

System a evoluce obratlovců I.

Úvod:

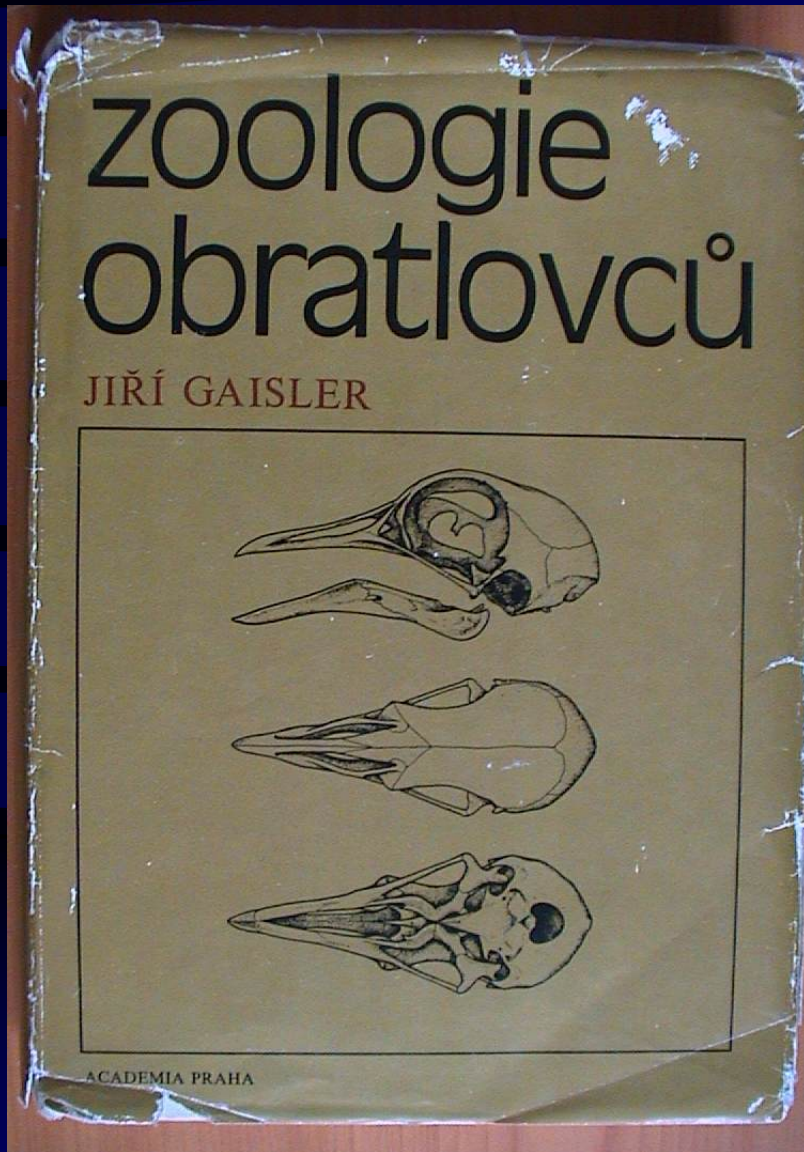
- literatura
- obsah předmětu
- základní pojmy:
 - taxonomie, taxon, systematika
 - znaky
 - klasifikace



