

II. část

Fylogeneze a diverzita živočichů

Chordata

doc. Mgr. Tomáš Bartonička, Ph.D.

Ústav botaniky a zoologie

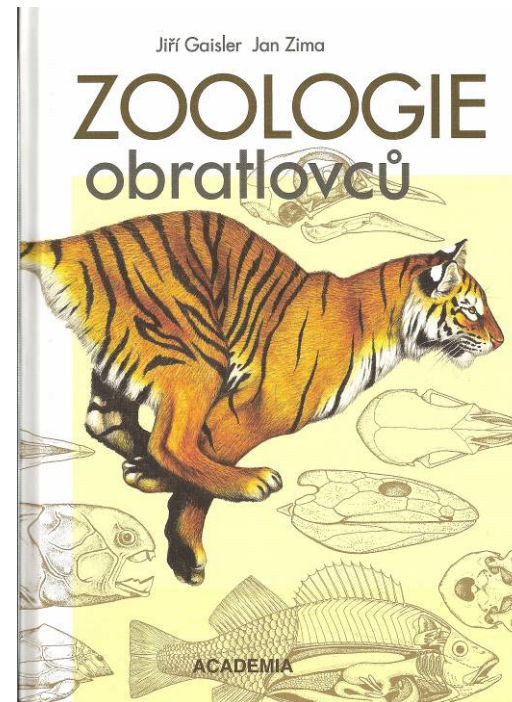
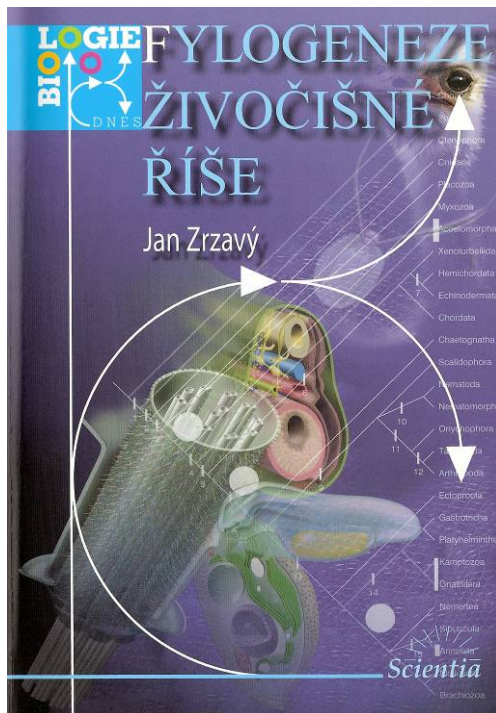
Kampus Bohunice, blok A32, 3. podlaží, č.dv. 308

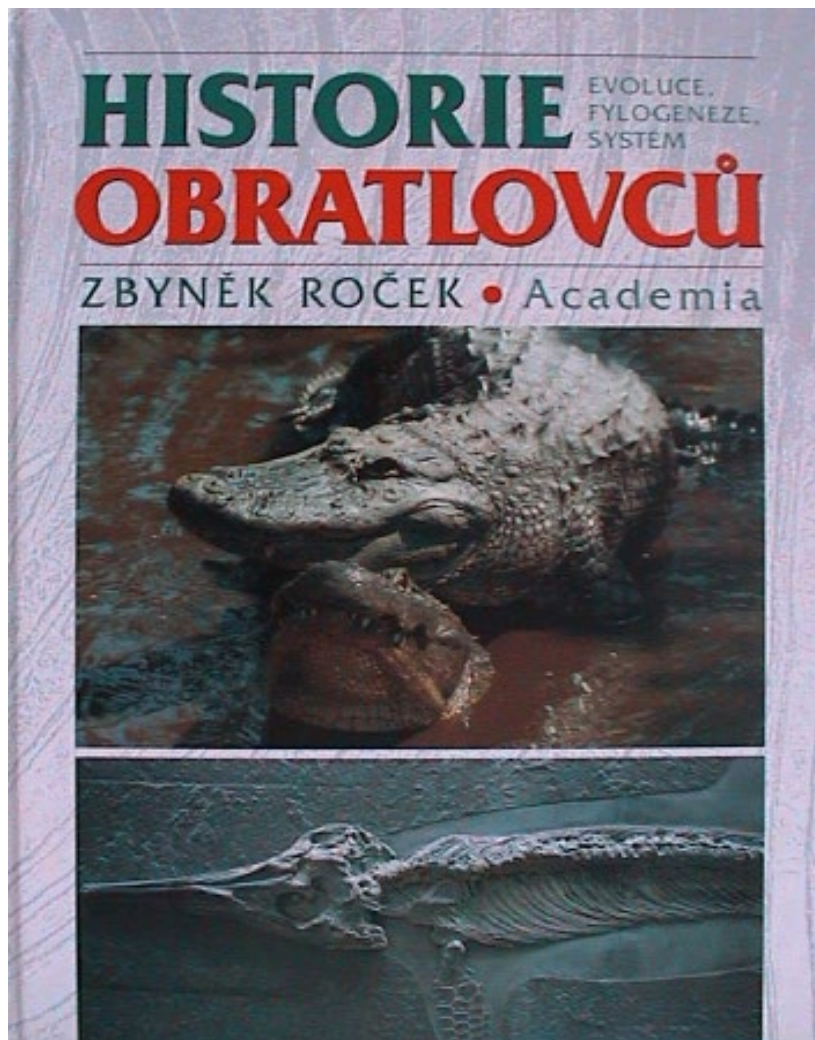
Osnova

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

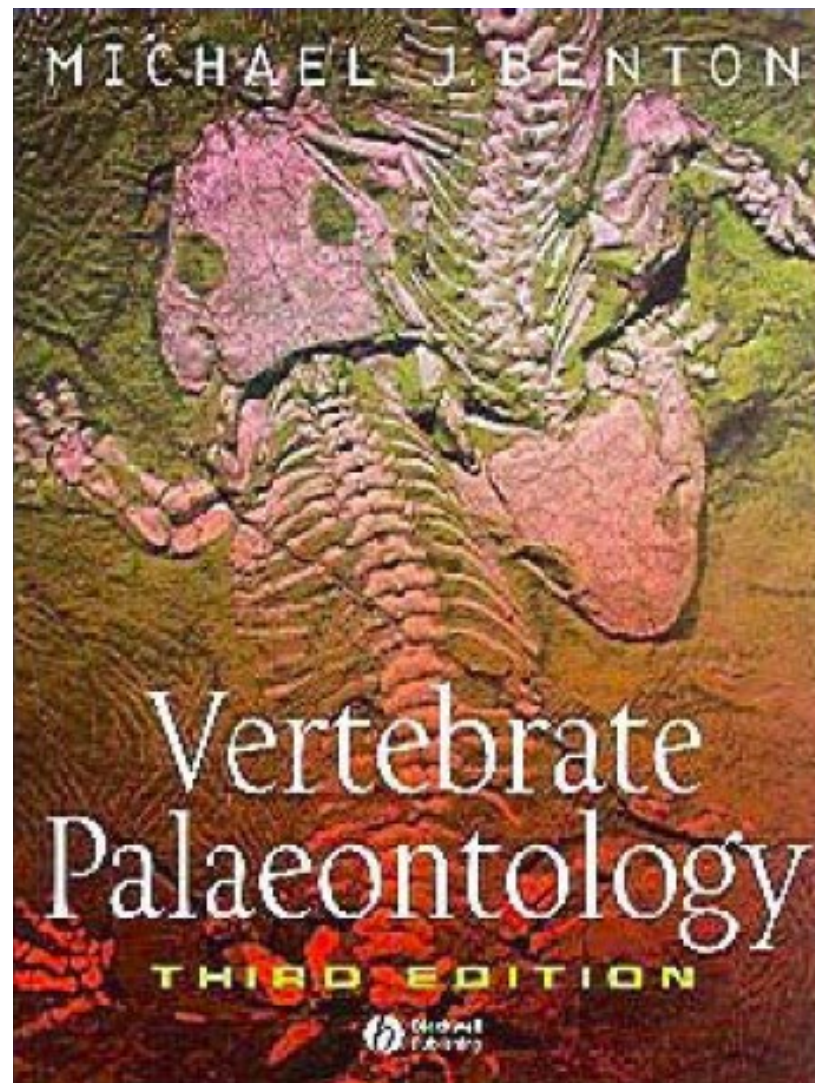
Literatura:

- 1) Zrzavý J., 2006: *Fylogeneze živočišné říše*. Scientia
- 2) Gaisler J. & Zima J., 2007: *Zoologie obratlovců*. Academia
- 3) středoškolská učebnice

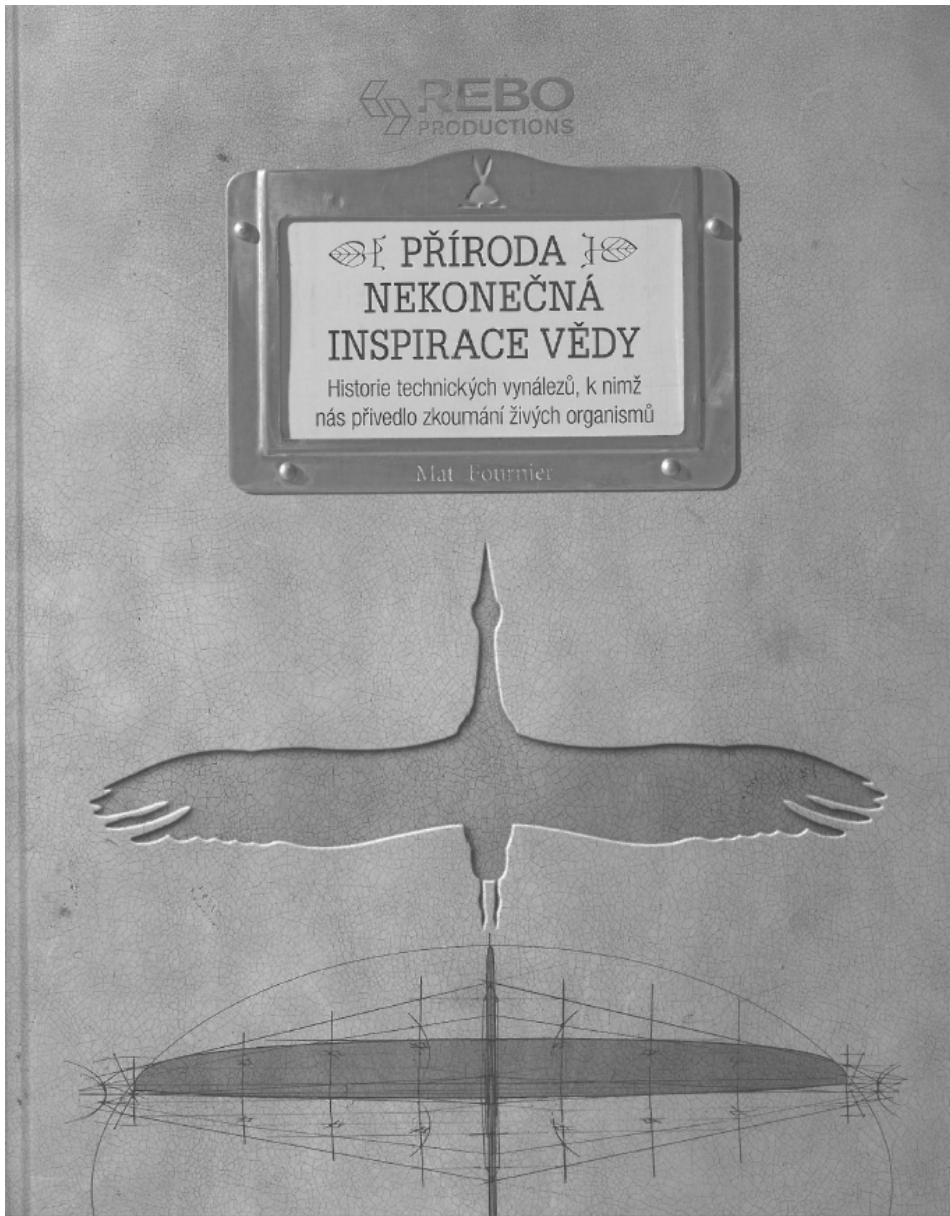




Roček 2002



Benton 2004



bionika



kladivoun bronzový



Od žraloků jsme se dozvěděli, že hladký povrch není pro pronikání vodou nejlepší.



LUSKOUNI

Manis sp. L., řada Luskounovití

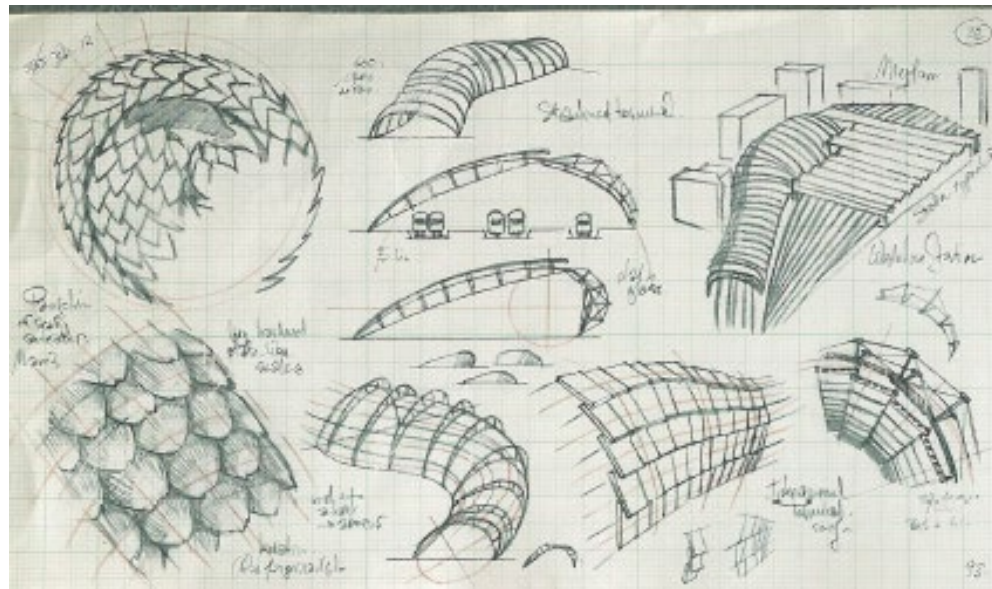
Jak šupiny pomáhají architektům

Ježek má na ochranu ostny, luskoun šupiny. Tento podivuhodný savce z teplých krajín je skutečně od hlavy po špičku ocasu pokryt ochranným šupinatým krunýřem. V případě ohrožení se stejně jako ježek stočí do klubíčka a stane se nedobytnou a nepoživatelnou koulí. Luskounovy šupiny mají ještě další praktický význam – chrání ho před kousnutím mravenců, kteří tvoří jeho hlavní a nejoblíbenější potravu.



Londýnská nádraží Waterloo byla postavena podle šupin luskouna

Dříve byly šupiny luskouna v některých zemích ceněny pro své údajné léčivé



sklizen šlejn, plových
navyřajícím šupinami
zohrají úlohu střešy
dlouhé kolem 30 cm
ráží, a luskounův
ocas je často celý
zakrvený chl-
stvy s špičky. Hlava šité
Luskouni nemá ohy,
n, který špič dlouhých
přem. ● 2j v trávě
v špičce a jrověnosti

ooooooooooooo
eděctyá
louze dlouhooooo
str 164

STRATEGIE
ZVÝPAT

STOČIT SE
DO KLUBÍČKA



luskouni používají stejnou
zranou taktiku jako plávací
sbídnout nepříteli co nejmenší
nehu ržba. Když se stočí do



MOLOCH OSTNITÝ

Moloch horridus Gray, čeleď agamoviti

Jak nachytat vodu

Víme, že v poušti není voda, tedy vlastně je, ale jen pro ty, kteří jí pro sebe umějí získat. Jedním z takových je moloch, ještěr žijící v australských pouštích. Zoolog John Edward Gray ho kvůli jeho vzhledu pojmenoval podle rohatého a krvelačného antického boha. S tělem pokrytým od hlavy k ocasu ostnatými šupinami vypadá mo-



Jak nejlépe získat vodu kondenzací rosy?

áni je moloch kladem. Přítel je pro něho i prostředkem u času spoléhá oienskou



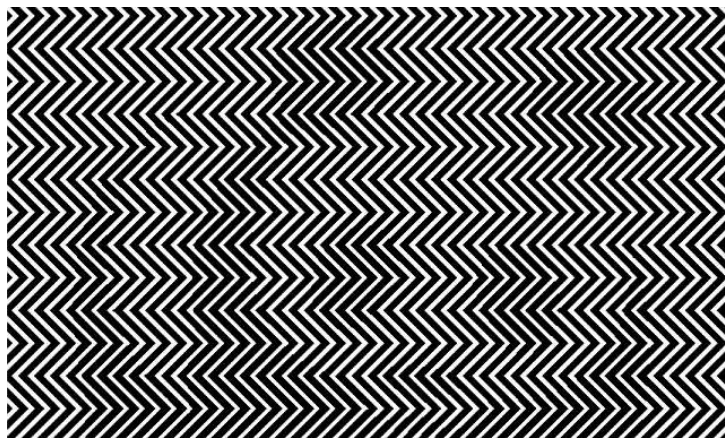
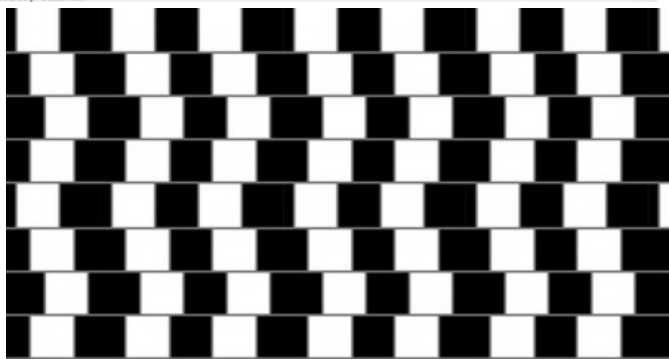
ZEBRA STEPŇÍ

Optický klam

Jak jsou zebry pruhované? Odpověď na tuto otázku není vůbec jednoduchá. Když se na zebra podíváte pozorně, zjistíte, že její černé a bílé pruhy zdaleka nejsou pravidelné. Nejenže každé zvíře je jiné, ale ani na jednom zvířeti nebudete žádnou souměrnost. Jednotlivé pruhy různě splývají nebo se rozdělují, případně ztrácejí, a výsledným dojmem je – optický klam.



Zebrování lodí se měly stát špatně pozorovatelnými... ale nestaly.





SCINK OBEČNÝ

Scincus scincus L., čeleď scinkovití

300. Jedinu třídu 20 až 30 cm dlouhých, širokýma ušima, žijí v úrodných částech Sahary. Jsou schopni žít pod povrchem terenu díky své schopnosti chůze na čtyřech nohách, což je díky své schopnosti, že si mohou přizpůsobit tělo.

STRATEGIE
100%
155

Plavání v písku

Pro tohoto ještěřa pocházejícího ze severní Afriky, kterému se přezdívá také „písečná ryba“, je písek tím nejvhodnějším prostředím. Dokáže se do něho ponořit, běhat v něm nebo dokonce plavat, a to i v hloubce několika desítek centimetrů... opravdu jako ryba



Společně odříkáme – scinkovo napodobíme, jak plavet můžeme...

ultrahladké, keratinové šupiny
na nich hroty – hromosvod – statická el.



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

Rozdílnost tvarů živých organismů se dotýká celé řady aspektů biologie

Řecký základ slova *morfologie*
vnější tvary organismů.

mechanismy určující stavební plán organismů
homeoze

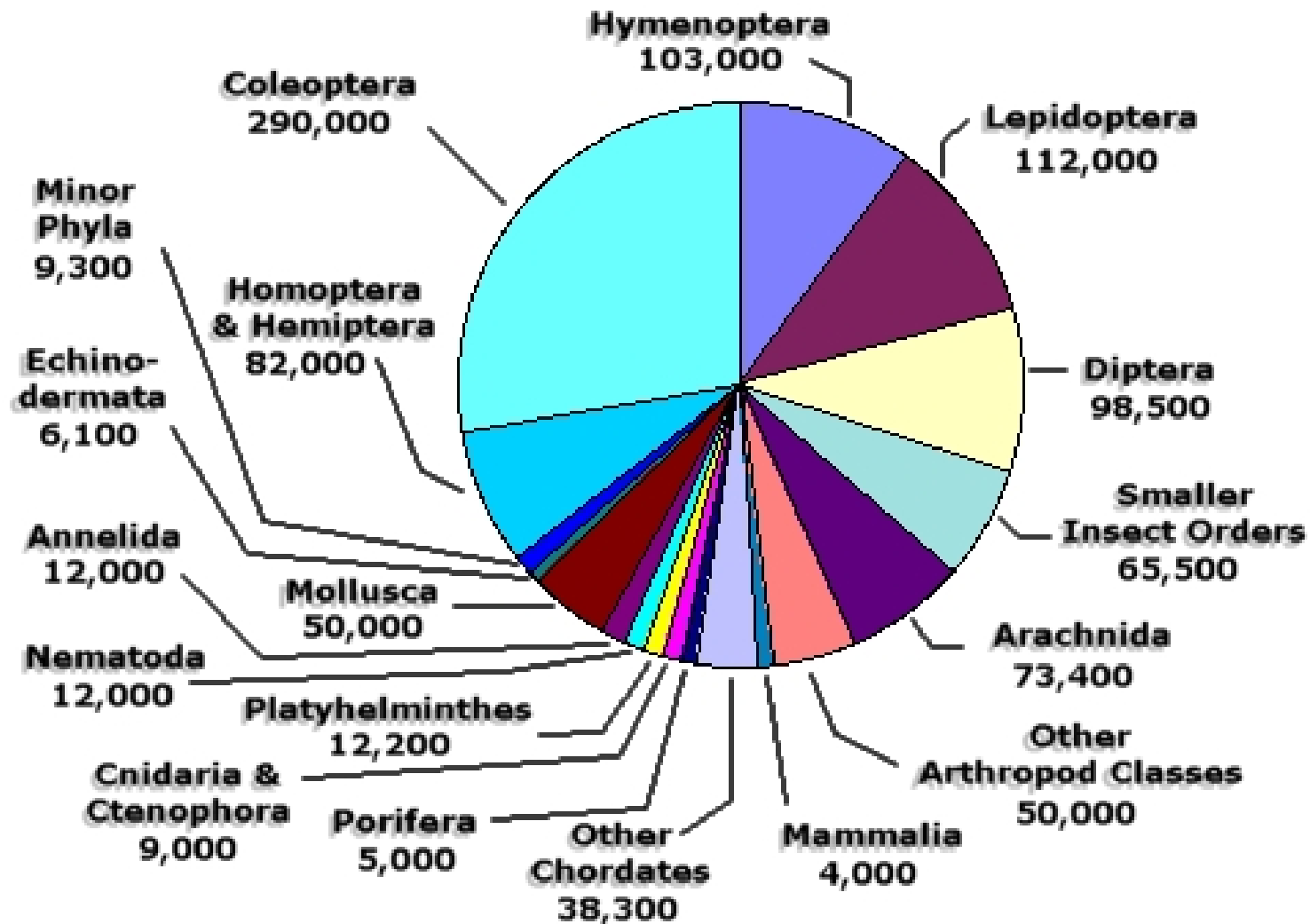
=změna nějaké morfologické struktury v jinou.

- substituce krabího oka tykadlem
- nahrazení tykadla hmyzu končetinou
- objevení se hmyzího křídla na místě nohy
- některé případy nadpočetného (šestého) ramena mořských hvězdic
- přeměnu sedmého krčního obratle člověka v hrudní, což se projeví přítomností žeber, nebo dalšího páru prsních bradavek.



Number of Living Animal Species Currently Known

Animals: Total Species, 1,032,000



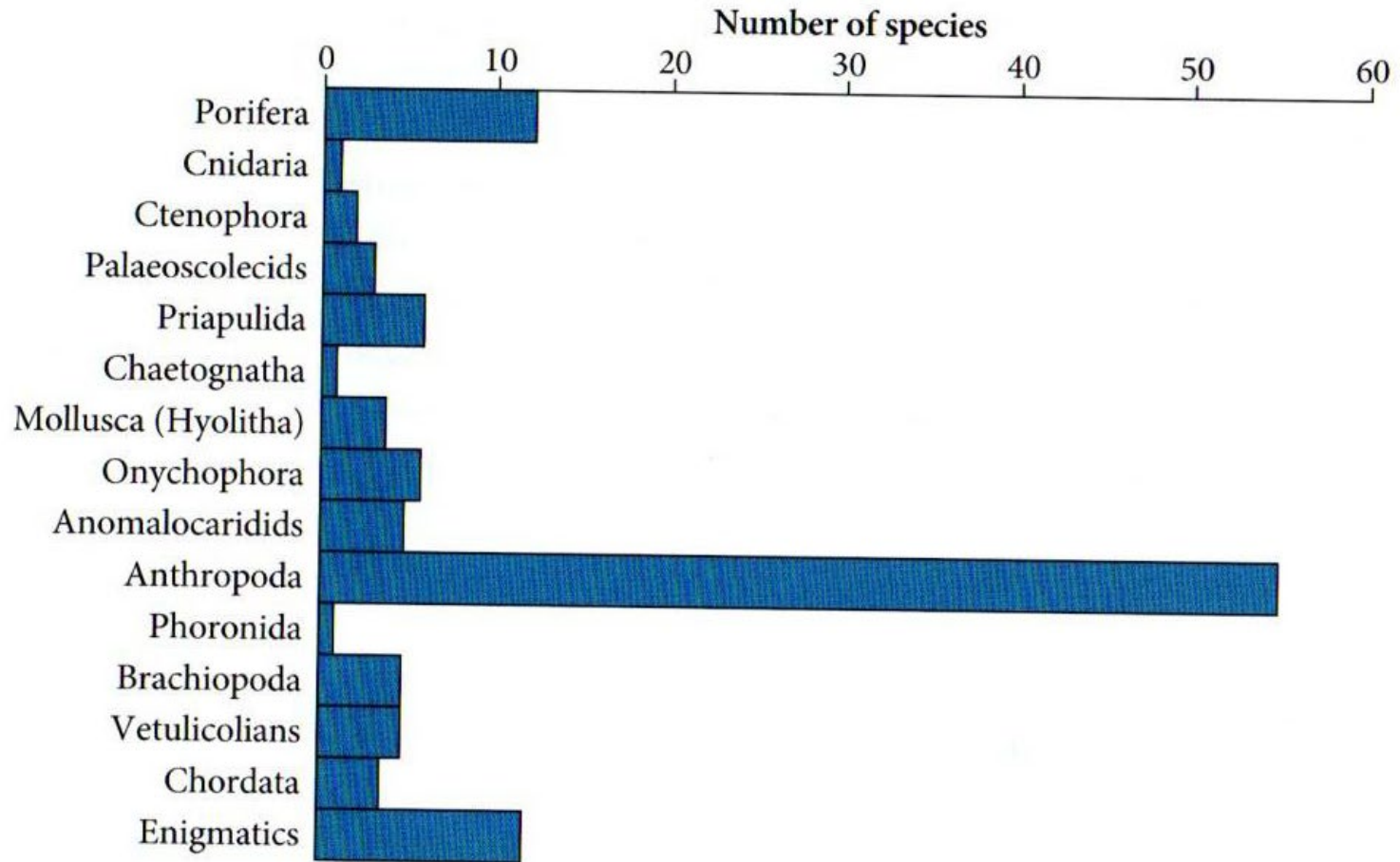
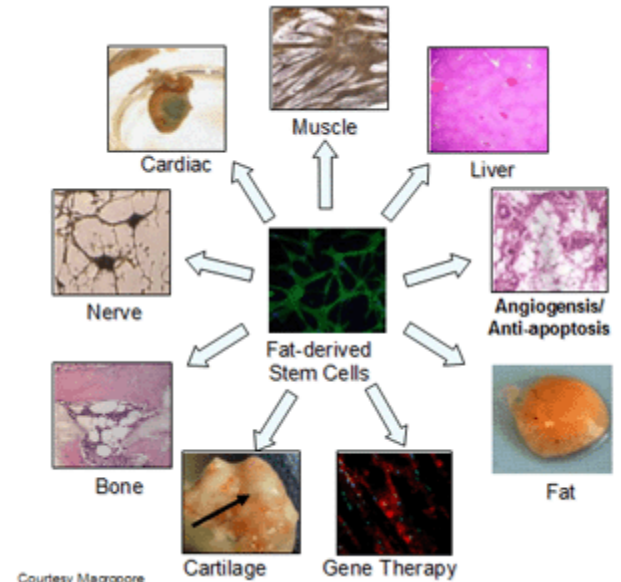


Figure 6.5 Proportions of species in the Chengjiang fauna that belong to major taxa, living or extinct. Arthropods clearly dominate the preserved fauna. The molluscs, prominent in small shelly fossils (fig. 6.1), are less important in the exceptionally preserved faunas. Palaeoscolecids, anomalocaridids, and vetulicolians are extinct. Modified after Hou et al. (2004).

