

Symbiózy a horizontální přenos genů aneb Když si organismy „kradou“ geny

Proč a jak si organismy mohou vyměňovat geny? Veškeré organismy na naší planetě (viry, bakterie, archea a eukaryota) používají ke kódování genetické informace velmi podobnou abecedu (genetický kód) kódující „slova“ (jednotlivé geny) pomocí úseků nukleových kyselin RNA či DNA (blíže viz např. Živa 2017, 3: LXXIII–LXXVI; 2016, 5: 203–206; 2007, 3: 98–100). Každý organismus má slovník (genom) plný slov (genů) a ten se musí pro dělení buněk vždy celý zkopírovat (replikace DNA). Takto po generaci předávané geny mohou být v buňce překládány do instrukcí v RNA (transkripce) nutných pro syntézu proteinů pomocí správného pořadí aminokyselin (translace). Přestože jsem popis základní genetické „mašinerie“ velice zjednodušil a vynechal mnohé výjimky jako např. RNA viry a reverzní transkripci, postačí nám to k pochopení základních mechanismů přenosu genů. Pokud genetická „mašinerie“ jednoho organismu ovládá jazyk jiného organismu, tedy dokáže kopírovat a přeložit jeho geny (replikace, transkripce) a vyrobit podle instrukcí proteiny (translace), může si tyto geny okopírovat do svého genomu a používat je jako vlastní. Na základě tohoto principu jsou konstruovány geneticky modifikované organismy. Ale především, přenos genů mezi nepříbuznými organismy – horizontální, nebo také laterální přenos genů (Horizontal/Lateral Gene Transfer, HGT/LGT) – je přirozený a všudypřítomný proces, který probíhá několik miliard let a provází evoluci všech organismů na naší planetě. Rekordmany v přenosu genů jsou především viry, následované v závěsu bakteriemi a zástupci skupiny Archaea, ale v tomto textu se zaměříme na méně známou roli přenosu genů a symbióz u eukaryot.

Mechanismy přenosu genů zahrnují mimo jiné přímý přenos z vnějšího prostředí přes buněčnou membránu (transformace), přímý přenos mezi interagujícími organismy (konjugace), injikování DNA virem (transdukce) nebo inkorporaci volně dostupné DNA z organismů infikujících buňky nebo symbiotických organismů (např. po rozpadu buněk vnitrobuněčných parazitů či symbiontů). Tyto mechanismy byly původ-

ně popsány u bakterií, ale v posledních několika letech se ukazuje, že jsou v menší míře běžné i u eukaryot.

Horizontální přenos genů – součást evoluce bakterií a archeí

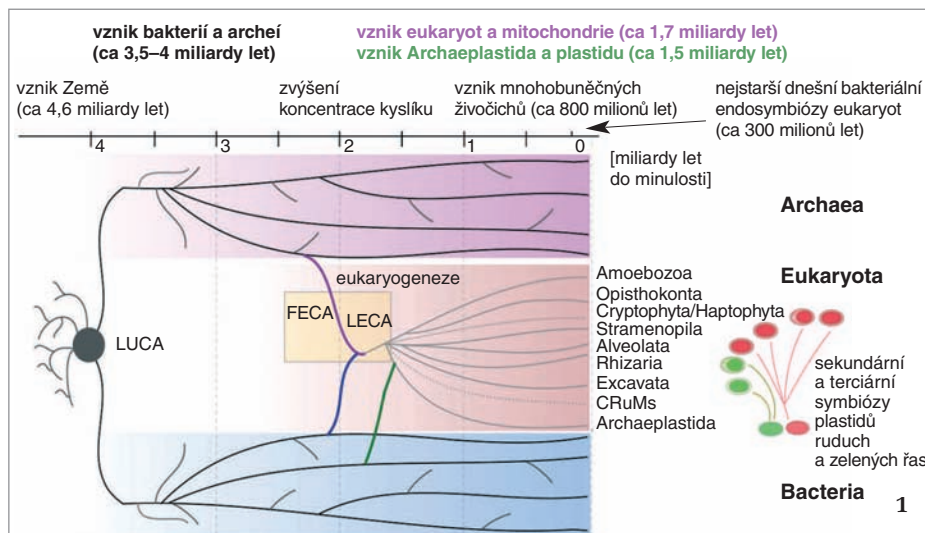
U bakterií a archeí je přenos genů často proces zásadně ovlivňující evoluci. Od jejich vzniku ca před 3,5 miliardami let neustále dochází k částečnému vyměňování genů

