

II. část

System a evoluce živočichů

Chordata

Mgr. Tomáš Bartonička, Ph.D.

Ústav botaniky a zoologie

Terezy Novákové 64 - kasárny, Řečkovice,
budova č. 10

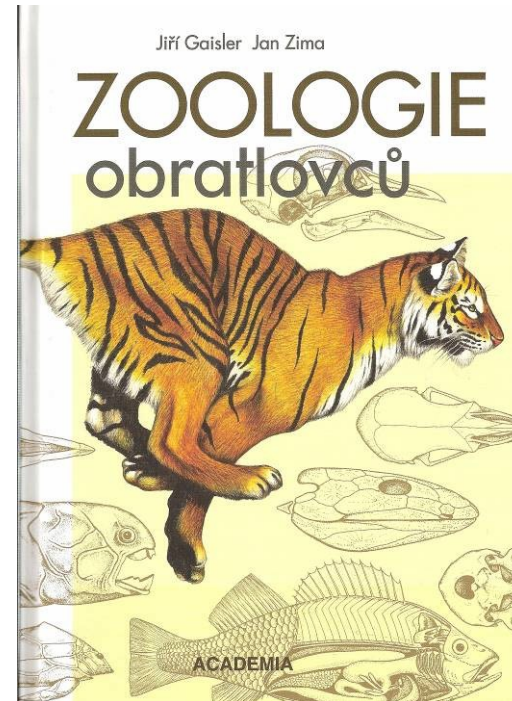
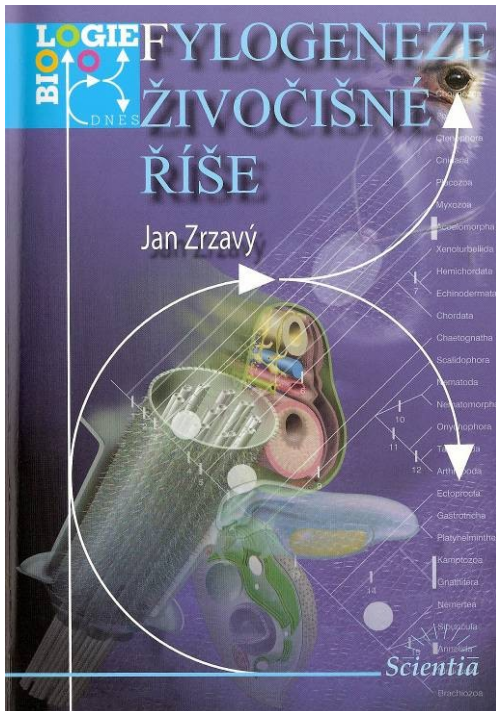
Osnova

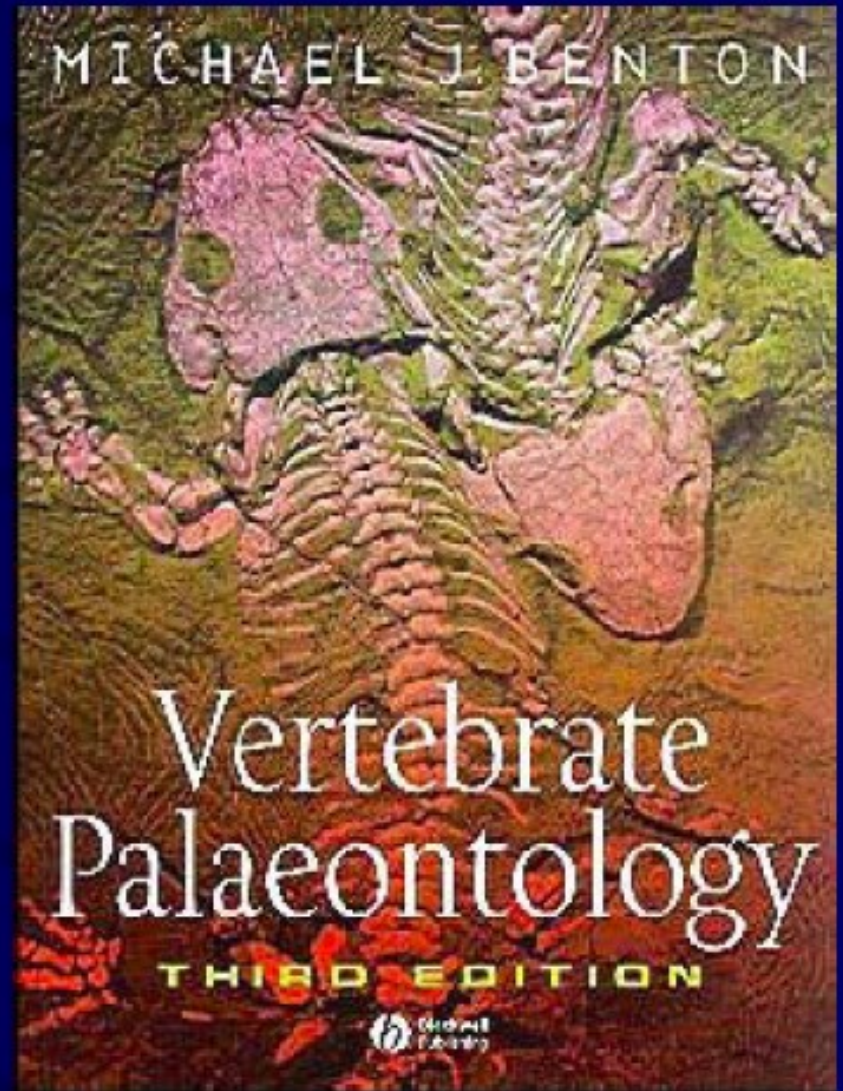
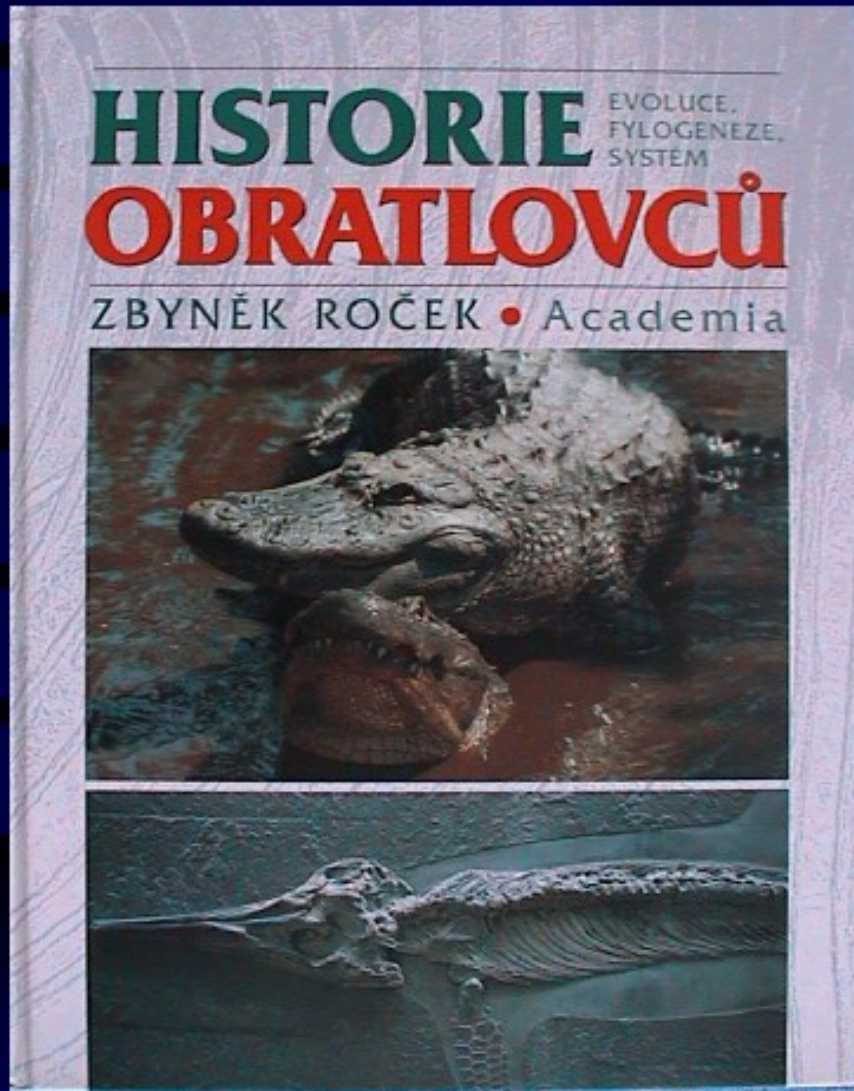
1. Strunatci úvod, Tunicata, Cephalochordata
2. Vývoj orgánových soustav
3. Sliznatky, mihule, ryby
4. Tetrapoda, obojživelníci a „plazi“
5. „Ptáci“, savci

Literatura:

Zrzavý J., 2006: *Fylogeneze živočišné říše*. Scientia

Gaisler J. & Zima J., 2007: *Zoologie obratlovců*.
Academia





2002

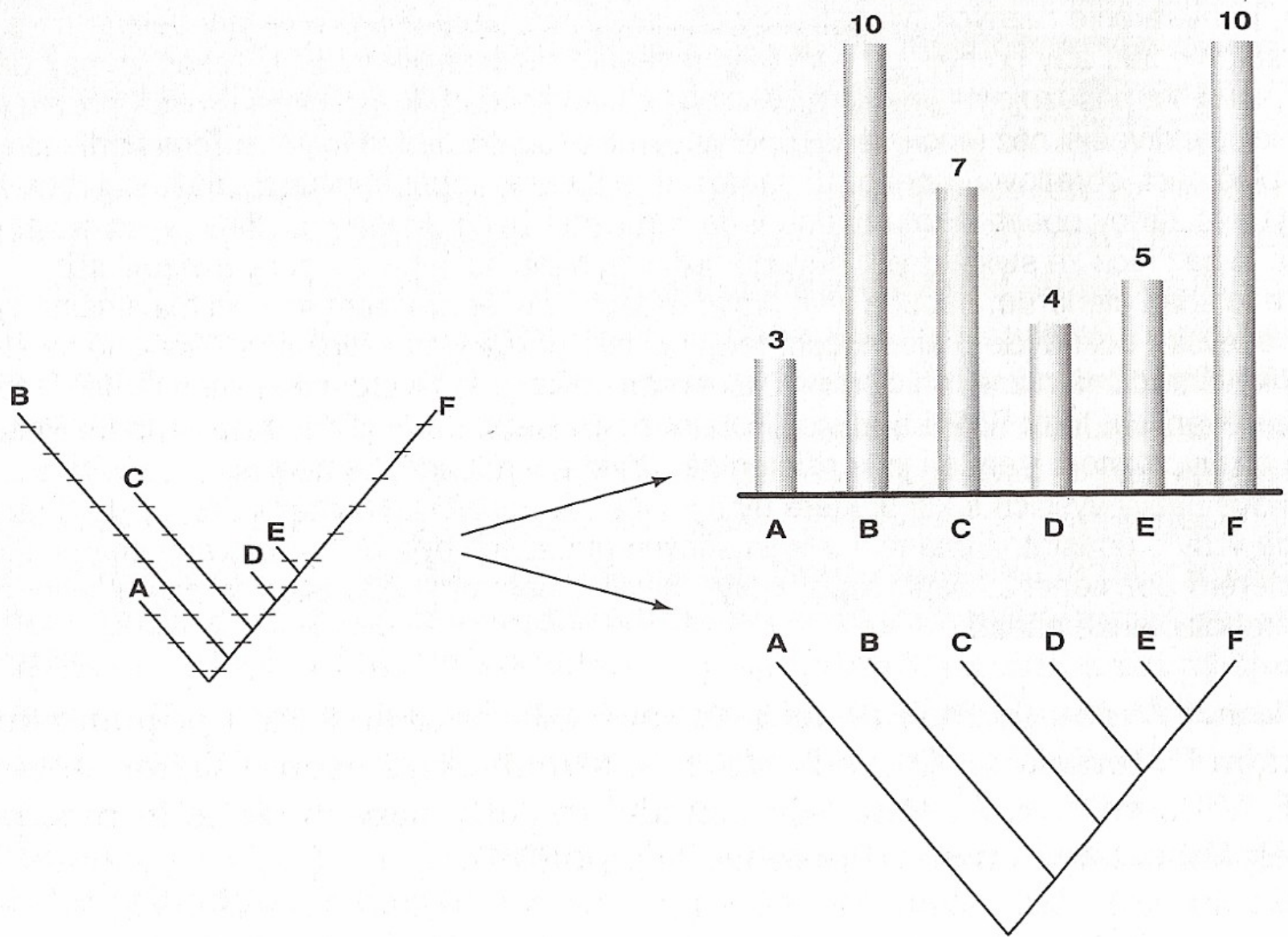
Roček

2004

Benton

Úvodem

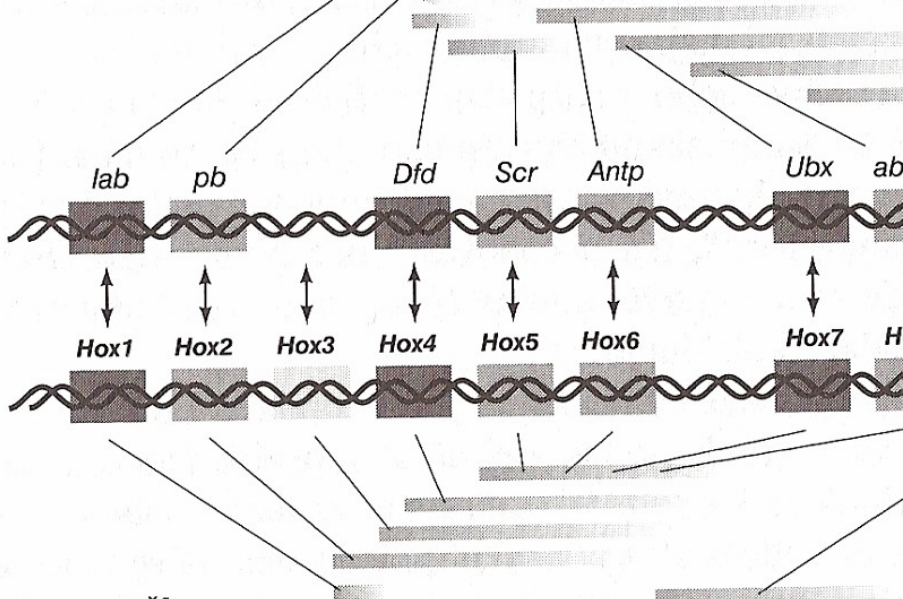
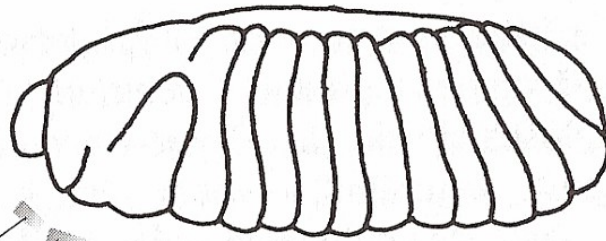
- vývoj taxonu v evolučním procesu = fylogeneze
- druhová diverzita, tělní plány, disparita
- diferencované buňky, zúčastněné geny
- fylogenetický vztah, společný předek
- „kmeny, třídy, řády“, hierarchie
- skupiny = taxony, příbuzenské vztahy
- dvojí fylogeneze
- historie štěpení evolučních linií – kladogeneze
- adaptivní změny v rámci linií - anageneze
- odvozené a primitivní – v jedné linii, anageneze
- primitivní a/nebo bazální?



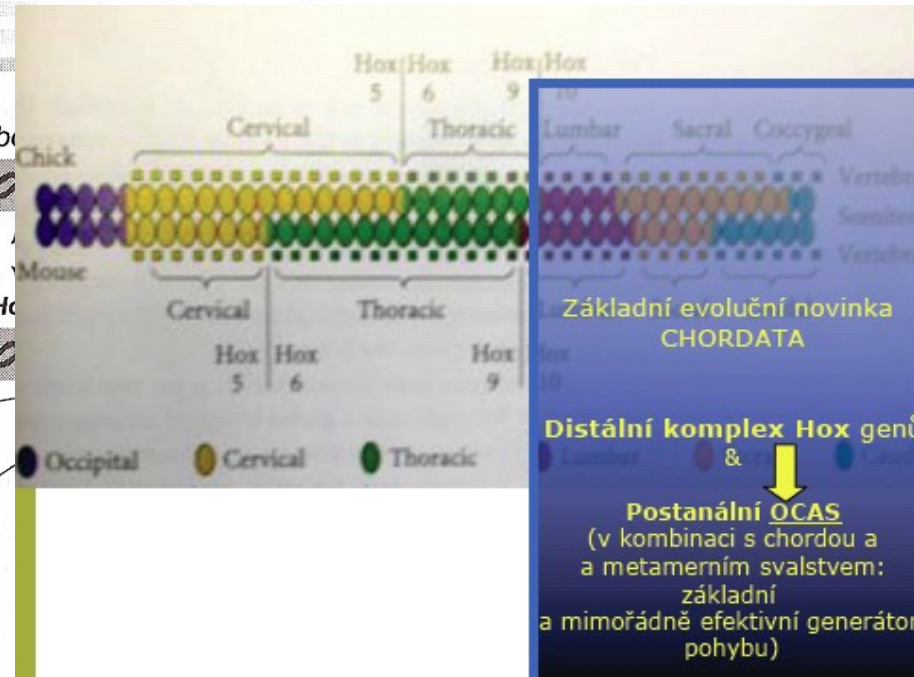
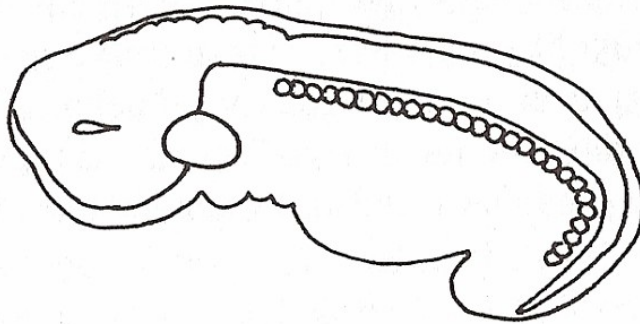
1. Vztah anageneze (nahore) a kladogeneze (dole). Vlevo schéma fylogeneze s vyznačenými evolučními novinkami, vpravo tatáž fylogeneze „rozpitvaná“ na anagenezi (nahore) a kladogenezi

- **morfologické znaky**
- tělní dutiny, symetrie; stavba, struktura buněk; embryologické znaky...
- použitelnost pro fosilní organismy
- ?od jednoduchého po složité?
- **molekulární znaky**
- nukleotidové sekvence genů, mezigenové úseky DNA, sekvence aminokyselin v bílkovinách...
- subjektivita? nejprve stejně nutno rozhodnout, které úseky DNA k sobě evolučně patří?
- totéž s jednotlivými nukleotidy
- přítomen u všech zájmových druhů, totožná funkce (stejně evoluční tlaky)
- jaderný gen pro malou ribozomální podjednotku – 18S rRNA
- dobrá shoda s morfologickými závěry
- recentně i 28S rRNA velké ribozomální podjednotky
- **HOX (homeotické) geny, EVO-DEVO**
- určení předozadního uspořádání těla (hlava, trup...),
- fungují stejně u hodně vzdálených skupin (moucha, myš)
- spojování evoluční a vývojové biologie (evolution + developmental = EVO-DEVO)
- změny v počtu HOX genů – diverzifikace tělních plánů, disparita
- na chromozómu umístěny za sebou, pořadí genů odpovídá pořadí „zón“
- genetická mapa = zootyp, společný nejméně pro živ. s dvojstrannou symetrií
- zóny jejich aktivity určují homologii tělních oblastí

embryo mouchy



embryo myši



Kolinearita, seřazené v pořadí v jakém se exprimují

Datování fylogenetických událostí

- paleontologie
- molekulární hodiny
- predikce - molekulární evoluce genu probíhá konstantní rychlostí
- 2 druhy-odlišnost 10%, oddělili se před 100tis. lety, kdy se oddělili větve s odlišností 50% vedoucí k druhům
- genetická vzdálenost linií se v čase zvětšuje
- nutno využít znaky selekčně neutrální, nepodléhají přírodnímu výběru
- ale hodiny netikají konstantně, tempo hromadění změn je mezi liniemi odlišné

- základní tělesný plán – „groundplan“
- sdílení stejného znaku = sdílení části evoluce
- výhradní zájem o **homologie**

Homologie - podobnosti zděděné od společného předka

- odlišit homologii od analogie (homoplazie)
je problém! ! konvergentní (sbíhavá) evoluce!

