

Evoluce optikou symbiotických interakcí

Představme si telegrafní komunikaci s použitím Morseovy abecedy – alfou a omegou jejího zvládnutí je správná a ve výsledku intuitivní asociace. Chcete-li kódu opravdu rozumět, nesmíte vnímat jednotlivé tečky a čárky, ani písmena, avšak komunikaci jako celek. Podobně v biologii, když se řekne evoluce, hned nás napadne symbióza. Ale pokud pak máme stručně vysvětlit, co symbióza vlastně je a proč se neustále promítá do našich úvah, odpověď není úplně jednoduchá. Letošní články v Živě (2018, 1: 26–28 a XVII–XXIII, také na str. 58–62 a LI–LIV tohoto čísla) nastiňují problematiku symbiotických vztahů v jejich obrovské rozmanitosti a přinášejí řadu konkrétních příkladů. V následujících číslech Živy na ně navážou příspěvky o symbióze z dalších úhlů pohledu, o jiných skupinách organismů atd. Zde se na symbiózu podíváme ve vztahu k evoluci.

Evoluci od Darwinových dob spatřujeme především jako rozrůžňování – specializaci jednotlivých druhů, jedinců, jejich orgánů, buněk a koneckonců i genů. Koncept divergence a jeho mentální obraz v podobě linií rozbíhajících se co nejdál od ostatních je tak zažitý, že zapomínáme, že jakkoli druhy, jedinci, orgány, buňky či geny divergují, stále tak činí mezi jinými druhy, jedinci, orgány, buňkami a geny. Jsou součástí mnohaúrovňové sítě vztahů, vůči níž se vymezují (divergence), ale s níž neustále komunikují a přináležejí do ní (konvergence). Život a evoluce jsou výslednicí těchto protichůdných sil – hledáním rovnováhy mezi odstředivou silou rozrůžňování (udělám si to po svém) a dostředivou silou vzájemného spoluzití (uděláme to nějak společně). První proces symbolizuje neodarwinistický tandem mutace a selekce, druhý právě fenomén symbiózy. O mutacích a selekci víme z nepřeberné palety učebnic celkem dost, komplexní pojetí evoluce však najdeme málokde.

Začátky poznávání symbiózy a jejího významu pro evoluci

Na sklonku r. 1867 přišel švýcarský botanik a jeden z nejlepších mikroskopiků své doby Simon Schwendener s heretickým prohlášením, že lišejníky, jejichž systematická příslušnost v rámci rostlinné říše se v průběhu času pravidelně měnila, s největší pravděpodobností vůbec nejsou autonomními rostlinami, nýbrž duálními organismy vzniklými ze spojení houbových vláken s fotosyntetizující řasou. Ačkoliv vedoucí autority lichenologie tuto hypotézu nepřijaly, mladá generace experimentálních botaniků ji brzy vzala za svou a důmyslnými pokusy ukázala, že Schwendener se skutečně nemýlil.

V době těsně následující po vydání Darwinova díla *O původu druhů* (1859) šlo o pozoruhodný případ prazvláštní abnor-

mality – duální svazek dvou různých druhů, jejichž vzájemné soužití vytváří morfologicky zcela novou, charakteristickou a neredukovatelnou strukturu, se zdánlivě vzpíral jak intuitivnímu chápání biologické autonomie a co je vlastně jedinec, tak představě o divergenci čili rozbíhavosti fylogenetických linií při vzniku nových druhů. A to bez ohledu na ošemetnou otázku, jak takové organismy klasifikovat v rámci zavedených systémů.

Původně se mělo za to, že vzájemný vztah obou partnerů v lišejníku je řízen parazitismem houby na řase nebo sinici, po experimentálních pokusech s izolací obou partnerů se však ukázalo, že v mnoha případech „osvobozený“ fototrof navzdory všem očekáváním prospívá hůře než ve spojení s houbou. Vedlo to k překvapivému odhalení, že závislost musí být ve skutečnosti vzájemná, a vztah tak nelze zjednodušovat dosavadním modelem pán (houba) versus otrok (řasa, sinice). Bylo třeba popsat nový, bezprecedentní fenomén blízkého spoluzití dvou organismů bez ohledu na to, jaké funkční vztahy mezi sebou oba partneři mohou mít. Jedním z nové generace výzkumníků, kteří se tématu věnovali, byl slavný německý botanik Anton de Bary (1831–88).