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	Rhombzoa	4
Gnathostomulida	16	Rotifera	15
Hemichordata	25	Sipuncula	25
Kinorhinchia	17	Tartigrada	18
Loricifera	18	Urochordata	38

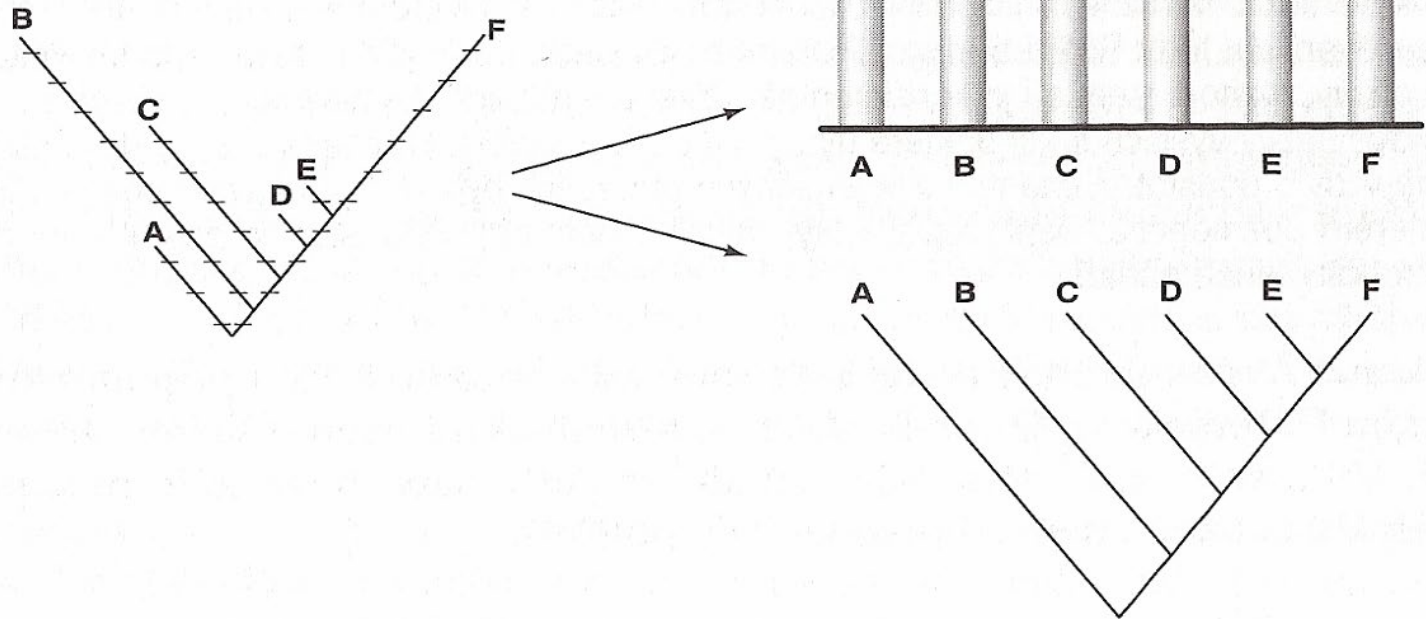


diverzita buněčných morfotypů v tělesných plánech Chordata a Arthropoda

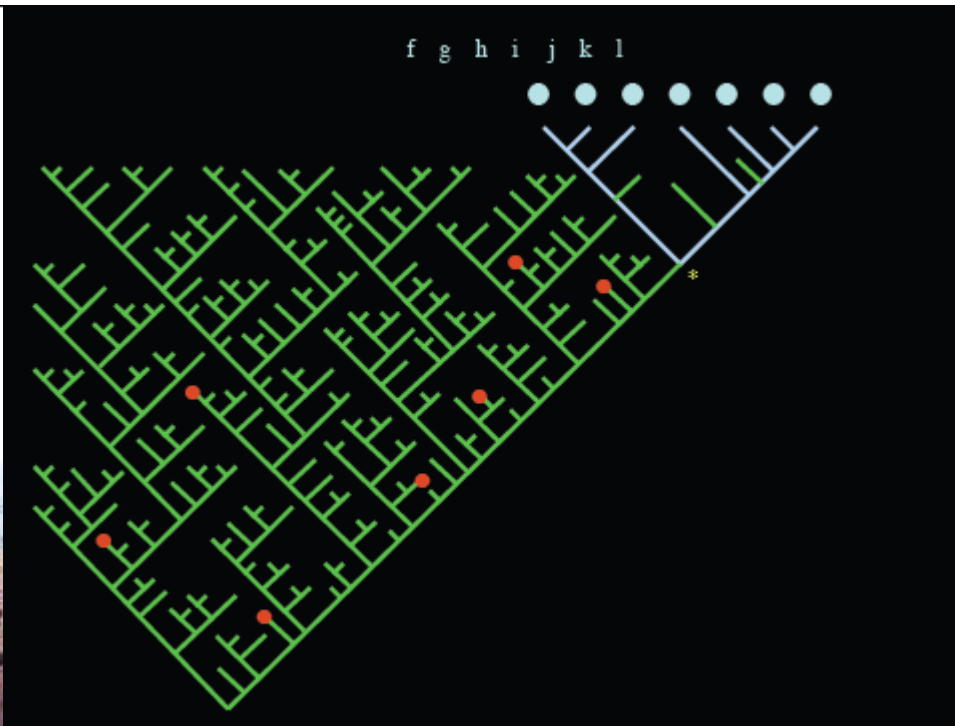
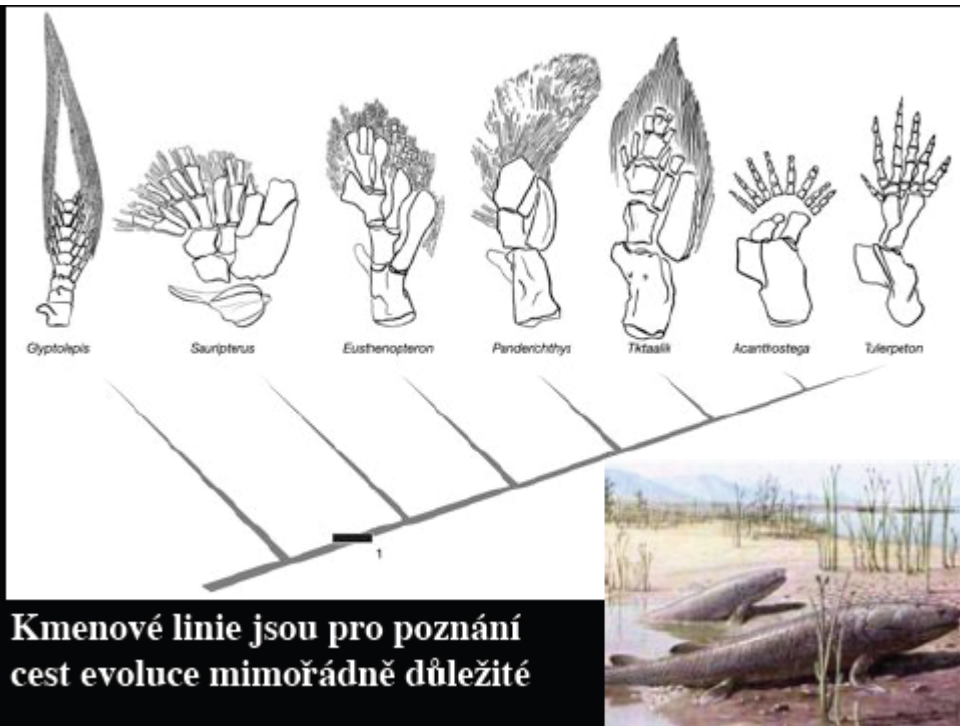
podobná situace je ale i v tělesných velikostech, různosti ekologických nik...

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

- 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

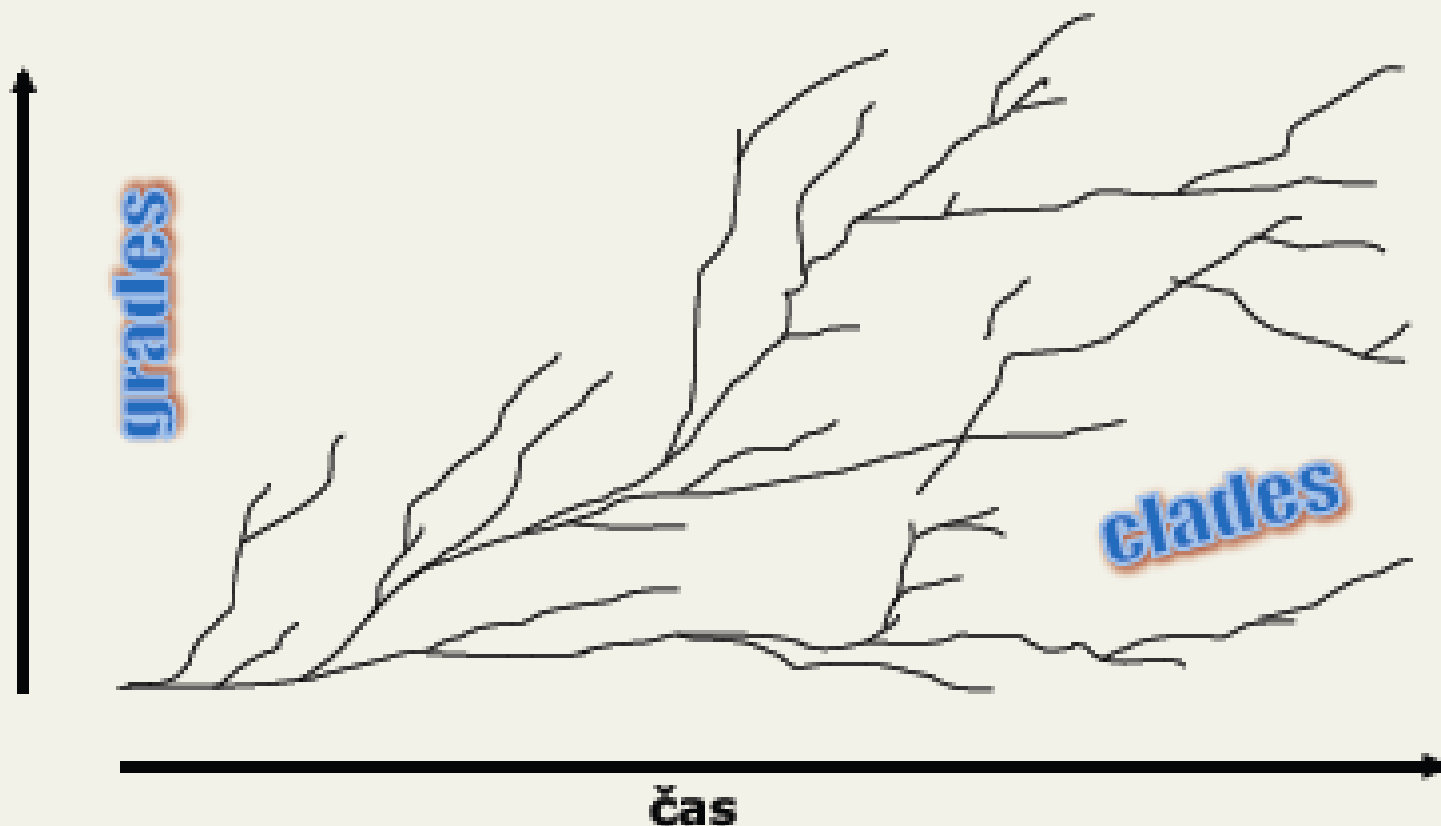


Obecný problém taxonomie a evoluční biologie:

Skutečnou příbuznost a historii taxonů neznáme a nikdy znát nebudeme!!!

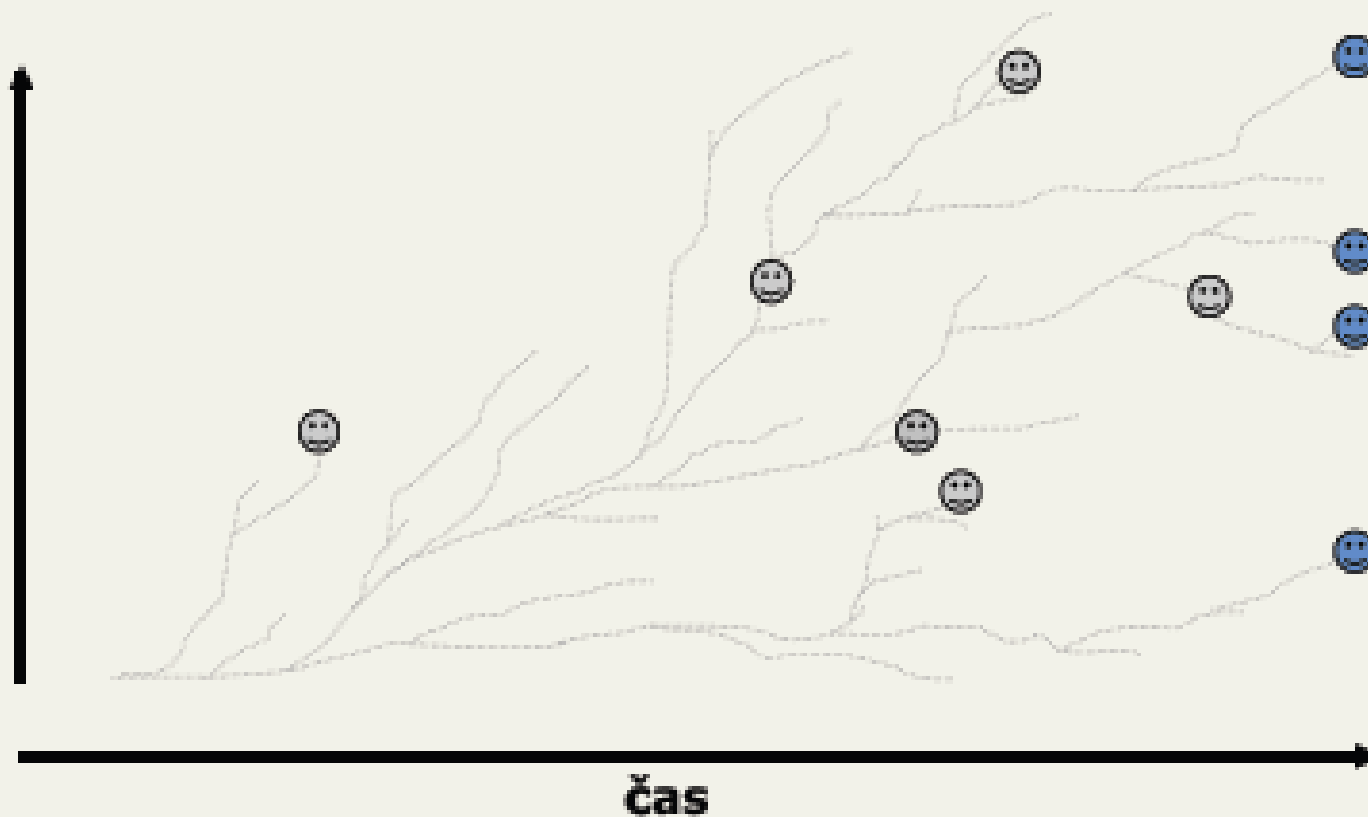
Rekonstrukce fylogeneze – doména modelů a interpretací:
Výsledný obraz velmi ovlivněn metodickými a konceptuálními předpoklady modelu

Vývojové úrovně, adaptivní zóny apod.



vs. reálně dostupné informace

**Vývojové úrovně,
adaptivní zóny apod.**



Taxonomické a klasifikační koncepce

Neodarwinismus –

Taxony pracují s kladogenezí i anagenezí

Clades a grades, jakožto předpokladem adaptivního vývoje

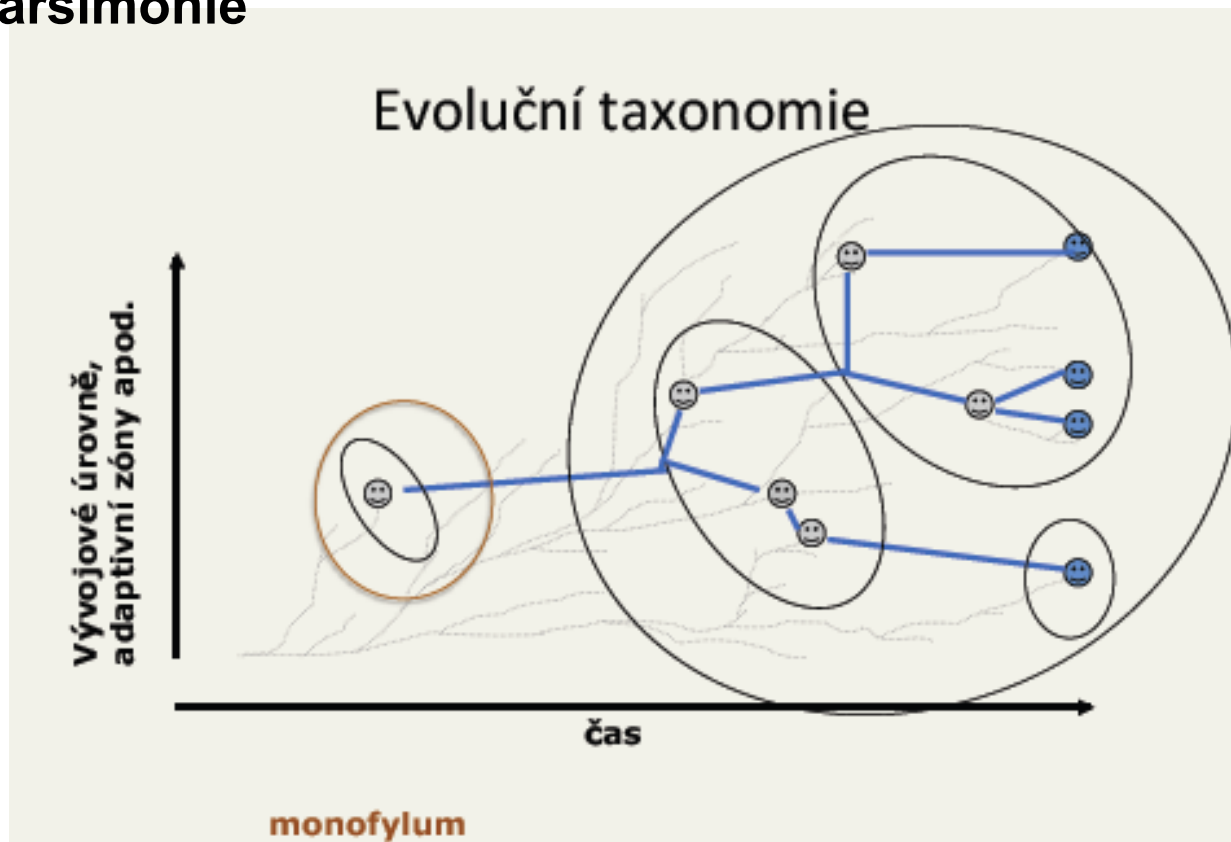
Obvykle však nejde o monofyla!!

Evoluci nelze objektivně rekonstruovat,

Lze však taxony uspořádat podle objektivně vykazatelné podobnosti

= **fenetická taxonomie** (hierarchie znakové podobnosti)

princip parsimonie



- **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
- přítomen u všech zájmových druhů, totožná funkce (stejně evoluční tlaky)
- jaderný gen pro malou ribozomální podjednotku 18S rRNA i 28S rRNA velké ribozomální podjednotky
- dobrá shoda s morfologickými závěry

Datování fylogenetických událostí

- paleontologie
- molekulární hodiny
- predikce - molekulární evoluce genu probíhá \pm konstantní rychlostí
- 2 druhy-odlišnost 10%, 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

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

Homeoboxové geny - nesou homeobox, specifickou sekvenční DNA (180 pb)

jejich podskupinou jsou HOX (homeotické) geny

Tvoří na řetězci DNA shluky a určují předozadní 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

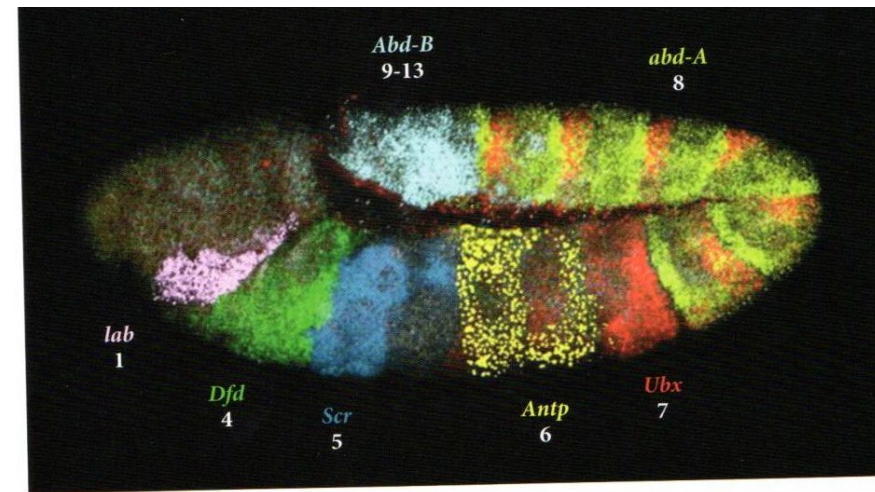
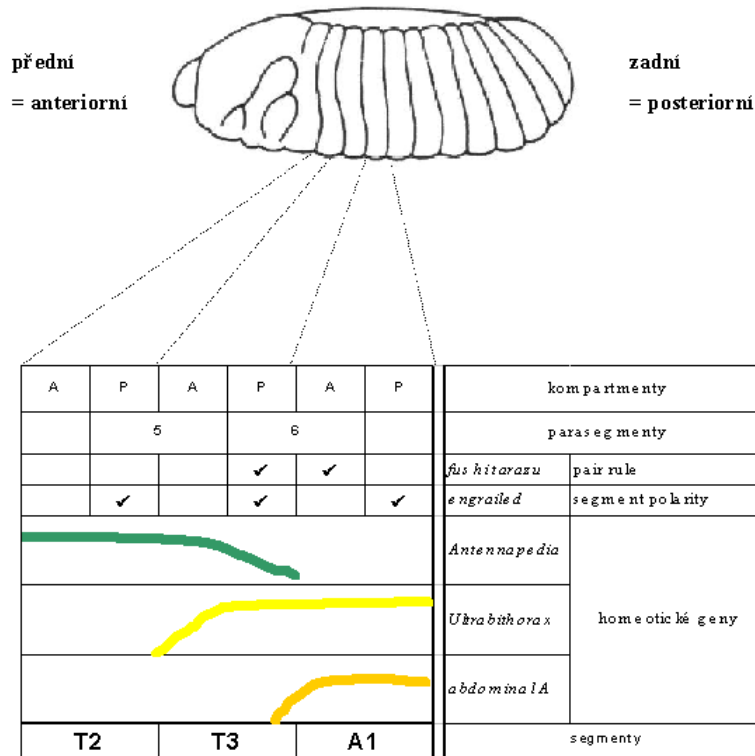
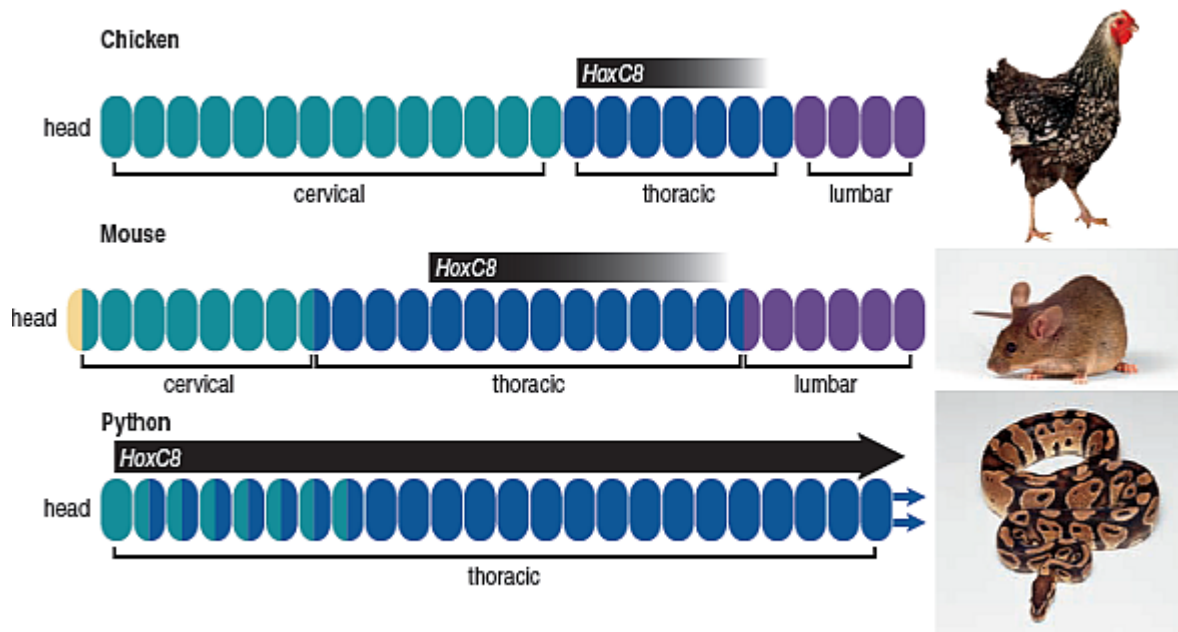
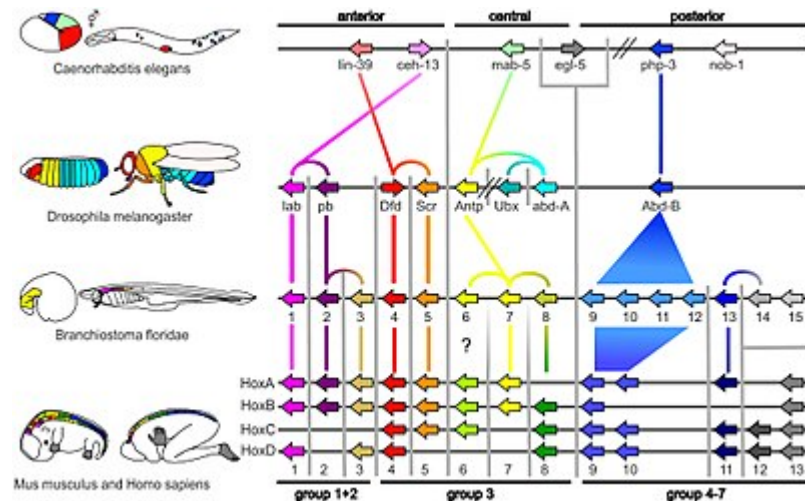


Figure 8.5 Image of gene expression patterns in a developing *Drosophila* embryo, displaying the spatial expression patterns of *Hox* gene transcripts. Anterior to left, with staining for labial (*lab*), Deformed (*Dfd*), Sex combs reduced (*Scr*), Antennapedia (*Antp*), Ultrabithorax (*Ubx*), Abdominal-A (*abd-A*), Abdominal-B (*Abd-B*). Their orthologous relationships to vertebrate *Hox* homology groups are indicated below each gene. From Lemons and McGinnis (2006).