Homoplazie - podobnosti v nehomologických znacích

konvergence - nezávislé podobnosti vzniklé různými evolučními událostmi

||

analogie - podobnosti vyvolané vykonáváním stejné funkce

- princip **parsimonie** – nejúspornější řešení

- taxonomie, taxon
- znaky

Homologie

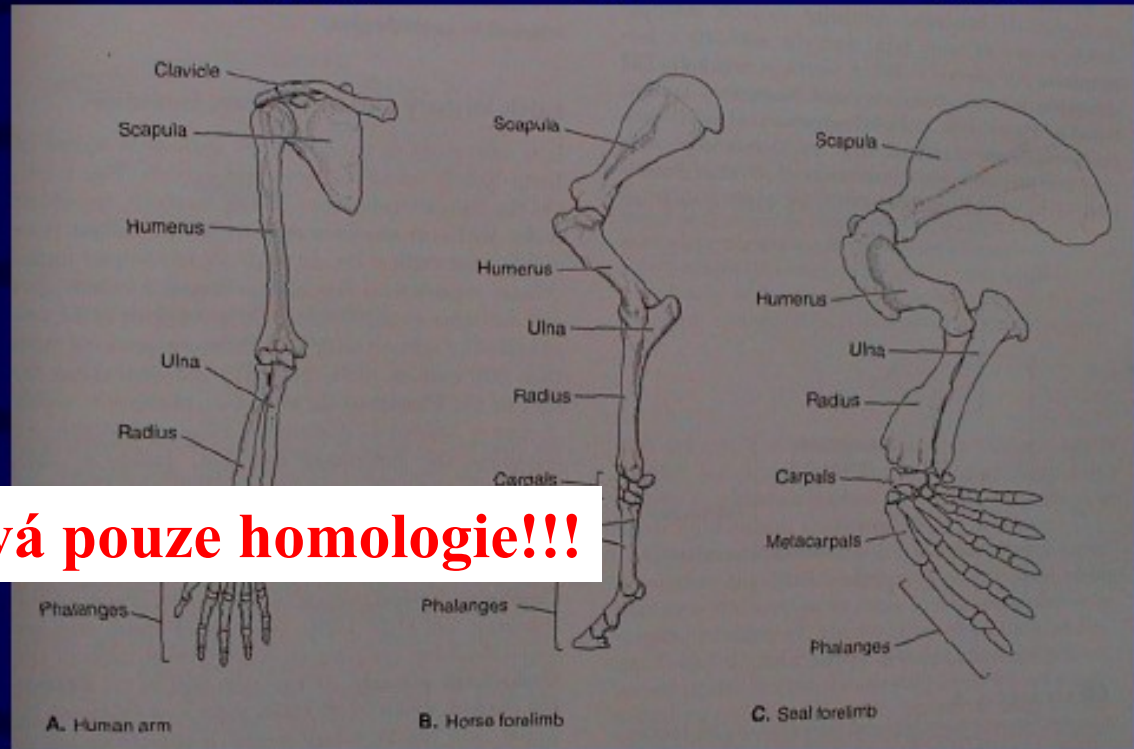
Kladistika uznává pouze homologie!!!

Analogie

člověk

kůň

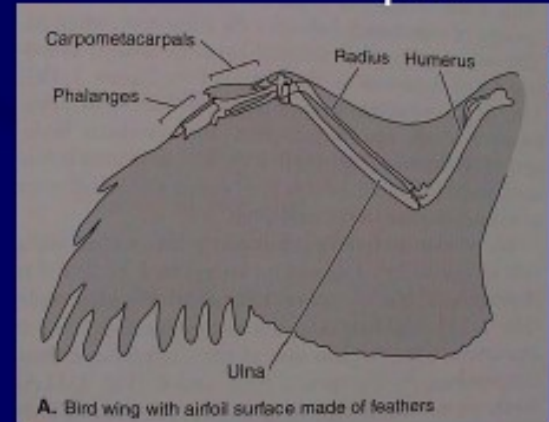
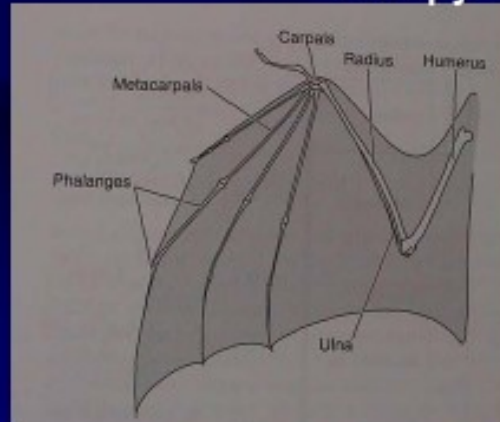
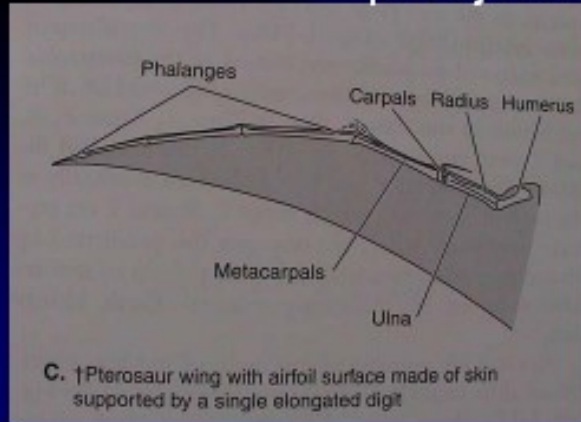
tuleň

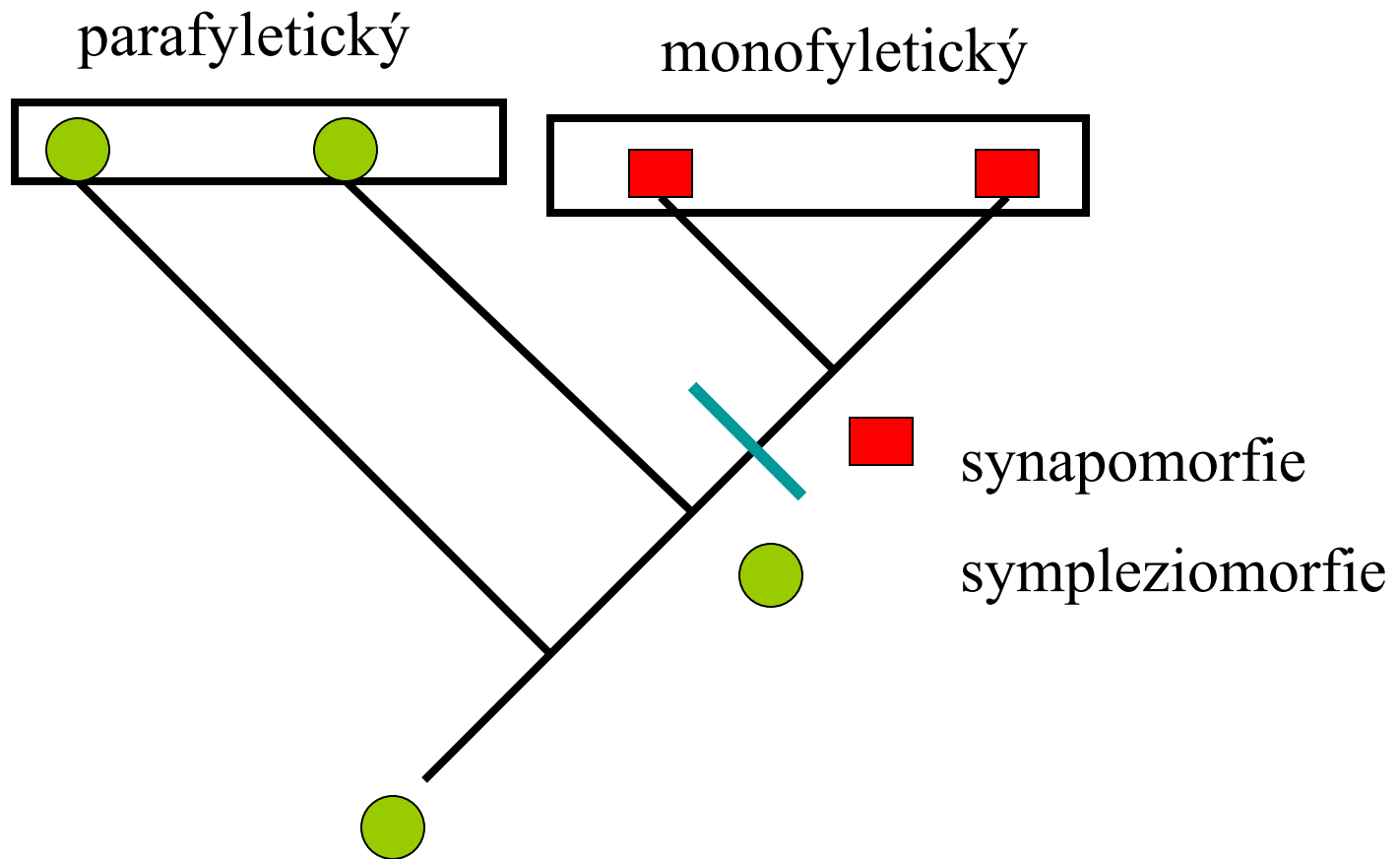


ptakoještěř

netopýr

pták





Příbuznost: sdílení unikátních odvozených znaků

Homologie

- podobnosti zděděné od společného předka

Pleziomorfie : dříve vzniklý stav homologického znaku, jeho primitivnější situace existuje u předka