De Bary už v 22 letech vydal celosvětově uznávanou knihu o parazitických stopkovýtvarných houbách, v níž ještě před Louisem Pasteurem zpochybnil spontánní vznik organismů a jako první dokonale popsal životní cyklus rzí. Na univerzitě ve Štrasburku vybudoval jedno z nejlepších výzkumných pracovišť té doby, které přitahovalo studenty z celého světa. V r. 1878 definoval termínem symbióza jakékoli blízké spoluzití dvou a více různých organismů. Do této definice spadaly všechny těsné vztahy bez ohledu na to, zda bychom je dnes označili termínem parazitismus, komenzalismus, nebo mutualismus. Lišejní-

ky a další příklady symbiotických svazků v přírodě přitom považoval za další doklad tehdy relativně nové myšlenky evoluce. Domníval se, že symbiotické splyvání může představovat jiný, přírodovědě dosud neznámý způsob makroevoluční změny. I jiní botanici vztáhli fenomén symbiózy k evoluci a přijali jeden ze dvou možných pohledů – symbióza pro ně byla buď doplněním, ale přesto nedílnou součástí darwinovské evoluce, často dokonce jejím experimentálním důkazem, nebo naopak něčím, co ji v principu vyvracelo.

Symbióza tak měla od počátku i jasně evoluční rozměr; kvůli široké definici, která zahrnovala různé druhy komplexních vztahů na škále od parazitických, kdy žije jeden na úkor druhého, až po mutualistické, kdy jsou si oba navzájem prospěšní. Široká definice symbiózy byla pro mnohé vědce navíc značně nepraktická a biologové tak symbiózu postupně začali chápat v užším slova smyslu jako synonymum mutualismu. Spolu s tím, jak se obsah pojmu redukoval, zatlačovala se původní evolučně-ekologická dualita do pozadí. Mimo jiné proto, že mutualismus a kooperace organismů stály v přímém rozporu se základními koncepty neodarwinismu, jimiž byly boj a kompetice.

Velká role malých mikroorganismů

De Baryho původní široká definice je výhodná v tom, že umožňuje širší evoluční perspektivu pohledu – co je pro daný organismus v danou chvíli, na daném místě a v dané situaci zisk, nebo ztráta, lze s výjimkou zcela zřejmých situací jen velmi obtížně určovat. Interakce mezi zúčastněnými partnery není rovnovážný, nýbrž vysoce dynamický systém, který se neustále mění. Změna vnitřních i vnějších podmínek téměř vždy způsobí překonfigurování celku a vztah potom jak na úrovni konkrétního děje v ontogeneze, tak v horizontu fylogeneze může na škále parazit-mutualista procházet neustálým posunem (jak ví každý, kdo má sourozence). Mechanismy odpovídající za patogenní i mutualistické projevy jsou ještě k tomu v mnoha případech velmi podobné.

Symbióza ztotožňovaná s mutualismem na druhé straně umožňuje soustředit se pouze na ty vztahy, které již prošly evoluční zkouškou vzájemné kompatibility a nejlépe tak ukazují, jakým způsobem funguje symbióza na dlouhých časových škálách. Kamenem úrazu je přitom u obou přístupů rozhodnutí, v jak blízké interakci a na jak dlouhou část svého života mají symbiotičtí partneři být – někteří vědci např. za symbiózu považují i opylování kvetoucích rostlin hmyzem. Většina zastánců obou přístupů však trvá na tom, že bez ohledu na klasifikaci vztahu musí jít především o vztah trvalý – takový, v němž doba vzájemné interakce významně koreluje s délkou života alespoň jednoho z partnerů.

