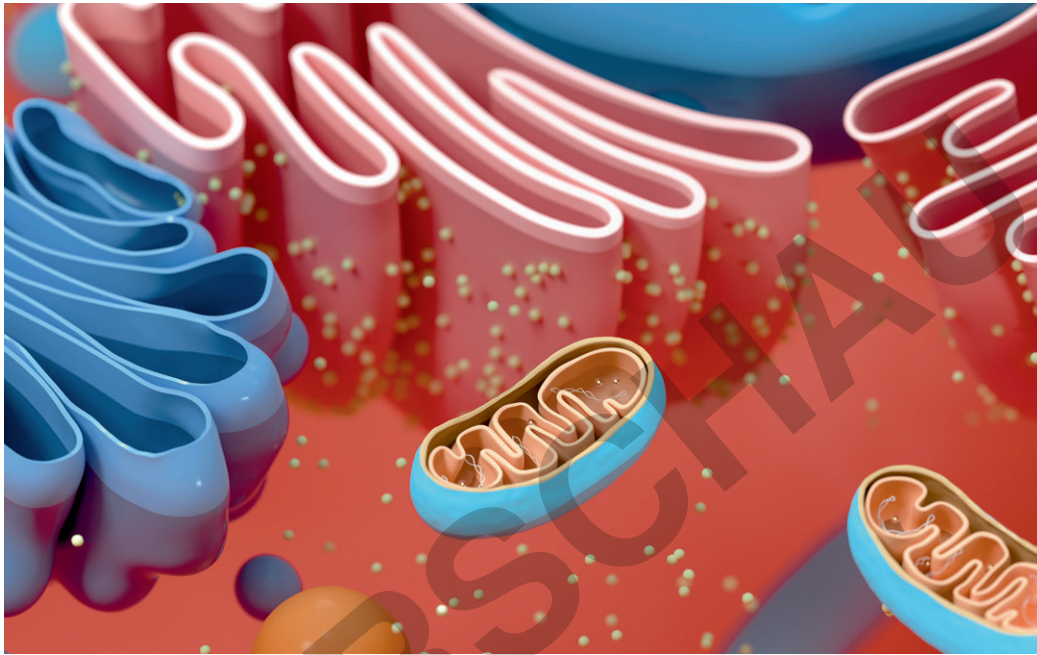


## II.A.1.6

### Cytologie – Organisation der Zelle

# Die Endosymbiontentheorie – der Ursprung der eukaryotischen Zelle

Dr. Christoph Weiglin



© RAABE 2024

© Jian Fan/iStock/Getty Images Plus

Im Zentrum dieser Einheit steht ein zentrales Forschungsfeld der modernen Evolutionsbiologie: die Frage nach dem Ursprung der eukaryotischen Zellen aus prokaryotischen Vorläufern. Ihre Lernenden vergleichen pro- und eukaryotische Zellen und stellen den Bezug zu Mitochondrien und Chloroplasten her. Sie erarbeiten sich die Endosymbiontentheorie als Phagozytoseprozess und betrachten Belege dieser Theorie. Abschließend betrachten die Lernenden experimentelle Fallbeispiele aus der Zellbiologie, die den endosymbiontischen Ursprung der Mitochondrien und Chloroplasten belegen.

---

#### KOMPETENZPROFIL

<b>Klassenstufe:</b>	11, 12, 13
<b>Dauer:</b>	6 Unterrichtsstunden (Minimalplan: 4)
<b>Kompetenzen:</b>	Sachkompetenz, Bewertungskompetenz
<b>Inhalt:</b>	Evolution, Zellbiologie, Mitochondrium, Chloroplast, Biomembran, Phagozytose, Prokaryoten,

---

## Auf einen Blick

### 1./2. Stunde

Thema: **Reaktivierung des Vorwissens zur Zellbiologie**

M 1 Protozyten und Euzyten – ein Vergleich

M 2 Eubakterien, Zyanobakterien und Archaeen

### 3./4. Stunde

Thema: **Grundlage und Belege der Endosymbiontentheorie**

M 3 Die Endosymbiontentheorie

Benötigt:  ggf. das Video <https://raabe.click/Endosymbiontentheorie> für den Einstieg

### 5./6. Stunde

Thema: **Weitere Belege und Beispiele für die Endosymbiontentheorie**








M 4 Sekundäre Endosymbiose

M 5 Endosymbiose – auf frischer Tat ertappt!

