

Horizontální přenos genetické informace

Hlavní přechodové události v evoluci

Petr Šíma, Ilja Trebichavský

Autoři věnují honorář Nadaci Živa

„Poznání je zkušenost, vše ostatní je pouze informace“.
Albert Einstein

Všechny živé organismy jsou charakterizovány jedinečnou informací, která je zapsána v lineárním sledu jednotlivých nukleotidů v jejich DNA, případně RNA, jako genetický kód. Tento zápis předává předchozí generace a shrnuje zkušenost všech předků, jak přežít. Organismy mají tudíž dvojitou podstatu: existují jako samostatné formy a zároveň v sobě zahrnují poselství, které předávají budoucím generacím. Poselství s optimálním návodem jak přežít, jsou reprodukována, kdežto méně vhodné instrukce zanikají i se svými nositeli. Tato dvojitá podstata je základním znakem života na Zemi, protože umožňuje jeho evoluci.

Předávané genetické kódy však nezůstávají stejné. Genová frekvence v určité populaci druhu je sice v daném prostředí receptem na přežití, avšak životní podmínky se mění. Organismy na tyto změny reagují změnami ve svých genomech, nejen vnitřní přestavbou genomů (např. mutacemi), ale také v důsledku přijetí cizí genetické informace. Přírozený výběr pak vyselektuje organismy, jejichž nově nastavené genomy dovolují přežít v pozměněných podmínkách, takže mohou toto nové poselství předat dále. To je motorem biologické rozmanitosti.

Donedávna byla většina biologů přesvědčena, že mechanismy zajišťující nová nastavení genů selektivními tlaky přírodního výběru spočívají hlavně v mutacích, případně jsou způsobeny přestavbou genů (jejich tandemovou duplikací, rozpojováním a novým spojováním genových úseků apod.). Minule jsme si však ukázali, že bakteriální a eukaryotické buňky si vyměňují genetickou informaci i přes druhové bariéry a že genomy živých organismů jsou genomy složené, synologní (Živa 2006, 1: 2–5). Dá se proto s jistotou předpokládat, že horizontální přenos genetické informace byl v dobách hlavních přechodových událostí podstatnou součástí vzniku biodiverzity.

O důkazech a jejich pravdivosti

Vracíme-li se k počátkům života, nacházíme stále méně fosilních záznamů tehdejších živých forem. Mnohdy je určení směrů evoluce nezřetelné a navíc milníky — fosilie, které jsme považovali za hlavní ukazatele evoluční cesty, jsou klamné, často zavádějící do slepých uliček, jak dokládá např. ediakarská fauna. Evoluce se ubírala jinudy.

Nelze přesně určit začátek evoluce, jako nelze přesně označit prvotní organismus.

Fosilní nálezy a embryologické srovnávací studie dosvědčují mnohost výchozích bodů, z nichž se začala evoluce odvíjet, a rovněž dokládají rozmanitost cest, po nichž se formy života ubíraly. Další objevy, nové nálezy a jejich vzájemná porovnání ukáží, do jaké míry jsme cesty evoluce rekonstruovali správně.

Základním rysem evoluce je její neopakovatelnost daná výběrem jediné možnosti z mnoha jiných. Je proto třeba uvažovat o podmínkách, které panovaly v rozhodujících

etapách evoluce a jaký mohly mít vliv na další osudy tehdejších organismů. Které podmínky byly příčinou velkého rozvoje a naopak, které způsobovaly opakující se masová vymírání? Proč je hlavní cesta evoluce na naší planetě anagenetická, tj. proč biosféra směřuje ke stále vyšší komplexitě? Je tento proces z hlediska přežití výhodný?

