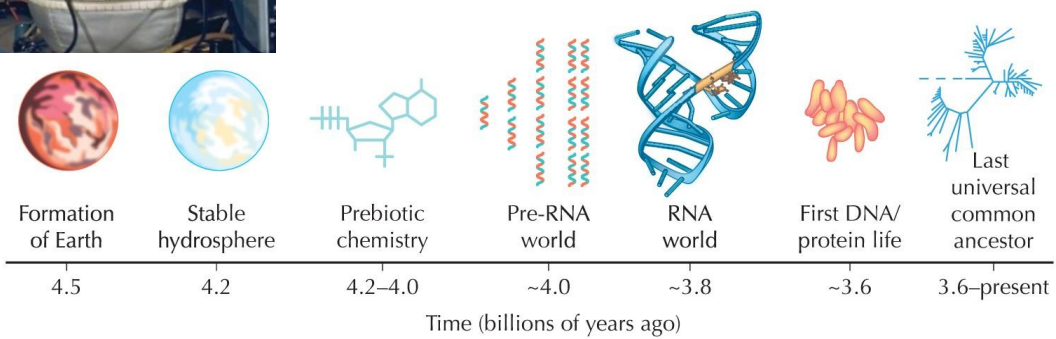
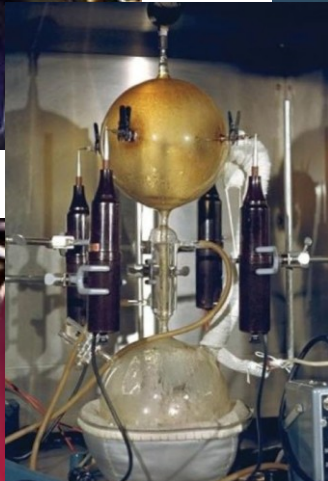
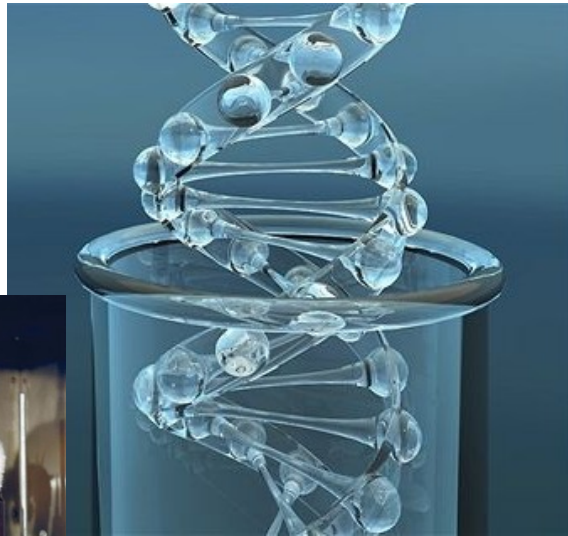
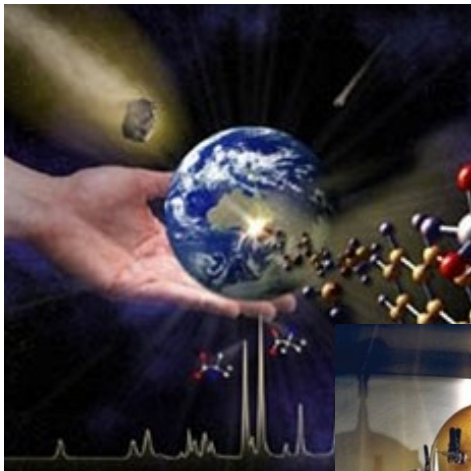


# VZNIK ŽIVOTA NA ZEMI



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

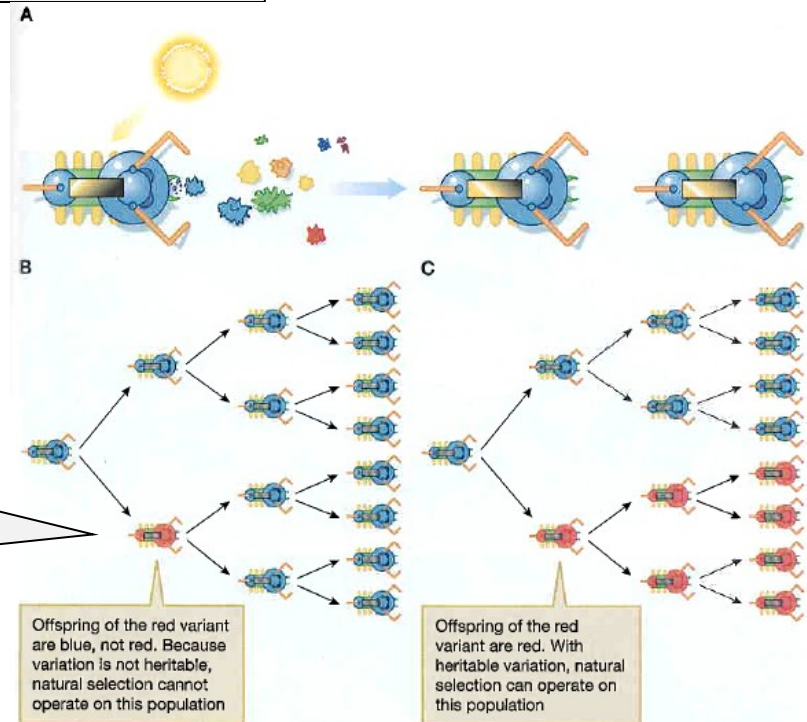
nutný  
metabolismus

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



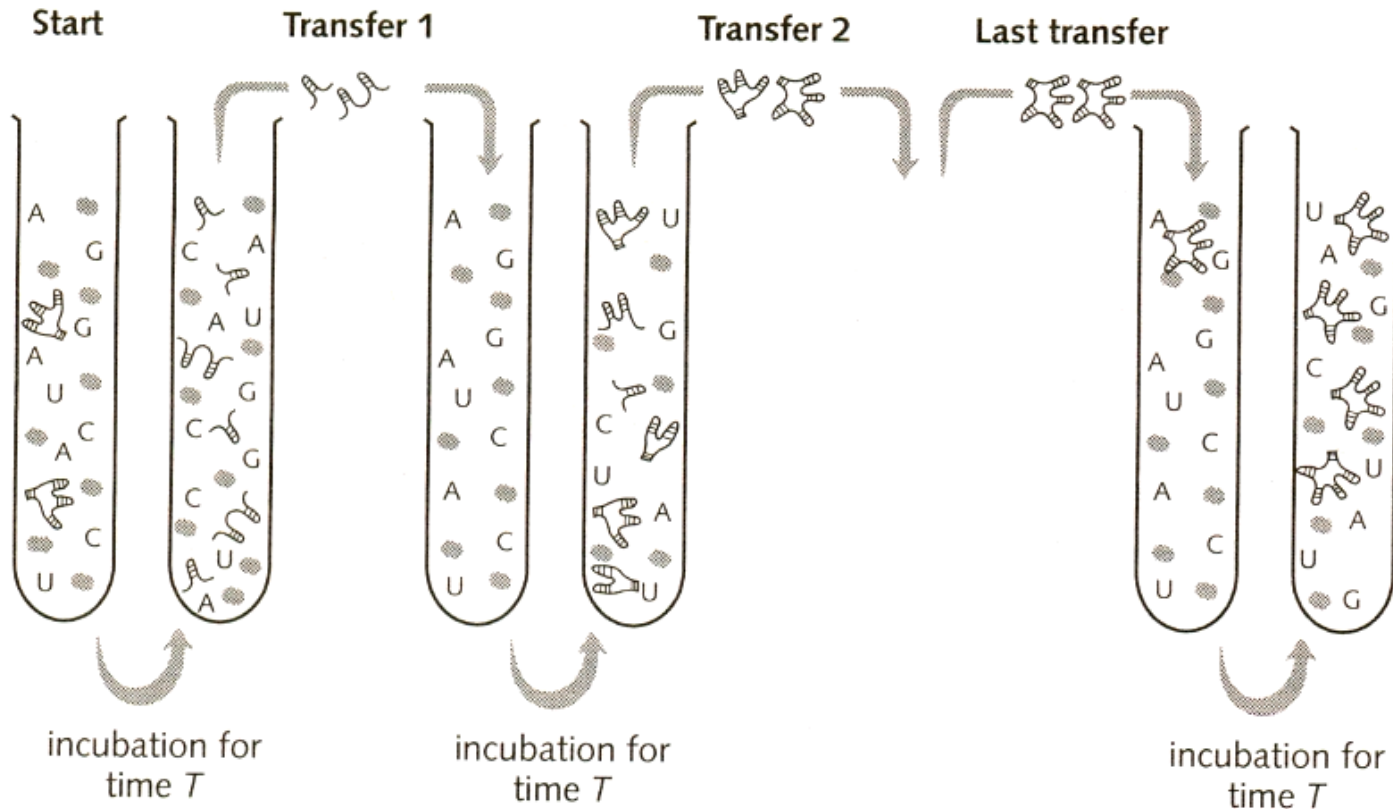
# Evoluce ve zkumavce:

Sol Spiegelman et al. (1970):

RNA (templát ~ 4500 bp) a replikáza bakteriofága Q $\beta$ ,  
+ nukleotidy



Sol Spiegelman



⇒ evoluce → „Spiegelmanovo monstrum“:

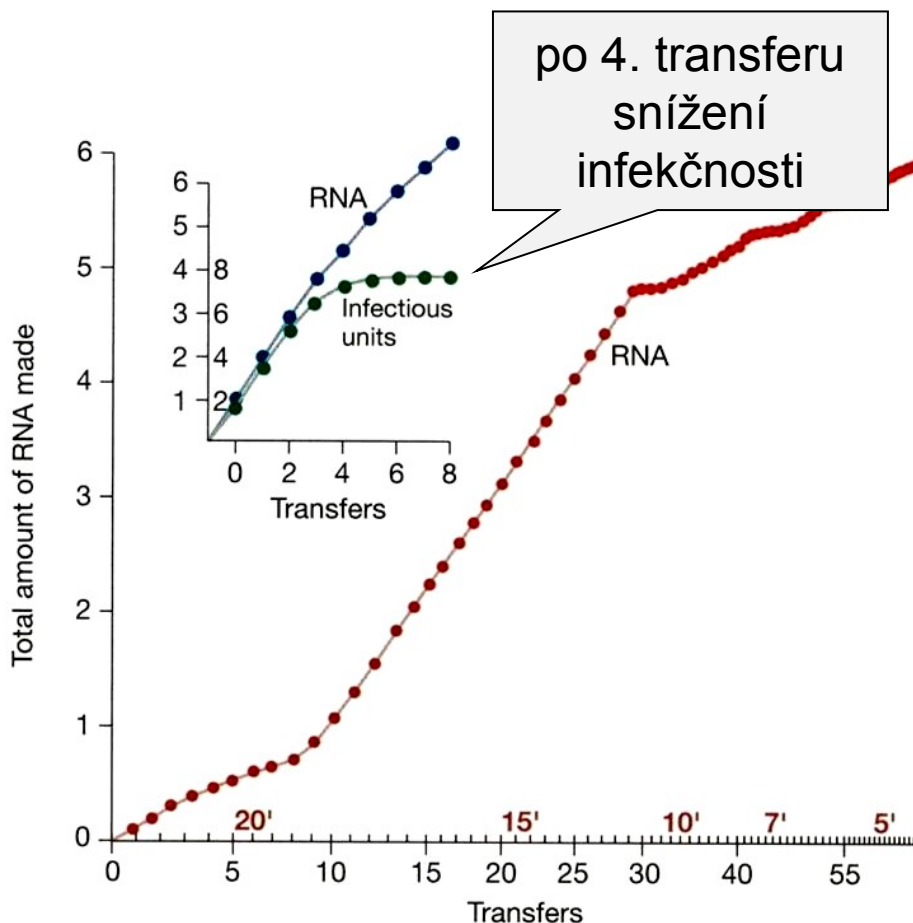
→ zmenšení velikosti po 74. transferu na 218 bp  $\approx$  5% velikost původní RNA\*) ⇒ zvýšení rychlosti replikace

→ snížení schopnosti infikovat bakterii *E. coli*

\*) Oehlenschläger a Eigen (1997):  
nakonec jen 48-54 bp (~ vazebné místo pro RNA replikázu)

Sumper a Luce (1975):

vznik „Spiegelmanova monstra“ i bez přítomnosti templátu (jen RNA báze a Q $\beta$  replikáza)



Tyto experimenty ale nevysvětlují vznik života (dodán enzym)

# VZNIK ŽIVOTA

Podle radiometrického měření stáří Země  $\sim 4,54 \pm 0,04$  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 –  $\sim 4$  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

Grónský ledovec: 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)

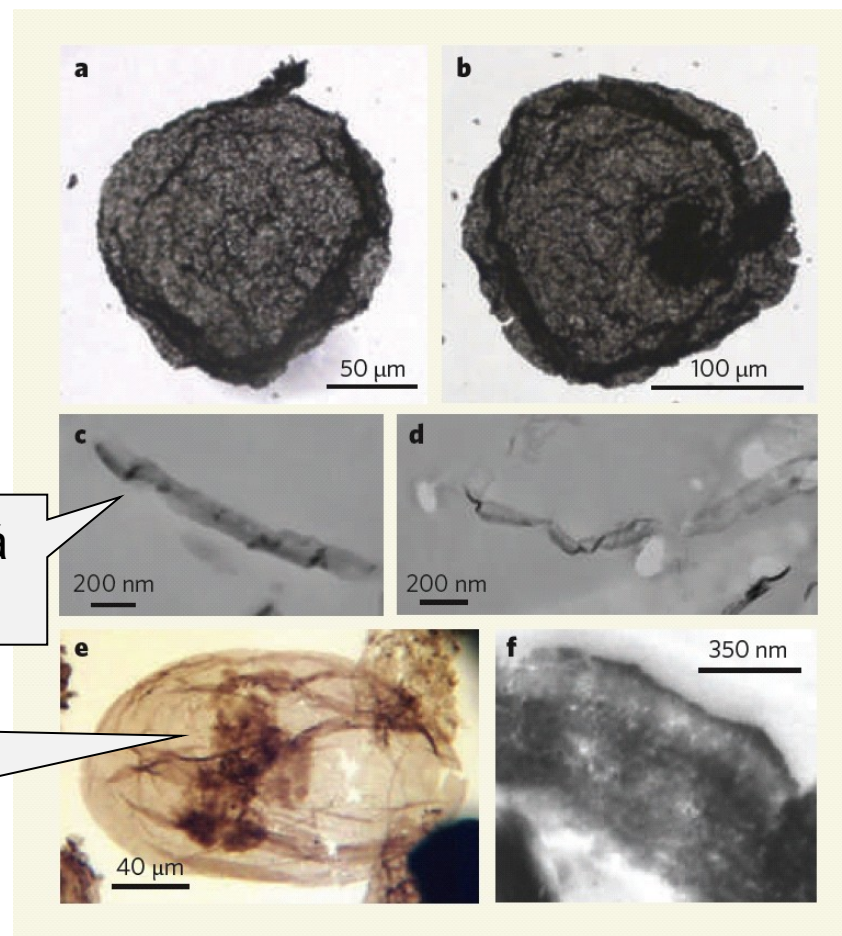
do té doby – 1,8 mld.

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<sub>2</sub>O + 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 +  $H_2$  +  $H_2O$

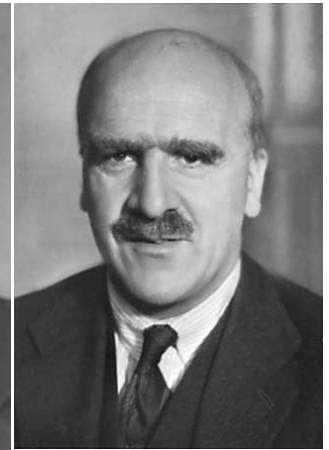
→ 10-15 % uhlíku ve formě organických sloučenin

2 % uhlíku → aminokyseliny, lipidy, cukry

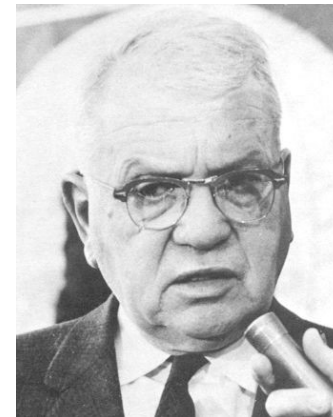
stavební součásti nukleových kyselin



A.I. Oparin



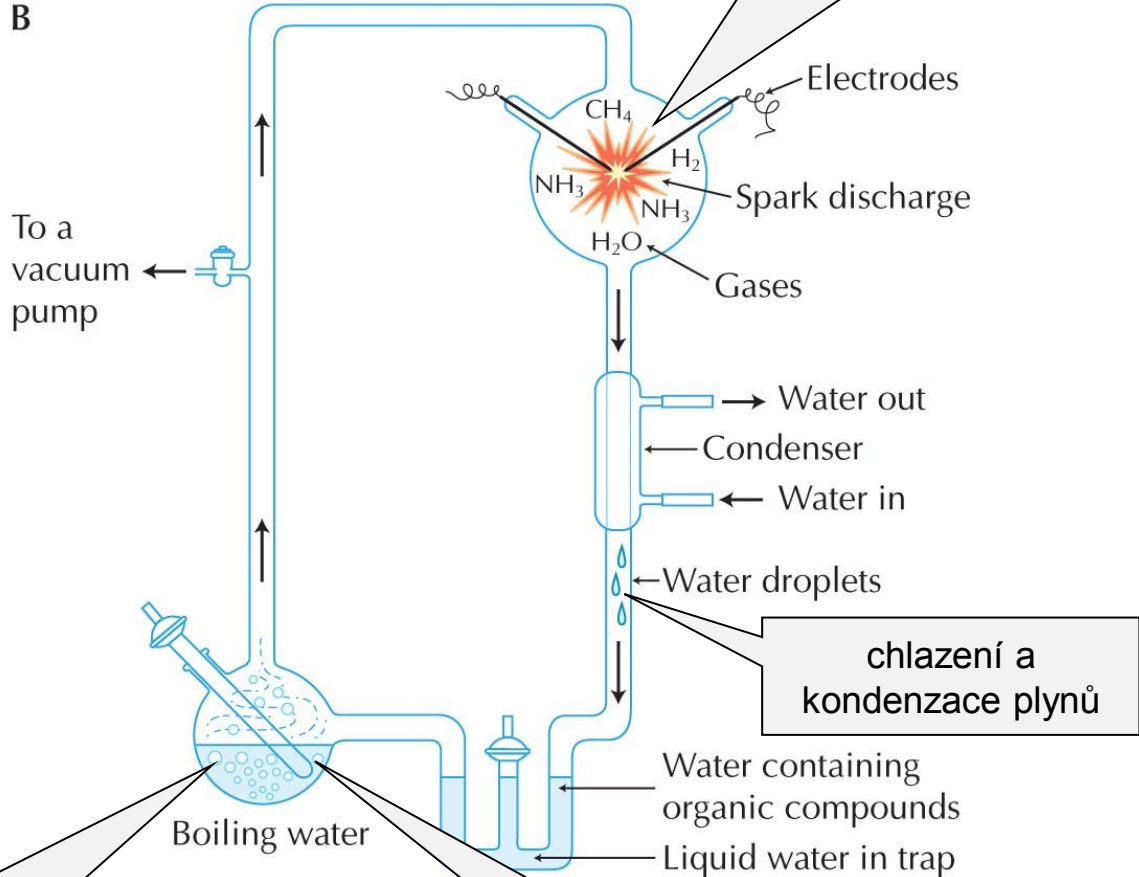
J.B.S. Haldane



H.C. Urey



S.L. Miller



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

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

v „oceánu“ vznikají  
organické sloučeniny

chlazení a  
kondenzace plynů

## Problémy:

podle současných poznatků tehdejší atmosféra méně redukující:

$\text{CO}_2$ ,  $\text{N}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$  a další  $\Rightarrow$  výsledkem reakcí mnohem méně molekul

nebyly syntetizovány všechny nukleotidy

fosfor v přírodě vzácný

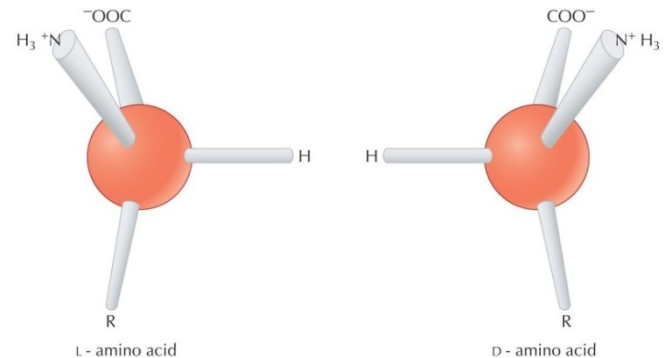
některé sloučeniny v minimálním množství

některé produkty vysoce nestabilní (např. s ribózou vznikají i další cukry, které syntézu ribózy inhibují)

omezená produkce dlouhých polymerů

vznik D i L stereoizomerů AA a NA

samovolný vznik rozvětvených, nikoli lineárních lipidů

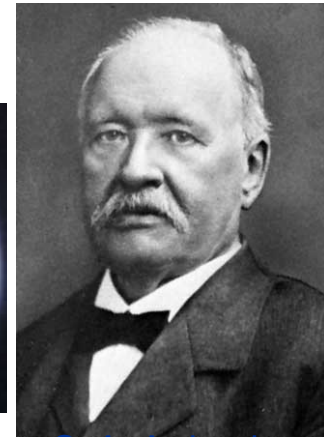


# Kde vznikl život?

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

alternativy:

extraterestrický původ:



S. A. Arrhenius

panspermie: Svante August Arrhenius

existence organických sloučenin ve vesmíru (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

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

Günter Wächtershäuser

místo Slunce tepelná energie

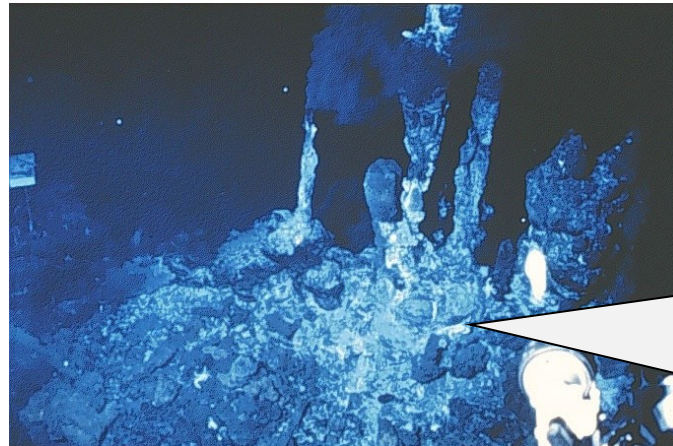
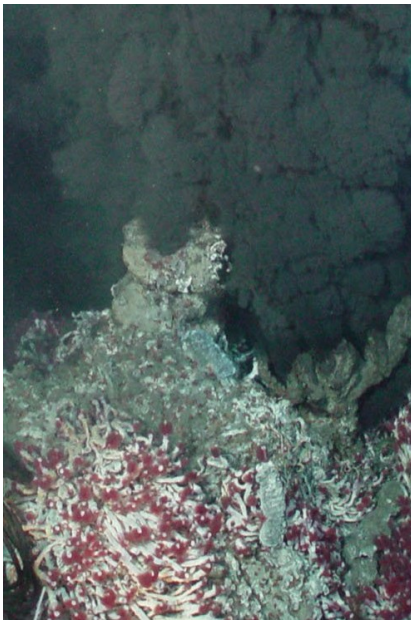
chemosyntéza: fixace uhlíku pomocí chemické energie

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

ústřední role acetyl-CoA

chemoautotrofie

### Výhody plochého povrchu:

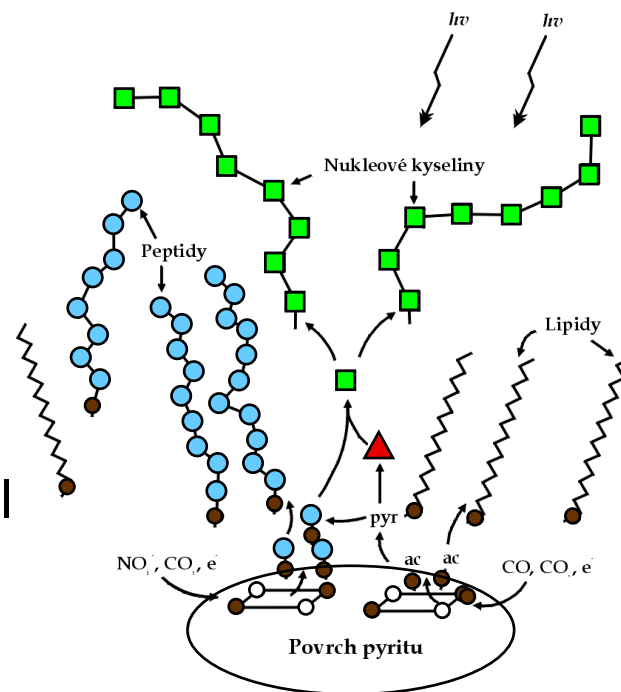
termodynamika: na povrchu nižší entropie

kinetika: vyšší pravděpodobnost srážky molekul

dodávání iontů do reakcí (ne jíl!)

vník lineárních lipidů

snadnější odstraňování molekul vody



## Vznik replikátorů – svět RNA

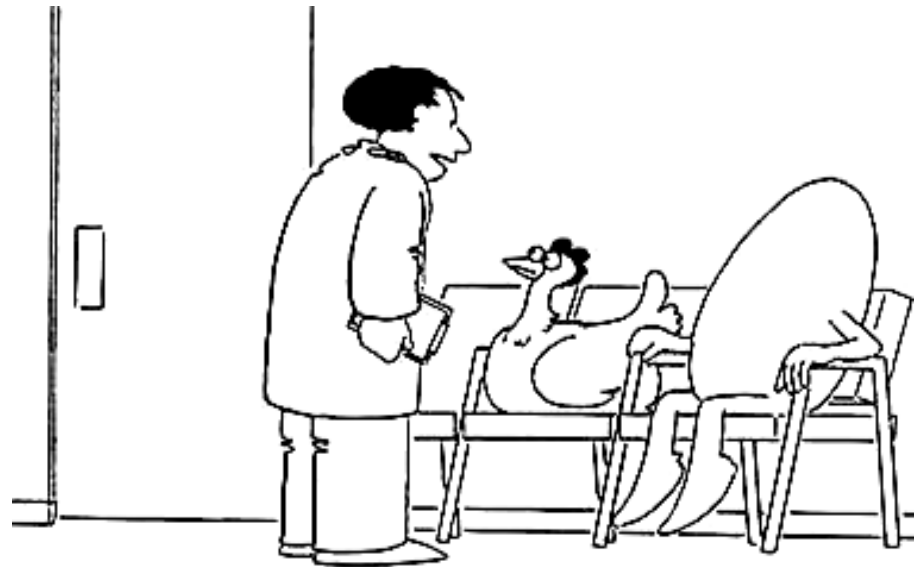
Experimenty Spiegelmana, Sumpera a dalších ukázaly, že na úrovni replikátorů funguje nejen dědičnost a mutace, ale i selekce  
co se ale replikovalo?

proteiny

DNA

RNA

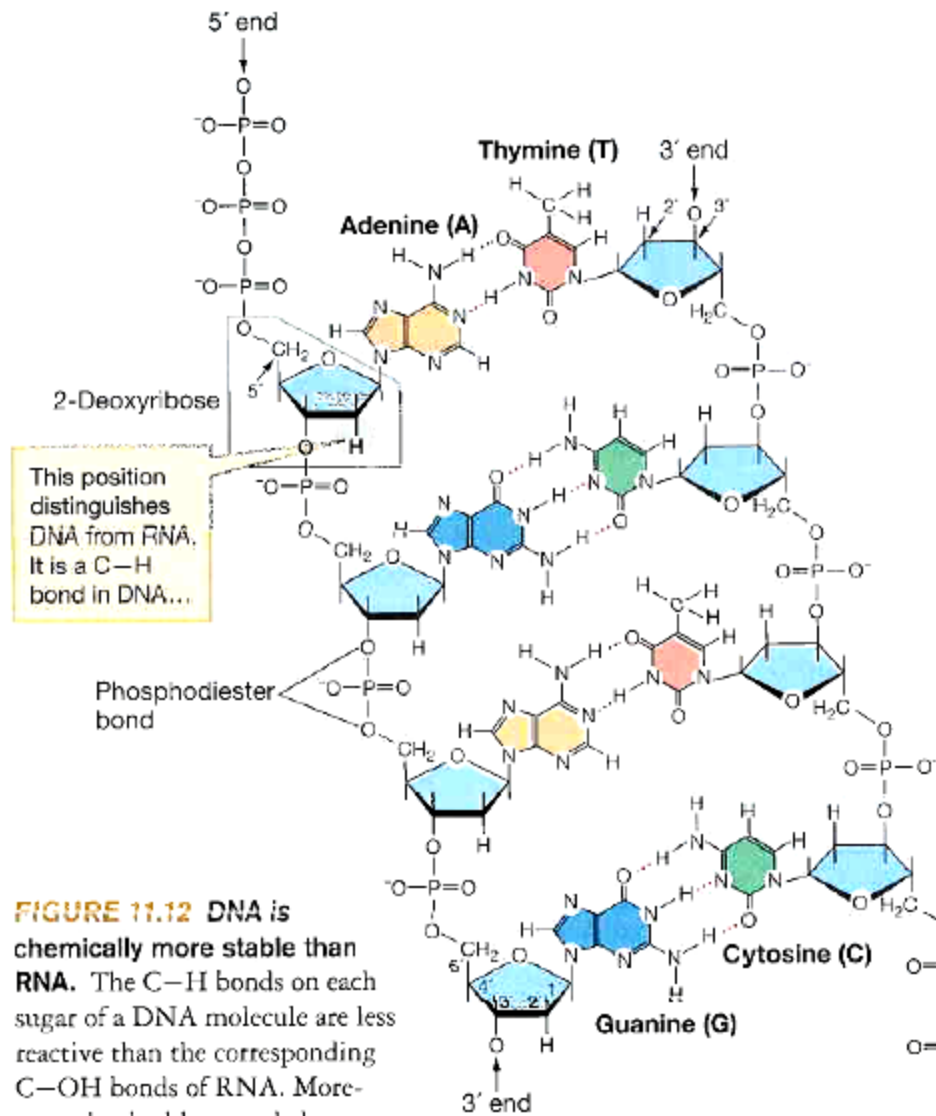
jiná látka



"Who was first?"

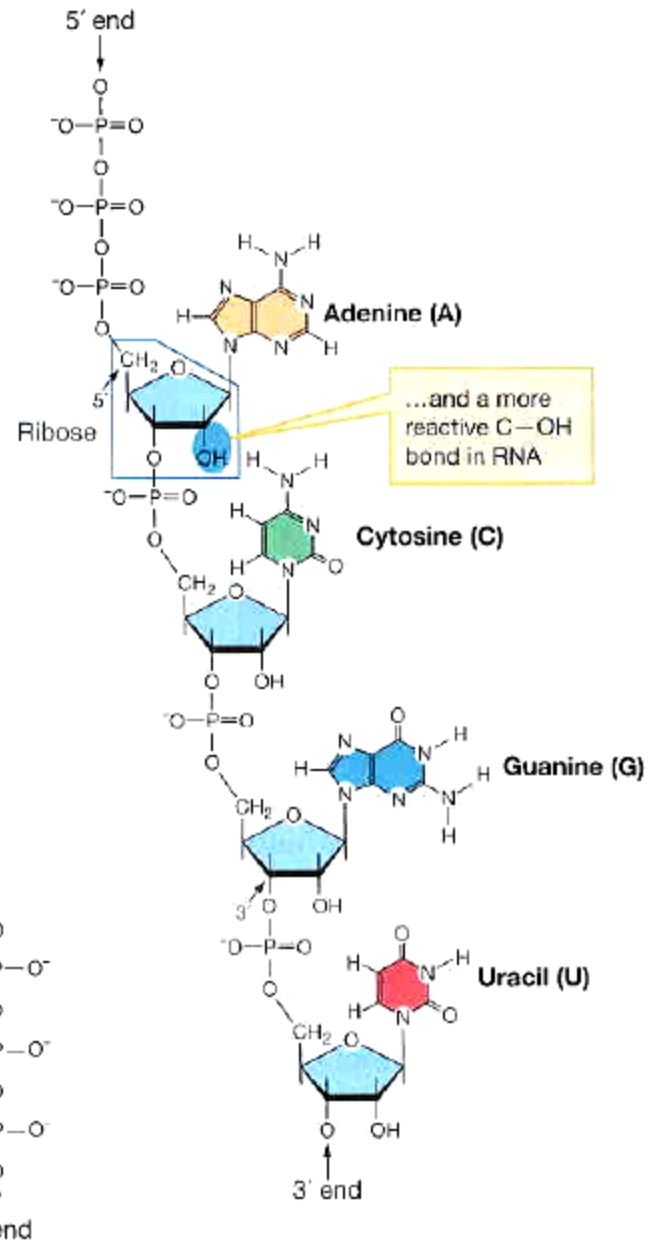


## Chemical structure of DNA



**FIGURE 11.12** DNA is chemically more stable than RNA. The C—H bonds on each sugar of a DNA molecule are less reactive than the corresponding C—OH bonds of RNA. Moreover, the double-stranded structure of DNA protects the nucleic acid bases from chemical interactions with other molecules.

## Chemical structure of RNA



# 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

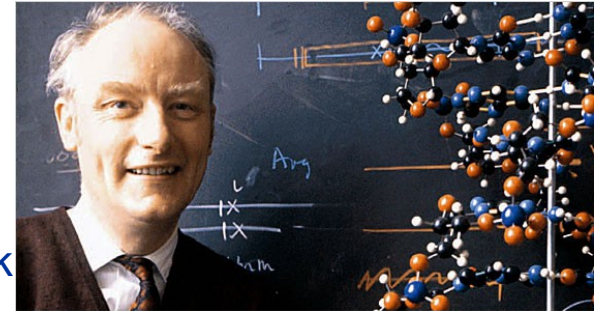
RNA

jiná látka

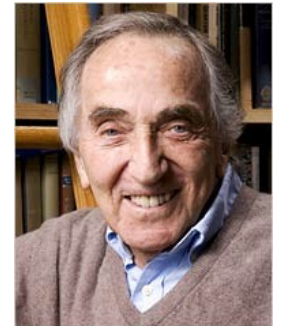
Francis Crick, Carl Woese, Leslie Orgel  
(1967):

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

F. Crick



C. Woese



L. Orgel

# Vlastnosti RNA:

jednodušší než DNA

absence složitých opravných mechanismů

schopnost vytvářet rozmanité 3D konformace

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

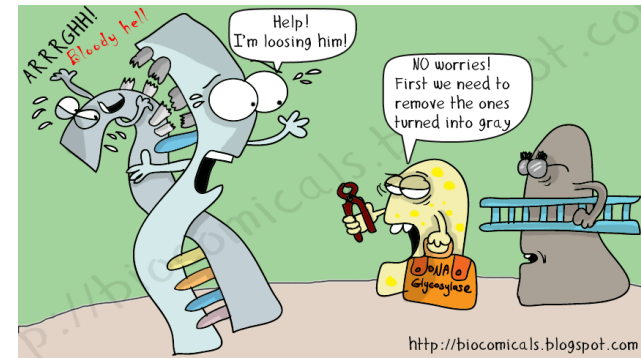
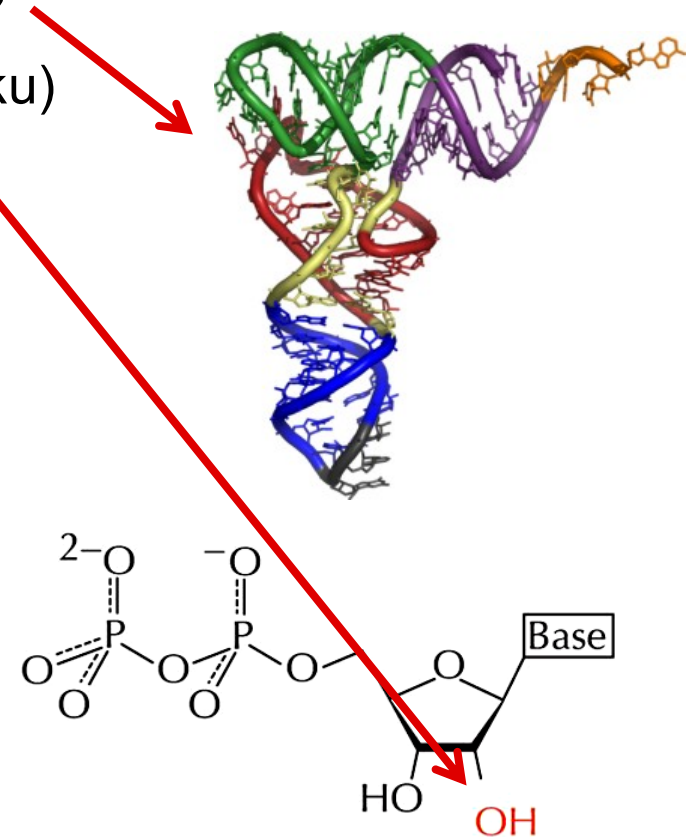


TABLE 4.3. Examples of modern RNA roles

Function	Type of RNA	Role of RNA
Translation	mRNA	Product of DNA transcription
	tRNA	Involved in translation of the genetic code
	rRNA	Serves as part of a ribosomal subunit
DNA replication	RNA primers	Replication of the lagging DNA strand initiates with an RNA primer
	Telomerase RNA	Needed at the ends of linear chromosomes
Splicing and RNA processing	Small nuclear RNA (snRNA)	Involved in splicing
	Small nucleolar RNA (snoRNA)	Required for posttranscriptional processing of rRNA
	RNase P	Essential for tRNA processing
Translation quality control	tmRNA	Targeting aberrant protein products for degradation in bacteria
Protein translocation	Signal recognition particle (srpRNA)	A component of the signal recognition particle (SRP)
RNA interference (RNAi)	Many types	Involved in regulating RNA stability and translation in eukaryotes
Transcription regulation	6S	Regulates the function of bacterial RNA polymerase



