

A.
Anfänge

1

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*. Er hat zwei verschiedene Möglichkeiten des Eindringens. Einmal 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 (rezenten) 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 nun 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. Es ist der Weg, den auch die biologische Systematik geht, z. B. die Pflanzensystematik, die versucht, ein natürliches System der Pflanzen zu erarbeiten, in dem die etwa eine halbe Million bisher bekannten lebenden Pflanzenarten möglichst nach ihren natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen, d. h. nach ihrem „Stammbaum“, geordnet werden.

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.

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 Urgewit-

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
15–14	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 (Ordovizium), alle großen Algengruppen voll entwickelt, viele der heute bekannten großen Tierstämme existent, Übergang der Organismen zum Landleben: die ersten Sprosspflanzen als Landpflanzen, 2% O_2 in der Atmosphäre
0,2–0,1	Auftreten der ersten Angiospermen (Unter-Kreide)

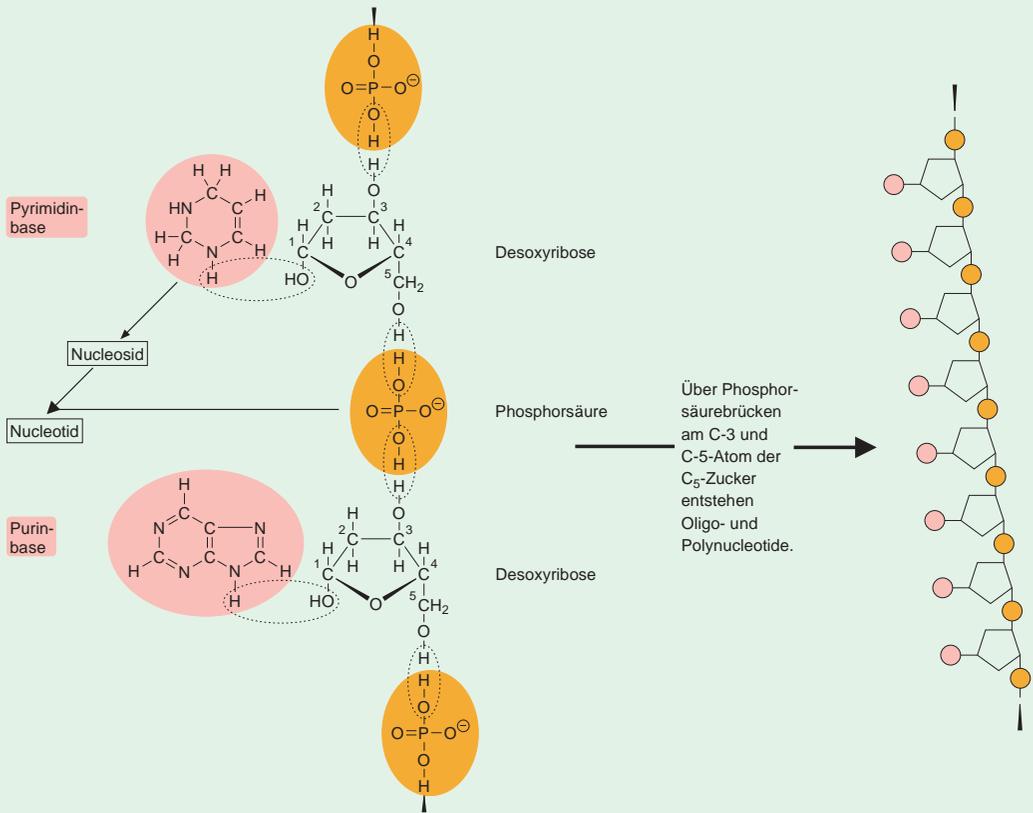
ter konnten auf der sich abkühlenden Erdoberfläche die *Urmeere* entstehen. Verschiedene, mehr oder weniger reduzierte Gasmoleküle in der Atmosphäre dienten dann als Substrate für die *chemische Evolution*. Die Energie von Blitzentladungen ermöglichte die Synthese einfacher organischer Moleküle, und 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), und 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

Kompakt 1-4 Nucleoside und Nucleotide



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

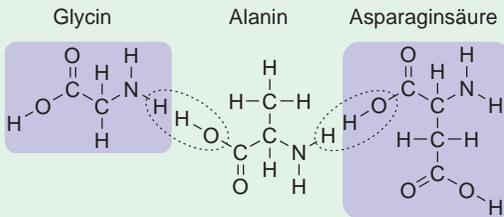
entstehen Polynucleotide der Ribonucleinsäure (RNA); tritt an ihre Stelle die Desoxyribrose, bildet sich Desoxyribonucleinsäure (DNA)

sich *Nucleotide* (Kompakt 1-4). Aminosäuren lagern sich über die Peptidbindung zu Peptiden, mit steigender Zahl der Bausteine zu Oligopeptiden und schließlich zu *Proteinen* zusammen (Kompakt 1-5, Kap. 11-2). Die drei Stoffgruppen ermöglichten die grundlegenden Ereignisse, die für die Entstehung der ersten einfachen Vorstufen des Lebens, der Urzellen oder Progenoten, ausschlaggebend waren:

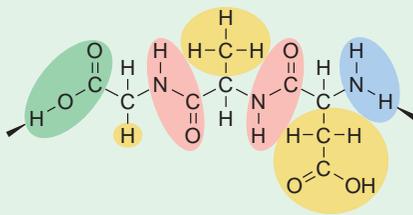
- *Abgrenzung*. Durch ihren hydrophilen „Kopf“ und ihre hydrophoben oder lipophilen

„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 gegenüberliegenden 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 kön-

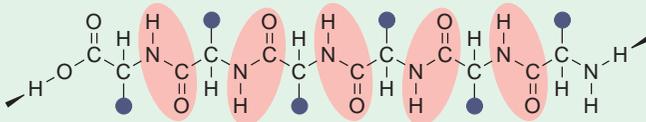
Kompakt 1-5 Die Peptidbindung



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.



nen Einschlüsse enthalten; solche *Koazervate* könnten in der Ursuppe entstanden sein.

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 Doppel-

funktion 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 Dif-

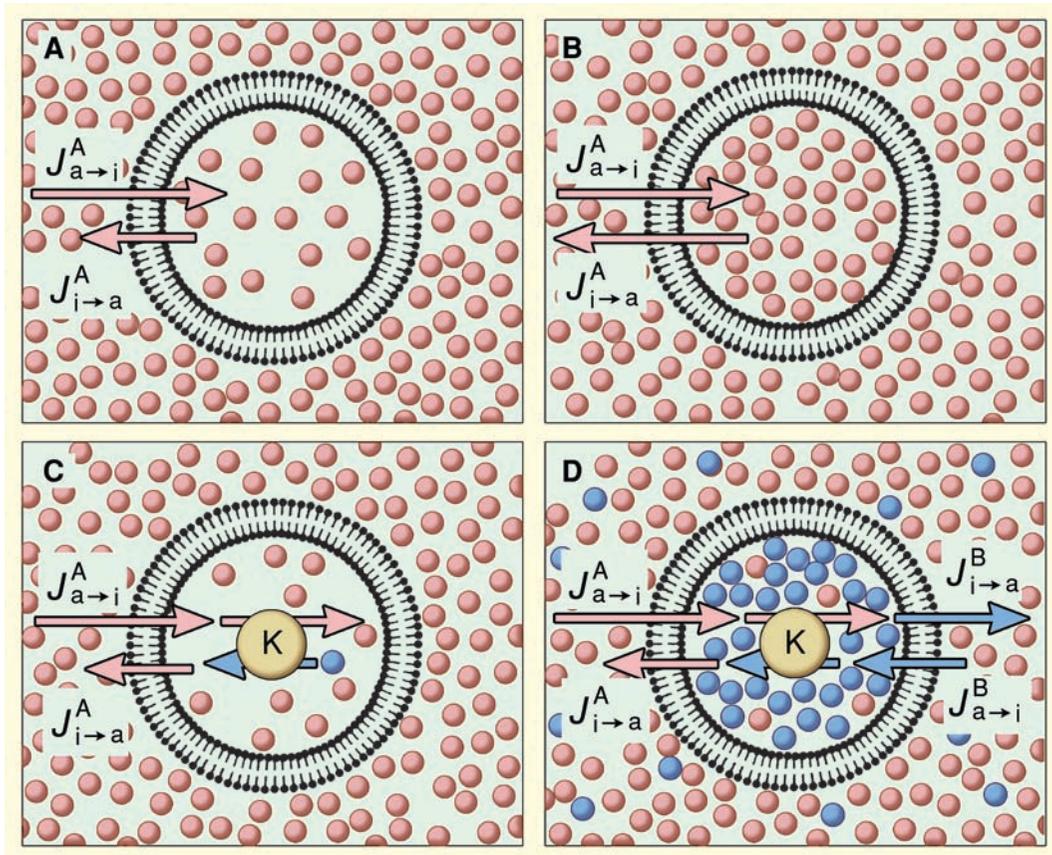


Abb. 1-1 Koazervate Tröpfchen und die Substanzflüsse an ihren Membranen. Die Substanzflüsse, J , sind Diffusionsprozesse (vgl. Kap. 4.2); sie sind durch Pfeile und die Reihenfolge der Indizes a (außen) und i (innen) sowie die Buchstaben A bzw. B für die diffundierenden Teilchen gekennzeichnet. (A)→(B): 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.

fusion durch die Membran führen. Aber mit dem Ausgleich der Konzentrationsunterschiede 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 Weise eine chemische Reaktion $A \rightarrow B$ im Tröpfcheninneren sehr viel rascher abließ 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:

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

- *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. 16.4.2). Erste hypothetische makromolekulare Katalysatoren waren daher zunächst wahrscheinlich chemische Strukturen, die der RNA (Kompakt 1-4) ähnelten. Aus einer solchen präRNA-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.

1.3

Die Ernährungsweise

Eine ganz andere Frage ist, wie die ursprünglichen (primordialen) Zellen den Energiebedarf für den Aufbau und Erhalt ihrer Strukturen und ihren Stoffwechsel bestritten haben. Hierzu gibt es zwei hypothetische Erklärungen. Die Vorstellung von der Ursuppe sagt, dass sie *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

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). (s. auch Kompakt 16-3)

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.

