DOI:10.1002/biuz.201710622

Frühe Evolution

Wo lebten die ersten Zellen – und wovon?

William F. Martin | Verena Zimorski | Madeline C. Weiss

Der letzte gemeinsame Vorfahre allen Lebens (Luca – Last Universal Common Ancestor) nimmt eine zentrale Rolle bei Studien zur frühen Evolution und zum Ursprung des Lebens ein. Luca verbindet die abiotische Phase der Erdgeschichte mit den ersten geochemischen Spuren mikrobiellen Lebens. Bisher gab es keine Informationen, wo und wovon Luca gelebt hat. Eine neue Studie identifizierte 355 Gene, die über Lucas Lebensweise und seinen Lebensraum Auskunft geben.

ABB. 1 Tiefsee-Hydrothermalquellen waren vermutlich das Habitat von Luca: Weiße Raucher im Westpazifischen Ozean in ca. 1500 m Tiefe. Die „Schornsteine“ sind 20 cm breit und 50 cm hoch und geben 103 °C heißes Wasser ab. Bild: NOAA Photo Library.

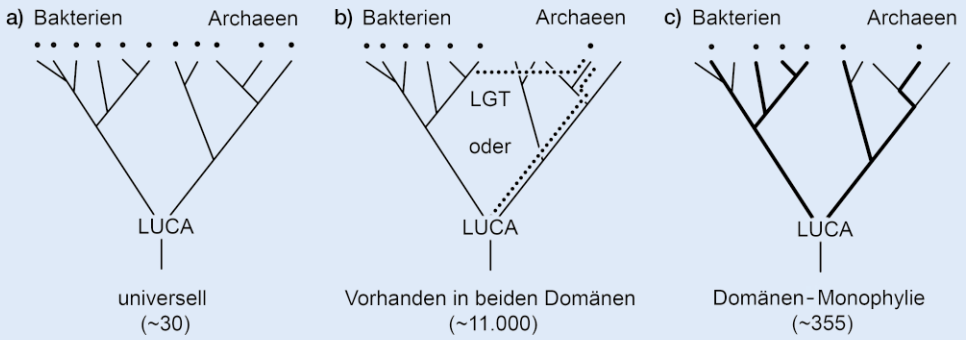
Online-Ausgabe unter: wileyonlinelibrary.com

© 2017 Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim

Das Leben ist eine chemische Reaktion, eine zwar sehr komplizierte, aber eine chemische Reaktion. In allen Formen des Lebens gibt es exergone (Energie liefernde) Reaktionen im zentralen Kern des Energiestoffwechsels, die jene chemische Energie liefern, die notwendig ist, um alle individuellen Reaktionen in der Zelle in die richtige Richtung zu steuern: weg vom Zustand des Gleichgewichts. Alle Lebewesen gehen auf einen gemeinsamen Vorfahren zurück, weil alle Zellen denselben universellen genetischen Code verwenden. Allen Lebewesen gemeinsam ist auch das Prinzip der Energiekonservierung. Aber die chemischen Reaktionen, die das Leben nutzt, damit Zellen Energie aus ihrer Umgebung umwandeln können, zeigen eine fast endlose Vielfalt.

Diese Vielfalt im Energiestoffwechsel war nicht vom Anfang an da, sondern hat sich entwickelt. Die ersten Zellen, die den genetischen Code nutzten, hatten ebenfalls einen Energiestoffwechsel. Wie haben die ersten Zellen gelebt? Wo haben sie gelebt und vor allem wovon? Diese Fragen haben wir mithilfe mikrobieller Genomdaten untersucht [1]. Die Daten sprechen dafür, dass der letzte universelle gemeinsame Vorfahr allen Lebens wahrscheinlich von Gasen lebte – Wasserstoff (H_2), Kohlenstoffdioxid (CO_2), Kohlenmonoxid (CO) und Stickstoff (N_2) – und zwar in einer Umgebung, die heutigen Tiefsee-Hydrothermalquellen (Abbildung 1) sehr ähnlich war. Diese Ergebnisse lieferten erste Einblicke in die Physiologie und das Habitat von Luca.

ABB. 2 | WEGE, UM RÜCKSCHLÜSSE AUF GENE VON LUCA ZU ZIEHEN



a) Gene, die universell in allen Genomen vorhanden sind, führen zu Luca. Ungefähr 30 Gene erfüllen dieses Kriterium [2], und circa 100, wenn ein paar Verluste erlaubt sind [3]. Die Anwesenheit der Gene wird jeweils mit schwarzen Punkten angezeigt.
b) Ein weiterer Weg, um Gene zu Luca zurückzuverfolgen: Gene, die sowohl in Archaeen als auch in Bakterien vorhanden sind, werden als Lucas Gene betrachtet [5]. Ein moderner Genomdatensatz von circa 11.000 Genen erfüllte dieses Kriterium [1]. Ein Genom mit 11.000 Genen ist allerdings viel zu groß für Luca. Viele Gene, die in den heutigen Bakterien und Archaeen vorhanden sind, gab es nicht in Luca, sie wurden zwischen Bakterien und Archaeen über die Domänengrenzen hinweg transferiert. In der Tat wurden tausende von Genen identifiziert, welche zwischen Bakterien und Archaeen transferiert wurden [6].
c) Durch das Betrachten der phylogenetischen Bäume können lateral transferierte Gene herausgefiltert werden. Was übrigbleibt sind Gene, die die Domänen-Monophylie erhalten. Gene, die nur in einem Bakterien- oder Archaeen-Phylum vorhanden sind, können das Ergebnis lateralen Gentransfers sein. Das Vorhandensein in zwei Phyla pro Domäne ist bei gleichzeitiger Domänen-Monophylie schwieriger durch lateralen Gentransfer zu erhalten. Solche Gene sind gute Kandidaten für Luca [1].

