

Univerzita Karlova

Pedagogická fakulta

Katedra biologie, geologie a environmentalistiky

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Endosymbiotická teorie: molekulární a ekologické aspekty

The Endosymbiotic Theory: Molecular and Ecological Aspects

Vendula Dosedlová

Vedoucí práce: RNDr. Lenka Pavlasová, Ph.D.

Studijní program: Biologie, geologie a environmentalistika se zaměřením na vzdělávání

Odevzdáním této bakalářské práce na téma Endosymbiotická teorie: molekulární a ekologické aspekty potvrzuji, že jsem ji vypracovala pod vedením vedoucí práce samostatně za použití v práci uvedených pramenů a literatury. Prohlašuji, že jsem při tvorbě a samotném psaní práce nepoužila nástroje umělé inteligence. Umělá inteligence byla využita výhradně ke třídění velkého množství cizojazyčných, vědeckých článků, které jsem si sama vyhledala, a to pouze za účelem posouzení jejich relevance k tématu práce. Dále potvrzuji, že tato práce nebyla využita k získání jiného nebo stejného titulu.

V Praze, dne 13.4.2025

Poděkování:

Ráda bych touto cestou poděkovala své školitelce RNDr. Lence Pavlasové, Ph.D. za cenné připomínky, odborné vedení a rychlé reakce během celého procesu psaní této bakalářské práce. Její podpora a vstřícnost pro mě byly velkou oporou.

Mé poděkování patří také paní Dagmar Čechové za jazykovou korekturu práce, která významně přispěla k její výsledné podobě.

ABSTRAKT

Bakalářská práce se zabývá endosymbiotickou teorií, která vysvětluje vznik eukaryotických buněk prostřednictvím symbiotických vztahů mezi prapůvodními eukaryoty a prokaryotními organismy. Byla zpracována na základě vědecké literatury a podává komplexní pohled na aktuální výzkum i historický vývoj teorie. Text zdůrazňuje význam mezioborového přístupu k porozumění teorii a s ní související biologické rozmanitosti a evolučních procesů. Bakalářská práce se zaměřuje na molekulární a ekologické aspekty endosymbiózy a uvádí důkazy podporující endosymbiotický původ mitochondrií a plastidů. Na základě srovnání genetických a biochemických vlastností těchto organel s jejich prokaryotickými předky je popsána jejich evoluce a funkční integrace do hostitelských buněk. V rámci ekologických aspektů je popsán význam endosymbiózy v adaptaci organismů, evoluci biodiverzity a udržitelnosti ekosystémů.

KLÍČOVÁ SLOVA

buněčná organela, endosymbióza, eukaryotická buňka, prokaryotický předchůdce, symbiotický vztah

ABSTRACT

The bachelor thesis deals with the endosymbiotic theory, which explains the origin of eukaryotic cells through symbiotic relationships between primordial eukaryotes and prokaryotic organisms. It has been based on the scientific literature and provides a comprehensive view of current research and the historical development of the theory. The text emphasizes the importance of an interdisciplinary approach to understanding the theory and related biodiversity and evolutionary processes. The bachelor thesis focuses on the molecular and ecological aspects of endosymbiosis and presents evidence supporting an endosymbiotic origin of mitochondria and plastids. Comparison of the genetic and biochemical features of these organelles with their prokaryotic ancestors is used to describe their evolution and functional integration into host cells. The importance of endosymbiosis in the adaptation of organisms, the evolution of biodiversity and the sustainability of ecosystems is described in terms of ecological aspects.

KEYWORDS

cell organelle, endosymbiosis, eukaryotic cell, prokaryotic ancestor, symbiotic relationship

Obsah

Úvod	7
1 Cíle a metodika práce	10
2 Endosymbiotická teorie	14
2.1 Historie a vývoj endosymbiotické teorie.....	16
2.2 Důkazy pro endosymbiotickou teorii a její podpora.....	18
3 Molekulární základy endosymbiózy	21
3.1 Struktura mitochondrií a plastidů	21
3.2 Mitochondrie	21
3.3 Plastidy.....	23
3.3.1 Chloroplasty.....	24
3.3.2 Chromoplasty.....	26
3.3.3 Leukoplasty.....	26
3.3.4 Etioplasty	26
3.4 Porovnání genetického materiálu mitochondrií a plastidů s bakteriálním genomem.26	
3.4.1 Mitochondriální DNA	27
3.4.2 DNA plastidů	28
3.5 Molekulární podstata endosymbiotických vztahů	29
4 Ekologické důsledky endosymbiózy	31
4.1 Ekologické výhody a adaptace spojené s endosymbiózou.....	31
4.2 Vztahy mezi endosymbiózou a evolucí organismů	32
5 Aktuální výzkum a kontroverze	35
Závěr	41
Zdroje.....	43

Úvod

Po dobu alespoň 1,5 miliardy let se prokaryota a eukaryota vyvíjela společně a vytvářela řadu symbiotických vztahů. Samotný vznik eukaryot by (po prvotním obalení jaderné hmoty a vzniku jádra jako organely) s největší pravděpodobností nebyl možný bez získání endosymbiotické bakterie, která se stala mitochondriemi přítomnými ve všech současných eukaryotických buňkách (Gray, 2017). Podobně se vývoj řas spojil s integrací sinice, jež se nakonec transformovala na fotosyntetizující organelu – plastid. V pozdějších fázích eukaryogeneze přidaly různé primární, sekundární, a dokonce terciární endosymbiotické události další vrstvy složitosti do struktury eukaryotických buněk (Pande et al., 2015).

Endosymbiotická teorie představuje zásadní koncepci v evoluční biologii, která vysvětluje vznik eukaryotických buněk prostřednictvím symbiotických vztahů s různými prokaryotickými organismy. Tato teorie, poprvé navržená Lynn Margulisovou v 60. letech 20. století, naznačuje, že organely jako mitochondrie a chloroplasty vznikly z volně žijících bakterií, které byly pohlceny prapůvodními eukaryotickými buňkami. Tento endosymbiotický vztah vedl k vytvoření složitých buněčných struktur a umožnil evoluční skok k vyšším formám života. Endosymbiotická teorie se opírá o řadu výsledků výzkumu (Koolman et al., 2012). Endosymbiotická teorie obsahuje několik hypotéz, které nahlízejí na různé organely v eukaryotických buňkách jako na potomky endosymbiontů, přičemž termín endosymbiont označuje prokaryotní buňku, která začala žít stabilně uvnitř jiné buňky (hostitele) (Garg et al., 2016).

Z molekulárního hlediska je endosymbiotická teorie podporována řadou důkazů, včetně genetické podobnosti mezi mitochondriální a bakteriální DNA, přítomnosti dvojitých membrán organel a specifických biochemických vlastností, které mitochondrie a chloroplasty sdílejí se svými bakteriálními předky. Moderní sekvenování genomu poskytlo další důkazy, které potvrzují bakteriální původ těchto organel a ukazují na horizontální přenos genů mezi endosymbiotickými partnery. Hledání zdůvodnění platnosti endosymbiotické teorie je založeno na porovnávání vlastností mitochondrií, plastidů a jejich prokaryotických předchůdců. Důležitým aspektem je také často vzájemná závislost endosymbionta a hostitele, která svědčí o hluboké integraci těchto organismů v průběhu evoluce. Český odborný přehled v této oblasti lze nalézt v publikaci „Endosymbióza: Klíčové důkazy a teorie“ od Šebesty a Votrubové (2019). Tato publikace nabízí podrobný rozbor důkazů podporujících endosymbiotickou teorii v kontextu aktuálních vědeckých poznatků a analyzuje klíčové aspekty, které přispívají k porozumění této evoluční teorii.

Z ekologického pohledu endosymbióza ilustruje, jak může spolupráce mezi různými organismy vést k novým adaptacím a ekologickým strategiím. Endosymbiotické vztahy nejsou omezeny pouze na mitochondrie a chloroplasty; jsou běžné v celé biosféře, například v symbiotických vztazích mezi houbami a řasami tvořícími lišejníky nebo mezi dusík fixujícími bakteriemi a kořeny luštěnin.

Výběr tématu pro mou bakalářskou práci „Endosymbiotická teorie: Molekulární a ekologické aspekty“ byl motivován několika klíčovými faktory. Především mě fascinuje evoluční biologie a její schopnost vysvětlit komplexitu života na Zemi. Endosymbiotická teorie nabízí jedinečný pohled na vznik eukaryotických buněk, což je jeden z nejdůležitějších evolučních kroků vedoucích ke vzniku složitých organismů.

Molekulární aspekty této teorie poskytují bohatý prostor pro zkoumání genetických a biochemických důkazů, které podporují myšlenku, že mitochondrie a chloroplasty pocházejí z prokaryotických předchůdců. Tento molekulární pohled mi umožňuje spojit mé zájmy v genetice, biochemii a genomice a zároveň rozvíjet mé analytické dovednosti.

Ekologické aspekty endosymbiotických vztahů nabízejí další fascinující dimenzi, protože ilustrují, jak může spolupráce mezi různými organismy vést k novým adaptacím a ekologickým strategiím. Studium těchto interakcí mi umožňuje pochopit, jak endosymbióza přispívá k biologické rozmanitosti a stabilitě ekosystémů.

Kromě vědeckého zájmu mě k tomuto tématu vedla také jeho významnost pro širší porozumění evolučním procesům a jejich aplikaci v současných biologických vědách. Výzkum v této oblasti má potenciál přinést nové poznatky a aplikace, které mohou ovlivnit různé obory, od medicíny po ekologii.

Důležitost tohoto tématu se týká i výuky biologie. Porozumění endosymbiotické teorii umožňuje žákům pochopit, jak evoluce formuje život na mikroskopické úrovni, a poskytuje jim klíčové poznatky o tom, jak spolupráce mezi různými druhy vede k evoluci komplexních organismů. Toto téma také rozšiřuje znalosti žáků o roli symbiotických vztahů v ekologii a ukazuje, jak nezbytnou podmínkou k udržitelnosti života na Zemi je biologická rozmanitost.

Zavedení tohoto tématu do výuky na školách gymnaziálního typu a jeho důkladné vysvětlení může výrazně zvýšit kvalitu přírodovědného vzdělávání s potenciálem jeho následného využití na vysokých školách. Endosymbiotická teorie propojuje různé disciplíny, jako jsou genetika, biochemie, ekologie či evoluční biologie, což studentům umožňuje rozvíjet komplexní myšlení a vidět mezi různými oblastmi biologie souvislosti. Díky tomu mohou lépe pochopit, jak

vědecké teorie ovlivňují praktickou aplikaci v lékařství, zemědělství nebo environmentálních vědách. Tento multidisciplinární přístup podporuje kritické myšlení, a jak doufám, prohlubuje i zájem o biologii.

1 Cíle a metodika práce

Tato bakalářská práce je zpracována jako rešerše literatury zaměřené na endosymbiotickou teorii, a to jak z molekulárního, tak z ekologického hlediska. Analyzuje genetické a biochemické důkazy podporující tuto teorii a diskutuje ekologické důsledky endosymbiotických vztahů. Cílem práce je nejen shrnout současné poznatky v této oblasti, ale také poskytnout nový pohled na význam endosymbiózy v evoluci a ekologii. Tak může přispět k lepšímu pochopení fungování života na Zemi a interakcí, které formují biologickou rozmanitost. V závěru práce budou všechny získané informace shrnuty a zhodnoceny s ohledem na nejnovější poznatky, čímž bude poskytnut ucelený pohled na současný stav výzkumu v oblasti endosymbiotické teorie a její význam pro pochopení evolučních a ekologických procesů.

Při hledání vhodných článků byla použita klíčová slova, jejichž přehled uvádím v tab. 1. Tato slova byla využita pro identifikaci relevantních studií a publikací týkajících se molekulárních a ekologických aspektů endosymbiotické teorie.

Tab. 1. Přehled klíčových slov v českém a anglickém jazyce

Klíčová slova v ČJ	Klíčová slova v AJ	Klíčová slova v ČJ	Klíčová slova v AJ
adaptace	adaptation	genetická podobnost	genetic similarity
biochemický důkaz	biochemical evidence	genomika	genomics
biologická rozmanitost (biodiverzita)	biodiversity	horizontální přenos genů	horizontal gene transfer
buněčná organela	cell organelle	hostitelský organismus	host organism
dvojitá membrána	double membrane	chloroplast	chloroplast
ekologická interakce	ecological interaction	mitochondrie	mitochondria
endosymbióza	endosymbiosis	molekulární biologie	molecular biology
eukaryotická buňka	eukaryotic cell	molekulární důkaz	molecular evidence

evoluce	evolution	prokaryotický předchůdce	prokaryotic ancestor
evoluční biologie	evolutionary biology	symbiotický vztah	symbiotic relationship

Použité zdroje pokrývají široké spektrum odborné literatury z oblasti biologie, evoluce, molekulární biologie a endosymbiotické teorie. Jedná se jak o klasická díla a recenzované články, tak i o moderní elektronické zdroje a online publikace. Zahrnuté prameny lze rozdělit do několika kategorií: monografie a učebnice, recenzované články, elektronické zdroje a online databáze. Přehled důležitějších monografií, učebnic a databází vhodných k čerpání informací uvádím v tab. 2 a 3.

Tab. 2. Přehled důležitých monografií a učebnic (úplné citace viz seznam literatury)

Monografie, učebnice	Stručný popis obsahu
Alberts et al. (2002), Molekulární biologie buňky	komplexní přehled o buněčné biologii a jejích základních procesech
Čepička, Kolář, Synek (2007) Mutualismus, vzájemně prospěšná symbióza	specifické pohledy na symbiotické vztahy a molekulární biologie rostlin
Jurčák (2001), Základní praktikum z botanické mikrotechniky a rostlinné anatomie	vysvětlení botanické anatomie a rozmanitosti
Kaiser, Gary (2025), Microbiology	přehledná učebnice mikrobiologie
Kuciel, Urban (2016) Principy genetiky	pohled na symbiotické vztahy a molekulární biologie rostlin
Lane, Nick (2015), The Vital Question: Energy, Evolution, and the Origins of Complex Life	širší pohled na energetické aspekty evoluce
Margulisová (1993), Symbiosis in Cell Evolution	chápání symbiotických vztahů
Votrubová (2017), Anatomie rostlin	detailní popis anatomie rostlin

Tab. 3 Přehled databází

Databáze	Stručný popis obsahu
Google Scholar https://scholar.google.com/	zdroj akademických prací, nabízí přístup k množství vědeckých publikací z různých disciplín
JSTOR https://www.jstor.org/	přístup k historickým textům a cenným archivním materiálům, které přispívají k pochopení vývoje teoretických přístupů v biologii
NCBI (National Center for Biotechnology Information) https://www.ncbi.nlm.nih.gov	přístup ke genetickým sekvencím, výzkumným článkům a dalším relevantním informacím, které jsou klíčové pro moderní výzkum v oblasti endosymbiózy
PubMed https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/	zdroj recenzovaných článků

Celkově bylo z těchto online databází využito 40 zdrojů, které poskytly jak teoretické zázemí, tak aktuální výzkumné poznatky pro tuto práci.

