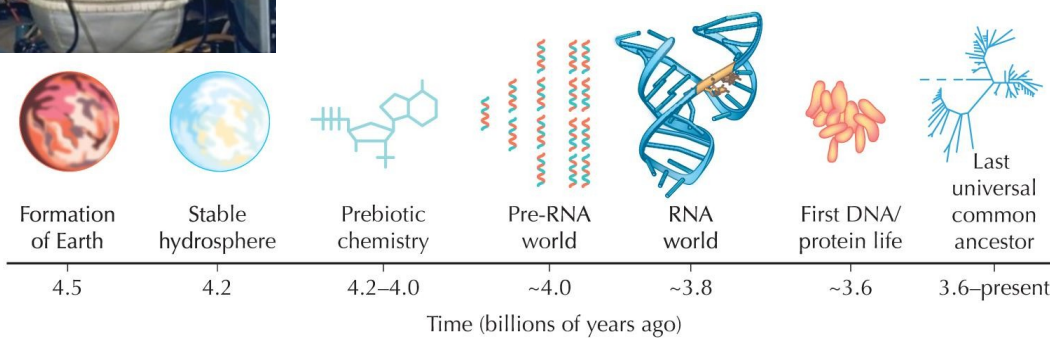
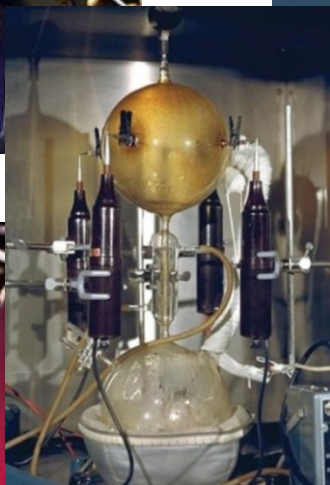
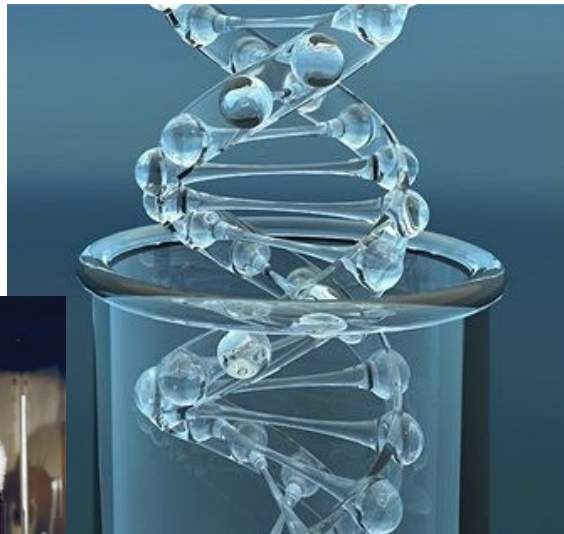
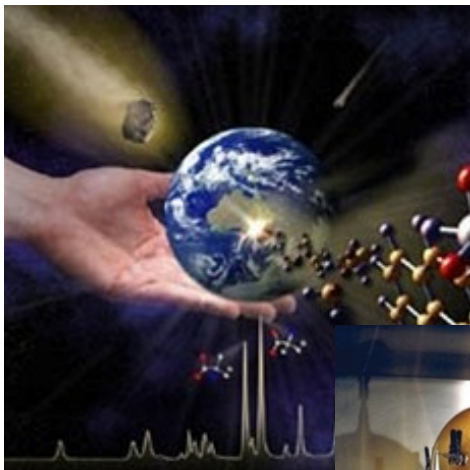


VZNIK ŽIVOTA NA ZEMI



Co je vlastně život?

- definice: fenotypové evoluční
- Muller (1966): autoreprodukce
proměnlivost
dědičnost
- Barton et al. (2007): autoreprodukce a přírodní výběr

nutná schopnost akumulace hmoty a její organizace do složitějších struktur

nutný metabolismus

nutná paměť systému

Problém studia vzniku života:

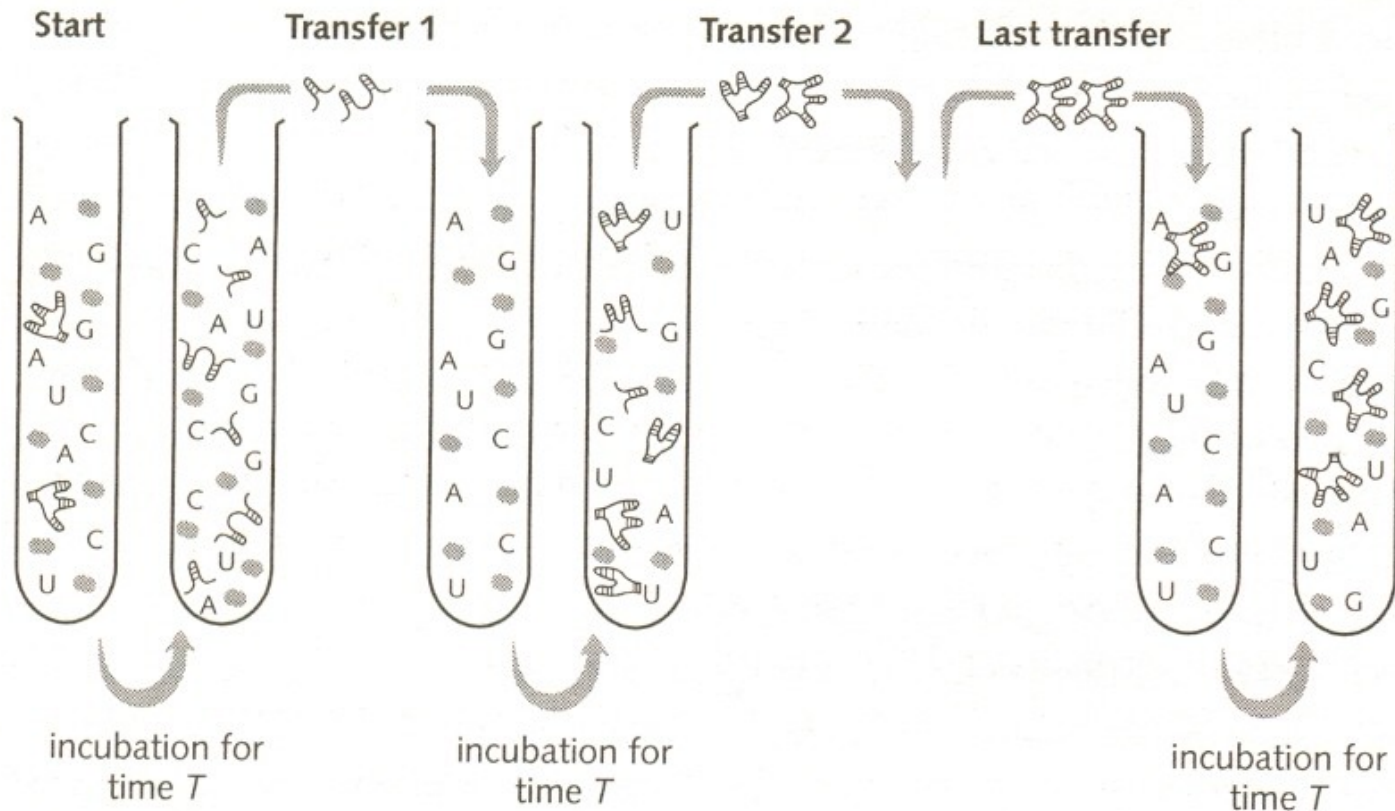
- evoluční „tinkering“, vždy krátkodobá výhoda, nebo náhoda, nikdy dlouhodobá perspektiva × hodnocení evoluce ze zpětného pohledu, z hlediska dlouhodobých důsledků ⇒
- současný život nám při řešení příliš nepomůže
- kritika kreacionistů: život nikdo nedokázal vytvořit ve zkumavce

Evoluce ve zkumavce:

- Sol Spiegelman (1970): evoluce RNA
- RNA (templát) a replikáza bakteriofága Q β , nukleotidy



Sol Spiegelman



Evoluce ve zkumavce:

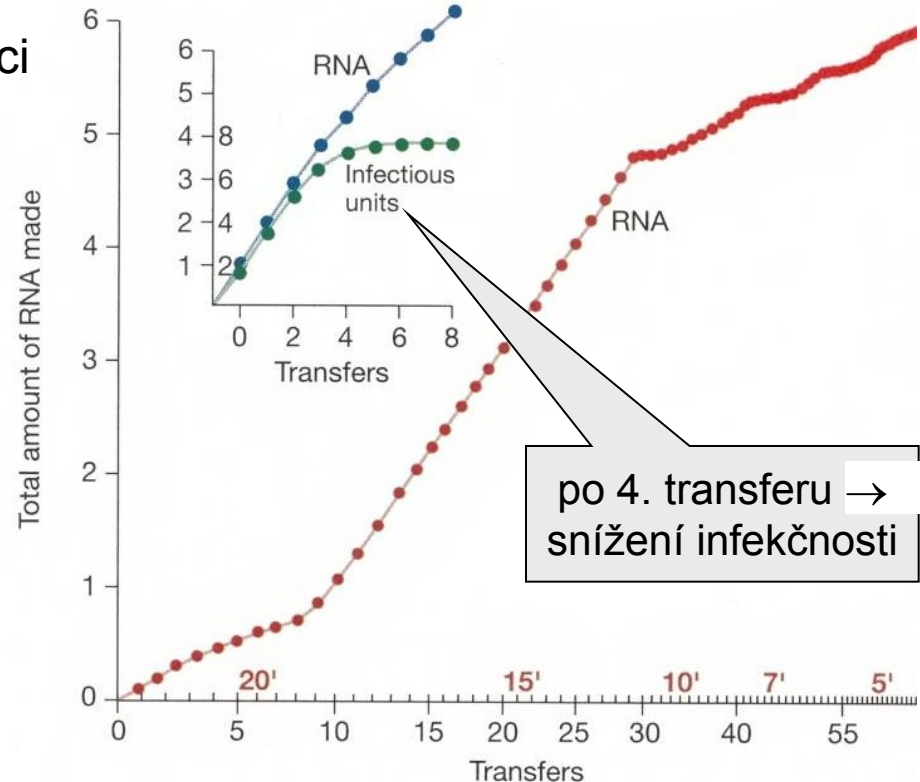
- Sol Spiegelman (1970): evoluce RNA
- RNA (templát) a replikáza bakteriofága Q β , nukleotidy
 - zmenšení velikosti
 - snížení schopnosti infekce bakterie *E. coli*
 - zvýšení rychlosti replikace
- ⇒ evoluce → „Spiegelmanovo monstrum“:



Sol Spiegelman

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

- Spiegelmanův experiment
nevysvětluje vznik života
(existence enzymu)



Kdy vzniknul 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
 - chem. 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 vzniknul život?

- vznik jednoduchých organických molekul
- chemická evoluce, primitivní metabolismus
- vznik autoreplikace
- kompartmentace 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 vzniknul život?