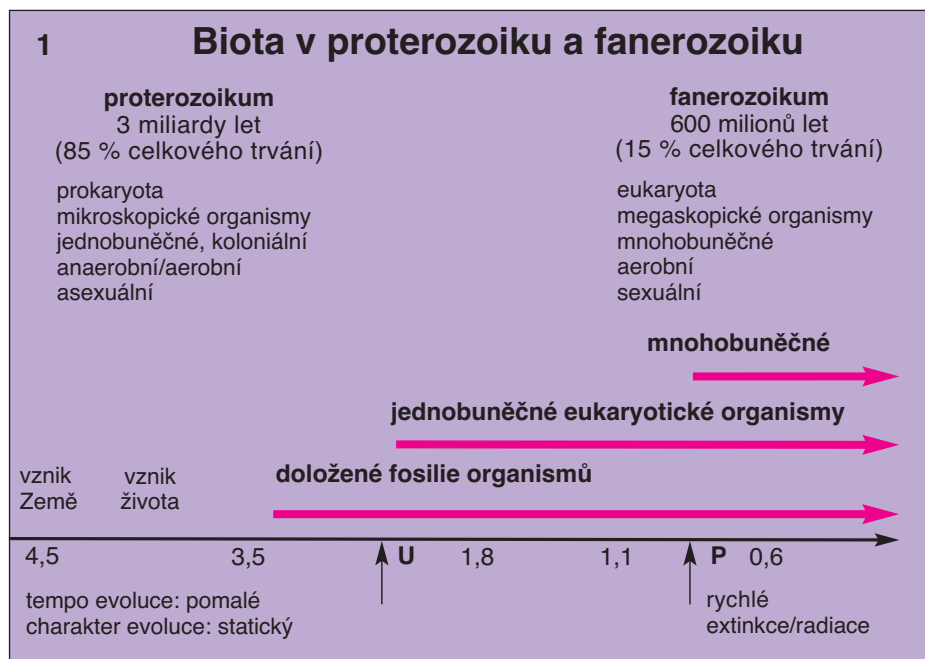
Atributy života

Abychom mohli o nějakém objektu prohlásit, že je živý, musí splňovat několik předpokladů: musí transformovat energii (vyměňovat si látky s okolím), množit se a přitom zachovávat svoji jedinečnost, což znamená, že musí být autonomní. O tom jsme se učili už ve škole. O čem jsme se však mnoho nedozvěděli je, že každý organismus jako termodynamický otevřený systém musí také přijímat, přetvářet, uchovávat, předávat, ale také vyměňovat si informaci s jinými organismy tak, jak to před více než 30 lety definoval L. E. Orgel (Živa 1997, 1: 25). Informace zapsaná v nukleových kyselinách je podstatou dědičnosti. Předává se vertikální cestou z rodičů na další generace. Jak se ale ukazuje, existuje ještě další cesta přenosu, horizontální, kdy se informace předává mezi nepříbuznými organismy, přes druhové bariéry.

J. Maynard Smith a E. Szathmáry ve své monografii *The Major Transitions in Evolution* (Hlavní přechodná údobí v evoluci), vydané v r. 1995 v Oxfordu, argumentují, že schopnost uchovávat a přenášet informace je společná všem formám organismů a dokonce této vlastnosti přisuzují nejméně stejný evoluční význam, jako inovacím, které se týkají přeměny látek a energie. Na tom se shodují i jiní vědci, avšak myšlenka přenosu a výměny biologické informace jako jedné z „klíčových událostí“ formujících hlavní evoluční trend, není mezi širokou odbornou veřejností obecně známa nebo ne vždy plně akceptována. Snad je to proto, že doposud chybí podrobnější rozpracování i hlubší kritické zhodnocení této hypotézy.

Jakými hlavními událostmi musela projít tehdejší biosféra naší planety a co navodilo převratnou změnu evolučních trendů? Co donutilo prokaryotní formy života, aby vytvořily jaderné buňky vybavené specializovanými organelami, které se pak staly základními kameny vývoje rozmanitých forem mnohobuněčných organismů, hub, rostlin a živočichů?

