

### Evolutionbeweise

- Züchtung (Kohl)
- Homologie (Wal , Walhai)
- Rudimente, Altavismen (Blinddarm)
- Ontogenese als Rekapulation der Phylogenese (Haeckel)
  - Kritik an Haeckel: Übertriebene Darstellung
  - pos. Bsp. Gastrula und Cnidaria

### Altruismus bei Bienen

→ hohe Verwandtschaft zwischen Arbeiterinnen, dadurch oft altruistisches Verhalten:



### Epigenetik

DNA-Modifikationen wie Methylierung kann an Nachkommen weitergegeben werden (Lamarck strikes back)

### Prione

Misgefaltete Proteine, die andere richtig gefaltete Proteine „anstecken“ können (Kreutzfeldt-Jakob)

### Evolution in Populationen

(Variationsfördernd)

- Mutationsrate
- Genetische Rekombination
- Gendrift (dann auch disruptive Selektion)
- Genfluss (Migration z.B.)

(Erhalt der Variation, Rekombinations Sicherung)

- Diploidie (keine Selektion gegen rez. Allele)
- Neutrale Variation (nicht selektierbar, kann aber Wegbereiter für „gute“ Selektion sein)
- Selektionsvorteil heterozygoter Individuen (Malaria)
- Frequenzabhängige Selektion (Selbstinkompatibilität: Seltene Allele setzen sich durch)

### Hardy-Weinberg

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

$$p + q = 1$$

p = Frequenz Allel A

q = Frequenz Allel B

$p^2$  = Homozygot A

pq = Heterozygot

$q^2$  = Homozygot B

## Lernzettel für das Modul Evolution (Prof. Peterhänsel)

Beispiel Prionenkrankheit: 30 Überlebene haben versch. Allele

Met/Met: 4

Met/Val: 23

Val/Val: 3

Allelfrequenzen:

$$p = 31/60; q = 29/60$$

erwartete Verteilung: (tatsächlich)

$$p^2 = 0,27 \rightarrow \text{Met/Met} = 8 \quad 4$$

$$2pq = 0,5 \rightarrow \text{Met/Val} = 15 \quad 23$$

$$q^2 = 0,23 \rightarrow \text{Val/Val} = 7 \quad 3$$

$$X^2 = 0,0034 \text{ (Signifikant!)}$$

### Gradualismus vs. Saltationismus

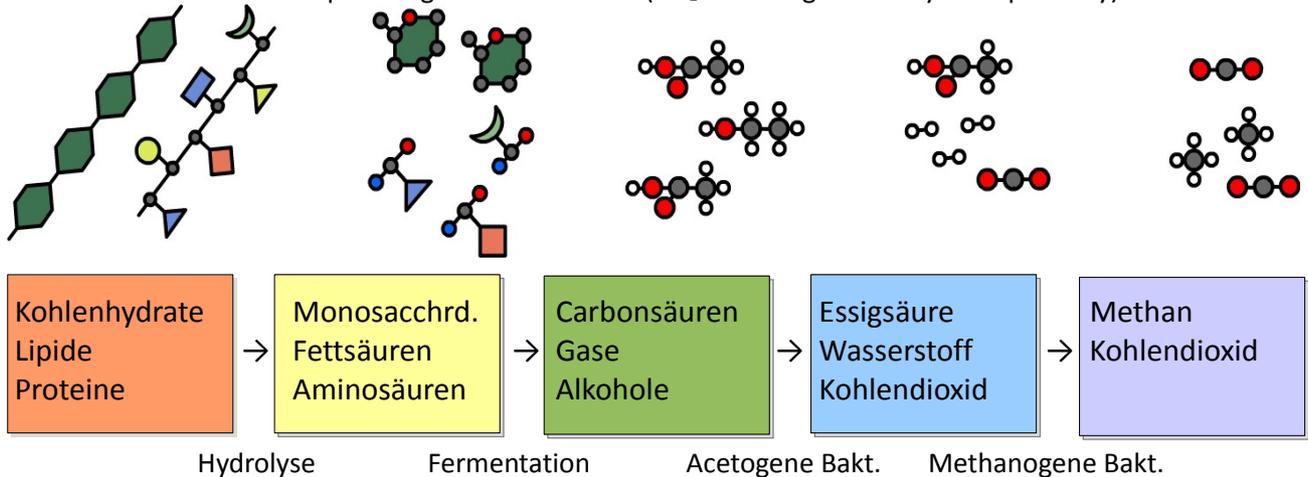
- Fehlende Connecting Links
- Störung der Ontogenese (Paedomorphogenese; Axolotl)
- Hoxgene sind Bsp. dafür, dass schon ein Gen massive Auswirkung auf den Bauplan hat