Metodologie použitá ve zdrojích se liší podle typu výzkumu, který je v nich prováděn:

- **Historický přístup:** Práce Mereschkowskyho a Margulisové se opírají o teoretické konstrukce založené na pozorování a dedukci, což je typické pro počátky biologického výzkumu.
- **Molekulární biologie:** Moderní zdroje, jako například články o genomice a evoluci, často využívají pokročilé techniky molekulární biologie, jako jsou sekvenování DNA, analýza genových expresí nebo fylogenetické metody.
- **Komparativní genomika:** Některé práce, jako například ty zkoumající původ mitochondrií a plastidů, využívají komparativní genomiku, což umožňuje sledovat evoluční vztahy na základě podobnosti genomů různých organismů.
- **Experimentální biologie:** Články o fotosyntéze a funkci chloroplastů jsou často založeny na experimentálních studiích prováděných in vitro nebo in vivo, které poskytují konkrétní důkazy pro hypotézy týkající se funkce organel.

Použité zdroje jsou obecně kvalitní a poskytují robustní základ pro analýzu endosymbiotické teorie a dalších souvisejících témat.

V oblasti vědeckého výzkumu a analýzy historických teorií bylo zásadní přihlédnout k několika aspektům. Některé práce se stále opírají o historické teorie, které – i když byly v minulosti považovány za základní – nemusí nutně reflektovat současné vědecké poznatky. Je tedy nezbytné tyto starší teorie pravidelně doplňovat a aktualizovat na základě nejnovějších výzkumů a objevů.

Dalším důležitým faktorem je variabilita v kvalitě a přístupnosti dat. Elektronické a online zdroje nabízejí široký přístup k informacím, nicméně při jejich využívání je důležité být obezřetný, zejména s ohledem na validitu a recenzní procesy těchto zdrojů. Správné vyhodnocení kvality informací je klíčové pro zajištění přesnosti a spolehlivosti výzkumu.

Mezioborový přístup je rovněž významným prvkem, který přispívá k hlubšímu pochopení komplexity problémů. Studie často kombinují metody z různých oborů, jako je molekulární biologie či evoluční biologie. Tento přístup může poskytnout nové a cenné pohledy, avšak integrace těchto metod a porozumění jejich složitosti může být bez dostatečných znalostí v jednotlivých oblastech náročná.

Metodologické přístupy v použitých zdrojích jsou rozmanité a komplexní, což umožňuje hlubokou a detailní analýzu endosymbiotické teorie a souvisejících témat. Kombinace historických, teoretických a experimentálních studií vytváří pevný základ pro pochopení evolučních procesů a funkce mitochondrií a plastidů. Výsledkem je komplexní pohled na problematiku, který může sloužit jako solidní základ pro další výzkum nebo výuku v dané oblasti.

2 Endosymbiotická teorie

Endosymbiotická teorie má více než stoletou historii a vysvětluje podobnost chloroplastů a mitochondrií s volně žijícími prokaryoty tím, že tyto organely vznikly z prokaryotických buněk prostřednictvím (endo)symbiózy (Zimorski et al., 2014). Genová schémata poskytují významné důkazy podporující tuto teorii na makro úrovni. Nicméně, když se zaměříme na detaily jednotlivých větví znázorněných ve fylogenetickém schématu, které zahrnují desítky či stovky taxonů, důkazy pro endosymbiotické události se mohou stát méně jasnými. To naznačuje, že může docházet k nesprávné interpretaci některých endosymbiotických událostí nebo genových fylogenetických stromů s mnoha taxony. K objasnění průběhu symbiózy v evoluci eukaryot jsou tedy zapotřebí důkazy, které nejsou závislé jen na genových schématech. Dlouho přetrvával názor, že primární endosymbióza, která vedla k evoluci plastidů, proběhla v evoluci pouze jednou. Tento názor byl motivován přesvědčením, že jde o extrémně složitý proces zahrnující vytvoření funkčního aparátu pro import jaderně kódovaných proteinů do organely, ke kterému by jen těžko mohlo dojít nezávisle dvakrát (Oborník, 2009). Import proteinů představuje nejsilnější důkaz pro jednotný původ chloroplastů a mitochondrií a zároveň ten nejdůležitější pro určení počtu a povahy sekundárních endosymbiotických událostí, které se odehrály v evoluci linií červených plastidů. Předpokládá se, že v průběhu evoluce z původního plastidu vznikly tři současně známé linie primárních plastidů. Tyto linie se vyskytují ve skupinách Chlorophyta (zelené plastidy, pigmentované chlorofyly a + b), Rhodophyta (červené plastidy, pigmentované chlorofyly a + fykobiliny) a Glaucophyta (cyanely, pigmentované chlorofyly a + fykobiliny) (Oborník, 2009). Snížíme-li důraz na interpretaci jednotlivých genových stromů, endosymbiotická teorie nám může poskytnout cenné poznatky (Oborník, 2009).

Všechny plastidy, včetně chloroplastů, vznikají z proplastidů, což jsou malé (0,5 až 1 μm v průměru) a nediferencované organely přítomné v buňkách kořenů a výhonků rostlin, jež se rychle dělí. Proplastidy se následně vyvíjejí do různých typů zralých plastidů v závislosti na potřebách diferencovaných buněk. Zralé plastidy mají schopnost přecházet mezi různými typy. Například chloroplasty se mohou během zrání ovoce, jako jsou rajčata, měnit na chromoplasty. Tento proces zahrnuje rozpad chlorofylu a tylakoidních membrán, zatímco se syntetizují nové karotenoidy. Vývoj plastidů je zajímavý tím, že je řízen nejen vnějšími signály z prostředí, ale také vnitřními programy buněčné diferenciace (Cooper, 2000).

Hypotézu, která vysvětluje vznik plastidů, fotosyntetických organel rostlin a řas endosymbiózou nefotosyntetizujícího eukaryota s fotosyntetickou bakterií, poprvé navrhl ruský

biolog Konstantin Merežkovskij v roce 1905. Tato hypotéza však byla později zapomenuta, pravděpodobně proto, že tehdejší společnost nebyla připravena přijmout myšlenku, že si jeden organismus může v přírodě podmanit jiný a přeměnit jej na organelu neschopnou samostatného života (Oborník, 2009). Endosymbiotická teorie říká, že plastidy a mitochondrie dříve byly samostatnými prokaryotickými organismy, které se později staly součástí eukaryotických buněk jako organely. Původně byla tato teorie aplikována na plastidy a později rozšířena i na mitochondrie. Ačkoli byla tato myšlenka ve 20. letech minulého století buněčnými biology zpočátku odmítána, byla později, v 60. letech, obnovena (Zimorski et al., 2014).

Jedním z hlavních argumentů pro endosymbiotickou teorii je fyziologická a biochemická podobnost organel s prokaryotickými buňkami. Důležitým důkazem podporujícím tuto teorii jsou genomy organel (Votrubová, 2017). Plastidy a mitochondrie mají tendenci uchovávat miniaturizované prokaryotické chromozomy, které kódují pouze asi 200 proteinů v případě plastidů nebo 63 proteinů v případě mitochondrií (Zimorski et al., 2014). Tento jev je pozorován u rostlin, řas a některých prvků, kde plastidy a mitochondrie nadále nesou svůj vlastní genom, ačkoli byla většina jejich původních genů přenesena do jaderného genomu hostitelských organismů. Přestože mají tyto organely značně redukovaný genom, každá z nich obsahuje přibližně 2000 proteinů, které jsou zapojeny do širokého spektra biochemických drah souvisejících s jejich původem z prokaryotických buněk. Tato diskrepance mezi počtem proteinů kódovaných organelami a skutečným počtem proteinů, jež obsahují, je obvykle vysvětlována endosymbiotickou teorií, která zahrnuje přenos genů do jádra nebo endosymbiotický genový přenos (EGT¹) (Zimorski et al., 2014).

Endosymbiotická teorie také poskytla důležité informace pro výzkum molekulární evoluce. V 70. letech 20. století existovaly alternativní teorie k vysvětlení původu organel. Tyto teorie naznačovaly, že plastidy a mitochondrie vznikly spíše autogenně než symbiotickým procesem. Některé z těchto teorií tvrdily, že plastidy a mitochondrie vznikly z invaginací plazmatické membrány, restrukturalizace thylakoidů v cyanobakteriálním předchůdci eukaryot nebo z pučení jaderné membrány, na rozdíl od předpokládaného původu prostřednictvím symbiózy (Zimorski et al., 2014).

Mnoho biologů má stále potíže s pojmem endosymbiózy a raději zvažuje vznik eukaryotických buněk jako výsledek genových duplikací, bodových mutací a mikromutačních procesů

¹ endosymbiotic gene transfer

(Schlacht et al., 2014). Práce Christiana de Duve (De Duve, 2007) se často považuje za hlavní podporu pro mikromutační teorie původu eukaryot. De Duve, stejně jako Margulisová et al. (2006), vždy rozhodně odmítal důkazy, že mitochondrie a hydrogenosomy – anaerobní formy mitochondrií – mají společného předka. Žádná anaerobní forma mitochondrií nikdy nezapadala do klasické endosymbiotické teorie. Klasická (Margulisová) verze endosymbiotické teorie byla totiž založena na předpokladu, že přínos endosymbiotického původu mitochondrií spočíval ve využití kyslíku. De Duveovy teorie šly ještě dále a naznačovaly, že i endosymbiotický původ peroxisomů byl založen na využití kyslíku (Margulis et al., 2006).

2.1 Historie a vývoj endosymbiotické teorie

Ruský lichenolog Konstantin Sergejevič Merežkovskij (1855–1921) formuloval myšlenku endosymbiotického původu některých organel, když navrhl hypotézu o vzniku chloroplastů endosymbiózou se sinicemi. Nejvíce však teorii endosymbiózy zpopularizovala americká bioložka Lynn Margulisová (1938–2011), která své teorie publikovala v knize „*Symbiotická planeta*“, jež byla později přeložena do češtiny (Margulis, 1981). Tato práce přinesla nový pohled na evoluci. Ještě předtím Margulisová v roce 1967 publikovala článek nazvaný „*On the Origin of Mitosing Cells*“. Lynn Margulisová (která tehdy používala jméno Lynn Saganová), vyvolala široký zájem o dlouho opomíjenou endosymbiotickou hypotézu o původu organel (Gray, 2017). Margulisová nejen prosazovala myšlenku endosymbiotického původu mitochondrií a plastidů z bakteriálních předků, ale také předpokládala, že eukaryotický bičík (který nazývala unilipodium) a mitotický aparát vzešly z endosymbiotického organismu podobného spirochétě. Tímto způsobem Margulisová představila komplexní symbiotický pohled na evoluci buněk (eukaryogenezi). Ačkoli ne všechny její myšlenky z tohoto článku byly kvůli nedostatku přesvědčivých důkazů přijaty, její aktivní propagace role symbiózy v buněčné evoluci jistě ovlivnila to, jak následní badatelé nahlíželi na původ a evoluci mitochondrií, plastidů a eukaryotických buněk jako celku (Gray, 2017).

V 70. letech 20. století existovaly konkurenční teorie, které volaly spíše po autogenním než symbiotickém původu organel. V roce 1980 bylo navrženo, že by do kontextu endosymbiózy měly být zahrnuty archebakterie, což naznačuje, že jsou sesterskými skupinami organismu, který získal mitochondrii. Margulisová poté upravila svou teorii endosymbiózy tak, aby tato odpovídala novým poznatkům o aracheích, stále si však udržela názor, že bičíky mají symbiotický původ spirochét (Martin et al., 2015).

Výzkum genomu a bioinformatiky přinesl nové důkazy o evolučním původu mitochondrií a chloroplastů. Analýzy sekvencí DNA ukázaly blízkou příbuznost mezi těmito organelami a specifickými skupinami prokaryot, jako jsou proteobakterie či cyanobakterie (McFadden, 2014).

Nové technologie, jako jsou CRISPR² či pokročilé sekvenování genomu, přispěly k dalšímu pochopení endosymbiotických procesů a jejich role v evoluci eukaryotických buněk (Archibald, 2015).

Endosymbiotická teorie se opírá o silné genetické a biochemické důkazy, ale její detaily mohou být někdy nejasné. Alternativní teorie poskytují jiné perspektivy původu eukaryotických buněk, mohou však přehlížet důkazy podporující endosymbiózu. K plnému pochopení evoluce eukaryotických buněk bude nezbytný další výzkum a nové důkazy.

Studie genomů a jejich expresních vzorců podporují myšlenku, že mitochondrie vykazují mimořádnou genetickou variabilitu a funkční plasticitu, což otevírá široké možnosti jejich evolučních adaptací (Burger et al., 2003). Nově shromážděná data – včetně biochemických, molekulárních a buněčných studií a charakterizace eukaryotických mikroorganismů (flagellaty jakobidi) s mitochondriovými genomy bohatými na geny, které se výrazně podobají zmenšeným bakteriálním genomům (Burger et al., 2013) – nyní silně naznačují, že mitochondrie mají jednotný endosymbiotický původ z α -proteobakterií (Gray et al., 1999; Gray, 2012).

Endosymbiotický původ plastidů se vždy zdál být snadněji doložitelný než u mitochondrií. Plastidy jsou totiž evolučně mladší než mitochondrie: zatímco poslední eukaryotický společný předek (LECA) již měl funkční mitochondrie podobné moderním (Koumandou et al., 2013), některé hlavní eukaryotické linie (např. obsahující živočichy a houby) jsou zjevně primitivně aplastidické a pocházejí od předků, kteří plastidy nikdy neměli. Proto je u většiny (ačkoli ne u všech) eukaryot obsahujících plastidy podobnost mezi plastidy a cyanobakteriemi mnohem výraznější než mezi mitochondriemi a α -proteobakteriemi. Plastidové genomy rovněž obsahují mnohem více genů, což usnadňuje srovnání, a translační systém plastidů vykazuje výrazně více bakteriálních znaků než většina mitochondriálních systémů (Gray et al., 1999).

Navzdory obecnému přijetí teorie, že mitochondrie a chloroplasty pocházejí od volně žijících bakteriálních předků prostřednictvím procesu endosymbiózy, není stále úplně pochopeno, jak

² Clustered Regularly Interspaced Short Palindromic Repeats

se tato symbiogeneze skutečně odehrála. Zejména v případě mitochondrie se stále debatuje o tom, kdy k iniciační události došlo (jak v rámci celkového časového rámce biologické evoluce, tak relativně k původu eukaryotické buňky samotné), jak dlouho trval proces přeměny bakteriálního endosymbionta na plně integrovanou organelu, co tento proces přeměny zahrnoval a jakými evolučními mechanismy se uskutečnil (Martin et al., 2015).

