

# II. část

System a evoluce živočichů

Vertebrata

**Mgr. Tomáš Bartonička, Ph.D.**

Ústav botaniky a zoologie

Terezy Novákové - kasárny, Řečkovice,  
budova č. 10

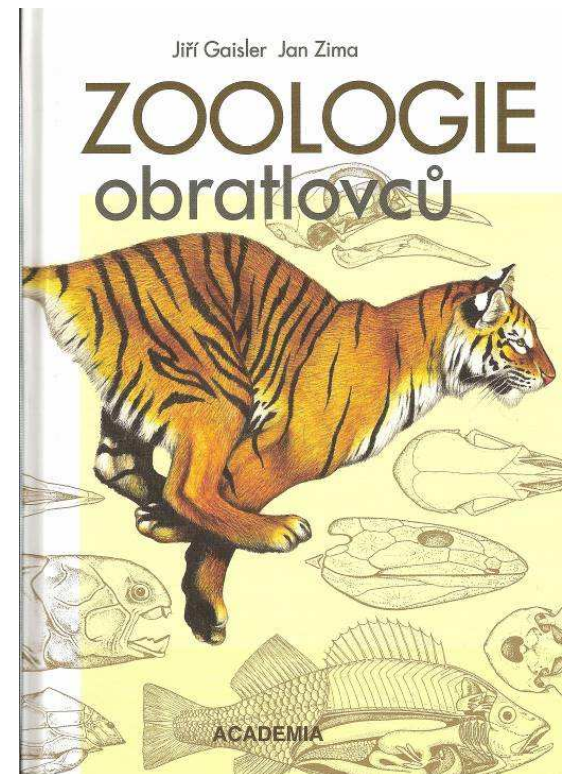
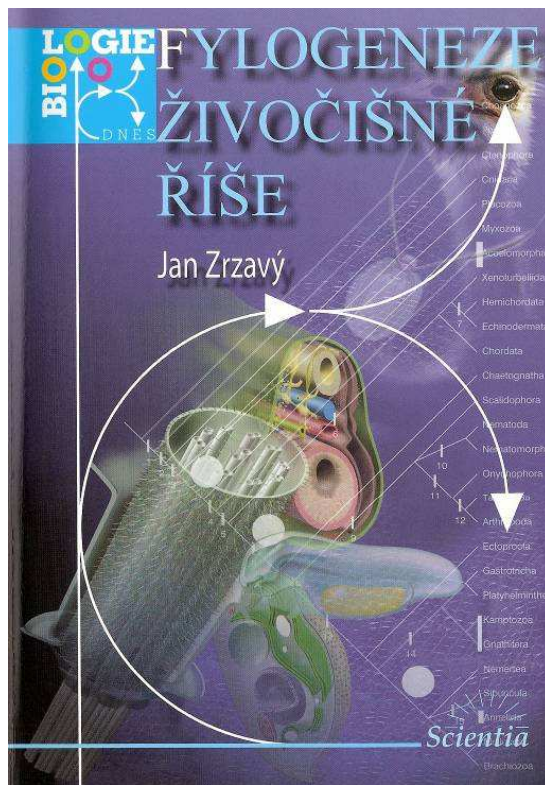
# Osnova

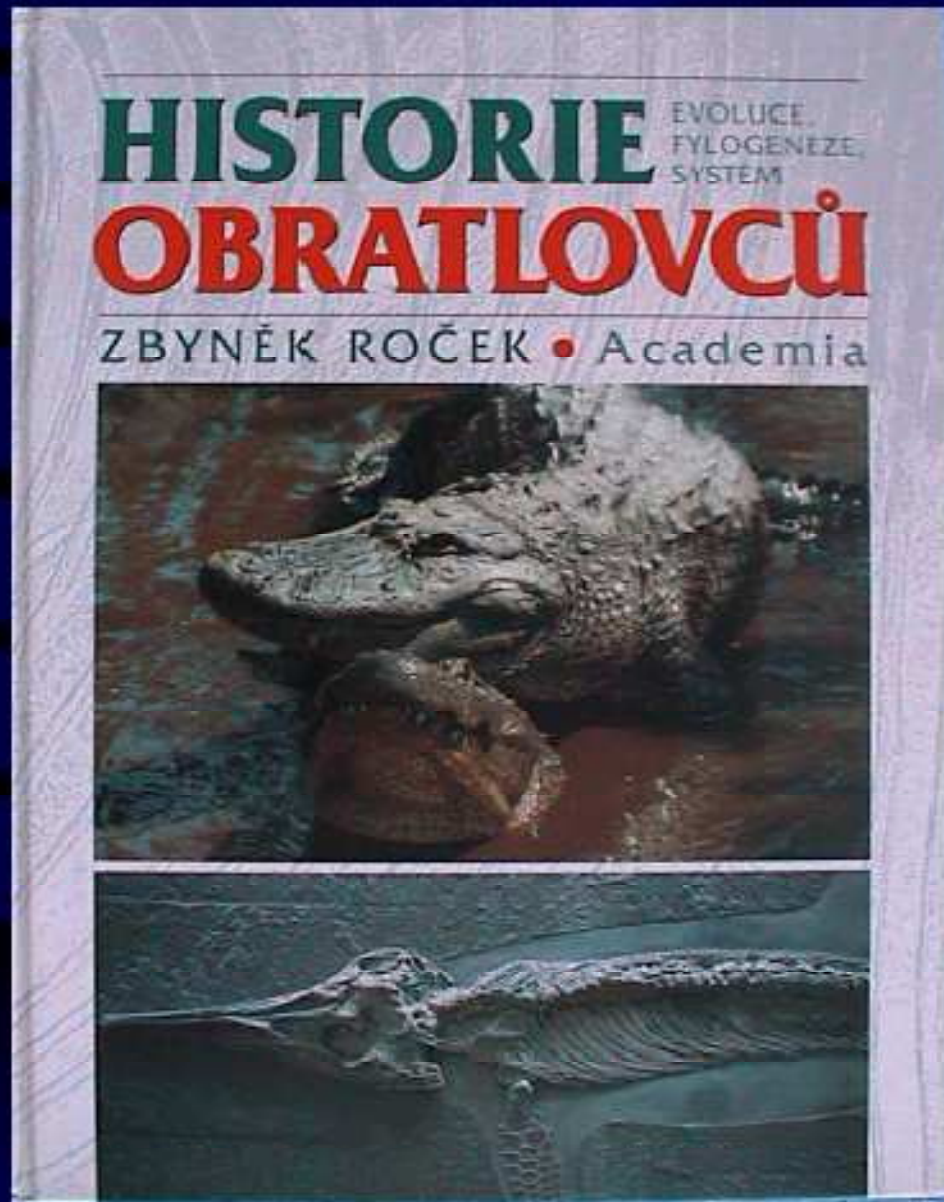
1. Strunatci úvod, Tunicata, Cephalochordata
2. Vývoj orgánových soustav
3. Sliznatky, mihule, ryby
4. Tetrapoda, obojživelníci a „plazi“
5. „Ptáci“, savci

## Literatura:

Zrzavý J., 2006: Fylogeneze živočišné říše. Scientia

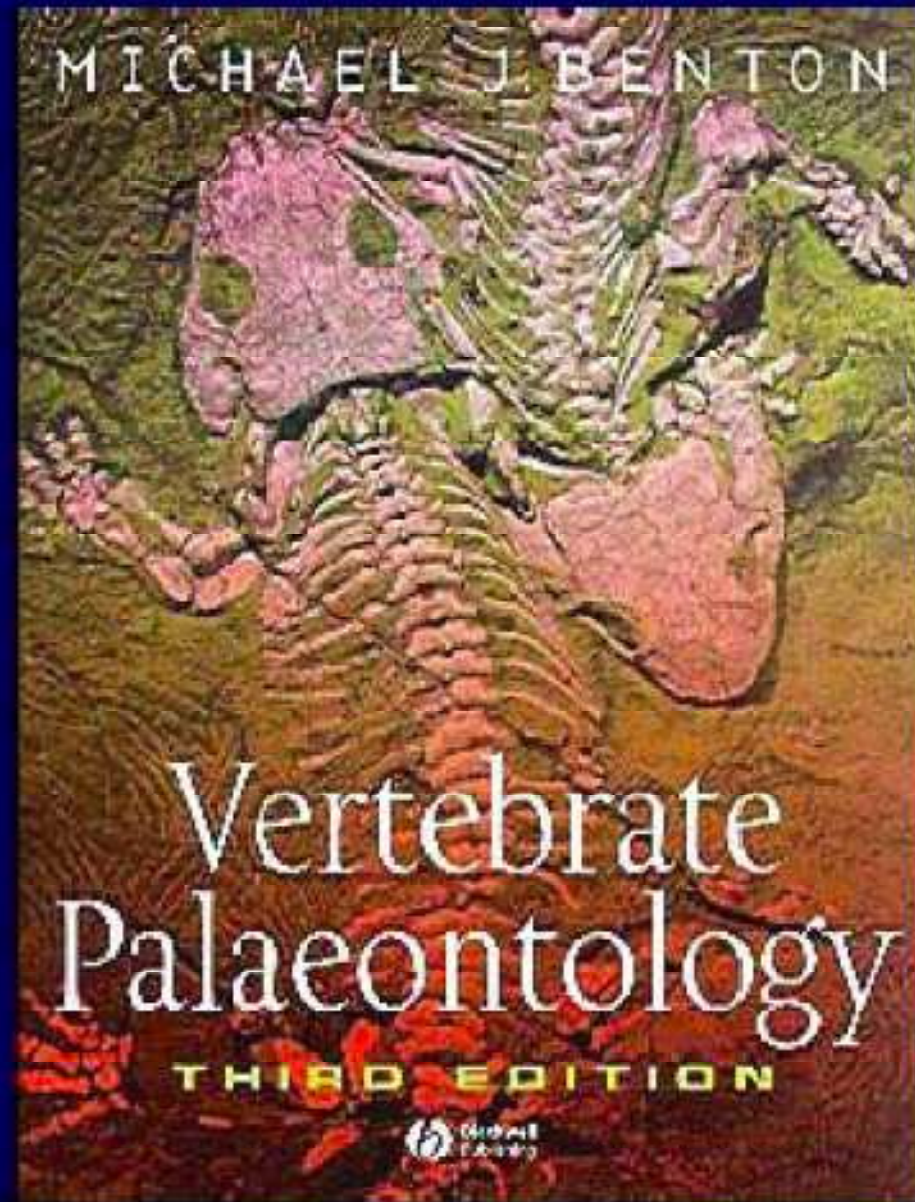
Gaisler J. & Zima J., 2007: Zoologie obratlovců. Academia





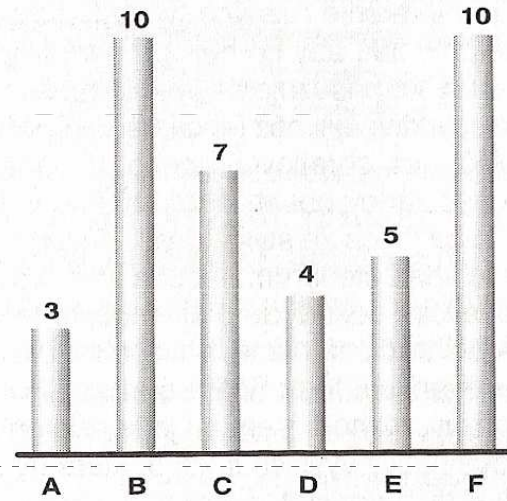
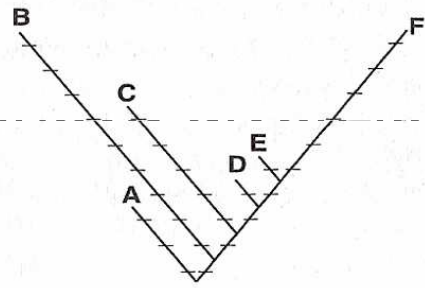
2002