### Warum sind nach Regeln der Evolution nicht perfekte Organismen entstanden?

- Umwelt verändert sich stetig
- Oft ist der Mittelweg zwischen Vorteil und Sterblichkeit ideal (Bsp. Pfau)
- Noch nicht alle Möglichkeiten ausprobiert
- Man muss mit „Vergangenheit leben“ Bsp. RUBISCO ist ein uneffizientes Enzym
- Fast perfekte Organismen könnten auch wieder Mutationen bekommen

**Präbiotische Evolution**

- Miller-Urey-Experiment
  - Aminosäuren, Purine, Pyrimidine, Zucker, Isoprene
- Lost City
  - bietet Konzentrierung und Katalyse (Fe,Ni,S-Kristalle!), erste Katalyse
- Energiegewinnung:
  - Chemoautotropher Beginn der Evolution (CO<sub>2</sub>-Fixierung mit Acetyl-CoA pathway)



- RNA-World (Aus den Schloten raus!)
  - Replizierbar, Informationsspeicher, enzymatisch aktiv
  - Aptamere (affine RNA-Antikörper; können Gene regulieren)
    - DNA hat sich als Langzeitspeicher durchgesetzt
    - Proteine haben sich als viel schnellere Enzyme durchgesetzt
- Membranschluss

**„Ich bastel mein Urzelle“**

- Informationsspeicher (RNA)
- Katalyse durch RNA, oder Ni-S-Cluster
- Energiequelle: Chemoautotroph
- Replikation (Durch RNA gewährleistet)
- Membran!

**Phylogenetik**

- Alle Organismen sind miteinander Verwandt!
- Synmorphien (gemeinsame Merkmale)
- Apomorphien (abgeleitete Merkmale)
- Paraphyletisch
  - Zusammenfassung eines Zweiges von einem Stammbaum, wobei wenige Unterzweige nicht berücksichtigt sind
- Polyphyletisch
  - Verschiedene Unterzweige verschiedener Zweige werden zusammengefasst
- Monophyletisch
  - Alle zusammengefasste Unterzweige haben einen gemeinsamen Ursprung
- Eigentlich sind alle Stammbäume dichotom (eine Art spaltet sich in zwei auf)
  - Polytome Bäume sind nur nicht genügend aufgelöst

**Stammbäume**

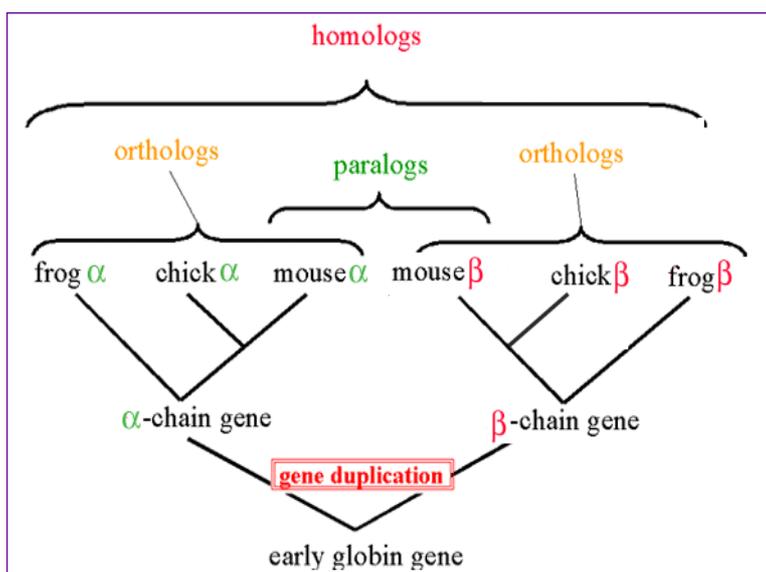
- Kladogramme (es werden keine gen. Distanzen dargestellt!)
  - Netzwerk („bewurzelt“ Kladogramm; Wurzel = Outgroup)
- Phylogramm (Astlänge = gen. Distanz)
  - Newick-Format: Schwestergruppen sind umklammert: (A:1.02,B:1.84):0.59
- Dendrogramm (ultrametrisch)
  - Alle Arten haben gleichen Abstand zum Ursprung (Annahme gleicher Evol.geschw.)

