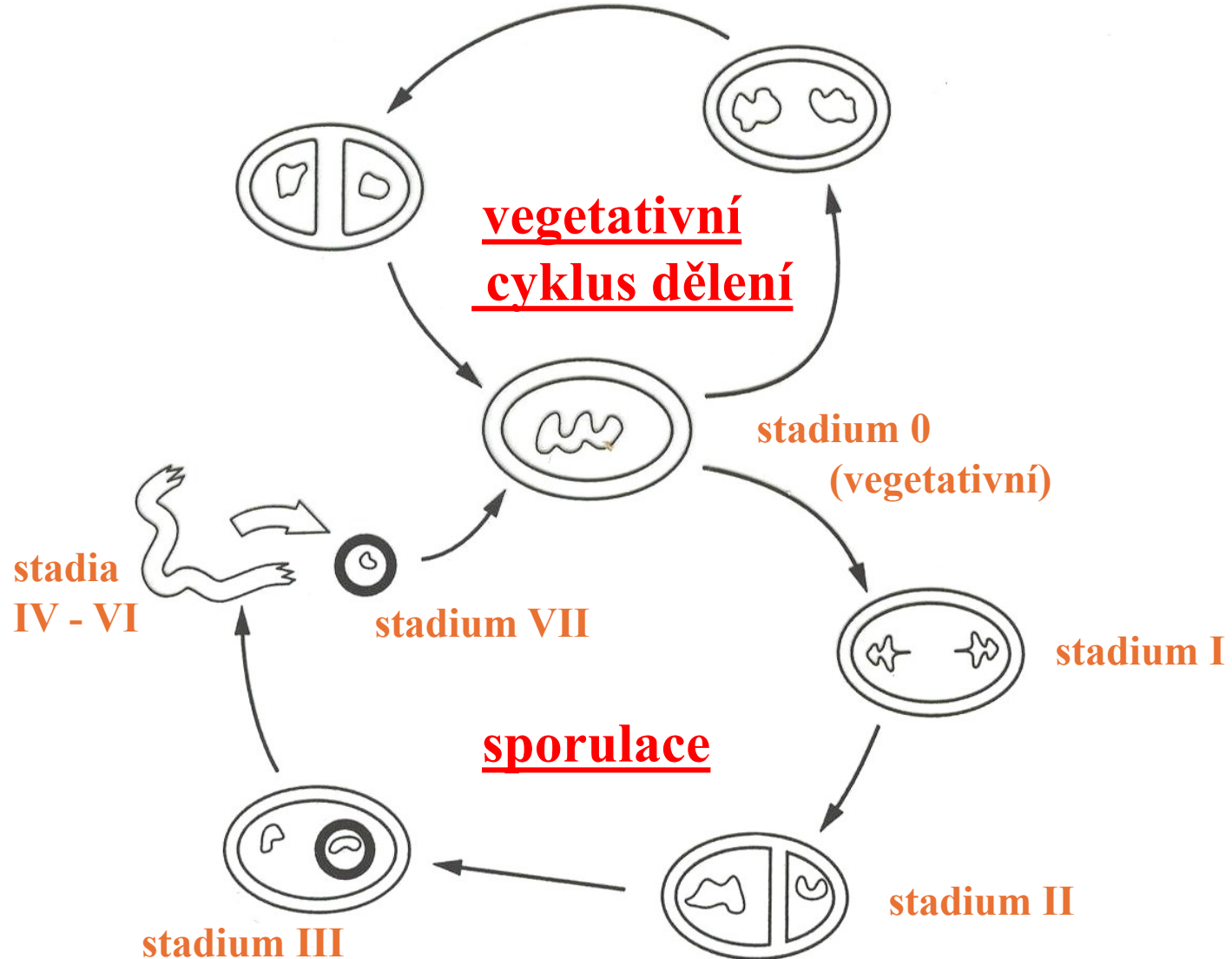
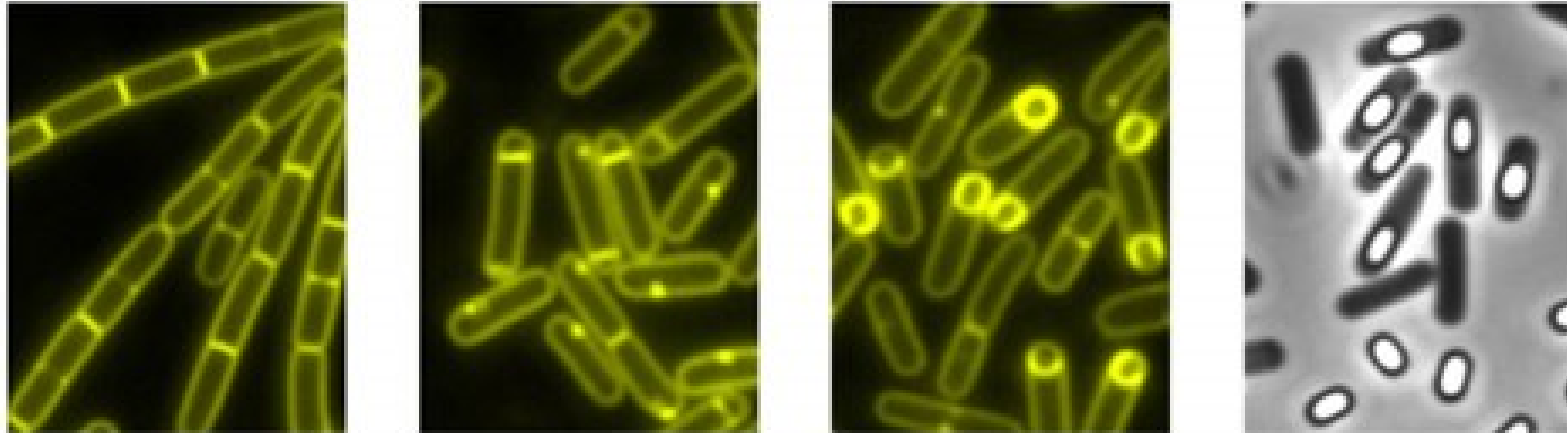


Bakterie

Jednoduchý model diferenciace : sporulace *Bacillus subtilis*

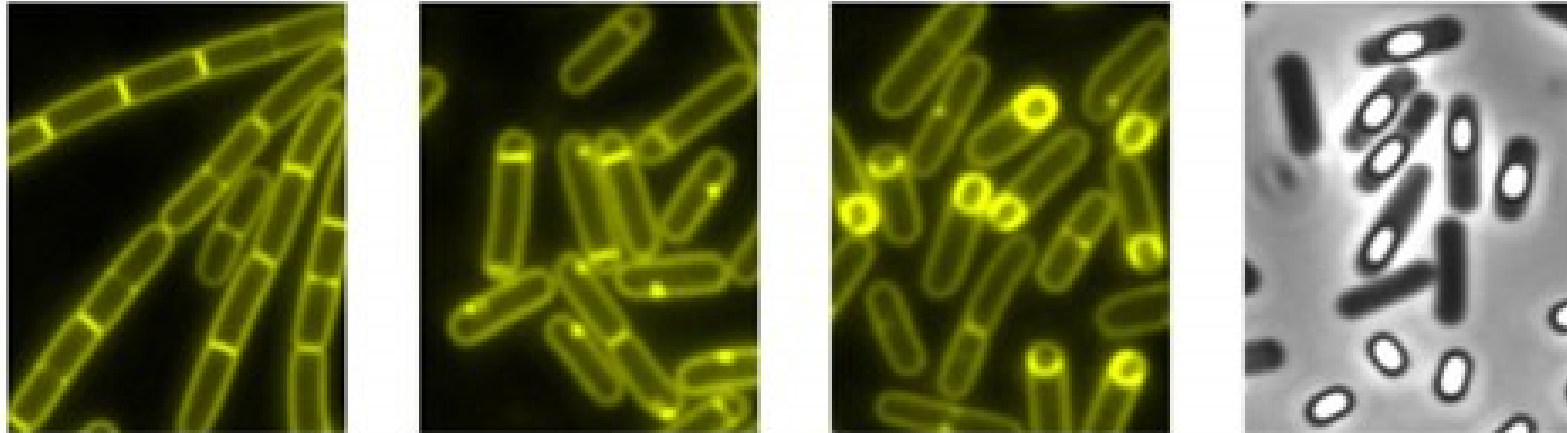


Jednoduchý model diferenciacie : sporulace *Bacillus subtilis*



sporulace je reakcí na signály z prostředí (hladovění, stres) a zahrnuje signální kaskádu, která vrcholí kinázovou fosforylací transkripčního regulátoru Spo0A, který interaguje se sigma-faktory “vegetativní” RNA polymerázy a mění její aktivitu, což vede k expresi nové sady “sporulačně-specifických” genů *SpoI-VII* (analogie s indukcí u eukaryot)

Jednoduchý model diferenciace : sporulace *Bacillus subtilis*



sporulace ústí ve tvorbě dvou odlišných buněčných typů asymetrickým dělením: mateřská a presporická buňka mají stejný genom, ale exprimují odlišné geny a mají odlišné fenotypy (jednoduchá forma diferenciace)

sporulace zahrnuje reorganizaci buněčné stěny
(analogie s pylovým zrnem, *cell within the cell*)

když se spóra uvolňuje, mateřská buňka se podrobuje lýze :
součástí vývojového programu je buněčná smrt (analogies apoptózou)

Prvoci



kontrakční
vakuola

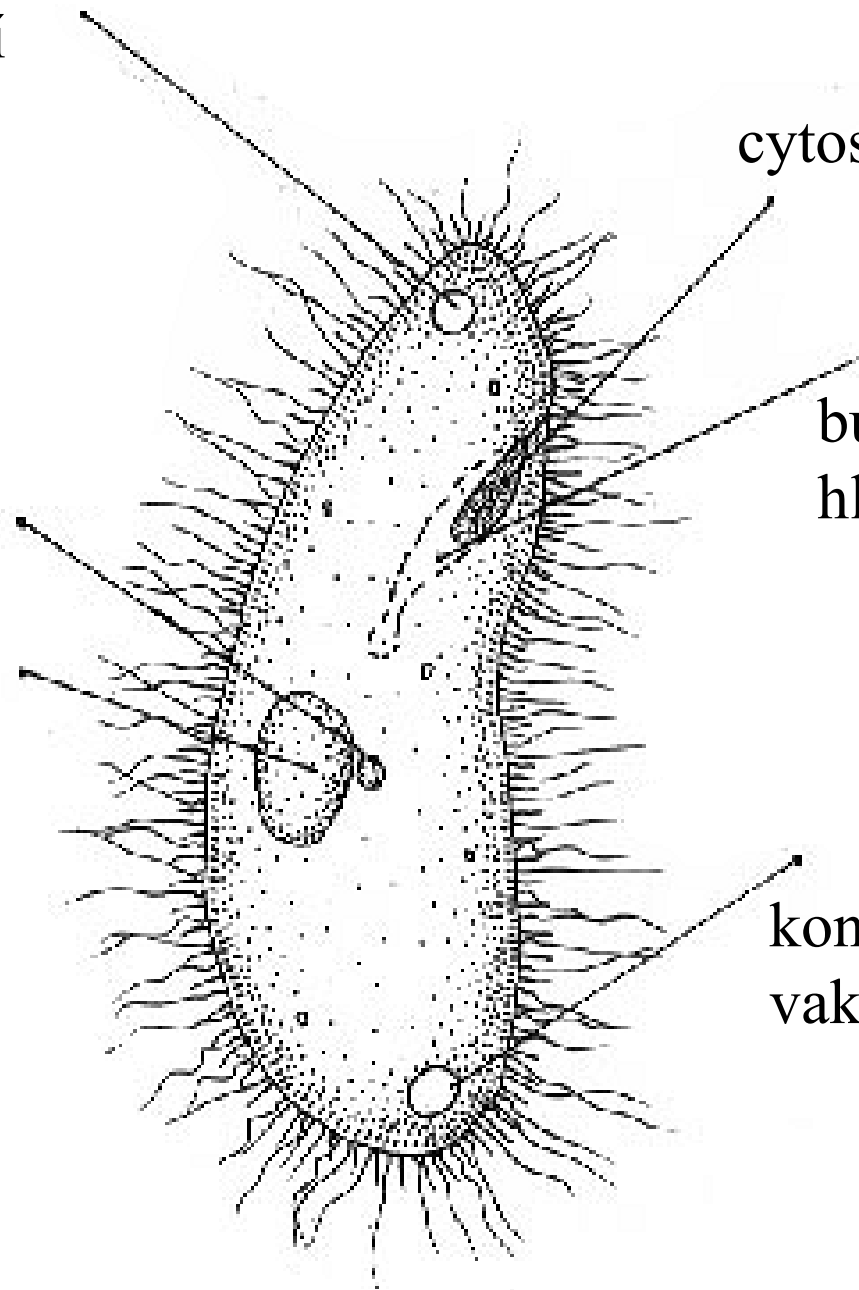
cytostoma

mikronukleus

buněčný
hltan

makronukleus

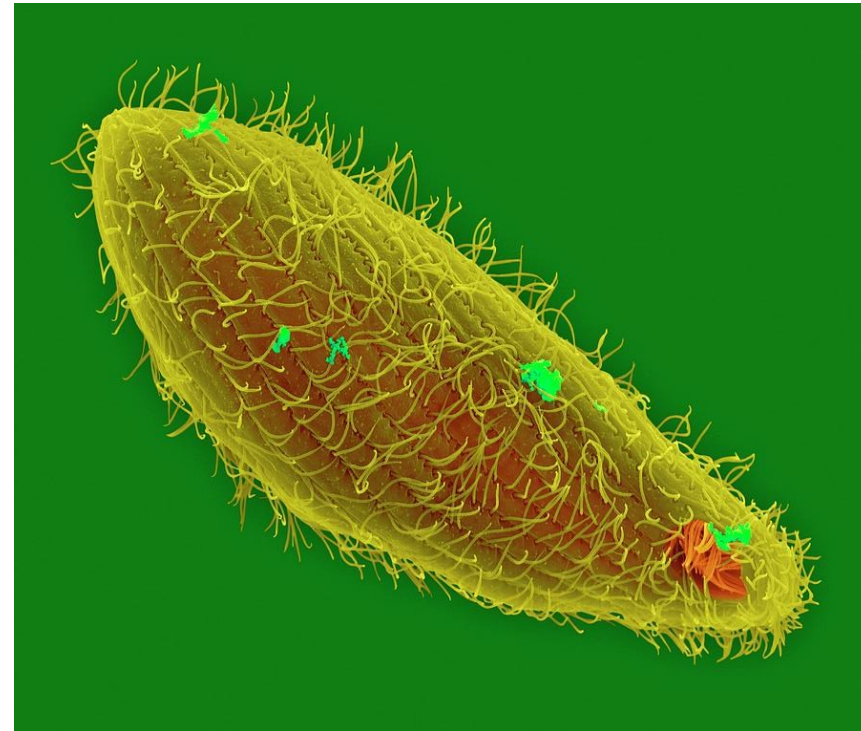
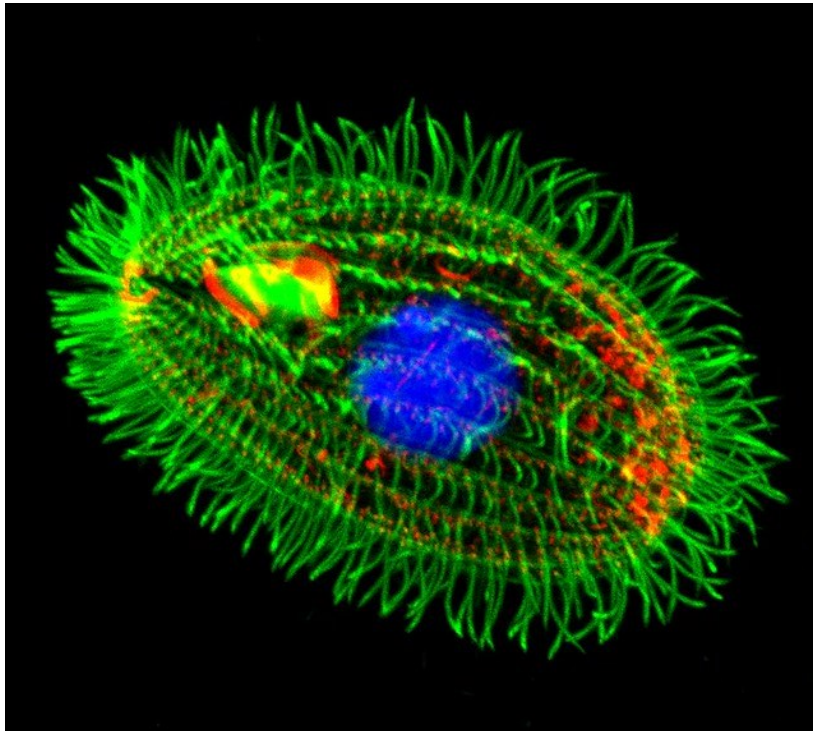
kontrakční
vakuola



**Buněčné ústrojky
trepky představují
mikrosvět
budoucích tkání,
orgánů a tvarů**

Vlastnosti jednobuněčných eukaryot – prvoků – jako modelů vývojové biologie - mikrokosmos

- zákonité uspořádání těla na úrovni jediné buňky
- fyziologické funkce zajišťují „ústrojky“ (cyclostoma, vakuoly, myonemy, neurophany, trichocysty)
- buněčný pohyb vnitřní (cyklóza) i lokomoční (brvy, bičíky)



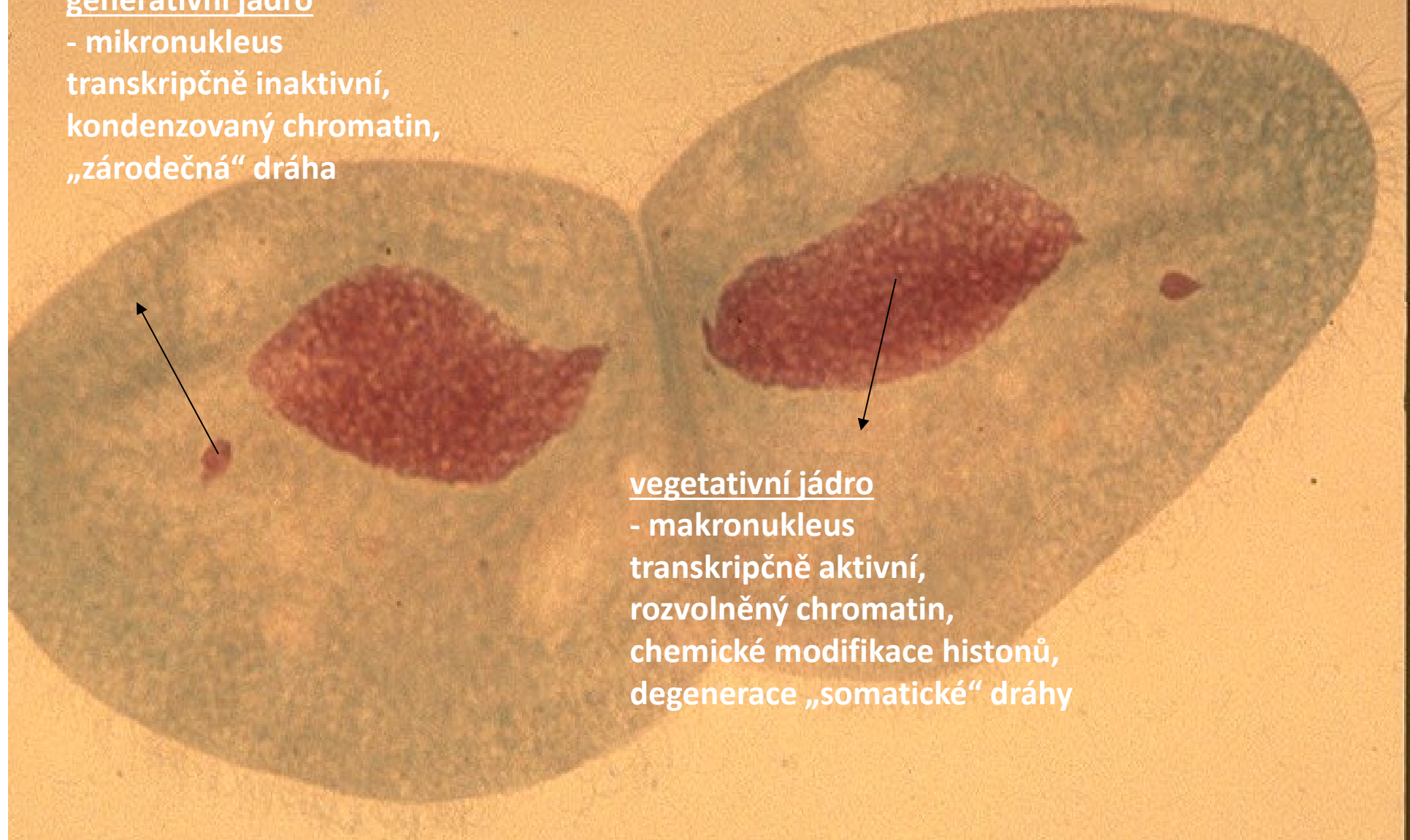
Vlastnosti jednobuněčných eukaryot – prvoků – jako modelů vývojové biologie - mikrokosmos

- zárodečná (mikro-) a somatická (makronukleus) jaderná linie
- model asymetrické mitózy a epigenetické diferenciaci jader
- rozmnožování vegetativní (pučení) a pohlavní (konjugace)
- meióza (rekombinace) a výměna jader (kombinace gamet)
- model restrukturalizace genomu (*Tetrahymena*, *Euplotes*)
- studium programované buněčné smrti (makronukleus)
- encystace (zapouzďení) v nepříznivém životním prostředí
- symbióza s autotrofními mikroorganismy vede k rostlinám



generativní jádro

- mikronukleus
transkripčně inaktivní,
kondenzovaný chromatin,
„zárodečná“ dráha



vegetativní jádro

- makronukleus
transkripčně aktivní,
rozvolněný chromatin,
chemické modifikace histonů,
degenerace „somatické“ dráhy

Nepohlavní množení trepky – příčné pučení



Příprava trepky k pohlavní množení – meióza

NESTANDARDNÍ BIOLOGIE PRVOKŮ

- odlišné prostředí (parentální cytoplazma) řídí expresi alternativních znaků (př. pohlavních typů) z identických molekul DNA
 - zárodečná dráha (mikronukleus) je ovlivňována strukturou a funkcí vegetativní dráhy (makronukleus)
- model strukturní dědičnosti: za strukturní variabilitu nejsou odpovědné geny ale preexistující buněčné struktury

(1) Vegetativní buňky se množí binárním štěpením (*vegetative fission*).