### Minimalplan

Falls Sie weniger Zeit für diese Unterrichtseinheit haben, wenn diese beispielsweise im Grundkurs unterrichtet wird, geben Sie **M 1** als vorbereitende Hausaufgabe auf. Starten Sie in der darauffolgenden Stunde mit **M 2**. **M 3** bildet das Herzstück der Einheit und sollte nicht entfallen. **M 4** und **M 5** sind als Erweiterungen und Vertiefungen der Einheit zu betrachten. Die Inhalte könnten alternativ in Form von Präsentationen von Lernenden vermittelt werden.

### Erklärung zu den Symbolen

	Dieses Symbol markiert differenziertes Material. Wenn nicht anders ausgewiesen, befinden sich die Materialien auf mittlerem Niveau.				
	leichtes Niveau		mittleres Niveau		schwieriges Niveau
	Zusatzaufgabe		Alternative		Selbsteinschätzung

# Protozyten und Euzyten – ein Vergleich

M 1

## Aufgaben

1. **Lesen** Sie den Informationstext und **beschriften** Sie die schematischen Darstellungen des Bakteriums und der eukaryotischen Zellen.
2. **Finden** Sie sich zu zweit **zusammen**. Eine Person **vervollständigt** Tabelle A, während die zweite Person Tabelle B **bearbeitet**. **Kontrollieren** Sie danach Ihre Lösungen.



## Zwei Basis-Zelltypen

Die moderne Zellforschung erbrachte seit der Einführung des Transmissionselektronenmikroskops die für die Evolutionsbiologie wichtige Erkenntnis, dass es trotz unterschiedlicher Zelltypen und -varianten nur **zwei Basistypen des Zellaufbaus** gibt: Die kleineren **Protozyten** und die größeren **Euzyten**. Die aus Protozyten aufgebauten Lebewesen nennen wir Prokaryoten, die aus Euzyten bestehenden heißen Eukaryoten. Zu den Prokaryoten zählen **autotrophe und heterotrophe Bakterien** sowie die Fotosynthese durchführenden **Zyanobakterien** („Blualgen“). Die Eukaryoten umfassen Einzeller wie Pantoffeltierchen oder Bäckerhefe sowie alle Mehrzeller: Pflanzen, Tiere und Pilze. Das gesamte Organismenreich von Bakterien über Pflanzen und Tiere bis hin zum Menschen besteht somit aus nur zwei Zelltypen.

