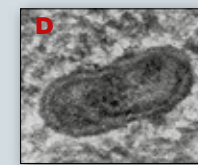
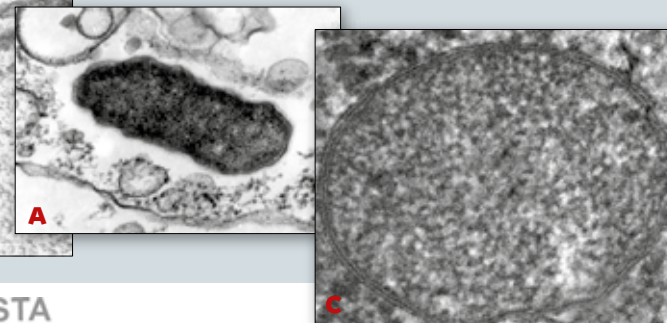
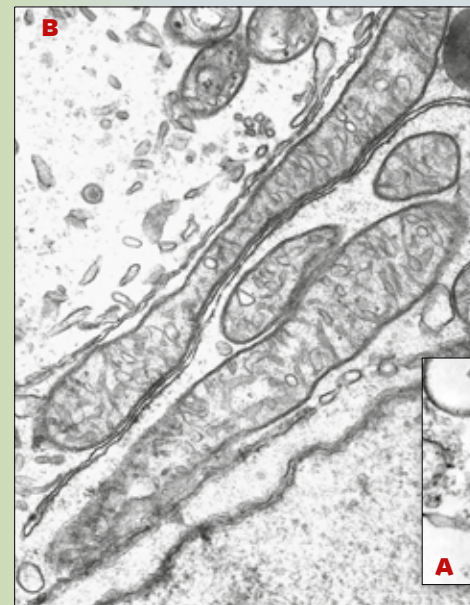


Endosymbióza

Data připravil Vladimír Hampl, snímky © Jiří Vávra, Ivan Čepička, Pavel Škaloud, Jaromír Cihlář, Julius Lukeš a Vladimír Hampl, layout © Pavel Hošek, dvoustrana © Vesmír