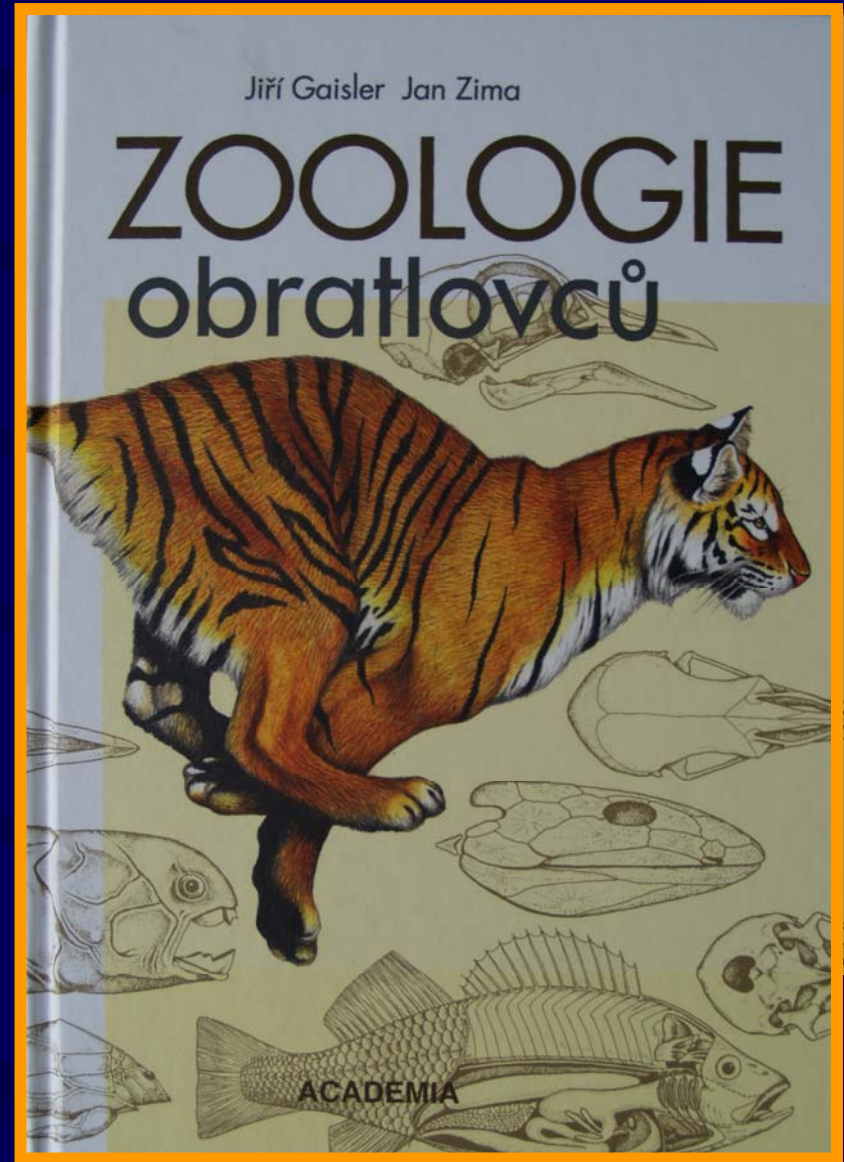
Zdeněk Řehák

rehak@sci.muni.cz

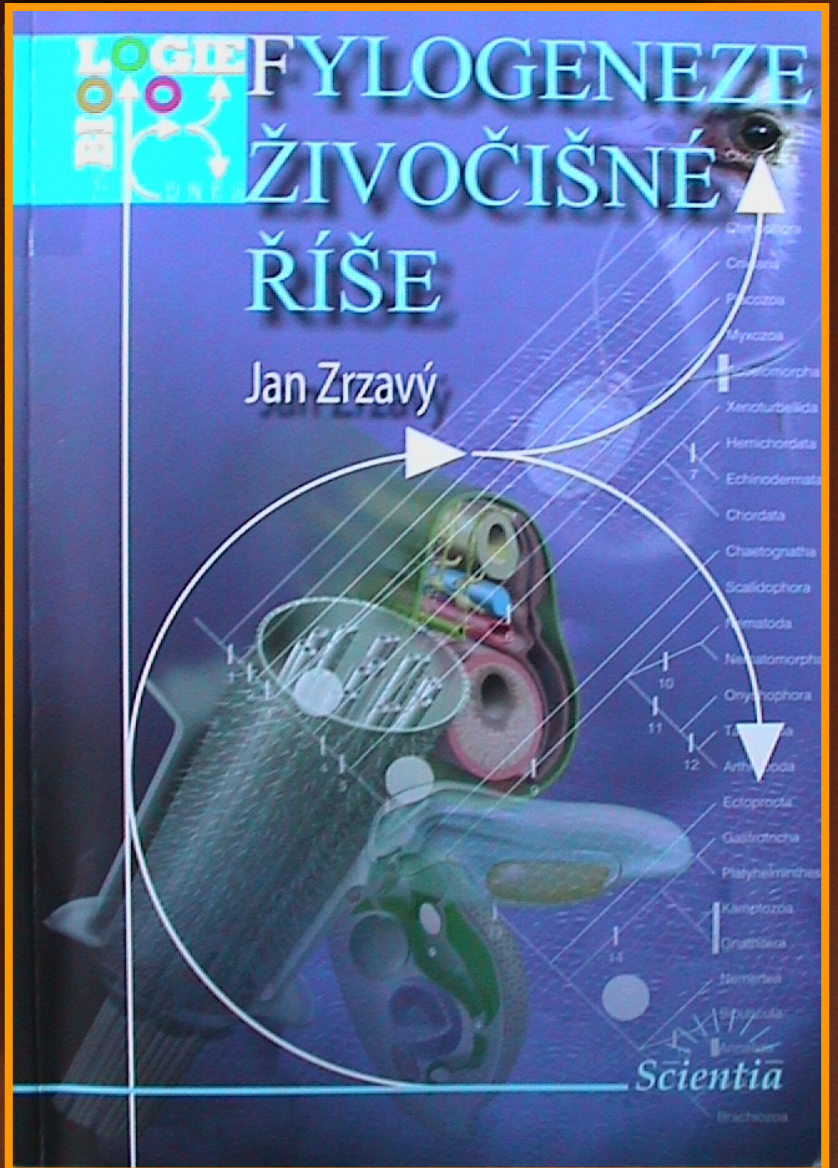
Literatura



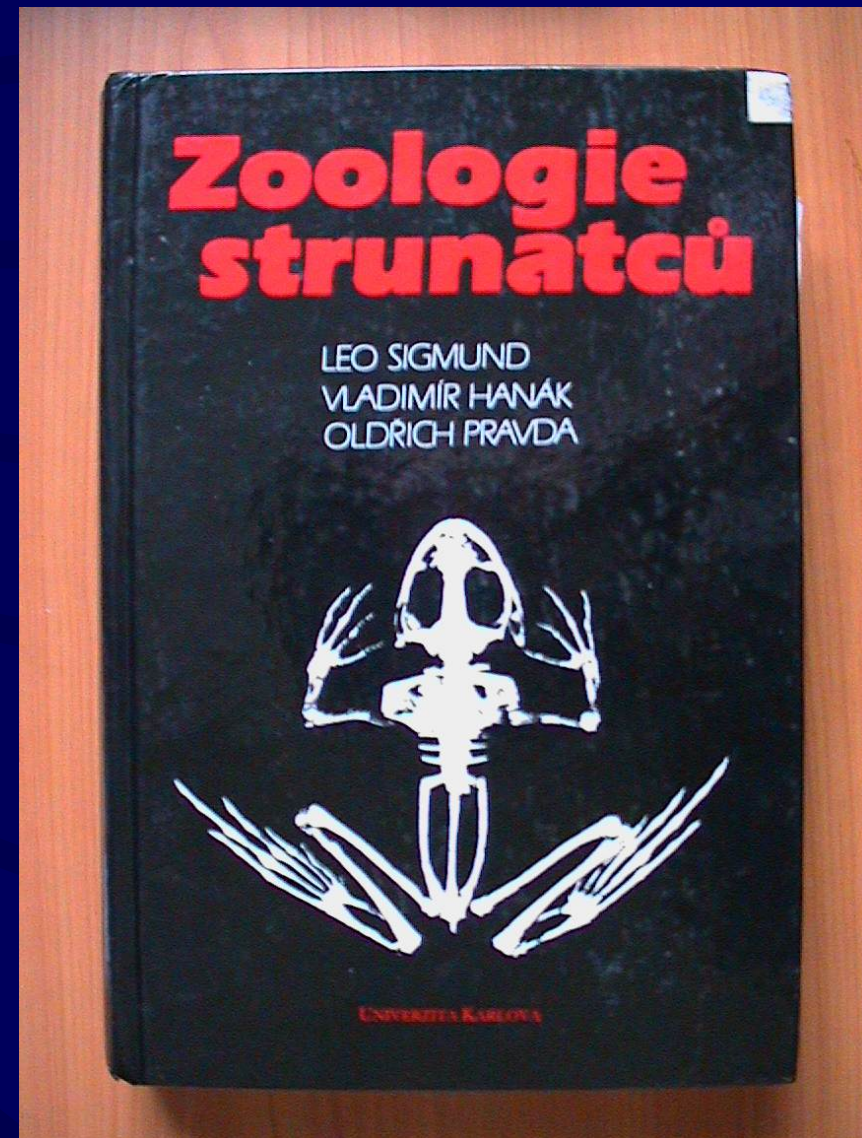
1983 Gaisler



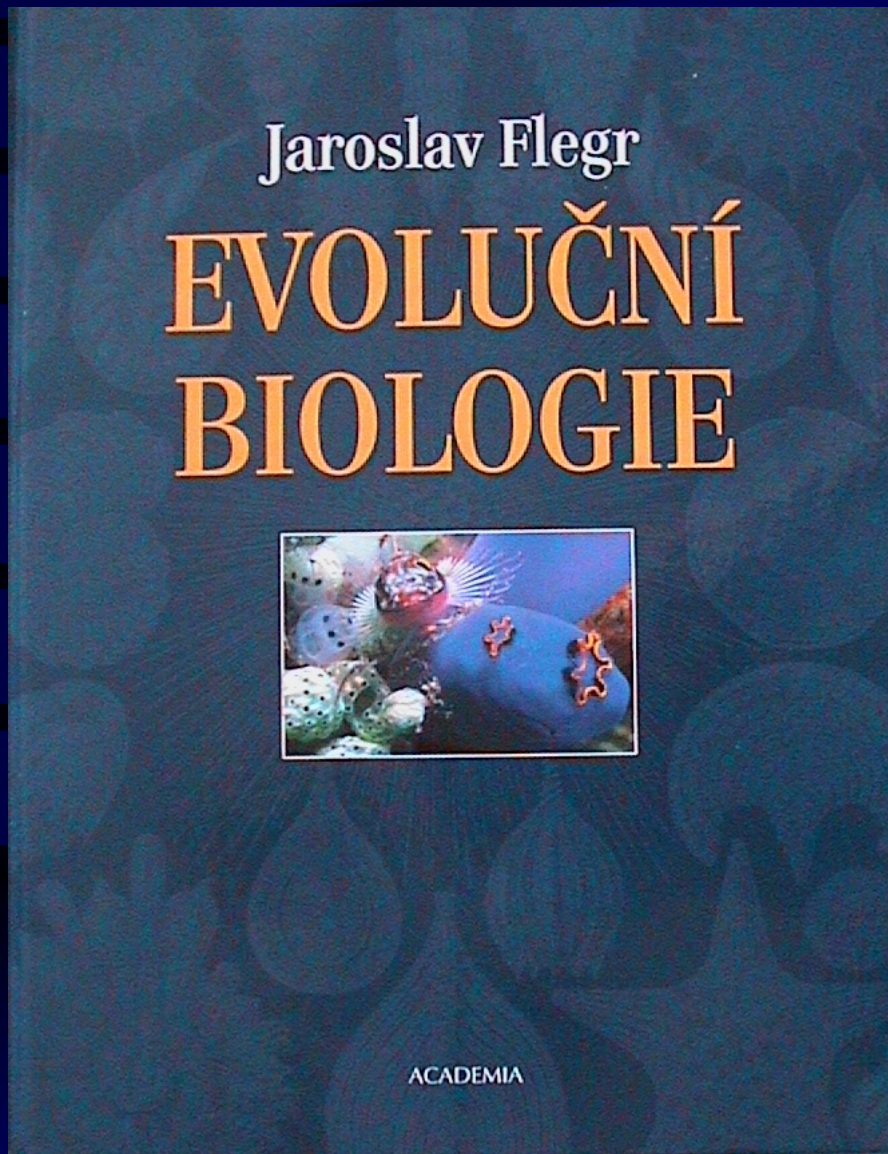
2007 Gaisler & Zima ³



2006 Zrzavý

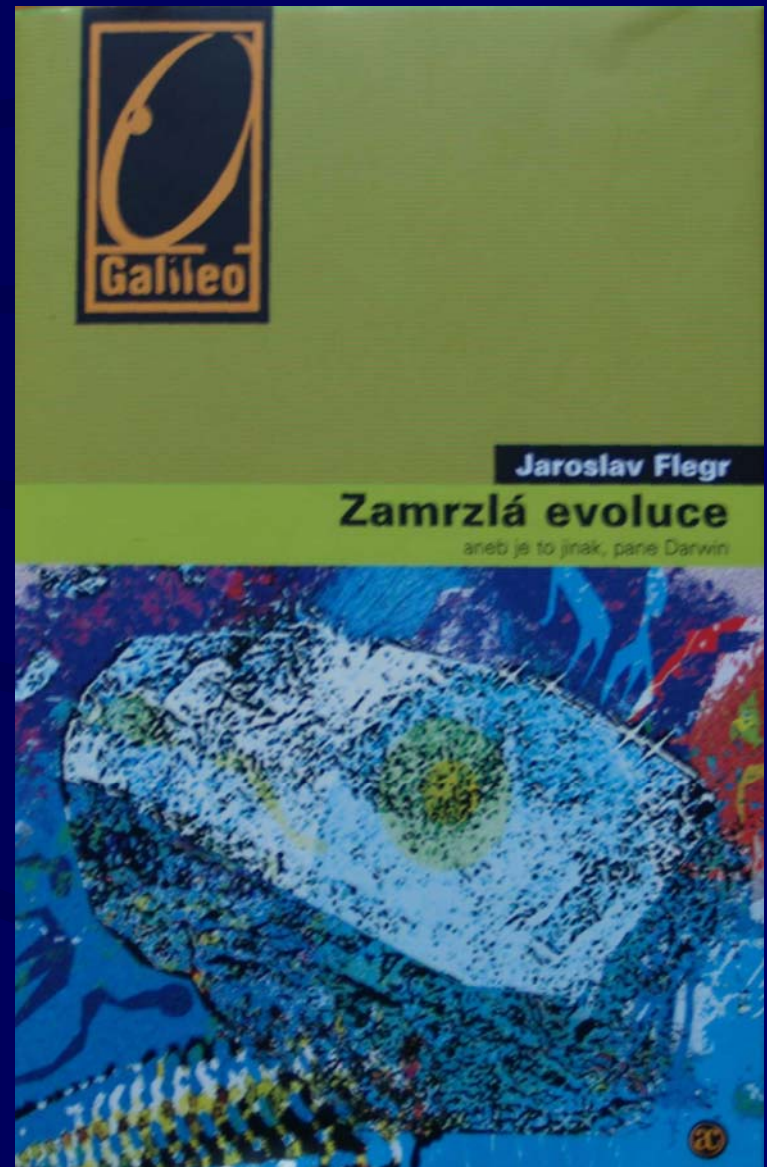


1992 Sigmund et al. 4



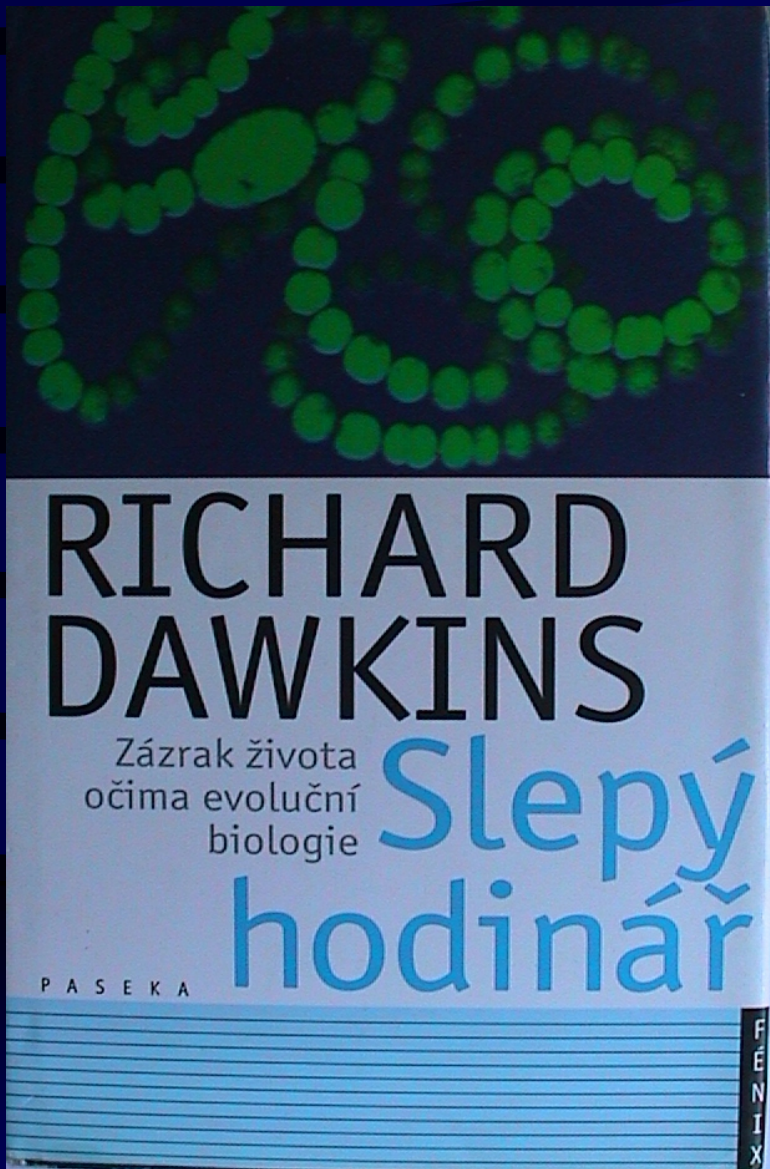
2005

Flegr



2006

Flegr



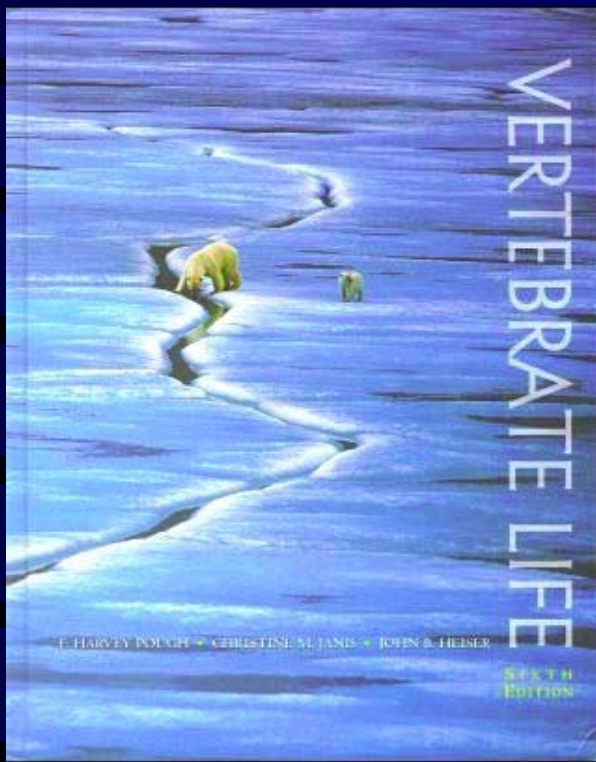
2002

Dawkins

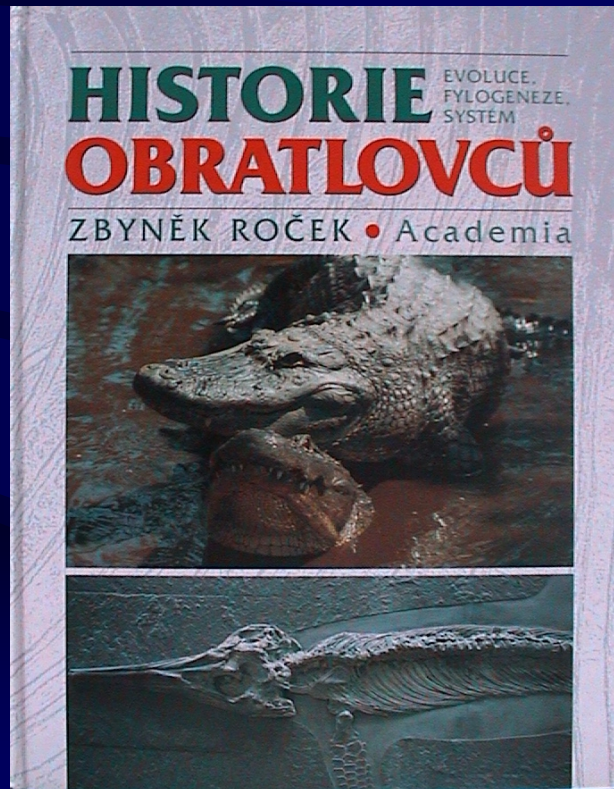


2004

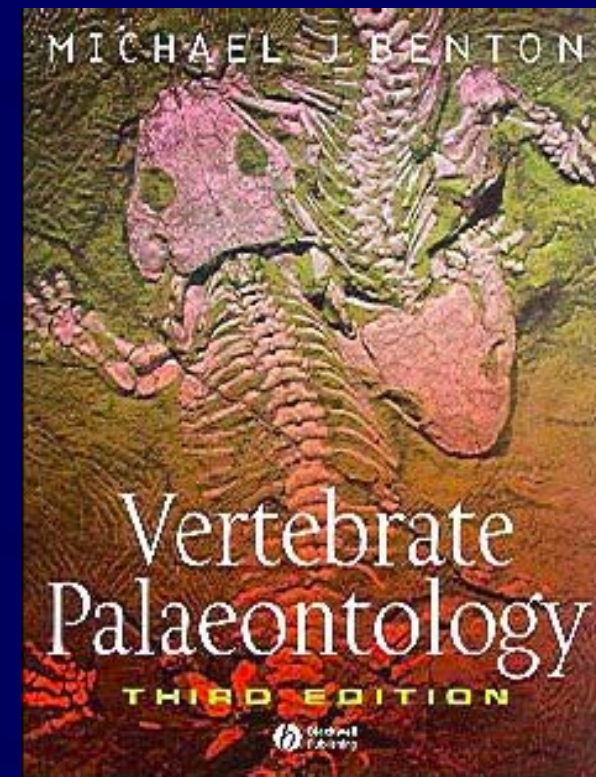
Zrzavý et al.



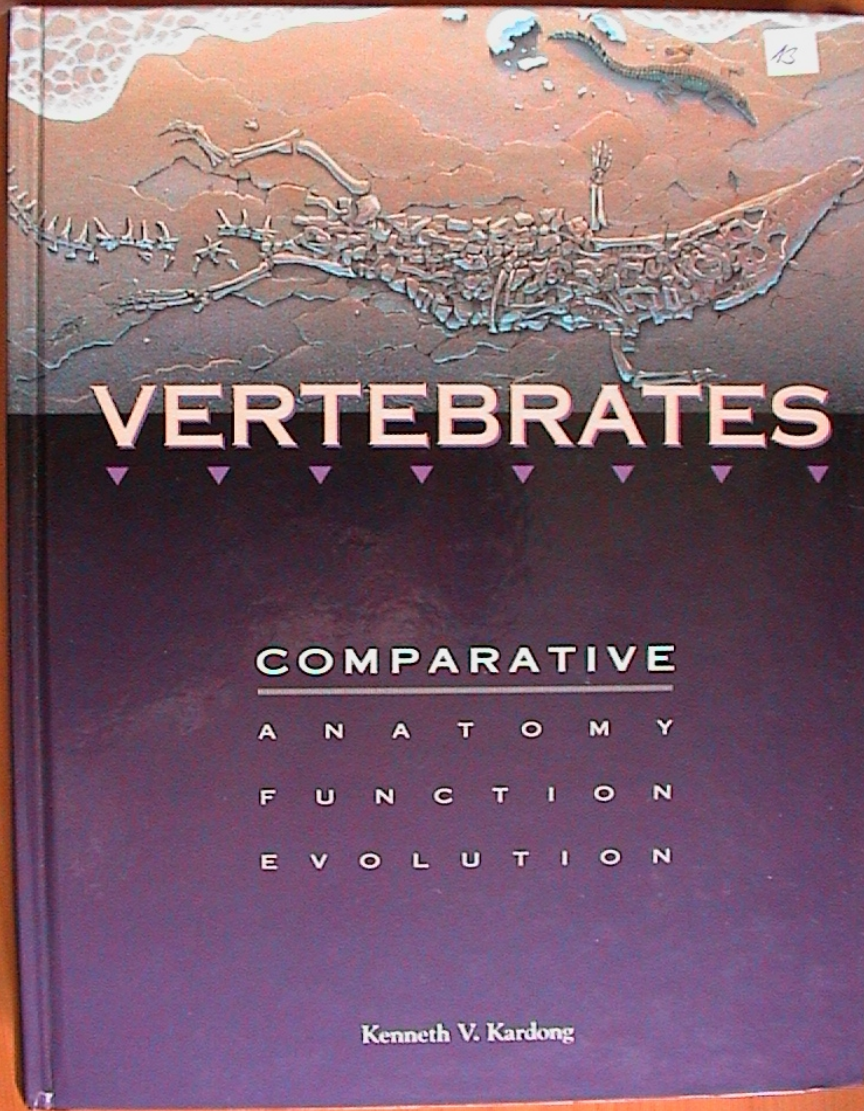
2002 Pough et al.



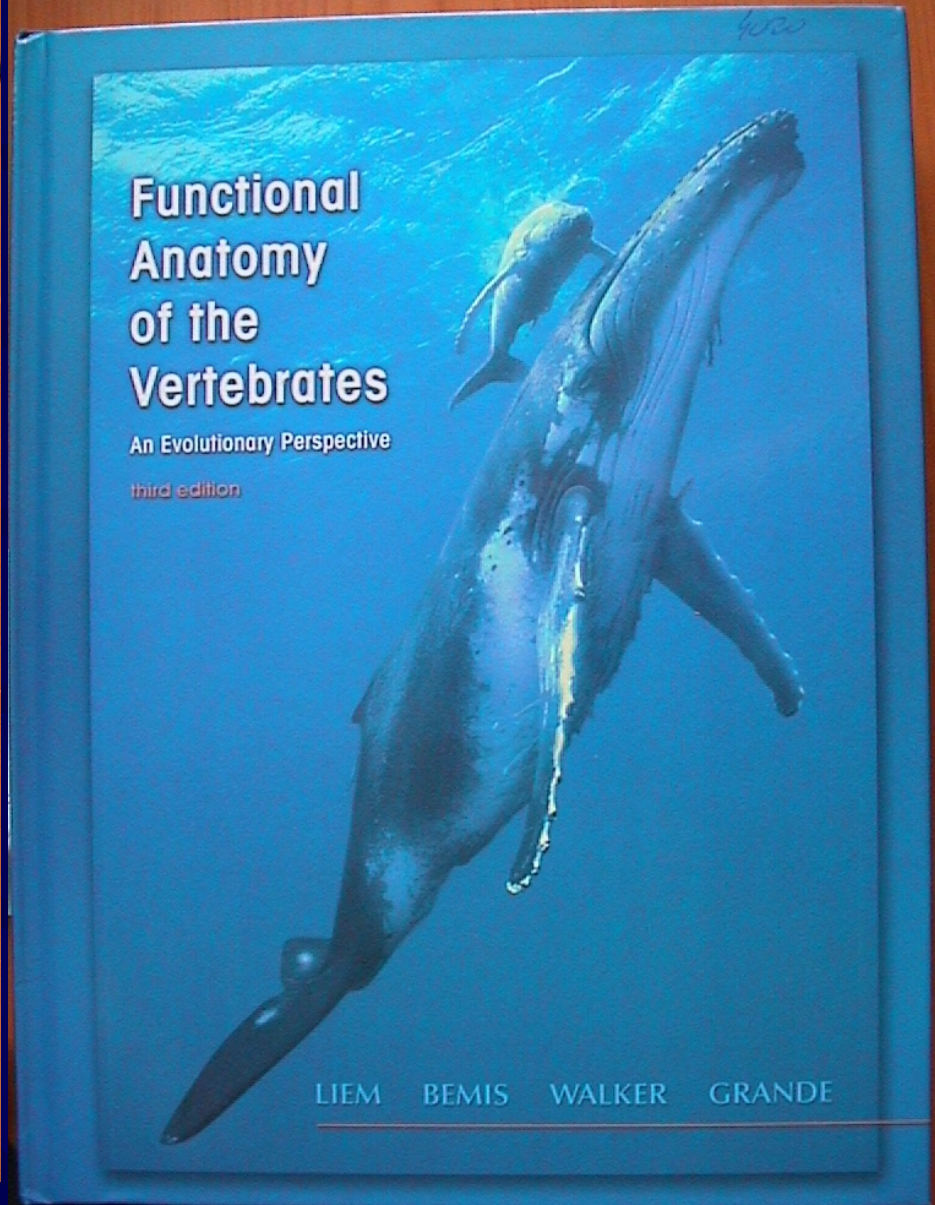
2002 Roček



2004 Benton



1995, 1998, 2002 Kardong



2001 Liem et al.

15
**ANALYSIS OF
VERTEBRATE
STRUCTURE**

FOURTH EDITION

MILTON HILDEBRAND



1995

Hildebrand

Comparative ninth
edition
Anatomy
of the
VERTEBRATES



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



McGraw-Hill INTERNATIONAL EDITION
Biological Sciences Series

2001

Kent & Carr



LINNÉ.