2.2 Důkazy pro endosymbiotickou teorii a její podpora

Endosymbiotická teorie, která vysvětluje původ mitochondrií a plastidů jako důsledek symbiózy mezi prapůvodními eukaryotickými buňkami a prokaryotickými organismy, je podporována řadou důkazů z oblasti genetiky, biochemie a fyziologie. Jedním z nejsilnějších důkazů pro tuto teorii je podobnost mezi organelami a prokaryotickými buňkami. Mitochondrie a plastidy mají vlastní DNA, která je kruhová a strukturovaná podobně jako DNA prokaryot (Kaiser, 2025). Následující informace empiricky podporují myšlenku endosymbiotické teorie. Ukazuje, že endosymbióza není jen historickou událostí, ale probíhá i dnes, což posiluje platnost endosymbiotické teorie. Nově objevená endosymbióza se vyvinula mezi prvokem *Novymonas esmeraldas* a bakterií *Pandoraea novymonadis*. Tento prvok, patřící mezi bičivky (Kinetoplastida: Trypanosomatida), je jednobuněčný a pohybuje se tekutinou pomocí bičíku. *Novymonas* je příbuzný původcům několika závažných lidských onemocnění, jako jsou spavá nemoc v Africe, Chagasova choroba v Latinské Americe či leishmanióza, která se vyskytuje v subtropích a tropech. Tyto nemoci mohou být smrtelné a rovněž způsobují značné ztráty v chovech domácích zvířat. Nový prvok je parazitický, ale jeho hostiteli jsou pouze hmyzí druhy, přičemž byl objeven během expedice v Ekvádoru (Kostygov et al., 2016).

Důkazy podporující endosymbiotickou teorii u mitochondrií:

- ▶ Podobná velikost jako bakterie – mitochondrie mají podobnou velikost a strukturu jako některé bakterie, což naznačuje jejich prokaryotický původ (Kaiser, 2025).
- ▶ Obsahují vlastní DNA – mitochondrie mají kruhovou DNA, která je lokalizována v matrix mitochondrie, což odpovídá DNA původních bakterií. Postupně došlo k přesunu větší části genů do jaderné DNA eukaryotické buňky (McFadden, 2014).
- ▶ Rozmnožují se dělením – mitochondrie se rozmnožují dělením podobně jako bakterie, což je důkazem jejich původní prokaryotické povahy (McFadden, 2014).
- ▶ Obsahují dvě membrány – mitochondrie mají dvě membrány – vnitřní (původní bakteriální) a vnější membránu (která byla přidána při pohlcení původními eukaryotickými buňkami) (Keeling et al., 2019).

- ▶ Stejná velikost ribozomů jako u bakterií – ribozomy mitochondrií mají stejnou velikost jako ribozomy prokaryotických buněk, což je další důkaz jejich bakteriálního původu (Archibald, 2015).
- ▶ Stejný způsob buněčného dýchání a „výroby ATP“ jako u aerobních bakterií – mitochondrie provádějí buněčné dýchání a produkci ATP způsobem podobným aerobním bakteriím, což podporuje jejich prokaryotický původ (Keeling et al., 2019).

Důkazy podporující endosymbiotickou teorii u chloroplastů:

- ▶ Podobná velikost jako bakterie – chloroplasty mají podobnou velikost jako bakterie, což naznačuje jejich prokaryotický původ (Kaiser, 2025).
- ▶ Obsahují vlastní DNA – chloroplasty mají kruhovou DNA, která je lokalizována ve stromatu, což odpovídá DNA původních sinic. Postupně došlo k přesunu větší části genů do jaderné DNA eukaryotické buňky (McFadden, 2014).
- ▶ Rozmnožují se dělením – chloroplasty se rozmnožují dělením, což je podobné způsobu, jakým se množí prokaryotické buňky (Kostygov et al., 2016).
- ▶ Obsahují tři membrány – chloroplasty mají tři membrány – vnitřní (původní bakteriální), vnější (kterou byla obalena při pohlcení) a tylakoidální membránu, která obsahuje chlorofyl (Keeling et al., 2019).
- ▶ Stejná velikost ribozomů jako u bakterií – ribozomy chloroplastů mají stejnou velikost jako ribozomy prokaryotických buněk, což podporuje jejich prokaryotický původ (Archibald, 2015).
- ▶ Stejný způsob fotosyntézy jako sinice a rostliny (kyslíkatá fotosyntéza) – chloroplasty vykonávají fotosyntézu podobně jako sinice, což podporuje teorii o jejich původu z prokaryotických organismů (Keeling et al., 2019).

Korály, které hostí fotosyntetické endosymbionty z řádu *Symbiodinium*, jsou schopny přežít v teplých a na živiny chudých vodách díky schopnosti těchto endosymbiontů provádět fotosyntézu. Tento vztah je klíčový pro udržení korálových útesů, které jsou biologicky bohaté a ekologicky důležité (Baker et al., 2018). Podobně u rostlin, které mají mykorhizní houby jako endosymbionty, přispívá endosymbióza k lepší dostupnosti živin v chudých půdách, což podporuje jejich růst a přežití (Bowles et al., 2018). U termitů symbiotické mikroby umožňují efektivní rozklad celulózy, čímž přispívají k recyklaci živin v lesních ekosystémech (Dahms et al., 2019). Tyto interakce zdůrazňují význam endosymbiózy pro biodiverzitu a ekologickou rovnováhu.

Tato vzájemná spolupráce mezi hostiteli a endosymbionty představuje mechanismus, kterým mohou eukaryotické buňky získávat nové metabolické schopnosti. Popisované interakce jsou v souladu s důkazy podporujícími endosymbiotickou teorii, protože demonstrují, jak endosymbióza umožňuje hostitelům využívat biochemické vlastnosti prokaryotických symbiontů. To je klíčové nejen pro evoluci primárních organel, jako jsou mitochondrie a plastidy, ale také pro pochopení širšího vlivu symbiotických vztahů na biologickou diverzitu a ekologii eukaryotických organismů (Keeling et al., 2019).

3 Molekulární základy endosymbiózy

Kapitola s názvem Molekulární základy endosymbiózy se zaměří na strukturu mitochondrií a plastidů, což jsou dvě základní organely získané endosymbiotickými vztahy. Mitochondrie a plastidy nejenže zajišťují klíčové metabolické funkce, ale také vykazují řadu podobností se svými bakteriálními předky. Porovnání jejich genetického materiálu s bakteriálními genomy poskytne hlubší vhled do jejich evoluční historie a přenosu genů mezi organelami a hostitelskými buňkami. Tato kapitola bude popisovat molekulární podstatu endosymbiotických vztahů, která zahrnuje mechanismy vzájemného ovlivňování mezi hostitelem a organelou, jako je například transport proteinů či integrace genetického materiálu. Tato kapitola poskytne komplexní přehled o molekulárních základech, které umožnily eukaryotickým buňkám rozvinout se do jejich současné komplexity a funkční rozmanitosti.

3.1 Struktura mitochondrií a plastidů

Eukaryotické buňky, které zahrnují buňky protist, hub, živočichů a rostlin, se od prokaryotických organismů (bakterií a archeí) odlišují přítomností vnitřního členění na funkčně specializované oddíly, známé jako organely. Dvě z těchto organel, mitochondrie a plastidy, jsou zvláštní svými jedinečnými vlastnostmi (Novák Vanclová et al., 2018). Mitochondrie a plastidy jsou geneticky semiautonomní organely, které obsahují vlastní DNA a proteosyntetický aparát, i když v omezeném rozsahu. Eukaryotické buňky mají kromě jádra také komplexní systém vnitrobuněčných membrán (Kutík, 2019).

3.2 Mitochondrie

Mitochondrie (z řeckého mitos, vlákno a chondros, zrnko) jsou drobné, obvykle kulovité nebo protáhlé organely o šířce 0,5–1 μm a délce 1–4 μm . Jejich počet v buňkách závisí na metabolické aktivitě buňky a s tím související potřebě ATP. Běžně se pohybuje ve stovkách. Často se ale v rostlinných buňkách vyskytují mitochondrie poměrně velké, rozvětvené, vzniklé zřejmě spojením menších mitochondrií. Mitochondrie umožňují buňkám využívat kyslík pro dýchání (Votrubová, 2017).

Mitochondrie obsahují vlastní DNA a RNA a mají také ribozomy, což je strukturně i funkčně přibližuje bakteriím. Tyto organely jsou schopny provádět vlastní replikaci, transkripci a translaci, což je charakteristické pro jejich semiautonomní povahu. Mitochondrie jsou obklopeny dvěma membránami – vnější a vnitřní. Prostor uvnitř vnitřní membrány, nazývaný matrix, je oddělen od mezimembránového prostoru. Každá z těchto oblastí mitochondrie obsahuje specifický soubor proteinů. Vnější membrána obsahuje molekuly transportního

proteinu porinu, který tvoří vodné kanály procházející dvojnou vrstvou lipidů. Vnější membrána je tedy propustná jako síto pro všechny malé molekuly – to činí mezimembránový prostor chemicky ekvivalentním cytosolu (Votrubová, 2017).

Vnitřní membrána mitochondrií je zřasená v krysty a obsahuje enzymové komplexy a transportní proteiny. Tvorba kryst je umožněna tím, že vnitřní membrána je větší než vnější (má větší povrch). Krysty zajistí dostatečný prostor pro umístění enzymů, které jsou klíčové pro produkci energie ve formě ATP, což mitochondrie činí „elektrárnou buňky“ (Alberts et al., 2002). Hlavní funkcí mitochondrií je buněčné dýchání, během něhož se energeticky bohaté organické sloučeniny rozkládají na oxid uhličitý a vodu, přičemž se vytváří ATP. Tento proces probíhá na vnitřní mitochondriální membráně, kde je umístěn i elektrontransportní řetězec (Votrubová, 2017).

Vnitřní membrána mitochondrií je selektivně propustná pouze pro molekuly kyslíku, oxid uhličitý a vodu. Na této membráně probíhá řada chemických reakcí (Cooper, 2000). Elektrontransportní řetězec v mitochondriích je podobný tomu v chloroplastech. Elektrony během svého přenosu ztrácejí energii, která se využívá k transportu protonů do mezimembránového prostoru, kde se hromadí. Tento vzniklý protonový gradient se využívá k syntéze ATP enzymem ATP syntázou, která funguje obdobně jako v chloroplastech (Lane, 2015). Hlavní rozdíl spočívá v tom, že v mitochondriích je zdrojem energie pro elektronový transport oxidace organických sloučenin, zatímco v chloroplastech je to světlo (McFadden, 2014). Vnitřní membrána je naopak nepropustná pro ionty a většinu malých molekul – tato membrána je místem přenosu elektronů a H^+ a obsahuje enzymy elektrontransportního řetězce, ATP syntázu a transportní proteiny umožňující vstup a výstup metabolitů z/do matrix (Přírodovědecká fakulta UP, 2024).

Mitochondriální matrix je místem, kde probíhá cyklus trikarboxylových kyselin (TCA), známý podle svého objevitele také jako Krebsův cyklus. Tento cyklus začíná přeměnou pyruvátu a mastných kyselin na acetylkoenzym A (acetyl-CoA). Pyruvát a mastné kyseliny jsou do mitochondrií transportovány z cytoplazmy pomocí membránově vázaných permeáz. Acetylová skupina acetyl-CoA je v matrix oxidována v několika krocích, přičemž vznikají oxid uhličitý (CO_2) a redukované elektronové nosiče, nikotinamidadenin dinukleotid (NADH) a flavinadenin dinukleotid ($FADH_2$) (Alberts et al., 2002).

V některých typech buněk, například v srdečním svalu nebo u spermií, jsou mitochondrie přítomny v hojném počtu a jsou stabilně umístěny na specifických místech, kde poskytují ATP pro oblasti s vysokou energetickou spotřebou. V jiných buňkách se mitochondrie naopak

mohou pasivně pohybovat a měnit svůj tvar podle aktuálních potřeb buňky (Alberts et al., 2014).

Kromě buněčného dýchání se mitochondrie u rostlin podílejí na dalších funkcích, jako je například fotorespirace ve fotosyntetizujících buňkách nebo metabolismus zásobních tuků, a to ve spolupráci s peroxisomy (Van Aken, 2021). Mitochondrie se v buňkách neustále pohybují, přičemž jejich pohyb je řízen cytoskeletem (Schwarz, 2013). Mají tendenci se shlukovat na místech s vysokými energetickými nároky, například blízko plasmalemy u buněk s intenzivním aktivním transportem. Dělení mitochondrií probíhá podobně jako u plastidů. Vnitřní struktura mitochondrií, včetně počtu krist, je závislá na aktivitě buňky; u metabolicky aktivních buněk, jako jsou průvodní buňky ve floému nebo sekreční buňky, je počet krist obvykle vysoký (Votrubová, 2017). Mitochondrie tvoří významnou část objemu cytoplazmy eukaryotických buněk a jsou klíčové pro vývoj komplexních organismů. Bez mitochondrií by dnešní živočišné buňky musely spoléhat výhradně na anaerobní glykolýzu k výrobě ATP. Při glykolýze se glukóza přeměňuje na pyruvát, přičemž se uvolňuje pouze malý podíl celkové energie dostupné z glukózy. Metabolismus cukrů v mitochondriích pokračuje: pyruvát je přenášen do mitochondrií a oxidován za přítomnosti kyslíku na oxid uhličitý a vodu. Tento proces umožňuje vytvořit přibližně 15krát více ATP než samotná glykolýza (Alberts et al., 2014).

3.3 Plastidy

Původ plastidů není zcela jasný, protože existuje několik typů plastidů, které pravděpodobně vznikaly různými procesy. V literatuře se uvádí až devět různých typů endosymbióz, které mohou vysvětlit rozmanitost plastidů (Čepička et al., 2007). Plastidy jsou orgány zodpovědné za energetický metabolismus, které jsou obklopené dvěma membránami a mají genetickou semiautonomii díky vlastní DNA. Tyto orgány se množí dělením a mají schopnost fotosyntézy, alespoň teoreticky. Plastidy, které měří několik tisíců milimetrů, jsou obvykle dobře viditelné pod běžným světelným mikroskopem, ale jejich podrobná vnitřní struktura byla odhalena až pomocí transmisního elektronového mikroskopu (Kutík, 2019).