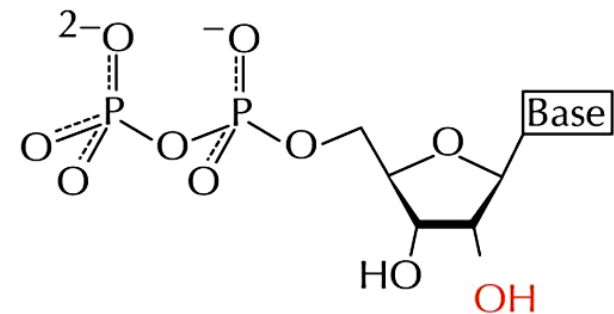
mnoho funkcí vzniklo velmi dávno  
RNA jako „molekulární fosilie“

mnoho zásadních koenzymů, např.  $\text{NAD}^+$ , flavinadenindinukleotid (FAD)  
= deriváty ribonukleotidu

deoxyribonukleotidy vznikají z ribonukleotidů

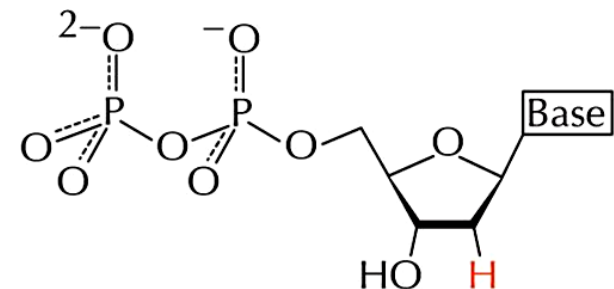
při replikaci DNA používán RNA primer

ATP = ribonukleotid

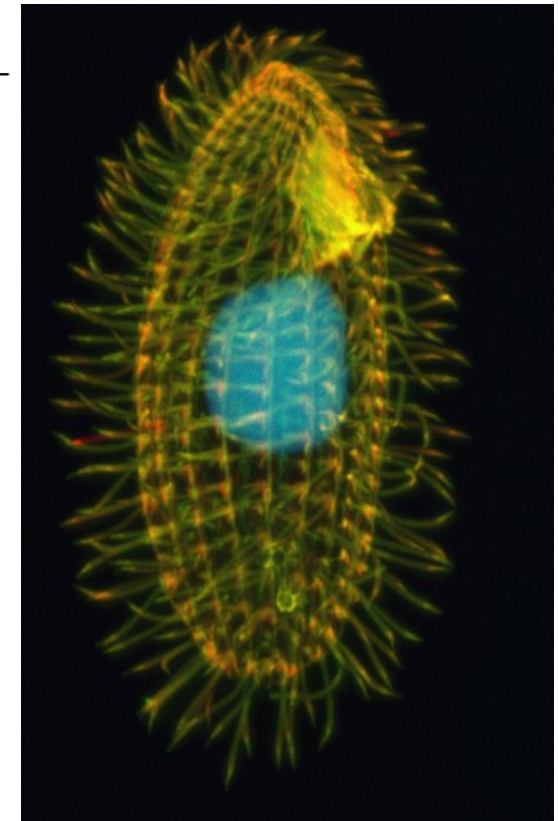
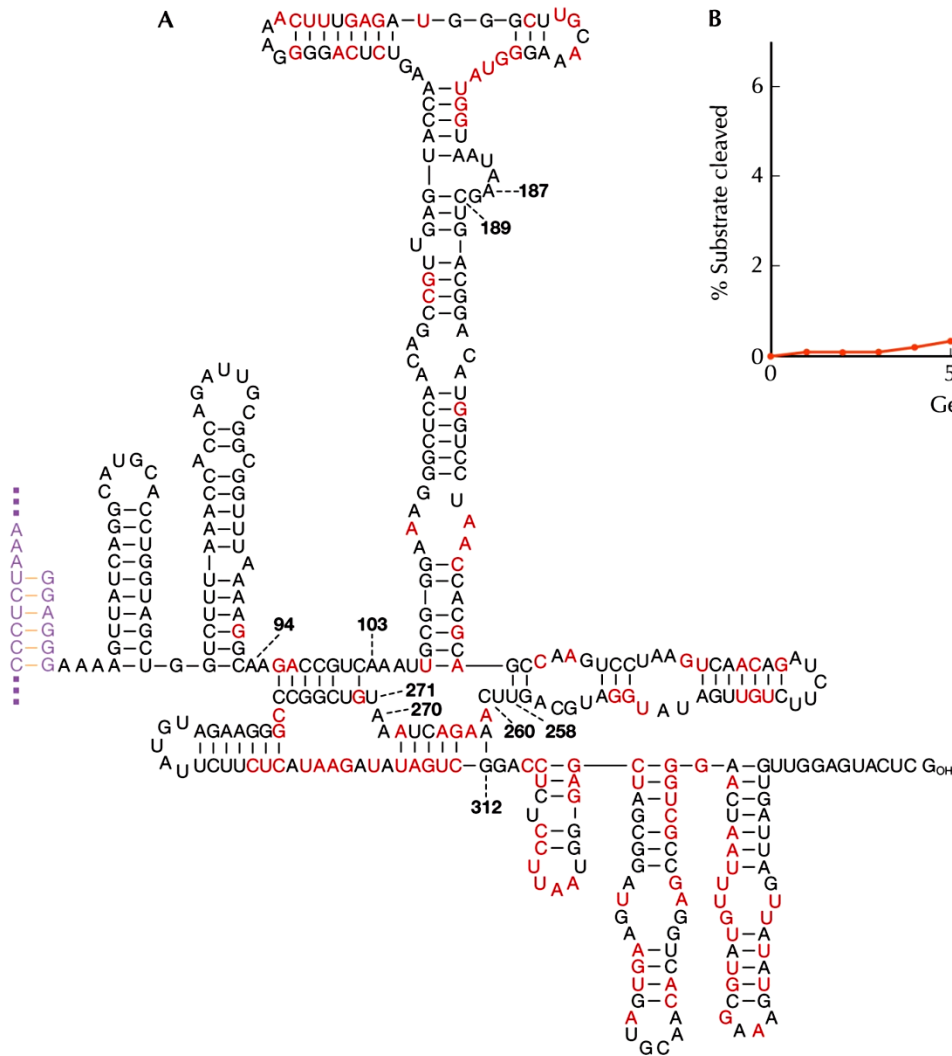


**Ribonucleotide**

↓ Ribonucleotide  
reductase

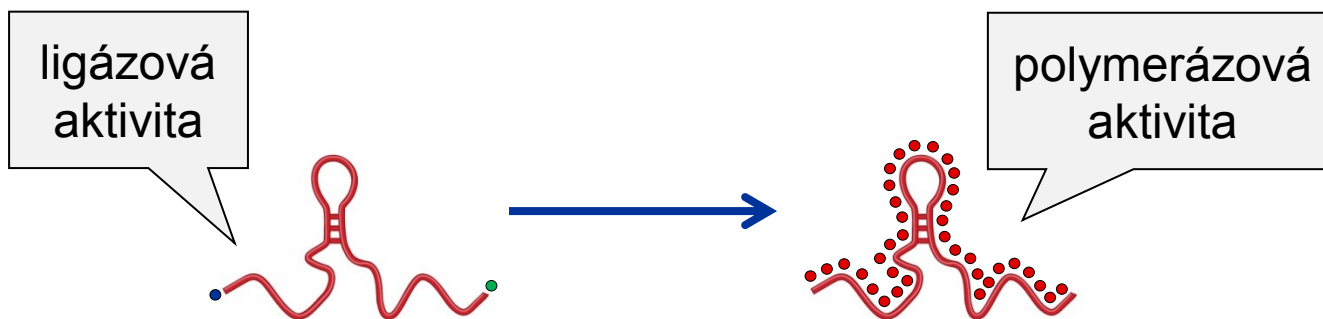
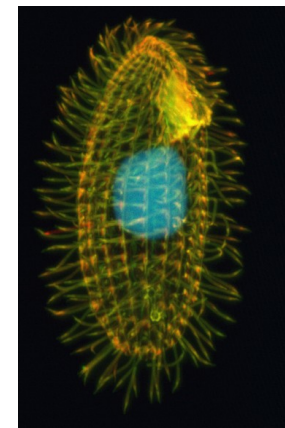
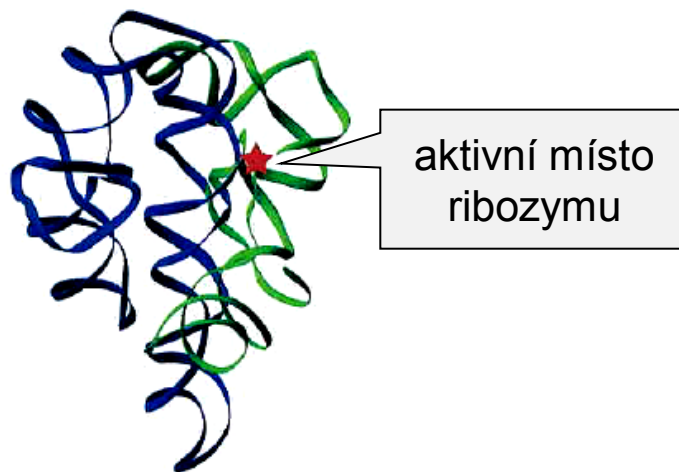


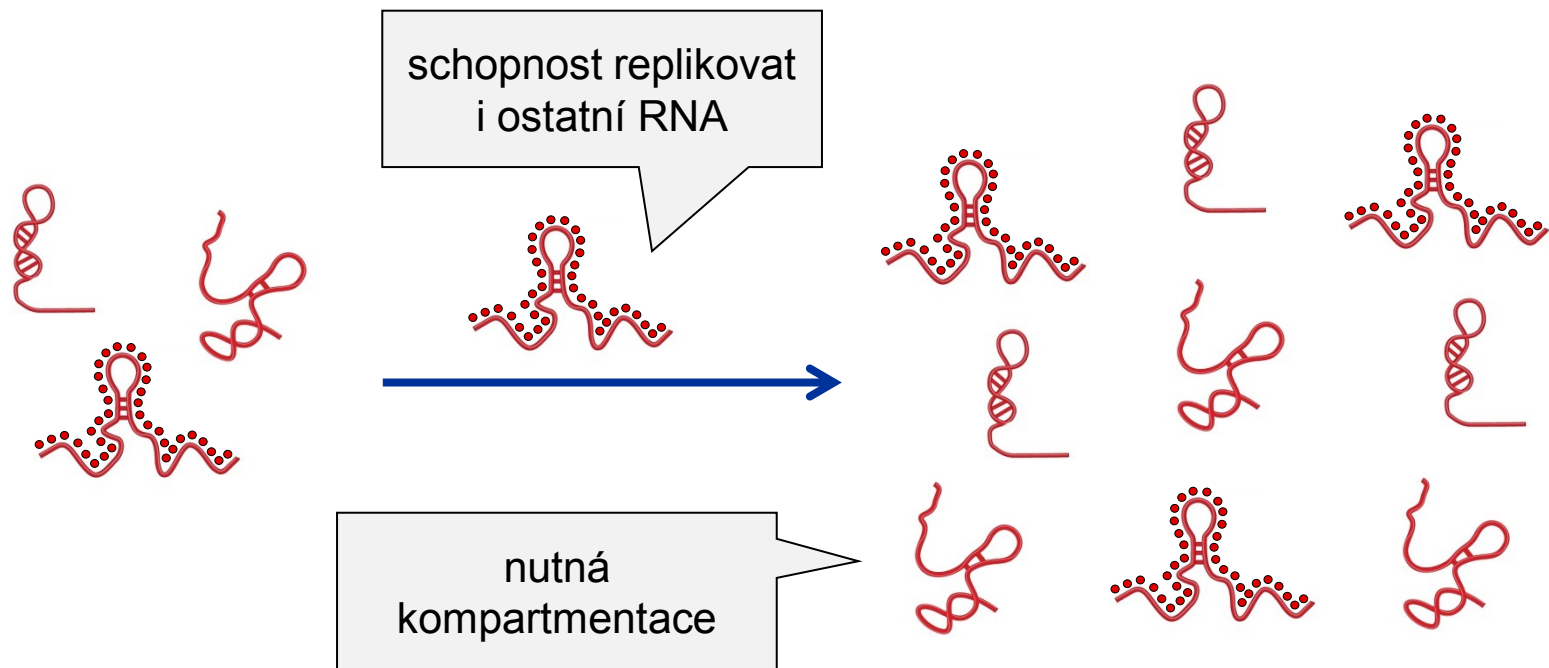
# Kruger et al. (1982): samosetřih intronu v pre-mRNA stejnobrvého nálevníka vejcovky (*Tetrahymena*)



Kruger et al. (1982): samosetřih intronu v pre-mRNA 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

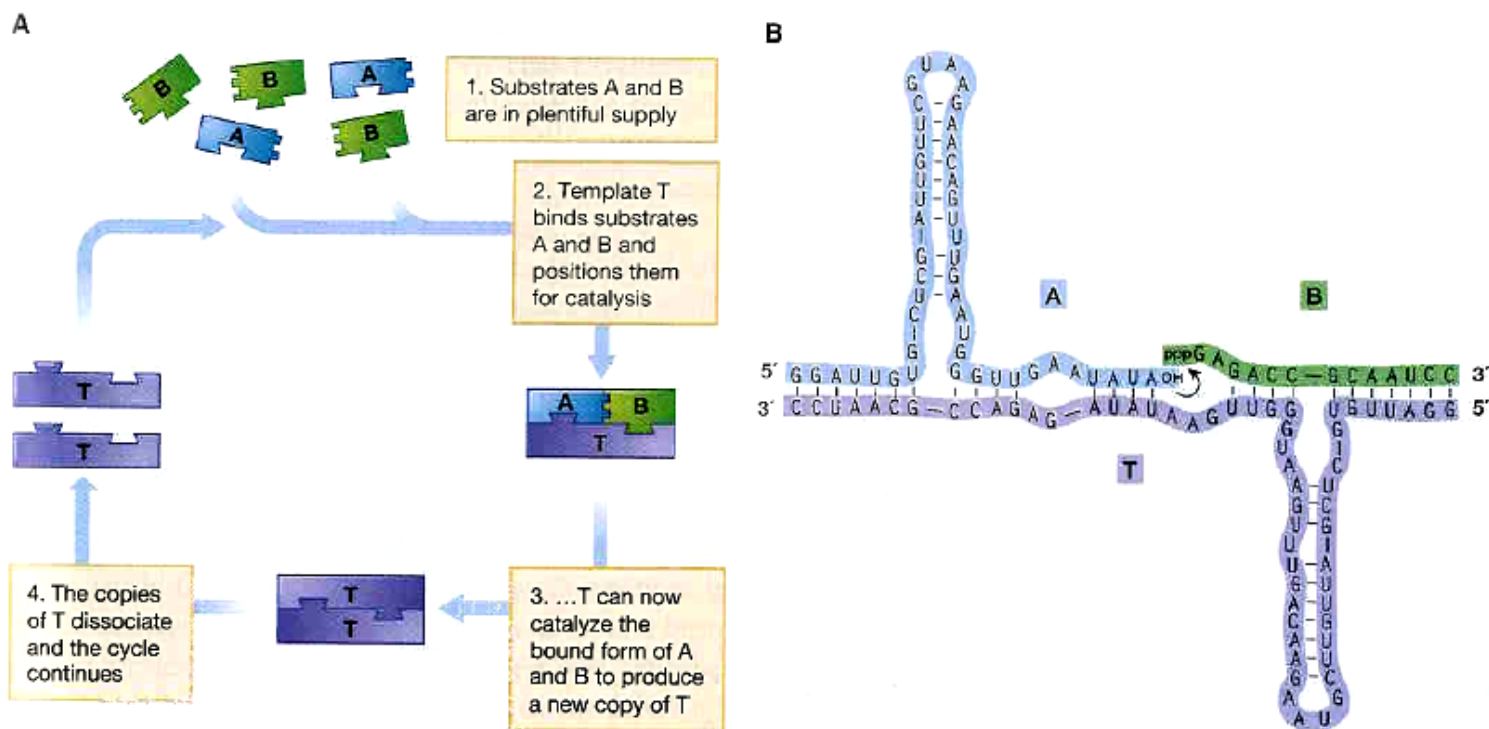
**Doudna (1991):**  
ribozym o 3 podjednotkách ze sekvence *sunY* bakteriofága T4

Paul & Joyce (2002):

ribozym R3C – ligace dvou molekul RNA

R3C pozměněn tak, aby produkt ligace byl totožný s R3C → katalýza vlastní replikace

× pouze 2 kola replikace a absence selekce (žádná variabilita)  
→ tyto problémy později vyřešeny (Lincoln & Joyce 2009)





## Některé známé přirozené ribozymy:

peptidyl transferáza 23S rRNARNáza P

introny skupiny I a II

vlásenkový ribozym (*hairpin ribozyme*)

*GIR branching ribozyme*

*leadzyme*

*hammerhead ribozyme*

HDV ribozym

savčí CPEB3 ribozym

VS ribozym

*glmS* ribozym

CoTC ribozym

TABLE 4.4. Ribozymes

Ribozyme	Description
Self-splicing introns	Some introns splice themselves by an autocatalytic process. There is also growing evidence that the splicing pathway of GU-AG introns includes at least some steps that are catalyzed by snRNAs.
Ribonuclease P	This enzyme creates the 5' ends of bacterial tRNAs. It consists of an RNA subunit and a protein subunit, with the catalytic activity residing in the RNA.
Ribosomal RNA	The peptidyl transferase activity required for peptide bond formation during protein synthesis is associated with the 23S rRNA of the large subunit of the ribosome.
Virus genomes	Replication of the RNA genomes of some viruses involves self-catalyzed cleavage of chains of newly synthesized genomes linked head to tail. Examples are the plant viroids and virusoids and the animal hepatitis delta virus. These viruses form a diverse group with the self-cleaving activity specified by a variety of different base-paired structures, including a well-studied one that resembles a hammerhead.
Telomeres	In some species, replication of DNA ends is catalyzed by an RNA subunit of its telomerases.

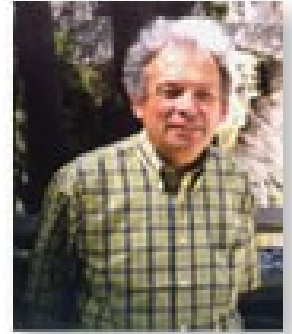
From Brown T.A. 2002. *Genomes*, 2nd ed., Table 10.4, BIOS Scientific Publishers Ltd., Oxford.  
snRNA, small nuclear RNA; tRNA, transfer RNA.

## 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):

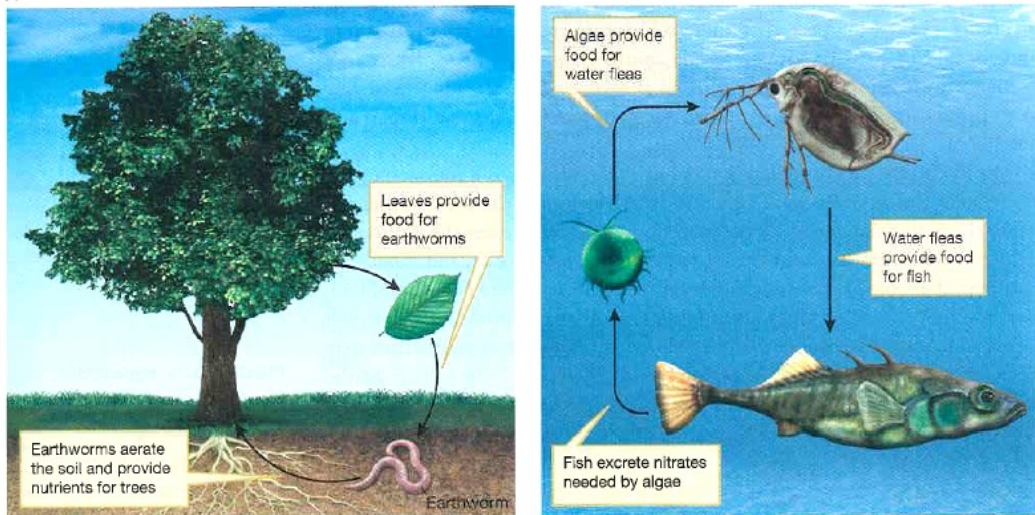
jednotlivé geny si budou konkurovat

při absenci opravných mechanismů je maximální velikost replikující se molekuly  $\approx 100$  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*)

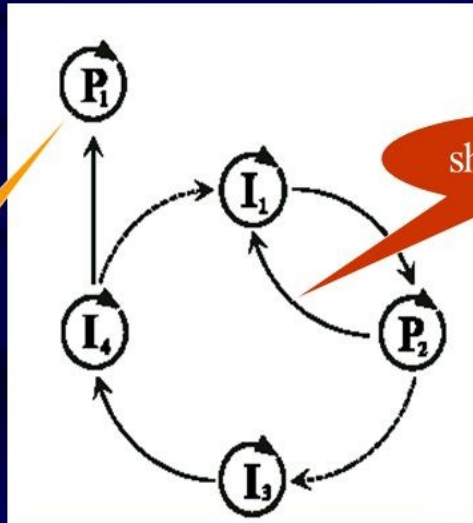
kompetice celého systému s jinými cykly

riziko „parazitace“ systému  $\Rightarrow$  nutnost kompartmentace

## Parasites in the hypercycle (JMS)



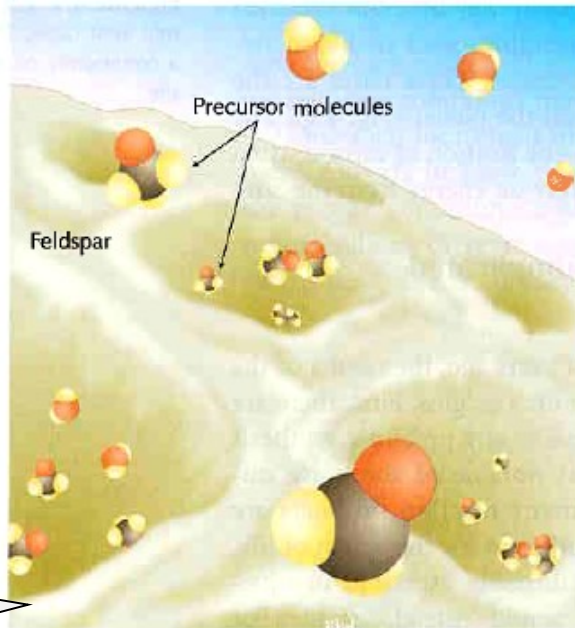
parasite



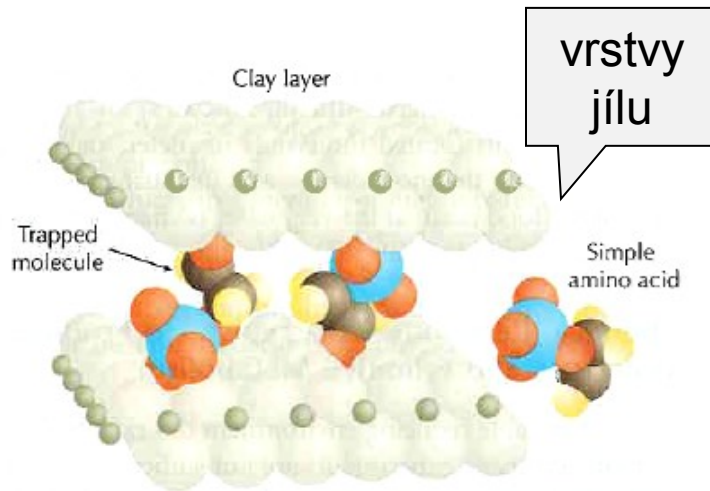
short circuit

# Kompartimentace a vznik buňky

role trhlinek a nerovností na povrchu minerálů



živec



ochrana, zvýšení  
koncentrace

# Kompartimentace a vznik buňky

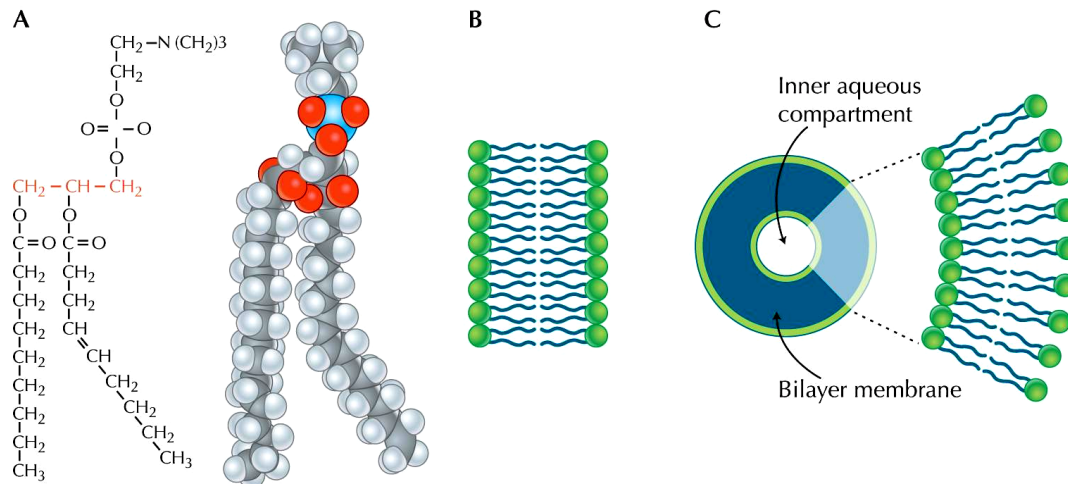
role trhlinek a nerovností na povrchu minerálů

proteiny: mikrosféry (Sidney W. Fox)

lipidy: samovolný vznik lipozomů

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

semibuňka → protobuňka → buňka



**FIGURE 4.14.** Lipids. (A) General structure of phospholipids. Phospholipids are made up of fatty acids, glycerol, and a phosphate group. They are amphipathic, with one hydrophobic end and one hydrophilic end. (B) Bilayers form when phospholipids spontaneously aggregate in water. The hydrophobic ends attract each other in the center of the layer and the hydrophilic ends are surrounded by water. (C) Liposomes are formed when a lipid bilayer folds over itself.

# Vznik chromozomů a genetického kódu

spojení replikátorů ⇒ delší replikace ⇒ selektivní nevýhoda

možné výhody:

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

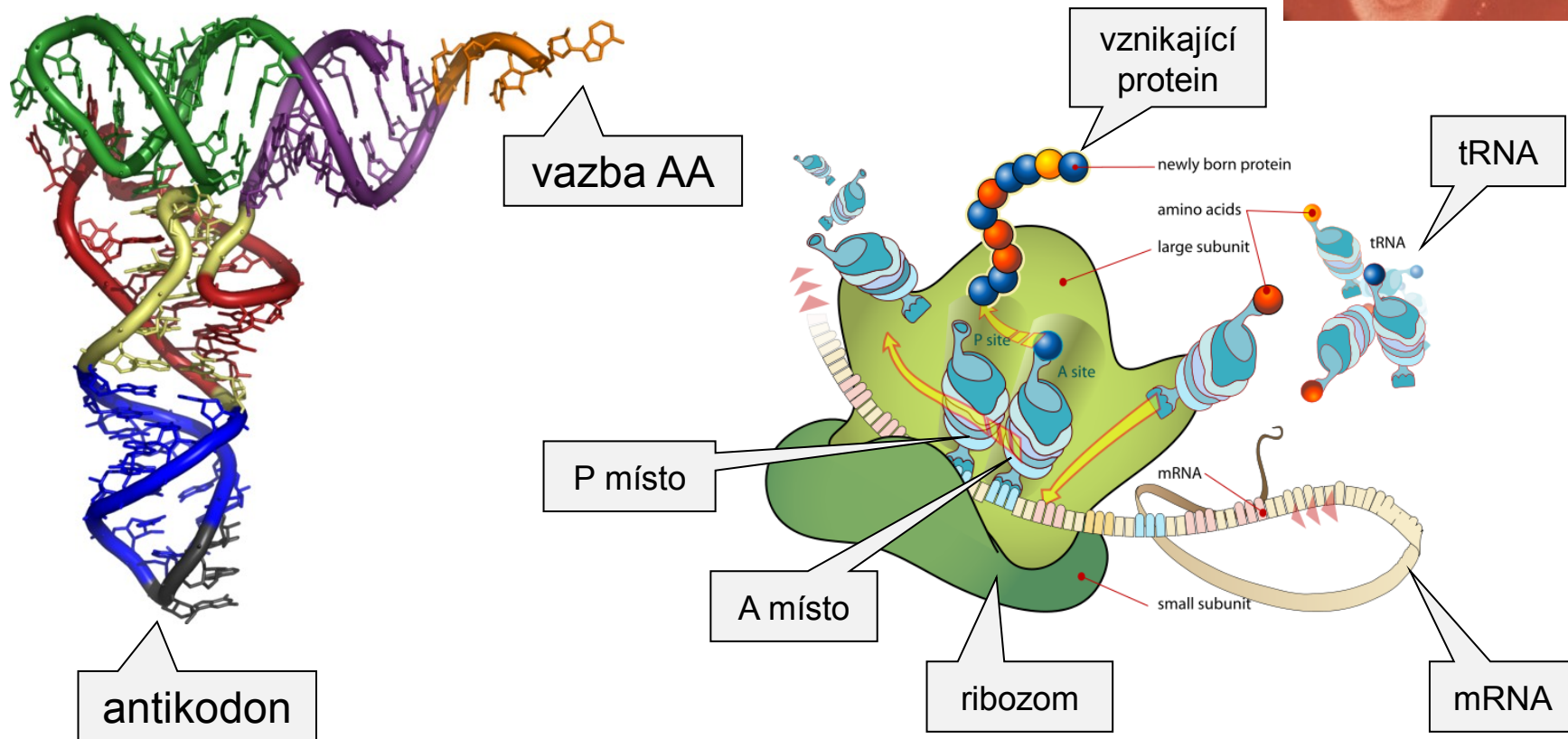
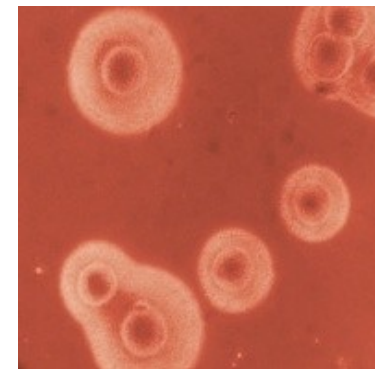
genetický kód: redundantní, redundance nenáhodná (Ser, Arg, Leu: 6 kodonů × Met, Trp: 1 kodon)

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





## 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  
→ některé experimenty ukazují, že molekuly RNA mohou být  
selektovány na základě jejich preferenční vazby na 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) ⇒ mnohem rozmanitější

katalytické aktivity → např. žádná molekula RNA nedokáže katalyzovat oxidativně-redukční reakce nebo štěpit C–C vazbu

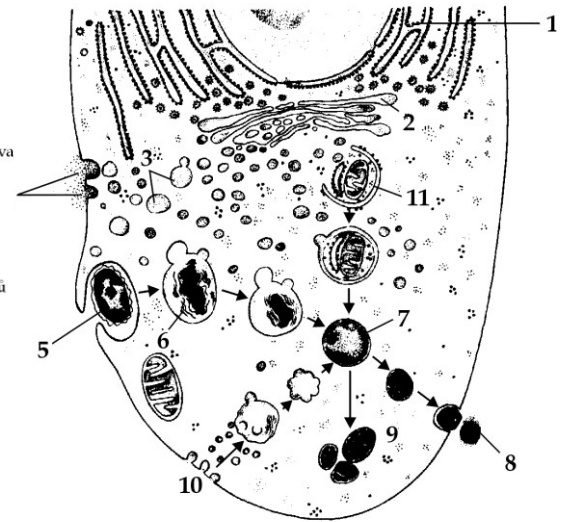
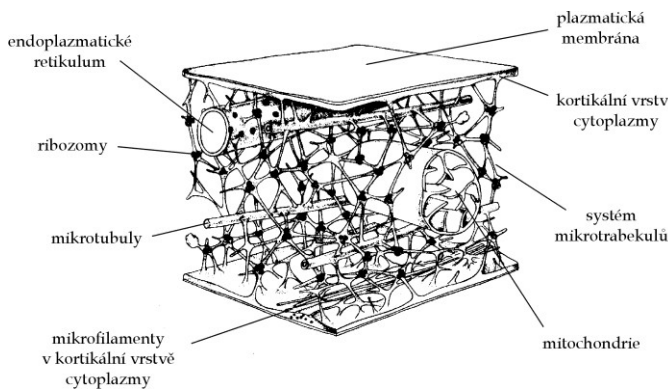
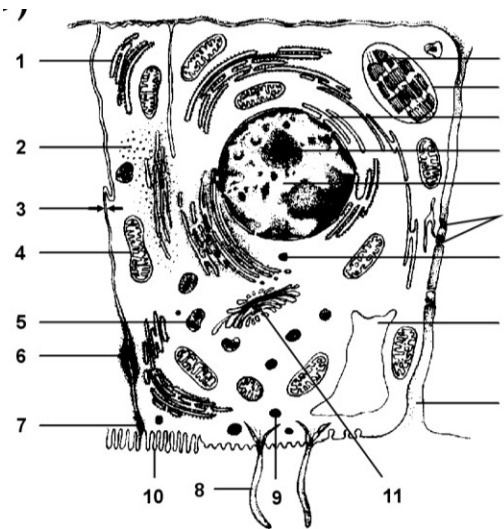
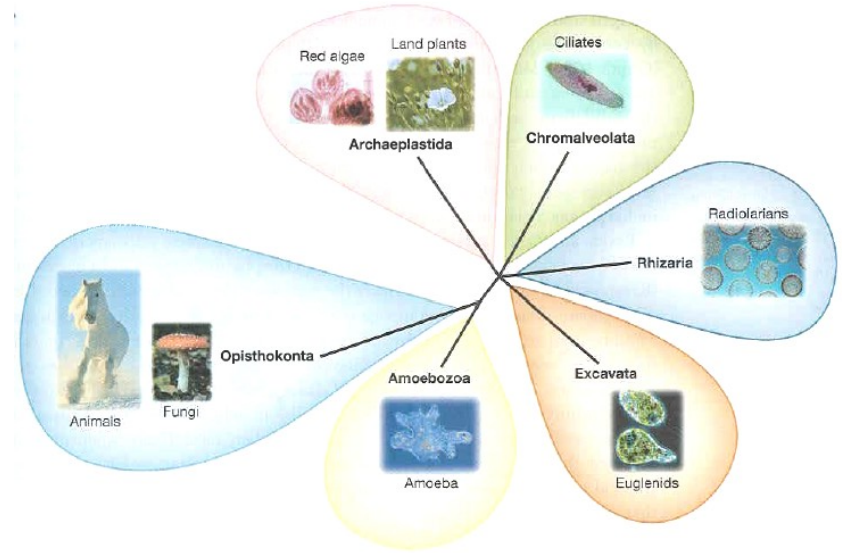
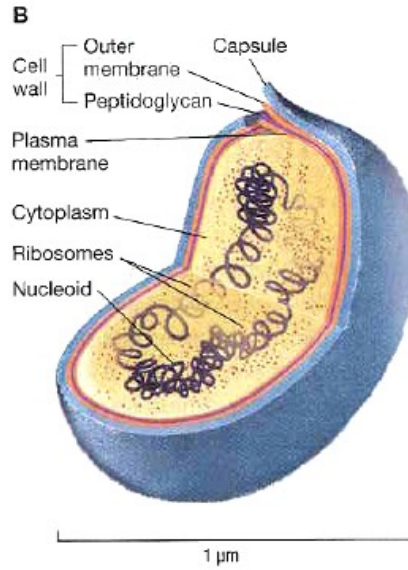
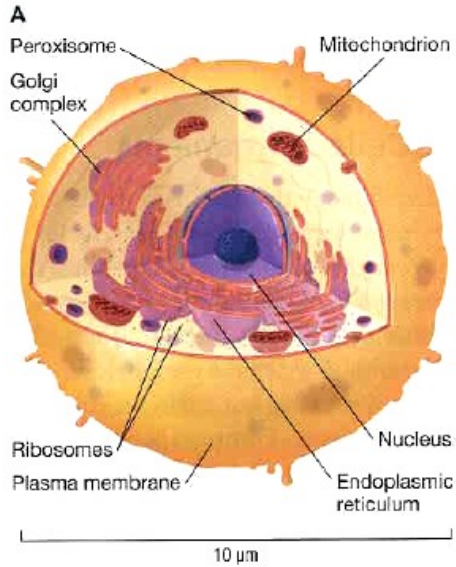
výhody DNA:

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

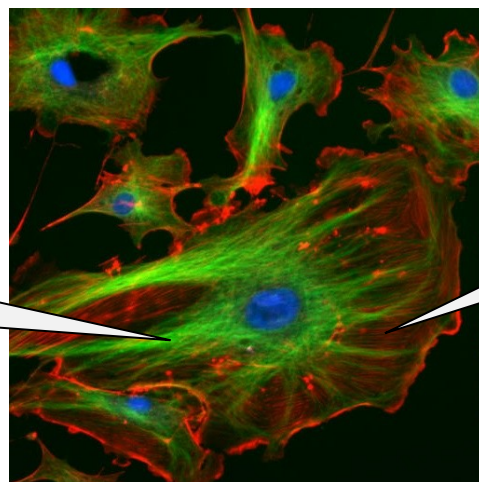
## Prokaryontní cytoskelet:

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):

pojem **symbiogeneze**

chloroplasty = původně cizí organismy

(Andreas Schimper, 1883: podobnost chloroplastů a sinic;

Richard Altmann, 1890: mitochondrie [bioblasty] = původně bakterie)

nejprve živočišná buňka: bezjaderná měňavka + bakterie (jádro)



K.S. Merežkovskij

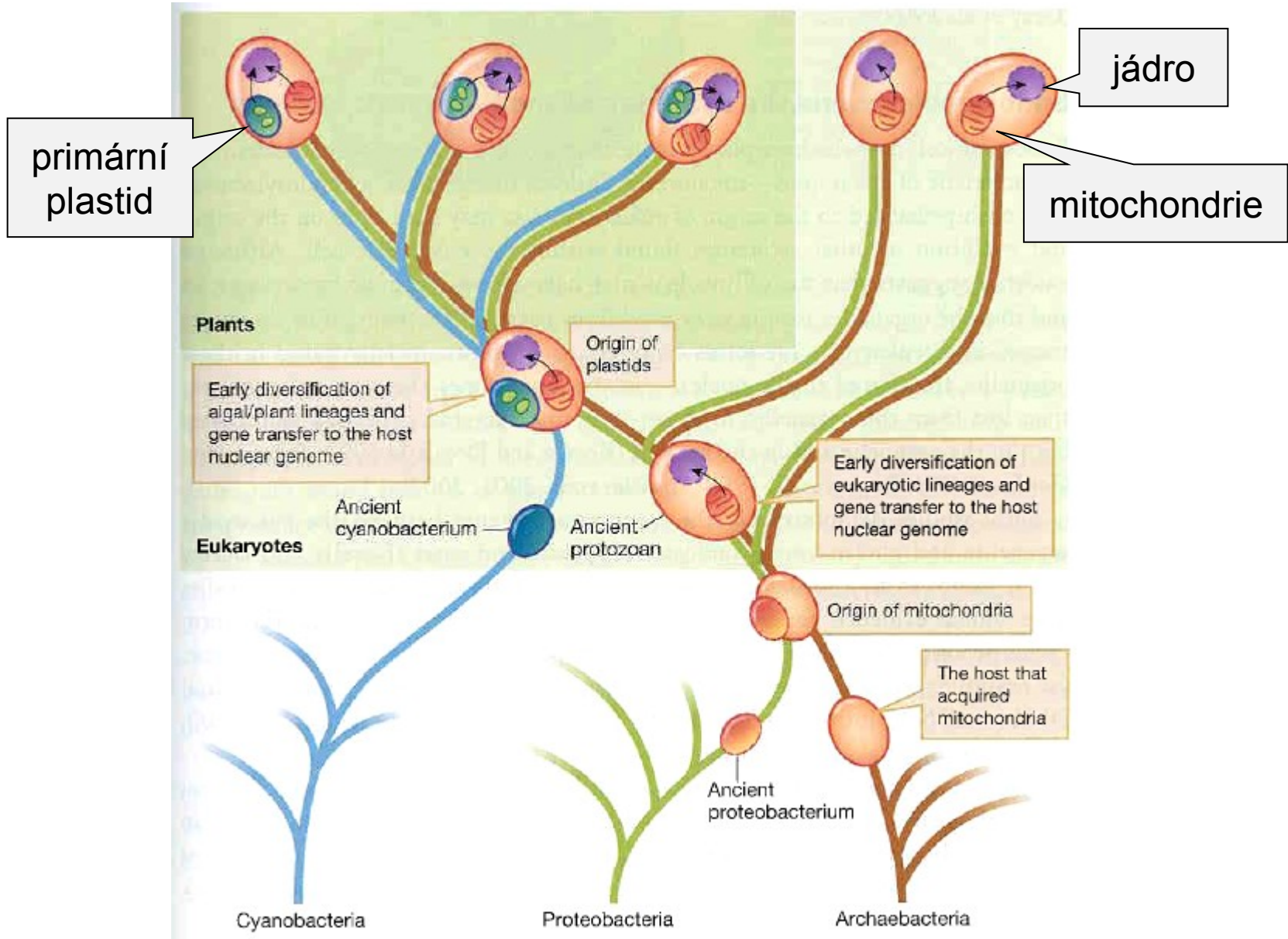
Lynn Margulisová (1966, 1970): **endosymbióza**

**mitochondrie:** bakterie příbuzné rickettsiím nebo jiným  $\alpha$ -proteobakteriím (např. *Rhodospirillum*), postupně ztráta fotosyntézy

**chloroplasty:** sinice, postupně ztráta respirace



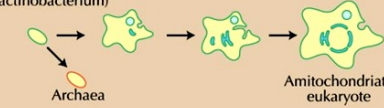
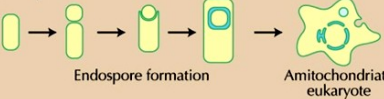
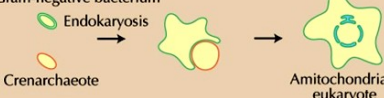
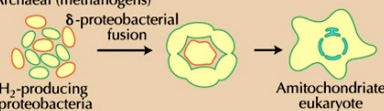
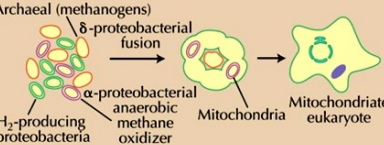
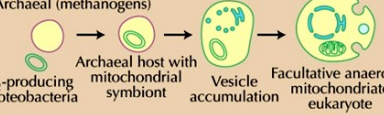

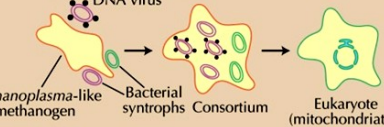
Lynn Margulisová



## 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

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

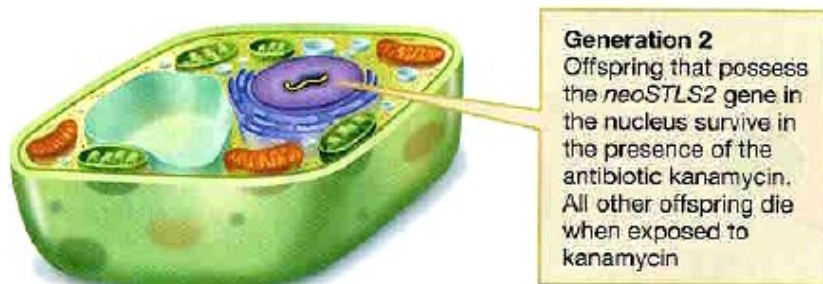
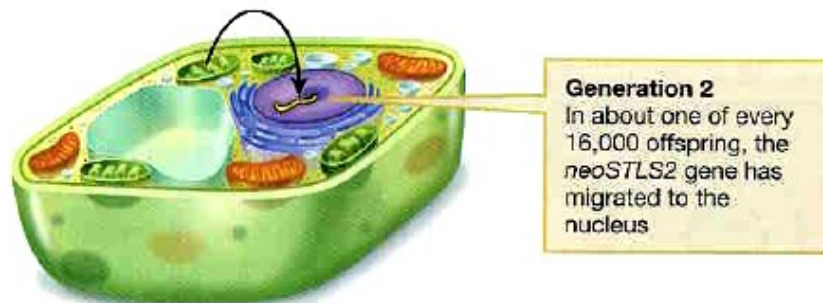
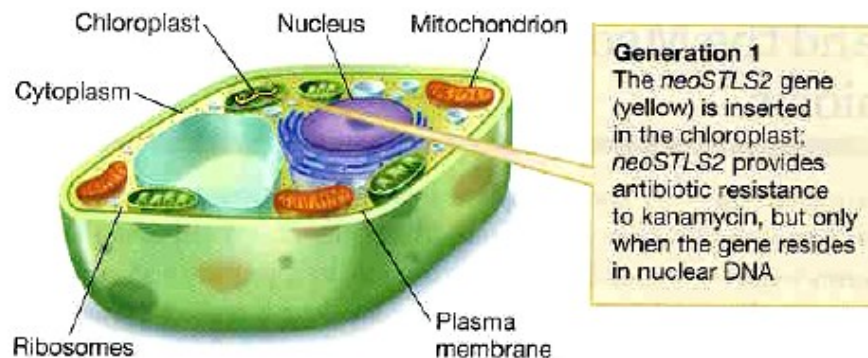
Schematic Model	Membrane That Nuclear Membrane Is Derived from and Is Homologous to	Compartment That the Nuclear Compartment Is Derived from and Is Homologous to
<p><b>A</b> Gram-positive bacterium (actinobacterium)</p>  <p>Archaea</p> <p>Amitochondriate eukaryote</p>	Plasma membrane of a bacterium	Bacterial cytoplasm
<p><b>B</b> Gram-positive bacterium</p>  <p>Endospore formation</p> <p>Amitochondriate eukaryote</p>	Plasma membrane of a bacterium	Bacterial endospore
<p><b>C</b> 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><b>D</b> Archaeal (methanogens)</p>  <p>δ-proteobacterial fusion</p> <p>H<sub>2</sub>-producing δ-proteobacteria</p> <p>Amitochondriate eukaryote</p>	Plasma membranes of several bacteria	Archaeal cytoplasm
<p><b>E</b> Archaeal (methanogens)</p>  <p>δ-proteobacterial fusion</p> <p>H<sub>2</sub>-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><b>F</b> Archaeal (methanogens)</p>  <p>Archaeal host with mitochondrial symbiont</p> <p>H<sub>2</sub>-producing α-proteobacteria</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><b>G</b> <i>Thermoplasma</i></p>  <p>Spirochaete</p> <p>Amitochondriate eukaryote</p>	Plasma membranes of a bacterium and an archaea	Spirochaete cytoplasm
<p><b>H</b></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).



## Transfer genů do jádra:

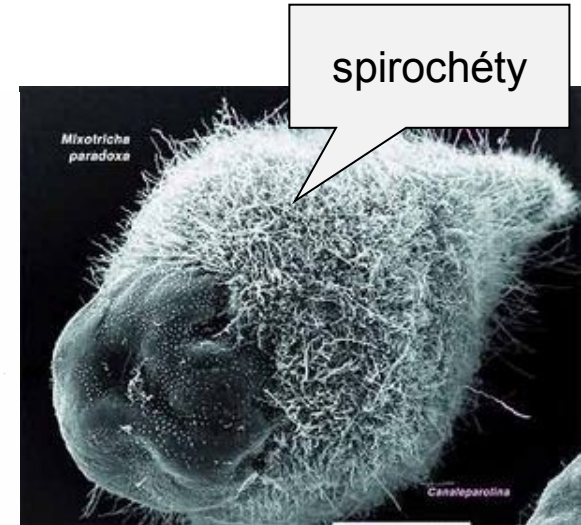
např. gen *neoSTLS2*, chloroplast tabáku → v 16 z 250 000 ( $\approx 1/16\ 000$ )  
dceřiných buněk přenos genu do jádra  $\Rightarrow$  rezistence vůči kanamycinu



peroxizomy: G+ bakterie

mikrotubuly: spirochéty

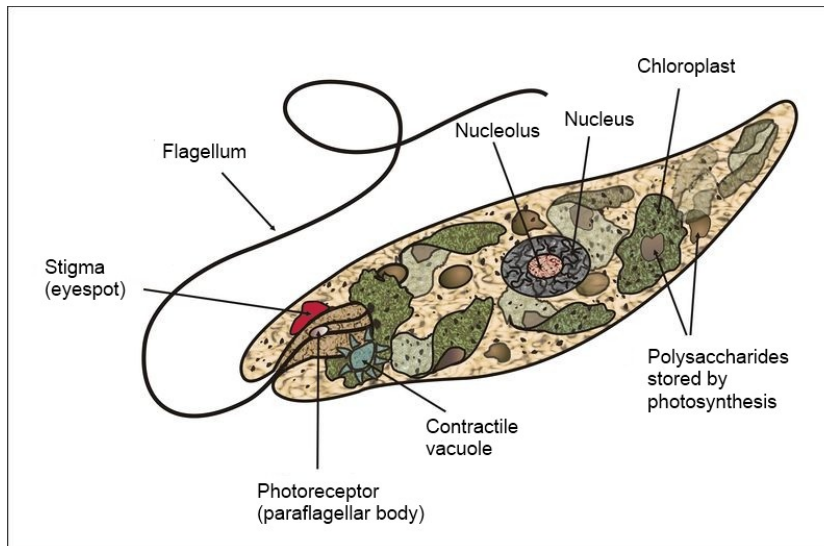
× současné poznatky nepotvrzují



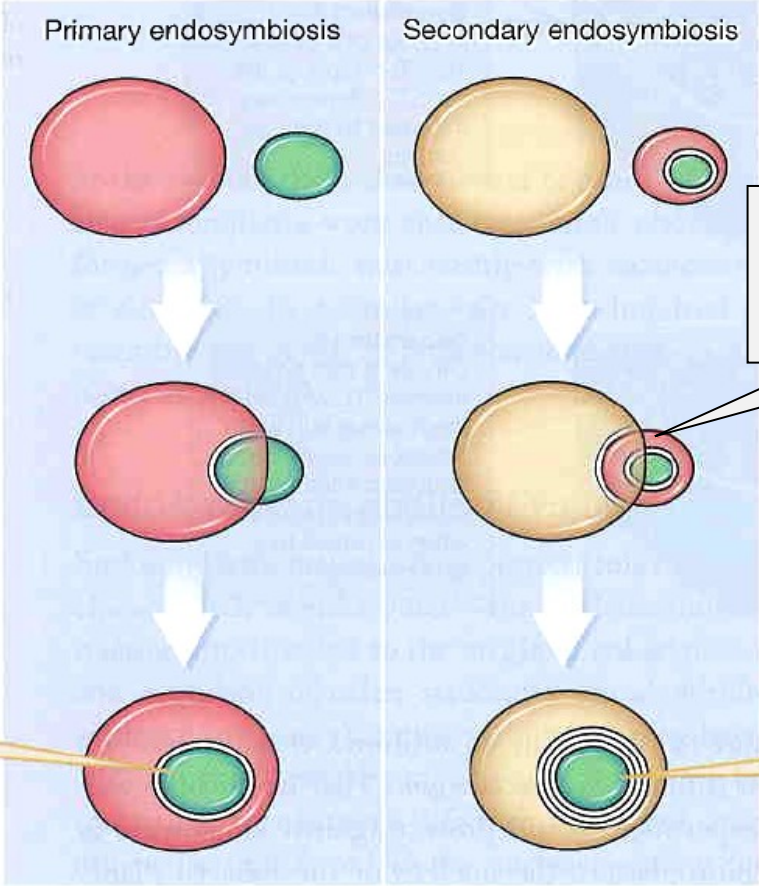
*Mixotricha paradoxa*

sekundární a terciární endosymbióza

→ komplexní plastidy: např. krásnoočko + zelená řasa



# Sekundární endosymbióza:



A host (red) engulfs a cyanobacterium (green), creating a eukaryotic primary endosymbiosis

The primary endosymbiont is now enclosed in a double membrane as seen in mitochondria and chloroplasts

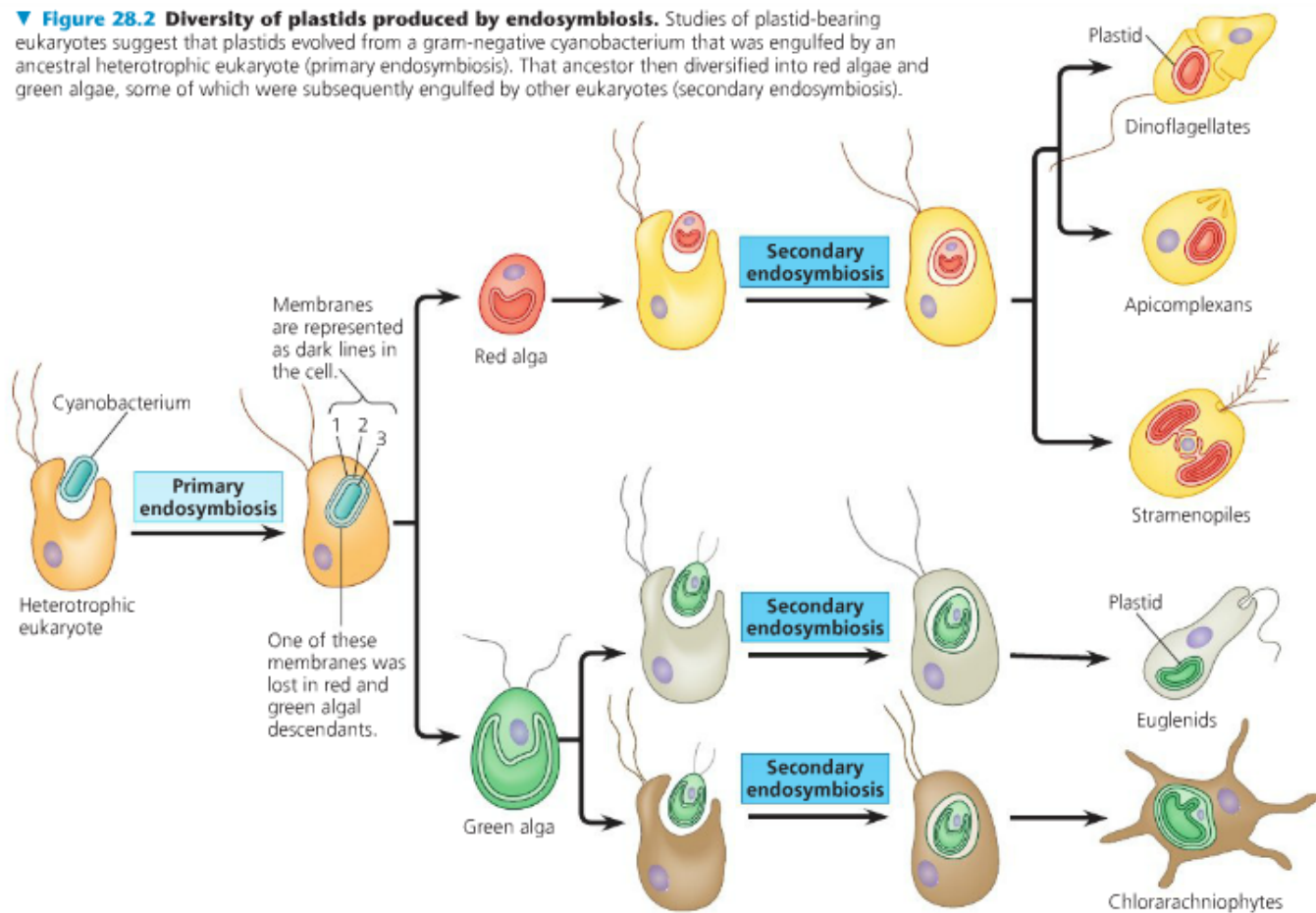
ztráta buněčného obsahu primárního hostitele

A new host (brown) engulfs a eukaryote with a primary endosymbiont (red and green), leading to a second endosymbiosis

