

## Symbiózy napříč stromem života: soužití eukaryot a prokaryot 2.

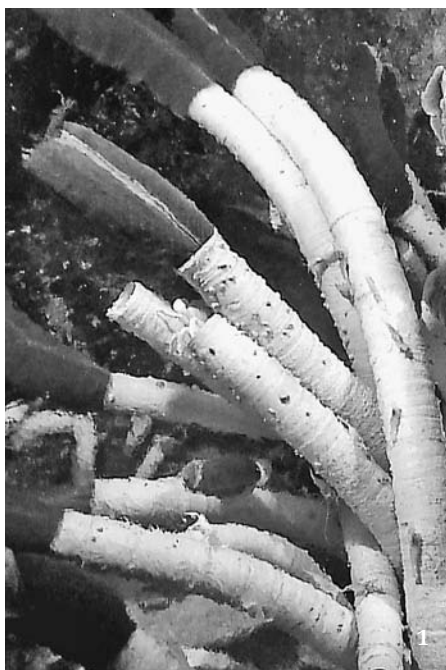
V prvním dílu (Živa 2018, 1: XIX–XXIII) jsme se seznámili s prokaryotickými symbionty prvoků, rostlin a hub. Nyní si představíme vnitrobuněčné symbiózy prokaryot s živočichy a na závěr průběh i výsledek nejtímější symbiózy ze všech – semiautonomní organely, tedy mitochondrie a plastidy. Mnohobuněčná a často makroskopická těla živočichů poskytují nepřehledné příležitosti pro různé druhy symbióz s mikroorganismy. Povrch těla, tkáň, tělní tekutiny a dutiny u člověka a prakticky u všech živočichů představují komplexní ekosystémy plné eukaryotických i prokaryotických mikroorganismů, případně mnohobuněčných parazitů a komenzálů. Takové formy symbiózy jsou ale mimo záběr tohoto textu. Zde se zaměříme pouze na nejtímější soužití, tedy na vnitrobuněčné (intracelulární) prokaryotické symbionty.

### Chemosyntetické symbiózy bezobratlých

Živočichové do jisté míry kopírují své jednobuněčné příbuzné v symbiózách s chemoautotrofními prokaryoty využívajícími exotické zdroje energie. Intracelulární, zejména sulfan oxidující, bakterie najdeme u řady mořských zástupců dvou velkých kmenů – kroužkoců a měkkýšů, a zatím u jediného rodu ploštěnců. (Pozn. redakce: sulfan –  $H_2S$  – je bezbarvý plyn, který se tvoří rozkladem organického materiálu a síranů při nedostatku kyslíku.) Nejznámějším příkladem je obří (až 2,4 m dlouhý) kroužkovec riftie hlubinná (*Riftia pachyptila*) ze skupiny vláknonošci (Siboglinidae, nyní řazené do příbuznosti rournatců – Canali-palpata, dříve uváděna jako zvláštní kmen Pogonophora, viz také Živa 1993, 1: 25–28, obr. 1). Riftie žijí přisedlým životem, skryté ve svých rourkách na dně Tichého oceánu v blízkosti horkých minerálních vývěrů, a jelikož v dospělosti postrádají trávicí soustavu, zcela spoléhají na přísun živin od svých chemoautotrofních gamaproteobakterií oxidujících sulfan. Pro bakterie je symbióza s riftiemi naopak příležitostná (fakultativní) – mohou žít i volně. Riftie jim ovšem poskytují tak výhodné podmínky partnerství, že je bakterie aktivně vyhledávají a kolonizují ihned poté, co se riftie jako mladé larvy usadí na mořském dně. U dospělých riftií mohou bakterie představovat až polovinu celkové hmotnosti těla. Žijí vnitrobuněčně ve specializovaném orgánu zvaném trofom, který během larválního vývoje vzniká ze stěny trávicí soustavy. Celý život riftií se točí kolem nutnosti zásobovat bakterie jak sulfanem vycházejícím spolu s horkou vodou z hlubin (z vývěrů tzv. černých kuřáků), tak i kyslíkem rozpuštěným v okolní studené mořské vodě. K tomu slouží sytý červený silně prokrvený konec těla připomínající prachovku – riftie ho vysouvají z rourky, kterou obývají, a pečlivě jím manévrují,

aby udržely správný poměr rozpuštěných látek. Aby si oba plyny v těle nekonkurovaly o hemoglobin, má riftie dva typy této molekuly, každý se specifickou afinitou pro molekulu, kterou má přenášet z konce těla do trofomu. Podstatu této fascinující symbiózy objasnila mořská biologka Colleen Cavanaughová v 80. letech 20. stol. a odstartovala tím vědeckou revoluci, která dodnes přináší plody v podobě dalších exotických spojení živočichů s bakteriemi vyrábějícími organické látky bez potřeby slunečního světla. Díky tomuto objevu si dnes dokážeme představit složitější formy života i na mimozemských tělesech, jako jsou oceánské měsíce Jupiteru nebo Saturnu.