Rekonstruktion Lucas durch bioinformatische Analysen

Es gibt viele genombasierte Untersuchungen zu Luca. Diese lassen sich in zwei generelle Kategorien einteilen. Die klassische Herangehensweise ist, eine Stichprobe an Genomen aus allen Domänen des Lebens zu nehmen und herauszufinden, welche Gene allen Genomen gemeinsam sind. Gene, die in allen modernen Lebensformen vorkommen, waren im Rückschluss auch in Luca vorhanden (Abbildung 2a). Unter Anwendung strikter Kriterien für die Definition des universellen Auftretens von Genen (d. h. wirklich in allen Genomen der Stichprobe), konnten etwa 35 Gene auf Luca zurückgeführt werden [2]. Gene können aber in der Evolution auch verloren gehen, weshalb „universell vorhanden“ als Kriterium vielleicht zu strikt ist. Wenn die Kriterien ein wenig gelockert werden, um auch Genverluste erfassen zu können, wächst die Liste an universellen Genen auf ungefähr 100 Gene. Dabei werden Fälle einbezogen, bei denen ein Gen nur in einigen Linien verloren ging. Diese Gene sind dann immerhin annähernd universell [3]. Universell und annähernd universell konservierte Gene codieren typischerweise für Proteine, die mit Ribosomen, also der Translation, oder anderen Aspekten der Informations-Verarbeitung assoziiert sind. Dies zeigt, dass die ersten Zellen Energie nutzten, weil sie Ribosomen synthetisieren und die Translation in Gang bringen mussten. Die Proteinsynthese ist die kostspieligste Reak-

IN KÜRZE

- *Alle Lebewesen gehen auf **einen gemeinsamen Vorfahren** zurück: Luca (Last universal common ancestor).*
- *Wo haben die ersten Zellen gelebt? Wovon haben die ersten Zellen gelebt? Diesen Fragen ging eine neue Studie nach. Dabei wurden mittels bioinformatischer Analysen mikrobieller Genomdaten **355 Gene** identifiziert, die über Lucas Lebensweise und seinen Lebensraum Auskunft geben.*
- *Die ersten Zellen lebten wahrscheinlich in einer Umgebung, die heutigen **Tiefsee-Hydrothermalquellen** sehr ähnlich war.*
- *Luca war wahrscheinlich **anaerob, thermophil und lebte von Gasen**: Wasserstoff, Kohlendioxid, Kohlenmonoxid und Stickstoff. Sein Energiestoffwechsel ähnelt stark demjenigen heutiger acetogener Bakterien und methanogener Archaeen und zeigte zudem Ähnlichkeiten zu den geochemischen Reaktionen an Hydrothermalquellen.*
- *Kurze **Animationsfilme zum Ursprung des Lebens** und dem symbiotischen **Ursprung der Eukaryoten** finden Sie im Internet unter www.molevol.hhu.de/movies.html.*

© 2017 Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim

tion einer Zelle und kostet sehr viel ATP. Ungefähr 75 % der Zellenergie (ATP-Verbrauch) fließt in die Proteinsynthese [4]. Wer Gene hatte und Proteine synthetisierte, hatte daher Energie, aber woher?

Ein anderer Ansatz, um Lucas Eigenschaften aus Genomen abzuleiten, ist es, nicht einige Genverluste, sondern beliebig viele Genverluste zuzulassen. Dieses Vorgehen bei der Untersuchung der Genomdaten führt dazu, dass jedes Gen, das sowohl in Bakterien als auch in Archaeen vorkommt, auf Luca zurückzuführen ist [5]. Ein Problem dieses Ansatzes ist, dass Gene, die in Vertretern beider Domänen des Lebens vorhanden sind, auf zwei Wegen zu ihrer heutigen Verteilung gekommen sein könnten (Abbildung 2b).

Sie könnten entweder in Luca vorhanden gewesen und dann unterschiedlich verloren gegangen sein oder sie könnten in einer Linie entstanden sein, die lange nach Luca gelebt hat, und anschließend von Bakterien zu Archaeen (oder umgekehrt) über lateralen Gentransfer weitergegeben worden sein. Eine unserer aktuellen Arbeiten zeigt, dass tausende solcher Gentransfers zwischen Bakterien und Archaeen während der Evolution stattgefunden haben [6]. Evolutionär spät entstandene Gene, zum Beispiel diejenigen für Proteine der Sauerstoffatmung, wurden von den Bakterien über die Domänengrenze hinweg zu den Archaeen transferiert. Solche interdomän-transferierten Gene zeigen dieselbe *Verteilung* wie Gene, die in Luca vorhanden waren, d.h. sie sind in Bakterien und Archaeen vorhanden. Deshalb gilt: Gene, die in Bakterien und Archaeen vorkommen, müssen nicht bereits in Luca vorhanden gewesen sein. Sie könnten genau so gut spät in der Evolution entstanden und mittels lateralen Gentransfers zwischen den Domänen verteilt worden sein. Genstammbäume können hier weiterhelfen, denn sie zeigen, ob ein Gen über lateralen Gentransfer verteilt wurde oder nicht.

