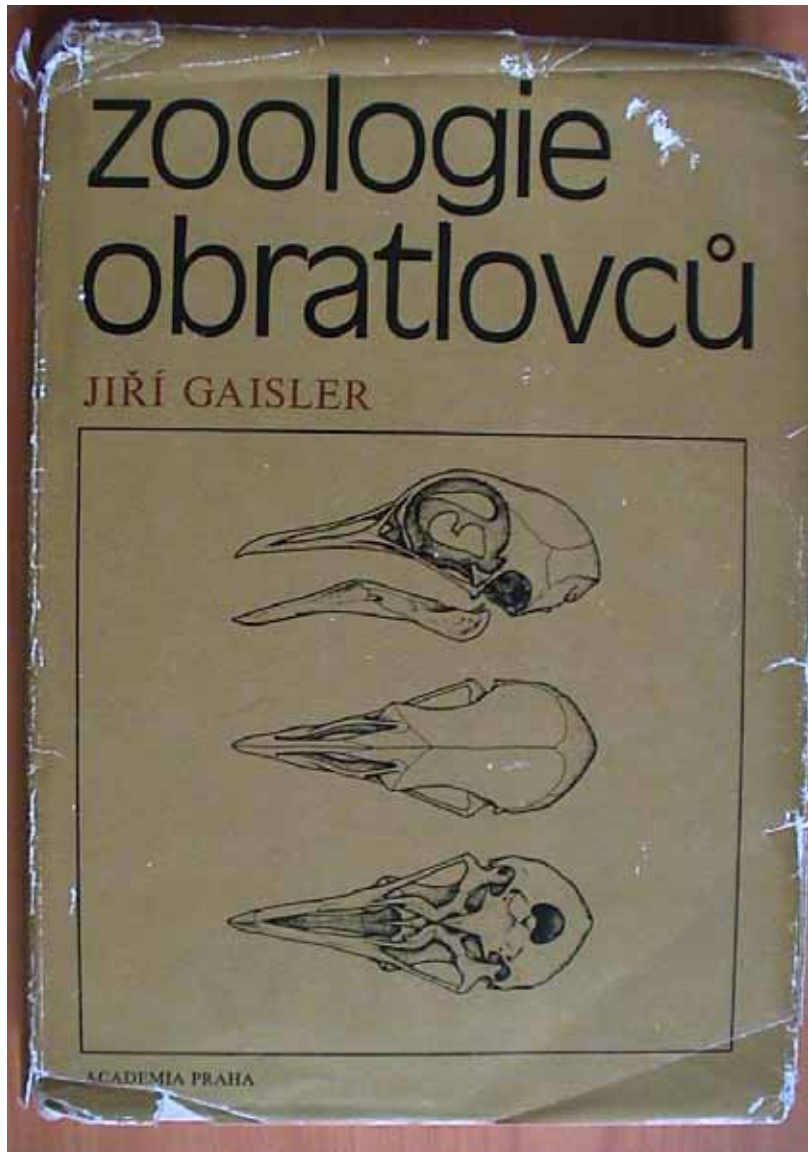


# System a evoluce obratlovců I.

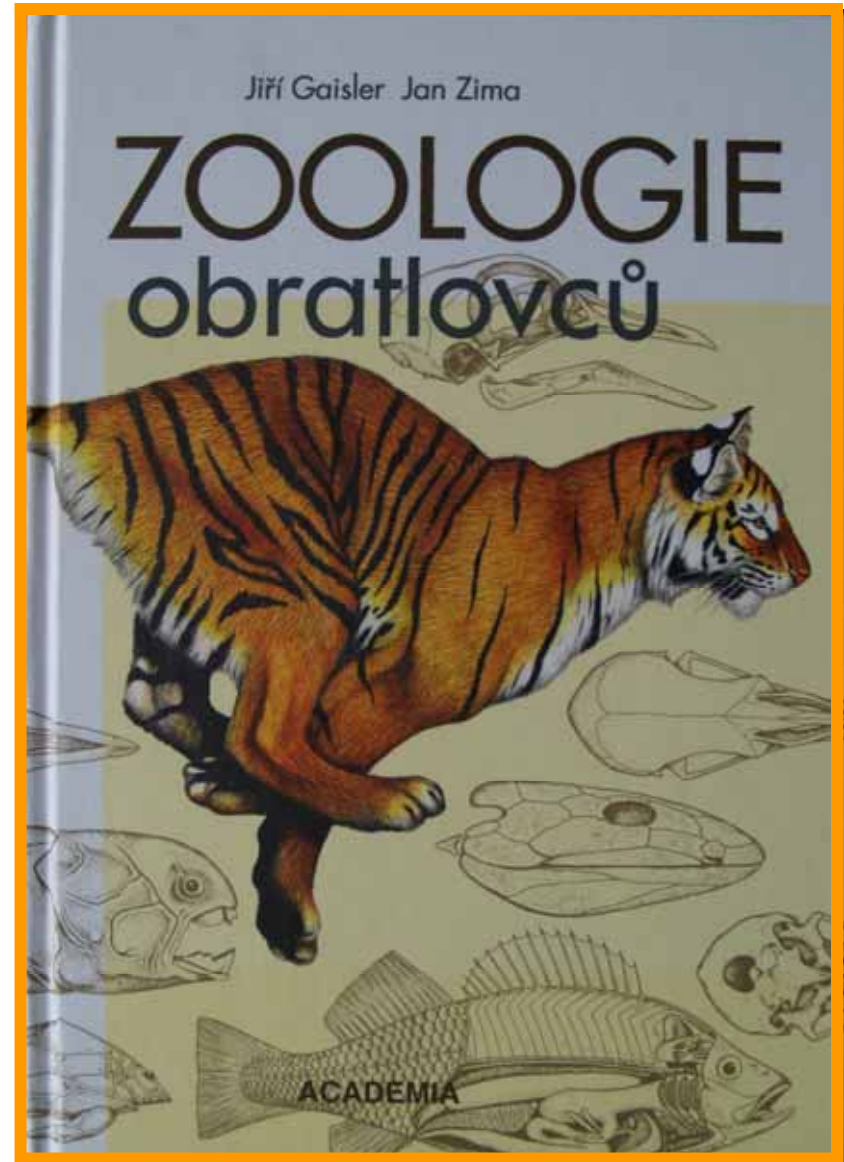
Úvod:

- literatura
- obsah předmětu
- základní pojmy:
  - taxonomie, taxon, systematika
  - znaky
  - klasifikace

# Literatura

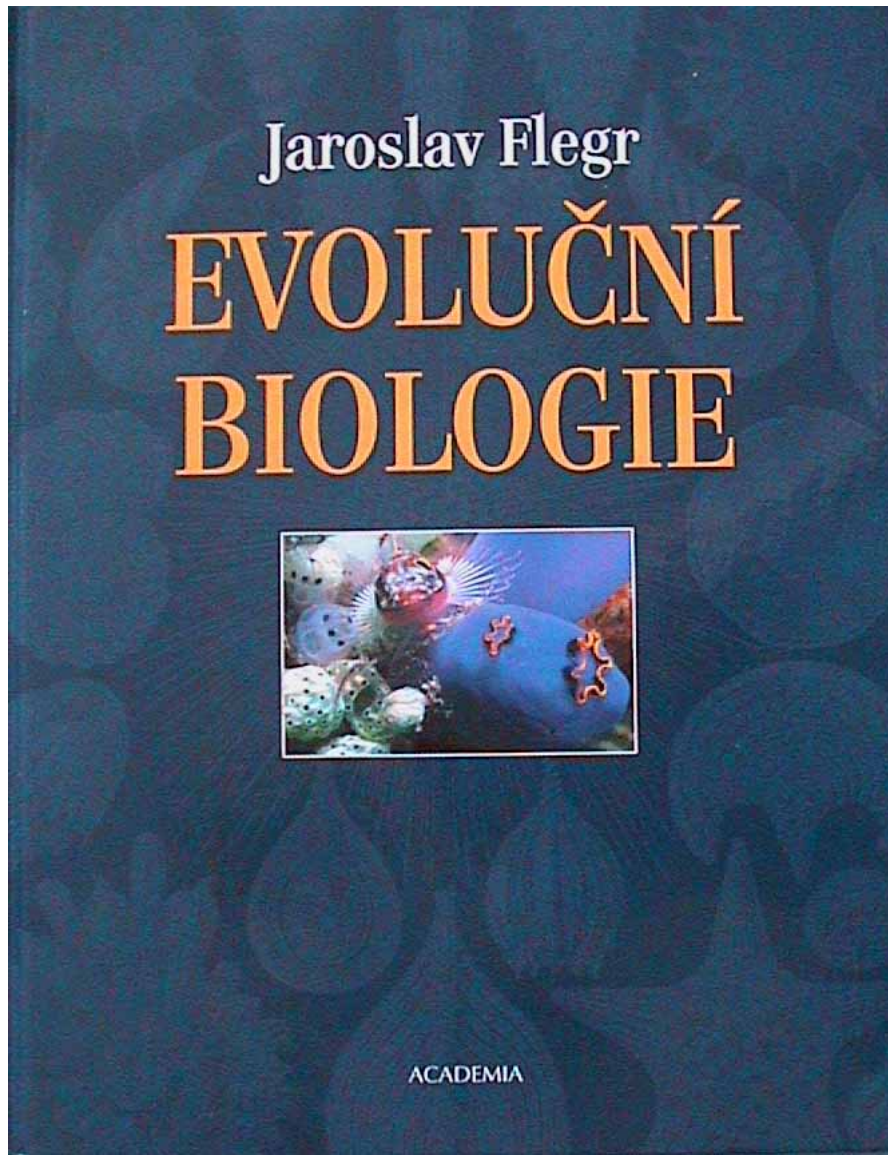


1983 Gaisler



2007 Gaisler & Zima





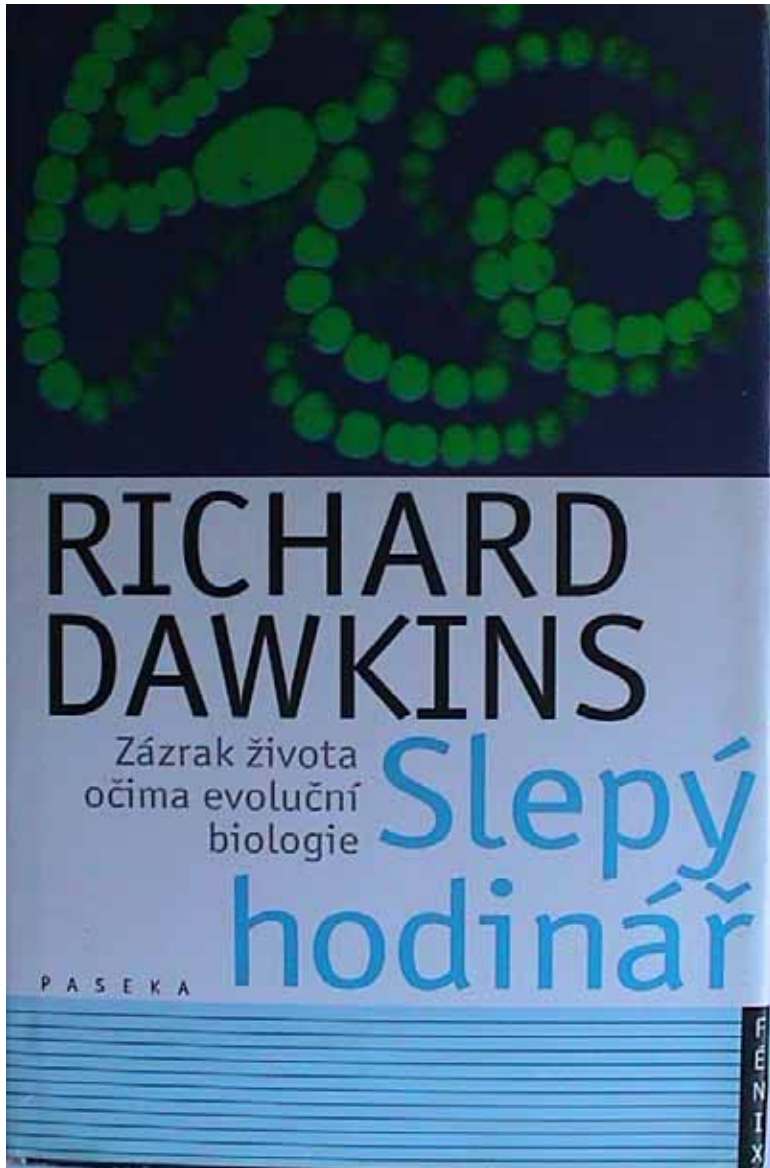
2005

Flegr



2006

Flegr



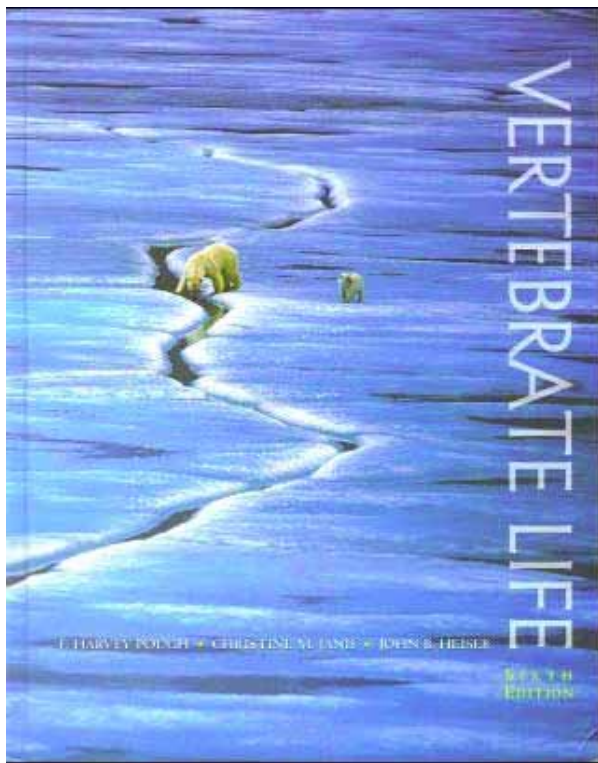
2002

Dawkins

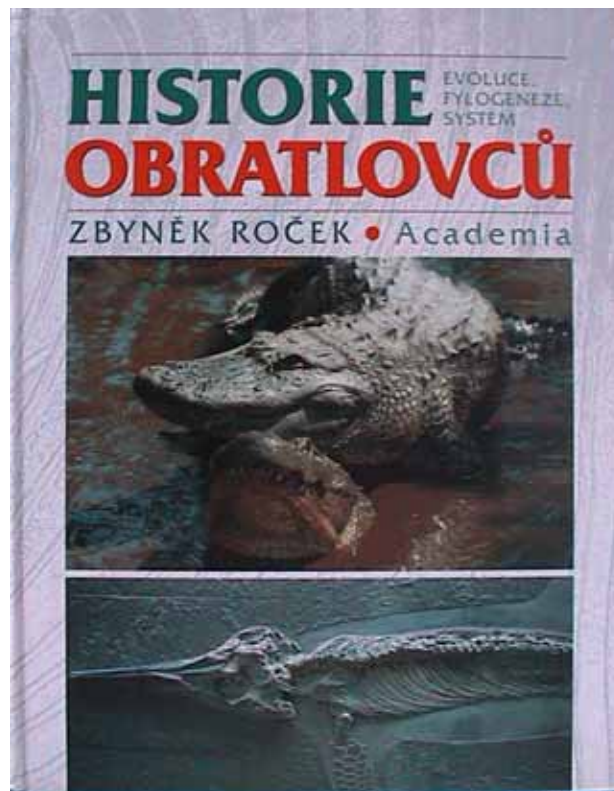


2004

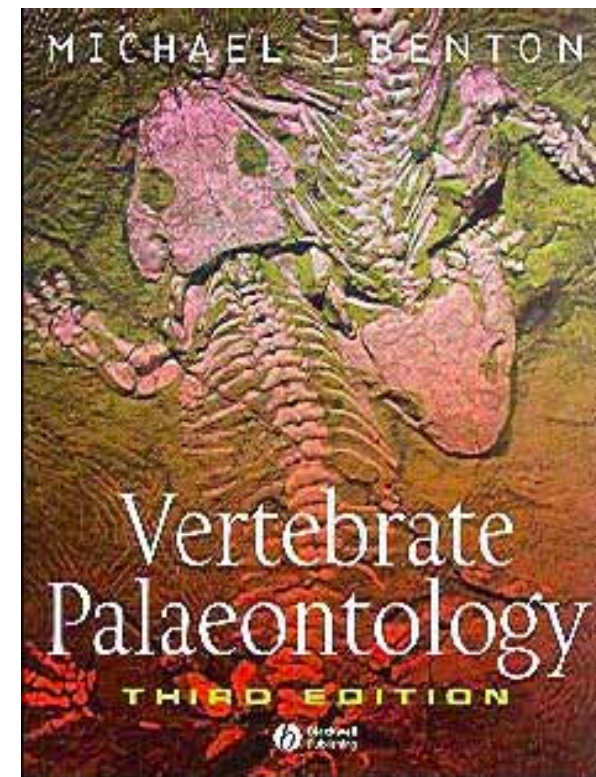
Zrzavý et al.



