

Fylogeneze trávicí soustavy

Robert Míč

Trávicí soustava

- ▶ část těla, kde probíhá příjem potravy a vstřebávání živin
- ▶ vakovitá nebo trubicovitá invaginace tělní stěny
- ▶ 3 procesy:
 - 1) získání potravy
 - 2) rozklad na menší části
 - 3) vstřebání do těla
- ▶ klíčovým procesem je endocytóza

Původ trávicí soustavy

- ▶ rozklad potravy chemický nebo mechanický
- ▶ sekrece trávicích enzymů do vody by neměla smysl
- ▶ trávicí trakt přítomen u **Cnidaria** a **Ctenophora**
 - vyvinul se u předka **Eumetazoa**
- ▶ možnost strávit větší částice potravy, větší diverzita mechanismů získávání potravy a potravních nároků
 - změny ve smyslovém a pohybovém aparátu
- ▶ 2 hypotézy:
 - 1) **invaginace blastuly** – vzniká archenteron a blastopor; i jiné procesy ale mohou vést ke stejnému výsledku (delaminace, ingrese buněk nebo kombinace)
 - 2) **internalizace ventrálního epitelu** – žláznaté a endocytoticky aktivní buňky, vytváří se „potravní kapsy“; v evoluci by ale musel být plochý, bentický předek

Invaginace (A) vs internalizace (B)

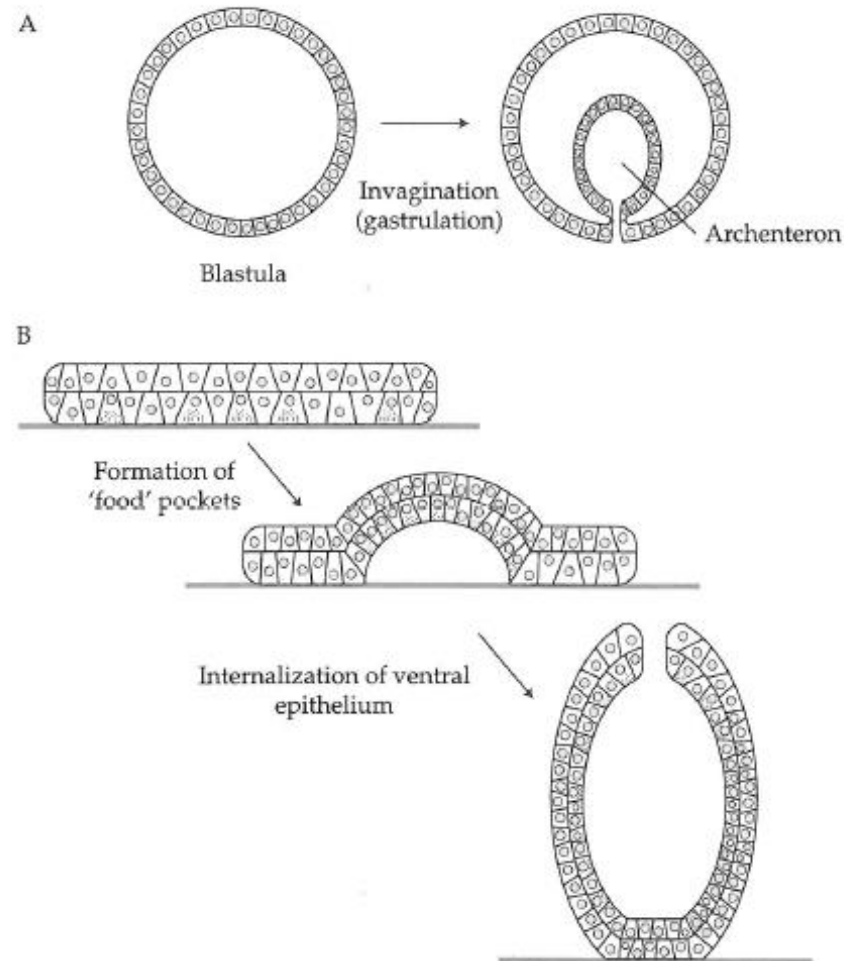
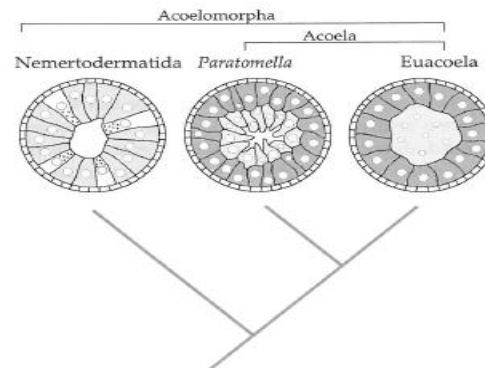


Fig. 12.1. Two models for the evolution of the intestinal system, either by invagination (A) or by internalization of the ventral epithelium (B).

Typy trávicí soustavy u Bilateria

- ▶ **váčekovitě střevo (sac-shaped intestine)** – jeden otvor; **Platyhelminthes, Gnathostomulida** (mají dočasný řitní otvor)
- ▶ **průchozí (one-way gut)** – dva otvory (ústní a řitní otvor)
- ▶ **trávicí syncytium** – sekundární vznik; **Euacoela**



Nematodermatida – epiteliální a žláznaté buňky; *Paratomella* – dvě vrstvy okolo lumenu, ale bez žláznatých buněk; **Euacoela** – fúze proximálních buněk a vytvoření syncytia

Sac-shaped vs one-way

- ▶ dříve váčkovité střevo považováno za původnější
- ▶ **hypotéza 1**: váčkovité zůstalo zachováno u Platyhelminthes a Gnathostomulida, průchozí se vyvinula 4x nezávisle na sobě
- ▶ **hypotéza 2**: průchozí se vyvinula u předka Bilateria a váčkovitá vznikla sekundárně

