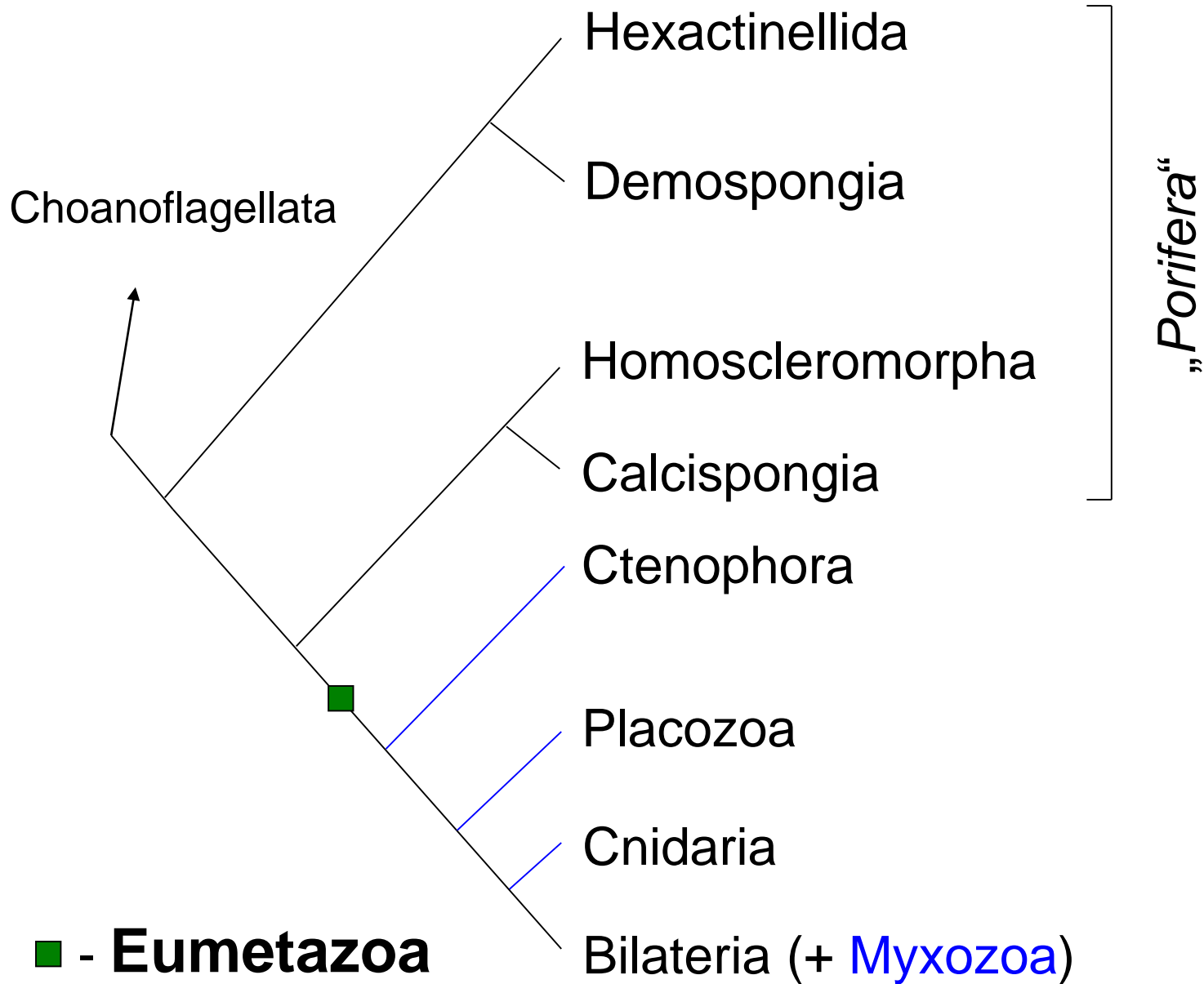


Aktuální poznání fylogeneze eukaryot a mnohobuněčných živočichů (Metazoa)



Bazální mnohobuněční (Metazoa) - fylogeneze

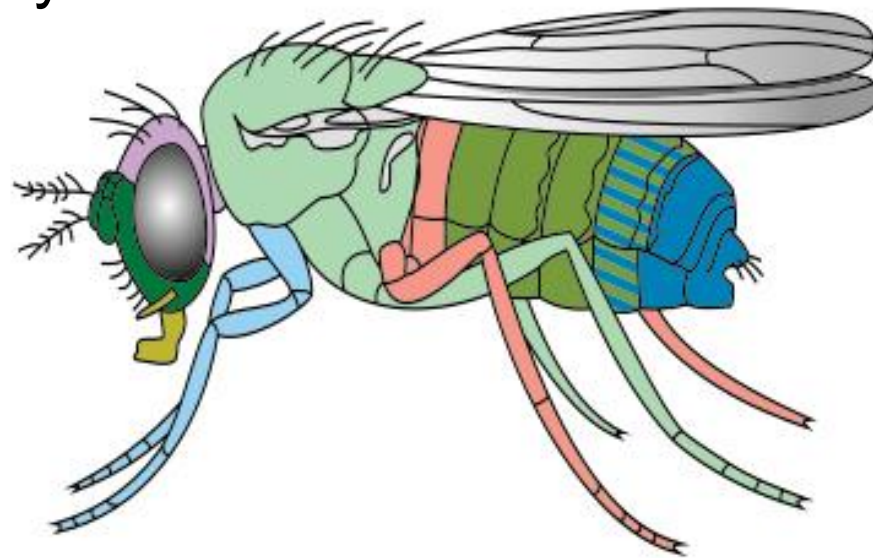


Fylogenetické vztahy mezi „Porifera“ a Eumetazoa

- **méně integrovaní** než ostatní živočichové - schopnost změny diferenciacce buněk (pokud je tělo rozbito, tak buňky různých typů diferencují na améboidní b. a ty se dokáží opět „slézt“ v nového jedince)
- mají však již **mezibuněčné rozpoznávání** a geny řídící apoptózu (predeterminovaná buněčná smrt) - další vlastnost spojená se vznikem a udržováním mnohobuněčnosti
- jejich larvální stádia, jejichž vzniku většinou předchází „gastrulační“ procesy (vyjma vápenatých), se ostatním Metazoa podobají mnohem víc než samotní dospělci
- blízkost Calcispongia a Eumetazoa potvrzují i příčně pruhované kořínky bičíků
- naopak houbovci pravděpodobně nemají **žádné Hox geny**

Homeotické (= Hox) geny

- určují předozadní uspořádání těla
- řídí, kde se má vytvořit tykadlo, noha, kde oko či srdce
- nalezeny u většiny živočichů, vysoce konzervativní – homeo = stejný



ANT-C

BX-C

lab

pb

Dfd

Scr

Antp

Ubx

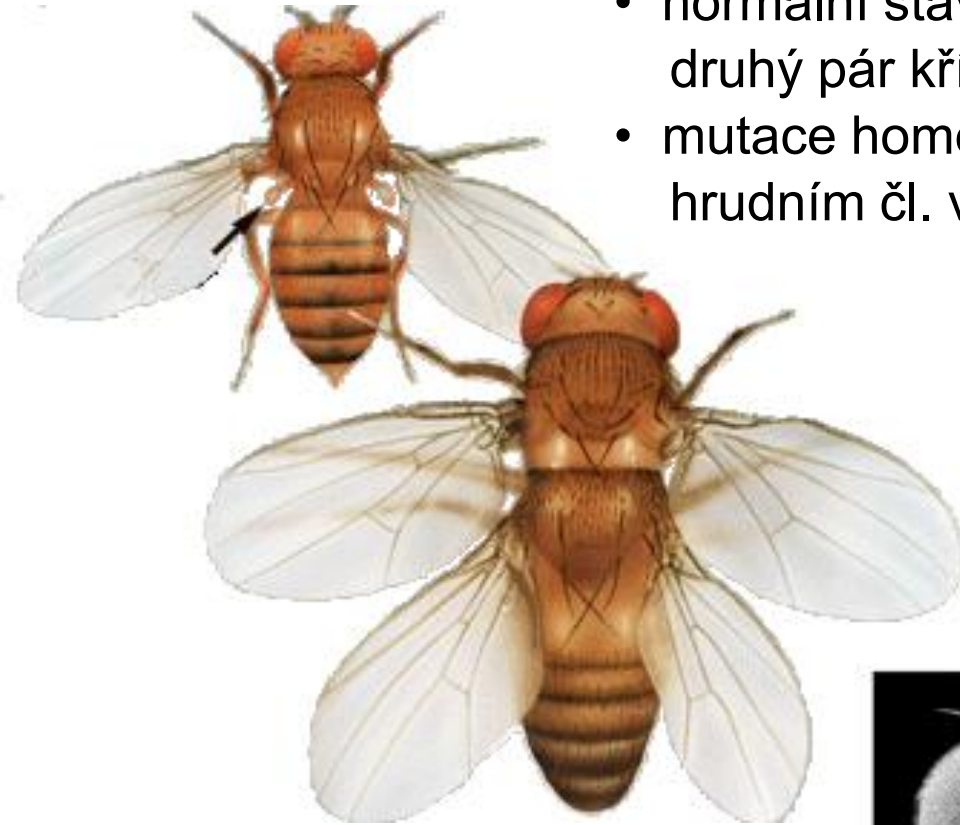
Abd-A

Abd-B

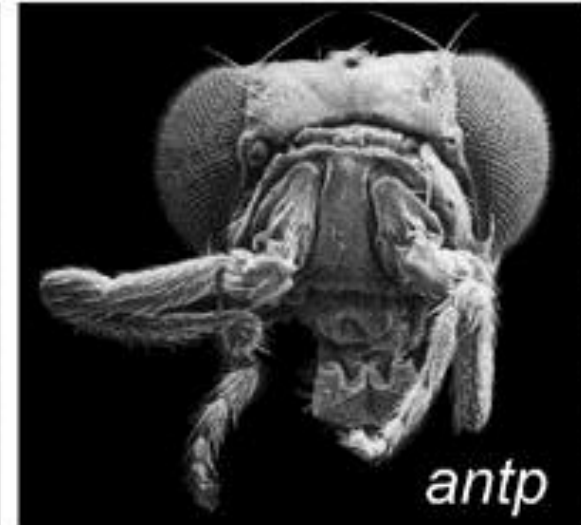
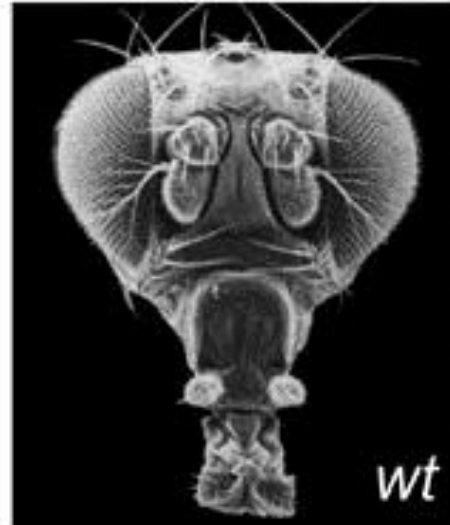


Mutace některých Hox genů

- normální stav: jeden pár křídel na 2. hrudním čl., druhý pár křídel přeměněn na haltery (kyvadélka)
- mutace homeotického genu **Bithorax**: na třetím hrudním čl. vytvořen také pár křídel



- normální stav: na hlavě tykadla
- mutace Hox genu **Antennapedia**: místo tykadel se vyvíjí končetina



Eumetazoa - tělní uspořádání, I

- buňky a tkáně jsou v dospělosti charakteristicky uspořádány
 - epitely jsou diferencovány na nejméně dvě odlišné vrstvy:
 - ektoderm (pokožka)
 - endoderm („střevo“) se zvláštními žláznatými buňkami bez bičíků
 - vznik těchto epitelů je spojen s gastrulací - tedy se vznikem střeva (zvětšení trávicího povrchu)
 - místo, kde se vchlípl endoderm, nazýváme blastopór (zastarale prvoústa)
- mezi ekto- a endodermem se mohou zachovat zbytky původní dutiny (blastocoel), kde může vznikat třetí vrstva, tzv. mezoderm

