

# Symbiózy napříč stromem života: soužití eukaryot a prokaryot 1.

V přírodě asi neexistuje větší rozdíl mezi dvěma typy buněčných organismů, než jaký zeje mezi doménami prokaryot a eukaryot. A přesto si k sobě nezřídka nacházejí cestu v rozmanitých typech mezidruhového soužití – symbiózách. V prvním dílu článku se zaměříme na symbiózy prokaryot s protisty (prvky), rostlinami a houbami.



Jako eukaryota označujeme živočichy, rostliny, houby a jejich jednobuněčné příbuzné – protista (viz dále), kteří zahrnují naprostou většinu eukaryotické rozmanitosti jak v buněčné architektuře, tak ve způsobu života. Porovnáme-li např. krásnoočko, vrabce a borovici, jde na první pohled o nepříbuzné a naprosto odlišné organismy, přesto je však tvoří v podstatě stejné stavební kameny – eukaryotické buňky. Tyto buňky mají složitě organizovanou DNA uspořádanou do chromozomů (oddělených lineárních úseků) a uloženu v jádře. Replikace a transkripce DNA jsou tedy prostorově oddělené od překladu genetické informace do proteinů – translace. Jejich cytoplazma je složitě vnitřně členěná různými membránovými útvary, které mohou tvořit různé typy organel a váčků. Obsahují semiautonómny organely – buněčné kompartmenty s vlastním (byť malým) genomem a obalené více membránami: mitochondrie a v případě fotosyntetických skupin i chloroplasty nebo jiné plastidy. Druhoh větve života tvoří buňky prokaryotické – bakterie a archea.

Prokaryotické buňky jsou výrazně jednodušší. Jejich genetická informace, mnohem stručnější a méně složitě uspořádaná, je uložena na kruhové molekule DNA, která není prostorově oddělena od zbytku buňky. Až na výjimky nemají složitě vnitřní členění a jejich ribozomy a další proteinové komplexy jsou menší a jednodušší.

**1** Mnohobuněčné plodnice hlenky *Dictyostelium dendriticum* – ve svých buňkách dokážou hostit a na nová místa přenášet bakterie, které jim následně slouží jako potrava. Foto U. Bashir

Ačkoli, nebo možná právě proto, že jsou eukaryotické organismy stavebně i funkčně složitější a evolučně pokročilejší, nejsou zdaleka tak vynalézavé co do způsobů získávání energie jako prokaryota. Zatímco metabolickým standardem eukaryotických buněk (vynecháme-li mitochondrie a plastidy prokaryotického původu) je glykolýza spojená s mléčným nebo alkoholovým kvašením, u bakterií a archeí se můžeme setkat s řadou alternativních metabolizmů – od dalších forem kvašení přes aerobní a anaerobní dýchání, oxýgenní i anoxýgenní fotosyntézu až po pro nás jakožto eukaryota exotické typy obživy. Mezi ty patří např. ftoheterotrofie (energie získaná ze slunečního záření se používá ke zpracování organických látek), metanogeneze (energie produkovaná při zpracování oxidu uhličitého nebo jednoduchých organických látek na metan v podmínkách bez kyslíku), různé typy litotrofie (získávání energie z anorganických sloučenin, jako jsou ionty železa a síry či amoniak) atd.

Není tedy divu, že se mnoho eukaryotických organismů v průběhu evoluce naučilo s prokaryotickými buňkami spolupracovat, využívat jejich chemické reakce,

kterých sami nejsou schopni, nebo chemické produkty, jež by jinde nesehnali. Mnohdy tím vznikla vzájemně prospěšná symbióza – mutualismus. Takové soužití se může vyvinout až do fáze, kdy jeho účastníci již nedokážou žít jeden bez druhého. V extrémním případě pak mohou splynout v jediný chimérický organismus – taková evoluční událost dala vzniknout semiautonómny organelám (mitochondriím a plastidům) a zřejmě i eukaryotickým buňkám samotným. Ne vždy se ale zájmy obou symbiontů harmonicky doplňují či kryjí. Mezi prokaryoty a eukaryoty často vznikne komenzalismus nebo amenzalismus (symbióza, z níž jeden účastník nemá ani užitek, ani škodu, zatímco druhý z ní má právě užitek, nebo škodu). Typickým příkladem jsou různí bakteriální symbionti ve střevech živočichů včetně člověka – někteří se zde mají dobře a přitom nám nijak nevadí, jiným by zase bylo vcelku jedno, zda žijí v těle člověka, nebo volně v prostředí, nám však pomáhají s trávením i obranou proti patogenům, nebo naopak škodí a způsobují obtíže či nemoci. Vyloženě negativním typem symbiózy je parazitismus, který asi není třeba představovat. Z hlediska počtu parazitických druhů jde v podstatě o nejspěšnější životní strategii na Zemi vůbec. Jen bakteriálních parazitů napadajících člověka a způsobujících onemocnění, počínaje např. angínou a konče antraxem, bychom se v jednom článku těžko dopočítali. U symbióz, nejen mezi prokaryoty a eukaryoty, přitom platí jedna důležitá věc: stejně jako všechny živé organismy jsou i symbiotické vztahy dynamické v čase a neustále procházejí evolucí. To, co původně vzniklo jako mutualistické přátelství, se může časem změnit v parazitický „podraz“ a naopak. Evoluce je zkrátka neustálým vnitrodruhovým i mezidruhovým přetahováním se o zdroje, které se někdy zvrhne v závod ve zbrojení a k harmonii směřuje, jen pokud to v danou chvíli znamená nejvýhodnější řešení.

