

6. Eliökunta kehittyy

6.1. Elämän synty – miten - missä – milloin??

- Tämä alkaa jo selvitä:
- Haadeisen ajan lopulla, kuumissa vedettömissä olosuhteissa??

Hadeksen aikaa
noin 500
miljoonaa vuotta



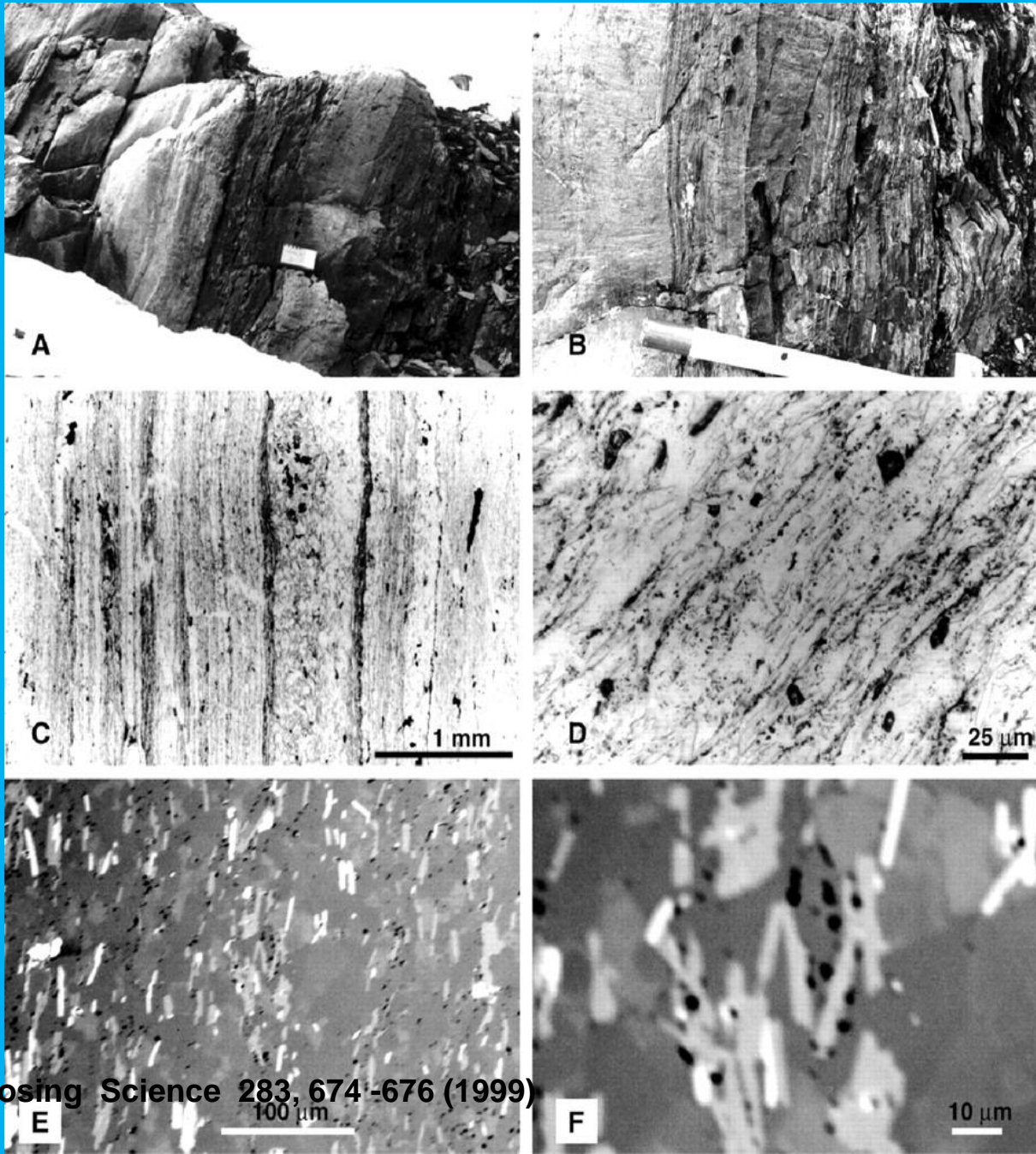
Tämän lopulla: voimakas myöhäinen pommitus
Tämän jälkeen: elämä ...



Ensimmäiset kuivat maat
– tulivuori-saarikaaret syntyvät



Elämän vanhimmat tunnusmerkit ovat 3.85 mrd vuoden ikäisiä

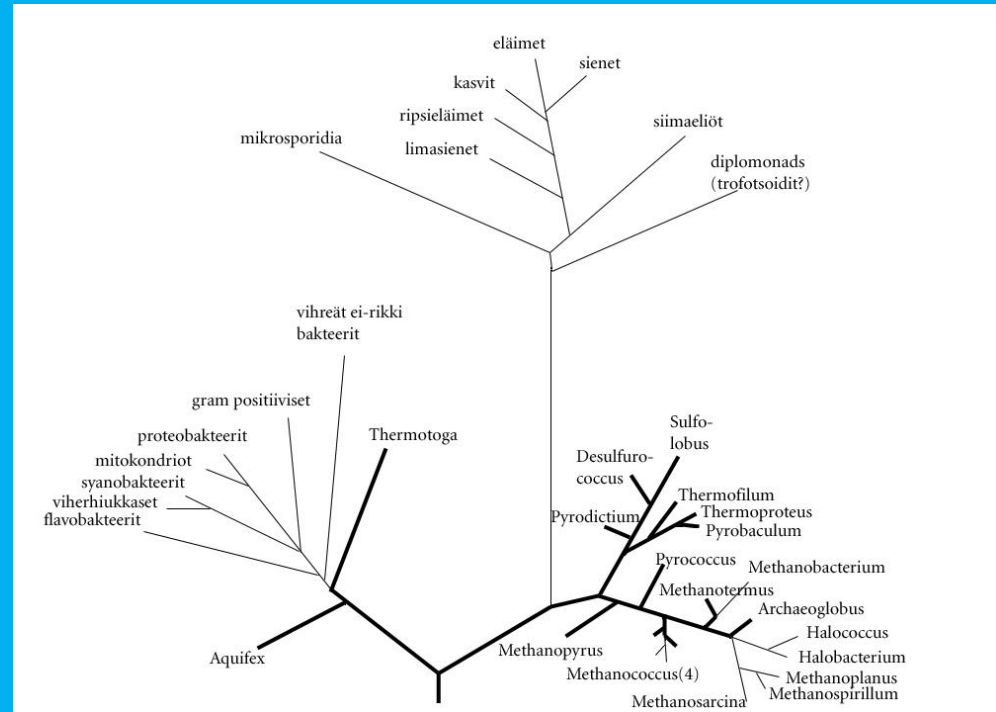


Ovatko Isua kallioiden hiilihippuset, n. (3.8 mrd v.) oikeasti eloperäisiä?

