Anna Novák Vanclová, Lukáš Novák

Kdo ztrácí, nalézá! Život bez semiautonomních organel

Eukaryotické buňky, tedy buňky protist (prvoků), hub, živočichů a rostlin, se od svých prokaryotických příbuzných (bakterií a archeí) liší mimo jiné vnitřním členěním na funkčně rozlišené oddíly – organely. Dvě z nich, mitochondrie a plastidy, svými výjimečnými vlastnostmi upomínají na dávné dramatické zvraty v evoluci: jsou vždy obaleny alespoň dvěma membránami, vznikají pouze dělením již existujících organel, a především obsahují vlastní dědičnou informaci i aparát pro syntézu proteinů. Odtud tedy jejich souhrnné označení semiautonomní – částečně samostatné – organely. Nezávislost mitochondrií a plastidů je pozůstatkem z doby před zhruba dvěma miliardami let, kdy existovaly jako volně žijící bakterie, než byly pohlceny předky eukaryotických buněk a postupně se staly jejich součástí jako neoddělitelní mutualističtí endosymbionti (více v článku na str. XIX kuléru této Živy). Proces vzniku semiautonomních organel je dnes předmětem intenzivního výzkumu, teoretizování i vášnivých debat mezi vědci, jelikož úzce souvisí se vznikem eukaryotické buňky jako takové (více také v Živě 2009, 5: 200–203; 2016, 1: 27–30 a 6: 299–301). Fascinující příběhy však skýtá i druhý konec jejich evoluční cesty – redukce a úplná ztráta semiautonomních organel u některých specializovaných skupin eukaryot.

Mitochondrie jsou zapojené do široké řady buněčných procesů včetně metabolismu aminokyselin, nukleotidů a mastných kyselin, programované buněčné smrti (apoptózy), iontové homeostázy (tedy vnitřní rovnováhy iontů, protonů apod., nezbytné pro normální fungování buňky) a syntézy lipidů, chinonu, steroidů a železosirných (FeS) center. Nejznámější funkcí mitochondrií je však přeměna energie pomocí oxidativní fosforylace, tedy molekulární podstaty dýchání, bez které by byl náš energetický metabolismus až 15krát méně efektivní. Glykolýza – cytoplazmatická dráha, která funkčně předchází oxidativní fosforylaci, rozkladem jedné molekuly glukózy vyrobí pouze dvě molekuly adenosintrifosfátu (ATP), univerzálního nosiče energie v buňce. Mitochondrie však z té samé molekuly glukózy dokáže vytěžit dalších zhruba 30 molekul ATP. Mitochondrie tedy pro buňky představují nesmírnou výhodu. Ta se ale rychle vytrácí, není-li k dispozici molekulární kyslík, který svou funkcí konečného příjemce elektronů udržuje oxidativní fosforylaci v pohybu.

A přece, anaerobní prostředí nejsou zcela prosta eukaryot. V bahenních sedimentech, stojatých vodách nebo v obsahu střev obratlovců najdeme celou plejádu vzájemně nepříbuzných prvoků, hub i drobných živočichů přizpůsobených životu bez kyslíku – anaerobů. Jejich mitochondrie jsou v důsledku nedostatku kyslíku často funkčně i morfologicky zjednodušené. Postrádají enzymy oxidativní fosforylace a místo nich používají jiné dráhy, schopné alespoň skromně doplňovat energetický výtěžek glykolýzy. Mitochondrie tedy během evoluční cesty do anaerobního prostředí na jednu stranu ztrácejí metabolické dráhy, které bez kyslíku nemohou využít, na druhou stranu získávají nové, a to pravděpodobně horizontálním přenosem genů z anaerobních bakterií. Různé typy redukovaných mitochondrií zřejmě tvoří funkční kontinuum, ale z historických důvodů je dělíme do čtyř kategorií (Roger a kol. 2017).