V tomto textu se budeme zabývat intracelulárními symbiózami prokaryot v eukaryotech, tedy případy, kdy prokaryotický účastník symbiózy žije přímo uvnitř buňky nebo buněk svého hostitele, a dalšími velmi těsnými typy symbióz s důrazem na soužití vzájemně prospěšná.

Známejší jsou však spíše intracelulární parazitické bakterie z humánní a veterinární medicíny, protože nás či chovaná zvířata přímo ohrožují. Nás lidské vnitrobuněčné patogeny patří např. chlamydie, původce pohlavně přenosné chlamydiózy, rickettsie přenášené často krevsajcími členovci a vyvolávající smrtelně nebezpečné choroby jako skvrnitý tyfus a horečku Skalnatých hor, a listérie, které se množí ve střevních buňkách a mohou způsobovat až život ohrožující listeriózu. Primárně zvířecími patogeny jsou např. bakterie rodu *Bartonella*, jež napadají kočky a psy a při přenosu na člověka vyvolávají vcelku neškodnou „nemoc z kočičího škrábnutí“, dále *Francisella tularensis* způsobující tularémii králíků, z nichž může být klíšťaty přenesena na člověka, bakterie rodu *Brucella* napadající dobytek a vzácně přenosné na člověka, nebo *Rhodococcus equi*, původce závažného plicního onemocnění koní a některých dalších kopytníků.

Než si popíšeme jednotlivé typy a příklady symbióz, krátce zmíníme současné pojetí termínů prvoci a protista. V angličtině se používá slovo protista nebo protists, které označuje všechna primárně jednobuněčná eukaryota (a často i jejich mnohobuněčné příbuzné nepatřící mezi živočichy, rostliny ani houby). Nahradilo dva starší termíny (umělé kategorie) – protozoa a algae – označující nefotosyntetické a fotosyntetické organismy. Změna odráží pokrok v chápání fylogeneze eukaryot, nemá smysl oddělovat živočichům podobná a rostlinám podobná jednobuněčná eukaryota. V češtině se dříve používalo slovo prvoci jako protějšek protozoa, nyní se ale jeho význam rozšířil a je analogické slovu protista. Prvoci dnes zahrnují jednu umělou subkategorii řasy a pro zbytek (tedy všechny nefotosyntetické prvky) nemáme v češtině speciální označení.

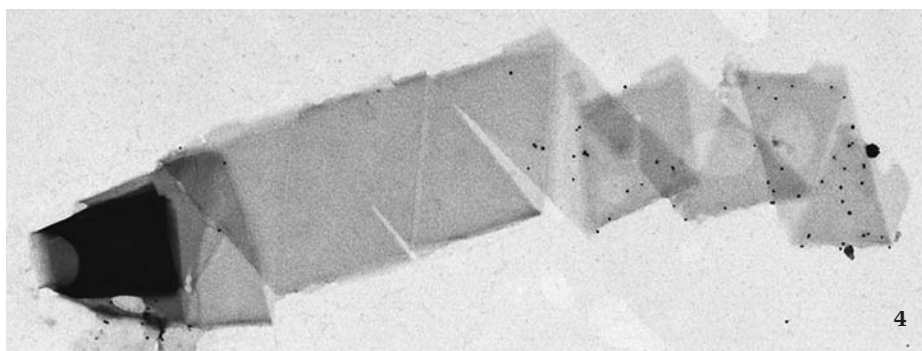
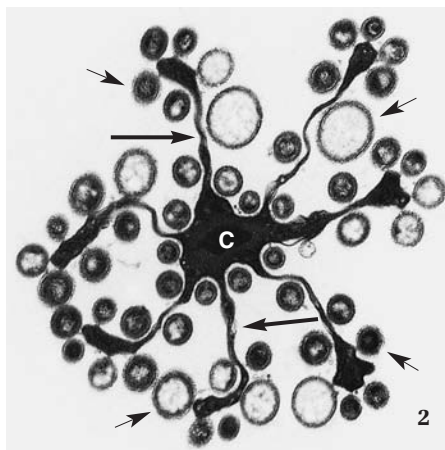
### Prokaryota a prvoci

Jeden ze závažných lidských patogenů *Legionella pneumophila*, způsobující smrtelnou legionářskou nemoc, ve skutečnosti škodí lidem pouze omylem. Jejimi přirozenými hostiteli jsou volně žijící prvoci, konkrétně různé druhy měňavek. Když se ale legionelly nedopatřením ocitnou v lidském těle, dokážou infikovat naše bílé krvinky, jelikož ty se svou buněčnou stavbou a fyziologií měňavkám podobají. Úspěšná infekce krvinek a případný rozvoj choroby nejsou ale legionellám nic platné a člověk pro ně představuje slepou uličku, protože jim chybějí mechanismy pro další přenos. Legionelly jsou tedy v člověku buď úspěšně potlačeny imunitním systémem, nebo umírají spolu s pacientem.

Pojďme se ale přesunout k těsným interakcím s prokaryoty, které jsou pro prvky přínosné. Hlenky rodu *Dictyostelium* tráví většinu života jako samostatné jednobuněčné měňavky, ale za nepříznivých podmínek se jich velké množství shromáždí a vytvoří na přechodnou dobu makroskopický útvar, který se chová jako skutečný mnohobuněčný tvor a posouvá se po zemi jako slimák, dokud nenajde příhodné místo k vytvoření plodnice a rozesetí spor (viz obr. 1). *Dictyostelium* se živí pohlcováním půdních bakterií a zdá se, že některé kmeny této hlenky nenechávají svou výživu náhodě. Místo, aby pozřely všechny stravitelné bakterie, které najdou, balí si část z nich na cestu, a dokonce je připevňují na spory, jimiž se množí. Když spora skončí na místě chudém na bakterie, čerstvě vylíhlá měňavka nemusí hladovět, protože na lokalitě vysadí vlastní populaci bakterií, které přinesla s sebou. Měňavka si tak na jednu stranu zajišťuje spolehlivý zdroj potravy, na druhou stranu prospívá svým bakteriím přenosem na nové lokality. Jde o fascinující příklad vzájemně prospěšné mezidruhové interakce a přivádí nás to blíže k dalším, těsnějším symbiózám. Případy, kdy prvoci nějakým způsobem kultivují bakterie, kterými se živí, jsou totiž v přírodě dosti obvyklé.