(s. Kap. 8.2.2.1). 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 unabhängig von den Energieumsetzungen im Urmeer, von organischen Substanzen in dem sie umgebenden Milieu oder von geochemischen Reaktionen. Sie konnten die Energie absorbiert Lichtquanten für die Assimilation anorganischer Substanzen als Bau- und Betriebsstoffe für ihren Stoffwechsel ausnutzen. Damit erwarben sie einen außer-

ordentlichen Vorteil. Sie waren *photo-autotroph* oder *photo-lithotroph* (Kompakt 1-7). Wenn wir die ernährungsphysiologische Gliederung der Organismenreiche (s. Abb. 1-11) 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. Dies entwickelte sich in der *Evolution der Photosynthese* erst schrittweise aus Vorstufen, wo das CO_2 durch Reduktionsäquivalente $[2H]$ aus anderen Molekülen als dem H_2O reduziert wurde (Kap. 2.6.3). Mit der photosynthetischen Spaltung des Wassers zu Reduktionsäquivalenten $[2H]$ und O_2 (Kap. 2.6.4) 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 (Kap. 2.6.5).

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);

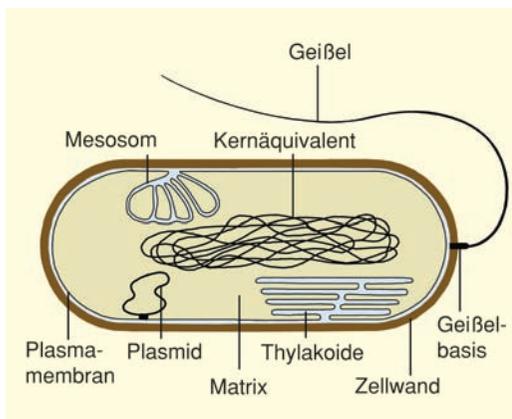


Abb. 1-2 Schema einer Bakterienzelle.

- Makromoleküle zur Oberflächenbildung und *Katalyse* (Proteine, Enzyme);
- membrangebundene Redoxsysteme zur *Energieübertragung* (Kap. 7.2.3, Kap. 8.2.1).

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 bis $4 \cdot 10^9$ Jahre alten Ablagerungen und Gesteinen 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.

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. 1.6).

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 (Kap. 8.2.2.1) oder heterotroph.

1.4.2

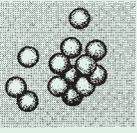
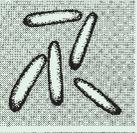
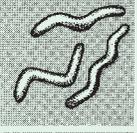
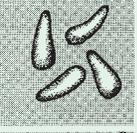
Eubakterien

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. 1.6, Abb. 1-11). Man kann die Eubakterienzellwand als ein makromolekulares Netz von Muropeptiden aus Aminozuckern und Aminosäuren ansehen (*Mureinsacculus*), in das die Zelle eingehüllt ist. Ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal bietet die GRAMSche 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. 4.4, Kap. 4.5) lokalisiert. Sie trägt die Redoxsysteme der Atmungskette (Kap. 7.2.3). Dazu können zur Oberflächenvergrößerung auch Membraneinstülpungen in das Innere der Zellen gebildet werden (*Mesosomen*). Bei den photoautotrophen Bakterien bilden andere Einstülpungen der Plasmamembran die *Thylakoidstapel*. Unter Thylakoiden versteht man die

Kompakt 1-8 Formen rezenter Bakterien

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

durch diese Membranen abgegrenzten Räume innerhalb des Cytoplasmas. Die Thylakoidmembranen tragen das Chlorophyll und die Redoxsysteme der photosynthetischen Elektronentransportkette (Kap. 8.2.1).