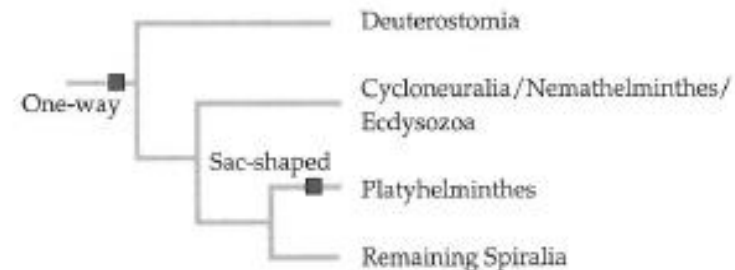
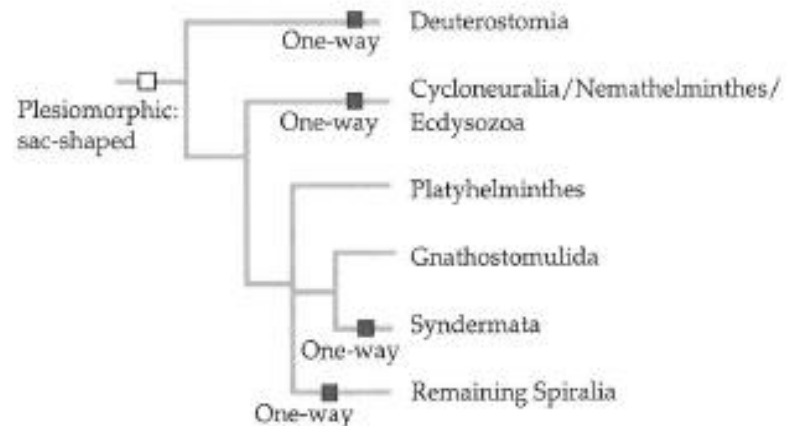
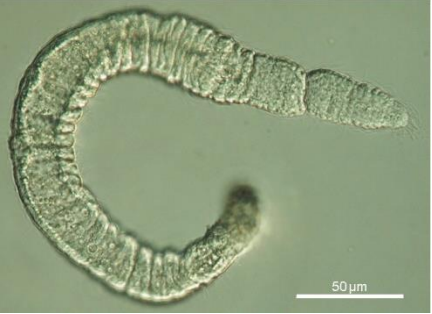


Fig. 12.3. Alternative scenarios for the evolution of the one-way gut, see text for explanation.



Sporné body



- ▶ průchozí je výhodnější a může se vyvinout různými způsoby
- ▶ **ALE** vývoj většiny organismů jde přes gastrulu, ta má váčkovité střevo
- ▶ někteří zástupci **Platyhelminthes** a **Gnathostomulida** mají „něco jako řiť“ nebo spojení střeva s bursou
- ▶ **ALE** bursa se vytváří z reprodukční soustavy a ke střevu se připojuje později
- ▶ trávicí soustava **Ctenophora** se otvírá dvěma otvory blízko apikálnímu poli

Vznik trubicovité trávicí soustavy

▶ 3 způsoby vzniku:

- **Protostomia** – blastopór se mění v ústa, řitní otvor se prolamuje
 - **Amphistomia** – alternativou je protažení blastopóru ve štěrbinu a uzavření, na jedné straně ústní, na druhé řitní otvor (Nematophora, Onychophora, Annelida)
- **Deuterostomia** – blastopór se mění v řitní otvor, ústní otvor se prolamuje

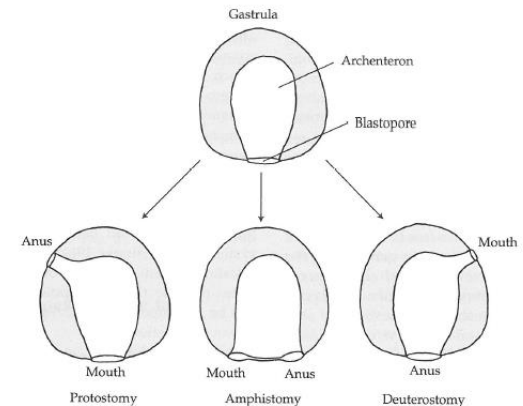
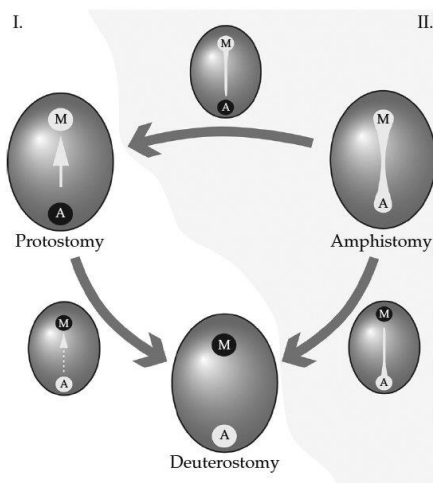
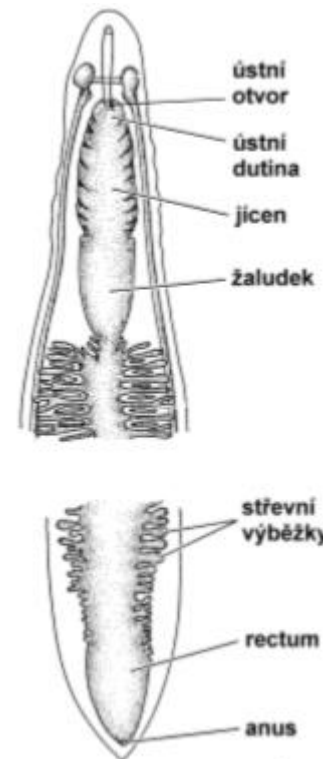


Fig. 12.4. Three possible fates for blastopore development: protostomy, amphistomy, and deuterostomy.

