

Třicet let endosymbiotické teorie

Srůsty ve větvích stromu života

ANTON MARKOŠ

Eukaryotní buňky jsou buňky živočichů, rostlin, hub a jednobuněčných protistů. Vyznačují se přítomností buněčného jádra, systému specializovaných organel a cytoskeletem, který jim umožňuje změny tvaru a pohyb. Druhou skupinou buněk jsou buňky prokaryotní, mnohem menší, bez jádra, cytoskeletu a organel – sem patří archea a bakterie.

Na konci šedesátých let způsobila značný rozruch teorie Lynn Margulisové o vzniku moderních eukaryotních buněk endosymbiózou. Dnes už tato teorie žádný rozruch nepůsobí a přestěhovala se na stránky učebnic. Lze ji shrnout takto: V bakteriálním světě se objevil eukaryont, který toho po metabolické stránce moc neuměl, mj. nebyl schopen dýchání ani fotosyntézy. Jedinou jeho evoluční výhodou bylo, že byl velký a díky cytoskeletu mohl pohlcovat (endocytovat) prokaryotní buňky a žít s nimi. Něco jako nedokonalá améba. (Bakterie se dravě, ba ani sběrem částíček potravy žít nemohou. Potravu musí enzymy vyloučenými mimo buňku rozložit na prvotní složky a ty molekulu po molekule dopravit do buňky.) Ne každá pohlcená bakterie se však nechala strávit. Některé z nich se staly parazity, a když už se jednou dostaly do cytoplazmy naší praaměby, těžily z bohatého prostředí a strávily naopak ony ji. Mezi oběma možnostmi je široká paleta vztahů symbiotických. A tak se jedna skupina, α -proteobakterie, spojila s naší amébou, „dýchala pro ni“ a postupně se z ní vyvinul nový typ organely – mitochondrie. Později se takto naučily žít i sinice, a daly vznik chloroplastům a rostlinám. Margulisová v průběhu let rozšířila svou teorii i na vznik bičíku ze spirochet a jiní autoři podobně vysvětlovali původ dalších organel (peroxizomů, hydrogenozomů, a dokonce jádra). Není třeba zdůrazňovat, že celá teorie je postavena na morfologii, fyziologii a biochemii různých typů buněk (viz Vesmír 71, 185, 1992/4).

Je už hypotetická praaméba směsicí?

Pozdější metody molekulární genetiky, umožňující zjišťovat pořadí bází v genech a aminokyselin v proteinech, přidaly tomuto zkoumání nový rozměr. V první řadě se ukázalo, že „prokaryonti“ představují dva velmi rozdílné typy buněčného života – ar-

chea a bakterie – a toto dělení je nejhlubším větvením „stromu života“. Z větve vedoucí k archeím se odštěpila třetí větev – eukaryonti.

Posléze se, jako obvykle, začal obraz poněkud komplikovat. Jestliže jsou prokaryonti blíže k archeím – jak vyplývá hlavně z podobnosti genetických procesů – začalo být záhadou, proč většina genů zajišťujících metabolismus buňky je původu bakteriálního, a naopak metabolické dráhy typické pro archea v eukaryotní buňce nenajdeme. Jako by už sama praaméba byla směsicí! Takto to pojala Margulisová ve své teorii z r. 1996 [1]: eukaryotní buňka vznikla splynutím buňky bakteriální a archeální. Z archeona vzniklo jádro, které si zachovalo „archeální“ znaky zacházení s genetickou informací, zatímco geny bakterie se do tohoto jádra přestěhovaly a postupně ovládly celý prostor metabolismu. Blíže nespecifikovaným způsobem tento hybrid získal cytoskelet – a tak je naše praaméba připravena pohlcovat bakterie. (Velmi mlhavé představy o vzniku cytoskeletu jsou, pokud to mohu posoudit, hlavní slabinou všech dosavadních teorií.)

