Photosynthese befähigt. Die Photosynthese betreibenden Endosymbionten haben sich zu Chloroplasten entwickelt. Die Wirtszellen wurden zu autotrophen Eukaryonten.

Die Vorstellung, dass die Mitochondrien und Chloroplasten eukaryotischer Zellen aus Endosymbionten hervorgegangen sind, wurde ursprünglich 1883 von A. F. W. SCHIMPER geäußert und 1905 von dem russischen Gelehrten K. MERESCHKOWSKY explizit formuliert und veröffentlicht. Zunächst allerdings galt die Hypothese als reine Ausgeburt der Phantasie, ein Makel, mit dem sie bis in die 1960er Jahre behaftet war. Die immensen modernen Fortschritte in der Erforschung der Ultrastruktur der Zellorganellen, ihrer Biochemie und ihrer Genetik haben die zu ihrer Zeit kühne Hypothese von SCHIMPER, MERESCHKOWSKY und einigen anderen Forschern wiederbelebt und glänzend rehabilitiert. Warum sind wir so überzeugt davon, dass heute nicht mehr von einer Hypothese, sondern von der Endosymbionten-Theorie die Rede ist? Dafür sprechen

- die Existenz rezenter eukaryotischer Zellen mit Phagocytose und ohne Mitochondrien (Kap. 1.6.1);
- der Vergleich der cytologischen und molekularbiologischen Eigenschaften von Mitochondrien und Chloroplasten mit rezenten heterotrophen und autotrophen Prokaryonten;
- die Beobachtung heute noch andauernder Bildung rezenter Endosymbiosen.

