

Die Herkunft der komplexen Zellen

Die ersten Lebensformen waren simple Bakterien. Vergleichsweise riesenhafte Zellen mit abgegrenztem Kern und spezialisierten Organellen konnten daraus nur durch viele unterschiedliche Neuerungen werden. Einen Teil dieser Entwicklungen kennt man nun: Erst dadurch, daß die größeren Organismen kleinere versklavten, überstanden sie die erste große Umweltkrise und ermöglichten die Evolution von Pflanzen und Tieren.

Von Christian de Duve

Die ersten Lebewesen erschienen auf der Erde vor rund 3,7 Milliarden Jahren. Es waren kleine, einzellige Organismen, die nicht viel anders aussahen als manche heutigen Bakterien. Moderne Zellen dieser Entwicklungsstufe nennt man Prokaryoten (früher meist Prokaryonten; wörtlich: Vorkerner), weil sie keinen Zellkern haben, kein abgegrenztes Abteil für das genetische Material.

Diese einfache Lebensform ist bis heute höchst erfolgreich. Die Prokaryoten (nach lateinisch *pro-* in der Bedeutung zeitlich vor und griechisch *karyon* für Kern, Stein, Nuß) haben infolge ihrer besonders großen Vermehrungs- und

Evolutionsgeschwindigkeit eine reiche Vielfalt an Arten hervorgebracht und sich allen nur möglichen Umweltgegebenheiten anpassen können – und tun es noch.

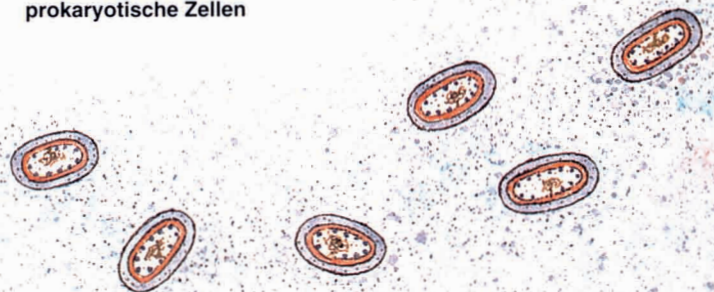
Daß die Biosphäre dennoch nicht nur solche mikrobeartigen Wesen beherbergt geht auf ein Geschehen zurück, durch das schließlich Eukaryoten (oder Eukaryonten), nämlich Zellen mit echtem Zellkern und darin verpackter Erbsubstanz, entstanden – völlig andere, wesentlich komplexere Organismen. In der Evolution begann damit eine gänzlich neue Epoche: Alle Pflanzen und Tiere wie auch die Pilze sind Eukaryoten. Die heutigen Vielzeller in all ihren Erscheinungsformen würde es ohne diesen Ent-

wicklungsschritt nicht geben und also auch keine Menschen, die sich an ihnen freuen und ihren noch weithin geheimnisvollen Besonderheiten nachspüren können.

Höchstwahrscheinlich sind die Eukaryoten aus bakterienähnlichen Vorläufern hervorgegangen. Wie das geschehen konnte ist allerdings nicht leicht zu erkennen, denn irgendwelche Zwischenstadien der beiden Zellarten existieren nicht mehr, nicht einmal fossil; und das Endprodukt unterscheidet sich allzusehr von der Ausgangsform. Dank den Möglichkeiten der modernen Biologie kommt Licht in das lange undurchdringliche Dunkel der Vergangenheit. So manche

Bild 1: Eine eukaryotische Zelle (rechts ist eine begeißelte Grünalge dargestellt) ist um vieles größer als ein Prokaryot (links) und auch komplexer aufgebaut. Typische einzellige Eukaryoten messen etwa 10 bis 30 Mikrometer, Prokaryoten – Bakterien – meist nur einen. Charakteristisch für höherentwickelte Mikroorganismen und die Zellen von Pflanzen und Tieren ist die hier schematisch gezeichnete starke innere Untergliederung. Insbesondere haben sie einen großen, abgegrenzten Zellkern, der fast das gesamte Erbmaterial enthält.

prokaryotische Zellen



verwandtschaftliche Beziehung zwischen Merkmalen der beiden Zelltypen, die nachzuweisen ist, läßt den Entwicklungsweg immer klarer erscheinen.

Neue Ordnungs- und Funktionselemente

Wie gravierend sich Pro- und Eukaryoten unterscheiden wird auf den ersten Blick deutlich, wenn man sich die Organisation beider Zelltypen anschaut (Bild 1). Allein der Größenunterschied ist beträchtlich: Ein Eukaryot hat typischer-

weise das mehr als 10 000fache Volumen. Sein Erbmaterial – bei den Bakterien in einem einzigen, ringförmigen Chromosom enthalten, das direkten Kontakt mit der übrigen Zelle hat – ist größtenteils in einer Anzahl aufwendiger gebauter Chromosomen verpackt und wird mit einer speziellen Kernmembran gegen das Zellplasma, also den Bereich außerhalb des Kerns, abgeschirmt.

Das Zellplasma ist wiederum durch Membranen säuberlich in ein komplexes Netz von vielfältigen Funktionsbereichen (Kompartimenten) untergliedert. Inneren Halt und zugleich Bewegungsfähigkeit

verleihen der großen Zelle im Plasma gelegene Skelettelemente, die mit molekularen Motoren versehen sind; damit vermag sie Komponenten im Inneren zu bewegen oder selbst den Ort zu wechseln.

Eine weitere auffällige Neuerung höherer Zellen sind die zahlreichen eingeschlossenen Organellen für bestimmte Aufgaben, die etwa die Größe von Prokaryoten haben. Als einige der wichtigsten möchte ich die Peroxisomen nennen, die beispielsweise für den Fettstoffwechsel bedeutsam sind, die Mitochondrien als Kraftwerke der Zelle, und für