### ● Chemoautotrofní symbiózy

Eukaryota často vstupují do symbióz s prokaryoty v exotických prostředích, kde se nejlépe může projevit jejich hlavní deviza – rozmanité formy metabolismu schopné



využívat nejrozličnější zdroje energie. Mezi nejlépe probádané symbionty patří chemoautotrofní bakterie oxidující sulfan ze skupiny proteobakterií (Proteobacteria). Chemoautotrofní metabolismus dokáže, stejně jako fotosyntéza rostlin, fixovat uhlík z oxidu uhličitého a vyrábět tak organické látky. Zdrojem energie zde však není sluneční záření, energii poskytují chemické reakce, v tomto případě oxidace sulfidů (typicky kyseliny sulfanové) pomocí kyslíku. Odpadním produktem jsou elementární síra nebo sírany. Sulfidy vznikají buď geologickými, nebo biologickými procesy a ve velkých koncentracích je najdeme např. v hlubokomořských vývěrech či sedimentech z rozkládajících se rostlinných zbytků.

Přeborníky v pěstování sirných bakterií jsou nálevníky. Mezi zrny písku v mořských usazeninách žije kolem 20 druhů nálevníků rodu *Kentrophoros*, připomínajících zploštělého, až 3 mm dlouhého červa. Celá svrchní (dorzální) strana buňky je hustě pokryta tyčinkovitými sirnými bakteriemi, které nálevník na jednu stranu pečlivě opatruje, na druhou stranu je pohlcuje a živí se jimi. Hlavním přínosem nálevníka do této symbiózy je schopnost aktivním pohybem vyhledávat prostředí s koncentrací kyslíku optimální pro růst bakterií. Na rozkládajících se rostlinných zbytcích v mělkých mořích, typicky pod mangrovovými porosty, žijí dva rody přisedlých nálevníků pěstujících bakterie oxidující sulfan – koloniální *Zoothamnium* a samostatně žijící *Pseudovorticella*. Oba vytvářejí jasné bílé porosty na hraně viditelnosti pouhým okem. Kontraktální stopky, kterými se nálevníci drží substrátu, umožňují rychlé střídání mezi sulfidickou a okysličenou vodou, potřebné pro růst bakterií pokrývajících téměř celý povrch buněk nálevníků. Bakterie se postupně uvolňují ze svého hostitele a buď ho opouštějí, nebo jsou zachyceny proudem vody vytváře-

2 Příčný řez buňkou oxymonády rodu *Streblo mastix* (tmavší útvar, jehož střed je označen písmenem C a výběžky dlouhými šipkami) se symbiotickými bakteriemi (kulovité útvary vyznačené krátkými šipkami). Snímek z transmisního elektronového mikroskopu (TEM).

Foto B. S. Leander a P. J. Keeling (2004)

3 Epixenozomy – vejčité útvary sloužící k obraně proti predaci na povrchu nálevníka *Euplotidium itoi*. TEM, foto G. Rosati

4 Počátek rozvíjení R-tělíska bakterie *Caedibacter taeniospiralis*. R-tělíska jsou zodpovědná za tzv. zabíjäcký fenotyp trepek (blíže v textu). Metoda negativního kontrastu. Foto M. Schrollhammer (2010)

5 Hlízky na kořenech vigny čínské (*Vigna unguiculata*) hostí bakteriální symbionty. Foto D. Whiting

ným vířícími bičíky, přeneseny do buněčných úst a pozřeny. Symbióza s bakteriemi oxidujícími sulfan je pravděpodobně také základem živobytí hlubokomořského nálevníka *Folliculinopsis*, který tvoří husté sítě modrofialové porosty na okraji některých hydrotermálních vývěrů, např. tzv. černých kuřáků. *Folliculinopsis* žije v asociaci hned s několika různými typy bakterií a stále nevíme, jaké přesně jsou jejich funkce a forma symbiózy mezi nimi. O bakteriích oxidujících sulfan se ještě zmíníme v kapitole o symbiózách s živočichy v příštím, druhém dílu našeho článku.

Hluběji v mořských sedimentech bohatých na sloučeniny síry, kde je příliš malá koncentrace kyslíku, nelze provádět chemoautotrofní metabolismus výše zmíněného typu, jelikož chybí účinné oxidační činidlo pro oxidaci sulfanu. Vynalézavé bakterie ale dokázaly nalézt zdroj energie i zde, a sice reakci víceméně opačnou, která se odrazila i v jejich názvu – síran redukující bakterie. Pomocí široké palety redukčních činidel včetně vodíku, acétátu a laktátu



provádějí redukci síranů na sulfidy. Redukční látky jsou mimo jiné odpadními produkty anaerobního metabolismu nálevníků, kteří obývají stejné prostředí jako bakterie redukující síran, což vytváří skvělou příležitost pro vzájemně prospěšnou symbiózu. Bakterie asociované s nálevníkem mají stálý přísun redukčního činidla pro svůj metabolismus a zároveň tím svého hostitele zbavují odpadních produktů, čímž jeho metabolismus urychlují. Symbionti redukující síran byli pozorováni na povrchu několika různých nálevníků, z nichž nejlépe probádaný je rod *Metopus*. U rodu *Paraduzcia* se nacházejí i uvnitř buněk, spolu s metanogenními a dalšími symbionty.

