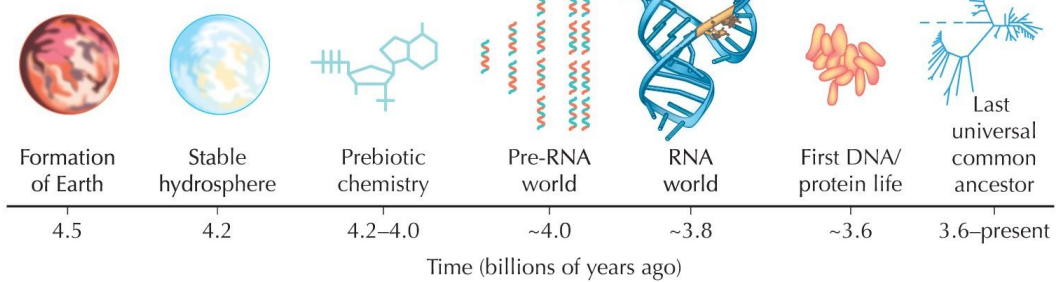
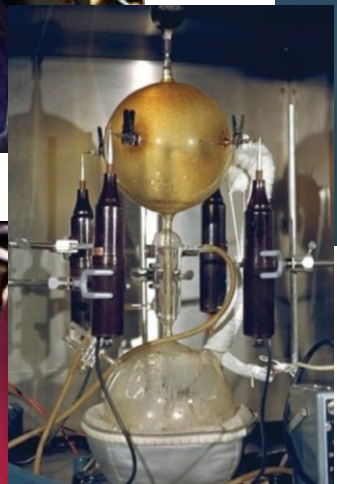
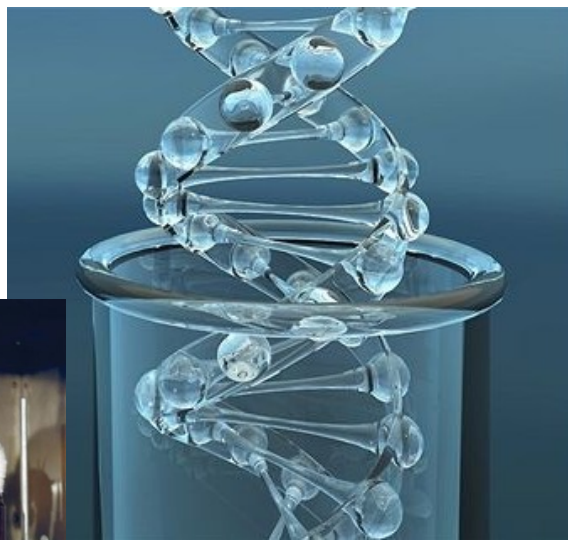
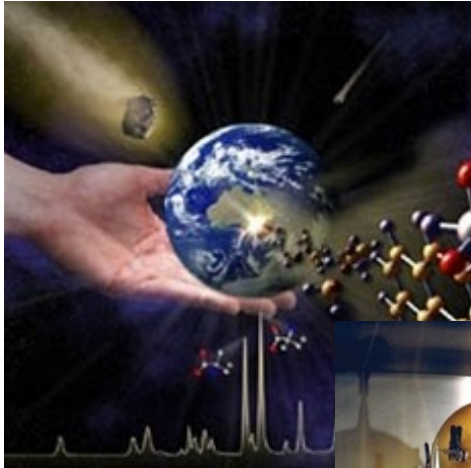


VZNIK ŽIVOTA NA ZEMI



Co je vlastně život?

definice: fenotypové
evoluční

Muller (1966): autoreprodukce
proměnlivost
dědičnost

nutná schopnost akumulace
hmoty a její organizace do
složitějších struktur

nutný
metabolismus

nutná paměť
systému

Barton et al. (2007): autoreprodukce a přírodní výběr

Problém studia vzniku života:

J. Monod: evoluční „kutilství“ (tinkering), vždy krátkodobá výhoda, nebo náhoda, nikdy dlouhodobá perspektiva × hodnocení evoluce ze zpětného pohledu, z hlediska dlouhodobých důsledků

⇒ současný život nám při řešení příliš nepomůže

kritika ze strany kreacionistů: život nikdo nedokázal vytvořit ve zkumavce

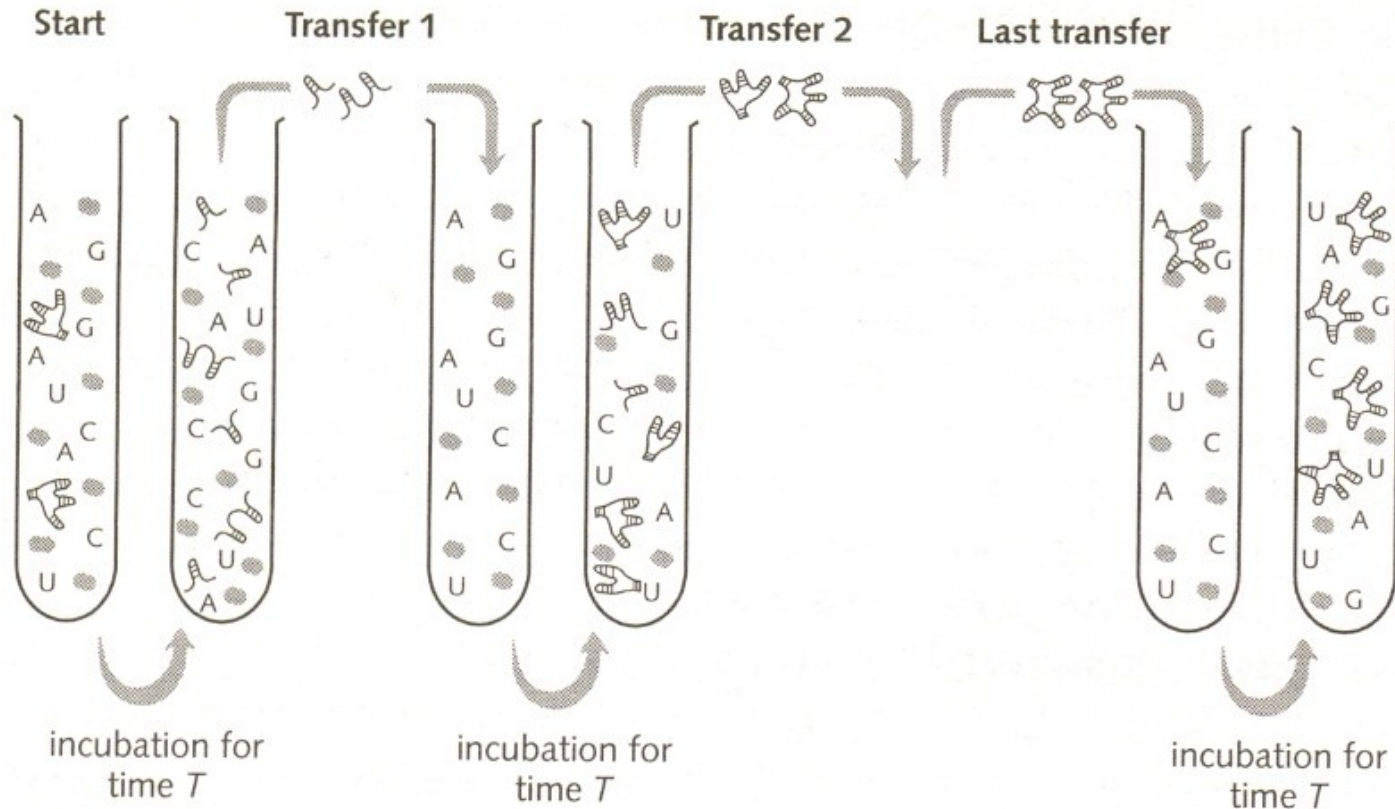
Evoluce ve zkumavce:

Sol Spiegelman (1970): evoluce RNA

RNA (templát) a replikáza bakteriofága Q β , nukleotidy



Sol Spiegelman



Evoluce ve zkumavce:

Sol Spiegelman (1970): evoluce RNA

RNA (templát) a replikáza bakteriofága Q β , nukleotidy

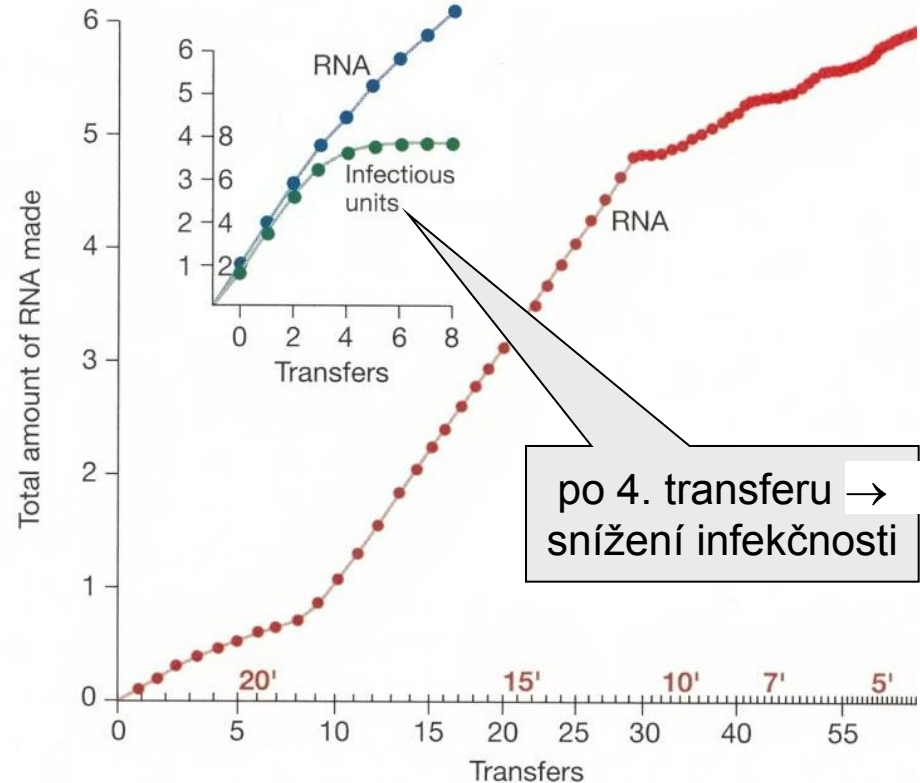
- zmenšení velikosti
- snížení schopnosti infikovat bakterii *E. coli*
- zvýšení rychlosti replikace
- ⇒ evoluce → „Spiegelmanovo monstrum“:



Sol Spiegelman

po 74. transferu 5% rozdíl v sekvenci
17% velikost ve srovnání s původní
RNA

Spiegelmanův experiment
nevysvětluje vznik života
(existence enzymu)



Kdy vznikl život?

dolní limit: nejstarší horniny
rula v Great Slave Lake (Kanada) – 4 mld.
krystaly zirkonu (Austrálie) – 4,3 mld.
některé meteority – 4,5 mld.
konec bombardování Země – ~ 4 mld.

horní limit: mikrofosilie, chemické fosilie
rohovec ve Warrawoona Group (Z Austrálie) – 3,5 mld.: podobnost
se současnými stromatolity
... dnes zpochybňováno

chemické fosilie – **kerogen** = organická hmota
tvořená rozkladem a transformací živých
organismů

Grónsko: 3.85 mld., potvrzení na základě
poměru C^{12}/C^{13}



prekambrické stromatolity
Siyeh Formation, Glacier National Park



současné stromatolity
Shark Bay, Z Austrálie

Závěr: život zřejmě vzniknul během 200 mil. let mezi 4 a 3,8 mld.

Jak vznikl život?

vznik jednoduchých organických molekul

chemická evoluce, primitivní metabolismus

vznik autoreplikace

kompartimentace a vznik buňky

vznik genetického kódu

přechod na DNA, rozdělení genotypu a fenotypu

První chemické experimenty:

1828: chlorid amonný + kyanát stříbrný + teplo → močovina
(= Wöhlerova reakce)

50. léta 19. stol.: formamid + H₂O + UV, elektřina → alanin

formaldehyd + NaOH → cukry

⇒ důkazy proti vitalismu (chemie v živých systémech fundamentálně odlišná od neživých)

Jak vznikl život?

Alexandr Ivanovič Oparin (1924)

J. B. S. Haldane (1928)

redukující atmosféra:

vodík, voda, metan, čpavek

Stanley L. Miller, Harold C. Urey (1953):

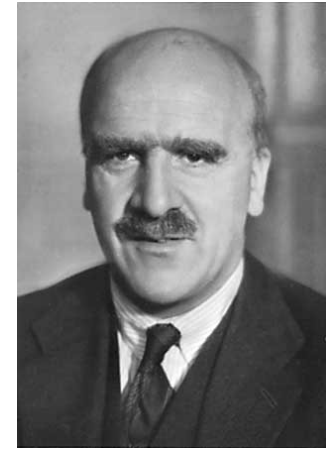
metan + čpavek + H_2 + H_2O → 10-15% uhlíku ve formě organických sloučenin

2% uhlíku → aminokyseliny, lipidy, cukry

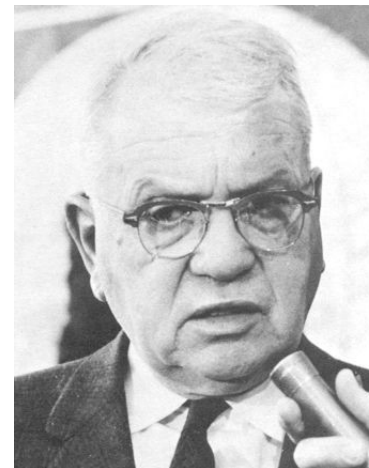
stavební součásti nukleových kyselin



A.I. Oparin



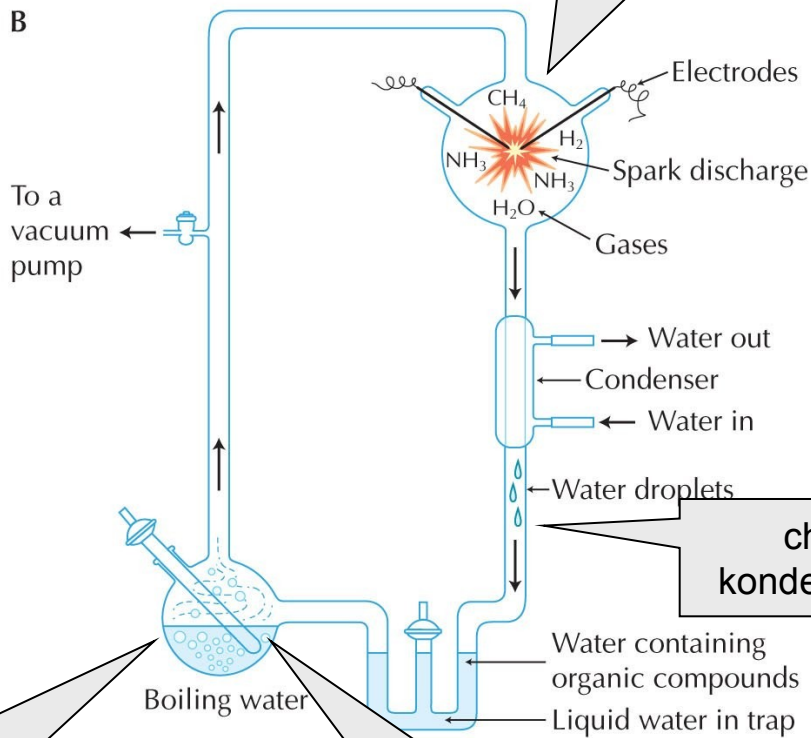
J.B.S. Haldane



H.C. Urey



S.L. Miller



„atmosférická“ část:
elektrické výboje
simulují blesky a
dodávají energii

„oceánská“ část: voda
se zahříváním odpařuje;
přidáván H_2 , CH_4 a NH_3

v „oceánu“ vznikají
organické sloučeniny

chlazení a
kondenzace plynů

Problémy:

podle současných poznatků tehdejší atmosféra méně redukující:
 CO_2 , N_2 , H_2O a další \Rightarrow výsledkem reakcí mnohem méně molekul

nebyly syntetizovány nukleotidy

fosfor v přírodě vzácný

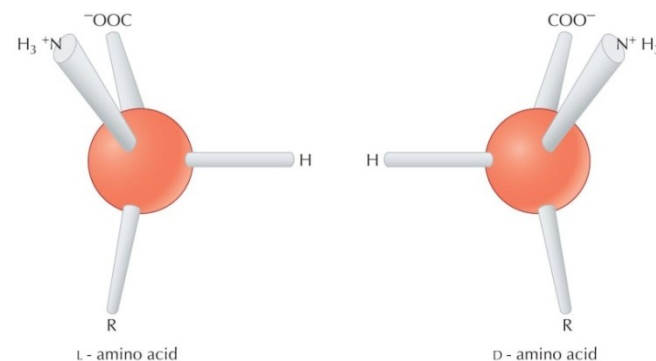
některé sloučeniny v minimálním množství

některé produkty vysoce nestabilní (např. ribóza: vznik i dalších cukrů,
které syntézu ribózy inhibují)

omezená produkce dlouhých polymerů

vznik D i L stereoizomerů AA a NA

samovolný vznik rozvětvených, nikoli lineárních lipidů



Kde vznikl život?

Darwin: „hot little pond“, prebiotická polévka

alternativy:

extraterestrický původ:

panspermie: [Svante August Arrhenius](#)

existence organických sloučenin ve vesmíru

(komety, meteority): např. meteorit z Murchisonu (1969, Austrálie): 4,6 mld.;

mnoho sloučenin jako v Millerově-Ureyho experimentu

bubliny: oblaka, mořská pěna

[Thomas Gold](#) (1970): život hluboko pod zemí

existence extremofilních archebakterií až 5 km pod povrchem



[S. A. Arrhenius](#)

hlubokomořské vývěry (hydrothermal vents) = “černí kuřáci“

Günter Wächtershäuser

místo Slunce tepelná energie

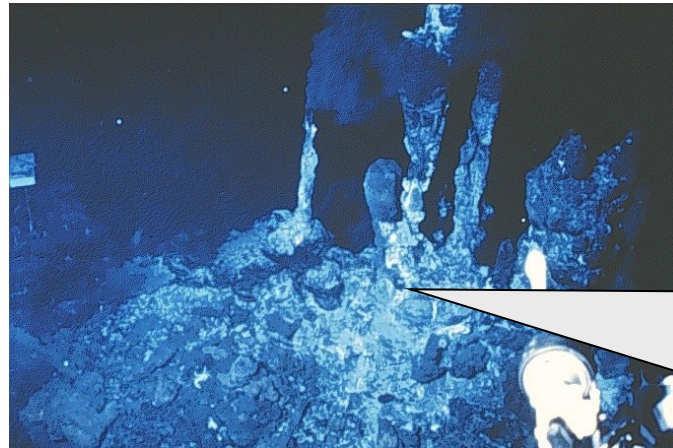
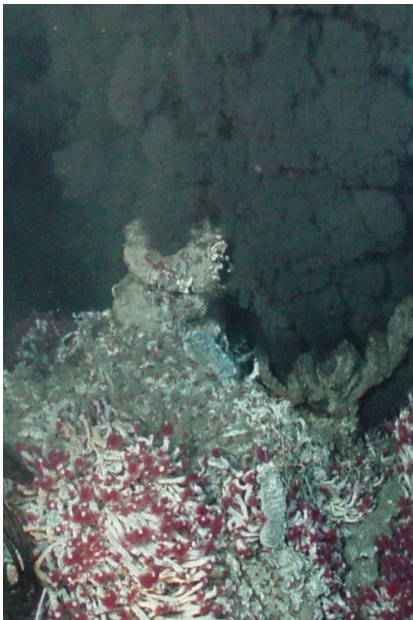
chemosyntéza: fixace uhlíku pomocí chemické energie

ochrana před UV zářením a dopady meteoritů

fixace nestabilních molekul při styku s chladnou vodou
v okolí vývěru



G. Wächtershäuser



1977: termofilní bakterie a archebakterie, třímetroví rournatci (mnohoštětinatci), mlži, hvězdice, svijonožci, přílipky, krabi, kroužkovci, krevety

G. Wächtershäuser: život na povrchu pyritu = hypotéza Fe-S světa.

„prebiotická pizza“

- podobně štěrby v jílu

na povrchu pyritu shluky molekul [2Fe-2S] nebo [4Fe-4S] → možné prekurzory ferredoxinů, pyridoxalfosfátu, folátů, a kofaktorů (NAD)

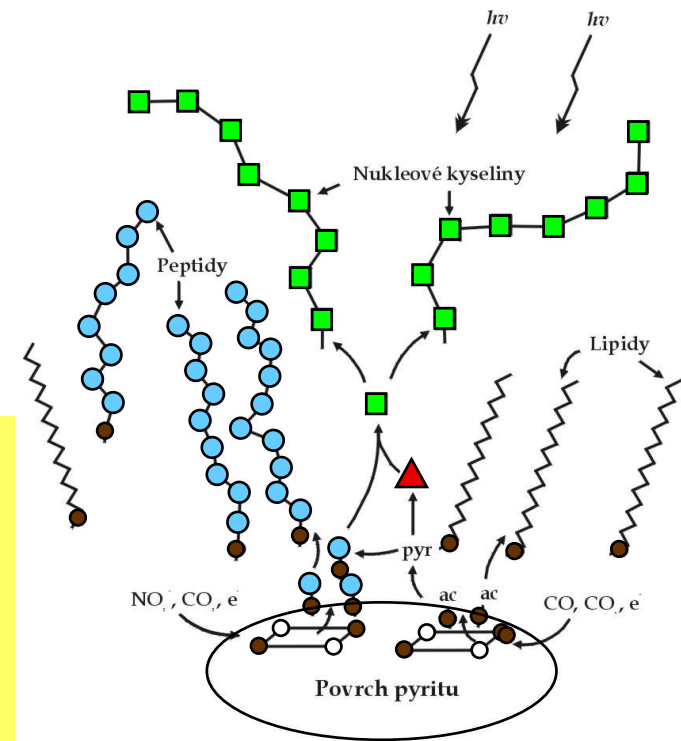
ústřední role acetyl-CoA

chemoautotrofie

alternativa: katalyzátorem krystalická voda v tenké vrstvě na povrchu hydrogenovaných nanokrystalů diamantu → snadný vznik organizovaných struktur (i pod vodou)

výhody plochého povrchu:

- termodynamika: na povrchu nižší entropie
- kinetika: vyšší pravděpodobnost srážky molekul
- dodávání iontů do reakcí (ne jíli!)
- vznik lineárních lipidů
- snadnější odstraňování molekul vody



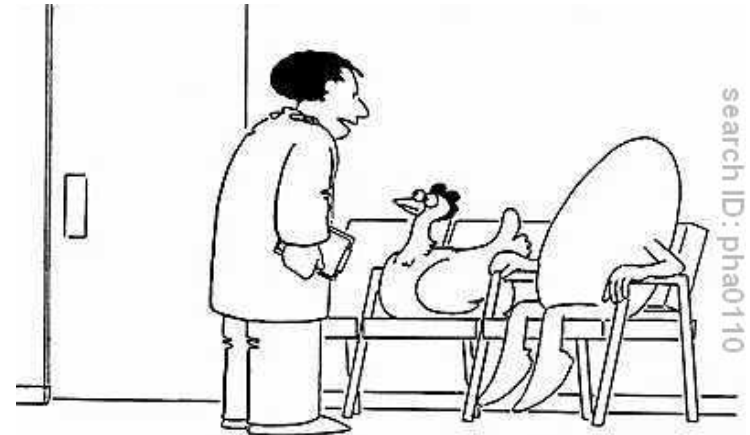
Vznik replikátorů

proteiny
DNA
RNA
jiná látka

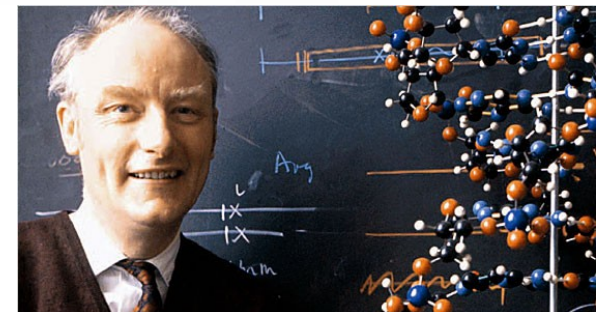
Carl Woese, Francis Crick, Leslie Orgel
(1967): dvojí role RNA: dědičnost + enzym
= **ribozym**

mnoho funkcí vzniklo velmi dávno
RNA jako „molekulární fosilie“

NAD^+ , FAD = deriváty ribonukleotidu
deoxyribonukleotidy vznikají z ribonukleotidů
 $\text{ATP} \approx$ ribonukleotid



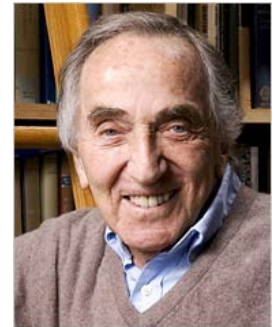
"Who was first?"



F. Crick



C. Woese



L. Orgel

Kruger et al. (1982): samosetřih intronu v pre-RNA stejnobrvého nálevníka vejcovky (*Tetrahymena*)

Zaug a Cech (1986): IVS (intervening sequence) → ribozym

Doudna a Szostak (1989): modifikace IVS → katalýza syntézy komplementárního řetězce podle vnějšího templátu – max. 40 nukleotidů, pouze 1% kompletních

Doudna (1991): ribozym o 3 podjednotkách ze sekvence *sunY* bakteriofága T4

Známé přirozené ribozymy:

peptidyl transferáza 23S rRNA

RNáza P

introny skupiny I a II

GIR branching ribozyme

leadzyme

vlásenkový ribozym (hairpin ribozyme)

hammerhead ribozyme

HDV ribozym

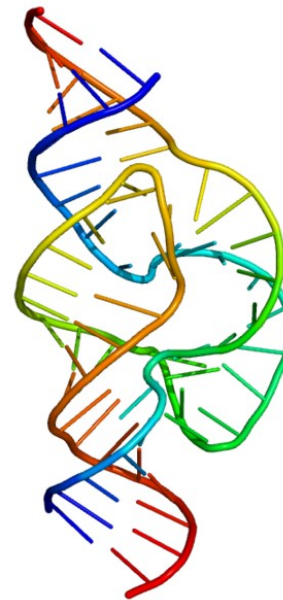
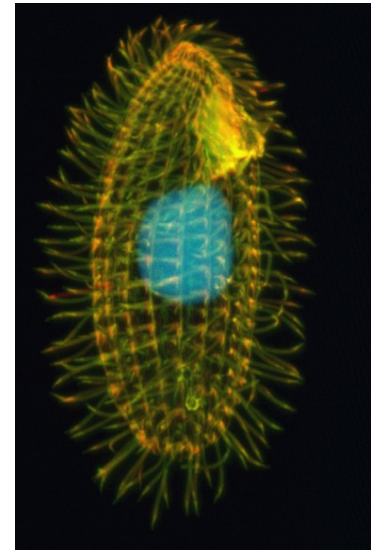
savčí CPEB3 ribozym

VS ribozym

glmS ribozym

CoTC ribozym

Tetrahymena thermophila



hammerhead ribozyme

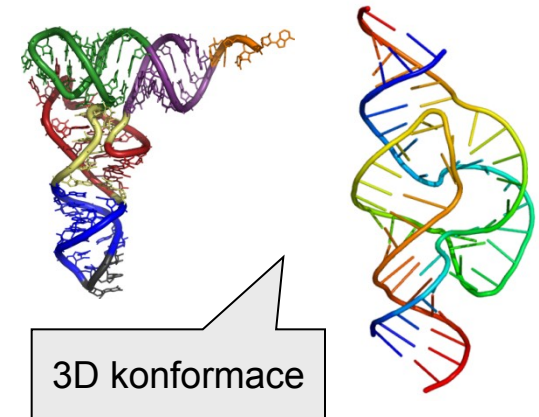
Vlastnosti RNA:

jednodušší než DNA

absence složitých opravných mechanismů

schopnost vytvářet rozmanité 3D konformace

reaktivnější než DNA (OH-skupina na 2' uhlíku)

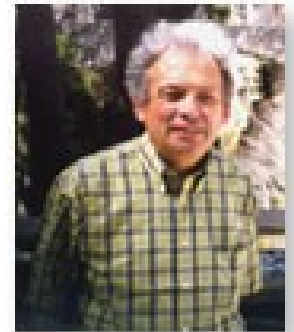


Alternativy nukleových kyselin:

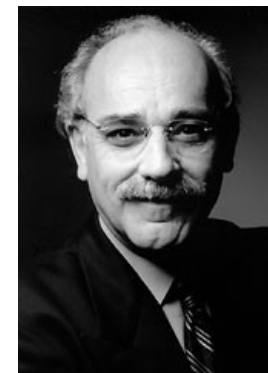
Alexander Graham Cairns-Smith: krystalický jíl jako *urgen*
– původně anorganická replikace

Julius Rebek – autoreplikace pomocí AATE
(amino adenosin triacid ester)

Ronald Breaker (2004): DNA se dokáže
chovat jako ribozymy



A.G. Cairns-Smith



J. Rebek

Problém replikace pomocí ribozymu:

Manfred Eigen (1971):

při absenci opravných mechanismů je max. velikost replikující se molekuly ≈ 100 bp

délka genomu kódujícího funkční enzym mnohem vyšší než 100 bp

= **Eigenův paradox**

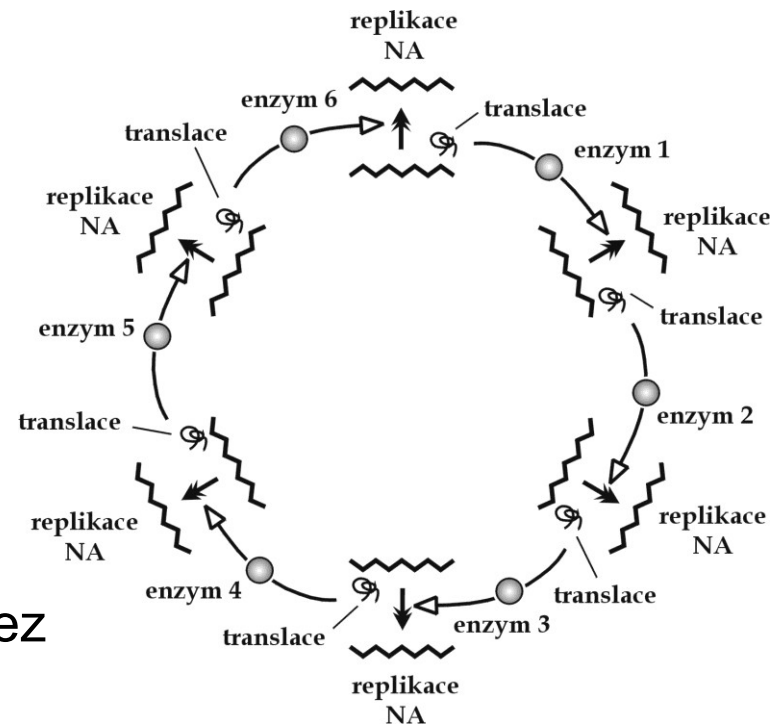
hypercykly:

stabilní koexistence 2 a více kooperujících replikátorů

kompetice molekul RNA se svými mutantními kopiemi (selekce)

kompetice celého systému s jinými cykly
možnost „parazitace“ systému \Rightarrow nutnost kompartmentace

problém v replikaci i jiných molekul RNA bez katalytické aktivity \rightarrow kompartmentace



Kompartmentace:

role trhlinek a nerovností na povrchu minerálů

proteiny: mikrosféry (Sidney W. Fox)

lipidy: samovolný vznik lipozomů

spontánní vznik lipidových membrán: „olej na vodě“ → „voda v oleji“

semibuňka → protobuňka → buňka



Vznik chromozomů:

spojení replikátorů \Rightarrow delší replikace

možné výhody:

- redukce kompetice mezi funkčně spojenými replikátory
- produkty funkčně spojených replikátorů na stejném místě

Vznik genetického kódu:

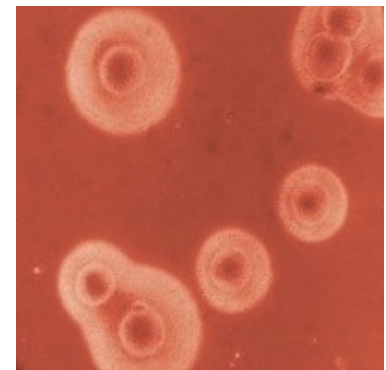
genetický kód: redundantní \times redundance nenáhodná (Ser, Arg, Leu: 6 kodonů \times Met, Trp: 1 kodon)

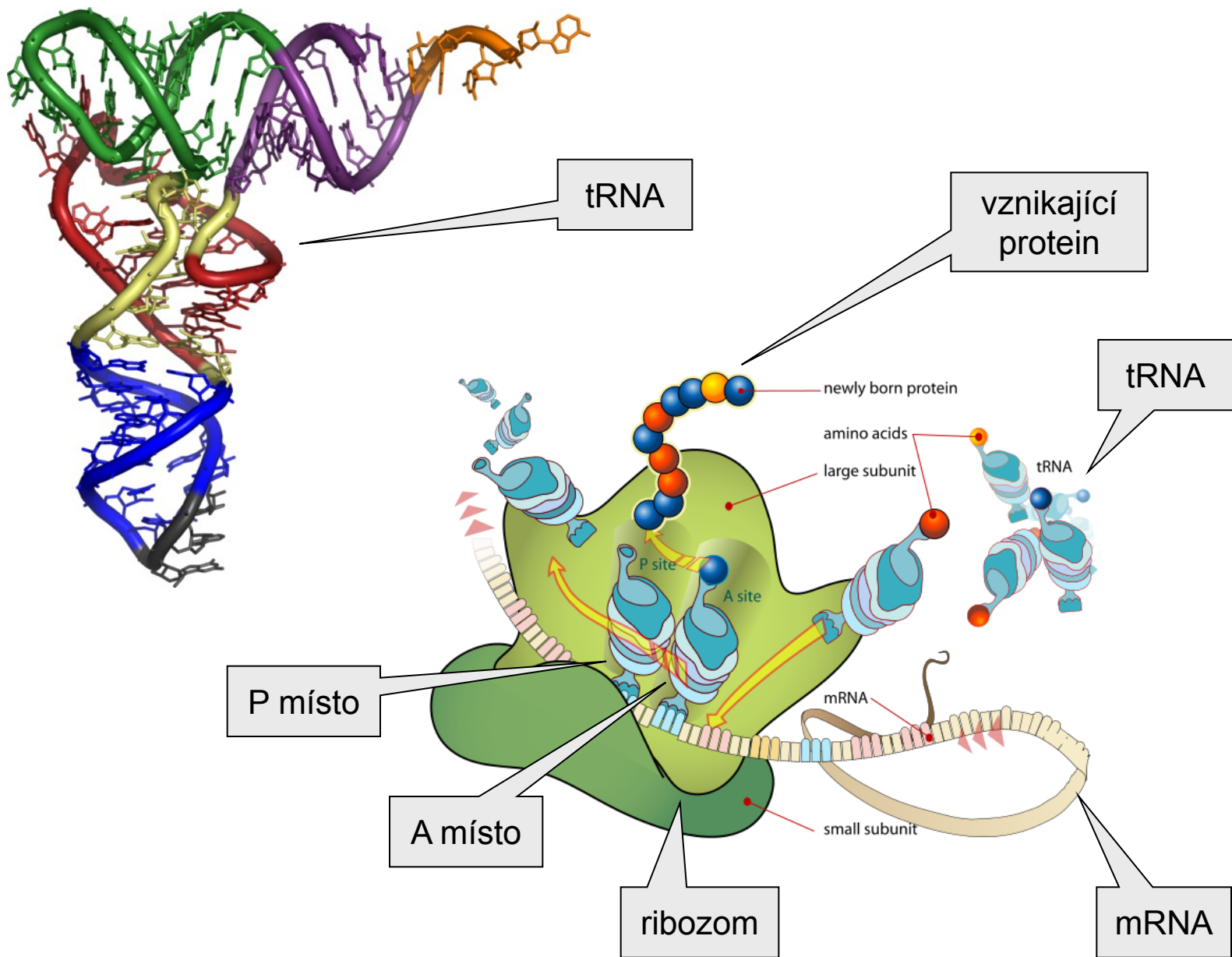
chemicky příbuzné AA \rightarrow podobný kód

genetický kód není zdaleka „univerzální“ – výjimky u někt. organismů (např. *Mycoplasma*) nebo organel (mitochondrie)

AA možná původně pomáhaly stabilizovat RNA

AA jako enzymatické kofaktory zesilující aktivitu RNA
 \rightarrow postupně vznik funkce v translačním systému





asociace AA a RNA:

syntéza proteinu řízená RNA

mapování sekvence RNA na AA

vznik tRNA

„zamrzlá náhoda“ (frozen accident) – [F. Crick](#) (1968)

- některé molekuly RNA vyvinuly schopnost přenášet AA na jiné RNA
- postupně selekce podporuje jednu nebo několik RNA pro každou AA
- asociace AA a RNA náhodná

stereochemická teorie: [Carl Woese](#)

- někt. RNA mají tendenci preferenčně vázat někt. AA

Přechod RNA → DNA:

RNA svět: RNA = genotyp i fenotyp

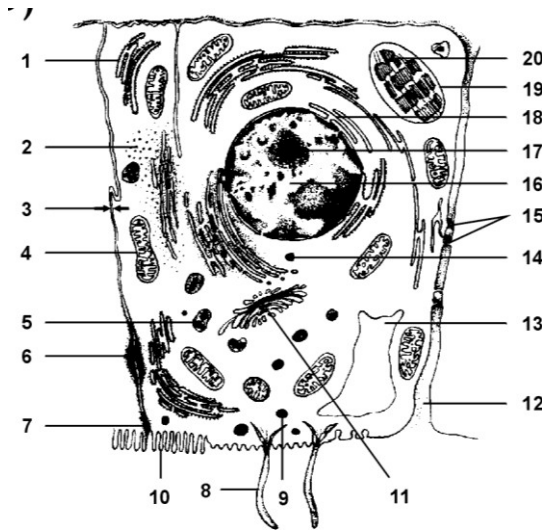
se vznikem translace proteiny převzaly většinu katalytických funkcí RNA (mohou vytvářet širší škálu polymerů)

- např. žádná molekula RNA nedokáže katalyzovat oxidativně-redukční reakce nebo štěpit C-C vazbu

výhody DNA:

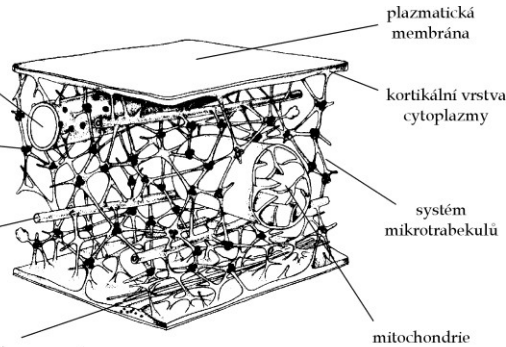
- nižší reaktivita ⇒ vyšší stabilita
- dělba práce mezi RNA a DNA
- se ztrátou genetické funkce mohla RNA plnit katalytické a strukturní funkce s menšími omezeními

Vznik eukaryotické buňky

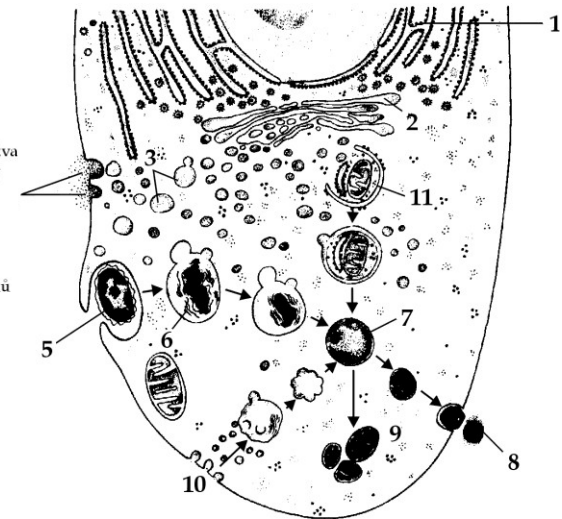


20
19
18
17
16
15
14
13
12

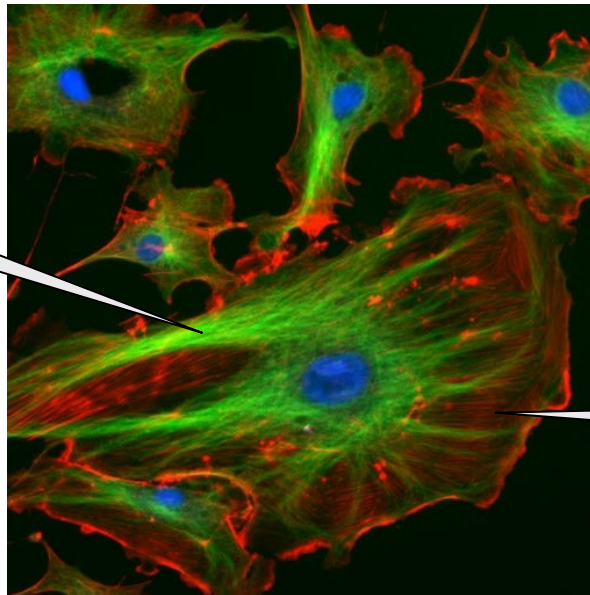
endoplazmatické
retikulum
ribozomy
mikrotubuly
mikrofilamenty
v kortikální vrstvě
cytoplazmy



plasmatická
membrána
kortikální vrstva
cytoplazmy
systém
mikrotrabekulů
mitochondrie



mikrotubuly



mikrofilamenta

Vznik eukaryotické buňky

Thomas Cavalier-Smith:

ztráta buněčné stěny

⇒ nutnost vytvoření endoskeletu

⇒ flexibilita, pohyb, fagocytóza

vchlipování membrány → ER

jaderná membrána:

1. splývání váčků z cytoplazmatické membrány
2. splynutí eubakterie a archebakterie (membrána archebakterie = jaderná, membrána bakterie = buněčná)
3. virový původ ... kontroverzní
4. nejprve vznik 2. cytoplazmatické membrány, z vnitřní postupně jaderná



Vznik eukaryotické buňky

Prokaryotní cytoskelet:

FtsZ: analog tubulinu, funkce při dělení buňky

MreB: analog aktinu, tyčkovitý tvar buňky

Crescentin: analog intermediálních mikrofilament, tvorba helixů

MinD, ParA: bez analogie, buněčné dělení, rozchod plazmidů

Původ buněčných organel:

K.S. Merežkovskij



Konstantin Sergejevič Merežkovskij (1905, 1909):
myšlenka symbiogeneze

Lynn Margulisová (1966, 1970): **endosymbióza**

mitochondrie: bakterie příbuzné rickettsiím nebo jiným α -proteobakteriím,
postupně ztráta fotosyntézy

chloroplasty: sinice, postupně ztráta respirace

peroxizomy: G+ bakterie

mikrotubuly: spirochéty

současné poznatky
nepotvrzují



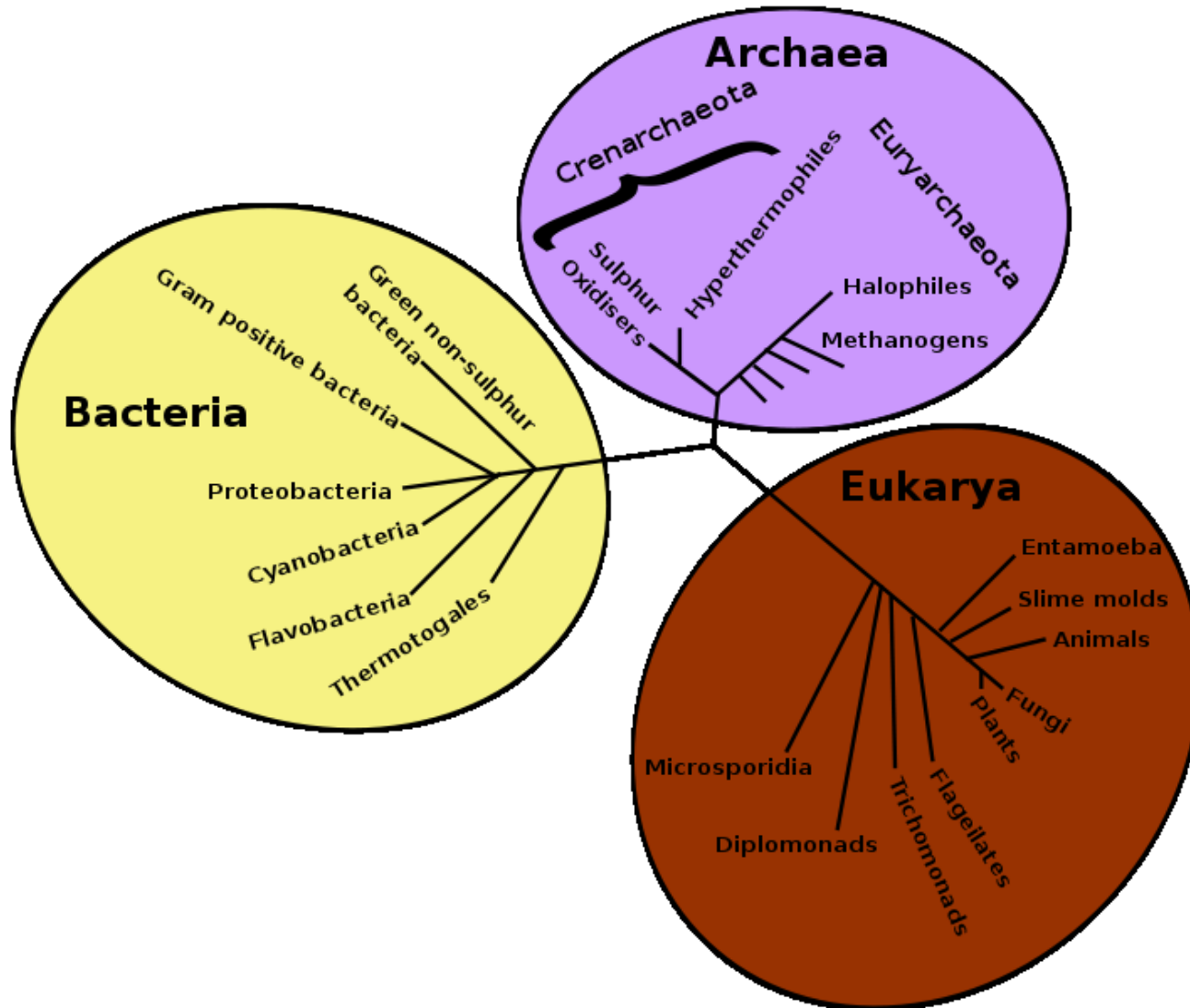
Mixotricha paradoxa

spirochéty

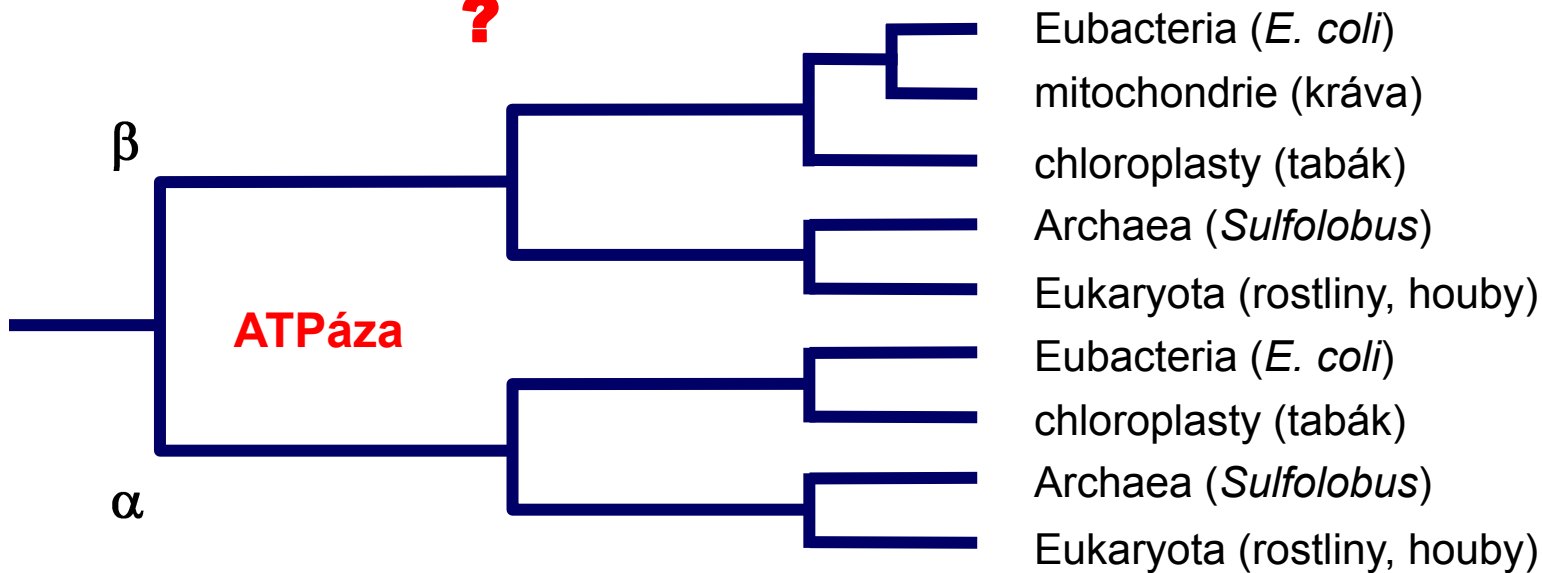
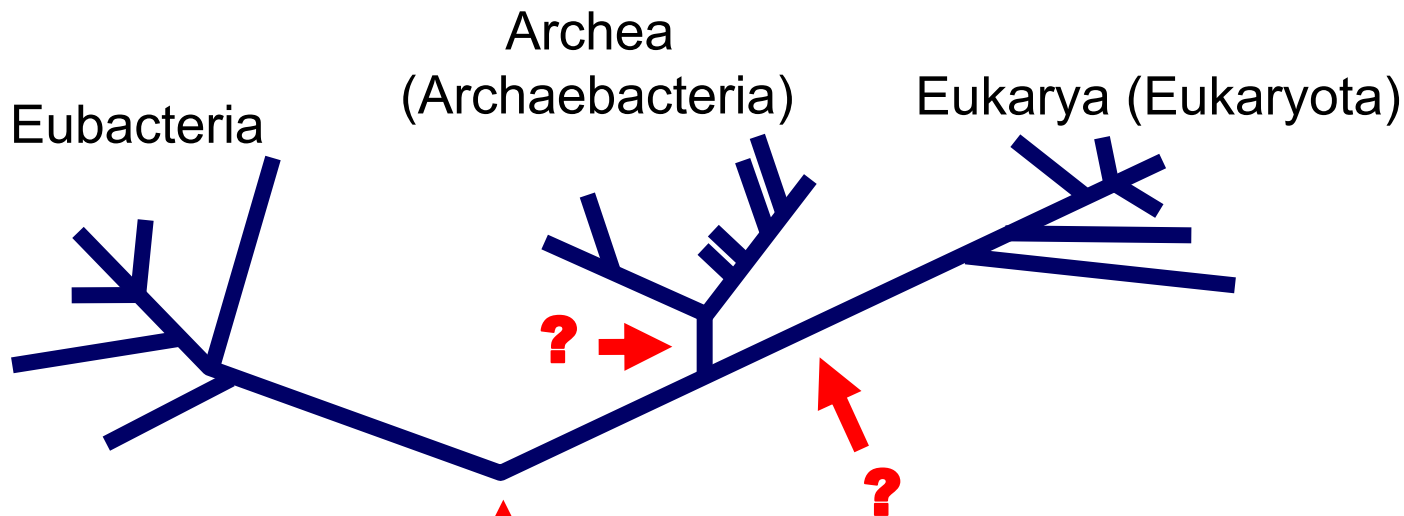


Lynn Margulisová

Strom života



Strom života



Klíčové evoluční přechody:

John Maynard Smith a Eörs Szathmáry

1. vznik replikátorů
2. kompartmentace
3. vznik chromozomů
4. vznik genetického kódu, DNA
5. vznik eukaryot
6. vznik pohlaví
7. mnohobuněčnost
8. society
9. vznik jazyka



E. Szathmáry

→ **konflikt selekce na různých úrovních:**
→ kontrola replikace × B chromozomy, transpozice
→ spravedlivá meióza × meiotický tah
→ diferenciacie somatických buněk × nádorové bujení
→ nereprodukční kasty × dělnice kladoucí vajíčka

EVOLUCE POHLAVNÍHO ROZMNOŽOVÁNÍ

sex = meióza, rekombinace

fylogenetická pozice asexuálních taxonů:

většinou mladé linie

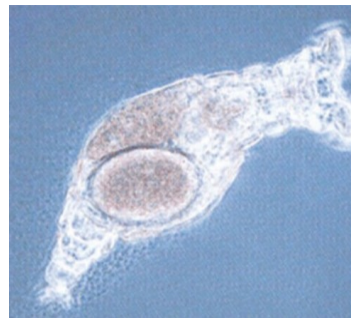
taxony roztroušené

výjimky: viřníci nadřádu Bdelloidea

- fosilie v jantaru 35-40 mil.
- existence ca. 100 mil.

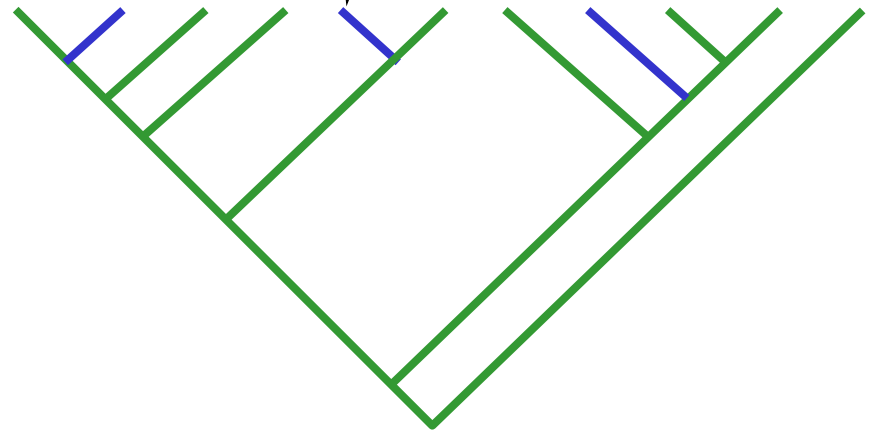


Philodina roseola



Macrotrachela quadricornifera

většina asexuálních linií vznikla recentně ze sexuálních; např. *Taraxacum officinale*: nefunkční tyčinky, barevné květy



Nevýhody pohlavního rozmnožování:

čas a energie k nalezení partnera (může být problém ho najít), další úsilí před kopulací

zvýšené riziko predace nebo parazitace, přenos pohlavních chorob

náchylnost k extinkci při nízkých N_e

nižší schopnost kolonizace

složitý meiotický molekulární aparát

meióza: 10-100 h × mitóza: 15 min – 4 h

rozpad výhodných kombinací alel rekombinací

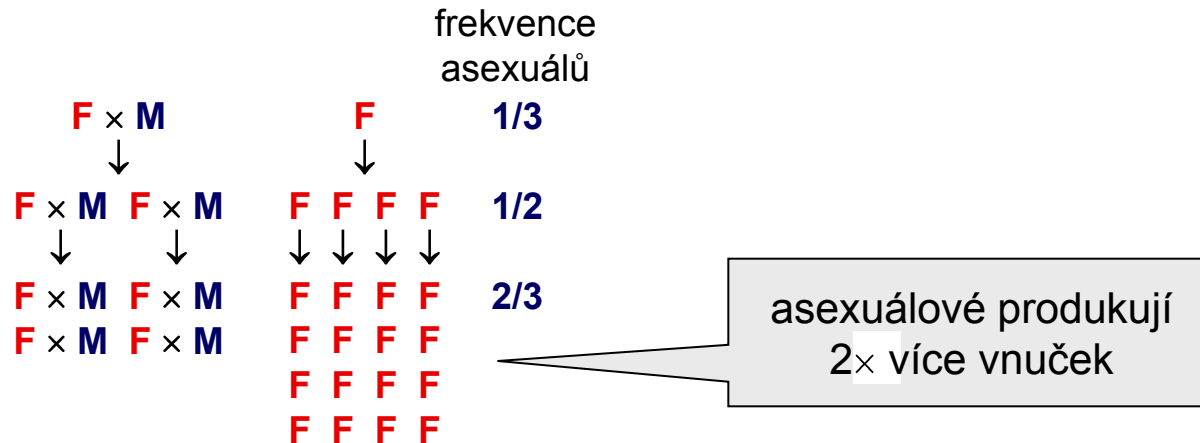
dopady pohlavního výběru na samce → snížení fitness populace

akce sobeckých elementů (konflikt genů) → snížení fitness populace

J. Maynard Smith: Jaký je osud sexuální a asexuální populace?

předpoklady: způsob rozmnožování nemá vliv

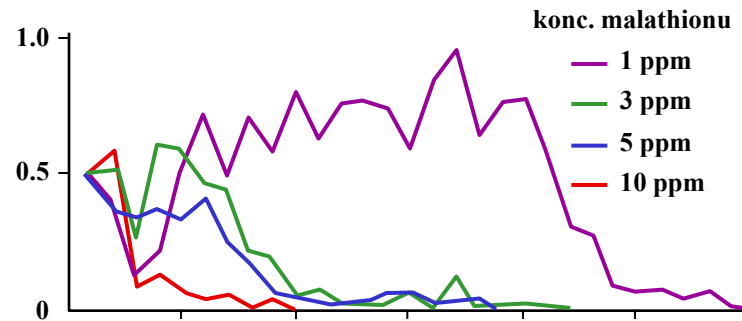
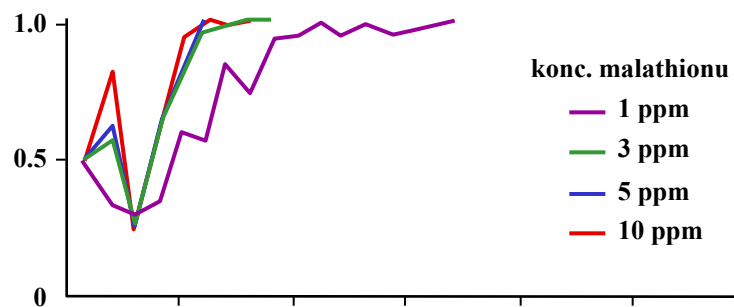
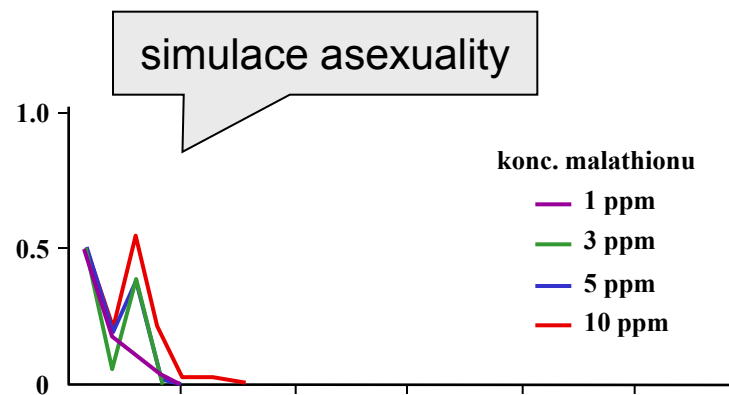
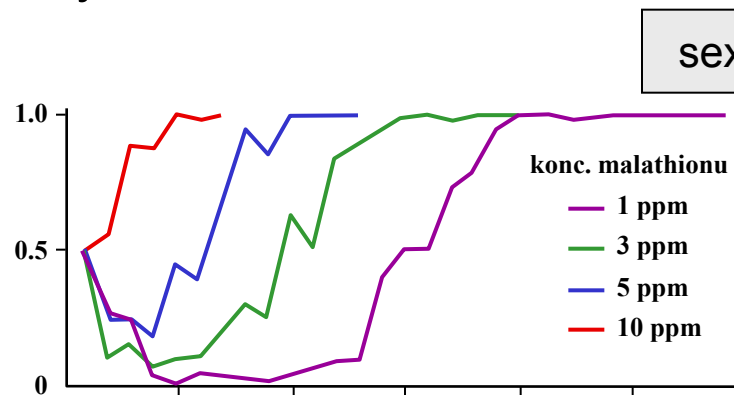
1. na počet potomstva (např. samčí péče o potomstvo)
2. na pravděpodobnost přežití potomstva



⇒ dvojnásobná penalizace za pohlaví (cost of sex), tj. 50% selektivní nevýhoda sexuality

ad 2) vliv prostředí

experiment s *Tribolium castaneum*: kompetice, insekticid, reprodukční výhoda „asexuálů“



zpočátku převaha „asexuálů“, nakonec fixace pohlavně se rozmnožujících rychleji při > koncentracích insekticidu

potomci sexuálních jedinců mají vyšší fitness ⇒ **předpoklad 2 neplatí**

účinky rekombinace:

1 lokus → max. 2 varianty (heterozygot)

2 lokusy → 4 varianty: $AB/ab \rightarrow ab, aB, Ab, AB$

10 lokusů → $2^{10} = 1024$ různých gamet a $2^{n-1}(2^n+1) = 524\ 800$
diploidních genotypů

z hlediska populační genetiky *jediným* důsledkem sexu je
vazbová rovnováha - jakmile je jí dosaženo, sex ztrácí smysl

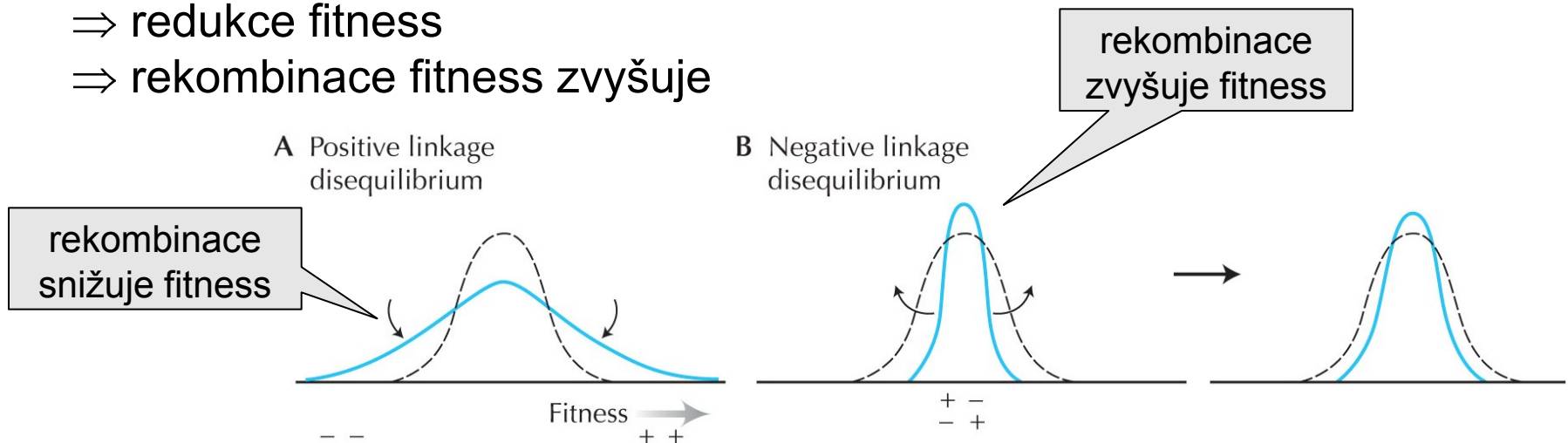
každý model vysvětlující výhody sexu musí obsahovat mechanismus,
který eliminuje některé kombinace genů (vzniká vazbová nerovnováha
= LD), a vysvětlit, proč geny způsobující LD podporovány selekcí

Fluktuace prostředí:

samo o sobě nepodporuje sex → nutná fluktuace epistáze
např. 2 lokusy: střídání asociace studený-vlhký a teplý-suchý ↔
studený-suchý a teplý-vlhký
tento model může fungovat např. v interakci parazit-hostitel

Zvýšení aditivní variance:

interakce mezi usměrňující selekcí a negativní LD
např. alely „+“ zvyšují fitness, „-“ snižují fitness
negativní LD: asociace +- nebo -+
⇒ redukce fitness
⇒ rekombinace fitness zvyšuje

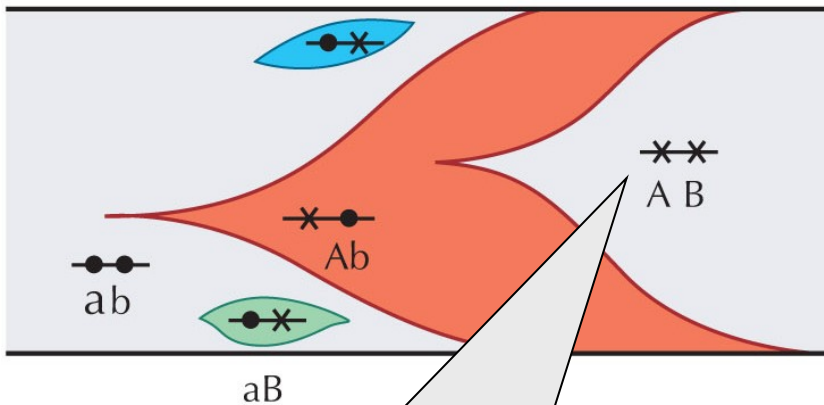


Z uvedeného plyne, že pohlavní rozmnožování zvyšuje variabilitu a tím i evoluční rychlost

ale tato výhoda většinou v dlouhodobé perspektivě, asexualita krátkodobě výhodnější

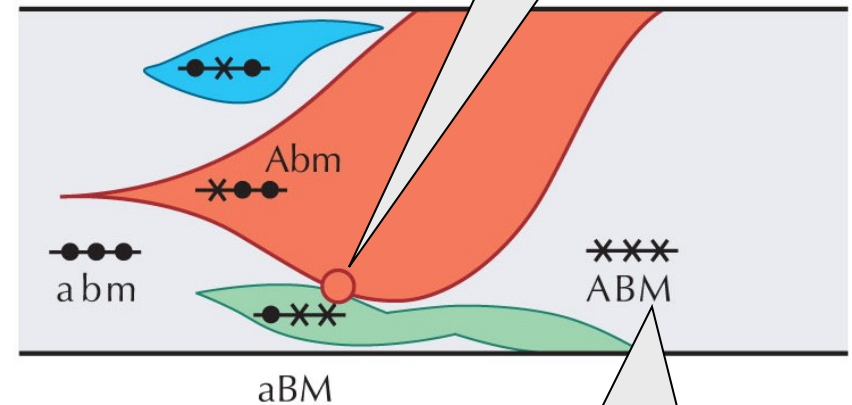
Fisherův-Mullerův argument:

A Asexual



v asexuální populaci může být výhodná alela B fixována pouze vznikne-li v genomu s alelou A

B Sexual



zvýšení frekvence modifikátorové alely M, která způsobuje sex a rekombinaci („hitchhiking“)

Modely vzniku pohlavního rozmnožování:

škodlivé mutace

proměnlivé prostředí

Škodlivé mutace

Jediným způsobem, jak uniknout škodlivým mutacím jsou buď

- zpětné mutace, nebo
- mutace, rušící vliv mutace předchozí

Mullerova rohatka

Kondrašovův model

Mullerova rohatka (Muller's ratchet):

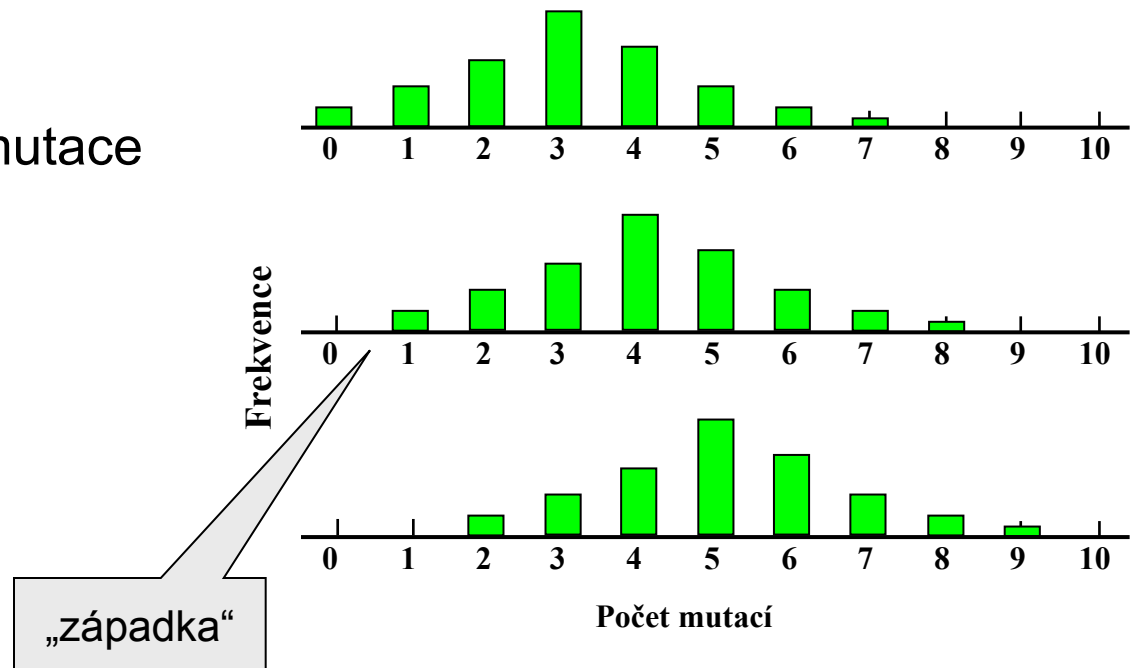
akumulace škodlivých mutací

malá velikost populace \Rightarrow role driftu (stochastický proces)

při sexu možnost vyhnout se „západce“

šíření genů odpovědných za sex s tím, jak roste frekvence genotypů bez škodlivých mutací

nejlépe mírně škodlivé mutace



Andersson a Hughes (1996) - *Salmonella typhimurium*

444 experimentálních kultur, každá z 1 jedince → růst přes noc
opakování ⇒ opakovaný drift, celkem 1700 generací

srovnání s volně žijícím kmenem

→ 5 kultur (1%) se signifikantně sníženou fitness, žádná s vyšší

Lambert a Moran (1998) - srovnání fitness bakterií v buňkách hmyzu s volně žijícími druhy

9 druhů bakterií žijících pouze v buňkách hmyzu

každý druh má volně žijícího blízkého příbuzného

akumulovali endosymbionti škodlivé mutace?

termální stabilita rRNA genů

→ ve všech případech rRNA endosymbiontů o 15 až 25% méně stabilní

Kondrashovův model:

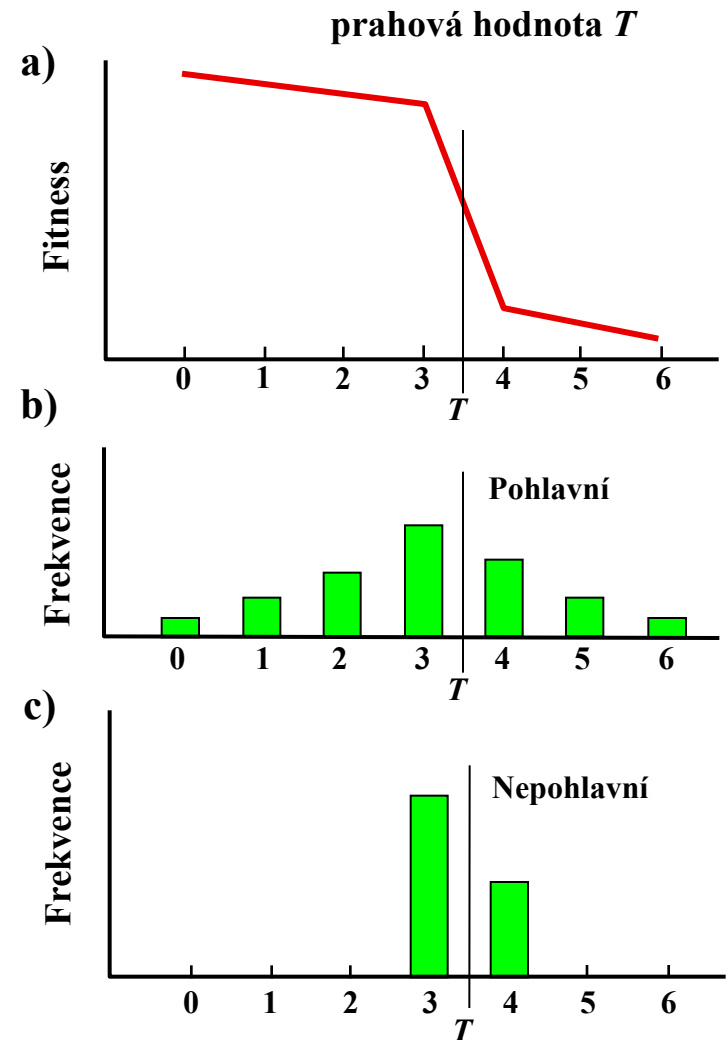
Alexey S. Kondrashov (1988)

předpoklad, že škodlivé mutace působí synergicky
př.: „truncation selection“

deterministický proces

protože u sexuálů je podíl škodlivých mutací přesahujících hodnotu T vyšší než u asexuálů, je u nich eliminace těchto mutací rychlejší (rekominace je dostává dohromady)

otázka, zda frekvence škodlivých mutací dostatečně vysoká (alespoň 1/generaci/genom)



Proměnlivé prostředí

Model loterie („lotery“, „elm-oyster“):

biotop rozdělený na lokální místa, do kterých náhodně „distribuvání“ potomci → jen nejlépe adaptovaní přežijí, rodič nemůže předpokládat, který z nich to bude

analogie s koupí losu

Model vlastního pokoje („elbow room“):

předpoklad, že v heterogenním i homogenním biotopu se genotypy mohou lišit ve využití omezených zdrojů

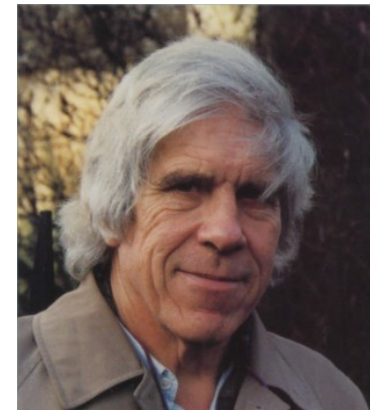
kompetice mezi sourozenci → na lokalitě se může udržet více potomků sexuálních rodičů, protože asexuální potomstvo kompetuje intenzivněji

problém: modely omezené pouze na organismy s vysokou fekunditou

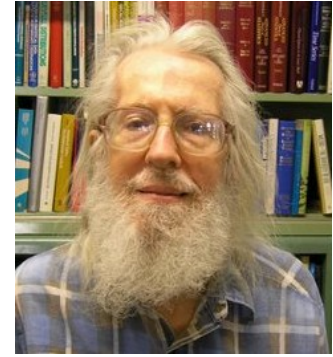
Hypotéza Červené královny:

William D. Hamilton

základem hypotéza Červené královny
(Leigh Van Valen)



W.D. Hamilton



L. Van Valen



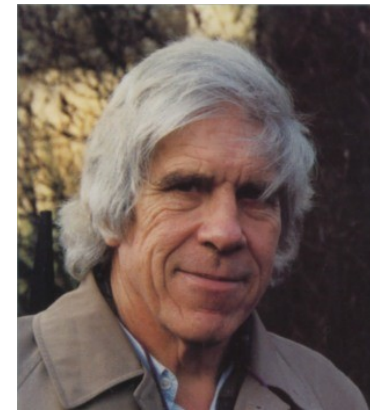
"The Red Queen has to run faster and faster in order to keep still where she is. That is exactly what you all are doing!"



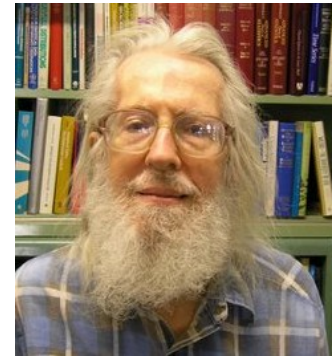
Hypotéza Červené královny:

William D. Hamilton

základem hypotéza Červené královny
(Leigh Van Valen)

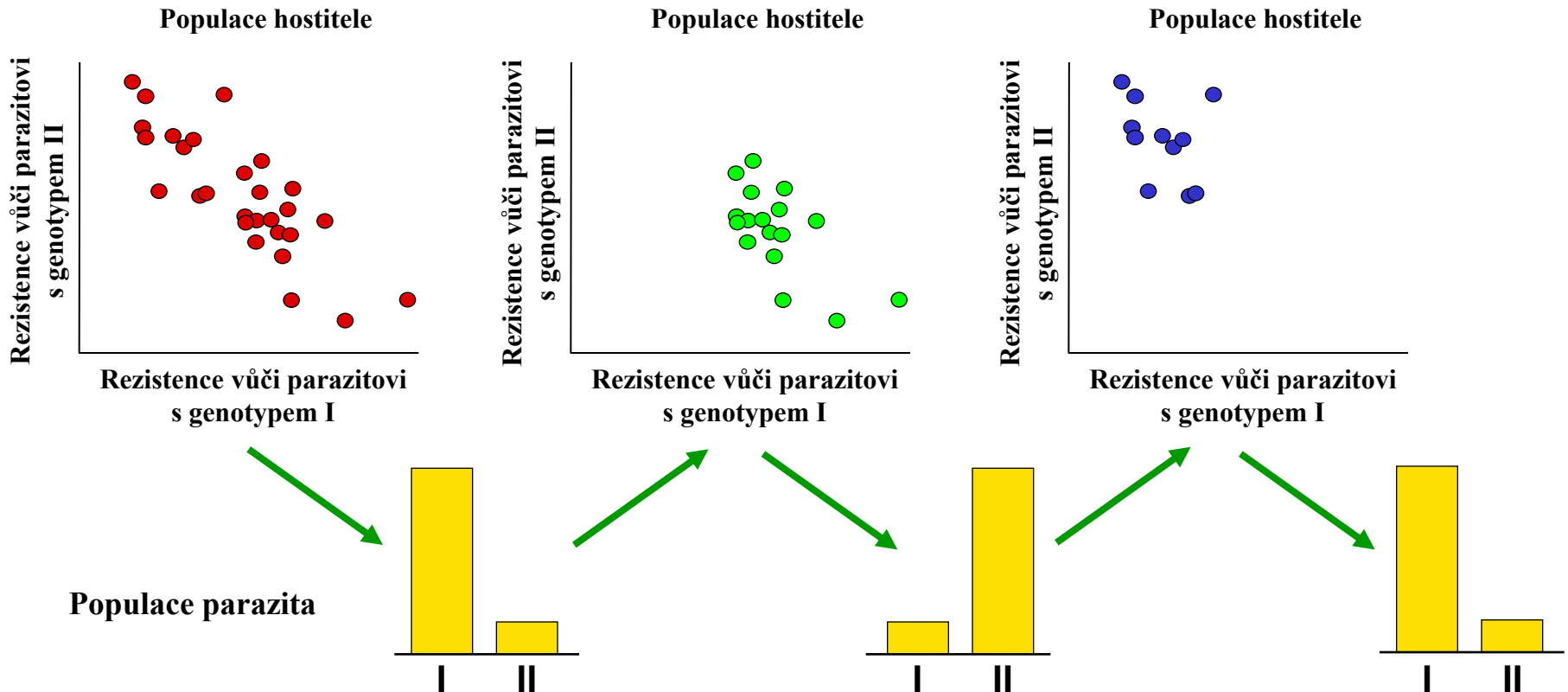


W.D. Hamilton



L. Van Valen

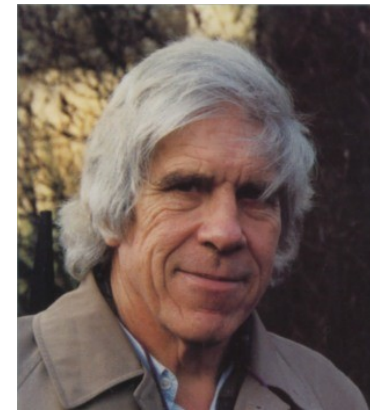
cykly fitness a cykly genových frekvencí



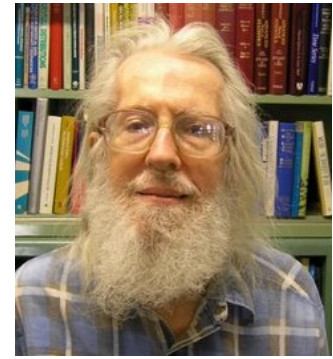
Hypotéza Červené královny:

William D. Hamilton

základem hypotéza Červené královny
(Leigh Van Valen)



W.D. Hamilton



L. Van Valen

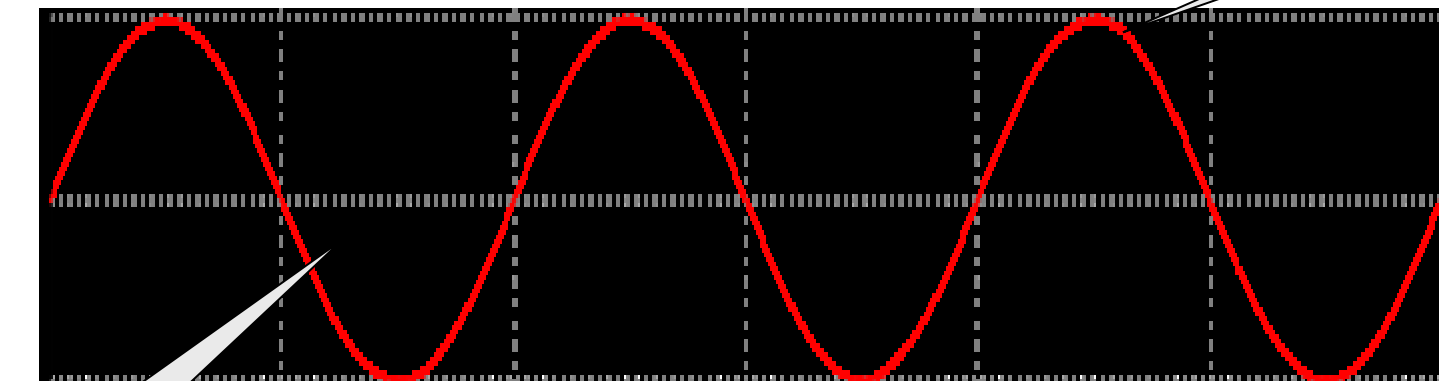
cykly fitness a cykly genových frekvencí

koevoluce parazita a hostitele \Rightarrow závody ve zbrojení („arms races“)

multilokusový vztah „gene-for-gene“

oscilace genových frekvencí vyšší u asexuálních jedinců

asexuální



sexuální

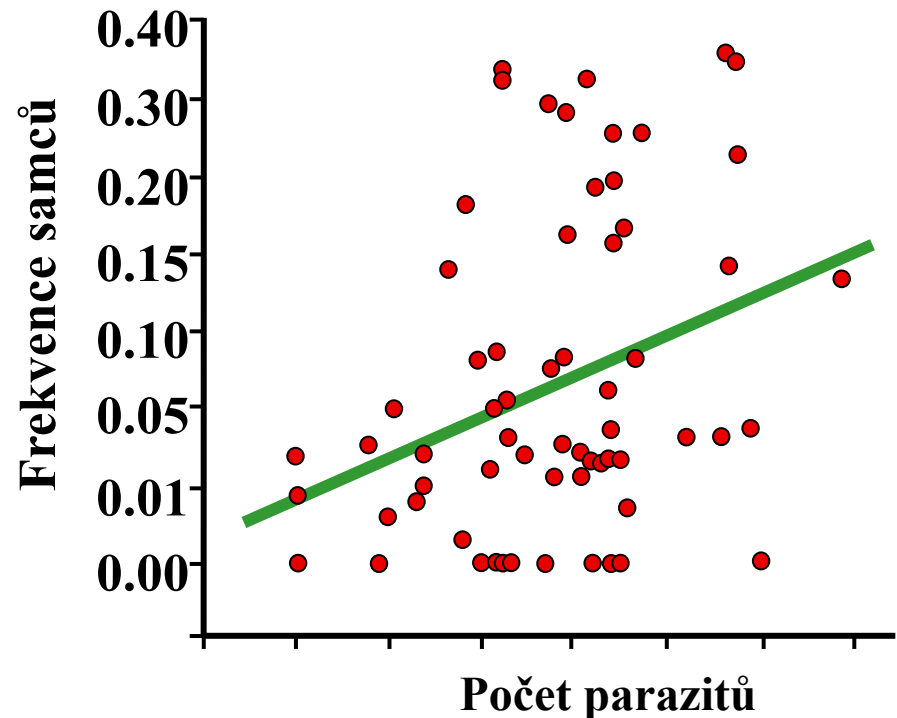
předpoklad modelu: u heterogonních organismů (střídání sexuálního a asexuálního rozmnožování) **sexualita častější při zvýšení parazitace**

Curtis Lively (1992): sladkovodní plž *Potamopyrgus antipodarum* - jezera a vodní toky na Novém Zélandu, sexuální i asexuální samice

>12 parazitických druhů motolic (kastrace hostitele \Rightarrow silná selekce)

66 jezer

počet samců jako ukazatel pohlavního rozmnožování



\rightarrow korelace s počtem parazitů

EVOLUCE POMĚRU POHLAVÍ

poměr pohlaví často 1:1 → proč plýtvání na samce?

R. A. Fisher (1930)

frekvenčně závislá selekce

podmínka platnosti Fisherova argumentu:

- stejná pravděpodobnost páření s kteroukoli samicí
- stejně náklady na obě pohlaví

Místní rozmnožovací kompetice:

parazitické vosy (např. *Nasonia vitripennis*)

roztoci *Adactylidium*, *Pyemotes ventricosus*, *Acarophenax tribolii*



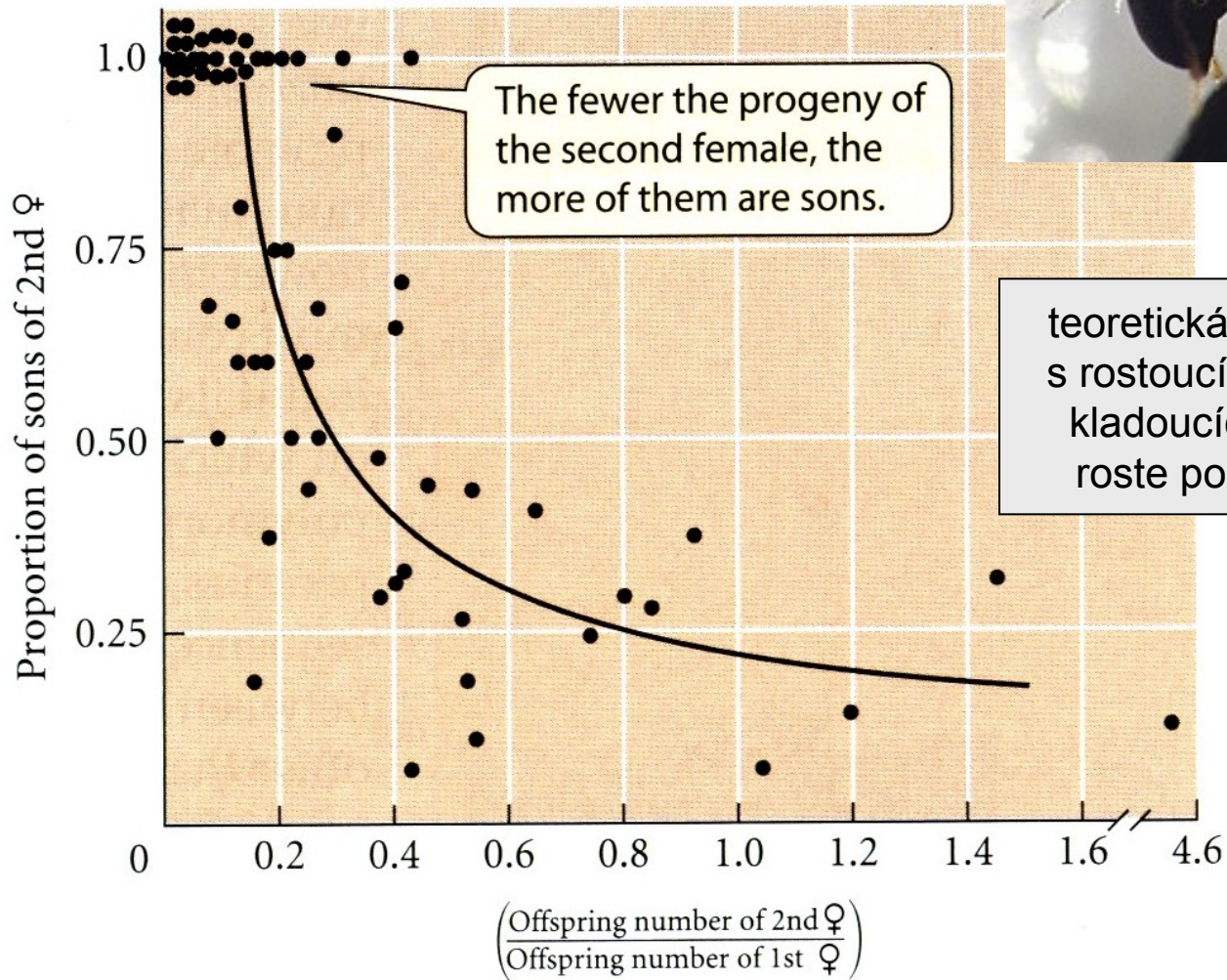
Nasonia vitripennis



(C) Jorge M. González



Pyemotes ventricosus



teoretická predikce:
s rostoucím počtem
kladoucích samic
roste počet synů

Triversova-Willardova hypotéza:

Robert L. Trivers, Dan Willard

investice do pohlaví, které zajistí vyšší fitness v další generaci

dominantní matka → investice do synů a naopak

posun poměru pohlaví nebo rozdílné rodičovské investice

např. jelenovití



R.L. Trivers



D. Willard

