

Kontroverzní a nebojácná dáma

Před několika týdny zemřela prof. Lynn Margulisová.* Pokud je vám to jméno povědomé, ale zrovna si ne a ne vzpomenout, napoví její zásadní počin, který bez nadsázky proměnil biologické myšlení – teorie seriální endosymbiózy, podle které byla eukaryotická buňka postupně vystavěna při opakovaných endosymbiózách různých prokaryot. Hmatatelnými pozůstatky takových endosymbióz jsou dnešní eukaryotické organely – mitochondrie a plastidy. Všimněte si nevědecky tvrdého konstatování „jsou“ v předchozí větě, které má ukázat, že o tomto faktu se dnes již nepochybuje a máloco stojí na tak pevných základech jako toto tvrzení. Člověku z mé generace, který byl tímto učením odkojený, se vlastně ani nechce věřit, že si lidé v minulosti mohli myslet něco jiného a že se tato hypotéza spíše než s vášnivým přijetím setkávala dlouhou dobu s nedůvěrou a výsměchem. Vždyť první článek Lynn Margulisové na toto téma otiskli snad až v šestnáctém časopise. Prosadit něco takového chtělo rozhodně pevné nervy, notnou dávku sebevědomí a sílu osobnosti, a to všechno Lynn Margulisová bezesporu měla. Na takového člověka se rozhodně sluší zavzpomínat.

Nejprve bych rád uvedl na pravou míru, že nejsem znalcem Lynn Margulisové ani jejího díla, pohybuji se však ve stejném oboru, a dokonce se mi poštěstilo zúčastnit se jedné z jejích posledních velkých přednášek v srpnu roku 2011. Snad mě to opravňuje vést toto ohlédnutí, při kterém se odvážím i kritizovat. Ta její poslední přednáška byla mimochodem a při vši úctě dost velký propadák, a to ne z důvodu, že by Lynn Margulisová byla roztržitou starou vědkyní. Právě naopak, byla to stále energická charismatická dáma, která však s grácií hlásala buď notoricky známé skutečnosti, nebo dost nevěrohodné a s prominutím směšně argumentované hypotézy. Dovoluji si tvrdit, že podobný názor jako já měla drtivá většina publika, ale vezměme to pěkně od začátku.

Plastidy a mitochondrie

Názory, že plastidy a mitochondrie vznikly ze sinic a bakterií, nevslovila Margulisová jako první. Na začátku minulého století bylo toto učení dost populární zejména v ruských kruzích (K. S. Merežkovskij), ale i ve Francii (P. Portier), a přiklonil se k němu i Američan I. Wallin. Později však byly tyto myšlenky odmítnuty a upadly v zapomnění, odkud

je vynesla právě Lynn Margulisová na konci šedesátých let. To už doba značně pokročila, vědělo se, že mitochondrie i plastidy obsahují DNA a RNA a že jsou obaleny dvěma a více membránami. Oboje skutečně mohlo být důsledkem toho, že to byly kdysi samostatné organismy. Existence organelových genomů dokonce nabízela možnost, jak tuto hypotézu testovat, a to se také brzy stalo. První studie ukázaly, že sekvence plastidových genů jsou skutečně velmi podobné sekvencím jejich protějšků u sinic, dokonce výrazně podobnější než genům ve vlastním jádře. To už mnohé naznačovalo, ale ještě to nemuselo jednoznačně dokazovat, že plastid je odlišného původu než jádro. Populární hypotéza té doby tvrdila, že oba genomy pocházejí ze sinice a brzy v evoluci došlo k jejich oddělení s tím, že jaderný genom mutoval dostatečně rychleji, takže se sinicím a plastidovému genomu velmi vzdálil. Rozdílná mutační rychlost genomů skutečně dokáže s odhadem příbuznosti dost zamíchat, v tomto případě tomu tak ovšem nebylo. Jednak se ukázalo se, že jaderné genomy mutují spíše pomaleji než ty organelové, ale hlavně se záhy zjistilo, že genom jiné organely, mitochondrie, je příbuzný zcela jiné skupině bakterií – α -proteobakteriím. Jestliže genomy dvou organel v jedné buňce mají prokazatelně odlišný původ, pak musela být alespoň jedna z nich vnesena do eukaryotické buňky endosymbioticky, tj. pohlcením jejího volně žijícího předka. Nakonec se ukázalo, že to platí o obou organelách, teorie Lynn Margulisové dostala zelenou a stala se paradigmatem.