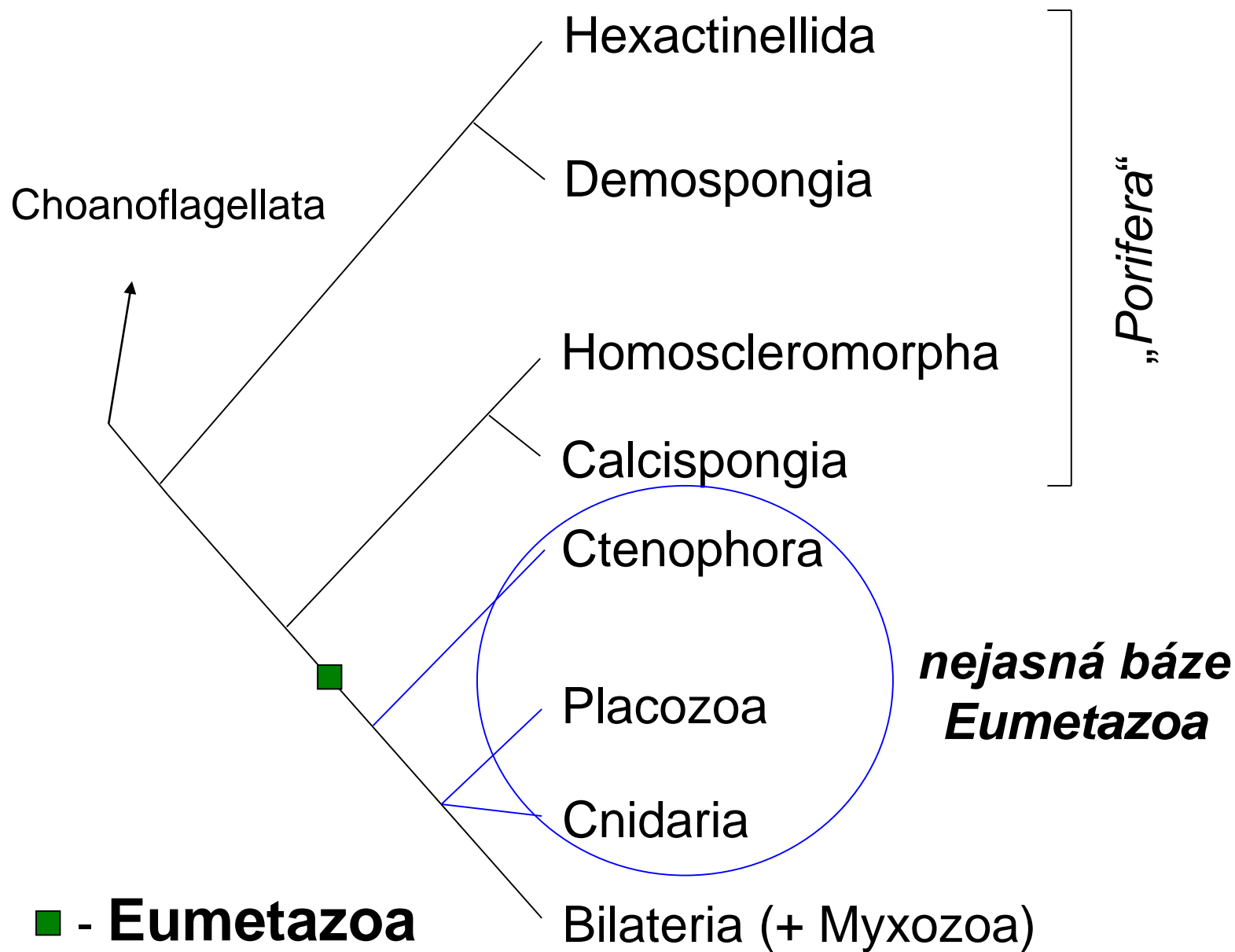
Eumetazoa - tělní uspořádání, II

- celková stavba může výsledně být
 1. diploblastická - tělní stěna tvořena ekto- a endodermem mezi nimiž je mimobuněčná mezoglea s roztroušenými mezodermálními buňkami
 2. triploblastická - tělní stěna tvořena ekto-, mezo- a endodermem, s mimobuněčnou hmotou obvykle omezenou jen na bazální laminy těchto vrstev
- obecně platí, že:
 - z ektodermu se formuje pokožka (epidermis) a nervová soustava
 - z endodermu střevo *výjimek je mnoho*
 - z mezodermu především svaly

Eumetazoa - nové typy buněk a tkání

- apomorfie: vznik **smyslových, nervových a svalových** buněk
- souvisí se vznikem speciální chemické a elektrické komunikace = **vznik synapsí**
- zcela novým typem synapsí jsou tzv. mezerové spoje ("gap junctions") - umožňují difúzi malých molekul a přímý přenos nervových vzruchů
- primitivní nervová soustava je jednoduchá síť bez zřetelného centra (recentně jen u většiny žahavců)
- svalové buňky nejsou nic neobvyklého (viz analogie u jiných eukaryot) odlišnosti jsou v množství a uspořádání aktinových a myozinových filamentů

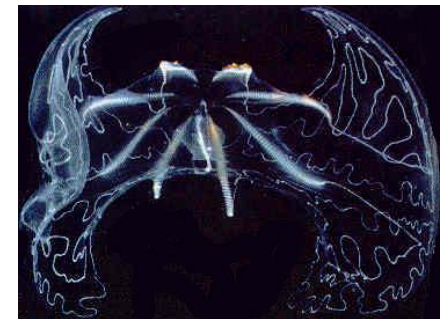
Bazální mnohobuněční (Metazoa) – fylogeneze



Ctenophora - žebnatky

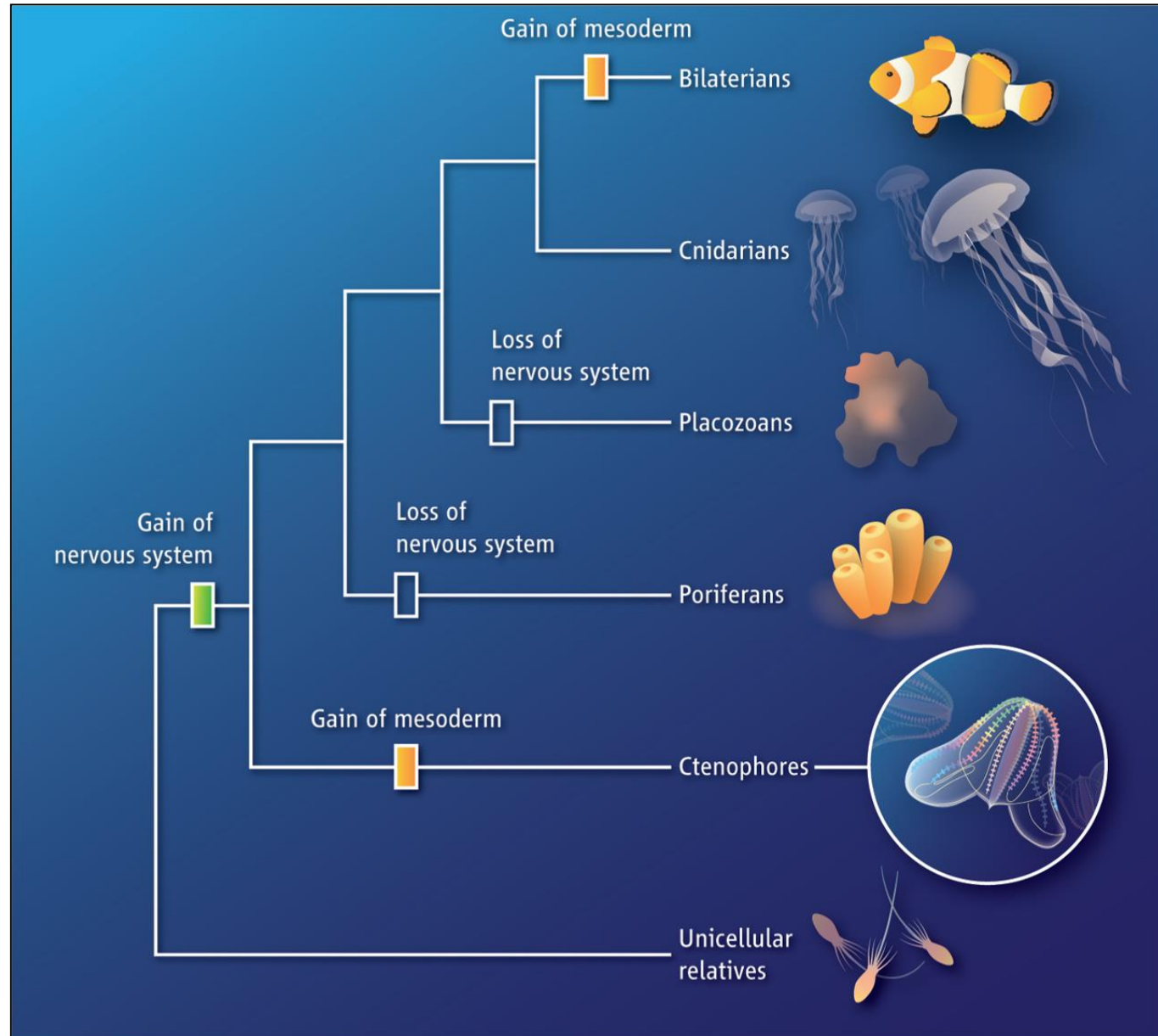


- tělo vejčité, hruškovité i zploštělé, připomíná gastrulu s blastoporem (fce jako ústní i řitní otvor) a trávicí dutinou
- tělní symetrie velmi složitá; mořské, velikost: mm až dm
- na povrchu těla je **8 řad kmitajících lupínků (pleurostichů)**
 - splynutí příčných řad brv - plasticky vynikají jako žebra (proto žebnatky) - hlavní pohybový orgán - veslují
- u některých po stranách těla pochvy pro dvě chapadla se speciálními adhezivními buňkami (kolocyty) - lov potravy, (**netotožné** s žahavými buňkami žahavců)
- mnoho druhů má luminiscenci (světélkující buňky jsou ve stěnách trávicích chodeb pod pleurostichy)
- ca 250 spp.



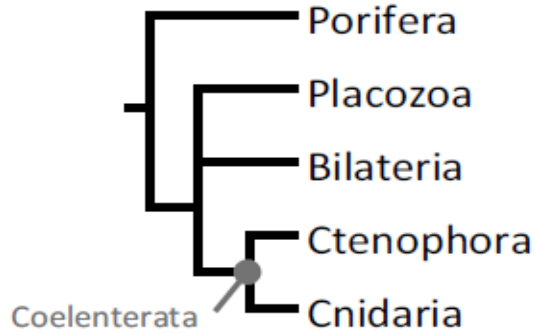
2013: "My Oldest Sister Is a Sea Walnut?"