**Maximum Parsimony (= Größte Sparsamkeit)**

- Stammbäume sind nicht richtig oder falsch, sondern am Einfachsten (und dadurch wahrscheinlicher)

**Molekulare Stammbäume**

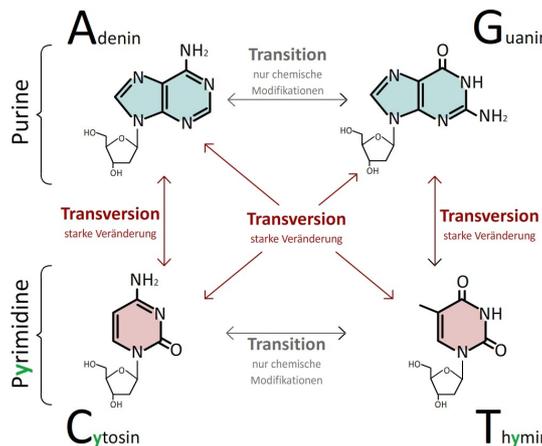
- Homologe Gene:  
<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Education/BLASTinfo/Orthology.html>



Paralog = Ein Gen dupliziert sich auf dem Genom einer Art

Ortholog = Ein dupliziertes Gen ist in verschiedenen Arten wieder zu finden (hat oft die gleiche Funktion)

- Transition vs. Transversion
  - Transitionen passieren leicht, wenig Gewichtung
    - A,G und C,T sind Strukturverwandt, Austausch möglich durch wenige chemische Modifikationen
  - Transversionen passieren nicht so einfach, mehr Gewichtung
    - A,C und G,T sind nicht so nah verwandt



Man gewichtet Mutationen unterschiedlich stark:

- Wenn ein Purin durch ein anderes Purin ausgetauscht wird, so gewichtet man diesen Austausch nur wenig, da dies durch einfache chemische Modifikation passieren kann
- Andere Austausche werden stärker gewichtet, da diese nicht so vergleichsweise einfach entstehen können
- Tipp: die Pyrimidine haben ein „y“ im Namen

- **Cytosin** **Thymin** Wobble-Basen
  - Mutationen an der dritten Stelle eines Triplets haben oft keine Auswirkung auf die Aminosäure-Sequenz (Bsp. Serin: **UCU**, **UCC**, **UCA**, **UCG**)
- Aminosäureaustausch
  - Wenn eine Aminosäure ausgetauscht wird, dann werden Austausche von Aminosäuren mit ähnlichen Eigenschaften weniger stark gewichtet
  - Austausche von zwei Aminosäuren, die sich nur wenig ähnlich sind, haben eine größere Gewichtung
- Problem Rückmutation:
  - Rückmutationen können nahezu nicht erkannt werden

