

Novinky ve fylogenezi strunatců

Doc. Mgr. Tomáš Bartonička, Ph.D.
Ústav botaniky a zoologie

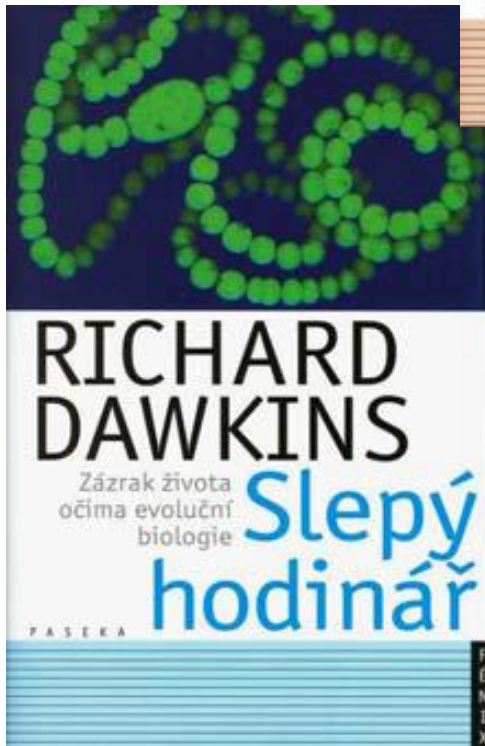
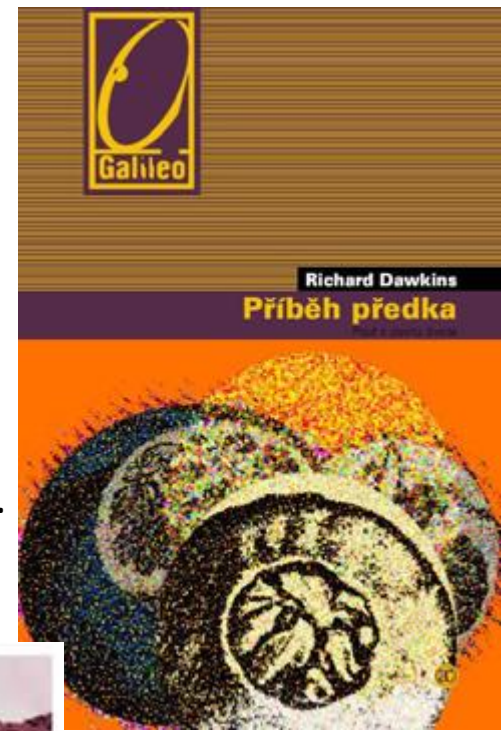
Program přednášky

- Stavební plán, evolution –development, celkovostní regulace
- Pozice bazálních strunatců
- První strunatci a obratlovci, fosilní novinky
- Přechod na souš, nový fosilní záznam

Zrzavý J., Storch D. & Mihulka S. 2004:
Jak se dělá evoluce.
Paseka, Praha.



Dawkins R. 2008:
Příběh předka.
Academia, Praha.



Dawkins R. 2002:
Slepý hodinář.
Zázrak života očima
evoluční biologie.
Paseka, Praha.



Shubin N. 2009:
Ryba v nás.
Paseka, Praha.

Rozdílnost tvarů živých organismů se dotýká celé řady aspektů biologie

Řecký základ slova *morfologie* upomíná na odlišnosti vnějších tvarů organismů.

Tvarová rozmanitost stojí z vzniku biologie.

Mechanismy určující stavební plán organismů
homeoze = změna nějaké morfologické struktury v jinou.

- substituce krabího oka tykadlem
- nahrazení tykadla hmyzu končetinou
- objevení se hmyzího křídla na místě nohy
- nadpočetné rameno mořských hvězdic
- 7. krční obratel člověka v hrudní,

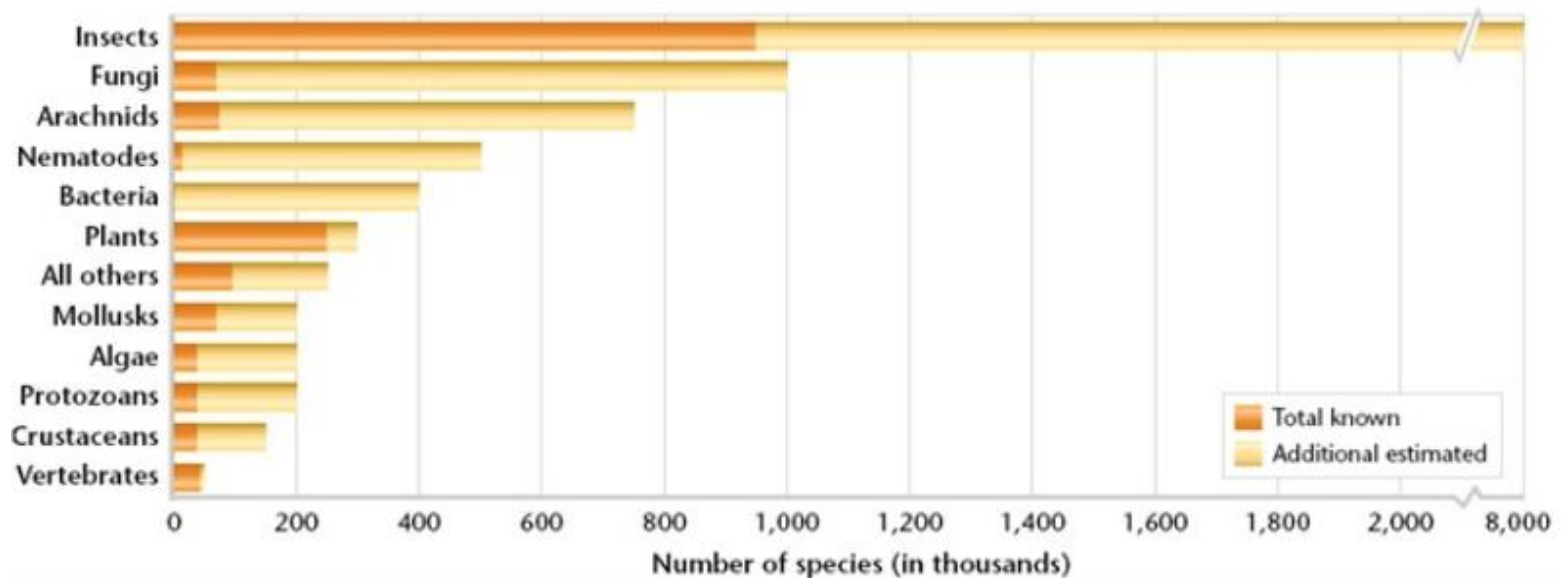


více žeber, nebo dalšího páru prsních bradavek.



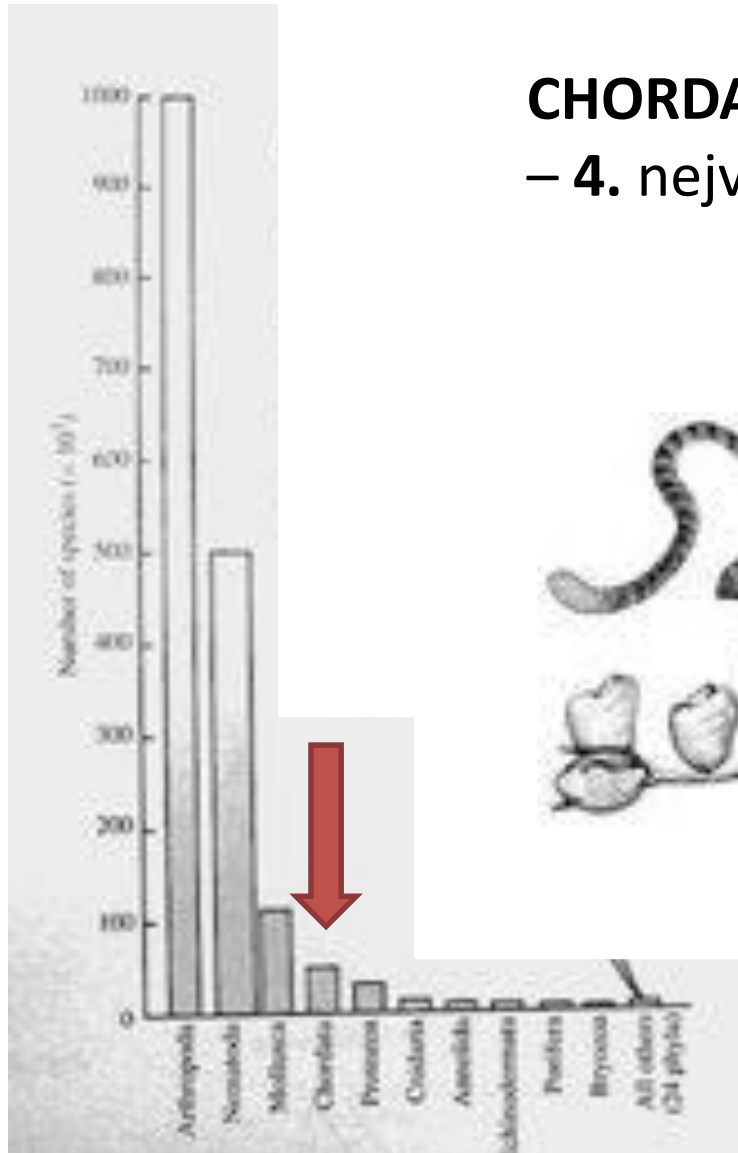
Unknown Diversity

- New species are considered known when they are collected and described scientifically.



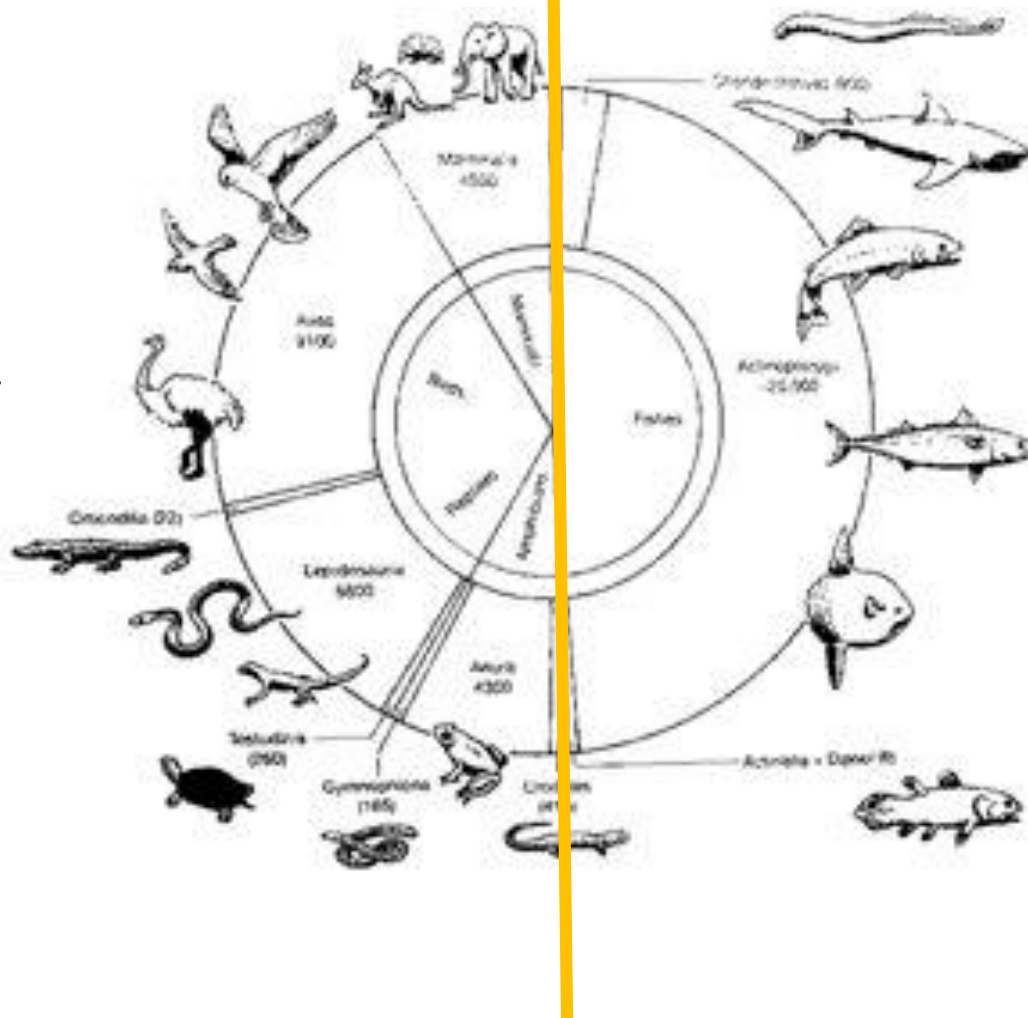
VÝZNAM STRUNATCŮ – proč zasluhují tolik pozornosti...

CHORDATA: cca 75 000 druhů
– 4. největší (druhově nejbohatší) kmen



Druhová diverzita jednotlivých kmenů (v tisících druhů):

SUCHOZEMŠTÍ -
ČTVERNOŽCI
cca 38 000 spp.



VODNÍ -
RYBY – PLOUTVOVCI
cca 38 000 spp.

OBRATLOVCI: EXTRÉMNÍ ROZPĚTÍ VELIKOSTI TĚLA



***Paedophryne amauensis* – 7,7 mm**
Rittmeyer et al. 2012
Papua Nová Guinea



***Suncus etruscus* – 40 mm, 1,8 g**
(Savi, 1822)

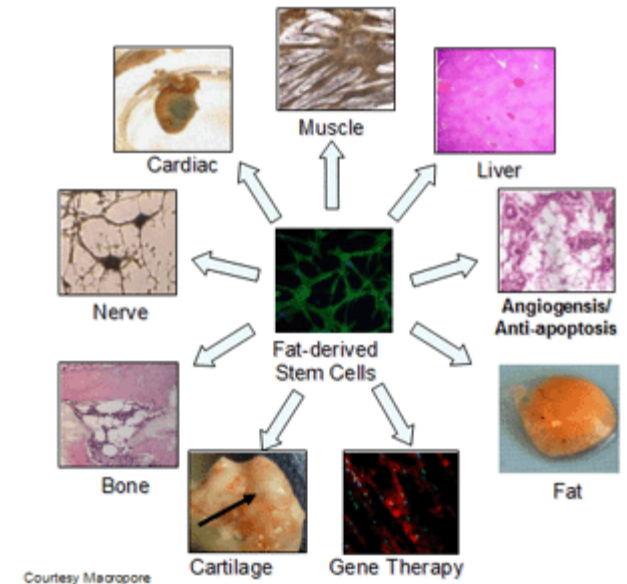


***Balaenoptera musculus* – 30 000 mm,**
přes 200 000 000 g
(Linnaeus, 1758)

POČET BUNĚČNÝCH MORFOTYPŮ

skupina

Acanthocephala	12	Mollusca	38
Annelida	37	Myxozoa	3
Arthropoda	42-90	Nematoda	14
Brachiopoda	34	Nematomorpha	8
Bryozoa	25	Nemertea	35
Chaetognatha	21	Onychophora	30
Chordata	38-215	Orthonecta	3
Cnidaria	10	Phoronida	23
Ctenophera	17	Placozoa	4
Cycliophora	15	Platyhelminthes	20
Echinodermata	41	Pogonophora	20
Echiura	21	Porifera	4
Entoprocta	13	Priapulida	20
Gastrotricha	23	Rhombozoa	4
Gnathostomulida	16	Rotifra	15
Hemichordata	25	Sipuncula	25
Kinorhinchia	17	Tartigrada	18
Loricifera	18	Urochordata	38



Počty buněčných morfotypů v tělesných plánech jednotlivých kmenů Metazoa (u Arthropoda a Chordata rozpětí u korunových taxonů) - dtto těl. velikost, div. nik etc.

Pozice bazálních strunatců

Cephalochordata

Urochordata

Vertebrata

Embryonální determinace a vývojová flexibilita

embryonální znaky, příbuzenské vztahy na principech Evolution-Development , EVO-DEVO

+ indukční – epigenetické procesy v ontogenezi

Hox komplex – lineárně uspořádané geny podél všech chromozómů řídící předozadní uspořádání těla = vznik anterior-posteriorální osy těla

Homeotické (Hox) geny = shloučené do homeoboxu
od 1982, kruciální význam při embryogenezi, sekvence 180 párů bází
kódujících 60 proteinů = **homeodoména**

Změna struktury, změna shlukování Hox genů

Zásadní vliv na homeodoménu a tedy i na homeozi

Type of *Hox* cluster

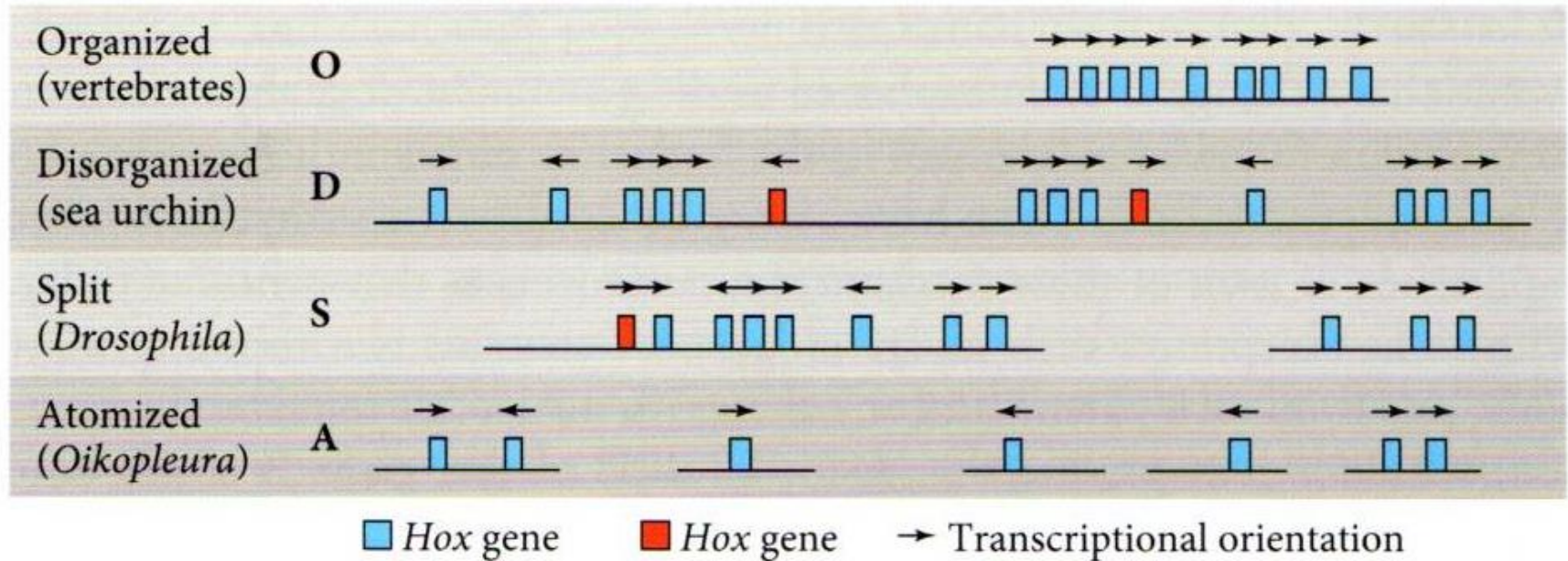


Figure 8.7 The structure of *Hox* gene complexes differs among various metazoan clades. Not all *Hox* genes are tightly clustered, and although it is not evident in this figure, the scale of the genes and the number of intervening genes differ considerably. The figure notes the structure of the genes based on the analysis of Duboule (2007): A, atomized; D, disorganized; O, organized; S, split.