- esiintyvät 2,5 um kokoisissa hippusissa, $C^{13}/C^{12} - 20 - 40$ ppm
- hyvin hitaasti (miljoonien vuosien aikana) muodostuneissa syvän meren sedimenteissä – siis ilmeisesti peräisin meriveden plankton-eliöistä!
- planktonia esiintyi globaalisti (?!) jo tähän aikaan
- eliöt fotosynteettisiä (?!) => ovat jo pitkälle kehittyneitä !???
- ehkä elinkelpoisten vesien asuttaminen oli edennyt ”nopeasti” – Valtamerten tilavuus on nykyään $1,34 \cdot 10^9$ km³. Yhden kuutiomikrometrin kokoisen solun pitäisi jakaantua vain 120 kertaa että se täyttäisi tämän kokoisen tilavuuden.

6.2. LUCA

- Last Universal Common ancestor : viimeinen kaikkien yhteinen kehitysvaihe elämän historiassa
- Viimeinen yhteinen esi-siä



16S rRNA:han perustuva polveutuminen

Viimeinen yhteinen esi-isä, LUCA

Se elämänmuoto josta tunnetut elämän päähaarat -
bakteerit, arkeonit - ja eukaryootit - erkaantuivat
omiin suuntiinsa

Sisältää sen mikä on yhteistä kaikelle elämälle -
”elämän ytimen” – joka periytyy kaikille tästä
kehitysvaiheesta ⇒ **LUCA**

Last Universal Common Ancestor

- Tästä eteenpäin kaikki on Darwinilaista evoluutiota
- mutta miten päästiin tähän?
- hypertermofiiliset juuret – syntyikö elämä kuumassa??

Millainen LUCA oli??

Geenikoostumusta kartoitettu sen perusteella mitkä geenit ovat YHTEISIÄ KAIKILLE
ONKO TÄMÄ PERUSTELTU OLETUS?

Tapahtuu myös pelkistävää ja yksinkertaistavaa kehitystä!

Delaye et al. => ainakin 120,

Gill et al. => 206 => DNA genomi ??

LUCA

LUCAlla oli jo olemassa

- geneettinen informaatio – mutta **MILLAINEN?**
- proteiinisynteesikoneisto
- ainakin jonkinlaisia kalvostoja ja kalvoproteiineja
- **MUTTA MILLAISET KALVOT?**
- (nämä ovat erilaisia kolmen päähaaran kesken)

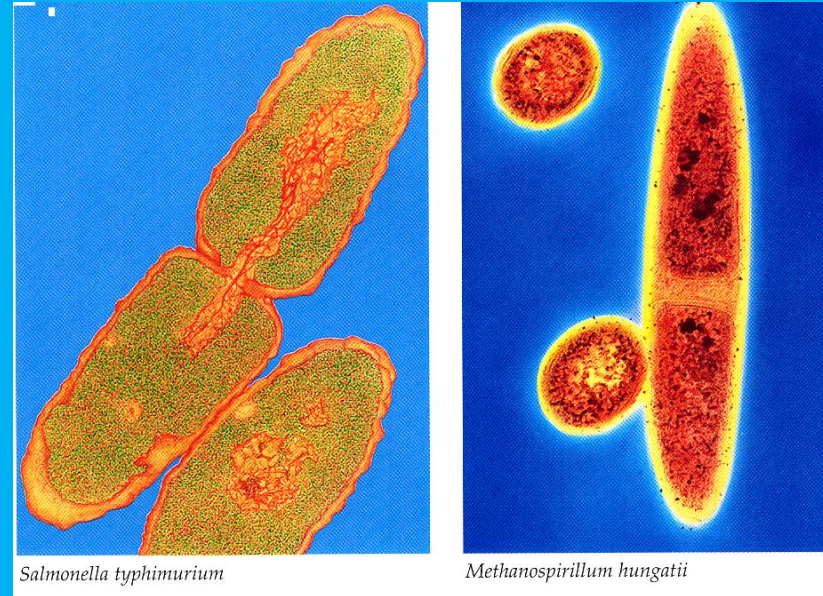
- yksinkertaisia energian muuntoreaktioita (ATP-syntaasi)
- nukleotidien synteesi- ja hajoitusreittejä
- Millainen genomirakenne??

Prokaryoottien kaltainen LUCA?

- yksinkertaisen rakenteensa puolesta LUCA ehkä oli prokaryoottien kaltainen – mutta prokaryootit eivät ole kehityshistoriallisesti primitiivisiä tai yksinkertaisia!
- Ovat hyvin tehokkaita ja olosuhteisiinsa optimoituneita

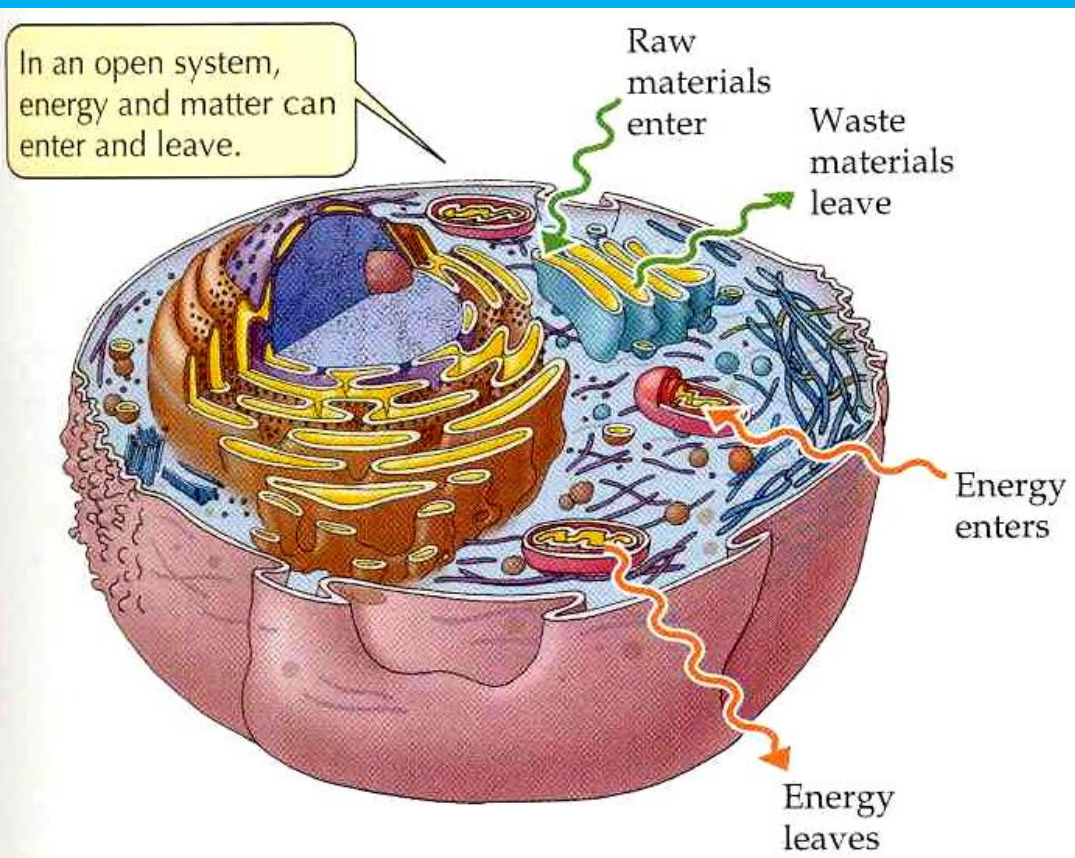
Toisaalta: sopivat hyvin yksinkertaisiksi autotrofeiksi: voivat hyödyntää esim. H_2 , S, H_2S , FeS,

Mutta: ensimmäisten eliöiden metabolia toimi heterotrofisesti!!



