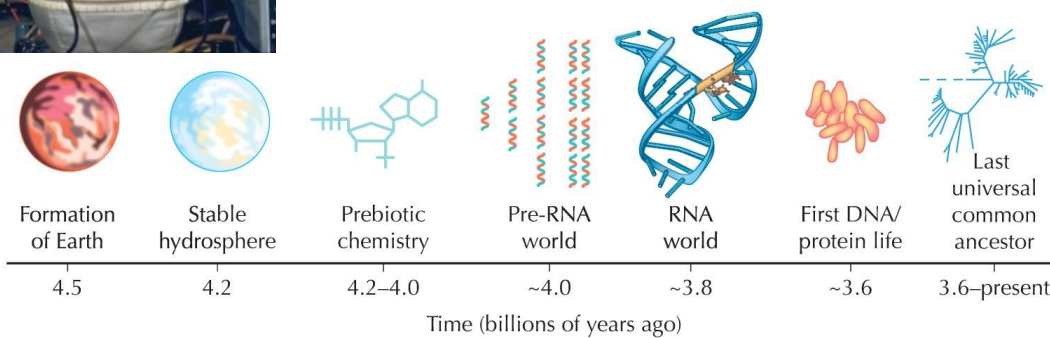
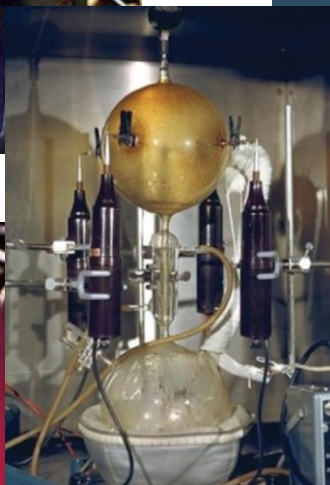
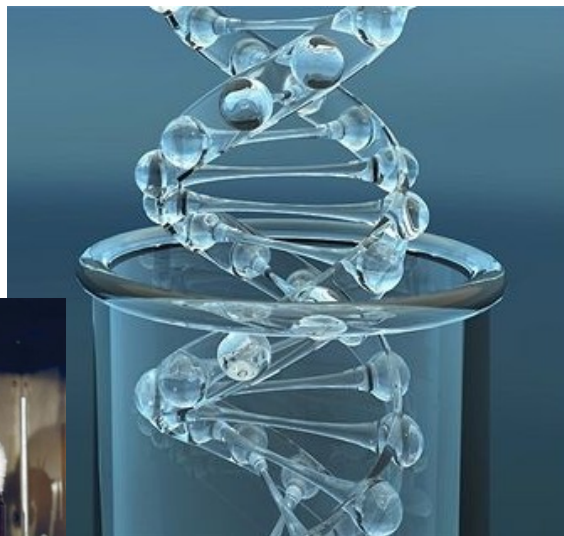
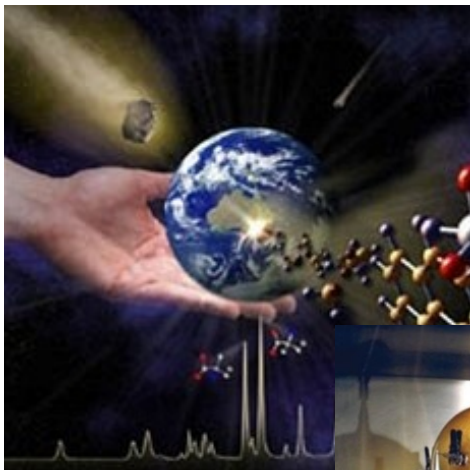


# VZNIK ŽIVOTA NA ZEMI



# 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:

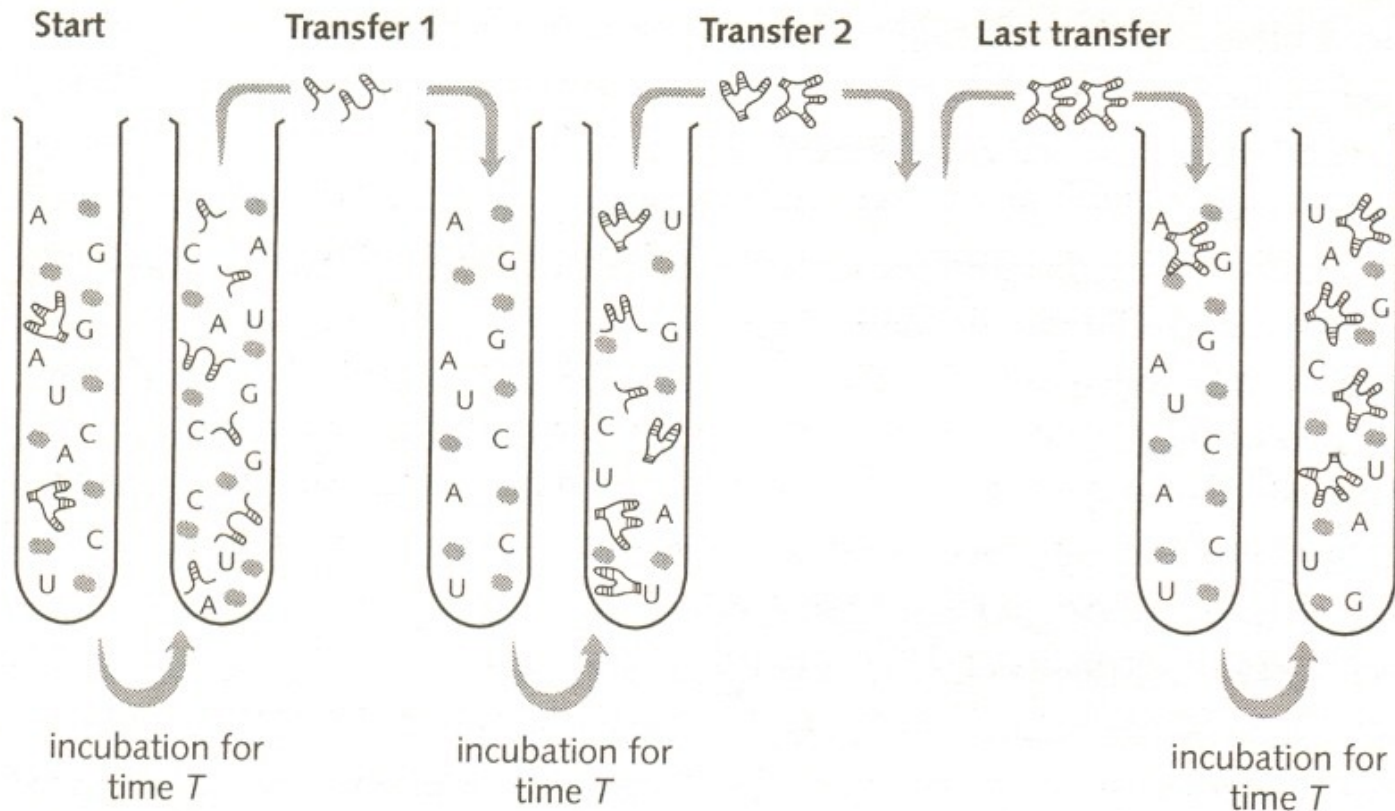
- evoluční „kutilství“ (tinkering), vždy krátkodobá výhoda, nebo náhoda, nikdy dlouhodobá perspektiva × hodnocení evoluce ze zpětného pohledu, z hlediska dlouhodobých důsledků ⇒
- současný život nám při řešení příliš nepomůže
- kritika ze strany kreacionistů: život nikdo nedokázal vytvořit ve zkumavce

## Evoluce ve zkumavce:

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



Sol Spiegelman



## Evoluce ve zkumavce:

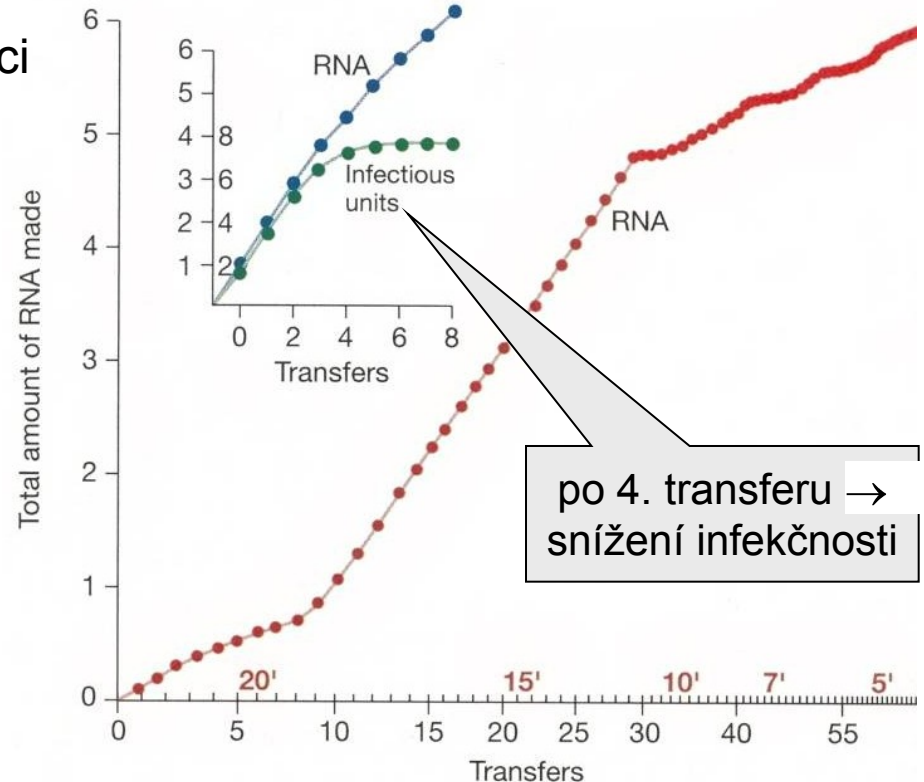
- Sol Spiegelman (1970): evoluce RNA
- RNA (templát) a replikáza bakteriofága Q $\beta$ , nukleotidy
  - zmenšení velikosti
  - snížení schopnosti infikovat bakterii *E. coli*
  - zvýšení rychlosti replikace
- ⇒ evoluce → „Spiegelmanovo monstrum“:



Sol Spiegelman

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

- Spiegelmanův experiment  
nevysvětluje vznik života  
(existence enzymu)



# Kdy 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 +  $H_2O$  + 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)

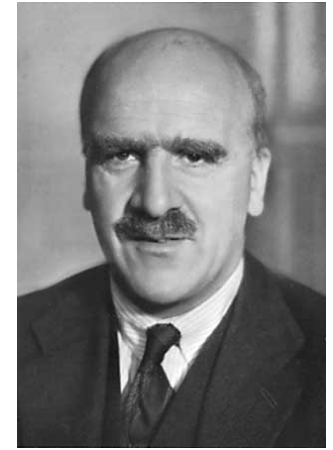
- redukující atmosféra:  
vodík, voda, metan, čpavek

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

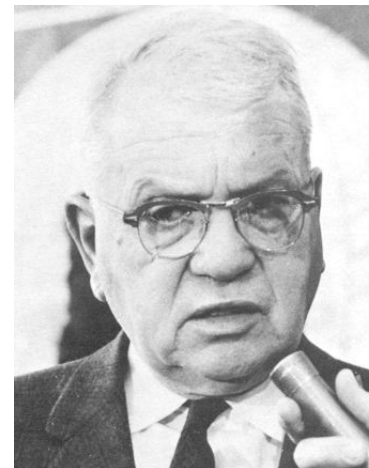
- metan + čpavek +  $H_2$  +  $H_2O$  → 10-15% uhlíku ve formě organických sloučenin
- 2% uhlíku → aminokyseliny
- lipidy, cukry
- stavební součásti nukleových kyselin



A.I. Oparin



J.B.S. Haldane



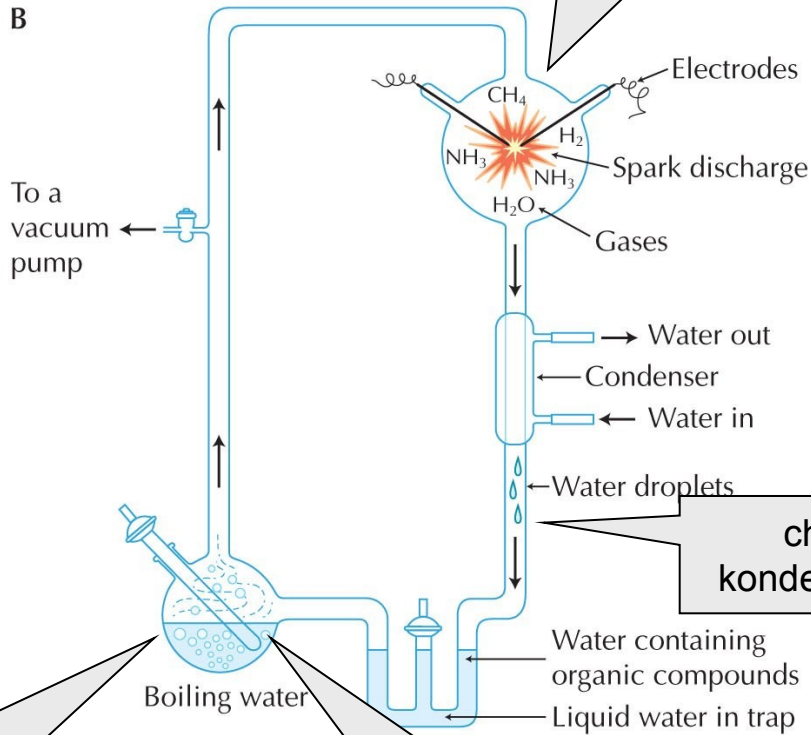
H.C. Urey



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  $NH_3$

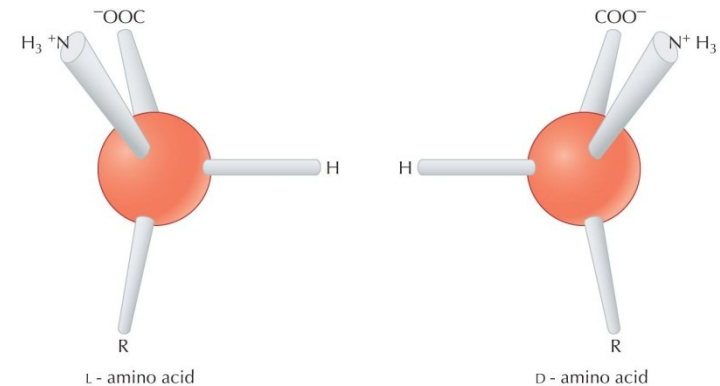
v „oceánu“ vznikají  
organické sloučeniny

chlazení a  
kondenzace plynů



## Problémy:

- podle současných poznatků tehdejší atmosféra méně redukující:  $\text{CO}_2$ ,  $\text{N}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$  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

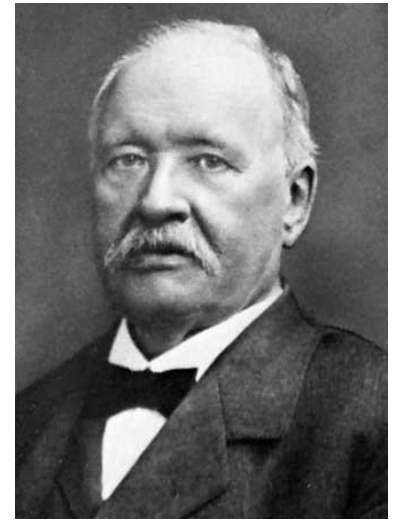


# Kde vzniknul život?

- 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

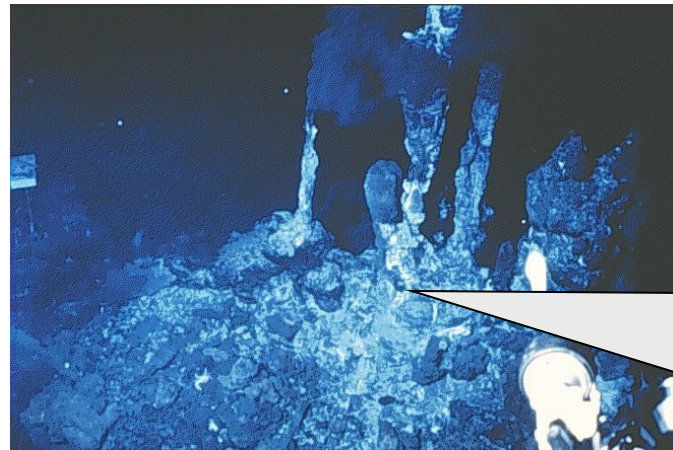
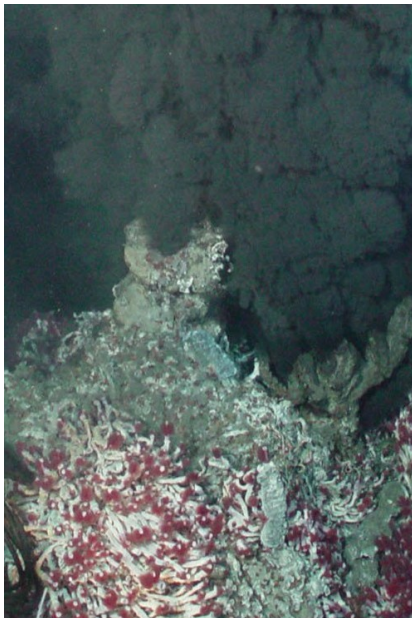


[S. A. Arrhenius](#)

- 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



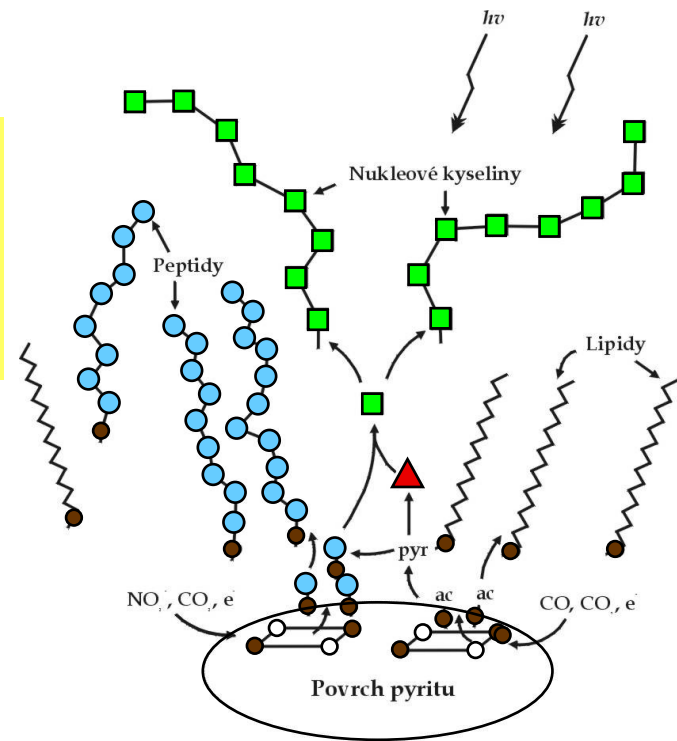
1977: termofilní bakterie a archebakterie, třímetroví rournatci (mnohoštětinatci), mlži, hvězdice, svijonožci, přílipky, krabi, kroužkovci, krevety

- **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

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

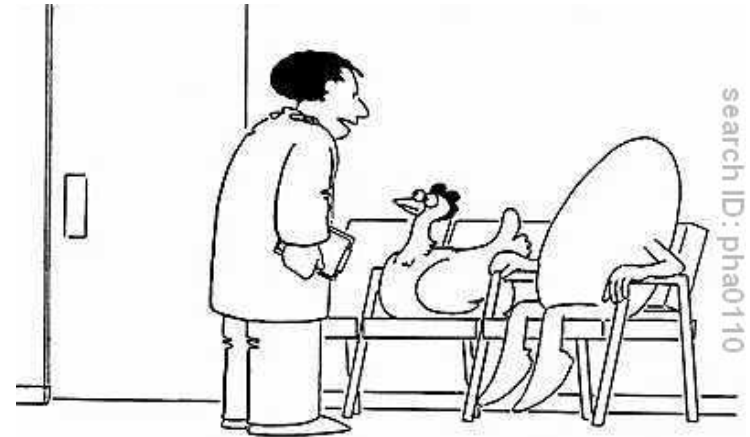
### výhody plochého povrchu:

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

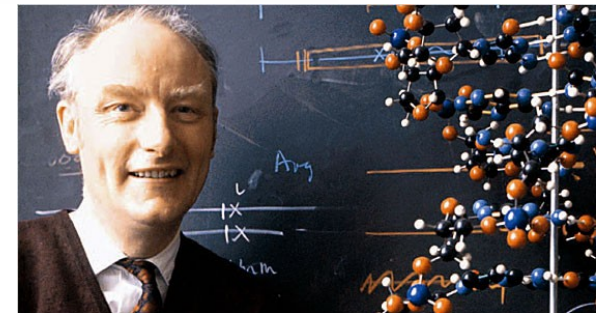


# Vznik replikátorů

- proteiny
- DNA
- RNA
- jiná látka
- Carl Woese, Francis Crick, Leslie Orgel (1967): dvojí role RNA: dědičnost + enzym = **ribozym**
- mnoho funkcí vzniklo velmi dávno RNA jako „molekulární fosilie“
- $\text{NAD}^+$ , FAD = deriváty ribonukleotidu
- deoxyribonukleotidy vznikají z ribonukleotidů
- $\text{ATP} \approx$  ribonukleotid



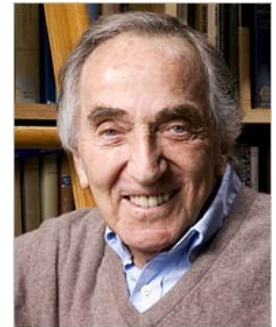
"Who was first?"



F. Crick



C. Woese



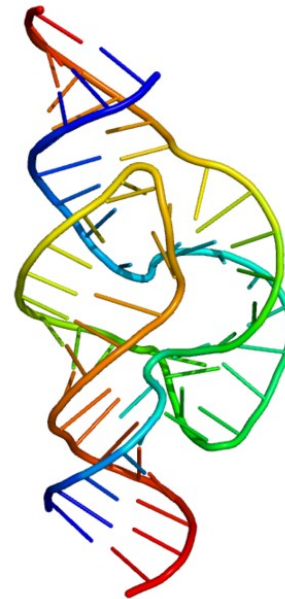
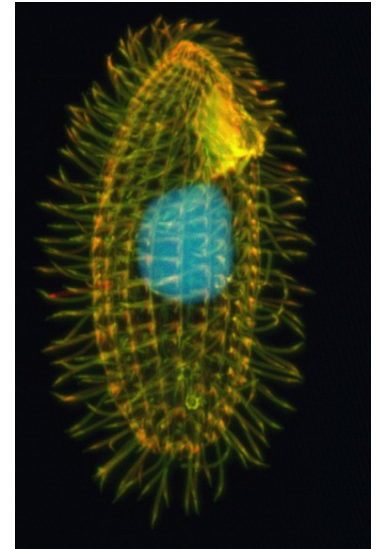
L. Orgel

- 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 ribozym
- *glmS* ribozym
- CoTC ribozym

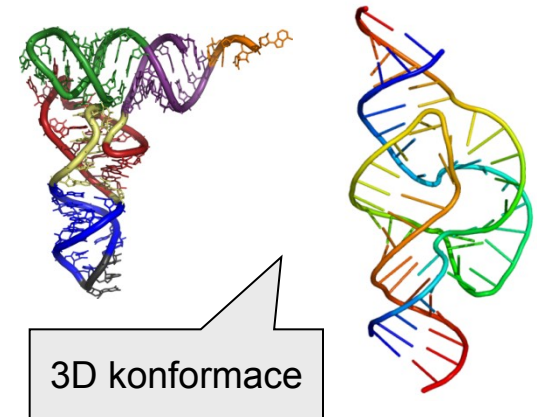
*Tetrahymena thermophila*



hammerhead ribozyme

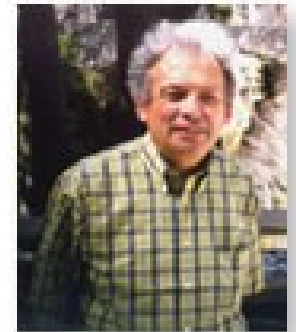
## Vlastnosti RNA:

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

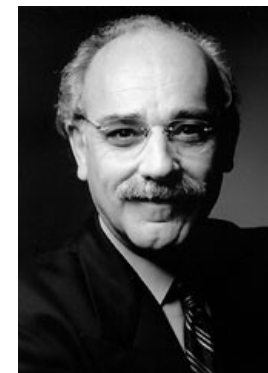


## Alternativy nukleových kyselin:

- **Alexander Graham Cairns-Smith**: krystalický jíl jako *urgen* – původně anorganická replikace
- **Julius Rebek** – autoreplikace pomocí AATE (amino adenosin triacid ester)
- **Ronald Breaker** (2004): DNA se dokáže chovat jako ribozymy



A.G. Cairns-Smith



J. Rebek

# Problém replikace pomocí ribozymu:

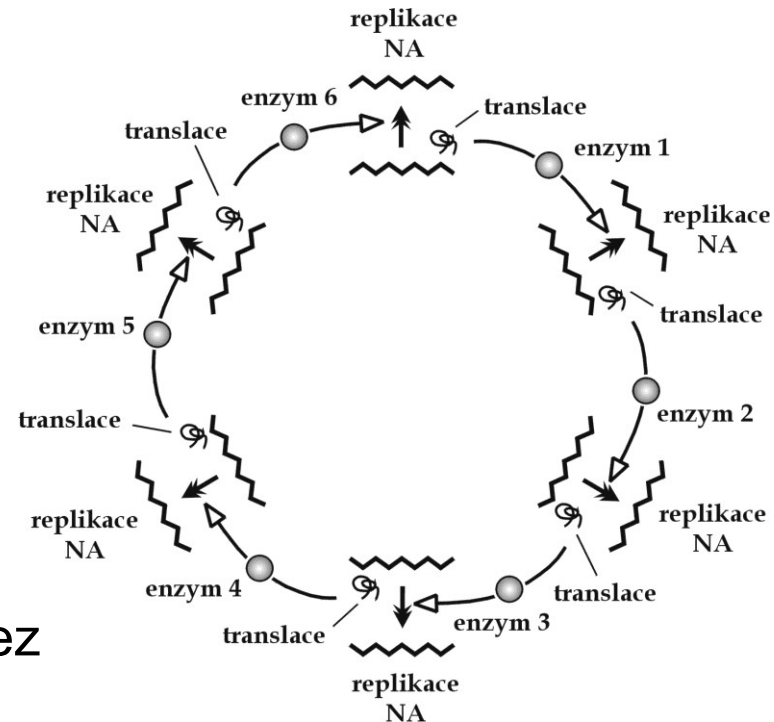
Manfred Eigen (1971):

- při absenci opravných mechanismů je max. velikost replikující se molekuly  $\approx 100$  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

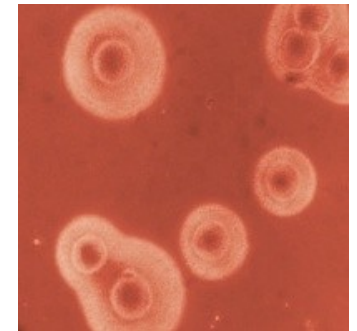


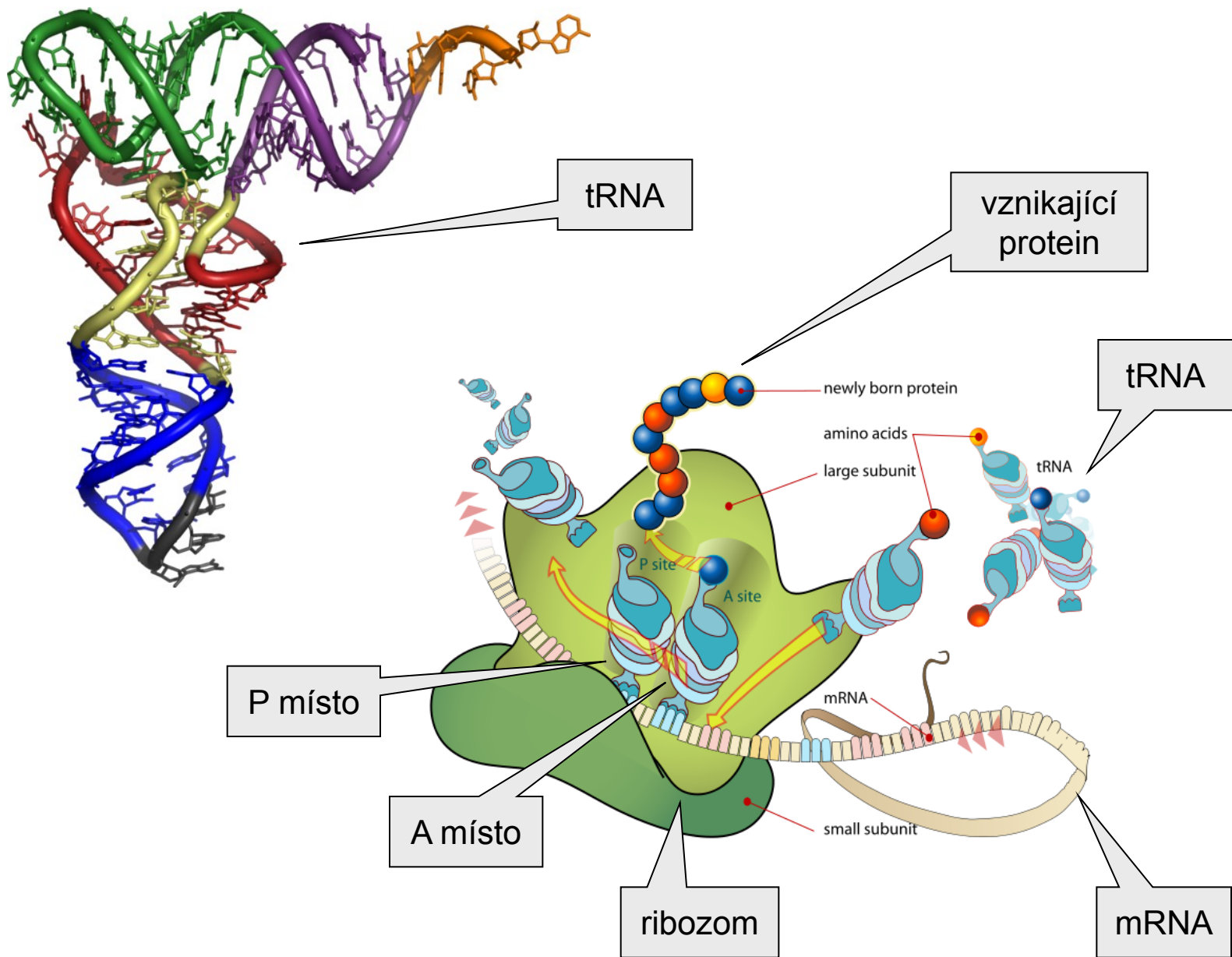
## Vznik chromozomů:

- 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



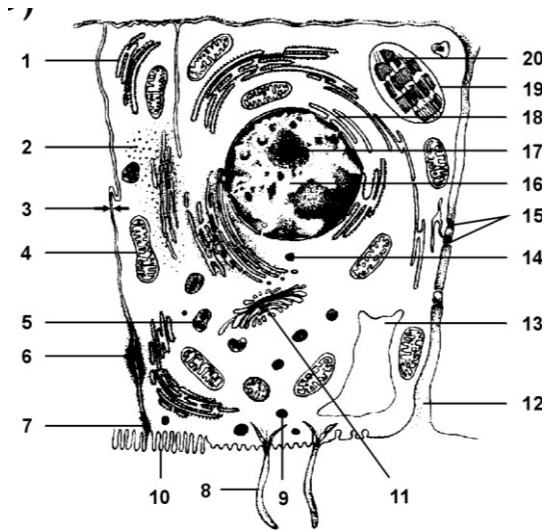


- asociace AA a RNA:
- syntéza proteinu řízená RNA
- mapování sekvence RNA na AA
- vznik tRNA
- „zamrzlá náhoda“ (frozen accident) – [F. Crick](#) (1968)
  - některé molekuly RNA vyvinuly schopnost přenášet AA na jiné RNA
  - postupně selekce podporuje jednu nebo několik RNA pro každou AA
  - asociace AA a RNA náhodná
- stereochemická teorie: [Carl Woese](#)
  - někt. RNA mají tendenci preferenčně vázat někt. AA

## Přechod RNA → DNA:

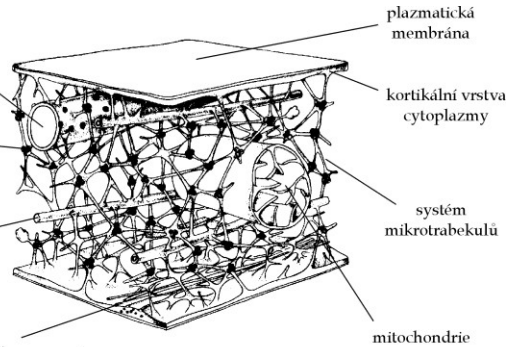
- RNA svět: RNA = genotyp i fenotyp
- se vznikem translace proteiny převzaly většinu katalytických funkcí RNA (mohou vytvářet širší škálu polymerů)
  - např. žádná molekula RNA nedokáže katalyzovat oxidativně-redukční reakce nebo štěpit C-C vazbu
- výhody DNA:
  - nižší reaktivita ⇒ vyšší stabilita
  - dělba práce mezi RNA a DNA
  - se ztrátou genetické funkce mohla RNA plnit katalytické a strukturní funkce s menšími omezeními

# Vznik eukaryotické buňky

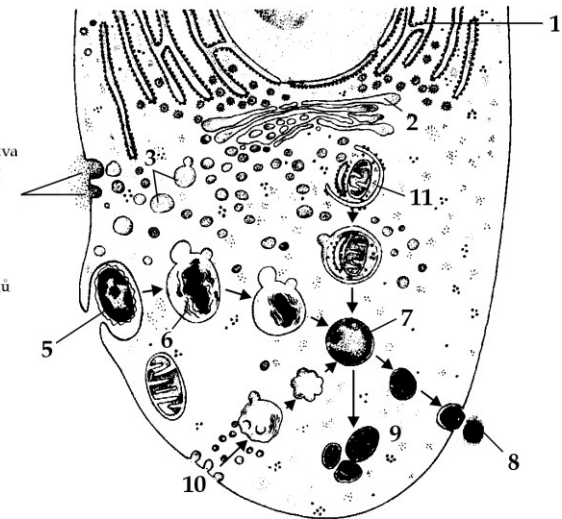


20  
19  
18  
17  
16  
15  
14  
13  
12

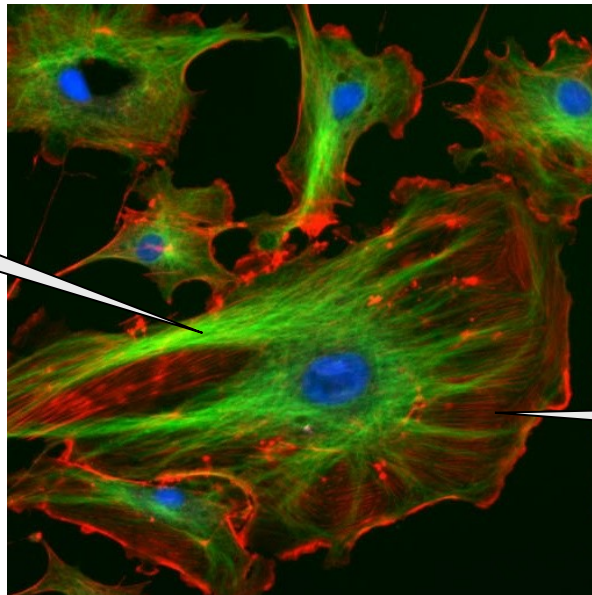
endoplazmatické  
retikulum  
ribozomy  
mikrotubuly  
mikrofilamenty  
v kortikální vrstvě  
cytoplazmy



plasmatická  
membrána  
kortikální vrstva  
cytoplazmy  
systém  
mikrotrabekulů  
mitochondrie



mikrotubuly



mikrofilamenta

# Vznik eukaryotické buňky

Thomas Cavalier-Smith:

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



Prokaryotní cytoskelet:

- FtsZ: analog tubulinu, funkce při dělení buňky
- MreB: analog aktinu, tyčkovitý tvar buňky
- Crescentin: analog intermediálních mikrofilament, tvorba helixů
- MinD, ParA: bez analogie, buněčné dělení, rozchod plazmidů

# Původ buněčných organel:

K.S. Merežkovskij



- Konstantin Sergejevič Merežkovskij (1910): myšlenka symbiogeneze
- Lynn Margulisová (1970, 1981): endosymbióza
- mitochondrie:  $\alpha$ -proteobakterie (příbuzné rickettsiím, anaplastám nebo r. *Rhodospirillum*), postupně ztráta fotosyntézy
- chloroplasty: sinice, postupně ztráta respirace
- peroxizomy: G+ bakterie
- mikrotubuly: spirochéty