Obr. 1 Většinu času od vzniku života se na Zemi vyskytovaly jenom prokaryotní formy (a žijí zde stále). Než se objevily první eukaryotické organismy, uplynulo 85 % času od vzniku života. V tomto období byla evoluce asexuálních mikroskopických prokaryot pozvolná (hypobradyletická) a evoluční inovace byly podmíněny hlavně horizontálním přenosem genů. První eukaryotické mnohobuněčné organismy jsou ve fosilních nálezech dokumentovány pouhých 600–700 milionů let, teprve od doby, kdy došlo k překročení Pasteurovy hladiny výskytu volného kyslíku v ovzduší. Vznik sexuality u eukaryot umožnil vertikální přenos genetické informace. Evoluce začala probíhat zrychleným tempem (horotelycký), masová vymírání byla následována expanzivním rozšiřováním nových druhů. U — Úreyova hladina O₂ v atmosféře (0,001 % dnešní); P — Pasteurova hladina O₂ v atmosféře (1–3 % dnešní). Čísla na časové ose udávají miliardy let. Orig. P. Šíma



Obr. 2 Prækontinent Rodinia v prækoeénu lapes. Rodinia byl nejstarší obří kontinent, který se vytvořil před 1,3–1 miliardou let. Paleomagnetické údaje dokládají, že se před 750 miliony let rozpadl na menší kontinenty. Z fragmentů Rodinie pak v paleozoiku vznikl známý superkontinent Pangea, který po rozpadu dal následně vznik Laurasii na severní polokouli a Gondwaně na jižní. V poslední době paleomagnetické výzkumy naznačují existenci ještě staršího superkontinentu, Kolumbie, který pravděpodobně existoval mezi 1,8–1,5 miliardami let. Kreslil S. Holeček

Svět bakterií

První formy života kladou vědci do období před více než 3,5 miliardami let. Nejméně miliardu let existovaly pouze anaerobní bakterie. Jejich evoluce byla pravděpodobně velmi pozvolná, protože se rozmnožovaly převážně pouhým dělením (nepohlavně), a proto byla jejich druhová rozmanitost omezená (viz obr. 1). E. Szathmáry se domnívá, že nebyl dostatečný selektivní tlak, aby se tyto organismy vyvíjely anageneticky, aby zvyšovaly svoji komplexitu.

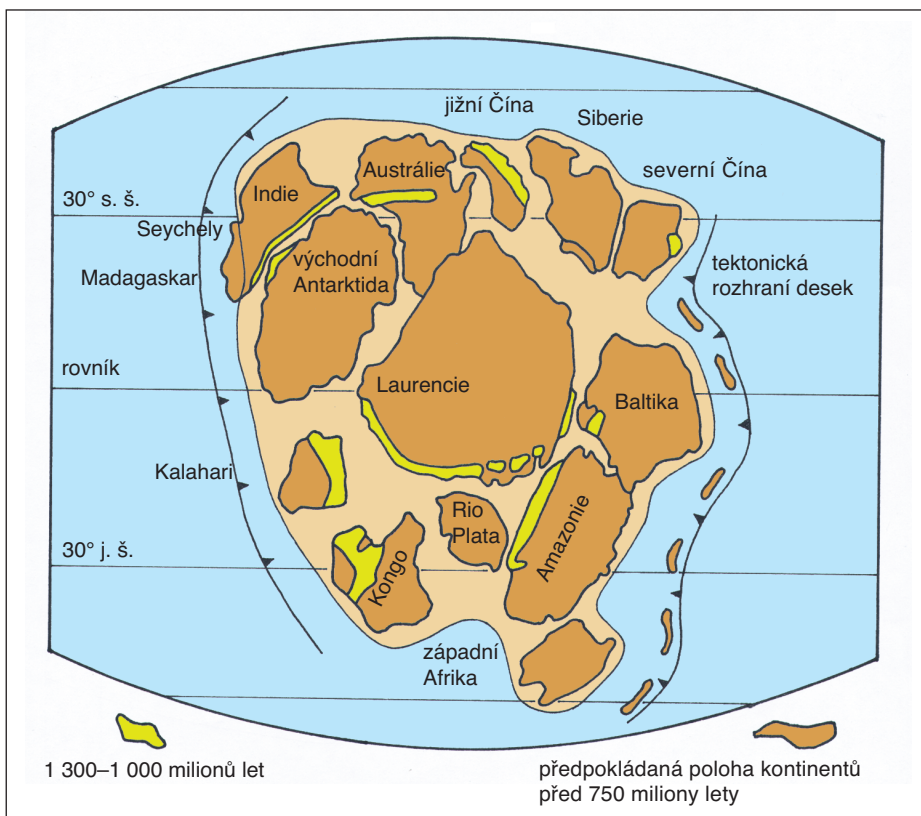
Ještě nedávno se usuzovalo, že nové formy vznikaly jen na základě genových mutací. Současné výzkumy však naznačují, že už v dobách, kdy vznikaly první organismy, muselo docházet k výměně genetické informace horizontální cestou, což napomohlo formování nových adaptivních vlastností. Bakterie si tuto schopnost zachovaly dodnes. Mezi nepříbuznými bakteriemi byly zjištěny překvapivé homologické geny zaujímající až 25 % jejich genomů, které se tam nemohly dostat jen předáváním z rodičů na potomstvo, ale jedinečně z jiných bakterií, horizontálním přenosem. Přitom archebakterie a nepatogenní bakterie si takto vyměňují části genomu častěji než bakterie vyvolávající infekční onemocnění.