Ei ainakaan prokaryootin kaltainen?

Voisiko olla primitiivien eukaryootin kaltainen



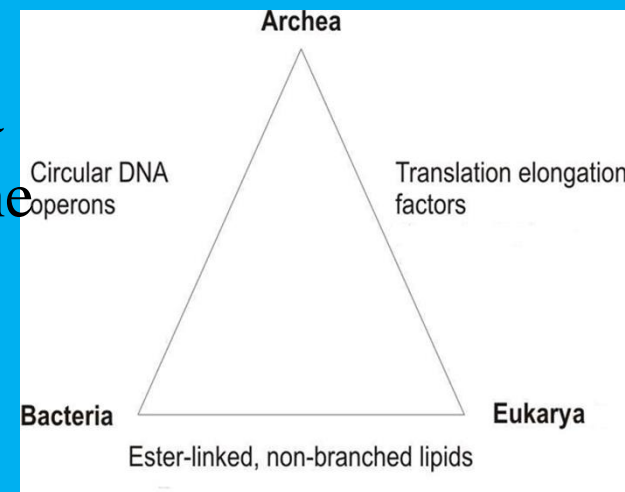
- mistä eukaryootit ilmestyivät?
- kaikki eukaryootit metabolisesti heterotrofeja
-glukoosi => pyryvaatti
=> pyryvaatin hapetus tai fermentaatio
- mutta onko tämä on mitokondrioiden mukana tullut ominaisuus!!

6.3. Eliökunnan päähaarojen polveutumisjärjestys?

- Miten ja mistä tulivat eukaryootit?
- Kummat tulivat ensin – eukaryootit vaiko prokaryootit?

Eukaryootigenomien primitiivisiä piirteitä

- Lineaarinen rakenne (alkuperäiset RNA-replikonit)
- Fragmentoituneet genomit (virhe-katastrofin välttäminen)
- Di- tai polyploidia (virhe-katastrofin välttäminen siinä vaiheessa kun genomien kopoitin vielä hyvin epätarkkaa)
- Ribozyymi-reliktit
- Eri ominaisuuksien polveutuminen epäselvää -näyttää siltä että genomirakenne, solurakenne ja geenit (e.g. DNA replikaatio tai translaatio) eivät ole polveutuneet yhtä matkaa ???



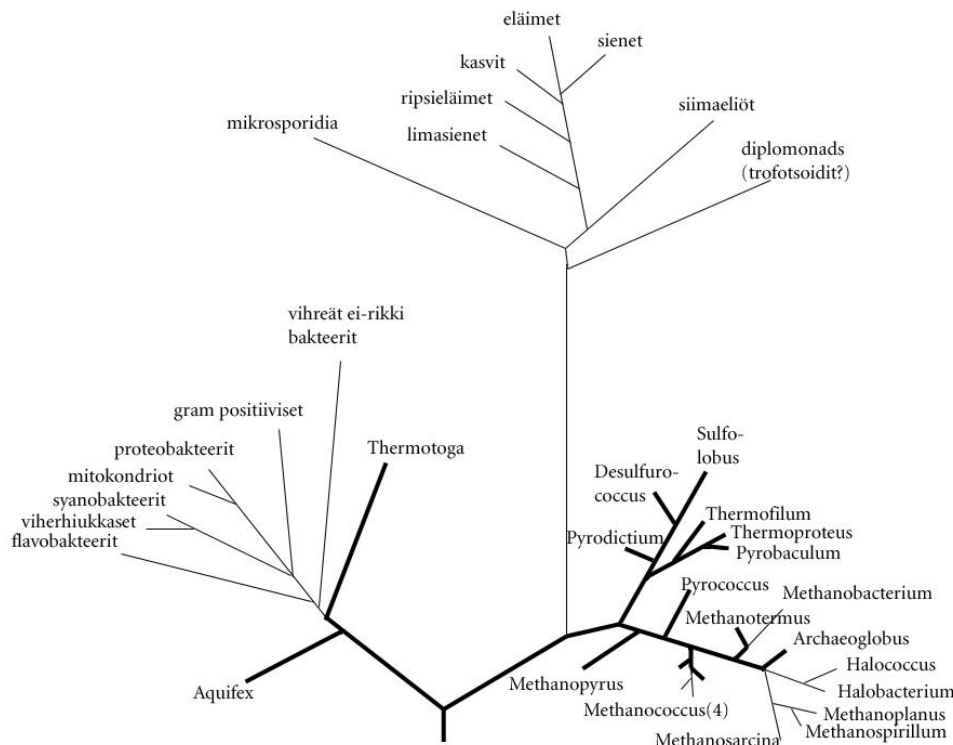
Kolme elämän päähaaraa

16S rRNA:han perustuva
polveutuminen

Heinäkuu 2015 löydetty
välimuoto arkeonien ja
eukaryoottien välistä:
Lokiarkeota!

**Monimutkainen arkeoni
joka sisältää runsaasti
sekä bakteerien että
eukaryoottien genejä!**

**Mm. Fagosytoosiin
tarvittuja BAR-
proteiinigenejä!**



Lokiarkeota – the missing link?