LETTERS

Tunicates and not cephalochordates are the closest living relatives of vertebrates

Frédéric Delsuc¹†, Henner Brinkmann¹, Daniel Chourrout² & Hervé Philippe¹

Delsuc F. et al. : Nature 439/23 (2006), 965-968

Journal of Zoology

ZSL
LIVING COLLECTION

Journal of Zoology. Print ISSN 0952-8366

SPECIALLY COMMISSIONED FEATURE

Chordate phylogeny and evolution: a not so simple three-taxon problem

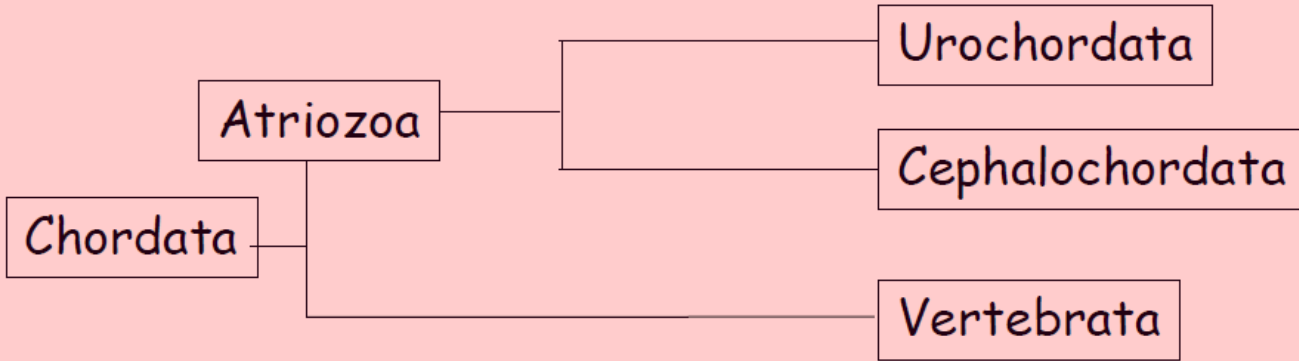
T. Stach

Fakultät für Biologie, Zoologie – Systematik und Evolution der Tiere, Freie Universität Berlin, Berlin, Germany

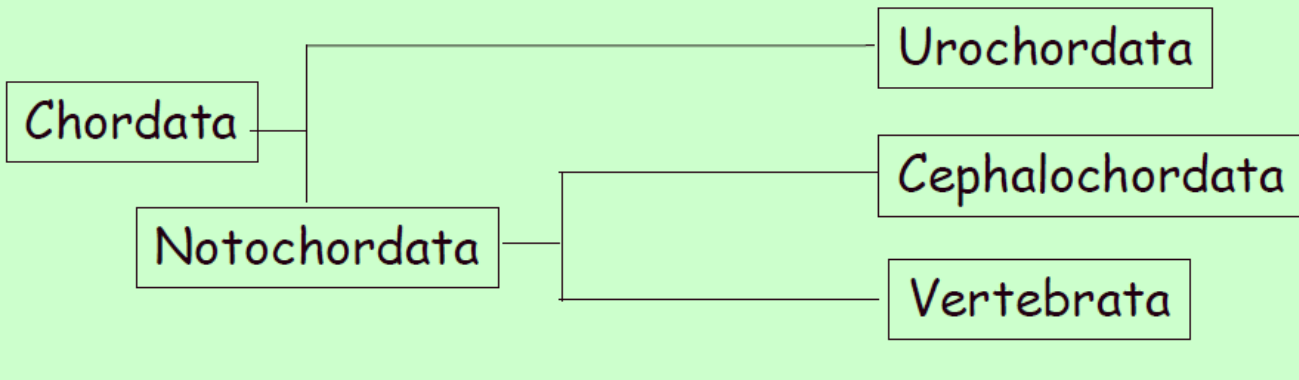
Stach T. : Journal of Zoology 276 (2008), 117-141

System

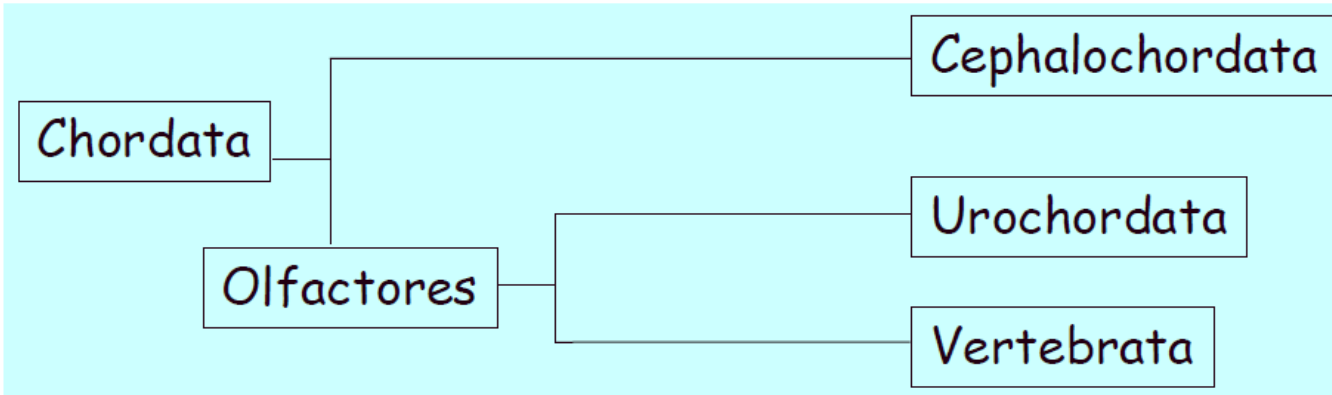
X



X



✓



Co znamená „změna shlukování Hox genů“

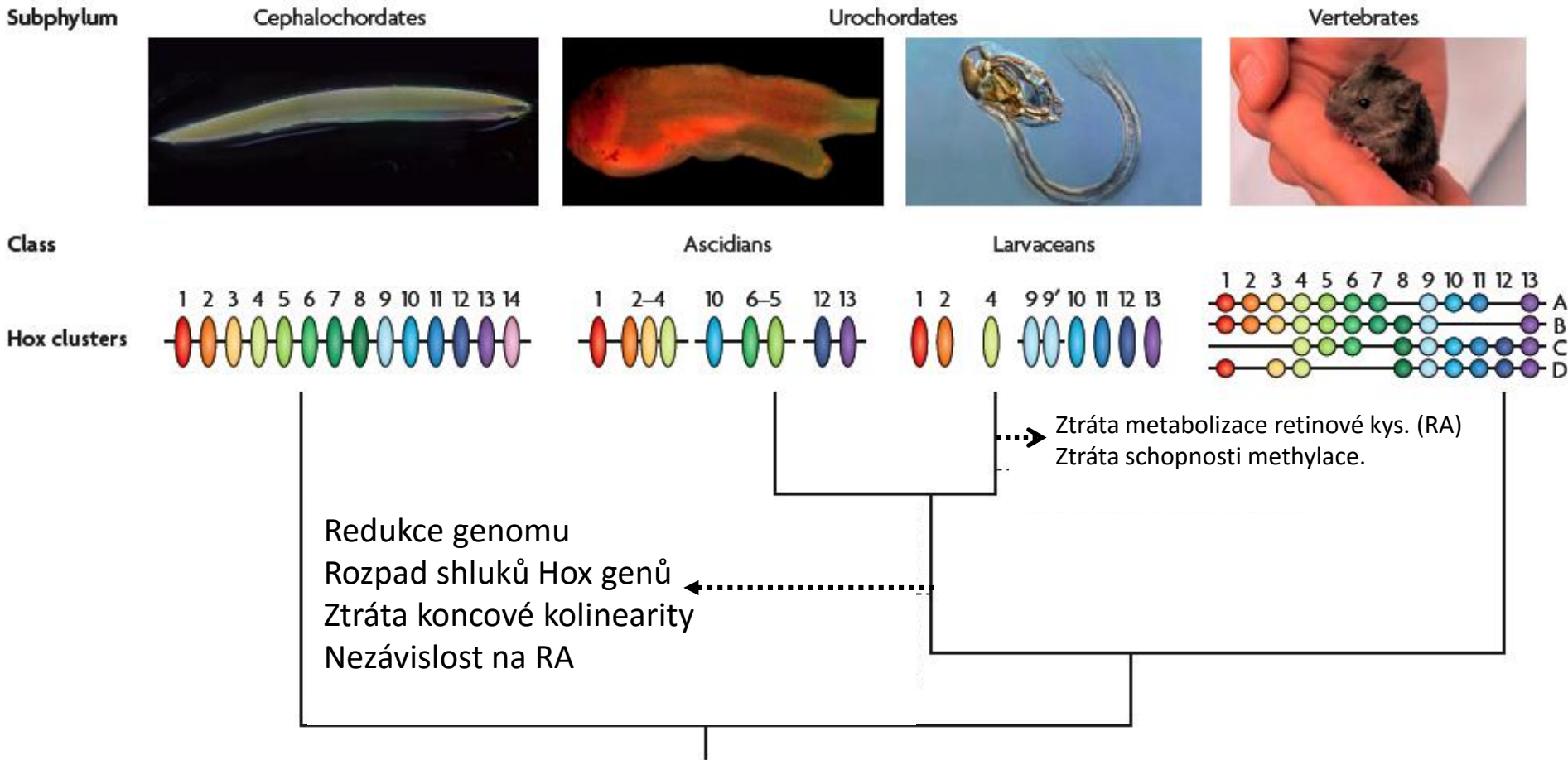
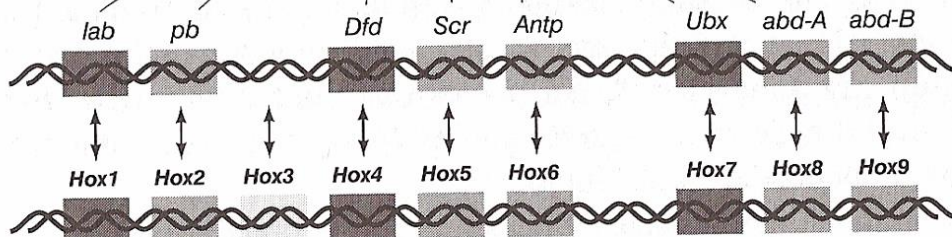
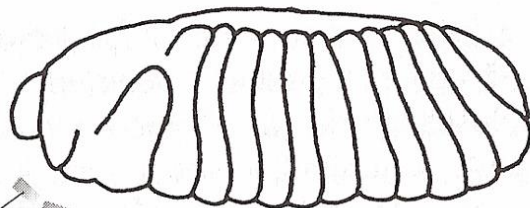
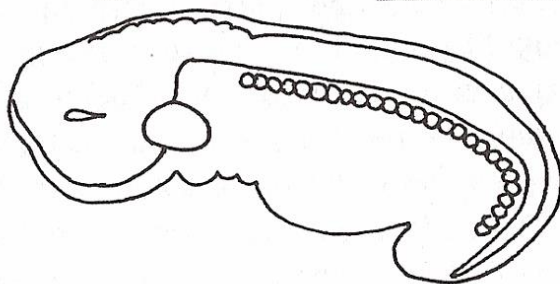


Figure 3 | **Genome contraction and morphology.** Stem urochordates adopted a determinative mode of development, reduced the size of their genomes, lost temporal collinearity of Hox-gene expression, broke up their Hox-gene cluster and lost the need to use retinoic acid (RA) for anteroposterior axial patterning associated with the reorganization of their CNS. Larvaceans lack the classic genetic machinery to synthesize, degrade and detect RA, and they also lack a complete genetic system for DNA methylation (carried out by DNA methyltransferases (Dnmts), but nevertheless build a complete chordate body plan that is retained throughout life. Mouse image courtesy of Getty Images.

embryo mouchy



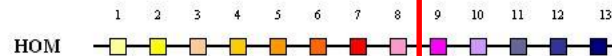
embryo myši



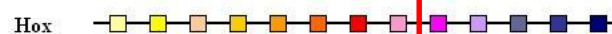
Hox A9-13 – přední noha

Hox D9-13 – zadní noha

Drosophila

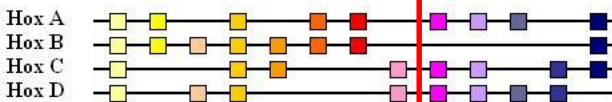


kopinatce



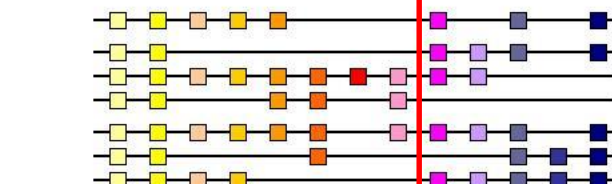
latinerie

(lalokoplutvé ryby - Actinistia)

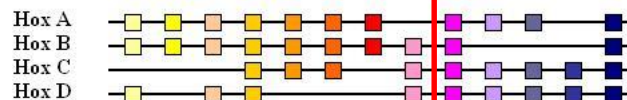


danio

(kostnaté ryby - Teleostei)



myš



Základní evoluční novinka CHORDATA

Vývoj obratlovčího typu končetiny, kdy klíčovými homeoboxovými geny při formování končetinového pupenu jsou

Hox geny z posteriorního (= zadního) úseku předozadní osy a to i u předních končetin .

Kolinearita, geny - lokusy seřazené v pořadí v jakém se exprimují

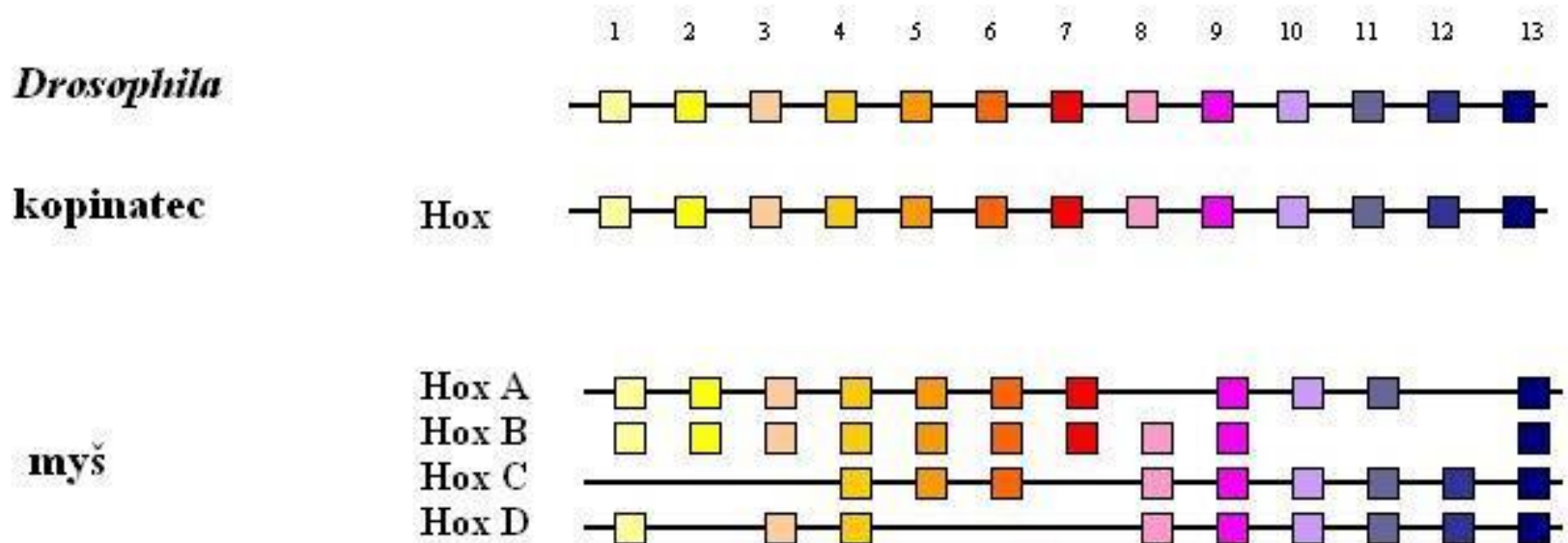
bezobratlí jednu sadu HOX (HOM) genů na chromozomu

obratlovci multiplikace Hox genů,

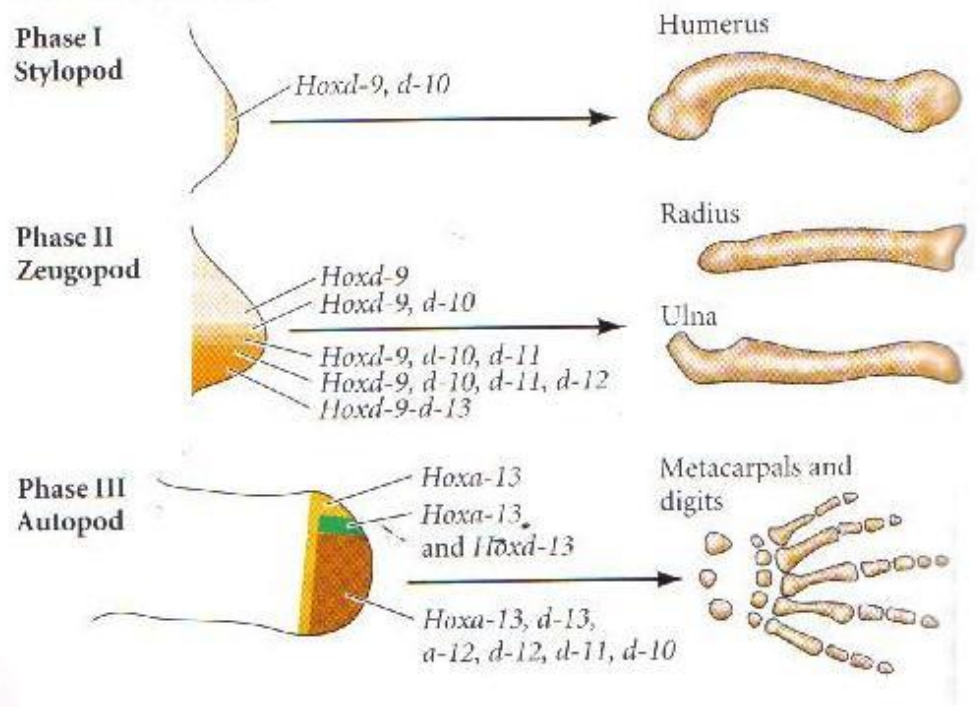
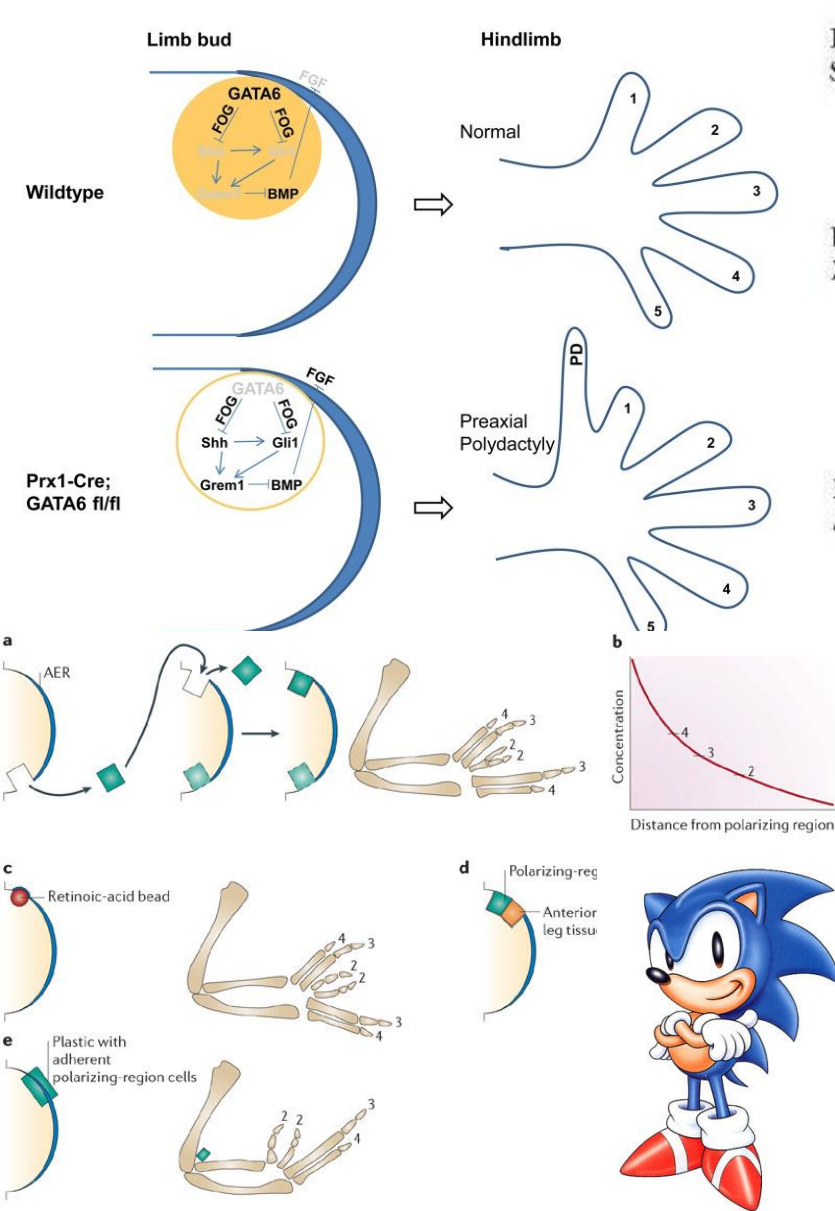
kopírováním původně jediného genu při crossing-overech

nejčastěji 2násobná duplikace – tetraploidizace – 4 sady Hox genů

3x duplikace – 6-7 sad (Teleostei)



Richard Owen – jednotná stavba obratlovčí končetiny, stejný základ, stejná regulace vzniku

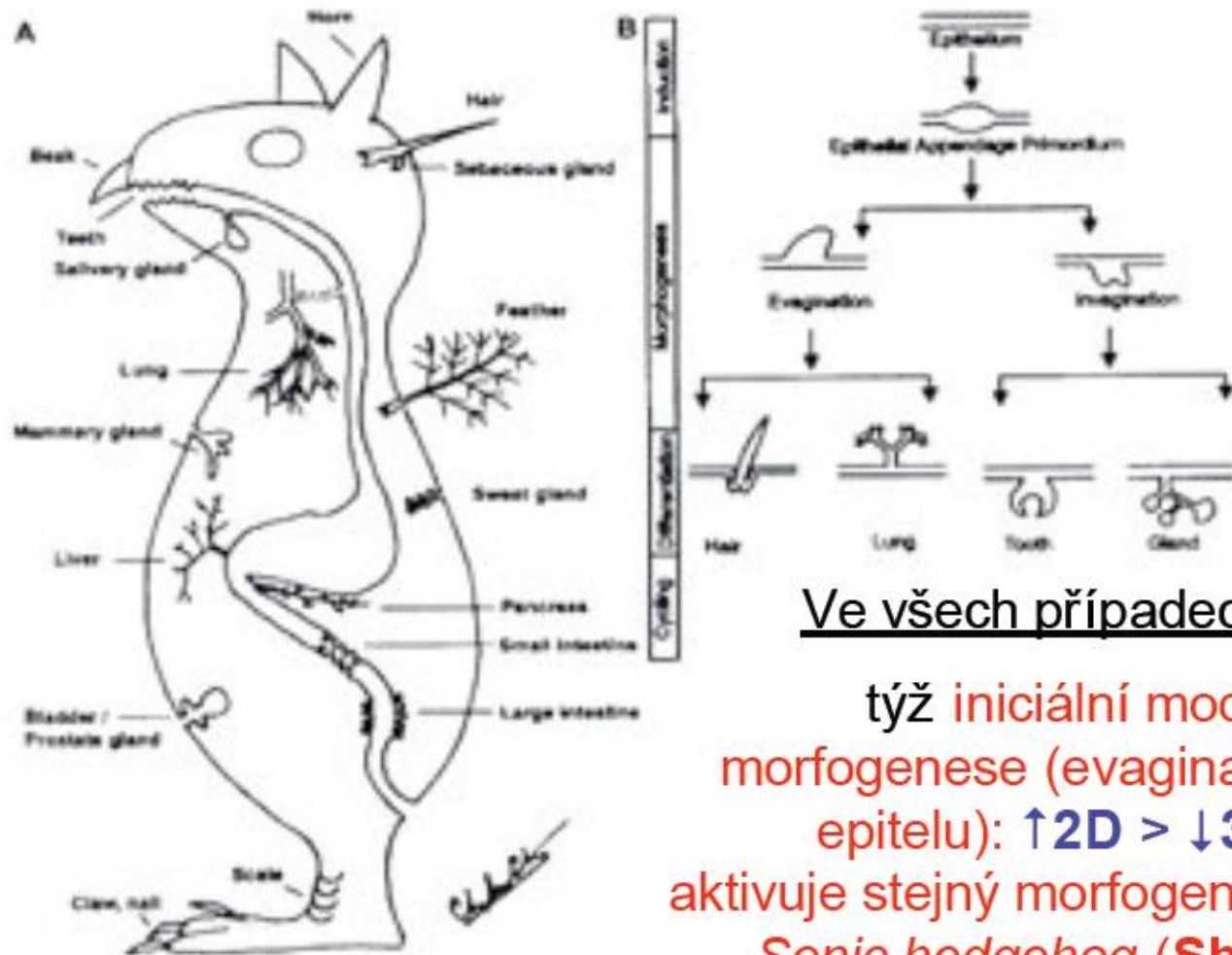


Časové a místní rozdíly v zapínání a vypínání jednotlivých modulů – **polarizační zóna, malík-palec**

gen **Hedgehog** ⇒ heterochronie
Stejný gen určuje zda to bude ploutev nebo ruka



kontrola homeotickými geny a lokálně specifickou diferenciací mezenchymatických buněk mezodermy