Symbiózu s bakteriemi oxidujícími sulfan využívají i další vláknonošci. Jde třeba o zástupce rodu *Lamellibrachia* obývající



chladné vývěry, které najdeme např. na dně Mexického zálivu, kde jsou vázané na ložiska ropy a zemního plynu. Na rozdíl od riftie však *Lamellibrachia* nepřijímá sulfan volnou částí těla, ale kořenovitými výrůstky zapuštěnými do sedimentu. Tyto výrůstky umožňují ještě jednu pozoruhodnou interakci. Vláknošec jimi do sedimentu pumpuje sírany, které jsou pak zpracovávány volně žijícími síran redukujícími bakteriemi zpět na sulfan. Kořenovité výrůstky najdeme i u dalšího zástupce vláknonošců – kostižerky (*Osedax*), rodu popsánoho teprve v r. 2004. Nezapouští je však do sulfanického sedimentu, ale jak jméno napovídá, do kostí velrybích mršin, které klesly na dno oceánu. Kostižerky postrádají trofom i chemoautotrofní bakterie přítomné v ostatních vláknonošcích, místo nich si vyvinuly symbiózu s gamaproteobakteriemi skupiny *Oceanospirillales*, jež obývají buňky kořenovitých výběžků vrostlých do kostí a pomáhají rozkládat proteiny a lipidy přítomné v kostech. Jde tedy o běžný heterotrofní metabolismus, byť v dosti exotickém kontextu.

Ale pojďme se ještě vrátit k sulfan oxidujícím bakteriím. Jedinou skupinou ploštěnců, u které známe chemoautotrofní symbiózu, je rod *Paracatenula*, žijící mezi zrny písku na dně mělkých teplých moří. Tato symbióza je unikátní nejen identitou hostitele, ale i symbiontů. Jde o vůbec první příklad, kdy jsou sulfan oxidujícími symbionty alfa-proteobakterie. Molekulární data naznačují, že ke vzniku této symbiózy mohlo dojít nejméně před 500 miliony let a od té doby byli symbionti předáváni z generace na generaci (vertikálně), což je u tohoto typu soužití výjimečné. Jediným dalším příkladem jsou mlži rodu *Calyptogen*a z hydrotermálních vývěrů, jejichž sulfan oxidující bakterie najdeme v cytoplazmě vajíček a v dospělosti obývají žaberní tkáň. Symbióza v tomto rodu mlže je ale velice mladá, vznikla před méně než 50 miliony let, představuje tak zajímavý model pro studium evoluce symbióz a vzniku organel.

Mlži se ostatně řadí mezi velmi časté hostitele chemoautotrofních bakterií. Symbióza s bakteriemi oxidujícími sulfan je u nich známa hned z několika čeledí, z nichž zdaleka nejrozmanitější a druhově nejbohatší jsou lucinovití (Lucinidae). Většina lucinovitých obývá sedimenty chudé na kyslík a bohaté na sulfan, které vznikají v mangrovech nebo porostech mořské trávy (vocha, rod *Zostera*). Specializované buňky v žábřácích mlžů z vody vychytávají volně žijící chemoautotrofní bakterie, fagocytují je a podřizují potřebám hostitele. Tato symbióza patrně není typickým mutualismem, spíše připomíná parazitismus či „zotročení“ bakterií živočichem. Hostitel totiž zabraňuje množení bakterií fagocytováním buňkami, a v případě hladovění je

**1** Kroužkovec riftie hlubinná (*Riftia pachyptila*). Její i více než 2 m dlouhé tělo je uloženo ve světlé trubkovité schránce a zakončené červeným „prachovkovitým“ koncem. Ve speciálním orgánu (trofomu) najdeme chemoautotrofní symbiotické bakterie dodávající riftií živiny. Foto: National Oceanic and Atmospheric Administration, Okeanos Explorer Program

