

Fylogeneze a diverzita obratlovců

2. Chordata

Postavení v systému

Eukaryota

Opisthokonta

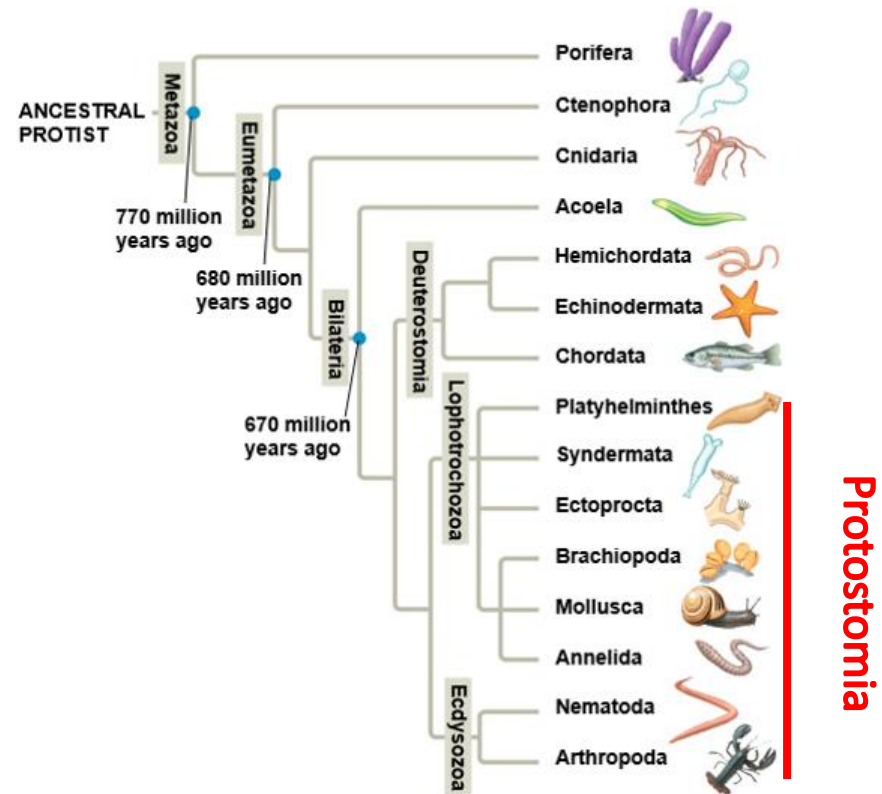
Holozoa

Metazoa (Animalia)

Bilateria

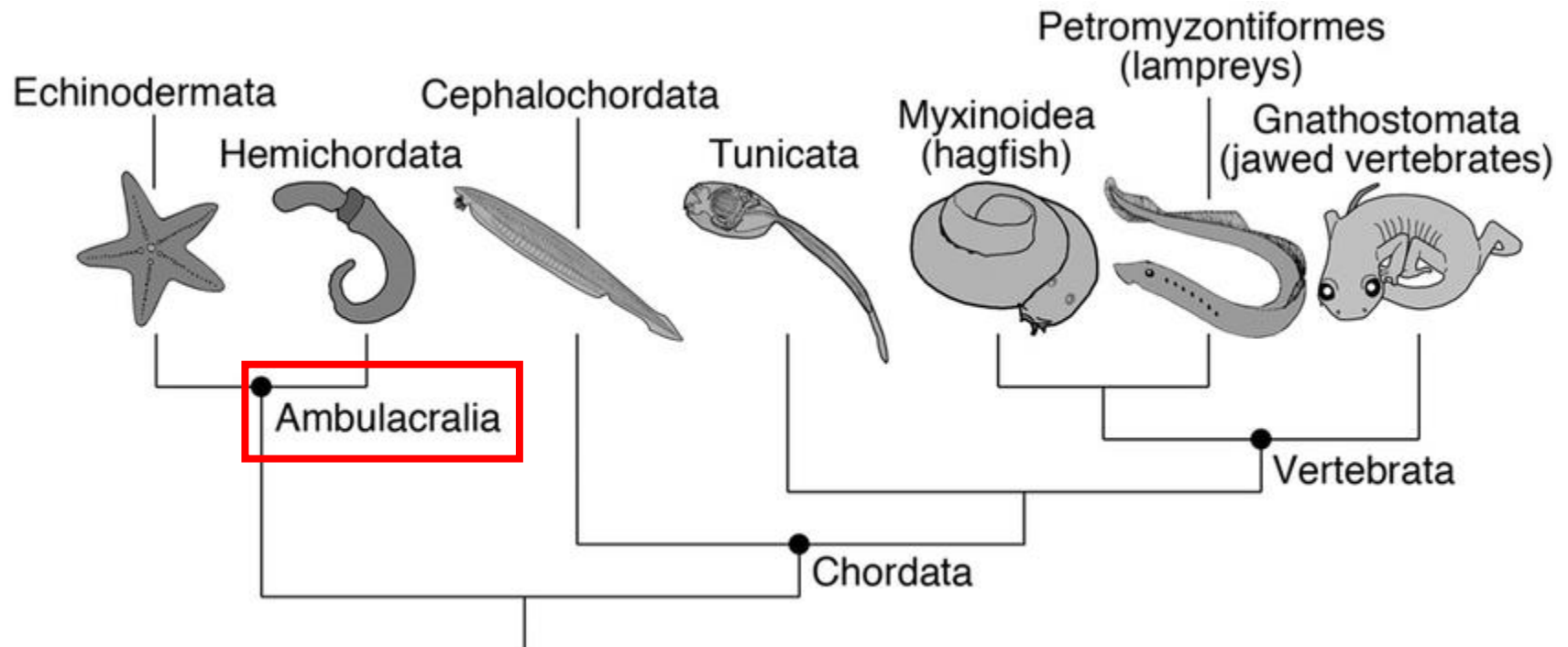
Deuterostomia

Chordata (cca 64 tis druhů)



Druhoústí, trojvrstevní s pravou tělní dutinou a dvoustranně symetriční živočichové

Řada paradigmat: souměrnost, tělní dutiny, poloha úst, ale i rozporů (segmentace versus EVO-DEVO)



Apomorfie Deuterostomia

rýhování vajíčka

začíná jako pravolevé (bilaterální, radiální), nikdy není spirální (u pláštěnců a zejm. prvoústých)

druhotný ústní otvor

blastopór se mění v řitní otvor, ústní otvor se prolamuje nezávisle na dně archentera (ovšem u strunatců se i řitní otvor prolamuje nezávisle)

archimerie

dělení těla a célomu do 3 oddílů: přední oddíl protosoma s protocoelem, střední mezosoma s mezocoelem patrným dobře u polostrunatců a metasoma s metacoelem, hlavní část těla druhoústých

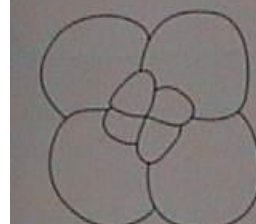
endogenní sialové kyseliny

N-acetylneuraminová kys NANA (slina)

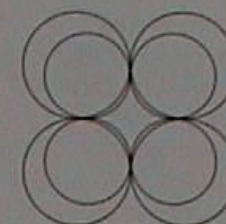
součást mukoproteinů a glykolipidů (v sekretech, plazmě a membránách), nervový přenos, synapse

Protostomia

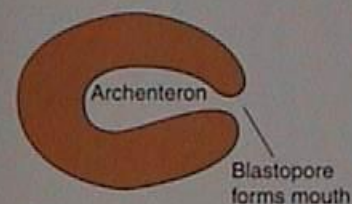
Deuterostomia



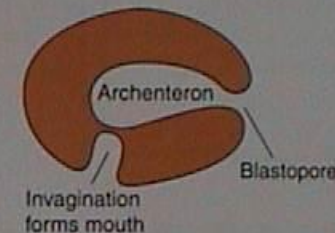
A. Spiral cleavage



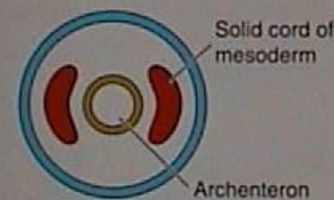
B. Radial cleavage



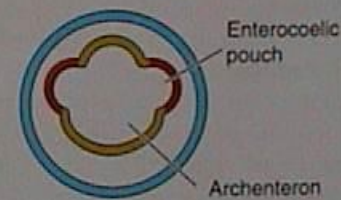
C. Protostome gastrula



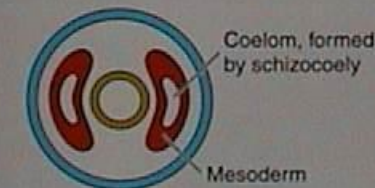
D. Deuterostome gastrula



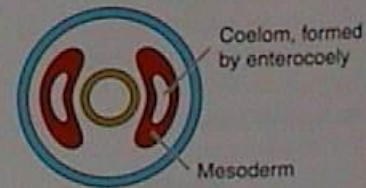
E. Protostome gastrula — early



F. Deuterostome gastrula — early



G. Protostome gastrula — late



H. Deuterostome gastrula — late

Ambulacraria

=
Echinodermata
+
Hemichordata

Chordata

=
Vertebrata, Cephalochordata
+
Urochordata

Stavba těla

trimerní (archimerní)
proto-, meso-, metacoel

metamerní
množství somitů,
oddělených váčků

Gastrulace

invaginací (vchlipováním) (obrůstáním)

epibolicky (involute) expanduje jen 1 vrstva nad ostatními

jednoduchá planktonní larva

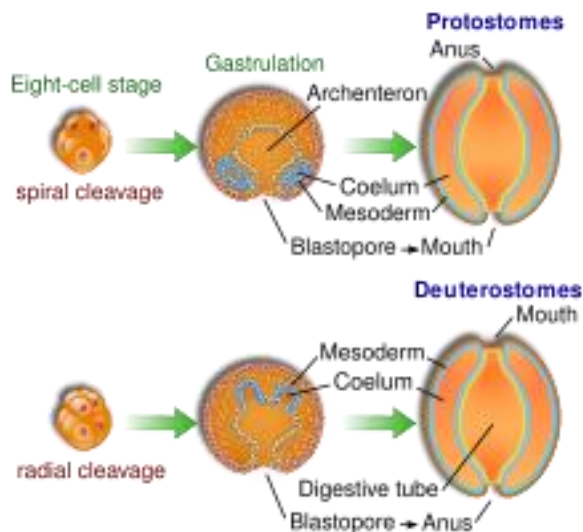
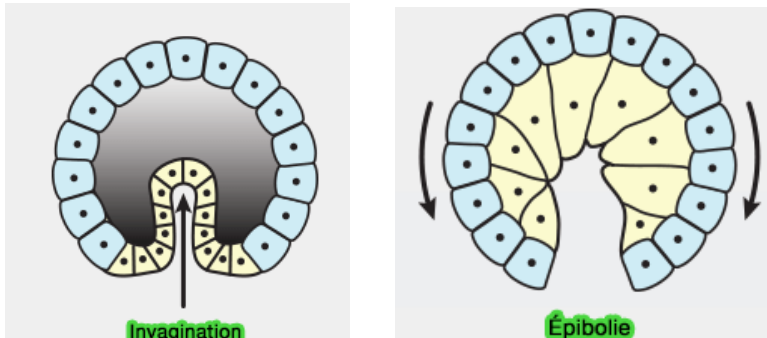
ano

ne

Molekulární data

mtDNA - rare genomic mutations

A a Ch jsou sesterské skupiny!

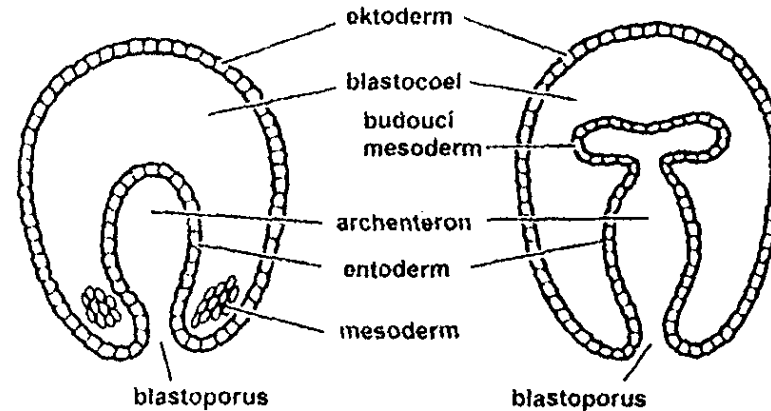


Vznik coelomu

schizocoelie

enterocoelie

prvoústí

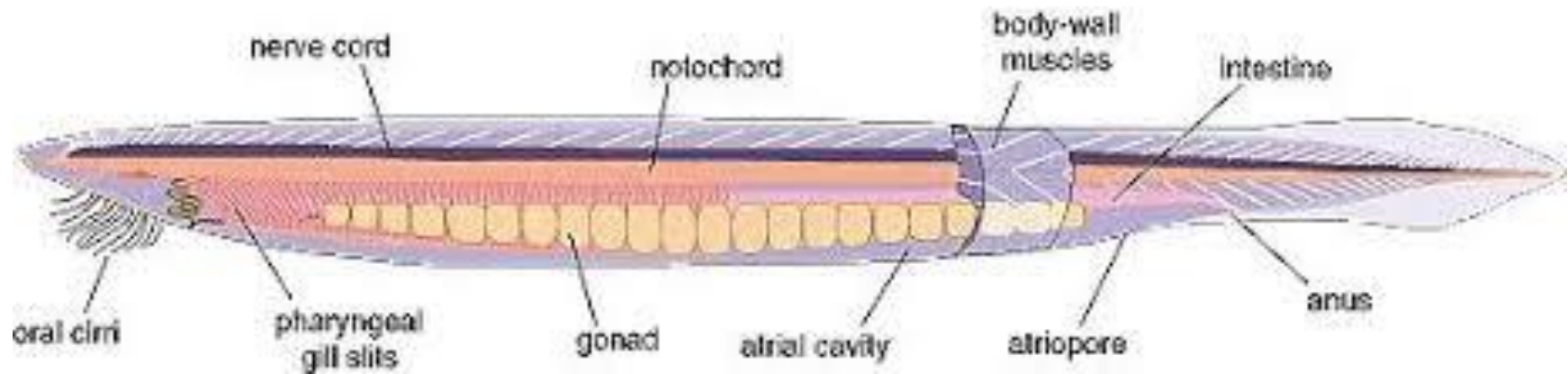


druhoústí

- Ale u Vertebrata coelom schizocoelně - lze chápat jako sekundární znak, od společného předka
- vznik coelomu z mesodermu rozšířením buněk jako důsledek zvětšení žloutkového vaku
- schizocoelie 2x nezávislý vznik! U Protostomia i Deuterostomia

Pozor

strikní enterocoelie pouze u Cephalochordata a Urochordata

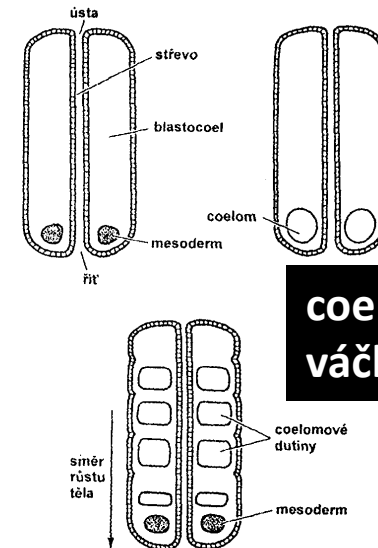


Vznik mesodermu



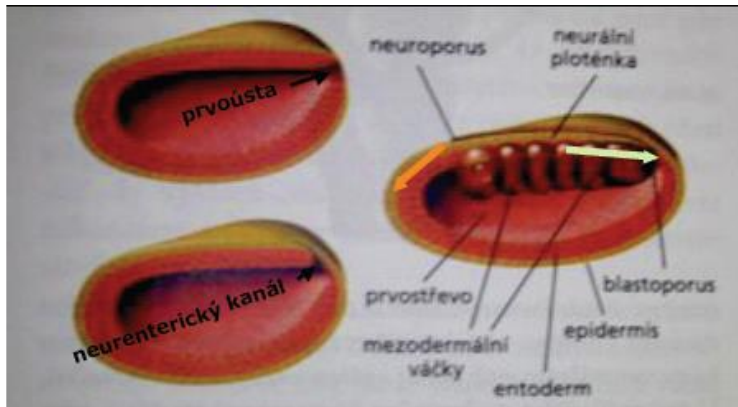
blastula

schizocoelie



Vlastnosti mesodermu:

- postupná diferenciacie od rostrálního konce těla ke kaudálnímu
- není to souvislý zárodečný list – je to z velké části série váček zvaných souborně druhotná dutina tělní (coelom).