Podstatná je přitom skutečnost, že vyjma virů, u nichž se stále vedou vášnivé diskuze, zda jde o organismy, či jen „zdivočelý“ genetický materiál, jsou mikroorganismy a mezi nimi zvláště prokaryota vzhledem ke svému malým velikostem i všudypřítomnosti nejčastějšími autonomními symbionty vůbec. Představují vlastně symbionty *par excellence*, i když v mnoha případech



NA ŽRÁDKO PRO VÁS NÁM NEZBYLO A TÁK JSME SE ROZHODLI
ZAHRAJÍT A ZAZPÍVAT NA OPLÁČKU MY VŘM.

Orig. Vladimír Renčín

je jejich autonomie značně omezená. Mnohem menší velikost vzhledem k hostitelskému organismu mikroorganismům v praxi umožňuje bližší vzájemný kontakt (jen těžko si lze např. představit endosymbiózu u dvou srovnatelně velkých organismů) a zároveň větší počet jedinců na daný prostor. Takové konstatování nutně přivádí k otázce, jaké je vlastně rozšíření symbiózy v živém světě.

Koncept biologické individuality

Jednoduše řečeno, symbiotické interakce jsou všudypřítomné, stejně jako mikroorganismy do nich vstupující. Existence makroskopických organismů, které jsou nebo v principu mohou být dynamickou komunitou velkého množství genetických jedinců, zamíchala představami biologů, jak vlastně v biologii definovat autonomii celku, a to mnohem více, než na sklonku 19. stol. byly schopny lišejníky. S pojmem individualita by biologové zdánlivě neměli mít mnoho potíží – individuem čili jednotlivcem je každý z nás. A přesto otázka, co znamená jedinec, je velmi zádušná.

Třeba bakteriologové bakterie jako jedince vůbec nezajímá – s bakteriemi odjakživa zacházejí jako s populacemi (přestože jednu bakteriální buňku si dovedeme dobře představit). A byly to právě prokaryotní organismy, které donutily vědce definici jednotlivce přehodnotit. Již krátce poté, co molekulární sekvenování začlenilo organismy s prokaryotním typem buňky do fylogenetických analýz a biologové začali vytvářet první univerzální stromy života, se přišlo na to, že dlouho známé mechanismy přenosu DNA mezi bakteriemi (horizontální přenos genů) nám představu geneticky „stabilního“ jedince komplikují. Přijetí teorie sériové endosymbiózy (Serial Endosymbiosis Theory, SET) také změnilo klasifikaci organismů, která v průběhu 20. stol. procházela vlastní evolucí. Náznaky toho, že koncept biologické individuality je daleko složitější, než se zprvu zdálo, existovaly již delší čas. Příkladem mohou být tzv. modulární organismy, jež najdeme jak mezi rostlinami, tak mezi živočichy, a které si vynutily vytvoření termínů jako ramety a genety. Taková situace však nakonec vedla k tomu, že se evoluční biologové museli znovu poprat s otázkou, na co přesně tedy působí přírodní výběr.

Pokud totiž jako jedince označujeme soubor několika různých, navzájem více či méně provázaných genealogických linií, a to nejen uvnitř jader našich buněk v podobě jednotlivých genů, ale i uvnitř našich těl, je nutné se přinejmenším zamyslet, na co a jak působí selekční tlak. Zvláště pokud jde o symbionty obligátní, bez nichž eukaryotický makroorganismus není schopen plně fungovat. Pro popis takto provázaného celku, na nějž působí přírodní výběr, byl navržen pojem holobiont; termínem hologenom se pak označuje celková genetická informace hostitele i všech jeho symbiontů.

Otázka časové škály

Při takovém rozšíření symbiózy je celkem zřejmé, že fenomén má v biosféře obrovský obecný význam. Přesto je však obtížné blíže ho zhodnotit, protože dílčí jevy obvykle jen těžko překračují hranice svých mateřských disciplín. Podobný oříšek představuje i otázka, jak a podle čeho třídit a systematicky zkoumat jevy a systémy, jež jsou zjevně vzájemně propojené na všech myslitelných úrovních organizace – od molekulární a buněčné až po globální v případě ekosystémových vazeb.

