

Fylogeneze a diverzita obratlovců

4. Urochordata

Urochordata, pláštěnci (Tunicata)

- charakteristické znaky
- systém



- **regresní vývoj:**

pohyblivá larva (aktivita) → pasivní dospělec

- **jednovrstevná pokožka, plášť z tunicinu (podobný celulóze)**
- chorda jen v ocásku larev (uro-)
- nervová trubice jen u larev, jinak jen cerebrální ganglion
- **peribranchiální prostor, atrioporus**
- **otevřená cévní soustava, srdce se střídavou pulzací**, krev s hemovanadinem (vanad), až 10 typů krevních buněk
- 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 ½ genů a změnou sekvencí; v homeoboxu přítomny **introny**

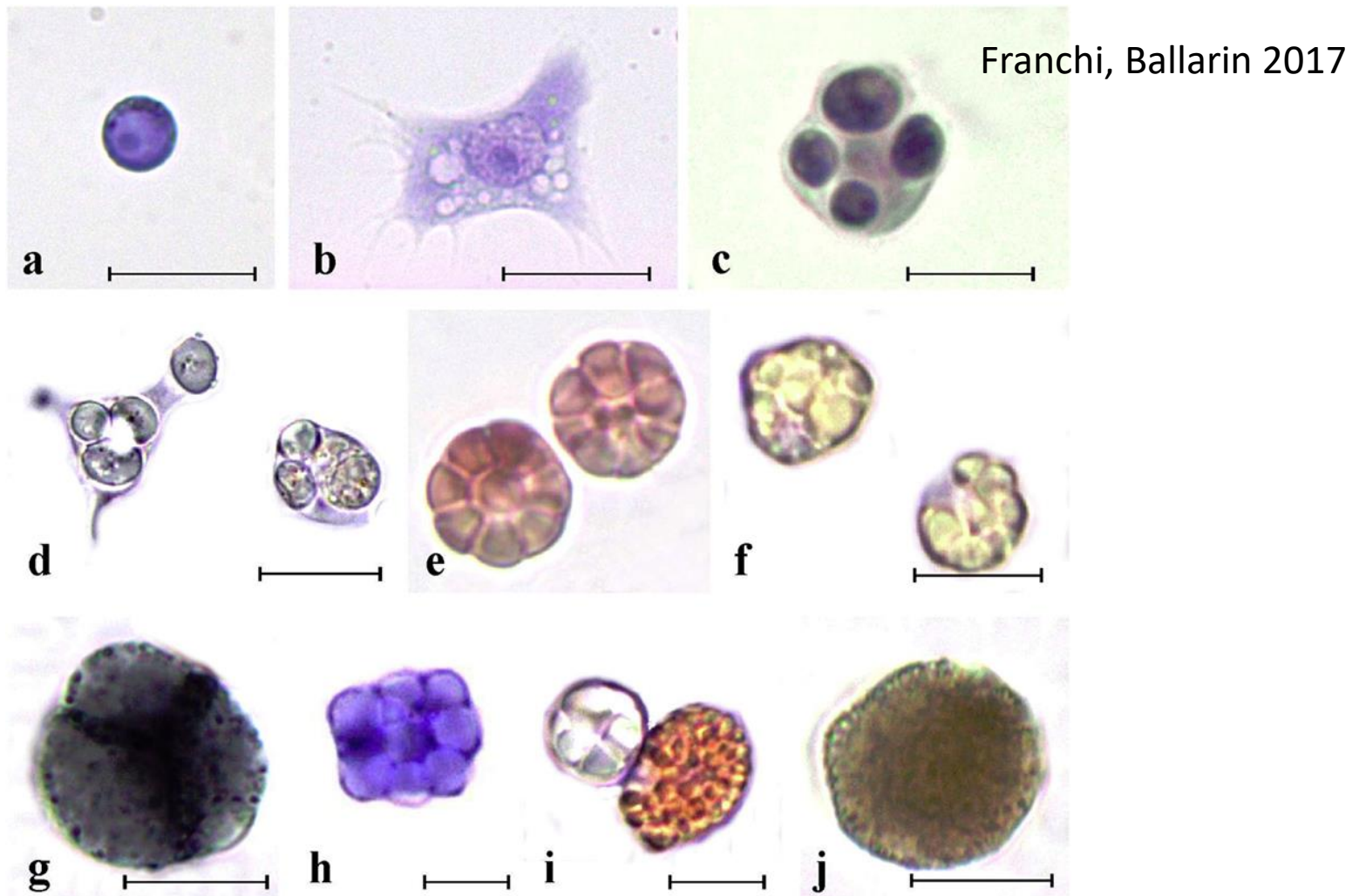
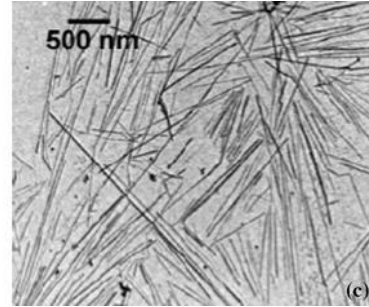
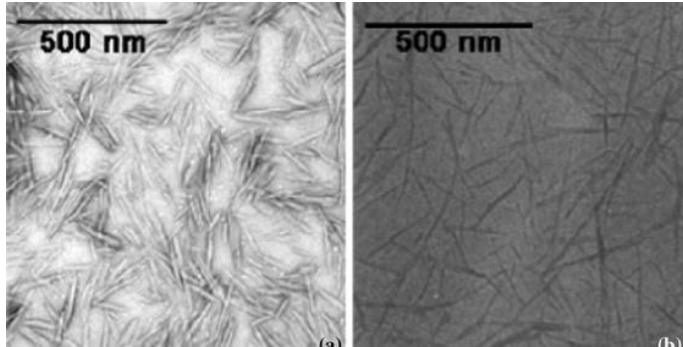
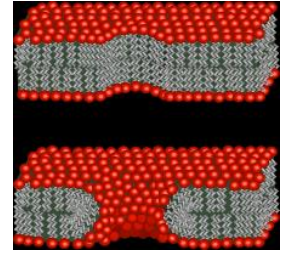


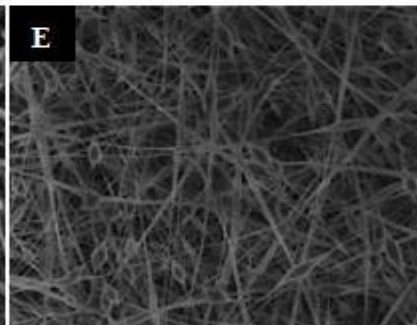
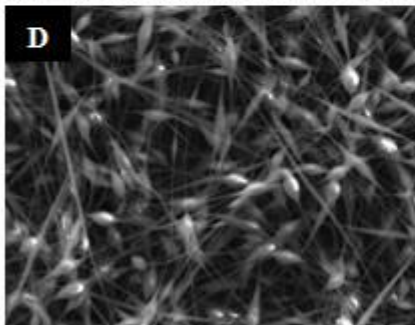
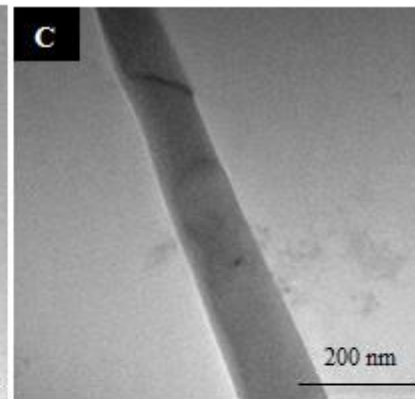
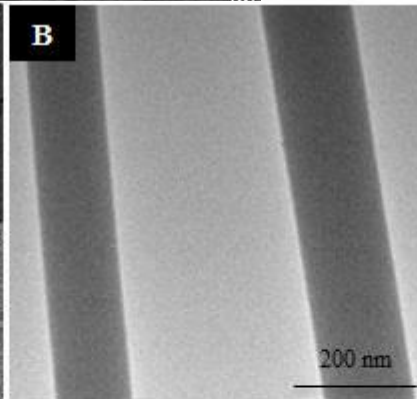
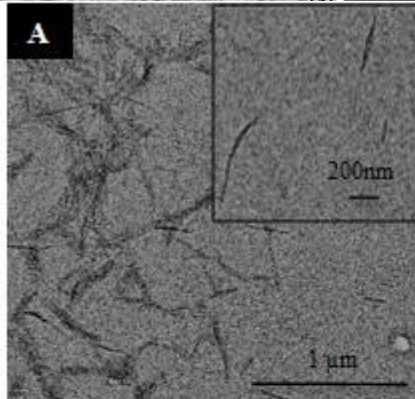
Figure 2. Main ascidian hemocytes. (A) Undifferentiated cells. (B–F) **Immunocytes**. (B,C) *Botryllus schlosseri* spreading and round **phagocytes**, respectively; (D) *Polyandrocarpa misakiensis* spreading and round phagocyte with ingested yeast cells; (E) *B. schlosseri* morula cells (MCs); (F) *P. misakiensis* MCs; (G–J) **storage** cells. (G) *B. schlosseri* **blue pigment** cells; (H) *P. misakiensis* **trophocyte**; (I) *P. misakiensis* pigment cell and trophocyte; (J) *B. schlosseri* nephrocyte. (A–C,E,H) **aldehyde-fixed cells** stained with hematoxylin–eosin; (D,F,G,I,J) **living** cells. Scale bar: 10 μm .

	Cell types (synonyms)	Role	Reference
Hemocytes			
Undifferentiated cells	Hemoblasts (lymphocyte-like cells)	Considered hemocyte precursor cells	(8, 32)
Immunocytes	Phagocytes (hyaline amebocytes, macrophage-like cells, spreading and round phagocytes)	Phagocytosis; encapsulation; synthesis and release of lectins	(8, 13, 32, 33)
	Cytotoxic cells [phenoloxidase (PO)-containing cells, morula cells (MCs), granular amebocytes]	Cell-mediated cytotoxicity; synthesis and release of: cytokines, complement factors, antimicrobial peptides, and collagen	(8, 13, 32, 34, 35)
Storage cells	Pigments cells	Zooid pigmentation	(8, 13, 32)
	Trophocytes	Storage and transport of nutrients	(32)
	Nephrocytes	Storage of uric acid crystals	(8, 32)
	Vanadocytes	Storage of vanadium	(8, 32)
Tunic cells			
Immunocytes	Phagocytes	Ingestion of foreign material having entered the tunic; guard cells (external to the tunic and exposed to the environment in the siphonal areas) controlling the entrance to the pharynx or the atrium	(8, 17, 22, 23)
	Cytotoxic cells (PO-containing cells, MCs, granulocytes)	Cell-mediated cytotoxicity; synthesis and release of: cytokines, complement factors, antimicrobial peptides; crosslinking of tunicin fibers through the oxidation of tunichromes by PO	(8, 13, 24, 25, 28, 29)
Bladder cells		Acid storage	(17, 26, 27)
Net cells		Allow the shrinkage of the tunic in wound areas	(17)
Pigment cells		Tunic pigmentation	(17)

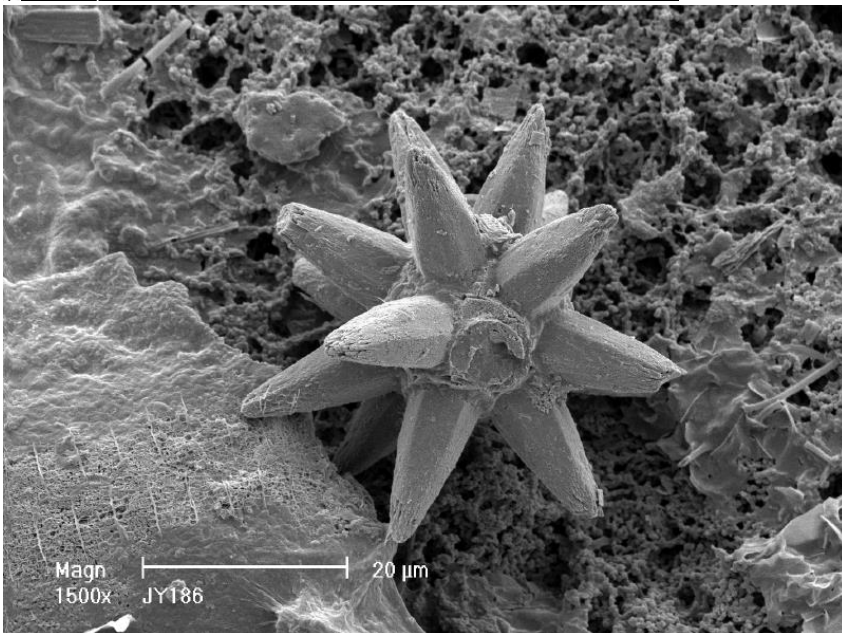
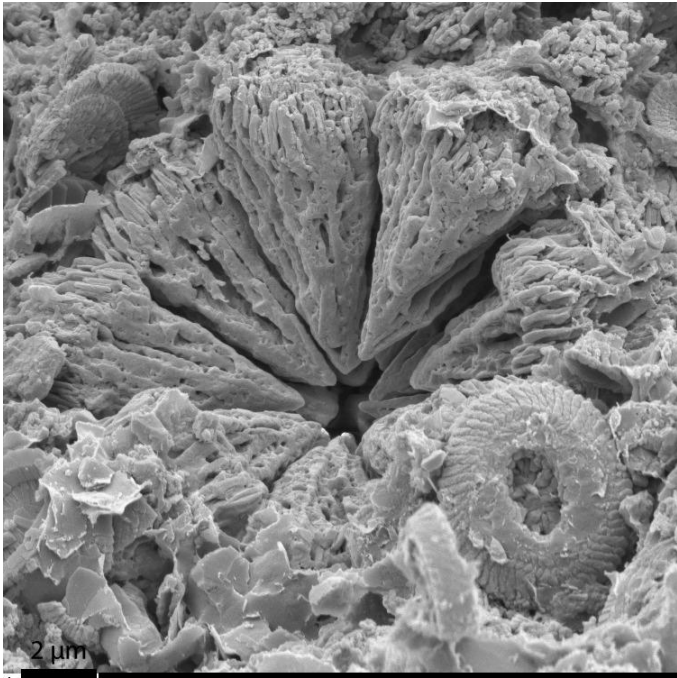
Tunicin – polysacharid, celulóza s řadou stopových prvků a proteinů
 Tunicinová vlákna velmi zvyšují konduktivitu elektrolytů
 Pleteně z polysacharidových filamentů
 Elektrochemická specifika - **elektroporace**



Jediní živočichové co dovedou
 syntetizovat celulózu



Celulóza je produkována celulose-syntetázou,
 gen (CeA) získán horizontálním přenosem
 z prokaryot



Herdmania momus

CaCO_3 - vaterit – vápenité větvené spikuly

Odlišné od kalcitu a aragonitu

Zcela nový a velmi komplikovaný případ

biomineralizace

Mezi spikuly se usazují řasy –

porostou celou sumku

Ascidiidae a Perophoridae, vysoké koncentrace vanadia ve vanadocytech

- >1 mil. krát ve srovnání s mořskou vodou
- Je skladován v oxidační formě 3+, která vyžaduje pH >2 pro stabilitu, ve vakuole i H₂SO₄.
- Vanadocyty těsně pod povrchem tuniky
- Antipredační funkce
- lithium, železo, niob, a tantal
- ? I efekt nízkého pH

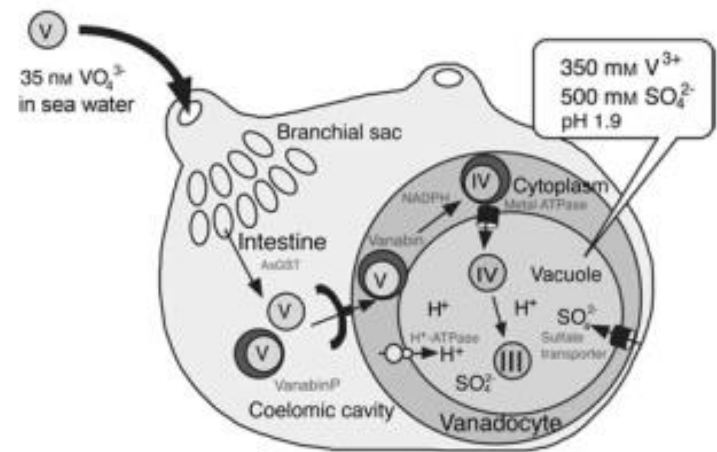
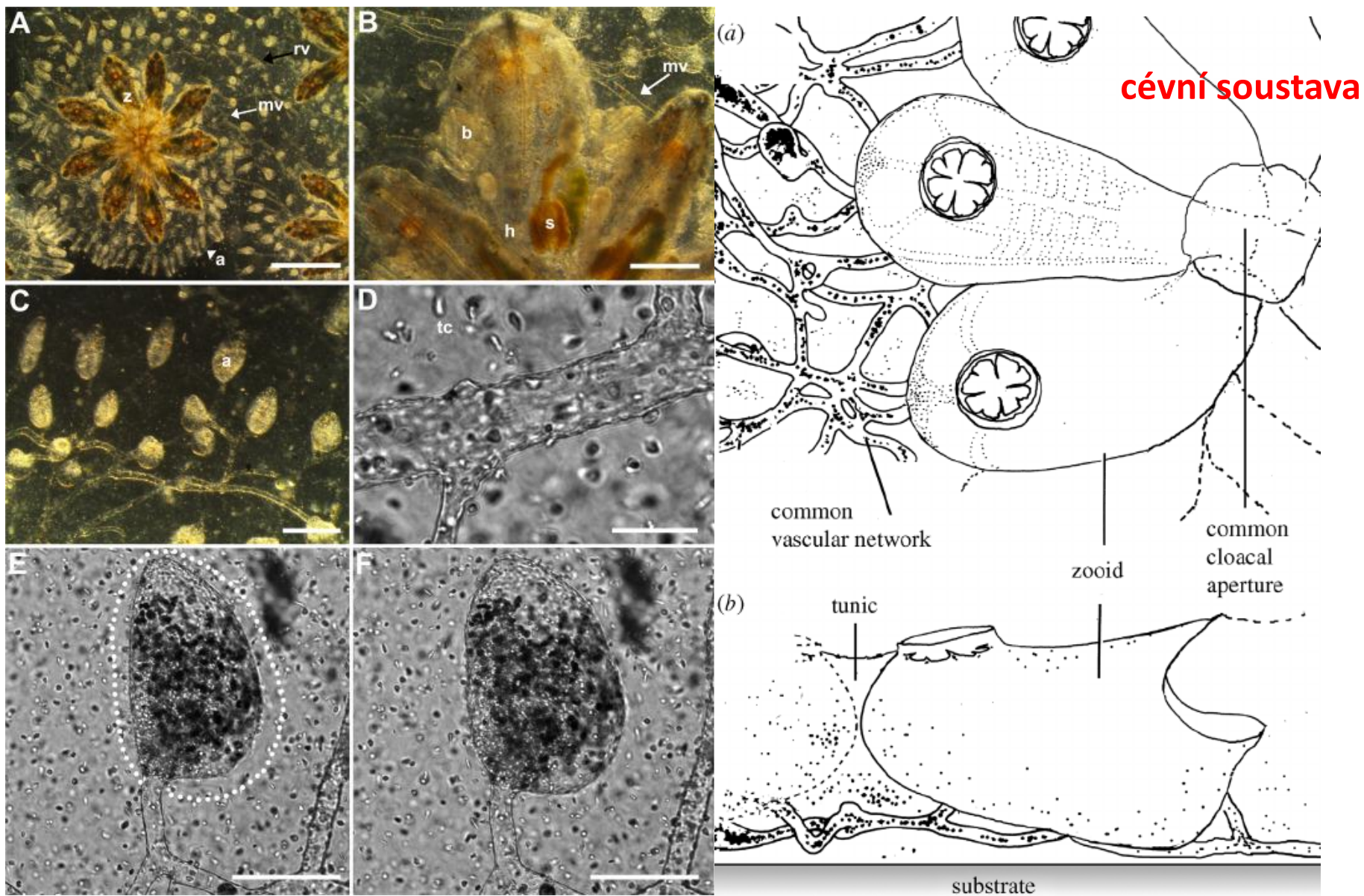
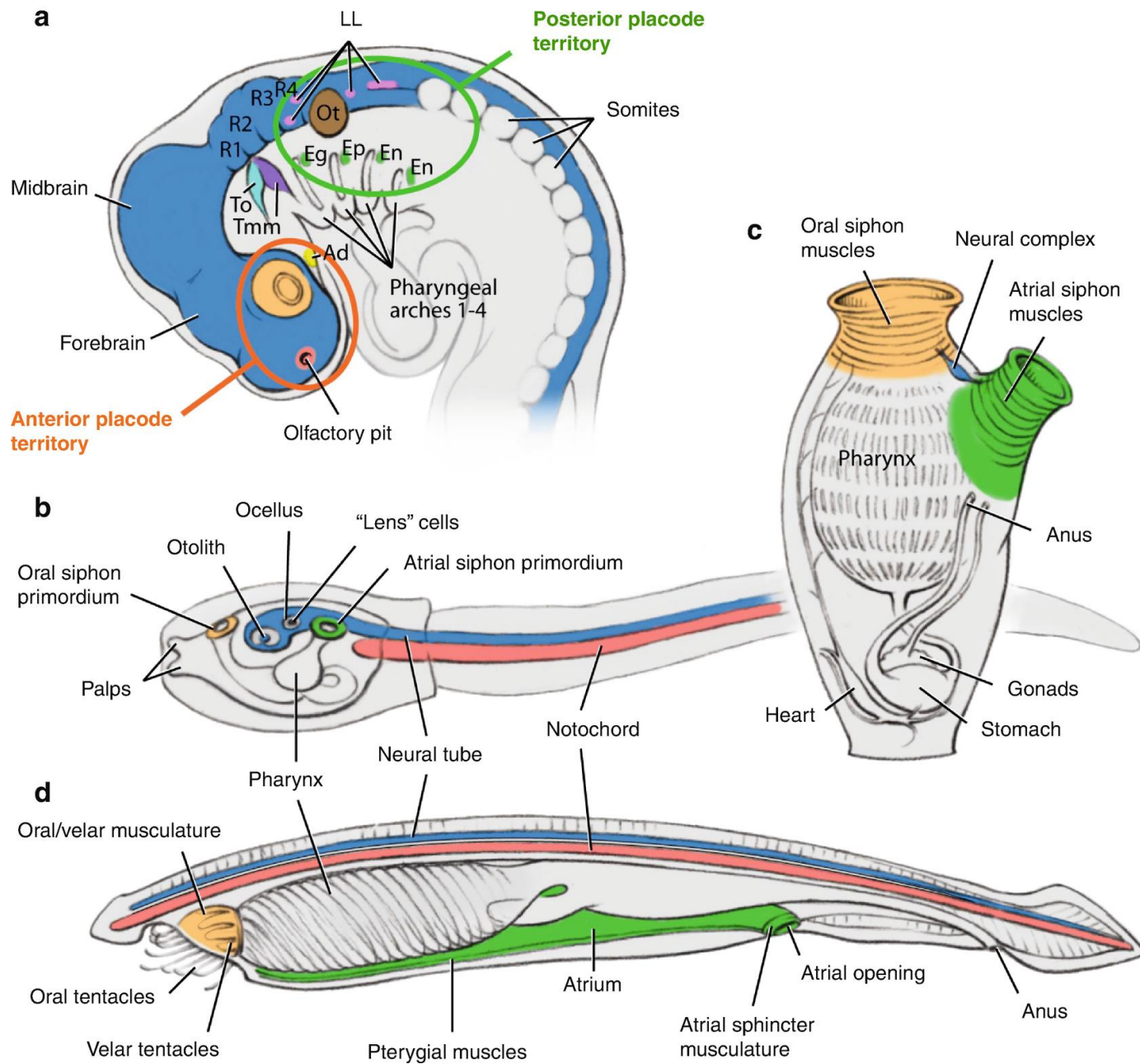


Figure 3 Schematic representation of vanadium accumulation and reduction in ascidians.