Roček

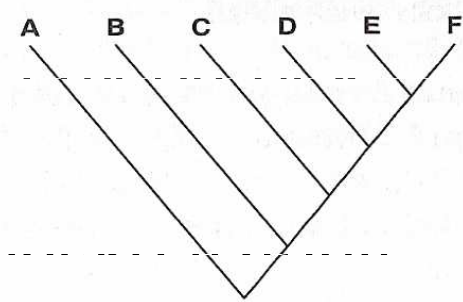


2004

Benton



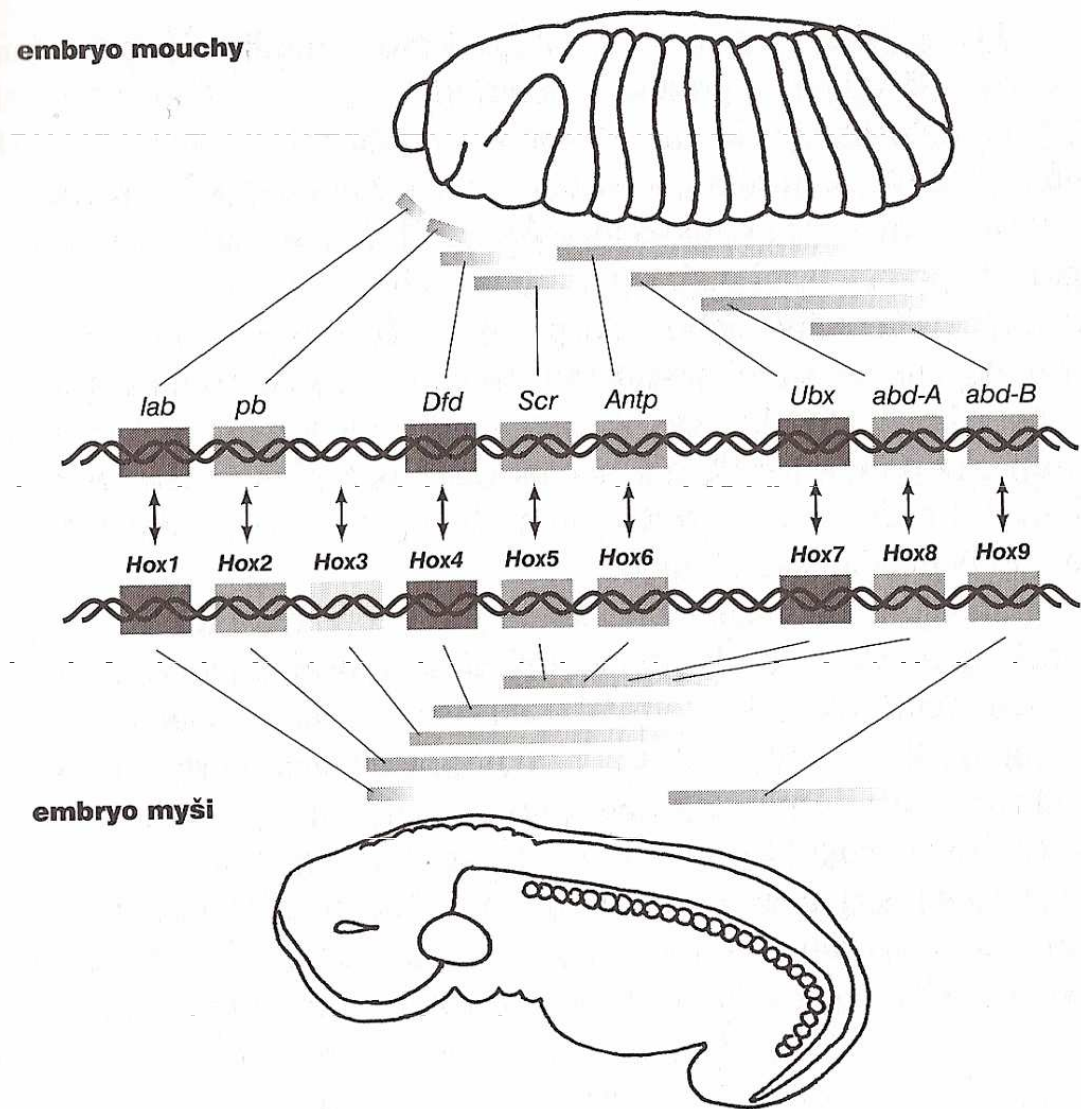
320



- 
- 
- 
- 
- 
- 

- 1. Vztah anageneze (nahore) a kladogeneze (dole). Vlevo schéma fylogeneze s vyznačenými evolučními novinkami, vpravo tatáž fylogeneze „rozpitvaná“ na anagenezi (nahore) a kladogenezi
- historie štěpení evolučních linií – kladogeneze
- adaptivní změny v rámci linií - anageneze
- odvozené a primitivní – v jedné linii, anageneze
- ?primitivní? a/nebo ?bazální?

- **morfologické znaky**
- tělní dutiny, symetrie; stavba
- použitelnost pro fosilní orgány
- ?od jednoduchého po složitější
- **molekulární znaky**
- nukleotidové sekvence genů v bílkovinách...
- subjektivita? nejprve stejně evolučně patří?
- totéž s jednotlivými nukleotidy
- přítomen u všech zájmových
- jaderný gen pro malou ribozomální
- dobrá shoda s morfologickými
- recentně i 28S rRNA velké
- **HOX (homeotické) geny, E**
- určení předozadního uspořádání
- fungují stejně u hodně vzdálených
- spojování evoluční a vývoje (DEVO)
- změny v počtu HOX genů – diverzifikace tělních plánů
- na chromozómu umístěny za sebou, pořadí genů odpovídá pořadí „zón“
- genetická mapa = zootyp, společný nejméně pro živ. s dvojstrannou symetrií
- zóny jejich aktivity určují homologii tělních oblastí



# Datování fylogenetických událostí

- paleontologie
- molekulární hodiny
- predikce - molekulární evoluce genu probíhá  $\pm$  konstantní rychlostí
- genetická vzdálenost linií se v čase zvětšuje
- nutno využít znaky selekčně neutrální, nepodléhají přírodnímu výběru
- ale hodiny netikají konstantně, tempo hromadění změn ve mezi liniemi odlišné
- propojení obou přístupů, kalibrace

- základní plán – „groundplan“
- sdílení stejného znaku = sdílení části evoluce
- výhradní zájem o homologie
- odlišit homologii od analogie (homoplazie) je problém!
- princip **parsimonie** – nejúspornější řešení
- ! konvergentní (sbíhavá) evoluce!



## 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 – halter)  
(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

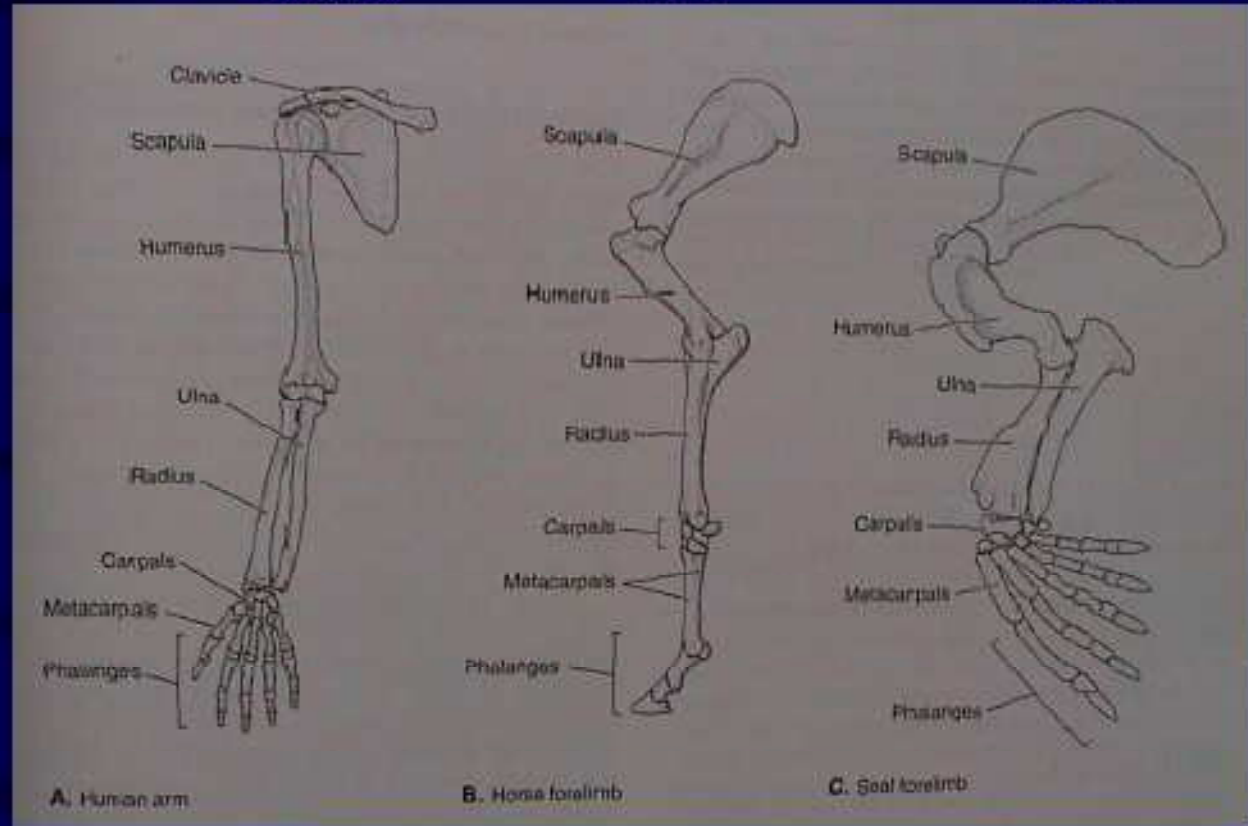
# Homologie

# Analogie

člověk

kůň

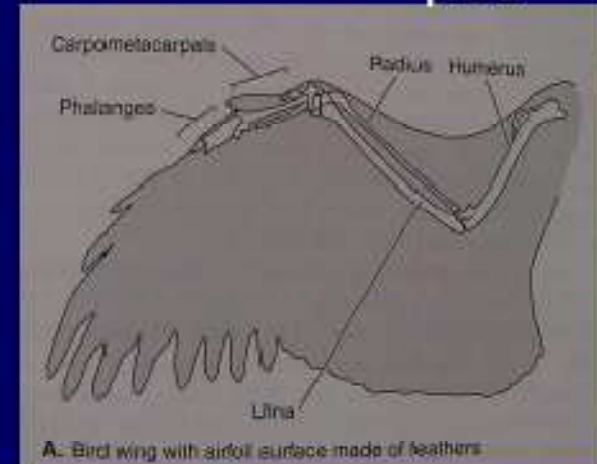
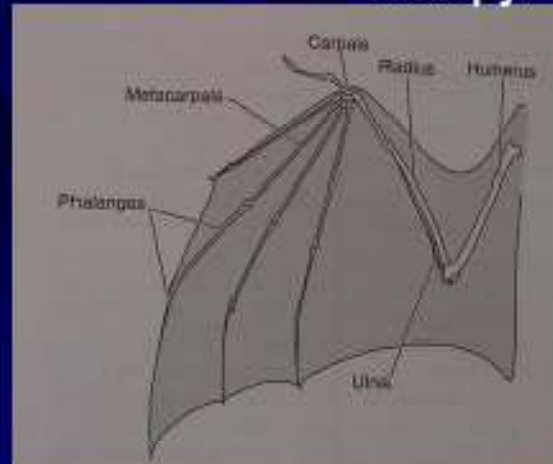
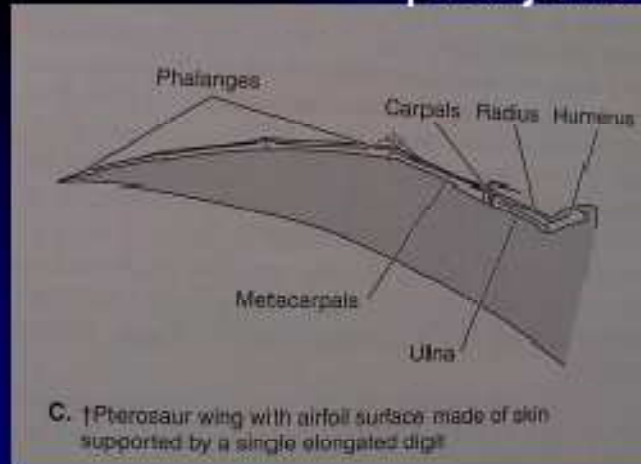
tuleň



ptakoještěř

netopýr

pták



## Homologie

- podobnosti zděděné od společného předka

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

**Apomorfie** : později vzniklý, odvozenější stav, vyskytující

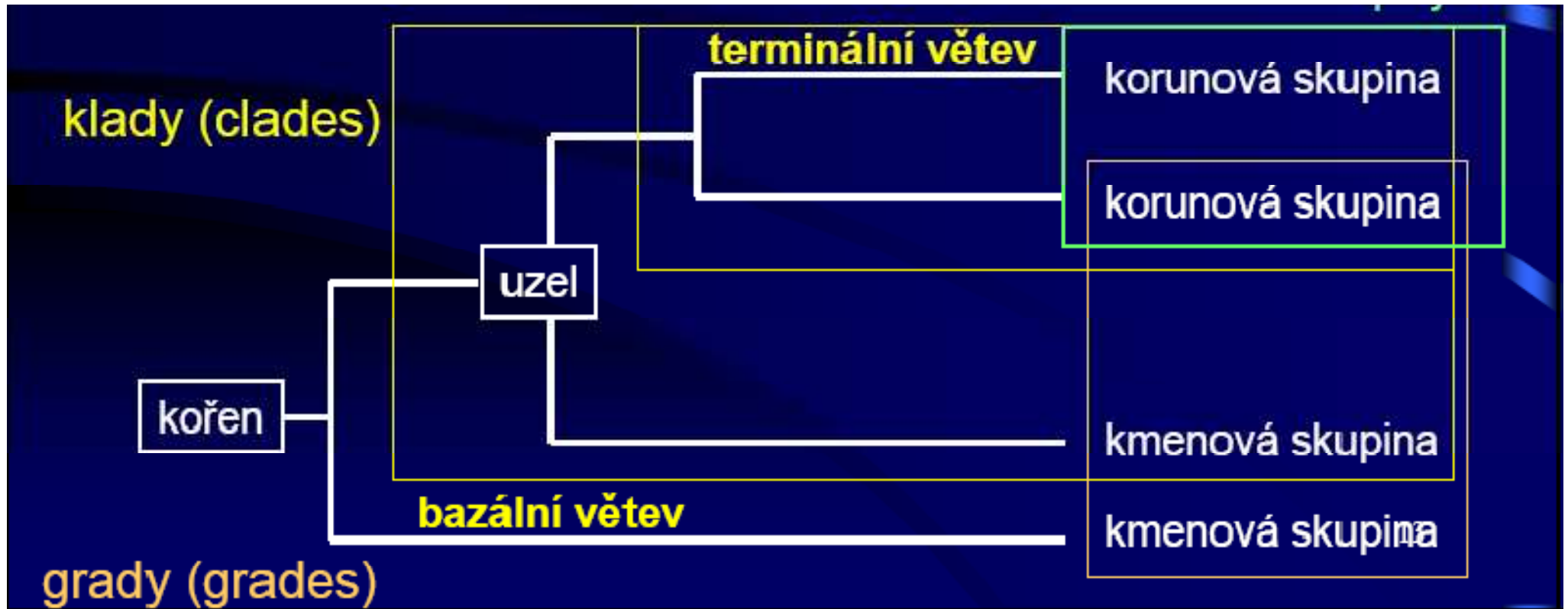
Obratlovčí evoluční novinky - kostní tkáň, výstelka cév, vícevrstevná pokožka...