### Hypothesen zur Entstehung des modernen Menschen

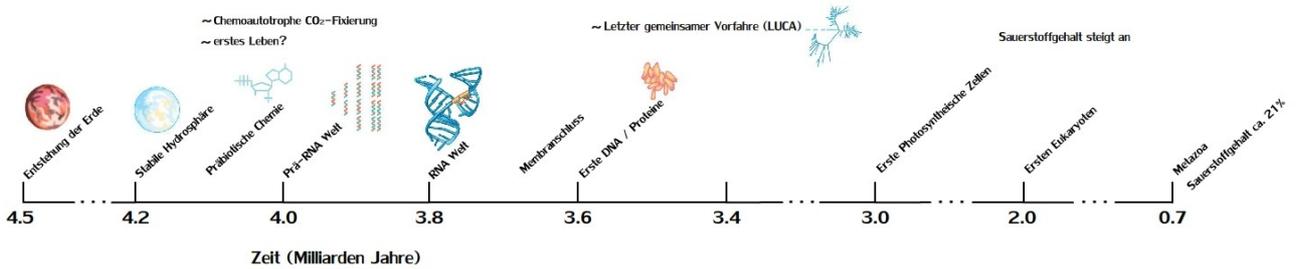
- Der *Homo erectus* ist aus Afrika einmal ausgewandert und aus den verschiedenen Linien entwickelte sich der *Homo sapiens* (ohne genetischen Austausch).
- Der *Homo erectus* ist aus Afrika einmal ausgewandert und unter ständigem genetischen Austausch entwickelte sich aus den verschiedenen Linien der *Homo sapiens*.
- Der *Homo erectus* wanderte aus Afrika aus und starb dann aus. Der *Homo sapiens* wanderte dann erneut aus.

### Alternative Verfahren

- Neighbor joining („Clustering“)
  - prozentuale Übereinstimmung von Sequenzbereichen
  - Minimierung der Summe aller Astlängen
- Maximum likelihood
  - Welche wahre Anordnung liegt der beobachteten Verteilung „wahrscheinlich“ zugrunde?
  - Die Anordnung hängt von einem unbekanntem Parameter ab, den man schätzt.

## ENDOSYMBIOSE UND EVOLUTION DER EUKARYOTA

Vermutlicher zeitliche Ablauf:



Die Position der Chemotrophen CO<sub>2</sub>-Fixierung ist noch sehr umstritten (4.5 – 3.8 Milliarden Jahre)  
 (Bild: Joyce G.F. Nature 418, verändert und mit Skript erweitert)

### Gemeinsamkeiten aller bekannten Organismen

- Glykolyse → meist D-Glukose als Energiequelle (Glukose → Pyruvat → ATP-Gewinnung)
- Energieäquivalent ATP
- Phospholipidmembran (Archea, Etherlipide)
- Basen Adenin, Cytosin, Thymin und Guanin
  - → RNA → Proteine (Translation, Transkription immer gleich)
  - Alle Proteine haben 20 gleichen Aminosäuren
- hohe K<sup>+</sup>-Konzentration haben alle Organismen gemein; Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup>-Gradient wird aufrecht erhalten

Tabelle aus dem Skript:

Eigenschaft	Bacteria	Archaea	Eucarya
Zellkern	Nein	Nein	Ja
Cytoskelett	Nein	Nein	Ja
Organellen	Nein	Nein	Ja
Ribosomen	70s	70s	80s
Endomembransystem	Nein	Nein	Ja
Chromosom	Circulär	Circulär	Linear
Peptidoglycane (Zellwand)	Ja	Nein	Nein
Zellmembran	Ester-Lipid	Ether-Lipid	Ester-Lipid
TATA-Box/TBP	Nein	Ja	Ja
Start-Aminosäure	fMet	Met	Met
Introns	Fast nie	Manchmal	Häufig

### Entstehung der Eukaryota

Gemeinsam mit Archaea

Ribosomen  
DNA-Replikation

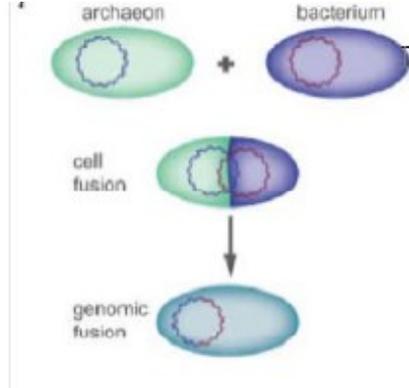
Gemeinsam mit Bacteria

Proteine und Enzyme  
Stoffwechsel

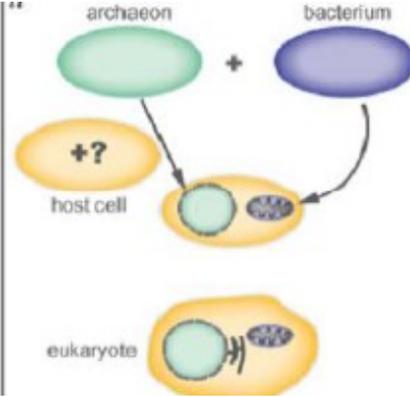
- Theorien:

(Bild aus dem Skript)

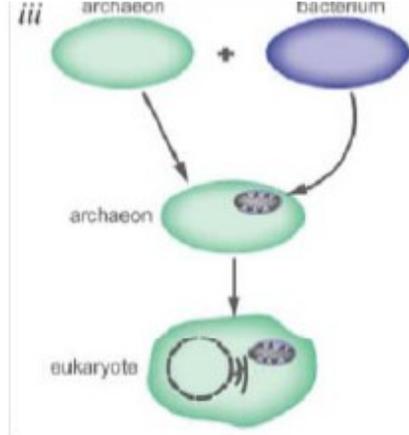
**Fusion von Archaea und Bacteria**



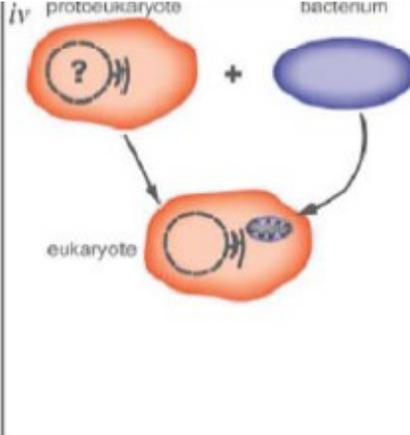
**Doppelte Endosymbiose**



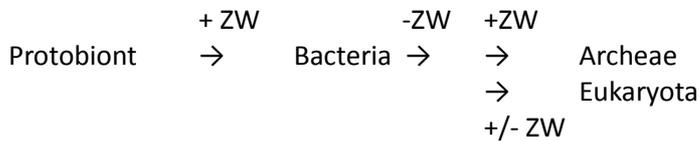
**Endosymbiose und Kernbildung**



**Protoeukaryot endosymbiose**



- Neomuran-Hypothese
  - Protobiont entwickelt Zellwand → Bacteria entsteht
  - Aus Bacteria entwickeln sich Archaea und Eukaryota → Zellwand geht teilweise verloren



**Sekundäre Endosymbiose**

Beispiel Wolllaus (Isopoda) → β-Proteobact. → γ-Proteobact.

**Beispiel für Endosymbiose Vorteile**

δ-Proteobakterium und methanogenes Archeon

aus orangischen Stoffen  
→ Acetat, H<sub>2</sub> und CO<sub>2</sub>

Aus Essigsäure → CO<sub>2</sub> und CH<sub>4</sub>  
Aus CO<sub>2</sub> + H<sub>2</sub> → CH<sub>4</sub> + 2 H<sub>2</sub>O

### **Gentransfer von Mito- und Plastiden DNA in den Kern**

Die meisten Gene wurden vom Mitochondrium (oder Plastid) in den Kern verlegt

Noch im Mito vorhanden (ca 16.500 bp)

- 2 Ribosomale RNA
- 22 tRNA
- 13 Untereinheiten von Atmungskette-Proteinen (alles Membranproteine, die in der Kernmembran stecken bleiben würden)

Nötig für den Gentransfer ist:

- Endosymbiont Lysis
- Gene (DNA) wandern in Kern
- Evolution von Proteintranslokation! (targeting signals!)
- Proteine gehen von Kern in den Endosymbionten

Dazu:

1. Zellwand (Peptidoglykan) ist verloren gegangen!
2. Phagosomate Membran muss weg!
3. Teilungssynchronität

### **Beispiel für künstlichen Gentransfer in den Kern**

Plastid bekommt einen Promotor, welcher KAN-Resistenz aktiviert, auf einen Vektor. Dieser Plastid wird in eine Host-Zelle gebracht. Nach kurzer Zeit kann dieser Promotor im Genom der Host-Zelle nachgewiesen werden (KAN-Resistenz).