a bakteriální genomy mohou obsahovat geny s opravdu rozmanitou evoluční historií. Běžná bakterie (např. *Escherichia coli* z lidského střeva) má průměrně čtyři tisíce genů a průměrný bakteriální gen má okolo tisíce párů bází DNA. Pokud podobnou analýzu provedeme pro několik příbuzných kmenů *E. coli*, část jejich genů se bude lišit a dohromady vytvoří pangenom – kompletní sadu všech genů přítomných ve všech kmenech daného druhu. Kmeny stejného druhu se mohou v obsahu genů výrazně lišit. Rekonstrukcí evoluční historie (sestavením fylogenetického stromu) těchto jednotlivých bakteriálních genů zjistíme, že desítky až tisíce z nich se budou lišit od tzv. druhového fylogenetického stromu dané bakterie (tento strom rekonstruuje evoluční historii organismů, ne jednotlivých genů). Čím dále zpět v čase se budeme snažit porovnávat tyto genové stromy s evulucí daných organismů, tím menší bude vzájemná shoda. Pokud se pokusíme vrátit 3,5 miliardy let až ke vzniku bakterií a archeí, případně zhruba 1,7 miliardy let ke vzniku eukaryot, bude porovnání jednotlivých fylogenetických stromů velmi obtížné, ne-li nemožné. Tyto potíže jsou částečně způsobeny nedostatečným množstvím informace uchované v jednotlivých sekvencích genů, ale také metodickými artefakty (chybnými výsledky při použití nepřesné metody) při rekonstrukci fylogenetických stromů. Horizontální přenos genů a nezávislé ztráty genů jsou hlavní biologické procesy zodpovědné za to, že se evoluce genů více než klasickému vidličnaté se větvcímu stromu podobá pavoučí síti. Skutečnost, že si patogenní bakterie mezi sebou velmi snadno vyměňují geny pro rezistenci k antibiotikům, je známa už od poloviny 20. stol.

Proč jsou symbiózy důležité pro přenos genů?

Těsné soužití několika organismů zvyšuje čistě statistickou šanci na přenos genů mezi nimi. Symbiotické vztahy v jejich širší definici (od parazitismu k obligátnímu mutualismu) tak hrají klíčovou roli při přenosu genů (blíže Živa 2018, 1: 26–28 a XVII–XXIII; 2: 58–62, 84 a XLVIII–LIV). Těžko si představit bližší soužití dvou organismů, než když jeden žije uvnitř cytoplazmy druhého (intracelulární endosymbióza – vnitrobuněčná), nebo dokonce uvnitř jader druhého (intranukleární endosymbióza). Takových symbióz existuje nepřehledné množství, neustále vznikají a zanikají a poskytují prostor pro přenos genů. Krátce si představíme některé případy vnitrobuněčných symbióz.

1 Schéma eukaryogeneze a evoluce eukaryot s vyznačeným vznikem mitochondrie, primárních plastidů a několika sekundárních či terciárních plastidů. LUCA (Last Universal Common Ancestor) – poslední společný předek všech současných bakterií, archeí a eukaryot, LECA (Last Eukaryotic Common Ancestor) – poslední společný předek eukaryot, FECA (First Eukaryotic Common Ancestor) – první společný předek eukaryot. CRuMs – superskupina Collodictyonida, Rigifilida, Mantamonadida a Ancyromonadida. Orig. F. Husník, upraveno podle: P. López-García a kol. (2017)