Postupným zpřesňováním jsme dospěli k přesvědčení, že mitochondrie vznikla jako první a jejím předkem byla α -proteobakterie z příbuzenstva dnešních rickettsií, anaplasem či rodu *Rhodospirillum*. Podle některých populárních hypotéz, jako je vodíková hypotéza Billa Martina a Miklóse Müllera, stála endosymbióza mitochondrie dokonce u samotného vzniku eukaryotické buňky. Ke vzniku plastidu endosymbiózou sinice (tj. primárních plastidů) došlo velmi pravděpodobně také jen jednou, když přimhouříme oko nad fotosyntetickou organelou měňavek rodu *Paulinella* a případně také obrněnek rodu *Sinophysis*.

I když někteří biologové včetně Lynn Margulisové zpočátku věřili, že mitochondrie a plastidy jsou stále ještě samostatné organismy, které se v budoucnu naučíme dokon-

VLADIMÍR HAMPL

*) Lynn Margulis (*5. 3. 1938-
†22. 11. 2011)

Mgr. Vladimír Hampl, Ph.D., (*1976) vystudoval biologii na Přírodovědecké fakultě UK v Praze, kde působí jako odborný asistent na katedře parazitologie. Ve svém výzkumu se věnuje evoluci, buněčné biologii a diverzitě protist.

ce samostatně pěstovat, ukázalo se, že tomu tak určitě není. Jednak se to ani po mnoha pokusech nikdy nikomu nepodařilo, jednak se ukázalo, že genomy dnešních organel obsahují už jen zlomek genů z původních genomů svých volně žijících předků. Většina genů pro samostatný život byla eliminována a mnoho genů bylo přeneseno do jádra hostitelské buňky. Drtivá většina proteinů fungujících v těchto organelách je dnes kódována jaderným genomem a transportována do organel důmyslnými mechanismy. Organely tedy rozhodně nejsou schopné samostatné existence. Endosymbióza plastidu se odehrála později než endosymbióza mitochondrie, proto také plastidy nenajdeme ve všech eukaryotických buňkách, kdežto mitochondrii ano. Evoluce plastidů však na rozdíl od mitochondrie primární endosymbiózou neskončila.