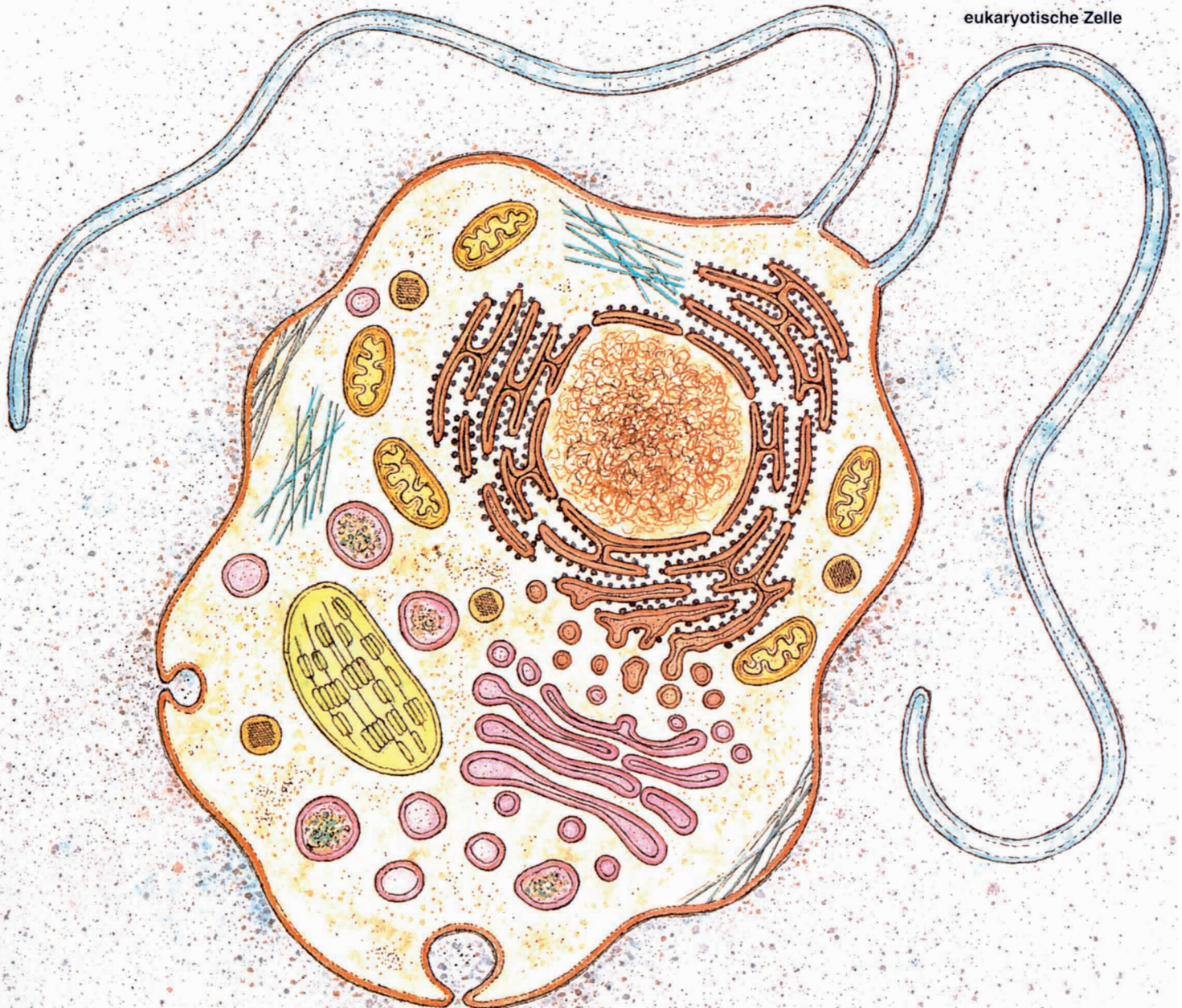
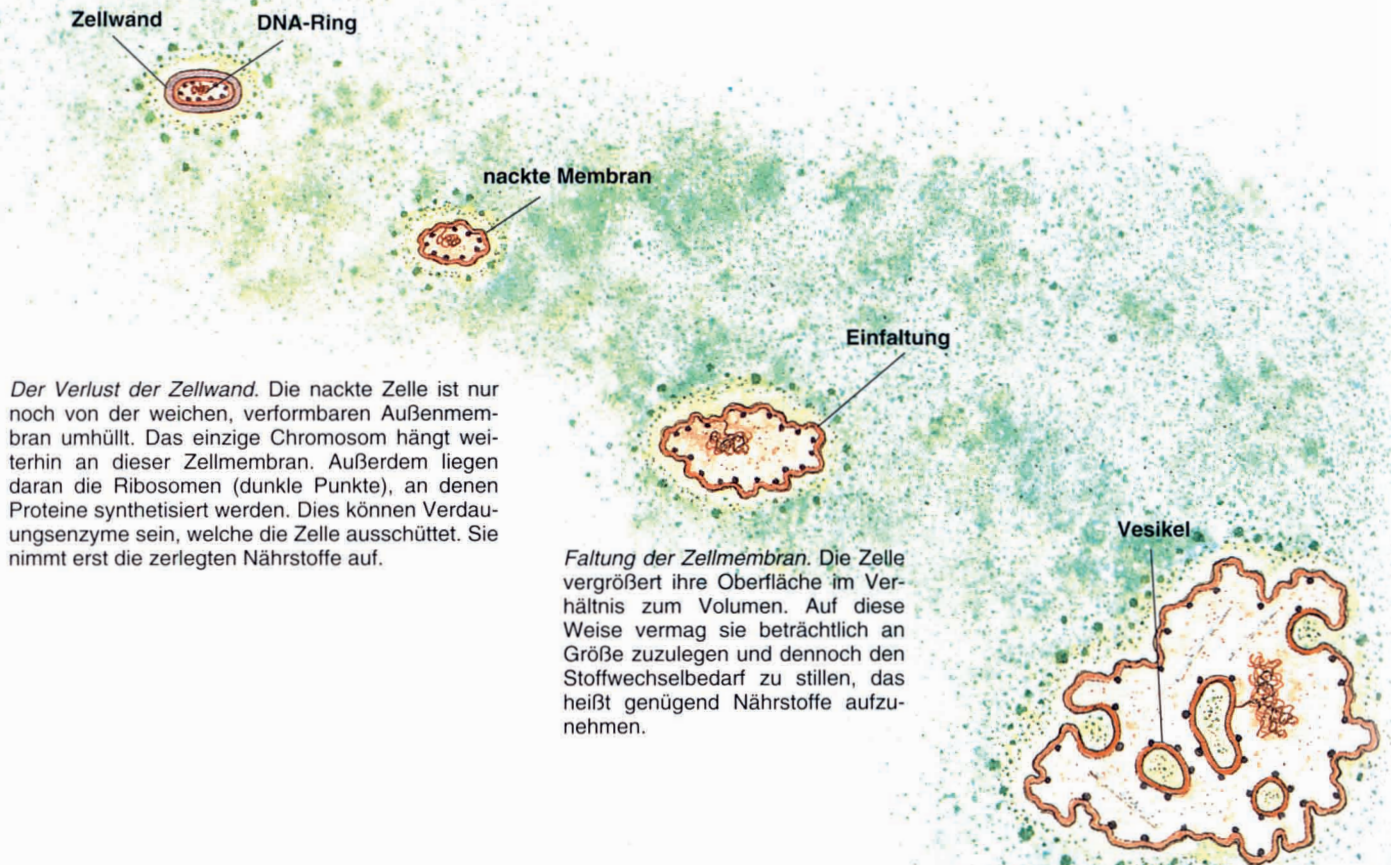


Bild 2: Wie die Evolution der eukaryotischen Zelle begonnen haben könnte.



Der Verlust der Zellwand. Die nackte Zelle ist nur noch von der weichen, verformbaren Außenmembran umhüllt. Das einzige Chromosom hängt weiterhin an dieser Zellmembran. Außerdem liegen daran die Ribosomen (dunkle Punkte), an denen Proteine synthetisiert werden. Dies können Verdauungsenzyme sein, welche die Zelle ausschüttet. Sie nimmt erst die zerlegten Nährstoffe auf.

Faltung der Zellmembran. Die Zelle vergrößert ihre Oberfläche im Verhältnis zum Volumen. Auf diese Weise vermag sie beträchtlich an Größe zuzulegen und dennoch den Stoffwechselbedarf zu stillen, das heißt genügend Nährstoffe aufzunehmen.

Abschnüren von Membransäckchen zur inneren Verdauung. Einzelne Falten schließen sich zu Bläschen, den ersten gesonderten Kompartimenten, die ins Zellinnere gelangen. Ihr Inhalt entspricht der Zellumgebung: Die Nahrung wird nun sowohl innen wie außen verdaut. Nachdem der Membranabschnitt mit der DNA sich abgeschnürt hat, hängt die Erbsubstanz fortan einem Kompartiment an.

pflanzliche Zellen die Plastiden als vor allem Orte der Photosynthese.

Schon die einzelligen Eukaryoten, ob nun eine Hefezelle oder eine Amöbe, sind durch all diese Strukturen hochkomplexe Organismen. Im Vergleich dazu wirkt ein Prokaryot geradezu rudimentär ausgestattet. Und doch müssen beide Typen verwandt sein – vielerlei genetische Ähnlichkeiten sind nicht zu übersehen. Man hat sogar die Zeit abschätzen können, zu der die Eukaryoten ihren eigenen Evolutionsweg einschlugen: Die Trennung der Linien muß recht früh begonnen haben – wahrscheinlich vor mehr als drei Milliarden Jahren (Bild 4). Die entscheidende Entwicklungsphase hin zum kompletten Eukaryoten heutiger Prägung – sie mag wenigstens eine Milliarde Jahre gedauert haben – läge dennoch im Dunkel, wenn nicht die Organellen aufschlußreiche Hinweise gäben.

