

Evolution der Euzyten durch Endosymbiosen

ALEXANDER SCHMIDT

Die folgende Abhandlung wurde – in geringfügig modifizierter Form – der eigenen Diplomarbeit (SCHMIDT 2005) entnommen.

Eine maßgebliche Voraussetzung für evolutionäre Neuentwicklungen und für die komplexe rezente Lebensvielfalt bestand in der Entstehung der ersten Zellen mit echtem Zellkern (Euzyten). Aus ihnen gingen im weiteren Verlauf der Phylogenese sämtliche einzellige und mehrzellige Eukaryoten hervor. Nach der Endosymbiontentheorie lässt sich die Evolution komplexer Zellen, vor allem aber die Herausbildung von Mitochondrien, Chloroplasten und komplexen Plastiden, auf präkambrische Symbiosen zwischen einzelligen Lebensformen (Prokaryoten, Protisten) zurückführen. Diese Assoziationen bedingten nicht nur bemerkenswerte Entwicklungssprünge auf zellulärem Niveau, sondern waren auch für die weiteren Strukturbildungsprozesse auf den komplexeren ökosystemaren Ebenen von herausragender Bedeutung.

Vorbemerkung

Nach der durch zahlreiche Indizien untermauerten Endosymbiontentheorie sollen alle Organismen mit membranbegrenzten Zellkernen, also sämtliche Algen, Pflanzen, Pilze und Tiere, aus symbiotischen Verbindungen zwischen unterschiedlichen bakterienähnlichen Lebensformen hervorgegangen sein.

Sicherlich liegen diese Vorgänge weit zurück in der Erdgeschichte und vollzogen sich im Präkambrium – vor mehr als einer Milliarde Jahren. Dennoch haben sie die weitere Entwicklungsrichtung des Lebens maßgeblich bestimmt, denn ohne diese frühen mutualistischen Verknüpfungen wäre die Welt bis zum heutigen Tage vermutlich nur von mikrobiellen, also bakterienähnlichen Organismen und ihren Beziehungsgefügen geprägt.

Die Entstehung der Ureuzyten

Vor mindestens 1,5 Mrd. Jahren entstanden die ersten Euzyten, also Zellen mit echtem Zellkern und Organellen, aus denen in den folgenden Jahrmillionen die Vielfalt eukaryotischen Lebens hervorging.

Nach der Endosymbiontentheorie ist die Evolution der ersten kern- und organellenhaltigen Zellen auf Symbiosen (Endozytobiosen) zwischen unterschiedlichen prokaryotischen Organismen (bzw. zwischen Prozyten und Ureuzyten) zurückzuführen. Diese Vorstellungen werden seit einigen Jahrzehnten ernsthaft diskutiert und in jüngster Vergangenheit zunehmend naturwissenschaftlich bestätigt (MARGULIS 1999; SCHWEMMLER 1991; KUTSCHERA 2001; SITTE 2001; SMITH & SZATHMARY 1996).

SCHWEMMLER (1991) und MARGULIS (1999) gehen davon aus, dass sich die Ureuzyten durch die partielle Verschmelzung von *spirochätenähnlichen Prokaryoten* mit gärenden *Archaeen* (vor ca. 2 Mrd. Jahren) herausbildeten. Die letztgenannten Wirtszellen wiesen eine besondere Resistenz gegenüber Hitzeeinwirkungen auf und waren zudem außerordentlich säurebeständig. Die wurmförmigen Spirochäten (oder vergleichbare mobile Prozyten) brachten ihrerseits die Bewegungsfähigkeit in die Partnerschaften ein und wurden im Verlauf einer engen *Koevolution* zu Geißeln (Cilien einschließlich der Basalkörper) und Centriolen (wichtig für die Zellteilung) umgebildet¹. Diese symbiogenetischen Prozesse sollen schließlich auch die Bildung des Zellkerns angeregt haben, wodurch sich die ersten Formen eukaryotischer Zellen herausbildeten (s. Abb. 1, Teilansicht a).

