

# Testování hypotéz o vzniku eukaryotické buňky

## Koncept aktivity:

Studenti se v rámci práce po skupinách nebo individuálně pokusí přiřadit čtyři reálné hypotézy o vzniku eukaryotické buňky a roli mitochondrií v něm k „pozorováním“, která jim nejlépe odpovídají. Úloha představuje dané hypotézy, které jsou vědeckou komunitou v současnosti považovány za pravděpodobné, a ukazuje, že pozorovaný stav přírody mohou stejně dobře vysvětlovat velmi odlišné hypotézy. Rozhodnout mezi nimi lze na základě dalších pozorování a experimentů, testujících různé předpoklady, které z jednotlivých hypotéz plynou. Studenti dostanou k dispozici čtyři krátké texty (str. 2-3) stručně představující dané hypotézy (např. jaké typy prokaryotických buněk daly svým splnutím vzniknout buňce eukaryotické, jaké evoluční tlaky ke splnutí vedly nebo jaké bylo pořadí vzniku eukaryotických novinek) a čtyři krátké texty „pozorování“ (str. 4) shrnující relevantní informace, které o dnešních eukaryotických buňkách víme nebo můžeme zjistit v budoucnosti (např. čemu jsou příbuzné geny pro určitou část buněčného metabolismu). Ke každé hypotéze lze přiřadit jedno z pozorování, které jí nejlépe odpovídá.

## Zadání

Jednou z největších záhad současné biologie je otázka, jak vznikla eukaryotická buňka. Předpokládáme, že život na Zemi po dlouhou dobu existoval pouze v podobě jednoduchých prokaryotických buněk: bakterií a archeí. Někdy v době před dvěma až jednou miliardou let se z těchto buněk vyvinul nový, složitější typ: eukaryotická buňka. Proces vzniku eukaryotické buňky se označuje termínem *eukaryogeneze*. Součástí eukaryogeneze bylo pravděpodobně jednak zesložňování již existujících prokaryotických buněk, jednak jejich vzájemné symbiotické splývání. Jsme si jistí, že eukaryotická buňka je chimérou alespoň dvou typů buněk, z nichž jedna dala vzniknout jádru a druhá mitochondrii. Řada dalších zásadních otázek ale zůstává nezodpovězena.

Problém je, že neznáme žádné fosilie, které by eukaryogenezi dokumentovaly, ani živé organismy, představující její mezistupně. Fosilní záznam i živá příroda jsou plné typických prokaryot a typických eukaryot, avšak cokoli mezi tím chybí. Při svém pátrání po povaze eukaryogeneze jsme tak odkázáni na nepřímé důkazy a teoretizování. Biologové a bioložky již vymysleli desítky různých *eukaryogenetických hypotéz* – evolučních příběhů, které vysvětlují vznik eukaryot z prokaryot. Některé jsou elegantnější než jiné, některé jednodušší, jiné originálnější, ale všechny jsou v podstatě představitelné a možné. Jak mezi nimi rozhodnout? Každá správná vědecká hypotéza musí být testovatelná – tzn. musí z ní vyplývat nějaké předpoklady, které lze ověřovat dalším pozorováním nebo experimenty.

*Na následujících listech jsou stručně představené čtyři eukaryogenetické hypotézy, které jsou dnes mezi biology a bioložkami oblíbené. Vaším úkolem je seznámit se s každou z nich a pokusit se každou přiřadit k jednomu souboru pozorování, které najdete na posledním listě. Každé hypotéze odpovídá jeden soubor pozorování, která ji nejlépe podporují.*

Pamatujte, že stačí jedině pozorování, které hypotézu jasně vyvrací, aby byla hypotéza zavržena. Ne všechna pozorování ji ale musí přímo podporovat – některá mohou odpovídat více různým hypotézám nebo mohou být zcela zbytečná. Připomeňme si několik důležitých faktů:

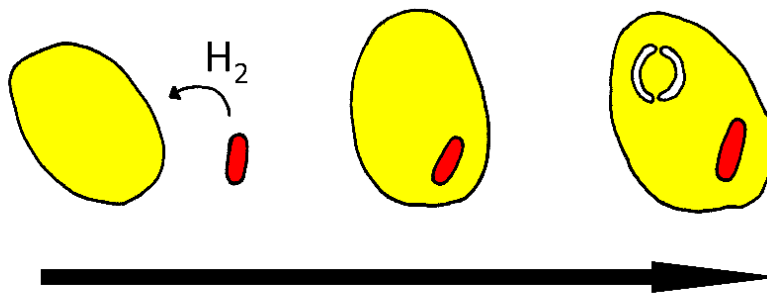
1. Prokaryota se vyskytují ve dvou formách: bakterie a archea.
2. Mezi bakterie patří řada menších skupin, například alfa-proteobakterie a delta-proteobakterie.
3. Mitochondrie v eukaryotických buňkách se vyskytují buď v podobě aerobních mitochondrií provozujících buněčné dýchání spotřebovávající kyslík (jako v lidských buňkách), nebo v podobě různých anaerobních organel, které pro jednoduchost nazýváme *hydrogenosomy*, využívajících jiné metabolické dráhy a často produkujících molekulární vodík (např. u parazita bičenky poševní).