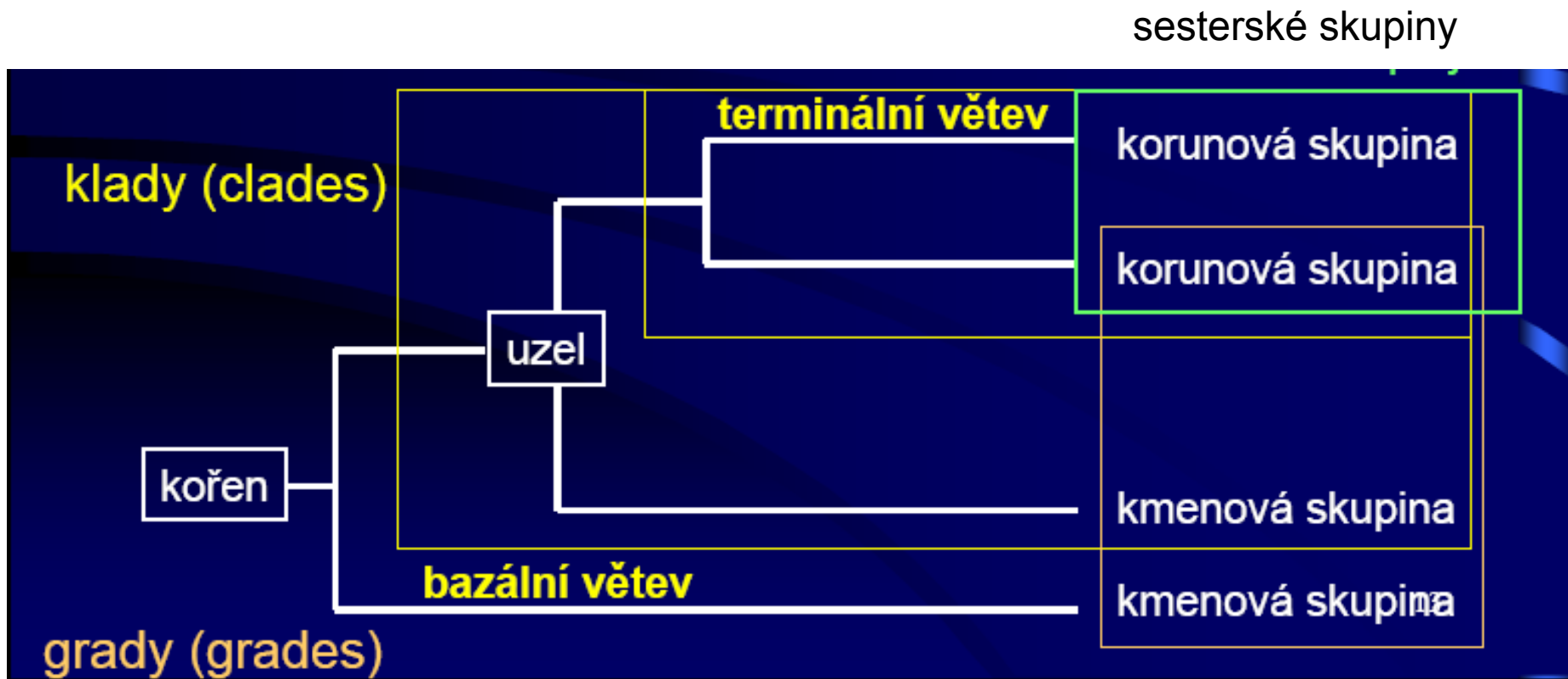
Apomorfie : později vzniklý, odvozenější stav, vyskytující se u potomka

- **autoapomorfie**: jedinečný odvozený znak (diagnostický) **charakterizující druh**
- **synapomorfie**: společný výskyt odvozených homologických znaků vzniklých jedinečnou evoluční událostí již u výlučného společného předka - **monofyletický původ komplexu taxonů charakterizující skupinu druhů**

Apomorfie = autapomorfie + **synapomorfie**

Obratlovčí evoluční novinky - kostní tkáň, výstelka cév, vícevrstevná pokožka...

- **Kladistika** – Willi Hennig
- fylogenetická systematika=kladistika
- dichotomické větvení linií
- kladogram, společný předek, fylogenetický strom



• **klasifikace taxonů z evolučního hlediska (kladistika)**

Vznik ze společného předka - A

Nejednotný původ – B, E

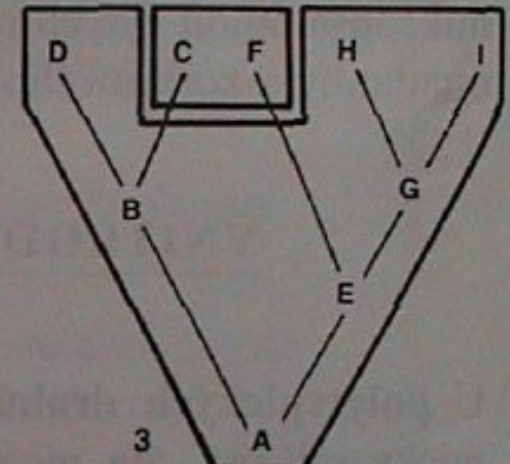
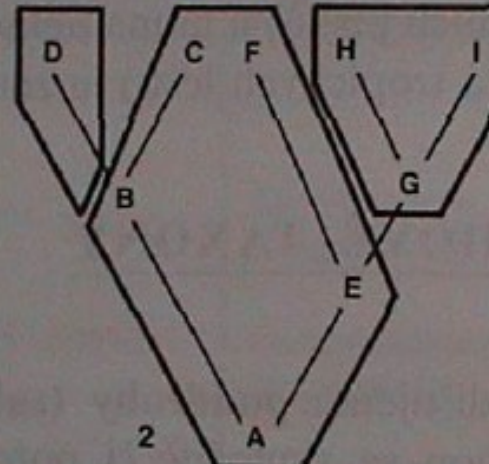
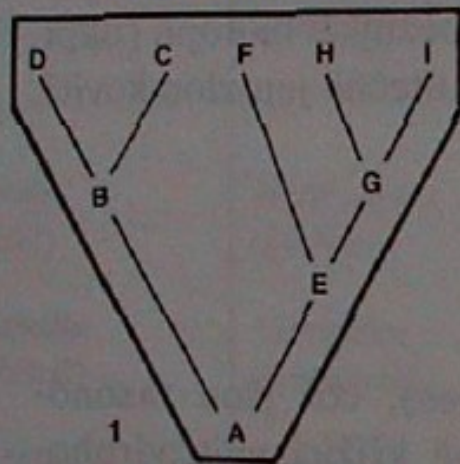
všichni potomci

ne všichni potomci

ABCDEFGHI

ABCEF

CF




1. monofyletický
holofyletický

2. parafyletický

3. polyfyletický

Kladistika hodnotí jen monofyletické taxony

- aplikace postupů fylogenetické systematiky
- rozšíření znakového spektra (embryologie, reprodukce)
- rutinní aplikace sekvenace DNA a kvantitativních analýz
- molekulárních dat: molekulární fylogenetika



Radikální přestavby názorů na fylogenezi a systematiku strunatců na nejrůznějších úrovních taxonomové hierarchie a tedy i změny v chápání vývojové proměnlivosti a dynamiky radiace

Strunatci a jejich vymezení

- zvláštní kombinace morfologických a embryologických znaků
- restrukturalize genomu
- navíc epigenetické procesy – nelze předem definovat funkci embryonálních buněk – **indukční proces** – vzájemné ovlivňování sousedních tkání (i nepříbuzných), notochord indukuje neurulaci -vchlípení ektodermu – nervová trubice
- nelze srovnat s druhy s jasně determinovanou ontogenezí

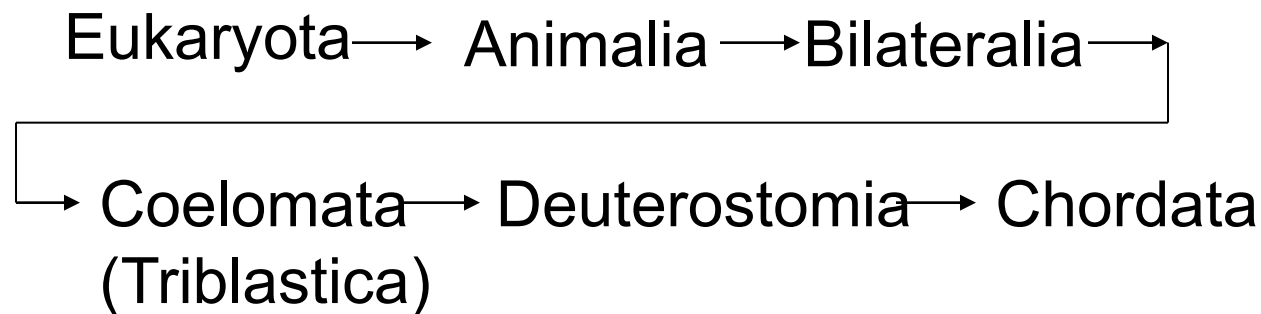
Chordata - jejich pozice v systému

□ **Mnohobuněční - Metazoa**

□ **Bilateria (Coelomata):**

trávicí trubice s ústním a řitním otvorem, stomodeum, centralisovaný nervový systém, coelom - mesoderm (Triblastica) a z něj odvozené struktury: svaly, cévy, vylučovací orgány, oporná soustava