- ? evoluce nervového systému a mezodermu

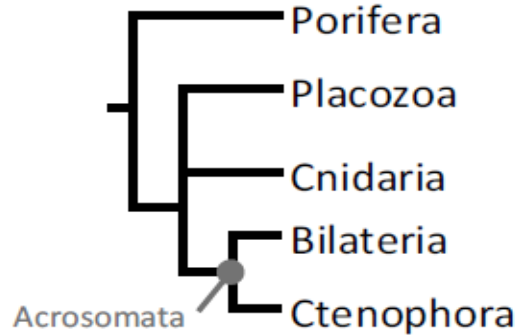


Báze Eumetazoa - některé z fylogenetických hypotéz

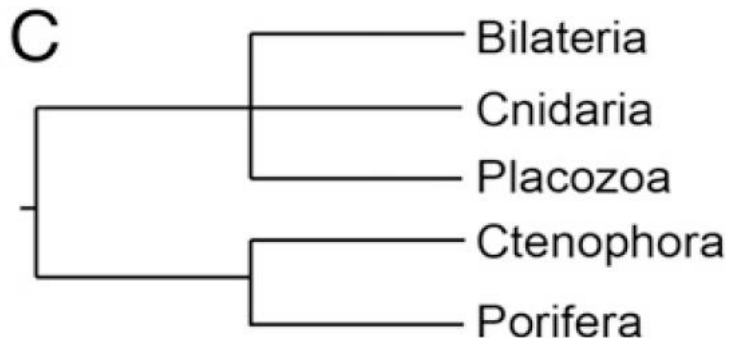
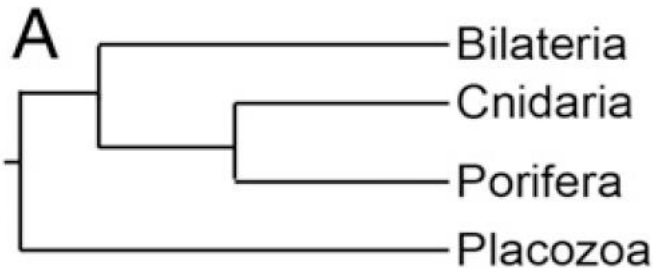
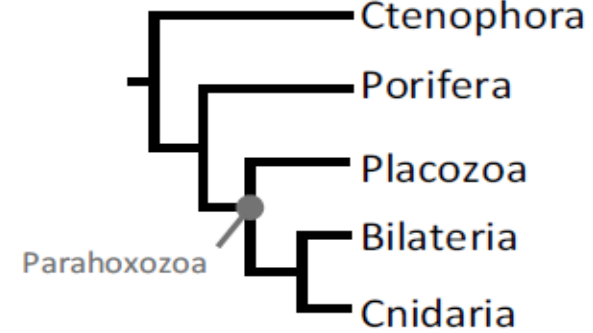
(A) Coelenterata



(B) Acrosomata

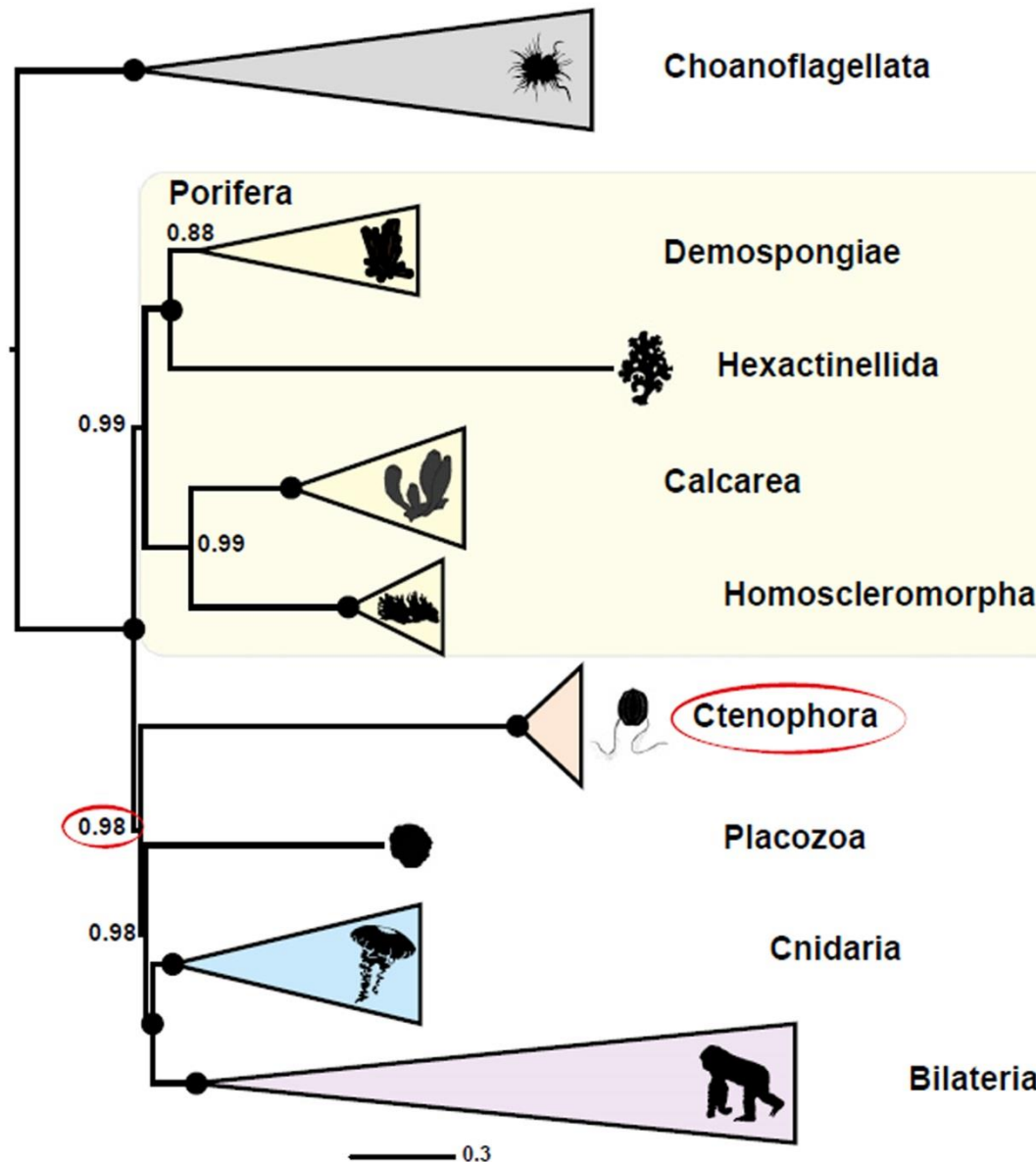


(C) Ctenophora sister



- Ctenophora mají některé znaky ukazující na podobnost s Bilateria, ale molekulární analýzy ukazují na nejbazálnější postavení, nemají Hox geny!
- Placozoa - chybí nervová i smyslová soustava a tělní symetrie - ? pravděpodobně sekundární redukce, má min. jeden Hox gen

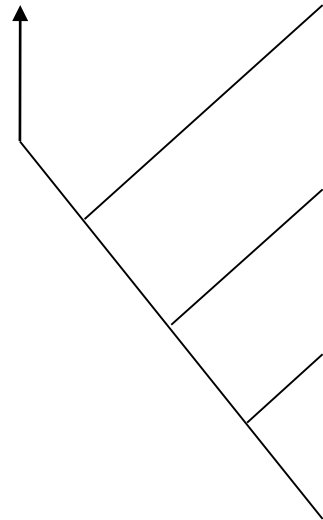
Báze Eumetazoa - aktuální pohled (2015)



- použití složitějšího evolučního modelu
- méně fylogeneticky vzdálené "outgroups"
- zohlednění zkreslení vlivem presenčně-absenčních gen. dat

Eumetazoa - fylogeneze bazálních skupin

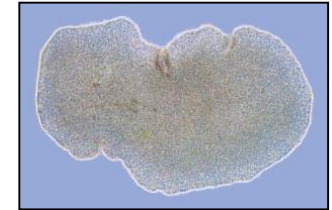
Calcispongia



Ctenophora



Placozoa



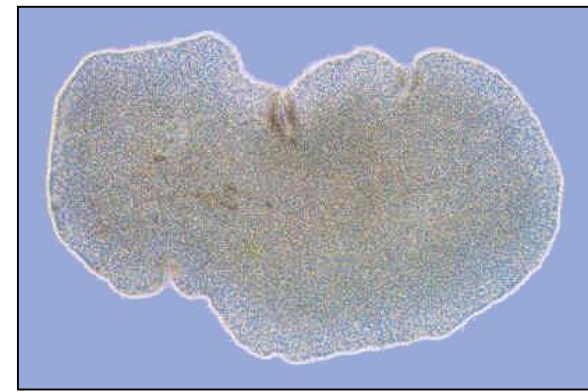
Cnidaria



Bilateria

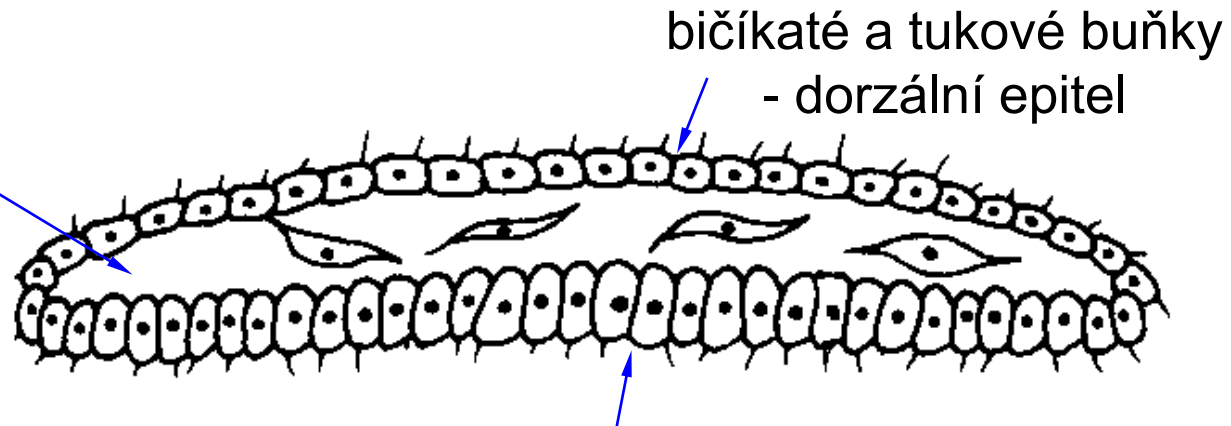
- několik různých hypotéz
- Ctenophora mají některé znaky ukazující na podobnost s Bilateria, ale molekulární analýzy ukazují na nejbazálnější postavení, nemají Hox geny?
- Placozoa - chybí nervová i smyslová soustava a tělní symetrie - ? pravděpodobně sekundární redukce, má min. jeden Hox gen

Placozoa - vločkovci



- tělo je ploché (vločkovité), asymetrické a proměnlivého tvaru
- nejjednodušší neparazitičtí živočichové, chybí svalové i nervové tkáně i další orgány
- jediný druh ***Trichoplax adhaerens*** - vločkovec přilnavý, velikost do 2-3 mm, teplá moře asi celého světa
- znám od 19. století jako larva žahavce - první nálezy v akváriích, až v 70. letech 20. století - samostatný „kmen“

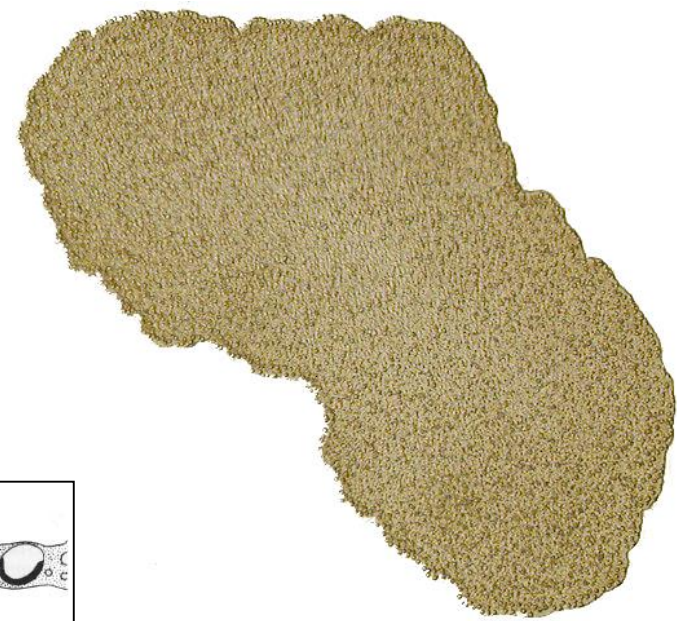
syncytiální mezenchym z vláknitých b. schopných kontrakce



