

System a evoluce obratlovců I.

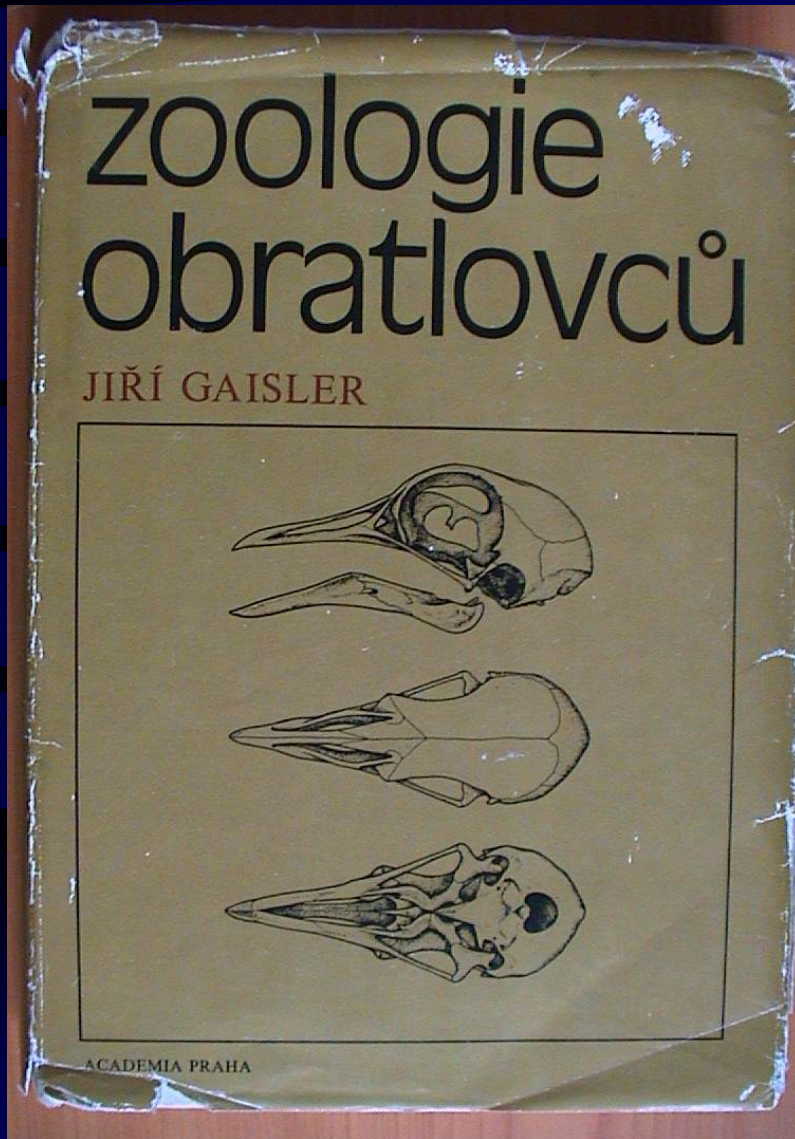
Úvod:

- literatura
- obsah předmětu
- základní pojmy:
 - taxonomie, taxon, systematika
 - znaky
 - klasifikace

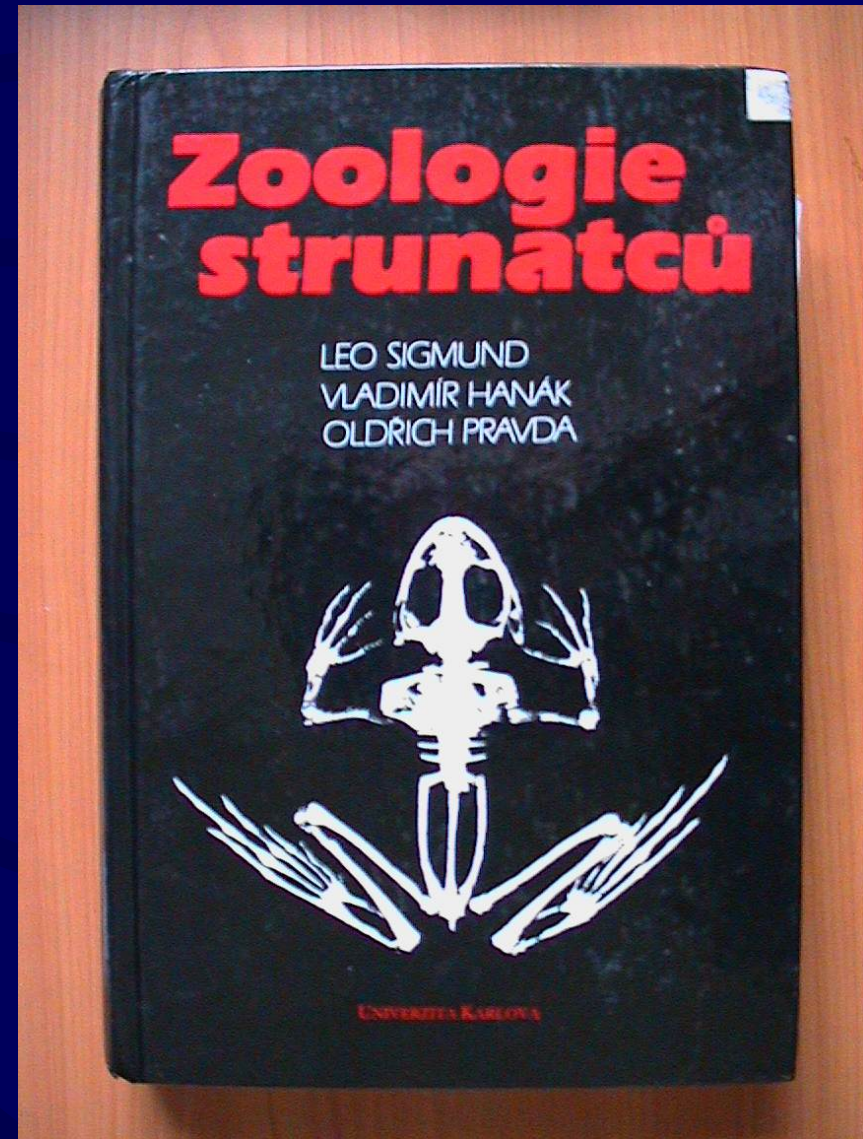


Zdeněk Řehák

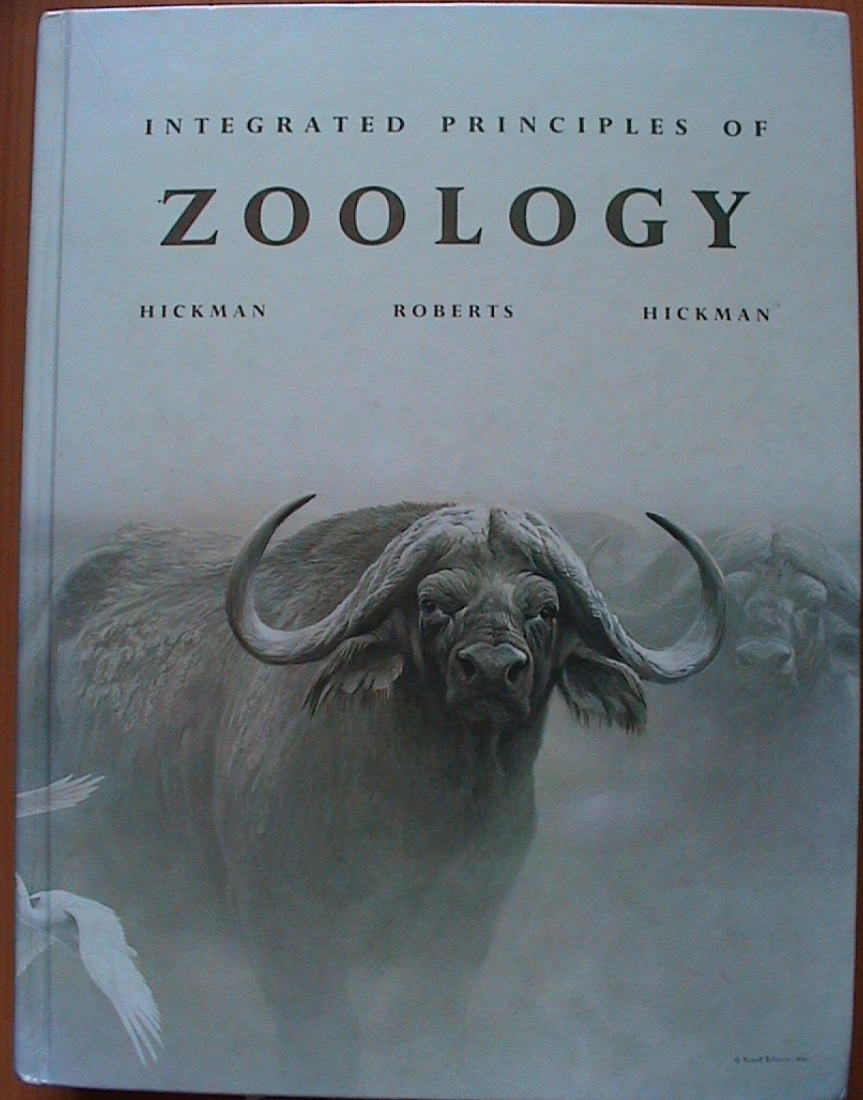
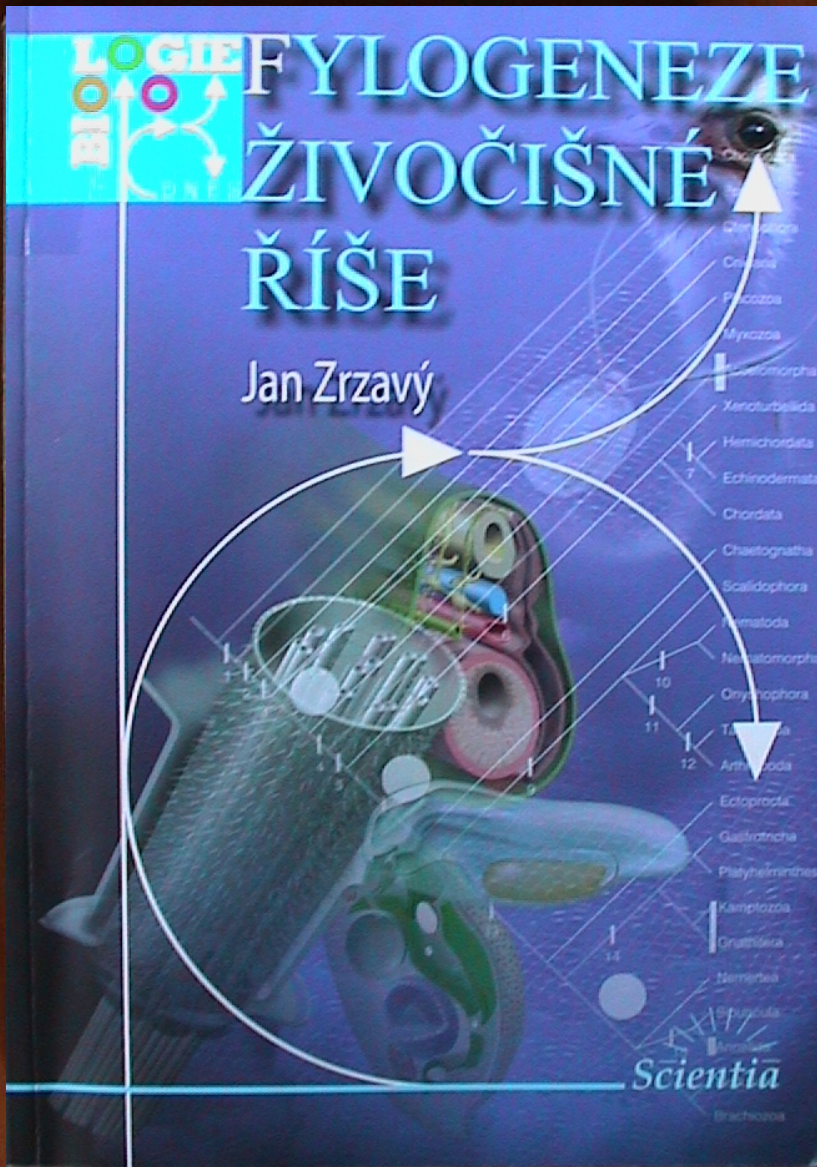
rehak@sci.muni.cz



