

# Co je nového v biologii Genomy a evoluce masožravých rostlin

Analýza úplných genomických sekvencí je v současnosti jedním z nejmocnějších nástrojů poznávání evolučních souvislostí u všech skupin organismů, viry počínaje. Nejinak je tomu v případě masožravých rostlin, které nespolehnají jen na příjem živin z prostředí, ale lapají drobné živočichy do velmi důmyslných pastí. Studium těchto rostlin odhaluje nejen nečekané fyziologické adaptace, ale vypráví také příběh konvergence či paralelní evoluce, který si v ničem nezadá s učebnicovým příkladem evoluce sukulentů přizpůsobených suchu.

## Masožravý životní styl a velikost jaderného genomu

V r. 2020 vyšel článek mezinárodního týmu autorů (Palfalvi a kol.), který představuje průlomovou práci pro pochopení evoluce masožravých rostlin. Autoři v něm složili téměř úplné jaderné genomy tří druhů z čeledi rosnatkovitých (*Droseraceae*) – mucholapky podivné (*Dionaea muscipula*, obr. 2), aldrovandky měchýřkaté (*Aldrovanda vesiculosa*, obr. 3) a rosnatky *Drosera spatulata*. Tím se zdvojnásobil počet známých celkových genomových sekvencí masožravých rostlin na 6, což umožňuje potvrdit nebo korigovat některé dřívější závěry. První kompletně sekvencovaný jaderný genom patří bublinatce přehlížené (*Utricularia gibba*; Ibarra-Laclette a kol. 2013, také *Živa* 2015, 6: 286–288 a 2016, 3: 104–106). Překvapil velikostí – pouhých 82 milionů párů bází (Mbp), což odpovídá necelým dvěma třetinám genomu modelového huseníčku rolního (*Arabidopsis thaliana*). Ještě menší je jen částečně sekvencovaný genom *Genlisea aurea* z čeledi bublinatkovitých (*Lentibulariaceae*; Leush-

kin a kol. 2013), nedosahující ani poloviny velikosti genomu huseníčku. Byl vysloven předpoklad, že miniaturizace jaderného genomu u masožravých rostlin, preferujících stanoviště chudá živinami, souvisí s nízkou dostupností biogenních prvků, zejména fosforu nutného pro syntézu nukleových kyselin. Malý genom s omezeným rozsahem repetitivních elementů a intergenových nekódujících úseků vyžaduje nižší stavební náklady, což by mohlo přinášet selekční výhodu. Nicméně hned další sekvencovaný genom láčkovice australské (*Cephalotus follicularis*) z monotypické čeledi patří do bublinatkové nepříbuzného řádu štavelotvarých (*Oxalidales*) dosáhl téměř 2 Gbp (dvou miliard párů bází), což je asi 30krát více než délka genomu *G. aurea*. Je tedy zřejmé, že masožravý životní styl sám o sobě k redukci genomu nevede, jak bylo dále dokumentováno srovnávací studií (Veleba a kol. 2020), která shrnuje informace o velikosti genomu získanou průtokovou cytometrií u desítek druhů masožravých rostlin. Publikace Gergo Palfalvi a kol. (2020) tento závěr



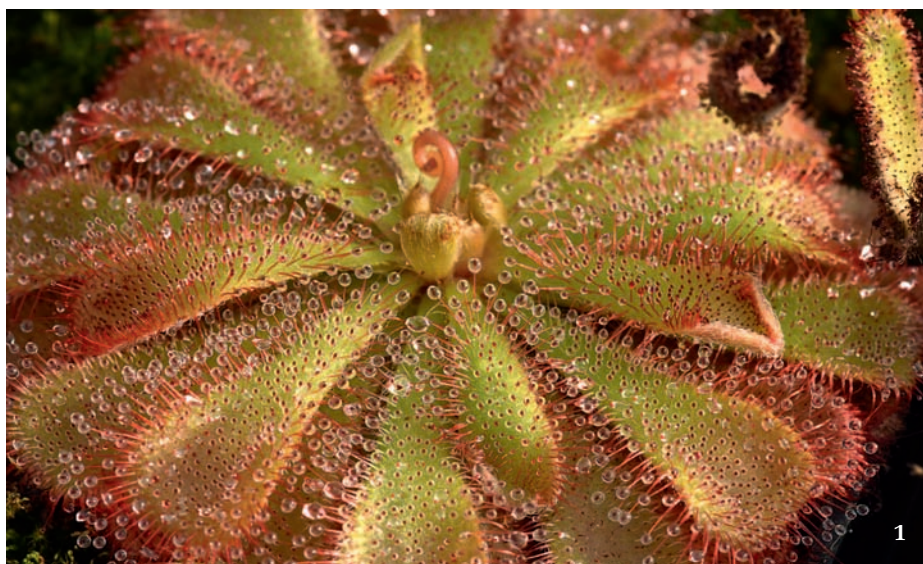
**1** Rosnatky (*Drosera*) s více než 250 druhy představují nejpočetnější rod a jednu z nejstarších vývojových linií masožravých rostlin. Na snímku rosnatka Alicina (*D. aliciae*) z Kapska, jeden z nejčastěji pěstovaných druhů rosnatek. Foto J. Navrátilová