The concentration of vanadium in the +5 oxidation state is only 35 nM in seawater; in contrast, the highest concentration of vanadium in ascidian blood cells is 350 mM (38), and the concentration of sulfate is 500 mM (95). The vacuole interior is maintained at an extremely low pH (1.9) by H⁺-ATPases (55). In this environment, almost all of the vanadium accumulated is reduced to V^{III} via V^{IV} (64). The first step in vanadium uptake can occur at a branchial sac or digestive organ (intestine), where glutathione-S-transferase was identified as a major vanadium carrier protein (103). We discovered vanadium-binding proteins, designated Vanabins, in the blood plasma and cytoplasm of vanadocytes (105–108, 110). The pentose-phosphate pathway, which produces NADPH, was shown to be localized in the cytoplasm by *in vitro* experiments, and NADPH has been found to reduce V^V to V^{IV} (76–79). A metal-ATPase that might be involved in vanadium transport has been found in the vacuolar membrane (submitted).

Plášť – autonomní, extraindividuální buňky, integrace strukturálních elementů





pohyblivá larva

notochord, nervova trubice, pharyngotremie, endostyl,
metamerní svalstvo, ocas, chybí trávicí trubice = nežerou!
Chybí vylučovací soustava - difuze

1. ústa

2. rozšířená nervová trubice
se statocystou a „očkem“

3. atrioporus

4. nervová trubice

5. chorda

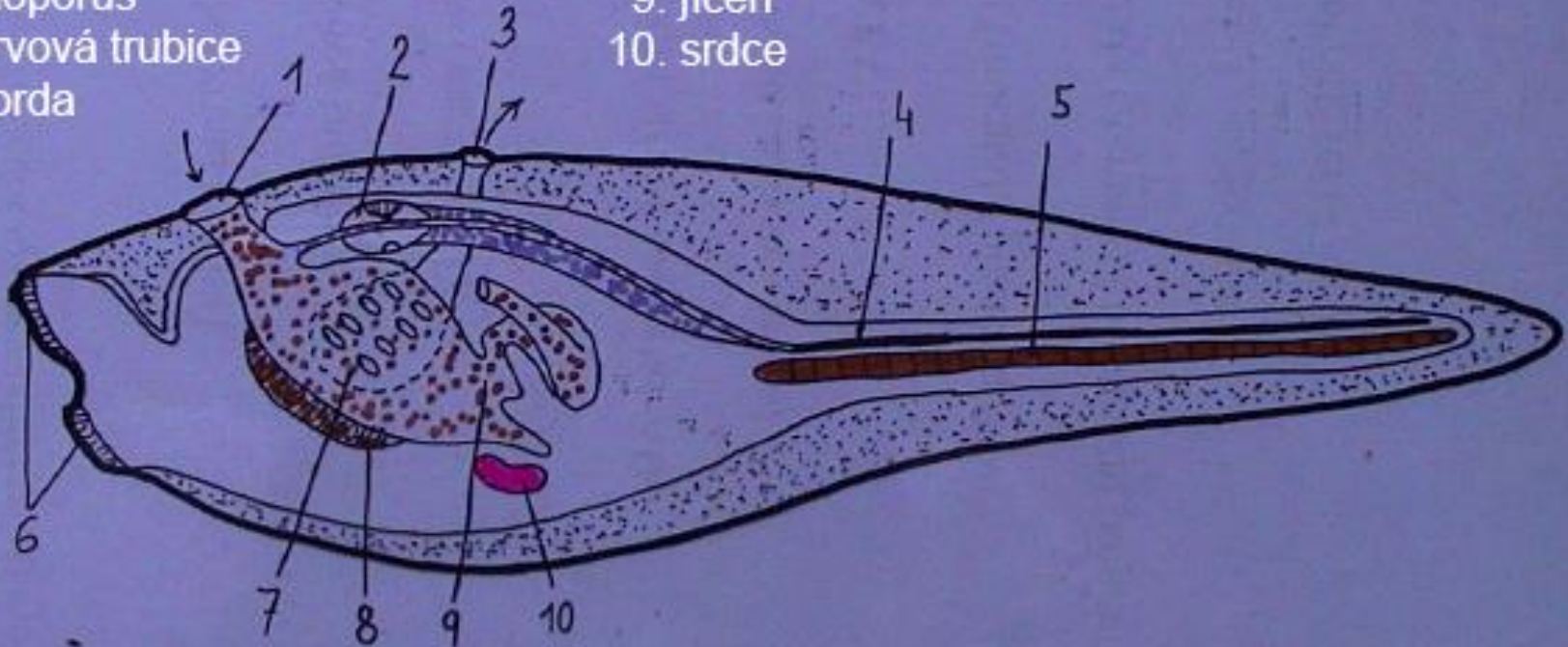
6. přichycovací papily

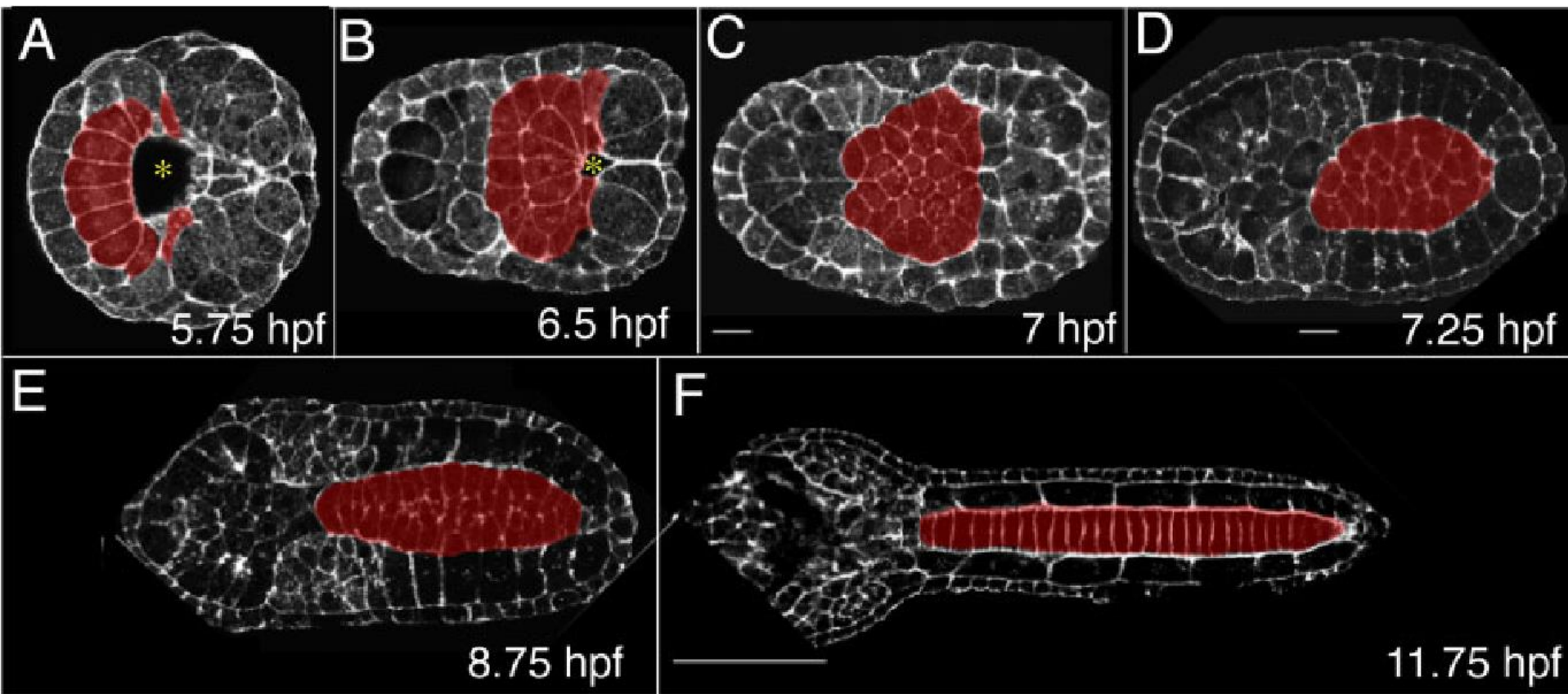
7. proděravělý hltan s peribranchiálním prostorem

8. endostyl (hypobranchiální rýha)

9. jícen

10. srdce





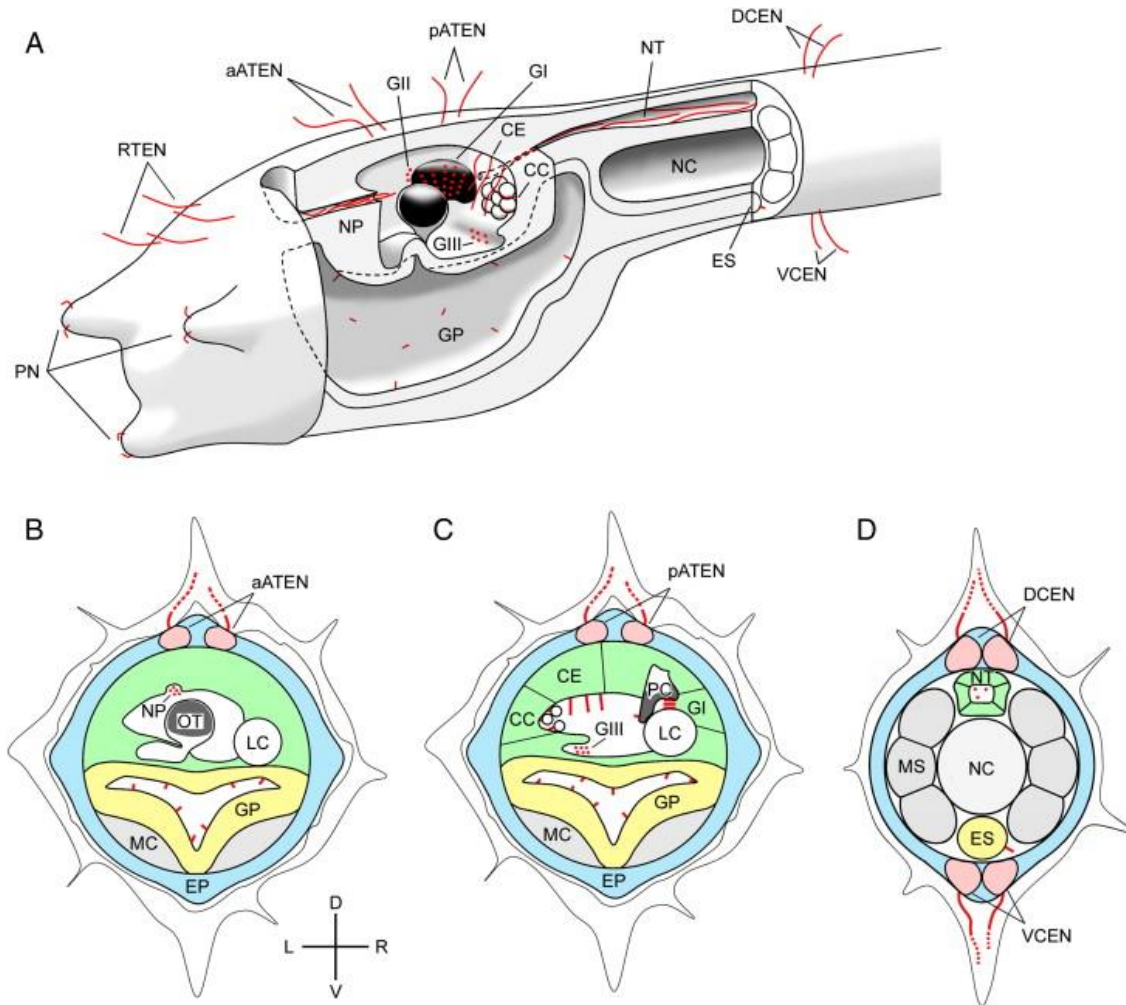
Ascidian **notochord development** from the onset of gastrulation to the completion of convergent extension. A: **Ten presumptive notochord cells** (red) form a semicircular arc anterior to the blastopore (*). B,C: **Two rounds of cell division** generate 20 (B) and finally 40 notochord cells that form a **monolayer epithelium** (C). D–F: Infolding (not shown here) and **convergent extension** transform the notochord precursor **into a column of 40 stacked cells**. To collect these images *Ciona savignyi* embryos were stained with bodipy–phalloidin and imaged with a laser scanning confocal microscope. Hpf, hours postfertilization at 18°C. All images are dorsal view, with anterior to the left.

Konvergentní extenze – univerzální mechanismus vývoje notochordu

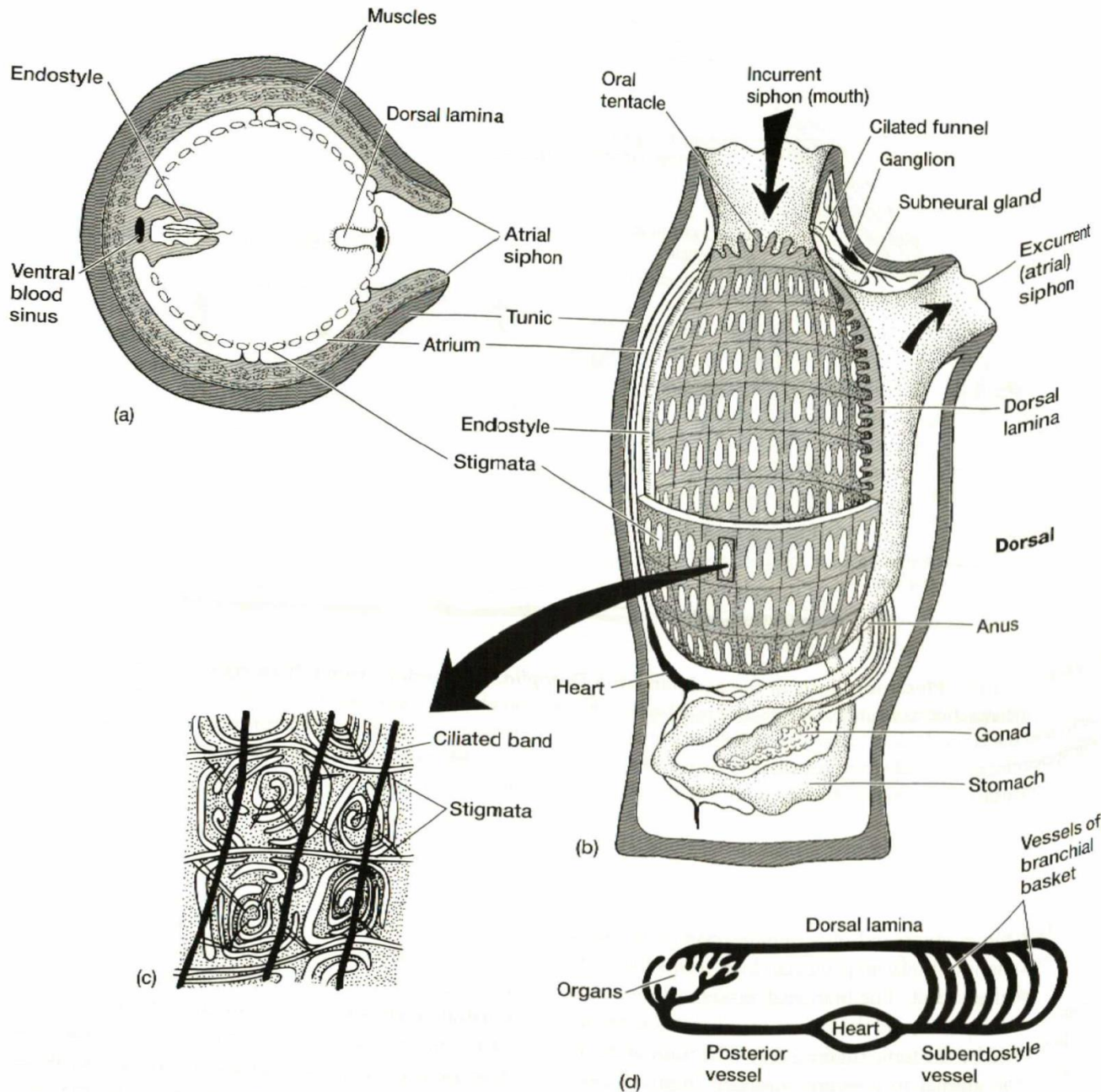
Posterioerní plakoidální systém

Cilie, řasinky - červeně

Znázornění distribuce cilií (řasinek) v **larvách *Ciona***. (A) poloha řasinek. (B–D) Příčné pohledy na úrovni otolithu (B), ocellus (C) a uprostřed ocasní oblasti (D).



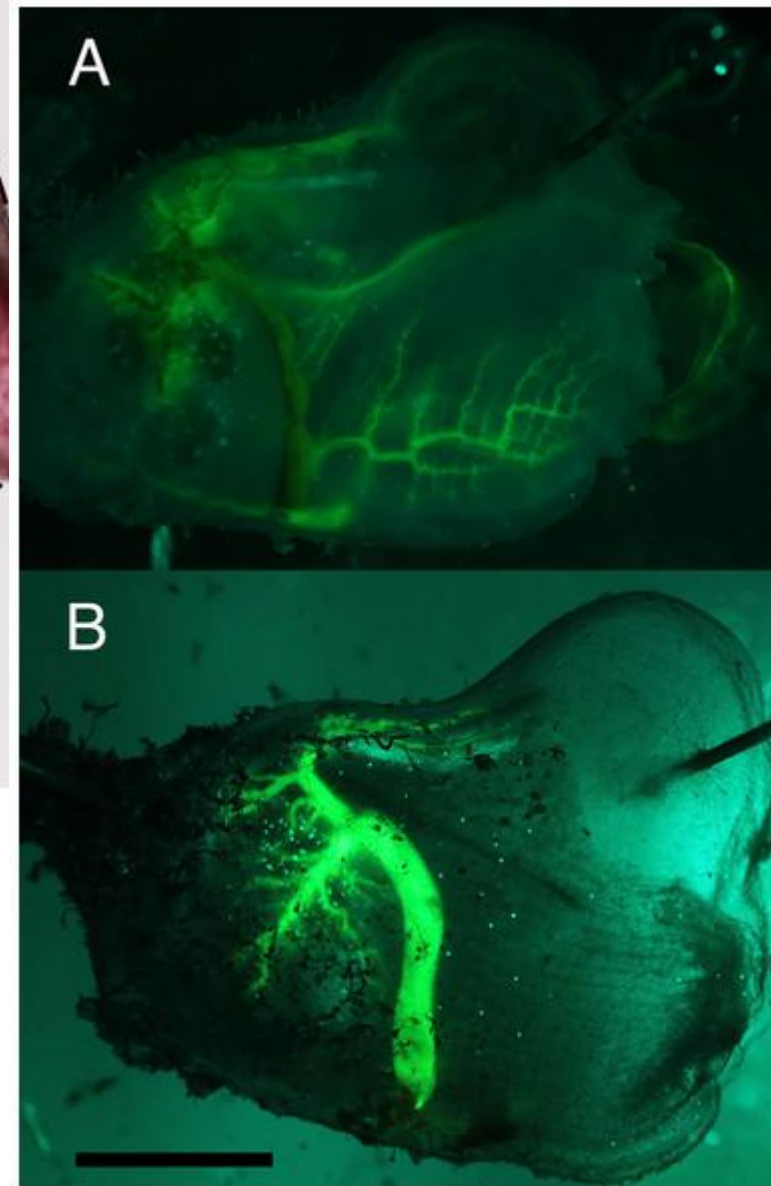
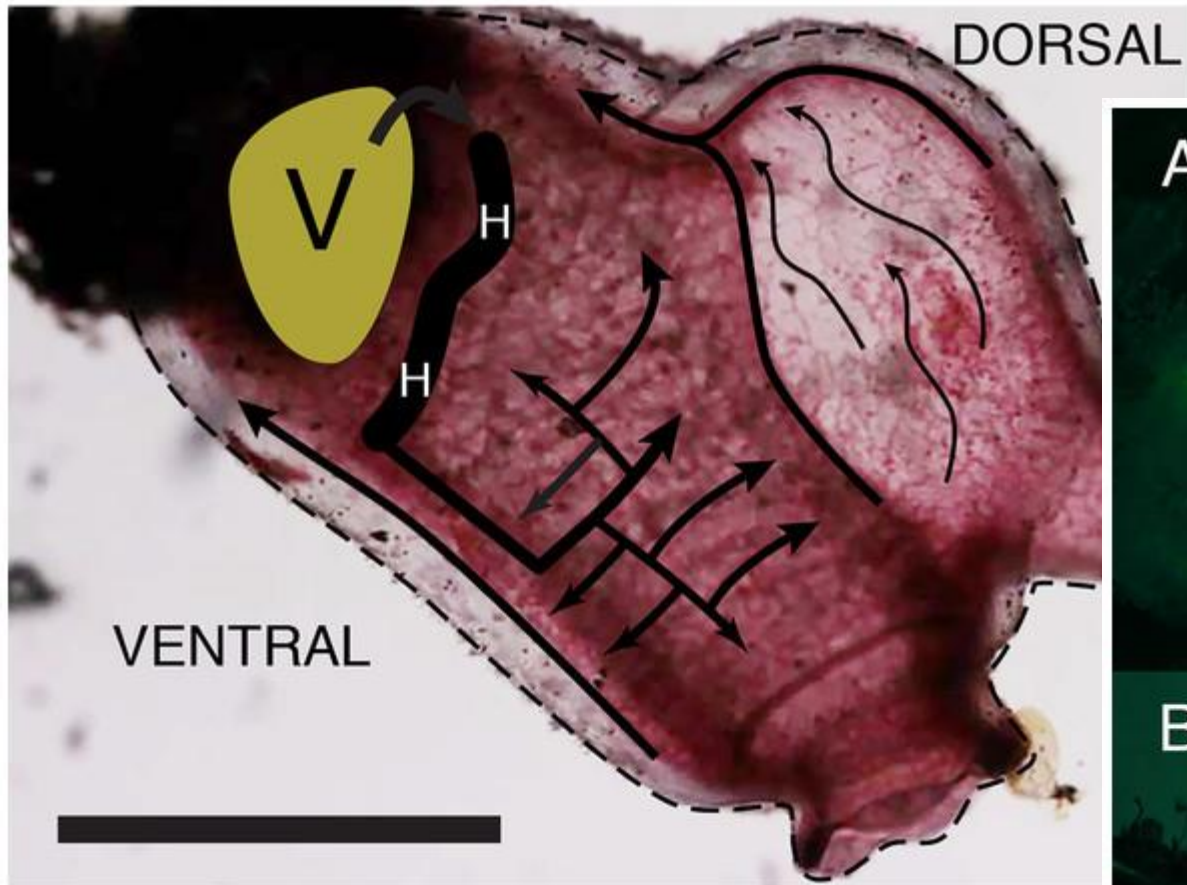
PN, papillar neuron; aATEN, anterior apical trunk epidermal neurons; pATEN, posterior apical trunk epidermal neurons; DCEN, dorsocaudal epidermal neurons; VCEN, ventrocaudal epidermal neurons; GI, group I [photoreceptor](#); GII, group II photoreceptor; GIII, group III photoreceptor; NP, neurohypophysial duct; CE, ciliated [ependymal cell](#); CC, coronet cell; GP, gut primordium; NT, [neural tube](#); NC, [notochord](#); ES, endodermal strand; LC, [lens cell](#); OT, [otolith](#); PC, [pigment cup](#); MC, [mesenchyme cell](#); MS, muscle cell.