Některé významné milníky endosymbiotické teorie

- **1890** R. Altman popisuje „bioblasty“ (dnes mitochondrie) jako základní částičky života obývající jinak neživou buňku.
- **1905 a 1909** K. S. Merežkovskij publikuje práce, v nichž vyslovuje hypotézu o endosymbiotickém původu plastidů rostlin.
- **1920** I. E. Wallin hypotetizuje, že mitochondrie jsou bakterie. Domníval se, že se mu je podařilo samostatně vykultivovat, ale šlo o kontaminaci.
- **1924** B. M. Kozo-Poljanský představuje koncept symbiogeneze – vznik nového organismu symbiotickým spojením samostatných organismů.
- **1948 a 1949** L. Provasoli a kolektiv a nezávisle na nich O. Jírovec popisují bělicí účinek streptomycinu na prvoka *Euglena gracilis*. Vybělení představuje odstranění zelených chloroplastů.
- **1956** J. R. McLean a kolektiv ukázali, že mitochondrie jaterních buněk syntetizují proteiny.
- **1961** H. Ris pozoruje DNA v plastidu.
- **1962** S. P. Gibbsová si všimá nukleomorfu skrytěnek. Dnes víme, že jde o redukované jádro eukaryotického endosymbionta, který dal vznik sekundárnímu plastidu.
- **1963** M. M. K. Nass a S. Nass objevují DNA v mitochondrii.
- **1967** Lynn Margulisová (v té době Saganová) publikuje teorii, podle které jsou mitochondrie, plastidy i eukaryotický bičík původem ze symbiotických prokaryot.
- **1968** S. Kužela poskytuje důkaz o translaci v mitochondriích kvasinek.
- **1970** P. H. Raven a 1974 F. J. R. Taylor poukazují na velkou ultrastrukturální různorodost plastidů a uvažují o jejich mnohonásobném nezávislém vzniku.
- **1972** L. Ebringer obsáhle dokumentuje bělicí účinky mnoha antibiotik a mutagenů na chloroplasty *Euglena gracilis* (zřejmě reverze endosymbiózy).
- **1973–1976** D. G. Lindmark s M. Müllerem a nezávisle na nich český tým J. Čerkašová, A. Čerkašová, J. Kulda popisují hydrogenosomy trichomonád. Dnes víme, že jde o anaerobní deriváty mitochondrií.
- **1975–1977** Různým autorům se podařilo ukázat, že geny v plastidech jsou nápadně podobné genům sinic a geny z mitochondrií bakteriím.
- **1978 a 1981** S. P. Gibbsová navrhuje, že komplexní plastidy vznikly z endosymbiotických řas.
- **1981** Sekvenován první kompletní genom mitochondrie; jde o lidskou mitochondrii.
- **1982** M. W. Gray a W. F. Doolittle argumentují, že podobnost plastidových a mitochondriálních genů s odlišnými skupinami prokaryot ukazuje, že alespoň jedna z organel je cizího původu.
- **1983** T. Cavalier-Smith formuluje hypotézu Archezoa, podle které jsou některé anaerobní skupiny prvoků (diplomonády, mikrosporidie, archamoeby) živé fosílie, které se oddělily od hlavní linie eukaryot před vznikem mitochondrie a jsou tedy původně amitochondriální.
- **1986** Sekvenován první kompletní genom plastidů (u tabáku a játrovky *Marchantia polymorpha*).
- **1995** Fylogenetické analýzy ukazují na jednotný původ primárních plastidů.
- **1996** A. J. Roger a C. G. Clark nachází geny mitochondriálního původu v genomu „amitochondriální“ entamoeb. Postupně byly tyto geny nalezeny u všech domněle amitochondriálních skupin a s přispěním českých vědců z týmu Jana Tachezyho (Tovar a kol. 2003, Hrdý a kol. 2004) byly u všech odhaleny měchýřky odvozené od mitochondrie.
- **1996** J. M. Chesnic potvrzuje existenci terciárního plastidu původem z rozsvivky u obrněnky *Kryptoperidinium foliaceum*.
- **1998** W. Martin a M. Müller a nezávisle na nich D. Moreira a P. López-García přicházejí s myšlenkou, že eukaryotická buňka jako taková vznikla symbiotickým spojením dvou prokaryot (archebakterie a eubakterie) – vodíková hypotéza a syntrofická hypotéza.
- **1998** S. G. Andersson a kolektiv osekvenovali genom parazitické bakterie *Rickettsia prowazekii* blízké příbuzné mitochondrii.
- **1999** T. Cavalier-Smith ve své stále kontroverzní chromalveolární hypotéze navrhuje, že sekundární plastidy chromist (alveolátů, stramenopil, skrytěnek a haptofyt) pocházejí z jedné sekundární endosymbiózy červené řasy.
- **2001** Získána kompletní sekvence nukleomorfu skrytěnky *Guillardia theta*.
- **2005** B. Marin a kolektiv potvrdili nezávislou primární endosymbiózu u kryté améby *Paulinella chromatophora*.
- **2008** Sekvence genomu fotosyntetické organely (chromatoforu) *Paulinella chromatophora*.



Mitochondrie

Mitochondrie provázejí eukaryotickou buňku odedávna. Všechna dnešní eukaryota mitochondrii mají a je možné, že její vznik byl přímo spjat se vznikem eukaryotické buňky. Předkem mitochondrie byla G-bakterie ze skupiny α -proteobakterií, pravděpodobně příbuzná dnešním rickettsiím (obr. A) nebo rodu *Rhodospirillum*. Zdaleka ne u všech eukaryot se mitochondrie vyskytuje ve své učebnicové formě (obr. B) s vnitřní membránou zvlněnou do krist a plně funkčním dýchacím řetězcem. V mnoha liniích eukaryot (na schematickém stromu označeny modrými kroužky) se vyskytují mitochondrie jako mnohem jednodušší anaerobní hydrogenosomy (obr. C), mitosomy (obr. D) nebo různé přechodné formy.