Unverdaute Beute

Von Mitochondrien und Plastiden vermuten Biologen schon seit gut 100 Jahren, daß sie von Bakterien abstammen,

die einst eigenständige Organismen waren und von anderen Zellen als Endosymbionten – sozusagen als Dauergäste im Inneren – aufgenommen wurden. Allerdings begegnete die Mehrheit der Fachwissenschaftler dieser Theorie reserviert. Erst 1967 kam sie wieder ernstlich ins Gespräch, als Lynn Margulis, die zu der Zeit an der Universität Boston (Massachusetts) arbeitete, sie zu verfechten begann. Was die Forscherin an Widerständen zu überwinden hatte ist kaum mehr nachvollziehbar – zu überzeugend sind inzwischen die Indizien für die urzeitliche Endosymbiose.

Insbesondere fällt auf, daß sowohl Mitochondrien als auch Plastiden einen verkümmerten, aber funktionsfähigen genetischen Apparat haben – nämlich Gene aus der Erbsubstanz DNA sowie die Mittel für deren Replikation (Vervielfältigung) und außerdem auch alles Nötige, um anhand der in der DNA codierten Bauanweisungen Proteine herzustellen. Entscheidend ist aber, daß dieser rudimentäre Apparat zweifelsfrei prokaryotenhafte Züge aufweist, die ihn vom eigentlichen eukaryotischen genetischen System unterscheiden.

Wie mag der folgenschwere Zusammenschluß abgelaufen sein? Oft stellt man das Geschehen so dar, als hätten zwei gewöhnliche Prokaryoten dies vollbracht: wahlweise indem einer den anderen verschlang oder einer friedlich eindrang, als Zusammenschluß zum beiderseitigen Nutzen oder als Verschmelzung, die zunächst schlichtweg unterlief.

Nun zeigen aber heutige Bakterien kein solches Verhalten; zudem sind mit einer wie auch immer gearteten Vereinigung einfacher Prokaryoten viele andere Merkmale von Eukaryotenzellen nicht zu erklären. Die Natur weist vielmehr eine plausiblere Fahrte: Der erste Wirt

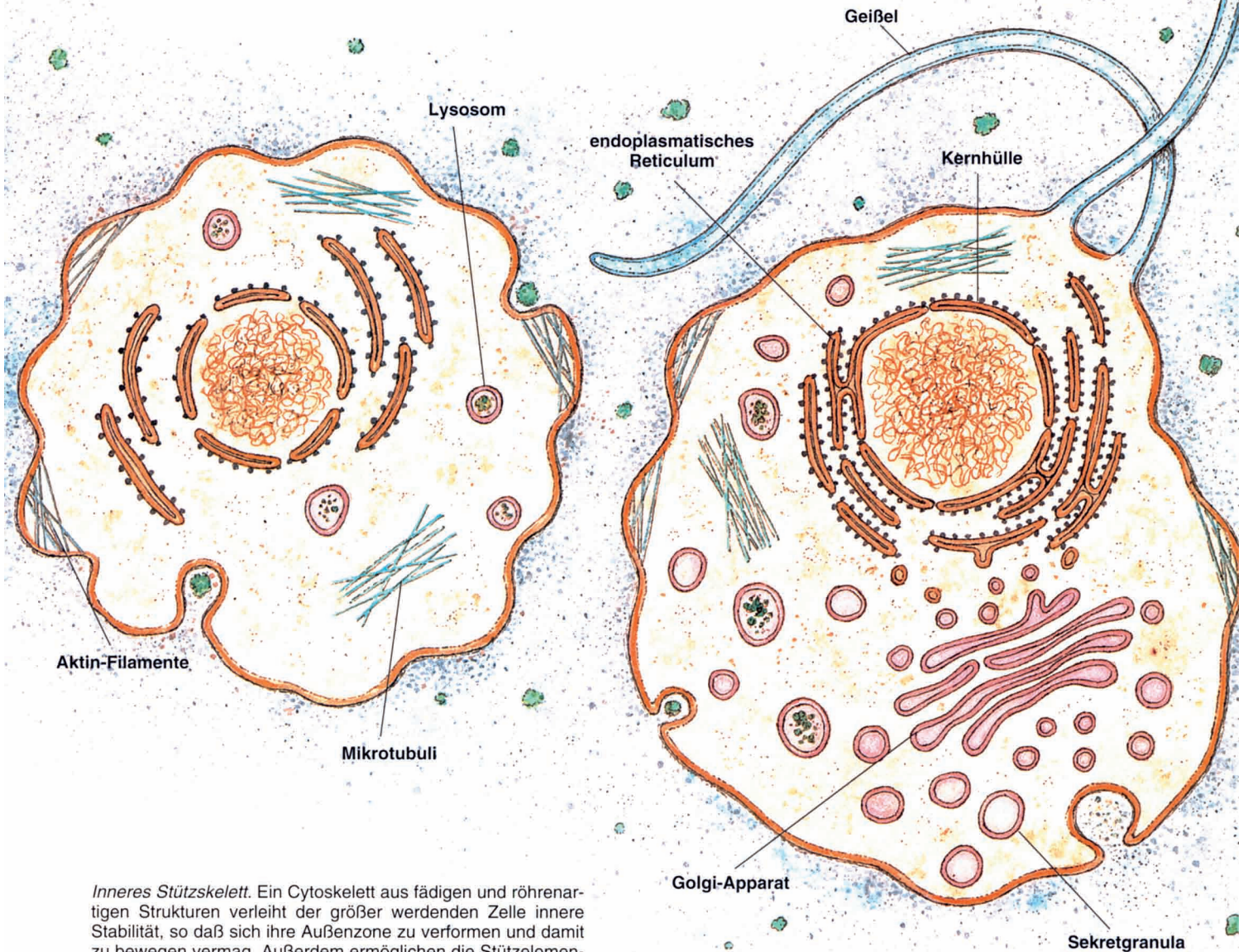
könnte schon eine ungewöhnlich große Zelle gewesen sein, die bereits eukaryotische Züge hatte und dann irgendwann einen einfachen Prokaryoten fraß.

Man denke an weiße Blutkörperchen, die der Infektabwehr dienen. Wie sie fangen auch bestimmte andere heutige eukaryotische Zellen Bakterien ein und schlingen sie in sich hinein. Aber nicht immer wird die Beute getötet und verdaut. Mitunter vermag sie trotz ihrer fa-

talen Lage dem Jäger zuzusetzen oder sogar ihn zu töten. In seltenen Fällen überleben beide; dann mag aus der anfänglichen Duldung irgendwann wechselseitige Unterstützung werden und schließlich gegenseitige Abhängigkeit. Ähnlich könnte man sich vorstellen, daß die Vorläufer von Mitochondrien und Plastiden Dauergäste einer fressenden – phagozytierenden – Zelle wurden, sich unentbehrlich machten und mit der Zeit

ihre Individualität fast bis zur Unkenntlichkeit verloren. Falls dieses Bild zutrifft, würde es einigen Aufschluß über die vorausgegangene Evolution des Wirtes geben. Er hätte sich nämlich schon zu einem primitiven Phagozyten gewandelt haben müssen, so daß er sich relativ große, sperrige Objekte wie Bakterien überhaupt einverleiben konnte.