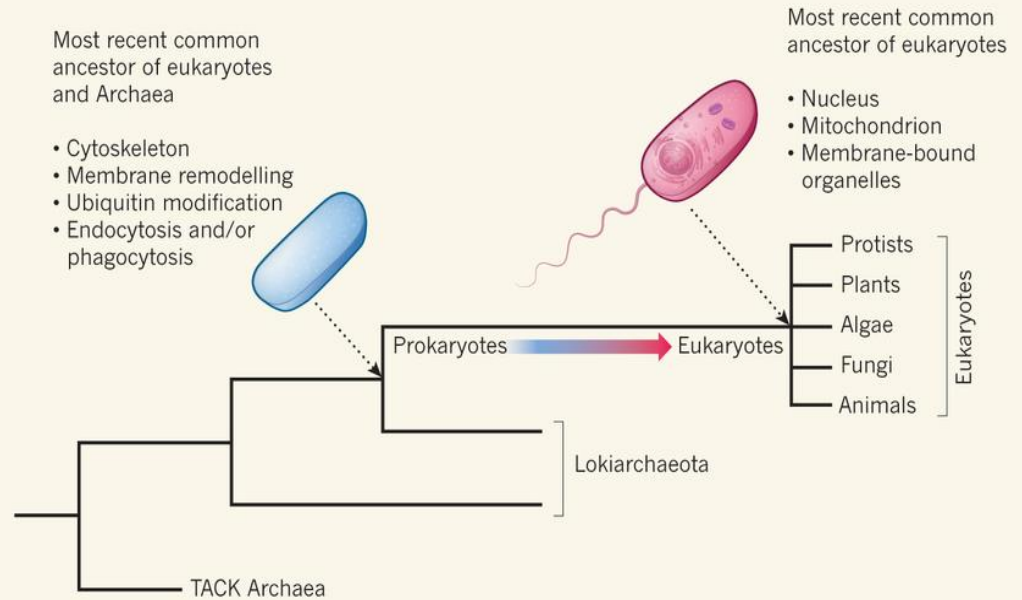
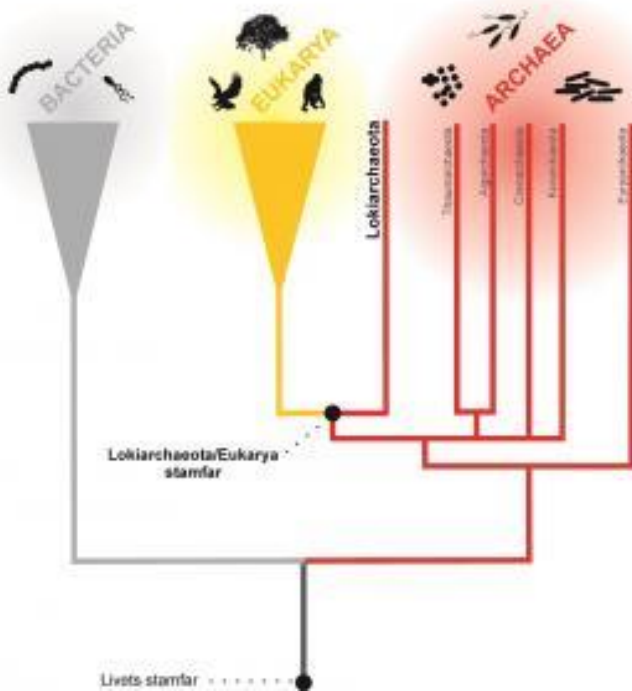
Evolution: Steps on the road to eukaryotes

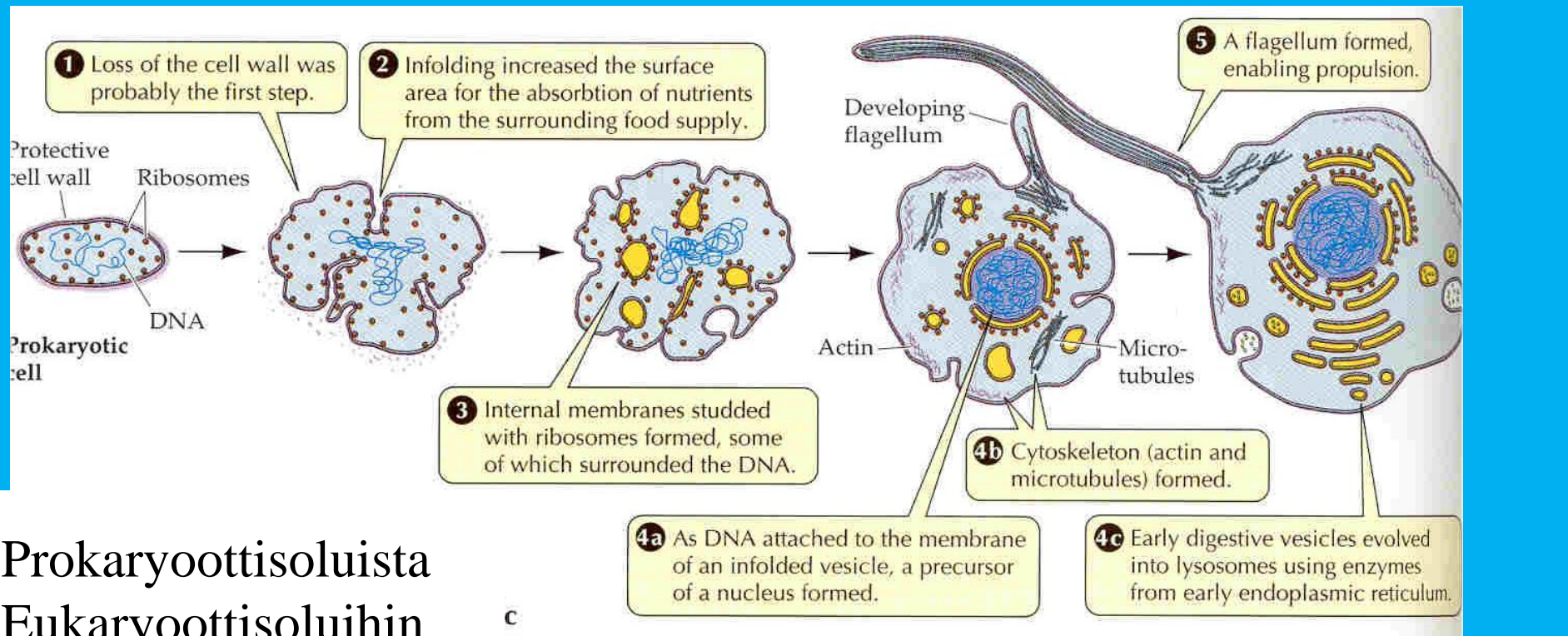
• T. Martin Embley & Tom A. Williams

Nature 521,
169–170

(14 May 2015)