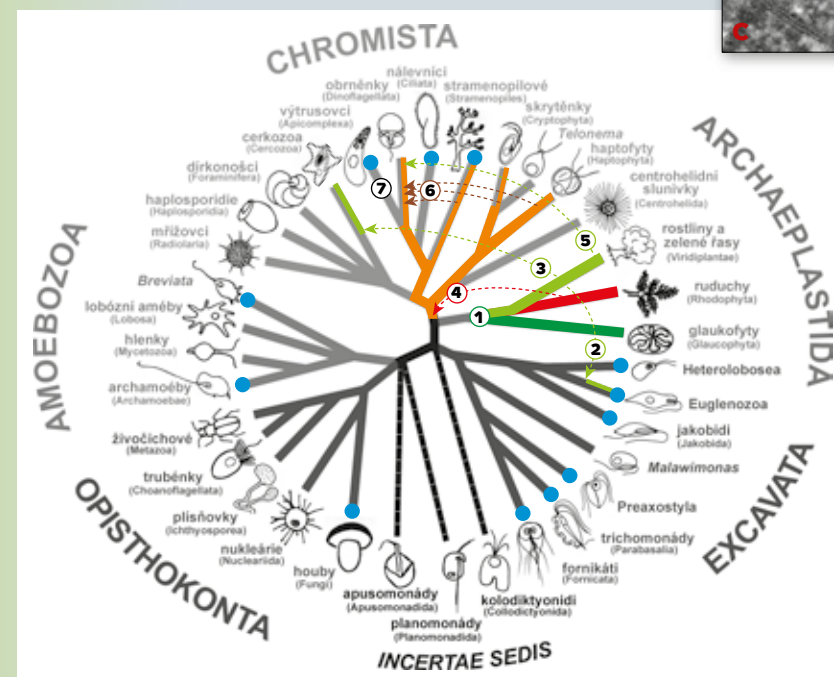
Další organely

Zelené „klobásky“ v buňce kryté améby *Paulinella chromatophora* (obr. M) se nazývají chromatofory a jedná se o analogy plastidů, tj. nezávisle vzniklé fotosyntetické organely opět původem ze sinic, ale jiné skupiny než v případě plastidů. Jde o nedávný případ primární endosymbiózy, protože ostatní druhy rodu *Paulinella* nic takového v buňce nemají. Další primární endosymbióza se sinicí se možná právě odehrává u obrněnky *Sinophysis canaliculata*. V buňce rozsvivky *Rhopalodia gibba* jsou zase trvale přítomna kulovitá tělíska odvozená od sinic rodu *Cyanotheca*. Jde zřejmě o organelu sloužící rozsvivce k fixaci atmosférického dusíku.



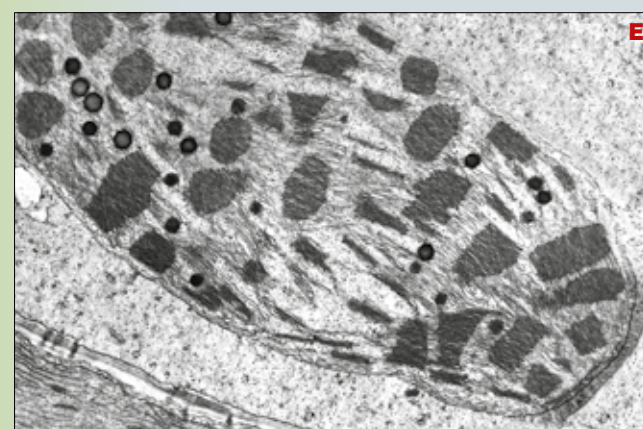
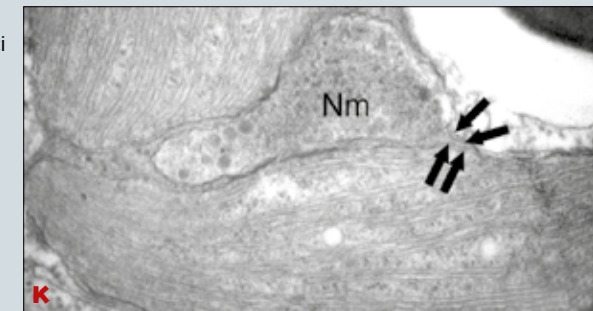
Původ organelových membrán