Fakultativně anaerobní mitochondrie, které nalezneme např. u škrkavek rodu *Ascaris* (obr. 1A) nebo krásnoočka štíhlého (*Euglena gracilis*, obr. 1B), si zachovávají dráhy aerobního metabolismu, ale kromě kyslíku mohou využívat i alternativní příjemce elektronů, jako např. fumarát. U nálevníka *Nyctotherus ovalis* (obr. 1C), žijícího ve střevech švábů, a parazitického prvoka *Blastocystis hominis* (obr. 1D) najdeme tzv. mitochondrie produkující vodík, které postrádají část enzymů oxidativní fosforylace a ATP syntetizují anaerobní substrátovou fosforylací, jejímž koncovým akceptorem elektronů jsou protony a odpadním produktem molekulární vodík. Oba typy anaerobních mitochondrií si zachovávají jak vlastní genom, tak typické mitochondriální záhyby vnitřní membrány – kristy. Tím se liší od dvou následujících, mnohem zjednodušenějších typů.

Prvním jsou hydrogenozomy, nejlépe probádané u lidského parazita bičenky poševní (*Trichomonas vaginalis*, obr. 1F). Najdeme je ale i u řady dalších protist nebo např. u bachorové houby *Neocallimastix frontalis* (obr. 1G). V této zjednodušené mitochondrii chybějí enzymy oxidativní fosforylace, zůstala ale zachována syntéza ATP za produkce vodíku, několik enzymů metabolismu aminokyselin a rovněž dráha syntézy železosirných center.

Nejredukovanějším typem mitochondrií jsou mitozomy střevních prvoků lamblie střevní (*Giardia intestinalis*, obr. 1H), měňavky úplavičné (*Entamoeba histolytica*, obr. 1I) a kokcidií rodu *Cryptosporidium* a velké skupiny vnitrobuněčných parazitů blízkých houbám – mikrosporidií (Microsporidia, někdy také Microsporidiomycota; Živa 2017, 5: 257–261). Tato redukovaná mitochondrie se energetického metabolismu, odehrávajícího se pouze v cytoplazmě buněk, vůbec neúčastní a jedinou známou fyziologickou funkcí mitozomů (s výjimkou měňavky úplavičné) je syntéza výše zmíněných FeS center a s tím související procesy. Tyto anorganické molekuly připomínající minerál pyrit působí jako kofaktory řady životně důležitých enzymů a žádný známý buněčný organismus se bez nich neobejde. Eukaryotické buňky nedokážou syntetizovat FeS centra bez pomoci mitochondriální dráhy ISC (Iron-Sulphur Cluster) a vzhledem k tomu, že tato dráha je jedinou funkcí, která byla zachována i u těch nejredukovanějších mitochondrií, můžeme ji považovat za jejich esenciální funkci, jež brání úplné ztrátě i tam, kde všechny ostatní role této organely zmizely.

Ale je tomu opravdu tak? Jsou eukaryota skutečně chycena v evoluční pasti jako rukojmí vlastních mitochondrií, bez možnosti se jich kompletně zbavit?