1983 Gaisler



1992 Sigmund et al. 3



1992

Zrzavý 2006

1988

Hickmann et al. 4

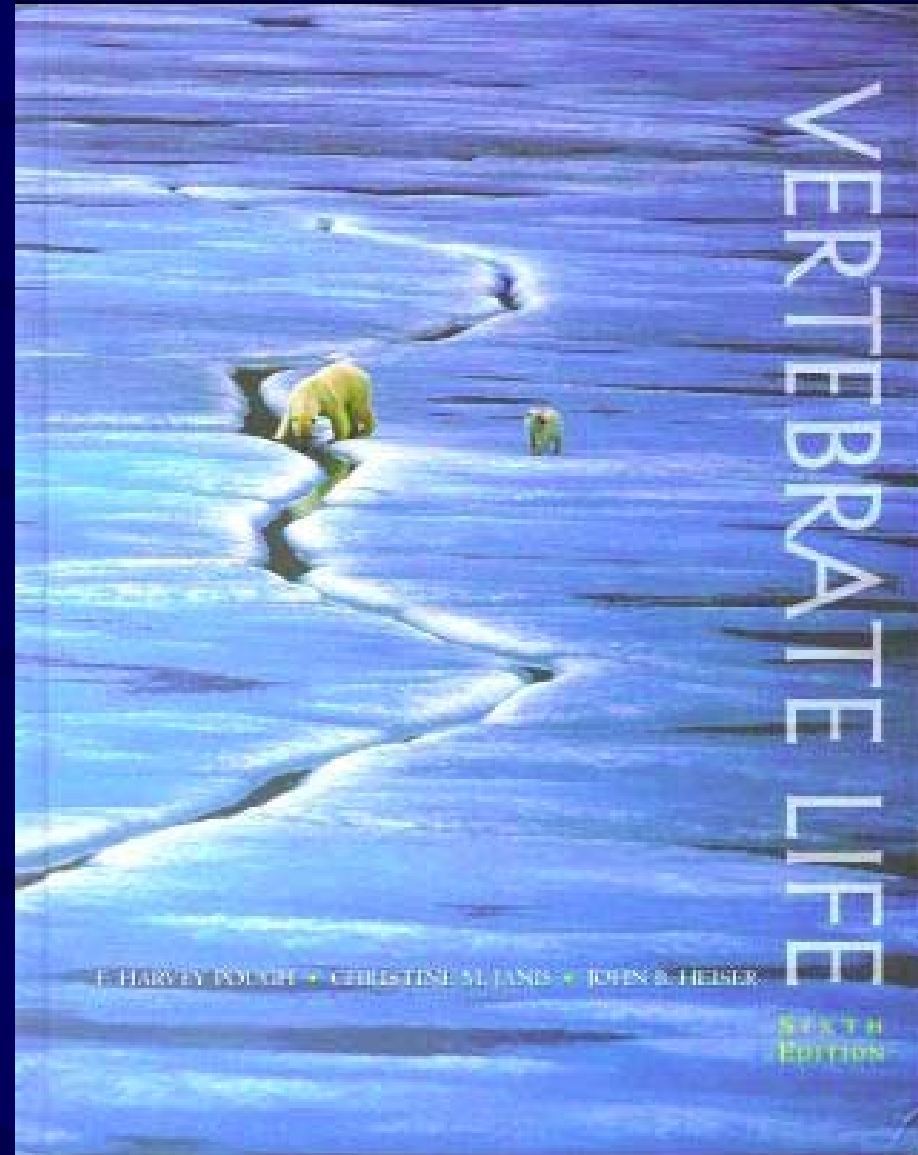
Jaroslav Flegr
**EVOLUČNÍ
BIOLOGIE**



ACADEMIA

2005

Flegr



2002

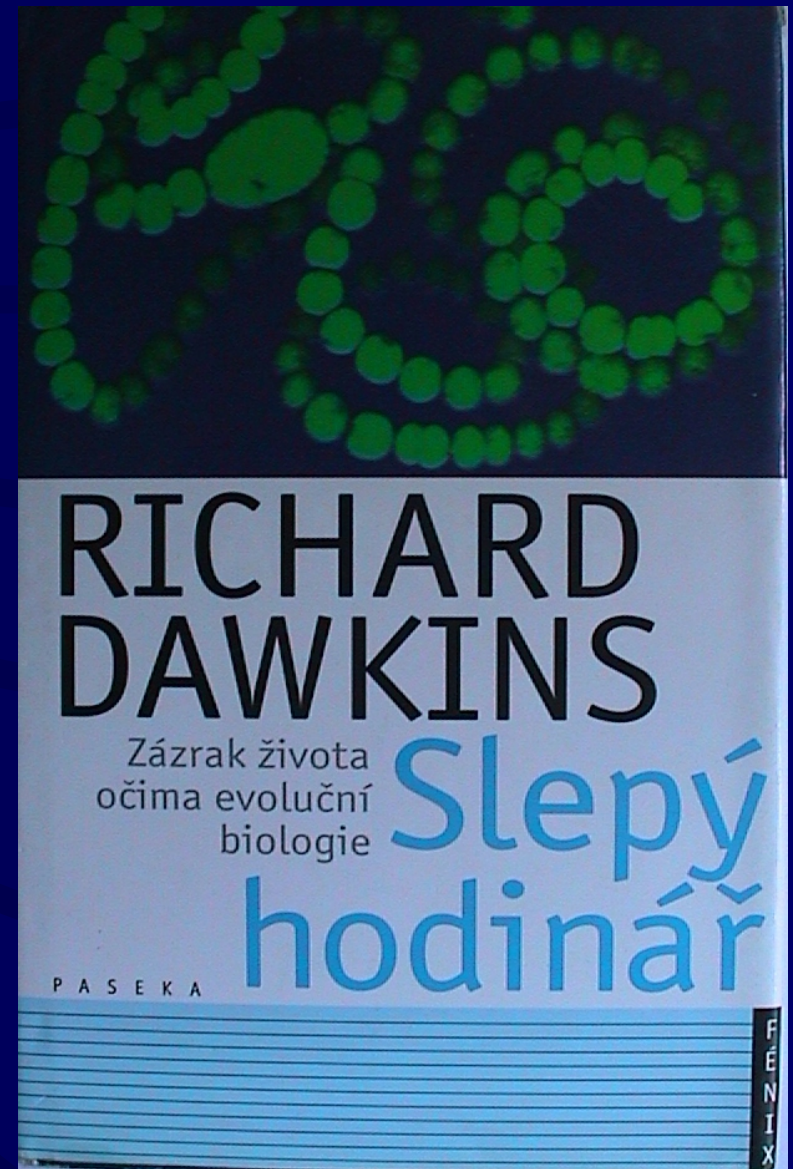
Pough et al.

5



2004

Zrzavý et al.



2002

Dawkins

6

HISTORIE EVOLUCE,
FYLOGENEZE,
SYSTEM
OBRATLOVCŮ

ZBYNĚK ROČEK • Academia



2002

Roček

MICHAEL J BENTON

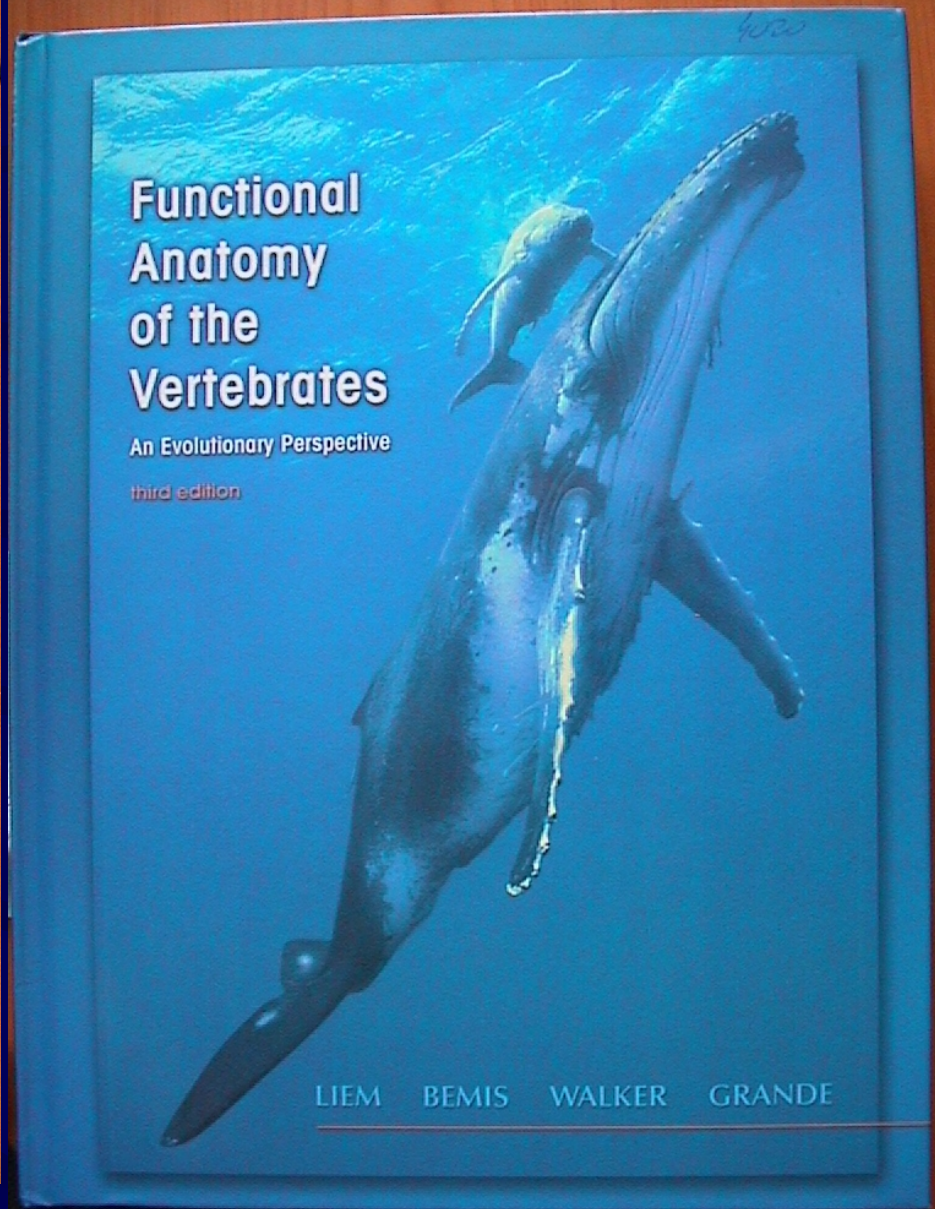
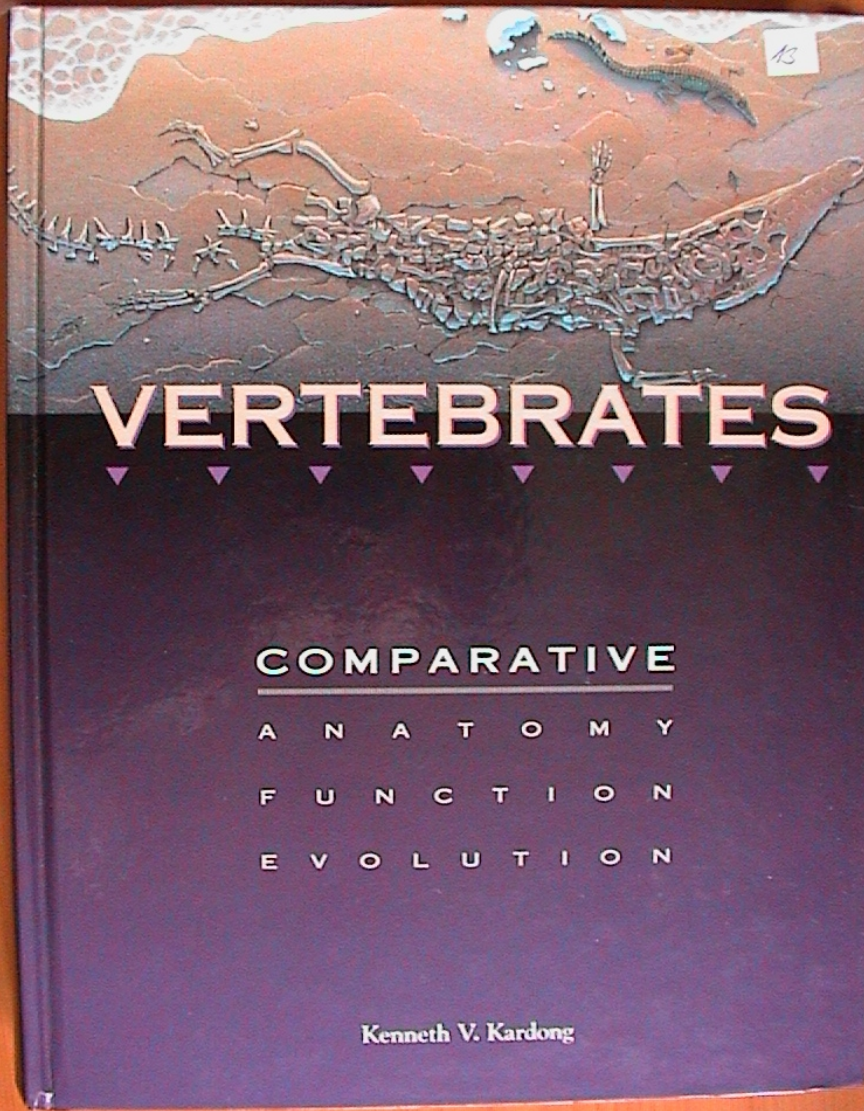
Vertebrate
Palaeontology