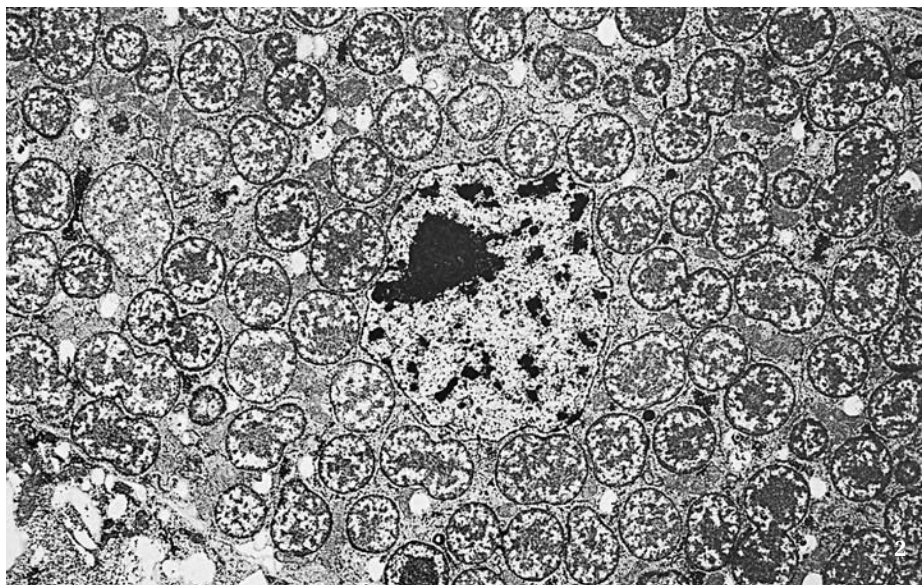
zabíjí a tráví. Neznáme žádnou evoluční výhodu, která by z tohoto soužití plynula pro bakterie. Nejstarší fosilie lucinovitých pocházejí ze siluru (před 443,8 až 419,2 milionu let), ale není jasné, zda již tehdy tito mlži žili v symbióze s bakteriemi. K velkému rozvoji jejich skupiny pak došlo v křídě (145 až 66 milionů let) spolu se vznikem mangrovů a objevením se mořské trávy. Tehdy byla tedy patrně symbióza již etablovaná. Symbionti některých lucinovitých mlžů dokážou kromě produkce organických látek také fixovat molekulární dusík.

Dalšími pozoruhodnými mlži žijícími v chemoautotrofní symbióze jsou zástupci rodu *Bathymodiolus* z čeledi slávkovití (Mytilidae), kteří obývají hlubokomořské horké i chladné vývěry. Symbióza se zde opět odehrává ve specializovaných buňkách žaber. Na rozdíl od lucinovitých *Bathymodiolus* nehostí pouze symbionty oxidující sulfan, ale také (případně pouze) bakterie oxidující metan. I tento mlž získává symbionty z prostředí, tedy pokaždé znovu během života každého jedince.

### Nutriční symbiózy hmyzu

Vedle soužití s chemoautotrofními bakteriemi je dalším častým tématem mezi živočichy nutriční symbióza s bakteriemi syntetizujícími nedostatkové živiny pro potravní specialisty. Zhruba 10–15 % druhů hmyzu hostí tzv. primární endosymbionty – obligátní, vnitrobuněčné, vertikálně předávané symbiotické bakterie. Tyto symbiózy bývají prastaré, sahají do samých počátků daných skupin hmyzu, často před více než 100 miliony let. Bakterie jsou předávány výhradně z generace na generaci hostitele, a proto jejich evoluce přísně kopíruje evoluci hostitelů. Primární endosymbionti jsou pro své hostitele nepostradatelní a sami rovněž nedokážou žít volně. To je způsobeno často extrémním zmenšením a zjednodušením genomu, jako to vidíme u některých parazitů nebo semiautonomních organel. Symbionti se nacházejí ve specializovaných buňkách zvaných bakteriocyty, odvozených od buněk tukového tělesa. Asi nejznámější a nejlépe studovaný příklad takové symbiózy představuje dvojice tvořená mšičí kyjatkou hrachovou (*Acyrtosiphon pisum*) a bakterií *Buchnera aphidicola* (obr. 2). Kyjatka se, jako ostatní mšice, živí sáním rostlinné mízy, tedy potravy nesmírně bohaté na cukry, ale chudé na proteiny. Mšice neumí sama syntetizovat polovinu z aminokyselin potřebných k tvorbě proteinů a spoléhá se na jejich výrobu symbiotickou bakterií. Ta na oplátku dostává veškerou potřebnou výživu od mšice. Dalším příkladem a modelovým systémem je pak moucha tse-tse (*Glossina palpalis*), přenašeč spavé nemoci. Krev obratlovců, kterou se moucha tse-tse živí, je chudá na vitamíny skupiny B. O jejich syntézu se mouchě stará bakterie *Wigglesworthia glossinidia*. Podobné symbiózy byly pozorovány také u krevsajících pijavic a možná i zde je hlavním přínosem syntéza vitamínů skupiny B.

