

Journal für

Reproduktionsmedizin und Endokrinologie

– Journal of Reproductive Medicine and Endocrinology –

Andrologie • Embryologie & Biologie • Endokrinologie • Ethik & Recht • Genetik
Gynäkologie • Kontrazeption • Psychosomatik • Reproduktionsmedizin • Urologie



**Evolutionäre Grundlagen zellulärer und reproduktiver
Abläufe auf dem Weg zum Menschen: Von einfachen
Molekülen bis zu den frühesten Tieren // Evolutionary
fundamentals of cellular and reproductive processes on
the way to humans**

Geisthövel F

J. Reproduktionsmed. Endokrinol 2026; 23 (4), 125-152

www.kup.at/repromedizin

Online-Datenbank mit Autoren- und Stichwortsuche

Offizielles Organ: AGRBM, BRZ, DVR, DGA, DGGEF, DGRM, D-I-R, EFA, OEGRM, SRBM/DGE

Indexed in EMBASE/Excerpta Medica/Scopus

Krause & Pachernegg GmbH, Verlag für Medizin und Wirtschaft, A-3003 Gablitz

Evolutionäre Grundlagen zellulärer und reproduktiver Abläufe auf dem Weg zum Menschen: Von einfachen Molekülen bis zu den frühesten Tieren

F. Geisthövel

Kurzfassung: Die vorliegende Abhandlung verfolgt universelle Prinzipien der Fortpflanzung kontinuierlich vom Ursprung des Planeten Erde vor 4,54 Milliarden Jahren (Gigaannum, Ga) bis zur Entstehung der ersten komplexen, multizellulären Organismen aus der Stammlinie der Metazoa (Tiere), der frühesten Bilateria vor ± 600 Millionen Jahren (Megaannum, Ma). Die dazu führenden geologischen, phylogenetischen, ontogenetischen, biologischen, molekulargenetischen und reproduktiven Prozesse, welche die Grundlage für die Entstehung komplexer Lebensformen bilden, umfassen nahezu 90 % der gesamten Erdgeschichte. Antreiber der über Milliarden an Jahren sich vollziehenden Fortentwicklung sind Importe von Wasser und genuinen Molekülen infolge von extraterrestrischen Einschlägen. Hinzukommen günstige Umweltbedingungen (Wasser-, Erdoberflächen-, atmosphärische Temperaturen; atmosphärische O_2 -Konzentrationen). Die Evolutionsvorgänge finden vorwiegend in aquatischer Umgebung statt.

Vor 4,2 Ga hat sich der letzte gemeinsame Vorfahre aller heute lebenden Organismen, der „last universal common ancestor“ (LUCA) entwickelt. Beigetragen an der Entstehung von LUCA haben: i.) die RNA-„Protozelle“ („RNA world“), die durch De-novo-Synthese einfacher molekularer Bausteine in einer noch abiotischen, protein- und enzymfreien Umwelt entstanden ist und erstmalig genetische Information repliziert hat, und ii.) der viral gesteuerte horizontale Gentransfer („Virus world“). Vor 3,2 Ga zweigen von LUCA die beiden Domänen der Prokaryoten, die Archaeen und Bakterien ab, die sich ebenfalls wie LUCA durch asexuelle binäre Fission in zwei identische Tochterzellen teilen. Vor 1,3 Ga entsteht aus Anteilen von beiden als dritte Domäne („trinity concept“, „tree of life“) der erste Eukaryot, der „last eukaryotic common ancestor“ (LECA). Abstammend von LECA gehen vor 800 Ma die ersten komplexen, unizellulären, koloniebildenden Organismen, die Choanoflagellaten, hervor. Im Weiteren kommt es zur Transformation von uni- zu multizellulären Organismen. Vor ± 600 Ma entwickeln sich daraus deren engste Verwandte, die frühesten, basalen Bilateria (Metazoa, z. B. Acoela, Plattwürmer).

Die evolutionäre Entwicklung des Genoms verläuft von RNA-Polymeren als evolutionär initialer Genspeicher über die DNA als bleibender Genspeicher. Aus der Bildung einzelner Chromosomen kommt es zu einer kontinuierlich ansteigenden Anzahl der Chromosomen, der Genomgröße und der Anzahl an proteinkodierenden Genen. Damit gehen zunehmende zelluläre Kompartimentierung wie der Zellkern, Komplexität und Individualität sowie die Strukturierung eines gesamten Organismus einher. Bei frühen Einzellern erfolgen sequentiell die Zytokinese durch binäre Fission und die Karyokinese durch die im Vergleich zur Fission wesentlich aufwendigere Mitose, bei der aus der Mutterzelle ebenfalls nahezu identische Tochterzellen entstehen.

Eine weitere wesentliche Voraussetzung der evolutionären Biodiversifizierung (z. B. Metabolismus, Immunsystem, Motilität, Phagozytose) ist die sexuelle Reproduktion. Diese ist zwingend an die Bildung von weiblichen und männlichen Keimzellen sowie deren Teilungsmodus, der vielschichtigen Meiose, gebunden. Ein zentrales Merkmal der Meiose ist die Rekombination, d. h. die genetische Diversifizierung, diese wiederum setzt die Oogamie voraus. Diese anspruchsvollen reproduktiven Prinzipien sind allen Multizellulären eigen. Mit *Volvox carteri*, einer photosynthesisierenden Grünalge (einer eukaryotischen Gruppe aus dem Stammbaum der Pflanzen), die vor 50 Ma entstanden ist, steht ein einfaches, einzigartiges Forschungsmodell zur Verfügung, das im Anhang ausführlich dargestellt wird. Hiermit sind zahlreiche universelle Prinzipien der Transformation von uni- zu multizellulären Organismen, der Multizellularität und der Reproduktion im Detail erforscht und beschrieben worden. Dazu zählen die zelluläre Arbeitsteilung in Soma- und Keimzellen sowie asexuelle und sexuelle Reproduktionsmuster mit Mitose und Meiose sowie die binäre Geschlechtsdifferenzierung. Der Einfluss der sexuellen Determinierung durch Umweltbedingungen sowie genetische und morphologische Faktoren werden im Einzelnen erläutert. Diese Konzepte können auf die frühesten multizellulären Metazoa (z. B. Plattwürmer) und ihre unizellulären Vorläufer rückübertragen werden, zumal – phylogenetisch unabhängig voneinander – ähnliche, d. h. damit auch universale Prinzipien im evolutionären Geschehen finden. In diesem Zusammenhang ist die sexuelle Determinierung ein faszinierendes Werkzeug der sexuellen Reproduktion, bei der unterschiedliche Regulatorgene molekulargenetisch ähnliche Abläufe (Stimulation der männlichen Determinierung und Blockade der weiblichen) in den verschiedenen Taxa exprimieren. Hierbei lassen sich konvergente molekulargenetische Mechanismen von den frühesten Anfängen der Metazoa bis zu den Mammalia, d. h. auch bis zum *Homo sapiens* weiterverfolgen. Der Umstand, dass Plattwürmer mehrheitlich Hermaphroditen sind, weist auf das weite Spektrum der evolutionären, natürlichen Geschlechtsvariabilität hin. Für die ersten Bilateria sind die prinzipiellen somatischen und reproduktiven Voraussetzungen gegeben, um als frühe Vorfahren der Mammalia und letztlich auch des *Homo sapiens* zu dienen.

Das Wissen um die evolutionäre Entwicklung universeller Grundlagen der Fortpflanzung mag hilfreich dafür sein, reproduktionsbiologische oder gesellschaftspolitische Fragestellungen der heutigen Zeit fundiert beurteilen zu können.

Schlüsselwörter: RNA-world, Virus-world, LUCA, tree of life, LECA, Choanoflagellaten, *Volvox carteri*, Uni-Multizellularität, Mitose-Meiose, Metazoa, Bilateria

Abstract: Evolutionary fundamentals of cellular and reproductive processes on the way to humans: from simple molecules to earliest animals (metazoa). This study traces universal principles of reproduction along a longitudinal trajectory, beginning with the origin of planet Earth approximately 4.54 billion years ago (Gigaannum, Ga). The analysis concludes with the emergence of the earliest complex multicellular organisms within the stem lineage of Metazoa, specifically the basal Bilateria, which appeared approximately ± 600 million years ago (Megaannum, Ma). The geological, phylogenetic, ontogenetic, biological, molecular-genetic, and reproductive processes underlying this transition – processes that collectively account for nearly 90% of Earth's history – occur predominantly in aquatic environments.

Around 4.2 Ga, the last universal common ancestor (LUCA) emerges. Two primary mechanisms contribute to its origin: i) the RNA-based protocell („RNA world“), arising via de novo synthesis of simple molecular precursors in an abiotic, protein- and enzyme-free environment, capable for the first time of autonomous replication of genetic information, and ii) virus-mediated horizontal gene transfer („viral world“). Cellular replication at this stage proceeds via asexual binary fission. Around 3.2 Ga, LUCA gives rise to the two domains of prokaryotes – Archaea and Bacteria – both of which also reproduce through binary fission. Approximately 1.3 Ga ago, elements of both domains contribute to the emergence of a third domain, in accordance with the „trinity concept“: the first eukaryote, or last eukaryotic common ancestor (LECA). From LECA, complex unicellular, colony-forming choanoflagellates arose circa 800 Ma ago, followed by their closest relatives – the earliest basal Bilateria – around ± 600 Ma (e.g., Acoela, flatworms). ▶

The genomic evolution proceeds from RNA polymers to DNA-based storage systems, culminating in the formation of chromosomes and a continuous increase in chromosome number. This molecular evolution is accompanied by increasing cellular compartmentalization (e.g., nuclear envelope formation), organismal complexity, and cellular individuality – key attributes in the development of integrated multicellular life.

A pivotal driver of this evolutionary diversification is the emergence of sexual reproduction, characterized by genetic recombination during meiosis in germline cells. The volvocine alga *Volvox carteri* – a photosynthetic, eukaryotic member of the plant lineage that emerged approximately 50 Ma ago – provides a valuable model system for investigating fundamental principles of multicellularity and reproduction. Studies on *Volvox* have elucidated key mechanisms, including cellular division of labour into somatic and germline cells, mitotic and meiotic reproductive strategies, and binary sexual differentiation. These reproductive and developmental principles can be extrapolated to early multicellular metazoans and their unicellular ancestors. The widespread hermaphroditism observed in flatworms underscores the extensive natural variability in sexual systems that evolve over time. Nevertheless, the fundamental somatic and reproductive features present in basal Bilateria established the conditions necessary for the evolution of more complex taxa, including Mammalia and, ultimately, *Homo sapiens*.

A comprehensive understanding of the evolutionary trajectory of universal reproductive mechanisms offers a critical framework for addressing contemporary questions in reproductive biology and sociopolitical discourses. **J Reproduktionsmed Endokrinol 2026; 23 (4): 125–52.**

Keywords: RNA-world, virus world, LUCA, trinity concept, choanoflagellates, *Volvox carteri*, uni-multicellularity, mitosis-meiosis, metazoa, bilateria

Gliederung

1. Einführung
2. Überblick
3. Entstehung der Erde – extraterrestrische Einschläge – Basismoleküle
4. RNA-World
5. Virus-World: Viren, Virion (Viruspartikel), Viroide
6. Last universal common ancestor (LUCA) – die Urzelle
7. LUCA als Knotenpunkt – 3-Domänenstammbaum („trinity concept“)
8. Kernlose Prokaryoten
- 8.1. Archaeen: DNA
- 8.2. Bakterien (Cyanobakterien)
9. Eukaryoten (Ursprünge)
- 9.1. Last eukaryotic common ancestor (LECA) – Eukaryogenese
- 9.2. Unizelluläre Eukaryoten: Arbeitsteilung, Zellkern, Mitose
10. Unizelluläre Vorfahren der Metazoa
- 10.1. Einleitung
- 10.2. Modell der Transformation von Uni- zur Multizellularität und reproduktive Prinzipien bei den Grünalgen (Plantae)
- 10.3. Transformation von der Uni-zur Multizellularität bei Metazoa
- 10.4. Choanoflagellaten
11. Bilateria
- 11.1. Einleitung
- 11.2. Acoela: Plattwürmer, wirbellose, basale Bilateria, Hermaphroditen
- 11.3. Steuerungsfaktoren von Hermaphroditismus und Gonochorismus
12. Relevanz für heutige Thematiken
- Literatur Hauptteil
13. Anhang (online verfügbar unter: https://www.kup.at/images/ads/evol-grundlagen_anhang.pdf)
- A1. Pflanzliche Photosynthese bei unizellulären Eukaryoten
- A2. Kolonie; evolutionärer Sprung im reproduktiven Werkkasten
- A3. Somatische (vegetative) Zellen
- A4. Reproduktive Zellen: Gonidium, „Embryogenese“
- A5. Haplontische asexuelle mitotische Reproduktion
- A6. Resistenz, Überlebensstrategie, Transformation der Gonidia in Keimzellen, sexuelle Reproduktion
- A7. Differenzierung somatischer und reproduktiver Zellen, Bifurkation
- A8. Genom, Transkriptom
- A9. U/V-Chromosomen, Mating-type (MT-) locus, sex-determinierende Region (SDR)
- A10. Pheromon-Familie, Sex-inducer, Minus-Dominanz-Gen (MID), Gametogenese, external-internal Fertilisation
- A11. Oogamie
- A12. Syngamie
- A13. Meiose
- A13.1. Einleitung
- A13.2. Haplonten (z. B. *Volvox carteri*)
- A13.3. Diplonten (Mammalia, z. B. *Homo sapiens*)
- A13.4. Zusammenfassung Meiose
- Literatur Anhang

Widmung

Das Manuskript
ist meinem Enkelsohn Oskar,
geboren am 15. April 2025,
gewidmet.

■ 1. Einführung

Die Thematik der Reproduktionsevolution beschränkt sich in der wissenschaftlichen Literatur auf zeitlich und inhaltlich abgegrenzte Fragestellungen. In der vorliegenden Übersichtsarbeit wird der Versuch unternommen, die Voraussetzungen zur menschlichen Fortpflanzung ab dem Ursprung des Planeten Erde [1, 2] bis zu den unizellulären Choanoflagellaten (Chfn) [3] und ihren engsten Verwandten, den davon abzweigenden frühesten Metazoa¹, den basalen Bilateria [3] aufzuzeigen. Die Organismen der frühesten Metazoa verfügen bereits über umfangreiche Erfordernisse und Voraussetzungen, die im weiteren evolutionären Verlauf in die Entstehung u. a. des *Homo sapiens* einmünden. Die Fokussierung auf eine begrenzte Zeitspanne der Evolution von einfachsten molekularen Bausteinen bis zum Status eines noch einfachen Metazoons bedingt, dass sich die Analyse vornehmlich mit grundsätzlichen Themen der nicht-menschlichen Reproduktion auseinandersetzt. Dabei werden wissenschaftliche Bereiche wie z. B. solche der Geologie, Phylogenetik,

¹Metazoa umfassen alle Tierarten, die *per definitionem* multizellulär sind (vgl. Protozoa/Protisten: Einzeller).

Ein ausführliches Glossar finden Sie online unter:
https://www.kup.at/images/ads/evol-grundlagen_glossar.pdf

Ontogenese, Genetik und Molekulargenetik gestreift, um die Evolution der frühesten Entwicklungsphasen vor und mit Beginn der Tierwelt besser verstehen zu können.

Der hier abgesteckte Zeitraum umfasst einen zeitlichen Großteil der Erdgeschichte. Hiermit wird bewusst, in welcher unterschiedlich zeitlicher Dynamik welche Art von evolutionären Veränderungen stattgefunden hat. In Urzeiten sind Millionen, ja Milliarden von Jahren, also unvorstellbare Zeiträume vergangen, bis ein markanter evolutionärer Anstieg auf die nächsthöhere Ebene erfolgt ist. Die evolutionäre Entwicklung wird vor allem durch natürliche Umweltbedingungen (z. B. Import von genuinen Molekülen durch Meteoriteneinschläge, Wasserbildung, aquatische und terrestrische Umgebungstemperatur, atmosphärische O_2 -Konzentration), biochemische Prozesse sowie genetische und molekular-genetische Faktoren vorangetrieben. Die innere, aufeinanderfolgende Logik der evolutionären Geschehnisse springt ins Auge. Die ungemein ausgedehnten Zeiträume lassen erahnen, welche vielfältigen, innovativen, kleinteiligen, komplexen und miteinander vernetzten exo- und endogenen Vorgänge den Fortgang der Entwicklung gesteuert haben.

Das Hauptinteresse des Autors gilt denjenigen Phänomenen, die aus der Sicht eines gynäkologisch-endokrinologisch ausgerichteten Reproduktionsmediziners für das Verständnis der gegenwärtigen menschlichen Fortpflanzung bedeutsam erscheinen. Während die evolutionären Entwicklungsstufen der Fortpflanzung dargestellt werden, wird immer wieder Bezug auf die Gegenwart genommen. Dabei ist es erforderlich, die evolutionären Entwicklungen auch des entsprechenden thematischen Umfeldes aufzuzeigen und zu erläutern.

Die evolutionäre Genese von Embryologie, Schwangerschaft, Organogenese, Geburt und Laktation wird nicht behandelt. Die schrittweise sich aufbauende Dichotomie von weiblichen und männlichen Organismen, die konsekutiv mit sexueller Reproduktion einhergeht, ist die Richtschnur dieser Abhandlung. Im Umkehrschluss geht aus dieser Dichotomie hervor, dass die Alternativen eines solchen Weges sowohl in der Tier-, als auch in der Pflanzenwelt in zahllosen Va-

riationen vorkommen. Die evolutionäre Vielfalt geschlechtlicher Ausprägungen in der Tierwelt seit dem Ursprung des Lebens vor 4,2 Ga² (bezogen auf: vor heute) spiegelt sich in der heutigen Variabilität menschlicher Geschlechtsidentitäten³ wider. Aus dieser umfangreichen Thematik wird allein der Hermaphroditismus bei den frühesten Metazoa (Abs. 11.2, Abs.11.3) als Beispiel zur Sprache kommen. Aquatische, terrestrische oder atmosphärische Bedingungen und Geschehnisse der Erdgeschichte sind fortlaufend massiven Veränderungen ausgesetzt gewesen, auf die lediglich punktuell an einigen wenigen exponierten Stellen eingegangen werden kann. Der gewählte Ansatz ist rein naturwissenschaftlicher Art; philosophische oder religiöse Vorstellungen werden hier nicht erörtert, ohne ihre Relevanz in Frage zu stellen.

Einschränkend sei darauf hingewiesen, dass der hier vorgegebene Ansatz in gewisser Hinsicht an der wissenschaftlichen Oberfläche bleibt, um einer vorgegebenen Richtschnur folgen zu können. Andernfalls würde man Gefahr laufen, sich bei der schier unendlichen Fülle an Fragestellungen auf verschiedenen Ebenen in zu viele Einzelheiten und anderweitige Thematiken zu verlieren. Um die Anzahl der Fachausdrücke auf ein Mindestmaß zu begrenzen, werden nur die allerwichtigsten Stammlinien und Arten benannt. Die Darstellung konzentriert sich auf zentrale evolutionäre Entwicklungslinien und verzichtet – mit wenigen Ausnahmen – auf eine detaillierte und namentliche Gliederung in Erdzeitalter.

Für den gezielteren Einstieg in die Thematik wird zunächst ein Überblick dieses Artikels präsentiert, bevor der detaillierte Verlauf des evolutionären Geschehens chronologisch dargestellt wird. Ein Beispiel evolutionär-reproduktiver Prozesse, erläutert am Modell der Grünalgen, findet sich als ergänzende Hintergrundinformation im Anhang. Den Abschluss bildet eine teilweise subjektiv gefasste Betrachtung an ausgewählten Beispielen zur Relevanz der beschriebenen Prozesse für die heutige Zeit.

Im nächsten Absatz „Überblick“ wird auf Zitierungen weitgehend verzichtet, die aber im Einzelnen in den darauf folgenden Abschnitten angeführt sind.

Alles in Allem: Evolution bedeutet niemals Stillstand; kontinuierliches Fortschreiten ist ein ständiges Leitprinzip.

2. Überblick

Mit dieser Abhandlung werden die frühesten Entwicklungen zellulären Lebens auf dem Planeten Erde von den ersten einfachen molekularen Bausteinen bis zum Ursprung der Metazoa, den frühesten Bilateria, beschrieben. Der besondere Fokus wird auf die longitudinale Entwicklung fortpflanzungsbezogener Abläufe gelegt, immer fokussiert im Hinblick darauf, die Ursprünge und das Wesen der menschlichen Reproduktion durch Rückverfolgung ihrer Ursprünge besser verstehen zu können. Nach bestem Wissen des Autors ist eine in dieser Blickweise zielgerichtete Vorgehensweise im riesigen Umfeld der weltweiten Literatur zu Thematiken der Evolution so noch nicht publiziert worden.

Dabei werden die evolutionären Grundlagen für die frühesten Abläufe der Erdentstehung und der Ursprung und Werdegang von präbiotischen und einfach biotischen Formationen sowie von unizellulären kernlosen und kernhaltigen, multizellulären und frühesten organischen Strukturen gelegt. In einem Seitenweg dienen die Grünalgen, die phylogenetisch deutlich später in Erscheinung tretende, multizelluläre Kolonie von *Volvox carter* (Vc), als Modell zur Beschreibung der Funktionalität früher komplexer multizellulärer Organismen (s. Anhang). Hiermit wird der Schwerpunkt auf evolutionäre Meilensteine für die Entwicklung reproduktiver Gesetzmäßigkeiten gerichtet. Insgesamt stehen exemplarisch umweltbedingte, geologische, biochemische oder molekulargenetische Phänomene im Vordergrund. Insbesondere werden jene Ereignisse berücksichtigt, die nach ihrer Etablierung über Milliarden und Millionen von Jahren konserviert worden oder auf unterschiedlichen molekulargenetischen und transkriptionalen Wegen zwischen den Taxa⁴ konvergent zur Wirkung gelangt

²Ga: Gigaannum; 1 Ga: 10⁹ = 1 Milliarde (1000.000.000) Jahre

³LGBTQIA+ community: L: lesbian, G: gay, B: bisexual, T: transgender, Q: queer; I: Intersex, A: asexual, agender; +: weitere Identitäten

⁴Taxa: Gruppen verwandter Organismen mit gemeinsamer evolutionärer Herkunft

sind. Diese gelten als universelle Standards bei der Fortpflanzung von Säugetieren und letztlich des Menschen.

Der Planet Erde ist als Teil des sich entwickelnden Sonnensystems entstanden. Nach einer glühend heißen Anfangsphase („Magma-Ozean“) ist es dann zur allmählichen, relativen Abkühlung sowie zur Krustenbildung an der Erdoberfläche gekommen. Aus atmosphärischen Quellen und durch extraterrestrische Importe infolge von Einschlägen astronomischer Objekte bilden sich riesige Wasserareale (Ozeane) aus. Mittels abiotischer „De-novo“-Synthese aus einfachsten molekularen Bausteinen, die ebenfalls atmosphärischer und extraterrestrischer Herkunft sind, werden in aquatischer, hyperthermer Umgebung zirkuläre RNA-Polymere gebildet, welche die Basis der „RNA-first/RNA-world“-Hypothese darstellen. Die RNA ist das erste Biomakromolekül der Erde. Die RNA-Protozelle verfügt durch ihre Ribozymaktivitäten über autokatalytische Eigenschaften, die sie zur Proteinsynthese, zum Wachstum und zur Selbstreplikation befähigen. Basale Prinzipien der simultanen Arbeitsteilung und Fortpflanzung sind damit vor Entstehung einer lebenden Zelle begründet worden.

Parallel entwickelt sich die „Virus World“. Viruspartikel haben damit vor der Existenz allen Lebens präbiotisch ihren Ursprung genommen. Viren agieren in der Wirtszelle semiautonom, parasitär und infektiös. Andererseits sind Viren durch Genübertragung (horizontaler Gentransfer, HGT⁵) auch an der Biodiversifizierung beim Ursprung und bei der Weiterentwicklung von zellulärem Leben tiefgreifend beteiligt. Beim HGT handelt es sich um den Erwerb genetischen Materials von einer nicht-parentalen Stammlinie [4]. Im Zusammenspiel zwischen RNA-Protozelle und HGT frühester Viren entsteht in hyperthermer mariner Umgebung der letzte gemeinsame Vorfahre aller heute lebenden Organismen: der „last universal common ancestor“ (LUCA). Einschränkend sei an dieser Stelle erwähnt, dass es sich hier um ein hypothetisches Konstrukt handelt, das sich aus phylogenetischen und molekulargenetischen Rekonstruktionen

ergeben hat. Schon bei LUCA kommt es zu zytoplasmatischen, molekularen Kondensaten als Vorläuferareale funktionaler Zellkompartimente. Eine komplexe Maschinerie an molekular gesteuerten Interaktionen und Funktionen steht zur Verfügung. Die stabile, doppelsträngige, zirkuläre DNA ersetzt die in der „RNA-Protozelle“ agierende, instabile, einsträngige RNA als Genspeicher, diese übernimmt Transkription und Translation. Die asexuelle Teilung erfolgt nach Replikation in zwei DNA-Stränge über binäre Fission mit der Entstehung nahezu identischer Tochterzellen (klonale Teilung).

Im Weiteren fungiert LUCA als Knotenpunkt für die Aufteilung in die obligat unizellulären Prokaryoten, die Bakterien und Archaeen, und später in die unizellulären und multizellulären Eukaryoten („trinity concept“, „tree of life“, TOL). Die DNA hat sich bei den Prokaryoten durch Zunahme der erforderlichen Gene deutlich vergrößert, so dass zum Schutz und zur Raumersparnis die DNA in einem zirkulären Chromosom eng verpackt wird, das sich im Zytoplasma befindet. Der Teilungsprozess eines Chromosoms ist komplexer. Daher ist auch der gesamtzelluläre Teilungsprozess bei Prokaryoten aufwendiger.

Erwähnenswert ist, dass mit dem Archaeum bei den Archaeen bereits ein unizellulärer, aquatischer Motilitätsmechanismus entworfen worden ist, der prinzipiell – obgleich phylogenetisch unabhängig – als Vorbild für die aquatische Bewegungscharakteristik eines Spermiums dienen kann. Weiterhin zweigen von der Domäne der Bakterien früh die photosynthetisierenden Cyanobakterien ab, die für die atmosphärische Sauerstoff-(O₂) Freisetzung und für die spätere Entstehung der photosynthetisierenden Algen von Bedeutung sind.

Aus einer Abzweigung von den Archaeen sowie mittels Phagozytose, Endosymbiose und HGT mit bakterieller Beteiligung entwickelt sich der „last eukaryotic common ancestor“ (LECA), der erste unizelluläre (hypothetische) Eukaryot (TOL). Aus vielfältigen Gründen ist eine klar abgrenzte Kompartimentierung eines Zellkerns nötig, dazu zählen: Größenzuwachs des Genoms, Steuerung der komplexeren Genexpression und Transkription in Abgrenzung zur Proteinsynthese, insgesamt zunehmende Komplexität des Geno- und

Phänotyps. Weiterhin nimmt der Aufgabenbereich des Zytoplasmas durch die Bestückung mit Organellen, die vielerlei Funktionen zu übernehmen haben, immens zu. Die weitere Zukunft wird u. a. von Multizellularität, sexueller Reproduktion, Individualität, Diversifizierung und Recyclingsystemen bestimmt. Aus LECA gehen zahlreiche unterschiedliche eukaryotische Stammlinien hervor.