## Zellkern (Nukleus)

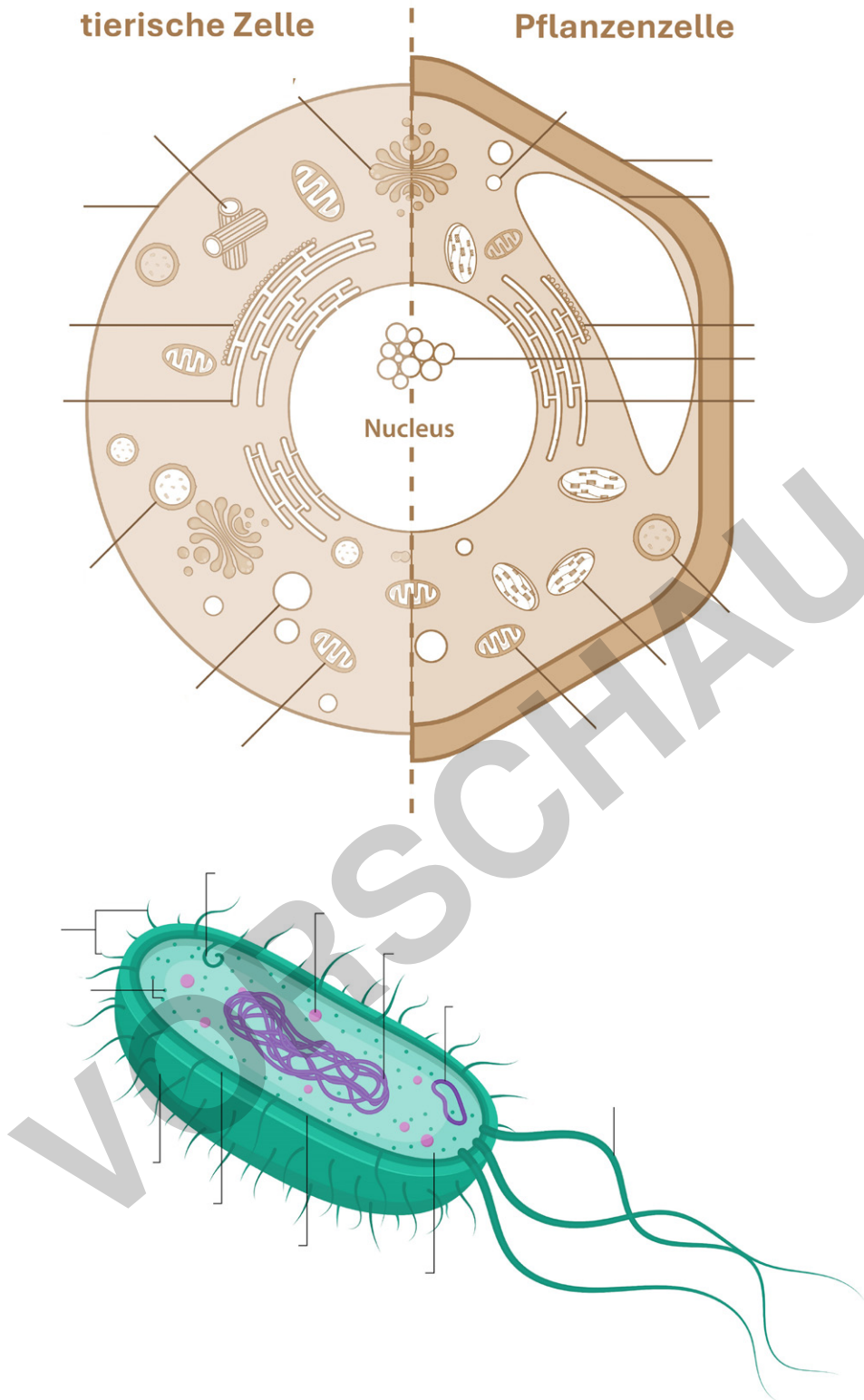
Der namensgebende Unterschied der beiden Zelltypen ist das Vorhandensein eines echten Zellkerns: Bei den meist **diploiden Eukaryoten** ist die auf mehrere Chromosomen verteilte Erbsubstanz (DNA) durch eine doppelte mit Poren versehene Kernmembran (Kernhülle) vom Zytoplasma abgegrenzt, wohingegen sie bei den Prokaryoten als einzelne ringförmige DNA frei im Zytoplasma liegt. **Bakterien** sind demzufolge **haploid**. Zusätzlich finden sich noch kleine ringförmige doppelsträngige DNA-Moleküle: Die **Plasmide**. Zudem unterscheiden sich Protozyten und Euzyten durch ihre Größe: Während Bakterienzellen ca. 0,5 bis 5 µm groß sind, erreichen tierische Zellen eine durchschnittliche Größe von ca. 20–30 µm und pflanzliche Zellen eine Größe von 50–300 µm.

## Kompartimentierung

Das Zytoplasma eukaryotischer Zellen ist wie bei allen Zellen von einer **Zellmembran** umgeben. Bei zellwandlosen Euzyten ist diese sehr flexibel und kann **Aus- und Einstülpungen** bilden. Dadurch können membranumgrenzte Bläschen (**Vesikel**) nach innen gelangen oder nach außen abgegeben werden. Die Zellmembran bei Protozyten dient nicht nur der Abgrenzung, sondern enthält an ihrer dem Zytoplasma zugewandten Seite **Enzymkomplexe**, die bei Euzyten in den Zellorganellen, beispielsweise den Mitochondrien bzw. Chloroplasten vorkommen.