Membrány mitochondrií a primárních plastidů jsou obě prokaryotického původu a jsou odvozeny z cytoplazmatické (vnitřní) a periplazmatické (vnější) membrány endosymbionta. Homologii mezi vnější membránou organel a periplazmatickou membránou endosymbionta potvrzuje přítomnost proteinů ze skupiny porinů, SAM50 u mitochondrie a TOM75 u plastidu, které jsou jasně odvozeny od porinů periplazmatické membrány endosymbiontů. První a druhá vnější membrána sekundárního plastidu jsou eukaryotického původu a původně pocházely z fagocytického vaku hostitele a cytoplazmatické membrány endosymbionta. Eukaryotický původ těchto membrán se projevuje také tím, že ochotně komunikují s endomembránovým systémem buňky. U chromist došlo k trvalému splynutí vnější membrány sekundárního plastidu s endoplazmatickým retikulem. U euglen a obrněnek se druhá vnější membrána ztratila.



Kdy se z endosymbionta stane organela

Není snadné narysovat jasnou hranici mezi endosymbiontem či vnitrobuněčným parazitem a organelou. Obvykle se za organelu považuje taková buněčná součást, která ztratila schopnost sama syntetizovat proteiny potřebné k životu. Mechanismem endosymbiotického genového přenosu „odevdala“ některé geny (u dnešních mitochondrií a plastidů téměř nebo úplně všechny) do jádra hostitelské buňky. Na oplátku získává proteinové produkty přenesených ale i jiných genů z cytoplazmy pomocí speciálních transportérů. Tímto způsobem mohla eukaryotická buňka delegovat do organel i procesy, které u endosymbionta předtím neprobíhaly.



Plastidy

Evoluce plastidů je naznačena ve schématu. ① Plastidy vznikly později než mitochondrie, až u společného předka říše Plantae (Archaeplastida); jejich předkem byla sinice. Tyto tzv. primární plastidy obalené dvěma membránami se rozrůznily do tří barevných typů: zelené (ultrastruktura chloroplastu zelených rostlin – obr. E, zelená řasa *Desmodesmus* – obr. F), červené (ruducha *Bangia* – obr. G), glaukofytní (*Cyanophora* – obr. H). Pomocí sekundárních endosymbióz, pohlcením řasy s primárním plastidem jiným eukaryotem, se zelené plastidy rozšířily do ② euglenidů (obr. I), ③ chlorarachniofytů a ⑤ obrněnek *Lepidodinium*. Červené plastidy se podobným způsobem rozšířily do velké části chromist, jako jsou např. rozsvivky (*Aulacoseira* – obr. J). Podrobnosti endosymbióz červených plastidů jsou zatím dost nevyjasněné. Stopou po sekundární endosymbióze je vyšší počet membrán těchto plastidů 3–4 (obr. K, šipky) a u skrytěnek a chlorarachniophytů pozůstatek jádra eukaryotického endosymbionta mezi 2. a 3. membránou – nukleomorfy (obr. K, Nm). ⑥ Některé plastidy obrněnek vznikly terciární endosymbiózou pohlcením různých skupin chromist. ⑦ Některé plastidy druhotně ztratily schopnost fotosyntézy, jedním z příkladů je apikoplast výtrusovců (obr. L).