### **Endosymbiosebeweise**

- Gentransfer ist in Experimenten bewiesen
- viele Zwischenstufen sind bekannt
- Genähnlichkeiten von Endosymbionten und rezenten Organismen

### **Evolution der Vielzelligkeit**

- Aus Flechten (vollendete Symbiose)
- Syncytialer Ursprung (wie bei Schleimpilzen; fiber-cells bei Trichoplax :- ) → Mehrere Kerne Zelle<sup>-1</sup>
- Koloniebildung (Volvox) → Zellen für Teilung und Zellen zur Bewegung

### **Betrügerzellen aus *Dictyostelium***

Es gibt Zellen in diesem Schleimpilz, die bevorzugt Sporenzellen aber nicht vegetative Zellen werden.

### **„Vielzelligkeit“ in Prokaryoten**

- Myxobakterien → bei schlechten Bedingungen bilden sie „Fruchtkörper“, ähnlich wie Pilze
- Cyanobakterien → können zwei Zelltypen ausbilden: 1. Photosynthese 2. Stickstofffixierung
- Actinomyceten → fädiges Wachstum und lineare Chromosomen

### **Probleme der Mehrzelligkeit**

- Weniger Nachkommen pro Zelle
- „Depezellen“ (Zellen, die Apoptose machen)

**SUPERGRUPPEN DER EUKARYOTA**

**Excavata:**

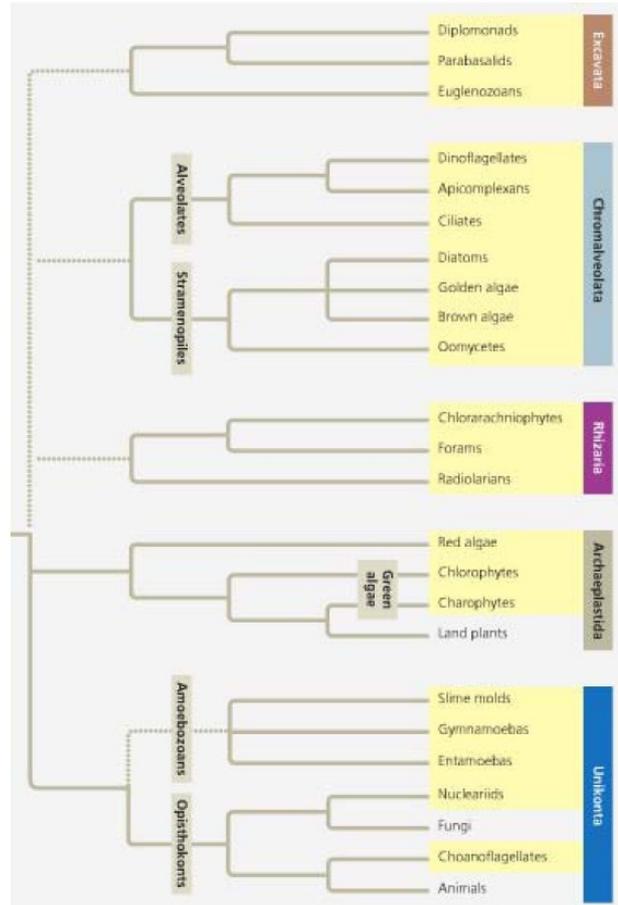
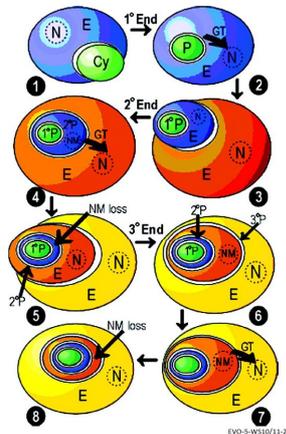
Stark reduzierte Mitochondrien. Diese aber nur Mito-DNA im Kern nachweisbar

- **Diplomonada**
  - Mitosomen (reduzierte Mitochondrien)
    - Nur Gärung!
- **Parabasilida**
  - Hydrogenosomen (reduz. Mitoch.)
    - Gärung → H<sub>2</sub> Produktion
- **Euglenozoa**
  - Riesenmitochondrium (Kinetoplast, kein Plastid)

**Chromalveolata:**

Tertiäre und quartäre Endosymbiose! Heterotrophe eukaryotische Zelle nimmt sek./tert. Endosymbionten auf.