- **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**  
**kostní tkáň přestože někteří chrupavčití**

Apomorfie = autapomorfie + **synapomorfie**

- **Kladistika** – Willi Hennig
- fylogenetická systematika=kladistika
- dichotomické větvení linií
- kladogram, společný předek, fylogenetický strom

sesterské skupiny



• **klasifikace taxonů z evolučního hlediska (kladistika)**

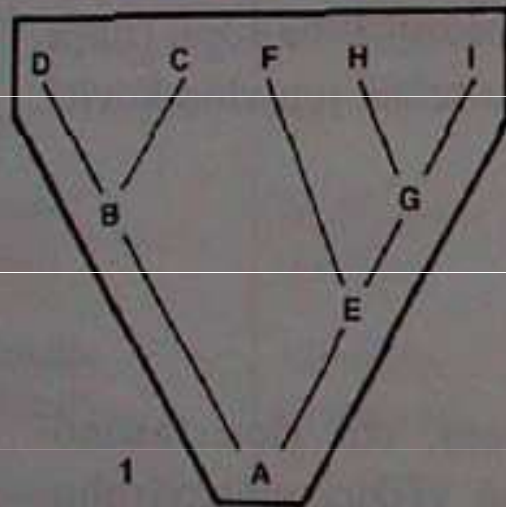
Vznik ze společného předka - A

Nejednotný původ – B, E

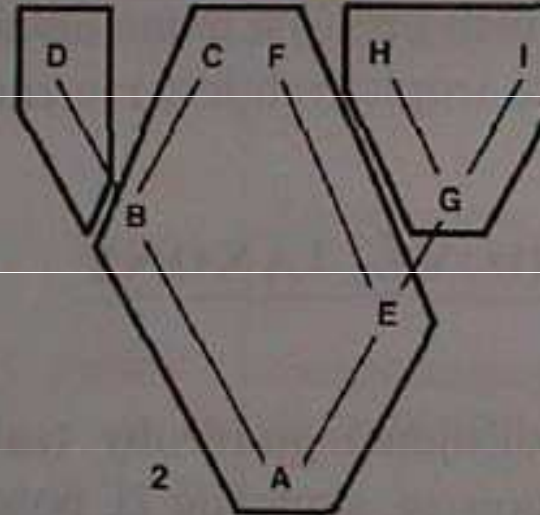
všichni potomci

ne všichni potomci

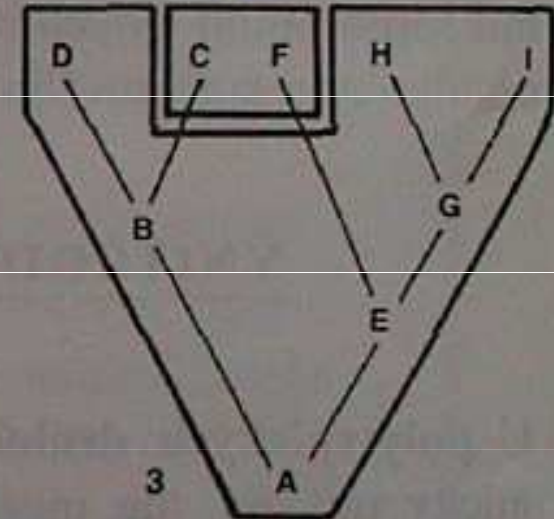
ABCDEFGHI



ABCEF



CF



1. monofyletický  
holofyletický

2. parafyletický

3. polyfyletický

Kladistika hodnotí jen monofyletické taxony

# Strunatci a jejich vymezení

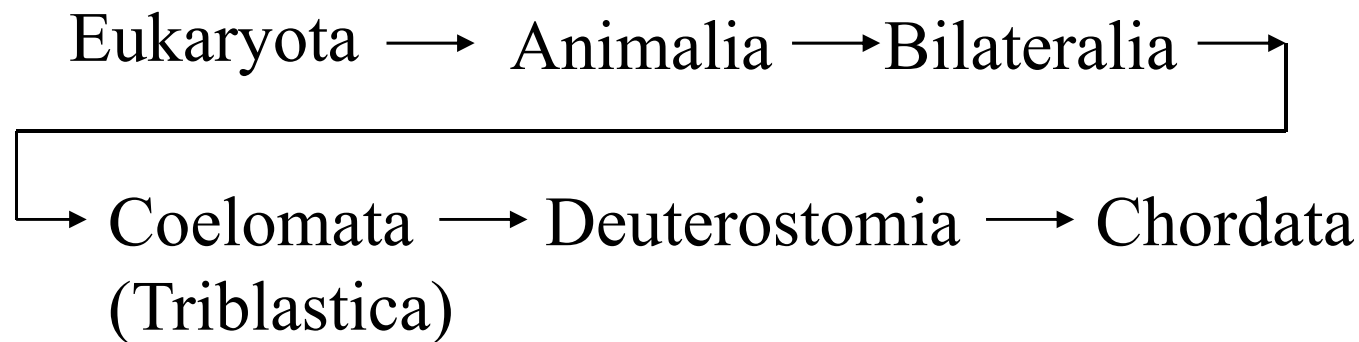
- zvláštní kombinace morfologických a embryologických znaků
- restrukturalize genomu
- navíc epigenetické procesy – nelze předem definovat funkci embryonálních buněk – **indukční proces** – vzájemné ovlivňování sousedních tkání (i nepříbuzných), notochord indukuje neurulaci -vchlípení ektodermu – nervová trubice
- nelze srovnat s druhy s jasně determinovanou ontogenezí

# Chordata:

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

## Chordata:

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



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



Chordata:

- **postavení v systému**

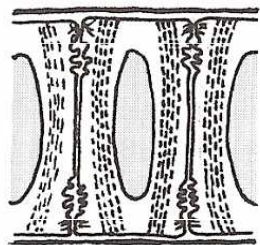
**ECHINODERMATA    OSTNOKOŽCI**

**HEMICHORDATA    POLOSTRUNATCI**

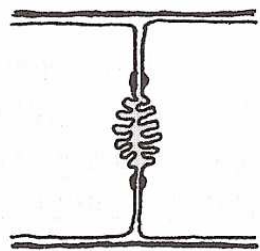
**CHORDATA    STRUNATCI**

## Znaky strunatců

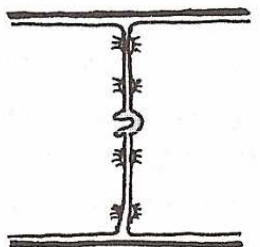
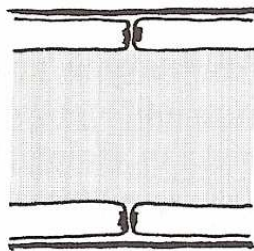
- **notochord** (NT) - chorda dorsalis – struna hřbetní
- pláštěnci, kopinatci, obratlovci – stejné umístění i základní stavba – indukce neurulace i endomezodermální původ
- terčovité buňky stlačeny do sloupců – homologie
- kopinatci sice svalová vlákna, pláštěnci a obratlovci – mezibuněčné prostory
- u všech strunatců podél NT plavací svaly
- nemají koncový řitní otvor, ale svalnatý ocas
- **hřbetní nervová trubice**
- neurulací, vchlípením hřbetního pruhu ektodermu
- pouze u pláštěnců jen v přední části těla



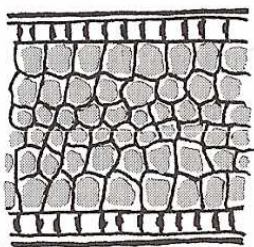
Cephalochordata



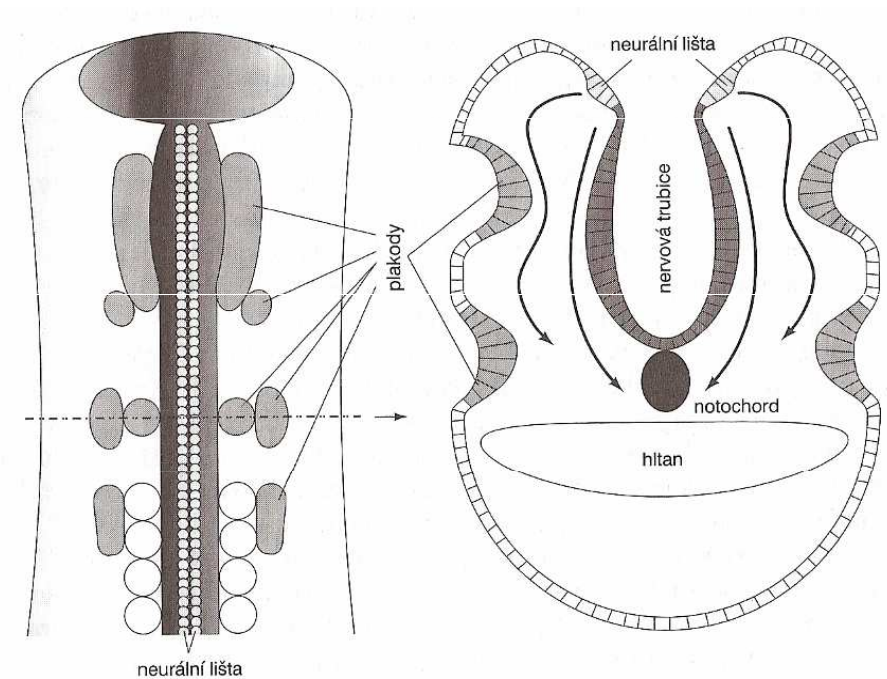
Urochordata



Craniata

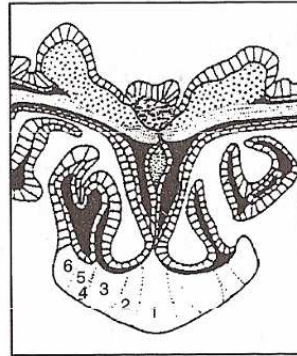


78. Struktura a ontogeneze notochordu kopinatců (Cephalochordata), pláštěnců (Urochordata) a obratlovců (Craniata).

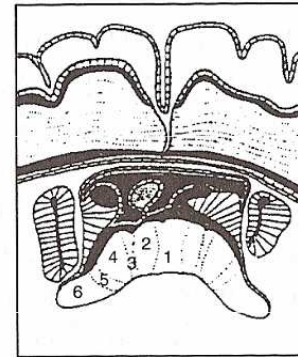


85. Uspořádání plakod a buněk neurální lišty v hlavové části embrya obratlovce (vlevo shora, vpravo na příčném průřezu).

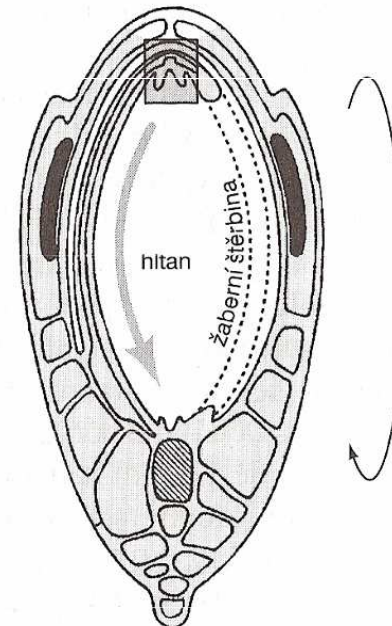
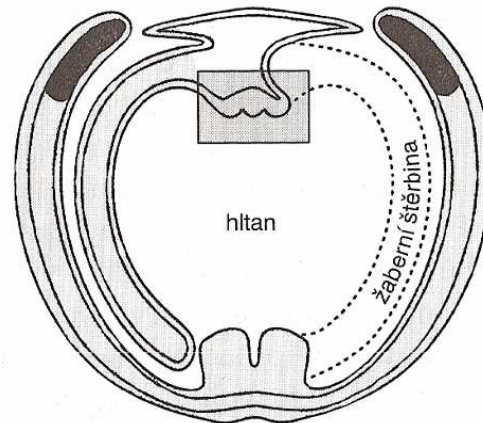
- **stavba hltanu**
- endostyl, peribranchiální otvor, produkce jodových hormonů (thyroxin)
- u obratlovců se postupně ztrácí fce filtrační a rozvíjí se endokrinní (štítná žláza), peribranchiální prostor, žaberní štěrbiny dostávají fci dýchací



epibranchiální žláza



endostyl

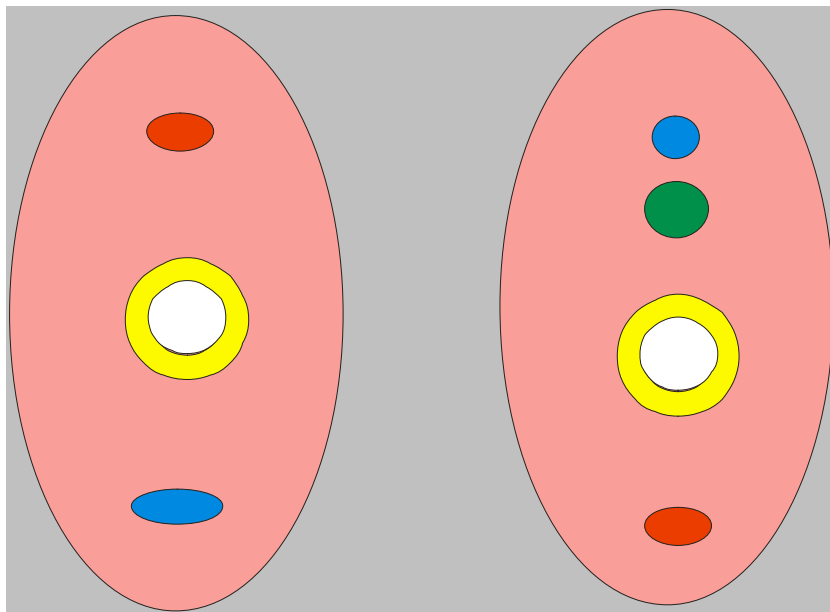


73. Příčný průřez hltanem polostrunatců (Hemichordata) a strunatců (Chordata) s detailním uspořádáním buněk v epibranchiální žláze a endostylu; strunatec je ovšem zobrazen vzhůru nohami (šedá šipka vyznačuje směr produkce slizu endostylem). (Podle Nielsena.)