**2 a 3** Mucholapka podivná (*Dionaea muscipula*, obr. 2) užívá stejný typ lapacích pastí jako aldrovandka měchýřkatá (*Aldrovanda vesiculosa*, 3), od které se oddělila ve starším kenozoiku. Foto L. Adamec (obr. 2 a 3)

dále upřesňuje. Mucholapka podivná má genom přes 3 Gbp, srovnatelný s délkou lidského genomu, u aldrovandky dosahuje jen asi 0,5 Gbp a o něco menší (293 Mbp) je u rosnatky. Proč mají *G. aurea* a bublinatka přehlížená nejmenší známé genomy ze všech krytosemenných, tak zůstává stále nezodpovězenou otázkou. Možná to souvisí s vysokou mutační rychlostí u těchto druhů a s nutností oprav spojených s delecemi DNA, ale zatím opravdu nevíme.

## Mají masožravé rostliny méně genů?

Masožravost však zřejmě souvisí s další důležitou vlastností genomu – s počtem kódovaných genů. Mucholapka podivná dosáhla „lidské“ velikosti genomu nahromaděním transpozónů (úseků DNA, které mění svou pozici v genomu a přitom se pomnožují), ale to až po oddělení od linie aldrovandky před více než 48 miliony let (Fleischmann a kol. 2018). Přes jeho značnou velikost však bylo v genomu mucholapky zatím nalezeno jen 21 135 genů, podstatně méně než u huseníčku (kolem 28 tisíc). Ještě méně, pouhých 18 111, bylo zatím rozpoznáno u rosnatky *D. spatulata*, což ji řadí ke krytosemenným rostlinám s nejmenším počtem genů vůbec. Aldrovandka s 25 123 geny je z této trojice nejbohatší, avšak stále chudší než huseníček.



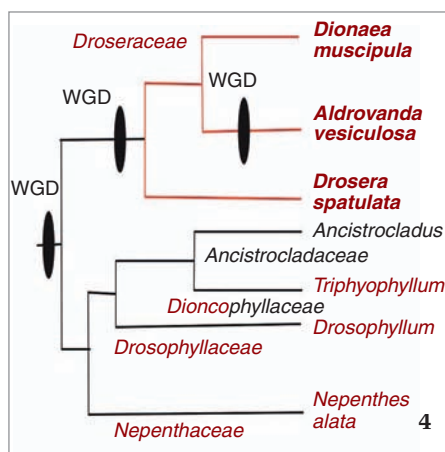
Přítom právě aldrovandka prošla po oddělení se od rodů *Drosera* a *Dionaea* triplikací genomu, což ztrojnásobilo počet jejích genů. Ten však zjevně do dnešních dní opět podstatně poklesl.

Snížení počtu genů oproti ostatním kvetoucím rostlinám však neplatí u masožravých druhů obecně. Bublínatka přehlížená s malým genomem má 28 500 genů – musela je značně natěsnat. Naopak *G. aurea* má počet genů opět spíše nižší, avšak její genom ještě není plně sekvenován (Leushkin a kol. 2013). Další výsledky jistě přinesou nově sekvenované genomy v budoucnu, bez nich celkový počet genů, na rozdíl od velikosti genomu, nelze určit.