Vor ca. 1,5 Mrd. Jahren soll sich ein weiterer entscheidender Evolutionsschritt vollzogen haben, als purpurbakterienähnliche Prokaryoten durch Phagozytose in die Ureuzyten gelangten. Sofern sie sich gegenüber den Verdauungsmechanismen ihrer Wirte erwehren konnten, kam es mitunter zu dauerhaften und höchst erfolgreichen Symbiosen mit den Ureuzyten. Für die Endosymbionten bedeutete der neu erschlossene Lebensraum vor allem Schutz und eine gewisse Unabhängigkeit gegenüber der äußeren Umwelt. Für die Euzyten ergab sich durch den Verbund mit den (fakultativ) aeroben Bakterien die Fähigkeit, sich langfristig in einer Welt zu behaupten, in welcher der Sauerstoffgehalt (in Atmo- und Hydrosphäre) – v. a. durch die Endprodukte der Cyanobakterien – zunehmend anstieg. Aus den besagten Endosymbionten gingen im Verlauf der weiteren Koevolution die

¹ SCHWEMMLER (1991) führt Vergleiche mit rezenten Symbiosen ins Feld, welche diese Hypothese seines Erachtens argumentativ bekräftigen. Es sind mehrere Beispiele für Assoziationen zwischen Flagellaten (einzelligen Eukaryoten) und schraubenförmigen Bakterien (Spirochäten) bekannt, die unter anderem in den Gärkammern bestimmter Termitenarten entdeckt wurden. Die angehefteten Spirochäten erhöhen erheblich die Bewegungsfähigkeit ihrer einzelligen Wirte und profitieren im Gegenzuge von der Versorgung mit Energie und Nährstoffen. Solche Wechselwirkungen haben sich in der Evolution immer wieder *konvergent* herauskristallisiert.

Mitochondrien hervor, die sich heute – bis auf wenige Ausnahmen – in allen eukaryotischen Lebensformen nachweisen lassen (MARGULIS 1999; SCHWEMMLER 1991; vgl. Abb. 1, Teilansicht c)².

Die Theorie der Mitochondriengese wird inzwischen von den meisten Evolutionsbiologen befürwortet. Über die Mechanismen, welche die ersten kernhaltigen Zellen hervorgebracht haben könnten, gehen die Ansichten der Wissenschaftler jedoch beträchtlich auseinander (vgl. Abb. 1, Teilansichten a und b). KUTSCHERA (2001) und SITTE (2001) vertreten im Gegensatz zu MARGULIS (1999) und SCHWEMMLER (1991) den Standpunkt, dass erst die Assoziation zwischen den Ahnen der Mitochondrien mit den besagten Archaeen die Zellkernentwicklung auslöste. Diese sog. *Wasserstoffhypothese* überspringt damit quasi den ersten Schritt der o. g. endosymbiotischen Prozesse, wie sie von SCHWEMMLER (1991) und MARGULIS (1999) diskutiert werden.

SITTE (2001) ist der Auffassung, dass aus einer zunächst lockeren metabolischen Assoziation eine stabiler werdende, schließlich obligate Symbiose zwischen einem *wasserstoffproduzierenden Bakterium* (α -Proteobakterium) und einem *methanogenen Archaeon* hervorging (s. Abb. 1, Teilansicht b). Ein Nutzen mag sich daraus vor allem für den Methanproduzenten ergeben haben, der die Produkte des fermentativen Substratabbaus, die das Bakterium emittierte (also Wasserstoff, Kohlendioxid, Acetat), nutzte und dadurch unabhängiger gegenüber anderen Wasserstoffquellen wurde. Durch das Umwachsen des kleineren durch den größeren Prokaryoten kam es allmählich zur Einverleibung des α -Proteobakteriums (bzw. Purpurbakteriums). Die einst selbstständigen Organismen mit unterschiedlichen Fähigkeiten vereinigten sich zu einer komplexeren Lebensform und begründeten damit die Evolutionslinie der Eukaryoten.