Mit der Installation des Nukleus ist schon bei unizellulären Eukaryoten der Teilungsprozess aufwendiger. Bei z. B. *Entamoeba (E.) histolytica*, einer Amöbe, erfolgt die Teilung sequentiell durch binäre Fission der gesamten Zelle (Zytokinese) nach der mitotischen Teilung des Kerns (Karyokinese). Die Einführung der im Vergleich zur binären Fission wesentlich aufwendigeren Mitose (Aufteilung in mehrere Teilungsphasen, Kinetochor, Spindelapparat u.a.) ist zur Sicherung einer geordneten Genverteilung auf die Tochterzellen notwendig geworden. Der Replikationsvorgang ist weiterhin asexuell. Nach wie vor besteht eine klonale Teilung, die Tochterzellen sind weitgehend identisch. Wegen der Abläufe bei mitotischer Teilung wird die DNA aus der bis dahin zirkulären in die lineare Formation umstrukturiert.

Weitere wichtige Abzweigungen von LECA sind u. a. i.) photosynthetisch aktive, eukaryotische Zellen, die Plantae (Plastid⁶; Chloroplast, Photosynthese; „last plastid-bearing common ancestor“, LPCA); und ii.) die Metazoa (Mitochondrien, aerobe Atmung). Der LPCA ist aus einer Phagozytose eines photosynthetisierenden Cyanobakteriums entstanden, das in der eukaryotischen Wirtszelle als Endosymbiont in ein Plastid umgewandelt worden ist. Aus dem LPCA sind dann die photosynthetisierenden Grünalgen hervorgegangen (s. Anhang).

Am einfachen Modell der Grünalgen steht vor Allem der Koloniebildner Vc (s. Anhang) im Vordergrund, bei dem basale Grundsätze der Transformation von uni- zu multizellulär und der weiteren Differenzierung reproduktiver Vorgänge

⁶Plastid: Der hier abgehandelte Plastid-Typ entspricht dem Chloroplast. Es handelt sich um ein Organell, das die Photosynthese-Maschinerie enthält, indem mithilfe von Sonnenlicht Kohlendioxid (CO₂) und H₂O in energiereiche Glukose und O₂ umgewandelt wird, wie dies für z. B. Archaeplastida (u.a. Landpflanzen, Grünalgen) zutrifft.

⁵HGT: Dieser Prozess wird auch als lateraler Gentransfer bezeichnet; im Gegensatz dazu erfolgt beim vertikalen Gentransfer die Genweitergabe von den Eltern auf die Nachkommen.

sehr gut analysiert werden können. Dazu zählen u. v. a.: Soma-Keimzeldichotomie, somatisch-morphologische Spezifizierung, Arbeitsteilung, funktionelle anterior-posteriore Polachsenbildung oder Zelltod; weiterhin reproduktiver Altruismus der Somazellen, asexuelle und sexuelle Fortpflanzung, Gametogenese, Sexdeterminierung und -differenzierung, „environmental sex determination (ESD)“, Dichotomie in weibliche und männliche Keimzellen, external-internal Fertilisierung, Oogamie und schließlich die Meiose.

Am Vergleich der Meiose zwischen haplonten wie *Vc* vs. diplonten wie beim *Homo sapiens* lässt sich ihr überragender Stellenwert für die Evolution bis heute genauer verstehen. Obwohl *Vc* deutlich später in der Evolutionsgeschichte als die koloniebildenden Vorfahren der Metazoa entstanden ist, lassen sich mutmaßlich die genannten mannigfaltigen reproduktiven Prinzipien von *Vc* auf die basalen Bilateria und ihre direkten unizellulären koloniebildenden Vorfahren, die Choanoflagellaten (Chfn), rückübertragen. Bereits die unizellulären Chfn, die engsten Verwandten der frühesten Metazoa, erfahren durch Aggregat- und Koloniebildungen den Selektionsvorteil der Multizellularität. Bei der unizellulären, koloniebildenden Art *Salpingoeca rosetta* sind infolge der Präsenz eines Kerns eine sexuelle Reproduktion mit Sexdeterminierung durch ein Regulatorgen, dichotome Keimzellen, Oogamie, Syngamie, Meiose und Zygote zwingend erforderlich, wie dies in Studien belegt worden ist.

Als letzter evolutionärer Schritt in dieser Abhandlung zweigen die basalen Bilateria (z. B. Acoela), mit denen schon auf embryonaler Ebene ein ganzes Set an Innovationen hervorgebracht wird, von den Chfn ab. Dazu zählen auf embryonaler Ebene: biaxiale Polarität, zwei symmetrische Körperhälften, drei Keimblätter und für weitere Entwicklungsschritte und für die adulte Ebene: Organdifferenzierung, Anlage von dichotomen Gonaden und extragonadalen Sexualorganen, Kopulation, internale Fertilisation. Hinzu kommt, dass Acoela in aller Regel Hermaphroditen (s. w. u.) sind.

Die Zeitspanne, die von dieser Thematik abgedeckt wird, umfasst nahezu 90 % der gesamten Erdgeschichte. Erst am Ende

dieses größtenteils mikrobiologischen Zeitraums entstehen makroskopisch erkennbare Organismen. Auffällig erscheint, dass die Zeiträume zwischen verschiedenen evolutionären Durchbrüchen erhebliche Unterschiede untereinander aufweisen. Unter evolutionärem Gesichtspunkt ist die abiotische Phase vor und während der RNA-World und Virus-World relativ kurz, bedenkt man, dass die Entstehung von LUCA als zentraler Meilenstein der Evolution einzustufen ist. Dagegen umfassen die Intervalle zwischen LUCA und dem Abzweigen der Prokaryoten bzw. der Entstehung von LECA unvorstellbar lange Zeiträume. Nach einem weiteren längeren zeitlichen Abstand bis zur Entstehung komplexerer Protozoa scheint so viel genetisches Potential akkumuliert worden zu sein, dass von nun an die evolutionäre Entwicklung nochmals massiv weiter gestreut werden und zunehmend rascher ablaufen kann. Interessant zu beobachten ist, dass entlang der evolutionären Zeitschiene die Größe der Zelle bzw. der Organismen, die Größe des Genoms, die Anzahl der Chromosomen und der potentiell kodierenden Gene und der real kodierten Proteine ständig zunehmen – als Hinweis der ansteigenden strukturellen und funktionellen Komplexität. Eine kontinuierliche positive Assoziation zwischen Komplexität des Organismus und der Genomgröße ist allerdings nicht unbedingt gegeben. Dies alles ist mit Einführung eines Nukleus, der sexuellen Reproduktion und den reproduktionsgenetischen Vorteilen der Meiose geschehen. Diese Prozesse führen vor 539 Ma zur sog. „kambrischen Radiation“ (auch „Explosion“ oder „Evolution“ genannt) [5]. Als zusätzliche wesentliche Antreiber für diese fundamentale Fortentwicklung der biologischen Maschinerie gelten Umwelteinflüsse, wie etwa günstige Umgebungstemperaturen z. B. im Bereich hydrothermaler Quellen am Meeresboden. Hinzu kommen die langfristigen Auswirkungen angehobener atmosphärischer O₂-Konzentrationen infolge des „Great Oxidation Event“ (GOE), obwohl ein gigantisch langer zeitlicher Abstand von 2 Ga zwischen diesen entscheidenden evolutionären Perioden gelegen hat. Zudem hat das erweiterte Ernährungsspektrum durch die Befähigung zur Phagozytose und zum Wühlverhalten beigetragen. Dies alles ist auf der Basis der Zunahme der genetischen Komplexität mit Einführung eines Nukleus, der sexuellen Reproduktion und

den reproduktionsgenetischen Vorteilen der Meiose geschehen.

Außerdem fasziniert, in welcher früher Zeit der Erdgeschichte universelle Grundsätze entwickelt worden sind, die sich bis heute konserviert haben und gültig sind. Man denke hier beispielsweise an genetische Informations-Speicherung und -Weitergabe, an Replikation, binäre Fission, Mitose, Oogamie und Meiose im Rahmen der sexuellen Reproduktion sowie an Arbeitsteilung und organische Achsenbildung (schon auf embryonaler Ebene) als auch an symbiotische virale und bakterielle Prozesse.

Auch der Stellenwert des Hermaphroditismus für natürliche Abläufe im breiten Spektrum verschiedener Fortpflanzungsmuster wird vor dem Hintergrund des Evolutionsgeschehens in ein anderes Licht gerückt. Jener nimmt in der Pflanzenwelt einen überragenden und in der Tierwelt einen sehr wichtigen Stellenwert ein. Angesichts dieser Tatsache kann man hier nicht von einem kaum beachtenswerten Nischenbereich sprechen. Man sollte vielmehr anerkennen, dass Hermaphroditismus für bestimmte Lebensbereiche und -formationen, denen es häufig an entsprechenden Ressourcen für die aufwendigere gonochoristische Lebensform fehlt, eine vorgegebene Alternative darstellt.

In diesem Zusammenhang wird die Vielschichtigkeit der Sexdeterminierung und -Differenzierung, wie sie in dieser Abhandlung ausführlich bei *Vc* (s. Anhang Abs. A1–A13), aber auch bei zahlreichen anderen Thematiken dargestellt worden ist, offenkundig. Hier wird der Konflikt zwischen Umwelteinflüssen (ESD) einerseits und hormonellen, genetischen und biochemischen Faktoren („genotypic sex determination“, GSD) [6] andererseits evident, bei dem sich im Laufe der Evolution in Richtung *Homo sapiens* zunehmend die Gewichtung auf die drei letzteren Faktoren verschiebt [7, 8].

■ 3. Entstehung der Erde: extraterrestrische Ein-schläge, Basismoleküle, Umgebungstemperaturen

Vor 13,8 Ga beginnt mit dem sogenannten „Urknall“ die Expansion des Universums. Vor 4,54 Ga [1, 2] entsteht die Erde. Um den weiteren Verlauf der Erd-

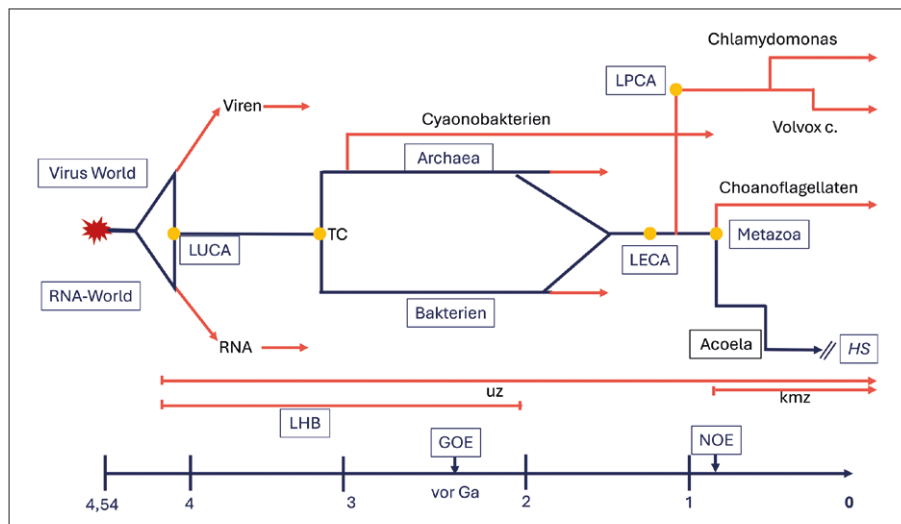


Abbildung 1: Schematischer Zeitverlauf vom Ursprung der Erde bis zu den frühesten Metazoa (die vom Autor erstellte Graphik basiert auf Befunden zahlreicher Quellen, die im Verlauf des vorliegenden Textes entsprechend zitiert werden): Blaue Linien und Pfeile: Wege der Evolution, die vom Ursprung der Erde bis zum *Homo sapiens* führen. Hellbraune Linien und Pfeile: Wege der Evolution, die zusätzliche Zielpunkte bis in die Gegenwart ansteuern.

(LUCA: last universal common ancestor; TC: trinity concept; LECA: last eukaryotic common ancestor; LPCA: last plastid-bearing common ancestor; HS: *Homo sapiens*; uz: unizellulär; kmz: komplex multizellulär; LHB: late heavy bombardment; GOE: great oxidation event; NOE: Neoproterozoic oxidation event; Ga: Gigaannum, bezogen auf: vor heute).

geschichte verstehen zu können, ist es angeraten, sich eine Übersicht über die Komplexität und die massiven Gegensätzlichkeiten, die während der ersten 2 Ga hinsichtlich Umweltbedingungen geherrscht haben, zu verschaffen. Das Sonnensystem ist aus dem gravitativen Kollaps einer gigantischen interstellaren Gas- und Staubwolke [9–11] innerhalb von ~100 Ma entstanden [12]. Im Zuge dieses Kollapses haben sich die wachsende Protosonne sowie eine um sie herum rotierende, aus Gas und Staubpartikeln bestehende, protoplanetare Scheibe gebildet. Innerhalb dieser Scheibe haben Prozesse wie Aggregation, Kollisionen und andere physikalische Ereignisse zu immer größer heranwachsenden Partikeln geführt. In weiteren Wachstumsstufen haben sich dann Kilometer- bis Multi-Kilometer-große feste Körper gebildet, die sich nach und nach zu Protoplaneten entwickelt haben. Durch fortschreitende Akkretionen, gravitative Wechselwirkungen und zahlreiche gewaltige Kollisionen sind im Verlauf von wenigen Millionen Jahren terrestrische Planeten entstanden. Mit zunehmender Masse hat ihre Eigengravitation zur Ausbildung einer annähernd kugelförmigen Gestalt im hydrostatischen Gleichgewicht geführt.

Mit der Auflösung der protoplanetaren Scheibe hat sich die Architektur des Sonnensystems in seiner endgültigen Formation in weiteren Millionen von

Jahren stabilisiert. Das allmähliche Verschwinden der Scheibe lässt sich damit erklären, dass deren Materie teilweise als Ausgangsmaterial für den geschilderten Aufbau zahlloser fester Himmelskörper im Sonnensystem gedient hat (Abb. 1; Tab. 1).

Die Formationsphase der Planeten im Sonnensystem hat durch einen extremen, atmosphärischen Treibhauseffekt, durch eine größer werdende Sonne, durch Freisetzung von Wärmeenergie während der Akkretionsprozesse und durch Radioaktivitätseffekte der frühen Erde zur Freisetzung massiver Wärmeenergie geführt [13]. Somit wird die Oberfläche der frühen Erde von einem gelb-orange leuchtenden, weit über 1000 °C heißen und über mehrere hundert Kilometer tiefen „Magma-Ozean“⁷ bedeckt [14]. Mit zahllosen, wechselhaften Zyklen von Schmelzvorgängen und Erstarrungsprozessen sowie rascher, nachhaltiger Abkühlung bildete sich dann im äußeren Bereich der Erde nach und nach eine breite Schicht aus Gesteinen und Krusten aus [15].

In der Zeit zwischen vor 4,4 bis vor 4,3 Ga war mit weiterer massiver Abkühlung

die Erde zunehmend von flüssigem Wasser in großen Flächen, also von Ozeanen, bedeckt (Tab. 1). Diese Befunde beruhen auf Isotopenanalysen früher Zirkone⁸ [15]. Daraus lassen sich jedoch direkte Aussagen zu genaueren Temperaturdaten der damaligen Gewässer nur bedingt ableiten. Auffallend ist, dass die Oberflächentemperaturen in dieser Zeit relativ niedrig ausfallen, aber nicht so niedrig, wie anzunehmen wäre. Hierfür scheint das „faint young sun paradoxon“⁹ [13] verantwortlich zu sein. Da die Strahlung der jungen Sonne zu jener Zeit nur 70 % der jetzigen ausgemacht und daher erheblich weniger Energie abgegeben hat, hätte man – nach der ersten heißen Phase zu Beginn des Sonnensystems – daher die Konstellation eines „globalen Schneeballs“ erwartet. Aber im Gegensatz dazu scheint es wohl zu einer Temperaturanpassung mit einem Anstieg von vermutlich 5 °C während einer Zeitspanne von 100 Ma gekommen zu sein, wodurch Wasser in flüssiger Form vorliegen konnte [13].

Leben kann nur entstehen, wenn Wasser flüssig ist [14]. Eine Schlüsselrolle für den relativ milden Temperaturanstieg scheinen u. a. die starken Gravitationskräfte des kurz nach Entstehen der Erde geborenen Mondes gespielt zu haben [13]. Diese Kräfte haben sich entfalten können, weil der Mond anfänglich der Erde sehr viel näher gestanden hat als in späterer und heutiger Zeit. Sie haben zu erheblichen, kontinuierlichen Verschiebungen bis ins Erdinnere und damit zu enormen Energiefreisetzungen geführt. Zudem haben immer wieder Vulkanausbrüche und heftige Einschläge von Asteroiden stattgefunden, bis hin zum „Late Heavy Bombardment“ (LHB) (s. weiter unten). Das LHB hat u. a. zu energiefreisetzenden Reibungseffekten und Treibhausphänomenen und damit, wohl intervallartig, zu massiven Erwärmungen geführt. Der zerstörende Effekt von Projektilen für die Umgebung ist Hitze [14]. Projektilen größer als 300 km bringen Teile des Ozeans und solche größer als 400–500 km den ganzen Ozean zum Kochen und es dauert mehrere tausend Jahre, bis wieder ausgeglichene Temperaturen vorherrschen. Letztlich ist nicht genau gesichert ist, ob

⁷Magma-Ozean: unter Druck und Hitze geschmolzene Gesteinsmassen als äußere Schicht des entstehenden Planeten Erde

⁸Zirkonium-Silikat ist das älteste bekannte Mineral der Erde, Kristallfunde aus Australien sind 4,4 Ga alt.

⁹Paradoxon der schwachen jungen Sonne

Tabelle 1: Chronologie evolutionärer Meilensteine von der frühesten Erde bis zu den basalen Bilateria (Ga: Gigaannum; Ma: Megaannum [bezogen auf: vor heute]; (n): Anzahl; nt: Nukleotid [1 nt = 1 Nukleotid, 500 nt = 500 Nukleotide]; nm = Nanometer, 1 mm $\triangleq$ 10⁹ m; Mbp: Megabase pair = 10⁶ Basenpaare; Chr.: Chromosom; z: zirkulär; l: linear; ¹Ausnahme *Homo sapiens* [Gbp = Gigabase pair = 10⁹ Basenpaare]; ²Die Genomdaten von *Homo sapiens* sind zum Vergleich aufgeführt; bF: binäre Fission; asR: asexuelle Reproduktion; Mit: Mitose; Mei: Meiose; G: Gameten; sR: sexuelle Reproduktion)

Zeitraum (zurückliegend) Zahl	Einheit	Evolutionärer Meilenstein	Genomentwicklung					Zell-, Organismusgröße
			Chromosom (n) ¹	nt/Mbp ²	Gen (n) ³	Nukleare DNA-, Chr.- Form: z/l	Teilungs- Muster	
13,4	Ga	Entstehung des Universums	-	-	-	-	-	-
4,54	Ga	Entstehung der Erde	-	-	-	-	-	-
4,3	Ga	Entstehen von Ozeanen	-	-	-	-	-	-
4–3,6 (~ 2,0)	Ga	Erste Kontinentbildung, „late heavy bombardment“, „prebiotic soup“	-	-	-	-	-	-
4,2	Ga	RNA-World: RNA-Protozelle	RNA-PM	> 500–1000 nt	?/-	z	RNA-Replikation	> 200 nm
		Virus-World					-	0,5 μ m
4,2	Ga	LUCA	1 DNA	2,75 Mbp (ff)	2.675	z	bF-asR	$\geq$ 250 $\pm$ 50 nm
3,2	Ga	„Trinity concept“: Prokaryoten: unizellulär, kernlos: Archaeen: <i>N. equitans</i> ; <i>M. acetivorans</i>	1	0,49–5,75	bis 2226	z	bF-asR	100 nm bis 3 μ m
		Bakterien	Nicht näher behandelt					Nicht näher behandelt
3,0	Ga	Cyanobakterium: <i>Synechocystis</i> sp. $\rightarrow$ Photosynthese (s.u.)	1	3,57	3.168	z	bF-asR	-
2,4–2,3	Ga	Great oxidation event (GOE)	-	-	-	-	-	-
1,3	Ga	Eukaryoten: LECA: Protozoa: unizellulär, kernhaltig: <i>Giardia intestinalis</i>	5	12,6	bis 4.963	l	bF-asR	8–15 $\times$ 7–10 μ m
800	Ma	Choanoflagellaten: kernhaltig, unizellulär: <i>Monosiga brevicollis</i>	40	41,6	9.196	l	Mit/Mei-asR/sR?	> 5–10 μ m Zellkörper + Fangkrallen + Flagella; Als Rosettenkolonie: ~40 μ m
		<i>Salpingoeca rosetta</i>	33	55	11.629	l	Mit/Mei-asR/G-sR	
800–700	Ma	Metazoa (Tiere): kernhaltig, multizellulär:	-	-	-	-	Mit/Mei-asR/G-sR	-
$\pm$ 600	Ma	Basale Bilateria; Acoela: <i>Symsagittifera roscoffensis</i> ; <i>Isodiametra pulca</i>		910–940	34.493		Mit/Mei-asR/G-sR	Würmer von 0,2–5 mm
585–555	Ma	Fossil: Bilateria: <i>Kimberella quadrata</i>	-	-	-	-	-	> 2 mm bis 15 cm
0	-	<i>Homo sapiens</i> ²	46	3,1 Gbp	19.871	l	Mit/Mei-asR/G-sR	-
3,0	Ga	Cyanobakterium (s.o.)	1	3,57	3.168	z	bF-asR	
1,1	Ga	LPCA	?	?	?	l	?	
$\geq$ 200	Ma	unizelluläre Grünalge: <i>Chlamydomonas reinhardtii</i> : (s. Anhang)	14	118	14.516	l	bF-asR	10 μ m
50	Ma	multizelluläre Grünalge <i>Volvox cateri</i> : (s. Anhang)	17	138	14.520	l	Mit/Mei-asR/G-sR	Somazelle: 5 μ m Gonidium: 10–25 μ m Kolonie: 0,5–2 mm

die Erde ab dem Hadaikum (vor 4,54–4,0 Ga) [16] bis zu einer milden, phasenweise sogar eisigen Umgebung abgekühlt oder, bis das Archaikum (vor 4–2,5 Ga) endet, bei im Mittel bis zu ~ 70 °C verharrt ist [14]. Wahrscheinlich hat es über sehr lange Zeiträume, gerade auch im ersten Viertel der Erdgeschichte, extreme Temperaturschwankungen sowohl in großen Tiefen als auch an der Oberfläche der Ozeane, an der Erdoberfläche und in der Atmosphäre gegeben.

Im Hinblick auf die Herkunft von Wasser wird angenommen, dass dieses über extraterrestrische Einschlüsse von wasserreichen, teils eisführenden Asteroiden und Kometen angeliefert worden ist [17]. Außerdem könnte sich Wasser durch Wechselwirkungen zwischen der – zumindest intermittierend – hyperthermen Erdoberfläche und der umgebenden Wasserstoffatmosphäre angesammelt haben [18]. Angenommen wird, dass immer wieder massive, bis ~200–350 °C heiße Regenfälle niedergegangen sind [14]. Die Wassermenge dieser Zeit ist möglicherweise etwa doppelt so groß gewesen wie die heutige [19]. Im weiteren Verlauf wird das Wasservolumen der Erde infolge eines ständigen Wechselspiels von Wasserverdampfung durch hyperthermale Atmosphäre, Regen und extraterrestrische Frischwasserzufuhr reguliert und insgesamt reduziert. Die ozeanischen Temperaturen sind vermutlich sehr unterschiedlich gewesen: bei ~100 °C im Bereich von tiefliegenden, hyperthermalen Ausstößen und bei ~25–26 °C an der Oberfläche entsprechend heutigen tropischen Temperaturen [19] oder bei sogar gefrorener Oberfläche [14]. Sicher ist diese lange Zeitspanne über ~1,3 Ga wie oben beschrieben von starken Umweltschwankungen z. B. durch die bereits genannten vulkanischen Eruptionen geprägt [14].

Der Temperaturbereich für das Existieren von Leben lässt sich am klarsten für Einzeller einschätzen [20]. Eine obere Grenze für Wachstum wird bei Archaeen (Abs. 8.1) mit 122 °C und bei Bakterien (Abs. 8.2) mit 100 °C angegeben. Unizelluläre Eukaryoten (Abs. 9.2) können allerdings ihren kompletten Lebenszyklus nur bis maximal 60 °C durchlaufen, die meisten von ihnen nur bis 40 °C. Das

unterste Limit für zelluläres Wachstum liegt bei multizellulären Organismen um -70 °C sowie bei Invertebraten¹⁰ (Abs. 11.2) in Gletscherschmelzwasser bei 0 °C und in mariner Umgebung bei -2 °C. Allgemein lässt sich sagen, dass bei multizellulären Organismen sommerliche Temperaturen für einen vollständigen Lebenszyklus erforderlich sind. Zum Vergleich: Die heutigen Meerestemperaturen gemessen zwischen 2009 und 2019 schwanken zwischen 24 °C in oberflächlichen Bereichen tropischer Zonen bis auf < 4 °C in antarktischen Bodengewässern [21]. In unteren Erdschichten und im Inneren der heutigen Erde herrschen allerdings nach wie vor extrem hohe Temperaturen, wie jüngste vulkanische Eruptionen mit Lava-Ergüssen, z. B. auf Island, erneut gezeigt haben. Man nimmt an, dass bei 100 km Tiefe ~1400 °C und bis 5000 km Tiefe ~5000 °C vorliegen [22]. All diese Hinweise zeigen auf, welche intensive Energie sich – trotz der unglaublich langen Entwicklungsgeschichte der Erde – noch immer in ihrem Innern seit ihrer Entstehung konserviert hat.

Insgesamt haben sich wichtige tektonische Prozesse, die durch vulkanische Erosionen, Schmelzprozesse oder geologische Subduktionen¹¹ zur Bildung erster Kontinente geführt haben, in der Zeit vor 4–3,6 Ga abgespielt (Tab. 1) [23]. Immer wieder in der weiteren frühesten Erdgeschichte wirken massive extraterrestrische Einschlüsse von Himmelskörpern wie Kometen, Asteroiden und Meteoriten, oben schon als „LHB“ erwähnt, während eines langen Zeitraums vor 4,2 bis 3,5 Ga auf die Erde ein und ziehen sich abnehmend vermutlich bis vor 2,0 Ga hin [24]. Die Himmelskörper importieren als Boten zukünftigen Lebens neben H₂O eine große Anzahl an wichtigen anorganischen und organischen Basismolekülen wie z. B. Wasserstoff, Methan, Ammoniak, Ammonium, Schwefelwasserstoff, Phosphate, Nitrile, Kupfer, Aminosäuren und Zucker [25–29]. Somit werden Erdkruste, Frischgewässer (Seen, Teiche, Flüsse etc.) und Ozeane mit zahlreichen molekularen, vor allem organischen Bausteinen angereichert. In dieser Weise bildet sich vor ~3,8 Ga, vermutlich aber bereits vor ~4,3 Ga, eine der frühesten bewohnbaren Umgebungen von am Meeresboden

lokalisierten, hydrothermalen Quellen aus [30]. Für dieses Umfeld werden gerne Begriffe wie „primordial soup“ oder „prebiotic soup“ genannt, jedoch an deren Stelle wird in mehr wissenschaftlichem Sinn der Begriff „prebiotic chemistry“ eingesetzt. Mit diesen Begriffen sind vor allem Gewässer in warmem Milieu gemeint, die mit insbesondere organischen Verbindungen angereichert und von unterschiedlichen, vor allem auch extraterrestrischen Quellen gespeist sind.