Zur Erforschung Lucas haben wir daher eine neue Herangehensweise mit Hilfe von Genomdaten gewählt (Abbildung 2c). Bei ca. 6.000.000 Proteinen, die in etwa 2.000 Genomen codiert sind, haben wir nicht nach den universellen Genen gesucht, und auch nicht nach den Genen, die nur in Archaeen und Bakterien vorkommen. Stattdessen haben wir gefragt: Welche Gene kommen zwar in Bakterien und Archaeen vor, aber nicht aufgrund von lateralem Gentransfer zwischen den Domänen? Diese Gene sollten in Luca vorhanden gewesen und seit Lucas Zeit vertikal innerhalb der Domänen vererbt worden sein. Wie aber identifiziert man diese Gene? Dazu muss man Stammbäume erstellen, viele Stammbäume und zwar von jedem Gen, das einen Stammbaum abbilden kann. Diese Stammbäume wurden anschließend nach zwei einfachen Kriterien gefiltert, die Gene mit lateralem Gentransfer (die Spreu) von solchen mit vertikaler Vererbung (dem Weizen) trennen sollten:

1. Das Gen (somit auch das korrespondierende Protein) sollte in mindestens zwei höheren Taxa der Bakterien und Archaeen vorhanden sein und
2. der korrespondierende Stammbaum des Proteins sollte eine Monophylie der Bakterien und der Archaeen zeigen.

Bei Genen (Proteinen), die diese beiden Kriterien erfüllen, ist es unwahrscheinlich, dass sie einem Gentransfer zwischen den Domänen unterlagen. Sie waren daher wahrscheinlich im Genom von Luca vorhanden. Zum Glück ist es nicht erforderlich, alle Stammbäume per Hand zu analysieren. Hierzu gibt es Hochleistungscomputer, die allerdings für unsere Berechnungen immer noch mehrere Monate benötigten. Als alle 11.093 Stammbäume, die Sequenzen aus Bakterien und Archaeen enthielten, nach Gentransfer zwischen den Domänen durchforstet waren, blieb nur eine Liste mit 355 Genen übrig. Diese 355 Gene definieren jeweils eine Proteinfamilie. Diese 355 Gene waren nicht ursprünglich allein anhand von Verteilungskriterien, sondern sie waren ursprünglich anhand von phylogenetischen Kriterien. Das hat es vorher nicht gegeben.

Was Lucas Gene und die ursprünglichen Mikroben gemeinsam haben

Die Überraschung war nicht die Anzahl an Genen, die wir gefunden haben (355), sondern wofür die Gene codieren. Für mehr als die Hälfte der Proteinfamilien gab es Informationen über die biochemische Funktion des codierten Proteins in den Datenbanken. Lucas Gene codierten für Enzyme, die typisch für heutige Zellen sind, die in strikter Abwesenheit von Sauerstoff von Substanzen leben, die nachweislich auf der frühen Erde vorkamen – H_2, CO_2, CO, N_2. Der Kern des Energiestoffwechsels von Luca ähnelt damit stark demjenigen in heutigen anaeroben, wasserstoffabhängigen Chemolithoautotrophen. Kurz gesagt, Luca hatte einen Lebensstil, der sehr ähnlich zu dem einiger heutiger Prokaryoten ist: den acetogenen Bakterien und den methanogenen Archaeen. Acetogene Bakterien bilden aus den Substraten Kohlendioxid und Wasserstoff (Elektronendonor) das Endprodukt Essigsäure, während die methanogenen Archaeen aus denselben Substraten Methan als Endprodukt bilden. Der Energiestoffwechsel in beiden Gruppen dieser modernen anaeroben autotrophen Mikroben zeigt somit Ähnlichkeiten zu den geochemischen Reaktionen an Hydrothermalquellen.

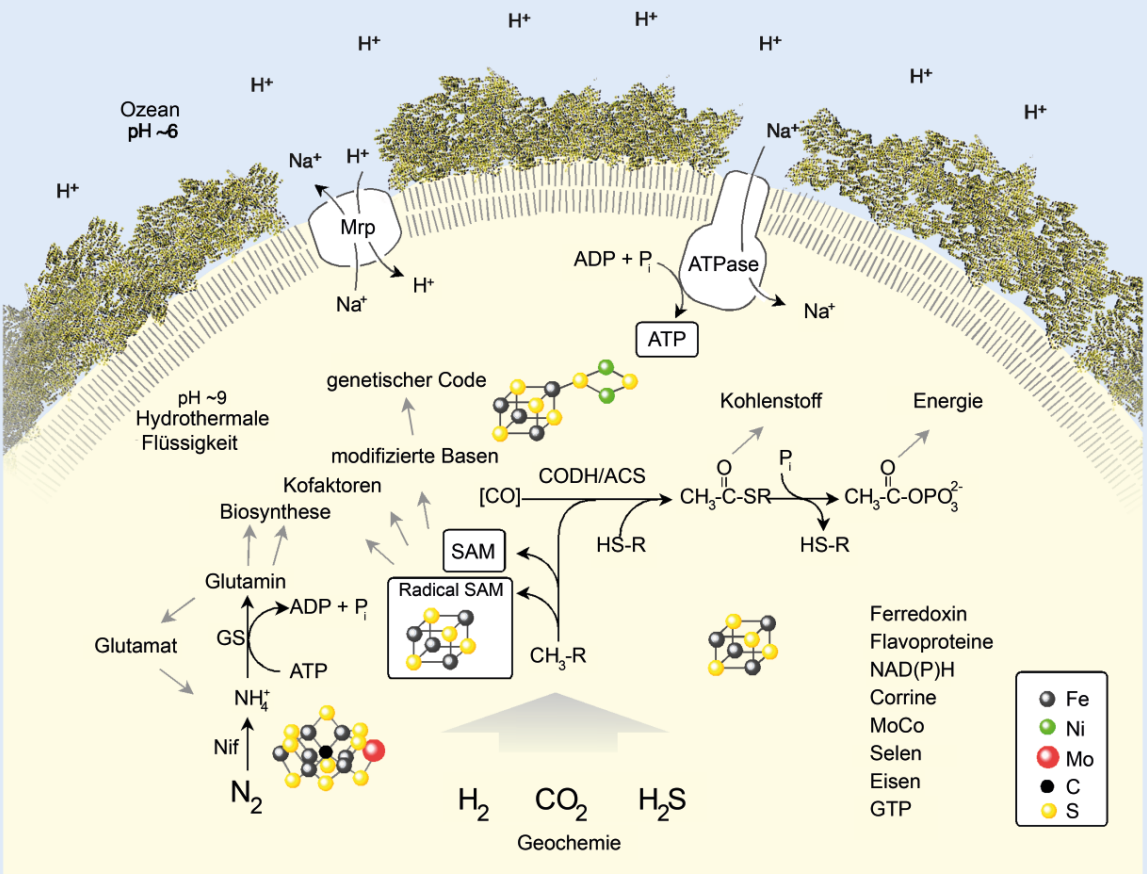
Acetogene Bakterien und methanogene Archaeen nutzen den an geochemische Reaktionen erinnernden reduktiven Acetyl-CoA-Weg (auch Wood-Ljungdahl-Weg genannt) als Hauptweg der CO_2-Fixierung. Der reduktive Acetyl-CoA-Weg ist der ursprünglichste von sechs bekannten Wegen der CO_2-Fixierung und der einzige, der sowohl in Archaeen als auch in Bakterien vorkommt. Der Acetyl-CoA-Weg gliedert sich in zwei Segmente: die Methyl-Synthese und die Acetyl-Synthese. Während die Methyl-Synthese durch Wasserstoff und CO_2 bei Archaeen und Bakterien von jeweils anderen, strukturell nicht verwandten Enzymen und verschiedenen Kofaktoren katalysiert wird, ist die Acetyl-Synthese durch Methylgruppen und Kohlenmonoxid gleichartig und konserviert unter den Archaeen und Bakterien und es werden ausschließlich Übergangsmetalle zur Katalyse genutzt. Als Konsequenz nutzen die acetogenen Bakterien Kohlendioxid und Wasserstoff