THIRD EDITION



2004

Benton



1995, 1998, 2002 Kardong

2001 Liem et al.

15
**ANALYSIS OF
VERTEBRATE
STRUCTURE**

FOURTH EDITION

MILTON HILDEBRAND



Comparative ninth edition
Anatomy
of the
VERTEBRATES



**George C. Kent
Robert K. Carr**

McGraw Hill INTERNATIONAL EDITION
Biological Sciences Series

1995

Hildebrand

2001

Kent & Carr

Taxonomie a systematika

Carl Linné: Systema Naturae,

10. vydání, 1.1.1758

- Binomická nomenklatura
- Princip priority
- Hierarchické třídění

Taxon: skupina organismů disponující souborem stejných znaků

Mezinárodní komise pro zoologickou nomenklaturu

Systematika: třídění taxonů s cílem vytvořit systém



LINNÉ.

Deskriptivní systematika = popis taxonů a jejich katalogizace (=telefonní seznam)

Třídění na základě podobností znaků (umělý systém, přirozený systém) 10

Systematika jako věda

Standardní klasifikace (linnéovská) vs kladistika (fylogenetická)

Druh (species) vs speciace (evoluční událost)

Podobnost (popis) vs příbuznost (proces)

Umělý systém vs přirozený (fylogenetický) systém

❑ věda není katalog faktů, hledání pravdy, ale **testování hypotéz**

❑ sběr dat není cílem, ale prostředkem

❑ věda nepopisuje, ale vysvětluje

❑ metodika vědy:

- hypotéza

- predikce

- testování hypotéz =
predikce vs pozorování

- verifikace

Existuje **jediný** přirozený systém, který je obrazem jednou proběhlých evolučních procesů a změn (= fylogenetický s.)

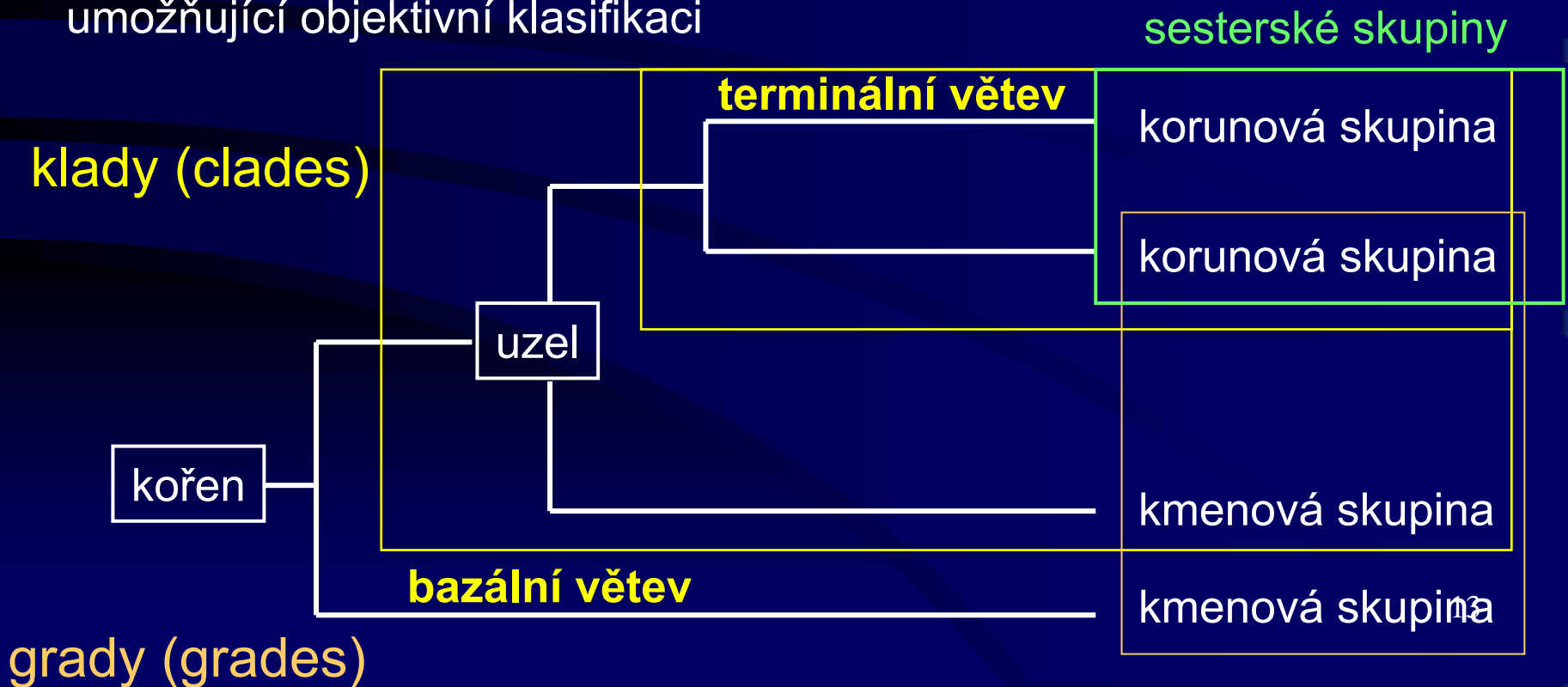
• hierarchie linnéovských kategorií



super = nad
sub = pod

Kladistika (Willi Hennig)

- fylogenetická systematika = kladistika
- metoda hierarchické klasifikace (dichotomická diverzifikace)
- diskrétní jednotky a podjednotky
- kladogram – hypotéza o příbuzenských vztazích (společný předek = kořen, root), kladogram + geologický čas = fylogenetický strom (dendrogram)
- štěpení evolučních linií (= uzel, node) je jediná jednoznačná událost umožňující objektivní klasifikaci



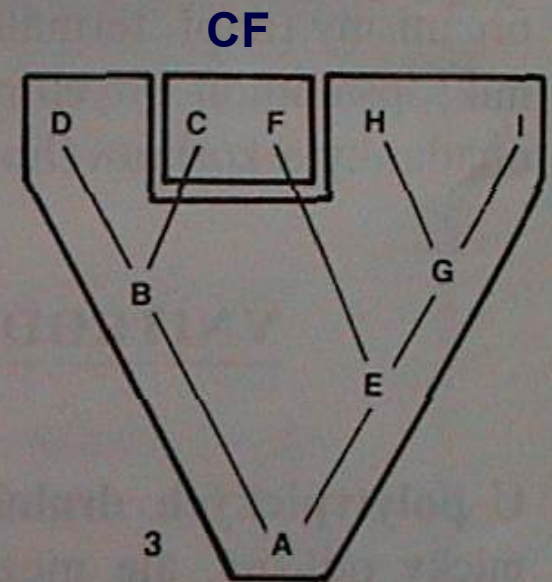
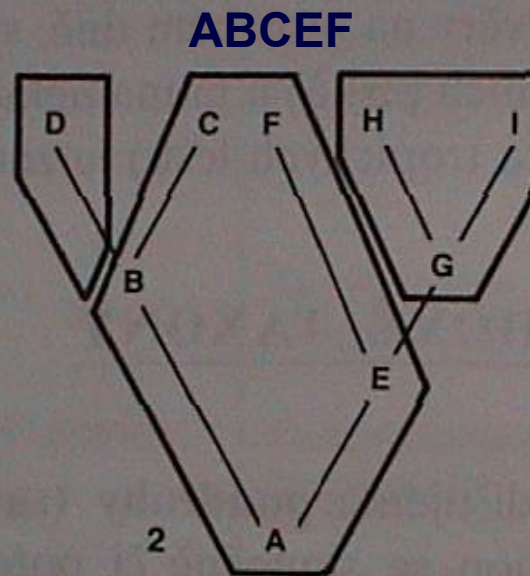
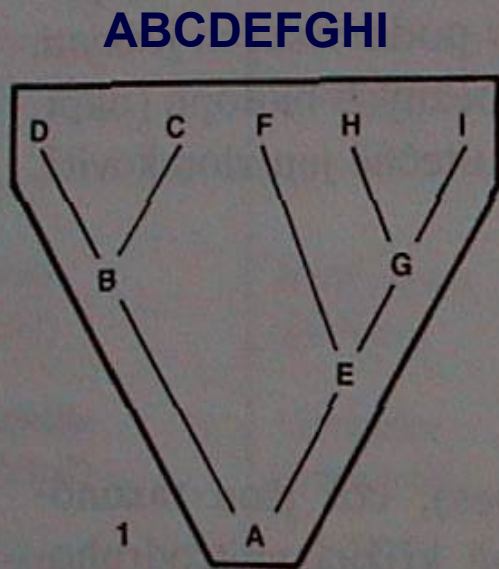
• klasifikace taxonů z evolučního hlediska (kladistika)

Vznik ze společného předka - A

Nejednotný původ – B, E

všichni potomci

ne všichni potomci



1. monofyletický
holofyletický

2. parafyletický

3. polyfyletický

Kladistika hodnotí jen monofyletické taxony

Znaky:

- taxonomie, taxon
- znaky

strukturální, biometrické, cytotaxonomické, ontogenetické, fyziologické, biochemické, ekologické, etologické, biogeografické, paleontologické, **molekulárně genetické**

hodnocení znaků - evoluční vážení:

Homologie - podobnosti zděděné od společného předka

ortologie – homologie vzniklá speciací (přední křídlo brouka a komára)
(informace o průběhu fylogeneze)

paralogie – homologie vzniklá duplikací genů (mesothorax – křídla, metathorax – haltery)
(informace o evoluci tvarů a funkcí)