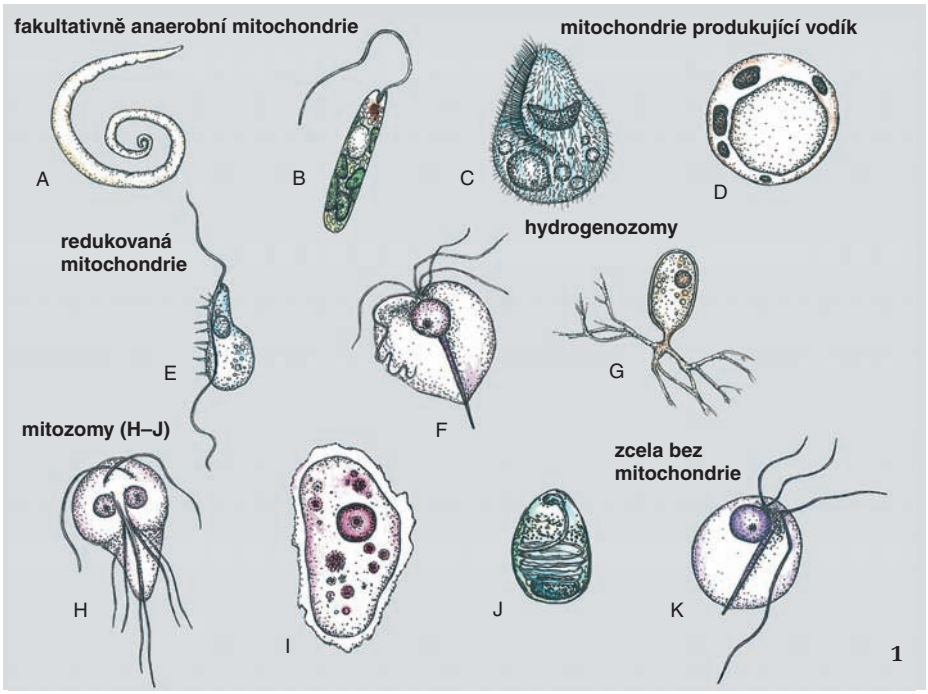
Život bez mitochondrie

Pro vyvrácení hypotézy o osudové závislosti „hostitelských" buněk na jejich endosymbiotických mitochondriích by byl nález eukaryotického organismu zcela bez mitochondrií. Doložit však nepřítomnost nějaké struktury v buňce je vždy mnohem obtížnější než důkaz opačný. Přesto se po dlouhém a usilovném pátrání podařilo objevit prvoky, v jejichž buňkách dosud nebyly nalezeny žádné pozůstatky mitochondrií, a to ani ve formě mitozomů. Tito prvoci zdaleka nepatří mezi modelové organismy, a tak paleta použitelných experimentálních metod byla velmi omezená. Přesvědčivý důkaz o existenci prvního amitochondriálního eukaryotického organismu přinesl až pokrok v dostupnosti sekvenování DNA.

Tým vedený Annou Karnkowskou a Vladimírem Hamplem z Univerzity Karlovy dokázal přečíst kompletní genom jednoho z kandidátů, prvoka *Monocercomonoides* sp. (obr. 1K) ze skupiny oxymonád, vzdáleného příbuzného bičenky a lamblie (Karnkowská a kol. 2016). Dalo se očekávat, že i ta nejredukovanější mitochondrie by v genomu zanechala stopy. Nic takového se ale nepodařilo najít. Dokonce i geny pro enzymy dráhy ISC (pro tvorbu FeS center) a proteiny zajišťující jejich import do mitochondrie zcela scházejí. Vědci pečlivě ověřovali kvalitu genomu, aby sebe i kolegy přesvědčili, že nepřítomnost mitochondriálních genů je skutečná, a nikoli jen důsledkem chybějících dat. Vše ale jednoznačně nasvědčuje, že *Monocercomonoides* se může zapsat do historie biologie jako první známý eukaryotický organismus zcela zbavený mitochondrií!

Znamená to, že se *Monocercomonoides* vymanil ze závislosti na FeS centrech? Nikoli, řešením je horizontální přenos genů (viz také Živa 2006, 1–6). V genomu tohoto prvoka se sice nenacházejí žádné geny

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2018. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.



1 Přehled zástupců eukaryot s redukovanými mitochondriemi. Fakultativně anaerobní mitochondrie: A – škrkavka dětská (*Ascaris lumbricoides*), hlístice parazitující v lidských střevech; B – krásnoočko štíhlé (*Euglena gracilis*), sladkovodní sekundární řasa schopná žít fototrofně i bez světla, s kyslíkem i bez něj. Mitochondrie produkující vodík: C – *Nyctotherus ovalis*, nálevník žijící jako symbiont ve střevech švábů; D – *Blastocystis hominis*, střevní parazit člověka příbuzný rozsivkám a chaluhám, na snímku stadium zvané trofozoit s velkou vakuolou. Redukovaná mitochondrie: E – *Pygsuia biforma*, mořský měňavkovitý bičíkovec s panožkami připomínajícími štětiny. Hydrogenozomy: F – bičenka poševní (*Trichomonas vaginalis*) způsobující trichomonózu; G – *Neocallimastix frontalis*, chytridiomyceta žijící jako symbiont v bachoru přežvýkavců. Mitozomy: H – lamblie střevní (*Giardia intestinalis*), lidský parazit způsobující průjmové onemocnění – giardiózu, její buňka má dvě jádra, čtyři páry bičíků a přední část tvoří přísavný disk, kterým se lamblie přichytává na stěnu střeva; I – měňavka úplavičná (*Entamoeba histolytica*) parazitující v lidských střevech může způsobovat životu nebezpečnou úplavici (dyzenterii); J – hmyzomorka neboli nosema včelí (*Nosema apis*), mikrosporidie napadající včely, zde spora připravená k infekci hostitele. Zcela bez mitochondrie: K – *Monocercomonoides* sp., oxymonáda žijící jako komenzál ve střevech činčily