Taxonomie a systematika

Carl von 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

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

Třídění na základě podobností znaků (umělý systém)

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

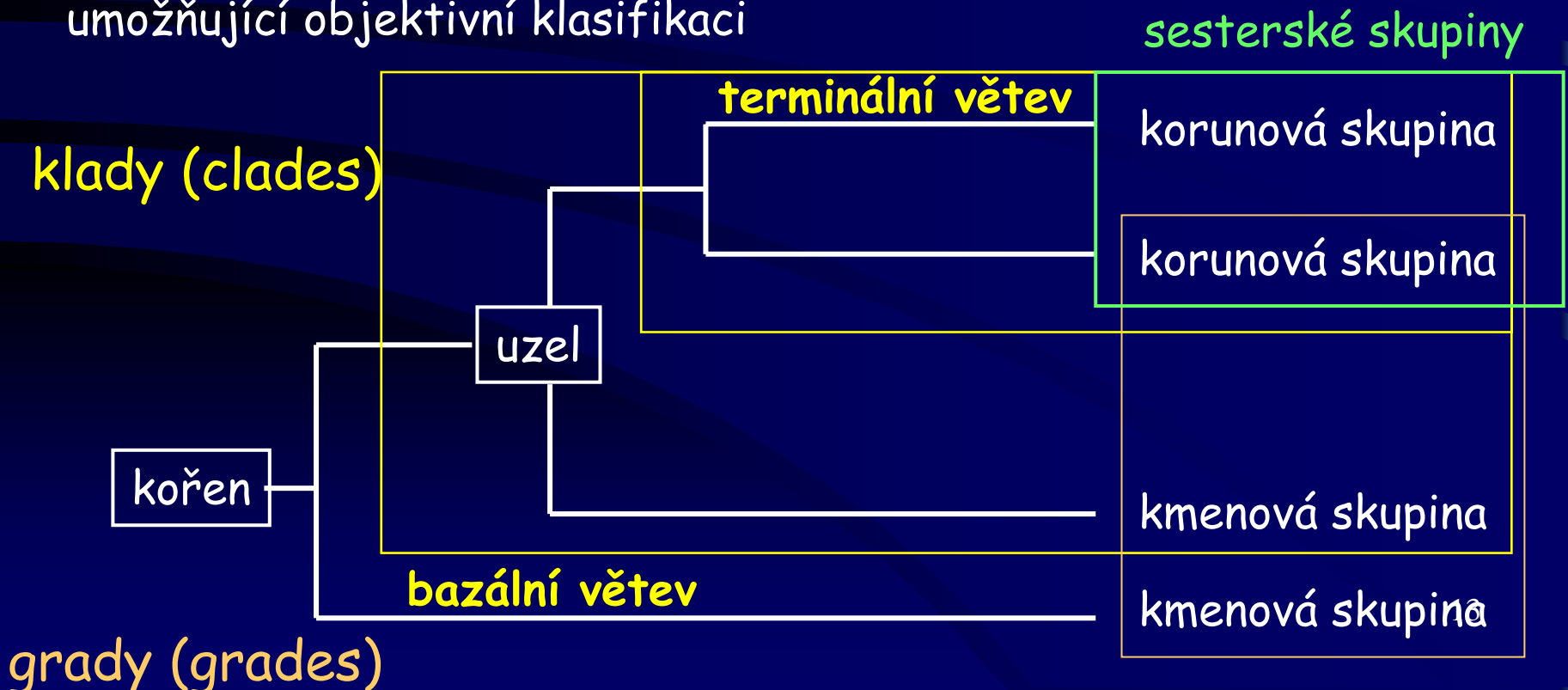
regnum	říše	Animalia
phylum	kmen	Chordata
divisio	oddělení	Vertebrata Gnathostomata
classis	třída	Mammalia
ordo	řád	Carnivora
familia	čeleď	Canidae
genus	rod	Vulpes
species	druh	Vulpes vulpes

Theria
Placentalia
Fissipedia

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



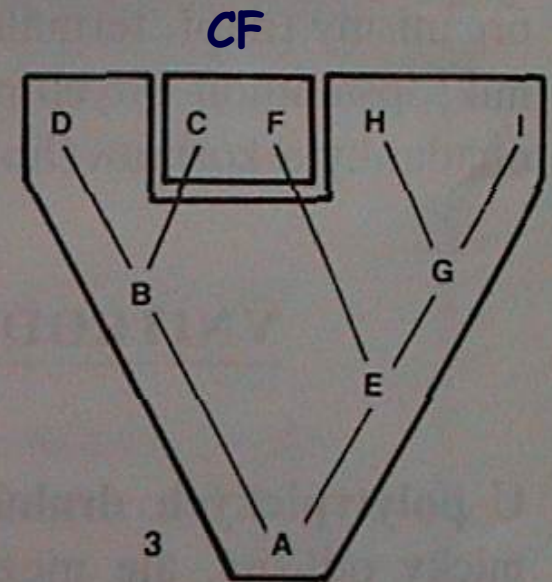
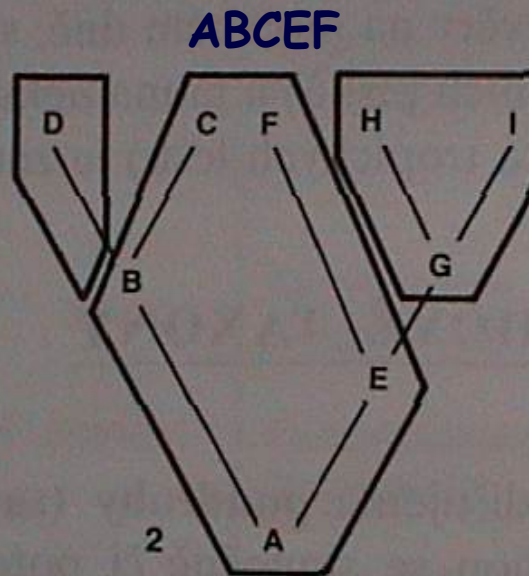
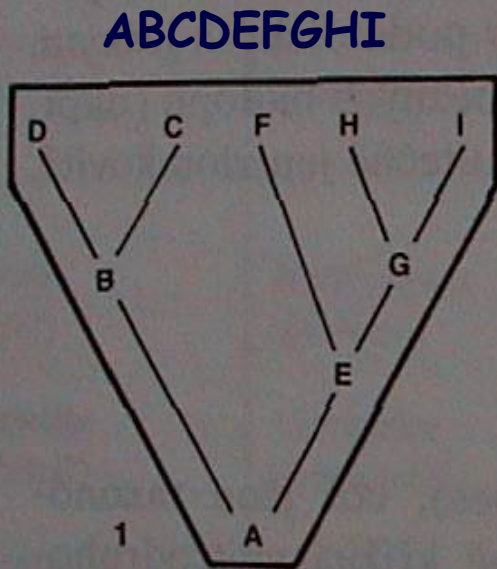
klasifikace taxonů z evolučního hlediska (kladistika)

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

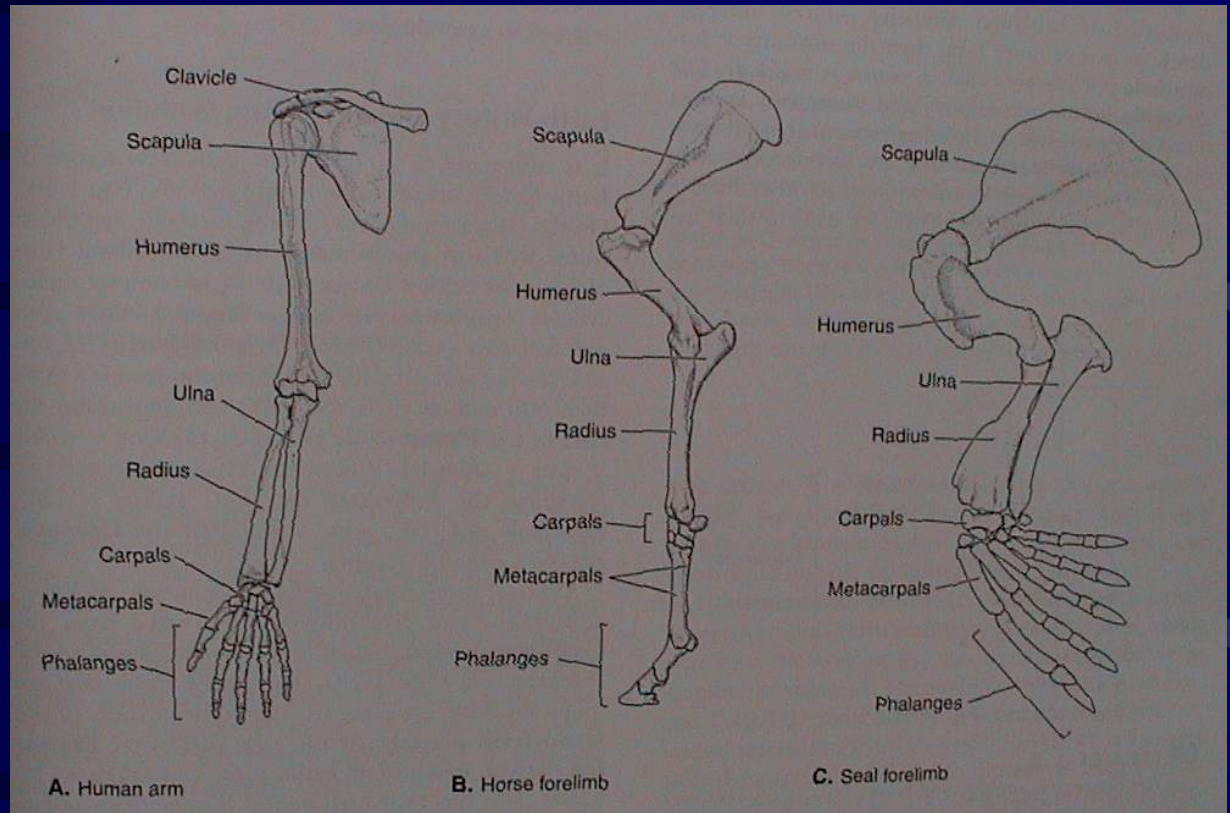
Homologie

Analogie

člověk

kůň

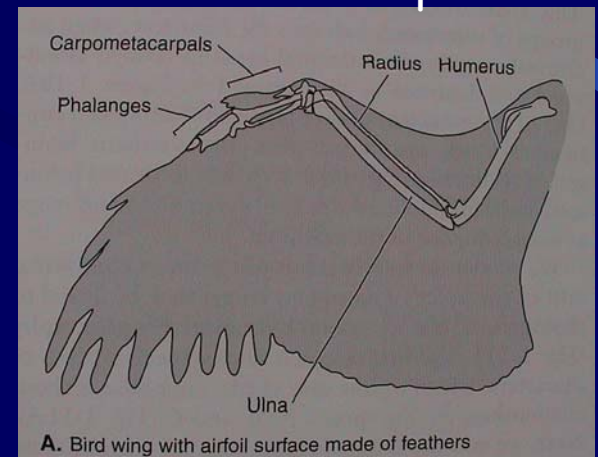
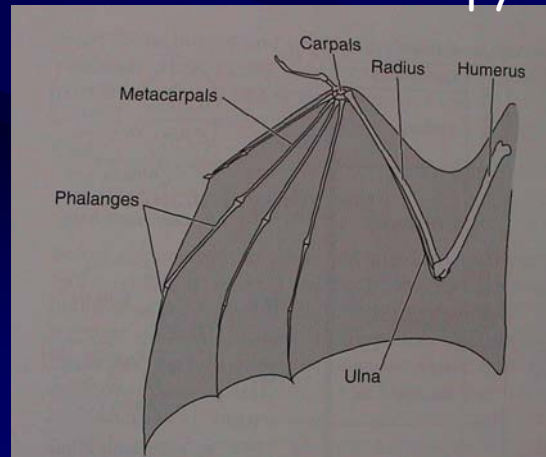
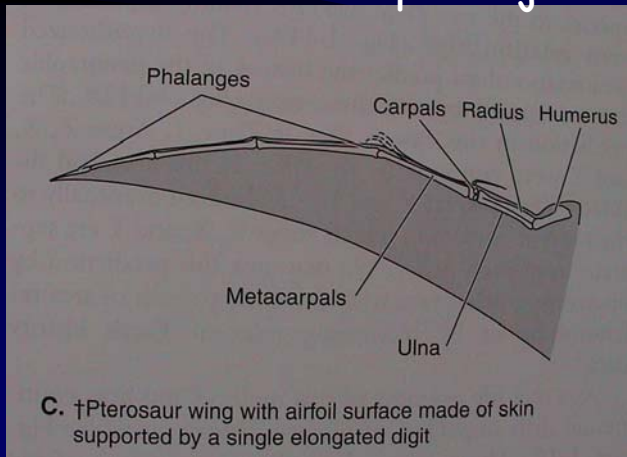
tuleň



ptakoještěř

netopýr

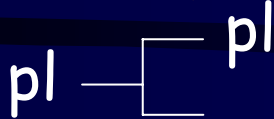
pták



hodnocení znaků - evoluční vážení:

Homologie - podobnosti zděděné od společného předka

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



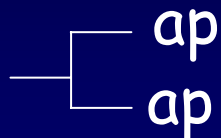
Apomorfie : později vzniklý, odvozenější stav, vyskytující se u potomka



• **autoapomorfie**: jedinečný odvozený znak (diagnostický) charakterizující druh



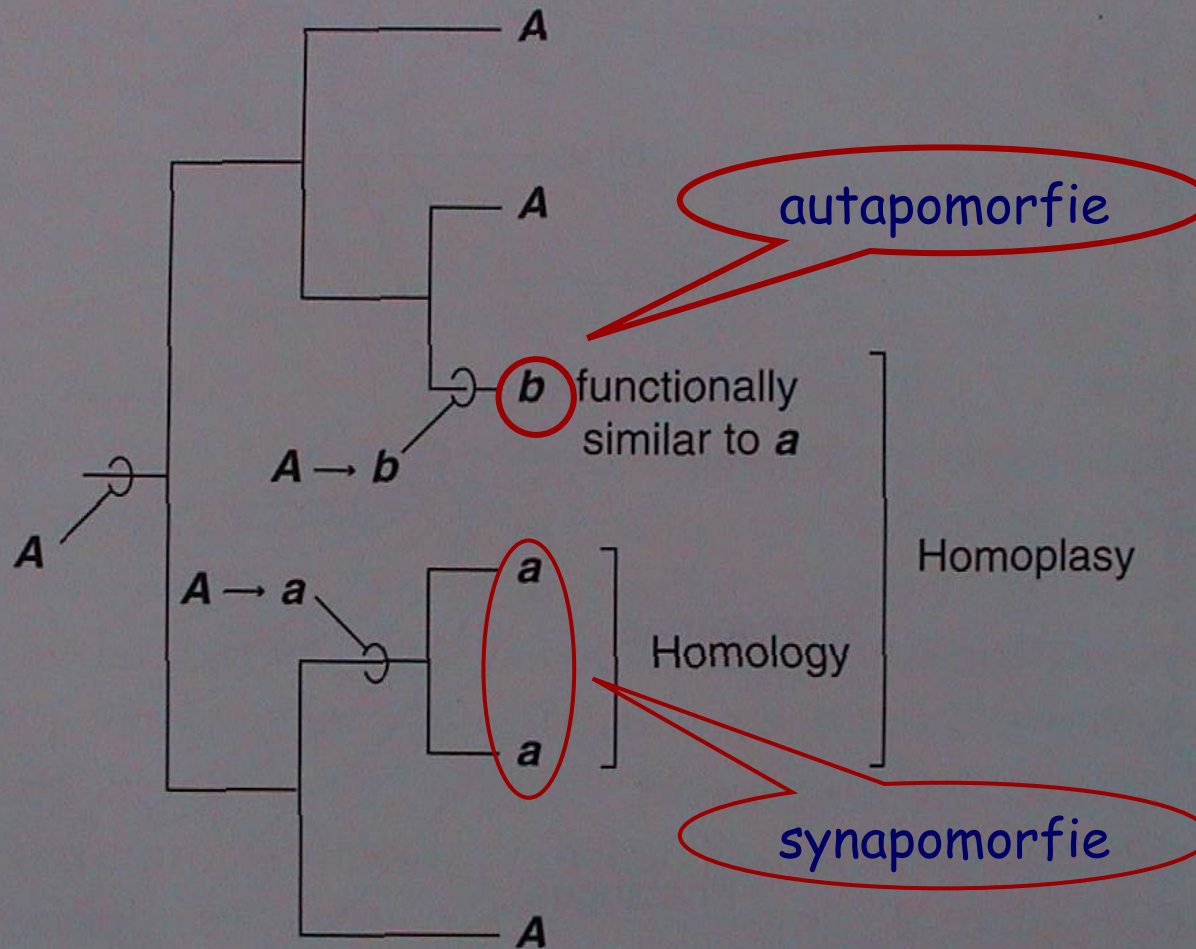
synapomorfie: společný výskyt odvozených homologických znaků vzniklých jedinečnou evoluční událostí již u výlučného společného předka - **monofyletický původ komplexu taxonů**