Endosymbiózy, kam se podíváš

Plastidy mnoha skupin řas, především těch jednobuněčných (euglen a všech fotosyntetických chromist), se v elektronovém mikroskopu významně liší od plastidů zelených řas nebo ruduch. Mají totiž více než dvě membrány, nejčastěji čtyři, a začalo se jim říkat komplexní plastidy. Docela by mě zajímalo, jak si v době před endosymbiotickou teorií tuto skutečnost lidé vysvětlovali, ale jakmile endosymbióza přibyla do repertoáru myslitelných evolučních událostí, bylo vysvětlení nabílední. Tyto plastidy vznikly při endosymbiózách vyššího řádu (sekundárních, terciárních a možná ještě vyšších), kdy eukaryot pohltil jiného eukaryota s plastidem. Časem z tohoto endosymbionta nezbylo v podstatě nic než plastid a nadbytečné membrány pocházející z cytoplazmatické membrány endosymbionta a membrány fagocytického vakuolu. U skrytinek a chlorarachniofyt poskytla příroda vědcům dokonce jednoznačnou nápořevědu, že se to takto stalo, protože mezi druhou a třetí membránou zůstal zachován tzv. nukleomorf, pozůstatek jádra eukaryotického endosymbionta s redukováným genomem. K sekundární endosymbióze nedošlo jen jednou, ale minimálně čtyřikrát (u euglen, chlorarachniofyt, chromist a obrněnek rodu *Lepidodinium*), a nezůstalo jen u endosymbiózy sekundární. Některé obrněnky totiž nahradily svůj původní plastid komplexními plastidy pocházejícími z jiných řas, haptofytů, skrytinek, dictyoch či rozsivek. V případě těch posledních se ani nenamáhaly (možná to ještě nestihly) a ponechaly si v buňce v podstatě celou rozsivku včetně jádra, cytoplazmy a v ní kromě plastidů i funkční mitochondrie. Ne vždy dospěla endosymbióza plastidů do stadia trvale udržitelné organely. Některé jiné obrněnky (*Dinophysis*), nálevník *Myrionecta rubra*, ale také mořský plž *Elysia viridis* plastidy k životu potřebují, ale neumějí je předávat svým potomkům, kteří si je musí vždy znovu ukrást. Pak hovoříme o kleptoplastidech.

Náznamy budoucích endosymbióz nebo jiné způsoby, jak si opatřit schopnost fotosyntézy bez vlastních plastidů, vidíme například

u korálů, dírkonožců, mřížovců nebo některých nálevníků, např. *Paramecium bursaria*. Tyto organismy v sobě mají fotosyntetické řasy (obrněnky, haptofyta či chlorelly), které jsou stále ještě schopny samostatného života, a nejsou to tedy organely. Jejich hostitelé jsou však na nich životně závislí. Nepříjemné důsledky takové závislosti pocítují korálové útesy, u nichž bylo vlivem změny klimatu narušeno soužití korálů s jejich endosymbionty, kteří se ztrácejí a korály blednou a odumírají. To ovšem zabíháme příliš daleko, protože symbiotických i endosymbiotických vztahů je v přírodě k nalezení mnoho a já bych se raději vrátil k takovým, které vyvrcholily přeměnou endosymbionta na organelu.

Ani v takovém případě nekončí náš přehled mitochondriemi a plastidy. Existují totiž další případy potenciálních organel. Proč ta opatrnost v prohlášení něčeho za organelu? Hranice mezi organelou a endosymbiontem nebo parazitem, který dlouhodobě přetrvává v buňce hostitele a může být dokonce předáván potomstvu, je tenká a nejasná. Často se za organelu považuje až taková buněčná součást, která se stala na hostitelské buňce závislá natolik, že z její cytoplazmy získává některé proteiny nezbytné pro své fungování. Prokázat, že k něčemu takovému dochází, není jednoduché, a proto jsme na vážkách, zda prohlásit za organely kulovitá tělíska v cytoplazmě rozsivky *Rhopalodia gibba*, které pravděpodobně slouží této rozsivce k fixování atmosférického dusíku. Mohly by to být stále ještě endosymbiotické sinice, které spojily svůj evoluční osud s osudem rhopalodiidních rozsivek ve chvíli, kdy si je společný předek této skupiny rozsivek ochočil.

Dnešní biologové zvyklí na endosymbiotické myšlení a vybavení genomickými daty od mnoha skupin prokaryot i eukaryot začali dokonce odhalovat případy zaniklých (kryptických) endosymbióz. Mám na mysli případy, kdy se nám endosymbiont včetně organely z něj vzniklé do dnešní doby nedochoval ve formě buněčného kompartmentu. Říkáme, že se v hostiteli rozpustil. Na jeho minulou existenci si dovoluujeme usuzovat díky genům, které byly v době jeho existence, tak jako v případě dnešních organel, přeneseny do jaderného genomu hostitelské buňky, kde našly uplatnění a kde nakonec přežily svého bývalého nositele. V plastidech rostlin a primárních řas se vyskytuje velké množství proteinů, které jsou nápadně příbuzné svým protějškům u chlamydií. To se vysvětluje tak, že primární endosymbiózy plastidu se kromě sinice účastnila navíc právě chlamydie, která poskytla mnoho genů potřebných pro fungování dnešních plastidů. Podobně u chromistních řas (například rozsivek), jejichž komplexní plastidy nade vsi pochybnost pocházejí z ruduchového endosymbionta, se v genomu nachází nečekaně velké množství genů pocházejících nikoli z červených řas, ale z řas zelených. Je tedy možné, že všechna nebo valná část chromist ve své evoluční minulosti zažila endosymbiózu se zelenou řasou a možná nějakou dobu používala