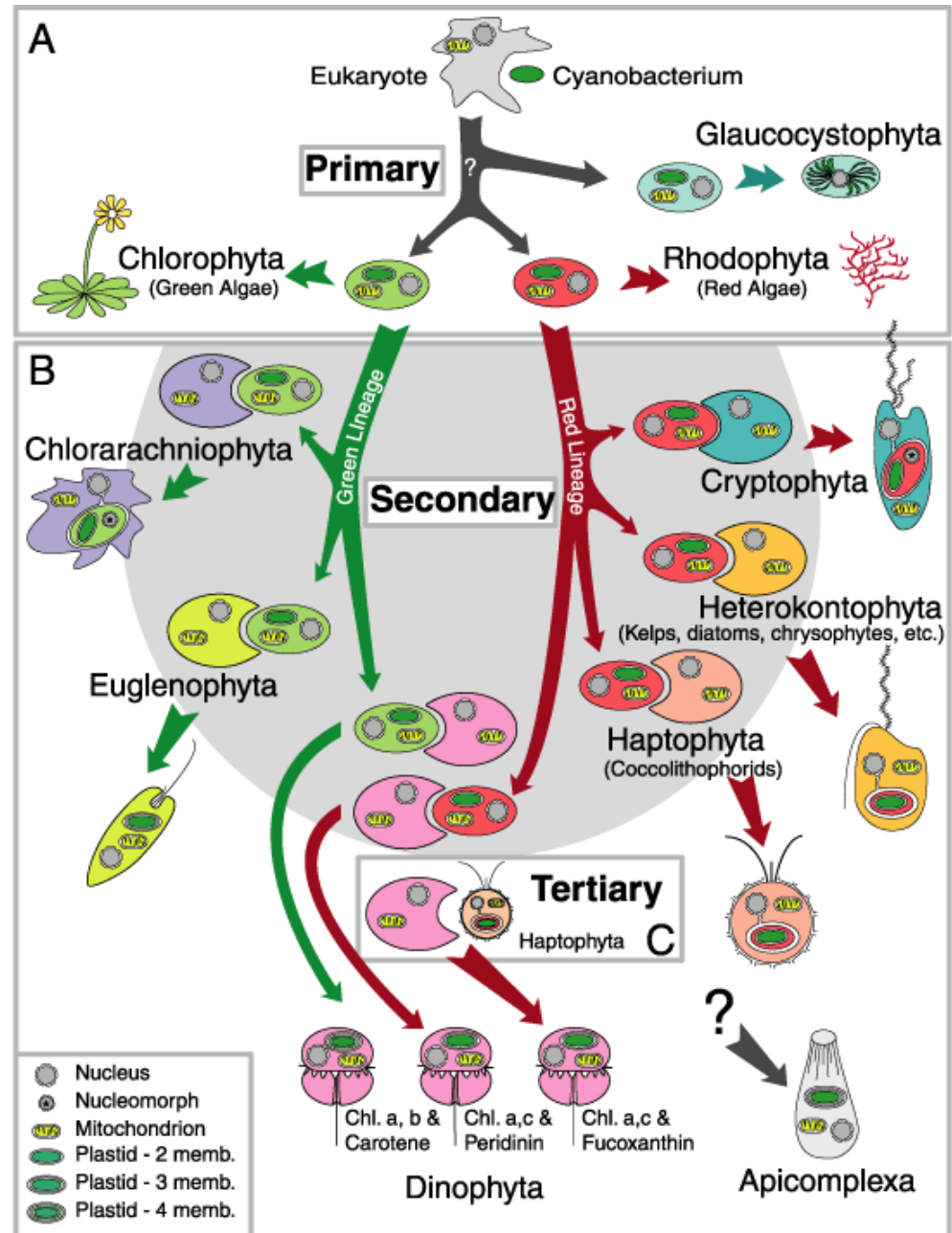
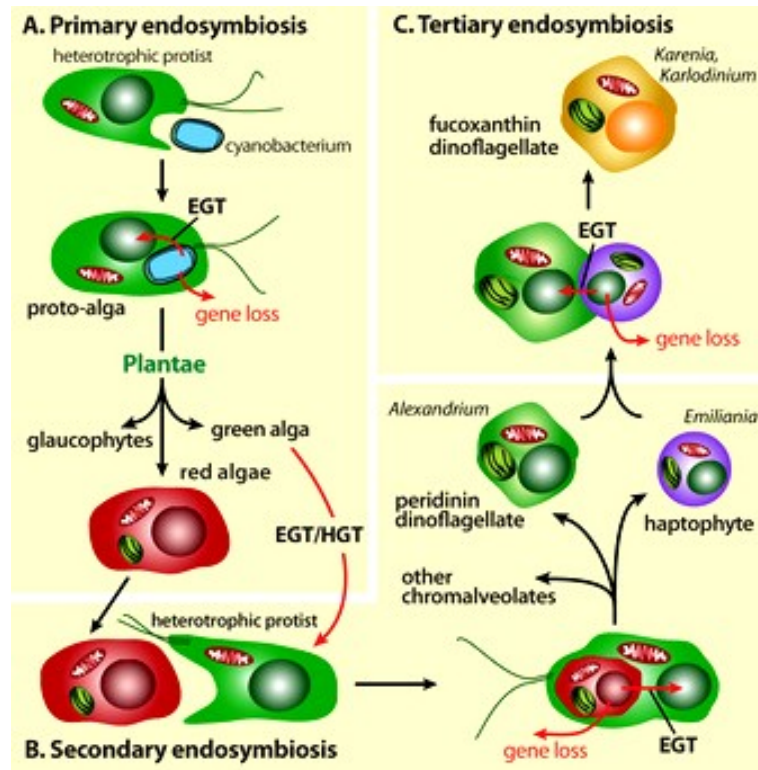
The secondary endosymbiont is now enclosed in a quadruple membrane as seen in apicoplasts

# 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).

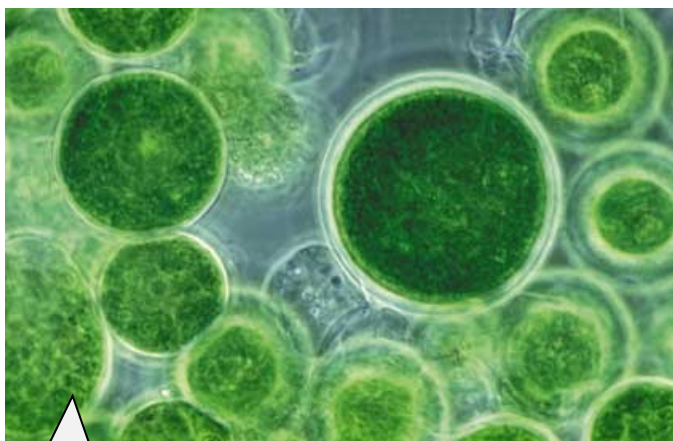


# Terciární endosymbióza:

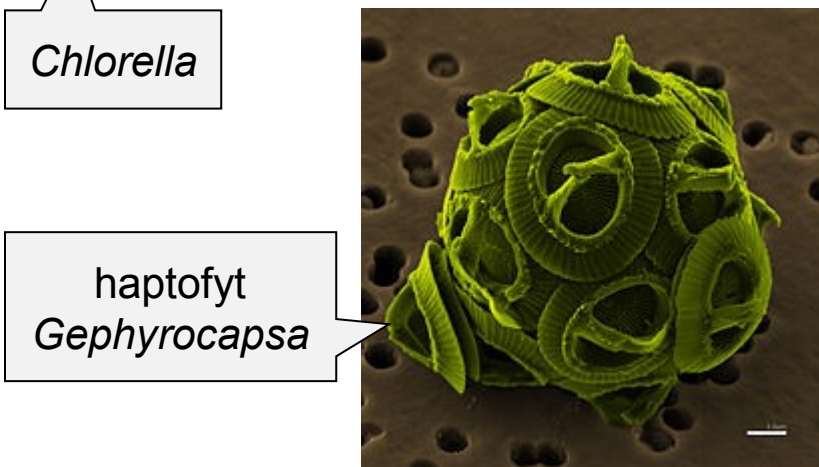


někdy existenci sekundárního endosymbionta poznáme pouze na základě přítomnosti jeho DNA (např. geny chlamydií v plastidech rostlin a primárních řas)

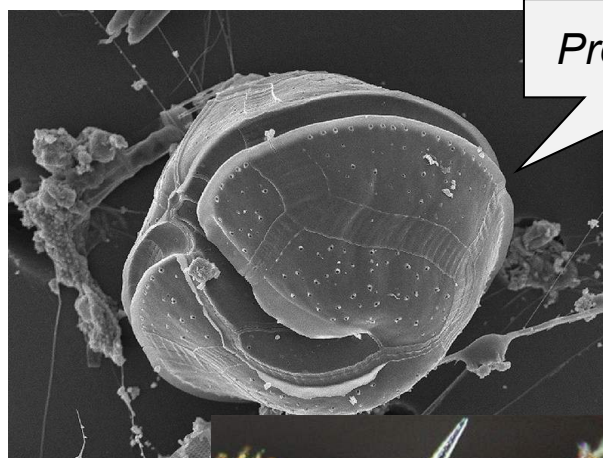
jindy jsou endosymbionti stále schopni samostatného života  
např. fotosyntetické řasy (chlorelly, obrněnky, haptofyty) v buňkách korálů, dírkonošců, mřížovců a některých nálevníků



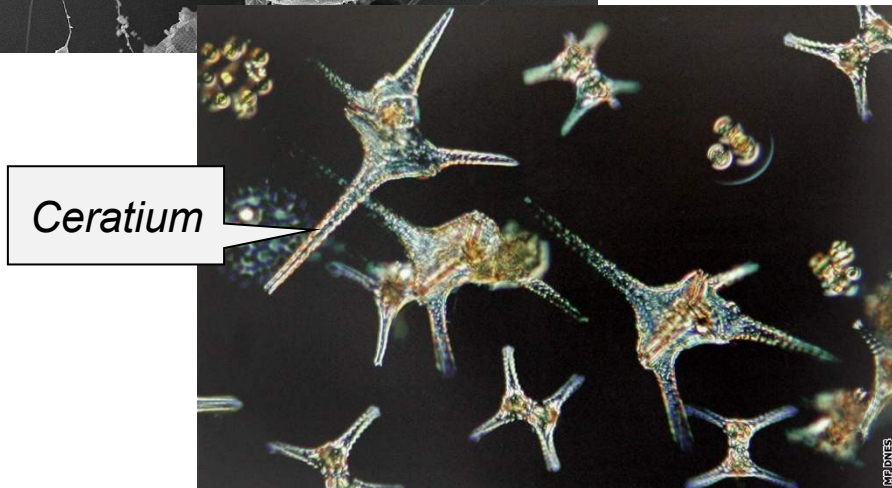
*Chlorella*



haptofyt  
*Gephyrocapsa*



*Protoperidinium*

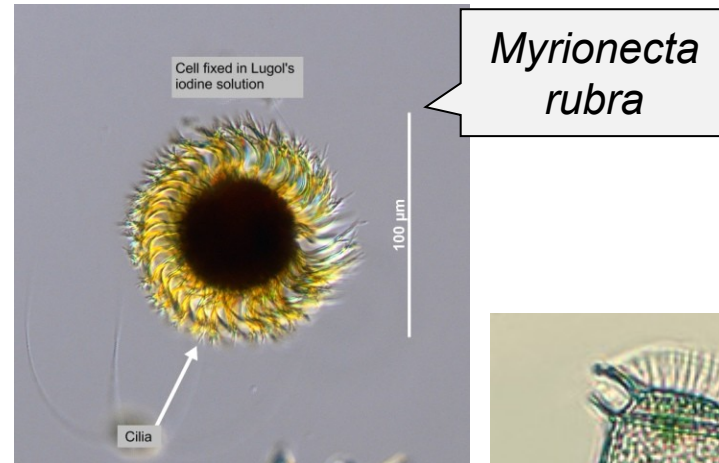


*Ceratium*

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

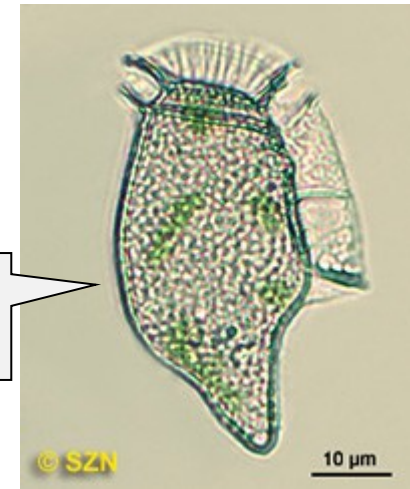


*Elysia viridis*



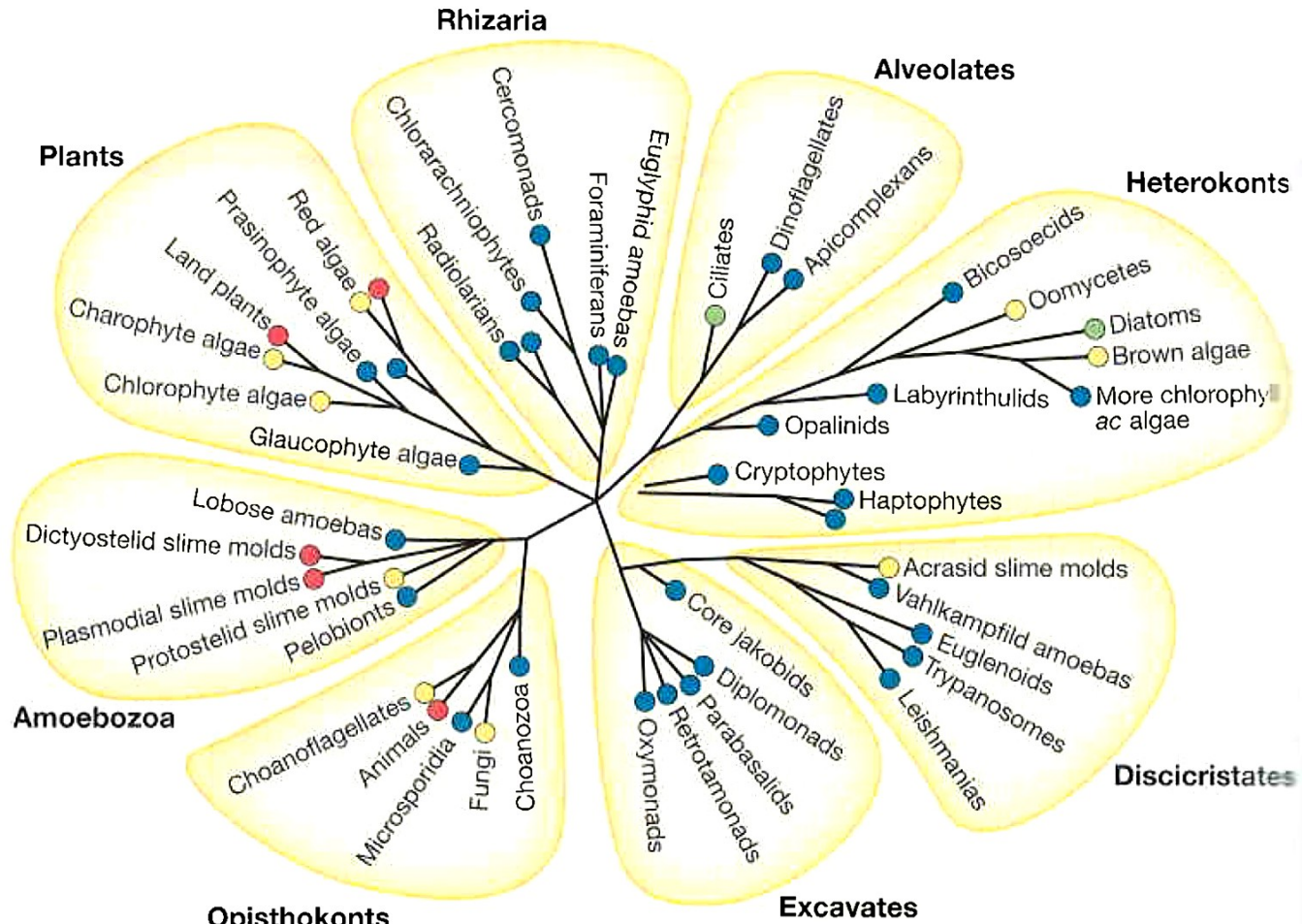
*Myrionecta rubra*

*Dinophysis caudata*



Blíže viz heslo „symbiogeneze“ v Encyklopedii antropologie (<http://is.muni.cz/do/sci/UAntrBiol/el/encyklopedie/encyklopedie.html>)

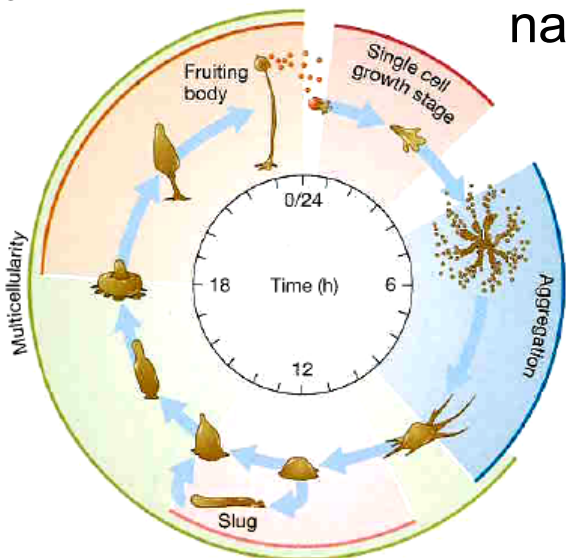
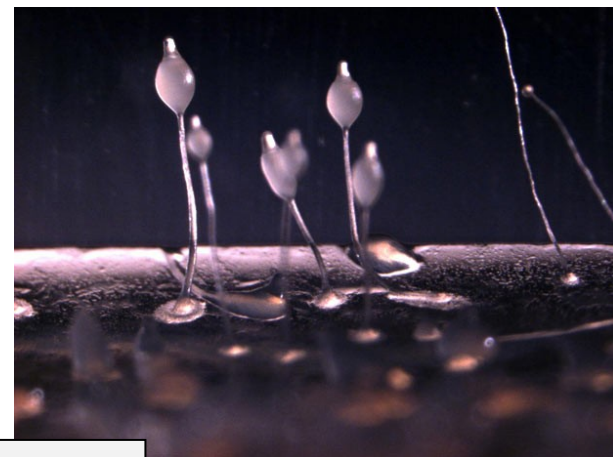
# Vznik mnohobuněčnosti



- 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*



 A time-lapse sequence of Dictyostelium discoideum development, showing the progression from a single cell to a mature fruiting body. The stages are labeled with their respective times:
 

- „slimák“:** The slug stage, shown as a long, flat, multi-celled mass.
- 14 h agregát se špičkou:** The multicellular mass begins to aggregate and form a pointed tip.
- 16 h „prst“:** The tip of the aggregate elongates into a finger-like projection.
- 18 h „mexický klobouk“:** The tip of the finger widens and flattens, resembling a Mexican sombrero.
- 20-22 h:** The sombrero-like structure continues to develop and elongate.
- 24 h plodné seskupení:** The final mature fruiting body, consisting of a long stalk and a rounded sorus.