● Bakterie v buňkách bakterií

První společný předek eukaryot (First Eukaryotic Common Ancestor, FECA) vznikl symbiózou nejméně dvou jednobuněčných organismů. Existují ale další podobné případy, např. bakterií žijících v jiné bakterii? Predátorské bakterie jako *Bdellovibrio bacteriovorus* a *Bacteriovorus stolpii* (*Deltaproteobacteria: Bdellovibrionales*) jsou celkem běžné. Tito bakteriální vetřelci infikují především prostor mezi vnitřní a vnější membránou (periplazmatický) svých bakteriálních hostitelů a vysají z nich poté veškeré živiny. Případy, kdy jedna bakterie žije dlouhodobě uvnitř cytoplazmy jiné bakterie, se naopak vyskytují velice vzácně. Studie D. E. Wujeka a kol. (1979) zaznamenala symbiotické bakterie infikující cytoplazmu zhruba 5 % populace sinic druhu *Pleurocapsa minor* v jezeře Flat Head (Montana, USA). Unikátní případ mutualistické intrabakteriální symbiózy (více v článku na str. LXXIII–LXXIV kuléru této Živy) navíc nacházíme v několika skupinách hmyzu sajících mízu rostlin, konkrétně u čeledi červcovití (*Pseudococcidae*) a křískovití (*Cicadellidae*) z řádu polokřídlí (*Hemiptera*). V těchto případech je ale hostitelská bakterie již uvnitř eukaryotické buňky, takže jde vlastně o trojdílnou „matrjošku“ (bakterii s bakteriálním symbiontem uvnitř eukaryota).

● Bakterie a archea v buňkách eukaryot

Symbiotické bakterie a archea můžeme naopak najít téměř ve všech kompartmentech eukaryotických buněk. Asi nejčastěji v cytoplazmě, jako např. sinice v měňavkovitém prvokovi druhu *Paulinella chromatophora* (obr. 2), ale také uvnitř jádra, endoplazmatického retikula a Golgiho aparátu. Vzácněji se symbionti vyskytují uvnitř semiautonomních organel, tedy mitochondrií a plastidů. Když si z lesa nebo louky přineseme klíště, jen málokdo pomyslí na to, že samice klíštěte obecného (*Ixodes ricinus*) mohou uvnitř oocytů ukrývat bakterie *Midichloria mitochondrii* (pojmenované podle midichlorianů ze sci-fi filmů *Star Wars*), které někdy přebývají i v mitochondriích hostitelských buněk. Bakterie těsně interagující s mitochondriemi byly v letošním roce objeveny také uvnitř mořských protistů druhu *Diplonema japonicum* (Tashyreva a kol. 2018, o diplomemách blíže i v Živě 2017, 3: 118–120). Nálevníci velmi často hostí metanogenní archea těsně obklopující mitochondrie (hydrogenozomy) a využívající jimi produkovány vodík. Asi již nepřekvapí, že symbiotické bakterie byly popsány i z plastidů obrněnek *Levanderina fissa* a rozsivek rodu *Pinnularia*. Symbiózy jednobuněčných eukaryot pravděpodobně skrývají nespočet dalších pozoruhodných případů.

● Eukaryota v buňkách eukaryot

Zřejmě nejčastějším důvodem pro vnitrobuněčnou endosymbiózu dvou eukaryot je získání fotosyntetického symbionta. Sekundární a terciární symbiózy eukaryot s plastidy popohánějí (až zcela převracejí) evoluci eukaryot (endosymbiontem u sekundární symbiózy je eukaryot s primárním plastidem, u terciární eukaryot se sekundárním plastidem; viz Živa 2009, 2: 50–52). Při těchto symbiózách si endosymbiont ne-



2 Symbiotické sinice v měňavkovitém prvokovi *Paulinella chromatophora*. U této rostlinám velmi vzdálené větve eukaryot (*Paulinella* není pravá améba – větve Amoebozoa, ale patří do evoluční větve Rhizaria) se odehrává podobný proces, který vedl ke vzniku primárního plastidu rostlin z fotosyntetických symbiontů. Přestože už symbionti přebývají v buňce *P. chromatophora* desítky milionů let, k masivnímu endosymbiotickému přenosu genů nedošlo. Většina genů bakteriálního původu v genomu *P. chromatophora* pochází z jiných dárců než ze sinic. Foto F. J. Siemensma, s laskavým svolením