A jak je to ve skutečnosti? Je některá z hypotéz blíže pravdě než ostatní? Nebo se máme poohlížet jinde? Co když předek mitochondrie nebyl pro svého hostitele zpočátku užitečný, ale šlo o parazita? Co když při eukaryogenezi hrály zásadní roli viry, o nichž víme, že dokáží své hostitelské buňky donutit vytvářet složité struktury vzdáleně připomínající jádro? Co když vše proběhlo úplně jinak? Zatím nedokážeme rozhodnout. Zkrátka zatím nemáme dostatek dat, abychom mohli sestavit takový jednoznačný soubor pozorování, jaké jsme vám zde nabídli. Potřebujeme osekvenovat více organismů, lépe prozkoumat rozmanitost prvoků a archeí, vyvinout lepší metody na analýzu genetických dat a tak podobně. Jedno je jisté: při rychlosti, s jakou se tato oblast biologie rozvíjí, nás čekají ještě velká překvapení!

## Eukaryogenetické hypotézy:

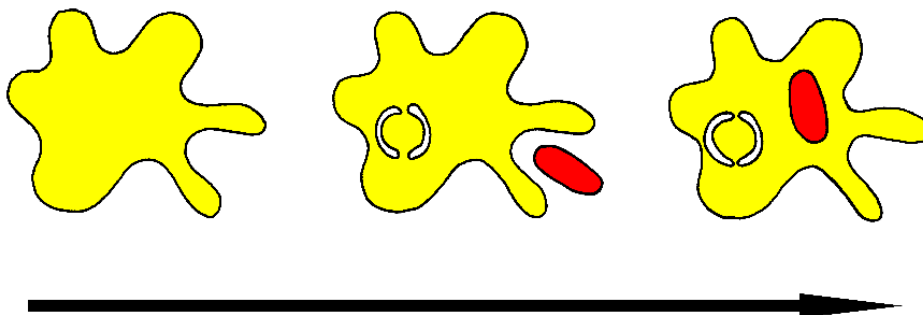
### Vodíková hypotéza

Na počátku eukaryogeneze stála symbióza mezi vodík produkující a vodík spotřebovávající prokaryotickou buňkou. Předek mitochondrie ze skupiny alfa-proteobakterií byl schopný provádět jak aerobní metabolismus (tedy buněčné dýchání), tak anaerobní metabolismus produkující vodík coby odpadní produkt. Dnešní aerobní mitochondrie na jedné straně a anaerobní hydrogenosomy na straně druhé tedy oba vznikly zjednodušením původně univerzálnější organely. Druhým partnerem v této symbióze byl *metanogenní* (metan produkující) archeon, jenž získával energii pomocí reakce mezi vodíkem (získávaným od symbionta) a oxidem uhličitým. Oba partneři byli na počátku běžnými prokaryotickými buňkami. Výhody vzájemného soužití je ale tlačily ke stále těsnější asociaci, až metanogenní archeon pohltil (dosud neznámým mechanismem) předka mitochondrie. Všechny ostatní inovace eukaryotických buněk, jako jádro, vnitřní membrány a cytoskelet, vznikly až později jako důsledek této symbiózy.