pro mitochondriální dráhu ISC, zato v něm byla objevena kompletní dráha SUF (Sulphur Utilization Factors), která za použití odlišných enzymů plní analogickou funkci (tvorbu FeS center) u bakterií. Dráha SUF je odolnější vůči působení kyslíku a nevyžaduje tak vysokou koncentraci železa jako dráha ISC. Předkové monocercomonoida tedy pravděpodobně získali geny pro dráhu SUF od bakterií a zapojili ji do svého metabolismu tak, že funguje v cytoplazmě a nahrazuje tvorbu FeS center v mitochondriích. Původní mitochondriální dráha ISC se stala nadbytečnou a spolu s celou organelou zanikla.

Výzkum ztráty mitochondrií je zatím stále v počátcích. Co přinesou nejbližší roky? Jistě bude zajímavé posvítit si na další potenciálně amitochondriální prvoky. Mezi ně patří celá skupina Oxymonadida, z níž rod *Monocercomonoides* byl vybrán proto, že na rozdíl od ostatních ho lze kultivovat v laboratoři. Souvisí to nejspíše s tím, že je obyvatelem střev různých živočichů (včetně činčily, ze které byla izolována pokusná kultura) a má se svými hostiteli spíše volný vztah. Většina ostatních oxymonád žije výlučně ve střevech dřevožravého (xylofágního) hmyzu a zcela na něm závisí. Dalším amitochondriálním kandidátem je půdní měňavka bahenní (*Pelomyxa palustris*), ale ani ji se zatím nepodařilo zabydlet ve zkumavce. Jiným směrem výzkumu mohou být prvoci, kteří také získali alternativní dráhy syntézy FeS center, ale své redukované mitochondrie si (prozatím?) ponechali – např. nově popsaný bičíkovec *Pygsuia biforma* (obr. 1E) nebo již výše zmíněná měňavka úplavičná.

Ztráty fotosyntézy a ztráty plastidů

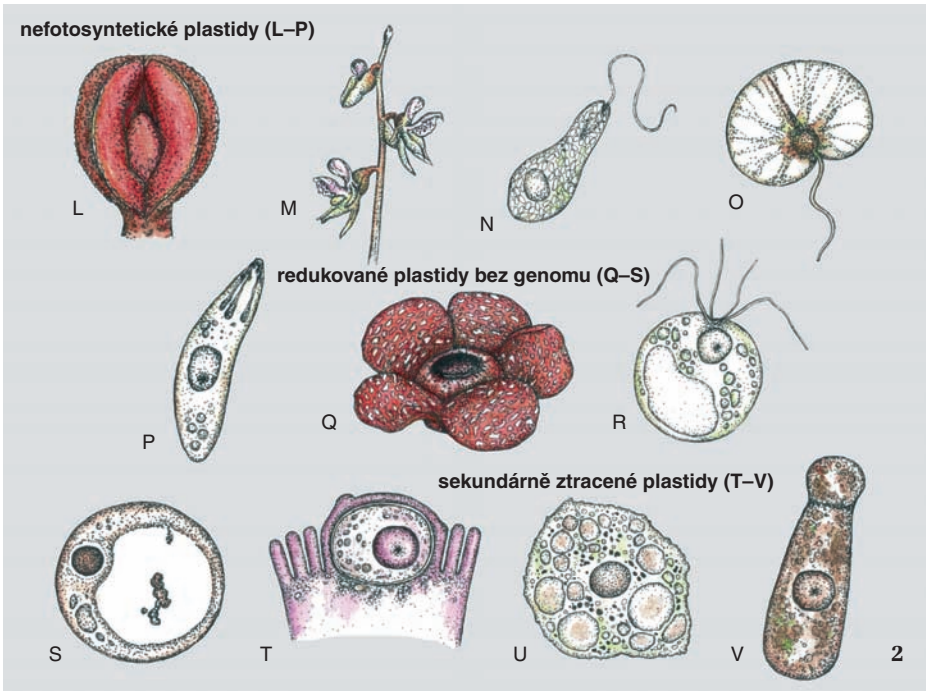
Druhým typem semiautonomních organel, jež obsahují vlastní genom a kdysi byly samostatnými prokaryotickými organismy, jsou plastidy. Všeobecně známé jsou chloroplasty zelených rostlin a řas. Zde se však chceme zabývat všemi organelami tohoto typu napříč eukaryotickým stromem života, a proto používáme obecnější termín plastidy. Nejpatrnější funkcí plastidů je fotosyntéza – obsahují chlorofyl, který částečně zodpovídá za jejich zbarvení a díky němuž dokážou zachytávat energii slunečního záření a ukládat ji do chemických vazeb, a enzymy umožňující zabudovávat atmosférický oxid uhličitý do organických molekul. V plastidech však probíhají ještě další děje, z nichž některé jsou pro buňku zcela nepostradatelné. Syntetizují se zde mastné kyseliny, hem (součást mnoha životně důležitých enzymů, např. cytochromů) a izopentenyl pyrofosfát (IPP; prekurzor izoprenoidů (některé vitamíny, hormony, cholesterol, silice a pryskyřice ad.).