Ve všech případech:

týž **iniciální modul**
morfo-genese (evaginaci
epitelu): $\uparrow 2D > \downarrow 3D$
aktivuje stejný morfogen –
Sonic hedgehog (Shh)

AS

Coevolutionary patterning of teeth and taste buds

Ryan F. Bloomquist^{a,b,1}, Nicholas F. Parnell^a, Kristine A. Phillips^a, Teresa E. Fowler^a, Tian Y. Yu^c, Paul T. Sharpe^c, and J. Todd Strelman^{a,1}

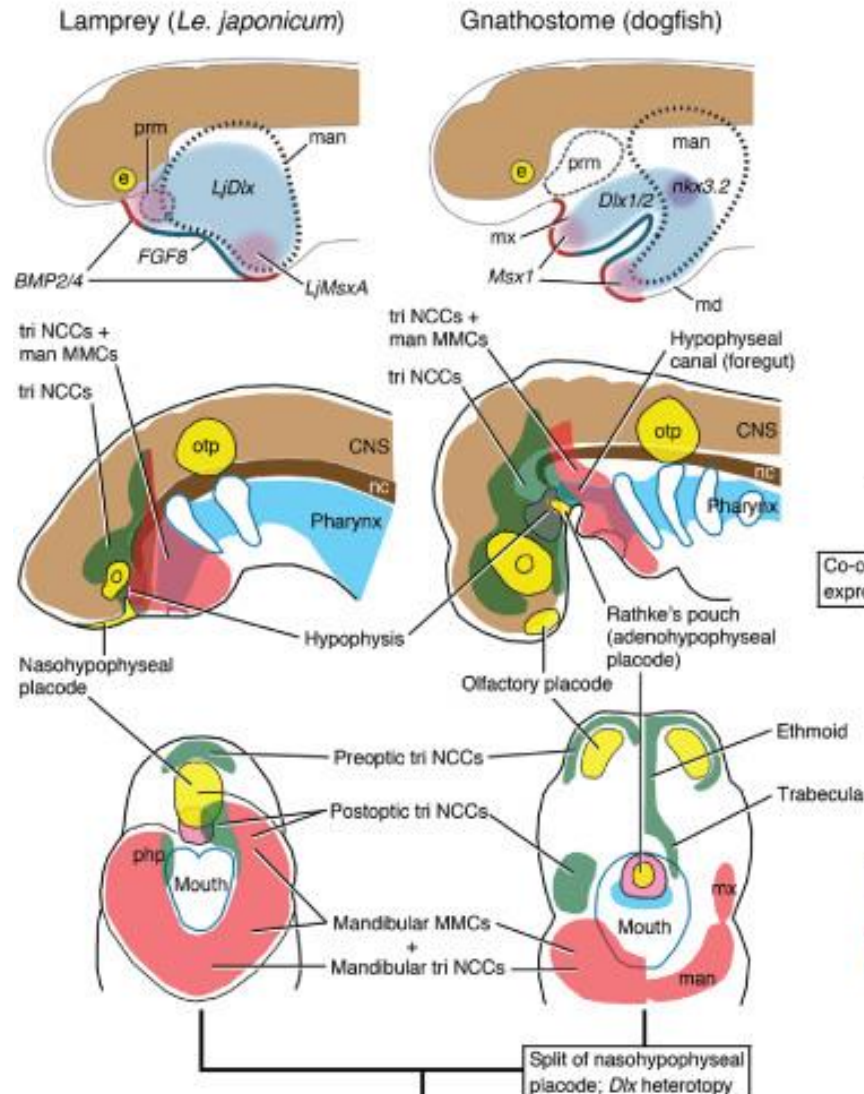
^aSchool of Biology and Institute for Bioengineering and Bioscience, Georgia Institute of Technology, Atlanta, GA 30332; ^bCollege of Dental Medicine, Georgia Regents University, Augusta, GA 30912; and ^cDepartment of Craniofacial Development and Stem Cell Biology, Dental Institute, King's College London, London WC2R 2LS, United Kingdom

EVO-DEVO a vznik čelistí

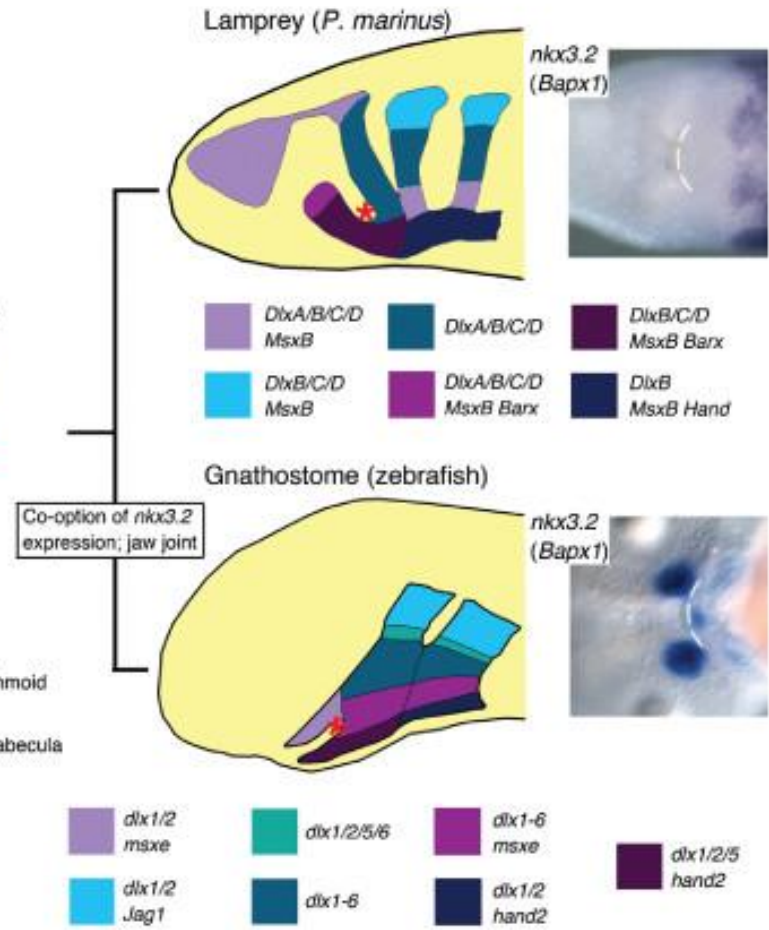
Kuratani S., 2012: stejné morfogenetické moduly u Agnatha i Gnathostomata

ale fungují **heterotopicky** tzn. zapínání a vypínání jednotlivých modulů na různých místech

(A) Heterotopy Hypothesis



(B) Co-option Hypothesis



- **Archipterygiová teorie** (Gegenbauer)
diferenciaci homologonů žaberních oblouků

- **EVO-DEVO:** – exprese Hox 9 resp. 13
(maximální v ocasním segmentu embrya a pak v
končetinových základech)

- **Typy končetin**

Biseriální archipterygium

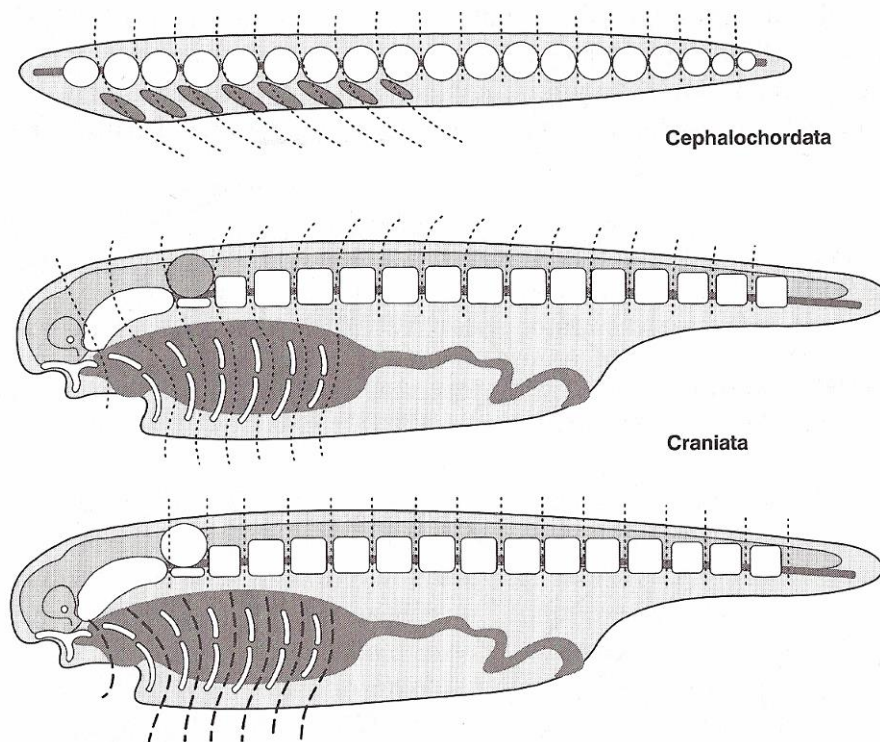
Uniseriální archipterygium

Actinopterygium (basalia, radialia, ceratotrichia)

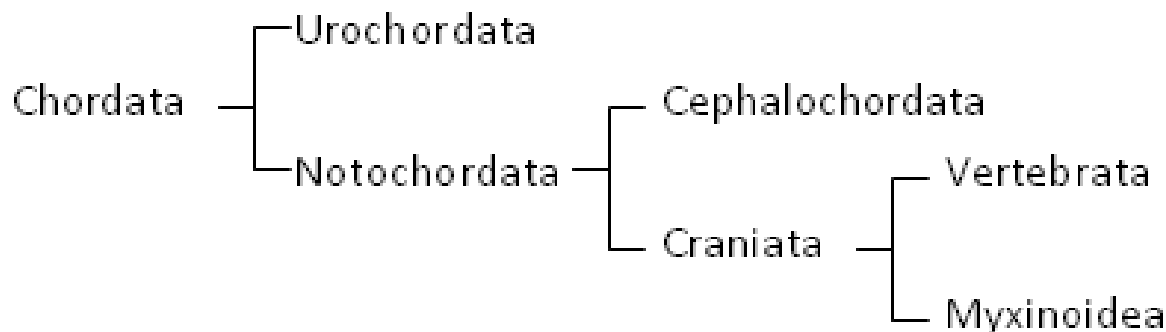
Končetina tetrapodů (basipodium, stylopodium, zygopodium,
- metapodium, autopodium)

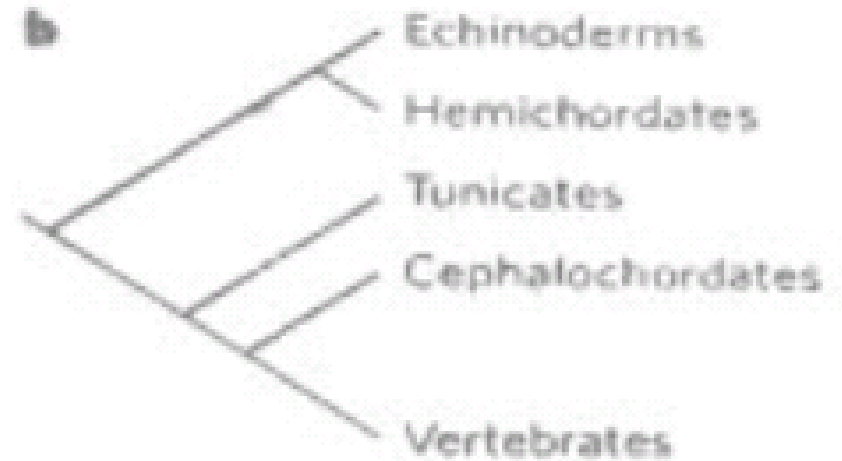
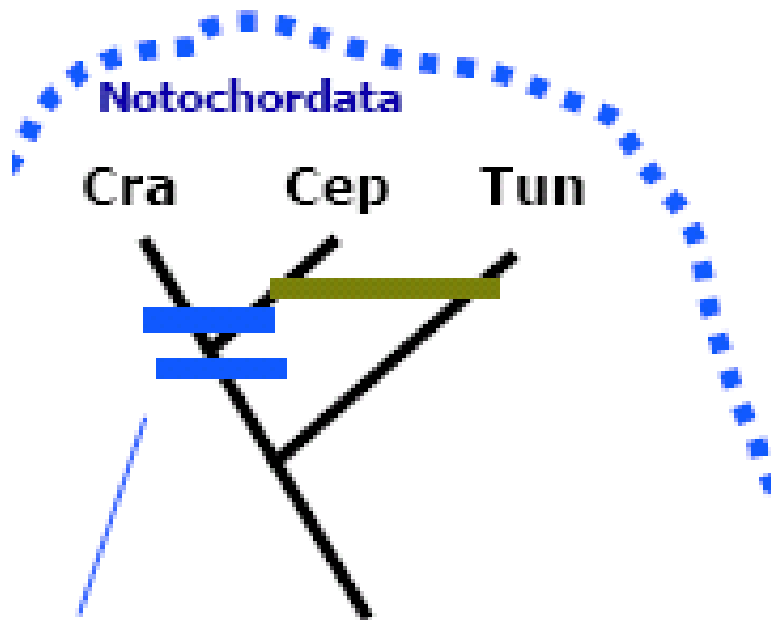
zpět k pozici bazálních strunatců

- kopinatci a obratlovci – dříve jako **Notochordata** (Euchordata)
- podle **tělní segmentace** – metamery, somity
- segmentovaná svalovina trupu a uzavřená cévní soustava
- pláštěnci ztratili mnoho Hox genů, zbytek roztroušen – vysoce odvozená a druhotně zjednodušená skupina!
- **Ale!?**
- kopínatec – segmentace celého těla
- obratlovec – hlavová část není segmentována jako zbytek trupu



81. Schéma segmentace kopinatců (Cephalochordata) a dvě alternativní interpretace segmentace obratlovců (Craniata) – horní předpokládá, že segmentace trupu, hlavy a žaberního aparátu jedno jsou, dolní (mnohem věrohodnější) ukazuje, že segmentace obratlovců je nejméně dvojitá. (Podle Kurataniho.)





Metamerizace tělesné stavby

Hatchekova jamka (budoucí adenohipofýza)

Infundibulární orgán (budoucí neurohypofýza)

Párové míšní nervy

Jaterní žláza

Organizace cévní soustavy

Atrium

Ale...

Ale řada podobností (nově nalezených) s pláštěnci, které chybí u kopinatců...

Vakovité srdce

Expanze a apomorfní diferenciaci ektodermu, potlačení metamerie - **extraindividuální plášť**

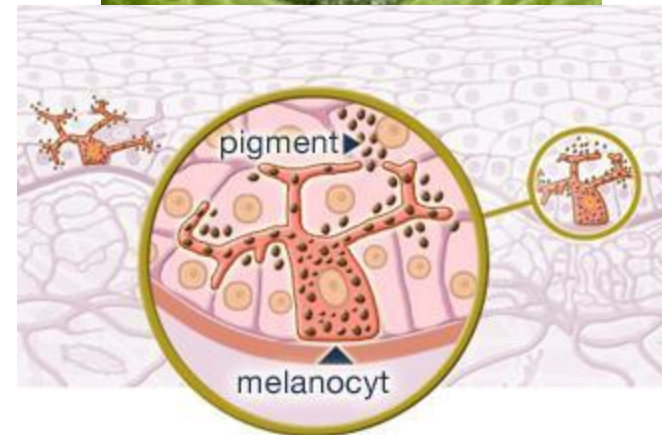
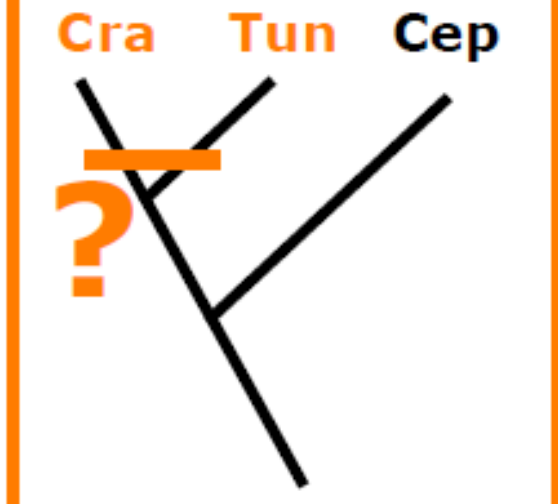
Mozkový ganglion, CNS, oko, statocysta

Dorsoventrální polarizace NS a navíc shodná exprese některých genů (HNF, Pax3, Shh, Gli, Hh..)

Cupulární orgán, neuromasty
(podobnost inervace mezi Pleurogona a Craniata)

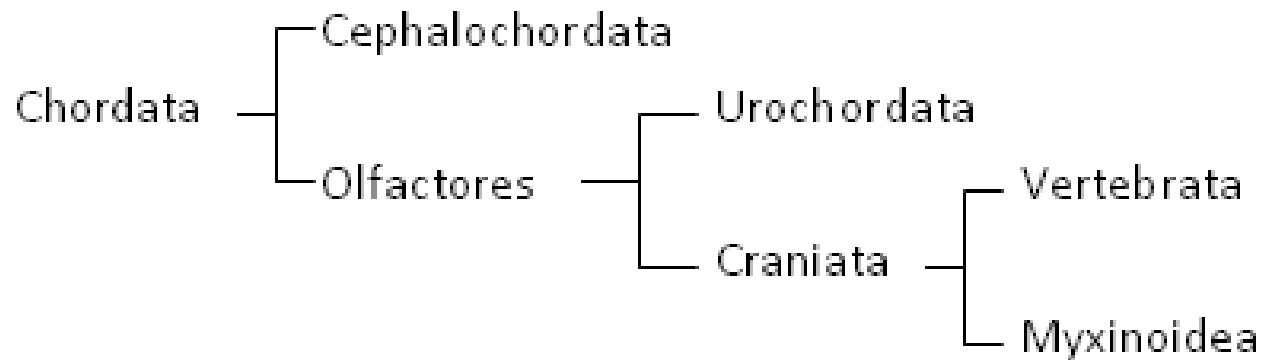
Expresí genů neurální lišty v plášti *Ciona*
(chromocyty, melanocyty)

1 a 3 ektodermální smyslové plakody
(koexpresí genů Eya, Pax, Dach, COE)
podobně jako u embrya Craniata, kde aktivují optickou a otickou část mozku