Zootyp: myšlený archetyp či předek živočichů s dvojstrannou symetrií těla, definován identickou koexpresí Hox genů

Hox geny determinují formu, počet a evoluci opakujících se částí:
 kuře vs. had, exprese genu *Hoxc-8* v hrudních obratlích nesoucí žebra



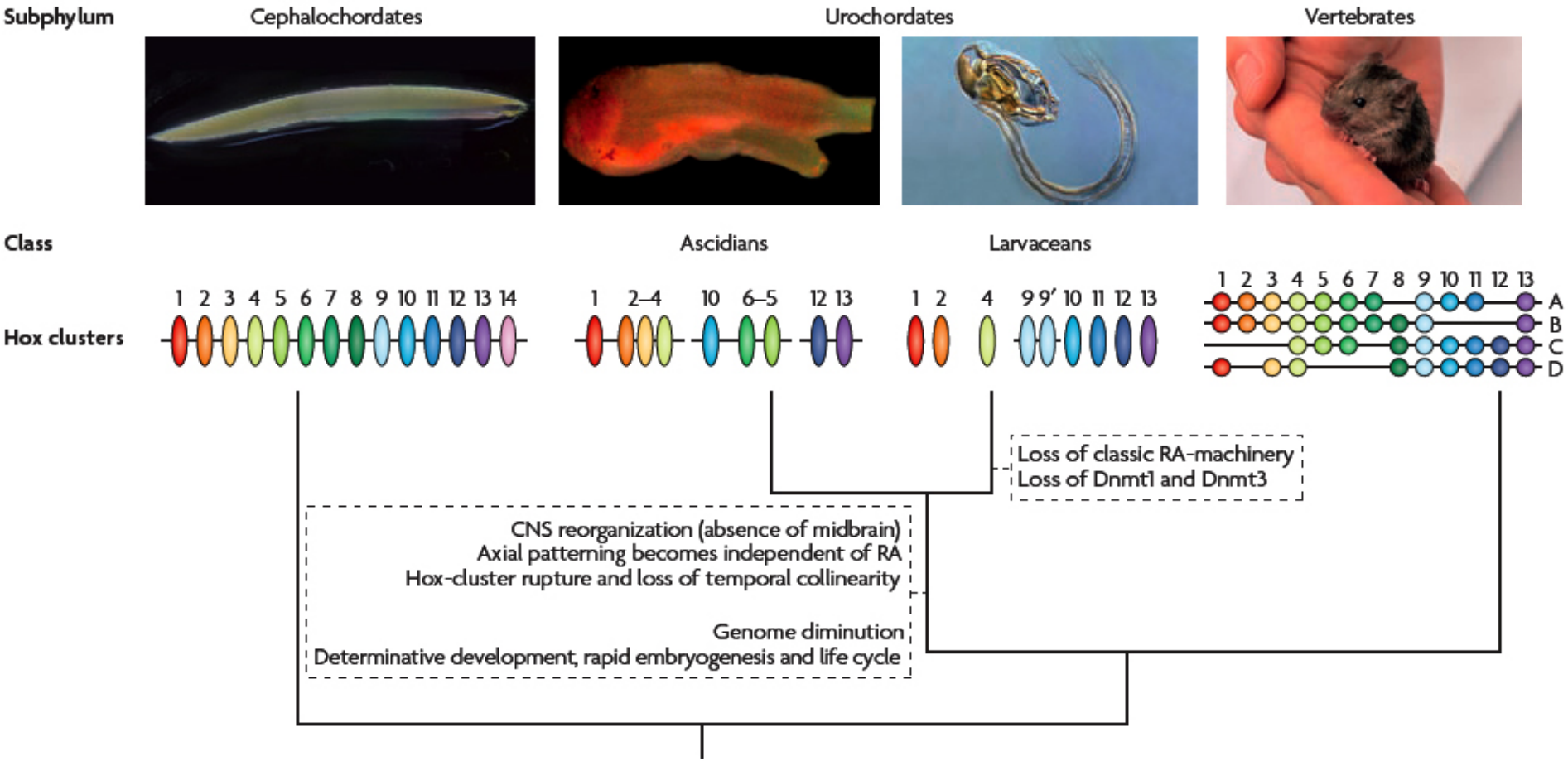
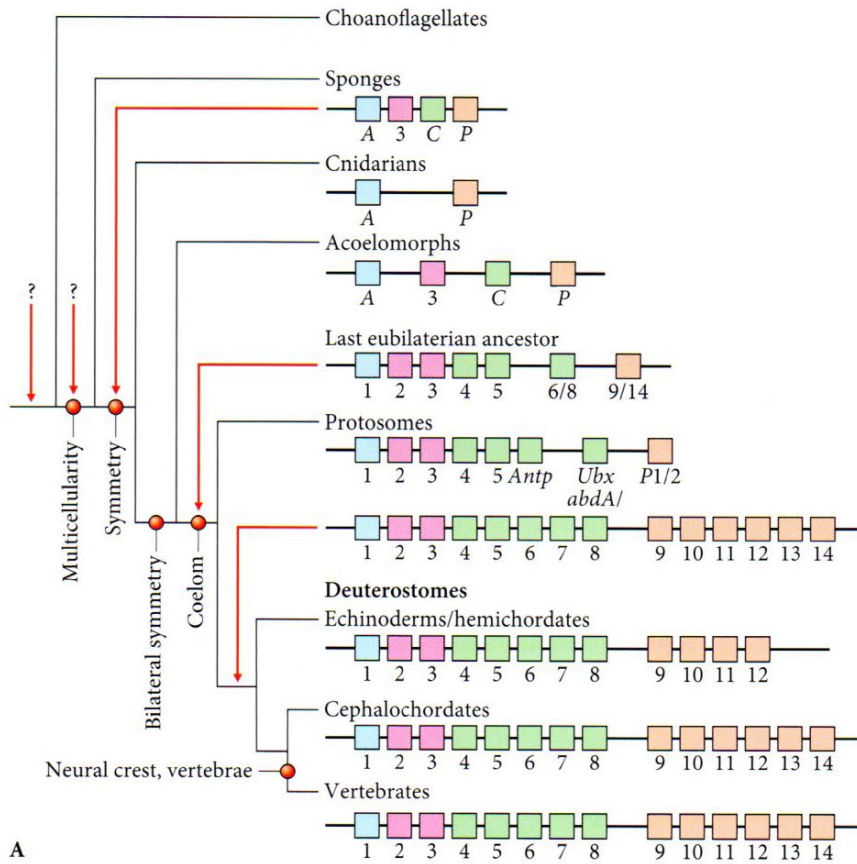
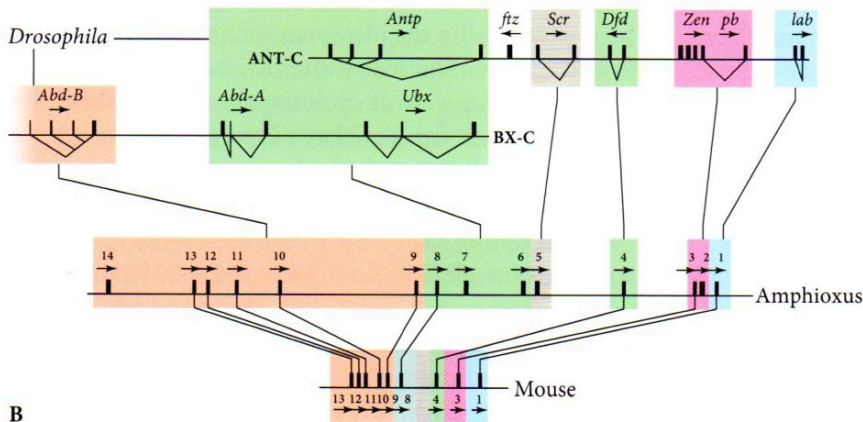


Figure 3 | Genome contraction and morphology. Stem urochordates adopted a determinative mode of development, reduced the size of their genomes, lost temporal collinearity of Hox-gene expression, broke up their Hox-gene cluster and lost the need to use retinoic acid (RA) for anteroposterior axial patterning 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.



A

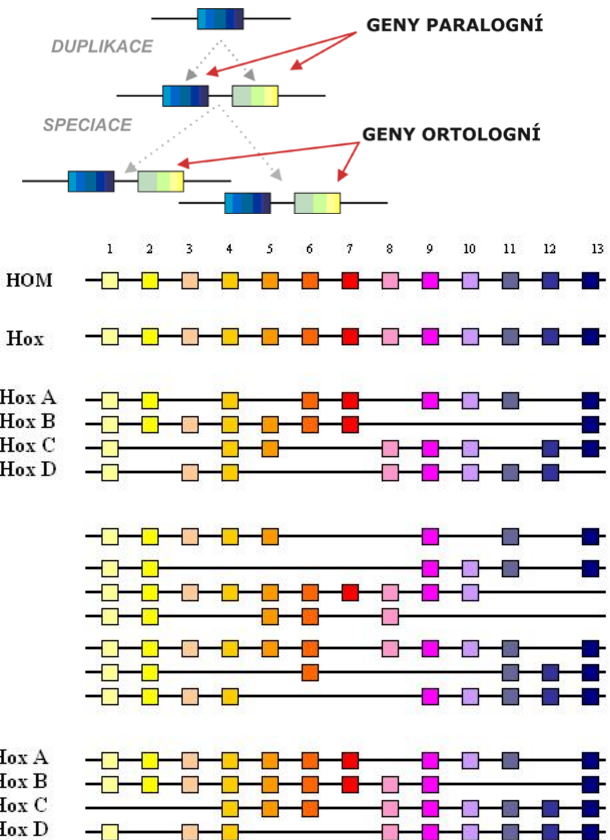


B

multiplikace shluků Hox genů (13 paralogních - duplikovaných genů)

nejčastěji 2x duplikace – tetraploidizace – 2R hypotéza - Ohno hypotéza (550,450 mil. let)

3x duplikace – 6-7 shluků (Teleostei, 400 mil)
mechanismus duplikací?



Type of *Hox* cluster

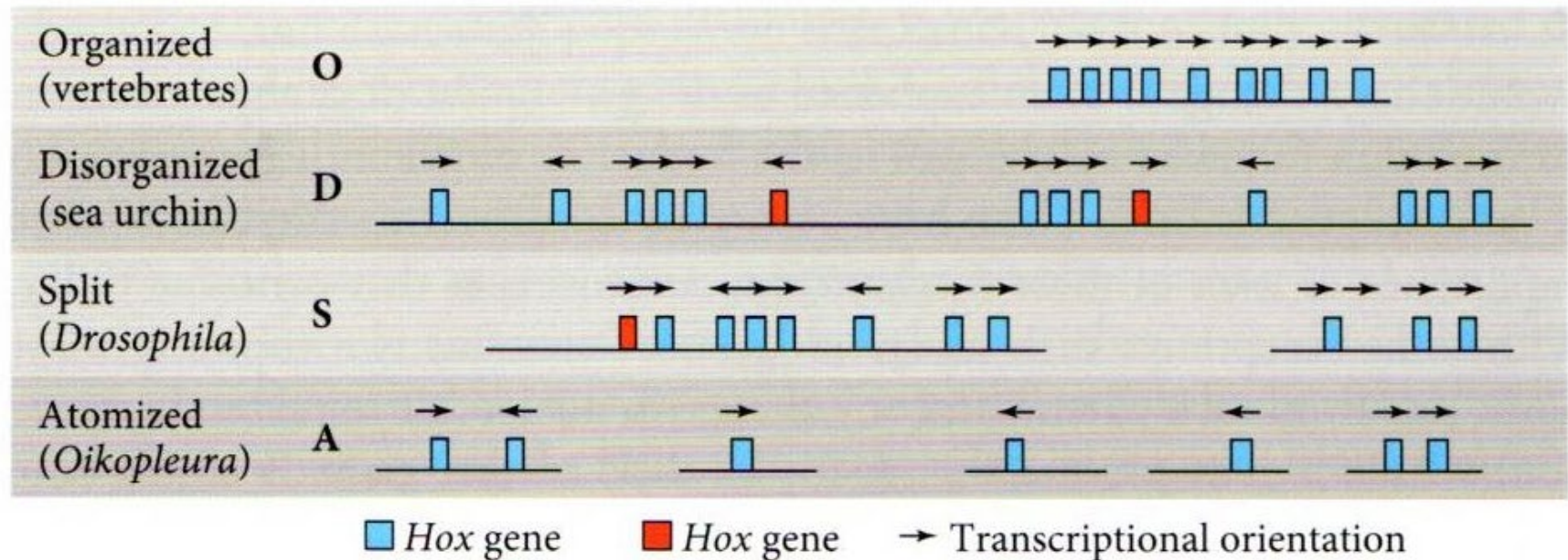
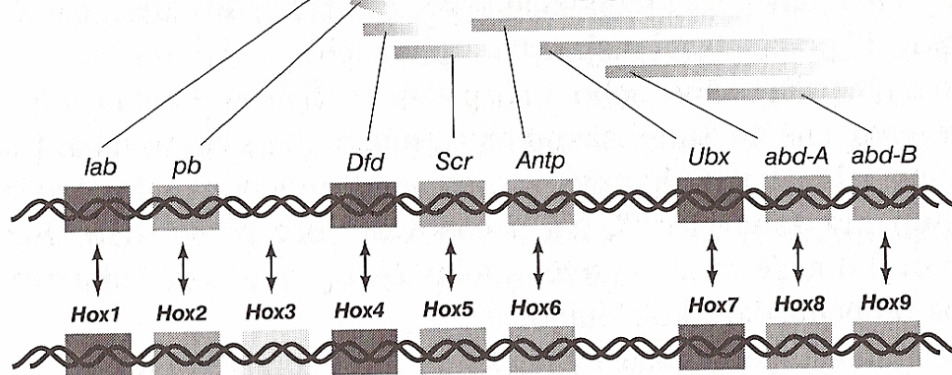
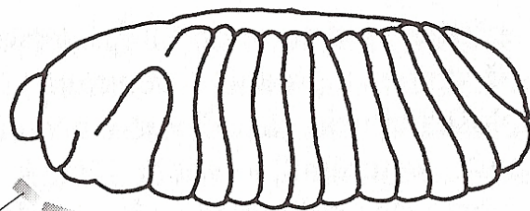
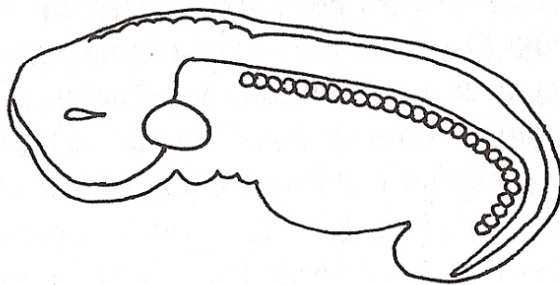


Figure 8.7 The structure of *Hox* gene complexes differs among various metazoan clades. Not all *Hox* genes are tightly clustered, and although it is not evident in this figure, the scale of the genes and the number of intervening genes differ considerably. The figure notes the structure of the genes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

embryo mouchy



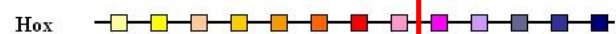
embryo myši



Drosophila

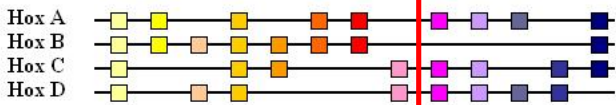


kopinátec



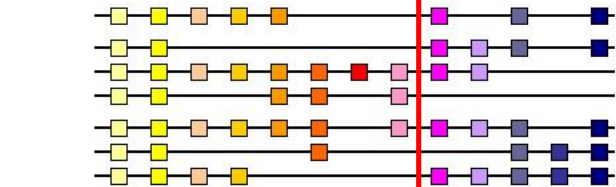
latimerie

(lalokoploutvé ryby - *Actinistia*)

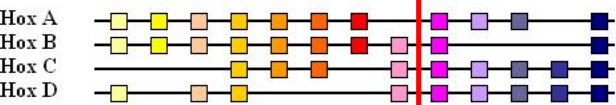


danio

(kostnaté ryby - *Teleostei*)



myš



Jednotné formování končetin = 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 (konkrétně Hox A9-13 a Hox D9-13).

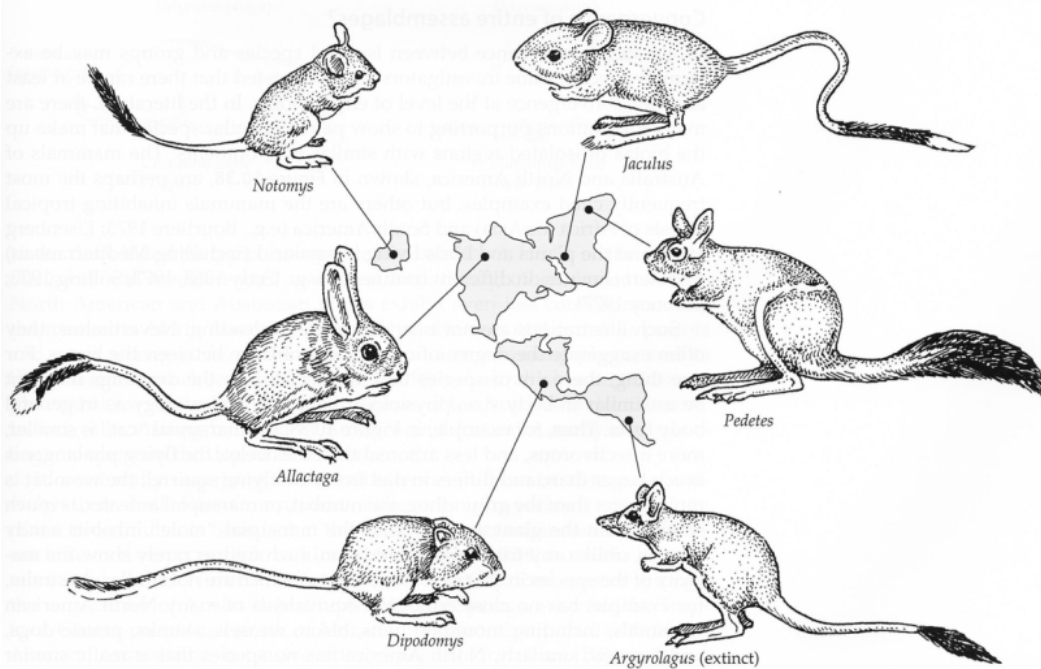
Kolinearita, geny - lokusy seřazené v pořadí v jakém se exprimují - **polyploidizace**

- základní tělesný plán – „groundplan“
- sdílení stejného znaku = sdílení části evoluce
- výhradní zájem o **homologie**
- **Homologie - podobnost zděděná od společného předka**
- odlišit homologii od analogie (homoplazie) je problém!!
konvergentní (sbíhavá) evoluce!
- Homoplazie - podobnost v nehomolog. znacích
- a) konvergence-nezávislé podobnosti vzniklé v nehomolog.
zncích, müllerovská mimeze (aposematické zbarvení vs.
mimikry)
- b) analogie-podobnosti vykonáváním stejné funkce
- princip **parsimonie** – nejúspornější řešení

Vikariance

sukulenty v jižní Arizoně (kaktusy) a na Kanárských ostrovech (pryšce)

Tarbíci, tarbíkomyš (pytlouš) a klokanomyš



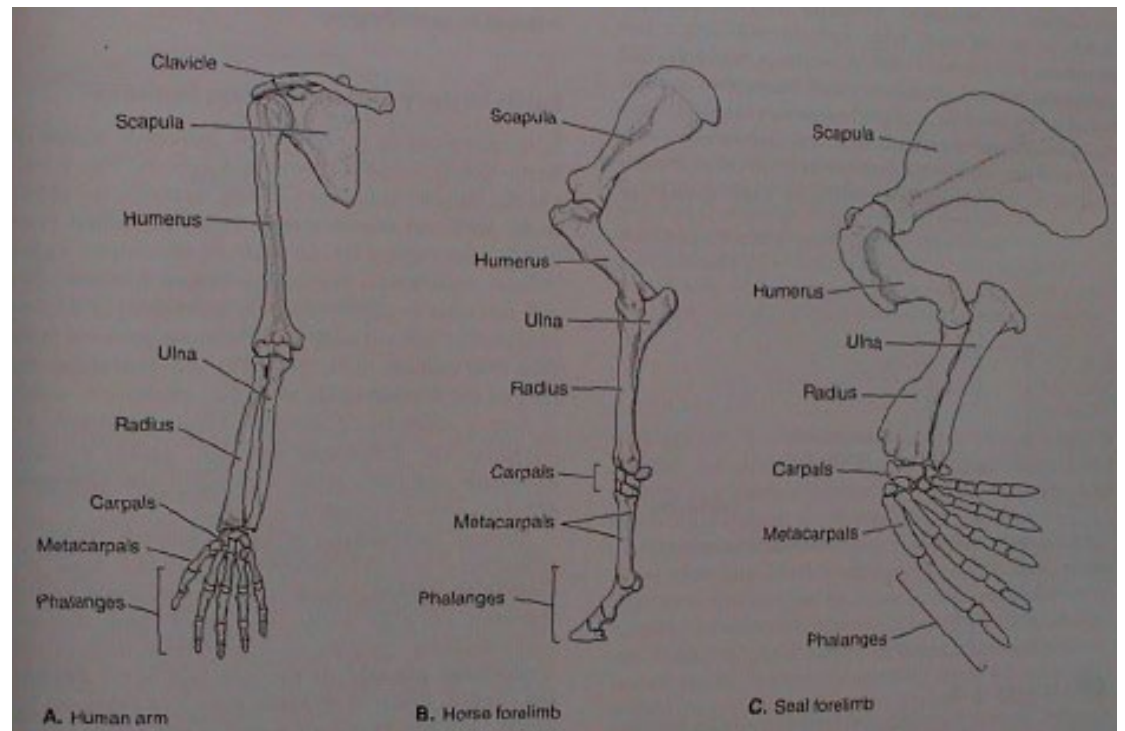
Paleognathae - běžci



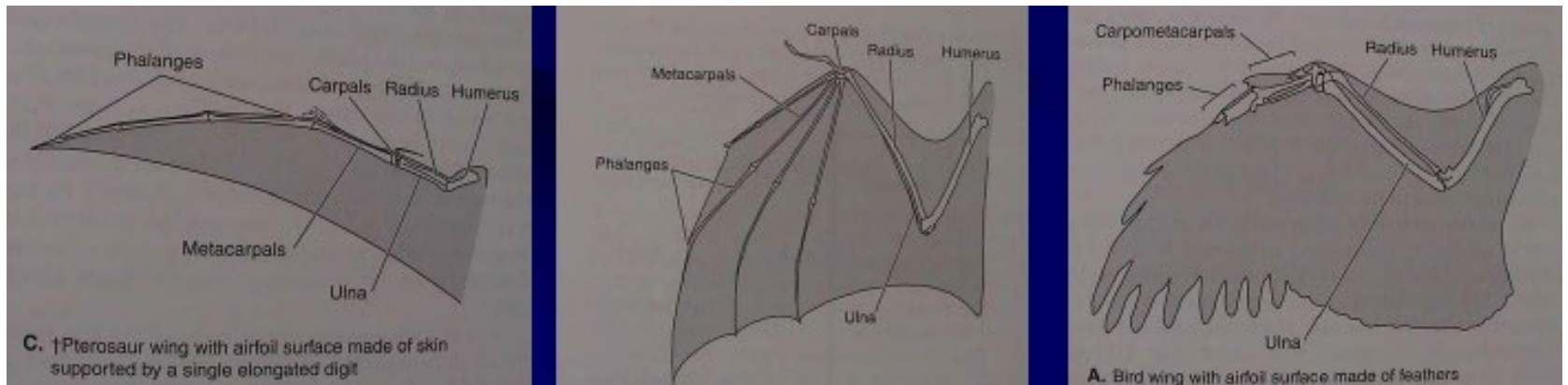
- kasuáři (Casuariiformes)
- kiviové (Apterygiformes)
- nanduové (Rheiformes)
- pštrosi (Struthioniformes)
- tinamy (Tinamiformes)

Kladistika uznává pouze homologie!!!

homologie



analogie



Homologie – podobnosti zděděné od společného předka

Pleziomorfie - dříve vzniklý stav homologického znaku, primitivnější verze u předka

Apomorfie – později vzniklý, odvozenější stav, u potomka

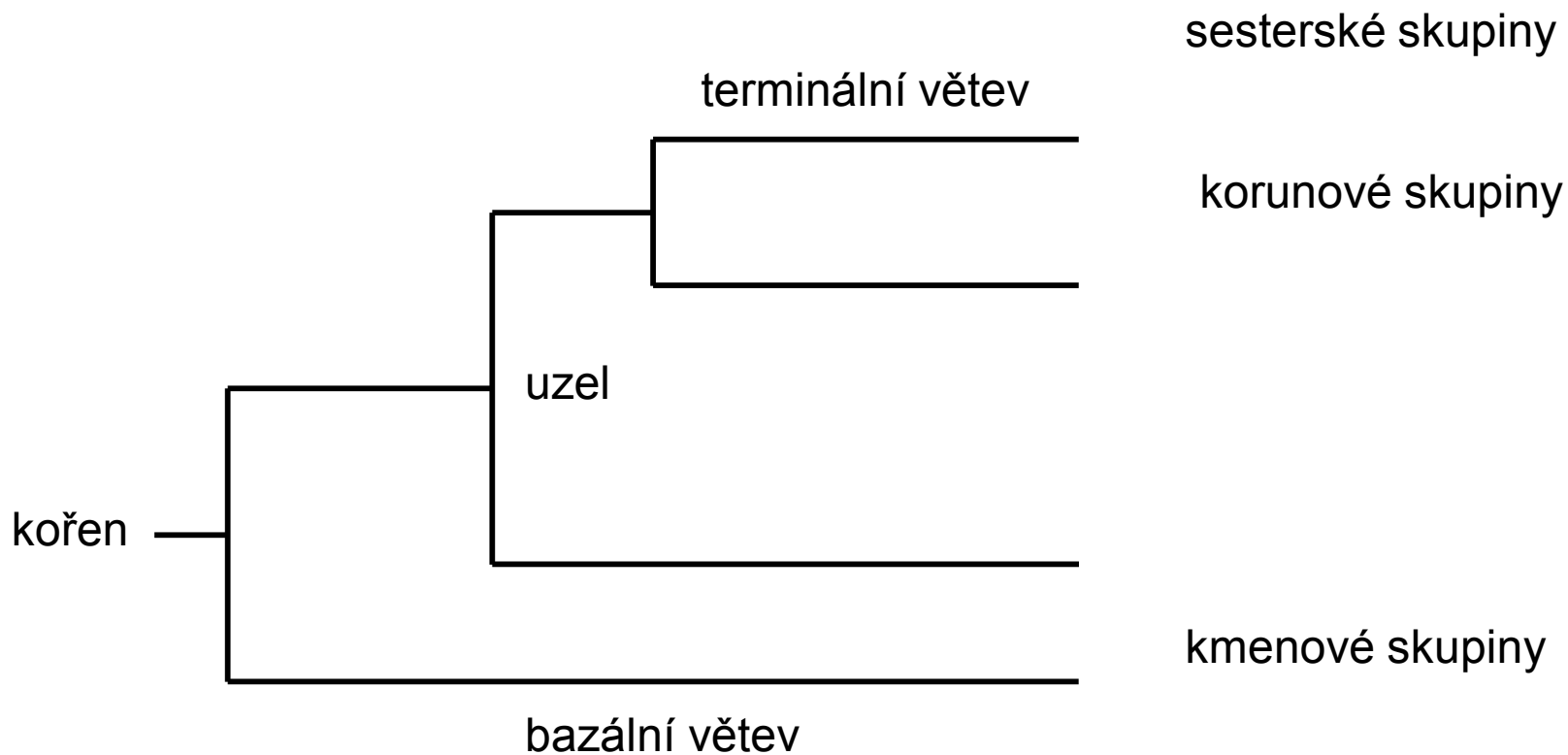
Autoapomorfie – jedinečný odvozený znak, diagnostický pro konkrétní druh