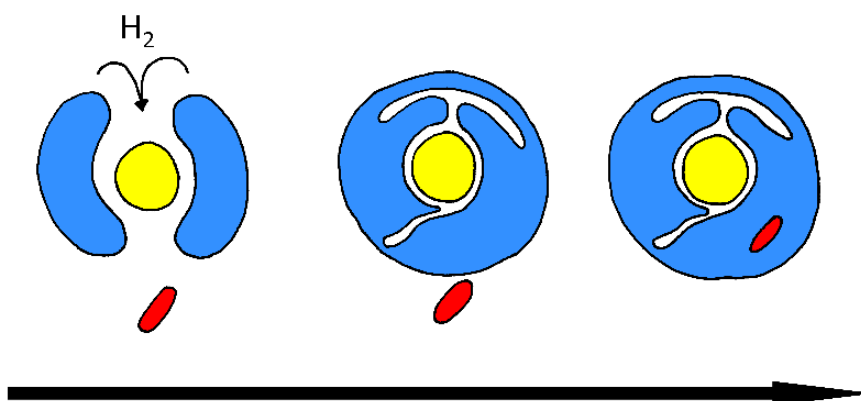
### Hypotéza fagocytujícího archeona

Značná část eukaryotických inovací vznikla ještě před symbiózou s předkem mitochondrie. Vše začalo jednou skupinou archeí, která ztratila svou buněčnou stěnu, a zároveň si vyvinula jednoduchý dynamický cytoskelet. To jim umožnilo měnit tvar buňky a žít se pohlcováním jiných buněk – *fagocytózou*. Tento způsob výživy vystavil buňku velkému množství cizí DNA a zintenzivnil tak získávání cizích genů (tzv. *horizontální genový přenos, HGT*) a zrychlil evoluci genomu. V reakci na to se později vyvinulo jádro, které odděluje DNA od zbytku buňky a genom tak do jisté míry stabilizuje. Alfa-proteobakteriální předek mitochondrie měl podobný metabolismus jako dnešní aerobní mitochondrie. Po jeho pohlcení nedošlo ke stravení, ale hostitel se postupně naučil využívat jej jako zdroj energie. Tento nový, nebývale efektivní, zdroj energie umožnil hostitelské buňce vyvinout si složitější vnitřní uspořádání a větší rozměry. Anaerobní metabolismus některých mitochondriálních organel je pozdější inovací, která vznikla vícekrát nezávisle na sobě, a to pravděpodobně mechanismem horizontálního genového přenosu.



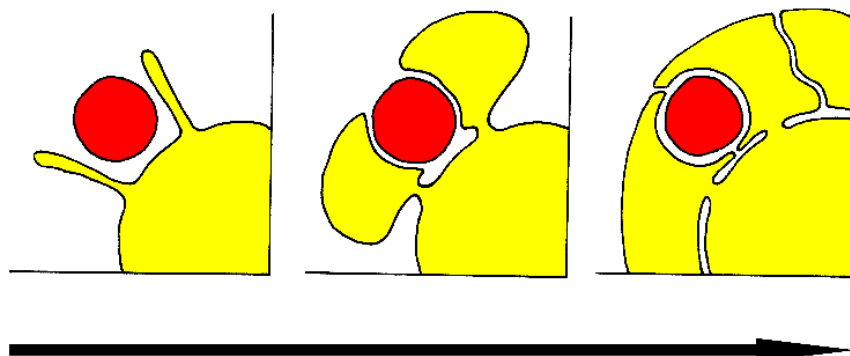
## Syntrofická hypotéza

Eukaryotická buňka je *chimérou* tří různých typů prokaryotických buněk. Nejprve vznikla symbióza mezi metanogenním archeonem (který dal vzniknout jádru) a vodík produkujícími myxobakteriemi ze skupiny deltaproteobakterií (z nich pochází cytoplazma i cytoplazmatická membrána eukaryotické buňky). Důvodem k této symbióze byl, stejně jako u vodíkové hypotézy, přenos vodíku. Myxobakterie mají složité vývojové cykly zahrnující koordinaci a komunikaci mezi velkým množstvím buněk, což mohlo přispět k vytvoření této mezidruhové symbiózy. Endoplazmatické retikulum eukaryotické buňky je pozůstatkem spojů mezi jednotlivými buňkami myxobakterií, obklopujících jedinou buňku archeona – budoucí jádro. Později byl takto vzniklým konsorciem pohlcen i předek mitochondrie, kterým byla anaerobní alfabroteobakterie využívající metan jako zdroje energie. Vznikla tak trojčetná metabolická symbióza, kde první partner dodával vodík druhému a ten dodával metan třetímu. Předek mitochondrie si později vyvinul schopnost buněčného dýchání, díky čemuž mohly být ostatní způsoby získávání energie ztraceny.