Nedocházelo však jen k výměně, ale také k symbióze dvou a více bezjaderných organismů (Živa 2006, 1: 2–5), která nakonec vedla k ustálení eukaryotické buňky vybavené pro budoucí vývoj daleko větším genetickým potenciálem, který umožnil i urychlit další evoluci. Přesně to vystihují výzkumníci z univerzity v Tel Avivu, E. Jablonka a M. J. Lamb: „Bez účinného přenosu epigenetické informace by buňky nového mnohobuněčného organismu přešly do stavu, který by znemožnil úspěšnou existenci jedince jako celku. Integrita mnohobuněčného organismu závisí spíše na kooperaci než na konkurenci.“

Hlavní přechodové události v evoluci

V r. 1996 se v časopise Nature objevil článek S. J. Mojzsis, který se svými spolupracovníky ze Scrippsova oceánografického institutu Kalifornské univerzity v San Diegu analyzoval zastoupení izotopů uhlíku v apatitu v sedimentech ze západního Grónska — ty jsou pokládány za jedny z nejstarších (více než 3,85 miliardy let). Ukázalo se, že uhlíkaté sloučeniny obsahují hlavně lehký izotop uhlíku. Jeho přítomnost nelze vysvětlit žádným procesem neživé přírody. Zdá se tedy, že v té době zde byla voda v kapalném stavu, takže Země již byla pro určité formy života obyvatelná.

Vznik života můžeme považovat za první a nejdůležitější přechodovou událost, která změnila charakter termodynamického systému naší planety. Usídlení života, byť v nej-



primitivnější formě, mělo pak nedozírné následky, které Zemi odlišují od ostatních známých planet: došlo ke změnám akumulace a přenosu informace a změnil se způsob přeměny volné energie a hmoty. Na jejich základě začal život nevyhnutelně přeměňovat neživé prostředí, začaly se objevovat nové sloučeniny, které zanechaly své stopy v tehdejších horninách. Ale přeměna látek a využití energie odčerpávaly suroviny a v okolním prostředí se začaly hromadit jejich zplodiny, což lze interpretovat jako prvotní znečištění planety životními projevy.

Tehdejší život byl však omezen zdroji volné energie. Hydrotermální nebo geo-

termální zdroje, které mohly tehdejší živé systémy využívat, představují jen zlomek energie poskytované Sluncem. Teprve organismy, které se jí naučily využívat prostřednictvím fotosyntézy (tab. 2), předznamenaly rozvoj života do nesčíslných forem, jak je známe ze současného světa. Ještě však muselo dojít k řadě klíčových událostí, bez nichž by se evoluce zastavila (tab. 1).