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 fädi-

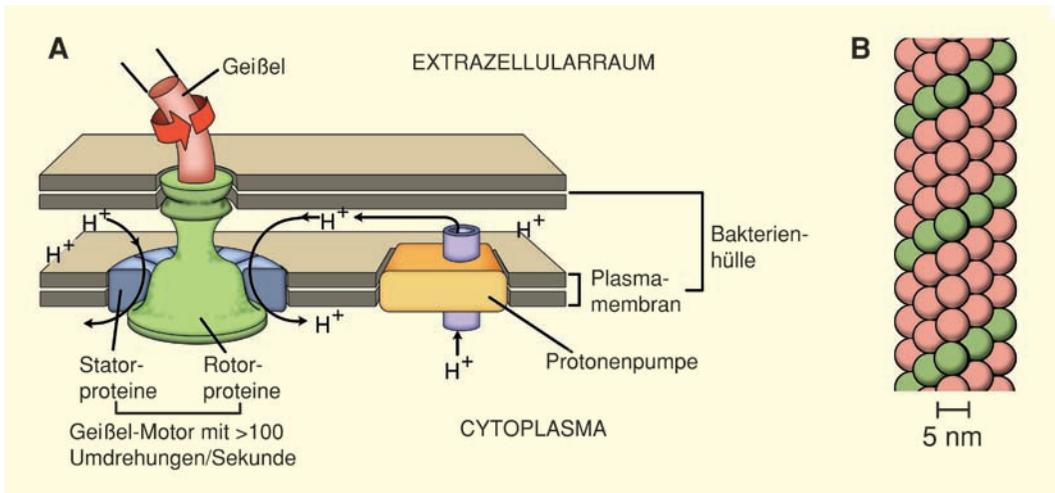


Abb. 1-3 Molekularer Motor der Bakteriengeißel, angetrieben durch eine Protonenpumpe mit Rotor- und Statorproteinen (A) (in Anlehnung an ALBERTS, B. et al.: *Molekularbiologie der Zelle*, 4. Aufl., Wiley-VCH, Weinheim 2004) und den globulären Flagellinmolekülen der Geißel (B).

ges 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, die mit der Geißel rotieren, was durch Statorproteine stabilisiert wird (Abb. 1-3). Der Antrieb ist ein von einer Protonenpumpe in der Membran (Kap. 4.3) aufgebauter Protonengradient und das Ganze ein molekularer Motor vergleichbar den ATP-synthetisierenden ATPasen der Mitochondrien (Kap. 7.2.5) und Chloroplasten (Kap. 8.2.1.6, Abb. 8-10).

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. 8.6) oder Photosynthese

(Kap. 8.2, Kap. 2.6.3). Ihre Kleinheit und Leichtigkeit 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 O_2 -Entwicklung (Kap. 2.6.4) wie alle Pflanzen. Man kann 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

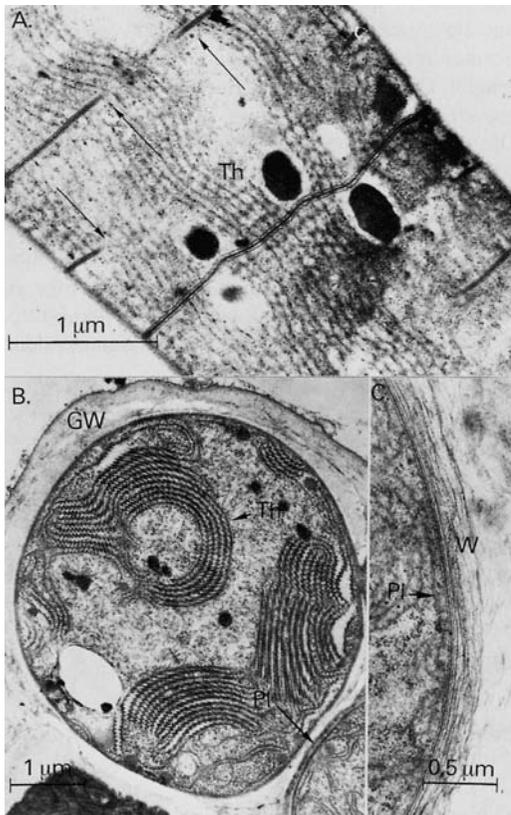


Abb. 1-4 Cyanobakterienzellen (elektronenmikroskopische Aufnahmen von E. STENGL). (A) Längsschnitt durch einen *Oscillatoria*-Faden mit irisblendenartiger Ausbildung neuer Querwände (Pfeile). (B) *Nostoc*-Zelle; endosymbiontisch (Kap. 25.1) in Wurzelzellen der Angiosperme *Gunnera*. (C) *Nostoc*-Zelle mit nach außen verschleimender Zellwand. GW, *Gunnera*-Zellwand; Pl, Plasmalemma (Außenmembran) der Cyanobakterien; Th, Thylakoidmembranen mit perlschnurartig aufsitzenden Phycobilisomen; W, Cyanobakterienzellwand.

die *Phycobilisomen* auf. Es handelt sich dabei um Komplexe aus gefärbten Proteiden (Chromoproteide, Kap. 11.3). Die farbgebenden prosthetischen Gruppen der Phycobiline werden von dem blauen Pigment *Phycocyan* und bei manchen Arten dem roten Pigment *Phycoerythrin* gebildet. Diese Farbstoffe bestehen aus einem offenen Tetrapyrrolysystem, wie die Gallenfarbstoffe und das Phytochrom (Kap. 12.5, Tab. 12-2). Das

blaue Pigment hat der ganzen Gruppe den Namen gegeben, die früher auch vielfach als *Blualgalen* 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* (Kompakt 26-1) 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.

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. 13.3.2).