Vznik trubicovité trávicí soustavy

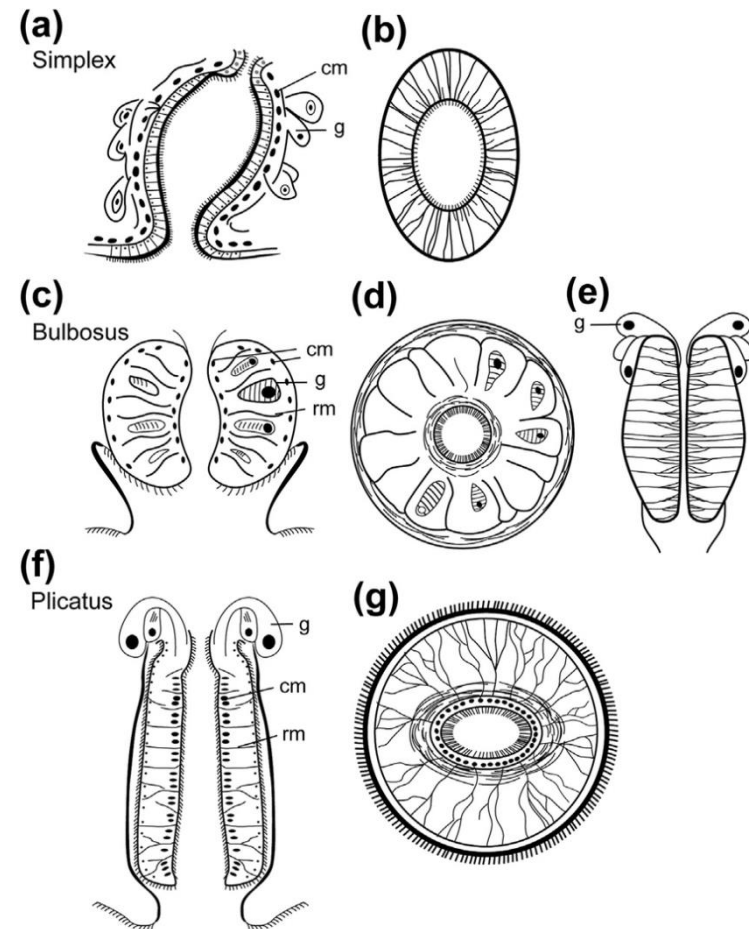
- ▶ již na primitivním evolučním stupni funkčně a morfologicky diferencována
- ▶ **endoderm**: centrální část (trávení, vstřebávání živin)
- ▶ **ektoderm**: invaginuje do různé úrovně na předním a zadním konci
 - přední část často specializována pro příjem potravy – silně vyvinutá svalovina („pharynx“)
- ▶ ústní otvor–ústní dutina–hltan–jícen–žaludek–střevo–rectum–řitní otvor
- ▶ cévní soustava oddělena



Obr. 180 Primitivní typ průchozí trávicí soustavy u pásnic. Podle Hymana (1951).

Pharynx (hltan)

- již u **Cnidaria** (polypy Anthozoa)
- „**simplex**“ u *Xenoturbella* a Acoela, ale i Catenulida a Macrostomida
- „**bulbosus**“ u většiny Bilateria
- „**plicatus**“ – někteří Platyhelminthes
- **branchiální** – u Enteropneusta, Cephalodiscida, Chordata



Savý hltan (sucking pharynx)

- ▶ „nejchytřejší“ řešení – radiální orientace svalových vláken a triradiální lumen
- ▶ rozdíl v orientaci lumenu (Y nebo převrácené Y) a ve složení svaloviny (myoepiteliární buňky nebo epitel + svalová vrstva)

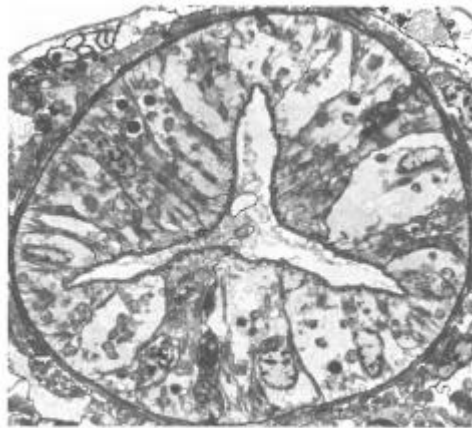


Fig. 12.6. Cross section through a sucking pharynx showing the triradiate lumen and radially arranged musculature in the macrodasyid gastropod *Dactyloporoia baltica*. Photo by Birger H. Rothe & A. Schmidt-Rhaesa.

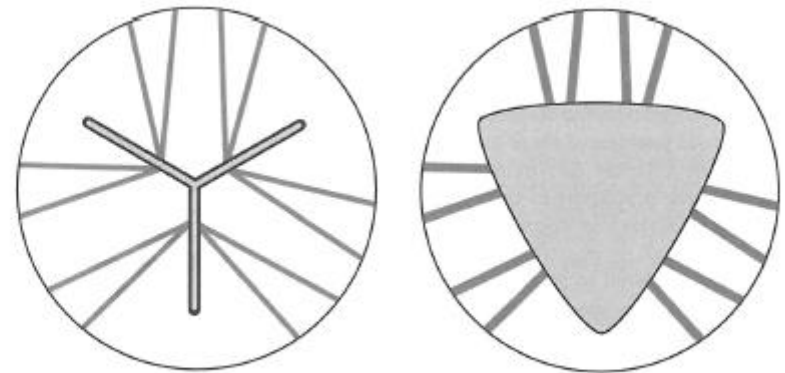


Fig. 12.7. Function of triradiate sucking pharynges: the contraction of radial musculature quickly creates a large lumen.