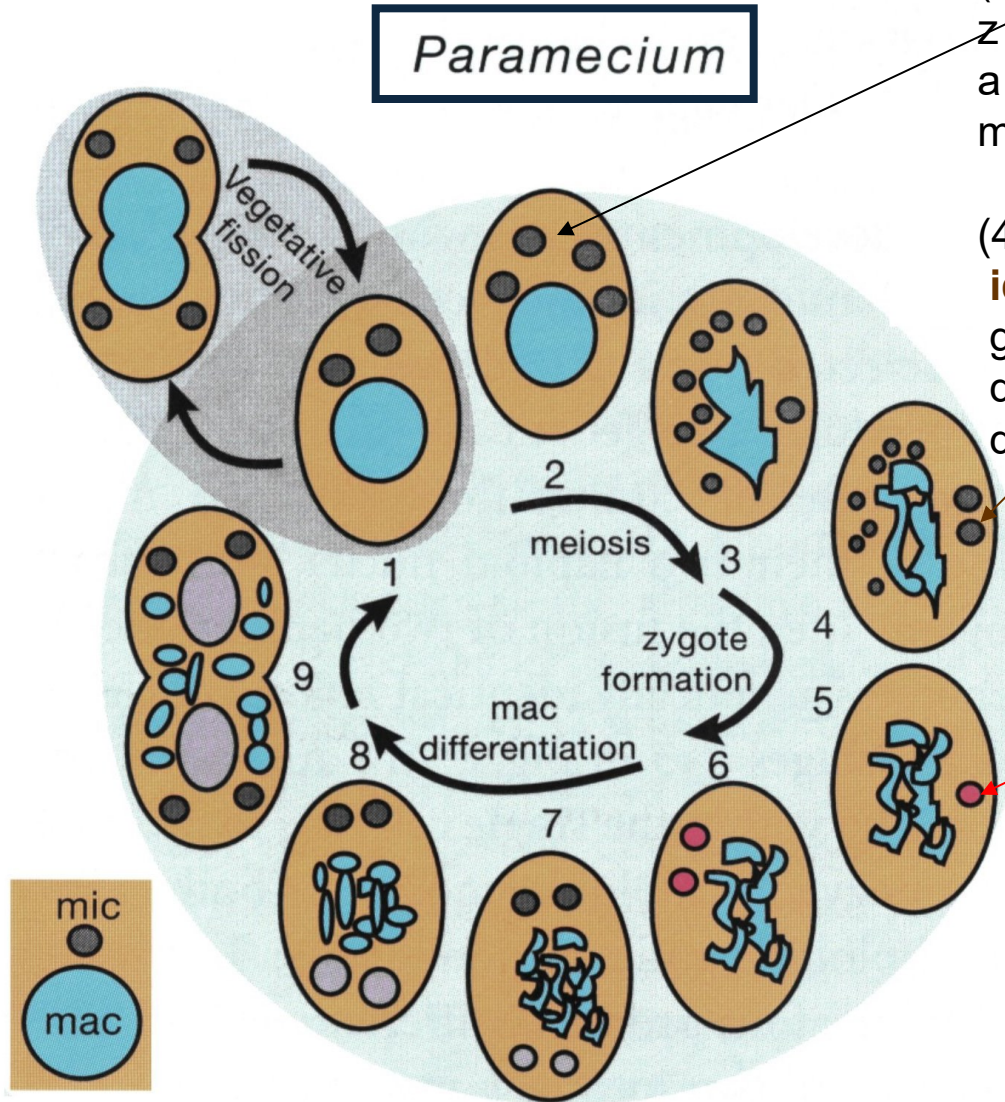
(2-3) **Meioza mikrojádra** končí selekcí jednoho z haploidních produktů jako gametického jádra a degenerací zbývajících, začíná zánik makronukleu.

(4-5) Další dělení vybraného jádra vytvoří **dvě identická haploidní jádra**, v průběhu konjugace si dvě buňky jádra vymění (při autogamii dvě identická gametická jádra fúzí) a následuje karyogamie za vzniku diploidní **zygoty**.

(6-7) Dvě přídatná postzygotická dělení tvoří nediferencovaná mikro- a makrojádra.

(7-8) Diferenciace makro- a mikrojadra, fragmentace maternálního makronukleu.

(9) Karyonidální dělení: nová makrojádra jsou distribuována do dceřinných buněk bez dělení, zatímco mikrojádra segregují do potomstva mitózou.



(1) Vegetativní buňky se množí binárním štěpením.

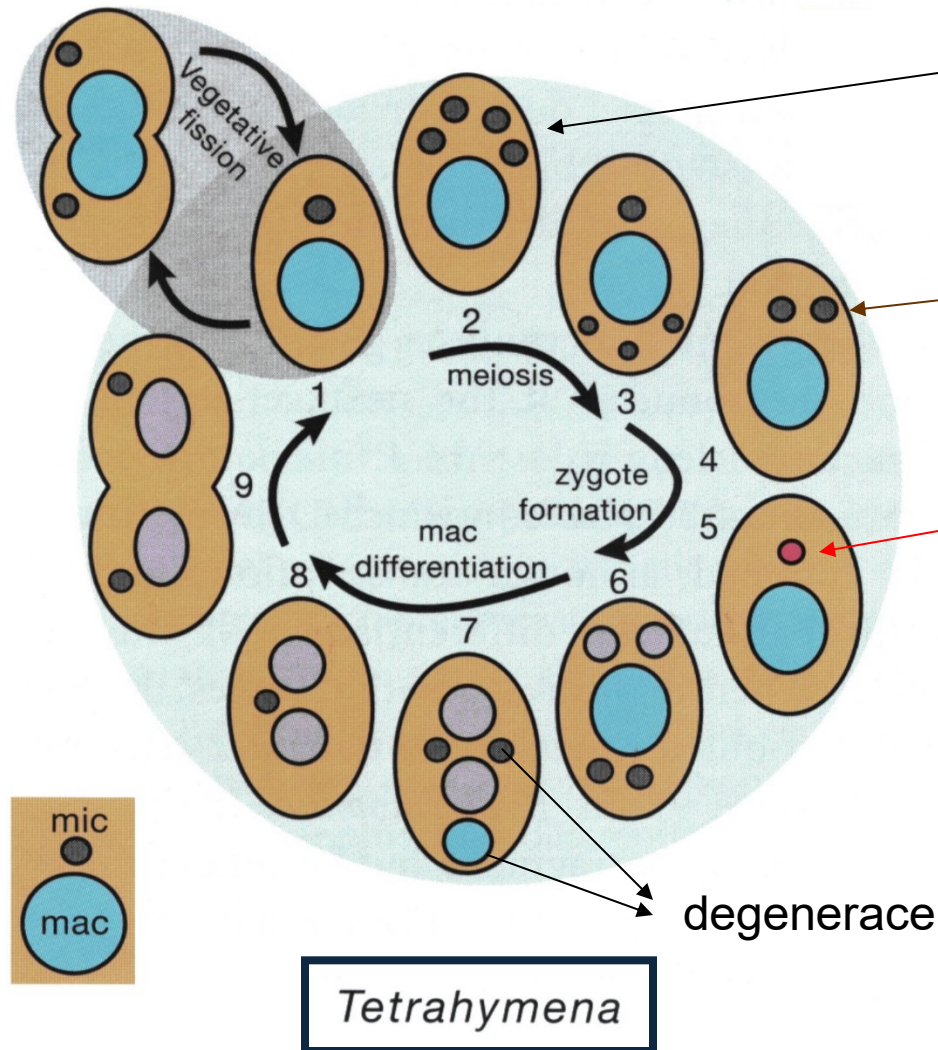
(2-3) **Meioza mikrojadra** končí selekcí jednoho z haploidních produktů jako gametického jádra a degenerací zbývajících.

(4-5) Další dělení vybraného jádra vytvoří **dvě identická haploidní jádra**, v průběhu **konjugace** si dvě buňky jádra vymění a následuje karyogamie za vzniku diploidní **zygoty**.

(6-7) Dvě přídatná postzygotická dělení tvoří nediferencovaná mikro- a makrojádra.

(7-8) Diferenciace makro- a mikrojadér, parentální makrojadro se stává pyknotickým, jedno z nových mikrojadér také degeneruje.

(9) Karyonidální dělení: nová makrojádra jsou distribuována do dceřinných buněk bez dělení, zatímco mikrojadra segregují do potomstva mitózou.



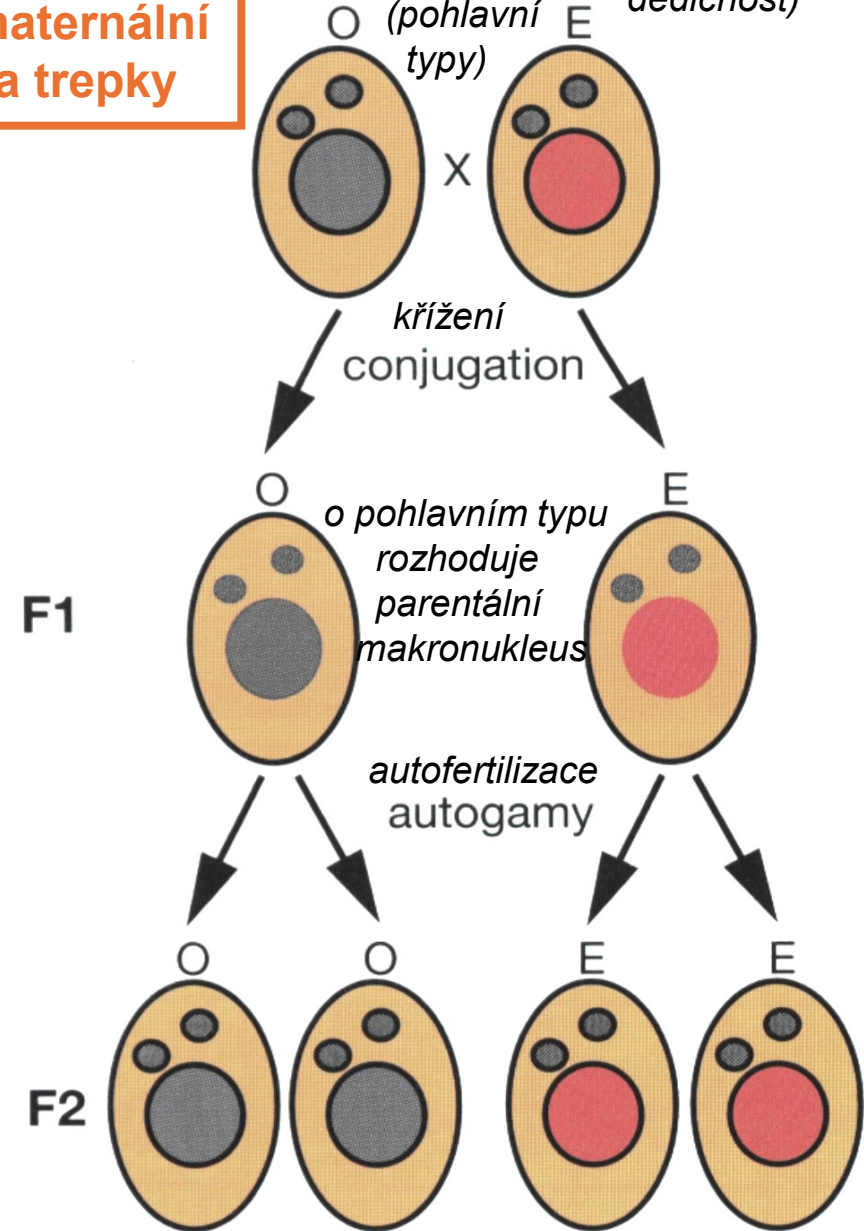
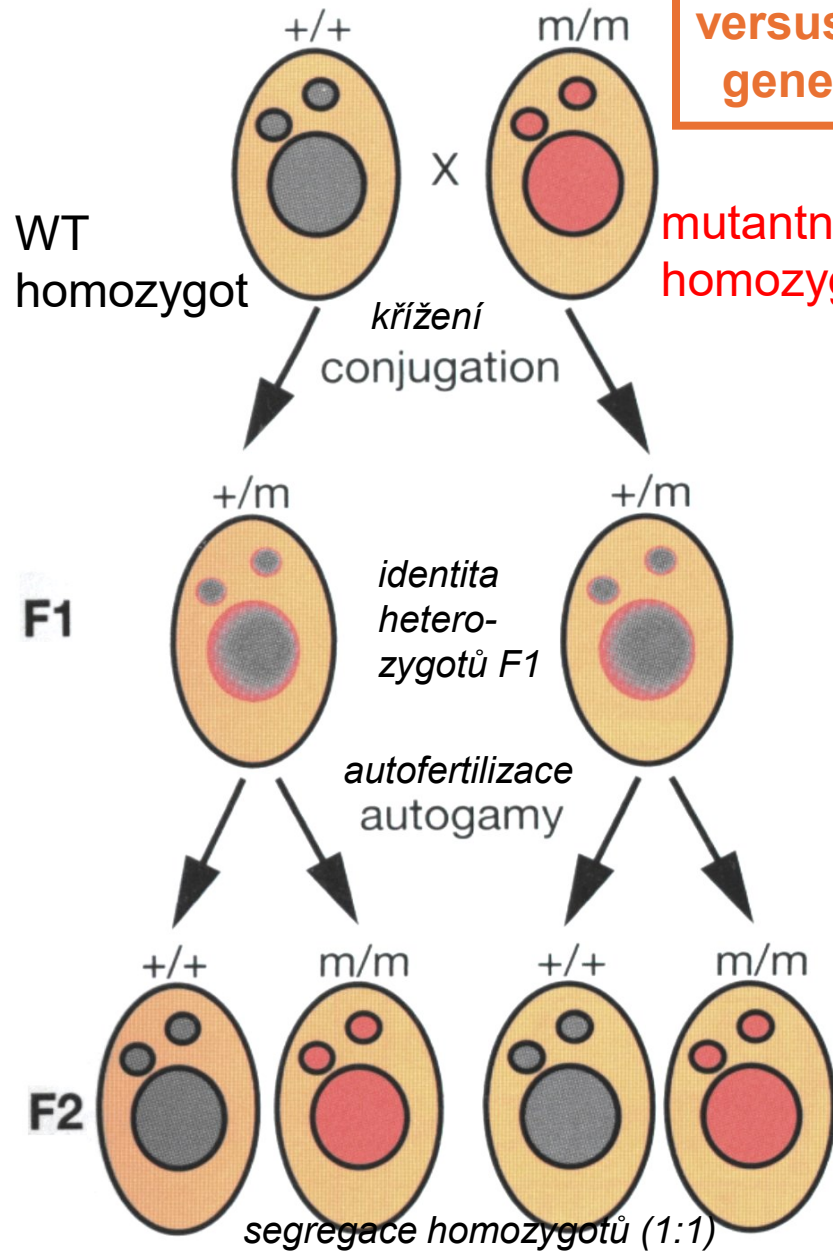
degenerace

Tetrahymena

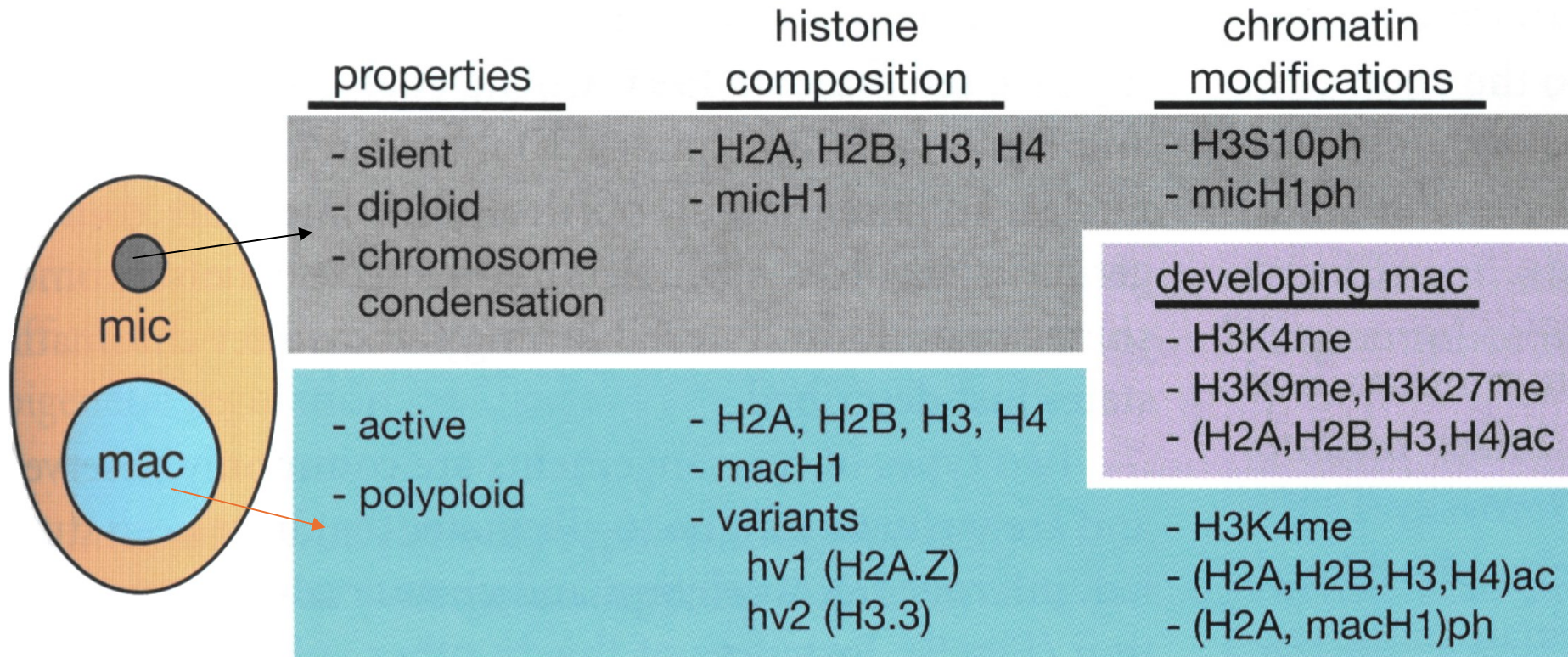
a. Mendelian segregation
of a pair of alleles

b. Maternal inheritance
of mating types (*cytoplazmatická dědičnost*)

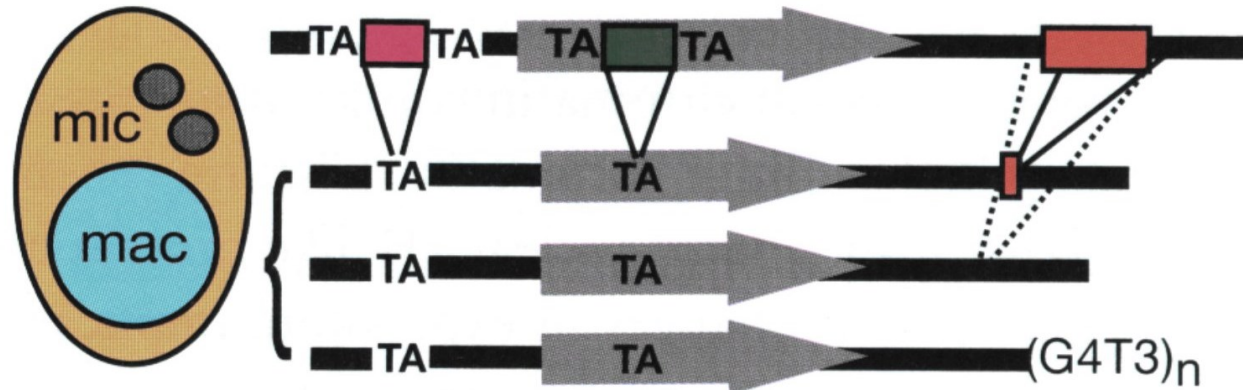
**Mendelovská
versus maternální
genetika trepky**



Odlišná charakteristika histonů makrojádra a mikrojádra u Paramecium

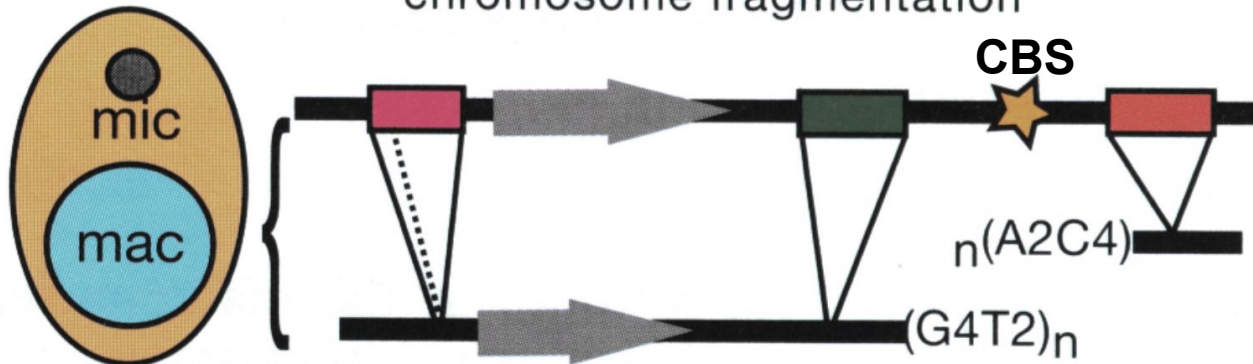


Paramecium: precise and imprecise deletions



- v průběhu vývoje nového makrojádra trepky dochází k přesným delecím 5'-TA-3' vázaných IES (internal eliminated sequences – krátké unikátní úseky DNA v genových a negenových oblastech) plus nepřesné delece – výsledkem je částečná fragmentace genomu ($G4T3$)

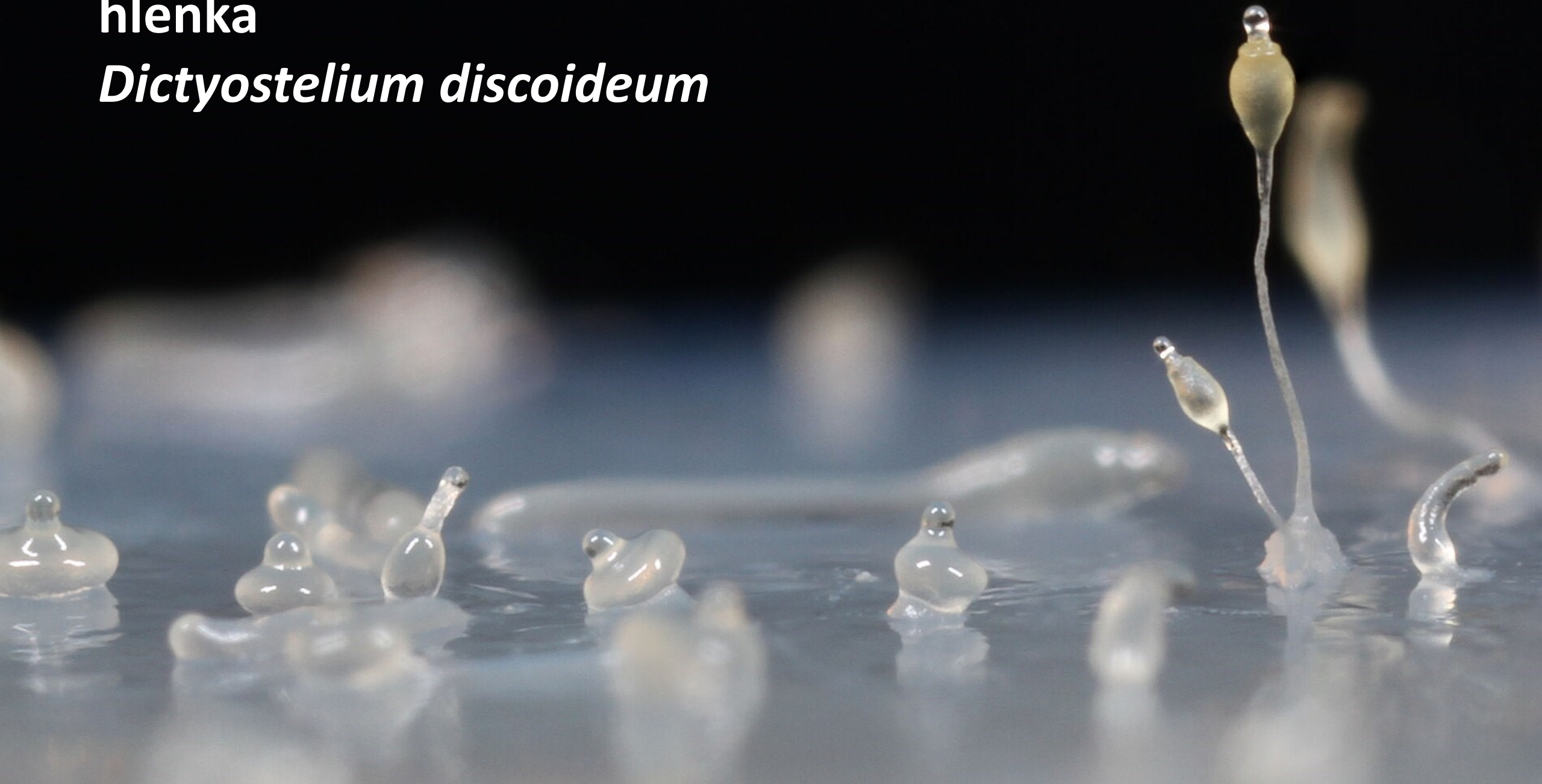
Tetrahymena: imprecise deletions and chromosome fragmentation