Homoplazie - podobnosti v nehomologických znacích

konvergence - nezávislé podobnosti vzniklé různými evolučními událostmi

||
analogie - podobnosti vyvolané vykonáváním stejné funkce

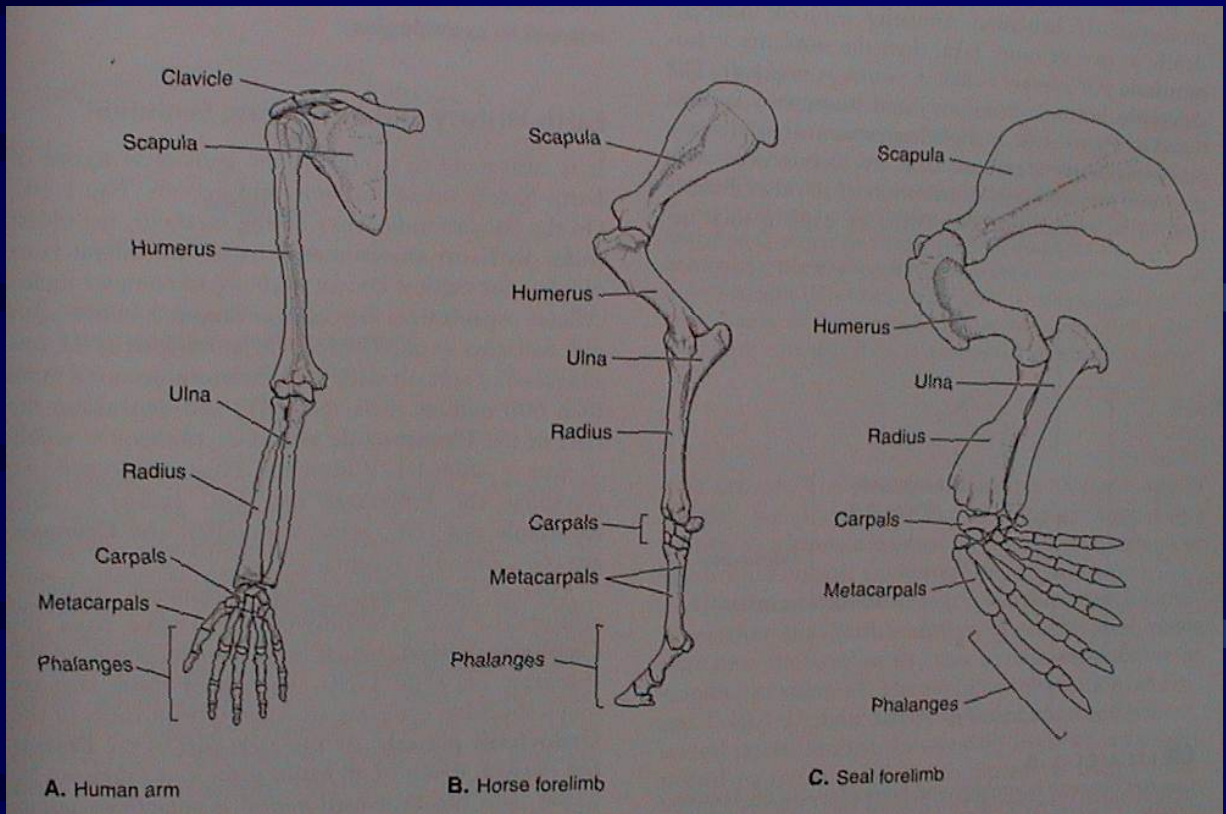
Kladistika používá jen homologické znaky

- taxonomie, taxon
- znaky

člověk

kůň

tuleň



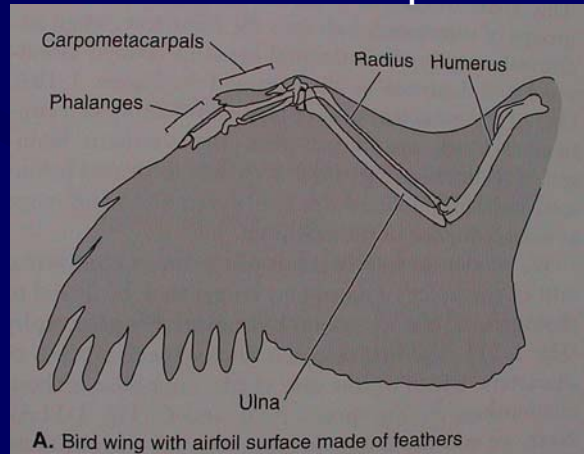
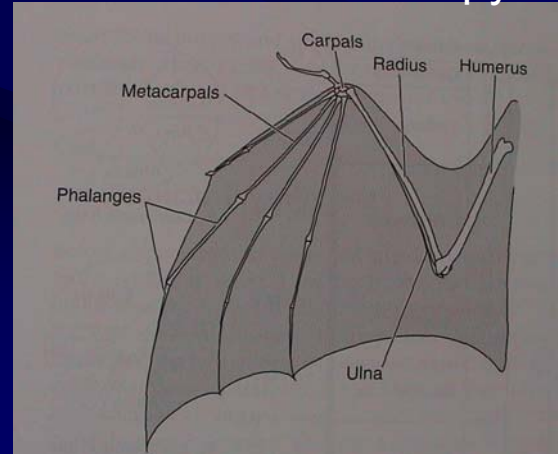
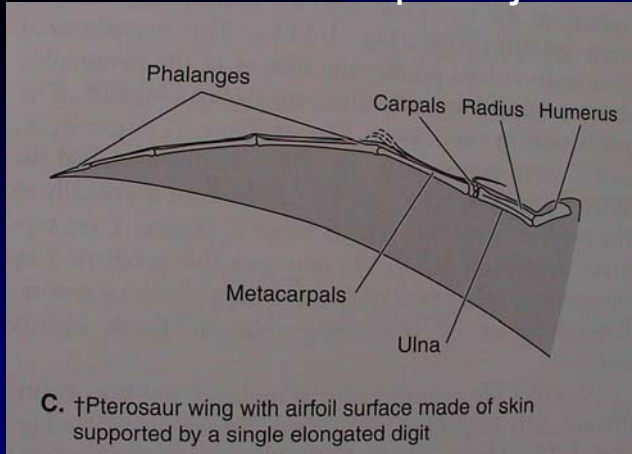
Homologie

Analogie

ptakoještěř

netopýr

pták



hodnocení znaků - evoluční vážení:

Homologie - podobnosti zděděné od společného předka

Pleziomorfie : dříve vzniklý stav homologického znaku, jeho primitivnější situace existuje u předka

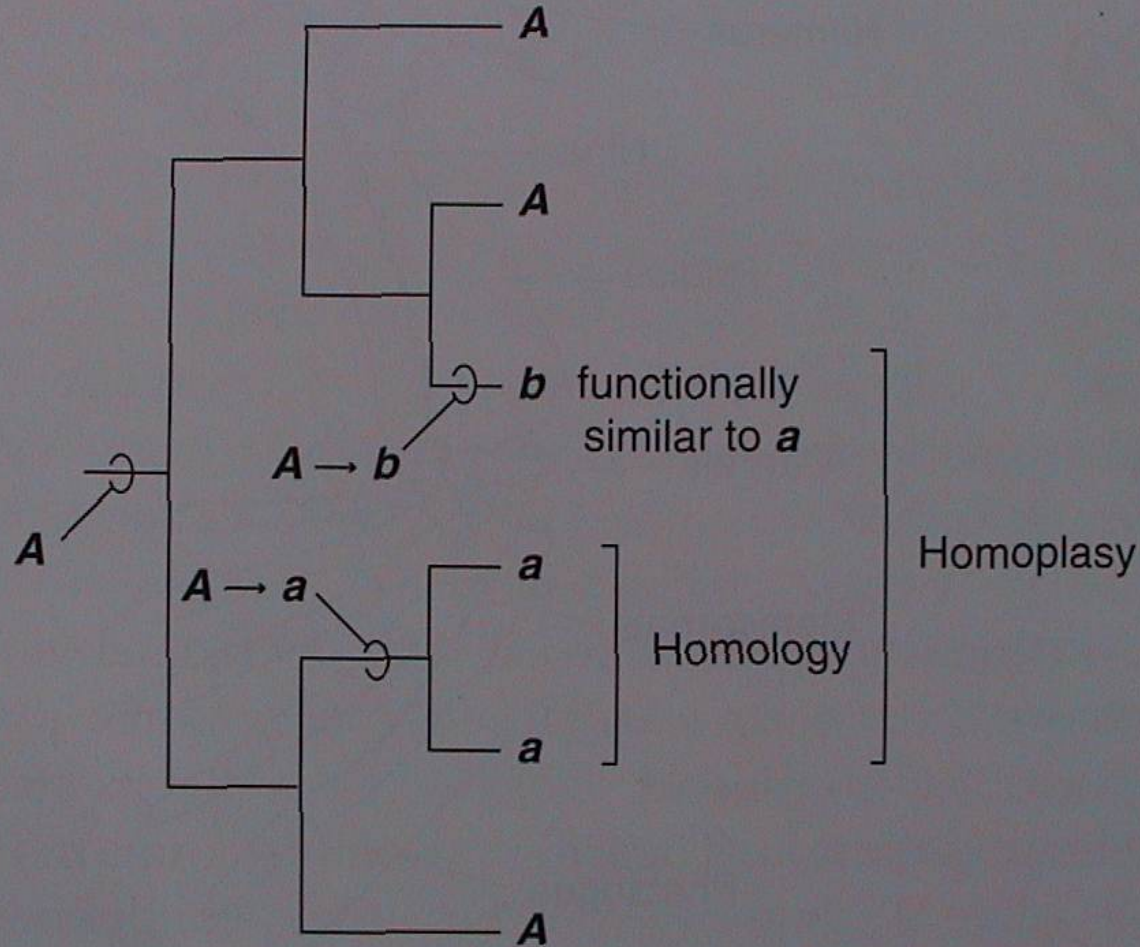
Apomorfie : později vzniklý, odvozenější stav, vyskytující se u potomka

- **autoapomorfie**: jedinečný odvozený znak (diagnostický) charakterizující druh
- **synapomorfie**: společný výskyt odvozených homologických znaků vzniklých jedinečnou evoluční událostí již u výlučného společného předka - **monofyletický původ komplexu taxonů** charakterizující skupinu druhů

Apomorfie = autapomorfie + synapomorfie

Homologie a homoplazie

- taxonomie, taxon
- znaky

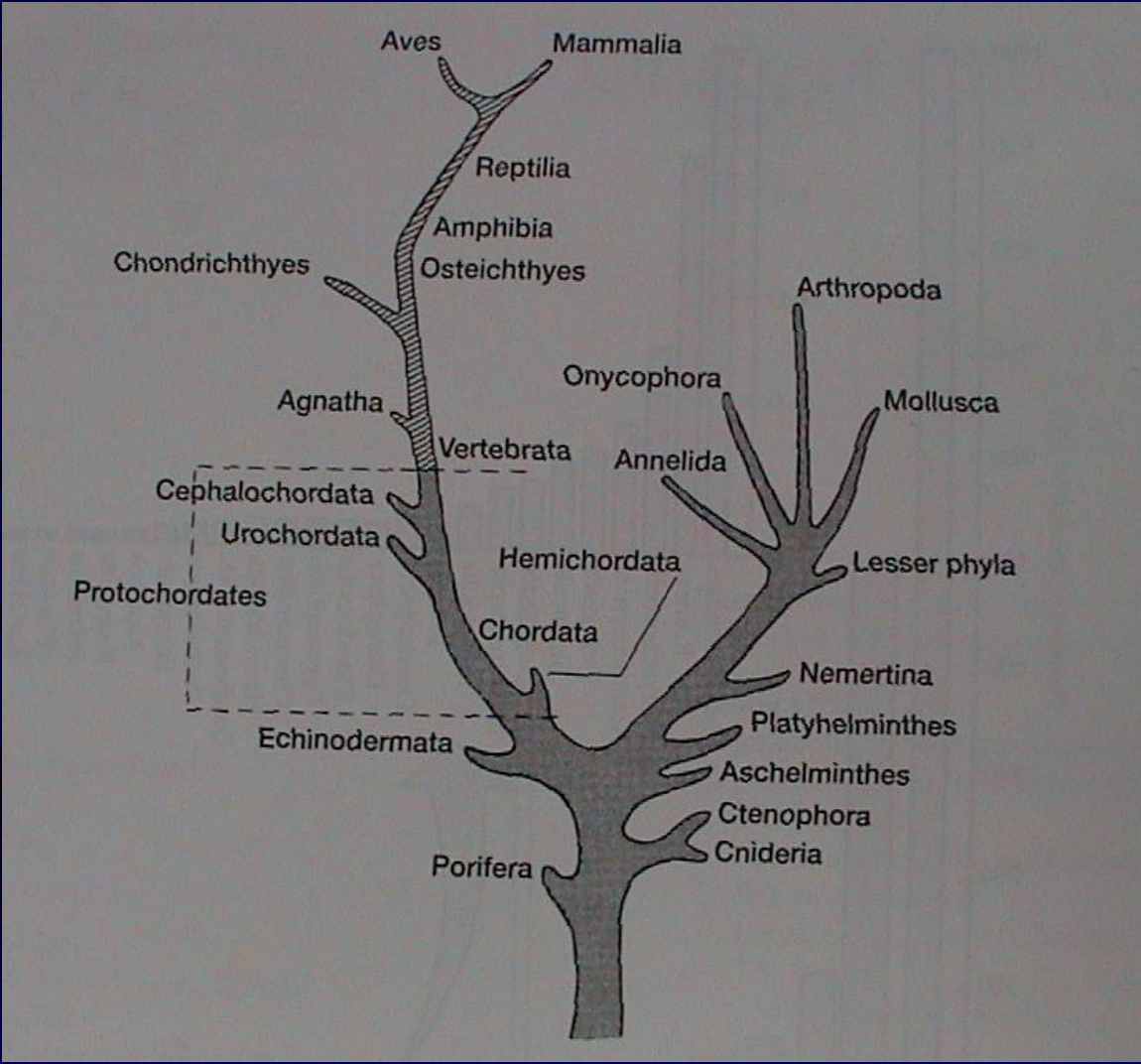


A - pleziomorfie

a, b - apomorfie (z A)