Savý hltan s triradiátním lumenem

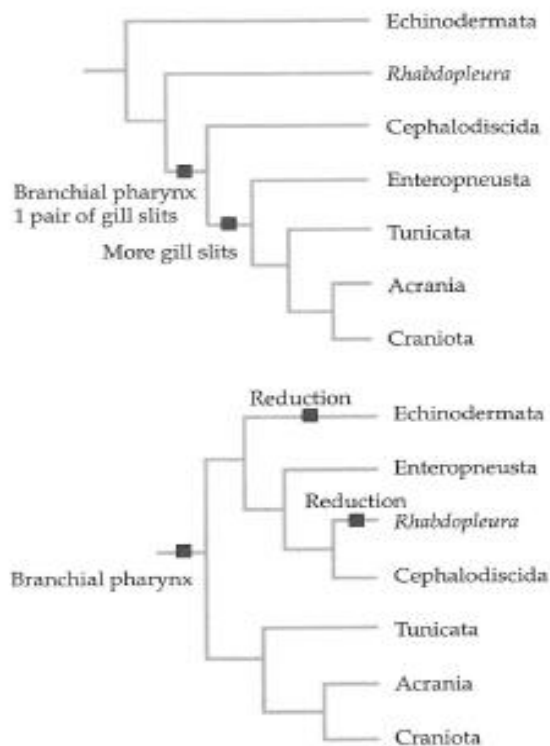
Table 12.2 Occurrence of muscular sucking pharynges with a triradiate lumen.

	Orientation of lumen	Myoepithelial (ME) versus epithelium + muscular layer	References
Gastrotricha Macrodasysida	Inverted Y	ME	Ruppert 1982, 1991b
Gastrotricha Chaetonotida	Y	ME	Ruppert 1982, 1991b
Nematoda	Y	ME	Wright 1991
Kinorhyncha Homalorhagida	Inverted Y	Epithelium + musculature	Kristensen & Higgins 1991
Loricifera	Y	ME	Kristensen 1991
Tardigrada	Y	ME	Dewel et al. 1993
Onychophora (juveniles)	Y	Epithelium + musculature	Schmidt-Rhaesa et al. 1998
Euarthropoda Pycnogonida	Y	Epithelium + musculature	Miyazaki 2002
Euarthropoda Acari (anactinotrichid mites)	Y	Epithelium + musculature	Alberti & Coons 1999, Coons & Alberti 1999
Euarthropoda Amblypygi	Y	?	Millot, J. 1968
Euarthropoda <i>Derocheilocaris</i>	Y	Epithelium + musculature ¹	Herrera-Alvarez et al. 1996
Polychaeta <i>Microphthalmus</i>	Inverted Y	?	Smith et al. 1986
Hirudinea Rhynchobdellida	Y	Epithelium + musculature (Sawyer 1986)	Sawyer 1986, Ax 1996
Hirudinea Arhynchobdellida	Inverted Y		Moser & Desser 1995, Ax 1996
Bryozoa	?	Epithelium + musculature	Bullivant & Bils 1968, Matricon 1973

¹ According to the investigation of Herrera-Alvarez et al. (1986), the triradiate lumen is surrounded only by circular musculature.

Evoluce branchiálního hltanu

- ▶ hltan s žaberními štěrbinami přítomen u Deuterostomia
- ▶ různé fylogenetické hypotézy



- u fosilií kromě žaberních štěrbin nalezen i stereom

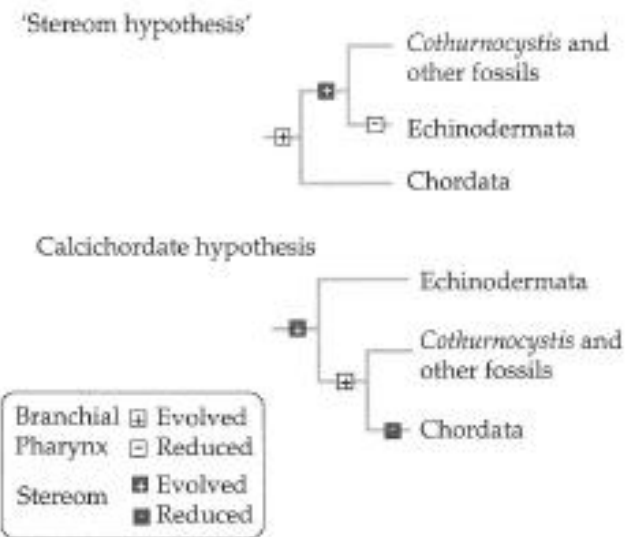


Fig. 12.11. Different interpretations of the evolution of stereom and branchial pharynx due to different positions of fossil organisms such as *Cothurnocystis*. Hemichordates are not included into these trees.

konvergentní vývoj nebo sekundární redukce u Echinodermata a *Rhabdopleura*

Přídavné struktury a modifikace

- ▶ další zdokonalování TS už pouze přídavnými orgány
- ▶ větve brv, chapadla...
- ▶ zuby, čelisti, kusadla, stylety, radula, mastax
- ▶ slinné žlázy, žaludeční žlázy (hepatopankreas)
- ▶ v souvislosti se způsobem života modifikace nebo redukce TS (mechovky, křídložábří, plži, ostnokožci)



Fig. 12.9. Scanning electron micrograph of the cuticular jaw apparatus from the euroctifer *Cephalodella hyalina*. Photo by courtesy of Wilko Ahrichs, Oldenburg.