Význam symbiózy bychom čistě popisně mohli rozdělit podle kritéria, na jak dlouhých časových škálách působí, tedy na význam v ekologii (vytváření jedinců, asociací a ekosystémů v krátkém časovém horizontu) a v evoluci (vytváření nových druhů a jejich prostředí v dlouhodobém časovém horizontu). Oba náhledy jsou ve skutečnosti vzájemně komplementární a jeden v druhý na všech úrovních přechází, neboť ekologický a evoluční čas se od sebe vlastně liší pouze velikostí sledované škály.

Mezi největší přínosy symbiotických svazků patří v ekologii spojení primární produkce s využitím fotosynteticky (plastidy, sinice, řasy) a chemosynteticky (chemolitotrofní prokaryota) vázaného uhlíku, a to i u živočichů; v souvislosti s fotosyntézou také tvorba kyslíku (sinice); dále spřažení metabolismů, např. u syntrofií neboli sekundární syntrofií fermentace, tedy spojených reakcí dvou blízkých prokaryotních partnerů; a konečně mineralizace (rozklad organických látek) obecně. Působení mikroorganismů tak v důsledku

ovlivňuje globální biogeochemické cykly prakticky všech biogenních prvků včetně uhlíku (fixace organického i anorganického uhlíku, mineralizace včetně ekologicky významného rozkladu celulózy), dusíku (nitrifikace, denitrifikace, fixace dusíku, amonifikace), síry, železa nebo fosforu. Ten sice nepodléhá oxidačně-redukčním přeměnám, vyskytuje se výhradně jako fosfát, ale v jeho uvolňování ze sedimentů hrají bakterie důležitou úlohu. Platí, že symbiotické interakce jsou v přírodě pro hostitele zdrojem nových metabolických schopností, jako je fotosyntéza, chemosyntéza, schopnost fixovat vzdušný dusík, metanogeneze, rozklad celulózy, produkce esenciálních aminokyselin, luminiscence apod. Hlubší znalost symbiotických vztahů proto ve zcela pragmatické rovině umožňuje jak efektivnější využívání prostředí, tak jeho efektivnější ochranu nebo zásahy do něj.

Na delších časových škálách se pak symbióza namísto zdroje nových metabolických schopností označí za zdroj evolučních novinek. Přitom nelze popřít, že má skutečně velký význam. Mezi její největší evoluční úspěchy patří bezpochyby vznik eukaryotické buňky a semiautonomních organel – mitochondrií a v případě rostlin a některých protistů i plastidů, které lze podle počtu endosymbiotických událostí rozdělit na primární, sekundární a terciární, včetně recentně získaného plastidu u protistního organismu *Paulinella chromatophora* (blíže viz Živa 2018, 1). V souvislosti s tím je též zřejmé, že symbióza se účastní i uspořádání eukaryotického jádra. Jakkoli totiž zůstává jeho vznik enigmatický, s jistotou víme, že v průběhu času jádro asimilovalo mnoho nových genů původně endosymbiotického původu. To mimo jiné velmi ztěžuje rekonstrukci eukaryotické fylogeneze, která je mnohem komplikovanější, než se původně zdálo.

Symbióza je také dalším možným mechanismem speciace, a to buď přímo vytvářením morfologicky i funkčně nových struktur (viz např. lišejníky), nebo nepřímo jako podpůrný faktor (třeba speciace u hmyzu spuštená bakteriálními endosymbionty). Vzhledem k tomu, že hmyz tvoří největší část eukaryotické diverzity, je na místě se ptát, jak významná tato role je, stejně jako co je zde příčina a co následek, resp. zda velké množství druhů hmyzu vedlo k velkému počtu symbióz (hmyz jako nejčastější hostitel), nebo naopak vzniklo jejich důsledkem jako indukovaná adaptivní radiace hostitelské skupiny. Je též známo, že mykorrhizní symbiózy stály zhruba před 400 miliony let za evolučním vzepětím cévnatých rostlin, přecházejících z vodního do suchozemského prostředí.