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

Příbuznost kmene Chordata k jiným skupinám Deuterostomia na základě podobnosti struktur

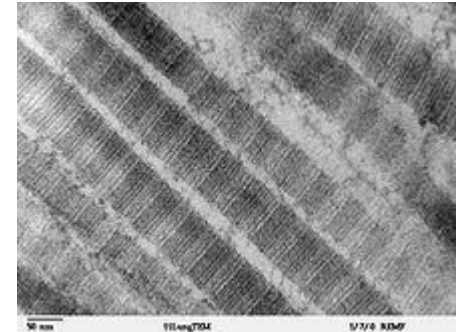
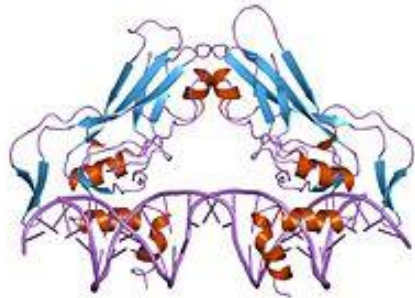
Aneb jak vypadal předek Chordata

1) Hemichordata

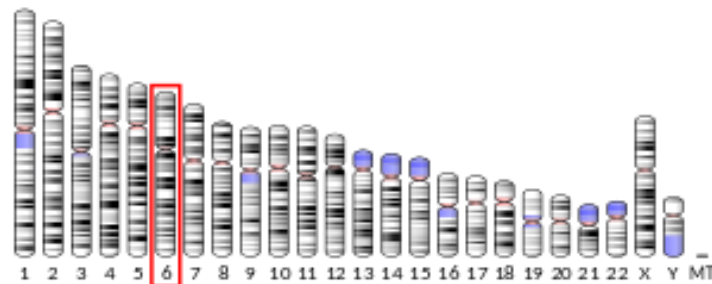
pharyngotremie

stomochord – podobný notochordu Chordat, hydroskeletární výztuha – kolagenní vlákna, vychlípáním z prvostřeva, opora osrdečníku

neaktivní gen *TBXT* neboli protein Brachyury – diferenciaci mezodermu a notochordu, mutací nevzniká ocas



u člověka



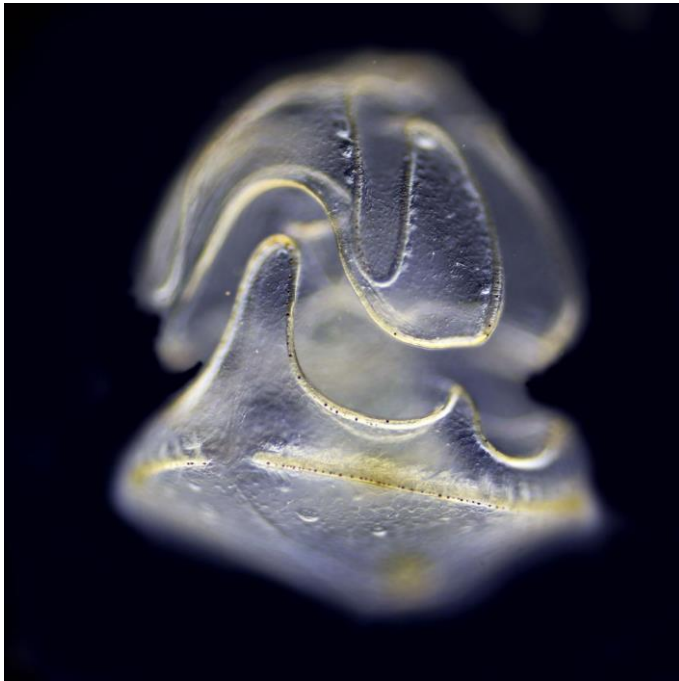
Hemichordata (Pterobranchia nebo Enteropneusta)

- podobnost stádií (přisedlý dospělec – teorie Romer, Bone)

Hypoteticky



- pohlavní zralost larev, pedomorfóza=neotenie
- tornariová larva žaludovce – Garstang, Remane



Romer

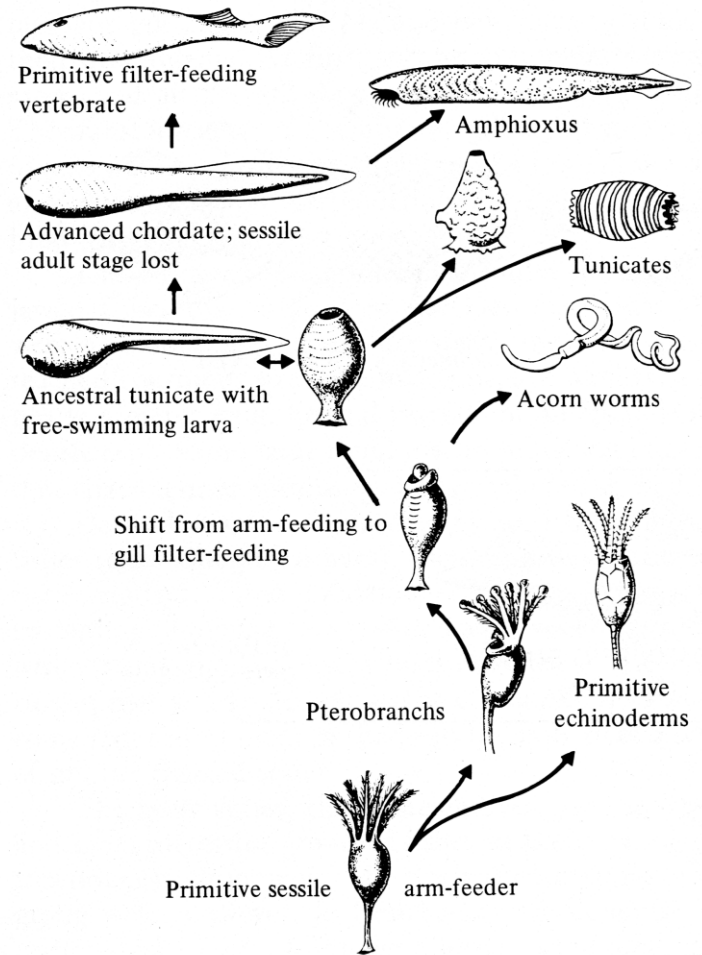
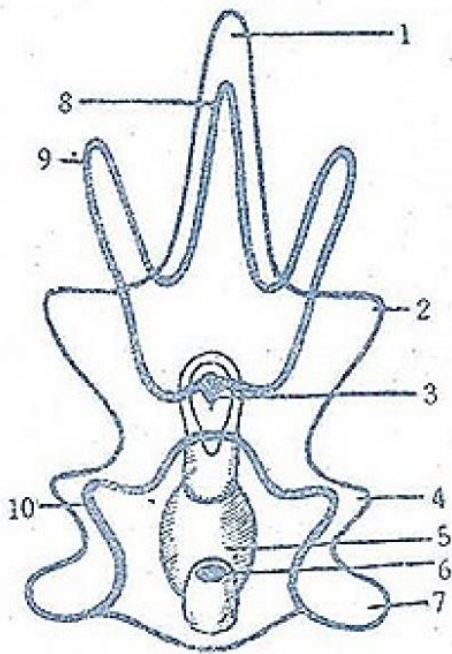


Fig. 26.42 Phylogeny of the Chordata and related phyla. Reprinted from *The Vertebrate Story* by Alfred S. Romer, by permission of The University of Chicago Press. Copyright © 1933, 1937, and 1944 by The University of Chicago Press.

2) Echinodermata

- paralelní vývoj se strunatci (od kambria)
- **bipinnariová larva – volně pohyblivá, ústa**

Stomodeum = ústa, navazují na pásy řasinek, podobnost s endostylem



1. Dorso-Median arm
2. Dorso-lateral arm
3. Mouth
4. Postero-dorsal arm
5. Stomach
6. Anus
7. Postero-lateral arm
8. Ventro-median arm
9. Pre-oral arm
10. Post oral arm

BIPPINARIA LARVA

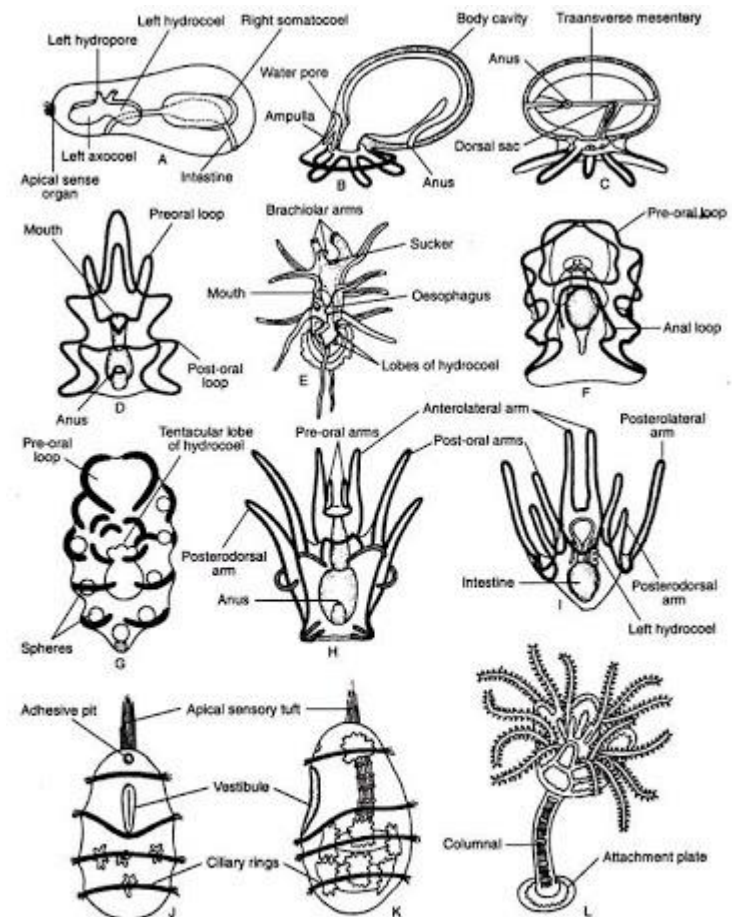


Fig. 21.39: Different larval forms in Echinodermata. A. Hypothetical *Dipleurula* larva. B. Bilateral stage of *Pentactula* larva. C. *Pentactula* larva after torsion of radial position. D. *Bipinnaria* larva. E. *Brachiolaria* larva. F. *Auricularia* larva. G. Transitional stage from *Auricularia* to *Doliolaria* larva. H. *Echinopluteus*. I. *Cypris* larva. J. *Doliolaria* or *Vittellaria* larva of *Antedon*. K. Late *Doliolaria* larva of *Antedon*. L. *Pentactinoid* stage of *Antedon*.

Echinodermata (Stylophora = „Calcichordata“ = „Carpoidea“)
Garstangova (aurikulárová) hypotéza, vznik obratlovců neotenizací larvy pláštěnců resp. předků druhoústých (teorie aurikulárová, larva sumýšů), není jasné zda se předek pohyboval – GH – sesilní

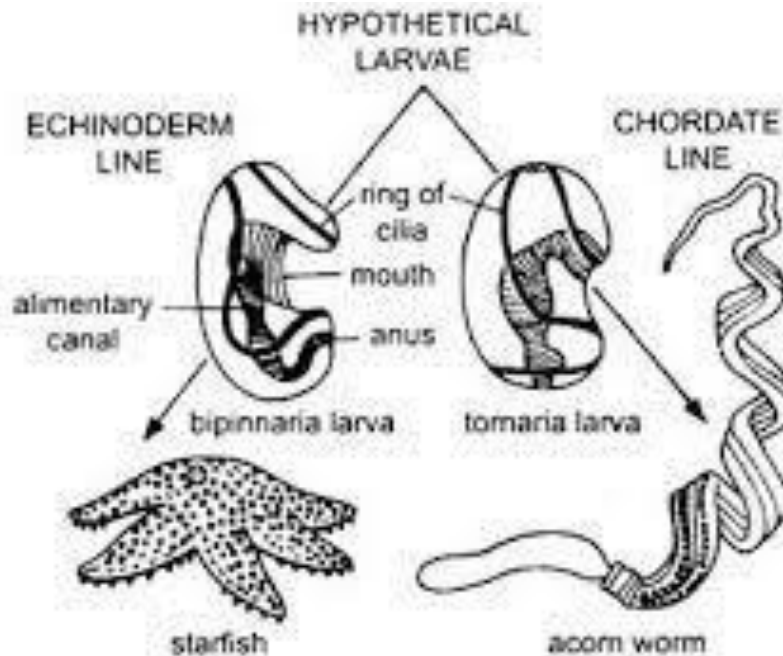


Fig. 9.4. Similarity of larval forms of echinoderms and hemichordates has supported the idea that both came from a common ancestor.

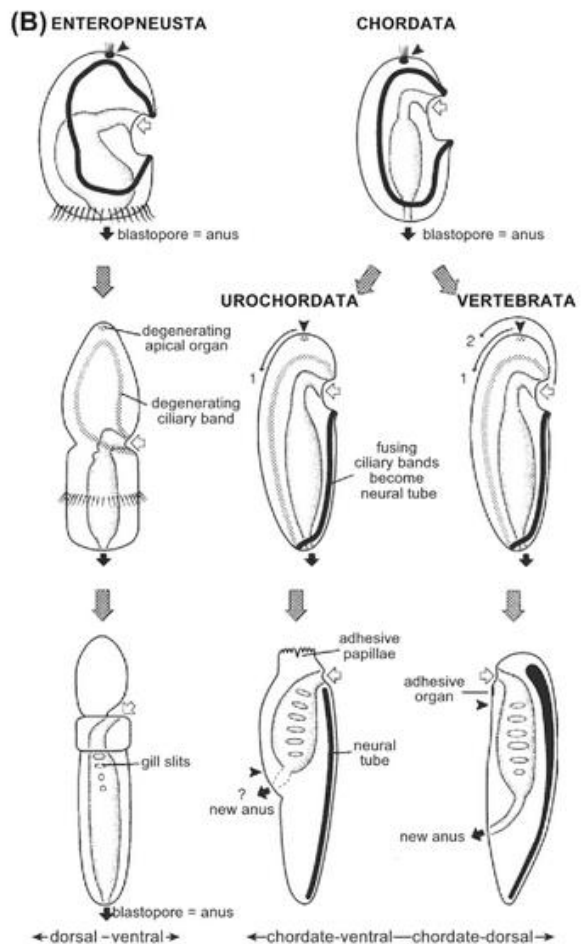
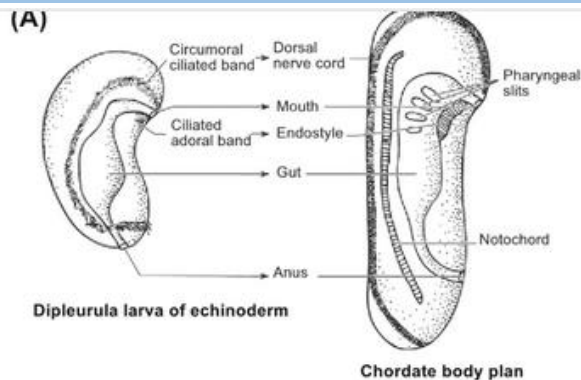


FIGURE 2.3 The auricularian hypothesis and related hypotheses. (A) Diagram showing Garstang's theory. The proposed common ancestor of chordates (left) was bilaterally symmetrical and had the external appearance of a young echinoderm larva. The ancestor's circumoral ciliated bands and their associated underlying nerve tracts moved dorsally to meet and fuse at the dorsal midline, forming a dorsal nerve cord in the cephalochordate body plan. The aboral ciliated band gave rise to the endostyle and ciliated tracts within the pharynx of the chordates. Garstang noted that the appearance of pharyngeal slits improved efficiency by providing a one-way flow for the food-bearing stream of water. A notochord appeared later, and with swimming musculature it is advantageous for locomotion in the larger organism (*From various sources*). (B) Nielsen's schematic representation of the transformation of ambulacrarian larvae to chordate body plans. Urochordates are represented by a tadpole-like larva. Arrows 1 and 2 denote movements of the apical pole and the mouth, respectively. The apical pole is indicated by arrowheads, the mouth by white arrows, and the anus by black arrows. The intraepithelial nervous system of the adult enteropneust has been omitted. The position of the new anus in the ancestral urochordate larva is uncertain because it is unknown when the atrium evolved. (*From Nielsen, C., 1999. Origin of the chordate central nervous system – and the origin of chordates. Development Genes and Evolution 209, 198–205.*)

Původní představy přisedlé zvíře (ostnokožci) - společný předek s Chordata

Důvody:

Dipleurula – bilaterálně symetrická, stejně jako tornáriová (Hemichordata) a bipinariová (Echinodermata), ciliární pásy, pohyb a příjem potravy

Ale Garstang – u sumýšů (aurikuláriová I.), externí tentakuly na branchiální (vnitřní) váčky – lepší filtrace, jiná funkce

Garstang, Berill, Romer hypotéza

Ciliární struktury, plná mobilita

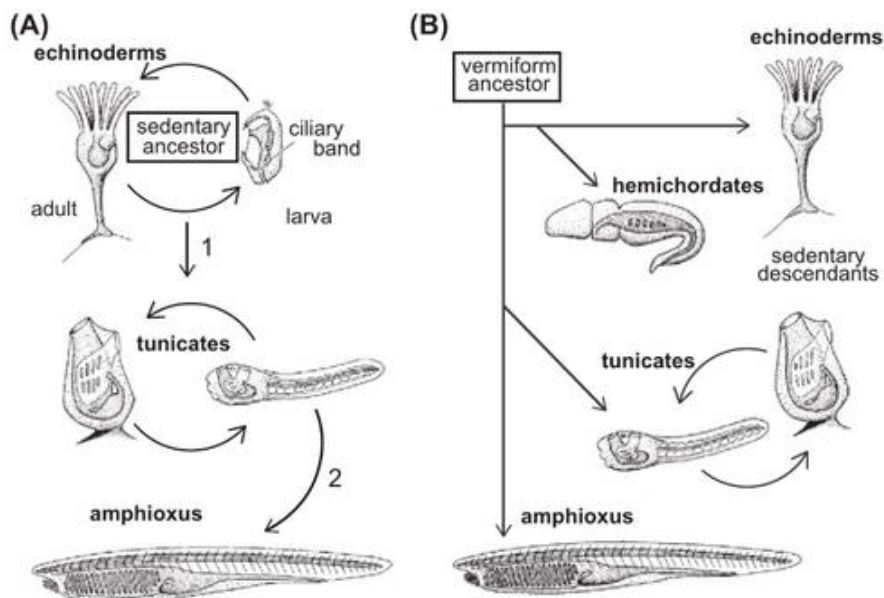
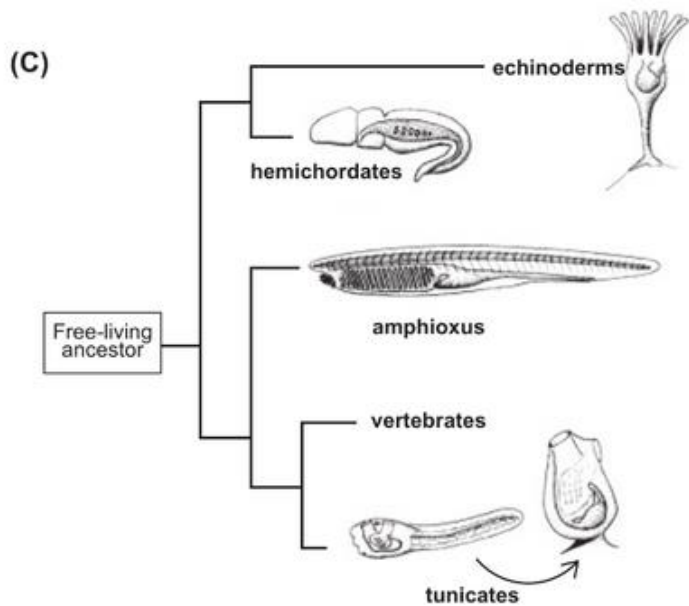


FIGURE 2.5 A sessile or free-living chordate ancestor. (A) The origin of advanced chordates, represented here by amphioxus, from a series of sessile ancestors, which is essentially the GBR (Garstang-Berrill-Romer) hypothesis, as expounded variously by Garstang, Berrill, and Romer. Ancestral adults remain sessile whereas their motile larvae evolve progressively in two steps. The first is to (1) a tadpole-like protochordate and then to (2) a more advanced and fully motile form. (From Lacalli, T.C., 2005. Protochordate body plan and the evolutionary role of larvae: old controversies resolved? *Canadian Journal of Zoology* 83, 216–224.) (B) The main alternative to the GBR hypothesis. Throughout the evolutionary sequence, the ancestral adult is assumed to be a motile, somewhat vermiform animal, either swimming or burrowing. A selection of its descendants

are shown, but the ancestral form is not because its exact nature remains a matter of conjecture. Ancestral larvae, assuming they existed, can be disregarded in scenarios of this type, and all sedentary forms are then derived. In the case of tunicates, the tadpole-like larva would be an evolutionary relic, probably much reduced from its original form, rather than a progenitor of segmented chordates. (From Lacalli, T.C., 2005. Protochordate body plan and the evolutionary role of larvae: old controversies resolved? *Canadian Journal of Zoology* 83, 216–224.) (C) A novel and likely scenario for the origin and evolution of chordates. The deuterostome ancestor was a motile, free-living ancestor. The motile enteropneust-like ancestor gave rise to cephalochordates, and then to vertebrates in a direct lineage, whereas urochordates were derived from a sessile adult form. (From Satoh, N., 2008. An aboral-dorsalization hypothesis for chordate origin. *Genesis* 46, 614–622.)