© 2017 Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim

(Elektronendonor) als Substrate, um daraus das Endprodukt Essigsäure zu bilden. Die Methanogenen bilden aus denselben Substraten Methan als Endprodukt. Diese Unterschiede deuten daraufhin, dass die Acetyl-Synthese im letzten gemeinsamen Vorfahren aller Mikroben vorhanden war, die Methyl-Synthese sich jedoch später und unabhängig voneinander in den Abstammungslinien, die zu den Acetogenen und Methanogenen führten, entwickelte. In Luca wurden nur Gene des reduktiven Acetyl-CoA-Wegs gefunden. Somit sprechen die Daten dafür, dass Luca diesen Weg der CO_2-Fixierung nutzte, wie die heutigen acetogenen Bakterien und methanogenen Archaeen.

Aber Lucas Energiestoffwechsel war vermutlich noch einfacher als der heutiger Acetogener und Methanogener. Wir fanden zum Beispiel keine Hinweise auf Proteine, die an der sogenannten Elektronenbifurkation [7] beteiligt sind: Wenn moderne Methanogene und Acetogene CO_2 mit Elektronen aus H_2 reduzieren, müssen sie zunächst reduziertes

ABB. 3 | HAUPTINTERAKTIONEN VON LUCA



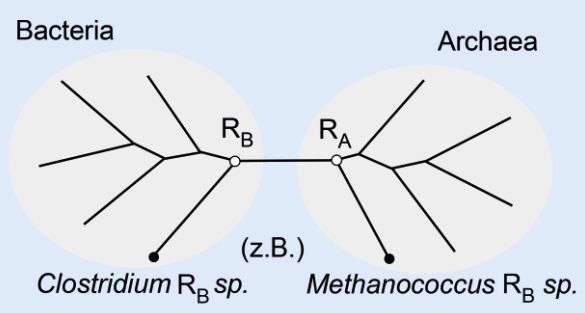
Gezeigt werden die Hauptinteraktionen von Luca mit seiner geochemischen Umgebung, wie sie von den Genomdaten abgeleitet werden können. Diese Umgebung war vermutlich heutigen Hydrothermalquellen ähnlich [1]. Luca lebte von Gasen (H_2, CO_2, H_2S, CO, N_2), die Ausgangspunkt der Energiegewinnung und der Biosynthese von Kofaktoren, modifizierten Basen und des genetischen Codes waren.
In Luca waren Ferredoxin (mit 4Fe-4S Cluster; schematisch links neben Ferredoxin dargestellt), Flavoproteine, Reduktionsäquivalente (NAD(P)H), Corrine, Molybdän-Cofaktoren (MoCo), Selen, Eisen und GTP vorhanden. Ein Na^+/H^+-Antiporter (Mrp; links oben) könnte einen geochemischen pH-Gradienten wie er in alkalinen Hydrothermalquellen vorkommt, in einen stabileren Na^+-Gradienten umgewandelt haben, um eine erste Na-abhängige ATP-Synthase anzutreiben.
Luca besaß unbestreitbar Gene, weil er den genetischen Code besaß. Die Frage, welche Gene hier vorhanden waren, war bisher schwierig zu beantworten. Übergangsmetalle (Fe, Ni, Mo) sind im katalytischen Zentrum (schematisch dargestellt) der Nitrogenase (Nif) und der CODH/ACS vorhanden und spielen somit eine wichtige Rolle beim Energiestoffwechsel und bei Biosynthesen. Die Abbildung macht keine Aussagen über die Quelle des Kohlenmonoxids in ursprünglichen Metaboliten (entweder unkatalysiert z. B. über die Wassergas-Shift-Reaktion oder katalysiert von Übergangsmetallen). Daher wurde Kohlenmonoxid durch [CO] dargestellt. Für weitere Einzelheiten siehe [1].
Abkürzungen: CODH/ACS, Kohlenstoffmonoxid Dehydrogenase/Acetyl CoA-Synthase; Nif, Nitrogenase; GS, Glutaminsynthase; Mrp, MrP Typ Na^+/H^+ Antiporter; CH3-R, Methylgruppen; HS-R organisches Thiol.
Bild: mit freundlicher Genehmigung der Nature Publishing Group entnommen aus [1].