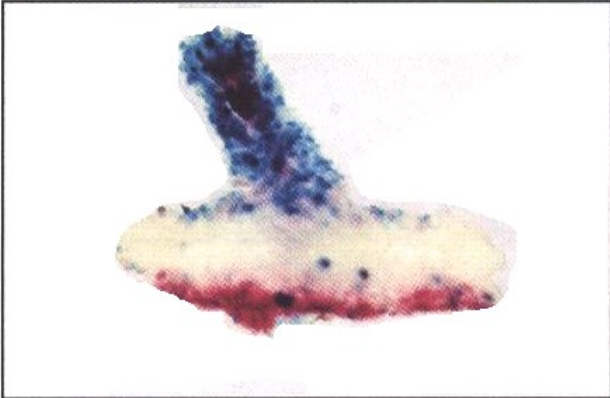
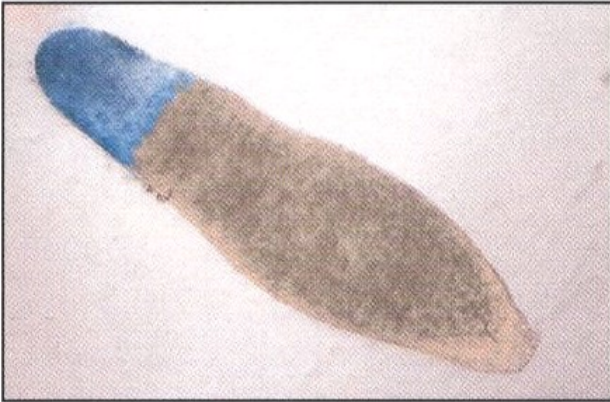


-v průběhu vývoje nového makrojádra hruštičky dochází k nepřesným delecím IES asi v 6 tisících lokusech, fragmentace chromozomů je specifikována konzervativní 15 pb sekvencí = CBS = chromosome breakage sequence)

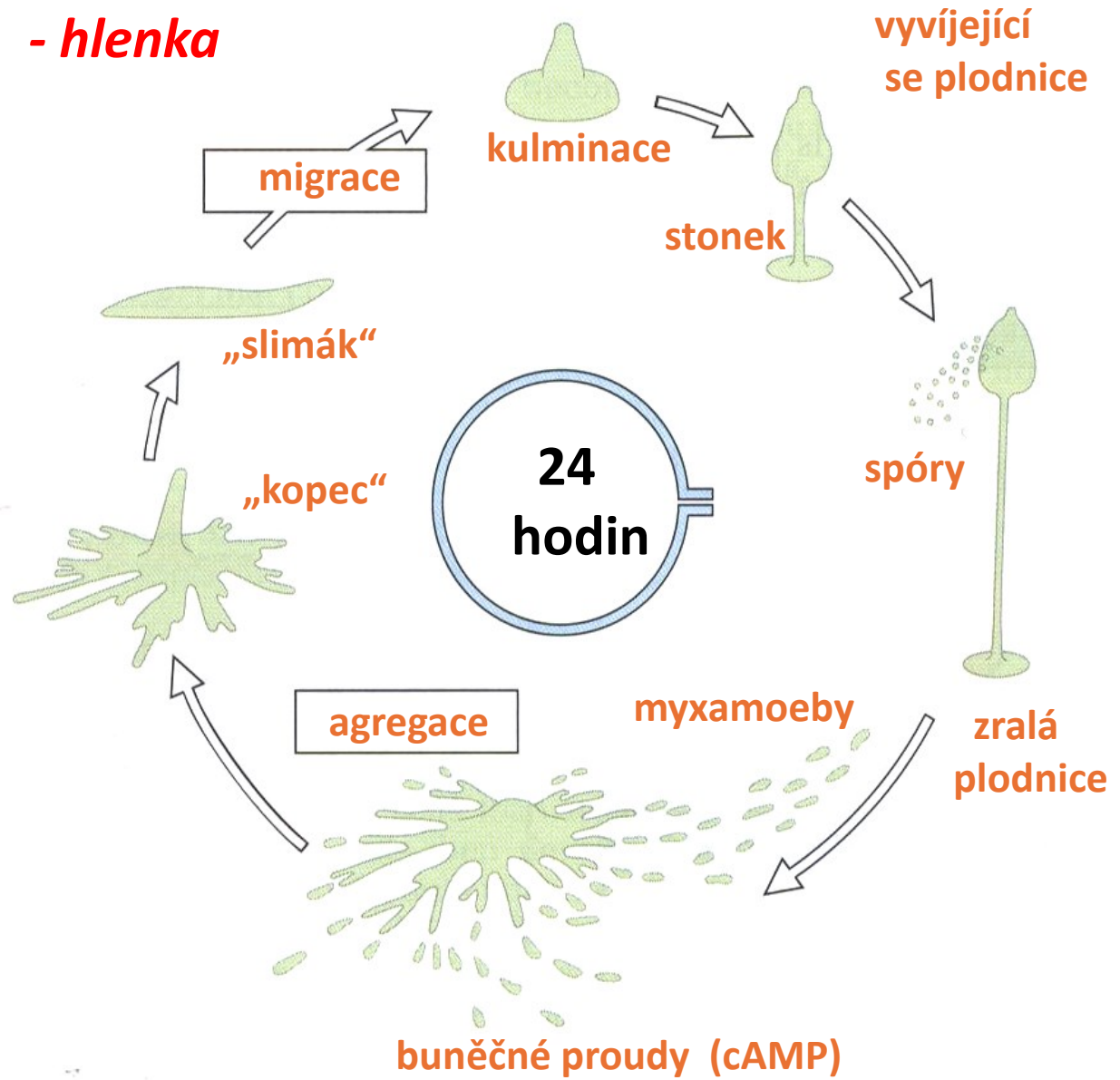
hlenka

Dictyostelium discoideum

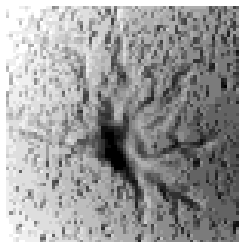
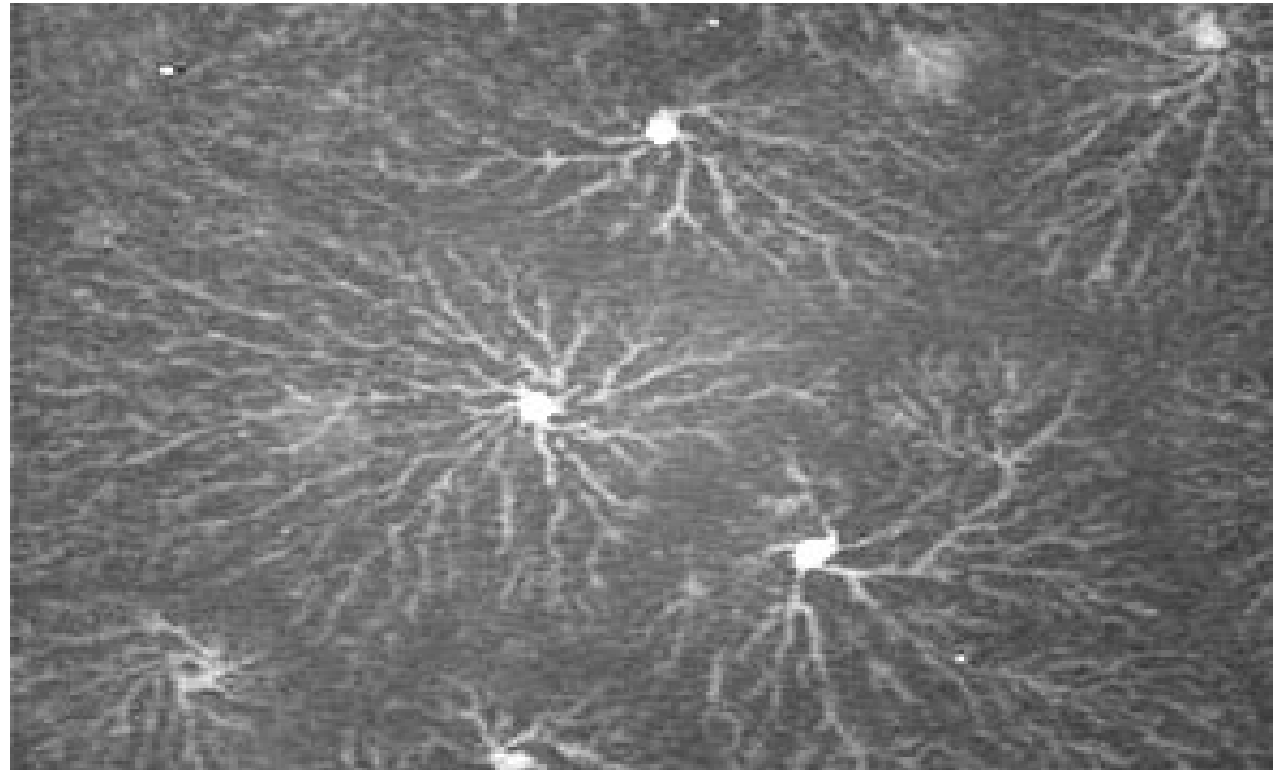




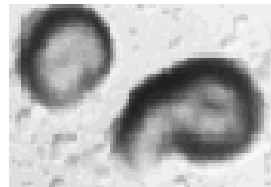
Dictyostelium discoideum - hlenka



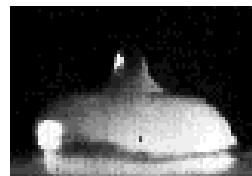
***DICTYOSTELIUM* : přechod od jednobuněčných
k mnohobuněčným formám**



8 hrs



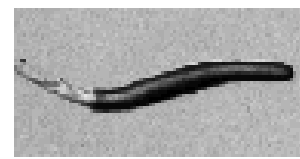
10 hrs



12 hrs



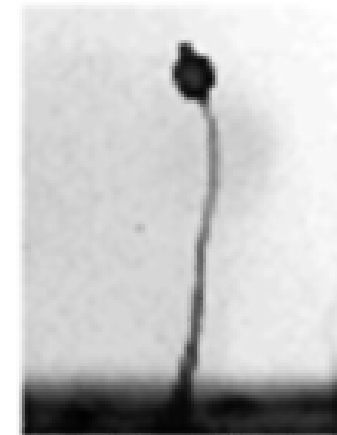
14 hrs



16 hrs



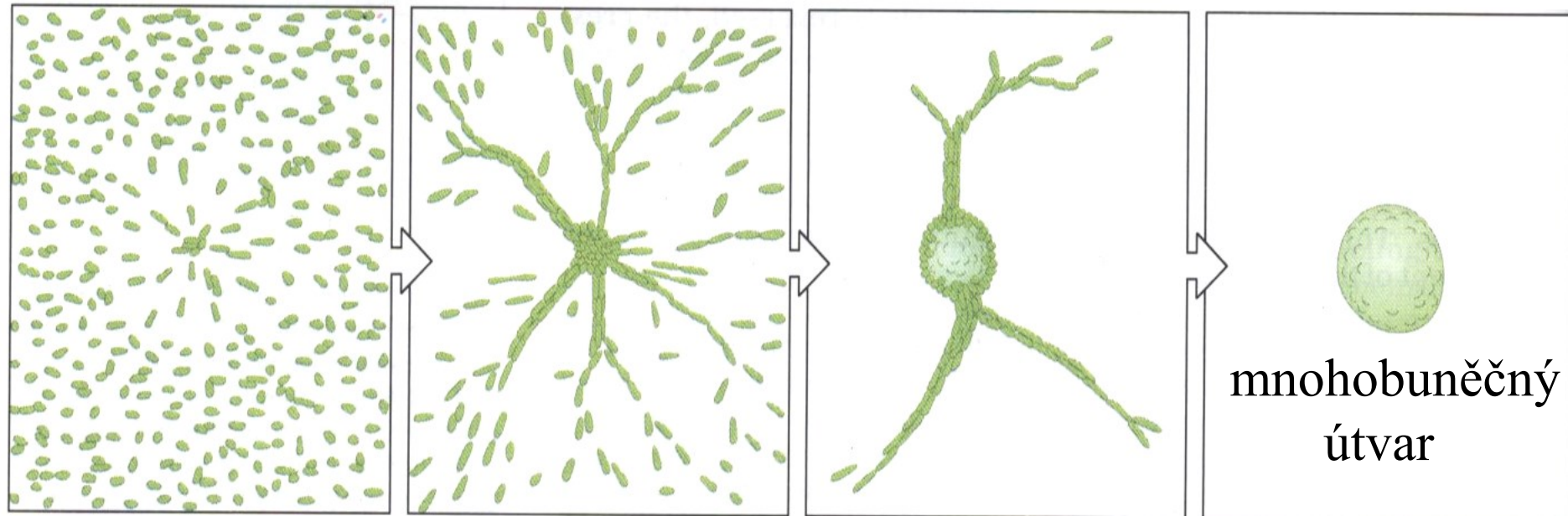
20 hrs



24 hrs

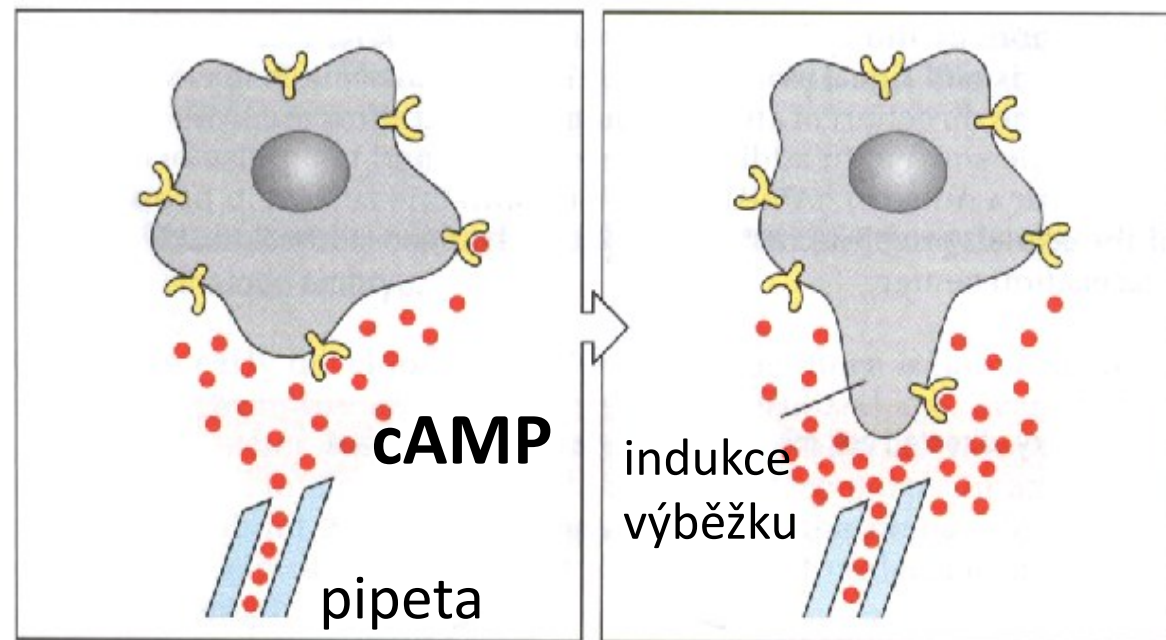
Agregace myxaméb hlenky :

améby „proudí“ směrem k ohnisku,
kde vytvářejí nejdříve kulovitý mnohobuněčný
útvár, který postupně diferencuje v plodnici



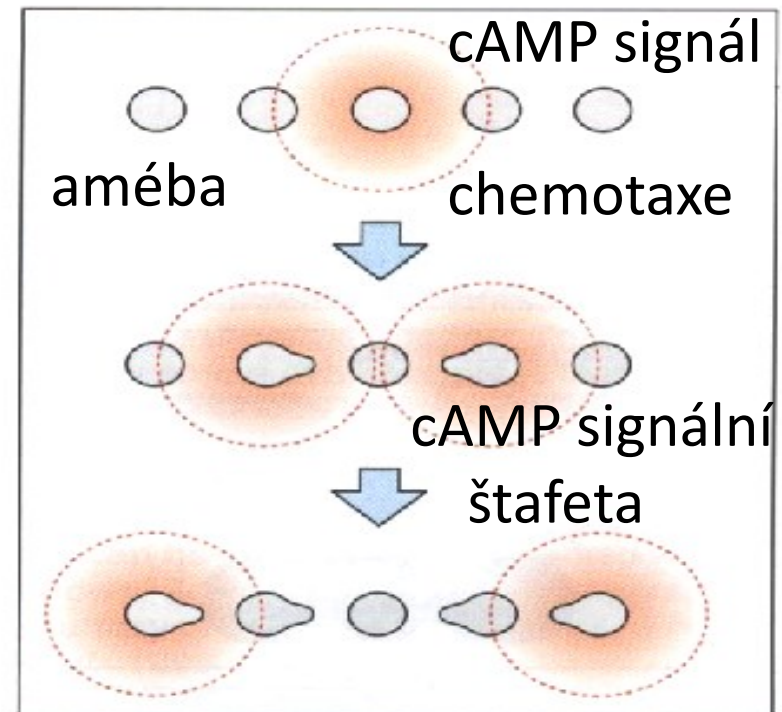
Chemotaktická reakce amébových buněk :

pohyb ke gradientu cyklického AMP, vazba na membránové receptory, tvorba pseudopodií



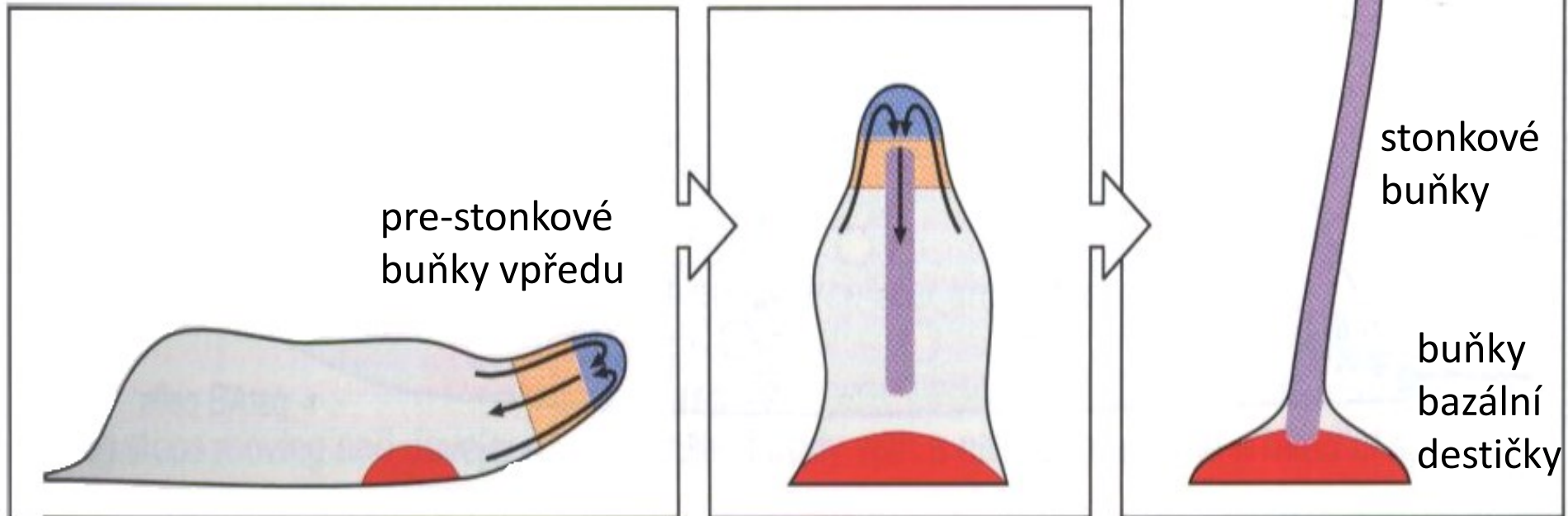
Šíření cAMP signálu a chemotaxe améb :

buňka vysílá puls cAMP, ten indukuje chemotaxi okolních buněk, které poté samy tvoří cAMP signály (střídání pulsů „citlivosti a hluchoty“)

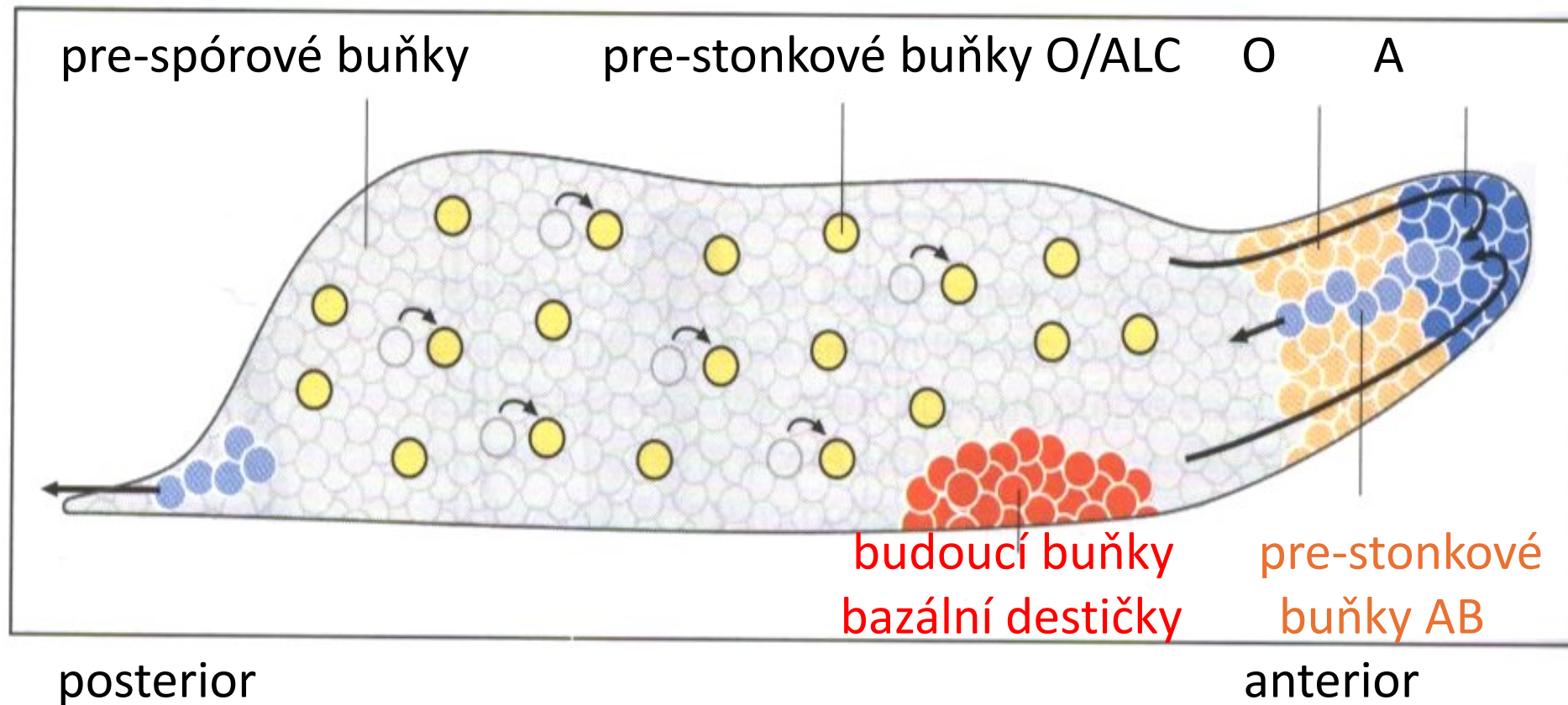


Tvorba plodnice hlenky :