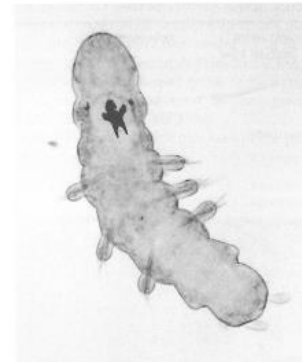


Fig. 12.8. The polychaete *Ophiotrocha* sp. with jaws in the pharyngeal region of the intestinal system.

Výživa larev

- ▶ mnoho mořských druhů má pelagické larvy
- ▶ způsob výživy důležitý pro fylogenetické hypotézy
 - **lecitotrofní** – přijímají jen živiny ze žloutku
 - **planktotrofní** – příjem potravy s pomocí cilií

Larvy Bilateria

trochofora – **poproudový ciliární pás** – dva pruhy složených bičíků mají opačný směr pohybu a ženu potravu mezi sebe na krátké bičíky a ty ji dopravují k ústům

dipleurula – **protiproudový ciliární pás** – jediný pás bičíků, který svými pohyby střídavě vytváří proud vody a cedí potravu, směr pohybu dokáže měnit

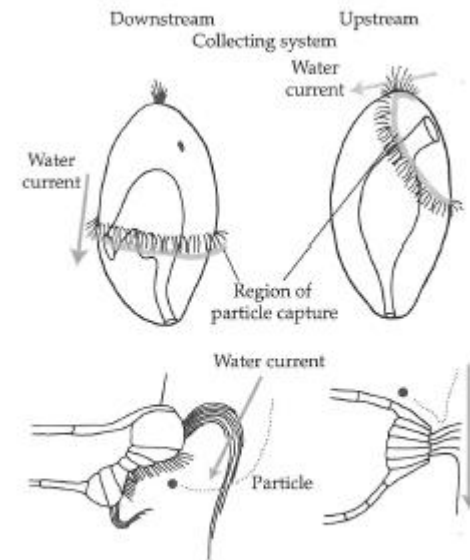
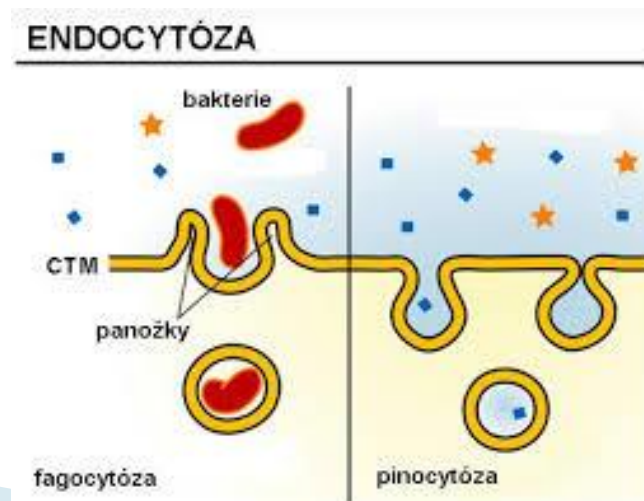


Fig. 12.13. Comparison of downstream and upstream collecting systems, figures after Nielsen (1987) and Lacalli (1996).

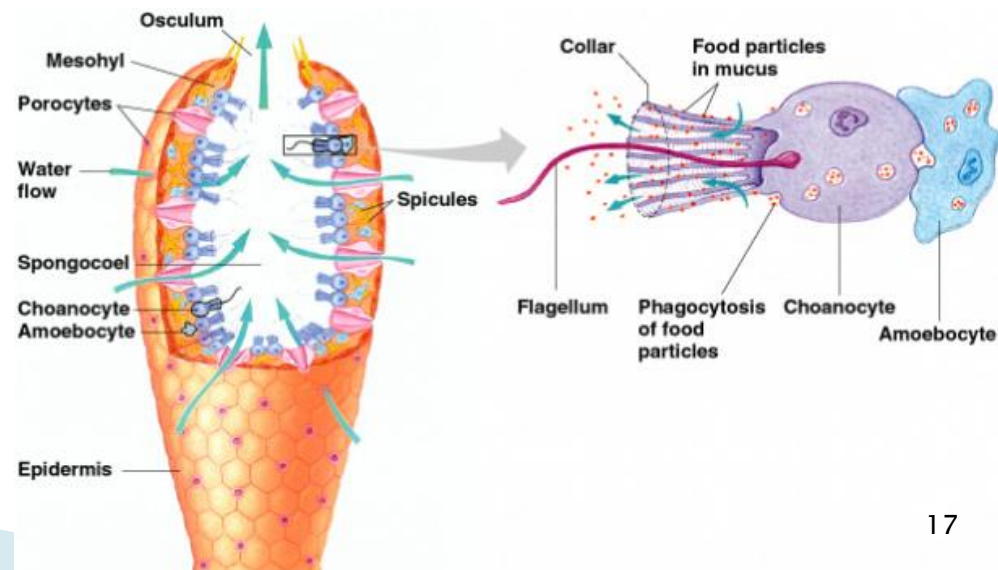
Trávení

- a) **intracelulární** – uvnitř buňky
 - b) **extracelulární** – v mezibuněčných prostorech (výjimečně i mimo tělo)
-
- ▶ **osmotrofie** – potrava ve formě roztoku celým povrchem těla
 - ▶ **fagotrofie** – potrava v podobě pevných částic
 - ▶ **fagocytóza** – na kterémkoliv místě těla, vchlípení a odškrcení
 - ▶ **pinocytóza** – potrava ve formě roztoku, vchlípení a odškrcení