Mouchy tse-tse hostí ještě dva další vertikálně přenášené bakteriální symbionty. Enterobakterie rodu *Sodalis* jsou pravděpodobně komenzály. Obývají širokou škálu tkání mouchy, a to jak vnitrobuněčně, tak



volně, a jejich efekt na mouchu se zdá být minimální. Mnohem zajímavějším parazitem je rod *Wolbachia*, který se svými hostiteli interaguje řadou nečekaných způsobů. Wolbachie parazitují v desítkách procent druhů hmyzu i v řadě dalších členovců a hlístic, což z nich činí jedny z vůbec nejčastějších parazitických mikroorganismů naší planety. Místem parazitace jsou hlavně pohlavní orgány a wolbachie se také přenášejí prostřednictvím pohlavních buněk, avšak pouze vajíček a nikoli spermií. To je základním důvodem všech sofistikovaných manipulací, které na svých hostitelích provádějí. Wolbachie se snaží maximalizovat šíření pomocí ovlivňování rozmnožování hostitelů čtyřmi různými způsoby, které se vyskytují samostatně nebo v různých kombinacích podle druhu hostitele: zabíjení samců během larválního vývoje zvyšuje šance na přežití infikovaných samic; feminizace samců navozuje vývoj samičích pohlavních orgánů, a tedy produkci vajíček, jimiž se wolbachie mohou šířit; vznik partenogeneze je v některých případech také výsledkem manipulace wolbachii – partenogenetické populace sestávají pouze ze samic, schopných množit se bez samců – hostitelská populace tak „neplývá“ zdroji na samce, kteří jsou z pohledu parazita neužiteční; cytoplazmatická nekompatibilita brání úspěšné reprodukci infikovaných samic s neinfikovanými samicemi, případně samicemi nakaženými jiným kmenem wolbachie. Tento poslední efekt může urychlovat speciaci hostitelů, jelikož vytváří účinnou reprodukční bariéru. Pozoruhodná druhová bohatost členovců tak možná alespoň částečně souvisí právě s infekcí wolbachie.

**2** Symbiotické bakterie *Buchnera aphidicola* vyplňující cytoplazmu okolo jádra hostitelské buňky. Hostitelem je mšice kyjatka hrachová (*Acyrtosiphon pisum*). Snímek z transmisní elektronové mikroskopie (TEM). Foto J. White a N. Moran

**3** Mravenec pensylvánský (*Camponotus pennsylvanicus*) je hostitelem symbiotických bakterií rodu *Blochmania*. Foto A. B. Lazarus

**4** Tělo plže *Elysia chlorotica* ne náhodou připomíná list rostliny. Funkce takového tvaru je totiž stejná: zvětšení plochy, na které může probíhat fotosyntéza. Foto P. Krug

**5** Křemičitá schránka obalující měňavku *Paulinella* sp., jež jako jediný organismus mimo superskupinu Archaeplastida získala fotosyntetickou organelu primární endosymbiózou se sinicí. Skenovací elektronová mikroskopie, foto T. Nakayama a J. Archibald. Všechny snímky převzaty v souladu s podmínkami využití, přesnou citaci zdroje uvádíme v použité literatuře na webové stránce Živy.

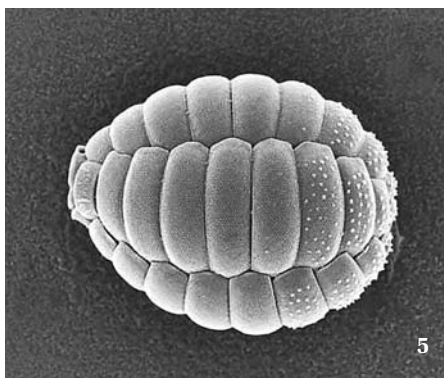
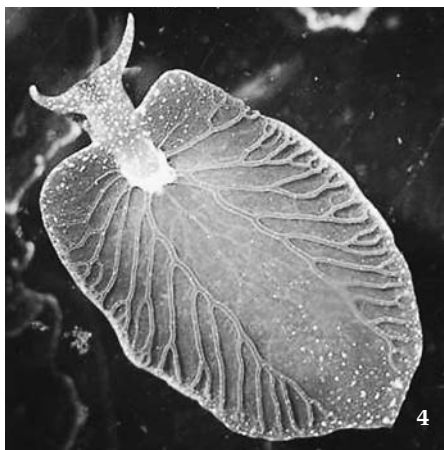
Mutualistické vnitrobuněčné bakterie najdeme kromě hmyzu specializovaného na jeden typ potravy i u potravních generalistů. Výhody plynoucí z takových symbióz nejsou tolik zřejmé jako u specialistů a v mnoha případech zůstávají dosud neznámé. Bakterie rodu *Blochmania* žijí v symbióze s mravenci rodu *Camponotus* (zhruba s 1 000 druhy jde o druhý největší rod mravenců vůbec, obr. 3) a jsou mezi nimi předávány z generace na generaci již kolem 40 milionů let. Bakterie obývají specializované buňky stěny střeva a najdeme je i ve vaječnicích (ovariích), což vysvětluje jejich vertikální přenos. Výhoda plynoucí z této symbiózy pro mravence byla dlouho záhadou. Až přečtení genomu *Blochmania* napovědělo, že by jejím úkolem mohla být recyklace dusíkatých látek. Experimenty skutečně ukazují, že bakterie dokáže odbourávat močovinu, odpadní produkt mravence, a zužitkovat ji pro syntézu glutaminu, prekurzoru mnoha aminokyselin. Obdobnou roli snad mohou hrát symbiotické bakterie rodu *Blattabacterium* v tukovém tělese švábů a termitů. Molekulární data naznačují, že tato symbióza může být stará více než 140 milionů let.