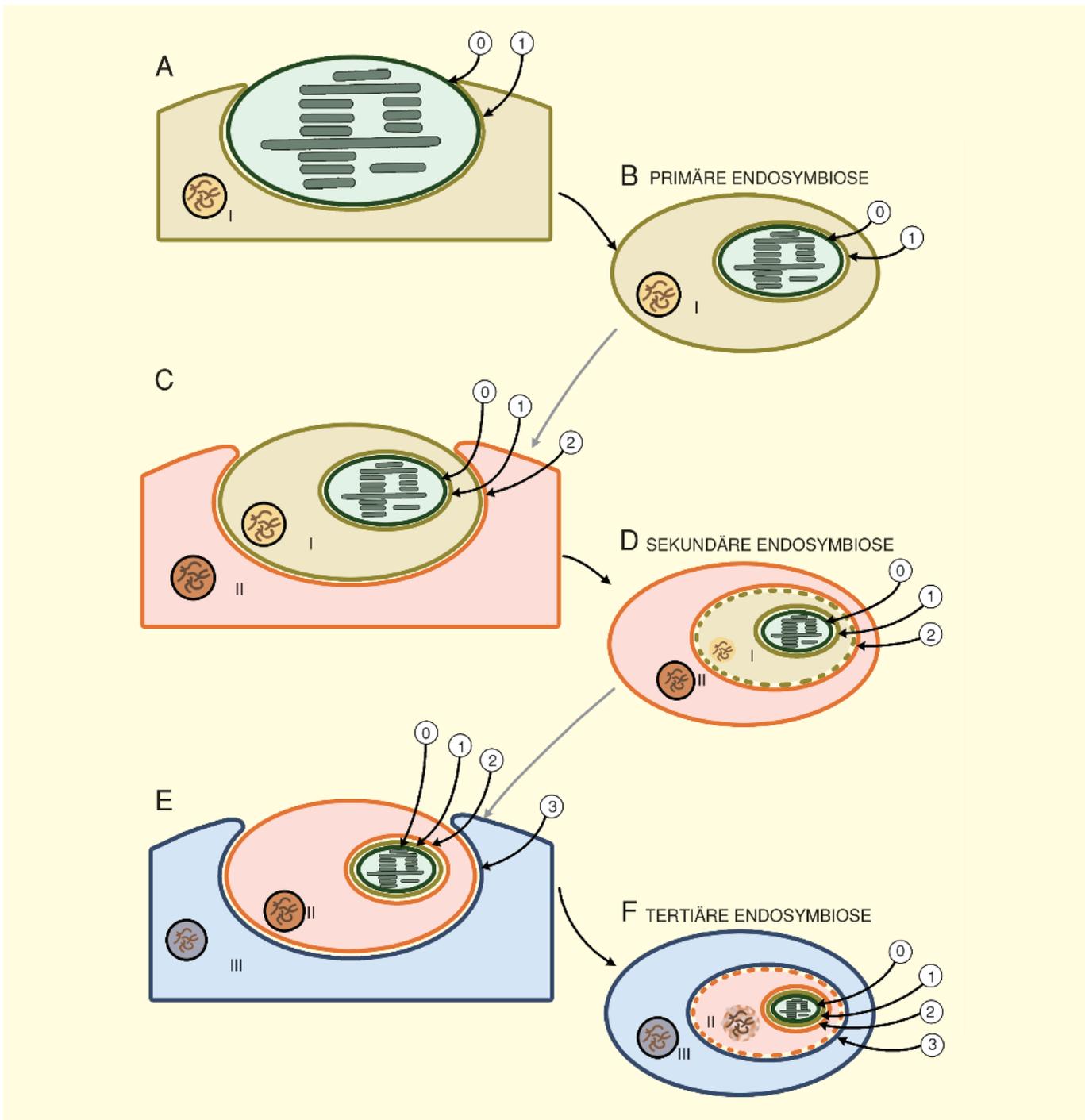


Abb. 1-13: Vorkommen von Chloroplasten mit mehr als zwei Hüllmembranen in verschiedenen Abteilungen der Algen und ihre Entstehungsweise über sekundäre und tertiäre Endosymbiosen. (A) Eine nichtgrüne eukaryotische Wirtszelle I (hellbraun) mit dem Kern I und der Phagozytosemembran 1 nimmt eine prokaryotische grüne (Cyanobakterien-)Zelle mit der Außenmembran 0 (blaugrün) als Endosymbiont auf. (B) In der primären Endosymbiose resultiert eine eukaryotische Zelle I, mit Chloroplasten mit der bekannten doppelten Membranhülle (0-1). (C) Eine nichtgrüne eukaryotische Wirtszelle II (rot) mit dem Kern II und der Phagozytosemembran 2 nimmt die grüne eukaryotische Zelle I als Endosymbiont auf. Die Außenmembran der Zelle I und ihr Cytoplasma mit den

Mitochondrien (hier nicht gezeigt) und dem Kern I werden abgebaut; der Kern kann als Nucleomorph, wie er in den Zellen mancher Algen noch zu sehen ist, rudimentär erhalten bleiben. (D) In der sekundären Endosymbiose entsteht eine eukaryotische Zelle II mit Chloroplasten mit einer dreifachen Membranhülle (0-1-2). (E) Eine nichtgrüne Wirtszelle mit dem Kern III (blau) und der Phagozytosemembran 3 nimmt die grüne eukaryotische Zelle II als Endosymbiont auf. (F) In der tertiären Endosymbiose entsteht nach Abbau der Außenmembran, des Cytoplasmas mit den Mitochondrien und des Zellkerns der Zelle II eine eukaryotische Zelle III mit Chloroplasten mit einer vierfachen Membranhülle (0-1-2-3).

Da wir heute annehmen, dass die grünen Eukaryontenzellen in der Evolution zuerst die respiratorischen und erst danach die photosynthetischen Endosymbionten erworben haben, sprechen wir in der Botanik auch von der *seriellen Endosymbiontentheorie*.

1.6.2.1 Cytologische und zellbiologische Beobachtungen

Membranhüllen von Mitochondrien und Chloroplasten:

- Bei den *Doppelmembranen* dieser Zellorganellen entsprechen die äußeren Membranen den Phagozytosevakuolen, die inneren Membranen den Plasmamembranen der phagozytierten prokaryotischen Zellen.
- Die Chloroplasten der eukaryotischen Zellen mit ihren Thylakoiden entsprechen rezenten prokaryotischen Cyanobakterienzellen. Bei den Grünalgen, den von ihnen hergeleiteten höheren Pflanzen und bei den Rotalgen haben die Chloroplasten tatsächlich nur die doppelte Membranhülle. Bei anderen Algen finden wir aber Chloroplasten mit einer dreischichtigen Hülle, nämlich z. B. bei *Euglena* (s. Kap. 1.5.1) und allen Euglenophyceen und bei den Dinophyceen (Kap. 21.1.1) oder gar mit einer vierschichtigen Hülle, z. B. bei Cryptomonaden (Kap. 21). Man kann das dadurch erklären, dass es nicht Prokaryonten waren, die phagozytotisch geschluckt wurden, sondern bereits Chloroplasten von Eukaryonten (doppelte Chloroplastenmembran + Phagozytosemembran → dreifache Hülle) oder gar ganze Eukaryontenzellen, von denen dann Teile abgebaut wurden (doppelte Chloroplastenmembran + Plasmamembran + Phagozytosemembran → vierfache Hülle). Durch das Vorkommen von Chloroplasten mit zwei, drei und vier Hüllmembranen geben die Algen wichtige Hinweise für die mehrfache, polyphyletische Entstehung eukaryotischer Zellen durch Endosymbiose. Wir sprechen dabei von primärer (doppelte Membranhülle), sekundärer (dreifache Membranhülle) und tertiärer (vierfache Membranhülle) Endosymbiose (Abb. 1-13).

Mitochondrien und Chloroplasten sind selbstständig teilungsfähig: ihre Replikation erfolgt unabhängig vom Zellzyklus und von der Kernteilung (Kap. 19.3) der Eukaryontenzelle.