charakterizující skupinu druhů

Homologie a homoplazie

- taxonomie, taxon
- znaky

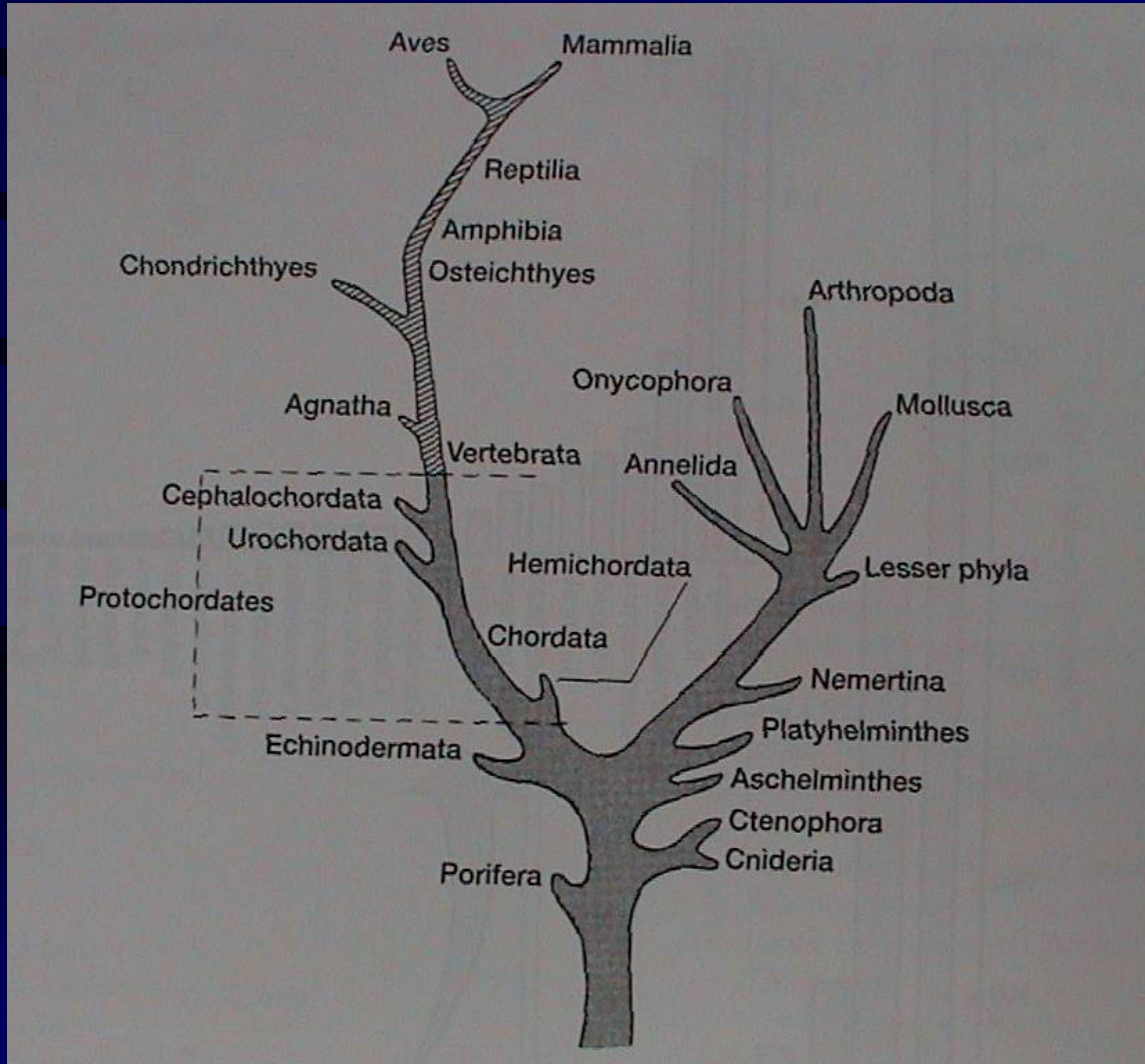


A - pleziomorfie

a, b - apomorfie (z A)

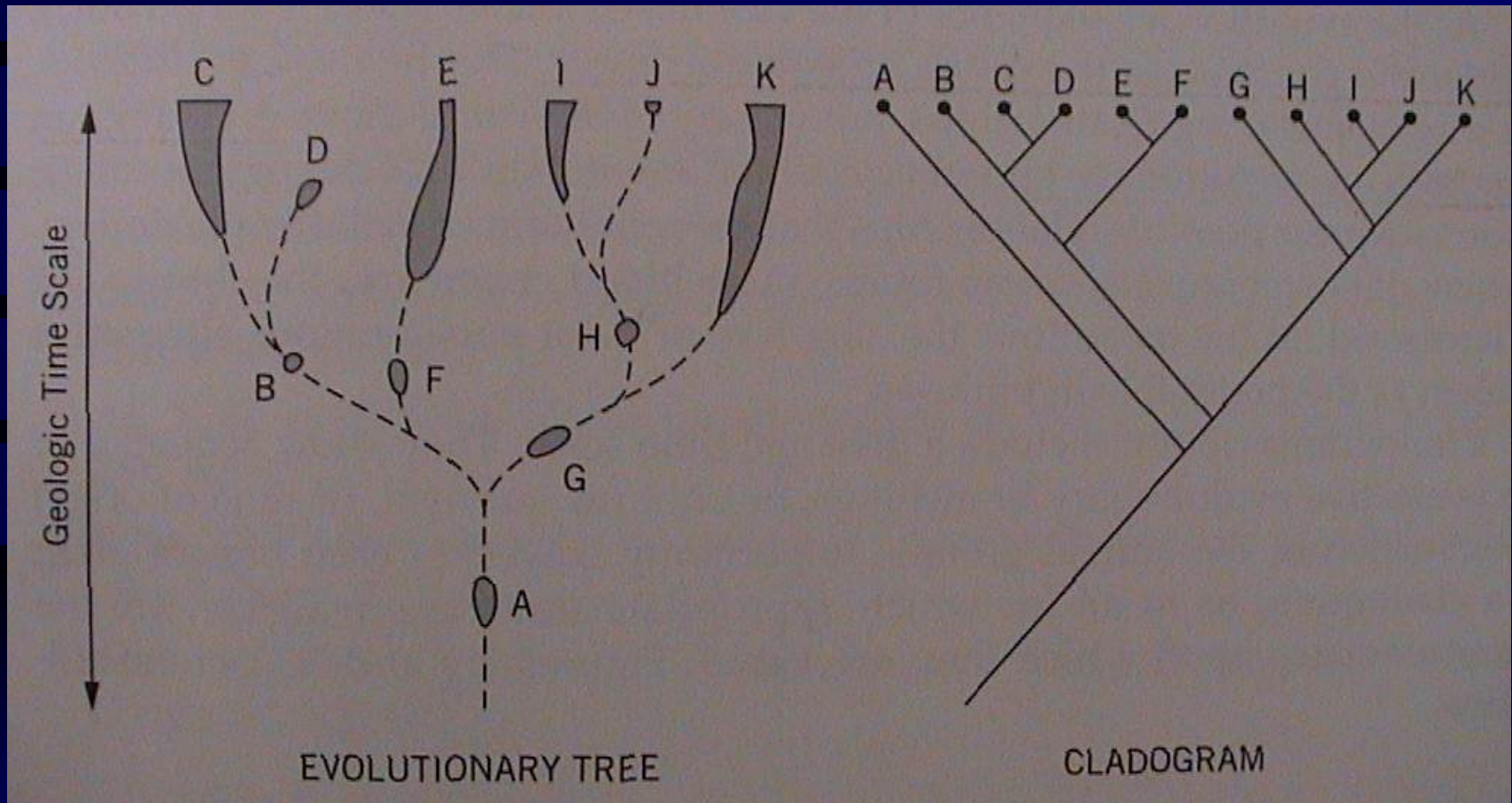
- taxonomie, taxon
- znaky
- klasifikace

příbuznost taxonů - dendrogramy (kladogramy)



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

příbuznost taxonů - dendrogramy - kladogramy



Ve vztahu k času
(start-cíl, výsledek)

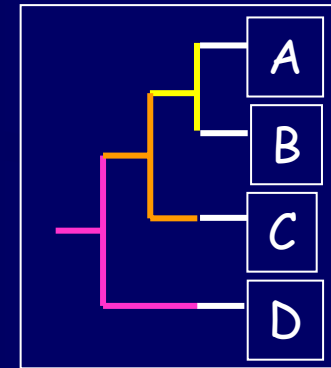
Ve vztahu k evolučním změnám
(události, štěpení)

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 konvergenčí 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

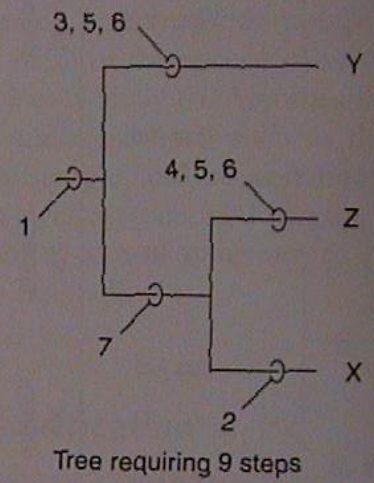
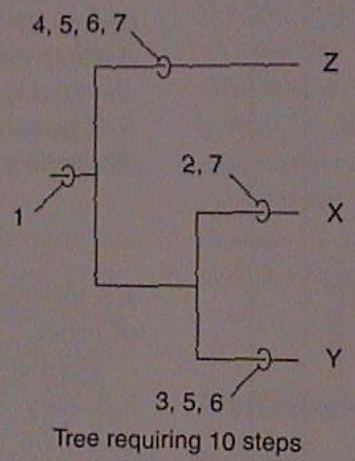
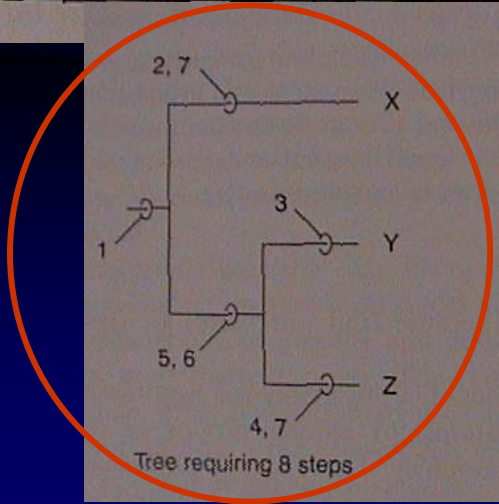
- taxonomie, taxon
- znaky
- klasifikace

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



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 událostí 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), sekvence podobných makromolekul se mění konstantní rychlostí - fylogenetická minulost organismů by se dala odvodit z genetické vzdálenosti podle substitučních rozdílů v DNA

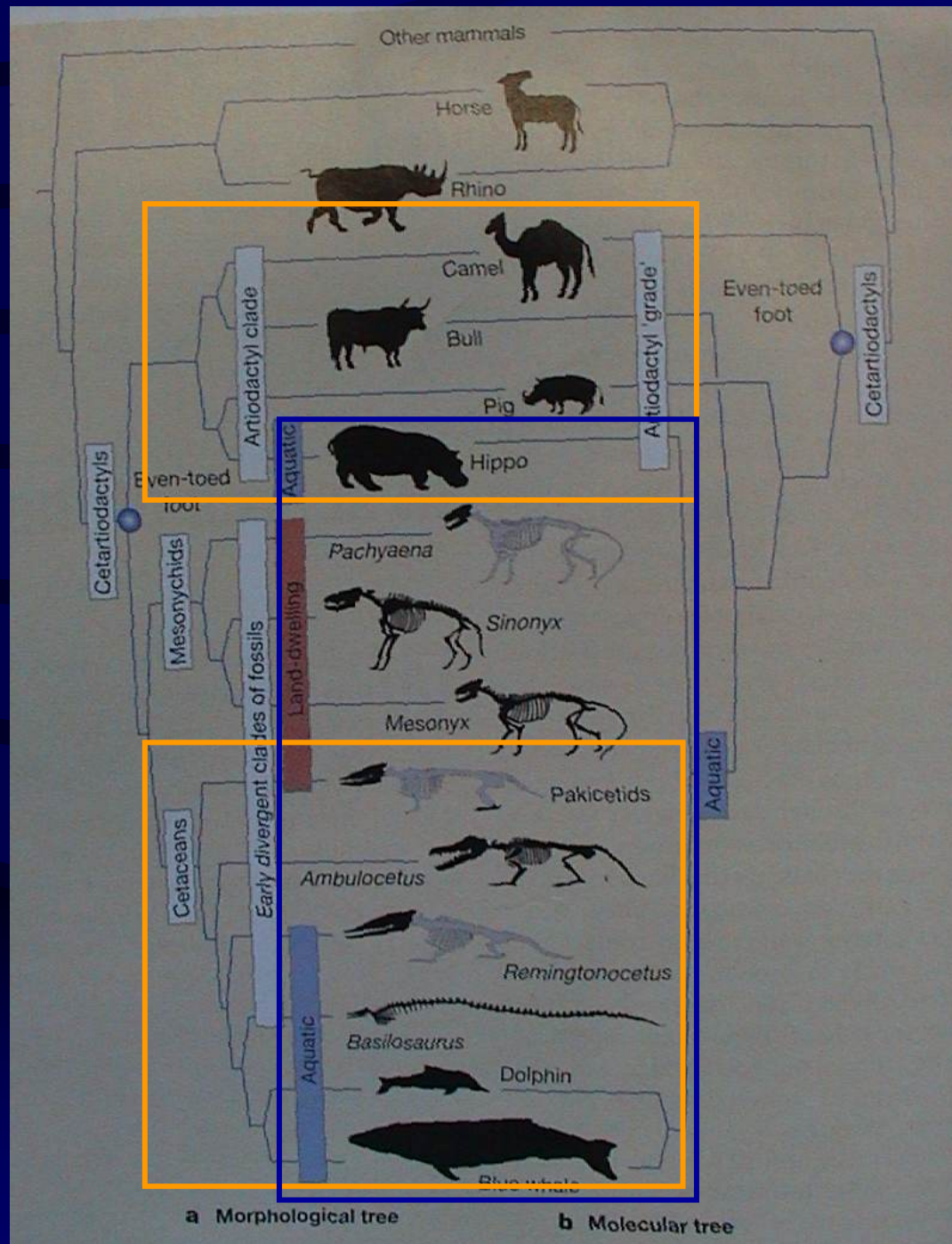
Z genetické vzdálenosti by se dala odvodit absolutní doba, která uběhla od okamžiku divergence srovnávaných taxonů (problém: molekulární hodiny netikají konstantní rychlostí - tj. tempo hromadění změn je v různých liniích různé)

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



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.

Paradigmata: souměrnost, dutiny tělní, poloha úst, segmentace²⁹

System živočichů (Holozoa=Animalia)

Opisthokonta=?+Fungi+Holozoa

- 1 - Metazoa
- 2 - Eumetazoa
- 3 - Planulozoa
- 4 - Bilateria - 18S rRNA, Hox
- 5 - Eubilateria
- 6 - Deuterostomia
- 7 - Ambulacraria
- 8 - Protostomia
- 9 - Ecdysozoa

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

Podle Zrzavého (2006)

- „Choanozoa“ - trubénky aj.
- Porifera - houbovci
- Ctenophora - žebnatky
- Cnidaria - žahavci
- Placozoa - vložkovci
- Myxozoa - výtruseny
- Acoelomorpha - praploštěnci
- Xenoturbellida - mlžojedi
- Hemichordata - polostrunatci
- Echinodermata - ostnokožci
- Chordata** - strunatci



- Chaetognatha - ploutvenky
- Scalidophora - chobotovci
- Nematoda** - hlístice
- Nematomorpha - strunovci
- Onychophora - drápkovci
- Tardigrada - želvušky
- Arthropoda** - členovci
- Ectoprocta - mechovci
- Gastrotricha - břichobrvky
- Platyhelminthes - ploštěnci
- Kamptozoa - mechovnatci
- Gnathifera - čelistovci
- Nemertea - pásnice
- Sipuncula - sumýšovci
- Annelida** - kroužkovci
- Mollusca** - měkkýši
- Brachiozoa - ramenonožci a

Chordata:

- **postavení v systému**

DEUTEROSTOMIA

ph.