Poslední zastávkou na naší exkurzi do světa hmyzích symbiontů bude pozoruhodný objev publikovaný v r. 2017, který se týká evoluce symbiotických bakterií v prostředí hostitele. Primární endosymbionti se často vyznačují velkou genetickou stabilitou. Při etablování symbionta rychle dochází k radikální redukci a přestavbě genomu. Po ní však následují často až stovky milionů let bez velkých změn. Výjimkou z tohoto pravidla najdeme u cikád rodu *Tettigades*, které žijí v obligátní symbióze s dvěma rody bakterií – *Sulcia* (*Bacteroidetes*) a *Hodgkinia* (*Alphaproteobacteria*). *Sulcia* se svým hostitelům stará o syntézu 8 z 10 esenciálních aminokyselin a z evolučního hlediska je typickým primárním endosymbiontem, který si zachoval téměř identické složení i organizaci genomu po více než 200 milionů let. Na druhou stranu *Hodgkinia*, zodpovědná za syntézu zbylých dvou aminokyselin a vitamínu B<sub>12</sub>, prodělala v posledních čtyřech milionech let bouřlivou evoluci vedoucí k rozrůznění na 2–6 značně odlišných kmenů v jednom hostiteli, a to hned několikrát nezávisle na sobě v různých druzích cikád. Jednotlivé kmeny hodgkinie, vzniklé zmožením původní jediné linie, nesou každý odlišnou podmnožinu genů, a to nejen těch zodpovědných za syntézu živin pro hostitele, ale i genů nezbytných pro pouhé fungování bakteriální buňky. Kmeny tak nejsou samy o sobě životaschopné a vyžadují přítomnost ostatních kmenů ve stejném hostiteli. Jde tedy o obligátní symbiózu mezi kmeny obligátního symbionta, které dohromady vytvářejí symbiotické konsorcium, zastávající stejnou funkci jako původní jediná bakterie. Genomová plasticita hodginií, spíše než jiné primární endosymbionty hmyzu, připomíná mitochondrie, jejichž genomy také v některých organismech prodělaly drastické přestavby. Může tedy jít o zajímavý model pro studium evoluce semiautonomních organel.

#### Nejtěsnější symbióza – vznik semiautonomních organel

Pro eukaryotický život byly nejdůležitější endosymbiózami s prokaryoty bezpochyby události, které vedly ke vzniku semiautonomních organel – mitochondrií, přítomných prakticky ve všech eukaryotických buňkách, a plastidů, typických pro rostliny a primární i odvozené řasy tvořící významnou část eukaryotické diversity. Endosymbiotickou teorii formulovala v r. 1966 americká biologka Lynn Margulisová, která znovuobjevila některé pozapomenuté myšlenky vyslovené již začátkem 20. stol. Její článek *On the origin of mitosing cells*, publikovaný v časopise *Journal of Theoretical Biology*, představoval velký posun biologického paradigmatu a otevřel evoluční biologii a genetice cestu k novým myšlenkám a objevům. Margulisová tehdy splynutím eukaryotického hostitele a prokaryotického endosymbionta nevysvětlovala pouze vznik mitochondrií a plastidů, nýbrž i původ bičíků (více v *Živě* 2018, 1).

Vznik mitochondrie proběhl právě jednou a všechny známé eukaryotické organismy mají (nebo měly) organely vystopovatelné k této evoluční singularitě (o redukcích a ztrátách mitochondrií viz *Živa* 2018, 1: 26–28). Jak a kdy tato událost přesně pro-



běhla a jaké organismy se jí účastnily, lze rekonstruovat jen obtížně. Ze stavby buněk, biochemických drah a genomů současných eukaryot jsme schopni odvodit, jak přibližně vypadal jejich poslední společný předek označovaný jako LECA (Last Eukaryotic Common Ancestor), který žil zhruba před dvěma miliardami let. Takové rekonstrukce naznačují, že mitochondrie posledního společného předka již byla plně integrovaná a vybavená všemi metabolickými drahami, které známe z mitochondrií současných. Jaký vývoj tomu ale předcházela? Všechny organismy, na nichž bychom mohli pozorovat postupný vývoj prokaryotického endosymbionta v organelu, bohužel již dávno vyhynuly. Musíme tedy opatrně číst genetické informace současných organismů a vyslovovat různé hypotézy.