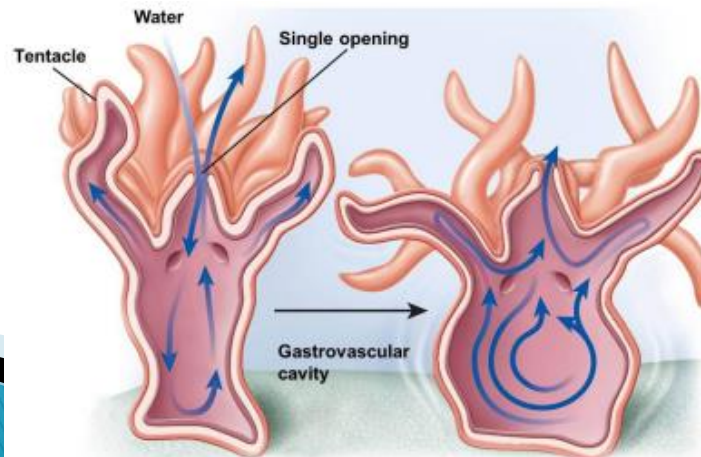
Porifera

- ▶ nemají ektoderm ani entoderm
- ▶ nejedná se o trávicí soustavu v pravém slova smyslu
- ▶ límečkovité **choanocyty** a na ně napojené **amébocyty** (roznášení potravy)
- ▶ zbytky vyvrženy **osculem**



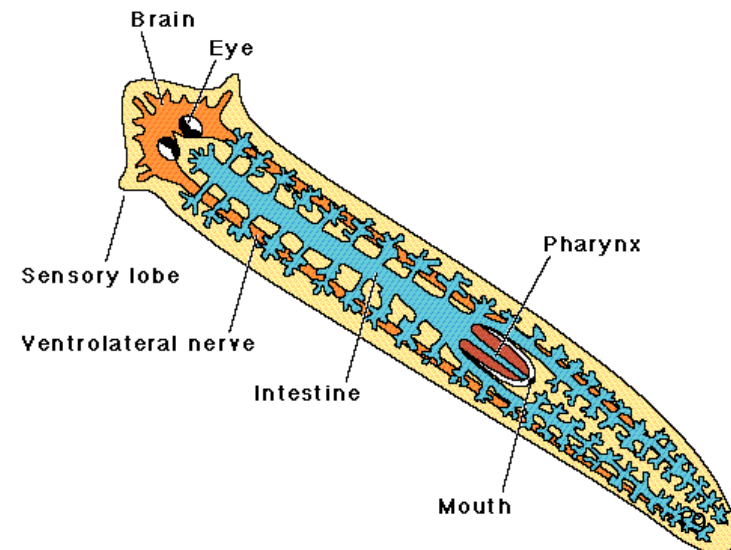
Cnidaria

- ▶ poprvé skutečná trávicí soustava
- ▶ z entodermu
- ▶ jeden otvor pro příjem i vyvrhování potravy
- ▶ láčka (gastrovaskulární dutina)
- ▶ trávicí epitel – vakuolizovaná protoplazma s trávicími vakuolami, vytváří pseudopodie, kterými fagocytují natrávené částičky z láčky



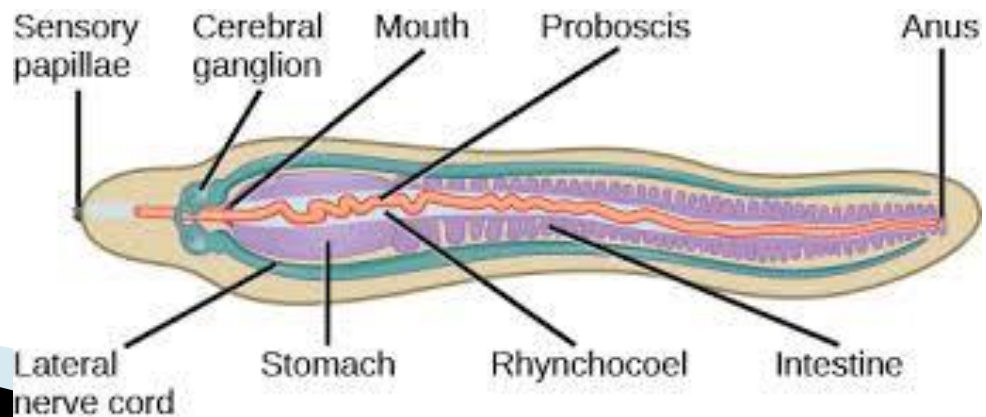
Platyhelminthes

- ▶ slepá trávicí soustava, **chybí řitní otvor**
- ▶ v podstatě „modifikovaná láčka“
- ▶ **ústní otvor** na břiše (vzácně koncová pozice)
- ▶ často vychlípitelný **pharynx**
- ▶ jednoduché nebo větvené **střevo**



Nemertini

- ▶ trávicí soustava už diferencovaná a průchodná, trubicovitá
- ▶ jednosměrný průchod potravy
- ▶ vchlípení ektodermu: stomodeum – proctodeum
- ▶ ústní dutina – jícen – žaludek – střevo – rectum – řitní otvor

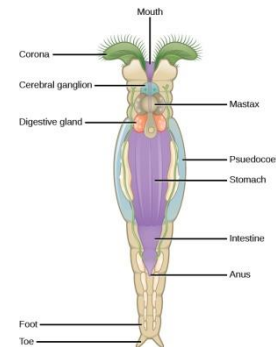


Další vývoj

- ▶ prakticky již jen přídatnými orgány (detailněji viz přehled)