zelený plastid, než byl nahrazený plastidem z červené linie.

Lze aplikovat endosymbiózu na všechno?


Vraťme se zpět k Lynn Margulisové, která do značné míry prosadila endosymbiotické uvažování, jež se stalo v dnešní době standardem. Podle ní však hraje endosymbióza v evoluci ještě mnohem větší roli, než je většína biologů dnes ochotna připustit.

Do konce svého života zarputile trvala na tom, že také eukaryotický bičík je endosymbiotického původu a že pochází ze spirochety. Jediným jejím argumentem však byla povrchní podobnost v jejich tvaru a pohybu a dále existence prvoka z příbuzenství trichomonád (*Mixotricha paradoxa*), u kterého ektosymbiotické spirochety skutečně fungují jako pohybové orgány. Celou dobu přehlížela skutečnost, že mechanismy pohybu a vnitřní struktury bičíku a spirochét jsou naprosto odlišné a že v eukaryotickém genomu nenacházíme žádnou výraznou genetickou stopu po spirochétím endosymbiontu srovnatelnou se stopou po mitochondrii a plastidu. Když se na zmíněné srpnové konferenci pokoušela znovu přesvědčit publikum promítáním videí spirochét a uvolněných bičíků spermii, působila, nemohu si pomoci, až směšně.

Lynn Margulisová byla vášnivou odpůrkyní neodarwinismu a jeho stěžejní „kapitalistické“ myšlenky, že hybnou silou evoluce je přírodní výběr založený na vnitrodruhové konkurenci. Na místo soupeření stavěla spolupráci a symbiózu. Ty podle ní stojí za vznikem evolučních novinek. Jako by se snažila v duchu šedesátých let téměř dojemně, avšak průbojně nacházet v přírodě a celém vesmíru všudypřítomnou lásku. Endosymbiózu a splývání organismů (hybridogenezi) považovala za hlavní mechanismus vzniku nových druhů, viz například její knihu „Acquiring Genomes: A Theory of the Origins of Species“, kterou napsala společně se svým synem Dorionem. V roce 2009 prosadila ja-

kožto členka americké National Academy of Science do prestižního časopisu PNAS skrze zkrácené recenzní řízení, které v té době časopis členům umožňoval, článek Donalda I. Williamsona. Ten způsobil poprask a zděšení. Tvrdil totiž bez hlubších důkazů, že larvální stadium u motýlů a jiného hmyzu vzniklo hybridogenezi s živočišným kmenem drápkovců (*Onychophora*), kteří přece housenky připomínají. Není divu, že to vyvolalo ostrou reakci a dost možná přimělo redakci časopisu, aby zrušila privilegium členů akademie věd pustit do tisku článek bez standardního recenzního procesu.

Lynn Margulisová byla známa mezioborovým pohledem na věc. Ostatně teorii seriální endosymbiózy formulovala ještě jako Lynn Saganová, manželka významného amerického astronoma a kosmologa Carla Sagana, a jak sama několikrát prohlásila, práce a myšlenky jejího manžela byly pro ni významnou inspirací. Asi nepřekvapí, že ji zaujala hypotéza Gaia formulovaná Jamesem Lovelockem v šedesátých letech, která chápala planetu Zemi jako jednotný složitý samoregulující se celek přirovnávaný k obrovskému superorganismu. Velmi záhy se stala její zastánkyní a díky svému vhledu do mikrobiologie pomáhala tuto tehdy vysmívanou teorii dále rozvíjet, takže se jí nakonec začaly vědecké kruhy vážněji zabývat.