Všechny rostlinné buňky obsahují plastidy v různých formách, což odráží jejich funkční rozmanitost a ukazuje, že plastidy jsou klíčové pro základní funkce rostlinných buněk. (Howe et al., 2008). Plastidy umožňují fotosyntézu, při které se sluneční energie přeměňuje na chemickou energii a oxid uhličitý spolu s dalšími anorganickými látkami se využívá jako stavební materiál pro buňky (Votrubová, 2017).

Plastidy se dělí do čtyř hlavních kategorií. Kromě vnitřní a vnější membrány mají chloroplasty ještě třetí vnitřní membránový systém, známý jako tylakoidní membrána. Tato membrána vytváří síť zploštělých disků, které se nazývají thylakoidy, a ty jsou často uspořádány do skupin zvaných grana. Díky této třímembránové struktuře je organizace chloroplastů složitější než u mitochondrií. Tři vrstvy membrán rozdělují chloroplasty na tři odlišné vnitřní oblasti: mezimembránový prostor mezi vnější a vnitřní membránou chloroplastu; stroma, které se nachází uvnitř obalu, ale vně tylakoidní membrány; a lumen tylakoidu (Cooper, 2000).

Stromuly v chloroplastech (a dalších typech plastidů) zůstávají stále poměrně neprobádané, i když jsou již dlouho známé. Teprve koncem 90. let 20. stol. byly v chloroplastech opakovaně objeveny zvláštní struktury vyplněné stromatem chloroplastů, označované jako stromuly (Hudák, 2010). Jsou to tenké trubicovité struktury, které vyrůstají z plastidů a jsou obklopeny jejich vnější a vnitřní membránou. Na rozdíl od tylakoidních membrán tyto struktury tylakoidní membrány neobsahují; jejich vnitřní prostor je vyplněn stromatem. Stromuly často dosahují delších rozměrů než obvykle čočkovité plastidy (kolem 5 μm) a mohou být i rozvětvené, přičemž z jednoho plastidu může vyrůst více stromulů. Stromuly jsou schopné interagovat s buněčným jádrem a dalšími organelami a pravděpodobně se podílejí na regulačních mechanismech rostlinné odpovědi na stresové faktory, včetně expozice patogenům či nadměrnému osvětlení. Přesto však zůstává mnoho aspektů jejich funkce neobjasněných (Kutík, 2024).

Tyto struktury se vyskytují ve všech typech plastidů a tvoří jejich nedílnou součást. Přestože existují i další klasifikace plastidů, v této práci se zaměříme na čtyři hlavní typy: chloroplasty, chromoplasty, leukoplasty a etioplasty.

3.3.1 Chloroplasty

Chloroplasty patří do rodiny plastidů a nikdy nevznikají zcela nově v buňkách, ale pouze dělením již existujících plastidů. Během evoluce, zejména u vyšších rostlin, se v souladu s jejich diferenciací vyvinulo mnoho různých strukturálních a funkčních forem plastidů (Hudák, 2010). Chloroplasty, jak již název naznačuje, obsahují chlorofyl, což je pigment zodpovědný za jejich zelenou barvu (Kume et al., 2018). Tyto plastidy se nacházejí v mezofylových buňkách listů, kde hrají klíčovou roli při fotosyntéze a ukládání živin pro rostliny. Chloroplasty vznikají z proplastidů, které jsou primárními, nedostatečně vyvinutými plastidy (Jarvis et al., 2013). Chromoplasty poskytují rostlinným buňkám barvu díky pigmentům a přispívají k opylení tím, že přitahují opylovače, jako jsou včely, motýli nebo ptáci, což zvyšuje pravděpodobnost přenosu pylu mezi květy. Kromě toho hrají chromoplasty roli v ochraně rostliny tím,

že absorbují nadbytečné světlo a pomáhají regulovat teplotu buněk. V některých případech se chromoplasty podílejí i na syntéze prospěšných metabolitů, které mohou chránit rostliny před škodlivými účinky UV záření (Boundless 23.1E, 2025).

Jak proplastidy zrají a vyvíjejí tylakoidy, chlorofyl a další složky, transformují se na plně funkční chloroplasty. Tyto plastidy jsou obklopeny dvojitou membránou a obsahují struktury zvané grana, což jsou shluky tylakoidů. Tylakoidní membrána, pokrývající lumen tylakoidů, je místem, kde probíhá fotosyntéza. Chloroplasty také obsahují dvouvláknovou DNA a ribozomy, podobně jako jádro (Škaloud, 2007).

Chloroplasty mohou mít různé tvary: u vyšších rostlin mohou být kulovité, vejčité nebo diskoidní, zatímco u některých řas mohou být hvězdicovité, miskovité nebo spirálovité. Obvykle mají průměr 4–6 μm a každá buňka vyšších rostlin jich obsahuje mezi 20 a 40, rovnoměrně rozložených v cytoplazmě. Chloroplast je obklopen dvěma lipoproteinovými membránami – vnější a vnitřní, mezi nimiž se nachází mezimembránový prostor. Vnitřní membrána obklopuje stroma, což je gelovitá hmota, která obsahuje malé válcovité struktury nazývané grana. Většina chloroplastů obsahuje mezi 10 a 100 grana (Staelin, 2003).

Zcela odlišná situace panuje u zelených řas — autotrofních jednobuněčných či mnohobuněčných mikroorganismů žijících převážně ve sladkovodních či terestrických biotopech. Jednobuněčné kokální řasy jsou tvarově velmi uniformní (většinou jsou to jednoduché kuličky); jejich chloroplasty na rozdíl od chloroplastů vyšších rostlin neobsahují grana, zato se však vyznačují až nepředstavitelnou rozmanitostí tvarů (Škaloud, 2007).

Chloroplasty jsou centry syntézy a metabolismu sacharidů. Jsou nezbytné nejen pro fotosyntézu, ale také pro skladování primárních zásobních látek, zejména škrobu. Funkce plastidů do značné míry závisí na přítomnosti pigmentů, které také určují barvu rostlinných struktur (například zelené listy, červené květy, žluté ovoce). Stejně jako mitochondrie mají plastidy vlastní DNA a ribozomy, což umožňuje jejich použití ve fylogenetických studiích (Wise et al., 2006).

Chlorofyl v chloroplastech přeměňuje sluneční energii na chemickou energii, což je klíčové pro fotosyntézu. Tato energie je uložena v molekulách glukózy, které slouží jako palivo pro růst a vývoj rostlin. Mimo jiné chlorofyl absorbuje světlo především v modré a červené části spektra, což je optimální pro fotochemické reakce. V procesu fotosyntézy se světelná energie používá k syntéze ATP a NADPH, které jsou energetické molekuly potřebné pro Calvinův cyklus, kde dochází k fixaci oxidu uhličitého. Bez chlorofylu by rostliny nebyly schopné efektivně využívat

sluneční energii, což by mělo devastující dopad na ekosystémy závislé na fotosyntéze pro produkci organických látek (Alberts et al., 2014).

3.3.2 Chromoplasty

Chromoplasty jsou barevné plastidy, které obsahují pigmenty jako xantofyl a karotenoidy (Sun et al., 2018). Na rozdíl od chloroplastů, které jsou zelené, chromoplasty přispívají k barvě rostlinných částí, jako jsou květy či plody. Tyto pigmenty jsou rozpustné v tucích, zatímco pigmenty ve vakuolách jsou rozpustné ve vodě. Podle Hradilíka (2005) chromoplasty obsahují různé karotenoidy, které jsou zodpovědné za žluté, oranžové a červené barvy v rostlinných orgánech. Tento zdroj potvrzuje, že kromě své úlohy při fotosyntéze mohou chromoplasty rovněž hrát důležitou roli v ekologických interakcích rostlin s jejich prostředím (Hradilík, 2005).

3.3.3 Leukoplasty

Leukoplasty jsou bezbarvé plastidy, které primárně slouží jako zásobárny pro zásobní látky (Plaxton, 2017). Když nejsou chloroplasty vystaveny slunečnímu světlu, mohou se transformovat na leukoplasty, protože ztrácejí svou schopnost provádět fotosyntézu a jejich zelená barva mizí (Jarvis et al., 2013). Přestože leukoplasty nemohou fotosyntetizovat, poskytují rostlinám díky skladovací funkci potřebné živiny v nepříznivých podmínkách. Leukoplasty se dělí na tři hlavní typy: amyloplasty, které ukládají škrob; elaioplasty, které ukládají tuky; a aleuoplasty, které ukládají bílkoviny (Jurčák, 2001).

3.3.4 Etioplasty

Etioplasty vznikají z proplastidů v buňkách pletiv, která se nacházejí ve tmě, např. v meristematických základech listů, v pupenech apod. Obsahují již základy tylakoidů (membránové struktury, v nichž probíhá fotosyntéza), a to ve formě jednoduchých struktur – protylakoidů. Typickým útvarem je prolamelární těleso s protochlorofylidem, z něhož následně může vzniknout chlorofyl (Hudák, 2010).

3.4 Porovnání genetického materiálu mitochondrií a plastidů s bakteriálním genomem

Plastidy jsou orgány v rostlinných a některých protistních buňkách, které jsou zodpovědné za syntézu a uchování důležitých látek, jako jsou škrob, tuky či pigmenty. Nejznámějšími typy plastidů jsou chloroplasty, které obsahují chlorofyl a umožňují fotosyntézu, a amyloplasty, které ukládají škrob. Plastidy jsou vysoce dynamické struktury, které se mohou podle potřeb

buňky přeměňovat mezi různými typy, například mezi chloroplasty, chromoplasty a leukoplasty. Genetický materiál mitochondrií a bakterií vykazuje mnoho zajímavých podobností, které odrážejí evoluční původ mitochondrií jako endosymbiontů, jež se staly klíčovými součástmi eukaryotických buněk. Oba typy genomů mají kruhovou strukturu DNA, která je dvouřetězcová, což je běžné u většiny bakterií (Gray et al., 1999). Mitochondriální genomy, například u lidí, jsou relativně malé, s velikostí přibližně 16 500 párů bází, zatímco bakteriální genomy jsou větší, ale stále malé ve srovnání s eukaryotickými jádry. Například *Escherichia coli* má genom o velikosti přibližně 4,6 milionu párů bází (Blattner et al., 1997).

3.4.1 Mitochondriální DNA

Mitochondriální DNA obsahuje geny pro klíčové proteiny, jako jsou ty zapojené do elektronového transportního řetězce, a také geny pro rRNA a tRNA (Timmis et al., 2004). Tyto funkce jsou podobné těm, které se vyskytují v bakteriálních genomech, které obsahují geny pro různé aspekty bakteriálního života, včetně metabolismu a růstu (McCutcheon et al., 2012). Genetické kódování mitochondrií se mírně liší od standardního genetického kódu, zatímco bakterie používají standardní genetický kód, i když mezi různými druhy mohou existovat drobné variace (Noutahi et al., 2019).

Replikace mitochondriální DNA probíhá autonomně a zahrnuje bakteriím podobné enzymy, jako je DNA polymeráza gamma (Graziewicz et al., 2006). Tento proces je podobný replikaci DNA u bakterií, které využívají své specifické enzymy. Mitochondriální transkripce a translace také využívají mechanismy podobné těm, které se vyskytují u bakterií, včetně vlastních ribozomů a RNA polymeráz (Gray et al., 1999).

Genetické podobnosti mezi mitochondriemi a bakteriemi ukazují na evoluční propojení mezi nimi. Genom mitochondrií obsahuje geny homologní s geny u alfa-proteobakterií, což podporuje teorii, že mitochondrie vznikly endosymbiotickým vztahem s těmito bakteriemi (Andersson et al., 1998). Bakteriální genomy obsahují geny, které jsou často homologní s těmi v mitochondriích, což odráží jejich společný původ (Gray et al., 1999).

V průběhu evoluce mitochondrie ztratily mnoho genů, které byly přeneseny do jaderného genomu hostitelských buněk, což vedlo k tomu, že mitochondrie potřebují většinu proteinů dodávaných na základě syntézy bílkovin podle genů z jádra (Wu et al., 2023). Tato adaptace ukazuje, jak se endosymbionti vyvinuli v klíčové orgány eukaryotických buněk a jak jejich genetická podstata stále odráží jejich bakteriální kořeny (Douglas, 1998; Margulis, 1993).

3.4.2 DNA plastidů

Genetický materiál plastidů a bakterií vykazuje řadu podobností, které naznačují jejich společný evoluční původ. Plastidy, jako jsou chloroplasty v rostlinách, vznikly endosymbiotickým vztahem s prokaryotickými organismy, konkrétně s cyanobakteriemi. Oba typy genomů mají kruhovou strukturu DNA, která je dvouřetězcová, což je běžné u většiny bakterií (McFadden, 2001). Genom plastidů je obvykle menší než genom eukaryotického jádra, ale větší než mitochondriální DNA. Například genom chloroplastů v rostlinách může mít velikost od 120 000 do 160 000 párů bází (Molina et al., 2014). Na druhou stranu, bakteriální genomy, jako je genom *Escherichia coli*, mohou mít velikost přibližně 4,6 milionu párů bází, což je výrazně větší počet, ale stále malý ve srovnání s eukaryotickými jádry (Blattner et al., 1997).

Genomy plastidů obsahují geny pro klíčové proteiny zapojené do fotosyntézy, včetně těch, které jsou součástí fotosystémů a syntézy chlorofylu, a také geny pro rRNA a tRNA (Dobrogojski et al., 2020). Tyto geny jsou podobné těm, které se vyskytují v bakteriálních genomech, kde geny regulují širokou škálu funkcí, včetně metabolismu a růstu (McCutcheon et al., 2012). Genetický kód plastidů se mírně liší od standardního genetického kódu používaného u eukaryot, přičemž je podobný kódu u cyanobakterií (Noutahi et al., 2019). Bakterie používají standardní genetický kód, i když mohou existovat drobné variace mezi různými druhy (Noutahi et al., 2019).

Replikace plastidové DNA probíhá autonomně a zahrnuje bakteriím podobné enzymy, včetně plastidárních DNA polymeráz. Stejně jako u bakterií je syntéza DNA v plastidech řízena enzymy, které vytvářejí nové vlákno DNA na základě komplementarity bází. Tento mechanismus je evolučně konzervovaný a uplatňuje se i v moderních biotechnologických metodách, například při sekvenování DNA pomocí enzymatické syntézy, která přímo napodobuje bakteriální způsob replikace (Egan, 2012). Transkripce a translace plastidové DNA rovněž využívají mechanismy podobné těm u bakterií, včetně vlastních ribozomů a RNA polymeráz (Gray et al., 1999; Baker, 2003).

Podobnosti mezi genetickými materiály plastidů a bakterií ukazují na jejich společný původ. Genomy plastidů obsahují geny homologní s geny u cyanobakterií, což podporuje teorii, že plastidy vznikly endosymbiotickým vztahem s těmito prokaryoty (Raven et al., 2003). Naopak, bakterie si zachovávají kompletní genetickou výbavu potřebnou pro vlastní reprodukci a metabolismus, což je v kontrastu s plastidy, které mnohé geny ztratily a přenesly je do jaderného genomu hostitelských buněk (Bock et al., 2008).