Dies wiederum würde voraussetzen, daß er bereits einige grundlegende Ei-



Inneres Stützskelett. Ein Cytoskelett aus fädigen und röhrenartigen Strukturen verleiht der größer werdenden Zelle innere Stabilität, so daß sich ihre Außenzone zu verformen und damit zu bewegen vermag. Außerdem ermöglichen die Stützelemente Verlagerungen im Inneren und auf diese Weise den Transport von Materialien. Dank dieser Neuerungen kann sich der Mikroorganismus erstmals große Partikel einverleiben und innen verdauen. Damit ist er unabhängiger von seiner unmittelbaren Umgebung, gibt schließlich die äußere Verdauung gänzlich auf und überläßt sie den speziell darauf abgestellten Membranbläschen, den Lysosomen. Dorthin gelangen die Verdauungsenzyme durch ein zunehmend komplizierteres Membransystem. Teile dieses Systems bilden flache Strukturen, die sich um die größer werdende Menge von DNA lagern.

Freßzelle mit Zellkern. Ein primitiver Phagozyt ist entstanden, der zum Schwimmen Geißeln gehabt haben könnte. Er besitzt bereits einen echten, abgegrenzten Zellkern und synthetisiert die Proteine fern von der DNA im Zellplasma. Die Membranstrukturen haben sich weiter zu besonderen Organellen spezialisiert, beispielsweise zur fusionierten Kernmembran, zum endoplasmatischen Reticulum, an dem die Proteine synthetisiert werden, oder zum Golgi-Apparat, in dem bestimmte Moleküle umgebaut und von dem sie weiterverschickt werden.

genschaften der eukaryotischen Zellen hatte. Wenn man heutige Phagocyten als Modell nimmt, müßte er viel größer als seine Beute gewesen sein und in seiner Gestalt nicht so starr wie Bakterien mit ihrer festen Wand, sondern umschlingungsfähig dank seiner flexiblen Außenmembran (Bild 2, linke Seite). Dieser Vorläufer benötigte zudem sicherlich eine sinnvolle Innengliederung aus vernetzten Kompartimenten mit Beziehung zur Außenmembran, die bei der Verdauung jeweils eigene Aufgaben erfüllten. Damit dieses Gebilde nicht auseinanderfloß, hatte es wahrscheinlich innere Stützstrukturen, ein Art Cytoskelett; und vermutlich verfügte es auch über den molekularen Apparat, um die Außenmembran gezielt zu verformen sowie Be-

standteile durch das strukturierte Innere zu transportieren (Bild 2, rechte Seite).

Im Grunde habe ich damit bereits den Übergang zum Eukaryoten nachvollzogen, außer daß diesem Zelltyp noch die Endosymbionten fehlten. Nun bleibt die schwierige Aufgabe, ein Szenario zu entwerfen, wie die Entwicklung bis zu diesem Stadium eines einfachen Phagocyten sich wirklich abgespielt haben könnte. Es dürften viele kleine Neuerungen gewesen sein, die jeweils auf Bewährtem aufbauten und die Überlebens- und Vermehrungschancen der Zelle im Vergleich zu älteren, konkurrierenden Typen ein wenig vergrößerten – gemäß dem Evolutionsprinzip, daß sich Träger vorteilhafter Eigenschaften in der Population allmählich durchsetzen.

Entwurf einer Freßzelle

Zunächst möchte ich skizzieren, wie ich mir den Urahnen der Eukaryoten, als er noch ein Prokaryot war, denke. Erstens postuliere ich, daß er sich von den Überresten und Ausscheidungen anderer Organismen ernährte; das heißt, daß er nicht selbst aus anorganischer Substanz organische gewann, sondern auf autotrophe Lebewesen – die dies vermochten – angewiesen war.

Dieser Typ heterotropher Zellen lebte folglich in einer Umgebung, die ihn konzentriert mit Nahrung versorgte. Eine interessante Idee ist, ihn sich in Mischkolonien aus verschiedenen Prokaryoten vorzustellen nach Art der Mikroben-Rasen, die seit mindestens 3,5 Milliarden

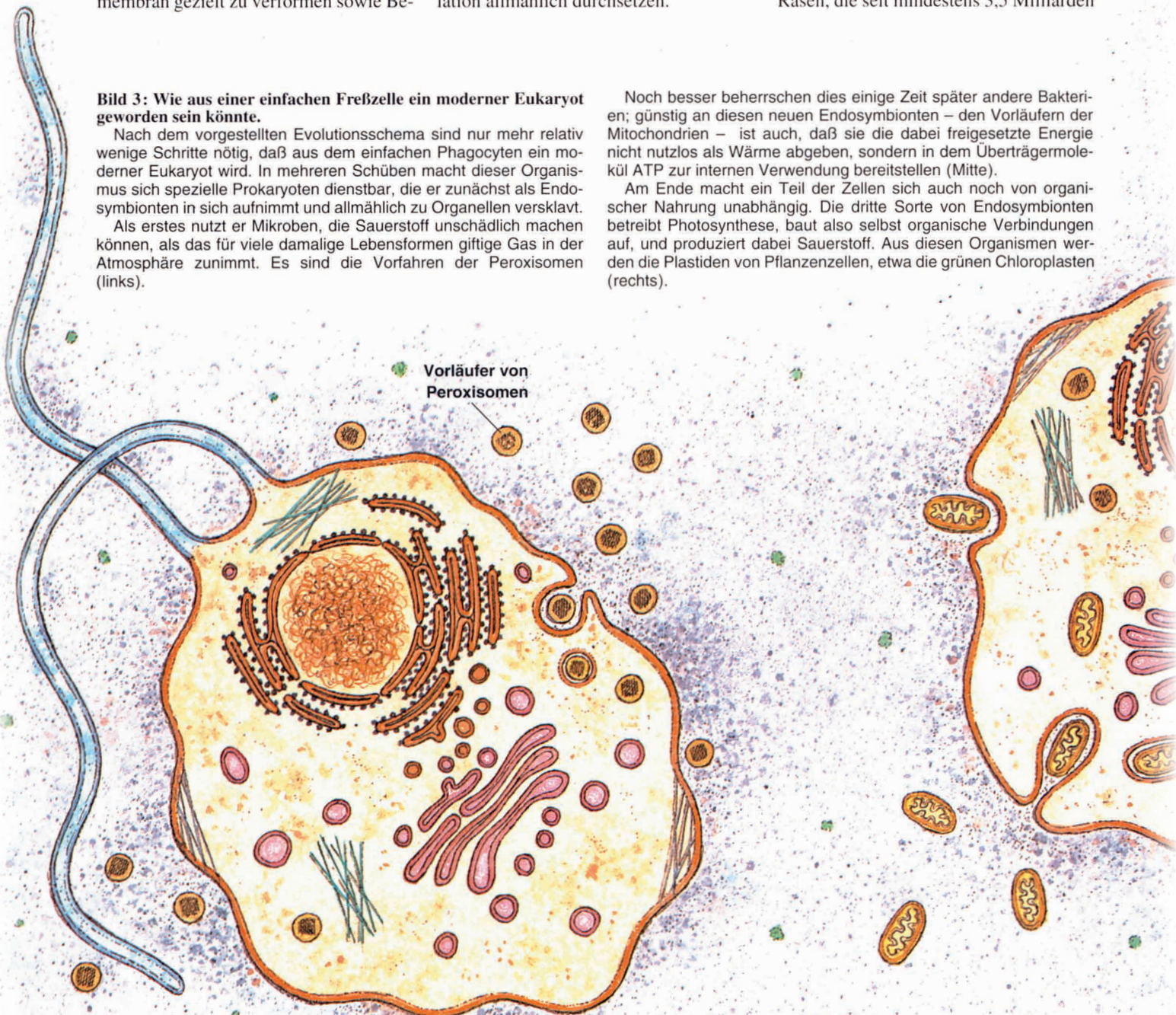
Bild 3: Wie aus einer einfachen Freßzelle ein moderner Eukaryot geworden sein könnte.