Plastidy rostlin, zelených řas, červených řas a glaukofyt, tedy organismů tvořících říši Archaeplastida, mají společný původ. Tím byla endosymbiotická událost, při níž společný předek rostlin, řas a glaukofyt pohltil sinici a postupně ji začlenil do své buňky. Tak vznikly tyto tzv. primární plastidy, které jsou stejně jako u mitochondrií obalené dvěma membránami. Ty odpovídají původním dvěma membránám sinic a alfa-proteobakterií (předchůdci obou endosymbiontů náležejí mezi gramnegativní bakterie, vyznačující se dvojitou membránou). V případě glaukofyt a některých mechů jsou dokonce kolem plastidů zachovány buněčné stěny bakteriálního typu. Archaeplastida ale nepředstavují jedinou skupinu eukaryot s plastidy. Fotosyntetický způsob obživy zlákal mnoho dalších skupin, klasickým rostlinám a řasám zcela nepříbuzných. Tyto organismy ho však získaly až druhotně tím, že již hotové plastidy doslova fyzicky sebraly zeleným nebo červeným řasám, kterými se živily. Vznikly plastidy sekundární, a to nejméně třikrát nezávisle na sobě. Takový horizontální přenos organel mohl proběhnout (a u některých skupin s velkou pravděpodobností proběhl) i několikanásobně, za vzniku plastidů ještě vyšších řádů, terciárních či dokonce kvartérních.

Mezi skupiny vybavené sekundárními plastidy nebo plastidy vyššího řádu patří krásnoočka (Euglenophyta), rozsivky, chaluhy a další hnědé řasy (Ochrophyta), skrytěnky (Cryptophyta), chlorarachniofyty (Chlorarachniophyta), obrněnky (Dinoflagellata) a další zástupci skupiny Alveolata, včetně parazitických výtrusovců (Apicomplexa), jako je malarická zimnička (*Plasmodium*) nebo kokcidie rodu *Toxoplasma*. Typickou společnou vlastností plastidů všech těchto skupin je větší počet obalových membrán, které jsou tři nebo čtyři namísto původních dvou. Přídatné membrány jsou vlastně zbytky cytoplazmatické membrány pohlcené zelené nebo červené řasy či váčků, do nichž je hostitelská buňka při pohlcení zabalila. Dalším dokladem tohoto evolučního příběhu jsou nukleomorfy – pozůstatky jader pohlcených řas, nacházející se mezi druhou a třetí membránou plastidů skrytěnek (odvozených od červených řas) a chlorarachniofyt (odvozených od zelených řas). Tyto organismy tedy ve své buňce mají čtyři genomy různého původu: jaderný (vlastní), mitochondriální (příbuzný alfa-proteobakteriím), plastidový (příbuzný sinicím) a nukleomorfový (příbuzný červené nebo zelené řase).

Stejně jako mitochondrie, i plastidy a jejich genomy procházejí často procesem redukce. Možná trochu překvapivě a neintuitivně je to právě schopnost fotosyntézy, která se ztrácí nejsnáze a zdaleka nejčastěji. Častým, avšak nikoli jediným možným důvodem je přechod k parazitismu. Pokud buňka bere z cizího, může si dovolit méně efektivní energetický metabolismus, a tak se paraziti z řad rostlin, řas i prvoků s plastidy mnohdy ochotně vracejí k heterotrofii. Plastidy si ale ponechávají, i když bezbarvé a zbavené fotosyntetického aparátu, neboť by nepřežili bez jejich dalších funkcí – např. zmíněné syntézy mastných

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2018. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.