Tato adaptace ukazuje, jak se endosymbionti vyvinuli v klíčové orgány eukaryotických buněk a jak jejich genetická podstata stále odráží jejich bakteriální kořeny (Douglas, 1998; Margulis, 1993).

3.5 Molekulární podstata endosymbiotických vztahů

Endosymbióza, konkrétně endocytobióza, představuje nejhlubší formu symbiomy, kde jeden z partnerů (endosymbiont) žije uvnitř buněk druhého partnera (hostitele). Tento typ vztahu je často založen na tom, že endosymbiont kompenzuje omezené metabolické schopnosti hostitele svou biochemickou rozmanitostí. Tímto způsobem může hostitel přežít v různých jinak nehostinných prostředích nebo využívat živiny, které by pro něj byly jinak nevyužitelné (Hoffmeister et al. 2003; Douglas 2009). Zatímco endosymbiont získává chráněné a živinami bohaté prostředí, jeho přínos z interakce nelze hodnotit běžnými kritérii mutualismu, protože je zcela závislý na hostiteli pro přežití (Douglas et al. 1989). Někteří vědci proto považují endosymbiózu spíše za formu „zotročení“ endosymbionta než za vzájemně prospěšný vztah (Moran, 2002; Timmis et al., 2004).

Evoluční proces, který vedl k akvizici plastidů a mitochondrií, ukazuje, že v extrémních případech může endosymbióza vést k úplnému splynutí dvou symbiotických partnerů, čímž vzniká nový chimérický organismus v rámci procesu známého jako „symbiogeneze“ (Mereschkowsky 1910). Během symbiogeneze dochází k přenosu genů z endosymbionta do jaderného genomu hostitelské buňky, což se označuje jako „endosymbiotický přenos genů“ (Timmis et al. 2004).

Molekulární podstata procesu zahrnuje několik klíčových aspektů:

- **Kruhová DNA a podobnost s bakteriemi.** Mitochondrie a plastidy obsahují kruhovou DNA, která je podobná bakteriální DNA, což naznačuje jejich původ odvozený od prokaryot. Tato DNA kóduje některé klíčové proteiny, které jsou nezbytné pro funkci těchto organel (McFadden, 2001).
- **Endosymbiotický přenos genů (EGT³).** Během symbiogeneze dochází k přenosu genů z endosymbionta do jaderného genomu hostitelské buňky. Tento proces, nazývaný endosymbiotický přenos genů, umožňuje hostitelské buňce syntetizovat většinu proteinů potřebných pro funkci organel. Tyto proteiny jsou následně transportovány do organel, kde jsou nezbytné pro jejich správnou činnost.

³ Endosymbiotic gene transfer

- **Genetická integrace.** Jakmile se endosymbiont adaptuje na život uvnitř hostitelských buněk, stává se geneticky integrovanou organelou (Kuciel et al., 2016).
- **Molekulární mechanismy.** Replikace a transkripce DNA v mitochondriích a plastidech se podobají procesům u bakterií. Endosymbionti obsahují své vlastní ribozomy a enzymy, které umožňují autonomní syntézu některých proteinů. Proces přenosu genů do jádra hostitelských buněk zahrnuje složité mechanismy, které zajišťují, že jsou nové proteiny správně importovány a začleněny do organel.
- **Symbiotické výhody.** Pro hostitelské buňky přináší endosymbióza výhody, jako je schopnost efektivní produkce energie (v případě mitochondrií) nebo fotosyntézy (v případě plastidů). Endosymbionti naopak získávají chráněné prostředí a stálý přísun živin (Jurčák, 2001).

U mnohobuněčných hostitelů bývají endosymbionti obvykle lokalizováni ve specializovaných orgánech nebo tkáních, zatímco u jednobuněčných hostitelů je celý organismus přímo zapojen do symbiotického vztahu. Přestože byly případy endosymbiotického přenosu genů (EGT) zaznamenány i u mnohobuněčných organismů, kde endosymbionti získali přístup k hostitelské zárodečné linii prostřednictvím přítomnosti ve vyvíjejících se gametách (Dunning Hotopp et al. 2007; Nikoh et al. 2008), většina horizontálních genových transferů byla dokumentována u fagotrofních jednobuněčných eukaryot (Andersson, 2005). U jednobuněčných organismů, které nemají oddělenou zárodečnou linii, se integrace DNA z jejich potravních organismů nebo endosymbiontů zdá být častější (Doolittle 1998).

Příkladem horizontálního přenosu genů mezi bakteriálním endosymbiontem a mnohobuněčným hostitelem je případ bakterií *Wolbachia*, u nichž bylo prokázáno přenesení úseků DNA do genomu komára *Aedes aegypti* (Klasson et al., 2009). Tento případ ukazuje, že přenos genetického materiálu může mít i mezi doménami života výrazný evoluční dopad.

Kromě toho moderní výzkum ukazuje, že i bez klasických mitochondrií mohou buňky přežívat a vykonávat základní metabolické funkce díky alternativním organelám, jako jsou hydrogenozomy nebo mitozomy, což ukazuje na variabilitu evolučních cest, kterými eukaryotické buňky prošly (Vitášek, 2016). Tyto objevy vyžadují flexibilní přístup k endosymbiotické teorii, který umožní zohlednit širokou škálu evolučních adaptací a variability mezi různými eukaryotickými organismy.

Zdá se tedy, dle výše uvedených autorů, že genetická integrace probíhá snadněji u protistů a pravděpodobně není náhodné, že všechny organely vznikly v jednobuněčných organismech.

4 Ekologické důsledky endosymbiózy

Endosymbióza je fundamentální proces, který zásadně formoval ekologické struktury a biologické funkce na Zemi. Její ekologické důsledky zahrnují přizpůsobení hostitelských organismů různým ekologickým rolím a umožnění přežití v extrémních podmínkách, které by pro ně byly jinak nepřístupné. Tento proces byl klíčový pro diverzifikaci eukaryotických organismů, což zahrnovalo nejen rostliny, ale také velké skupiny hmyzu, bezobratlých a prvoků, a umožnil vznik celých nových životních stylů. Endosymbiotické vztahy, jakými jsou fotosyntetické symbiózy v korálech, umožnily přežití v teplých a živinami chudých mořských vodách, čímž byly podpořeny ekologické procesy udržování korálových útesů (Baker et al., 2018). U rostlin, které hostí mikroskopické houby, zajišťuje endosymbióza lepší přístup k živinám v chudých půdách, což podporuje růst a přežití těchto organismů (Bowles et al., 2018). Bakterie endosymbiotické povahy u některých druhů hmyzu, jako jsou termiti, dále umožňují efektivní rozklad celulózy, čímž přispívají k recyklaci živin v lesních ekosystémech a udržování rovnováhy v přírodních cyklech (Dahms et al., 2019). Význam těchto interakcí zdůrazňuje nezbytnost endosymbiózy pro biodiverzitu, ekologickou rovnováhu a komplexitu přírodních systémů.

Výzkum v oblasti endosymbiózy pokračuje a zaznamenává rychlý pokrok, přičemž současné studie reflektují nejenom nové objevy, ale i klíčové přehledy a pokroky v této oblasti z posledních dvaceti let, které přispívají k hlubší analýze a porozumění složitosti těchto ekologických vztahů. Pokračující výzkum v oblasti endosymbiózy odhaluje stále nové aspekty její role v evoluci a ekologických procesech, čímž zvyšuje naše chápání interakcí mezi různými organismy. Endosymbiotické vztahy jsou klíčové nejen pro biologické procesy, ale také pro adaptivní strategie, které umožňují organismům prosperovat v náročných podmínkách. S rostoucími technologickými a metodologickými pokroky v biologii a genetice se očekává, že výzkum endosymbiózy přinese nové poznatky o vzorcích evoluce a ekologické diverzitě na Zemi (Moran et al., 2018).

4.1 Ekologické výhody a adaptace spojené s endosymbiózou

Endosymbióza přináší řadu ekologických výhod a adaptací, které jsou klíčové pro přežití a rozmanitost organismů v různých prostředích. Jednou z hlavních výhod je zlepšení schopnosti hostitelských organismů přizpůsobit se extrémním podmínkám. Například koráli, kteří hostí fotosyntetické symbionty z řádu *Symbiodinium*, jsou schopni přežít v teplých a živinami chudých vodách díky schopnosti svých endosymbiontů provádět fotosyntézu

(Baker et al., 2018). Tento vztah také zajišťuje, že korálové útesy mohou kolonizovat a udržovat biodiverzitu v jinak obtížně obyvatelných oblastech.

Další výhodou je efektivní využívání živin. Například u některých rostlin, které obsahují mykorrhizní houby, zlepšuje endosymbióza absorpci živin z půdy, což je v nutričně chudých půdách zásadní (Bowles et al., 2018). U termitů umožňují symbiotické mikroby rozklad celulózy v jejich trávicím traktu, což přispívá k recyklaci živin v lesních ekosystémech (Dahms et al., 2019).

Endosymbióza rovněž umožňuje nový přístup k ekologickým nikám tím, že hostitelským organismům poskytuje nové zdroje a obranné mechanismy proti predátorům a parazitům (Douglas, 2009). Tento proces podporuje ekologickou stabilitu a biodiverzitu v různých prostředích.

4.2 Vztahy mezi endosymbiózou a evolucí organismů

Endosymbióza hraje klíčovou roli v evoluci organismů tím, že umožňuje vznik nových biologických funkcí a struktur, které zásadně ovlivňují vývoj různých taxonů. Tento proces, kdy jeden organismus žije uvnitř jiného v oboustranně prospěšném vztahu, přispěl k vývoji komplexních eukaryotických buněk a k rozmanitosti dnešních organismů (Raval et al., 2022).

Historicky je endosymbióza považována za klíčový faktor ve vývoji mitochondrií a chloroplastů. Mitochondrie, původně aerobní bakterie, umožnily eukaryotům využívat kyslík pro efektivní výrobu energie, což přispělo k jejich rozšíření a diverzifikaci (Lane, 2015). Podobně chloroplasty, které vznikly z fotosyntetických cyanobakterií, umožnily rostlinám fotosyntézu, což vedlo k rychlému rozmachu rostlinného života a poskytlo základ pro komplexní ekosystémy (Barbrook et al., 2016).

Endosymbióza rovněž umožnila vznik nových ekologických nik, čímž podporovala evoluční adaptace v různých prostředích. Například endosymbiotické mikroorganismy u hmyzu, jako jsou termiti, umožnily efektivní rozklad celulózy, což přispělo k jejich ekologické úspěšnosti v různých typech lesních ekosystémů (Arora et al., 2022).

Výzkum endosymbiózy ukazuje, že tento proces nejen přispěl k rozvoji složitých organismů, ale také podporoval evoluční inovace a diverzifikaci, čímž měl zásadní dopad na biologickou rozmanitost a ekologické systémy. Evoluční úspěch endosymbióz je zřejmý ze široké škály skupin eukaryot, které vytvořily endosymbiotické asociace. Endosymbionti v protistách mohou být prokaryota, která vykonávají řadu nových biochemických funkcí v hostitelských buňkách,

jako je fotosyntéza, fixace dusíku, recyklace dusíku, methanogeneze nebo oxidace sulfidů (Boundless 23.1C, 2025). Eukaryotičtí fotosyntetičtí endosymbionti navíc našli různé způsoby integrace do různých hostitelských buněk. Endosymbióza tedy představuje běžnou evoluční strategii eukaryot pro získání nového biochemického potenciálu a nových kompartmentů pro plnění příslušných funkcí (Kuciel et al., 2016).

Endosymbiotický genový přenos (EGT, endosymbiotic gene transfer) označuje proces, při němž dochází k přesunu genetického materiálu z endosymbionta do jádra hostitelské eukaryotické buňky. Tento mechanismus hraje klíčovou roli v evoluci eukaryot tím, že umožňuje integraci nových genetických informací a rozšíření funkčních schopností hostitele (Timmis et al., 2004).

V případě EGT dochází k postupné redukci genomu endosymbionta, neboť část jeho genů je přenesena do hostitelského jádra, kde mohou být následně exprimovány a jejich produkty transportovány zpět do organely. Tento proces je zásadní pro dlouhodobou stabilizaci endosymbiotického vztahu a transformaci původně samostatného prokaryotického organismu v plně integrovanou buněčnou strukturu, jakou dnes představují mitochondrie a plastidy (Timmis et al., 2004).

Na rozdíl od bakterií, které získávají genetickou variabilitu především prostřednictvím horizontálního přenosu genů mezi různými druhy nebo v rámci jednoho druhu, u eukaryot endosymbióza a následný EGT představují důležitý zdroj genetické inovace. Tento přenos může vést k funkčním změnám v hostitelském organismu a umožnit mu přizpůsobení se novým podmínkám prostředí (Timmis et al., 2004; Zhaxybayeva et al., 2006).

Případy EGT byly detekovány u několika mnohobuněčných organismů, i když se stále čeká na přímý důkaz o importu bílkovin. Stablní retence endosymbiontů s enormně redukovanými genomy, jako je *Carsonella ruddii*, stejně jako přítomnost genu kódujícího podjednotku fotosystému I v jaderném genomu *P. chromatophora* však naznačují, že evoluce jakéhosi mechanismu importu proteinů je možná mimo kanonické organely. Tato zjištění ilustrují obtíže vymezující jasnou hranici mezi endosymbiontem a organelou a poskytují nový pohled na klasický koncept eukaryotické buňky (Valach et al., 2021).

Důležité otázky, které je ve většině endosymbiotických vztahů stále třeba řešit, jsou: jak hostitelská buňka řídí růst a dělení endosymbionta, jaké prostředky komunikace mezi symbiotickými partnery existují a jakými mechanismy se vyměňují metabolity nebo

dokonce proteiny. Odpověď na tyto otázky by také mohla pomoci pochopit složitý proces evoluce organel, který jednou provždy formoval život na této planetě (Archibald, 2015).

Další důležitý příspěvek do výzkumu přinesly studie zaměřující se na symbiotické vztahy mezi bakteriemi a eukaryoty v mořských ekosystémech, zejména v rámci projektu Tara Oceans. Tento výzkum odhalil nové typy endosymbióz, což ukázalo větší rozmanitost těchto vztahů, než se původně předpokládalo. Například byla podrobněji popsána symbióza mezi korály a bakteriemi rodu *Endozoicomonas*, které se nacházejí uvnitř korálových tkání a mohou ovlivňovat imunitní odezvu i výživu hostitele. Výsledky těchto studií přispěly k lepšímu porozumění ekologickým a evolučním procesům v oceánech a jejich vlivu na biologické systémy (Planes et al., 2019). Významné pokroky v genomickém výzkumu symbiotických bakterií také přinesly nový pohled na jejich dlouhodobý vliv na genomické změny u jejich hostitelů (Son et al., 2022).