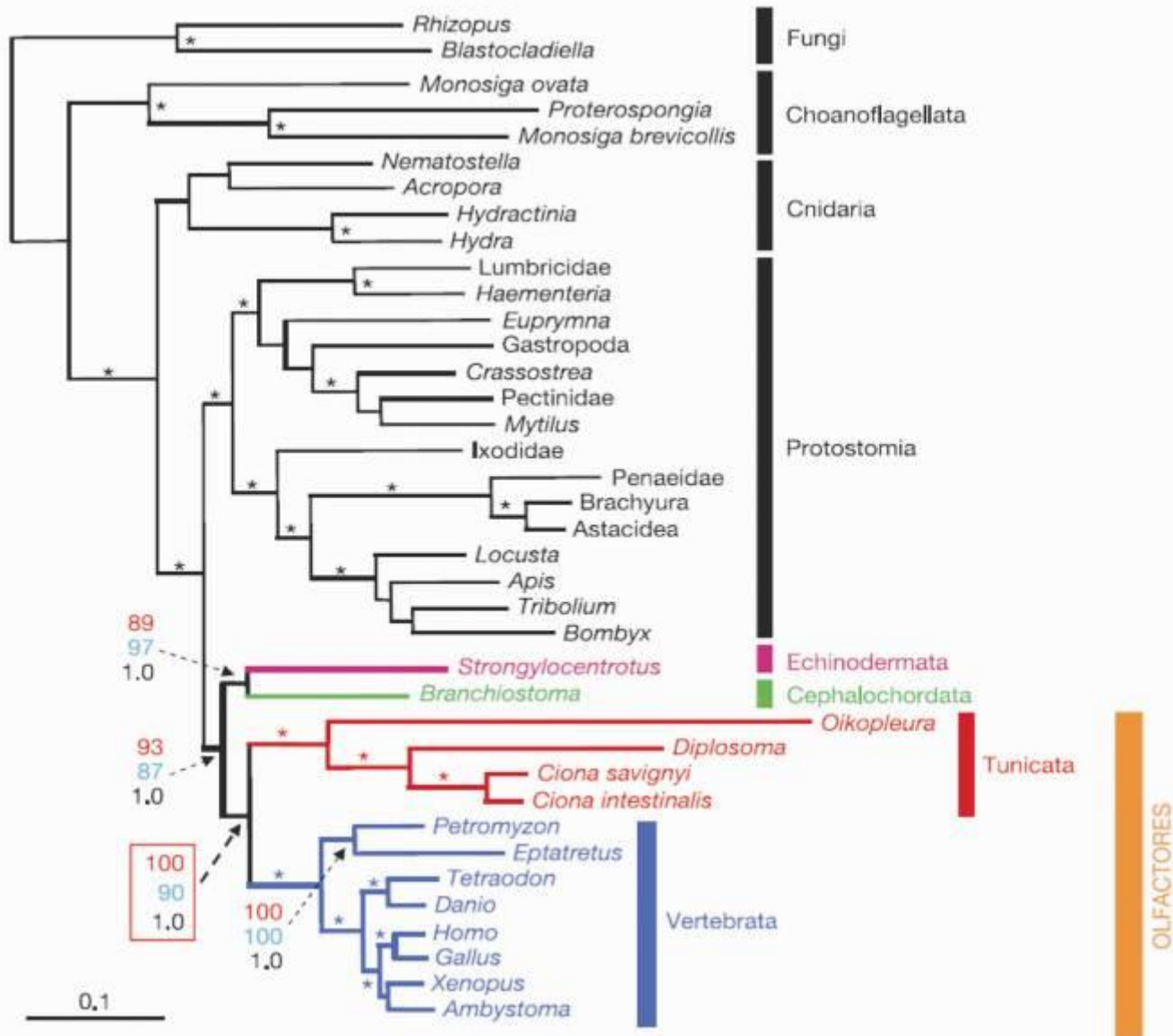
Je-li klíčovým znakem Craniata **neurální lišta** a tedy celkovostní regulace

Urochordata – **extraindividuální plášť** volně pohyblivých buněk = neurální lišta



- alternativou je skupina **OLFACTORES**
- blízká příbuznost pláštěnců a obratlovců

Genealogické vztahy strunatců



(podle Delsuc a kol. 2006)

Chordata - apomorfie – základ tělních plánů

! **Notochord** (chorda dorsalis)

! **Trubicová nervová soustava**

! **Faryngotremie** (redukce, obžaberní prostor = duplikatura ektodermu)

! Žlázatý úsek na ventrální straně hltanu
(**endostyl**=hypobranchiální rýha = thyreoidea)

! Ventrální pozice pulsujícího centra krevního oběhu

! **Metamerizace** tělní stavby a dorsoventrální polarizace mesodermu

Základní modifikace tělního plánu

! **Cephalochordata** - metamerizace celého tělesného plánu

! **Urochordata** - omezení metamerizace, redukce mesodermálních struktur, emancipace neuroektodermu

! **Craniata** - kombinace obou strategií, majorizace celkovostní regulace v hlavové části a v povrchu těla (NS etc.), složitě modulované metamerní diferenciací pohybového systému.

Craniata

Modifikace embryogeneze

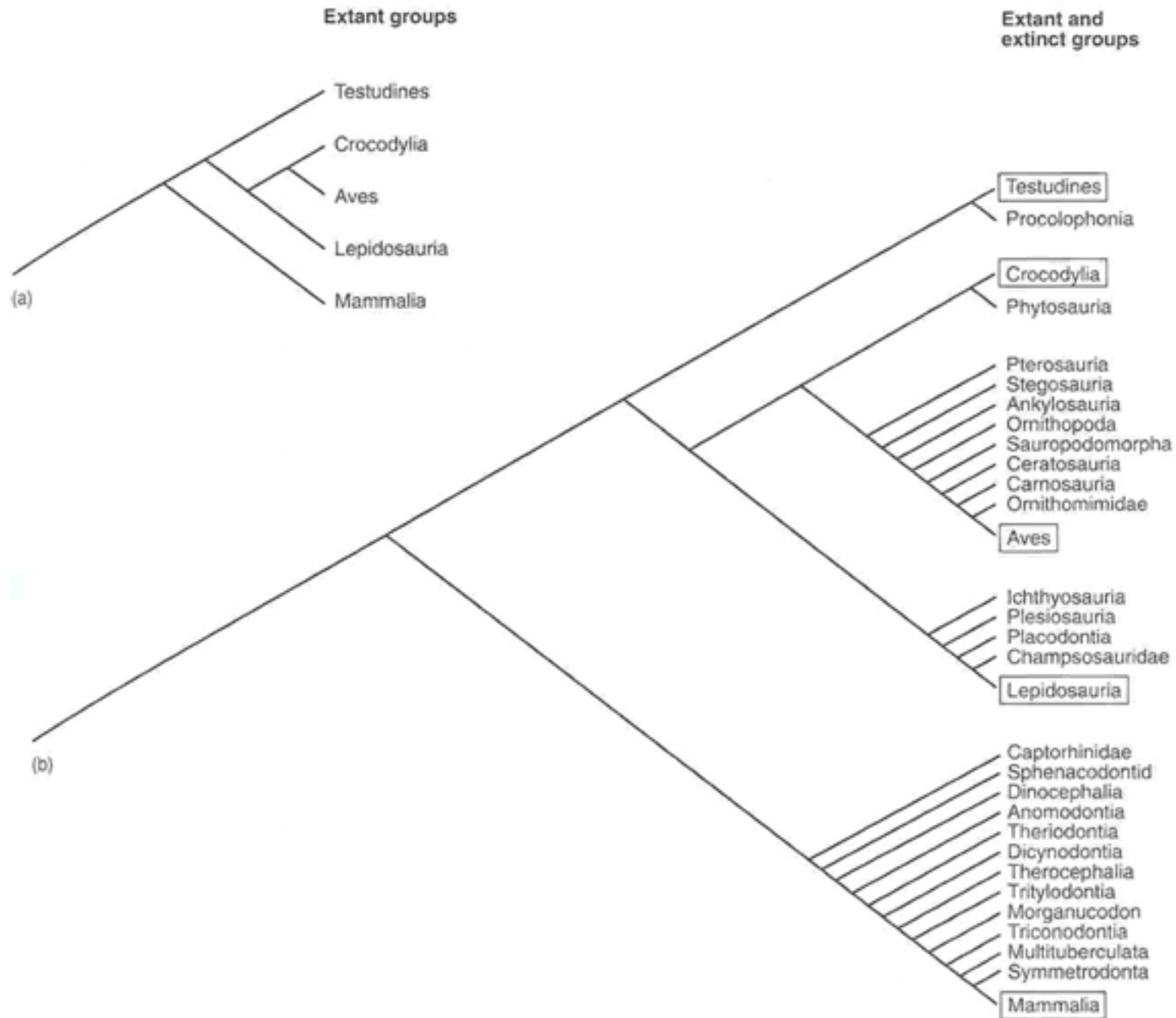
Neurální lišta

zdroj celkovostní regulace a tkáňové verzatility

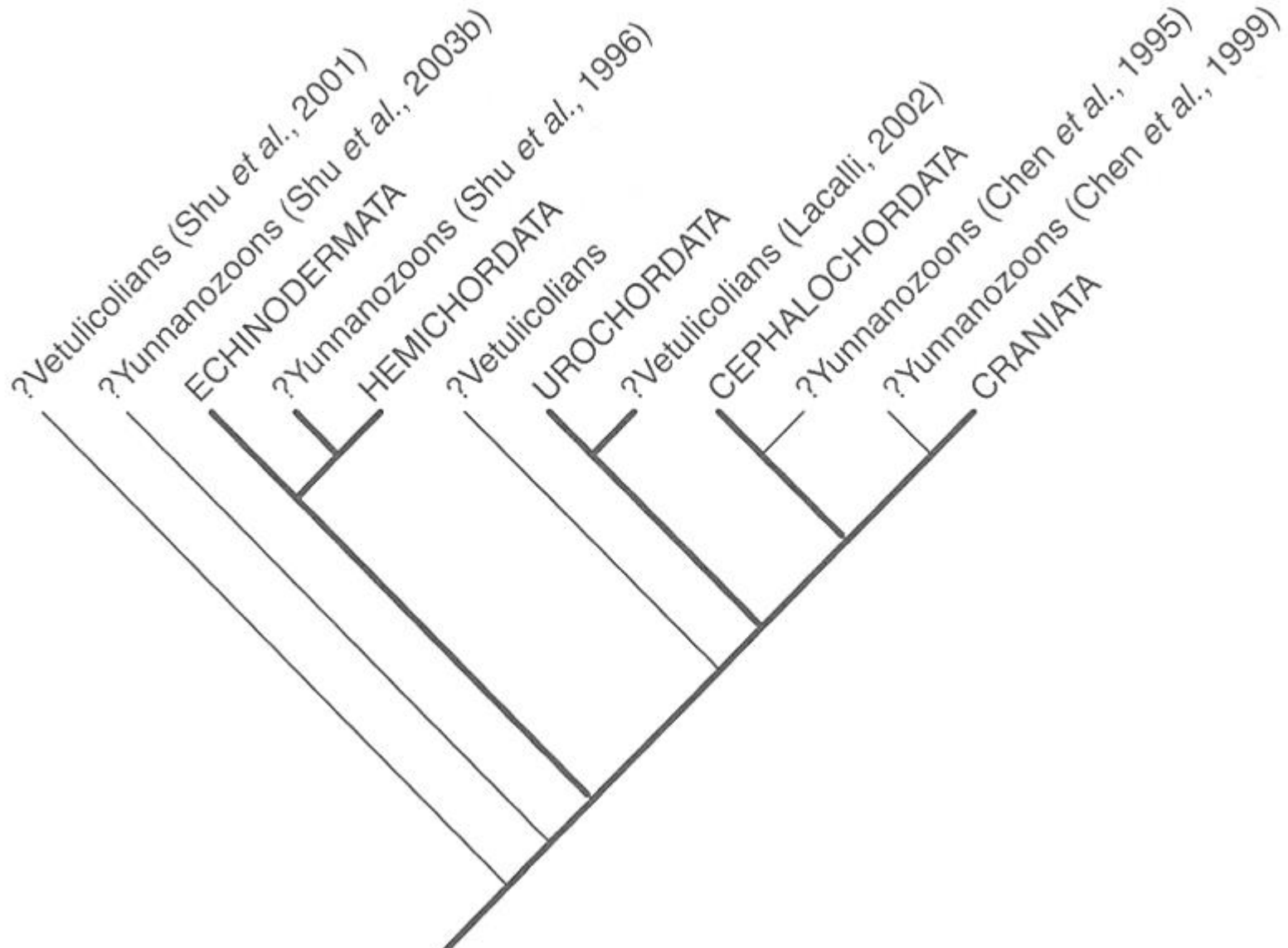
Funkční a strukturní nadstavba metamerního plánu
= multiplikace Hox genů

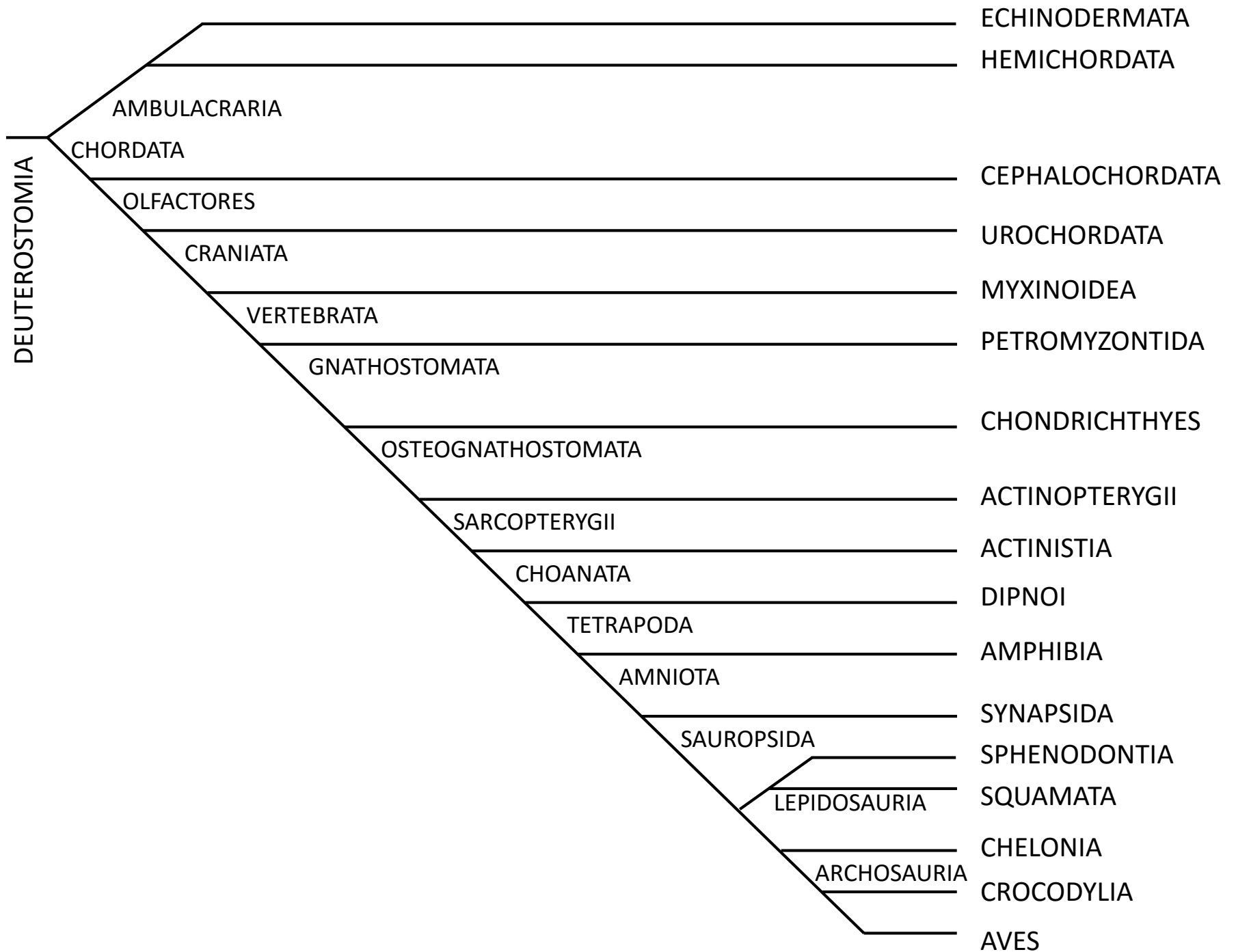
Nejstarší fosilní záznamy

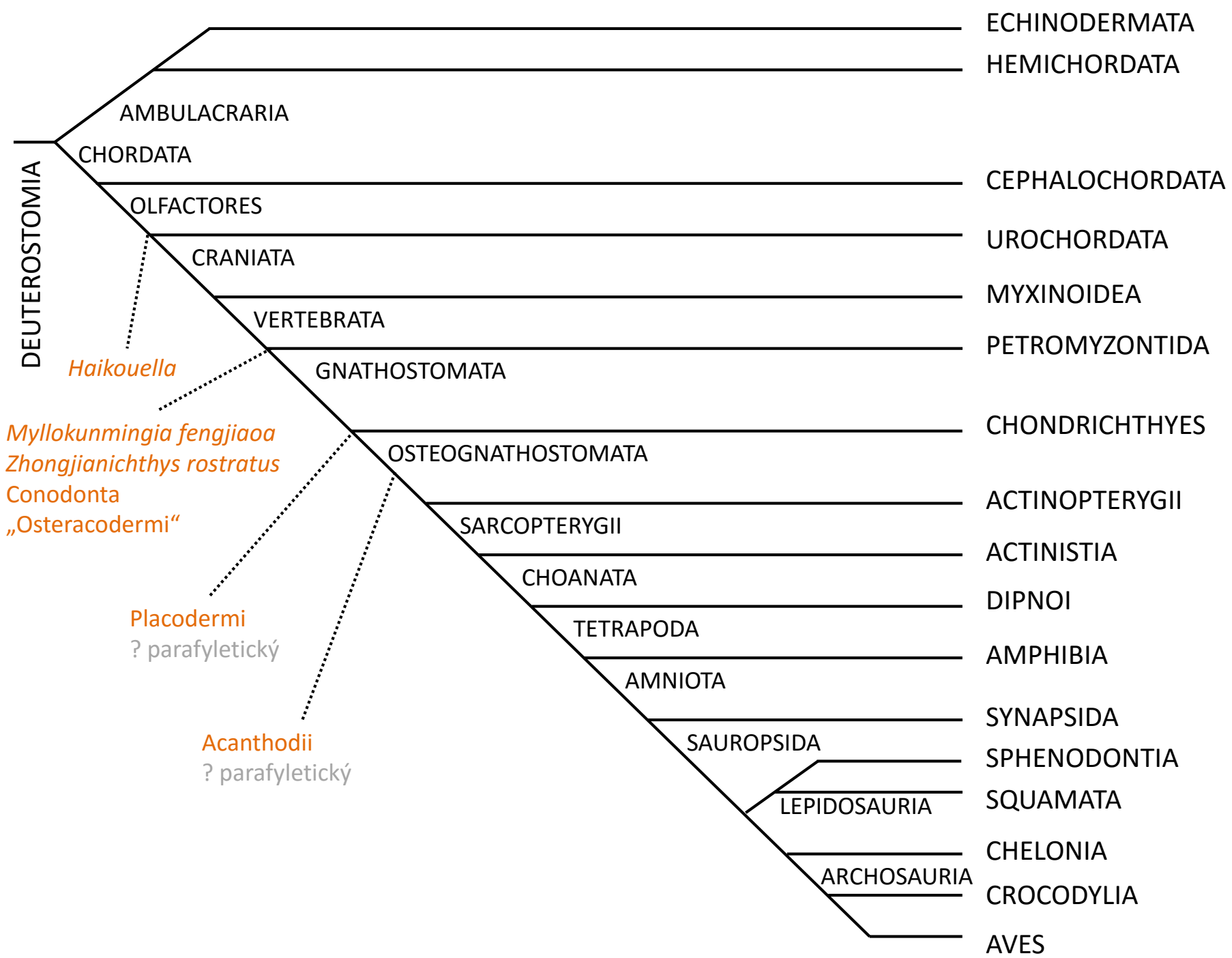
(ne)zahrnutí vyhynulých skupin

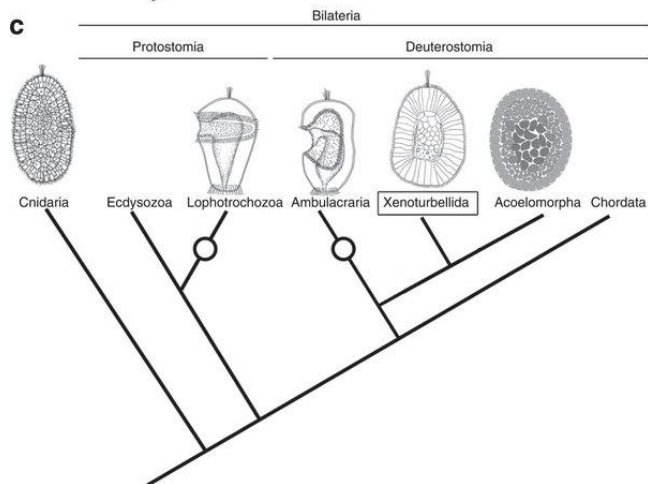
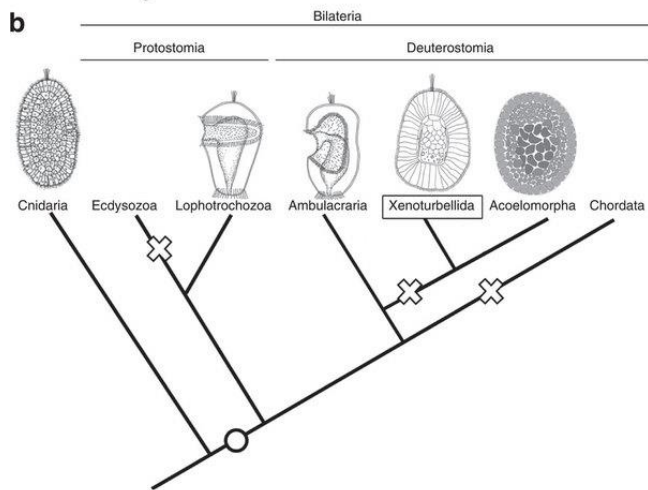
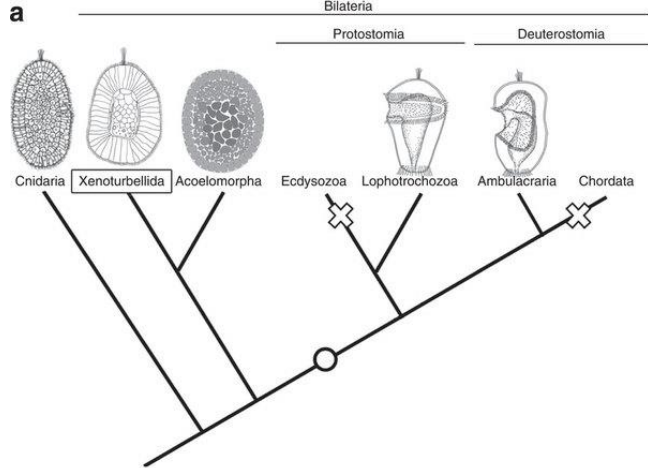