Předek Chordata byl tedy mobilní, volně žijící
(Lacalli 2005, Satoh 2008)

linie k Cephalochordata, asi i Vertebrata
Urochordata naopak sesilní předek

Současné sumky – pohyblivá larva s notochordem, hltanovými štěrbinami a post-análním ocasem.

Vývoj pohlavní zralosti u larev (neotenie)

U pláštěnců (ale i jiných larev v kontextu předchozích teorií) by mohly poskytnout mezičlánek k dalším skupinám více typických strunatců jako kopínatec, nebo dokonce některý z fosilních obratlovců (Ostracodermi).

u všech Chordat
z jednobuněčné zygoty na vícebuněčnou blastulu
úplné, částečné rýhování

TABLE 5.1 Comparison of Cleavage Patterns and Yolk Accumulation in Representative Vertebrates

Cleavage Pattern	Yolk Accumulation	Representative Animals
Holoblastic	Microlecithal	Amphioxus, eutherian mammals
	Mesolecithal	Lampreys, bowfins, gars, amphibians
Meroblastic	Macrolecithal	Elasmobranchs, teleost fishes
Discoidal ^a	Macrolecithal	Reptiles, birds, monotremes

^a*Discoidal cleavage is an extreme case of meroblastic cleavage.*

Amia calva kaproun obecný

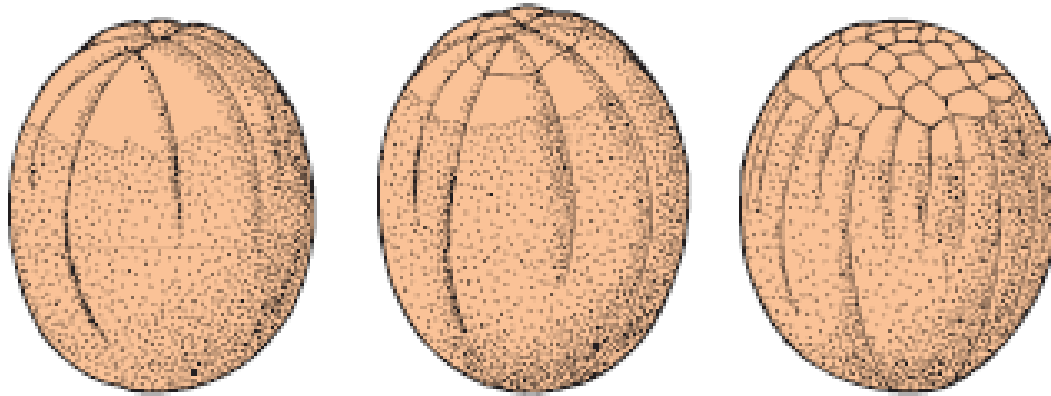


FIGURE 5.3 Holoblastic cleavage in the bowfin, *Amia*.

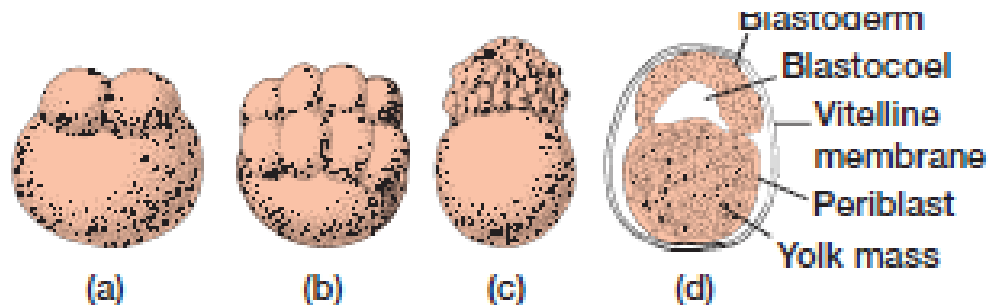


FIGURE 5.4 Discoidal cleavage in a teleost (zebra fish). (a) Cleavage begins with the appearance of the first mitotic furrow. After successive mitotic divisions (b), the blastula (c) results. (d) Cross section of the blastula. A cap of blastoderm rests on the uncleaved yolk mass, and a vitelline membrane is still present around the entire blastula.

After Beams and Kessel in Gilbert.



Strunatci (Chordata)

Plesiomorfní znaky:

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

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

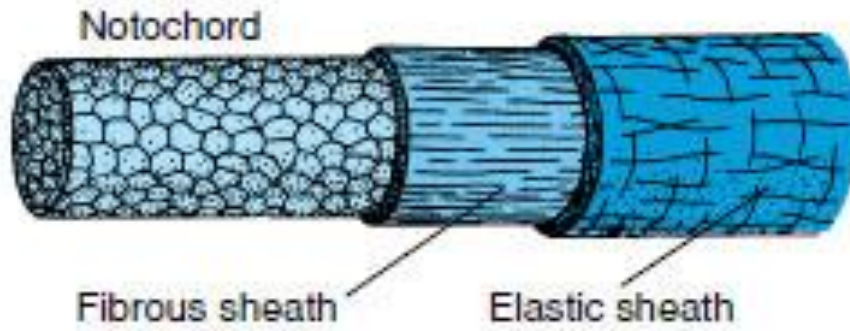
Strunatci a jejich vymezení

- 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

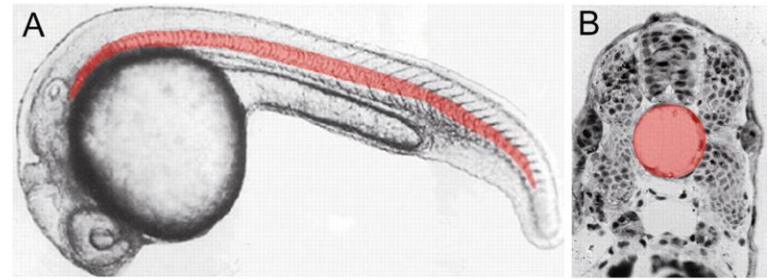
Vazivové pouzdro

**Notochord**

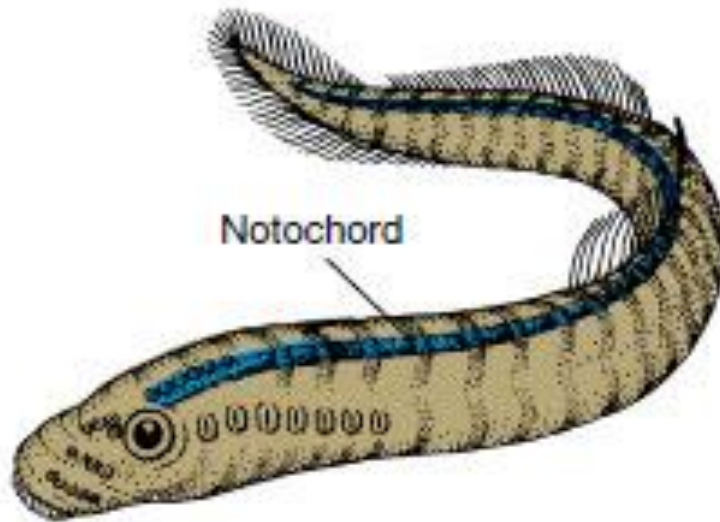
=chorda dorsalis
=struna hřbetní

Biomechanická, organizační a
strukturní osa těla

A



B



Tekutina pod velkým tlakem

- 1) opora strukturám
- 2) omezení tlaku na orgány

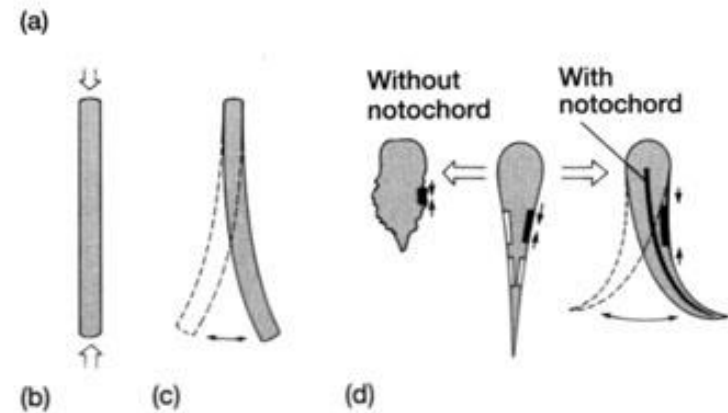
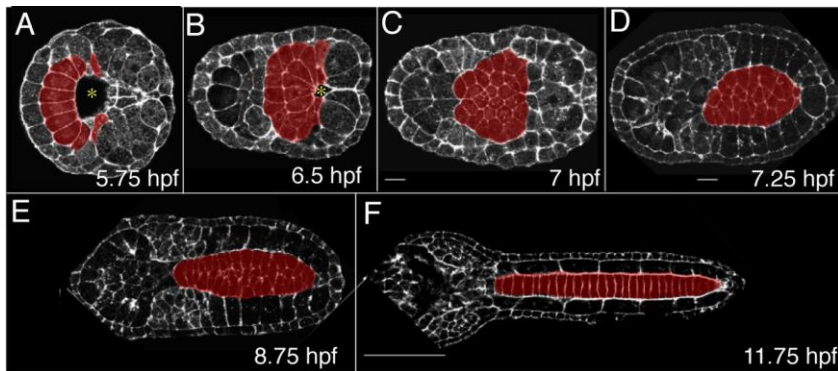
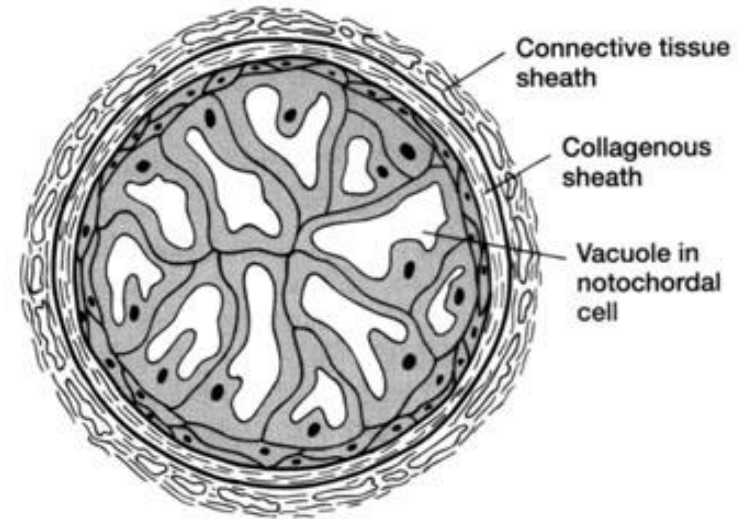
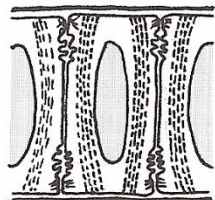


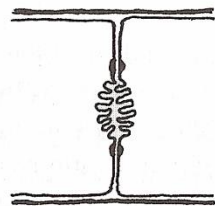
FIGURE 2.5 Notochord. (a) Cross section of the notochord of a frog tadpole. (b) The notochord lies above the body cavity and is axially incompressible; that is, it resists shortening in length. (c) The notochord is flexible laterally, however. (d) As seen from above, the consequences of muscle contraction 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)

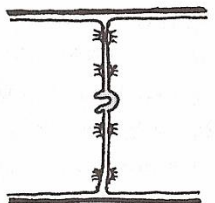
- pláštěnci, kopinatci, obratlovci – stejné umístění i základní stavba – indukce neurulace
- terčovité buňky **jsou na sebe naskládány do sloupce a tlaky vaziva pevně stlačeny (synapomorfie strunatců)**
- **kopinatci** kolem svalová vlákna, v podstatě jde o svalové destičky
- **pláštěnci a obratlovci**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



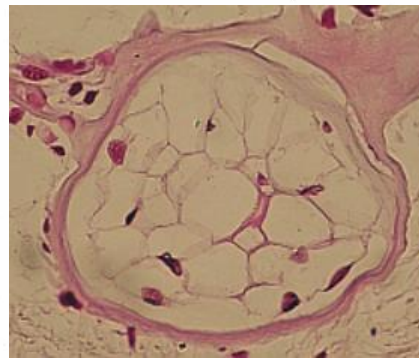
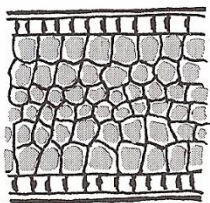
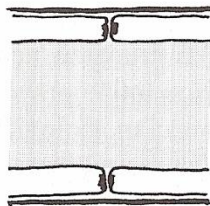
Cephalochordata



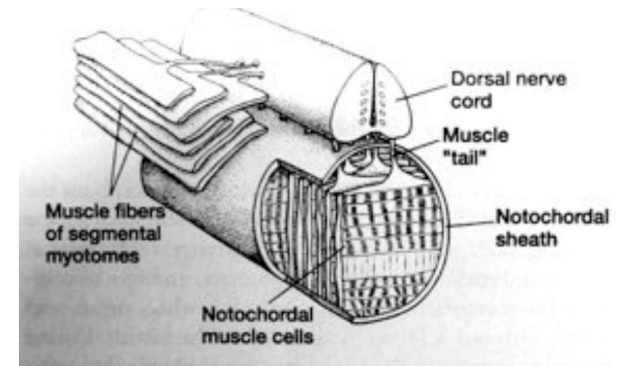
Urochordata



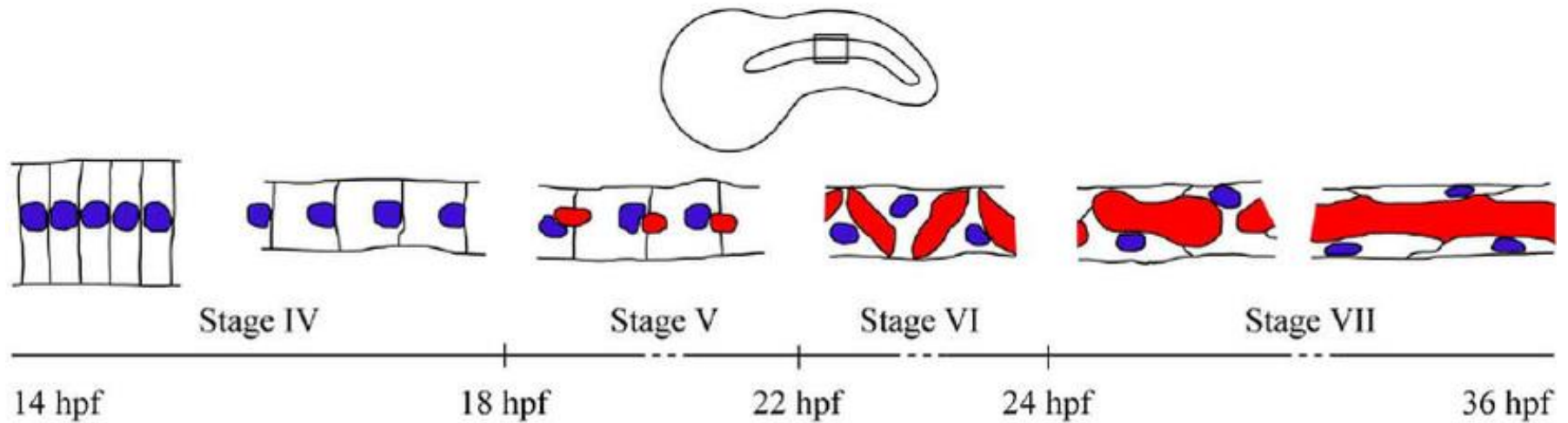
Craniata



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



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

Ciona – ontogeneze notochordu, 14 – 36 hod po oplození**Notochord**

Notochord cells narrowing
in cross section and elongating
along longitudinal axis