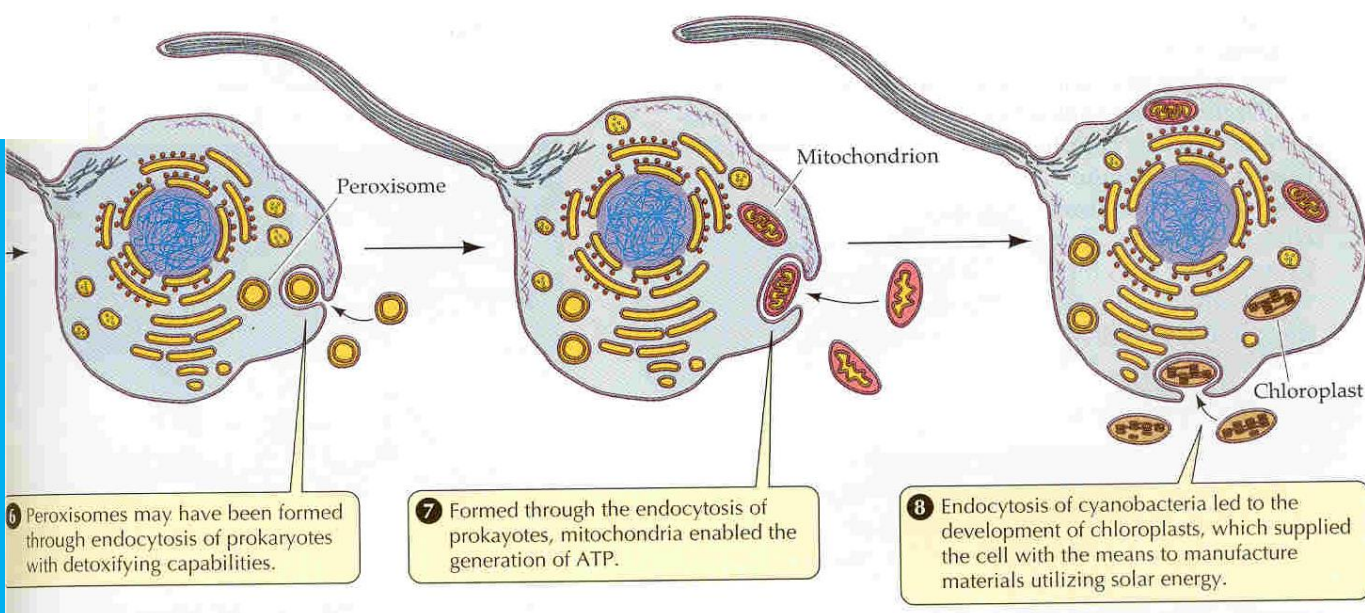
doi:10.1038/nature14522





Prokaryoottisoluista Eukaryoottisoluihin yksi mahdollinen skenaario

-pitää paikkansa mitokondrion ja plasmidiensa osalta



RNA reliktit eukaryooteissa

- **Ribosomal RNAs** translaatio, kaikissa RNA maailma
 - katalyyttinen, rakenteellinen
- **mRNAt** Geneettinen info, kaikissa RNA maailma
- **tRNAs** translaatio, kaikissa RNA maailma
 - Amino acid transport
 - Amino acid metabolism
 - Replication primer
- **Telomerase RNA** retro-transposonit, R-virukset RNA-maailma
 - tRNA-like primer for chromosome end synthesis RNA-DNA-maailma
- **Rnase P** tRNA maturation, kaikissa RNA-maailma
- **snoRNAs** rRNA prosessointi, eukaryootit, jotkut arkit RNA maailma
- **RNaseMRP** rRNA processing, eukaryootit, RNA maailma
 - Related to Rnase P
- **Group I self-splicing introns** mRNA splicing, eukaryootit, (prokaryootit) Ehkä RNA-maailma
- **Group II self splicing introns** mRNA splicing
- eukaryootit, (prokaryootit) Ehkä RNA-maailma

Lisää yhä toimivia ribozyymejä

- **srpRNA** proteiini translokaatio, eukaryootit, jotkut arkit
- **vaultRNA** toiminta tuntematon – Proteiini translokaatio? eukaryootit
- **G8 RNA** Ribosomirakenteen ylläpito kuumissa lämpötiloissa, eukaryootit
- **Hammerhead ja hairpin ribozyymit**
Self-cleavage ja ligaatio, Viroidit and satRNAs
- Pointti: ei ole tietoa ovatko kaikki Ribozyymi-katalyytit peräisin RNA maailmasta – MUTTA jos prokaryooteissa toimii vastaava proteiinientsyymi SE ei ole voinut muuttua ribozyymiksi!!
- RNA –katalyytit paljon hitaampia kuin proteiinikatalyytit

=> ei valintaetua, ”gray-tietokonetta ei synny taskulaskimesta”

sn ja snoRNAt: keskeisiä ribozymejä eukaryoottisolussa

- > 50 snoRNA tyyppiä toimii rRNA molekyylien modifioinnissa: katkaisu ja RNAn 2' OH ryhmien metylaatio ja pseudouridynyloitaatio
- snoRNAt myös metyloivat ja pseudouridynyloivat snRNA molekyyliä
 - => nämä muodostavat splicesomeja
 - => splicesomit irrottavat snoRNAt transkripteistaan

snRNAt => splicesomit => snoRNAt => rRNAiden maturaatio

6.4. Erilaiset kehitysstrategiat

- nopeasti (r) ja hitaasti (K) lisääntymisen vaihtoehdot
- $R = dN/dt = rN (1 - N/K)$

missä r = maksimaalinen solun jakautumisnopeus

N= organismien määrä

K= ympäristön kantokyvyn määrä

R= populaation lisääntymisnopeus

r-eliöt: pieniä, nopeasti lisääntyviä, vaihtelevissa olosuhteissa, eliöiden määrä vaihtelee hyvin paljon ja nopeasti (prokaryootit)

nopea lisääntyminen edellyttää pientä genomia

K-eliöt: suuria, hitaasti lisääntyviä, pitkä elinkierto, vakaissa ympäristöolosuhteissa jonka kantokyky kuitenkin rajallinen; populaation koko suhteellisen vakaa (eukaryootit)

suuri koko edellyttää monimutkaisempaa genomia

SIIS: kehitys ei välttämättä kulje kohti suurempaa kompleksisuutta!!

Prokaryoottien evoluutio

- Kuumat olosuhteet edellyttävät nopeita elintoimintoja
 - => nopeita proteiinientsyymejä
 - => Prokaryootit myös sopeutuneet hyvin nopeaan elintapaan
 - genomit redusoitu mahdollisimman pieniksi
 - haploidit genomit
 - kaikki tarpeettomat osat eliminoitu
- Hyvin vanhat fylogeniitit eivät ehkä pidä paikkaansa, varsinkaan nopeasti kehittyvien geenien osalta – satureituvat mutaatioilla, näyttävät vanhemmilta kuin mitä ovat

Eukaryoottien evoluutio

- Pitänyt vanhan primitiivisen rakenteen (lineaariset kromosomit, di- tai multiploidia)
- Suhteellisen hitaasti lisääntyvät ja kehittyvät genomit
- Genomit eivät ”heitä pois” ylimääräisiä sekvenssejä – keräävät paljon kopioita ”kaikesta”
- Hyödyntävät yhä vanhoja hitaita Ribozyymi-välitteisiä toimintoja

6.5. Kompleksisuuden kehittyminen

- Mitä se on? Miten se kehittyi? Onko se evoluution suunta? Onko evoluutiolla suunta?