Problematické zařazení vyhynulých skupin









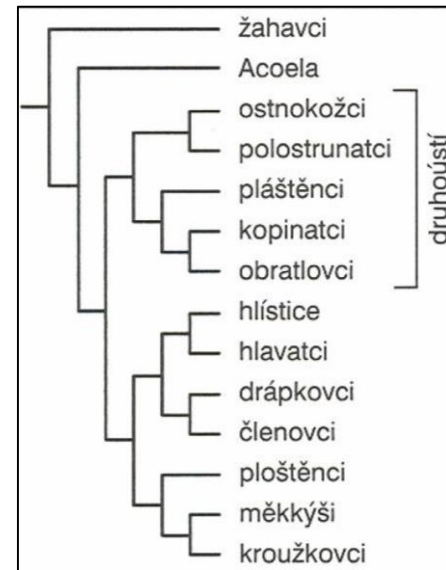
Xenoturbellida

+

Acoelomorpha

=

XENACOELOMORPHA



ARTICLE

Received 24 Jul 2012 | Accepted 28 Jan 2013 | Published 26 Feb 2013

DOI: 10.1038/ncomms2556

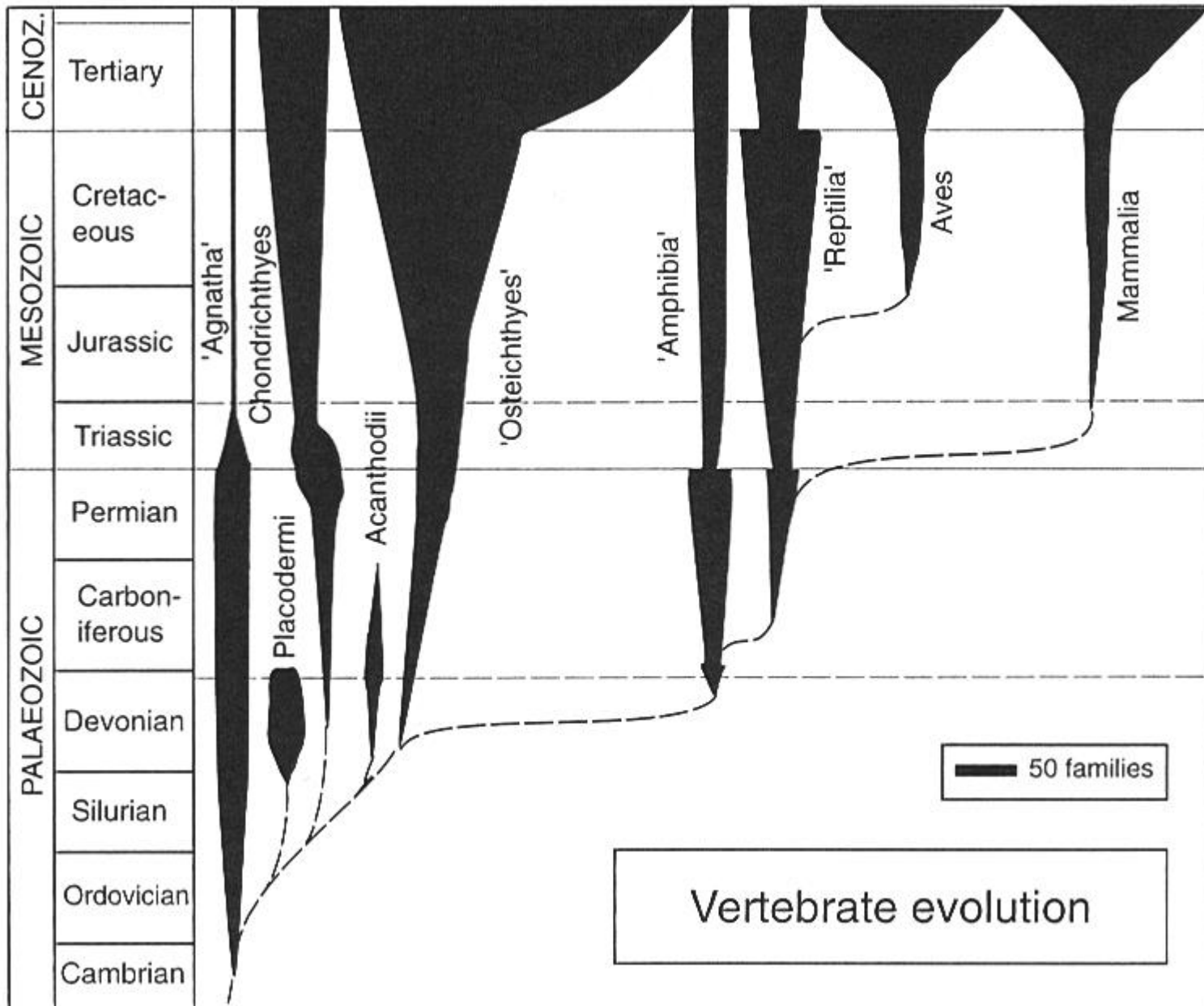
OPEN

Xenoturbella bocki exhibits direct development with similarities to Acoelomorpha

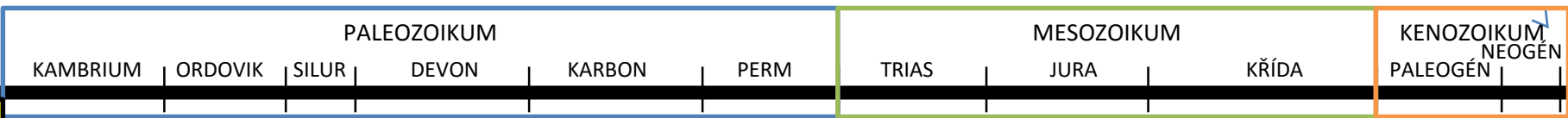
Hiroaki Nakano^{1,2}, Kennet Lundin³, Sarah J. Boulrat^{1,4}, Maximilian J. Telford⁵, Peter Funch⁶, Jens R. Nyen⁷, Matthias Obst¹ & Michael C. Thorndyke^{1,8}

Xenoturbella bocki, a marine animal with a simple body plan, has recently been suggested to be sister group to the Acoelomorpha, together forming the new phylum Xenacoelomorpha. The phylogenetic position of the phylum is still under debate, either as an early branching bilaterian or as a sister group to the Ambulacraria (hemichordates and echinoderms) within the deuterostomes. Although development has been described for several species of Acoelomorpha, little is known about the life cycle of *Xenoturbella*. Here we report the embryonic stages of *Xenoturbella*, and show that it is a direct developer without a feeding larval stage. This mode of development is similar to that of the acoelomorphs, supporting the newly proposed phylum Xenacoelomorpha and suggesting that the last common ancestor of the phylum might have been a direct developer.





Abundanční dendrogram



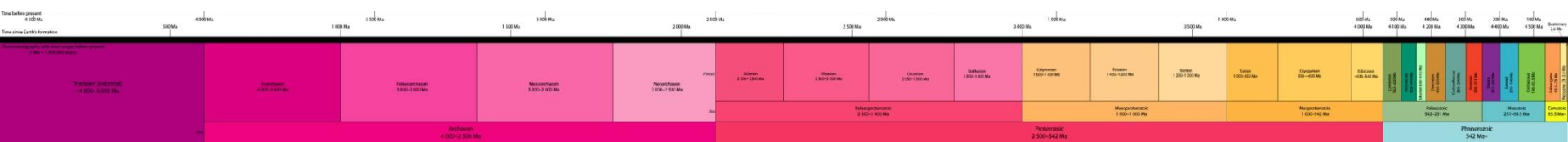
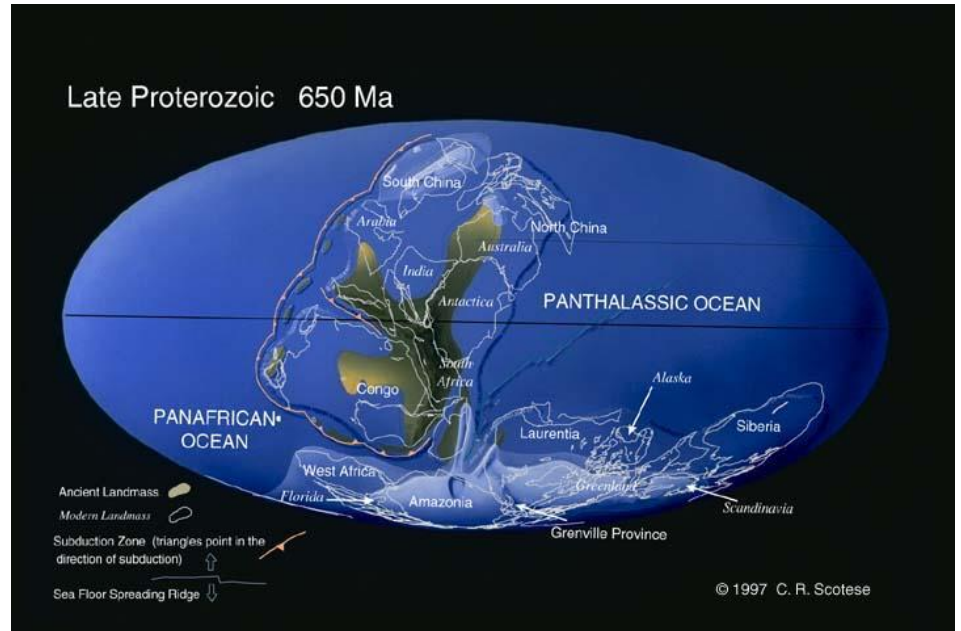
4600 – 541 Ma

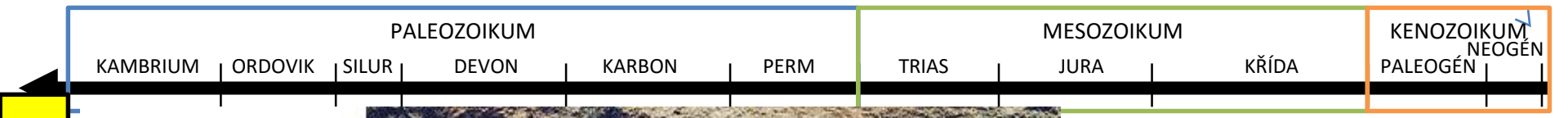
PREKAMBRIUM

HADAIKUM (4600-4000 Ma) – vznik zemské kůry a oceánů

ARCHAIKUM (prahory; 4000-2500 Ma) – atmosféra, hydrosféra, jádra kontinentů a nejstarší horniny s mikrofosiliemi PROKARYOT, fotosyntéza

PROTEROZOIKUM (starohory; 2500-541 Ma) – stromatolity





Méduse ?

25

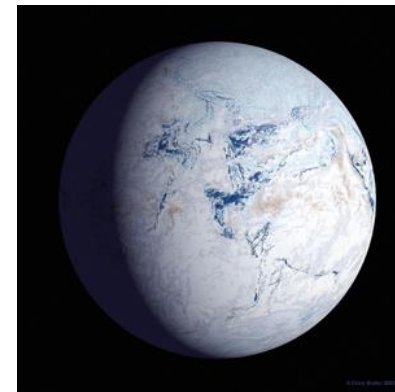
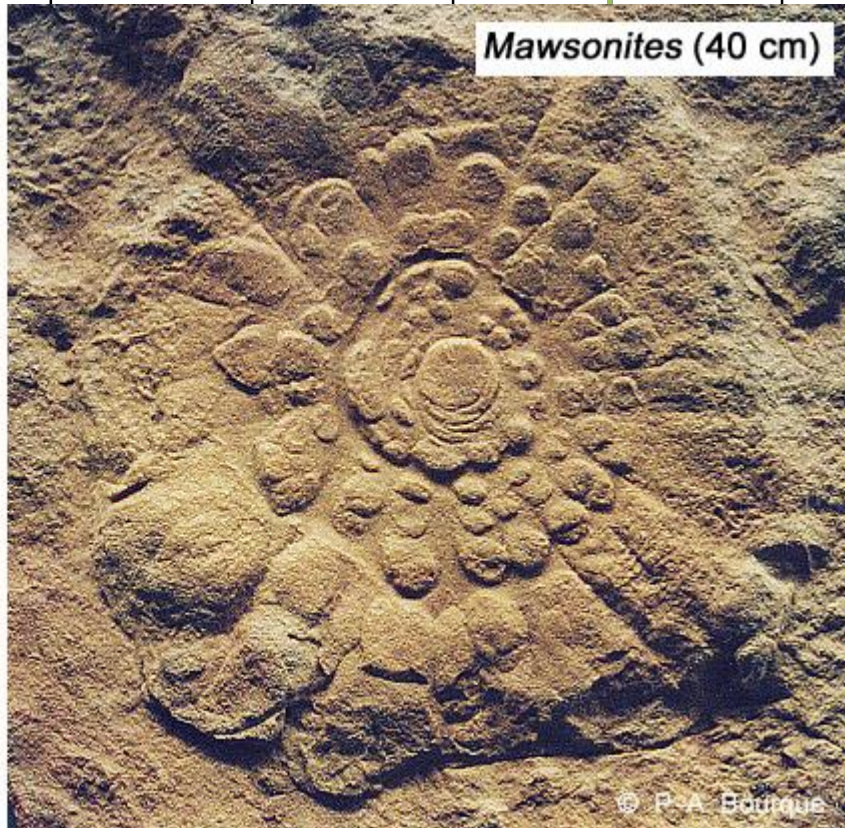
ZV

VZ

CC

6C

pc



750 Ma)

IA

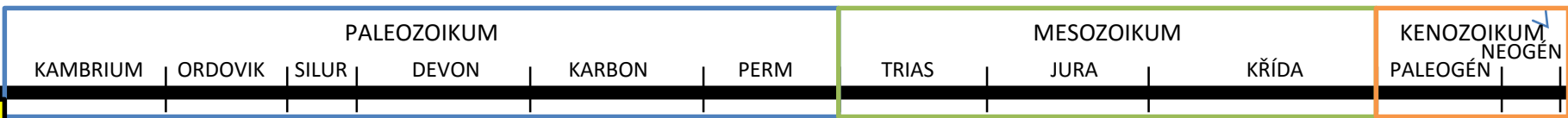


EDIAKARSKÁ FAUNA (cca 600-542 Ma)

pohoří Ediacara v jižní Austrálii

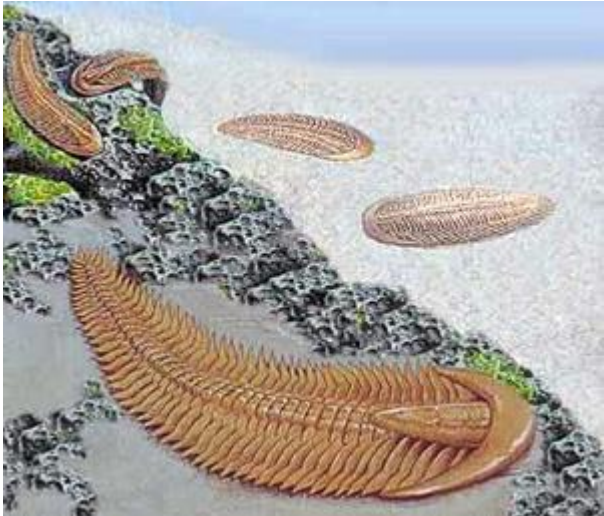
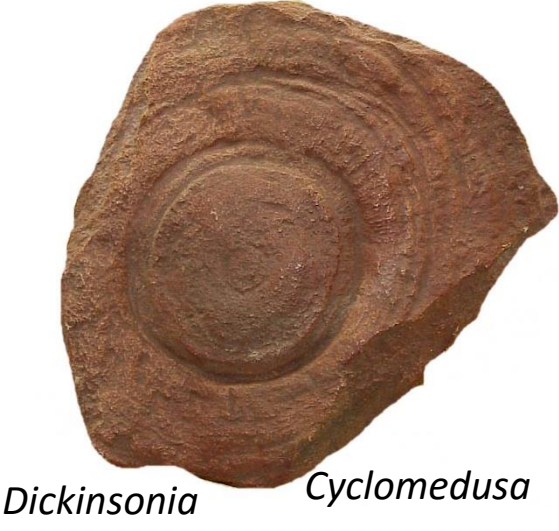
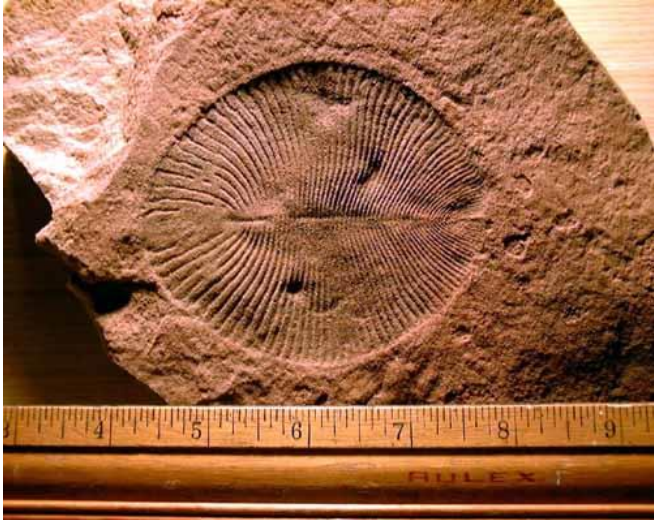
ve 40. letech 20. století objevil australský geolog Reg Sprigg první mnohobuněční





EDIAKARSKÁ FAUNA

600 – 542 Ma



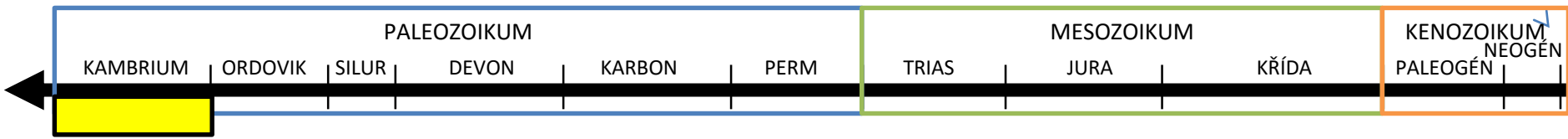
Dickinsonia

Cyclomedusa

Spriggina

Charnia





541 – 485 Ma

KAMBRIUM

56 M – 10%

rozpad Pannotie = Gondwana + Laurentia (S.Am.) + Baltika (S.Ev.) + Siberia
 oceány Panthalassa a Iapetus

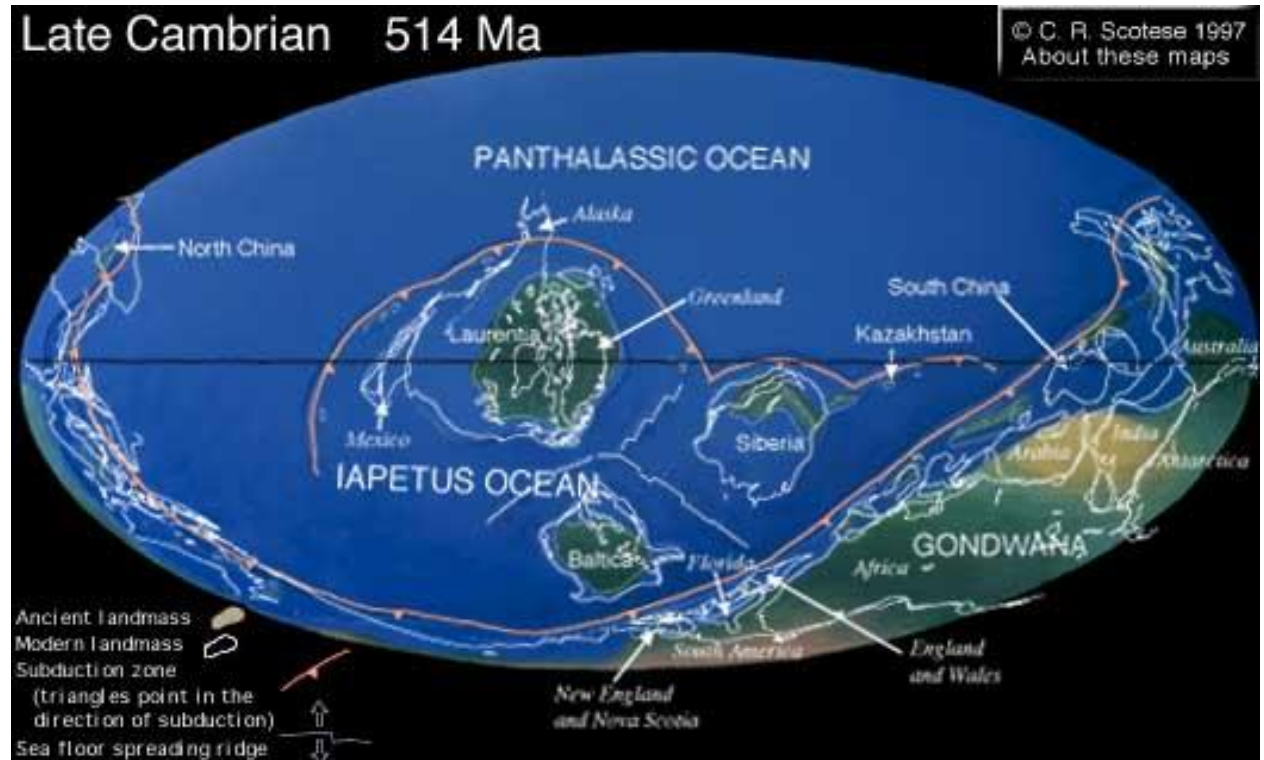
mělká teplá moře

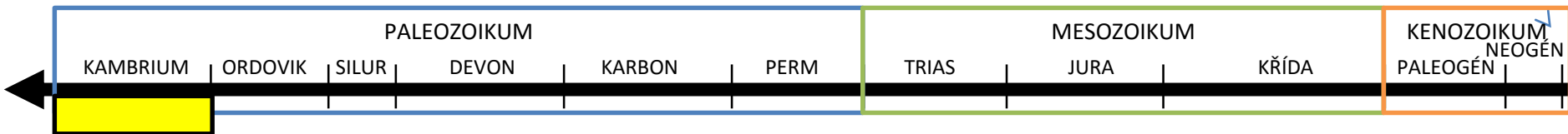
tropické podnebí, 50-60°C, vysoký obsah CO₂ (až 15x více než dnes)

geochemické změny:

více kyslíku,

fosforu a vápníku





541 – 485 Ma

KAMBRIUM

56 M – 10%

divergence habitatů (rozpad Pannotie či refugia v době zalednění)
 vznik vnějších a vnitřních schránek, kolagenu
 interspecifické interakce (zejm. predace)