přináší jen vlastní jaderný genom, ale také genomy chloroplastu a mitochondrie. Jaderný genom symbionta se může časem ztratit, ale např. u některých skrytěnek (*Cryptophyta*) a chlorarachniofyt (*Chlorarachniophyta*) zůstává stále přítomný ve formě nukleomorfů – pozůstatku jádra pohlčené řasy, mezi druhou a třetí membránou plastidu. Mitochondriální genom může být rovněž zachován, což známe z rozsivkovitých (*Bacillariophyta*) symbiontů, tzv. dinotom, některých obrněnek (*Dinoflagellata*). Když vezmeme v úvahu, že tyto endosymbiózy v průběhu evoluce vznikají, zanikají, nebo se opakují s jinými partnery (seriální endosymbióza), není divu, že je takový problém popsat jejich přenosnou evoluci. Představme si miliony balíčků karet, které se po miliardy let promíchávají, spojují a rozpojují (endosymbiózami a horizontálním přenosem genů).

Hypotézy o vlivu přenosu genů na eukaryogenezi a organelogenezi

Nejzásadnější symbiózou v evoluci byl vznik eukaryotické buňky (eukaryogeneze). Hostitelská buňka příbuzná dnešním archeím z trochu tajemné linie zvané Asgard (objevené poměrně nedávno a zatím pro ni neexistují žádné fotografie, více v Živě 2018, 2: LI–LIV) se během několika desítek až stovek milionů let sžila s alfa-proteobakterií stále také neznámého původu do takové míry, že jsou na sobě – až na jedinou potvrzenou výjimku (Živa 2018, 1: 26–28) – naprosto závislé. Tuto symbiotickou alfaproteobakterii dnes charakterizujeme jako semiautonomní organelu a říkáme jí mitochondrie. Učebnicové definice se většinou točí okolo slovního spojení „buněčná elektrárna“. Tato charakteristika je ale pravdivá pouze pro mitochondrie některých eukaryot. Někdy mitochondrie

fungují spíše pouze jako továrny na vodík (hydrogenozomy – nemají enzymy oxidativní fosforylace, ale syntetizují ATP za produkce vodíku) a některé nedělají ani to (mitozomy – nejredukovanější typ, neúčastní se energetického metabolismu, je známa jen syntéza železosírných center a související procesy). Jediná společná charakteristika všech mitochondrií je tvorba železosírných klastrů. Mnohem lepší charakteristikou mitochondrií (včetně hydrogenozomů a mitozomů) z pohledu evolučního biologa by tak byla „továrna na železosírné klastry“. Několik set milionů let po vzniku mitochondrií došlo k dalšímu vzniku semiautonomní organely u jedné z větví eukaryot (*Archaeplastida*) – z endosymbiotické sinice vznikl „primární“ plastid využívaný dodnes pro fotosyntézu.

Dávná historie eukaryot je často charakterizována tak, že: „Zásadními evolučními událostmi v hluboké historii života na Zemi byly momenty, kdy symbióza dvou relativně jednoduchých jednobuněčných organismů dosáhla takové úrovně integrace, že jeden předal většinu své genetické informace svému hostiteli a stal se ‚pouhou‘ organelou eukaryotické buňky. Z bakterie se tímto procesem stala mitochondrie, ze sinice chloroplast... a život začal nabývat mnohem komplexnějších podob“ (také viz Živa 2018, 1: XVIII).

Tato učebnicová charakteristika by byla ještě před několika lety chápána jako velmi přesná, ale rád bych upozornil na jedno přílišné zjednodušení: „jeden organismus předal většinu své genetické informace svému hostiteli a stal se organelou.“ Zjednodušení spočívá v tom, že předání genetické informace není pro vznik organel nutné (jak si ukážeme dále). Tento typ horizontálního přenosu genů bývá definován jako endosymbiotický přenos genů (*Endosymbiotic Gene Transfer, EGT*). Výzkum posledních zhruba 10 let však ukazuje, že EGT pravděpodobně není nezbytně nutný a možná nebyl tak zásadní pro eukaryogenezi, jak se dříve předpokládalo.

