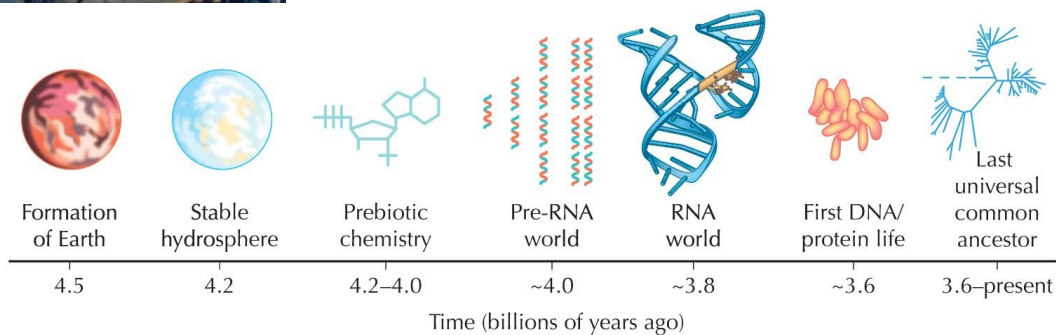
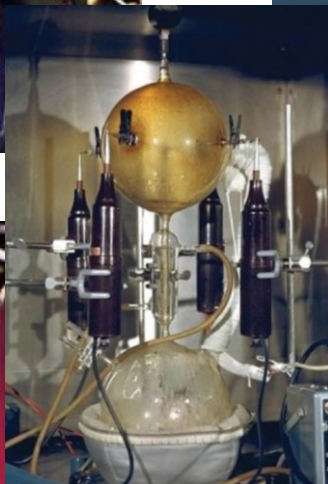
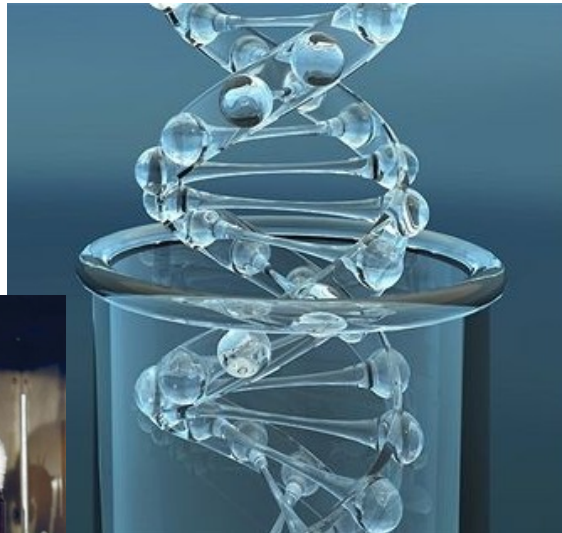
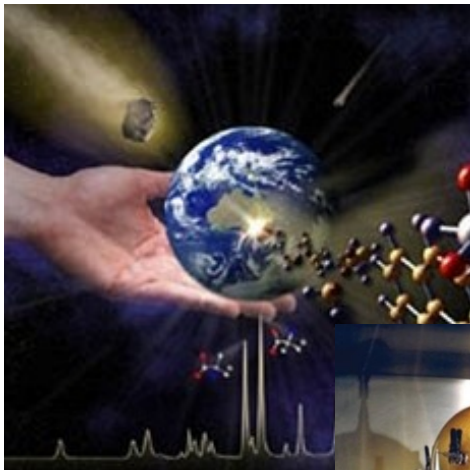


VZNIK ŽIVOTA NA ZEMI



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
(podobně Edward Trifonov: replikace s variací)

celkem víc než 100 definic!

J. Špaček: Vesmír 97, 2018:
nelze vést ostrou hranici
mezi živým a neživým

Život je jen koncept

Život je uměle vytvořená kategorie. Snažit se dělit systémy na živé a neživé nemá jiné než kulturně-historické opodstatnění a snaha o vytvoření všeobecně přijatelné definice života je předem odsouzená k nezdaru kvůli nemožnosti formulace teorie života.

text JAN ŠPAČEK

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



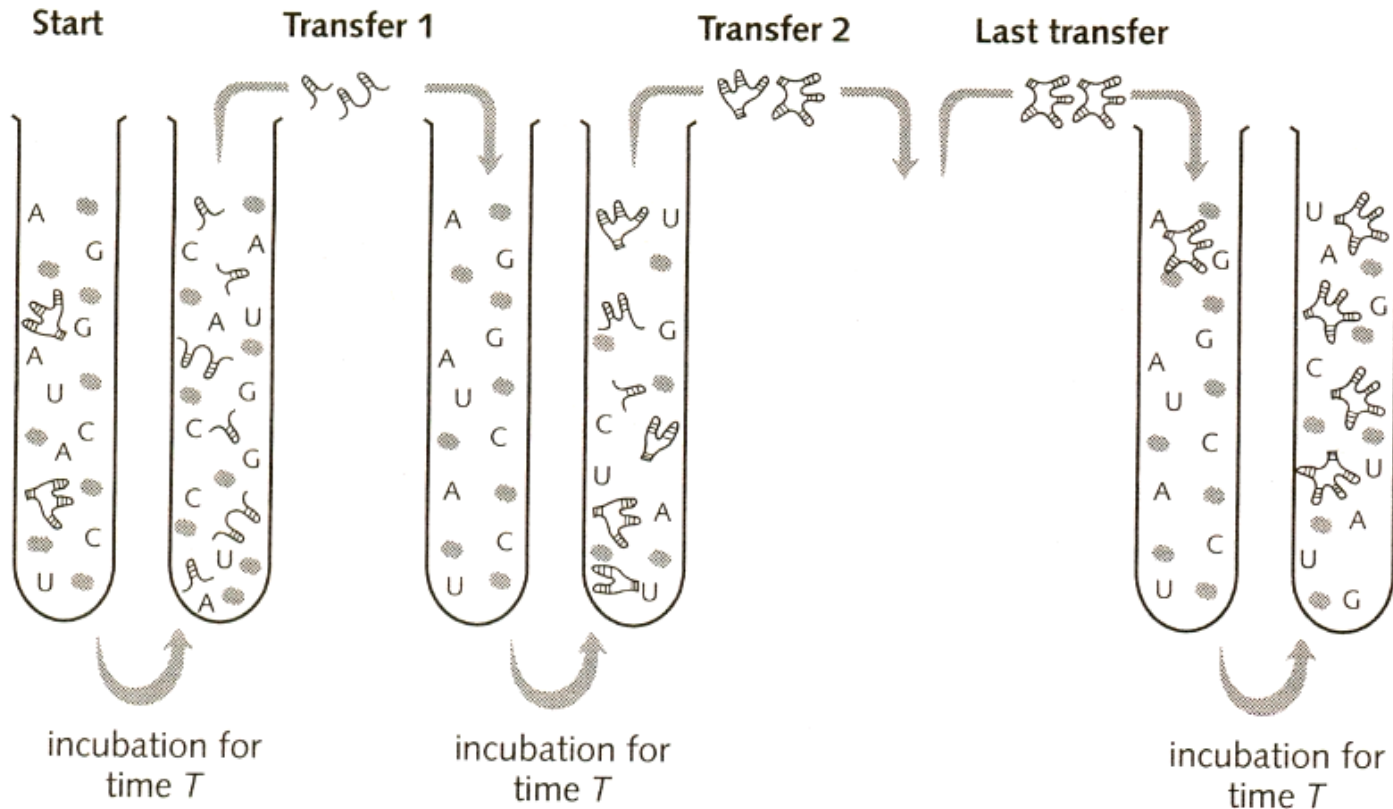
Evoluce ve zkumavce:

Sol Spiegelman et al. (1965):

RNA (templát ~ 4500 bp) a replikáza bakteriofága Q β ,
+ nukleotidy



Sol Spiegelman



⇒ evoluce → „Spiegelmanovo monstrum“:

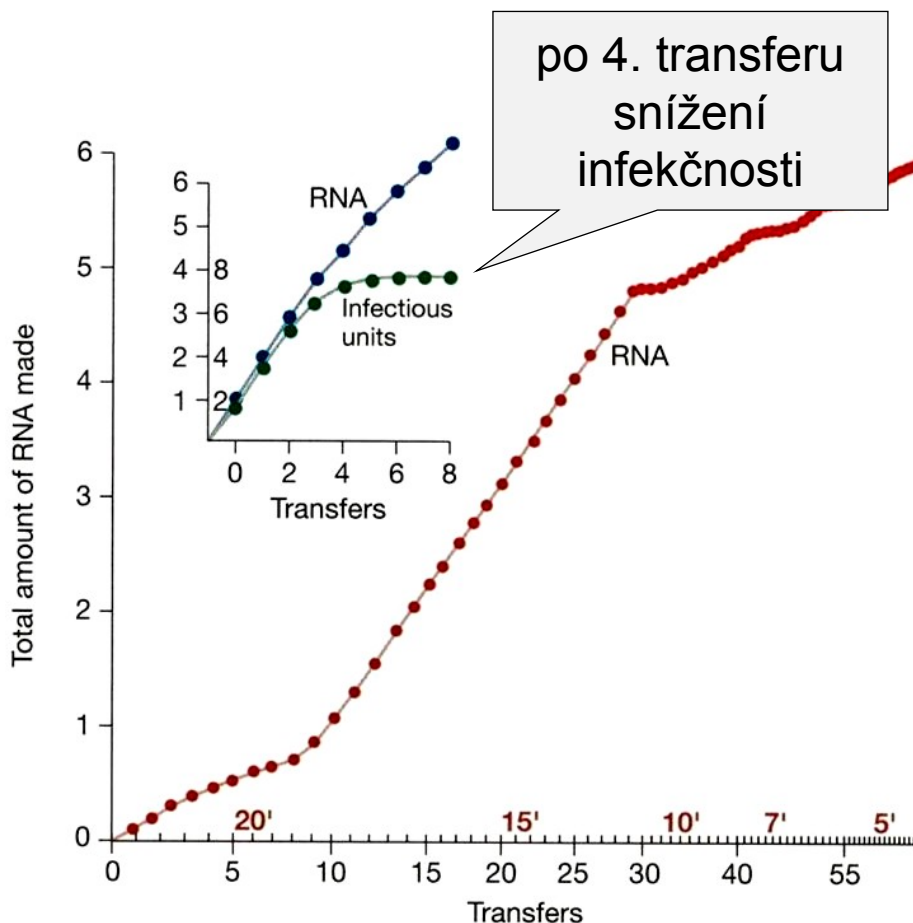
→ zmenšení velikosti po 74. transferu na 218 bp \approx 5% velikost původní RNA*) ⇒ zvýšení rychlosti replikace

→ snížení schopnosti infikovat bakterii *E. coli*

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

Sumper a Luce (1975):

vznik „Spiegelmanova monstra“ i bez přítomnosti templátu (jen RNA báze a Q β replikáza) \times později kritika, šlo o kontaminaci environmentální RNA



Tyto experimenty ale nevysvětlují vznik života (dodán enzym)

VZNIK ŽIVOTA

Stáří Sluneční soustavy: 4,5682 mld. let

stáří primordiální Země: $4,54 \pm 0,04$ mld.

Měsíc: různé odhady, nejstarší 4,5 mld. → po srážce Země s planetou Theiou

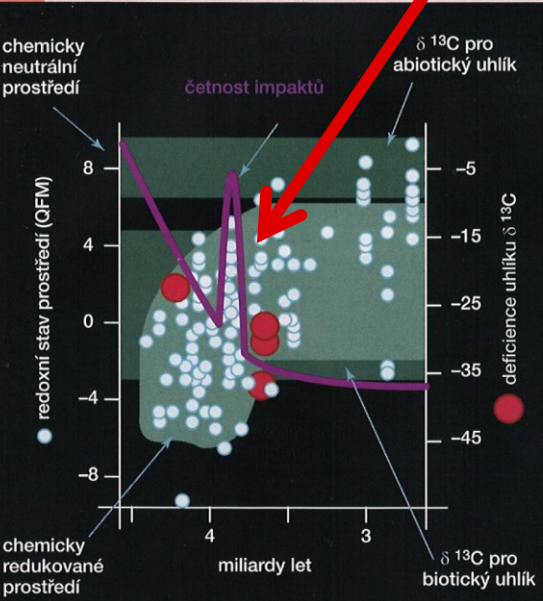
*) (objem zhruba Marsu, 10 % hmotnosti Země)

4,1–3,8 mld.: Pozdní velké bombardování

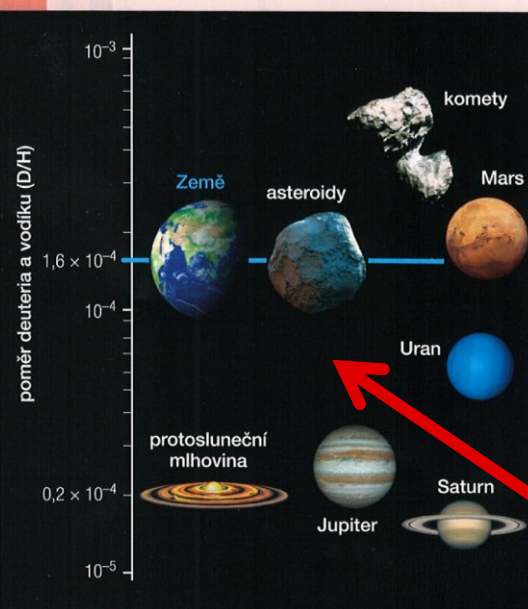


voda na Zemi má stejné složení jako na asteroidech!

A chemický typ prostředí, četnost impaktů a původ uhlíku ve fosilních nálezích



B poměr deuteria a vodíku odhaluje původ zemské vody



VZNIK ŽIVOTA

dolní limit: nejstarší horniny
rula v Great Slave Lake (Kanada) – 4 mld.
krystaly zirkonu (Austrálie) – 4,3 mld.
některé meteority – 4,5 mld.
konec bombardování Země – ~4 mld.

horní limit: mikrofosilie, chemické fosilie
rohovec ve Warrawoona Group (Z Austrálie)
3,45 mld.: podobnost se současnými
stromatolity
... dnes zpochybňováno



prekambrické stromatolity
Siyeh Formation, Glacier Natl. Park



současné stromatolity
Shark Bay, Z Austrálie

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

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)

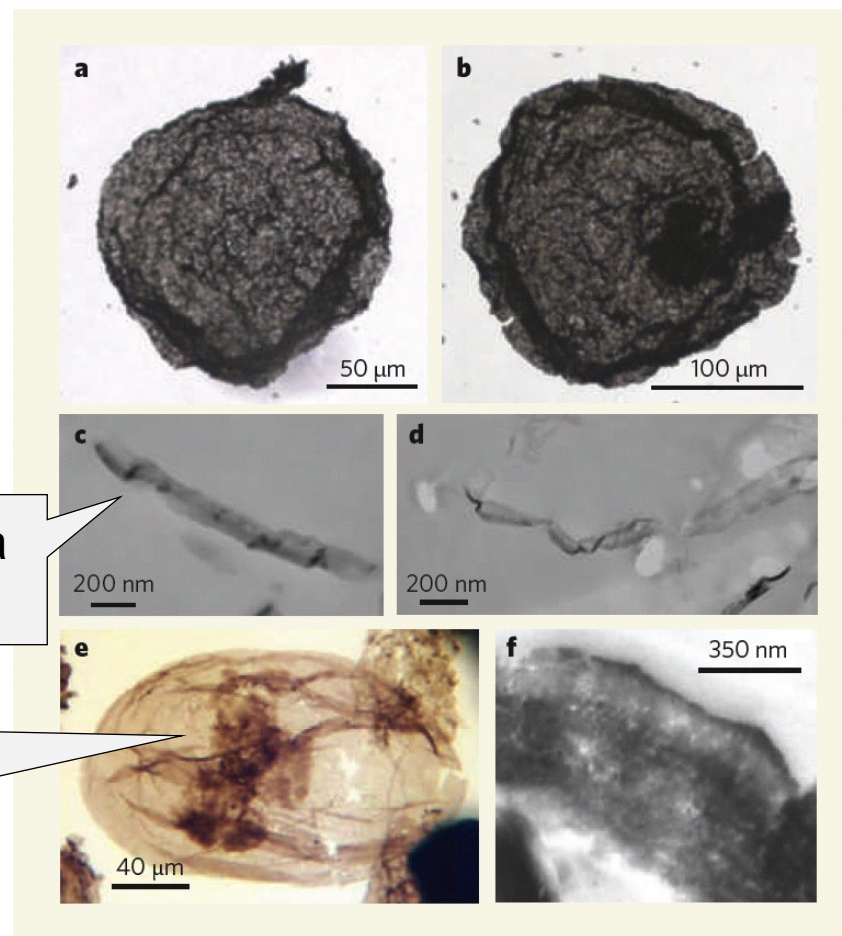
do té doby – 1,8 mld.

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 + H₂O + UV, elektřina → alanin

formaldehyd + NaOH → cukry

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

organické látky	anorganické látky	rozdíl
<p>metan</p>	<p>silan</p>	Fyzikální a chemické vlastnosti obou látek jsou velice podobné. Rozdíl je v tomto případě v přítomnosti uhlíku.
<p>močovina</p>	<p>kyselina uhličitá</p>	Obě sloučeniny obsahují uhlík. Močovina se v přírodě převážně vyskytuje jako produkt metabolismu organismů. Kyselina uhličitá vzniká rozpuštěním oxidu uhličitého ve vodě. Organická látka je v tomto případě produktem metabolismu organismů.
<p>tris-bipyridin-ruthenium(II)chlorid</p>	<p>uhličitan vápenatý</p>	Organometalický komplex tris-bipyridin-ruthenium(II) chlorid je sůl, která se v přírodě nevyskytuje. Uhličitan vápenatý se v přírodě vyskytuje jako výsledek metabolismu organismů.
<p>benzo(a)pyren</p>	<p>grafen</p>	Polyaromatické uhlovodíky jsou tvořeny kondenzovanými aromatickými uhlíkovými kruhy, přičemž na vnějších uhlících jsou navázány vodíky. Stejný popis je možné použít pro grafen. Rozdíl je pouze ve velikosti – větší molekuly jsou anorganické.
<p>teflon</p>	<p>polymery cínu a germania</p>	Důležitou vlastností organických látek je schopnost vytvářet polymery. Polymery je možné ale vytvářet i z jiných látek (cín a germanium jsou uvedeny jako méně známé příklady). „Organičnost“ polymerů není odvozena od celkového obsahu uhlíku nebo náročnosti laboratorní přípravy.

„Není žádných podstatných rozdílů mezi sloučeninami organickými a anorganickými.“
(A. Kekulé, pol. 19. stol.)

