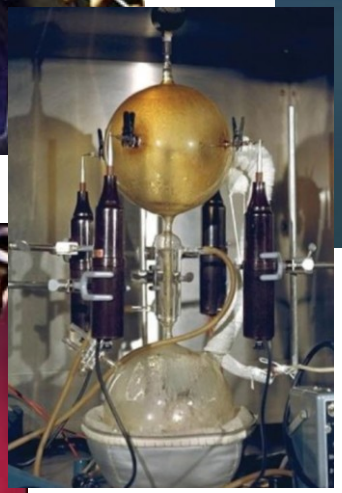
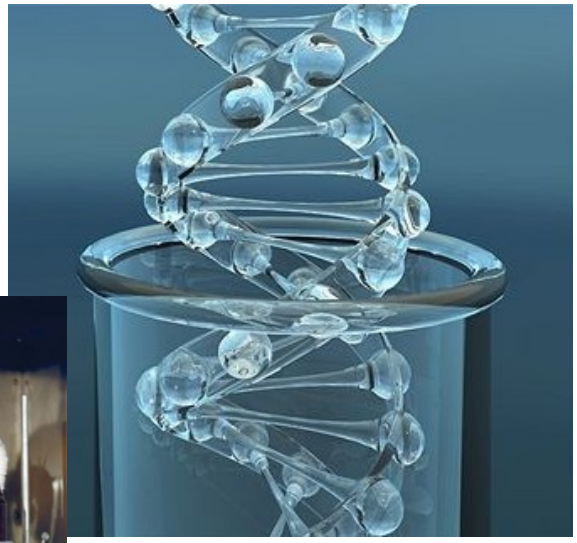
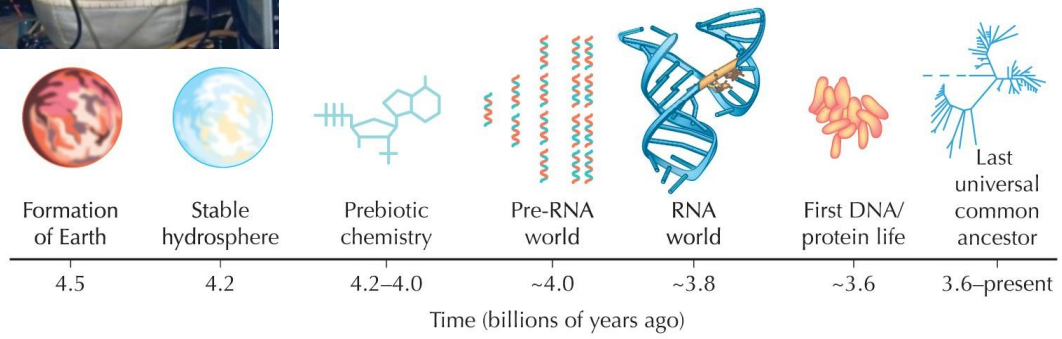
# VZNIK ŽIVOTA NA ZEMI







# Co je vlastně život?

definice: fenotypové
evoluční

Muller (1966): autoreprodukce
proměnlivost
dědičnost

nutná schopnost akumulace hmoty a její organizace do složitějších struktur

nutný metabolismus

nutná paměť systému

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

Problém studia vzniku života:

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

⇒ současný život nám při řešení příliš nepomůže

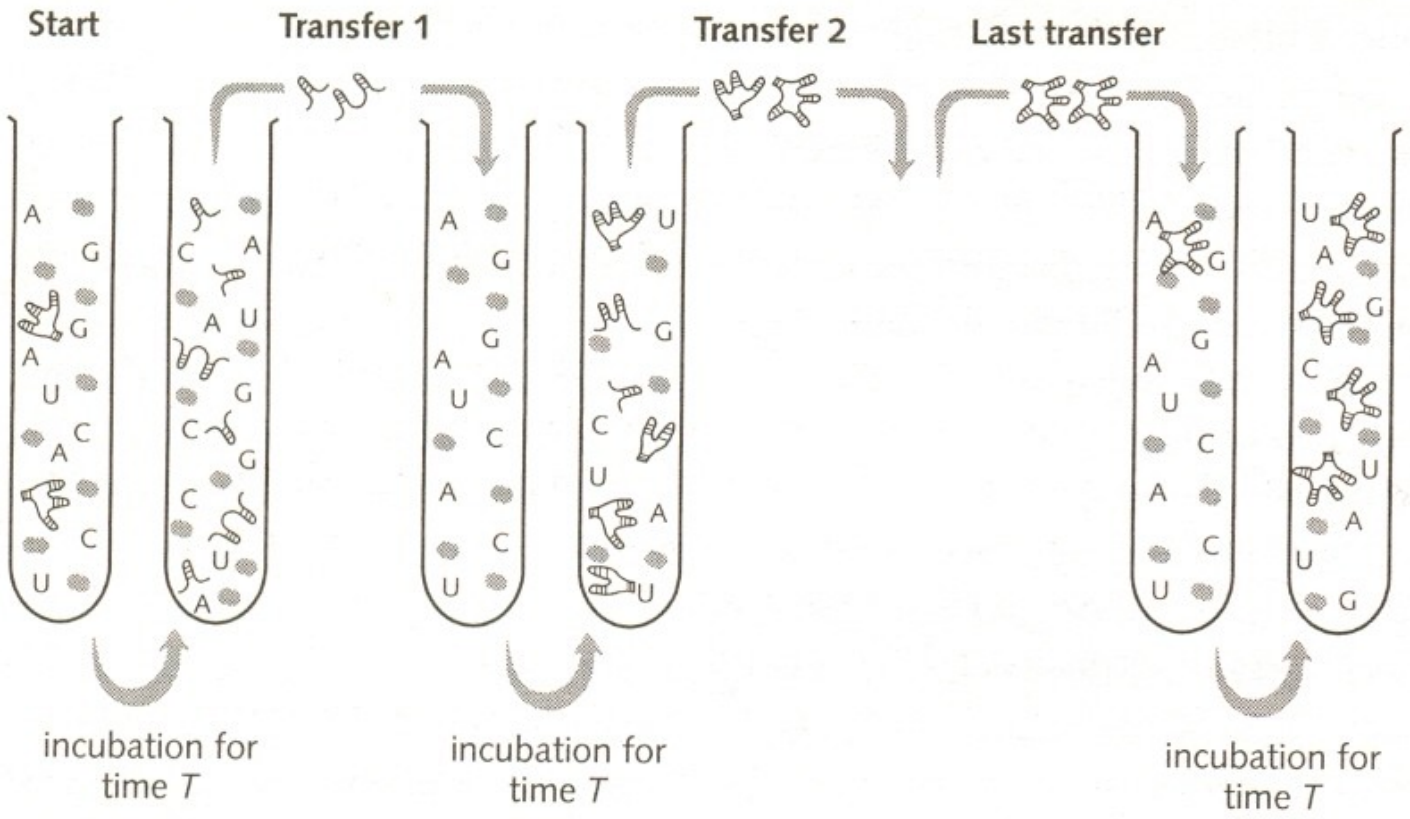
kritika ze strany kreacionistů: život nikdo nedokázal vytvořit ve zkumavce

## Evoluce ve zkumavce:

Sol Spiegelman (1970): evoluce RNA

RNA (templát) a replikáza bakteriofága Qβ, nukleotidy

Sol Spiegelman



## Evoluce ve zkumavce:

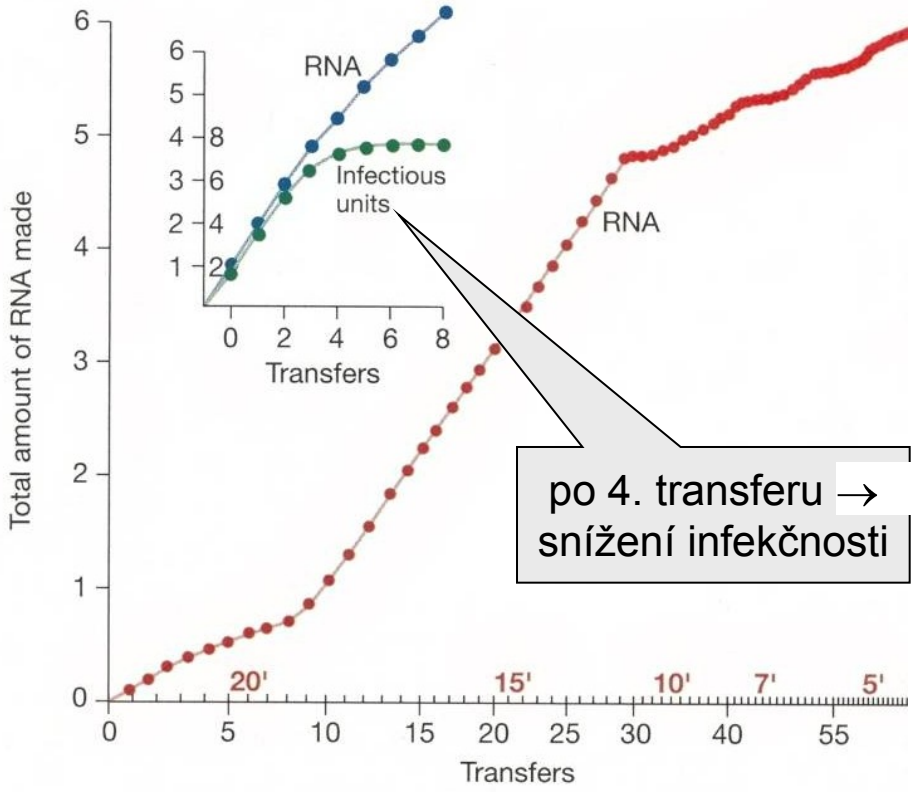
Sol Spiegelman

Sol Spiegelman (1970): evoluce RNA

RNA (templát) a replikáza bakteriofága Qβ, nukleotidy
- → zmenšení velikosti
- → snížení schopnosti infikovat bakterii *E. coli*
- → zvýšení rychlosti replikace
- ⇒ evoluce → „Spiegelmanovo monstrum“:

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

Spiegelmanův experiment nevysvětluje vznik života (existence enzymu)



# Kdy vznikl život?

dolní limit: nejstarší horniny

rula v Great Slave Lake (Kanada) – 4 mld.

krystaly zirkonu (Austrálie) – 4,3 mld.

některé meteority – 4,5 mld.

konec bombardování Země – ~ 4 mld.

prekambrické stromatolity
Siyeh Formation, Glacier National Park

horní limit: mikrofosilie, chemické fosilie

rohovec ve Warrawoona Group (Z Austrálie) – 3,5 mld.: podobnost se současnými stromatolity

... dnes zpochybňováno

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

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

současné stromatolity
Shark Bay, Z Austrálie

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

# Jak vznikl 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 $\rightarrow$ močovina
(= Wöhlerova reakce)

50. léta 19. stol.: formamid + $H_2O$ + UV, elektřina$\rightarrow$ alanin

formaldehyd + NaOH $\rightarrow$ cukry

$\Rightarrow$ důkazy proti vitalismu (tvrdí, že chemie v živých systémech je fundamentálně odlišná od neživých – organická $\neq$ anorganická)

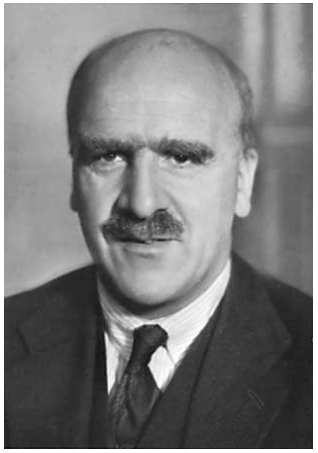
# Jak vznikl život?