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 heißen Thermen bis zu $75^\circ C$), Böden, Baumrinden, Felsen (z. B. werden die bekannten „Tintenstriche“ an den Felswänden der Dolomiten von Cyanobakterien gebildet und finden sich auch an Sichtbetonbauten). Dunkle Überzüge an Tontöpfen in Gewächshäusern oder in Gieß-

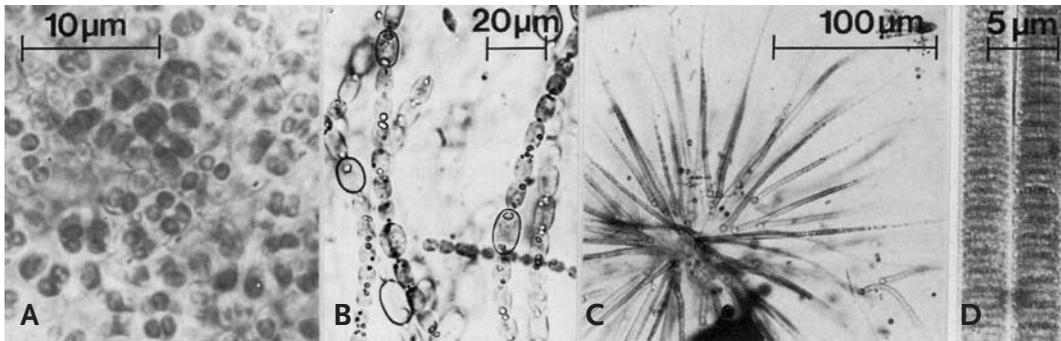


Abb. 1-5 Cyanobakterien. (A) Chroococcales-Coenobium. (B)–(D) Hormogonales: (B) *Nostoc* mit Heterocyten, (C) *Rivularia*, (D) *Oscillatoria*.



Abb. 1-6 Cyanobakterienmatten zwischen Grashorsten in einer Savanne in Venezuela. (Die Matten zerreißen bei Trockenheit in einzelne Stücke, die sich an den Rändern einrollen.)

kann 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. 25.2.2.2). 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, Abb. 25-7).

Die ersten Cyanobakterien haben schon im Präkambrium vor 10^9 Jahren gelebt. Dichte Matten von Cyanobakterien können durch Kalkabscheidungen (s. auch Kap. 17.1.5) Krusten, sog. *Stromatolithen*, bilden. Solche Stromatolithen sind als Fossilien aus der präkambrischen Zeit bekannt. Cyanobakterienmatten bedecken auch heute z. B. in den feuchten Tropen fast jede vegetationsfreie Fläche, wie Felsen und offene Böden (Abb. 1-6).

1.5 Die eukaryotischen Zellen

1.5.1

Organisation: *Euglena*

Einfache Lebensformen eukaryotischer Einzeller sind freibewegliche Flagellaten. Besonders interessant ist die Gattung *Euglena*, z. B. *Euglena gracilis*, die nach der ernährungsphysiologischen Definition zwischen Pflanze und Tier steht. 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“).

Hier sind nun erstmals bestimmte Zellfunktionen in besonderen *Organellen* lokalisiert, die durch Membranen vom sog. Grundplasma (*Cytosol*) abgegrenzt sind (Abb. 1-7). Das heißt, die

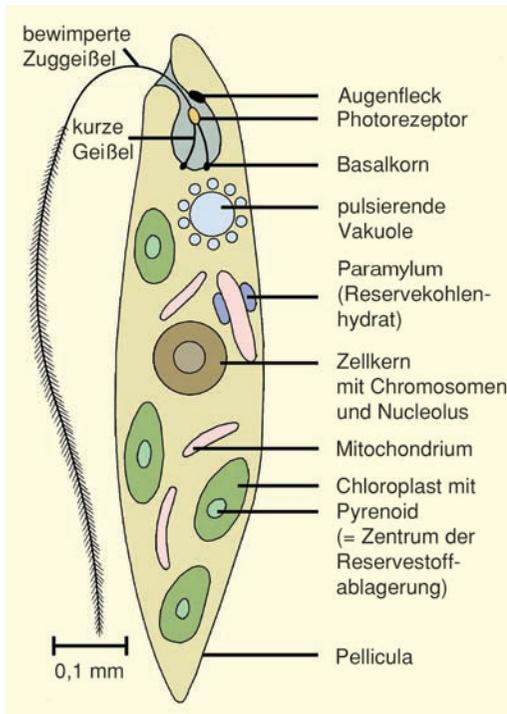


Abb. 1-7 Organisation der *Euglena*-Zelle.

eukaryotischen Zellen sind *kompartimentiert*. 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. 15.3). 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. 1.5.2 und 1.5.3, Abb. 17-30).

Die äußere Begrenzung bildet bei *Euglena* keine feste Zellwand, sondern eine einfache, hauptsächlich aus Proteinen bestehende flexible Hülle (*Pellicula*), die den Zellen einen gewissen Gestaltswechsel erlaubt. Andere Flagellaten besit-

zen aber *starre Zellwände* aus Pectinen, Hemicellulosen 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. Hier befindet sich eine lichtempfindliche Stelle (*Photorezeptor*). Darüber liegt ein rot gefärbter „*Augenfleck*“ aus Carotinen, der den Photorezeptor bei bestimmten Stellungen der Zelle durch Lichtabsorption beschattet, sodass die Zelle beim Herumschwimmen die Lichtrichtung wahrnehmen kann. 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.