1. ECHINODERMATA

OSTNOKOKOŽCI

2. HEMICHORDATA

POLOSTRUNATCI

3. CHORDATA

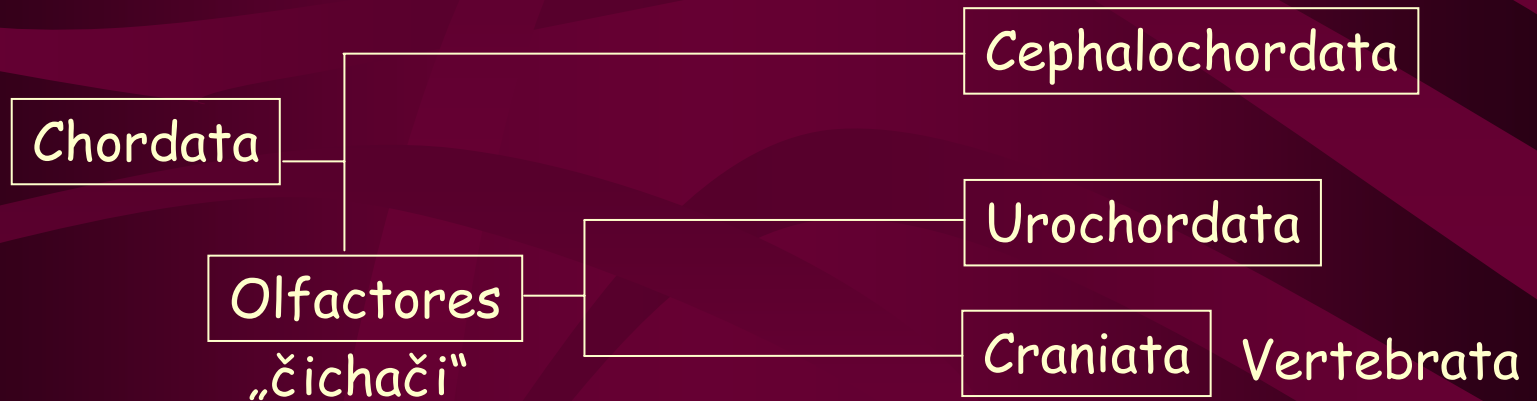
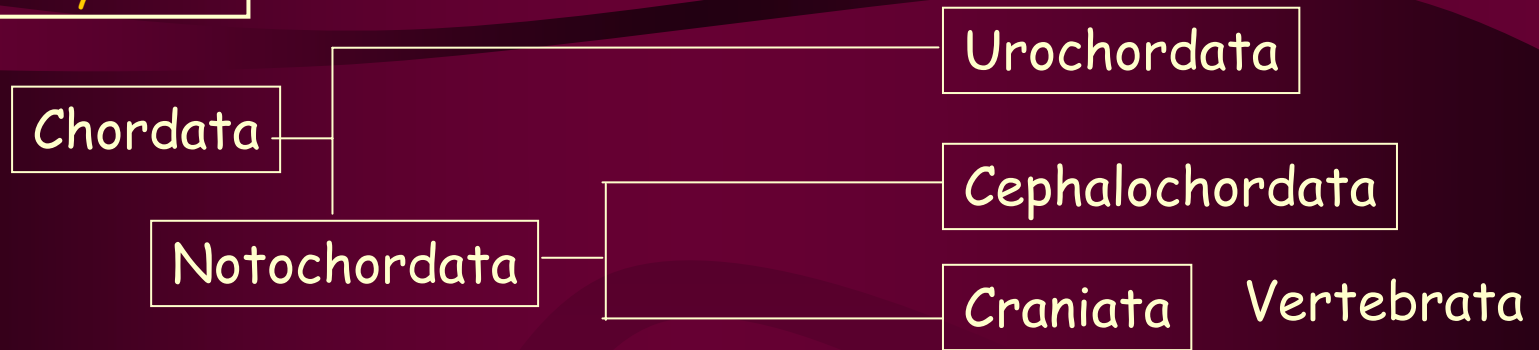
STRUNATCI (asi 60 000)



Apomorfie: archimerie (proto-, meso- a metasoma), céloom enterocélně, druhotný ústní otvor, **pharyngotremie**, **endogenní sialové kyseliny**, **pravolevá asymetrie těla**

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)₃₂

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)

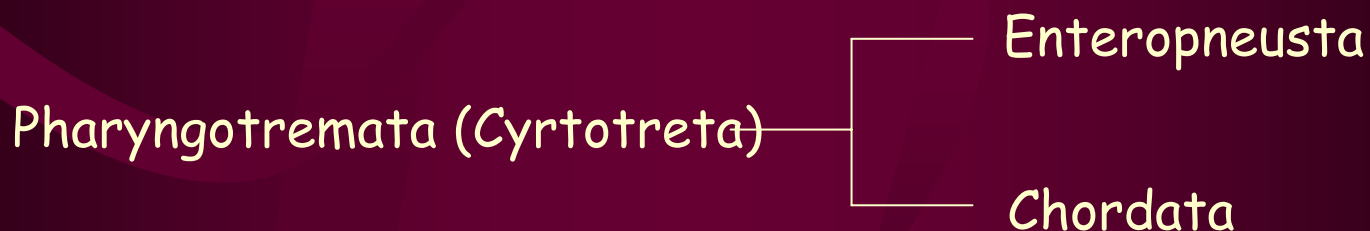
pharyngotremie

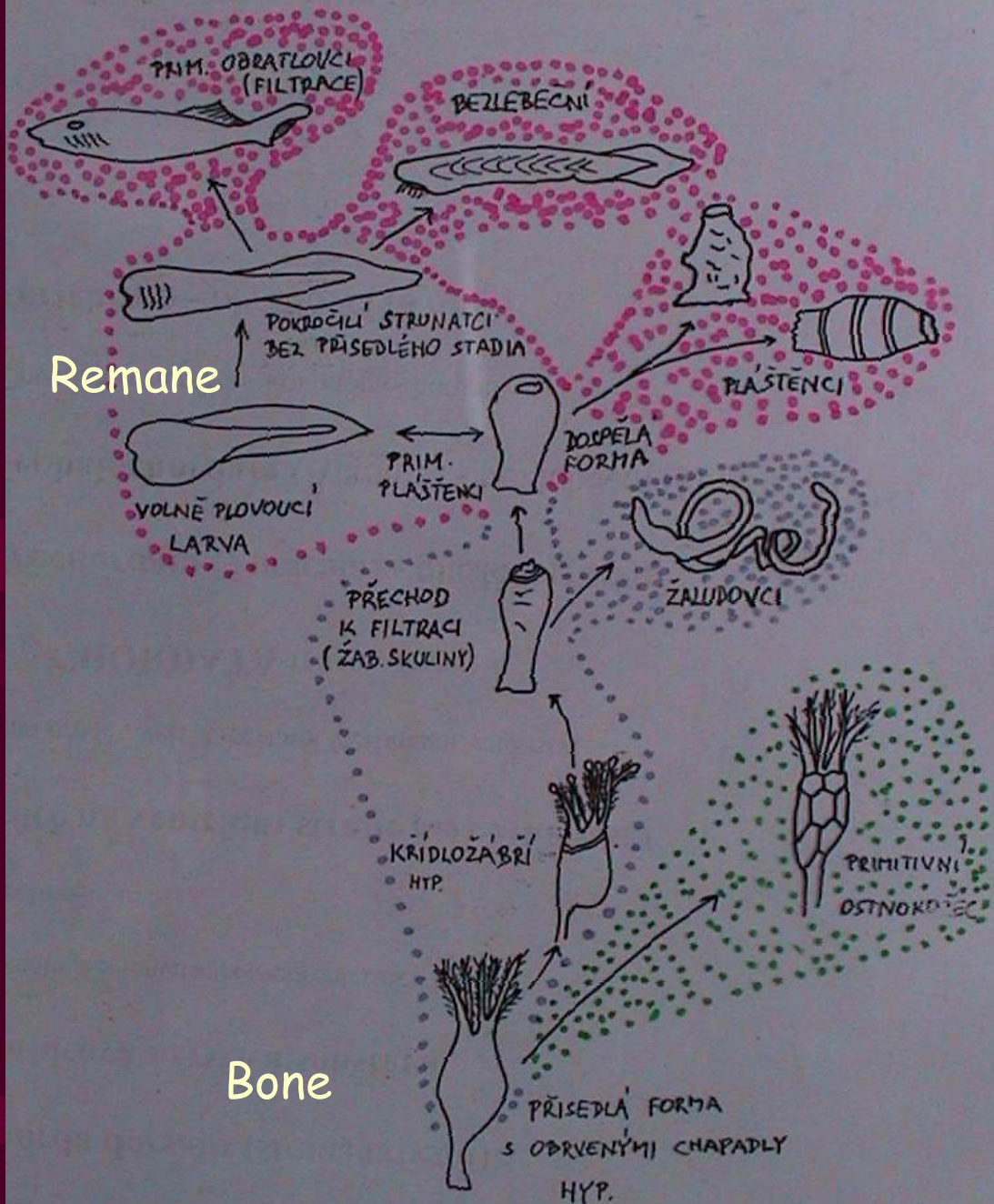
stomochord (bez účasti genu Brachyury)

hřbetní nervový pruh

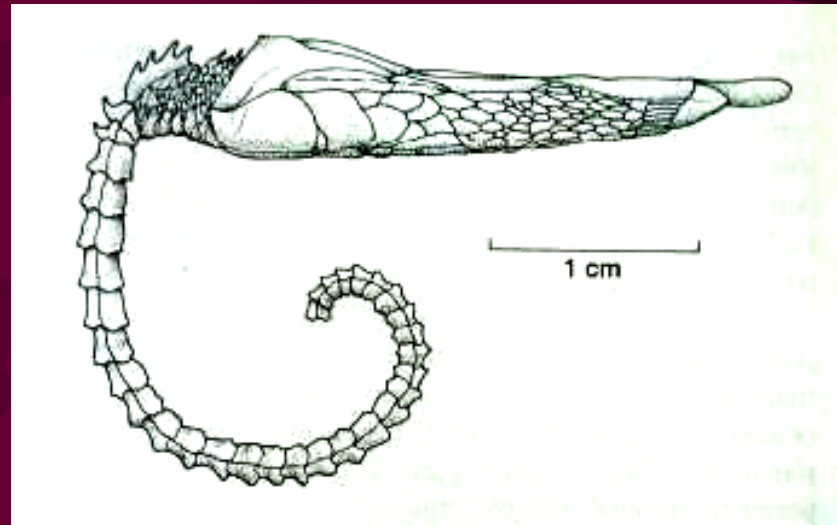
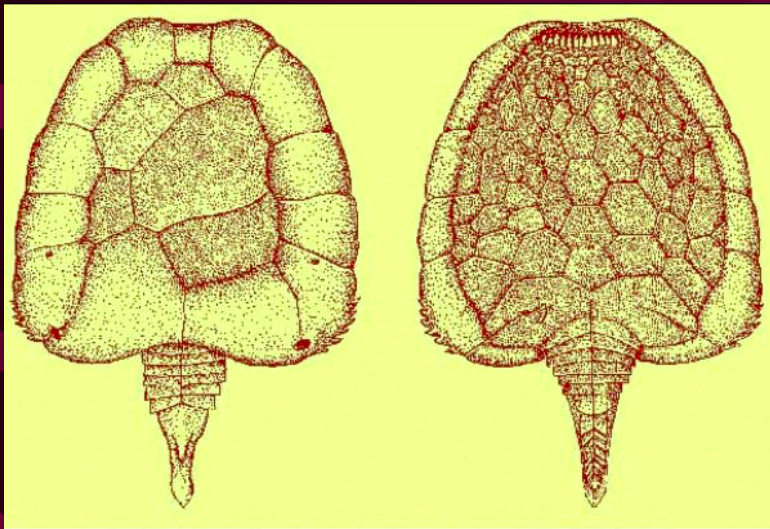
Romer, Bone (přisedlé dospělé stadium)

Remane, Garstang (pedomorfóza = 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 strunatcům - Ambulacraria, její bazální skupina je: Xenoturbellida - mlžojedi

Xenoturbella bocki (1949)

ploštěnka?

sumýš?

molekulární analýza - je to mlž!

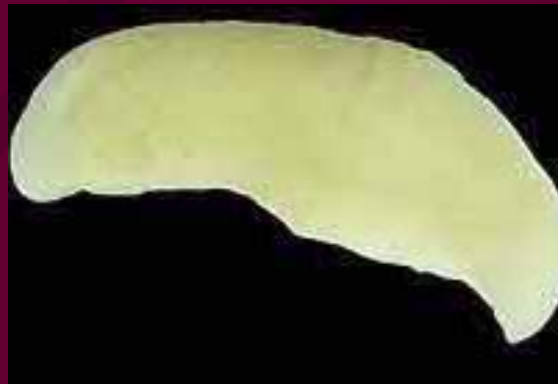
(ostatně má mlží vajíčka a larvy!)

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**

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

Pleziomorfní znaky:

- 3 zárodečné listy, célom, dvoustranná souměrnost, segmentace struktur vzniklých z coelomu, druhotná ústa
- hltan proděravělý žaberními štěrbinami - pharyngotremie, postanální ocas (zadní část Hox komplexu)

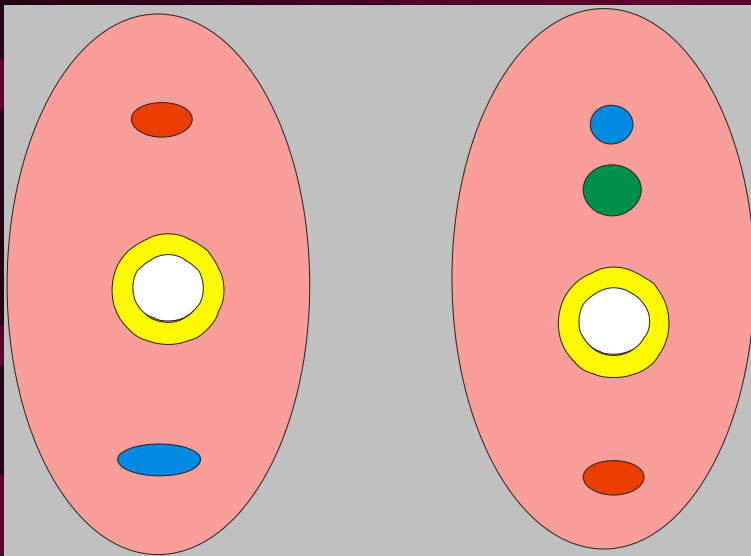
Apomorfní znaky:

- chorda dorsalis (Kowalewski 1867) (=notochord)
 - z endomezodermu, aktivní gen Brachyury
- trubicová nervová soustava
- canalis neurentericus
- 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**