■ 4. RNA-World

Leben besteht nur, wenn lebende Organismen gegenwärtig sind, die es nach heutigem Wissen nur auf der Erde gibt [31]. Leben beruht auf Reproduktion, welche die Erbinformation, ein höchst komplexes und vielgestaltetes Wirkprinzip, voraussetzt. Ziel der Erbinformation ist die spezifische Polypeptid- und Protein-synthese. Die Abläufe der Proteinsynthese sind seit frühester Zeit festgelegt. Baustein und Speicher der Gene ist die intrazellulär synthetisierte, chemisch stabile, doppelsträngige Desoxyribonukleinsäure (DNA)¹² (Genotyp). Die Erbinformation, der genetische Code, wird bei der Transkription von den entsprechenden Abschnitten der DNA abgelesen und auf die weniger stabile, einzelsträngige, ständig neu gebildete Boten- / messenger-Ribonukleinsäure (mRNA)¹³ umgeschrieben (Abb. 2). Diese transportiert die Geninformation zu den Ribosomen, dort erfolgt die Translation [32]. Von der mRNA in Form einer 3er-Gruppe (Triplet) als Codon wird die Information an das Anticodon, die transfer-RNA (tRNA) abgegeben, die jeweils eine spezifische Aminosäure gebunden hat. In einer konsekutiven Reihung dieses Vorgangs, der von der ribosomalen RNA (rRNA) mit gesteuert wird, ergibt sich die Polypeptidsynthese [33]. Somit vermittelt die mRNA als Vorlage der Translation zusammen mit tRNA und rRNA den Transfer sequentieller, spezifischer Gen-

¹²DNA: Da sich die englischsprachige Version „ribonucleic acid“ (RNA) und „deoxyribonucleic acid“ (DNA) auch im deutschen Sprachraum durchgesetzt hat, werden in der Abhandlung die englischen Abkürzungen benutzt.

¹³Die RNA trägt an der 2'-Position im Pentose-Ring eine Hydroxyl- (OH-) Gruppe, während die DNA an dieser Stelle über ein Wasserstoffatom (daher Desoxyribonukleinsäure) verfügt. Der-OH-Rest kann leicht hydroxyliert werden, weswegen die Stabilität der RNA geringer als jene der DNA ist.

¹⁰Invertebraten: alle wirbellosen Tiere: dazu zählen Würmer, Schnecken, Insekten u.a.

¹¹Subduktion: Der Begriff benennt geologische Ereignisse, bei denen sich tektonische Platten besonders an ihren Grenzlinien untereinander schieben.

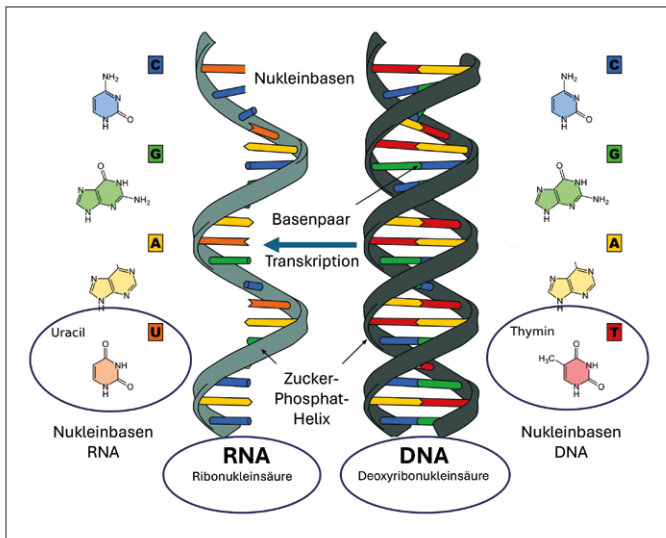


Abbildung 2: Molekularstruktur von DNA und RNA, Transkription (mod. nach [153]). C: Cytosin; G: Guanin; A: Adenosin; U: Uracil; T: Thymin

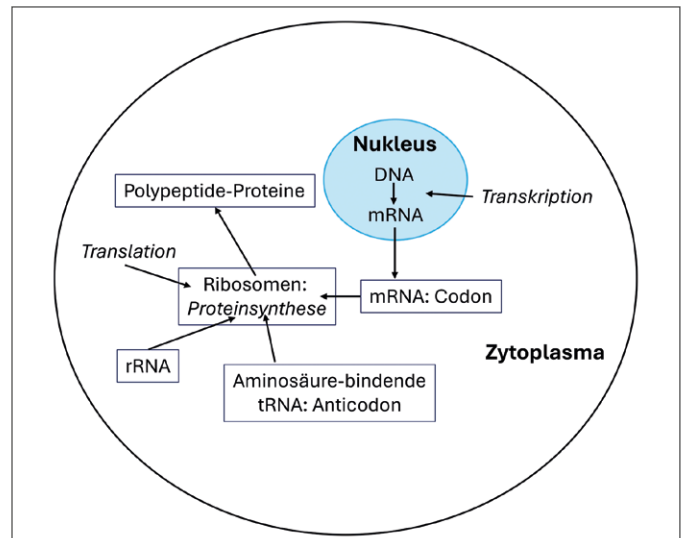


Abbildung 3: Vereinfachte Darstellung von Transkription und Translation bei eukaryotischen Zellen (erstellt nach [33, 154])

information von der Nukleinsäure zum Protein [34]. Eine Rückübertragung vom Protein auf Nukleinsäuren findet nicht statt. Die mRNA wird rasch, die rRNA hingegen nur langsam abgebaut [35]. Bei den kernlosen Prokaryoten (s. Abs. 6–8) finden Transkription und Translation im Zytoplasma statt. Bei den kernhaltigen Eukaryoten (s. Abs. 9ff) läuft hingegen die Transkription im Kern ab, wonach die reife mRNA aus dem Kern durch eine Membranpore („nuclear core complex“) ins Zytoplasma exportiert wird und dort dann die Translation erfolgt [36] (Abb. 3).

noch nicht-lebenden (abiotischen¹⁴), biochemisch regulierten, protein- und enzymfreien Entwicklungsphase der Erde. Offensichtlich ist es möglich, dass aus spontan in der „prebiotic soup“ entstandenen einfachen Aminosäuren (z. B. Alanin, Glycin, Asparaginsäure) [39] in Kombination mit anderen Bausteinen, wie z. B. Phosphaten und Zuckermolekülen, die Nukleinbasen Adenin, Cytosin, Guanin, Thymin und Uracil¹⁵ hervorgehen. Wie oben beim Hinweis auf das LHB (Abs. 3) bereits dargelegt, können molekulare Basisbausteine auch durch

Meteoriteneinschläge importiert worden sein. Mit den in der „prebiotic chemistry“ frei flottierenden Nukleotiden folgen spontane, präbiotische Polymerisationsprozesse, die zu einsträngigen Oligo-Nukleotiden und dann durch Replikationen zu doppelsträngigen RNA-Oligomeren führen (Abb. 4, Abb. 1; Tab. 1). Peptide von einer Länge von ca. 20 Aminosäuren können relativ einfach unter präbiotischen Bedingungen gebildet werden [40]. Sie formen sich auf nicht-kodiertem, nicht-proteinenzymatischem Wege unter Zuhilfenahme von Ribozymen¹⁶. Somit

Während also DNA als wesentlicher Lebensbaustein gilt, besteht die Hypothese, dass das ursprüngliche Entstehen von Leben und Wachstum von RNA-Polymeren ausgegangen ist. S. A. Miller konnte 1953 in einem berühmt geworden Forschungsansatz, dem „Miller-Urey-Experiment“, zeigen [37], dass sich in einem Reaktor, der mit einfachen, anorganischen und organischen Präkursoren wie Wasserstoff (H_2), Wasser (H_2O), Ammoniak (NH_3) und Methan (CH_4) gefüllt war, ein Milieu erzeugen lässt, das den Bedingungen der frühesten Erdgeschichte entspricht („prebiotic chemistry“). In dieser Umgebung könnten sich komplexere organische Makromoleküle wie Amino- und Fettsäuren *de novo* in einem rein chemischen Prozess zusammenschließen.

Der Nobelpreisträger W. Gilbert stellt 1986 die noch immer anerkannte „RNA-first“-Hypothese auf, mit der vermutet wird, dass der Ursprung des Lebens von RNA-Molekülen gesteuert worden ist [38]. Dies geschieht während einer

¹⁴ Abiotische Einflüsse sind z. B. geologische, chemische oder klimatische Faktoren.

¹⁵ Uracil in der RNA statt Thymin in der DNA

¹⁶ Ribozym: RNA-Molekül (Ribonukleinsäure), das durch eine besondere Faltung seiner Molekularstruktur biochemische Reaktionen katalysieren kann, eine Fähigkeit, die eigentlich von Enzymen, d. h. von katalytischen Proteinen geleistet wird. Der Begriff Ribozym setzt sich aus den Bezeichnungen Ribonukleinsäure und Enzym zusammen.

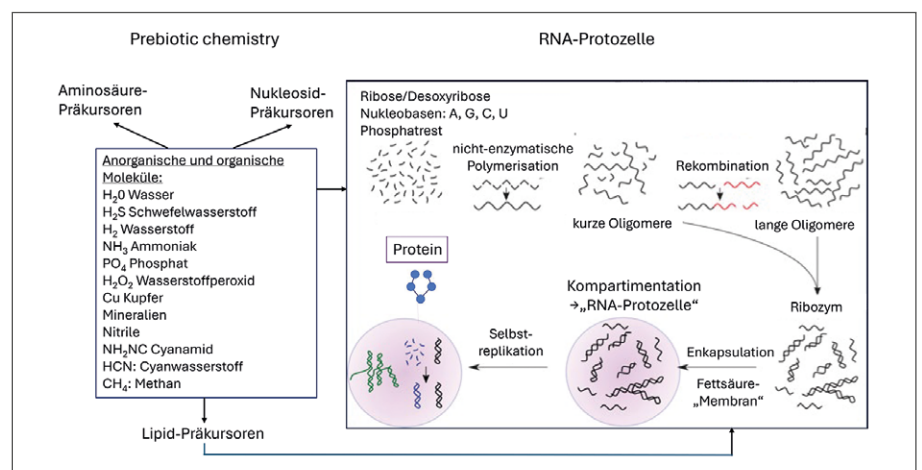


Abbildung 4: „Prebiotic (primordial) soup“ („Prebiotic chemistry“), „RNA-Protozelle“ (mod. nach [155]) Aus einfachsten anorganischen und organischen Molekülen („Prebiotic chemistry“: s. interne Tabelle einzelner Moleküle) haben sich abiotisch und spontan z. B. Zuckermoleküle und Nukleobasen bilden können. Die Bildung der RNA-Protozelle sowie ihre Fähigkeit zur Selbstreplikation und Proteinsynthese sind dargestellt (A: Adenosin; G: Guanin; C: Cytosin; U: Uracil).

ist die RNA das erste Biomakromolekül auf der Erde [41]. Ein Pool von RNA-Oligomeren wird jeweils durch eine spontan entstandene, semipermeable Phospholipid-Doppelmembran umhüllt¹⁷. Damit könnten sich räumlich abgegrenzte, noch ganz einfach aufgebaute, nano- bis mikrometergroße biomorphe Einheiten, wie sie in vitro in einem Miller-Reaktor geformt worden sind [42], gebildet haben. Die Membran dient dem Schutz sowie dem Austausch für die Aufnahme notwendiger Moleküle wie Nukleotide und Mineralien und für die Ausschleusung von Abfallprodukten sowie zur Barriere genetischer Bestandteile (z. B. RNA) zum Erhalt der genetischen Integrität [43]. Die „RNA-Protozellen“ als rudimentäre Präkursoren von lebenden Zellen sind entstanden [44]. Für die Entstehung von Leben aus Nicht-Leben scheint es womöglich keine grundlegende Barriere gegeben zu haben [40].

Die RNA ist multifunktional aktiv [45, 46]: Sie hat i.) die Rolle eines Genoms, also eines Genspeichers, der die genetische Information beherbergt, sie ist ii.) mittels autokatalytischer Eigenschaften als Ribozym zur Selbstreplikation¹⁸, also zur Weitergabe von Erbinformation befähigt und kann iii.) simultan die Synthese funktioneller Moleküle (z. B. Proteine, Fettsäuren) katalysieren¹⁹. Eine Arbeitsteilung ist damit eingeführt worden [47]. Angenommen wird, dass sich in dieser Zwischenphase RNA-Mini-Helices²⁰ zu tmRNA-Hybriden formieren, die sowohl für Transkription als auch Translation zuständig sind [39]. Die tmRNA könnte gleichsam eine Brückenfunktion von der „RNA-world“ zu der sich dann in der Folge ausbildenden universellen DNA → RNA-Funktionskette übernehmen. In der RNA-Protozelle ist das Genom als Vorlage für die Replikation zirkulär strukturiert. Möglicherweise kann die zirkuläre Struktur einem Abbau der RNA an ihren Enden besser widerstehen. Tatsache ist, dass zirkuläre DNA/RNA-Ge-

nome konserviert wurden und ubiquitär vorhanden sind, z. B. in Prokaryoten, Mitochondrien, Chloroplasten und Viroiden [47].

W. Gilbert [38] prägt den Begriff „RNA world“, die allen Hinweisen nach vor ~4,2 Ga in warmem, aquatischem Milieu existiert hat [48]. In einem Labormodell sind auf nicht-enzymatischem Wege RNA-ähnliche Polymere in einer Größe bis zu 100 nt²¹ synthetisiert worden [49]. Daraus kann rückgeschlossen werden, dass die RNA-Protozelle mit ihren verschiedenen Komponenten (z. B. Ribozyme) eine Größe von >~ 500 bis 1000 nt einnimmt, die etwa der Größe von 300 nm im Miller-Reaktor [42] entspricht (Tab. 1). Das Prinzip der Genweitergabe – universelles Ziel der Fortpflanzung – ist damit bereits vor der Entstehung eines eigentlichen individuellen zellulären Lebens (vor ~4,2 Ga; Abs. 6, Abs. 7) angelegt worden.

Die Diversität der RNA, die für sich lediglich Selbstkopien anfertigen kann, erfolgt sowohl nach dem Darwinschen Grundsatz des selektiven Vorteils [50] als auch dem Zufall überlassen im Rahmen von Mutationen. Zahllose Mutationen in replizierenden Einheiten müssen für die frühe Erdgeschichte schon deswegen angenommen werden, weil die DNA-gewichteten UV-Bestrahlungsstärken auf der Oberfläche der frühen Erde infolge des Fehlens von UV-Absorbern bis zu 100-fach höher gewesen sind als die heutigen [51].

Der weitere evolutionäre Verlauf ist charakterisiert von der RNA → DNA-Transformation der Genspeicherung und -codierung und von dem Ribozym → Enzymkatalysator-Wechsel. Die stabile, als Doppelhelix geformte DNA löst die instabile RNA als genetischen Code, Speicher und Informationsgeber ab und wird zum eigentlichen effizienteren und komplexeren genetischen Codespeicher,

verpackt in einem Chromosom²² oder in mehreren von ihnen. Dabei könnte U-DNA (DNA mit Uracil statt Thymin) als mögliche Zwischenstufe zur T-DNA gedient haben [52]. Nachdem DNA die Rolle des genetischen Speichers übernommen hat, fungiert RNA nun als Überträgerin der Information zur Protein-synthese (vgl. Abs. 6).

Diese Vorgänge sind in einem hydrothermalen Milieu der frühen Erde wohl in tiefen ozeanischen Gewässern wie auch in oberflächlichen warmen Teichen vonstatten gegangen (s. oben und unten). Während in der frühen hyperthermalen Phase nicht-katalytische Reaktionen durchaus in metabolische Prozesse einmünden können, ist die Zunahme an komplexen katalytischen und dann auch genetisch gesteuerten Vorgängen erst mit der schrittweisen Erniedrigung der Wassertemperatur möglich gewesen [53].

5. Virus-World: Viren, Virion, Viroide²³

Viren sind kernlos, ihr Durchmesser wird mit 0,05–0,8 µm angegeben [40]. Sie können sich nicht eigenständig, sondern nur semiautonom intrazellulär replizieren und vermehren. Nach mehrheitlicher wissenschaftlicher Meinung sind Viren weder lebend noch tot; sie werden nicht zu den Lebewesen gezählt. Sie sind aber integraler Teil des Lebens [31] und scheinen – neben der RNA – die ersten lebensähnlichen Biomoleküle gewesen zu sein [41]. Man spricht nicht von Viruszellen, sondern von Viruspartikeln (Virione) (Abb. 5). Diese stellen übertragbare RNA (RNA-Virus) oder DNA (DNA-Virus) dar [31, 40]. Sie bedienen sich nach ihrer Penetration in die Wirtszelle eigennützig deren genetischer und metabolischer Maschinerie und Energie für die intrazelluläre De-novo-Synthese des viralen Genoms und viraler Proteine [54]. Die Wirtszelle wird gezwungen, das virale Genom abzulesen bzw. die Trans-

¹⁷Dieser Vorgang wird in der angloamerikanischen Fachliteratur als „encapsulation“ bezeichnet.

¹⁸Replikation: Speziell ist der Prozess des Duplizierens, damit des Kopierens der DNA (oder der RNA) innerhalb eines Kompartments gemeint.

¹⁹In der Folgezeit sind DNA (Erbinformation) und Proteine (Funktionalität) voneinander getrennt worden.

²⁰Helices: spiralförmige Strukturen

²¹nt: Anzahl an Nukleotiden; 100 nt = 100 Nukleotide

²²Alle Chromosomen zusammen bilden das Genom einer Zelle. Das einzelne Chromosom organisiert zum Schutz und zur Raumersparnis die dichte Verpackung der DNA und zudem den komplexen Mechanismus der Replikation (Transkription).

²³Ein Virion ist ein einzelnes Viruspartikel außerhalb einer Zelle, ein Virus ist ein infektiöser Erreger mit einfachen Komponenten, die aus einem Nukleinsäuresegment einer DNA oder RNA bestehen. Ein Virus kann sich nur innerhalb einer Zelle replizieren, d. h. vermehren, womit es parasitär die Wirtszelle schädigt und zerstört (Infektion).

lation von viraler RNA und damit die Proteinsynthese vorzunehmen. Mit der Selbstreplikation erfolgt die Synthese von Tochterviren, also die massenhafte Vermehrung. In der Folge wird die Wirtszelle geschädigt und kann zugrunde gehen; eine virale Infektion besteht. Viren werden aber nicht nur intrazellulär parasitäre, opportunistische und schädigende Aktivitäten zugeschrieben, sondern sie sind durch ihre Interaktion (horizontaler Gentransfer, HGT: s. ff) mit genetischen Strukturen der Wirtszelle auch stark an der Biodiversifizierung zellulärer Strukturen im Sinne einer Symbiose und Weiterentwicklung evolutionärer Prozesse beteiligt [40].

Da Viren keine fossilen Spuren hinterlassen, die mit modernen Technologien analysiert werden könnten, gibt es zur Frage nach dem Ursprung von Virionen/Viren eine Reihe an Theorien. Diese sind höchst komplex [40] und daher werden hier lediglich zwei von ihnen kurz erörtert. So wird zum einen angenommen, dass Viren an einem frühen Zeitpunkt der Entwicklung zum zellulären Leben über Präkursoren (z. B. Viroide) als Teil der urzeitlichen RNA-World entstanden sind [41]. Viroide sind nicht-kodierende, zirkuläre RNA-Moleküle. Aus Sequenz-Analysen gibt es Hinweise, dass sich viroidähnliche RNAs schon vor dem Entstehen ersten Lebens (s. Abs. 6) in Viruspartikel umgewandelt haben. In einem frühen Stadium der Entwicklung könnten einfache Moleküle wie z. B. die 3',5'-zyklischen Nukleosid-Monophosphate (NMPs) als biologische Signalmoleküle („second messenger“) fungiert haben [55], so dass das frühe Virus (oder Viroid) zunächst noch ohne eine DNA-abhängige Wirtszelle in der Geninformation auskommen konnte. Zwischen den Aktivitäten von NMPs und den bereits oben erwähnten tmRNA-Hybriden mögen gewisse Ähnlichkeiten in ihren jeweiligen Brückenfunktionen bestehen. Eine andere Hypothese besagt, dass Viren sich im Rahmen einer Koevolution von RNA-Protozellen und in neu entstehenden, individuellen, einem Organismus ähnlichen, lebenden Zellen entwickelt haben [40]. Fest steht, dass es einige virale Proteine gibt (z. B. jelly-roll-fold-Proteine²⁴), für die man keinerlei Homo-

²⁴Jelly-roll-fold-Proteine: Sie weisen eine spezielle Proteinstruktur auf, die auch in viralen Kapsidproteinen nachzuweisen ist.

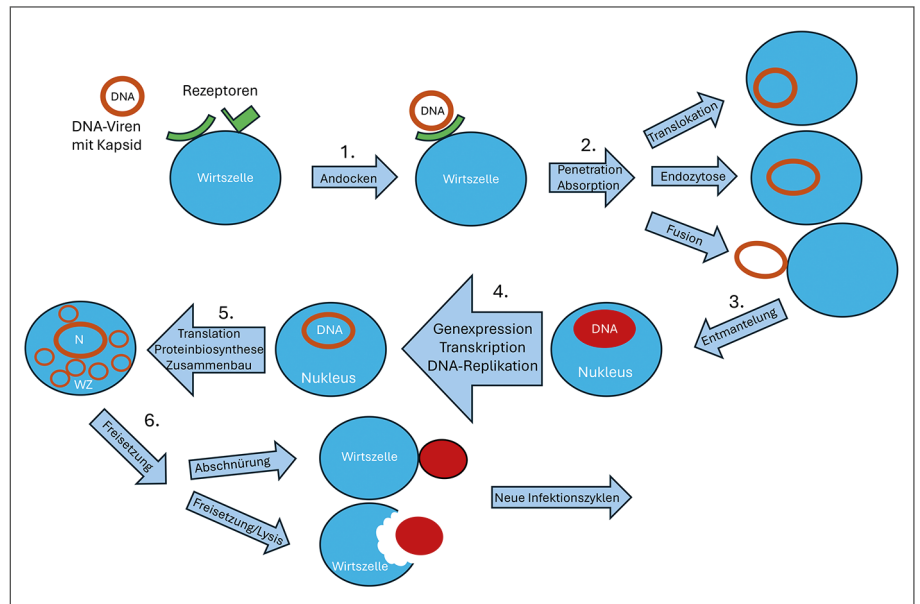


Abbildung 5: Zelluläre Abläufe der Infektion einer Wirtszelle durch DNA-Viren (pox-Viren ausgenommen) (erstellt nach [156]): Nach dem Andocken (1) („attachment“) an einen spezifischen membranständigen Rezeptor an der Wirtszelle (WZ) kommt es zur Absorption des Virus durch die WZ bzw. zur Penetration des Virus in die WZ (2). Dabei kann ein Virus sowohl die Membran durchqueren oder von der WZ aufgenommen werden, als auch mit der WZ-Membran fusionieren und dann eintreten. Mit der Entmantelung (3) („uncoating“) verliert das Virus seine Hülle. Anschließend bringt es im Nukleus der WZ die Genexpression und die Transkription unter seine Kontrolle, wodurch die Replikation der viralen DNA erfolgt (4). Unter Einbeziehung der Ribosomen und Organellen im Zytoplasma werden dann die Translation, die Proteinsynthese und der Zusammenbau neuer Viren (bis zu 100 pro WZ) gesteuert (5). Schließlich verlassen die Viren die WZ, indem entweder ein Art Ausknospung („budding“) durch Nutzung der WZ-Membran („envelope virus“) mit Erhalt der WZ oder eine Freisetzung ohne Membran („non-envelope virus“) unter Zerstörung der WZ (Lysis) erfolgen (6). Bei RNA-Viren (hier nicht gezeigt) läuft der Prozess ähnlich ab, allerdings geschehen die Schritte 3 und 4 im Zytoplasma der WZ (N: Nukleus; WZ: Wirtszelle).

loge in der zellulären Welt (Prokaryoten, Eukaryoten) kennt [56] – ein Befund, der einen von Wirtszellen unabhängigen Ursprung von Viren sehr wahrscheinlich macht („virus innate self“: das angeborene Selbst des Virus) [40]. Basierend auf solchen Theorien kann die Zeitspanne der Virus-World simultan zum Zeitraum der späten RNA-World bis zum Auftreten von zellulären Strukturen angesetzt werden, also etwa vor ~4,2 Ga. Man kann also hypothetisch davon ausgehen, dass Viren bereits vor dem letzten gemeinsamen Vorfahren allen Lebens (s. Abs. 6) ihren Ursprung genommen haben [31].

Neuzeitliche Viren, die einen erheblich komplexeren Aufbau und Metabolismus als die primordialen Viren aufweisen, sind ubiquitär anzutreffen. Die totale Anzahl von Viruspartikeln in unserer Biosphäre wird mit 10^{32} angegeben, eine Zahl, die um das 10-fache höher ist als die Gesamtzahl aller bestehenden Zellen [40]. Man schätzt, dass > 8 % des menschlichen Genoms virale Relikte sind [57]. Im Rahmen einer viralen Infektion von Zellen hat sich während der zurückliegenden, mehr als 4 Ga währenden Koexistenz von zellulären und viralen Strukturen vielfach virale

RNA und DNA (Abb. 5) in das Genom, sprich in die DNA und damit in das Chromosom der Wirtszelle inkorporieren können. Hierbei spielt der HGT, nämlich der Erwerb genetischen Materials von einer nicht-parentalen Stammlinie [4], eine führende Rolle. Virales Genom ist damit auf evolutionärem Weg bis zum *Homo sapiens* vererbt worden. Hierbei ist die virale Aktivität nicht nur parasitär gewesen, sondern umgekehrt kann mit viralem HGT z. B. die menschliche Wirtszelle resistent gegen Virusinfektionen werden [57]. Insgesamt haben Viren einen erheblichen Einfluss auf die Entstehung und die evolutionäre Entwicklung von Zellen ausgeübt [40, 41].

6. „Last universal common ancestor“ (LUCA)

LUCA ist der letzte gemeinsame Vorfahr aller heute lebenden Organismen (Abb. 6 und 1; Tab 1). Er verbindet die abiotische Zeitspanne der Erdgeschichte (vor und während der RNA-, Virus-World) mit den ersten Spuren mikrobiellen Lebens. Nach wie vor gilt LUCA als hypothetisches Konstrukt, direkte Fossilien stehen nicht zur Verfügung. Eine kürzlich ver-

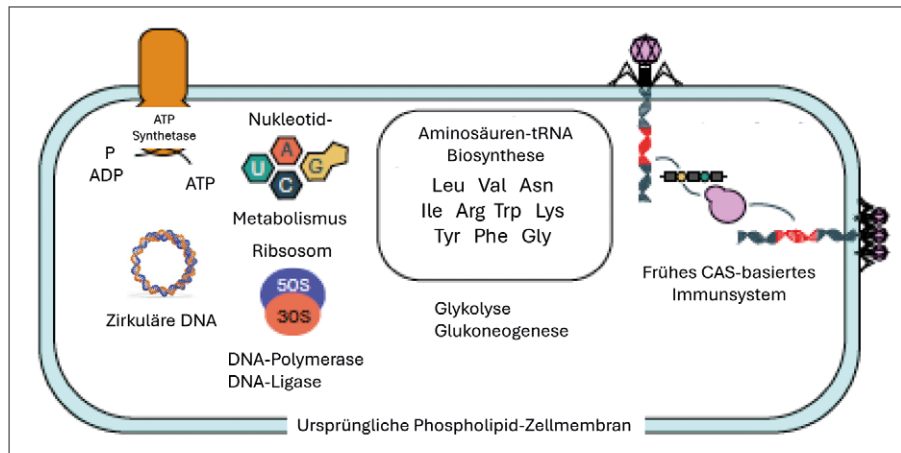


Abbildung 6: „Last universal common ancestor“ (LUCA) (mod. nach [58]): Die Präsentation beruht auf dem Verfahren der Gen-Rekonstruktion. Gezeigt wird ein schematischer Zellaufbau von LUCA. Der Umfang der metabolischen und enzymatischen Maschinerie ist reduziert dargestellt. 30S bzw. 50S: Sedimentationsrate einer Ribosomenuntereinheit bei der Ultrazentrifugation von 30 bzw. 50 Svedberg-Einheiten (Leu: Leucin; Val: Valin; Asn: Asparagin; Ile: Isoleucin; Arg: Arginin; Trp: Tryptophan; Lys: Lysin; Tyr: Tyrosin; Phe: Phenylalanin; Gly: Glycin. Hier sind nur die Aminosäuren aufgeführt, die mit dem sichersten Verfahren nachgewiesen worden sind).