- Alexandr Ivanovič Oparin (1924)
- J. B. S. Haldane (1928)

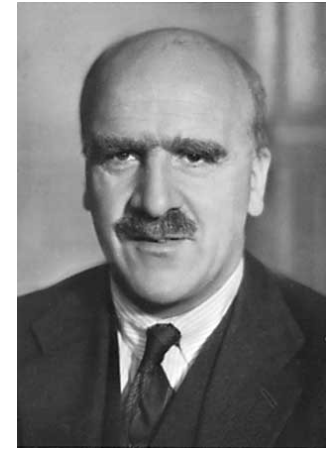
- redukující atmosféra:
vodík, voda, metan, čpavek

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

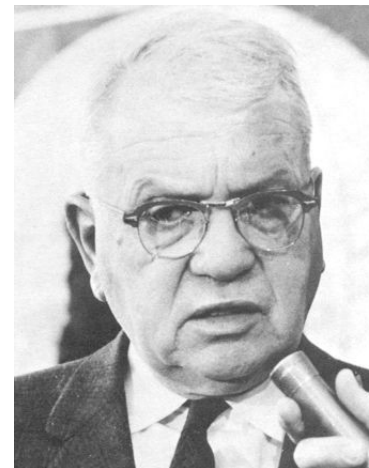
- metan + čpavek + H_2 + H_2O → 10-15% uhlíku ve formě organických sloučenin
- 2% uhlíku → aminokyseliny
- lipidy, cukry
- stavební součásti nukleových kyselin



A.I. Oparin



J.B.S. Haldane



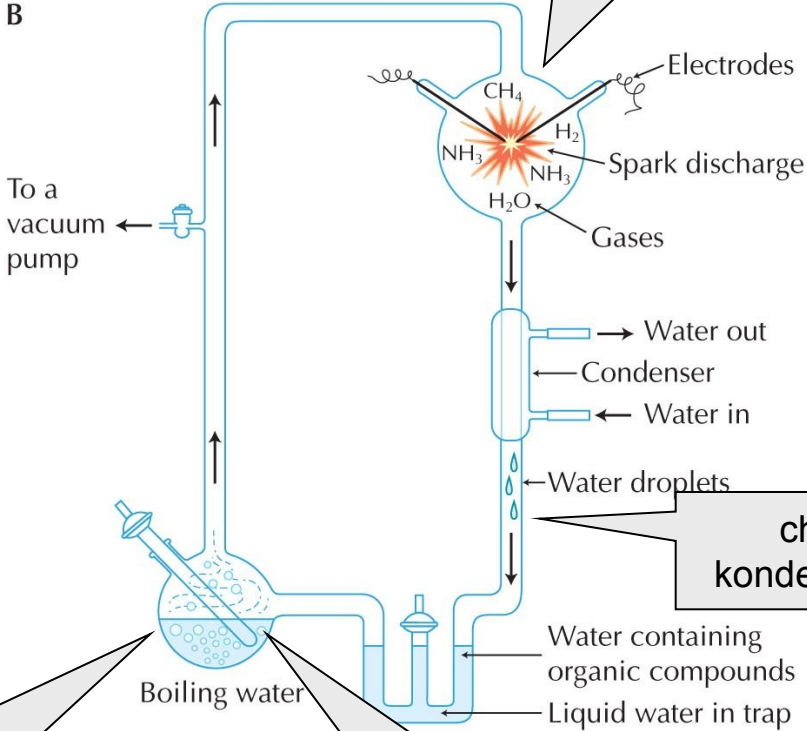
H.C. Urey



S.L. Miller



B



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

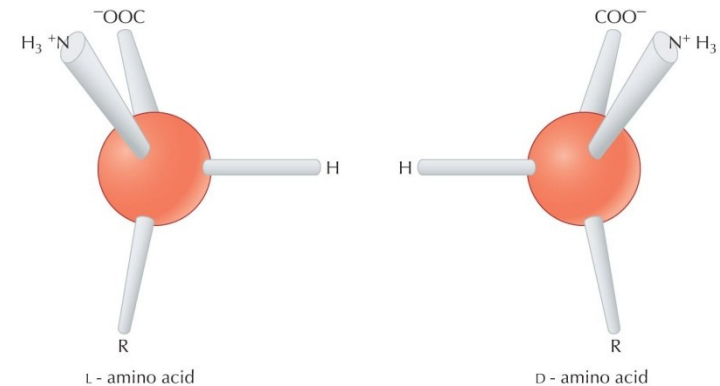
„oceánská“ část: voda
se zahříváním odpařuje;
přidáván H_2 , CH_4 a NH_3

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

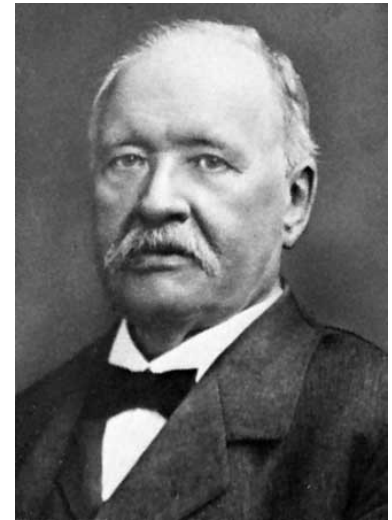


Kde vzniknul život?

- 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 extrémofilních archebakterií až 5 km pod povrchem

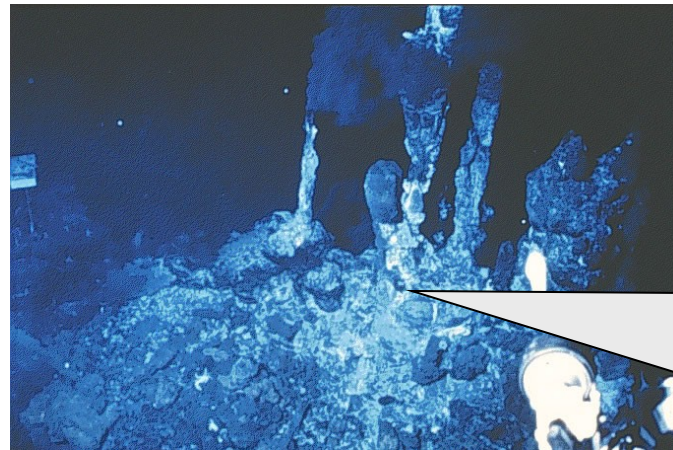
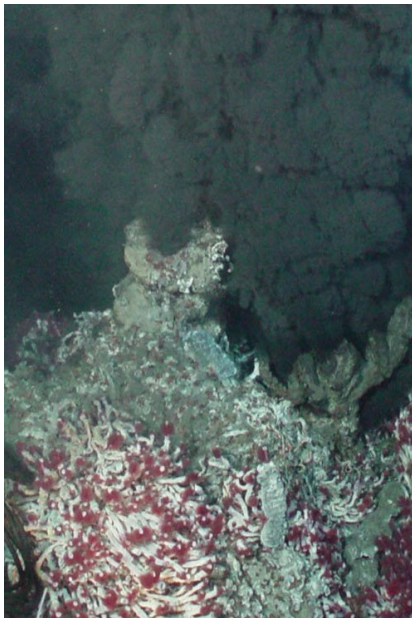


[S. A. Arrhenius](#)

- 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

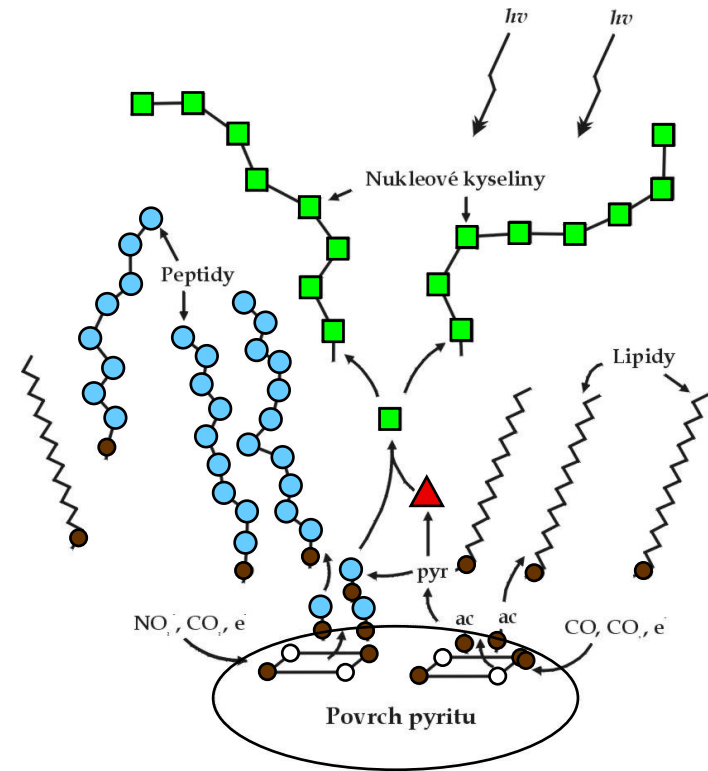


G. Wächtershäuser



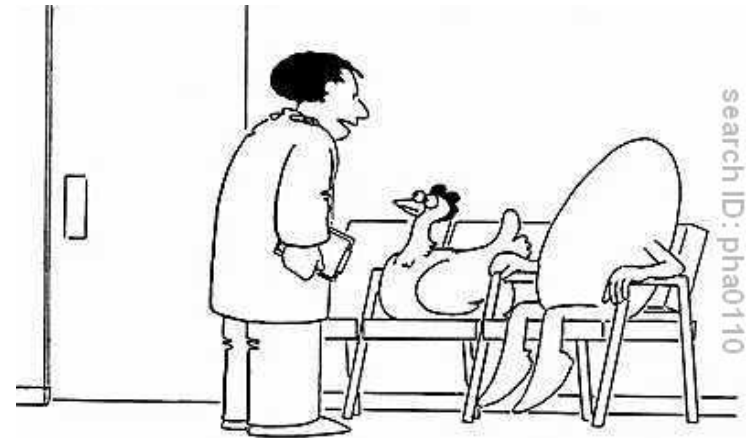
1977: termofilní bakterie a archebakterie, třímetroví rournatci (mnohoštětinatci), mlži, hvězdice, svijonožci, přílipky, krabi, kroužkovci, krevety

- **G. Wächtershäuser**: život na povrchu pyritu = hypotéza Fe-S světa.
„prebiotická pizza“
- podobně štěrbiny 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
- **výhody plochého povrchu:**
 - termodynamika: na povrchu nižší entropie
 - kinetika: vyšší pravděpodobnost srážky molekul
 - dodávání iontů do reakcí (ne jíli!)
 - vnik lineárních lipidů
 - snadnější odstraňování molekul vody

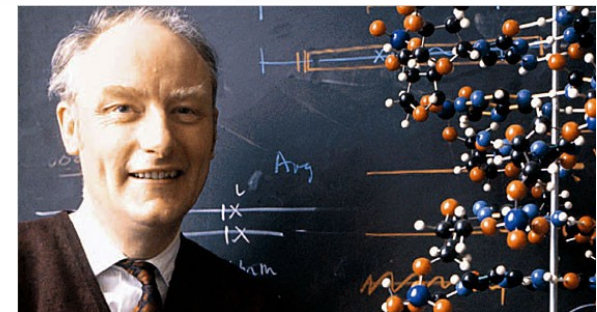


Vznik replikátorů

- 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



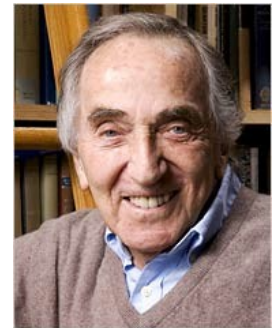
"Who was first?"



F. Crick



C. Woese



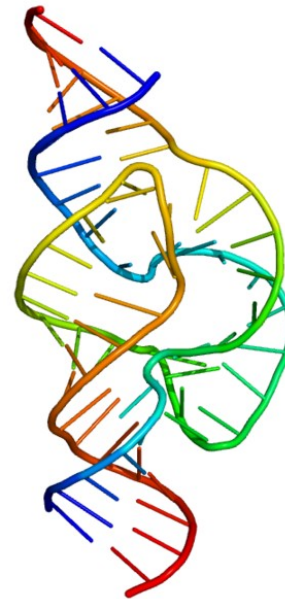
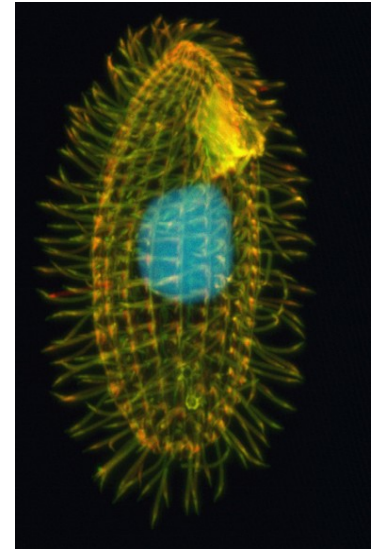
L. Orgel

- Kruger et al. (1982): 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

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 robozym
- *glmS* ribozym
- CoTC ribozym

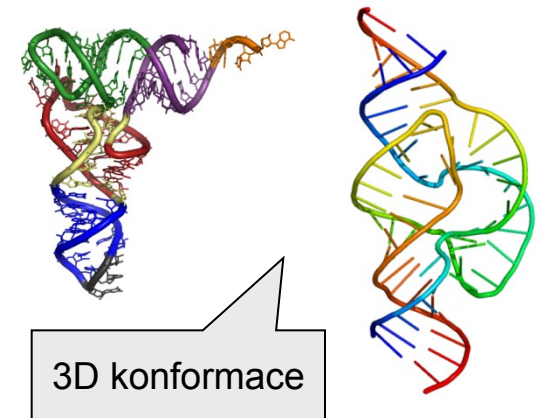
Tetrahymena thermophila



hammerhead ribozyme

Vlastnosti RNA:

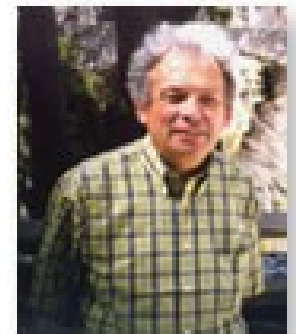
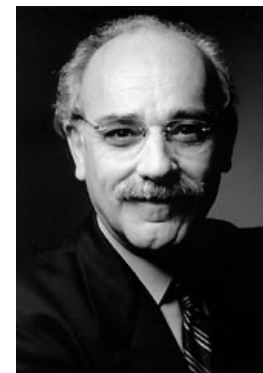
- jednodušší než DNA
- absence složitých opravných mechanismů
- schopnost vytvářet rozmanité 3D konformace
- reaktivnější než DNA (OH-skupina na 2' uhlíku)



Alternativy nukleových kyselin:

- **Alexander Graham Cairns-Smith**: krystalický jííl jako *urgen* – původně anorganická replikace
- **Julius Rebek** – autoreplikace pomocí AATE (amino adenosin triacid ester)

J. Rebek



A.G. Cairns-Smith

Problém replikace pomocí ribozymu:

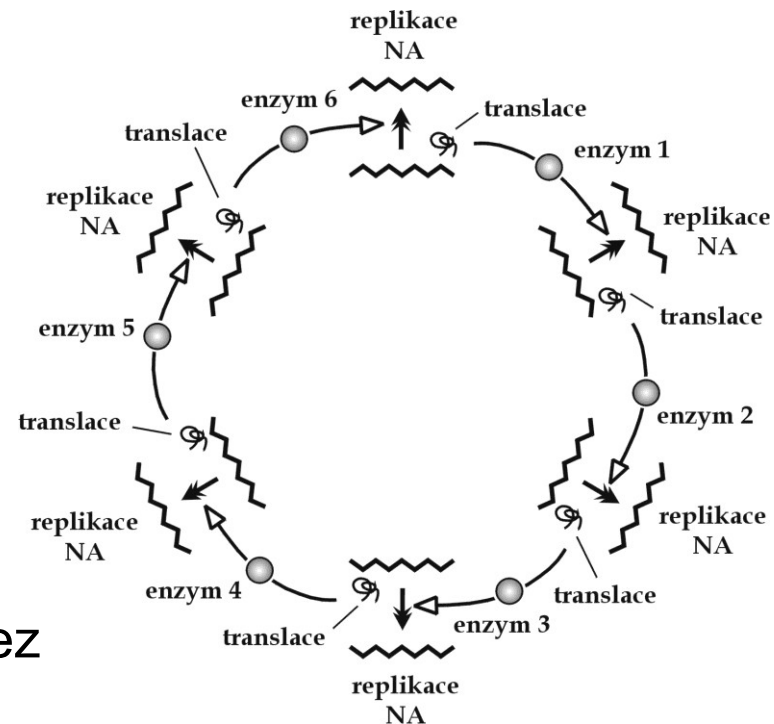
Manfred Eigen (1971):

- 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

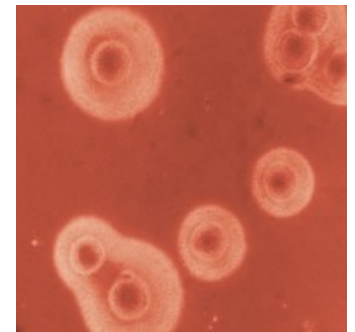


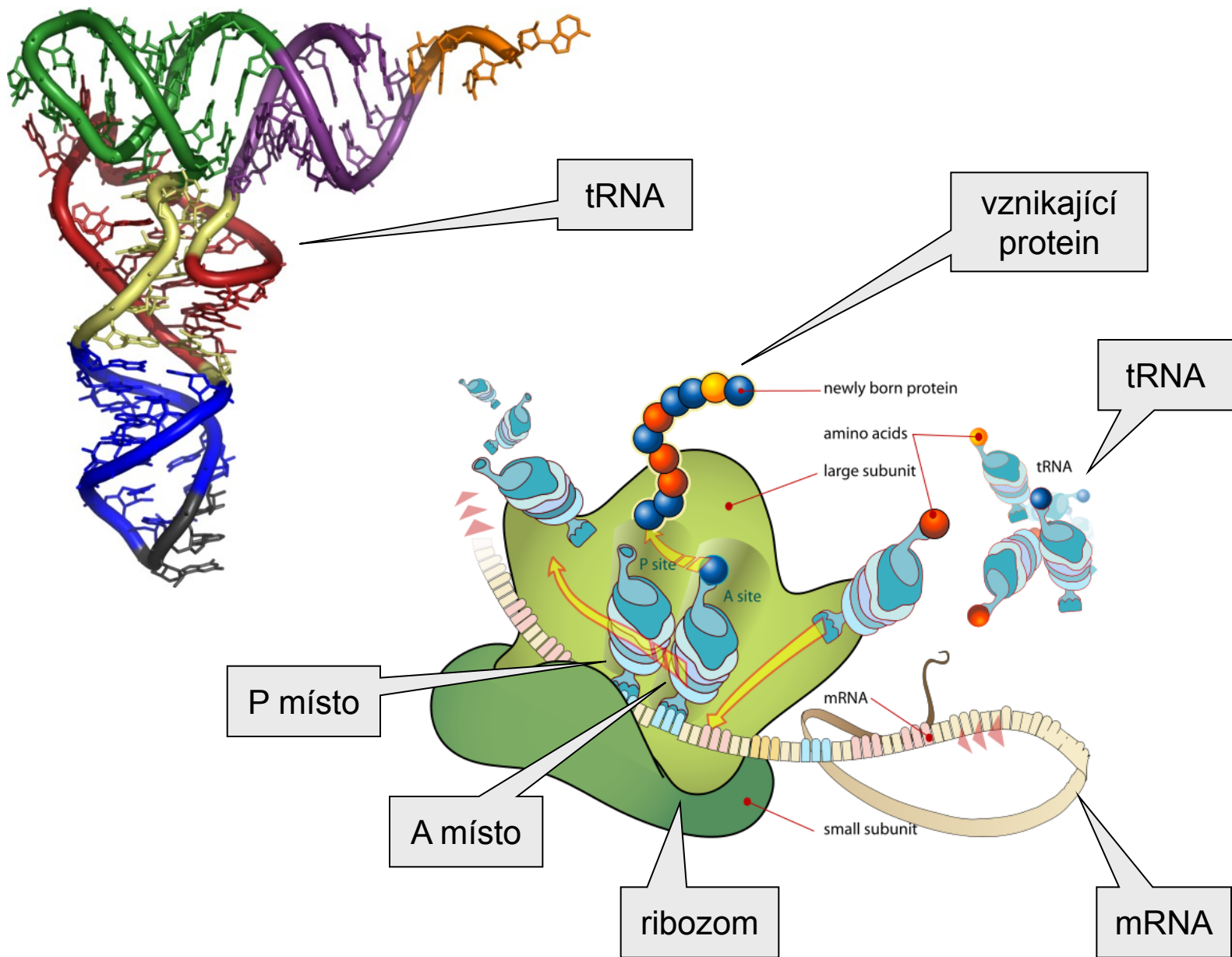
Vznik chromozomů:

- 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, Srg, 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



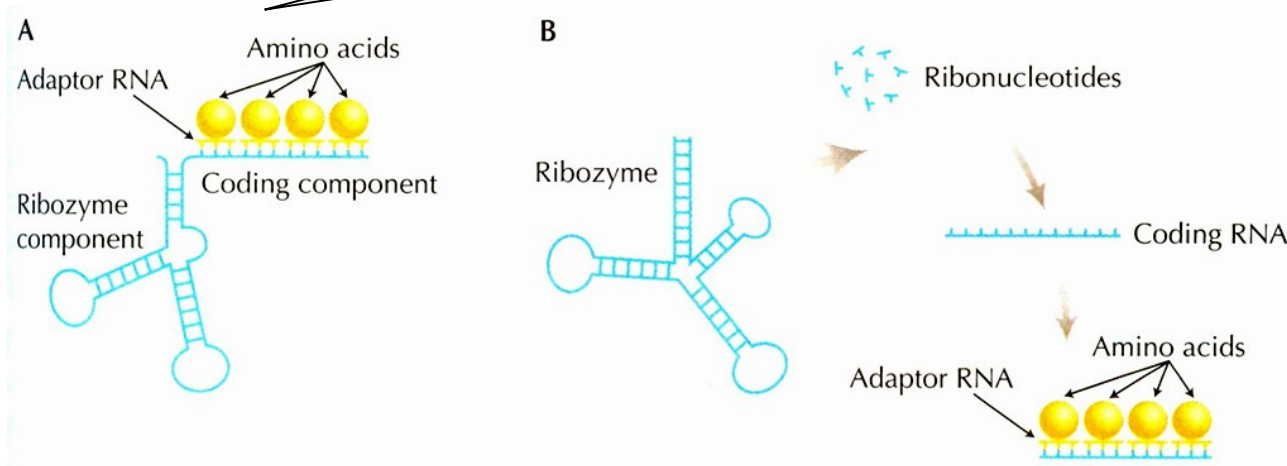


- asociace AA a RNA:

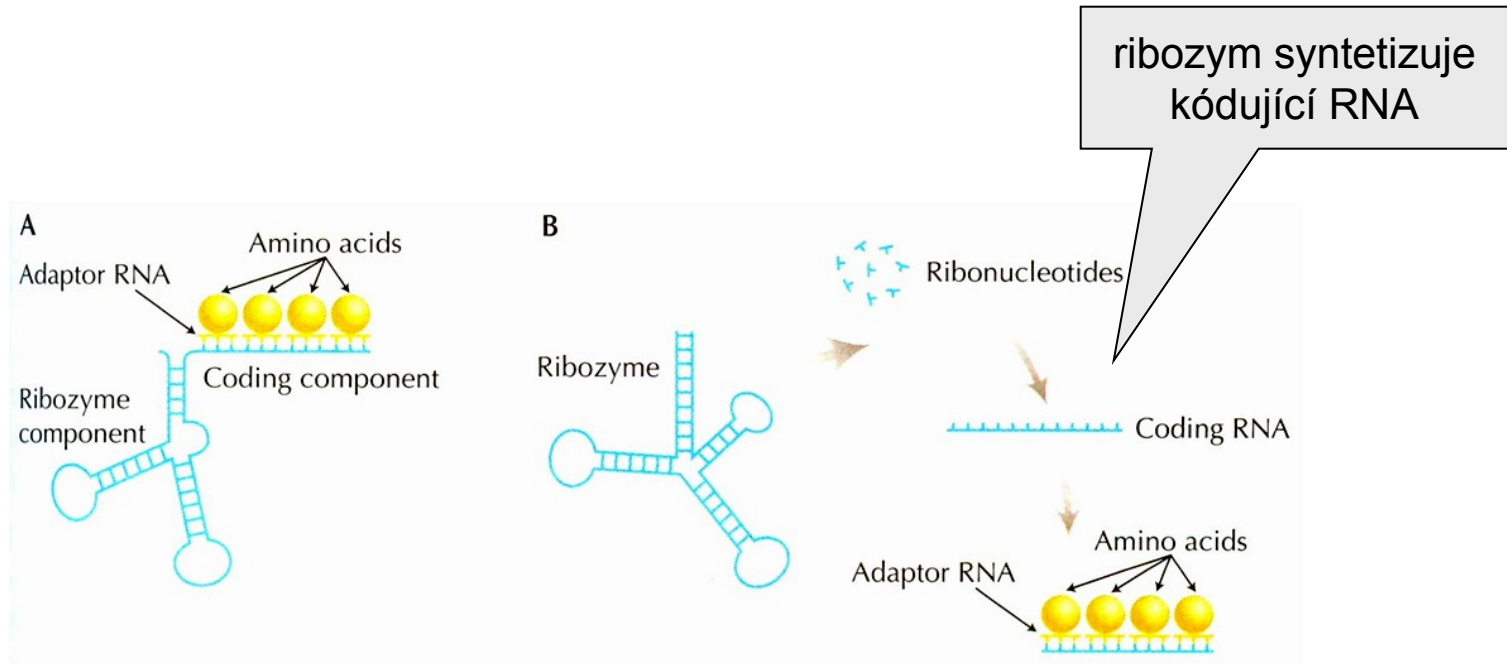
- syntéza proteinu řízená RNA
- mapování sekvence RNA na AA
- vznik tRNA

- „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

ribozym má duální funkci:
katalytickou a kódující



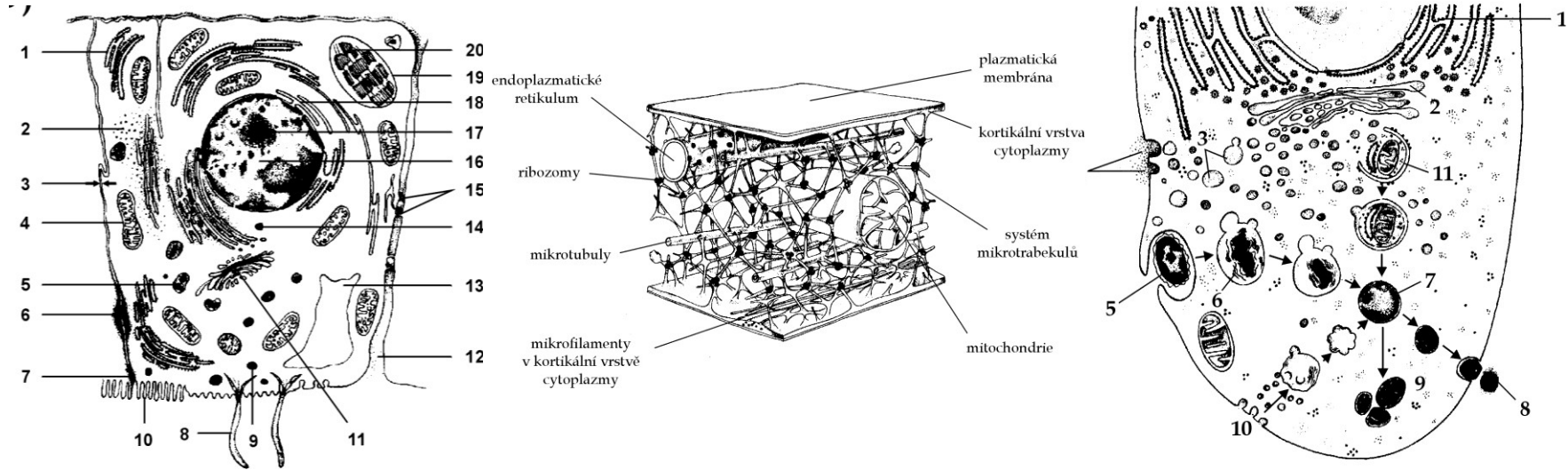
- asociace AA a RNA:
- stereochemická teorie: Carl Woese
 - někt. RNA mají tendenci preferenčně vázat někt. AA



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



Thomas Cavalier-Smith:

- ztráta buněčné stěny
- ⇒ nutnost vytvoření endoskeletu
- ⇒ flexibilita, pohyb, fagocytóza
- vchlípnutí membrány → ER, jaderná membrána



Původ buněčných organel:

- Konstantin Sergejevič Mereškovskij (1910): myšlenka symbiogeneze
- Lynn Margulis (1970, 1981): **endosymbióza**
- **mitochondrie**: purpurové nesírné bakterie, postupně ztráta fotosyntézy
- **chloroplasty**: sinice, postupně ztráta respirace
- peroxizomy: G+ bakterie
- mikrotubuly: spirochéty

současné poznatky
nepotvrzují

spirochéty



Mixotricha paradoxa

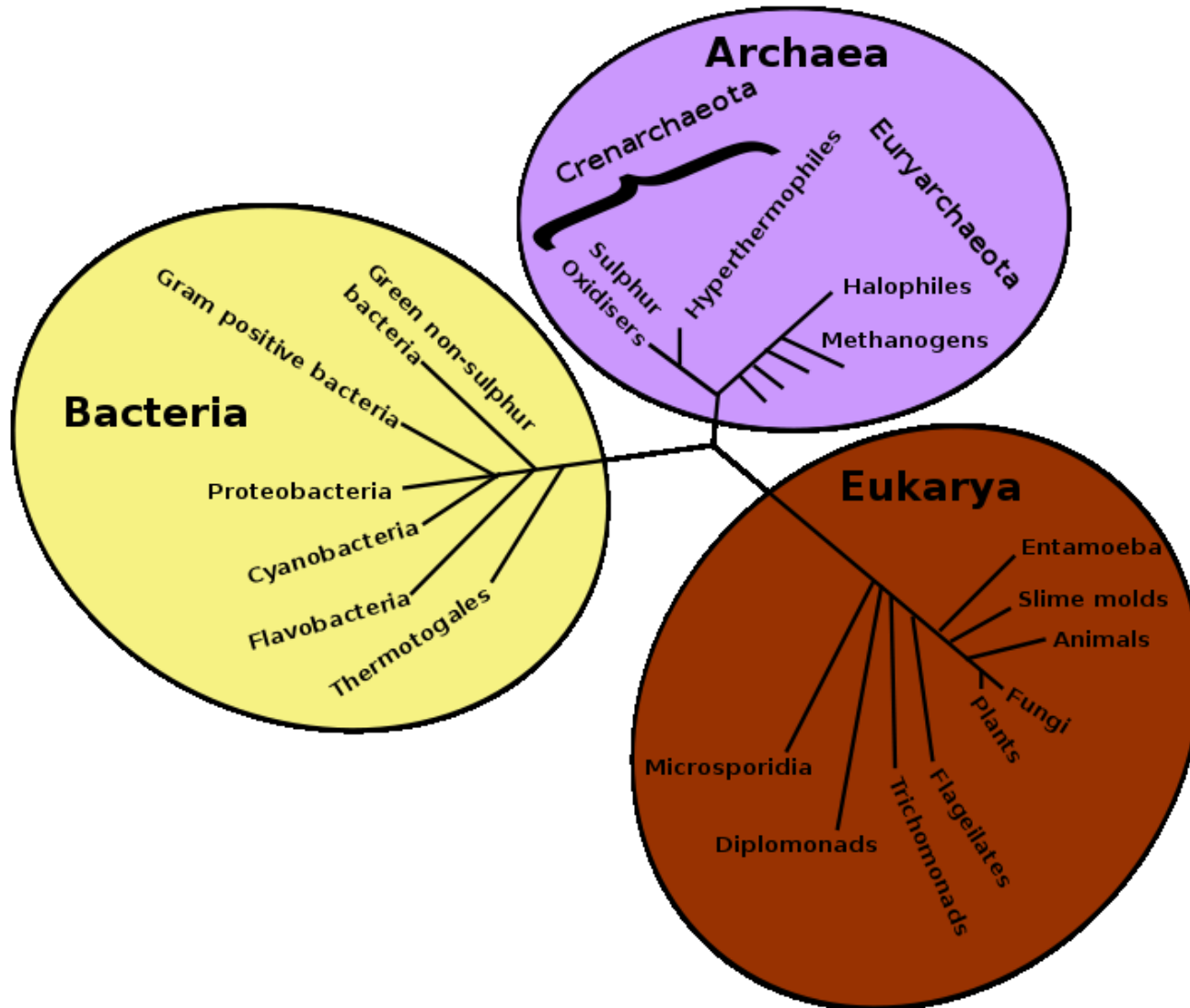


K.S. Mereškovskij

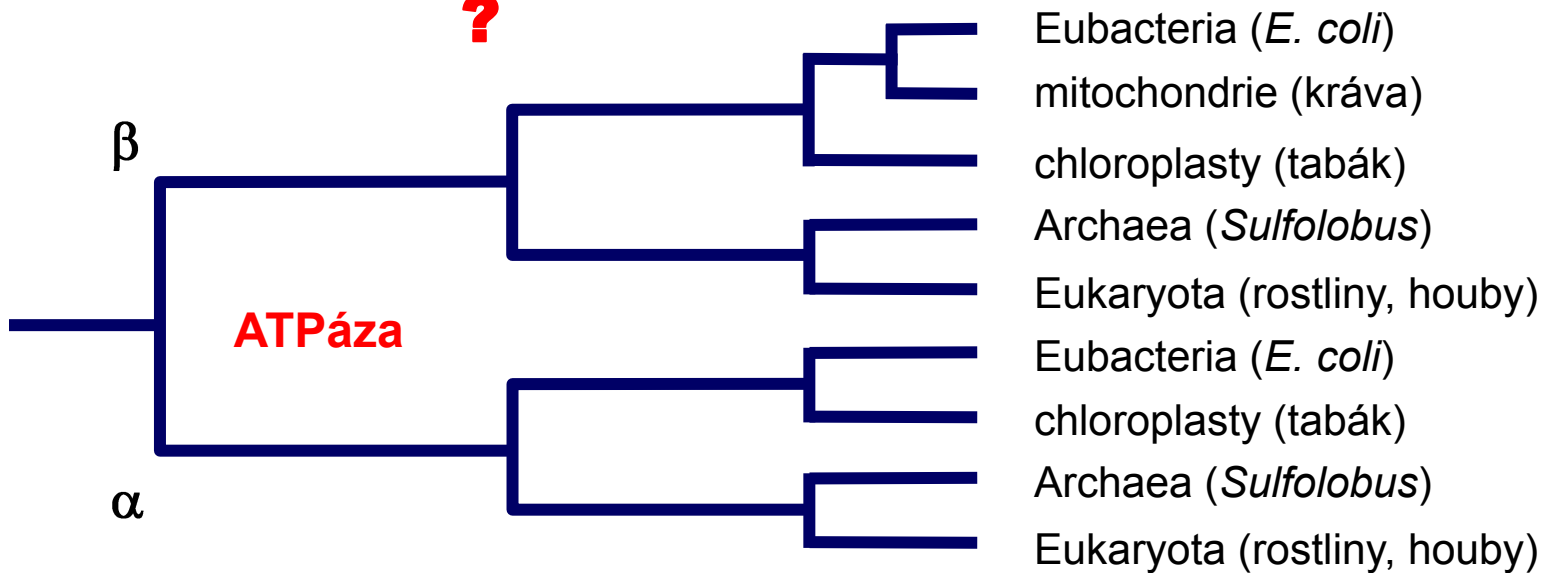
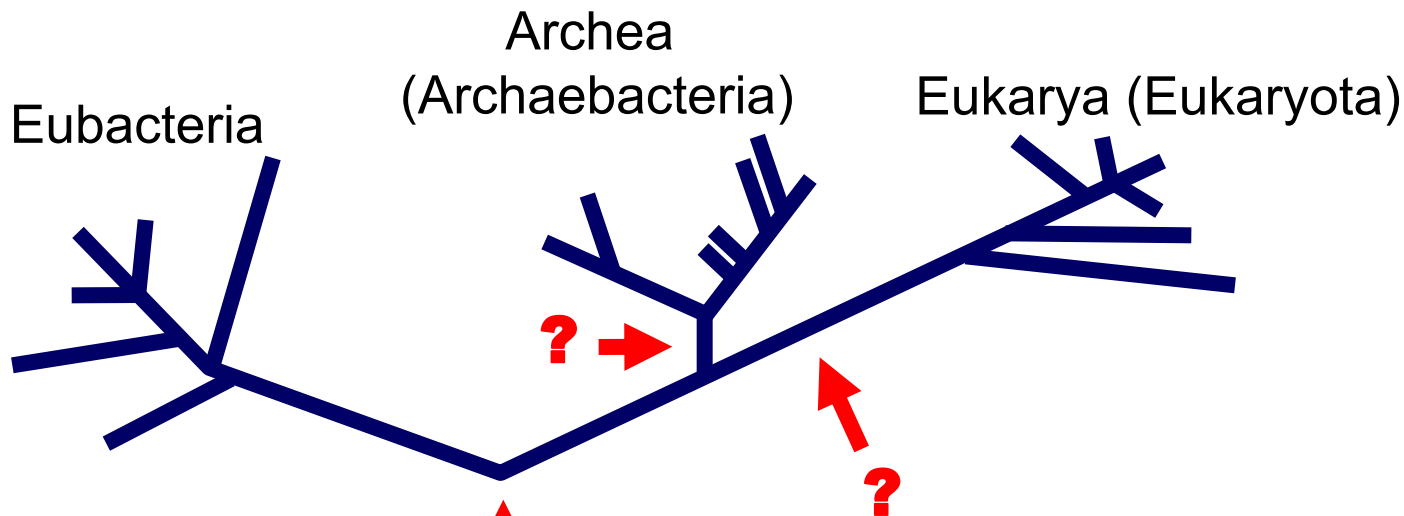


Lynn Margulisová

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

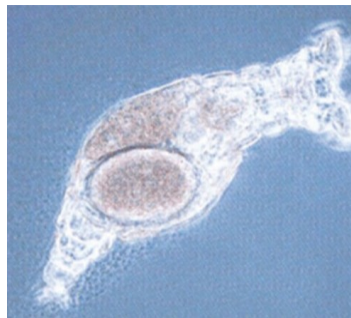
sex = meióza, rekombinace

fylogenetická pozice asexuálních taxonů:

- většinou mladé linie
- taxony roztroušené
- výjimky: viřníci nadřádu Bdelloidea
 - fosilie v jantaru 35-40 mil.
 - existence ca. 100 mil.

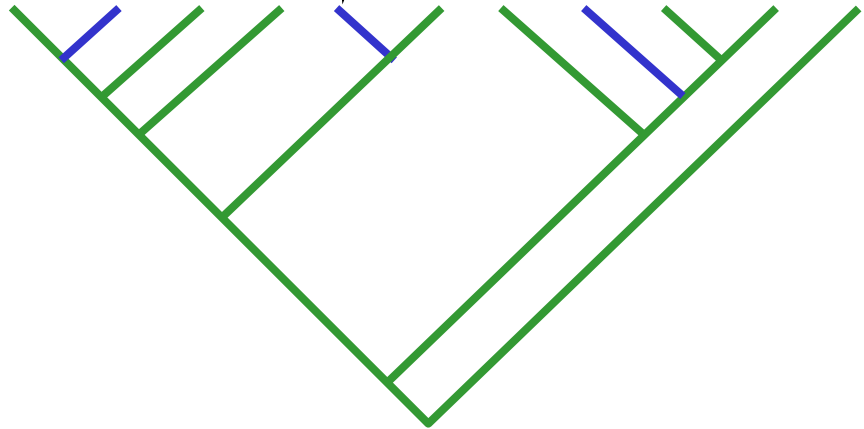


Philodina roseola



Macrotrachela quadricornifera

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

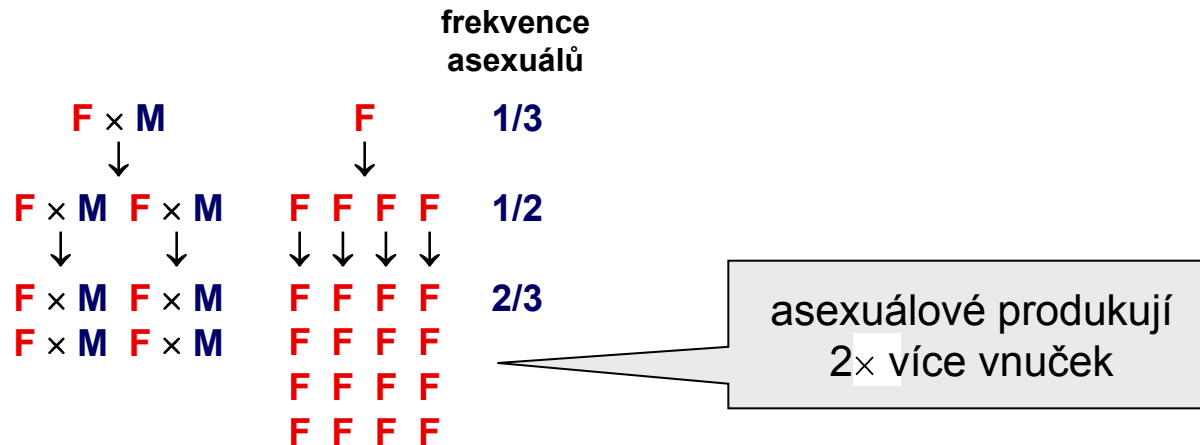


Nevýhody pohlavního rozmnožování:

- 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?

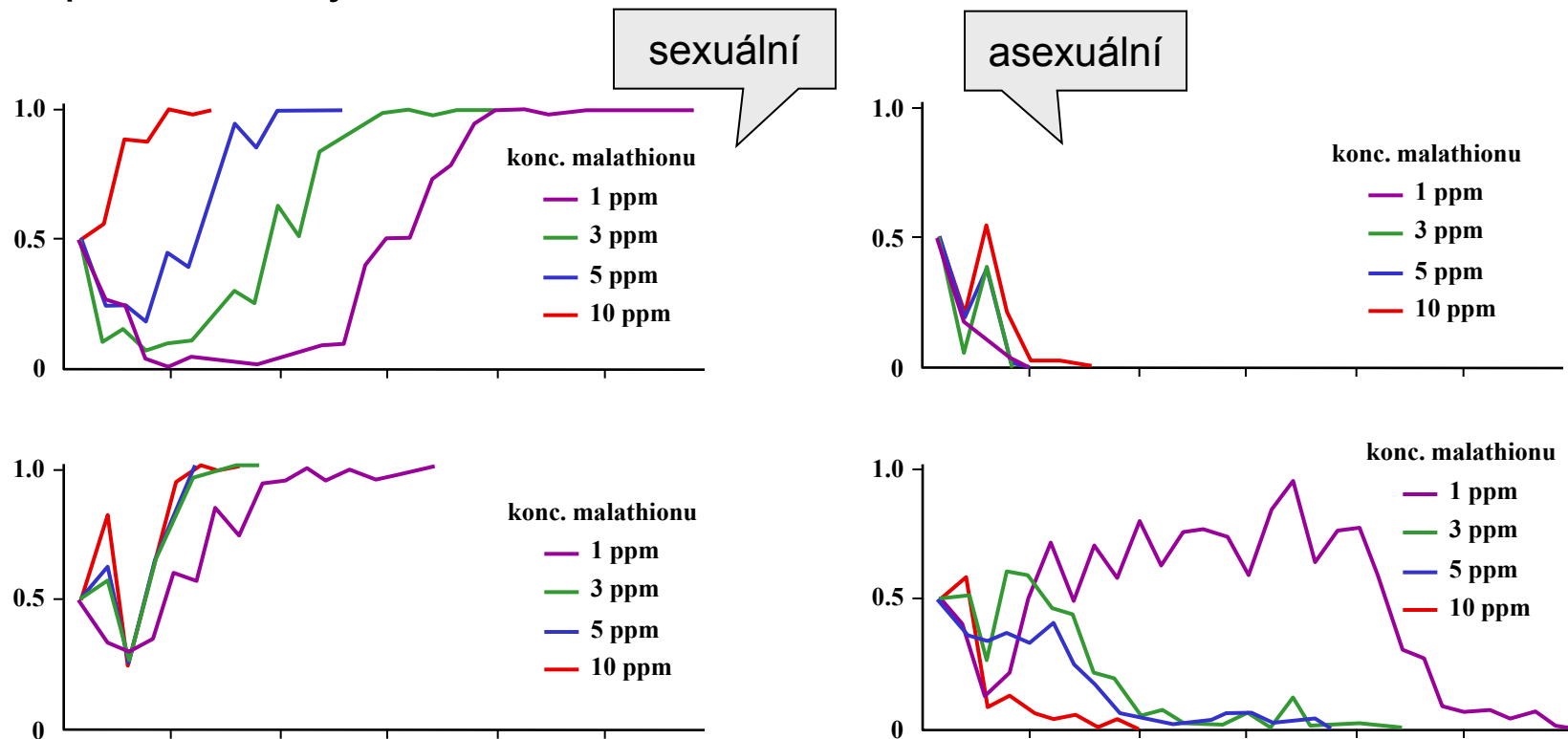
- předpoklady: způsob rozmnožování nemá vliv
 1. na počet potomstva (např. samčí péče o potomstvo)
 2. na pravděpodobnost přežití potomstva



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

ad 2) vliv prostředí

- experiment s *Tribolium castaneum*: kompetice, insekticid: 3-násobná 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
- sex a rekombinace můžou změnit složení populace jen v případě existence odchylek od HW a vazbové rovnováhy
 ⇒ musí existovat asociace buď mezi alelami na 1 lokusu, nebo na více lokusech
- každý model vysvětlující výhody sexu musí obsahovat mechanismus, který eliminuje některé kombinace genů (vzniká vazbová nerovnováha), 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

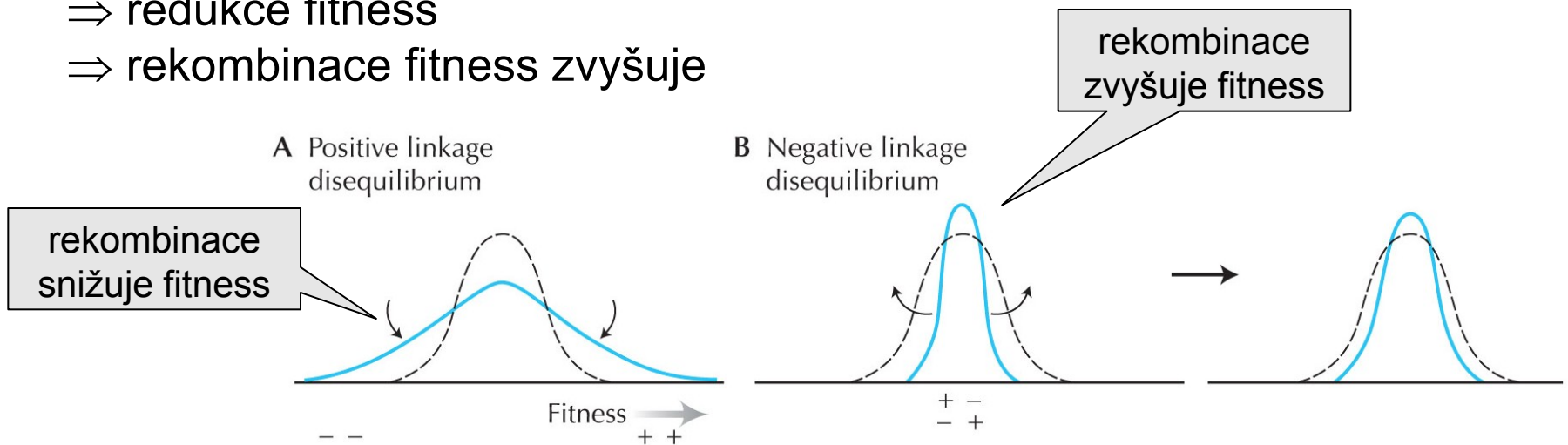
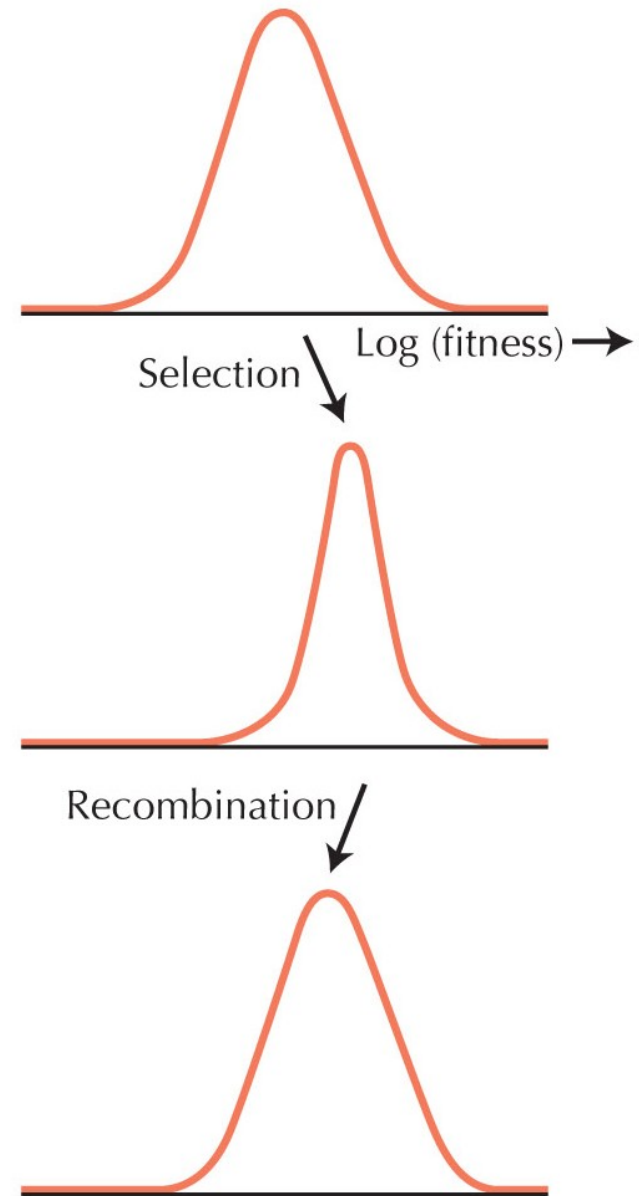
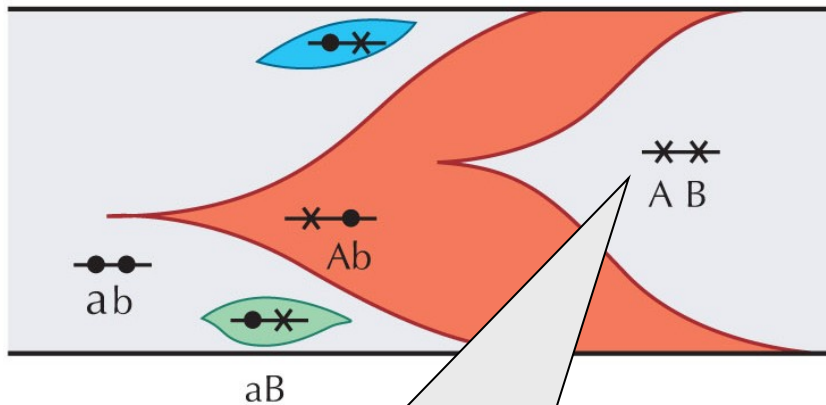


FIGURE 23.16. The distribution of fitness changes as a result of selection and recombination. Selection increases the mean log fitness by an amount equal to the additive genetic variance in fitness (p. 462). If selection favors negative associations, it generates negative linkage disequilibria, which reduce the variance in log fitness (Fig. 23.15B) and, hence, the future response to directional selection. Recombination causes an immediate reduction in mean log fitness by breaking up favored gene combinations, but facilitates future adaptation by increasing the variance in log fitness. Modifiers that increase recombination can be favored because they are associated with adaptive variation in fitness, even though they also are associated with an immediate recombination load.



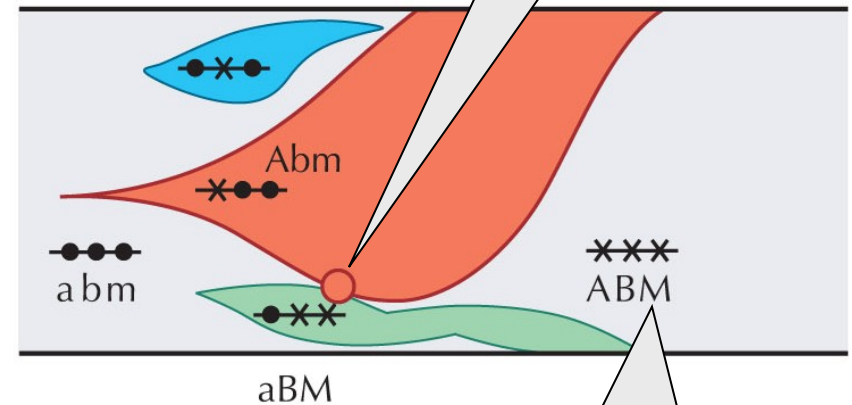
- Z uvedeného plyne, že pohlavní rozmnožování zvyšuje variabilitu a tím i evoluční rychlost
- ale tato výhoda většinou v dlouhodobé perspektivě, asexualita krátkodobě výhodnější
- Fisherův-Mullerův argument:

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:

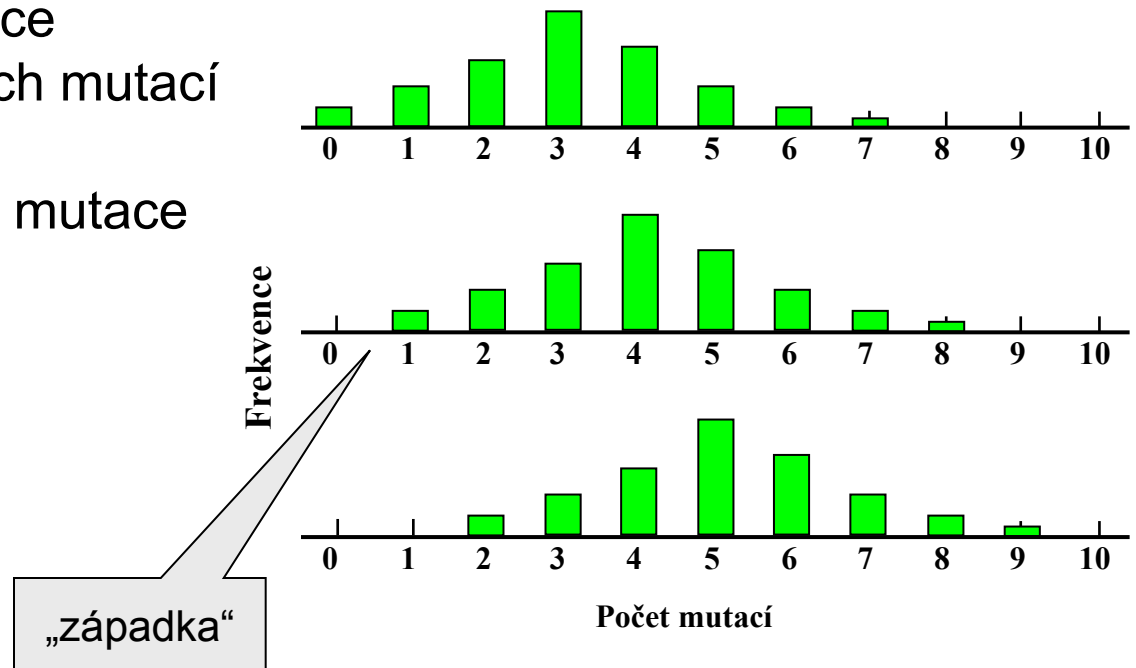
- škodlivé mutace
- proměnlivé prostředí

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*

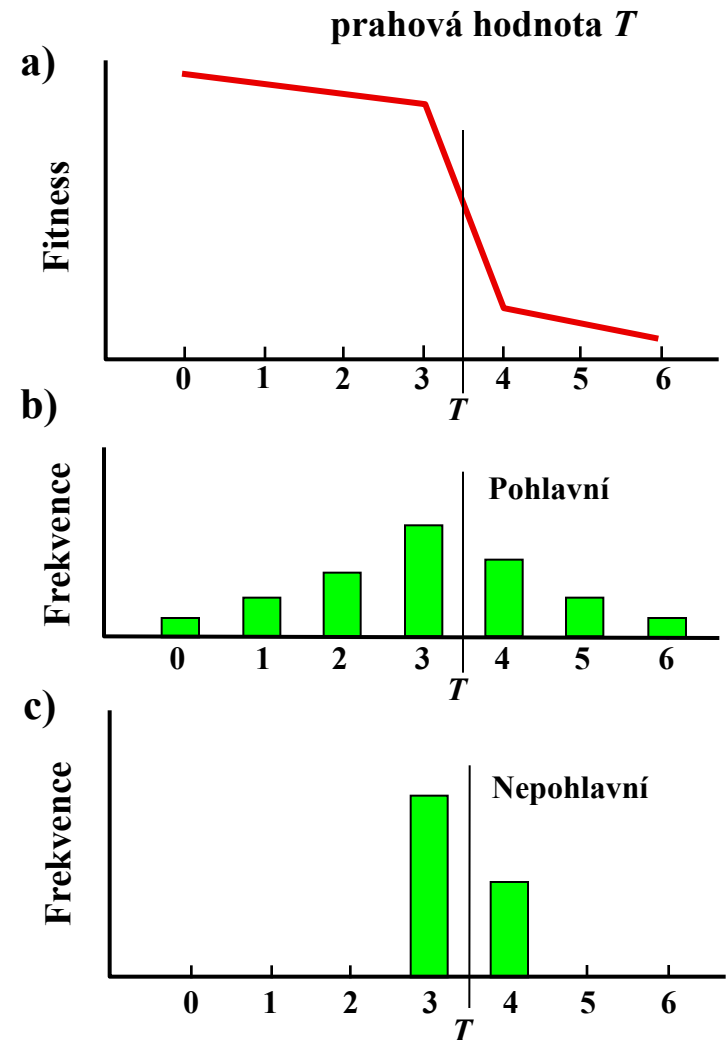
- 444 experimentálních kultur, každá z 1 jedince → růst přes noc
- opakování ⇒ opakovaný drift, celkem 1700 generací
- srovnání s volně žijícím kmenem
- 5 kultur (1%) se signifikantně sníženou fitness, žádná s vyšší

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 synergisticky
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 $1/\text{generaci/genom}$)



Proměnlivé prostředí

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

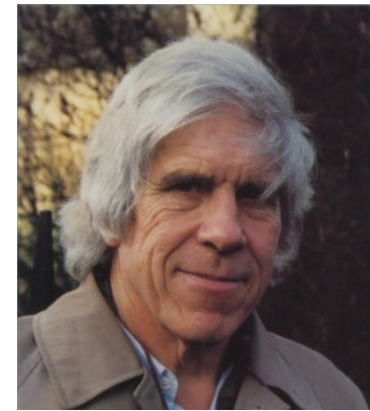
- biotop rozdělený na lokální místa, do kterých náhodně „distribuvání“ potomci → jen nejlépe adaptovaní přežijí, rodič nemůže předpokládat, který z nich to bude
- analogie s koupí losu

Model vlastního pokoje („elbow room“):

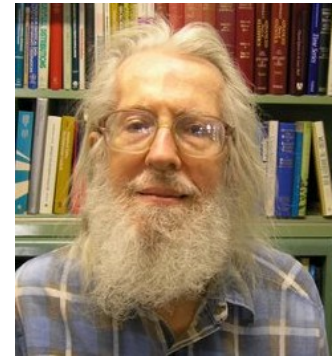
- předpoklad, že v heterogenním i homogenním biotopu se genotypy mohou lišit ve využití omezených zdrojů
- kompetice mezi sourozenci → na lokalitě se může udržet více potomků sexuálních rodičů, protože asexuální potomstvo kompetuje intenzivněji
- **problém: modely omezené pouze na organismy s vysokou fekunditou**

Hypotéza Červené královny:

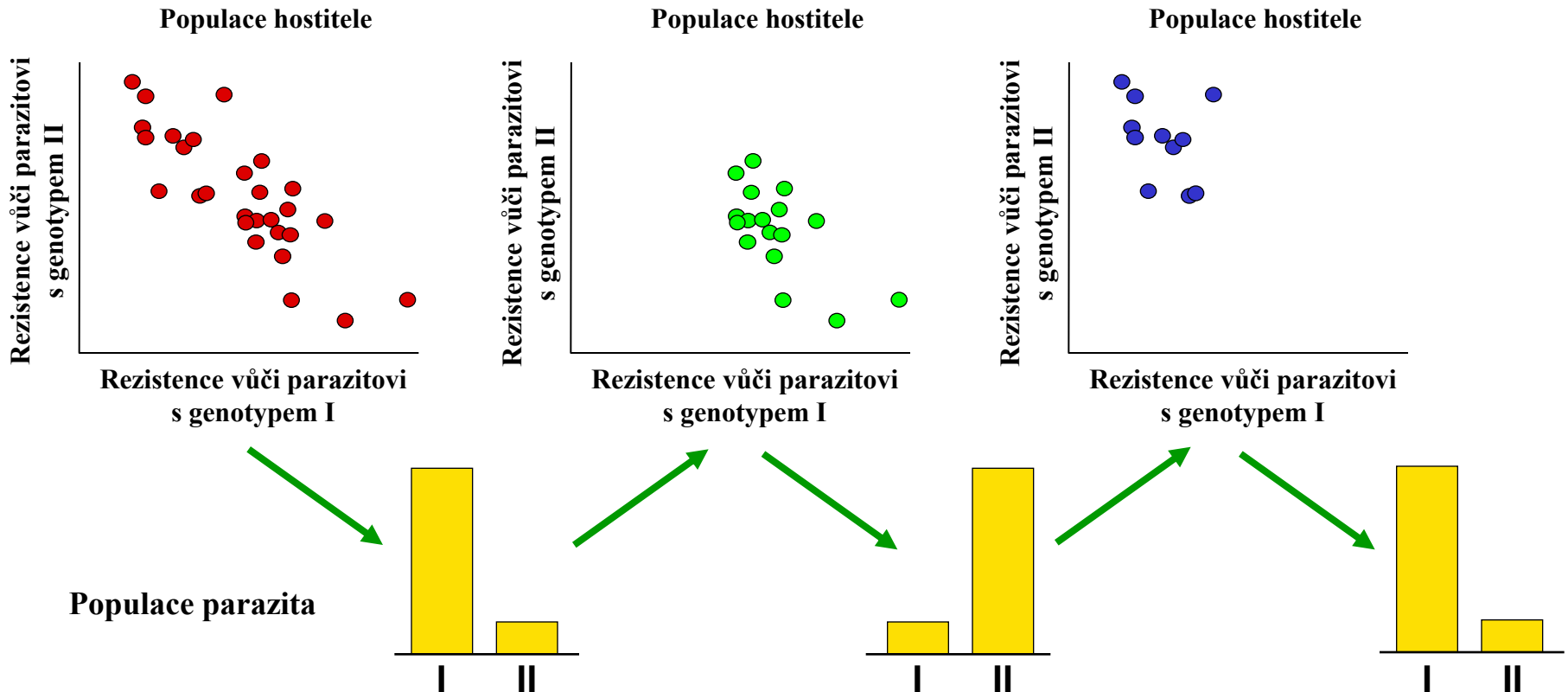
- William D. Hamilton
- základem hypotéza Červené královny (Leigh Van Valen)
- cykly fitness a cykly genových frekvencí



W.D. Hamilton

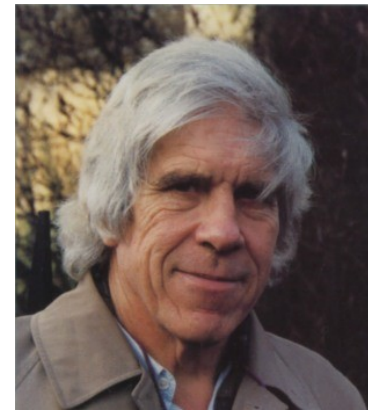


L. Van Valen

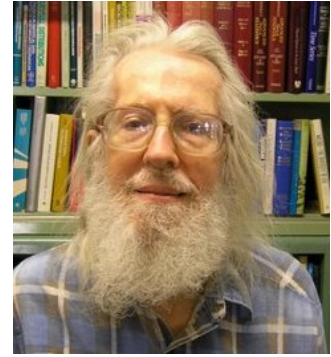


Hypotéza Červené královny:

- William D. Hamilton
- základem hypotéza Červené královny (Leigh Van Valen)