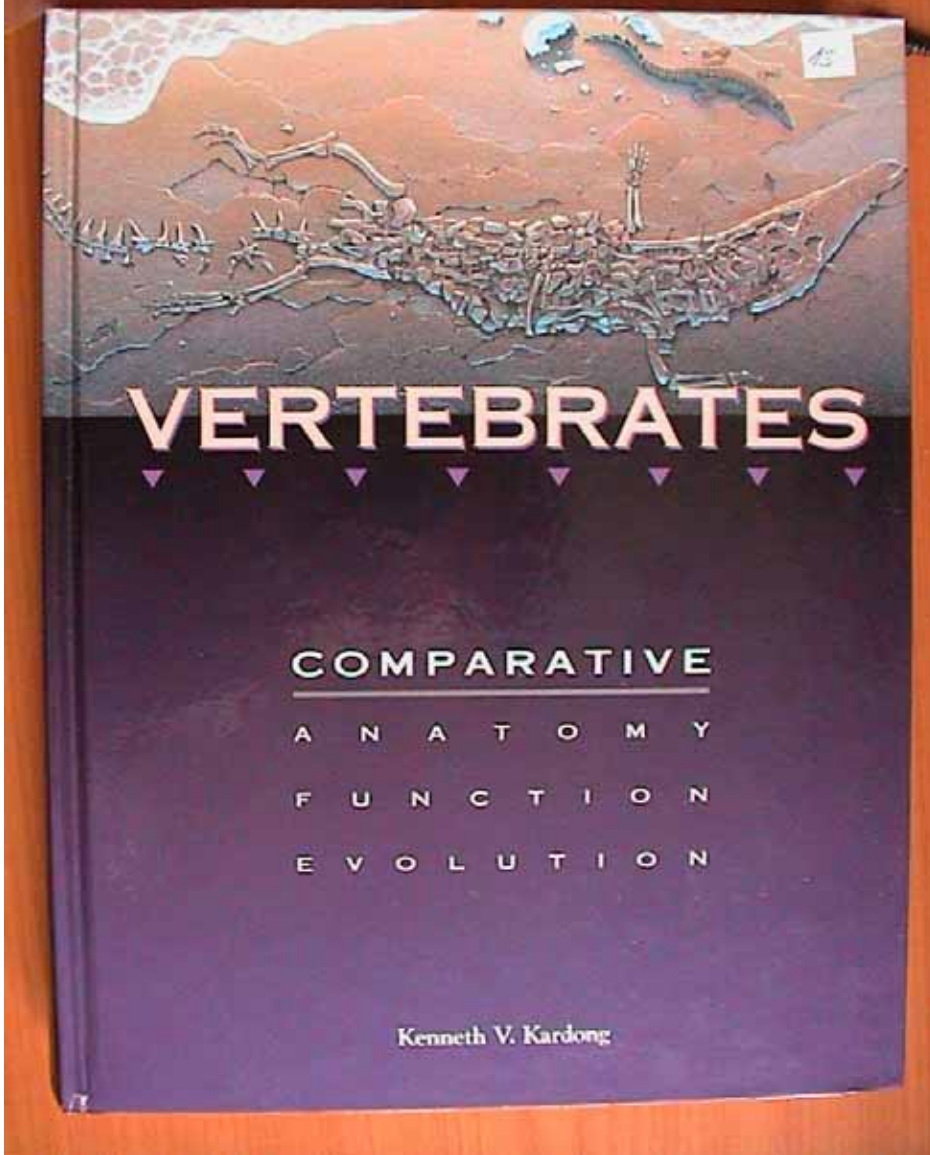
2002 Pough et al.



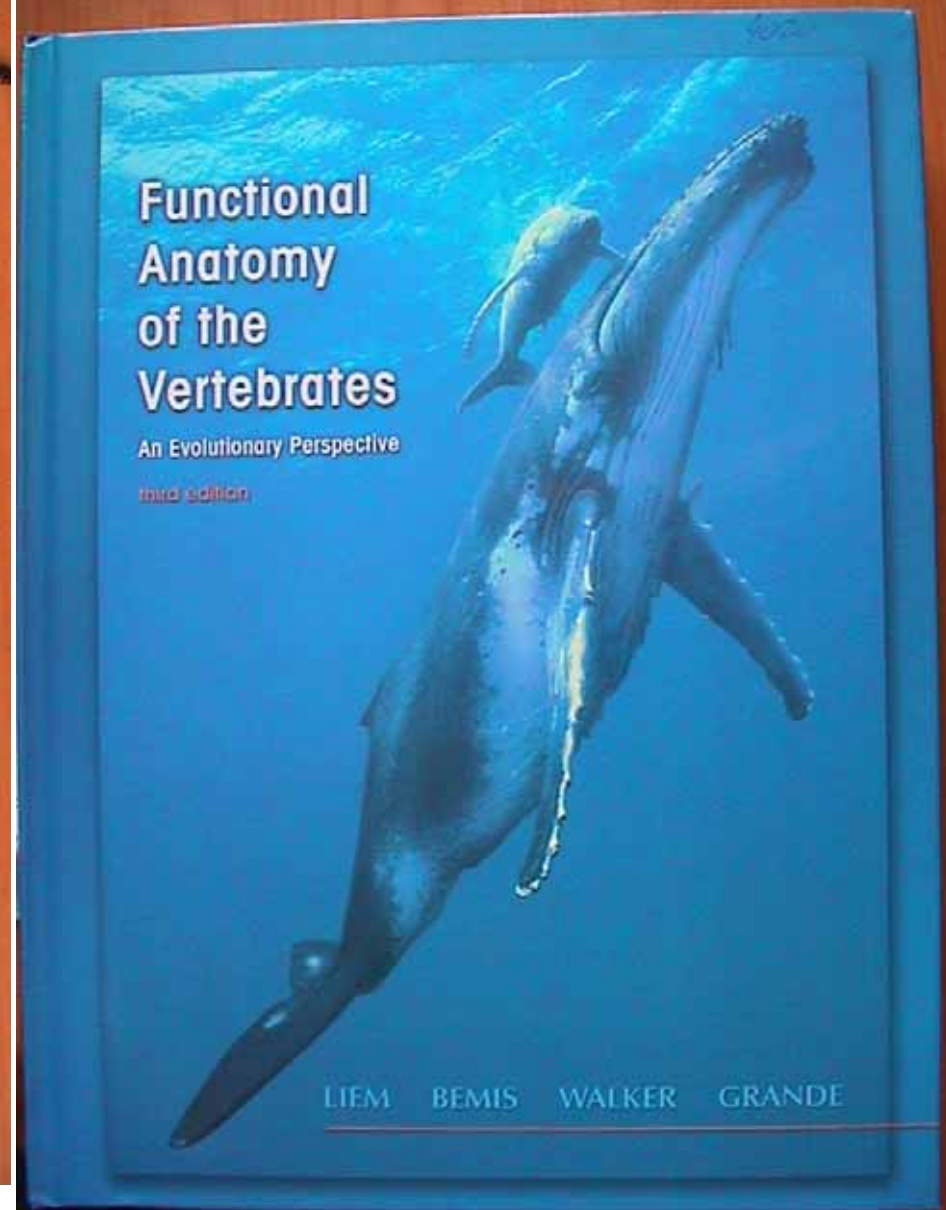
2002 Roček



2004 Benton



1995, 1998, 2002 Kardong

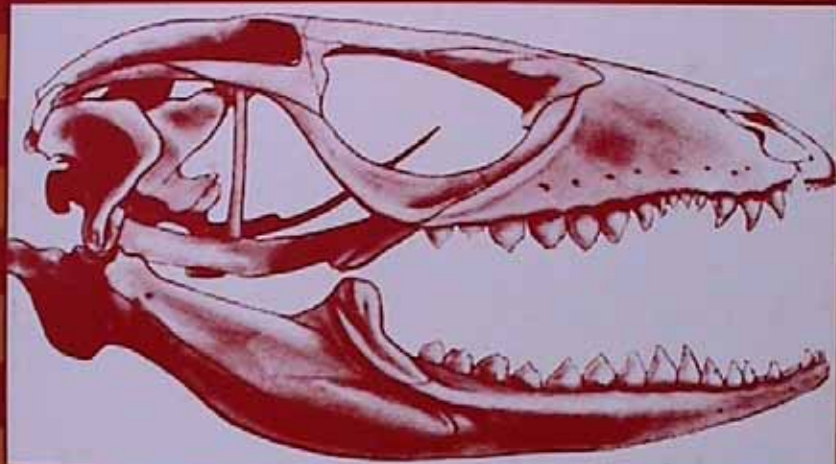


2001 Liem et al.

ANALYSIS OF  
VERTEBRATE  
STRUCTURE

FOURTH EDITION

MILTON HILDEBRAND



1995

Hildebrand

Comparative <sup>ninth  
edition</sup>  
Anatomy  
of the  
VERTEBRATES



2001

Kent & Carr



# Dva pohledy na systém strunatců

řád vs. evoluce

deskripce vs. proces

umělý vs. fylogenetický (přirozený) systém

Carl Linné (pol. 18. st.) vs. Willi Hennig (pol. 20. st.)



LINNÉ.

# Historie

## Taxonomie a systematika

Carl Linné: Systema Naturae,  
10. vydání, 1.1.1758 (1.ed. 1735)

- Hierarchické třídění
- Binomická nomenklatura

Princip priority

**Taxon:** skupina organismů  
disponující souborem stejných  
znaků

Mezinárodní komise pro zoolo-  
gickou nomenklaturu (2003)

**Systematika:** třídění taxonů s  
cílem vytvořit systém

7 700 rostlin → 4-100 mil. druhů,  
4 400 živočichů → 1,75 mil. druhů

Deskriptivní systematika = popis taxonů a jejich katalogizace (=tel. seznam)  
Třídění na základě podobností znaků (taxonomický systém, přirozený systém)

# Systematika jako věda

Standardní klasifikace (linnéovská) vs kladistika (fylogenetická)

Druh (species) vs speciace (evoluční událost)

Podobnost (popis) vs příbuznost (proces)

Umělý systém vs přirozený (fylogenetický) systém

věda není katalog faktů, hledání pravdy, ale **testování hypotéz**

sběr dat není cílem, ale prostředkem

věda nepopisuje, ale vysvětluje

metodika vědy:

- hypotéza

- predikce

- testování hypotéz = predikce vs pozorování

- verifikace

Existuje **jediný** přirozený systém, který je obrazem jednou proběhlých evolučních procesů a změn (= fylogenetický s.)

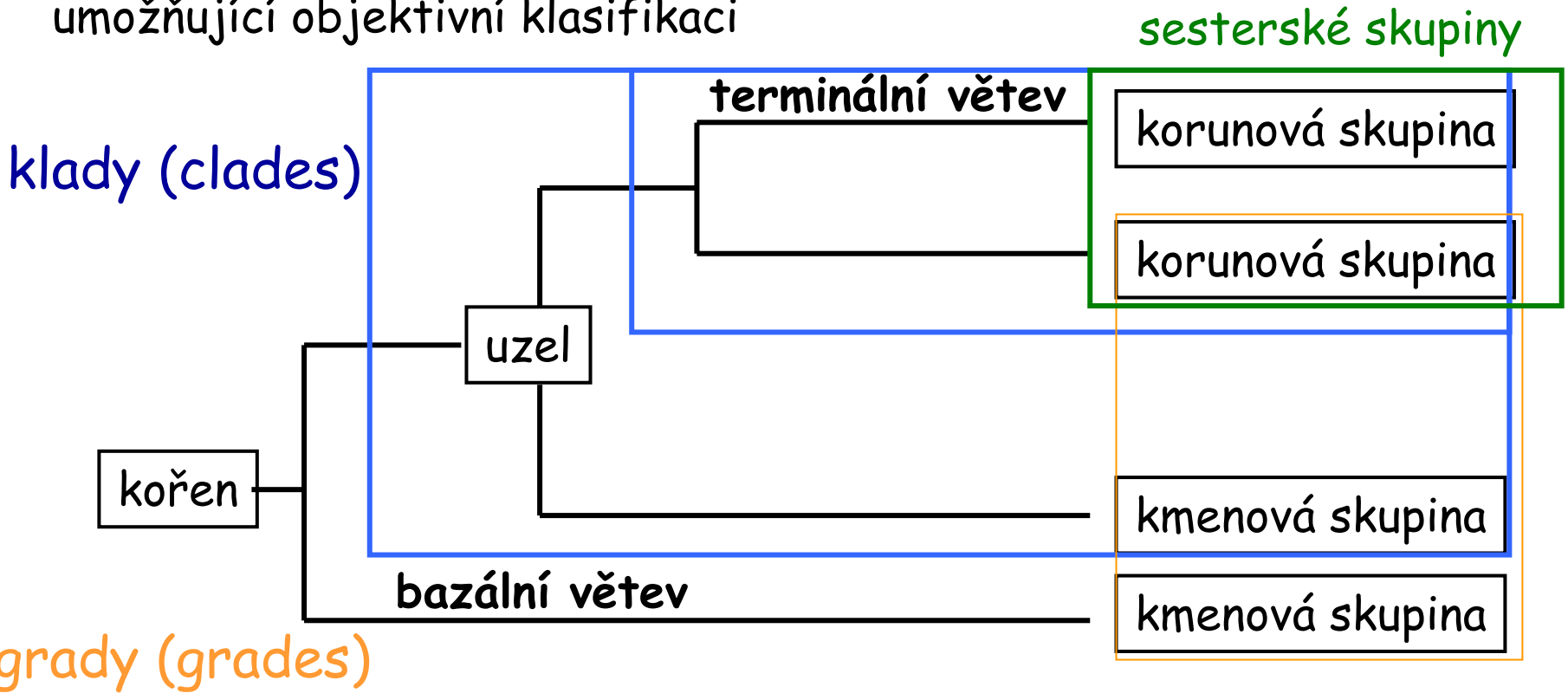
• hierarchie linnéovských kategorií

regnum	říše	Animalia	
phylum	kmen	Chordata	Vertebrata
divisio	oddělení		Gnathostomata
classis	třída	Mammalia	Theria
ordo	řád	Carnivora	Placentalia
familia	čeleď	Canidae	Fissipedia
genus	rod	Vulpes	
species	druh	Vulpes vulpes	

super = nad  
sub = pod

# Kladistika (Willi Hennig)

- fylogenetická systematika = kladistika
- metoda hierarchické klasifikace (dichotomická diverzifikace)
- diskrétní jednotky a podjednotky
- kladogram - hypotéza o příbuzenských vztazích (společný předek = kořen, root), kladogram + geologický čas = fylogenetický strom (dendrogram)
- štěpení evolučních linií (= uzel, node) je jediná jednoznačná událost umožňující objektivní klasifikaci



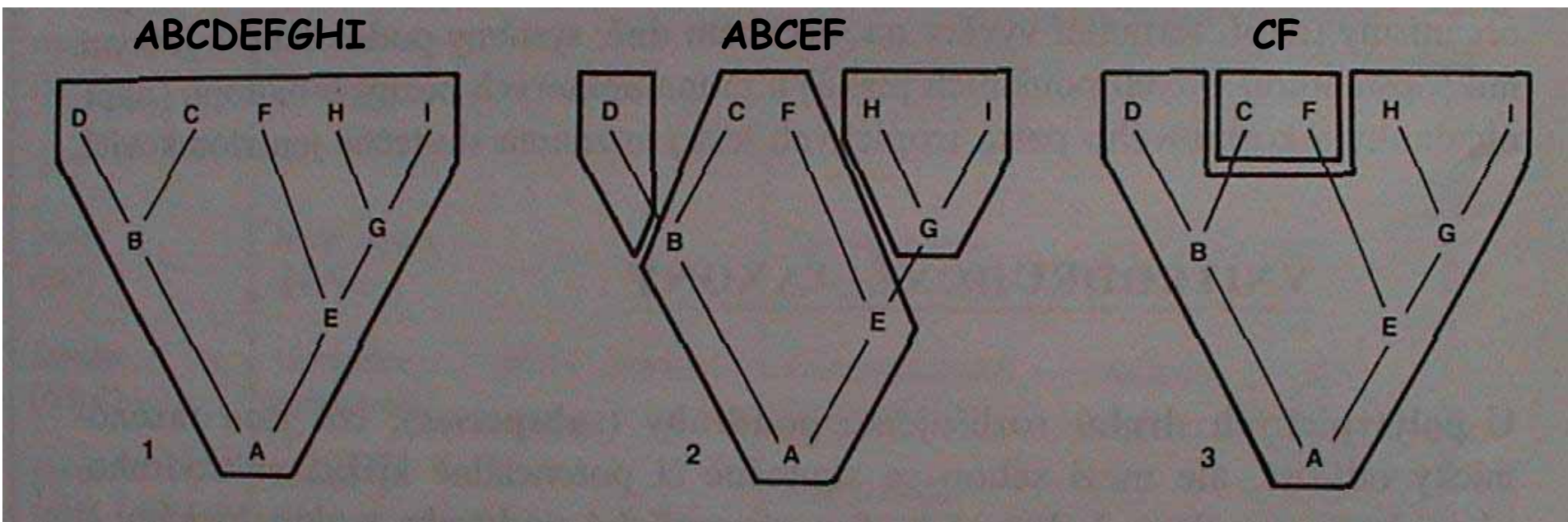
# klasifikace taxonů z evolučního hlediska (kladistika)