=> **KAMBRIJSKÁ EXPLOZE** (během 10 mil. let)

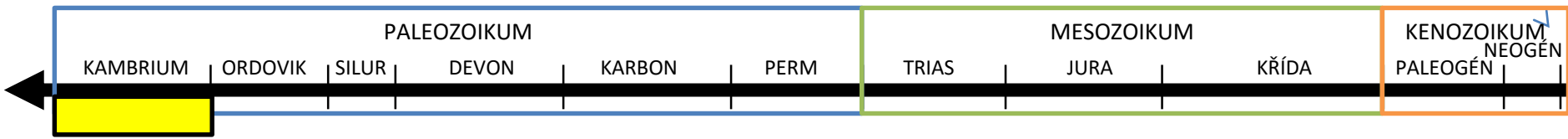
- adaptivní radiace patrně již vytvořených skrytě divergujících linií

2 hlavní naleziště:

- naleziště s **Burgesskými břídlícemi v Kanadě** objevil roku 1909 americký paleontolog Charles Walcott; u některých z tisíců zkamenělin mořské fauny středního kambria (**505 Ma**) se dochovaly dokonce otisky měkkých částí těl
- **Čcheng-ťiang** (provincie Yün-nan), 1984

530-520 Ma

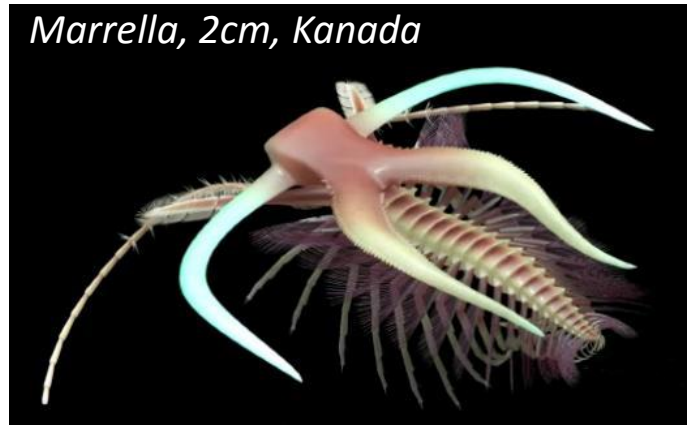
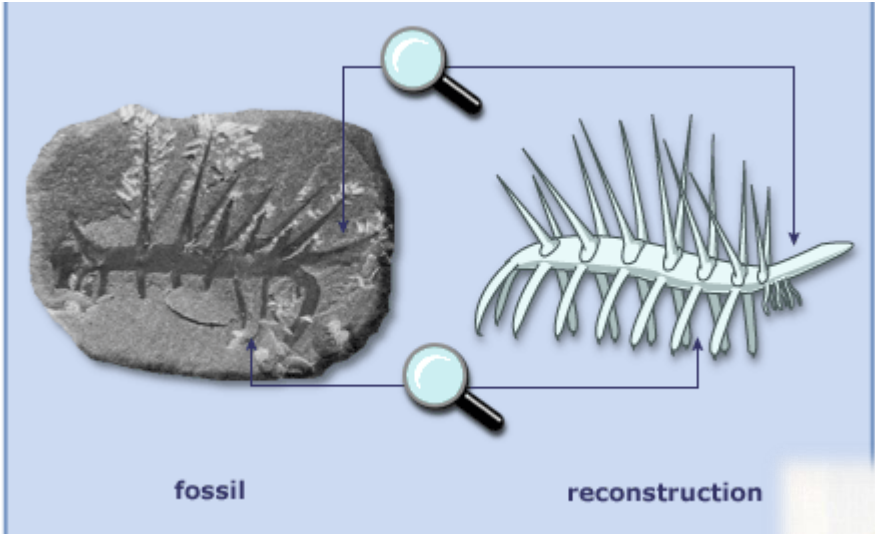




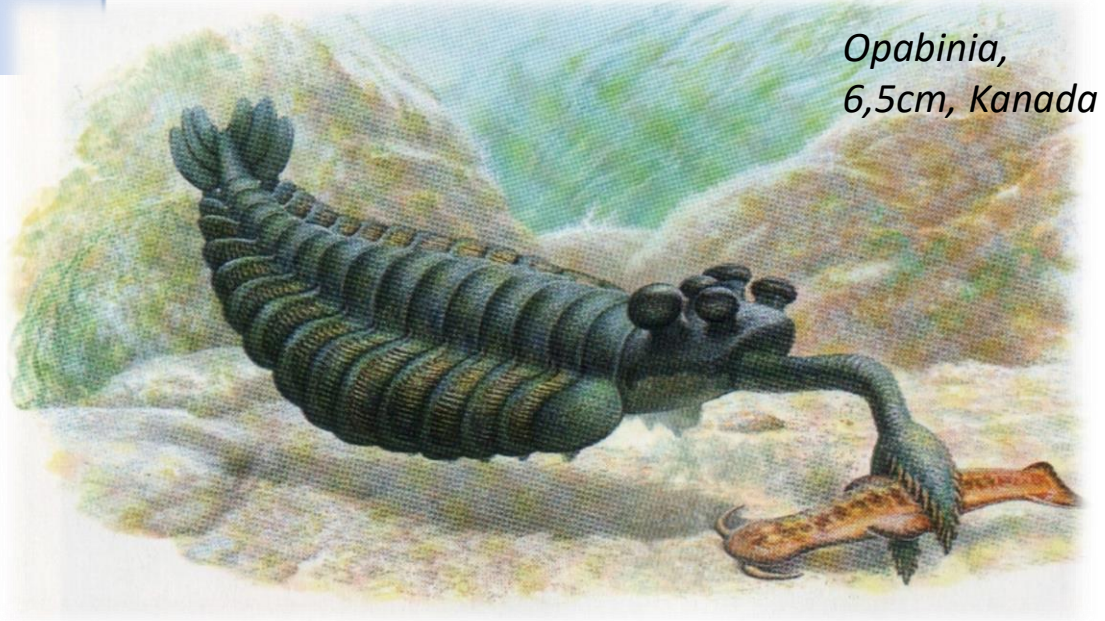
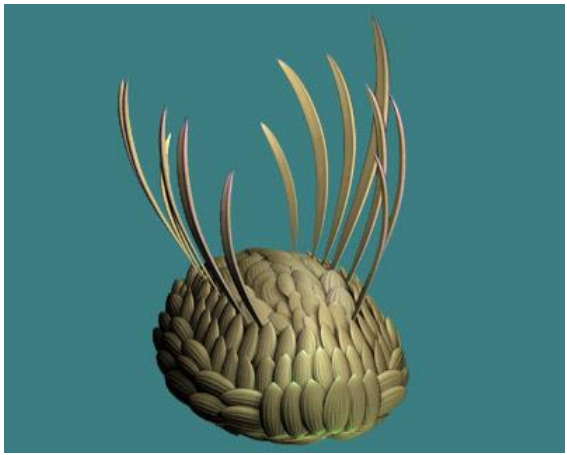
KAMBRIUM

541 – 485 Ma

56 M – 10%



Hallucigenia, 2,5 cm, Kanada, Čína
Wiwaxia, 4 cm, Kanada





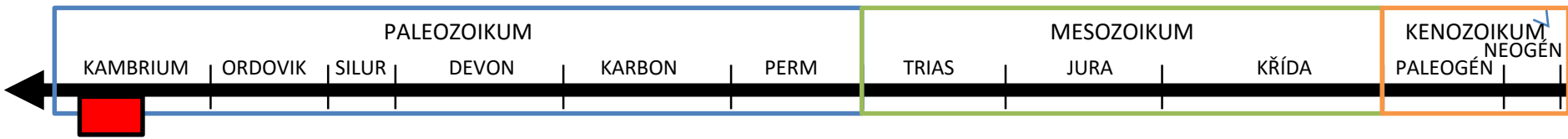
Anomalocaris (přes 1 m) –
vrcholový predátor a
největší živočich kambria



Burgesské břidlice v Kanadě

Čcheng-ťiang v jižní Číně





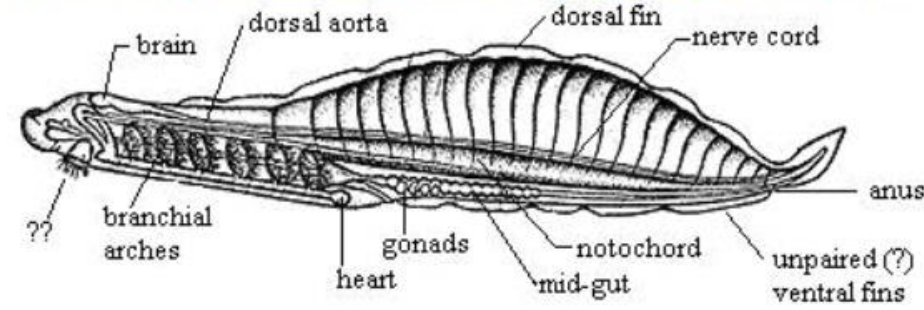
530 – 520 Ma

PRVNÍ STRUNATCI

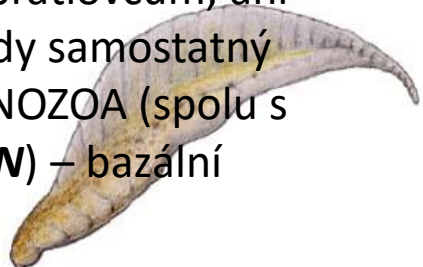
nedávné nálezy ze **spodního kambria**
jihočínské lokality Čcheng-ťiang

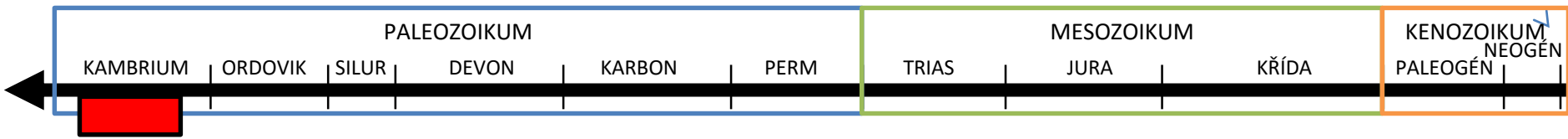
HAIKOUELLA

- žil v období kambrijské exploze
- filtrování drobné potravy
- ústní aparát podobný kruhoústým, obžaberní prostor, žaberní štěrby opatřené svaly, srdce, nervová trubice s poměrně velkým třídlínným mozkem a hlavová část těla s laterálně umístěnými očima
- nejistá příslušnost k obratlovcům, ani strunatcům, proto někdy samostatný vymřelý kmen YUNNANOZOA (spolu s rodem **YUNNANOZOON**) – bazální deuterostomia



Haikouella lanceolata: modified from Chen et al. (1999)





530 – 505 Ma

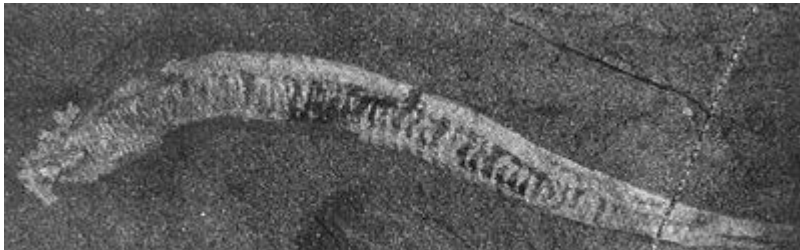
PRVNÍ BEZLEBEČNÍ

spodního kambrium jihočínské lokality
Čcheng-ťiang

CATHAYMYRUS

žil v období kambrijské exploze

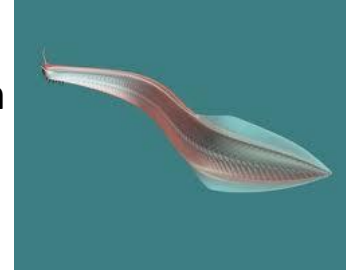
- dlouhé segmentované tělo
- nerozlišená hlava
- svalové segmenty podobné recentním kopinatcům
- struktura připomínající notochord
- příbuzný s kanadským rodem *Pikaia*



střední kambrium kanadských
břidlic

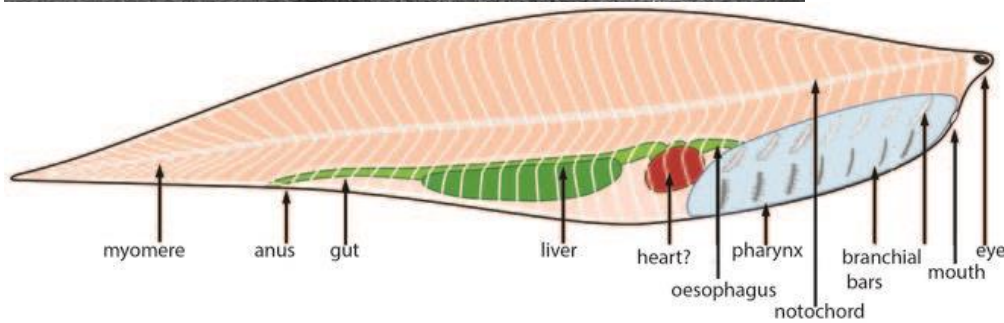
PIKAIA GRACILENS

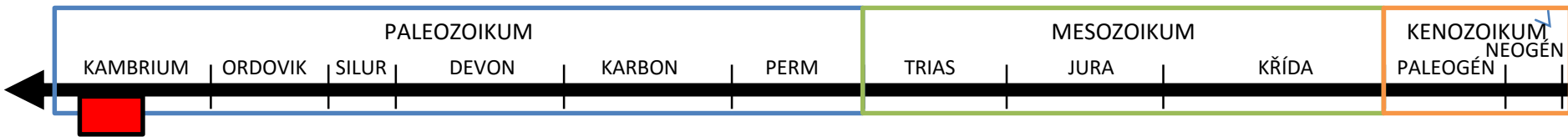
- 5 cm
- pár tykadel na hlavě
- hřbetní nervová trubice, notochord, svalová segmentace tvaru V



METASPRIGGINA WALCOTTI

- až 10 cm
- notochord
- oči následované nozdrami
- **7 párů žaberních oblouků (možná chrupavčitých)**
- **slabě vyvinutý lebeční skelet**
- snad přechod mezi bezčelistnatci a bazálními obratlovci





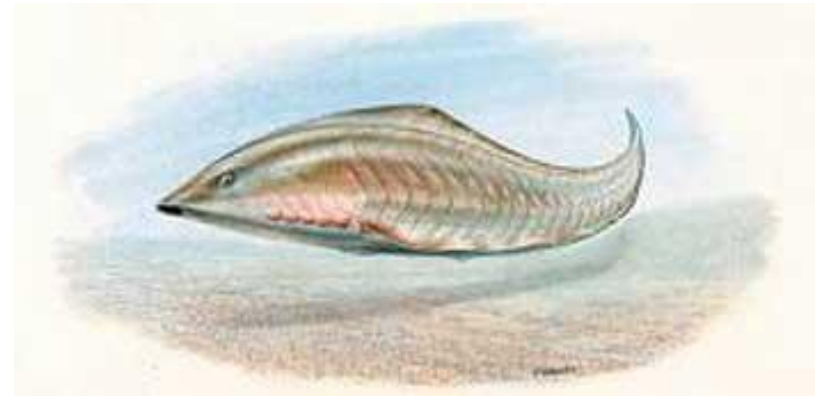
530 – 520 Ma

PRVNÍ OBRATLOVCI

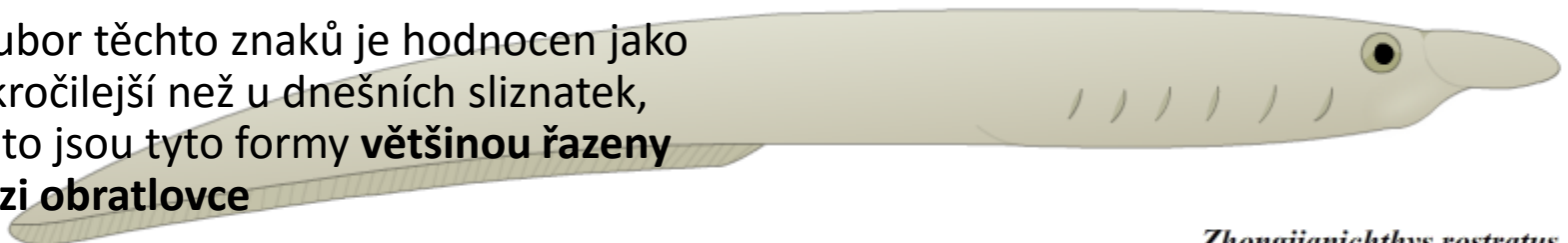
nedávné nálezy ze **spodního kambria**
jihočínské lokality Čcheng-ťiang

MYLLOKUNMINGIA, HAIKOUICHTHYS, ZHONGJIANICHTHYS

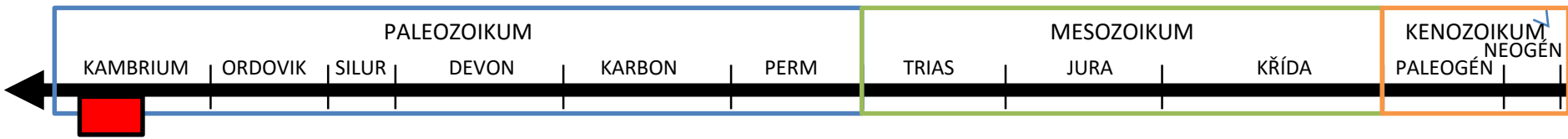
- všechny apomorfie strunatců, ale postrádali kosti, i když patrně měli kraniální chrupavky
- tělo cca 3 cm
- **rozlišená hlava**
- ventrolaterální ploutevní lem, hřbetní ploutev, žaberní váčky, myomery a srdce
- soubor těchto znaků je hodnocen jako pokročilejší než u dnešních sliznatek, proto jsou tyto formy **většinou řazeny mezi obratlovce**



Myllokunmingia

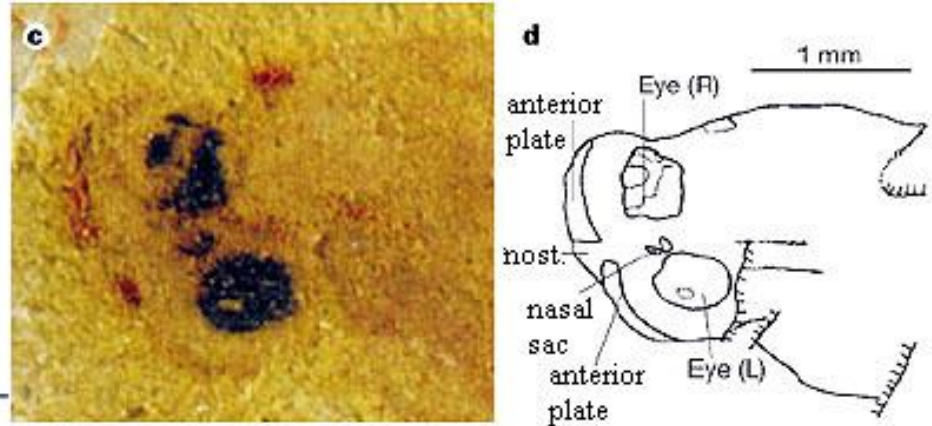
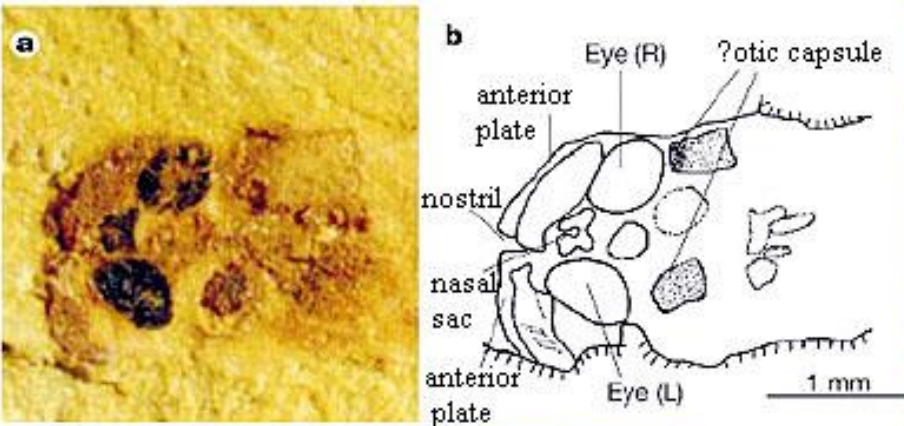


Zhongjianichthys rostratus

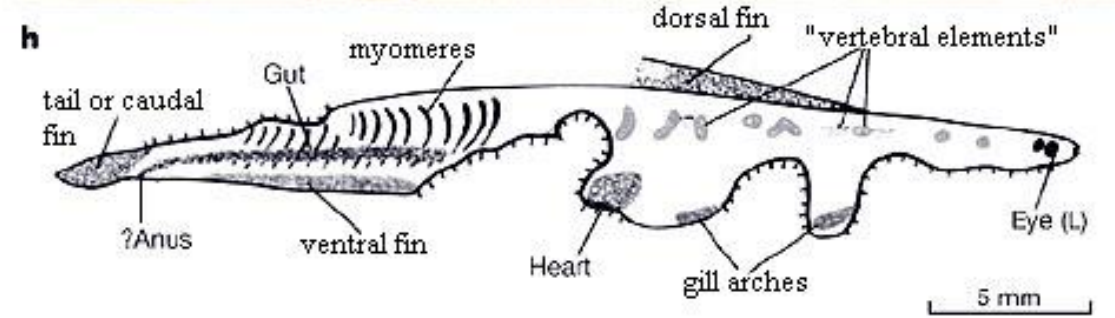
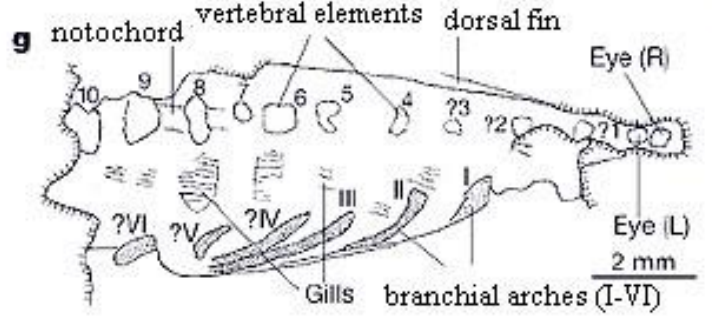


530 – 520 Ma

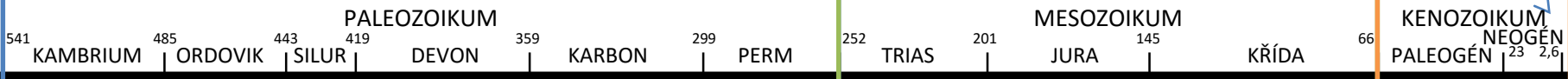
PRVNÍ OBRATLOVCI



Haikouichthys: adapted from Shu *et al.* (2003).