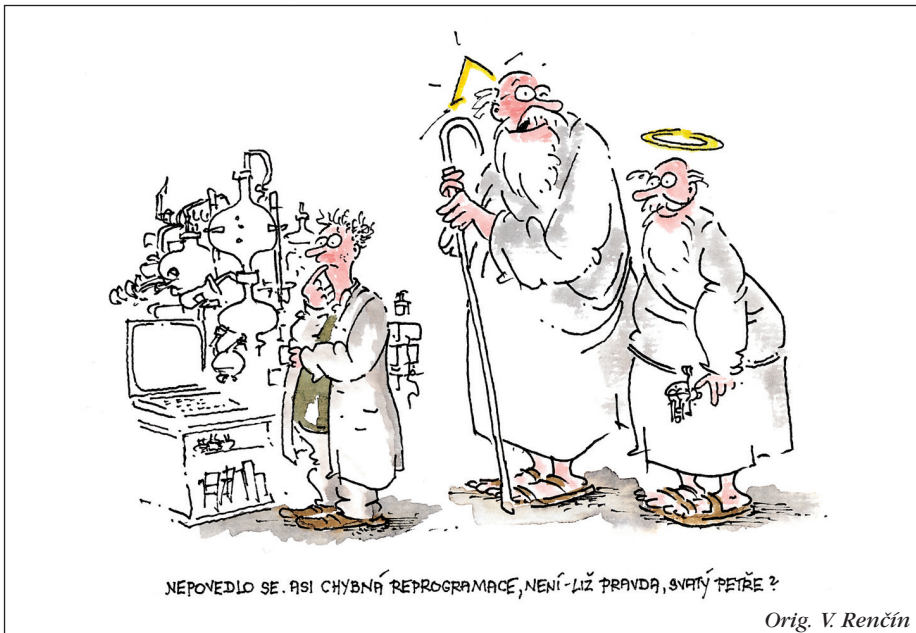
Jakými hlavními přeměnami musela projít zpočátku relativně statická biosféra naší planety a které navodily převratné změny evolučních trendů? Jak vypadalo planetární prostředí, které se muselo určitě na vzniku těchto evolučně významných změn podílet?

Tab. 1 Hlavní přechodové události v evoluci života týkající se skladování a vertikálně/horizontálního přenosu informace

Evolučně významný přechod	Vznik evoluční novinky	Přibližný rozsah trvání (miliardy let)
od jednotlivých replikujících se molekul k replikačním úsekům (kompartimentalizace)	prvotní buňky (protoceluly)	3,85–2,6
od genů k chromozomům, od RNA ve funkci gen/enzym k DNA (gen)/protein (enzym)	genetický kód	3,5–3,0
od prokaryot k eukaryotům	komplexní eukaryotická buňka s organelami od asexuálních organismů k sexuálním	2,7–0,8
od jednobuněčných (protista) k mnohobuněčným organismům (houby, rostliny, živočichové)	buněčná diferenciace do různých buněčných typů plicích specializované funkce	1,9–0,57
od protosociálních primátů k lidské společnosti	řeč	0,00002–0,00001

Tab. 2 Hlavní přechodové události v evoluci života týkající se přeměny volné energie a hmoty

Evolučně významný přechod	Vznik evoluční novinky	Přibližný rozsah trvání (miliardy let)
od omezeného zachytu a využití volné energie k vysoce účinnému	fotosyntéza produkující kyslík	3,2–2,6
od difúzní látkové výměny k endocytóze	nutričně-obranná fagocytóza	1,9–1,2



Fagocytóza a sex

Těchto asi 300 milionů let je podle současných teorií érou nejintenzivnějšího navazování mutualistických vztahů, výměny genetické informace horizontální cestou a ustalování endosymbiotického spoluzití řady archebakteriálních a eubakteriálních mikroorganismů. Skládají se první eukaryotické buňky. S jejich vznikem přichází nový fenomén, do té doby pro tehdejší mikrobiální svět neznámý. Je to fagocytóza, přesněji endocytóza — schopnost eukaryotické buňky pohlcovat částice a také jiné organismy.