Snížení počtu genů u masožravých rostlin lze dobře objasnit. Je výsledkem dvou protichůdných procesů – ztráty genů v důsledku nepotřebnosti a přírůstků výhodných genů jejich opakovanými duplikacemi. U většiny těchto rostlin zřejmě převládly ztráty nad přírůstkem a celkový počet genů klesl. U některých však mohl naopak vzrůst počtu převýšit ztrátu – např. u bublínatky přehlížené. Tvorba a provoz specializovaných pastí fungujících pomocí podtlaku (Živa 2015, 6: 286–288) si mohly vyžádat znásobení řady genů. Zde opět nezbyvá než vyčkat sekvenování genomů dalších bublínatek se stejným typem pastí.

Které funkční skupiny genů byly u tří uvedených rostlin z čeledi rosnatkovitých ztraceny? Jak ukázala studie z r. 2020, došlo ke ztrátě řady genových rodin souvisejících s odpovědí na patogeny a býložravce, např. genů pro ubikvitin, dále *R-TIR* (geny odolnosti k chorobám a patogenům; TIR – Toll Interleukin Receptor) a *LRR* (Leucine-Repeat Rich, kódující proteiny bohaté na leucin). Rodiny *TIR* a *LRR* obsahují u krytosemenných rostlin desítky až stovky genů, u rosnatkovitých se jejich počet snížil až desetkrát. Tento jev zřejmě souvisí s přestavbou signálních drah účastnících se odpovědi při napadení patogeny na regulační okruhy zajišťující rozpoznání, zachycení a trávení kořisti a transport živin. Další velkou ztracenou skupinou jsou geny zodpovědné za tvorbu kořene, které chybějí především u vodní bezkořenné aldrovandky (např. *WOX5* – *WUSCHEL*-related homeobox 5, regulující růst kořenového dělivého pletiva, meristému). Ale i dva terestrické druhy, mucholapka a rosnatka, obsahují méně genů fungujících v kořeni, což je u nich dáno menším významem kořene pro získávání živin. Avšak některé geny zodpovědné za příjem a transport živin v kořeni, zejména fosforu a dusíku, zůstaly zachovány. Jejich aktivace je ale řízena jinak než u nemasožravých rostlin a jsou exprimovány v pastech.

Ke ztrátě genů u masožravých rostlin došlo i v genomu plastidů. U rosnatkovitých zmizela skupina genů *ndh* kódující komplex feredoxin-plastochinon oxidoreduktázu, jenž má význam pro optimalizaci fotosyntézy za stresových podmínek (Neville a kol. 2019). Ztráta plastidových *ndh* genů naznačuje, že masožravé rostliny ladit fotosyntézu za stresu tolik nepotřebují. U čeledi bublínatkovitých, která není příbuzná rosnatkám, došlo ke ztrátě stejných plastidových genů – krásný příklad konvergentní evoluce na molekulární úrovni.



4 Příbuzenské vztahy mezi čeledmi řádu láčkotvarých (*Nepenthes*). Mesožravé taxony červeně. Čeleď *Dioncophyllaceae* obsahuje masožravé i nemasožravé zástupce. Na vývojovém diagramu jsou vyznačeny celogenomové duplikace (WGD – Whole Genome Duplication). Délka větví je orientační, důležité je pořadí větvení. Rod *Aldrovanda* se od rodu *Dionaea* oddělil asi před 48 miliony let, v době prudkého globálního oteplení planety (starší eocén). Upraveno podle: G. Palfalvi a kol. (2020)

Jak je tomu u mitochondrií, zatím nevíme, mitochondriální genomy rosnatkovitých nebyly dosud popsány. Jejich přečtení je velmi obtížné, hlavně kvůli četným repetitivním, díky nimž probíhá intragenomová rekombinace. V jedné buňce se tak může nalézat několik různých „zpreházených“ genomů. Rostlinné mitochondriální genomy přitom nejsou příliš velké, průměrně kolem 0,5 Mbp. Zde aldrovandka opět velice překvapila. Její dosud nepublikovaný mitochondriální genom předběžně složený autorkou tohoto článku dosahuje 1,4 Mbp. Počet genů kolem 60 odpovídá jiným krytosemenným rostlinám. Avšak úseky mezi nimi, tvořené neznámou DNA, jsou rozsáhlé. Nezdá se tedy, že by masožravé druhy musely příliš šetřit na genetické výbavě.