### ● Metanogenní Archaea

Stopy metanogeneze – jednoduché a prastaré formy energetického metabolismu – nalezneme již v nejdávnějších známých fosilních stárech 3,5 miliardy let. K produkci energie využívá reakci mezi vodíkem a oxidem uhličitým, tedy plyny na rané Zemi velmi hojnými, a jako odpad produkuje metan, nejjednodušší organickou sloučeninu a silný skleníkový plyn. Byla to nejspíše právě metanogeneze prastarých prokaryot ze skupiny Archaea, co zachránilo Zemi před úplným zamrznutím v době, kdy Slunce bylo výrazně slabší hvězdou. Dnes je na naší planetě molekulární vodík pro svou reaktivitu „nedostatkem zbožím“ a metanogenní archea se proto musela buď uchýlit do extrémních specifických prostředí, jako jsou hlubokomořské horké vývěry, nebo si najít symbiotického partnera, který vodík produkuje. Nalezneme je tedy často v buňkách volně žijících anaerobních nálevníků, podobně jako výše zmíněné bakterie redukující síran. Na rozdíl od nich ale nevyžadují přítomnost sírných sloučenin, a mají tak na výběr širší spektrum hostitelů. Kromě volně žijících nálevníků často obývají i anaerobní měňavky a bičíkovce, a především pak nálevníky, kteří jsou sami o sobě symbionty bachoru přežvýkavců. Symbiotické metanogenní organismy mohou být zdrojem až desítek procent celkové produkce metanu na dané lokalitě, ať už jde o zažívací trakt dobytka, nebo zaplavené rýžové pole, a hrají tak nezanedbatelnou úlohu v regulaci klimatu. Různé druhy metanogenních archeí žijí jak na povrchu (ekto-symbioticky), tak uvnitř buněk svých hostitelů (endosymbioticky). Endosymbionti se často nacházejí v těsné blízkosti hydrogenozomů, organel zodpovědných za produkci vodíku. Hydrogenozomy samy jsou pozůstatkem silně zjednodušených mitochondrií, tedy také potomky prokaryotických symbiontů (viz související článek na str. 26–28 tohoto čísla Živy). Podle tzv. vodíkové hypotézy podobná symbióza stála i u zrodu eukaryotické buňky. Vodíková hypotéza předpokládá, že již volně žijící předek mitochondrie byl schopen produkovat vodík a druhý partner, který dal později vzniknout jádru a cytoplazmě eukaryotické buňky, byl metanogenem odčerpávajícím vodík pro své účely. Ani jeden, ani druhý předpoklad však není dnes bezvýhradně přijímán a vodíková hypotéza zůstává pouze jednou z řady rozmanitých vysvětlení dávných událostí vedoucích ke složitějšímu uspořádání buněk.



### ● Symbiózy ve střevech hmyzu

Zástupce metanogenních archeí najdeme i v dalším prostředí, které se prvky a jejich prokaryotickými symbionty jen hemží, ve střevech dřevozravého hmyzu – termitů a švábů. Ta jsou domovem bičíkovců zvaných brvityky, jež svými zvětšenými buňkami a ohromným počtem bičíků připomínají nálevníky, nejsou jim ale nijak příbuzné. Ve skutečnosti jde o adaptaci na specializovaný životní styl zaměřený na trávení celulózy. I brvityky mají hydrogenozomy, a metanogenní symbionti odčerpávající odpadní vodík jim tedy přijdou vhod.

Zdáleka nejčastějšími ekto- i endosymbionty brvitek jsou ale dosud tajemná Endomicrobia, která tvoří vlastní linii na bakteriálním stromu života a nejsou blízké příbuzná žádným jiným dobře známým bakteriím. Jejich symbiotická role zůstává záhadou. Jedna z největších brvitek, *Mixotricha paradoxa* dlouhá běžně více než 0,5 mm, hostí také jednu z nejpodivnějších známých symbióz. I přes svou obří velikost má pouze čtyři bičíky, které zdaleka nemožnou stačit pro pohyb prvoka. Tuto nevýhodu kompenzují stovky tisíc spirochét (kmen Spirochaetae), vývrtkovitě stočených bakterií pokrývajících povrch buňky, jež svým vířením napodobují mechanickou práci bičíků. *Mixotricha* má tedy se svými bakteriemi pohybovou symbiózu. Tento bizarní způsob soužití inspiroval známou americkou biologku Lynn Margulisovou k vyslovení kontroverzní a nyní již prakticky odmítnuté domněnky, že i eukaryotické bičíky mohou být symbiotického původu.

Symbióza ve střevech termitů nabývá extrémní podoby u prvoků, jejichž vlastní buňky nejsou pod hustou vrstvou symbiotických bakterií vůbec k rozpoznání. Taková konsorcia připomínají větvenovité stohy hustě natěsnaných tyčinkovitých bakterií, z nichž na předním konci vyčnívá několik bičíků hostitele. Na příčném průřezu pozorovaném elektronovým mikroskopem pak vidíme, že buňka hostitele tvoří pouze jakési pojivo mezi symbiotickými bakteriemi – sítí větvících se tenkých laloků, na nichž a v nichž jsou symbionti uchyceni. Tento bizarní typ buněk vznikl v prostředí termitího střeva hned dvakrát nezávisle na sobě: u brvityky *Hoplonympha natator* a bičíkovců rodu *Streblomastix* (obr. 2), patřících mezi oxymonády, druhou významnou skupinu

termitích prvoků (oxymonády se proslavily ztrátou mitochondrie, o tom více v již zmíněném článku na str. 26–28). Podstata této, zjevně nesmírně intenzivní, symbiózy dosud nebyla zjištěna.