Extracellular lumen
formation and
expansion

Expansion and tilting
of lumens and
change of
of cell shape

Lumen connection,
cell flattening, and
tube formation

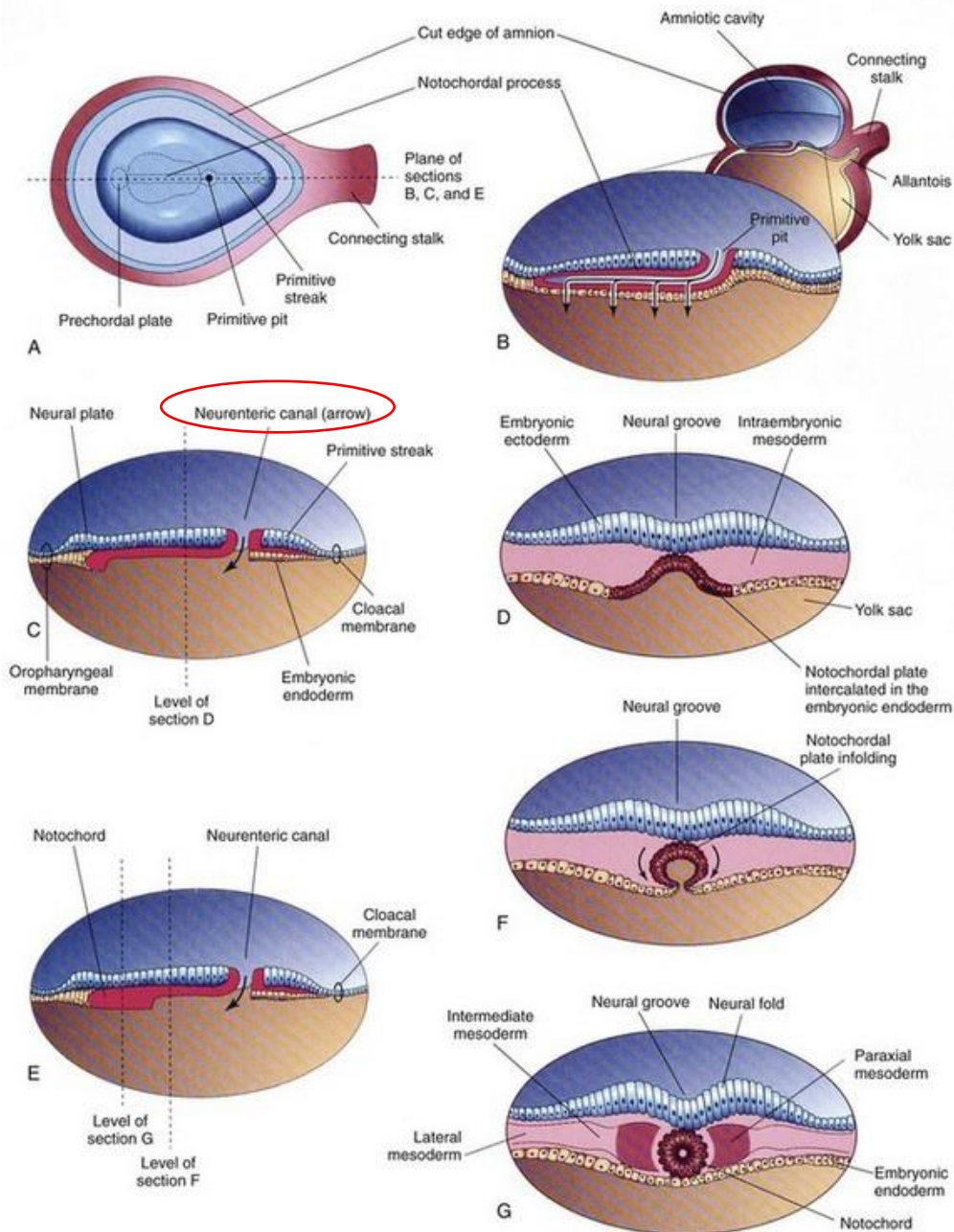
Embryo

Completion of neurulation
Pigmentation of otolith

Formation of palps
Muscle contraction

Pigmentation of
ocellus

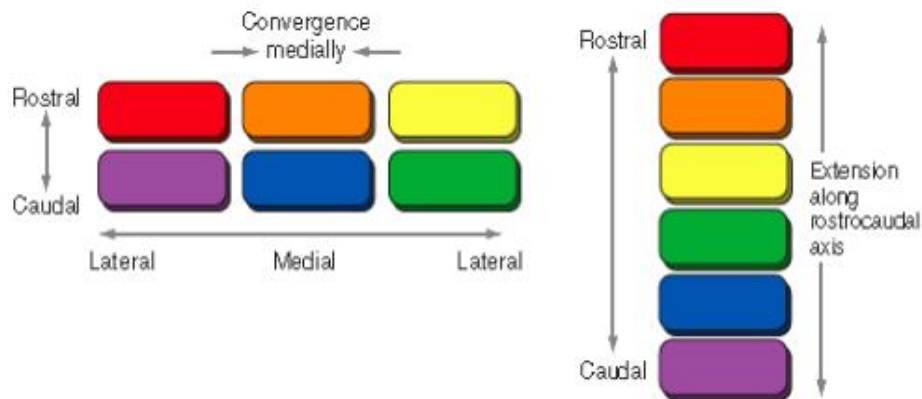
Hatching and free swimming



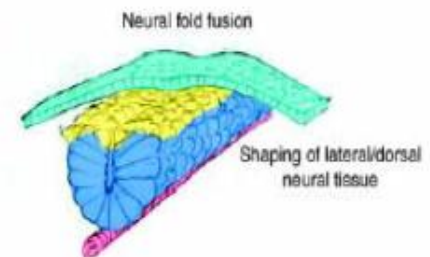
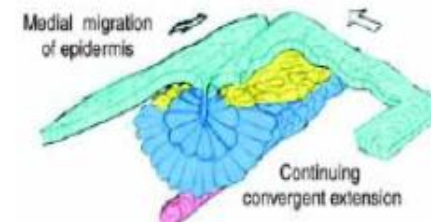
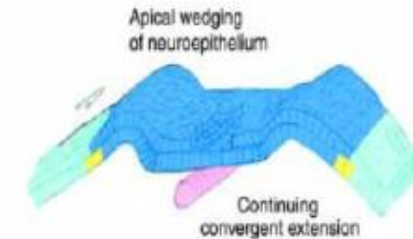
Vývoj notochordu transformací notochordálního výběžku

- A) Dorsální pohled na embryonální ploténku (asi 18 dní), odkrytou odstraněním amnionu.
- B) Střední, podélný, řez embryem
- C) + E) podobné řezy o něco starších embryí.
- D) + F a G), příčné řezy trojlaločným embryonálním diskem (Moore 1998)

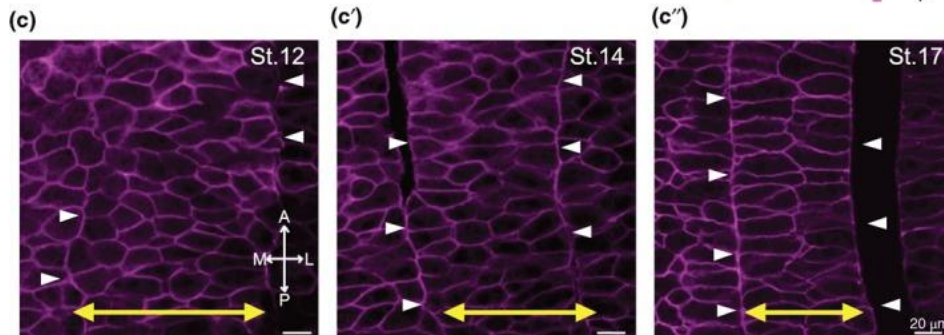
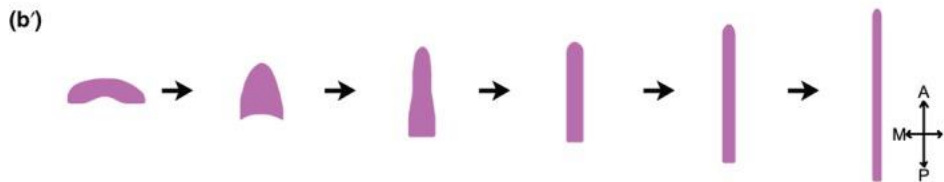
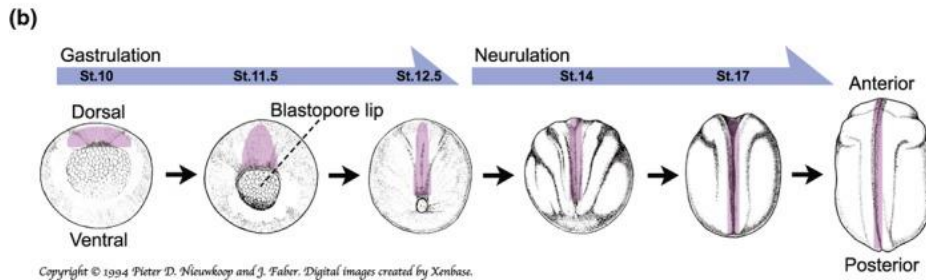
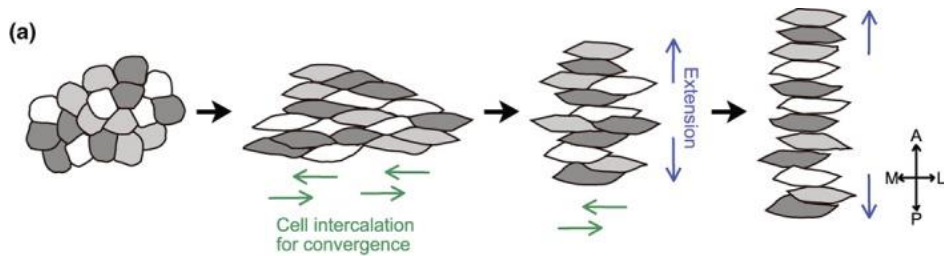
Konvergentní extenze (convergent extension) při neurulaci



Konvergentní extenze – migrace buněk směrem ke středu těla – vede k prodlužování tělní osy



Shindo A. Models of convergent extension during morphogenesis. Wiley Interdiscip Rev Dev Biol. 2017;7(1):e293.



Notochord

Postupné formování buněk za sebe
Gastrulace – neurulace
Elongace – univerzální mechanismus
za 3 týdny tvrdá tyčinka (člověk)

Morfogen látka rozhodující o diferenciaci buněk jednotlivých tkání, jde o **signální molekulu**, která působí na buňky přímo (nikoliv prostřednictvím krevního oběhu), důležitá je její koncentrace.

- transformující růstový faktor β , Sonic Hedgehog, epidermální růstový faktor nebo retinová kyselina.

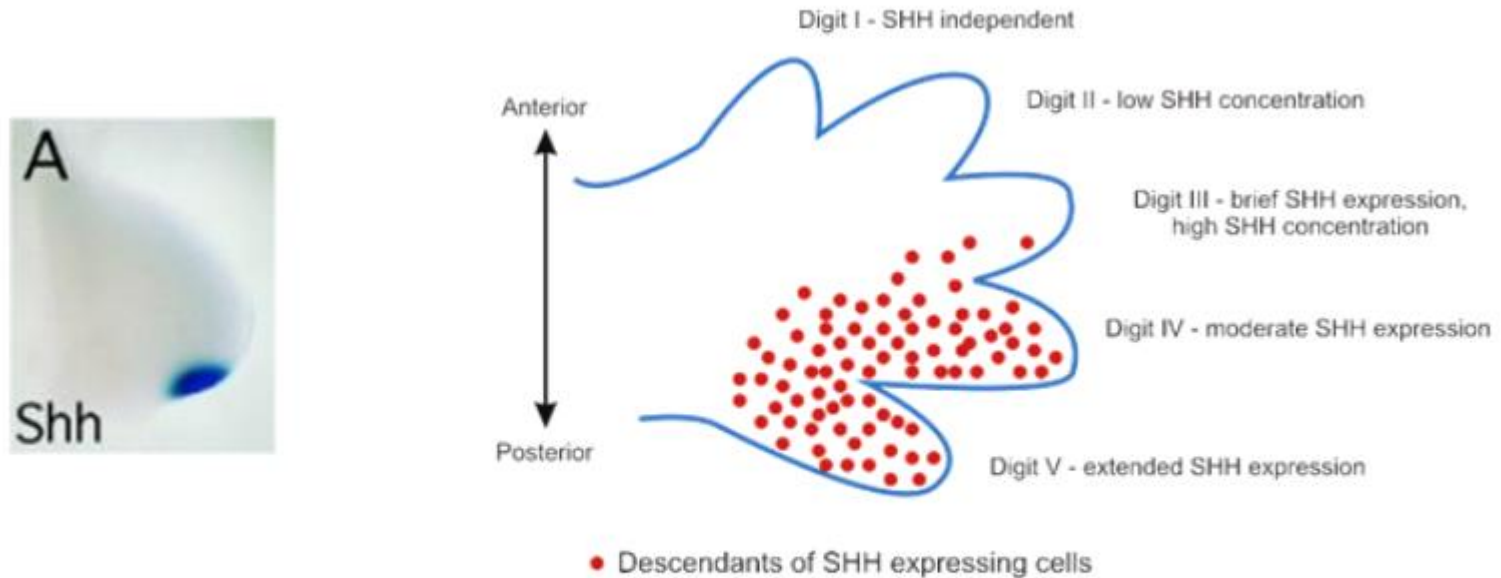
- účinnost závisí na koncentraci jejich produktů, vytvářejí **gradient koncentrace**, kdy k účinku dochází až od míst, kde koncentrace dosáhne určité prahové úrovně.

- kaskáda aktivní již před oplodněním.

Vznik složitých orgánů a tkání z nediferencované zárodečné masy buněk

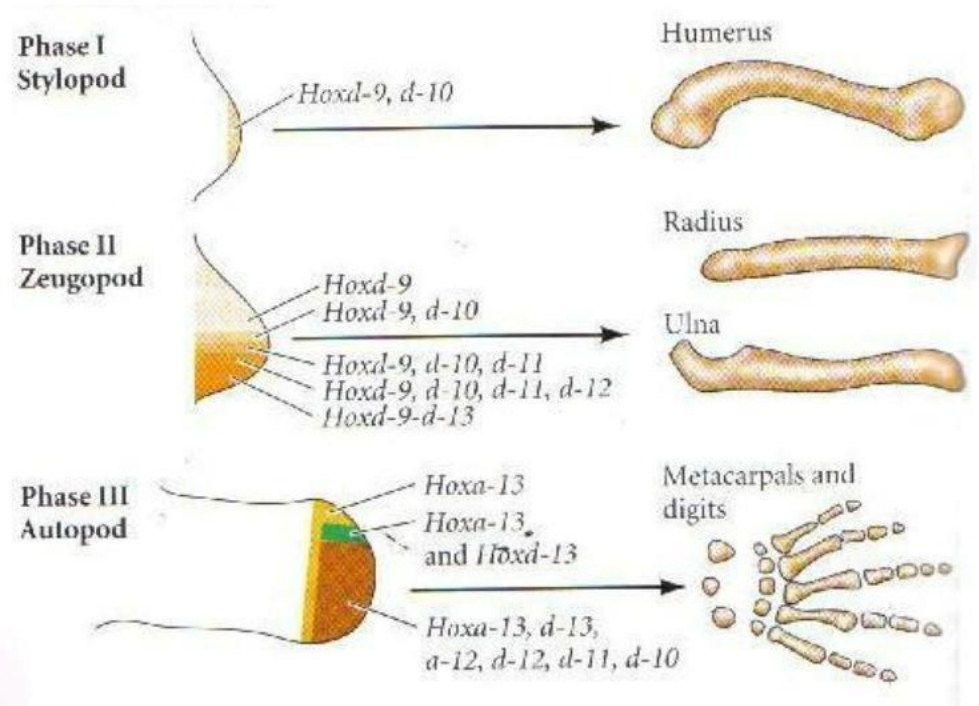
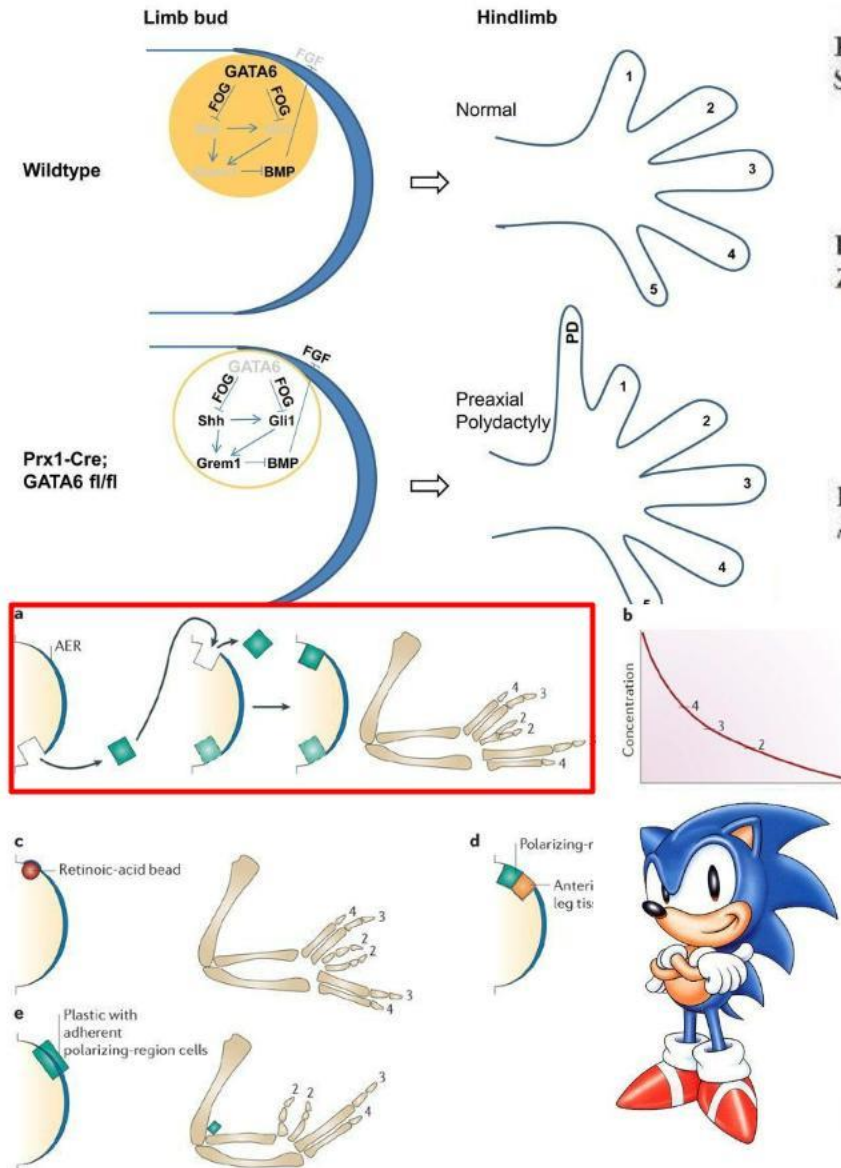
- princip zrušení symetrie prostor, ve kterém se zárodek či jeho část vyvíjí, se stává nehomogenním
- morfogenetické pole určuje buňkám jejich pozici v prostoru i čase, nadbuněčné vztahy.
- pole bývá vnuceno vnějšími faktory, difuze morfogenu z omezené oblasti do okolí. Okolní buňky dle koncentrace nastaví odpovídající diferenciační program.