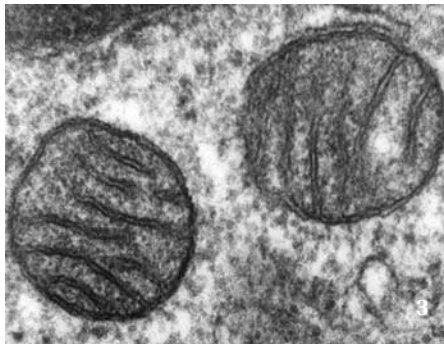
Endosymbiotické bakterie jsou většinou děděny z matky na potomstvo. Tento způsob přenosu vede k tomu, že se tyto bakterie musejí potýkat s několika závažnými problémy plynoucími především ze struktury jejich populace a života uvnitř buněk hostitele. Každá generace prochází efektem hrdla lahve (*bottleneck effect*) a často jen několik buněk dává vzniknout nové generaci symbiontů. Náhodné mutace tak mají mnohem větší šanci se v jejich populaci uchytit na principu náhodného genetického driftu (náhodného posunu ve frekvenci), a mutace v genech endosymbiotických bakterií proto tikají mnohem rychleji než u jejich volně žijících příbuzných. Vzhledem k tomu, že symbiotické bakterie žijí v pohodlí buněk hostitele s přísunem většiny živin, postupně ztrácejí geny nutné pro syntézu mnohých látek, vnější buněčné struktury, bičíku atd. Evoluce bakteriálních genomů se řídí jednoduchým pravidlem – nepoužívané geny se většinou nehromadí, ale odstraní (*use it or lose it*). Genomy endosymbiontů se proto postupně zmenšují a mnohé esenciální schopnosti se mohou navíc ztratit čistě náhodně v důsledku škodlivé mutace, která je vyřadí z funkce. Pokud jde např. o geny

kódující enzymy nutné pro opravu, rekombinaci či replikaci DNA, proces genomové degenerace se ještě urychlí. Endosymbiotické bakterie a organely už za několik desítek až stovek milionů let balancují nad propastí vyhynutí (a jejich hostitel s nimi). Tento degenerativní proces, nazývaný Mullerova rohatka, je nevratný (hráči síťových sportů znají mechanismus rohatky z natahování sítě, kdy lze „točit“ mechanismem jediným směrem) a jen několik procesů ho může omezit. Hostitel se také dostává do nelehké situace, nyní pravděpodobně nevratně závisí na symbiontovi, který se postupně ztrácí. Podle příhody z Alenky v říši divů byla tato zapeklitá situace pojmenována Evoluční králičí nora (Evolutionary rabbit hole). Jakmile Alenka upadne do králičí nory, tedy obligátní vnitrobuněčné symbiózy, není cesty zpět a situaci nemá již plně ve své moci. Selektivní tlak hostitele a symbionta na kvalitu genů/proteinů symbionta může jen zpomalit frekvenci škodlivých mutací. Přesunutí důležitých funkcí/genů symbionta do bezpečí genomu hostitele může tyto funkce napop před škodlivými mutacemi ochránit.

Funkce symbionta mohou převzít buď původní geny hostitele, nebo může dojít k endosymbiotickému horizontálnímu přenosu z genomu současného symbionta, případně k horizontálnímu přenosu genů z jiného organismu především do jádra hostitele (vzácně také do genomu endosymbionta). Proteiny vyrobené z těchto genů jsou pak posílány do buňky symbionta. Zhruba někdy v této fázi buněčné a genetické integrace se většinou začíná endosymbiotické bakterii říkat semiautonómni organela, ale jakákoliv definice organely bude vždy arbitrární rozhodnutí. Endosymbiontům, kteří měli tak trochu i štěstí a navzdory postupné redukci genomu a ztrátě mnohých buněčných funkcí si dokázali uchovat alespoň částečnou identitu a přežít stovky milionů let, dnes říkáme organely (mitochondrie a plastidy/chloroplasty). Ti symbionti/organely, kteří štěstí neměli, byli buď nahrazeni novým symbiontem, nebo vyhynuli společně se svým hostitelem.