### ● Symbionti jako zbraně

Vedle zdroje potravy, metabolického partnerství a pohybové symbiózy známe ještě jeden pozoruhodný způsob soužití prokaryot s prvky – bakteriální symbionti sloužící jako zbraně. Takzvaný zabijácký fenotyp u nálevníků rodu treпка (*Paramecium*) byl popsán již ve 30. letech 20. stol. Některé druhy trepek tvoří dvě různé populace, „zabijácké“ a „citlivé“. Zabijácké trepyky se vyznačují produkcí R-tělísek – složitých proteinových struktur opouštějících buňku nálevníka a rozptylujících se v prostředí, kde čekají na pohlcení nálevníkem citlivého typu. V jeho potravní vakuole se pak rozvinou do podoby dlouhé úzké trubičky, která perforuje stěnu vakuoly a vstříkne do buňky oběti toxin, jenž ji zahubí (obr. 4). Zabijácké trepyky jsou proti R-tělískům imunní, což jim dává výhodu v konkurenci o zdroje. Dvacet let po objevu zabijáckého fenotypu byl nalezen i zdroj R-tělísek: symbiotické bakterie obývající cytoplazmu trepek, které byly později identifikovány jako příbuzné vnitrobuněčných parazitů rickettsií a pojmenovány rodovým jménem *Caedibacter*. Symbionti v buňce nálevníka žijí a množí se, podobně jako rickettsie, odčerpáváním hostitelovy molekuly ATP. Část populace se ale diferencuje do buněk neschopných dělení, které se téměř celé přeměňují na R-tělíska. Bakterie tedy obětuje část svého potomstva, aby hostiteli poskytl evoluční výhodu proti konkurentům.

Nálevníci rodu *Euplotidium*, žijící v pobřežních přílivových jezírkách, nesou na svrchní straně své buňky pás vejčitých útvarů zvaných epixenozomy (obr. 3). Při podráždění doslova explodují a vystřelí ze sebe dlouhé tenké vlákno. Sofistikovaná vnitřní struktura vystřelovacího mechanismu byla zdrojem dohadů, zda jde o součást buňky nálevníka, nebo prokaryotické či dokonce eukaryotické symbionty. Molekulární data je ale spolehlivě umísťují mezi prokaryota, konkrétně do bakteriální skupiny Verrucomicrobia. Epixenozomy zřejmě slouží k obraně nálevníka před predátory. Pokusy s přirozeným nepřítelem *euplotidia*, nálevníkem *Litonotus lamella*, ukazují, že funkce vláken vystřelených z epixenozomů není primárně zásah predátora, ale spíše zmatení a zabránění kontaktu s kořistí. Podobní symbionti byli nalezeni i u zcela nepříbuzného dvojbíčíkatého prvoka *Bihospites bacati*, příbuzného fotosyntetických krásnooček. *Bihospites* však postrádá chloroplast a žije v anoxických sedimentech na mořském pobřeží. Kromě vejčitých symbiontů připomínajících epixenozomy je pokryt dalším druhem tyčinkovitých bakterií, jejichž způsob života ale neznáme.

### ● Symbiózy v rozsivkách

Posledními prvky, o nichž se zde zmíníme, jsou rozsivky, evolučně mladá a nesmírně úspěšná skupina jednobuněčných řas, zodpovědná za 45 % fotosyntetické primární produkce v oceánu. Fascinující příklad těsné symbiózy, která je na nejlepší cestě k úplné integraci a vzniku nové

organy, najdeme u sladkovodní rozsivky *Rhopalodia gibba*. Ta v buňce hostí symbiotickou sinici příbuznou rodu *Cyanotheca*, jež ztratila schopnost fotosyntézy a její hlavní funkcí je fixace vzdušného dusíku. O této metabolické dráze si povíme více v následující kapitole o symbiózách u rostlin. Symbiotická sinice má velmi redukovaný genom a kvůli ztrátě schopnosti fotosyntetizovat zcela závisí na svém hostiteli, není schopná žít samostatně. Rozsivky si ji předávají vertikálně z mateřské na dceřinou buňku. Dalšího pozoruhodného symbionta najdeme u rozsivek rodu člunovka (*Pinnularia*). A to na velmi specifickém místě v buňce – mezi třetí a čtvrtou membránou sekundárního plastidu, tedy v kompartmentu propojeném s endoplazmatickým retikulem, v „zemi nikoho“ mezi cytoplazmou buňky a plastidem. Symbionty těchto rozsivek jsou gramnegativní bakterie dosud neznámého zařazení, které nikdy nebyly pozorovány mimo buňku hostitele. Intimní asociace bakterie s plastidem naznačuje, že i její symbiotická role může souviset s fotosyntézou.