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

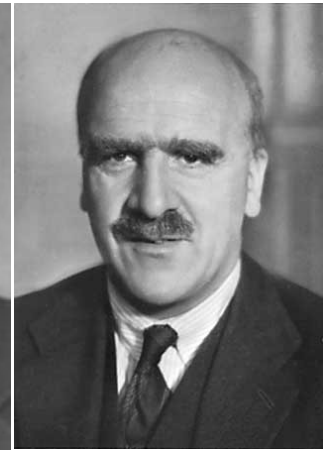
→ 10-15 % uhlíku ve formě organických sloučenin

2 % uhlíku → aminokyseliny, lipidy, cukry

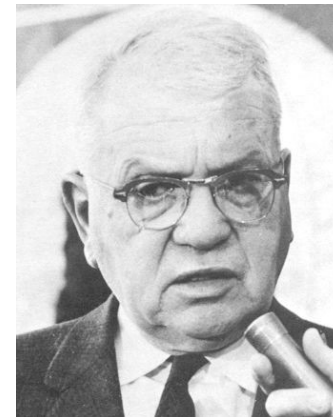
stavební součásti nukleových kyselin



A.I. Oparin



J.B.S. Haldane



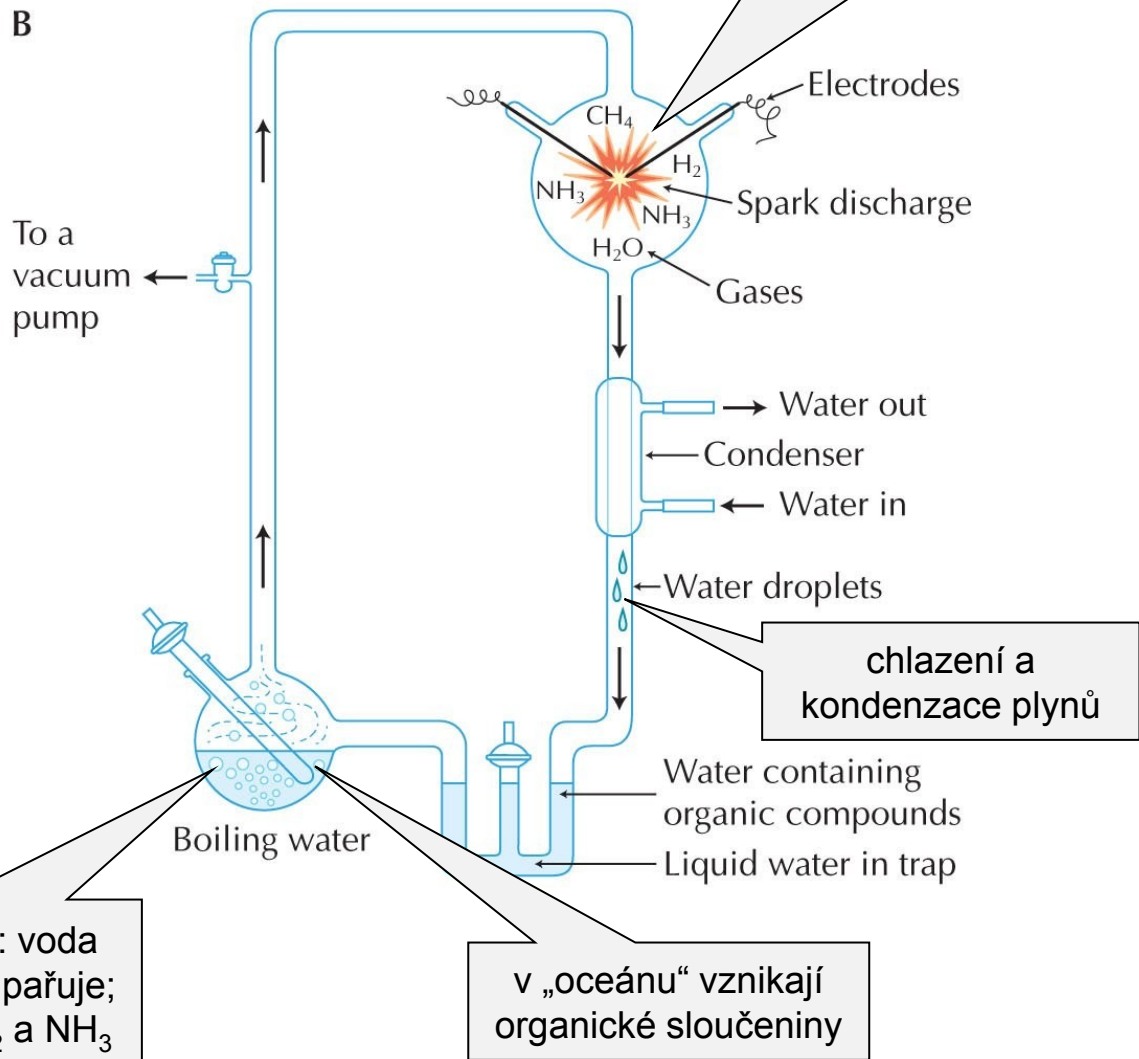
H.C. Urey



S.L. Miller



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



Problémy:

podle současných poznatků tehdejší atmosféra méně redukující:

CO_2 , N_2 , H_2O a další \Rightarrow výsledkem reakcí mnohem méně molekul

fosfor v přírodě vzácný

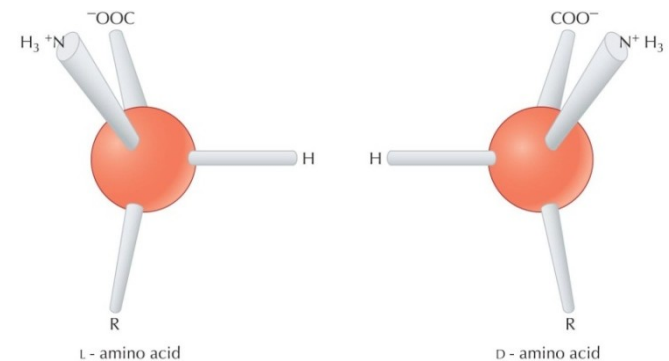
některé sloučeniny v minimálním množství

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



*) kvůli hydrolýze byla zřejmě voda pro vznikající replikující se molekuly toxická

Kde vznikl život?

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

alternativy:

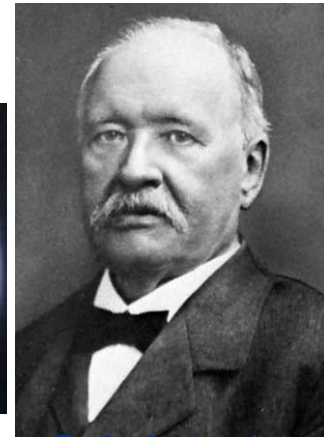
extraterestrický původ:

panspermie: Svante August Arrhenius

panspermie biologická a chemická – existence organických sloučenin ve vesmíru (komety, meteority, asteroidy): např. meteorit z Murchisonu (1969, Austrálie): 4,6 mld.; mnoho sloučenin jako v Millerově-Ureyho experimentu (+ shodné chemické složení vody, viz snímek 7)

bubliny: oblaka, mořská pěna

Thomas Gold (1970): život hluboko **pod zemí** – existence extremofilních archebakterií až 5 km pod povrchem



S. A. Arrhenius

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

Günter Wächtershäuser

místo Slunce tepelná energie

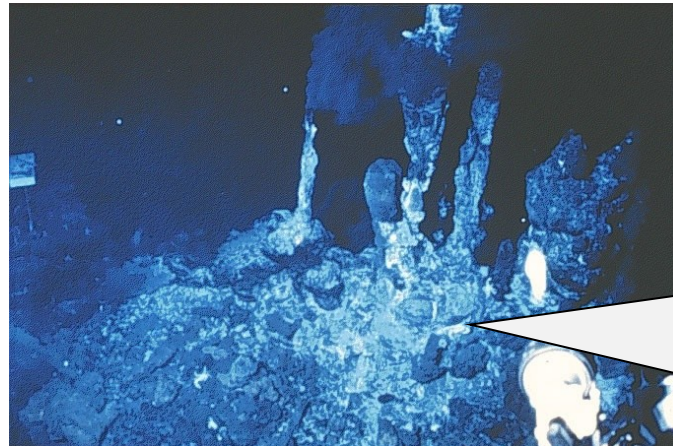
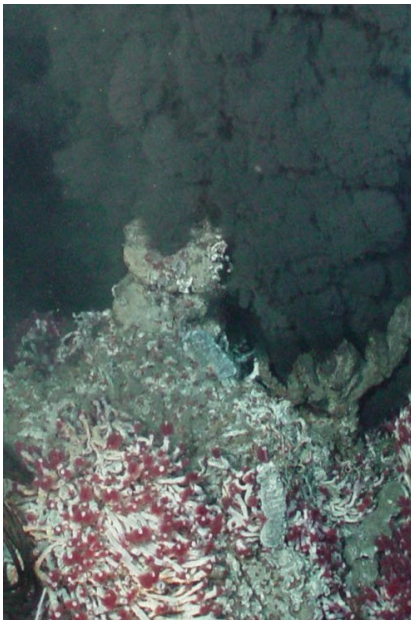
chemosyntéza: fixace uhlíku pomocí chemické energie

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^{*)}

^{*)} https://www.youtube.com/watch?v=K4IY3dlwZdl&ab_channel=annabalog

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:

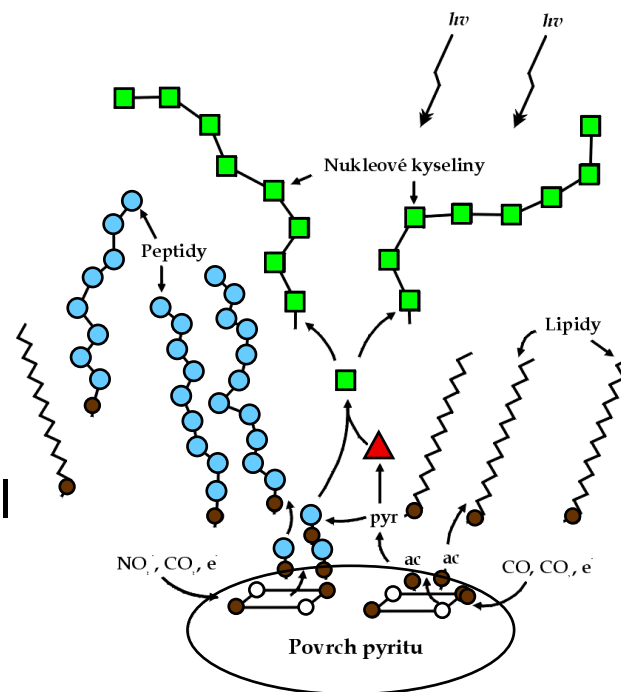
termodynamika: na povrchu nižší entropie

kinetika: vyšší pravděpodobnost srážky molekul

dodávání iontů do reakcí (ne jíl!)

vník lineárních lipidů

snadnější odstraňování molekul vody

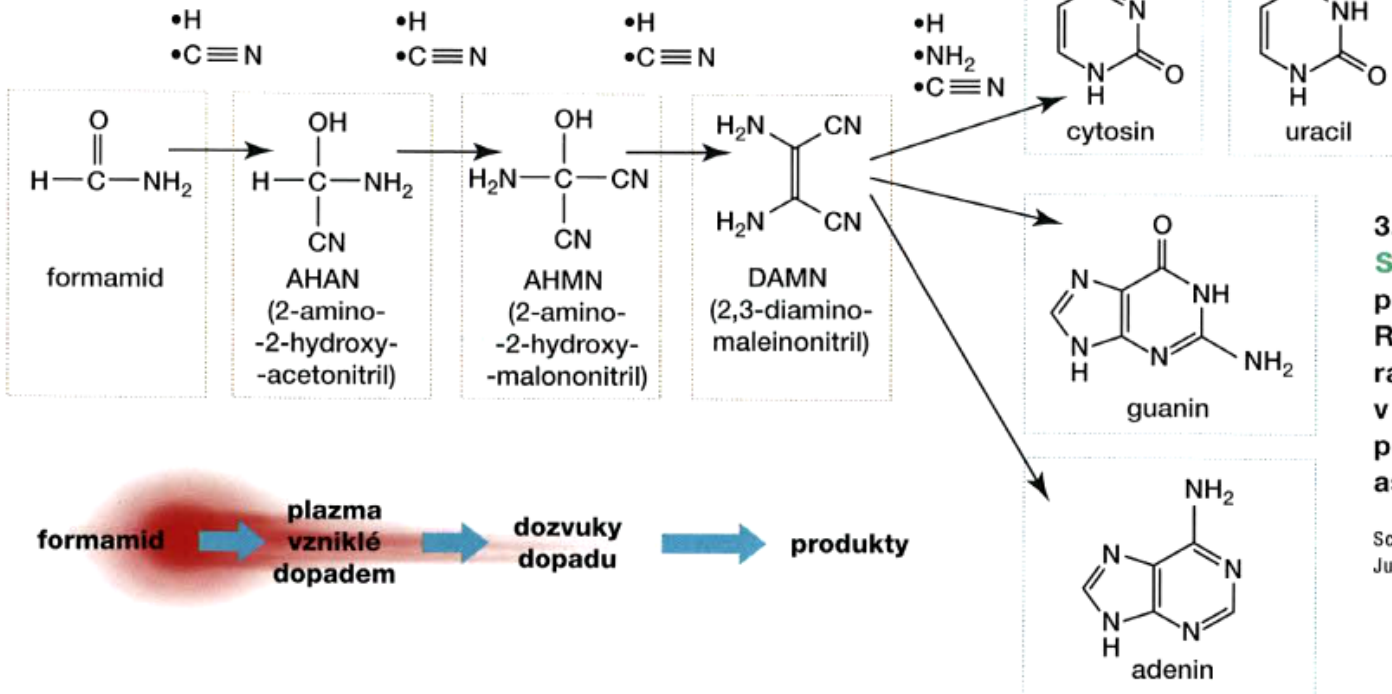


Judit E. Šponer et al.:
 Klíčová role **impaktů a sopek**

Preludium o sopkách, bombardování Země a formamidu

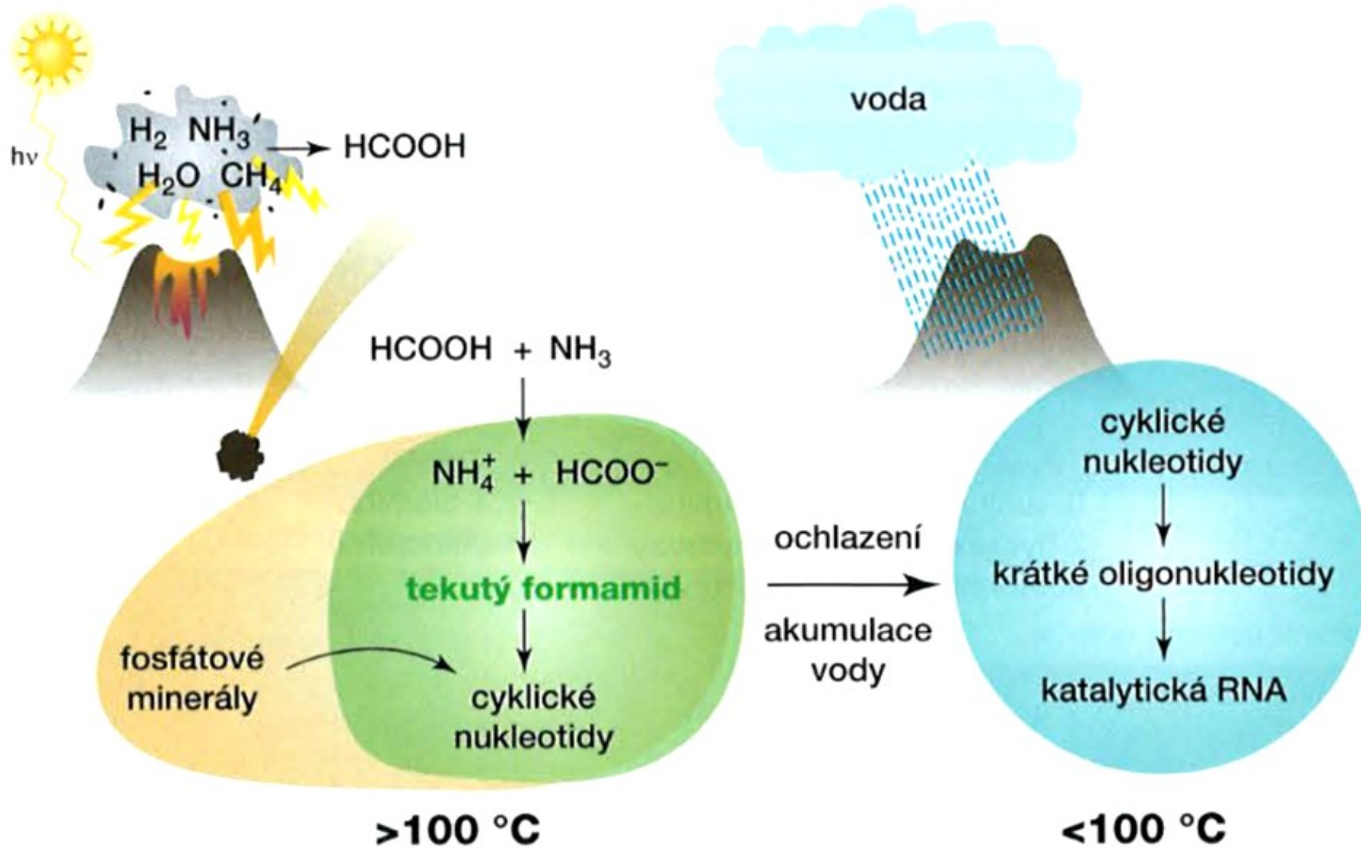
Při úvahách o vzniku života si vědci kladou celou řadu otázek, na něž dosud nelze jednoznačně odpovědět. Kde se formoval, jaké jsou jeho stavební kameny, jaká je chemická podstata prvotních živých struktur... Současné znalosti a výsledky chemických, biochemických, genetických i fyzikálních experimentů nabízejí širokou paletu představ.

text: EDUARD KEJNOVSKÝ, JIŘÍ ŠPONER, MARTIN FERUS, SVATOPLUK CÍVIŠ A JUDIT E. ŠPONER



**3. MECHANISMUS
 SYNTÉZY** všech čtyř bází
 přítomných v molekulách
 RNA z formamidu pomocí
 radikálové chemie
 v chladnoucím plazmatu
 při dopadu meteoritu či
 asteroidu.

Schéma Martin Ferus,
 Judit E. a Jiří Šponerovi



4. JEDEN (NE)VŠEDNÍ DEN na úpatí sopky na konci hadaika (někdy též prearchaikum, před 4,6 až 3,8 miliardy let). Po masivní erupci vzniká z kyseliny mravenčí a amoniaku formamid, který může nad teplotou bodu varu vody kondenzovat a vytvořit ideální podmínky pro vznik prekursorů molekul RNA, cyklických nukleotidů. Při poklesu teploty se chemická rovnováha skokově posune ve prospěch spontánní oligomerizace prvních RNA. Po přidání vody (například deště) první oligonukleotidy získají i schopnost „samoštěpení“, a tedy „změny sekvence“, a nastartují evoluci. Všechny znázorněné dílčí chemické kroky jsou experimentálně prokázány.

Vznik replikátorů – svět RNA

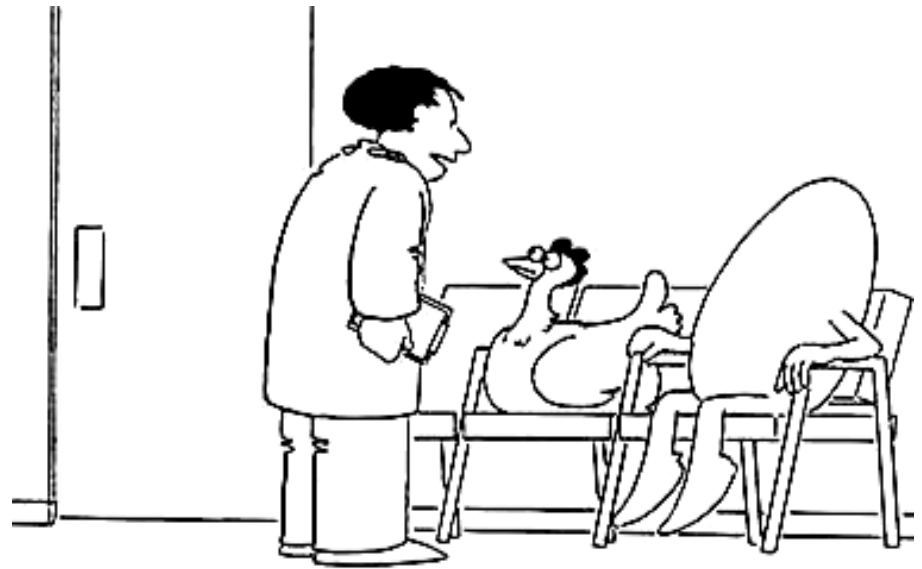
Experimenty Spiegelmana, Sumpera a dalších ukázaly, že na úrovni replikátorů funguje nejen dědičnost a mutace, ale i selekce
co se ale replikovalo?

proteiny

DNA

RNA

jiná látka



"Who was first?"