Je celkem jisté, že předchůdcem mitochondrií byla alfaproteobakterie. Ale do jaké podskupiny patřila nebo v jakém vztahu by byla vůči dnešním alfaproteobakteriím, dosud není jasné. Podle některých studií byla blíže příbuzná rickettsiím, což je skupina tvořená výhradně intracelulárními parazity (např. původcem skvrnitého tyfu). Počátek této nejdůležitější symbiózy na planetě Zemi by tak mohl mít parazitický původ. Jiné studie vystopovaly její původ do blízkosti odlišných podskupin a podle dalších mohlo jít o samostatnou, velmi hluboko se větvící linii. Hostitelem alfaproteobakteriálního endosymbionta byla buňka, jejímiž nejbližšími žijícími příbuznými jsou poměrně nedávno objevená archea skupiny Asgard (pojmenovaná podle domova severských bohů). Otázkou však je, zda se tento praorganismus již dal považovat za eukaryota, nebo to byl právě vznik mitochondrie a s ním spojené výrazné zefektivnění energetického metabolismu, které umožnily vývoj složitějších struktur dělajících eukaryotickou buňku eukaryotickou.

Existuje také mnoho alternativních scénářů vysvětlujících, proč vlastně alfaproteobakteriální předek mitochondrie a prabuňka příbuzná skupině Asgard vstoupily do symbiózy. Předkem mitochondriálních eukaryot byl pravděpodobně anaerobní organismus získávající energii kvašením. Jaký endosymbiont by se takovému organismu hodil? Jaké biochemické děje mohl provádět, aby metabolismus svého hostitele šikovně doplňoval? Možná šlo o aerobního heterotrofa schopného dýchání, který by do svého hostitele transportoval přebytečnou energii ve formě adenosintrifosfátu (ATP) nebo z něj odebíral odpadní produkty kvašení či nežádoucí kyslík. Jiné teorie uvažují o variantě fakultativně aerobního autotrofa, jenž mohl svému hostiteli poskytovat organické produkty fotosyntézy, oxidovat sulfan nebo z produktů kvašení uvolňovat vodík znovu využitelný hostitelem. Některé hypotézy také navrhují, že původně vůbec nemuselo jít o vzájemně prospěšný (mutualistický) vztah – bakteriální předek mitochondrie mohl být intracelulárním parazitem jako mnohé rickettsie. K rozhodnutí, který z těchto scénářů je nejpravděpodobnější, by rozhodně nepomohlo přesnější určení toho, kde se na fylogenetickém stromě alfaproteobakterií nachází větev vedoucí k předkovi mitochondrie. A můžeme si být jisti, že řada vědců a vědkyň na tom právě teď pracuje.

#### Spletitá evoluce plastidů

Plastidy vznikly obdobným způsobem a nejspíše poměrně záhy po mitochondriích. V tomto případě šlo o soužití již aerobního eukaryota vybaveného mitochondrií se sinicí (cyanobakterií) schopnou fotosyntézy. Endosymbiont tedy již tehdy přinášel svému hostiteli stejnou výhodu jako dnes – syntézu energeticky využitelných organických látek z atmosférického oxidu uhličitého za pomoci energie ze slunečního záření. Eukaryotické organismy si v evoluci autotrofní způsob obživy nikdy samy nevyvinuly. Velké, diverzifikované, a co do množství biomasy na Zemi dominující superskupině Archaeplastida, tvořené výhradně organismy, které fotoautotrofní jsou, nebo v minulosti byly (o redukcích a ztrátách plastidů nejen u rostlin a ruduch viz již zmíněný článek v *Živě* 2018, 1: 26–28), se možnost tohoto způsobu získávání energie otevřela až s endosymbiotickými sinicemi, předky plastidů.

Vznik plastidů u Archaeplastida proběhl podle současného stavu poznání již v době přibližně před dvěma miliardami let, tedy překvapivě brzy po vzniku eukaryot jako takových, a za nejbližší žijící příbuzné předka plastidů jsou označovány poměrně nedávno objevené sinice rodu *Gloeomargarita*. Tato skupina představuje evolučně dosti starou a časně se větvící linii, což – vzhledem k tomu, co víme o evoluci sinic – znamená, že plastid nejspíše vznikl ve sladkovodním či terestrickém prostředí, a nikoli v moři, jak se původně předpokládalo.