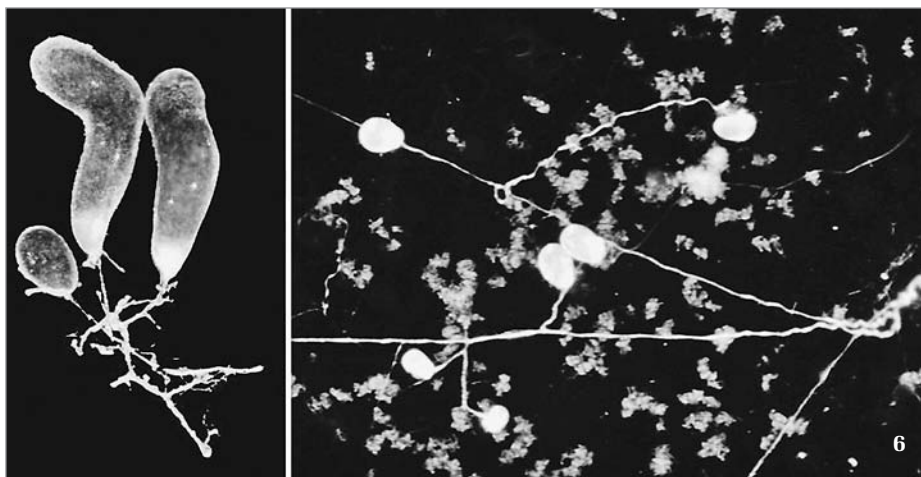
### Prokaryota, rostliny a houby

Suchozemské rostliny jsou jednou velkou ukázkou symbiózy. Jejich evoluční úspěch, který vedl k definitivnímu okysličení zemské atmosféry a pozdější kolonizaci souše, je příběhem symbióz. Vše začalo pohlcevními sinicemi a vznikem trojitě chimérické buňky složené z eukaryotického hostitele, mitochondrie zodpovědné za dýchání a fotosyntetického plastidu. Vývoj pokračoval spojenectvím s houbami umožňujícím expanzi do suchozemského prostředí. Symbiotické bakterie daly mnohým skupinám suchozemských rostlin k dispozici svou schopnost fixovat vzdušný dusík. A konečně v živočišných (kteří dokázali obsadit souš jen díky rostlinám a houbám) našly rostliny spolehlivé pomocníky při opylování a roznašení semen. Toto poslední velké spojenectví má za následek úžasnou rozmanitost květů a plodů. Zde se zaměříme na soužití rostlin, jejich symbiotických hub, a konečně i hub samotných, s bakteriemi.

#### ● Fixace dusíku

Sinice, které daly vzniknout plastidům rostlin, pravděpodobně postrádaly jednu zásadní schopnost, kterou se vyznačují mnohé z jejich příbuzných, i řada dalších bakterií – fixaci vzdušného dusíku do organických látek. Eukaryotická buňka sama to také nedokáže a rostliny, úzce specializované na fotosyntetický způsob života, ztratily možnost opatřovat si dusíkaté látky rozkladem organického materiálu. Dostaly se tak do svízelné situace, kdy životně důležitý dusík mohou získávat jen v podobě sloučenin rozpuštěných ve vodě, a jsou tak nepříjemně závislé na vnějších podmínkách. Kompenzují si to však novými symbiózami s bakteriemi, které jim dusíkaté látky dodávají.

Nejznámější soužití s rostlinami spojené s fixací dusíku představují hlízkové bakterie neboli rhizobia (*Rhizobium*). Najdeme je u většiny zástupců čeledi bobovitých (*Fabaceae*) a citlivkovitých (*Mimosaceae*) a u některých sapanovitých (*Caesalpinaceae*). Samotná rhizobia nejsou navzájem blízké příbuzná, byť všechna patří mezi



alfa- a betaproteobakterie. Sdílejí ale společný set genů umožňujících symbiózu, v podstatě soubor nástrojů pro komunikaci a manipulaci s rostlinami, který může být předáván horizontálně, tedy i mezi nepříbuznými druhy. Analogická schopnost vytváření hlízkových symbióz se vyvinula i u aktinomycet rodu *Frankia*, jež obývají kořeny některých vzájemně nepříbuzných dřevin, např. rakytníků (*Hippophae*), dryádek (*Dryas*) nebo olší (*Alnus*). Symbiózy obou typů bakterií se vyznačují tvorbou hlízek – drobných zduřených útvarů na kořenech rostlin, vznikajících následkem vzájemné komunikace rostliny a bakterie (obr. 5). V hlízkách žijí bakterie uvnitř rostlinných buněk tvořících pozměněné pletivo kořene. Hlízky poskytují ideální prostředí pro metabolismus bakterií, neboť je izolují od vzdušného kyslíku, který brání fixaci dusíku. Rostliny dokonce produkují speciální molekulu leghemoglobin, podobnou hemoglobinu, a tou vyvazují jakýkoli zbylý kyslík. Bakteriím navíc dodávají organické živiny, produkty své fotosyntézy. Na oplátku pak od nich dostávají produkty fixace dusíku (více o hlízkových bakteriích např. v Živě 2006, 1: 9–12).

Dosti odlišnou symbiózu s rostlinami, při níž probíhá fixace dusíku, vytvořily sinice rodu *Nostoc*, evolučně odvozenější příbuzní předka plastidu. *Nostoc* je mezi bakteriemi výjimečný primitivní mnohobuněčností. Vytváří řetězky buněk, z nichž některé se specializují pouze na fixaci dusíku a neprovádějí fotosyntézu. Tyto tzv. heterocysty dokážou samy ve své cytoplazmě udržovat anaerobní podmínky nutné pro funkci enzymů fixujících dusík. Proto pokud žije *Nostoc* v symbióze s rostlinou, nevyžaduje od ní tolik spolupráce jako hlízkové bakterie. Symbióza s touto sinicí je rozšířena mozaikovitě u široké škály rostlin, od některých zástupců mechů, jatrovek a hlevíků přes vodní kapradinu rodu *Azolla* a všechny studované druhy cykasů, až po krytosemennou barotu (*Gunnera*). Ve všech případech obývá *Nostoc* specializované dutinky nebo žlázy produkující sliz, které rostlina vytváří bez ohledu na přítomnost či nepřítomnost bakterií. Pouze u baroty přebývá symbiont uvnitř buněk.