# Chordata:

- postavení v systému
- charakteristické znaky

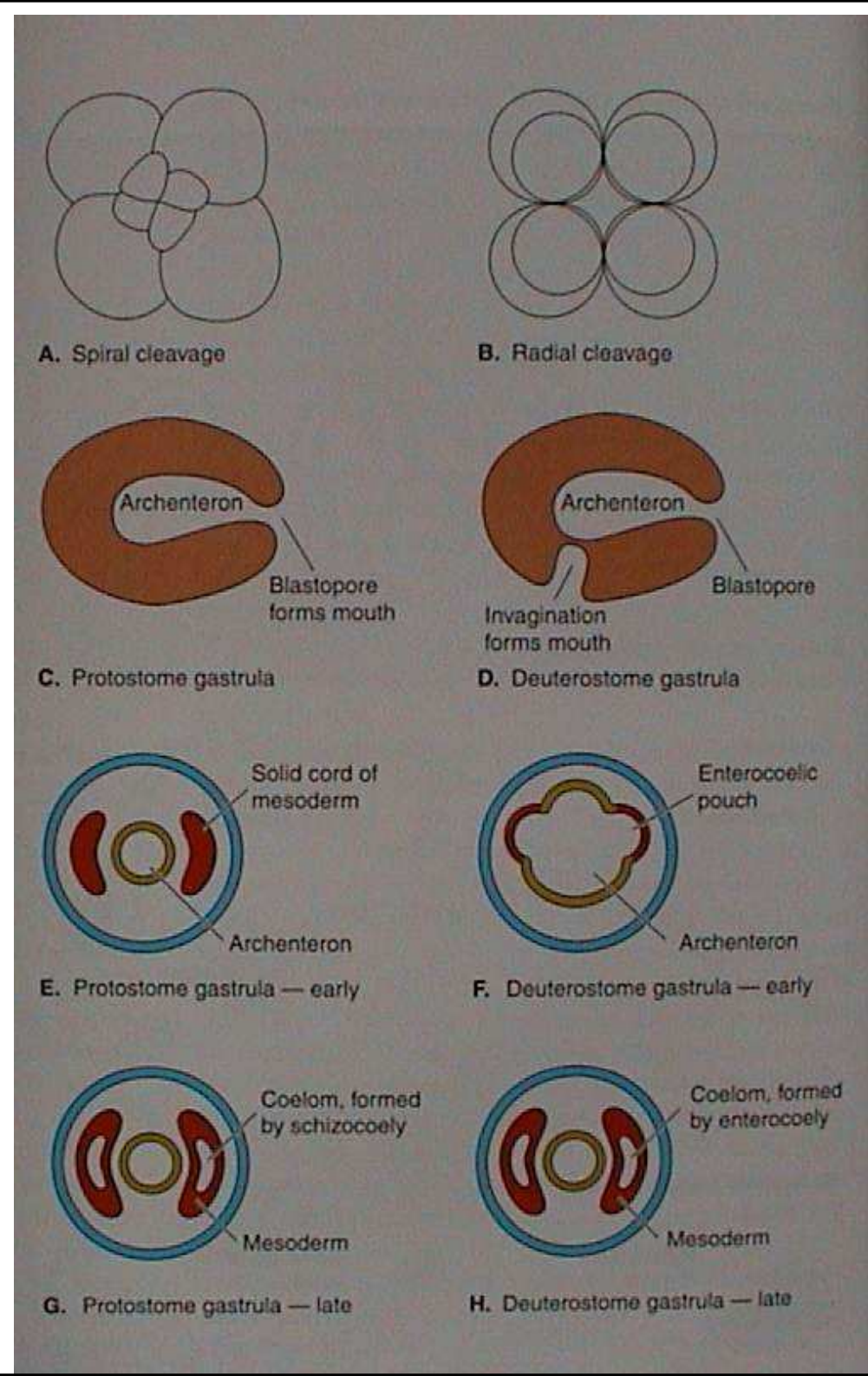
## Protostomia



hřbetní céva  
trávicí trubice  
nervová trubice

## Chordata

nervová trubice  
notochord  
trávicí trubice  
břišní céva



## **dorsoventrální inverze**

- více hypotéz
- aurikulariová (dipleurulová)
- larvální neotoch (okolí úst s brvami) se přesunul na hřbet, splynutí jeho ramen
- + ultrastrukturální podobnosti mezi buňkami ciliárních pásů (ambulakrárie) a embryí kopinatce
- - podobnost předozadního uspořádání dospělého polostrunatce a strunatce, ale u larev polostrunatce je to odlišné
- ? strunatci, asi nejsou běžná Bilaterália s notochordem a endostylem
- další hypotéza – dorsoventrální inverze
- největší novinkou strunatců je hřbetní umístění nervové trubice (jinde na bříše), centrální céva zase na bříše (jinde na hřbetě)
- i v genech!
- proteiny BMP genů u strunatců jen v břišních buňkách, u hmyzu homologické proteiny jen na hřbetě
  
- cévní soustava – polostrunatci - krev proudí hřbetní cévou dopředu a břišní dozadu
  - kopinatci a obratlovci – krev proudí hřbetní cévou dozadu
- pouhé mechanické přetočení (žaludovce) by vytvořilo strunatce s ústy na hřbetě – otvor ale nemusí být homologický ústům polostrunatcům

# Strunatci (Chordata)

**pleziomorfní znaky** (společné s Bilateralia a Deuterostomia)

1. 3 zárodečné listy – ekto, mezo a endoderm
2. druhotná tělní dutina
3. dvoustranná souměrnost a segmentace
4. druhotné prolomení úst na opačném konci těla, prvoústa uzavřeny – na jejich místě nově řiť
5. hltan s žaberními otvory

**apomorfní znaky** (nové, jedinečné pro celou linii, předka strunatců)

1. vnitřní kostra, chorda
2. nervová trubice, centrální kanál nad chordou na hřbetní straně, vchlípením neuroektodermu, ve stádiu neurula

## Historický vývoj strunatců

kambrijská exploze, éra fanerozoika

kompletně nové stavební plány, kambrium

spíše adaptivní radiace než prvopočátek

**Burgesské břídlíce, Chengjiang (Jün-nan)**

**530-520 mil.let**

- ***Pikaia gracilens***

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

- střední kambrium (570 mil. let)

- Burgesské břídlíce v Britské Kolumbii (Kanada)

- ***Cathaymyrus diadexus*** - jako kopinatec

- 2,2 cm, pohyb při mořském dně, příbuznost s kopinatci

- spodní kambrium (580 mil. let)

- Chengjiang (Čína)

1. vršenky - střední kambrium (570 mil. let), USA

- obratlovci - *Myllokungmingia*, *Haikouichthis*, *Zhongjianichthis*

- chorda s těly obratlů, hlava s párovými smyslovými orgány

další obratlovci (konodonti) - svrchní kambrium (535 mil. let) až

trias (195 mil. let) - fosilní chronometr

Britská Kolumbie (Kanada) - S. Conway Morris

příbuznost se sliznatkami (svrchní karbon, USA)

- **Conodonta** (známy jen zuby), pozdní kambrium

chorda i kostní tkáň, segmentované svalstvo

predátoři

fragmenty kostních pancířů – rod *Anatolepis*

na kostech hrbolky – odontody (493 mil.let)

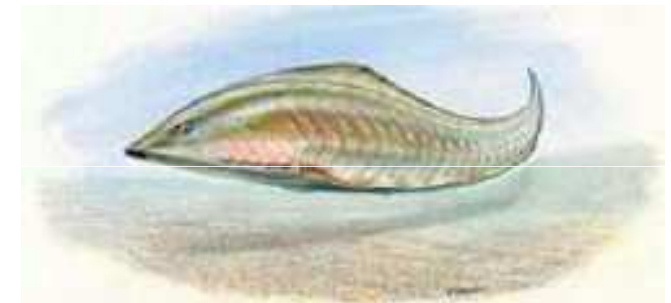
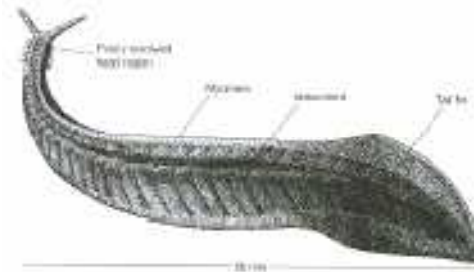
- nejstarší bezčelistnatí obratlovci – **štítinatci** „Ostracodermi“ – hlava a trup kryty pancířem

- detritofágové, predátoři?

- nejčasnější obratlovci – čelistnatci (přeměnou žaberních oblouků) **Acanthodii** – střední ordovik

- pancířnatci – **Placodermi**, silur (443-417 mil. let)

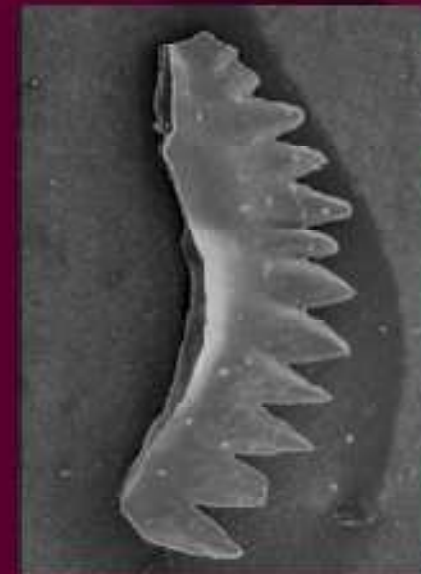
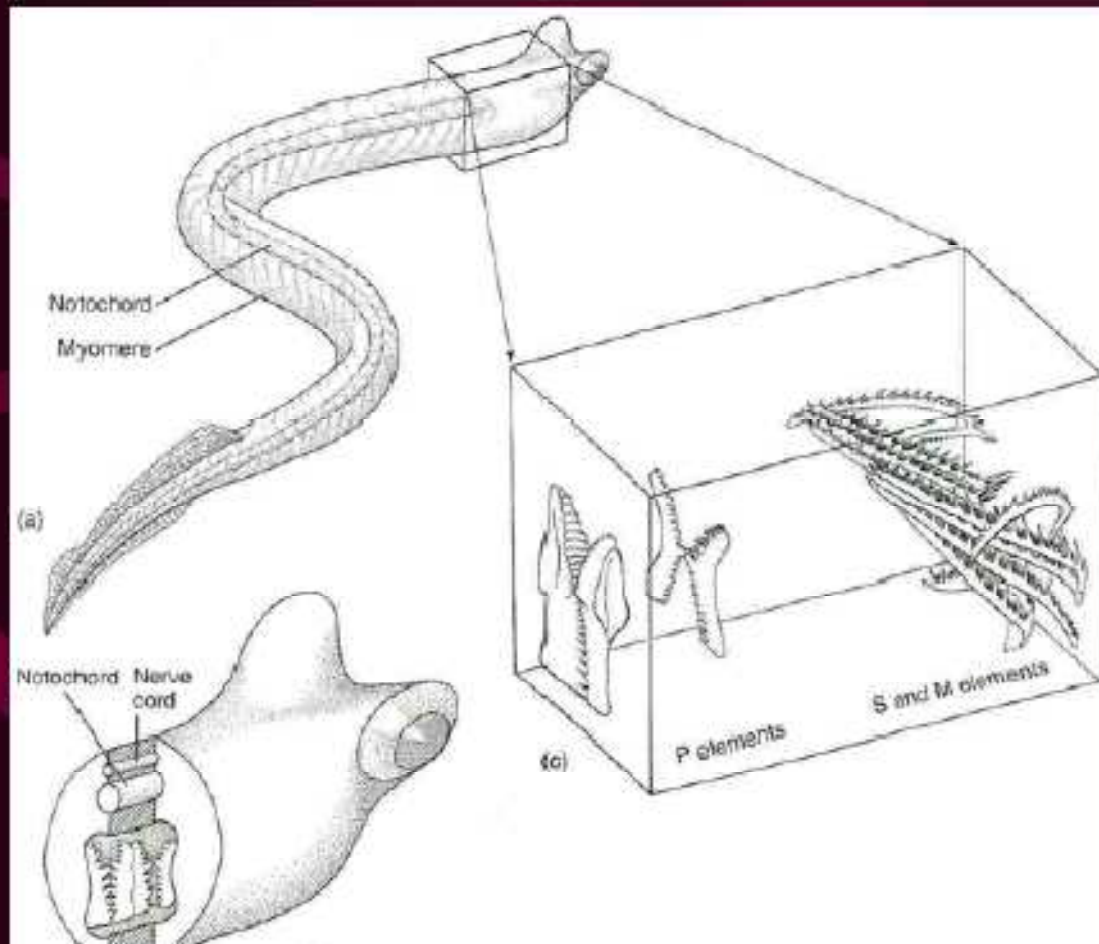
- blanatí obratlovci – **Amniota**, karbon (354-290 mil. let) – radiace čtvernožců



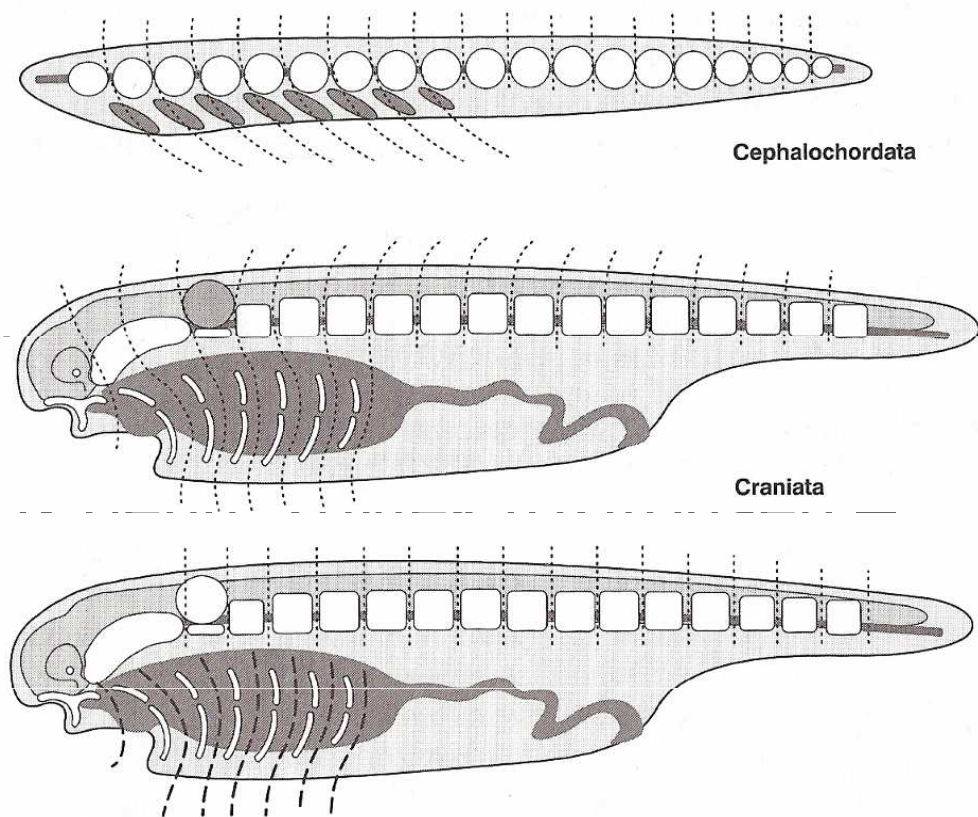


svrchní kambrium (500 mil. let) až trias (220 mil. let)

**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

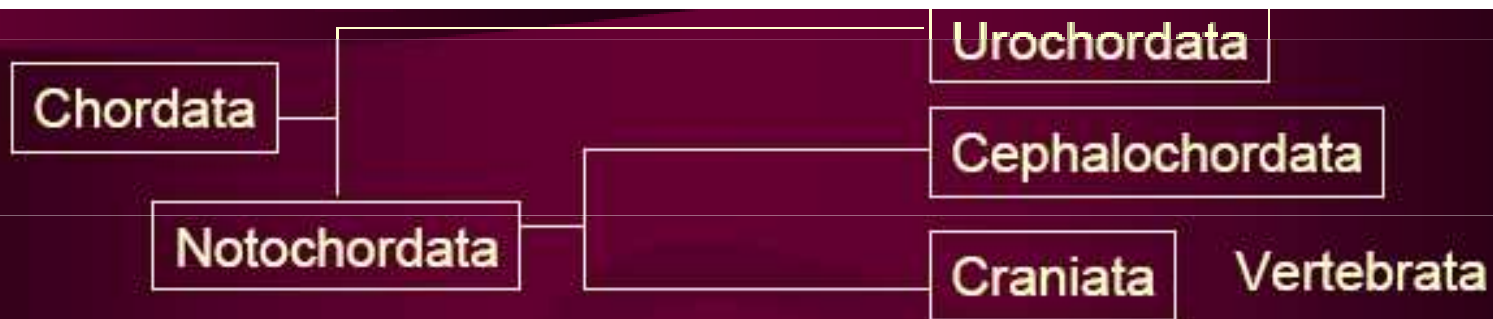


- kopinatci a obratlovci - (Euchordata)
- podle **tělní segmentace**
- segmentovaná svaloví soustava
- pláštěnci ztratili mnoho vysoce odvozená a dr
- kopinatec – segmenta
- obratlovec – hlavová č zbytek trupu



81. Schéma segmentace kopinatců (Cephalochordata) a dvě alternativní interpretace segmentace obratlovců (Craniata) – horní předpokládá, že segmentace trupu, hlavy a žaberního aparátu jsou jedno jsou, dolní (mnohem věrohodnější) ukazuje, že segmentace obratlovců je nejméně dvojitá. (Podle Kurataniho.)