Přechod na souš



TETRAPODOMORPHA

spodní devon (409 Ma) – recent

panmonofylum zahrnující korunová Tetrapoda a bazální sesterské postupně se oddělující linie svaloploutvých ryb bližších tetrapodům než bahníkům (=přechodné formy, „fishapods“, kmenová tetrapoda) tyto kmenové rybovitě formy dříve shlukovány do „Osteolepiformes“ sensu lato charakteristické konvexní zakloubení humeru

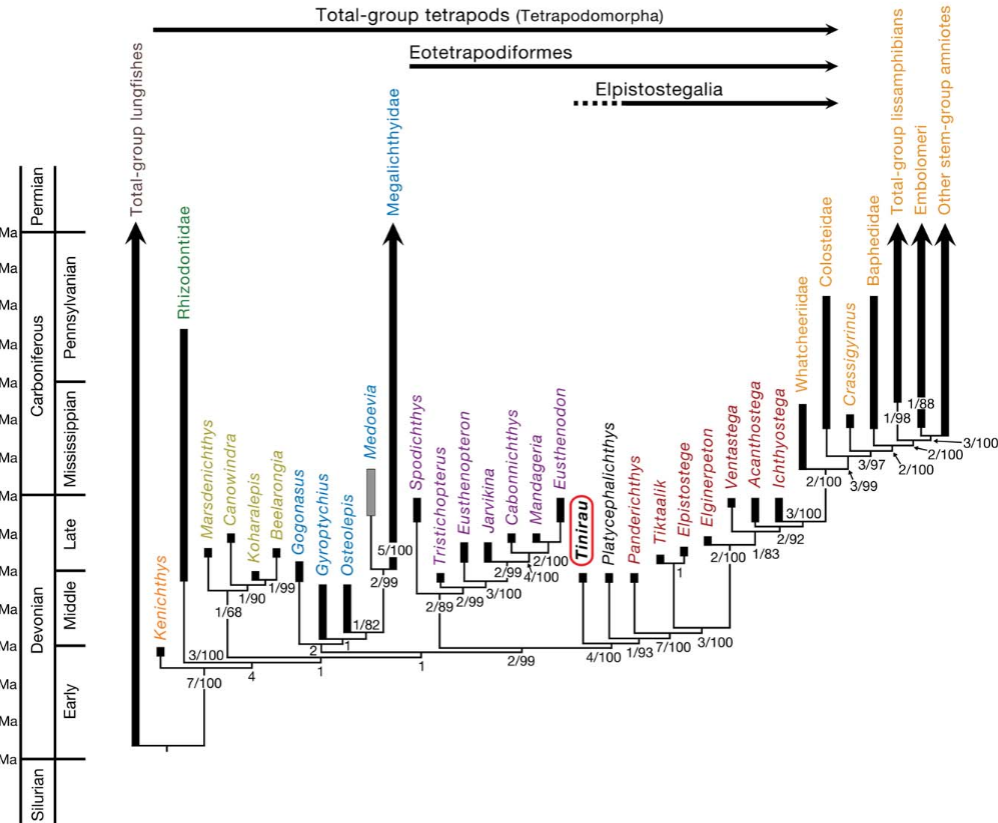
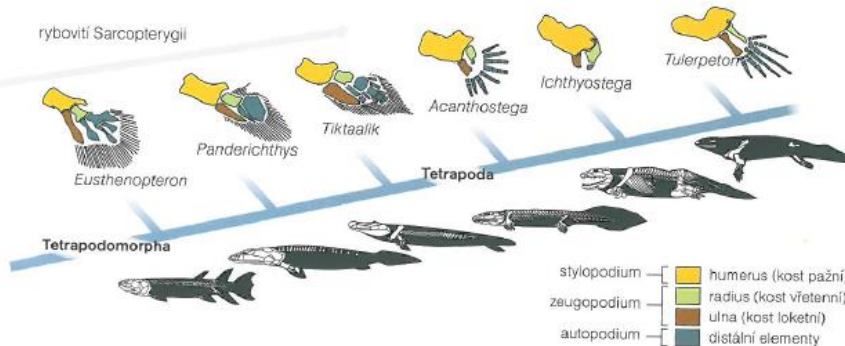
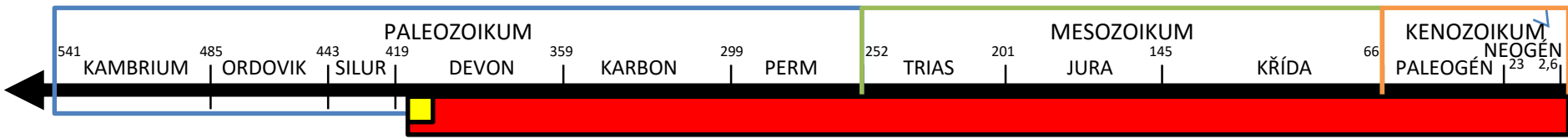


Figure 4. Interrelationships among Devonian and select Carboniferous tetrapodomorphs including new data from *Tinirau clackae*. Analysis includes 46 taxa and 204 characters. Tree length = 454, consistency index = 0.5572, retention index = 0.8481; consistency index excluding the four autapomorphic (uninformative) characters = 0.5532, retention index = 0.8481. Numbers corresponding to respective nodes represent: Bremer decay value/Bayesian posterior probability. Ghost ranges are calibrated after the early Middle Devonian (Eifelian) Zachelmie tracks ([15] and “scenario 1” from Friedman and Brazeau (2011)). Tetrapodomorphs include all taxa that are not total-group lungfishes. Rhizodonts are in yellow, megalichthyiforms are in blue, tristichopterids are in purple, Devonian elpistostegalians are in red, and Carboniferous elpistostegalians are in orange. The character list and data matrix are available as supplementary information.

K Kostra prsní ploutve u rodů *Eusthenopteron*, *Panderichthys*, *Tiktaalik* a přední končetiny tetrapodů *Acanthostega*, *Ichthyostega* a *Tulerpeton*. Všechny kosti prsní

ploutve u rybovitých nozdratých (Sarcopterygii) jsou homologické s kostmi končetin tetrapodů s výjimkou lepidotrichií, které neodpovídají modifikovaným prstům (viz kapitola 2).

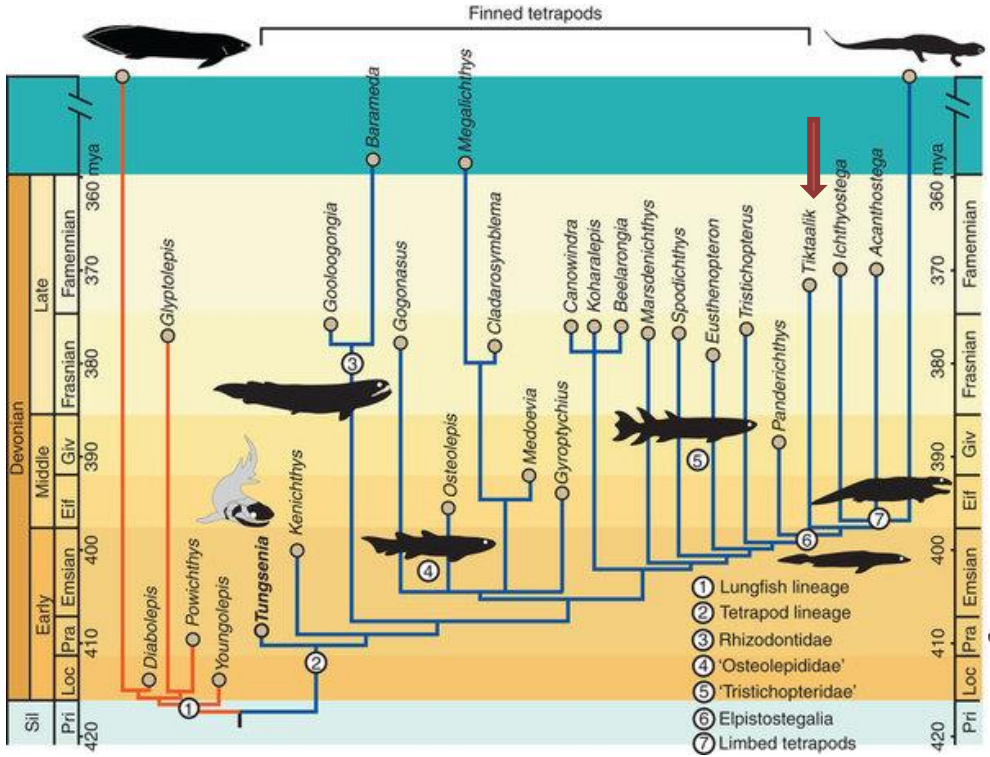


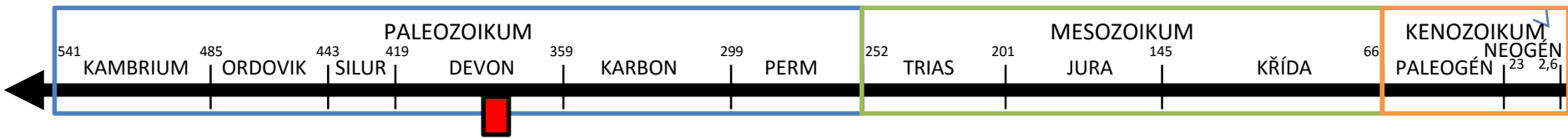
TETRAPODOMORPHA

spodní devon (409 Ma) Číny

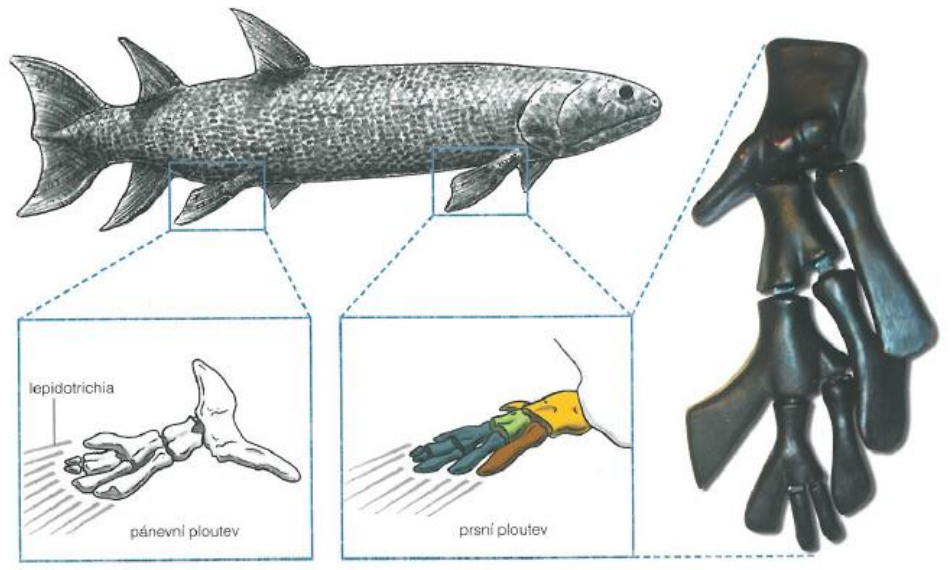
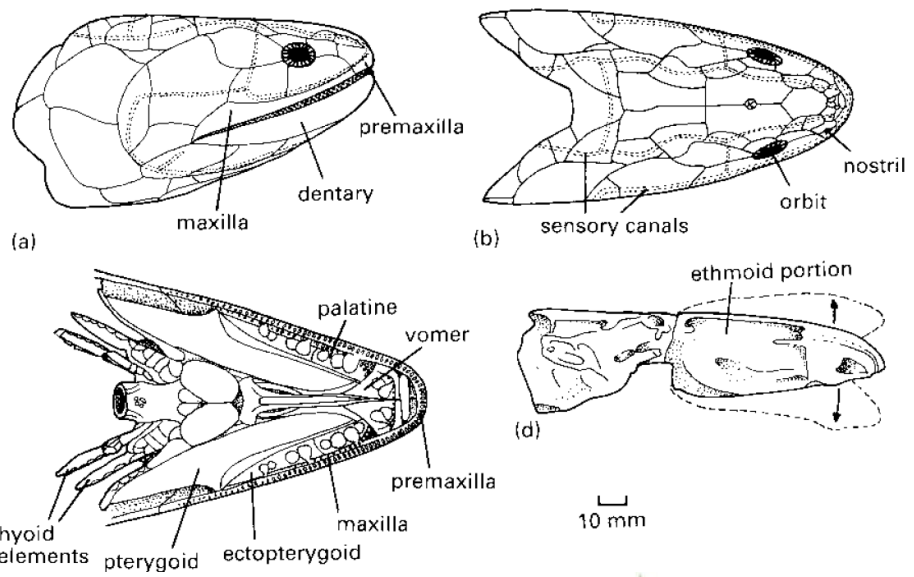
Nejstarší kmenový tetrapod *Tungsenia paradoxa*

Lu et al. **2012**, Nature comm., vyplněna mezera mezi
 Dipnomorpha a Tetrapodomorpha
 posouvá spodní hranici prvních Tetrapodomorpha o 10 mil. let
 sdílí hodně primitivních znaků s kmenovými dvojdyšnými





EUSTHENOPTERON

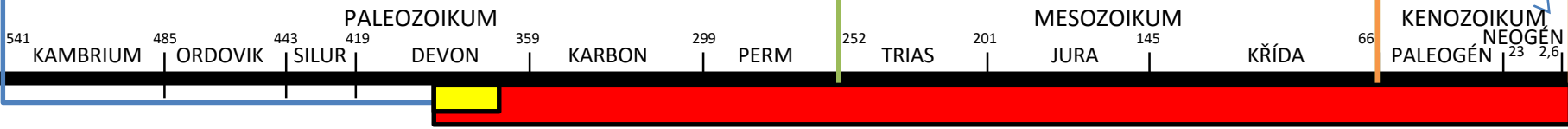


10 **Kosti prsní a pánevní ploutve u rodu *Eusthenopteron*.** Jsou homologické s kostmi končetin tetrapodů (chiropterygii), s výjimkou lepidotrichii, které nejsou homologické s prsty (viz obr. 11). *Eusthenopteron* je tedy představitelem skupiny rybovitých Tetrapodomorpha, nikoliv čtvernožců (Tetrapoda). Vpravo vylitek kostry prsní ploutve (ilustrace podle Carl Buell, olduvai-george.com; foto: Sébastien Steyer).



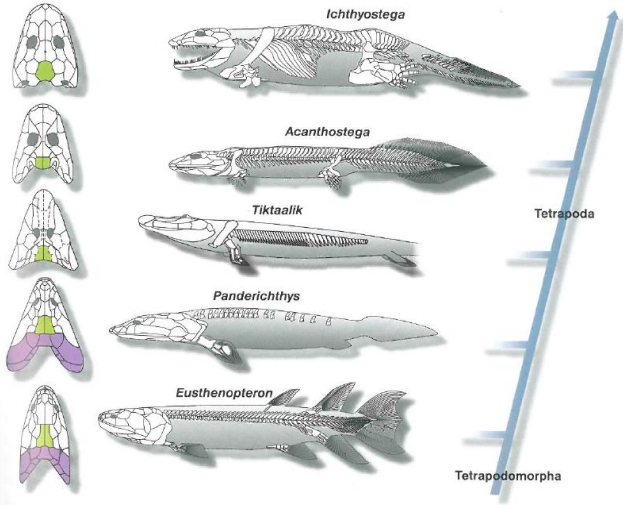
<http://www.animalplanet.com/tv-shows/other/videos/animal-armageddon-eusthenopteron.htm>

385 Ma, Québec, 1,2 m
 symetrická ocasní ploutev
 dvě dorzální ploutve
 uniseriální archipterygium
 striktně akvatický

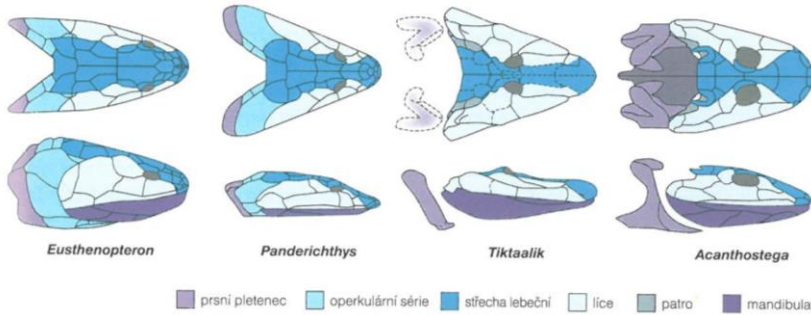


ELPISTOSTEGALIA (PANDERICHTHYIDA)

korunový klad Tetrapodomorpha směřující k Tetrapoda zahrnuje nejbližší bazální sesterské taxony k tetrapodům: **Panderichthys, Tiktaalik, Elpistostege**, atp., a **Tetrapoda**

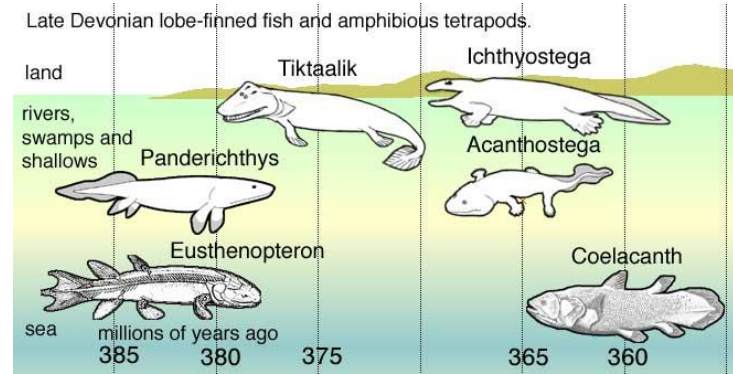


18 Přibliženské vztahy mezi rody *Eusthenopteron*, *Panderichthys*, *Tiktaalik*, *Acanthostega* a *Ichthyostega*. Na lebkách rodu *Tiktaalik*, stejně jako na lebkách prvních tetrapodů, zmizely operкулярní kosti (třilové) a kosti postparietální (zeleně) jsou redukovány. *Tiktaalik* má z rybních znaků jen ploutve. V současnosti je nejbližším známým příbuzným tetrapodů.



19 Srovnání kostry lebky a prsních pletenců u rodů *Eusthenopteron*, *Panderichthys*, *Tiktaalik* a *Acanthostega*. Relativní velikost čenichu mají rody *Panderichthys* 38 %, *Tiktaalik* 62 % a *Acanthostega* 55 % v poměru k rodu *Eusthenopteron*. Prodloužený čenich již není výlučným znakem

tetrapodů: Pozorujeme ho u rodu *Tiktaalik*, který je představitelem skupiny Tetrapodomorpha. *Tiktaalik* a *Acanthostega* (tetrapod s čenichem méně prodlouženým než *Tiktaalik*) se museli zmocňovat kořisti jako dnešní aligátory. Podle Dennis C. Murphy (www.devoniantimes.org).