současné poznatky  
nepotvrzují



Lynn Margulisová

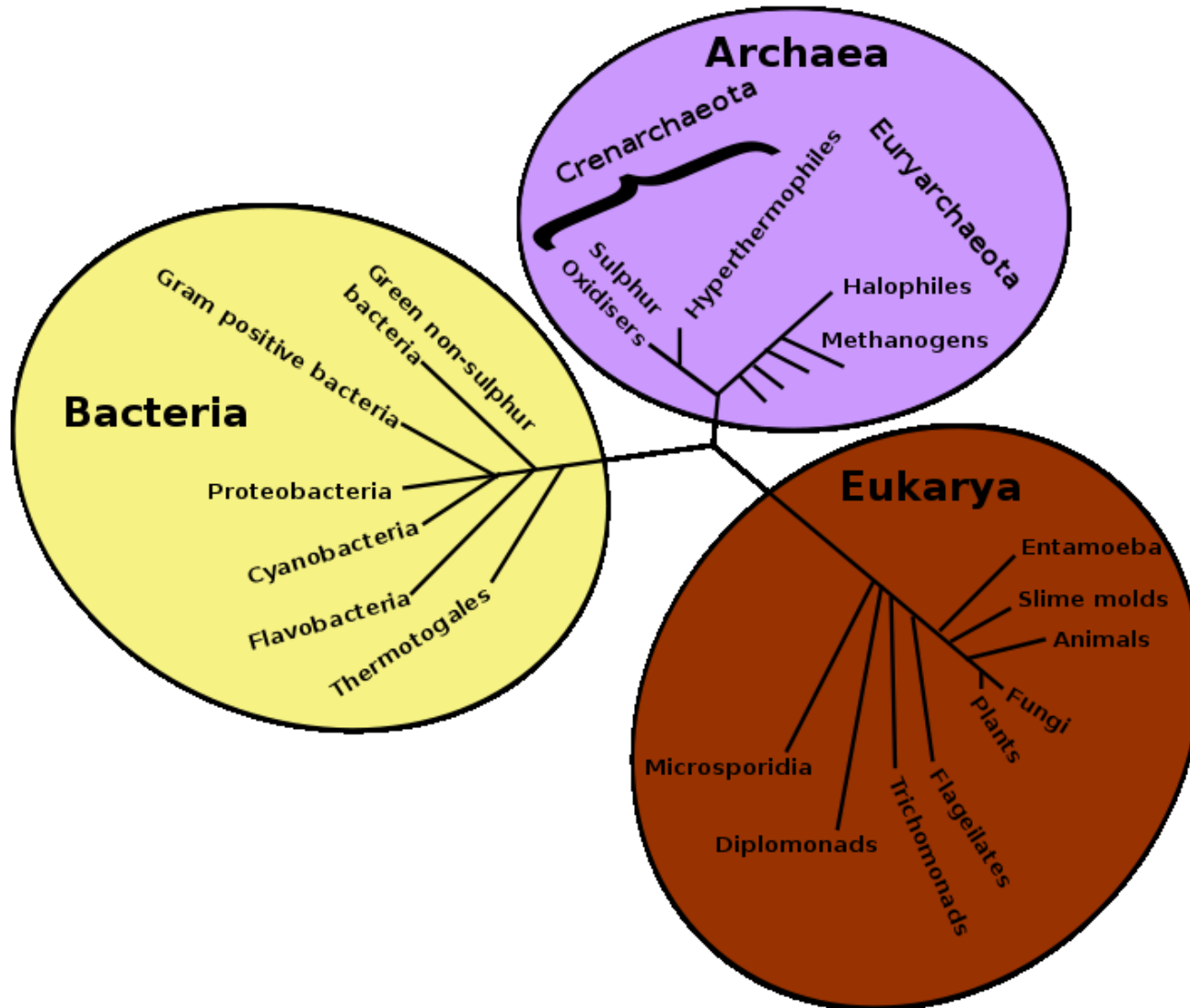


*Mixotricha paradoxa*

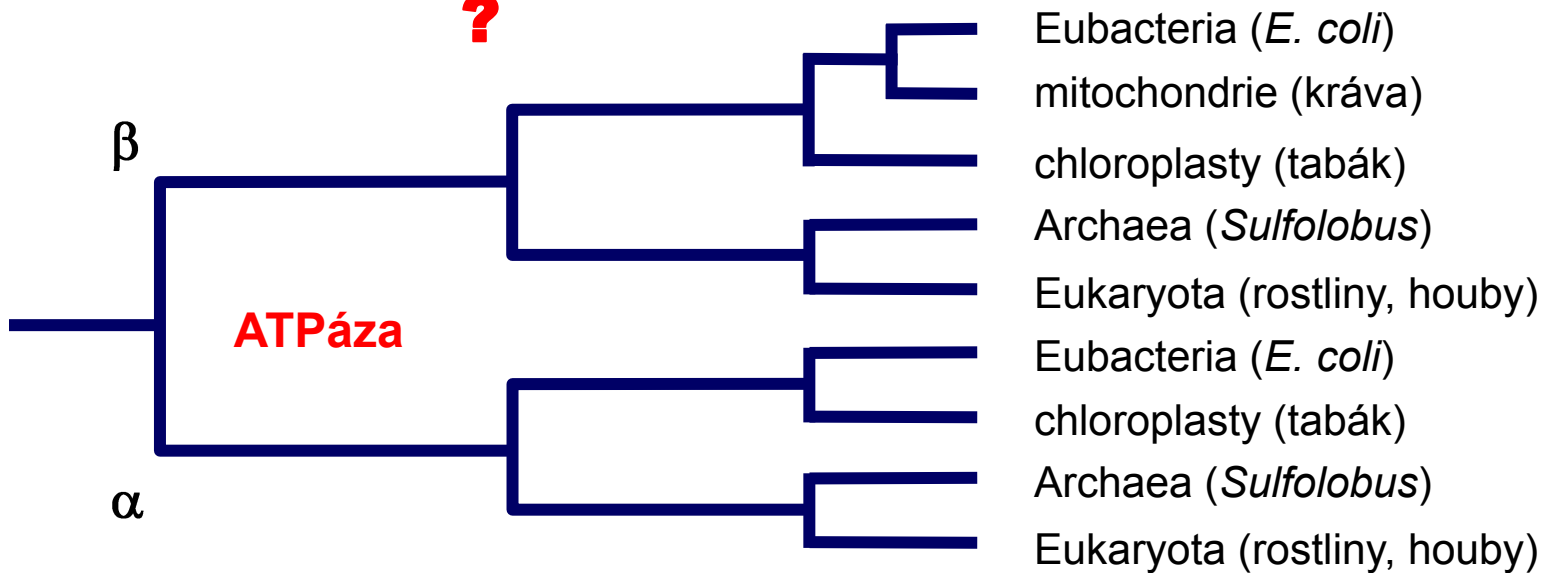
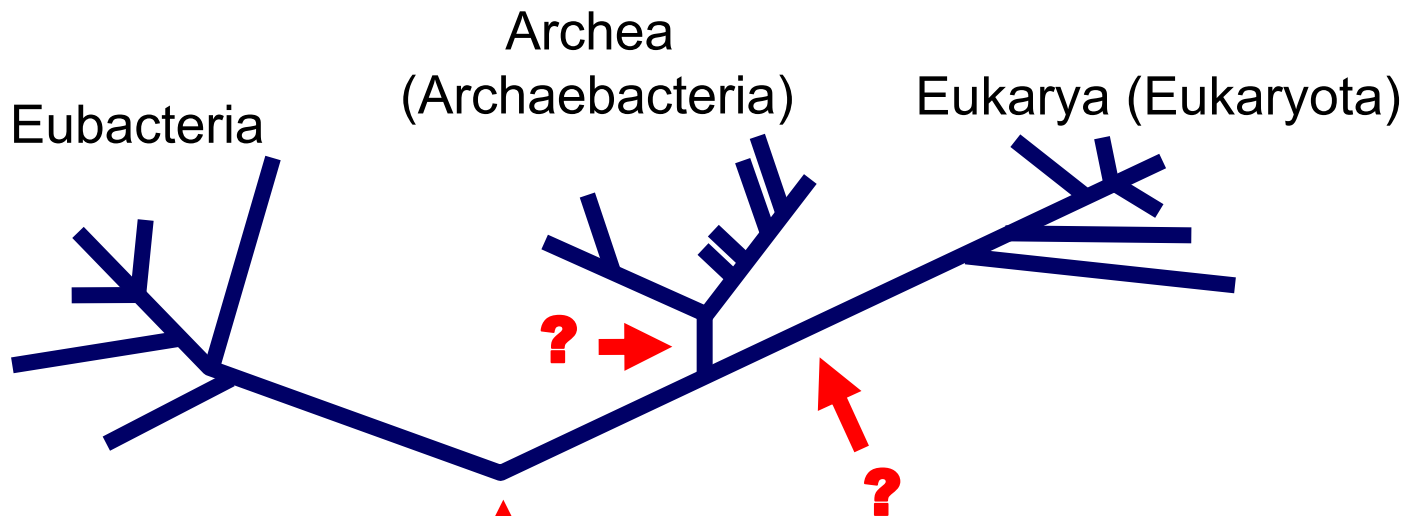
spirochéty



# 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

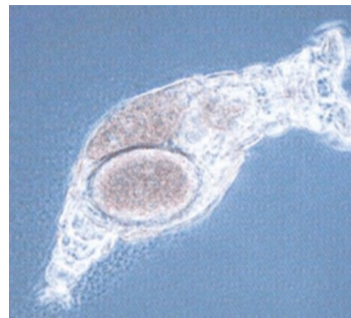
sex = meióza, rekombinace

fylogenetická pozice asexuálních taxonů:

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

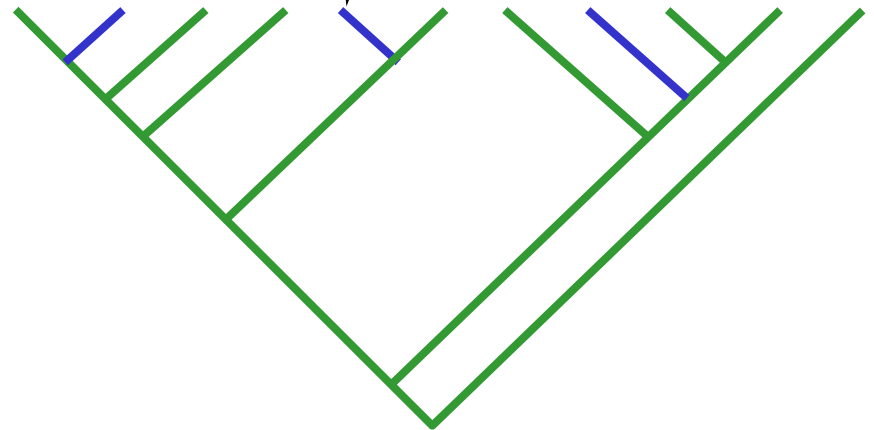


*Philodina roseola*



*Macrotrachela quadricornifera*

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

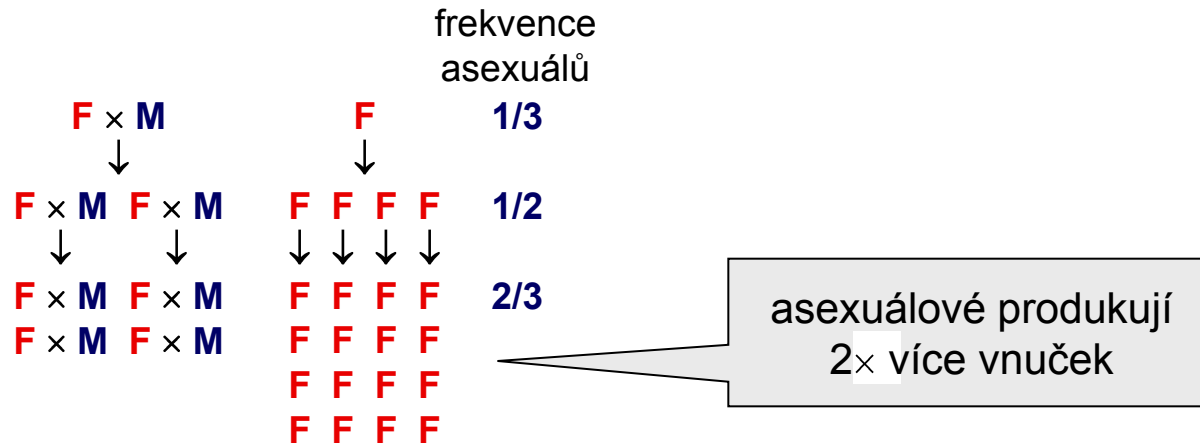


## Nevýhody pohlavního rozmnožování:

- 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?