□ **Deuterostomia:** t.j. Echinodermata, Hemichordata (Enteropneusta, Pterobranchia), Chordata



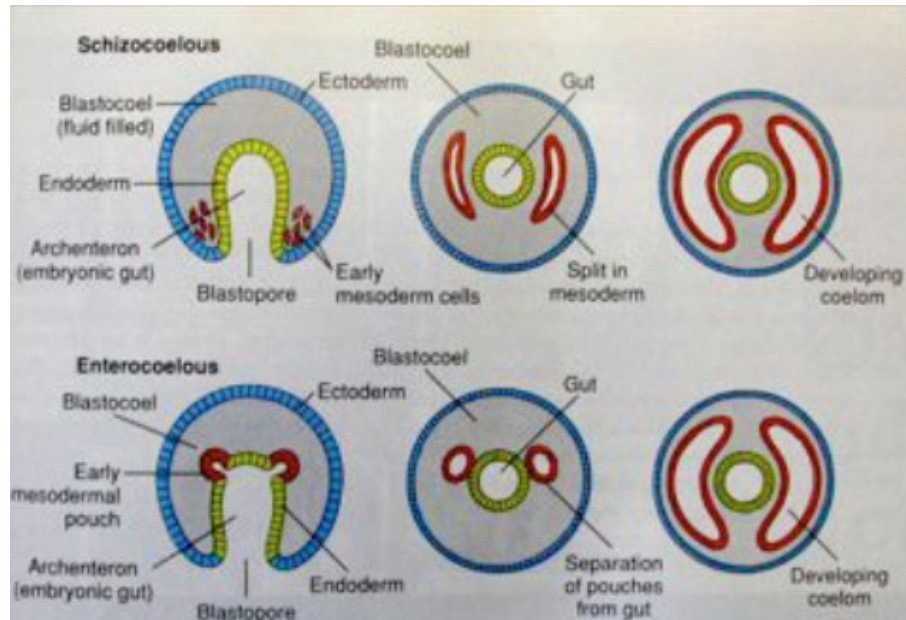
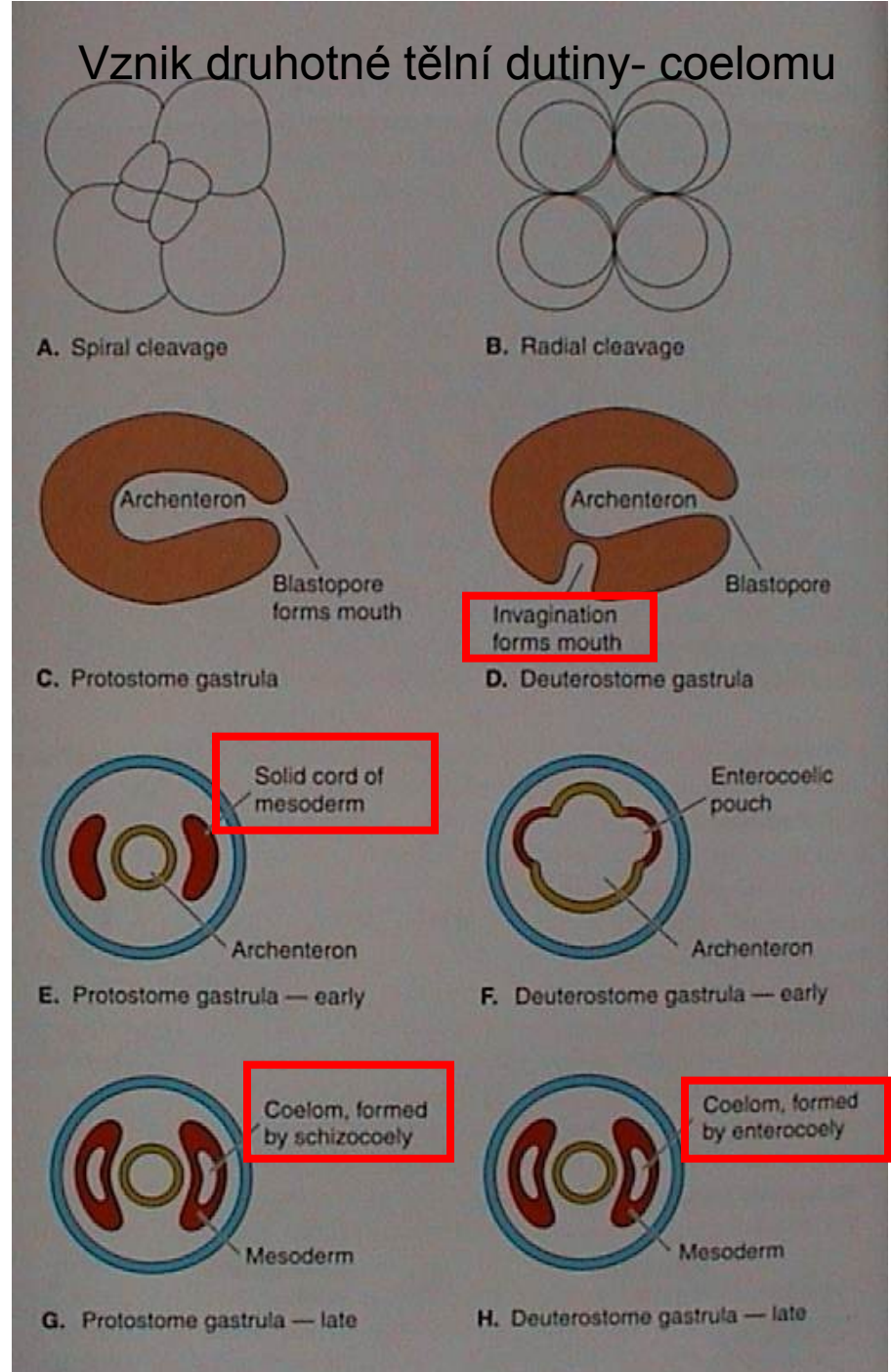
Strunatci patří k druhoústým trojvrstevným (s pravou druhotnou dutinou tělní) dvoustranně souměrným živočichům.

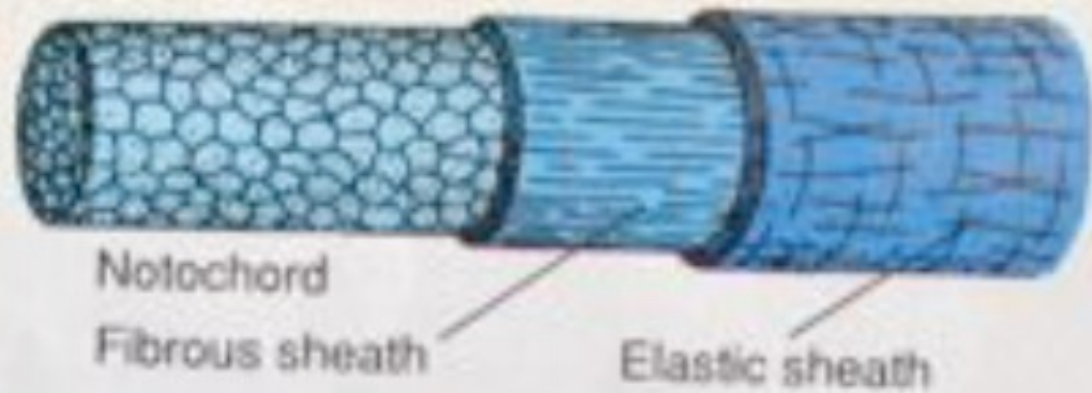
Protostomia

Deuterostomia

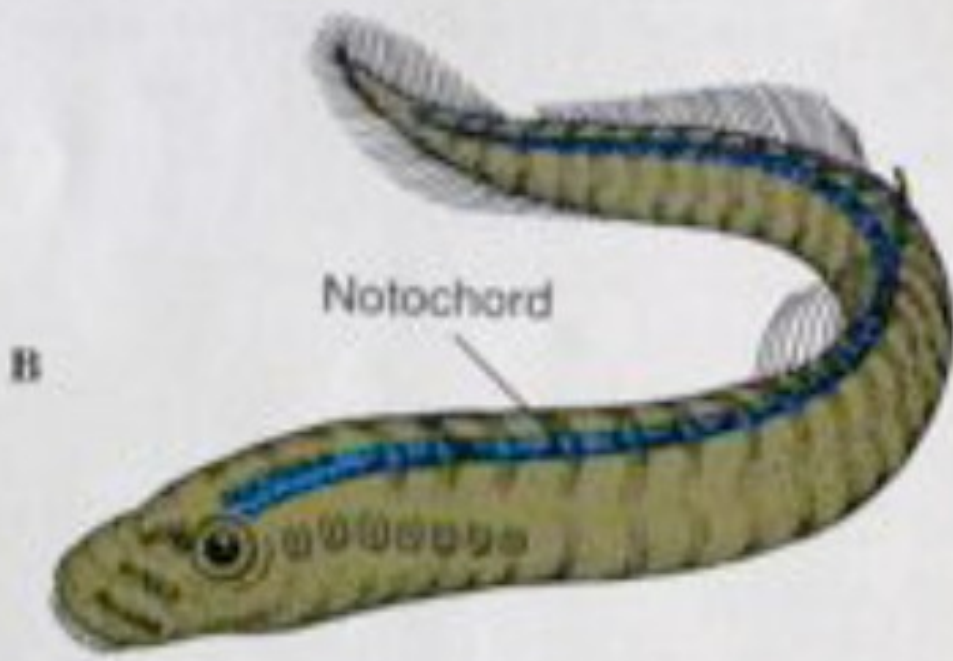
blastoporus: ústa i řiť
spirální rýhování
embryonální vývoj
deterministický
coelom schizocoelií

- blastoporus: jen řiť, ústa (u strunatců i řiť) vzniká později a jinde
- radiální (pravo-levé) rýhování
- embryonální vývoj regulační
- coelom enterocoelií