Sonic hedgehog, jeden z nejlépe popsáných morfogenů – dle odlišné koncentrace se spouští odlišné transkripční programy



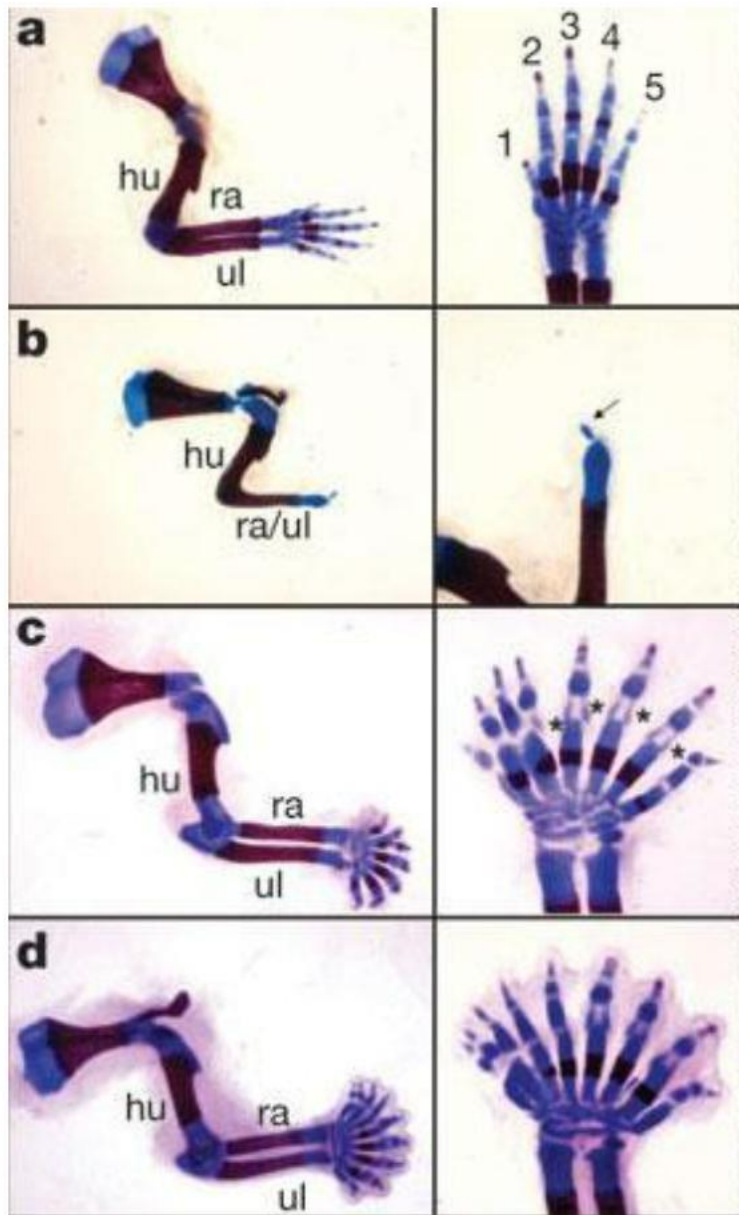
Např. specifikace jednotlivých prstů
končetiny

R. Owen – jednotná stavba obratlovcí končetiny, stejný základ, stejná regulace vzniku



Časové a místní rozdíly v zapínání a vypínání jednotlivých modulů – gen **Hedgehog** = heterochronie

Stejný gen určuje zda to bude ploutev nebo ruka, polarizační zóna, malík-palec

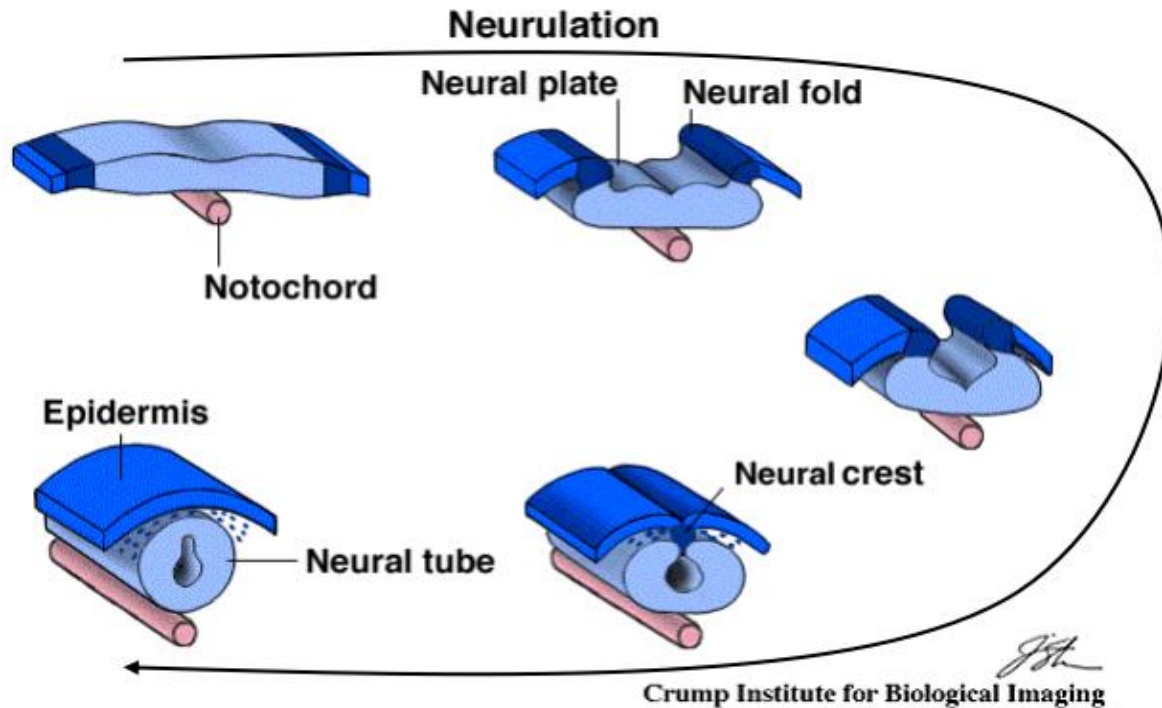


- a) přední končetina myši s oběma aktivními **geny Shh a Gli3**. aktivní při normálním embryonálním vývoji a vzniká tedy normální pětiprstá končetina s normálním stylopodiem, zeugopodiem a autopodiem.
- b) embryonální vývoj při **absenci genu Shh**. Vzniklá končetina má normální stylopodium, redukované nebo spojené zeugopodium a **neidentifikovatelný element místo autopodia**.
- c) při vývinu aktivní pouze Shh a **potlačen byl gen Gli3**. Výsledkem je prakticky normální končetina, ale místo pěti prstů jich je víc - mezi šesti až jedenácti.
- d) neaktivní oba geny Shh a Gli3. Výsledek je podobný situaci na obrázku c) s tím rozdílem, že prsty postrádají identitu. Jinými slovy jsou všechny prsty stejné.

Zpět k notochordu a jeho indukční funkci (Shh versus BMP)

Bone morphogenetic proteins (BMPs) = cytokiny (určení dorzoventrálního uspořádání těla)

Klíčová role notochordu při indukci neurulace



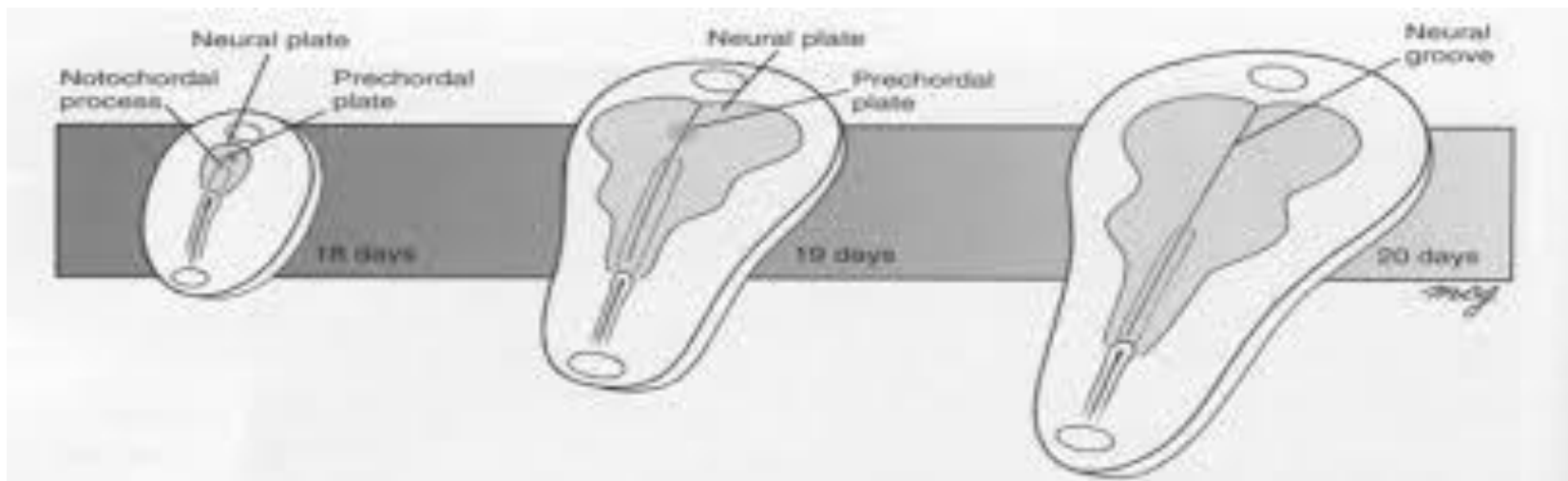
notochord (= chorda) produkuje faktory, které specifikují ektoderm a vedou ke tvorbě nervové ploténky (neural plate). Jde zejména o následující faktory: **noggin**, **chordin** a **folliculin** (inhibitory BMP a aktivinu). Samotná produkce těchto BMP inhibitorů specifikuje anteriorní (přední) nervovou trubici, v kombinaci s FGF specifikuje posteriorní (zadní) nervovou trubici.

Nervová trubice - charakteristika

Inhibice BMP a Wnt → Otx/Emx geny, určují identitu hlavové části

BMP inhibitory

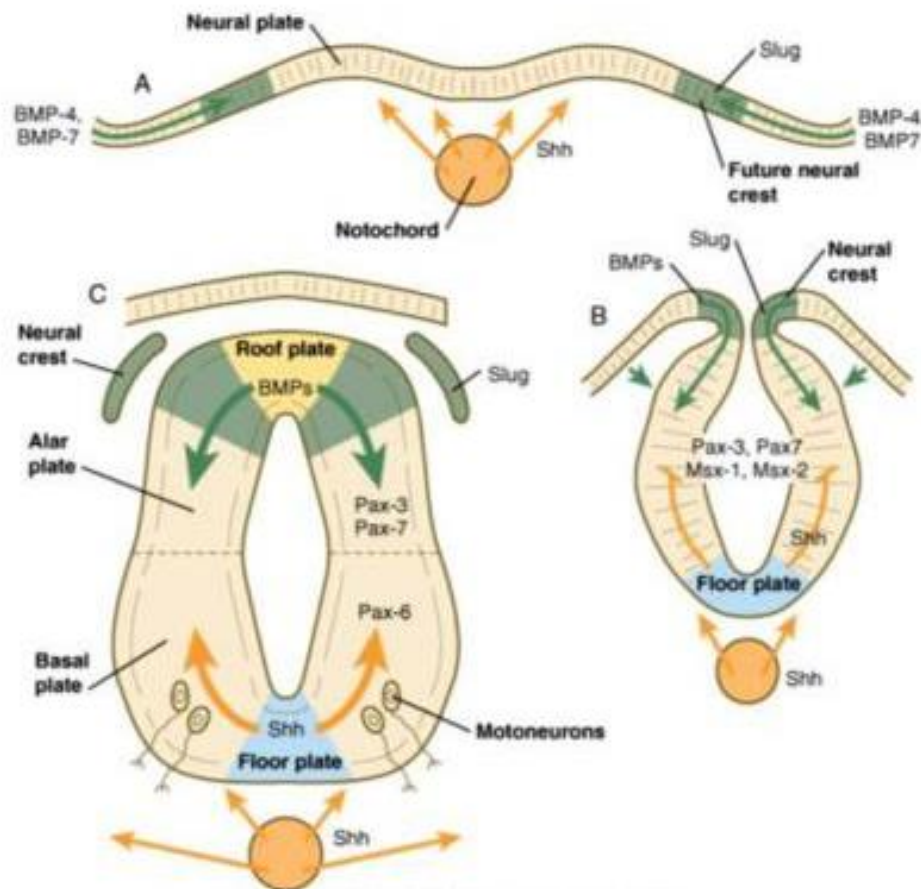
- hlavová (anteriorní) část
- zadní (posteriovní) část



Dorzoventrální stratifikace nervové soustavy

Nervová trubice v zóně mezi Shh z notochordu a BMP z epidermis

Po uzavření nervové trubice, vznik hřbetní desky z BMPs a bazální desky z Shh



Carlson: Human Embryology and Developmental Biology, 4th Edition.
Copyright © 2009 by Mosby, an imprint of Elsevier, Inc. All rights reserved.

Sonic hedgehog (Shh gen)
- produkce proteinového signálního ligandu, centrální nervový systém

indukuje divergenci ventrálních buněčných typů
(vnitřní struktura mozku, prsty...)

-**primární indukční centrum ventrální**–notochord
(morfofen SHH)

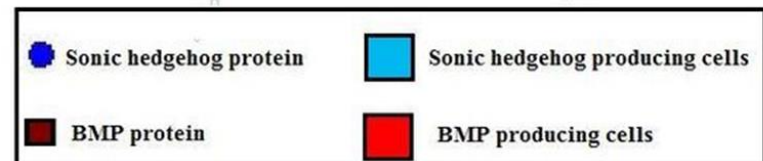
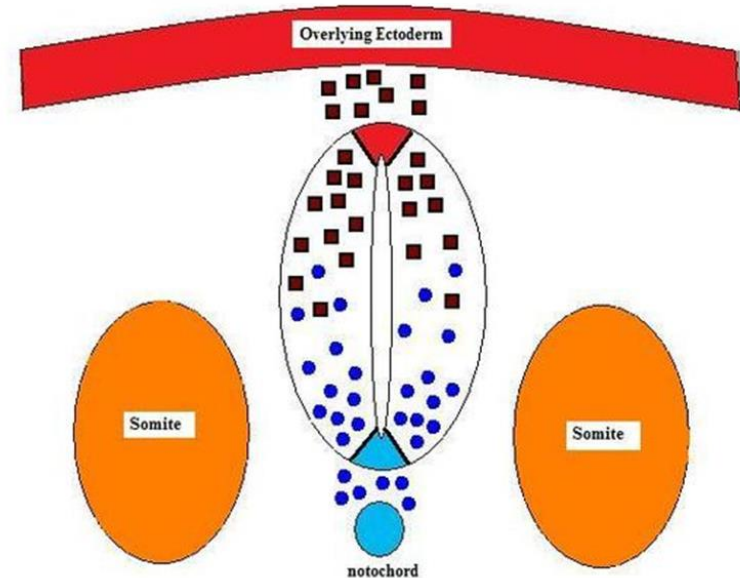
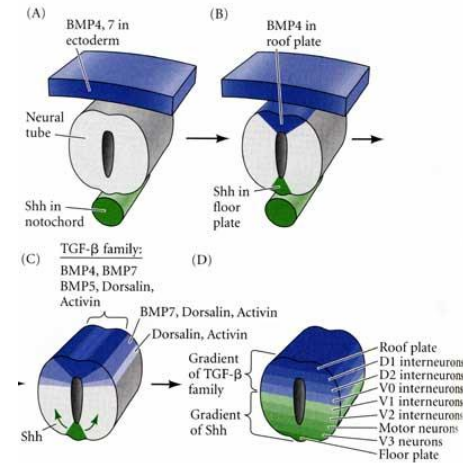
sekundární signální centrum –**ventrální ploténka**
(floor plate)→**motorická dráha**

-**primární indukční centrum dorzální**–epidermis
(morfofeny BMPs) sekundární signální centrum –
dorzální ploténka (roof plate)→**sensorická dráha**

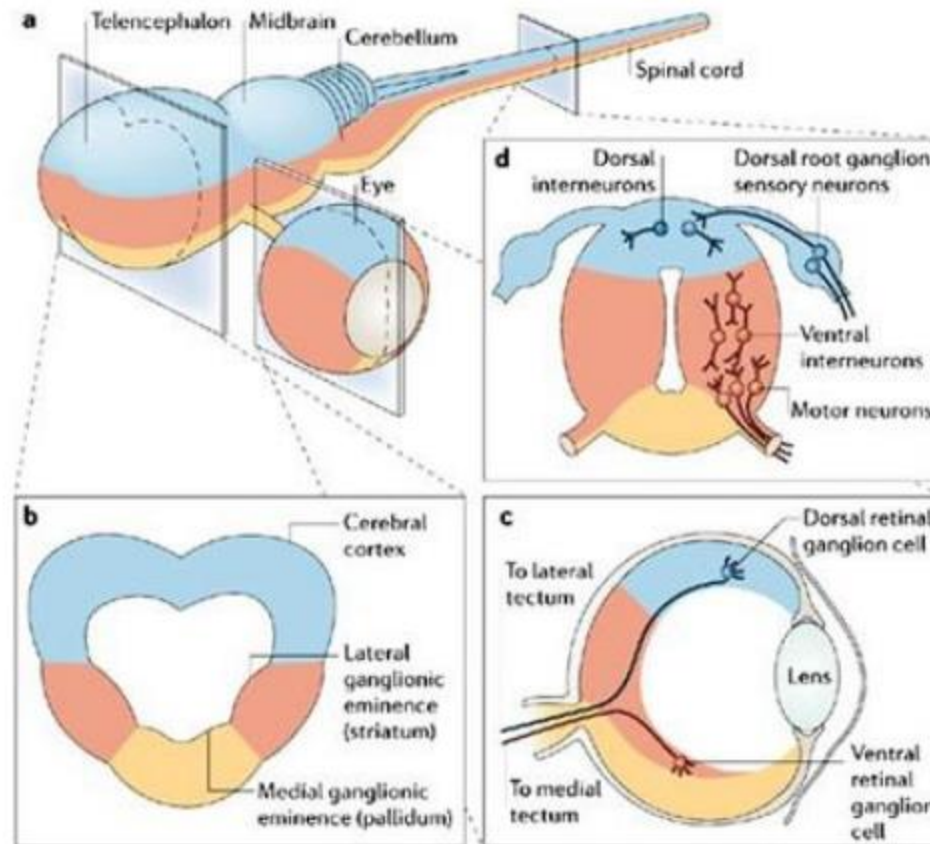
Dorso-ventrální gradient BMP a SHH určuje identitu motoneuronů (Pax6/Nkx6.1), ventrálních (Pax6) a dorzálních (Pax7) interneuronů-gradient morfofenů také určuje raný nástup neurogeneze

Kombinací gradientů morfofenů z ant-post (HoxC) a dorz-vent osy specifikace neuronů (např. motoneurony pro přední a zadní končetiny).