#### Genomové duplikace poskytly materiál pro evoluci masožravých rostlin

Které skupiny genů se naopak u tří studovaných rosnatkovitých rozrostly? Šlo především o geny související s lákáním kořisti (účastníci se syntézy terpenů a metabolismu cukrů) a jejím rozpoznáním (různé membránové receptory), trávicími procesy (peptidázy, nukleázy, hydrolázy) a transportem živin. Autoři publikace doplnili studii porovnáním transkriptomů (souboru všech RNA prepisovaných z genomu) různých orgánů mucholapky podivné, včetně prázdných i hmyz trávicích pastí. Pokus pomohl zjistit, jaké konkrétní geny jsou využity pro fungování pastí. Kromě výše uvedených příkladů byly nalezeny např. specifické transkripční faktory *WRKY6* a *WRKY29* a geny v signálních drahách kyseliny jasmonové. Tento fytohormon zajišťuje u krytosemenných odpověď na stres, zvláště biotický. U masožravých rostlin byly jeho signální dráhy modifikovány a využity na rozpoznání kořisti a aktivaci trávicích procesů. Podobně byl využit gen *SWEET9*, sloužící

u nemasožravých rostlin k produkci cukerných sloučenin v nektaru. U masožravých druhů byl přesunut pod kontrolu jiných transkripčních faktorů a je prepisován v pletivech okraje pastí, které lákají kořist.

Je zřejmé, že masožravé rostliny využily genetickou výbavu rostlin nemasožravých a přizpůsobily si ji svým „loveckým“ potřebám. V některých případech (jako *SWEET9*) stačilo změnit regulaci – zapínání a vypínání genové transkripce. Většinou však bylo nutno pozměnit funkci genu, tedy i jeho sekvenci. Ta se mění postupnými mutacemi, které většinou narušují původní funkci genu – tento proces, zvaný subfunkcionalizace, může probíhat za situace, kdy má rostlina několik kopií genů. Jedna vykonává původní funkci, druhá je k dispozici evolučním experimentům. Jde jen o metaforu, evoluce není žádný experimentátor. Znamená to pouze, že jedna genová kopie nepodléhá selekčnímu tlaku, proto je většina mutací neutrálních a náhodou se mezi nimi může objevit mutace výhodná. Pokud k tomu nedojde, pokračující mutace změní základní vlastnosti duplikovaného genu, ten ztratí schopnost kódovat cokoli a postupně se rozplyne do podoby intergenové DNA, která bývá často odstraněna. Po počátečním skokovém navýšení počtu genů polyploidizací dochází k různě rychlému snižování, jež může nakonec vyústit i do celkově nižšího počtu genů – pokud rostlina změnila podstatně svůj životní styl, některé geny nepotřebuje.

Ke genovým duplikacím (zdvojením) může docházet individuálně, pravým hodokvasem evoluce však bývá duplikace celého genomu – polyploidizace (obecně zmnóžení chromozomové sádky, nejen její zdvojnásobení). Zdvojení každého genu poskytne dostatek materiálu ke komplexním přeměnám otevírajícím možnosti nových stavebních plánů a životních strategií. Ne náhodou stála duplikace genomu na počátku evoluce rosnatkovitých, stejně jako mnoha dalších rostlinných čeledí. Je pravděpodobné, že neuvěřitelná pestrost tvarů a barev kvetoucích rostlin vděčí za svůj původ častým polyploidizacím.

Většina genových mutací, které umožňují masožravý životní styl rosnatkovitých, má společný evoluční původ. Čerpá ze zásobárny duplikovaných genů, vzniklé u předka celé čeledi. Čeleď rosnatkovitých patří do řádu láčkotvarých (*Nepenthes*), kam se řadí i známé láčkovkovité (*Nepenthesaceae*). Mají jiný typ pastí, ale řadu podobných molekulárních adaptací, např. obdobné trávicí enzymy nebo atraktanty lákající hmyz. V tomto případě se však uvedené adaptace neodvozují od společného předka, u rosnatkovitých a láčkovkovitých vznikly nezávisle, po oddělení obou čeledí. Molekulární konvergence tak doplňuje známé případy konvergence morfologické, jako je obdobná stavba pastí u zcela nepříbuzných láčkovek a láčkovice. Kompletní genomy láčkovek nám jistě povědí brzy více o podrobnostech evoluce láček i dalších adaptací. Genomika masožravých rostlin nadchne každého biologa se zájmem o evoluci a přírodní zákony.

Použitá literatura uvedena na webových stránkách Živa.