Tím se dostáváme k odpovědi na dřívě položenou otázku na začátku kapitoly. Jak moc je tedy endosymbiotický genový přenos důležitý pro vznik organel? Na toto období eukaryogeneze existují dva hlavní pohledy, které alternativně vysvětlují, proč u mnohých bakteriálních genů v genomech eukaryot nelze vystopovat jejich původ v alfa-proteobakteriích nebo sinicích. Jak to v biologii bývá, pravda může být někde uprostřed a o dalších neznámých faktorech (např. vznik genů-chimér, tedy genů vzniklých spojením jiných genů, i z různých organismů) pravděpodobně nemáme ani zdání.

První pohled reprezentuje model Zdeděného pangenomu (Inherited chimerism hypothesis), jenž bere v úvahu pouze endosymbiotický přenos genů z předků mitochondrií a plastidů. Horizontální přenos genů z jiných organismů až na naprosté výjimky vylučuje. Ostatní geny bakteriálního původu (které evolučně nepocházejí z alfa-proteobakterií a sinic) vysvětluje jako metodické artefakty a horizontální přenos v „pangenomech“ bakteriálních



3 Mitochondrie z plicních buněk savců (snímek z transmisního elektronového mikroskopu). Mitochondrie jsou semiautonómni organely eukaryot, které vznikly ze symbiotické alfa-proteobakterie. Foto L. Howard, převzato v souladu s podmínkami využití

předků mitochondrií a plastidů. Předci mitochondrií totiž ve svých genomech nejspíše měli geny z různých zdrojů čistě následkem častého horizontálního přenosu mezi bakteriemi. Tyto geny mohly být ale následně přeneseny endosymbiotickým přenosem. Tento model předpokládá, že vznik mitochondrie byl hnacím motorem eukaryogeneze.

Druhý pohled představují např. modely Nákupního košíku (Shopping bag hypothesis) nebo „Jsi to, co jíš“ (You are what you eat hypothesis). Ty předpovídají časté nahrazování symbiontů, mnohočlenné symbiózy s několika symbionty zároveň a namíchání endosymbiotického přenosu ze současného a předchozích symbiontů v kombinaci s horizontálním přenosem z ostatních bakterií, např. fakultativních symbiontů a bakteriální potraviny jednobuněčných eukaryot. Představme si nákup v obchodním centru. Po návštěvě několika obchodů a koupi různých produktů se už jen těžko pozná, kde byl který produkt koupen. Podobná situace nastává i s endosymbiotickým a horizontálním přenosem genů v průběhu evoluce. Tento model je spíše kompatibilní s pozdějším zafixováním mitochondrie jako organely v průběhu eukaryogeneze.

Jak to tedy je s horizontálním přenosem z bakterií do eukaryot?

Naprostá většina horizontálního přenosu mezi bakteriemi a eukaryoty končí neúspěšně a přenesené geny se v eukaryotickém genomu stávají pouze nefunkční složkou. Eukaryotické genomy tak připomínají nebezpečné mořské pobřeží poseté historickými vraky lodí, tedy nefunkčními pozůstatky bakteriálních genů. Tento jev je hodně patrný u organismů žijících v symbióze. Asi nejzářnější příklad poskytují bakterie z rodu *Wolbachia* (Živa 2018, 1: XIX–XXIII), které infikují oocytu mnohých členovců a hlístic a využívají je k přenosu z matky na potomstvo. U velkému počtu živočichů tak bylo nalezeno v genomech až několik genomů wolbachii v různém stadiu rozkladu, někdy tvořících dokonce větší chromozomy. Typickými příklady jsou svinka obecná (*Armadillidium vulgare*), moucha tse-tse (*Glossina* spp.), otcmilka ananasová (*Drosophila ananassae*) nebo saranče obecná (*Chorthippus parallelus*).