Alexandr Ivanovič Oparin (1924)

J. B. S. Haldane (1928)

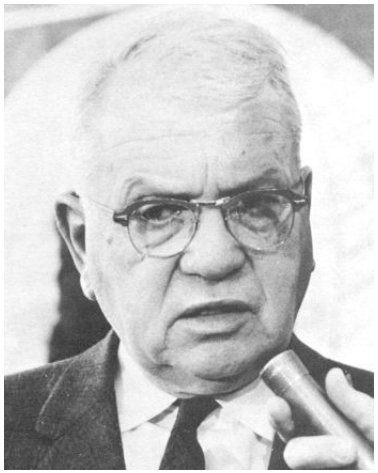
redukující atmosféra:
vodík, voda, metan, čpavek

A.I. Oparin



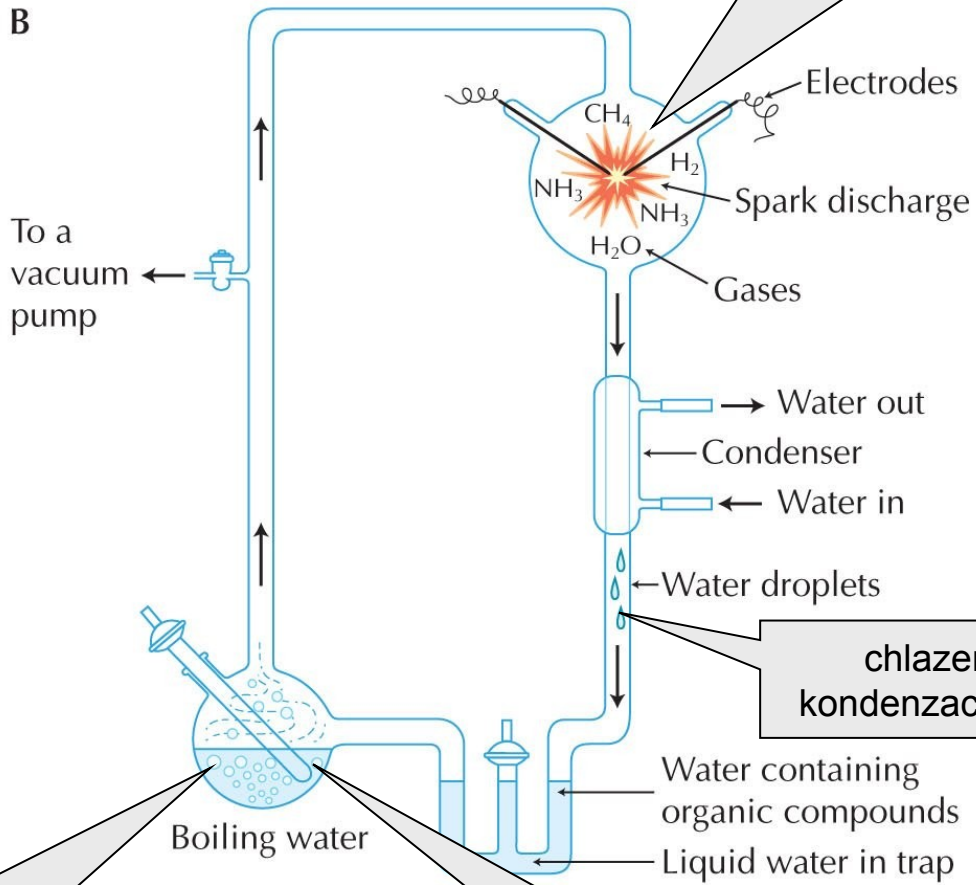
J.B.S. Haldane

Stanley L. Miller, Harold C. Urey (1953):
metan + čpavek + $H_2$ + $H_2O$ $\rightarrow$ 10-15% uhlíku ve formě organických sloučenin
2% uhlíku $\rightarrow$ aminokyseliny, lipidy, cukry
stavební součásti nukleových kyselin



H.C. Urey

S.L. Miller




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

chlazení a kondenzace plynů

„oceánská“ část: voda se zahříváním odpařuje; přidáván $H_2$, $CH_2$ a $NH_3$

v „oceánu“ vznikají organické sloučeniny

## Problémy:

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

nebyly syntetizovány nukleotidy

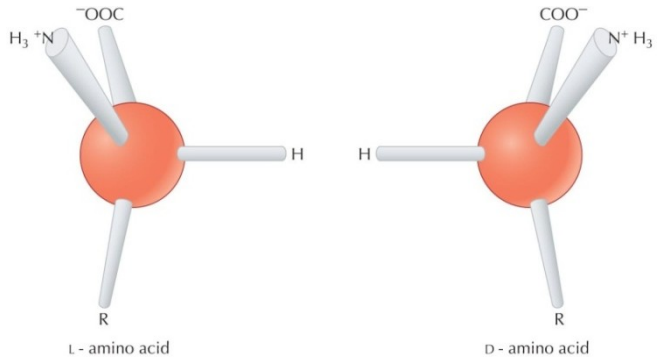
fosfor v přírodě vzácný

některé sloučeniny v minimálním množství

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

omezená produkce dlouhých polymerů

vznik D i L stereoizomerů AA a NA




samovolný vznik rozvětvených, nikoli lineárních lipidů

# Kde vznikl život?

S. A. Arrhenius

Darwin: „hot little pond“, prebiotická polévka

alternativy:

extraterestrický původ:

panspermie: Svante August Arrhenius

existence organických sloučenin ve vesmíru
(komety, meteority): např. meteorit z Murchisonu (1969, Austrálie): 4,6 mld.;

mnoho sloučenin jako v Millerově-Ureyho experimentu

bubliny: oblaka, mořská pěna

Thomas Gold (1970): život hluboko pod zemí

existence extremofilních archebakterií až 5 km pod povrchem

hlubokomořské vývěry (hydrotermal vents) = “černí kuřáci“

Günter Wächtershäuser

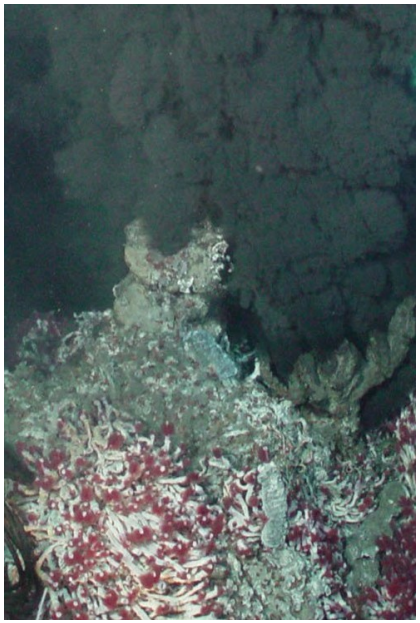
místo Slunce tepelná energie

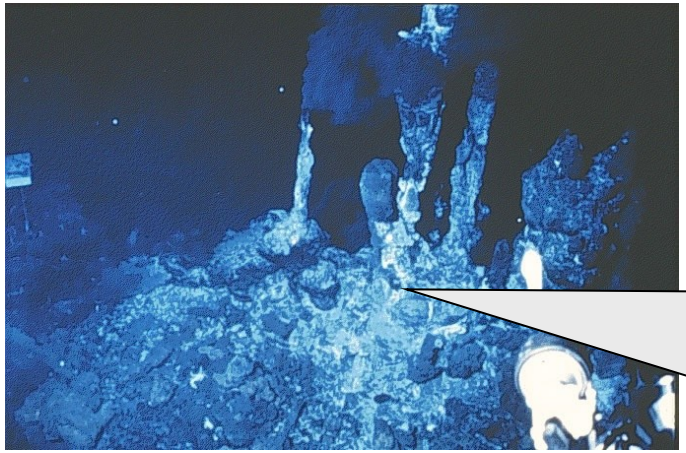
chemosyntéza: fixace uhlíku pomocí chemické energie

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

http://www.amnh.org/nationalcenter/expeditions/blacksmokers/downloads/bsvideo.mov

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

„prebiotická pizza“

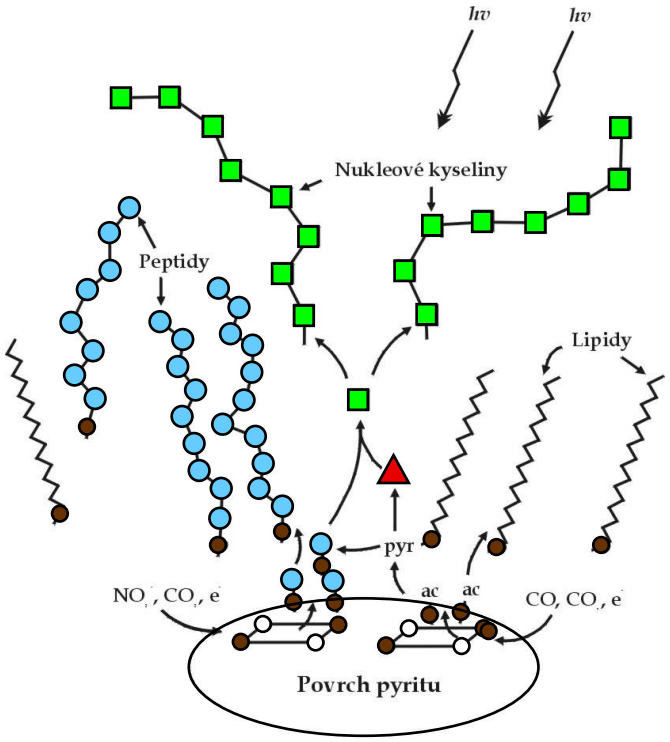
- podobně štěrbiny v jílu

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 jíl!)
- vnik lineárních lipidů
- snadnější odstraňování molekul vody

# Vznik replikátorů

proteiny

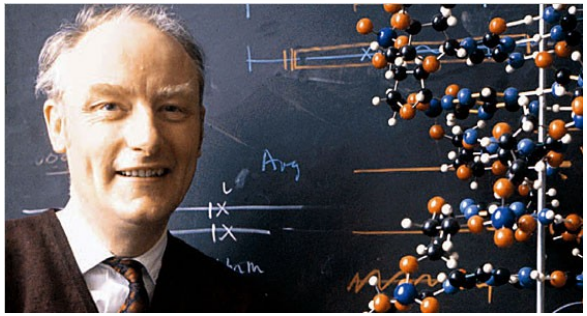
DNA

RNA

jiná látka

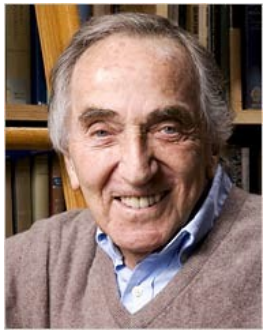
Carl Woese, Francis Crick, Leslie Orgel (1967): dvojí role RNA: dědičnost + enzym = ribozym

mnoho funkcí vzniklo velmi dávno
RNA jako „molekulární fosilie“



F. Crick

C. Woese



L. Orgel

$NAD^+$, FAD = deriváty ribonukleotidu

deoxyribonukleotidy vznikají z ribonukleotidů

ATP ≈ ribonukleotid

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

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

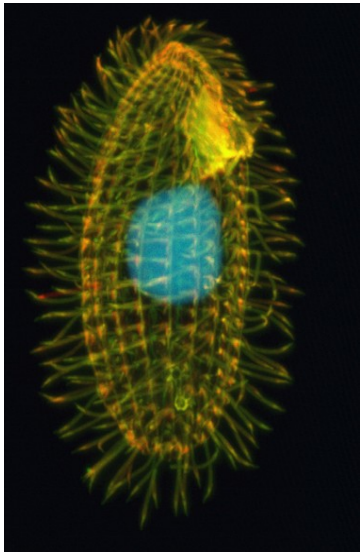
Doudna a Szostak (1989): modifikace IVS → katalýza syntézy komplementárního řetězce podle vnějšího templátu – max. 40 nukleotidů, pouze 1% kompletních