© 2017 Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim

Ferredoxin erzeugen, was nur über einen bioenergetischen Trick geht: Um ein Elektron im Elektronenpaar von H_2 energetisch „bergauf“ auf Ferredoxin zu befördern, wird das andere energetisch „bergab“ geschickt, zum Beispiel auf NAD^+ bei den Acetogenen, oder auf das Heterodisulfid CoM-S-S-CoB bei den Methanogenen. Elektronenbifurkation ist eine neue Art der energetischen Kopplung im Stoffwechsel, sie wurde von Rolf Thauer und Wolfgang Buckel in Marburg entdeckt [7] und ist erst seit etwa zehn Jahren bekannt. Und woher bezog Luca reduziertes Ferredoxin? Möglicherweise direkt von der FeS-haltigen geochemischen Umwelt, in der Luca selbst gelebt hat (Abbildung 3).

Die Phylogenien der 355 Proteinfamilien in unserer Analyse haben Bakterien auf der einen Seite der Wurzel und Archaeen auf der anderen Seite. „Reziprok gewurzelt“ ist der technische Ausdruck für solche Stammbäume, ein schematisches Beispiel für einen reziprok gewurzelten Baum wird in Abbildung 4 gezeigt. Für Bäume, in denen die Archaeen und Bakterien monophyletisch waren, definiert der Ast, der die Domänen verbindet, zugleich die Wurzel beider Teilbäume. Setzten die Bakterien im Teilbaum für die Archaeen an einem Ast an, der zu einer *Methanococcus*-Art führt, so erscheint diese als das frühestabzweigende Archaeon. Analog verhält es sich bei den Bakterien, sollte der Archaeen-Ast bei einem *Clostridium*-Vertreter ansetzen. In einigen Fällen kann der frühest abzweigende Ast Vertreter mehrerer Taxa enthalten. In solchen Fällen zählt man die einzelnen Vertreter anteilig. Experten werden merken, dass an der Wurzel entweder der Ast mit vielen Arten („Blätter” ist hierfür der Fachausdruck) oder mit wenigen Arten (Blättern) als die ursprüngliche Gruppe angesehen werden kann. In solchen Fällen kann man sowohl die Anzahl der Blätter als auch die Astlängen (Wurzel bis Spitze) hinzuziehen, um den frühesten Abzweig zu ermitteln (für Details, siehe [1]). Die reziprok gewurzelten Bäume können genutzt werden, um zu fragen, welche modernen Gruppen der Mikroben am tiefsten in den phylogenetischen Stammbäumen abzweigen. Erneut war die Antwort: Acetogene (Clostridien) und Methanogene. Es gab zudem Hinweise darauf, dass Luca thermophil war, da Gene für das Enzym Reverse Gyrase vorhanden waren. Dieses katalysiert ein ATP-abhängiges positives Supercoiling (Überspiralisierung der DNA), wodurch DNA repariert und stabilisiert wird. Reverse Gyrase ist typisch für hyperthermophile Organismen. Auch waren Lucas Enzyme übersät mit Übergangsmetallen als Elektronenträger und Katalysatoren, insbesondere mit FeS- und FeNiS-Zentren. Zusammenfassend deutet unsere Analyse darauf hin, dass der letzte gemeinsame Vorfahre aller Zellen in einer heißen Umgebung, in der Metalle und metallische Sulfide reichlich vorkommen, mit Gasen als Kohlenstoff- und Energiequelle heranwuchs (Abbildung 3).

ABB. 4 | EIN REZIPROK GEWURZELTER BAUM FÜR BAKTERIEN UND ARCHAEEN



R_B, Wurzel (engl. root) für die Bakterien. R_A, Wurzel für die Archaeen.

Lucas Nachfahren

Wo leben Acetogene und Methanogene heutzutage? Sie bewohnen viele strikt anaerobe Habitate, in denen H_2 als wichtigster chemischer Treibstoff für die CO_2-Reduktion reichlich vorkommt. Das kann der Verdauungstrakt von Tieren sein, welcher bekanntlich keine ursprüngliche Umgebung ist. Oder es kann organisches Sediment am Seegrund oder in Ozeanen sein, was ebenfalls keine ursprüngliche Umgebung ist, weil es vor vier Milliarden Jahren zu Lucas Zeit kein fermentierbares organisches Sediment gab [8]. Oder es kann die Erdkruste sein, die eine ursprüngliche Umgebung ist. Sowohl Methanogene, als auch Acetogene leben in der Erdkruste [9, 10] und gewinnen ihre Energie durch die Produktion von Methan oder Acetat aus H_2, CO_2 und CO. Auf der frühen Erde war alles strikt anaerob, weil Sauerstoff ein Produkt der biologischen Evolution ist. Es gab reichlich CO_2, vielleicht 1000-mal mehr als heute in den Ozeanen vorkommt, während das Angebot an Wasserstoff beschränkter war. Woher kam dann H_2 als Treibstoff für Lucas Stoffwechsel?