A



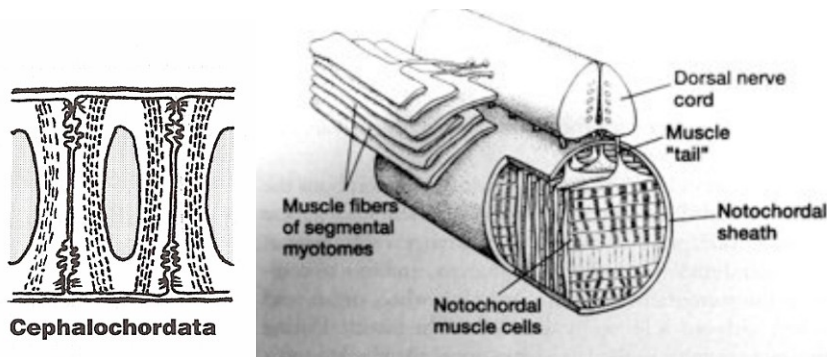
Notochord - chorda dorsalis - struna hřbetní:

biomechanická,
organisační a
strukturní osa těla

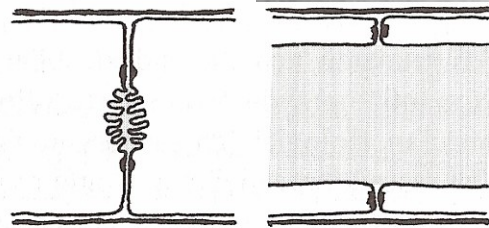
(u obratlovců v
dospělosti zatlačována
obratly)

Znaky strunatců

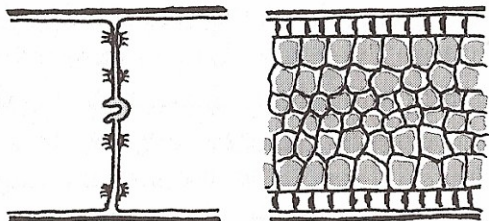
- **notochord** (NT) - chorda dorsalis – struna hřbetní
- pláštěnci, kopinatci, obratlovci – stejné umístění i základní stavba – indukce neurulace
- terčovité buňky stlačeny do sloupců, poloha NT – homologie mezi skupinami
- kopinatci sice kolem svalová vlákna, ale v podstatě jen svalové destičky
- pláštěnci a obratlovci – zpevnění, mezibuněčné prostory na kontaktu buněk NT
- u všech strunatců podél NT plavací svaly
- nemají koncový řitní otvor, ale svalnatý ocas
- **hřbetní nervová trubice**
- neurulací, vchlípením hřbetního pruhu ektodermu
- pouze u pláštěnců jen v přední části těla



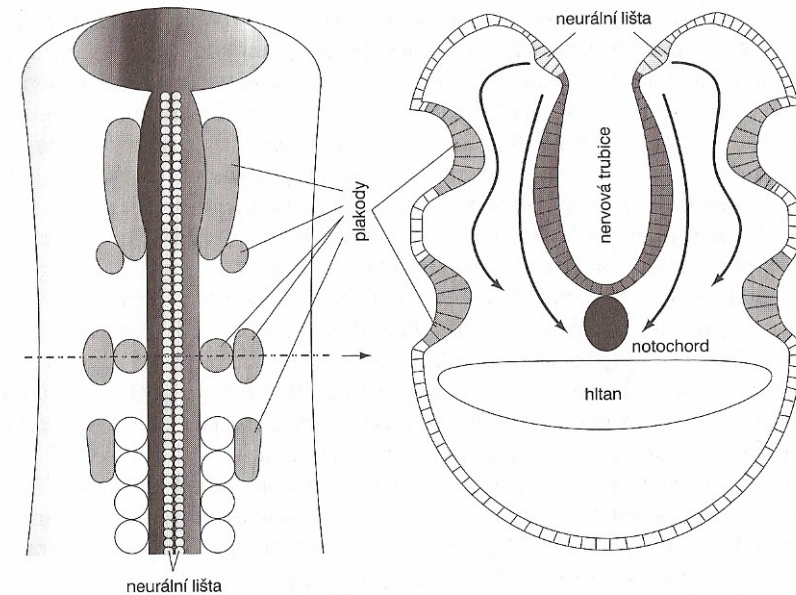
Cephalochordata



Urochordata



Craniata

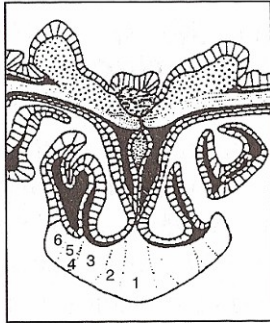


Uspořádání plakod a buněk neurální lišty v hlavové části embrya obratlovce (vlevo shora, ravo na příčném průřezu).

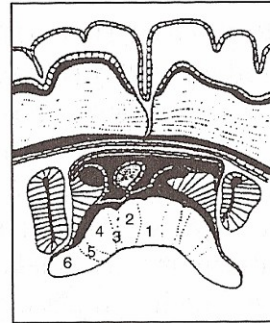
Postupný zánik mezibuněčných prostorů a NT tvořen buňkami s vakuolami

78. Struktura a ontogeneze notochordu kopinatců (Cephalochordata), pláštěnců (Urochordata) a obratlovců (Craniata).

- **stavba hltanu**
- endostyl, peribranchiální (obžaberní) otvor, produkce jodových hormonů (thyroxin)
- u obratlovců se postupně ztrácí fce filtrační a rozvíjí se endokrinní (štítná žláza), peribranchiální prostor, žaberní štěrby dostávají fci dýchací

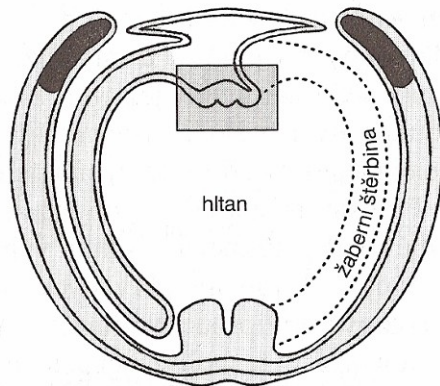


epibranchiální žláza

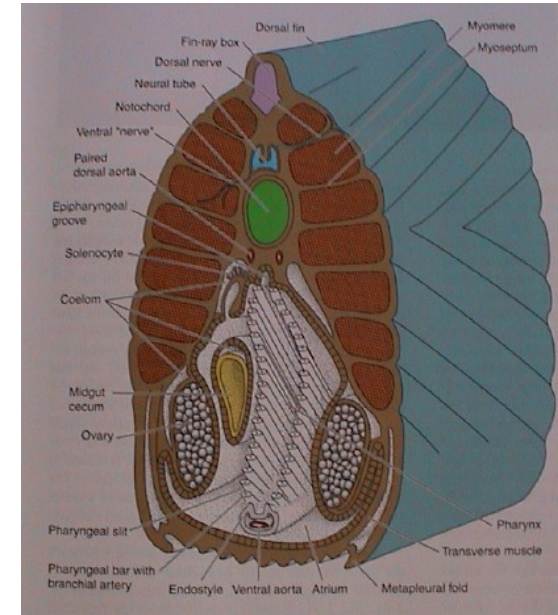
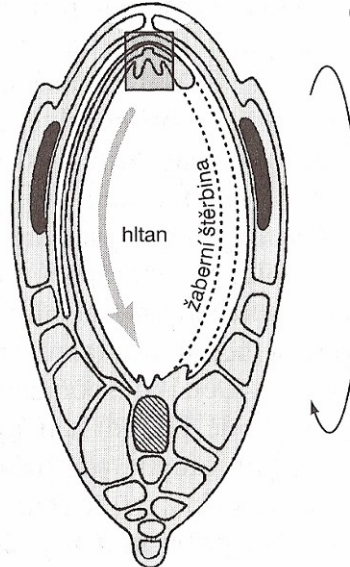


endostyl

Hemichordata



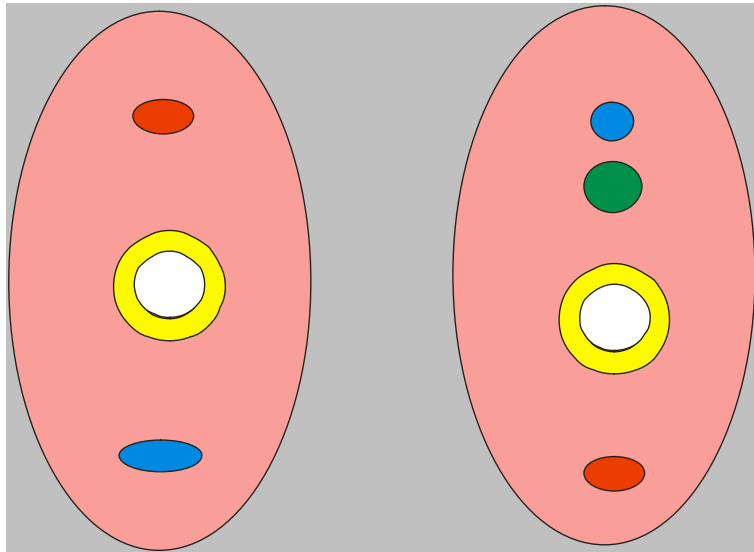
Chordata



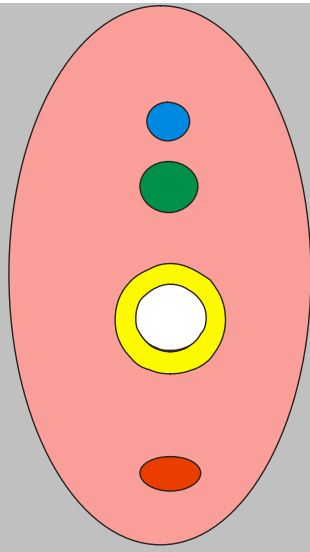
kopinátec

73. Příčný průřez hltanem polostrunatců (Hemichordata) a strunatců (Chordata) s detailním uspořádáním buněk v epibranchiální žláze a endostylu; strunátec je ovšem zobrazen vzhůru nohama (šedá šipka vyznačuje směr produkce slizu endostylem). (Podle Nielsen.)

