

ku akátu a buku. Dosti tenké masité plodnice jsou miskovité, 5–8 cm široké, uvnitř šarlatově červené a zevně bělavé. Roste od nížiny do hor (tam ale spíše až v květnu nebo červnu). Každý nález ohnivce je skutečnou potěchou pro oko. Tento druh – stejně jako předešlý – se k jídlu nehodí.

Naproti tomu dva další druhy hub jedlé jsou. Patří mezi houby stopkovýtrusné lupenate s kloboukem a třeněm, ale liší se jak velikostí plodnic, tak hojností výskytu. Velmi hojná je penízovka smrková (*Strobilurus esculentus*), která vyrůstá ze starých ležících smrkových šišek, a to od nížin do hor po celé jaro, obvykle od března do května. Plodničky jsou drobné, s kloboučky šedě hnědavými, tenkými, jen 1–2,5 cm širokými, v mládí zvonkovitými, později rozloženými, naspodu s bělavými hustými lupeny a pružným žlutookrovým třeněm, který je 2–6 cm dlouhý a 1–2 mm široký. Když je šiška hlouběji v zemi, bývá třen provázkovitě prodloužený. Za vlhkého jara je ve smrkových lesích této penízovky leckde jako naseto, a pak ji lze nasbírat v dostatečném množství (dobré zaměstnání na vycházkách do přírody pro menší děti). Tuto houbu nelze na jaře zaměnit za žádnou jedovatou.

Štavnatka březnovka (*Hygrophorus marzuolus*) by měla růst – jak její jméno napovídá – právě v březnu, ale u nás ji najdeme spíše v dubnu až květnu (někdy ovšem už koncem února). V první polovině 20. století byla u nás známa z velkého počtu lokalit,² dnes však bohužel patří k méně hojným až vzácným houbám. Roste v jehličnatých i smíšených lesích na kyselých půdách, a to značně skrytě: Plodnice

1) Mapku rozšíření najdete v České mykologii 31, 207, 1982.

2) Viz Česká mykologie 3, 94–96, 1949.



jsou totiž maskovány mechem, jehličím nebo listím, takže se obtížně hledají, třebaže rostou i ve skupinkách a často tvoří srostlice dvou či více kusů. Březnovka je dosti velká masitá houba s klobouky 3–10 cm širokými, v mládí bělavými, sklenutými, později šedavými, rozloženými, naspodu s bělavými, řídkými a tlustými lupeny, lehce sbíhavými na bělavý, 3–8 cm dlouhý a 1,5–3 cm široký třen.

Březnem nám už vlastně začíná – byť nesměle – houbařská sezona. Ať tedy máte štěstí právě na tu nejvydatnější jedlou březnovou houbu, již je právě štavnatka březnovka! ☘

RNDr. František Kotlaba,
CSc., (*1927) viz Vesmír 86,
28, 2007/1.

„To vím taky, vy
chytřej, že je to
muchomůrka
hlízovitá jarní,
smrtně jedovatá.
Však taky stojí
jedna hromádka
jenom dvě
koruny.“
Kresba
© Vladimír
Renčík.

Promiskuitní DNA

Stěhování genů z organel do jádra

Genetická informace je v eukaryotických buňkách uložena nejen v jádře. Svou vlastní DNA obsahují také malé buněčné organely – mitochondrie a chloroplasty. Podle endosymbiotické teorie se tyto organely kdysi vyvinuly z volně žijících bakterií a z doby svého vzniku si uchovaly zbytky genetické informace (viz Markoš A.: Třicet let endosymbiotické teorie, Vesmír 78, 208, 1999/4).