U většiny jen žaberní koš s endostylem+střevo

Coelom redukován na perikard a gonády

Spojující znak – vnější plášť tunika (polysacharid tunicin+složitá vnitřní stavba)



https://www.youtube.com/watch?v=SM8_wG-XSVg

reverzní srdce, tvar U
pohyb krve v obou směrech

- **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

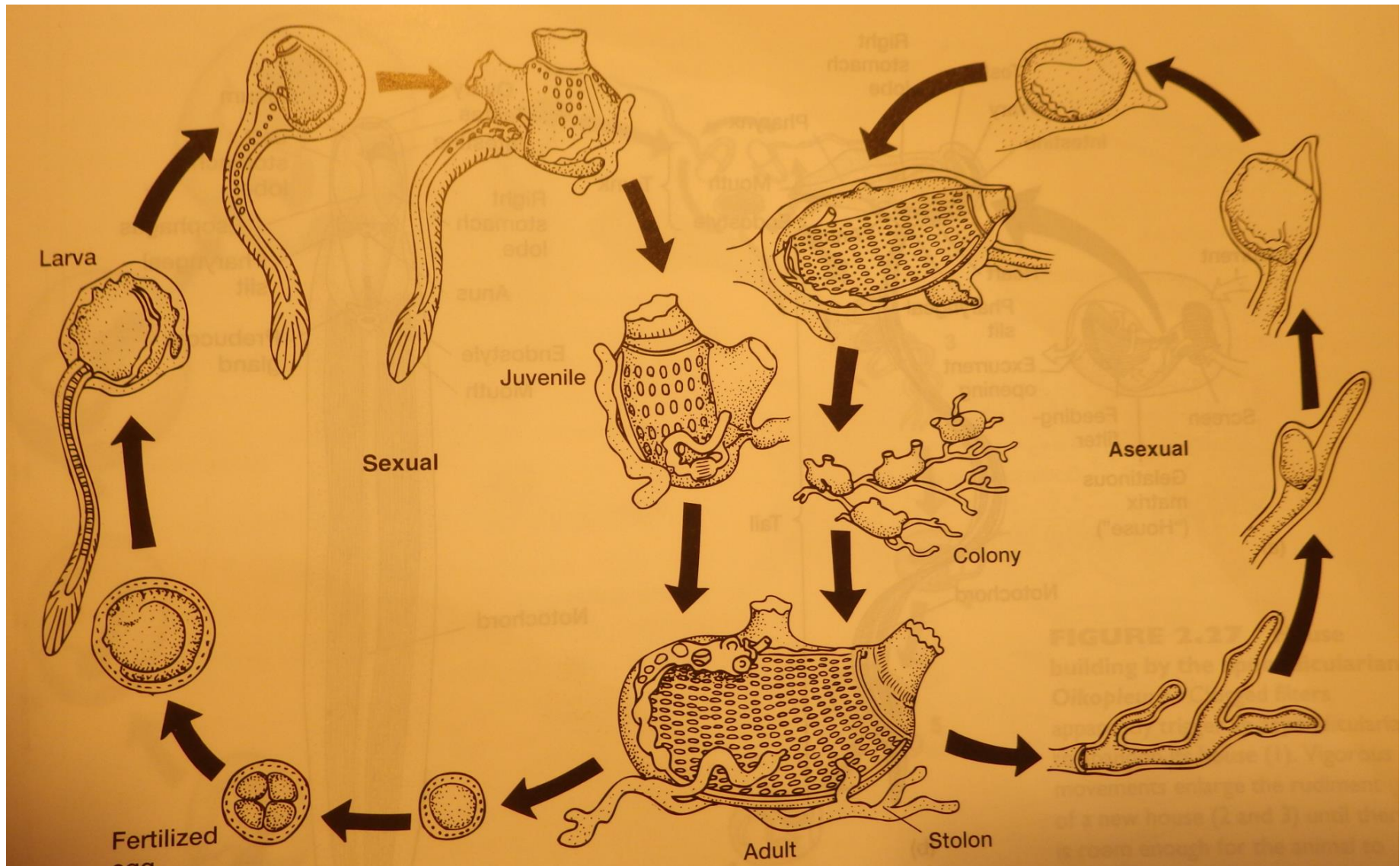
- **rozmnožování**

- 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



Vysoká disparita tělních plánů, životních strategií apod.

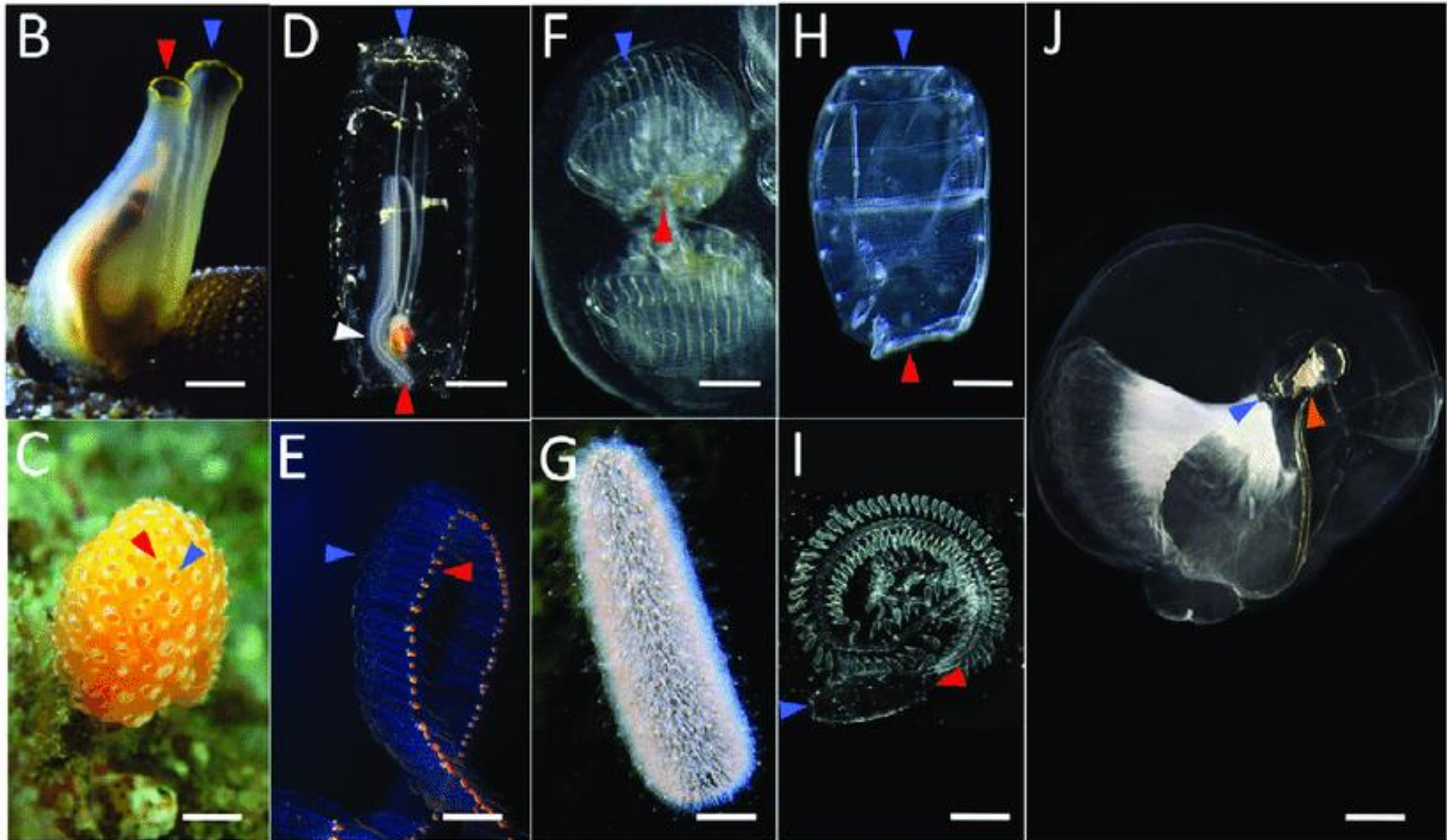
Ascidian

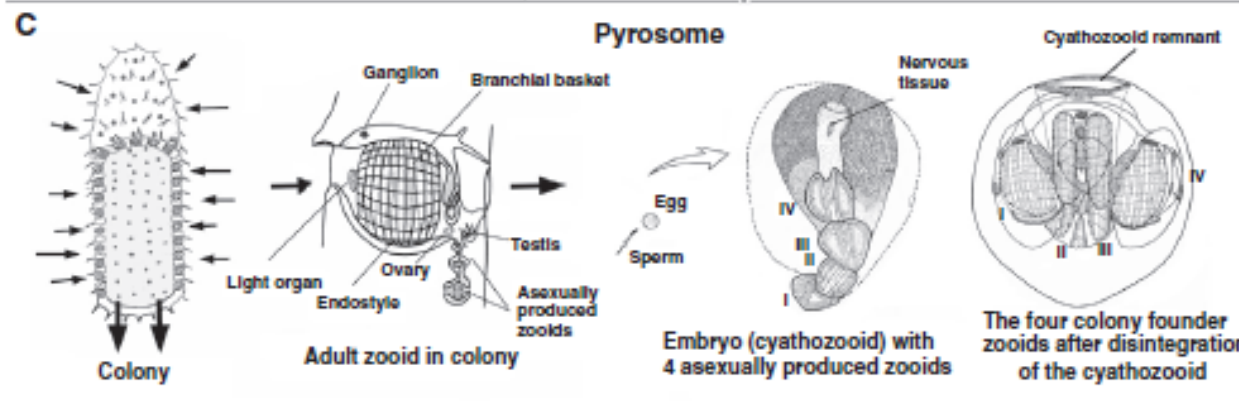
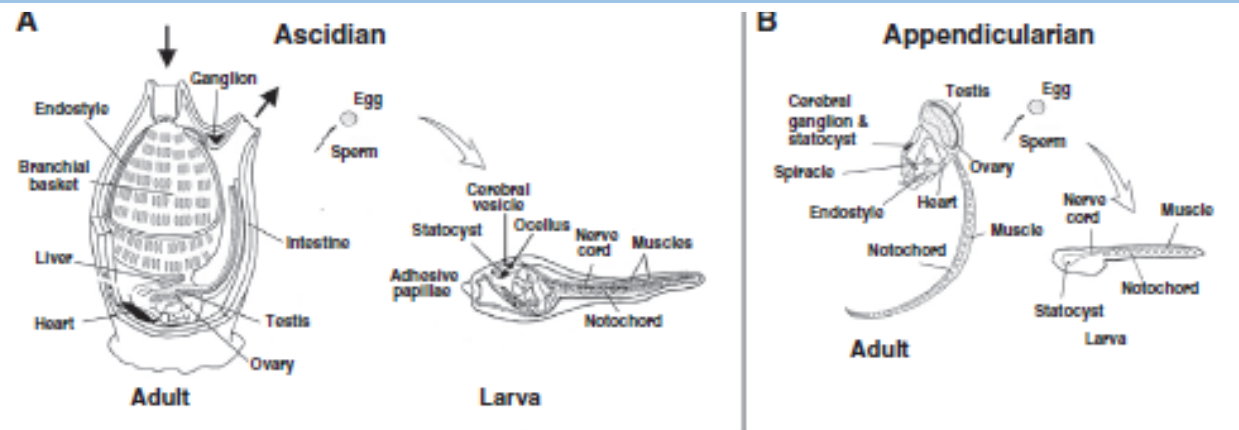
Salp

Pyrosome

Doliolid

Appendicularian

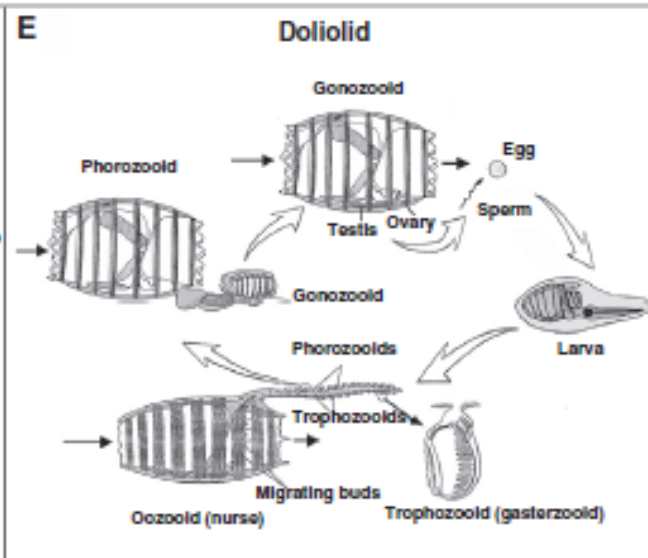
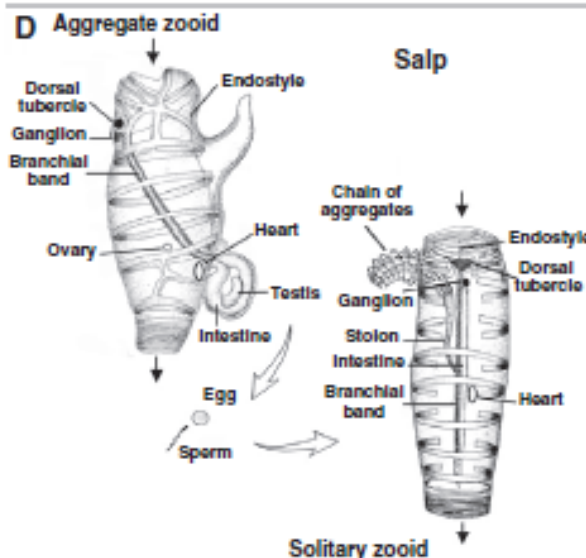




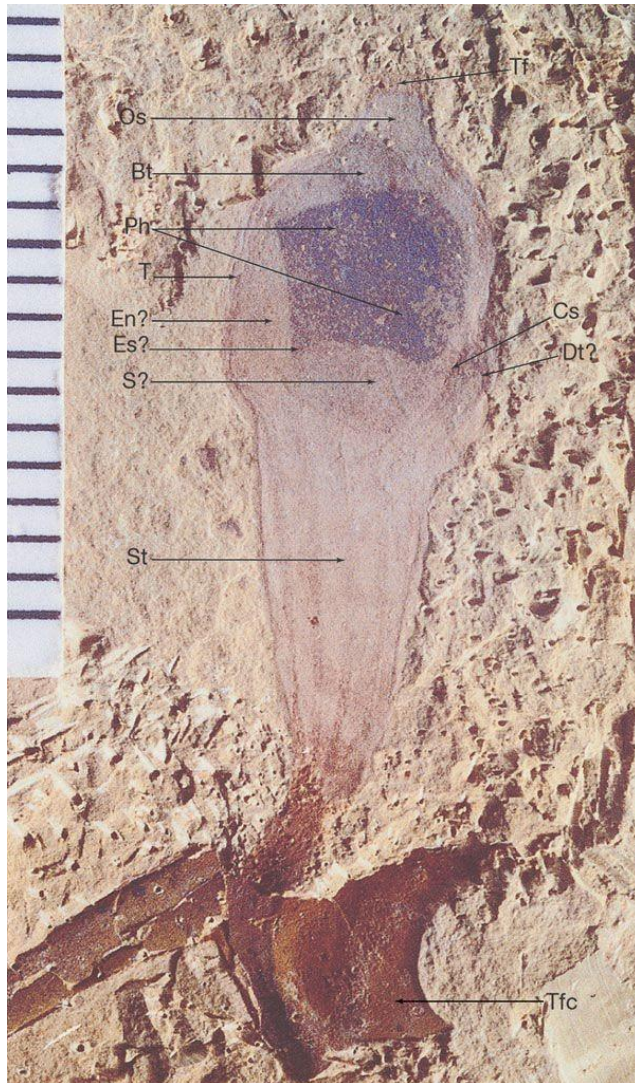
socialita

versus

individualita



Spodní kambrium, 510 mil let

*Shankouclava*

The first tunicate from the Early Cambrian of South China



Jun-Yuan Chen, Di-Ying Huang, Qing-Qing Peng, Hui-Mei Chi, Xiu-Qiang Wang, and Man Feng

PNAS July 8, 2003 100 (14) 8314-8318; <https://doi.org/10.1073/pnas.1431177100>

Edited by Michael S. Levine, University of California, Berkeley, CA (received for review February 27, 2003)

Article

Figures & SI

Info & Metrics

PDF

Abstract

Here we report the discovery of eight specimens of an Early Cambrian fossil tunicate *Shankouclava* near Kunming (South China). The tunicate identity of this organism is supported by the presence of a large and perforated branchial basket, a sac-like peripharyngeal atrium, an oral siphon with apparent oral tentacles at the basal end of the siphonal chamber, perhaps a dorsal atrial pore, and an elongated endostyle on the mid-ventral floor of the pharynx. As in most modern tunicates, the gut is simple and U-shaped, and is connected

„Ascidacea“ sumky (parafylie)

1900, přisedlí, vakovité tělo, soliterně, sociálně i kolonie

Aplousobranchiata – pospolitky

Phlebobranchiata – pravé sumky

Stolidobranchiata - zřasenky

Thaliacea - salpy

50, pelagičtí, soudečkovité tělo, metageneze, i kolonie

Pyrosomida-ohnivky, Cyclomyaria (Doliolida)-kruhosvalí, Desmomyaria (Salpida)-pásmosvalí

Appendicularia (Larvacea, Copelata) - vršenky

60, pelagičtí, neotenie, jen solitérní, volně ve schránkách se sítkami, 3 čeledi - Oikopleuridae, Fritillariidae, Kowalevskiidae

„Ascidiacea“ – sumky

pospolitky (Aplousobranchiata)

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

pravé sumky (Phlebobranchiata)

solitérní i koloniální, bez synanscií

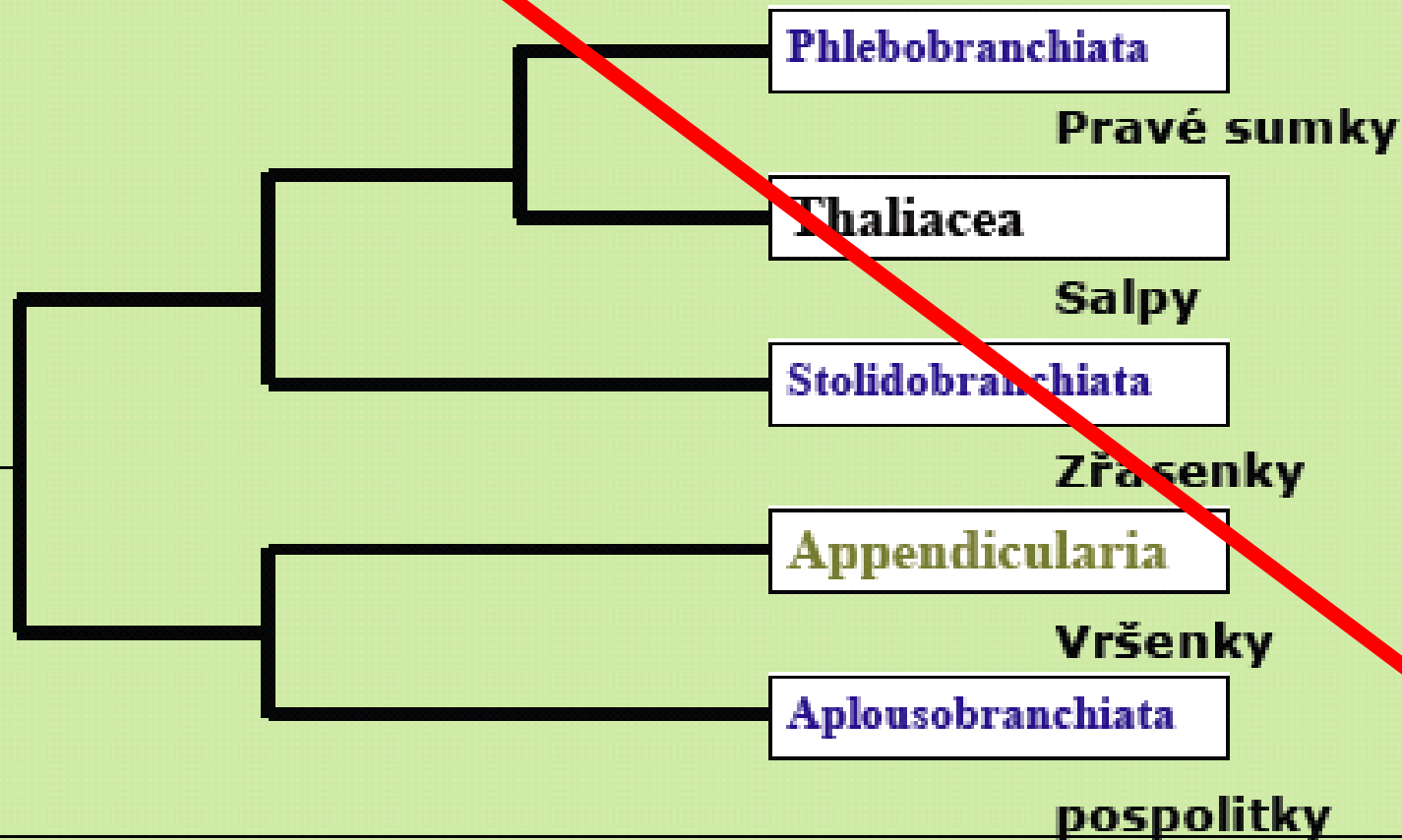
zřasenky (Stolidobranchiata)

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

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 Stach a Turbevill (2002).