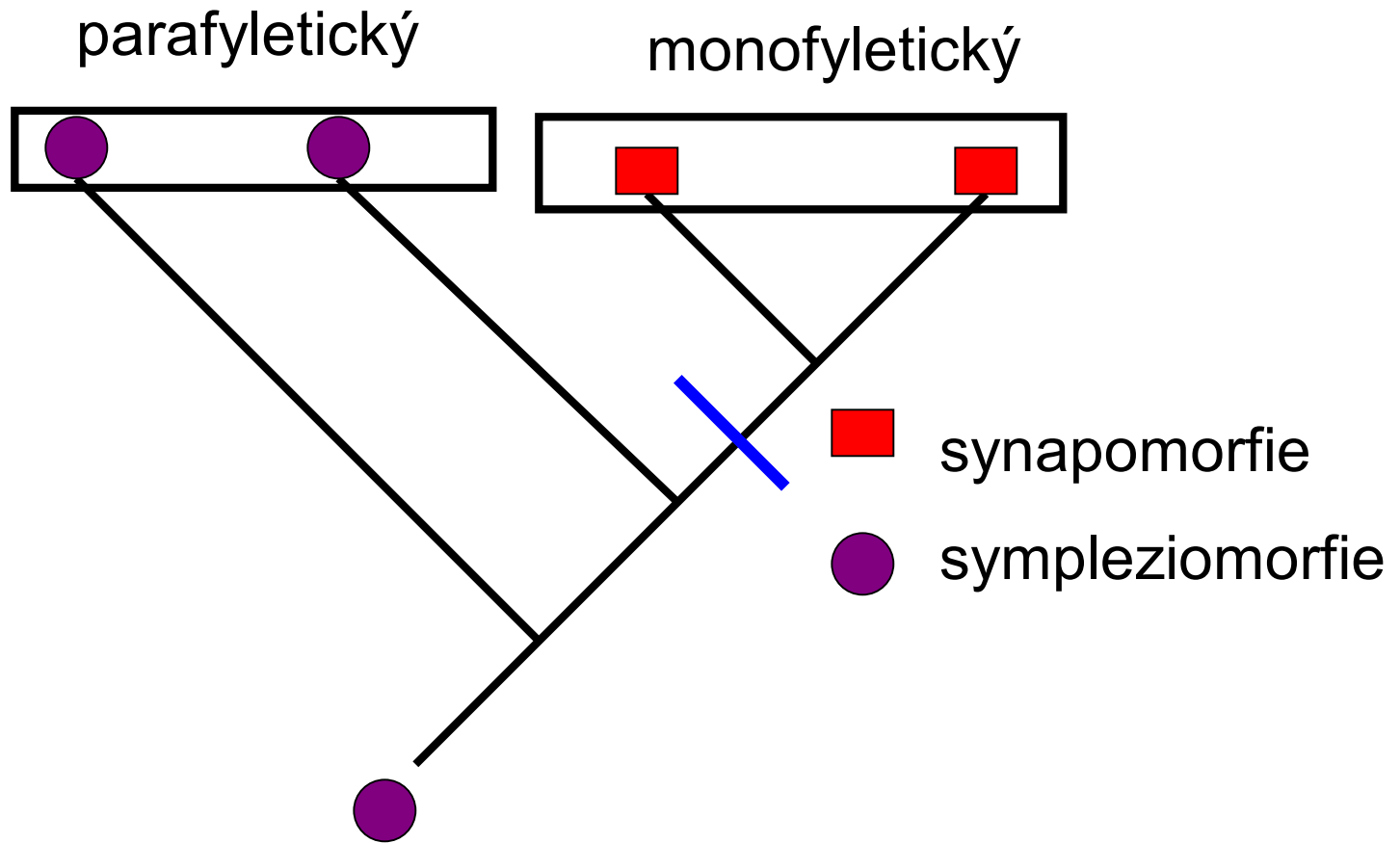
Synapomorfie – společný výskyt odvozených znaků vzniklých díky evoluční události u společného předka – monofyletický původ komplexu taxonů

Apomorfie = autapomorfie a synapomorfie

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

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





Příbuznost: sdílení unikátních odvozených znaků

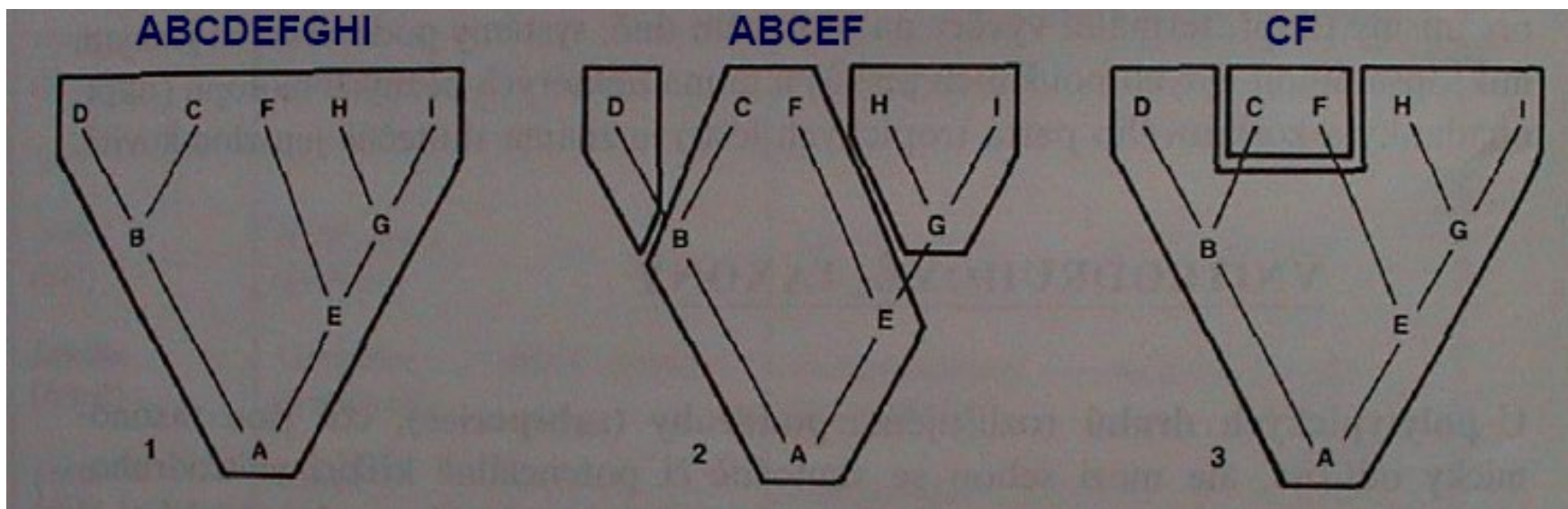
Klasifikace taxonů z evolučního kladistického hlediska

z předka A

všichni potomci

jen někteří potomci

nejednotný původ



monofyletický, holofyletický

parafyletický

polyfyletický

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



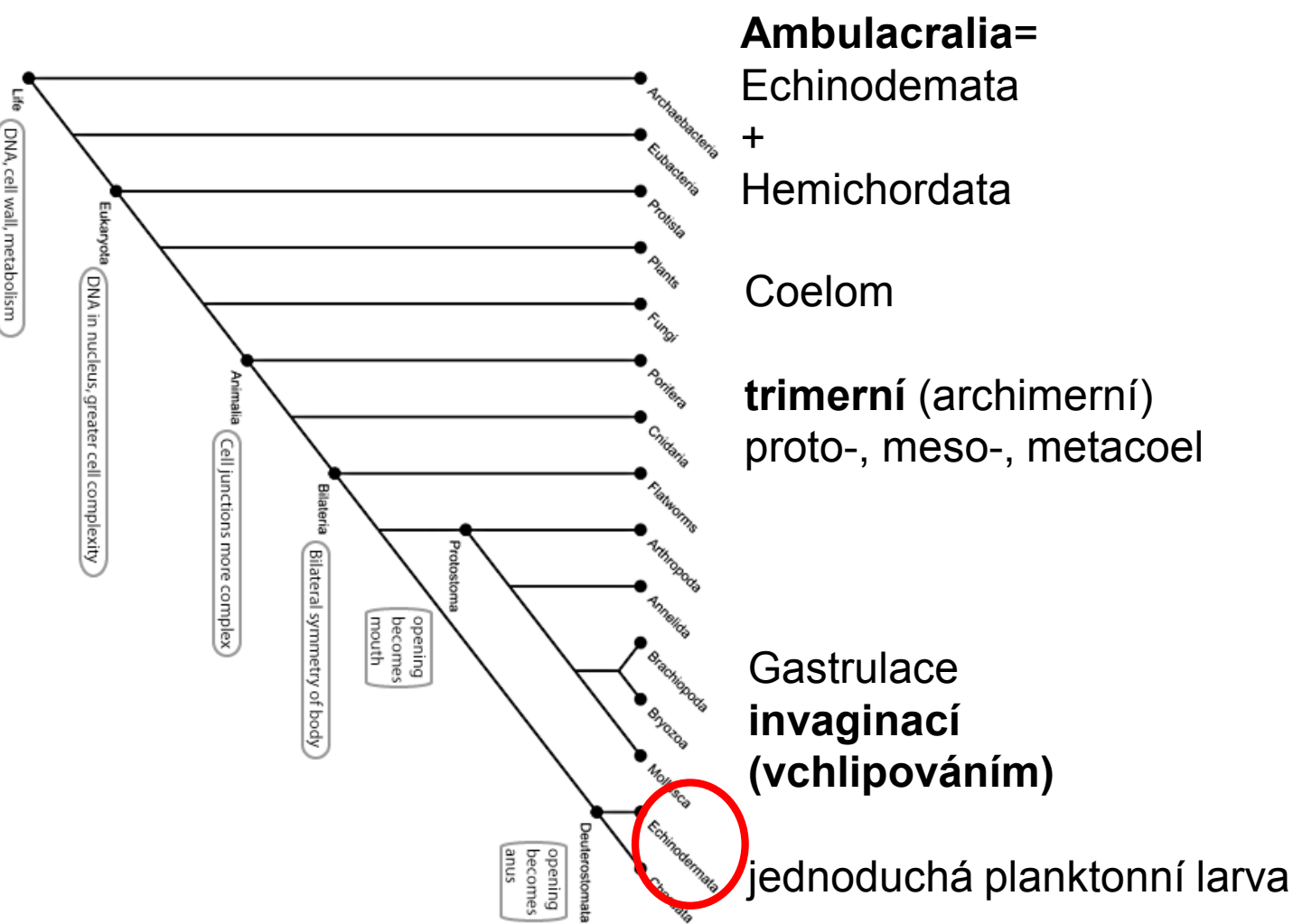
Radikální přestavby názorů na fylogenezi a systematiku strunatců na nejrůznějších úrovních taxonomové hierarchie a tedy i změny v chápání vývojové proměnlivosti a dynamiky radiace

Strunatci a jejich vymezení

- zvláštní kombinace morfologických a embryologických znaků
- restrukturalizace genomu, především duplikací HOX genů. Výsledkem je maximální disparita
- navíc **epigenetické procesy** – nelze předem definovat funkci embryonálních buněk – **indukční proces** – vzájemné ovlivňování sousedních tkání (i nepříbuzných)

notochord indukuje neurulaci

– vchlípení ektodermu – vznik nervové trubice



Chordata
 Obratlovci, kopinatci
 +
 pláštěnci

metamerní
 množství somitů,
 oddělených váček

epibolicky
(obrůstáním)

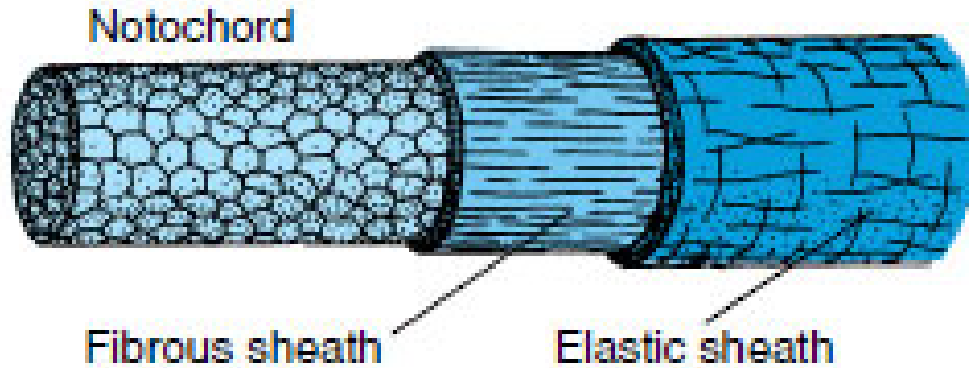
Molekulární data!!!

mtDNA - RGM – rare genomic mutations

Ambulacraria a Chordata jsou sesterské skupiny!!

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

Apomorfie Chordata



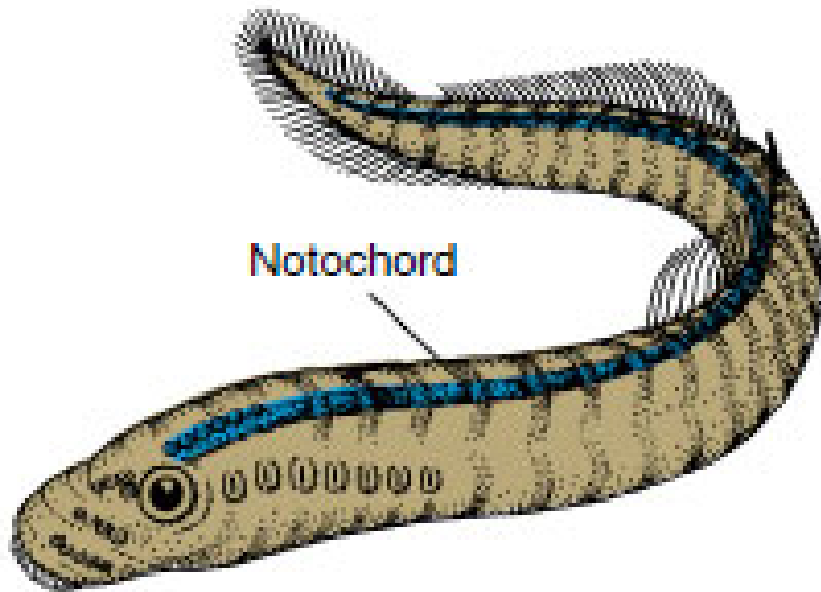
Notochord

=chorda dorsalis
=struna hřbetní

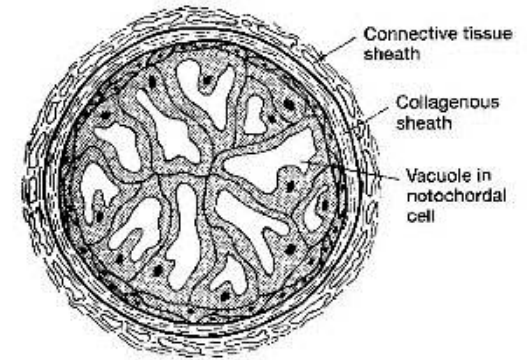
Biomechanická, organizační
a strukturní osa těla

A

U obratlovců v dospělosti
zatlačována obratli



B



(a)

Tekutina pod velkým tlakem
Opora dalším strukturám

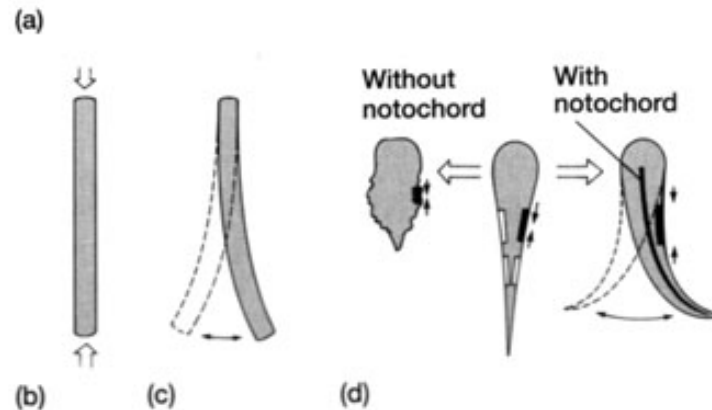
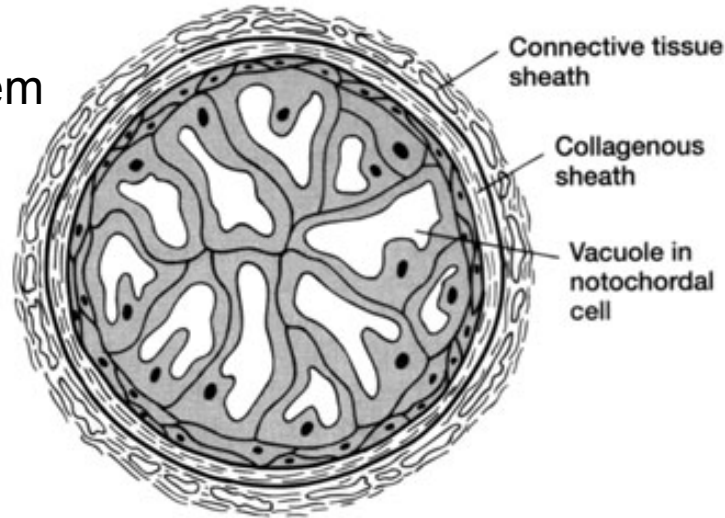
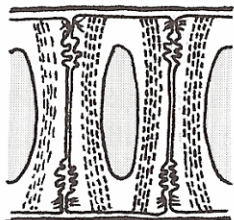


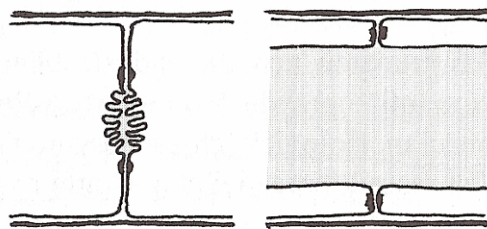
FIGURE 2.5 Notochord. (a) Cross section of the notochord of a frog tadpole. (b) The notochord lies above the body cavity and is axially incompressible; that is, it resists shortening in length. (c) The notochord is flexible laterally, however. (d) As seen from above, the consequences of muscle contraction in a body with and without a notochord. Without a notochord, lateral muscle contraction telescopes the body. A notochord prevents collapse of the body, and muscle contractions on alternating sides efficiently flex the body in swimming strokes.

notochord (NT)

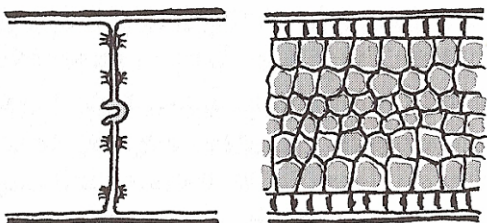
- pláštěnci, kopinatci, obratlovci – stejné umístění i základní stavba – indukce neurulace
- terčovitě buňky **jsou na sebe naskládány do sloupce a tlaky vaziva pevně stlačeny (synapomorfie strunatců)**
- **kopinatci** kolem svalová vlákna, v podstatě jde o svalové destičky
- **pláštěnci a obratlovci** – zpevnění, mezibuněčné prostory mezi svalovými disky, na kontaktu buněk NT, u **obratlovců později zanikají a notochord je tvořen buňkami s vakuolami**
- u všech strunatců podél NT plavací svaly
- nemají koncový řitní otvor, **ale svalnatý ocas**



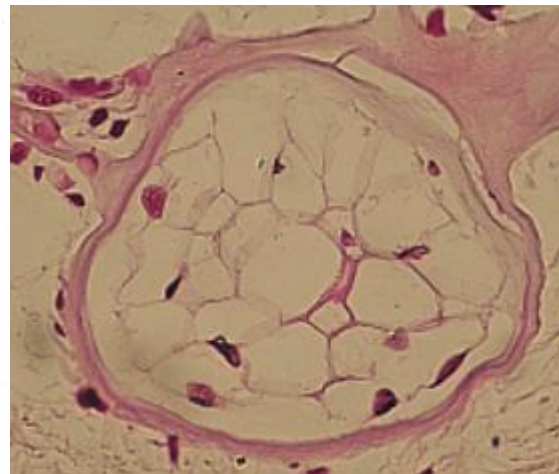
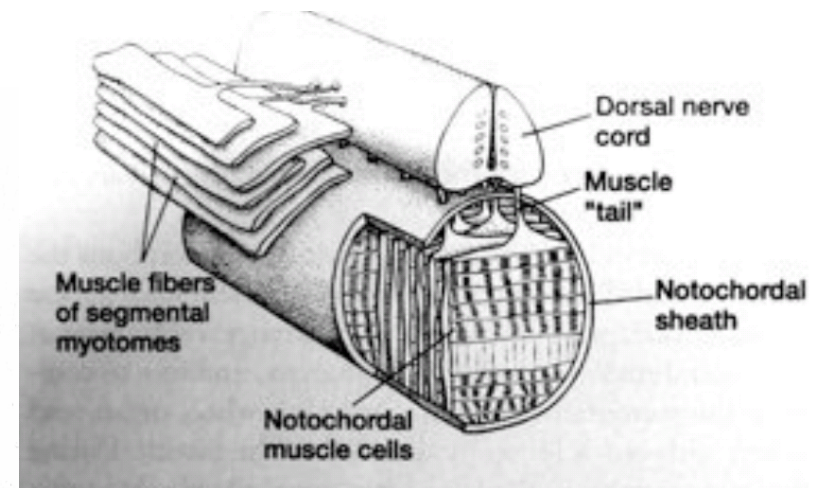
Cephalochordata



Urochordata



Craniata



**Postupný zánik
mezibuněčných prostorů
a NT tvořen buňkami s
vakuolami**

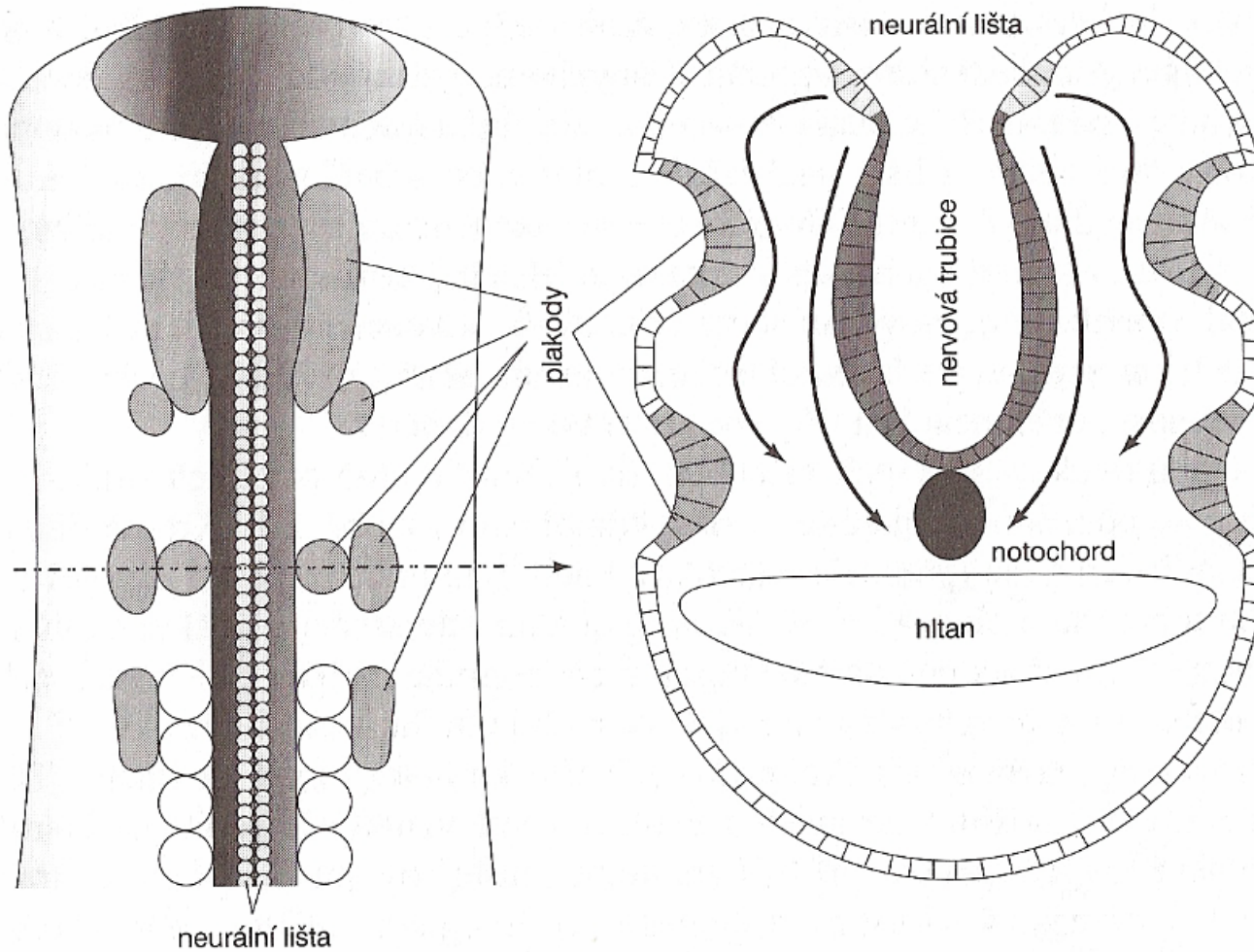
Vznik neurální lišty

hřbetní nervová trubice

neurulací, vchlípením hřbetního pruhu ektodermu

Párové plakody!

pouze u pláštěnců jen v přední části těla



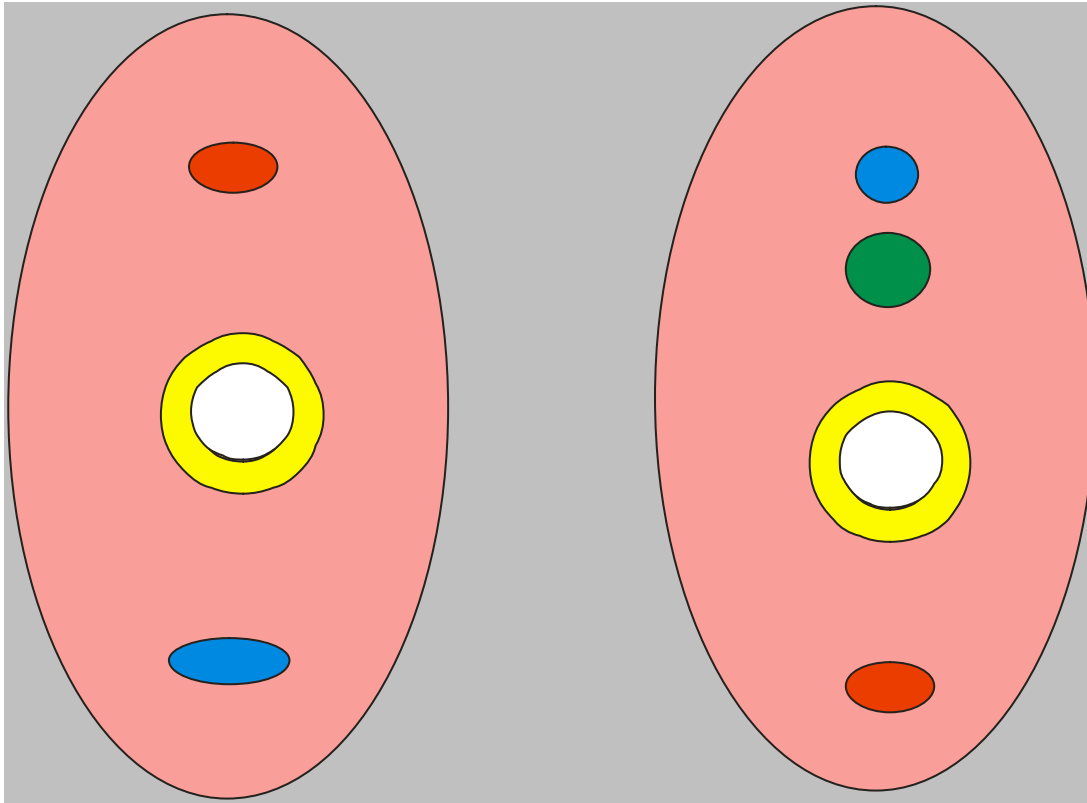
1. Uspořádání plakod a buněk neurální lišty v hlavové části embrya obratlovce (vlevo shora, nahoře na příčném průřezu).

Prvoústí versus Druhoústí

Inverze dorzoventrální organizace

Protostomia

Chordata,
Deuterostomia



hřbetní céva
trávicí trubice
nervová trubice

nervová trubice
notochord
trávicí trubice
břišní céva

Dorzoventrální inverze těla

největší novinkou strunatců (chybí u polostrunatců) je hřbetní umístění nervové trubice (jinde na břiše), centrální céva zase na břiše (jinde na hřbetě)

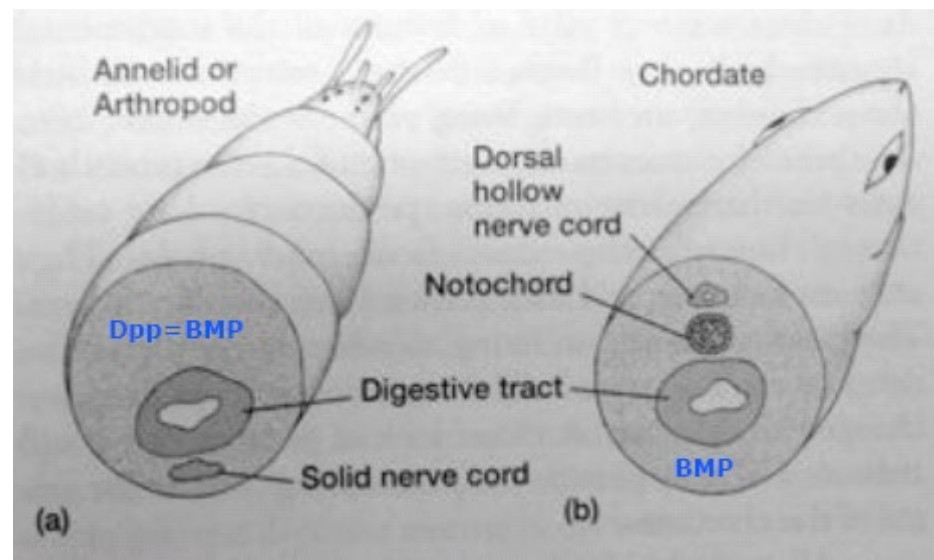
G. Saint-Hillaire – „otočený strunatec“, George Cuvier...hypotéza zamítnuta

Ale v 90. letech 20. st

i v genech!