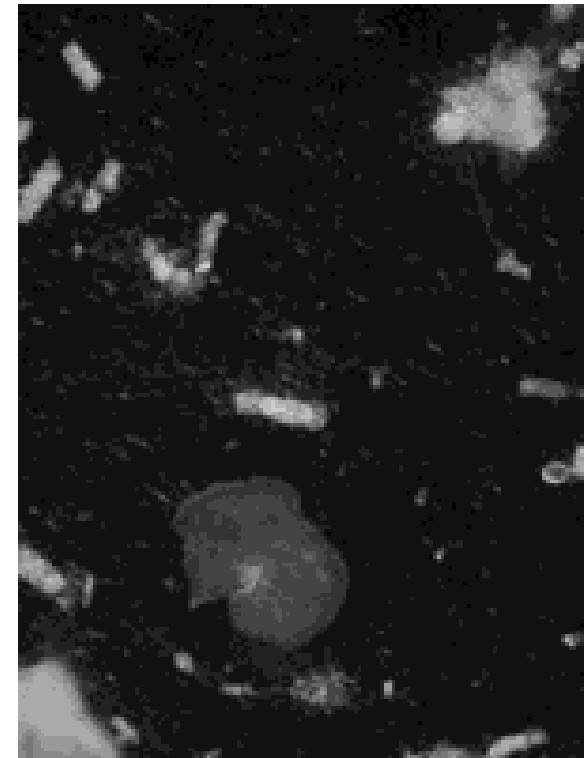
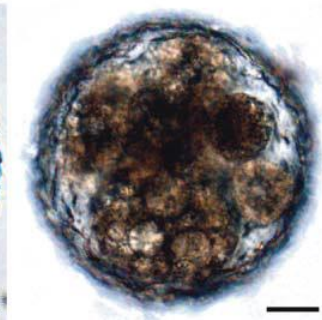
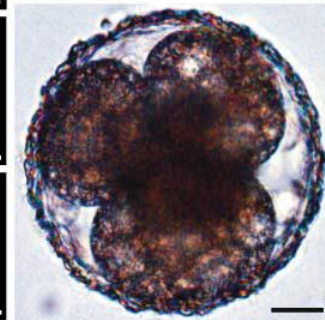
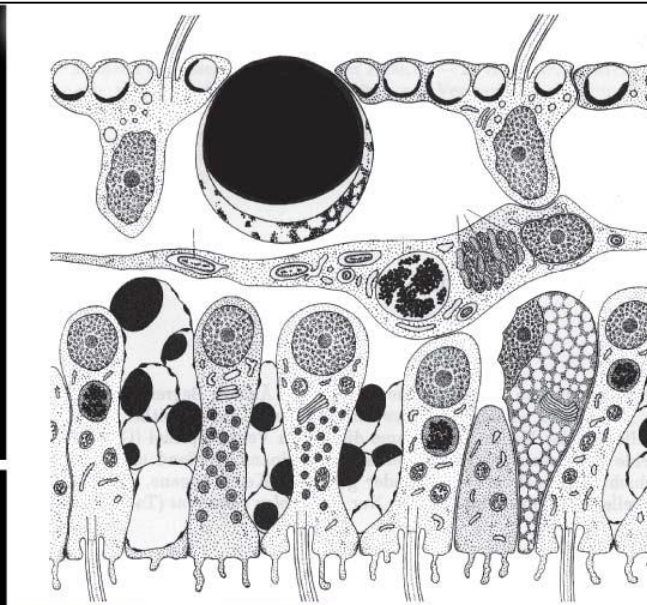
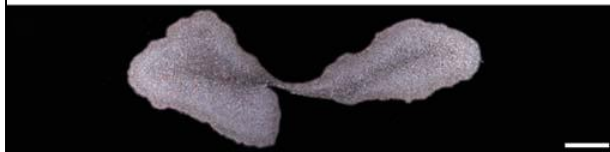
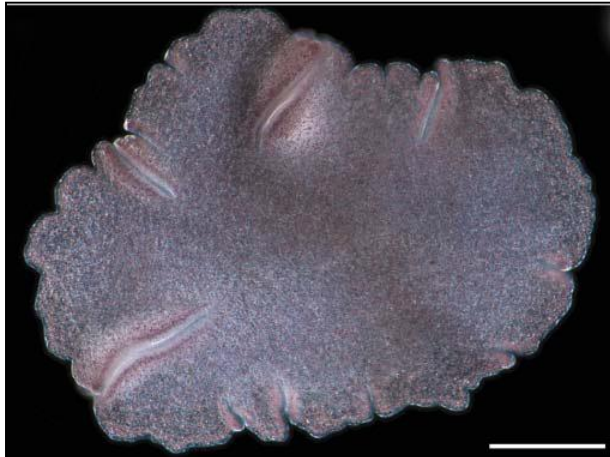
- potravou jsou rozsivky

bičíkaté a žláznaté buňky - trávicí epitel

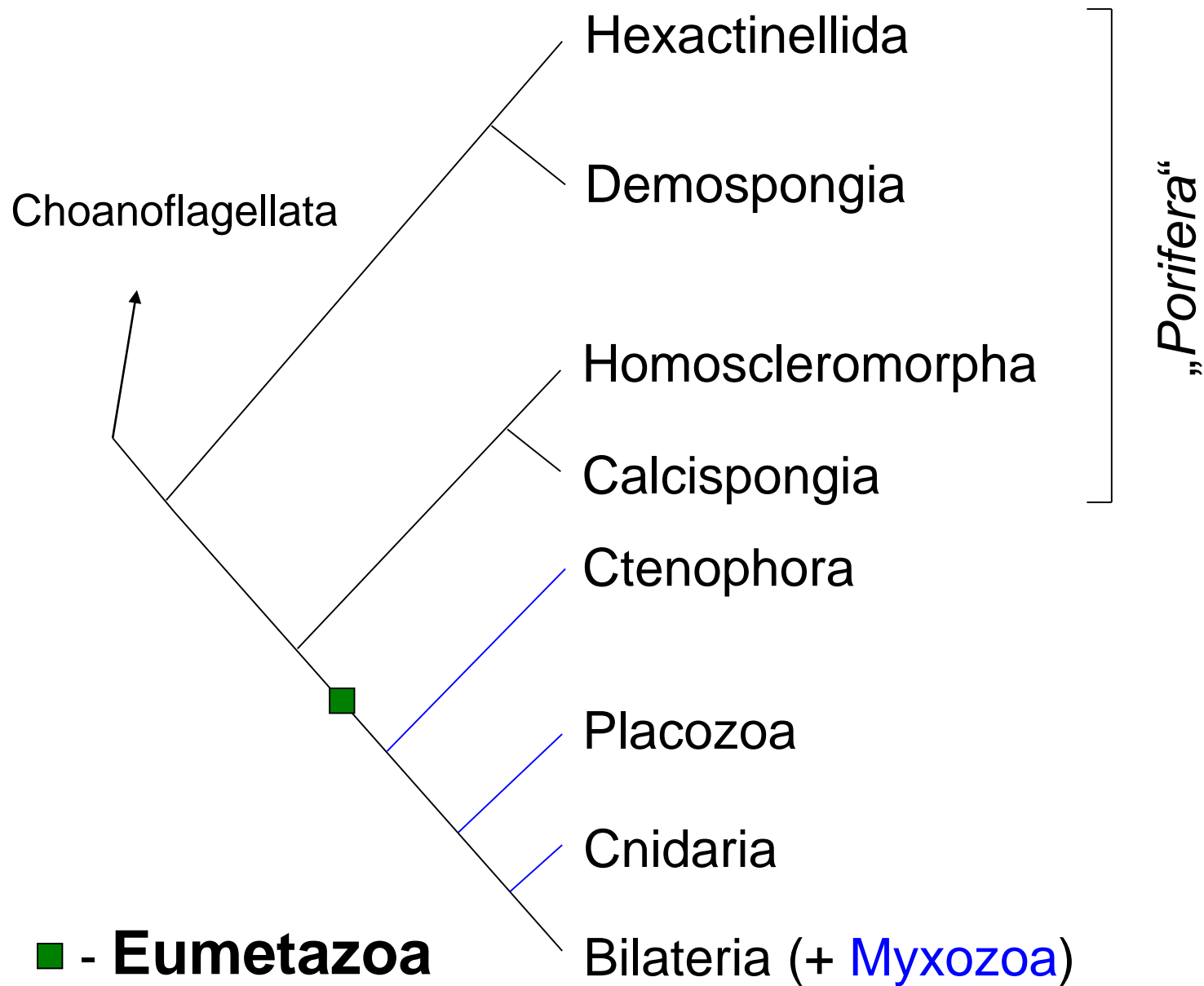
vločkovec přilnavý - doplňující informace



vlevo, dělení v průběhu nepohlavního rozmnožování; **vpravo nahoře**, detailní schéma příčného řezu tělem, dorzální epitel je nahoře; **vpravo dole**, embryo ve fázi 4 a 16 buněk

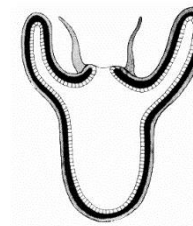
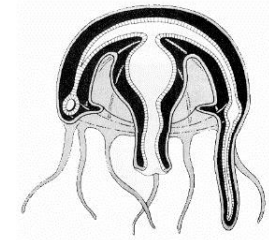
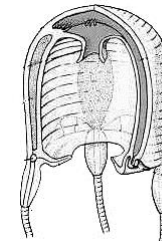
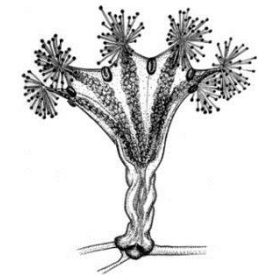
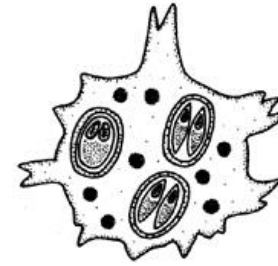
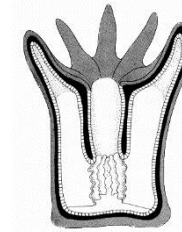
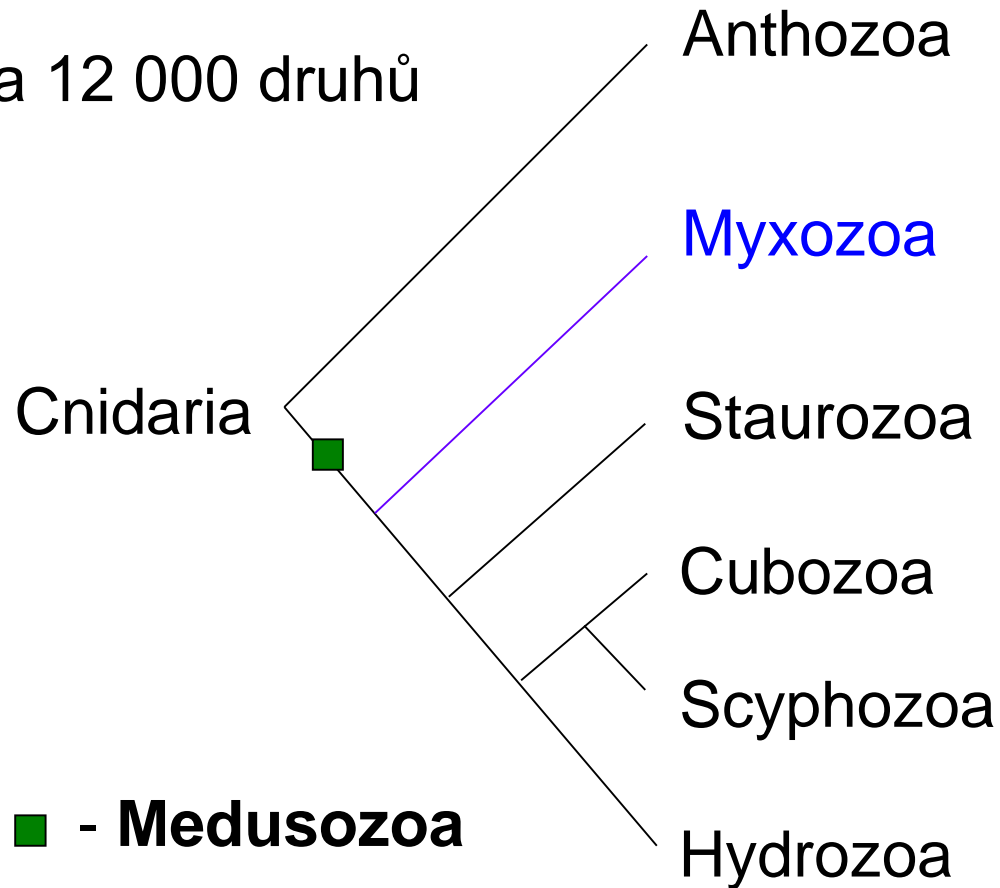