Pozůstatky prokaryotických genomů

Primitivní buňka, buď prokaryotická, nebo již eukaryotická,¹ přijala nejprve bakterie,² a z nich se vyvinuly mitochondrie. Poté tato buňka, tehdy zřejmě bičíkatá, přijala další bakterie,³ které daly vzniknout chlo-

roplastům. Tyto organismy stály u zrodu říše rostlin. Během evoluce se organelové genomy drasticky zmenšily. Zatímco prokaryotičtí předchůdci organel měli genomy o milionech bází, genomy organel jsou o jeden až dva řády menší (obr. 1). Průměrný chloroplastový genom má velikost kolem 150 kilobází, mitochondriální genomy živočichů mívají desítky kilobází (ten lidský má 16,6 kilobáze a obsahuje 37 genů), rostlinné mitochondriální genomy jsou podstatně větší a dosahují stovek až tisíců kilobází. Spolu s redukcí velikosti genomů klesl počet genů v genomech organel, z původních několika tisíc genů kódujících proteiny jich zbylo několik desítek, na nejvyš několik set. Některé linie chloroplastů

**EDUARD
KEJNOVSKÝ**

1) Podobná dnešním archeobakteriím.

2) Podobné dnešním proteobakteriím.

3) Podobné dnešním sinicím.

SLOVNÍČEK

autozom – nepohlavní chromozom vyskytující se v párech v somatických buňkách. Autozomy jsou stejné u obou pohlaví.

endosymbiotická teorie vzniku eukaryotické buňky – starobylé buňky, které byly podobné dnešním archebakteriím, v minulosti pohltily jiné bakterie, a posléze si je „ochočily“. Z pohlcných bakterií pak vznikly buněčné organely: z proteobakterií mitochondrie (v živočišných i rostlinných buňkách), ze sinic chloroplasty (jen v rostlinných buňkách).

plastidy – organely rostlinných buněk a řas. Většinou se předpokládá, že jde o potomky bývalých endosymbiontů sinicového typu, v několika málo případech u konkrétních druhů řas však existuje podezření, že jejich plastidy jsou potomky eukaryotických symbiontů typu řas.

V buňce slouží plastid jako organela, v níž probíhá fotosyntéza, jako zásobní organela, nebo jako organela odpovědná za zbarvení buňky. DNA obsahuje některé geny, plastidy tedy mají důležitý podíl na mimojaderné dědičnosti. Mohou nabývat různých forem v závislosti na funkci, kterou v rostlině plní. Některé formy nejsou definitivní a mohou přecházet v jiné.

promiskuitní DNA – úseky DNA migrující v průběhu evoluce mezi genomy buněčných organel (mitochondrií a chloroplastů) a jaderným genomem.

rekombinace – vytváření nových kombinací genů či jiných sekvencí DNA, jehož základem je překřížení odpovídajících částí chromozomů (crossing-over), při němž se molekuly DNA „zlomí“ a opět se spojí s novými kombinacemi. Rekombinující oblasti jsou většinou homologické, není to však podmínkou. Mechanismus rekombinace se uplatňuje zejména při výměně genetického materiálu mezi rodičovskými chromozomy při tvorbě pohlavních buněk v meióze.

repetitivní sekvence – mnohonásobně opakovaná sekvence nukleotidů v DNA. Takové sekvence představují značnou část lidského genomu.

retroelementy – genetické elementy, které k své produkci používají enzym reverzní transkriptázy a kopírují se prostřednictvím molekul RNA (podrobněji viz E. Kejnovský: Zkopíruj a ulož, Vesmír 79, 273, 2000/5).

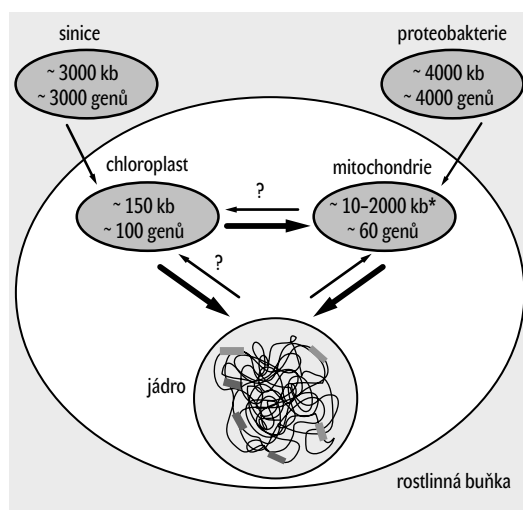
reverzní transkriptáza – enzym tvořící molekulu DNA na základě přepisu informace uložené v RNA (opačně než při běžném přepisu).

složené geny – geny, jejichž části (tvořící dohromady většinu délky genu) se po přepisu z molekuly DNA do RNA odstraní ještě před vznikem proteínu. Taková je většina genů eukaryotických organismů.

ztratily více než 95 % genů, tj. sekvencí kódujících ve volně žijících sinicích proteiny a různé typy RNA. Kam se ztracené geny poděly?