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. 1-8). Die *zentralen Tubuli* sind spiralig umeinander gewunden. Sie haben eine stabilisierende und richtungs-

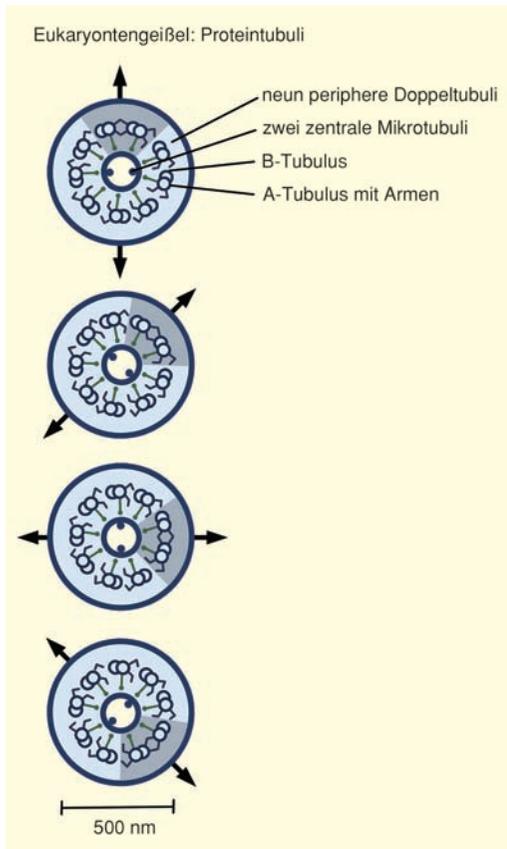


Abb. 1-8 Aufbau der Eukaryontengeißel aus 9 peripheren und 2 zentralen Tubuli.

gebende 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. 1-8, 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 unterliegt die im Süßwasser lebende *Euglena* einem fortwährenden Einstrom von Wasser (Kap. 5.2). 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 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 Reticulum* (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* 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 nach E. SCHNEPF schlagartig einen Überblick und erschließen uns das Verständnis der Evolution der eukaryotischen Zelle (Abb. 1-9): *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.

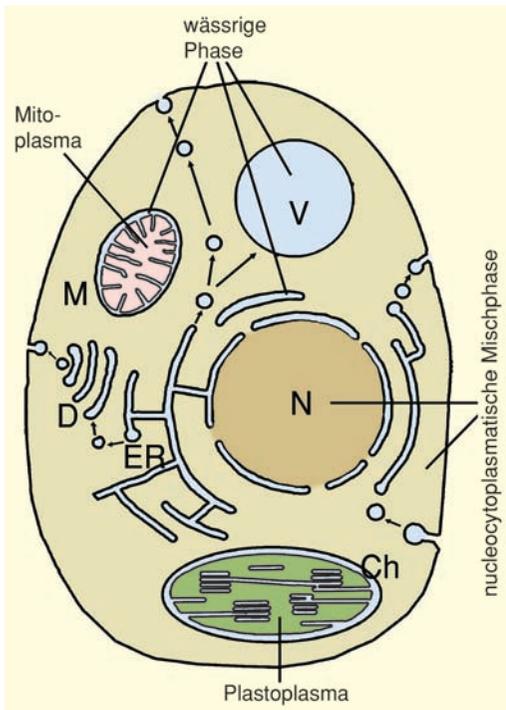


Abb. 1-9 Kompartimentierungsschema der Eukaryontenzelle nach E. SCHNEPF mit wässrigen Phasen und drei plasmatischen Phasen: nucleocytoplasmatische Mischphase, Mitoplasma (= „Matrix“ der Mitochondrien) und Plastoplasma (= „Stroma“ der Chloroplasten). Ch, Chloroplast; D, Dictyosom; ER, Endoplasmatisches Reticulum; M, Mitochondrium; N, Zellkern (Nucleus); V, Vakuole.

Wässrige Phasen befinden sich auch zwischen den äußeren und inneren Membranen der Chloroplasten und Mitochondrien und in den Chloroplastenthylakoiden. Plasmatische Phasen sind das Cytoplasma, 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. Wir unterscheiden also neben der wässrigen Phase drei plasmatische Phasen, die *nucleocytoplasmatische Mischphase* (Cytoplasma und Kernplasma), das *Mitoplasma* (Mitochondrien) und das *Plastoplasma* (Chloroplasten).

1.5.3

Endosymbiontentheorie der Evolution eukaryotischer Zellen

Unter den heterotrophen Einzellern gibt es viele Formen, die ihre Nahrung durch *Phagocytose* aufnehmen. Nahrungspartikel werden vom Cytoplasma umflossen und in eine membranumgebene Nahrungsvakuole eingeschlossen, in der sie schließlich verdaut werden (Abb. 1-10).

Auf ähnliche Weise haben die eukaryotischen Zellen in den Frühstadien ihrer Evolution die

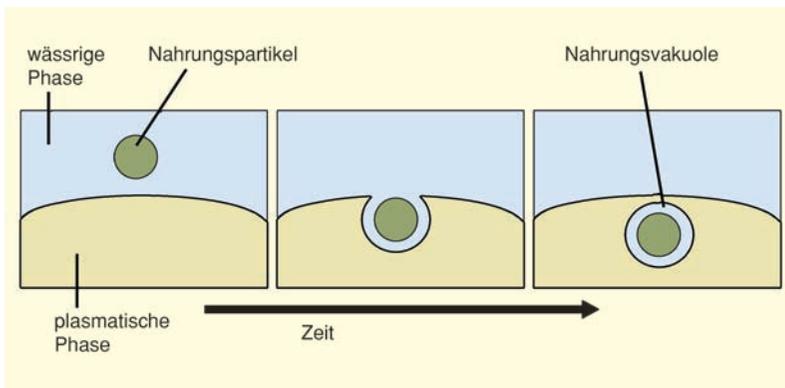


Abb. 1-10 Phagozytose.