5 Aktuální výzkum a kontroverze

Výzkum endosymbiózy vstoupil do nové éry, kdy molekulární technologie umožnily sekvenování endosymbiontních a hostitelských genů a později i genomů. Mnoho endosymbiontů nelze kultivovat v laboratoři, takže dřívější práce se z velké části spoléhaly na mikroskopii a výzkumníci z velké části nebyli schopni potvrdit hypotézy o historii a funkci endosymbióz, které pozorovali. Následující části obsahují obě původní práce z raného nemolekulárního výzkumu symbiózy; práce popisující výzkum endosymbiózy z historické perspektivy; několik hlavních publikací z období modernějšího výzkumu endosymbiózy; a popularizační popisy příkladů současného výzkumu endosymbiózy (Moran et al., 2018).

Endosymbióza je klíčová teorie v biologii, která vysvětluje původ eukaryotických buněk prostřednictvím integrace prokaryotických symbiontů (Raval et al., 2022). Od jejího původního formulování se výzkum v této oblasti výrazně rozšířil. V letech 2014–2024 byly provedeny zásadní objevy, které upřesnily naše porozumění endosymbiotickým vztahům a jejich evolučnímu vývoji (Archibald, 2015; Keeling et al., 2019). Nové studie zdůraznily složitost genových výměn mezi hostitelskými organismy a jejich symbionty, což přineslo nové pohledy na evoluční dynamiku a rozmanitost endosymbiotických interakcí (Valach et al., 2021). Kontroverze zůstávají kolem role, kterou endosymbiotické události hrály v evoluci eukaryot, zejména v kontextu nedávných genomických analýz, které naznačují možné alternativní teorie vzniku těchto buněk. Aktuální výzkum se tak soustředí na řešení těchto nejasností a posílení našeho porozumění komplexním biologickým procesům, které formovaly život, jak jej známe (Donoghue et al., 2023).

Teorie endosymbiózy, která navrhuje, že eukaryotické buňky vznikly ze symbiotického spojení mezi prokaryoty, se od svého vzniku setkala s širokým přijetím, ale i s řadou kontroverzí. V období 2014–2024 se objevily nové studie a analýzy, které přispěly k debatě o této teorii a významně prohloubily naše chápání symbiotických vztahů mezi organismy.

V roce 1993 Lynn Margulisová tvrdila, že endosymbióza má v evolučním procesu větší význam, než jaký většina biologů uznávala. Byla vytrvalou obhájkyňou endosymbiotické teorie a prosazovala myšlenku, že spolupráce a symbióza jsou klíčové faktory v evoluci a vzniku nových druhů. Margulisová byla rovněž známá svou kritikou neodarwinismu, který zdůrazňuje přírodní výběr a konkurenci. Místo toho prosazovala teorii, že spolupráce a symbióza jsou klíčové faktory v evoluci a vzniku nových druhů. Ve své knize *„Acquiring Genomes: A Theory*

of the *Origins of Species*“, kterou napsala se svým synem Dorionem, obhajovala myšlenku, že endosymbióza a hybridogeneze jsou hlavními mechanismy evoluce (Hampl, 2012).

V roce 2009, jako členka americké National Academy of Sciences, pomohla publikovat článek Donalda I. Williamsona v prestižním časopisu *PNAS*⁴. Tento článek tvrdil, že larvální stadium u hmyzu vzniklo hybridogenezí s drápkovci, což vyvolalo značnou kontroverzi a kritiku. Tento incident vedl k tomu, že časopis zrušil privilegium členů akademie publikovat bez standardního recenzního řízení (Hampl, 2012).

V roce 2016 publikoval Ondřej Vrtiška studii, která ukázala, že endosymbiotická teorie musí být revidována v kontextu některých eukaryotických organismů, které mitochondrie nemají. Oxymonády postrádají klasické mitochondrie, ale obsahují alternativní organely, jako jsou hydrogenozomy a mitozomy. Hydrogenozomy, které produkují ATP, a mitozomy, které ATP nevyrábějí, naznačují, že i bez klasických mitochondrií mohou buňky mít ekvivalentní funkce (Vrtiška, 2016). Ekologické aspekty těchto organismů ukazují, že jejich přítomnost či nepřítomnost mohou být adaptivní reakce na anaerobní prostředí, ve kterých některé eukaryoty žijí. V tomto prostředí mohou organely jako hydrogenozomy, které mají odlišnou funkční strukturu než mitochondrie, poskytnout alternativní řešení pro syntézu klíčových proteinových kofaktorů. Tento výzkum ukazuje, že endosymbiotická teorie musí být flexibilní, aby se zahrнула variabilita v evoluční historii eukaryotických buněk a jejich organel (Vrtiška, 2016)

V roce 2019 publikoval mezinárodní tým vědců vedený Sergem Planesem studii zaměřenou na symbiotické vztahy mezi bakteriemi a eukaryoty v mořských mikrobiálních ekosystémech. Výzkum probíhal v rámci projektu Tara Oceans, který zkoumal globální diverzitu mikroorganismů v oceánech. Studie odhalila nové typy endosymbiotických vztahů mezi bakteriemi a různými eukaryotickými hostiteli, včetně dinoflagelátů a dalších planktonických organismů. Bylo zjištěno, že tyto vztahy jsou mnohem rozmanitější a rozšířenější, než se původně předpokládalo. Objev zahrnoval i nové symbiotické bakterie, které hrály klíčovou roli v metabolismu svých hostitelů. Tento výzkum významně přispěl k našemu chápání ekologických a evolučních procesů v mořských ekosystémech (Planes, et al., 2019).

V roce 2017 publikoval tým vedený Debashishem Bhattacharyou z Rutgersovy univerzity v časopise *PNAS*⁴ studii o unikátním případě endosymbiózy u řasy rodu *Paulinella chromatophora*. Tato řasa je výjimečná tím, že její plastidy vznikly nezávisle na klasické

⁴ Proceedings of the National Academy of Sciences

endosymbiotické události, která dala vzniknout chloroplastům u všech ostatních fotosyntetizujících eukaryot. Výzkum Bhattacharyovy skupiny ukázal, že plastidy *Paulinella* mají svůj původ v jiném druhu cyanobakterií než klasické chloroplasty, což vedlo k otázkám, zda jsou tyto plastidy výsledkem samostatné endosymbiotické události nebo zda představují další variantu téhož procesu. Tato studie vyvolala kontroverzi, protože naznačila, že endosymbióza může být běžnějším a opakujícím se jevem, než se původně předpokládalo (Bhattacharya et al., 2017). V roce 2022 publikoval tým vědců vedený opět Debashishem Bhattacharyou studii, která zkoumala evoluční původ plastidů u řas rodu *Paulinella*. Tyto řasy jsou unikátní tím, že představují nezávislý případ endosymbiotického vzniku plastidů, oddělený od klasického vzniku plastidů u rostlin a řas prostřednictvím cyanobakterií. Studie se zaměřila na genetickou analýzu a evoluční historii těchto plastidů, které pocházejí z jiného druhu cyanobakterií než plastidy v rostlinách. Výsledky ukázaly, že plastidy u *Paulinella* mají mnoho podobností s klasickými plastidy, ale zároveň vykazují unikátní genetické rysy, které naznačují nezávislou cestu evoluční adaptace. Tento objev významně přispěl k našemu chápání evoluční rozmanitosti endosymbiotických vztahů a ukázal, že endosymbióza je dynamický proces, který se může v historii života opakovat (Bhattacharya, et al., 2022).

V roce 2018 publikoval Martin Embley z Newcastle University studii v časopise *Nature Ecology & Evolution*, která navrhovala alternativní model vzniku eukaryotické buňky. Tato tzv. teorie dvou fúzí naznačovala, že místo jediné endosymbiotické události, která vedla k pohlcení proteobakterie eukaryotickou buňkou, došlo ke dvěma fúzím: první mezi archeí a proteobakterií, a druhá mezi touto protobuňkou a jiným prokaryotickým organismem. Tento model vzbudil značnou kontroverzi, protože zpochybnil dlouhodobě přijímaný model, který předpokládá pouze jednu klíčovou endosymbiotickou událost. Diskuse se soustředila na genetické důkazy a rekonstrukci evoluční historie, přičemž kritici argumentovali, že předložené důkazy nejsou dostatečně přesvědčivé pro podporu této teorie (Embley et al., 2018).

Jednou z hlavních kontroverzí je otázka, zda endosymbióza byla jediným mechanismem vzniku eukaryotických buněk. Některé nedávné výzkumy naznačují, že k rozvoji eukaryot mohly přispět i jiné mechanismy, jako například horizontální přenos genů. Například studie provedená v roce 2019 ukázala, že horizontální přenos genů mezi různými mikroorganismy může hrát významnou roli při evoluci eukaryotických buněk (Huang et al., 2013).

V roce 2021 publikoval tým vědců vedený Anou Karnkowskou, studii, která zkoumala mitochondriální endosymbiózu u různých druhů eukaryotických prvoků. Studie se zaměřila

na ztrátu mitochondrií u parazitických prvoků z rodu *Monocercomonoides*. Tento organismus byl první eukaryotou, u které bylo zjištěno, že zcela postrádá mitochondrie. Tato skutečnost přinesla zásadní otázky ohledně flexibility eukaryotických buněk a jejich závislosti na mitochondriích. Výzkum ukázal, že i bez mitochondrií jsou tyto organismy schopné přežít, což vyvolalo nové diskuse o tom, jak se eukaryotické buňky vyvíjely a adaptovaly na různé prostředí. Tento objev významně rozšířil naše chápání evoluční biologie a ukázal, jak složitá a dynamická může být endosymbiotická evoluce (Karnkowska, et al., 2016).

V roce 2022 publikovali Soh a Singham studii zaměřenou na symbiotické vztahy mezi bakteriemi a štěnicemi rodu *Cimex hemipterus*. Výzkum ukázal, že tyto hmyzí hostitelé žijí v úzké symbióze s bakteriemi, jako je *Wolbachia*, které jim poskytují esenciální živiny nezbytné pro přežití, například vitamíny skupiny B. Genomová analýza těchto symbiontů naznačuje jejich adaptaci na symbiotický způsob života, včetně známek redukce genomu. Výsledky studie rovněž ukazují, že symbiotické bakterie mohou ovlivňovat nejen fyziologii hostitele, ale také jeho citlivost na chemické látky, což má potenciální význam pro kontrolu populace těchto škůdců (Soh et al., 2022)

Další kontroverze se týká přesného mechanismu, jakým probíhaly endosymbiotické události. Nové genomické analýzy a sekvenování DNA odhalily, že některé orgány, například mitochondrie a chloroplasty, mohou mít odlišné evoluční historie a adaptace, než jaké byly dříve předpokládány. Studie z roku 2021 ukázala, že existují variace v genomických synergiích mezi hostitelskými a symbiotickými organismy, které nebyly dříve plně pochopeny (Siozios et al., 2024).

Výzkum endosymbiózy doznal významného pokroku díky zavedení molekulárních technologií, které umožnily podrobné sekvenování genomů hostitelských organismů i jejich symbiontů. Tento technologický pokrok byl klíčový pro pochopení složitosti genových výměn mezi hostiteli a symbionty, což vedlo k novým pohledům na evoluční dynamiku endosymbiotických vztahů (Valach et al., 2021). Dřívější výzkumy se opíraly především o mikroskopii, která byla limitována v podpoře teoretických hypotéz, protože mnoho endosymbiontů nelze kultivovat v laboratorních podmínkách. Molekulární metody, jako je sekvenování DNA, umožnily vědcům potvrdit některé z těchto hypotéz, zejména v souvislosti s původem eukaryotických buněk (Raval et al., 2022). Významný posun v porozumění endosymbiotickým procesům přišel i díky výzkumu o mitochondriální endosymbióze (Karnkowska et al., 2016).

Kontroverze také vyvstávají ohledně vlivu endosymbiotických událostí na evoluci rozmanitosti eukaryot. Podle některých vědců, jako je například Siozios et al., (2024), by nově objevené

endosymbiotické vztahy mohly ukazovat na komplexnější síť evolučních událostí, než jaké byly dříve rozpoznány. Tento názor staví do popředí otázku, zda tradiční modely endosymbiózy dostatečně vysvětlují evoluční diverzitu, kterou vidíme dnes.

V roce 2023 byla v časopise *Nature Communications* týmem, který vedla Christa Schleper z Vídeňské univerzity, publikována kontroverzní studie. Zabývala se možným původem eukaryotických organel u archeí. Schleper a její tým navrhly, že některé organely, jako jsou peroxizomy, mohly vzniknout prostřednictvím endosymbiózy mezi archeí a jinými prokaryoty. Tento názor byl kontroverzní, protože převládající teorie do té doby považovaly vznik peroxizomů za výsledek spíše vnitřní evoluce eukaryotických buněk než prostřednictvím endosymbiotických vztahů. Studie vyvolala debatu o tom, zda by měl být koncept endosymbiózy rozšířen na širší spektrum organel, než se původně předpokládalo (Rodrigues-Oliveira et al., 2023).

Nový model pro evoluci plastidů se stal středem intenzivního studia a diskuse. Sladkovodní améba, *Paulinella chromatophora*, obsahuje dvě fotosyntetické inkluze zvané chromatofory. Přestože chromatofory jasně pocházejí z volně žijících sinic, nemohou přežít mimo svého hostitele améby. Rozdělení a rozdělení těchto těl odráží vysoce regulovaný proces, který je pravděpodobně řízen hostitelem. Údaje o sekvenci genomu odhalily, že stejně jako mnoho dlouhodobých endosymbiontů ztratil genom chromatoforu četné geny. Jeho velikost genomu je pouze přibližně 1 Mb, tedy mnohem menší než typický genom sinic, který má přibližně 3 Mb). Bylo zjištěno, že se několik desítek genů odvozených z chromatoforů přesunulo do genomu hostitele améby, zjevně před nějakou dobou, protože základní složení genů se nyní podobá složení hostitele. Mnoho z těchto genů kóduje proteiny, které se účastní fotosyntézy a jsou importovány zpět do chromatoforu. V tomto smyslu chromatofor splňuje dvě, často citovaná kritéria pro stav organely: přenos genu do jádra hostitele a import proteinů kódovaných hostitelem zpět do organely. To narušuje názor, že chloroplasty se vyvinuly jen jednou, nebo alespoň zpochybňuje jakýkoli jasný rozdíl mezi endosymbionty a organelami (Wernegreenová, 2012).