Objev promiskuitní DNA

Dříve se badatelé domnívali, že genetické systémy eukaryotních buněk – dva u živočichů (jádro a mitochondrie) a tři u rostlin (jádro, mitochondrie a chloroplasty) – jsou oddělené a každý si jde svou evoluční cestou. Na počátku osmdesátých let však vědci objevili chloroplastové geny v mitochondriálním genomu. Bylo jasné, že se tam musely dostat přenosem genů mezi organelami. Některé úseky chloroplastové DNA byly dokonce v mitochondriálním genomu obsaženy vícekrát, což



1. Schéma rostlinné buňky obsahující jádro, mitochondrie a chloroplasty. Šipky znázorňují směr přenosu genů mezi organelami a jádrem. Tlusté šipky odpovídají převažujícímu toku genetické informace v průběhu evoluce. Přenosy genetické informace z mitochondrií a z jader do chloroplastů nebyly zatím objeveny (označeno otazníkem). Bakterie podobné sinicím jsou předchůdci chloroplastů, bakterie podobné proteobakteriím jsou předchůdci mitochondrií. Velikosti genomů a počty genů organel a jejich bakteriálních předchůdců jsou pouze orientační. *Genomy mitochondrií jsou velké desítky kb u živočichů a stovky až tisíce kb u rostlin.

svědčilo o vícenásobném přenosu. Tehdy vznikl termín „promiskuitní DNA“, označující přenos DNA mezi buněčnými genomy. Objev promiskuitní DNA vyvolal řadu otázek – zda se také mitochondriální geny mohou nacházet v chloroplastech, jak daleko tato promiskuita DNA vůbec může jít, zda něco podobného může nastat i u vyšších organismů, například u člověka a jeho symbiotických organismů, či dokonce u nesymbiotických patogenních organismů. Výsledky sekvencování celých genomů dnes již jasně ukazují, že přenos genů organel do jádra je všudypřítomný a vyskytuje se častěji, než jsme si dříve dokázali představit.

Proč se geny přesouvají do jádra?

Prokaryotičtí předchůdci organel byli původně sexuální, a poté, co vstoupili do buňky a uzavřeli endosymbiotické partnerství, se od ostatních jedinců svého druhu izolovali, začali být asexuální. Víme, že nepřítomnost sexuality vede k hromadění škodlivých mutací. Nefungují totiž opravné mechanismy na bázi rekombinace DNA, které spočívají v opravě poškozených kopií genů podle kopií nepoškozených. Selektční tlak kromě toho zvýhodňuje malé genomy. V evoluci byly zvýhodněny úseky DNA, které byly přeneseny do jádra, kde mohou rekombinovat, a tím opravit své poškození. Ukázalo se, že během evoluce *organel rostlinných buněk a řas* (plastidů) bylo do jádra přeneseno až 5000 genů. Mnohé kopie těchto genů jsou funkční i po přenosu do jádra. Organely totiž využívají produkty svých bývalých genů, i když jsou tyto geny v jádře.

Které geny jsou promiskuitnější?