Bazální mnohobuněční (Metazoa) – fylogeneze



žahavci - diverzita a fylogeneze

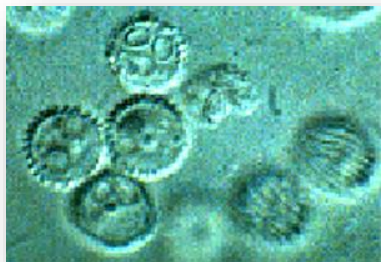
ca 12 000 druhů



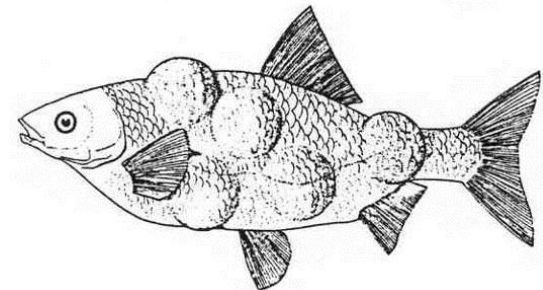
- rybomorky (Myxozoa) byly nedávno včleněny do fylogeneze žahavců (pozn.: jsou sesterské s parazitickou kaviárovkou jeseteří (= nezmar jeseteří) - *Polypodium hydriforme*)

Myxozoa – rybomorky

- parazitickým způsobem života silně pozměněná Metazoa
- již v roce 1825 u síhů z Ženevského jezera – tedy mnohem dříve než nejznámější parazitičtí prvoci (*Plasmodium* a *Trypanosoma*)
- **považováni za prvoky**, od doby zavedení elektronové mikroskopie prodělala jejich klasifikace mnohé změny
- silně zjednodušení parazitičtí žahavci (ultrastruktura pólových váčků) nebo bližší k Bilateria – Hox geny
- druhově početná skupina s 1900 (někdy až 12000 spp.)
- mají velmi složitý vývoj, střídá se jeden rybí mezihostitel a definitivní hostitel: kroužkovec nebo mechovka



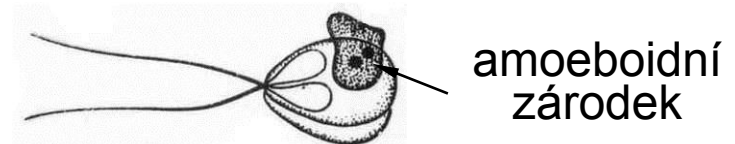
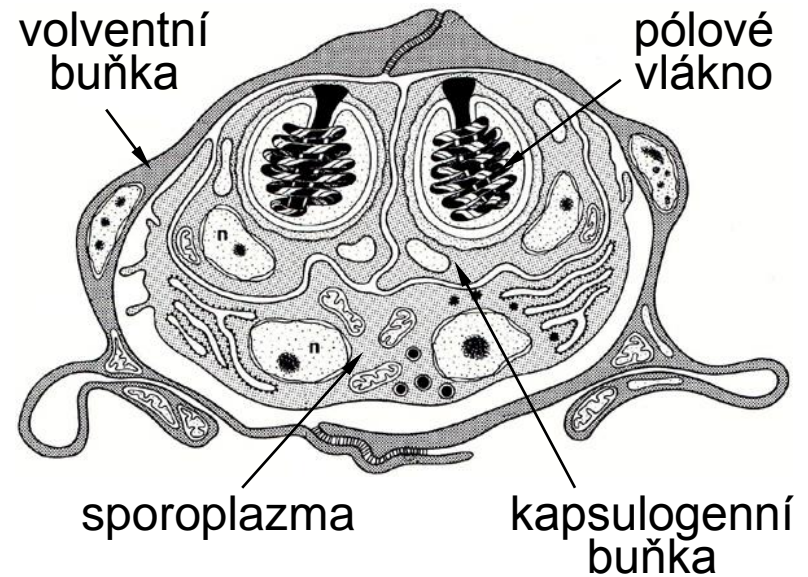
plotice s boulemi (velká plazmodia) způsobenými silnou infekcí druhem r. *Myxobolus*



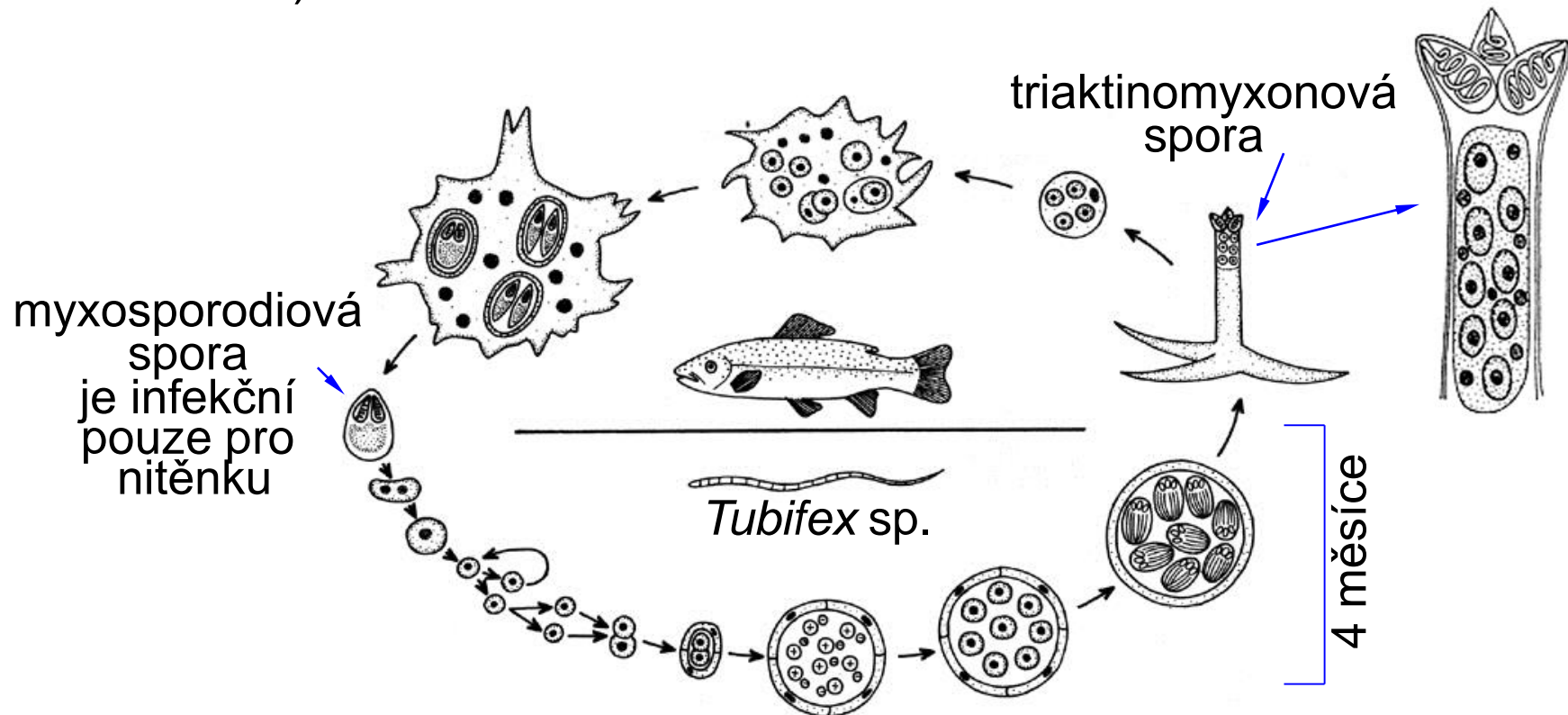
Rybomorky – tělní organizace a vývoj

- proč metazoa? – ve vývoji jsou zárodečné linie buněk a jednotlivé buňky jsou propojeny desmozomy (typické spoje buněk mnohobuněčných)
- charakteristická je vícebuněčná spora: jednotlivé buňky vytváří chlopňovitý obal, vlastní infekční zárodek s 1–2 jádry (sporoplazma) a pólové váčky se spirálně stočeným a vymrštitelným vláknem, ale bez knidocilů
- všechny obvyklé soustavy chybí; u červovitého stádia 4 pásy podélných pohybových svalů (infekční zárodek – amoeboidní pohyb)
- vymrštěním pólových vláken se přilepí k hostiteli a amoeboidní zárodek aktivně proniká kůží nebo žábry do těla, pak do definitivní tkáně, kde se začne intenzivně množit (střídá vnitro a mezibuněčná stadia)

Leptotheca elongata - dozrávající spora



- ***Myxobolus cerebralis*** – rybomorka pstruží, napadá hlavovou chrupavku pstružího plůdku, v rybě probíhá nepohlavní množení (myxosporeová fáze) a pohlavní množení (aktinosporeová fáze) se obecně uskutečňuje v kroužkocích nebo mechovkách, v tomto případě probíhá v nitěnkách (r. *Tubifex*)