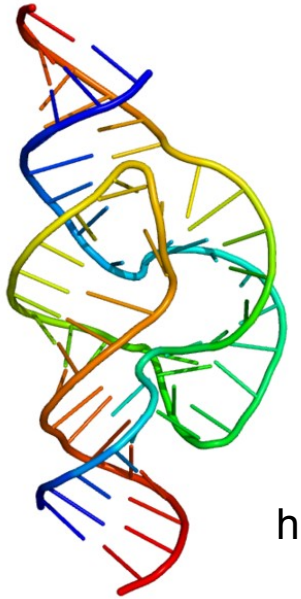
Doudna (1991): ribozym o 3 podjednotkách ze sekvence *sunY* bakteriofága T4

## Známé přirozené ribozymy:

peptidyl transferáza 23S rRNA
RNáza P
introny skupiny I a II
GIR branching ribozyme
leadzyme
vlásenkový ribozym (hairpin ribozyme)
hammerhead ribozyme
HDV ribozym
savčí CPEB3 ribozym
VS ribozym
*glmS* ribozym
CoTC ribozym

*Tetrahymena thermophila*





hammerhead ribozyme

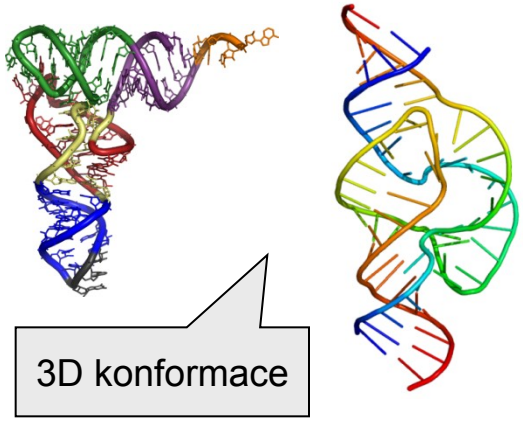
## Vlastnosti RNA:

jednodušší než DNA

absence složitých opravných mechanismů

schopnost vytvářet rozmanité 3D konformace

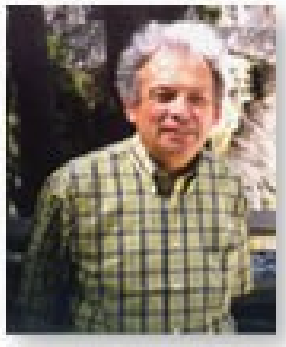
reaktivnější než DNA (OH-skupina na 2´ uhlíku)



3D konformace

## Alternativy nukleových kyselin:

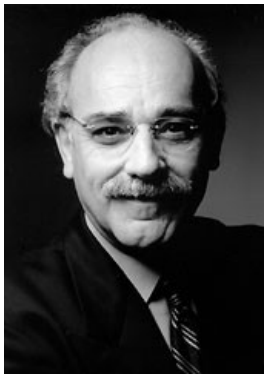
Alexander Graham Cairns-Smith: krystalický jíl jako *urgen*
– původně anorganická replikace



A.G. Cairns-Smith

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

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



J. Rebek

## Problém replikace pomocí ribozymu:

Manfred Eigen (1971):

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

délka genomu kódujícího funkční enzym mnohem vyšší než 100 bp

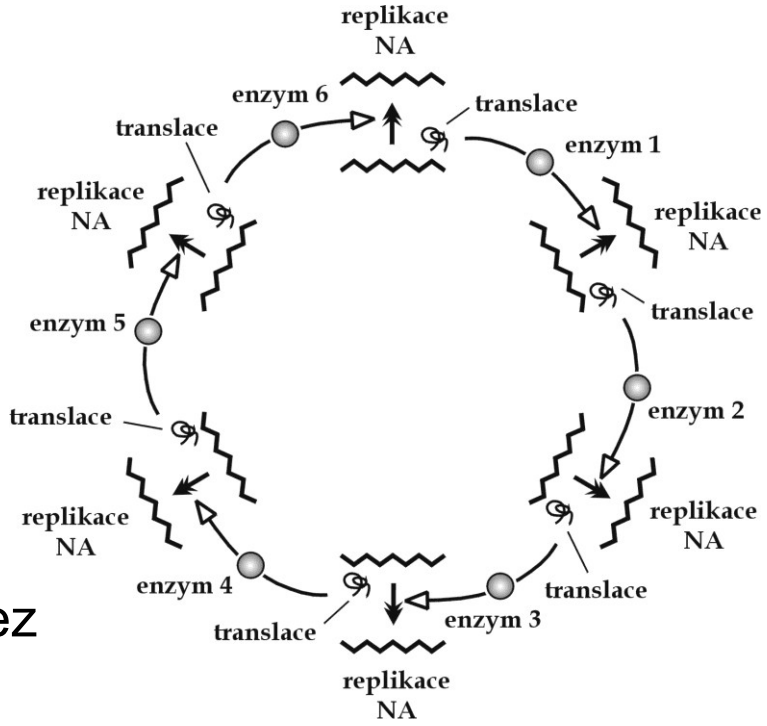
= Eigenův paradox

hypercykly:

stabilní koexistence 2 a více kooperujících replikátorů

kompetice molekul RNA se svými mutantními kopiemi (selekce)

kompetice celého systému s jinými cykly možnost „parazitace“ sytému ⇒ nutnost kompartmentace




problém v replikaci i jiných molekul RNA bez katalytické aktivity → kompartmentace

# Kompartmentace:

role trhlinek a nerovností na povrchu minerálů

proteiny: mikrosféry (Sidney W. Fox)

lipidy: samovolný vznik lipozomů

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

semibuňka → protobuňka → buňka

## Vznik chromozomů:

spojení replikátorů $\Rightarrow$ delší replikace

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

## Vznik genetického kódu:

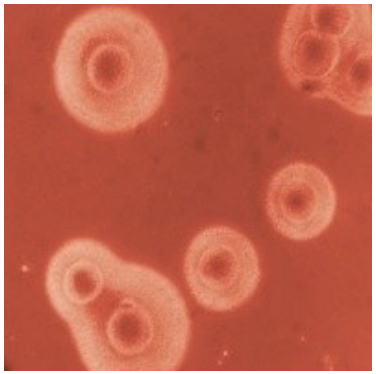
genetický kód: redundantní $\times$ redundance nenáhodná (Ser, Arg, Leu: 6 kodonů $\times$ Met, Trp: 1 kodon)

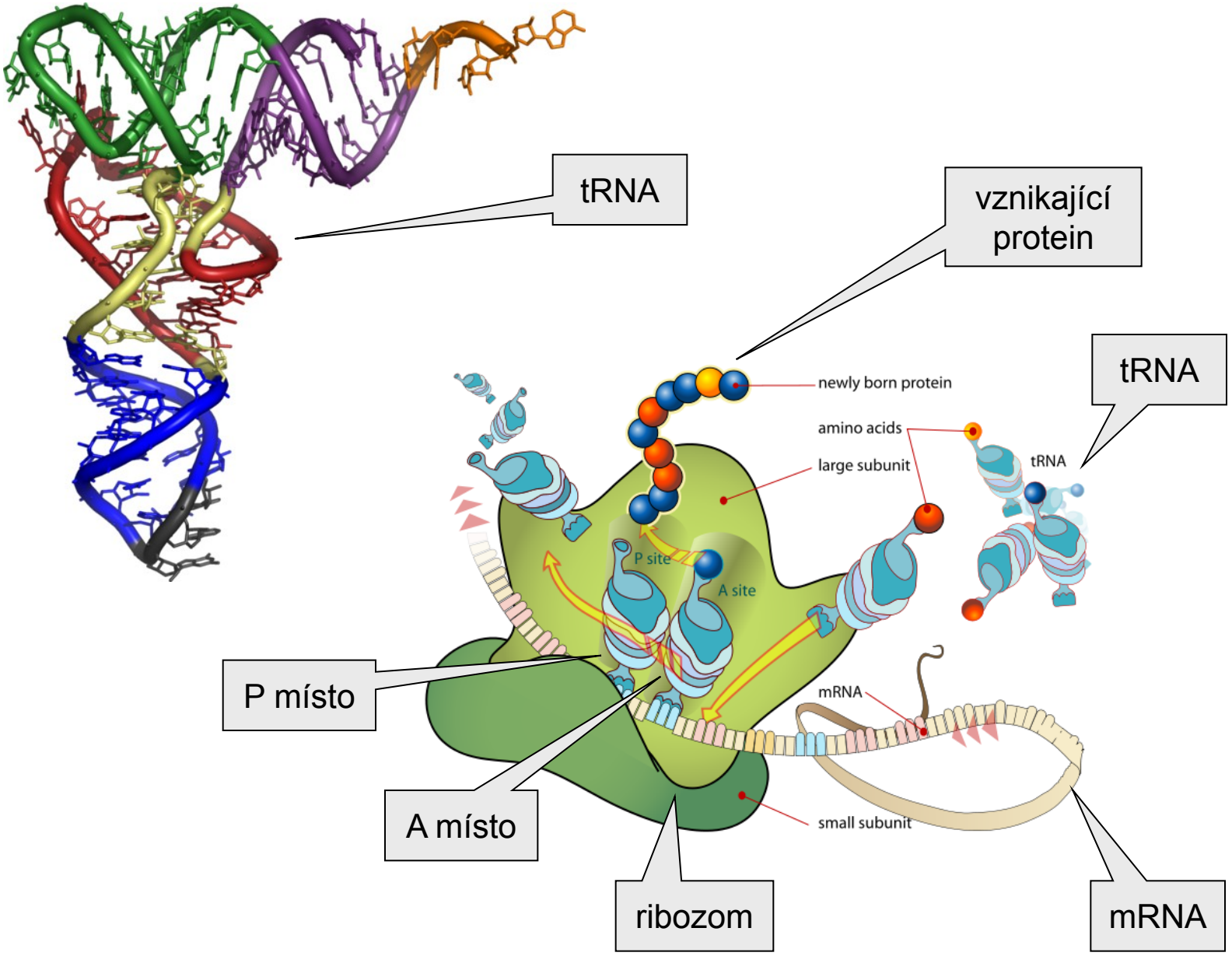
chemicky příbuzné AA $\rightarrow$ podobný kód

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

AA možná původně pomáhaly stabilizovat RNA

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




tRNA
vznikající protein
tRNA
newly born protein
amino acids
large subunit
tRNA
P site
A site
P místo
mRNA
A místo
small subunit
ribozom
mRNA

## Existuje mnoho hypotéz vzniku genetického kódu...

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

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

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

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

## asociace AA a RNA:

syntéza proteinu řízená RNA

mapování (zobrazení) sekvence RNA na AA

vznik tRNA

„zamrzlá náhoda“ (frozen accident) – F. Crick (1968)
- některé molekuly RNA vyvinuly schopnost přenášet AA na jiné RNA
- postupně selekce podporuje jednu nebo několik RNA pro každou AA
- asociace AA a RNA náhodná