## Zellwand

Pflanzenzellen besitzen eine starre Zellwand aus **Zellulose**. Bei Pilzen tritt **Chitin** als Hauptbestandteil auf. Protozyten besitzen ebenfalls eine starre Zellwand, die ihnen Form und Festigkeit verleiht. Ihr Hauptbestandteil ist **Murein**, ein netzartiges Riesenmolekül aus Kohlenhydraten und Aminosäuren. Einige Bakterien besitzen außerhalb der Zellwand eine **Kapsel** aus sauren Polysacchariden, die eine feste oder schleimartige Konsistenz besitzen kann.



© RAABE 2024

Bakterium: © Vitalii Dumma/iStock/Getty Images Plus (mod.),  
Eukaryotische Zellen: © toonishwarhead/iStock/Getty Images Plus (mod.)

## M 2

## Eubakterien, Archaeen und Eukaryoten

## Aufgaben

1. **Nennen** Sie Merkmale, in denen sich Archaea und Bakterien voneinander unterscheiden.
2. **Erklären** Sie, wie ein horizontaler Gentransfer in einem Stammbaum dargestellt werden könnte und welche Probleme hierbei eventuell auftreten.
3. **Diskutieren** Sie die Hypothesen von Woese und Darwin über den Ursprung des Lebens.
4. Außer durch Konjugation kann DNA auch durch Transformation oder Transduktion in eine Bakterienzelle gelangen. **Recherchieren** Sie über diese beiden Möglichkeiten und **berichten** Sie in Ihrem Kurs.



## Erste Indizien für die Endosymbiontentheorie

Seit den 1960er Jahren wurden zur Aufklärung **verwandtschaftlicher Beziehungen** immer mehr Protein-, später auch **DNA-Sequenzen** analysiert, um so unterschiedliche Gruppen wie Prokaryoten, Pilze, Pflanzen und Tiere in einem universellen Stammbaum zusammenzufassen. Man sucht daher nach Genen, die bei allen Lebewesen gleichermaßen vorkommen. Der amerikanische Mikrobiologe Carl Woese sequenzierte hierfür mit seiner Arbeitsgruppe die **Gene für die ribosomale RNA (rRNA)**. Ribosomen bestehen aus Proteinen und rRNA, sind die zentralen Orte der **Proteinbiosynthese** in Zellen und kommen demzufolge bei allen Lebewesen sowie **Mitochondrien und Chloroplasten** vor. Als Woese ab 1977 die Ergebnisse seiner rRNA-Stammbäume veröffentlichte, war dies eine wissenschaftliche Sensation. Die Prokaryoten stellten demzufolge keine einheitliche Abstammungsgemeinschaft dar, sondern zerfallen in die beiden Domänen **Bacteria** und **Archaea** (bisweilen auch als Eubakterien und Archaeabakterien bezeichnet). Diesen gegenüber steht die eukaryotische Domäne **Eukarya**, die nach den rRNA-Stammbäumen näher mit den Archaea als mit den Bacteria verwandt ist. Bezieht man Mitochondrien und Chloroplasten in die rRNA-Stammbäume mit ein, so liegen erstere in der Nähe der Proteobakterien (eine Gruppe der Bacteria) und letztere in der Nähe der Photosynthese betreibenden Zyanobakterien (ebenfalls den Bacteria angehörend). Dies legt die **Verwandtschaft** der entsprechenden Zellorganellen mit den entsprechenden Bakteriengruppen nahe und gilt als Indiz für die **Endosymbiontentheorie**.