Vznik ze společného předka - A

Nejednotný původ - B, E

všichni potomci

ne všichni potomci



1. monofyletický holofyletický

2. parafyletický

3. polyfyletický

Kladistika hodnotí jen monofyletické taxony

Znaky:

- taxonomie, taxon  
- znaky

strukturální, biometrické, cytotaxonomické, ontogenetické, fyziologické, biochemické, ekologické, etologické, biogeografické, paleontologické, molekulárně genetické

### hodnocení znaků - evoluční vážení:

**Homologie** - podobnosti zděděné od společného předka

**ortologie** - homologie vzniklá speciací (přední křídlo brouka a komára)  
(informace o průběhu fylogeneze)

**paralogie** - homologie vzniklá duplikací genů (mesothorax - křídla, metathorax - haltery) (informace o evoluci tvarů a funkcí)

**Homoplazie** - podobnosti v nehomologických znacích

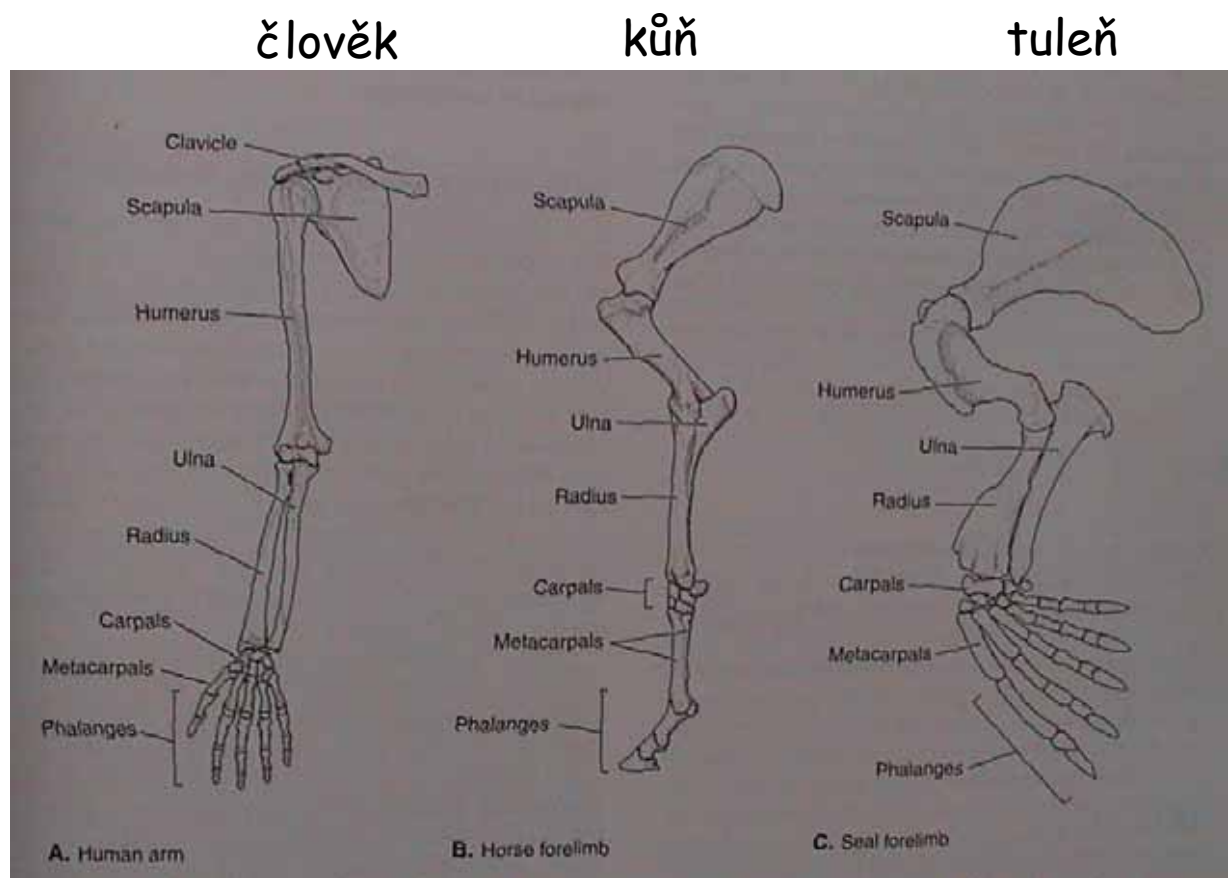
konvergence - nezávislé podobnosti vzniklé různými evolučními událostmi

||  
analogie - podobnosti vyvolané vykonáváním stejné funkce

**Kladistika používá jen homologické znaky**

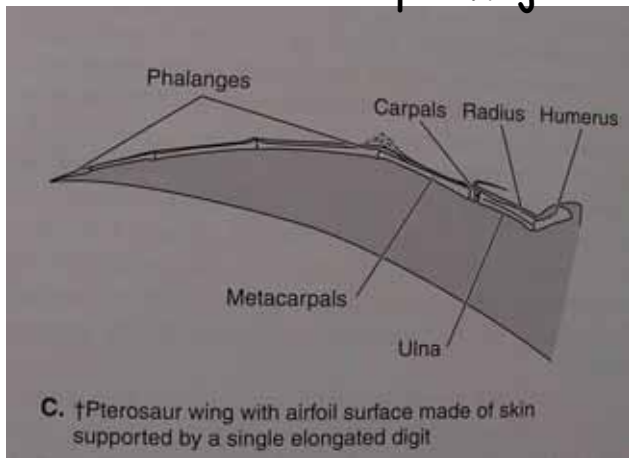
- taxonomie, taxon  
- znaky

# Homologie

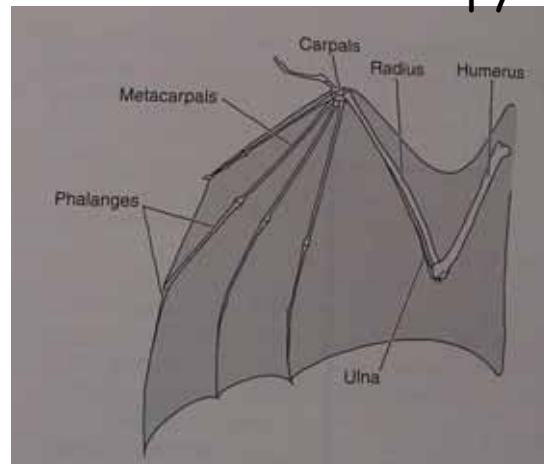


# Analogie

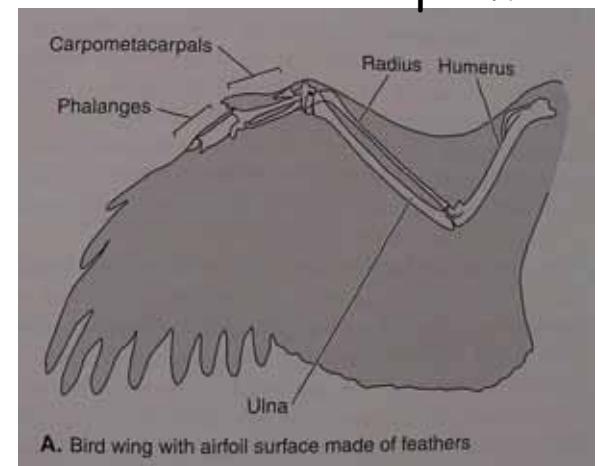
ptakoještěř



netopýr



pták





## hodnocení znaků - evoluční vážení:

Homologie - podobnosti zděděné od společného předka

Pleziomorfie : dříve vzniklý stav homologického znaku,  
pl — [ ] pl jeho primitivnější situace existuje u předka

Apomorfie : později vzniklý, odvozenější stav, vyskytující  
— [ ] ap se u potomka

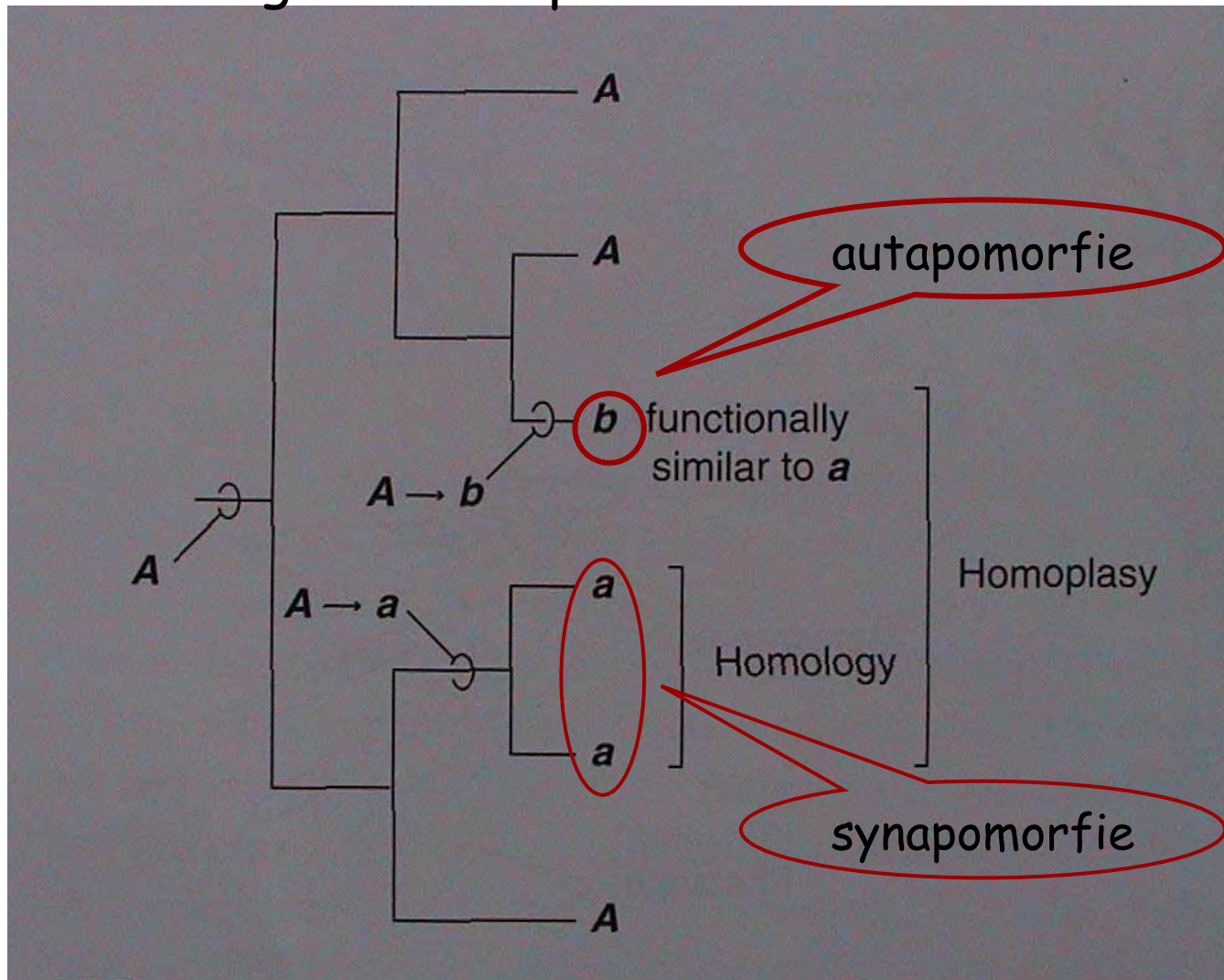
- autoapomorfie: jedinečný odvozený znak (diagnostický)  
— [ ] ap charakterizující druh

**synapomorfie:** společný výskyt odvozených homologických znaků vzniklých jedinečnou evoluční událostí již u výlučného společného předka - monofyletický původ komplexu taxonů

— [ ] ap  
— [ ] ap charakterizující skupinu druhů

# Homologie a homoplazie

- taxonomie, taxon  
- znaky

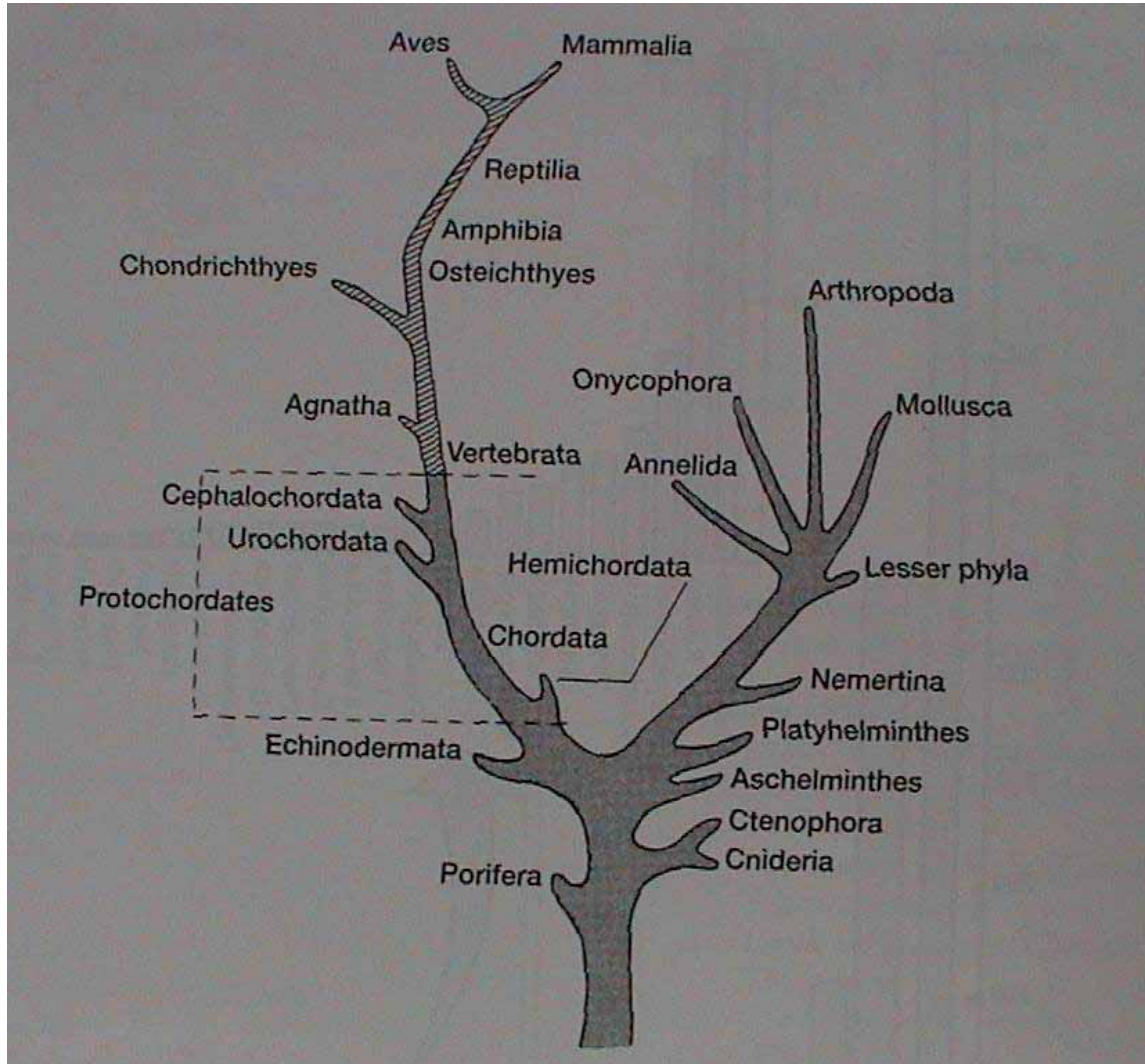


$A$  - pleziomorfnost

$a, b$  - apomorfie (z  $A$ )