#### ● Symbióza s houbami

Velká většina suchozemských rostlin vstupuje do symbióz s houbami, zvaných mykorhizy (např. Živa 2017, 5: 233–240; 2014, 6: 266–269 a 2008, 5: 199–201). I v jejich

6 Měchýčky mikroskopické houby *Geosiphon pyriforme* obsahují symbiotické sinice rodu *Nostoc*. Foto A. Schübler. Všechny snímky převzaty v souladu s podmínkami využití, přesnou citaci zdroje uvádíme v použité literatuře na webové stránce Živy.

kontextu má smysl pátrat po prokaryotických symbiontech, a dokonce se objevují názory, že mykorhizy jsou ve skutečnosti trojčetnými symbiózami, ve kterých jsou bakterie stejně důležité jako dva lépe známí eukaryotičtí partneři. Rhizosféra, půda obklopující kořeny rostliny a s nimi asociované houbové hyfy, je přirozeně domovem půdních bakterií a mnohé z nich prokazatelně interagují s rostlino-houbovým konsorciem. Mnoho experimentů ukázalo, že struktura bakteriálního společenstva rhizosféry závisí více na identitě houby než rostliny. Interakce s houbovým partnerem je tedy pravděpodobně intenzivnější anebo bezprostřednější než s rostlinou. Nejznámějším příkladem jsou tzv. bakterie napomáhající mykorhizám, např. *Pseudomonas fluorescens*, které podporují vznik mykorhiz nebo jejich odolnost vůči stresům okolního prostředí. K interakci dochází buď nepřímo, kdy bakterie produkují do prostředí růstové faktory působící na houby či rostliny, nebo přímo ovlivňováním genové exprese hub. Arbuskulární mykorhizní houby z oddělení Glomeromycota (Živa 2017, 5: 233–240) obsahují také intracelulární bakterie, které mají zřejmě vliv na jejich interakce s rostlinami. Modelovým systémem pro studium těchto vztahů se stala dvojice: bakterie *Candidatus Glomeriactera gigasporarum* z příbuzenstva bakterií rodu *Burkholderia* a její hostitel, arbuskulární mykorhizní houba *Gigaspora margarita* (pozn.: *Candidatus* se podle pravidel bakteriální nomenklatury přidává k rodovému jménu bakterie, která ještě nebyla kultivována a nemůže být tedy definitivně pojmenována). Bakterie jsou předávány vertikálně mezi generacemi houby a bývají nalézány v ohromném množství asi 20 tisíc buněk na jednu sporu houby. Experimenty ukázaly, že přítomnost bakterií je nezbytná pro zdravý růst hub a bakterie také dokážou vnímat signály původem z rostlinného partnera mykorhizní houby. Velikost genomu bakterie je redukována ve srovnání s jejími volně žijícími příbuznými, což naznačuje adaptaci na symbiotický způsob života.



Symbiotické vztahy mezi houbami a prokaryoty mimo kontext mykorrhizních symbióz jsou jen velmi skromně probádané, přesto známe několik zajímavých příkladů. V houbovém oddělení Glomeromycota najdeme jediný druh, který nevytváří mykorhizu s rostlinami, *Geosiphon pyriforme*. Ani ten ale není žádným samotářem. Jeho vlákna tvoří na povrchu půdy mnohojaderné měchýřky velké až 2 mm, které obsahují vnitrobuněčně symbiotické řetězky sinic rodu *Nostoc* (obr. 6). Sinice v měchýřku jsou fotosynteticky aktivní a zároveň provádějí fixaci vzdušného dusíku. Kromě sinic obsahuje *Geosiphon* druhý typ intracelulárních bakterií, připomínajících zmíněné symbionty arbuskulárně mykorrhizních hub oddělení Glomeromycota. Přítomnost těchto bakterií je možná starobylým společným znakem celé skupiny a může souviset se speciací hostitelů. Symbióza *Geosiphon*–*Nostoc* představuje zajímavý hraniční typ, který nese znaky mykorhizy i lišejníkové

symbiózy. S mykorhizou sdílí vnitrobuněčné rozhraní mezi symbionty, s lišejníky zase fakt, že jde o mikroskopické řasy uvězněné uvnitř většího houbového partnera.

Když už jsme u lišejníků, je třeba zmínit, že zhruba 10 % z nich neobsahuje coby fotosyntetického partnera eukaryotickou řasu, ale právě sinici. Další lišejníky vznikly ve skutečnosti trojitou symbiózou mezi houbou, eukaryotickou řasou a sinicí, která je zdrojem dusíkatých látek. Oba typy nazýváme cyanolišejníky. Sinicovým partnerem zde může být opět *Nostoc* a jeho příbuzní, nebo i jednodušší sinice, např. z rodu *Gloeocapsa*. Příkladem dvojčetného cyanolišejníku je hávnatka měkká (*Peltigera malacea*) a obecně je často najdeme mezi druhy s lupenitou stélkou. K trojčetným cyanolišejníkům patří třeba pevnokmínek (*Stereocaulon*) nebo terčoplodek (*Solorina*).