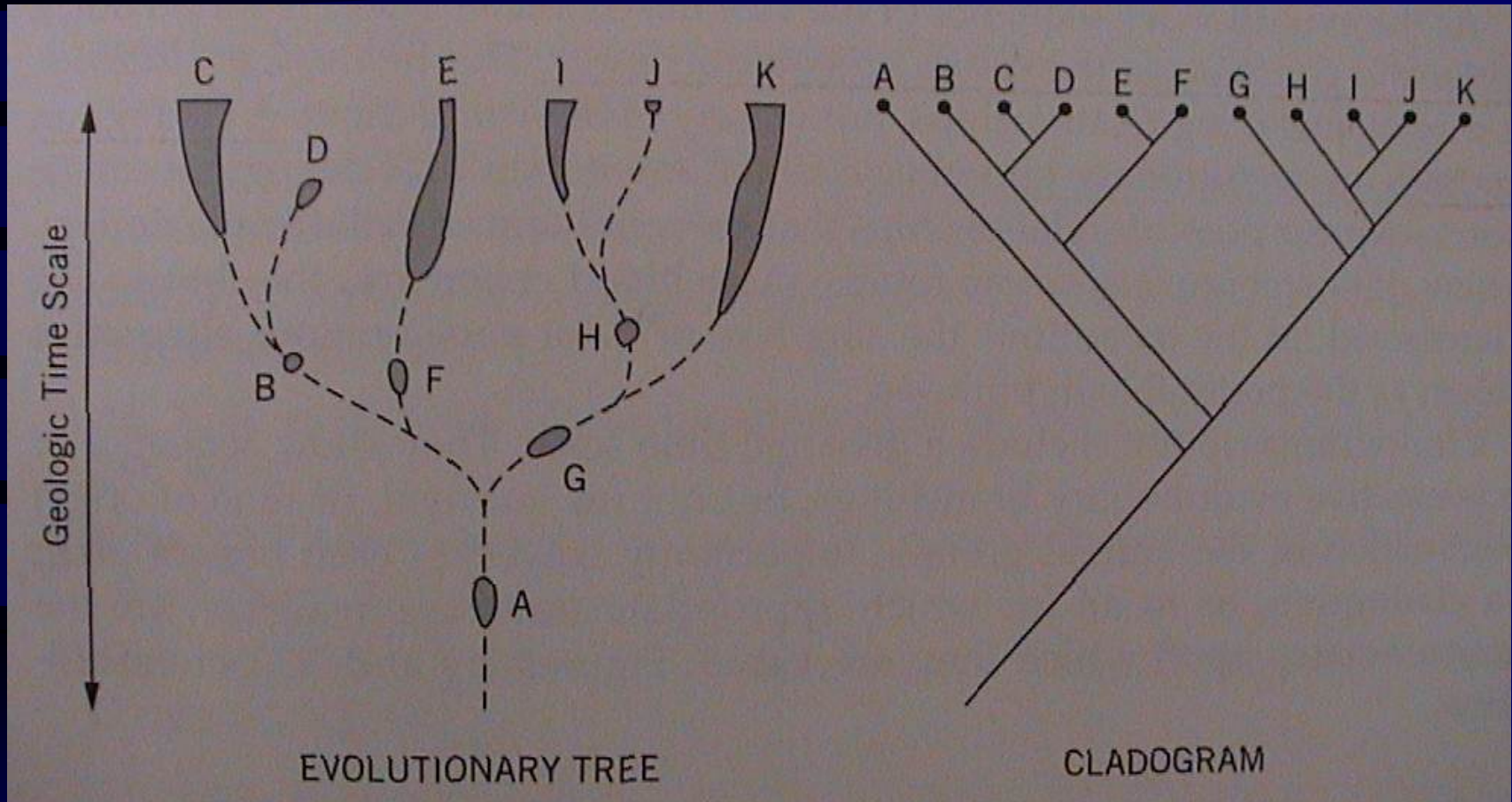
příbuznost taxonů - dendrogramy (kladogramy)

- taxonomie, taxon
- znaky
- **klasifikace**



příbuznost taxonů - dendrogramy - kladogramy

- taxonomie, taxon
- znaky
- klasifikace



Ve vztahu k času
(start-cíl, výsledek)

Ve vztahu k evolučním změnám
(události, štěpení)

Klasifikace

- taxonomie, taxon
- znaky
- klasifikace

A. Kladistická (fylogenetická)

1. Určení monofyletických dílčích skupin v komplexu taxonů, které mají charakteristický výskyt unikátních synapomorfii (shlukování).
2. Hledání sesterských vztahů mezi monofyletickými taxony (další synapomorfie širšího rozsahu)
3. Vytvoření úplného souboru genealogických hypotéz pro daný soubor taxonů - KLADOGRAM

- : záměna plesiomorfie a apomorfie, obtížnost odlišení konvergencí od homologií

+ : soulad s klasifikací (kladogenezí) na základě molekulárně biologických metod

Kladistická taxonomie – jen monofyletické taxony

B. Evoluční – mono- a parafyletické taxony

C. Numerická - fenetika

D. Molekulární fylogeneze

Klasifikace

A. Kladistická (fylogenetická)

B. Evoluční

C. Numerická - fenetika

- taxonomie, taxon
- znaky
- klasifikace

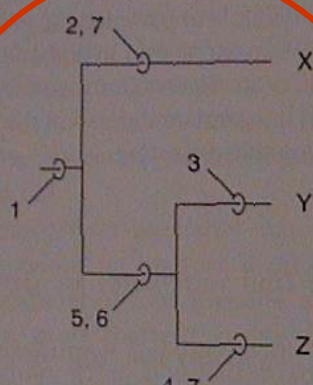
Numerické hodnocení souboru údajů o podobnostech znaků. Např.

a) metoda maximální úspornosti (maximum parsimony): nejjednodušší možné vysvětlení kladogeneze, předpokládá nejmenší počet evolučních změn v příslušném souboru znaků u daných taxonů

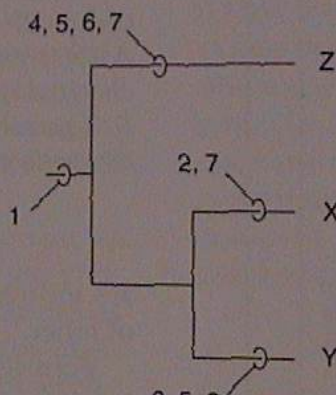
TABLE A

An Example of a Character Data Matrix

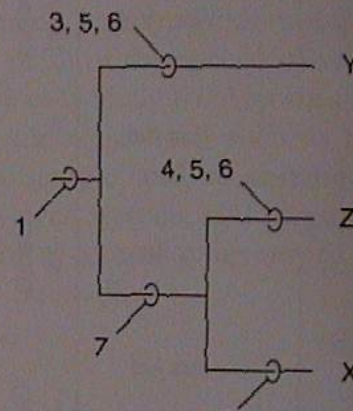
Taxon	Character 1	Character 2	Character 3	Character 4	Character 5	Character 6	Character 7
Outgroup	0	0	0	0	0	0	0
X	1	1	0	0	0	0	1
Y	1	0	1	0	1	1	0
Z	1	0	0	1	1	1	1



Tree requiring 8 steps



Tree requiring 10 steps



Tree requiring 9 steps

C. Numerická - fenetika

- taxonomie, taxon
- znaky
- klasifikace

b) metoda maximální pravděpodobnosti (maximum likelihood): posuzuje hypotézy o evoluční historii z hlediska pravděpodobnosti, že jsou v souladu se získanými daty

c) kompatibilita: soulad taxonomického výskytu co největšího souboru znaků bez ohledu na počet evolučních změn, které by musely prodělat znaky zbývající

D. Molekulární fylogeneze

- mapování sekvencí AK v proteinech a nukleotidů v DNA, pořadí genů
- hybridizace DNA
- využití statistického zpracování dat (PC) - nevážené znaky
- imunologické metody
- + : absolutní datování štěpných události v čase, konstantní rychlost evolučních změn příbuzných sloučenin nezávisle na funkci a prostředí („molekulární hodiny“)
- : interpretace výsledků, vážení znaků v. statistické metody

- taxonomie, taxon
- znaky
- **klasifikace**

klasifikace	skupiny			používané znaky		
	mono- fyletické	para- fyletické	poly- fyletické	homo- plázie	homologie	
					ancestrální	odvozené
fenetická	+	+	+	+	+	+
evoluční	+	+	-	-	+	+
kladistická	+	-	-	-	-	+

Význam paleontologie pro kladistiku (?)

Paleontologie = deformované fragmentární fosílie (neúplnost dat)
a sugestivní interpretace

Využití analýzy DNA jen u materiálu do stáří 50 000 let

Molekulární hodiny:

Genetická vzdálenost různých linií se v čase zvětšuje, tzn. čím vývojově vzdálenější taxony, tím rozdílnější genotyp (s časem dochází k většímu nahromadění změn)

Využití znaků selekčně neutrálních, nepodléhajících přírodnímu výběru (např. gen *cytB* v mtDNA), změny sekvencí podobných makromolekul se mění konstantní rychlostí – fylogenetická minulost organismů by se dala odvodit z genetické vzdálenosti podle substitučních rozdílů v DNA

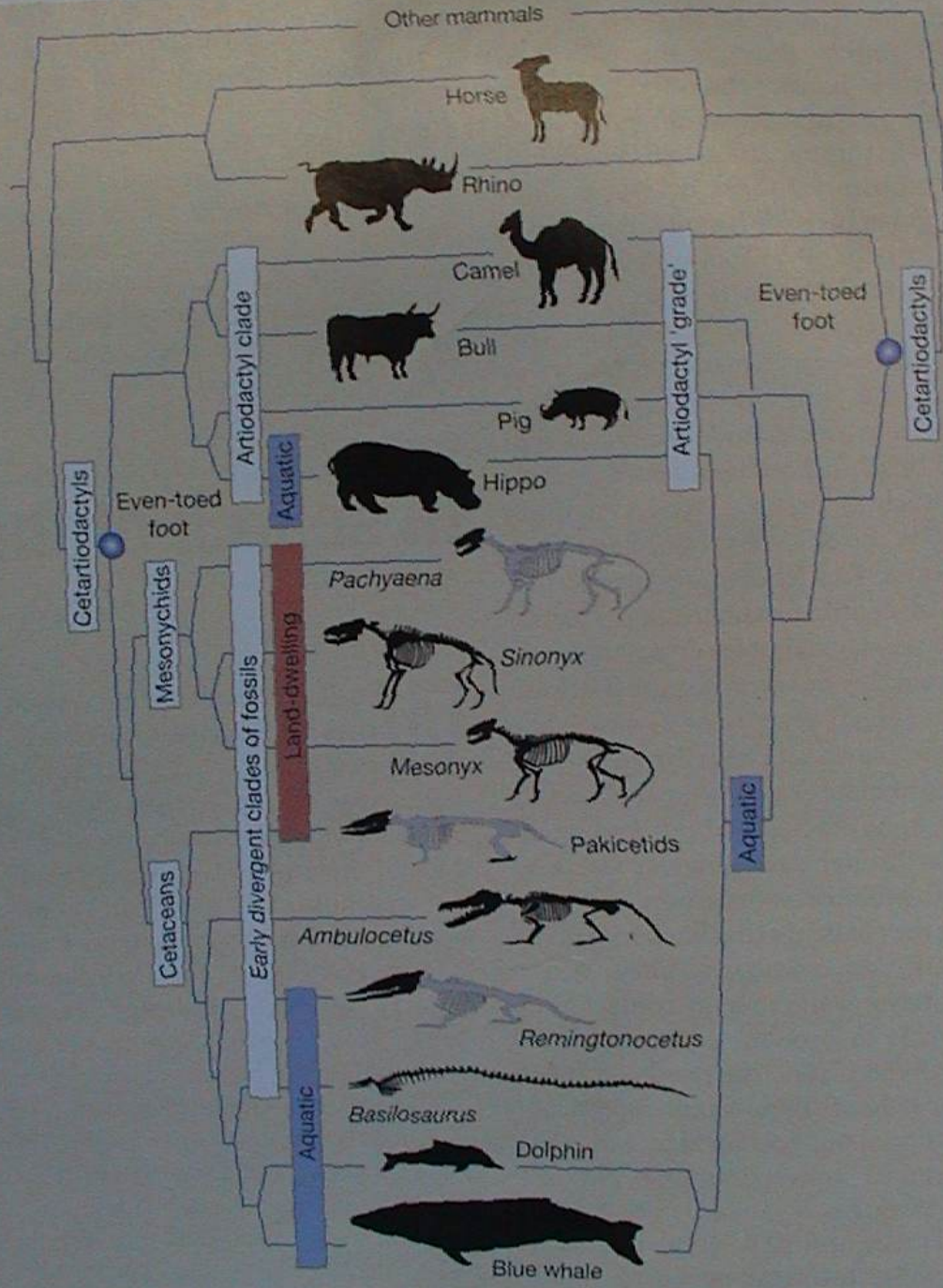
Z genetické vzdálenosti by se dala odvodit absolutní doba, která uběhla od okamžiku divergence srovnávaných taxonů (problém: molekulární hodiny netikají konstantní rychlostí – tj. tempo hromadění změn je v různých liniích různé)

Kalibrace hodin podle standardu (známá doba divergence podle fosilních dokladů v linii se známou genetickou distancí), např. divergence ptáků a savců ze společného předka (310 mil. let), divergence kytovců nebo vyšších primátů

Rozdíly mezi paleontologickým datováním fosilního záznamu a molekulárními hodinami jsou největší pro období mesozoika (druháohor: 248-65 mil. let), kdežto v paleozoiku (prvohory) a kenozoiku (třetihory) jsou malé (Kumar & Hedges, Nature 392, 1998).