öffentliche, vergleichende Studie sowohl mit anderen Fossilien als auch mit phylogenetischen Methoden geht davon aus, dass LUCA bereits vor ~4,2 Ga [58] existiert hat, also schon ~340 Millionen Jahre (Ma)²⁵ nach dem Entstehen der Erde. LUCA verfügt über ein Genom von ~2,75 Mb, welches ~2675 potentielle Proteine kodiert [58]. Spuren von 355 Proteinfamilien sind nachgewiesen worden [59]. LUCA ist schon erstaunlich früh im evolutionären Geschehen mit einer komplexen genetischen, metabolischen und energetischen Maschinerie ausgestattet gewesen. Er hat wohl eine Zellgröße von $\geq 250 \pm 50$ nm gehabt. In einer internationalen Expertengruppe ist das unterste Limit einer funktionierenden Zellgröße auf 250 ± 50 nm festgelegt worden [60].

LUCA ist nicht von einer komplex aufgebauten Zellwand, sondern noch von einer einfachen Phospholipid-Zellmembran umhüllt. Er verfügt schon über einen erheblichen Enzymbestand (Abb. 6). So wird angenommen, dass eine DNA-Polymerase, welche die Synthese von DNA bei der Replikation bewerkstelligt [61], und auch Enzyme zur Synthese von mRNA, tRNA sowie von

verschiedenen Proteinen und damit die Fähigkeit zur Transkription und Translation vorhanden sind [58]. Die Hinweise mehrten sich, dass LUCA schon einen prokaryotenähnlichen Zellorganismus [58, 59] (s. Abs. 7) aufgewiesen hat, d. h. eine noch kernlose Zelle gewesen ist, bei der sich das Genom im Zytoplasma aufgehalten und dort gewirkt hat.

Für den Energiehaushalt stehen Glykolyse und Glukoneogenese zur Verfügung [58]. LUCA ist ein anaerobes Acetogen²⁶ auf dem strukturellen Stand eines Prokaryoten. Der beschriebene Metabolismus weist daraufhin, dass LUCA mit seinem anaeroben Stoffwechsel ohne Sonnenlicht ausgekommen sowie hydro- und thermophil gewesen ist [59], d. h. in einer aquatischen, warmen Umgebung gelebt hat. Dies würde gut zu tiefen, warmen ozeanischen Gewässern der Urzeit, z. B. zu Tiefsee-Hydrothermalquellen als Standort passen, die reich an H_2 und Metallionen sind. Ähnliches wird als Lebensraum auch schon für die RNA-World vermutet (s. Abs. 4). Außerdem verfügt er über ein eigenes, wenn auch noch einfaches Immunsystem. Insgesamt scheint eine schon erstaunlich komplexe zelluläre biochemische Maschinerie für

Synthese von Nukleinsäuren, Proteinen, Enzymen, Kohlenhydraten, Lipiden und Immunregulatoren bestanden zu haben. Studienvergleichende Genom- und Proteomforschungen haben festgehalten, dass das LUCA-Genom im Sinne eines Minimalkonsenses Funktionen kodiert hat, die im Zusammenhang mit der Proteinsynthese, dem Aminosäuren- und Nukleotidmetabolismus sowie nukleotidabhängigen organischen Faktoren stehen [62].

LUCA ist möglicherweise ein isolierter Einzeller, eine Vorstellung, die auf eine Monophylie²⁷ allen Lebens mittels HGT und symbiotischer Funktionsereignisse hinweist [63] oder auch eine einzelne Stammart, also eine Population von Einzellern. Wie auch immer haben wohl ein untereinander kommunizierendes Ökosystem und Netzwerk, versehen mit einem prokaryotischen Metabolismus auf niedrigem Energiestand, bestanden [58]. Hier könnten chemoautotrophe²⁸ Prozesse mit organoheterotrophen²⁹ Interaktionen zusammengespielt haben. Von großer Bedeutung scheinen auch die bereits oben erwähnte Befähigung zum HGT von Viren (s. Abs. 5) und prokaryotische, heterogene Stammlinien [64] gewesen zu sein. In der Anwesenheit von „RNA-Protozellen“ könnte durch viral gesteuerten HTG diesen Zellen die stabilere DNA und deren Replikations-Maschinerie eingepflanzt worden sein, wobei die Zelllinie LUCA sich als einzige von vermutlich zahlreichen, zeitgleichen Stammlinien durchgesetzt hat [62]. Der HGT hat nicht nur in der Entwicklung für LUCA, sondern auch im Fortgang der weiteren Evolution eine besondere Rolle gespielt [64]. Da alle Lebensformen mit Viren assoziiert sind, geht man davon aus, dass auch LUCA eine Wirtszelle von Viren gewesen ist [65]. Rekonstruktionsanalysen haben gezeigt, dass das Virom³⁰ von LUCA schon recht komplex gewesen ist und wesentliche Bestandteile für die Virome der beiden von LUCA abstammenden prokaryotischen Domänen stellt (s. Abs. 7 und 8).

²⁵Megaannum: Ma, Millionen Jahre

²⁶Acetogenese, auch „ CO_2 -Atmung“ genannt; ist eine Art der Atmung in einer O_2 -freien (anaeroben) Umgebung, bei der aus H_2 und CO_2 als Endprodukt die Essigsäure entsteht; diese Reaktion ist ein sehr einfacher Vorgang zur Energiegewinnung.

²⁷Monophylie: gemeinsame Abstammung von einem einzigen Vorfahren

²⁸Chemoautotroph: eine Lebensform auf der Basis von anorganischen Basen (z. B. H_2 , CO_2 , H_2S), die unabhängig vom Sonnenlicht sowie von biotischen Quellen war

²⁹Organoheterotroph: Solche Organismen können organische Stoffe nicht selbständig herstellen, sondern sind auf die Zufuhr aus ihrer Umgebung angewiesen.

³⁰Virom: Gesamtheit der Viren, die in einer Wirtszelle, in diesem Fall in LUCA angesiedelt sind

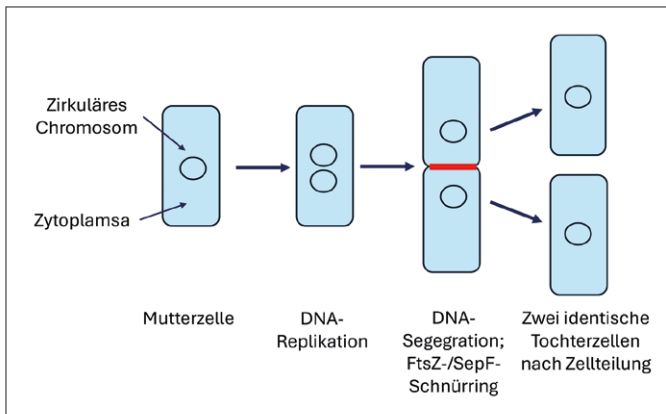


Abbildung 7a: Binäre Spaltung am Beispiel der Archaeen (Prokaryoten) (erstellt nach [66, 72]). Einfache Zellteilung mit Replikation und Segregation des zirkulären Chromosoms und der Mutterzelle mit der Entstehung zweier identischer Tochterzellen. Rote Linie: FtsZ/SepF-Schnürringssystem, FtsZ: Filamenting temperature-sensitive mutant Z; SepF: Septum formation protein.

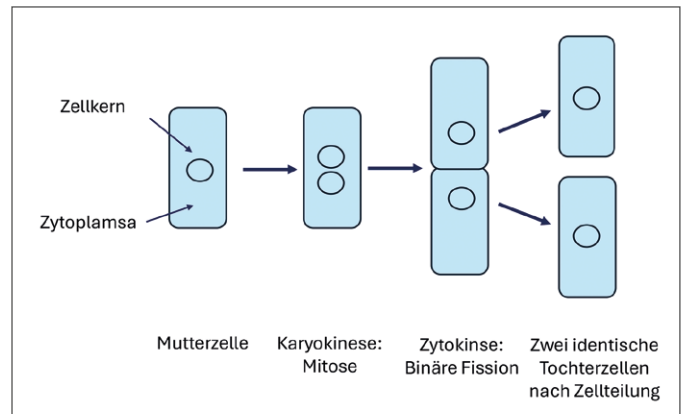


Abbildung 7b: Kombination aus Mitose (Karyokinese) und sequentieller binärer Spaltung (Zytokinese) am Beispiel *E. histolytica* (Eukaryot) (mod. nach [98])

Mit großer Wahrscheinlichkeit erfolgt die Replikation des kernlosen LUCA durch binäre Spaltung/Fission („binary fission“), d. h. durch eine einfache Teilung der Zelle in zwei genetisch identische Tochterzellen. Deswegen wird dieser Prozess auch als zelluläres Klonen bezeichnet. Dabei handelt es sich um eine asexuelle, ungeschlechtliche Vermehrung. Dieser Vorgang (Abb. 7a) kommt auch bei den von LUCA abstammenden Prokaryoten, den Archaeen (Abs. 8.1) und Bakterien (Abs. 8.2) vor. Der Teilungsmodus mit dem geringsten Aufwand für die jeweilige Zelle besteht aus dem vermutlich bis zu LUCA zurückzuführenden, membranständigen SepF/FtsZ-System³¹ [66]. Zum gegebenen Zeitpunkt wird mittig die Zellmembran vollständig eingeschnürt und es entstehen zwei Tochterzellen. Unter der noch nicht vollständig gesicherten Annahme, dass LUCA bereits DNA als Genspeicher besessen hat [61], wird nach Replikation der DNA mit dem zellulären Teilungsvorgang eine identische DNA an die jeweilige Tochterzelle abgegeben.

Die hier genannten bedeutenden Entwicklungsphasen der frühen Erde, die RNA-World, die Virus-World sowie die Entstehung von LUCA, scheinen überlappend um die Zeit von vor ~4,2 Ga miteinander verknüpft gewesen zu sein (Tab. 1). Die funktionelle Kompartimentierung von RNA-Protozelle und die urzeitlichen Viroide/Viruspartikel nehmen die schon relativ aufwendige

Zellstruktur von LUCA vorweg. Das komplexe RNA-System (Ribosomen, mRNA, tRNA, Ribozyme), das sich bei LUCA vorfindet, könnte eine Hinterlassenschaft der RNA-World sein. Immer deutlicher scheint sich auch herauszuschälen, dass Signalmoleküle, Koenzyme, Nukleoidderivate (z. B. cAMP) oder Aminosäuren, die in heutigen komplexen Zellen zahlreich vorkommen, als Relikte der RNA-World anzusehen sind [55]. Auch die Virus-World scheint ihren Stempel aufgedrückt zu haben. So könnte z. B. der HGT durch DNA-Viren mit der Wirtszelle dafür gesorgt haben, dass in LUCA die stabilere DNA als Speichermolekül für die genetische Information die RNA als solches abgelöst hat. Diese übernimmt ihrerseits die vermittelnde Funktion zur Proteinsynthese mit Transkription und Translation [67]. Insgesamt spricht vieles dafür, dass die DNA und die DNA-Replikations-Maschinerie ihren Ursprung in der Virus-World genommen haben [31]. Die Oberflächentemperatur in dieser Zeit hat wohl bei milden Temperaturen, höchstens bis < 100 °C gelegen [14].

Insgesamt sei darauf hingewiesen, dass RNA-World, Virus-World und LUCA gewisse hypothetische Konstrukte bleiben und damit für die Zukunft weiteren Vorstellungen zum Ursprung erster Lebensformen Raum gegeben ist. Früheste fossile Spuren von irdischem Leben werden auf einen Zeitraum von 400–500 Ma später in 3,8–3,7 Ga alten

Stromatolithen³² des Suprakrustengürtels von Isua im Südwesten von Grönland datiert [68].

7. LUCA als Knotenpunkt: 3-Domänenstammbaum („trinity-concept“)

Das Leben auf der Erde gliedert sich in drei Domänen, d. h. in die höchsten Klassifizierungskategorien bei der Einteilung von Lebewesen, und zwar in Bakterien und in Archaeen, jeweils Prokaryoten, sowie in Eukaryoten [69] („trinity-concept“) (Abb. 1; Tab. 1). Das prokaryote Stadium von LUCA macht wahrscheinlich, dass er phylo- und ontogenetisch als der älteste Knotenpunkt eines Domänenstammbaumes anzusehen ist. Aus diesem gehen vor ~3,2 Ga die kernlosen Bakterien und Archaeen³³, beide Einzeller, hervor [58]. Der Abstand zwischen der Entstehung von LUCA und dem ältesten evolutionsrelevanten Abstammungsknotenpunkt beträgt also ~1 Ga. Prokaryoten verfügen ähnlich wie LUCA über einen mittleren Genombestand von ~2,5 Mb. Das molekulare Equipment von LUCA weist viel von jenem Aufbau neuzeitlicher Bakterien und Archaeen auf. Sie bilden zwei unterschiedliche Gruppierungen, weil sie, obgleich beide prokaryotisch, sich dennoch sehr deutlich voneinander unterscheiden.

Als dritte Abstammungslinie haben sich die Eukaryoten abgezweigt (s. Abs. 9 ff). Archaeen stehen in mancherlei Hinsicht

³¹SepF: Septum formation protein; FtsZ: Filamenting temperature-sensitive mutant Z

³²Stromatolith: eine geschichtete, biogene Gesteinsstruktur, die durch das Wachstum von Mikroorganismen entsteht

³³Archaeen sind kernlose Einzeller, also prokaryotische Mikroorganismen, die sich deutlich von Bakterien unterscheiden.

(Systematik der Erbinformation mit DNA-Replikation, Transkription, Translation; ATP-Synthase-Komplex u.a.) den Eukaryoten näher als Bakterien, die eher an operationalen, z. B. mitochondrialen, metabolischen Prozessen der Eukaryogenese beteiligt sind, wobei HGTs eine führende Rolle gespielt haben. Während der genetische Beitrag der Bakterien quantitativ umfangreicher gewesen ist (vgl. Proteinfamilien: Abs. 9.1), scheint der Beitrag der Archaeen essentieller gewesen zu sein [70]. Wie auch immer lassen sich genetische Spuren von den Eukaryoten über die Prokaryoten bis hin zu LUCA zurückverfolgen [59]. 37 % der 23.000 menschlichen Gene zeigen Homologien mit jenen von Prokaryoten (s. Abs. 8ff), weitere 28 % haben ihren Ursprung bei den unizellulären Eukaryoten [71].

■ 8. Kernlose Prokaryoten

8.1. Archaeen

Phylogenetisch scheint die Domäne der hyper- bis hypothermophilen (> 80 bis ≤ 15 °C) Archaeen, die auch sonst extreme Bedingungen wie hohen Salzgehalt (3–4 M NaCl) und niedrigen pH (acidophil ≤ 5) tiefer Gewässer bevorzugen, eine Brücke zwischen Prokaryoten inkl. LUCA und Eukaryoten zu bilden und somit für die Eukaryogenese eine herausragende Rolle zu spielen [72, 73]. Methanogenese und Methan-Oxidation sind wichtige Prozesse im Kohlenstoffzyklus, die exklusiv von anaeroben Archaeen bewerkstelligt werden und von großer Bedeutung z. B. für die heutige Treibhausgasemission sind [74]. In der Biotechnologie sind sie von großem Nutzen, z. B. in der Nanotechnologie, der Agrikultur, in der Nahrungsherstellung u. v. m. [73]. Die Archaeen kommen in den verschiedensten Formen in einer Zellgröße von 100 nm bis zu 3 µm vor [72]. Spezifische Aktivitäten sind nicht diffus über die Zelle verteilt, sondern die Archaeen verfügen bereits – ähnlich wie LUCA – über nicht membrangebundene Formationen von molekularen Kondensaten als Vorstufe zur streng abgegrenzten Kompartimentierung bei den Eukaryoten.

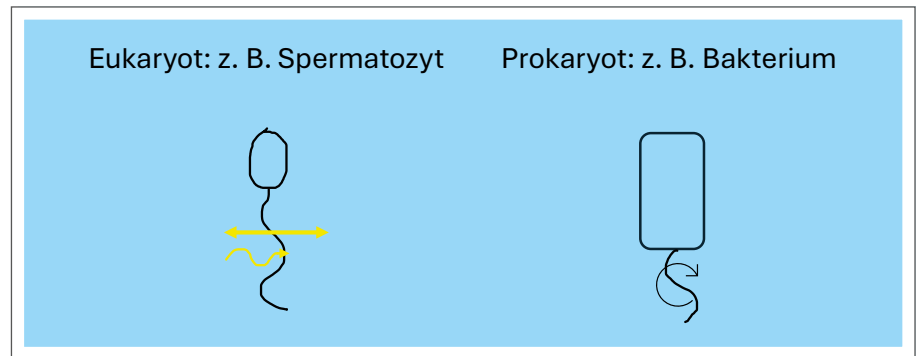


Abbildung 8: Motilitätsorgan bei Einzellern (erstellt nach [79]): Flagellum (z. B. bei Bakterien) und Geißeln (z. B. bei menschlichen Spermatozyten). Das Flagellum nutzt eine Propulsionsbewegung, die Geißel einen wellenförmig schlagenden Fortbewegungsmodus.

Zum Schutz gerade bei exzessiven Umweltbedingungen, denen Archaeen ausgesetzt sind, und zur Sicherung der Genexpressionsvorgänge wird die zirkuläre DNA von Archaeen in einer Chromosomenstruktur verpackt [75, 76]. Die DNA ist im Chromosom in verschiedenen räumlichen Abständen um Proteinkomplexe aus Histonen³⁴ gewickelt (vgl. Abs. 9.1), wodurch Platz gespart wird. Die Lokalisation des Genoms, also des Chromosoms, und auch jene von Ribosomen und damit der Proteinsynthese scheint auf bestimmte Bereiche des Zytoplasmas konzentriert zu sein. Die Genomgröße schwankt zwischen 0,49 Mbp (*Nanoarchaeum equitans*) und 5,75 Mbp (*Methanosarcina acetivorans*) [77, 78]. Die Anzahl der potentiell kodierten Proteine liegt bei *M. acetivorans* bei mindestens 2226 [78] (Tab. 1). Die Replikation in zwei Tochterzellen erfolgt wie auch bei den kernlosen Bakterien (Abb. 7a) rasch durch mittig-zelluläre binäre Fission, wobei das schon bei LUCA genannte SepF/FtsZ-System [66, 72] einen Teilungsring bildet und bei der Abschnürung sowie Trennung der Membran beteiligt ist. Das hierfür verantwortliche Proteinnetzwerk nennt man Divisom. Gleichzeitig findet die DNA-Replikation statt, bei der eine identische Kopie des gesamten Genoms entsteht, gefolgt von der Segregation beider DNA-Stränge in die Tochterzellen, die sich an den beiden Mutterzellpolen bilden. All dieses mündet in einer vollständigen physischen Trennung der beiden identischen Tochterzellen. Das SepF/FtsZ-System findet sich ebenso bei den Bakterien.

Unter dem phylogenetischen Aspekt reproduktiver Vorgänge ist die Funktion des Archaeellums erwähnenswert. Hierbei geht es um eine in ihrem spezifischen Aufbau nur bei den Archaeen vorkommende fadenförmige Struktur, die aus der äußeren Phospholipid-Membran herausragt und durch sein rotierendes, propellerartiges, dreidimensionales Bewegungsmuster für die Schwimm-Motilität von Archaeen zuständig ist. Das Archaeellum gleicht funktionell dem Flagellum. Dabei handelt es sich um eine längere, einzelne Struktur bei Bakterien und Eukaryoten, so auch in Form der mehr spiralig, wellenförmig agierenden Geißel bei Spermatozoen (Abb. 8) und den mehr planar ausschlagenden, zahlreichen, kürzeren Zilien³⁵ bei Eukaryoten (z. B. Flimmerepithel). Eines der Funktionsziele solcher Propulsionsstrukturen wie dem Archaeellum und dem Flagellum ist die Motilität der jeweiligen Zelle in flüssigem Medium. Die unterschiedlichen Strukturen und die Bewegungsmuster dieser drei propulsiven „Nanomaschinen“ von Archaeellum, Flagellum und Zilium³⁶ weisen aber darauf hin, dass phylogenetisch keine direkte, sondern eine jeweils voneinander unabhängige Abstammungslinie besteht [79]. Ursprünglich verschiedene strukturelle und funktionelle Bauteile, die sich unterschiedlichen Umgebungsbedingungen angepasst haben, sind jedoch zu ähnlichen Konzepten gekommen, mit einem breiten Spektrum an sekundärer Funktionsanpassung vorbestehender Komponenten. Die Anlage von Zilien scheint bereits bei LECA ihren Ursprung genommen zu haben [79].

³⁴Histone sind spezialisierte Proteine.

³⁵Der planare Antriebsschlag wird von einem bogenförmigen Rückschlag gefolgt, um einem zu starken gegenläufigen Rückschub entgegenzuwirken. Der Zilienschlag ist selbstorganisiert.

³⁶Ein Zilium wird aus einer Membranausstülpung (250 nm, Länge zwischen 1 bis 100 µm) gebildet, die durch einen inneren Zylinder aus neun gedoppelten Mikrotubuli (9 + 2 Struktur) verstärkt wird.

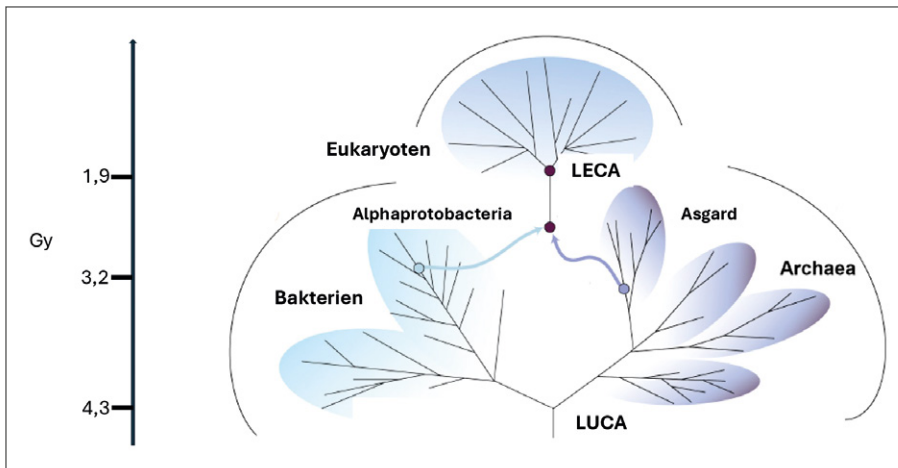


Abbildung 9: „Trinity concept“ des „tree of life“ (TOL) (mod. nach [84]): Die Entstehung des Eukaryoten („last eukaryotic common ancestor“, LECA) ergibt sich aus zwei Abstammungslinien, aus Abzweigungen der Archaeen (Asgard-Archaea) und der Bakterien (Alphaproteobacteria). Diese wiederum haben gemeinsam auf unterschiedlichen Entwicklungswegen den „last universal common ancestor“, LUCA, als Ursprung (Ga: Gigaannum; LECA: Last eukaryotic common ancestor).

Damit sei darauf hingewiesen, wie früh in der Evolutionsgeschichte bei Eukaryoten und vermutlich auch bei Spermatozoen das grundlegende Prinzip zellulärer Bewegungsfunktionen entfaltet worden ist. Dieses ist dann weiterhin für die Entwicklung zur Multizellularität (s. Anhang Abs. A2 und Abs. A4) und zum Entstehen der Metazoa (s. Abs. 10) von großer Bedeutung gewesen.

Eine genauere Betrachtung der Bakterien, die einen mittleren Durchmesser von ~1 µm haben, aber in ihrem Längendurchmesser erheblich zwischen 0,2 µm (nanobacteria) und 750 µm (big, giant bacteria) [80] schwanken können, ist im Rahmen der hier vorgegebenen Thematik nicht so bedeutsam. Daher wird auf Bakterien nur wegen eines besonderen Phänomens im folgenden Absatz eingegangen.

8.2. Bakterien (Cyanobakterien)

Auf die Domäne der Bakterien soll an dieser Stelle nur wegen des Stammes der Cyanobakterien kurz eingegangen werden. Resistent und flexibel auf verschiedene Umweltbedingungen leben sie marin, in Frischwasserarealen, an heißen Quellen, unter Packeis und in verschiedenen terrestrischen Ökosystemen wie z. B. unter Wüstengestein [81]. Der Ursprung der Cyanobakterien wird auf vor ~3 Ga datiert [82]. Das Genom besteht – wie bei den meisten Bakterien – aus einem ringförmigen Chromosom mit einer

Größe (als Beispiel: *Synechocystis sp.*) von 3,57 Mbp, das 3168 potentielle Proteine kodiert [83] und sich frei im Zytoplasma befindet³⁷. Für die heutige Zeit spielt dieses Bakterium eine herausragende Rolle, weil es eine große Anzahl an unterschiedlichen Substanzen freisetzt und über ein enormes Wachstum verfügt. Aus diesen Gründen hat es große Bedeutung für die Nutzung in der Bioenergie, der Biotechnologie und der Agrarwirtschaft sowie bei medizinischen Anwendungen und Umweltfragen [81].

Weswegen aber das Cyanobakterium hier erwähnt wird, liegt daran, dass es den ersten photosynthetischen unizellulären Organismus (photoautotroph) auf Erden darstellt. Von enormer Relevanz ist die Errungenschaft der Photosynthese auch deshalb, weil dabei unter Spaltung von H₂O Sauerstoff freigesetzt wird. Dies hat neben einer Reihe an anderen Faktoren zum Anstieg des atmosphärischen Sauerstoffs vor 2,4–2,3 Ga geführt [82], ein bedeutsamer Prozess, der wie schon erwähnt als GOE (s. Abs. 2, Abs. 9.1, Abs. 10.4) bezeichnet wird (Tab.1). Große Bedeutung haben die Cyanobakterien auch für die Entstehung des „last plastid-bearing common ancestor“ (LPCA) gespielt. Das älteste Fossil eines Cyanobakteriums wird auf eine Zeit vor 2,15 Ga datiert [82]. Auf die Photosynthese wird in dieser Abhandlung im Rahmen des Modells der Grünalgen (s. Anhang Abs. A1) eingegangen.

9. Eukaryoten, Ursprünge

9.1. „Last eukaryotic common ancestor“ (LECA), Eukaryogenese

Die Domäne der (komplexen) Eukaryoten zweigt vor ~1,3 Ga [58] im „trinity concept“ als 3. Schiene des Stammbaums [69] und damit vor ~2,9 Ga nach LUCA ab. In Anlehnung an LUCA gibt es – als hypothetisches Konstrukt – die Bezeichnung „last eukaryotic common ancestor (LECA)“.

