

A close-up photograph of a tree trunk's cross-section, showing concentric growth rings in shades of brown and tan. A red pocket knife is placed vertically in the lower center of the image to provide a sense of scale. The text "Evolution, Energetik und Bau der Pflanzenzelle" is overlaid in white, bold, sans-serif font in the center of the image.

# Evolution, Energetik und Bau der Pflanzenzelle





# Einstieg in die Biologie pflanzlicher Zellen

## 1.1 Die Progenoten und die Evolution dreier grundlegender Erfordernisse des Lebens

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 vor  $4 \cdot 10^9$  Jahren von ganz einfachen Urzellen ausgegangen ist und nun zu hoch komplizierten Lebewesen, wie etwa den Blütenpflanzen, geführt hat.

Für das Verständnis der Entstehung von Lebewesen ist es wichtig zu wissen, dass in der *Ur-atmosphäre* 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 Atmos-

### Einstieg in die Biologie pflanzlicher Zellen

- Die Progenoten und die Evolution dreier grundlegender Erfordernisse des Lebens
- Die Prokaryonten und die Realisierung der drei grundlegenden Erfordernisse des Lebens
- Besondere Eubakterien: Die Cyanobakterien als prokaryotische Algen
- Die Eukaryonten-Zellen
- Endosymbiontentheorie der Evolution eukaryotischer Zellen
- Zusammenfassung und Übungsaufgaben
- Weiterführende Literatur

phäre 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 ein bis zwei Milliarden Jahren die Monomeren und schließlich die Oligo- und Polymeren biologisch wichtiger Moleküle. Solche Moleküle können sich in bestimmten Bereichen der Urmeere langsam angereichert haben. Wir sprechen dabei auch von der *Ursuppe*, in der das Leben entstanden ist.

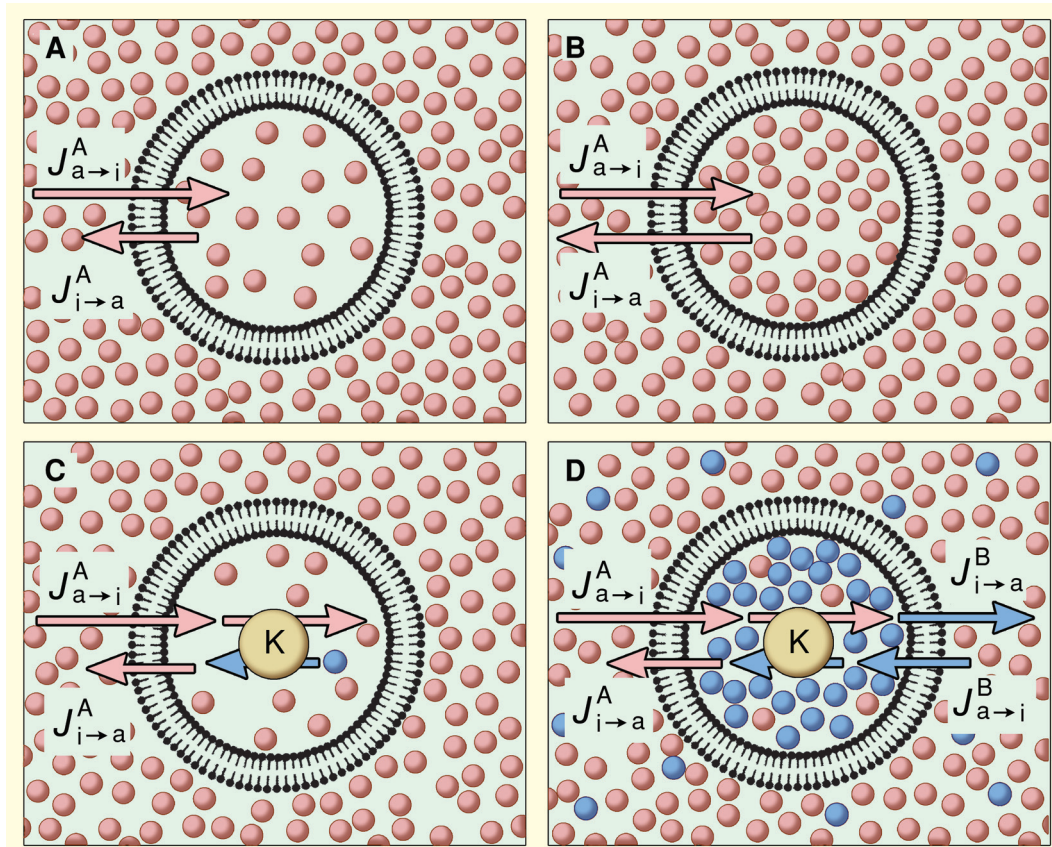
Bei der Entstehung der einfachsten Vorstufen des Lebens, der *Urzellen oder Progenoten*, waren drei besondere Ereignisse entscheidend. Man kann sich vorstellen, dass diese drei Ereignisse von drei verschiedenen polymeren Stoffgruppen oder Makromolekülen getragen wurden.



### 1.1.1 Abgrenzung von der Umgebung: Fette und Lipide

Zuerst musste durch Abgrenzung von der Ur-suppe ein neuer innerer Raum der Progenoten geschaffen werden. Dies konnte durch Fette und Lipide bewerkstelligt werden. *Fette und Lipide* setzen sich aus Fettsäuren und Glycerin zusammen (Kompakt 1-1). Durch ihren hydrophilen

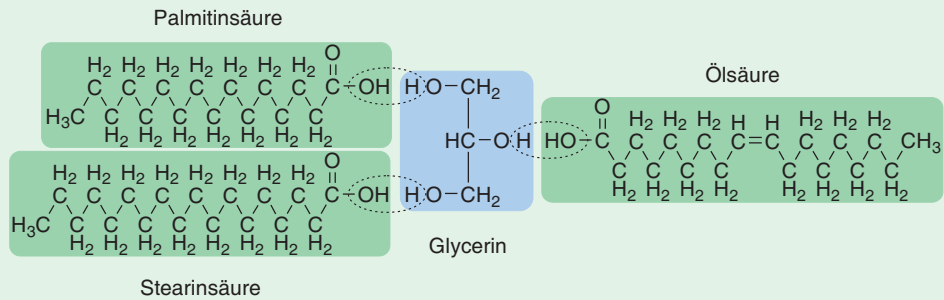
„Kopf“ und ihre hydrophoben oder lipophilen „Schwänze“ sind Lipidmoleküle amphipolar (Kompakt 1-1). Sie können im wässrigen Milieu Doppelfilme oder Membranen bilden und dadurch kleine Tröpfchen von der Lösungsphase abgrenzen (Abb. 1-1). In den Doppelfilmen zeigen die lipophilen Kohlenwasserstoff-Ketten zur Mitte und bilden den lipophilen Bereich der *Lipiddoppelmembran*. Die hydrophilen Pole grenzen an zwei wässrige Phasen an, die Außenphase und die



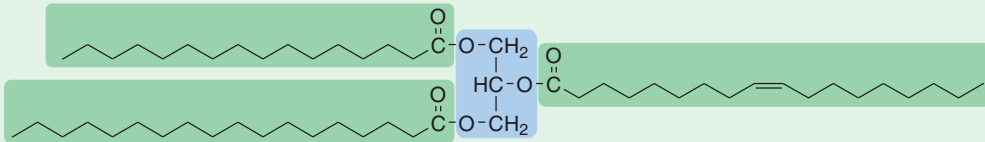
**Abb. 1-1** Koazervate Tröpfchen und die Substanzflüsse an ihren Membranen. Die Substanzflüsse,  $J$ , sind Diffusionsprozesse (vgl. Kap. 3.3); sie sind durch Pfeile und die Reihenfolge der Indizes  $a$  (außen) und  $i$  (innen) sowie die Buchstaben A bzw. B für die diffundierenden Teilchen gekennzeichnet. (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 Konzentrationsunter-

schied 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.

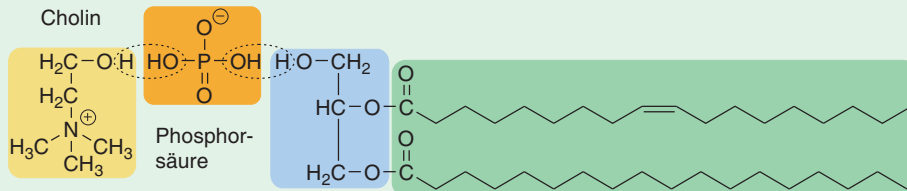
## Kompakt 1-1 Fette und Lipide



Durch Esterbildung über die Carboxylgruppe ( $-\text{COOH}$ ) von Fettsäuren (wie Palmitinsäure, Stearinsäure, Ölsäure, u.a.) und die alkoholische Hydroxyl- ( $-\text{OH}$ ) Gruppe von Glycerin entstehen Fette:



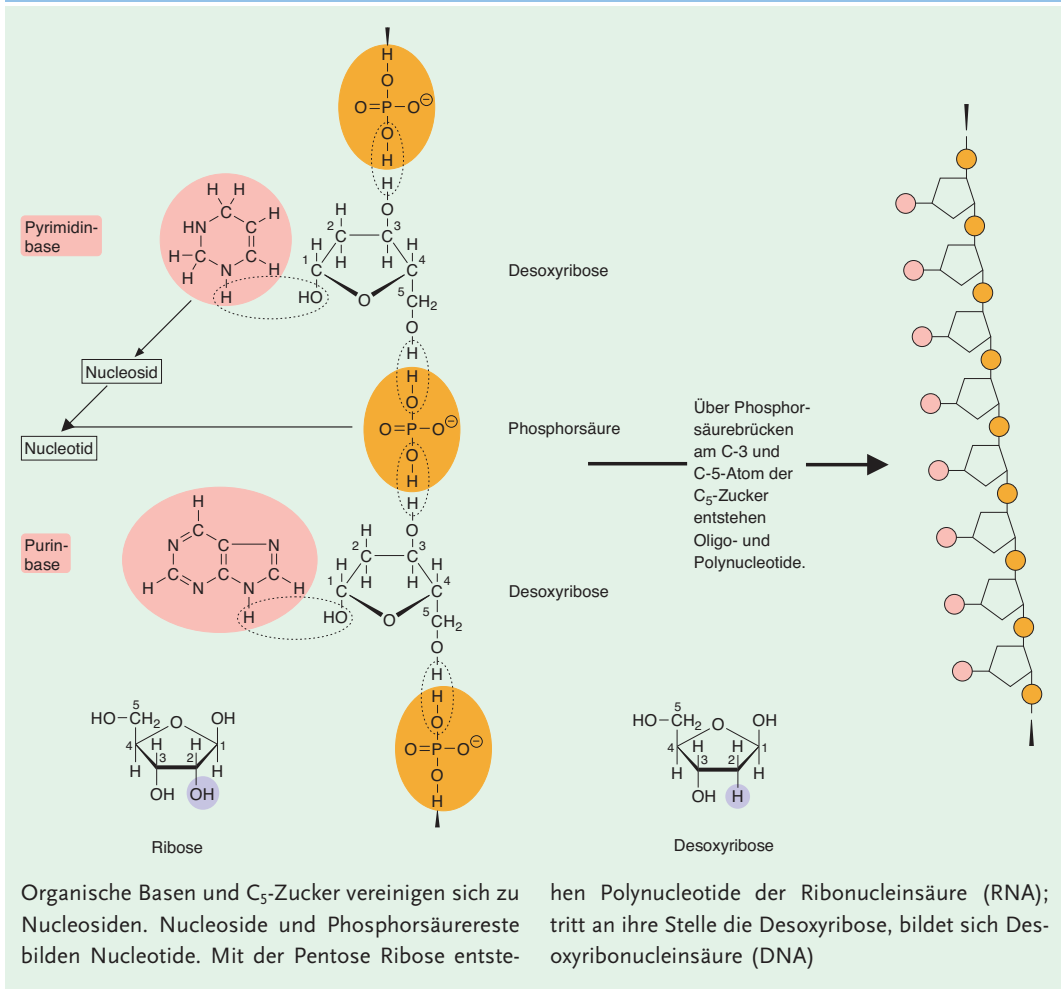
Kleine polare oder hydrophile Moleküle können beteiligt sein:



Es entstehen Lipide mit einem hydrophilen Pol oder Kopf und den Kohlenwasserstoffketten der Fettsäuren als hydrophobe Molekülschwänze:



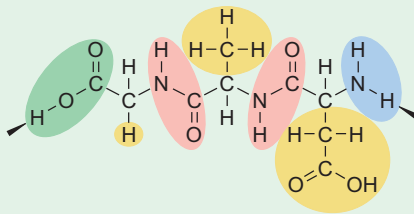
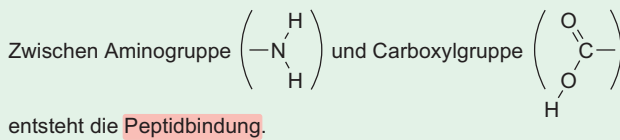
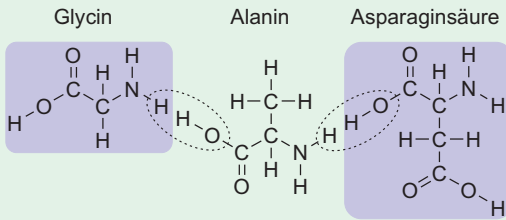
## Kompakt 1-2 Nucleoside und Nucleotide



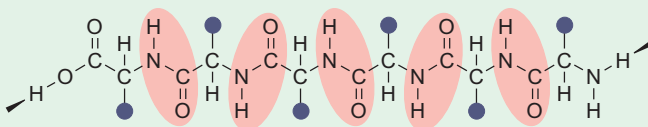
Innenphase des Tröpfchens. Würde der neu abgegrenzte Innenraum des Tröpfchens durch seine Membran von der Umgebung hermetisch abgeschlossen, wäre jede weitere Entwicklung ausgeschlossen. Also musste für die Entstehung lebender Zellen die Membranbarriere von Anfang an eine Doppelfunktion haben. Sie musste Abgrenzung und zugleich Kommunikation durch kontrollierten Stoffaustausch gewährleisten. Enthielt ein Tröpfchen 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. 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.

### Kompakt 1-3 Die Peptidbindung



Durch Kettenverlängerung am **Amino-Ende (-NH<sub>2</sub>)** und am **Carboxyl-Ende (-COOH)** (Pfeile!) entstehen höhere Oligopeptide, Polypeptide, Proteine.



#### 1.1.2 Emanzipation von der Umgebung: Polynucleotide und Peptide

Die Tröpfchen mit ihrer Lipidmembran können wie die Fettaggen auf einer Suppe Einschlüsse enthalten haben. Man hat sie deshalb auch als

*Koazervate* bezeichnet. Wenn ein solches Koazervat durch Zufall einen *makromolekularen Katalysator* mit eingefangen hatte, ergaben sich Entwicklungsmöglichkeiten. Durch Oberflächeneffekte bei der Anlagerung kleinerer Moleküle können Polymere die kleinen Substratmoleküle reaktionsbereiter machen; sie wirken katalytisch. Erste

hypothetische makromolekulare Katalysatoren waren daher zunächst wahrscheinlich chemische Strukturen, die der RNA (Kompakt 1-2) ähnelten. Aus einer solchen präRNA-Welt entwickelte sich dann eine RNA-Welt, wo die RNA sowohl chemische Umsetzungen katalysierte als auch der Verarbeitung von Information diente. Dann erfolgte eine *erste Arbeitsteilung* zwischen den Aufgaben der Katalyse und der Information. Die Funktion der RNA beschränkte sich nun auf die chemische Speicherung und Vermehrung der Information. Die katalytische Funktion wurde von anderen Katalysator-Polymeren, nämlich Peptiden und Proteinen aus Aminosäure-Bausteinen übernommen. Aminosäuren lagern sich über die Peptidbindung zu Peptiden, mit steigender Zahl der Bausteine zu Oligopeptiden und schließlich zu *Proteinen* zusammen (Kompakt 1-3). Wenn durch Oberflächeneffekte an Katalysator-Makromolekülen 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 thermodynamische 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.*

### 1.1.3 Speicherung und Weitergabe von Information: Ribonucleinsäure (RNA) und Desoxyribonucleinsäure (DNA)

Neben dem Erreichen besonderer Organisationsstufen mit einem oder mehreren makromolekularen Katalysatoren war die Entwicklung der Progenoten zu wirklichen, lebenden Zellen nicht ohne die Verarbeitung von Information über die etablierten Eigenschaften möglich. Beide Funktionen, Katalyse und Informationsverarbeitung, übernahm die RNA bis zu der ersten Arbeitsteilung, wo die katalytische Funktion von der RNA auf die Proteine überging. Die RNA speicherte Information und gab sie in autokatalytischer Funktion weiter. Die Information wird in Form der Reihenfolge verschiedener organischer Basen an den Polynucleotidsträngen festgehalten. 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. In einer Autokatalyse selbstreplizierende Moleküle unterliegen aber der natürlichen Selektion. Die DNA erwies sich als stabiler und einer Reparatur von Fehlern bei der Replikation leichter zugänglich als die RNA. Mit dem Auftreten der DNA erfolgte eine *zweite Arbeitsteilung*. Die DNA übernahm die Speicherung und die RNA die Weitergabe der Information. Die in der DNA gespeicherte Information wird in RNA umgeschrieben und durch RNA in die Synthese von Proteinen umgesetzt, die als Katalysatoren das gesamte zelluläre Geschehen steuern.

## 1.2 Die Prokaryonten und die Realisierung der drei grundlegenden Erfordernisse des Lebens

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



- Membranen zur Abgrenzung und zum kontrollierten Kontakt mit der Umgebung;
- Makromoleküle zur Oberflächenbildung und Katalyse (RNA, Proteine);
- Makromoleküle zur Informationsspeicherung und -weitergabe (RNA, DNA).

Dazu kommen noch

- membrangebundene Redoxsysteme zur Energieübertragung bei der Atmung und bei der Photosynthese (Kap. 5.2.2.1, Kap. 6.2.5).

Die grundlegenden Erfordernisse sehen wir bei den einfachsten rezenten Organismen, den prokaryotischen Einzellern, d. h. den Bakterien, erfüllt (Abb. 1-2). 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. 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*.

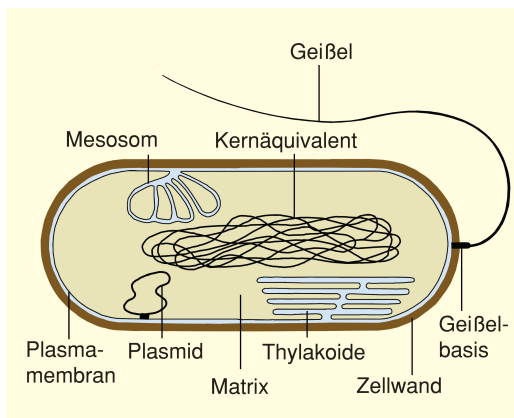


Abb. 1-2 Schema einer Bakterienzelle.

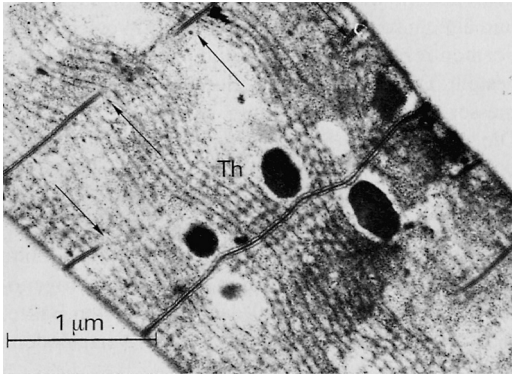
Aber auch in anderer Hinsicht sind diese Zellen noch wenig gegliedert; z. B. sind die Redoxketten der Atmung und Photosynthese noch nicht in besonderen Organellen enthalten, die von einer eigenen Membran umgeben sind. Prokaryotische Zellen bilden dazu lediglich mehr oder weniger komplizierte Einfaltungen der das Cytoplasma nach außen begrenzenden Membran, der Plasmamembran, gegen das Innere der Zellen.

Die Prokaryonten der Domäne Archaea (Archaeobakterien) haben keine Zellwand, die auch den Progenoten noch fehlte. Verschiedenartige Hüllen können aber vorhanden sein. Die Prokaryonten der Domäne Bacteria (Eubakterien) bilden eine Zellwand aus, die man als ein makromolekulares Netz von Muropeptiden aus Aminosackern und Aminosäuren (*Mureinsacculus*) ansehen kann, in das die Zelle eingehüllt ist. Auf die Zellwand der Bakterien (Abb. 1-2) folgt nach innen die äußere Plasmabegrenzung, die Plasmamembran.

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.

### 1.3 Besondere Eubakterien: Die Cyanobakterien als prokaryotische Algen

Die Cyanobakterien könnte man *prokaryotische Algen* nennen. Sie betreiben Photosynthese mit zwei Photosystemen und  $\text{O}_2$ -Entwicklung (Kap. 2.6.3) wie alle Pflanzen. Obwohl sie eigentlich zu den Eubakterien gehören, ordnet man sie immer der Botanik zu. Sie sind für die Botanik so wichtig, dass wir ihnen bei der Betrachtung der Prokaryonten hier einen besonderen Exkurs widmen müssen.



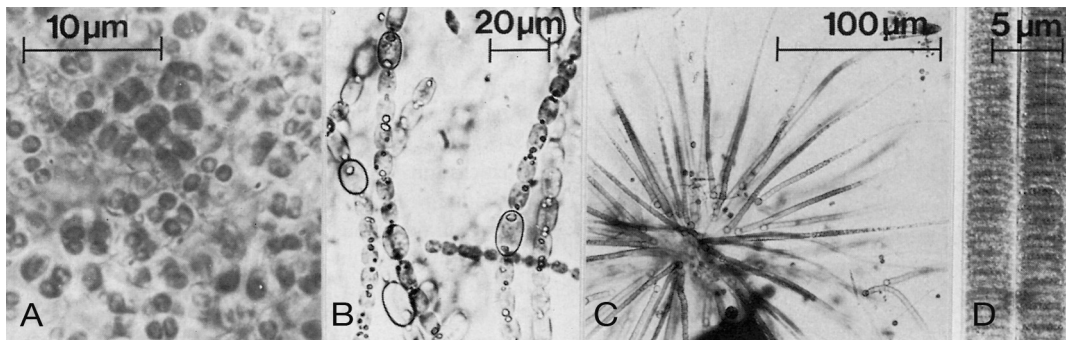
**Abb. 1-3** Längsschnitt durch einen Faden des Cyanobakteriums *Oscillatoria* mit irisblendenartiger Ausbildung neuer Querwände (Pfeile) und Thylakoiden (Th).

Durch äußere Lagen von Pectinen und Hemicellulosen kann die *Cyanobakterienzellwand* leicht zu einer *Gallerte* verschleimen. Die innerste Schicht der Zellwand entspricht einem monomolekularen Mureinsacculus. 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. 1-3**). Ihnen sitzen die *Phycobilisomen* auf. Es handelt sich dabei um Komplexe aus gefärbten Proteiden (Chromoproteide, Kap. 9.3). Die farbgebenden prosthetischen Gruppen der Phycobiline werden von dem blauen Pigment *Phycocyanobilin* und bei manchen Arten dem roten Pigment

*Phycoerythrobilin* gebildet. Diese Farbstoffe bestehen aus einem offenen Tetrapyrrolysystem wie die Gallenfarbstoffe und das Phytochrom (Kap. 10.5, Tab. 10-2). Das blaue Pigment hat der ganzen Gruppe den Namen gegeben, die früher auch vielfach als *Blaualgen* bezeichnet wurde.

Die Cyanobakterien vermehren sich vegetativ (ungeschlechtlich) durch einfache Zellteilungen. Die neuen Zellwände werden irisblendenartig vom Rand der Zelle aus gebildet (**Abb. 1-3**). 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 kugligen Zellen der *Chroococcales* oft gallertige Überzüge auf dem Untergrund. Bei den *Hormogonales* entstehen Zellfäden (**Abb. 1-4**). Zwischen den einzelnen Zellen dieser Fäden können durch unvollständige Zellwandbildung bei der Zellteilung Plasma- brücken erhalten bleiben.

Bestimmte Fadenzellen verlieren die Pigmente und bilden eine dickere Zellwand aus. Diese sog. *Heterocyten* haben besondere stoffwechsel- physiologische Funktionen. Durch den Verlust der Fähigkeit zur Photosynthese und O<sub>2</sub>-Bildung und wegen der diffusionshemmenden Wirkung der dicken Zellwand können im Inneren dieser Zellen niedrige Sauerstoffkonzentrationen aufrecht erhalten werden. Dies schafft die Voraussetzung für die Aktivität des Enzymkomplexes der *Nitrogenase*, mit dem viele Cyanobakterien zur



**Abb. 1-4** Cyanobakterien. (A) Chroococcales-Coenobium. (B)–(D) Hormogonales: (B) *Nostoc* mit Heterocyten, (C) *Rivularia*, (D) *Oscillatoria*.

Stickstoffernährung Luftstickstoff ( $N_2$ ) zu Ammoniak ( $NH_3$ ) reduzieren können (Kap. 11.3.2).

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

Von ganz wenigen Ausnahmen abgesehen ernähren sich Cyanobakterien durch Photosynthese und sind 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 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. 22.2.2.2). 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 (Kap. 1.5.3).

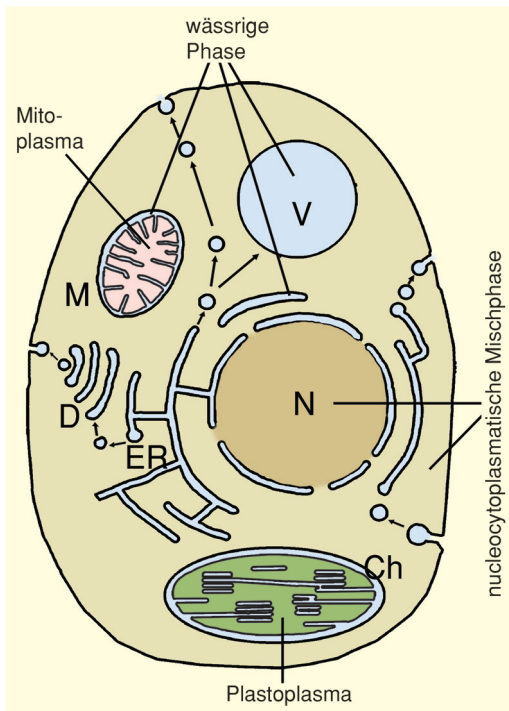
Die ersten Cyanobakterien haben schon im Präkambrium vor  $10^9$  Jahren gelebt. Dichte Matten von Cyanobakterien können durch Kalkabscheidungen Krusten, sog. *Stromatolithen*, bilden. Solche Stromatolithen sind als Fossilien aus der präkambrischen Zeit bekannt (siehe Titelbild dieser ersten Gruppe von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

## 1.4 Die Eukaryonten-Zellen

Bei den Eukaryonten-Zellen sind nun bestimmte Zellfunktionen in besonderen *Organellen* lokalisiert, die durch Membranen vom sog. Grundplasma (*Cytosol*) abgegrenzt sind. Das heißt, die eukaryotischen Zellen sind *kompartimentiert*. Die DNA ist in Form der linearen *Chromosomen* organisiert. Sie sind im *Zellkern* lokalisiert, der von der Kernmembran umgeben ist. 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.

Wenn man sich eine eukaryotische Zelle im elektronenmikroskopischen Schnittbild ansieht, begegnet man daher auf den ersten Blick einer verwirrenden Fülle von Kompartimenten und Membransystemen. Neben den schon 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 (Kap. 3.1). Auf diese Weise bildet es auch weitere Kompartimente, 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 EBERHARD SCHNEPF schlagartig einen Überblick (*Abb. 1-5*): *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,



**Abb. 1-5** 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.

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* (Cytosol und Kernplasma), das *Mitoplasma* (Mitochondrien) und das *Plastoplasma* (Chloroplasten).

Durch die strukturellen Abgrenzungen wird eine mannigfaltige Arbeitsteilung möglich (Abb. 1-6). Dazu ist aber auch Kommunikation durch Transportprozesse an den Membrangrenzen der Kompartimente erforderlich (Abb. 1-7). So bildet sich mit den strukturellen Komponenten der Zellen (Abb. 1-5) und den Funktionen, wie sie in den Textkästen der **Abbildung 1-6** den einzelnen Kompartimenten zugeordnet sind, ein Netzwerk der Funktionen, wie es im Flussdiagramm der wichtigsten biochemischen Reaktionswege in **Abbildung 1-8** dargestellt ist. So zeigen die vier **Abbildungen 1-5 bis 1-8** in unterschiedlicher Darstellungsweise das Programm auf, mit dem wir uns im Abschnitt B dieses Buches befassen werden.

Ein besonderes Organell bilden noch die Geißeln der Eukaryonten. Es handelt sich dabei 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. Sie sind in der Evolution zunächst bei frei beweglichen Einzellern, den Flagellaten, aufgetreten. Der Name der Flagellaten beruht auf ihrer Begeißelung (*Flagellum*: Geißel). Einzellige bewegliche Formen mit einer, mehreren oder vielen Geißeln treten aber 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. Der Feinbau ist sehr charakteristisch. Die Geißel besteht aus neun peripheren und zwei zentralen Proteintubuli (Abb. 1-9). Die *zentralen Tubuli* sind spiralgig umeinander gewunden. Sie haben eine stabilisierende und richtunggebende Funktion, eine Geißel-



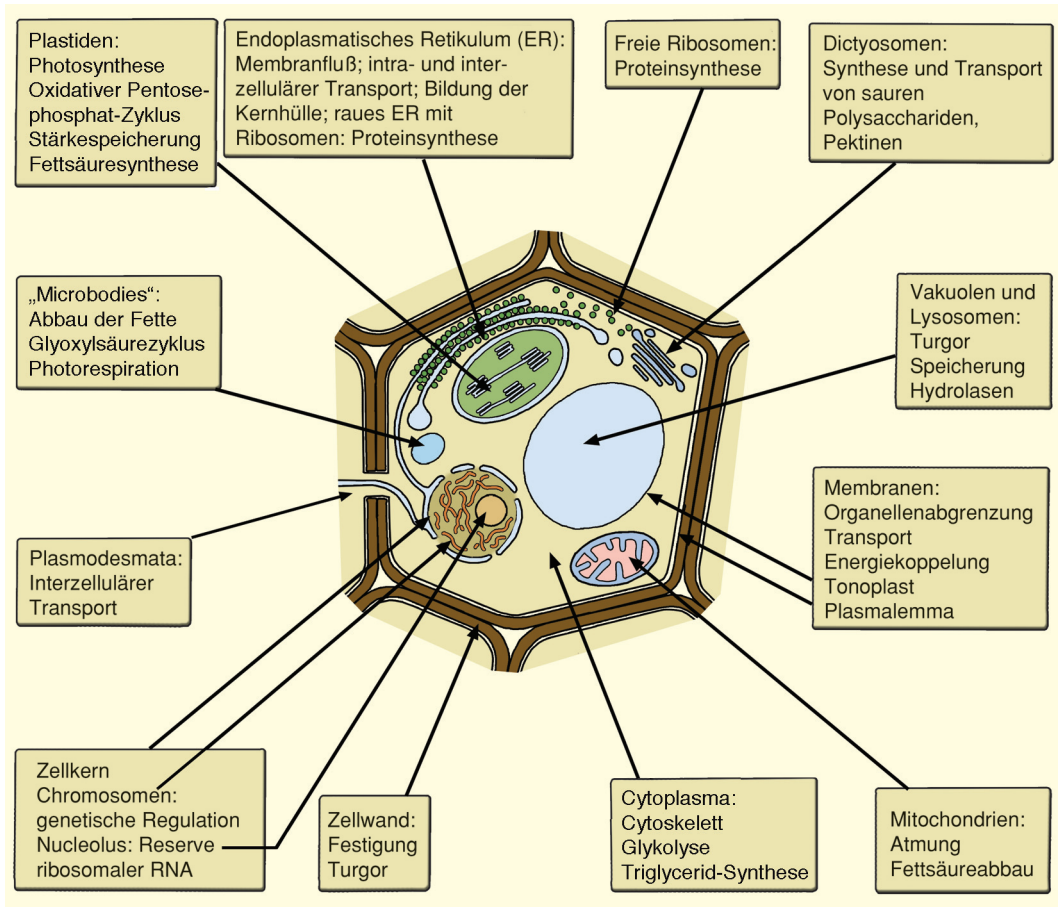


Abb. 1-6 Kompartimente der Pflanzenzelle und ihre wichtigsten Funktionen.

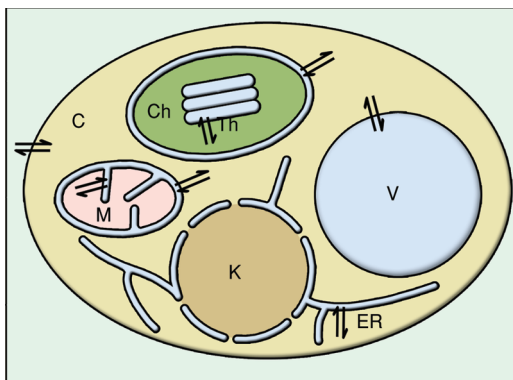


Abb. 1-7 Vereinfachtes Schema einer kompartimentierten Pflanzenzelle; die Pfeile zeigen Koordinationen durch Transportprozesse zwischen den Kompartimenten an. C, Cytoplasma; Ch, Chloroplast; ER, Endoplasmatisches Retikulum; K, Kern; M, Mitochondrien; Th, Thylakoid; V, Vakuole.

krümmung kann nur senkrecht zu ihrer Verbindungsebene erfolgen. Der eigentliche Bewegungsmechanismus liegt in den *peripheren Doppeltubuli* aus A- und B-Tubulin. 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



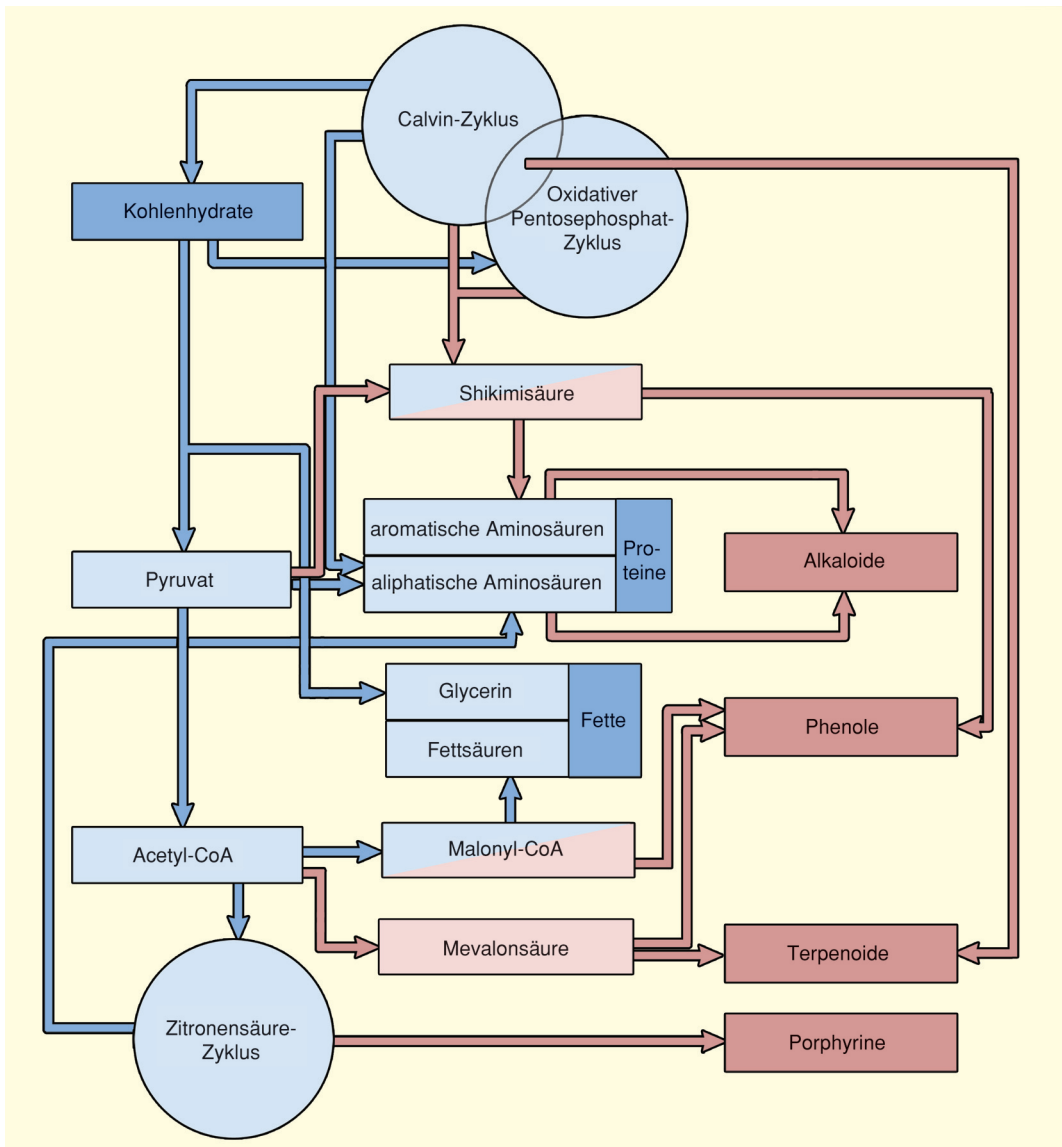


Abb. 1-8 Vernetzung des Stoffwechsels von Energie- und Baustoffen (blau) und Naturstoffen (rot).

sie durch Bilden und Lösen von Bindungen mit dem B-Tubulus bei der Kraftübertragung eine Rolle (Abb. 1-9, gerasterte Sektoren). Die Geißelbewegung gleicht damit der Muskelbewegung.

## 1.5 Endosymbiontentheorie der Evolution eukaryotischer Zellen

### 1.5.1 Die Urkaryonten und ihr Erwerb von Organellen

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

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

Unter Einzellern, die keine Photosynthese betreiben, gibt es viele Formen, die ihre Nahrung durch *Phagocytose* aufnehmen. Nahrungspartikel werden vom Cytoplasma umflossen und in einer membranumgebenen Nahrungsvakuole eingeschlossen, in der sie schließlich verdaut werden (Abb. 1-10). Auf ähnliche Weise haben die eukaryotischen Zellen in den Frühstadien ihrer Evolution die Organellen Chloroplasten und Mitochondrien erworben.

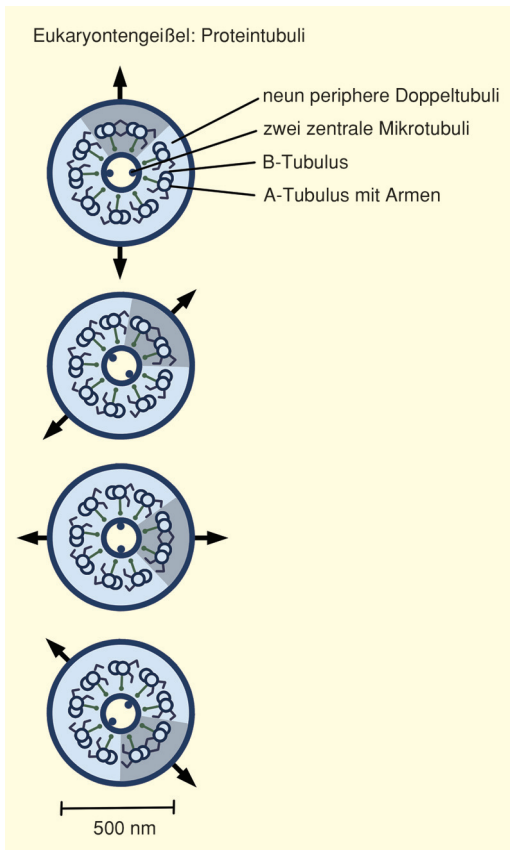


Abb. 1-9 Aufbau der Eukaryontengeißel aus 9 peripheren und 2 zentralen Tubuli.

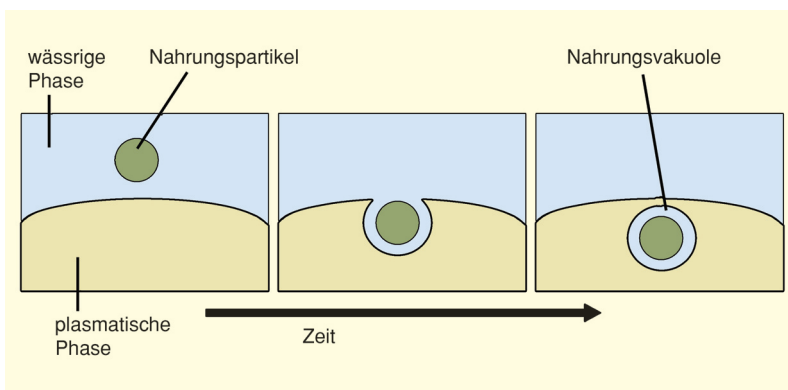


Abb. 1-10 Phagocytose.

Aber wie haben diese ersten eukaryotischen Zellen, die Protoeukaryonten oder *Urkaryonten*, ausgesehen? Wie haben sie ihr Endomembransystem und ihren Zellkern erhalten? Wir können das durch die Phagozytose erklären. Bei der Verdauung der durch die Phagozytose 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 phagozytierter Nahrungsvakuolen nicht resorbiert wurden oder wenn die leeren Nahrungsvakuolen nicht wieder mit der äußeren Membran verschmolzen, kann das Membranmaterial zum Aufbau eines Endomembransystems gedient haben. Die Kernhülle dürfte vom Endomembransystem gebildet worden sein. Das kennen wir genauso von den Zellkernen aller rezenter Eukaryonten, deren Kernmembran vom endoplasmatischen Retikulum gebildet wird (Abb. 1-5 bis 1-7).

Die ohne Fähigkeit zur Photosynthese allein von reduzierten organischen Substanzen des Außenmediums lebenden Prokaryonten konnten aus den aufgenommenen Nahrungspartikeln Energie nur durch glykolytische Prozesse gewinnen. Diese Prokaryontenzellen konnten nun einen großen Selektionsvorteil dadurch gewinnen, dass sie zunächst phagozytotisch 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 (Kap. 5). In einem weiteren Schritt sind dann Photosynthese betreibende prokaryotische Zellen aufgenommen worden, die den heutigen Cyanobakterien („Blaualgen“) ähnlich waren. Dadurch wurden die Wirtszellen zur Photosynthese befähigt. Die Photosynthese betreibenden Endosymbionten haben sich zu Chloroplasten entwickelt (Kap. 6). Da wir annehmen, dass die grünen Eukaryontenzellen in der Evolution zuerst die respiratorischen und erst danach die photosynthetischen Endo-

symbionten erworben haben, sprechen wir in der Botanik auch von der *seriellen Endosymbiontentheorie*.

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. Besonders dazu beigetragen hat der Vergleich der cytologischen und molekularbiologischen Eigenschaften von Mitochondrien und Chloroplasten mit rezenten Prokaryonten (Kap. 1.5.2) und die Beobachtung heute noch andauernder Bildung rezenter Endosymbiosen (Kap. 1.5.3).

### 1.5.2 Cytologische und zellbiologische Belege für die Endosymbiontentheorie

#### *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. Der Vergleich des Schemas der Eukaryontenzelle mit den wässrigen und plasmatischen Phasen (Abb. 1-5) und des Vorgangs der Phagozytose (Abb. 1-10) verdeutlicht dies.
- 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* (Kap. 13.3.1) und allen Euglenophyceen und bei den Dinophyceen (Kap. 13.5) oder gar mit einer vier-schichtigen Hülle, z. B. bei Cryptomonaden (Kap. 13.5). Man kann das dadurch erklären, dass es nicht Prokaryonten waren, die phagozytotisch geschluckt wurden, sondern bereits Chloroplasten von Eukaryonten (doppelte Chlo-

roplastenmembran + 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. 1–11).

*Mitochondrien und Chloroplasten sind selbstständig teilungsfähig*; ihre Replikation erfolgt unabhängig vom Zellzyklus und von der Kernteilung (Kap. 12.1.3) 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. 1.2, Abb. 1-2) konzentriert;
- sie ist der Membran angeheftet;
- ihr fehlen höher repetitive Basensequenzen (Introns, Kap. 12.5.3);
- typische Merkmale der Eukaryonten-Chromosomen, wie Histone und Nucleosomen (Kap. 12.1.2), fehlen.

Die DNA-gesteuerte Proteinbiosynthese läuft an den aus Proteinen und Ribonucleinsäure aufgebauten *Ribosomen* ab (Kap. 12.5.4). 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.

### 1.5.3 Rezente Endosymbiosen

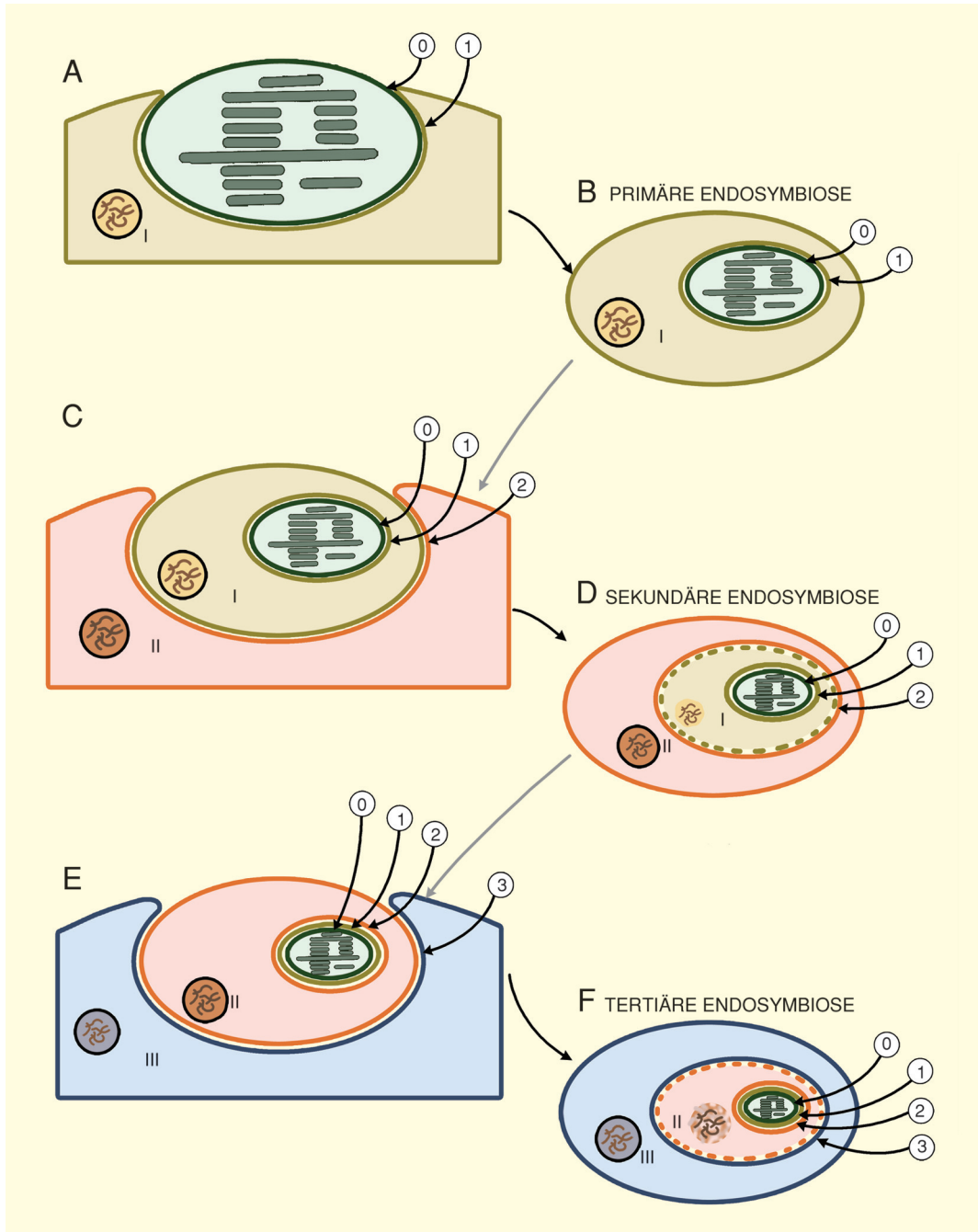
Es gibt zahlreiche Beispiele *rezenter Endosymbiosen* (Kap. 22.1), bei denen der Symbiont in das Cytoplasma des Wirtes aufgenommen wird:

- 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. 22.2.1);
- prokaryotische Cyanobakterienzellen in Zellen von Pilzen oder höheren Pflanzen (Kap. 22.2.2.3);
- Chloroplasten aus eukaryotischen Algenzellen in den Zellen von Ciliaten oder Schnecken. 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.

### 1.5.4 Symbiogenese

Urkaryonten und ihre Endosymbionten haben 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, Mitochondrien (*Chondriom*) und Chloroplasten (*Plastom*), codiert bei Weitem nicht für alle Komponenten dieser Organellen. Zur Ausbildung aller ihrer Funktionen ist ein kompliziertes Zusammen-





- ◀ **Abb. 1-11** 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 Phago-cytosemembran 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 Phago-cytosemembran 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 nicht-grüne Wirtszelle mit dem Kern III (blau) und der Phago-cytosemembran 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).

wirken von Chondriom oder Plastom und Genom erforderlich. Zum Beispiel besteht die Ribulosebisphosphat-Carboxylase (Kap. 6.4.2.1) aus zwei Untereinheiten, von denen eine vom Plastom und die andere vom Kerngenom codiert wird (Kap. 12.2).

- Dies wurde früher als Gegenargument gegen die Endosymbiontentheorie angeführt, was aber heute molekular gut erklärt werden kann. Die

Molekularbiologie hat einen umfangreichen intrazellulären Gentransfer (*horizontaler 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 Urkaryonten und Endosymbionten einwandfrei nachgewiesen.

### 1.5.5 Hydrogen-Hypothese

Die Deutung der Mitochondrien und Chloroplasten als Endosymbionten ist, wie wir gesehen haben, sehr gut untermauert. Eine Schwäche der Endosymbiontentheorie steckt heute wohl noch in der Annahme der Urkaryonten. Eine alternative Hypothese, die sogenannte Hydrogen-Hypothese, versucht daher ohne die Urkaryonten auszukommen und nimmt an, dass die ersten kompartimentierten Eucyten aus einer *zellulären Endosymbiose von methanogenen Archaea mit  $\alpha$ -Proteobakterien* hervorgingen. Die  $\alpha$ -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. Von den aufgenommenen Proteobakterien könnte dann bei Anwesenheit von Sauerstoff der Evolutionstrend zur Bildung der Mitochondrien ausgegangen sein.

## Zusammenfassung

1. Die Vorstufen lebender Zellen waren die Progenoten. Zur Evolution lebender Zellen mussten drei Erfordernisse erfüllt werden, die von drei Stoffklassen von Makromolekülen getragen werden konnten:
  - eine Abgrenzung von der Umgebung durch Fette und Lipide,
  - eine Emanzipation von der Umgebung durch makromolekulare Katalysatoren der Ribonucleinsäuren (RNA) und Proteine,
  - eine Speicherung und Weitergabe von Information durch Ribonucleinsäuren (RNA) und Desoxyribonucleinsäuren (DNA).
2. Alle lebenden Zellen sind thermodynamisch gesehen offene Systeme.
3. In der Evolution herrschte zuerst eine RNA-Welt, wo Aufgaben der Katalyse und der Information von der RNA wahrgenommen wurden.  
Dann erfolgte eine erste Arbeitsteilung. Die Aufgaben der Information blieben bei der RNA, die der Katalyse gingen auf die Proteine über.  
Dann erfolgte eine zweite Arbeitsteilung. Die Aufgabe der Informationsspeicherung wurde von der DNA und die Weitergabe der Information von der RNA übernommen. Es entstand die heutige DNA-Welt.
4. Die unter Punkt 1 genannten Grunderfordernisse sind bei den Prokaryonten realisiert.
5. Besondere Eubakterien sind die für die Botanik wichtigen Photosynthese betreibenden Cyanobakterien.
6. Die Eukaryontenzellen sind kompartmentiert, sie besitzen:
  - ein Endomembransystem,
  - einen Zellkern,
  - Organelle wie Mitochondrien und Plastiden (Chloroplasten).

## Übungsaufgaben

*Nennen Sie die drei Grunderfordernisse für die Evolution von Progenoten zu lebenden Zellen. Erläutern Sie die Bedeutung dieser drei Prinzipien. Ziehen Sie dazu auch Kap. 2.7, Kap. 3.2 und Kap. 12.5.2 heran.*

*Nennen Sie die beteiligten Makromoleküle und beschreiben Sie ihre chemische Struktur.*

*Was verstehen wir unter einem offenen System? Warum ist das charakteristisch für das Leben? Ziehen Sie hierzu auch Kap. 2.1 heran.*

*Schildern Sie den Verlauf von der RNA- zur DNA-Welt.*

*Was bedeuten die dabei abgelaufenen Arbeitsteilungen auf molekularer Ebene für den Ablauf der Lebensvorgänge in allen rezenten Organismen?*

*Worauf beruht der Name „Prokaryont“? Schildern Sie die zelluläre Struktur und wie die Grunderfordernisse realisiert sind.*

*Beschreiben Sie die Cyanobakterien-Zellen und die Lebensweise und Verbreitung der Cyanobakterien.*

*Zeichnen Sie ein Schema der Eukaryontenzelle mit ihren Membransystemen, Kompartimenten und Organellen.*

*Listen Sie die Aufgaben der einzelnen Bestandteile auf.*

7. Ein besonderes Organell eukaryotischer Zellen sind die Geißeln. *Schildern Sie Bau und Funktion der Eukaryontengeißel.*
8. Urkaryonten hatten ein Endomembransystem und einen Zellkern. *Wie kann es in der Evolution zur Ausbildung von Endomembransystem und Zellkern gekommen sein?*
9. Durch die Aufnahme von zur Atmung bzw. zur Photosynthese fähiger Prokaryontenzellen entstanden durch den Prozess der Phagocytose in serieller Endosymbiose die Organellen der Mitochondrien und Chloroplasten. *Beschreiben Sie den Vorgang der Phagocytose. Wie können dadurch Endosymbionten zu Zellorganellen geworden sein?*
10. Wichtige Belege für die Endosymbiontentheorie der Evolution der kompartimentierten eukaryotischen Zellen kommen aus der Cytologie und Zellbiologie und aus der Beobachtung rezenter Endosymbiosen. *Erläutern Sie cytologische und zellbiologische Beobachtungen zur Stützung der Endosymbiontentheorie. Beschreiben Sie eine Auswahl rezenter Endosymbiosen. Ziehen Sie dazu auch Kap. 22 heran.*
11. In Milliarden Jahre dauernder Symbiogenese haben der ursprüngliche Wirt und die Endosymbionten eine enge Coevolution durchgemacht. *Worin äußert sich die Coevolution der ursprünglichen Wirts- und Endosymbiontenzellen in den rezenten Eukaryontenzellen?*
12. Eine Schwachstelle der Endosymbiontentheorie besteht in der Annahme der Urkaryonten, die nicht so gut durch Beobachtungen belegt ist. Die Hydrogenhypothese ist eine Alternative, die ohne Urkaryonten arbeitet. *Was beinhaltet die Hydrogenhypothese?*

## Weiterführende Literatur

- Alberts, B., Johnson, A., Lewis, J., Raff, M., Roberts, K., Walter, P. (2011) *Molekularbiologie der Zelle*, 5. 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.
- Werner, D. (1992) *Symbiosis of Plants and Microbes*. Chapman and Hall.