Giribet *BMC Biology* (2018) 16:49
<https://doi.org/10.1186/s12915-018-0517-4>

BMC Biology

COMMENTARY

Open Access



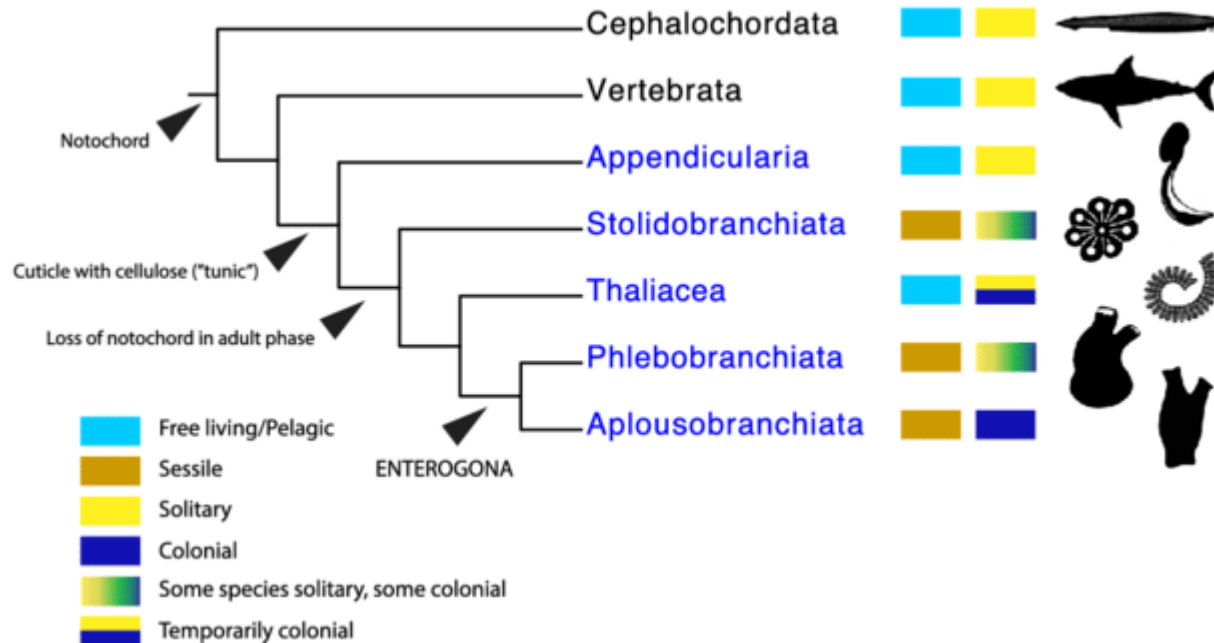
Phylogenomics resolves the evolutionary chronicle of our squirting closest relatives

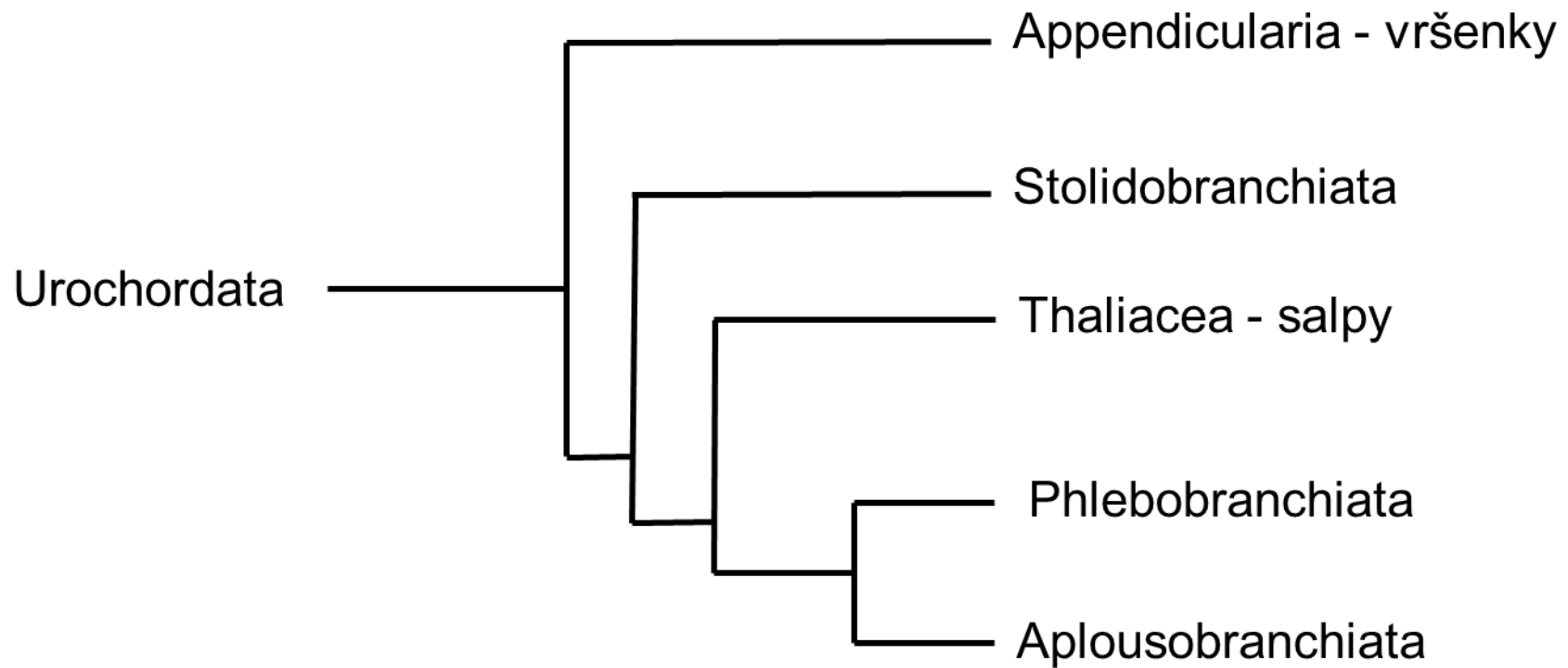
Gonzalo Giribet

Abstract

A recent paper in *BMC Biology* has resolved the family relationships of sea squirts, one of our closest invertebrate relatives, by using a large phylogenomic data set derived from available genomes and newly generated transcriptomes. The work confirms previous

genomic resources are available for this animal phylum. Yet, unlike all the other abovementioned animal groups that dominate the reefs, no comprehensive modern phylogenetic analyses using other than a handful of genes existed for tunicates until now. This major deficiency in animal phylogenetics has been finally addressed in two papers using phylotranscriptomics, including all major

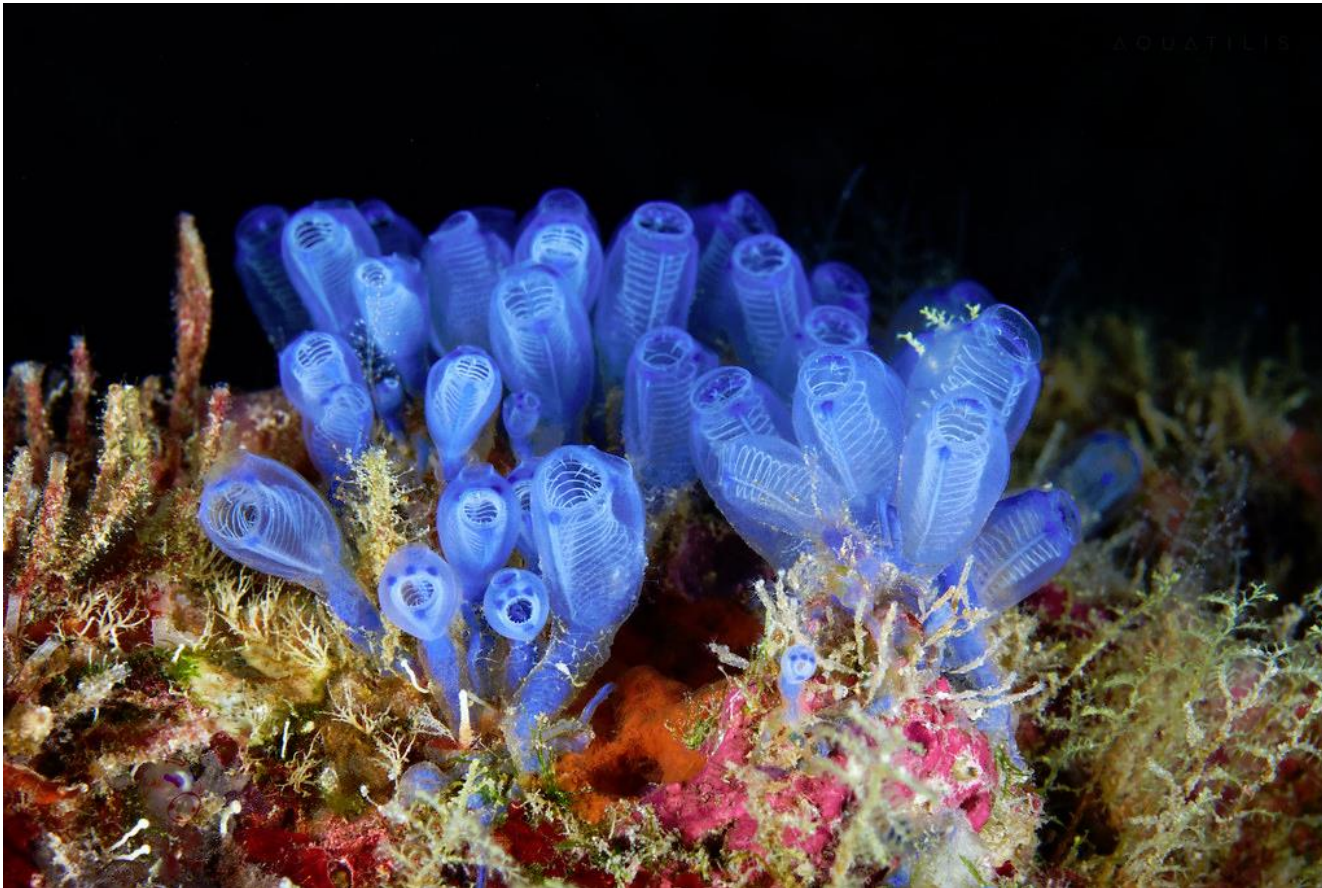




„Asciacea“ – sumky

sběrná skupina pro přisedlé formy (>2000 spp.) (? výchozí typ tělesné organizace pláštěnců)

- mořští, litorální, přisedlí, soliterní (Phlebobranchiata) i koloniální - mohutná tunika - u kolonií společná pro všechny (Stolidobranchiata)



Sumky

Generalizovaní pláštěnci standardních vlastností (larva vs. dospělec, ad. sesilní, soliterní či koloniální, rozm. pohlavní i vegetativní, bentičtí filtrátoři, zejm. litorál

- velký obžaberní vak vystlán slizem pokrývajícím řasinkové buňky
- přijímací a vyvrhovací otvor poblíž sebe, nerv. gangl. (+nerv. žláza a coronární orgán) a vířivý epitel u přij. otvoru
- endostyl s žláznatými a bičíkatými buňkami, trávicí trubice tvaru U
- peripharyngeální pruhy
- epibranchiální rýha
- oplození mimotělní - pohlavní, proteradrický hermafroditismus (první samec)
- nepohlavní, vznik kolonií pučením
- mořští kosmopolité, převážně v litorálu (do 50 m)
- krátký život larvy (min-hod), fototaxe (poz-neg)
- monascidie - synascidie (regenerační schopnost)

monascidie

Clavelina lepadiformis

Clavellina dellavallei



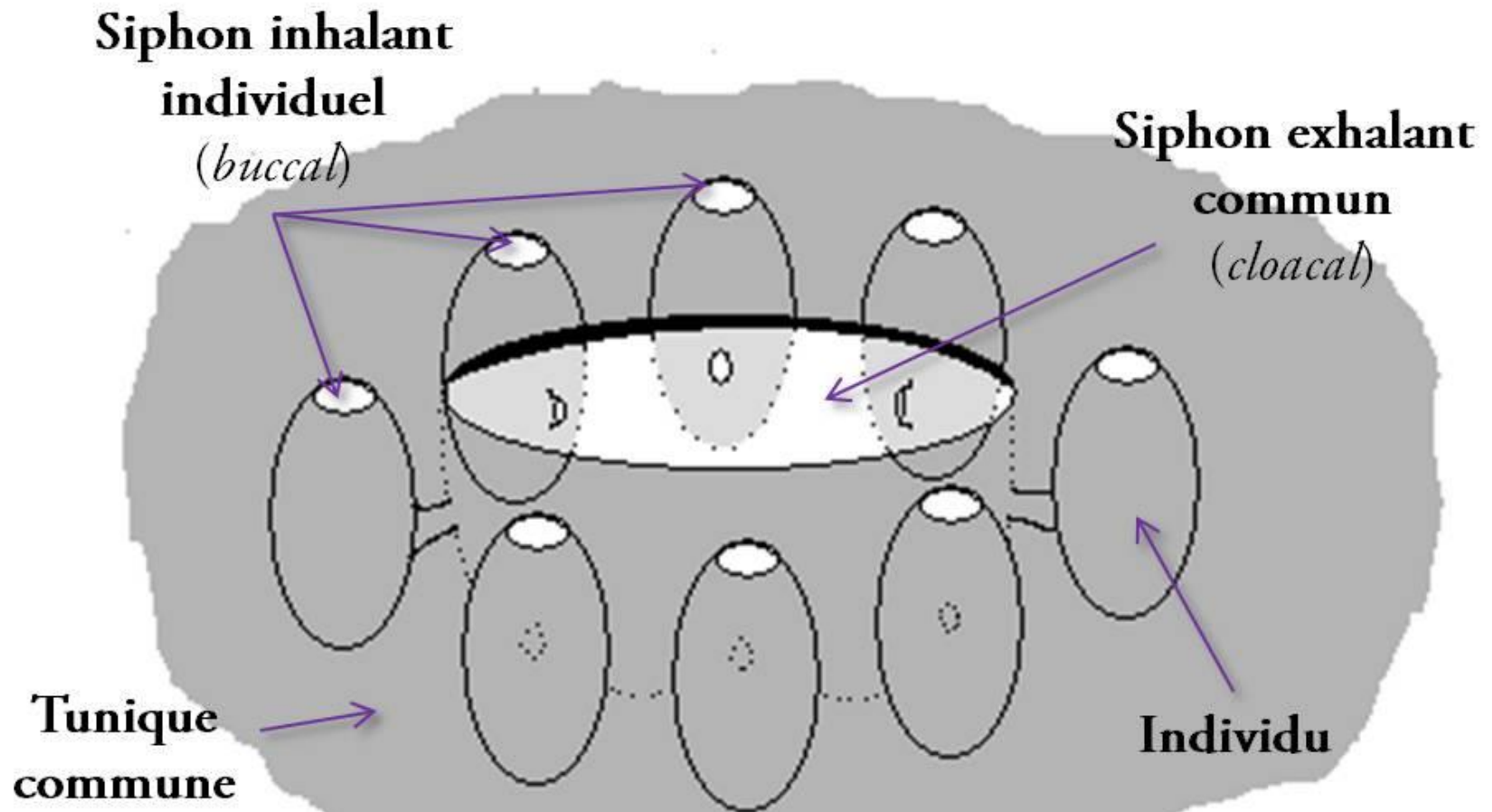


synascidie

se společným pláštěm a atrioporem

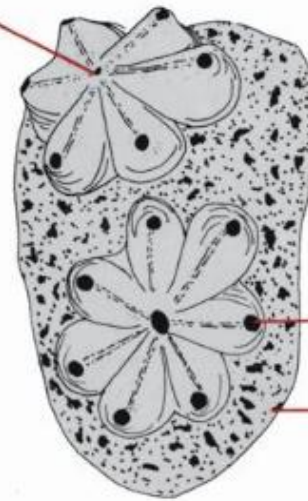
Lissoclinum perforatum





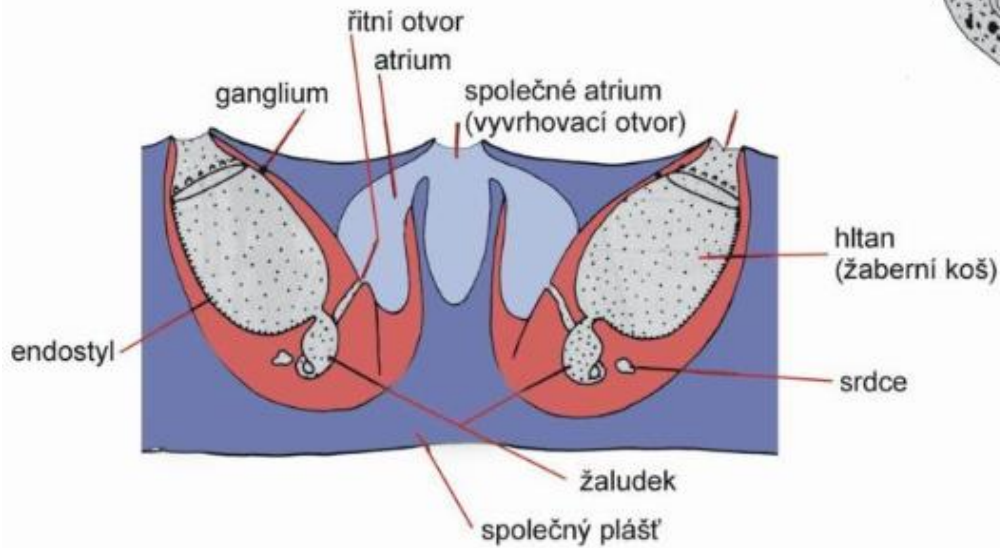
koloniální sumky

společný
vyvrhovací
otvor
(atrium)



otvor
bukální
nálevky
(ústní otvor)

společný
plášť



Ascidie koloniální (Botryllé)

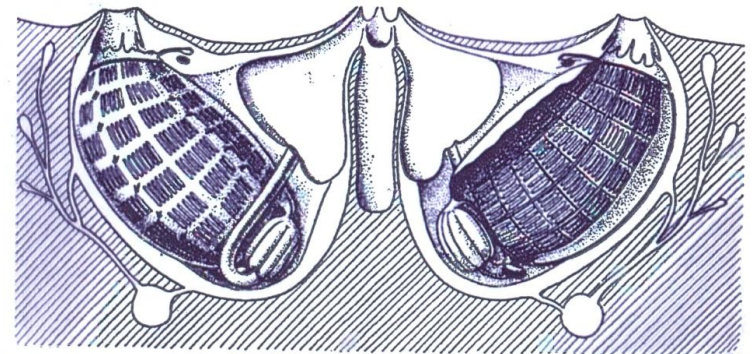


FIG. 27. — Schéma de deux ascidiozoïdes d'une cœnobie de *Botryllide* montrant le cloaque commun, les vaisseaux du test (d'après Y. DELAGE et KÉROUARD).

Pravé sumky – Phlebobranchiata

Agneziidae

Asciidiidae

Cionidae

Corellidae

Diazonidae

Dimeatidae

Hypobythiidae

Octacnemidae

Perophoridae

Plurellidae



Ascidia incrassata

Phallusia mamillata
sumka hrbolkatá



solitérní, Atlantický oceán, Severní moře – Anglie ale i Středozevní moře, hloubky do 200 m

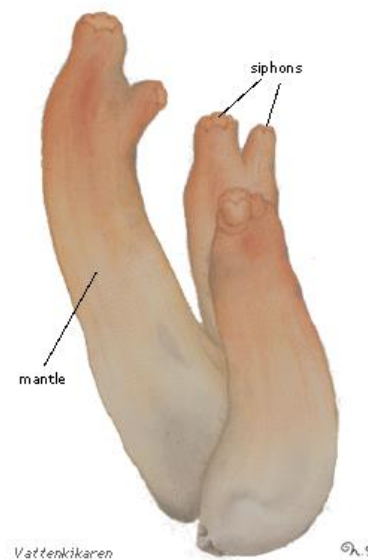


Cionidae

Ciona intestinalis
sumka štíhlá



kosmopolitní, přístavní vody,
silné smrštění těla



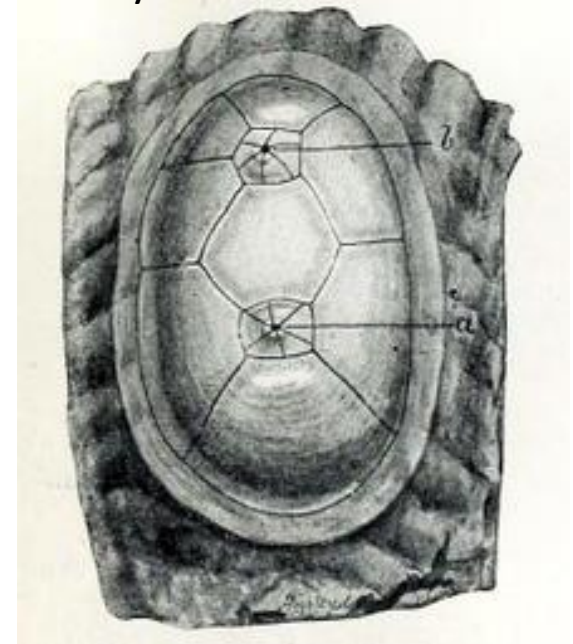
Corellidae

Corella parallelogramma



Chelyosoma macleayanum

Krátké otvory lemovány 6 disky,
přírůstky





**Molecular phylogeny endorses the relationship between
carnivorous and filter-feeding tunicates (Tunicata, Ascidiacea)**

Marcos Tatián, Cristian Lager, Milagros Demarchi, Camilo Mattoni

First published: 22 September 2011 | <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2011.00493.x> | Cited by: 6

Advertisement

Hexacrobylus (Oligotrema)

Specializovaný hlubokomořský predátor!
Osvalený atriální otvor

Molgula – osvalení atriálního
sifonu, ledvina - karnivorie,
pohybová emancipace – i volně
pohyblivé formy





Plurella

Larva v tělní dutině do metamorfózy

<https://alchetron.com/Predatory-tunicate#->

Octacnemidae

Megalodicopia hians



Halocynthia papillosa sumka červená

středomoří



Zřásenky Stolidobranchiata

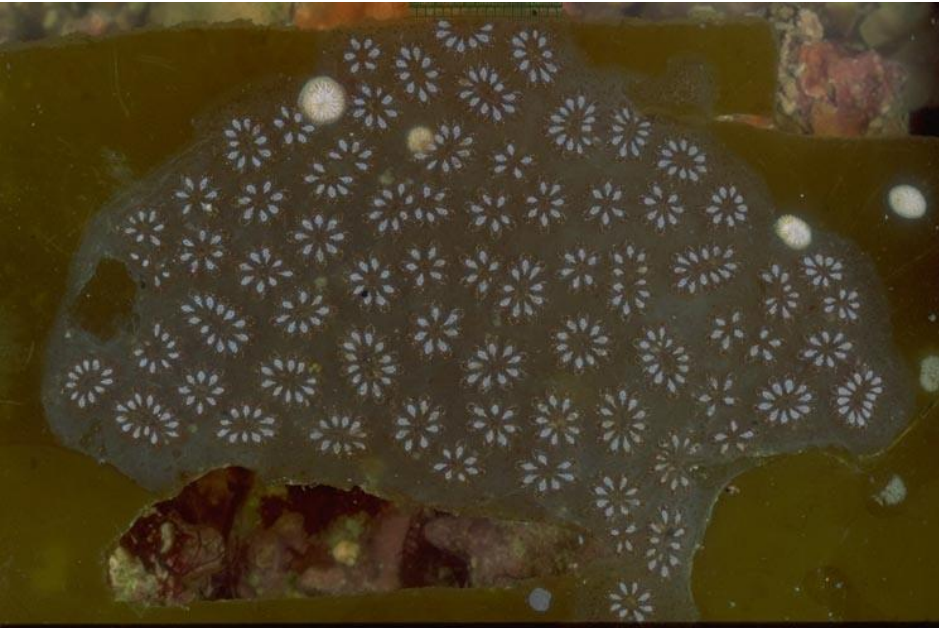
Koloniální i solitérní

Halocynthia roretzi

pokrm, Korea



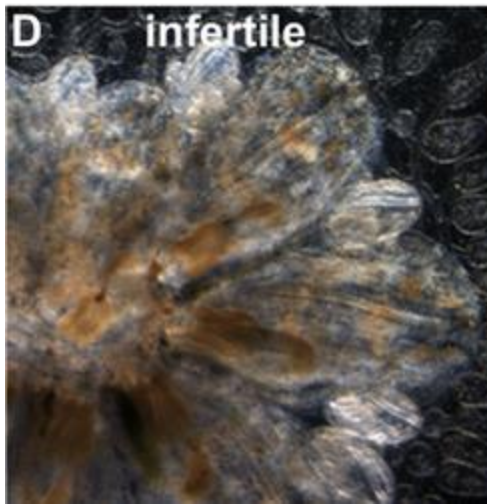
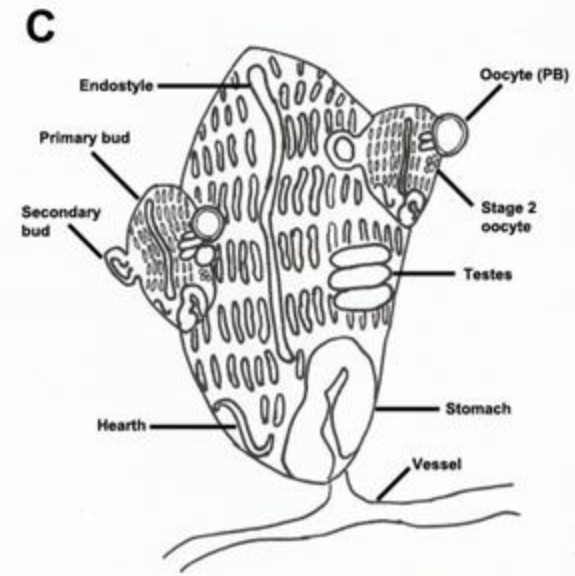
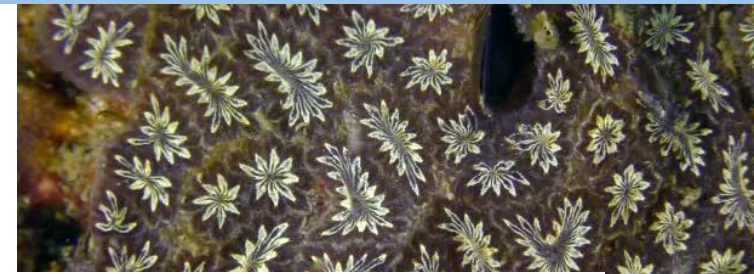
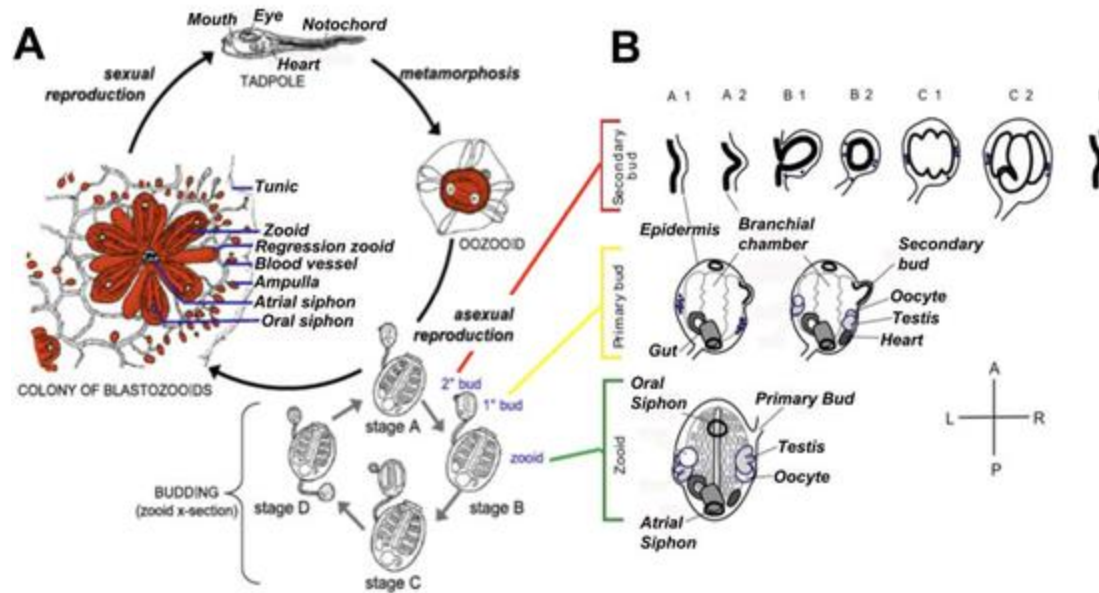
Botryllus schlosseri - synascidia - zřasenky (Stolidobranchiata)