Srovnání kladogramů založených na morfologických a molekulárně genetických znacích:

Závěr: nutná integrace molekulárních metod s morfologickými přístupy



a Morphological tree

b Molecular tree

System a evoluce obratlovců II.

Chordata

- **postavení v systému**
- **charakteristické znaky**
- **systém**
- **původ, příbuzenské vztahy**

Chordata:
• postavení v systému

Eukarya (Eukaryota)



Metazoa (Animalia)



Bilateria



Triblastica
(Coelomata)



Deuterostomia



Chordata (60 000)

Strunatci patří k druhoústým trojvrstevným (s pravou druhotnou dutinou tělní) dvoustranně souměrným živočichům.

System živočichů

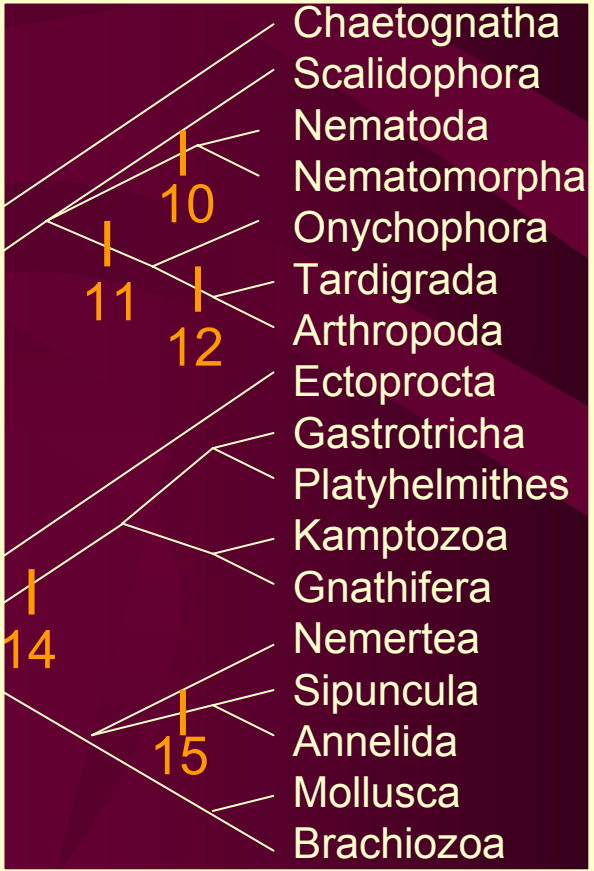
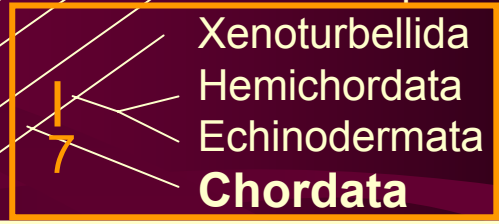
živočichové patří do říše
Opisthokonta

- 1 – Metazoa
- 2 – Eumetazoa
- 3 – Planulozoa
- 4 – Bilateria
- 5 – Eubilateria
- 6 – **Deuterostomia**
- 7 – Ambulacraria
- 8 – **Protostomia**
- 9 – Ecdysozoa

- 10 – Nematoda
- 11 – Panarthropoda
- 12 – Tactopoda
- 13 – Lophotrochozoa
- 14 – Platyzoa
- 15 – Pulvinifera

Podle Zrzavého (2006)

- „Choanozoa“
- Porifera
- Ctenophora
- Cnidaria
- Placozoa
- Myxozoa
- Acoelomorpha
- Xenoturbellida
- Hemichordata
- Echinodermata
- Chordata**
- Chaetognatha
- Scalidophora
- Nematoda
- Nematomorpha
- Onychophora
- Tardigrada
- Arthropoda
- Ectoprocta
- Gastrotricha
- Platyhelminthes
- Kamptozoa
- Gnathifera
- Nemertea
- Sipuncula
- Annelida
- Mollusca
- Brachiozoa
- trubénky aj.
- houbovci
- žebnatky
- žahavci
- vložkovci
- výtrusenky
- praploštěnci
- mlžojedi
- polostrunatci
- ostnokožci
- strunatci**
- ploutvenky
- chobotovci
- hlístice
- strunovci
- drápkovci
- želvušky
- členovci
- mechovci
- břichočrvi
- ploštěnci
- mechovnatci
- čelistovci
- pásnice
- sumýšovci
- kroužkovci
- měkkýši
- ramenonožci aj.



Chordata:

- **postavení v systému**

DEUTEROSTOMIA

ph.

1. ECHINODERMATA

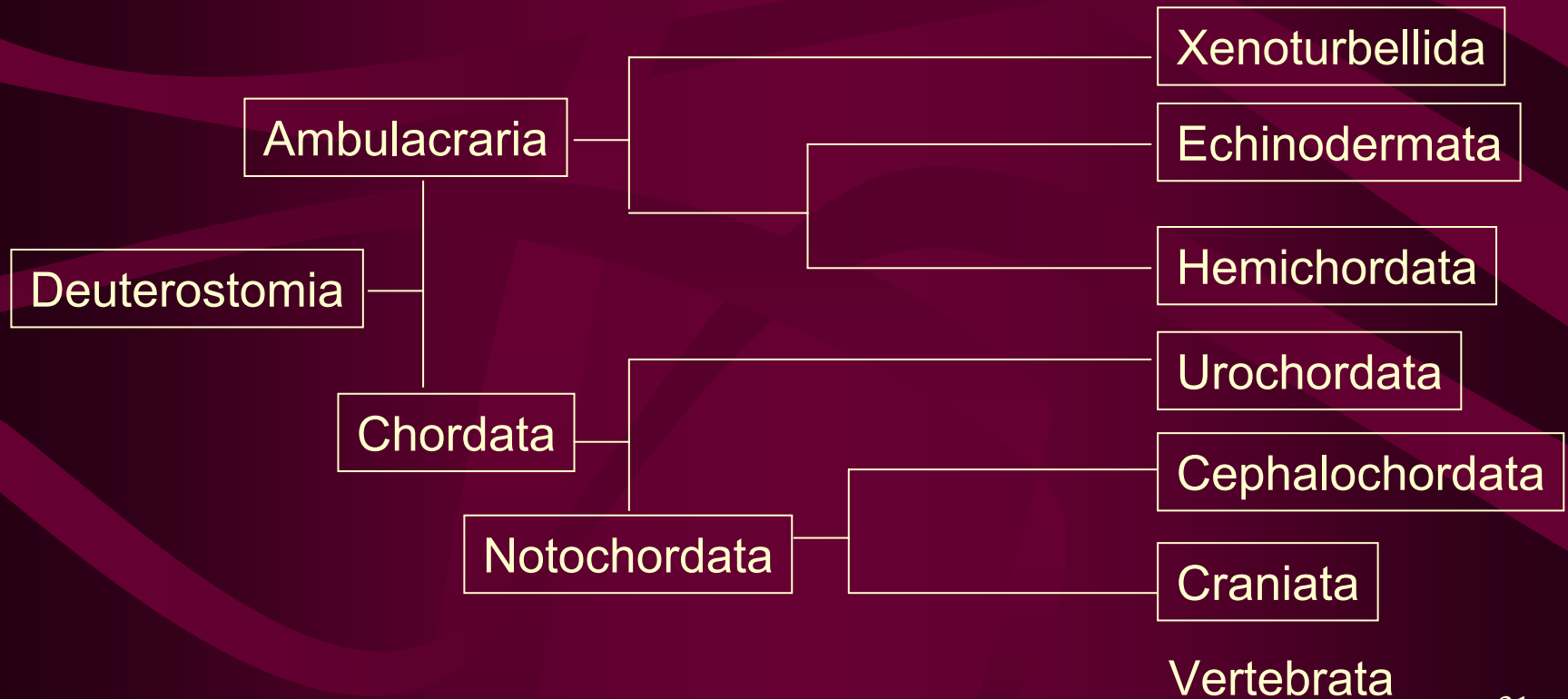
OSTNOKOKOŽCI

2. HEMICHORDATA

POLOSTRUNATCI

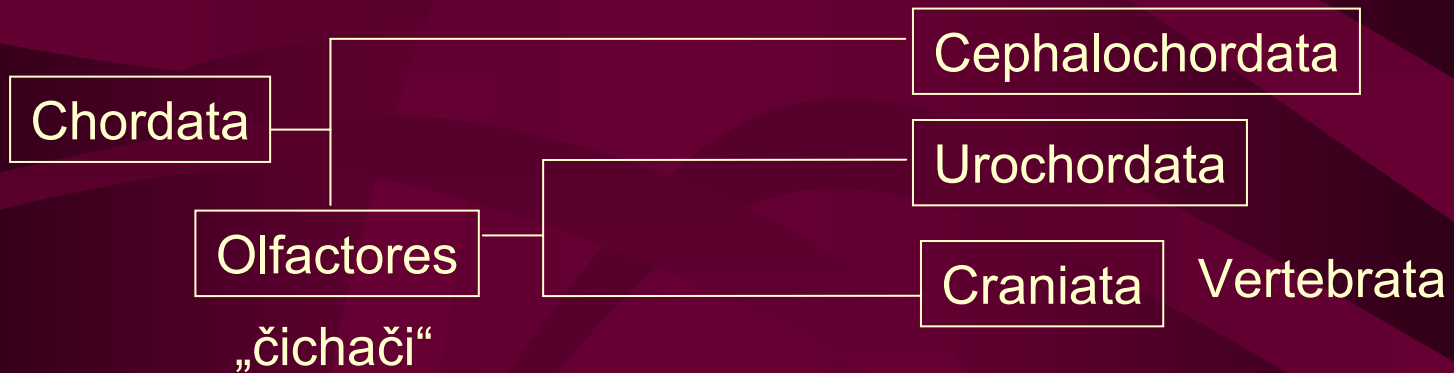
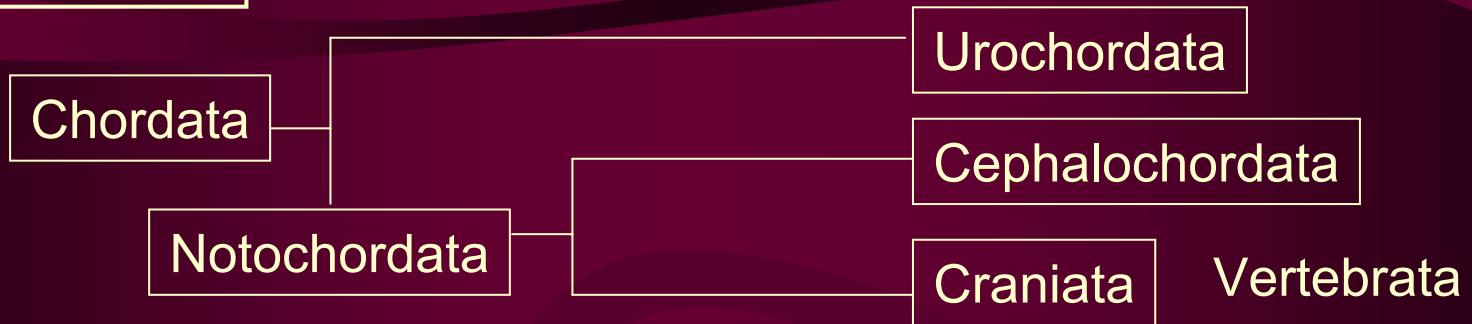
3. CHORDATA