Chemical structure of DNA

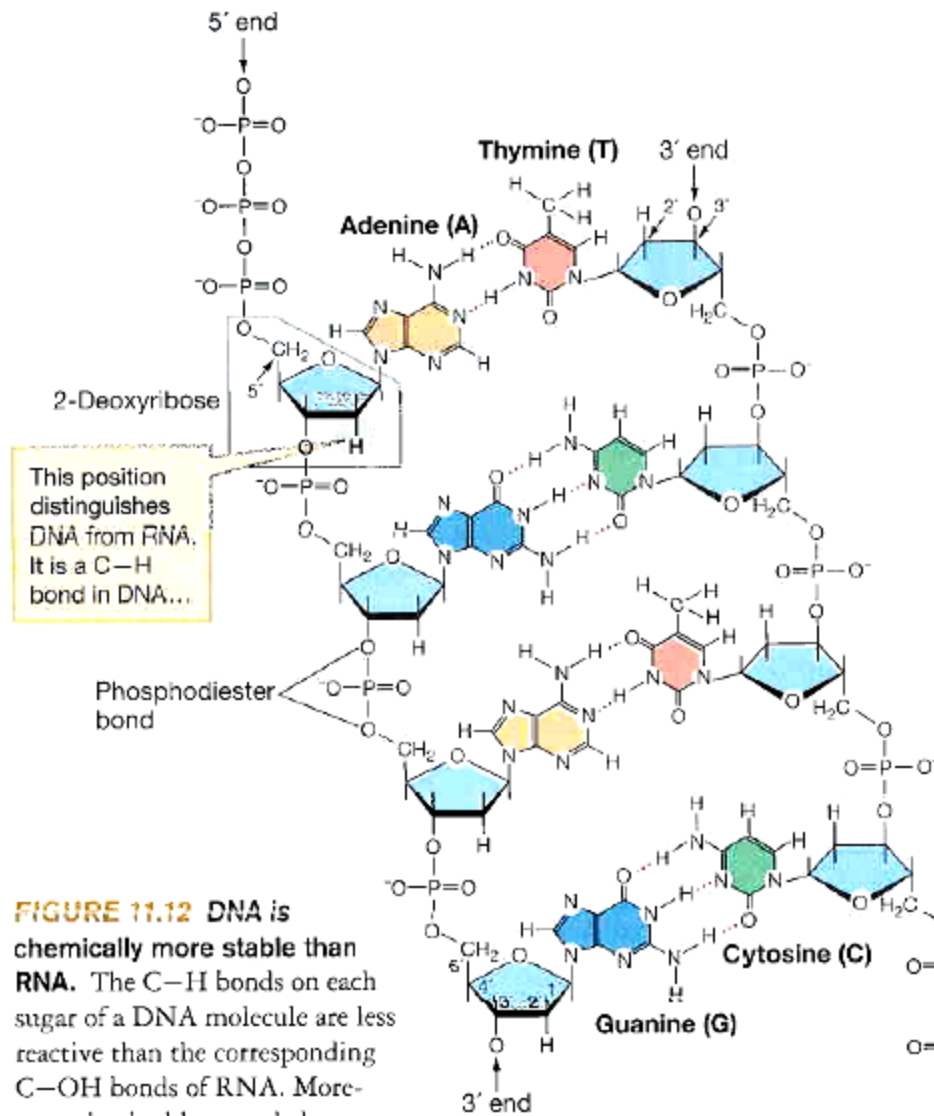
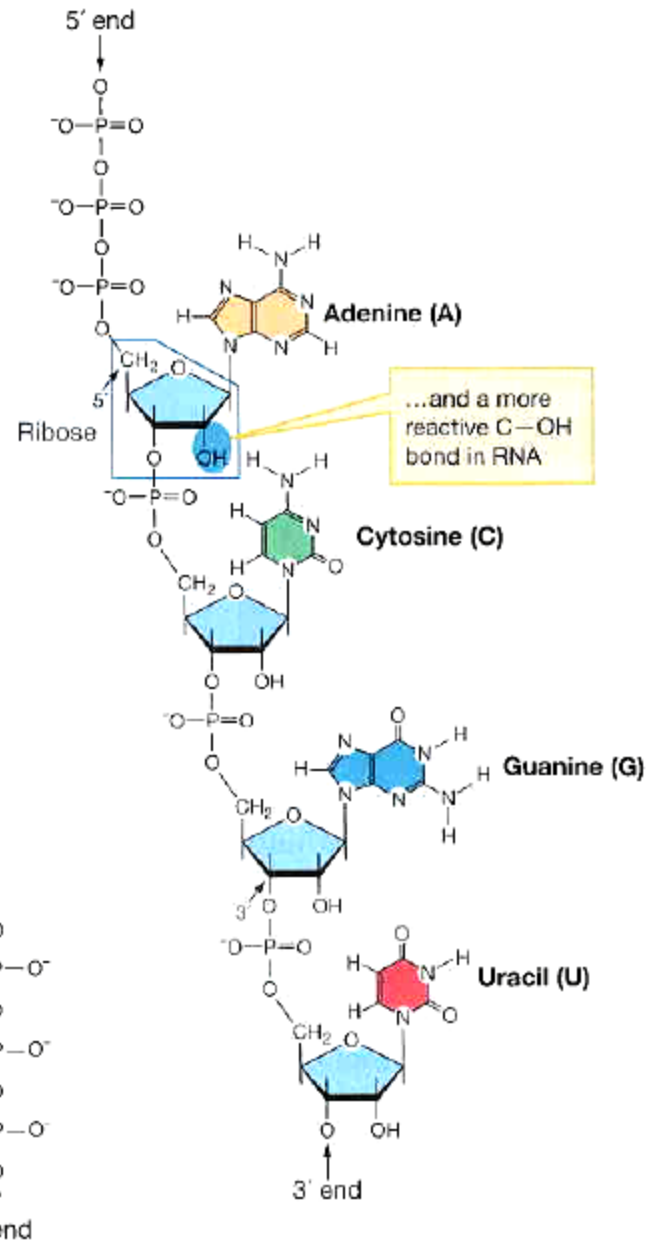


FIGURE 11.12 DNA is chemically more stable than RNA. The C—H bonds on each sugar of a DNA molecule are less reactive than the corresponding C—OH bonds of RNA. Moreover, the double-stranded structure of DNA protects the nucleic acid bases from chemical interactions with other molecules.

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

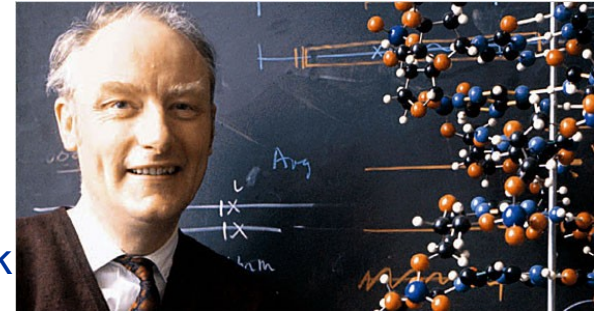
RNA

jiná látka

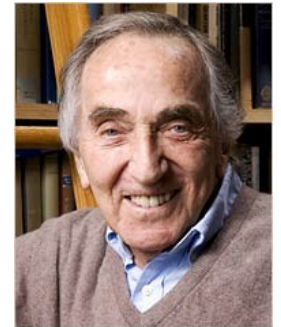
Francis Crick, Carl Woese, Leslie Orgel
(1967):

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)

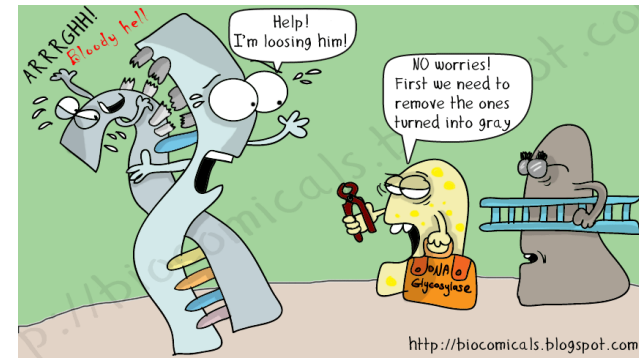
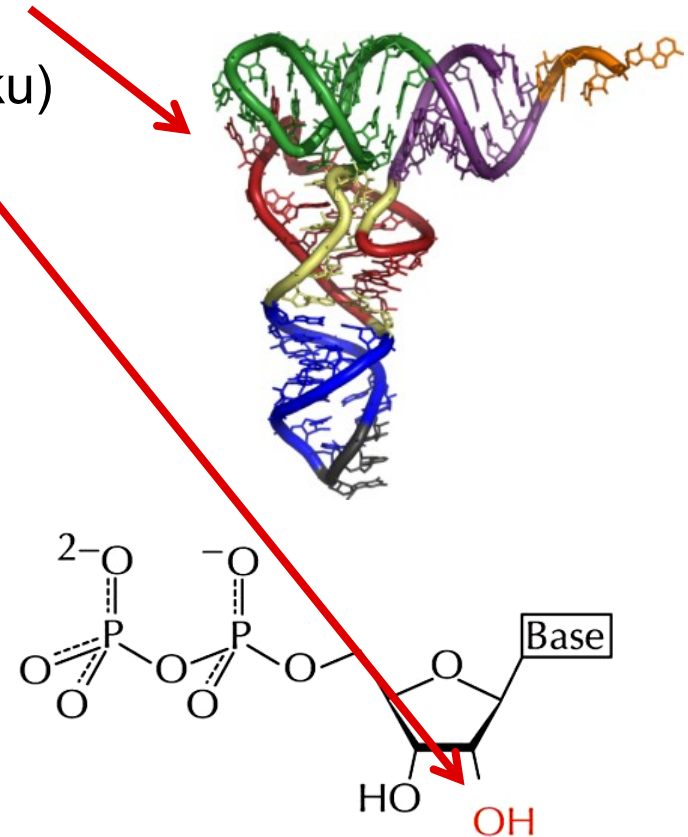


TABLE 4.3. Examples of modern RNA roles

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



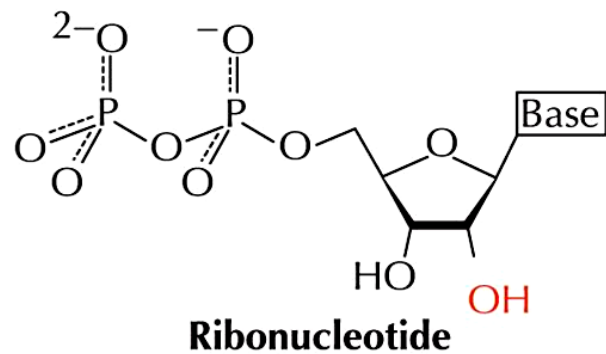
mnoho funkcí vzniklo velmi dávno
RNA jako „molekulární fosilie“

mnoho zásadních koenzymů, např. NAD^+ , flavinadenindinukleotid (FAD)
= deriváty ribonukleotidu

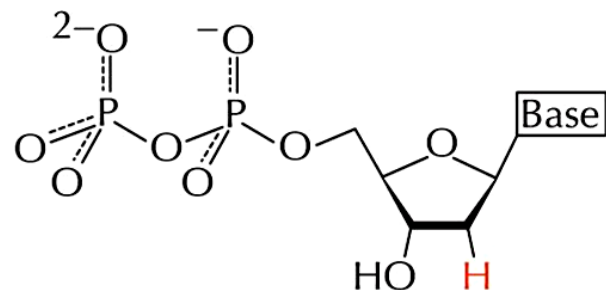
deoxyribonukleotidy vznikají z ribonukleotidů

při replikaci DNA používán RNA primer

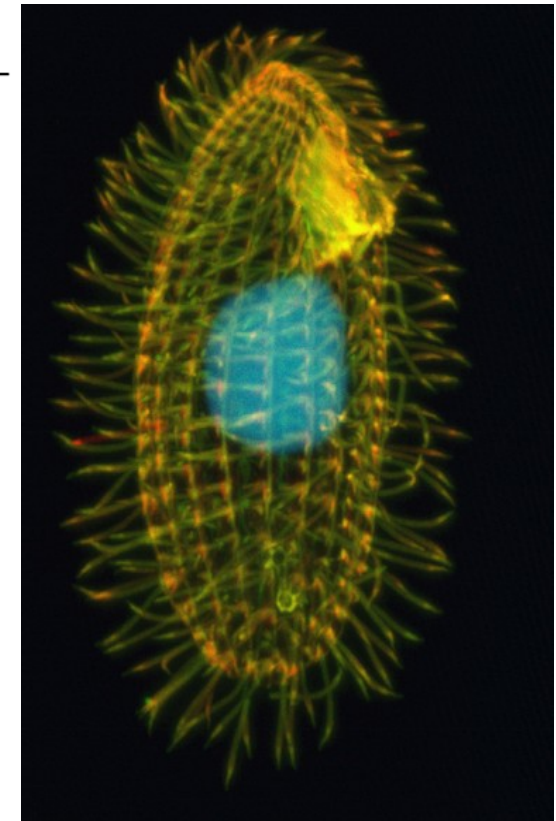
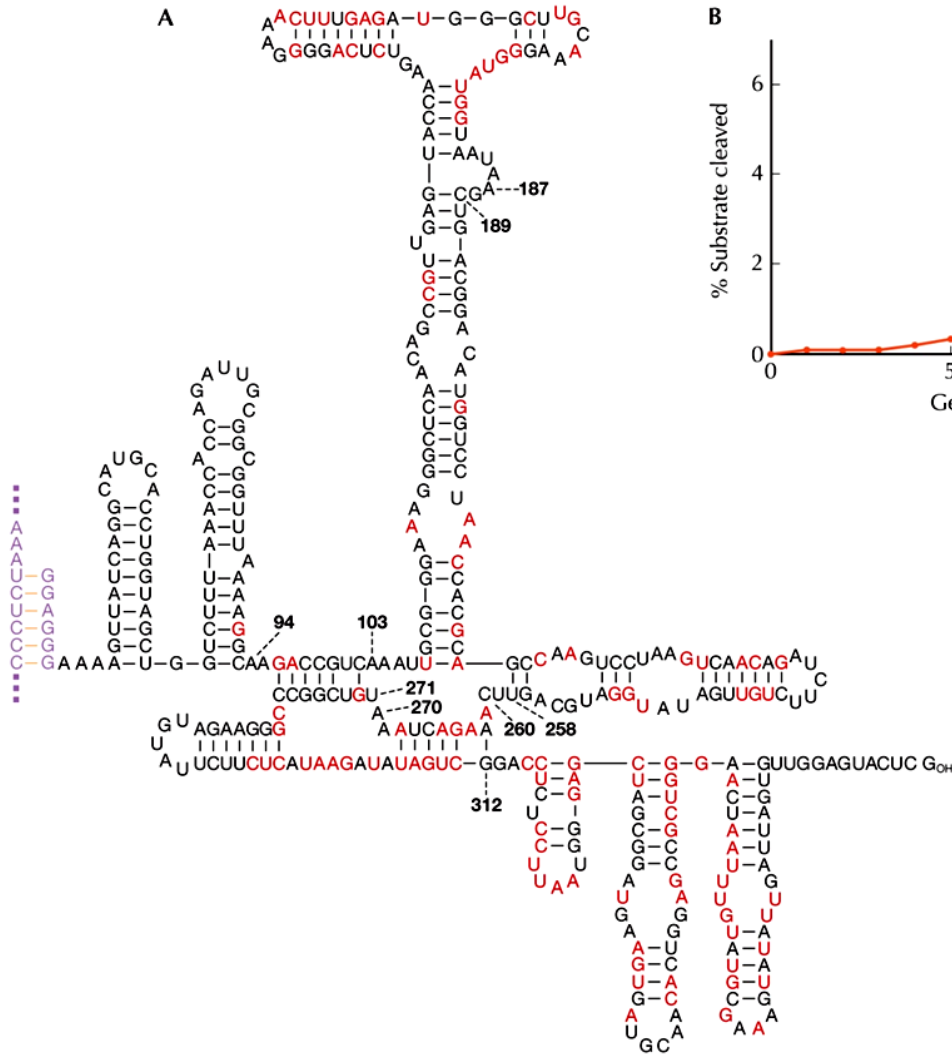
ATP = ribonukleotid



↓ Ribonucleotide reductase

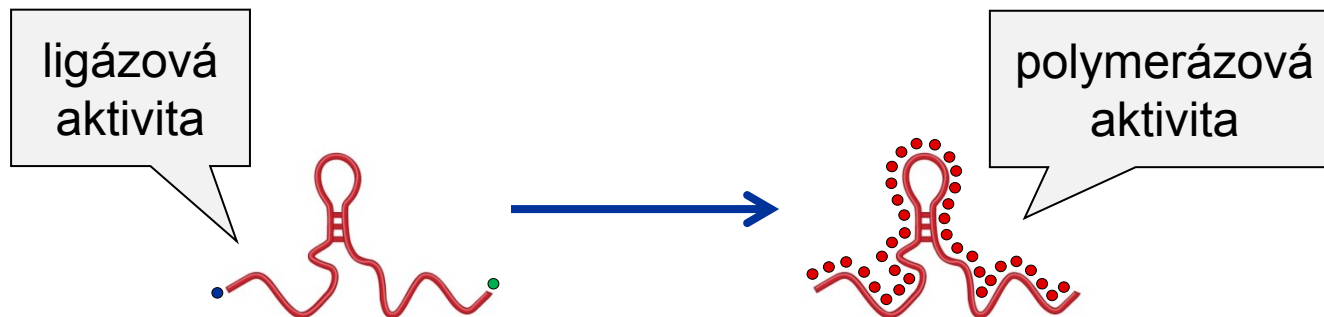
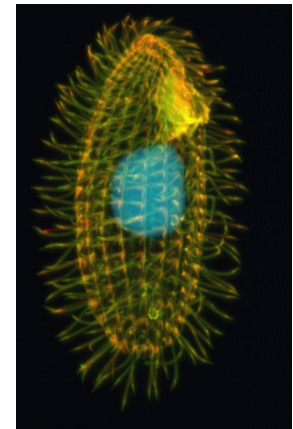
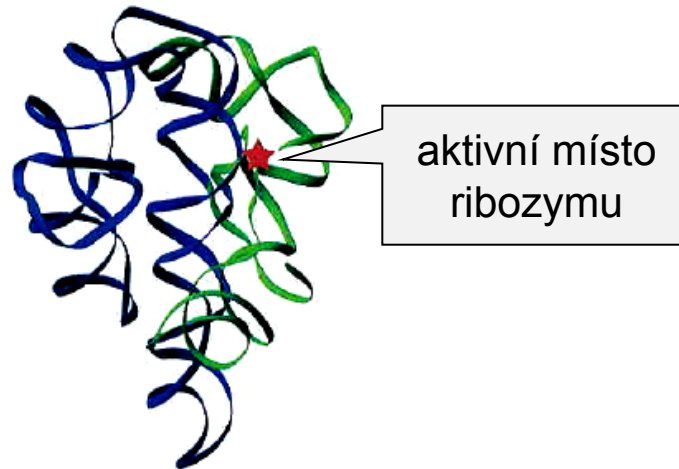


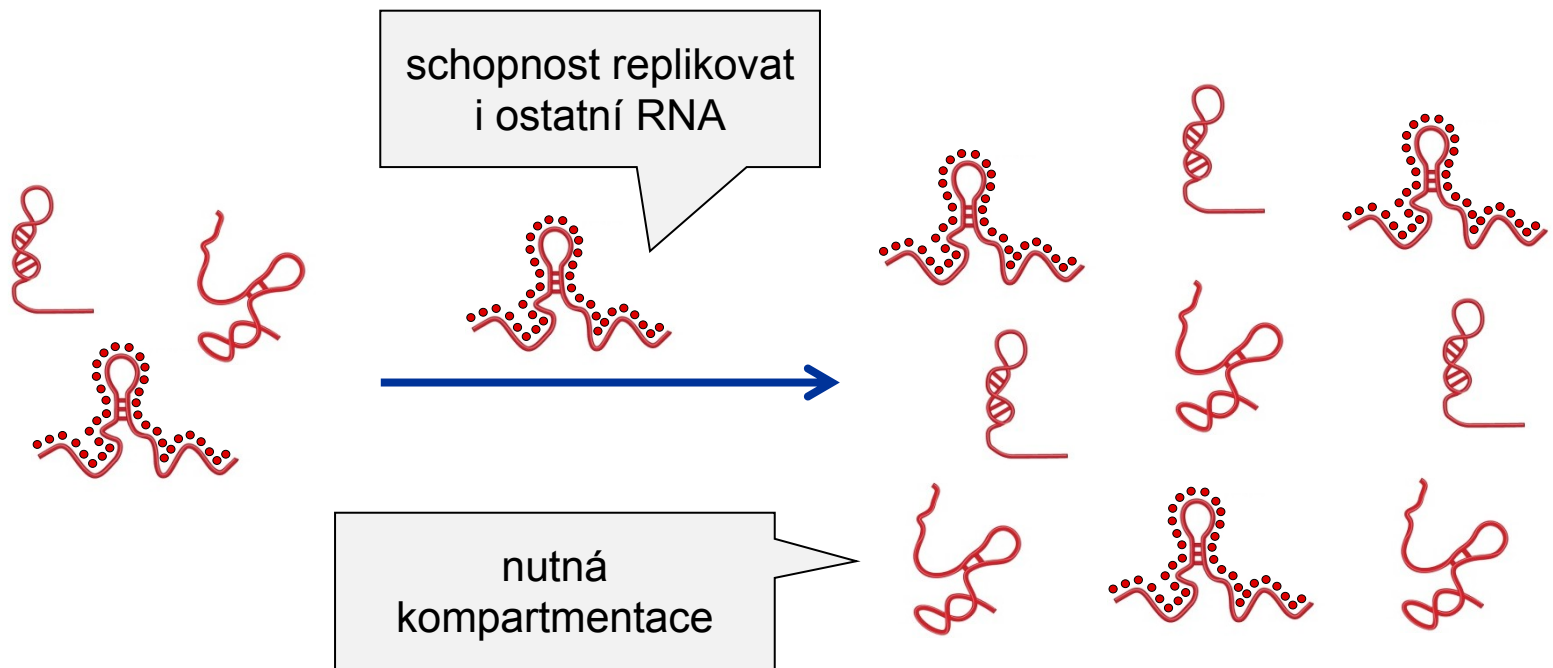
Kruger et al. (1982): samosetřih intronu v pre-mRNA stejnobrvého nálevníka vejcovky (*Tetrahymena*)