Lissoclinium

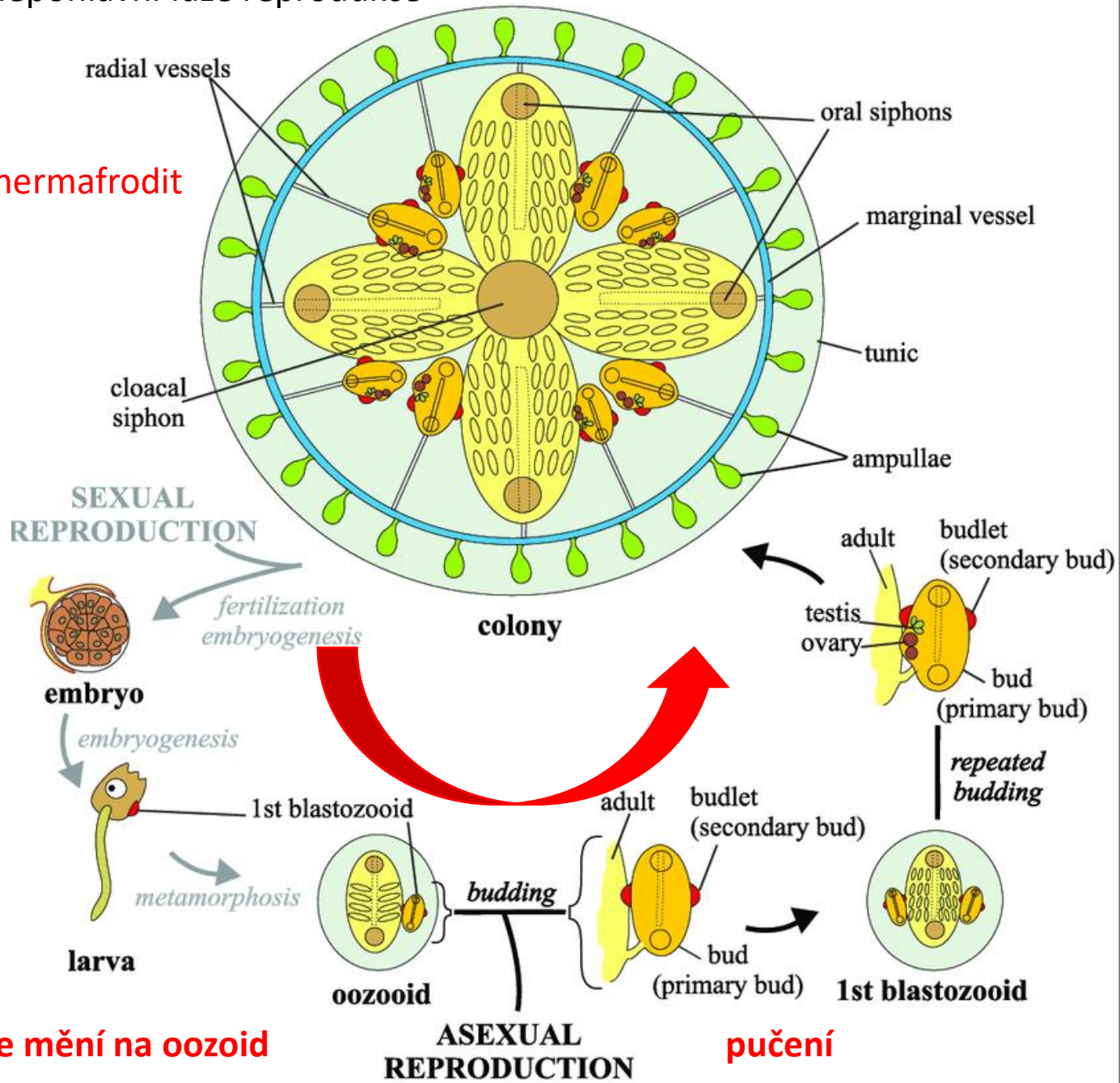
Botryllus schlosseri

Integrace primárních shluků – více stavebních variant
pučení – oocyt; pohlavně – larva, oozoid



Pohlavní a nepohlavní fáze reprodukce

protogynní hermafrodit



larva se mění na oozoid

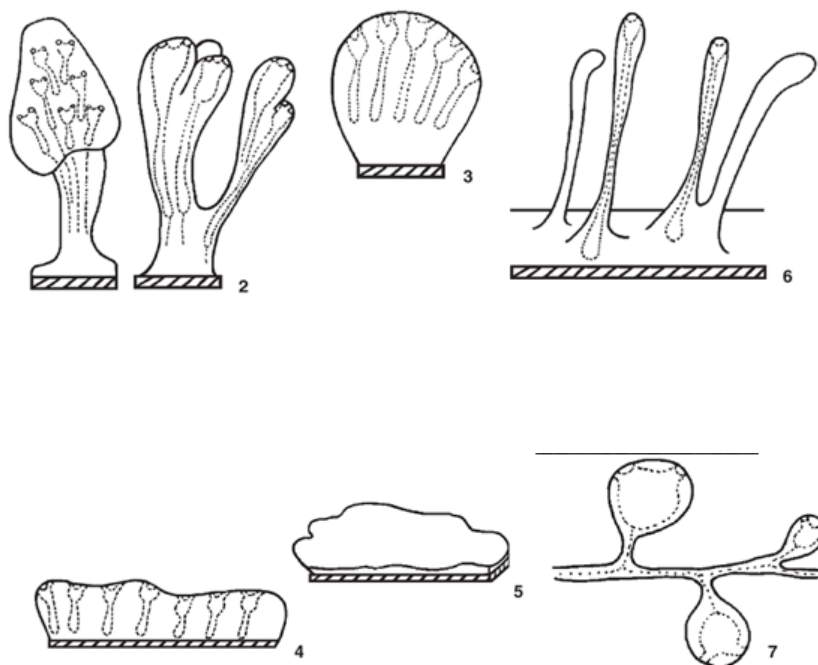
pučení

Pyuridae – protažené stolo, vzplývání

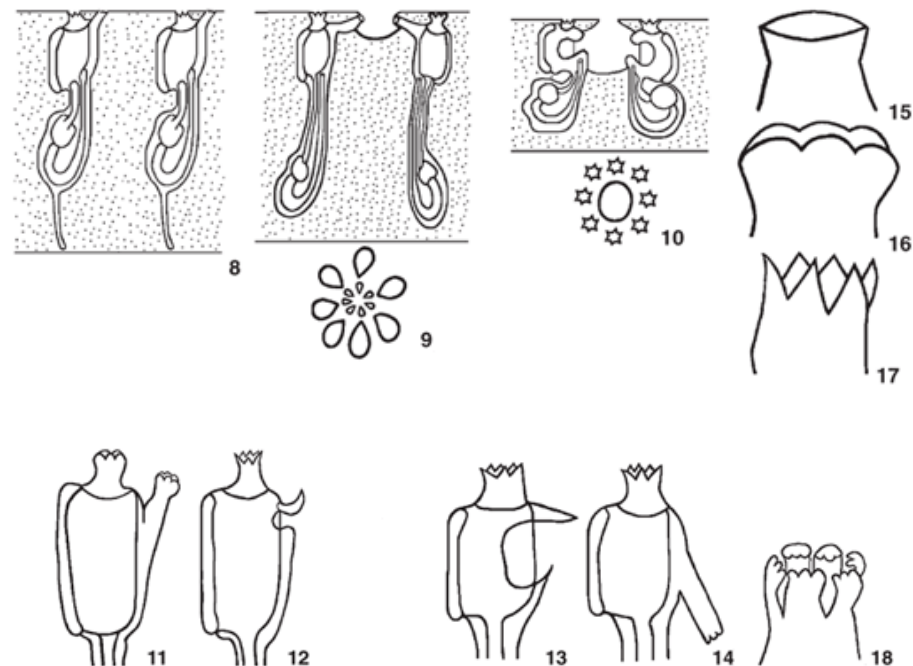


<https://www.youtube.com/watch?v=nPVmKm6cv-k>

Pospolitky - Aplousobranchiata



Figures 2-7. Types of colonies: (2) stalked; (3) globular; (4) cushion; (5) sheet; (6) encrusting base; (7) zooids from a stolon.



Figures 8-18. (8-10) Openings on the colony surface: (8) both siphons open on colony surface, without cloacal systems, (9) both siphons open on colony surface, the atrial in a depression on the colony surface (rudimentary cloaca) – cross section and view from the colony surface, (10) only oral siphon opens on colony surface: the atrial siphon opens within the tunic in cavities or channels that communicate with the exterior through a cloaca – cross section and view from the colony surface; (11-14) atrial siphon: (11) tubular apical; (12) small and apical; (13) wide; (14) tubular basal; (15-18) oral siphon: (15) margin smooth; (16) margin with rounded lobes; (17) margin with pointed lobes; (18) margin with ramified lobes.

11 čeledí

Didemnidae - didemnovití

Clavelinidae - pospolitkovití

Polycitoridae - mořničkovití

Polyclinidae - útesničkovití

Euherdmaniidae

Holozoidae

Protopolyclinidae

Pseudodistomidae

Pycnoclavellidae

Ritterellidae

Stomozoidae

Diazonidae

Oxycorynia fascicularis



Clavelinidae – pospolitkovití

Clavelina lepadiformis

Diazonidae *Rhopalaea crassa*



Thaliacea - salpy



Thaliacea – salpy

Doliolida, Salpida, Pyrosomida

mořští, pelagiální, soliterní – koloniální

přijímací a vyvrhovací otvor proti sobě - reaktivní pohyb

obžaberní prostor nemusí být vyvinut, žaberní štěrbiny - do kloaky, velký dorsální nervový ganglion se smysl. orgány,

metageneze: vajíčko -> nepohlavní *oozoid* -> produkuje pučením kolonie pohlavních jedinců – *blastozoidů* (*gonozoidů*), různé varianty

velcí až 5 cm, kolonie až desítky metrů

Ekologie salp vs. Metagenese

Salpy velmi efektivní filtrátoři planktonu

Agregace mukózním sekretem, agregace exkretů

Uhlíkový metabolismus oceánu – jižní oblasti

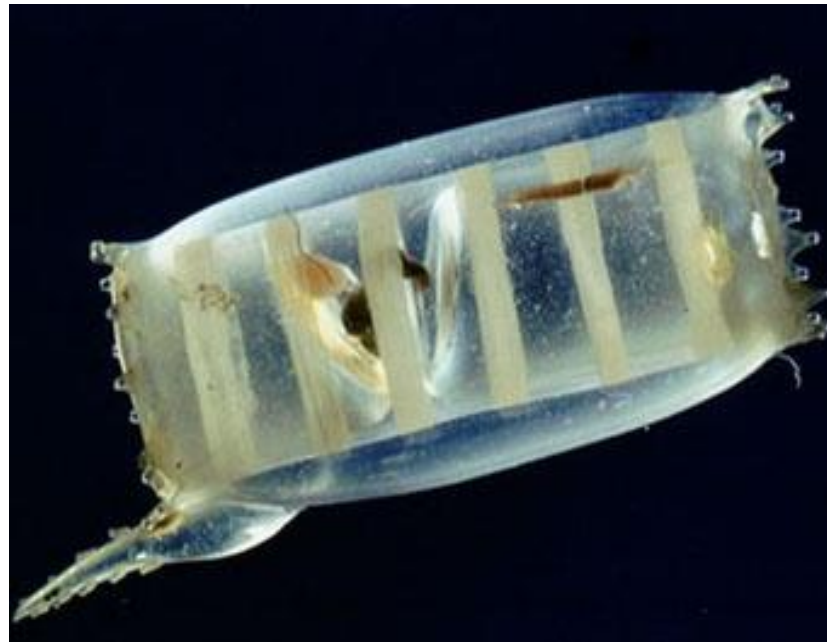
Diverzifikované reprodukční chování

Reakce na dostupnost planktonu

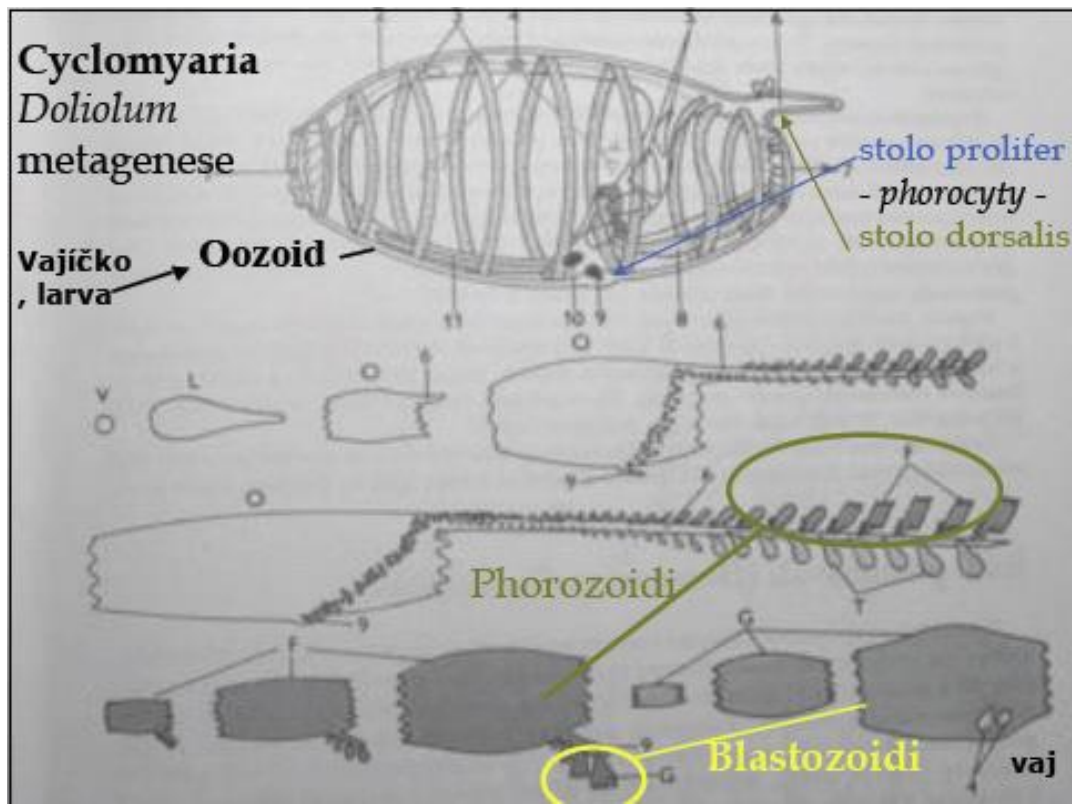
– vysoká koncentrace – produkce blastozoidů
(nejrychlejší generační obrat u Metazoa), vytváření kolonií, dělba činností

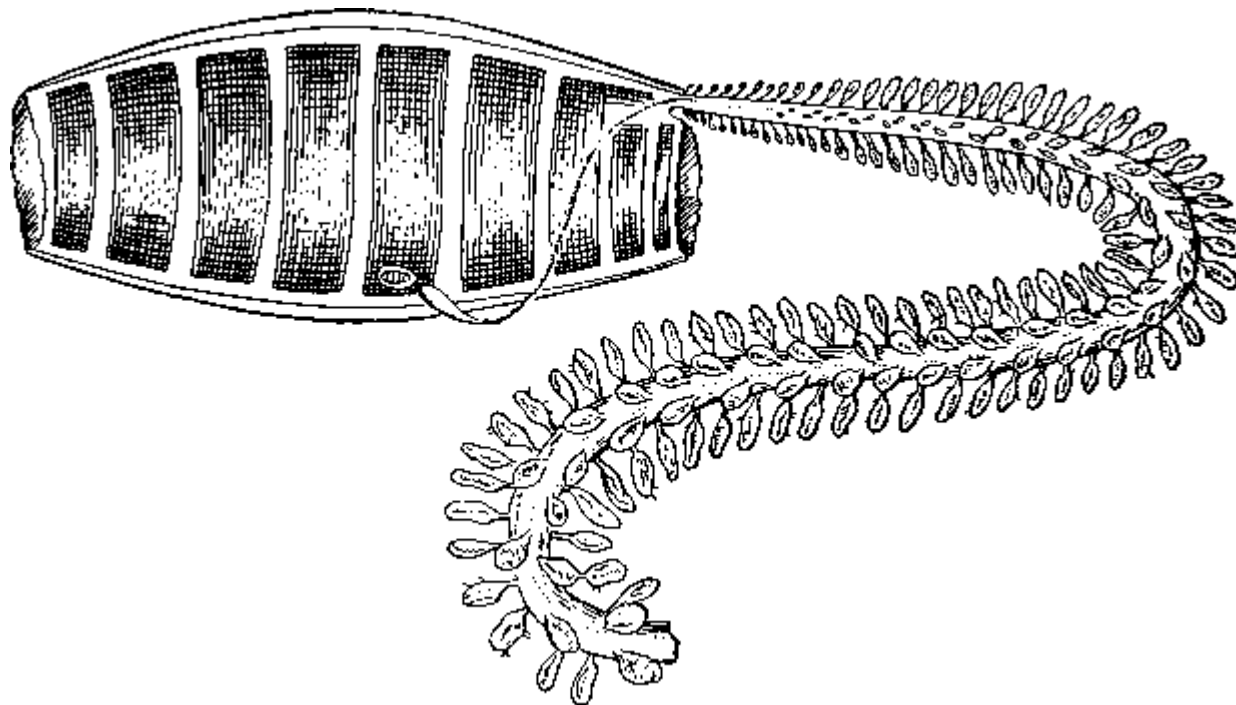
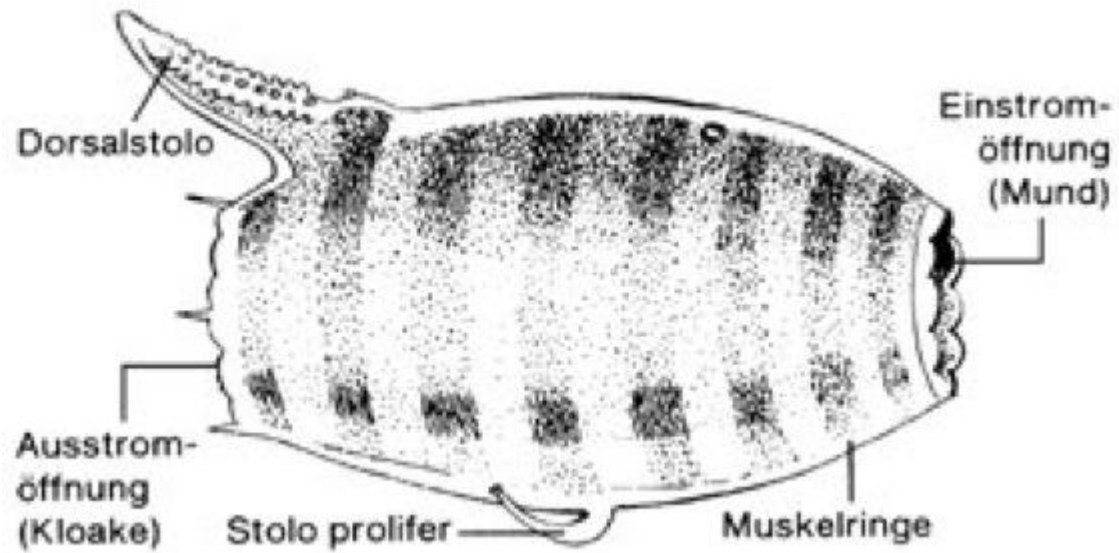
– při nízké koncentraci planktonu - pohlavně – disperzní larvy, solitérní strategie (oozoid)

- 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)



- 1) Primární pučení - 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 (sekundární pučení, Doliolida)**, 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), 45 spp.

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 - blastozoid: pár varlat, 1 ovarium

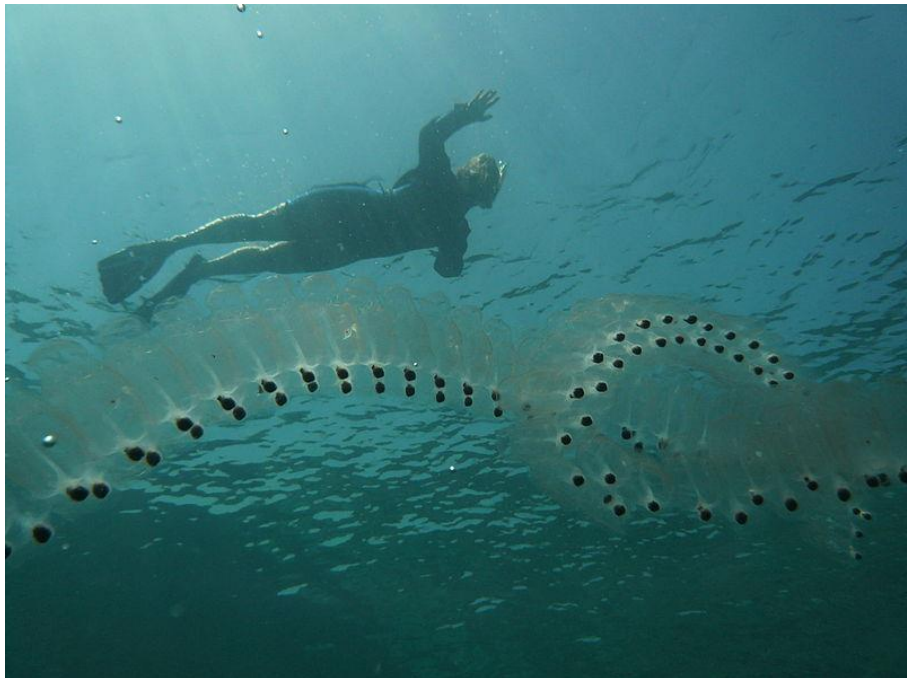
- 1 vejce vývoj ve folikulu (výživa krví matky): **oozoid - stolo prolifer: blastozoidi**



Salpa maxima

- salpa velká

8 m

Salpa maxima*Salpa democratica*

Řetízky blastozoidů se mohou (ale nemusí) chovat jako autonomní (mnohojedincová) individua



<https://www.youtube.com/watch?v=Yk9MpEIVNQE>

Doliolida (Cyclomyaria) – kruhosvalí, 15 spp.