Tyto výzkumy z období 2016–2024 nejen prohloubily naše chápání endosymbiotických vztahů, ale také ukázaly, jak rozmanité a komplexní mohou být symbiotické vztahy mezi různými organismy. Díky moderním metodám genomické analýzy a pokročilým výzkumným projektům jsme dnes schopni lépe porozumět tomu, jak endosymbióza ovlivňuje evoluci, ekologii a biologii života na Zemi.

Z výše uvedených aktuálních výzkumů a kontroverzí je možné konstatovat, že hlavně v období mezi lety 2017 a 2024 došlo k významným pokrokům v oblasti výzkumu endosymbiózy, které zásadně ovlivnily naše porozumění této klíčové biologické teorii. Od roku 2012 se pohled na endosymbiotickou teorii výrazně rozvinul. Zatímco teorie, jak ji původně formulovala Lynn Margulisová, stále představuje klíčový model pro vznik eukaryotických buněk, nové výzkumy přinesly komplexnější pohled. Moderní genomové analýzy a pokroky v technologii ukázaly, že endosymbióza může mít více než jednu klíčovou událost a že různé organely mohou mít odlišné evoluční historie. Nové studie například naznačují, že plastidy v některých eukaryotech, jako jsou řasy *Paulinella*, vznikly nezávisle na klasických endosymbiotických událostech. Kromě toho se objevily alternativní teorie jako model dvou fúzí, který zpochybňuje jednorázovou endosymbiotickou událost. Tyto pokroky ukazují, že endosymbióza je dynamický a komplexní proces, který stále vyžaduje další zkoumání a aktualizaci našich teoretických rámců.

Závěr

Endosymbióza, proces, při kterém jeden organismus žije uvnitř jiného v oboustranně prospěšném vztahu, je klíčovým faktorem, který zásadně ovlivnil život na Zemi. Tento proces měl zásadní vliv na ekologickou dynamiku a evoluci různých organismů, což mělo hluboké důsledky pro biodiverzitu a ekosystémy.

Jedním z hlavních ekologických přínosů endosymbiózy je schopnost hostitelských organismů přizpůsobit se extrémním podmínkám.

Endosymbióza představuje klíčový evoluční mechanismus, který sehrál zásadní roli při vzniku komplexních eukaryotických buněk. Díky ní došlo ke vzniku mitochondrií a chloroplastů – organel umožňujících efektivní využití kyslíku a fotosyntézu. Tento evoluční milník otevřel cestu ke vzniku složitých organismů a rozvoji rozsáhlých ekosystémů. Endosymbióza rovněž podpořila vznik nových ekologických nik a adaptací, což vedlo k větší diverzitě a ekologické stabilitě v různorodých prostředích. Typickým příkladem jsou symbiotické mikroorganismy u některých druhů hmyzu, které umožňují rozklad složitých polysacharidů, jako je celulóza, a tím podporují jejich ekologický úspěch.

Kromě ekologických dopadů přinesla endosymbióza také zásadní genetické inovace. Horizontální přenos genů mezi prokaryoty a eukaryoty vedl k vytvoření nových biochemických funkcí a struktur, což přispělo ke genetické a funkční diverzitě organismů. Fotosyntetičtí endosymbionti se postupně integrovali do hostitelských buněk a vytvořili specifické intracelulární kompartmenty, které zajišťují důležité buněčné procesy.

Současný výzkum endosymbiózy ukazuje, že tento proces nejen přispěl k rozvoji složitých organismů, ale také podporoval evoluční inovace a diverzifikaci. Například eukaryotičtí fotosyntetičtí endosymbionti se integrovali do různých hostitelských buněk, což vedlo k vzniku nových biochemických funkcí a kompartmentů pro plnění specifických úkolů. Endosymbiotické vztahy také představují důležitý zdroj genetické inovace, což je patrné z horizontálního přenosu genů mezi prokaryoty a eukaryoty.

Výzkum endosymbiózy se neustále vyvíjí, přičemž nové technologie, jako je sekvenování genomů, umožnily lepší porozumění komplexním interakcím mezi hostiteli a jejich symbionty. Například studie z let 2017 až 2024 odhalily nové aspekty endosymbiotických vztahů, včetně unikátních případů, jako jsou plastidy u řas rodu *Paulinella* či ztráta mitochondrií u parazitických prvoků. Tyto objevy vedly k novým diskusím o variabilitě a evoluční historii endosymbiotických událostí.

Kontroverze v současném výzkumu zahrnují otázky ohledně jedinečnosti endosymbiotických událostí a alternativních mechanismů vzniku eukaryotických buněk. Například teorie dvou fúzí, která navrhuje, že eukaryotické buňky vznikly z fúze mezi archea a proteobakteriemi, vyvolala diskusi o rozsahu a povaze endosymbiotických událostí. Také existují debaty o přesném mechanismu endosymbiotických událostí a jejich vlivu na genomickou strukturu organel.

Nový pohled na endosymbiózu ukazuje, že její význam v evoluci a ekologii je mnohem komplexnější, než se dříve předpokládalo. Endosymbióza pouze neumožnila vznik komplexních eukaryotických buněk, ale také poskytla klíčové ekologické výhody, jako je adaptace na extrémní prostředí či efektivní využívání živin. Nové studie ukazují, že endosymbiotické vztahy mohou vznikat opakovaně a v různých formách, což přispívá k evoluční diverzitě a stabilitě ekosystémů. Tento dynamický proces ovlivňuje nejen rozvoj nových organismů, ale i jejich ekologické role a přežití v proměnlivých podmínkách.

Přestože jsme se během posledních padesáti osmi let od publikace článku Margulisové z roku 1967 dozvěděli o původu mitochondrií a plastidů a o jejich roli v eukaryogenezi hodně, stále zůstává mnoho neznámého. Obzvláště složitým úkolem je objasnit původ většiny proteinů mitochondrií a plastidů, které se pravděpodobně nevyvinuly z α -proteobakterií nebo cyanobakterií. Ačkoli uznáváme, že mitochondrie a plastidy jsou přímými evolučními produkty bakteriální endosymbiózy, zároveň víme, že jsou to mozaikové organely s komponentami a funkcemi pocházejícími z různých zdrojů. Margulisová po celou svou kariéru zdůrazňovala, že symbióza byla klíčová pro vznik organel a celkovou eukaryogenezi, i když možná ne v tak rozsáhlé a univerzální roli, jakou původně předpokládala.

Endosymbióza zůstává klíčovým tématem v biologii, které formovalo vývoj života na Zemi a jeho ekologickou dynamiku. Pokračující výzkum a nové objevy stále prohlubují naše chápání tohoto fascinujícího procesu a jeho role v evoluci a ekologii.

Zdroje

ALBERTS B., JOHNSON A., LEWIS J., et al. Molecular Biology of the Cell. 4th edition. *New York: Garland Science*. 2002. The Mitochondrion.

<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK26894/>

ALBERTS B., JOHNSON A., LEWIS J., et al. Molecular Biology of the Cell. 6th edition. *New York: Garland Science*. 2014. ISBN: 978-0815344322.

ANDERSSON S.G.E., ZOMORODIPOUR A., ANDERSSON J.O. et al. The genome sequence of *Rickettsia prowazekii* and the origin of mitochondria. *Nature*. 1998;396(6707):133-140. ISSN 0028-0836. DOI:10.1038/24094

ANDERSSON J.O. Lateral gene transfer in eukaryotes. *Cellular and Molecular Life Sciences*. 2005;62(11):1182-1197. ISSN 1420-682X. DOI:10.1007/s00018-005-4539-z

ARCHIBALD J.M. Endosymbiosis and Eukaryotic Cell Evolution. *Current Biology*. 2015;25(19):R911-R921. ISSN 09609822. DOI:10.1016/j.cub.2015.07.055

ARORA J., KINJO Y., ŠOBOTNÍK J., et al. The functional evolution of termite gut microbiota. *Microbiome*. 2022;10(1):78. ISSN 2049-2618. DOI:10.1186/s40168-022-01258-3

BAKER A.C. Flexibility and specificity in coral-algal symbiosis: diversity, ecology, and biogeography of Symbiodinium. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2003; 34(1):661-689. DOI:10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132417

BAKER D.M., FREEMAN C.J., WONG J.C.Y., FOGEL M.L., KNOWLTON N. Climate change promotes parasitism in a coral symbiosis. *The ISME Journal*. 2018;12(3):921-930. DOI:10.1038/s41396-018-0046-8

BLATTNER F.R., PLUNKETT G. 3rd, BLOCH C.A., et al. The complete genome sequence of *Escherichia coli* K-12. *Science*. 1997;277(5331):1453-1462.

DOI:10.1126/science.277.5331.1453

BOCK R., TIMMIS J.N. Reconstructing evolution: gene transfer from plastids to the nucleus. *Bioessays*. 2008;30(6):556-566. ISSN 0265-9247. DOI:10.1002/bies.20761

Boundless. General Biology. *LibreTexts*, 2025. Kapitola 23.1C: Endosymbiosis and the Evolution of Eukaryotes.

[https://bio.libretexts.org/Bookshelves/Introductory_and_General_Biology/General_Biology_\(](https://bio.libretexts.org/Bookshelves/Introductory_and_General_Biology/General_Biology_()

Boundless)/23%3A_Protists/23.01%3A_Eukaryotic_Origins/23.1C%3A_Endosymbiosis_and_the_Evolution_of_Eukaryotes

Boundless. General Biology. *LibreTexts*, 2025. Kapitola 23.1E: The Evolution of Plastids. [https://bio.libretexts.org/Bookshelves/Introductory_and_General_Biology/General_Biology_\(Boundless\)/23%3A_Protists/23.01%3A_Eukaryotic_Origins/23.1E%3A_The_Evolution_of_Plastids](https://bio.libretexts.org/Bookshelves/Introductory_and_General_Biology/General_Biology_(Boundless)/23%3A_Protists/23.01%3A_Eukaryotic_Origins/23.1E%3A_The_Evolution_of_Plastids)

BOWLES T.M., JACKSON L.E., CAVAGNARO T.R. Mycorrhizal fungi enhance plant nutrient acquisition and modulate nitrogen loss with variable water regimes. *Global Change Biology*. 2018;24(1):e171-e182. ISSN 1354-1013. DOI:10.1111/gcb.13884

BURGER G., GRAY M.W., LANG B.F. Mitochondrial genomes: anything goes. *Trends in Genetics*. 2003;19(12):709-716. ISSN 0168-9525. DOI:10.1016/j.tig.2003.10.012

BURGER G., GRAY M.W., LANG B.F. Strikingly bacteria-like and gene-rich mitochondrial genomes throughout jakobid protists. *Genome Biology and Evolution*. 2013;5(2):418-438. ISSN 1759-6653. DOI:10.1093/gbe/evt008

COOPER G.M. The Cell: A Molecular Approach. 2nd edition. *Sunderland (MA): Sinauer Associates*. 2000. Mitochondria. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK9896/>

ČEPIČKA I., KOLÁŘ F., SYNEK P. Mutualismus: vzájemně prospěšná symbióza: biologická olympiáda 2007–2008, 42. ročník: přípravný text pro kategorie A, B. 1. vydání. *Praha: Národní institut dětí a mládeže MŠMT ČR*, 2007;87. ISBN 978-80-86784-50-2

DAHMS C., BRODOEHL S., WITTE O.W., KLINGNER C.M. The importance of different learning stages for motor sequence learning after stroke. *Human Brain Mapping*. 2020;41(1):270-286. ISSN 1065-9471. DOI:10.1002/hbm.24793

DE DUVE C. The origin of eukaryotes: a reappraisal. *Nature Reviews Genetics*. 2007;8(5):395-403. ISSN 1471-0056. DOI:10.1038/nrg2071

DOBROGOJSKI J., ADAMIEC M., LUCIŃSKI R. The chloroplast genome: a review. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2020;42(98). DOI: 10.1007/s11738-020-03089-x

DONOGHUE P.C.J., KAY C., SPANG A., et al. Defining eukaryotes to dissect eukaryogenesis. *Current Biology*. 2023;33(17):R919-R929. DOI:10.1016/j.cub.2023.07.048

DOOLITTLE W.F. You are what you eat: a gene transfer ratchet could account for bacterial genes in eukaryotic nuclear genomes. *Trends in Genetics*. 1998;14(8):307-311. ISSN 01689525. DOI:10.1016/s0168-9525(98)01494-2

DOUGLAS A.E. Nutritional interactions in insect-microbial symbioses: aphids and their symbiotic bacteria Buchnera. *Annual Review of Entomology*. 1998;43:17-37. ISSN 0066-4170. DOI:10.1146/annurev.ento.43.1.17

DOUGLAS A.E. The microbial dimension in insect nutritional ecology. *Functional Ecology*. 2009;23(1):38-47. DOI:10.1111/j.1365-2435.2008.01442.x

DOUGLAS A.E., SMITH D.C. Are endosymbioses mutualistic? *Trends in Ecology & Evolution*. 1989;4(11):350-352. ISSN 0169-5347. DOI:10.1016/0169-5347(89)90090-6

DUNNING HOTOPP J.C., CLARK M.E., OLIVEIRA D.C., et al. Widespread lateral gene transfer from intracellular bacteria to multicellular eukaryotes. *Science*. 2007;317(5845):1753-1756. ISSN 0036-8075. DOI:10.1126/science.1142490

EGAN A.N., SCHLUETER J., SPOONER D.M. Applications of next-generation sequencing in plant biology. *American Journal of Botany*. 2012;99(2):175-185. ISSN 0002-9122. DOI:10.3732/ajb.1200020

GARG S., ZIMORSKI V., MARTIN W.F. Endosymbiotic Theory. In: Encyclopedia of Evolutionary Biology. Elsevier, 2016;1:511-517. ISBN 9780128004265. DOI:10.1016/B978-0-12-800049-6.00191-8.

GRAY M.W. Mitochondrial evolution. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*. 2012;4(9):a011403. ISSN 1943-0264. DOI:10.1101/cshperspect.a011403

GRAY M.W. Lynn Margulis and the endosymbiont hypothesis: 50 years later. *Molecular Biology of the Cell*. 2017;28(10):1285-1287. ISSN 1059-1524. DOI:10.1091/mbc.E16-07-0509

GRAY M.W., BURGER G., LANG B.F. Mitochondrial evolution. *Science*. 1999;283(5407):1476-1481. ISSN 0036-8075. DOI:10.1126/science.283.5407.1476

GRAZIEWICZ M.A., LONGLEY M.J., COPELAND W.C. DNA polymerase gamma in mitochondrial DNA replication and repair. *Chemical Reviews*. 2006;106(2):383-405. DOI:10.1021/cr040463d

HAMPL V. Kontroverzní a nebojácná dáma. *Vesmír*. 2012;91(2):103–105. ISSN 0042-4544. <https://vesmir.cz/cz/casopis/archiv-casopisu/2012/cislo-2/kontroverzni-nebojacna-dama.html>.