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

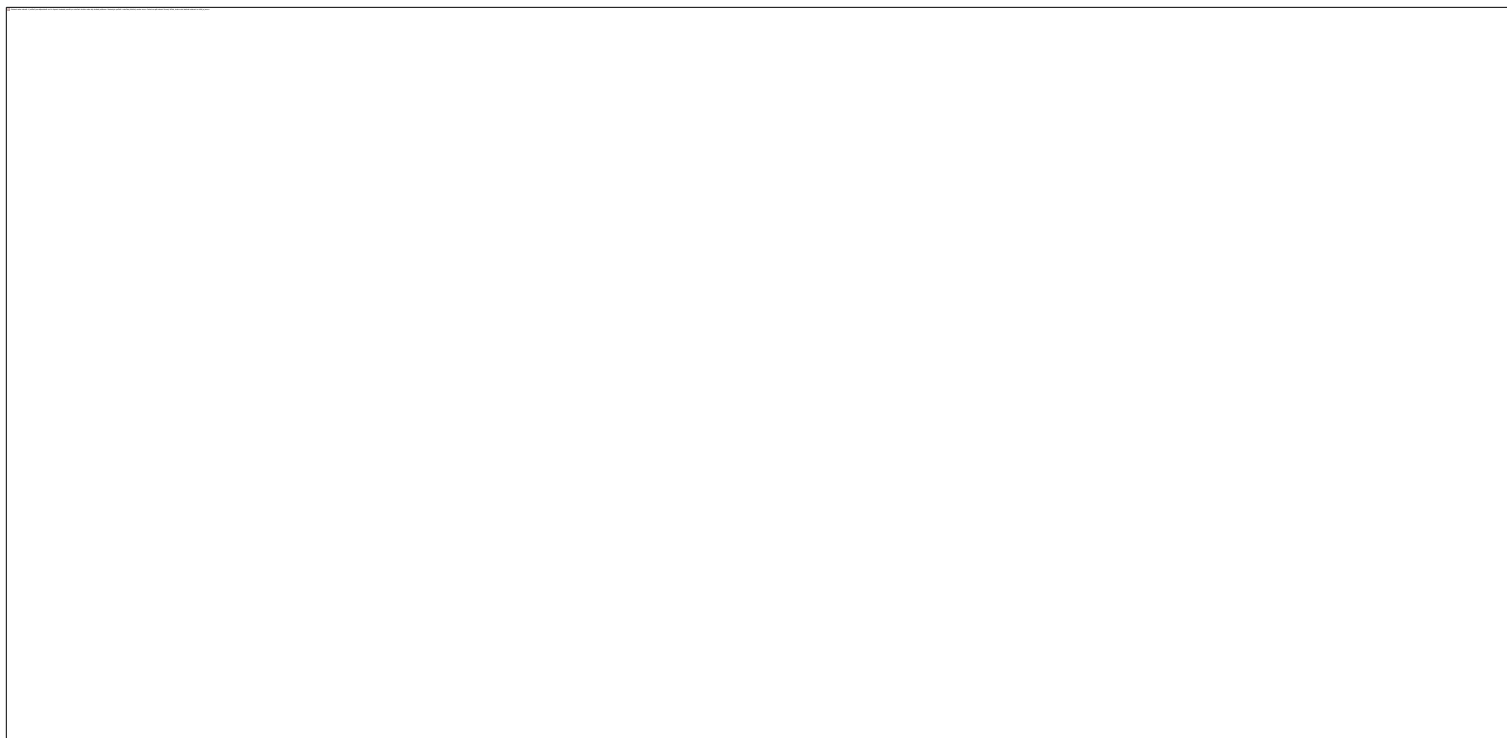
Doudna (1991):
ribozym o 3 podjednotkách ze sekvence *sunY* bakteriofága T4

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.

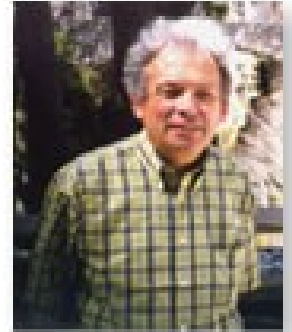
From Brown T.A. 2002. *Genomes*, 2nd ed., Table 10.4, BIOS Scientific Publishers Ltd., Oxford.
snRNA, small nuclear RNA; tRNA, transfer RNA.

Alternativy RNA:

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):

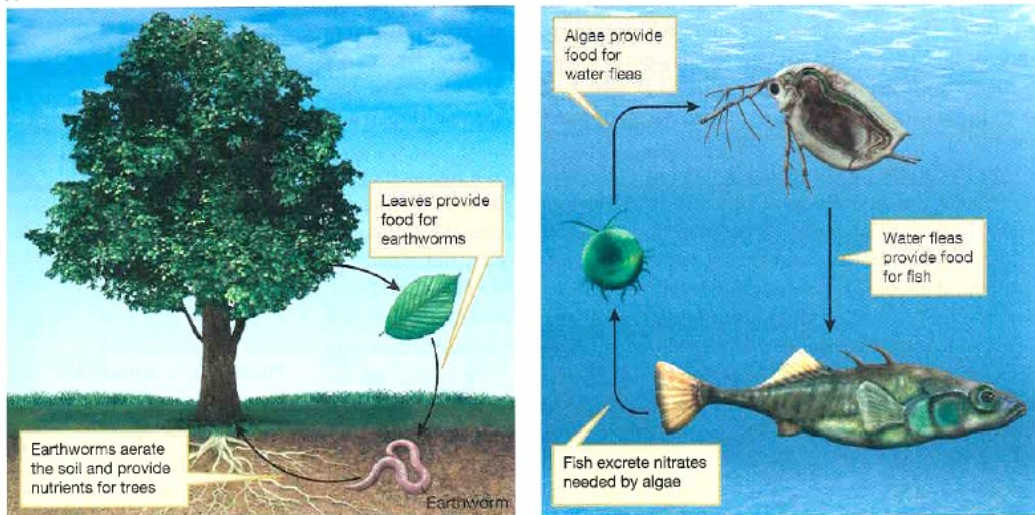
jednotlivé geny si budou konkurovat

při absenci opravných mechanismů je maximální velikost replikující se molekuly ≈ 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

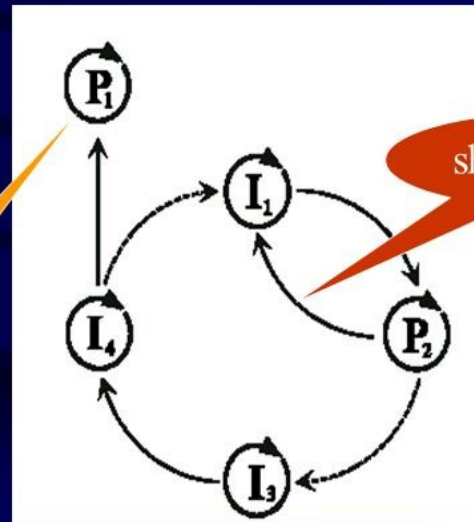
riziko „parazitace“ systému \Rightarrow nutnost kompartmentace

Parasites in the hypercycle (JMS)

J. Mayard Smith



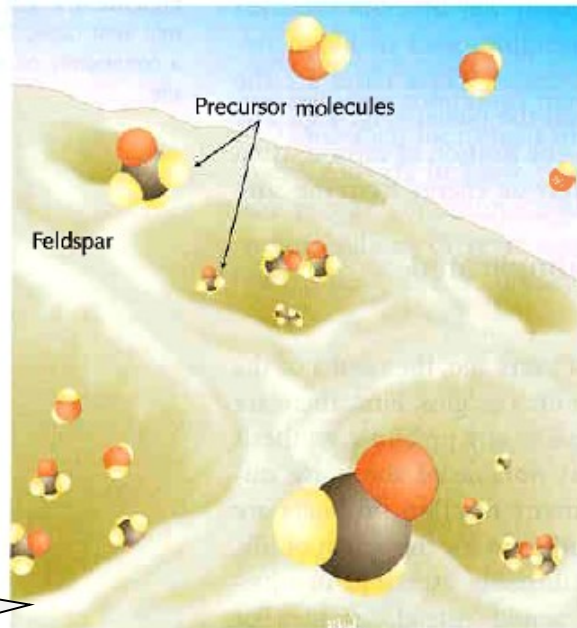
parasite



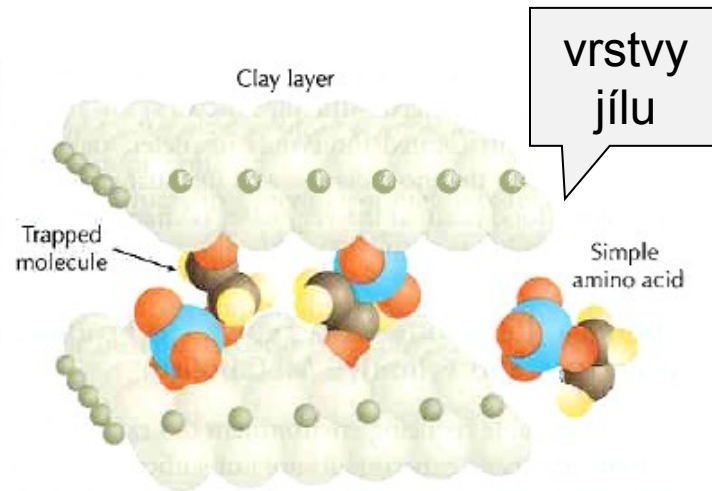
short circuit

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 a micel

role fosfolipidů: jejich použití evoluční výhodou proti normálním lipidům

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

semibuňka → protobuňka → buňka

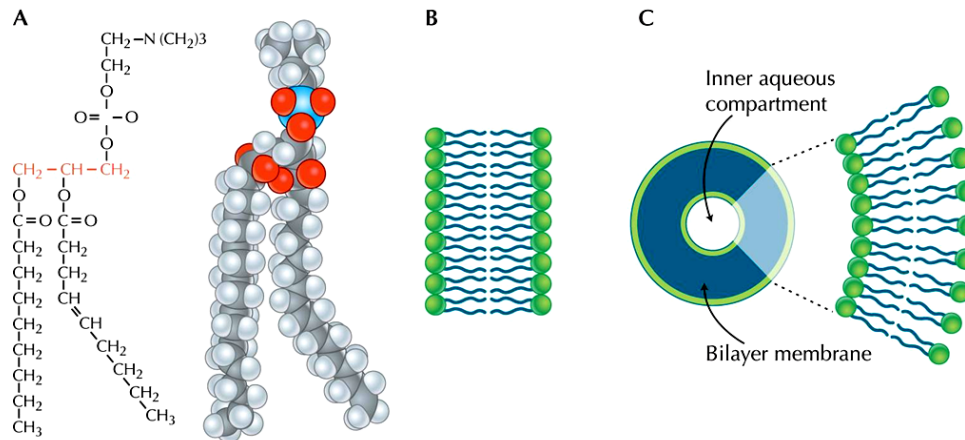


FIGURE 4.14. Lipids. (A) General structure of phospholipids. Phospholipids are made up of fatty acids, glycerol, and a phosphate group. They are amphipathic, with one hydrophobic end and one hydrophilic end. (B) Bilayers form when phospholipids spontaneously aggregate in water. The hydrophobic ends attract 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 } Ser TCC } TCA } TCG }	TAT } Tyr TAC } TAA Stop TAG Stop	TGT } Cys TGC } TGA Stop TGG Trp	T	C	A	G
	C	CTT } Leu CTC } CTA } CTG }	CCT } Pro CCC } CCA } CCG }	CAT } His CAC } CAA } Gln CAG }	CGT } Arg CGC } CGA } CCG }	T	C	A	G
	A	ATT } Ile ATC } ATA } ATG Met	ACT } Thr ACC } ACA } ACG }	AAT } Asn AAC } AAA } Lys AAG }	AGT } Ser AGC } AGA } Arg AGG }	T	C	A	G
	G	GTT } Val GTC } GTA } GTG }	GCT } Ala GCC } GCA } GCG }	GAT } Asp GAC } GAA } Glu GAG }	GGT } Gly GGC } GGA } GGG }	T	C	A	G

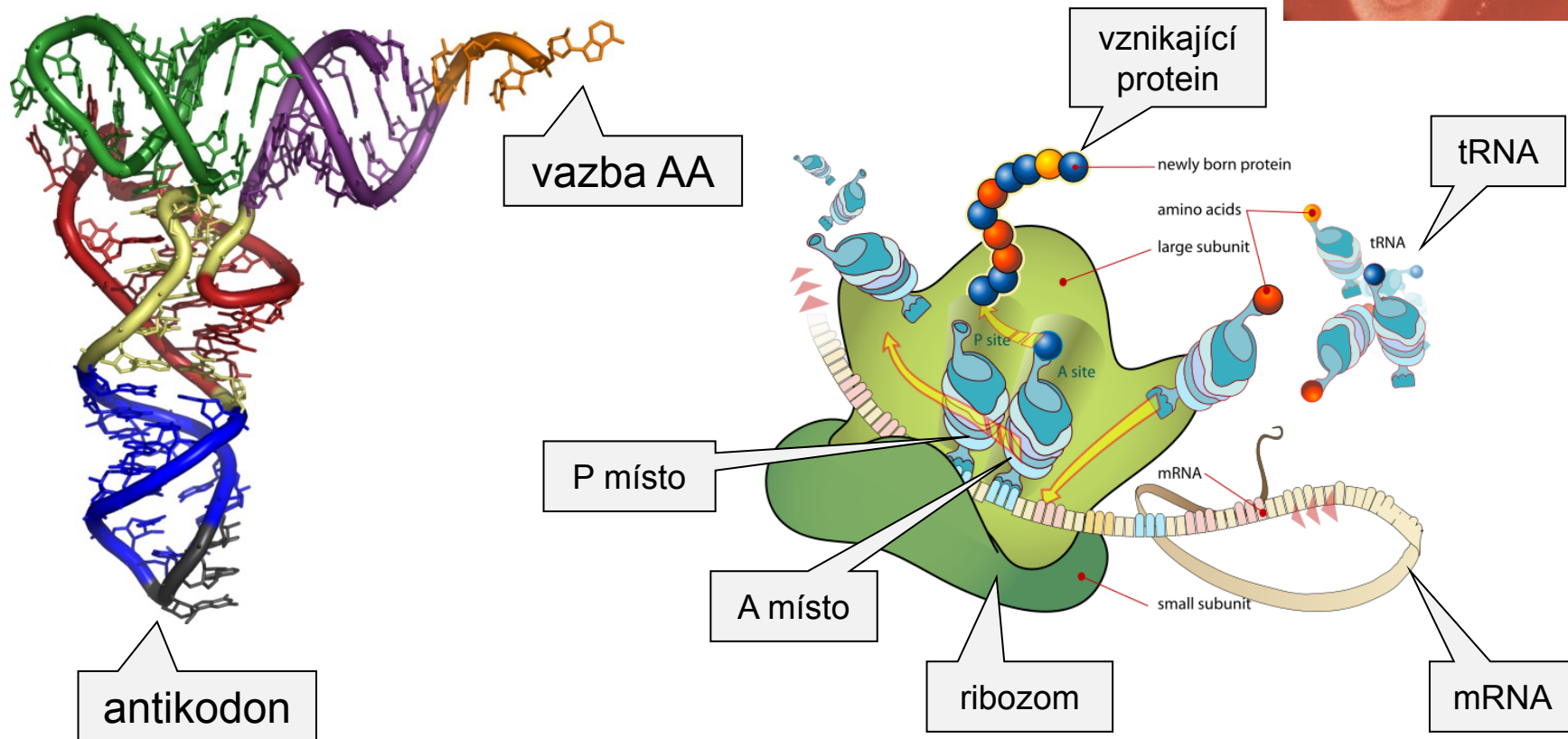
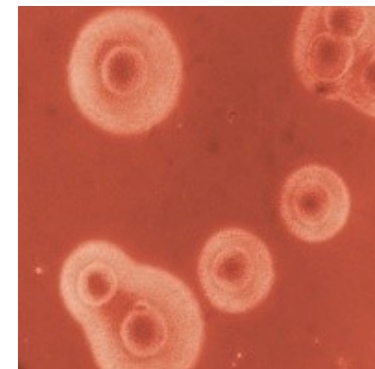
chemicky příbuzné AA → podobný kód

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

AA možná původně pomáhaly stabilizovat RNA, 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