Eusthenopteron: zástupce rybovitých

- krátký čenich složený z početných kostí
- operкулярní série kostí kryjících žábry a krk

malá pánev nespojená s páteří

trojlaločná ocasní ploutve

lebka spojená s prsními pletenci

ploutve s kostěnými paprsky

Acanthostega: devonský tetrapod

- dlouhý čenich složený z menšího množství kostí
- kostěné operculum kryjící žábry není přítomno

mandibula s velkými postranními a malými vnitřními zuby

větší pánev spojená s páteří

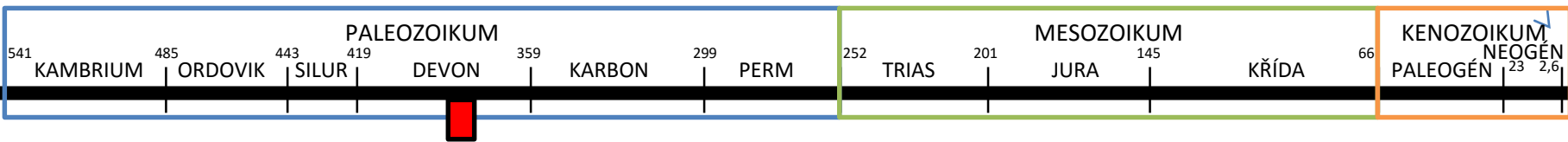
lebka oddělená od prsních pletenců

chiropterygia se 7 nebo 8 prsty

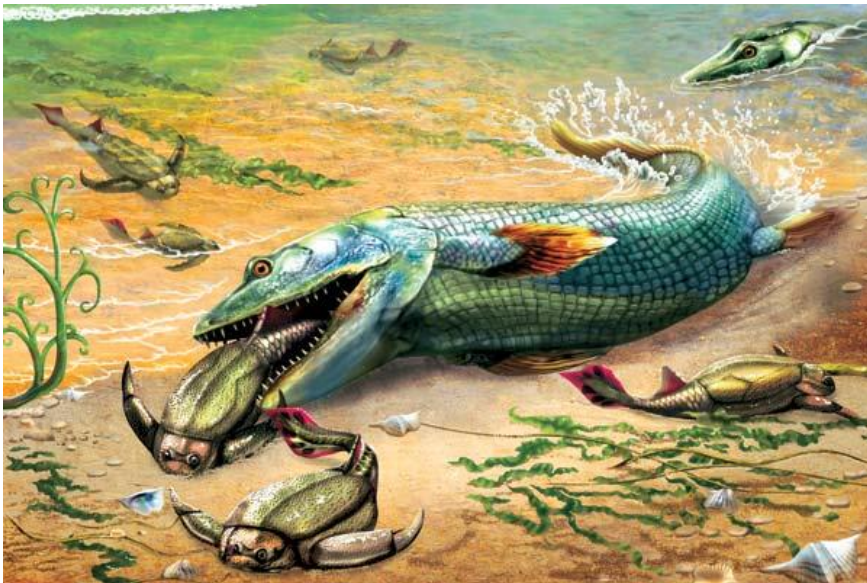
protocerkní ocasní ploutev rozřípená

21 Srovnání mezi zástupcem rybovitých Tetrapodomorpha (*Eusthenopteron*) a jedním z nejstarších tetrapodů (*Acanthostega*). Díky nálezi nových fosilií se specifické atributy tetrapodů rozplynuly jako sníh na slunci. Výlučnými znaky

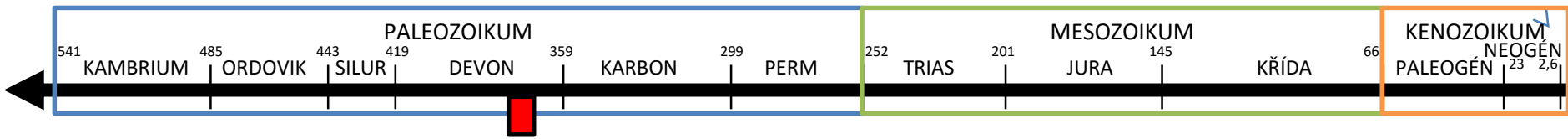
tetrapodů zůstávají: typ chrupu, velká pánev spojená s páteří a rovněž chiropterygia (červeně). Naopak, znaky vyznačené modře, i když u rodu *Eusthenopteron* chybí, byly pozorovány u jiných představitelů skupiny rybovitých Tetrapodomorpha.



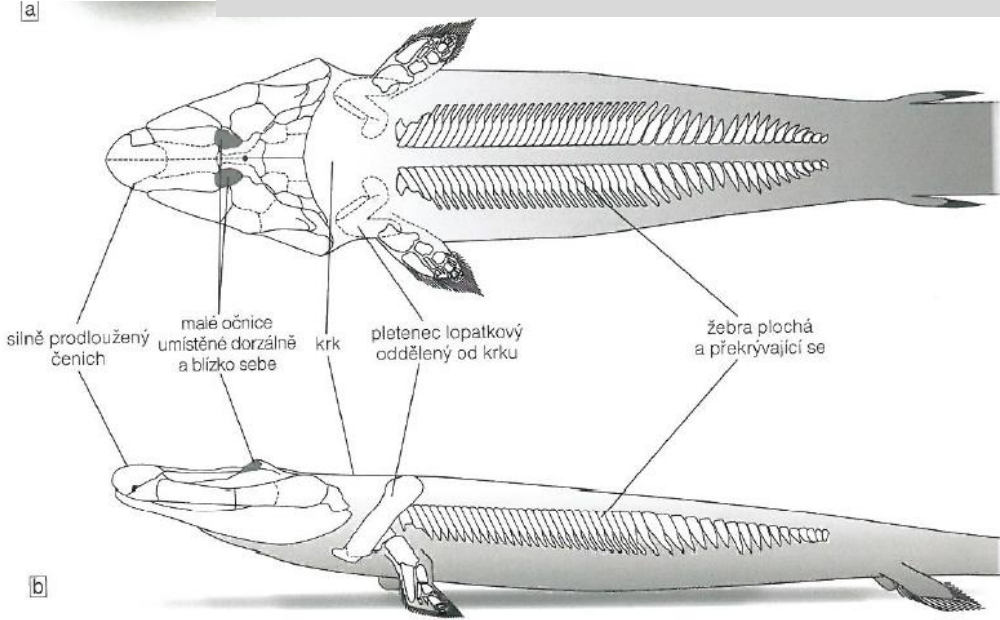
PANDERICHTHYS



385 Ma, Lotyšsko, Rusko, 1,3 m
 bahnitě mělčiny
 schopný „chůze“ v mělké vodě, opírání se
 velká hlava podobná raným tetrapodům
 plochá trojúhelníková lebka
 očné v dorzální poloze
 dlouhý, robustní humerus
 lepidotrichia
 bez dorzálních a anální ploutve



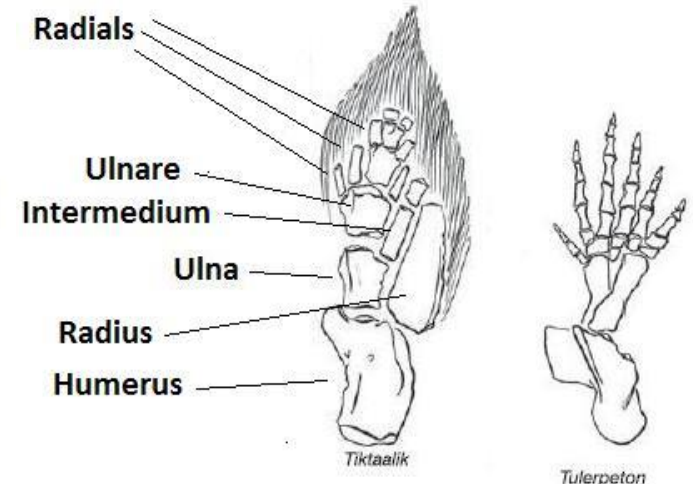
TIKTAALIK



17 Tiktaalik (375 milionů let): a) fosilie velmi dobře vy-preparovaná z okolního sedimentu (přední část těla); b) re-konstrukce skeletu. *Tiktaalik*, závěrečný malý zbytek skupiny Tetrapodomorpha, v rámci které láme všechny rekordy: Je

nejlépe zachovaný, bezpochyby více suchozemský než ostatní (viz obr. 18) a je také nejbližším známým příbuzným tetrapodů! Foto s laskavým svolením Ted Daeschler (Academy of Natural Sciences, Philadelphie, USA).

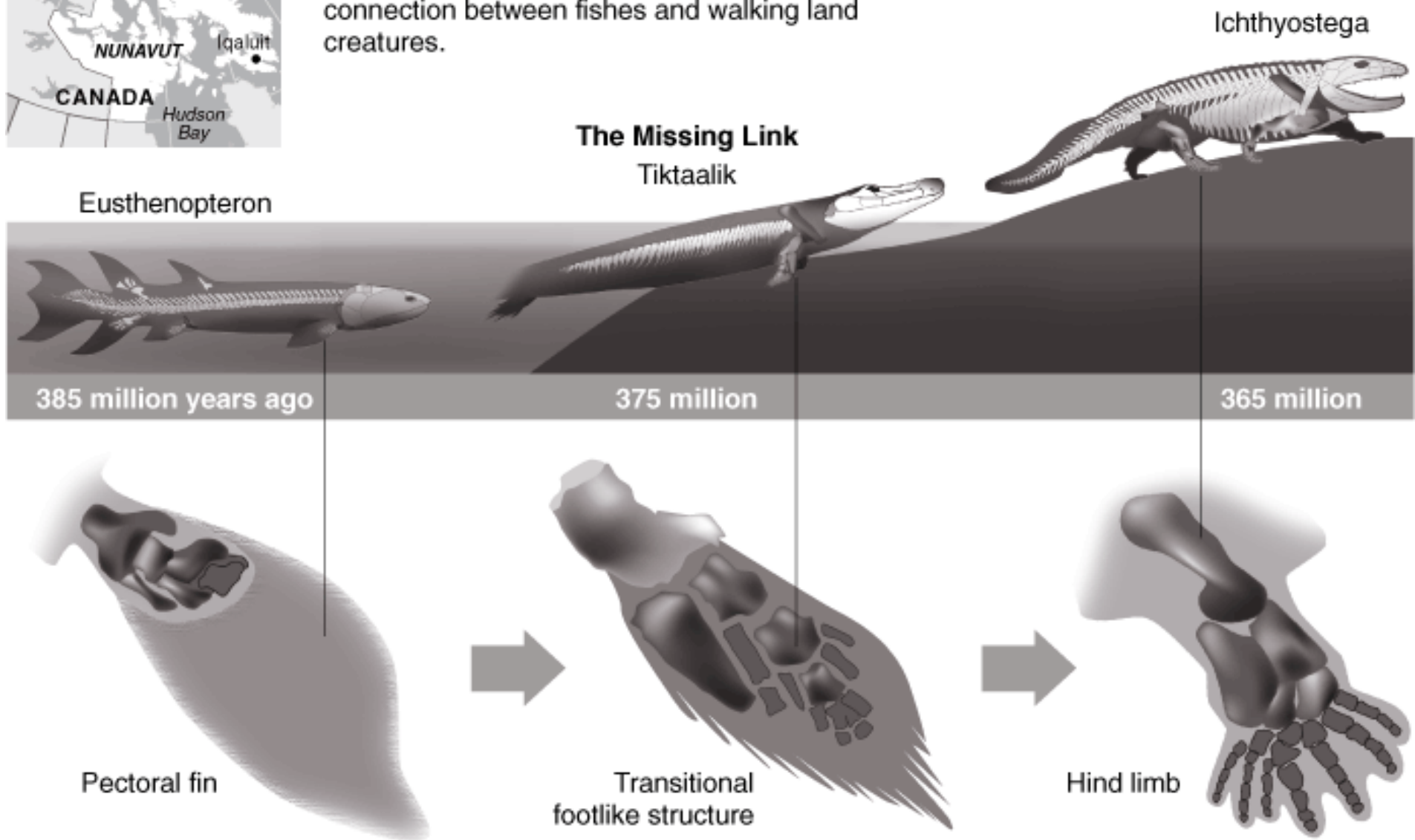
375 Ma, Nunavut - kanadská Arktida v roce 2004, až 2 m
 prodloužená čichová oblast
 prsní pletenec oddělen od lebky
 už jakoby raný tetrapod s **lepidotrichii**
 vystupoval na souš, mělké vody chudé na kyslík
 není operculum, redukce postparietálních kostí

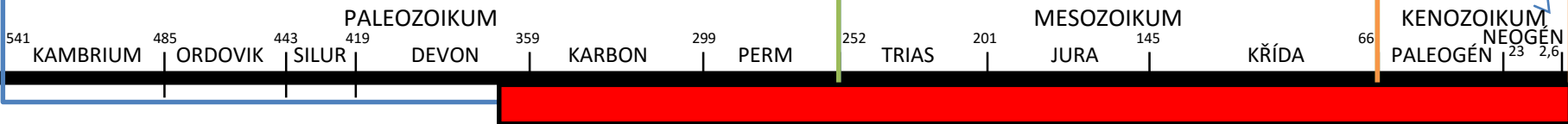




A 'Missing Link' Is Found

With the discovery of fossils of the Tiktaalik, or "large shallow water fish," scientists have found a missing connection between fishes and walking land creatures.

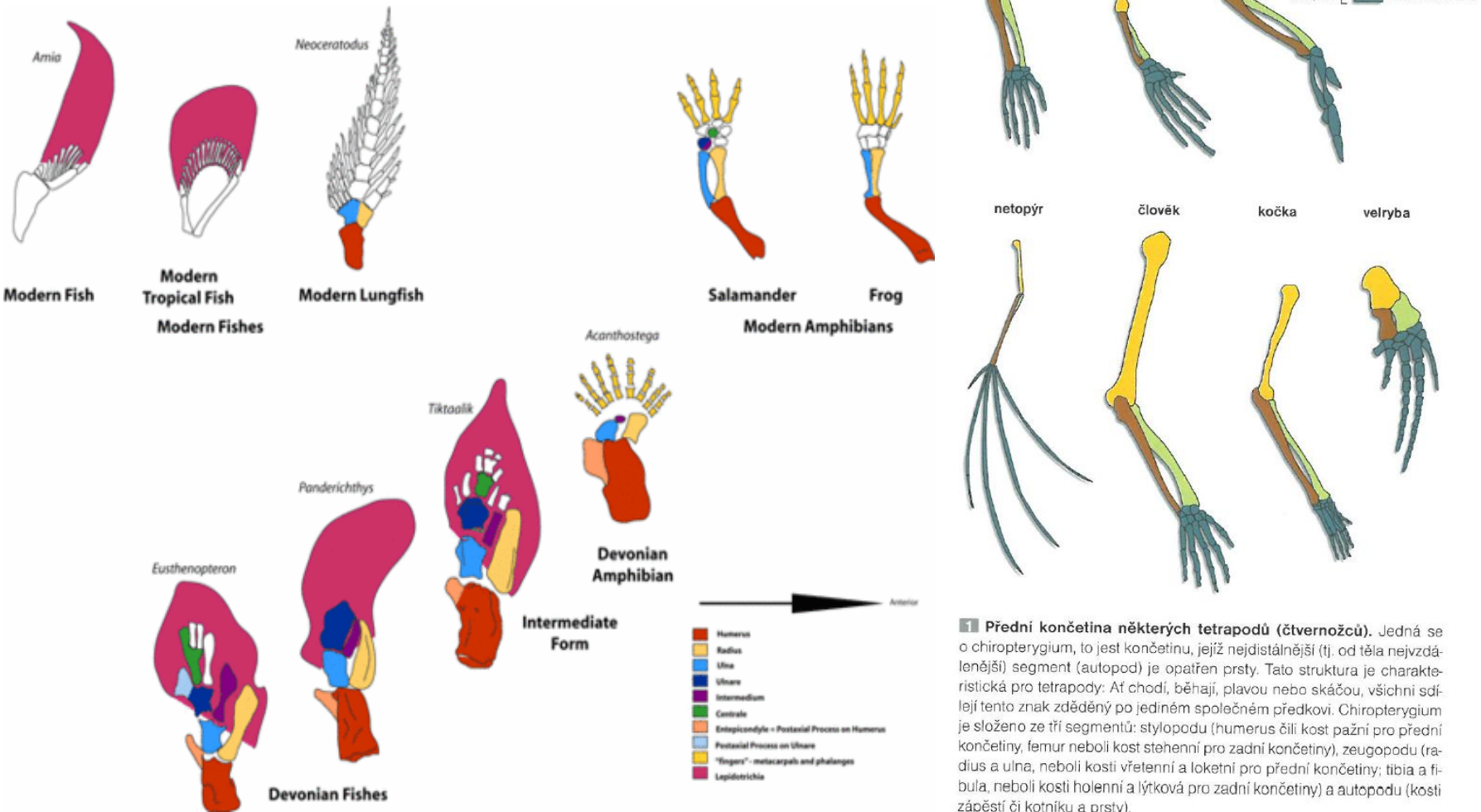




TETRAPODA

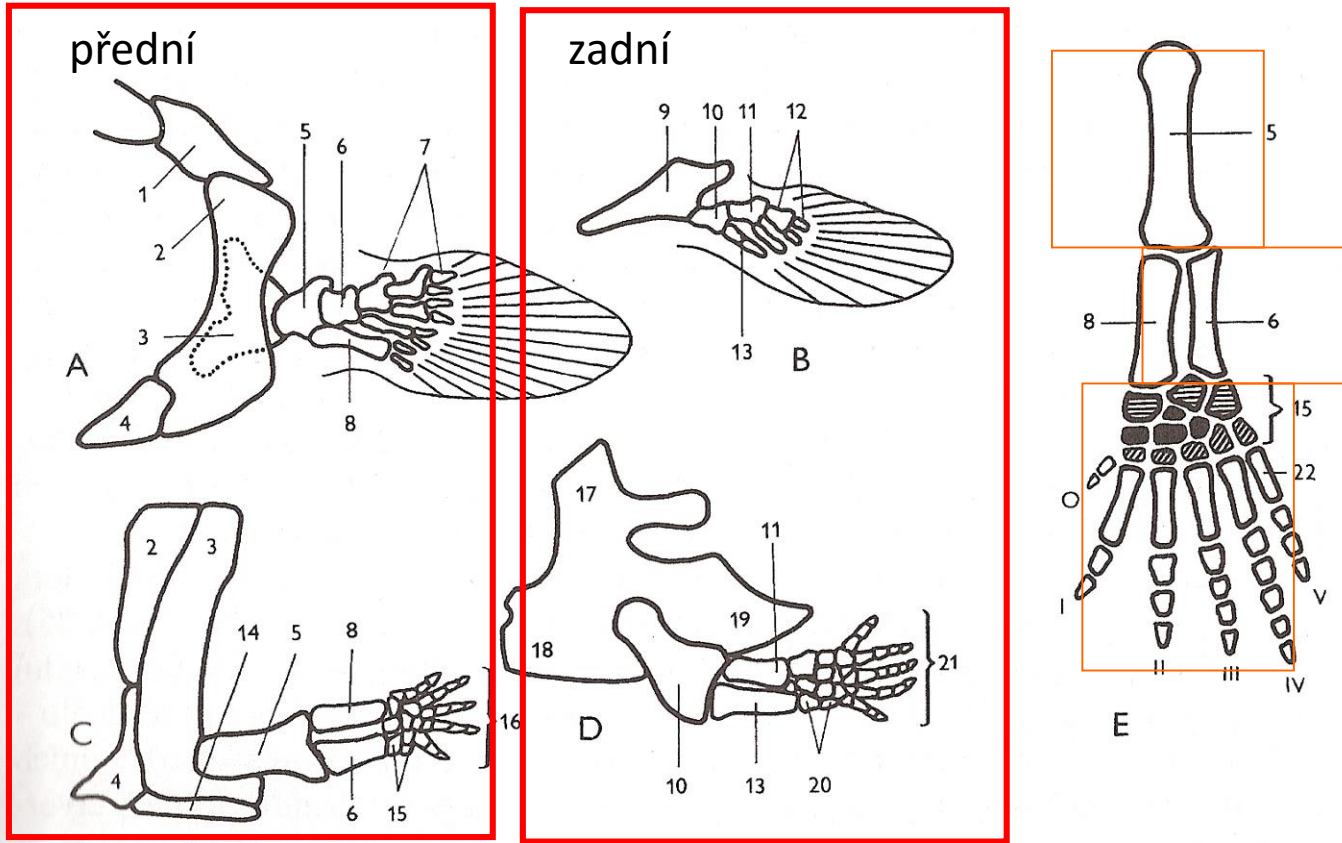
svrchní devon – recent

CHIROPTERYGIUM – končetiny s prsty



1 Přední končetina některých tetrapodů (čtvernožců). Jedná se o chiropterygium, to jest končetinu, jejíž nejdálší (tj. od těla nejvzdálenější) segment (autopod) je opatřen prsty. Tato struktura je charakteristická pro tetrapody: Ať chodí, běhají, plavou nebo skáčou, všichni sdílejí tento znak zděděný po jediném společném předkovi. Chiropterygium je složeno ze tří segmentů: stylopodu (humerus čili kost pažní pro přední končetiny, femur neboli kost stehenní pro zadní končetiny), zeugopodu (radius a ulna, neboli kosti vřetení a loketní pro přední končetiny; tibia a fibula, neboli kosti holenní a lýtková pro zadní končetiny) a autopodu (kosti zápěstí či kotníku a prsty).

Vznik chiropterygií Tetrapoda z ichtyopterygia Sarcopterygii



stylopodium
zeugopodium
autopodium

z uniseriálního
nespecializovaného
archipterygia,
Rhipidistia
(Sarcopterygii)

Obr. 25 Vznik chiropterygia z ichtyopterygia: srovnání kostry končetin svaloploutvých ze skupiny Rhipidistia a primitivního fosilního čtvernožce (Ichthyostegalia) a schéma volné přední končetiny čtvernožce. A – prsní a B – břišní ploutev svaloploutvých, C – přední a D – zadní noha čtvernožce, E – hypotetický původní stav chiropterygia. 1 – *supracleithrum*, 2 – *cleithrum*, 3 – *scapula*, 4 – *clavicula*, 5 – *humerus*, 6 – *ulna*, 7 – elementy homologické některým zápěstním kůstkám, 8 – *radius*, 9 – *basipterygium*, 10 – *femur*, 11 – *fibula*, 12 – elementy homologické některým zanártním kůstkám, 13 – *tibia*, 14 – *interclavicula*, 15 – *carpalia*, 16 – *metacarpalia* + *phalanges*, 17 – *ilium*, 18 – *ischium*, 19 – *pubis*, 20 – *tarsalia*, 21 – *metatarsalia* + *phalanges*, 22 – *metacarpalia*; 0, I, II, III, IV, V – nultý prst (tzv. *praepollex*), první, druhý, třetí, čtvrtý a pátý prst.