## Aufbau und Lebensweise der Prokaryoten

Zu den **Bakterien** gehört die Mehrzahl der bekannten Prokaryoten. Sie können autotroph oder heterotroph sein und in verschiedenen Formen, wie kugelförmige Kokken, Stäbchen oder Spirillen auftreten. Dies trifft auch auf die **Archaea** zu, die ebenfalls typisch bakterielle Eigenschaften besitzen, z. B. die Zellgröße, das Fehlen eines Zellkerns oder die Art der Zellteilung. Sie besitzen ebenfalls ein ringförmiges DNA-Molekül sowie Geißeln aus Proteinfilamenten und 70 S Ribosomen. Die **Sonderstellung der Archaea** wird durch eine Reihe stoffwechselphysiologischer und biochemischer Besonderheiten unterstützt. Der **Aufbau der Zellmembran** unterscheidet sich wesentlich von derjenigen der Bakterien und Eukaryoten. Bei Letzteren sind die Fettsäuren über eine **Esterbindung** an die Glycerolmoleküle gebunden, bei Archaeen findet man stattdessen **Etherbindungen**. Ebenfalls zeigt der Aufbau der Zellwand deutliche Unterschiede zu den anderen Domänen. Die Zellwände der Archaeen bestehen aus **Pseudomurein** und sind sehr vielfältig in ihrem Aufbau. Manchen Arten fehlt eine Zellwand, andere besitzen hochkomplexe, aus vielen Schichten bestehende Zellwände. Sie unterscheiden sich damit deutlich von denjenigen der Bacteria (Murein) bzw. Eukarya (Zellulose). Sehr viele Archaeen besiedeln **Extremlebensräume** wie heiße Quellen. Die meisten Arten sind anaerob und leben in Sümpfen oder im Magen von Tieren und Menschen, wo sie im Stoffwechsel Methan bilden. Methan erzeugende Organismen gibt es nur bei Archaeen. Bei den zentralen Pro-



zessen der **Proteinbiosynthese** (Transkription und Translation) haben die **Archaea** mit den **Eukarya** mehr Gemeinsamkeiten als mit **Bacteria**: ähnliche RNA-Polymerasen sowie ähnliche Initiations- und Elongationsfaktoren bei der Translation. Ferner kommen in bestimmten Archaeen Histone vor, das sind basische Proteine, die im Zellkern von Eukaryoten mit der DNA assoziiert und von essenzieller Bedeutung für die Verpackung der DNA bei der Zellteilung sind.

### Horizontaler Gentransfer und der Ursprung des Lebens

Eine der größten Herausforderungen in Krankenhäusern ist das Auftreten multiresistenter Keime, d. h. Bakterien, die gegen mehrere Antibiotika resistent sind. Bakterien können sich in kurzer Zeit explosionsartig vermehren. Hierbei treten regelmäßig Mutationen auf, die zu einer Resistenz gegenüber einem Antibiotikum führen. Treffen resistente Bakterienstämme aufeinander, können sie genetisches Material und damit auch die jeweiligen Antibiotikaresistenzgene austauschen. Das Ergebnis sind multiresistente Bakterienstämme. In diesem Fall erfolgt die Weitergabe genetischer Information nicht vertikal, also von der Eltern- auf die Nachkommengeneration, sondern an gleichzeitig lebende Organismen. Dies wird als **horizontaler Gentransfer** bezeichnet. Ein horizontaler Gentransfer kann durch **Konjugation** erfolgen: Über Plasmabrücken können Gene zwischen verschiedenen Stämmen oder auch verschiedenen Arten ausgetauscht werden. Auch Carl Woese vermutete, dass **horizontaler Gentransfer** in der **Frühzeit des Lebens** eine **bedeutsame Rolle** gespielt haben könnte. Anders als Charles Darwin, der einen gemeinsamen Ursprung aller Arten postulierte, ging Carl Woese nicht von einer einzelnen **Urzelle** aus, sondern von vielen konvergent entstandenen Zellvorläufern aus, die untereinander durch **horizontalen Gentransfer** Gene austauschten. **Arten** bildeten sich auf diese Weise noch nicht. Es gibt Hinweise darauf, dass einige Methan bildende Archaea bis zu 10 % ihrer Gene durch horizontalen Gentransfer erhalten haben sollen. Erst viele Millionen Jahre später, als die Zellen immer komplexer und spezialisierter wurden, bildeten sich Arten heraus, bei denen die **Weitergabe genetischer Information vertikal**, also von den Eltern an die Nachkommen erfolgte.