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

# Přechod RNA $\rightarrow$ DNA:

RNA svět: RNA = genotyp i fenotyp

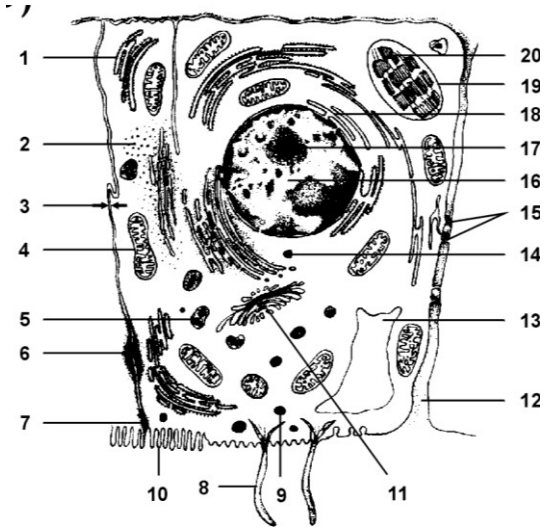
se vznikem translace proteiny převzaly většinu katalytických funkcí RNA (mohou vytvářet širší škálu polymerů)

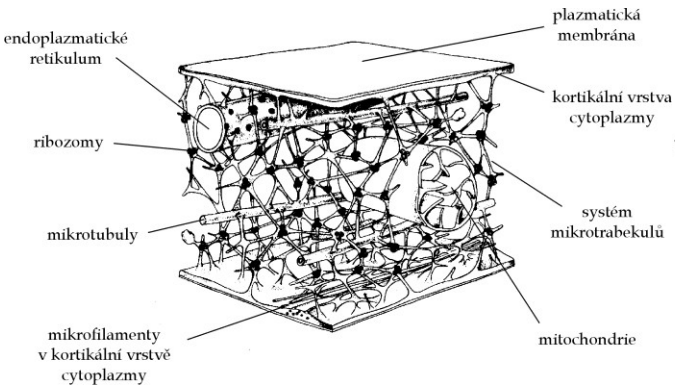
- např. žádná molekula RNA nedokáže katalyzovat oxidativně-redukční reakce nebo štěpit C-C vazbu

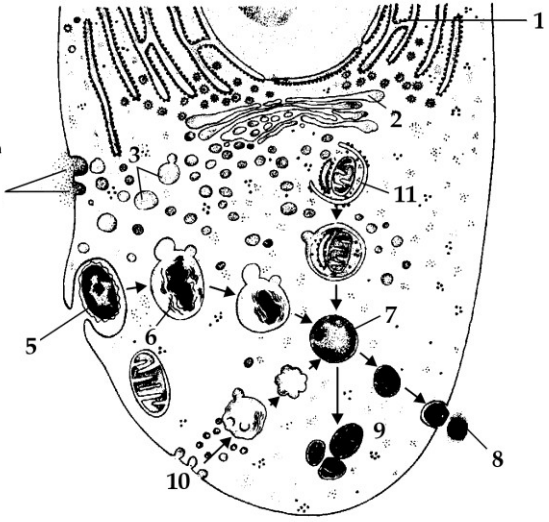
výhody DNA:

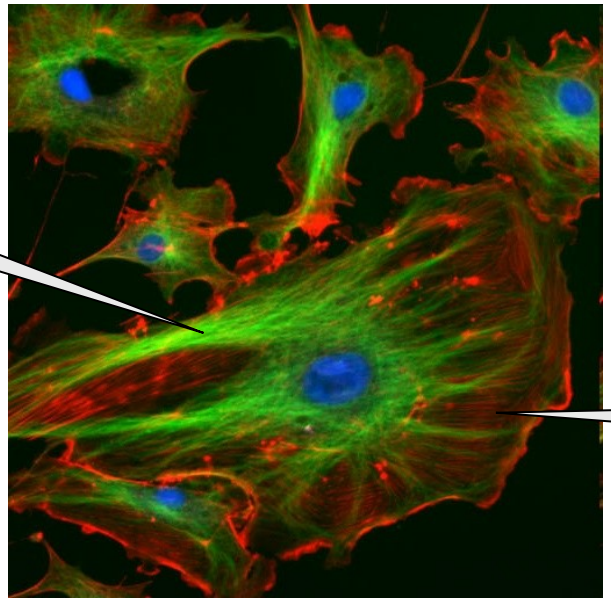
- nižší reaktivita $\Rightarrow$ vyšší stabilita
- dělba práce mezi RNA a DNA
- se ztrátou genetické funkce mohla RNA plnit katalytické a strukturní funkce s menšími omezeními

# Vznik eukaryotické buňky



mikrotubuly

mikrofilamenta

# Vznik eukaryotické buňky

Thomas Cavalier-Smith:

ztráta buněčné stěny

$\Rightarrow$ nutnost vytvoření endoskeletu

$\Rightarrow$ flexibilita, pohyb, fagocytóza

vchlipování membrány $\rightarrow$ ER

jaderná membrána:

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

# Vznik eukaryotické buňky

Prokaryotní cytoskelet:

FtsZ: analog tubulinu, funkce při dělení buňky

MreB: analog aktinu, tyčkovitý tvar buňky

Crescentin: analog intermediálních mikrofilament, tvorba helixů

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

## Původ buněčných organel:

K.S. Merežkovskij

Konstantin Sergejevič Merežkovskij (1905, 1909):
myšlenka symbiogeneze

Lynn Margulisová (1966, 1970): endosymbióza

mitochondrie: bakterie příbuzné rickettsiím nebo jiným $\alpha$-proteobakteriím, postupně ztráta fotosyntézy
chloroplasty: sinice, postupně ztráta respirace