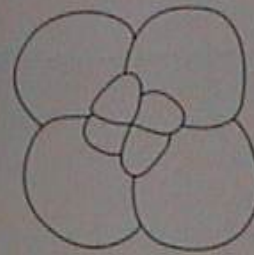
Protostomia

Chordata

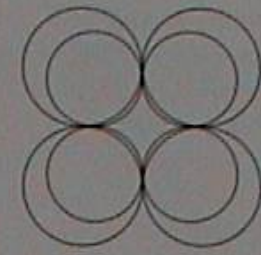


Protostomia

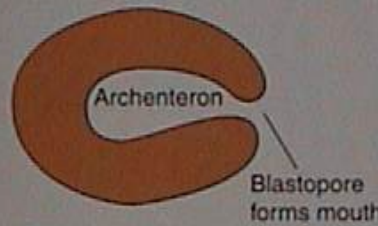
Deuterostomia



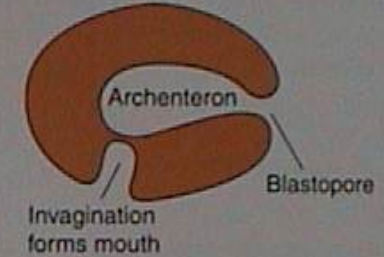
A. Spiral cleavage



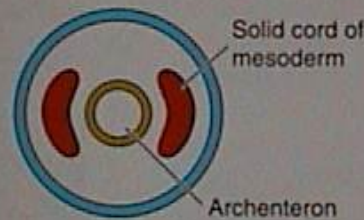
B. Radial cleavage



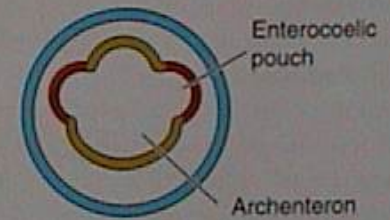
C. Protostome gastrula



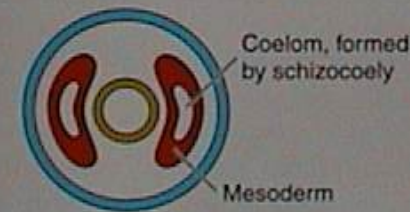
D. Deuterostome gastrula



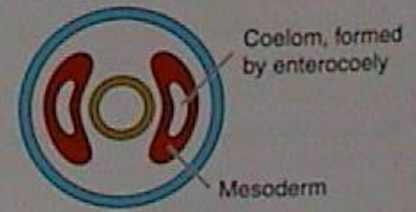
E. Protostome gastrula — early



F. Deuterostome gastrula — early

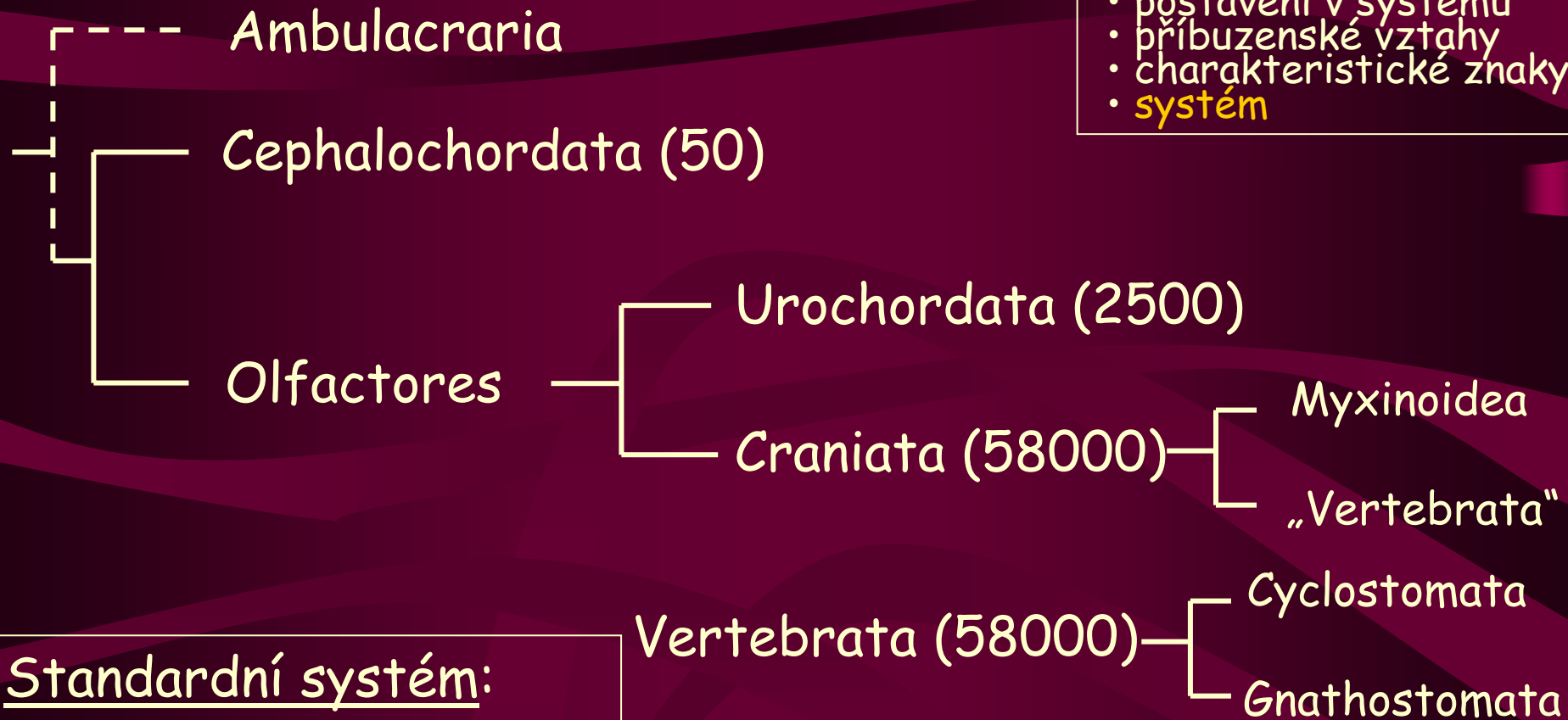


G. Protostome gastrula — late



H. Deuterostome gastrula — late

Kladistický systém:



Chordata:

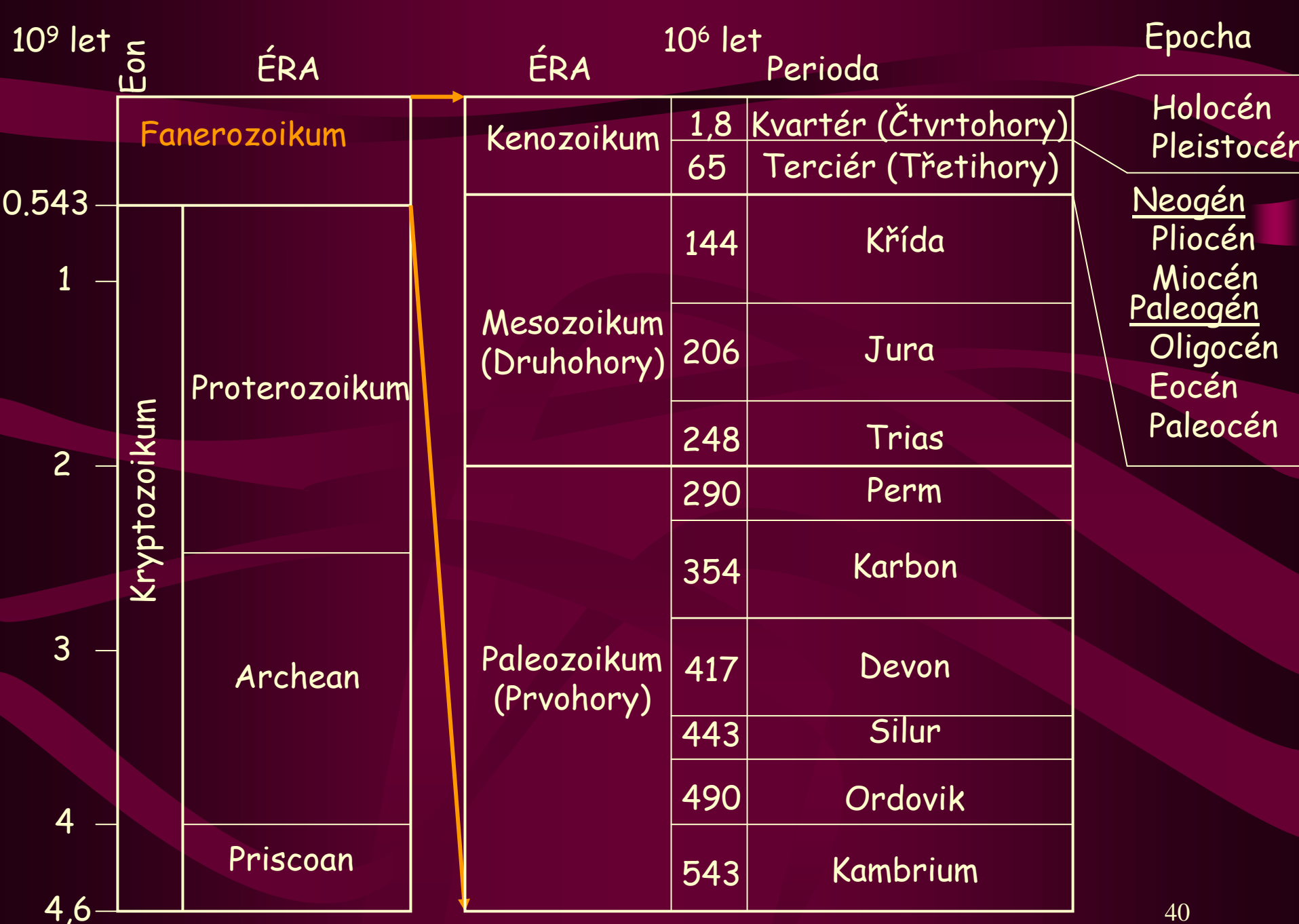
- postavení v systému
- příbuzenské vztahy
- charakteristické znaky
- **systém**

Standardní systém:

subph. Urochordata

Cephalochordata

Vertebrata



Datování podle The Geological Society of America 1999

Nejstarší fosilní záznamy (období kambrické exploze):

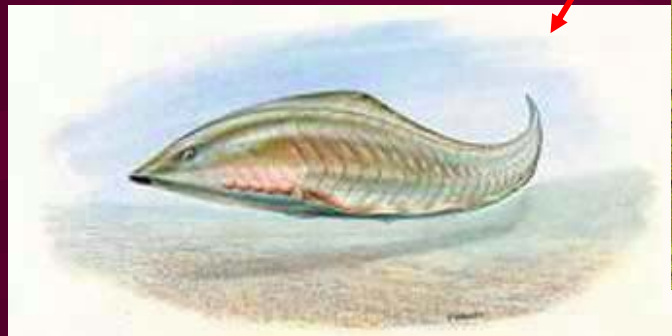
spodní kambrium (-530-520 mil. let) - Čcheng-t'iang (jižní Čína)

Haikouella, *Yunnanozoon* - asi bazální Deuterostomia

Cathaymyrus diadexus - 2,2 cm, pohyb při mořském dně, příbuznost s kopinatci, popis na základě jediného exempláře, bazální strunatec?

Cheungkongella ancestralis - asi bazální pláštěnec (Urochordata)

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



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

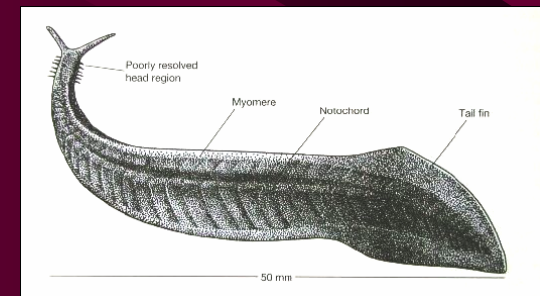
Pikaia gracilens

4 cm, pohyb při mořském dně, příbuznost s kopinatci?,

párové smyslové orgány - příbuznost s obratlovci?

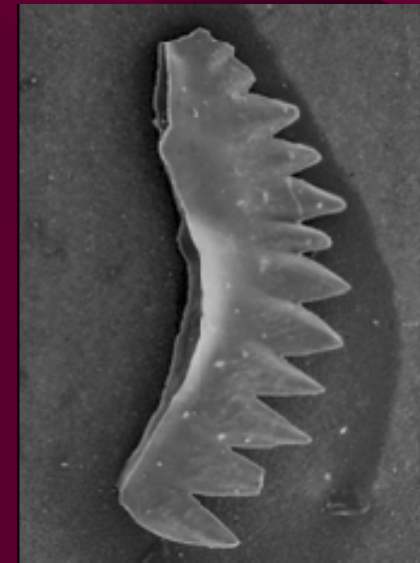
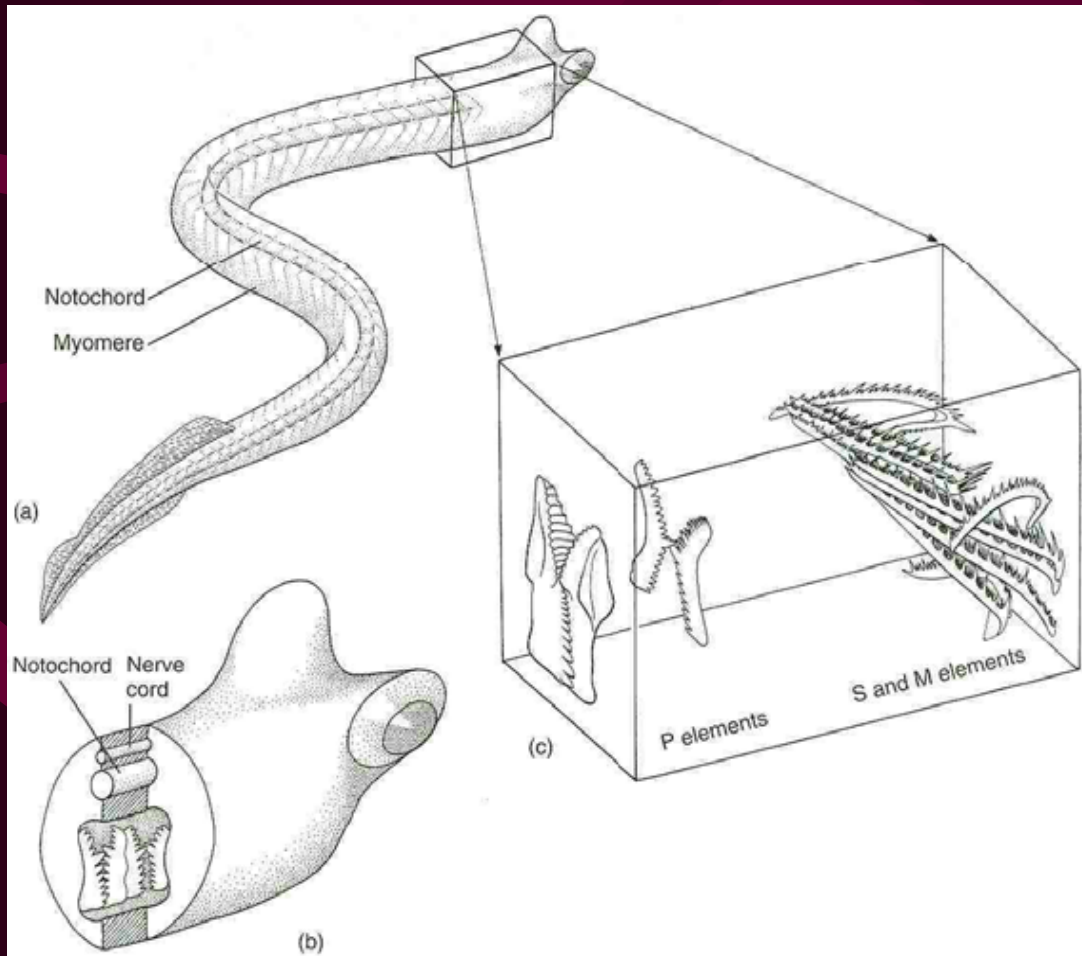
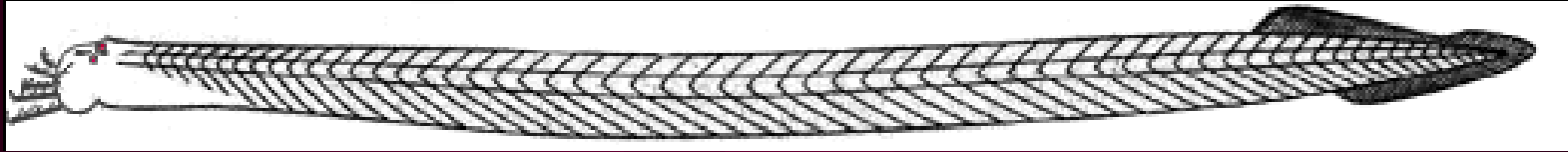
U.S.N.M. 198612

- 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



System a evoluce obratlovců III.