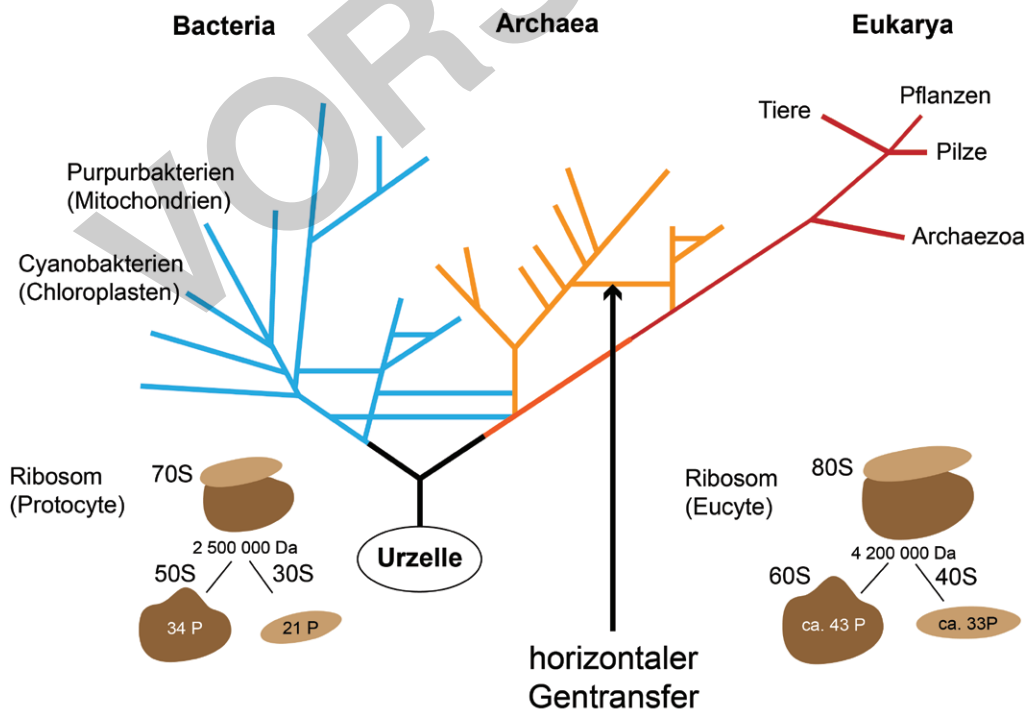
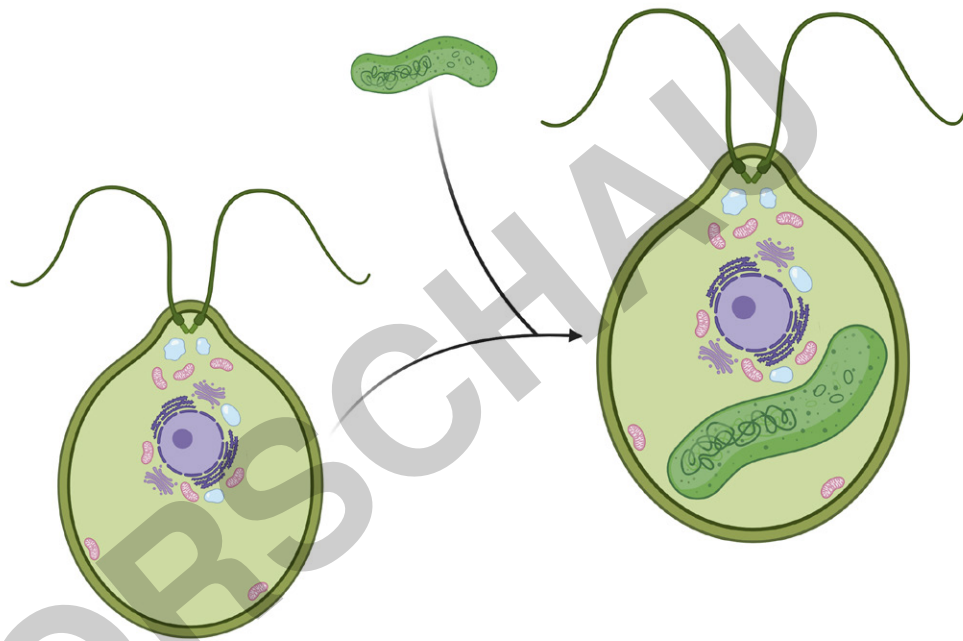