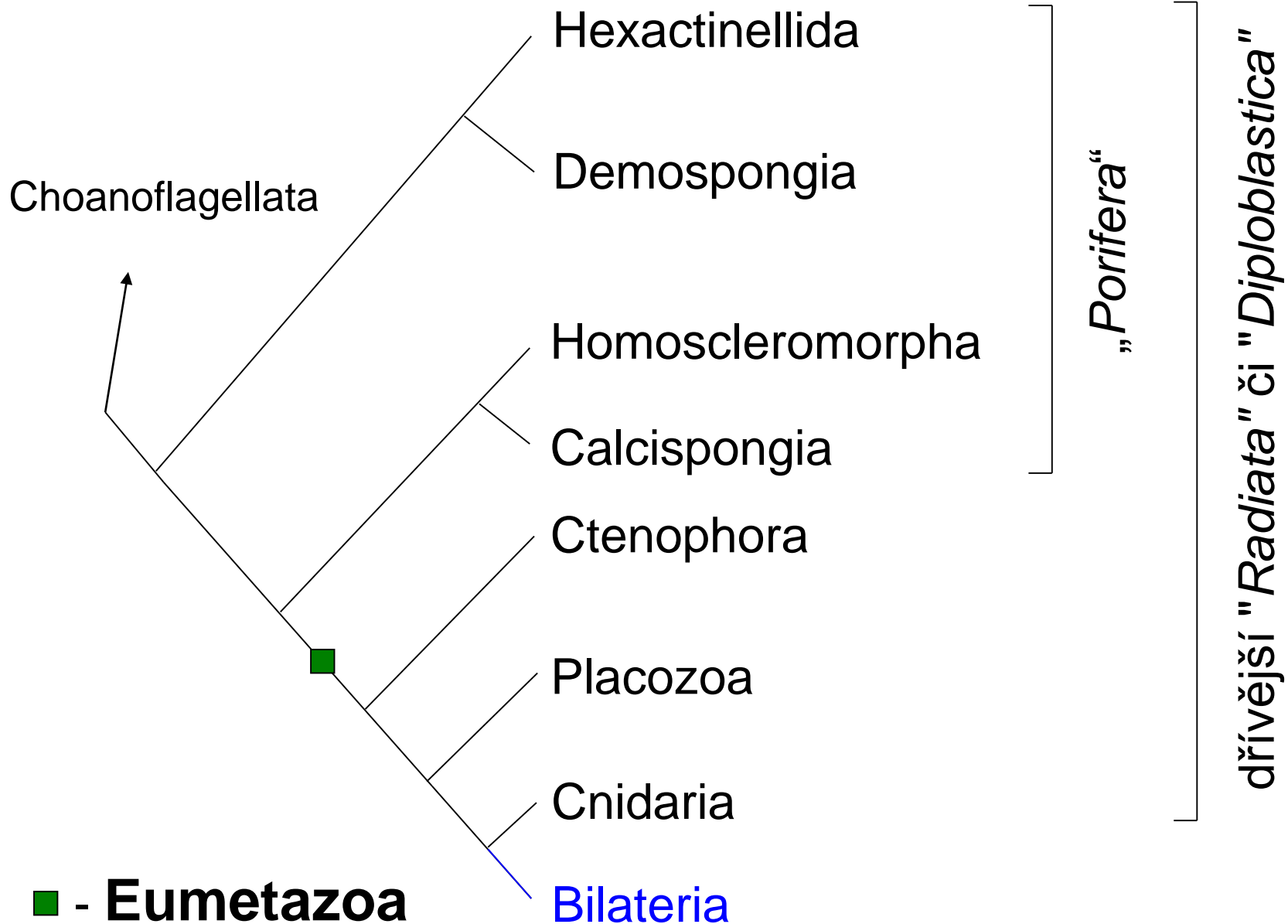


Rybomorky – fylogenetické postavení

- donedávna “prvoci” z kmene Apicomplexa, třídy Sporozoa,
- Cnidospora spolu s hmyzomorkami (Microsporidia)
- do 1996 třída „Actinosporea (Actinomyxidia) - červomorky“ - neexistují, je to aktinosporeová fáze v kroužkovcích
- sekundárně blízce příbuzní žahavcům (Cnidaria)
- aktuálně: skupina žahavců - některé **medúzy čeledi Narcomedusae** (např. *Polypodium hydriforme*) mají cizopasná a parazitismem pozmeněná stádia vyvíjející se v jikrách jeseterovitých ryb
- ve vývojovém cyklu se vzácně objevuje **červovité stádium**, parazitující v tělní dutině sladkovodních mechovců (Ectoprocta), jeho mnohobuněčnost je dalším potvrzením vztahů k Metazoa
- jedná se o zástupce, který byl takřka včera velkou zoologickou záhadou
 - ***Buddenbrockia plumatellae***



Bazální mnohobuněční (Metazoa) - fylogeneze



Základní znaky skupiny Bilateria (= Triploblastica)

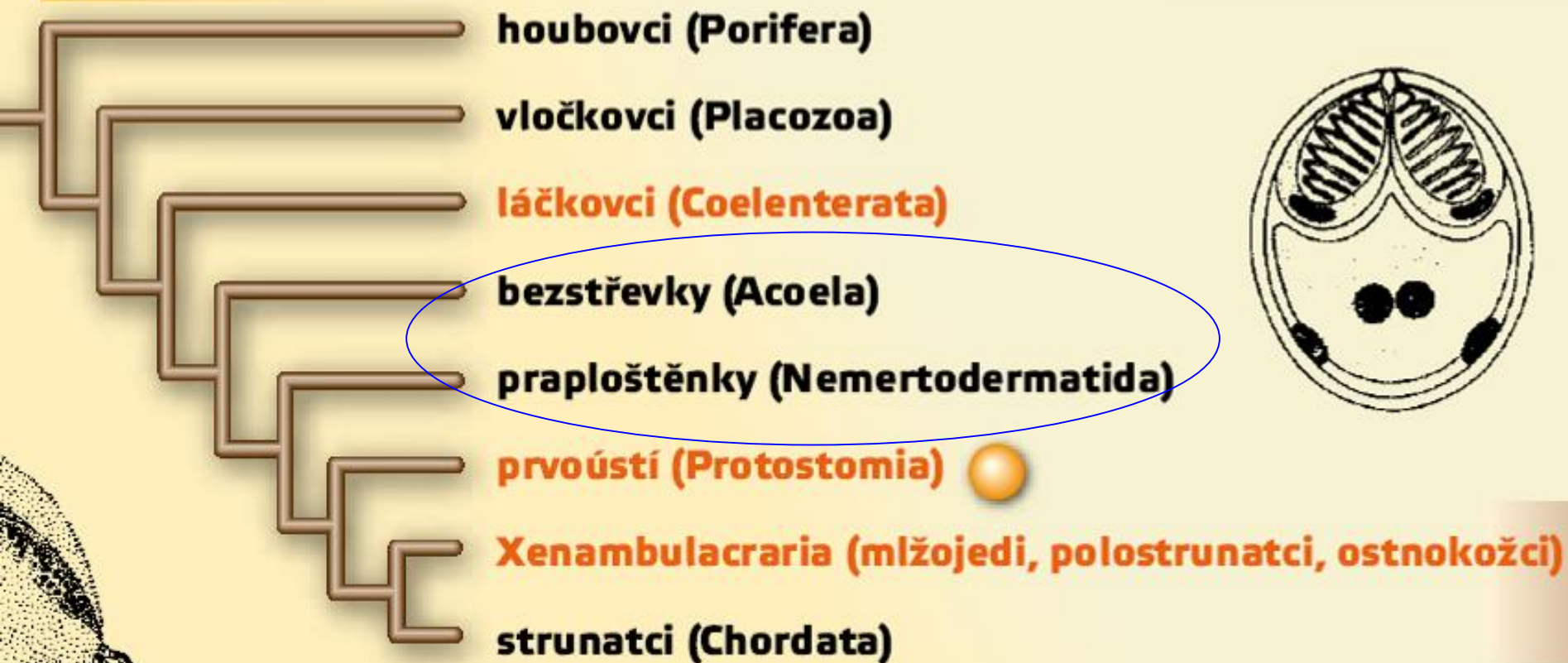
- jasná předozadní osa těla (rozvoj Hox genů; 8-10 ze 4 skupin)
- vyhraněná dorsoventrální (hřbeto-břišní) asymetrie
- zrcadlově dvojstranná symetrie
- přítomnost nervové soustavy s nervovými uzlinami
- třetí „zárodečný list“ - **mezoderm**

Dvě odlišné před-fylogenetické teorie

1. **Acoelomata-Pseudocoelomata-Coelomata** - založená na typu tělní dutiny; na počátku tvor bez dutin, pak dutina obklopená ekto- a endodermem, nakonec dutina célomová
2. **Protostomia-Deuterostomia** - založená na ontogenetickém vztahu ústního a řitního otvoru vůči blastopóru; na počátku tvor s tělními dutinami, jejich možná ztráta je druhotná; - lépe odráží výsledek fylogeneze, průběh byl však jiný

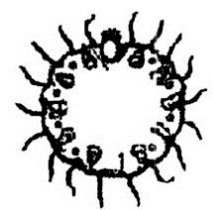
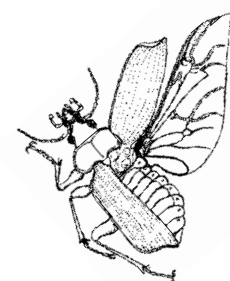
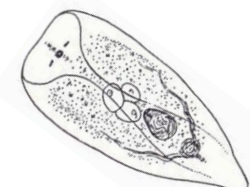
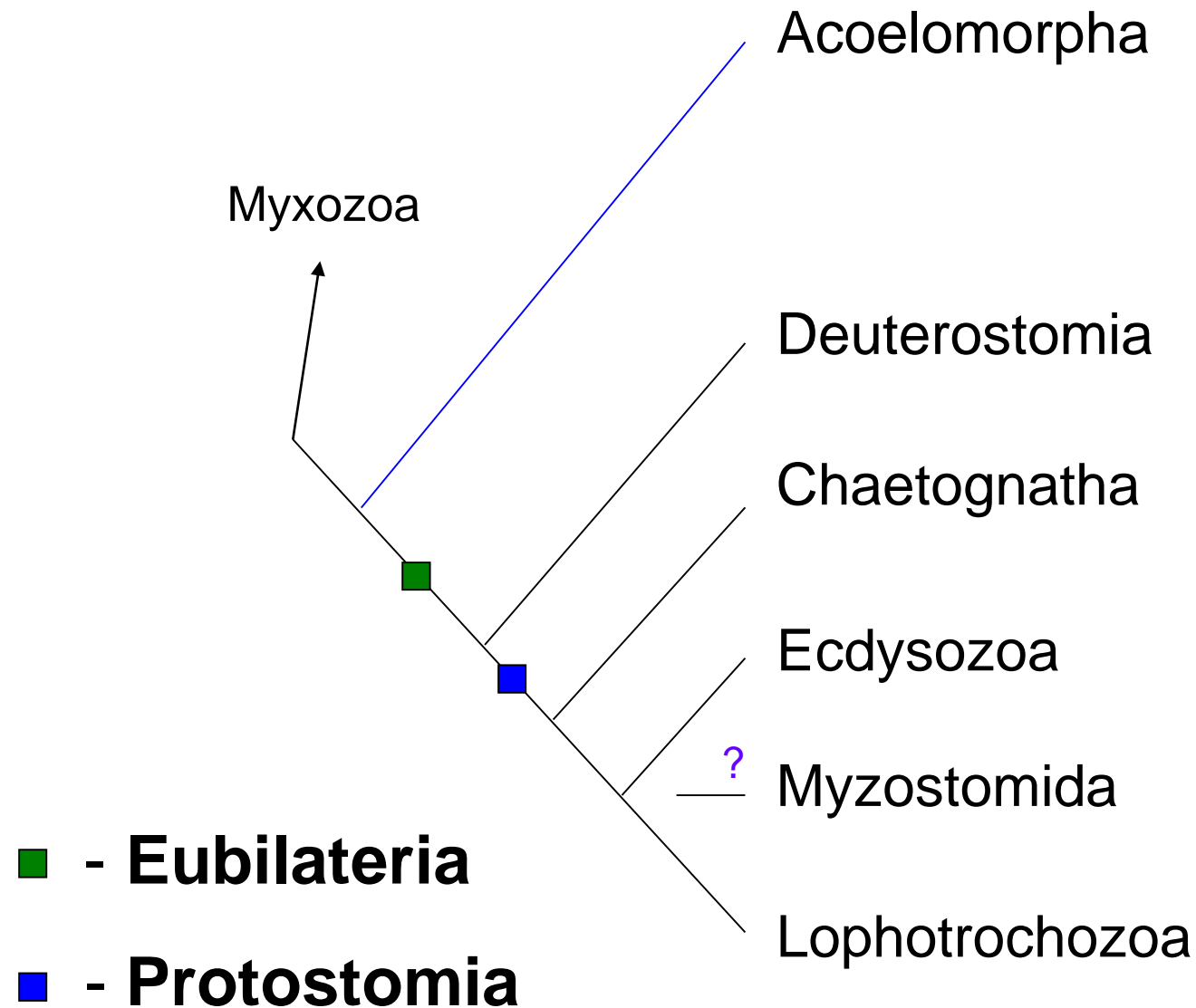
Praploštěnci – bazální parafiletické linie

METAZOA



Bilateria (= Triploblastica)