Poziční informace

Důkazem pro inverzní hypotézu je např. exprese genu BMP (bone morphogenetic protein) v jádrech buněk – u prvoústých se uplatňuje na hřbetě, u druhoústých na břišní straně.

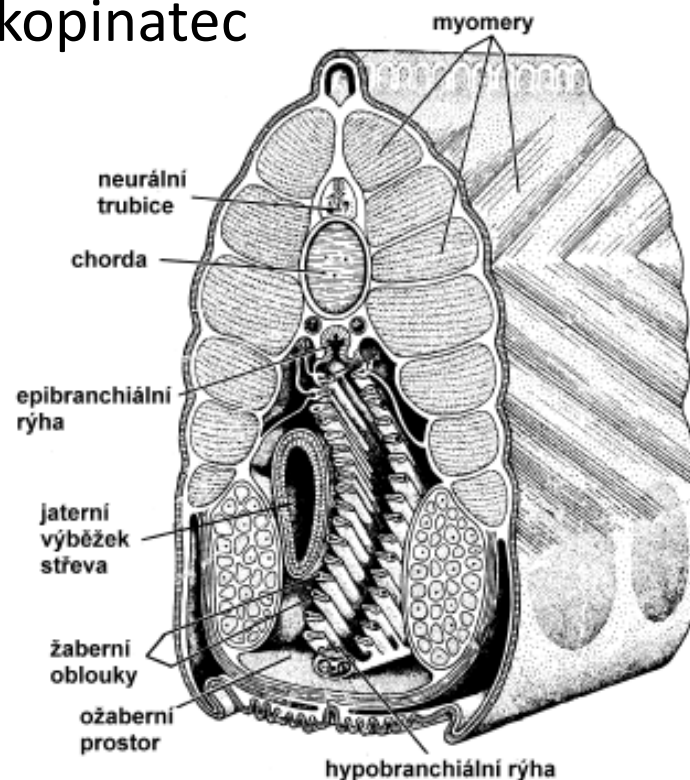


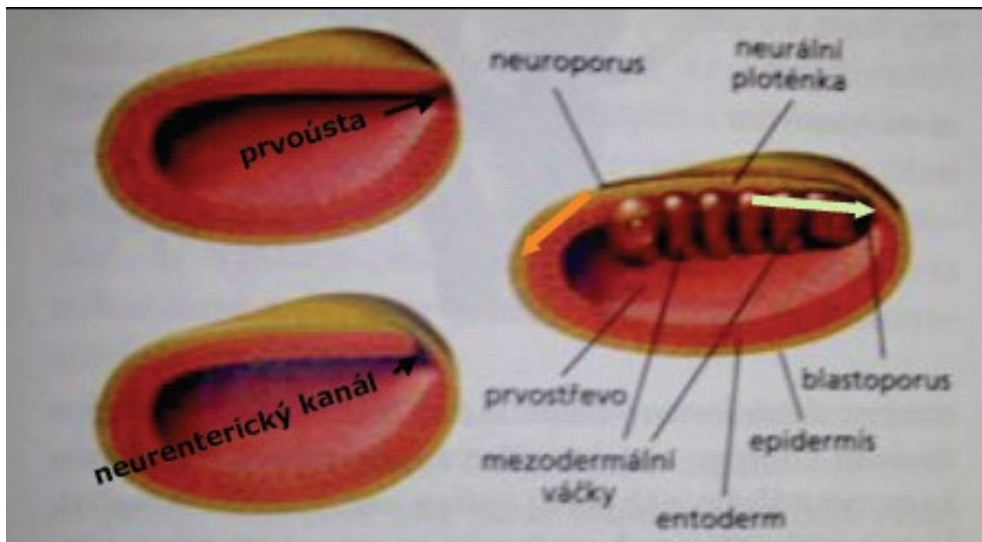
- **stavba hltanu - k transportu potravy, ale i k dýchání**
- hltan vnitřní trubice se zvláštními bočními perforacemi, do obžaberního prostoru (**PERIBRANCHIÁLNÍ PROSTOR**).
- produkce jodových hormonů (thyroxin)
- u obratlovců se postupně ztrácí funkce filtrační a rozvíjí se endokrinní (štítná žláza), peribranchiální prostor, žaberní štěrby dýchací funkce

Endostyl (hypobranchiální rýha) - žlábek, jehož stěny jsou vystlány epitelem produkujícím sliz a slepující potravni částice. Žlábek na ventrální straně hltanu vpředu, na dvě větve, které přecházejí po stranách hltanu na jeho dorzální stranu, kde se opět spojují v mediánní žlábek epibranchiální rýha).

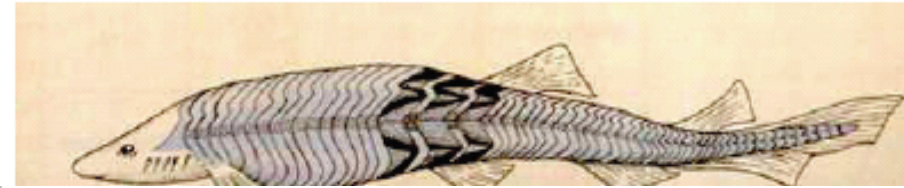
Epibranchiální rýha odvádí potravní částice do dalších oddílů trávicí trubice.

kopínatec





Metamerizace –
výchozí plán morfogeneze strunatců



Chordata – *mesoderm* ve formě oddělených váček **somitů**, enterocoelně odštěpovaných dozadu

Přes 200 buněčných typů

3D (prostorový), **roste rychlostí n^3**
Mezenchym

2D (plošný), **roste rychlostí n^2**
Epitely

1D (dlouživý), neurony, krevní buňky

Metamerizace tělní stavby
speciální typ celkové regulace
Hox geny

Fylogenetický význam ontogenetických znaků

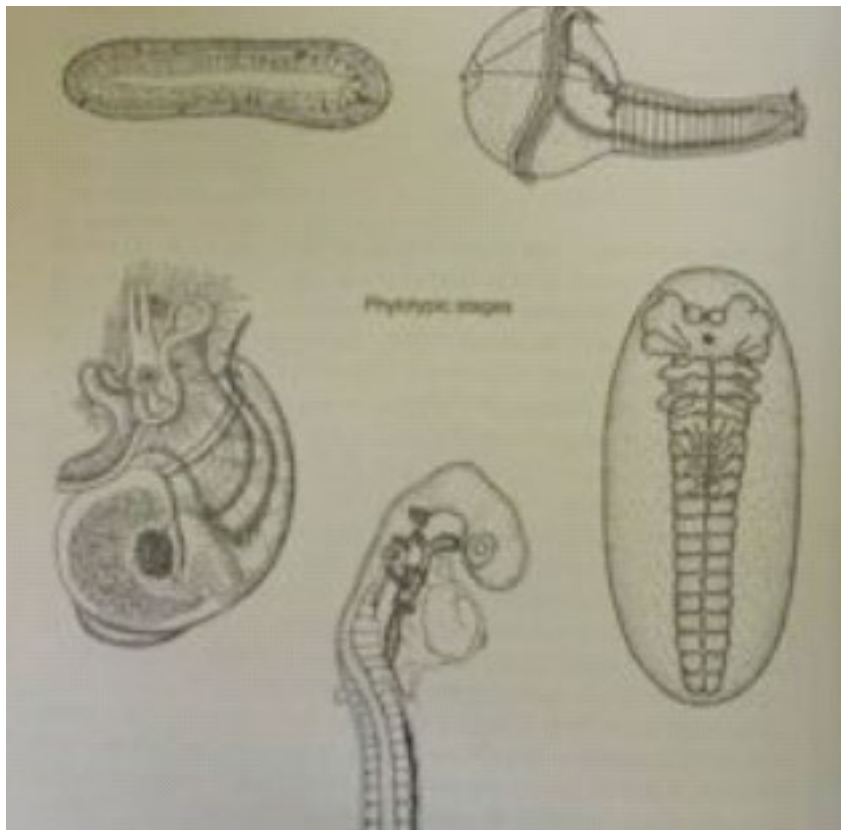
ontogenetická transformace - fixace apomorfie

von Baer, Haeckel

fylogenetický význam ontogenetických znaků

pravidlo rekapitulace (během ontogeneze)

fylotyp - faryngula – velmi konzervativní vývojové stádium
(univerzální model - blastula, gastrula, neurula, **faryngula**)



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

*planula diff.

*trochofora diff

*veliger

*zárodek hmyzu

*časná faryngula

Rekapitulace neplatí obecně, ontogenetické znaky obecně však nejdůležitější u fylogenetických vztahů alespoň u vysokých taxonů a jejich rané ontogeneze - **znak, který je v ontogenezi dříve, je původnější**

nově: EVO-DEVO sled regulačních kroků, exprese specifických morfo genů, signálních faktorů.

Shrnutí Strunatci (Chordata)

Plesiomorfní znaky:

- 3 zárodečné listy (ento, ekto, mesoderm), coelom = druhotná tělní dutina, dvoustranná souměrnost, segmentace struktur vzniklých z coelomu,
- druhotné prolomení úst na opačném konci těla, prvoústa uzavřeny – na jejich místě nově řít,
- hltan proděravělý žaberními štěrbinami – pharyngotremie
- postanální ocas (zadní část Hox komplexu – i u Hemichordata)

Apomorfní znaky:

- notochord – z endomezodermu
- trubicová nervová soustava
- canalis neurentericus (spojení žloutkového vaku a amnionu)
- 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

Historický vývoj strunatců

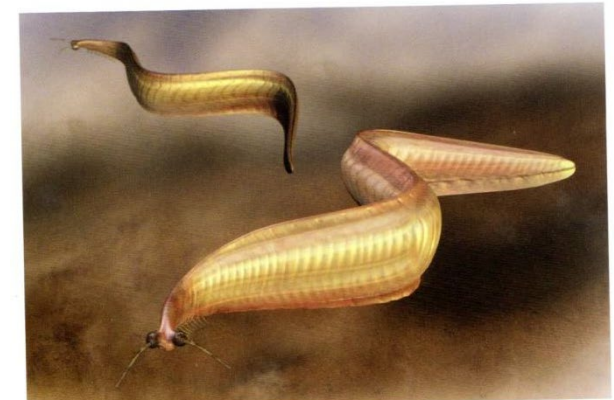
kambrijská exploze, éra fanerozoika
kompletně nové stavební plány, kambrium
spíše adaptivní radiace než prvopočátek
Bürgesské břidlice, Chengjiang (Jün-nan)
530-520 mil.let

- ***Pikaia gracilens***
 - 4 cm, pohyb při mořském dně, příbuznost s kopinatci
 - střední kambrium (570 mil. let)
 - Bürgesské břidlice v Britské Kolumbii (Kanada)
- ***Cathaymyrus diadexus*** - jako kopinavec
 - 2,2 cm, pohyb při mořském dně, příbuznost s kopinatci
 - spodní kambrium (580 mil. let)
 - Chengjiang (Čína)

- vršenky - střední kambrium (570 mil. let), USA
- obratlovci - ***Myllokungmingia*, *Haikouichthis*, *Zhongjianichthis***
- **chorda s těly obratlů, hlava s párovými smyslovými orgány**



A



B

Figure 6.17 *Pikaia*, a cephalochordate from the Burgess Shale. (A) Photo of USNM 57628. Notice the chevron-shaped muscle blocks and faint notochord just above the chevron's V. (B) Reconstruction. Photograph by J. B. Caron, courtesy of the Smithsonian Institution. Reconstruction by Quade Paul.

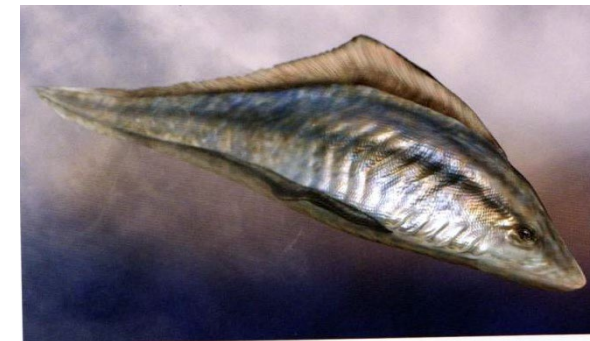
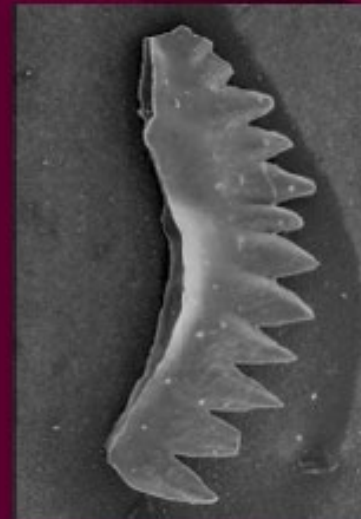
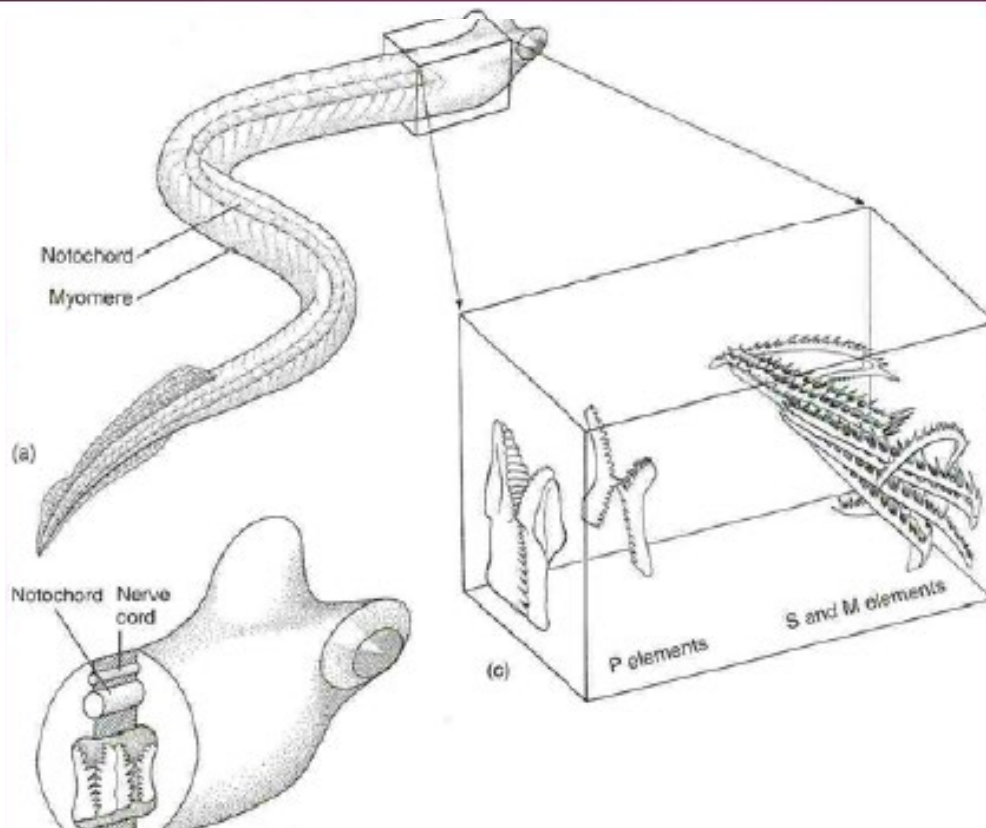
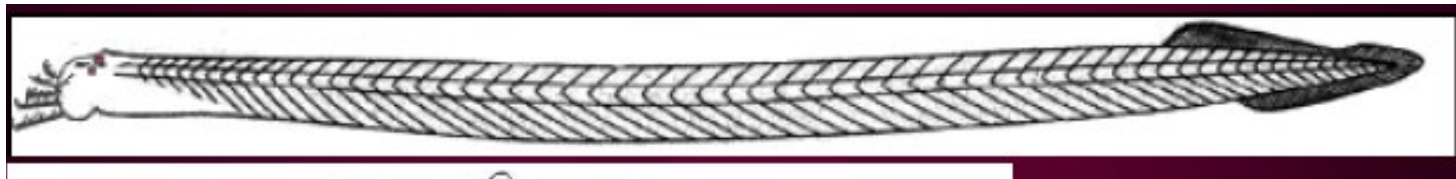


Figure 6.19 *Myllokungmingia*, a probable agnathan vertebrate from Haikou, Yunnan, China. Reconstruction by Quade Paul.

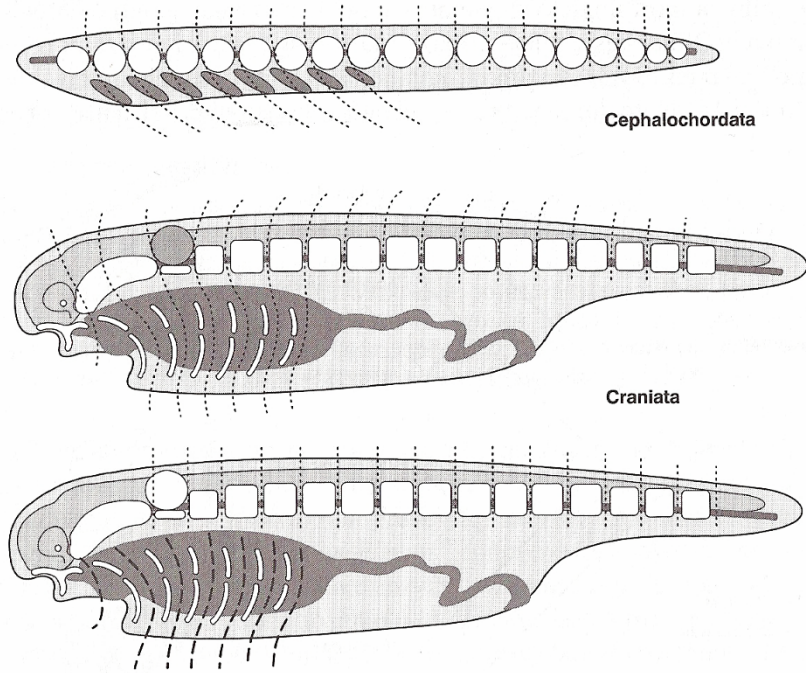
Konodonti - fosilní chronometr, příbuzní se sliznatkami nebo mihulemi, a nebo primitivní čelistnatci(?) – draví, ústní aparát se **zoubky z dentinu a skloviny**, chorda, kost, myomery, velké oči, encefalizace, makrofágní predátoři, prvohory

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

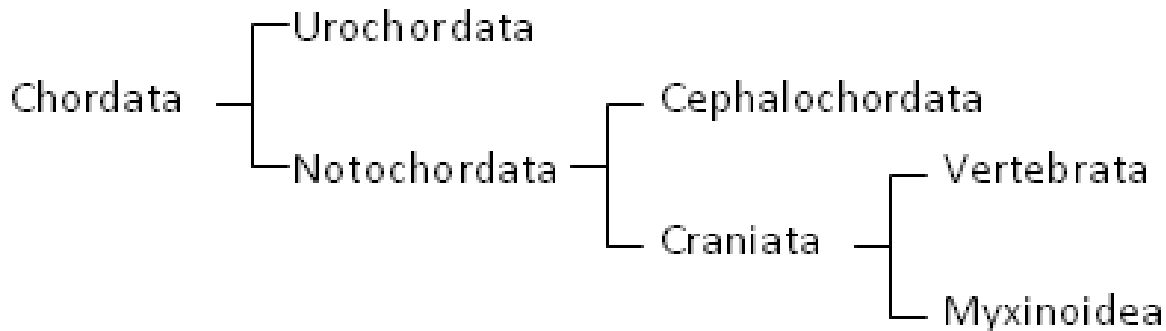


vztahy Cephalochordata, Urochordata, Vertebrata

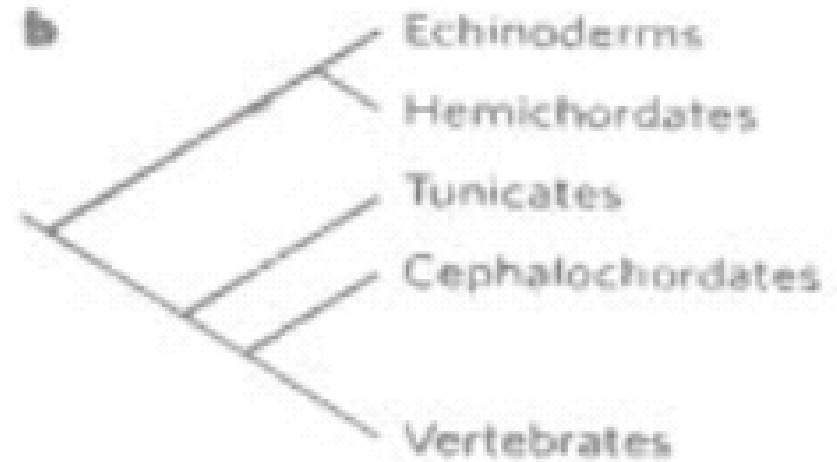
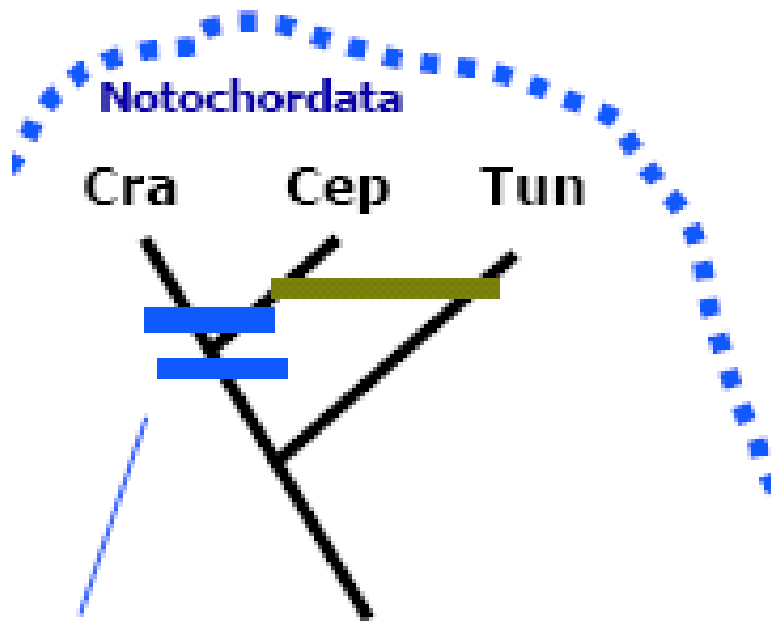
- kopinatci a obratlovci – dříve jako **Notochordata** (Euchordata)
- podle **tělní segmentace** – metamery, somity
- segmentovaná svalovina trupu a uzavřená cévní soustava
- pláštěnci ztratili mnoho Hox genů, zbytek roztroušen – vysoce odvozená a druhotně zjednodušená skupina!
- **Ale!?**
- kopinatec – 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 neurohipofýza)

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**

Expresí genů neurální lišty v plášti

Ciona (chromocyty, melanocyty)

Mozkový ganglion, CNS, oko, statocysta

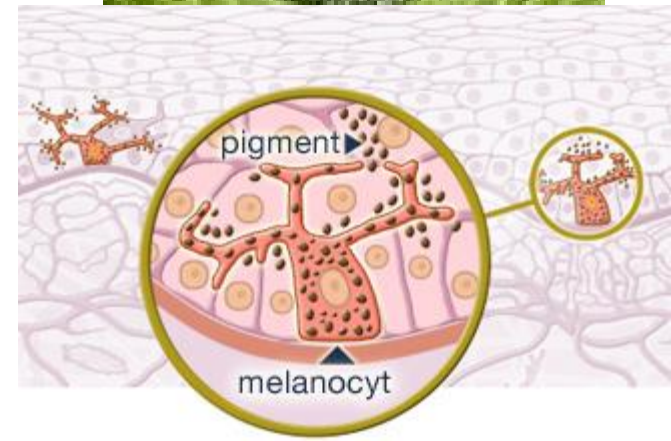
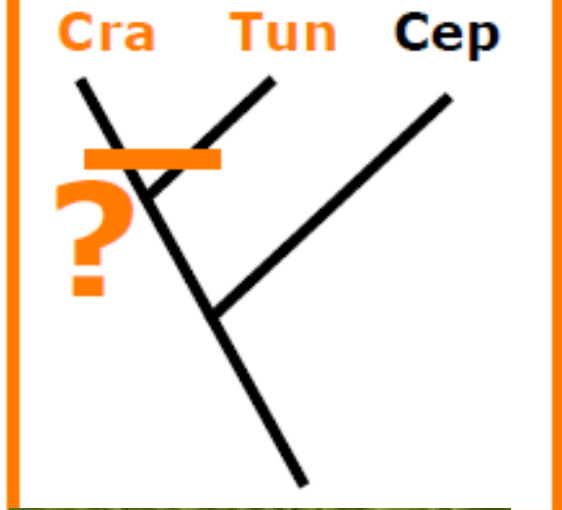
1 a 3 ektodermální smyslové plakody

(koexpresí genů *Eya*, *Pax*, *Dach*, *COE*)
podobně jako u embrya *Craniata*, kde aktivují optickou a otickou část mozku

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

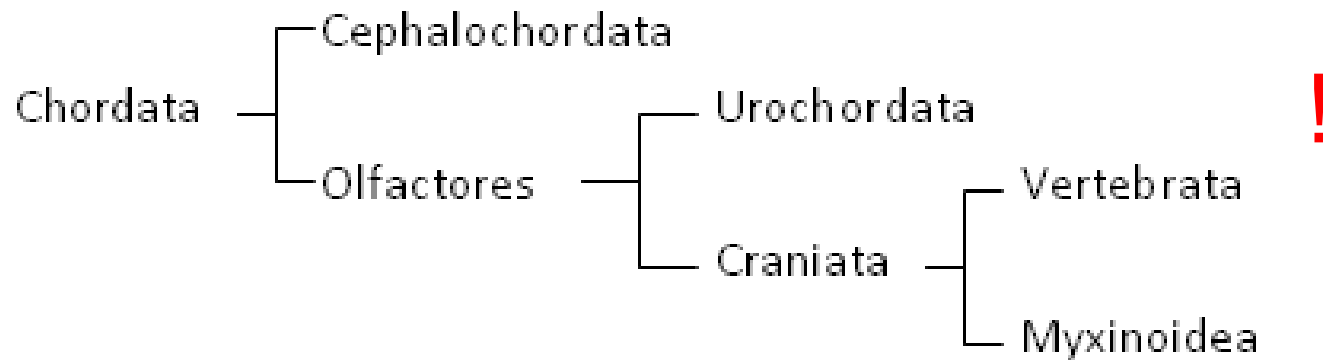
Cupulární orgán, neuromasty

(podobnost inervace mezi *Pleurogona* a *Craniata*)