Volný trh genů

Jinou verzi vzniku eukaryotní praaměby nabízejí W. F. Doolittle a J. M. Logsdon ml. [2]. Upozorňují na to, že laterální (horizontální) přenos genů mezi prokaryotními buňkami může být hlavní hnací silou jejich evoluce. Díky tomuto „volnému trhu genů“ nelze přesně vymezit genealogické linie bakteriálních skupin: „stromy života“ jsou genealogickou linií příslušného úseku DNA, nikoli buňky, která tento úsek vlastní. Skutečnost, že přecejeno lze z molekulárních dat postavit i strom života *organizmů*, vysvětlují autoři tím, že jedna skupina genů patrně výměně nepodléhá – jde o zmíněné geny zajišťující genetické pochody (replikaci DNA, transkripci a translaci). Obraz by tedy vypadal takto: Jedna linie dávných archeálních buněk se zvlášť aktivně angažovala na trhu genů a postupně nasbírala metabolické dráhy původně u archeí neznámé (např. z našeho pohledu i tak „běžné“ jako glykolýza). Hybrid vynalezne cytoskelet a máme praaměbu (a dál viz výše).

Existuje skupina eukaryont, která žádné endosymbiotické organely nemá, a proto byla dlouho považována za organizmy připomínající stav před symbiotickým počtím mitochondrií a chloroplastů. (Bývají řazeny do skupiny Archaeozoa a patří sem mimo jiné někteří paraziti, jejichž jména jsme se museli učit na střední škole – *Giardia lamblia*, *Entamoeba histolytica*). Tento předpoklad byl však zpochybněn a bezmitochondriální stav se dnes považuje za odvozený (viz Vesmír 75, 685, 1996/12).

Vyždímaná symbiotická organela

V březnu 1998 se na stránkách *Nature* objevila zatím poslední verze teorie vzniku eukaryont W. Martina a M. Müllera [3]. Je syntézou založenou na metabolických datech. Opět jde o splývání archeální a bakteriální buňky, ale tentokrát tak, že z bakterie vznikne symbiotická organela (buď mitochondrie, nebo hydrogenozom), zatímco *archeon* dá vznik tělu a jádru nového tvora. Znovu nastane velké stěhování genů do jádra, v mitochondriích a chloroplastech se některé udrží, u hydrogenozomů se ztratí úplně, a posléze se u zmíněných „archeozoi“ ztratí i takto geneticky vyždímaná symbiotická organela. Teorie vychází z toho, že zdánlivě nesouměřitelné organely – mitochondrie a hydrogenozomy – jsou blízkými příbuznými, i když jsou osazeny rozdílnými enzymy

RNDr. Anton Markoš, CSc., (*1949) vystudoval Přírodovědeckou fakultu Univerzity Karlovy v Praze. Na této fakultě a také v Centru pro teoretická studia UK a AV ČR se zabývá regulací genové exprese v ontogenezi a buněčnou fyziologií.

Zdraví nemocní 1999

Výstava na téma civilizačních chorob se koná v **Galerii Originál**, Wilsonova 80 (Hl. nádraží), Praha 1 ve dnech 27.-29. dubna 1999 (denně 10-18 hodin).
Výstavu pořádá VAKO Praha, s.r.o.

a plní různé role. (Mitochondrie jsou mj. sídlem citrátového cyklu, dýchání a syntézy ATP oxidativní fosforylací a mají svůj vlastní genetický aparát; hydrogenozomy jsou organely anaerobní, nemají žádnou vlastnost uváděnou u mitochondrií a místo toho zpracovávají pyruvát na vodík a CO₂ nebo acetát, za současné syntézy ATP fosforylací substrátovou.)

Archea jsou organizmy autotrofní – zdrojem uhlíku pro syntézu organických sloučenin je jim CO₂. Energii k asimilaci CO₂ mohou získávat různými pochody, například oxidací vodíku za současné redukce CO₂ na metan.

Scénář by mohl vypadat takto (viz obr.):

■ V anaerobním prostředí bohatém na CO₂ i vodík (např. vulkanického původu) žily spolu bakterie a archea. Bakterie se živily organickými látkami z prostředí a energii získávaly buď kvašením z produkce vodíku, CO₂ a organických zplodin, nebo dýcháním za produkce vody a CO₂. Archeoni oxidovali vodík přítomný v prostředí (obr. a).