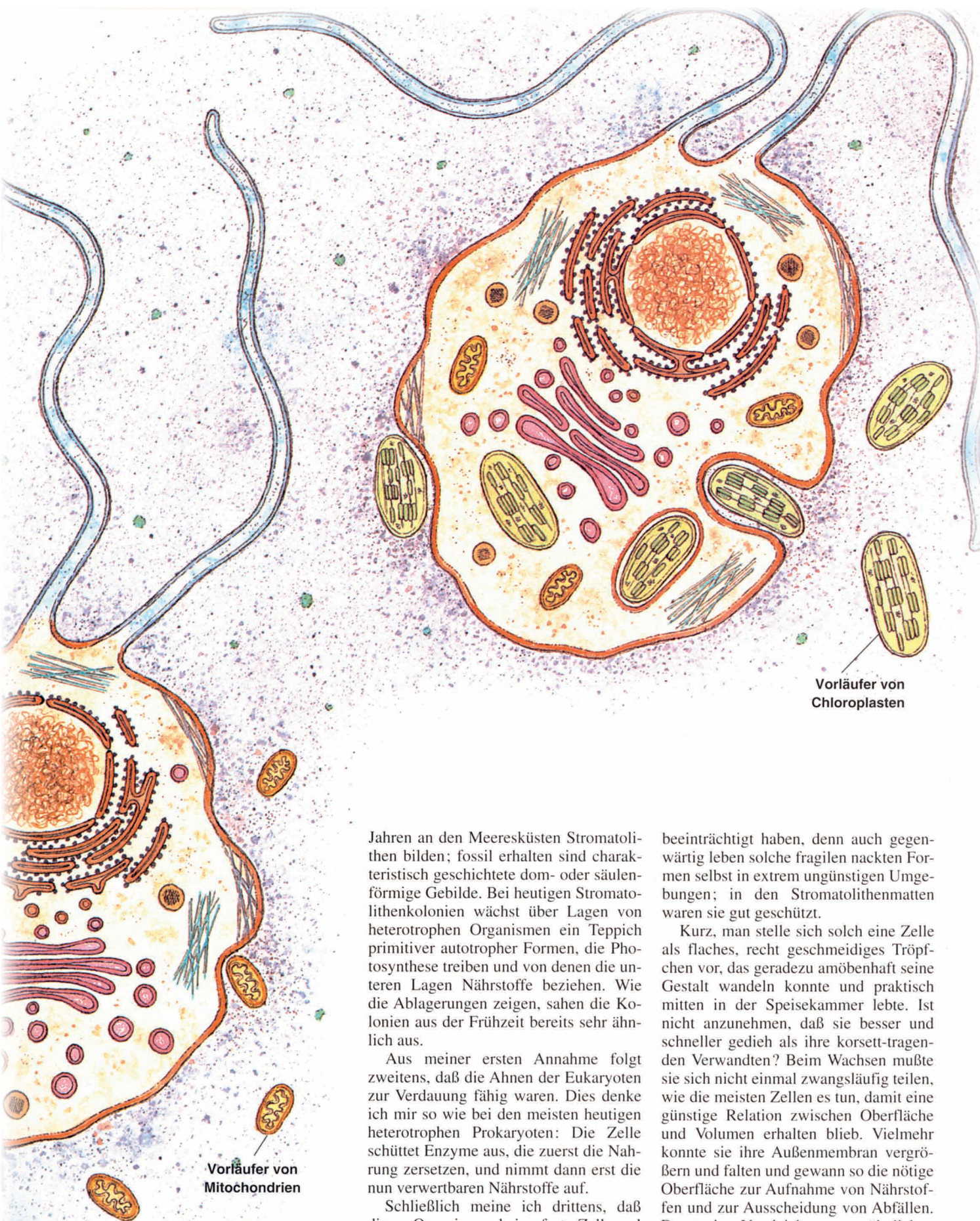
Nach dem vorgestellten Evolutionsschema sind nur mehr relativ wenige Schritte nötig, daß aus dem einfachen Phagocyten ein moderner Eukaryot wird. In mehreren Schüben macht dieser Organismus sich spezielle Prokaryoten dienstbar, die er zunächst als Endosymbionten in sich aufnimmt und allmählich zu Organellen versklavt.

Als erstes nutzt er Mikroben, die Sauerstoff unschädlich machen können, als das für viele damalige Lebensformen giftige Gas in der Atmosphäre zunimmt. Es sind die Vorfahren der Peroxisomen (links).

Noch besser beherrschen dies einige Zeit später andere Bakterien; günstig an diesen neuen Endosymbionten – den Vorläufern der Mitochondrien – ist auch, daß sie die dabei freigesetzte Energie nicht nutzlos als Wärme abgeben, sondern in dem Überträgermolekül ATP zur internen Verwendung bereitstellen (Mitte).

Am Ende macht ein Teil der Zellen sich auch noch von organischer Nahrung unabhängig. Die dritte Sorte von Endosymbionten betreibt Photosynthese, baut also selbst organische Verbindungen auf, und produziert dabei Sauerstoff. Aus diesen Organismen werden die Plastiden von Pflanzenzellen, etwa die grünen Chloroplasten (rechts).





Vorläufer von Chloroplasten

Vorläufer von Mitochondrien

Jahren an den Meeresküsten Stromatolithen bilden; fossil erhalten sind charakteristisch geschichtete dom- oder säulenförmige Gebilde. Bei heutigen Stromatolithenkolonien wächst über Lagen von heterotrophen Organismen ein Teppich primitiver autotropher Formen, die Photosynthese treiben und von denen die unteren Lagen Nährstoffe beziehen. Wie die Ablagerungen zeigen, sahen die Kolonien aus der Frühzeit bereits sehr ähnlich aus.

Aus meiner ersten Annahme folgt zweitens, daß die Ahnen der Eukaryoten zur Verdauung fähig waren. Dies denke ich mir so wie bei den meisten heutigen heterotrophen Prokaryoten: Die Zelle schüttet Enzyme aus, die zuerst die Nahrung zersetzen, und nimmt dann erst die nun verwertbaren Nährstoffe auf.

Schließlich meine ich drittens, daß dieser Organismus keine feste Zellwand mehr herzustellen vermochte, wie die meisten Bakterien sie haben. Die Einbuße an Schutz und Halt muß ihn aber nicht

beeinträchtigt haben, denn auch gegenwärtig leben solche fragilen nackten Formen selbst in extrem ungünstigen Umgebungen; in den Stromatolithenmatten waren sie gut geschützt.

Kurz, man stelle sich solch eine Zelle als flaches, recht geschmeidiges Tröpfchen vor, das geradezu amöbenhaft seine Gestalt wandeln konnte und praktisch mitten in der Speisekammer lebte. Ist nicht anzunehmen, daß sie besser und schneller gedieh als ihre korsett-tragenden Verwandten? Beim Wachsen mußte sie sich nicht einmal zwangsläufig teilen, wie die meisten Zellen es tun, damit eine günstige Relation zwischen Oberfläche und Volumen erhalten blieb. Vielmehr konnte sie ihre Außenmembran vergrößern und falten und gewann so die nötige Oberfläche zur Aufnahme von Nährstoffen und zur Ausscheidung von Abfällen. Derart im Vergleich zu gewöhnlichen Bakterien riesige Formen trifft man in der Gruppe noch immer an; und solche Giganten unter den Prokaryoten haben

auch eine beträchtlich gefaltete Zellmembran.

Somit ließe sich zumindest die Größenzunahme hin zu den Eukaryoten recht einfach erklären. Damit im Zusammenhang wiederum könnte man sich ziemlich leicht eine weitere Entwicklung vorstellen, in deren Folge die Zelle allerdings ihren inneren Aufbau grundlegend veränderte: In den tiefen Buchten ihrer Außenmembran ließen sich nunmehr Zonen mit hochkonzentriertem Verdauungssaft schaffen, so daß die Aufbereitung der Nahrung effizienter wurde.