Die in den heterotrophen Ureuzyten eingeschlossenen Proteobakterien konnten nach SITTE (2001) sowohl in anaerobem als auch in aerobem Milieu leben und waren somit in der Lage, sich besonders flexibel an die Lebensbedingungen ihres jeweiligen Umfeldes anzupassen. Da in den folgenden Jahrmillionen der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre deutlich anstieg, sahen sich auch die Lebewesen der Ozeane immer mehr der Gegenwart dieses „Zellgiftes“ ausgesetzt. In dieser sich deutlich verändernden Welt konnten nur solche Arten überleben, die sich entweder anaerobe Nischen bewahren

² Die mehrere Millimeter große Riesenamöbe *Pelomyxa palustris* besitzt zwar mehrere Kerne (obgleich sie ein Einzeller ist), jedoch keine für Euzyten typischen Organellen und somit auch keine Mitochondrien. *Pelomyxa* lebt in obligatorischer Symbiose mit verschiedenen Prokaryoten, die in speziellen Vakuolen untergebracht sind und sich dort vermehren (KLEINIG 1999). MARGULIS & SCHWARTZ (1989) vermuten, dass diese Mikrosymbionten nicht zuletzt die fehlenden Mitochondrien ersetzen. Mindestens zwei der prozytischen Endosymbionten sind Methanbildner; sie übernehmen die essentielle Umsetzung bestimmter Stoffe und sind durch diese Prozesse zu lebensnotwendigen Partnern der besagten Amöben geworden (MARGULIS & SCHWARTZ 1989; SCHWEMMLER 1991).

konnten oder befähigt waren, besondere Anpassungen an die sauerstoffhaltige Umwelt zu entwickeln. Diese Leistungen konnten u. a. die Vorfahren der Mitochondrien erbringen, von denen auch die Wirtszellen profitierten, die mit ihnen in symbiotischer Verbindung standen. Die „Ur-Mitochondrien“ waren nicht nur in der Lage, Sauerstoff zu ertragen, sondern konnten diesen sogar in ihren Stoffwechsel einbauen (SITTE 2001).

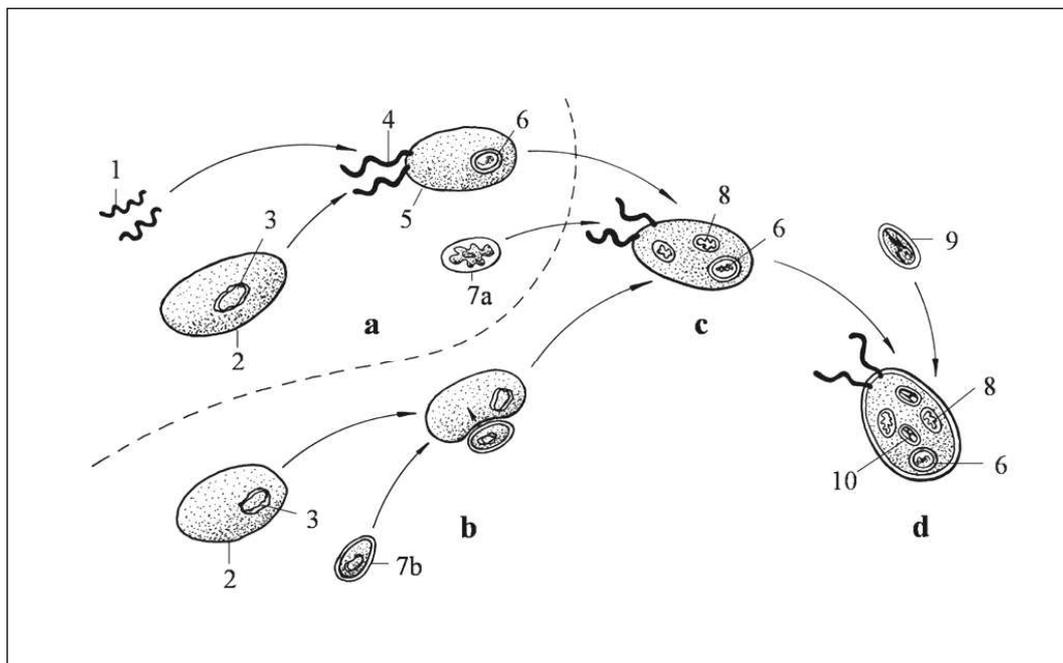


Abb. 1: Evolution der Euzyten – Abfolge der primären Endosymbiosen auf zellulärem Niveau:
a Entstehung der Ureuzyten durch Symbiosen zwischen Spirochäten und thermoacidophilen Archaeen; **b** Wasserstoffhypothese: Entwicklung erster mitochondrienhaltiger Euzyten durch Symbiosen zwischen Proteobakterien und Archaeen; **c** Evolution der Euzyten mit Mitochondrien; **d** Entstehung photoautotropher Euzyten durch Symbiosen mit Cyanobakterien;
 (1) Spirochät, (2) thermoacidophiles Archaeon, (3) ringförmige DNA, (4) Geißeln, (5) mitochondrienfreier Ureuzyt, (6) Zellkern, (7a) Purpurbakterium, (7b) α -Proteobakterium, (8) Mitochondrium, (9) Cyanobakterium, (10) Chloroplast (aus SCHMIDT 2005; nach MARGULIS 1999; KUTSCHERA 2001; SITTE 2001).