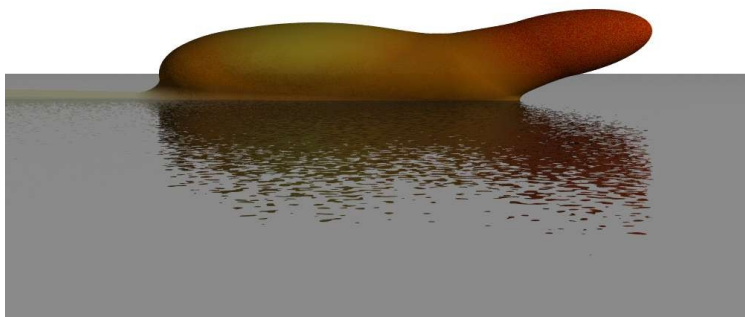
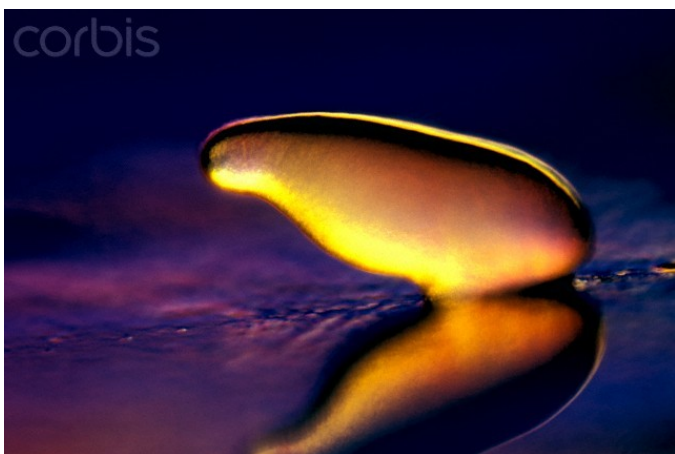
 Additional labels identify parts of the mature fruiting body:
 

- sorus:** The rounded, multi-celled top of the fruiting body.
- stopka:** The long, thin stalk supporting the sorus.

 A separate micrograph on the right shows a detailed view of a sorus, with a label indicating it contains **8000–500 000 buněk** (cells).

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

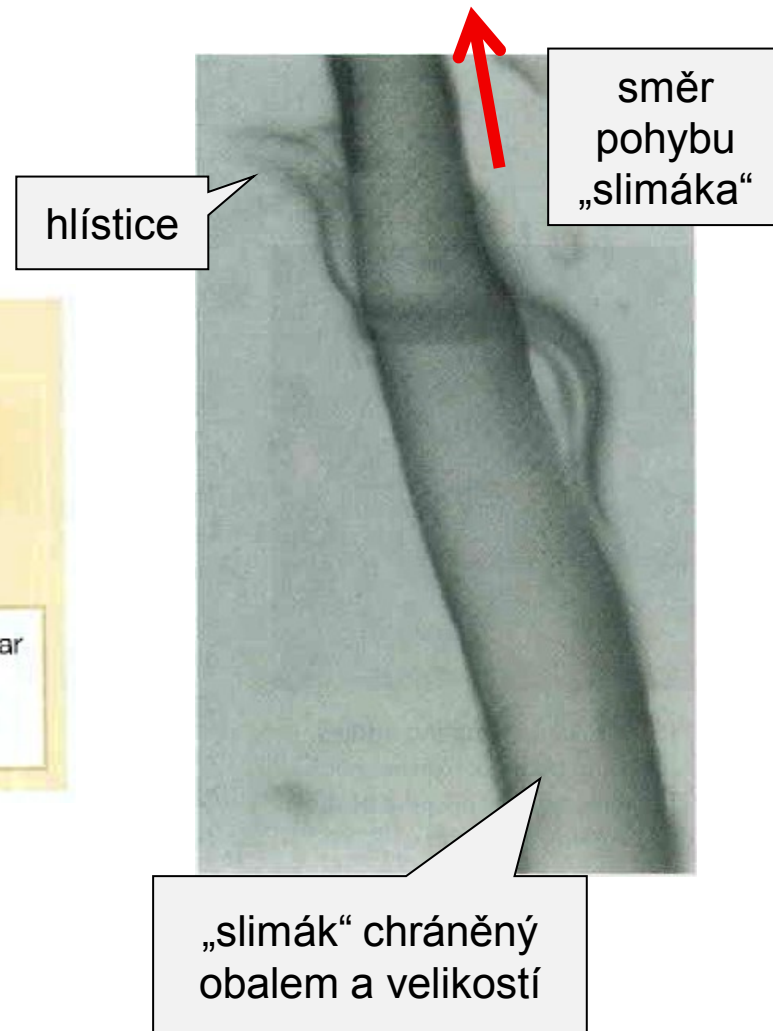
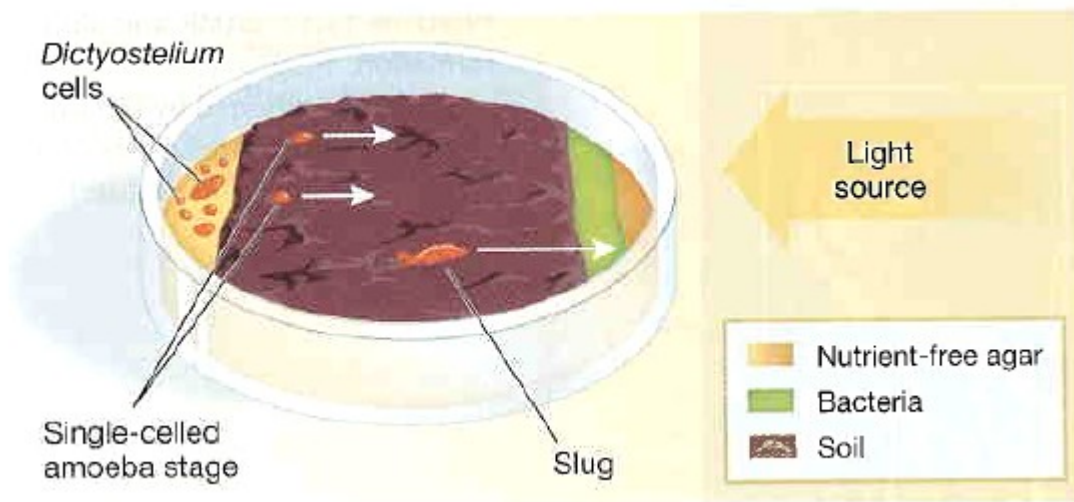
cAMP (*cyclic adenosine monophosphate*): emise v místě nejhustší agregace → signál pro „*downstream*“ buňky → postupná agregace produkce proteinu, který umožňuje vzájemné přichycení améb reakce na vnější podněty“: světlo, teplota, gradient kyslíku a čpavku v půdě



## Jaké jsou výhody agregace *D. discoideum*?

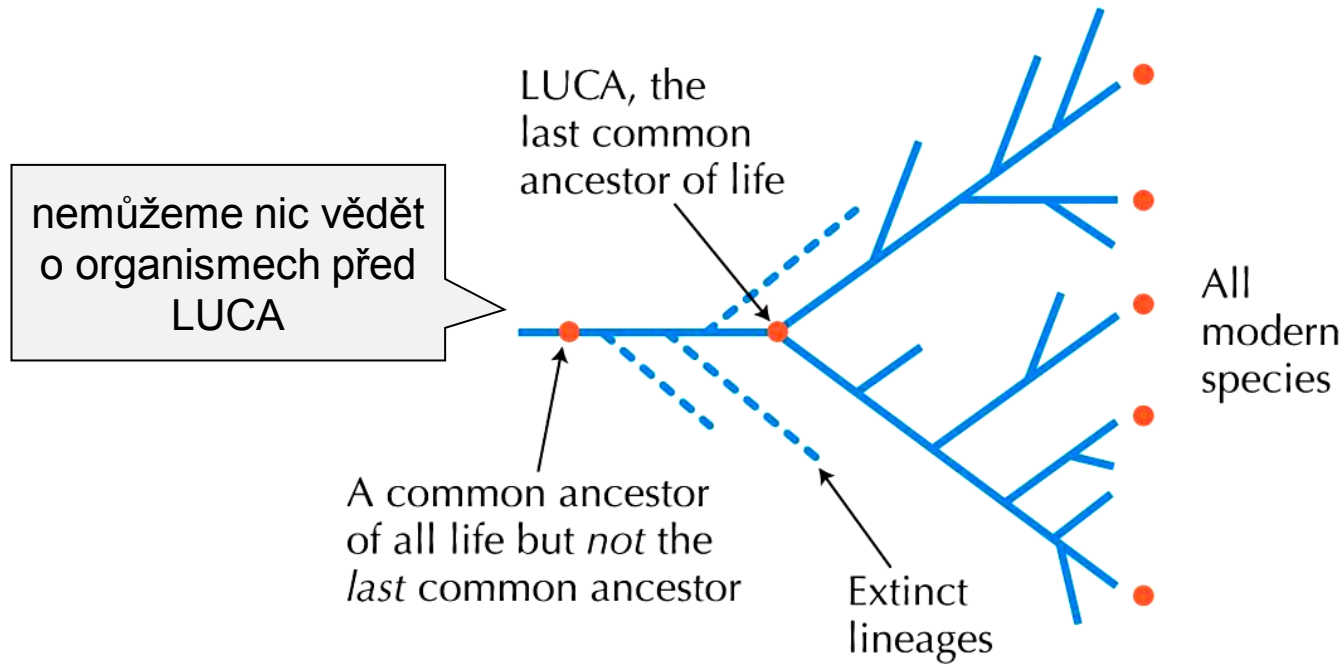
tvorba obalu z celulózy a látek bohatých na proteiny → ochrana proti hlísticím – jen na povrchu „slimáka“

rychlejší pohyb

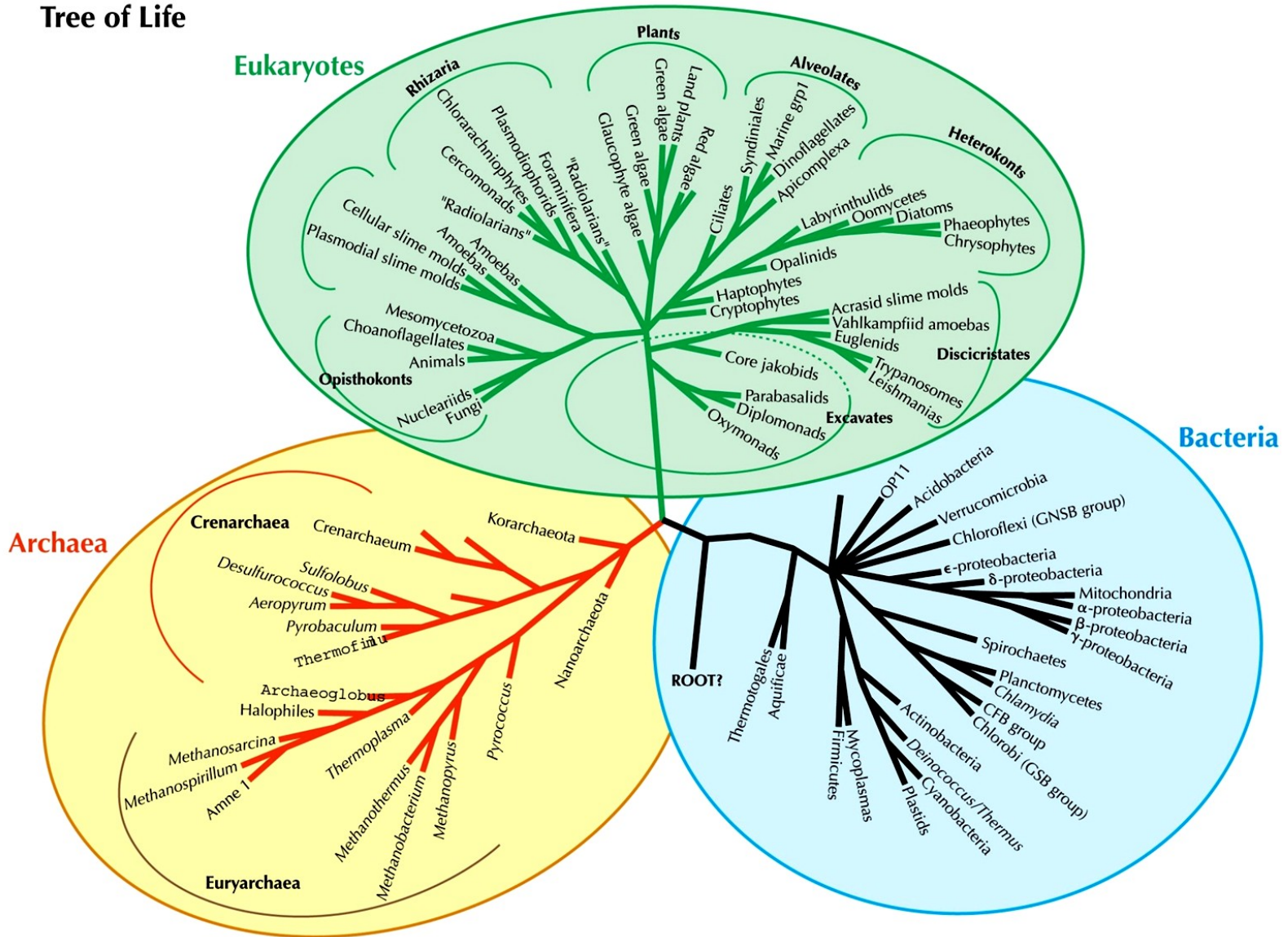


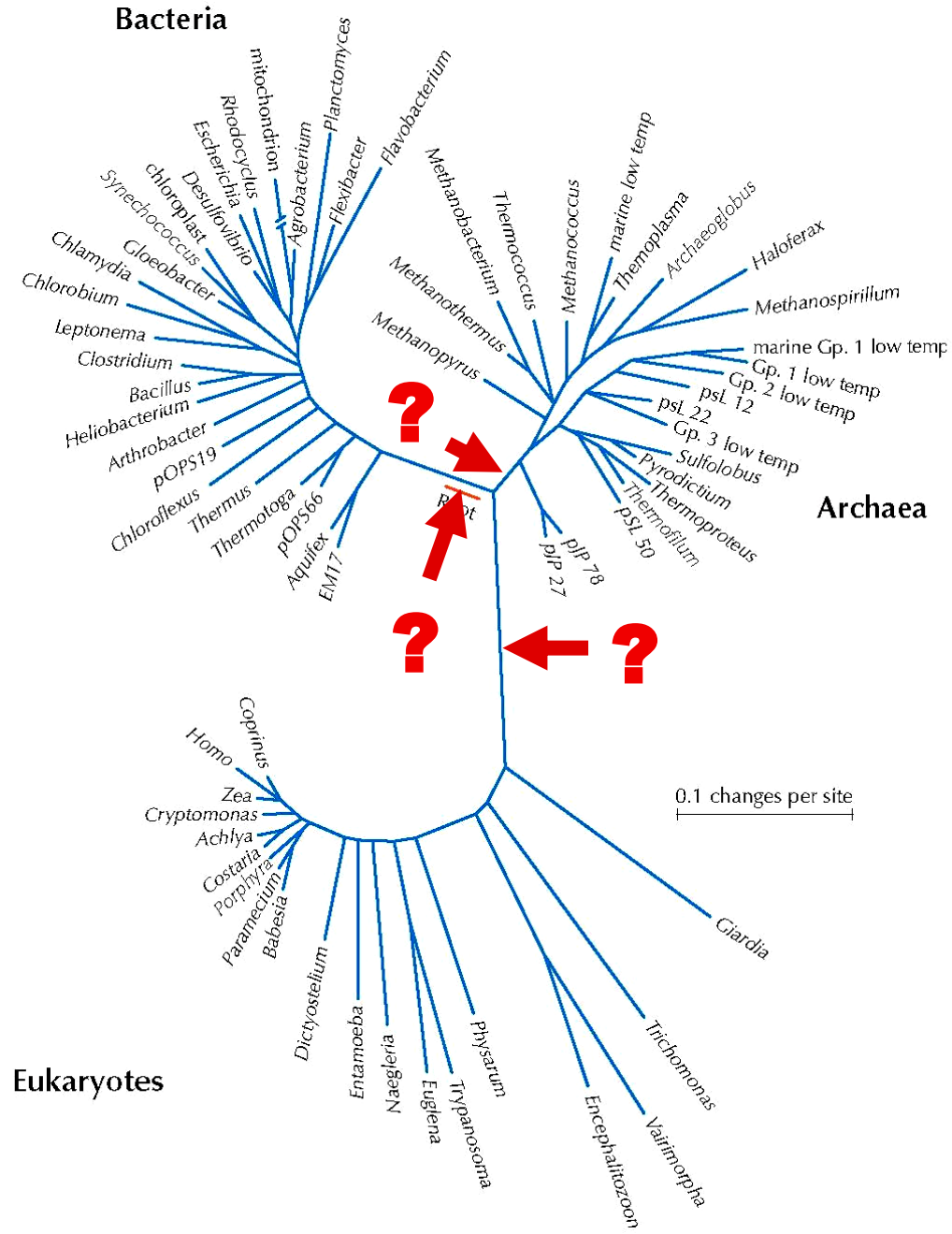
# Strom života (*Tree of life*):

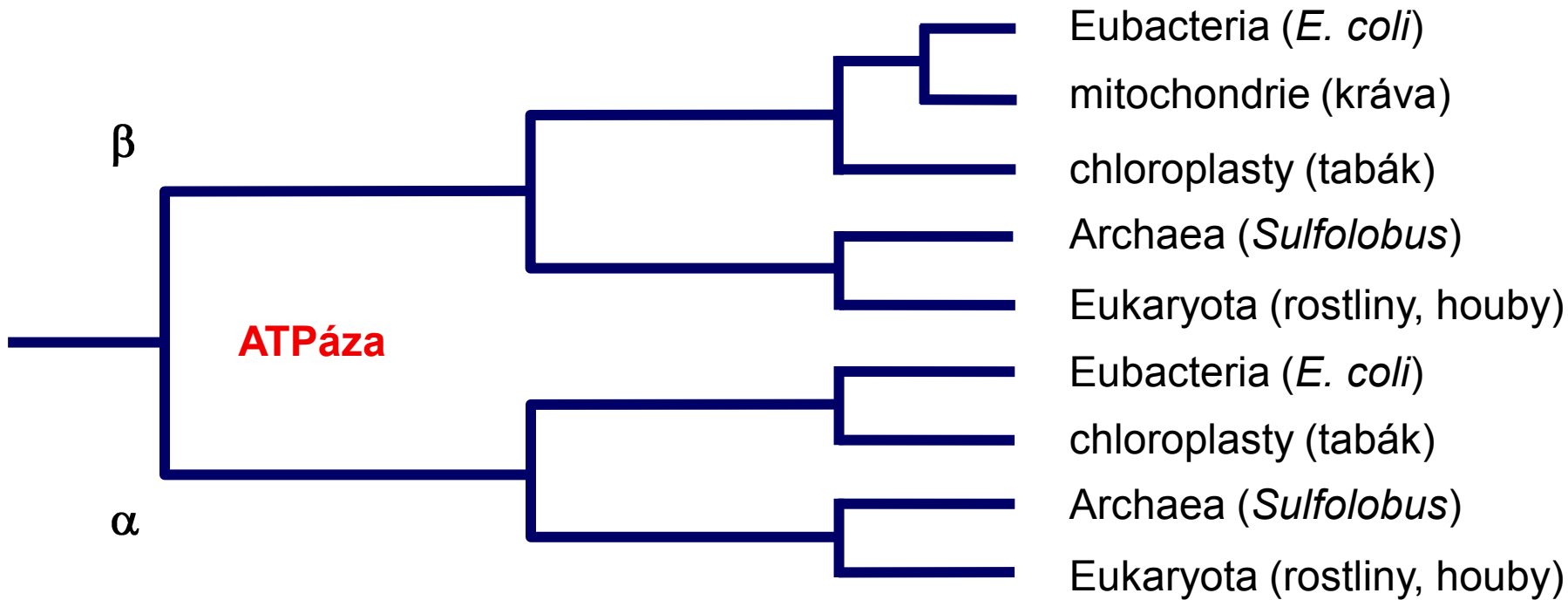
Poslední společný předek = LUCA (*last universal common ancestor*)