peroxizomy: G+ bakterie
mikrotubuly: spirochéty

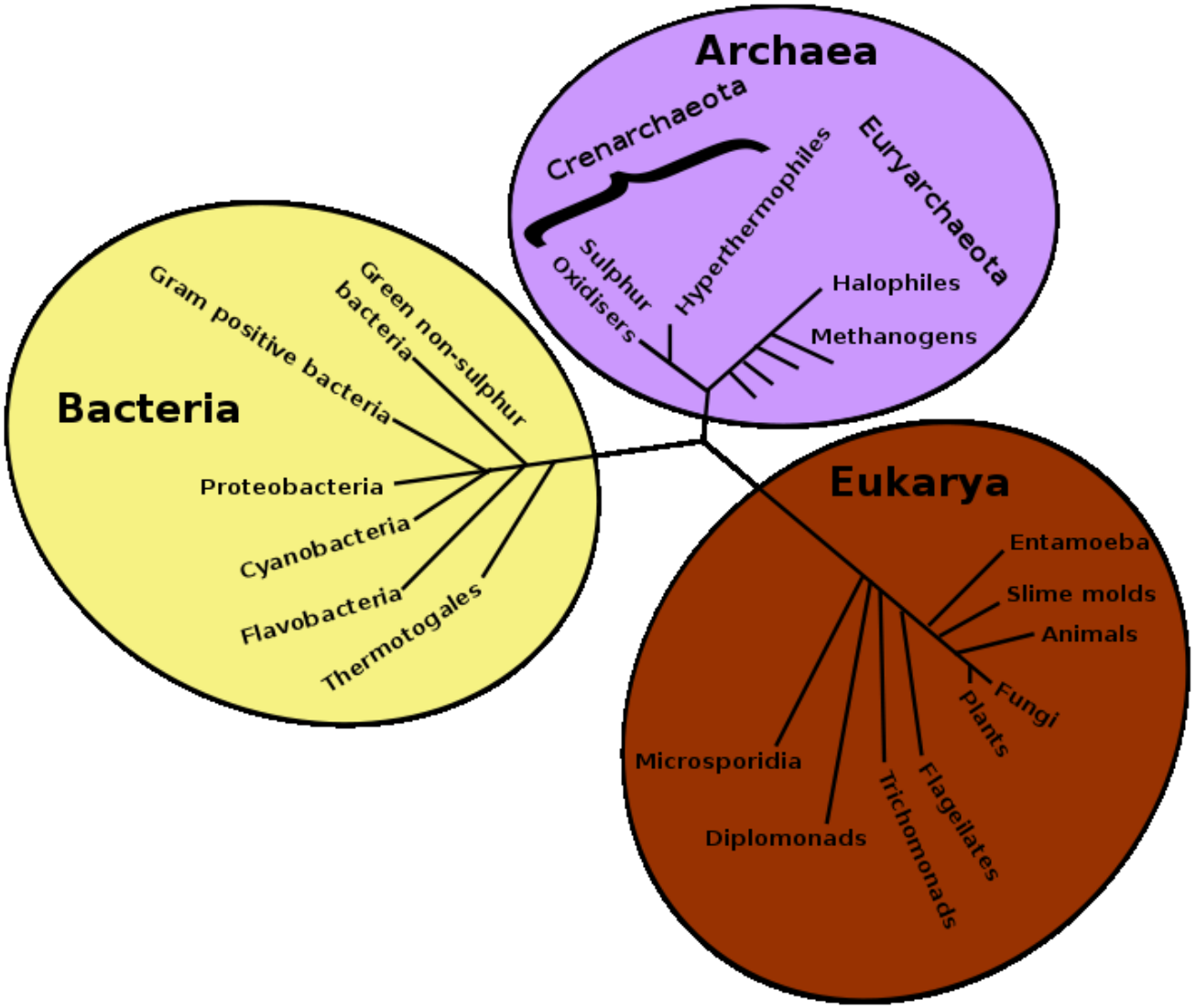
současné poznatky nepotvrzují

spirochéty

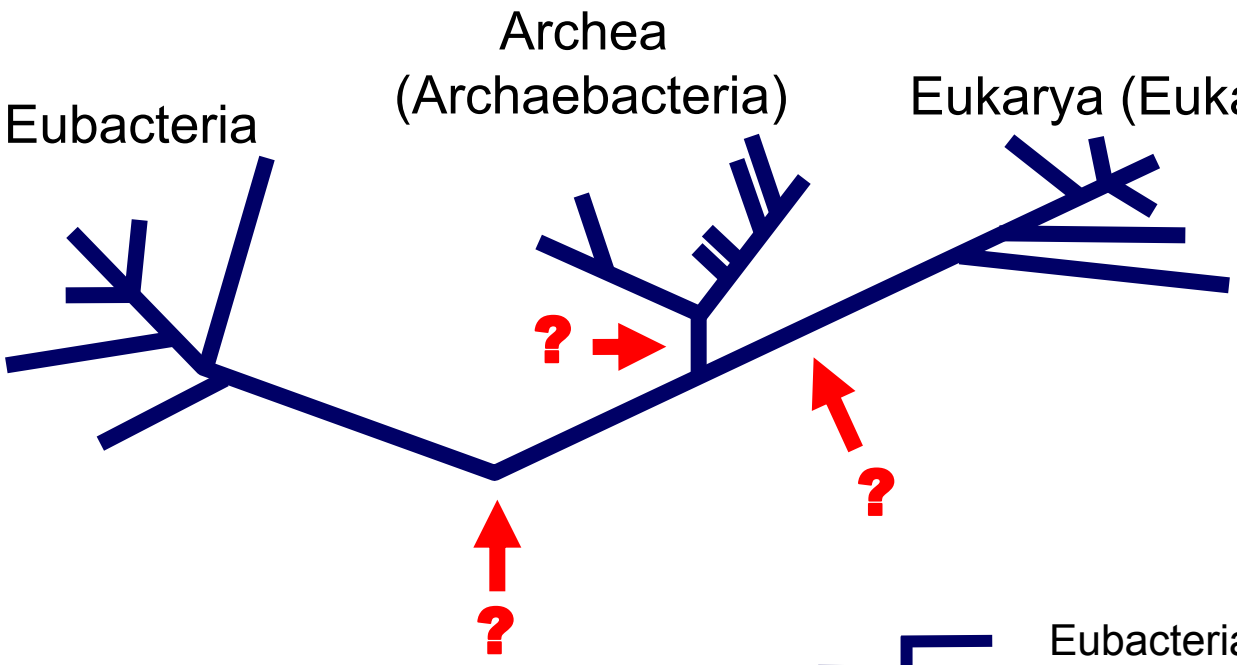
*Mixotricha paradoxa*

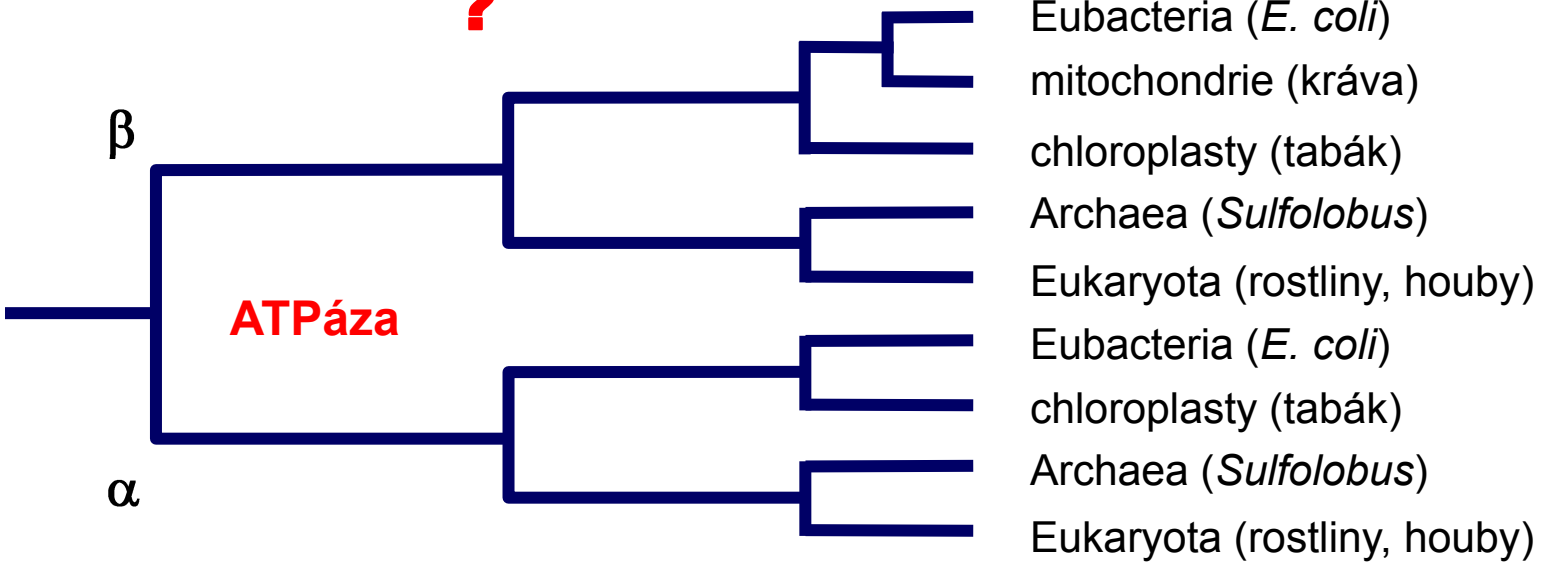
Lynn Margulisová

# 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
→ diferenciace somatických buněk × nádorové bujení
→ nereprodukční kasty × dělnice kladoucí vajíčka

# EVOLUCE POHLAVNÍHO ROZMNOŽOVÁNÍ

sex = meióza, rekombinace

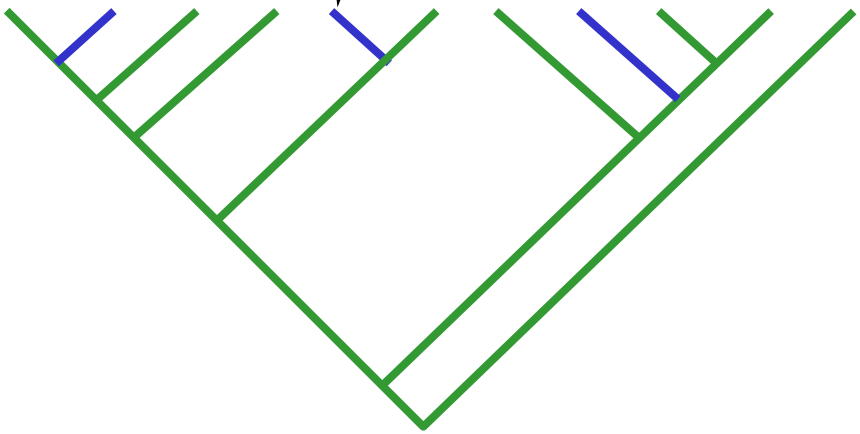
fylogenetická pozice asexuálních taxonů:

většinou mladé linie

taxony roztroušené

výjimky: vířníci nadřádu Bdelloidea
- fosilie v jantaru 35-40 mil.
- existence ca. 100 mil.

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



*Philodina roseola*

*Macrotrachela quadricornifera*

# 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 $\times$ mitóza: 15 min – 4 h

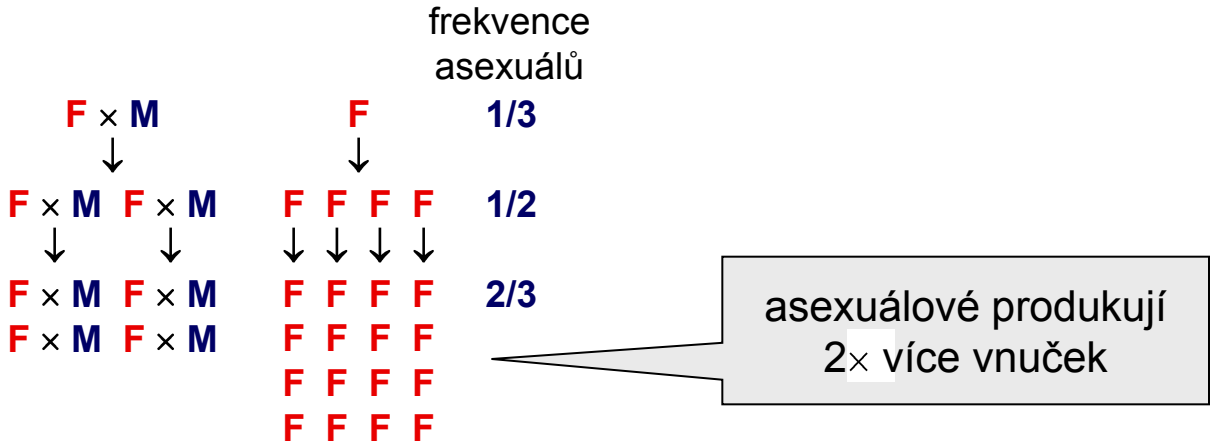
rozpad výhodných kombinací alel rekombinací

dopady pohlavního výběru na samce $\rightarrow$ snížení fitness populace

akce sobeckých elementů (konflikt genů) $\rightarrow$ snížení fitness populace

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

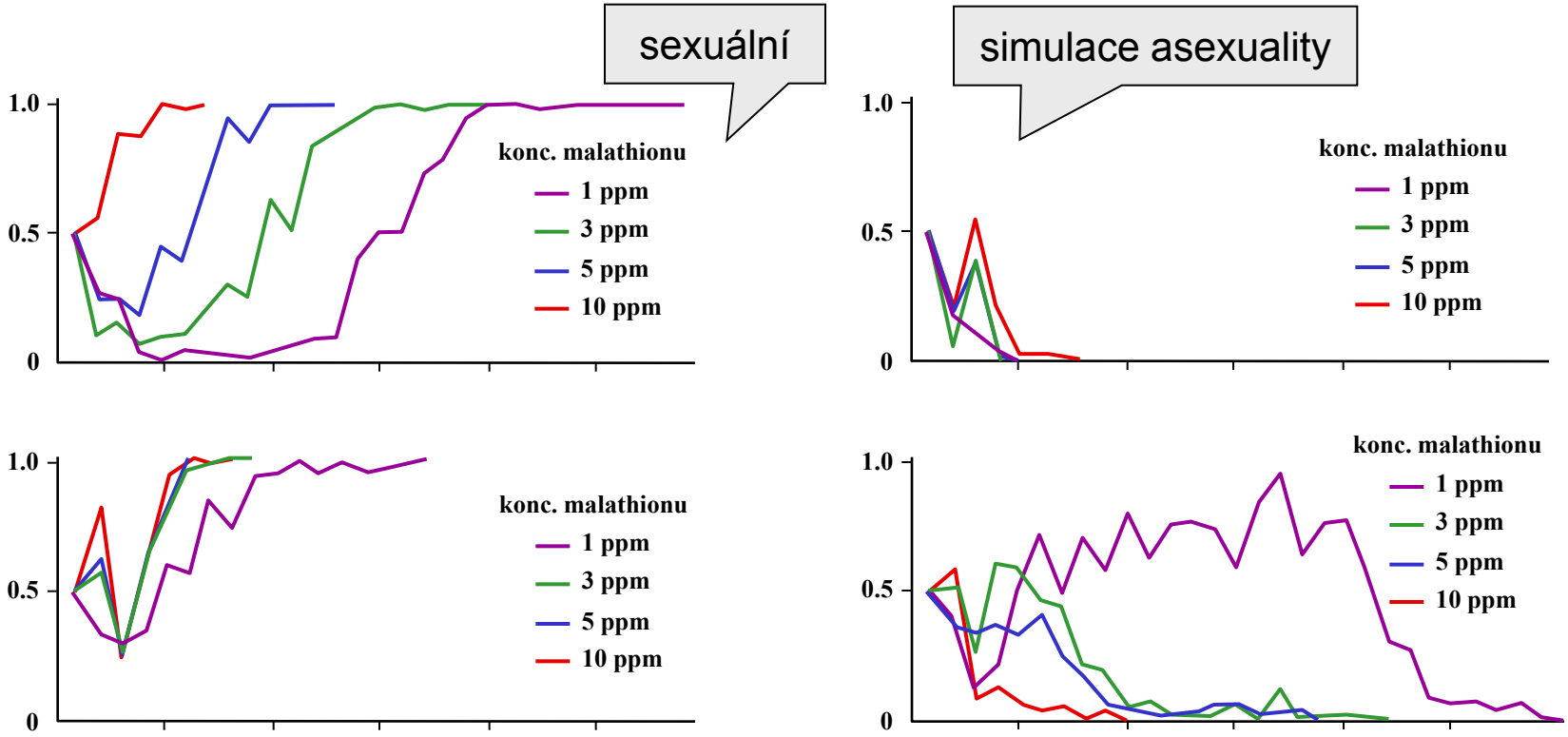
předpoklady: způsob rozmnožování nemá vliv
1. na počet potomstva (např. samčí péče o potomstvo)
2. na pravděpodobnost přežití potomstva