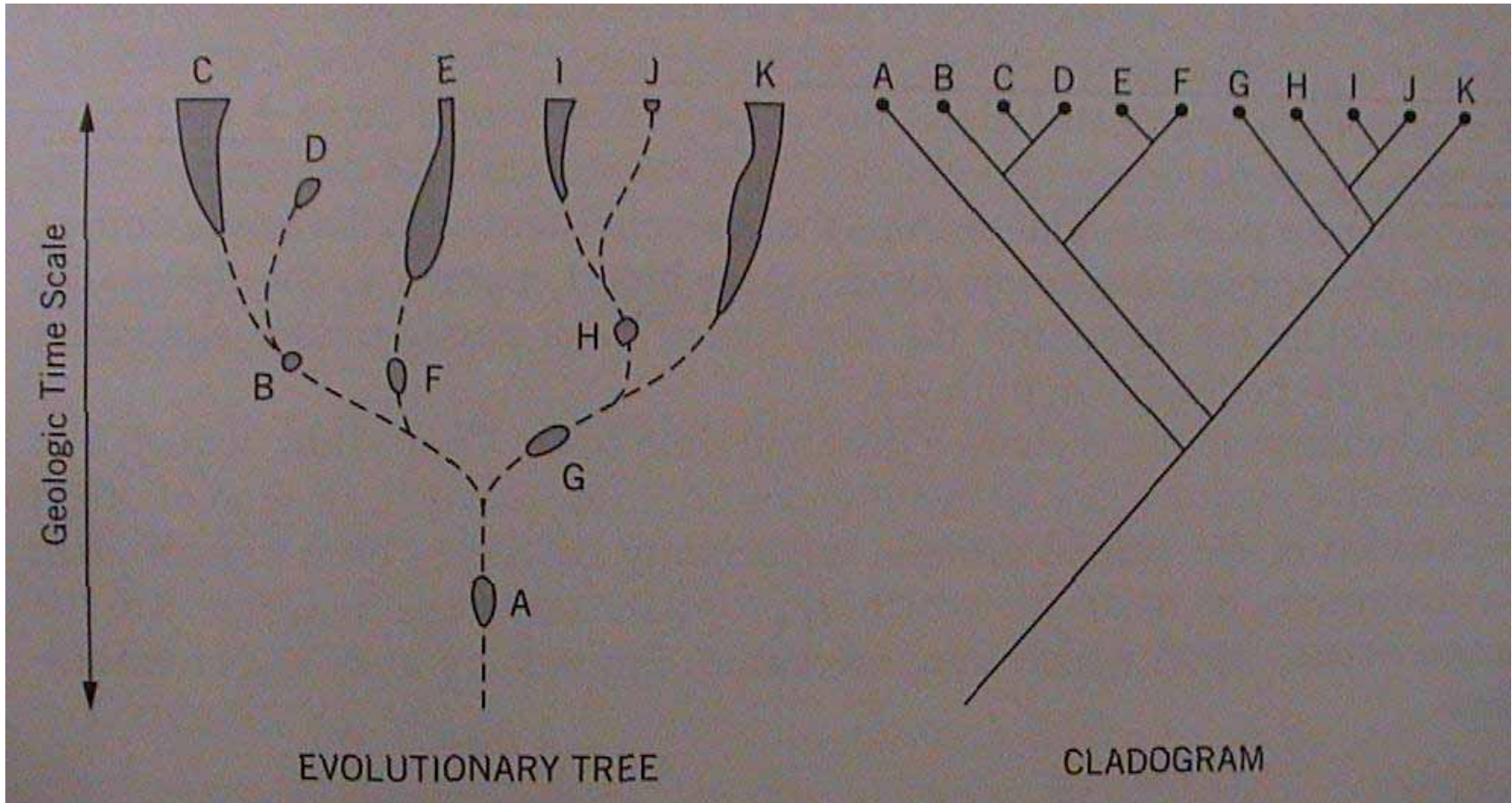
- taxonomie, taxon
- znaky
- klasifikace

## příbuznost taxonů - dendrogramy (kladogramy)



- taxonomie, taxon
- znaky
- klasifikace

## příbuznost taxonů - dendrogramy - kladogramy



Ve vztahu k času  
(start-cíl, výsledek)

Ve vztahu k evolučním změnám  
(události, štěpení)

# Klasifikace

- taxonomie, taxon
- znaky
- klasifikace

## A. Kladistická (fylogenetická)

1. Určení monofyletických dílčích skupin v komplexu taxonů, které mají charakteristický výskyt unikátních synapomorfii (shlukování).
2. Hledání sesterských vztahů mezi monofyletickými taxony (další synapomorfie širšího rozsahu)
3. Vytvoření úplného souboru genealogických hypotéz pro daný soubor taxonů - KLADOGRAM

- : záměna plesiomorfie a apomorfie, obtížnost odlišení konvergenčí od homologií

+ : soulad s klasifikací (kladogenezí) na základě molekulárně biologických metod

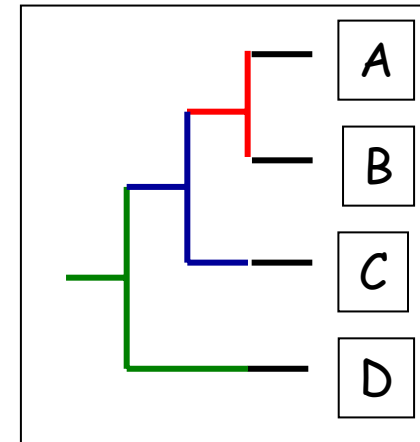
## Kladistická taxonomie

- jen monofyletické taxony

B. Evoluční - mono- a parafyletické taxony

C. Numerická - fenetika

D. Molekulární fylogeneze



# Klasifikace

A. Kladistická (fylogenetická)

B. Evoluční

C. Numerická - fenetika

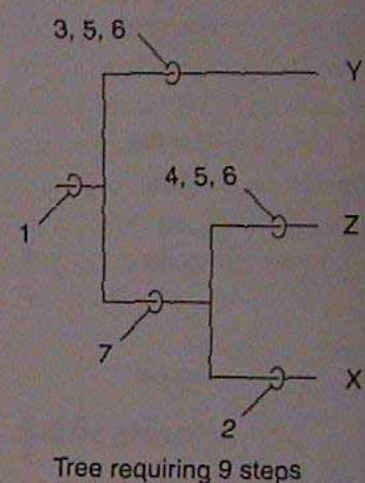
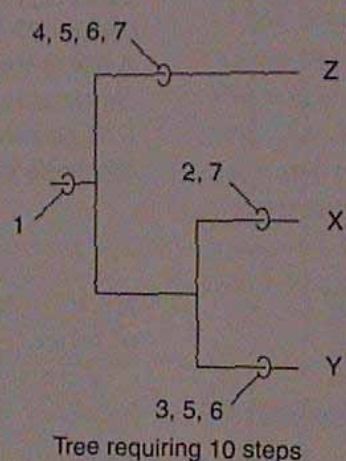
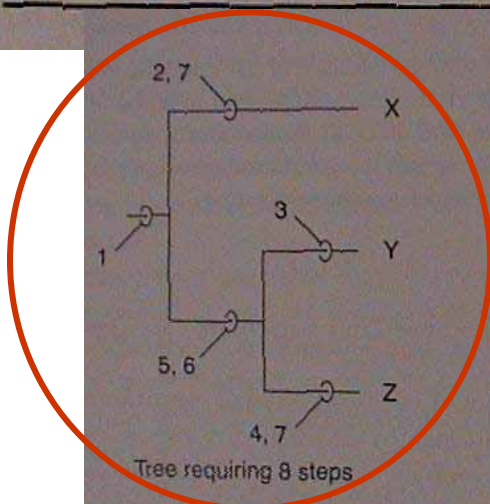
- taxonomie, taxon
- znaky
- **klasifikace**

Numerické hodnocení souboru údajů o podobnostech znaků. Např.

a) metoda maximální úspornosti (maximum parsimony):  
nejjednodušší možné vysvětlení kladogeneze, předpokládá nejmenší počet evolučních změn v příslušném souboru znaků u daných taxonů

**TABLE A** An Example of a Character Data Matrix

Taxon	Character 1	Character 2	Character 3	Character 4	Character 5	Character 6	Character 7
Outgroup	0	0	0	0	0	0	0
X	1	1	0	0	0	0	1
Y	1	0	1	0	1	1	0
Z	1	0	0	1	1	1	1



## C. Numerická - fenetika

- taxonomie, taxon
- znaky
- klasifikace

b) metoda maximální pravděpodobnosti (maximum likelihood): posuzuje hypotézy o evoluční historii z hlediska pravděpodobnosti, že jsou v souladu se získanými daty

c) kompatibilita: soulad taxonomického výskytu co největšího souboru znaků bez ohledu na počet evolučních změn, které by musely prodělat znaky zbývající

## D. Molekulární fylogeneze

- mapování sekvencí AK v proteinech a nukleotidů v DNA, pořadí genů
- hybridizace DNA
- využití statistického zpracování dat (PC) - nevážené znaky
- imunologické metody
- + : absolutní datování štěpných událostí v čase, konstantní rychlost evolučních změn příbuzných sloučenin nezávisle na funkci a prostředí („molekulární hodiny“)
- : interpretace výsledků, vážení znaků v. statistické metody

# Klasifikace

- taxonomie, taxon
- znaky
- **klasifikace**

klasifikace	skupiny			používané znaky		
	mono-fyletické	para-fyletické	poly-fyletické	homoplázie	ancestrální	odvozené
fenetická	+	+	+	+	+	+
evoluční	+	+	-	-	+	+
kladistická	+	-	-	-	-	+

## Význam paleontologie pro kladistiku (?)

Paleontologie = deformované fragmentární fosílie (neúplnost dat)  
a sugestivní interpretace

Využití analýzy DNA jen u materiálu do stáří 50 000 let



## Molekulární hodiny:

Genetická vzdálenost různých linií se v čase zvětšuje, tzn. čím vývojově vzdálenější taxony, tím rozdílnější genotyp (s časem dochází k většímu nahromadění změn)

Využití znaků selekčně neutrálních, nepodléhajících přírodnímu výběru (např. gen *cytB* v mtDNA), sekvence podobných makromolekul se mění konstantní rychlostí - fylogenetická minulost organismů by se dala odvodit z genetické vzdálenosti podle substitučních rozdílů v DNA

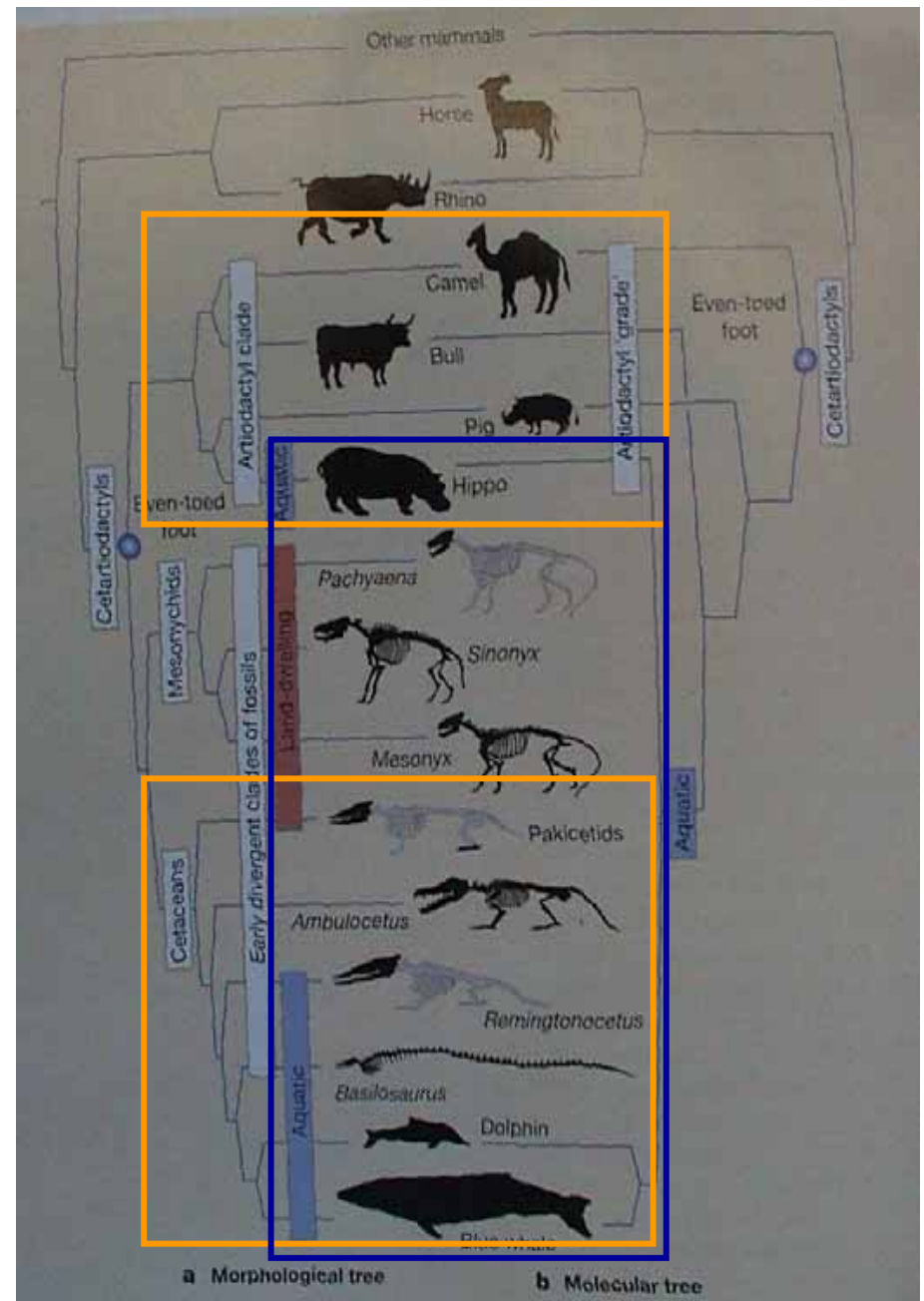
Z genetické vzdálenosti by se dala odvodit absolutní doba, která uběhla od okamžiku divergence srovnávaných taxonů (problém: molekulární hodiny netikají konstantní rychlostí - tj. tempo hromadění změn je v různých liniích různé)

Kalibrace hodin podle standardu (známá doba divergence podle fosilních dokladů v linii se známou genetickou distancí), např. divergence ptáků a savců ze společného předka (310 mil. let), divergence kytovců nebo vyšších primátů

Rozdíly mezi paleontologickým datováním fosilního záznamu a molekulárními hodinami jsou největší pro období mesozoika (druhá etapa: 248-65 mil. let), kdežto v paleozoiku (první etapa) a kenozoiku (třetí etapa) jsou malé (Kumar & Hedges, Nature 392, 1998).

Srovnání kladogramů založených na morfologických a molekulárně genetických znacích:

**Závěr:** nutná integrace molekulárních metod s morfologickými přístupy



# System a evoluce obratlovců II.

## Chordata

- postavení v systému
- charakteristické znaky
- systém
- původ, příbuzenské vztahy

Chordata:

• postavení v systému

Eukarya (Eukaryota)



Metazoa (Animalia)



Bilateria



Triblastica  
(Coelomata)



Deuterostomia



Chordata (60 000)

Strunatci patří k druhoústým trojvrstevným (s pravou druhotnou dutinou tělní) dvoustranně souměrným živočichům.

Paradigmata: souměrnost, dutiny tělní, poloha úst, segmentace

# System živočichů (Holozoa=Animalia)

Opisthokonta=?+Fungi+Holozoa

1 - Metazoa

2 - Eumetazoa

3 - Planulozoa

4 - Bilateria - 18S rRNA, Hox

5 - Eubilateria

6 - **Deuterostomia**

7 - Ambulacraria

8 - **Protostomia**

9 - **Ecdysozoa**

10 - Nematoida

11 - Panarthropoda

12 - Tactopoda

13 - **Lophotrochozoa**

14 - Platyzoa

15 - Pulvinifera

Podle Zrzavého (2006)

„Choanozoa“

Porifera

Ctenophora

Cnidaria

Placozoa

Myxozoa

Acoelomorpha

Xenoturbellida

Hemichordata

Echinodermata

**Chordata**

Chaetognatha

Scalidophora

**Nematoda**

Nematomorpha

Onychophora

Tardigrada

**Arthropoda**

Ectoprocta

Gastrotricha

Platyhelminthes

Kamptozoa

Gnathifera

Nemertea

Sipuncula

**Annelida**

**Mollusca**

Brachiozoa

trubénky aj.

houbovci

žebnatky

žahavci

vložkovci

výtruseny

praploštěnci

mlžojedi

polostrunatci

ostnokožci

**strunatci**

ploutvenky

chobotovci

hlístice

strunovci

drápkovci

želvušky

členovci

mechovci

břichobrvky

ploštěnci

mechovnatci

čelistovci

pásnice

sumýšovci

kroužkovci

měkkýši

ramenonožci a

7

1

2

3

4

5

6

8

9

13

11

10

12

14

15

Chordata:  
• postavení v systému

# DEUTEROSTOMIA

ph.