Vzácně se ale stane, že se přenesený gen v novém organismu uchytí a začne se z něj vyrábět protein. I takto vzácně okopírování/ukradení genu jinému organismu ale může výrazně zvýšit evoluční úspěšnost daného organismu. Je tedy dost pravděpodobné, že mnohé druhy vděčí horizontálnímu přenosu za to, že přežily, a některé druhy naopak mohly vyhynout, protože horizontální přenos nedokázaly využít při adaptaci na změnu podmínek nebo prohrály v boji s druhy, jež horizontální přenos genů využít dokázaly. Je nutno zdůraznit, že horizontální přenos genů u eukaryot je na rozdíl od bakterií a archeí téměř výhradně pasivní proces závislý především na náhodě. Počet horizontálně přenesených genů v jednotlivých genomech eukaryot je tak zřejmě o řád (u jednobuněčných eukaryot) až dva řády (u mnohobuněčných eukaryot s oddělenou zárodečnou linií) nižší než u bakterií a pohybuje se nejvýše do několika stovek genů. Oddělená zárodečná linie tak funguje jako ochrana před horizontálním přenosem, ale zároveň může fungovat jako tzv. Slabý článek (Weak-link model) pro přenos genů, především pokud je volně v prostředí (např. spory a gamety některých eukaryot) nebo je zárodečná linie infikována parazity a symbionty.

Funkční horizontální přenos genů z bakterií do eukaryot

Navzdory odlišné struktuře genů (především přítomnosti intronů v eukaryotických genech) se bakteriální geny stávají funkční součástí genomu eukaryotického organismu. Tyto úspěšné přenosy genů si můžeme rozdělit do dvou širokých kategorií, a to na geny používané k udržení současných symbiontů, kteří své geny postupně ztrácejí (viz Mullerova rohatka a Evoluční králičí nora výše v textu), a na geny přinášející nějakou novou funkční inovaci v genomech eukaryot jinak nepřítomnou.

Fascinující příklady horizontálního přenosu pro údržbu endosymbionta nacházíme u hmyzu sajícího šťávy rostlin, např. u mšic, molic, mer a červců, známých jako škůdci pokojových rostlin a zemědělských plodin. Všichni tito hmyzí škůdci jsou životně závislí na endosymbiotických bakteriích s genomy často menšími než genomy mnohých organel (někdy méně než 120 genů), a tak ochotně sáhnou po každé genové „záplatě“, nejčastěji pro geny enzymů nutných pro syntézu esenciálních aminokyselin a vitamínů B. Mezi jednobuněčnými organismy je dokonalým modelem horizontálního přenosu pro údržbu endosymbiontů výše zmíněný prvok *Paulinella chromatophora* (obr. 2). V genomu má přibližně 229 genů bakteriálního původu, ale jen zhruba 25 % z nich pravděpodobně pochází z endosymbiotických sinic (tzv. chromatofor) přítomných uvnitř jejich buněk již téměř 100 milionů let. Zbylých 75 % bakteriálních genů je původem z plejádý těžko určitelných bakterií, např. náhodných fakultativních symbiontů nebo z potraviny. Proteiny kódované těmito geny jsou ale importovány do buněk symbiotických sinic a udržují tak tuto symbiózu ve formě (Nowack a kol. 2016, Singer a kol. 2017). Velmi podobná situace panuje u jednobuněčných bičkovců ze zařizovacího traktu hmyzu (zástupci rodů *Angomonas*

a *Strigomonas* z čeledi Trypanosomatidae). Ti mají symbiotické betaproteobakterie *Kinetoplastibacterium* a opět je podporují enzymy kódované v genomu bičíkovce, ale pocházejícími z různých bakterií. Kam až tato podpora symbiontů bakteriálními geny z genomu eukaryot může dojít, ukazuje jediný známý organismus bez mitochondrie, komenzál ze střeva činčil – oxymonáda *Monocercomonoides* sp. PA 203 (Živa 2018, 1: 26–28). Tento protistní organismus získal horizontálním přenosem geny pro tvorbu železosírných klastrů, což byl zřejmě jeden z důvodů ztráty celé mitochondrie (čímž se vymanol ze spirály Evoluční králičí nory).