**migrující pre-stonkové buňky
vynášejí pre-spórové buňky k
vrcholu plodnice**

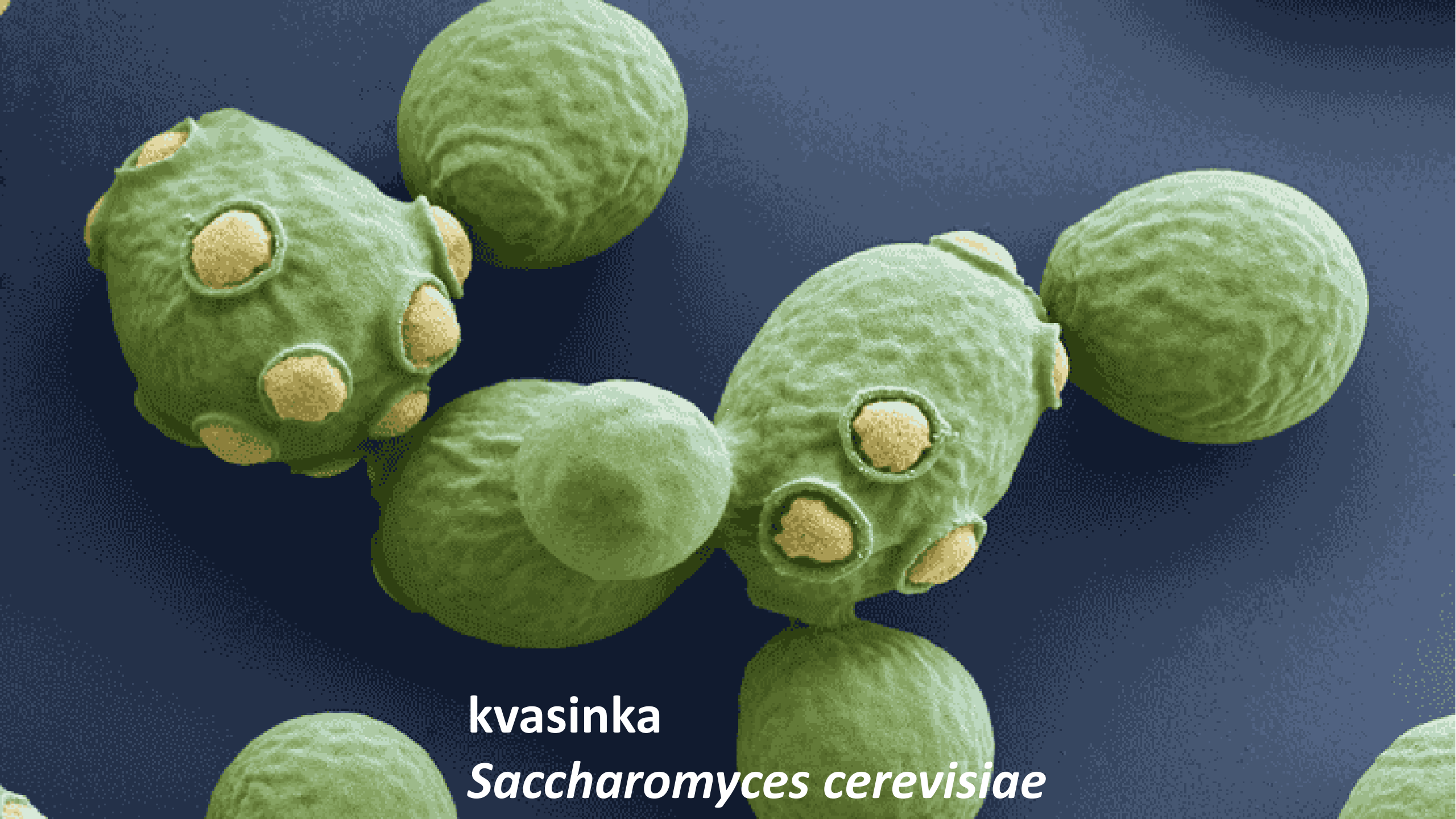


Lokomoční stádium „slimáka“ má specifické uspořádání buněk: pre-stonkové buňky AB se přemísťují dozadu a jsou nahrazovány deriváty předspórových buněk



Charakteristika modelu hlenky :

- jednobuněčný „živočich“ se v průběhu života stává mnohobuněčným
- vznik sociální komunity jako reakce na vnější prostředí
- studium periodické emise signálů, chemotaxe, tvorby tvarů
- „štafetový“ či „kurýrní“ systém přenosu cAMP signálu
- diferenciací améb v odlišné typy buněk :
 - hypotézy poziční informace či rozřídění buněk
- ablace určitých buněk slimáka způsobí změnu původního vývojového určení buněk
- buňky se stávají předurčenými ke tvorbě stonku při vyšší koncentraci cAMP a diferenčního indukčního faktoru (DIF, chlorovaný aromat)
- dalším morfogenem je amoniak
- hlenky žijí obvykle jen vegetativním životem
- při pohlavním množení se vyskytuje konjugace i kanibalismus

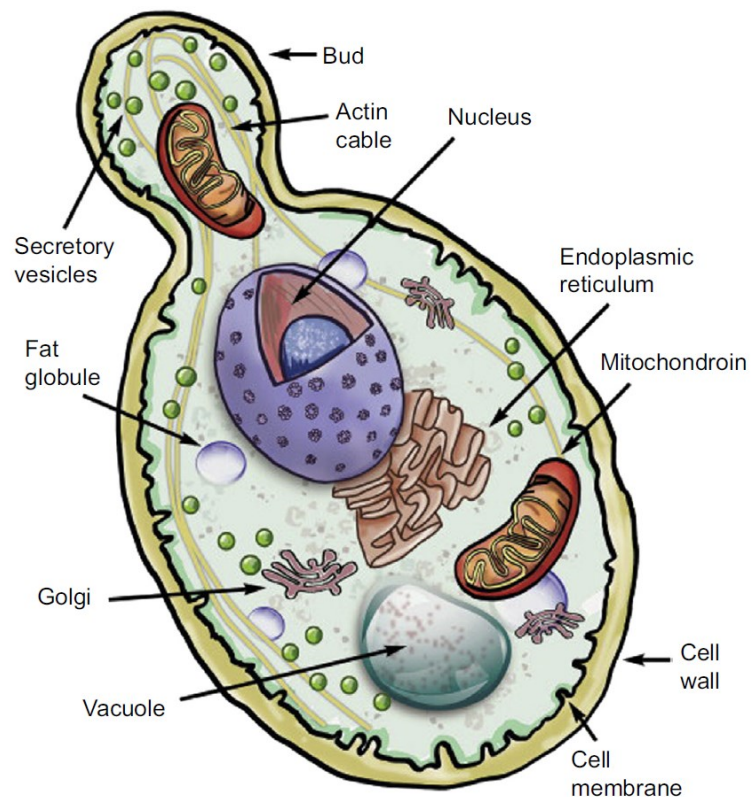
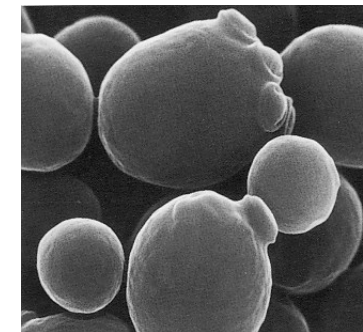


kvasinka

Saccharomyces cerevisiae

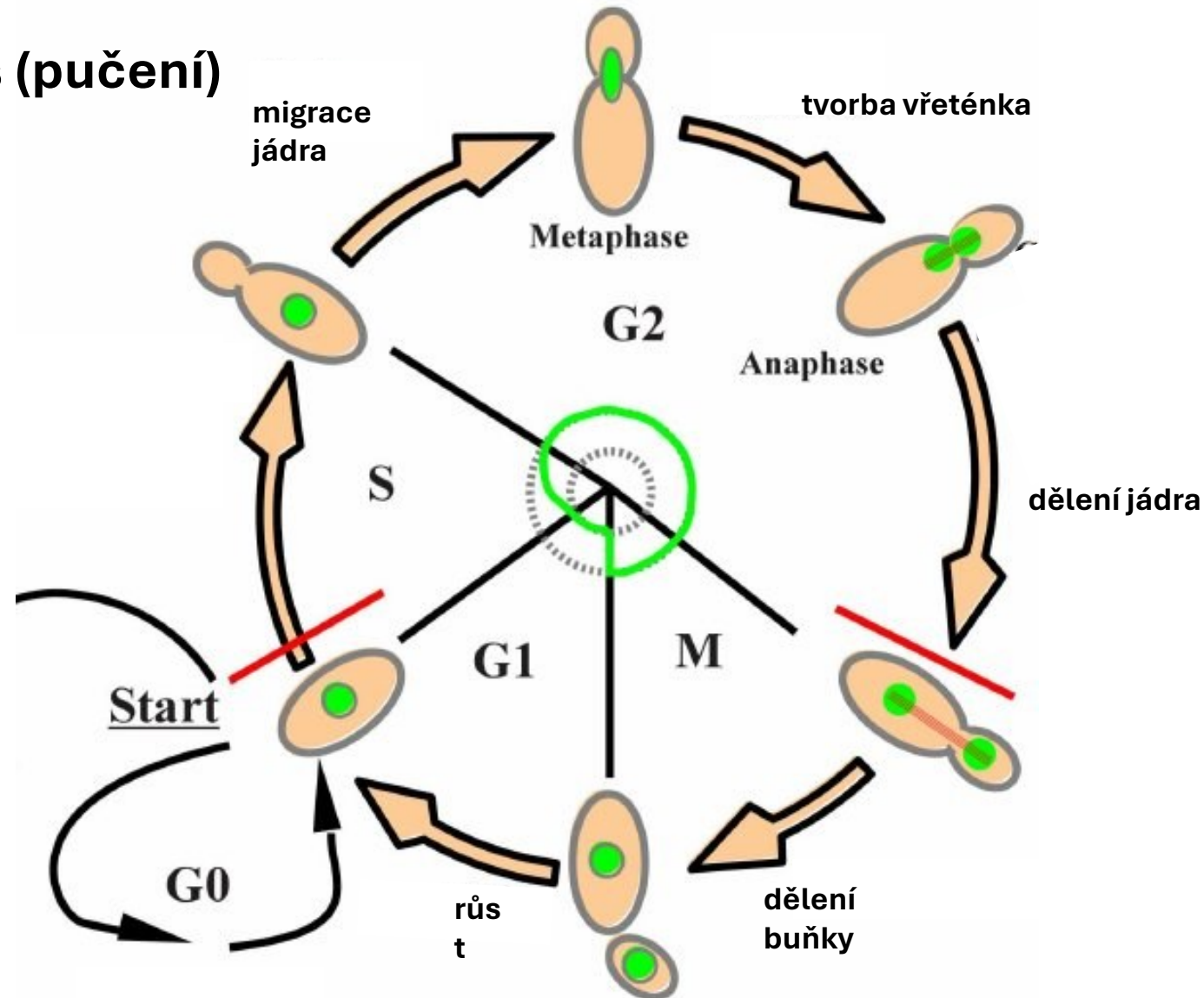
Saccharomyces – kvasinka pivní

- pravděpodobně první domestikovaný organismus vůbec (neolit)
- jednobuněčný mikroorganismus – buňky oválné až kulovité (5-10 μ m)
- pučení – nepohlavní způsob rozmnožování



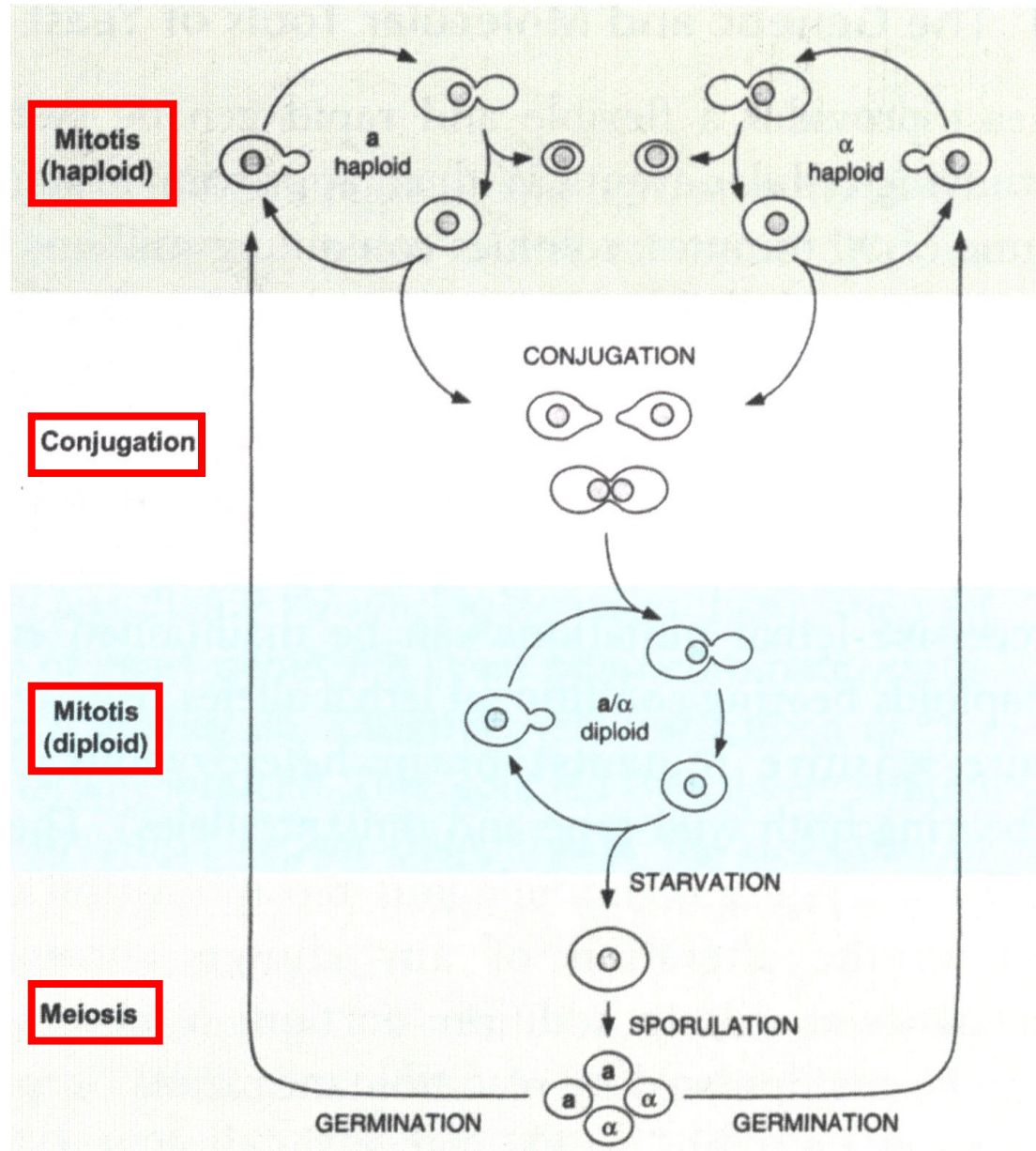
Saccharomyces – nepohlavní rozmnožování

- buněčný cyklus (pučení)



po rozdělení vzniká jizva, staří buňky je dáno počtem jizev (max 10-30)

ŽIVOTNÍ CYKLUS KVASINKY SACCHAROMYCES



Kvasinky se dělí mitotickým dělením jak v haploidním, tak i v diploidním stavu.

Křížení (mating) se odehrává spontánně v blízkosti haploidních buněk odlišného pohlavního typu.

Existují dva pohlavní typy – a, α, vytváření odlišné feromony a receptory.

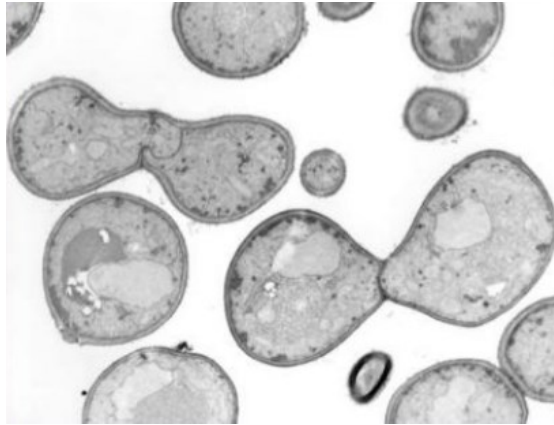
Sekrece feromonu zastavuje buněčný cyklus opačného sexu v G1 a dochází k indukci křížení.

Diploidní stav potlačuje proces matingu.

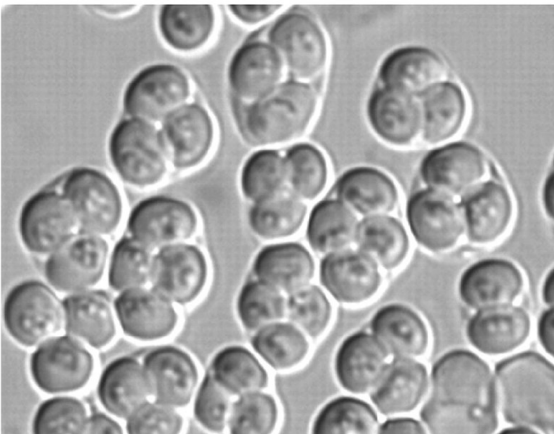
Meioza a sporulace jsou indukovány hladověním, jen v diploidním stavu.

Přepínání konjugačních typů u kvasinek

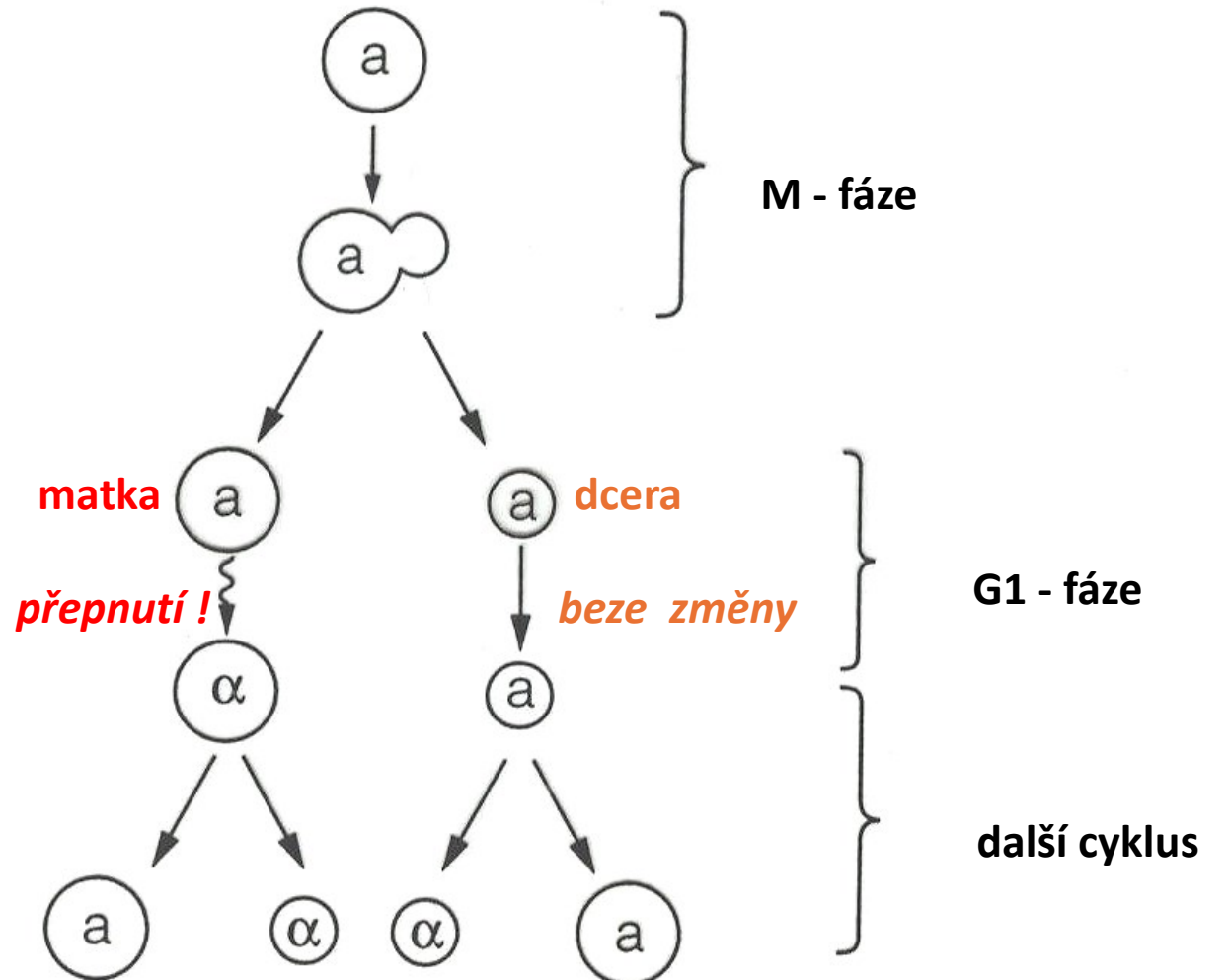
Saccharomyces cerevisiae (MATing type switching)