Fagocytóza je komplexní funkční proces, který závisí na vzniku strukturálního základu (endoplazmatického retikula a cytoskeletonu) a vestavění sterolů do buněčné membrány, což umožnilo její flexibilitu. Avšak ani archebakterie, ani eubakterie, které mají pevnou buněčnou stěnu, steroly neprodukuje.

Vybaveny schopností fagocytovat, dostaly eukaryotické buňky do vlnu hned tři evoluční inovace: možnost získávat větší množství potravy, než zabezpečovala pouhá difuze rozpuštěných živin, možnost odstraňovat potenciální parazity a patogenní nepřátele (tzn. schopnost obrany integrity svého vnitřního prostředí), a co bylo patrně evolučně nejvýznamnější, nebývalou možnost horizontální výměny genetické informace, kdy už nebyly jejími vektory jenom viry nebo části genetického materiálu (transpozony, retrotranspozony), ale endosymbioticky byly začleněny celé pohlcené organismy, z nichž se pak adaptivně vyvinuly buněčné organely (např. mitochondrie). První eukaryotické buňky tak začaly disponovat dosud netušeným potenciálem, který umožnil jejich specifickou morfologickou a funkční diferenciací do specializovaných tkání a orgánů. To vedlo k rozvoji nebyvalé rozmanitosti živých forem.

Současně s eukaryotickou buňkou se objevila i druhá evoluční novinka — sexualita. Díky ní se genetická informace vertikálně předávána z rodičů na potomstvo mohla nebývalé kombinovat. Schopnost pohlavního rozmnožování se stala dalším motorem vzrůstu biodiverzity.

Závěr

Se vznikem eukaryotických mnohobuněčných organismů končí éra poněkud tajemného světa, v němž byl život reprezentován pouze mikroskopickými organismy, bakteriemi. Tyto mikroorganismy však připravily planetární prostředí pro vznik nových forem života. Jejich svět však nezmizel a přetrvává dodnes. Mikroorganismy jsou nedílnou součástí biosféry, staly se potravou nových komplexnějších organismů a dokonce i nezbytnou součástí jejich buněk a těl. Dodnes si také zachovaly schopnost horizontální výměny genetické informace. Muselo přijít mnoho událostí v dějinách Země, než se objevila komplexní eukaryotická buňka a mnohobuněčné organismy. S nimi přichází nový svět, který je už pro nás zřejmý a který proto nazýváme fanerozoikum (řecky φαανερός = zjevný, zřejmý, před očima všech).

Věnováno našemu učiteli Prof. Ctiradu Jobnovi

Kyslík — palivo pro evoluci

Asi před 2,4–2 miliardami let došlo k první, tzv. velké oxidační události. Bezjaderné fotosyntetické organismy uvolňovaly jako zplodinu své látkové přeměny kyslík. Jeho zdrojem byly s největší pravděpodobností hlavně sinice (cyanobakterie), které v současnosti způsobují celosvětový problém svou toxickou kontaminací vodních nádrží (Živa 2005, 3: 105–108). Když obsah kyslíku v atmosféře překročil tzv. Ureyovu hladinu a ustavil se asi na 0,001 % dnešního stavu, změnil se podmínky v ovzduší z chemicky redukujících na oxidační. [Pozn. Podle nositele Nobelovy ceny za chemii (1934) Harolda C. Ureya (1893–1981) to byla původní koncentrace kyslíku udržovaná fotochemickým rozkladem vody bez přispění živých organismů.] Astrobiolog D. Catling z Bristolské univerzity ve Velké Británii o tom říká: „Vzestup kyslíku změnil průběh evoluce. Atmosférický kyslík předcházel pokrok života na Zemi a předpokládal bych, že také života kdekoli jinde.“