Řízení morfogeneze (dorzo-ventrální) Pax7, Pax6, Nkx6



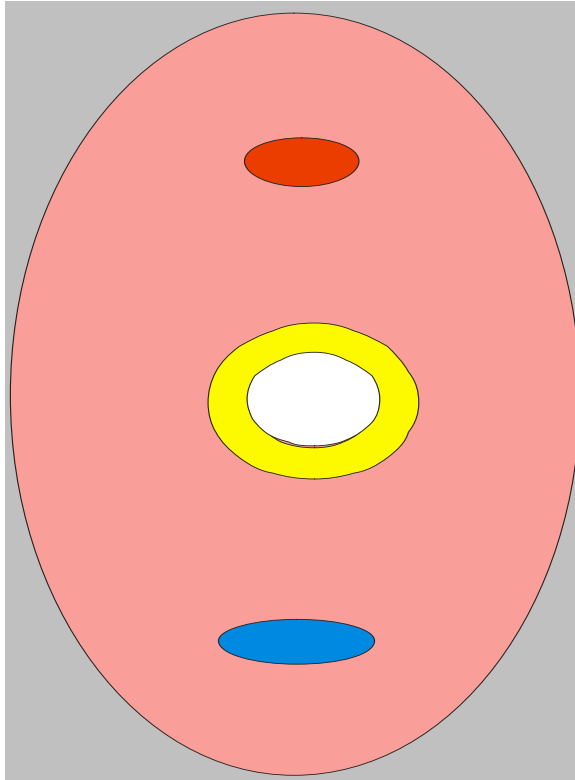
Dorsální a ventrální specifikace je zachována ve všech částech NS



a | Schematic of the embryonic vertebrate CNS showing dorsoventral patterning along the entire neural axis. b–d | Cross-sections of telencephalon (b), eye (c) and spinal cord (d). Yellow indicates the most ventral territory, pink the next most ventral, and blue indicates dorsal. b | The cerebral cortex primordium forms dorsally, the lateral ganglionic eminence or striatal primordium forms in the intermediate zone, and the medial ganglionic eminence or pallidal primordium forms ventrally. c | In the eye, a dorsal retinal ganglion cell projecting out of the eye towards the lateral tectum is shown in blue, and a ventral retinal ganglion cell projecting to the medial tectum is shown in red. The optic stalk is in yellow and the choroid fissure is not shown. d | In the spinal cord, motor neurons form ventrally, interneurons form throughout, and the axons of sensory dorsal root ganglion neurons enter dorsally.

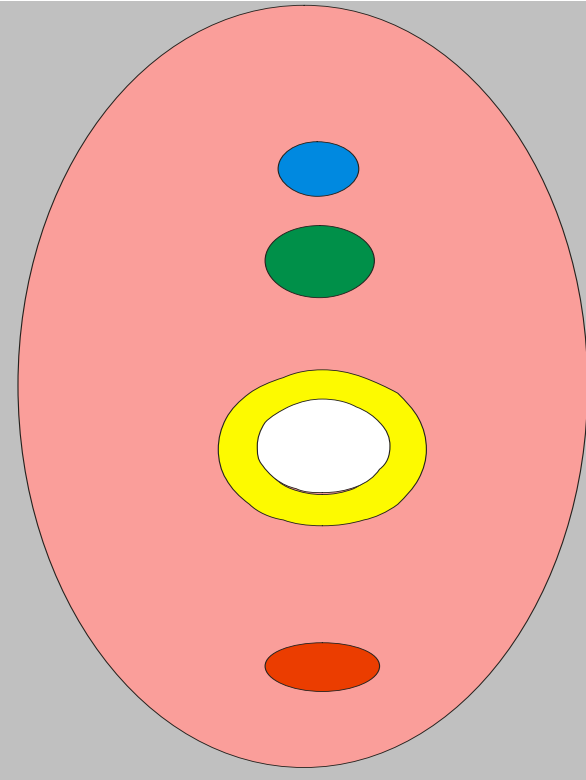
Inverze dorzoventrální organizace

Protostomia



hřbetní céva
trávicí trubice
nervová trubice

Chordata,
Deuterostomia



nervová trubice
notochord
trávicí trubice
břišní céva

Dorzoventrální inverze těla

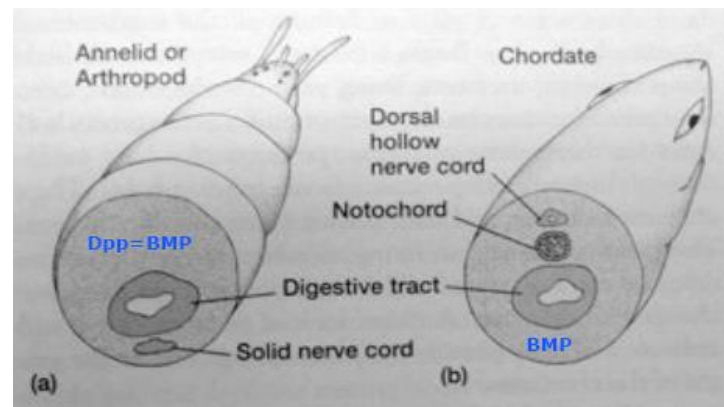
největší novinkou strunatců (chybí u polostrunatců) je hřbetní umístění nervové trubice (jinde na břiše), centrální céva zase na břiše (jinde na hřbetě)

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

Ale v 90. letech 20. st. **i v genech!**

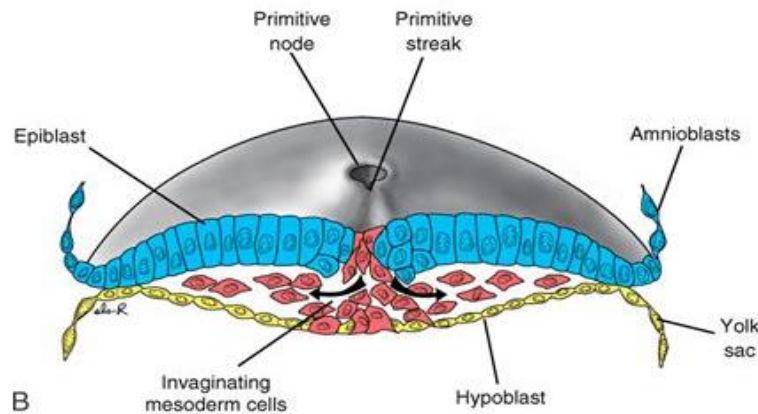
Poziční informace

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.

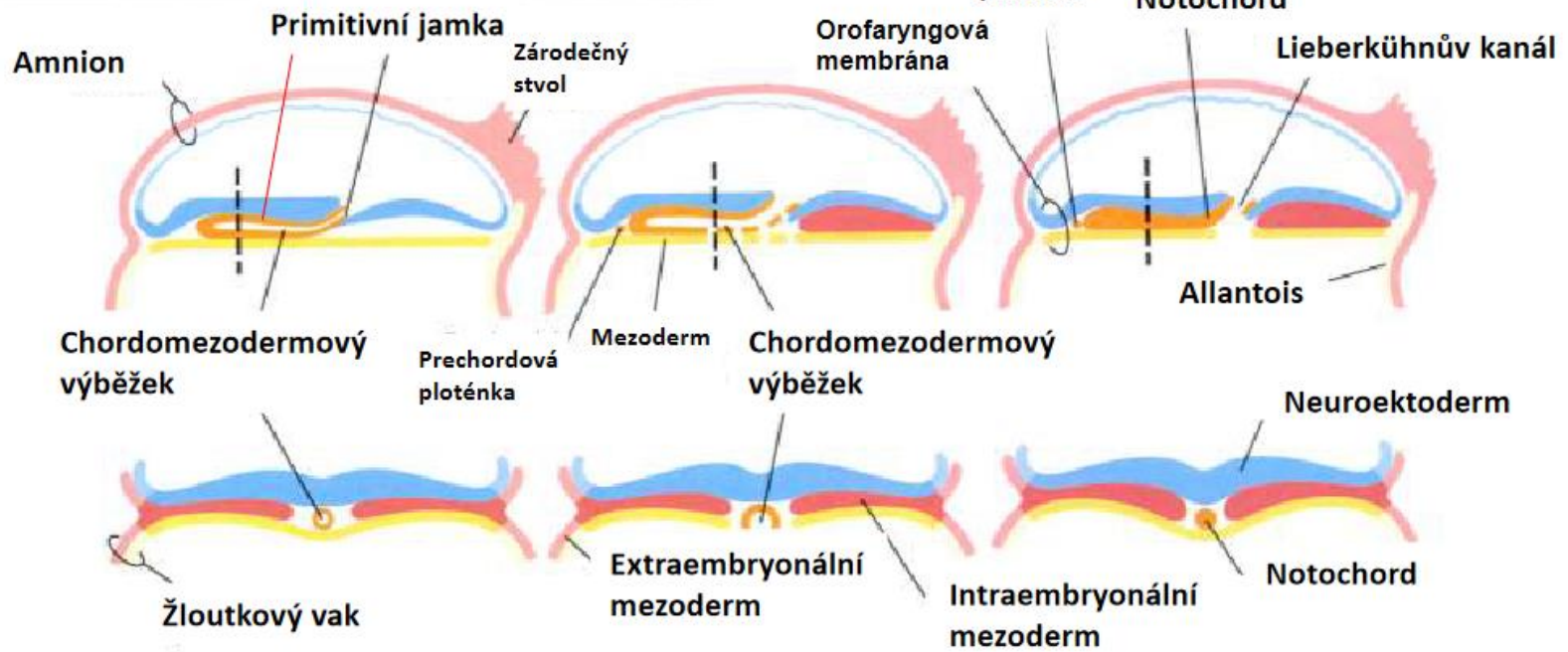
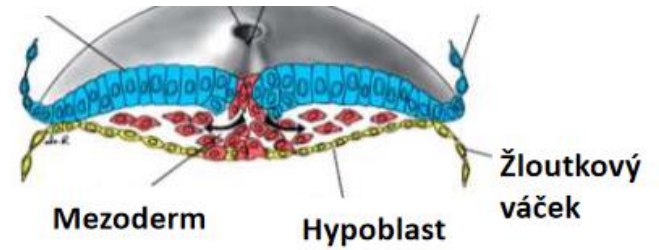
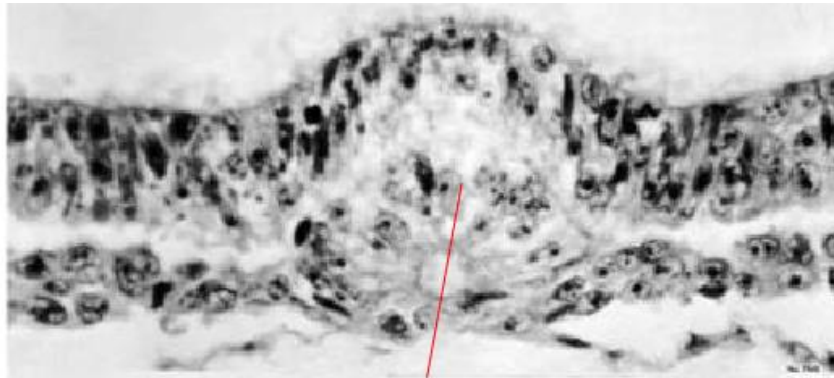


canalis neurentericus

= kanál, tvor v neurální destičce, formování mezodermu



- Hypoblast v místech, kde se vytvořil mesoderm a endoderm postupně zaniká.
- Dočasné spojení mezi amniovou dutinou a žloutkovým váčkem přes primitivní uzel – canalis neurentericus



17. den

18. den

19. den

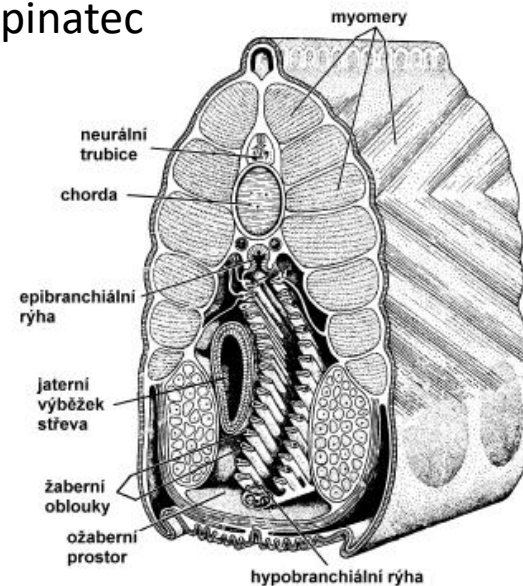
Endostyl

- stavba hltanu - k transportu potravy, ale i k dýchání zajištěním cirkulace
- 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 slepujícím potravní 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.

kopinatce



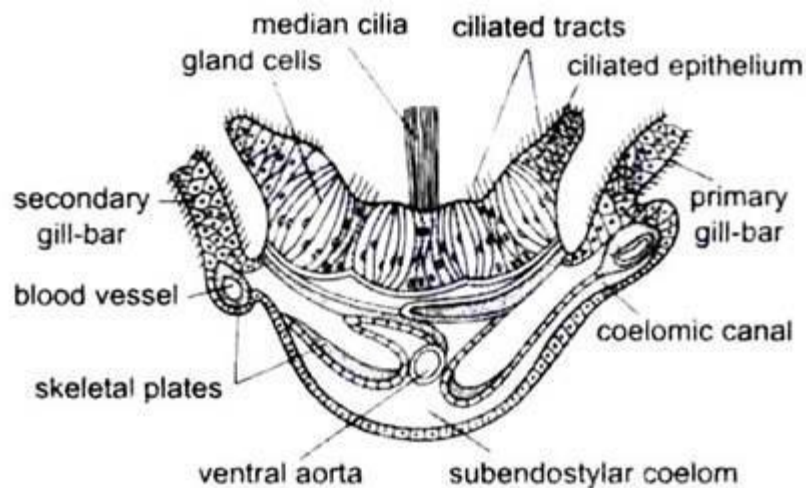


Fig. 6.15. *Branchiostoma*. T.S. of endostyle.

Hlen vylučovaný endostylem je přenášen na boční stěnu hltanu postranními řadami řasinek; Frontální řasinky víří a pohánějí hlen z laterální na střední hřbetní stranu hltanu.

Tak se proud hlenu s částicemi potravy dostává ze spodní strany do epifaryngeální rýhy.

Řasinky epifaryngeálního žlábků víří dozadu a posouvají provazce hlenu a potravy do jícnu.

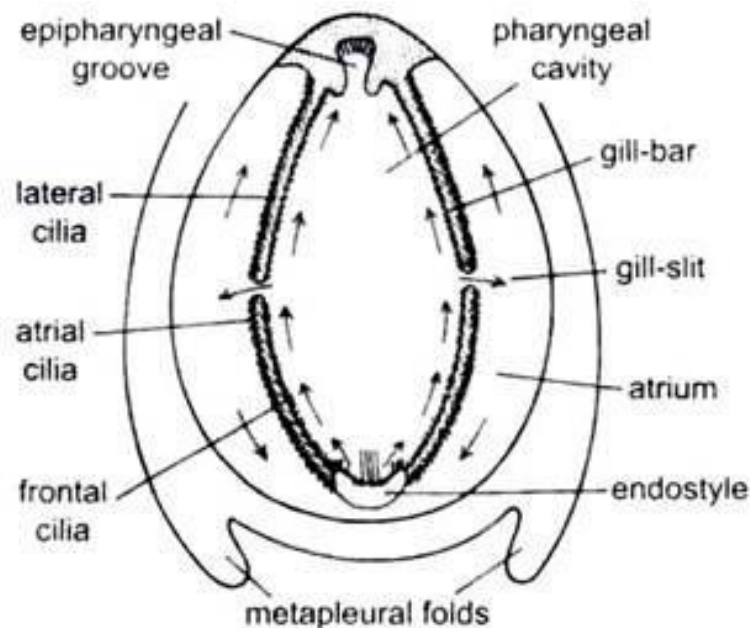


Fig. 6.17. *Branchiostoma*. Course of feeding current in diagrammatic T.S. of pharynx and atrium.

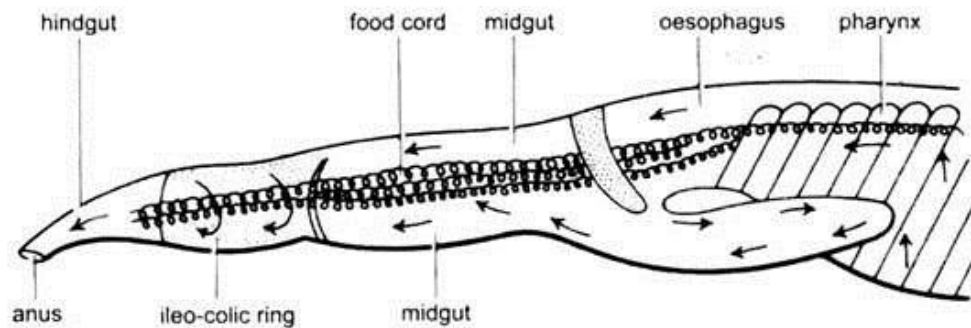


Fig. 6.16. *Branchiostoma*. Path of food current in the post-pharyngeal region.