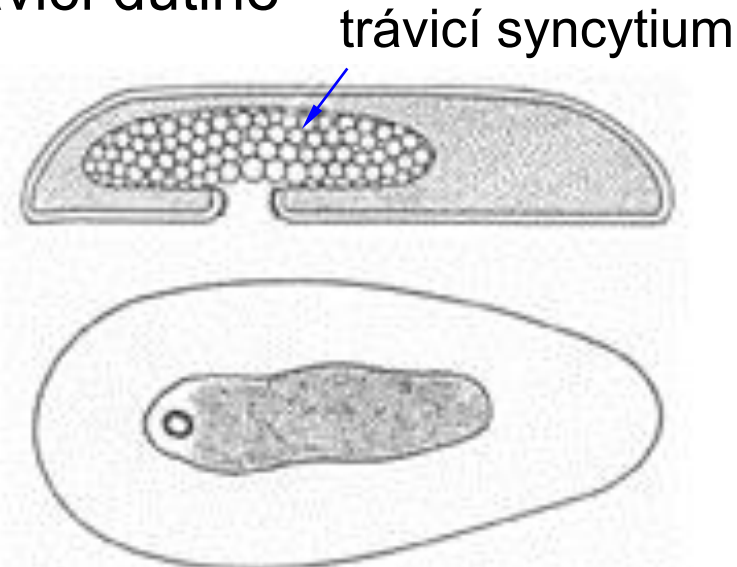
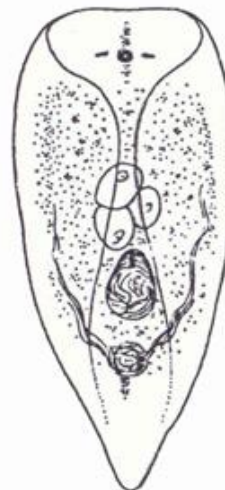
- nepochybné monofylum



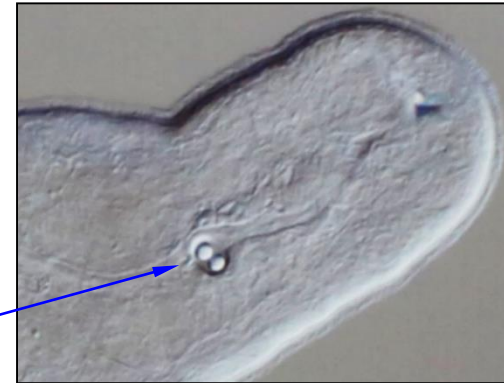
ACOELOMORPHA - praploštěnci

- **bazální postavení** v rámci Bilateria, oddělují se ještě před vznikem prvo- a druhoústých (dříve řazeni mezi ploštěnce), dvě linie - možná samostatné
- absence mezodermálních tkání, redukce mimobuněčné hmoty a primitivní **duetové rýhování** vajíček
- nemají: pravé nervové uzliny, řitní otvor, protonefridia
- malé **mořské** druhy, hermafroditi, přímý vývoj
- druhově početnější (ca **400** spp.) a známější **Acoela (bezstřevky)** vynikají **absencí** žláznatých buněk v trávicí dutině - nahrazeny syncytem endodermálních buněk (tzv. trávicí bublina)

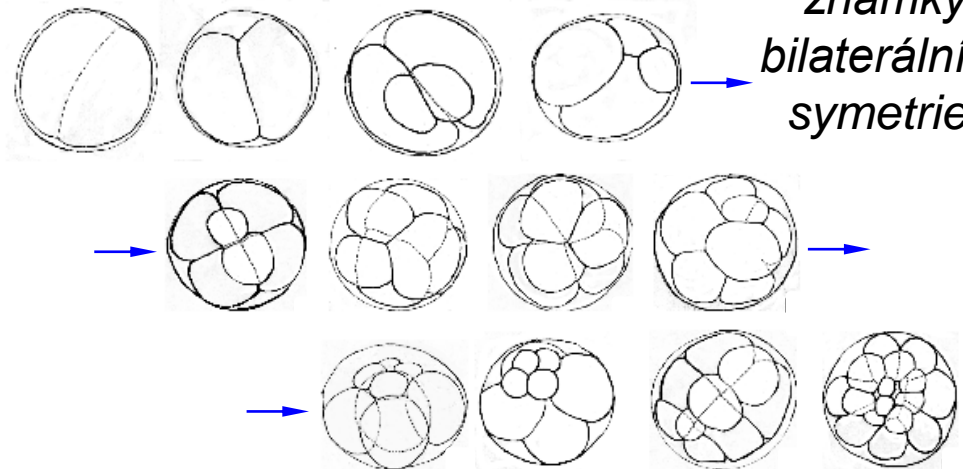
Convoluta convoluta -
bezstřevka zelená, 1 cm,
Středozemní moře, v těle
symbiotické zelené řasy



- **Nemertodermatida (praploštěnky)** jsou mikroskopické, mořské druhy, celkem známo 18 druhů, do 1 cm
- benticky v jemných sedimentech, jeden druh je komenzál v trávicí soustavě sumýšů
- na rozdíl od bezstřevek mají střevo s epiteliální výstelkou a statocystou se dvěma statolity

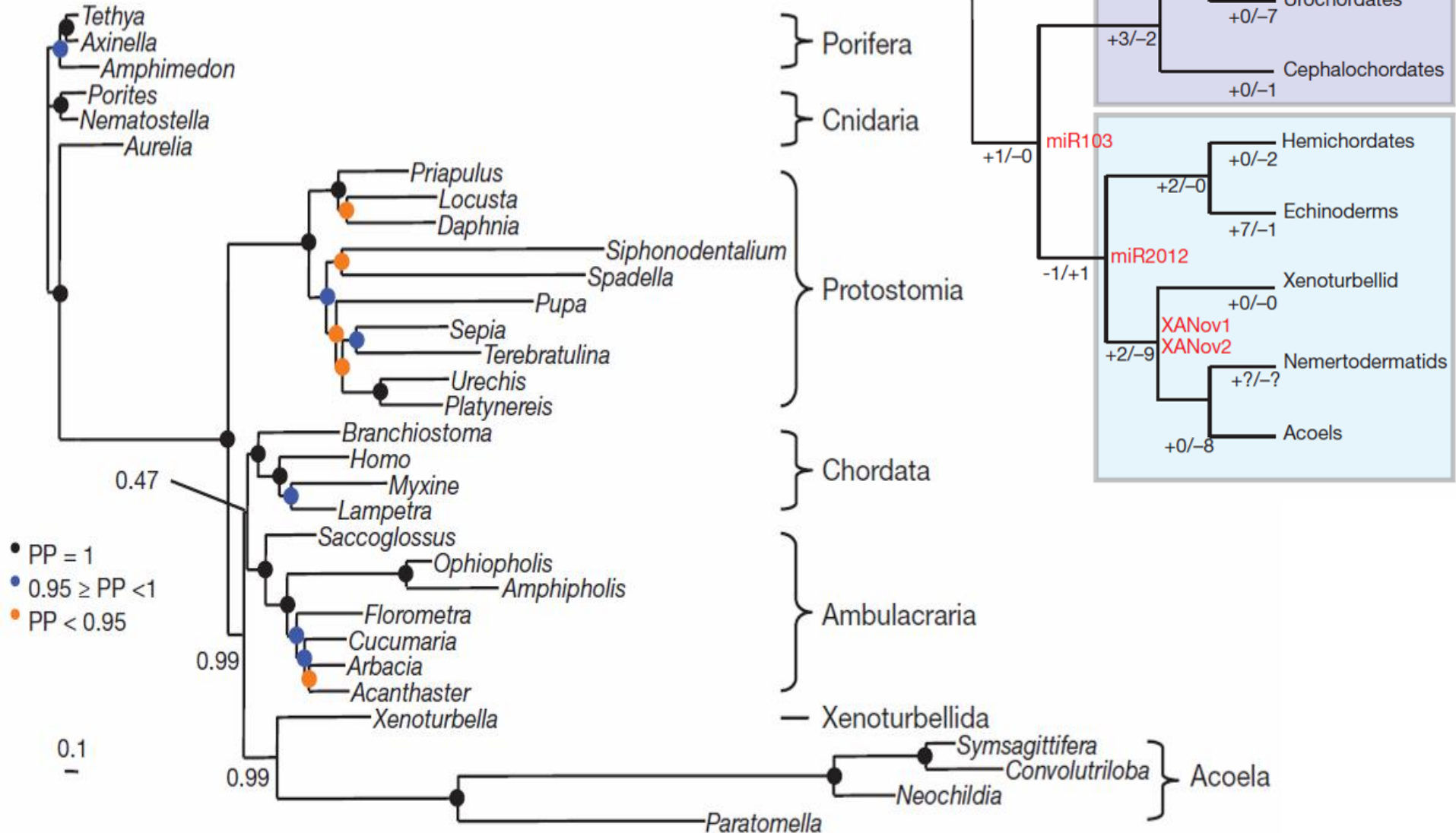


*průběh duetového
rýhování vykazuje
známky
bilaterální
symetrie*



2011: "hypotéza Xenambulacraria"

Philippe et al. (2011): Nature



Deuterostomia

Xenacoelomorpha

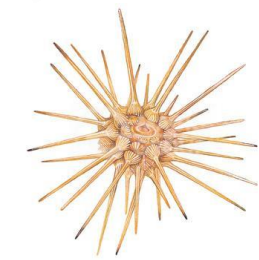
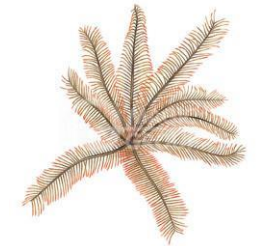
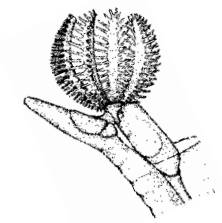
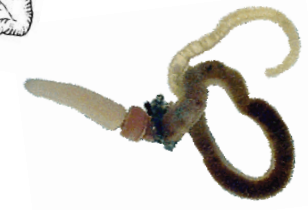
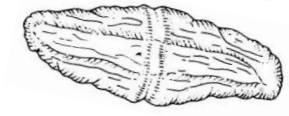
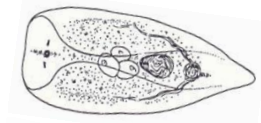
Xenambulacraria

Protostomia

fylogeneze

- - Ambulacraria
- - Hemichordata
- - Echinodermata

Acoelomorpha
Xenoturbellida
Enteropneusta
Pterobranchia
Crinoida
Asteroida
Ophiuroida
Echinoida
Holothuroida
Chordata



Xenoturbellida - mlžojedi (pamlži)