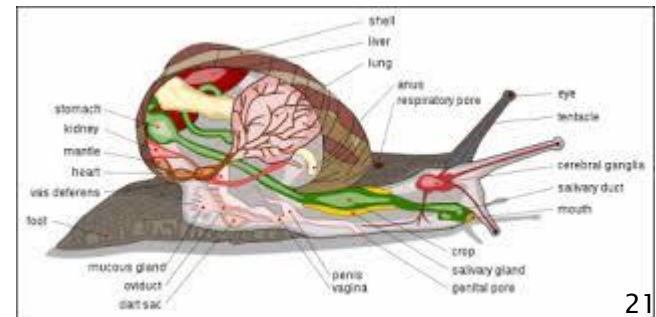
Rotifera

- ▶ **mastax** – žvýkací pharynx
- ▶ slinné žlázy



Mollusca

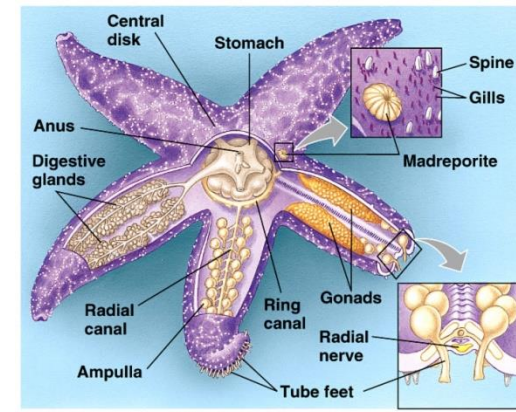
- ▶ **radula** – ozubená chitinová páska
- ▶ **hepatopankreas**
- ▶ u plžů řitní otvor nad ústním



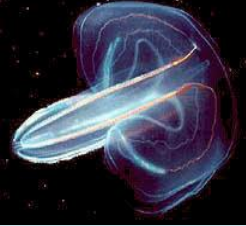





Další vývoj

Echinodermata







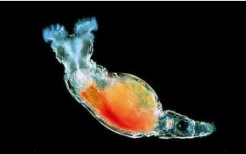
- ▶ utváření není vyjma hvězdic ovlivněno radiální symetrií
- ▶ průchozí (většinou trubicovitá), pouze u hadic **slepá** s vakovitým žaludkem; někdy jaterní žlázy
- ▶ **Aristotelova lucerna** – žvýkací aparát na počátku trávicí trubice složený z pěti dlátkovitých zubů (pohyblivě uzavírají ústní otvor, ovládané svaly); u ježovek



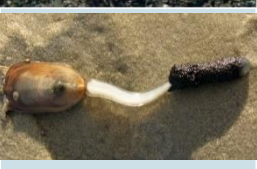

Přehled

Foto	Název	Trávicí soustava
	Ctenophora	terminální ústní otvor, pharynx, žaludek ze kterého vychází 2 pharyngeální, 2 tentakulární a 2 transversní kanály; anální póry , většina zbytků ale vyvrhována ústy
	Cnidaria	jeden otvor do centrální dutiny – láčka ; trávicí buňky – vakuolizovaná protoplazma s trávicími vakuolami, vytváří pseudopodie, kterými fagocytují natrávené částičky z láčky (někdy tyto buňky obsahují symbiotické řasy)
	Xenoturbella	váčkovitá, ústa na břišní straně, krátký pharynx, řitní otvor není vytvořen
	Acoelomorpha	ústa na břišní straně, pharynx simplex (nebo chybí), epiteliální střevo (Nemertodermatida), dvojvrstvé střevo (Paratomella) nebo syncytium (Euacolea)
	Chaetognatha	ventrální ústa, pharynx, přímé střevo , zadní střevo, ventrální řitní otvor
	Platyhelminthes	břišní (vzácně koncová) pozice úst, svalnatý pharynx (někdy vychlípitelný); vakovité střevo, ale často rozdělené do mnoha větví (nebo úplně redukované), slepé zakončení







Přehled

Foto	Název	Trávicí soustava
	Gastrotricha	trubicovitá TS – terminální ústní otvor, vysunutelný pharynx s triadiátním lumenem a myoepiteliálními buňkami, u Macrotrichida pharyngeální póry; přímé střevo; ventroterminální řitní otvor
	Entoprocta	ve tvaru “U” s ústy a řití vedle sebe na věnci chapadélek ; ústa, jícen, žaludek, střevo, zadní střevo, řitní otvor
	Gnathostomulida	ventroterminální ústní otvor, svalnatý pharynx se dvěma hákovitými kutikulárními čelistmi, přímé střevo, slepé zakončení, ale mají dočasný řitní otvor
	Limnognathia maerski	ventroterminální ústní otvor, svalnatý pharynx s kutikulárními čelistmi, přímé střevo zužující se ke konci, nejspíše tvořící anální pór
	Seisonida	ventroterminální ústní otvor (sací trubice), svalnatý pharynx s kutikulárními čelistmi , dlouhý jícen, žaludek, krátké střevo jen u <i>Seison nebaliae</i> , kloaka nebo dorsální řitní otvor
	Acanthocephala	trávicí soustava úplně chybí
	Eurotifera	ústní otvor na vířivém orgánu , svalnatý pharynx s kutikulárními čelistmi, krátký jícen, žvýkací žaludek (mastax), střevo, dorsotermální vyústění kloaky





Přehled

Foto	Název	Trávicí soustava
	Mollusca	ventroterminální ústní otvor, radula (chybí u mlžů), jícen se slinnými žlázami, žaludek (někdy trávicí žlázy, brvy atd.), hepatopankreas , střevo, zadní střevo, dorsoterminální řitní otvor
	Phoronida	tvaru "U", ústní otvor na chapadlovitém lofoforu , krátký jícen, střední střevo rozdělené na předžaludek, žaludek a střevo, zadní střevo, řitní otvor blízko ale mimo lofofor
	Brachiopoda	ústa na bázi lofoforu , svalnatý pharynx, krátký jícen, žaludek s větvenými divertikuly, střevo, řitní otvor je v plášťové dutině nebo TS končí slepě a je tvaru písmene "J"
	Nemertini	průchozí TS ; ventroterminální nebo téměř terminální ústní otvor, někdy fungují i jako otvor pro proboscis; jícen, žaludek, střevo u některých druhů s mnoha divertikly, terminální řitní otvor
	Sipunculida	terminální ústní otvor, jícen, dlouhé a stočené střevo , zadní střevo, středozaďní řitní otvor
	Annelida	ventroterminální ústní otvor, pharynx (s různými strukturami – obrvené záhyby, vychlíptelný chobot, čelisti, svalnatý nebo savý pharynx (s radiální svalovinou nebo triradiální lumen)), jícen, žláznatý žaludek, střevo se střevní řasou (typhlosolis), zadní střevo, řitní otvor v pygidiu