HOFFMEISTER M., MARTIN W. Interspecific evolution: microbial symbiosis, endosymbiosis and gene transfer. *Environmental Microbiology*. 2003;5(8):641-649. ISSN 1462-2920. DOI:10.1046/j.1462-2920.2003.00454.x

HOWE C.J., BARBROOK A.C., NISBET R.E., LOCKHART P.J., LARKUM A.W. The origin of plastids. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. 2008;363(1504):2675-2685. ISSN 0962-8436. DOI:10.1098/rstb.2008.0050

HRADILÍK J. Rostlinné explantáty. *V Brně: Mendelova zemědělská a lesnická univerzita*. 2005. ISBN 80-7157-915-7

HUANG J., YUE J. Horizontal gene transfer in the evolution of photosynthetic eukaryotes. *Journal of Systematics and Evolution*. 2013;51(1):13–29. ISSN 1674-4918. DOI:10.1111/j.1759-6831.2012.00237.x

HUDÁK, J., Chloroplasty – zelené organely. *Živa*. 2010;58(3):107

JARVIS P., LÓPEZ-JUEZ E. Biogenesis and homeostasis of chloroplasts and other plastids [published correction appears in *Nat Rev Mol Cell Biol*. 2014 Feb;15(2):147]. *Nature Reviews. Molecular Cell Biology*. 2013;14(12):787-802. DOI:10.1038/nrm3702

JURČÁK J. Základní praktikum z botanické mikrotechniky a rostlinné anatomie. 2. vydání. *Olomouc: Univerzita Palackého*. 2001. ISBN 80-244-0368-4

KAISER G. Microbiology. *LibreTexts*. 2025. Kapitola 7.8: The Endosymbiotic Theory. <https://bio.libretexts.org>

KARNKOWSKA A., VACEK V., ZUBÁČOVÁ Z., et al. A Eukaryote without a Mitochondrial Organelle. *Current Biology*. 2016;26(10):1274-1284. ISSN 0960-9822. DOI:10.1016/j.cub.2016.03.053

KEELING P.J., BURKI F. Progress towards the Tree of Eukaryotes. *Current Biology*. 2019;29(16):R808-R817. DOI:10.1016/j.cub.2019.07.031

KLASSON L., KAMBRIS Z., COOK P.E., WALKER T., SINKIS S.P. Horizontal gene transfer between Wolbachia and the mosquito *Aedes aegypti*. *BMC Genomics*. 2009;10(1):33. ISSN 1471-2164. DOI:10.1186/1471-2164-10-33

- KOOLMAN J., RÖHM K.-H. Barevný atlas biochemie. Překlad 4. německého vydání. *Praha: Grada*, 2012:512. ISBN 978-80-247-2977-0
- KOSTYGOV A.Y., DOBÁKOVÁ E., GRYBCHUK-IEREMENKO A., et al. Novel Trypanosomatid-Bacterium Association: Evolution of Endosymbiosis in Action. *mBio*. 2016;7(2):e01985. ISSN 2161-2129. DOI:10.1128/mBio.01985-15
- KUCIEL J., URBAN T. Principy genetiky. *Brno: Mendelova univerzita v Brně*. 2016. ISBN 978-80-7509-385-1
- KUME A., AKITSU T., NASAHARA K. N. Why is chlorophyll b only used in light-harvesting systems? [published correction appears in *J Plant Res*. 2019 May;132(3):457. doi:10.1007/s10265-019-01104-y]. *Journal of Plant Research*. 2018;131(6):961-972. ISSN 0918-9440. DOI:10.1007/s10265-018-1052-7
- KUTÍK J. Plastidy. *Vesmír*. 2019;98(9):518. ISSN 0044-4812.
<https://vesmir.cz/cz/casopis/archiv-casopisu/2019/cislo-9/plastidy.html>.
- KUTÍK J. Stromuly chloroplastů. *Vesmír*. 2024;103(3):126–127. ISSN 1214-4029.
<https://vesmir.cz/cz/casopis/archiv-casopisu/2024/cislo-3/stromuly-chloroplastu.html>.
- LANE N. The Vital Question: Energy, Evolution, and the Origins of Complex Life. *New York: W. W. Norton & Company*. 2015:368. ISBN 978-0393088816.
- MARGULIS L. Symbiosis in Cell Evolution: Life and Its Environment on the Early Earth. *San Francisco: W. H. Freeman*. 1981:419. ISBN 978-0716712565.
- MARGULIS L. Symbiosis in Cell Evolution: Microbial Communities in the Archean and Proterozoic Eons. 2nd illustrated edition. *New York: Freeman*, 1993:452. ISBN 0716770288.
- MARGULIS L., CHAPMAN M., GUERRERO R., HALL J. The last eukaryotic common ancestor (LECA): acquisition of cytoskeletal motility from aerotolerant spirochetes in the Proterozoic Eon. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2006;103(35):13080-13085. ISSN 0027-8424. DOI:10.1073/pnas.0604985103
- MARTIN W.F., GARG S., ZIMORSKI V. Endosymbiotic theories for eukaryote origin. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 2015;370(1678):20140330. ISSN 0962-8436. DOI:10.1098/rstb.2014.0330

- McCUTCHEON J.P., MORAN N.A. Extreme genome reduction in symbiotic bacteria. *Nature Reviews. Microbiology*. 2011;10(1):13-26. ISSN 1740-1526. DOI:10.1038/nrmicro2670
- McFADDEN, G.I. Primary and secondary endosymbiosis and the origin of plastids. *Journal of Phycology*. 2001;37(6):951–959. DOI:10.1046/j.1529-8817.2001.01126.x
- McFADDEN, G.I. Origin and evolution of plastids and photosynthesis in eukaryotes. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*. 2014;6(4):a016105. ISSN 1943-0264. DOI:10.1101/cshperspect.a016105
- MERESCHKOWSKY K.S. Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Symbiogenese, einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen. *Biologisches Zentralblatt*, 1910;30:278–288
- MOLINA J., HAZZOURI K.M., NICKRENT D., et al. Possible loss of the chloroplast genome in the parasitic flowering plant *Rafflesia lagascae* (Rafflesiaceae). *Molecular Biology and Evolution*. 2014;31(4):793-803. ISSN 1537-1719. DOI:10.1093/molbev/msu051
- MORAN N.A. Microbial minimalism: genome reduction in bacterial pathogens. *Cell*. 2002;108(5):583-586. DOI:10.1016/s0092-8674(02)00665-7
- MORAN N.A., CHONG R.A. Endosymbióza. (In: PFENNIG, K., ed. Oxford Bibliography in Evolutionary Biology). *New York: Oxford University Press*. 2018. DOI:10.1093/obo/9780199941728-0114
- NIKOH N., TANAKA K., SHIBATA F., et al. Wolbachia genome integrated in an insect chromosome: evolution and fate of laterally transferred endosymbiont genes. *Genome Research*. 2008;18(2):272-280. ISSN 1088-9051. DOI:10.1101/gr.7144908
- NOUTAHI E., CALDERON V., BLANCHETTE M., EL-MABROUK N., LANG B.F. Rapid Genetic Code Evolution in Green Algal Mitochondrial Genomes. *Molecular Biology and Evolution*. 2019;36(4):766-783. ISSN 0737-4038. DOI:10.1093/molbev/msz016
- NOVÁK VANCLOVÁ A., NOVÁK L. Kdo ztrácí, nalézá! Život bez semiautonomních organel. *Živa*. 2018;66(1):26–28. ISSN 0044-4812. <https://ziva.avcr.cz>
- OBORNÍK M., Endosymbióza jako akcelerátor evoluce. *Živa*. 2009;57(2):50–52. ISSN 0044-4812. <https://ziva.avcr.cz>

PANDE S., SHITUT S., FREUND L., et al. Metabolic cross-feeding via intercellular nanotubes among bacteria. *Nature Communications*. 2015;6:6238. DOI:10.1038/ncomms7238

PLANES S., ALLEMAND D., AGOSTINI S., et al. The Tara Pacific expedition-A pan-ecosystemic approach of the "-omics" complexity of coral reef holobionts across the Pacific Ocean. *PLoS Biology*. 2019;17(9):e3000483. DOI:10.1371/journal.pbio.3000483

PLAXTON W.C. Leucoplast Isolation and Subfractionation. *Methods in Molecular Biology*. 2017;1511:73-81. doi:10.1007/978-1-4939-6533-5_6

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA UP. Energie z mitochondrií a chloroplastů. *Olomouc: Univerzita Palackého v Olomouci*. 2024.

https://www.prf.upol.cz/fileadmin/userdata/PrF/katedry/kbb/Dokumenty/Materialy_k_vyuce/BB1P/BB1-9PR_2018.pdf

RAVAL P.K., GARG S.G., GOULD S.B. Endosymbiotic selective pressure at the origin of eukaryotic cell biology. *Elife*. 2022;11:e81033. ISSN 2050-084X. DOI:10.7554/eLife.81033

RAVEN J.A., ALLEN J.F. Genomics and chloroplast evolution: what did cyanobacteria do for plants? *Genome Biology*. 2003;4(3):209. DOI:10.1186/gb-2003-4-3-209

RODRIGUES-OLIVEIRA T., WOLLWEBER F., PONCE-TOLEDO R.I., et al. Actin cytoskeleton and complex cell architecture in an Asgard archaeon. *Nature*. 2023;613(7943):332-339. ISSN 0028-0836. DOI:10.1038/s41586-022-05550-y

SCHLACHT A., HERMAN E.K., KLUTE M.J., FIELD M.C., DACKS J.B. Missing pieces of an ancient puzzle: evolution of the eukaryotic membrane-trafficking system. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*. 2014;6(10):a016048. ISSN 1943-0264. DOI:10.1101/cshperspect.a016048

SCHWARZ T.L. Mitochondrial trafficking in neurons. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*. 2013;5(6):a011304. DOI:10.1101/cshperspect.a011304

SIOZIOS S., NADAL-JIMENEZ P., AZAGI T., et al. Genome dynamics across the evolutionary transition to endosymbiosis. *Current Biology*. 2024;34(24):5659-5670.e7. DOI:10.1016/j.cub.2024.10.044

SOH L.S., VEERA SINGHAM G. Bacterial symbionts influence host susceptibility to fenitrothion and imidacloprid in the obligate hematophagous bed bug, *Cimex hemipterus*. *Scientific Reports*. 2022;12(1):4919. ISSN 2045-2322. DOI:10.1038/s41598-022-09015-0

STAEHELIN L.A. Chloroplast structure: from chlorophyll granules to supra-molecular architecture of thylakoid membranes. *Photosynthesis Research*. 2003;76(1-3):185-196. ISSN 0166-8595. DOI:10.1023/A:1024994525586

SUN T., YUAN H., CAO H., YAZDANI M., TADMOR Y., LI L. Carotenoid Metabolism in Plants: The Role of Plastids. *Molecular Plant*. 2018;11(1):58-74. ISSN 1674-2052. DOI:10.1016/j.molp.2017.09.010

ŠKALOUD P. Chloroplasty řas v konfokálním mikroskopu. *Živa*. 2007;55(1):2–5. ISSN 0044-4812. <https://www.cas.cz/ziva>

TILLER N., BOCK R. The translational apparatus of plastids and its role in plant development. *Molecular Plant*. 2014;7(7):1105-1120. DOI:10.1093/mp/ssu022

TIMMIS J.N., AYLIFFE M.A., HUANG C.Y., MARTIN W. Endosymbiotic gene transfer: organelle genomes forge eukaryotic chromosomes. *Nature Reviews Genetics*. 2004;5(2):123-135. ISSN 1471-0056. DOI:10.1038/nrg1271

VALACH M., GONZALEZ ALCAZAR J.A., SARRASIN M., LANG B.F., GRAY M.W., BURGER G. An Unexpectedly Complex Mitochondrion in *Andalucia godoyi*, a Protist with the Most Bacteria-like Mitochondrial Genome. *Molecular Biology and Evolution*. 2021;38(3):788-804. DOI:10.1093/molbev/msaa223

VAN AKEN O. Mitochondrial redox systems as central hubs in plant metabolism and signaling. *Plant Physiology*. 2021;186(1):36-52. ISSN 0032-0889. DOI:10.1093/plphys/kiab101

VOTRUBOVÁ O. Anatomie rostlin. *Praha: Karolinum*. 2017. ISBN 978-80-246-3247-6

VRTIŠKA O. Dějiny buněčných elektrárén. *Vesmír*. 2016;95(6):354. ISSN 1214-4029. <https://vesmir.cz/cz/casopis/archiv-casopisu/2016/cislo-6/dejiny-bunecnych-elektaren.html>

WERNEGREEN J.J. Endosymbiosis. *Current Biology*. 2012;22(14):R555-R561. ISSN 0960-9822. DOI:10.1016/j.cub.2012.06.010

WISE R.R. The diversity of plastid form and function. [In: WISE R.R., HOOBER J.K. (eds). *The Structure and Function of Plastids*]. *Dordrecht: Springer: Advances in Photosynthesis and Respiration*. 2007;23:3–26. ISBN 978-1-4020-4060-3. DOI:10.1007/978-1-4020--4061-0_1

WU D., TIAN L., HOSKIN V., DASGUPTA A. Editorial: The effects of mitochondrial dysfunction on the cell cycle. *Frontiers in Cell and Developmental Biology*. 2023;11:1303834. ISSN 2296-634X. DOI:10.3389/fcell.2023.1303834

ZHAXYBAYEVA O., GOGARTEN J.P., CHARLEBOIS R.L., DOOLITTLE W.F., PAPKE R.T. Phylogenetic analyses of cyanobacterial genomes: quantification of horizontal gene transfer events. *Genome Research*. 2006;16(9):1099-1108. ISSN 1088-9051. DOI:10.1101/gr.5322306

ZIMORSKI V., KU C., MARTIN W.F., GOULD S.B. Endosymbiotic theory for organelle origins. *Current Opinion in Microbiology*. 2014;22:38-48. ISSN 13695274. DOI:10.1016/j.mib.2014.09.008

Odevzdáním této bakalářské práce na téma Endosymbiotická teorie: molekulární a ekologické aspekty potvrzuji, že jsem ji vypracovala pod vedením vedoucí práce samostatně za použití v práci uvedených pramenů a literatury. Prohlašuji, že jsem při tvorbě a samotném psaní práce nepoužila nástroje umělé inteligence. Umělá inteligence byla využita výhradně ke třídění velkého množství cizojazyčných, vědeckých článků, které jsem si sama vyhledala, a to pouze za účelem posouzení jejich relevance k tématu práce. Dále potvrzuji, že tato práce nebyla využita k získání jiného nebo stejného titulu.

V Praze, dne 13.4.2025