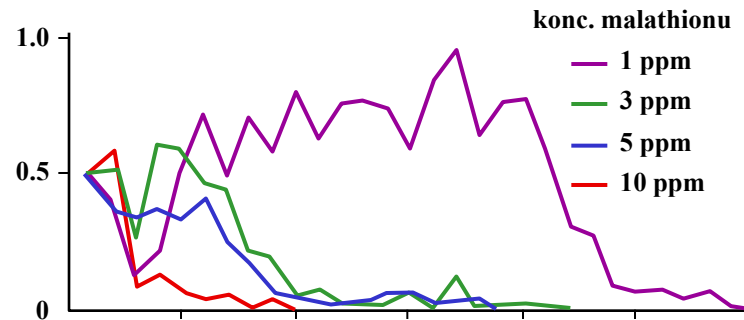
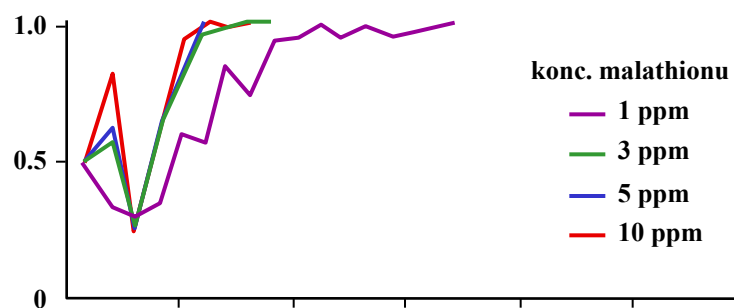
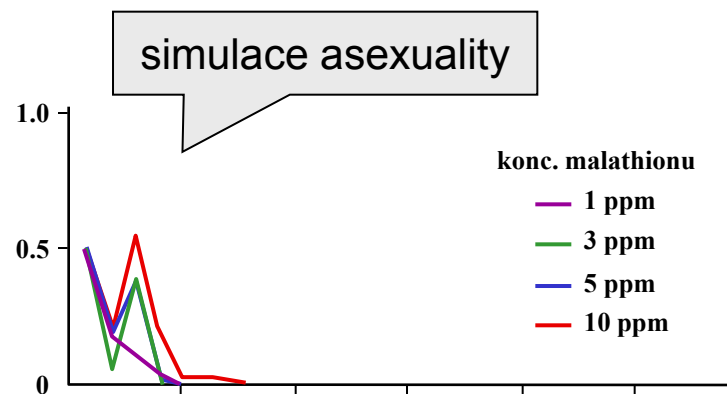
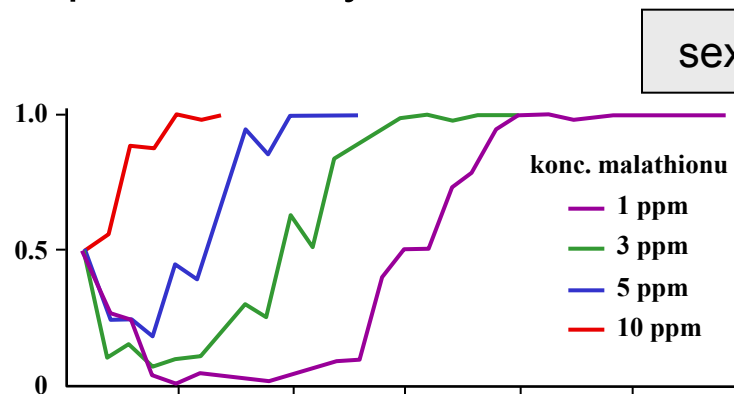
- předpoklady: způsob rozmnožování nemá vliv
  1. na počet potomstva (např. samčí péče o potomstvo)
  2. na pravděpodobnost přežití potomstva



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

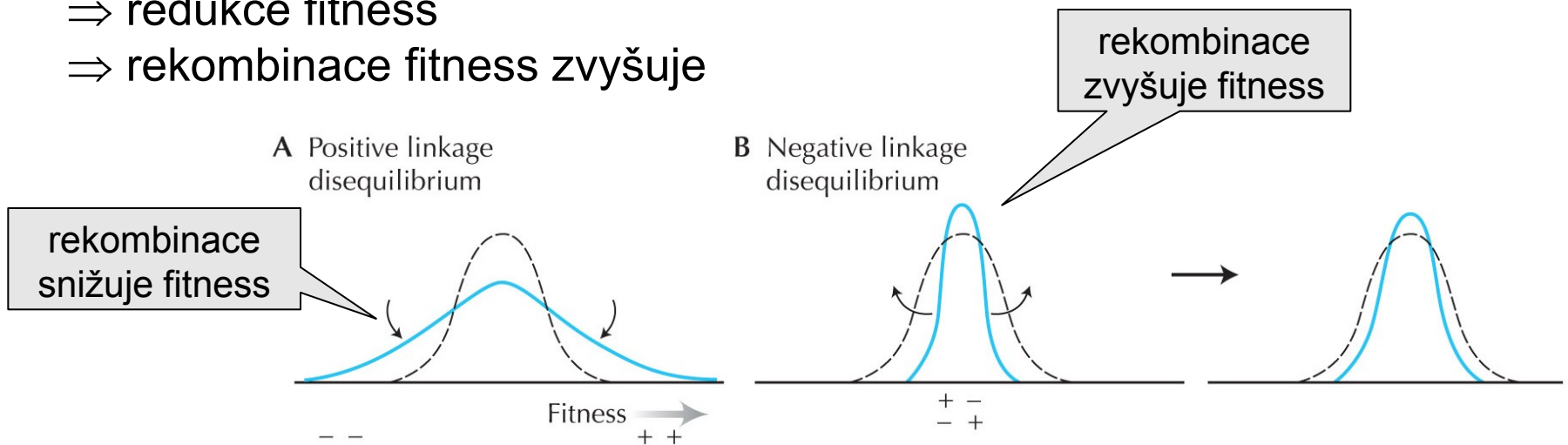


## Fluktuace prostředí:

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

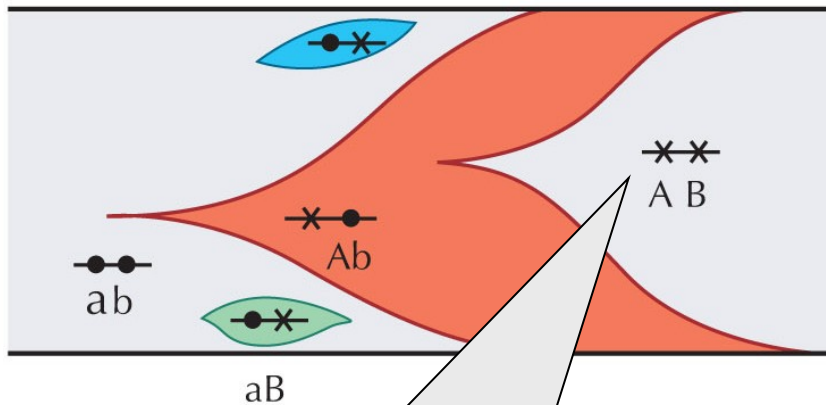
## Zvýšení aditivní variance:

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



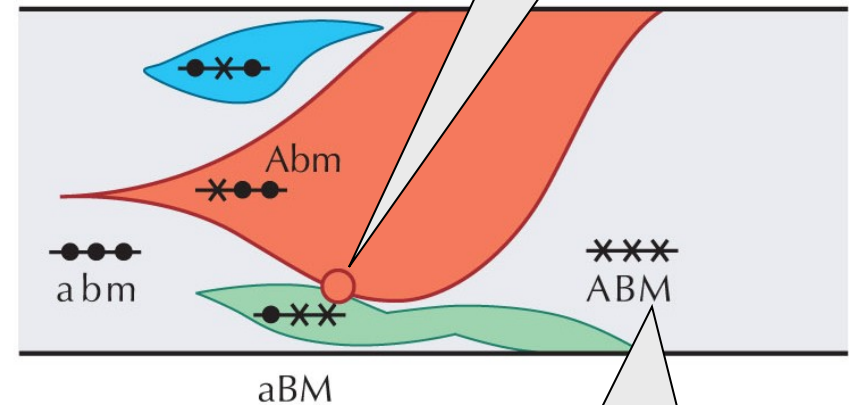
- Z uvedeného plyne, že pohlavní rozmnožování zvyšuje variabilitu a tím i evoluční rychlost
- ale tato výhoda většinou v dlouhodobé perspektivě, asexualita krátkodobě výhodnější
- Fisherův-Mullerův argument:

A Asexual



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

B Sexual



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

## Modely vzniku pohlavního rozmnožování:

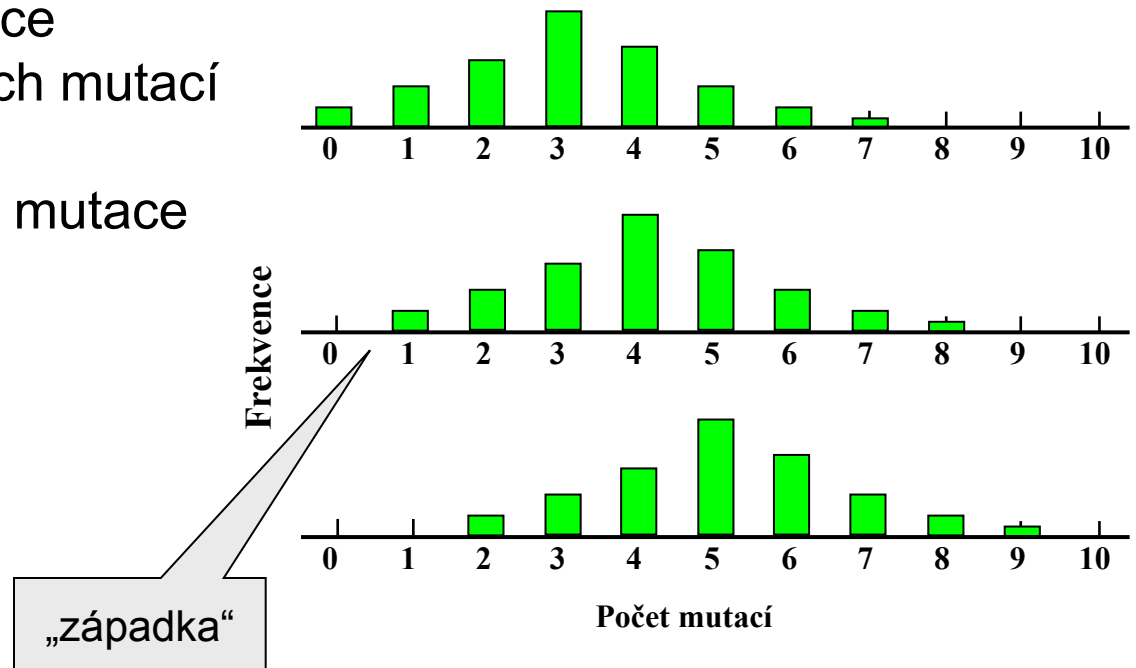
- škodlivé mutace
- proměnlivé prostředí