Organellen Chloroplasten und Mitochondrien erworben. Eine heterotrophe, allein von reduzierten organischen Substanzen des Außenmediums lebende prokaryotische Zelle konnte einen großen Selektionsvorteil dadurch gewinnen, phagocytotisch aufgenommene, zur Atmung oder zur Photosynthese befähigte prokaryotische Zellen nicht zu verdauen, sondern sie als *Endosymbionten* in ihrem Cytoplasma zu behalten und sich ihrer speziellen Fähigkeiten zu bedienen.

Viele Eigenschaften des Systems der eukaryotischen Zelle sprechen für diese ursprünglich 1883 von A. F. W. SCHIMPER formulierte Hypothese, die sich vor allem Dank der modernen Molekularbiologie zu einer fundierten Theorie entwickelt hat:

- *Die Doppelmembranen von Mitochondrien und Chloroplasten:* Die äußeren Membranen dieser Organellen entsprechen den Membranen der Phagocytosevakuolen, die inneren Membranen den Plasmamembranen der phagocytierten prokaryotischen Zellen. Bei Chloroplasten mit einer drei- oder gar vierschichtigen Hülle, wie wir sie bei bestimmten Algen finden (z. B. dreifache Hülle bei *Euglena*, s. Kap. 1.5.1, Abb. 17-30), denkt man daran, dass es nicht Prokaryonten waren, die phagocytotisch geschluckt wurden, sondern bereits Chloroplasten von Eukaryonten (doppelte Chloroplastenmembran + Phagocytosemembran → dreifache Hülle) oder gar ganze Eukaryontenzellen, von denen dann Teile abgebaut wurden (doppelte Chloroplastenmembran + Plasmamembran + Phagocytosemembran → vierfache Hülle).
- Die *Chloroplasten* der eukaryotischen Zellen mit ihren Thylakoiden *entsprechen rezenten prokaryotischen Cyanobakterienzellen*.
- *Mitochondrien und Chloroplasten sind selbstständig teilungsfähig.*
- *Mitochondrien und Chloroplasten enthalten ihre eigene DNA*, die in ihrer fädigen Form den ringartigen DNA-Molekülen der rezenten Prokaryonten entspricht. Die DNA-gesteuerte Proteinbiosynthese läuft an den aus Proteinen und Ribonucleinsäure aufgebauten *Ribosomen* ab (Kap. 16.4.4). Nach dem Bau der Ribosomen und der Zusammensetzung der ribosomalen RNA stehen die Mitochondrien und Chloroplasten den Prokaryonten näher als den eukaryotischen Zellen. Die Erbinformation der DNA der Mitochondrien (*Chondriom*) und Chloroplasten (*Plastom*) codiert aber 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. 8.2.2.1) aus zwei Untereinheiten, von denen eine vom Plastom und die andere vom Kerngenom codiert wird (Kap. 8.2.2.1). Dies kann aber heute nicht mehr als Gegenargument gegen die Endosymbiontentheorie verwendet werden. Die Molekularbiologie hat einen umfangreichen intrazellulären *Gentransfer* zwischen Endosymbionten und Zellkern und auch zwischen verschiedenen Endosymbionten (Mitochondrien und Chloroplasten) und damit eine gewaltige Restrukturierung des genetischen Materials während der weiteren gemeinsamen Evolution der Ur-Wirtszellen und der Endosymbionten einwandfrei nachgewiesen, die dieses Zusammenwirken erklärt.
- Es gibt zahlreiche Beispiele *rezenter Endosymbiosen*, bei denen der Symbiont in das Cytoplasma des Wirtes aufgenommen wird:
 - Eukaryotische einzellige Algen in Hydrozoen (z. B. in der Süßwasserhydra und in Korallen, *Pocillopora*) und Meeremuscheln (*Tridacna*).
 - Prokaryotische Rhizobien (Knöllchenbakterien), die Luftstickstoff fixierende Symbiosen bilden, wobei ebenfalls bestimmte molekulare Funktionseinheiten vom Kerngenom des Wirtes und vom Bakteriengenom des Symbionten gemeinsam gesteuert werden (Kap. 25.2.1).
 - Prokaryotische Cyanobakterienzellen in Zellen von Pilzen oder höheren Pflanzen (Abb. 1-4, Abb. 25-7).
 - Chloroplasten aus eukaryotischen Algenzellen in den Zellen von Ciliaten oder Schnecken. Die Zellbestandteile außer den Chloro-

plasten 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.