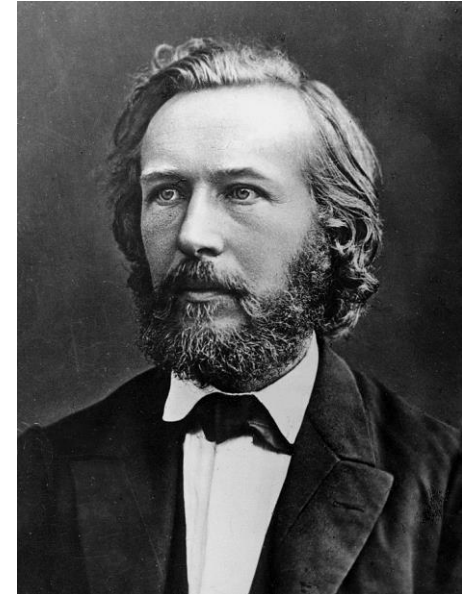
Fylogenetický význam ontogenetických znaků

ontogenetická transformace - fixace apomorfie

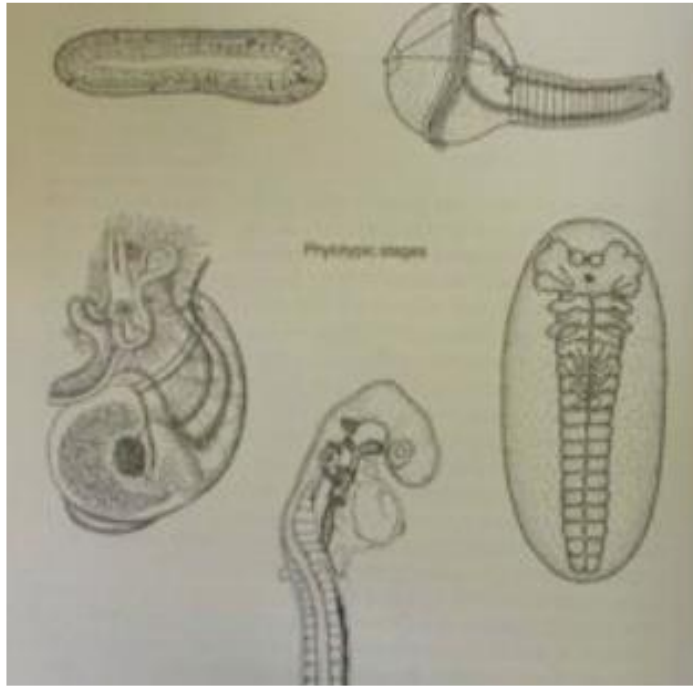
Karl von Baer, Ernst Haeckel

fylogenetický význam ontogenetických znaků

pravidlo rekapitulace (během ontogeneze)



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



Příklady
fylogenetických
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 morfogenu, signálních faktorů.

Průběh ontogeneze – zdroj informací o evolučních souvislostech fylogeneticky významných znaků

Postupný vznik modulů – částí tělního plánu obratlovců (kostní tkáň, opakovaný vznik, řada typů u různých skupin, ne u všech skupin apod.)

Postupný a neukončený „vznik“ tělního plánu

Představa zásadně odlišných tělních plánů založená na neznalosti přechodných článků

- vznik „všech“ kmenů v počátku kambria?

GEOLOGICKÁ OBDOBÍ ZEMĚ

Stratigrafická tabulka / přehled geologické historie Země

Éon	Éra	Útvar	Oddělení	Časové rozpětí v mil. let	
Phanerozoikum	Kenozoikum	kvartér	holocén	současnost - 0,0118	
			pleistocén	0,0118 - 1,8	
		neogén	pliocén	1,8 - 5,3	
			miocén	5,3 - 23	
		paleogén	oligocén	23 - 34	
			eocén	34 - 56	
			paleocén	56 - 65,5	
		Mesozoikum	křída	svrchní	65,5 - 100
				spodní	100 - 145,5
	jura		svrchní	145,5 - 161	
			střední	161 - 176	
			spodní	176 - 200	
	trías		svrchní	200 - 228	
			střední	228 - 245	
			spodní	245 - 251	
	Paleozoikum		perm	svrchní	loping
		střední		guadalup	260 - 271
		spodní		cisural	271 - 299
		karbon	svrchní	pennsylvan	299 - 318
			spodní	missisip	318 - 359
		devon	svrchní		359 - 385
			střední		385,3 - 397,5
			spodní		397,5 - 416
		silur	svrchní	přídolí	416 - 419
				ludlow	419 - 423
			střední	wenlock	423 - 428
			spodní	llandovery	428 - 444
ordovik		svrchní		444 - 461	
		střední		461 - 472	
		spodní		472 - 488	
kambrium	svrchní	furong	488 - 501		
	střední	serie3	501 - 510		
	spodní	serie2	510 - 521		
		terreneuv	521 - 542		
Proterozoikum	Neoproterozoikum	ediacara	542 - 630		
		criogen	630 - 850		
		ton	850 - 1000		
	Mesoproterozoikum	sten	1000 - 1200		
		ectas	1200 - 1400		
		calym	1400 - 1600		
	Paleoproterozoikum	stather	1600 - 1800		
		orosir	1800 - 2050		
		rhyac	2050 - 2300		
		sliderian	2300 - 2500		
Archaikum	Neoarchaikum		2500 - 2800		
	Mesoarchaikum		2800 - 3200		
	Paleoarchaikum		3200 - 3600		
	Eoarchaikum		3600 - vznik Země		

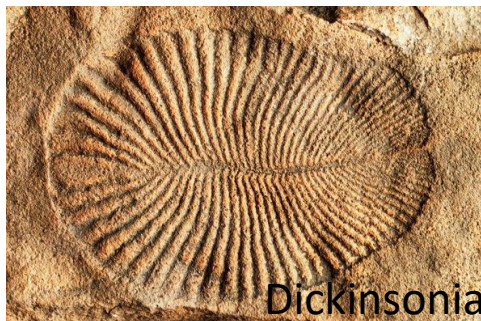
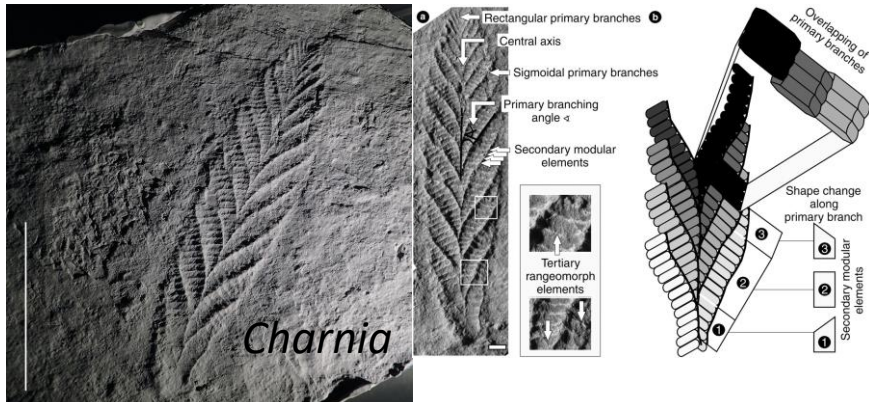
Historický vývoj strunatců

Prekambrium – Ediakarská „fauna“ (635-541 Mya)

Vendobionta (Aus – Ediakara, Rusko – Vendem, Namibie, UK, Am)

Roger Mason – *Charnia* (kosmopolitní, Rusko, Anglie, Kanada, Austrálie)

nejstarší velké organismy, na přelomu kambria extinkce



Nejasnosti

Spriggina

článkovaná žízála

Nebo přisedlý žahavec
příbuzný pérovníkům



635 MYA

EDIACARAN BIOTA

541 MYA

1. *Alburnares* · 2. *Rugoconites* · 3. *Haootia* · 4. *Inaria* · 5. *Swartpuntia* · 6. *Charnia* · 7. *Kimberella* · 8. *Rangia*
9. *Ventogyrus* · 10. *Corumbella* · 11. *Pteridinium* · 12. *Namacalathus* · 13. *Ernieia* · 14. *Parvancorina* · 15. *Cloudina*
16. *Arkarua* · 17. *Praecambridium* · 18. *Yorgia* · 19. *Spriggina* · 20. *Dickinsonia* · 21. *Tribrachidium*

Kambrium

541-485 Mya (56 Mya, 10%)

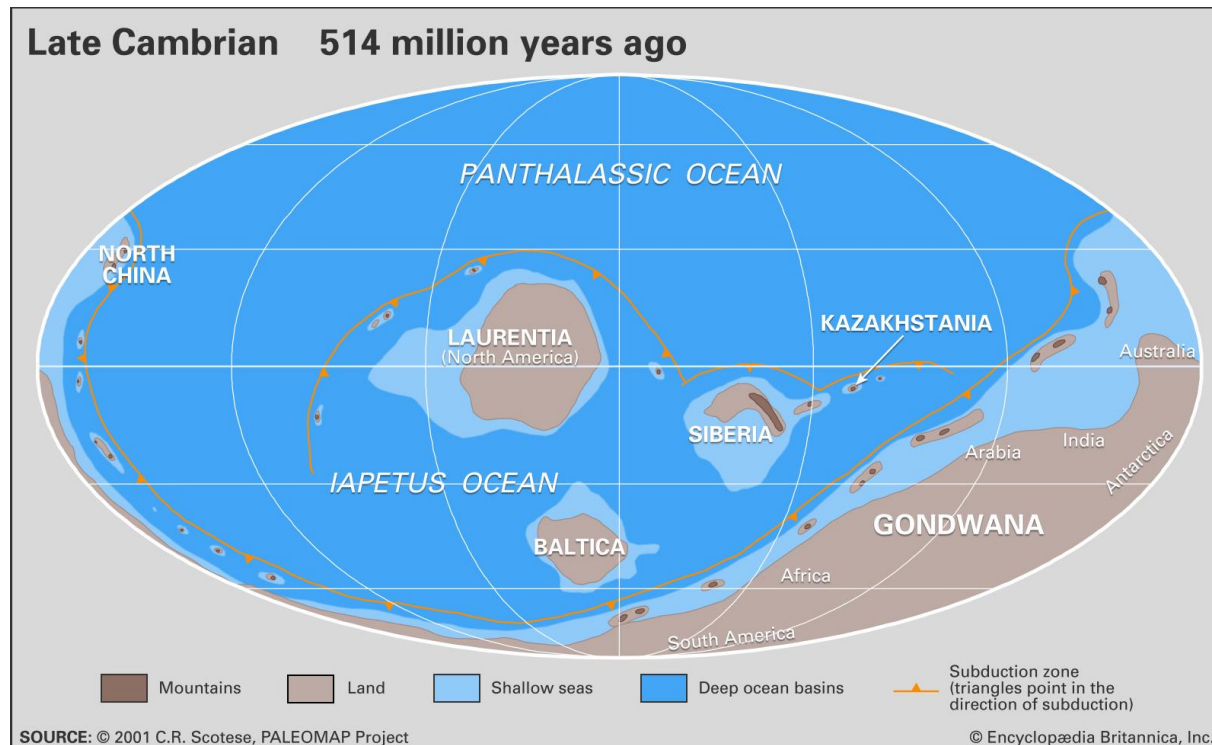
Rozpad Pannotie = Gondwana a Laurentia (SAM, Severoamerický kratón)
a Baltica (Seu) a Siberia

Oceány Panthalassa a Iapetus

Mělká a teplá moře, tropické podnebí, až 60°C!, vysoký obsah CO₂ (10-15x více než dnes!)

Zásadní geochemické změny, vulkanická činnost, více O₂, fosforu a vápníku

Divergence biotopů, schránky (vnější i vnitřní struktury), kolagen!, **interakce - predace**





- video kontinenty

Kambrium, kambrijská exploze

(540-490 Mya)

kompletně nové stavební plány,

spíše adaptivní radiace než prvopočátek

Vše během cca 10 mil let!!!

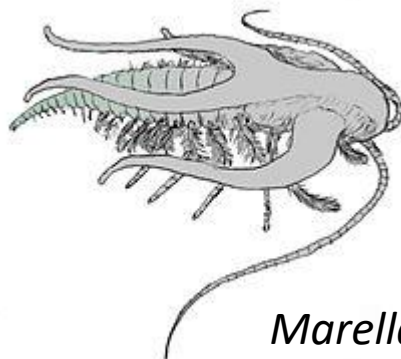
**Burgesské břidlice**, Kanada
Britská Kolumbie

Charles Walcott 1909

60tis. fosílií

Chengjiang (Jün-nan)

530-520 mil.let

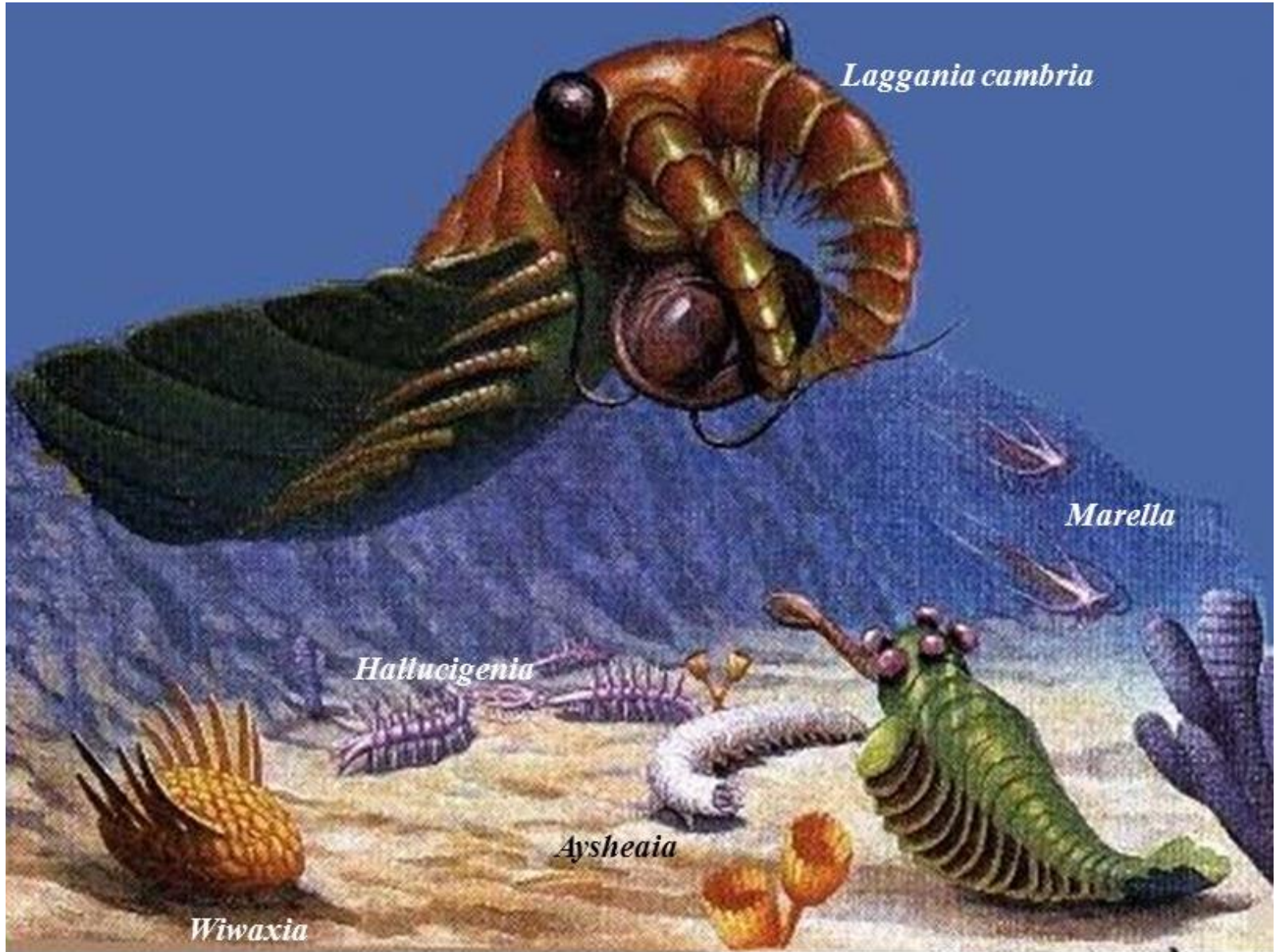
*Marella*

Další naleziště „burgesského typu“ - Kangaroo Island u Austrálie, Sinsk na Sibiři, Buen v Grónsku, ale i barrandién

2010 - nevyhynula na konci kambria, nýbrž přežila ještě (přinejmenším) do ordoviku

<https://www.youtube.com/watch?v=SEGOPusKy3Y>





Laggania cambria

Marella

Hallucigenia

Aysheaia

Wiwaxia

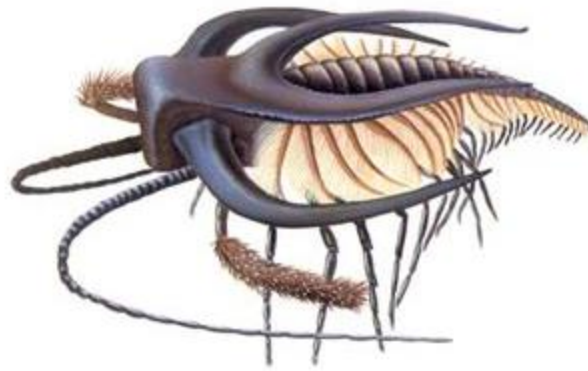
Dinomischus

Opabinia

Členovci



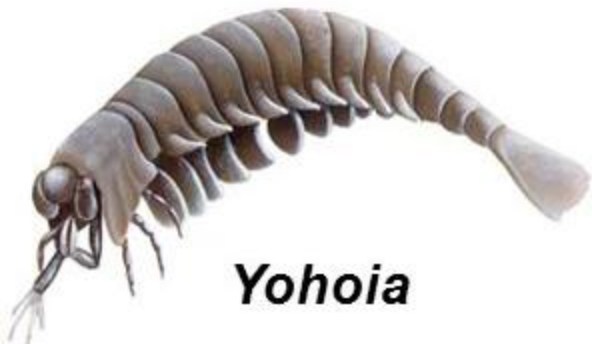
Canadaspis



Marrella



Sanctacaris



Yohoia



Opabinia



Hurdia

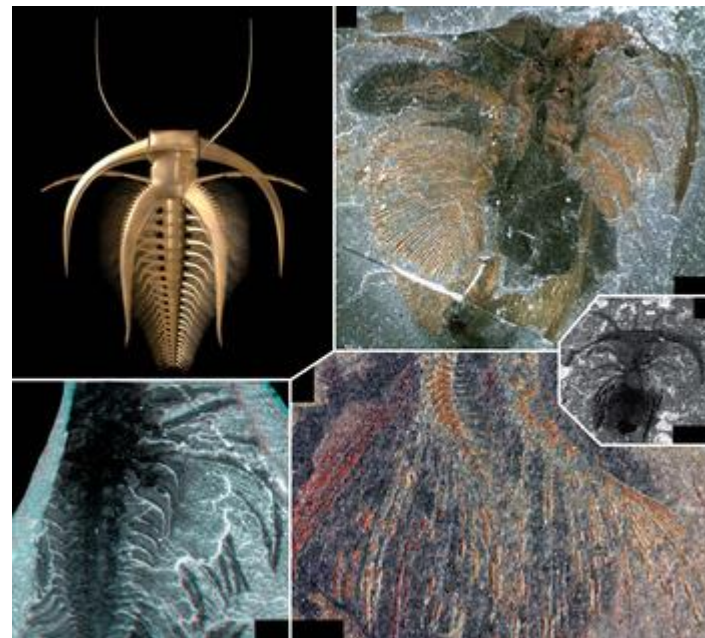


Anomalocaris



difrakční mřížka, duhový lesk? V zadních částech exemplářů se často vyskytují tmavé skvrny, které pravděpodobně představují vytlačený odpad nebo hemolymfu. 1 ks ekdyse, exoskelet se v přední části štítu rozdělil

aktivní plavec blízko mořského dna (nektobentos), plovací končetiny k **plavání na zádech**, velké trny funkce **stabilizátorů** a možná i obrana, filtrátor? během plavání prosívají částice potravy z vodního sloupce zadními přívěsky a teprve poté je přívěsky posunují dopředu směrem k ústům.