Prstencovité svaly, uzavřeny kolem těla,

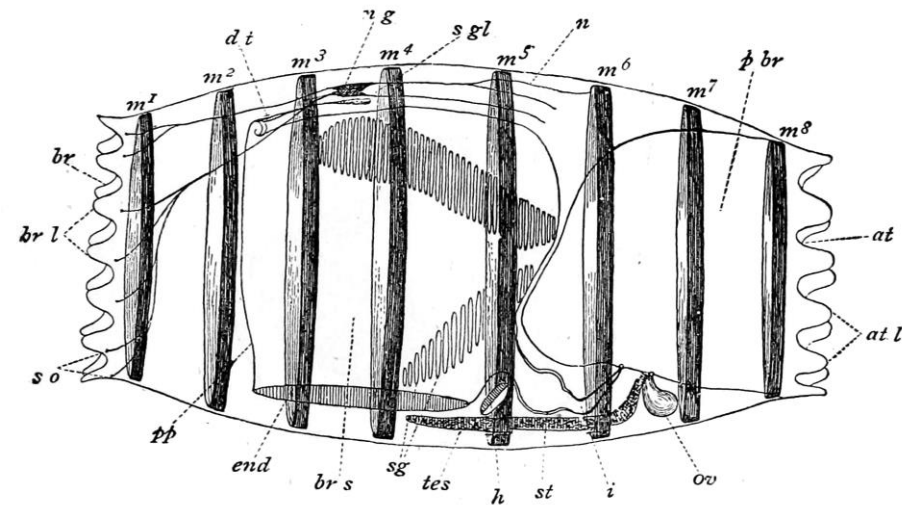
více párů žaberních štěrbin, 3 řady blastozoidů,

gasterozoidi – vyživovací funkce

phorozoid s řetízkem vlastních gonozoidů se odděluje od stolo dorsalis,

oplození mimotělní, **volně pohyblivé larvy**

Doliolum sp.



Doliolum dentikulatum; sexual generation, from the left side: m1-m8: muscle bands; at) atrial apertures; br) branchial apertures; br s) branchial sac; sg) stigmata; st) stomach; ng) nerve ganglion; so) sense organs

Pyrosomida - ohnivky

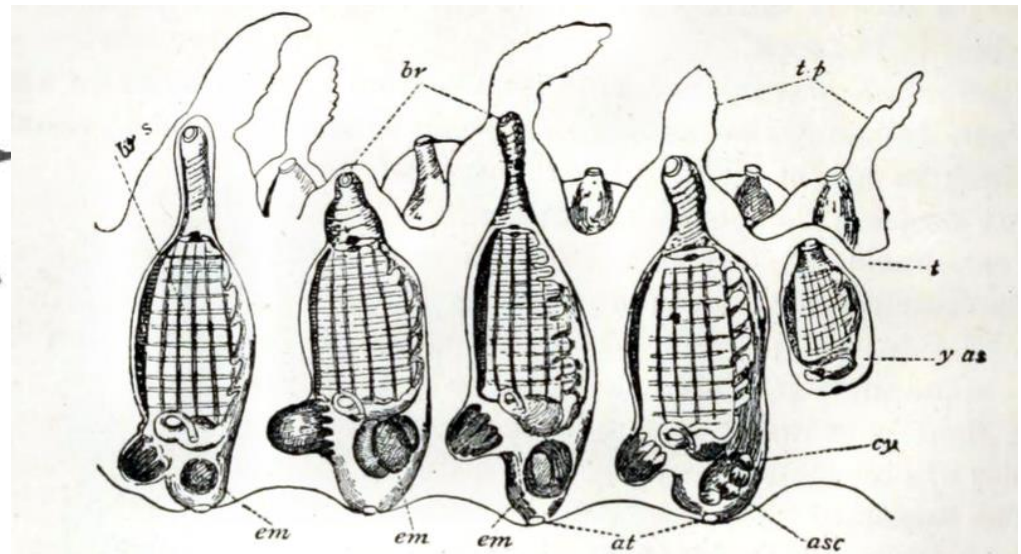
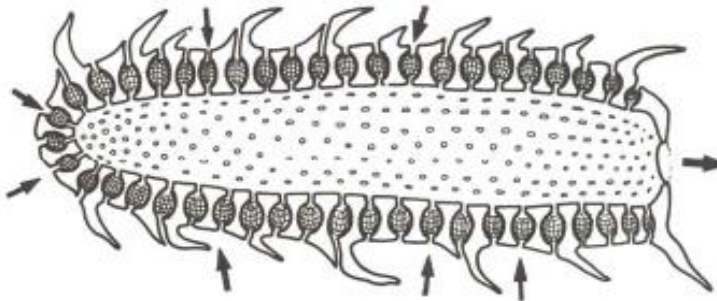
Redukce oozoidu (embryonální cyathozoid), tvoří 4 primární blastozoidy (**tetrazoid**), z nich **sekundární blastozoidi (gonozoidi)**

velké válcovité kolonie se společnou kloakální dutinou (až 4 m), husté síto žaberních štěrbin

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

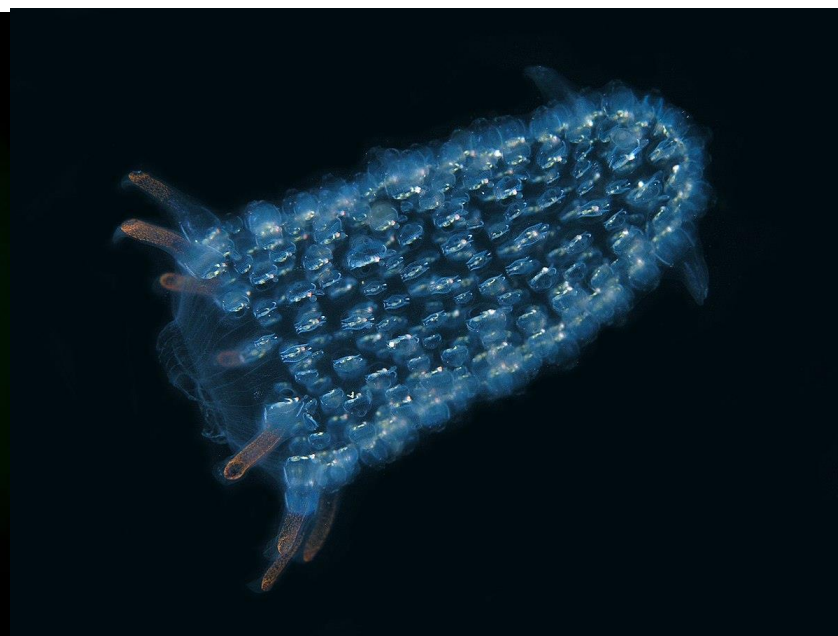
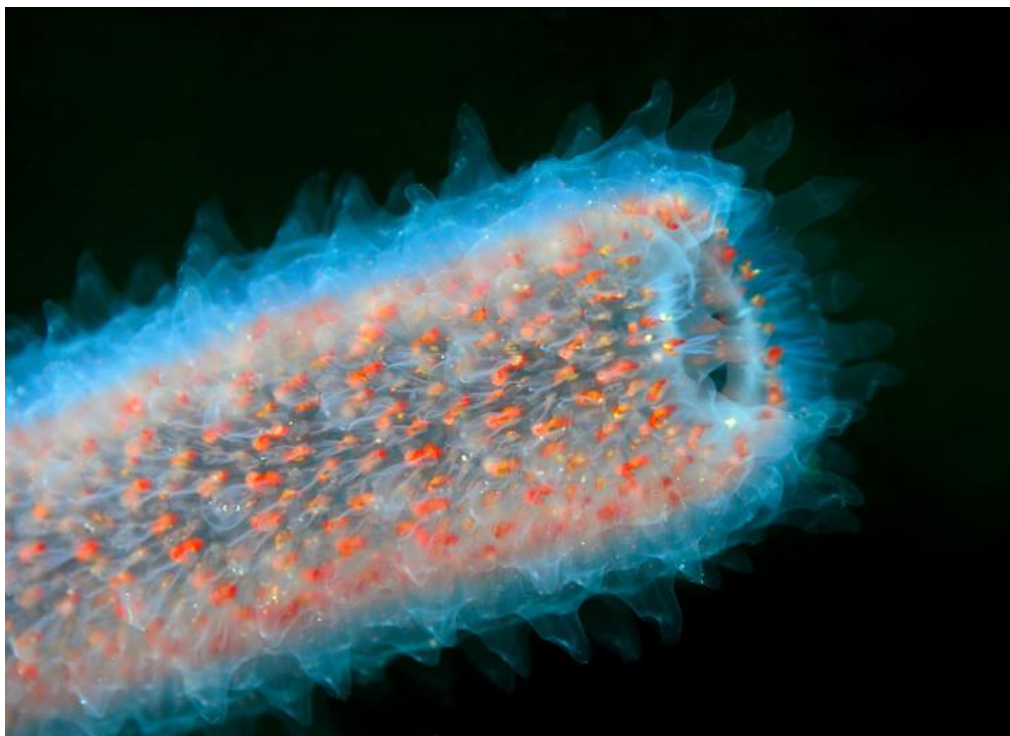
kolonie jako dutý válec, blastozoidi pohlavně dozrávají všichni, gonády dozrávají postupně, první varle pak vaječník

Pyrosoma sp.



Pyrosoma atlanticum

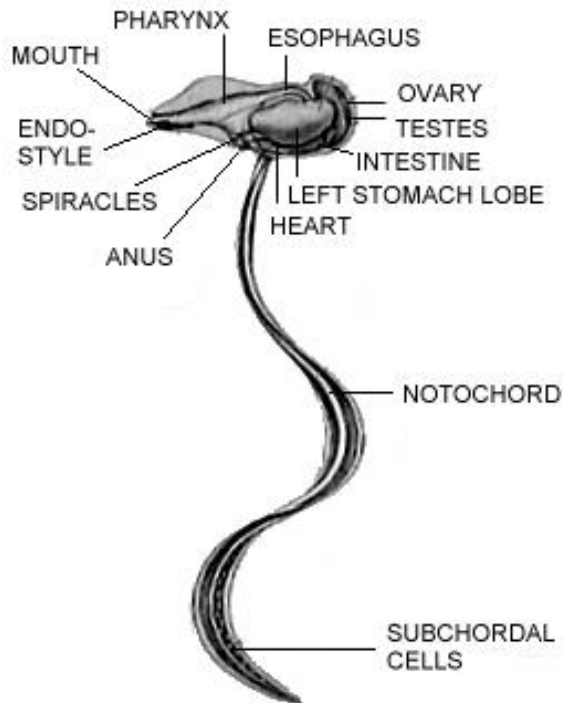
Luminiscenčně komunikující kolonie s reaktivním pohybem



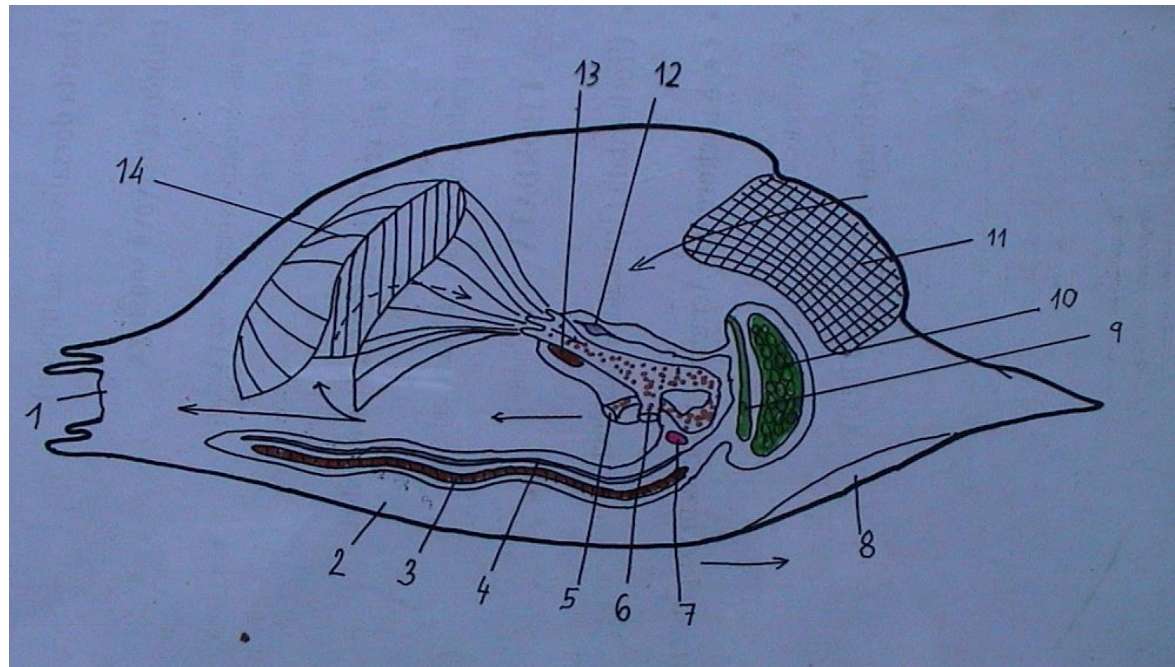
<https://www.youtube.com/watch?v=H64-Hn5nxKI>

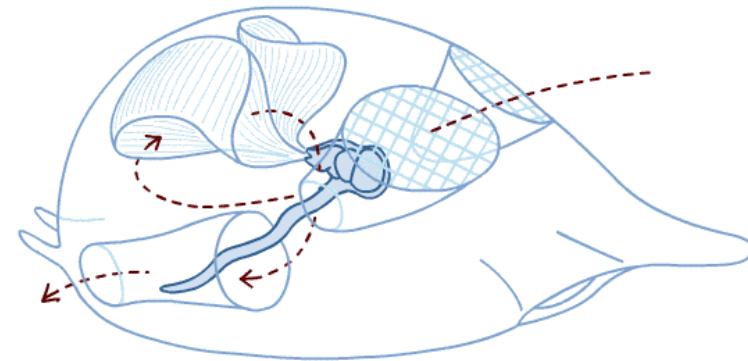
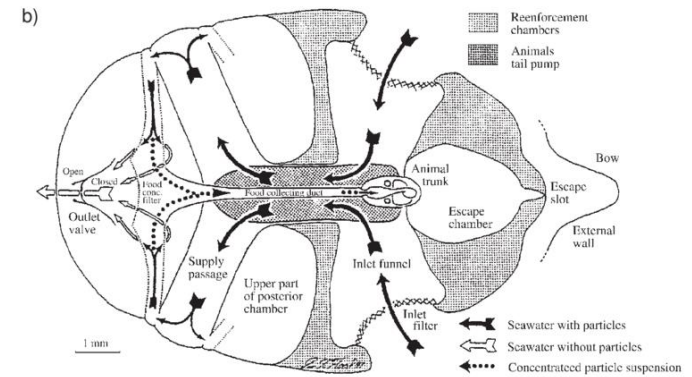
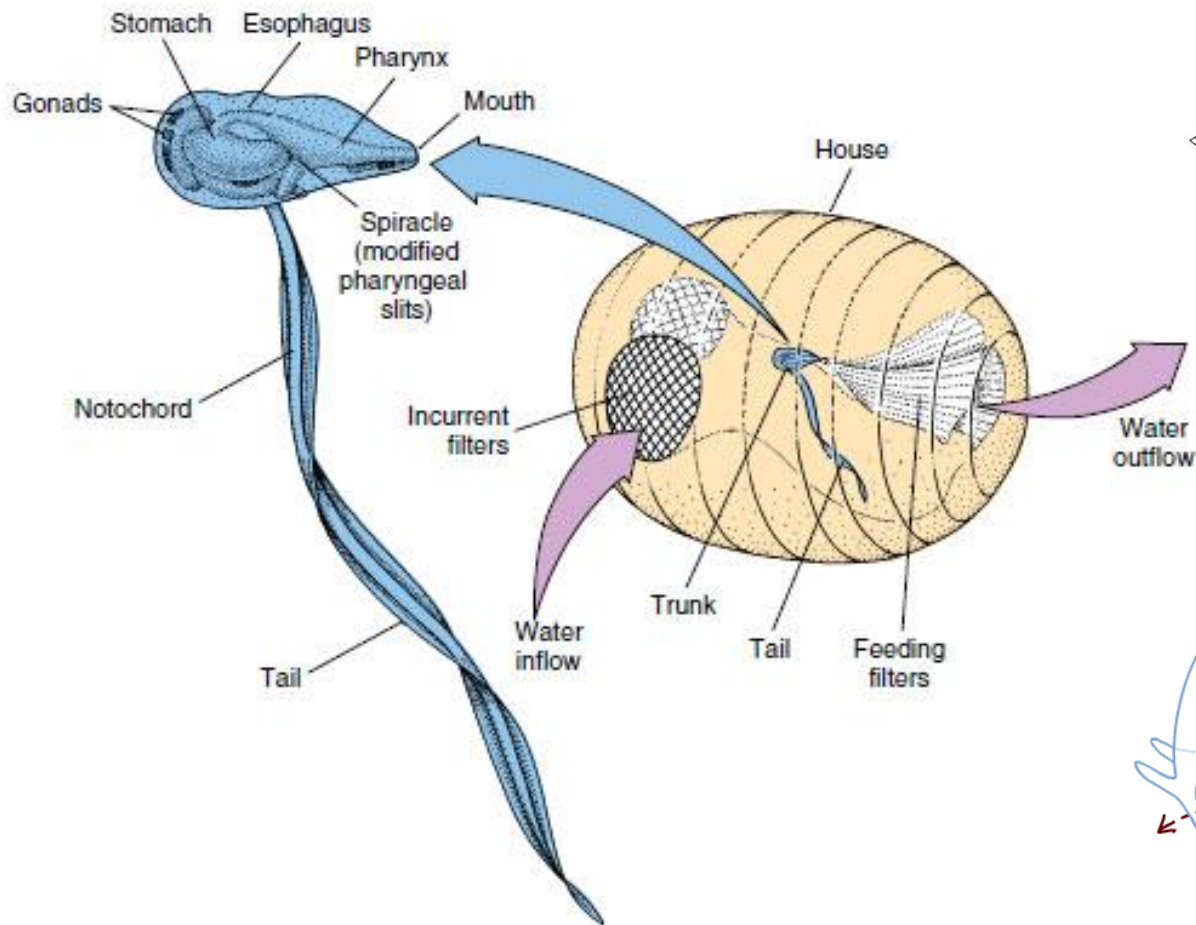
Appendicularia, Larvacea - vršenky

bazální linie Urochordata

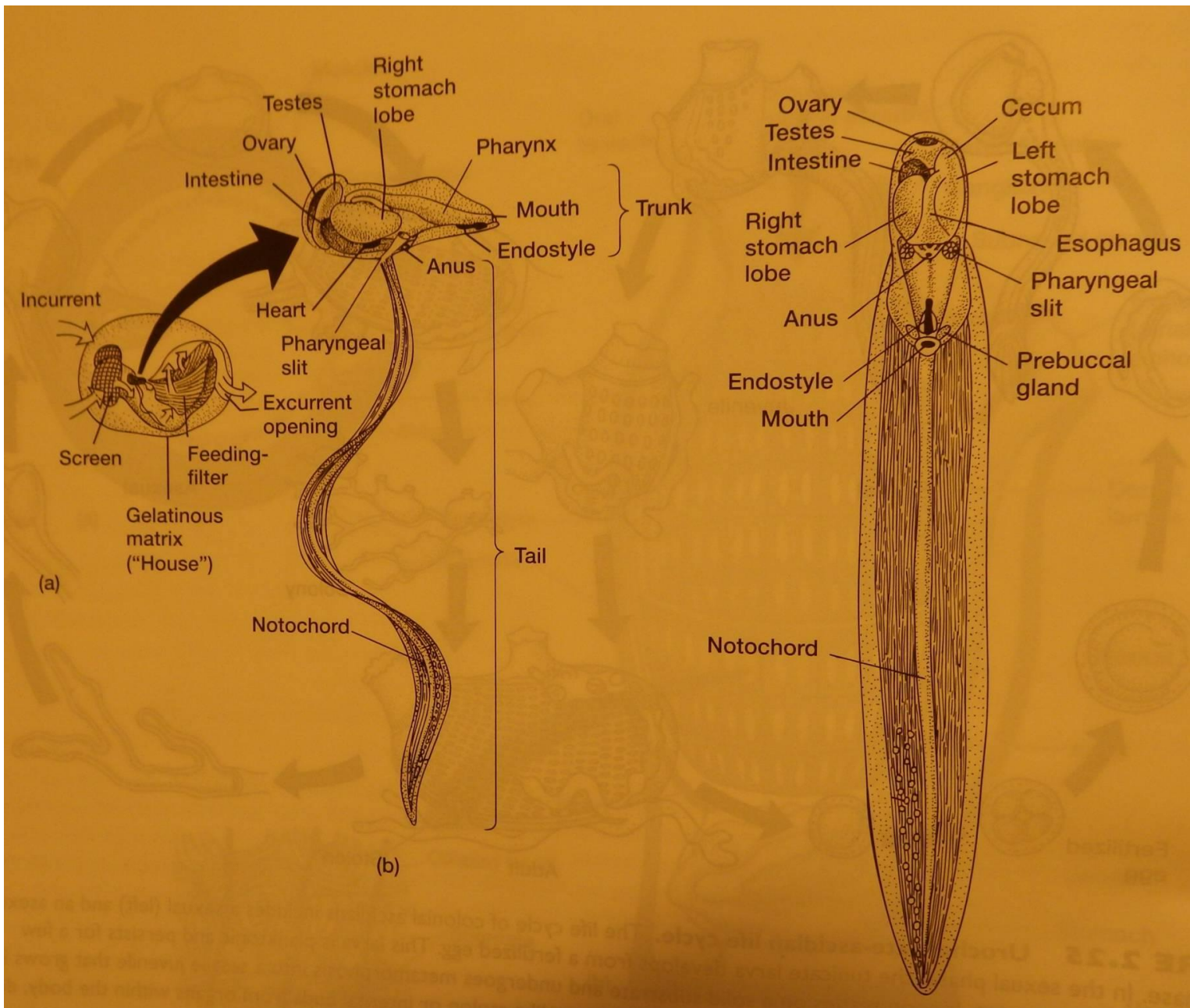


- | | | |
|---------------------|--------------------------------|-----------------|
| 1. vyvrhovací otvor | 6. žaberní štěrbin (jen jedna) | 11. sítko (vrš) |
| 2. schránka | 7. srdce (může chybět) | 12. ganglion |
| 3. chorda | 8. únikový otvor ve schránce | 13. endostyl |
| 4. nervová trubice | 9.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





Chybí metageneze, rozmnožování sexuální, většina druhů -
 proterandrický hermafroditismus, po dozrání vajíčka – opuštění schránky, ovarium bez
 vývodu,
 zralé vejce – traumatické uvolnění, po rozmnožení hynou –
 živ. cyklus ca 5-14 dní
 larva bez trávicího systému