Mitochondrien und Chloroplasten enthalten ihre eigene DNA, die in vieler Hinsicht den DNA-Molekülen der rezenten Prokaryonten entspricht:

- Sie ist zirkulär und in Kernäquivalenten (Nucleoiden, Kap. 1.4.2) konzentriert,
- sie ist der Membran angeheftet,
- ihr fehlen höher repetitive Basensequenzen (Introns, Kap. 20.4.3),
- typische Merkmale der Eukaryonten-Chromosomen, wie Histone und Nucleosomen (Kap. 19.2), fehlen.

Die DNA-gesteuerte Proteinbiosynthese läuft an den aus Proteinen und Ribonucleinsäure aufgebauten *Ribosomen* ab (Kap. 20.4.4). Nach dem Bau der Ribosomen und der Zusammensetzung der ribosomalen RNA stehen die Mitochondrien und Chloroplasten den Prokaryonten näher als den eukaryotischen Zellen. In der Basensequenz der ribosomalen Ribonucleinsäure besteht bei den Mitochondrien Verwandtschaft zu Purpurbakterien und bei den Chloroplasten zu Cyanobakterien.

1.6.2.2 Rezente Endosymbiosen

Es gibt zahlreiche Beispiele *rezenter Endosymbiosen* (Kap. 29.1), bei denen der Symbiont in das Cytoplasma des Wirtes aufgenommen wird:

- die urtümliche Riesenamöbe *Pelomyxa palustris* (Archamoebae) ohne Mitochondrien und stattdessen mit obligat endocytobiontischen Bakterien;

- 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 phagocytotisch 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 freibewegliche 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 organellenhaltige 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 Fusionsereignisse 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 Organellengenome werden auch gemeinsam gesteuert.

- Das molekularbiologische Zusammenwirken von Kerngenom und Organellengenomen 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.

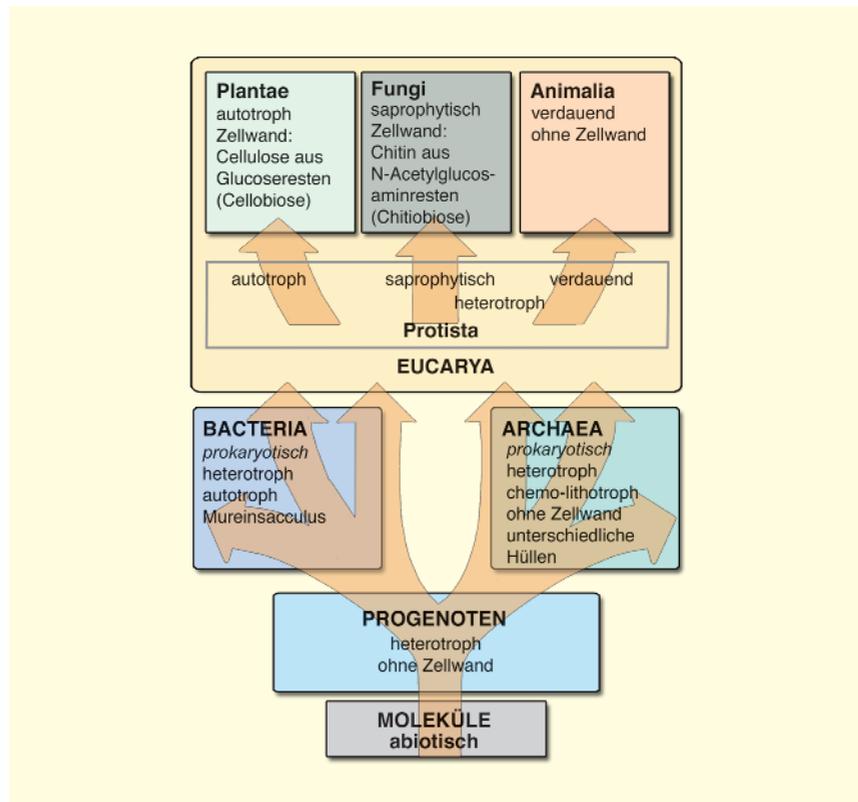
Eine alternative Hypothese, die sogenannte Hydrogen-Hypothese, versucht daher, ohne die Annahme von Urkaryonten auszukommen und nimmt an, dass die ersten kompartimentierten Eucyten aus einer zellulären Symbiose von methanogenen Archaea mit α -Proteobakterien hervorgingen. Die α -Proteobakterien bilden unter anaeroben Bedingungen H_2 , das die Archaea für die Methanproduktion benötigen. Die Symbiose machte die methanogenen Archaeobakterien 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 Phagozytose 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 Archaeobakterium 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 Mitochondrienäquivalente, 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 Archaeobakterien und Eubakterien ebenso groß ist, wie zwischen jeder dieser beiden prokaryotischen Gruppen und den Eukaryonten. In mancher Hinsicht stehen die Archaeobakterien den Eukaryonten sogar näher als den Eubakterien. So muss man schließen, dass aus gemeinsamen Vorfahren (*Progenoten*) drei Domänen entstanden sind, die *Archaeobakterien* (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 Zersetzer 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 Archaeobakterien 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 O_2 -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 kompartmentiert.
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, Archaeobakterien 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 Organellen 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.