Proč některé geny v organelách zůstávají? Byly totiž nalezeny i organely prokazatelně endosymbiotického původu, které ztratily DNA. Odpověď zatím není jednoznačná, ale zdá se, že některé geny zůstaly v organelách zachované v důsledku určitých vlastností proteinů (hydrofobicitou), a také v souvislosti s řízením oxidativních procesů. Některé proteiny by těžko procházely membránami z cytoplazmy do organel, a proto je výhodnější je syntetizovat přímo uvnitř organel. Stejně tak v případě proteinů řídících oxidativní procesy je výhodnější jejich syntéza přímo v organelách, kde mohou být odpovídající geny zapínány a vypínány podle potřeby organel. Ukázalo se, že v evoluci se některé geny z organel přenášejí do jádra přednostně. Co je příčinou různé náchylnosti genů k promiskuitě? Jako první přecházejí do jádra geny, jejichž produkty mají regulační funkci. Geny související převážně s překládem genetické informace a s dýcháním opouštějí organely jako poslední. Pěkným příkladem je enzym rubisco, jehož katalytická podjednotka je kódována chloroplastem, zatímco regulační podjednotka pochází z jádra (obr. 2).

Jak se organelové geny dostanou do jádra?

Původně se uvažovalo o prostřednictví genetických elementů, jako jsou transpozony, ne-

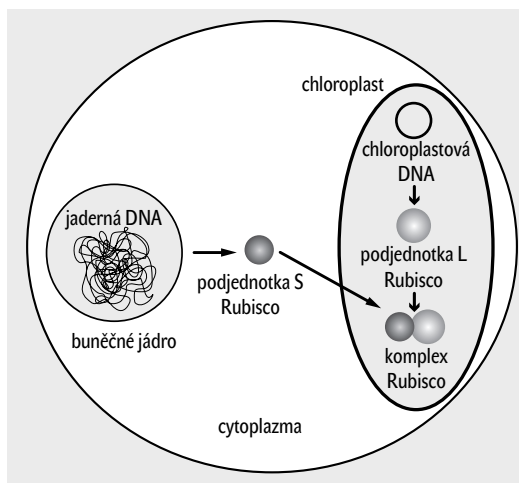
bo o fágovém přenosu. Dnes existenci organelové DNA v jádře vysvětlují dvě hypotézy: přenos prostřednictvím RNA a včlenění velkých kusů organelové DNA rekombinací. Tyto hypotézy se navzájem nevylučují a pro obě existují experimentální důkazy. V čem spočívá první hypotéza? Organelový gen se přepíše do RNA, a pak se zpětně přepíše (reverzní transkriptázou) do komplementární DNA (cDNA), která se včlení do jaderného genomu. Skutečně byly nalezeny úseky organelových genů v jádře, jimž chyběly introny, tj. části genů, které zmizí pouze při úpravách RNA. Představu včlenování velkých kusů DNA podpořily objevy 131 kilobází úseku chloroplastové DNA v jádře rýže nebo 620 kilobází úseku mitochondriální DNA v jádře huseníčku (*Arabidopsis thaliana*). Úseky obsahovaly nejen geny s introny, ale i mezigenové oblasti. Tyto obří kusy DNA byly zřejmě procesem rekombinace včleněny do jaderného genomu poté, co se membrána organel rozpustila a jejich DNA se dostala do cytoplazmy a do jádra.

Jak častý je přenos genů do jádra?

Vědci se rozhodli, že to zjistí. Vložili proto do chloroplastového genomu tabáku gen kódující rezistenci k antibiotiku a zajistili, aby byl tento gen zapnut jen tehdy, když je v jádře. Poté prokázali, že u rostlin tabáku, jež vyrostly v přítomnosti daného antibiotika, se do jádra přenesl kousek chloroplastového genomu nesoucího rezistenci k antibiotiku. S překvapením zjistili, že je takový přenos poměrně častý, u jedné ze 16 000 rostlin. Ve skutečnosti je ale mnohem častější, neboť výše uvedeným postupem byla sledována pouze část chloroplastového genomu, která obsahovala gen pro rezistenci. Lze říci, že z několika tisíc rostlin, které vidíme, když se kolem sebe rozhlédneme například na palouku v lese, nese alespoň jedna v jádře „čerstvý“ kousek chloroplastové DNA, který se do jádra včlenil v minulé generaci.