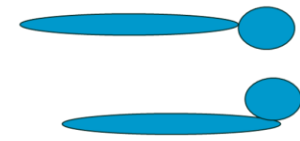


synapomorfie - poloha ocásku, otočen o 90°, u larev původně pravá strana je pak ventrální

zezadu



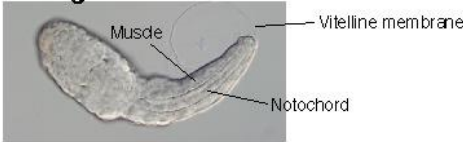
z boku



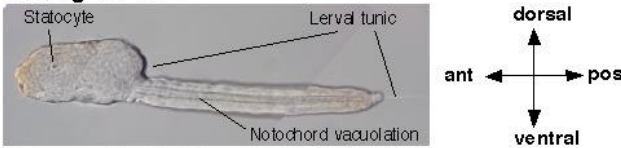
larva

dospělec

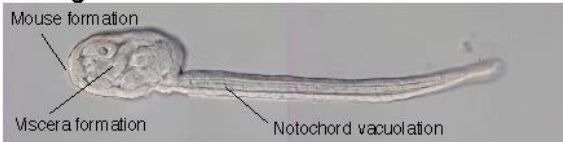
A. Stage 1 6 hr -



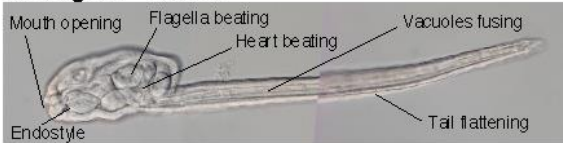
B. Stage 2 8 hr -



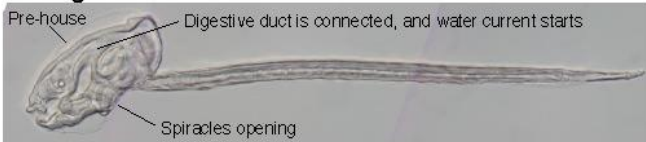
C. Stage 3 10.5 hr -



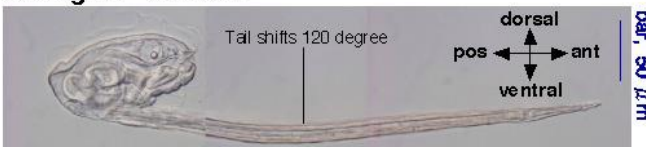
D. Stage 4 13.5 hr -



E. Stage 5 16.5 hr -



F. Stage 6 18.5 hr -



day 1

day 2

day 3

day 4

day 5

day 5 male

day 5 female

bar, 1 mm

ontogeneze

oplození

4h: uvolnění larvy z

obalů

15h: metamorfóza

2.-5.den: postupné
zvětšování pouzdra gonád

6.den: masivní gametogeneze

smrt

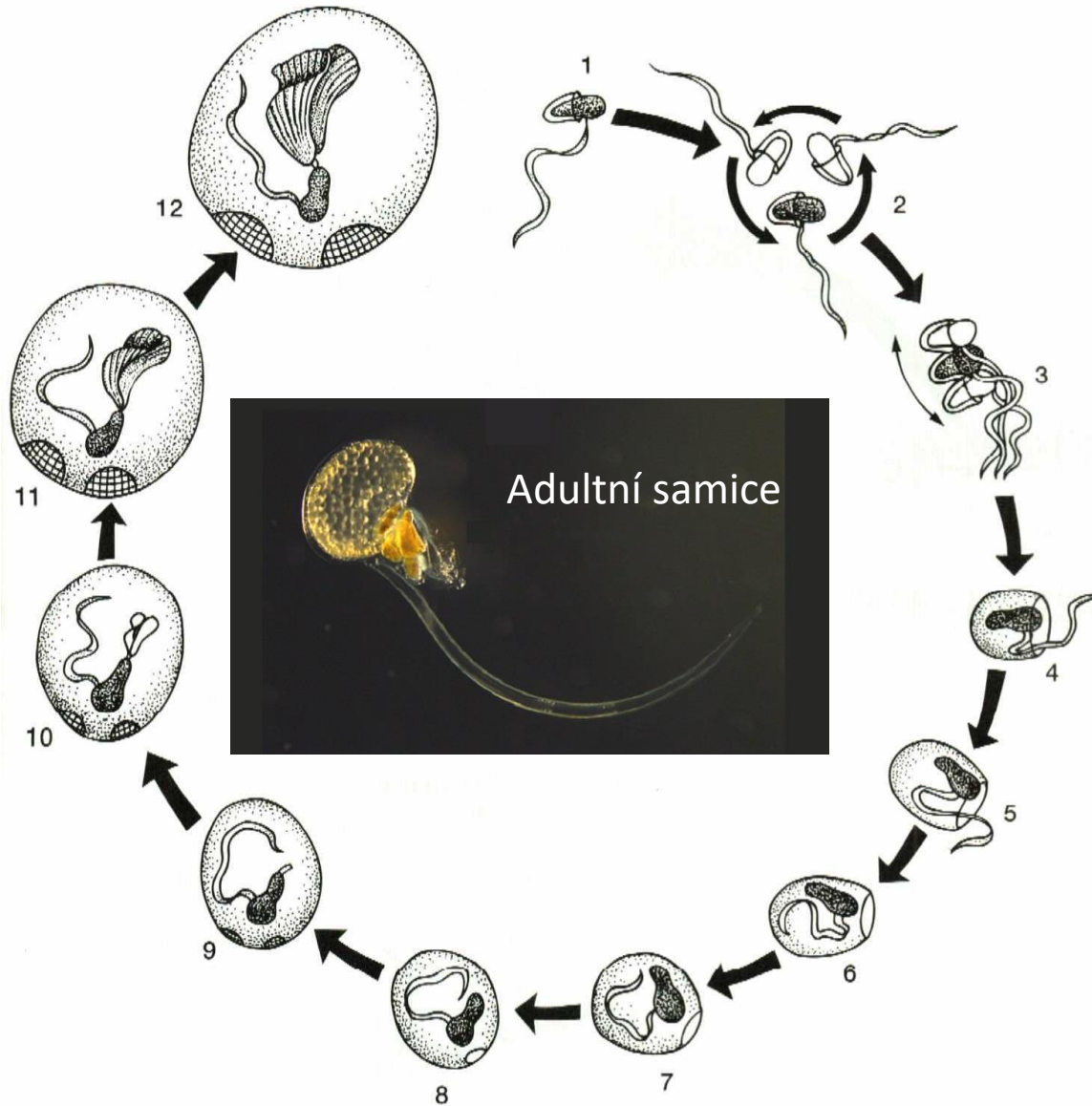
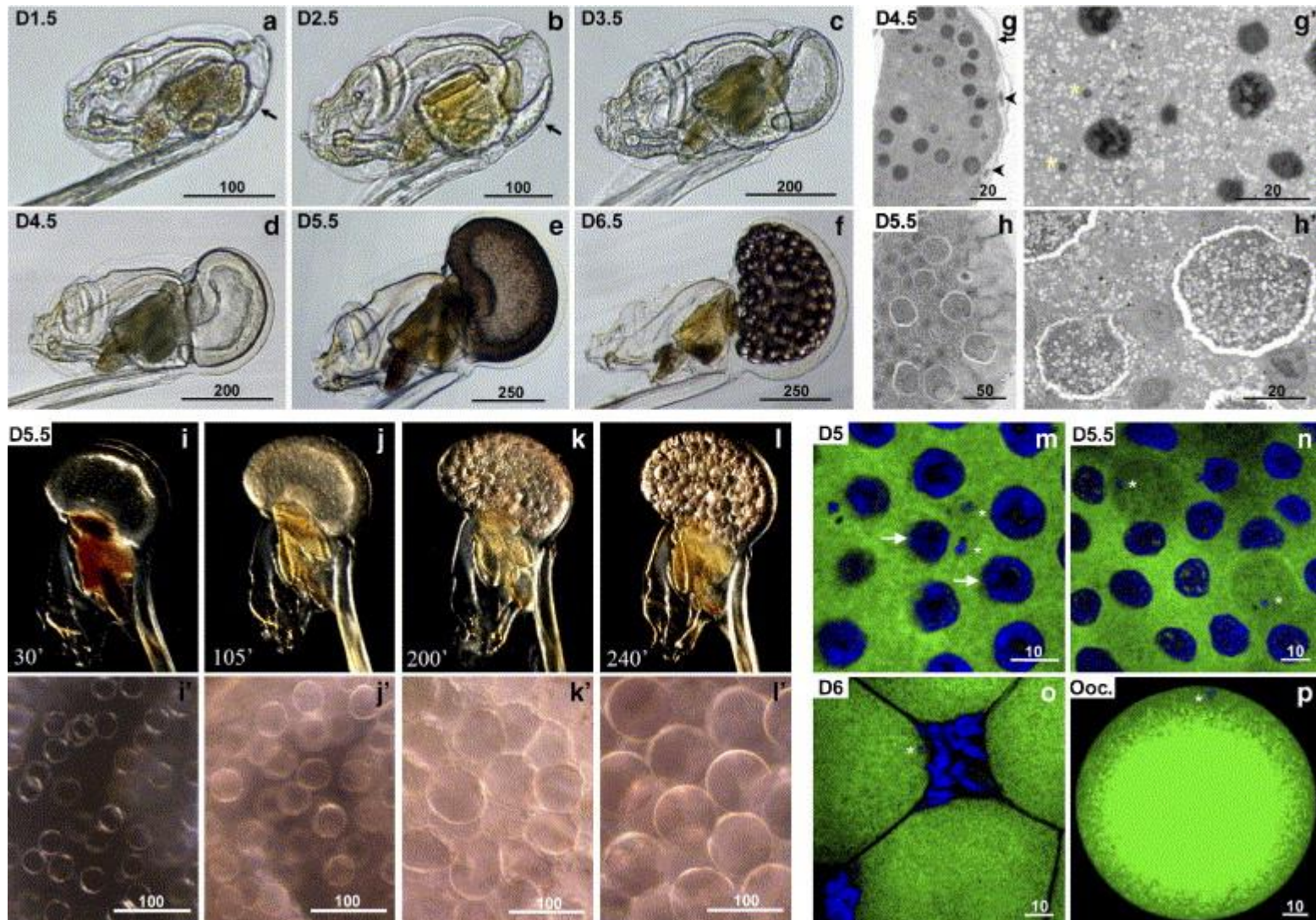
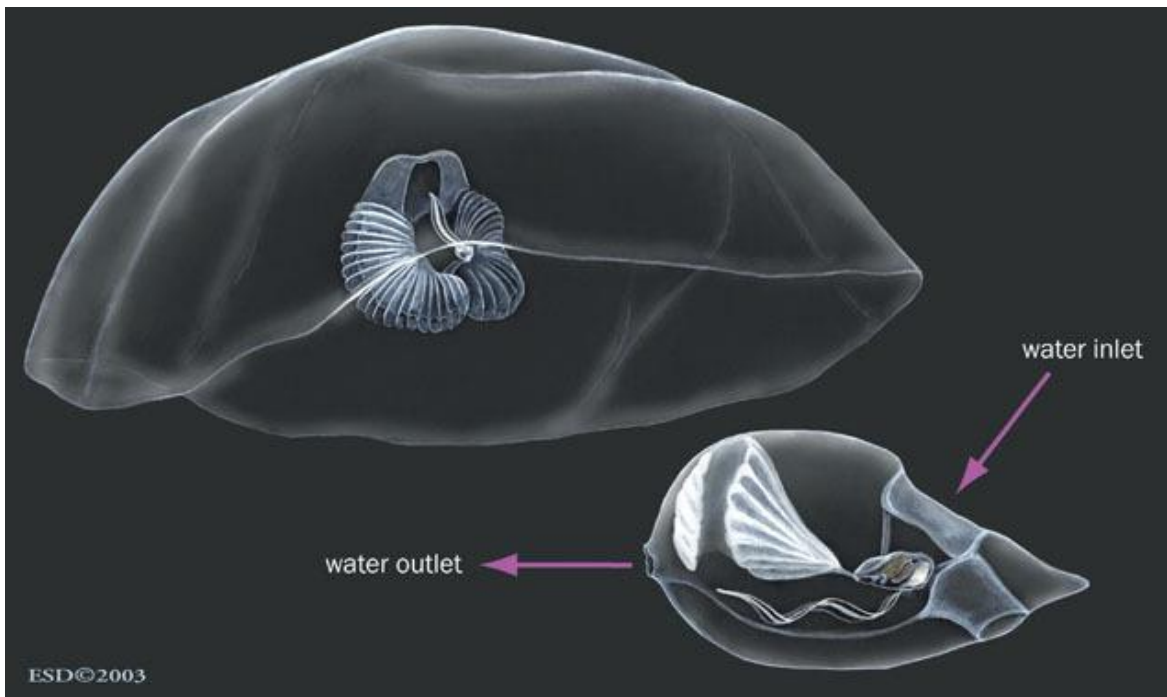


FIGURE 2.27 House building by the appendicularian *Oikopleura*. Clogged filters apparently trigger an appendicularian to abandon its house (1). Vigorous movements enlarge the rudiment of a new house (2 and 3) until there is room enough for the animal to enter (4). Thereafter, the house is further enlarged,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

After Alldredge.

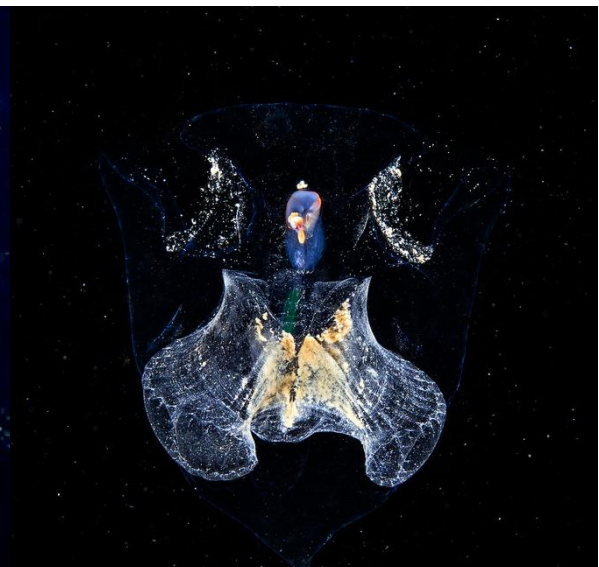
Coenocysta – masivní produkce oocytů před smrtí





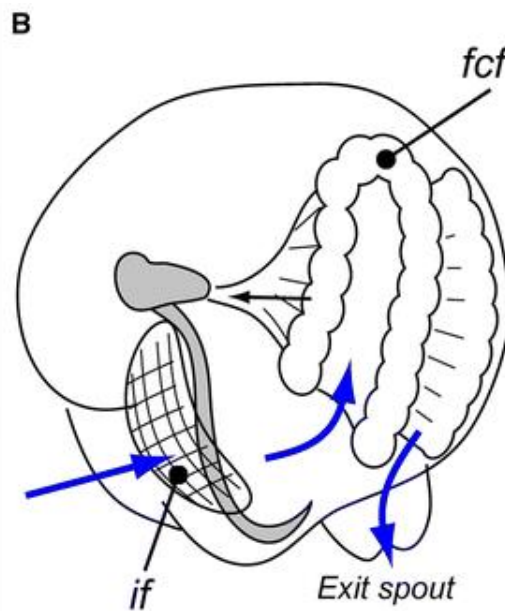
Sítka se zanese za 4 hodiny,
Opuštění schránky, stavba nové
asi 30 min.

<https://www.youtube.com/watch?v=lvX5ZqqD5GI>

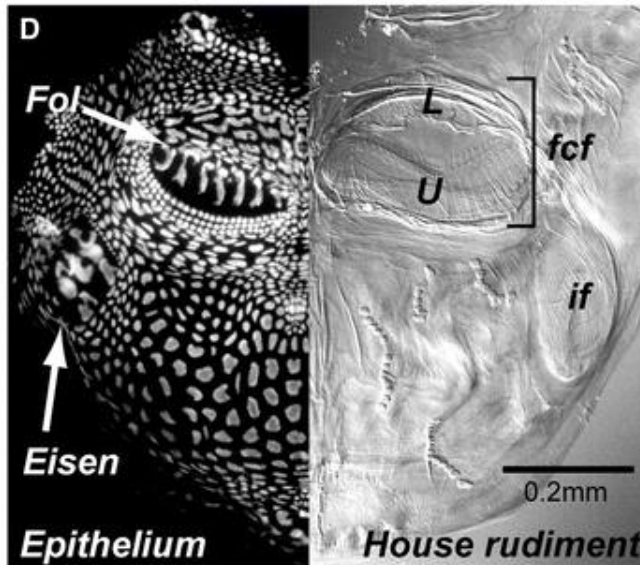


Tvorba schránky

Modré šipky - vnější filtr (if) a potravní filtr (fcf)



If – vytvářen Eisenovým políčkem
Fcf – Folovým políčkem



Kolagenně celulózová kostra schránky

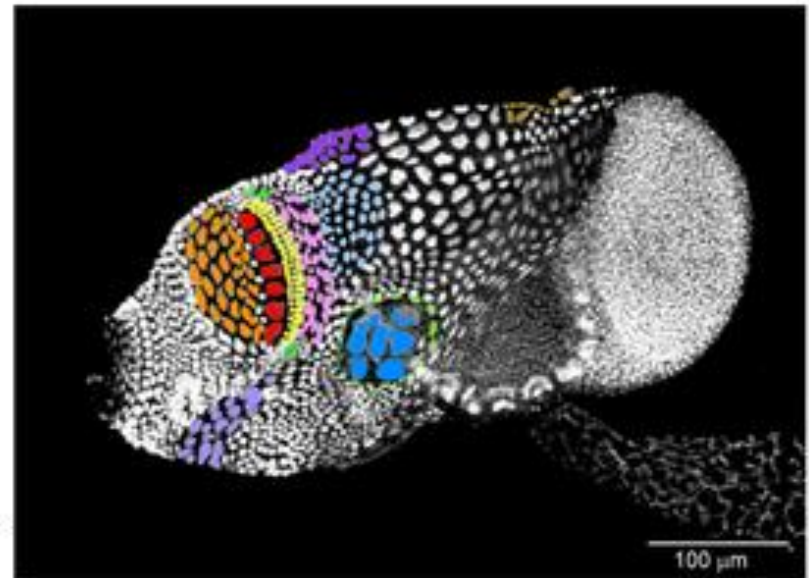
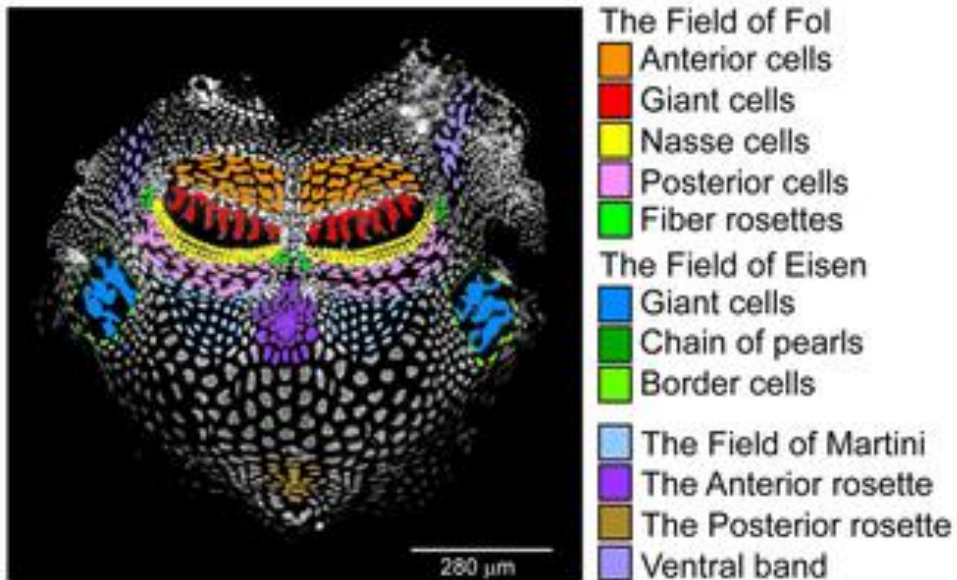
Zvětšování a tvarová úprava
pohybem ocásku a apozicí
celulózových mikrofilamentů –
expresí genů *CesA1*, *CesA2*

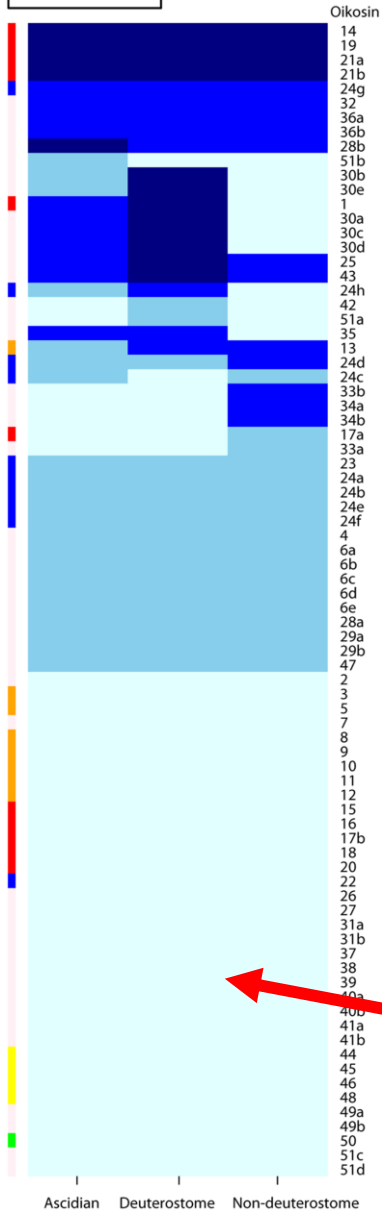
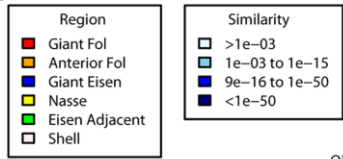
Stavba schránky nyní intenzivně studována

Oikopleura dioica

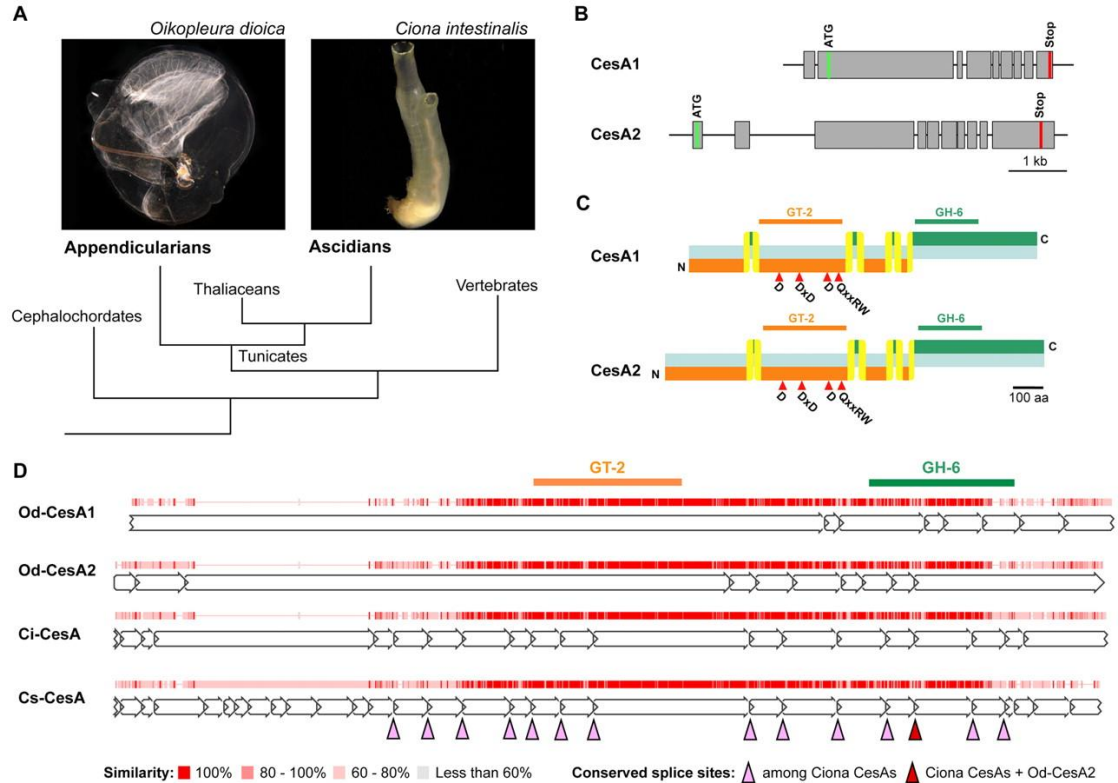
ve schránce identifikováno **80 proteinů (oikosinů)**, z nichž je známa sotva polovina, vršenky vznik de novo