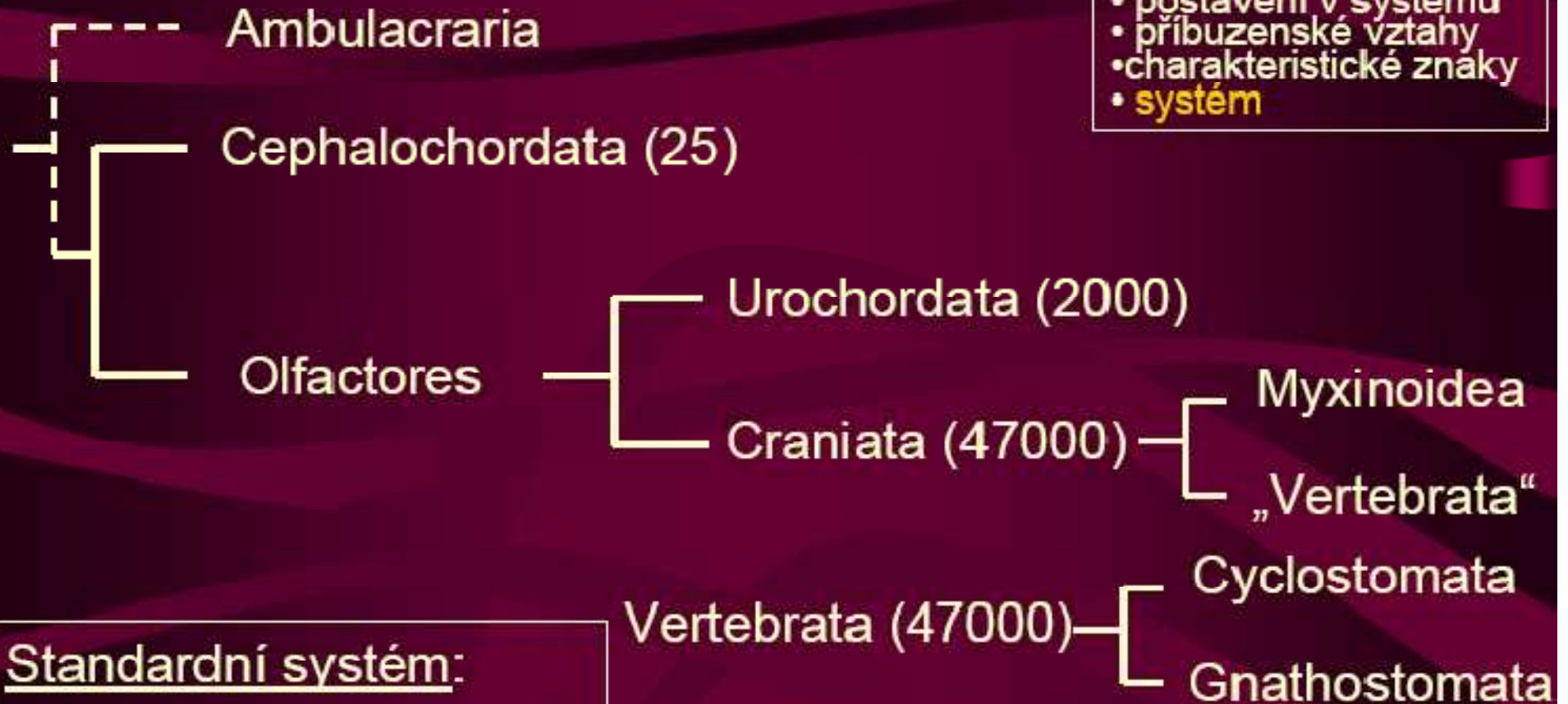
- Ale alternativou je skupina OLFACTORES (čičači)
- blízká příbuznost pláštěnců a obratlovců
- pláštěnci - pigment v plášti (ektoderm), obrovská podobnost s buňkami neurální lišty obratlovců
- Notochordata – primitivní strunatci, obratlovci primitivnější pláštěnců



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)

# dvě hypotézy fylogeneze strunatců

## 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)

# Cephalochordata

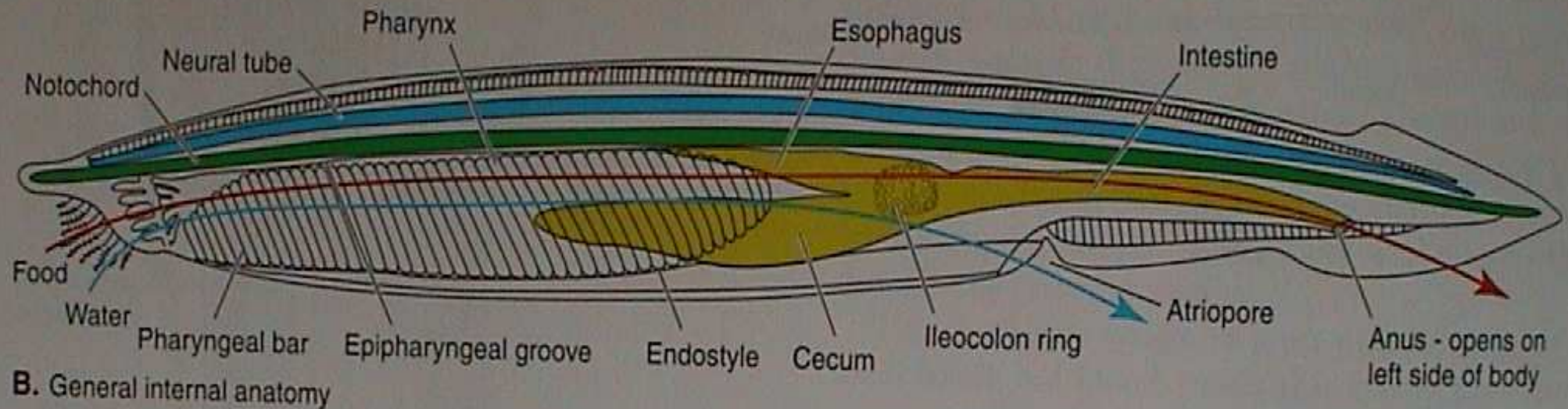
(Acrania)

# Kopinatci

- charakteristické znaky
- stavba těla
- ontogenetický vývoj

# Cephalochordata

- charakteristické znaky
- stavba těla



- chorda dorsalis, chybí kost a chrupavka
- nervová trubice po celé délce těla (od rostra), vesicula frontalis (rozšíření nervové trubice v hlavové části), infundibulární orgán (?fce), Köllikerova jamka (čich), míšňí očka (podél míchy a ventrálně, s pigmentem, Hesseho buňky), míšňí nervy jen s dorzálními kořeny (senzitivní nebo smíšená funkce)
- velum, vířivý orgán, hltan se 180 šikmými párovými šterbinami, peribranchiální prostor, atrioporus, jícen, slepý střevní vak, ve střevě spirální řasa, anus vlevo
- ploutevní lemy - metapleury
- segmentace – bočního svalu, myomery a myosepta

## Trávicí soustava

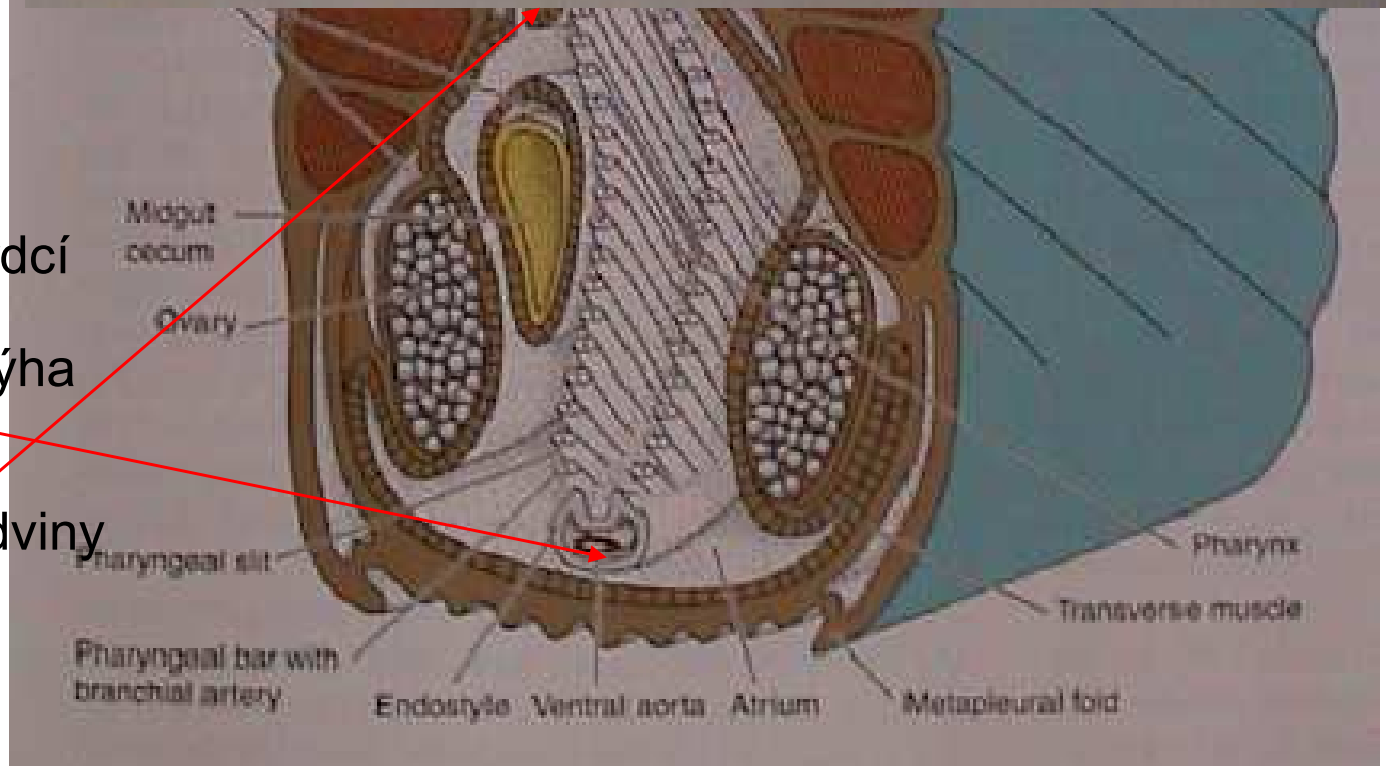
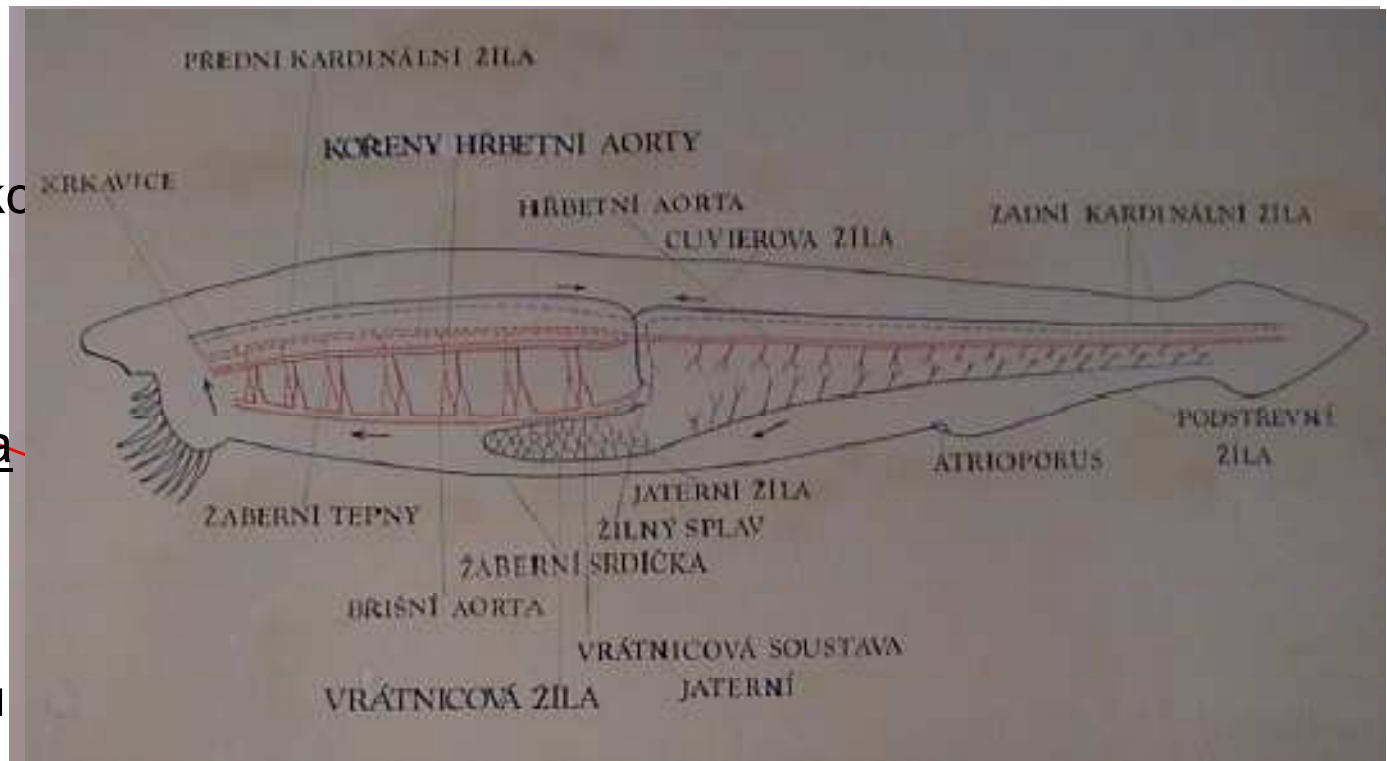
Hatschekova jamka, produkce