Heute gibt es zwei Hauptquellen für Wasserstoff in der Umwelt. Einerseits wird H_2 von Mikroben während der Fermentation von faulender Biomasse produziert, andererseits wird H_2 geochemisch in der Erdkruste durch einen Prozess gebildet, der Serpentinisierung heißt – benannt nach dem Mineral Serpentinit ($Mg_{2,85}Fe_{0,15}Si_2O_5(OH)_4$), das dabei gebildet wird. Dieser Prozess tritt auf, wenn Wasser durch die Kruste hydrothermaler Systeme zirkuliert. Zu Lucas Zeit gab es keine Biomasse, die hätte fermentiert werden können. Luca war ein Pionier auf einem zuvor unbesiedelten Planeten voller Gestein, Wasser und CO_2. Biologischer Wasserstoff war somit nicht verfügbar. Geochemischer Wasserstoff war dagegen im Überfluss vorhanden, da Hydrothermalquellen seit dem Vorkommen von Wasser auf der Erde reichlich Wasserstoff produzieren [11]. Wenn Methanogene und Acetogene die ersten Zellen auf der Erde gewesen sind, wie es Lucas Daten nahelegen, und sie in der Erdkruste lebten, könnte es sein, dass sie noch heute am selben Ort leben, an dem Leben entstand? Ja – sie leben noch im selben chemischen Habitat, aber nicht am gleichen Ort im engeren Sinne, weil die Erdkruste im Lauf der Jahrmillionen ständig durch den Erdmantel über Subduk-

© 2017 Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim

tion (ein nach unten gerichteter Fluss) und Wiederauftreten als Magma an Spreizungszonen erneuert wird. Die ökologische Nische der Tiefseekruste ist jedoch uralt.

Die Serpentinisierung als Quelle des Lebens

Wasserstoff stammt von Interaktionen zwischen Gestein und Wasser in der Erdkruste. Der Prozess der Serpentinisierung wurde von Geochemikern gut charakterisiert [11]. Dabei wird Wasser (durch die Erdanziehungskraft) bis kilometertief in Rissen der Erdkruste nach unten gezogen. Die Tiefseekruste besteht hauptsächlich aus Eisen-Magnesium-Silikaten. Vor vier Milliarden Jahren (und zum größten Teil auch noch heute) lag das Eisen vorwiegend in der Oxidationsstufe Fe^{2+} vor, wie im Mineral Olivin ($Mg_{1,8}Fe_{0,2}SiO_4$), das mit Wasser während der Serpentinisierung reagiert (siehe unten stehende Reaktionsgleichungen). Dabei wird Fe^{2+} zu Fe^{3+}, wie es im Magnetit vorliegt. Fe^{3+} hat ein Elektron weniger als Fe^{2+}, und Fe^{2+} wird durch Wasser oxidiert. Während der Serpentinisierung werden die Elektronen auf Wasser übertragen und dabei Wasserstoff erzeugt. H_2 ist als Gas im Ausstrom hydrothermaler Systeme in Konzentrationen der Größenordnung von 10 mM oder mehr gelöst [12] und wird in den Ozean abgegeben.

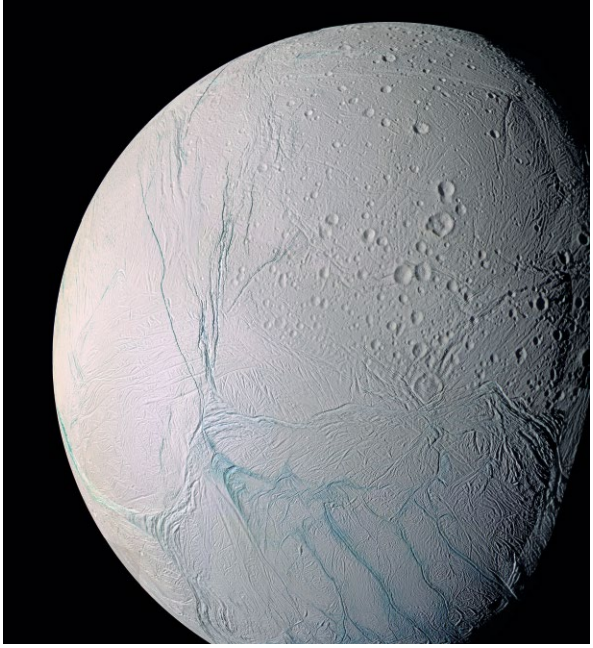
$2\ Mg_{1,8}Fe_{0,2}SiO_4$ (Olivin) + $3\ H_2O \rightarrow Mg_{2,85}Fe_{0,15}Si_2O_5(OH)_4$ (Serpentinit) + $Mg_{0,75}Fe_{0,25}(OH)_2$ (eisenhaltiges Bucit)

$57\ Mg_{0,75}Fe_{0,25}(OH)_2$ (eisenhaltiges Brucit) + $30\ SiO_2$ (aq) $\rightarrow 15\ Mg_{2,85}Fe_{0,15}Si_2O_5(OH)_4$ (Serpentinit) + $23\ H_2O$ + $4\ Fe_3O_4$ (Magnetit) + $4\ H_2$