Archaeplastida dnes obsahují tři velké podskupiny: glaukofyty, ruduchy (červené řasy) a zelené rostliny. Začaly se oddělovat (divergovat) poměrně dávno, jak dokazuje nejstarší spolehlivěji určitelná fosilie ruduchy rodu *Bangiomorpha* stará asi jednu miliardu let. Dosud ale není zcela jasné,

zda se jako první oddělily právě ruduchy, nebo glaukofyty. Plastidy obou skupin vykazují určité archaické rysy, které sdílejí se sinicemi, nikoli však se zelenými rostlinami. Obě např. mají fykobilizomy – válcovité světlosběrné struktury se speciálními pigmenty umístěné na membránách tylakoidů. Glaukofyty si zachovaly dokonce peptidoglykanovou stěnu kolem svého plastidu a pro tuto odlišnost se pro něj používá označení cyanela, aby se nepletl s klasickými chloroplasty.

Bez zajímavosti není ani zjištění, že většina evolučně dříve se větvících zástupců archaeplastid obsahuje právě jeden plastid na buňku, zatímco běžně známé rostliny jich v jedné buňce mají desítky až stovky. Zdá se, že monoplastidie (kdy na jednu buňku připadá jeden plastid) je vývojově původní a sloužila jako nutný předstupeň pro plnou integraci plastidu a přetvoření částečně nezávislého endosymbionta na organelu zcela pod kontrolou hostitelské buňky. Pro buňku s čerstvě získaným endosymbiontem bylo totiž naprosto zásadní naučit se synchronizovat své dělení s dělením budoucího plastidu, aby o něj některá z dceřiných buněk nepřišla. Teprve poté si mohla dovolit počet plastidů na buňku zvýšit a učinit koordinaci jejich dělení složitější. Alespoň tak to navrhuje teorie označovaná v angličtině monoplastidic bottleneck (bottleneck čili hrdlo lahve se v evoluční biologii používá jako metafora pro zúžený koridor, kterým musí vývoj určitého znaku projít, než může jeho diverzita znovu narůst).

U žádné jiné skupiny eukaryot není fotosyntéza tak univerzálně důležitá jako u Archaeplastida. Mnoho prvků (a dokonce i mnohobuněčných organismů) však vy-

nalezlo různé způsoby, jak se ji druhotně „naučit“ nebo si ji „vypůjčit“. Nejrozšířenější a evolučně nejvýznamnějším výdobytkem jsou v tomto směru sekundární plastidy a plastidy vyšších řádů, tedy získané nikoli z pohlcené sinice, ale z pohlcené eukaryotické buňky s plastidem, zelené nebo červené řasy. Najdeme je např. u krásnooček, obrněnek a skrytének (Živa 2016, 6: 299–301). Takové odvozené plastidy vznikly v evoluci minimálně pětkrát. Existují však i organismy, které sice vlastní plastidy nemají, ale umějí je krást ostatním. Takto získané organely nazýváme kleptoplastidy. „Zloději“ ale nejsou schopni plastidy replikovat a dlouhodobě udržet a musejí je proto průběžně doplňovat. V případě prvoků takový ekologický vztah asi tolik nepřekvapí, ale s tímto jevem se setkáme i v živočišné říši – u mořského plže *Elysia chlorotica*, který ve svých buňkách hostí kleptoplastidy původem z řas, jimiž se krmí (obr. 4).

Dlouhou dobu se mělo za to, že veškeré existující fotosyntetické organely lze, stejně jako mitochondrie, vystopovat k jediné evoluční události. Ukázalo se však, že to není úplně pravda. Botanici Birger Marin, Eva Nowacková a Michael Melkonian v r. 2005 zjistili, že měňavkovitý prvek *Paulinella chromatophora* (obr. 5, patří do skupiny Rhizaria, jako např. mřížovci – Radiozoa, dírkonošci – Foraminifera a nádorovky – Phytomyxea) má ve své buňce fotosyntetickou organelu, která rovněž vznikla primární endosymbiózou eukaryotické buňky se sinicí. Tato organela byla nazvána chromatofor a má prokazatelně jiný původ než všechny ostatní plastidy (viz Živa 2009, 5: 200–203). Je výrazně evolučně mladší, podle aktuálních odhadů vznikla přibližně

před 100–150 miliony let, a nejbližšími známými příbuznými jejího prokaryotického předka jsou rody *Prochlorococcus* a *Synechococcus*. Vzhledem k relativnímu evolučnímu mládí je chromatofor v nižším stadiu integrace do buňky než plastidy. Některé důležité fotosyntetické geny se už přesunuly do jádra, lze tedy bez obav mluvit o organelu, mimo hostitele by chromatofor nemohl fotosyntetizovat. Každopádně je však *Paulinella* dokonalým modelem, na němž lze studovat vznik organely takřka přímo v přímém přenosu.