Von hier brauchte es nicht mehr viel bis zum eigentlich revolutionierenden Schritt: der Abschnürung als Membranbläschen ins Zellinnere (Bild 2, vierte Zeichnung). Biomembranen eignen sich dazu hervorragend, weil sie wie Seifenblasen dazu neigen, miteinander zu verschmelzen, zudem aber auch dazu, entstehende Löcher sogleich abzudichten.

Was vermutlich zunächst zufällig geschah, begünstigte die Zelle höchstwahrscheinlich dermaßen, daß jede genetische Änderung, die solche Effekte noch verstärkte, unter der natürlichen Selektion favorisiert worden sein dürfte. Die Zelle verlagerte die Verdauung von außen nach innen, indem sie praktisch eine enzymreiche Bucht zur Lagune und schließlich zum Binnensee machte.

Solchermaßen ausgestattete Zellen konnten ihrer Umwelt so viel mehr abgewinnen, daß die Steigerung der Überlebensmöglichkeiten und des Fortpflanzungspotentials gewaltig gewesen sein muß. Was sie errungen hatten war nämlich das Prinzip der Phagocytose, des Verschlingens und Verdauens von großen Nahrungspartikeln: Das eine, die Endocytose, vollbringen Eukaryoten, indem sie das Objekt mit der Außenmembran umschließen und diesen Bereich samt Inhalt nach innen als Bläschen abschnüren; das zweite geschieht in Verdauungsbläschen, den ebenfalls membranumhüllten Lysosomen, zu denen sie die Partikel transportieren.

Sämtliche Verfeinerungen im Zellinneren, die später noch aus diesem Evolutionsschritt erwachsen, waren zwar nützlich und wichtig, jedoch nicht mehr so fundamental wie der erste Schritt. Die Untergliederung der modernen Eukaryoten-Zelle durch ein vernetztes inneres Membransystem in vielfältig spezialisierte Kompartimente ist letztlich eine Weiterentwicklung der ursprünglichen Innovation, Membranbläschen ins Innere zu holen. Das Modell dieser Entwicklung hat viel Plausibilität, weil etliche Mechanismen des eukaryotischen Cytoembransystems solchen der Prokaryoten-Zellmembran gleichen.

Der erste Zellkern und das Rätsel des Cytoskeletts

Interessanterweise läßt sich selbst die Evolution des Zellkerns, des Markenzeichens der Eukaryoten, wenigstens im Prinzip aus solch einem Modell heraus nachzeichnen. Bei Prokaryoten ist das ringförmige DNA-Chromosom an einer Stelle der Zellmembran befestigt. Würde nun gerade dieser Abschnitt als Bläschen abgeschnürt, entstünde ein inneres Membransäckchen, an dem außen das Erbmaterial hängt. Vielleicht begann mit einem ähnlichen Gebilde die Entwicklung zum heutigen Zellkern; dessen Hülle besteht aus einer doppelten Membran, die sich aus abgeflachten, fusionierenden Teilen des inneren Membransystems bildet, wie in den Bildern 2 und 3 erkennbar.

Mit jeder evolutiven Etappe – in Wirklichkeit wohl jeweils das Ergebnis kaum merklich kleiner Schritte – gewann die Zelle ein wenig mehr Autonomie. Eine Einschränkung allerdings gab es: Da dem relativ großen Organismus keine feste Außenwand mehr Halt bot, brauchte er einen Ersatz. Die Lösung waren Versteifungen im Inneren.

Moderne Eukaryoten haben zu dem Zweck Strukturen aus Fasern und Röhren. Oft gehören dazu energiegetriebene Mechanismen, so daß die Zelle selbst den Ort wechseln oder ihre Form verändern, insbesondere aber auch den nun immensen internen Materialtransport bewältigen kann. Zu den vielen an der Motorik beteiligten Proteinen von Eukaryoten weiß ich in der Welt der Prokaryoten allerdings nichts dem Verwandtes. Bis zum Heranbilden eines Cytoskeletts hätte es also zahlreicher evolutiver Neuerungen bedurft. Wir wissen über diesen grundlegenden Prozeß im Grunde nichts; ziemlich wahrscheinlich ist nur, daß er mit dem Größerwerden der Zelle und der Ausdehnung ihrer Oberfläche einherging, und zwar vermutlich darauf abgestimmt wiederum Schritt um Schritt.

Die Endosymbiose

Der primitive Phagocyt am Ende dieses langen Weges ernährte sich von Bakterien. Dank seiner Ausstattung mußte er nicht länger dort bleiben, wo ihn Nahrung umspülte, sondern er konnte selbst die Initiative ergreifen und als Jäger umherziehen. Schließlich war er reif, zum Wirt von Endosymbionten zu werden.

Solche Zellen, denen zum Eukaryoten-Status nur noch Mitochondrien und einige andere Organellen fehlten, dürften viele ökologische Nischen eingenommen und sich entsprechend in Linien mit ver-

schiedensten Anpassungen aufgetrennt haben. Ob davon irgendwelche bis zur Gegenwart überlebten ist ungewiß; denn die Vorfahren der wenigen einzelligen Eukaryoten ohne Mitochondrien, die man jetzt vorfindet, könnten diese charakteristischen Organellen zwar gehabt, aber wieder verloren haben.

Die Eukaryoten nach heutigem Verständnis dürften mithin sämtlich aus einfachen Phagocyten hervorgegangen sein, die bakterielle Vorläufer von Mitochondrien als Dauergäste behielten (Bild 4). Ob sich eine solche Endosymbiose ein- oder mehrmals ereignete ist zwar noch umstritten, doch die Mehrheit der Wissenschaftler plädiert für eine gemeinsame Herkunft aller bekannten Mitochondrien.

Immerhin muß diese Vereinigung so viele Vorteile mit sich gebracht haben, daß sich von allen Eukaryoten bis auf wenige Ausnahmen nur die mit internen Energielieferanten behauptet haben. Man kann freilich nur mutmaßen, ob diese Zellen anderen im Konkurrenzkampf keine Chance mehr ließen oder ob sie nahezu die einzigen waren, die den folgenreichsten Wandel der Lebensbedingungen auf der Erde überstehen konnten. Weswegen waren die Mitochondrien dermaßen entscheidend?

Hilfe in der Sauerstoff-Krise

In heutigen Zellen ist die Hauptfunktion von Mitochondrien die Verbrennung von Nährstoffen mit Hilfe von Sauerstoff. Dabei wird unter Einsatz von Energie Adenosindiphosphat (ADP) in Adenosintriphosphat (ATP) umgewandelt, und die Umkehrung dieses Prozesses liefert dann die Energie für die meisten Stoffwechselprozesse. Davon hängen fast alle aeroben, also Sauerstoff atmenden Organismen ab.

Als die frühesten Zellen auftraten, gab es auf der Erde jedoch noch keinen freien molekularen Sauerstoff. Er ist ein Erzeugnis des Lebens. Die ersten Produzenten waren die Photosynthese treibenden Cyanobakterien (früher auch blaugüne Algen oder Blaualgen genannt), die es noch immer zahlreich gibt. Unter Nutzung von Sonnenenergie spalten sie Wasser, wobei sie den Wasserstoff zusammen mit Kohlendioxid für den Aufbau von Glucose verwenden; der Sauerstoff ist sozusagen Abfallprodukt.

Zunächst wurde er in geochemischen Oxidationsprozessen verbraucht. Nennenswerte Mengen gelangten erst vor rund zwei Milliarden Jahren in die Atmosphäre, und bis vor 1,5 Milliarden Jahren waren zumindest Bruchteile des

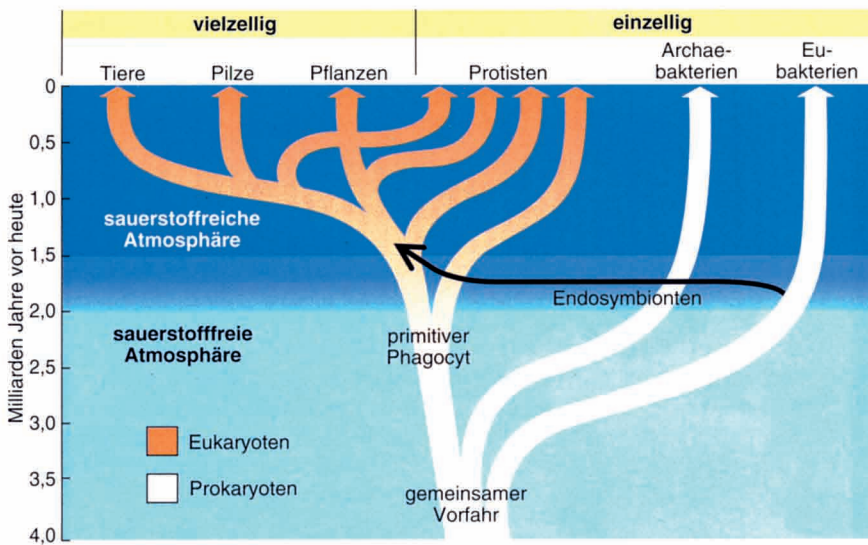


Bild 4: Dieser Stammbaum aller Organismen leitet sich aus einer Vielzahl von Untersuchungen her. Demnach entwickelten sich Einzeller mit echtem Zellkern (Protisten) und die vielzelligen Tiere, Pflanzen und Pilze aus prokaryotischen, den Bakterien ähnlichen Lebewesen. Durch Endosymbionten aus dem Reich der Bakterien

gewannen sie weitere Unabhängigkeit gegenüber ihrer Umwelt. Neuerlich stellt ein Team um Russel F. Doolittle von der Universität von Kalifornien in San Diego den weithin akzeptierten Entwurf in Frage; die Gruppe vermutet, daß der letzte gemeinsame Vorfahr heutiger Lebewesen vor höchstens gut zwei Milliarden Jahren lebte.

heutigen Wertes (20,95 Volumenprozent) erreicht.

In der Zeit davor müssen alle Lebensformen an eine anaerobe Umwelt angepaßt gewesen sein. Vermutlich waren sie, wie die heutigen obligaten Anaerobier, gegenüber freiem Sauerstoff sogar äußerst empfindlich. Das Element bildet nämlich leicht starke Zellgifte wie das Hyperoxid-Ion, das Hydroxyl-Radikal und Wasserstoffperoxid. Als die atmosphärische Konzentration einstieg, muß dies für viele der frühen Organismen, die dem wehrlos ausgeliefert waren, zur Umweltkatastrophe geworden sein. Überlebt haben diese Krisenzeit vermutlich nur jene, die eine Rückzugsmöglichkeit hatten oder Schutzmechanismen entwickelten.

Der Gedanke liegt nahe und wird öfter unterbreitet, daß die frühen phagozytischen Zellen – obgleich selbst eigentlich anaerob – durch ihre Endosymbionten gefeilt gewesen seien: Die aeroben Vorläufer der Mitochondrien hätten den Sauerstoff nicht nur in harmloses Wasser verwandelt, sondern auch für die Energiegewinnung genutzt.

Obwohl diese Theorie besticht, hat sie einen Schwachpunkt. Auch in diesem Falle dürfte die Anpassung an den Sauerstoff sehr allmählich verlaufen sein. Zuerst gab es wahrscheinlich nur einfache Prozesse, die oxidative Zellgifte unschädlich machten. Die Zeit, bis die Perfektion der Atmungsmechanismen moderner Mitochondrien erreicht war, müs-

sen die anaeroben Wirtsphagozyten gleichwohl überstanden haben.

Möglich ist, daß anfangs gar nicht Vorläufer der Mitochondrien hilfreich waren, sondern diejenigen anderer Zellorganellen: Die Peroxisomen sind bei Tieren und Pflanzen ebenso verbreitet, aber wesentlich einfacher organisiert (siehe meinen Artikel „Mikrokörperchen – Zellorganellen voller Chemie“, Spektrum der Wissenschaft, Juli 1983, Seite 28). Auch in ihnen laufen unter Sauerstoffverbrauch Stoffwechselprozesse ab. Sie fangen die nebenbei freigesetzte Energie aber nicht auf, sondern geben sie verschwenderisch als Wärme ab. Zwar bilden sie unter anderem Wasserstoffperoxid, zerstören diese toxische Verbindung dann aber mit dem Enzym Katalase, das sie reichlich enthalten wie auch ein Enzym gegen das Hyperoxid-Ion. Somit wären sie durchaus als erste Phalanx gegen den bedrohlichen Sauerstoff geeignet gewesen.

Zum ersten Mal habe ich diese These 1969 unterbreitet. Zu der Zeit galten die Peroxisomen noch als spezialisierte Teile des Cytomembransystems, weswegen ich sie mit in mein Modell der Membranvergrößerung bei primitiven Phagozyten nahm. Später belehrten mich Kollegen an der Rockefeller-Universität in New York eines besseren. Wie Brian H. Poole und Paul B. Lazarow in Experimenten überzeugend nachwies, besteht zwischen beiden Zellbestandteilen keine Verwandtschaft. Peroxisomen kommen

nämlich, was ich noch beschreiben werde, zu ihren Proteinen auf ähnliche Weise wie Mitochondrien und Plastiden, weswegen alle drei Typen von Organellen einst Endosymbionten gewesen sein mögen.

Aufgrund der neuen Erkenntnisse überarbeitete ich mein Modell und veröffentlichte 1982 die Hypothese, Peroxisomen stammten vielleicht von primitiven aeroben Bakterien ab, die noch vor den Mitochondrien-Vorläufern in die Zellen gelangt wären (Bild 3 links). Sie hätten somit ihre Wirte schützen können, bis jene Mitochondrien-Vorläufer eine hohe Leistungsfähigkeit in der Verwertung von Sauerstoff erreichten – das Stadium, in dem die Mitochondrien zu Endosymbionten wurden.

Einstweilen liegen für meine These noch keine stichhaltigen Beweise vor, gegen sie aber auch nicht. Wohl enthalten Mitochondrien und Plastiden zumindest Reste eines eigenen genetischen Apparats, Peroxisomen hingegen nicht. Das spricht jedoch nicht für einen anderen Ursprung; denn die beiden erstgenannten Organelltypen haben den größten Teil ihres Erbmaterials an den Kern der Wirtszelle abgegeben – vielleicht haben die Peroxisomen, die nach meiner Vermutung älter sind, inzwischen eben ihre gesamte DNA eingebüßt.

Wie auch immer primitive Eukaryoten ihre Mikrokörperchen bekommen haben – in der Sauerstoff-Krise könnten sie ihnen durchaus ein guter Beistand gewesen sein. Das würde auch ihre Allgegenwart in heutigen höheren Zellen erklären (Bild 5). Allerdings leisten die Mitochondrien Gleiches in besserer Weise. Nicht nur, daß sie die bei ihrer Aktivität anfallende Energie durch Bildung von ATP nutzbar machen, was allein schon ein unermeßlicher Gewinn ist – sie halten auch den für das Zellmilieu gefährlichen Sauerstoff beziehungsweise die toxischen Verbindungen auf einem weit niedrigeren Niveau, als Peroxisomen dies können.

Warum haben die Wirte sich dieser ineffizienteren Gäste nicht entledigt, nachdem die Mitochondrien ihre Stelle in der Sauerstoffversorgung eingenommen hatten? Die Peroxisomen müssen sich als die älteren Organellen unterdes in anderer Weise unabkömmlich gemacht haben. Unter anderem sind sie für den Abbau bestimmter Fettsäuren zuständig.