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

ad 2) vliv prostředí

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




zpočátku převaha „asexuálů“, nakonec fixace pohlavně se rozmnožujících

rychleji při > koncentracích insekticidu

potomci sexuálních jedinců mají vyšší fitness ⇒ předpoklad 2 neplatí

účinky rekombinace:

1 lokus $\rightarrow$ max. 2 varianty (heterozygot)

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

10 lokusů $\rightarrow$ $2^{10}$ = 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:

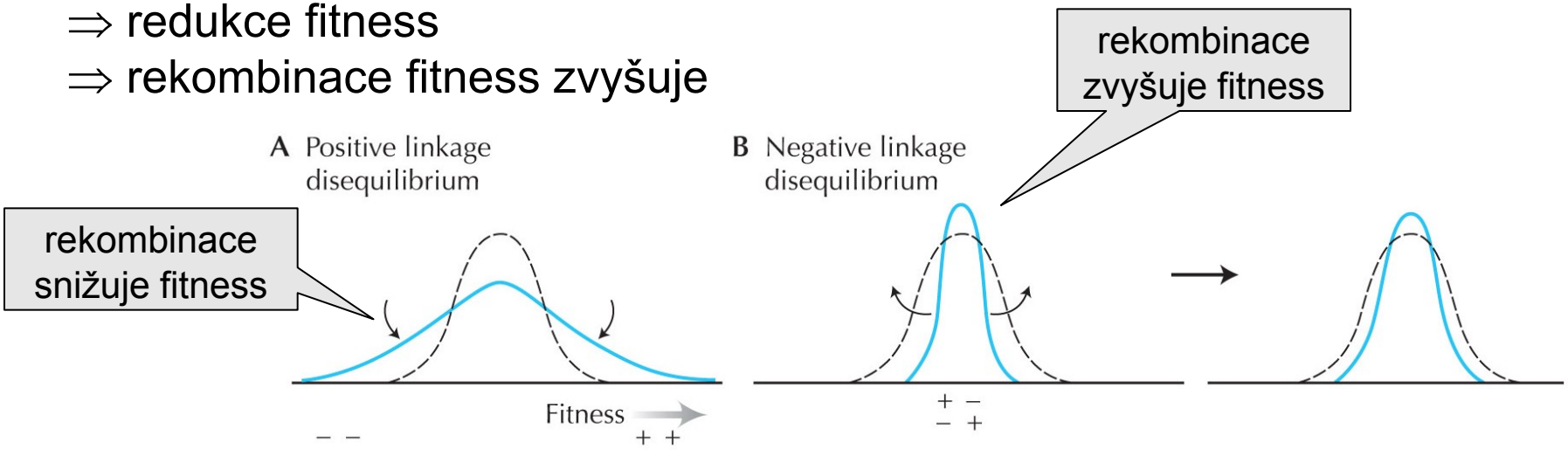
interakce mezi usměrňující selekcí a negativní LD

např. alely „+“ zvyšují fitness, „-“ snižují fitness

negativní LD: asociace +- nebo -+

⇒ redukce fitness

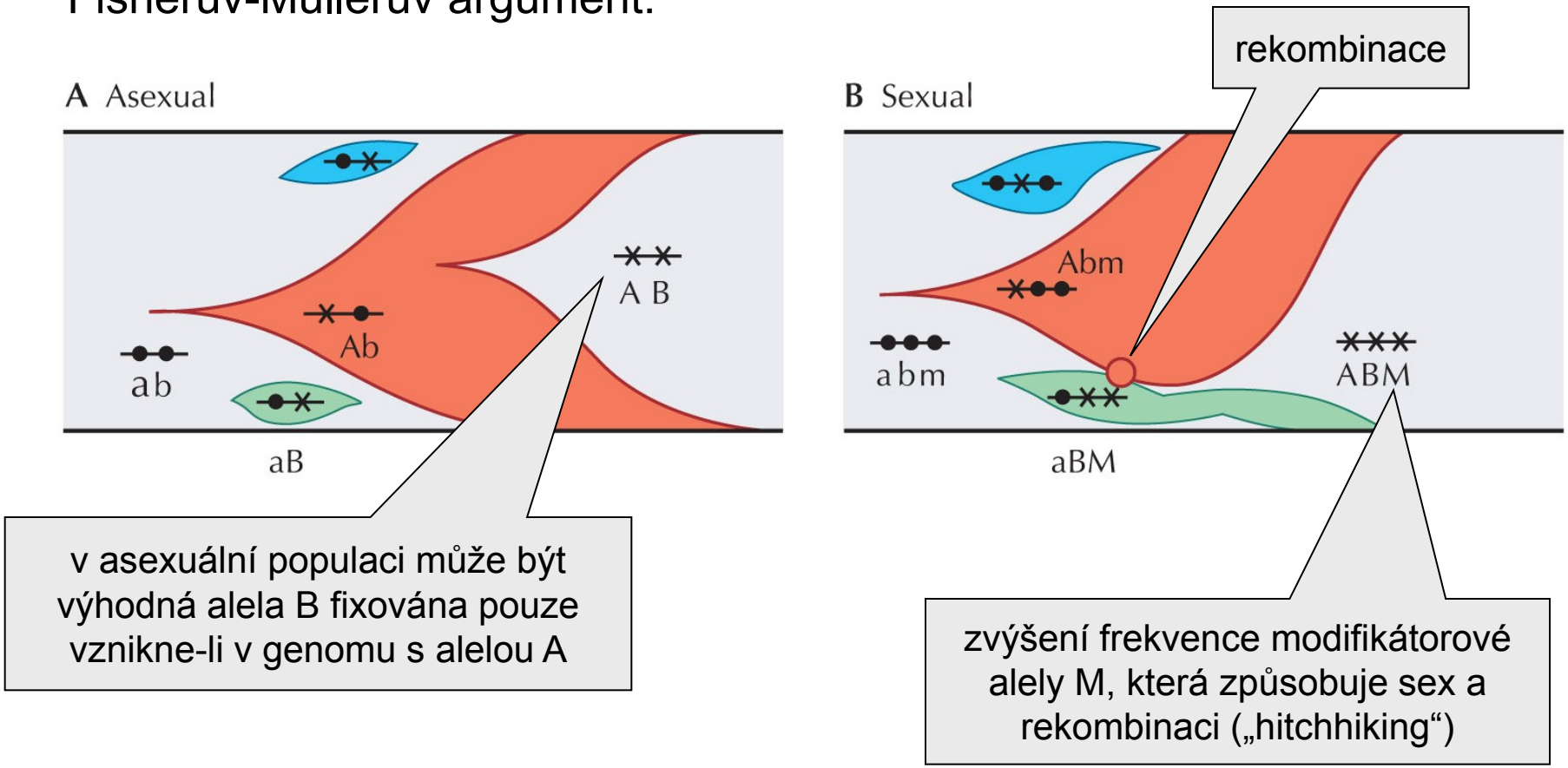
⇒ rekombinace fitness zvyšuje



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:



# 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):

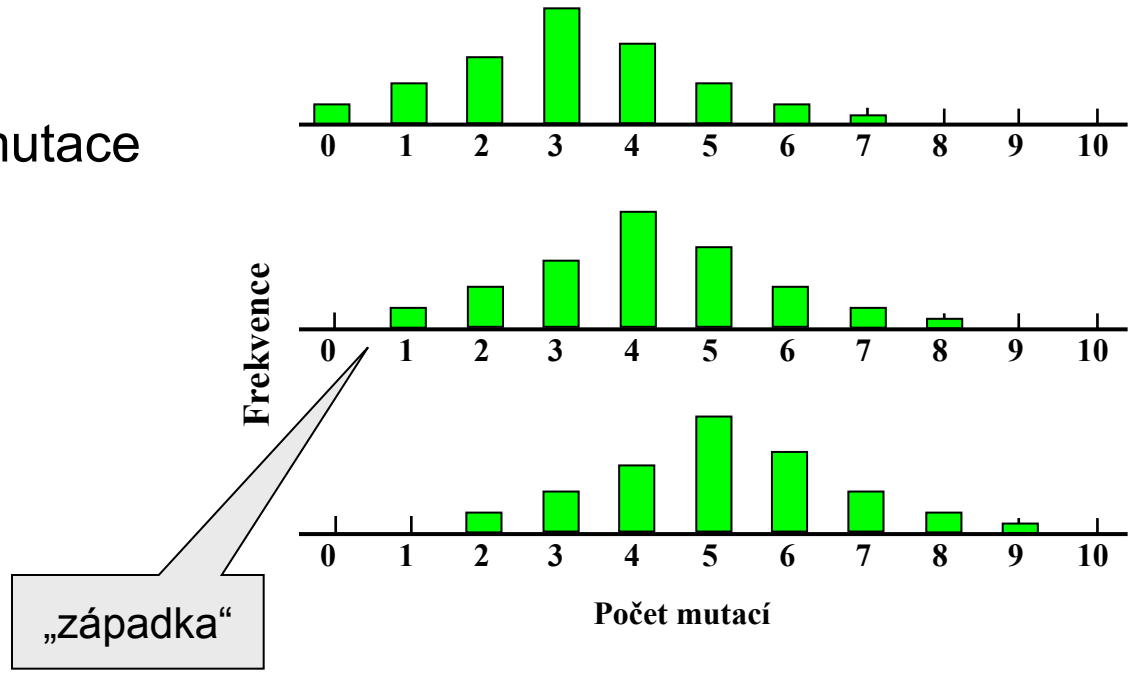
akumulace škodlivých mutací

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 $\rightarrow$ růst přes noc

opakování $\Rightarrow$ opakovaný drift, celkem 1700 generací

srovnání s volně žijícím kmenem

$\rightarrow$ 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

$\rightarrow$ ve všech případech rRNA endosymbiontů o 15 až 25% *méně* stabilní

## Kondrashovův model:

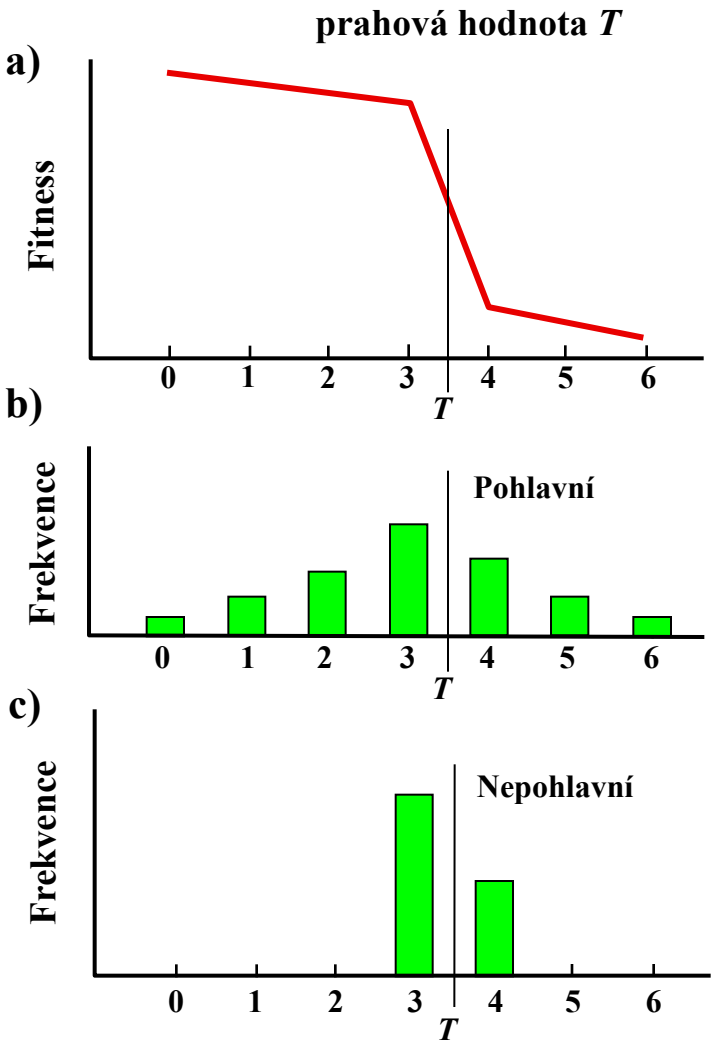
Alexey S. Kondrashov (1988)