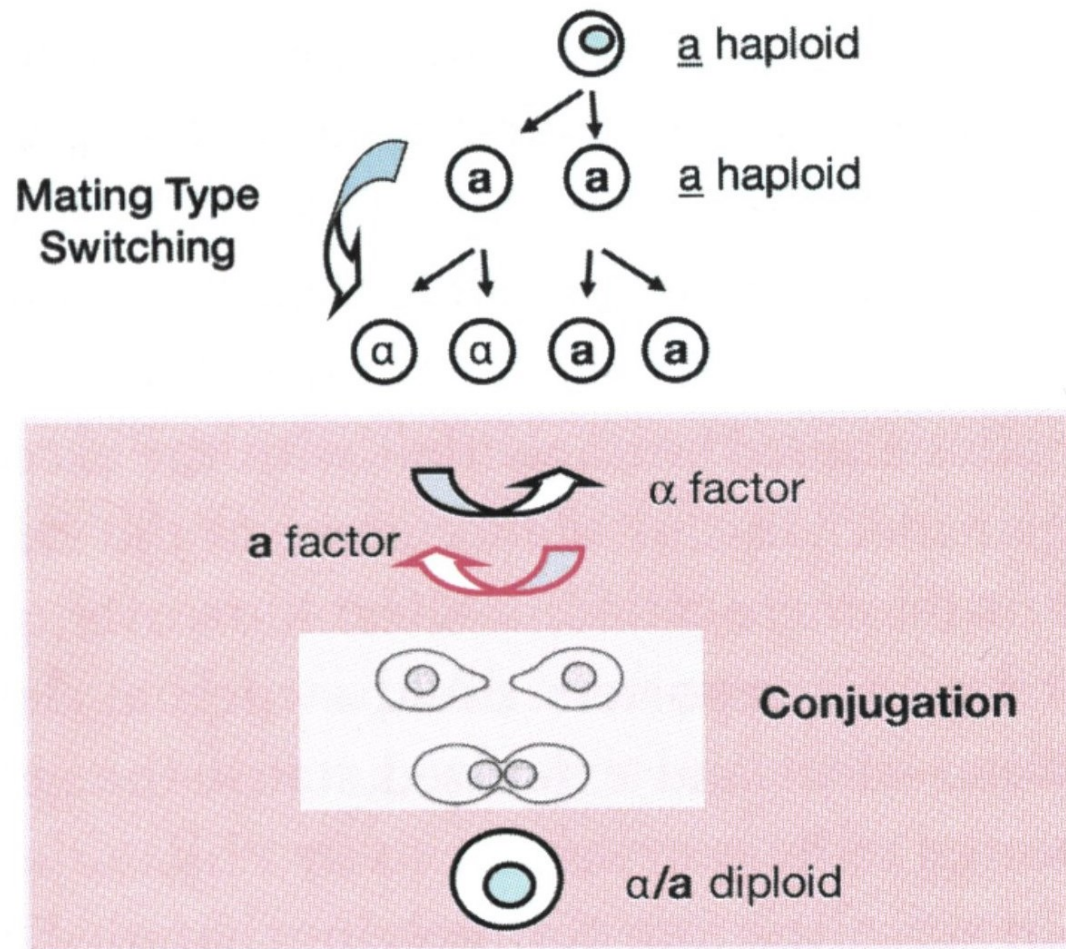
konjugace



sporulace



POHLAVNÍ TYPY KVASINKY SACCHAROMYCES



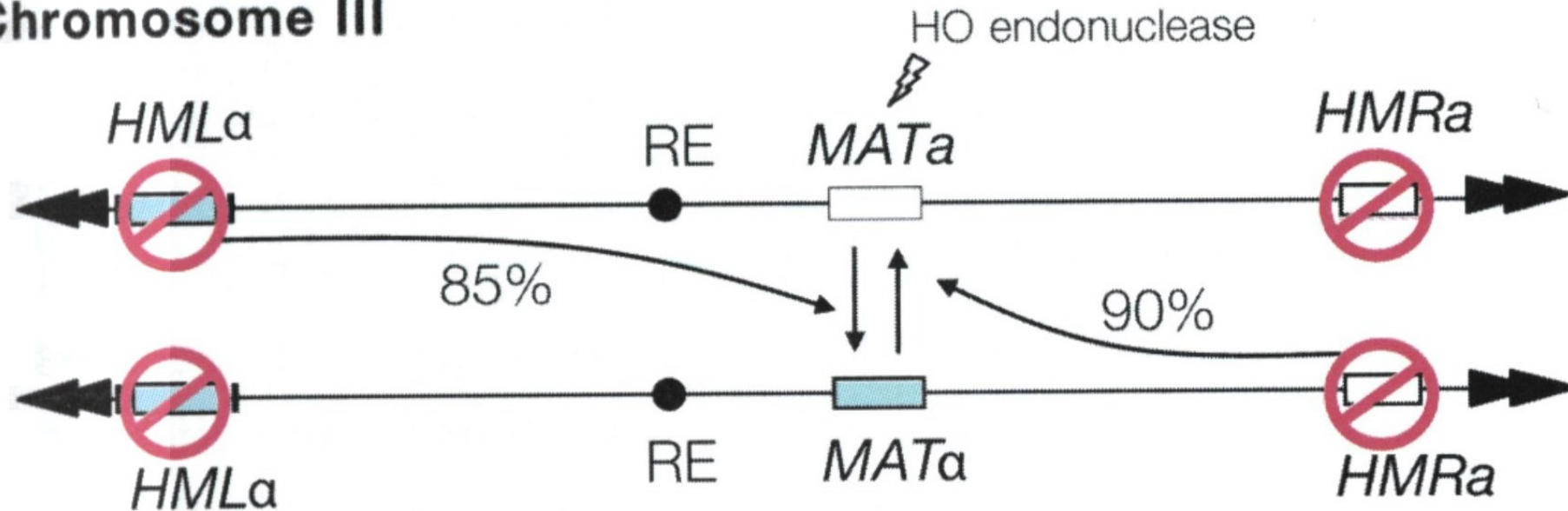
V přírodních podmínkách jsou kvasinky schopny přepínat pohlavní typ po každém buněčném cyklu.

Typ změny je zahájen endonukleázovou aktivitou (HO), která indukuje site-specific ds-break v lokusu *MAT*.

Mechanismem genové konverze je pak transponována informace o opačném mating-typu z konstitutivně umlčeného donorového lokusu (*HMLa* nebo *HMRa*) do aktivního lokusu *MAT*.

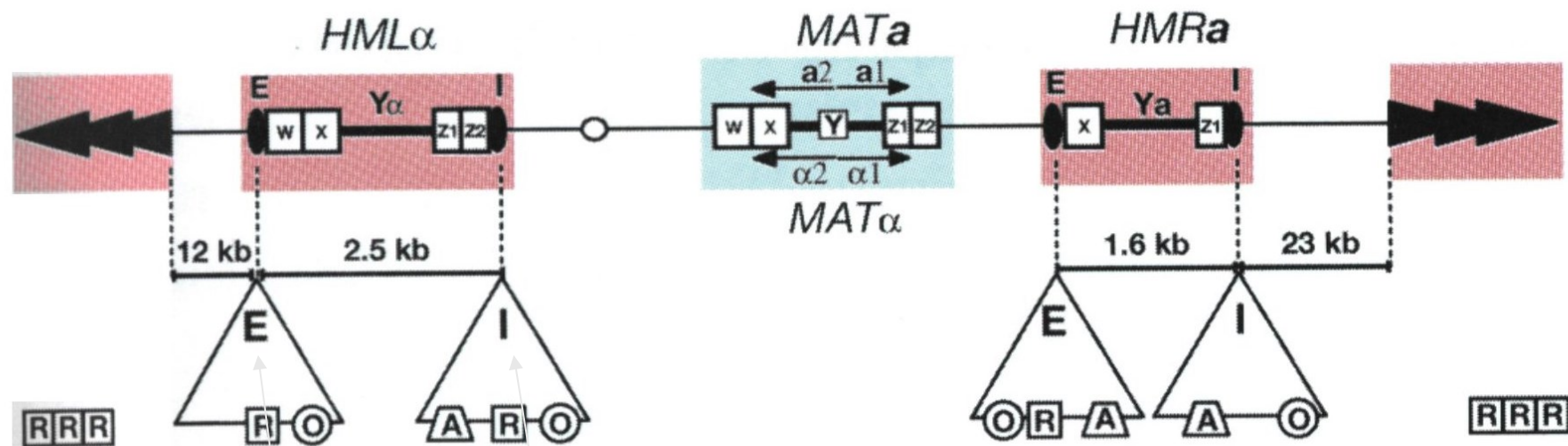
POZICE UMLČENÝCH A EXPRIMOVANÝCH MATING-TYPŮ NA CHR. III

Chromosome III



- Aktivní lokus MAT je schopen přepínat genovou konverzí jednou za buněčný cyklus prostřednictvím ds-zlomu indukovaném HO endonukleázou.
- Procenta ukazují frekvenci, se kterou nastává genová konverze, která nahrazuje MAT lokus opačným typem.
- Směr přepnutí je řízen zesilovačem rekombinace (RE).
- Pouze HM, která je kopírována a integrována do aktivního MAT lokusu, je schopna transkripce.

Transcriptionally silent domains and silencer elements



R = Rap1 binding site A = Abf1 binding site O = ORC consensus ■ silenced chromatin region

- Represe umlčených mating-typů HMRa a HMLa je zprostředkována dvěma umlčovacími DNA elementy, které se nacházejí na okrajích umlčených genů. Tyto silencers se nazývají E (essential) a I (important) a poskytují vazebná místa pro umlčovací proteiny Rap1 (R), Abf1 (A) a ORC (O).
- Telomerický heterochromatin je umlčován nezávisle na lokusech HM (i když jsou umístěny subtelomericky), iniciován u telomer prostřednictvím mnoha vazebných míst pro protein Rap1 (R).

Silent Information Regulatory **PROTEINS (SIR1, SIR2, SIR3 a SIR4)**

- Zajišťují represi umlčených HM lokusů, mutace sir2, sir3 a sir4, mutace vedou ke ztrátě konjugace (současná exprese a, α) a sterilitě
- Mutace sir1 způsobuje, že pouze frakce MATa buněk není schopna vzhledem ke ztrátě HM represe konjugovat: tyto alternativní stavy (mating a non-mating) jsou při buněčných děleních dědičné – příklad epigeneticky řízené represe
- Proteiny SIR1, 3 a 4 jsou přítomny jen u *Saccharomyces* (kvasinek)
- **SIR2 patří do rodiny NAD (nikotinamid) - dependentních histon deacetyláz, vysoce konzervativních umlčovacích proteinů od bakterií až ke člověku**

CHARAKTERISTIKA ROZMNOŽOVÁNÍ U *SACCHAROMYCES*

- množení kvasinek pučením haploidních či diploidních buněk
- haploidní buňky mají konjugační typ a nebo α (alely $MATa$ či $MAT\alpha$ lokusu MAT), tyto fúzí za tvorby diploidních buněk
- alternativní alely MAT kódují odlišné transkripční regulátory, které aktivují expresi konjugačně-specifických genů
- haploidní buňky přepínají konjugační typ každou generaci (genová konverze mezi aktivním lokusem MAT a jedním nebo dvěma lokusy na stejném chromozomu
- buněčné dělení haploida dává vznik jedné buňce stejného typu a druhé buňce (mateřské) druhého typu (analogie s kmenovými buňkami živočichů)
- přepínání konjugačních typů zajišťuje rovnováhu v populaci, zahrnuje tvorbu nových transkripčních faktorů s následnou změnou fenotypu (jednoduchý model diferenciacce)
- MAT -kódující transkripční faktory obsahují homeodoménu (analogie se živočichy a rostlinami)
- lokusy $HML\alpha$ a $HMRa$ jsou inaktivní, protože jsou součástí reprimovaného chromatinu (analogie s epigenetickými procesy u živočichů a rostlin)

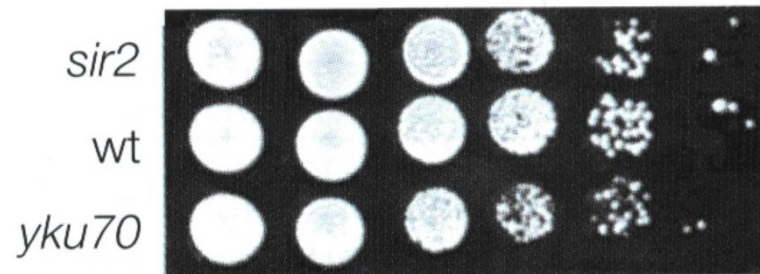
TELOMEROVÝ POZIČNÍ EFEKT U *SACCHAROMYCES*

TPE of *URA3* expression in *S.cerevisiae*

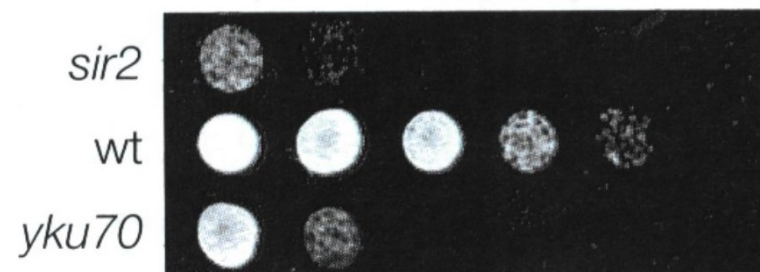


Chr VIII :: *URA3*-Tel

No. of cells: 10^6 10^5 10^4 10^3 10^2 10



YPD
= normální
médium



+ 5-FOA
= potenciálně
toxický substrát

Ura3 protein konvertuje 5-FOA (=fluorooroditová kyselina) na 5-FU (fluorouracil), inhibitor DNA syntézy vedoucí ke smrti.

Integrace genu *URA3* do heterochromatinu vede k represi genu *URA3* v některých buňkách kolonií.

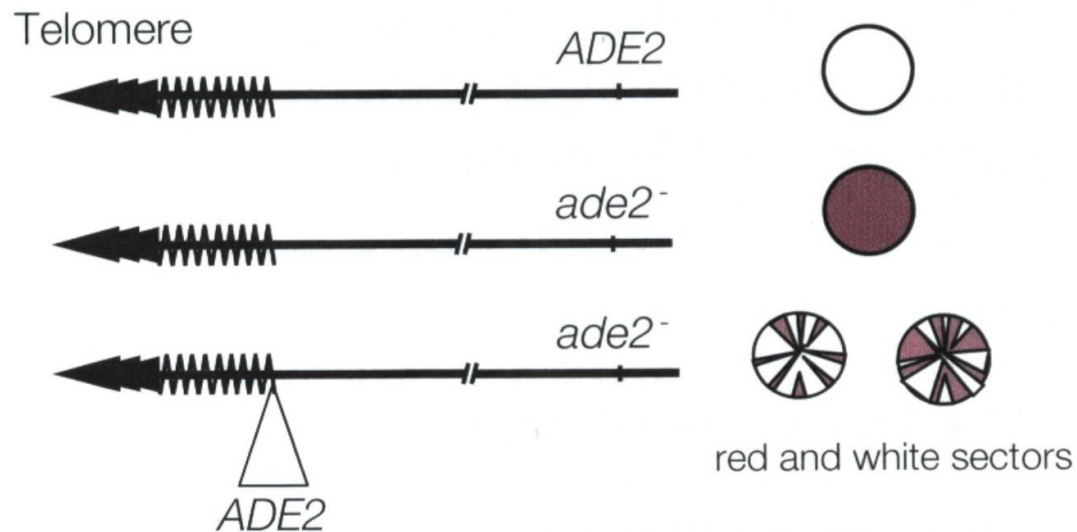
Postupné ředění buněk umožňuje kvantifikaci represe.

Mutanty *sir2* a *yku70* netvoří telomerický heterochromatin, tedy konstitutivně exprimují gen *URA3* a za přítomnosti 5-FOA umírají.

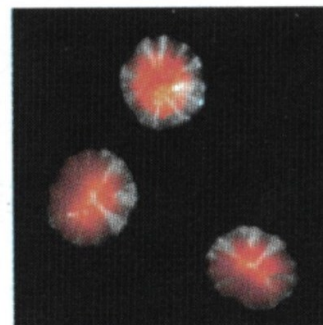
TELOMEROVÝ POZIČNÍ EFEKT U SACCHAROMYCES

reportérový gen *ADE2* – tvoří bílé kolonie, zatímco mutant *ade2* vytváří červené (díky akumulaci červeného intermediátu v biosyntéze adeninu)

TPE of *ADE2* expression in *S.cerevisiae*



ade2⁻; ADE2-TelVR
variegated
repression

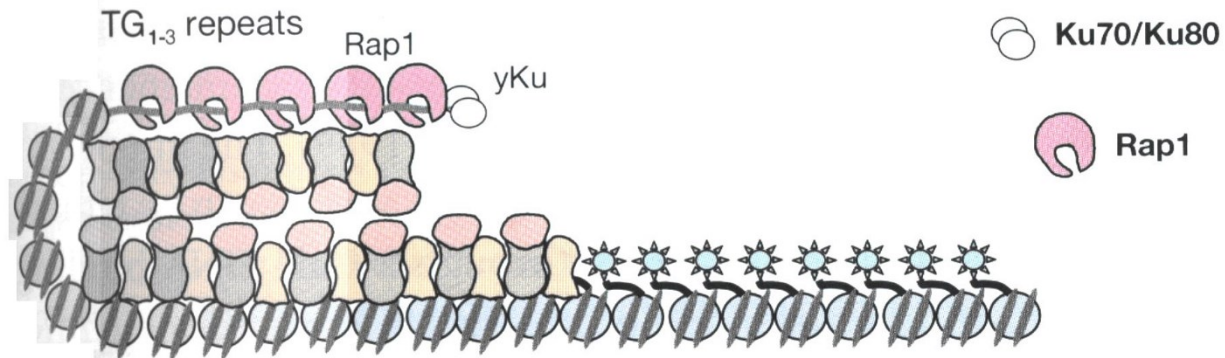


- integrace genu *ADE2* do blízkosti telomery může vést k epigenetickému umlčování
- epigenetická povaha *ADE2* represe je viditelná uvnitř kolonií jako barevné sektory
- stav aktivity/umlčení je monitorován tímto barevným testem a ukazuje míru lability/dědičnosti represe
- jev více než podobný pozičnímu efektu u drosophily (oko)

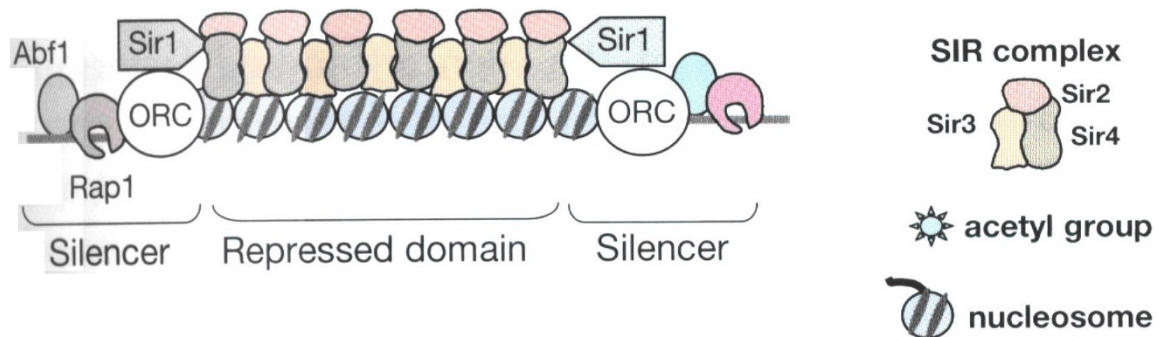
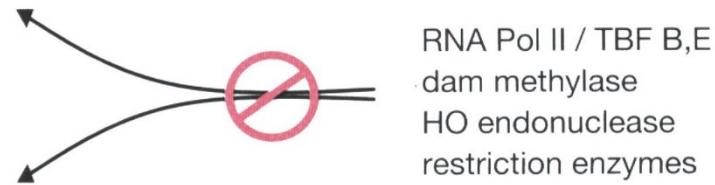
MODELY KVASINKOVÉHO HETEROCHROMATINU

Oba typy umlčovacích mechanismů využívají SIR komplexy (Rap1, Sir2, Sir3 a Sir4): telomery navíc využívají proteiny Ku, HM lokus faktory ORC, Abf1 a Sir1

Telomeric heterochromatin



-Telomerický heterochromatin se ohýbá a tvoří čepičku, která brání telomeru před degradací a která kondenzuje a umlčuje přilehlé geny.



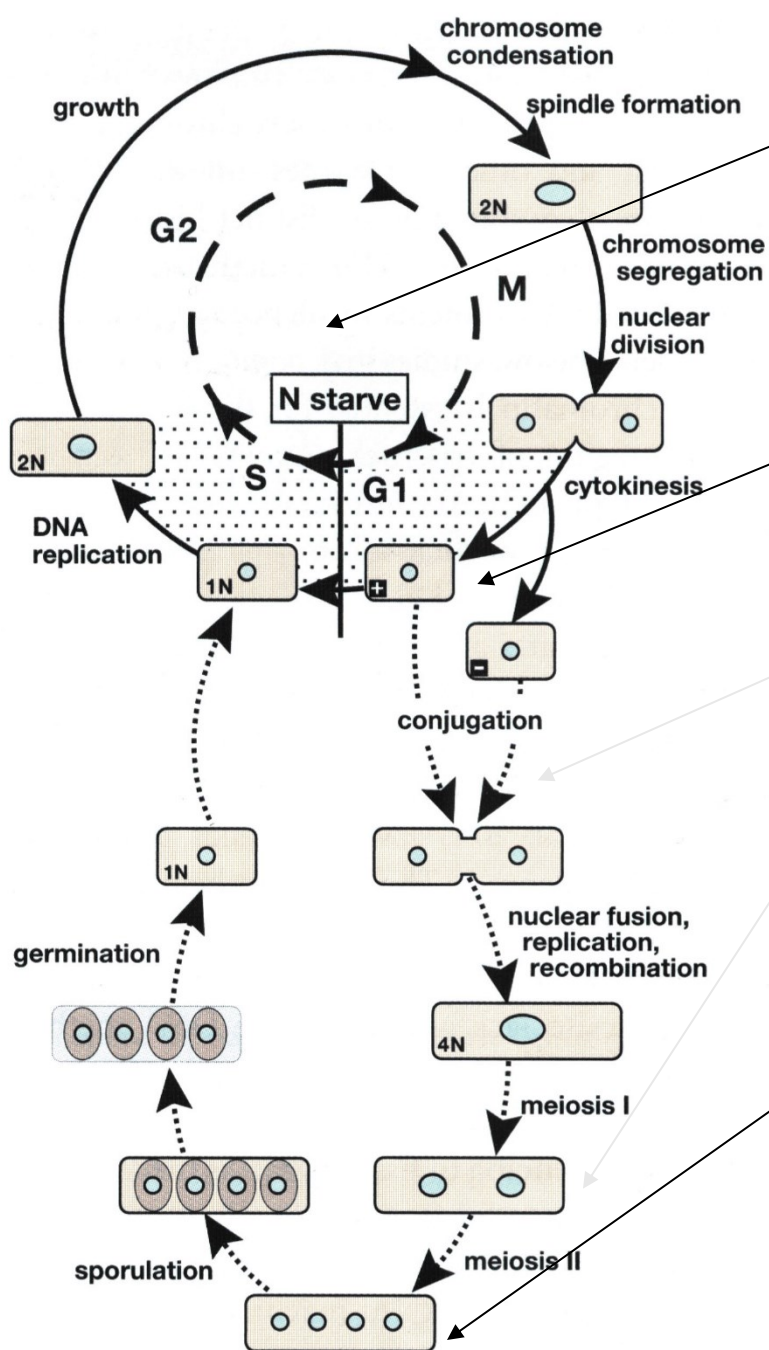
- HM heterochromatinová doména mezi umlčovacími elementy sestává z komprimovaných nukleosomů

Jak telomerické, tak HM oblasti jsou nedostupné pro transkripci i degradující enzymy.

HM heterochromatin

A scanning electron micrograph (SEM) showing a dense population of Schizosaccharomyces pombe cells. The cells are rod-shaped and appear to be in various stages of growth and division. The image is rendered in a blue and purple color palette, highlighting the texture and structure of the yeast cells. The text "Kvasinky Schizosaccharomyces pombe" is overlaid in the center of the image.