- **Stamenophila**
  - *Phytophthora* ist ein Nutzpflanzenschädling



(Bilder aus dem Skript)

**Rhizaria:**

Exo- bzw. Endoskelett

- **Chlorachniophyta**
  - Sek. Endosymbiose von Grünalgen
  - „Nucleomorph“ und vier Chloroplasten-Membranen (? zuviel)

**Archaeplastida:**

Primäre Endosymbiose(!). Ein einmaliges Ereignis, Aufnahme eines Cyanobakteriums

- **Rotalgen**
  - Roter Farbstoff verdeckt Chlorophyll
- **Grünalgen**
  - Sind eigentlich nur eine paraphyletische Gruppe (mit Landpflanzen zusammen monophyletisch)

**Schwierigkeiten beim Landgang**

- UV-Strahlung ohne Ozonhülle zu stark → Ozonhülle erst durch hohe Sauerstoffkonz. in Atmosphäre
- Wassermangel → Wasserverlust muss verhindert werden + Wasserverteilung muss gewährleistet sein
- Gegen die Schwerkraft muss ein stabiler Stoff produziert werden (Lignin)
- Wie treffen die Gameten aufeinander? → Reduktion des Sporophyten (n)

**Unikonta:**

Ursprünglich nur ein einzelnes Flagellum (uniciliater Ur-Eukaryot).

Einmalige Ereignisse (nur hier!):

1. Gene für zwei Enzyme der Nukleotidbiosynthese nur hier nicht fusioniert
2. Gene für drei weitere Enzyme der Nukl.-Biosynthese nur hier fusioniert

- **Amoebozoa**

- Schleimpilzen (z.B. *Dictyostelium sp.*)
- Gymnamoeba (z.B. *Amoeba proteus*)

- **Opsithokonta**

- Pilze
- Tiere

### Stickstofffixierung

- Strikt anaerob (Sauerstoffbarriere nötig + Leghämoglobin), nur Prokaryoten:  $N_2 + 8 H^+ \rightarrow 2 NH_3 + H_2$
- Nitrogenase-Komplex (Fe, Mo)
- Zusammenleben, keine Endosymbiose! (peribacterial membrane)
- in mindestens 3 Gruppen (niedere Pflanzen + Cyanobakterien; höhere Pflanzen + Actinomyceten; Leguminosen + Rhizobien)
- Rhizobien werden mit Flavonoide angelockt
  - Bei Überdüngung geht die „Erzwingung“ der Symbiose verloren
- Rhizobienwachstum wird bei  $N_2$ -Mangel gehindert (Energieaufwendig 17 C's für ein  $N_2$ )

### Mykorrhiza (>80% der Landpflanzen)

- Phosphat im Boden ist oft als Kristall gebunden (organ. Säuren werden exportiert um Kationen zu binden und Phosphat frei zu geben, rund 25% des fixierten Kohlenstoffs gehen dabei drauf)
- Mykorrhiza verbessert u.a. die Phosphatversorgung (Erhöhung der absorptiven Oberfläche)
- Geosiphon: Hier ist Pilz der Makrosymbiont (Glomeromycota)
  - 1. Landgang Glomeromycota → Assoziation mit Cyanobact.
  - 2. Landgang Pflanzen → Mykorrhiza als Wurzel
  - 3. Höhere Pflanzen

### Prasiten

- Strigolacton: bevorzugt Gräser parasitiert
- „Geisterpflanzen“: Assoziiert mit Mykorrhiza und „stiehlt“ den Zucker → Keine Chlorophyll Ausbildung

### Assoziation von Pflanzen und Pilzen

- Haustorium (Pathogen) → Mehltau greift Weizen an
- Arbuskel (Symbiont) → VAM in Medicago-Wurzel