- Směs hlenu a potravy do jícnu
- **Dýchací systém** – pokožka žábry endoderm. původu
- **Cévní soustava**
  - není dokonale uzavřená krev se vylévá do hemocélu v místě srdce (obratlovci) netepající žilný splav k hlavě břišní aorta kolem hltanu žaberní tepny na bázích více žaberních srdcí

Endostyl, hypobranchiální rýha

**Vylučovací** cyrtopodocyty z mezodermy jako obratl. ledviny

Gonochoristé  
není pohl. Dimorfismus  
mimotožné oplození



# Cephalochordata

- charakteristické znaky

## Apomorfní znaky skupiny

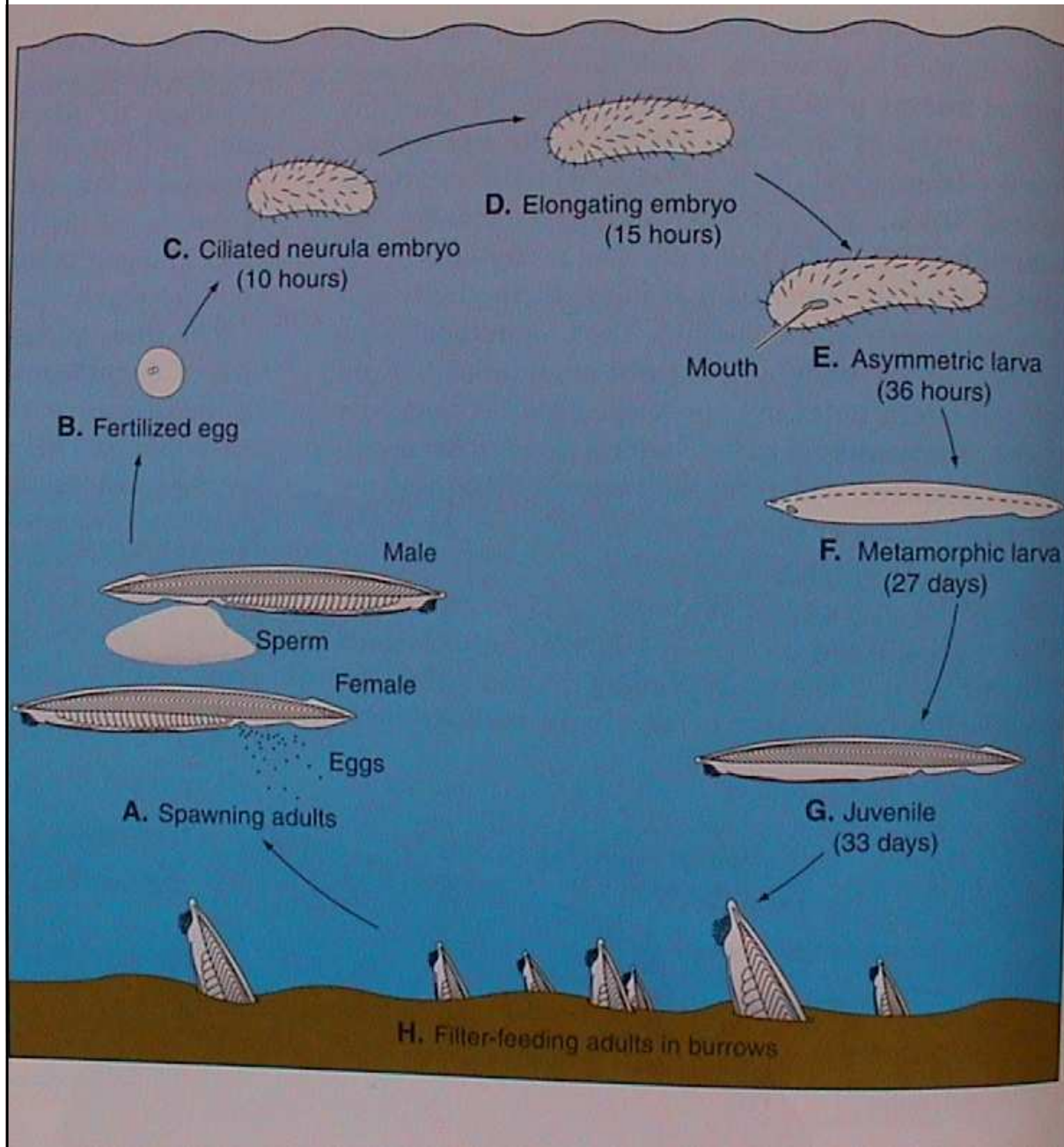
- jednovrstevná pokožka
- pharyngotremie – zvýšený počet žaberních štěrbin
- endostyl, peribranchiální prostor (nově vytvořený)
- vnitřní metamerie, hlavový a ocasní konec
- uzavřená cévní soustava
- uvnitř nervové trubice fotoreceptory (Hessovy buňky)
- primitivní vylučovací orgány podobné protonefridiím (solenocyty ~ cyrtopodocyty)
- velký počet párových gonád bez vývodů
- tělesná asymetrie larev
- prodloužení chordy k rostru
- svalová vlákna v chordě
- ústní výřivý orgán, velum



# Cephalochordata

- charakteristické znaky
- stavba těla

- **ontogenetický vývoj**, jednoduchý, morfologická přeměna epitel. buněk



Vejce chudá na žloutek **oligolecitální**

## 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

## Zygota, blastula

**gastrula** - invaginační, neuzavřená – komunikuje s okolím blastoporem  
**neurula**

## Cephalochordata

V příbřežním pásu, 10-50 m hloubky, zahrabaní rostrem nahoru

*Branchiostoma lanceolatum*  
(*Amphioxus lanceolatus*) kopinatec plžovitý

*Asymmetron lucayanum* Indický i Atl. oceán  
*Nesymetrické metapleury, gonády na jedné straně*

*Epigonichthys* u N. Zélandu



# Urochordata

- charakteristické znaky
- systém

## charakteristické znaky Urochordata

- systém

- regresní vývoj:

pohyblivá larva (aktivita)                      pasívní dospělec

- **jednovrstevná pokožka, plášť z tunicinu**
  - chorda jen v ocásku larev (uro-)
  - nervová trubice jen u larev, jinak jen cerebrální ganglion
  - **otevřená cévní soustava, srdce se střídavou pulzací, hemovanadin**
  - **peribranchiální prostor, atrioporus**
  - endostyl - příjem potravy filtrací
  - hermafrodité s nepárovými gonádami
  - složité rozmnožování, i metageneze
  - **pylorická žláza v trávicím traktu u larev**

- charakteristické znaky
- systém

## „Asciadiacea“ – sumky (parafylie)

1900, přisedlí, vakovité tělo, i kolonie

## Thaliacea - salpy

50, pelagičtí, soudečkovité tělo, metageneze, i kolonie

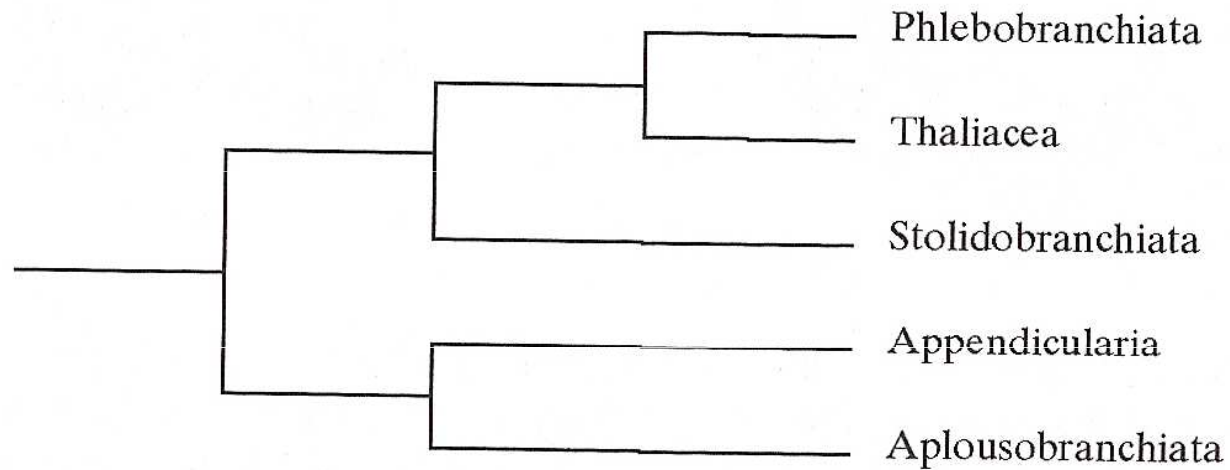
Pyrosomida-ohnivky, Cyclomyaria-kruhosvalí, Desmomyaria-pásmosvalí

## Appendicularia (Larvacea, Copelata) - vršenky

60, pelagičtí, neotenie, jen solitérní, volně ve schránkách

se síťkami, 3 čeledi - Oikopleuridae, Fritillariidae, Kowalevskiidae

- charakteristické znaky
- systém



**obr. 10** Fylogenetický rodokmen žijících pláštěnců (Urochordata). Podle Stacha a Turbevillia (2002).

# Urochordata:

## „Ascidiacea“ - sumky

- morfologie larvy
- morfologie dospělce
- filtrace potravy
- rozmnožování
- ekologie
- systém

Bo - ústa

Cer+Oe - rozšířená nervová trubice se statocystou a „očkem“

AT - atrioporus

Mo - nervová trubice

Cor - chorda

Na - ocásek

Pfx - přichycovací papily

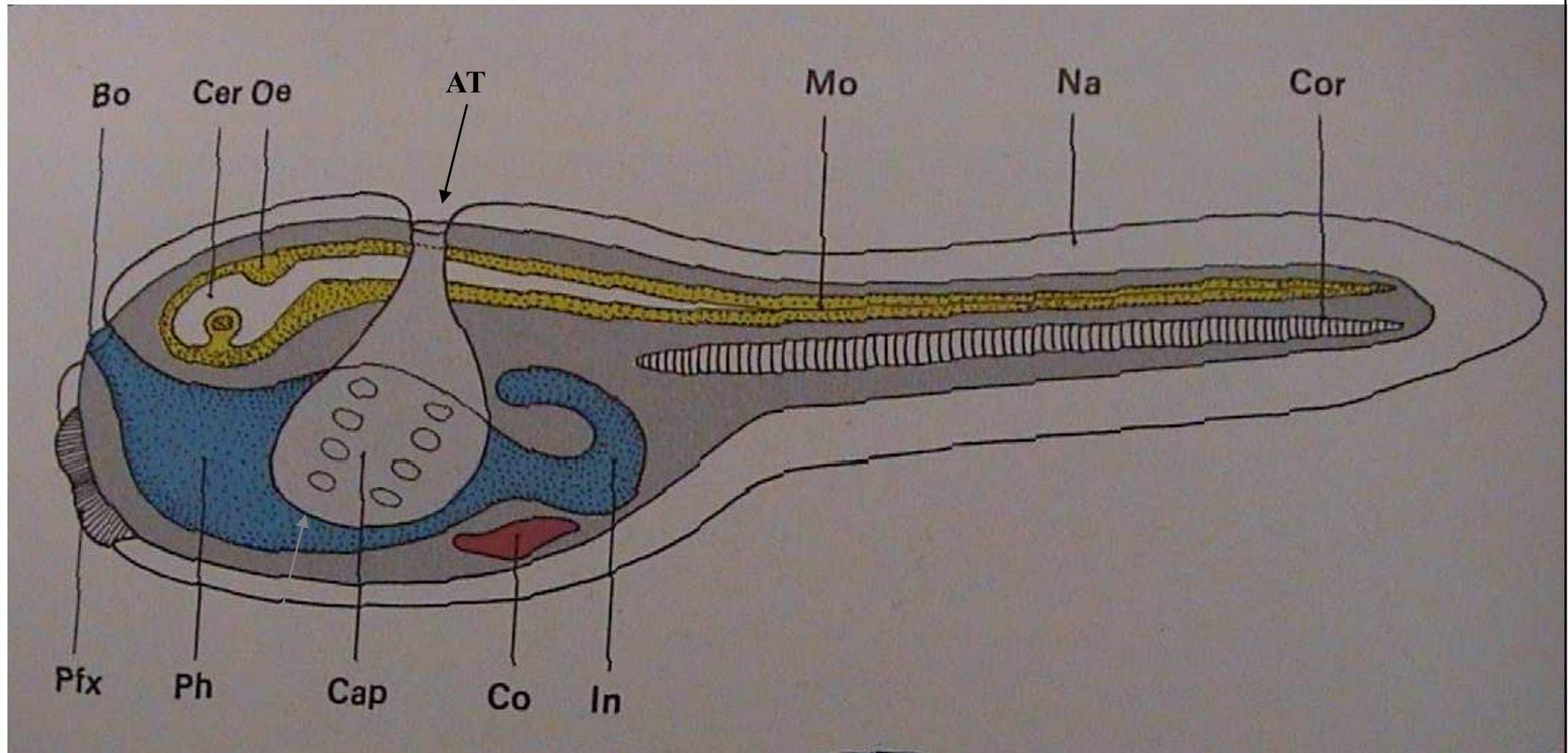
Ph - hltan

Cap - proděravělá část hltanu s peribranchiálním prostorem

En - endostyl (hypobranchiální rýha)