Wahrscheinlich ist der Eukaryot (also LECA) symbiogenetisch im Sinne einer Chimäre aus der Fusion von mindestens zwei Abstammungslinien und zwar sowohl aus Anteilen von speziellen Zweigen der Archaeen (u. a. Asgard-Archaea → nukleare Strukturen, Zytoskelett u.a.) als auch aus jenen von speziellen Zweigen der Bakterien (u. a. Alphaproteobacteria → mitochondriale Strukturen, Plastiden u.a.) entstanden (tree of life, TOL) [58, 72, 84] (Abb. 9). Molekulargenetische Untersuchungen haben gezeigt, dass einige Gene sowohl bei Pro- wie auch bei Eukaryoten gefunden werden [85]. Man vermutet, dass die Eukaryogenese sich in mehreren seriellen symbiogenetischen Transferereignissen bis zum komplexen LECA vollzogen hat [86]. Die Eukaryogenese beginnt als Ergebnis einer Phagozytose, mit der ein Bakterium als Endosymbiont³⁸ durch eine archaische Wirtszelle aufgenommen worden ist [86]. In der Folge wird der Endosymbiont zu Organellen transformiert, entweder zu einem Mitochondrium (Energiegewinnung durch aerobe Atmung ⇒ Metazoa) oder zu einem Chloroplasten (Plastiden) (Energiegewinnung durch Photosynthese ⇒ Archaeplastida/Plantae) [87]. Nach der Phagozytose bleibt die Abwehrreaktion aus, den Endosymbionten zu eliminieren, gefolgt von einer physiologischen und genetischen Integration [88]. Das Intervall zwischen den Abstammungslinien der Prokaryoten – gemittelt aus der Endosymbiose der älteren bakteriellen Alphabacteria und der jüngeren Asgard-Archaea – und dem komplexen eukaryoten LECA liegt bei 1,9 Ga (s. Abs. 8; Abb. 9 und 1; Tab. 1) [86]. Die Fähigkeit, eukaryogenetisches Leben erst zu ermöglichen, wird in engem Zusammenhang mit dem GOE

³⁷Die hier genannte Genomgröße ist beim Cyanobakterium *Synechocystis sp.* als Beispiel ermittelt worden.

³⁸Ein Endosymbiont ist ein Organismus, der symbiotisch innerhalb einer Wirtszelle lebt.

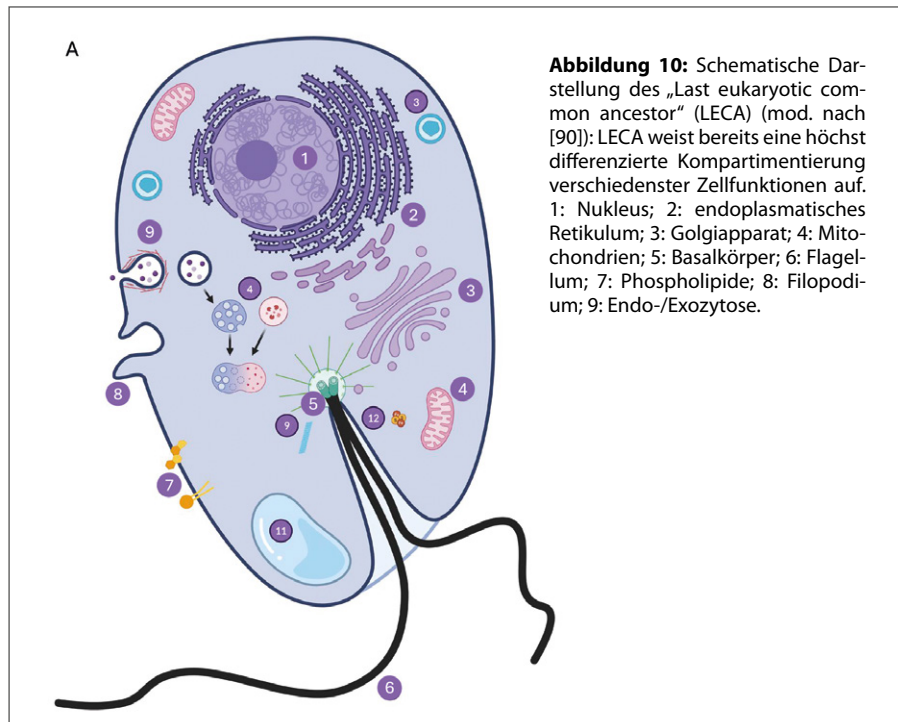


Abbildung 10: Schematische Darstellung des „Last eukaryotic common ancestor“ (LECA) (mod. nach [90]): LECA weist bereits eine höchst differenzierte Kompartimentierung verschiedenster Zellfunktionen auf. 1: Nukleus; 2: endoplasmatisches Retikulum; 3: Golgiapparat; 4: Mitochondrien; 5: Basalkörper; 6: Flagellum; 7: Phospholipide; 8: Filopodium; 9: Endo-/Exozytose.

einem enormen Funktionszuwachs viel komplexer geworden. Damit gestaltet sich die Organisation der Genexpression deutlich aufwendiger, womit eine umfangreichere strukturelle Unterstützung erforderlich ist [85]. Aus diesen Gründen wird bei Eukaryoten ein Nukleus (Abb. 10) [90] installiert, in dem die Chromosomen auf engstem Raum verpackt⁴⁰ [91], gespeichert, geschützt und kontrolliert sind. Die Genexpression und die Umschreibung vom Geno- in den Phänotyp werden somit geordnet geregelt [76]. Die Kernhülle ergibt eine funktionelle Trennung zwischen Genexpression (Transkription, mRNA-Reifung durch Spleißen⁴¹) und Proteinsynthese (Translation, Faltungsprozesse) [85].

Zukünftiges eukaryotisches Leben ist durch die zunehmende Wirkkraft der sich anbahnenden Multizellularität bestimmt [3]. Ausgehend von der Unizellularität verläuft die Entwicklung über die Koloniebildung mehrerer oder zahlreicher Einzelzellen bis hin zur Strukturierung von korrespondierenden Funktionseinheiten mit unterschiedlichen Zelltypen. Damit gehen biochemische Komplexität, individualisierende Fortpflanzungsstrategien (Meiose; s. Abs. 10.4; Anhang Abs. A13 ff), Heterotrophie, Biodiversität oder das biologische Recycling chemischer Elemente einher.

Zu den Eukaryoten gehören sowohl Einzeller (Protozoa) etwa wie Amöben, Korallen⁴² und Flagellaten⁴³ sowie Ein- als auch Mehrzeller wie die (Grün-) Algen (Archaeplastida) und obligate Mehr-/Multizeller wie Pilze (Fungi), Braunalgen, Pflanzen (Archaeplastida⁴⁴) und Metazoa. Aus diesen gehen die Hominden hervor.

9.2. Unizelluläre Eukaryoten: Arbeitsteilung, Zellkern, Mitose

Unizelluläre Eukaryoten werden als Protisten (Protozoa⁴⁵) bezeichnet. Auch

(s. Abs. 8.2, Abs. 10.4) gesehen [86]. Die Bereitstellung der Energie durch deutliche Zunahme von atmosphärischem Sauerstoff wird als Katalysator für den enormen Anstieg der zellulären Komplexität eingeschätzt. Der mittlere Abstand zwischen GOE und Beginn der Eukaryogenese liegt bei ~1,5 Ma.

In Rekonstruktionsstudien ist ermittelt worden, dass eukaryotische Proteine in 31 Fällen bakteriellen (Alphaproteobacteria) und in 28 Fällen archäalen (Asgard-Archaea) Ursprungs sind [86]. Andere Untersuchungen von Proteinfamilien der Eukaryoten haben gezeigt, dass 77 % von jenen bakteriellen und 16 % archäalen Ursprungs sind, wobei neben den o. g. Donoren (Alphaproteobacteria) noch weitere andere bakterielle hinzugekommen sind [89]. Netzwerkartig hat wohl auch die Koevolution von Viren und Wirtszellen z. B. mittels HGT³⁹ eine besondere Rolle für die Entstehung von Eukaryoten und deren anschließende

Diversifizierung gespielt [84]. Erwähnt sei an dieser Stelle, dass bis heute mannigfaltige tierische-bakterielle Interaktionen Teil des biologischen Lebens sind. Ein sehr gutes Beispiel aus dem Bereich des *Homo sapiens* ist das menschliche Darmmikrobiom, das sich unterschiedlichen Ernährungsweisen anpassen kann. Ein Gentransfer findet 25-mal häufiger zwischen menschlichen-bakteriellen als zwischen nicht-menschlichen-bakteriellen Besiedlungen statt [4].

Der Sprung von Prokaryoten zu den Eukaryoten ist multidimensional. Die bisherige evolutionäre Entwicklung hat eine physische Expansion des Genoms mit sich gebracht, indem dieses einen enormen Zuwachs an Genen und damit an Chromosomen erfahren hat, um das deutliche breitere Funktionsspektrum der Zellen geregelt kodieren zu können. Zum andern ist der Anteil der nicht-kodierenden DNA-Regionen (Introns) angestiegen. Weiterhin ist das Genom mit

³⁹HGT: im vorliegenden Fall: die Übertragung von Genmaterial, z. B. die Transduktion von viralem Genmaterial auf Bakterien als Wirtszelle

⁴⁰Im Nukleus diploider Zellen, z. B. des *Homo sapiens*, sind bis zu 6 Milliarden Basenpaare der DNA auf 23 Paaren von Chromosomen auf engstem Raum pro Zelle verpackt.

⁴¹Spleißen: Nach der Transkription werden die nichtkodierten Bereiche (Introns) aus dem RNA-Strang herausgeschnitten. Die übrig gebliebenen, kodierten Bereiche (Exons) bilden die gereifte mRNA.

⁴²Korallen: sessile, koloniebildende Nesseltiere

⁴³Flagellaten (Geißeltierchen) sind einzellige Mikroorganismen, die sich in einer aquatischen Umgebung mittels Geißeln fortbewegen. Sie haben sowohl tierische wie pflanzliche Eigenschaften.

⁴⁴Archaeplastida: umfangreiche Gruppe von Eukaryoten, deren Plastid (Chloroplast; Photosynthese) (s. dort) aus einer Endosymbiose mit Cyanobakterien (s. dort) hervorgegangen ist. Die Archaeplastiden sind die Stammlinie für alle Landpflanzen und die Grünalgen (*Volvox carteri*, s. Anhang). In diesem Sinne sind die Begriffe Archaeplastiden und Plantae synonym.

⁴⁵Protozoa: unizelluläre Eukaryoten im Gegensatz zu den kernlosen Prokaryoten

schon im unizellulären Status sind Eukaryoten sehr viel komplexer als Prokaryoten wie Bakterien oder Archaeen aufgebaut, ein Umstand, der auch den sehr viel aufwendigeren Funktionsaufgaben eines Eukaryoten entspricht. Schon bei LECA kommen zum Zellkern und dem Zytoskelett als Organellen die Ribosomen und Mitochondrien (z. B. aerobe Zellatmung bei Metazoa) sowie Plastiden (bei Archaeplastida/Plantae), der Golgi-Apparat (z. B. spezielle Aufgaben für den Lipid- und Proteinhaushalt) und das endoplasmatische Retikulum (ER, z. B. Proteinsynthese) hinzu (Abb. 10). Organellen des Membran-Transportsystems, das u. a. das ER oder den Golgi-Apparat mit einschließt, regeln u. a. intrazelluläre Transportwege sowie Aufnahme, Recycling oder Abbau von Molekülen und das Sortieren von Makromolekülen [92]. Den evolutionären Entwicklungsschritten und entsprechenden Interaktionen im Einzelnen nachzugehen, geht aber über den gesteckten Rahmen der vorliegenden Abhandlung hinaus. Protisten weisen einen schon komplexen Lebenszyklus auf [93]. Sie formen verschiedene Zelltypen: Sowohl immobile, amöboide Zellformen, als auch solche mit einem Flagellum, also einer eigenen Motilität, existieren unabhängig voneinander oder gehen ineinander über. Sie ernähren sich heterotroph, indem sie Nahrungspartikel von Bakterien oder gleich großen, sogar größeren Eukaryoten durch partielle Zellfusion oder Aufsaugen der Beute (Partikel oder Detritus) phagozytieren. Somit wird die Grundlage für das Raubtierverhalten gelegt [3] (vgl. Abs. 10.3). Die Phagozytose, also die Erkennung und Einverleibung von Beute, gilt als die Vorstufe für die Befähigung zur Multizellularität.

Die frühesten Entwicklungsstufen ergeben sich aus einem Zusammenspiel von Umweltbedingungen, geochemischen Veränderungen, Zufallsgeschehnissen, genomischer Innovation und natürlicher Selektion. Unizelluläre, eukaryotische „Tochterzellen“, die sich nach den jeweiligen mitotischen Teilungen voneinander separieren, erlernen nach und nach den

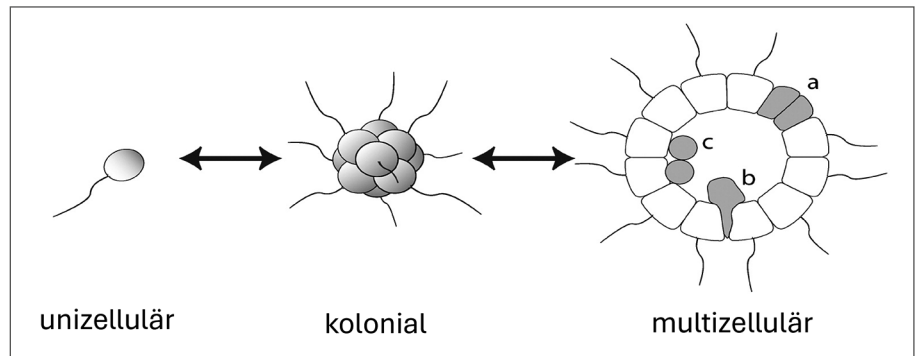


Abbildung 11: Von uni- zu multizellulär bei Eukaryoten (erstellt nach [3]): (a) Zellen können sich an der Kolonie-Oberfläche teilen, flagellentragende Zellen ordnen sich außen an, (b) flagellenfreie Zellen können sich nach innen orientieren, sowie (c) sich im Inneren der Kolonie teilen.

selektiven Vorteil, der sich ergibt, wenn sie miteinander in enger Nachbarschaft kommunizieren und zu „Schwesterzellen“ werden. Sie sind zunehmend zur interzellulären Kontaktierung wie Attachment, Adhäsion oder Zell-zu-Zell-Signalgebung imstande. Die zeitliche und räumliche Differenzierung zellulärer Abläufe werden durch transkriptionale und posttranskriptionale Generegulierungen bestimmt [3], um so Aggregate⁴⁶ und Kolonien⁴⁷ und damit die Grundlage für das Entstehen von Mehr- und Vielzellern zu bilden.

Die zelluläre Individualisierung geht demnach der Multizellularität voraus, die zu pflanzlichen (hier als Modell: Grünalgen; s. Anhang ff.) bzw. tierischen Organismen (Metazoa) führt. Hierbei werden zwei grundlegende, unterschiedliche Mechanismen, nämlich Motilität (Flagellation) und Mitose (s. u.) hervorgerufen [3]. Damit wird eine zelluläre Arbeitsteilung evident von flagellär kontrollierter Fortbewegung einerseits und reproduktiver Teilung andererseits. Bei der Strukturierung motiler Kolonien, die multipotente Zellen vereinigen, bleiben die flagellentragenden Zellen, die vor Allem der Motilität dienen, in den Außenbereichen der Kolonie, während Zellen ohne Flagellen, die als Vorläufer der Keimzellen bestimmt sind, ins Innere der Kolonie vordringen (Abb. 11; s. Anhang Abb. A1, Abb. A2, Abs. A3) [3]. Somit entsteht nicht nur funktionell, sondern auch räumlich eine weitere Arbeitsteilung.

Bei der Amöbe *Entamoeba (E.) histolytica*⁴⁸ als Beispiel für einen unizellulären Eukaryoten (Protisten) findet wie bisher eine asexuelle Reproduktion durch binäre Fission des Zytoplasmas (Zytokinese) statt (Abb. 7b). Da *E. histolytica* über einen Zellkern verfügt, muss aber neben dem Zytoplasma auch der Zellkern und somit das komplex aufgebaute Genom von 27 Mbp mit einer Anzahl von 8734 proteinkodierenden Genen [94] und von 31–35 Chromosomen [95] geteilt werden (Karyokinese).

Die DNA ist beim Übergang der Pro- zu den Eukaryoten von einer zirkulären in eine lineare Formation umgewandelt worden. Dieser Prozess ist schon vereinzelt bei Prokaryoten begonnen worden [96] und für Eukaryoten zwingend. Die DNA-Endungen werden frei. Um diese vor Schädigung und Abbau zu bewahren, werden die Enden durch Telomere⁴⁹, nicht-kodierende DNA, abgedeckt und geschützt [97]. Die Karyokinese ist nur mit der deutlich aufwendigeren Mitose (s. u.) möglich; diese wiederum setzt die Linearität der DNA voraus. Bei *E. histolytica* erfolgt eine modifizierte Mitose (eine von sechs verschiedenen Mitosevarianten, die hier nicht im Einzelnen erörtert werden) [98].

Insgesamt ist dies ein erheblicher Entwicklungsschritt mit dem Ziel, eine geordnete, gleichzeitige Replikation aller jeweils im Kern vorhandenen Chromosomen zu gewährleisten. Unter der genetisch vollzogenen Installation eines

⁴⁶Aggregation ist ein lockerer Zusammenschluss einzelner Zellen, um z. B. Energie zu sparen oder zum eigenen und gegenseitigen Schutz. Jede einzelne Zelle ist für sich überlebensfähig.

⁴⁷Kolonien weisen einen Zellverbund aus, bei dem es enge intrazelluläre Kontakte wie z. B. Zytoplasmabrücken und auch zelluläre Arbeitsteilungen gibt, so dass die einzelnen Zellen voneinander abhängig sind bzw. miteinander kommunizieren (vgl. Abs. 8.4).

⁴⁸*E. histolytica* ist als Parasit Erreger der Amöbenruhr.

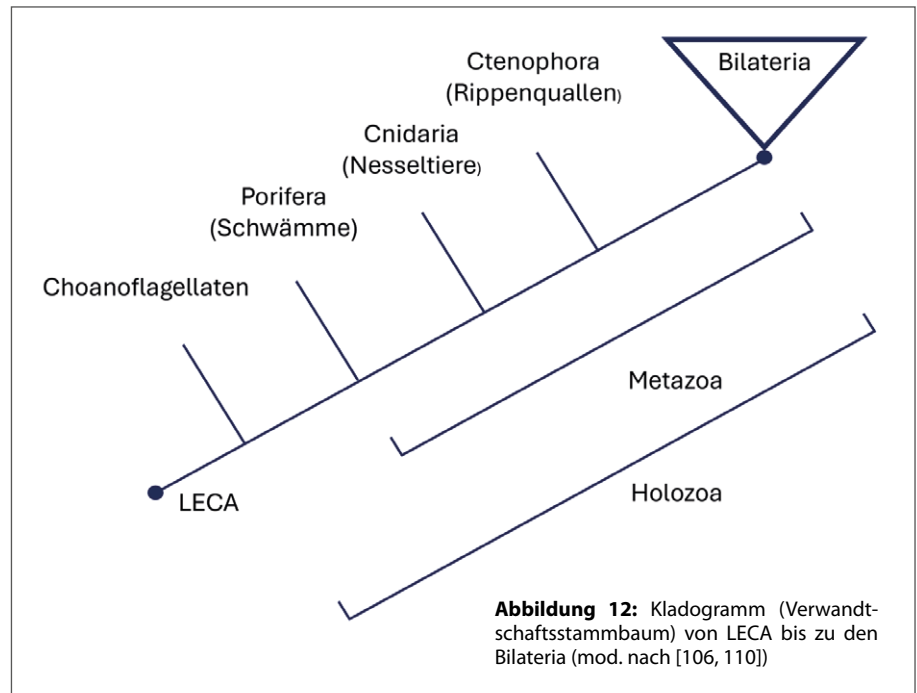
⁴⁹Telomere sind im 21. Jahrhundert von großer Bedeutung: Mit zunehmendem Alter der menschlichen Population findet eine Telomerlängen-Verkürzung statt, die mit einer Verringerung der Fitness und Überlebenszeit verbunden ist.

Spindelapparats kommt es zu den für die Mitose charakteristischen, nacheinander ablaufenden Teilungsphasen: nämlich der Pro-, Meta-, Ana- und Telophase, ein deutlich komplexeres Verfahren als bei der einfachen binären Fission. Zunächst erfolgt die Duplikation mit der Entstehung zweier Kopien der Chromosomen (Chromatiden) (Interphase, prämitotische Phase). In der Metaphase sind die duplizierten DNA-Stränge in der Äquatorialebene angeordnet, indem der bipolare Spindelapparat am Kinetochor⁵⁰ andockt, womit in der darauffolgenden Anaphase die Segregation der Schwesterchromatiden zu den gegenseitigen Polen erfolgt. Damit wird sichergestellt, dass das Kernmaterial gleichermaßen auf die Kerne der eukaryotischen Tochterzellen verteilt wird (Karyokinese), und dass diese jeweils ein funktionstüchtiges, nahezu identisches Genom erhalten [98]. Am Beispiel der *E. histolytica* zeigt sich, dass die Zytokinese durch binäre Fission auch sequentiell nach weitgehendem Abschluss der mitotischen Karyokinese stattfinden kann, eine Variation der Zellteilung bei Eukaryoten, die möglicherweise auf einen Übergang zwischen einfacher binärer Fission und aufwendiger mitotischer und meiotischer Zellteilung hinweist.

■ 10. Unizelluläre Vorfahren der Metazoa

10.1. Einleitung

Der allergrößte Anteil der Erdgeschichte wird wie teils schon beschrieben von der ausschließlichen Existenz unizellulärer Organismen [99] und ihren abiotischen Präkursoren bestimmt, nämlich über einen Zeitraum von ~3,4–3,5 Ga. Diese Zeitspanne beginnt ab ~4,2 Ga mit RNA-World und Virus-World sowie LUCA und zieht sich bis zu den unizellulären Choanoflagellaten (Chfn) vor ~800 bis < 600 Ma (Abb. 1, Tab. 1; s. Abs. 9. 2) hin, die als engste Verwandte der Metazoa anzusehen sind. Die Komplexität der Fragen evolutionärer Vorgänge, die zu den Metazoa geführt haben, macht ein überbordendes Spektrum an Forschungsansätzen notwendig. Als entscheidende evolutionäre Etappe gilt die unabhängige Entwicklung zu multizellulären Organismen von ihren unizellulären Vorfahren – wie dies für verschiedene Stammlinien



nien, auch für die Metazoa und Plantae beschrieben worden ist [100–102]. Aus jenen sind Hominiden und der *Homo sapiens* hervorgegangen.

Daneben scheint ein zweiter innovativer Meilenstein für diese Entwicklung nötig gewesen zu sein, nämlich die Arbeitsteilung differenzierter Zellverbände innerhalb von Zellkolonien. Diese Vorgänge setzen eine gute Fitness der zellulären Organismen voraus, die ihrerseits wie bereits für Vc beschrieben von zwei grundsätzlichen Komponenten bestimmt wird: Überleben und Reproduktion [99] (s. Abs. 9.2, 11.3, Anhang Abs. A12). Von dieser Kompromissuche in Abhängigkeit von den Umgebungsbedingungen ist die Entwicklung vom niedrigeren Level eines Einzellers in den höheren Level eines multizellulären Organismus abhängig. Wie Einzeller können auch die komplexeren multizellulären Kolonien nur fortbestehen, wenn dieser Kompromiss ausgelotet wird. Das ist nur mit Arbeitsteilung (somatische / reproduktive Zellen) möglich.

10.2. Modell der Transformation von Uni- zur Multizellularität und reproduktive Prinzipien bei den Grünalgen (Plantae)

Bei eukaryoten Stammlinien, die denen der Metazoa benachbart sind, z. B. bei den Stammlinien der Pflanzen (Plantae), sind vonstatten gegangene Transformationen von der Uni- zur Multizellularität detailliert aufgeklärt worden [101, 103, 104]

(s. Anhang). Dies trifft vor Allem für die Grünalgen zu, die zu den „grünen Pflanzen“ („green plants“) und dort zu den Chlorophyten gehören [105]. Hier sind die Transformationen von der Uni- zur Multizellularität (s. Abb. A1) in sukzessiv aufeinanderfolgenden Zwischenstufen und auch die reproduktiven Prinzipien (s. Abb. A3) vergleichsweise einfach strukturiert. Andererseits hat man es bei den Metazoa wegen des multiplen Ursprungs und der komplexen Multizellularität mit einer großen Anzahl unterschiedlicher Organismen zu tun. Dies erklärt auch, warum ein ähnlich schlüssiges und präzise beschriebenes Modell des Reproduktionsgeschehens, wie es sich >550 Ma später bei der Grünalge Vc ausgestaltet hat, bislang bei den verschiedenen Stammlinien der frühesten Metazoa (s. Abs. 10.4) nur eingeschränkt zur Verfügung steht. Bei Vc kann in vielen Details abgelesen werden, wie mutmaßlich analog – um mehrere Millionen an Jahren rückversetzt – sich der Werdegang universeller reproduktiver Verhaltensmuster bei den ersten Metazoa abgespielt hat. Dabei handelt es sich um Prozesse, die sich offensichtlich seit den frühesten Metazoa bis in die Neuzeit konserviert und auch für den *Homo sapiens* ihre Gültigkeit haben.

Insofern ist es zweckmäßig, an dieser Stelle einen Umweg einzuschlagen und sich ausführlich mit dem Modell reproduktiver Mechanismen der Grünalgen zu

⁵⁰Kinetochor: eine am Zentromer eines Chromosoms lokalisierte Proteinkomplexstruktur

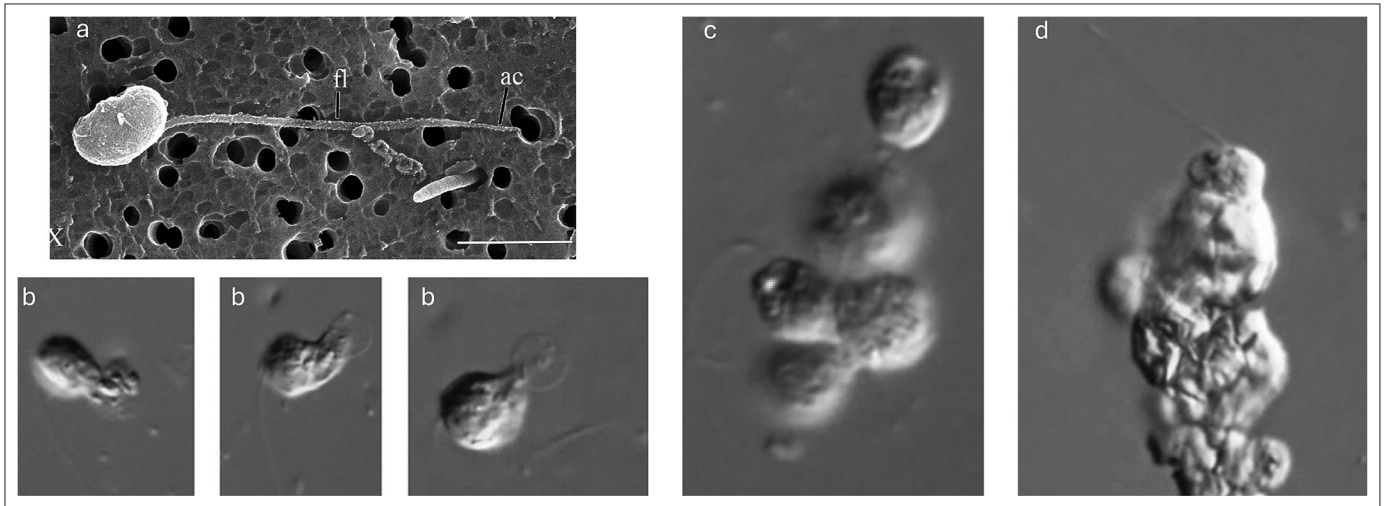


Abbildung 13: Verschiedene Formationen des eukaryotischen Einzellers *Syssomonas multiformis* (mod. nach [93]): (a) einzelne Zelle (fl: Flagellum); (b) drei Stadien der Phagozytose; (c), (d): Aggregation

beschäftigen. Dabei geht von der Logik des mosaikartig ineinandergreifenden Netzwerks aller Einzelteile eine ungeheure Faszination aus, vor Allem auch deswegen, weil jene für die Gegenwart und darüber hinaus weiterhin große Bedeutung hat (Tab. 1.).