2 Přehled zástupců eukaryot s redukovanými plastidy. Nefotosyntetické plastidy: L – *Hydnora visseri*, parazitická rostlina z čeledi *Hydnoraceae* (pepřokvěté – *Piperales*) vyskytující se v jižní Africe, její jedinou nadzemní částí je červený květ tvořený třemi masitými laloky, lákající k opylení brouky; M – sklenobýl bezlistý (*Epipogium aphyllum*), orchidej parazitující mykorhizní sítě jiných rostlin a hub, nemá listy a její květy jsou bledé a poloprůhledné; vyskytuje se napříč Eurasií, včetně několika lokalit v České republice; N – *Euglena longa*, nefotosyntetické krásnoočko blízce příbuzné krásnoočku štíhlému, žije volně a živí se organickými látkami z prostředí; O – svítilka třpytivá (*Noctiluca scintillans*), mořská obrněnka vyskytující se po celém světě, živí se bakteriemi, jinými prvoky a dokonce rybími jikrami, má specializované organely zvané scintilozomy, díky nimž je schopná bioluminiscence – při podráždění modře svítí; P – zimnička tropická (*Plasmodium falciparum*), výtrusovec způsobující malárii, na niž ročně umírají stovky tisíc lidí, na obr. stadium zvané sporozoit, které se do lidského těla dostane po bodnutí infikovaným komárem, proniká do jaterních buněk a do červených krvinek, v nichž se množí. Redukované plastidy bez genomu: Q – raflézie Arnoldova (*Rafflesia arnoldii*) roste v deštných pralesích na Sumatře a Borneu, kde parazituje na liánách; většinu jejího těla tvoří až 1 m široký a 10 kg vážící květ, který barvou i zápachem napodobuje mršinu a tím láká opylovače (mouchy a mrchožravé brouky); R – *Polytomella parva*, zelená řasa, která je zelená pouze svým taxonomickým zařazením, ve skutečnosti bezbarvá a živí se organickými kyselinami, alkoholy a jednoduchými cukry rozpuštěnými ve vodě; S – *Perkinsus marinus*, příbuzný obrněnek, napadá ústřice, pro něž je silně patogenní, na obr. stadium trofozoit, které se množí v hostitelských buňkách, jeho typickým znakem je velká vakuola. Sekundárně ztracené plastidy: T – *Cryptosporidium parvum*, výtrusovec parazitující ve střevech savců, zde trofozoit, žijící na povrchu střevního epitelu, obrostlý mikroklky; U – *Hematodinium perezi*, obrněnka parazitující v hemolymfě krabů, stadium amébovitý trofont; V – hromadinka *Gregarina cuneata* je velký prvok, parazit ve střevech larev potemníka moučného (*Tenebrio molitor*). Orig. A. Novák Vanclová

kyselin. Organismy, které plastidy nikdy neměly, mastné kyseliny samozřejmě syntetizují také, používají ale jiné enzymy. Tyto původní enzymy však mnohé fototrofní organismy už dávno ztratily, protože mohly jejich nepřítomnost kompenzovat záložní syntetickou dráhou v plastidu. Tím si ale uzavřely možnost se plastidu bez následků zbavit v případě, že by jeho inovativní funkci, tedy sklízení sluneční energie, kvůli které si ho pořídily, již dále nepotřebovaly. A přesně tento stav evoluční pasti pozorujeme u naprosté většiny původně zelených organismů, které se k heterotrofii vrátily druhotně (ať už jako saprofyty, dravci, nebo paraziti). Nezelené rostliny podivných tvarů a pachů, červená řasa vyjídající cytoplazmu své příbuzné, volně žijící bezbarvé krásnoočko i plasmodium způsobující smrtelně nebezpečnou malárii – všechny spojují vybledlé, avšak nepostradatelné plastidy (Hadariová a kol. 2017).