In - střevo

Co - srdce





Bo - ústa

Cer+Oe - rozšířená nervová trubice se statocystou a „očkem“

AT - atrioporus

Mo - nervová trubice

Cor - chorda

Na - ocásek

Pfx - přichycovací papily

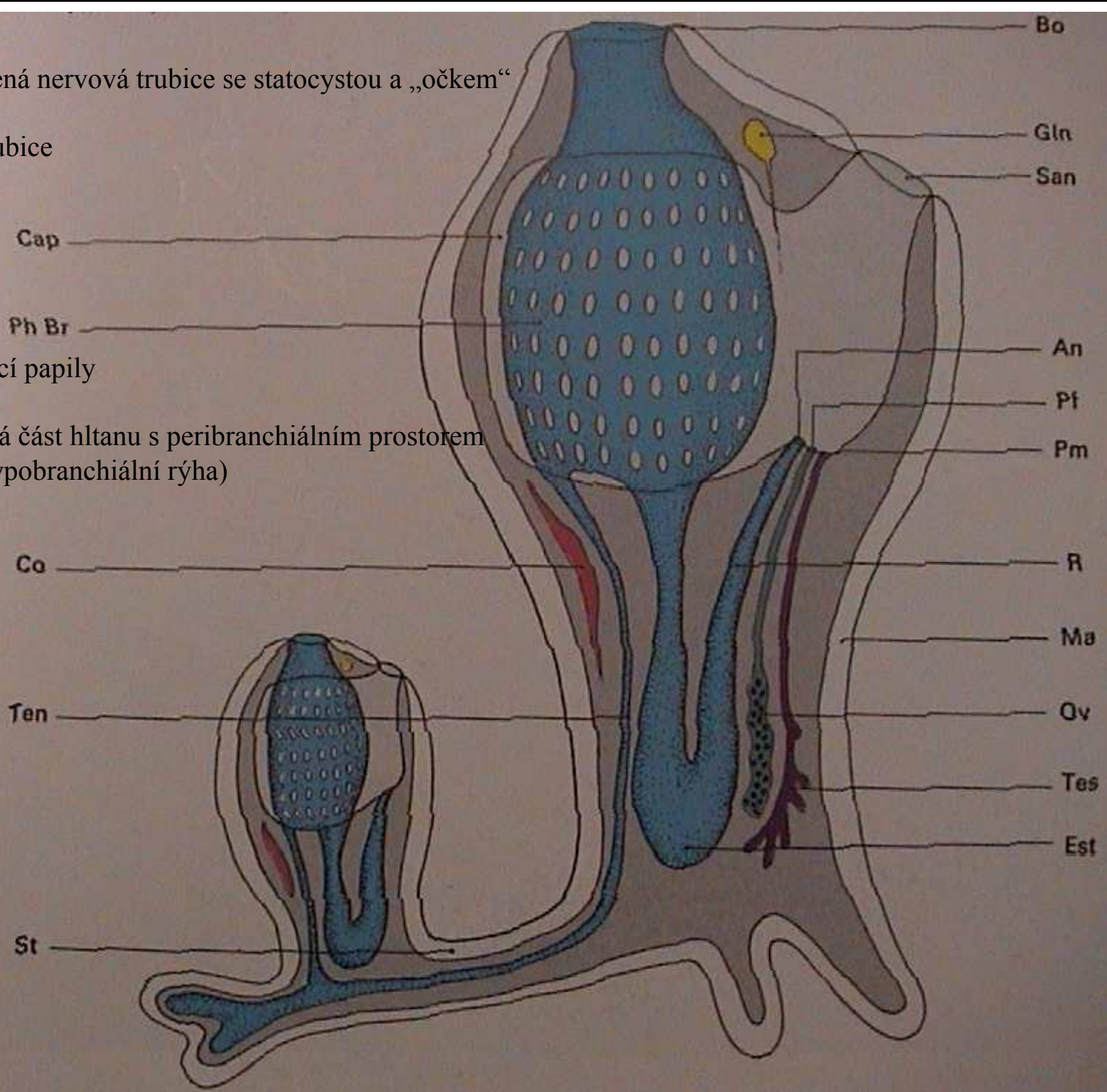
Ph - hltan

Cap - proděravělá část hltanu s peribranchiálním prostorem

En - endostyl (hypobranchiální rýha)

In - střevo

Co - srdce



- **filtrace potravy**

- Žaberní vak vystlán slizem pokrývajícím řasinkové buňky.
- Endostyl s žláznatými a bičíkatými buňkami.
- Peripharyngeální pruhy.
- Epibranchiální rýha.

- **rozmnožování**

- Proterandriční hermafrodité, oplození mimotělní.
- Nepohlavní, vznik kolonií pučením.

- **ekologie**

- mořští kosmopolité, převážně v litorálu (do 50 m)
- krátký život larvy (min-hod), fototaxe (poz-neg)

# pospolitky (Aplousobranchiata)

koloniální, larvy mají horizontální ocásek, nemají společný plášť ani kloaku

# pravé sumky (Phlebobranchiata)

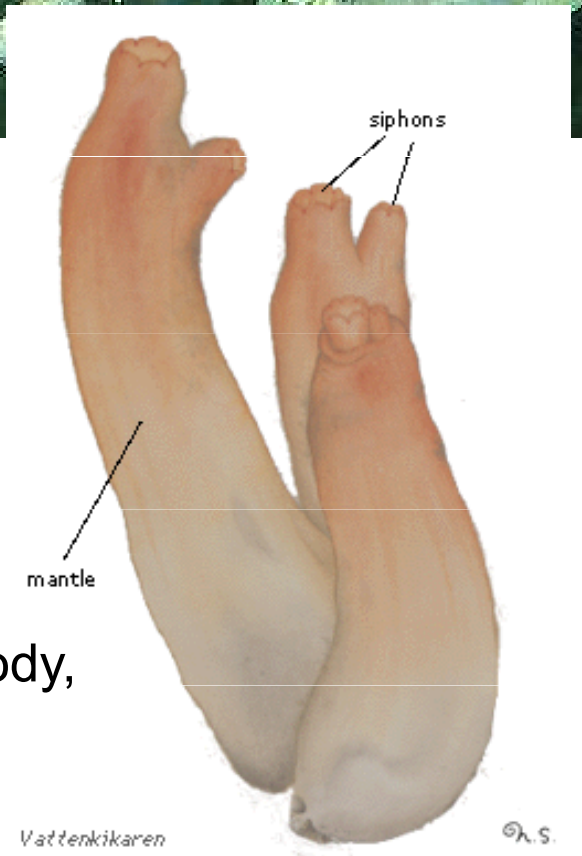
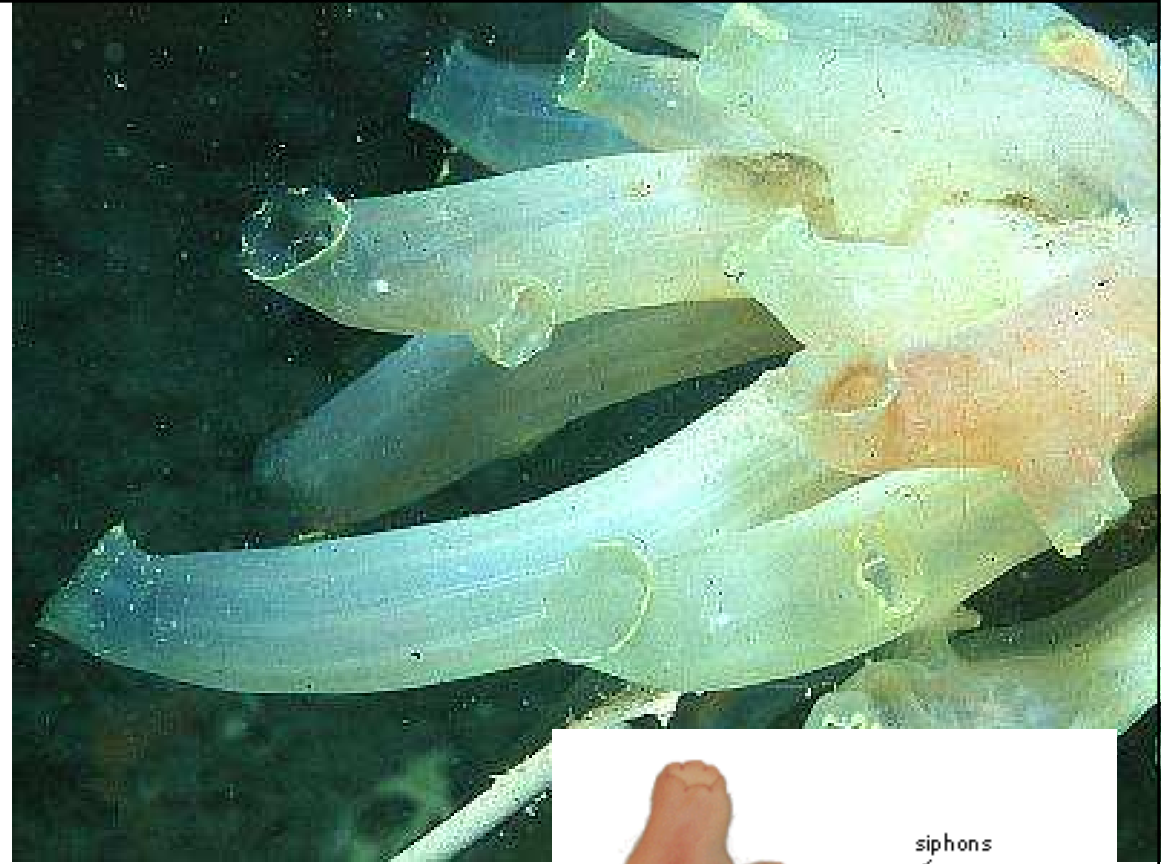
solitérní i koloniální

# zřasenky (Stolidobranchiata)

známější druhy koloniální se společným pláštěm a kloakou (synascidie), ale solitérní,

## Pravé sumky - Phlebobranchiata

### 1. *Ciona intestinalis* sumka štíhlá



kosmopolitní, přístavní vody,  
silné smrštění těla

## 2. *Phallusia mamillata* sumka hrboľkatá



### 3. Halocynthia papillosa sumka červená



středomoří



# Urochordata:

## Thaliacea - salpy

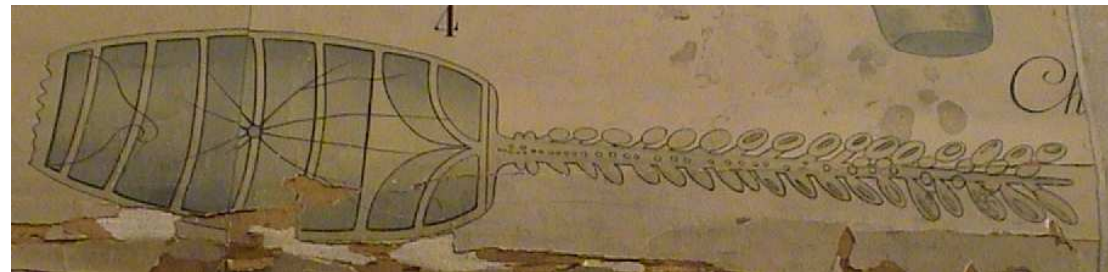
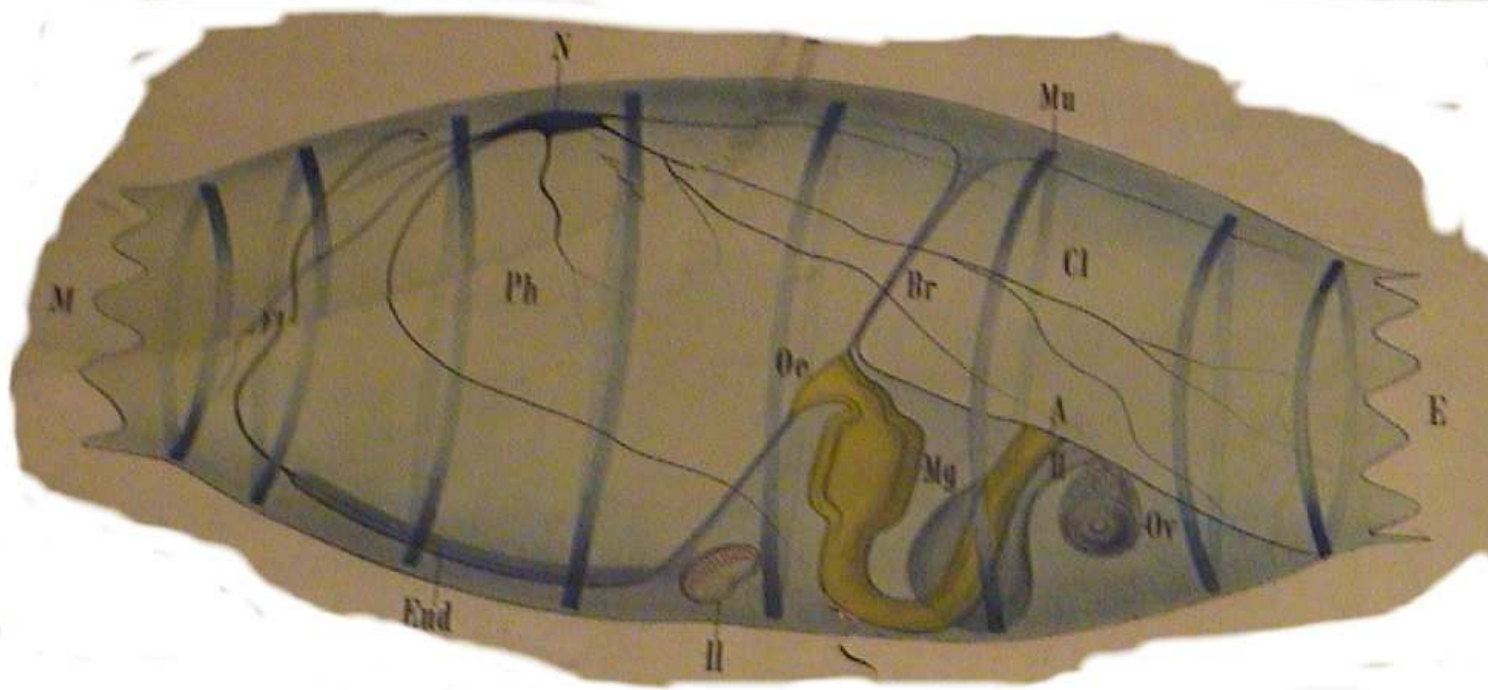
- morfologie
- rozmnožování - metageneze
- ekologie
- systém