1. ECHINODERMATA

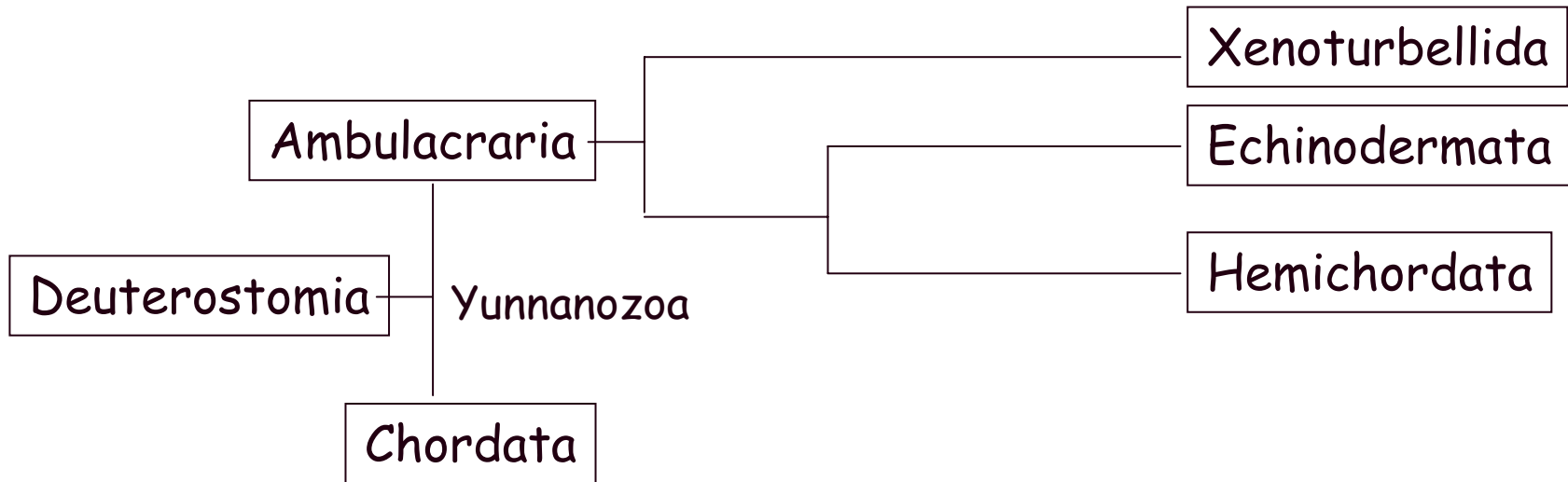
OSTNOKOKOŽCI

2. HEMICHORDATA

POLOSTRUNATCI

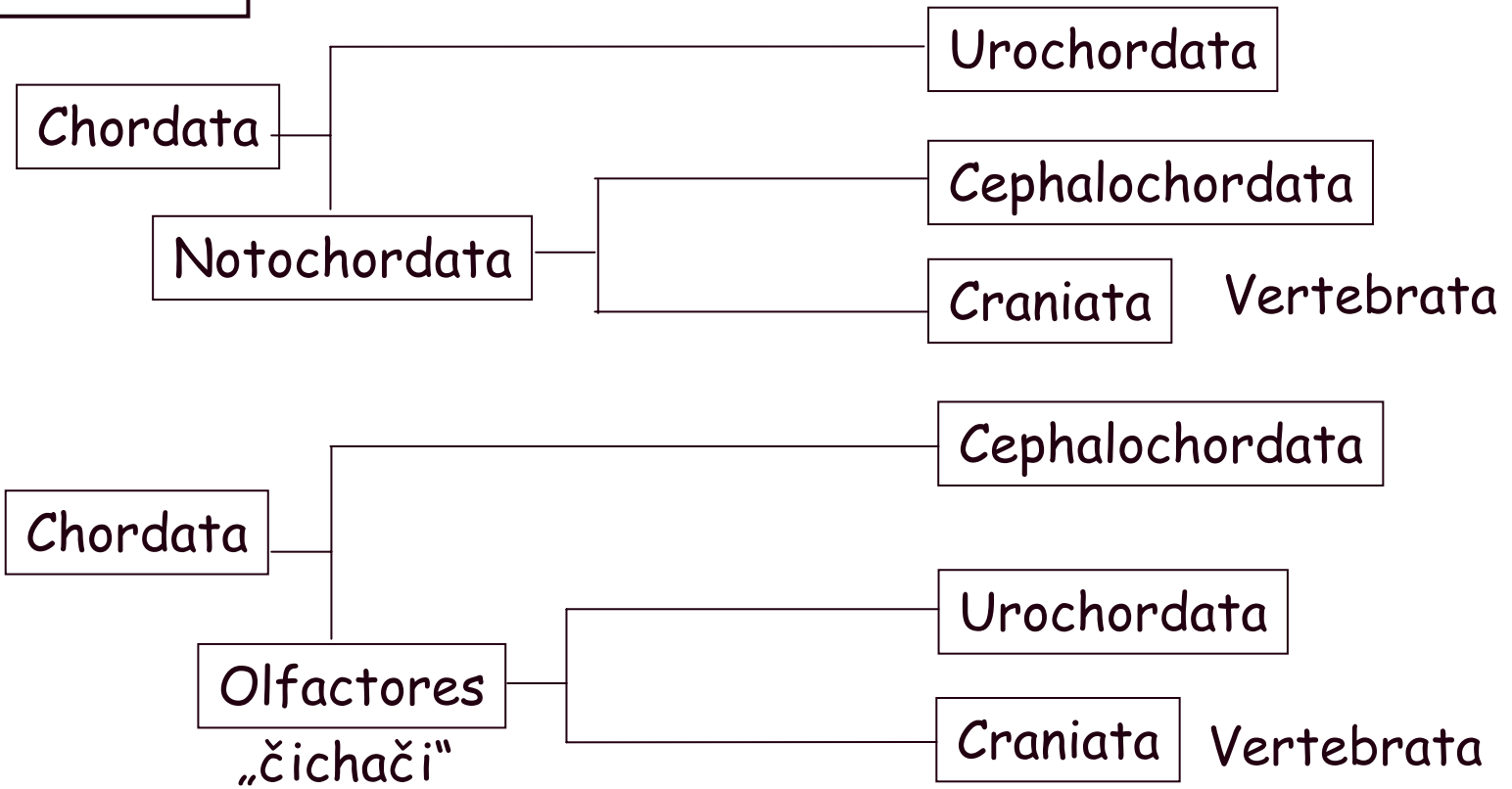
3. CHORDATA

STRUNATCI (asi 60 000)



Apomorfie: archimerie (proto-, meso- a metasoma), céloom enterocélně, druhotný ústní otvor, **pharyngotremie, endogenní sialové kyseliny, pravolevá asymetrie těla**

Chordata:  
• **divergence**



Cephalochordata - striktní uniformní metamerie, primitivní stavba notochordu („stack of coins“)

Urochorda - odvozená skupina, druhotně zjednodušená, jediný shluk Hox genů (i rozptýleny v genomu mimo shluk) s rozsáhlou **ztrátou cca  $\frac{1}{2}$  genů a změnou sekvencí**; v homeoboxu přítomny **introny**

Craniata (Vertebrata) - odlišná **segmentace**, ontogeneze hlavy a žaberního aparátu (viz EvoDevo - Evolutionary and Developmental Biology)

## Chordata:

- postavení v systému
- divergence
- příbuzenské vztahy
- charakteristické znaky
- systém

Příbuznost kmene Chordata k jiným skupinám Deuterostomia na základě podobnosti struktur:

### a) Hemichordata (Pterobranchia nebo Enteropneusta)

pharyngotremie

stomochord (bez účasti genu Brachyury)

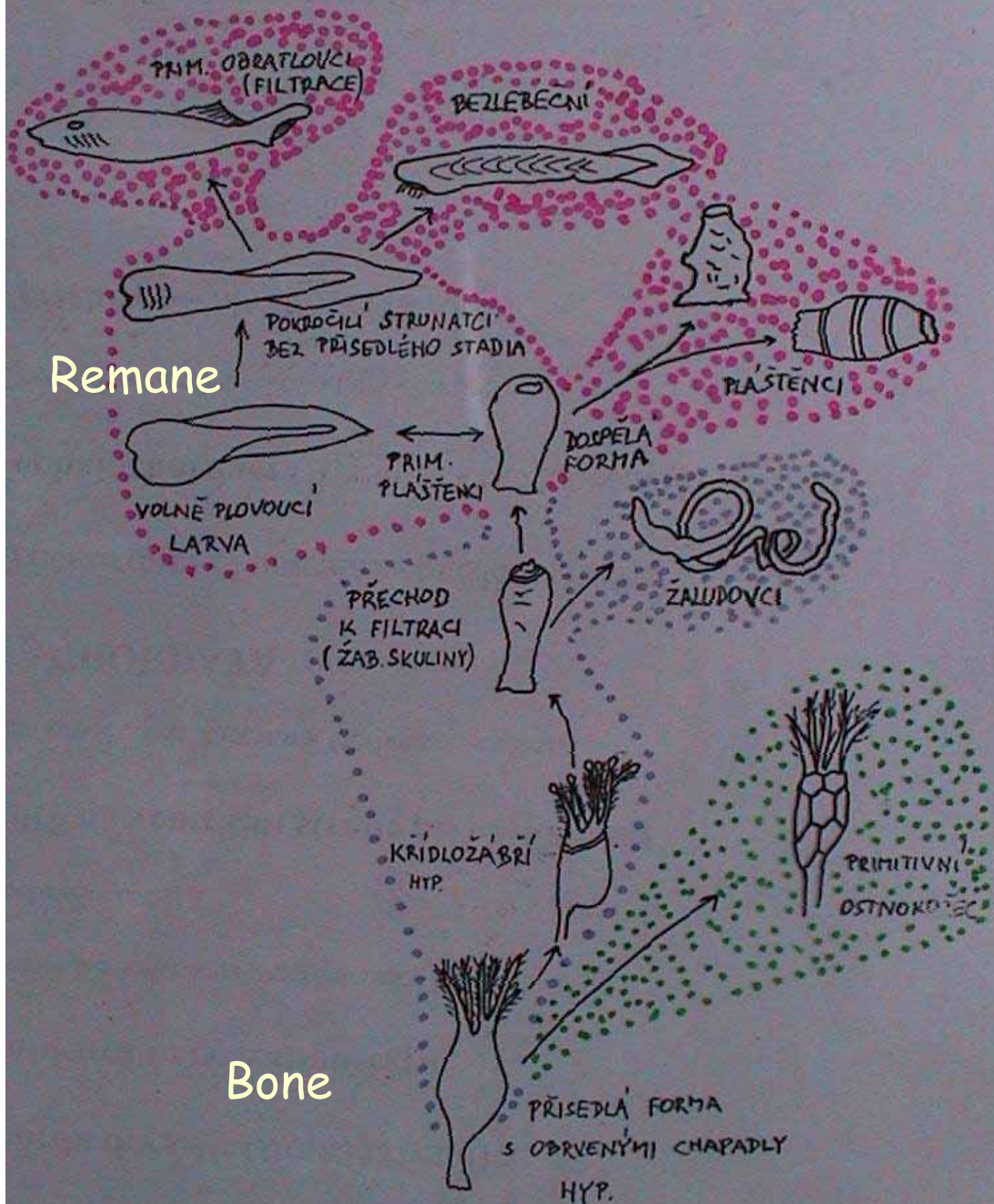
hřbetní nervový pruh

Romer, Bone (přisedlé dospělé stadium)

Remane, Garstang (pedomorfoza = neotenie) - t. tornariová  
(larva žaludovce)



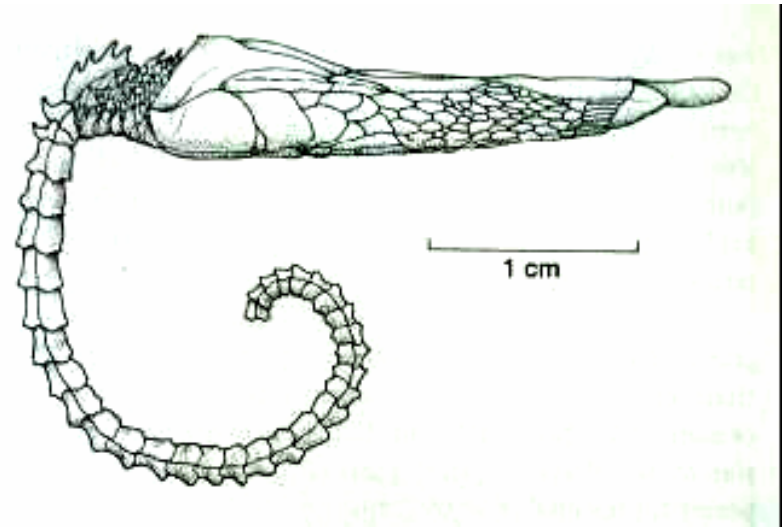
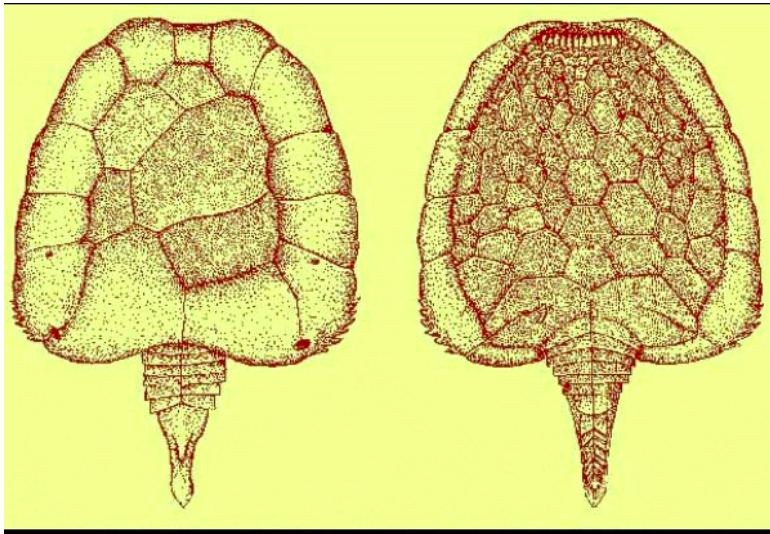




Remane

Bone

b) Echinodermata (Stylophora = „Calcichordata“ = „Carpoida“)  
pharyngotremie, notochord, dorzální nervová trubice  
Jefferies (dospělí Calcichordata - Cornuta, Mitrata)  
Garstang (neotenie) - t. aurikulárová



c) Sesterská skupina k strunatcům - Ambulacraria, její bazální skupina je: Xenoturbellida - mlžojedi

*Xenoturbella bocki* (1949)

ploštěnka?

sumýš?

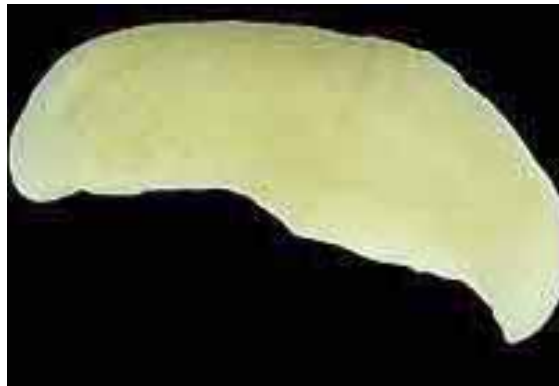
molekulární analýza - je to mlž!

(ostatně má mlží vajíčka a larvy!)

samostatný kmen? (druhotné zjednodušení)



Bourlat S. J. et al. 2003: *Xenoturbella* is a deuterostome that eats molluscs. Nature 424: 925-928.