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

deterministický proces

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

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



# Proměnlivé prostředí

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

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

analogie s koupí losu

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

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

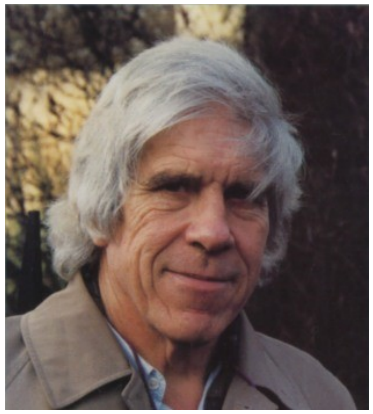
kompetice mezi sourozenci → na lokalitě se může udržet více potomků sexuálních rodičů, protože asexuální potomstvo kompetuje intenzivněji

problém: modely omezené pouze na organismy s vysokou fekunditou

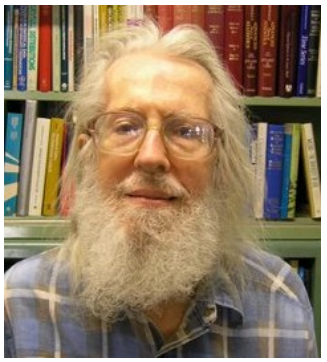
## Hypotéza Červené královny:

William D. Hamilton

základem hypotéza Červené královny (Leigh Van Valen)



W.D. Hamilton



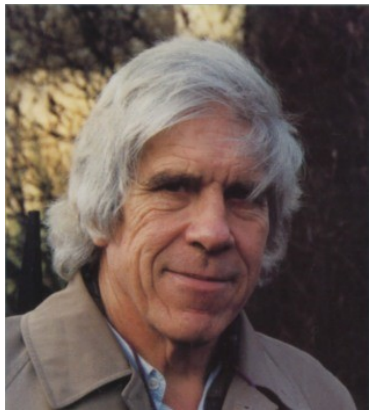
L. Van Valen

# Hypotéza Červené královny:

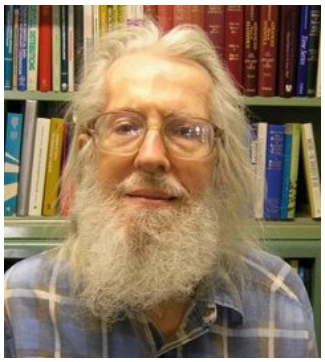
William D. Hamilton

základem hypotéza Červené královny (Leigh Van Valen)

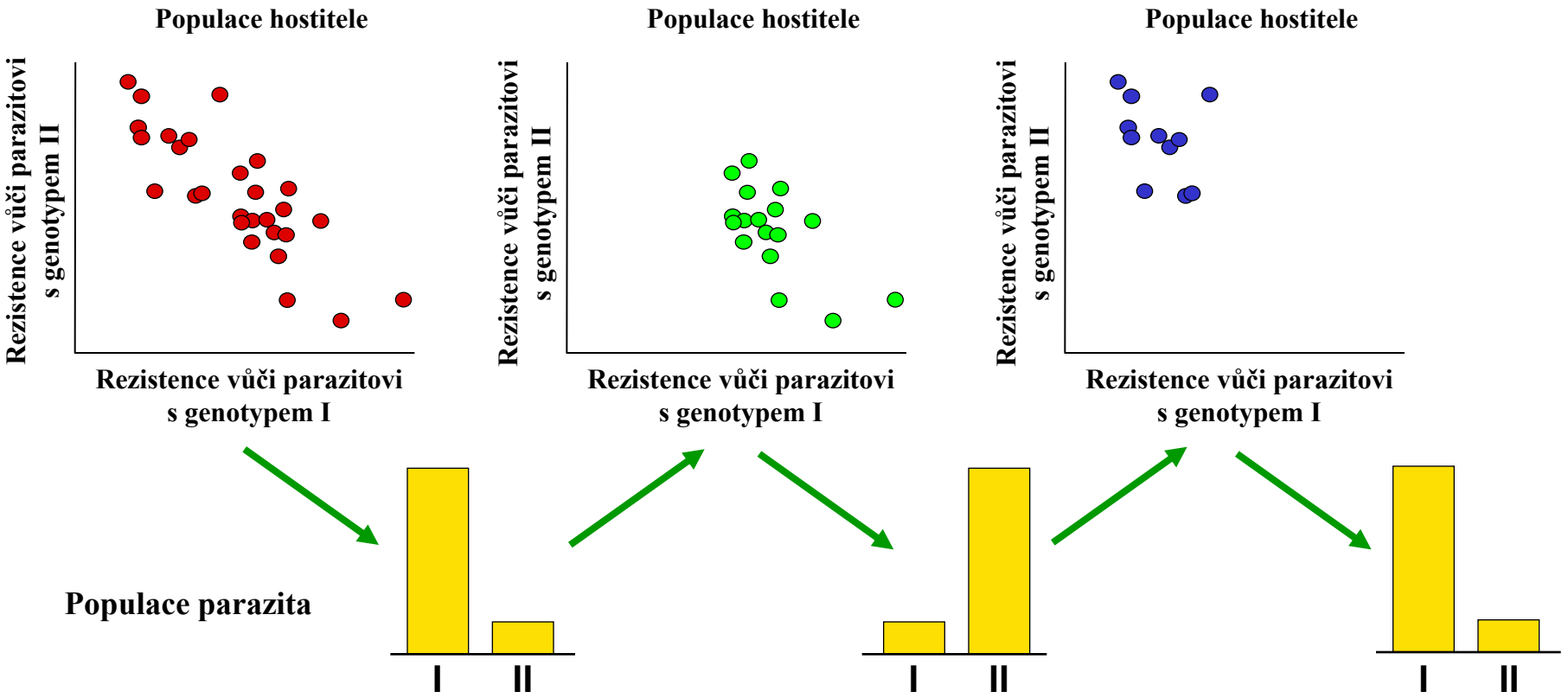
cykly fitness a cykly genových frekvencí



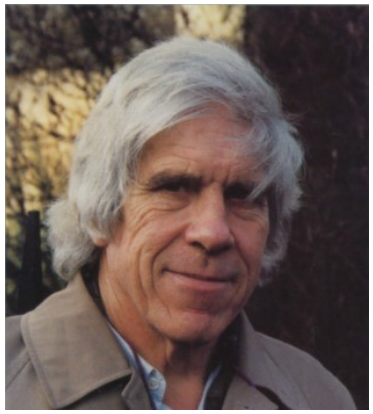
W.D. Hamilton



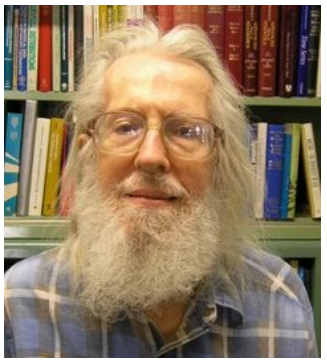
L. Van Valen



## Hypotéza Červené královny:



W.D. Hamilton



L. Van Valen

William D. Hamilton

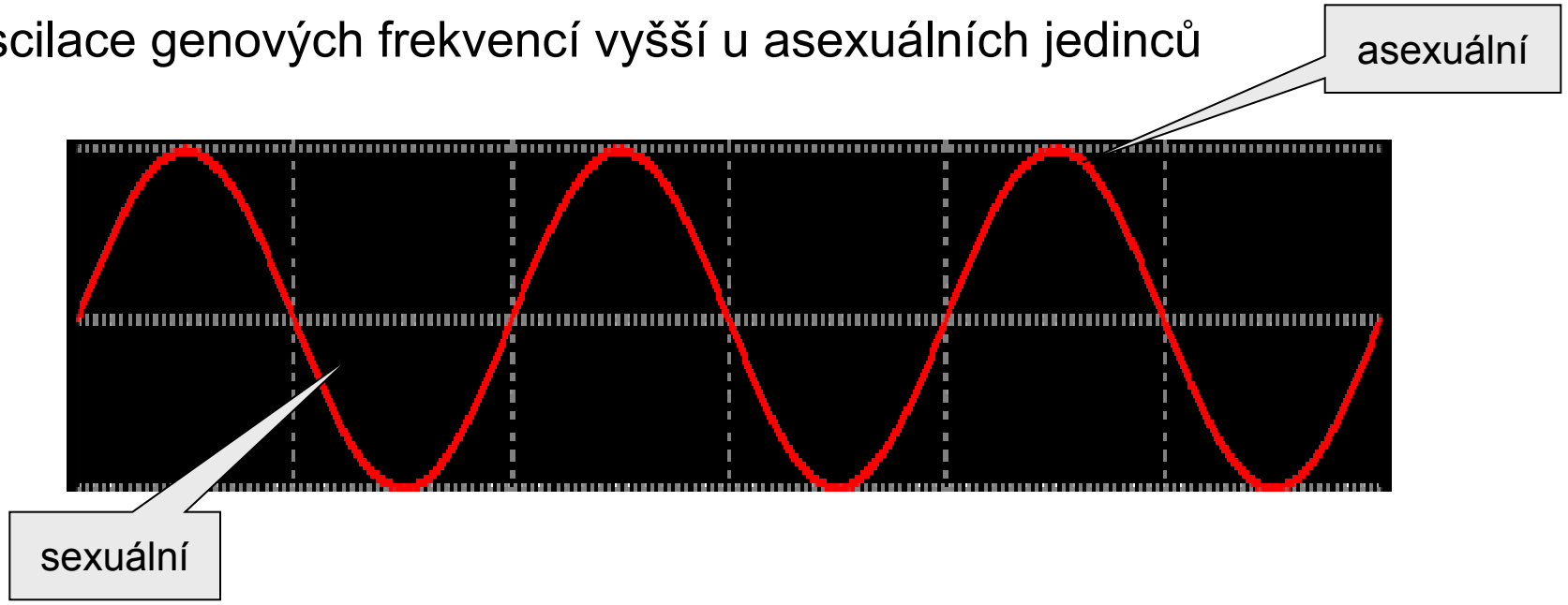
základem hypotéza Červené královny (Leigh Van Valen)

cykly fitness a cykly genových frekvencí

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

multilokusový vztah „gene-for-gene“

oscilace genových frekvencí vyšší u asexuálních jedinců



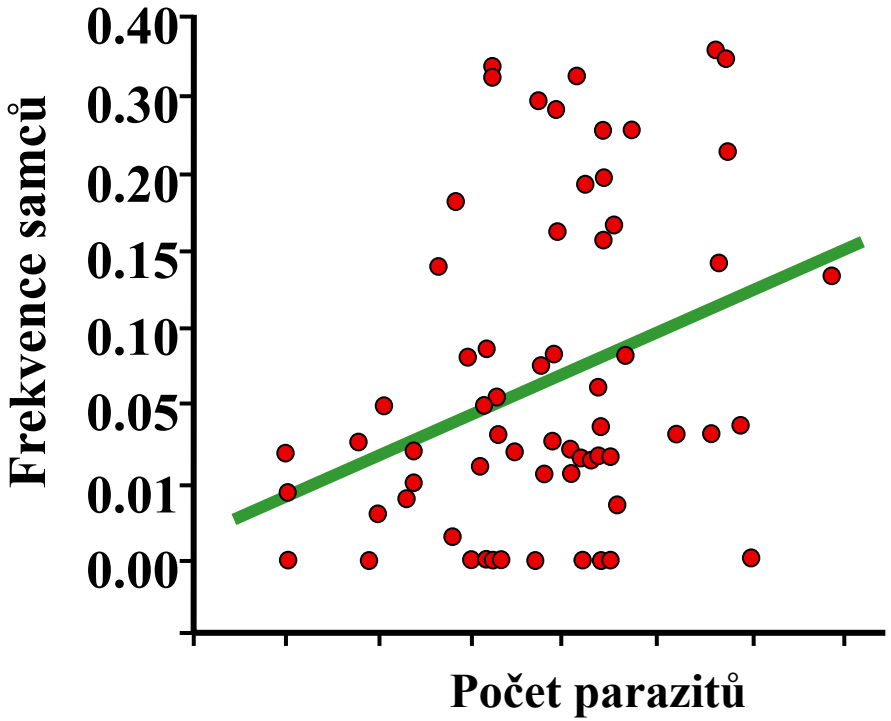
předpoklad modelu: u heterogonních organismů (střídání sexuálního a asexuálního rozmnožování) sexualita častější při zvýšení parazitace