Marrella splendens Haug et al. 2012

Top left– dorsal view on a rendered 3D model
top right and centre right– micrographs under polarized light

top right – well preserved specimen USNM 83486f with the exopods in a "rusty" preservation (cf. García-Bellido and Collins 2006)

bottom left – stereo image of specimen USNM 139665. Exopods of preceding limbs are super-imposing each other, separated by a thin layer of sediment

bottom right – detail of specimen ROM 56766A in "rusty" preservation. Here the spines on the lateral side of the exopod ringlets are well preserved

centre right – one of the smallest specimens of *M. splendens* USNM 219817e Black bars for centre right image = 0.6mm, rest = 1mm

První bezlebeční strunatci

Pikaia gracilens

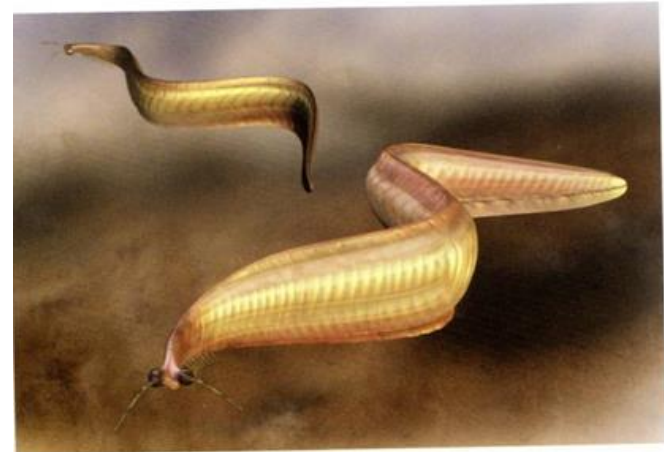
- 4 cm, pohyb při mořském dně, příbuznost s kopinatci
- střední kambrium (570 mil. let)
- Burgesské břidlice v Britské Kolumbii (Kanada)

Cathaymyrus diadexus - jako kopinatec

- 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 - *Myllokunmingia*, *Haikouichthis*,
Zhongjianichthis

chorda s těly obratlů, hlava s párovými
 smyslovými orgány



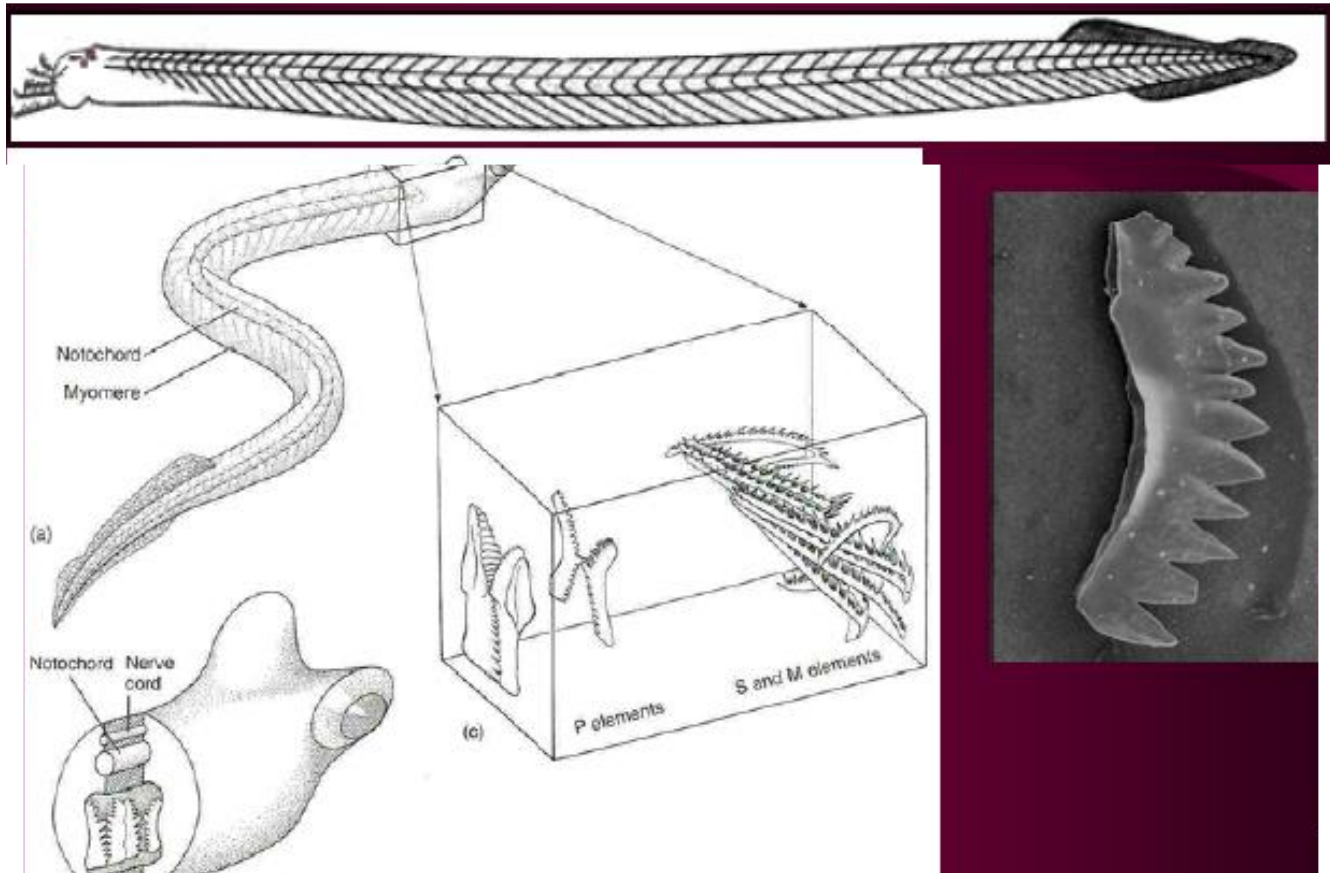
B
 Figure 6.17 *Pikaia*, a cephalochordate from the Burgess Shale. (A) Photo of USNM 57628. Notice the chevron-shaped muscle blocks and faint notochord just above the chevron's V. (B) Reconstruction. Photograph by J. B. Caron, courtesy of the Smithsonian Institution. Reconstruction by Quade Paul.



Figure 6.19 *Myllokunmingia*, 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)



1855-6 Christian Pander z Rigy, ruský anatom, embryolog
– zoubky a ploténky z apatitu, odlišná mineralizace

1973 – Montana – otisky měkkých částí ve vápenci

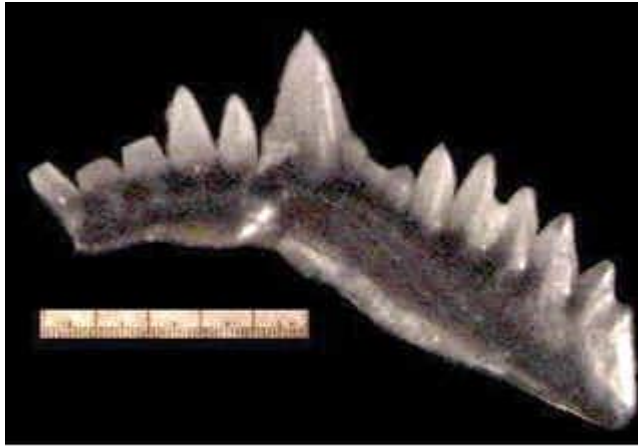
1976 – Britská Kolumbie – nejstarší datování

1983 – objev v Ústavu geologie v Edinburgu, sp.karbon

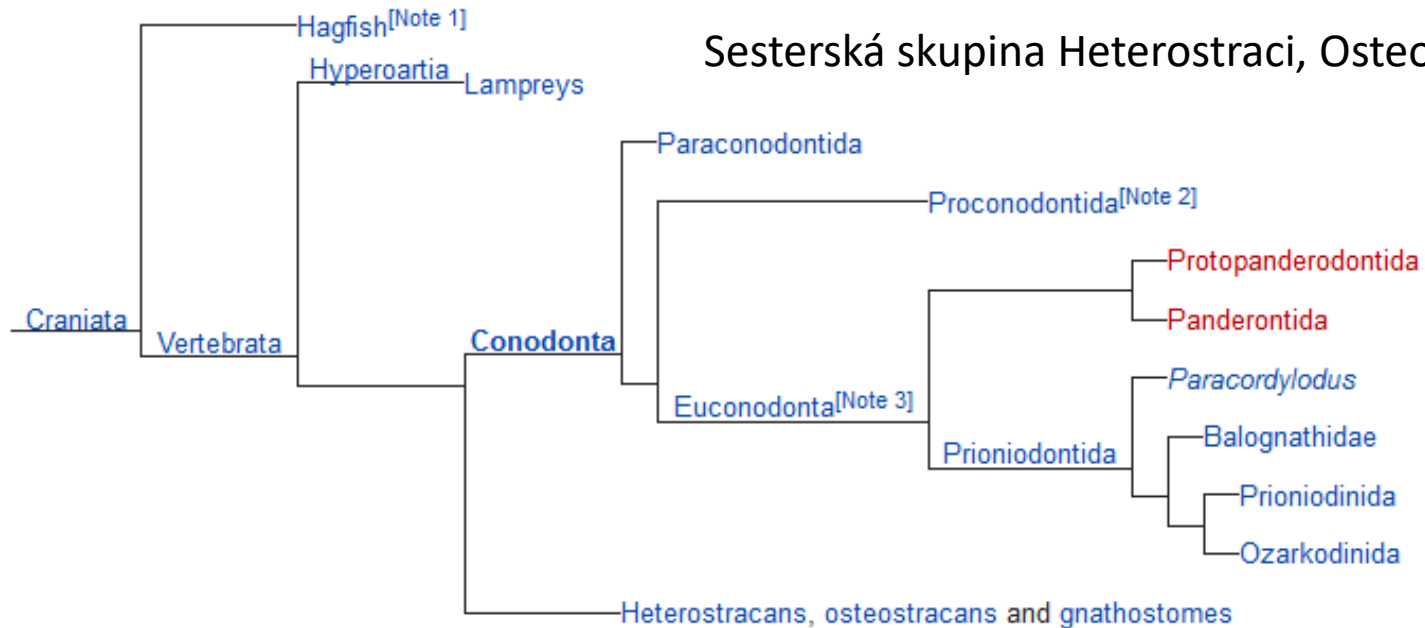
1986 – další otisky měkkých částí – Aldridge - celá těla

úhořovité tělo 50x1,5 mm; hlava ze 2 laloků, mezi nimi ústa, lebka? – jen kruhové pole na hlavě – smyslové pouzdro

předtím dlouho jen jednotlivé zuby, hřebínky



Examples of compound (left) and coniform (right) conodont



Conodont apatite $\delta^{18}\text{O}$ signatures indicate climatic cooling as a trigger of the Late Devonian mass extinction

Michael M. Joachimski* } Institute of Geology and Mineralogy, University of Erlangen, Schlossgarten 5, 91054 Erlangen,
Werner Buggisch } Germany

ABSTRACT

The oxygen isotopic composition of conodont apatite from two Frasnian-Famennian boundary sections was measured in order to reconstruct variations in marine paleotemperatures during the late Frasnian mass-extinction event. The measured conodont apatite $\delta^{18}\text{O}$ values reveal two positive excursions with maximum amplitudes of +1‰ to +1.5‰ that parallel positive excursions in the carbonate carbon isotopic composition. The +3‰ excursions in carbonate $\delta^{13}\text{C}$ have been interpreted as consequences of enhanced organic carbon burial rate resulting in a decrease in atmospheric CO_2 concentration. Climatic cooling as a potential consequence of lower atmospheric CO_2 concentration is confirmed by the conodont apatite $\delta^{18}\text{O}$ records, which translate into cooling of low-latitude surface waters by 5–7 °C. Repeated cooling of the low latitudes during the late Frasnian had a severe impact on the tropical shallow-water faunas that were probably adapted to warm surface-water temperatures and severely affected during the late Frasnian crisis. These prominent variations in ocean-water temperature were stressful to the tropical shallow-water fauna and potentially culminated in low origination rates of new species, one of the major factors of the decline in diversity during the latest Frasnian.

ses reefal limestones of Givetian to Frasnian age at the base of the section and Frasnian to Famennian light gray cephalopod limestones, which are unconformably overlain by early Carboniferous siliceous shales. The Kellwasser horizons—bituminous horizons generally deposited under anaerobic conditions in deeper water settings at the base of the Late *rhenana* conodont zone and at the Frasnian-Famennian boundary—are not developed. The occurrence of shallow-water benthos within the cephalopod limestones argues for a depositional setting within mixed surface waters above the aerobic-anaerobic interface. The Frasnian-Famennian boundary section studied in the Vogelsberg quarry (Thüringische Schiefergebirge, Germany) is represented by red-

zvýšená rychlosti ukládání organického uhlíku, snížení koncentrace CO_2 v atmosféře. Klimatické ochlazení jako potenciální důsledek **nižší koncentrace CO_2**

Kellwasser, Frasnian – Famennian vymírání, 372 mil. let

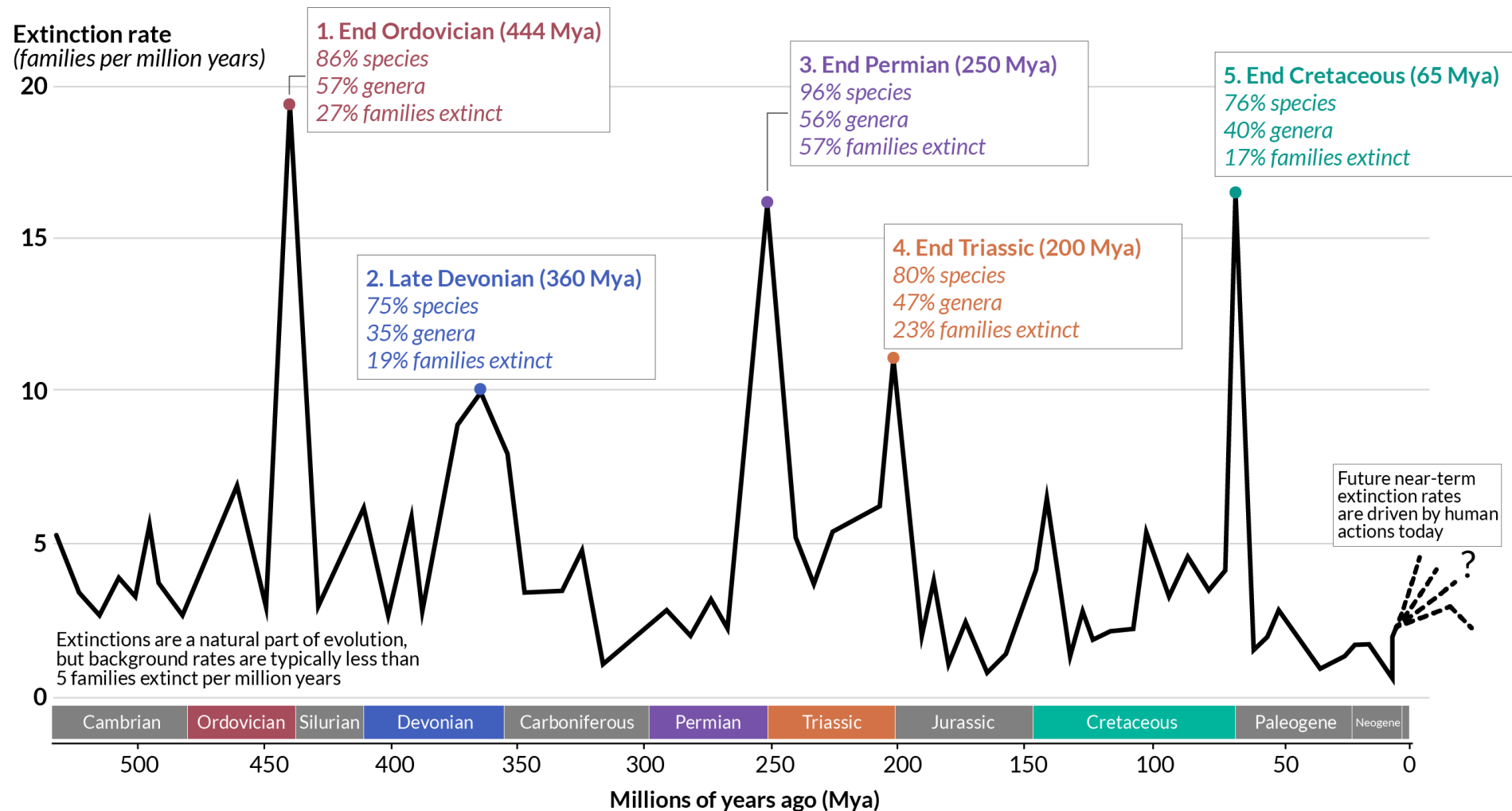
ochlazení povrchových vod v nízkých zeměpisných šířkách o **5-7 °C**.

závažný dopad na tropickou mělkovodní faunu, preference vyšších teplot = stres, nízkou míru vzniku nových druhů, což byl jeden z hlavních faktorů poklesu diverzity



'Big Five' Mass Extinctions in Earth's History

A mass extinction is defined by the loss of at least 75% of species within a short period of time (geologically, this is around 2 million years).



Sources: Barnosky et al. (2011); Howard Hughes Medical Institute; McCallum (2015). Vertebrate biodiversity losses point to a sixth mass extinction.

Naprostá většina kambrijských forem – samostatné vývojové linie

V podstatě nepřibuzné současným skupinám
(snad jen *Marrella* – členovec, *Pikaia* – strunatec)

Nejasnosti

- 1) Explozivní vznik nových fylogenetických linií
- 2) Metodický artefakt

Existovali již v prekambriu ? – do velikosti, kdy je možná fosilizace

V současnosti asi jen 1/5 potenciál fosilizace – v kambriu podobné

Hlavní linie předkambrijského stáří (570-700 mil let), předek mouchy a člověka

Ale zase chybí do současnosti přeživší zástupci z prekambria...