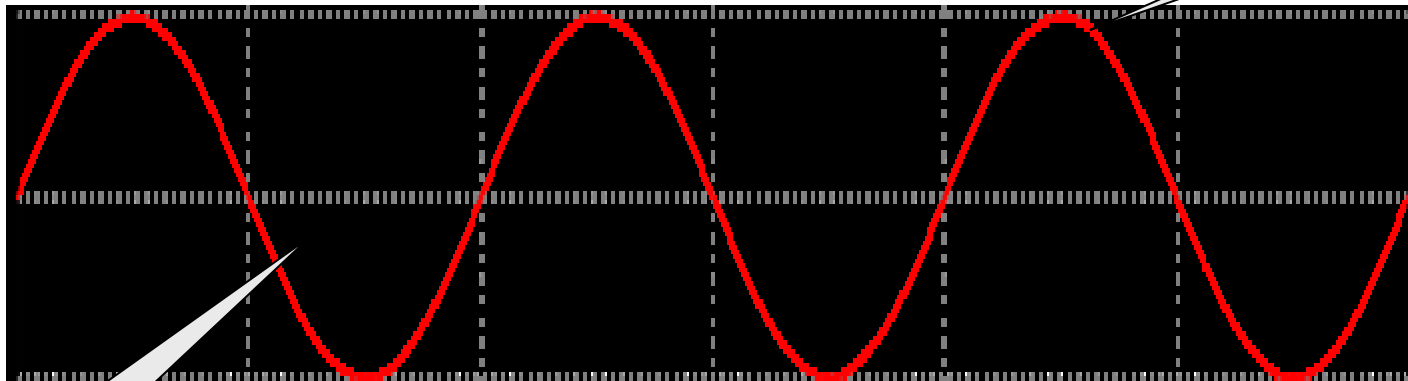
W.D. Hamilton



L. Van Valen

- koevoluce parazita a hostitele \Rightarrow závody ve zbrojení („arms races“)
- multilokusový vztah „gene-for-gene“
- oscilace genových frekvencí vyšší u asexuálních jedinců

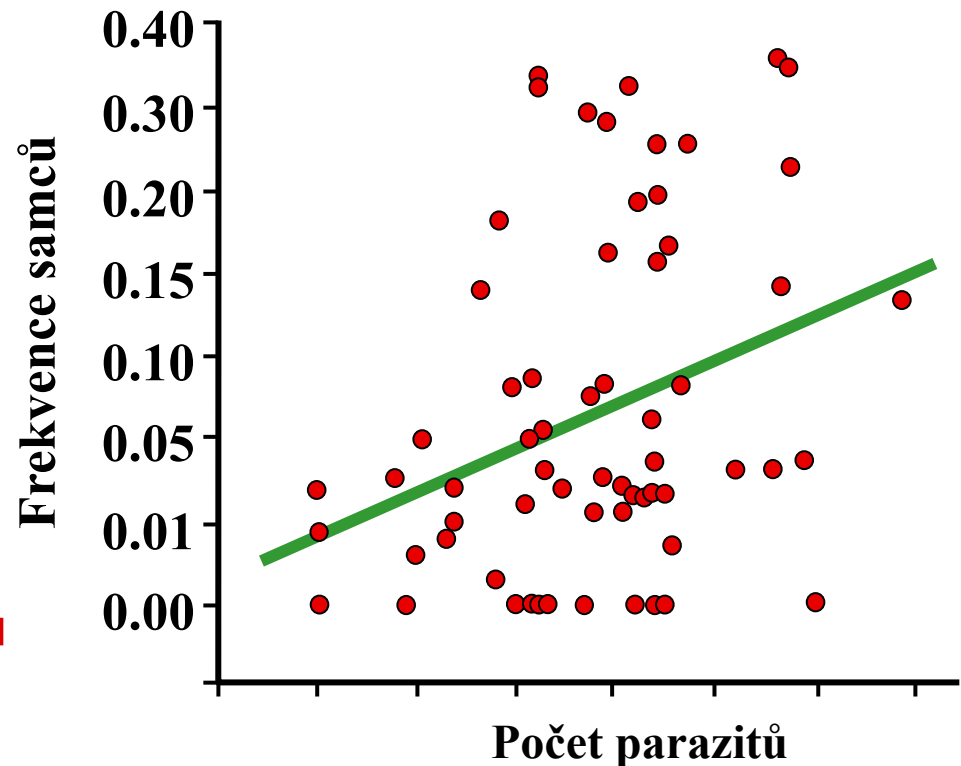
asexuální



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 ⇒ silná selekce)
- 66 jezer
- počet samců jako ukazatel pohlavního rozmnožování

→ korelace s počtem parazitů

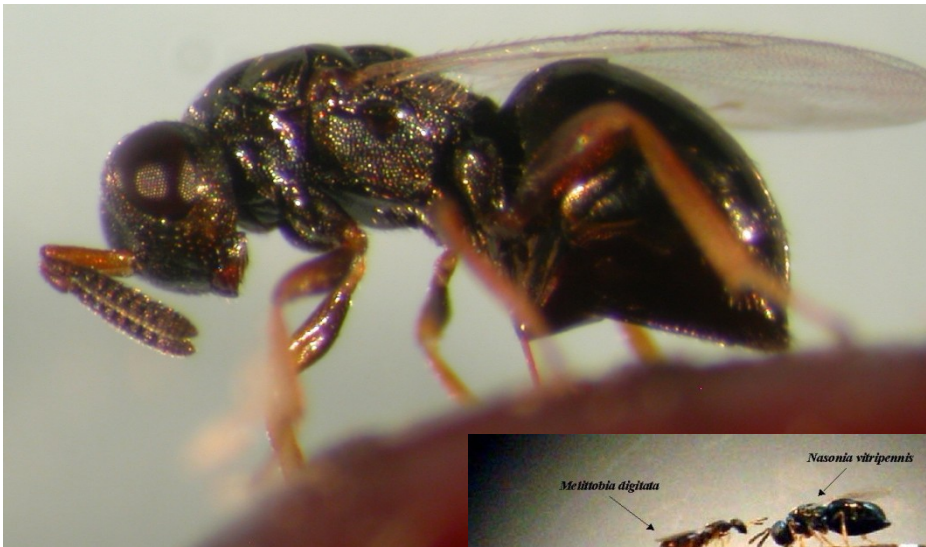


EVOLUCE POMĚRU POHLAVÍ

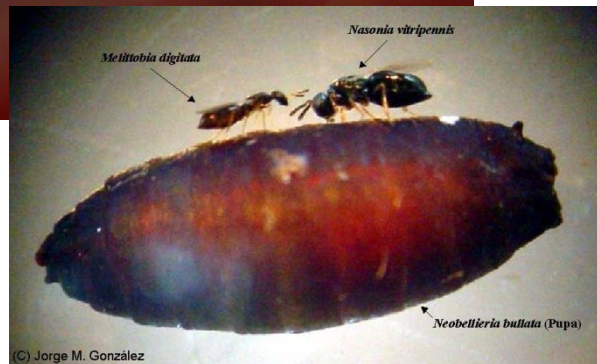
- poměr pohlaví často 1:1 → proč plýtvání na samce?
- R. A. Fisher (1930)
- frekvenčně závislá selekce
- podmínka platnosti Fisherova argumentu:
stejná pravděpodobnost páření s kteroukoli samicí
stejně náklady na obě pohlaví

Místní rozmnožovací kompetice:

- parazitické vosy (např. *Nasonia vitripennis*)
- roztoči *Adactylidium*, *Pyemotes ventricosus*, *Acarophenax tribolii*



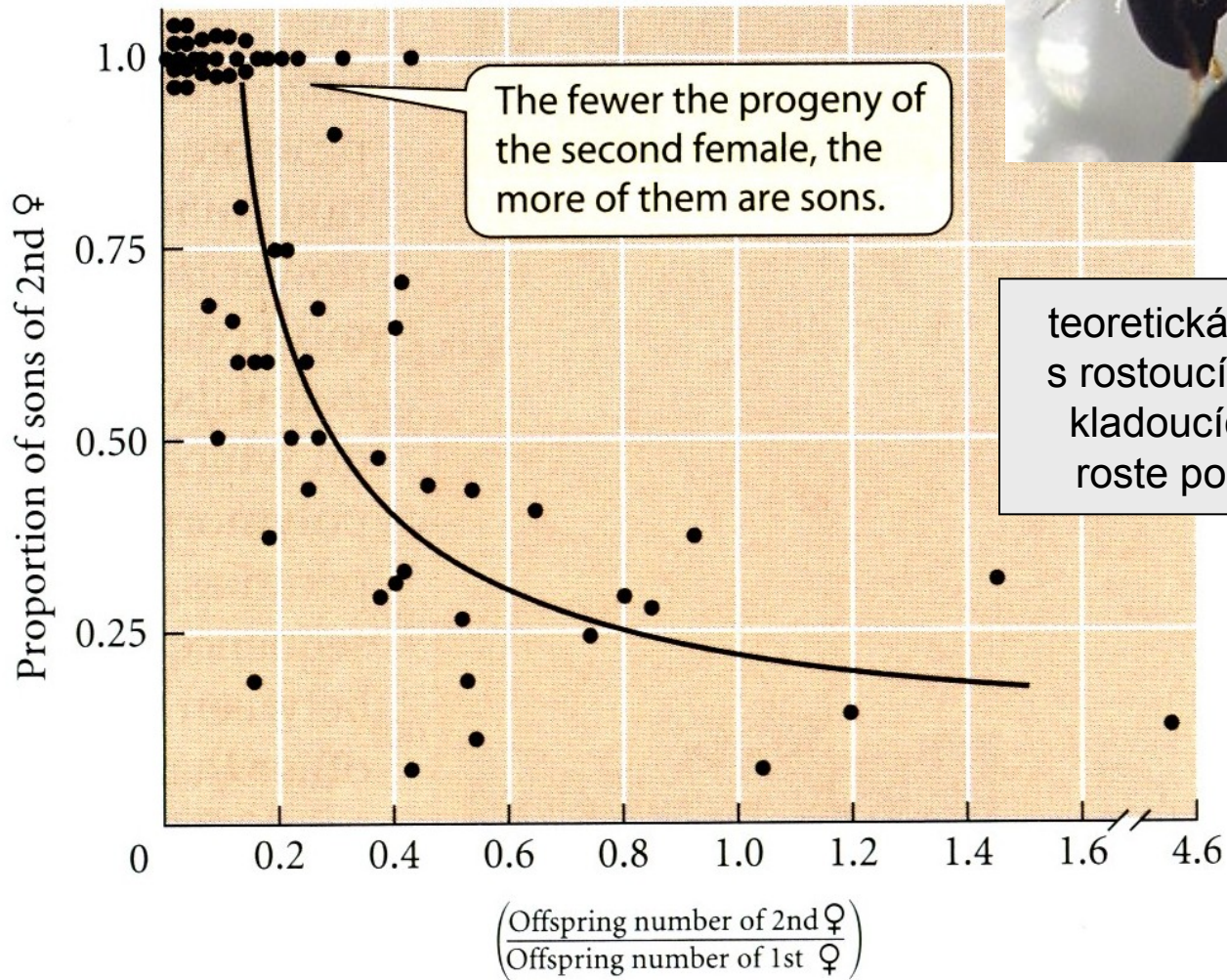
Nasonia vitripennis



(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