Kvasinky *Schizosaccharomyces pombe*



Life Cycle of the Fission Yeast, *S. pombe*

Primárně haploidní jednobuněčný organismus.

Buněčný cyklus trvá 2 hodiny, má krátkou G1 a dlouhou G2 fázi, hladovění vyvolá synchronizaci v G1/S, G2 nebo metafázi.

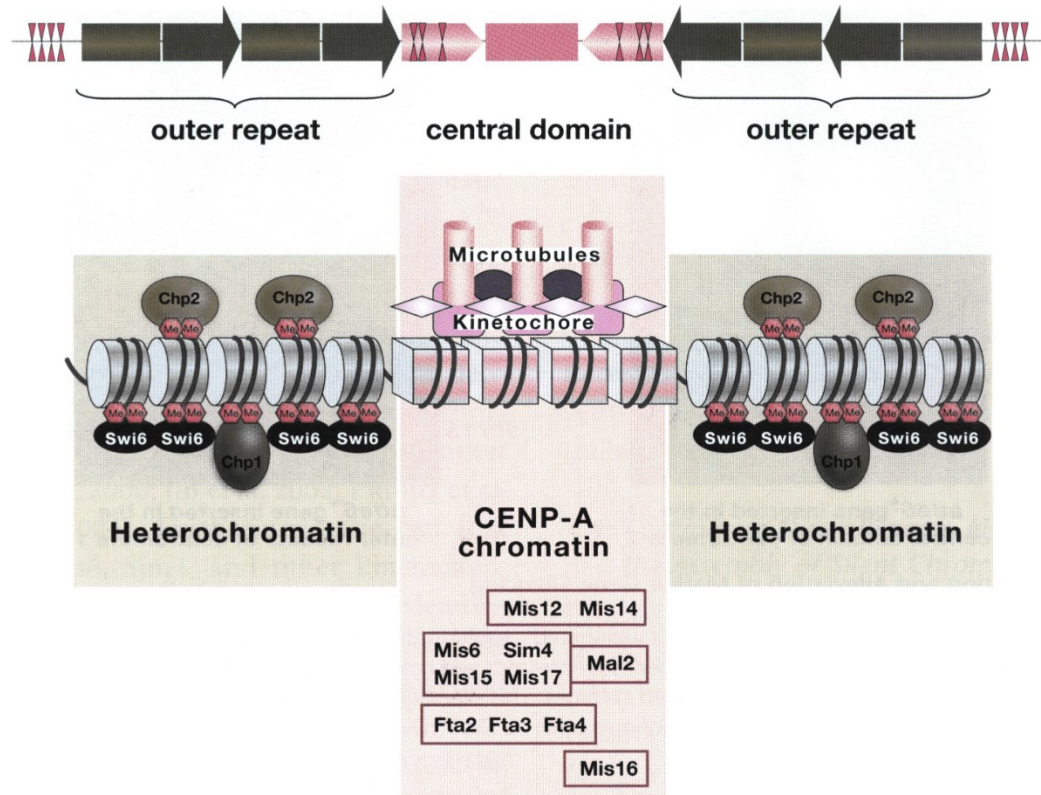
Stejně jako *S. cerevisiae* může přepínat pohlavní (haploidní) typy, plus (+) minus (-), řízeno epigeneticky umlčenými kazetami *mat2-P(+)* a *mat3-M(-)*, informace pro +/- spočívá v aktivním lokusu *mat1*.

Při N-hladovění dochází ke konjugaci +/- (karyogamie), vzniká diploidní zygota, replikací dojde k tetraploidizaci, potom párování a rekombinace homologních chromozomů, meioza I a II.

Vznikají 4 separovaná haploidní jádra-spóry ve vřecku, jejich vyklíčení vede k nastartování vegetativního růstu a mitotického dělení.

Byly zkonstruovány laboratorní kmeny, které mají stabilní pohlavní typ (+ nebo -), případně jsou diploidní.

Model heterochromatinizace centromery u *S. pombe*



Chromatinové umlčování je odlišné od *S. cerevisiae* (SIR proteiny):

u *S. pombe* je to kombinace jiné modifikace histonů (zejména H3K9 metylace) a RNAi.

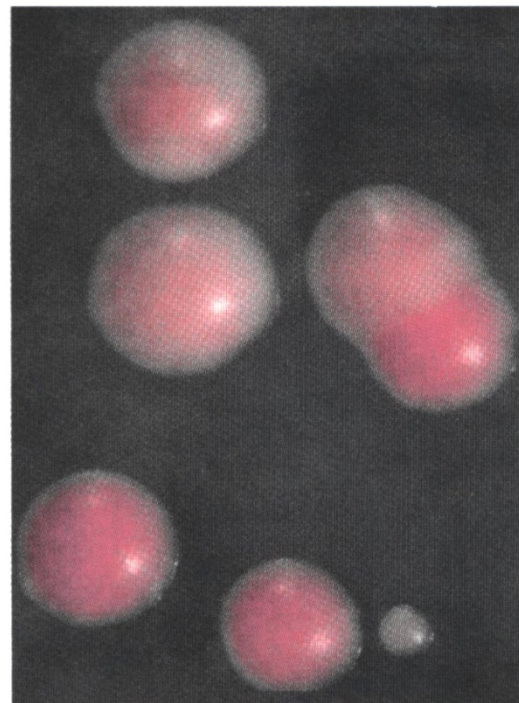
Na rozdíl od *N. crassa* a vyšších eukaryot nejsou metylace cytosinu.

Stejně jako u vyšších eukaryot se umlčují i centromery (a u nich umístěné geny).

VARIEGACE CENTROMERICKY LOKALIZOVANÉHO MARKEROVÉHO GENU *ade6⁺*
u *Schizosaccharomyces pombe*

variabilní
exprese
ade6⁺,

buňky
s funkčním
genem
jsou bílé



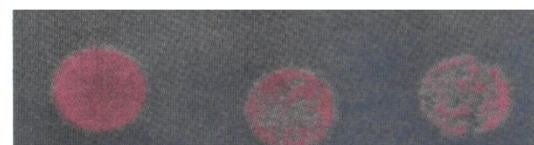
ade6⁺ gene inserted in the
central domain of centromere 1

wt ade6⁺



kontrola v
jiné lokaci

wt



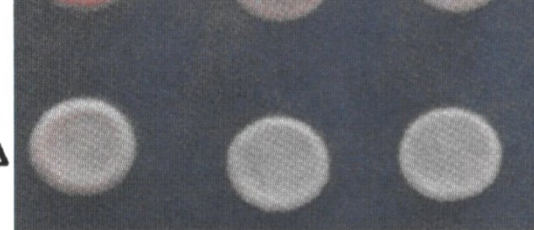
rozsáhlé
umlčování

swi6Δ



mutace v
metylacii
H3K9

dcr1Δ



mutace
diceru
(RNAi)

ade6⁺ gene inserted in the
outer repeats of centromere 1

reportérový gen *ade6⁺* – tvoří bílé kolonie, zatímco mutant či umlčený gen tvoří červené kolonie či sektory (díky akumulaci červeného intermediátu v biosyntéze adeninu)



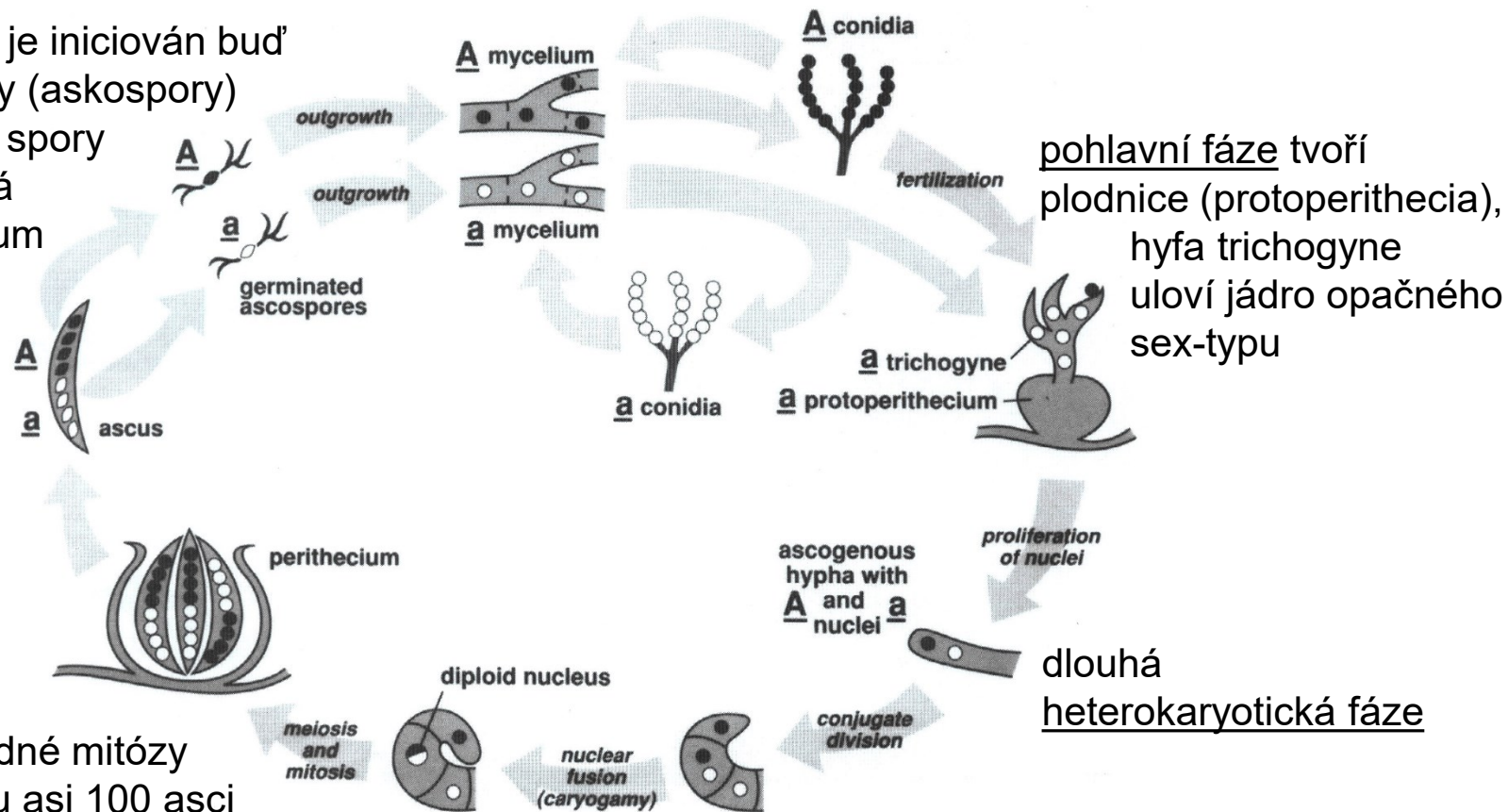
Plíseň chlebová
Neurospora crassa

ŽIVOTNÍ CYKLUS VLÁKNITÉ PLÍSNĚ *NEUROSPORA CRASSA*

haploidní

vegetativní růst je iniciován buď z pohlavní spory (askospory) nebo asexuální spory (conidia), vzniká větvené mycelium (hyfy), pohlavní typy A, a jsou morfologicky neodlišené

tvorba oranžových konidií s 1-více jádry vede k novým vegetativním kulturám nebo plodným křížením



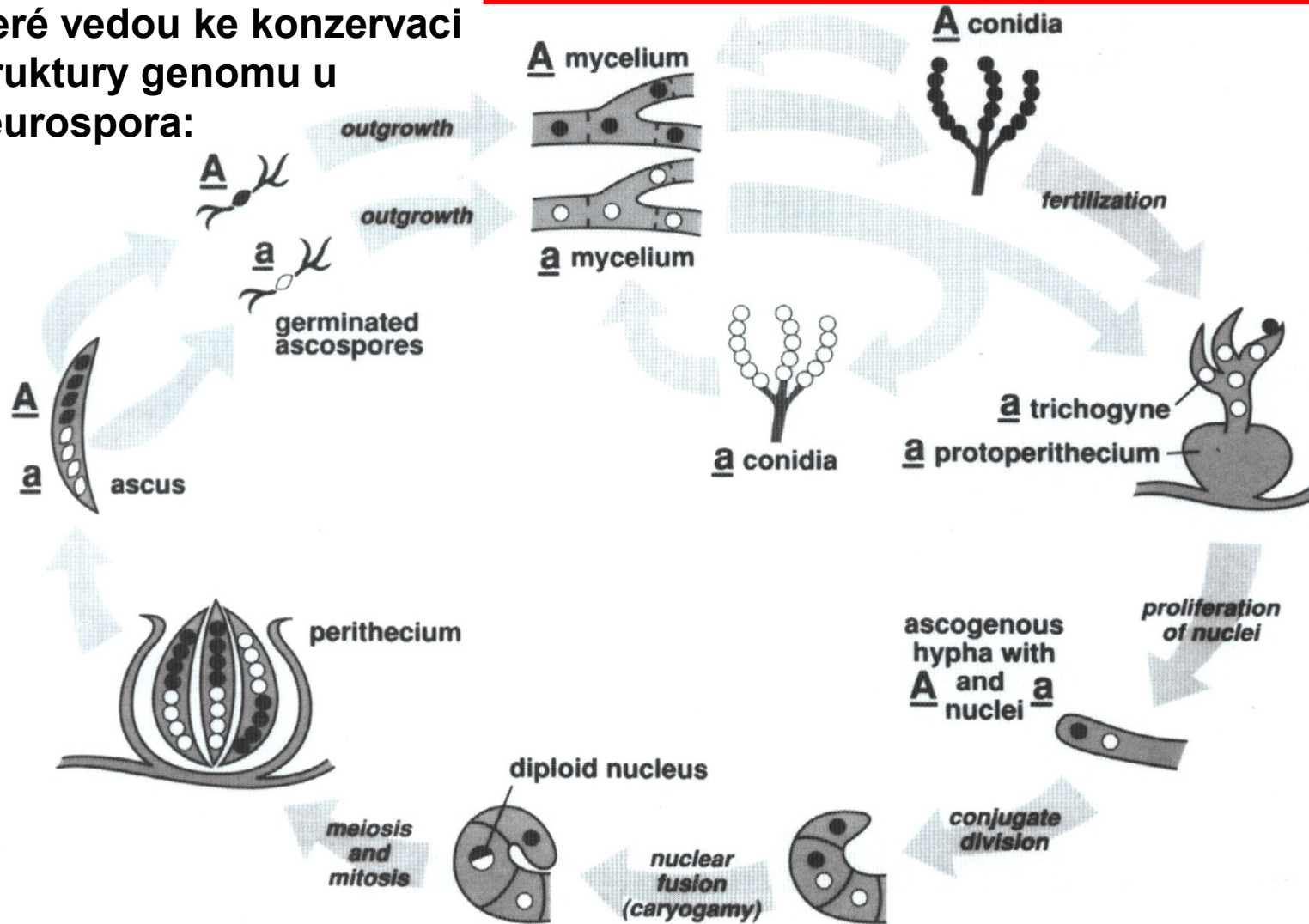
meioza a následné mitózy vedou ke vzniku asi 100 asci (vřecek) odvozených z maternálního či paternálního jádra

karyogamie (fúze jader, diploidie)

pohlavní fáze tvoří plodnice (protoperithecia), hyfy trichogyne uloví jádro opačného sex-typu

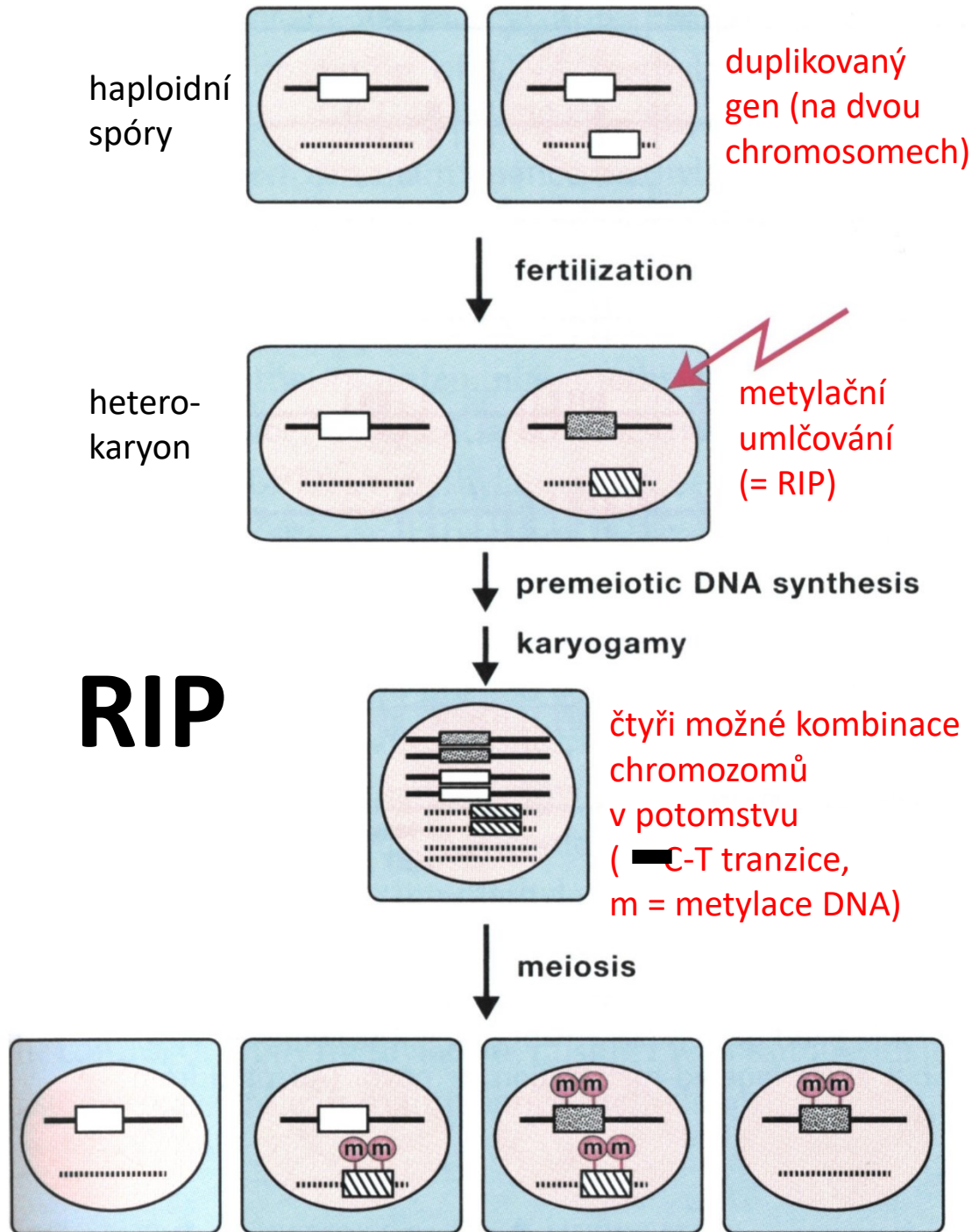
dlouhá heterokaryotická fáze

TŘI epigenetické procesy, DNA Methylation; Quelling = potlačení genové exprese
 které vedou ke konzervaci
 struktury genomu u
 Neurospora:



MSUD = meiotic silencing by unpaired DNA

RIP = repeat-induced point mutation



Eric Selker (U of Oregon, 1990)

Repeat-Induced Point Mutation

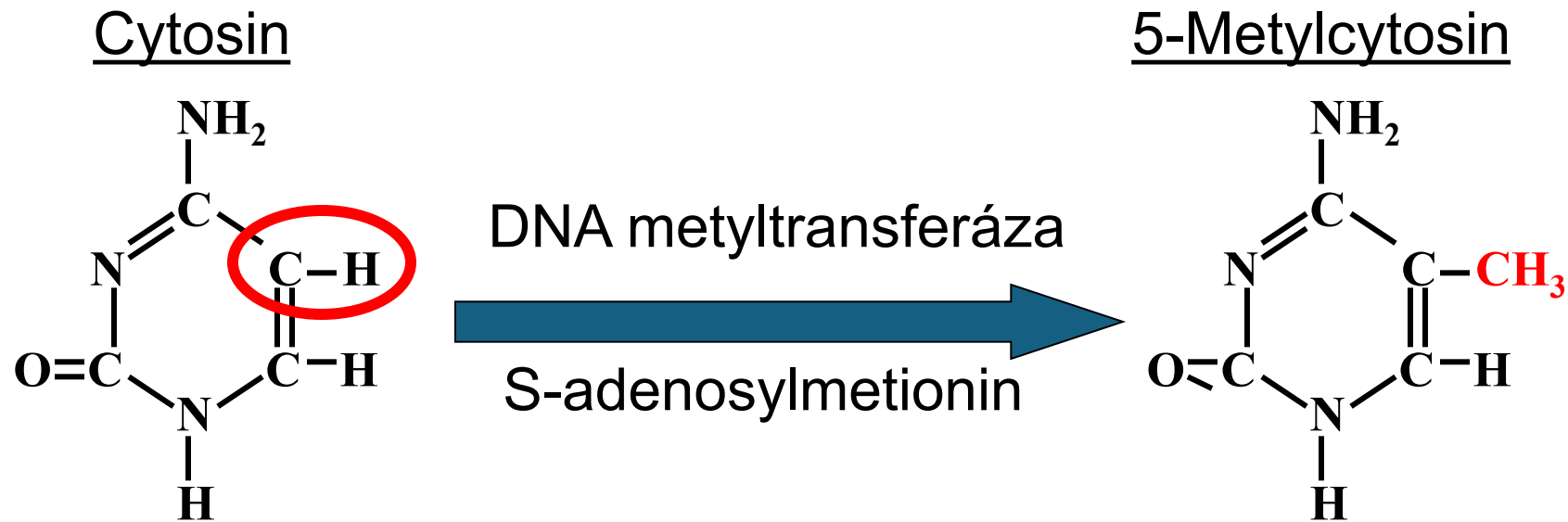
Obranný systém genomu, jakákoli duplicitní vnesená či přirozená sekvence DNA indukuje metylaci *de novo*.

Metylcytosin je čteně při replikaci DNA deaminován za vzniku thyminu (bodové mutace).