Symbióza – nový pohled na evoluci

Jak pravil Johann Wolfgang Goethe ústy Mefistofelovými, šedá je všechna teorie a žití zlatý strom se zelená. Víme už, že se zelená díky symbióze, která má na svědomí např. vznik chloroplastů. Vezměme však toto varování vážně a načrtněme si cvičně několik konkrétních ukázek, na co všechno lze hledět optikou symbiotických vztahů.

Hned na začátek zkusme zaměnit klišé „viry jsou paraziti *par excellence*“ za výrok „viry jsou symbionti *par excellence*“.

Vyvrácení této zažitě představy se podrobně věnuje článek na str. 58–62 tohoto čísla, zde tedy jen krátce upozorníme na některé zajímavé příklady. Zapomeňte na chvíli na HIV a encefalitidu. Naše planeta je zaplněna bakteriofágy, které tím, že regulují stavy prokaryot, regulují biosféru zdola nahoru. Údajně deponují tolik uhlíku, že by vystačil na tvorbu těl 75 milionů plejtváků obrovských a vyrovnané vedle sebe by tvořily řadu stokrát delší než naše galaxie. Většina bakteriofágů si se svými hostitelskými bakteriemi občas vymění nějakou genetickou informaci. Při daném množství účtyhodný datový přenos – internet jako první celoplanetární informační síť? Ale kdeže – virosféra a bakteriosféra ho předběhla o několik miliard let. Zde je důležité připomenout, že celkové odhady počtu prokaryotních buněk v biosféře zůstávají za viry o jeden až dva řády. S přihlédnutím k tomu, že buňky mají oproti virům o tolik větší objem, jde o fascinující množství.

Fágy jsou zajímavé i z jiného hlediska. Objevitel bakteriofágů, francouzský mikrobiolog Félix d'Hérelle, fágovou terapií už před 100 lety vyléčil dýmějový mor (neboli bubonického formu moru, viz Živa 2014, 4: 151–155). Léčba fungovala o 20 let dříve, než spatřila světlo světa antibiotika, a funguje pořád. Možná se k tomuto postupu budeme muset vrátit, až přestanou antibiotika účinkovat.

Další zajímavou interakci virů s hostitelem nám představují třeba tzv. obří viry. Na počátku stál slavný *Mimivirus*, o němž se až 8 let po jeho objevu zjistilo, že nejde o grampozitivní bakterii, ale o virus. Rychle však přibývaly další a např. v r. 2013 byl publikován objev pandoravirů (rod *Pandoravirus*) s genomy o neuvěřitelné velikosti 2,5 tisíce genů. A tyto viry nejsou žádnou výjimkou, jejich rozšíření je až zarážející. Zdá se, že většinu svého objemu si získaly od svých hostitelů (tedy další genetická interakce). Plejáda bizarností tím ale nekončí – díky mamaviru jsme objevili první virofág – neboli virus napadající virus, nazvaný Sputnik.

Zajímavou kapitolou symbiotických vztahů jsou i mykoviry. O virech napadajících houby dosud víme jen velmi málo. Najdeme u nich např. fenomén hypovirulence, při němž virus snižuje infekčnost napadené houby vůči rostlině, pro niž je tak mykovirus vlastně mutualistou. Občas ale mykoviry přinášejí houbě i prospěch. Známa je symbióza trávy druhu *Dichanthelium lanuginosum* (lipnicovitě – *Poaceae*) z Yellowstonekého národního parku, která dobře přežívá v teplotách půdy pohybujících se nad 50 °C právě díky přítomnosti endofytické houby. Ve skutečnosti však houbě (a tudíž i rostlině) uděluje toleranci k vysoké teplotě mykovirus.