## Hypotéza „zevnitř ven“

Eukaryogeneze byla poháněna potřebou co nejtěsnějšího kontaktu mezi hostitelem ze skupiny archeí a jeho alfabroteobakteriálními *ektosymbionty* (tedy symbionty žijícími na povrchu buňky), předky mitochondrií. Tato hypotéza předpokládá, že mezi archeálním hostitelem a předky mitochondrií docházelo k intenzivní výměně chemických látek, ale nevyžaduje žádnou konkrétní formu metabolické symbiózy. Vyměňovanými látkami tedy mohlo být cokoli a také metabolismy jednotlivých partnerů mohly být jakékoli. Pro funkci symbiózy bylo výhodné co nejvíce maximalizovat styčnou plochu mezi partnery, a tak hostitel začal vytvářet výběžky své cytoplazmatické membrány a obalovat jimi ektosymbionty. Tento proces byl završen, když se výběžky membrány nad ektosymbionty spojily a uvěznily je. Z původní buňky hostitele tak vzniklo jádro eukaryotické buňky. Obal jádra vznikl z původního povrchu buňky hostitele a jaderné póry z míst, odkud vycházely výběžky. Vnější membrána eukaryotické buňky vznikla z membrány výběžků. Z mezer mezi jednotlivými výběžky vzniklo endoplazmatické retikulum, tedy síť membránových kanálků v eukaryotické buňce. Mitochondrie byly původně uzavřené v endoplazmatickém retikulu, ale později se z něj uvolnily a dnes jsou umístěné volně v cytoplasmě.



## **Pozorování:**

### **Pozorování č. 1:**

Většina genů jaderného genomu eukaryot je archeálního původu, ale najdeme mezi nimi i geny původem z bakterií včetně alfaproteobakterií a deltaproteobakterií. Geny archeálního původu ukazují na příbuznost ke skupině archeí bez metanogenních zástupců. Významná část genů alfaproteobakteriálního původu si je navzájem příbuzná, a tedy pravděpodobně pochází z jednoho zdroje. Mitochondriální enzymy pro aerobní buněčné dýchání si jsou navzájem příbuzné u různých skupin eukaryot a jejich evoluční historie kopíruje evoluční historii buněk, ve kterých se nacházejí. Naproti tomu enzymy pro anaerobní metabolismus produkující vodík v hydrogenosomech jsou u různých skupin eukaryot různé a jejich evoluční historie nekopíruje evoluční historii buněk, ve kterých se nacházejí. Horizontální genový přenos do eukaryot je snadný a běžný.

### **Pozorování č. 2:**

Většina genů jaderného genomu eukaryot je archeálního původu, ale najdeme mezi nimi i geny původem z bakterií včetně alfaproteobakterií a deltaproteobakterií. Významná část genů alfaproteobakteriálního původu si je navzájem příbuzná, a tedy pravděpodobně pochází z jednoho zdroje. Jaderný obal obsahuje proteiny podobné těm, které najdeme na povrchu buněk archeí. Mitochondrie intenzivně komunikují s endoplazmatickým retikulem. Eukaryota s jádrem, ale bez mitochondrií, neexistují ani nikdy neexistovala. Pokud existují, tak proto, že mitochondrie druhotně ztratila.

### **Pozorování č. 3:**

Většina genů jaderného genomu eukaryot je archeálního původu, ale najdeme mezi nimi i geny původem z bakterií včetně alfaproteobakterií a deltaproteobakterií. Geny archeálního původu ukazují na příbuznost ke skupině archeí s metanogenními zástupci. Významná část genů alfaproteobakteriálního původu si je vzájemně příbuzná, a tedy pravděpodobně pochází z jednoho zdroje. To samé platí pro geny deltaproteobakteriálního původu. Podstatná část proteinů organizujících struktury v cytoplasmě je bakteriálního původu. Enzymy mitochondriálního aerobního metabolismu jsou jiného původu než zbytek mitochondriálních proteinů. Eukaryota s jádrem, ale bez mitochondrie možná existovala nebo stále existují.

### **Pozorování č. 4:**

Většina genů jaderného genomu eukaryot je archeálního původu, ale najdeme mezi nimi i geny původem z bakterií včetně alfaproteobakterií. Významná část genů alfaproteobakteriálního původu si je navzájem příbuzná, a tedy pravděpodobně pochází z jednoho zdroje. Jaderný obal obsahuje proteiny především archeálního původu. Enzymy pro energetický metabolismus aerobních i anaerobních mitochondriálních organel si jsou navzájem příbuzné u různých skupin eukaryot a jejich evoluční historie kopíruje evoluční historii buněk, ve kterých se nacházejí. Horizontální genový přenos do eukaryot je obtížný a vzácný. Eukaryota s jádrem, ale bez mitochondrií, neexistují ani nikdy neexistovala. Pokud existují, tak proto, že mitochondrie druhotně ztratila.

**Řešení:**

Vodíkové hypotéze nejlépe odpovídá pozorování č. 4.

Hypotéze fagocytujícího archeona nejlépe odpovídá pozorování č. 1.

Syntrofické hypotéze nejlépe odpovídá pozorování č. 3.

Hypotéze „zevnitř ven“ nejlépe odpovídá pozorování č. 2.