Následkem těchto změn se mj. ustavila ozónová vrstva poskytující ochranu před ultrafialovým zářením. Na základě geochemických analýz pocházejících z té doby lze předpokládat existenci mikrobiálních ekosystémů už závislých na kyslíku, které předznamenaly další a výkonnější typ metabolismu, jenž byl podmínkou pro vznik eukaryotické buňky vybavené jádrem a vyžadující prostředí bohaté na kyslík. Takové buňky mají všechny organismy od kvasinek, prvoků a řas po člověka. První známá fosilie eukaryotického organismu je spirálně stočená vláknitá řasa *Grypania spiralis*, která byla nalezena v horninách starých okolo dvou miliard let v Michiganského jezera v Severní Americe, ale také v Číně a Indii.

Výše zmíněné změny atmosférického složení vedly podle současných hypotéz k zeslabení skleníkového efektu, do té doby způsobovaného vysokým obsahem metanu a oxidu uhličitého a v konečné fázi k extrémnímu ochlazení povrchu a zalednění planety.

Země jako sněhová koule

Abychom si udělali představu, jaké poměry panovaly na naší planetě v dobách, kdy se začali objevovat první mnohobuněč-

ní živočichové, přenesme se o 1,2 miliardy let nazpět proti toku času. Skončilo dlouhé marinoan–varangerské zalednění, kdy kompaktní ledovce pokryly i tropické oblasti, takže se Země podle stejnojmenné hypotézy (Snowball Earth), kterou vyslovil v r. 1992 J. Kirschvink z kalifornského Technologického institutu v Pasadeně, musela z vesmíru jevit jako sněhová koule. Pravděpodobně vyhynulo mnoho tehdejších organismů, ale život mohl přežít chráněn v oceánech, v hlubokomořských hydrotermálních vývěrech a dokonce snad i na povrchu pevnin na nunatacích — holých nezaledněných vyvýšeninách, které jsou dodnes známé např. z Grónska. Je třeba připomenout, že planetární klima se může měnit z pohledu geologického času relativně rychle: pro srovnání — průměrná teplota planety v r. 2005 byla 14,6 °C. Za posledních 30 let se Země oteplila o více než jeden stupeň, což znamená, že žijeme v nejteplejším období za posledních 10 000 let.

První obří kontinent Rodinia (rusky rodina = vlast), jehož vznik se předpokládá kolem 1,1 miliardy let a který existoval nejméně 300 milionů let, se rozpadal. Začalo se měnit chemické složení praoceánu Iapetus (nazvaného tak geology podle Titána Iapeta, v řecké mytologii syna Urana a Gaii, a otce Promethea, který přinesl lidem oheň). Oceánické proudy, doposud svázané ledovým krunýřem, začaly cirkulovat podél nově vznikajících kontur pevnin a vynášely hlubinný fosfor do svrchních vrstev okrajových moří (tzv. fosfogenní událost) a vytvořily tak rozsáhlá ložiska fosfátů. V oceánských vodách se však zvýšil obsah vápníku. Tento důležitý biogenní prvek (stejně jako fosfor) je ale při vysokých koncentracích pro život toxický. Schránky a kostry z uhličitanu vápenatého, které si tehdejší organismy vytvářely, jsou pravděpodobně výsledkem jejich detoxikačního metabolismu.

Současně se opět zvýšil obsah kyslíku v atmosféře nad tzv. Pasteurovu mez (přibližně nad 1–3 % dnešního stavu). Přítomnost kyslíku vedla k oxidaci železa a vzniku páskovaných železitých sedimentů. Tyto geologické hodiny ukazující začátek kyslíkové éry jsou dnes patrné na stěnách Velkého kaňonu ve státě Colorado. A koncentrace kyslíku v atmosféře se dále zvyšovala.