Protostomia



Chordata

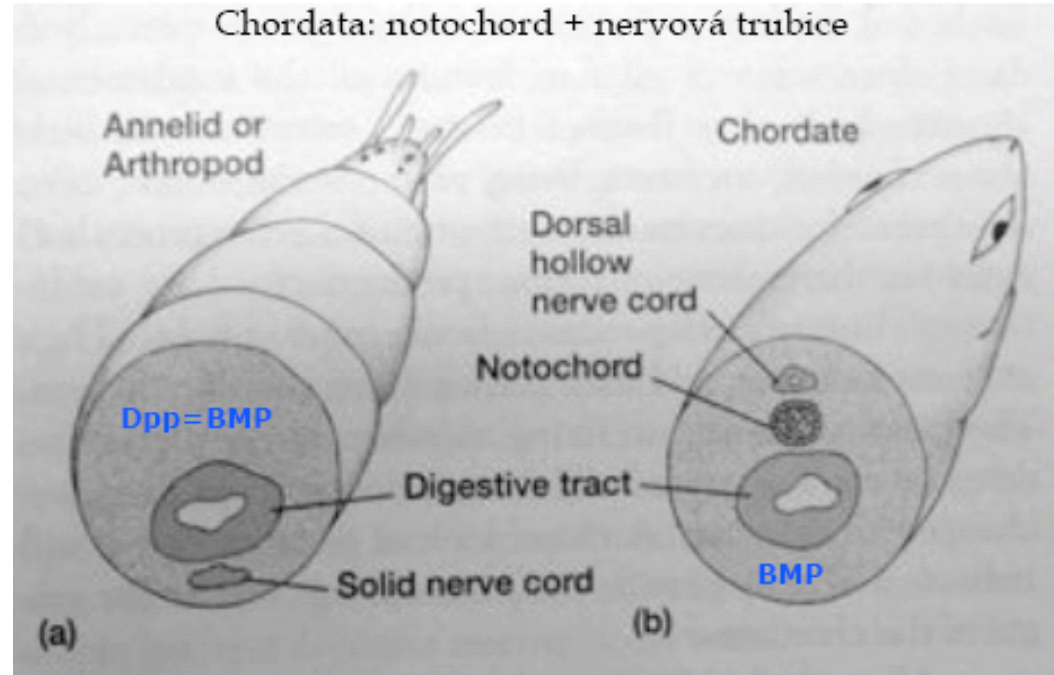


hřbetní céva
trávicí trubice
nervová trubice

nervová trubice
notochord
trávicí trubice
břišní céva

Prvoústí vs. Druhoústí Inverse dorsoventrální organisace (včetně exprese regulačních proteinů – srv. BMP)

Chordata: notochord + nervová trubice



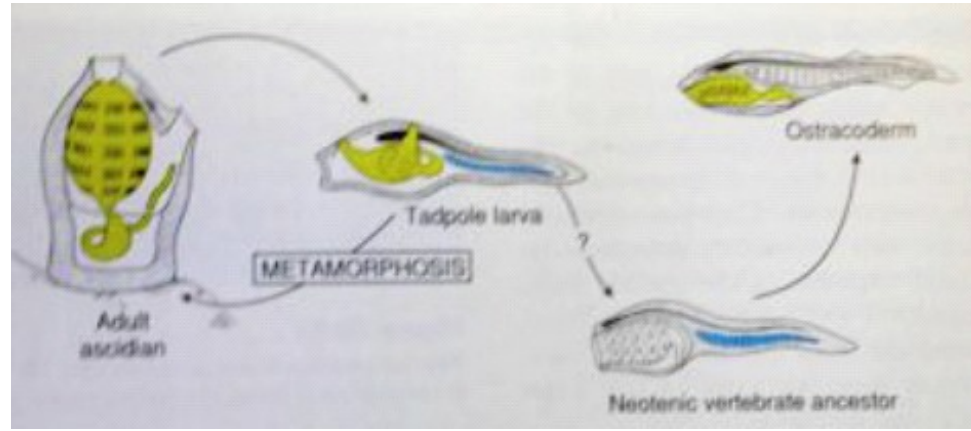
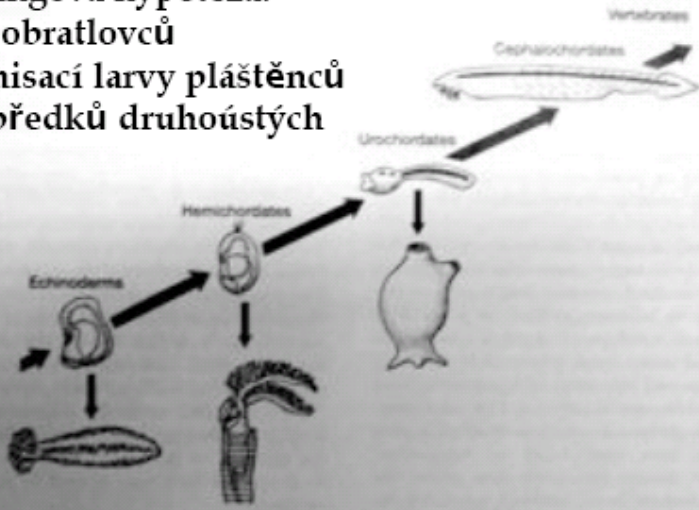
Vznik Chordata

- více hypotéz
- **aurikulariová (nebo dipleurulová)**
- CNS vznikla přesunem larválního neotrochu (okolí úst s brvami) se přesunul na hřbet, splynutí jeho ramen za vzniku trubice
- podpora: ultrastrukturální podobnosti mezi buňkami ciliárních pásů (ambulakrárie) a embryí kopinatce
- - velká podobnost předozadního uspořádání dospělého polostrunatce a strunatce, ale velice odlišné od larev polostrunatce
- pointa - „otočený“ polostrunatec = strunatec je nejasná
- ? strunatci, asi nejsou běžná Bilaterália mají prostě něco navíc (notochord, nervovou trubici a endostyl)

- další hypotéza – **dorsoventrální inverze celého těla**
- největší novinkou strunatců je hřbetní umístění nervové trubice (jinde na bříše), centrální céva zase na bříše (jinde na hřbetě)
- i v genech!
- proteiny BMP genů u strunatců jen v břišních buňkách, u hmyzu homologické proteiny jen na hřbetě

Garstangova hypotéza:
vznik obratlovců
neotenisací larvy pláštěnců
resp. předků druhoústých

1.



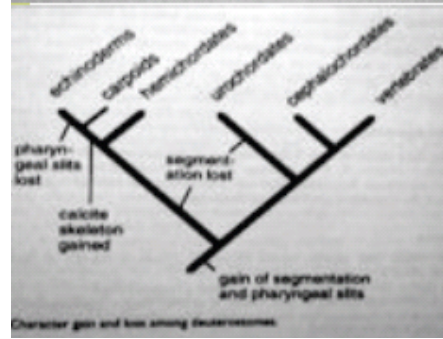
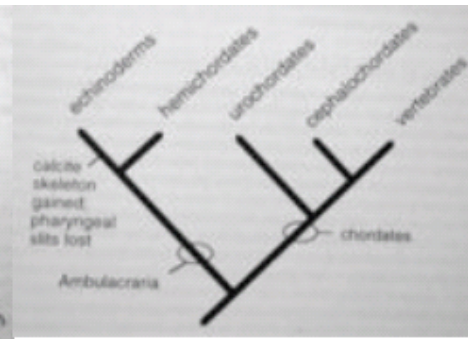
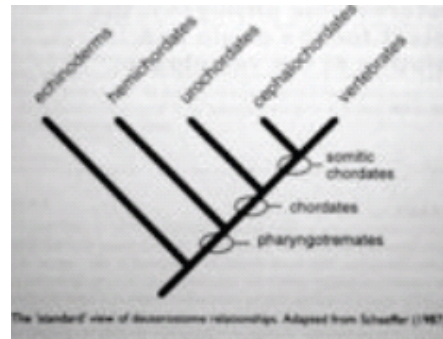
2. Dipleurová teorie: tělesná organizace strunatců odvozena z larvární organizace ostnokožců

3. Dipleuroidová t.:
adaptivní změny larev prechordat
(aktivní pohyb makrofagie),

Protochordata-odvozený stav

4. Gutmanova t.:

stav u Cephalochordata
- výchozí organizace
Deuterostornia ▶
ostatní dnešní
Deuterostomia:
specifické apomorfie
▶ sesterskou skupinou
Vertebrata- Tunicata



Molekulární data (vč. RGM mt DNA):

Sesterskou skupinou Chordata jsou Ambulacraria
(=Echinodermata+Hemichordata)

RGM = Rare genomic mutations

Evo-Devo



Saccoglossus

(Enteropneusta) -

embryonální exprese
morfo-genů *engrailed*
(u obratlovců marker
rozhraní rhomben-
/mesencephalon) a
bar H (base
prosencephalonu)