Während der Serpentinisierung können Elektronen auch auf CO_2 übertragen und organische Verbindungen sowie Methan generiert werden [13]. Dieser Prozess der organischen Synthese innerhalb der Erde ist sehr interessant, sowohl im Kontext der frühen Erde als auch im Kontext der frühen Evolution [14]. Die Gesamtreaktion, die Methan in hydrothermalen Systemen erzeugt (geochemische Methanogenese), ist dieselbe, die methanogene Archaeen heute in ihrer Energiegewinnungsreaktion (biologische Methanogenese) nutzen, lediglich die chemischen Intermediate sind verschieden: $4H_2 + CO_2 \rightarrow CH_4 + 2H_2O$. Die Reaktion läuft ab, weil sie Energie freisetzt, sowohl für die Erde als auch für das Leben. Die Ursprünglichkeit der Methanbildung passt gut zum Konzept der methanogenen Archaeen als eine Form der Ur-Mikroben. Das macht die Serpentinisierung – die spontane Reduktion von CO_2 zu Methan – von allen bislang bekannten, natürlich auftretenden geochemischen Redoxreaktionen zur einzigen, die Ähnlichkeiten mit den bioenergetischen Kernreaktionen moderner methanogener Archaeen hat. Lucas Gene weisen sehr deutlich auf eine frühe Abstammung der Methanogenen unter den Archaeen hin und dies passt zur biochemischen Ursprünglichkeit der Methanbildung, die Biologen eigentlich schon immer vermutet haben [15].

Es ist bemerkenswert, dass keine Gene für die Nutzung von Licht als Energiequelle in Lucas Genom auftauchten.

ABB. 5 Der Mond Enceladus – könnte es auch hier Leben geben? Bild: NASA/JPL/Space Science Institute.



Luca lebte von chemischer Energie. Alles was für Lucas Gedeihen erforderlich war, war in Gestein, Metallen, CO_2, Wasser und H_2 aus hydrothermaler Aktivität vorhanden. Weder Sonnenlicht noch ultraviolettes Licht waren erforderlich, um Luca zum Leben zu erwecken oder am Leben zu halten. Daraus folgt, dass auf der Suche nach weiterem Leben in unserem Sonnensystem Licht kein limitierender Faktor sein muss. Wenn man nach außerirdischem Leben sucht, geraten daher weit entfernte Monde wie Enceladus (Abbildung 5) in den Fokus des Interesses: Er umkreist Saturn und hat einen flüssigen Ozean aus Wasser, einen steinernen, metallreichen Kern und eine dramatische hydrothermale Aktivität (Serpentinisierung?) an seinem Südpol [16]. So eine chemische Umgebung könnte prinzipiell das Entstehen eines Organismus wie Luca, unserem eigenen gemeinsamen Vorfahren, unterstützen. Ob zukünftige Missionen zu Enceladus Hinweise für die Existenz von komplexen chemischen Reaktionen erbringen werden, oder gar molekulare Bausteine des Lebens ergeben könnten, bleibt abzuwarten. Wir sollten aber investieren, um Raumfahrzeuge zu bauen, die zum Saturn fliegen, einen genaueren Blick auf Enceladus werfen und diesen an die Erde übermitteln. Es ist durchaus möglich, dass zumindest eine interessante Gestein-Wasser-Kohlenstoff-Chemie dort in völliger Dunkelheit, unter dem Eis eines weit entfernten Mondes stattfindet.

Zusammenfassung

Der letzte universelle gemeinsame Vorfahre allen Lebens (Luca) wurde lange als der gemeinsame Vorfahre von Bakterien, Archaeen und Eukaryoten betrachtet. Neue Stammbäume des Lebens zeigen jedoch den Ursprung der Eukary-

© 2017 Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim

oten innerhalb der Archaeen, somit wird Luca zum gemeinsamen Vorfahren der Bakterien und Archaeen. Informationen über Lucas Lebensraum und Lebensweise (Physiologie) gab es bisher nicht. Eine neue Arbeit konnte die mikrobielle Ökologie Lucas nun rekonstruieren. Nach phylogenetischen Kriterien gehen 355 Gene (Proteinfamilien) auf Luca zurück. Danach war Luca anaerob, CO_2- und N_2-fixierend, H_2-abhängig und thermophil. Lucas Proteine waren reichlich mit FeS-Zentren und radikalen Reaktionsmechanismen ausgestattet und erforderten Kofaktoren, bei denen Übergangsmetalle eine tragende Rolle spielen. Luca bewohnte eine geochemisch aktive Umgebung, die reich an H_2, CO_2 und Eisen war. Diese mikrobielle Ökologie ähnelt der heutiger acetogener Bakterien und methanogener Archaeen, den physiologisch ursprünglichsten Mikroben.

Summary

How, and where, did the first cells on Earth grow?

The last universal common ancestor of all cells (Luca) was long considered as the common ancestor of bacteria, archaea and eukaryotes. New trees of life have a host for the origin of mitochondria (of eukaryotes) branching within the archaea, making Luca the common ancestor of bacteria and archaea. New comparative genomic investigations have reconstructed Luca's microbial ecology. The 355 protein families that trace back to Luca by phylogenetic criteria describe Luca as anaerobic, CO_2- and N_2-fixing, H_2-dependent and thermophilic. Luca's biochemistry was replete with FeS clusters and radical reaction mechanisms, its cofactors reveal an essential role for transition metals in its metabolism. Luca lived in an anaerobic geochemical active environment rich in H_2, CO_2 and iron. This lifestyle is similar to modern acetogens (bacteria) and methanogens (archaea), the physiologically most ancient microbes.

Schlagworte

Letzter universeller gemeinsamer Vorfahre allen Lebens (Luca). Serpentinisierung, Hydrothermalquellen, Methanogene, Acetogene, Ursprung des Lebens

Literatur

[1] M. C. Weiss, F. L. Sousa, N. Mrnjavac, S. Neukirchen, M. Roettger, S. Nelson-Sathi, W. F. Martin, *The physiology and habitat of the last universal common ancestor*, Nat. Microbiol. 2016, 1, 16116.