Gemäß der Wasserstoffhypothese hat die partielle Verschmelzung der prokaryotischen Genome die Entstehung von Zellkernen initiiert und dadurch die Evolution der ersten kernhaltigen Zellen ausgelöst (Näheres dazu bei KUTSCHERA 2001 und SITTE 2001; s. Abb. 1, Teilansicht c). Die Entwicklung des Zellkerns versetzte die entsprechenden Organismen in die Lage, ein viel umfassenderes Genom verarbeiten und replizieren zu können, als es für Prokaryoten möglich war. Zudem konnten erst die

Eukaryoten hoch komplexe vielzellige und stark differenzierte Systeme hervorbringen und dadurch die Biodiversität um ein Vielfaches potenzieren.

Entstehung der photoautotrophen Euzyten

Aus den frühen Euzyten gingen seit dem Ende des Präkambriums alle ein- und mehrzelligen Eukaryoten hervor, insbesondere die Tiere, Pilze und Pflanzen. Damit es aber zur Herausbildung vielzelliger photoautotropher Lebensformen – vor allem in Form der Landpflanzen – kommen konnte, bedurfte es eines weiteren entscheidenden Evolutionsschrittes, der abermals auf Endosymbiosen zurückzuführen war (KUTSCHERA 2001; SITTE 2001; MARGULIS 1999).

Obgleich das Photosynthesystem bereits vor mehr als 3 Mrd. Jahren entwickelt worden war, blieb es für viele hundert Millionen Jahre nur einigen Bakteriengruppen (wie Cyanobakterien) vorbehalten, sich dieser Fähigkeit zu bedienen und damit die trophische Basis einer Vielzahl von Biozönosen (bis zum Ende des Mesoproterozoikums) darzustellen. Vielzellige photoautotrophe Lebensformen entwickelten sich jedoch erst gegen Ende des Präkambriums (also im Neoproterozoikum).

Die Endosymbiontentheorie führt (neben der Evolution der Mitochondrien) auch die der *Chloroplasten* auf Endozytobiosen von *cyanobakterienähnlichen Prokaryoten* in *heterotrophen* (mitochondrienhaltigen) *Einzellern* zurück (s. Abb. 1, Teilansicht d). Dieser Prozess soll sich vor etwa 1,4 Mrd. Jahren (FREY & LÖSCH 1998), spätestens aber vor 1 bis 1,3 Mrd. Jahren (SCHWEMMLER 1991) ereignet haben. Sichere fossile Nachweise für einzellige (eukaryotische) Algen, die den rezenten Grünalgen ähnlich waren, liegen aus Gesteinsformationen vor, die knapp eine Mrd. Jahre zurückzudatieren sind (FREY & LÖSCH 1998).

In ähnlicher Weise, wie sich aus einst eigenständigen Bakterien die Mitochondrien gebildet haben sollen, sind auch die Chloroplasten der Pflanzen mit hoher Wahrscheinlichkeit aus Vorfahren rezenter Cyanobakterien hervorgegangen (MARGULIS 1999). Gemäß der Endosymbiontentheorie nahmen heterotrophe Einzeller photosynthetisch aktive Prozyten durch Phagozytose auf. Aus einverleibten Endosymbionten, die nicht verdaut wurden und ihre Stoffwechselaktivitäten fortsetzen konnten, entwickelten sich abhängige, semiautonome („halbselbstständige“) Organellen. Die Chloroplasten waren – wie ihre frei lebenden Ahnen – weiterhin photosynthetisch aktiv.