## Chordata:

- postavení v systému
- příbuzenské vztahy
- **charakteristické znaky**

Embryonální determinace vs.  
vývojová flexibilita (indukční  
procesy v ontogenezi)

## Pleziomorfní znaky:

- 3 zárodečné listy, célom, dvoustranná souměrnost, segmentace struktur vzniklých z coelomu, druhotná ústa
- hltan proděravělý žaberními štěrbinami - pharyngotremie, postanální ocas (zadní část Hox komplexu)

## Apomorfní znaky:

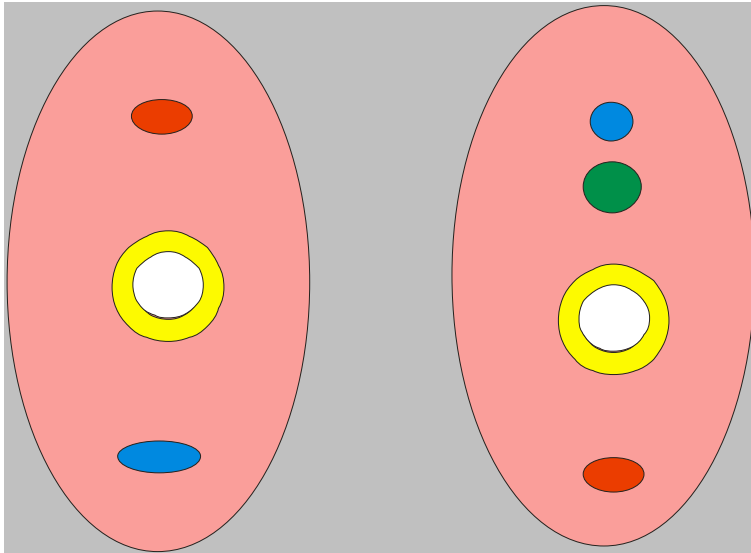
- chorda dorsalis (Kowalewski 1867) (=notochord)
  - z endomezodermu, aktivní gen Brachyury
- trubicová nervová soustava
- canalis neurentericus
- inverze dorzoventrální osy těla
  - srdce na ventrální straně pod trávicí trubicí
  - nervová trubice na dorzální straně nad chordou
- endostyl (hypobranchiální rýha) - štítná žláza
- peribranchiální prostor s atrioporem

# Chordata:

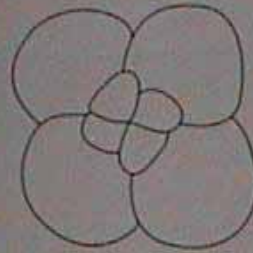
- postavení v systému
- příbuzenské vztahy
- **charakteristické znaky**

## Protostomia

## Chordata

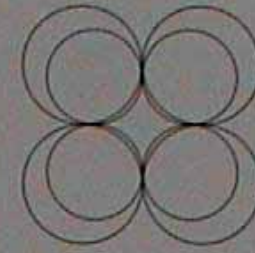


## Protostomia

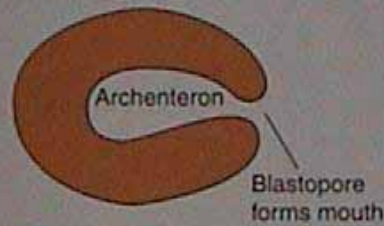


A. Spiral cleavage

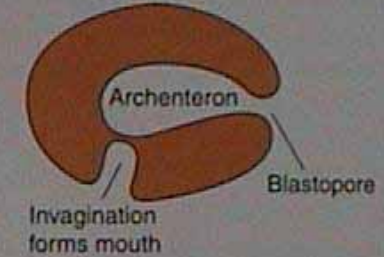
## Deuterostomia



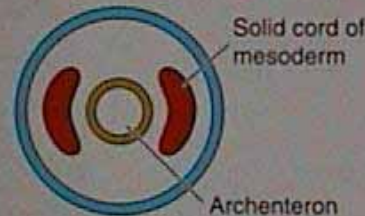
B. Radial cleavage



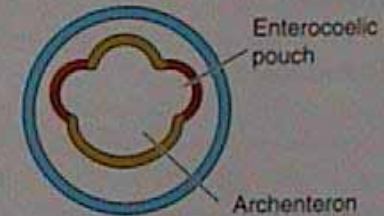
C. Protostome gastrula



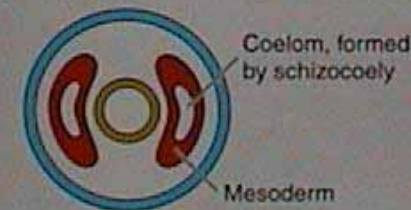
D. Deuterostome gastrula



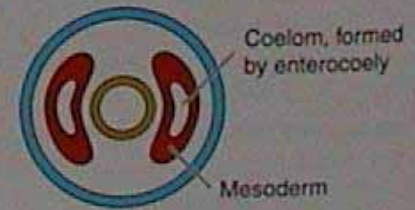
E. Protostome gastrula — early



F. Deuterostome gastrula — early

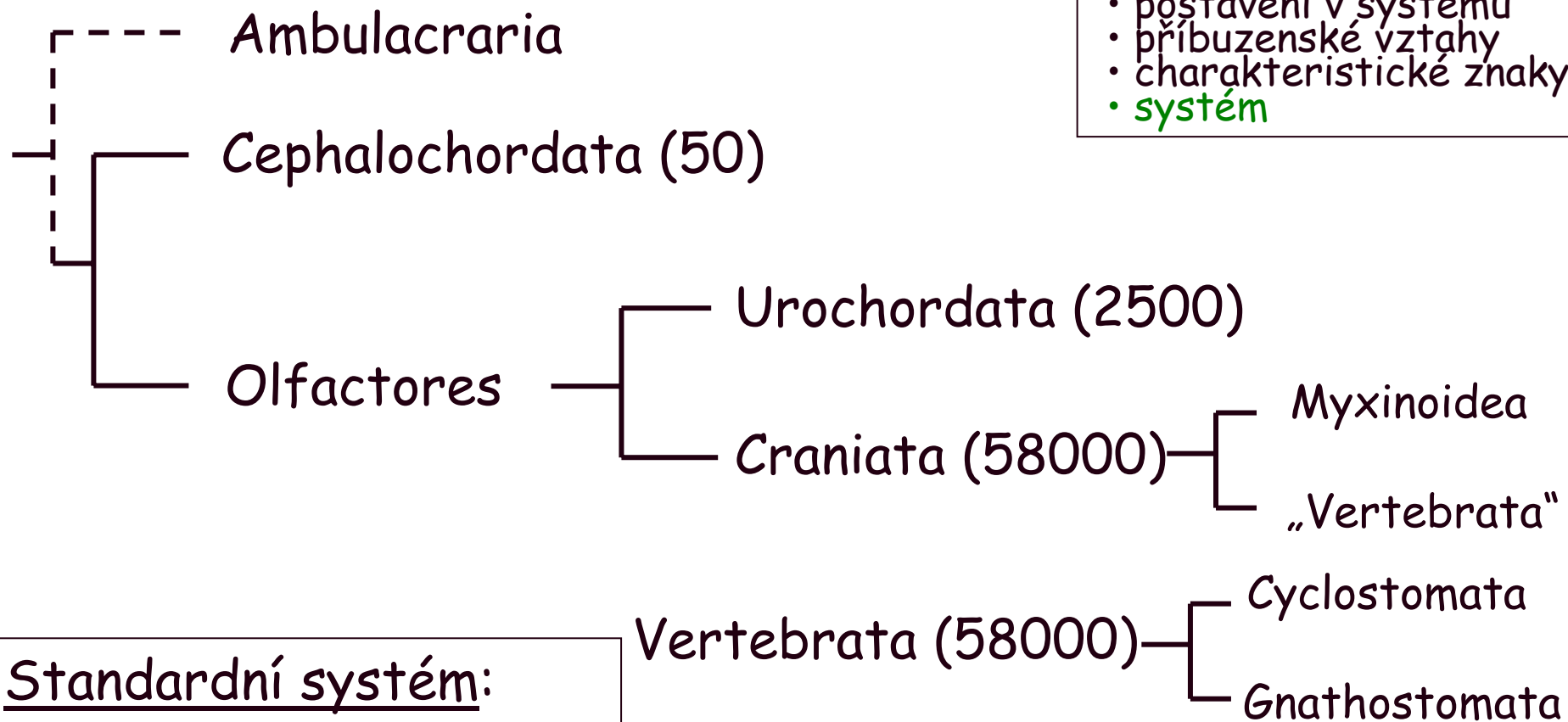


G. Protostome gastrula — late



H. Deuterostome gastrula — late

## Kladistický systém:



## Chordata:

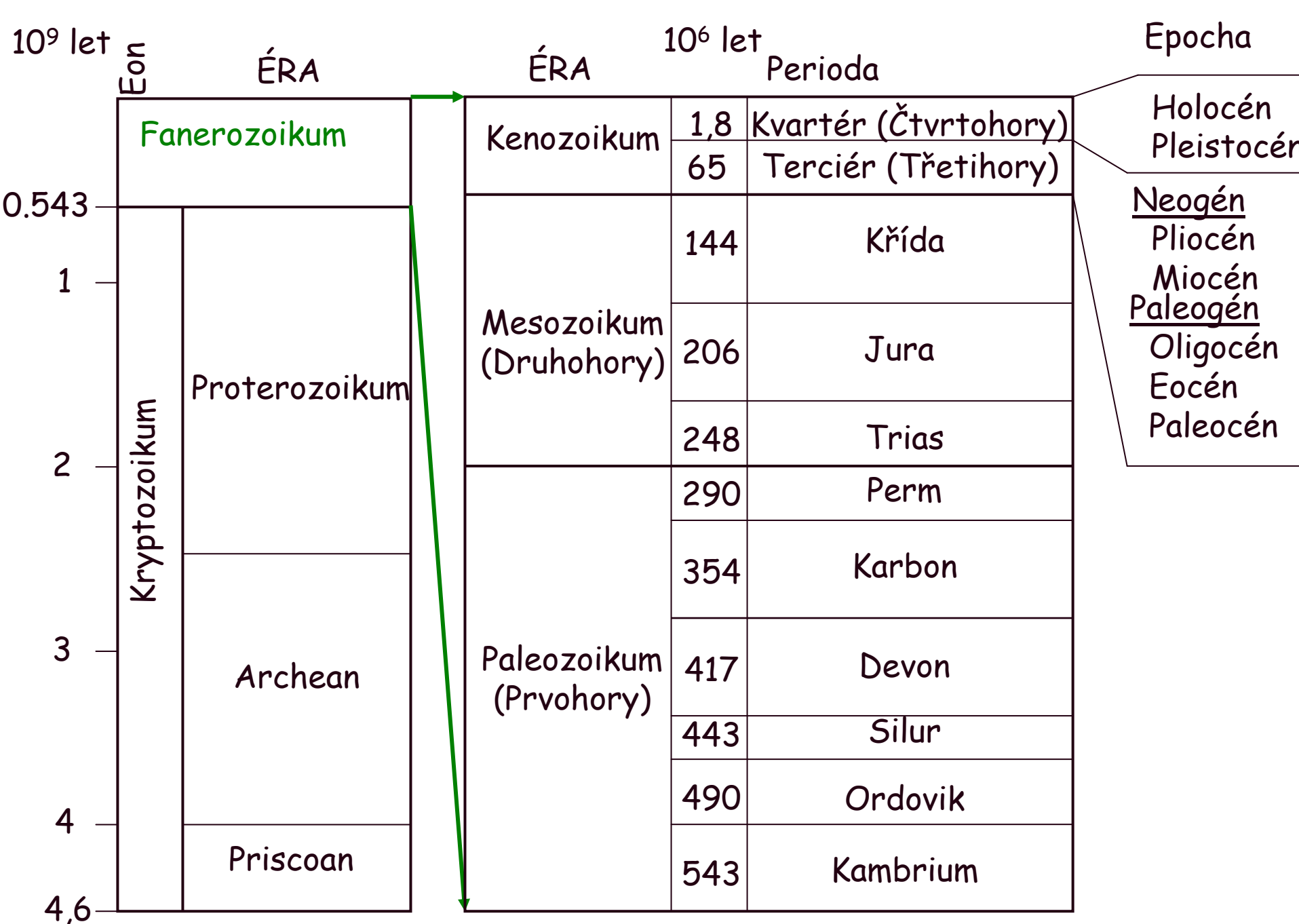
- postavení v systému
- příbuzenské vztahy
- charakteristické znaky
- **systém**

## Standardní systém:

subph. Urochordata

Cephalochordata

Vertebrata



Datování podle The Geological Society of America 1999

## Nejstarší fosilní záznamy (období kambrické exploze):

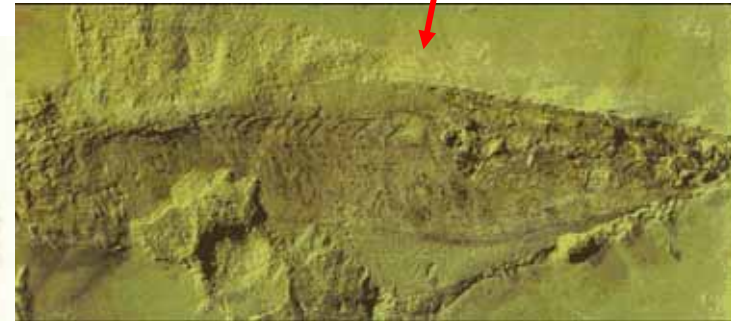
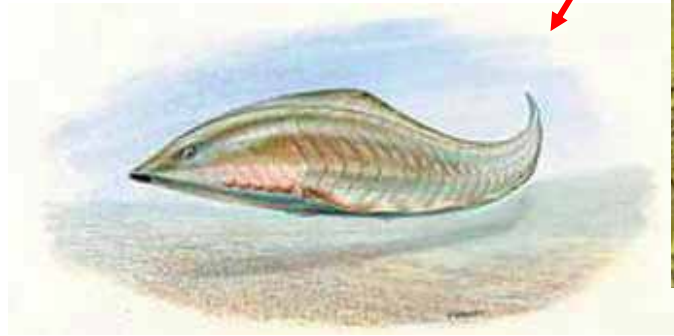
spodní kambrium (-530-520 mil. let) - Čcheng-t'iang (jižní Čína)

*Haikouella*, *Yunnanozoon* - asi bazální Deuterostomia

*Cathaymyrus diadexus* - 2,2 cm, pohyb při mořském dně, příbuznost s kopinatci, popis na základě jediného exempláře, bazální strunatec?

*Cheungkongella ancestralis* - asi bazální pláštěnec (Urochordata)

Nejstarší obratlovci z kambria jižní Číny: *Myllokunmingia*, *Haikouichthys*, *Zhongjianichthys*



střední kambrium (-505 mil. let) - burgesské břidlice v Britské Kolumbii (Kanada)

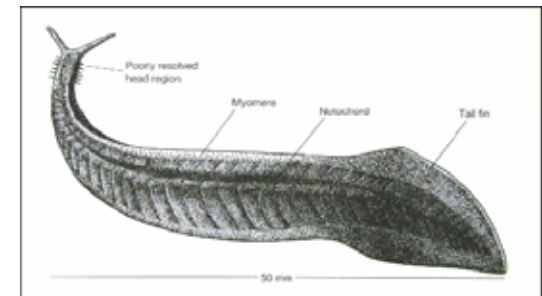
*Pikaia gracilens*

4 cm, pohyb při mořském dně, příbuznost s kopinatci?,

párové smyslové orgány - příbuznost s obratlovci?

**U.S.N.M. 198612**

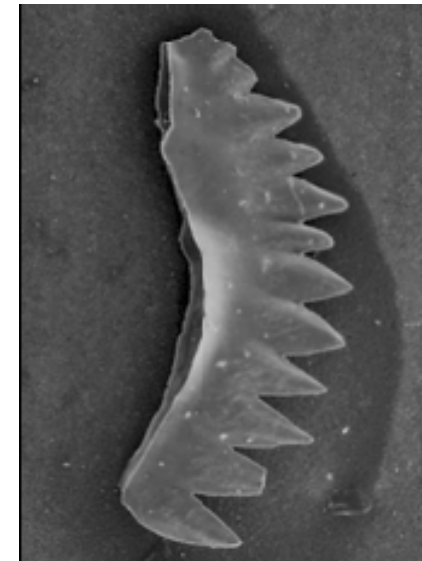
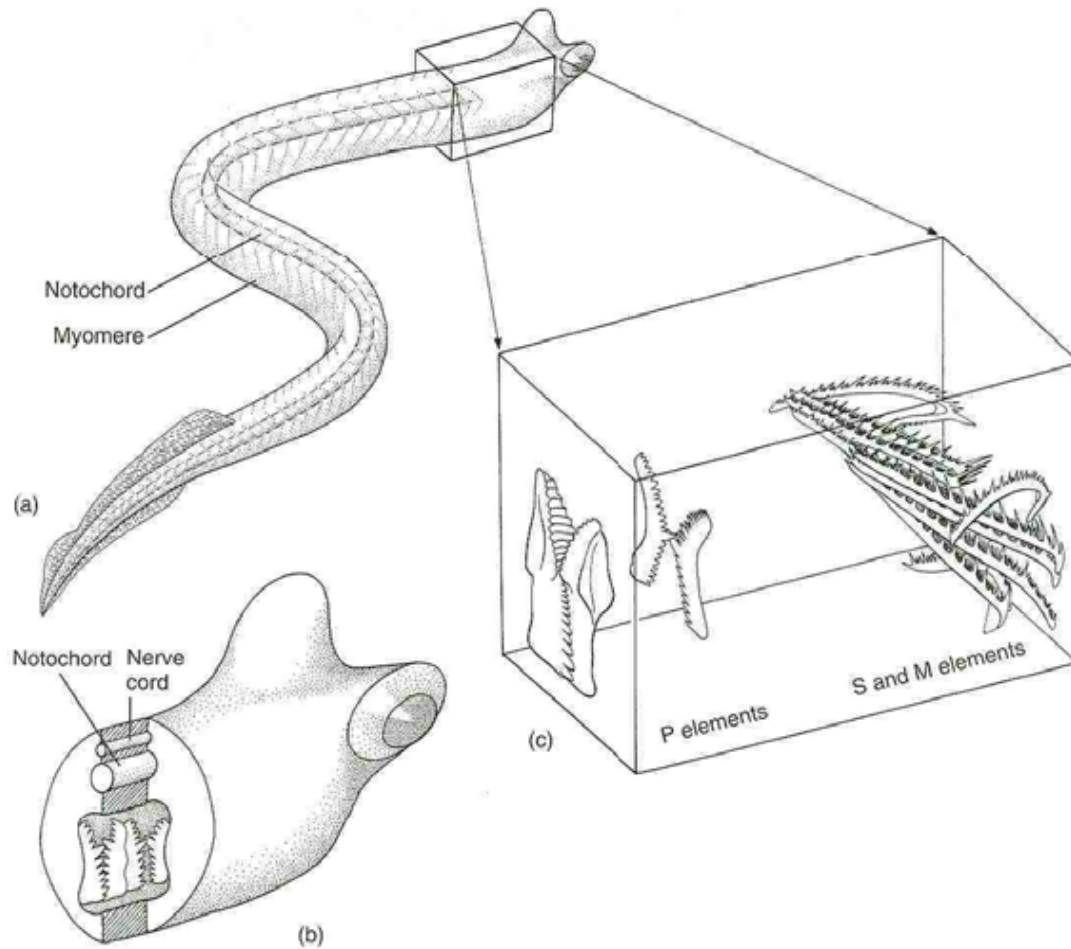
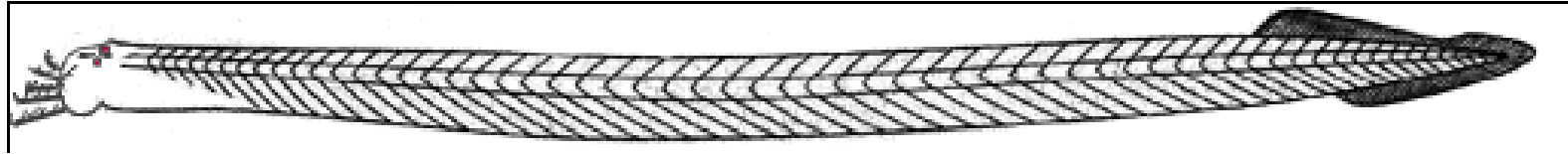
- obratlovec, úhořovité tělo, 6,5 cm, na základě „lebečního“ skeletu, podobnost se skeletem minohy