[2] R. L. Charlebois, W. F. Doolittle, *Computing prokaryotic gene ubiquity: Rescuing the core from extinction*, Genome Res. 2004, 14, 2469–2477.

[3] P. Puigbò, Y. I. Wolf, E. V. Koonin, *Search for a ‚Tree of Life' in the thicket of the phylogenetic forest*, J. Biol. 2009, 8, 59.

[4] H. Stouthamer, *Energy yielding pathways in The bacteria* (Hrsg. I. C. Gunsalus, R. Y. Stanier), Vol. 4, Academic Press, New York, 1978, 389–462.

[5] F. Baymann, E. Lebrin, M. Brugna, B. Schoepp-Cothenet, M.-T. Giudici-Orticoni, W. Nitschke, *The redox protein construction kit: Pre-last universal common ancestor evolution of energy-conserving enzymes*, Phil. Trans. R. Soc. Lond. 2003, 358, 267–274.

[6] S. Nelson-Sathi, F. L. Sousa, M. Roettger, N. Lozada-Chávez, T. Thiergart, A. Janssen, D. Bryant, G. Landan, P. Schönheit, B. Siebers, J. O. McInerney, W. F. Martin, *Origins of major archaeal clades correspond to gene acquisitions from bacteria*, Nature 2015, 517, 77–80.

[7] W. Buckel, R. K. Thauer, *Energy conservation via electron bifurcating ferredoxin reduction and proton/Na^+ translocating ferredoxin oxidation*, BBA Bioenergetics. 2013, 1827, 94–113.

[8] P. Schönheit, W. Buckel, W. F. Martin, *On the origin of heterotrophy*, Trends Microbiol. 2015, 24, 12–25.

[9] F. H. Chapelle, K. O'Neill, P. M. Bradley, B. A. Methé, S. A. Ciufo, L. L. Knobel, D. R. Lovley, *A hydrogen-based subsurface microbial community dominated by methanogens*, Nature 2002, 415, 312–315.

[10] M. A. Lever, V. B. Heuer, Y. Morono, N. Masui, F. Schmidt, M. J. Alperin, F. Inagaki, K.-U. Hinrichs, A. Teske, *Acetogenesis in deep subseafloor sediments of the Juan de Fuca Ridge Flank: A synthesis of geochemical, thermodynamic, and gene-based evidence*, Geomicrobiol. J. 2010, 27, 183–211.

[11] W. Bach, H. Paulick, C. J. Garrido, B. Ildefonse, W. P. Meurer, S. E. Humphris, *Unraveling the sequence of serpentinization reactions: Petrography, mineral chemistry, and petrophysics of serpentinites from MAR 15°N (ODP Leg 209, Site 1274)*, Geophys. Res. Lett. 2006, 33.

[12] M. J. Russell, A. J. Hall, W. Martin, *Serpentinization as a source of energy at the origin of life*, Geobiology 2010, 8, 355–371.

[13] G. Proskurowski, M. D. Lilley, J. S. Seewald, G. L. Früh-Green, E. J. Olson, J. E. Lupton, S. P. Sylva, D. S. Kelley, *Abiogenic hydrocarbon production at Lost City hydrothermal field*, Science 2008, 319, 604–607.

[14] T. M. McCollom, *Abiotic methane formation during experimental serpentinization of olivine*, Proc. Natl. Acad. Sci. USA 2016, 113, 13965–13970.

[15] K. Decker, K. Jungermann, R. K. Thauer, *Energy production in anaerobic organisms*, Angew. Chem. Int. Ed. 1970, 9, 138–158.

[16] H.-W. Hsu, F. Postberg, Y. Sekine, T. Shibuya, S. Kempf, M. Horányi, A. Juhász, N. Altobelli, K. Suzuki, Y. Masaki, T. Kuwatani, S. Tachibana, S. Sirono, G. Moragas-Klostermeyer, R. Srama, *Ongoing hydrothermal activities within Enceladus*, Nature 2015, 519, 207–210.

Die Autoren

William F. (Bill) Martin wurde 1957 in Bethesda, Maryland (USA) geboren. Er kam 1981 nach Deutschland und begann sein Studium der Biologie an der Technischen Universität Hannover, das er 1985 mit dem Diplom abschloss. Er promovierte 1988 am Max-Planck-Institut für Züchtungsforschung in Köln unter Prof. Heinz Saedler in Genetik. Anschließend ging er als Post-Doc an die Technische Universität Braunschweig und habilitierte dort im Jahr 1992 am Institut für Genetik, Prof. Rüdiger Cerff. 1999 wurde er zum Professor an die Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf berufen. Seine Hauptinteressen sind die Gebiete der frühen Evolution und der Endosymbiose.

Verena Zimorski wurde 1978 in Oberhausen (Deutschland) geboren. Sie studierte Biologie (Diplom) an der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf, wo sie 2010 in Biologie promovierte. Seitdem führt sie ihre Forschung in Bill Martins Gruppe fort.

Madeline C. Weiß wurde 1989 in Geseke (Deutschland) geboren. Sie begann 2009 ihr Studium der Biologie an der Universität Kassel, das sie 2013 mit dem Bachelor abschloss. Sie setzte ihr Studium der Biologie an der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf fort und schloss es mit dem Master mit Schwerpunkt Bioinformatik im Jahre 2015 ab. Seitdem promoviert sie in Bill Martins Gruppe.

Korrespondenz:
Prof. Dr.
William F. Martin
Institute of Molecular Evolution
Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf
Universitätsstraße 1
40225 Düsseldorf
E-Mail: bill@hhu.de

© 2017 Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim