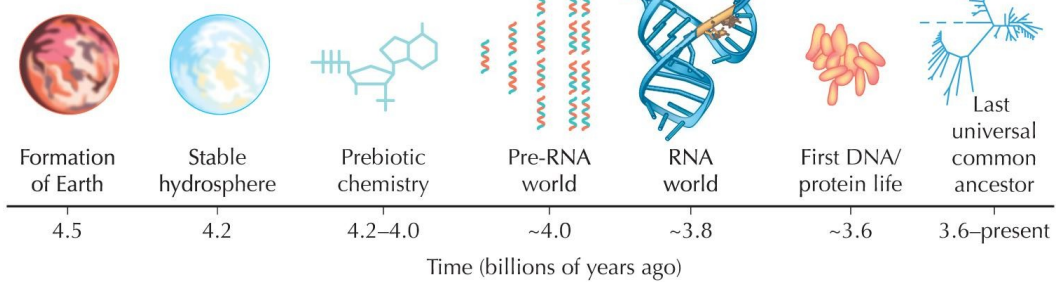
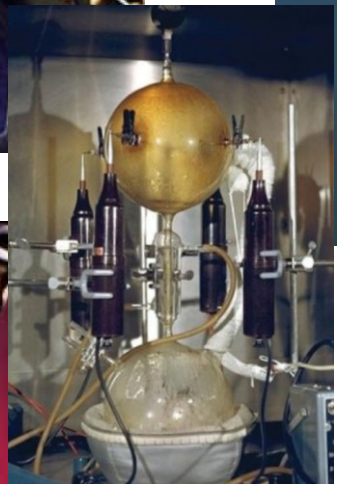
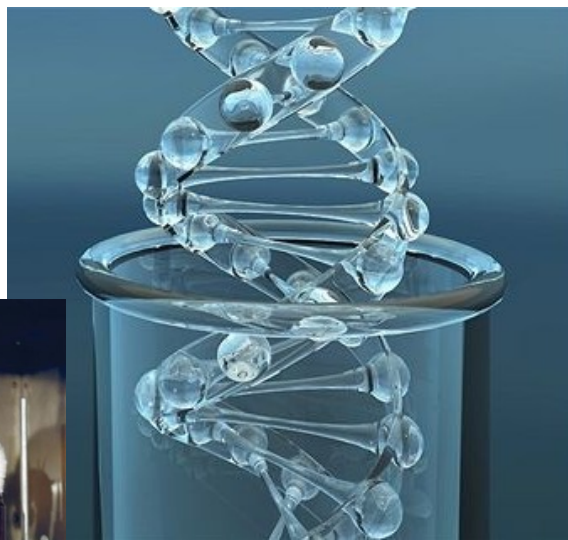
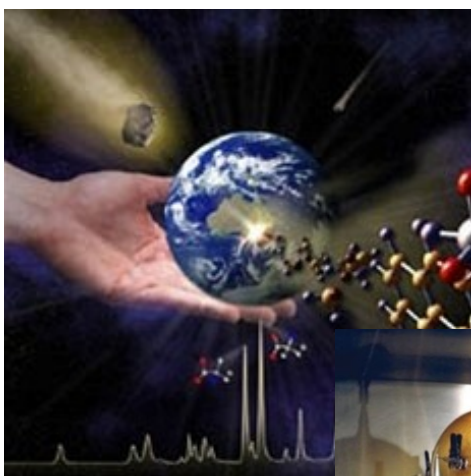


VZNIK ŽIVOTA NA ZEMI



Původ života leží do značné míry mimo rámec působnosti evoluční biologie

→ ve své podstatě mezioborové studium: chemie (povaha látek, ze kterých jsou organismy složeny), geologie, výzkum atmosféry (charakter prostředí, ve kterém vznikl život) atd.

Co je vlastně život?



Co je vlastně život?

definice:

fenotypové
evoluční

nutná schopnost akumulace
hmoty a její organizace do
složitějších struktur

Muller (1966):
autoreprodukce
proměnlivost
dědičnost

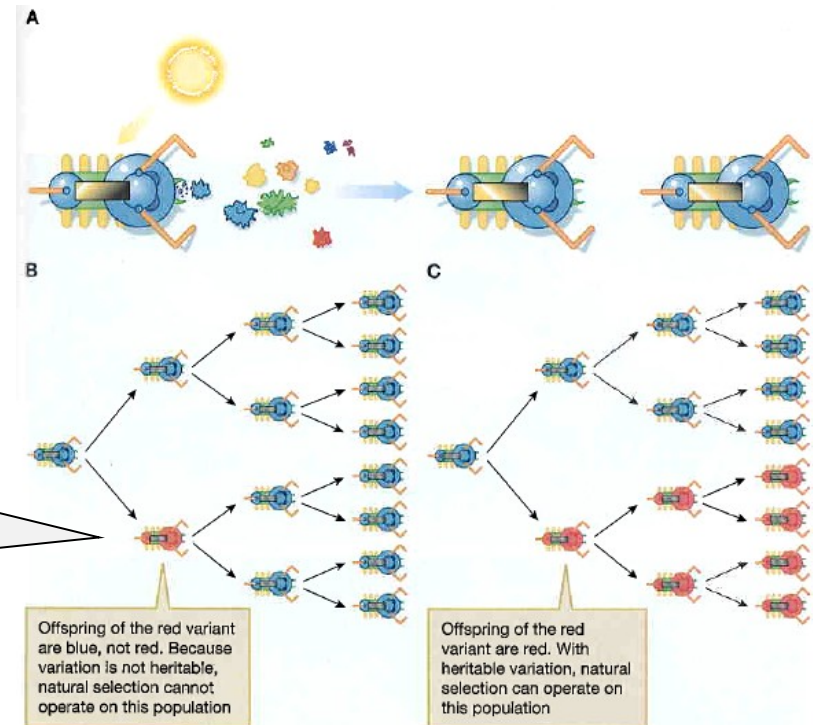
nutný
metabolismus

nutná paměť
systému

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

J. Maynard Smith & Eörs Szathmáry
(1999):

nutná
dědičnost
proměnlivosti



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

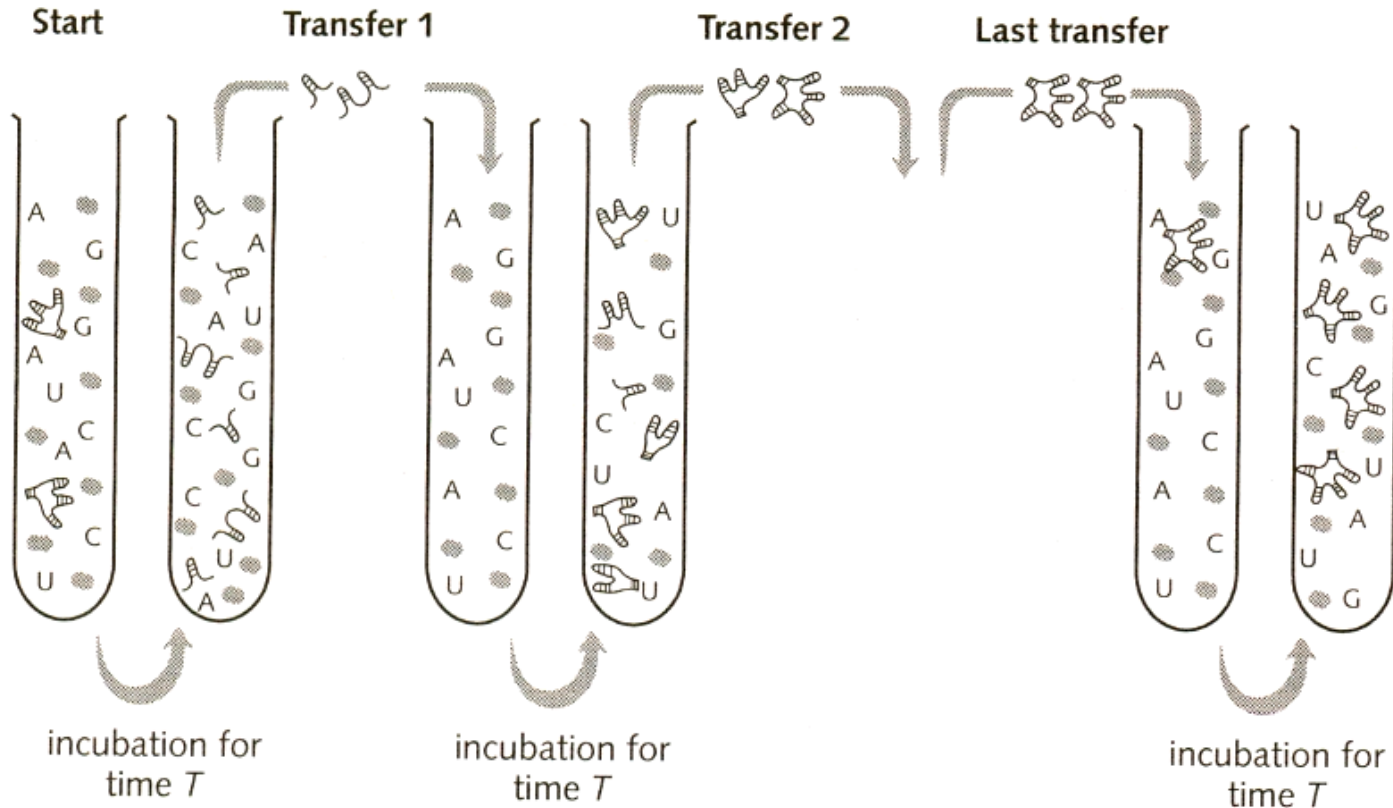
Evoluce ve zkumavce:

Sol Spiegelman et al. (1970):

RNA (templát ~ 4000 bp) a replikáza bakteriofága Q β ,
+ nukleotidy



Sol Spiegelman

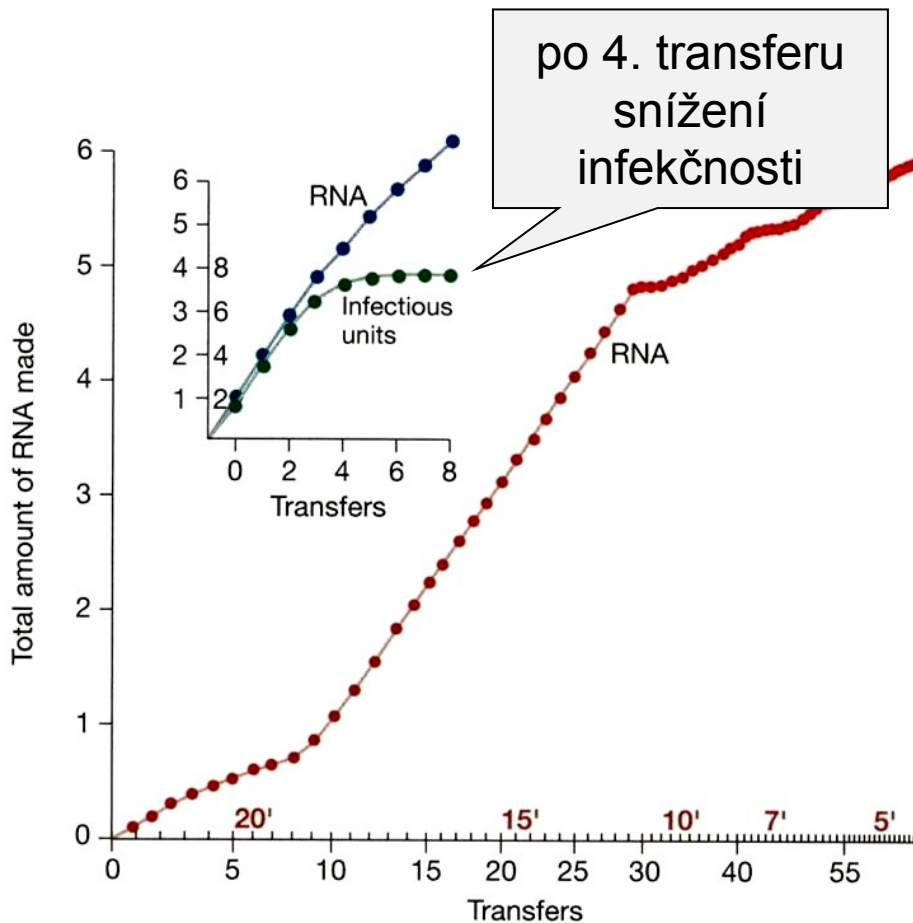


⇒ evoluce → „Spiegelmanovo monstrum“:

→ zmenšení velikosti ⇒ zvýšení rychlosti replikace

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

→ snížení schopnosti infikovat bakterii *E. coli*



predikce: velikost < 4000 bp
(rychlejší replikace)
> 50–100 bp (nelze spolehlivě replikovat)

podobně Manfred Sumper et al.:
vznik schopnosti replikace v přít.
akridinové oranže (dokonce rychleji)

Tyto experimenty ale
nevysvětlují vznik života
(dodán enzym)

VZNIK ŽIVOTA

Podle radiometrického měření stáří Země ~ 4,6 mld. let

podle některých teorií ale Země vznikla sekundárně a je tedy mladší

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)

3,45 mld.: podobnost se současnými stromatolity

... dnes zpochybňováno



prekambrické stromatolity
Siyeh Formation, Glacier Natl. Park



současné stromatolity
Shark Bay, Z Austrálie

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

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

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

Emmanuelle Javaux et al. (2010):

„*acritarchs*“, 3,2 mld.

(Agnes gold mine, Moodies Group,
J Afrika)

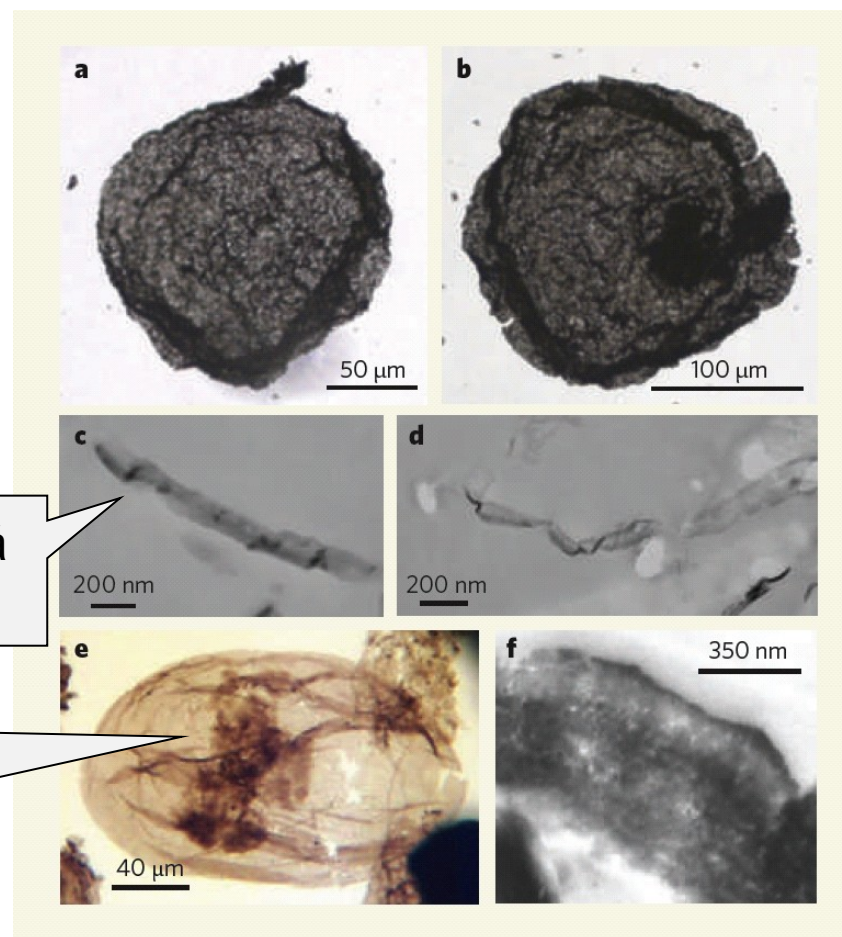
do té doby – 1,8 mld.

není jisté, zda jde o eukaryota

jádro?

buněčná
stěna

složitější buněčné
struktury
1,4 mld.



Jak vznikl život?

vznik jednoduchých organických molekul → chemická evoluce,
primitivní metabolismus

vznik autoreplikace, kompartmentace a vznik buňky, ...

První chemické experimenty:

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

50. léta 19. stol.: formamid + H_2O + UV, elektřina → alanin

formaldehyd + NaOH → cukry

⇒ důkazy proti vitalismu (tvrdí, že chemie v živých systémech je
fundamentálně odlišná od neživých, tj. organická ≠ anorganická)

Chemická evoluce

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

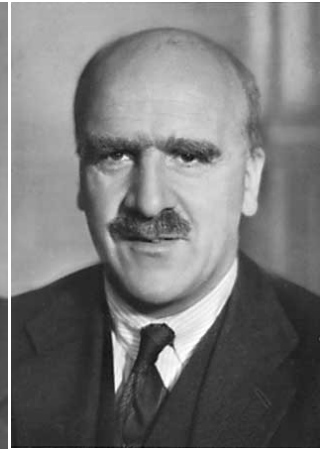
→ 10-15% uhlíku ve formě organických sloučenin

2% uhlíku → aminokyseliny, lipidy, cukry

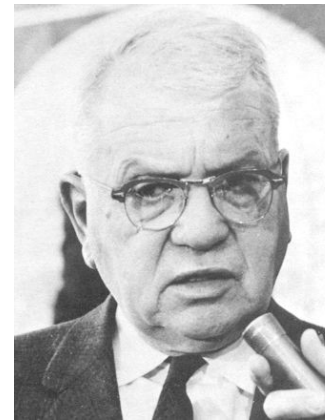
stavební součásti nukleových kyselin



A.I. Oparin



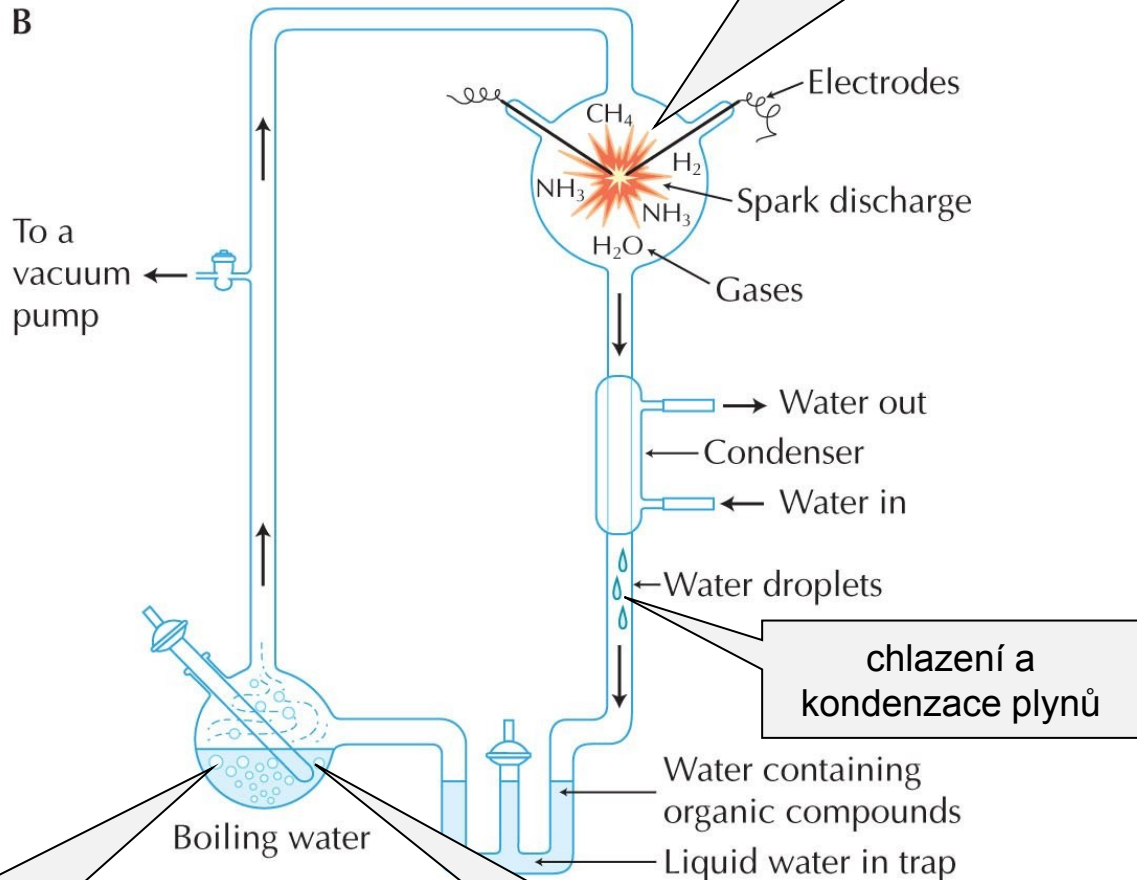
J.B.S. Haldane



H.C. Urey



S.L. Miller



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

„oceánská“ část: voda
se zahříváním odpařuje;
přidáván H₂, CH₂ a NH₃

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 všechny nukleotidy

fosfor v přírodě vzácný

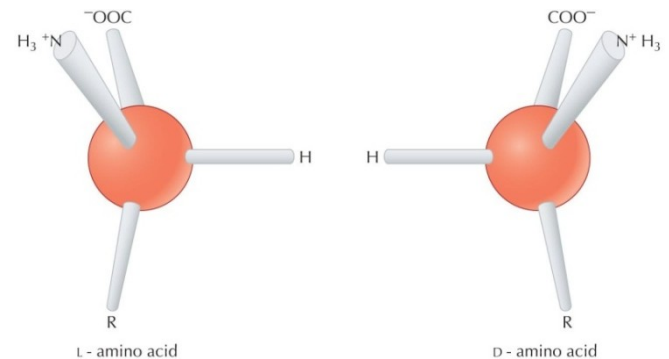
některé sloučeniny v minimálním množství

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

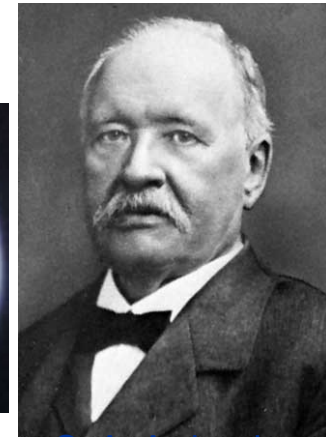


Kde vznikl život?

Darwin: „*hot little pond*“, prebiotická polévka

alternativy:

extraterestrický původ:



S. A. Arrhenius

panspermie: Svante August Arrhenius

existence organických sloučenin ve vesmíru (kometry, 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

hlubokomořské vývěry (*hydrothermal vents*) = “černí kuřáci“

Günter Wächtershäuser

místo Slunce tepelná energie

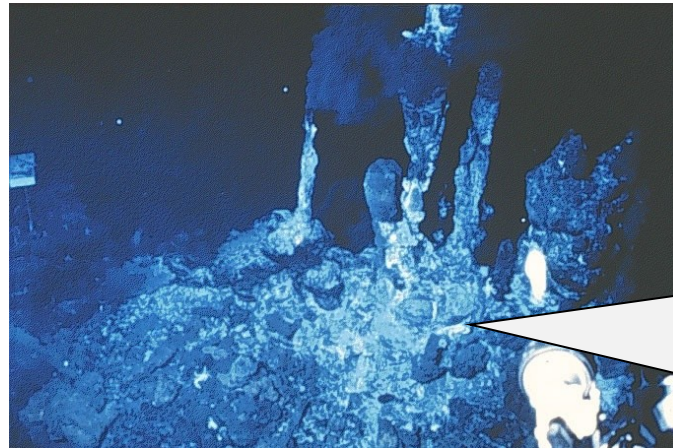
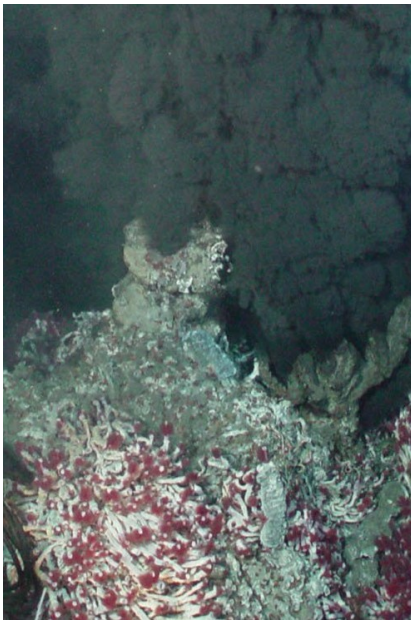
chemosyntéza: fixace uhlíku pomocí chemické energie

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:

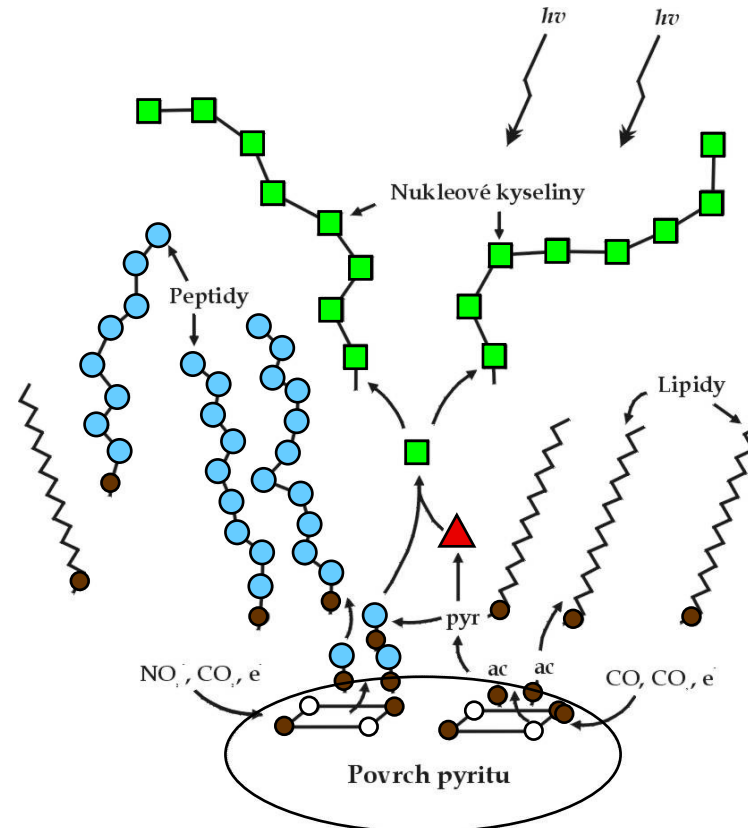
život na povrchu pyritu = hypotéza Fe-S světa

„prebiotická pizza“

na povrchu pyritu shluky molekul $[2\text{Fe}-2\text{S}]$ nebo $[4\text{Fe}-4\text{S}] \rightarrow$ možné
prekurzory ferredoxinů, pyridoxalfosfátu, folátů, a kofaktorů (NAD)

ústřední role acetyl-CoA

chemoautotrofie



Výhody plochého povrchu:

termodynamika: na povrchu nižší entropie

kinetika: vyšší pravděpodobnost srážky molekul

dodávání iontů do reakcí (ne jí!)

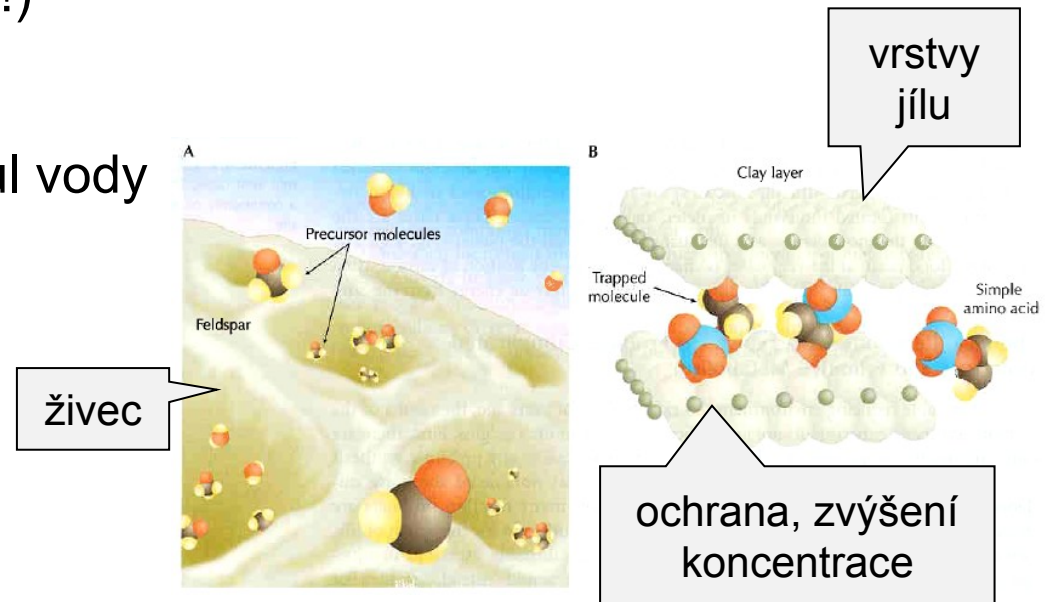
vnik lineárních lipidů

snadnější odstraňování molekul vody

alternativy:

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

štěrbiny jílu



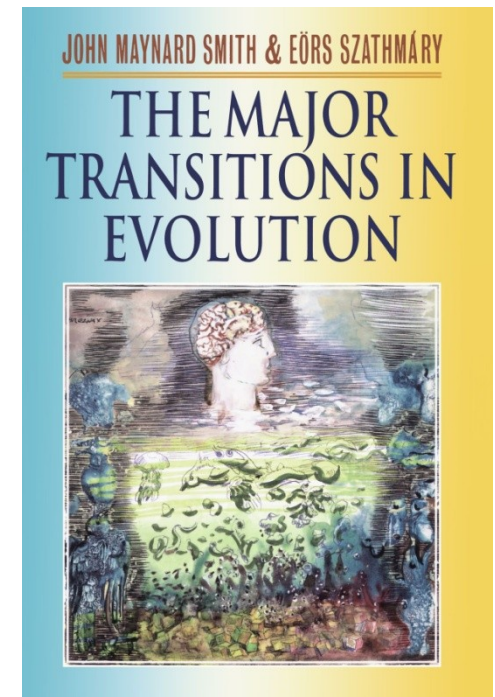
Klíčové evoluční přechody:

John Maynard Smith a Eörs Szathmáry

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



E. Szathmáry



Vznik replikátorů – svět RNA

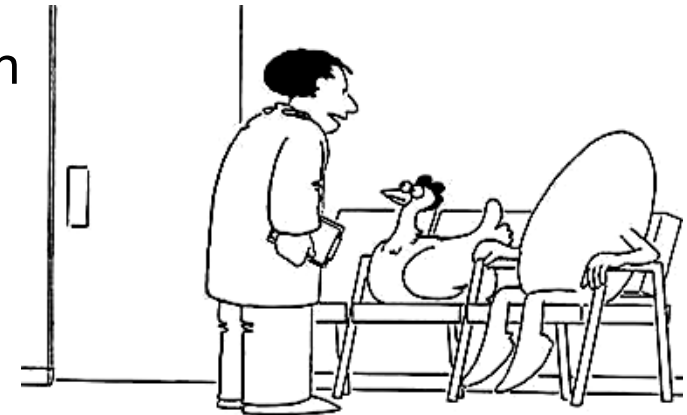
Experimenty Spiegelmana, Sumpera a dalších ukázaly, že na úrovni replikátorů funguje nejen dědičnost a mutace, ale i selekce co se ale replikovalo?

proteiny

DNA

RNA

jiná látka

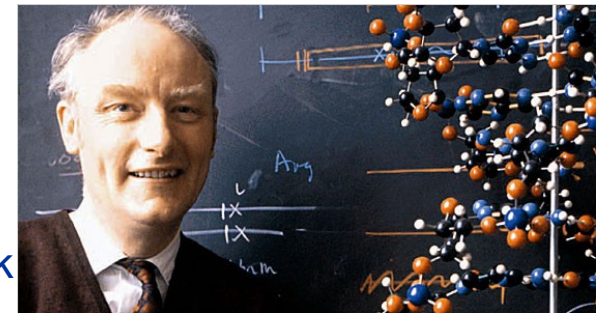


"Who was first?"

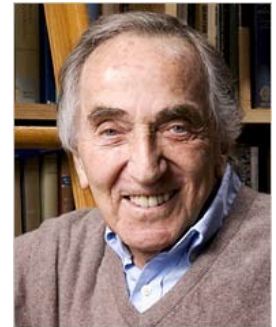
Carl Woese, Francis Crick, Leslie Orgel
(1967):

dvojitá role RNA: dědičnost + enzym
= **ribozym**

F. Crick



C. Woese



L. Orgel

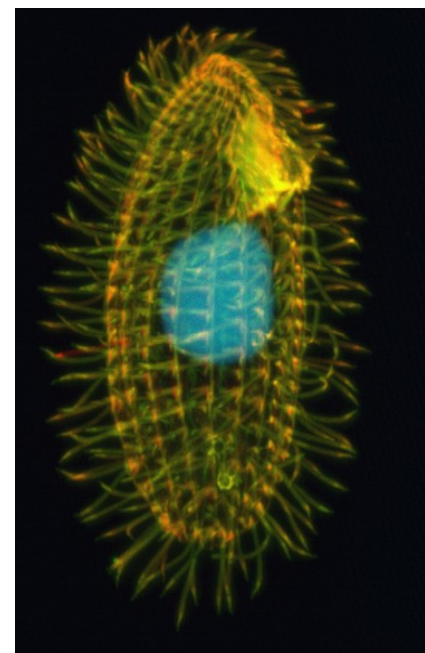
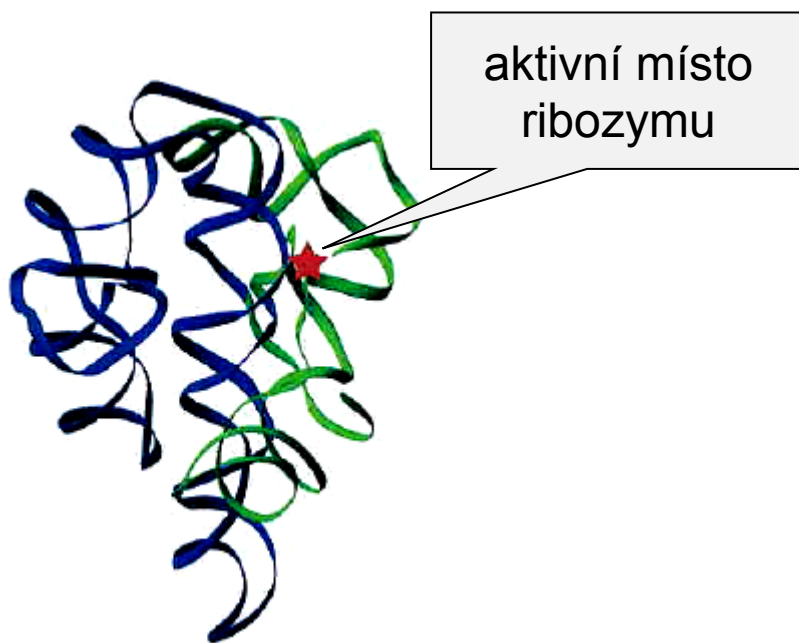
Kruger et al. (1982): samoseřih intronu v pre-RNA stejnobrvého nálevníka vejcovky (*Tetrahymena*)

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



Tetrahymena thermophila

mnoho funkcí vzniklo velmi dávno
RNA jako „molekulární fosilie“

NAD⁺, FAD = deriváty ribonukleotidu

deoxyribonukleotidy vznikají z ribonukleotidů

ATP ≈ ribonukleotid

Známé přirozené ribozymy:

peptidyl transferáza 23S rRNA

ARNáza P

introny skupiny I a II

GIR branching ribozyme

leadzyme

vláseňkový ribozym (*hairpin ribozyme*)

hammerhead ribozyme

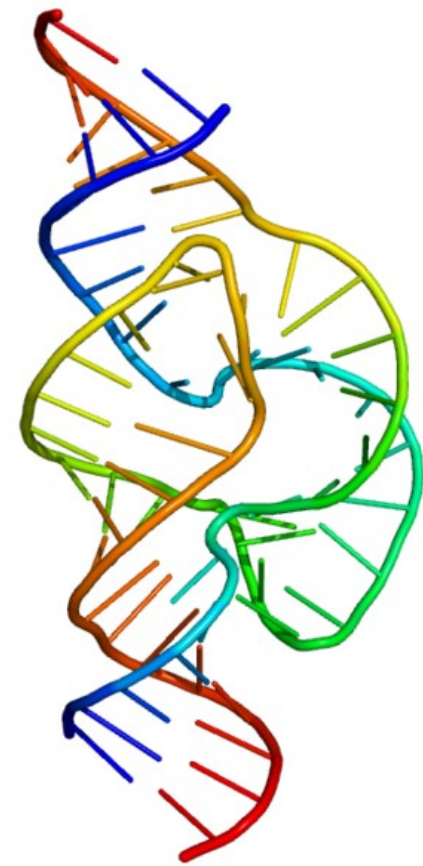
HDV ribozym

savčí CPEB3 ribozym

VS ribozym

glmS ribozym

CoTC ribozym



*hammerhead
ribozyme*

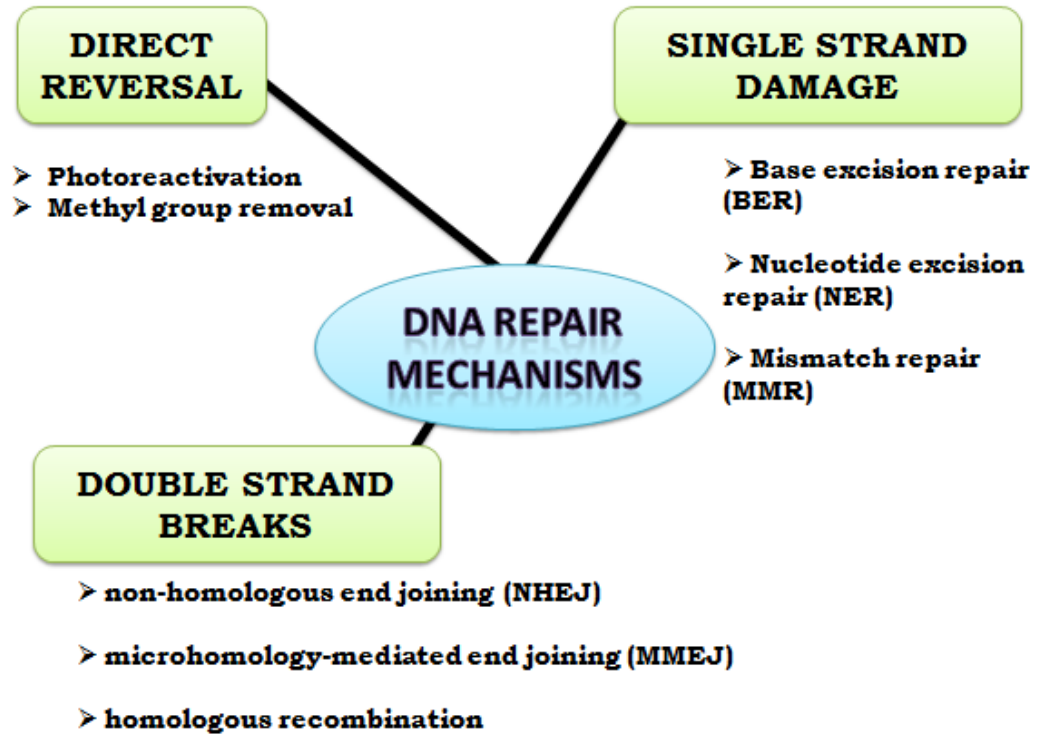
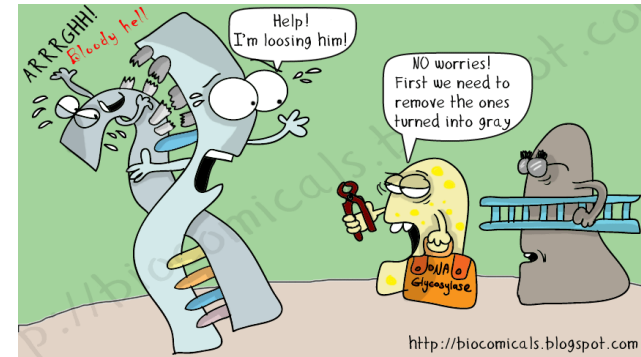
Vlastnosti RNA:

jednodušší než DNA

absence složitých opravných mechanismů

schopnost vytvářet rozmanité 3D konformace

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

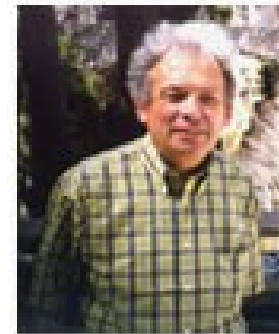


Alternativy nukleových kyselin:

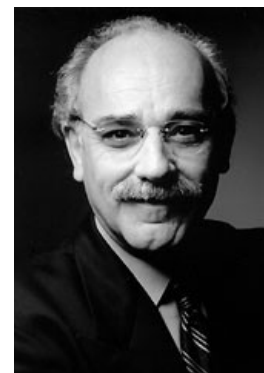
Alexander Graham Cairns-Smith: krystalický jíl jako „urgen“
– původně anorganická replikace, jakési „lešení“

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:

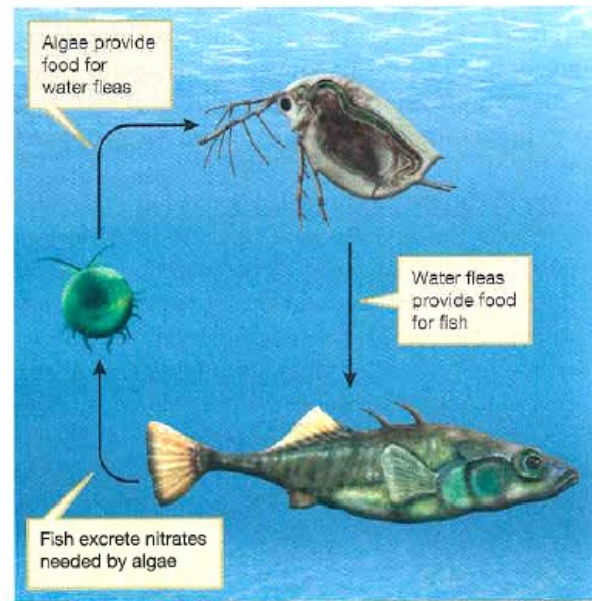
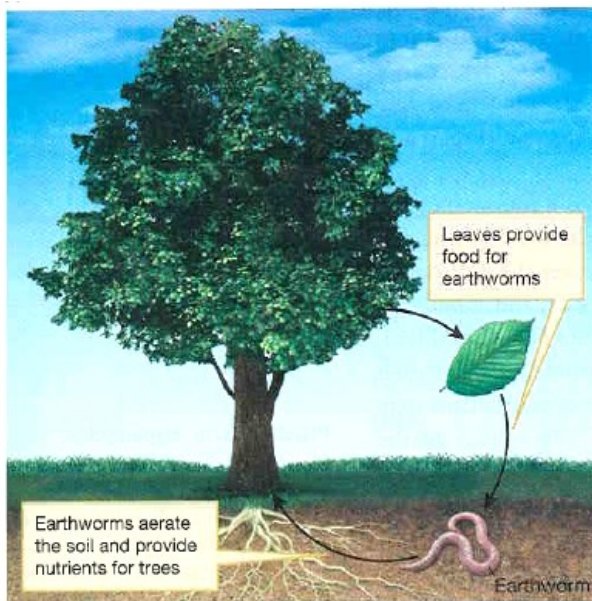
Manfred Eigen (1971):

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

délka genomu kódujícího funkční enzym mnohem vyšší než 100 bp

= **Eigenův paradox**

hypercykly = stabilní koexistence dvou a více kooperujících replikátorů

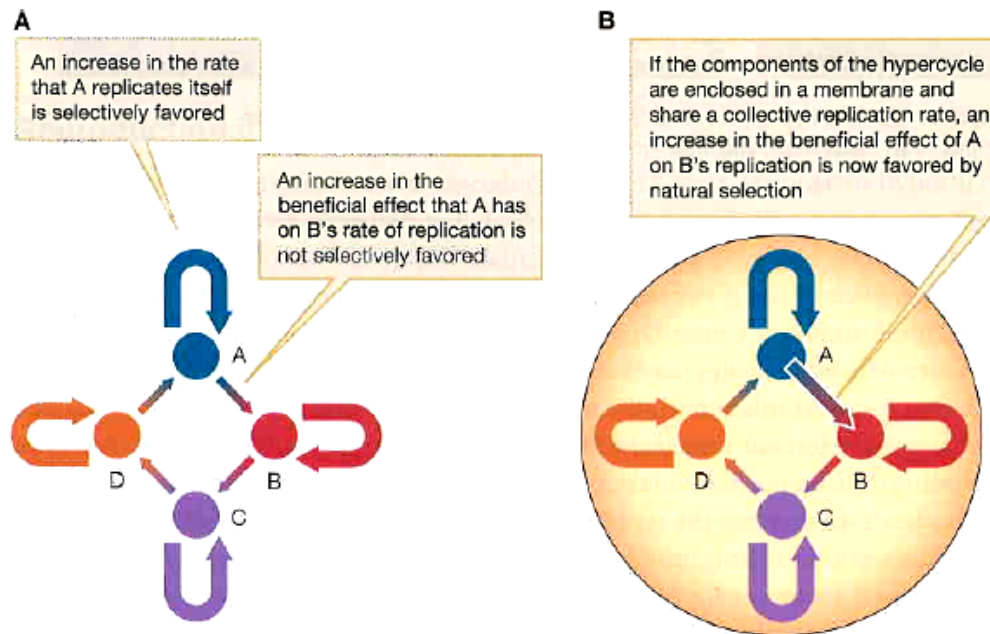


hypercykly:

molekulární mutualismus: reciproční altruismus (*win-win relationship*)

kompetice celého systému s jinými cykly

riziko „parazitace“ systému \Rightarrow nutnost kompartmentace



Kompartimentace a vznik buňky

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 a genetického kódu

spojení replikátorů \Rightarrow delší replikace \Rightarrow selektivní nevýhoda

možné výhody:

1. redukce kompetice mezi funkčně spojenými replikátory
2. produkty funkčně spojených replikátorů na stejném místě

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

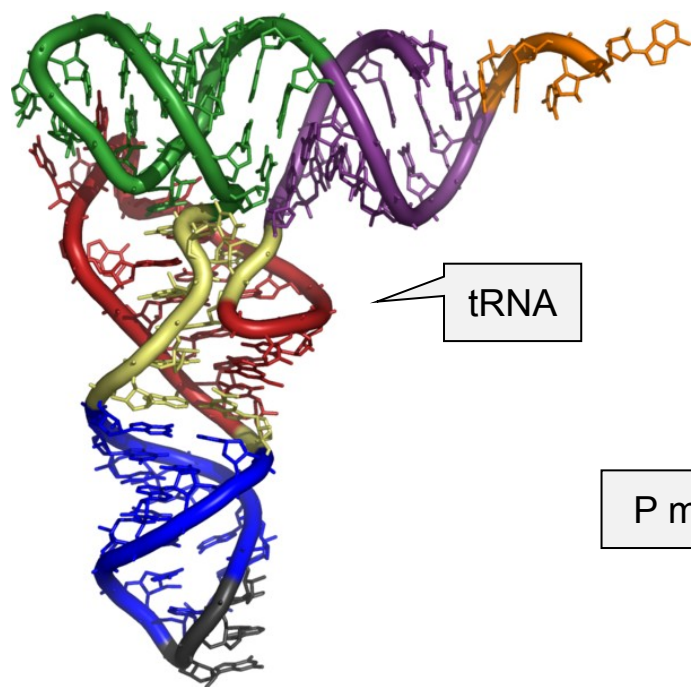
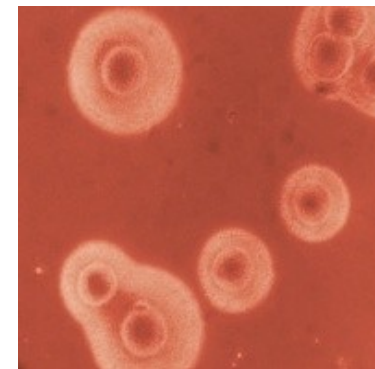
		Second Letter								
		T	C	A	G					
First Letter	T	TTT } Phe TTC } TTA } Leu TTG }	TCT } Ser TCC } TCA } TCG }	TAT } Tyr TAC } TAA Stop TAG Stop	TGT } Cys TGC } TGA Stop TGG Trp	Third Letter	T	C	A	G
	C	CTT } Leu CTC } CTA } CTG }	CCT } Pro CCC } CCA } CCG }	CAT } His CAC } CAA } Gln CAG }	CGT } Arg CGC } CGA } CGG }		T	C	A	G
	A	ATT } Ile ATC } ATA } ATG Met	ACT } Thr ACC } ACA } ACG }	AAT } Asn AAC } AAA } Lys AAG }	AGT } Ser AGC } AGA } Arg AGG }		T	C	A	G
	G	GTT } Val GTC } GTA } GTG }	GCT } Ala GCC } GCA } GCG }	GAT } Asp GAC } GAA } Glu GAG }	GGT } Gly GGC } GGA } GGG }		T	C	A	G

chemicky příbuzné AA → podobný kód

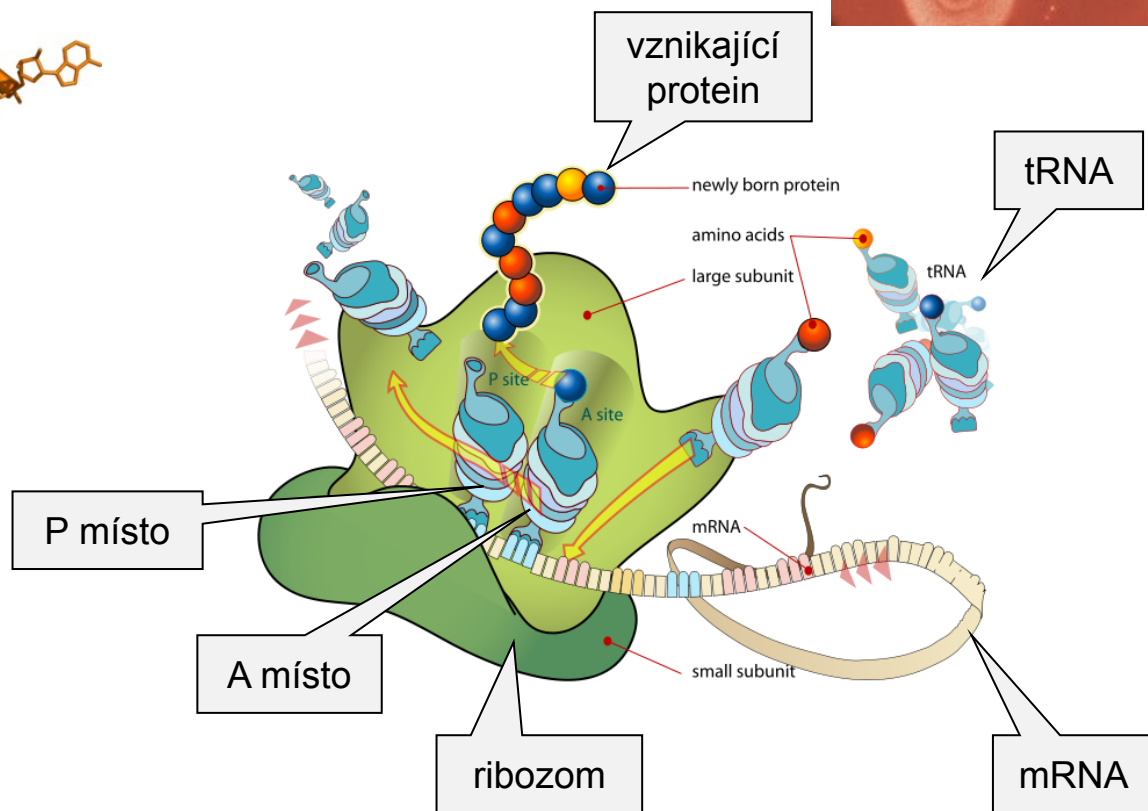
genetický kód není zdaleka „univerzální“ – výjimky u někt. organismů (např. *Mycoplasma*) nebo organel (mitochondrie)

AA možná původně pomáhaly stabilizovat RNA

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



tRNA



Existuje mnoho hypotéz vzniku genetického kódu...

Role chemických principů, které řídí specifickou interakci RNA s AA:
některé AA mají selektivní chemickou afinitu vůči příslušnému kodonu.

Biosyntetická expanze: původně jednodušší kód – pravěký život „objevil“ nové AA (např. jako vedlejší produkt metabolismu) a později začlenil do svého genetického kódování. ... nepřímé důkazy, že dříve používáno méně odlišných AA než dnes.

Přírodní výběr přiřadil kodony tak, aby byly minimalizovány účinky mutací. Původně 4 nebo více míst v kodonu místo 3 \Rightarrow vyšší stupeň redundance \Rightarrow vyšší rezistence vůči chybám v době, než začaly být používány ribozomy.

Informační kanály: modelování translace jako informačního kanálu náchylného k chybám. Jak odolat chybám (šumu) při zachování přenášené informace? Genetický kód vznikl vzájemnou interakcí 3 protichůdných evolučních sil: potřebou různorodých AA, tolerance vůči chybám a minimálních nákladů na zdroje. Kód vzniká, když se mapování (zobrazení) na AA stává nenáhodným.

asociace AA a RNA:

syntéza proteinu řízená RNA

mapování (zobrazení) 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](#)

odlišné RNA mají tendenci preferenčně vázat určité 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

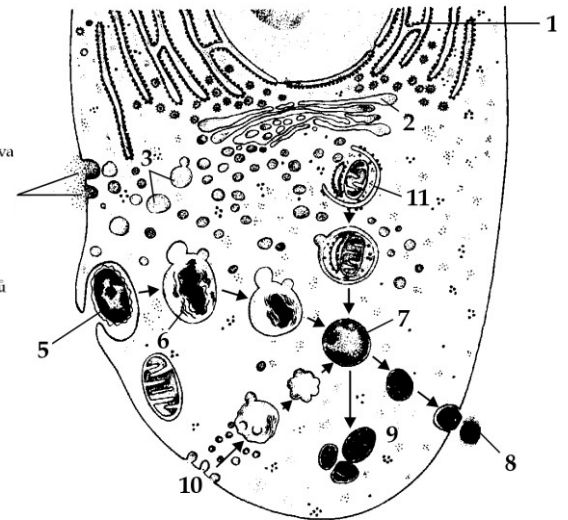
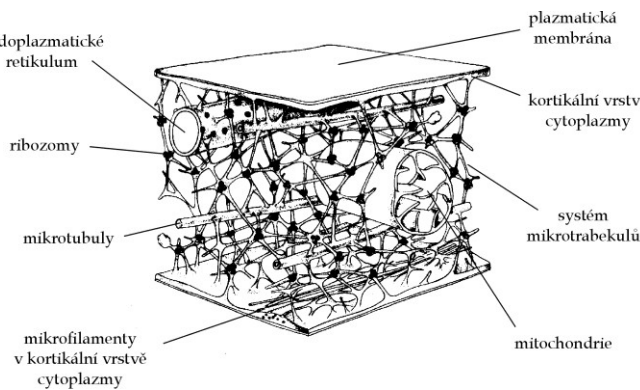
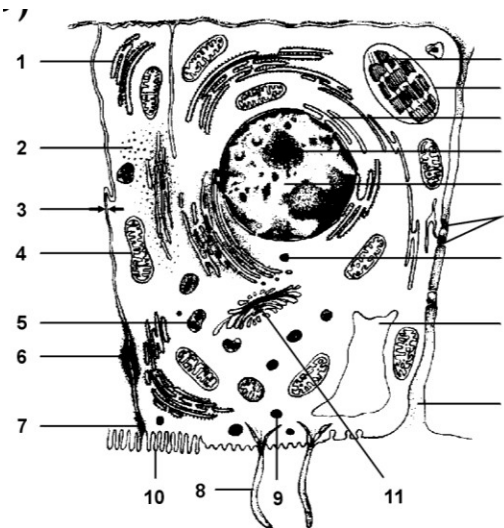
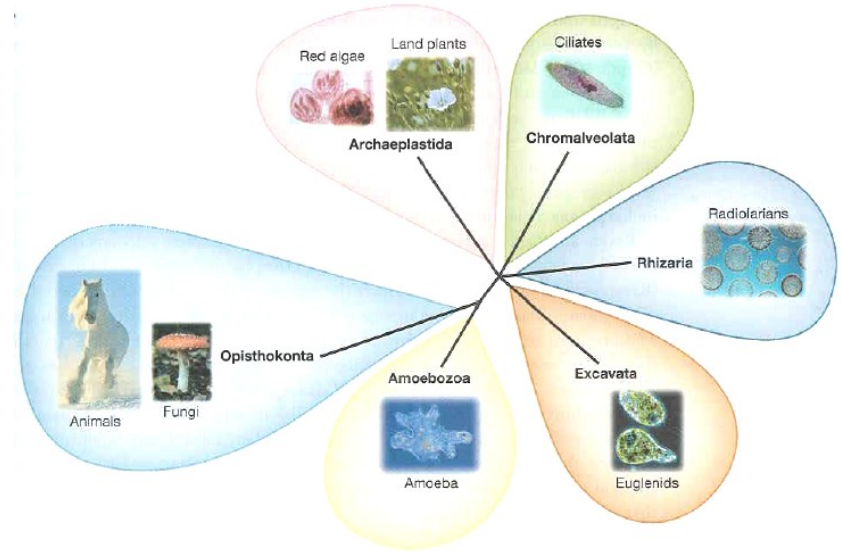
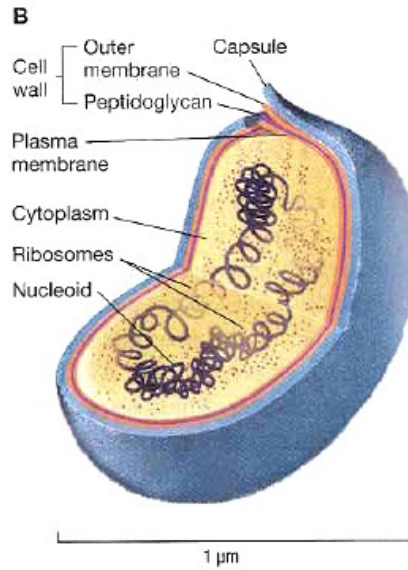
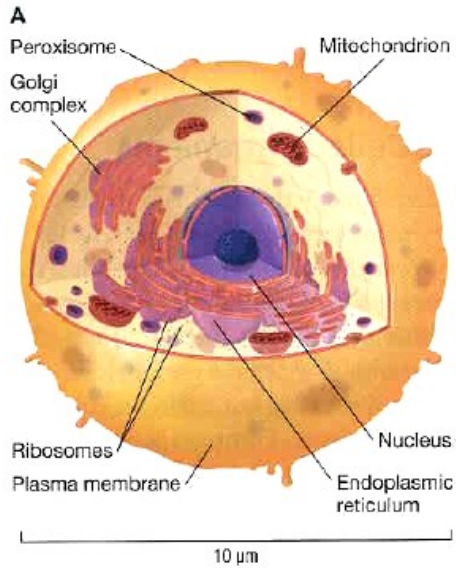
výhody DNA:

nižší reaktivita ⇒ vyšší stabilita ⇒ delší geny

dělbá práce mezi RNA a DNA

se ztrátou genetické funkce mohla RNA plnit katalytické a strukturní funkce
s menšími omezeními

Vznik eukaryotické buňky



Thomas Cavalier-Smith:

ztráta buněčné stěny \Rightarrow nutnost vytvoření endoskeletu \Rightarrow flexibilita,
pohyb, fagocytóza

vchlipování membrány \rightarrow ER

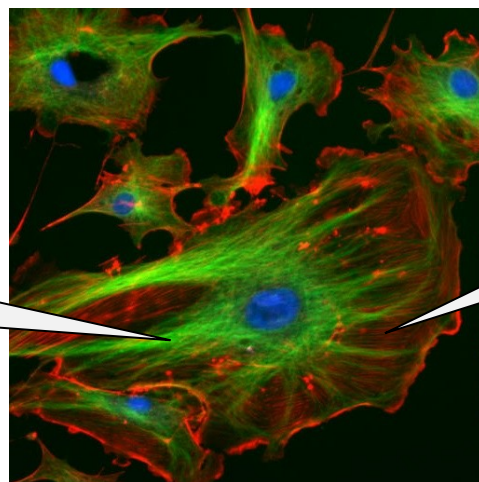
Prokaryontní cytoskelet:

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



mikrotubuly

mikrofilamenta

preadaptace (exaptace)

Původ buněčných organel:

Konstantin Sergejevič Merežkovskij (1905, 1909):

myšlenka **symbiogeneze**

chloroplasty = původně cizí organismy

(A. Schimper 1883; mitochondrie – 1890 R. Altmann)

nejprve živočišná buňka: měňavka + bakterie (jádro)



K.S. Merežkovskij

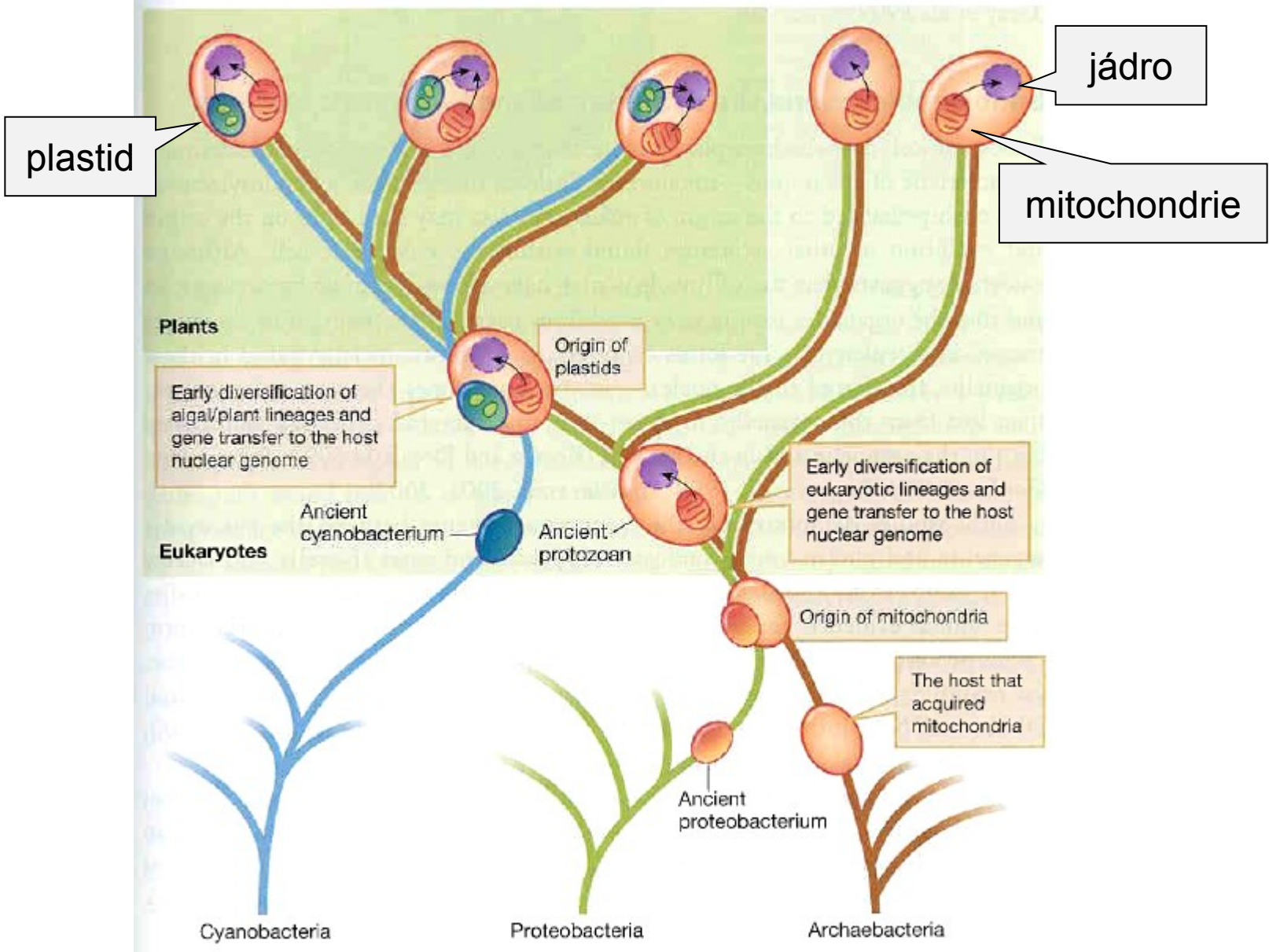
Lynn Margulisová (1966, 1970): **endosymbióza**

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

chloroplasty: sinice, postupně ztráta respirace



Lynn Margulisová



Teorie vzniku jaderné membrány:

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

Transfer genů do jádra:

např. gen *neoSTLS2*, chloroplast tabáku

→ v 16 z 250 000 ($\approx 1/16\ 000$) dceřiných buněk přenos genu do jádra ⇒
rezistence vůči kanamycinu

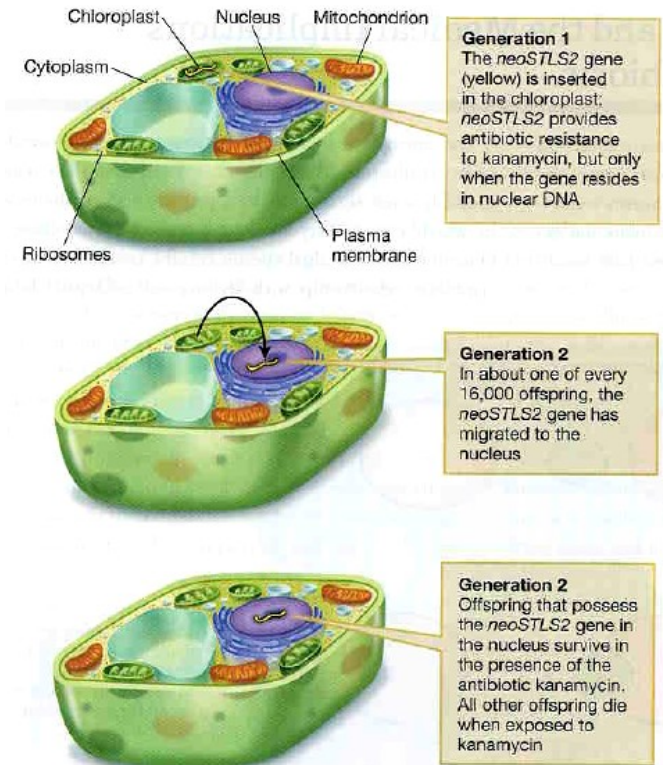
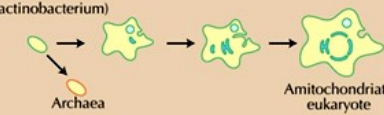
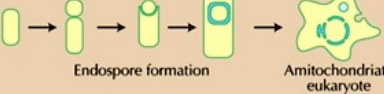

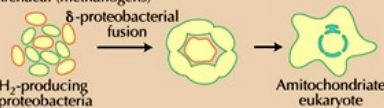
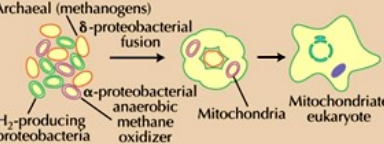
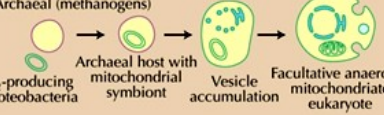

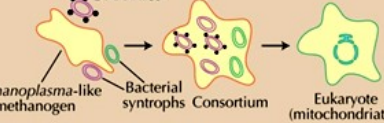


TABLE 8.2. Schematic summary of various models for the origin of the nucleus

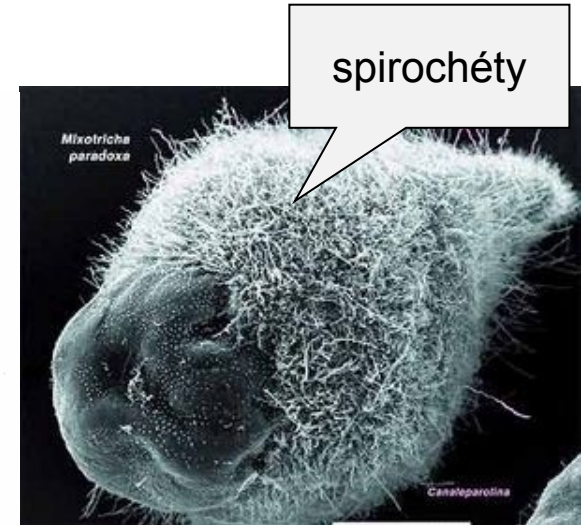
Schematic Model	Membrane That Nuclear Membrane Is Derived from and Is Homologous to	Compartment That the Nuclear Compartment Is Derived from and Is Homologous to
<p>A Gram-positive bacterium (actinobacterium)</p>  <p>Archaea</p> <p>Amitochondriate eukaryote</p>	Plasma membrane of a bacterium	Bacterial cytoplasm
<p>B Gram-positive bacterium</p>  <p>Endospore formation</p> <p>Amitochondriate eukaryote</p>	Plasma membrane of a bacterium	Bacterial endospore
<p>C Gram-negative bacterium</p>  <p>Endokaryosis</p> <p>Crenarchaeote</p> <p>Amitochondriate eukaryote</p>	Plasma membranes of a bacterium and an archaea	Archaeal cytoplasm
<p>D Archaeal (methanogens)</p>  <p>δ-proteobacterial fusion</p> <p>H₂-producing δ-proteobacteria</p> <p>Amitochondriate eukaryote</p>	Plasma membranes of several bacteria	Archaeal cytoplasm
<p>E Archaeal (methanogens)</p>  <p>δ-proteobacterial fusion</p> <p>H₂-producing δ-proteobacteria</p> <p>α-proteobacterial anaerobic methane oxidizer</p> <p>Mitochondria</p> <p>Mitochondriate eukaryote</p>	Plasma membranes of several bacteria	Archaeal cytoplasm
<p>F Archaeal (methanogens)</p>  <p>H₂-producing α-proteobacteria</p> <p>Archaeal host with mitochondrial symbiont</p> <p>Vesicle accumulation</p> <p>Facultative anaerobic mitochondriate eukaryote</p>	Vesicles of bacterial lipids synthesized in an archaea cytoplasm	Archaeal cytoplasm around the chromosome
<p>G <i>Thermoplasma</i></p>  <p>Spirochaete</p> <p>Amitochondriate eukaryote</p>	Plasma membranes of a bacterium and an archaea	Spirochaete cytoplasm
<p>H</p>  <p>Complex-enveloped DNA virus</p> <p>Methanoplasma-like methanogen</p> <p>Bacterial syntrophs Consortium</p> <p>Eukaryote (mitochondriate?)</p>	Viral coat	Viral lumen

Reproduced from Martin W. 2005. *Curr. Opin. Microbiol.* 8: 630–637 (Table 1, p. 632) (© Elsevier).

peroxizomy: G+ bakterie

mikrotubuly: spirochéty

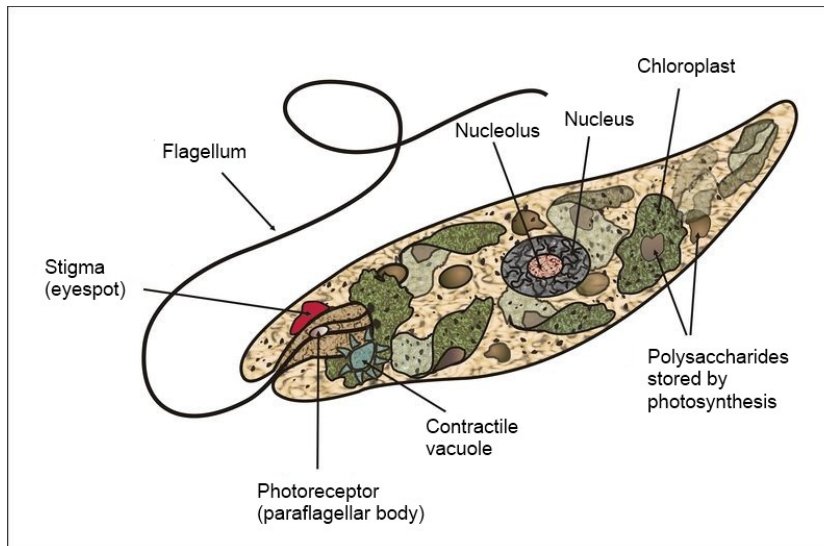
× současné poznatky nepotvrzují



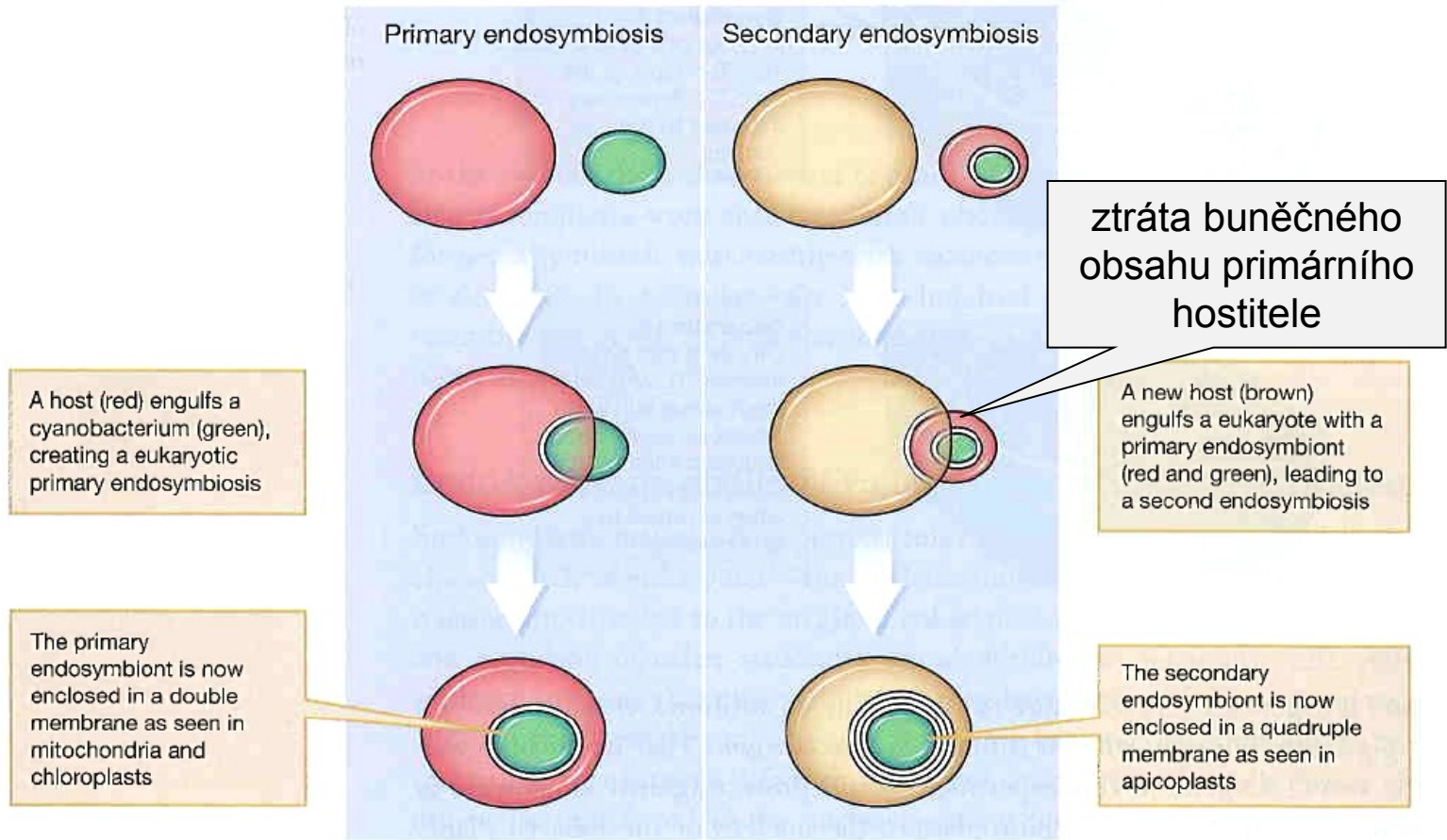
Mixotricha paradoxa

sekundární a terciární endosymbióza

→ komplexní plastidy: např. krásnoočko + zelená řasa

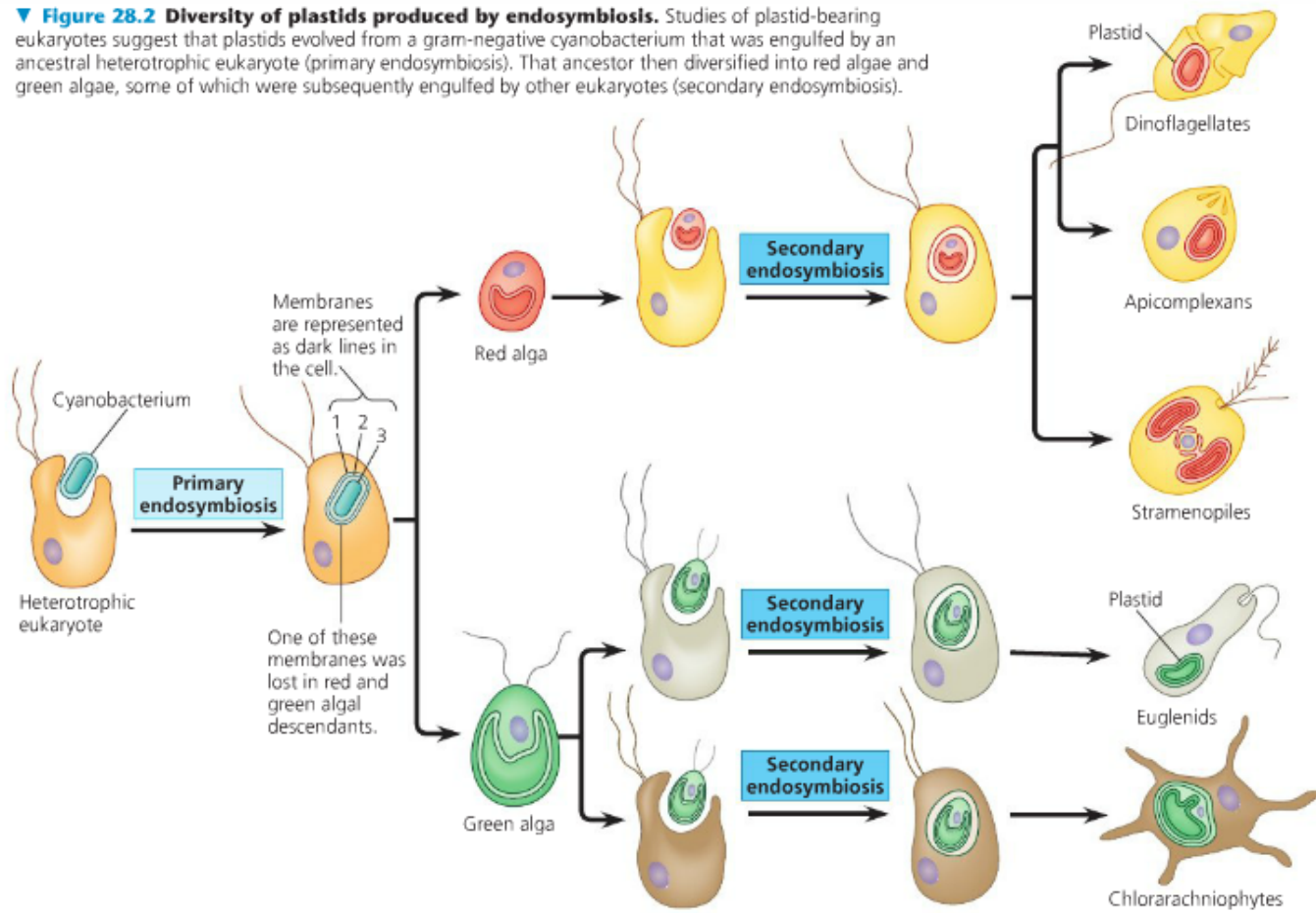


sekundární endosymbióza:

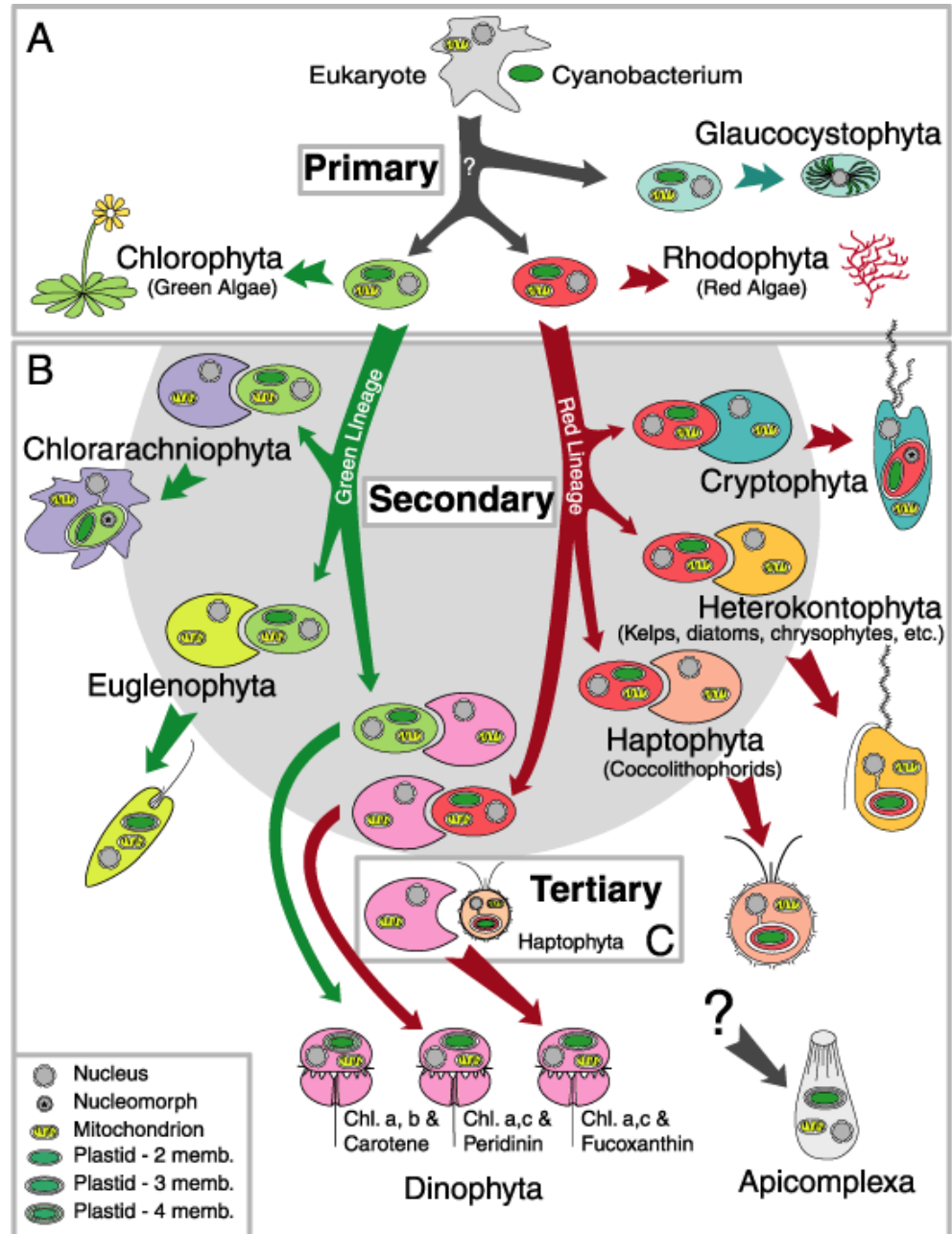
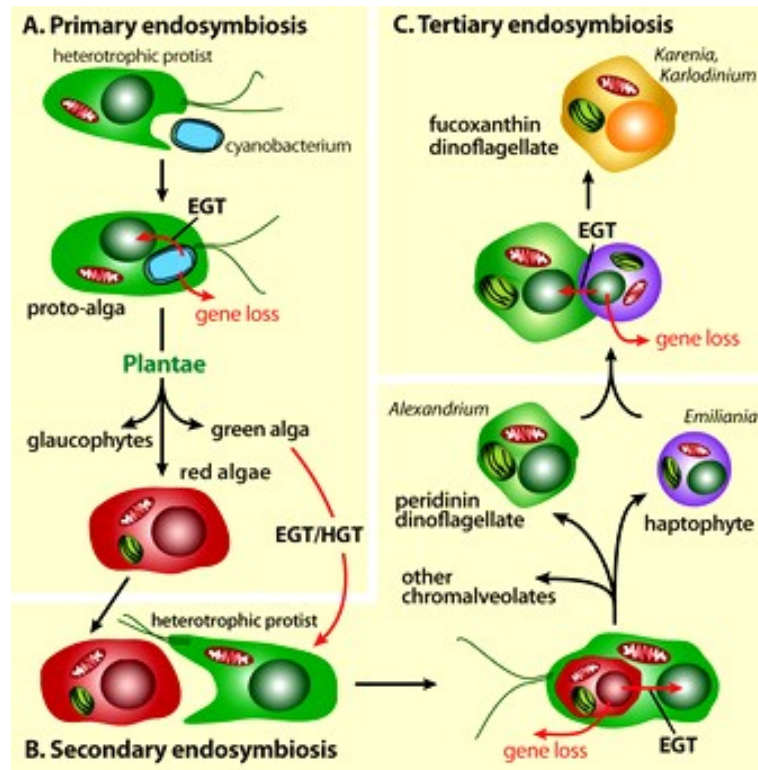


sekundární endosymbióza:

▼ **Figure 28.2 Diversity of plastids produced by endosymbiosis.** Studies of plastid-bearing eukaryotes suggest that plastids evolved from a gram-negative cyanobacterium that was engulfed by an ancestral heterotrophic eukaryote (primary endosymbiosis). That ancestor then diversified into red algae and green algae, some of which were subsequently engulfed by other eukaryotes (secondary endosymbiosis).



terciárni endosymbióza:



někdy existenci sekundárního endosymbionta poznáme pouze na základě přítomnosti jeho DNA (např. geny chlamydií v plastidech rostlin a primárních řas)

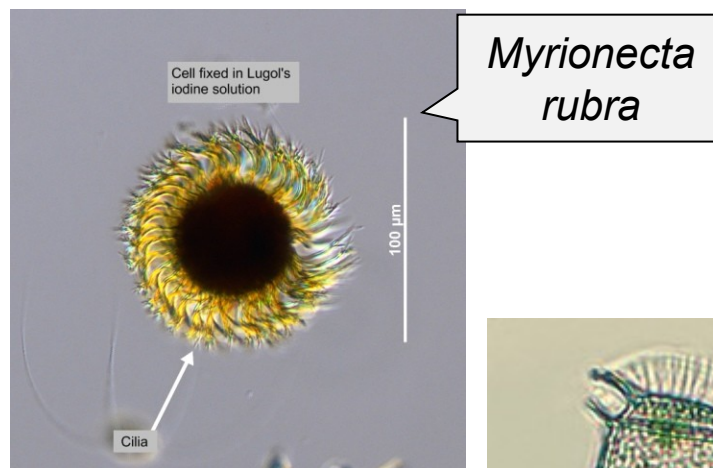
jindy jsou endosymbionti stále schopni samostatného života např. fotosyntetické řasy (chlorelly, obrněnky, haptofyty) v buňkách korálů, dírkonošců, mřížovců a některých nálevníků

kleptoplastidy (např. nálevník *Myrionecta rubra*, obrněnky rodu *Dinophysis*, mořský plž *Elysia viridis*)



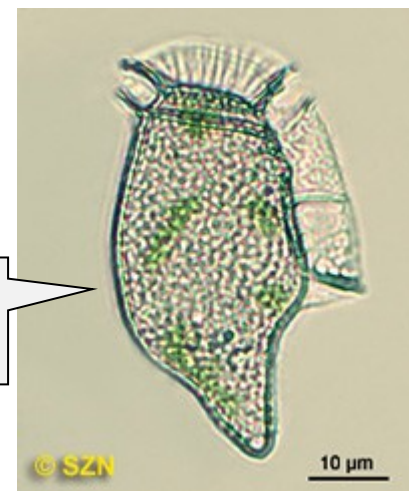
M.W.Storey

Myrionecta rubra

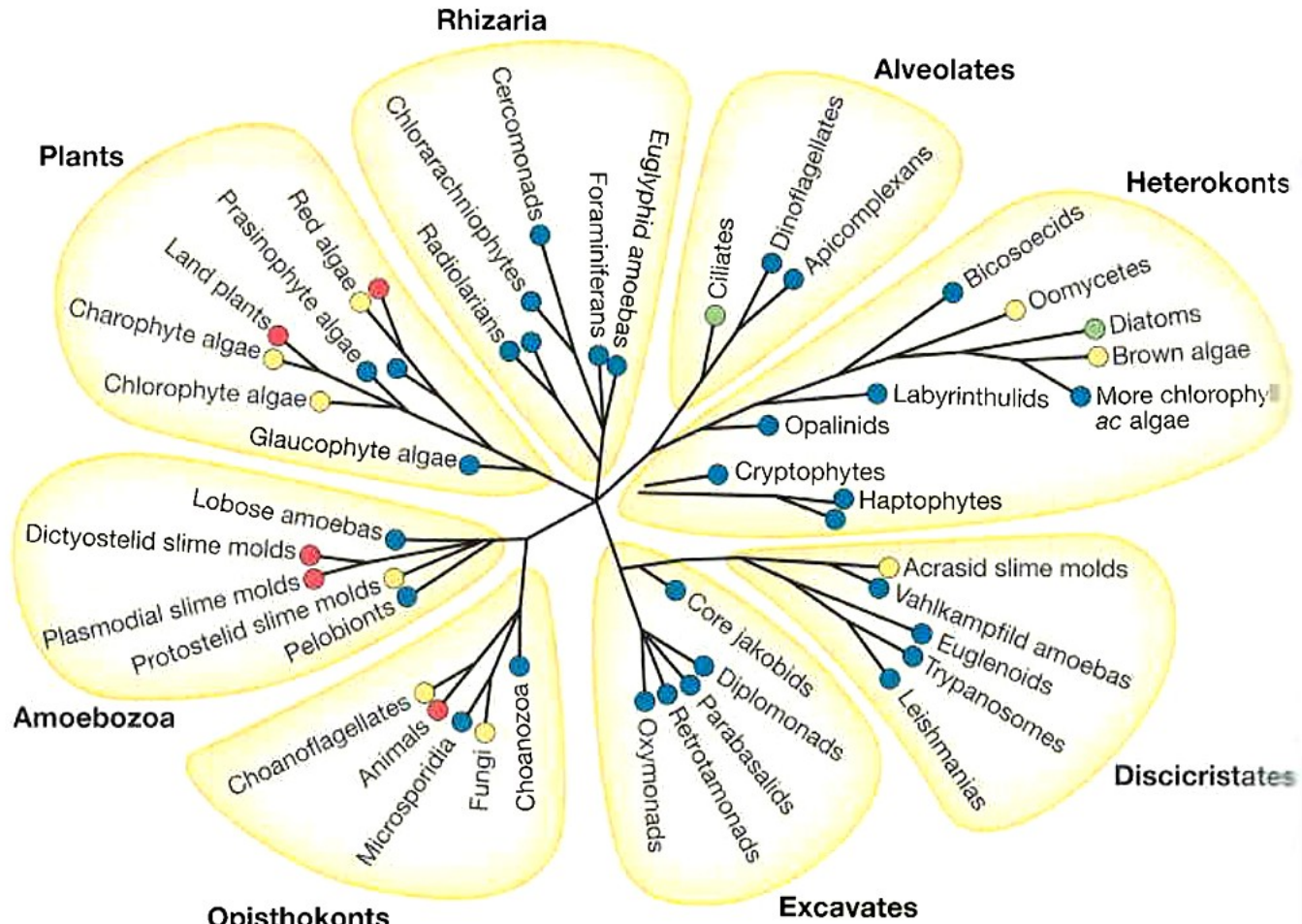


Myrionecta rubra

Dinophysis caudata

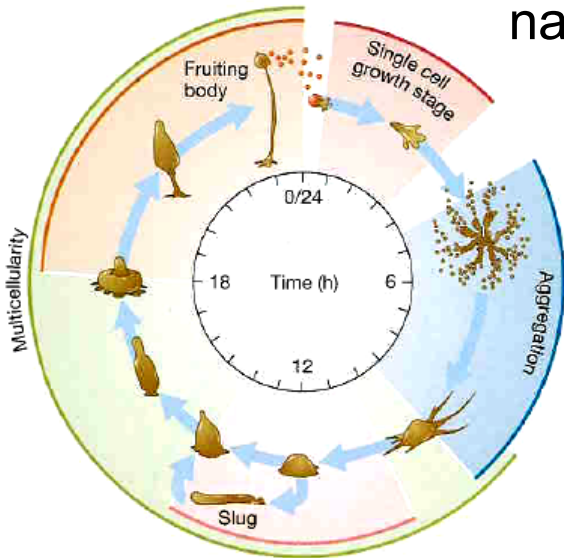
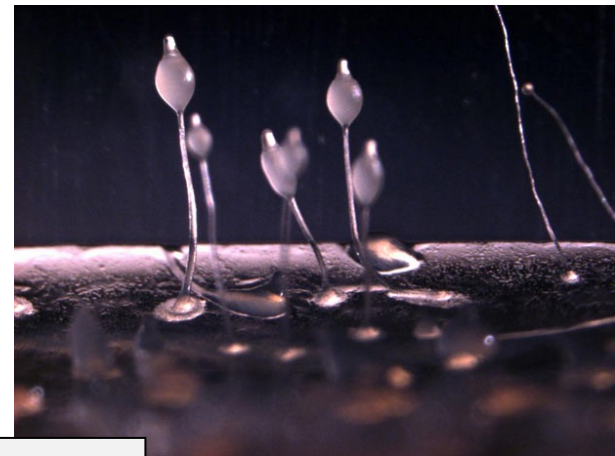


Vznik mnohobuněčnosti



- All members are multicellular
- Clade contains unicellular and colonial/multicellular species
- Unicellular with rare multicellular forms
- All members are single celled

hlenky (*slime molds*),
např. *Dictyostelium discoideum*



24 h plodné seskupení

sorus

stopka

20-22 h

16 h „prst“

18 h „mexický klobouk“

8000–500 000 buněk

10 h volný agregát

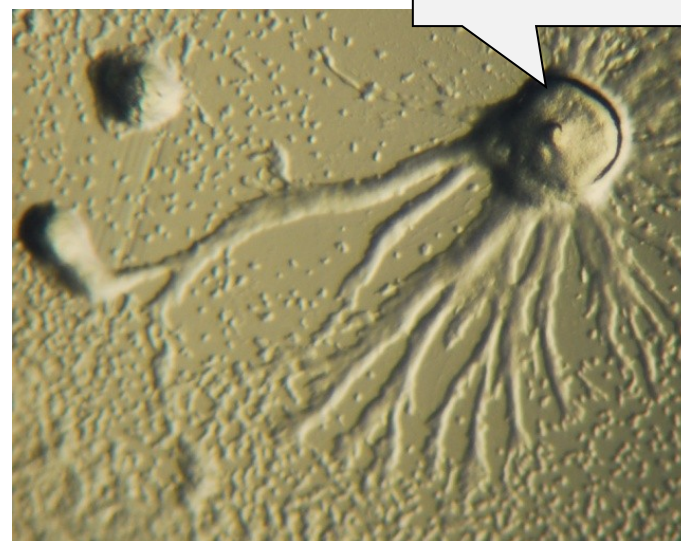
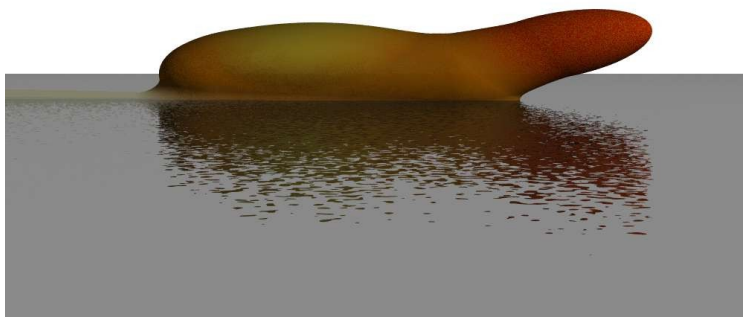
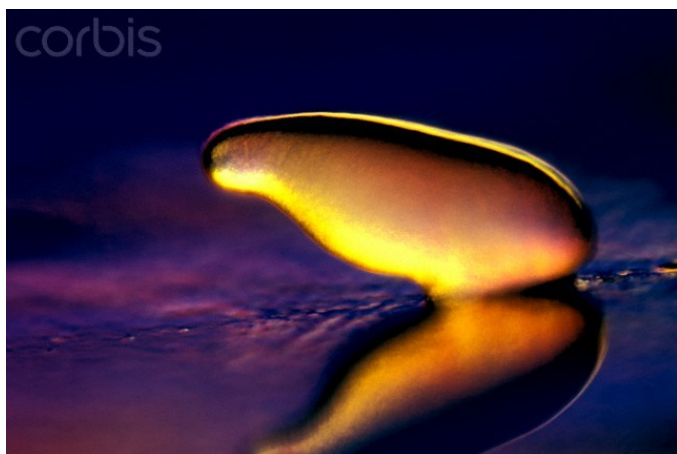
12 h těsný agregát

14 h agregát se špičkou

„slimák“

Jak se „slimák“, složený z nezávislých améb, orientuje ve svém prostředí?

cAMP (*cyclic adenosine monophosphate*): emise v místě nejhustší agregace → signál pro „*downstream*“ buňky → postupná agregace produkce proteinu, který umožňuje vzájemné přichycení améb reakce na vnější podněty“: světlo, tepota, gradient kyslíku a čpavku v půdě

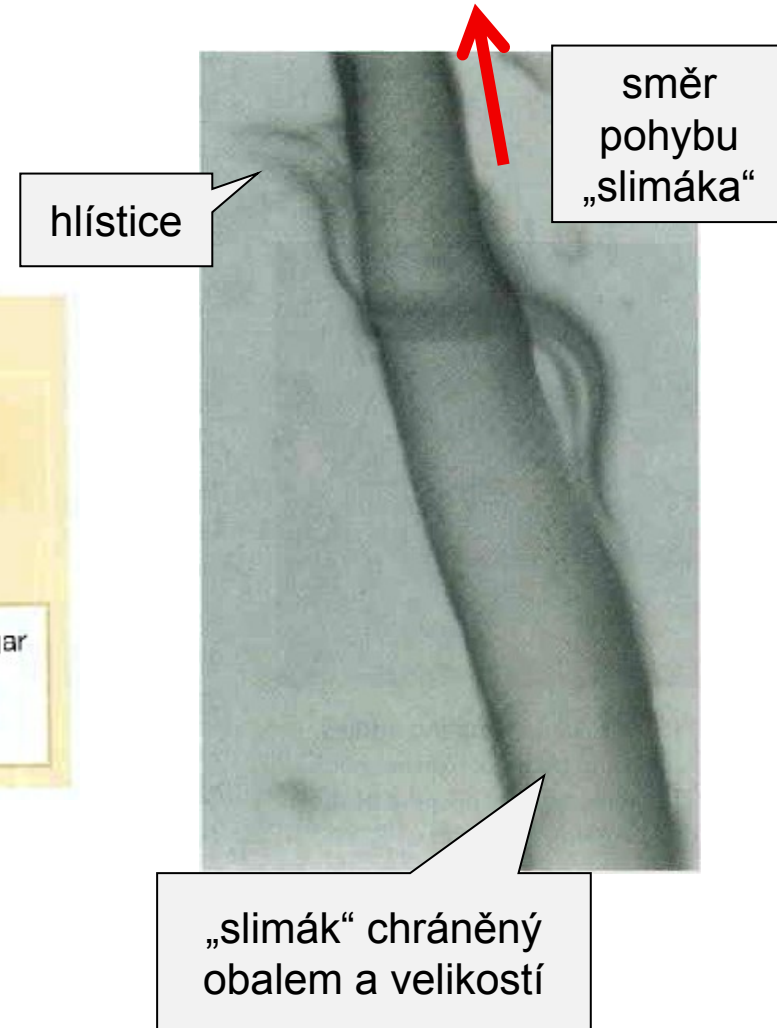
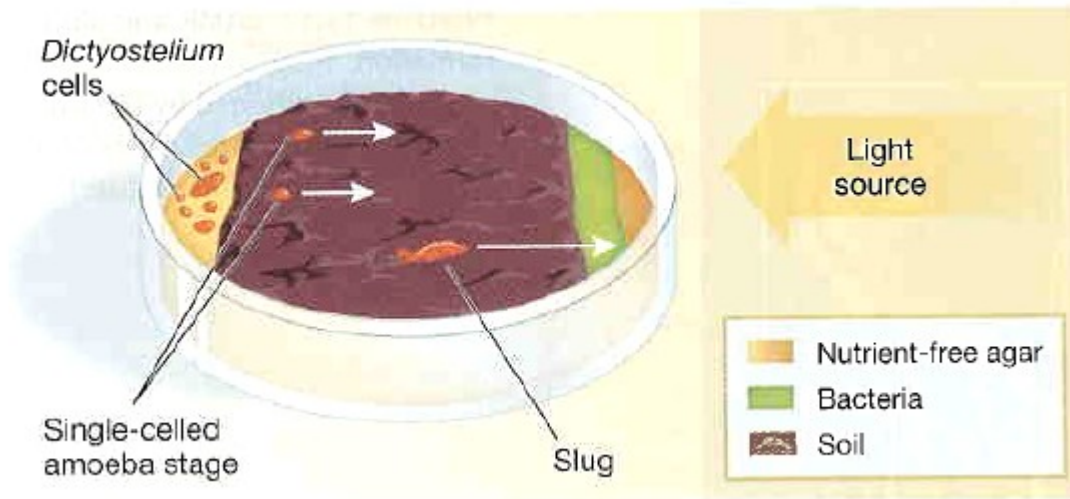


místo emise
cAMP

Jaké jsou výhody agregace *D. discoideum*?

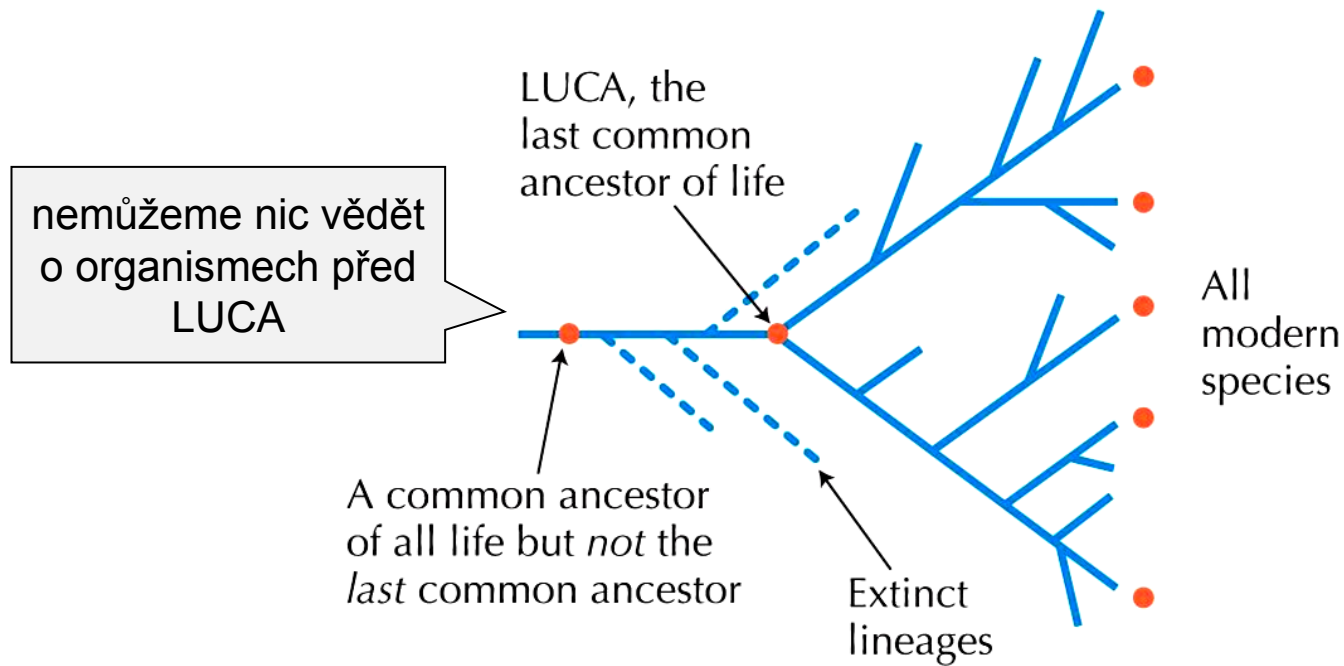
tvorba obalu z celulózy a látek bohatých na proteiny → ochrana proti hlísticím – jen na povrchu „slimáka“