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

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



- **OLFACTORES**
- blízká příbuznost pláštěnců a obratlovců

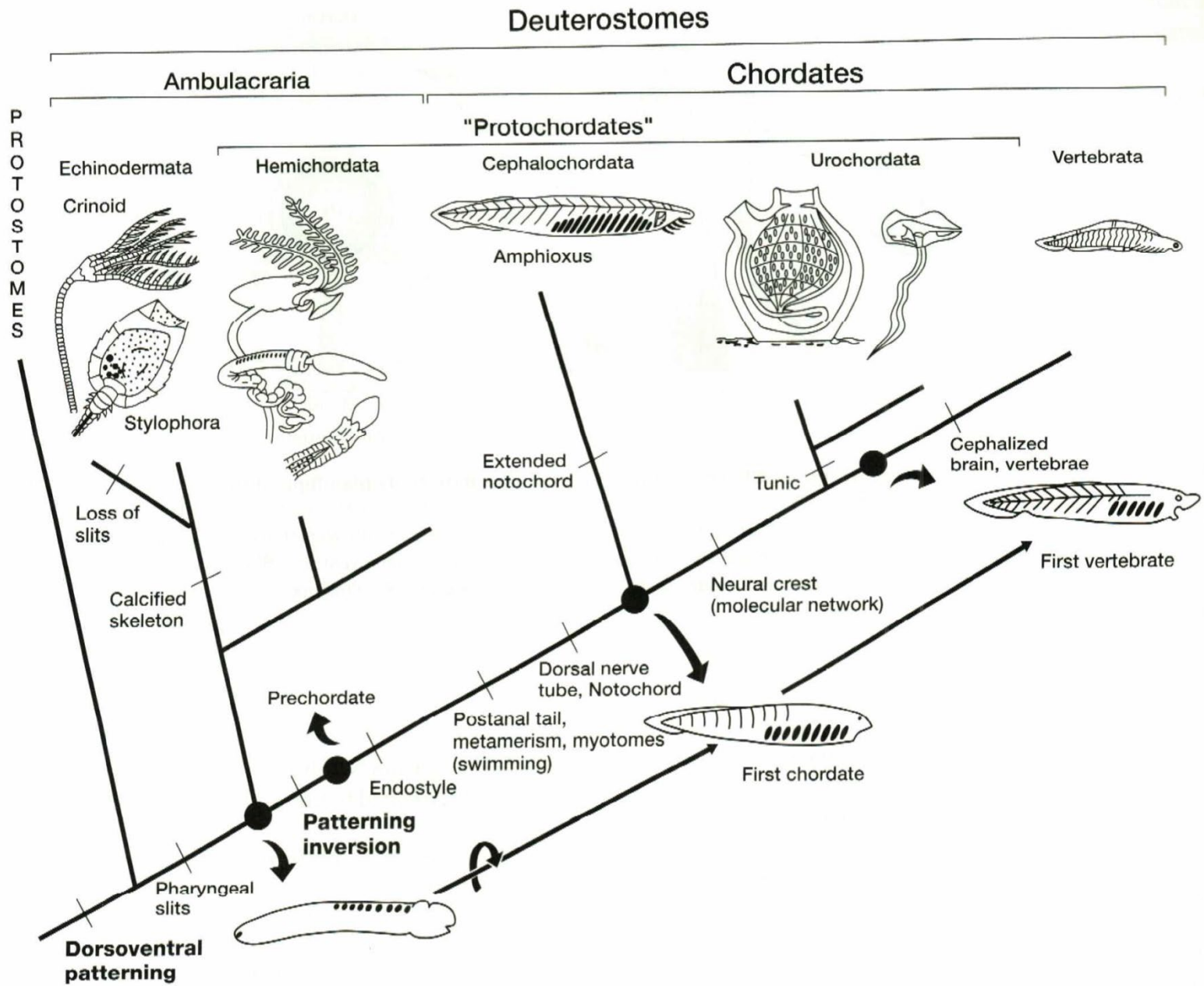
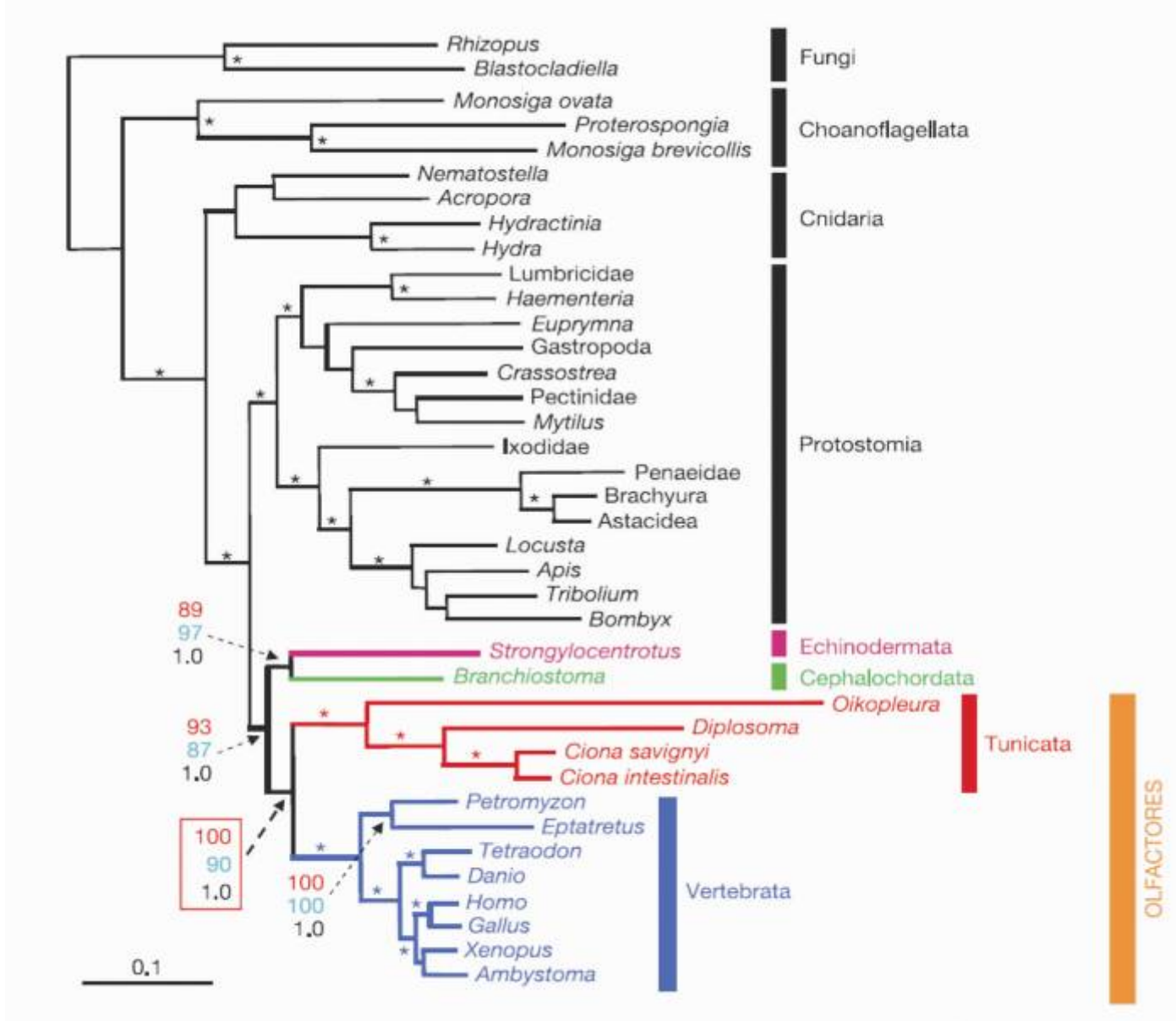


FIGURE 2.33 Phylogenetic relationships within the deuterostomes. Note that between the Ambulacraria (Echinodermata + Hemichordata) and Cephalochordata a body inversion occurs, reversing the dorsoventral axis. Other major changes in character states are shown along the way.

Genealogické vztahy strunatců



(podle Delsuc a kol. 2006)

Cephalochordata

(Acrania)

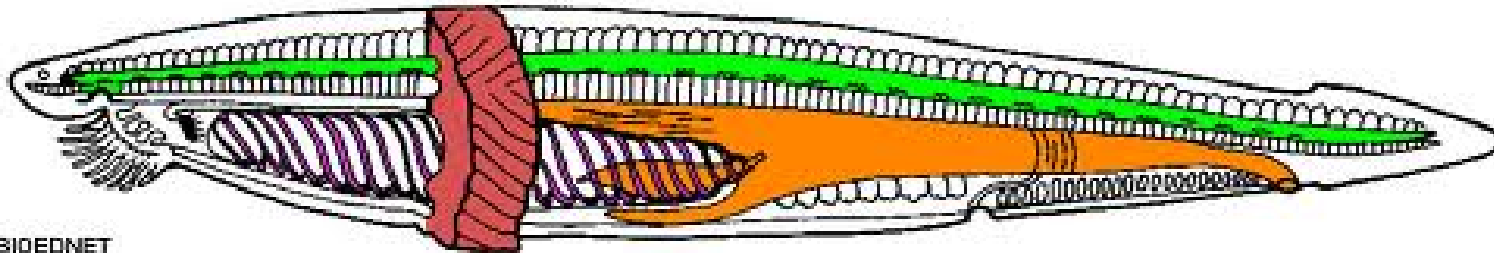
Kopinatci

- charakteristické znaky
- stavba těla
- ontogenetický vývoj

Cephalochordata (Acrania)

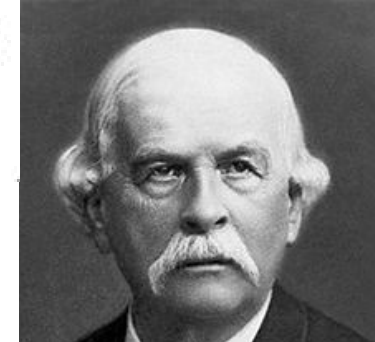
kopinatec: Amphioxus = Branchiostoma

jeden z nejdůležitějších modelů srovnávací morfologie
3000 studií, předobraz obratlovců (Mečnikov, Kolliker)

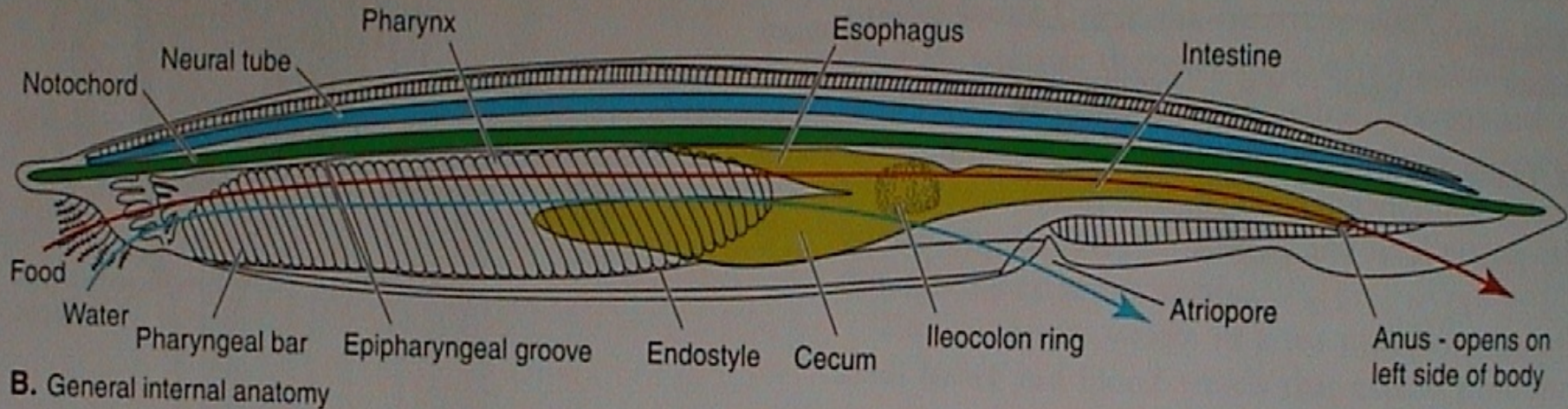


Rudolf Albert von Kölliker

Dr. Berthold Hatschek (1854 - 1941)



Cephalochordata



- **notochord**, chybí kost i chrupavka
- nervová trubice po celé délce těla (od rostra), vesicula frontalis (rozšíření nervové trubice v hlavové části), **infundibulární orgán** (světločivná fce?), **Köllikerova jamka** (čich), míšňí očka (podél míchy a ventrálně, s pigmentem, **Hesseho buňky**), míšňí nervy jen s dorzálními kořeny (senzitivní nebo smíšená funkce), jinak ale **chybí smysl. orgány obratlovců**, i u larvy!!!
- hltan s **80 šikmými párovými štěrbinami**, **peribranchiální prostor**, atrioporus, jícen, slepý střevní vak, ve střevě spirální řasa, anus vlevo
- ploutevní lemy - **metapleury**
- segmentace – bočního svaly, **myomery a myosepta**

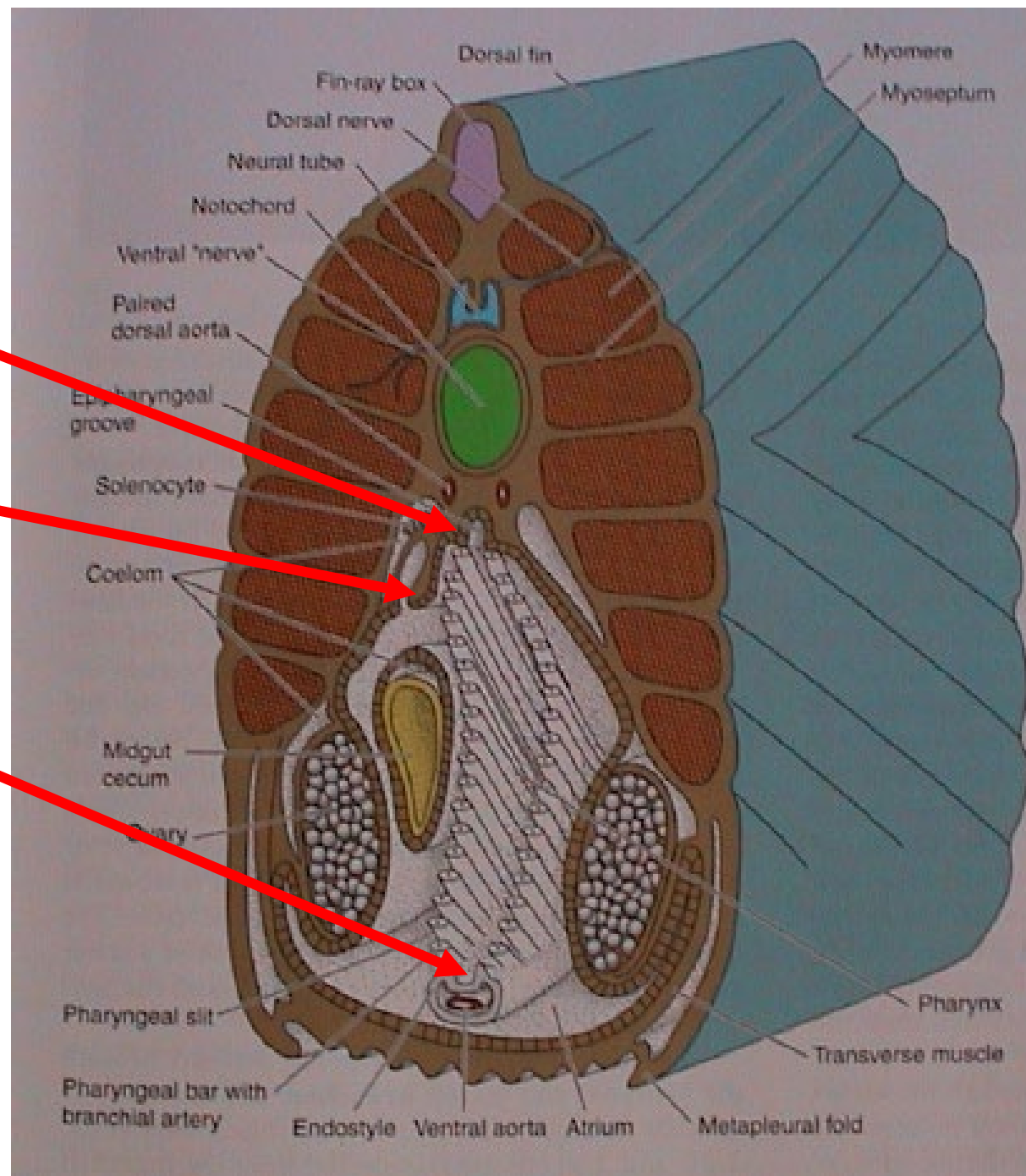
Trávicí soustava

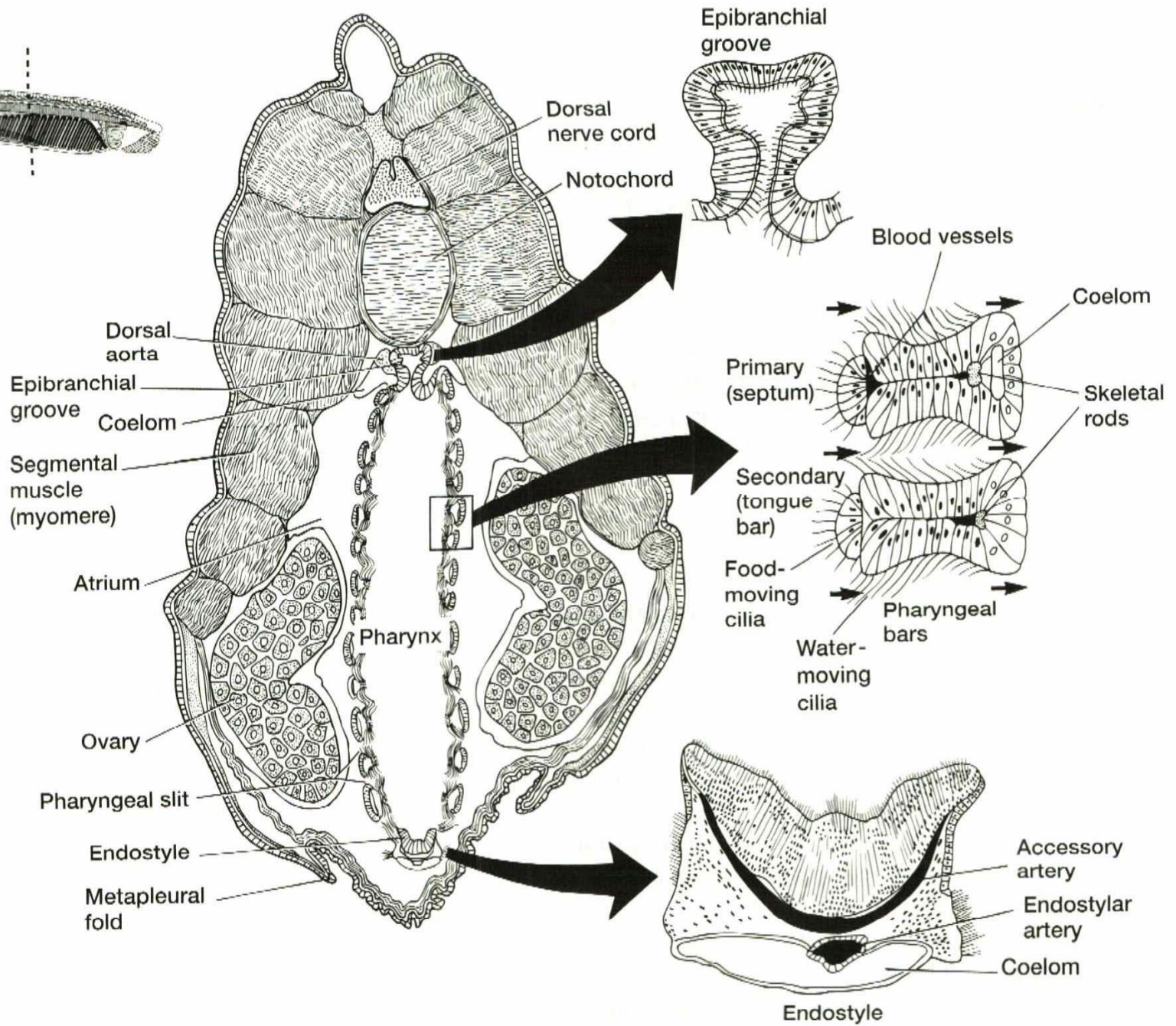
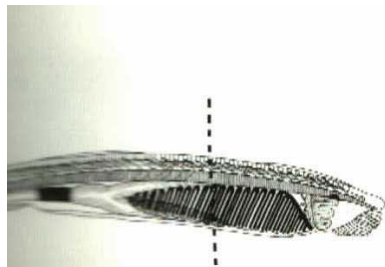
Hatschekova jamka,
Směs hlenu a potravy
do jícnu

Vylučovací cyrtopodocyty
analog protonefridií
z mezodermu
jako obratl. ledviny

Endostyl, hypobranchiální rýha
produkce hlenu

Gonochoristé
není pohl. dimorfismus
mimotělní oplození





•Cévní soustava

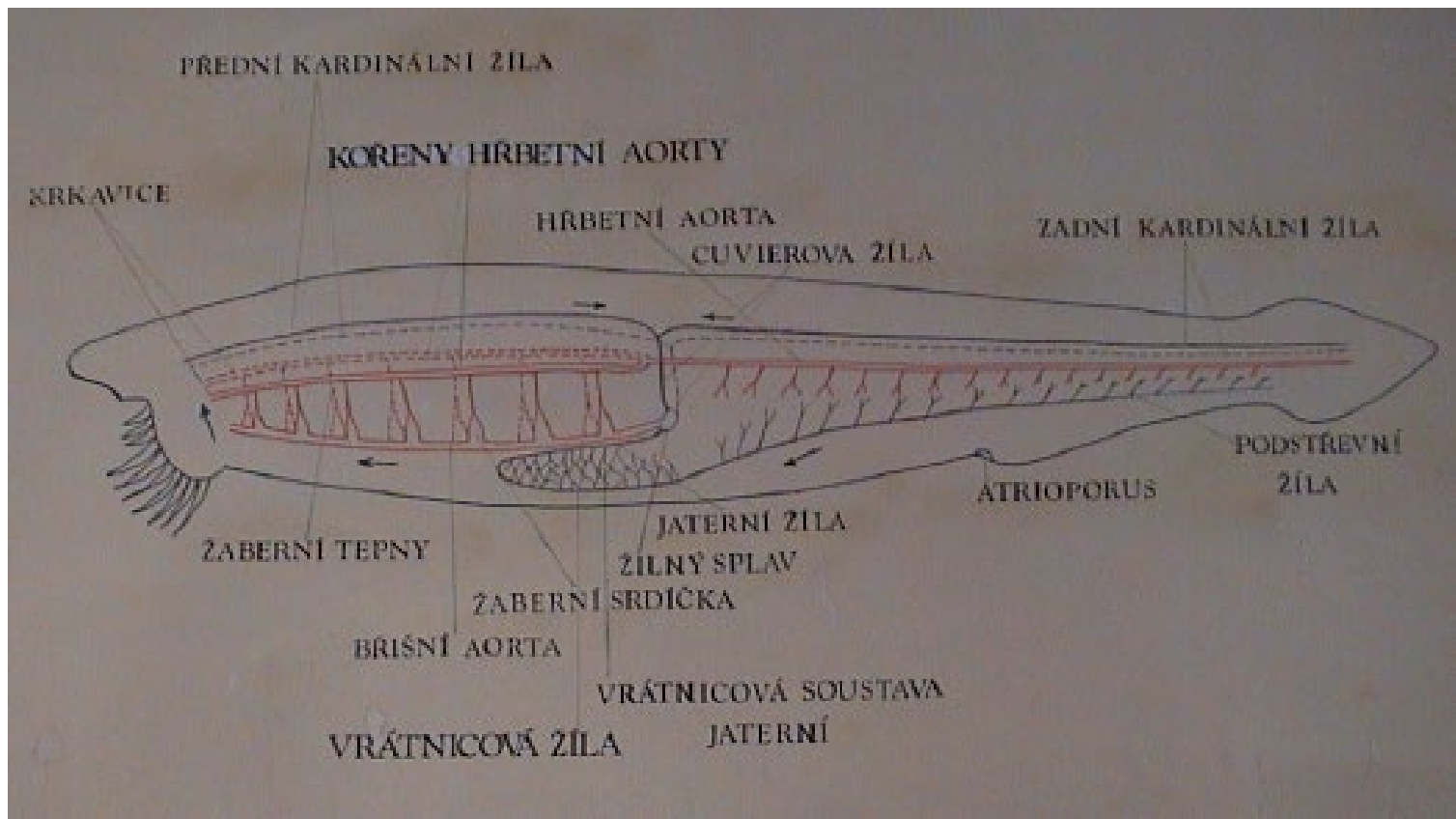
- není dokonale uzavřená
- v místě srdce (obratlovci) **netepající žilný splav**
- krev bez dýchacích pigmentů, pouze granulocyty

- Dýchací systém** – pokožka
- žábry endoderm. původu

Dochází k **rozlévání krve do hemocélu v místě srdce, žilného splavu**

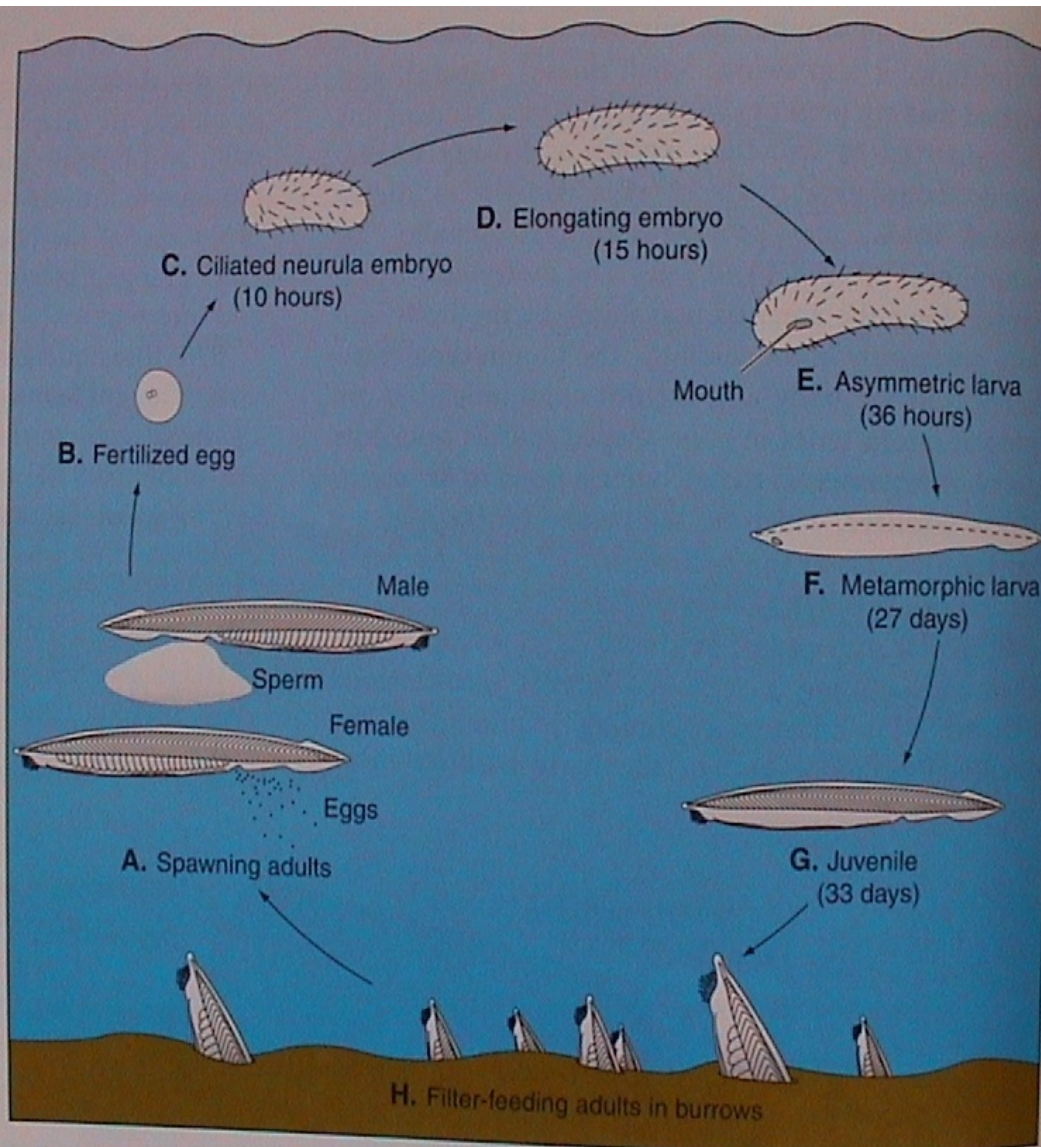
Krev je sbírána ventrální cévou a znovu podél žáber hnána nahoru, kde dochází k částečnému okysličení proudící vodou.