## svrchní kambrium (500 mil. let) až trias (220 mil. let)

**konodonti** - fosilní chronometr, příbuzní se sliznatkami nebo mihulemi, anebo primitivní čelistnatci (?) - draví, ústní aparát se zoubky z dentinu a skloviny, chorda, kost, myomery, velké oči, encefalizace, makrofágní predátoři



# System a evoluce obratlovců III.

## Cephalochordata (Acrania, Amphioxi)

- charakteristické znaky
- stavba těla
- ontogenetický vývoj

# Pleziomorfie

- jednovrstevná pokožka, myoepitely
- pharyngotremie, endostyl, žaberní vak
- hlavový a ocasní konec
- vnitřní metamerie po celé délce těla - segmentace na somity  
segmentovaná svalovina - myomery  
segmentované dorzální míšní nervy
- primitivní stavba notochordu („stack of coins“)
- notochord podél celé hřbetní strany těla (Notochordata)
- vývoj nervové soustavy indukován chordou
- uzavřená cévní soustava, bezbarvé krvinky bez hemoglobinu
- absence hlavy, neurální lišty, kostní tkáň, složitějších smyslů (komorové oko), neuromastových smyslových buněk

## Cephalochordata

- charakteristické znaky

# Apomorfie

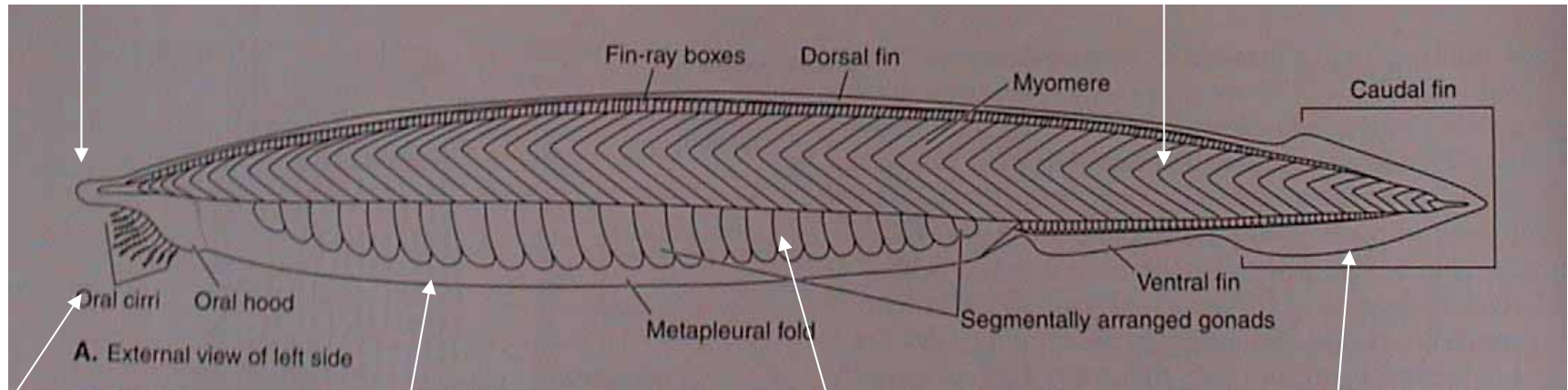
- úprava ústního otvoru: předústní dutina, vířivý orgán, Hatschekova jamka
- uvnitř nervové trubice fotoreceptory (**Hesovy buňky**), nediferenciovaný mozek (BF1 a Otx geny)
- asymetrické „larvy“
- **velký počet párových gonád bez vývodů**
- primitivní párové **metamerní vylučovací orgány podobné protonefridiím** (solenocyty ~ cyrtopodocyty mezodermálního původu)
- nově vytvořený peribranchiální prostor, atrioporus na ventrální straně
- jen „žaberní srdce“

# Cephalochordata

- charakteristické znaky
- stavba těla

rostrum

myomery (60)

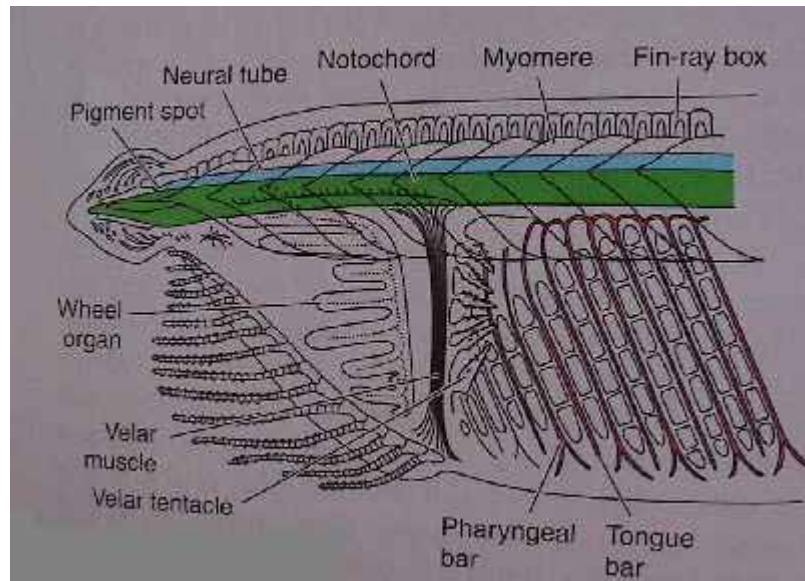


cirry (30)

metapleury

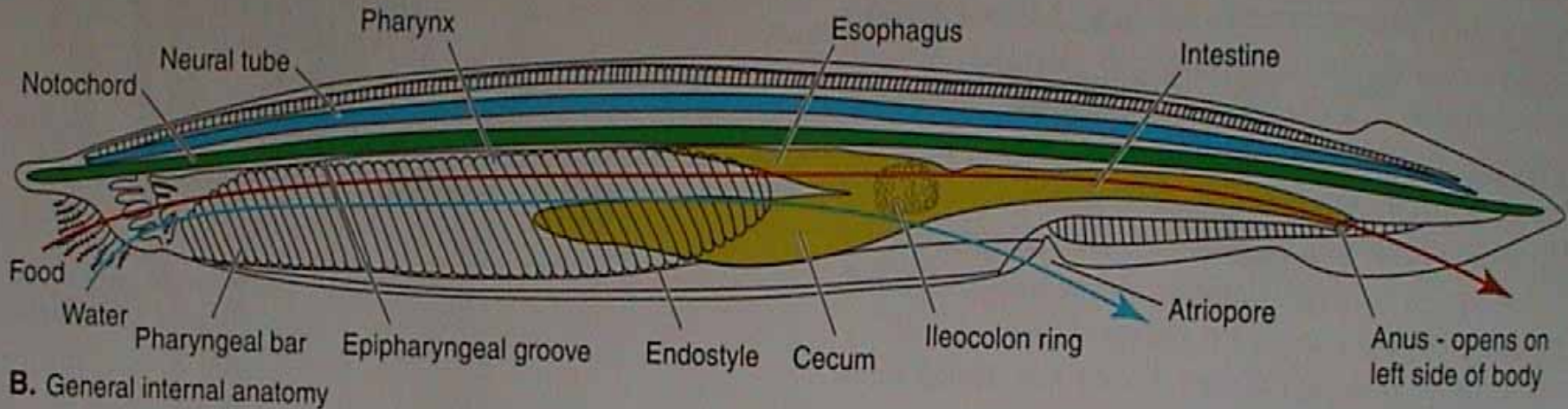
gonády (25)

ploutevní lem  
s vazivovými  
paprsky



# Cephalochordata

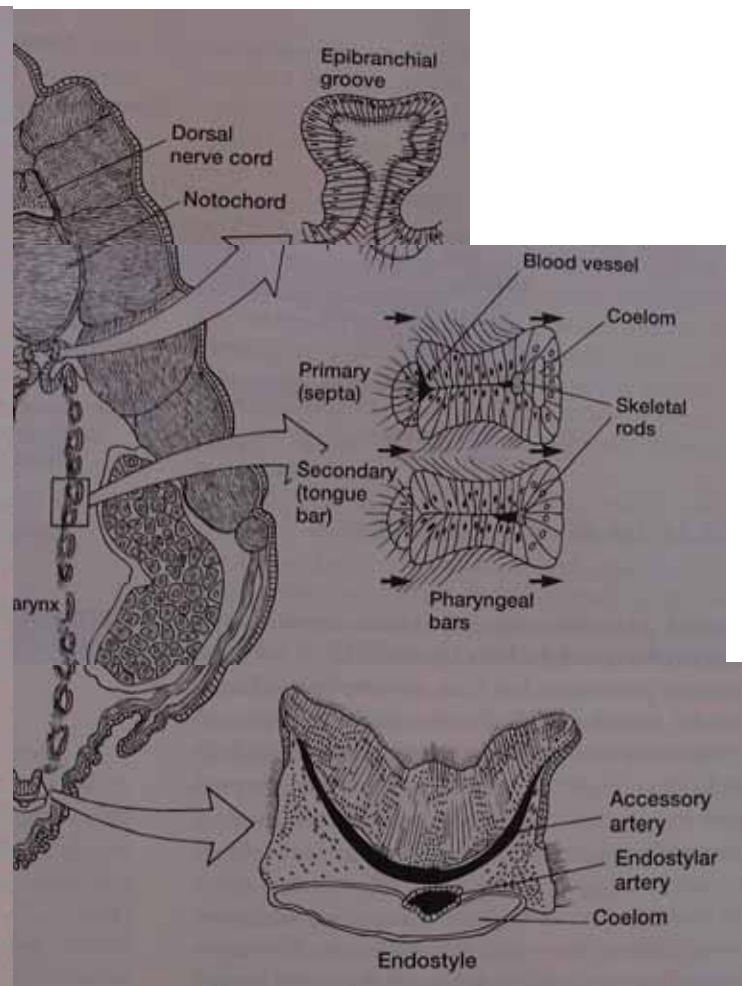
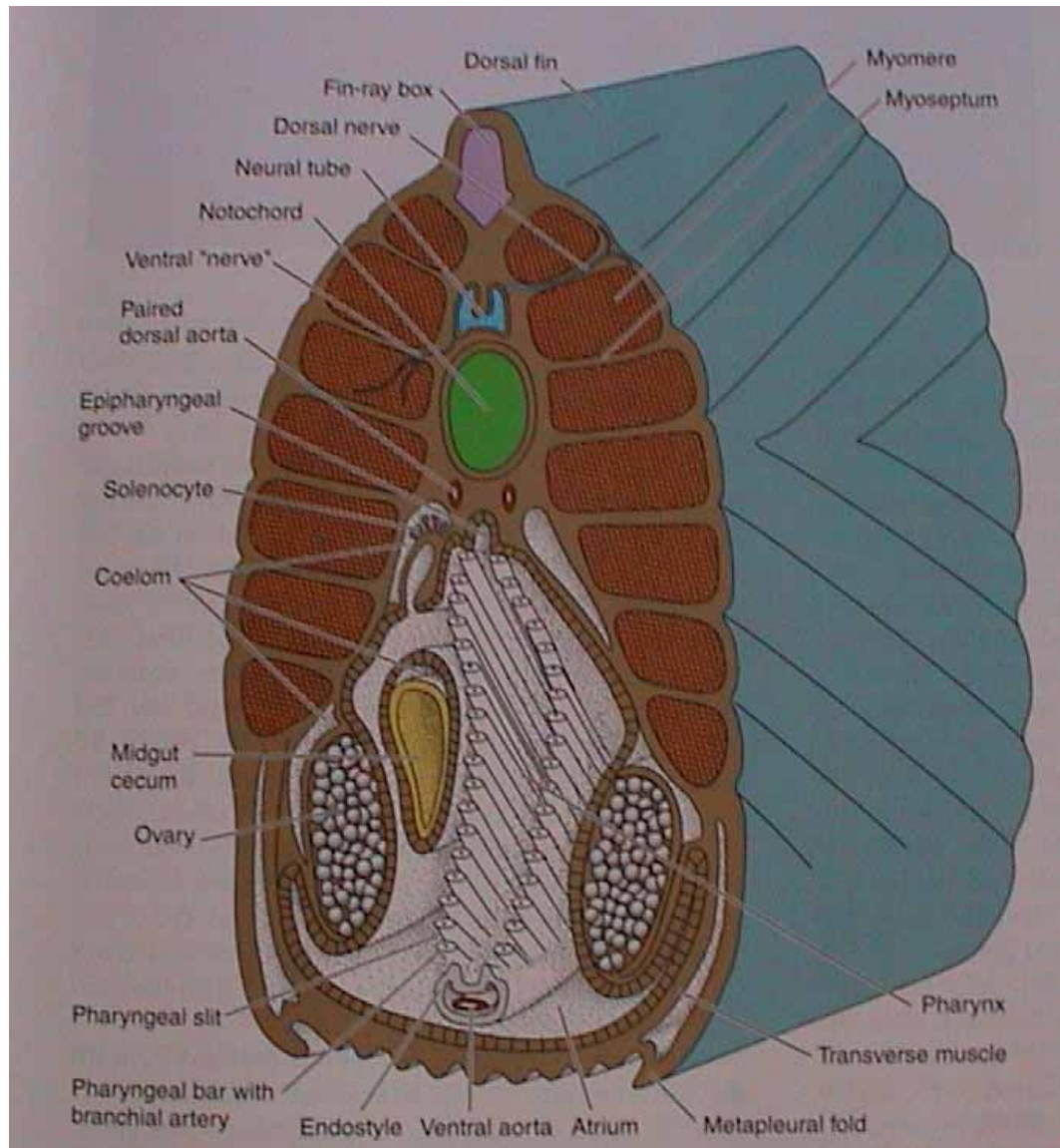
- charakteristické znaky
- stavba těla



- chorda dorsalis, její buňky se svalovými vlákny, chybí kost a chrupavka
- nervová trubice po celé délce těla, vesicula frontalis, infundibulární orgán, Köllikerova jamka, míšní očka, míšní nervy jen s dorzálními kořeny
- velum, vířivý orgán, hltan se 180 šikmými párovými štěrbinami, peribranchiální prostor, atrioporus, jícen, slepý střevní vak, ve střevě spirální řasa, anus vlevo, břišní céloom - 2 podélné trubice po stranách střeva a nepárový prostor v oblasti endostylu