Kompleksisuuden kehittyminen

- Jo ensimmäiset replikoituvat juosteet olivat merkittävän kompleksisia (juosteiden sekvenssit ja laskostumisrakenteet)
- Vuorovaikutukset ympäristön molekyylien kanssa
- Kompleksisuus kasvoi monimuotoistumisen myötä
- Uudet ja isommat genomit,
- Uudet metaboliat

Elämän kompleksisuuden tasoja

(McShea, Evolution 50, 477 - 492, 1996)

- Fysikaalisten osasten määrä
 - Eliön genomin koko
 - Eliön **geenien määrä**
 - Eliön **erilaisten solujen määrä**
 - Organellien määrä**
 - ”Ruumiinosasten” määrä**
- Edellisten osasten välisen vuorovaikutusten määrä
- Lajiutumisen tason hierarkia

...solutasolla

- Monisoluisuus kehittynyt kaikissa päähaaroissa (bakteereissa, arkeissa ja useamman kerran eukaryooteissa !)
- Erilaistuneiden solutyypin määrä:
 - Bakteereilla 1-3 (esim syanobakteereilla ”normaalien” solujen lisäksi, tyyppiä sitovia heterokystejä ja lepoitöitä)
 - Arkeilla 1-2
 - Hiivalla 3
 - Sienet, kelp 7
 - Pesusieni 11
 - Lituruoho 30
 - Seeprakala, Ihminen 120

... geenien ja genomien tasolla

Laji	solutyyppi	genomi milj. bp	geenejä	koodaavaa	
<i>Mycoplasma genitalium</i>	1	0.58	470	100	
<i>Escherichia coli</i>	1	4.8	4288	100	
<i>Sybechocystis</i>	1	3.6	3168		syanob
<i>Arhceoglobus flugidus</i>	1		2436		arkki
<i>Bascillus subtilis</i>	2	4.4	4100±		
<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	3	14	6144	70	leipähiiva
<i>Arabidopsis thaliana</i>	~30	125	25498	31	lituruoho
<i>Caenorhabditis elegans</i>	~50	97	18266	25	sukkulamato
<i>Drosophila melanogaster</i>	~50	180	13338	33	hedelmäkärp.
Ihminen	~120	3 200	32000	28/<1.4 (prot)	
<i>Tridicum sp</i>	~30(?)	13 500	~60000		vehnä
<i>Fritillaria assyrica</i>		125 000			pikarililja sp
<i>Amoeba dubia</i>	2?	670 000			Ameeba laji

Mistä eliökunnan monimuotoisuus syntyy

- Genomien kasvamisesta ja monimuotoisuudesta
 - Genomien eroista, mutta:
 - Aitotumallisten päähaarassa genomien koon vaihtelut eivät (välttämättä) korreloi kompleksisuuteen
 - Myös eri eliötaksoneiden (esim. nisäkkäiden) sisällä genomit ovat rakenteeltaan hyvin samankaltaisia –
- => geenisäätely aiheuttaa monimuotoisuutta

... geenisäätelyn vaikutus

- Sääteley monivaiheista:
 - RNAn synteesi DNASTA (transkriptio)
 - Proteiinisynteesi (translaatio)
 - Proteiinien stabilisuus
- Säätelee kunkin tuotteen pysyvyyttä ja aktiivisuutta
- 1.5-3% DNASTA koodaa proteiineja jotka säätelevät toisten geenien transkriptiota
- Sääteleyä myös pienten RNA-molekyylien avulla

...sääteilyä (jatkoa)

- Eliön kaikissa soluissa on sama DNA → DNA yksin ei voi ”erottaa” minkälainen elin pitäisi kasvaa mihin kohtaan.
- Yksilön kehitystä säädellään transkription säätelijöitten (proteiinien) avulla,
- näitä vuorostaan säädellään esim. hajoittamalla niiden mRNA:ta RNA:n avulla.
- Esim. Hox-geenit eläimillä, ja Mads-box geenit kasveilla: säätelevät muita geenejä, määräävät alkionkehityksessä sen mikä kohta alkiossa alkaa tuottamaan mitäkin elintä
- geenien sääteilyverkostot hyvin monimutkaisia

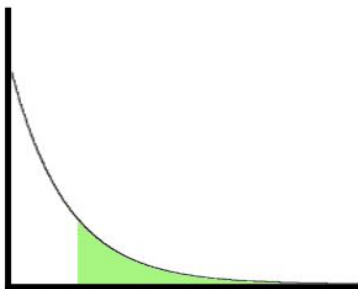
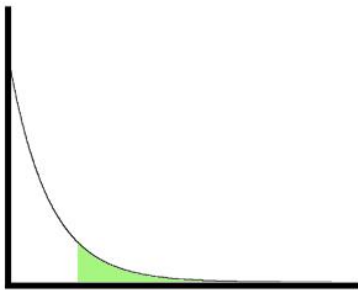
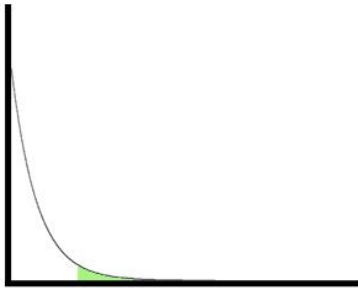
Ekosysteemien kompleksisuus

- ekosysteemien monimuotoisuus hyvin vaihtelevaa
→ vaihtelee hyvin lajiköyhistä hyvin lajirikkaisiin
- riippuu olosuhteista
 - energia, lämpötila, kosteus, muut ympäristötekijät
 - esim. mustat savuttajat, jäätiköt, trooppiset metsät
- Suotuisat olosuhteet → kompleksi ekosysteemi
- vaikeat tai erikoiset olosuhteet → vähän lajeja
- ekosysteemien kuitenkin pitää (aina?) olla itseään ylläpitäviä => riittävä monimuotoisuus (ravintoketjut) alkuaineiden kierrätykselle!

Elämän eriytyminen ja monimuotoisuuden kehittyminen

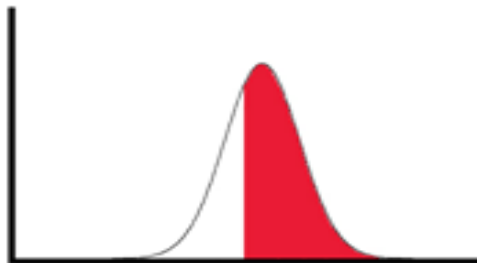
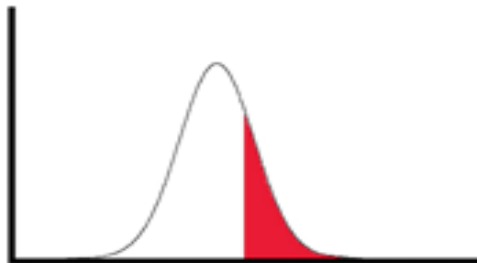
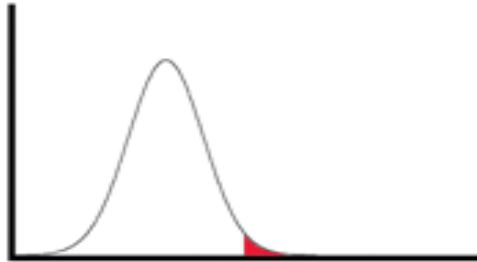
- Jonkinasteinen erilaistuminen välttämätöntä jotta ekosysteemi toimii, mutta:
- Onko evoluutiolla suunta kohti monimuotoisuutta ja kompleksisuutta ?
- Onko monimuotoisuuden lisääntyminen aktiivista vai passiivista?
- Jos passiivista niin johtuuko varianssin kasvusta vai vain yksilömäärän kasvusta?