### Škodlivé mutace

- Jediným způsobem, jak uniknout škodlivým mutacím jsou buď
  - zpětné mutace, nebo
  - mutace, rušící vliv mutace předchozí
- Mullerova rohatka
- Kondrašovův model

## Mullerova rohatka (Muller's ratchet):

- akumulace škodlivých mutací
- malá velikost populace  $\Rightarrow$  role driftu (stochastický proces)
- při sexu možnost vyhnout se „západce“
- šíření genů odpovědných za sex s tím, jak roste frekvence genotypů bez škodlivých mutací
- nejlépe mírně škodlivé mutace



## Andersson a Hughes (1996) - *Salmonella typhimurium*

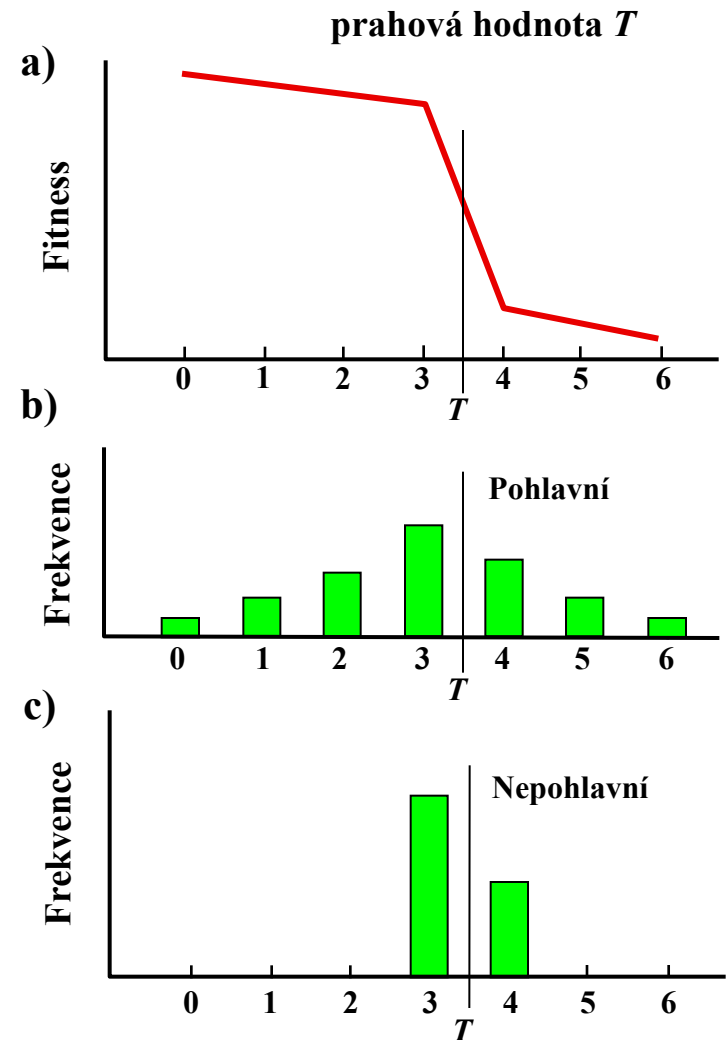
- 444 experimentálních kultur, každá z 1 jedince → růst přes noc
- opakování ⇒ opakovaný drift, celkem 1700 generací
- srovnání s volně žijícím kmenem
- 5 kultur (1%) se signifikantně sníženou fitness, žádná s vyšší

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

- 9 druhů bakterií žijících pouze v buňkách hmyzu
- každý druh má volně žijícího blízkého příbuzného
- akumulovali endosymbionti škodlivé mutace?
- termální stabilita rRNA genů
- ve všech případech rRNA endosymbiontů o 15 až 25% méně stabilní

## Kondrashovův model:

- Alexey S. Kondrashov (1988)
- předpoklad, že škodlivé mutace působí 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“):

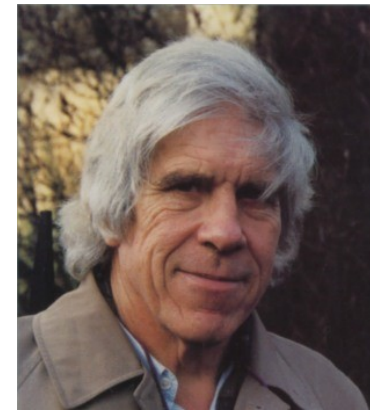
- biotop rozdělený na lokální místa, do kterých náhodně „distribuovány“ potomci → jen nejlépe adaptovaní přežijí, rodič nemůže předpokládat, který z nich to bude
- analogie s koupí losu

## Model vlastního pokoje („elbow room“):

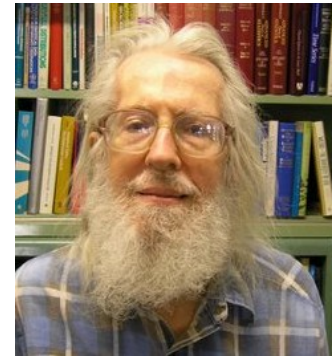
- předpoklad, že v heterogenním i homogenním biotopu se genotypy mohou lišit ve využití omezených zdrojů
- kompetice mezi sourozenci → na lokalitě se může udržet více potomků sexuálních rodičů, protože asexuální potomstvo kompetuje intenzivněji
- **problém: modely omezené pouze na organismy s vysokou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

# Hypotéza Červené královny:

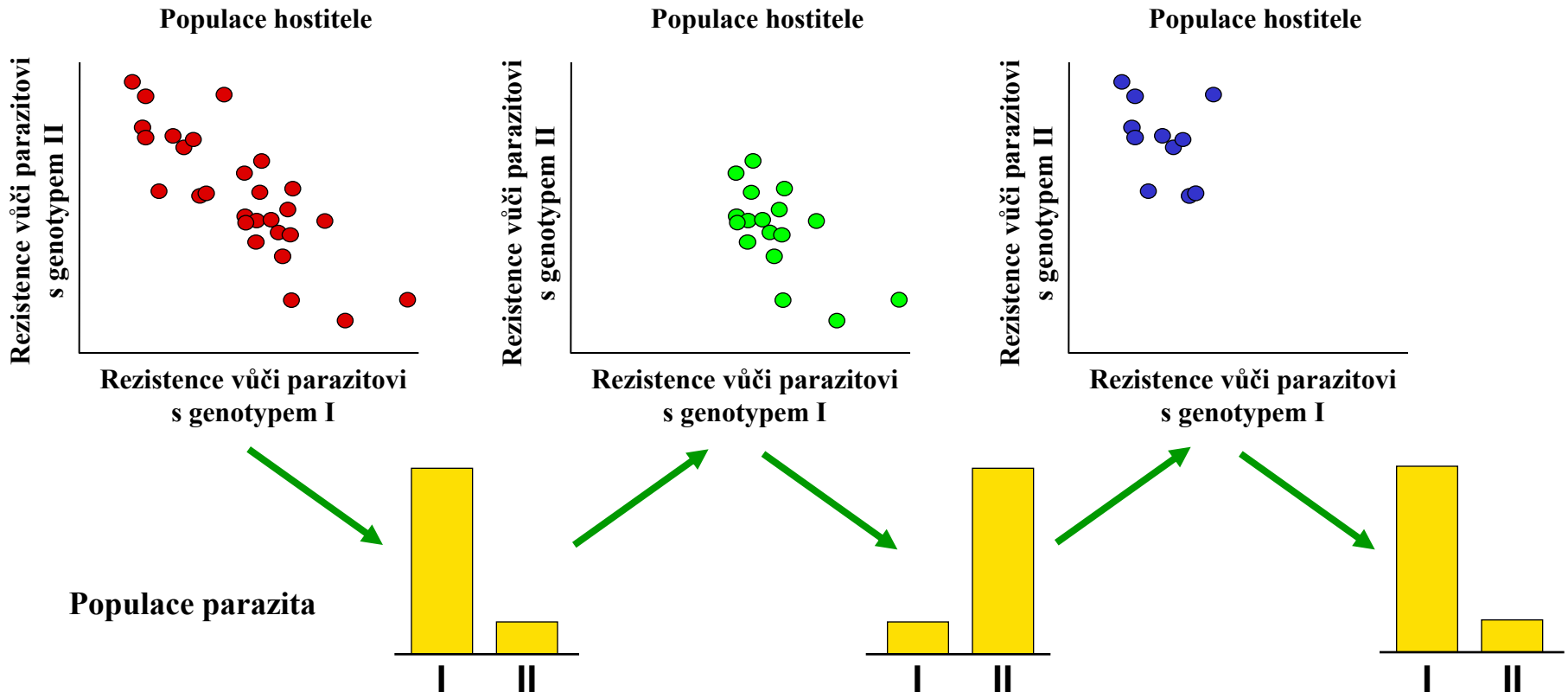
- William D. Hamilton
- základem hypotéza Červené královny (Leigh Van Valen)
- cykly fitness a cykly genových frekvencí