Cephalochordata (Acrania, Amphioxi)

- charakteristické znaky
- stavba těla
- ontogenetický vývoj

Pleziomorfie

- jednovrstevná pokožka, myoepitely
- pharyngotremie, endostyl, žaberní vak
- hlavový a ocasní konec
- vnitřní metamerie po celé délce těla - segmentace na somity
segmentovaná svalovina - myomery
segmentované dorzální míšňní nervy
- primitivní stavba notochordu („stack of coins“)
- notochord podél celé hřbetní strany těla (Notochordata)
- vývoj nervové soustavy indukován chordou
- uzavřená cévní soustava, bezbarvé krvinky bez hemoglobinu
- absence hlavy, neurální lišty, kostní tkáň, složitějších smyslů (komorové oko), neuromastových smyslových buněk

Apomorfie

- úprava ústního otvoru: předústní dutina, vířivý orgán, Hatschekova jamka
- uvnitř nervové trubice fotoreceptory (Hessovy buňky), nediferenciovaný mozek (BF1 a Otx geny)
- asymetrické „larvy“
- velký počet párových gonád bez vývodů
- primitivní párové metamerní vylučovací orgány podobné protonefridiím (solenocyty ~ cyrtopodocyty mezodermálního původu)
- nově vytvořený peribranchiální prostor, atrioporus na ventrální straně
- jen „žaberní srdce“

Cephalochordata

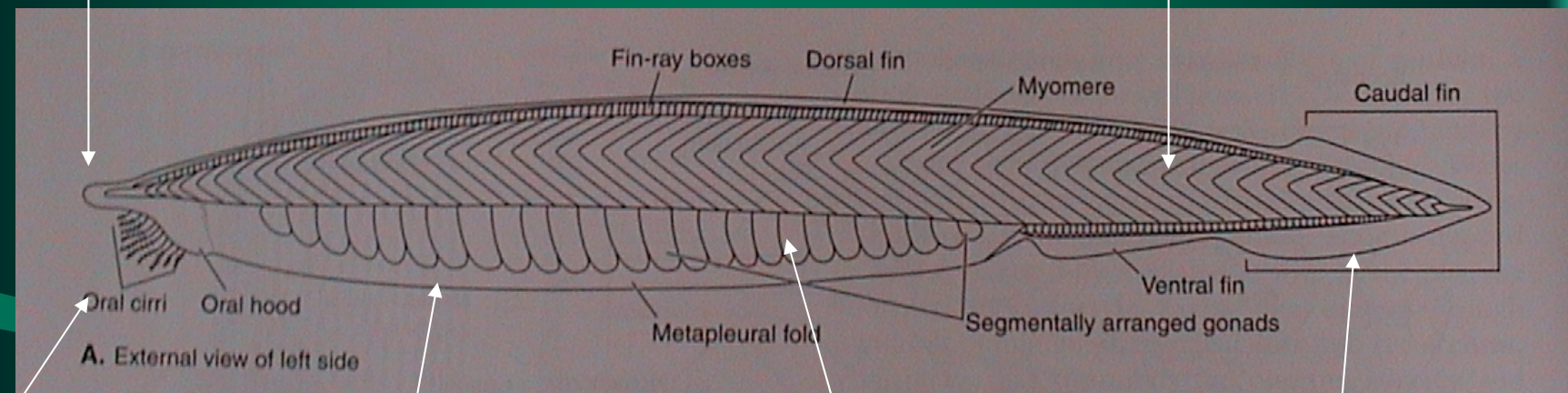
- charakteristické znaky

Cephalochordata

- charakteristické znaky
- stavba těla

rostrum

myomery (60)

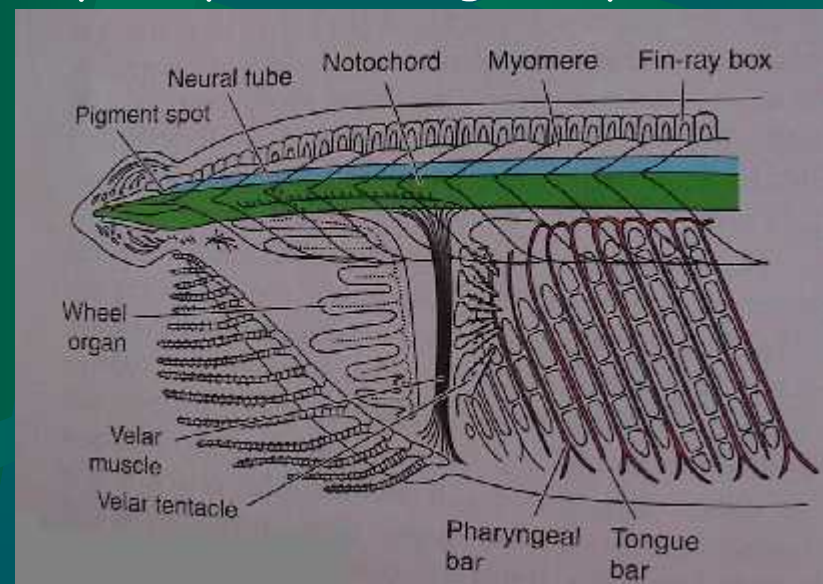


cirry (30)

metapleury

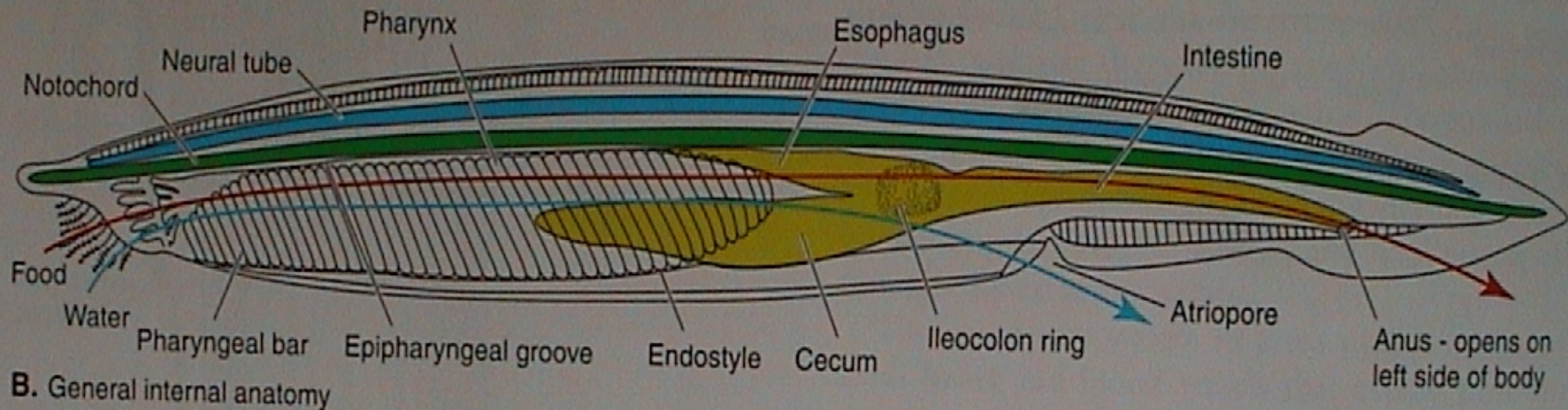
gonády (25)

ploutevní lem s vazivovými paprsky



Cephalochordata

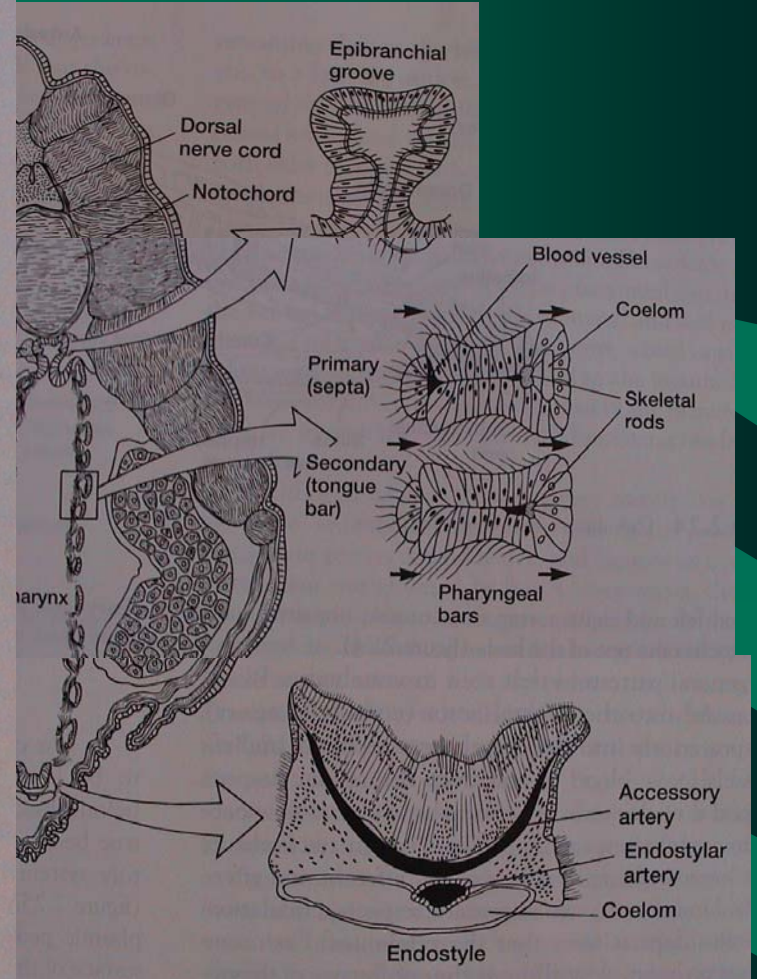
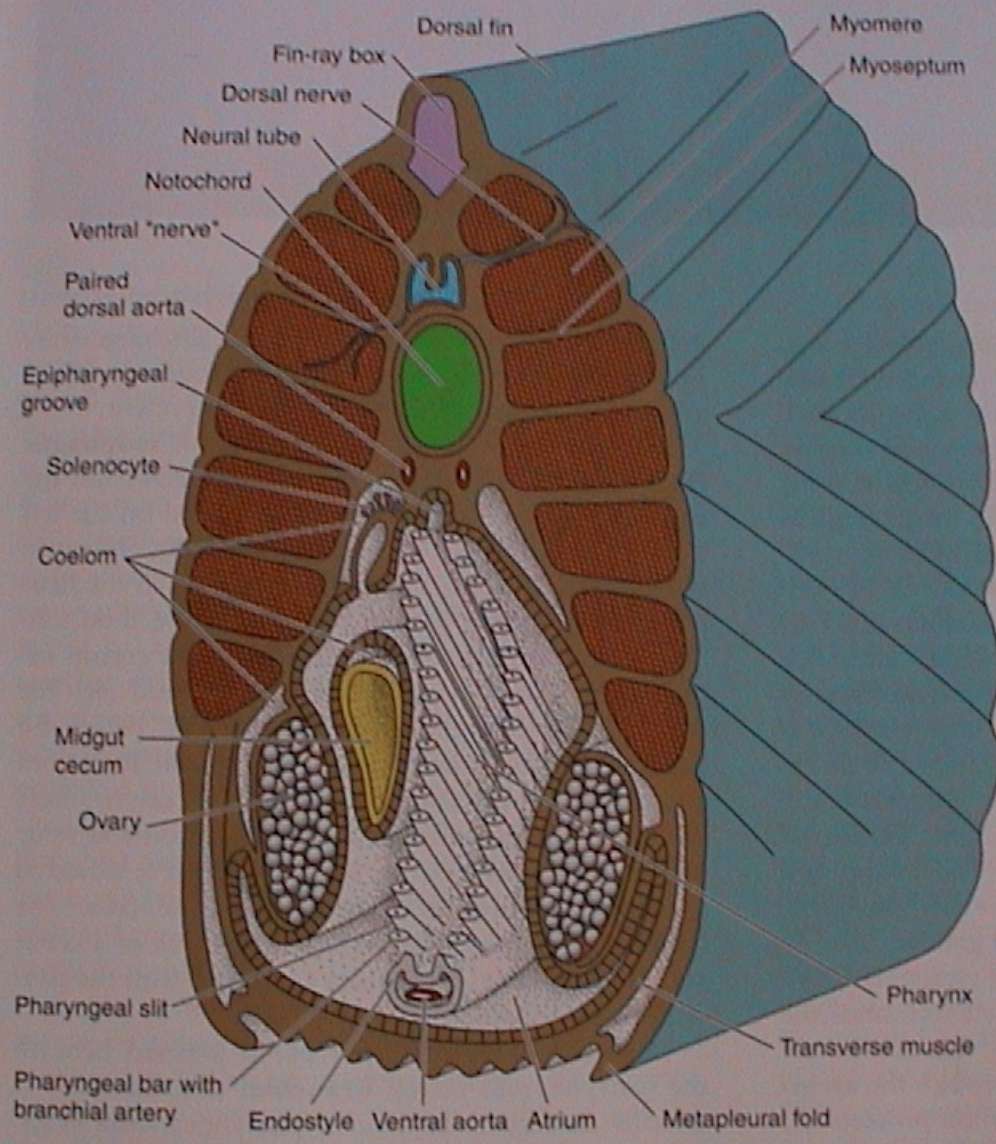
- charakteristické znaky
- stavba těla



- chorda dorsalis, chybí kost a chrupavka
- nervová trubice po celé délce těla, vesicula frontalis, infundibulární orgán, Köllikerova jamka, míšní očka, míšní nervy jen s dorzálními kořeny
- velum, vířivý orgán, hltan se 180 šikmými párovými štěrbinami, peribranchiální prostor, atrioporus, jícen, slepý střešní vak, ve střevě spirální řasa, anus vlevo

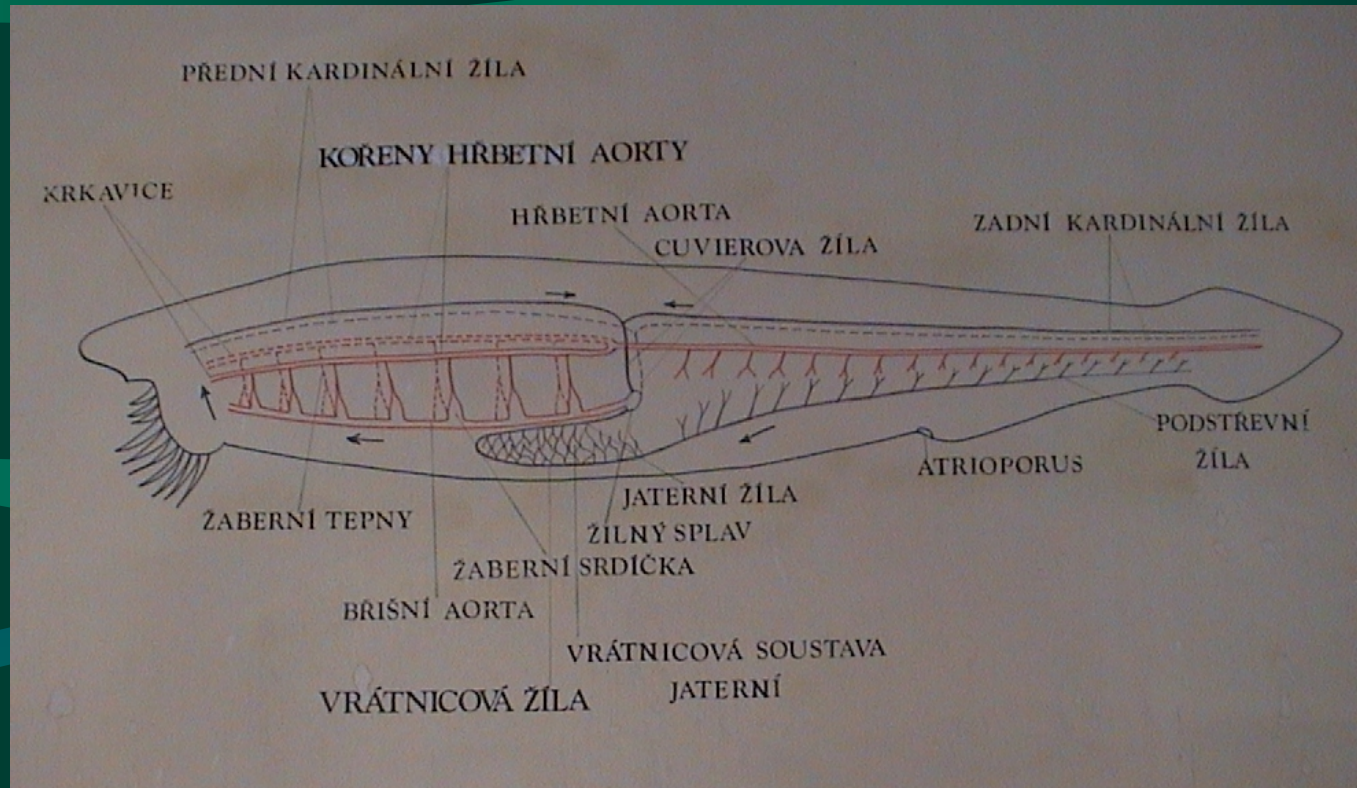
Cephalochordata

- charakteristické znaky
- stavba těla



Cephalochordata

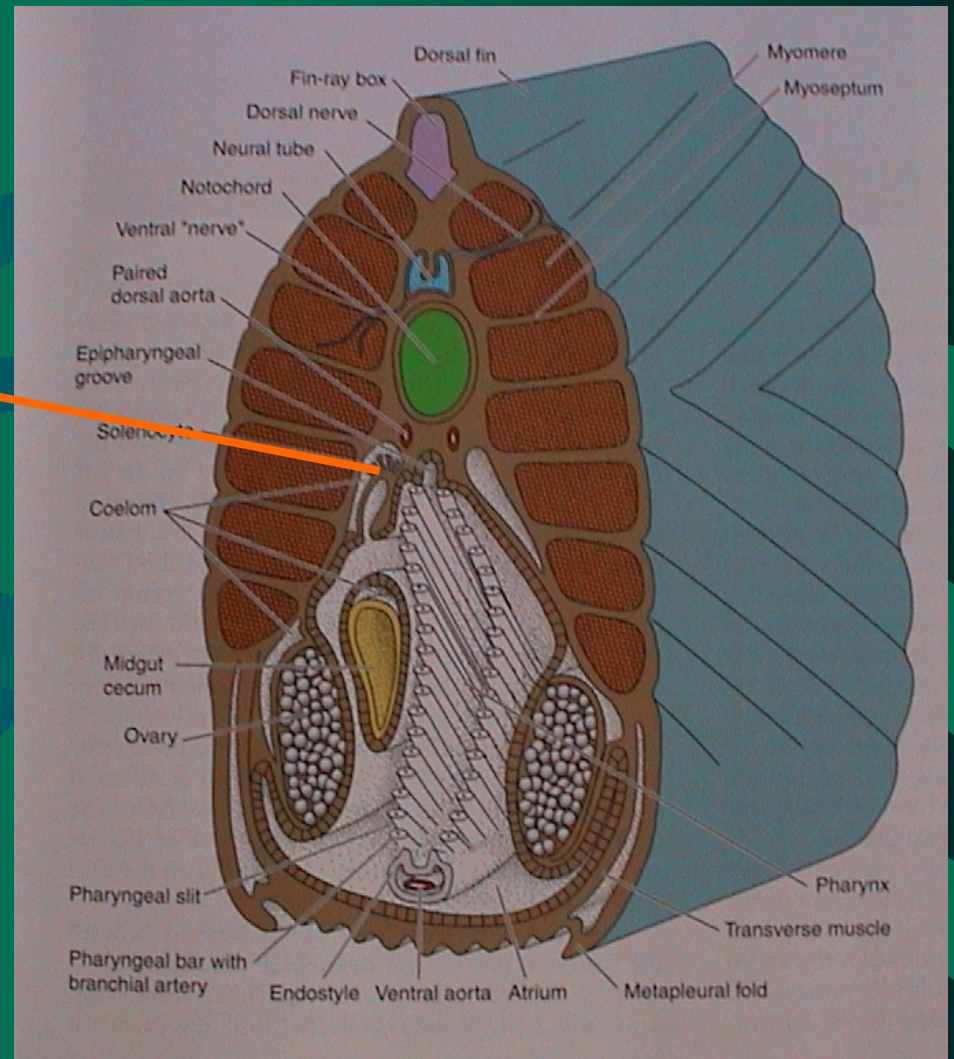
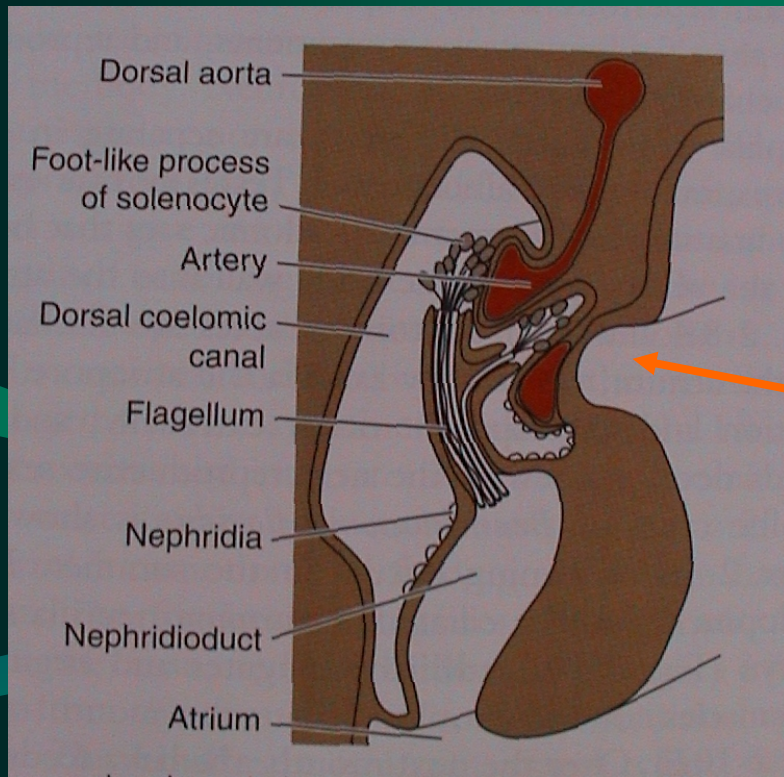
- charakteristické znaky
- stavba těla



sinus venosus - aorta ventralis - arteriae branchiales (bulbilli) -
radices aortae dorsalis - arteriae carotis + aorta dorsalis
vena caudalis - vena subintestinalis - vena portae - vena hepatica -
sinus venosus
venae cardinales anteriores et posteriores (sinister et dexter) -
ductus Cuvieri (sinister et dexter) - sinus venosus

Cephalochordata

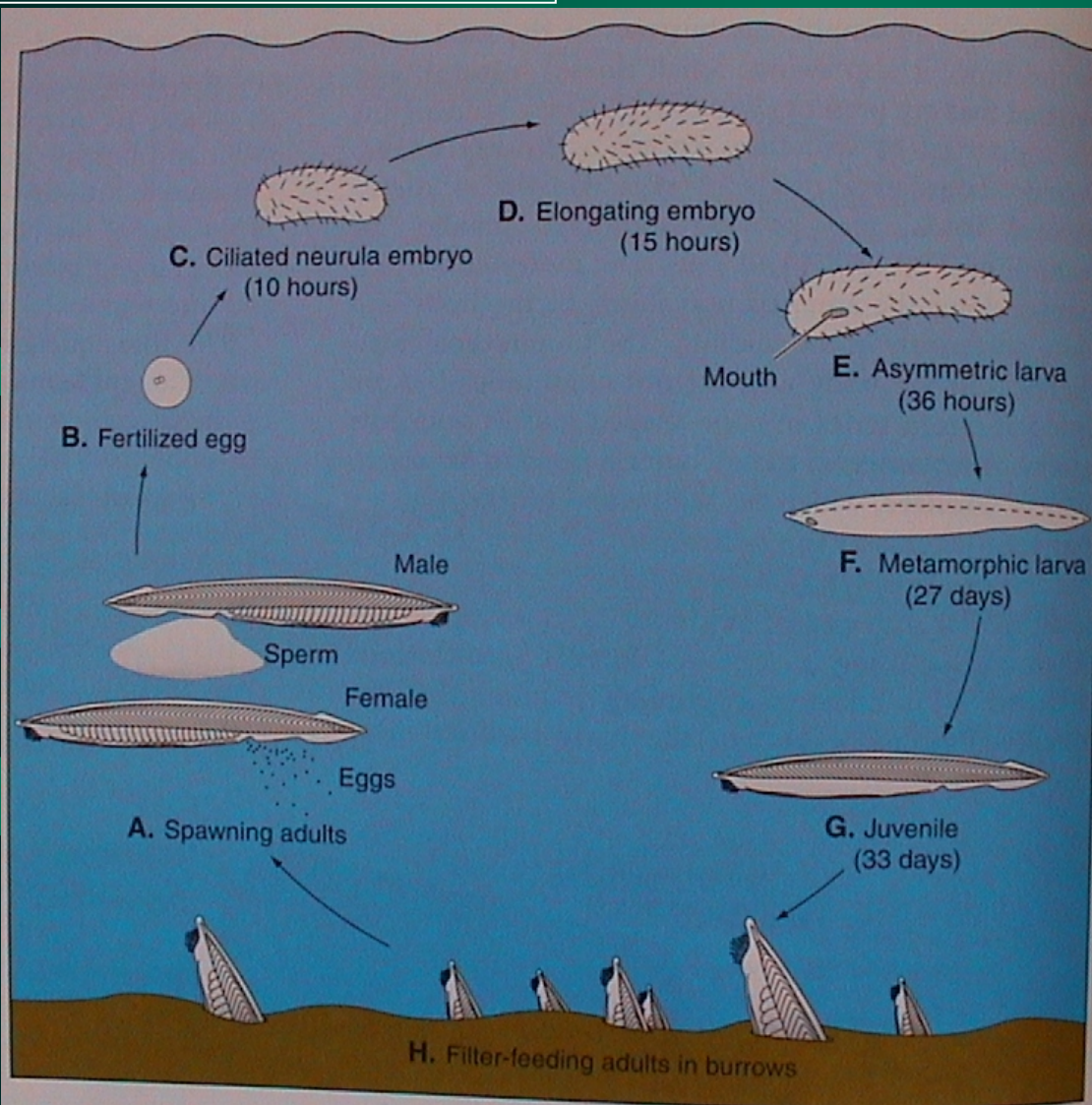
- charakteristické znaky
- stavba těla



vylučovací soustava

Cephalochordata

- charakteristické znaky
- stavba těla
- ontogenetický vývoj



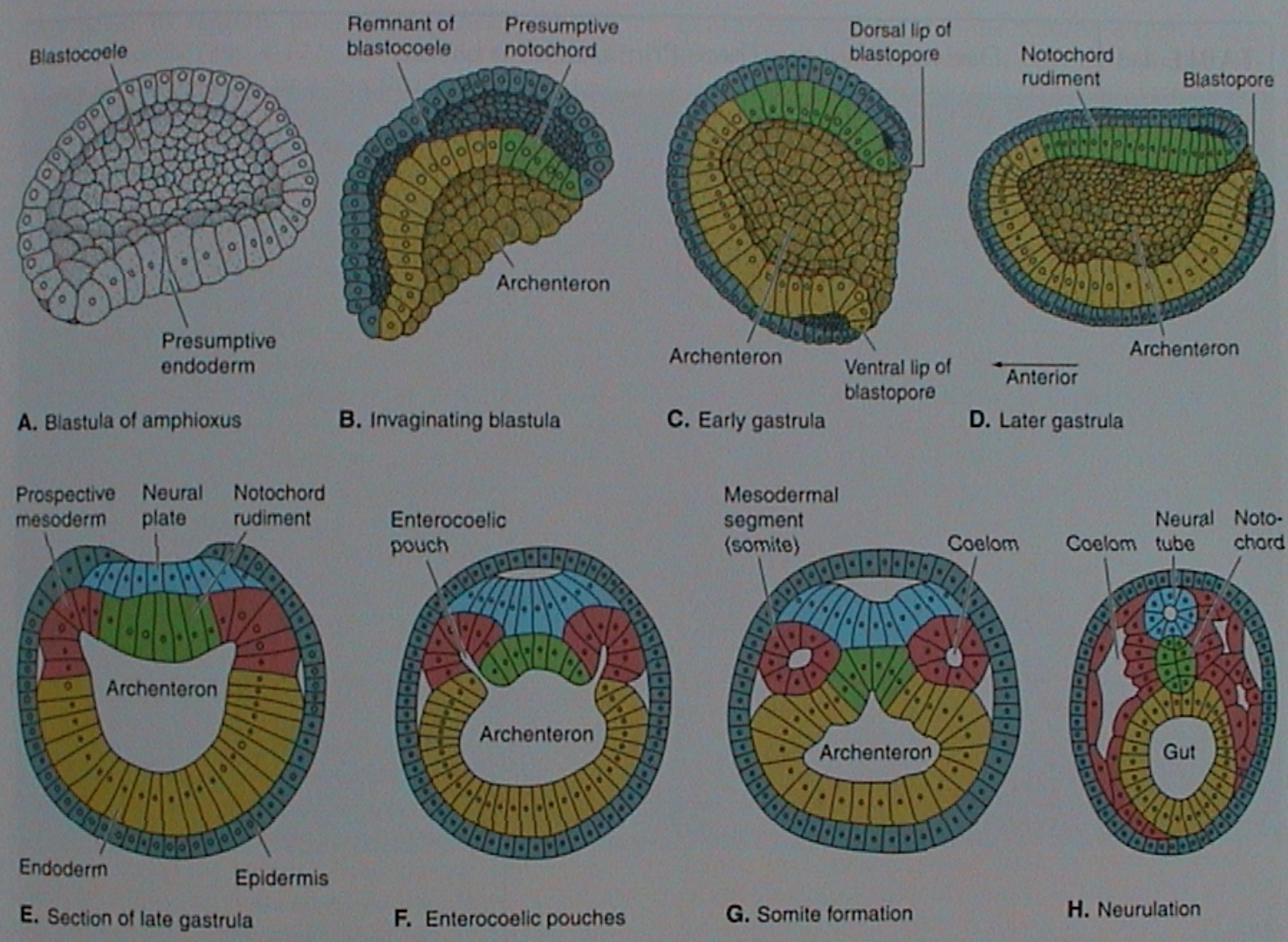
Larva

- vznik - 2. p. coelomových váčků, obrvená
- 14.p. - druhotná ústa vlevo, anus, 1. pár žab. štěrbin
- zvyšování počtu somitů, protahování a zplošťování larvy
- žaberní štěrbin

Cephalochordata

- charakteristické znaky
- stavba těla
- ontogenetický vývoj

zygota - blastula - gastrula - neurula

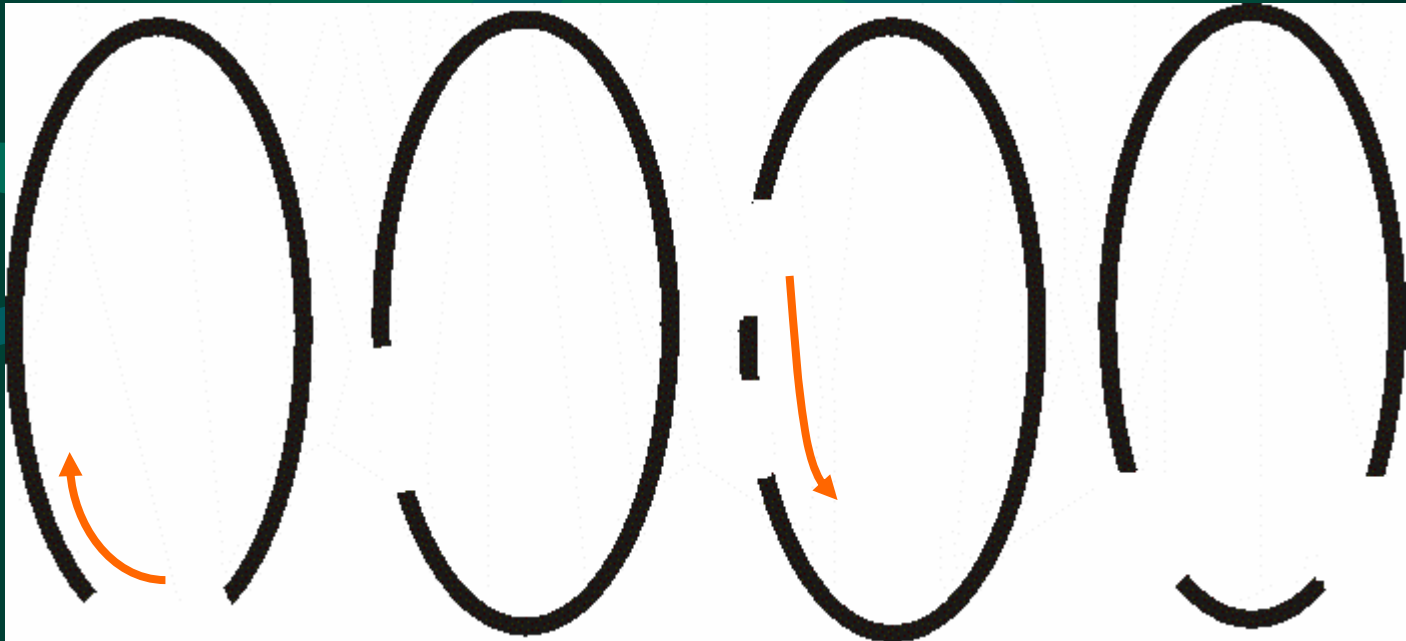


Cephalochordata

- charakteristické znaky
- stavba těla
- ontogenetický vývoj

Larva

- žaberní štěrby



Zástupci kopinatců:

Branchiostoma lanceolatum
(*Amphioxus lanceolatus*)

Asymmetron lucayanum

Epigonichthys