Podél cév jsou **primitivní žaberní srdce, která krev pohání.**



Cephalochordata

Larva kopinatce - asymetrická, bez peribranchiálního prostoru, pelagická, před metamorfozou klesá ke dnu, symetrizace, obžaberní prostor, metapleury



Vejce chudá na žloutek, **oligolecitální**

Larva

- vznik - 2 páry coelomových váčků, obrvená (C,D)
- druhotná ústa vlevo, anus, 1. pár žaberních štěrbin (E)
- zvyšování počtu somitů, protahování a zplošťování larvy, přesun úst na břicho (F)
- zvýšení počtu žaberních štěrbin (G)

Cephalochordata V příbřežním pásu, 10-50 m hloubky, zahrabaní rostrem nahoru

Branchiostoma lanceolatum

(*Amphioxus lanceolatus*) kopinatec plžovitý

Asymmetron lucayanum Indický i Atl. oceán
nesymetrické metapleury, gonády na jedné straně

Epigonichthys u N. Zélandu



Shrnutí Cephalochordata

(Apomorfní) znaky skupiny

- endostyl, **peribranchiální prostor (nově vytvořený) vzniká srůstem metapleur**
- vnitřní metamerie celým tělem, hlavový a ocasní konec
- **uvnitř nervové trubice fotoreceptory (Hessovy buňky)**
- primitivní vylučovací orgány podobné protonefridiím (solenocyty ~ cyrtopodocyty)
- velký počet párových gonád bez vývodů
- **tělesná asymetrie larev**
- **prodloužení chordy k rostru (jinak je po „mozek“)**
- **svalová vlákna v chordě**
- **ústní vířivý orgán, velum – plachetka v předústní dutině**

Urochordata

(Tunicata)

- charakteristické znaky
- systém

- **regresní vývoj:**

pohyblivá larva (aktivita) —→ pasivní dospělec

- **jednovrstevná pokožka, plášť z tunicinu**

- chorda jen v ocásku larev (uro-)

- nervová trubice jen u larev, jinak jen cerebrální ganglion

- **otevřená cévní soustava, srdce se střídavou pulzací,**
krev s hemovanadinem (vanad)

- **peribranchiální prostor, atrioporus**

- endostyl - příjem potravy filtrací

- hermafrodité s nepárovými gonádami

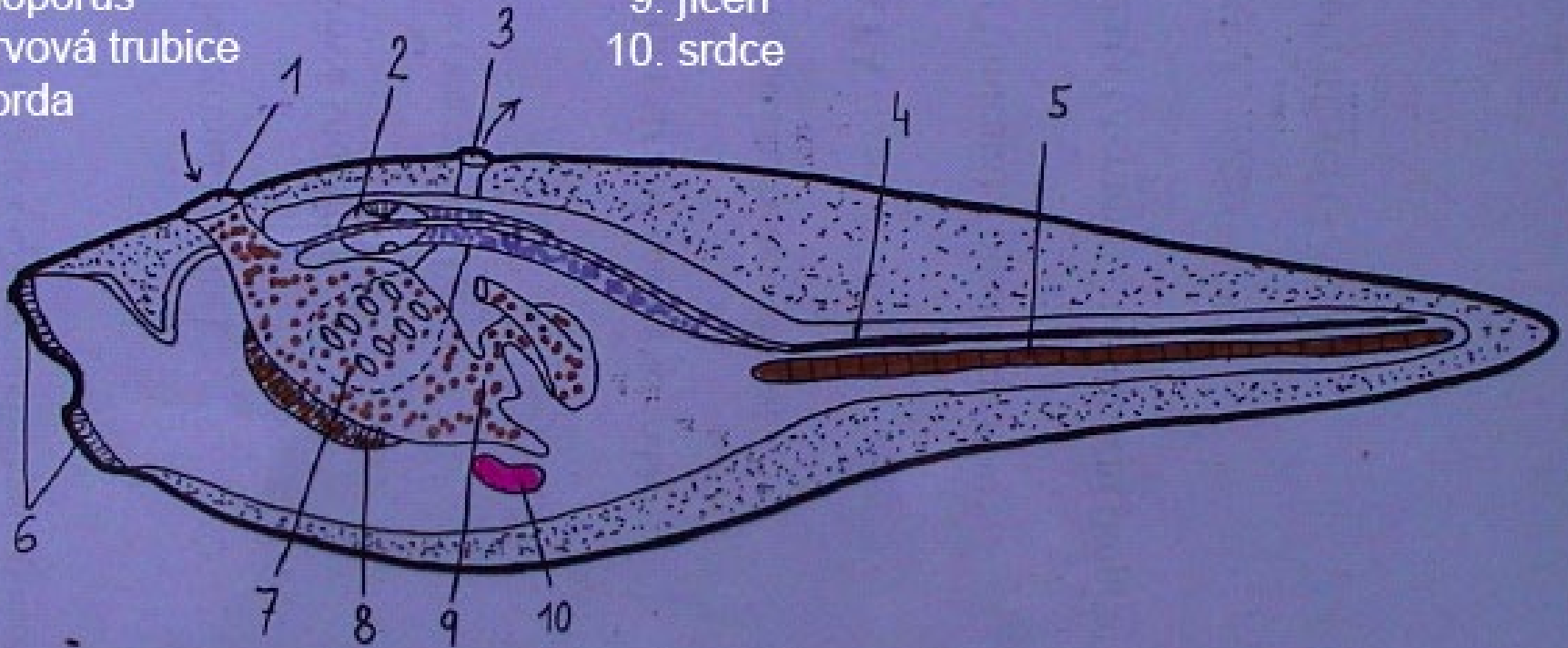
- složité rozmnožování, i **metageneze**

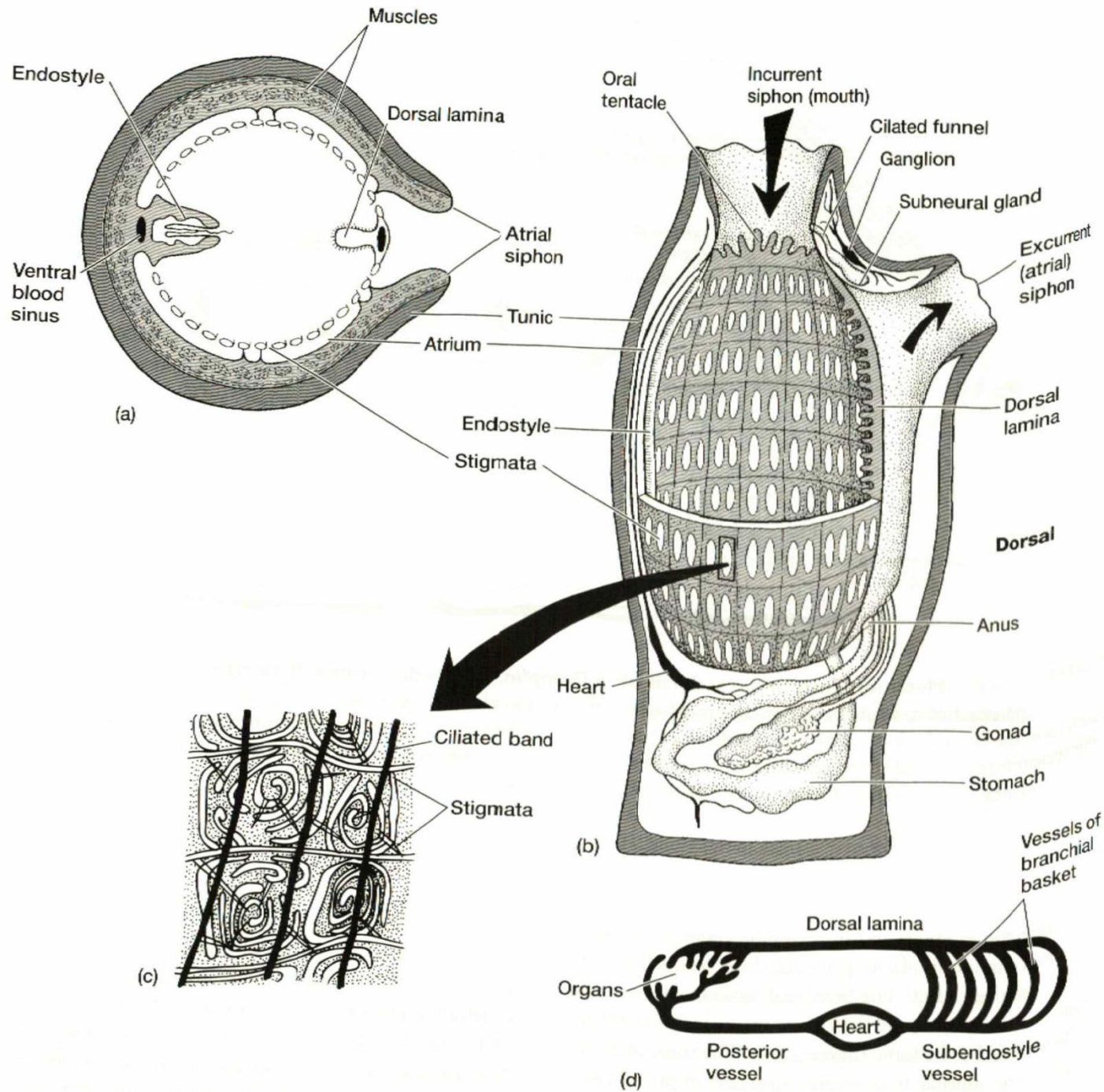
- **jediný shluk Hox genů** (i rozptýleny v genomu mimo shluk) s rozsáhlou ztrátou cca 1/2 genů a změnou sekvencí; v homeoboxu přítomny **introny**

Ascidacea

pohyblivá larva

1. ústa
2. rozšířená nervová trubice se statocystou a „očkem“
3. atrioporus
4. nervová trubice
5. chorda
6. přichycovací papily
7. proděravělý hltan s peribranchiálním prostorem
8. endostyl (hypobranchiální rýha)
9. jícen
10. srdce





- filtrace potravy

- žaberní vak vystlán slizem pokrývajícím řasinkové buňky
- endostyl s žláznatými a bičíkatými buňkami
- peripharyngeální pruhy (spojení endostylu a epibr. lišty)
- epibranchiální rýha/lišta

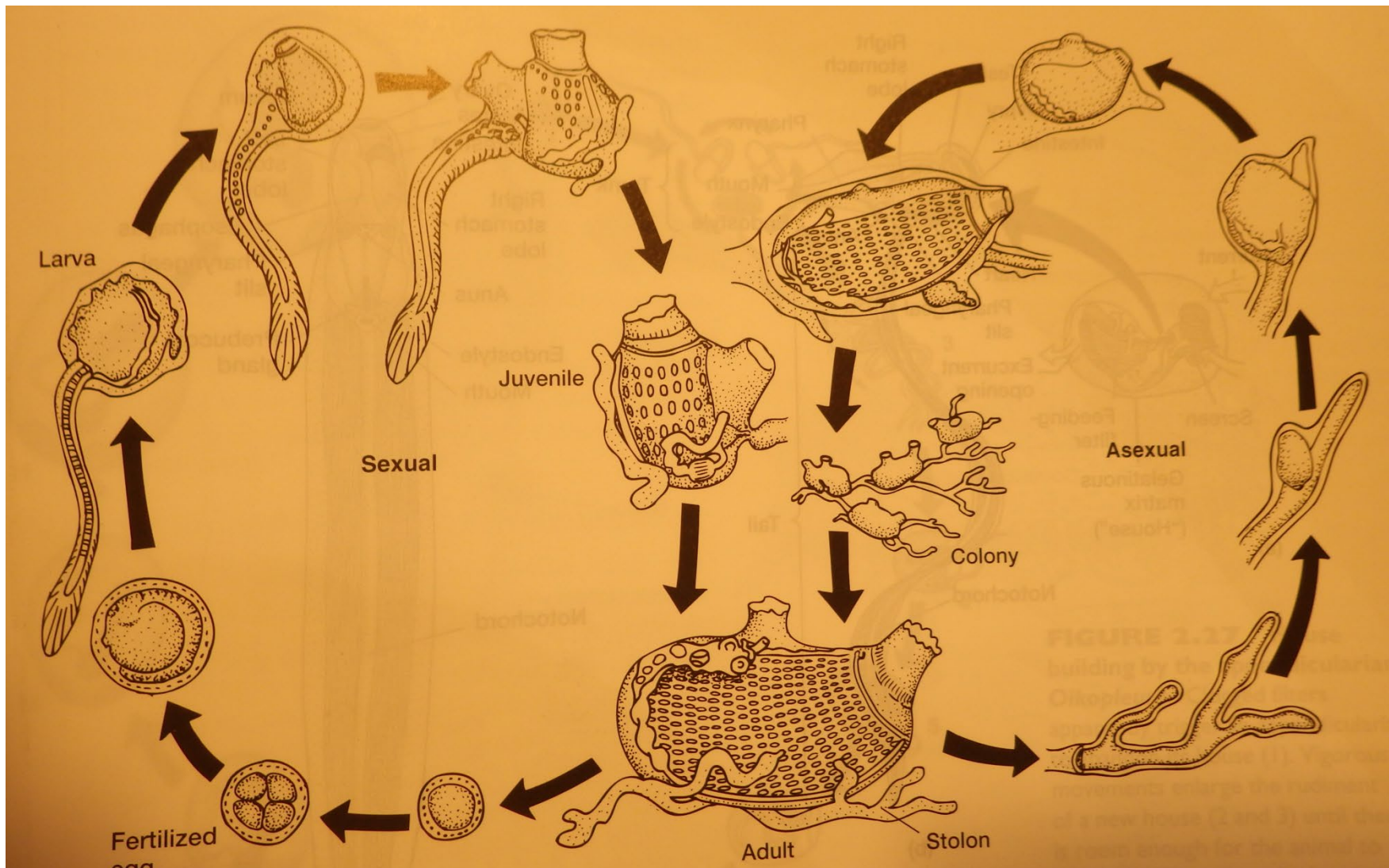
- rozmnožování

- proterandričtí (dříve dozrávají samčí buňky) hermafrodité
- oplození mimotělní
- nepohlavní vznik kolonií pučením

- ekologie

- mořští kosmopolité, převážně v litorálu (do 50 m)
- krátký život larvy (min-hod), fototaxe (poz.-neg.)

reprodukce



„Ascidacea“ sumky (parafylie)

1900, přisedlí, vakovité tělo, i kolonie

Aplousobranchiata – pospolitky

Phlebobranchiata – pravé sumky

Stolidobranchiata - zřasenky

Thaliacea - salpy

50, pelagičtí, soudečkovité tělo, metageneze, i kolonie

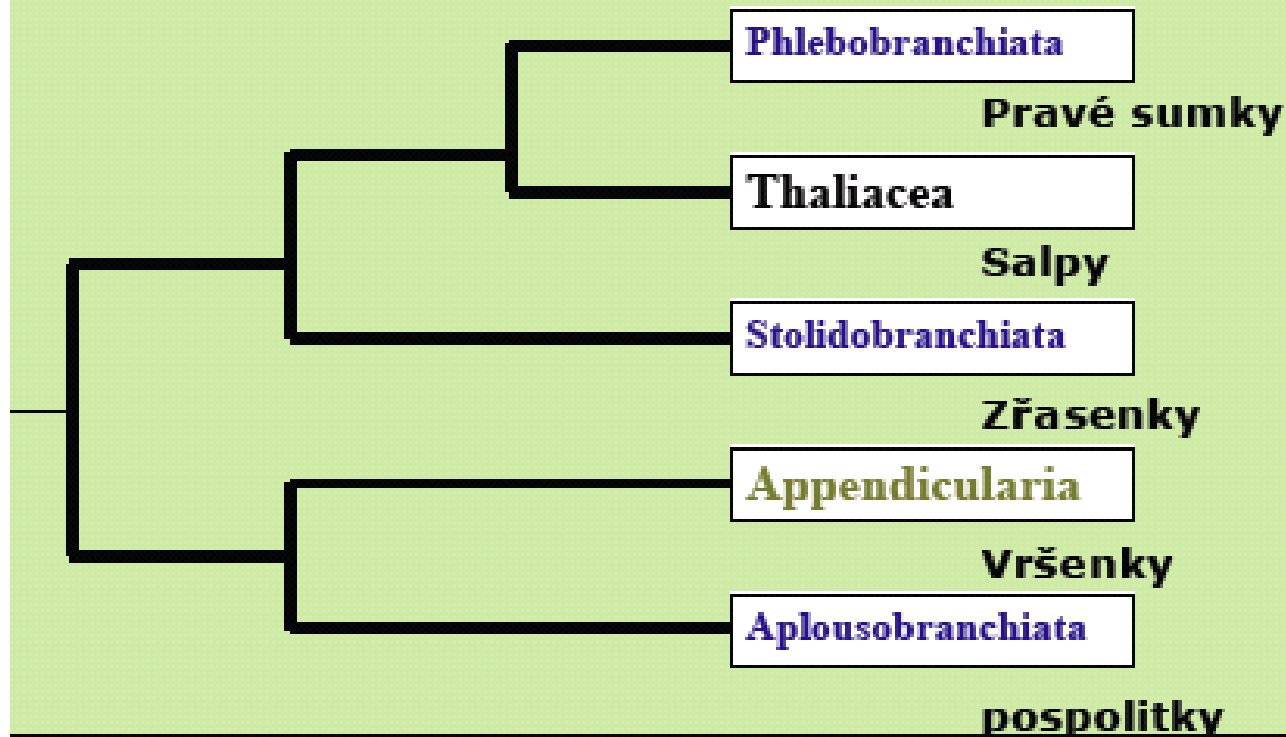
Pyrosomida-ohnivky, Cyclomyaria-kruhosvalí, Desmomyaria-pásmosvalí

Appendicularia (Larvacea, Copelata) - vršenky

60, pelagičtí, neotenie, jen solitérní, volně ve schránkách

se síťkami, 3 čeledi - Oikopleuridae, Fritillariidae, Kowalevskiidae

Tunicata (Urochordata) Fylogenetický strom žijících pláštěnců (Urochordata) odvozený ze sekvencí 18S rRNA:
Velmi podobná topologie stromu byla nalezena také při kombinaci molekulárních a morfologických znaků.
Podle Stacha a Turbevilla (2002).



„Ascidiacea – salpy“

pospolitky (Aplousobranchiata)

koloniální, larvy mají horizontální ocásek, nemají společný plášť ani kloaku

pravé sumky (Phlebobranchiata)

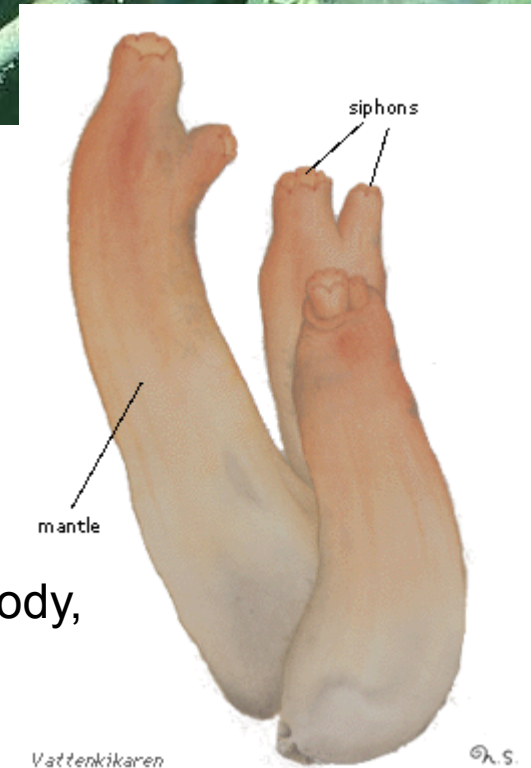
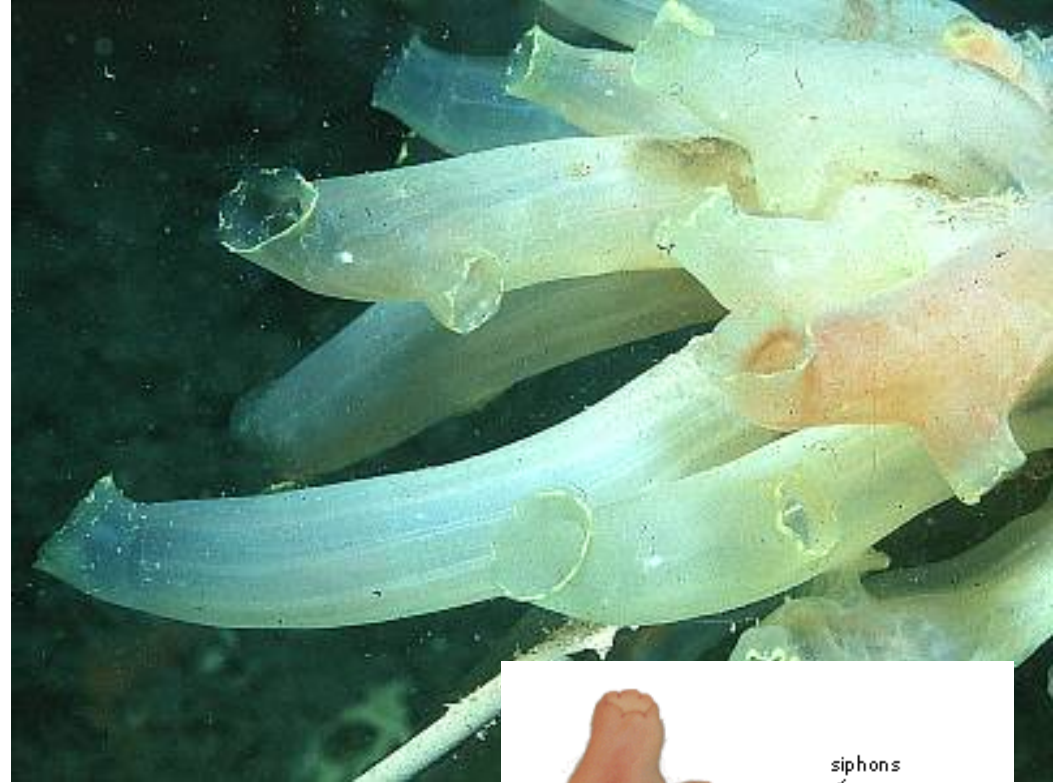
solitérní i koloniální, bez synanscidií

zřasenky (Stolidobranchiata)

známější druhy koloniální se společným pláštěm a kloakou (synascidie), ale i solitérní druhy

Pravé sumky - Phlebobranchiata

1. *Ciona intestinalis* sumka štíhlá



kosmopolitní, přístavní vody,
silné smrštění těla



2. *Phallusia mamillata*
sumka hrbolkatá



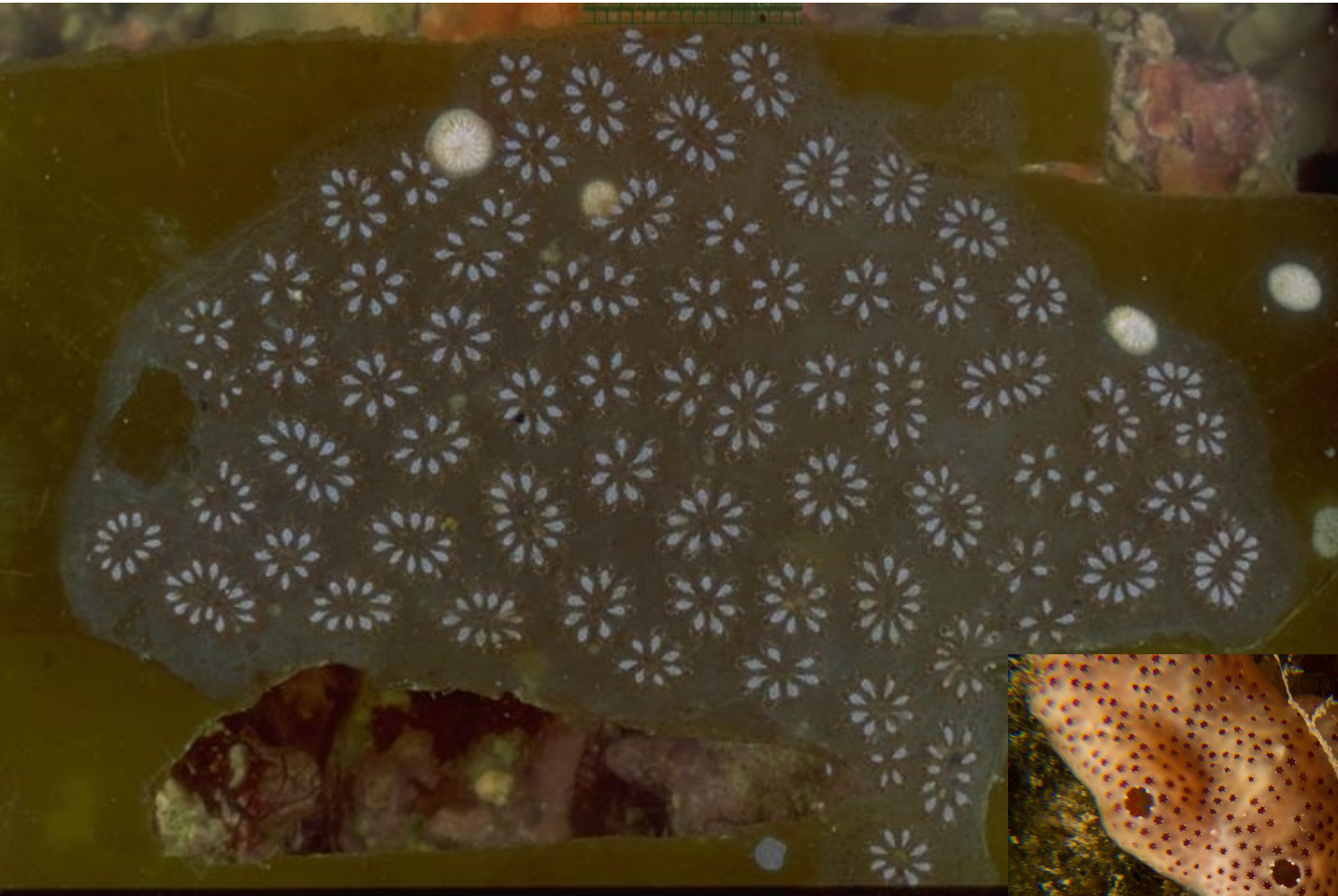
3. *Halocynthia papillosa* sumka červená



středomoří



Botryllus schlosseri - synascidia - zřasenky (Stolidobranchiata)



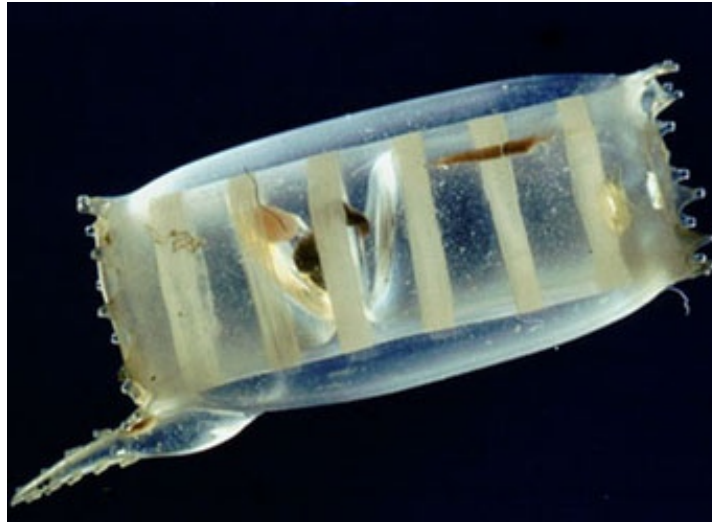
Lissoclinum



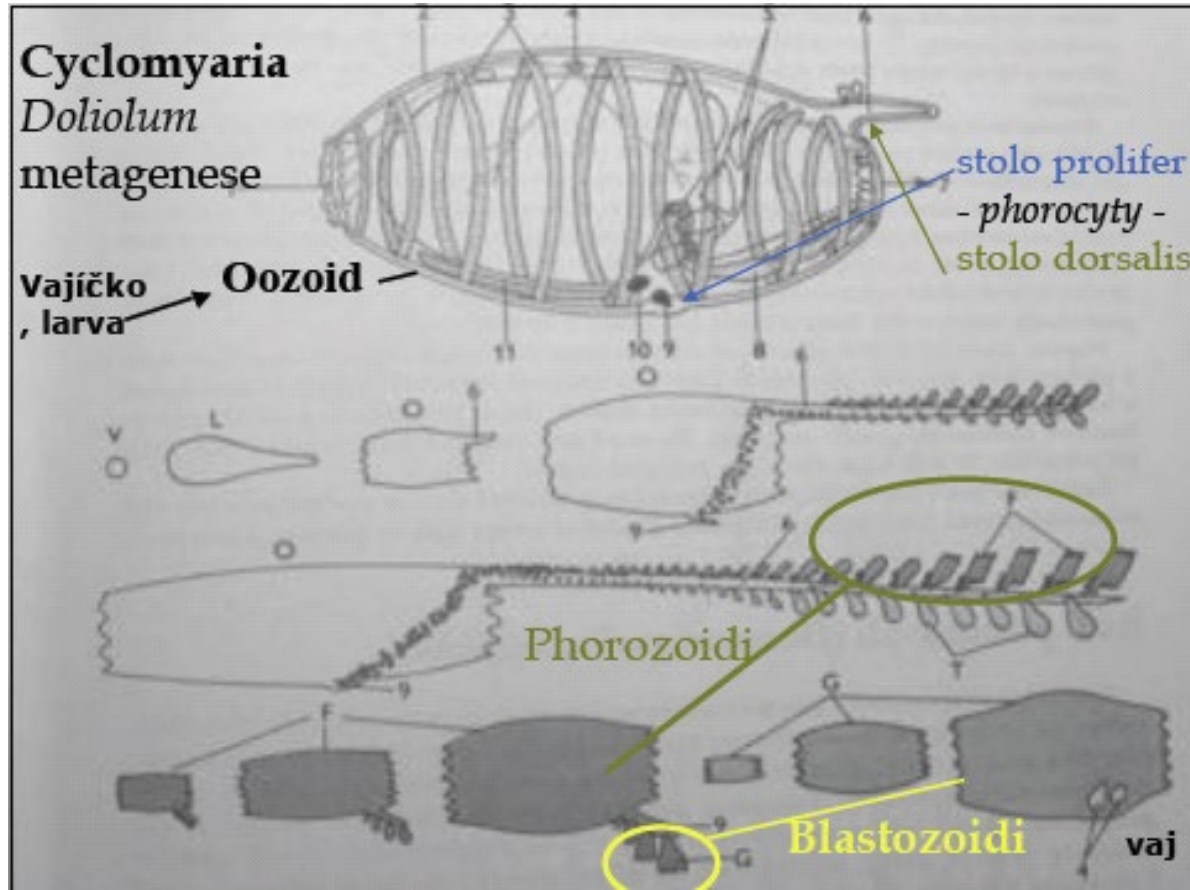
Thaliacea - salpy



- Larva podobná larvě sumky, pelagická obě stádia (i dospělec)
- Soudečkovité tělo s velkými otvory (orální o., atrioporus)
- Rosolovitý průsvitný plášť
- Obroučkovité svalové pruhy (reaktivní pohyb)
- Párové žaberní štěrby v zadní části hltanu, peribranchiální prostor nasunut na zadní část hltanu
- Koncentrace orgánů (srdce, žaludek, gonády) na ventrální straně
- rodozměna (metageneze) – **střídání pohlavního a nepohlavního rozmnožování**