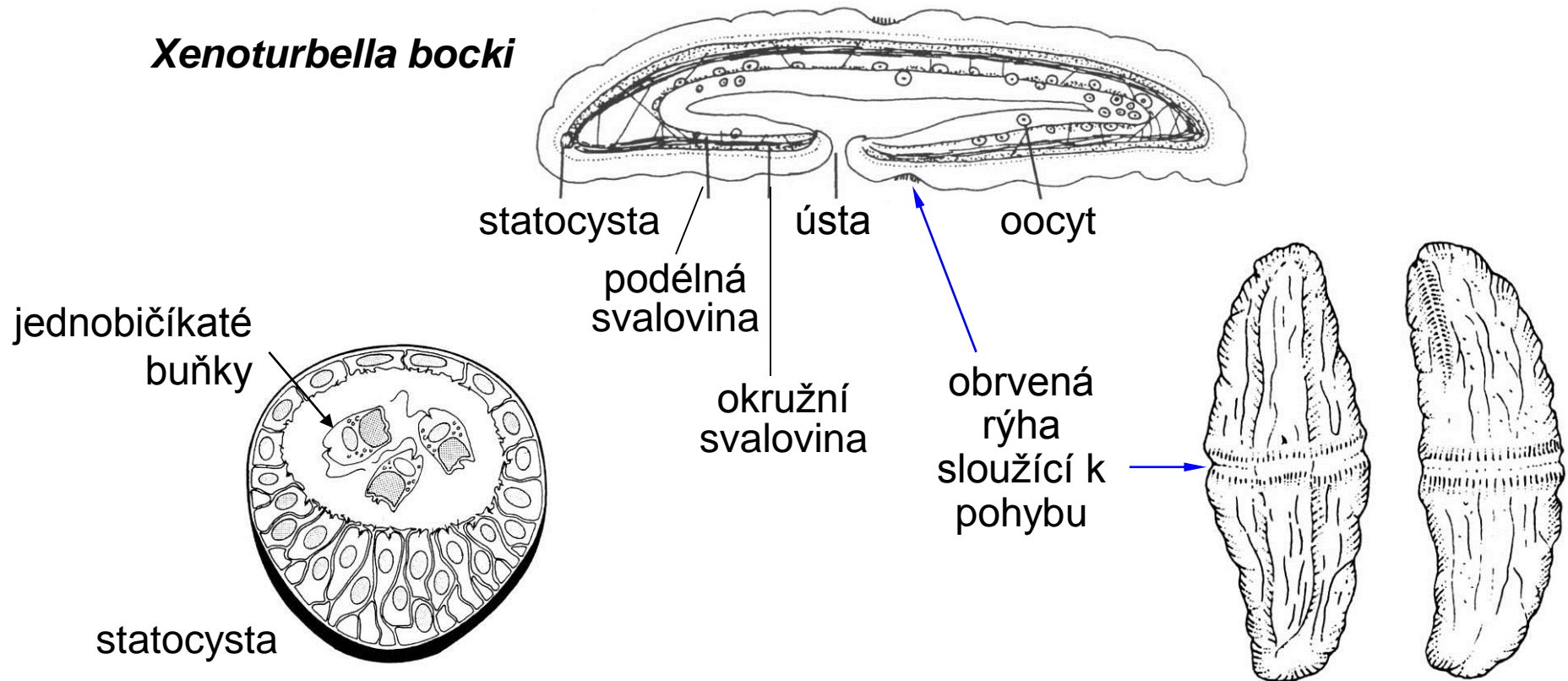


- Xenoturbella = cizí (divná) ploštěnka
- první druh *Xenoturbella bocki* byl popsán roce 1949 - zástupce nového podřádu ploštěnek, náležející mezi Acoelomorpha (bezstřevky)
- nalezen byl na pobřeží Švédska v hloubce 60-100 m, dále zjištěn na pobřeží Skotska a severní části Jadranu, obecně na bahnitém dně v hloubkách 20-120 m a pomalu se pohybuje pomocí obrvených rýh - dvě postranní a jedna prstenčitá
- tělo je váčkovité max. 3 cm dlouhé, s pokožkou tvořenou mnohobíčíkatými buňkami (ultrastruktura bičíku a resorpce poškozených buněk jako u Acoela!), epidermis má nad to vakuolizovanou střední zónu s nervovou tkání na bázi
- TS: slepá s ústy uprostřed břišní strany; NS: síťovitá + přední statocysta; VS, DS a PS chybí (hermafroditi - pohlavní buňky vznikají v řídké tkáni tělní stěny)

Mlžojedi - tělní organizace

- živí se dravě bentickými organismy, ústa jsou na spodní straně těla, trávicí soustava je slepá
- pohlavní buňky vznikají v parenchymu a odchází z těla ústy!
- jediným smyslovým orgánem je bizarně velká statocysta v epidermis, obsahující jednobíčíkaté buňky (? symbiotičtí flageláti ve funkci statolitů!)

Xenoturbella bocki



Mlžojedi - historie změn fylogenetického postavení

- 1949: zástupce nového podřádu ploštěnek, náležející mezi Acoelomorpha (bezstřevky)
- do 1997: také jako samostatný kmen příbuzný ploštěncům
- 1997: primitivní mlž z řádu Protobranchia (perožábří) - 97 % podobnost na základě sekvenovaných částí DNA s mlžem *Ennucula tenuis* (Nuculidae), dalším důkazem byla velmi podobná embryogeneze a trochoforovitá larva u dalšího druhu *X. westbladi*
- 2003: nová sekvenace - samostatný kmen druhoústých příbuzný k Hemichordata a Echinodermata, který se živí embryi zástupců čeledi Nuculidae - prve byla sekvenována potrava 😊, přání otce myšlenky v hledání a nalézání analogií embryogenetického vývoje a larválního stádia, ovšem např. trochoforovou larvu mají: měkkýši, kroužkovci, pásnice, mechovnatci, sumýši, žaludovci a bradatice

Ennucula (=Nucula) *tenuis*
velikost okolo 3 cm



do 2011: Deuterostomia

fylogeneze

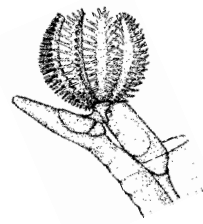
Xenoturbellida



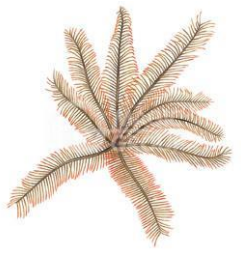
Enteropneusta



Pterobranchia



Crinoida



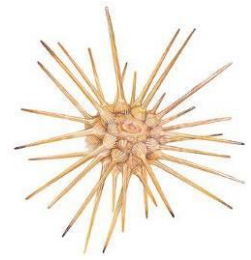
Asteroida



Ophiuroida



Echinoida



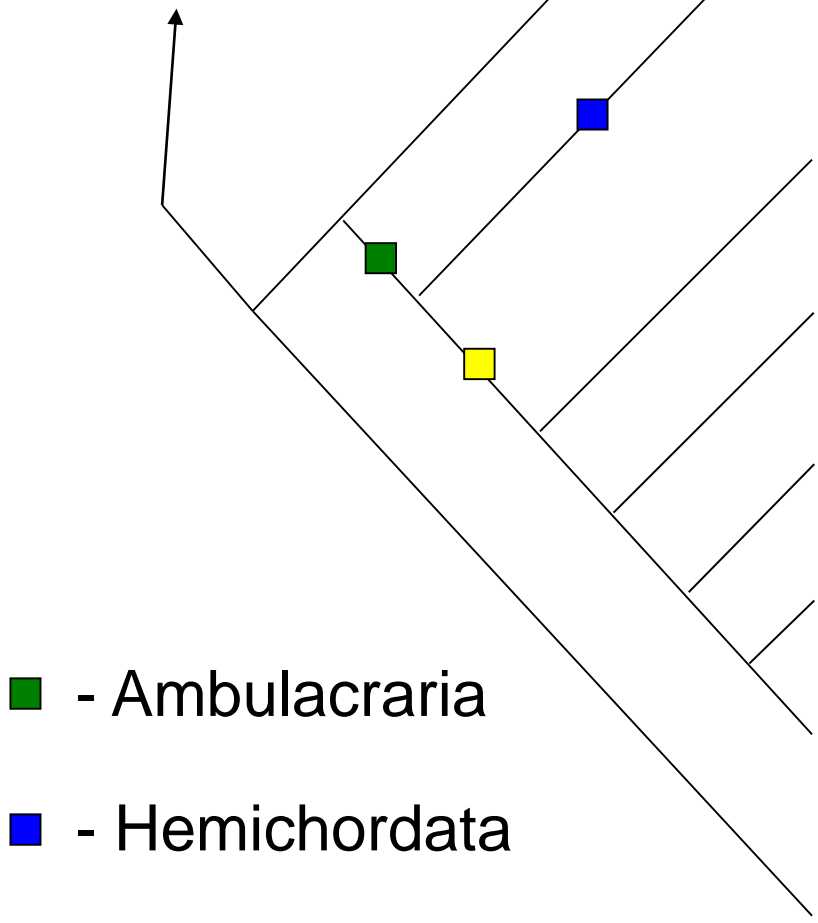
Holothuroida



Chordata



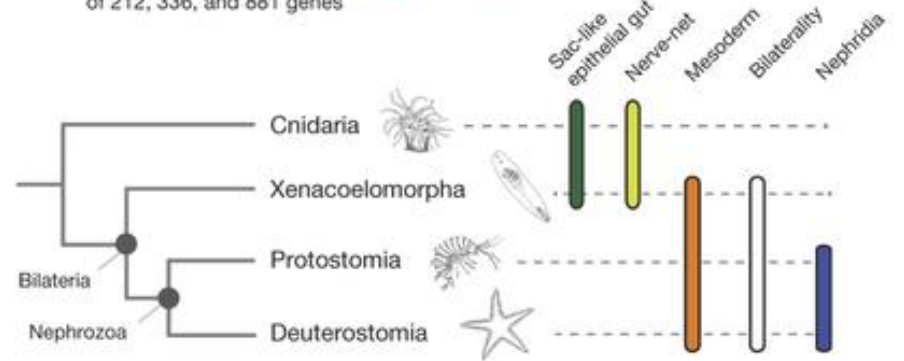
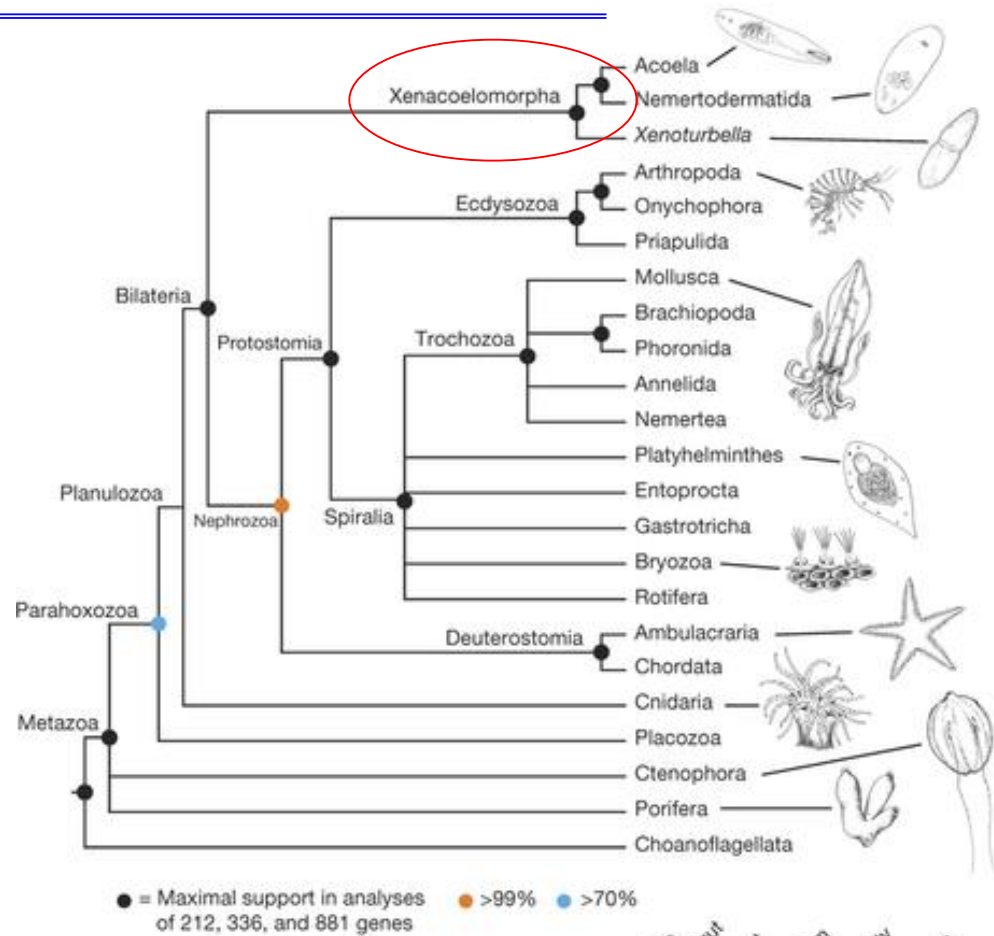
Protostomia



- - Ambulacraria
- - Hemichordata
- - Echinodermata

2016: současný pohled; "hypotéza Nephrozoa"

- bazální linie Bilateria – Xenacoelomorpha
- vznik mezodermu a dvoustranné symetrie
- primární absence vylučovacích orgánů



2016: Bilateria (=Triploblastica)

- nepochybné monofylum