Abb. 1 Stammbaum des Lebens ermittelt anhand von rRNA-Sequenzen (nach Woese)

Grafik: Sylvana Timmer

Bei der **genetischen Untersuchung** der Genome von Chloroplasten, Chromatophoren und Zyanobakterien wurden folgende Ergebnisse ermittelt:

- das Genom der nächst verwandten frei lebenden Zyanobakterien ist mit Abstand das größte
- das Chromatophorengenom hat eine Verkleinerung durchgemacht und ist jetzt nur noch ein Drittel so groß wie das Genom seiner nächsten frei lebenden Verwandten
- Chloroplastengenome sind 10-mal kleiner als das Chromatophorengenom
- Einige der Gene sind verloren gegangen, andere sind durch horizontalen Gentransfer in den Zellkern der Wirtszelle gewandert: Chromatophoren können selbstständig Fotosynthese betreiben sowie Aminosäuren und Vitamine produzieren, andererseits fehlen ihnen wie Chloroplasten die Gene zur Steuerung des Citratzyklus eines zentralen Teils der Zellatmung sowie weiterer elementarer Stoffwechselwege. Ebenfalls ist ein Teil der Fotosynthese gene der Chloroplasten in den Kern der Wirtszelle verlegt worden.



erstellt mit Biorender.com

Abb. 1 Entstehung der Chromatophoren bei *Paulinella chromatophora*

2. Ein horizontaler Gentransfer könnte als zusätzliche dünnere oder auch gestrichelte Linie zwischen zwei Ästen in einem Stammbaum dargestellt werden. Verwandtschaftsbeziehungen sind auf diese Weise schwer zu ermitteln, da der biologische Artbegriff von der Trennung der Genpools bei verschiedenen Arten ausgeht. So können sich jedoch durch horizontalen Gentransfer im Stammbaum bei entfernt verwandten Arten in Teilbereichen des Genoms nähere Verwandtschaften ergeben. Arten bildeten sich auf diese Weise noch nicht. Erst später, als die Zellen immer komplexer und spezialisierter wurden, bildeten sich Arten durch die vertikale Weitergabe der genetischen Information heraus, also von den Eltern an die Nachkommen. So war eine Trennung der Genpools möglich.
3. Darwin ging von einem gemeinsamen Ursprung der Arten aus. Im Unterschied zu Darwin geht Woese nicht mehr von einem Ursprung des Lebens, sondern von einer Lebensgemeinschaft von Zellvorläufern aus, die untereinander Gene durch horizontalen Gentransfer austauschten. Da diese Zellvorläufer jedoch insgesamt einen gemeinsamen Genpool bildeten, ähnlich wie Arten einen Genpool besitzen, stellt das Konzept von Woese nicht unbedingt einen Widerspruch von Darwins Konzept des gemeinsamen Ursprungs der Arten dar.
4. Transduktion: Bakteriophagen benötigen für ihre Vermehrung Wirtszellen, hier Bakterien. Nach der Infektion durch einen (temperenten) Bakteriophagen, kann dessen DNA in das Bakterienchromosom integriert werden. Zu einer Vermehrung des Bakteriophagen und der Zerstörung der Wirtszelle kommt es zunächst nicht, sondern die Phagen-DNA wird bei jeder Zellteilung des Bakteriums an die Tochterzellen weitergegeben. Erst durch besondere Umstände, z. B. einen Temperaturschock, kann die Phagen-DNA aus der Wirts-DNA ausgegliedert werden und es kommt zum Vermehrungszyklus. Hierbei kann ein Teil der Bakterien-DNA beim Ausgliedern mit der Phagen-DNA verknüpft bleiben und bei einer erneuten Infektion auf ein anderes Bakterium übertragen werden.  
Transformation: Extrazelluläre DNA kann über die Zellmembran unspezifisch aufgenommen werden und in das Bakterienchromosom integriert werden. Auf diesem Prozess basierten die Transformationsversuche von Griffith und Avery bei der Ermittlung der DNA als Erbsubstanz.



VORLESUNG