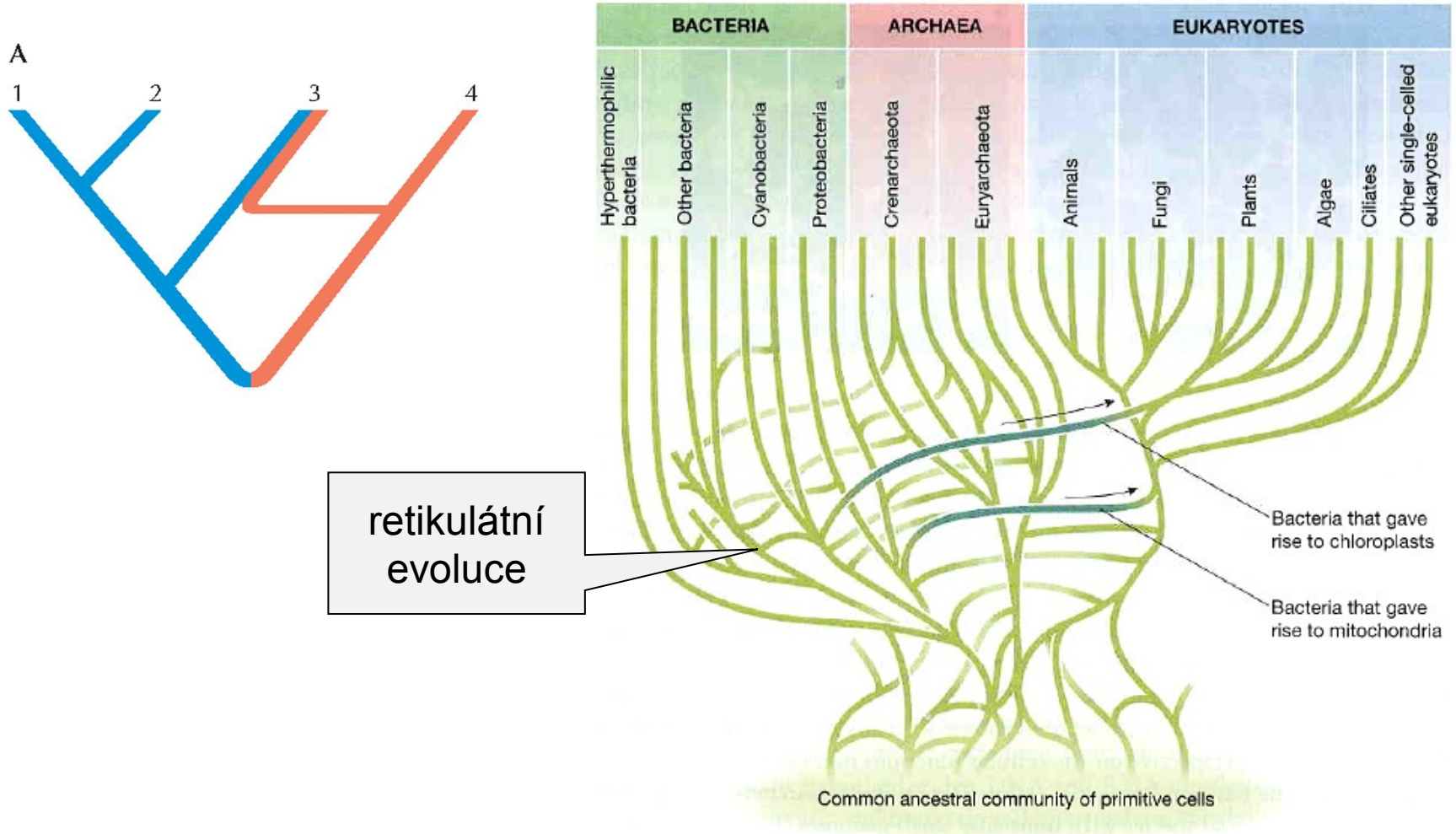
# Tree of Life







# Horizontální přenos genů

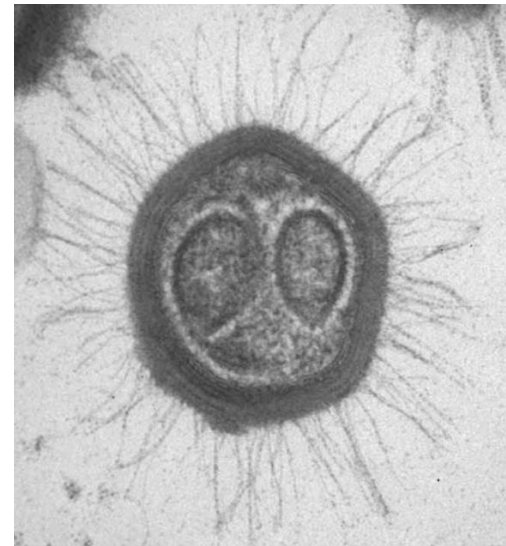
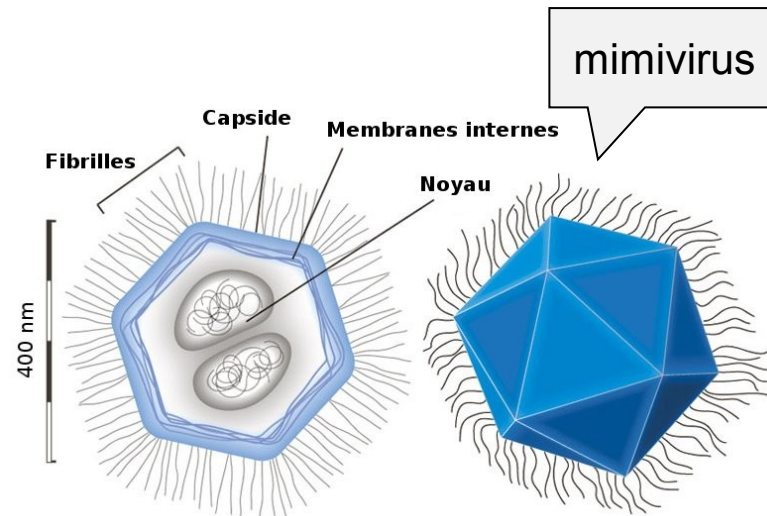


⇒ žádný univerzální předek současných organismů × stromy pro jednotlivé geny můžou mít LUCA



# Kam na stromu života patří viry?

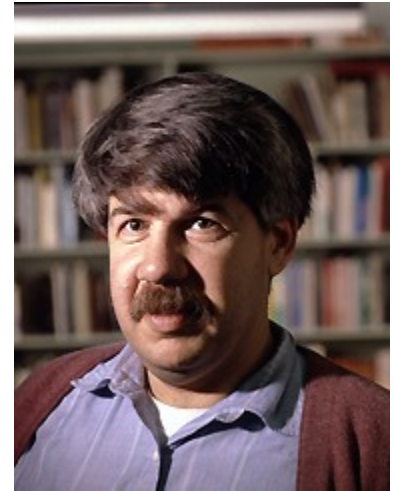
1. pozůstatky předbuněčného světa: některé procesy a geny starobylé mnoho genů jen velmi vzdáleně příbuzných od buněčných protějšků  
× jak mohly samostatně existovat v předbuněčném světě?
2. podobnost s transpozony → „uprchlé“ části buněčných organismů – původně jejich součástí (např. jako buněčná RNA, 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!



## Růst complexity:

Stephen Jay Gould:

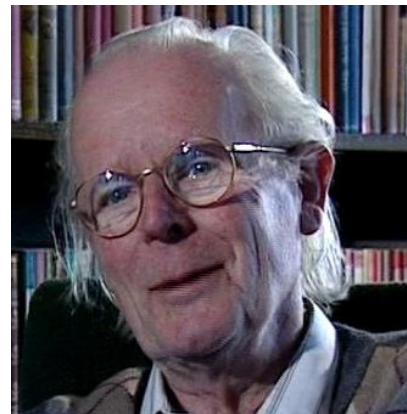
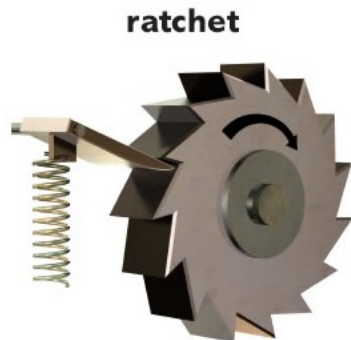
evoluce se pohybuje chůzí opilce, který se do startovního bodu nevrátí, i kdyby chtěl  
většina organismů i dnes prokaryotická dochází k sekundárnímu zjednodušení (např. paraziti)



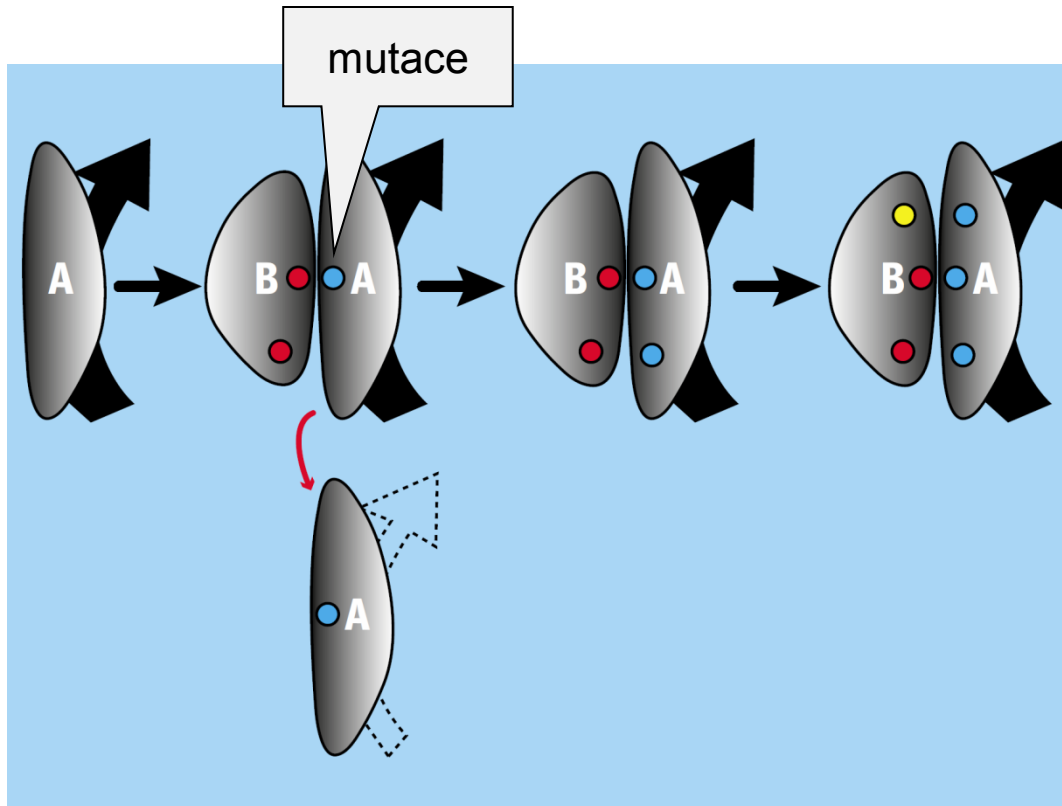
×

John Maynard Smith a Eörs Szathmáry:

teorie „nahodilé nevratnosti“ (*contingent irreversibility*): trvalá tendence k růstu složitosti  
klíčové přechody  
komplexita vzniká bez selekce

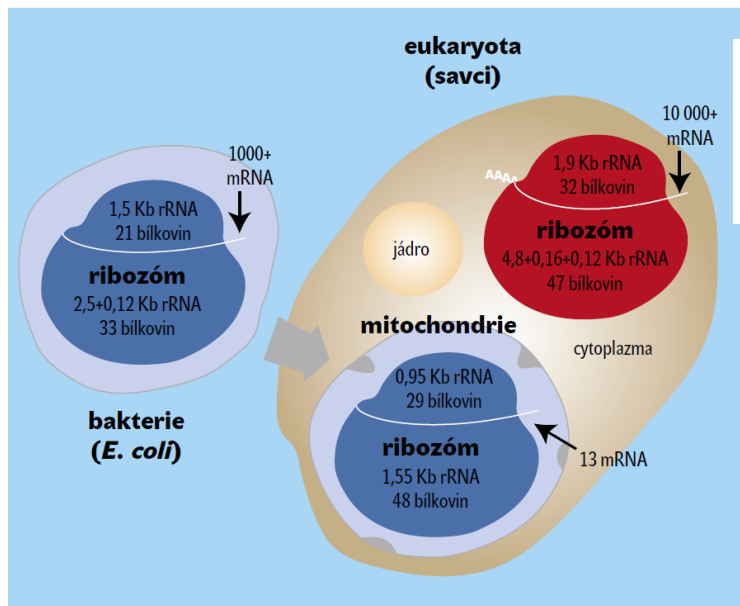


teorie „konstruktivní neutrální evoluce“ (Arlin Stoltzfus, 1999)  
podobně Michael Lynch – neutrální evoluce v malých populacích



Obr. 1. Vznik složitosti procesem konstruktivní neutrální evoluce. Černá šipka znázorňuje aktivitu (funkci) prováděnou pouze složkou A. Modrými tečkami jsou znázorněny mutace v A, které zruší její aktivitu, ale jsou vyváženy nově vytvořenými interakcemi se složkou B (červené tečky). Od této chvíle již A k provedení aktivity nestačí. Příklad dále vznikající interakce je označen žlutou tečkou. Upraveno podle Gray a kol. (Science 2010).

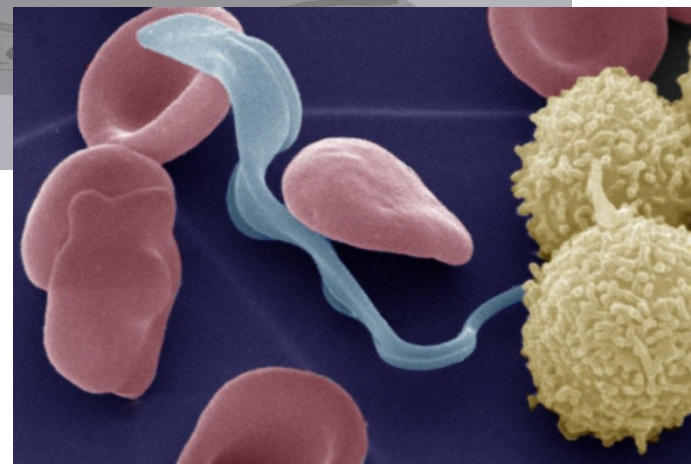
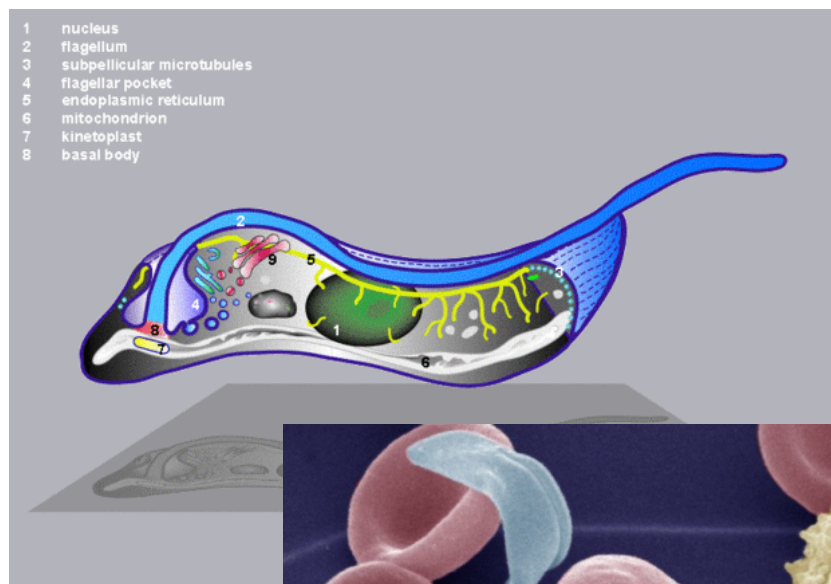
Lukeš et al., Vesmír 90/9 (2011)



Obr. 2. Složitost prokaryotického a eukaryotického ribozomu. Vlevo je znázorněn prokaryotický ribozom *Escherichia coli*, vpravo pak lidský cytoplazmatický a mitochondriální ribozom, vždy s vyznačením počtu bílkovin, velikosti příslušné ribozomální RNA a přibližného počtu bílkovin, které jsou na daném ribozomu syntetizovány. Upraveno podle Lukeš a kol. (IUBMB Life 2011).

## Editování RNA v mitochondriích *Trypanosoma brucei*

Když sečteme všechny známé vstupy a výstupy, zjistíme, že pro výrobu 21 bílkovin je v mitochondrii trypanozom zapotřebí intenzivní činnosti nejméně 280 bílkovin, z nichž je naprostá většina vyráběna v buněčném jádře a cytoplasmě, a musely tudíž být do mitochondrie navíc dopraveny. To ale není vše – pro editování je nezbytných i několik set různých molekul RNA s tím, že všechny tRNA jsou do organely přenášeny z cytoplazmy. Flagrantní neefektivnost takové činnosti je tudíž na první pohled zřejmá. Je důležité přitom nepozapomenout, že i přes takto zapeklitý a zbytečně složitý buněčný proces jsou trypanozomy velmi úspěšnými a všudypřítomnými parazity, které běžně nacházíme i v našem hmyzu, rybách či ptácích.



## Klíčové evoluční přechody:

vznik replikátorů

kompartimentace, vznik buňky

vznik chromozomů

vznik genetického kódu, DNA

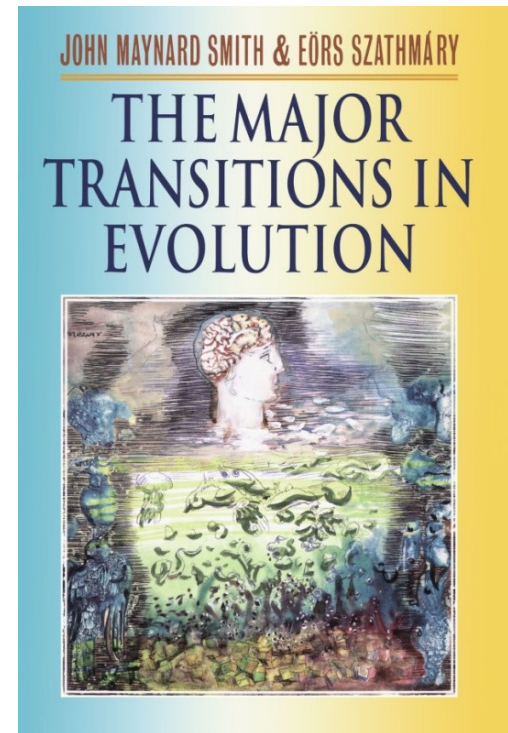
vznik eukaryot

vznik pohlaví

mnohobuněčnost

society

vznik jazyka



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