- *Cyanome* (Wirt und Cyanelle, d. h. blaugrüner Endosymbiont), die taxonomisch dadurch auffallen, dass sie keiner der bekannten großen systematischen Gruppen zuzuordnen sind, und die möglicherweise Relikte der Evolution darstellen. Hier sind die Endosymbionten außerhalb ihrer Wirtszellen nicht mehr lebensfähig und haben funktionell bereits den Charakter eines Zellorganells angenommen.

Die vielfältigen Beispiele rezenter Endosymbiosen legen schon nahe, dass organellenhaltige Eukaryontenzellen vielfach oder polyphyletisch ent-

standen sein können, wie es auch in Abb. 1-11 dargestellt ist. Eine primäre eukaryotische Urzelle ist vielleicht monophyletisch durch einmaliges Einwandern von zwei prokaryotischen Zellen als spätere Mitochondrien und Chloroplasten entstanden. Neben diesen primären kennt man heute aber auch sekundäre und tertiäre Endosymbiosen, wo Plastiden oder ganze eukaryotische Zellen in eine Wirtszelle eingewandert sind, deren photosynthetische Organellen dann nicht nur zwei, sondern drei bzw. vier Hüllmembranen haben (Abb. 17-30).

1.6 Die Domänen und Reiche der Organismen

Die Evolution und die Gliederung der Organismen in Domänen und Reiche sind in Abb. 1-11 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 Organismen. 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 (*Sequenzhomologie*) 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. 16.4.5, 32.3.1.3). Damit entwickelt sich die Evolutionsforschung vom Errichten logischer, aber spekulati-

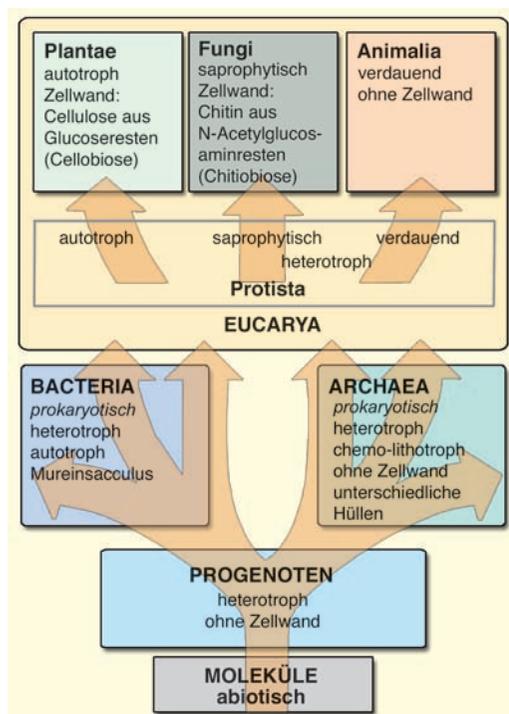


Abb. 1-11 Domänen (ARCHAEA, BACTERIA, EUCARYA) und Reiche (z. B. Plantae, Fungi, Animalia) der Organismen.

ver 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 Zersetzern 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 abgliedert, und die Reiche der *Plantae* und *Animalia* wurden vor $1,8 \cdot 10^9$ Jahren getrennt.

Zusammenfassung

Präbiotische Synthesen einfacher organischer Moleküle im Urmeer erlaubten die Entstehung erster Urzellen (*Progenoten*), und es entwickelte sich eine *Ribonucleinsäure-Welt* mit Katalysen, Speicherung und Weitergabe von Information durch RNA nach *Abgrenzung und Emanzipation von der Umgebung*. Dann entstand die *Desoxyribonucleinsäure-Welt* mit komplexer Synthese von Proteinen als Katalysatoren (*Enzyme*). Der Verbrauch der Ressourcen organischer Verbindun-

gen im Urmeer führte zur ersten Ernährungs- und Energiekrise, aus der die Ausnutzung der Energie des Sonnenlichts mit der Evolution der *Photosynthese* herausführte. Die grundlegend notwendige strukturelle und funktionelle Ausstattung lebender Zellen realisierte sich erst auf der Organisationsstufe der *Prokaryonten* und dann durch *Endosymbiose* solcher Zellen auf der Organisationsstufe der *Eukaryonten*. 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*.

Weiterführende Literatur

- ALBERTS, B., JOHNSON, A., LEWIS, J., RAFF, M., KEITH, R., WALTER, P. *Molekularbiologie der Zelle*. 4. Auflage. Wiley-VCH, Weinheim 2004.
- BERG, J., TYMOCZKO, J., STRYER, L. *Biochemie*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg-Berlin 2003.
- KAPLAN, R. W. *Der Ursprung des Lebens*. Thieme, Stuttgart 1978.
- MONOD, J. *Zufall und Notwendigkeit*. Piper, München 1996.
- SCHLEGEL, H. G. *Allgemeine Mikrobiologie*. Thieme, Stuttgart 1992.
- SMITH, J. M., SZATHMÁRY, E. *Evolution – Prozesse, Mechanismen, Modelle*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg 1996.
- STEBBINS, G. L. *Evolutionsprozesse*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1980.
- STRASBURGER, E. *Lehrbuch der Botanik*. 35. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg-Berlin 2002.
- WERNER, D. *Symbiosis of Plants and Microbes*. Chapman and Hall, 1992.