Passiiviset trendit



- Alussa ja ilmeisesti edelleenkin tärkeä (esim. yksisoluiset eivät ole kadonneet minnekkään!)
- Varianssi kasvaa lisäten vaihtelua
- lukumääräinen lisääntyminen lisää ääritapauksia, vaikkei se varsinaisesti kasvata varianssia.

Aktiivinen trendi



- Selittää esim eukaryootien lisääntyneen koon (Copen sääntö)
- Valintapaine saattaa suosia suurempaa ja kauniimpaa tai
- Voi lohkoutua irti passiivisen trendin kasvusta
- Ollut ilmeisesti ajava tekijä suurissa muutoksissa (monisoluisuus, solujen monityyppisyys, kompleksisuus, tukirakenteet, modulaarisuus)

Erilaiset kehitysstrategiat

- nopeasti (r) ja hitaasti (K) lisääntymisen vaihtoehdot
- $R = dN/dt = rN (1 - N/K)$

missä r = maksimaalinen solun jakautumisnopeus

N= organismien määrä

K= ympäristön kantokyvyn määrä

R= populaation lisääntymisnopeus

r-eliöt: pieniä, nopeasti lisääntyviä, vaihtelevissa olosuhteissa, eliöiden määrä vaihtelee hyvin paljon ja nopeasti (prokaryootit)

nopea lisääntyminen edellyttää pientä genomia

K-eliöt: suuria, hitaasti lisääntyviä, pitkä elinkierto, vakaissa ympäristöolosuhteissa jonka kantokyky kuitenkin rajallinen; populaation koko suhteellisen vakaa (eukaryootit)

suuri koko edellyttää monimutkaisempaa genomia

SIIS: kehitys ei välttämättä kulje kohti suurempaa kompleksisuutta!!

Lajiutuminen

- normaaliloissa: lajiutumista ajavat tekijät:
 - eristys pääpopulaatiosta
 - **olosuhteiden muuttuminen**, pilkkoo populaatiota
 - satunnaiset mutaatiot, lisää kilpailukykyä
 - ekosysteemin rasitteet kuten uudet saalistajat, loiset tai myrkyt
 - ekosysteemin uudet lokerot, kuten maa, ilma tai mikrolokerot – erilaiset olosuhteet
- valinta tapahtuu yksilötasolla
- johtaa valintaan geenitasolla
- lopullinen lajimuutos tapahtuu lopuksi isolaatio/populaatiotasolla
- miten suuri geneettinen muutos tarvitaan?
- korreloiko sekvenssierojen suuruus lajiutumiseen

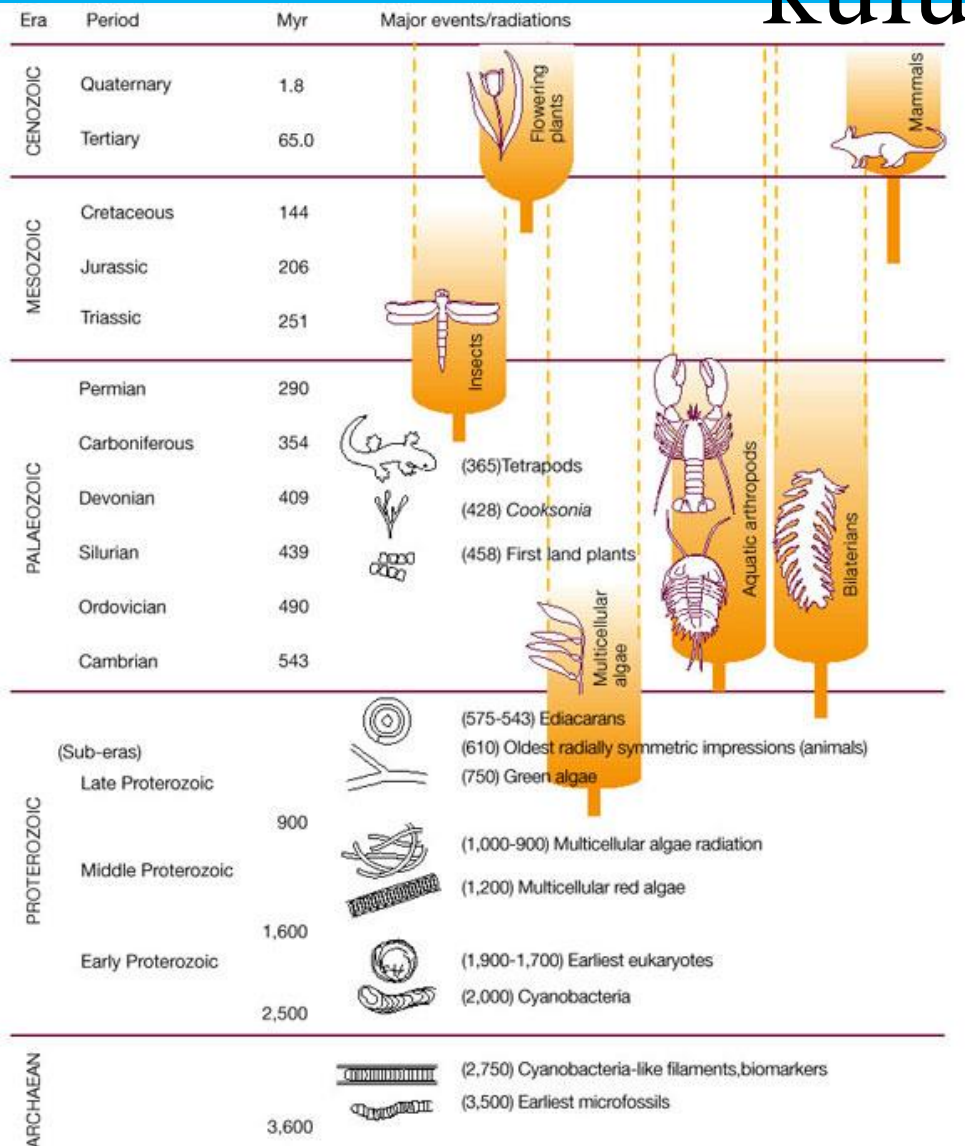
Hierarkioiden kehittyminen

(Suomen luonto, selkärangattomat, W+G 1998, toim K Heliövaara)