- 1) Na **stolo prolifer** (provazec na pučení blízko trávicí trubice) pučení › noví jedinci (blastozoidi)
 - 2) Phorocyty (přenašeči) přicestovávají k stolu polifer
 - 3) Phorocyty naloží blastozoidy – cestují na **stolo dorsalis**, kde se z nich stává
 - 4) Phorozoid › strobilace › nová generace blastozoidů
- 3 formy blastozoidů: gasterozoidi – zajišťují výživu kolonie, phorozoidi – odchovávají gonozoidy, gonozoidi - se pohlavně množí (jsou to hermafroditi)
 › pohlavní rozmnožování nebo po diferenciaci vzniknou oozoidy › opakování cyklu nepohlavního rozmnožování



pelagičtí, v planktonu teplých moří

Salpida (Desmomyaria) – pásosvalí (oozoid 2-20 cm)

Podkovovité svaly, na břicho nejsou uzavřeny

1 pár velkých žaberních štěrbin,

1 řada blastozoidů (všichni gonozoidi),

oplození v kloakálním prostoru gonozoidů, zde se vyvíjejí zárodky,

chybí stadium volně pohyblivé larvy,

jen stolo prolifer – na něm hned blastozoidi

Doliolida (Cyclomyaria) - kruhosvalí

Prstencovité svaly, uzavřeny kolem těla,

více párů žaberních štěrbin, 3 řady blastozoidů,

gasterozoidi – vyživovací funkce

phorozoid s řetízkem vlastních gonozoidů se odděluje od stolo dorsalis,

oplození mimotělní, **volně pohyblivé larvy**



Salpa maxima

- salpa velká

Pyrosomida - ohnivky

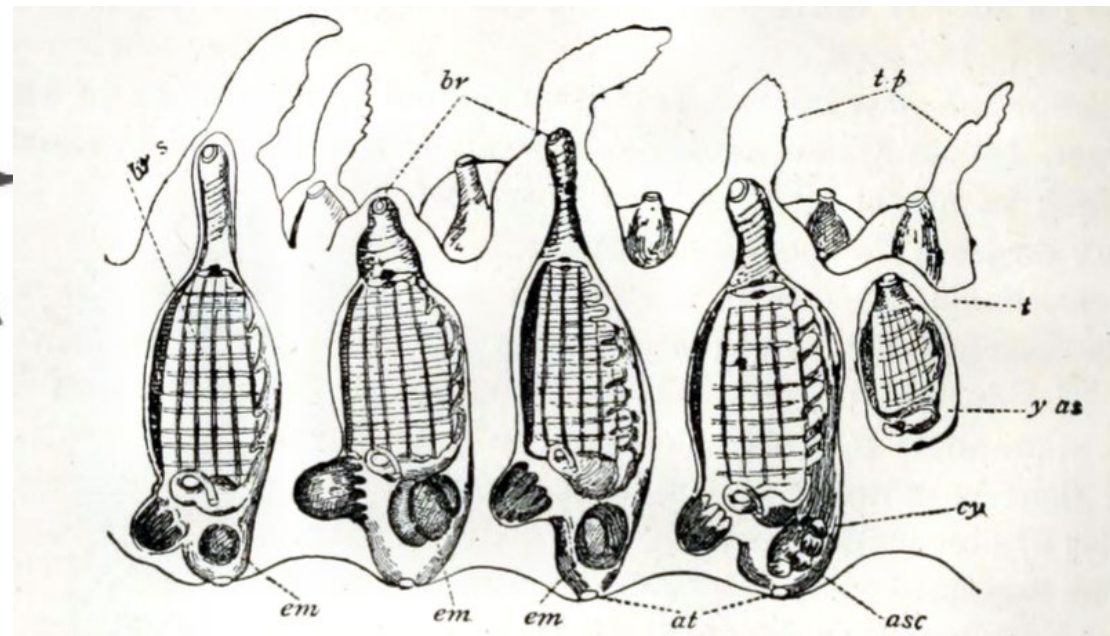
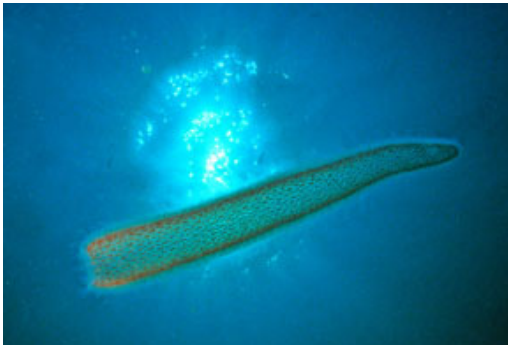
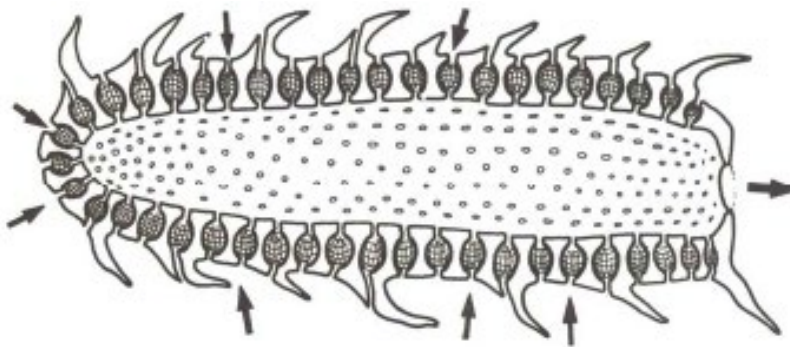
Redukce oozoidu (embryonální cyathozoid), tvoří 4 primární blastozoidy (**tetrazoid**), z nich **sekundární blastozoidi (gonozoidi)**, **válcovité kolonie se společnou kloakální dutinou**, husté síto žaberních štěrbin,

světélkující symbiotické bakterie, jejich přenos z folikulárních buněk vaječníku na zárodek vyvíjející se v kloakální dutině,

kolonie jako dutý válec

cca 10 cm, blastozoidi pohlavně dozrávají všichni, gonády dozrávají postupně, první varle pak vaječník

Pyrosoma sp.



Giant pyroosome

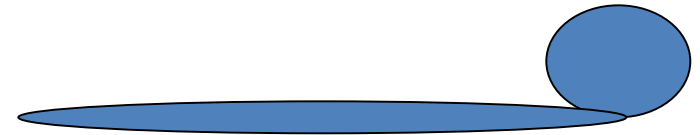
<http://www.youtube.com/watch?v=5EQGA4BZ5s>

Urochordata:

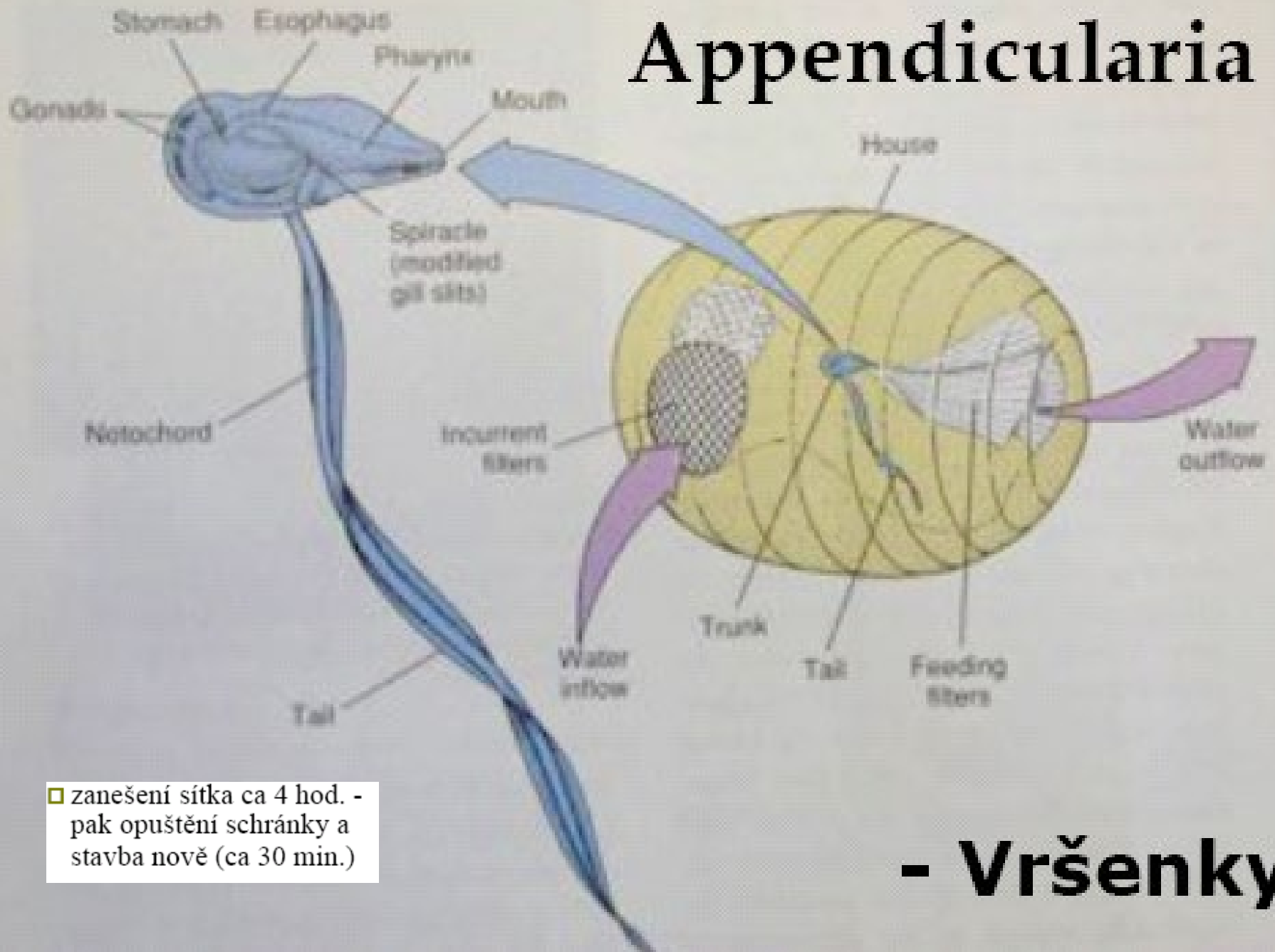
Appendicularia - vršenky

sesterská linie sumek ze skupiny Aplousobranchiata

synapomorfie - poloha ocásku, otočen o 90° , u larev původně pravá strana je pak ventrální



Appendicularia



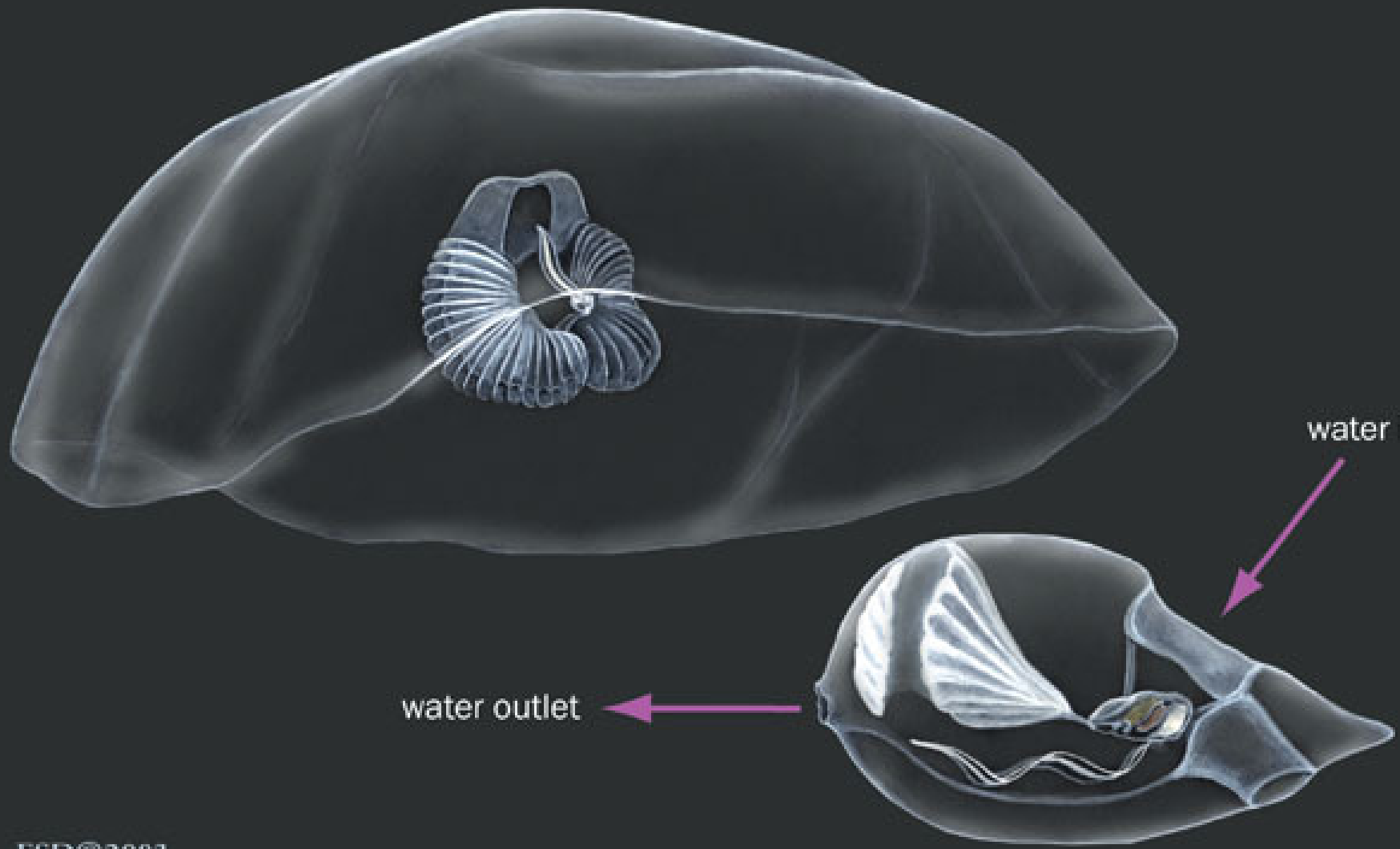
□ zanešení sítky ca 4 hod. -
pak opuštění schránky a
stavba nově (ca 30 min.)

- Vršenky



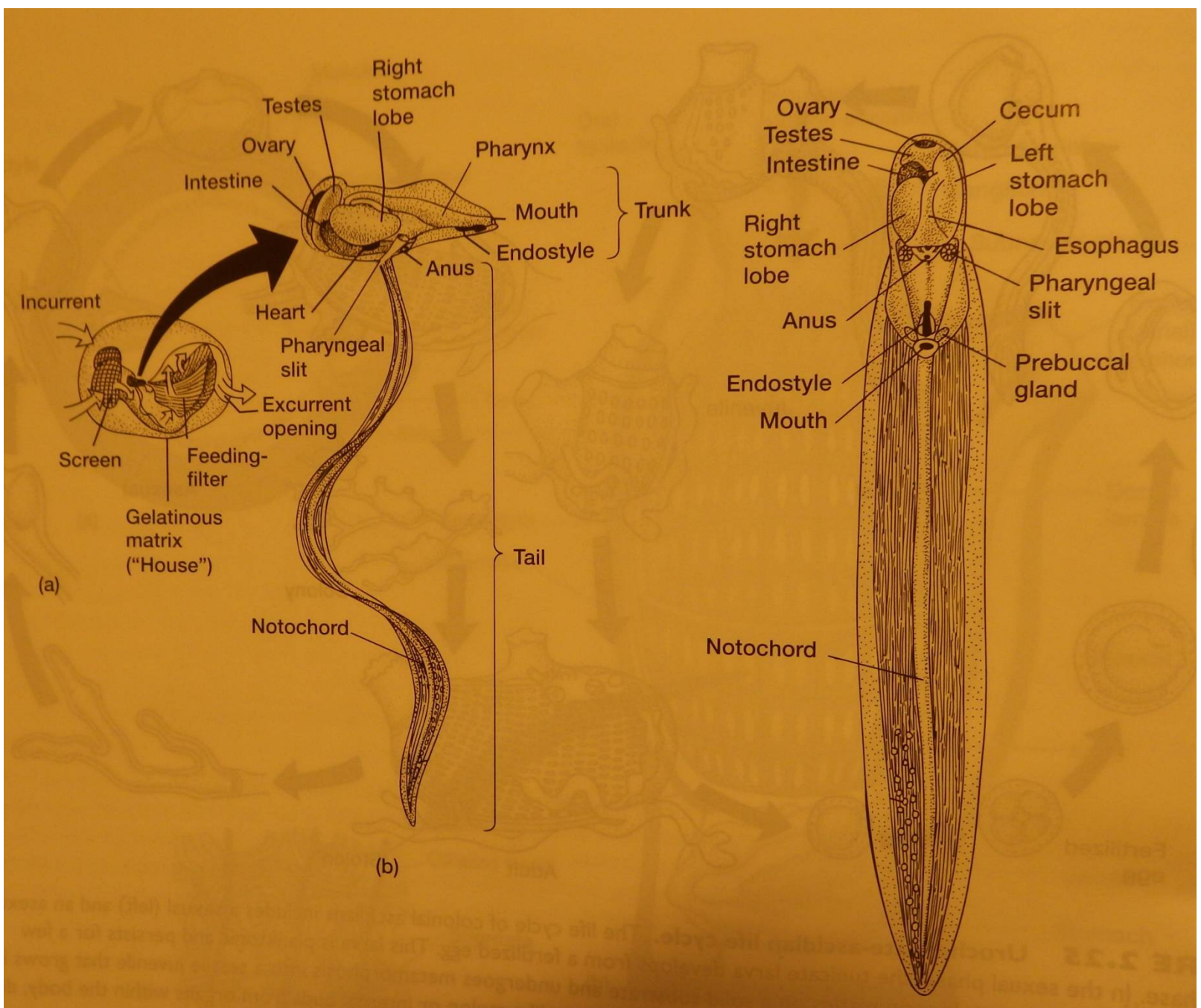
FIGURE 2.27 House building by the appendicularian *Oikopleura*. Clogged filters apparently trigger an appendicularian to abandon its house (1). Vigorous movements enlarge the rudiment of a new house (2 and 3) until there is room enough for the animal to enter (4). Thereafter, the house is further enlarged, filters are secreted, and feeding begins again (12).

After Alldredge.

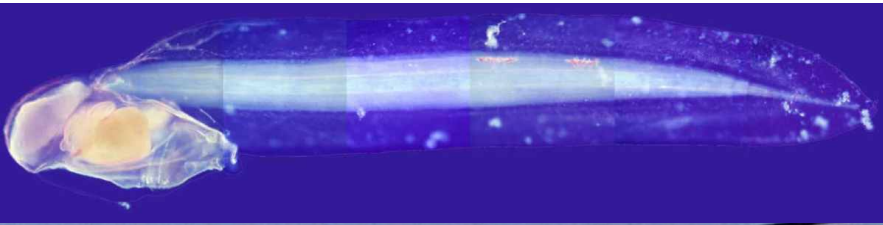


water inlet

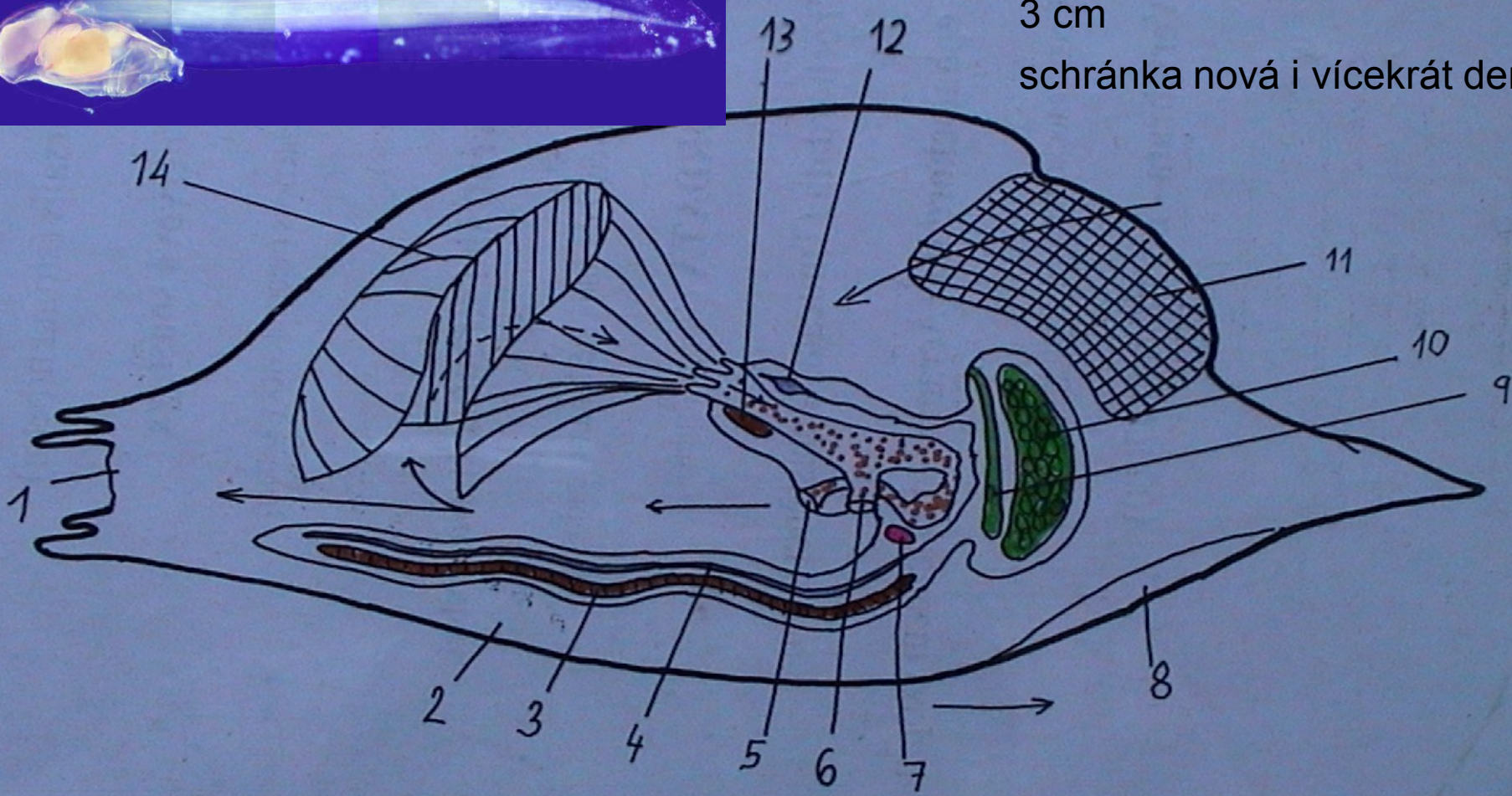
water outlet



- | | | |
|---------------------------------|---------------------------------|-----------------|
| 1. vyvrhovací otvor ve schránce | 6. žaberní štěrбина (jen jedna) | 11. sítko (vrš) |
| 2. schránka | 7. srdce (může chybět) | 12. ganglion |
| 3. chorda | 8. únikový otvor ve schránce | 13. endostyl |
| 4. nervová trubice | 9. varle | 14. lapací síť |
| 5. řitní otvor | 10. vaječník | |



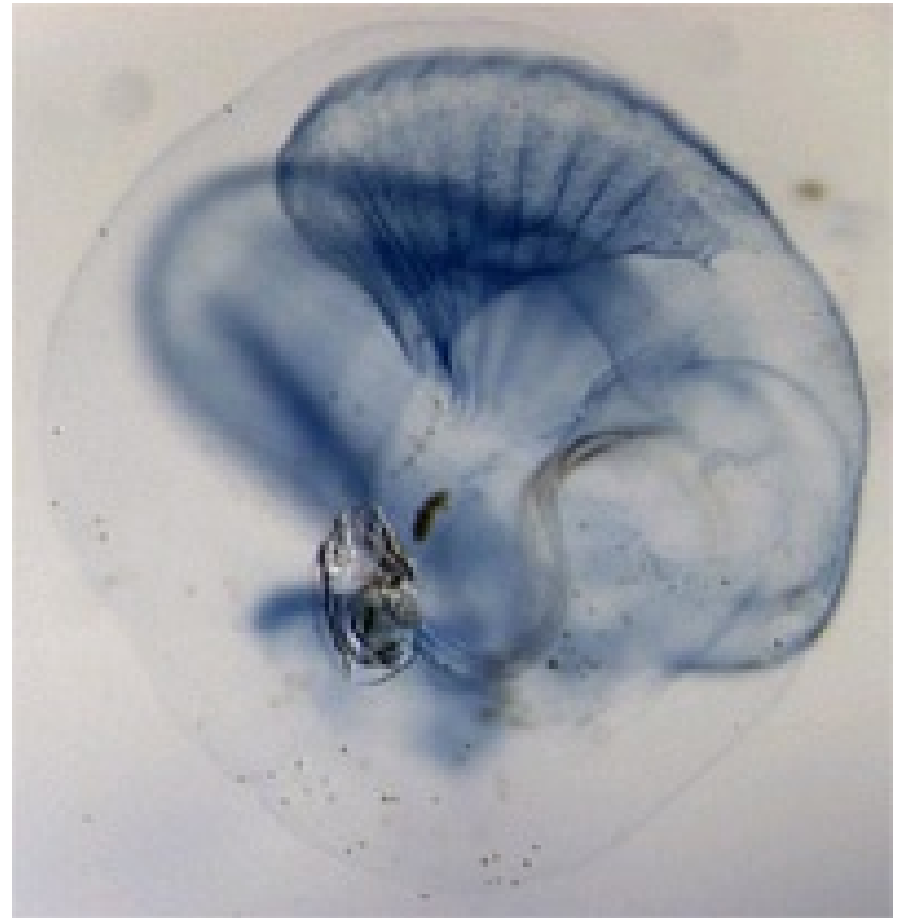
3 cm
schránka nová i vícekrát denně



Tři skupiny
Oikopleuridae

Fritillariidae

Kowalevskiidae



Oikopleura dioika — vršenka jednopohlavní
gonochoristé
ostatní druhy proterandričtí hermafrodité

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

! **Tunicata** - 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