■ Pokud zdroj vodíku nebyl k dispozici, mohlo být pro archeona výhodné žít v těsném kontaktu s bakteriálním producentem vodíku. Podobné vztahy nacházíme i dnes – zvláště fascinující jsou symbiózy metanogenů s hydrogenozomy v buňkách nálevníků.

■ Plocha kontaktu mezi symbionty se postupně zvětšovala, aby drahocenný vodík neunikal; tím ale bakterie ztrácela kontakt s okolím a nemohla účinně přijímat organické látky. Archeon nemá kanály, kterými by organické látky přijímal, sám je autotrofem. Bakterie by sice mohla spalovat i produkty archeonovy asimilace, ale perpetuum mobile pochopitelně vzniknout nemohlo. Situace se vyřešila, pokud se bakteriální geny, kódující membránové přenašeče a některé metabolické dráhy (např. glykolýzu) přestěhovaly z bakteriální buňky do buňky archeona, a ten začal zajišťovat výživu bakterie sám (obr. b). Současně si archeont mohl dovolit ztratit některé biochemické dráhy – dokonce přestal být závislý i na vodíku a metanogenezi.

■ Jak se symbióza stávala intimnější, vyvíjela se dvěma směry (obr. c):

1) V anaerobním prostředí bohatém na cukry se ztratila schopnost endosymbionta dýchat. „Hostitel“ – původní archeon – teď už může získávat energii kvašením i sám a symbiont energetickou bilanci jen mírně vylepšuje. Nadále produkuje vodík, ale ten se stává pouhým odpadem. Vznikne prototyp eukaryontní buňky vybavené hydrogenozomem.

2) Mezitím se v prostředí objevuje kyslík jako neobyčejně výhodný akceptor elektronů, posílí se role dýchání a endosymbiont se postupně mění v mitochondrii. Ztratí schopnost produkce vodíku a naučí se exportovat ATP do celé nově vzniklé buňky.

Opět někde cestou se objevil cytoskelet – a máme praamébu či prabičíkovce, komu co libo. Chloroplasty vznikly až poté, co se etablovaly eukaryontní buňky s mitochondriemi, a to pohlcením sinice podle původní hypotézy Margulisové.

Autoři nezasílají, že jejich hypotéza má hodně slabiny; není například snadné vysvětlit, kde se vzal přenašeč ATP a ADP mezi oběma symbionty. Podobné

slabiny mají však i ostatní teorie. Přínosem je poněkud ostřejší představa o rané evoluci eukaryont, založená na syntéze poznatků molekulární biologie, biochemie a ekologie anaerobních společenstev.

Neobvyklá hypotéza, že mitochondrie a hydrogenozomy pocházejí ze společného základu, našla svou podporu v zjištění, že u anaerobního nálevníka *Nyc-totherus ovalis* obsahují hydrogenozomy i DNA [4], mj. i s geny pro podjednotky ribozomální RNA. „Signatura“ jednoho z těchto genů naznačuje, že patří do vývojového stromu zahrnujícího homologní geny mitochondriální. Není to první případ, kdy si organizmy vybaví nějakou organelu podle metabolické potřeby. Podobný společný základ se předpokládá i u jiné skupiny organel, které nesou souborný název *microbodies*, česky snad mikrotělíska. Sem patří peroxizomy, glyoxyzomy a glykozomy.

LITERATURA

1. Margulis L.: Archaeal – eubacterial mergers in the origin of Eukarya: Phylogenetic classification of life, Proc. Natl. Acad. Sci. USA 93, 1071–1076, 1996
2. Doolittle W. F., Logsdon J. M. ml.: Archaeal genomics: Do archaea have a mixed heritage? Curr. Biol. 8, R209–R211, 1998
3. Martin W., Müller M.: The hydrogen hypothesis for the first eukaryote, Nature 392, 37–41, 1998
4. Akhmatova, A. a kol.: A hydrogenosome with a genome, Nature 396, 527–528, 1998