Die dritten im Bunde der früheren mutmaßlichen Endosymbionten, die Plastiden, sind für Pflanzenzellen charakteristisch. Es gibt davon mehrere ineinander umwandelbare Arten, die beispielsweise als Protein- oder als Stärkespeicher fungieren. Am markantesten sind

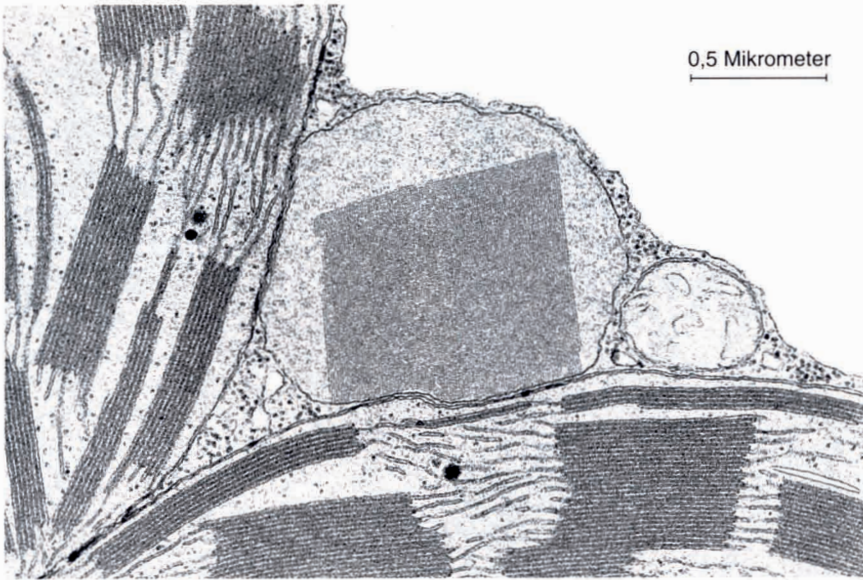


Bild 5: Elektronenmikroskopische Aufnahme vom Schnittpräparat eines Tabakblattes mit den drei Organelltypen, die vermutlich aus Endosymbionten hervorgegangen sind. Zu erkennen sind links und unten die Ausschnitte zweier Chloroplasten mit den für sie typischen photosynthetisch aktiven

Membranstapeln, den Thylakoiden. Der kleinere Körper rechts ist ein Mitochondrium mit seinen aufgefalteten Membranen, an denen die Zellatmung abläuft. Der größere in der Mitte ist ein Peroxisom mit einem kristallinen Einschluss, der wahrscheinlich vom Enzym Katalase herrührt.

die grünen Chloroplasten für die Photosynthese.

Man leitet die Plastiden von Cyanobakterien her, den frühen Sauerstoffproduzenten, die das Evolutionsdrama auslösten. Sie dürften noch später als die Mitochondrien in die Eukaryotenzelle gelangt sein (Bild 3, rechts).

Mit diesen neuen Gästen konnten die Phagocyten-Abkömmlinge sogar auf das Fressen verzichten. Solche Eukaryoten lebten allein von Licht und Luft (Energie und Kohlendioxid), Wasser und einigen darin gelösten Mineralien, die vor allem Stickstoff lieferten. Genaueren Analysen zufolge dürften photosynthetisch aktive Bakterien dreimal unabhängig voneinander aufgenommen worden sein: Aus den jeweiligen Symbiosen entwickelten sich die Grün-, die Rot- und die Braunalgen, und von ersteren stammen wiederum jene Pflanzen ab, die schließlich das Land eroberten.

Identitätsverlust

Die anfangs sicherlich ungeschlüssige und unsichere Partnerschaft von Wirt und unfreiwilligem Gast begann sich offenbar bald zum Verhältnis von Herr und Sklave zu wandeln. Stück für Stück verlor das eingefangene Bakterium den Großteil seiner Gene an den Zellkern.

Die Aufnahme von Erbmaterial aus dem Cytoplasma ins Genom ist an sich nichts Besonderes. Wenn wie in man-

chen gentechnischen Experimenten artfremde Gene ins Zellplasma eingebracht werden, finden einige durchaus den Weg in den Kern, wo sie sich einbauen, sich bei Zellteilungen mit verdoppeln und für ihre spezifischen Proteine codieren.

Dennoch ist der Umzug von Endosymbiontengen verblüffend, denn man sollte meinen, daß der DNA-Mix mehr neue Schwierigkeiten mit sich brachte, als er alte löste. Schließlich wurden die Proteine für die Organellen fortan wie

Christian de Duve erhielt 1974 gemeinsam mit Albert Claude und George E. Palade den Nobelpreis für Physiologie und Medizin. Ausgezeichnet wurden sie für „ihre Entdeckungen zur strukturellen und funktionellen Organisation der Zelle“; de Duve hatte die Lysosomen und die Peroxisomen gefunden. Inzwischen ist er Professor emeritus für Biochemie der Universität Leuven (Belgien) und Andrew-W.-Mellon-Professor emeritus der Rockefeller-Universität in New York. In seinem Heimatland Belgien gründete er das Internationale Institut für Zell- und Molekularpathologie.

Literaturhinweise

The Origin of Eukaryote and Archaeobacterial Cells. Von T. Cavalier-Smith in: Annals of the New York Aca-

demie of Sciences, Band 503, Seiten 17 bis 54, Juli 1987.

alle übrigen Zellproteine auch im Cytoplasma hergestellt und mußten erst in den Endosymbionten gelangen. Doch aus irgendwelchen Gründen behinderte dieser Umstand die weitere Evolution offenbar nicht ernstlich, sondern war vielmehr sogar so günstig, daß nach und nach sämtliche Endosymbionten verschwanden, die noch selbst Kopien transferierter Gene hatten.

Heute enthalten die umschließenden Membranen von Mitochondrien, Plastiden und Peroxisomen spezielle Transportkomplexe oder Kontaktstellen, die für sie bestimmte Proteine an einem molekularen Signal wie an einem Adreßaufkleber erkennen und unter Verbrauch von Energie in das Organell schleusen. Daran beteiligen sich spezielle Hilfsproteine, sogenannte Chaperone (wörtlich: Anstandsdamen), die das noch ungefaltete Molekül greifen. Diese Transportsysteme könnten sich von Mechanismen zum Ausschleusen von Proteinen herleiten, nur daß sich die Richtung umgekehrt hat.

Zweifelloos war die Einpassung von Mikroben in den Wirtsorganismus für die Entstehung von Eukaryoten ein wichtiger Schritt. Schlüsselereignis ihrer Evolution aber war dies nicht. Entscheidend war die lange Phase davor, als sich die Voraussetzungen dafür herausbildeten: Die merkwürdige Verwandlung von kleinen, einfachen Prokaryoten zum großen, beweglichen, in vielem schon eukaryotenhaften Phagocyten, die eine Milliarde Jahre gedauert haben mag und viel mehr Anpassungsschritte erforderte. Ein wenig beginnen wir, die es wie alles höhere Leben sonst nicht gäbe, diese Entwicklung endlich zu verstehen.

Blueprint for a Cell: The Nature and Origin of Life. Von Christian de Duve. Neil Patterson Publishers/Carolina Biological Supply Company, 1991.

Tracing the History of Eukaryotic Cells: The Enigmatic Smile. Von Betsy D. Dyer und Robert A. Obar. Columbia University Press, 1994.

Die Zelle – Expedition in die Grundstruktur des Lebens. Von Christian de Duve. Spektrum Bibliothek. Spektrum der Wissenschaft, Heidelberg 1989.

Ursprung des Lebens. Präbiotische Evolution und die Entstehung der Zelle. Von Christian de Duve. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg 1994.

Aus Staub geboren. Leben als kosmische Zwangsläufigkeit. Von Christian de Duve. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg 1995.