Přehled

Foto	Název	Trávicí soustava
	Echiurida	ventroterminální ústní otvor na bázi proboscisu , jícen (někdy složitěji rozdělený), dlouhé a stočené střevo, zadní střevo s análními váčky , terminální řitní otvor
	Ectoprocta (=Bryozoa)	tvaru "U" , ústa na lofoforu , savý pharynx s triradiálním lumenem, jícen, trojdílný žaludek, střevo, zadní střevo, řiť u úst, ale mimo lofofor
	Priapulida	terminální ústní otvor, pharynx (epithelium + svalová vrstva) se zuby , přímé střevo, terminální řitní otvor
	Kinorhyncha	terminální ústní otvor, pharynx (epithelium + svalová vrstva), lumen kruhovitý (Cyclorhagida) nebo triradiální (Homalorhagida), přímé střevo, ventroterminální řitní otvor
	Loricifera	terminální ústní otvor, pharynx s triadiálním lumenem (Y) a myoepiteliálními buňkami, přímé střevo, terminální řitní otvor
	Nematomorpha	v dospělosti silně redukována (slouží jako zásobárna látek resorbovaných skrz kutikulu); ventroterminální ústní otvor; jícen; přímé střevo (slepě končící u <i>Nectonema</i>); ventrální (♂) nebo terminální (♀) vyústění kloaky u Gordida




Přehled

Foto	Název	Trávicí soustava
	Nematoda	terminální ústní otvor, savý pharynx s kutikulou (chlopně proti zvracení) a triadiátním lumenem s myoepiteliálními buňkami, přímé střevo bez svalů, rectum s kutikulou umístěno subterminálně (u ♂ kloaka)
	Onychophora	ventroterminální ústní otvor, kutikulární kusadla, pharynx, jícen, přímé střevo, zadní střevo, ventroterminální řitní otvor; ale mimotělní trávení
	Tardigrada	terminální ústní otvor, kutikulární bodavě savé stylety , svalnatý pharynx, krátký jícen, střevo, v zadní části střeva napojeny Malpighiho trubice a u Eutardigrada samčí gonodukt; kloakální vyústění (♀ Eutardigrada) nebo řitní otvor (ostatní)
	Euarthropoda	ze 3 oddílů : stomodeum , mesodeum a proctodeum (první a třetí ektodermálního původu); ventroterminální ústní otvor, ústní dutina, pharynx, jícen (často se specializovanými úseky), proventriculus (Insecta, Xiphosura, Malacostraca) nebo savý žaludek (Arachnida), střední střevo (+ jedno nebo více slepých střev), zadní střevo, řitní otvor

Přehled

Foto	Název	Trávicí soustava
	Pterobranchia	tvaru "U", ústní otvor pod orálním štítem , pharynx se stomochordem , žaludek, střevo, krátké zadní střevo, řitní otvor na bázi chapadel
	Enteropneusta	ventroterminální ústní otvor vepředu límce, rozšířená ústní dutina se stomochordem , pharynx s branchiálními póry , jícen (někdy jícnové póry), jaterní žláza, přímé střevo s divertikuly, terminální řitní otvor
	Echinodermata	velká diverzita: Crinoida: ústa obrácena nahoru a centrálně na orálním disku, jícen, střevo (někdy s divertikuly), zadní střevo, řitní otvor na horním pólu mezi rameny – TS tvaru „U“ ; Asteroida: ústa, vychlípitelný žaludek , postranními slepými střevními větvemi v ramenech a s řitním otvorem na horní straně terče; Ophiuroida: ústa se žvýkacími destičkami, jícen, slepě končící vakovitý žaludek ; Echinoida: úplná s řitním otvorem na horním pólu, v ústech je složitý pětičetný škrabací a žvýkací aparát – tzv. Aristotelova lucerna („pravidelné ježovky“); „nepravidelné ježovky“ mají jiné postavení ústního i řitního otvoru; Holothuroida: terminální ústa, svalnatý pharynx , krátký jícen, žaludek jen u některých druhů, stočené střevo, váčkovitá kloaka do které ústí kloakální vaky – rozvětvené a párové vodní plíce, přes řitní otvor je do nich rytmicky nasávána voda a odebírán kyslík

Přehled

Foto	Název	Trávicí soustava
	Tunicata	tvaru “U“, apikální ústa, pharynx se žaberními šterbinami, ventrální endostyl; jícen, střevo, zadní střevo, řitní otvor se otevírá do peribranchiální dutiny
	Acrania	ventroterminální ústní otvor, ústní dutina, pharynx se žaberními šterbinami, ventrální endostyl, žaludek se záhyby, iliocolon, střevo (na něm slepý vak), ventroterminální řitní otvor
	Craniota	ventroterminální ústní otvor, ústní dutina (u Gnathostomata s ozubenými čelistmi), žaberní šterbiny k dýchání u rybovitých craniot a larválních obojživelníků; jícen, žaludek (mechanický, chemický, v některých případech symbiotické trávení), střevo (trávení, absorpce živin) rozdělené na tenké a tlusté; zadní střevo, řitní otvor (v některých případech kloaka)

Děkuji Vám za pozornost!