W.D. Hamilton



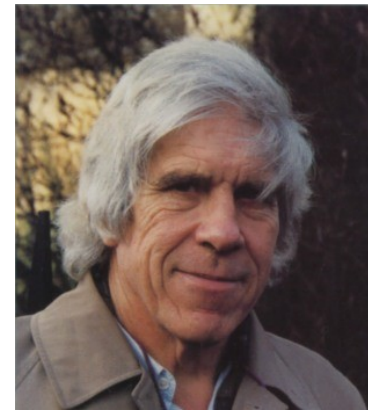
L. Van Valen



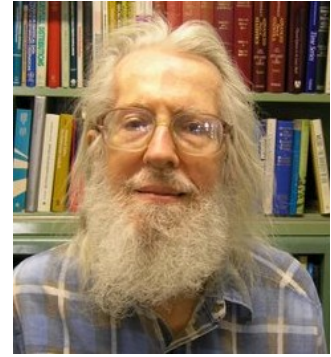


## Hypotéza Červené královny:

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

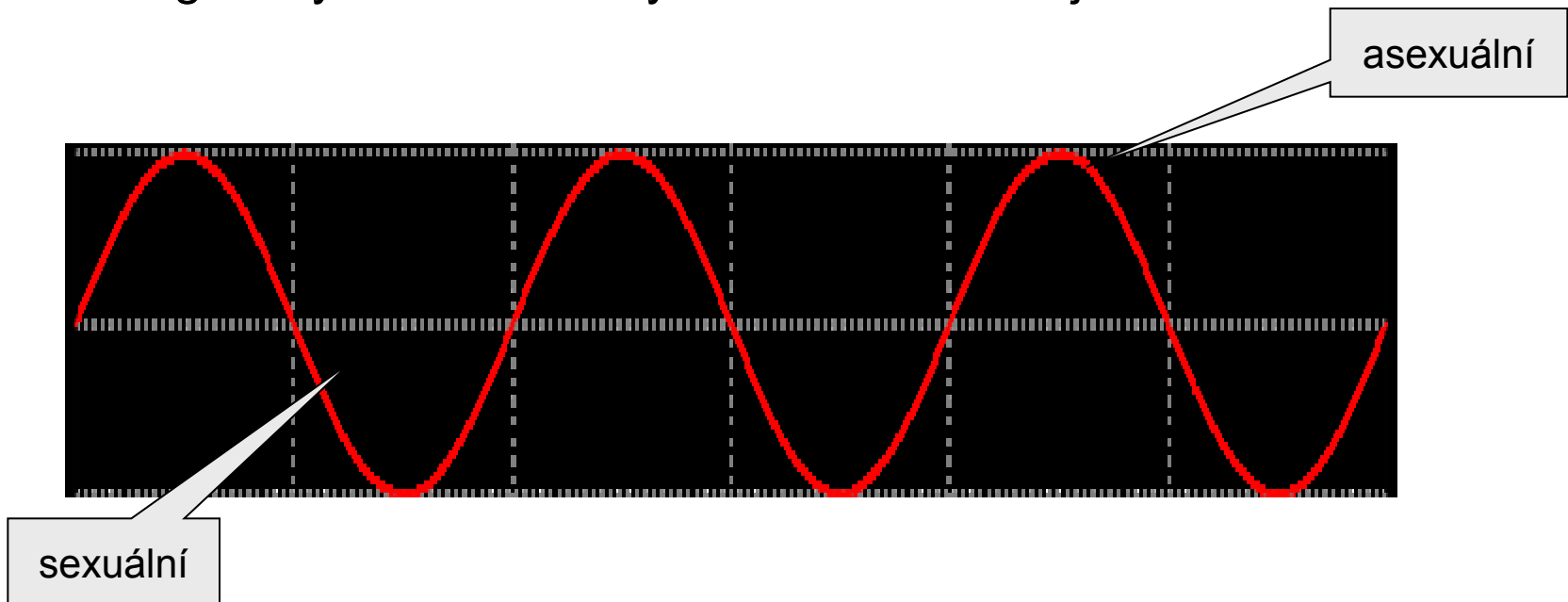


W.D. Hamilton

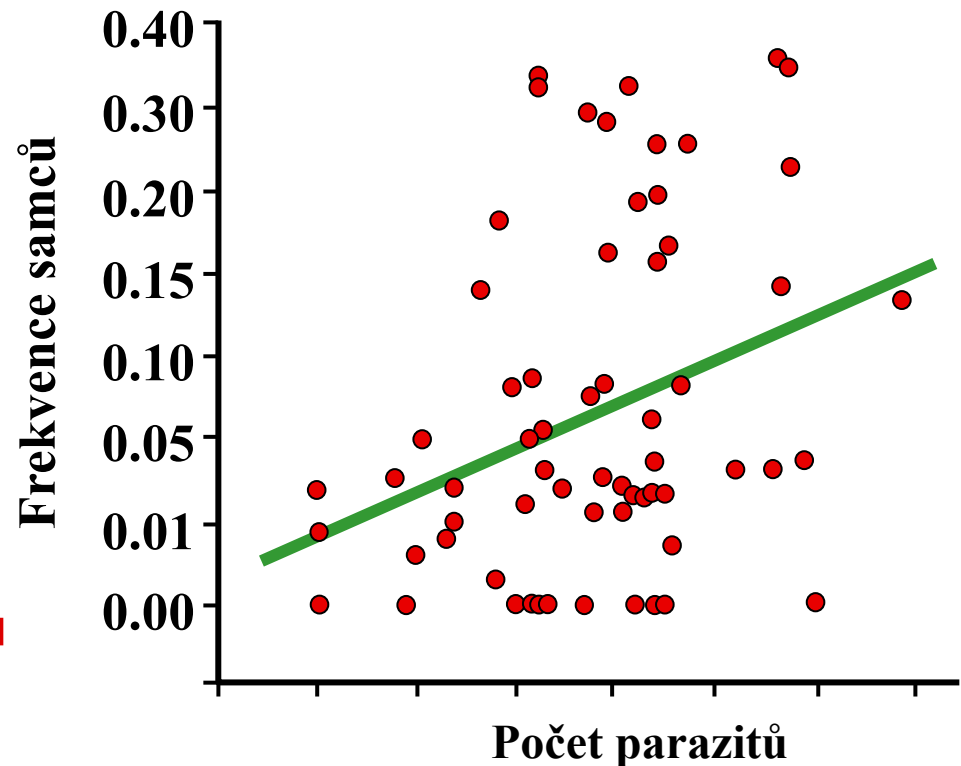


L. Van Valen

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



- 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:

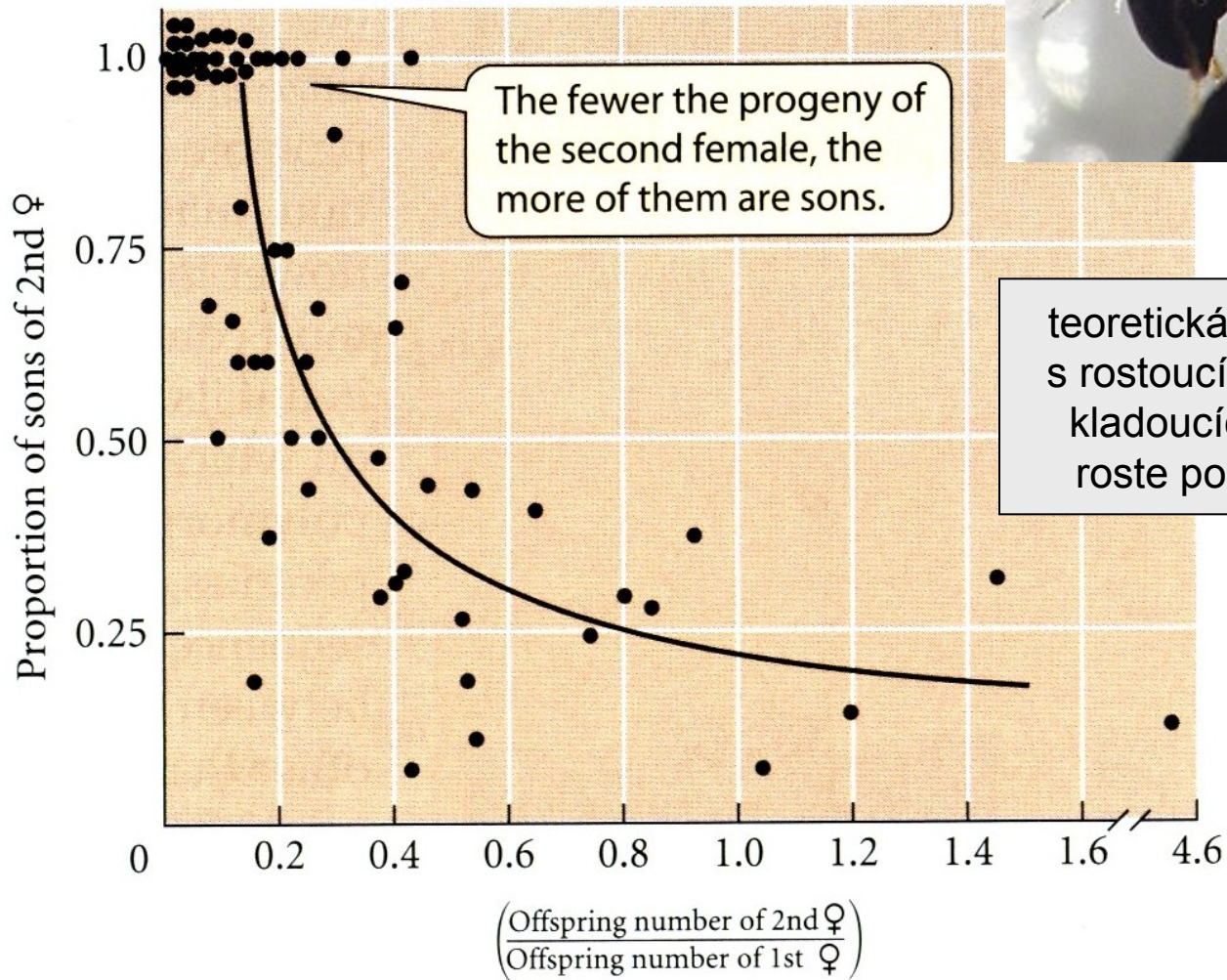
- parazitické vosy (např. *Nasonia vitripennis*)
- roztoči *Adactylidium*, *Pyemotes ventricosus*, *Acarophenax tribolii*



*Nasonia vitripennis*



*Pyemotes ventricosus*



teoretická predikce:  
s rostoucím počtem  
kladoucích samic  
roste počet synů

The fewer the progeny of  
the second female, the  
more of them are sons.

# 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