**tělo polostrunatců -
hlava obratlovců?**

AMBULACRALIA

Echinodermata
Hemichordata

CHORDATA

obratlovci (Vertebrata)
+ kopinotec + pláštěnci

Coelom

trimerní (archimerní)
(proto-, meso- a metacoel)

metamerní

množství oddělených
coleomových váčků –somity

Gastrulace

invaginací

epibolii

Žloutek

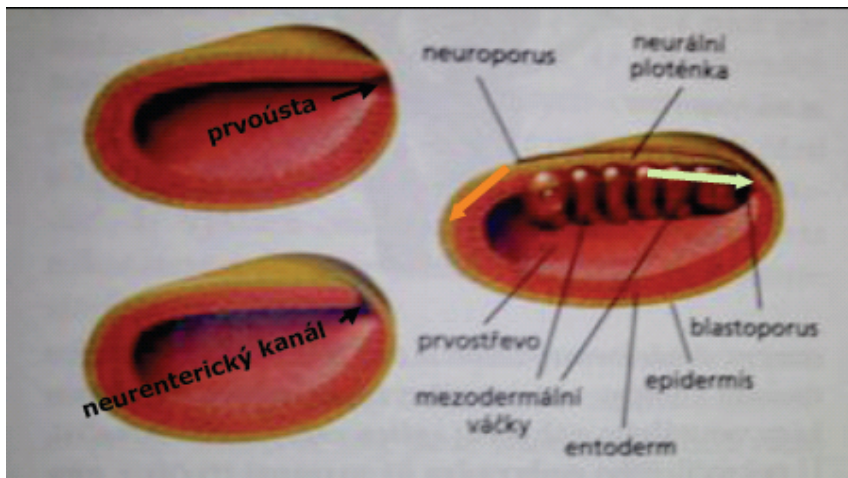
Ne

Ano

Jednoduchá planktonní larva

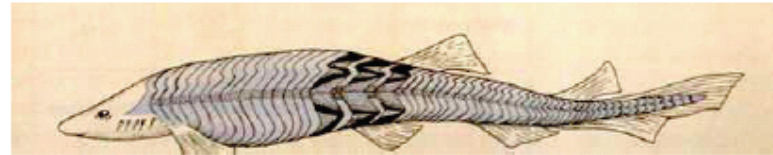
ANO

NE



Metamerisace - výchozí rozvrh morfogenese strunatců

Obecný organizační princip obdobně rozvinutý rovněž u
Annelida a Arthropoda



Chordata – mesoderm se zakládá ve formě
vzájemně oddělených váček – somitů, postupně
enterocelně odštěpovaných směrem dozadu
(posteriorně) → postupné prodlužování zárodku (ocas)

(přes 200 buněčných typů)
... ale jen 3 typy růstu

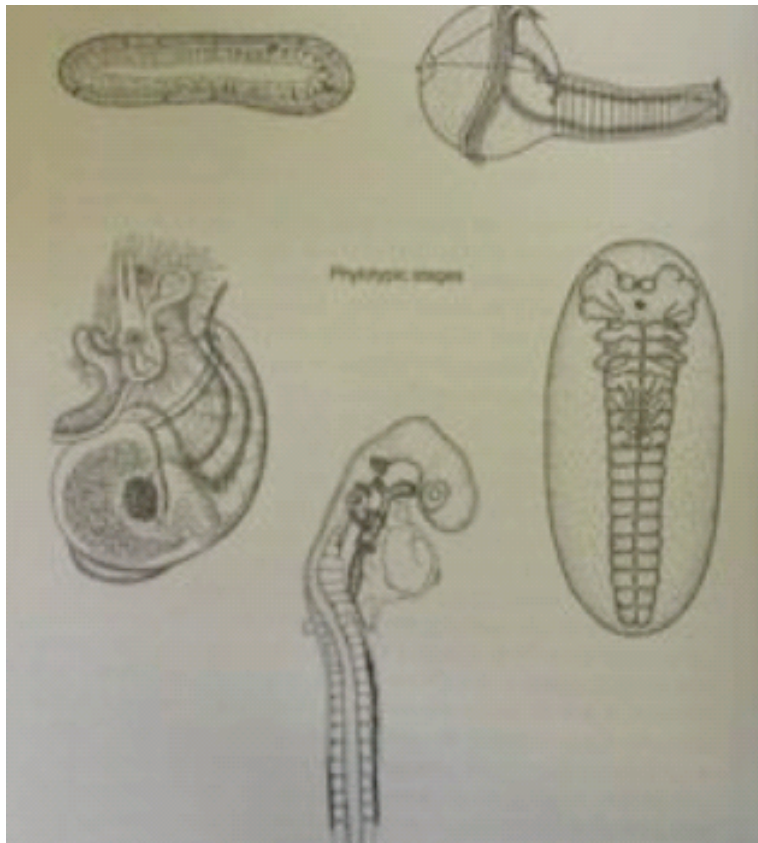
- 3D (prostorový): - růstová rychlost = n^3
 - mesenchym
 - blastema
- 2D (plošný) - růstová rychlost = n^2
 - epitely (srv. ektoderm, entoderm)
- 1D
 - dlouhivý růst (neurony)
 - vaskulární (krevní buňky aj.)

jednou ze základních variant :
metamerisace tělní stavby (předpokládá
však specifický typ celkovostní regulace !
– srv. *Hox*)

Nezbytně nutné : **regulovat interakce 2D vs. 3D
tkání**

Fylogenetický význam ontogenetických znaků: ontogenetické transformace - jediná cesta k fenotypické fixaci apomorfie

- von Baer (1848), E.Haeckel (1865):
fylogenetický význam ontogenetických znaků,
pravidlo rekapitulace (ontogenese - rekapitulace fylogenese), počáteční stadia
universální: blastula, gastrula, neurula,
pharyngula
- **fylotyp** - fylotypické stadium (u strunatců pharyngula)



Příklady
fylotypických
stadií (srv.: larvy s
rozvinutým
přestavbovým
modem):

*planula diff.

*trochofora diff

*veliger

*zárodek hmyzu

*Časná faryngula

Poučení: v řadě detailů jednotlivé predikce rekapitulačního „zákona“ neplatí, obecně ontogenetické znaky však zůstávají nejdůležitějším zdrojem informací o fylogenetických vztazích, přinejmenším v případě vysokých taxonů a časných stadií ontogenese

Platí např.: **znak, který se v ontogenesi objevuje dříve je původnější** (apod.)

Nové impulsy (ca od 2000): **EVO-DEVO: ontogenese/fylogenese = sled regulačních kroků (exprese specifických morfogenuů / signálních faktorů)**

EKTODERM

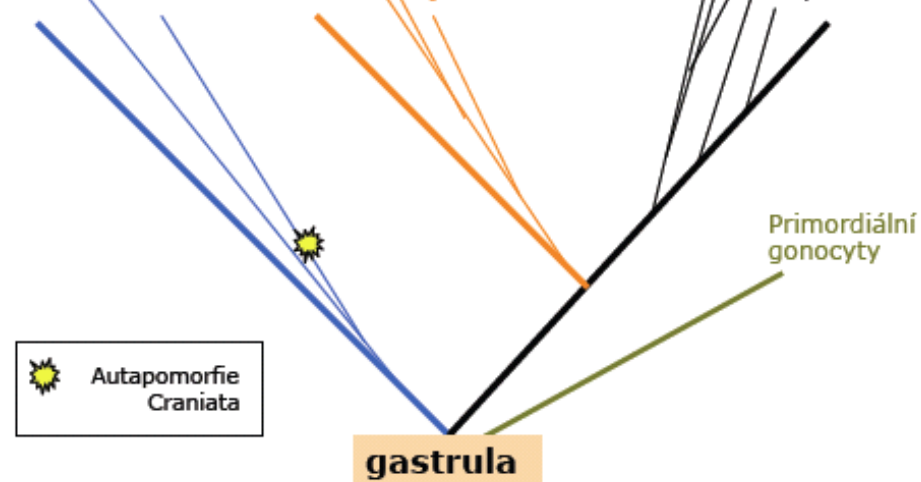
epidermis
nervová trubice
neurální lišta
zuby, krycí kost
PNS, smyslové o.
endotel cév etc.

MESODERM

chorda
somity
svaly, (kostra), škára
urogenitální systém
Cévní systém
Pojivové tkáň

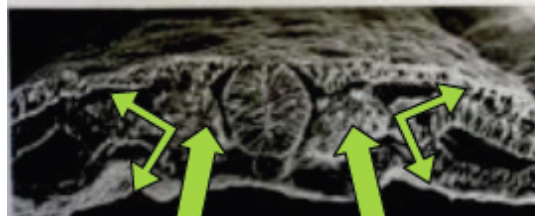
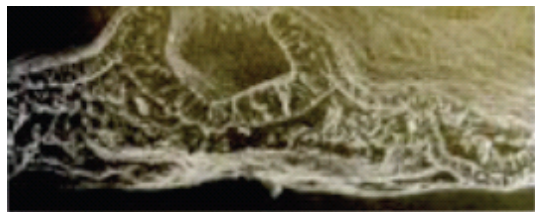
ENTODERM

střevo
hltn, endostyl,
žaberní oblast
dýchací s.
epitely ugs
žlázy

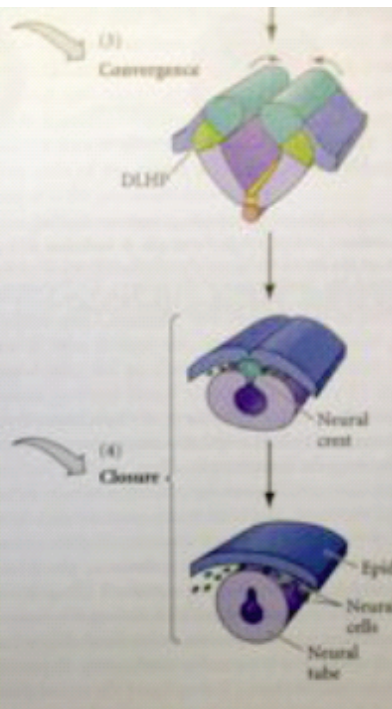


Základní apomorfie Chordata: nervový systém má podobu trubice, je produktem neurulace: anteriorní expanse ektodermu

U obratlovců je neurulační dynamika ještě složitější



Neurální lišta: embryonální orgán produkující populace pluripotentních kmenových buněk pronikající (zejm. na rozhraní ektoderm/ mesoderm) do různých míst těla, kde se specificky mění a zásadně ovlivňující morfogenesi a integraci obratlovčího těla



Příklady buněčných typů vznikajících z neurální lišty

- Míšní ganglia
- ganglia sympatického a parasympatického systému
- Sekreční buňky endokrinních žláz
- Schwannovy buňky, endotel cév
- Chondrocyty a blastemy branchiální oblasti a viscerokrania
- Pigmentové buňky
- Odontoblasty, osteoblasty
- Vasoreceptory
- Neuromasty, pouzdra smyslových orgánů a části neurokrania