Zajímavé je, že ačkoli probíhal reduktivní vývoj mitochondrie a plastidu na první pohled analogicky, dynamiku měl odlišnou. Pro mitochondrii je např. po ukončení účasti na energetickém metabolismu buňky poměrně snadné zbavit se vlastního genomu (jehož replikace, údržba, transkripce a translace také něco stojí). O plastidech to ale neplatí a úplné ztráty jejich genomů nastávají velmi vzácně. Zatím byly prokázány pouze v případě raflézie (*Rafflesia*, obr. 2Q), tropické endoparazitické rostliny s největším známým květem na světě, který páchne jako shnilé maso, dále u jednobuněčné řasy rodu *Polytomella* (obr. 2R), mořského parazitického prvoka rodu *Perkinsus* (obr. 2S) napadajícího ústřice, a několika jemu příbuzných zástupců skupiny Alveolata. Proč tomu tak je? Aby semiautonomní organela mohla přijít o svůj genom, ale zároveň nadále správně fungovat, musí být geny kódující potřebné enzymy přeneseny do jádra buňky. A aby se geny (v podobě DNA) z organely dostaly ven, musí organela prasknout nebo utrpět vážné poškození. S prasklou semiautonomní organelou se lze v klidu vypořádat, pokud jich má organismus nadbytek. Nikoli však, pokud má pouze jednu na celou buňku. A to je, nebo alespoň po určitou část evoluce byl, právě případ mnoha organismů s plastidy. Zdá se totiž, že ustanovení jakéhokoli plastidu (ať původního primárního, nebo od něj druhotně odvozeného) musí provázet určité období, během něhož se v hostitelské buňce nachází právě jeden plastid, který se musí naučit dělit synchronizovaně s ní (de Vries a Gould 2017). Teprve potom může počet plastidů na buňku narůst. A pozorování skutečně naznačují, že v buňkách s jediným plastidem probíhá výrazně méně horizontálního toku genů z plastidu do jádra než v buňkách s větším množstvím těchto organel (Lister a kol. 2003). Mitochondrie tedy mají oproti plastidům jistý náskok v tom, kolik esenciálních genů během evoluce přenesly ze svého genomu do jádra.

Úplná ztráta plastidu sice není tak radikální změna jako ztráta mitochondrie, ale i tak jde o vzácný jev. Aby mohl organismus plastid úplně pozbýt, musí se nějak vyrovnat se ztrátou plastidových drah zajišťujících syntézu hemu, mastných kyselin a izopentenyl fosfátu. Některé organismy s plastidy vyššího řádu se např. ještě nestihly zbavit alternativních enzymů plnících tutéž funkci nezávisle na plastidu. Jiné potřebné látky bezostyšně kradou svým hostitelům. Např. parazitická obrněnka *Hematodinium* (obr. 2U) si opatřuje IPP od kraba, v jehož těle žije, a zároveň nestihla zapomenout, jak vyrábět mastné kyseliny a hem i mimo plastid. Proto mohla, jako jeden z mála organismů, plastid úplně ztratit (Gornik a kol. 2015). Dalšími organismy, které to dokázaly, jsou kokcidie rodu *Cryptosporidium* (obr. 2T), parazitující ve střevech některých obratlovců, a gregariny (hromadinky, třída Gregarinasina) žijící jako paraziti nebo komenzálové ve střevech hmyzu. Obě tyto skupiny patří mezi výtrusovce (Apicomplexa) a původně měly plastid stejného původu jako zástupce krevních kokcidií, *Plasmodium*, původce malárie. Plasmodium sice svůj plastid ještě neztratilo, ale zřejmě mu k tomu mnoho nechybí. Zjistilo se totiž, že během krevní fáze vývoje lze plastid z buněk parazita experimentálně odstranit herbicidy, pokud se jim uměle dodává IPP. K ničemu dalšímu totiž plasmodium svůj plastid zřejmě nepotřebuje (Yeh a DeRisi 2011). Syntéza IPP je tedy, alespoň u krevního stadia, to poslední, co parazita nutí si plastid ponechat. A protože evoluce je neustále v pohybu, plasmodium možná časem tento zádrhel vyřeší a z evoluční pasti se vymaní.

Výzkum reduktivní evoluce semiautonomních organel je pro biologii poměrně novým tématem a jistě nás ještě mnohým překvapí. Již dnes ale slouží k vyjasnění základních funkcí mitochondrií a plastidů, i rozdílů a podobností mezi nimi.

Použitá literatura uvedena na webu Živy.

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2018. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.