- solu
 - soluryhmät/kudokset
 - suu, suoli, hermot
 - kylkisymmetria, aivot, pää
 - ruoansulatuskanava
 - ruumiinontelo (veri)
 - jaokkeisuus
 - selkäjänne, kidusraot
 - aivokoppa, selkäranka
 - leuat, parilliset evät
 - 4 raajaa, keuhkot, maaelämä
 - kuiva iho, kuoripäälliset munat
 - ruumiineristeet, lämmin veri
 - kohtu
 - kädet
 - työkalut
 - puhe
- korallisieni
 - meduusat/polyypit
 - laakamadot
 - väkäkärsämadot
 - haarautuma niveljalkaisiin!
 - nahkiainen, panssarikala
 - kalat
 - sammakkoeläimet
 - matelijat ja linnut
 - nisäkkäät
 - istukalliset nisäkkäät
 - kädelliset
 - Ihmisen alkumuodot
 - Homo sapiens

Kaikki
eliötyypit
yhä
elossa =>
”yhtä hyviä”

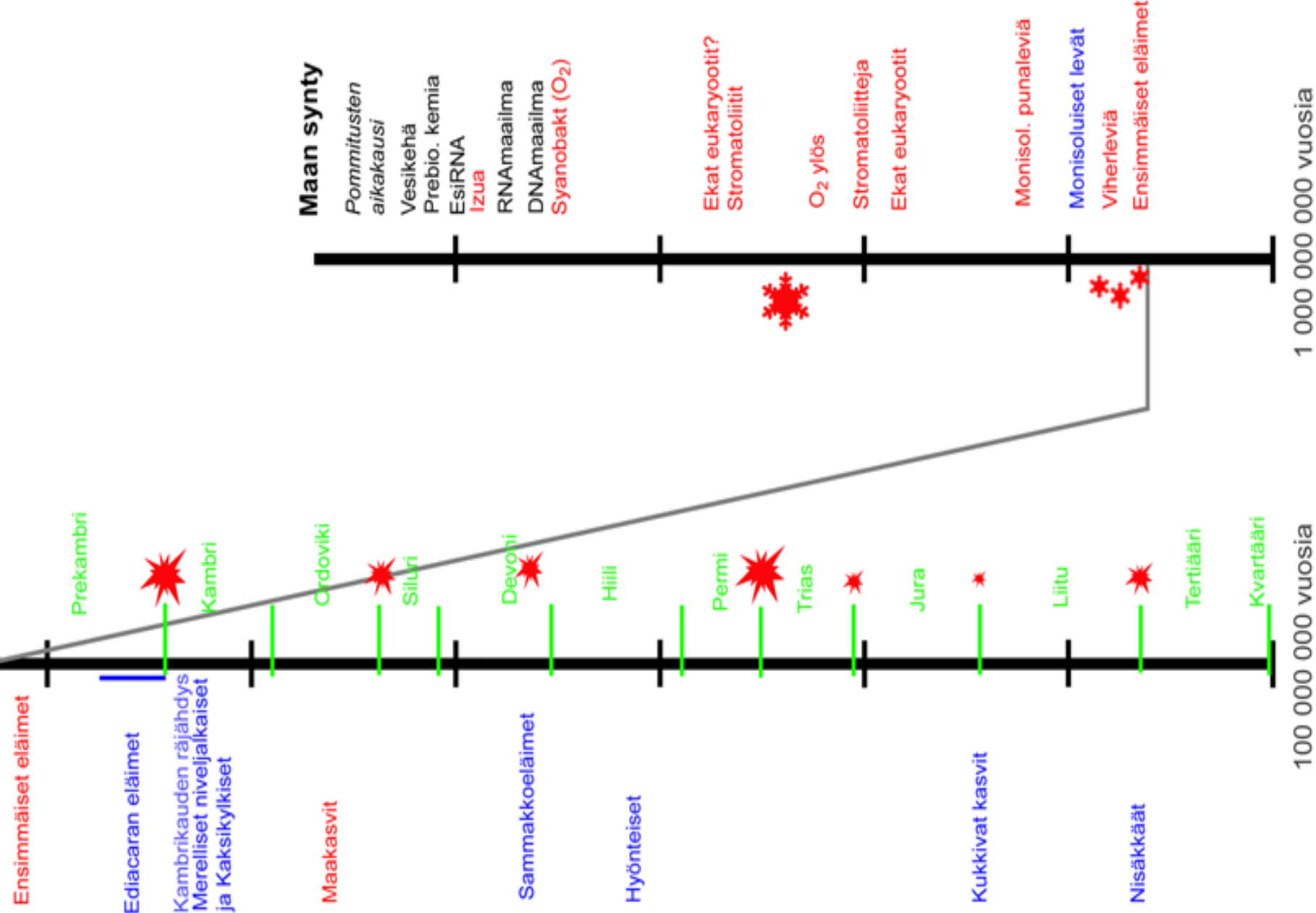
Evoluutio: uusien lajien synty aikojen kuluessa



eukaryootit, n. 2,5 GA
sitten

- mitokondriot ja kloroplastit endosymbioosin tuotteina
- eukaryoottigenomin alkuperä – hyvin vanha?

Katastrofien vaikutus: ”punctuated equilibrium”



LUCA

- Mushegian, A, (2008). Gene content of LUCA, the last universal common ancestor. *Front Biosci.* 13:4657-66.
- Poole, A.M. and Logan, D.T. (2005) Modern mRNA proofreading and repair: clues that the last universal common ancestor possessed an RNA genome? *Mol. Biol. Evol.* 22, 1444-1455.
- Delaye, D., Berecca, A., and Lazcano, A. (2005) The last common ancestor: what's in the name. *Orig. Life Evol. Biosph.* 35, 537-554.
- Woese, C.R. (1998) The universal ancestor. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 95, 6854-6859.

Elämän eriytyminen

- Eric A. Gaucher, James T. Kratzer and Ryan N. Randall. **Deep Phylogeny-- How a Tree Can Help Characterize Early Life on Earth.** *Cold Spring Harb Perspect Biol* 2010;2:a002238
- Yang, S., Doolittle, R.F., Bourne, P.E. (2005) **Phylogeny determined by protein domain content.** *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 102, 373-378

Evolution: Steps on the road to eukaryotes

- T. Martin Embley & Tom A. Williams

Nature 521, 169–170

(14 May 2015) doi:10.1038/nature14522

Eukaryoottien alkuperä

- Knoll AH et al., (2006). Eukaryotic organisms in Proterozoic oceans. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 36, 1023-1038.
- Koonin EV. (2009) Evolution of genome architecture. *Int. J. Biochem. Cell Biol.* 41:298–306.
- Koonin, E.V., et al. (2004). A comprehensive evolutionary classification of proteins encoded in complete eukaryotic genomes. *Genome Biol.* 5, R7.
- Makarova, K. S., et al., (2005). Ancestral paralogs and pseudoparalogs and their role in the emergence of the eukaryotic cell *Nucleic Acids Research*, 33(14):4626-4638.