## • morfologie

- Larva podobná larvě sumky, pelagická obě stádia
- Soudečkovité tělo s velkými otvory (or, atrioporus)
- Rosolovitý průsvitný plášť
- Obroučkovité svalové pruhy (reaktivní pohyb)
- Párové žaberní štěrby v zadní části hltanu, peribranchiální prostor nasunut na zadní část hltanu
- Koncentrace orgánů (srdce, žaludek, gonády) na ventrální straně
- Polymorfie - různé tvarové a funkční typy
- rodozměna (metageneze) – larva na oozoid – stolo prolifer – pučením – na stolo dorsalis – blastozoidi – gonoziodi – pohlavně larva



# Salpy



- **ekologie**

pelagičtí , v planktonu teplých moří,

klady

- **system**

### **Desmomyaria – pásosvalí (oozoid 2-20 cm)**

Podkovovité svaly, 1 pár velkých žaberních štěrbin, 1 řada blastozoidů (všichni gonozoidi), oplození v kloakálním prostoru gonozoidů, zde se vyvíjejí zárodky, chybí stadium volně (larva) pohyblivé larvy, jen stolo prolifer – na něm hned blastozoidi

### **Cyclomyaria - kruhosvalí**

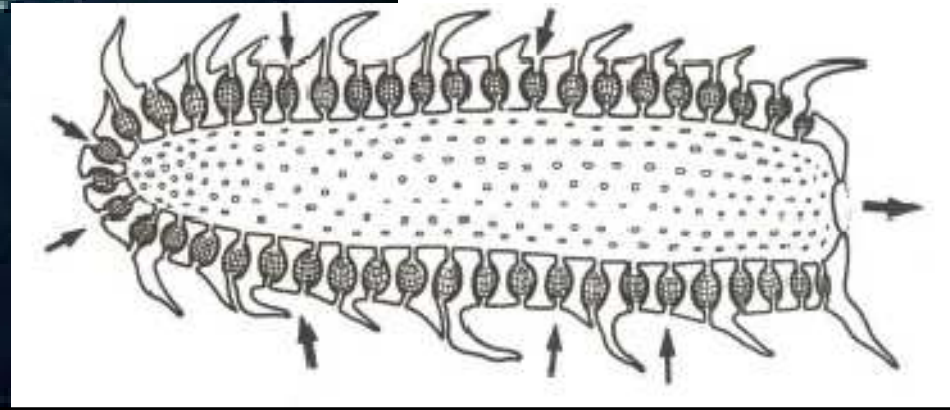
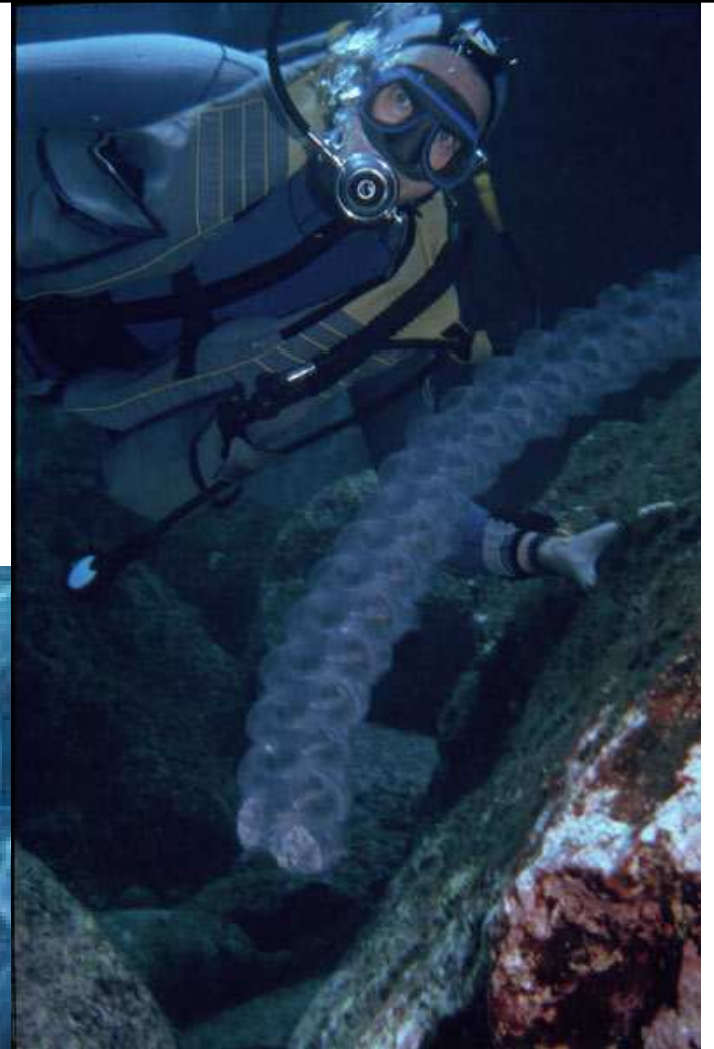
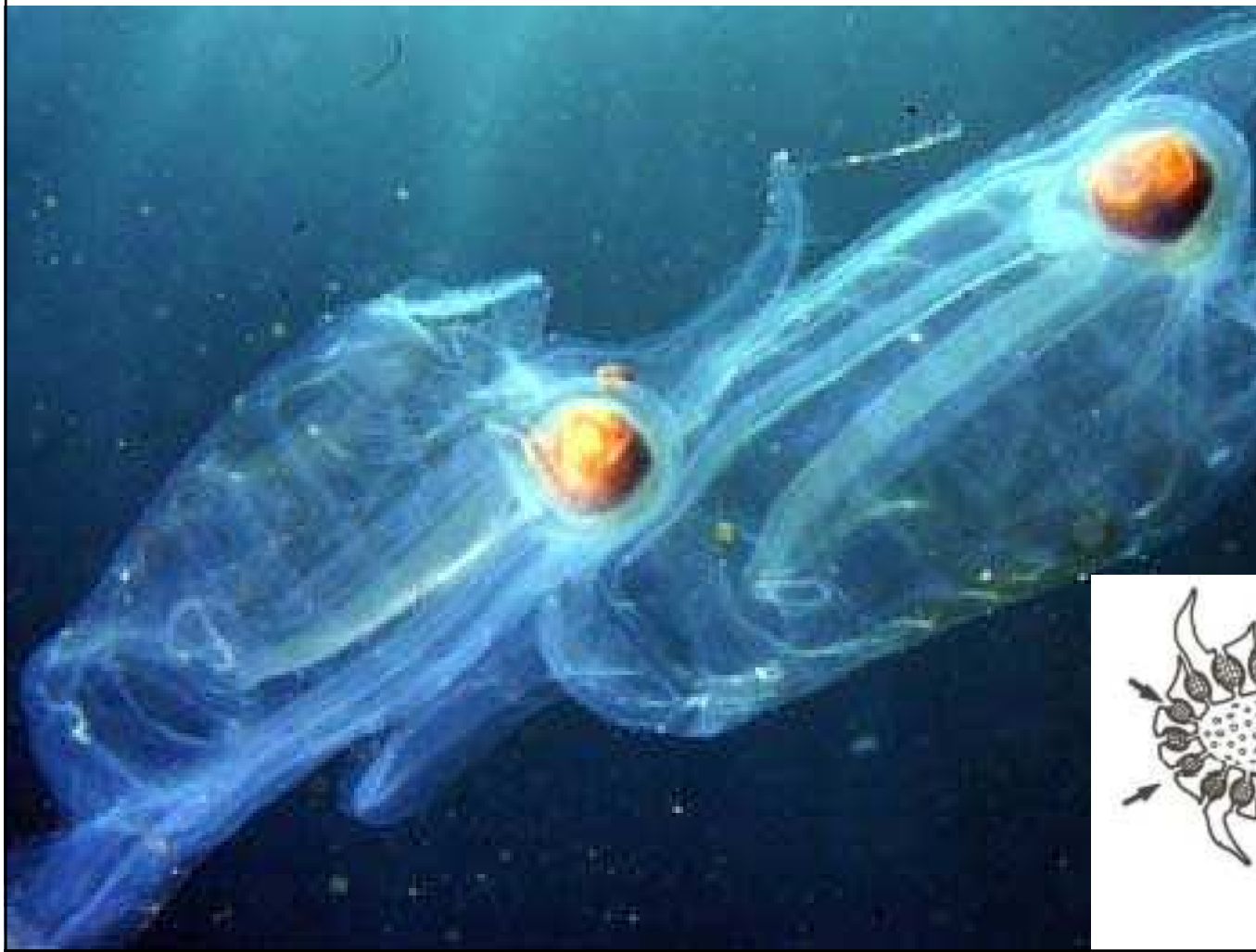
Prstencovité svaly, více párů žaberních štěrbin, 3 řady blastozoidů, gasterozoidi – vyživovací fce  
phorozoid s řetízkem vlastních gonozoidů se odděluje od stolo dorsalis, oplození mimotělní, volně pohyblivé larvy

### **Pyrosomida - ohnivky**

Redukce oozoidu (embryonální cyathozoid), tvoří 4 primární blastozoidy (tetrzoid), z nich sekundární blastozoidi (gonozoidi), válcovité kolonie se společnou kloakální dutinou, husté síto žaberních štěrbin, světélkující symbiotické bakterie, jejich přenos z folikulárních buněk vaječníku na zárodek vyvíjející se v kloakální dutině, kolonie jako dutý válec cca 10 cm, blastozoidi pohlavně dozrávají všichni, gonády dozrávají postupně, první varle pak vaječník

# Salpa maxima

## salpa velká



# Urochordata:

## Appendicularia - vršenky

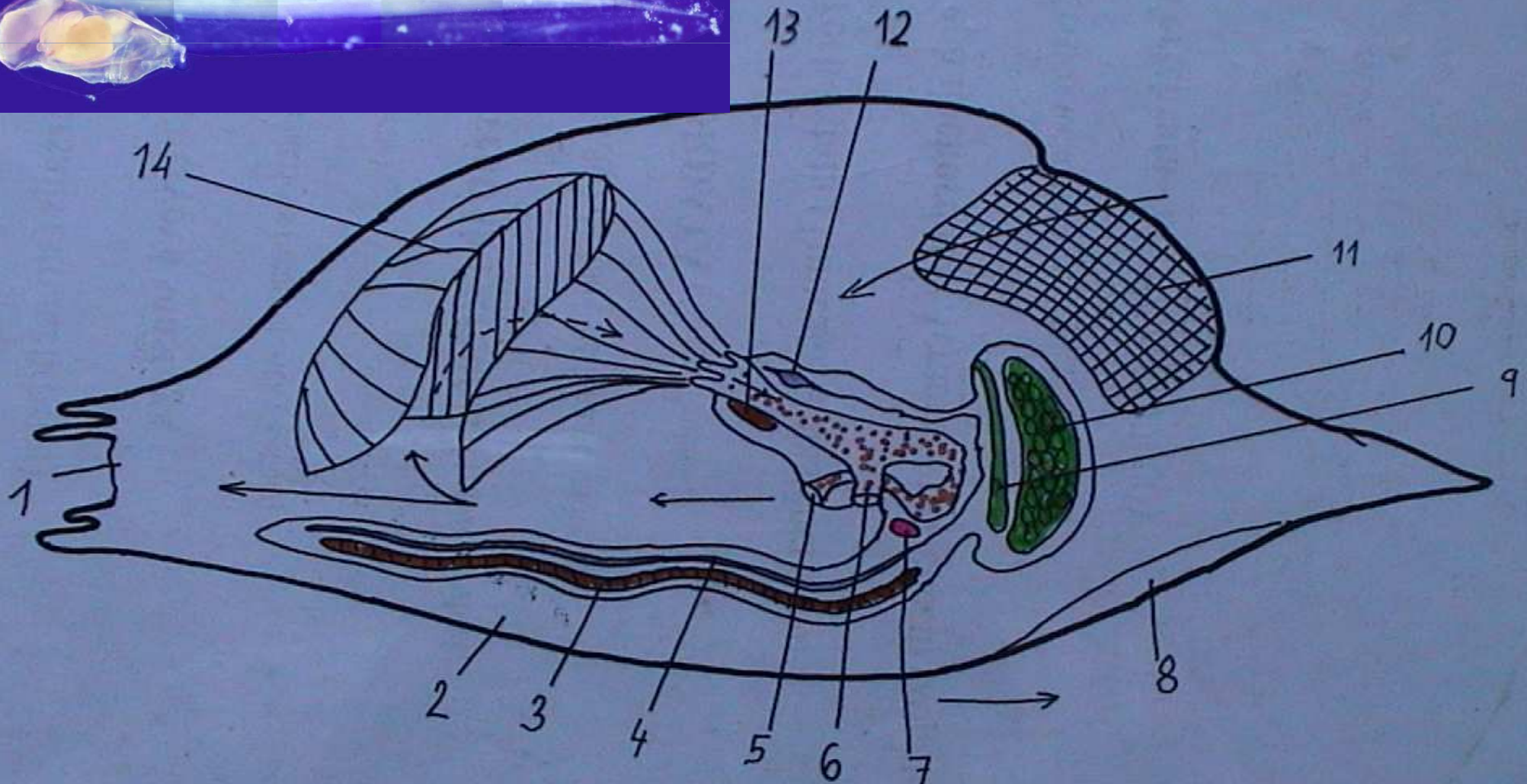
- morfologie
- rozmnožování
- ekologie
- systém

# • morfologie

1. vyvrhovací otvor ve schránce
2. schránka
3. chorda
4. nervová trubice
5. řitní otvor

6. žaberní štěrbinina
7. srdce
8. únikový otvor ve schránce
9. varle
10. vaječník

11. sítko (vrš)
12. ganglion
13. endostyl
14. lapací síť



Tři skupiny

**Oikopleuridae**

**Fritillariidae**

**Kowalevskiidae**

*Oikopleura dioika* – vršenka jednopohlavní  
oddělené pohlaví