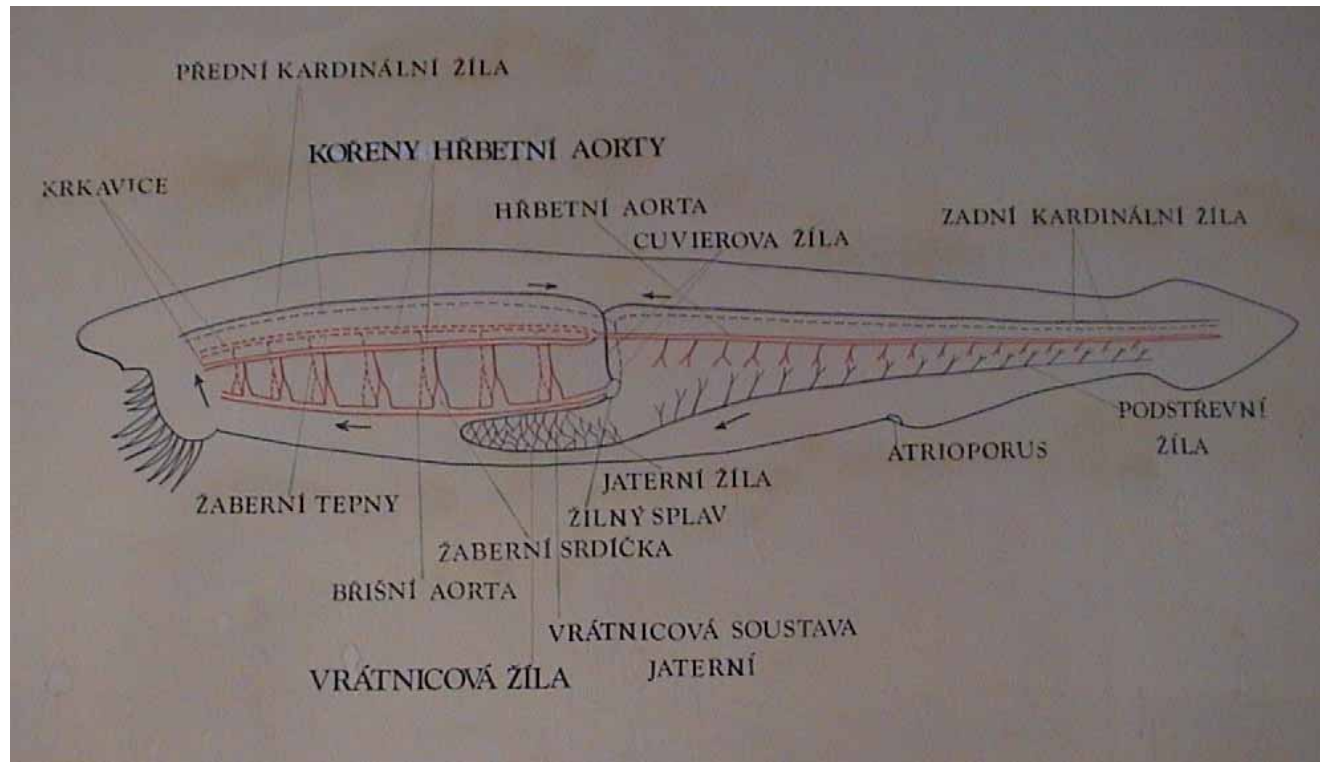
# Cephalochordata

- charakteristické znaky
- stavba těla



# Cephalochordata

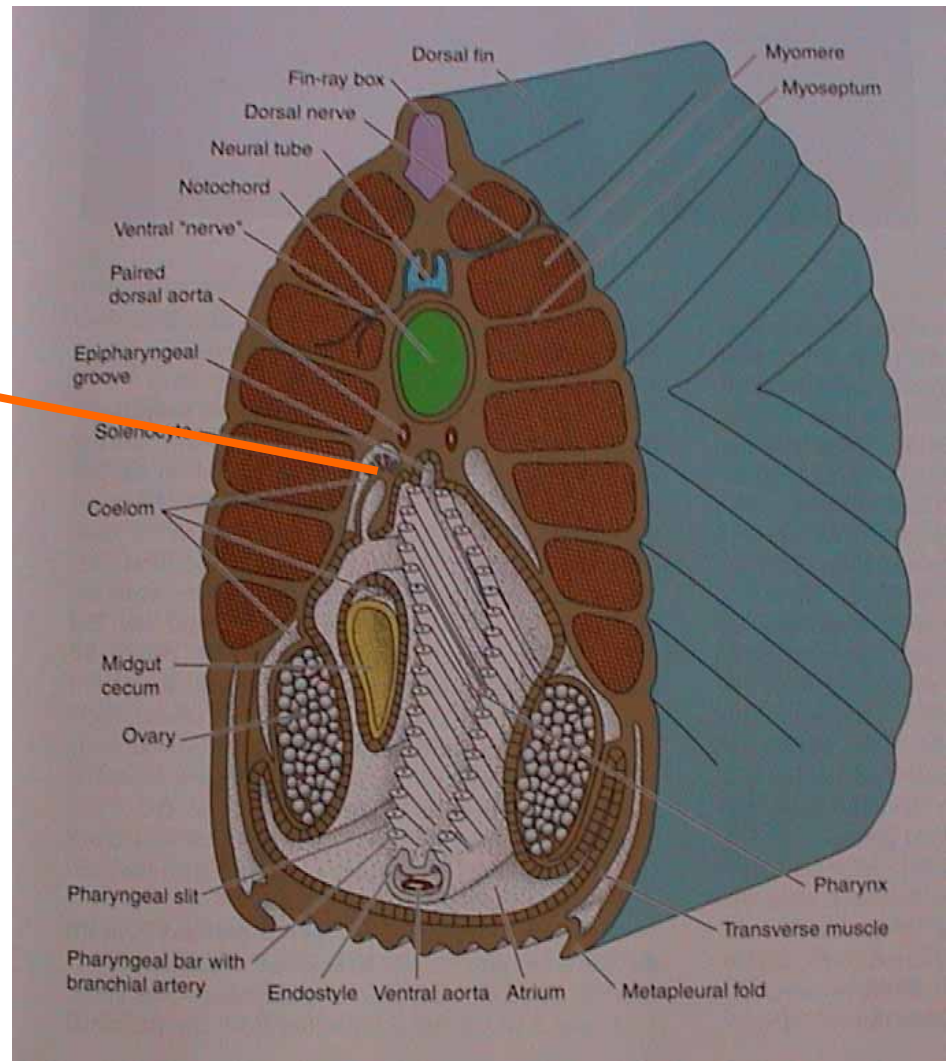
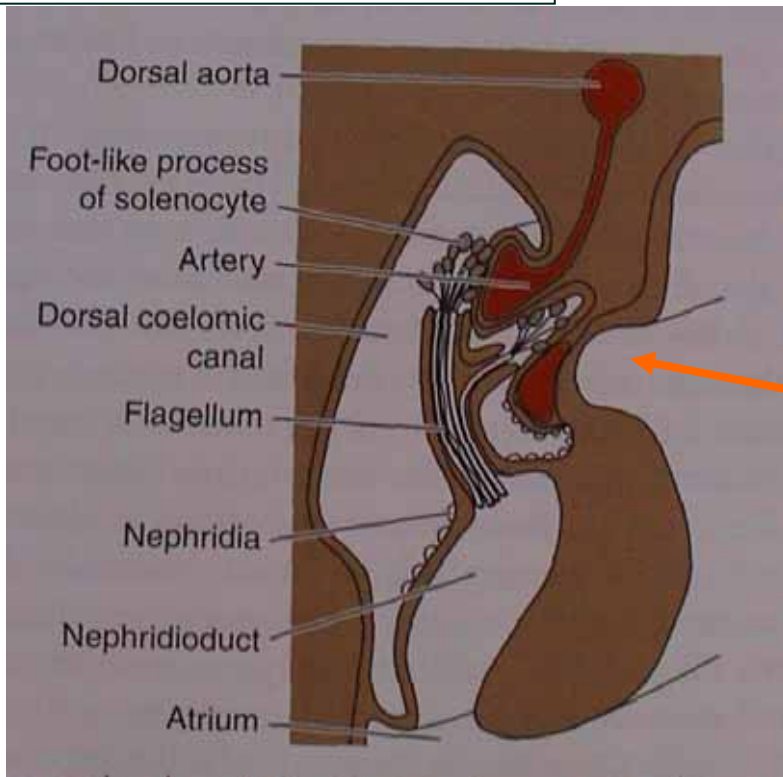
- charakteristické znaky
- stavba těla



sinus venosus - aorta ventralis - arteriae branchiales (bulbilli) -  
radices aortae dorsalis - arteriae carotis + aorta dorsalis  
vena caudalis - vena subintestinalis - vena portae - vena hepatica -  
sinus venosus  
venae cardinales anteriores et posteriores (sinister et dexter) -  
ductus Cuvieri (sinister et dexter) - sinus venosus

# Cephalochordata

- charakteristické znaky
- stavba těla

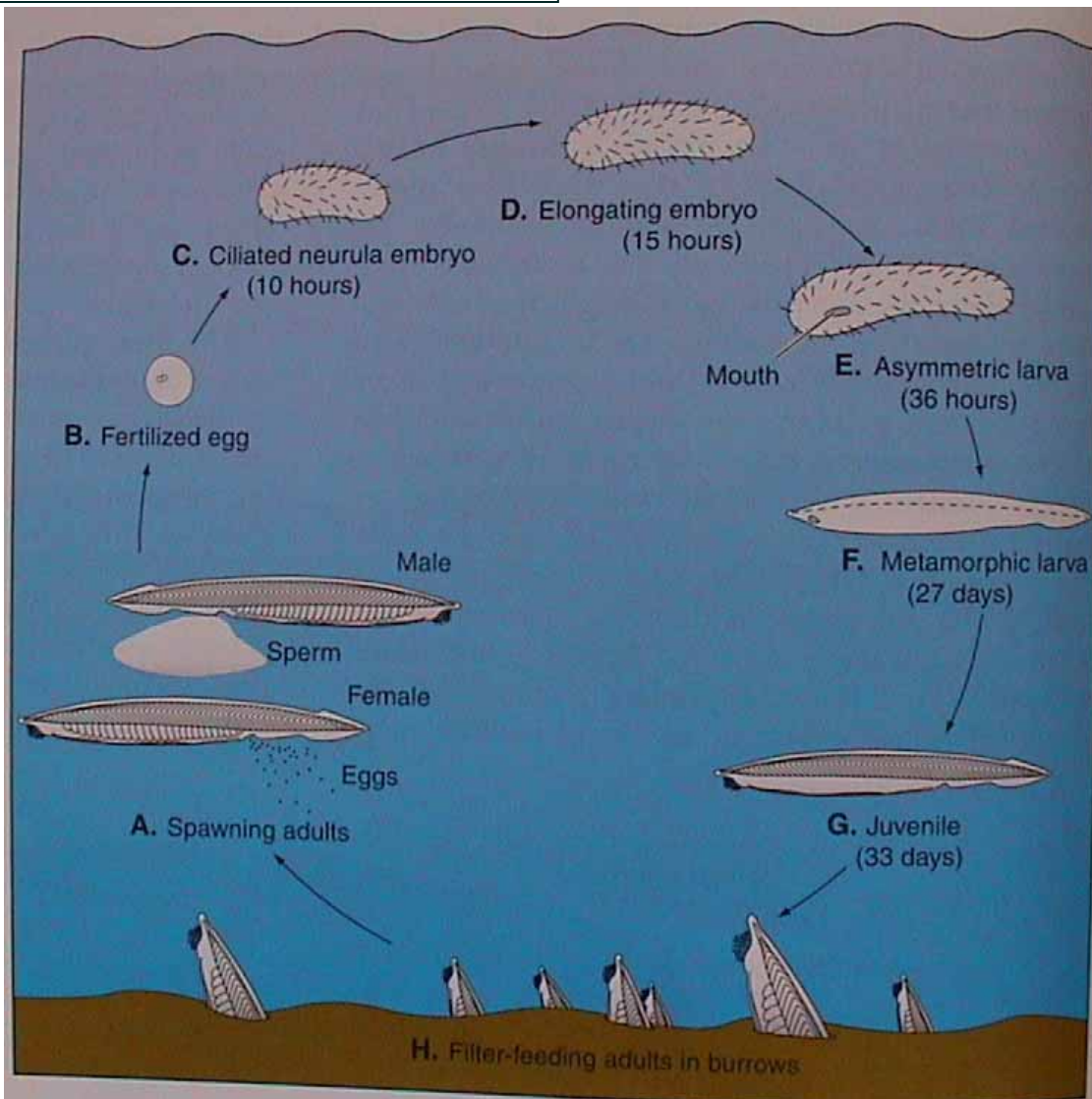


vylučovací soustava



# Cephalochordata

- charakteristické znaky
- stavba těla
- ontogenetický vývoj



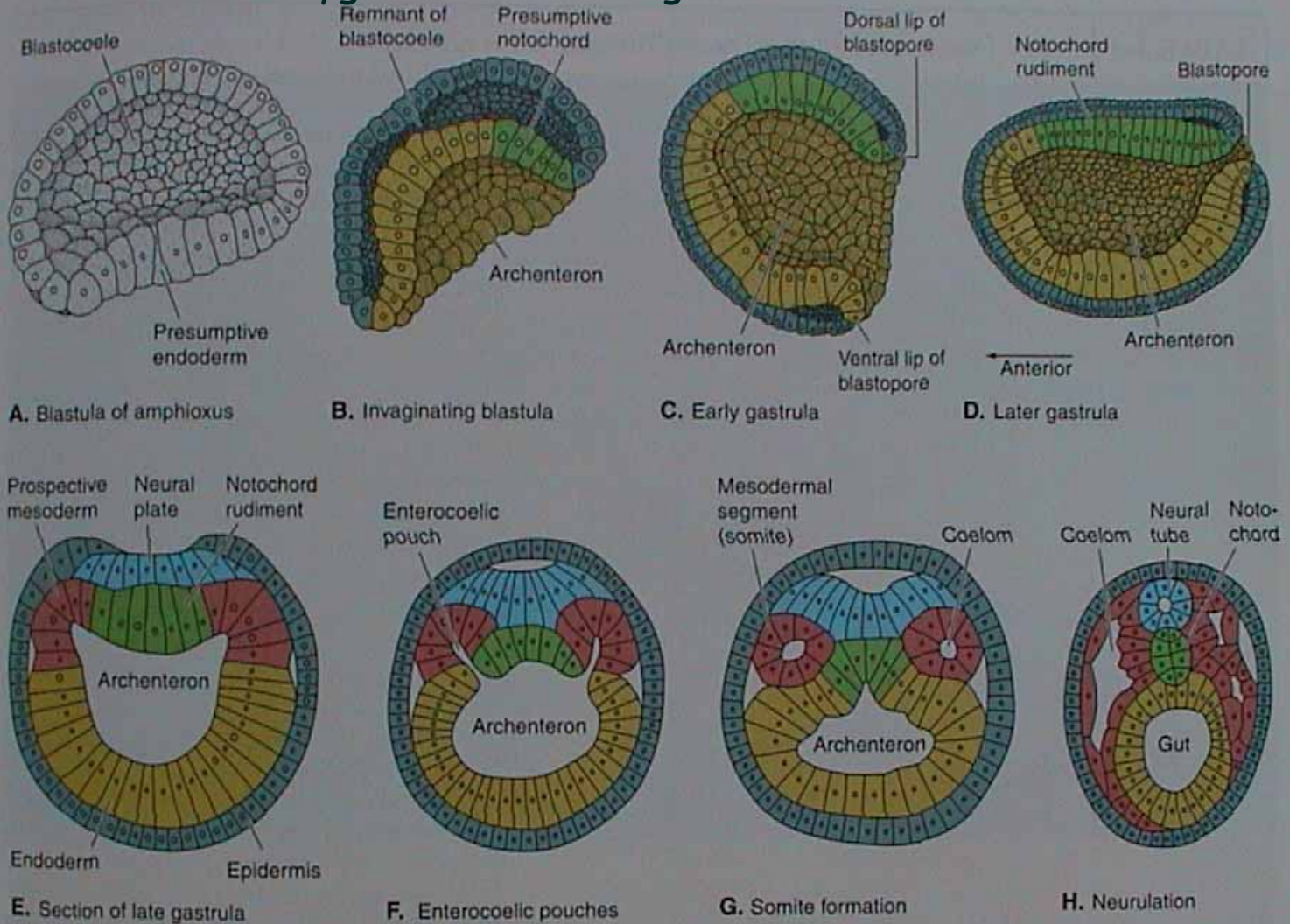
## Larva

- vznik - 2. p.coelomových váčků, obrvená
- 14.p. - druhotná ústa vlevo (z první levé žaberní štěrbin?), anus, 1. pár žab. štěrbin (L-malá, P - velká)
- zvyšování počtu somitů, protahování a zplošťování larvy
- žaberní štěrbin

# Cephalochordata

- charakteristické znaky
- stavba těla
- ontogenetický vývoj

## zygota - blastula - gastrula - neurula



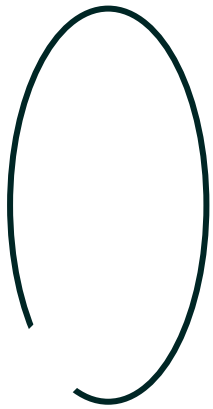
# Cephalochordata

- charakteristické znaky
- stavba těla
- ontogenetický vývoj

Larva

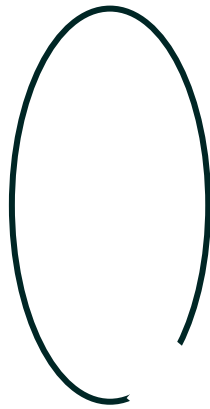
- žaberní štěrbininy

- ústa vlevo

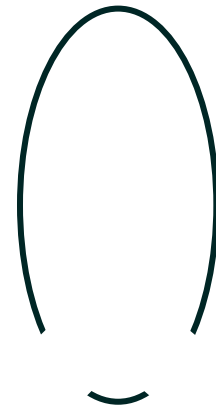


1. žš vpravo

malá žš vlevo (ústa?)  
velká vpravo - 1.žš



přesun žš vlevo



nová řada žš vpravo

Zástupci kopinatců:

*Branchiostoma lanceolatum*  
(*Amphioxus lanceolatus*)

*Asymmetron lucayanum*

*Epigonichthys*