Vznik a evoluci mitochondrií a plastidů, včetně jejich redukci a horizontálních přesunů mezi nepřibuznými skupinami, shrnuje barevné schéma (str. 84).

Nakročeno k přeměně v organelu mají i někteří symbionti, o nichž jsme psali v předešlých kapitolách, zejména obligátní vnitrobuněční symbionti předávaní vertikálně. Jde např. o dusík fixující sinici žijící v buňce rozsivky *Rhopalodia*, některé nutriční symbionty mšic s extrémně redukovánými genomy, nebo sulfan oxidující bakterie ze žaber hlubokomořského mlže rodu *Calyptogenia*. Na druhou stranu, příklad pradávne chemoautotrofní symbiózy u ploštěnky rodu *Paracatenula* a evoluční stabilita genomů většiny primárních endosymbiontů hmyzu (např. *Buchnera aphidicola* v kyjatce hrachové, viz výše) ukazuje, že symbionti mohou žít s hostitelem po stovky milionů let, aniž by se nutně plně integrovali a stali organelou v pravém slova smyslu. Zřejmě i stav „pouhého“ symbionta může být evolučně stabilní a k další redukci nemusí zákonitě docházet.

Seznam použité literatury a materiály k výuce najdete na webové stránce Živa.

## Upoutávka na novou knihu

### Jan Votýpka, Iva Kolářová, Petr Horák a kol.: O parazitech a lidech

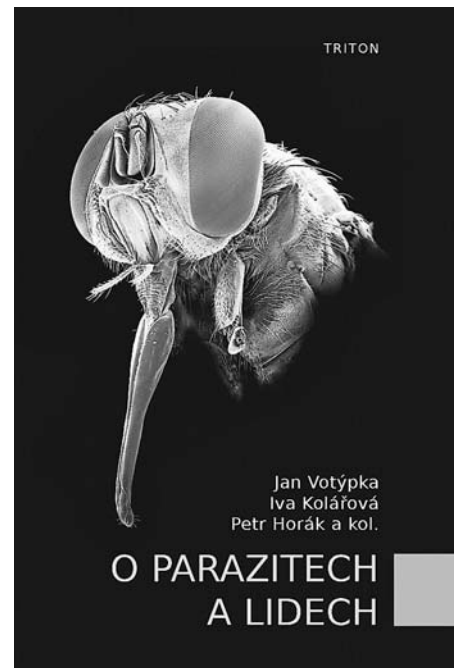
Na přelomu února a března 2018 vyšla nová populárně-naučná kniha věnující se parazitismu. Dvanáct autorů z 10 českých výzkumných, vzdělávacích a zdravotnických institucí seznamuje s cizopasnými žijícími v nás i kolem nás a pokouší se z různých úhlů pohledu, od lékařského a veterinárního přes biologický až po historický a umělecký, představit fenomén parazitického způsobu života, který je, pro mnohé z nás stále překvapivě, dominantní formou života na Zemi.

Proč nás paraziti tak zajímají, a proč se jich lidé bojí? Na tyto i další otázky kniha odpovídá, nejen slovem, ale i bohatým grafickým doprovodem. Lidské parazity, kteří by mohli ohrozit náš život, se v našich zeměpisných šířkách podařilo téměř vyhubit, ale ti méně nebezpeční jsou ve zdejším prostředí zcela běžní. Většina dětí se alespoň jednou nakazí vešmi, běžní jsou i roupi, a přibližně pětina naší populace je celoživotně infikována prvokem toxoplazmou, který možná ovlivňuje naše chování.

Také výskyt parazitů u domácích mazlíčků je velmi častý, stejně tak u hospodářských a volně žijících zvířat, kde paraziti mnohdy působí značné hospodářské ztráty. V některých případech se zvířecí paraziti mohou přenášet i na člověka. V současném globalizovaném světě také častěji dochází k zavlečení parazitů na nová území, kde vážně ohrožují místní ekosystémy.

V tropech a subtropích jsou lidští paraziti dosud velmi vážným zdravotním problémem a jsou každoročně zodpovědní za statisíce lidských životů. Chudé země třetího světa stále stojí stranou zájmu farmaceutického průmyslu, léky cílené proti parazitům představují spíše opomíjenou část globálního výzkumu. Tím je chvályhodnější, že v r. 2015 byla udělena Nobelova cena třem parazitologům za výzkum léčebné látky proti parazitickým hlísticím a za výzkum přispívající k léčbě malárie.

Jediné poznání umožní rozeznat hranici mezi oprávněnými a zbytečnými obavami. Skutečně nebezpečné parazity rozhodně



nelze podceňovat. Bylo by však chybné bát se všech cizopasných, dokonce i těch, kteří by mohli být našemu zdraví prospěšní.

**Nakladatelství Triton,  
Praha 2018, 348 str.  
Doporučená cena 399 Kč**