Diese besagten Leistungen kamen den Wirtszellen zugute, die nun gleichermaßen von der *Autotrophie* profitierten; es entstanden die ersten *photoautotrophen Eukaryoten*. Durch diese unmittelbaren Verknüpfungen von heterotrophen und autotrophen Zellen konnten die Energieversorgung verbessert und die Stoffwechselaktivitäten beschleunigt werden (SITTE 2001; MARGULIS 1999; FREY & LÖSCH 1998). Es bestand damit für die Mitochondrien die Möglichkeit, den von den Ur-Chloroplasten abgegebenen Sauerstoff unmittelbar (intrazellulär) auszunutzen. Andererseits kam das von der Wirtszelle emittierte Kohlendioxid den Stoffwechselprozessen der Photosynthese zugute.

Dieser richtungsgebende Schritt von der heterotrophen zur autotrophen Lebensweise durch Symbiosen mit photosynthetisch aktiven Zellen wurde mehrfach vollzogen, was durch zahlreiche rezente Assoziationen zu bestätigen und nachzuvollziehen ist. SCHWEMMLER (1991) verweist in diesem Zusammenhang beispielsweise auf die fakultativen Vergesellschaftungen zwischen dem Pilz *Geosiphon* und Cyanobakterien der Gattung *Nostoc*. Der Pilz profitiert nicht nur von den Assimilaten, die er von seinen Mikrosymbionten erhält, sondern auch von deren Fähigkeit zur Stickstofffixierung. Ein weiterer Beleg ist das Grüne Pantoffeltierchen (*Paramecium bursaria*), bei dem mehrere Zellen verschiedenen Ursprungs miteinander assoziiert sind. Die endosymbiotischen Algen (*Chlorella spec.*) sind im Besitz eigener Mitochondrien und Plastiden. Sie leben in fakultativer Symbiose mit den Pantoffeltierchen, die ihrerseits Mitochondrien aus der primären Endosymbiose aufweisen. Gleichermaßen, wie sich das Pantoffeltierchen die Photoautotrophie seines Endosymbionten zunutze macht, entfalteten sich im Laufe der Evolution immer wieder fakultative und obligate Symbiosen zwischen Heterotrophen und Autotrophen (SITTE 2001).

Sekundäre Endosymbiosen bei Eukaryoten

Als man die *Plastiden* verschiedener Algengruppen untersuchte, entdeckte man bei diesen bis zu vier Membranhüllen. Einige Arten wiesen sogar Genstrukturen zwischen den inneren und den äußeren beiden Plastidenmembranen auf (SITTE 2001). Aus diesen Beobachtungen resultierte schließlich die Vermutung, dass die betroffenen Protisten ihre Photoautotrophie nicht „auf direktem Wege“ (wie im Falle der oben beschriebenen primären Endosymbiosen) erlangten. Vielmehr sollen sich ihre heterotrophen Vorfahren andere autotrophe Euzyten einverleibt haben (die zuvor durch primäre Endosymbiosen entstanden waren). Man spricht in solchen Fällen daher von *sekundären Endosymbiosen* (vgl. Abb. 2).