10.3. Transformation von der Unizellularität zur Multizellularität bei Metazoa

Choanoflagellaten (s. Abs. 10.4), global verteilte, aquatische Protisten (unizellulär, eukaryotisch), gelten als die engsten Verwandten der Metazoa (im Sinne von Geschwisterpaaren bzw. direkten Vorfahren folgender Generationen) (Abb. 12 und 1; Tab. 1) [3, 106]. Bei den Chfn handelt es sich um eine Gruppe sphärischer oder ovoider, heterotropher, unizellulärer Flagellaten [107] (s. Abs. 9.4). Die Hinweise mehren sich [3], dass die mehrzelligen Metazoa monophyletisch von demselben Vorfahren (Urchoanozoe) wie die Chfn abstammen und dass sich die Metazoa von diesen vor ~800 bis <600 Ma abzweigt haben [108, 109]. Vergleichende Genom-Analyse haben gezeigt, dass Chfn zahlreiche Gene exprimieren, die auch für die Metazoa essentiell sind [110, 111]. Als direkte Verwandte der Chfn gelten multizelluläre Tiefseeschwämme, die Porifera (vor 800–750 Ma) [1, 106, 112], von denen sich der weitere Stammbaum hin zu den Bilateria (Abb. 12, s. Abs. 10) abzweigt hat. Choanoflagellaten und Porifera sind phagotroph⁵¹. Die sogenannte „kambrische Radiation“

(s. Abs. 2 u. 11.1; Abb. 1; Tab. 2) hat zu einer rasch ablaufenden Verzweigung der Metazoa geführt. Als wichtige Ursachen gelten der stetige Anstieg der atmosphärischen O₂-Konzentration (Abs. 8.2, Abs. 9.1, Abs. 10.4) sowie günstige Umgebungstemperaturen (Abs. 3). Auch die zunehmende zelluläre Arbeitsteilung spielt dabei eine bedeutende Rolle. Darüber hinaus hat die genetische Komplexität durch die Einführung des Nukleus, der sexuellen Reproduktion und der Meiose deutlich zugenommen. Weiterhin scheint die innovative Fähigkeit zur Aufnahme von Beute, die Phagozytose von z. B. zellulären Zerfallsprodukten und kleinen Bakterien, die kambrische Evolution maßgeblich getriggert zu haben [3] (vgl. Abs. 9.2) Die Zeitspanne vom unizellulären Eukaryoten (LECA) vor 1,3 Ga (s. Abs. 9.1) [58] bis zum frühesten multizellulären Metazoon hat also mindestens ~500 Ma gedauert. Die Chfn dienen als Modell für die Aufschlüsselung des Ursprungs bzw. der Entwicklung von der eindimensionalen Unizellularität der Protisten zur dreidimensionalen Multizellularität der Metazoa⁵² [111]. Dieses Modell weist – wie oben bereits beschrieben – noch erhebliche Lücken auf [93].

Bei einem weiteren unizellulären Protisten, dem *Syssomonas multiformis*, sind lehrreiche morphologische Untersuchungen durchgeführt worden [93], mit denen sich die Phagozytose sowie die zelluläre Aggregation als Vorstufe der

Koloniebildung und Multizellularität gut visualisieren lassen (Abb. 13).

10.4. Choanoflagellaten

Mehr als 125 unterschiedliche Formen der Spezies der Chfn sind bislang identifiziert worden, von denen das Genom der noch lebenden streng unizellulären Spezies *Monosiga brevicollis* bereits analysiert worden ist (Tab. 1) [110]. Dieses verfügt über eine Größe von 41,6 Mbp, verteilt auf 40 Chromosomen [113], die 9196 Gene enthalten. Diese kodieren Protein-Domänen der Zelladhäsion und der Signalgebung, die für die Multizellularität der Metazoa essentiell, aber offensichtlich bereits vor der Abzweigung zu den Metazoa präsent gewesen sind und auf die enge Verwandtschaft zwischen Chfn und Metazoa hinweisen [110]. Daneben gibt es die Spezies *Salpingoeca rosetta*, die sich im Labormodell in mindestens 5 verschiedene und zwar in mindestens drei solitäre und zwei koloniebildende Zelltypen differenzieren kann und schon die beiden o. g. Entwicklungsschritte (Abs. 9.1), nämlich Vielzelligkeit und Arbeitsteilung eingeleitet hat (Tab. 1) [114]. Zellkörper, Fangkrallen und Flagella machen zusammen etwa einen Durchmesser von 15 µm aus [114]. Diese Spezies verfügt über ein 55 Mbp großes Genom von 33 Chromosomen mit 11.629 kodierten Proteinen [115]. Die Kolonien bilden entweder eine Ketten- oder einer Rosettenform (Abb. 14). Interzellularbrücken scheinen bei der Kolonieformierung eine zentrale Rolle gespielt zu haben, womit benachbarte Zellen miteinander verbunden worden sind. Die Befähigung, an Oberflächen zu haften und eine verbindende extra-

⁵¹Phagotrophie: heterotrophe Ernährungsweise eines Organismus wie Protisten (s. dort) oder Eukaryoten durch Aufnahme fester Partikel

⁵²Holozoa: Unter diesem Begriff werden Protisten (Protozoa) und Metazoa zusammengefasst (vgl. Abb. 12).

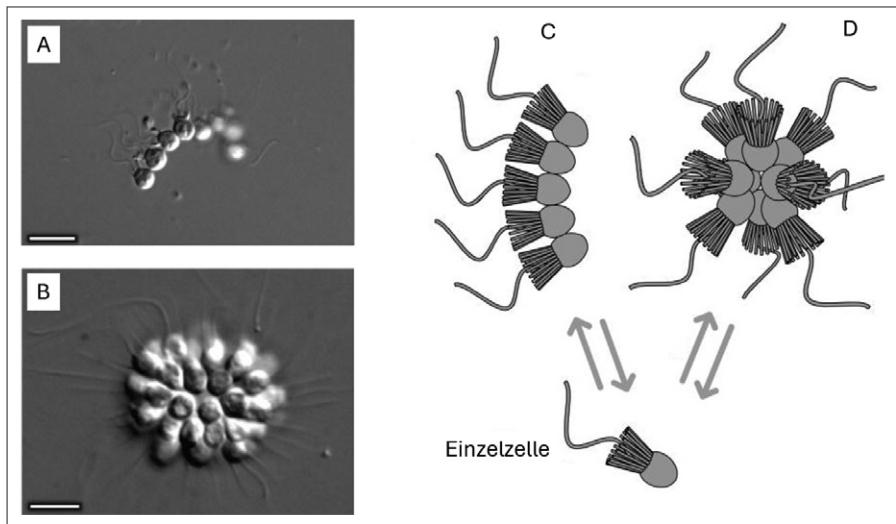


Abbildung 14: *Salpingoeca rosetta*: ein einzelliger, koloniebildender Eukaryot (mod. nach [114]): *S. rosetta* ist ein eukaryotischer Einzeller, der zu den Choanoflagellaten gehört, den engsten bekannten Verwandten der Metazoa (Multizeller, Tiere). Im Labormodell differenzieren sich u. a. zwei koloniebildende Zelltypen, entweder in Ketten- (A, C) oder in Rosetten-Form (B, D).

zelluläre Matrix zu sezernieren, weist auf einen schon relativ komplexen molekularen Adäsionsmechanismus i. S. einer engen Zell-zu-Zell-Kommunikation hin. Ein Lektin, das Weizenkeimagglutinin, könnte daran beteiligt sein [114]. Damit nimmt *Salpingoeca rosetta* Entwicklungen wahr, die sehr viel später ähnlich bei der bereits beschriebenen Transformation der Grünalgen (s. Anhang Abb. A1) vonstatten gegangen sind. Außerdem verschaffen die Chfn die evolutionären Voraussetzungen für die Entwicklung zu den komplexeren Metazoa (vor >600 Ma) [115], die obligat multizellulär angelegt sind.

Nicht überraschend finden sich bereits bei *Salpingoeca rosetta* Fortpflanzungs-

muster (Abb. 15) [116], die in ähnlicher Weise, aber noch präziser für die Vc-Kolonien (s. Anhang Abs. A1 bis A12), im Detail beschrieben worden sind. Im Anhang sind auch die Unterschiede bei der Meiose zwischen Haplonten (Beispiel Vc: s. Anhang Abs. A13.2) und Diplonten (Beispiel *Homo sapiens*: s. Anhang Abs. A13.3, Abb. A5) im Einzelnen herausgearbeitet worden. Die Publikation von T. C. Levin und N. King [116] zählt zu jenen, welche Meiose und sexuelle Reproduktion, die beide untrennbar zusammengehören, für einen denkbar frühen evolutionären Zeitpunkt der Phylogenie von Eukaryoten beschrieben hat. Die Ergebnisse der Publikation sind von J. Umen und J. Heitman 2013 [117] untermauernd kommentiert worden:

- Soma-Keimzell-Dichotomie (Bifurkation)
- fakultativ geschlechtliches Leben
- Meiose (Nachweis von meiosispezifischen Genen) [118]
Rekombination: Schutz, Biodiversifizierung
Reduktion: diploid → haploid
Haploid → asexuelle mitotische Reproduktion → Wachstum, Wundheilung etc.
- Dimorphes, anisogames (heterogames) Paarungsmuster mit der Fusion (Syngamie) von kleineren (männlichen) und größeren (weiblichen) flagellenträgenden Keimzellen (→ Oogamie).
- Umweltstress triggert:
Wechsel zwischen sexueller und asexueller Reproduktion
Wechsel zwischen haploid → diploid → haploid
Wechsel zwischen Meiose und Mitose Paarung
Interphase → Meiose
Ruhephase der Meiose
- Günstigere Umweltbedingungen:
Miose wird aus der Ruhephase gestartet bzw. reaktiviert
Mitose → asexuelle Reproduktion

Diese Studienergebnisse sind enorm wichtig für das Verständnis der evolutionären Entwicklung der Reproduktion bei unizellulären, koloniebildenden Prä-Metazoa und multizellulären Metazoa. Sie belegen außerdem, dass die intensive Beschäftigung mit den reproduktiven Prinzipien, die bei den Grünalgen, Chlr und Vc im Detail herausgearbeitet worden sind, enorm lohnende Einblicke für die Grundlagen der Fortpflanzung bei Metazoa bieten (s. Anhang).

Im Zusammenhang mit dem Bezug reproduktiver Abläufe zwischen verschiedenen Taxa ist eine Studie an einfach aufgebauten Protisten, an *Giardia lamblia* ($\triangleq$ *Giardia duodenalis* oder *intestinalis*⁵³) von Interesse [119]. Giardien, obwohl amitochondrial, sind ähnlich wie die Chfn früh (Tab. 1) von der eukaryoten Stammlinie, d. h. von LECA abgezweigt, sie sind aber vermutlich in ihrer Funktion als anaerobe Parasiten sekundär reduzierende Anpassungsprozesse eingegangen,

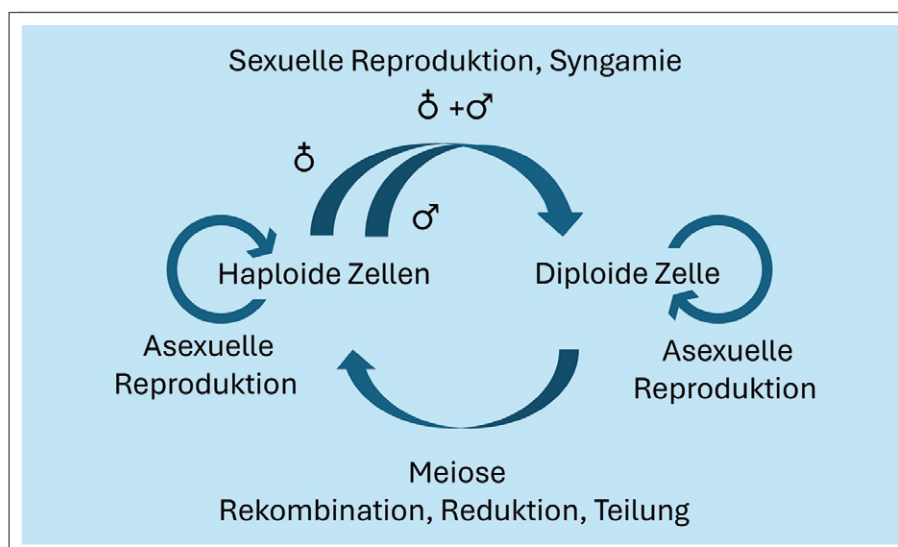


Abbildung 15: Kombination aus sexuellen und asexuellen Zyklen der unizellulären *Salpingoeca rosetta* (erstellt nach [116, 117]): Diese schematische Darstellung zeigt einen denkbar frühen Nachweis von Meiose und sexueller Reproduktion in der Phylogenie von Eukaryoten.

⁵³*Giardia lamblia*: ubiquitär als intestinaler Parasit, auch beim *Homo sapiens*, existent und ist als häufigstes intestinales Pathogen Verursacher der Giardiasis (Lamblienruhr).

wodurch sich der amitochondriale Status erklären ließe [120]. Nach Kenntnis des Autors ist ein definitiver Zeitraum für die Abzweigung bisher nicht bekannt. In der bereits erwähnten Studie [119] wird gezeigt, dass eine nukleäre meiotische Gen-Maschinerie bestehend aus 5 meiosispezifischen Genen, nämlich *Dmc1*, *Spo11*, *Mnd1*, *Hop1* und *Hop2* schon in frühen Eukaryoten präsent und universal bei allen folgenden Eukaryoten konserviert sind, so bei den Mammalia und größtenteils auch beim *Homo sapiens*. Diese Gene kodieren Proteine, die an der meiotischen Rekombination beteiligt sind. Mit der Fähigkeit zur Meiose ist gleichermaßen auch jene zur sexuellen Reproduktion verbunden. *Giardia intestinalis* verfügt über 5 lineare Chromosomen sowie ein Genom von einer Größe von 12,6 Mbp mit bis zu 4.963 proteinkodierenden Genen [121].

Generell akzeptiert ist, dass die meisten der multizellulären Gruppen unabhängig voneinander nach ähnlichen Entwicklungsprinzipien von entsprechenden unizellulären Vorfahren abstammen [99, 122]. So steht bei den Stammlinien verschiedener Organismen das Prinzip „Multizellularität durch Teilung“ von relativ wenigen Zellen (z. B. Vc) bis zahlreichen Zellen (komplexe Metazoa) und nicht durch reine Anlagerung (Aggregation) im Vordergrund [123].

Wie schon zuvor erwähnt, nimmt man an, dass das Entstehen der Eukaryoten u. a. mit dem Anstieg der O₂-Konzentrationen in der Atmosphäre und in den Ozeanen zusammenhängt [124]. Während der gesamten ersten Hälfte der Erdgeschichte sind die O₂-Konzentrationen sehr niedrig im anoxischen Bereich bei 10⁻⁷ bis 10⁻⁵ des heutigen Niveaus gelegen. U. a. deswegen finden biotische evolutionäre Prozesse zunächst nur extrem langsam in riesigen Zeiträumen statt. Es erfolgte dann ein insgesamt 2-stufiger Anstieg der O₂-Konzentrationen. Mit dem GOE vor 2,4–2,3 Ga (Abs. 8.2, Abs. 9.1; Abb. 1) [82] kommt es zu einer ersten deutlichen Anhebung, die aber bei 10⁻³ bis 10⁻¹ des heutigen Niveaus immer noch niedrig ist. Während eines Zeitraums vor 800 bis 600 Ma ergibt sich nach dem ersten bedeutenden Anstieg (s. Abs. 2, Abs. 8.2, Abs. 9.1, Abs. 10.4) und der dann langen Phase niedriger O₂-Konzentrationen („boring billion“) ein zweiter Anstieg

(„Neoproterozoic oxidation event“, NOE) [125]. NOE hat in einem Zeitraum vor 800 bis 600 Ma stattgefunden und – aus evolutionärer Perspektive gesehen – nur über eine relativ kurze Zeitspanne von 410.00 Jahren gedauert. Diese Phase ist nicht so sehr als ein unterstützender Faktor zu verstehen, sondern eher als treibende Kraft, welche die Evolution hin zu einem komplexen biologischen System vorangeschoben hat. Die schrittweise ansteigenden O₂-Werte haben in einem relativ kürzeren Entwicklungsabschnitt zur Transformation vom unizellulären LECA zu den einfachen multizellulären Metazoa geführt und ab dem Zeitabschnitt vor 539 Ma die enorme, weitgestreute Diversifizierung des Tierreichs („kambrische Radiation“) initiiert und innerhalb der evolutionär gesehen sehr kurzen o. g. Zeitspanne vollzogen [5]. Die kambrische Radiation ist als zentraler evolutionärer Meilenstein auf dem Weg zur Menschwerdung anzusehen.

An dieser Stelle soll erwähnt werden, dass sexuelle Reproduktion und Meiose eine geschlechtsdeterminierende Logistik (s. Anhang Abs. A9, Abs. A10) auch schon bei den Chfn voraussetzen. Das bedeutet im Umkehrschluss, dass in diesem sensiblen Bereich ein großes Spektrum an sexuellen Formationen schon auf der Vorstufe von Metazoa durch Mutationen, DNA-Defekte und Umweltbedingungen (NEO; „environmental sex determination“, ESD) offengehalten werden. Dies wird spätestens evident, wenn eine reine genotypische Geschlechtsdetermination (GSD) mit dem Auftauchen des „Sex-determining region of Y“- (SRY-) Gens⁵⁴ bei (plazentaren) Mammalia, das erstmals 1990 beschrieben worden ist [126], manifestiert wird (s. Abs. A13). Das SRY – hervorgegangen aus einer Mutation – ist erstmals in einer Zeit vor 140–160 Ma aufgetaucht [127]. Erwähnenswert ist an dieser Stelle, dass sich im Vergleich zum Modell der Sex-Determinierung bei den Grünalgen (MID: Chlr, Vc, vgl. Abs. A10, Abb. A4) oder ab den frühesten Metazoa (Dmrt-Genfamilie, s. Abs. 11.3) [128] prinzipiell ähnliche Spezifizierungswege zur dimorphen Gametogenese unter den verschiedenen Taxa konvergent und universal durchgesetzt haben. So ist die Induktion der männlichen Gametogenese

⁵⁴SRY: Initiiert in der Evolution die genetische Sex-Determination. Dieses Gen wird auch „testis-determining factor“ (TDF) genannt.

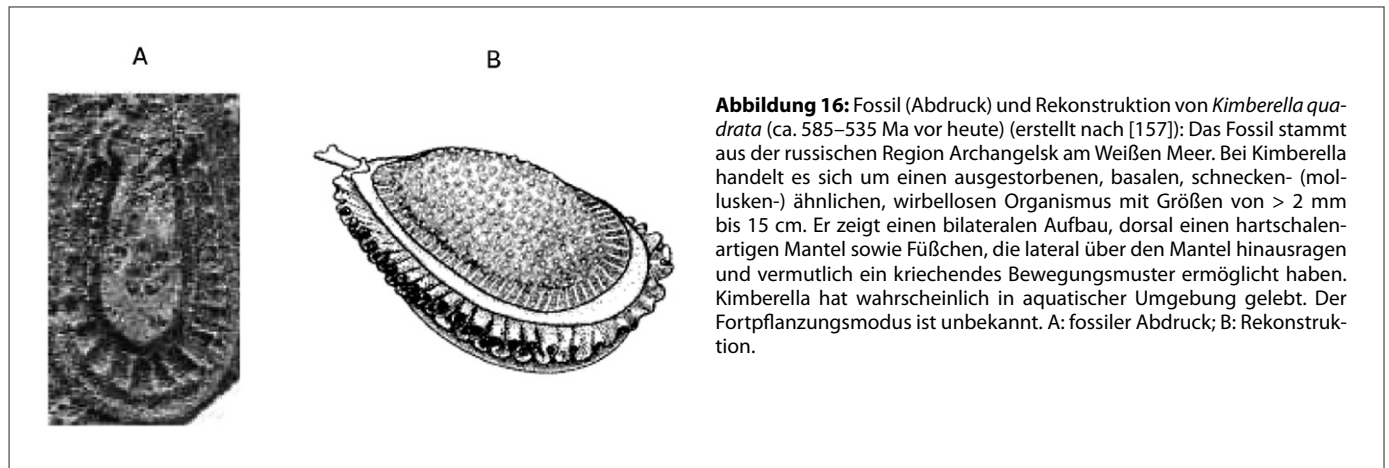
bei Blockade bzw. passiver Entwicklung der weiblichen Gametogenese ein üblicher Weg, wenn auch unterschiedliche molekulargenetische und transkriptionale Wege dabei gegangen worden sind. Insgesamt kann daraus umgekehrt abgeleitet werden, wie früh bereits in der evolutionären Entwicklung der Metazoa die Grundlagen für die Genese von Abweichungen der rein binären menschlichen sexuellen Entwicklung („Disorders of Sexual Development“, DSD) gelegt worden sind. So bringt z. B. ein Defekt im SRY-System grundlegende Störungen im Sinne von DSD mit sich [129].

11. Bilateria

11.1. Einleitung

Ungefähr 8 Millionen tierische Spezies leben auf der Erde, wovon der allergrößte Anteil die Wirbellosen ausmacht (ca. 97 %). Sie unterscheiden sich untereinander nicht nur in ihrer Morphologie, sondern auch in Bezug auf ihre Fortpflanzung und die Art der sexuellen Determination [6].

Das Entstehen der basalen Bilateria (dreikeimblättrige Gewebstiere mit bilateraler Körpersymmetrie) hat sich innerhalb der letzten Phase des Präkambriums (+/- 600 Ma vor heute), also vor der bereits erwähnten „kambrischen Radiation“ (Abs. 10.3) abgespielt, eine ereignisreiche Phase, die zunächst die marinen, dann die terrestrischen Lebensräume grundlegend verändert hat [106]. Bis zu den basalen Bilateria hat sich die Ernährung aus Substraten von marinen Oberflächen zusammengesetzt. Dieses Ernährungsmuster ist noch statisch gewesen. Allgemein wird angenommen, dass das mit der wurmartigen Formierung assoziierte, nun aufkommende Wühlverhalten der frühesten und frühen Bilateria zu einem wesentlich breiteren Spektrum an nahrhaften Ressourcen geführt hat. Die durch sprunghaften Zuwachs an Nährstoffen bedingten veränderten Lebensbedingungen scheinen mit jenen in der Savanne vergleichbar zu sein, die für die menschliche Evolution und die mit aufrechtem Gang verbundene, habituelle Bipedalität eine herausragende Rolle gespielt haben. Die Evolution der Bilateria hat ursprünglich auf dem Meeresboden stattgefunden – also in benthischer Umgebung – und erst später haben sich diese Entwicklungen auf das Leben im offenen Wasser (Plankton) ausgewirkt.



Innerhalb einer – in evolutionären Zeiträumen gerechnet – kurzen Zeitspanne ergeben sich tiefgreifendste Veränderungen zwischen den Chfn und ihren engsten Verwandten, den frühen Metazoa,

den basalen Bilateria. Das in China entdeckte embryonale Fossil eines Metazoons wird datiert auf vor ca. 580–560 Ma [108] (Abb. 1; Tab. 1). Ein weiteres wichtiges Fundgebiet ist die russische

Arkhangelsk-Region am Weißen Meer [130]. Dort handelt es sich um Fossilien von > 2 mm bis 15 cm Größe mit einem schnecken- (mollusken-) ähnlichen Aufbau (*Kimberella quadrata*), datiert auf vor 558–555 Ma [130]. Ob eine Maulöffnung schon bestanden hat, ist möglich, aber nicht geklärt (Abb. 16).

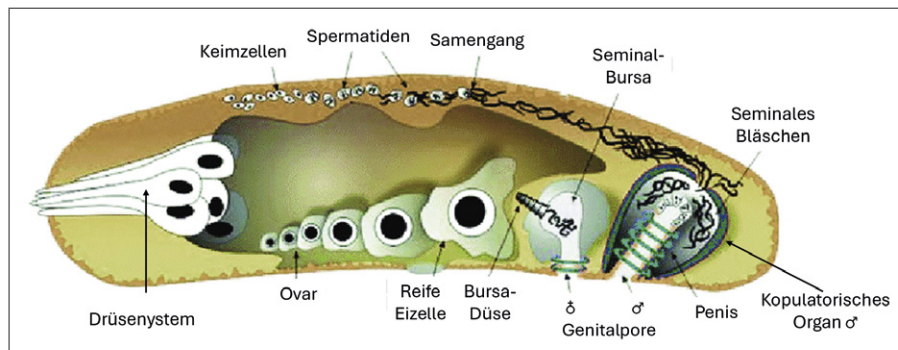
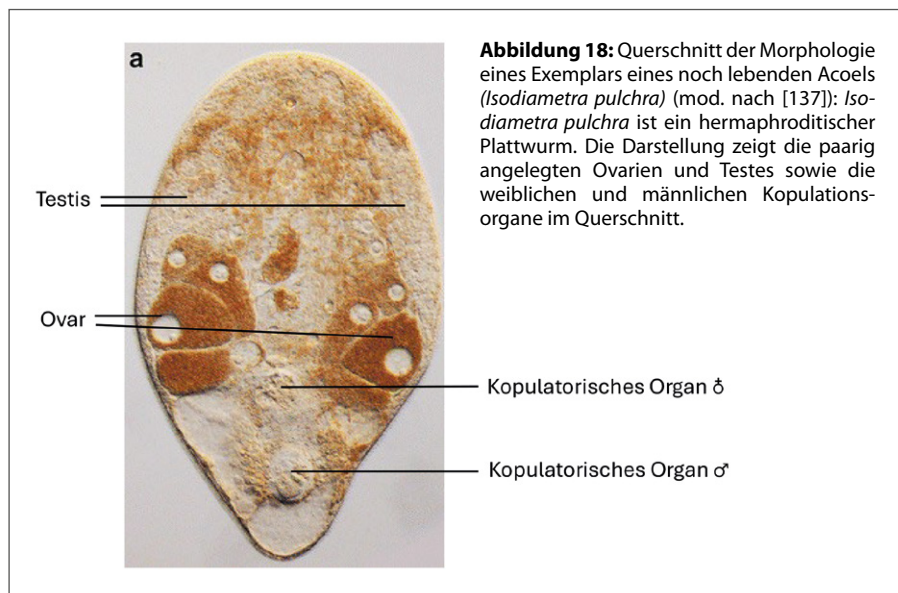


Abbildung 17: Schematischer Sagittalschnitt des Acoels *Symsagittifera roscoffensis* (mod. nach [138]): Dieses Acoel, ein noch existenter Plattwurm, ist ein Hermaphrodit. Weibliche und männliche Gametogenese sowie Gonaden- und Kopulationsstrukturen sind beide in einem Organismus vorhanden. Das männliche Kopulationsorgan verfügt über ein komplexes Muskelsystem. Die Reproduktion findet mit interner Fertilisation durch „cross fertilization“ zwischen den Partnern ab. Spermien werden über die männliche Genitalpore, fertilisierte Eizellen vor Allem über die weibliche Genitalpore abgegeben. Die Embryogenese findet extern aquatisch statt. Auch das Drüsenystem ist dargestellt – es dient der Motilität, dem Attachment, dem Schutz sowie der Verdauung und dem Abbau von Makromolekülen über enzymhaltigen Drüsenmucus. Nicht dargestellte Gewebe in diesem Sagittalschnitt sind z. B. Gehirn, Nerven- und Muskelsystem (w: weiblich, m: männlich).