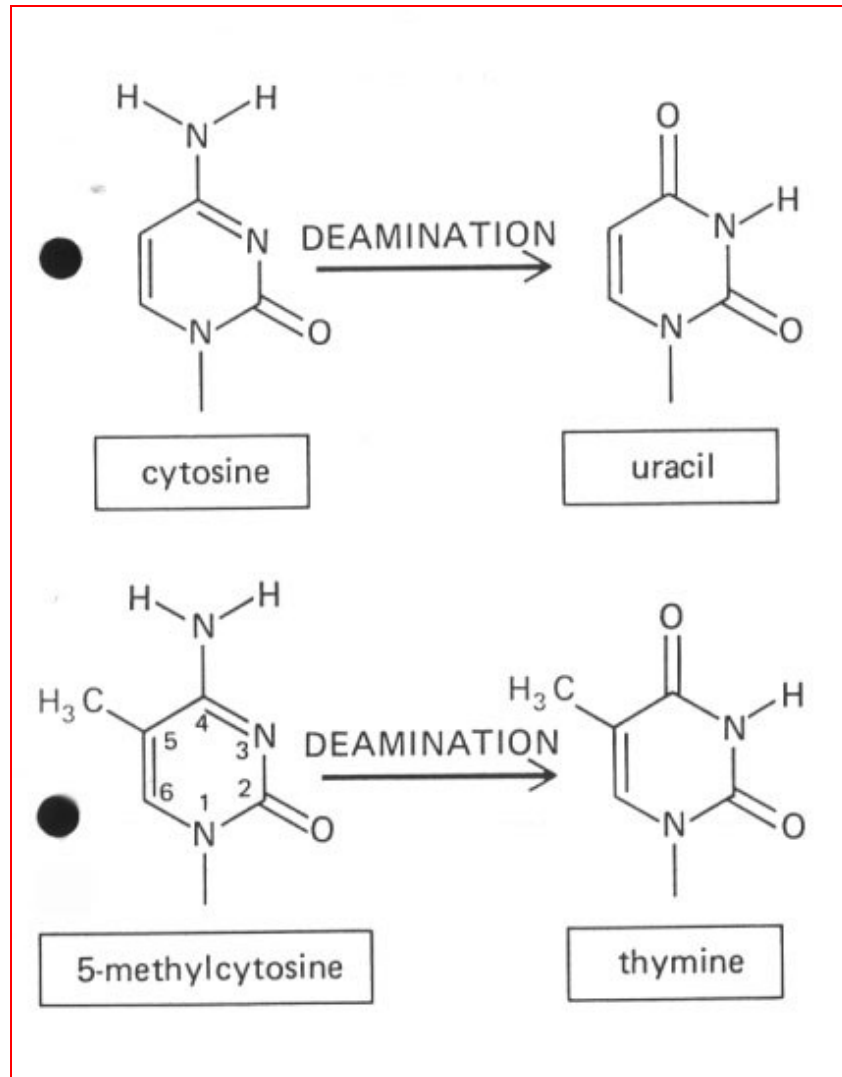
RIP omezen na sexuální fázi, souvisí s metylací a acetylací histonů, likvidace repeticí má u *N. crassa* značný dopad pro evoluci genomu.

Metylace DNA

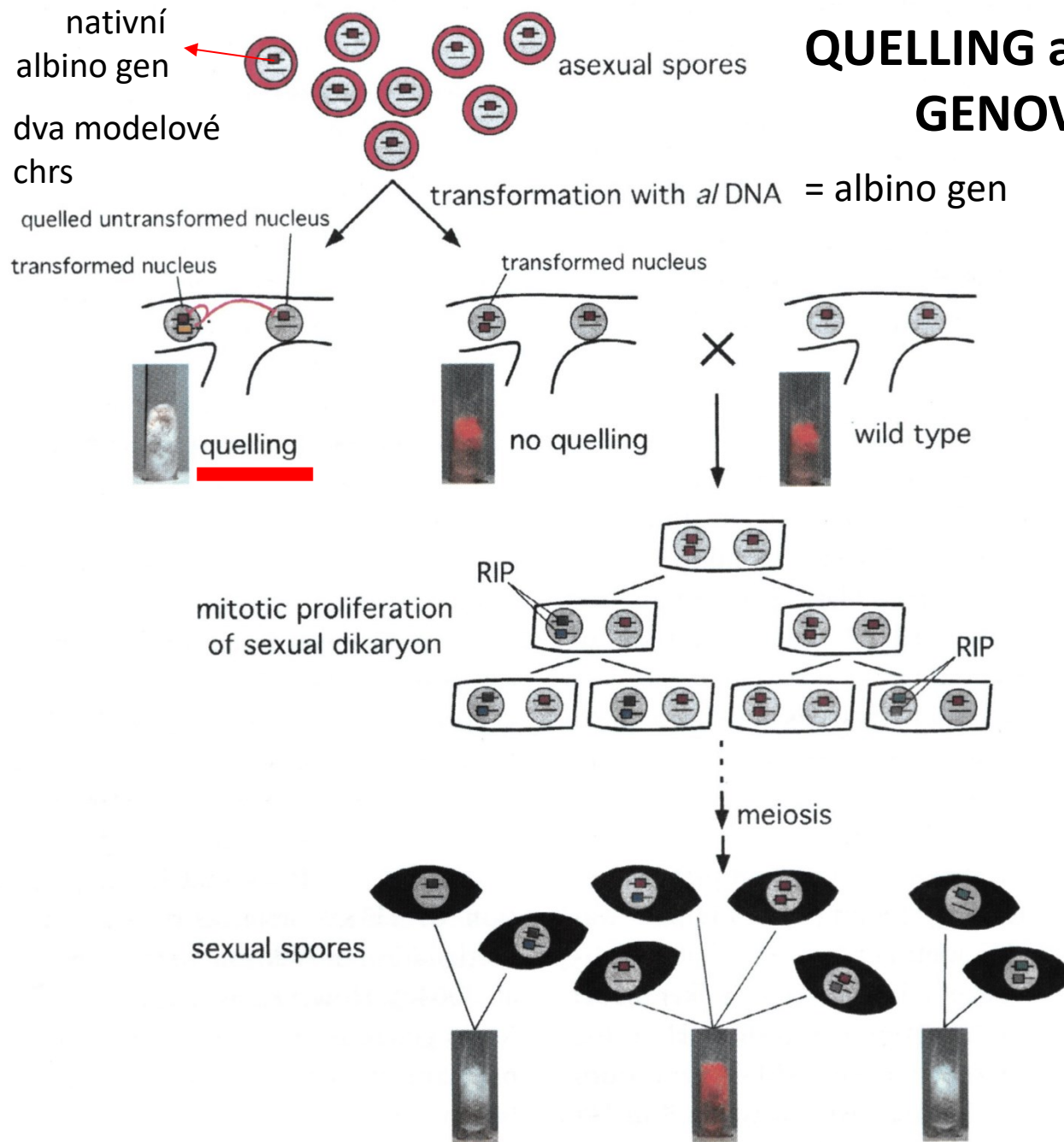
- Adice metylové skupiny (CH₃) na 5. uhlík cytosinu
- Obvykle probíhá pouze na cytosinech 5' vůči guanosinu (CpG)



Mutace 5'-metylcytosinu nemohou být identifikovány a reparovány






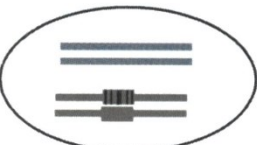
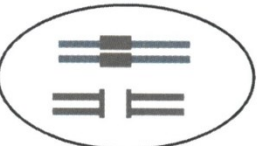
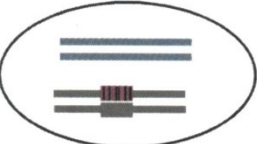
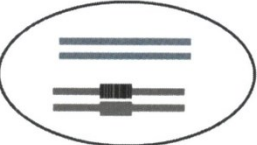
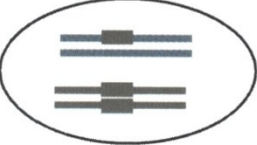
QUELLING aneb POTLAČOVÁNÍ GENOVÉ EXPRESE



Transformace nativním genem (albino) vede k potlačování exprese transgenu nebo homologního genu *N. crassa*.

Probíhá během vegetativního vývoje a vyjádřeno v jádrech netransforprojevuje se nejen v transformovaných jádrech mycelia, ale je i neznámým způsobem movaných.

Srovnává se s post-transkripčním genovým umlčováním (ko-suprese u rostlin), souvisí výhradně s RNAi mašinérií vedoucí k degradaci homologních RNA.

	Meiotic Prophase	Expression?
paired wt alleles		Yes
deletion allele		No
ectopic allele		No
paired null allele		Yes
paired ectopic alleles		Yes
methylated allele		No
unmethylated heavily RIP'd allele		No
extra ectopic allele		No

MEIOTICKÉ UMLČOVÁNÍ NEPÁROVANÉ DNA (MSUD, 1996)

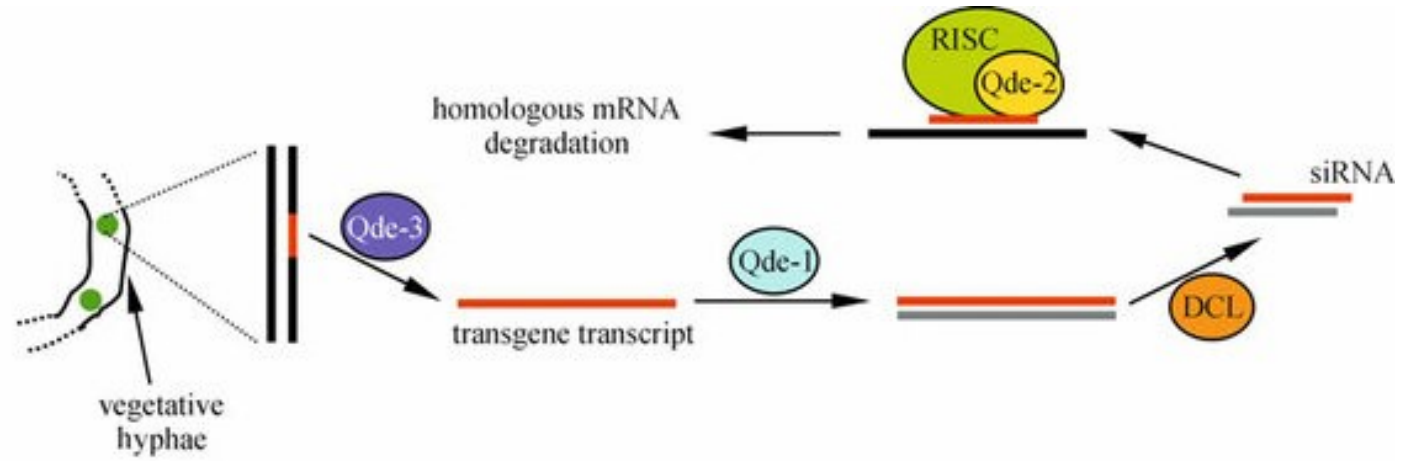
Sekvence DNA, které postrádají svého párujícího partnera v meiotické profázi, mohou způsobovat meiotické umlčování identických sekvencí DNA.

Pozorováno u delečního mutantu *Asm-1*, funkčně dominantní.

Jev souvisí s quellingem a RNAi mašinerií.

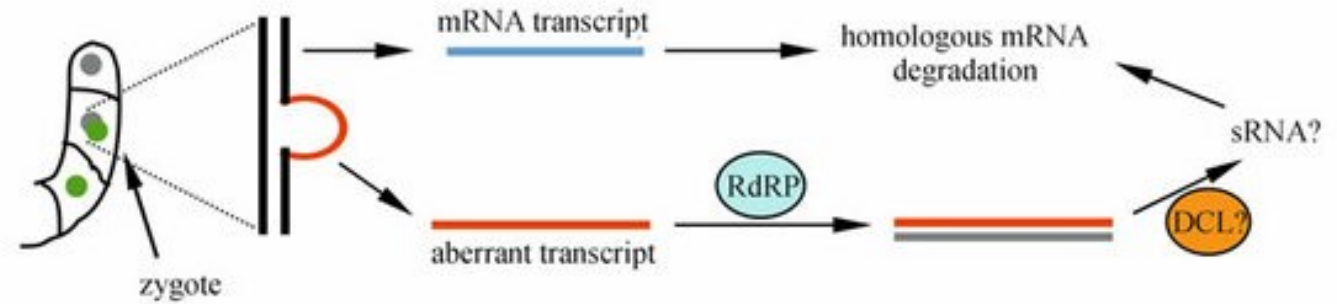
Quelling

PTGS

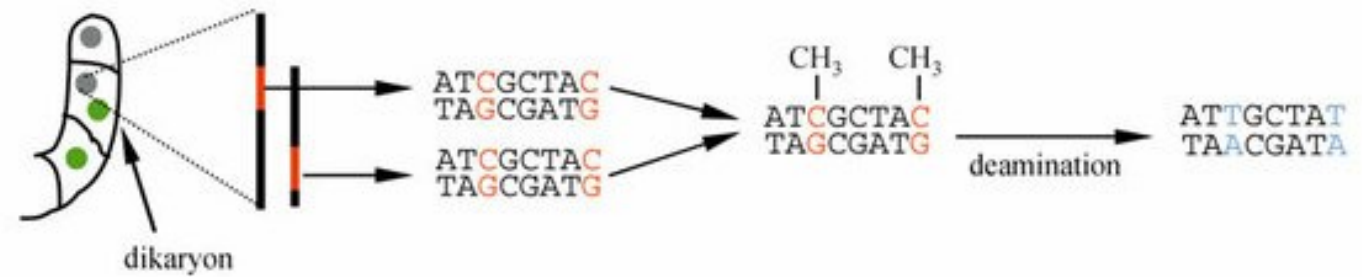


Meiotic Silencing by Unpaired DNA (MSUD)

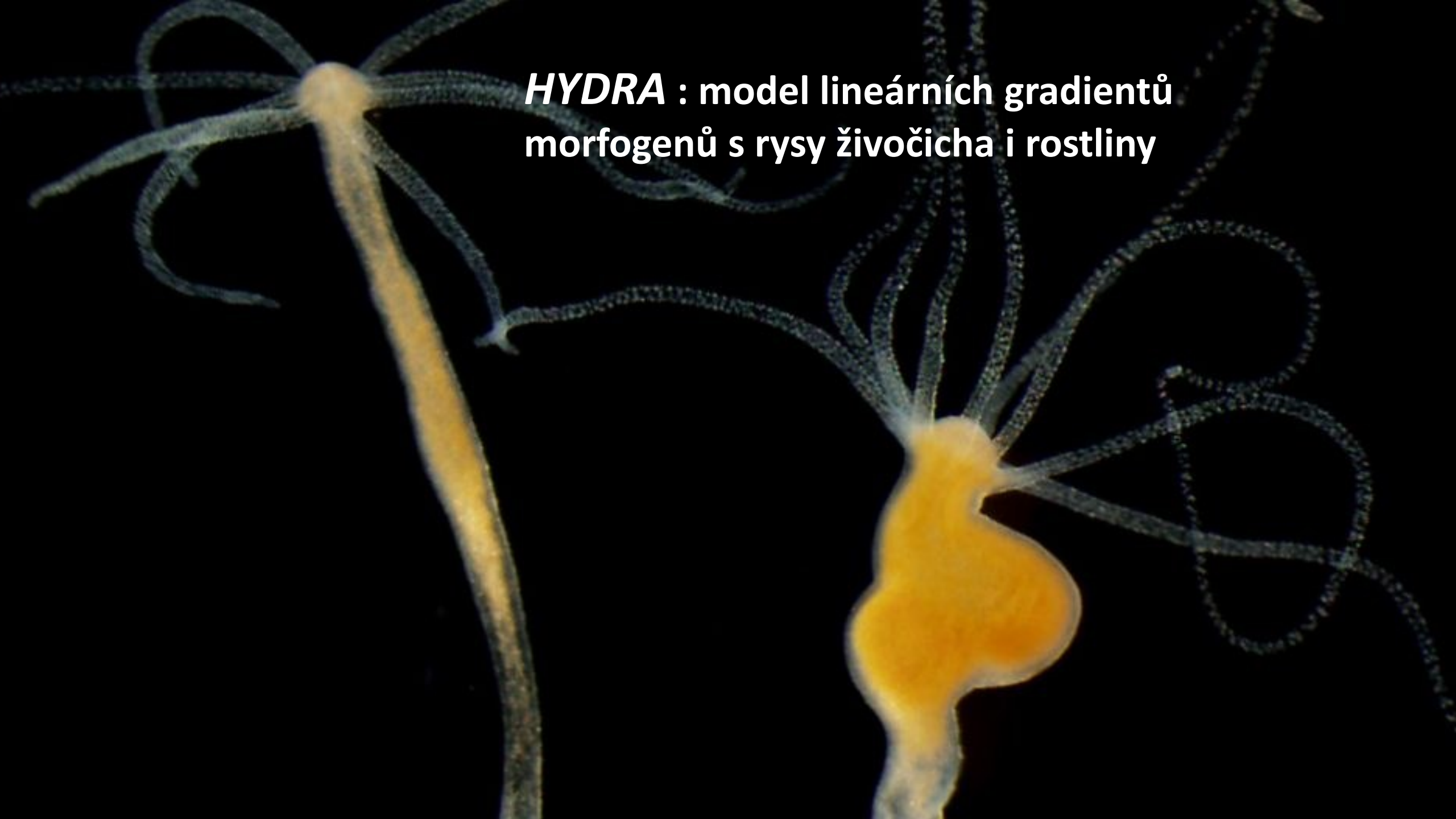
TGS



Repeat-Induced Point Mutation (RIP)

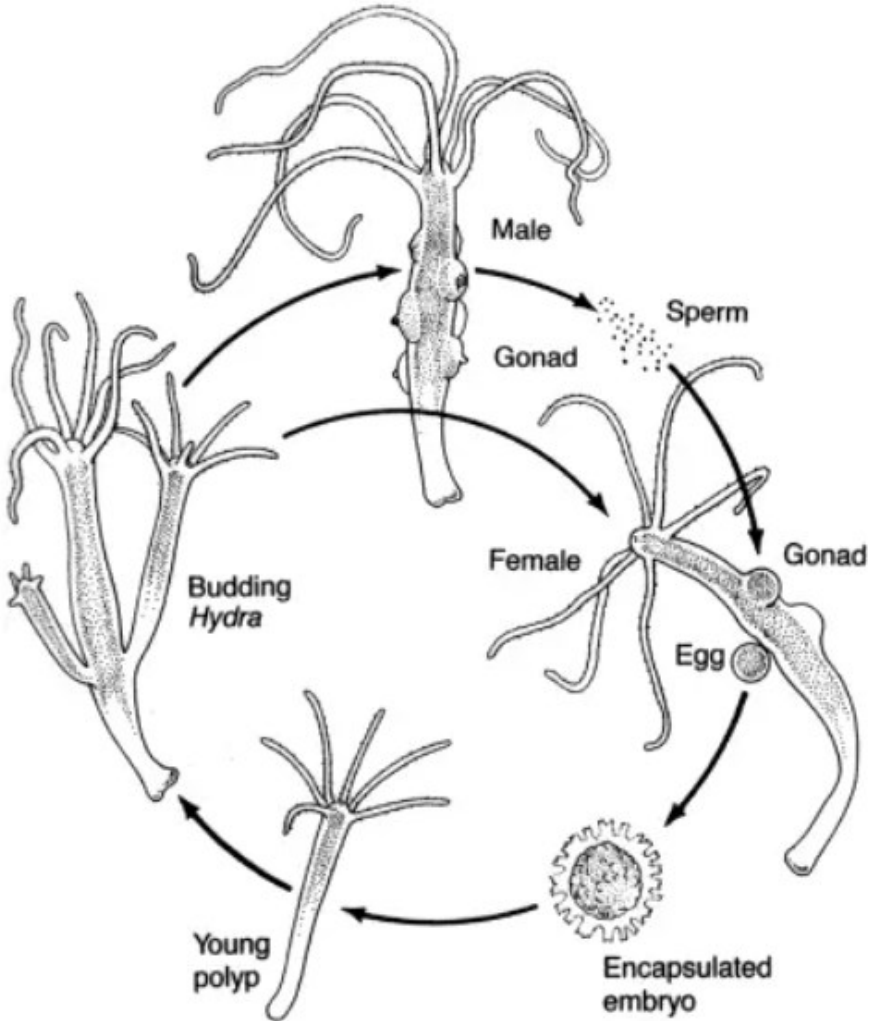
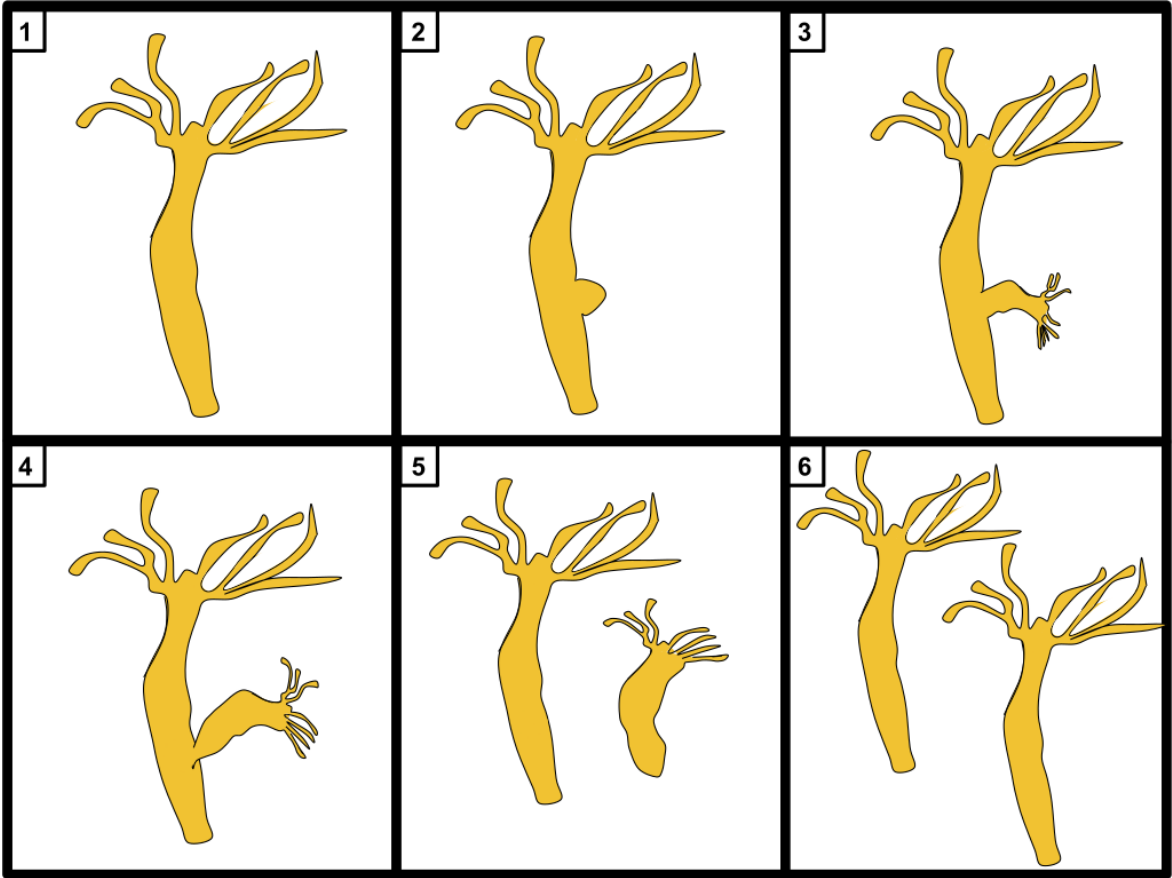