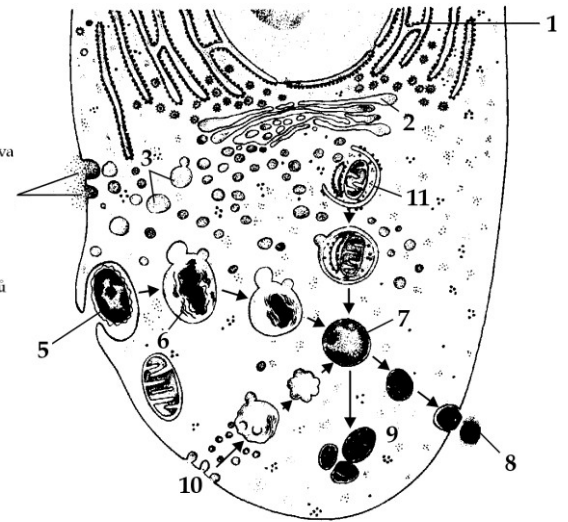
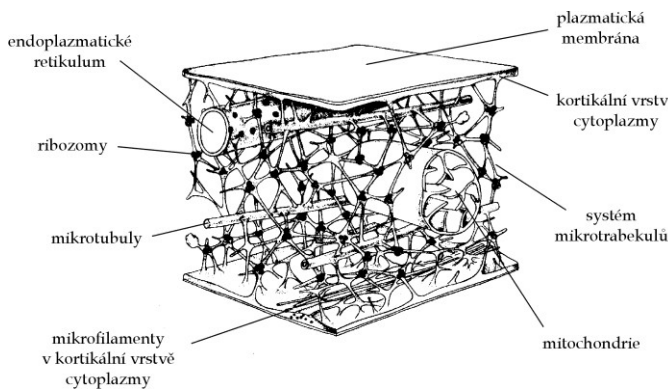
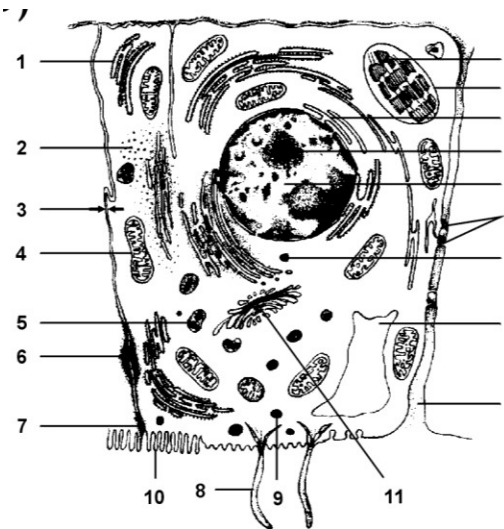
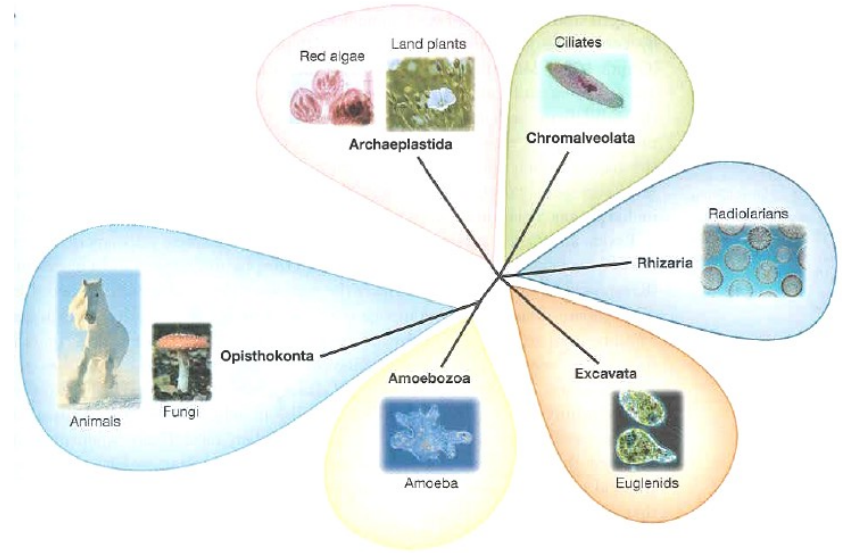
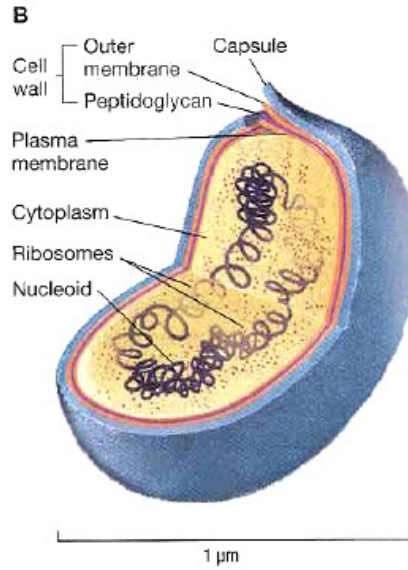
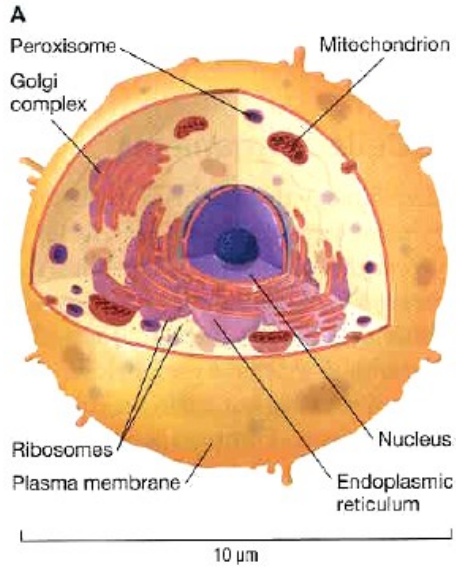
výhody DNA:

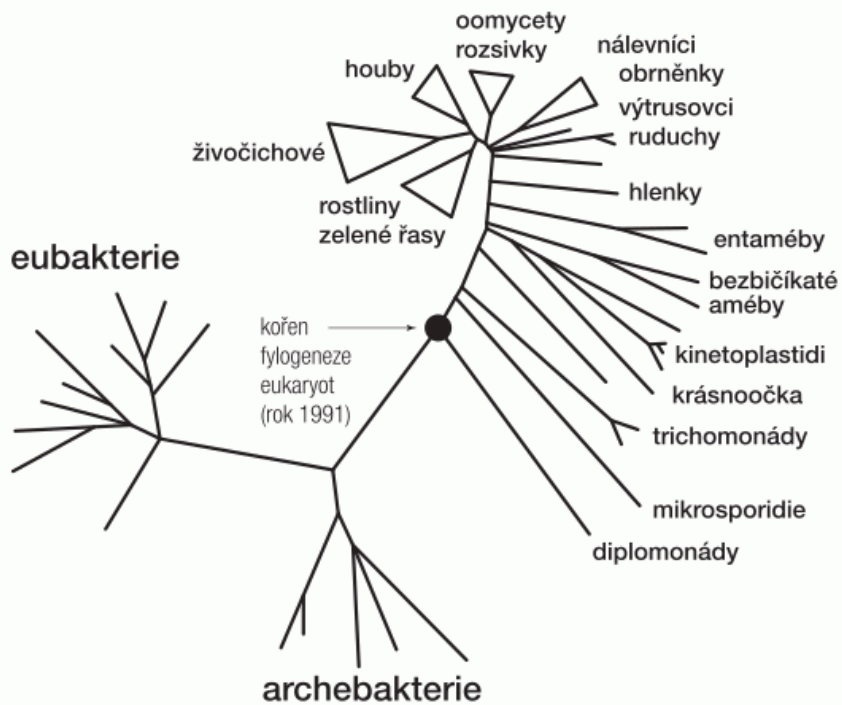
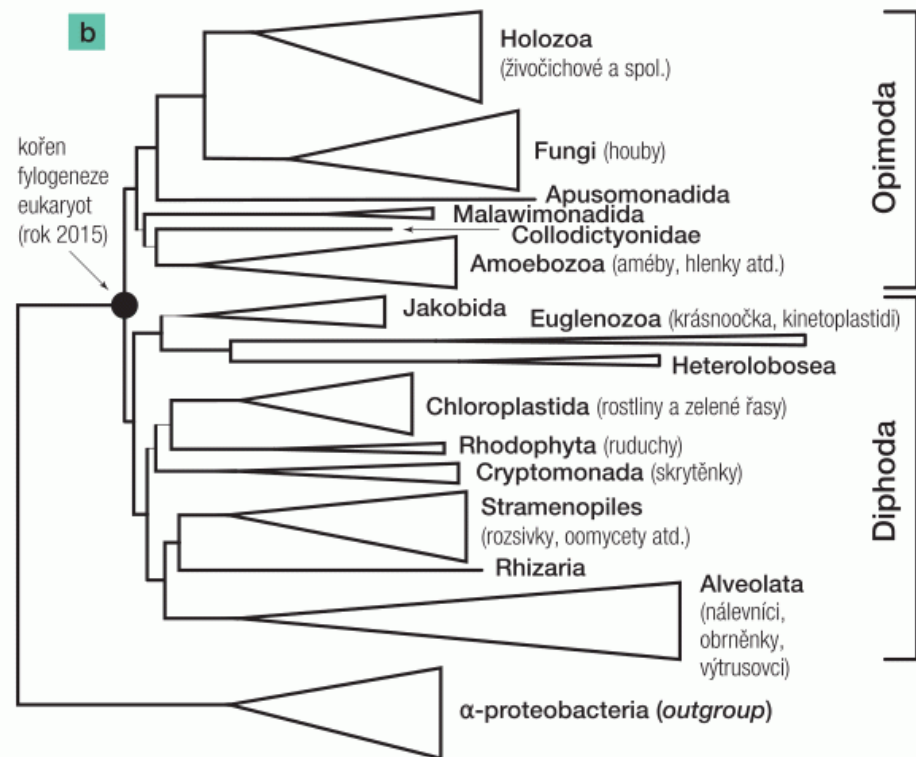
nižší reaktivita ⇒ vyšší stabilita ⇒ delší geny

dělbá práce mezi RNA a DNA

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

Vznik eukaryotické buňky



a**b**

Thomas Cavalier-Smith:

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

vchlipování membrány \rightarrow ER

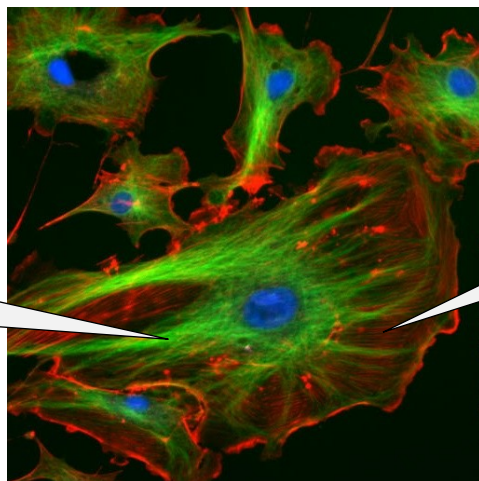
Prokaryontní cytoskelet:

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

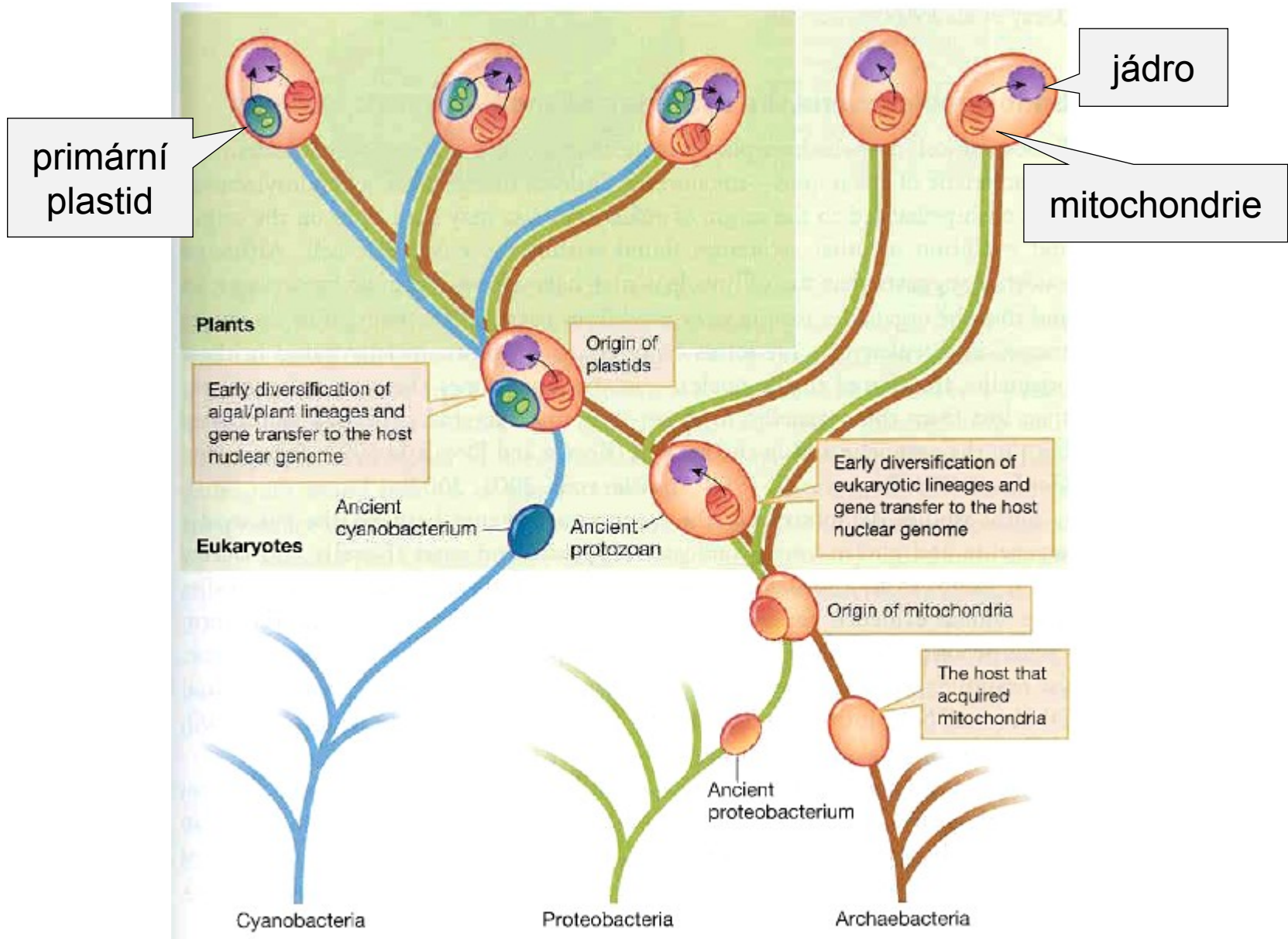
Lynn Margulisová (1966, 1970): **endosymbióza**

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

chloroplasty: sinice, postupně ztráta respirace




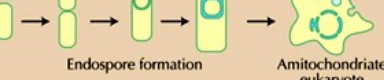


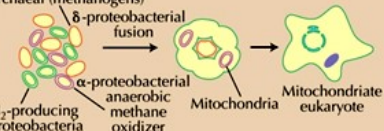
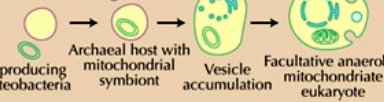

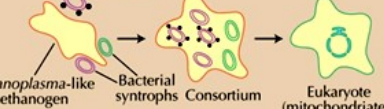
Lynn Margulisová



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

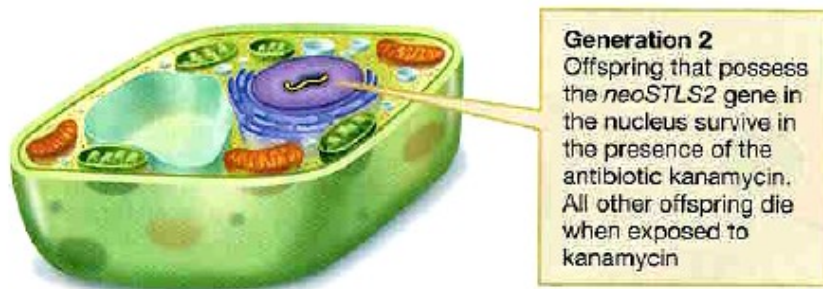
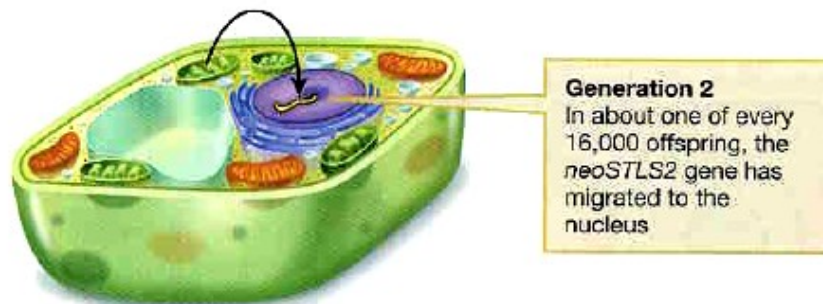
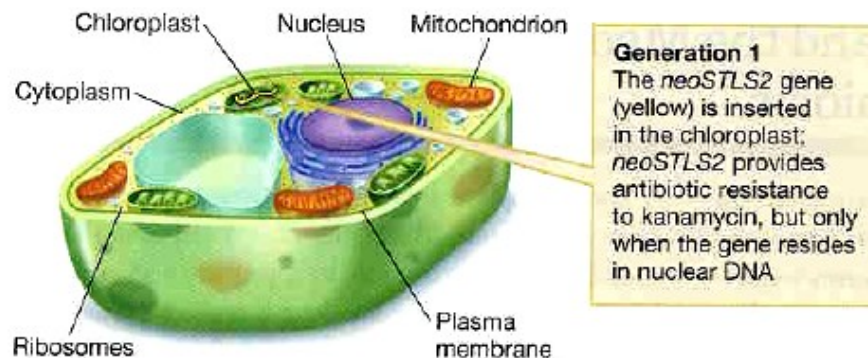
TABLE 8.2. Schematic summary of various models for the origin of the nucleus

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

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

Transfer genů do jádra:

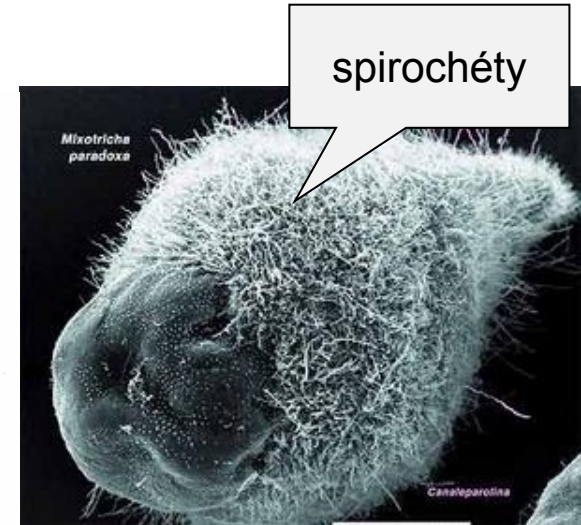
např. gen *neoSTLS2*, chloroplast tabáku → v 16 z 250 000 ($\approx 1/16\ 000$)
dceřiných buněk přenos genu do jádra \Rightarrow rezistence vůči kanamycinu