Diese basalen, noch wirbellosen Organismen sind strukturell organisiert. Über zahlreiche Zwischenstufen werden die Grundlagen für die Achsenbildung, die Bilateralität, sowie die verschiedensten Gewebs- und Organbildungen gesetzt. Die Basis hierfür ist auf embryonaler Ebene durch die schrittweise Anlage von zunächst zwei Keimblättern (Diploblastie: Endo- und Ektoderm) zu dann drei Keimblättern (Triploblastie: zusätzlich das Mesoderm) gelegt worden [131]. Die schon zuvor ausgebildete monoaxiale oral-aborale Achse (basale Metazoa: z. B. bei Cnidaria – Nesseltiere, Seeanemonen; vgl. Abb. 2) wird nun weiter durch eine biaxiale Polarität ergänzt, indem sich neben einer anterior-posterioren Achse eine zweite ventro-dorsale Achse dreidimensional ergibt. Gleichzeitig formiert sich eine bilaterale, symmetrische Körpersegmentation in zwei symmetrische Hälften, der rechten und linken Seite [132]. Aus dem Endoderm entwickelt sich der Darm. Aus dem Ektoderm gehen das Hautorgan sowie das exkretorische System einer Vorniere und ihren Derivaten und bei Vertebraten das Nervensystem hervor. Schließlich leiten sich aus dem Mesoderm die Muskulatur, das zirkulatorische System und je nach der Art weitere innere Organe ab. Aus der Achsenbildung resultiert eine Cephalisierung mit einer Konzentrierung von sensorischen Strukturen und der Lokalisation der Mundöffnung im Kopf-

bereich. Im posterioren Bereich entsteht die Anusöffnung. Somit wird zwischen Mund und Anus ein dem Endoderm entspringender, durchgehender axialer Nahrungsaufnahme- und Verdauungstrakt („Flow-through gut“) gebildet. Der somatische Anteil der erstmals vorhandenen Gonaden (Ovarien, Testes) ist mesodermalen Ursprungs. Einzelheiten zu Fortpflanzungsmustern werden im folgenden Abschnitt dargestellt.

11.2. Acoela: Acoelomorpha (Plattwürmer): hohlraumlose, wirbellose, basale Bilateria, Hermaphroditen

Die Acoela (acoelomorpe, plattartige, wurmförmige, wirbellose Organismen, daher Invertebraten) gehören zu den ältesten, basalen, bilateralen Stammlinien [133] (Abb. 17; Abb. 18; Abb. 1). Acoela umfassen an die 400 Spezies von marinen Würmern, die in benthischer Umgebung leben. Die Größe der Acoela reicht von ~0,2 mm bis 5 mm, sie sind morphologisch extrem variabel [134] (Tab. 1). Damit gehören sie zu den frühesten makroskopisch erkennbaren Lebewesen. Sie ernähren sich von bakteriellen und organischen Partikeln an den Oberflächen von Sedimenten, Gesteinen, Algen oder Seeanemonen im Bereich des Meeresbodens [133]. Ihr einfacher Aufbau (z. B. noch keine Anusöffnung und kein Coelum, vgl. Abs. 11.1) soll hier nicht im Einzelnen erörtert werden. Genomanalysen an einzelnen Acoela zeigen eine Größe zwischen 700–1000 Mb [135]. Das Genom des Plattwurms *Symsagittifera roscoffensis*, einer noch lebenden, basalen, bilateralen Spezies zeigt eine Größe von 910–940 Mb; 34.493 Gene sind identifiziert worden, von denen 29.351 proteinkodierend sind [136].

Der weitere Fokus wird auf reproduktive Charakteristika gerichtet. Acoela sind zur asexuellen und sexuellen Reproduktion befähigt [133, 136]. Die asexuelle Reproduktion erfolgt durch transversale oder longitudinale Teilung oder auch durch Sprossung. Die meisten Acoela sind Hermaphroditen, wie am Beispiel der Acoela *Symsagittifera roscoffensis* [136] (Abb. 17) und *Isodiametra pulchra* [137] (Abb. 18) gezeigt. Dies bedeutet eine tiefgreifende Weiterentwicklung der reproduktiven Differenzierung von den unizellulären Vorfahren, den Chfn, bis hin zu den frühesten Bilateria. Die beiden Gonaden (Ovar; Testes) sind unpaarig

oder paarig (Abb. 18) angelegt, wobei am Beispiel von *Symsagittifera roscoffensis* die Ovarien paarig ventral und die Testes paarig dorsal angelegt sind [138] (Abb. 17). Die Keimzellen sind nicht durch z. B. eine Tunica vom umgebenden Parenchym abgegrenzt. Der Penis ist muskulär und als nadelähnliche Struktur geformt. Während der Kopulation wird der vorne geöffnete Penis in die Genitalöffnung des weiblich ausgerichteten Anteils der Genitalorgane ausgestülpt, die in aller Regel eine entsprechende Einstülpung der Körperoberfläche i. S. einer Vagina darstellt (beim Kopulationsmechanismus sind bei den verschiedensten Spezies unzählige Variationen möglich). Nach der Syngamie werden die Zygoten durch z. B. die Mund- oder die weibliche Genitalöffnung ins umgebende Wasser freigesetzt, wo sie direkt die Embryogenese eingehen und sich teilen. In der weiteren Entwicklung werden drei keimblätterartige Zelllagen angelegt. Insgesamt bleibt festzuhalten, dass nun:

- Gonaden vorhanden sind,
- dimorphe extragenitale Organstrukturen bestehen,
- eine Kopulation mit gegenseitiger internaler Fertilisierung⁵⁵ bevorzugt zwischen zwei Partnertieren stattfindet („cross fertilization“),
- extrakorporale Embryogenese.

11.3. Steuerungsfaktoren von Hermaphroditismus und Gonochorismus, Schlüsselgene

Beim simultanen Hermaphroditismus⁵⁶ sind in einem individuellen Organismus sowohl weibliche wie männliche Genitalorgane angelegt, es werden weibliche und männliche Gameten produziert und weibliche und männliche Funktionen ausgeübt. Der Hermaphroditismus ist in der Natur weit verbreitet. So sind 95 % aller höheren Pflanzen und ca. ein Drittel aller Tiere (Insekten ausgenommen) Hermaphroditen [139]. Insofern liegt es nahe, dass das Phänomen des Hermaphroditismus hier genauer dargestellt wird. Beim Gonochorismus (Getrenntgeschlechtlichkeit) bestehen zwei getrennte Geschlechter, weiblich oder männlich. Man unterscheidet zwischen sequentiell (Protandrie, Protogynie⁵⁷)

und dem selteneren simultanen Hermaphroditismus. Beim ersteren wechselt je nach z. B. ökologischen oder sozialen Bedingungen das Geschlecht im Laufe des Lebens. Beim letzteren erfüllt das Individuum gleichzeitig die weibliche und männliche Geschlechterrolle und produziert sowohl Ei- wie Samenzellen. Darüber hinaus weist der Hermaphroditismus eine ungemeine Vielfalt an unterschiedlichen Ausdrucksformen auf [6]. An dieser Stelle sollen am Beispiel basaler Bilateria (wie u. a. bei Acoela) prinzipielle Merkmale der Hintergründe des Hermaphroditismus aufgezeigt werden [6, 140]:

- Die Sicherung der Art ist effizienter bei internaler Fertilisation, also im Körper und nicht in mariner Umgebung; dort besteht eine viel größere Verteilung der extern abgegebenen Gameten.
- Gerade im Vergleich zu dem external-internen Fertilisationsgeschehen bei Vc ist zu erkennen, wie die Art der Fertilisation (external, external-internal, internal) von Umwelt sowie von somatischen und reproduktiven Gegebenheiten beeinflusst wird. Externale Fertilisation ist bei z. B. Fischen (Laichen in wässriger Umgebung), internale Fertilisation ist bei Mammalia (terrestrische Umgebung) geboten.
- Daher müssen bei internaler Fertilisation weniger Gameten, also weniger Samen- wie Eizellen produziert werden, als z. B. bei Fischen (Laichvorgang), was die Konkurrenz zwischen den Gameten erhöht.
- Die Anzahl der im näheren Umfeld sich aufhaltenden Paarungspartner ist gering, weswegen es schwieriger ist, einen Partner zu finden, oder es handelt sich um genetisch isolierte Populationen. Die geringe Dichte von vor Ort sesshaften Individuen scheint ein wesentlicher Korrelationsfaktor für Hermaphroditismus zu sein [141], da wegen des Angebots beider Sexformationen die Partnersuche nicht so aufwendig ist („non-searching phenotype“).
- Selbstfertilisierung ist möglich, so dass kein Paarungspartner nötig ist [2].

⁵⁵Auch Selbstfertilisierung ist bei einigen Arten möglich.

⁵⁶Im Gegensatz zum Hermaphroditismus bestehen beim Gonochorismus (Getrenntgeschlechtlichkeit) zwei getrennte Geschlechter und Individuen, weiblich oder männlich.

⁵⁷Sequentieller Hermaphroditismus („sex changing“, Protandrie): Weibliche Individuen gehen aus männlichen hervor; Protogynie: männliche gehen aus weiblichen Individuen hervor.

- Dabei besteht aber ein Zielkonflikt dahingehend, dass dieser Fortpflanzungsvorteil durch einen Inzuchteffekt gemindert wird infolge z. B. homozygoter, rezessiver, schädlicher Mutationen.
- Insofern wird die sog. „cross fertilization“ bei Hermaphroditen, also die Fertilisierung zweier Partnertiere favorisiert.
- Die Anzahl der freigesetzten Nachkommen ist begrenzt.
- Diese kann damit zusammenhängen, dass wegen der Verdoppelung der zu bildenden Sexualorgane und Gameten mehr Zeit vergeht und dadurch die Fruchtbarkeit geringer ist [141].
- Larven werden bei Wirbellosen hauptsächlich in benthischer (aplanktonischer) Umgebung verbreitet, d. h. in der näheren Umgebung am Meeresboden.
- Eine Kovarianz scheint mit Hermaphroditismus, kleiner Tiergröße und internaler Fertilisierung zu bestehen.
- Hermaphroditismus benötigt zur Fortpflanzung weniger Ressourcen.
- Acoela sind meist Hermaphroditen; sie sind von kleiner Größe, leben aplanktonisch in relativ geringer Dichte, verteilen die Larven auch aplanktonisch, fertilisieren internal und die Anzahl ihrer Nachkommen ist begrenzt.
- Die Umwandlung zwischen Gonochorismus und Hermaphroditismus findet im Tierreich in beide Richtungen statt [6]. Die Umwandlung von Gonochorismus zu (simultanem) Hermaphroditismus dient wohl der reproduktiven Sicherung. In umgekehrter Richtung wird eher der Zielkonflikt der Fitness zwischen weiblicher und männlicher Ausrichtung miteinander abgeglichen (z. B. 1:1-Ratio). Auch zunehmende Tiergröße u. ä. spielt für diesen Weg eine Rolle.
- Mariner Hermaphroditismus von Tieren, so auch der simultane bei *Aceola*, ist also keine Übergangsform oder keinem Defekt anzulasten, sondern ist – entsprechend den Vermutungen von Darwin – mit verschiedensten

äußeren Bedingungen und entsprechenden Anpassungserfordernissen (z. B. Temperatur, Photorezeption, Nahrungsressourcen, sessiler oder mobiler Status, Verfügbarkeit von Paarungspartnern) i. S. einer strategischen Alternative zum Gonochorismus zu verstehen.

Auf der Basis dieser Grundprinzipien kann auch rückgeschlossen werden, welche Faktoren die Transmission vom Hermaphroditismus zum Gonochorismus favorisieren [140, 141]. Diese sind:

- hohe Populations- und Partnerdichte;
- die sexuelle Partnersuche ist effizient, Partner zu finden ist nicht limitiert („searching phenotype“) und relativ einfach; die Partnersuche ist nicht so kostspielig;
- zunehmende Körpergröße;
- komplexere Körperformen;
- hohe Fitness der Population;
- hohe Wachstumsraten der Population;
- hohe Fruchtbarkeitsraten.

Insgesamt zeigt sich, wie am Beispiel der Algen (Vc) ausführlich beschrieben (s. Anhang Abs. A1–A13), dass sexuelle Reproduktion (heteromorphe Geschlechtschromosomen, Gameten, Diploidie, Sex-Determination, Oogamie, Meiose, Rekombination, Reduktion von diploid nach haploid, Syngamie) eine universelle Strategie ist. Ein Set orthologer Gene⁵⁸ ist bei unizellulären Algen bis zu den komplexen eukaryotischen Stammlinien ubiquitär vorhanden; dazu zählen jene Gene, die bereits beim basalen Eukaryoten *Giardia lamblia* (*Spo11*, *Dmc1*, *Mnd1*, *Hop1*, und *Hop2*) beschrieben worden (s. Abs. 10.4) und die an der Meiose beteiligt sind, und *Hap2* sowie *Gex1*, Gene, die eine Rolle bei der Fertilisierung spielen [6]. Daraus ist abzuleiten, dass sexuelle Reproduktion der Eukaryoten von einem gemeinsamen Vorfahren abstammt.

Die molekularen Aspekte im Blick ergibt sich, dass „upstream“-Schlüsselgene⁵⁹ der Gonadenentwicklung von den Stammlinien der allermeisten Mammalia geteilt

werden (z. B. *SRY* und *SOX9* für Testisdifferenzierung, *FOXL2* für Ovaentwicklung) [142], während „downstream“ eine enorme Variabilität besteht und daher Schlüsselgene weniger nachgewiesen werden können. Ein dennoch gutes Beispiel für evolutionär konservierte „downstream“-Regulationsgene⁶⁰ findet sich in der *Dmrt*-Genfamilie, die für wiederum eine große Familie von Transkriptionsfaktoren kodieren. Je nach Spezies umfasst die *Dmrt*-Genfamilie eine Anzahl bis zu 8 Genen (z. B. beim *Homo sapiens*). *Dmrt*-Gene existieren ab dem Beginn der Multizellularität und sind bereits bei den bilateralen Tieren (Metazoa), z. B. bei Cnidarien, Korallen und Seeanemonen, nicht jedoch bei den unizellulären Chfkn nachweisbar [143, 144]. Allen Tieren sind ein sexueller Dimorphismus und dimorphe Gonaden eigen. *Dmrt*-Gene sind in den sich entwickelnden geschlechtsspezifischen Organen aller bisher diesbezüglich untersuchten Tiere exprimiert und stellen eines der wenigen gemeinsamen Charakteristika aller Tiere dar [145]. Sie sind für die sexuelle Determination und Differenzierung somatischer Zellen in den Gonaden zuständig (*dmrt1*, *dsx*, *mab-3*) [144], indem sie ausgehend von der indifferenten Gonadenanlage an der Induktion der männlichen Gonade (Testis) und der Blockierung der Entwicklung zur weiblichen Gonade (Ovar) in einem Netzwerk von anderen Genen beteiligt sind. Die einzelnen Mitglieder der Genfamilie üben aber in verschiedenen Spezies unterschiedliche molekulargenetische Funktionen aus, weswegen abhängig von den jeweiligen Bedingungen und Erfordernissen in den einzelnen Stammlinien eigene spezifische Wege der gonadalen Strukturen und der sexuellen Differenzierung gefunden werden. Weiterhin spielen sie eine wichtige Rolle bei der nicht-gonadal bezogenen Embryo- und Neuralentwicklung [143]. Bei einem Vergleich evolutionärer Schlüsselgene der Sex-Determinierung sind i.) das *Dmrt*-System bei den basalen Metazoa, den Prä-Bilateria, ii.) das *MID* bei Chlr und Vc (s. Anhang) und iii.) das *SRY* bei den Mammalia, so auch beim *Homo sapiens*, zu nennen.

⁵⁸Orthologe Gene: Gene, die sich von gemeinsamen Vorfahren ableiten und ähnliche Funktionen ausüben.

⁵⁹Upstream: *SRY* steht in der genetischen Regulationskaskade der Mammalia für die Gonadendifferenzierung an vorderster Stelle, also vom zeitlich evolutionären Ablauf her gesehen „upstream“ im Vergleich zu dem schon seit den frühen Bilateria wirksamen *Dmrt* (vgl. „downstream“).

⁶⁰Downstream: *Dmrt* steht bei höheren Metazoa, z. B. bei Würmern in der Regulationskaskade der Gonadendifferenzierung als Schlüsselgen ganz vorn, allerdings vom zeitlich evolutionären Ablauf her gesehen „downstream“ im Vergleich zum *SRY*, das erst bei den Mammalia wirksam wird. Auch funktional gesehen steht *Dmrt* bei Mammalia innerhalb der Regulationskaskade „downstream“ zum *SRY* (vgl. „upstream“).

Insgesamt zeigt sich, dass molekulargenetische Regulationsmechanismen der sexuellen Reproduktion bei Mammalia, also auch beim *Homo sapiens* vor vielen Millionen Jahren mit Einsetzen der kambrischen Radiation essentielle Anteile ihres Ursprungs genommen haben. Dementsprechend sind Abweichungen binärer Sexualdifferenzierung weit im Vergangenen begründet.

■ 12. Relevanz für heutige Thematiken

Neben denen schon im Text gegebenen Hinweisen auf heutige Ereignisse sei abschließend die Relevanz der hier dargestellten evolutionären Prozesse in der Reproduktion von vor 4,2 Ga bis 540 Ma für heute gestellte Thematiken anhand weniger ausgewählter Beispiele deutlich gemacht. Hier wird bei den einzelnen Fragestellungen aus dem – vielleicht mehr subjektiven – Blickwinkel eines gynäkologischen Endokrinologen und Reproduktionsmediziners argumentiert.

Über ein ausgedehntes Gebiet von Süd-West-Australien sind 1969 zahlreiche Fragmente des 100 kg schweren Murchison-Meteorits zerstreut worden. Bei den Analysen sind viele Bausteine wie Aminosäuren, von denen 20 für biologische Einheiten genutzt werden, Purine, Pyrimidine und 14.000 kohlenstoffhaltige Verbindungen entdeckt worden. Diese Untersuchungen bestärken die Vorstellung, dass Meteoriteinschläge durch den Import ungezählter extraterrestrischer Moleküle und Verbindungen in der Frühgeschichte großen Anteil an der Entstehung von Leben auf der Erde gehabt haben [25–29].

Das präbiotische Prinzip der RNA-Auto-replikation ist kürzlich in einer Phase-I/II-Studie am Menschen mit selbstreplizierendem mRNA-Impfstoff zur intrakorporalen Wirkungsverstärkung eingesetzt worden [146].

Die Fähigkeit von Viruspartikeln, die Genkonstellation der Wirtszelle zu ändern und somit erheblichen Einfluss auf evolutionäre Entwicklungen auszuüben, hat auch dazu geführt, dass sich ein erheblicher Anteil des menschlichen Genoms auf virale Relikte zurückführen lässt [57].

Das menschliche Genom weist beträchtliche Homologien in der nukleären meioti-

schen Gen-Maschinerie mit Genen basaler Eukaryoten auf (vgl. Abs. 10.4) [119]. Ein Gen-Core, ein kleiner Gen-Satz ribosomaler RNAs, ist in allen drei Domänen des „tree of life“ nachzuweisen, der sich bis zu LUCA zurückverfolgen lässt [147]. Die Natur dieser im vertikalen Gentransfer konservierten Gene scheint bei allen drei Domänen essentiell zu sein. Zudem weist das menschliche Mikrobiom auf intensive tierisch-bakterielle Interaktionen, die bis zum *Homo sapiens* konserviert werden, hin [4].

Das grundlegende Prinzip der Soma- bzw. Keimzellendifferenzierung (Bifurkation), das im Modell Vc (s. z. B. Anhang Abs. A3, Abs. A4, Abs. A7) ausführlich beschrieben worden ist, erscheint auch für den Menschen bedeutsam zu sein [148].

Diese Weichenstellung erfolgt bei Vc auf einem relativ einfachen Level mit Segregation von Somazellen und Gonidien und anschließender Sex-Determinierung und Differenzierung der Gonidien (s. Abs. A9, Abs. A10). Hingegen finden beim Menschen das Phänomen der Keimzell-Soma-Segregation und die Entstehung der Keimzell-Stammlinie als eine der ersten Stammzelllinien zwar relativ früh während der Gastrulation in der periimplantatorischen Phase des 2–3 Wochen alten Embryos, aber im Vergleich zu Vc deutlich später und komplexer statt [148]. Aus den parenteralen Gameten entstehen mit der Meiose die Zygote und der früheste Embryo, welcher die Stammzellen für die Entwicklung der Soma- und Keimzellen des Nachkommen generiert.

Der aktuelle Diskurs zur Teilnahme von einzelnen weiblichen Sportlerinnen am olympischen Wettkampf bezieht sich u. a. auf Fragen der Sexdeterminierung und -differenzierung. Wie schon bei Vc (U/V-Chromosomen; MT-Locus, SDR, SI) ausführlich beschrieben (s. Anhang Abs. A9, Abs. A10), findet sich ähnlich wie bei den Mammalia auch beim *Homo sapiens* eine Kaskade an Determinierungs- und Differenzierungsfaktoren. Im ersten Fall übernehmen Umwelteinflüsse (ESD; z. B. Umgebungstemperatur, Ressourcenangebot), im letzteren vor Allem genetische Faktoren (GSD, z. B. das SRY-Gen) [8, 126] die Triggerfunktion. Diese Hinweise machen deutlich, wie sich hinter der individuellen Konstellation einer z. B. phänotypisch weiblichen und genotypisch männlichen Person komplexe, ontogenetische

Regulationsmechanismen – über Millionen an Jahren in konvergenten Strategien entwickelt – evident werden. Am Beispiel des Hermaphroditismus bei den Acolae (s. Abs. 11.2, Abs. 11.3) ist ausführlich der evolutionäre Hintergrund sexueller Differenzierung beschrieben worden.

Wie auch immer sollte im 21. Jahrhundert zivil- und sozialpolitisch die Meinung vorherrschen, dass Personen mit LBGTQIA+ aus welchen Gründen auch immer einen Teil der natürlichen Streuung im menschlichen Geno- und Phänotyp, welche die Evolution in zahllosen Variationen entwickelt hat und anbietet, verkörpern. Anhand der Vielzahl ontogenetischer Daten ist die Vorstellung einer von der Natur strikt festgelegten, rein binären Geschlechterordnung nicht haltbar. Die Evolution hat ein komplexes Netzwerk von Interaktionen und Übergängen zwischen den verschiedenen Geschlechtsformen hervorgebracht. Dabei bedient sie sich einer großen Bandbreite unterschiedlicher Strategien, die ganz natürlicherweise existieren [149]. Alternativen zur binären Geschlechterordnung bis hin zu den DSD sollten daher mit Respekt vor der jeweiligen Person und den Vorgaben der Natur bewertet werden.

Die Fertilisierung bei Vc ist external-internal organisiert, bei den Acolae und beim *Homo sapiens* rein internal. Beim In-vitro-Fertilisations- (IVF-) Verfahren läuft die Befruchtung und früheste Embryonalentwicklung rein external ab und erst mit dem anschließenden Embryotransfer wird diese dann internal fortgesetzt. Die Methode der intrazytoplasmatischen Spermien-Injektion (ICSI) nutzt die Prinzipien der Oogamie (s. Anhang Abs. A11) und der Spermienpenetration, wie sie bei den frühen Eukaryoten ubiquitär etabliert worden sind, indem der motile männliche Mikrogamet, die im Kopfdurchmesser 5 µm messende menschliche Samenzelle, in den sessilen weiblichen Makrogameten, die mit 120 µm große menschliche Eizelle, künstlich injiziert wird.

Die Polkörperbildung, wie sie während der Meiose vermutlich bereits bei den frühen Eukaryoten, den basalen Bilateria, vorzufinden und bei Vc auch nachzuweisen ist, hat für die Polkörperdiagnostik [150] im Rahmen eines IVF-Verfahrens in der modernen Reproduktionsmedizin ihren eigenen Stellenwert.

Das Phänomen der Ruhephase während der Meiose (limitiert durch verbesserte Umweltbedingungen z. B. bei der Zygo-spore von *Vc* und durch den LH-Trigger z. B. beim *Homo sapiens*) (s. Abb. A5) bringt beim *Homo sapiens*, sprich bei der betreffenden Frau, nicht nur Vorteile. Zwischen der embryonalen Anlage der Oogonien und der Ovulation der Eizelle, die sich in der Meiose befindet, können oft Jahrzehnte vergehen. In dieser langen Ruhephase treten zunehmend Alterungsprozesse im Ovar auf. Dazu gehören ein quantitativer Follikelverlust und qualitative Mutationsdefekte. Vor diesem Hintergrund wird verständlicher, was unter „ovarian aging“ zu verstehen ist [151]. Das damit zusammenhängende präventiv-therapeutische Prinzip des „social freezing“ [152] hebt die Bedeutung des Anthropozäns in der Reproduktion des heutigen Menschen deutlich hervor. Schlussendlich bedient sich der Mensch

seit relativ kurzer Zeit jener Prinzipien, welche die Natur über Millionen, ja über Milliarden von Jahren in unendlich vielen kleinsten Schritten geschaffen hat.

Das weitere Fortkommen der frühesten Metazoa ab den Bilateria über die Abzweigungen von Vertebrata, Chordata, Fischen, Tetrapoda, Amphibien, Reptilen, Vögeln bis hin zu den Mammalia und dem *Homo sapiens* ist von weiteren zahllosen, intensiven, innovativen Entwicklungsschritten bezüglich reproduktiver Entwicklungen (z. B. terrestrische Lebensbedingungen, konstante Körper-

temperatur, vier Gliedmaßen, aufrechter Gang, Plazenta, Lebendgeburten, Mammae, Laktation, Lippen) geprägt, die einer gesonderten Betrachtung bedürfen.

■ Interessenkonflikt

Es besteht beim Autor kein Interessenkonflikt.

■ Danksagung

Moritz Geisthövel sei für die Unterstützung bei der technischen Erstellung des Manuskripts gedankt.