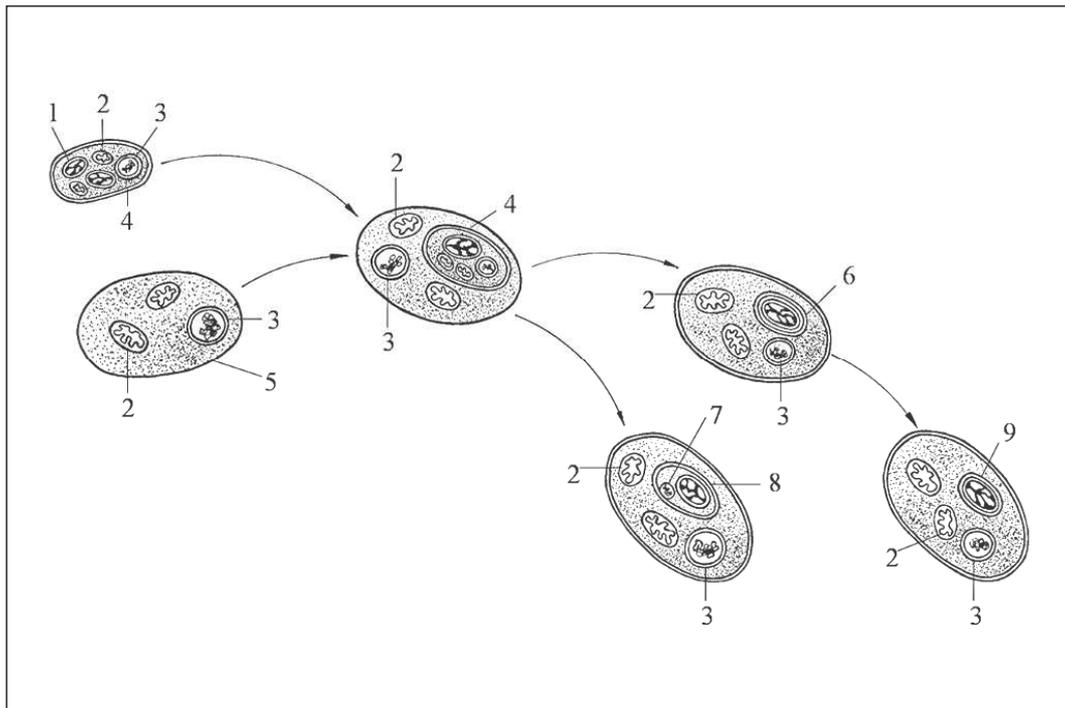


Abb. 2: Sekundäre Endosymbiosen: Entstehung komplexer Plastiden durch Assoziationen zwischen photoautotrophen und heterotrophen einzelligen Eukaryoten.
 (1) Chloroplast, (2) Mitochondrium, (3) Zellkern, (4) photoautotropher Einzeller, (5) heterotropher Einzeller, (6) komplexer Plastid mit vier Membranen, (7) Nucleomorph, (8) komplexer Plastid mit vier Membranen und Zellkernrest (Nucleomorph), (9) komplexer Plastid mit drei Membranen (aus SCHMIDT 2005; nach KUTSCHERA 2001; SITTE 2001).

Im Zuge der weiteren Koevolution verblieben von den aufgenommenen plastidenhaltigen Einzellern lediglich die überzähligen (3 oder 4) Membranen und selten auch ein Genomrest innerhalb des sog. Nucleomorphs, eines stark zurückgebildeten Zellkerns (SITTE 2001; KUTSCHERA 2001). Die eingewanderten eukaryotischen Mikrosymbionten wurden weitestgehend zu Organellen reduziert, vergleichbar mit den Prozessen bei der Chloroplastengenese. Die eingebrachten überflüssigen Gene und Zellorganellen erfuhren im Extremfall eine so weitreichende Zurückbildung, dass nur noch die Plastiden (bzw. Chloroplasten) der Endosymbionten übrig blieben, über die der Wirt vor der Symbiose nicht verfügte (SITTE 2001).³

³ Im Falle der Cryptomonaden sollen Rotalgen und bei den Chlorarachniophyten Grünalgen von heterotrophen Einzellern aufgenommen worden sein (SITTE 2001; MARGULIS & SCHWARTZ 1989). In der Algengruppe Glaucocystophyta findet man hingegen – anstelle von Chloroplasten – blaugrüne photosynthetisch aktive Organellen vor, die sog. „Cyanellen“. Es wird vermutet, dass die Vorfahren dieser Algen bereits photoautotroph waren, sekundär jedoch ihre photosynthetisch aktiven Zellstrukturen verloren haben und zur Kompensation dieses Verlustes Cyanobakterien in sich aufnahmen, die im Zuge fortschreitender Koevolution Organellencharakter entwickelten (MARGULIS & SCHWARTZ 1989; KUTTLER 1995).

Nachtrag: Hauptargumente für die Endosymbiontentheorie

Während der oben geschilderten komplexen Prozesse auf zellulärem Niveau kam es zwischen den Symbionten zum *horizontalen Gentransfer* mit der Tendenz in Richtung Wirtsgenom (Zellkern)⁴. Dadurch waren die Chloroplasten und Mitochondrien schließlich nicht mehr in der Lage, einen Großteil der von ihnen benötigten Proteine selbst herzustellen. Sie wurden im Zuge der *Koevolution* mehr und mehr von den kerngesteuerten Leistungen abhängig. Symbiogenetische Prozesse gehen also offensichtlich mit einer zunehmenden genetischen Zentralisierung einher (SITTE 2001)⁵.