Duplikace genů – vznik nejméně 1/3 oikosinů

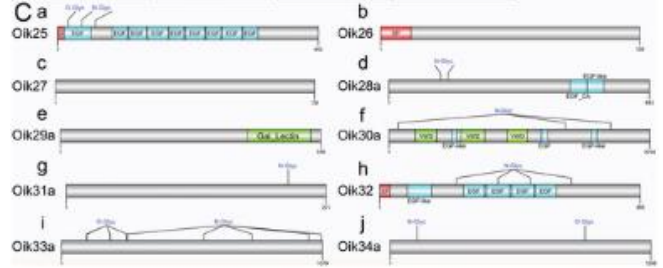
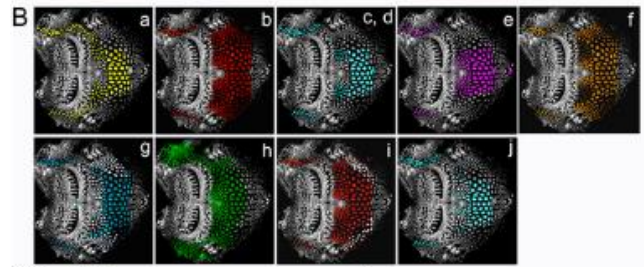
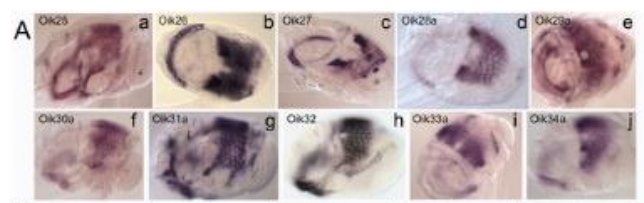
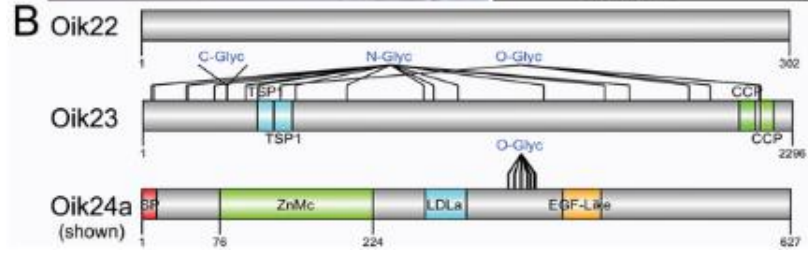




Oikosiny – specifická skupina proteinů, cca 50% je zcela unikátních



Velmi nízká míra podobnosti s proteiny sumek a jiných druhoústých



Specifická expimace jednotlivých ektodermálních ploch

1) Povrch těla - schránkotvorný epitel (oikoplastické epithelium: ca 2000 buněk) **topografická specializace** a extrémní odlišnost jednotlivých buněk

2) různá ploidita – **endoreduplikace** a zvětšování buněk v průběhu růstu , tvarové charakteristiky jádra

3) buněčná individualizace = **plakodizace** povrchu těla

Proteinové domény jednotlivých oikosinů

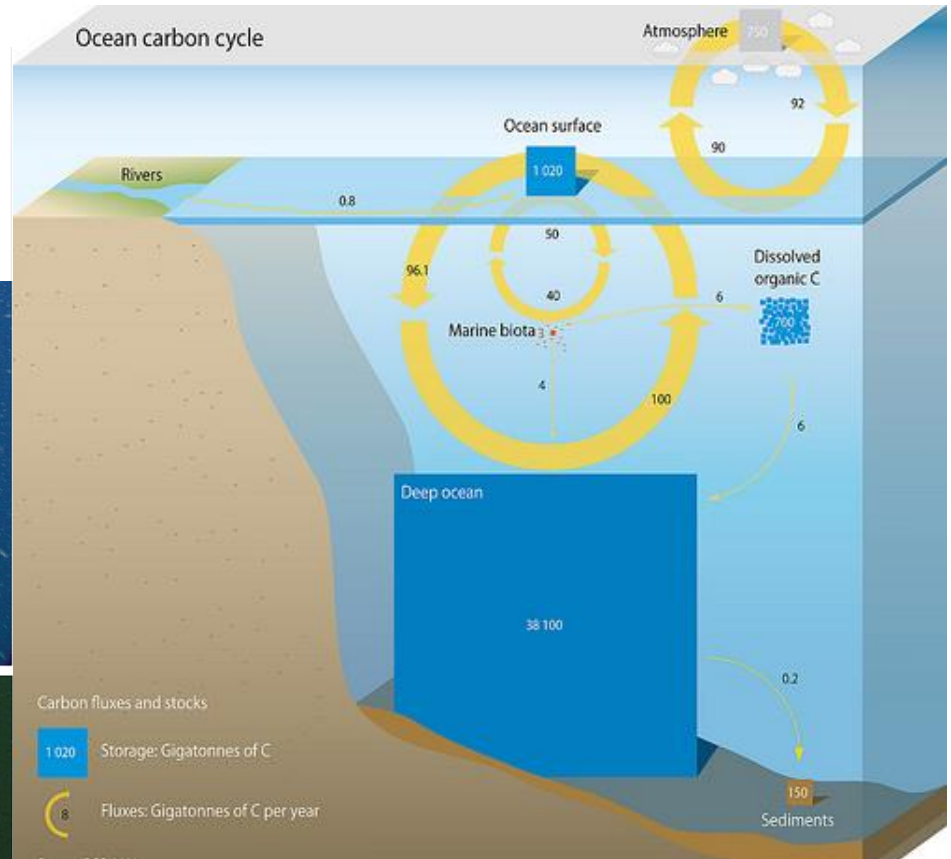
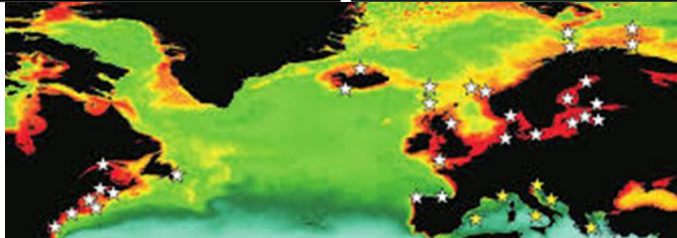
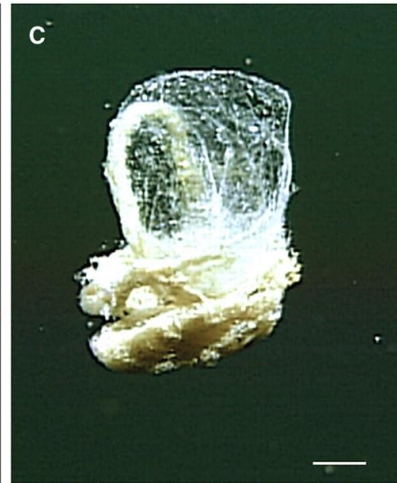
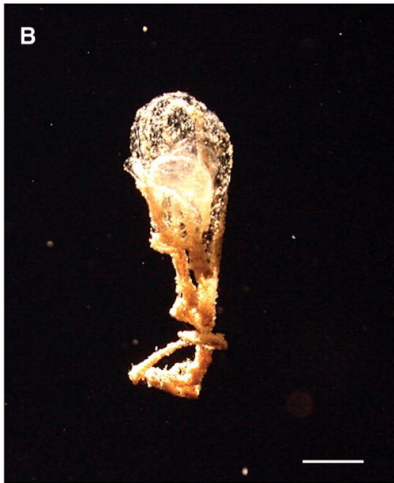
REVIEW

Giant Larvacean Houses: Rapid Carbon Transport to the Deep Sea Floor

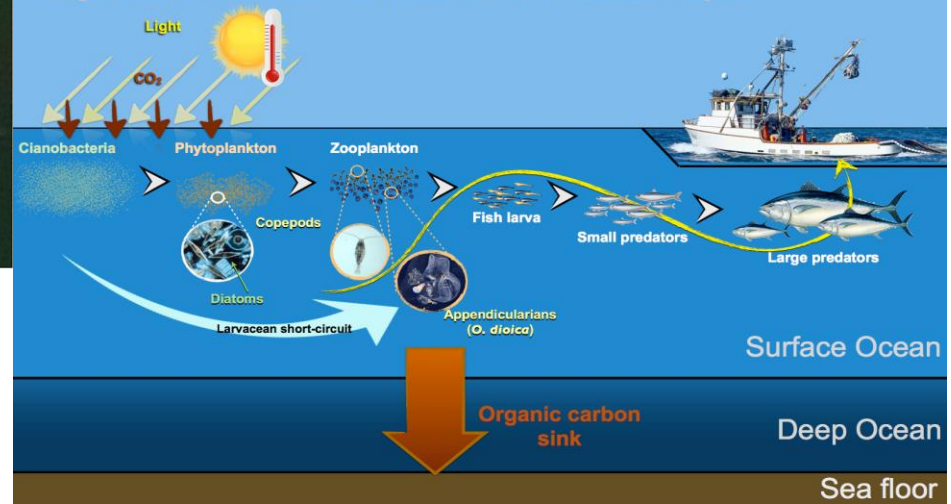
Bruce H. Robison*, Kim R. Reisenbichler, Rob E. Sherlock

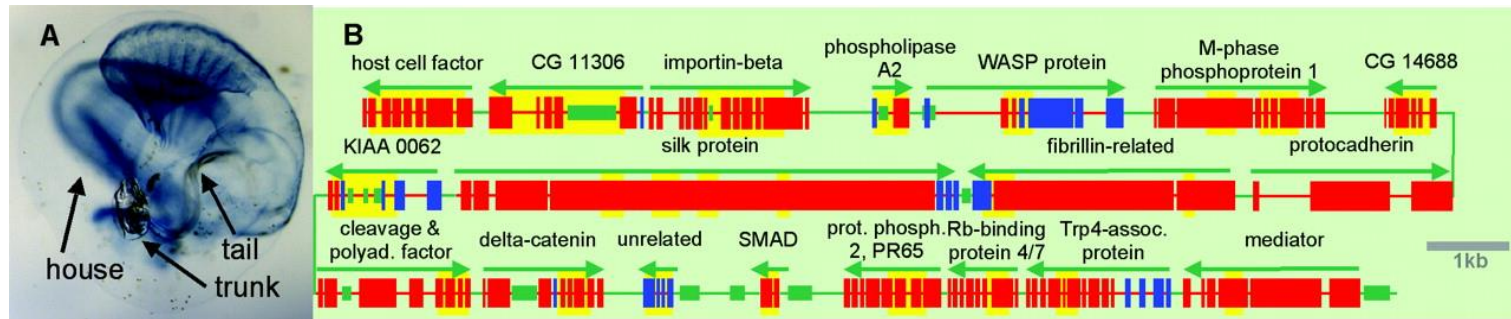
+ See all authors and affiliations

Science 10 Jun 2005;
Vol. 308, Issue 5728, pp. 1609-1611
DOI: 10.1126/science.1109104



Ecological relevance of *O. dioica* in marine food webs and carbon cycle





Urochordata extrémně malý genom – 0,024 pg (obratlovcí 0,4 (2) – 133 pg)

***Oikopleura dioica* velikost genomu stanovena na pouhých 51-72 milionů párů bazí.**

zatím nejmenším živočišným genomem vůbec

genom je velice kompaktní – samé geny a žádné balastní úseky.

Tři čeledi

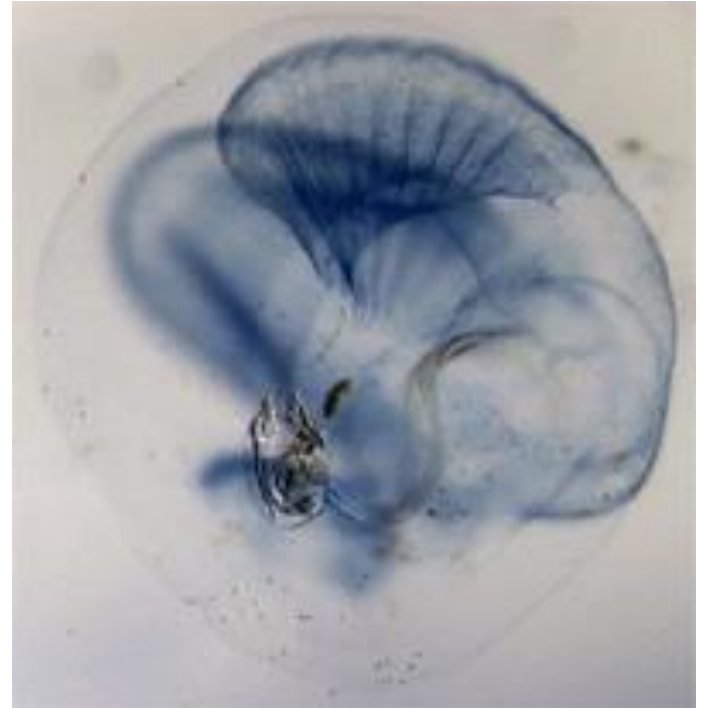
Oikopleuridae

Fritillariidae

Kowalevskiidae

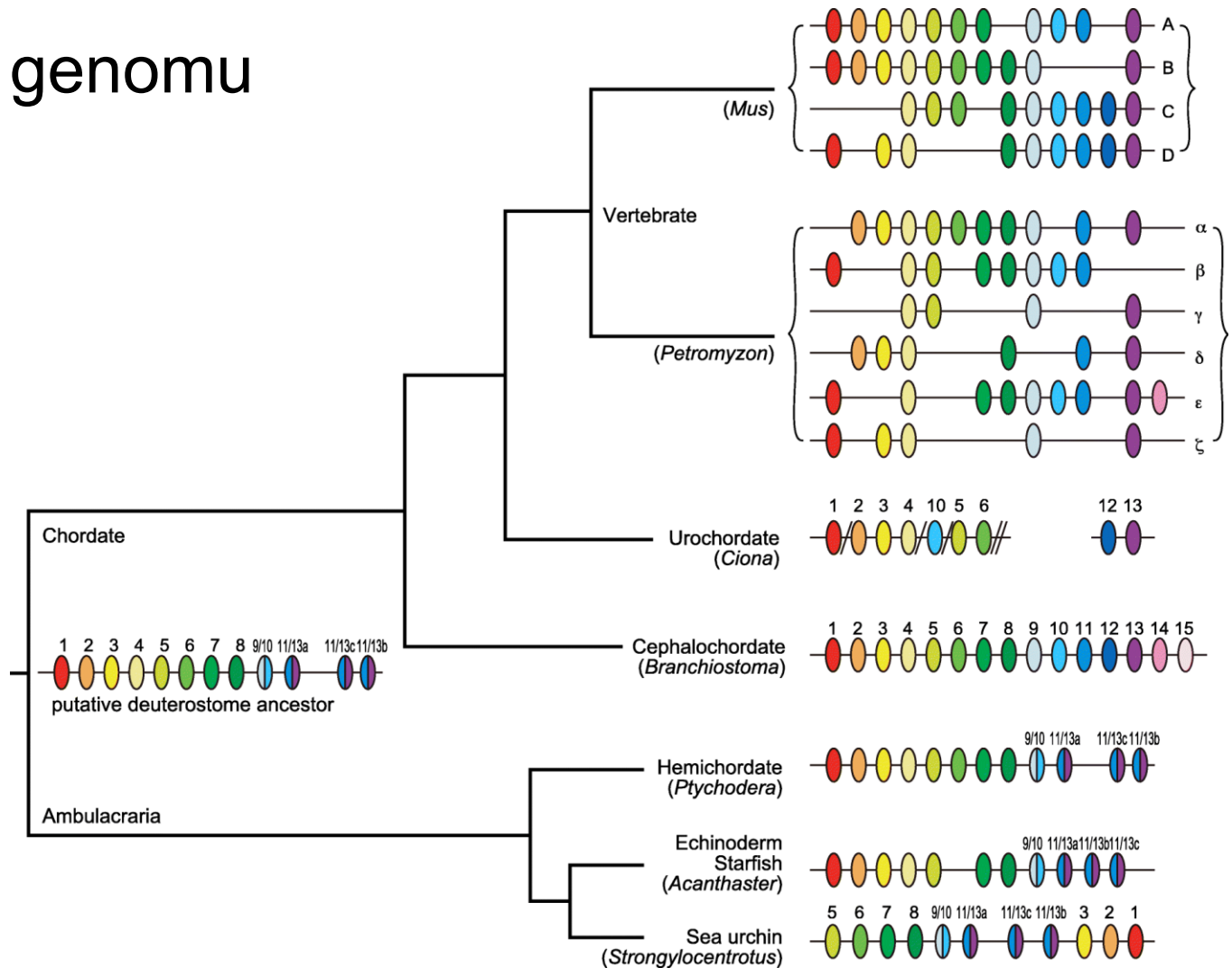
Oikopleura dioika – vršenka jednopohlavní
gonochorista, jediný druh

ostatní druhy proterandriční hermafrodité

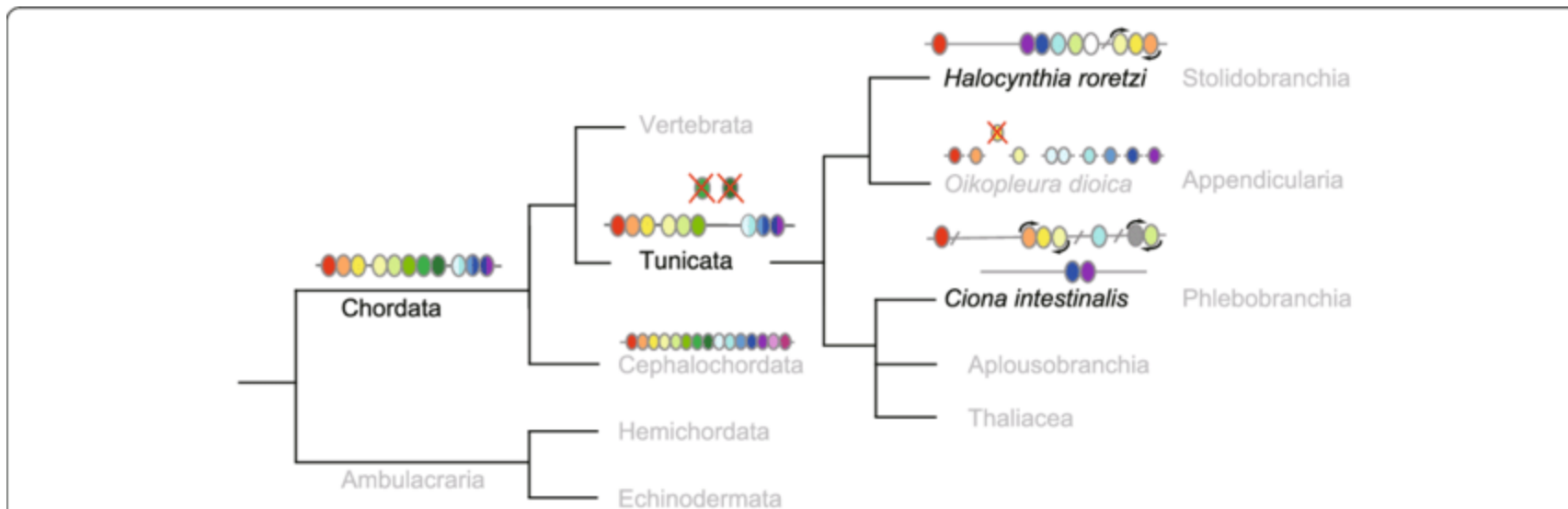


Ztráta kolinearity Hox genů a navazujících regulačních modulů

I na úrovni genomu



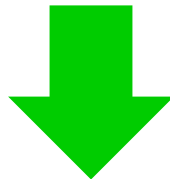
Sekigami, Y., Kobayashi, T., Omi, A. et al. Hox gene cluster of the ascidian, *Halocynthia roretzi*, reveals multiple ancient steps of cluster disintegration during ascidian evolution. *Zoological Lett* 3, 17 (2017). <https://doi.org/10.1186/s40851-017-0078-3>



A proposed scheme for Hox gene cluster disintegration during ascidian evolution. The last common ancestor for cephalochordates, tunicates, and vertebrates (represented as Chordata) possessed a single Hox gene cluster consisting of three anterior (red, orange, and yellow), five central (green) and three ancestral posterior genes (blue).

roste

Celkovostní regulace

**Cephalochordata****Craniata – Vertebrata****Urochordata**

Metamerní segmentace



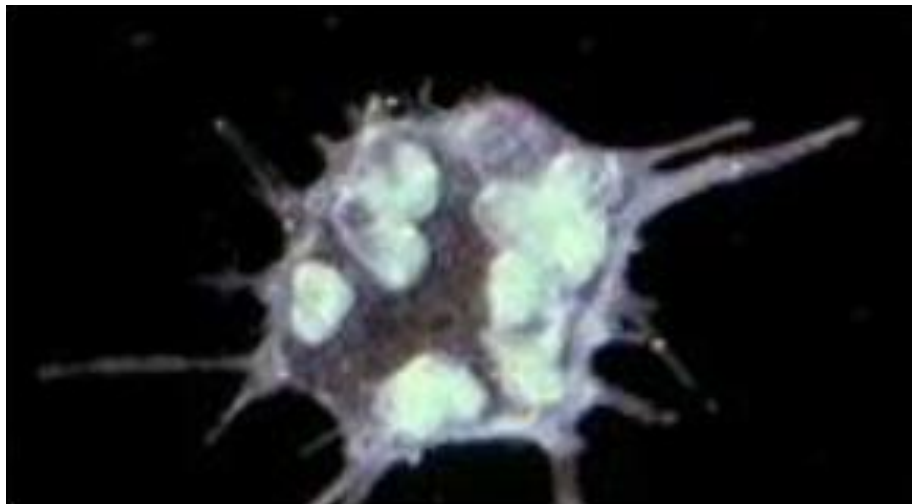
roste

Pláštěnci sdílejí většinu klíčových apomorfii s obratlovci

Společně tvoří jednotnou skupinu **Olfactores**

Co je však zdrojem jejich complexity???

Pokud je klíčovým znakem Vertebrata neurální lišta a celkovostní tělesná regulace pak totéž u Urochordata – extraindividuální síť volně pohyblivých buněk **pluripotentních buněk**



Chordata - apomorfie – základ tělních plánů

! **Notochord** (chorda dorsalis)

! **Trubicová nervová soustava**

! **Obžaberní prostor**= duplikatura ektodermu, atroporus)

! Žlaznatý úsek na ventrální straně hltanu

(**endostyl**=hypobranchiální rýha = thyreoidea)

! Ventrální pozice pulsujícího centra krevního oběhu

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

Základní modifikace tělního plánu

! **Cephalochordata** - metamerizace celého tělesného plánu

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

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

Vertebrata

Modifikace embryogeneze

Neurální lišta

zdroj celkovostní regulace a tkáňové verzatility

Funkční a strukturní nadstavba

metamerního plánu

= multiplikace Hox genů