Přejdeme v systému dále. Pěkným příkladem genetické integrace jsou bracoviry (rod *Bracovirus*) a ichtoviry (*Ichnovirus*). Jde o mutualistické symbionty parazitických vosiček, a to do té míry, že se nabízí otázka, zda jde stále o samostatné viry. Řada genů souvisejících s replikací viru a jeho enkapsidací se v průběhu evoluce přesunula přímo do genomu hmyzu, zatímco naopak některé hmyzí geny přešly do genomu virionů. Pomyslnou třešničkou na dortu jsou pak endogenní retroviry, které např. u člověka tvoří mezi 10–50 % genomu, podle toho, jaké identifikační kritérium na daný úsek DNA použijeme. Endogenní retroviry mohou přispívat ke zvýšené rezistenci proti retrovirům exogenním a přinejmenším některé z nich kódují geny, jež měly v evoluci velký význam. Virové proteiny umožňující fúzi buněčných membrán, což je nutným předpokladem vzniku placentálního syncytiotrofoblastu, nejspíše stály na počátku vývoje placentálních savců (bližze v článku na str. 58–62).

Pojďme se podívat na prokaryotní symbionty. Prokaryota neznají fagocytózu a i kvůli tomu si evoluční biologové lámali hlavu, jak asi vznikla první eukaryotická buňka. Dnes už dokonce víme o bakterii v bakterii. Ve specializovaných buňkách hmyzu ze skupiny červců žije bakterie rodu *Tremblaya* a v nich pak bakterie *Moranella endobia*. Dalším fenoménem jsou biofilmy – bakteriální povlaky (jako např.

zubní plak), které jsou v mnoha ohledech podivuhodnou paralelou mnohobuněčného způsobu života.

Až budete číst o skleníkových plynech, metanu a problematice chovu skotu, vzpomeňte si, že v trávicím traktu krav žijí spousty metanogenních archeí. Obrovské množství bakterií s různým typem metabolismu a rozmanitými funkcemi najdeme v půdě. Fixují plynný dusík, bez kterého by se neobešly rostliny (a výsledně ani živočichové včetně člověka). Bakterie rodu *Rhizobium* a hlízky na kořenech bobovitých (*Fabaceae*) jsou obecně známy, k nim přistupují třeba aktinorhizní symbiózy, jež najdeme u více než 200 druhů krytosemenných rostlin. Na fixaci dusíku se podílejí zvláště sinice, které najdeme v partnerství skutečně často – v mořských rozsivkách, v lišejnících, u hub, mechorostů, kapradin, cykasů i krytosemenných rostlin.

Pokud jde o bakterie a živočichy, zapomeňme na chvíli na ve školách tradičně vyučované slavné počátky lékařské mikrobiologie. Všimněme si např. sepioly kroupenaté (*Euprymna scolopes*) a jejich symbiontů – světélkujících bakterií z rodu *Vibrio*, díky čemuž bakteriologové popsali komunikaci prokaryotních buněk v závislosti na jejich hustotě, známou dnes jako quorum sensing. To nám otevřelo dveře k pochopení bakteriální komunikace – nejen mezi bakteriemi, ale i mezi bakteriemi a jejich eukaryotickými hostiteli. Nebo se podívejme do útrobu riftie hlubinné (*Riftia pachyptila*) – před 50 lety objevené spojení chemolitotrofních bakterií s bezobratlými v tak dokonale se doplňujícím trofickém systému bylo do té doby něco nevídaného. A to navzdory skutečnosti, že chemolitotrofní bakterie jsme znali už od r. 1887. Na celou knihovnu by pak vydaly poznatky o bakteriálních endosymbiontech hmyzu a v poslední době především o střevním mikrobiomu člověka (viz např. Živa 2015, 3: 106–107).

Symbióza je zkrátka všude, kam se člověk podívá. A zásadním způsobem mění perspektivu našeho pohledu na svět – i na evoluci.



JEN JE NECHTĚ OSTRĚ DISKUTOVAT. ALESPŇ BUDEME VĚDĚT, KDO JE KDO.

Orig. Vladimír Renčín