peroxizomy: G+ bakterie

mikrotubuly: spirochéty

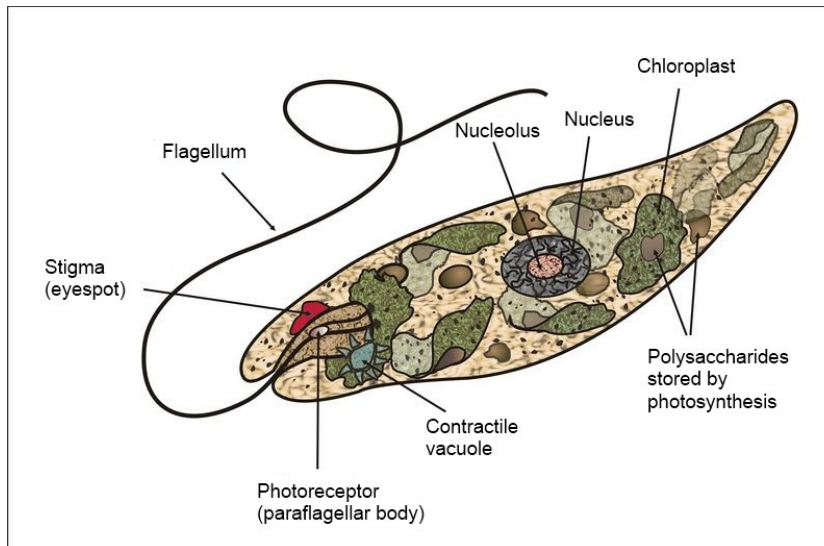
× současné poznatky nepotvrzují



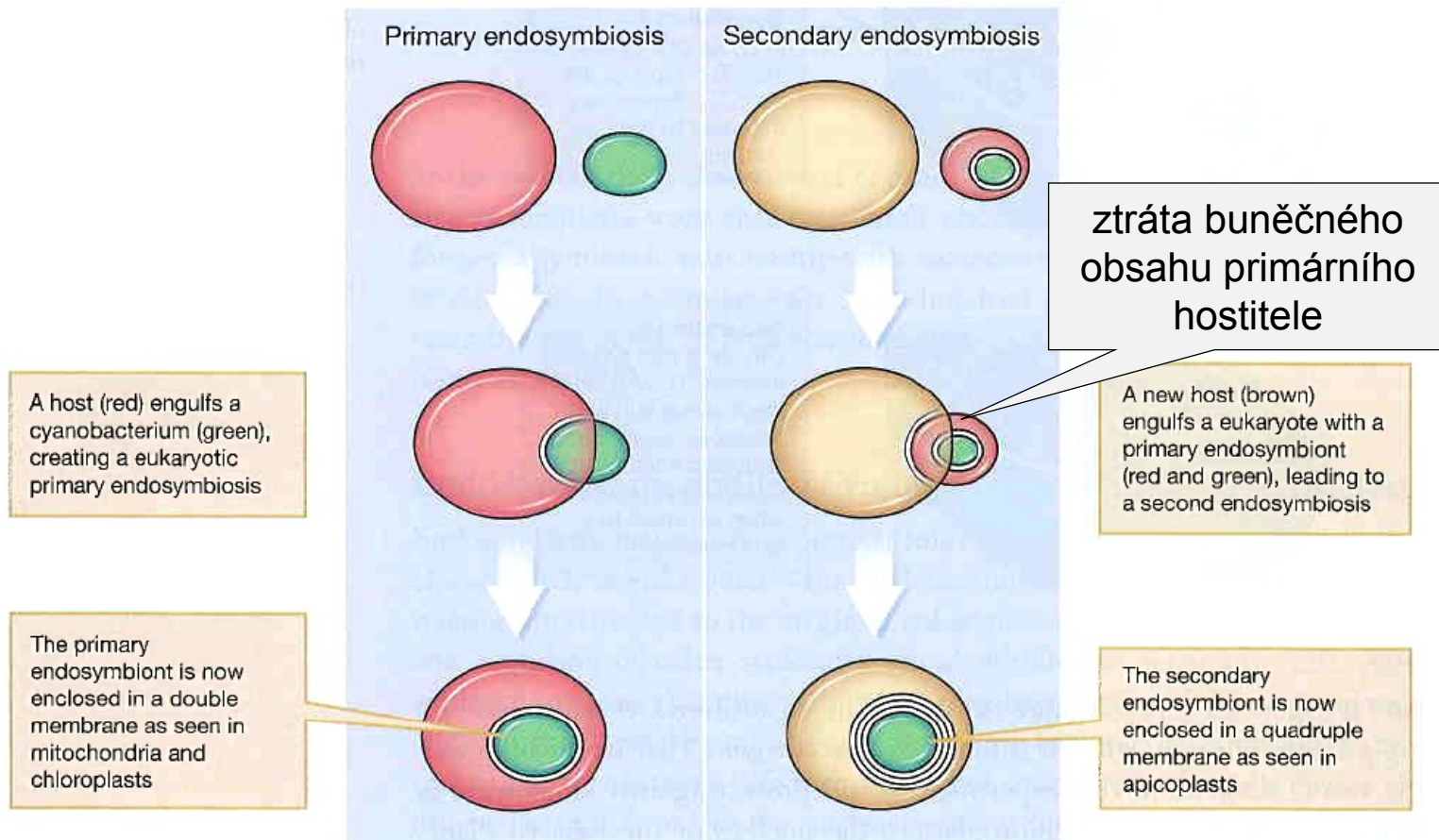
Mixotricha paradoxa

sekundární a terciární endosymbióza

→ komplexní plastidy: např. krásnoočko + zelená řasa

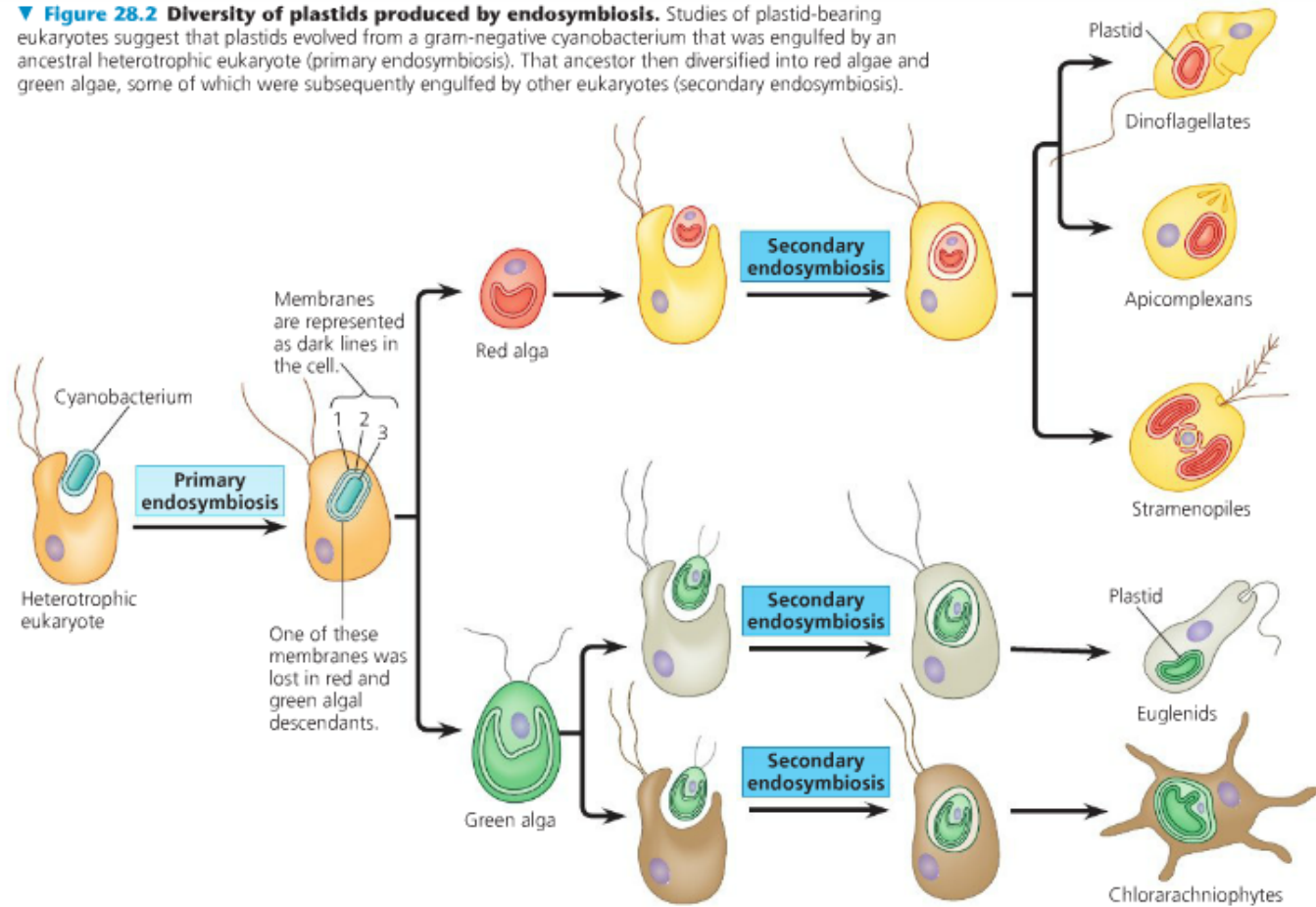


Sekundární endosymbióza:

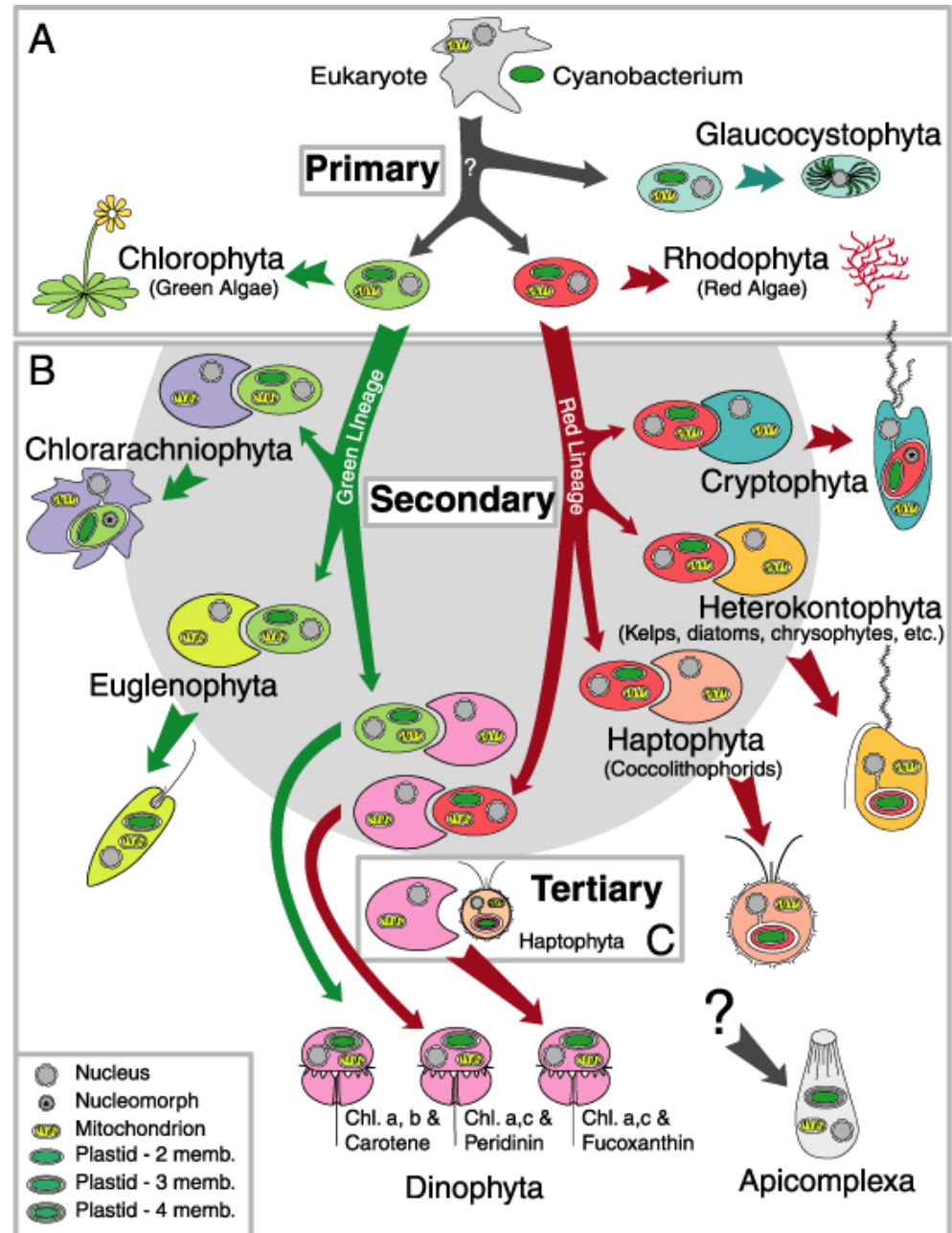
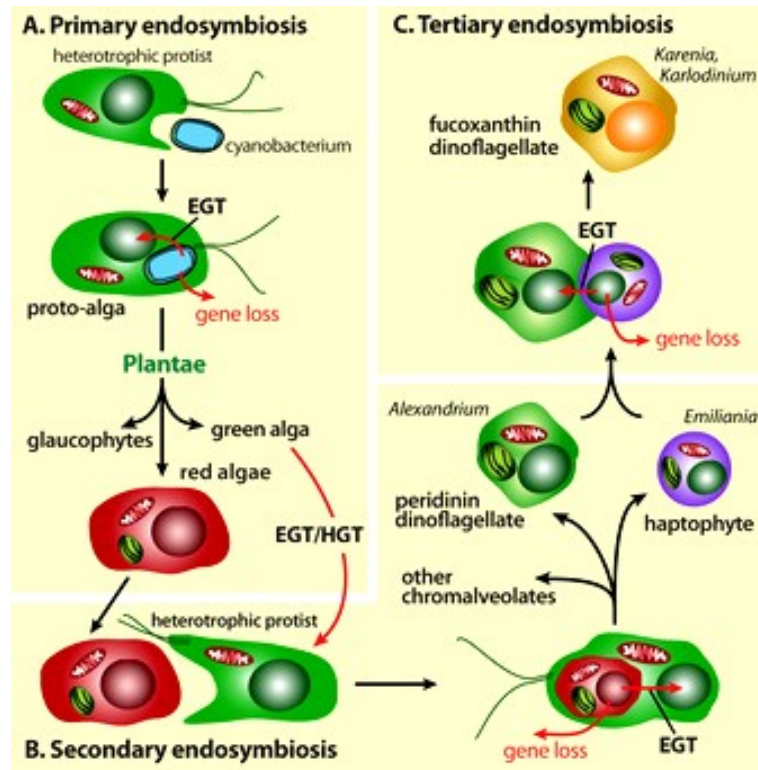


Sekundární endosymbióza:

▼ **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:

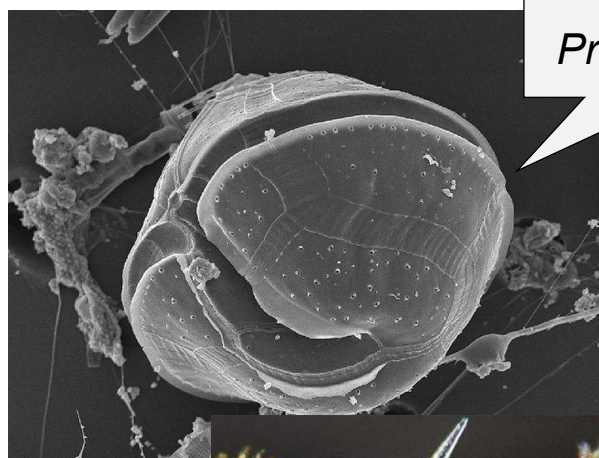


někdy existenci sekundárního endosymbionta poznáme pouze na základě přítomnosti jeho DNA (např. geny chlamydií v plastidech rostlin a primárních řas)

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



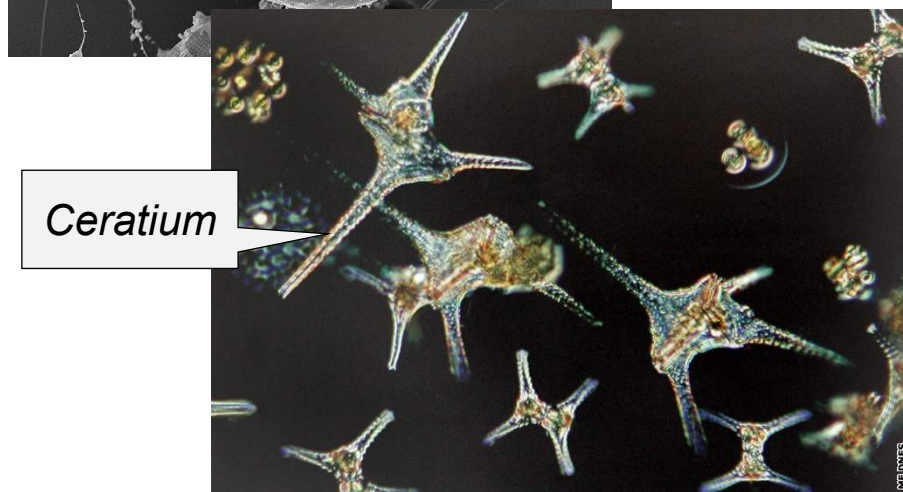
Chlorella



Protoperidinium



haptofyt
Gephyrocapsa

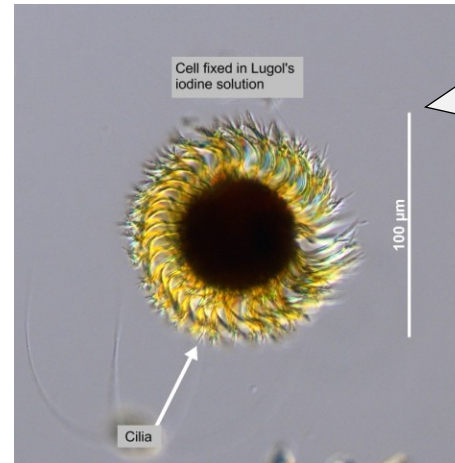


Ceratium

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

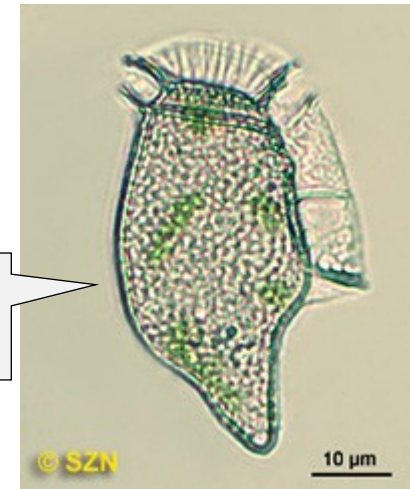


Elysia viridis



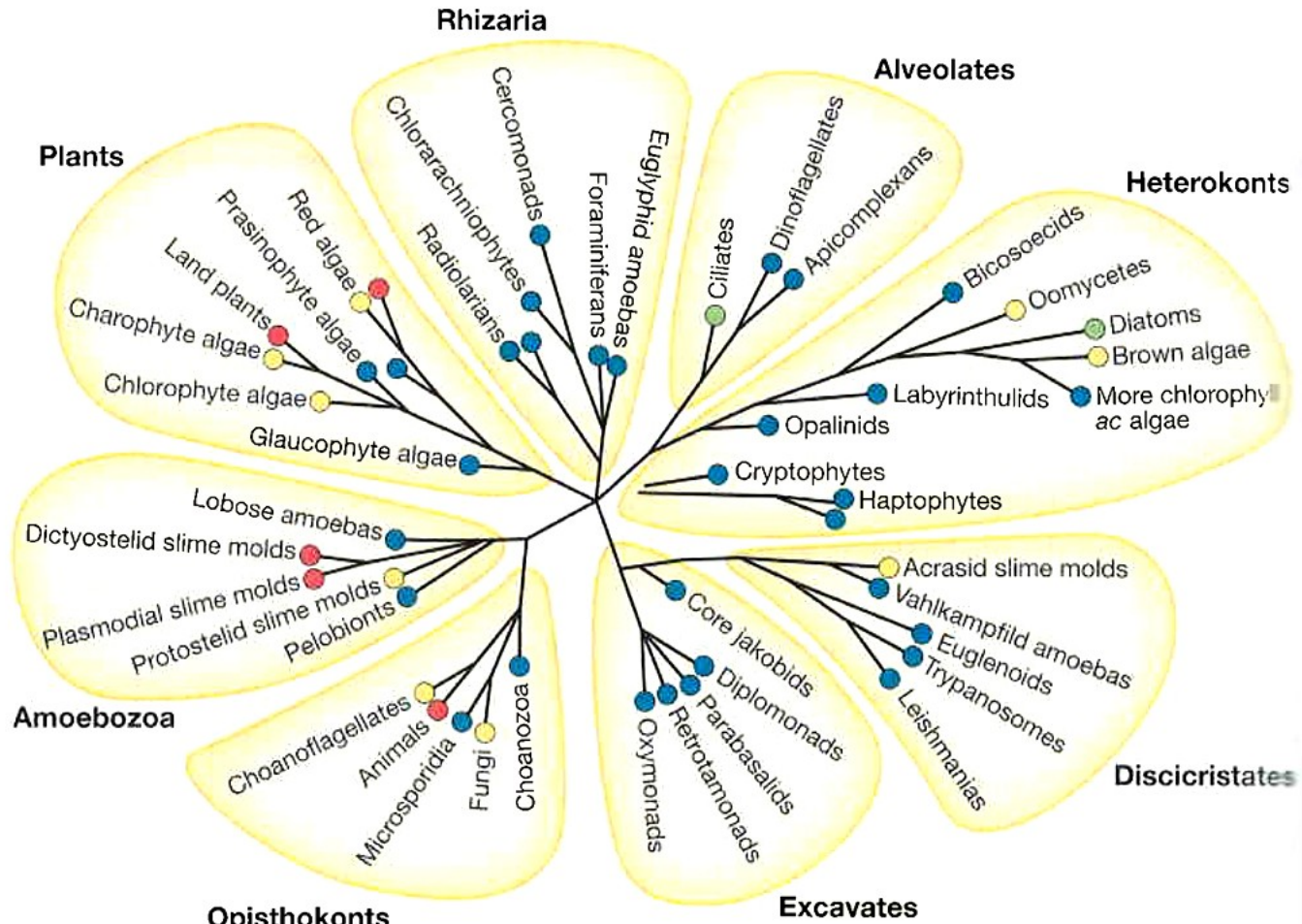
Myrionecta rubra

Dinophysis caudata



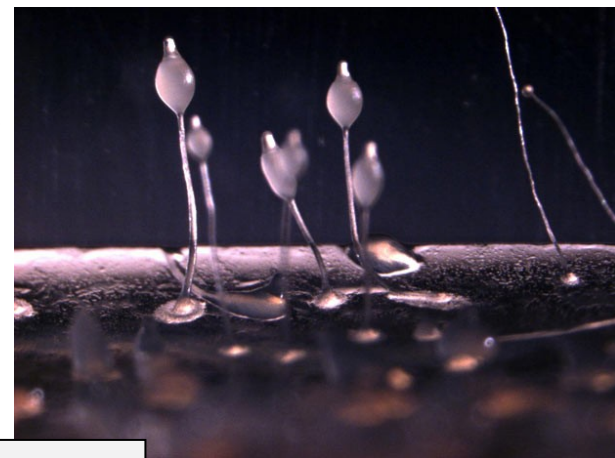
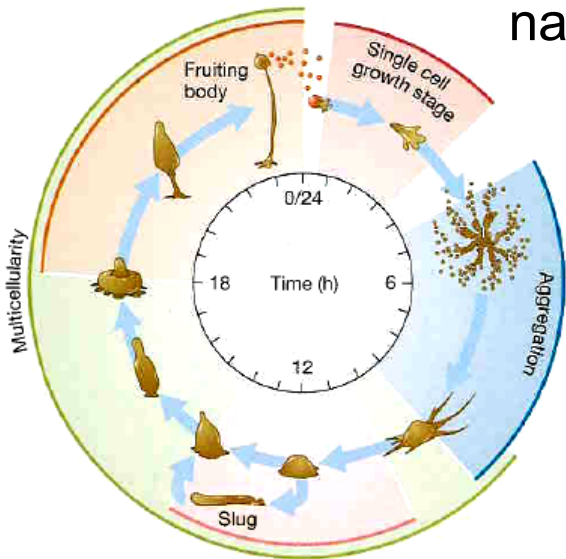
Blíže viz heslo „symbiogeneze“ v Encyklopedii antropologie
(<http://is.muni.cz/do/sci/UAntrBiol/el/encyklopedie/encyklopedie.html>)