HYDRA : model lineárných gradientů
morfofenů s rysy živočicha i rostliny



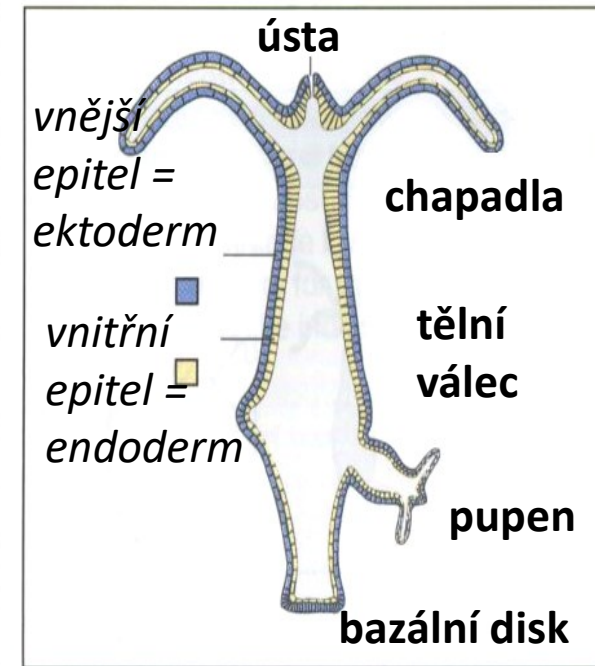
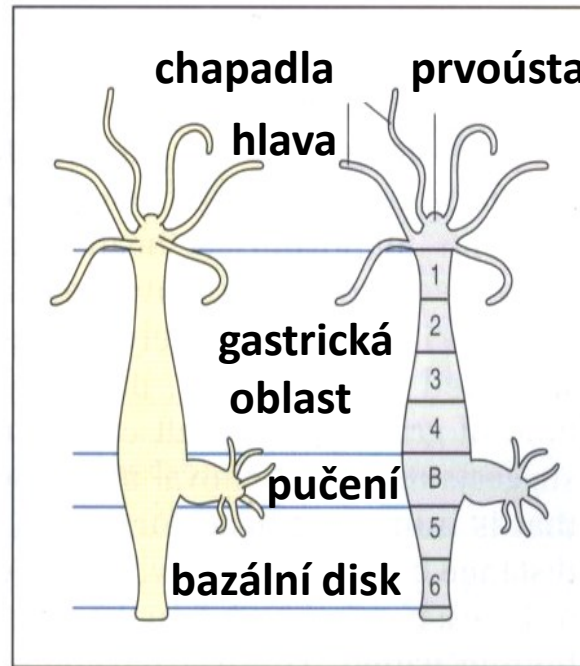
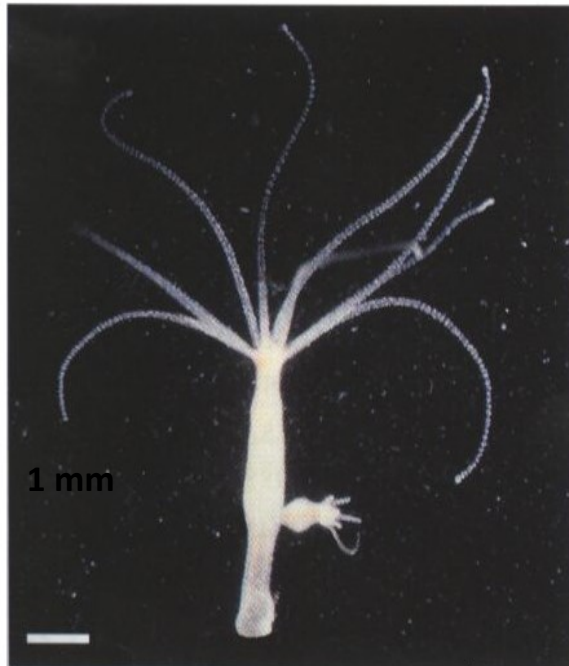
Pohlavní rozmnožování

Nepohlavní rozmnožování (pučení)



Hydra

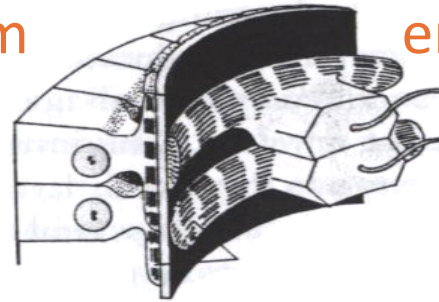
– nezmar – primitivní (dvoulistý prvoústý vodní) živočich



Základní typy tkání a buněk nezmara :

ektoderm

endoderm



buňky intersticiální

kmenové buňky

buňky žláznaté

nervové buňky

(i) architekturu těla
určuje vnější
a vnitřní epitel

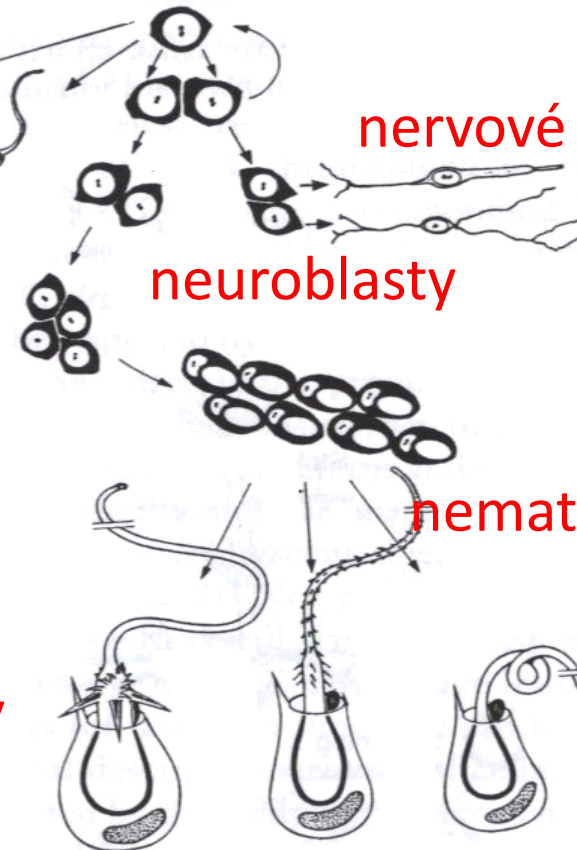
buňky zárodečné

neuroblasty

(ii) intersticiální buňky
zahrnují buňky kmenové
a z nich odvozené buněčné typy

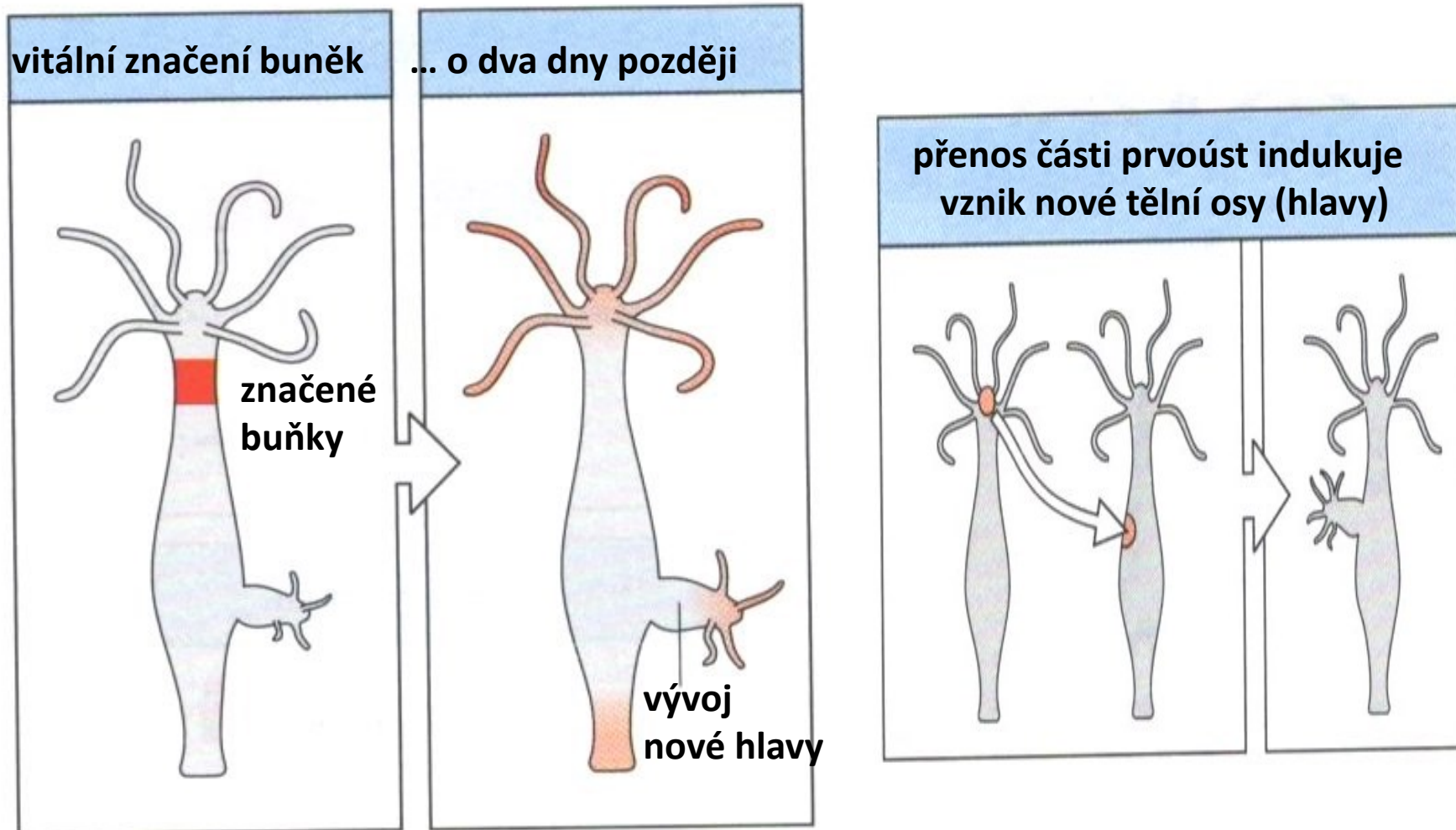
nematoblasty

nematocyty
(cnidocyty)



Charakteristika modelu Hydra :

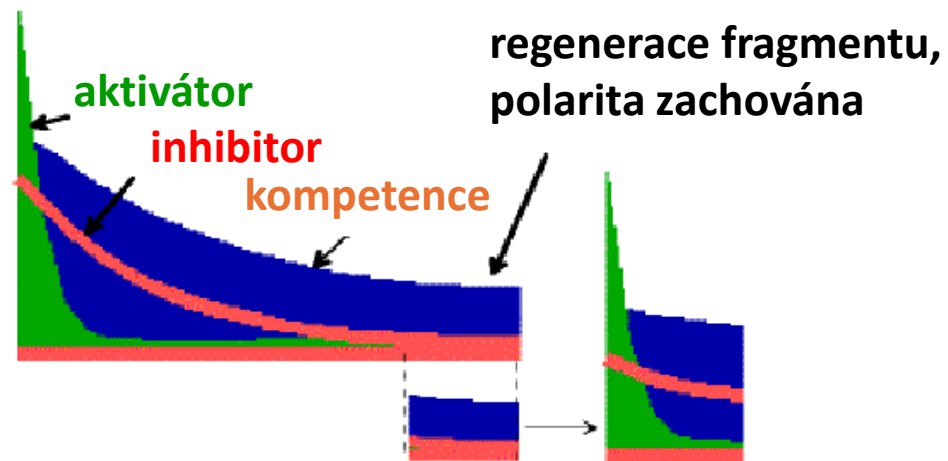
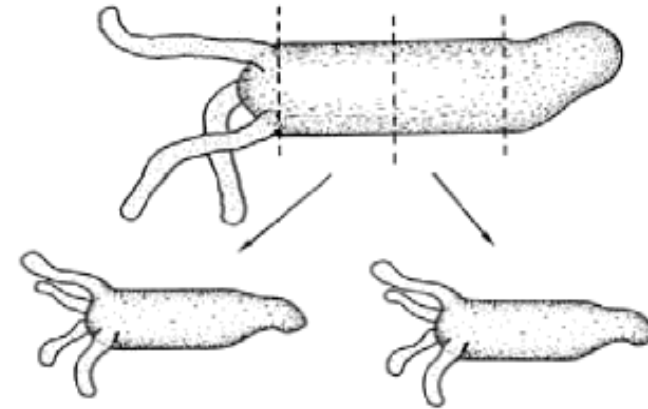
- buňky tělního válce se stále dělí a přeskupují
- buňky okolí prvoúst indukují novou tělní osu v gastrické oblasti jiného nezmaru





Abraham Trembley
(1710-1784)

HYDRA : model lineárních gradientů morfofenů s rysy živočicha i rostliny



Základní typy regenerace :

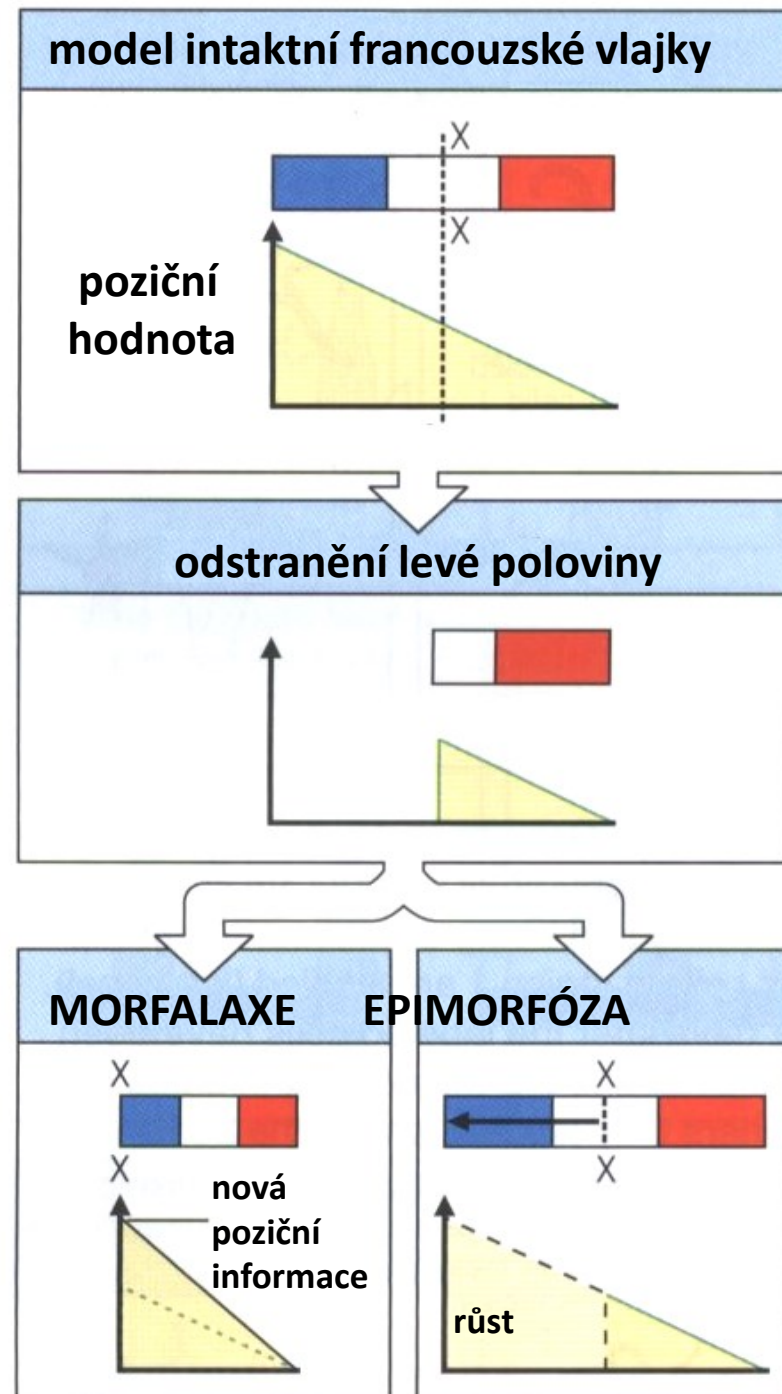
MORFALAXE

*probíhá „přestrukturováním“
existujících tkání a založením
nových „rozhraní“
(př. nezmar)*

versus

EPIMORFÓZA

*závisí na růstu nových, správně
uspořádaných struktur
(př. noha čolka)*

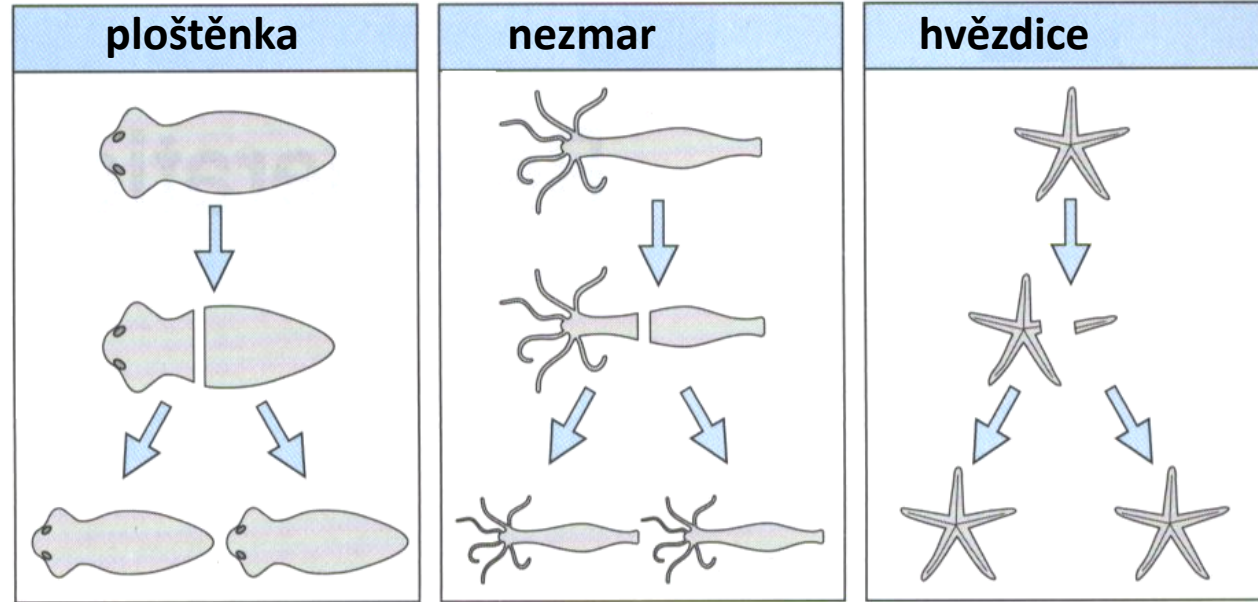


MLOK : může regenerovat svou dorsální rýhu (1), končetiny (2), sítnici (3), čočku (4), čelist (5) a ocas

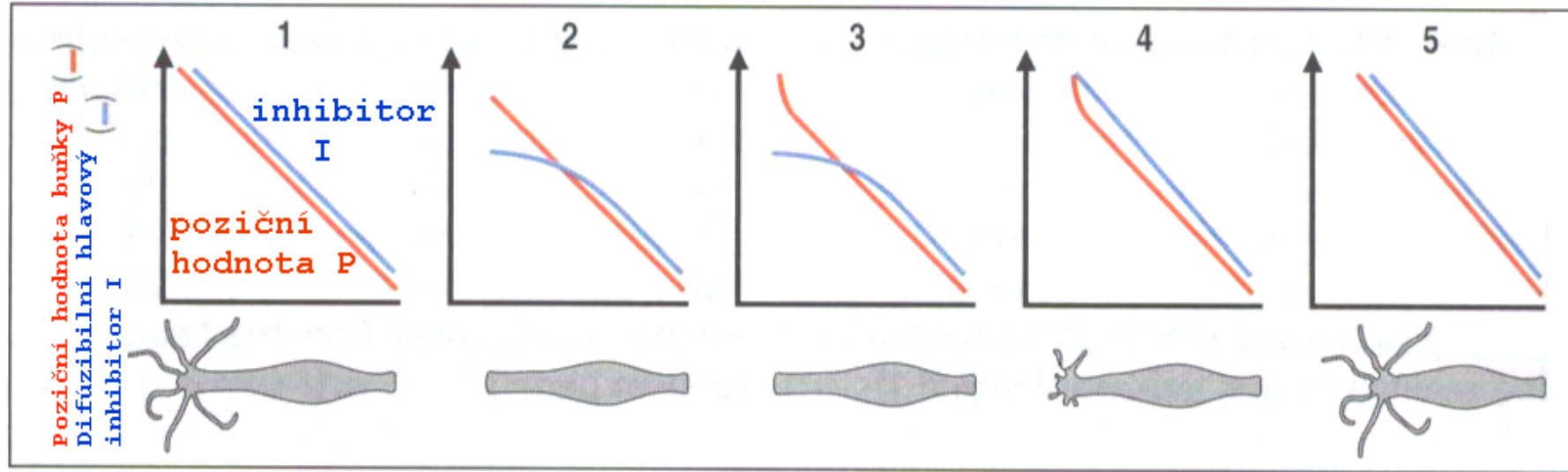


Regenerace oční čočky u MLOKA :

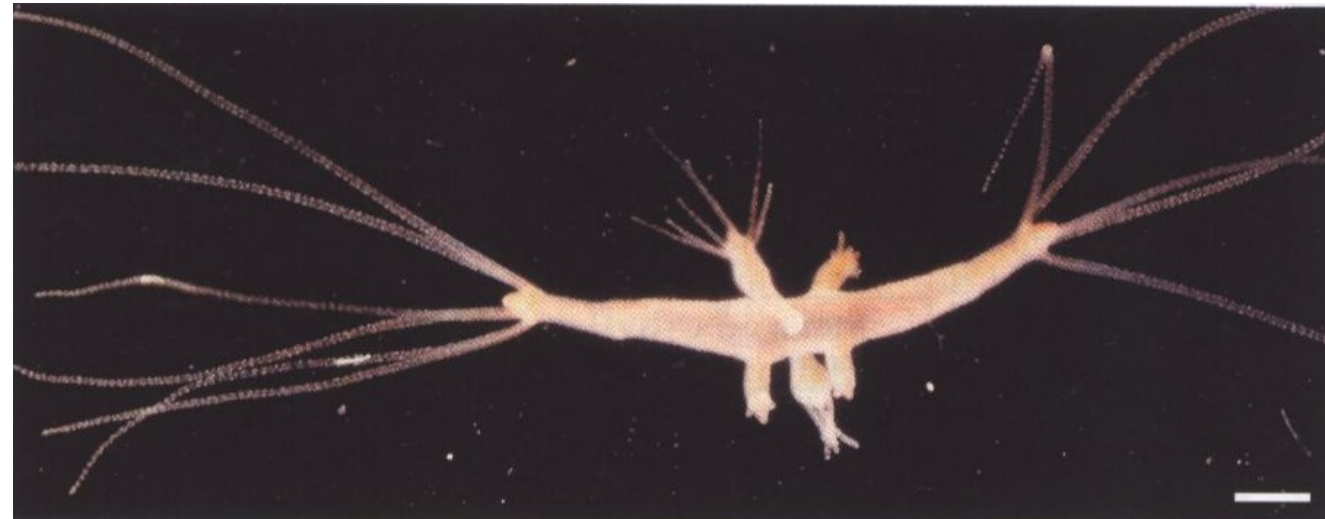
Systémy regenerace u některých BEZOBRATLÝCH :



Model regenerace hlavy u nezmara



fenokopie indukovaná diacylglycerolem : DAG je sekundární messenger, který zvyšuje poziční hodnotu buněk a vyvolává ektopickou „mnohohlavost“



Charakteristika modelu nezmara :

- jednoduchý mnohobuněčný živočich, 15 typů / 100 tisíc buněk
- rozmnožování převážně vegetativní
- hermafrodit, nemá zárodečnou linii
- diblastický živočich s intersticiálními buňkami
- hlavové morfogeny – aktivátor a inhibitor
- model biologické zpětné vazby (inhibice a aktivace)
- regenerační schopnost typu morfalaxe
- model poziční informace – francouzská vlajka
- součástí růstu a diferenciaci je buněčná migrace
- první nervová soustava (rozptýlená)
- intersticiální buňky směřují k ireverzibilní diferenciaci
- řada znaků vývoje podobná s rostlinami
- nezmar nestárne: jeho jedinci mají pravděpodobnost smrti stejnou v nejrůznějším věku