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

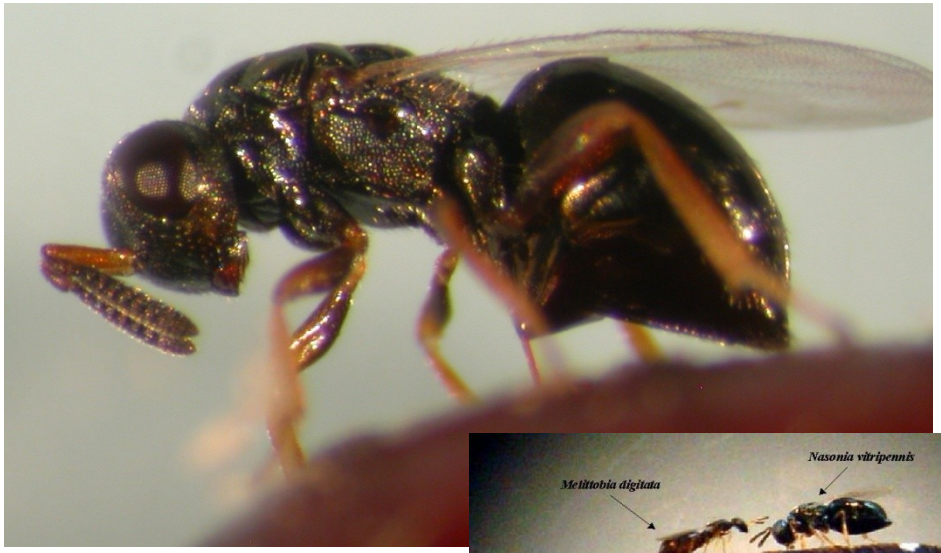
podmínka platnosti Fisherova argumentu:

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

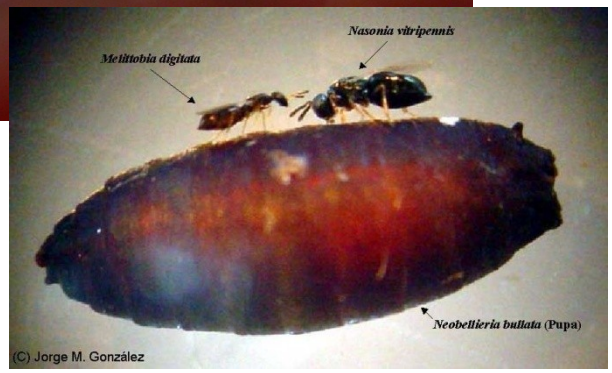
# Místní rozmnožovací kompetice:

parazitické vosy (např. *Nasonia vitripennis*)

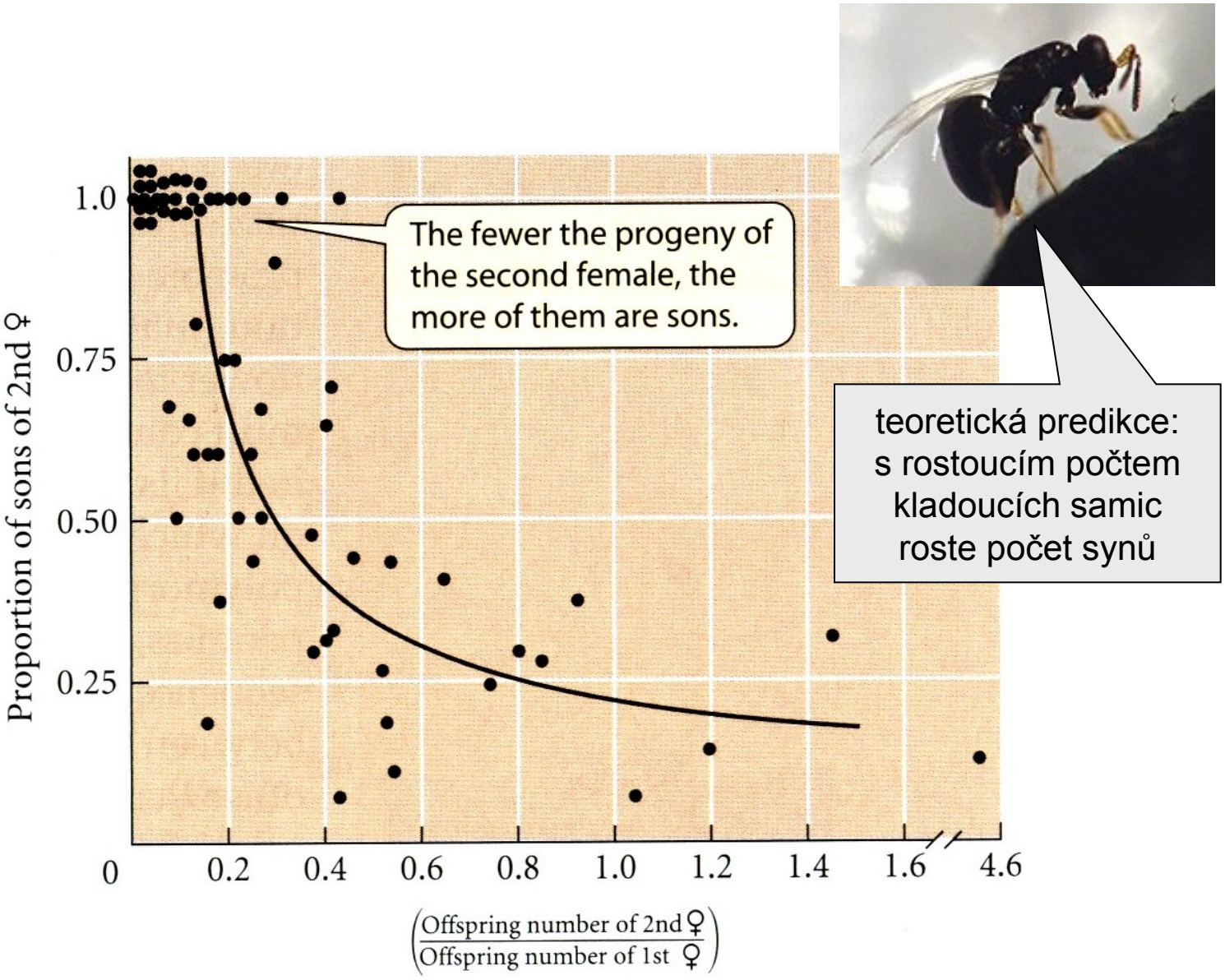
roztoči *Adactylidium*, *Pyemotes ventricosus*, *Acarophenax tribolii*



*Nasonia vitripennis*



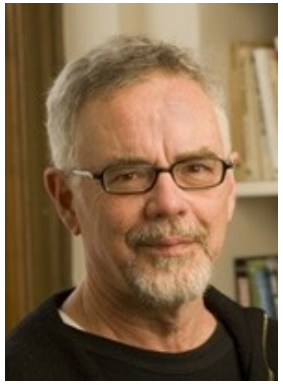
*Pyemotes ventricosus*






teoretická predikce:
s rostoucím počtem kladoucích samic roste počet synů

# Triversova-Willardova hypotéza:



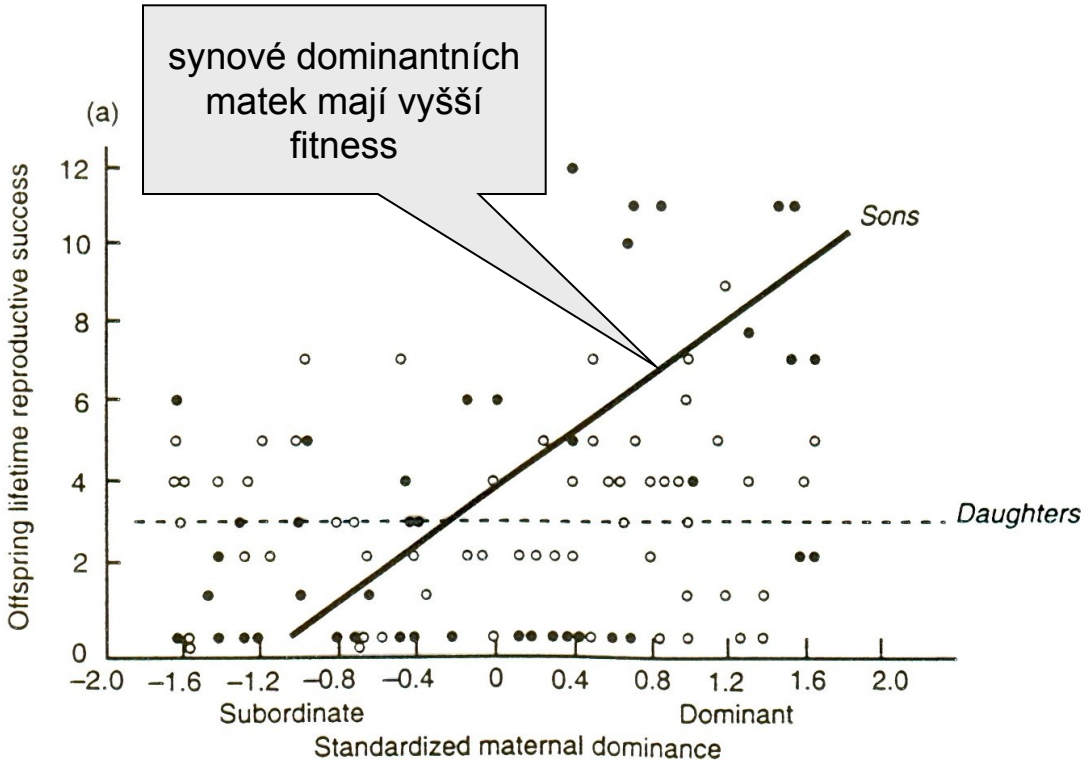
R.L. Trivers

D. Willard

## 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