Die wichtigsten Indizien, welche die Endosymbiontentheorie (insb. die o. g. primären Endosymbiosen) zu bekräftigen scheinen, bestehen nach KUTSCHERA (2001) sowie SMITH & SZATHMARY (1996) unter anderem darin, dass die Chloroplasten und Mitochondrien (1) freilebenden Bakterien in Form und Größe ähnlich sind, (2) bestimmte Proteine selbst synthetisieren können, (3) doppelte Membranhüllen besitzen, (4) zur Selbstreproduktion befähigt sind (da sich ihre Teilungsprozesse unabhängig von denen der Zelle ereignen), (5) eigene Erbsubstanz (sog. Organellen-DNA) in einer Form aufweisen, die an jene von Prokaryoten erinnert (zirkuläre Doppelhelix), sowie (6) eine verwandtschaftliche Nähe zu freilebenden Bakterien zeigen, die durch Gensequenzanalysen bestätigt werden konnte.

⁴Die grundsätzliche „Neigung“ der genetischen Informationen innerhalb einer Zelle, in Richtung Nucleus zu wandern, findet mittlerweile weitreichende Anerkennung. Mitunter kommt es aber zu Abweichungen von dieser Grundtendenz: Nach SMITH & SZATHMARY (1996) wurden sowohl Chloroplastengene in Mitochondrien als auch Mitochondriengene in Chloroplasten gefunden.

⁵SCHWEMMLER (1991) vermutet bei den Chloroplasten eine etwa 50%ige Autonomie, wohingegen für Mitochondrien aufgrund der zeitlich weiter zurückliegenden Endosymbiosen bereits eine mindestens 70%ige Kernabhängigkeit anzunehmen ist. Im Rückschluss ergibt sich aber, dass sowohl Chloroplasten als auch Mitochondrien noch immer über Teile ihres einst eingebrachten Genoms verfügen. Dies deckt sich im Übrigen mit einem der Hauptargumente für die Endosymbiontentheorie und widerlegt die klassische Zelltheorie, die davon ausgeht, dass die Ureuzyten aus endogen kompartimentierten Prozyten hervorgegangen sein sollen.

Literatur

- FREY, W.; LÖSCH, R.** (1998): Lehrbuch der Geobotanik: Pflanze und Vegetation in Raum und Zeit. Gustav-Fischer-Verlag; Stuttgart, Jena, Lübeck, Ulm.
- KLEINIG, H.** (1999): Zellbiologie – Ein Lehrbuch. Gustav-Fischer-Verlag; Stuttgart, Jena, Lübeck, Ulm.
- KUTSCHERA, U.** (2001): Evolutionsbiologie: Eine allgemeine Einführung. Parey-Verlag; Berlin.
- KUTTLER, W.** (Hrsg.) (1995): Handbuch der Ökologie. Analytica-Verlag; Berlin.
- MARGULIS, L.** (1999): Die andere Evolution. Spektrum, Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin.
- MARGULIS, L.; SCHWARTZ, K. V.** (1989): Die fünf Reiche der Organismen. Ein Leitfaden; Verlag Spektrum der Wissenschaft; Heidelberg.
- SCHMIDT, A.** (2005): Die Relevanz mutualistischer Wechselbeziehungen für die Entwicklung ökologischer Systeme. Diplomarbeit im Studiengang Naturschutz und Landschaftsplanung; Hochschule Anhalt (FH), Hochschule für angewandte Wissenschaften, Fachbereich Landwirtschaft, Ökotrophologie, Landespflege; Bernburg.
- SCHWEMMLER, W.** (1991): Symbiogenese als Motor der Evolution: Grundriss einer theoretischen Biologie. Parey-Verlag; Berlin, Hamburg.
- SITTE, P.** (2001): Symbiogenese in der Zell- und Lebensentwicklung. *IN: STORCH et al.* (2001).
- SMITH, J. M.; SZATHMARY, E.** (1996): Evolution: Prozesse, Mechanismen, Modelle. Spektrum, Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin, Oxford.
- STORCH, V.; WELSCH, U.; WINK, M.** (2001): Evolutionsbiologie. Springer-Verlag; Berlin, Heidelberg, New York u. a.