Je nepochybné, že v Lynn Margulisové přišel svět o jednu z nevlivnějších postav biologie 20. století. Především její první počín, formulování teorie seriální endosymbiózy a její prosazení navzdory většinovému nesouhlasu, posunul evoluční biologii o pořádný kus. Její další zásadní myšlenky, zejména ty o symbiogenezi jako motoru evoluce, byt prosazované se stejnou razancí, dosud přijetí nedošly a domnívám se, že ani nikdy nedojdou. I když v případě této nebojácné dámy s hlavou v oblacích si nemůžeme být ničím jisti. Možná byla i v těchto ohledech vizionářkou. Kdo ví? 

Viz rovněž rubriku *Data a souvislosti* na s. 90 a citáty z knihy Třetí kultura na s. 105 a 107.

Gaia je pěkná bestie

V roce 1966 jsem napsala pojednání o symbiogenezi nazvané „Původ eukaryotických buněk“, které se zabývalo původem všech buněk vyjma bakterií. (Původ bakteriálních buněk je původem života samého.) Práce byla odmítnuta asi v patnácti vědeckých časopisech, protože byla v prvé řadě ššpatná, a také pojednávala o něčem příliš novém, aby ji vůbec někdo mohl ocenit. Nakonec ji James F. Danielli, vydavatel *The Journal of Theoretical Biology*, přijal a dodal mi kuráže. Ačkoli jsem byla naprostý nýmand, obdržela jsem, což bylo zcela neslýchané, osm set žádostí o separát. Později jsem na Bostonské univerzitě dostala cenu za nejlepší fakultní publikaci roku. Tehdy jsem byla pouze lektor-

kou, takže moji kolegové z katedry biologie na celý ten rozruch zareagovali a uspořádali večírek. Ale bylo to pouze v duchu výkřiků „O, není to báječné?“ nebo „Je to tak záhadné, že tomu nerozumím, ale podle ostatních to stojí za pozornost“. Dodnes většina vědců nebere symbiózu jako evoluční mechanismus vážně. Kdyby to udělali, museli by změnit své chování. Jenže chování ve vědě se mění jen tehdy, když jistí lidé zemřou a na jejich místa nastoupí jedinci, kteří se chovají jinak.

Abych téma svého článku rozšířila, napsala jsem po deseti letech výzkumu a šesti týdnech intenzivního psaní knihu s názvem *Původ eukaryotické buňky*. Ačkoli jsem na ni měla smlouvu, nakladatelství Academic Press ji nakonec nevydalo. Tak jsem ji pře-

pracovala a vylepšila; vyšla v roce 1970 v Yale University Press. Dnes se jmenuje *Symbióza v buněčné evoluci*, nejnovější verze mé teorie je v druhém, vlastně ve třetím vydání. V roce 1993 knihu vydal W. H. Freeman, je to mé životní dílo. Podrobně se zabývá úlohou symbiózy v evoluci buněk, což vede přímo k původu dělení mitotických buněk a meiotické sexuality. Především se zabývám tím, jak odlišné bakterie vytvářejí společenstva, která se pod ekologickými tlaky spojují a procházejí metabolickou a genetickou změnou, až nakonec jejich úzce propojené komunity vytvářejí organismus na mnohem složitější úrovni organizace. Ukázkovým příkladem je původ jaderých buněk (protistů, živočichů, hub a rostlin) z bakterií.

Lynn Margulisová: Gaia je pěkná bestie, s. 130 in John Brockman: Třetí kultura (Za hranice vědecké revoluce), edice Galileo, Academia, Praha 2008