Anhang: Evolutionäre Grundlagen zellulärer und reproduktiver Abläufe auf dem Weg zum Menschen: von einfachen Molekülen bis zu den frühesten Tieren
https://www.kup.at/images/ads/evol-grundlagen_anhang.pdf

Glossar: Ein ausführliches Glossar zum Artikel und zum Anhang finden Sie online:
https://www.kup.at/images/ads/evol-grundlagen_glossar.pdf

Literatur:

- Dalrymple GB. The age of the Earth in the twentieth century: a problem (mostly) solved. *Geol Soc Lond Spec Publ* 2001; 190: 205–21.
- Vazquez M, Pallé E, Montañes-Rodriguez P. The Earth in time. In: Vazquez M, Pallé E, Montañes-Rodriguez P (eds). *The Earth as a distant planet*. Springer, New York, 2010; 35–105.
- King N. The unicellular ancestry of animal development. *Dev Cell* 2004; 7: 313–25.
- Smillie CS, Smith MB, Friedman J, et al. Ecology drives a global network of gene exchange connecting the human microbiome. *Nature* 2011; 480: 241–4.
- Linnemann U, Ovtcharova M, Schaltegger U, et al. New high-resolution age data from the Ediacaran-Cambrian boundary indicate rapid, ecologically driven onset of the Cambrian explosion. *Terra Nova* 2019; 31: 49–58.
- Picard MAL, Vicoso B, Bertrand S, et al. Diversity of modes of reproduction and sex determination systems in invertebrates, and the putative contribution of genetic conflict. *Genes (Basel)* 2021; 12: 1197.
- Wang X, Pepling ME. Regulation of meiotic prophase one in mammalian oocytes. *Front Cell Dev Biol* 2021; 9: 667306.
- Goodfellow PN, Lovell-Badge R. SRY and sex determination in mammals. *Annu Rev Genet* 1993; 27: 71–92.
- Morbidelli A, Marrocchi Y, Ahmad A, et al. Formation and evolution of a protoplanetary disk: combining observations, simulations, and cosmochemical constraints. *Astronomy & Astrophysics* 2024; 691: A147.
- Küffmeier M. Magnetohydrodynamical modeling of star-disk formation: from isolated spherical collapse towards incorporation of external dynamics. *Front Astron Space Sci* 2024; 11: 1403075.
- Rubie DC, Jacobson SA, Morbidelli A, et al. Accretion and differentiation of the terrestrial planets with implications for the compositions of early-formed solar system bodies and accretion of water. *Icarus* 2015; 248: 89–108.
- Jacobson SA, Morbidelli A. Lunar and terrestrial planet formation in the Grand Tack scenario. *Philos Trans A Math Phys Eng Sci* 2014; 372: 20130174.
- Heller R, Duda JP, Winkler M, et al. Habitability of the early Earth: liquid water under a faint young sun facilitated by strong tidal heating due to a closer moon. *PalZ* 2021; 95: 563–75.
- Sleep NH. The Hadean-Archaeon environment. *Cold Spring Harb Perspect Biol* 2010; 2: a002527.
- Mojzsis SJ, Harrison TM, Pidgeon RT. Oxygen-isotope evidence from ancient zircons for liquid water at the Earth's surface 4,300 myr ago. *Nature* 2001; 409: 178–81.
- Harrison M. The Hadean Crust: evidence from > 4 Ga zircons. *Ann Rev Earth Planet Sci* 2009; 37: 479–505.
- Morbidelli A, Chambers J, Lunine JJ, et al. Source regions and time scales for the delivery of water to Earth. *Meteorit Planet Sci* 2000; 35: 1309–20.
- Young ED, Shahar A, Schlichting HE. Earth shaped by primordial H₂ atmospheres. *Nature* 2023; 616: 306–11.
- Arndt N, Nisbet E. Processes on the young Earth and the habitats of early life. *Annu Rev Earth Planet Sci* 2012; 40: 521–49.
- Clarke A. The thermal limits to life on Earth. *Int J Astrobiol* 2014; 13: 141–54.
- Meinen CS, Perez RC, Dong S, et al. Observed ocean bottom temperature variability at four sites in the northwestern Argentine Basin: evidence of decadal deep/abyssal warming amidst hourly to interannual variability during 2009–2019. *Geophys Res Lett* 2020; 47: e2020GL089093.
- Earle S. The temperature of Earth's interior. In: Earle S (ed). *Physical geology*. 2nd ed. BCcampus, Victoria, BC, 2019.
- Hastie A, Fitton J, Bromley G, et al. The origin of Earth's first continents and the onset of plate tectonics. *Geology* 2016; 44: G38226.1.
- Botte WF, Norman MD. The late heavy bombardment. *Ann Rev Earth Planet Sci* 2017; 45: 619–47.
- Anders E. Pre-biotic organic matter from comets and asteroids. *Nature* 1989; 342: 255–7.
- Chyba CF, Thomas PJ, Brookshaw L, et al. Cometary delivery of organic molecules to the early Earth. *Science* 1990; 249: 366–73.
- Cooper G, Kimmich N, Belisle W, et al. Carbonaceous meteorites as a source of sugar-related organic compounds for the early Earth. *Nature* 2001; 414: 879–83.
- Rivilla VM, Jiménez-Serra I, Martín-Pintado J, et al. Molecular precursors of the RNA world in space: new nitriles in the G+0.693–0.027 molecular cloud. *Front Astron Space Sci* 2022; 9.
- Martins Z, Pasek M. Delivery of organic matter to the early Earth. *Elements* 2024; 20: 19–23.
- Dodd M, Papineau D, Greene T, et al. Evidence for early life in Earth's oldest hydrothermal vent precipitates. *Nature* 2017; 543: 60–4.
- Forterre P. Defining life: the virus viewpoint. *Orig Life Evol Biosph* 2010; 40: 151–60.
- Blanchet S, Ranjan N. Translation phases in eukaryotes. In: Entian K-D (ed.). *Ribosome biogenesis: methods and protocols*. Humana, New York, NY, 2022; 217–28.
- Bastide A, David A. Interaction of rRNA with mRNA and tRNA in translating mammalian ribosome: functional implications in health and disease. *Biomolecules* 2018; 8: 100.
- Brenner S, Jacob F, Meselson M. An unstable intermediate carrying information from genes to ribosomes for protein synthesis. *Nature* 1961; 190: 576–81.
- Houssley J, Tollervey D. The many pathways of RNA degradation. *Cell* 2009; 136: 763–76.
- Ashkenazy-Titleman A, Atrash MK, Bocholez A, et al. RNA export through the nuclear pore complex is directional. *Nat Commun* 2022; 13: 5881.
- Miller SL. A production of amino acids under possible primitive Earth conditions. *Science* 1953; 117: 528–9.
- Gilbert W. Origin of life: the RNA world. *Nature* 1986; 319: 618.
- Macé K, Gillet R. Origins of tmRNA: the missing link in the birth of protein synthesis? *Nucleic Acids Res* 2016; 44: 8041–51.
- Domingo E. Introduction to virus origins and their role in biological evolution. In: Domingo E (ed). *Virus as Populations: Composition, complexity, dynamics and biological implications*. 2nd ed., Elsevier Inc., Amsterdam, 2020; 1–33.
- Moelling K, Broecker F. Viroids and the origin of life. *Int J Mol Sci* 2021; 22.
- Jenewein C, Maiz-Sicilia A, Rull F, et al. Concomitant formation of protocells and prebiotic compounds under a plausible early Earth atmosphere. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2025; 122: e2413816122.
- Lai YC, Chen IA. Protocells. *Curr Biol* 2020; 30: R482–R5.
- Joyce GF, Szostak JW. Protocells and RNA self-replication. *Cold Spring Harb Perspect Biol* 2018; 10.
- Ricardo A, Szostak JW. Origin of life on Earth. *Sci Am* 2009; 301: 54–61.
- Alberts B, Johnson A, Lewis J, et al. The RNA world and the origins of life. In: Alberts B, Johnson A, Lewis J (eds). *Molecular biology of the cell*. Garland Science, New York, 2002.
- Luo Y, Liang M, Yu C, et al. Circular at the very beginning: on the initial genomes in the RNA world. *RNA Biol* 2024; 21: 17–31.
- Pearce BKD, Pudritz RE, Semenov DA, et al. Origin of the RNA world: the fate of nucleobases in warm little ponds. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2017; 114: 11327–32.
- Rajamani S, Vlassov A, Benner S, et al. Lipid-assisted synthesis of RNA-like polymers from mononucleotides. *Orig Life Evol Biosph* 2008; 38: 57–74.
- Darwin C. On the origin of species by means of natural selection. John Murray, London, 1859.

51. Cockell CS. The ultraviolet radiation environment of Earth and Mars: past and present. In: Horneck G, Baumstark-Khan C (eds). *Astrobiology: the quest for the conditions of life*. Springer, Berlin, 2002; 219–32.
52. Forterre P. The two ages of the RNA world, and the transition to the DNA world: a story of viruses and cells. *Biochimie* 2005; 87: 793–803.
53. Wächtershäuser G. The place of RNA in the origin and early evolution of the genetic machinery. *Life (Basel)* 2014; 4: 1050–91.
54. Cann AJ. Replication of viruses. In: Mahy BWJ, van Regenmortel MHV (eds). *Encyclopedia of Virology*. 3rd ed., Elsevier Academic Press, Amsterdam, 2008; 406–12.
55. Nelson JW, Breaker RR. The lost language of the RNA world. *Sci Signal* 2017; 10.
56. Prangishvili D, Forterre P, Garrett RA. Viruses of the archaea: a unifying view. *Nat Rev Microbiol* 2006; 4: 837–48.
57. Blinov VM, Zverev VV, Krasnov GS, et al. Viral component of the human genome. *Mol Biol* 2017; 51: 205–15.
58. Moody ERR, Alvarez-Carretero S, Mahendrarajah TA, et al. The nature of the last universal common ancestor and its impact on the early Earth system. *Nat Ecol Evol* 2024; 8: 1654–66.
59. Weiss MC, Sousa FL, Mrnjavac N, et al. The physiology and habitat of the last universal common ancestor. *Nat Microbiol* 2016; 1: 16116.
60. Knoll A. Overview. National Research Council. *Size Limits of Very Small Microorganisms: Proceedings of a Workshop*. National Academies Press, 1999; 1–4.
61. Koonin EV, Krupovic M, Ishino S, et al. The replication machinery of LUCA: common origin of DNA replication and transcription. *BMC Biol* 2020; 18: 61.
62. Crapitto AJ, Campbell A, Harris AJ, et al. A consensus view of the proteome of the last universal common ancestor. *Ecol Evol* 2022; 12: e8930.
63. Theobald DL. A formal test of the theory of universal common ancestry. *Nature* 2010; 465: 219–22.
64. Jheeta S. The routes of emergence of life from LUCA during the RNA and viral world: a conspectus. *Life (Basel)* 2015; 5: 1445–53.
65. Krupovic M, Dolja VV, Koonin EV. The LUCA and its complex virome. *Nat Rev Microbiol* 2020; 18: 661–70.
66. Pende N, Sogues A, Megrian D, et al. SepF is the FtsZ anchor in archaea, with features of an ancestral cell division system. *Nat Commun* 2021; 12: 3214.
67. Irwin NAT, Pittis AA, Richards TA, et al. Systematic evaluation of horizontal gene transfer between eukaryotes and viruses. *Nat Microbiol* 2022; 7: 327–36.
68. Nutman AP, Bennett VC, Friend CR, et al. Rapid emergence of life shown by discovery of 3,700-million-year-old microbial structures. *Nature* 2016; 537: 535–8.
69. Woese CR, Kandler O, Wheelis ML. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. *Proc Natl Acad Sci U S A* 1990; 87: 4576–9.
70. Cotton JA, McInerney JO. Eukaryotic genes of archaeobacterial origin are more important than the more numerous eubacterial genes, irrespective of function. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2010; 107: 17252–5.
71. McFall-Ngai M, Hadfield MG, Bosch TC, et al. Animals in a bacterial world, a new imperative for the life sciences. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2013; 110: 3229–36.
72. van Wolferen M, Pulschen AA, Baum B, et al. The cell biology of archaea. *Nat Microbiol* 2022; 7: 1744–55.
73. Aparici-Carratalá D, Esclapez J, Bautista V, et al. Archaea: current and potential biotechnological applications. *Res Microbiol* 2023; 174: 104080.
74. Offe P, Spang A, Schleper C. Archaea in biogeochemical cycles. *Annu Rev Microbiol* 2013; 67: 437–57.
75. Ausiannikava D, Mitchell L, Marriott H, et al. Evolution of genome architecture in archaea: spontaneous generation of a new chromosome in *Haloferax volcanii*. *Mol Biol Evol* 2018; 35: 1855–68.
76. Ammar R, Torti D, Tsui K, et al. Chromatin is an ancient innovation conserved between Archaea and Eukarya. *Elife* 2012; 1: e00078.
77. Waters E, Hohn MJ, Ahel I, et al. The genome of Nanoarchaeum equitans: insights into early archaeal evolution and derived parasitism. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2003; 100: 12984–8.
78. Galagan JE, Nusbaum C, Roy A, et al. The genome of *M. acetivorans* reveals extensive metabolic and physiological diversity. *Genome Res* 2002; 12: 532–42.
79. Beeby M, Ferreira JL, Tripp P, et al. Propulsive nanomachines: the convergent evolution of archaeella, flagella and cilia. *FEMS Microbiol Rev* 2020; 44: 253–304.
80. Schulz HN, Jorgensen BB. Big bacteria. *Annu Rev Microbiol* 2001; 55: 105–37.
81. Zahra Z, Choo D, Lee H, et al. Cyanobacteria: review of current potentials and applications. *Environments* 2020; 7: 13.
82. Rasmussen B, Fletcher IR, Brocks JJ, et al. Reassessing the first appearance of eukaryotes and cyanobacteria. *Nature* 2008; 455: 1101–4.
83. Kaneko T, Sato S, Kotani H, et al. Sequence analysis of the genome of the unicellular cyanobacterium *Synechocystis* sp. strain PCC6803. II. Sequence determination of the entire genome and assignment of potential protein-coding regions. *DNA Res* 1996; 3: 109–36.
84. Spang A, Mahendrarajah TA, Offe P, et al. Evolving perspective on the origin and diversification of cellular life and the virosphere. *Genome Biol Evol* 2022; 14.
85. Devos DP, Gräf R, Field MC. Evolution of the nucleus. *Curr Opin Cell Biol* 2014; 28: 8–15.
86. Craig JM, Kumar S, Hedges SB. The origin of eukaryotes and rise in complexity were synchronous with the rise in oxygen. *Front Bioinform* 2023; 3: 1233281.
87. Caba de la Peña T, Fedorova E, Pueyo JJ, et al. The symbiosome: legume and rhizobia co-evolution toward a nitrogen-fixing organelle? *Front Plant Sci* 2017; 8: 2229.
88. Margulis L, Chapman MJ. Endosymbioses: cyclical and permanent in evolution. *Trends Microbiol* 1998; 6: 342–5.
89. Roger AJ, Susko E, Leger MM. Evolution: reconstructing the timeline of eukaryogenesis. *Curr Biol* 2021; 31: R193–R6.
90. Richards TA, Eme L, Archibald JM, et al. Reconstructing the last common ancestor of all eukaryotes. *PLoS Biol* 2024; 22: e3002917.
91. Annunziato A. DNA packaging: nucleosomes and chromatin. *Nature Education* 2008; 1: 26.
92. More K, Klinger CM, Barlow LD, et al. Evolution and natural history of membrane trafficking in eukaryotes. *Curr Biol* 2020; 30: R553–64.
93. Tikhonenkov DV, Hehenberger E, Esaulov AS, et al. Insights into the origin of metazoan multicellularity from predatory unicellular relatives of animals. *BMC Biol* 2020; 18: 39.
94. Kawano-Sugaya T, Izumiyama S, Yanagawa Y, et al. Near-chromosome level genome assembly reveals ploidy diversity and plasticity in the intestinal protozoan parasite *Entamoeba histolytica*. *BMC Genomics* 2020; 21: 813.
95. Willhoeft U, Tannich E. The electrophoretic karyotype of *Entamoeba histolytica*. *Mol Biochem Parasitol* 1999; 99: 41–53.
96. Volff JN, Altenbuchner J. A new beginning with new ends: linearisation of circular chromosomes during bacterial evolution. *FEMS Microbiol Lett* 2000; 186: 143–50.
97. Tobler M, Gómez-Blanco D, Hegemann A, et al. Telomeres in ecology and evolution: a review and classification of hypotheses. *Mol Ecol* 2022; 31: 5946–65.
98. Gomez E, Mejía M, Orea M, et al. The mitosis of *Entamoeba histolytica* trophozoites. *IntechOpen* 2020.
99. Grochau-Wright ZI, Nedelcu AM, Michod RE. The genetics of fitness reorganization during the transition to multicellularity: the volvocine RegA-like family as a model. *Genes (Basel)* 2023; 14.
100. Grosberg R, Strathmann R. The evolution of multicellularity: a minor major transition? *Annu Rev Ecol Syst* 2007; 38: 621–54.
101. Hallmann A. Evolution of reproductive development in the volvocine algae. *Sex Plant Reprod* 2011; 24: 97–112.
102. Klein B, Wibberg D, Hallmann A. Whole transcriptome RNA-seq analysis reveals extensive cell type-specific compartmentalization in *Volvox carterii*. *BMC Biol* 2017; 15: 111.
103. Hallmann A. Extracellular matrix and sex-inducing pheromone in *Volvox*. *Int Rev Cytol* 2003; 227: 131–82.
104. Umen JG. *Volvox* and volvocine green algae. *Evodevo* 2020; 11: 13.
105. Thangavel G, Hofstatter PG, Mercier R, et al. Tracing the evolution of the plant meiotic molecular machinery. *Plant Reprod* 2023; 36: 73–95.
106. Budd GE, Jensen S. The origin of the animals and a 'Savannah' hypothesis for early bilaterian evolution. *Biol Rev Camb Philos Soc* 2017; 92: 446–73.
107. Leadbeater B. The choanoflagellates: evolution, biology and ecology. Cambridge University Press, 2014.
108. Knoll A. The multiple origins of complex multicellularity. *Annu Rev Earth Planet Sci* 2011; 39: 217–39.
109. Brunet T, King N. The origin of animal multicellularity and cell differentiation. *Dev Cell* 2017; 43: 124–40.
110. King N, Westbrook MJ, Young SL, et al. The genome of the choanoflagellate *Monosiga brevicollis* and the origin of metazoans. *Nature* 2008; 451: 783–8.
111. Booth DS, King N. The history of *Salpingoeca rosetta* as a model for reconstructing animal origins. *Curr Top Dev Biol* 2022; 147: 73–91.
112. Erwin D. Early metazoan life: Divergence, environment and ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2015; 370: 20150036.
113. Robertson HM. The choanoflagellate *Monosiga brevicollis* karyotype revealed by the genome sequence: telomere-linked helicase genes resemble those of some fungi. *Chromosome Res* 2009; 17: 873–82.
114. Dayel MJ, Alegado RA, Fairclough SR, et al. Cell differentiation and morphogenesis in the colony-forming choanoflagellate *Salpingoeca rosetta*. *Dev Biol* 2011; 357: 73–82.
115. Fairclough SR, Chen Z, Kramer E, et al. Premetazoan genome evolution and the regulation of cell differentiation in the choanoflagellate *Salpingoeca rosetta*. *Genome Biol* 2013; 14: R15.
116. Levin TC, King N. Evidence for sex and recombination in the choanoflagellate *Salpingoeca rosetta*. *Curr Biol* 2013; 23: 2176–80.
117. Umen J, Heitman J. Evolution of sex: mating rituals of a pre-metazoan. *Curr Biol* 2013; 23: R1006–R1008.
118. Carr M, Leadbeater BS, Baldauf SL. Conserved meiotic genes point to sex in the choanoflagellates. *J Eukaryot Microbiol* 2010; 57: 56–62.
119. Ramesh MA, Malik SB, Logsdon JM. A Phylogenomic inventory of meiotic genes. *Curr Biol* 2005; 15: 185–91.
120. Embley TM, Martin W. Eukaryotic evolution, changes and challenges. *Nature* 2006; 440: 623–30.
121. Xu F, Jex A, Svärd S. A chromosome-scale reference genome for *Giardia intestinalis* WB. *Sci Data* 2020; 7: 38.
122. Nedelcu AM. Independent evolution of complex development in animals and plants: deep homology and lateral gene transfer. *Dev Genes Evol* 2019; 229: 25–34.
123. Sharpe S, Eme L, Brown M, et al. Timing the origins of multicellular eukaryotes through phylogenomics and relaxed molecular clock analyses. In: Ruiz-Trillo I, Nedelcu AM (eds). *Evolutionary transitions to multicellular life*. Springer, Dordrecht, 2015; 3–29.
124. Chen G, Cheng Q, Lyons TW, et al. Reconstructing Earth's atmospheric oxygenation history using machine learning. *Nat Commun* 2022; 13: 5862.
125. Lyons TW, Diamond CW, Planavsky NJ, et al. Oxygenation, life, and the planetary system during earth's middle history: an overview. *Astrobiology* 2021; 21: 906–23.
126. Sinclair AH, Berta P, Palmer MS, et al. A gene from the human sex-determining region encodes a protein with homology to a conserved DNA-binding motif. *Nature* 1990; 346: 240–4.
127. Wallis MC, Waters PD, Graves JA. Sex determination in mammals – before and after the evolution of SRY. *Cell Mol Life Sci* 2008; 65: 3182–95.
128. Geng S, De Hoff P, Umen JG. Evolution of sexes from an ancestral mating-type specification pathway. *PLoS Biol* 2014; 12: e1001904.
129. McElreavey K, Barbaux S, Ion A, et al. The genetic basis of murine and human sex determination: a review. *Heredity (Edinb)* 1995; 75: 599–611.
130. Fedonkin MA, Simonetta A, Ivantsov AY. New data on Kimberella, the Vendian mollusc-like organism (White Sea region, Russia): palaeoecological and evolutionary implications. In: Vickers-Rich P, Komarow P (eds). *The rise and fall of the ediacaran biota*. 286. Geological Society of London, London, 2007; 286: 157–79.
131. Ivantsov A. New reconstruction of Kimberella, problematic Vendian metazoan. *Paleontol J* 2009; 43: 601–11.
132. Martindale MQ, Finnerty JR, Henry JQ. The radiata and the evolutionary origins of the bilaterian body plan. *Mol Phylogenet Evol* 2002; 24: 358–65.
133. Brusca RC, Moore W, Shuster SM. Introduction to the bilateria and the phylum Xenacoelomorpha: triploblastic and bilateral symmetry provide new avenues for animal radiation. In: Brusca RC, Moore W, Shuster SM (eds). *Invertebrates*. 3rd ed., Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2016; 381–425.

134. Atherton S, Jondelius U. Phylogenetic assessment and systematic revision of the acoel family isodiametridae. *Zool J Linn Soc* 2021; 194.
135. Abalde S, Tellgren-Roth C, Heintz J, et al. The draft genome of the microscopic Nemertoderma westbladi sheds light on the evolution of acoelomorpha genomes. *Front Genet* 2023; 14: 1244493.
136. Martinez P, Ustyantsev K, Biryukov M, et al. Genome assembly of the acoel flatworm *Symsagittifera roscoffensis*, a model for research on body plan evolution and photosymbiosis. *G3 (Bethesda)* 2023; 13.
137. Achatz J, Chiodin M, Salvenmoser W, et al. The Acoela: on their kind and kinships, especially with nemertodermatids and xenoturbellida (Bilateria incertae sedis). *Org Divers Evol* 2013; 13: 267–86.
138. Martinez P, Hartenstein V, Gavilán B, et al. *Symsagittifera roscoffensis* as a model in biology. *handbook of marine model organisms in experimental biology*. 1st ed. CRC Press, 2021; 18.
139. Avise JC. *Hermaphroditism: a primer on the biology, ecology, and evolution of dual sexuality*. Columbia University Press, New York, 2011.
140. Jarvis GC, White CR, Marshall DJ. Macroevolutionary patterns in marine hermaphroditism. *Evolution* 2022; 76: 3014–25.
141. Prevedelli D, N'Siala GM, Simonini R. Gonochorism vs. hermaphroditism: relationship between life history and fitness in three species of Ophryotrocha (Polychaeta: Dorvilleidae) with different forms of sexuality. *J Anim Ecol* 2006; 75: 203–12.
142. Nagahama Y, Chakraborty T, Paul-Prasanth B, et al. Sex determination, gonadal sex differentiation, and plasticity in vertebrate species. *Physiol Rev* 2021; 101: 1237–308.
143. Bellefroid EJ, Leclère L, Saulnier A, et al. Expanding roles for the evolutionarily conserved DMRT sex transcriptional regulators during embryogenesis. *Cell Mol Life Sci* 2013; 70: 3829–45.
144. Mawaribuchi S, Ito Y, Ito M. Independent evolution for sex determination and differentiation in the DMRT family in animals. *Biol Open* 2019; 8: bio041962.
145. Kopp A. DMRT genes in the development and evolution of sexual dimorphism. *Trends Genet* 2012; 28: 175–85.
146. Koseki T, Teramachi M, Koga M, et al. A phase I/II clinical trial of intradermal, controllable self-replicating ribonucleic acid vaccine EXG-5003 against SARS-CoV-2. *Vaccines (Basel)* 2023; 11.
147. Harris JK, Kelley ST, Spiegelman GB, et al. The genetic core of the universal ancestor. *Genome Res* 2003; 13: 407–12.
148. Castillo-Venzor A, Penfold CA, Morgan MD, et al. Origin and segregation of the human germline. *Life Sci Alliance* 2023; 6.
149. Jaffe K. Synergy from reproductive division of labor and genetic complexity drive the evolution of sex. *J Biol Phys* 2018; 44: 317–29.
150. Montag M, Köster M, Strowitzki T, et al. Polar body biopsy. *Fertil Steril* 2013; 100: 603–7.
151. Geithövel F, Wetzka B, Hanjalic-Beck A. Ovarian Aging – Wie altert das Ovar? *Frauenarzt* 2015; 56: 236–43.
152. Petropoulos A, Cattapan A, Baylis F, et al. Social egg freezing: risk, benefits and other considerations. *CMAJ* 2015; 187: 666–9.
153. Comparison of a single-stranded RNA and a double-stranded DNA with their corresponding nucleobases. *Wikimedia Commons* 2010. Verfügbar unter: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Comparison_RNA_DNA_nucleobases.svg [Zugriff am 26.07.2026].
154. Wikipedia. Proteinbiosynthese. *Wikipedia* 2025 [Zugriff am 29.10.2025]. Verfügbar unter: <https://de.wikipedia.org/wiki/Proteinbiosynthese>
155. Le Vay K, Mutschler H. A schematic representation of the classical RNA world hypothesis. *Wikimedia Commons*. 2019 [Zugriff am 23.07.2025]. Verfügbar unter: <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Etls-2019-0024c.01.png>
156. Noman SJ. Replication of viruses: a review. *In J Med Sci* 2026; 9: 1–6.
157. Ivantsov AY. Morphology of *Kimberella quadrata* from the Vendian of the Arkhangelsk Region. *Paleontol J* 2009; 43: 1137–47.

Mitteilungen aus der Redaktion

Besuchen Sie unsere Rubrik

☒ Medizintechnik-Produkte



Neues CRT-D Implantat
Intica 7 HF-T QP von Biotronik



Artis pheno
Siemens Healthcare Diagnostics GmbH



Philips Azurion:
Innovative Bildgebungslösung

Aspirator 3
Labotect GmbH



InControl 1050
Labotect GmbH

e-Journal-Abo

Beziehen Sie die elektronischen Ausgaben dieser Zeitschrift hier.

Die Lieferung umfasst 4–5 Ausgaben pro Jahr zzgl. allfälliger Sonderhefte.

Unsere e-Journale stehen als PDF-Datei zur Verfügung und sind auf den meisten der marktüblichen e-Book-Readern, Tablets sowie auf iPad funktionsfähig.

☒ Bestellung e-Journal-Abo

Haftungsausschluss

Die in unseren Webseiten publizierten Informationen richten sich **ausschließlich an geprüfte und autorisierte medizinische Berufsgruppen** und entbinden nicht von der ärztlichen Sorgfaltspflicht sowie von einer ausführlichen Patientenaufklärung über therapeutische Optionen und deren Wirkungen bzw. Nebenwirkungen. Die entsprechenden Angaben werden von den Autoren mit der größten Sorgfalt recherchiert und zusammengestellt. Die angegebenen Dosierungen sind im Einzelfall anhand der Fachinformationen zu überprüfen. Weder die Autoren, noch die tragenden Gesellschaften noch der Verlag übernehmen irgendwelche Haftungsansprüche.

Bitte beachten Sie auch diese Seiten:

Impressum

Disclaimers & Copyright

Datenschutzerklärung