STRUNATCI (49000)



Chordata:

- postavení v systému



Urochorda – odvozená skupina, druhotně zjednodušená
Cephalochordata (kopinatci) – striktní uniformní metamerie
Craniata (Vertebrata) – odlišná segmentace, ontogeneze hlavy
a žaberního aparátu (viz EvoDevo – Evolution and Development Biology)

Chordata:

- postavení v systému
- příbuzenské vztahy
- charakteristické znaky
- systém

Příbuznost kmene Chordata k jiným skupinám Deuterostomia na základě podobnosti struktur:

a) Hemichordata (Pterobranchia nebo Enteropneusta)

pharyngotremie

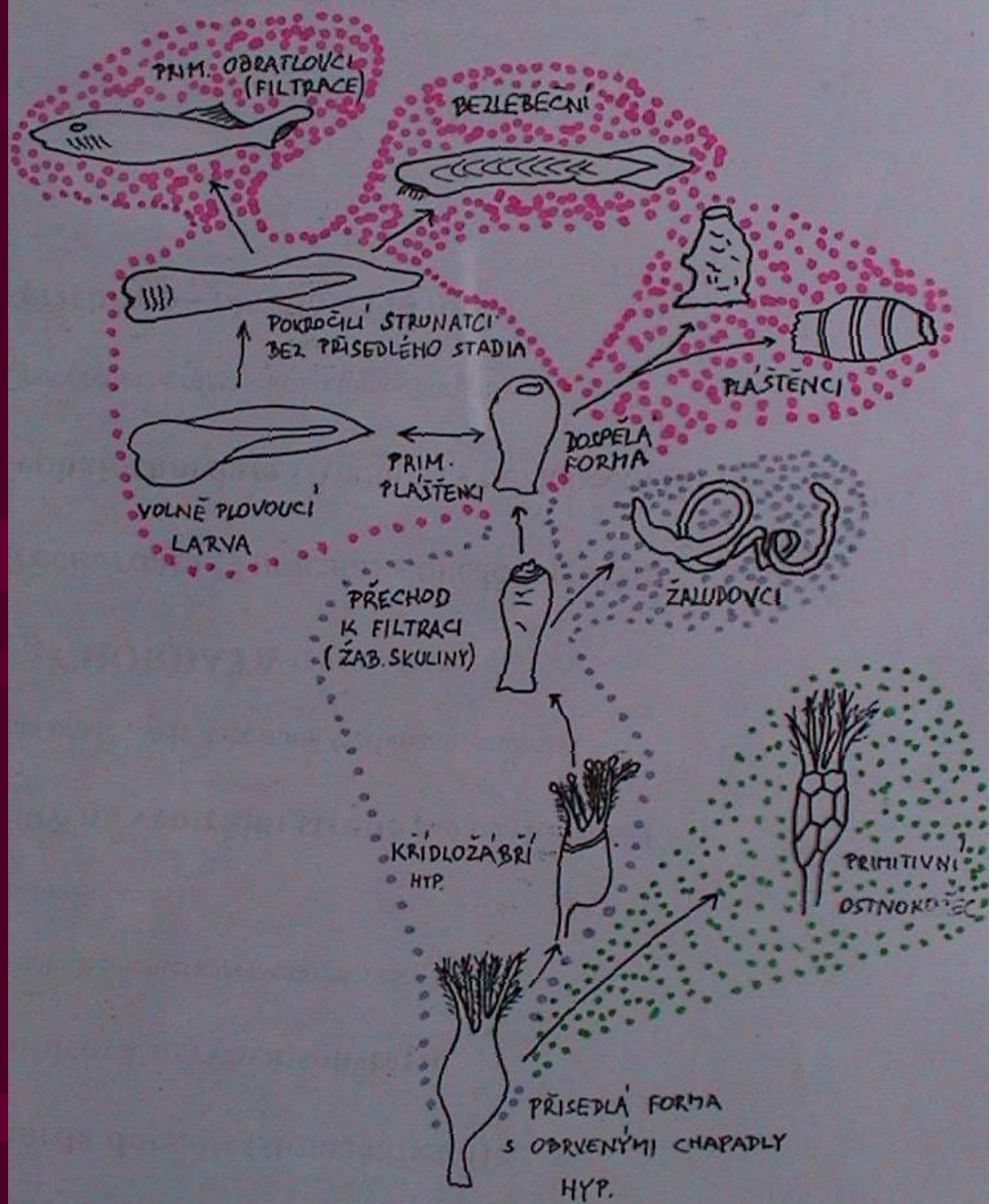
stomochord (bez účasti genu Brachyury)

hřbetní nervový pruh

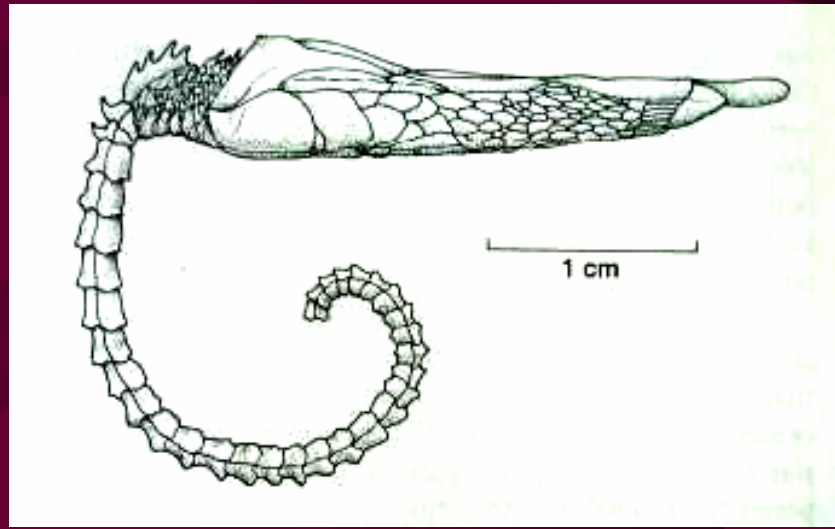
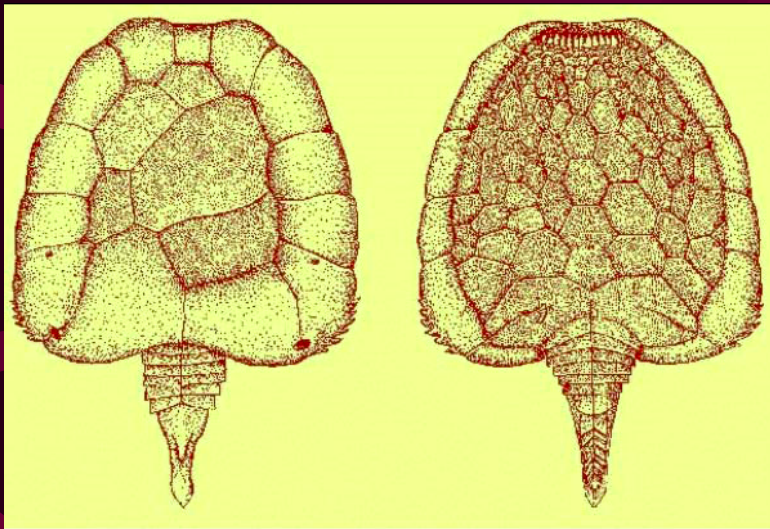
Romer, Bone (přisedlé dospělé stadium)

Remane, Garstang (neotenie) - t. tornariová (larva žaludovce)





b) Echinodermata (Stylophora = „Calcichordata“ = „Carpoida“)
pharyngotremie, notochord, dorzální nervová trubice
Jefferies (dospělí Calcichordata – Cornuta, Mitrata)
Garstang (neotenie) - t. aurikulárová



c) Sesterská skupina k ostatním druhoústým – Ambulacraria,
její bazální skupina je: Xenoturbellida - mlžojedi

Xenoturbella bocki (1949)

ploštěnka?

sumýš?

molekulární analýza - je to mlž!

(ostatně má mlží vajíčka a larvy!)

samostatný kmen? (druhotné
zjednodušení)



Bourlat S. J. et al. 2003: *Xenoturbella* is a deuterostome that eats molluscs. Nature 424: 925–928.



Chordata:

- postavení v systému
- příbuzenské vztahy
- **charakteristické znaky (synapomorfie)**

Embryonální determinace vs.
vývojová flexibilita (indukční
procesy v ontogenezi)

Pleziomorfní znaky:

- 3 zárodečné listy, coelom, dvoustranná souměrnost, segmentace struktur vzniklých z coelomu, druhotná ústa
- hltan proděravělý žaberními štěrbinami - pharyngotremie

Apomorfní znaky:

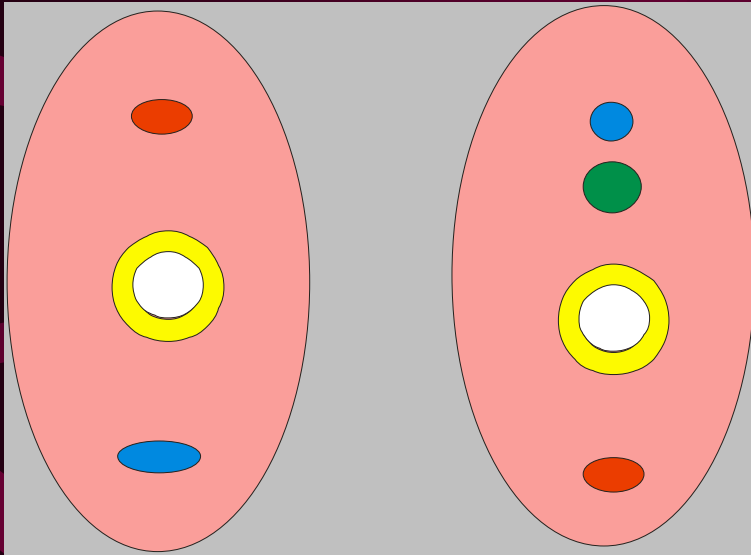
- **chorda dorsalis (Kowalewski 1867) (=notochord)**
– z endomezodermu, aktivní gen Brachyury
- trubicová nervová soustava
- canalis neurentericus
- **postanální ocas** (zadní část Hox komplexu – i u Hemichordata)
- **inverze dorzoventrální osy těla**
srdce na ventrální straně pod trávicí trubicí
nervová trubice na dorzální straně nad chordou
- **endostyl (hypobranchiální rýha) – štítná žláza**
- **peribranchiální prostor s atrioporem**

Chordata:

- postavení v systému
- příbuzenské vztahy
- **charakteristické znaky (synapomorfie)**