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*



24 h plodné seskupení

sorus

stopka

20-22 h

16 h „prst“

18 h „mexický klobouk“

„slimák“

14 h agregát se špičkou

12 h těsný agregát

10 h volný agregát

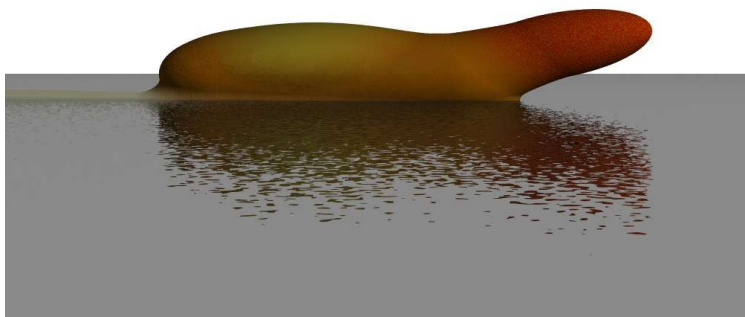
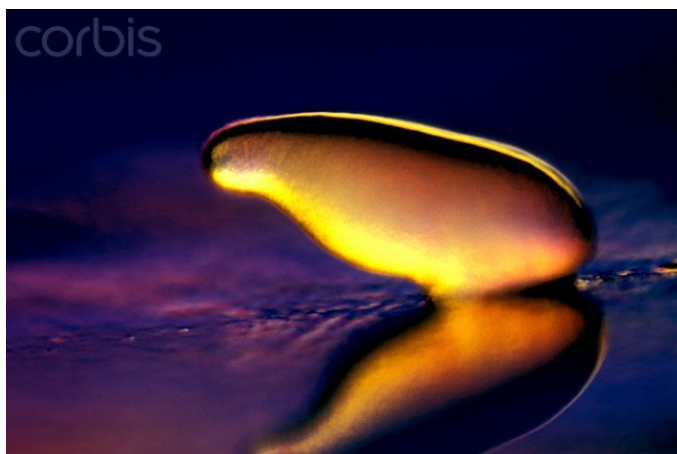
8000–500 000 buněk

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

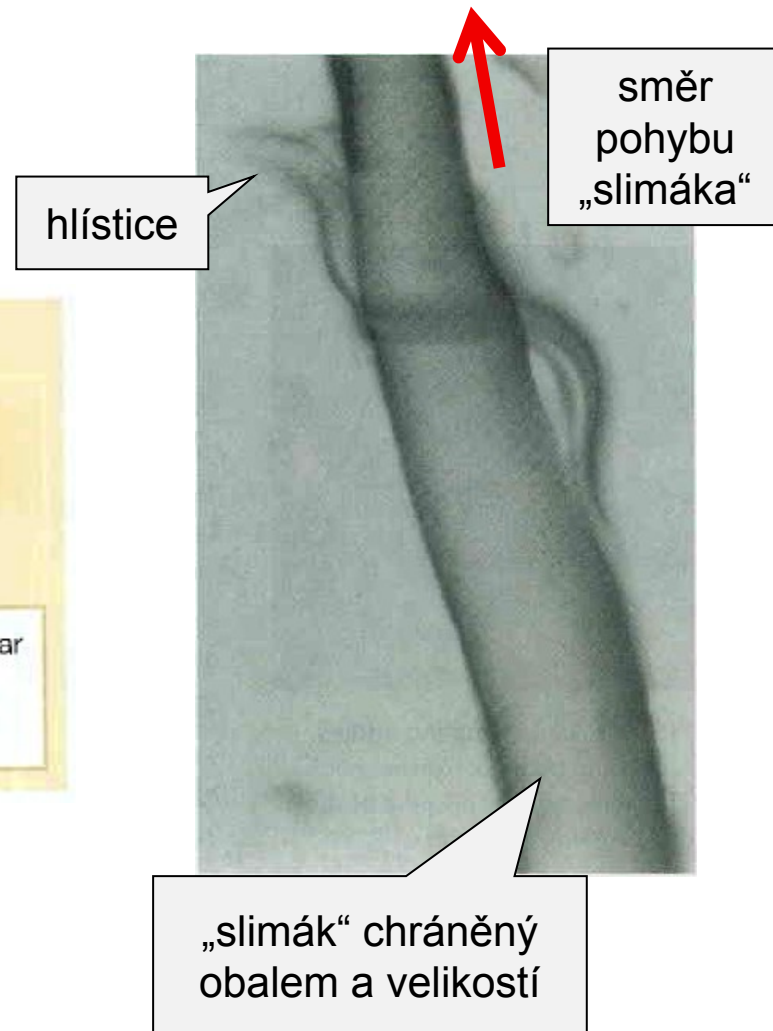
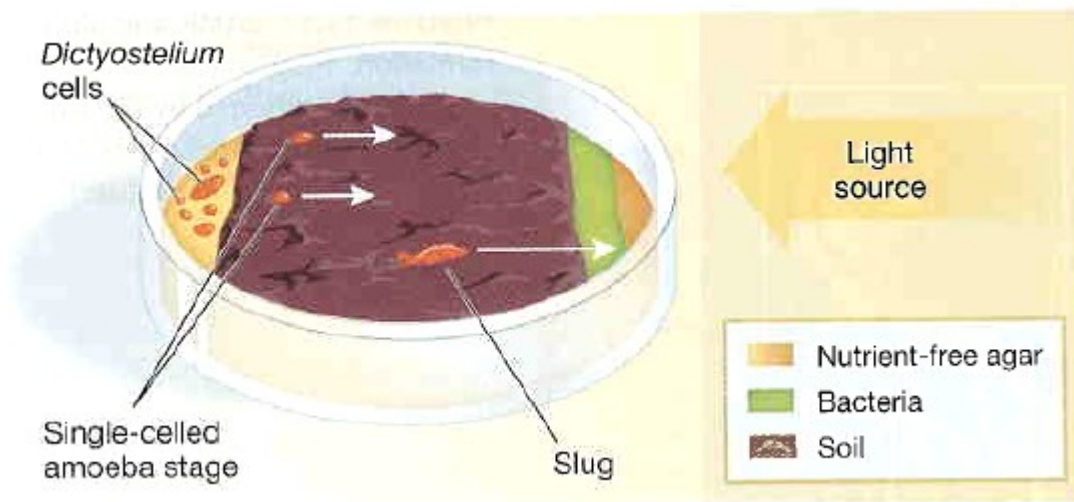
reakce na vnější podněty: světlo, teplota, gradient kyslíku a čpavku v půdě



Jaké jsou výhody agregace *D. discoideum*?

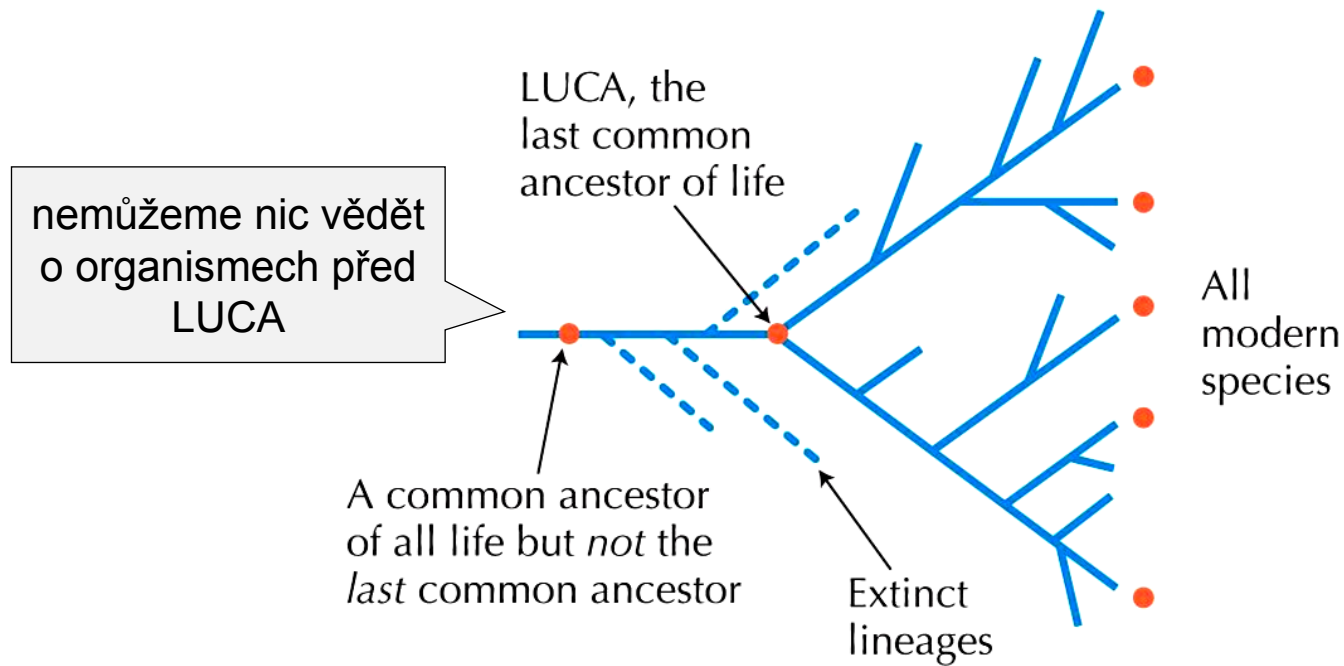
tvorba obalu z celulózy a látek bohatých na proteiny → ochrana proti hlísticím – jen na povrchu „slimáka“

rychlejší pohyb

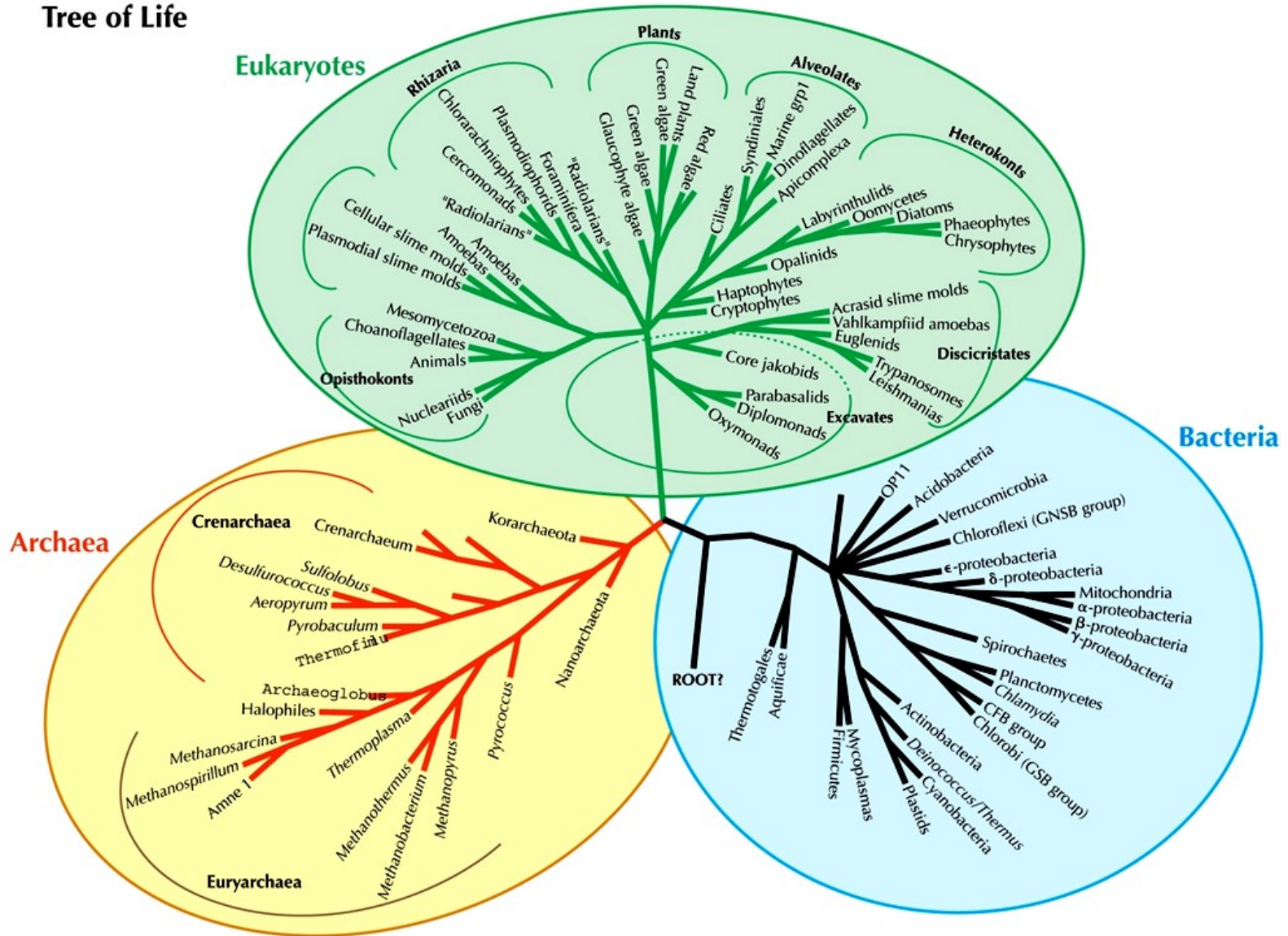


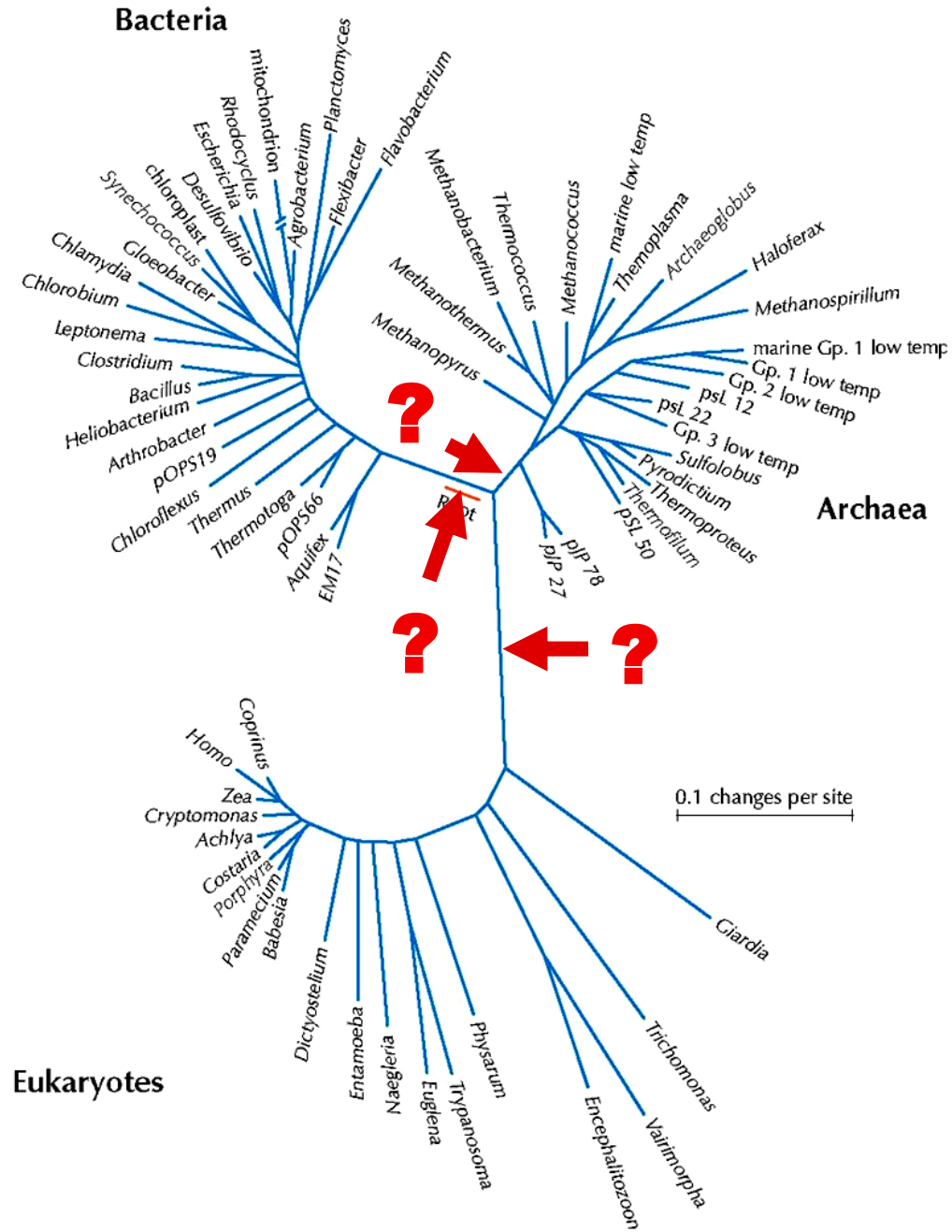
Strom života (*Tree of life*):

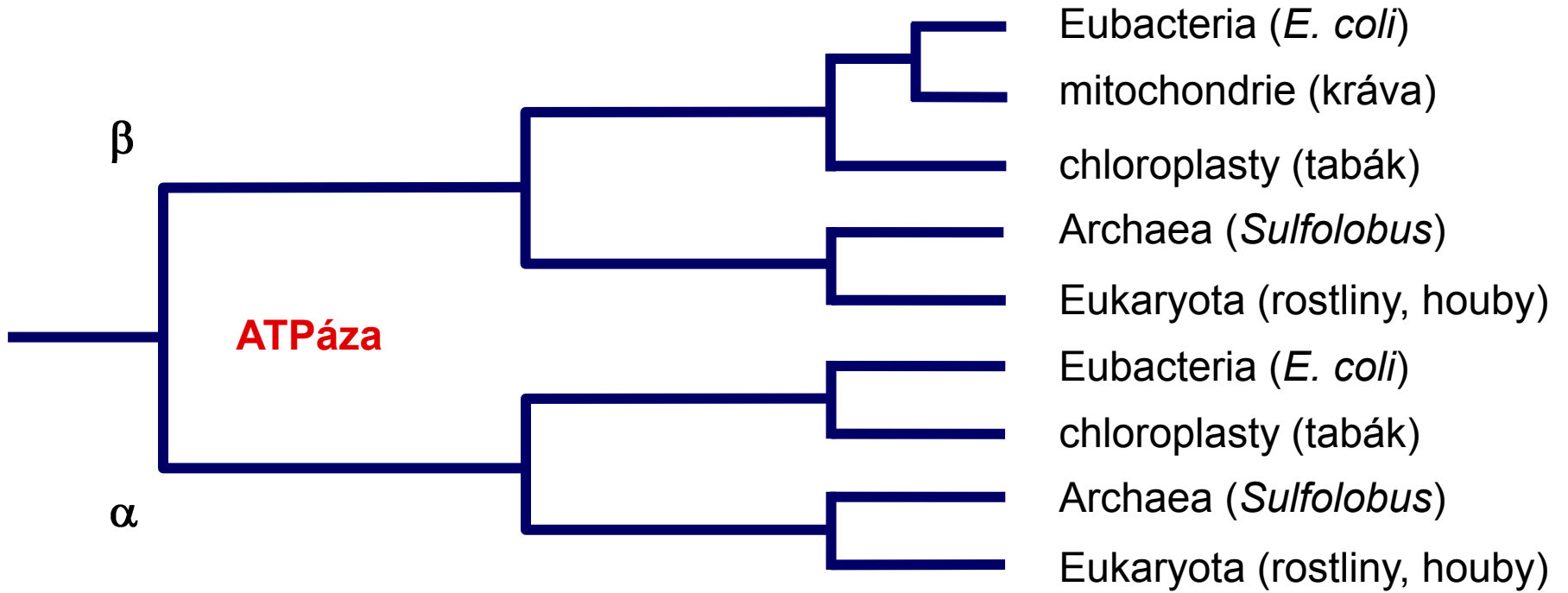
Poslední společný předek = LUCA (*last universal common ancestor*)