Symbiotické bakterie mohou být i prostředkem patogeneze hub. Rýžová sněť je choroba klíčících semenáčků rýže (*Oryza*

*sativa*), způsobovaná spájivými houbami rodu *Rhizopus*. Houba napadá semenáčky prostřednictvím toxinu rhizoxinu, který inhibuje dělení buněk, čímž rostliny oslabuje a činí náchylnými k infekci. Rhizoxin je natolik silný a univerzální inhibitor mitózy, že přitáhl i pozornost vědců hledajících nové přípravky proti rakovině. Není to ale houba, kdo produkuje tak zajímavou látku, nýbrž její endosymbiotická bakterie rodu *Burkholderia*. Připomeňme, že endosymbionti arbuskulárně mykorrhizních hub jsou právě burkholderiím blízké příbuzní, a není tedy vyloučeno, že tyto případy symbióz spolu souvisejí.

V druhém dílu článku si představíme symbiózy prokaryot s mnohobuněčnými živočichy a téma uzavřeme nejtěsnější symbiózou ze všech – semiautonómními organelami.

Seznam doporučené literatury a pracovní listy najdete na webové stránce Živy.

Jan Černý

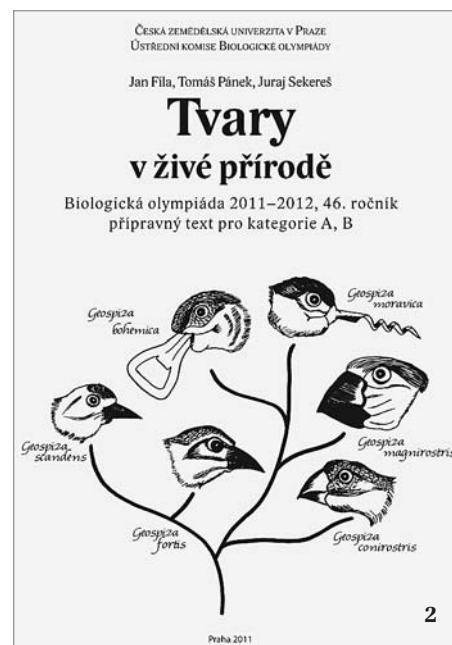
## ŽIVÁ olympiáda

Biologická olympiáda je fenomén, který za více než 50 let své existence ovlivnil statisíce dětí v naší republice. Část z nich přivedl k profesionálnímu zájmu o přírodní vědy, ostatní přinejmenším podnítil k uvažování nad přírodovědnými tématy a ke kritickému myšlení o světě. Několik generací organizátorů a autorů soutěžních úloh za sebou zanechalo úctyhodné dílo – tisíce testových otázek, stovky praktických úloh a desítky rozsáhlých volně přístupných přípravných textů (knižních brožurek), které pokrývají informace přesahující standardní přírodovědné vzdělávání na základních a středních školách, nebo jsou s ním dokonce mimoběžné. Česká a původně československá Biologická olympiáda jsou v mnoha směrech unikát-

ni – a to i v celosvětovém měřítku (také Živa 2016, 3: LXVIII–LXIX). Už fakt existence čtyř soutěžních kategorií pokrývajících 8 let života zvědavých studentů, široká základna soutěžících (každoročně zhruba 20 tisíc účastníků), tematizace jednotlivých ročníků nebo obsahová a modelová širší kombinující obecnou biologii s biodiverzitou, evolucí a ekologií jsou bezprecedentní. V tomto případě nám svět opravdu může jen závidět dlouhou tradici letních odborných soustředění, v posledních letech dokonce rozšířených do dvou běhů pro různé věkové kategorie, a oba (jeden pro kategorie A, B patřící na čtyřletá gymnázia a druhý pro C, D – žáci posledních čtyř ročníků základních škol) probíhající v mimořádné symbióze s olympiádou chemickou. Díky propracovanému systému práce s mladými přírodovědnými talenty je tak každoroční reprezentační výprava České republiky konkurenceschopná i na mezinárodní úrovni – na poslední Mezinárodní biologické olympiádě jsme byli nejuspěšnější evropskou výpravou a Kateřina Kubíková z pražského Gymnázia Botičská byla pátou nejlepší soutěžící z téměř 300 účastníků.

Nechci srovnávat nesrovnatelné, ale časopis Živa je pro mne podobným fenoménem. Jde o nejstarší český přírodovědný časopis, s úctyhodnou tradicí a kolektivem lidí, kteří za ni „dýchají“. Živa neslevuje z mimořádné kvality, nerezignovala na racionalitu, nesnížila se kvůli obecnému vkusu. „Rodinné stříbro“ českého biologického písemnictví dodnes netriviálním způsobem propaguje přírodovědné poznatky v jejich kráse a rozmanitosti.

Nepřekvapuje tedy, že se nabízí logické spojení umožňující šíření zajímavých nápadů vzniklých původně pro soutěžní účely Biologické olympiády do pedago-



1 a 2 Titulní strany každoročních „brožurek“ určených jako přípravné texty pro kategorie A a B (blíže v textu), kde se autoři snaží poutavým a srozumitelným způsobem představit důležitá přírodovědná témata a propojit svět molekul, buněk, organismů i ekosystémů do jednoho celku.

gické praxe právě prostřednictvím Živy. Týká se to zejména každoročních originálních praktických úloh, které v mírných obměnách mohou dobře posloužit při výuce na různých stupních škol, často i pro mezipředmětové kombinace. Naším cílem je přinést na základní i střední školy nové zážitky spojené s experimentováním, nápady vysvětlující složité věci jednoduše a zábavnou formou. V ideálním případě může v tomto roce zahájený nepravidelný seriál příspěvků spojených s BiO napomoci vzniku komunity aktivních učitelů biologie sdílejících vzájemně své pedagogické „know-how“. Jako předseda Biologické olympiády bych takové propojení jedině uvítal.