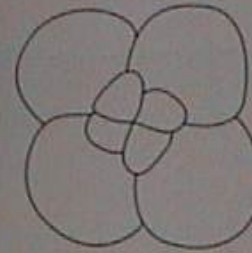
Protostomia

Chordata

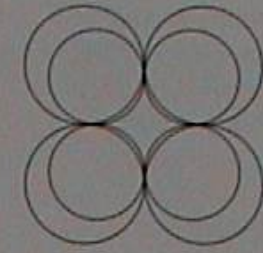


Protostomia

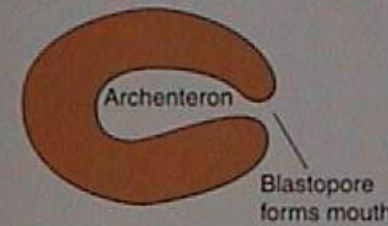
Deuterostomia



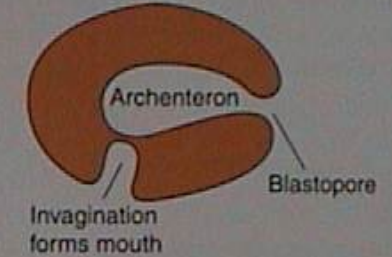
A. Spiral cleavage



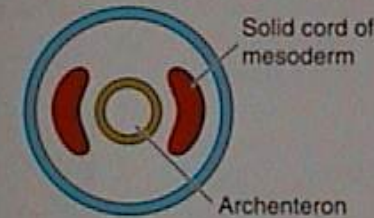
B. Radial cleavage



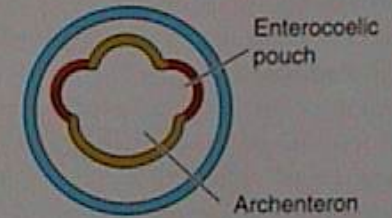
C. Protostome gastrula



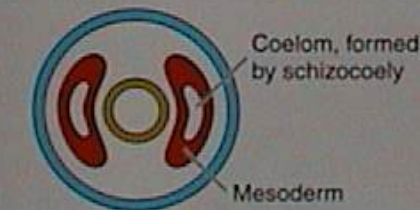
D. Deuterostome gastrula



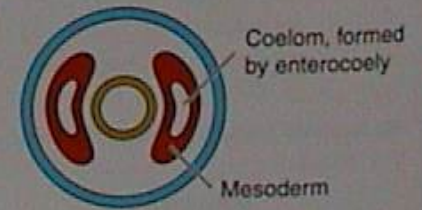
E. Protostome gastrula — early



F. Deuterostome gastrula — early

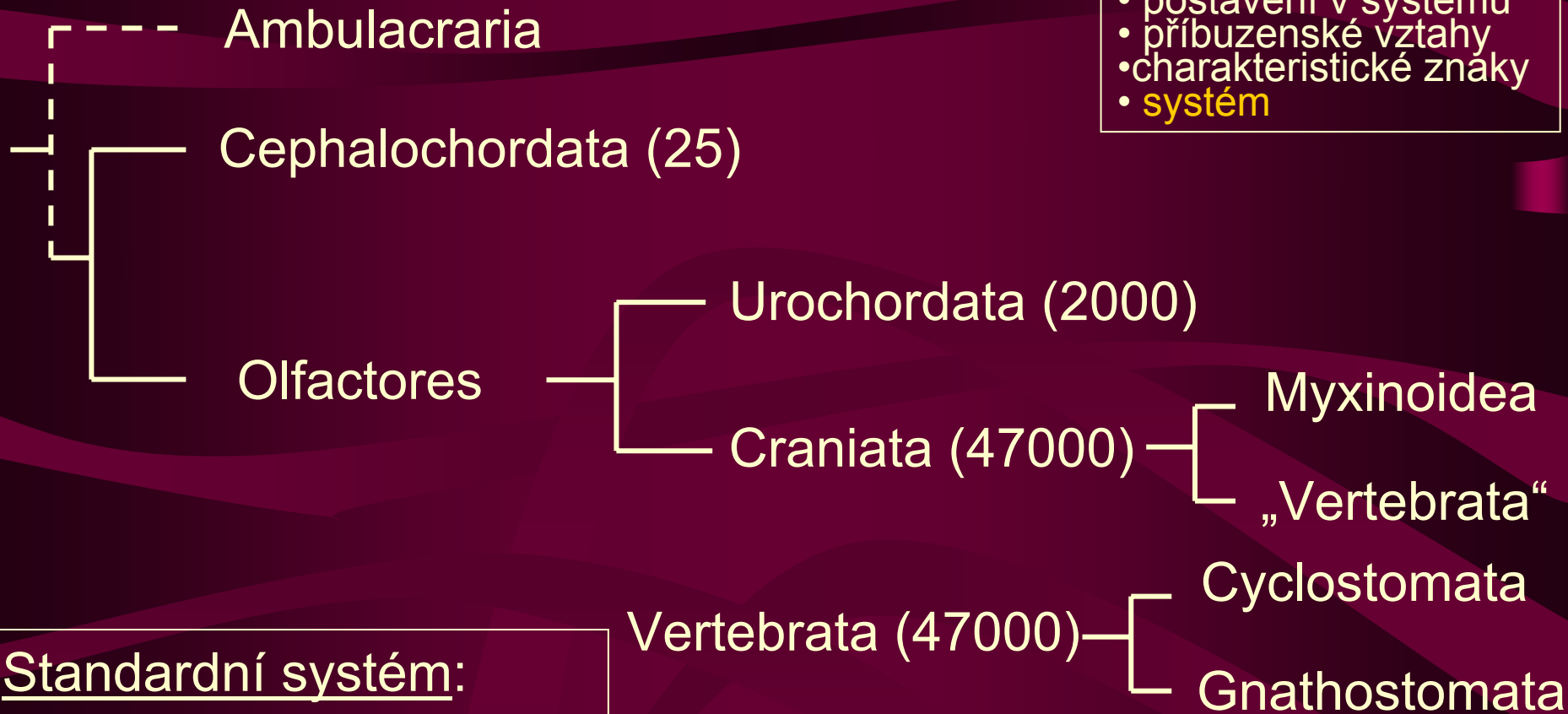


G. Protostome gastrula — late



H. Deuterostome gastrula — late

Kladistický systém:



Chordata:

- postavení v systému
- příbuzenské vztahy
- charakteristické znaky
- **systém**

Standardní systém:

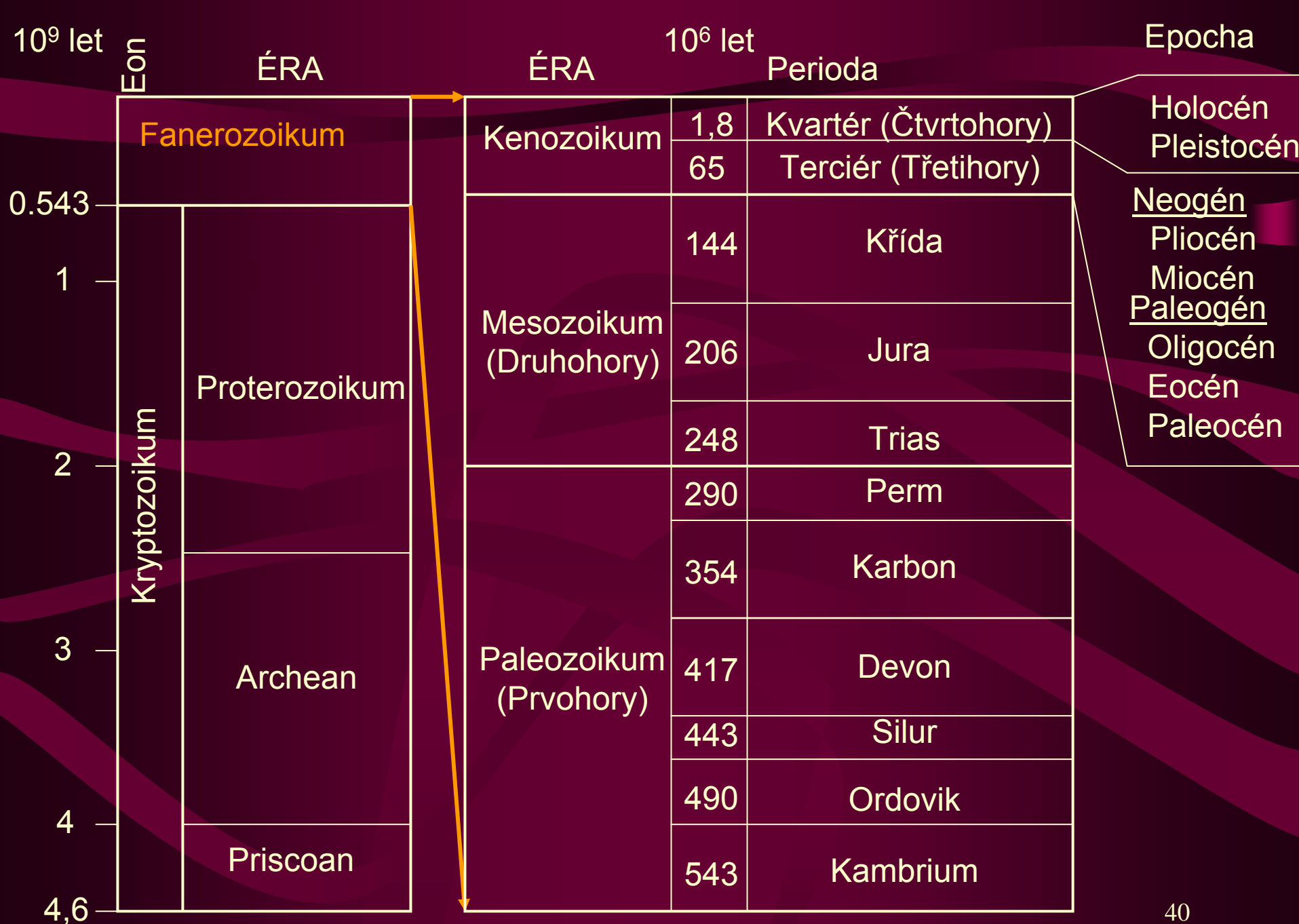
subph. Urochordata

Cephalochordata

Vertebrata

(Yunnanozoon † – dříve příbuzný

Cephalochordata, dnes považován za bazálního zástupce Deuterostomia nebo Hemichordata)



Datování podle The Geological Society of America 1999

Nejstarší fosilní záznamy (období kambrické exploze):

spodní kambrium (-530-520 mil. let) - Čcheng-t'iang (jižní Čína)

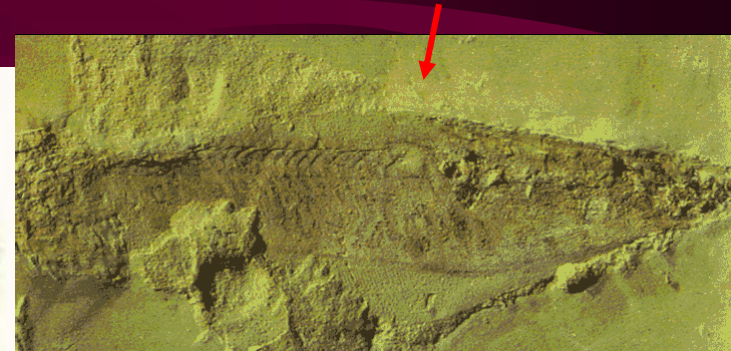
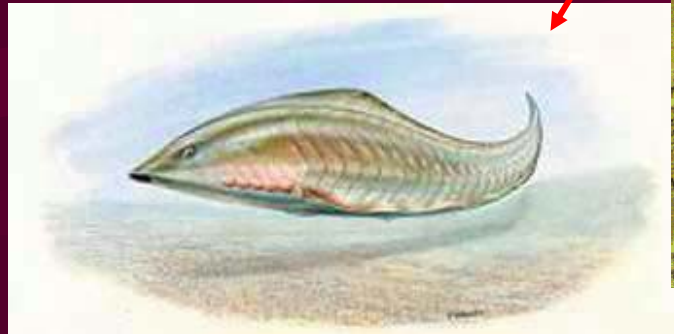
Cathaymyrus diadexus

2,2 cm, pohyb při mořském dně, příbuznost s kopinatci, popis na základě jediného exempláře

***Haikouella* ?**

- sesterská skupina Craniata ?, na základě měkkých tkání - srdce, mozek

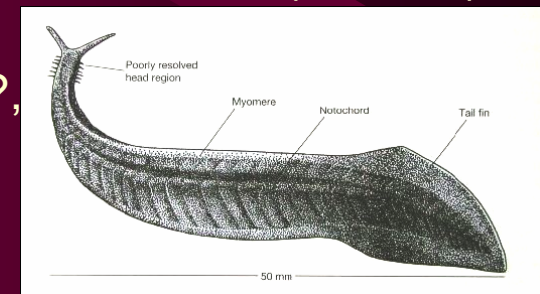
Nejstarší obratlovci z kambria jižní Číny: ***Myllokungmingia***, ***Haikouichthys***, ***Zhongjianichthys***



střední kambrium (-505 mil. let) - burgesské břidlice v Britské Kolumbii (Kanada)

Pikaia gracilens

4 cm, pohyb při mořském dně, příbuznost s kopinatci?, párové smyslové orgány – příbuznost s obratlovci?



U.S.N.M. 198612

- obratlovec, úhořovité tělo, 6,5 cm, na základě „lebečního“ skeletu, podobnost se skeletem minohy

svrchní kambrium (500 mil. let) až trias (220 mil. let)

konodonti - fosilní chronometr, příbuzní se sliznatkami nebo mihulemi, anebo primitivní čelistnatci (?) – draví, ústní aparát se zoubky z dentinu a skloviny, chorda, kost, myomery, velké oči, encefalizace, makrofágní predátoři