Tree of Life







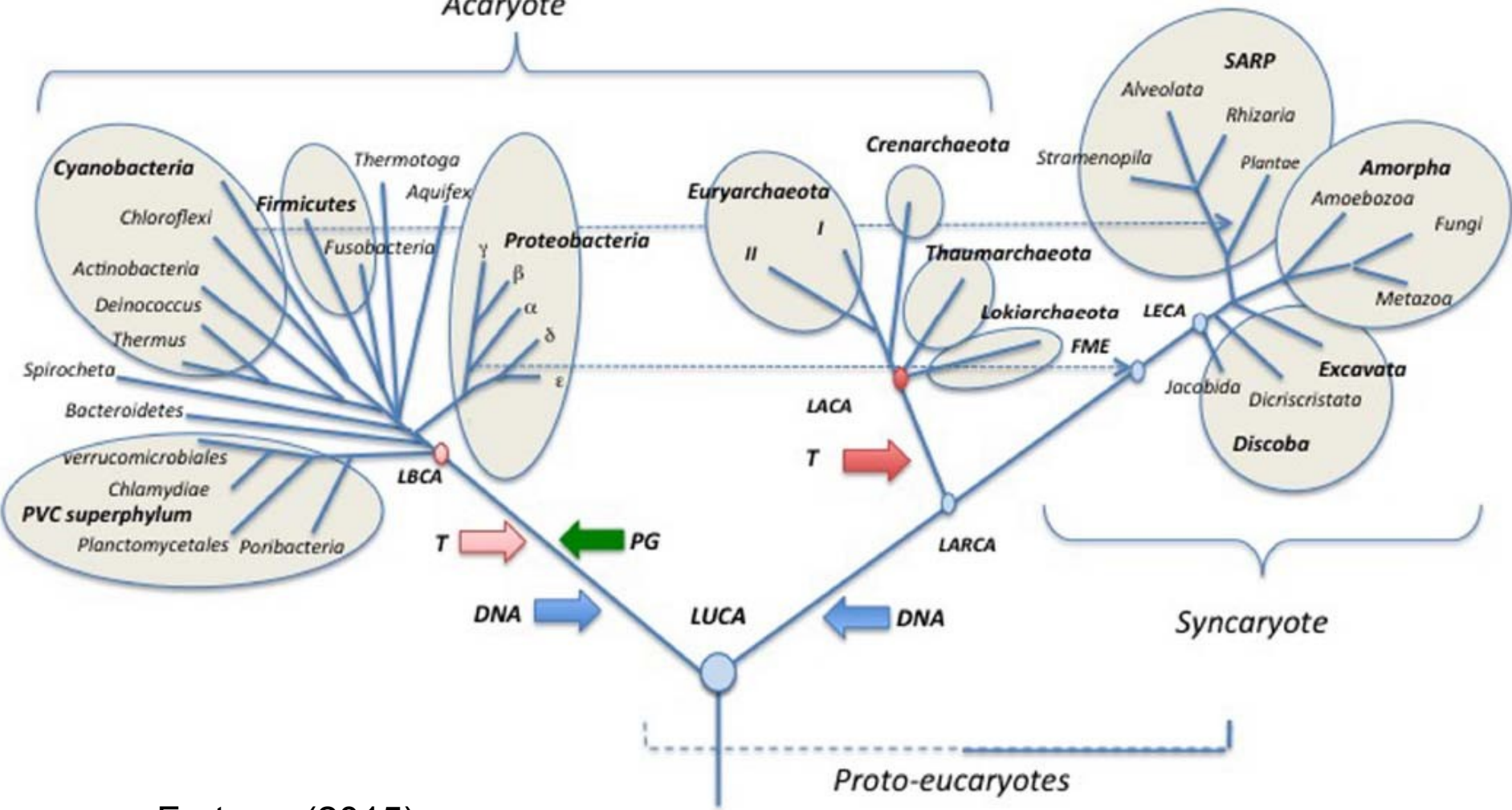
BACTERIA

ARKARYA

ARCHAEA

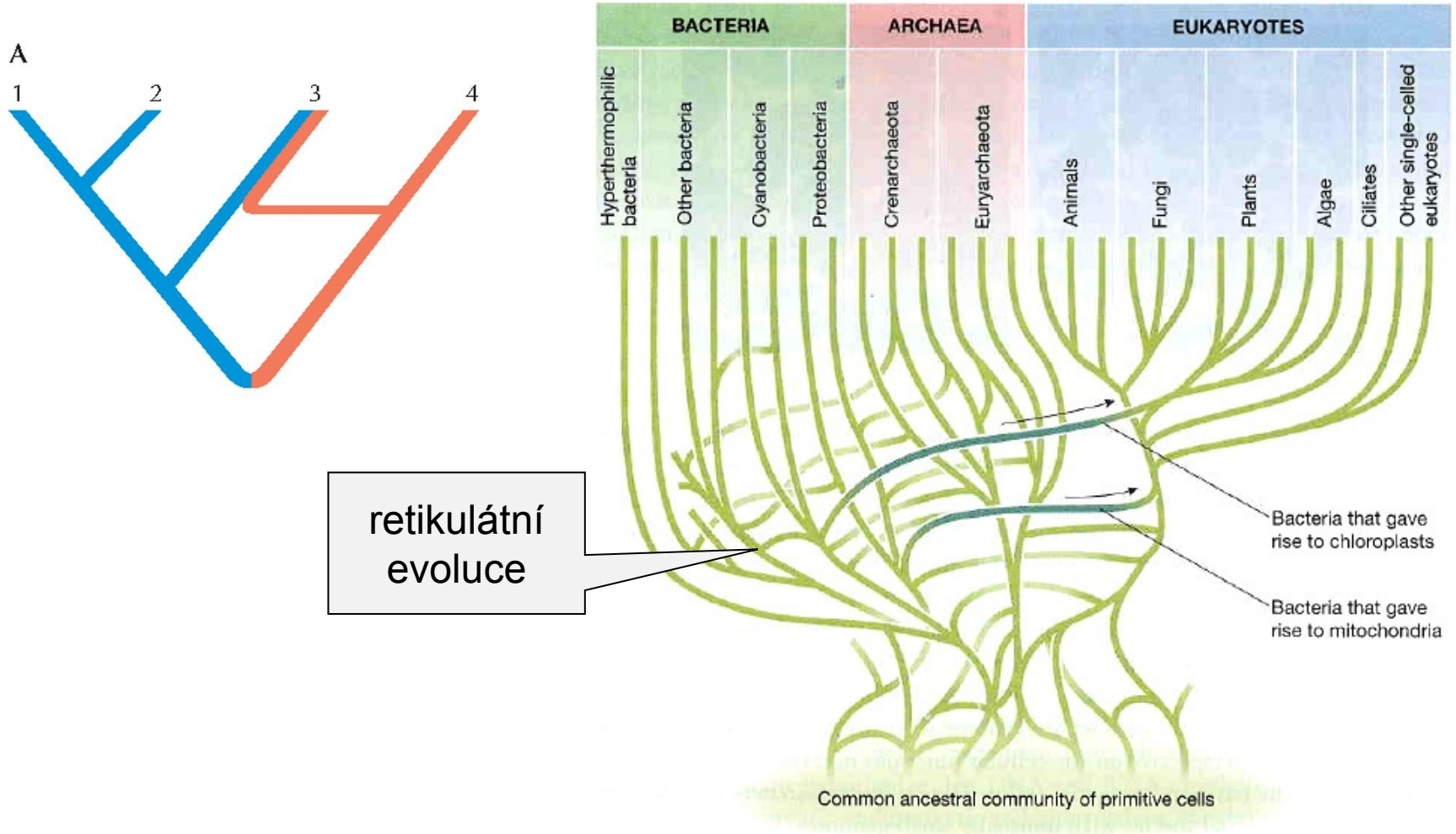
EUKARYA

Acaryote



Forterre (2015)

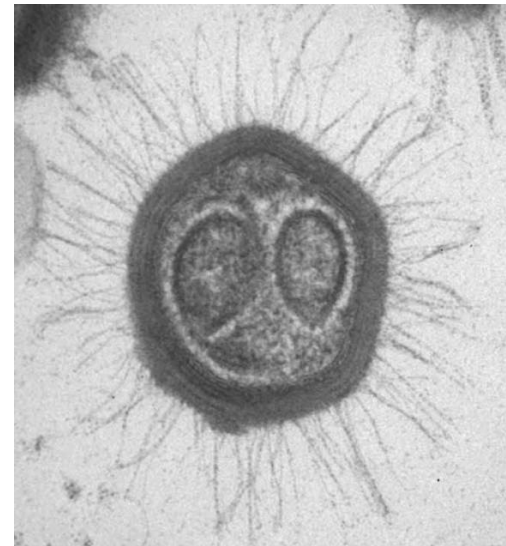
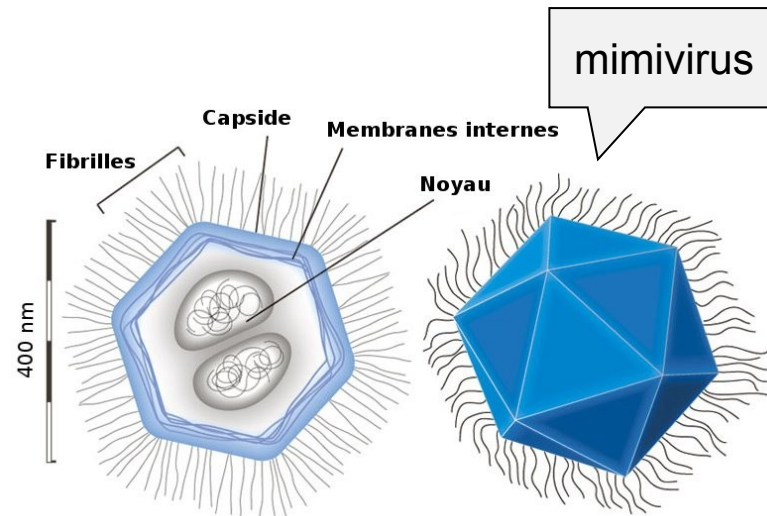
Horizontální přenos genů



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

Kam na stromu života patří viry?

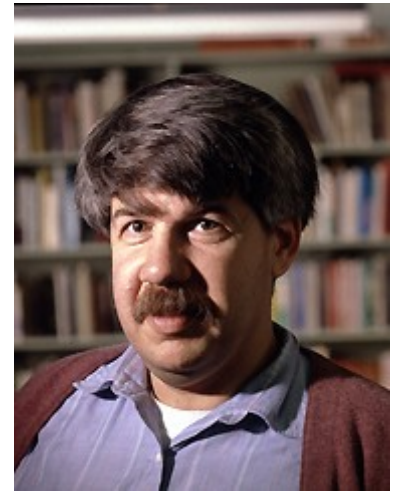
1. pozůstatky předbuněčného světa: některé procesy a geny starobylé mnoho genů jen velmi vzdáleně příbuzných od buněčných protějšků
× jak mohly samostatně existovat v předbuněčném světě?
2. podobnost s transpozony → „uprchlé“ části buněčných organismů – původně jejich součástí (např. jako buněčná RNA,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

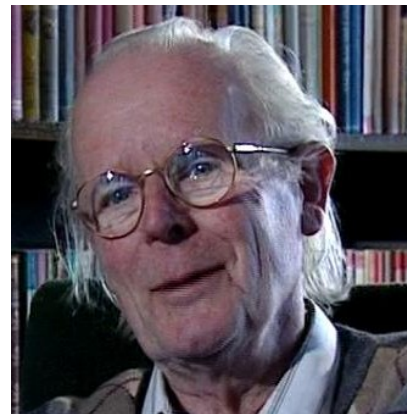
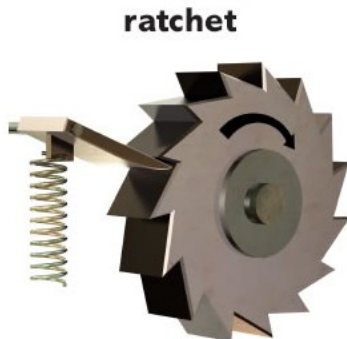
evoluce se pohybuje chůzí opilce, který se do startovního bodu nevrátí, i kdyby chtěl
většina organismů i dnes prokaryotická dochází k sekundárnímu zjednodušení (např. paraziti)



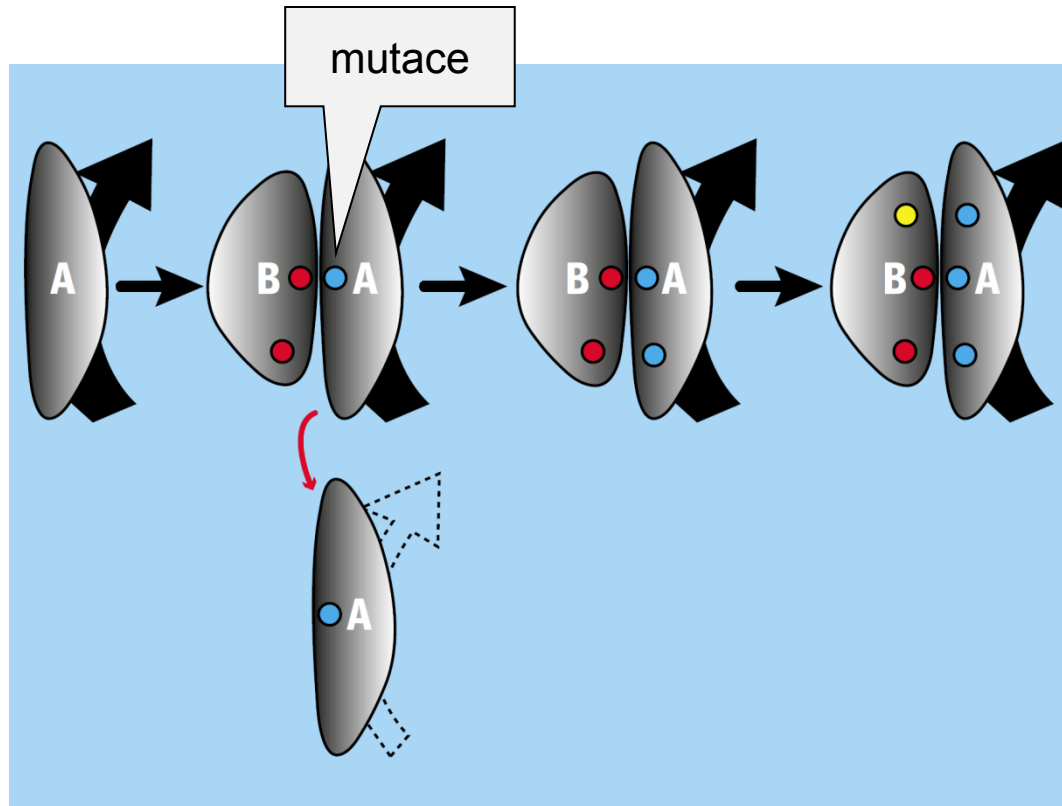
×

John Maynard Smith a Eörs Szathmáry:

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

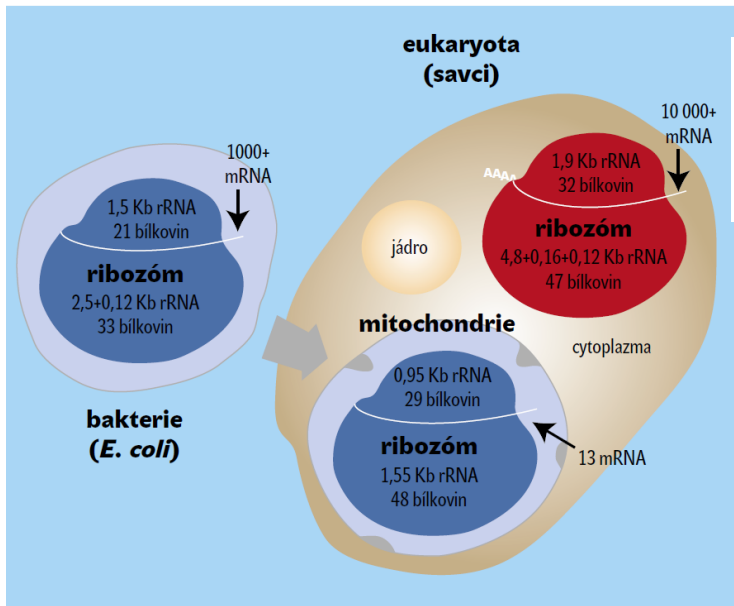


teorie „konstruktivní neutrální evoluce“ (Arlin Stoltzfus, 1999)
podobně Michael Lynch – neutrální evoluce v malých populacích



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).

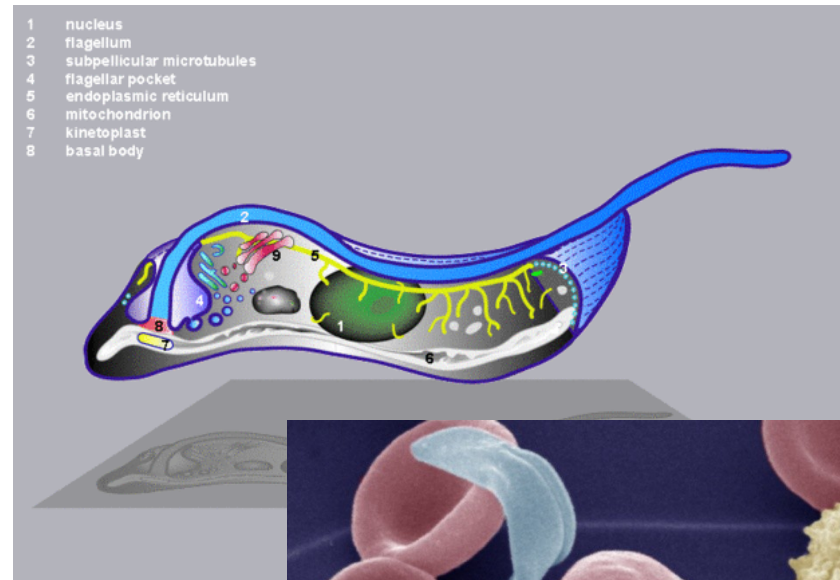
Lukeš et al., Vesmír 90/9 (2011)



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 cytoplazmě, 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

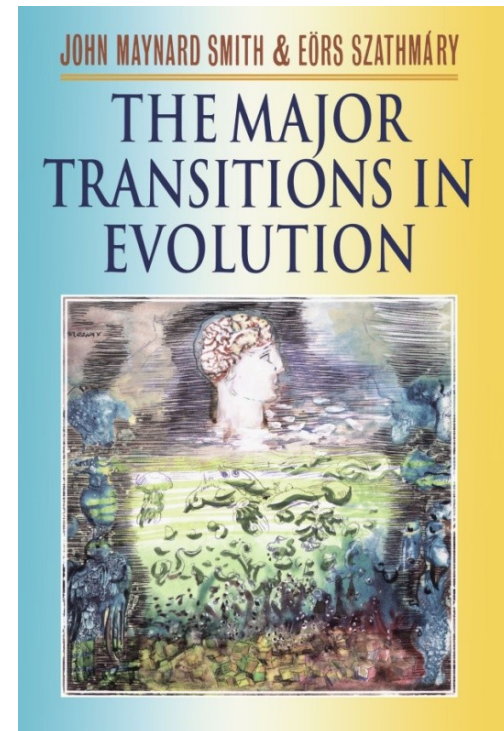
vznik eukaryot

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