rychlejší pohyb

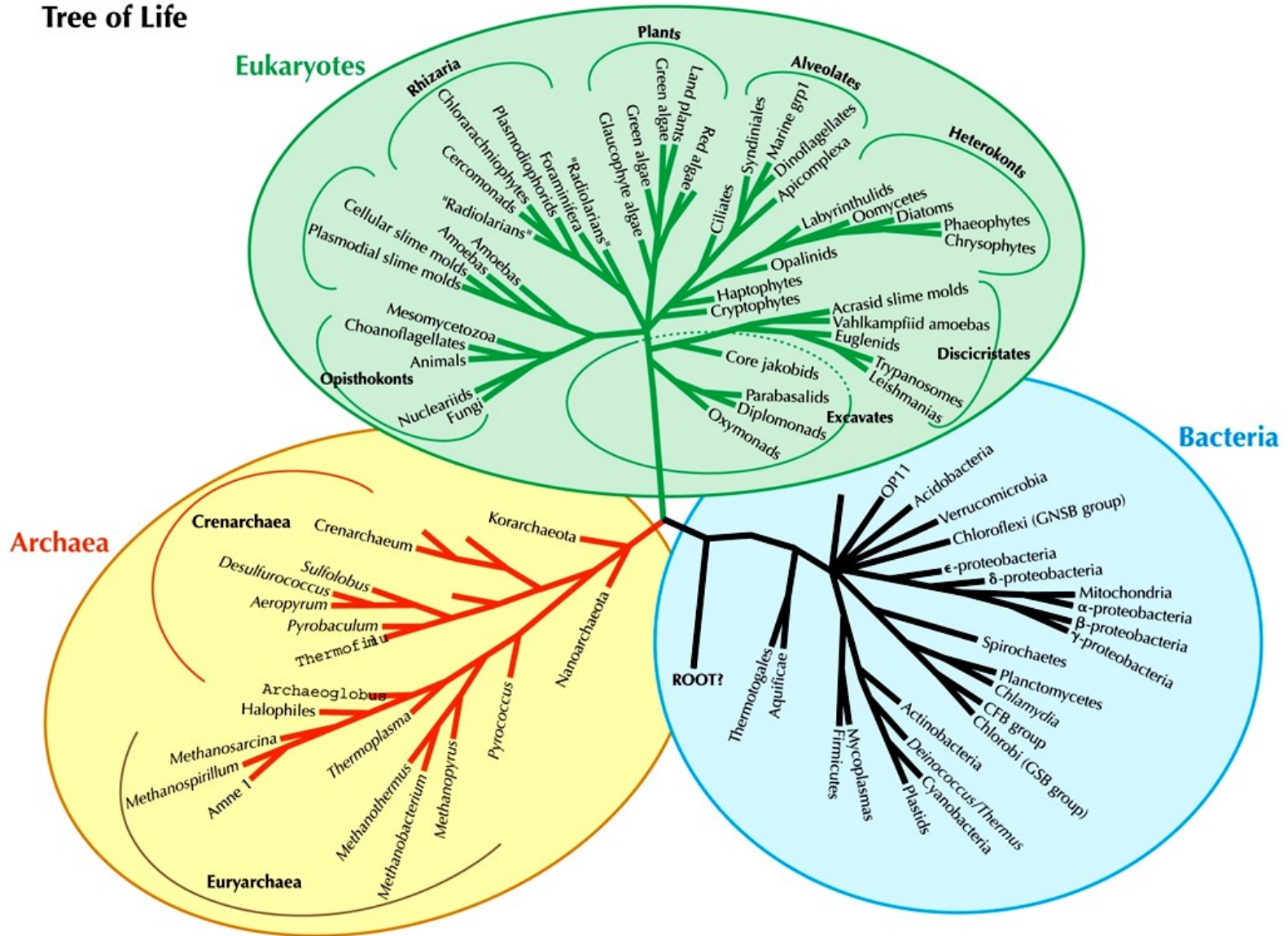


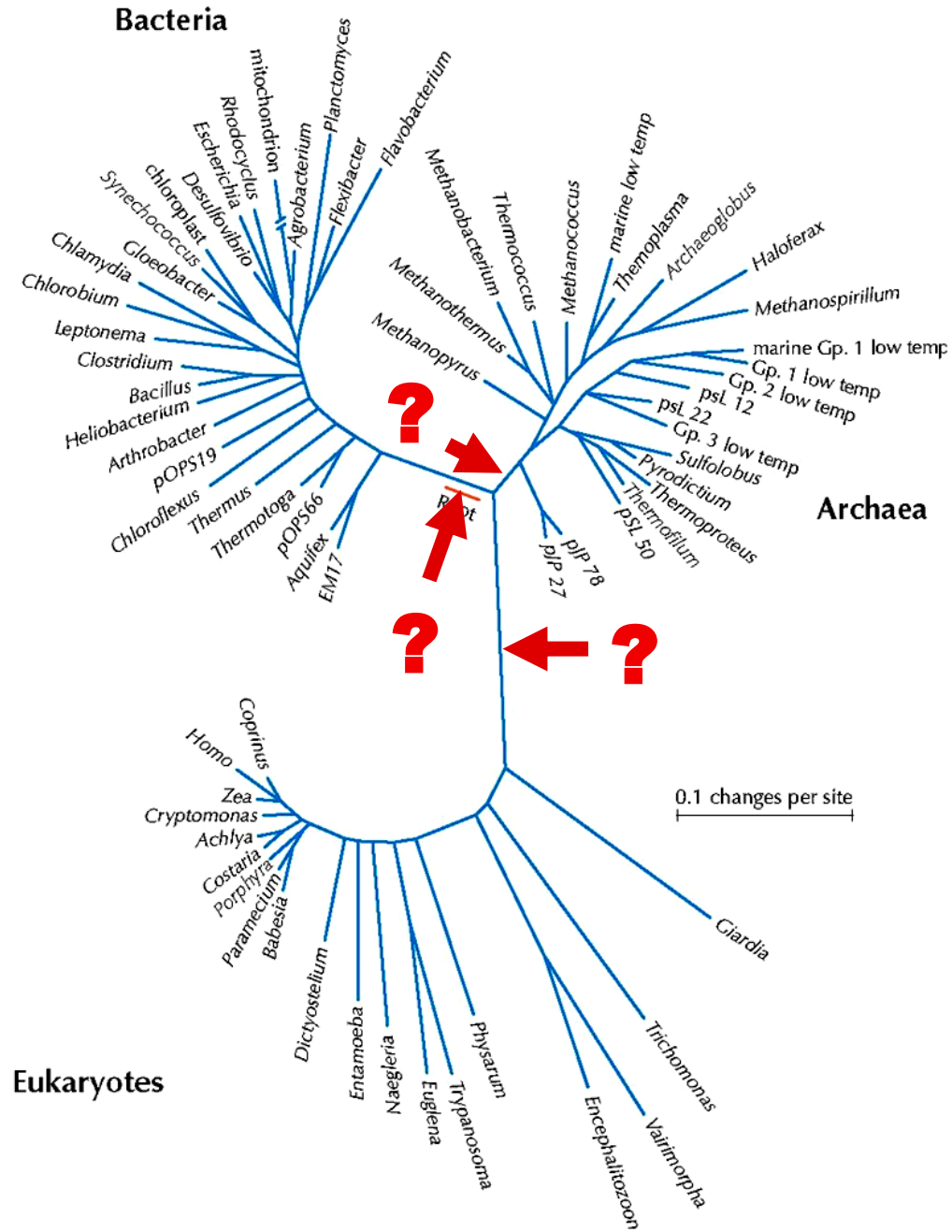
Strom života (*Tree of life*):

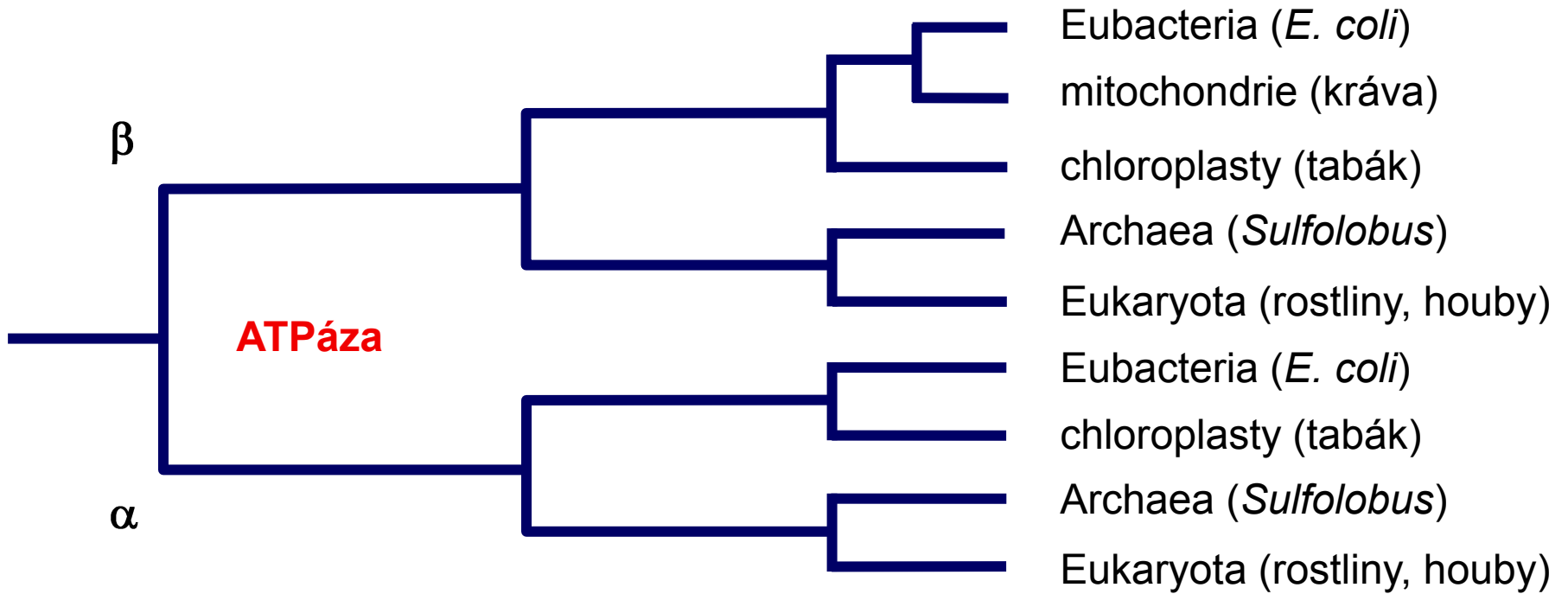
Poslední společný předek = LUCA (*last universal common ancestor*)



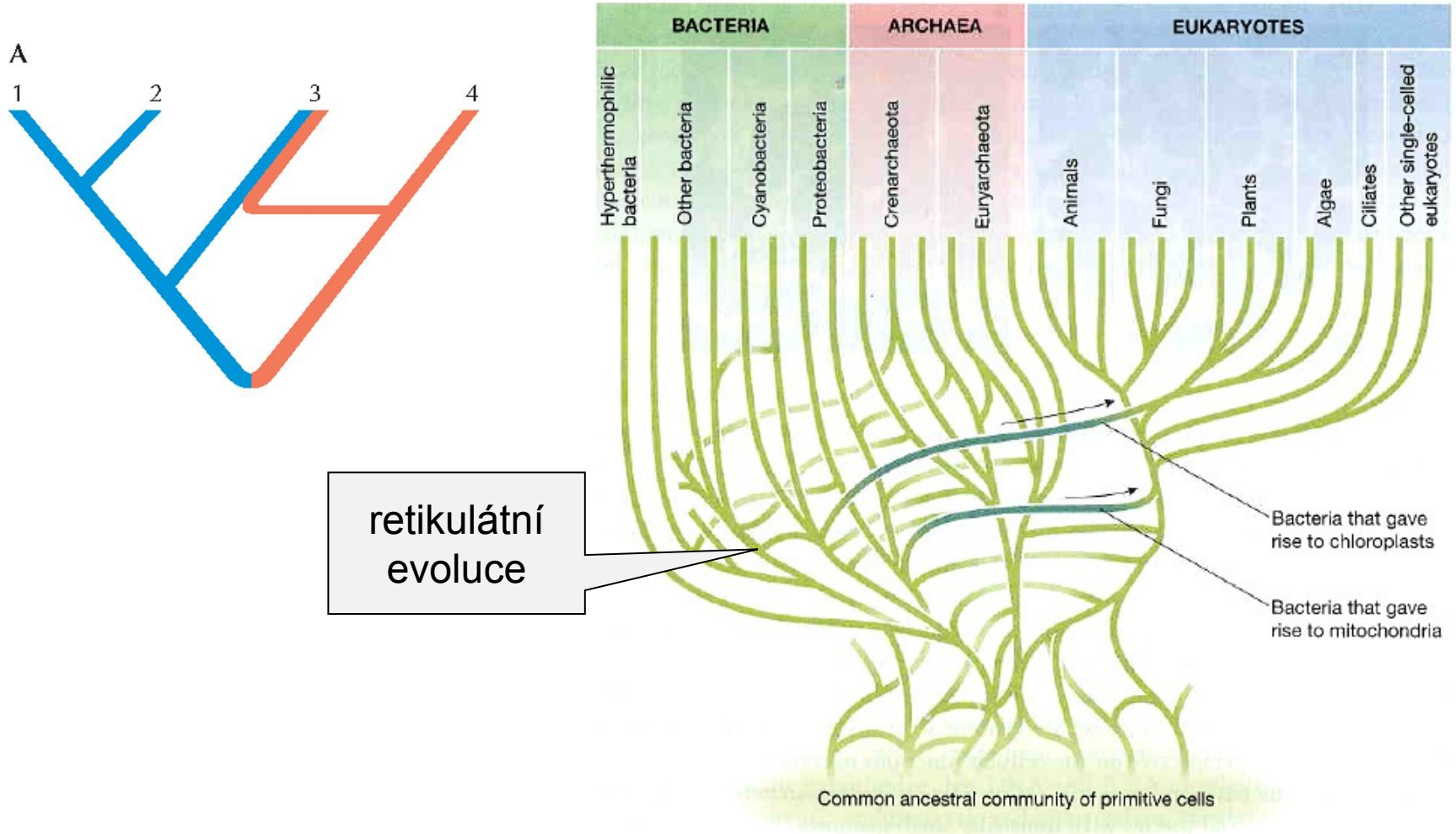
Tree of Life







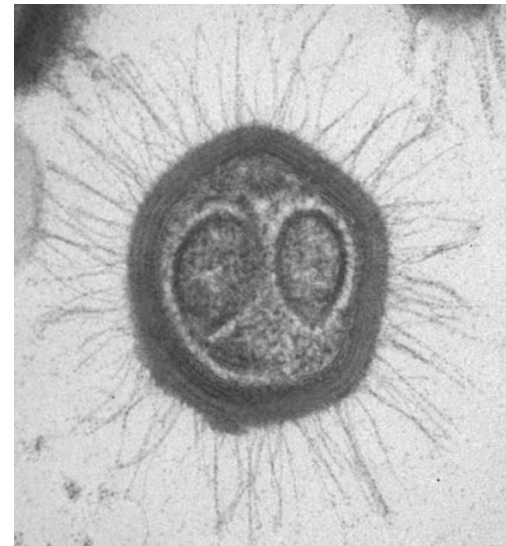
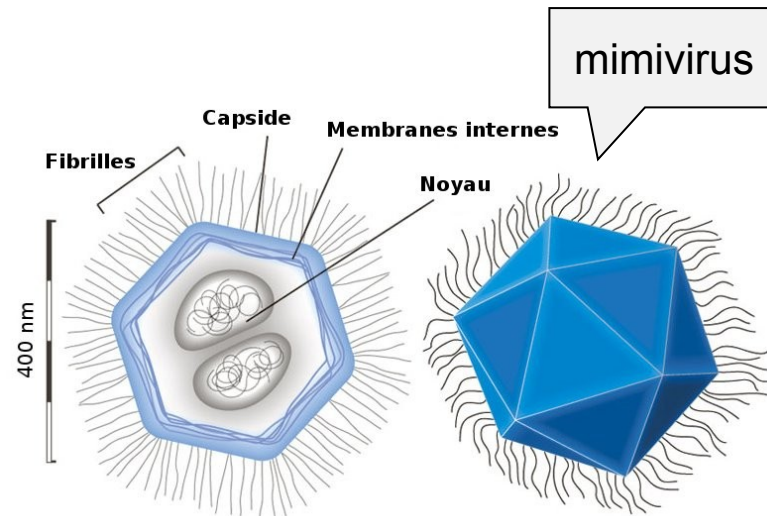
Horizontální přenos genů



⇒ žádný univerzální předek současných organismů × stromy pro jednotlivé geny můžou mít LUCA

Kam na stromu života patří viry?

1. pozůstatky předbuněčného světa: některé procesy a geny starobylé mnoho genů jen velmi vzdáleně příbuzných od buněčných protějšků
× jak mohly samostatně existovat v předbuněčném světě?
2. podobnost s transpozony → „uprchlé“ části buněčných organismů – původně jejich součástí (např. jako buněčná RNA, nebo DNA elementy jako transpozony a plasmidy)
3. původně volně žijící organismy
např. mimivirus: velikost genomu = 1,2 Mb, > 900 proteinů, tj. více než některé bakterie a archebakterie



Klíčové evoluční přechody:

vznik replikátorů

kompartimentace, vznik buňky

vznik chromozomů

vznik genetického kódu, DNA

vznik eukaryot

vznik pohlaví

mnohobuněčnost

society

vznik jazyka



E. Szathmáry

Jedinci se přestávají reprodukovat nezávisle

Větší velikost → větší kořist, specializace, dělba práce

Vznik efektivnějších způsobů získání, procesování, přenosu a uložení informací

Výhody přechodu na „vyšší úroveň“ ale neznamenají působení skupinového výběru!

konflikt selekce na různých úrovních:

kontrola replikace × B chromozomy, transpozice

spravedlivá meióza × meiotický tah

diferenciace somatických buněk × nádorové bujení

nereprodukční kasty × dělnice kladoucí vajíčka