Promiskuitní DNA v lidském genomu

Úseky promiskuitní DNA jsou i v jaderném genomu člověka. Kromě mitochondriálních genů, které se přesunuly do jádra před několika stovkami milionů let a konají svoji práci pod novou vládou, bylo v našem genomu identifikováno přes 200 nefunkčních fragmentů mitochondriální DNA. Z nich vědci dále zkoumali 42 úseků, které se do našeho jaderného genomu včlenily nejpozději. Zjistili, že pouze 14 z nich se nachází také v jaderném genomu šimpanze, což naznačuje, že většina těchto úseků byla do našeho genomu včleněna až po oddělení větví vedoucích k člověku a k šimpanzům, tedy někdy před 4–8 miliony let. Některé úseky se dokonce liší i mezi lidskými populacemi, to znamená, že byly včleněny „nedávno“. Fragmenty mitochondriální DNA nejsou v lidském genomu rozptýleny rovnoměrně. Pohlavní chromozom Y, přítomný pouze u mužů, je mitochondriální DNA kolonizován mnohem více než ostatní chromozomy. Zajímavé je i to, že se promis-



2. Komplex rubisco, důležitý pro fungování chloroplastů, je tvořen podjednotkou S, která je kódována jadernou DNA, a podjednotkou L, kódovanou chloroplastovou DNA. K sestavování funkčního komplexu dochází uvnitř chloroplastu. Obrázek je schematický, velikosti organel ani komplexů nejsou ve správných poměrech.

kuitní DNA včleňuje s mnohem vyšší frekvencí do vysoce aktivních genů než do oblastí nekódujících (např. repetitivních) sekvencí. Nejnovější objevy naznačují, že úseky této promiskuitní DNA v lidském genomu nejsou zcela neškodné. Jejich včlenění do genů může způsobit i závažná onemocnění, což dokazuje nedávný objev mitochondriální DNA v genu důležitém pro srážlivost krve u pacientů trpících hemofilii.

Promiskuitní DNA všude

Organelová DNA se pohybuje z efektivně využitého genomu prokaryot do zcela odlišného genetického prostředí eukaryotického jádra, obsahujícího složené geny a velké množství opakujících se úseků DNA, repetící. Organely se vyznačují nejen odlišnou genovou i genomovou organizací ve srovnání s jádrem, ale i odlišnými mechanismy regulace genové exprese. Podíl promiskuitní DNA v genomu byl dosud podhodnocován, což bylo způsobeno tím, že algoritmy používané v sekvenčních projektech považovaly organelové sekvence za nežádoucí kontaminace a systematicky je vyřazovaly. To se nyní přehodnocuje. Ukázalo se, že například v genomu huseníčku (*Arabidopsis thaliana*) pochází 18% genů ze starobylého plastidového genomu. Organismy se brání, aby jejich jaderné genomy nebyly přesyceny organelovými sekvencemi. Aktivně se jich zbavují různými mechanismy, především rekombinací. V laboratoři vývojové genetiky rostlin v Biofyzikálním ústavu AV ČR, kde se zabýváme strukturou a evolucí pohlavních chromozomů u rostlin, jsme zjistili, že se na pohlavním chromozomu Y modelové dvoudomé rostliny silenky široolisté (*Silene latifolia*) hromadí chloroplastová DNA. Zřejmě je to tím, že u chromozomu Y, který nemá partnera (na rozdíl od autozomů a pohlavního chromozomu X), a tudíž nerekombinuje, tento obranný mechanismus nefunguje. Ukazuje se, že všudypřítomný přenos genů z organel do jádra a vzájemné ovlivňování mezi buněčnými genomy hrají v evoluci genomů důležitou úlohu. Spolu s přenosnými elementy – především s retroelementy (viz Vesmír 79, 273, 2000/5) – je jedním z hlavních činitelů ovlivňujících dynamiku eukaryotních genomů od jejich vzniku.

RNDr. Eduard Kejnovský, CSc., (*1966) vystudoval molekulární biologii na Přírodovědecké fakultě Masarykovy univerzity. V Biofyzikálním ústavu AV ČR, v. v. i., v Brně se zabývá studiem evoluce pohlavních chromozomů u dvoudomých rostlin.