Nejčastějšími důvody pro inovační horizontální přenos se zdají být nutriční nezávislost, schopnost využít nové zdroje potravy a obrana před patogeny a predátory. Tyto funkční kategorie horizontálního přenosu genů jsou přítomny u většiny eukaryot, takže si zde pro ilustraci uvedeme jen dva příklady ze symbiotických

organismů. *Blastocystis* je jednobuněčný střevní komenzál/parazit mnohých obratlovců (včetně člověka), jenž má v genomu zhruba 2,5 % všech genů z bakterií. Tyto geny byly velmi často přeneseny ze střevních bakterií obývajících stejné hostitele a pomáhají *Blastocystis* např. s metabolismem uhlovodíků, syntézou aminokyselin, metabolismem dusíku, ochranou před stresem vyvolaným radikály kyslíku, ale také s infekcí hostitele a ochranou před jeho imunitou. *Epichloë* je rod vřeckovýtrusných hub (Ascomycota), které žijí v mutualistické symbióze s rostlinami. Rostou v mezibuněčném prostoru hostitelských druhů trav (endofyticky, viz Živa 2017, 5: 228–231) a chrání je např. pomocí alkaloidů před herbivorií. Tyto symbiotické houby navíc získaly horizontálním přenosem bakteriální toxin, kterým si rozšířily svůj arzenál pro likvidaci housenek požírajících hostitelskou trávu.

V tomto článku jsme se stručně podívali na to, jak byla komplikovaná evoluční

historie života na Zemi a jak významný byl (a stále je) vliv endosymbióz a horizontálního přenosu genů na evoluci veškerého života. I přes významný pokrok v posledních 10 letech nastartovaný moderními metodami čtení genomů, stále v tomto oboru mnohem více nevíme, než víme. Studium evoluční mikrobiologie a genomiky tak rozhodně skrývá další zásadní objevy. V navazujícím článku (na str. LXXIII–LXXIV kulérové přílohy této Živy a barevný obrazový doprovod na této straně) se detailněji zaměříme na endosymbiózy v jedné z evolučně nejuspěšnějších větví živočichů – hmyzu.

Autor pracuje jako postdoktorand na Univerzitě Britské Kolumbie za podpory grantu Evropské organizace pro molekulární biologii (EMBO ALTF 1260–2016).

Citovanou a doporučenou literaturu najdete na webových stránkách Živy.

Filip Husník

K výuce

Nutriční symbiózy hmyzu

Symbiózy hmyzu vykazují neskutečnou variabilitu a poskytují tak mnoho vynikajících experimentálních modelů pro studium evoluce. Některé hmyzí mikrobiomy jako např. u sociálního hmyzu (včel a termitů) jsou tvořeny především střevními bakteriemi a protisty a zásadně se neliší od mikrobiomů obratlovců (včetně člověka). U mnoha dalších skupin hmyzu naopak najdeme vnitrobuněčné symbiózy, jež se v určitých charakteristikách blíží organelám, mitochondriím a plastidům, a mohou tak pomoci objasnit některé nejasnosti vzniku eukaryotické buňky (eukaryogeneze), např. vliv horizontálního přenosu genů a vývoj závislosti symbionta na hostiteli. Podrobněji se o nutričních symbiózách hmyzu dočtete v článku na str. LXXIII–LXXIV kulérové přílohy této Živy.

1 a 2 Střevní symbiózy včel. Divoká včela sbírající pyl a nektar na hvězdnicovitě rostlině (obr. 1). Průřez střevem včely medonosné (*Apis mellifera*, 2) se symbiotickými bakteriemi zobrazenými pomocí fluorescenční hybridizace *in situ* (FISH).

Modře – jádra střevních buněk včely, červeně – střevní bakterie *Snodgrassella alvi*, bíle – střevní bakterie z rodu *Lactobacillus*. Foto: A. Wild (obr. 1, v souladu s podmínkami využití) a W. Kwong (2, s laskavým svolením autora)

3 a 4 Červci, připomínající pochodučící chomáčky vaty, které možná znáte z pokojových rostlin nebo z cest po subtropických a tropických oblastech, nesou ve svém těle symbiotickou „matřičku“. Zde červec citroníkový (*Planococcus citri*, obr. 3), samec (nahore) a nymfa sající šťávu rostlin. Symbionti v buňkách červců (FISH, buňky nejsou zobrazeny). Zeleně vnější bakterie *Tremblaya princeps*, oranžově vnitřní bakterie *Moranelia endobia* (4). Foto z archivu autora (obr. 3 a 4)

