

II. část

Fylogeneze a diverzita živočichů

Chordata

Mgr. Tomáš Bartonička, Ph.D.

Ústav botaniky a zoologie

Kampus Bohunice, blok A32, 3. podlaží, č.dv. 311

Osnova

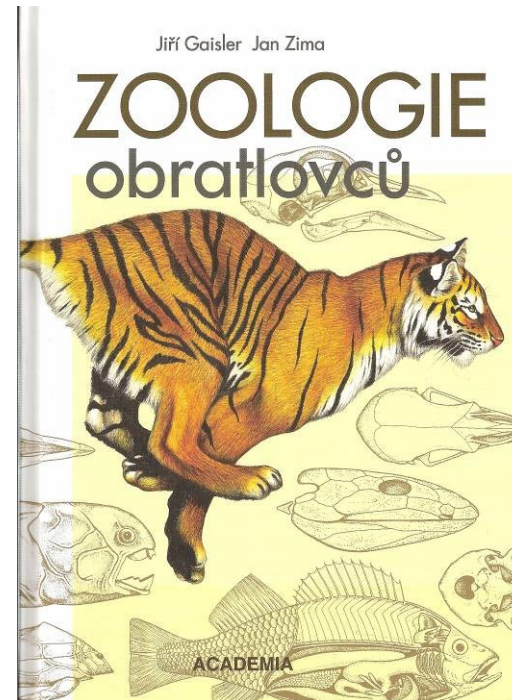
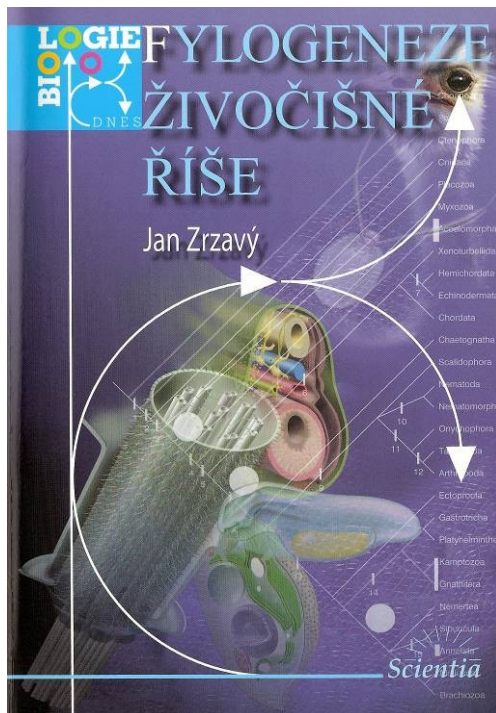
1. Strunatci úvod, Urochordata, Cephalochordata
2. Vývoj orgánových soustav
3. Sliznatky, mihule, paryby, ryby
4. Tetrapoda, obojživelníci a „plazi“
5. „Ptáci“, savci

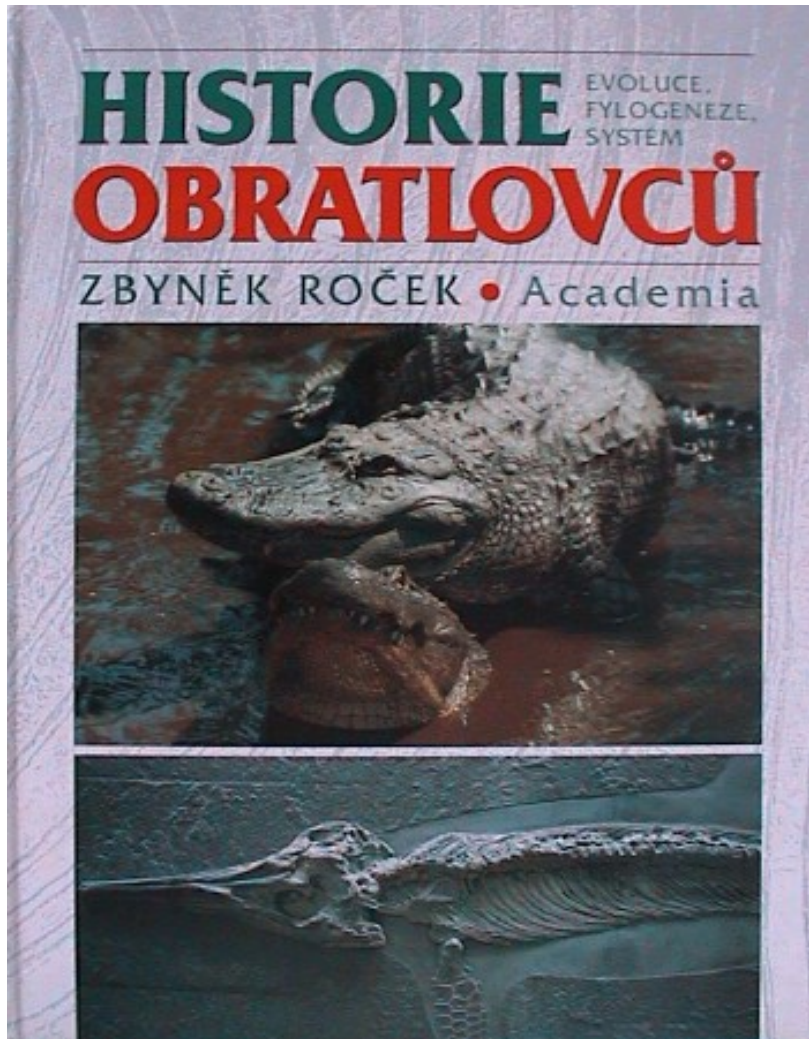
Literatura:

1) Zrzavý J., 2006: *Fylogeneze živočišné říše*. Scientia

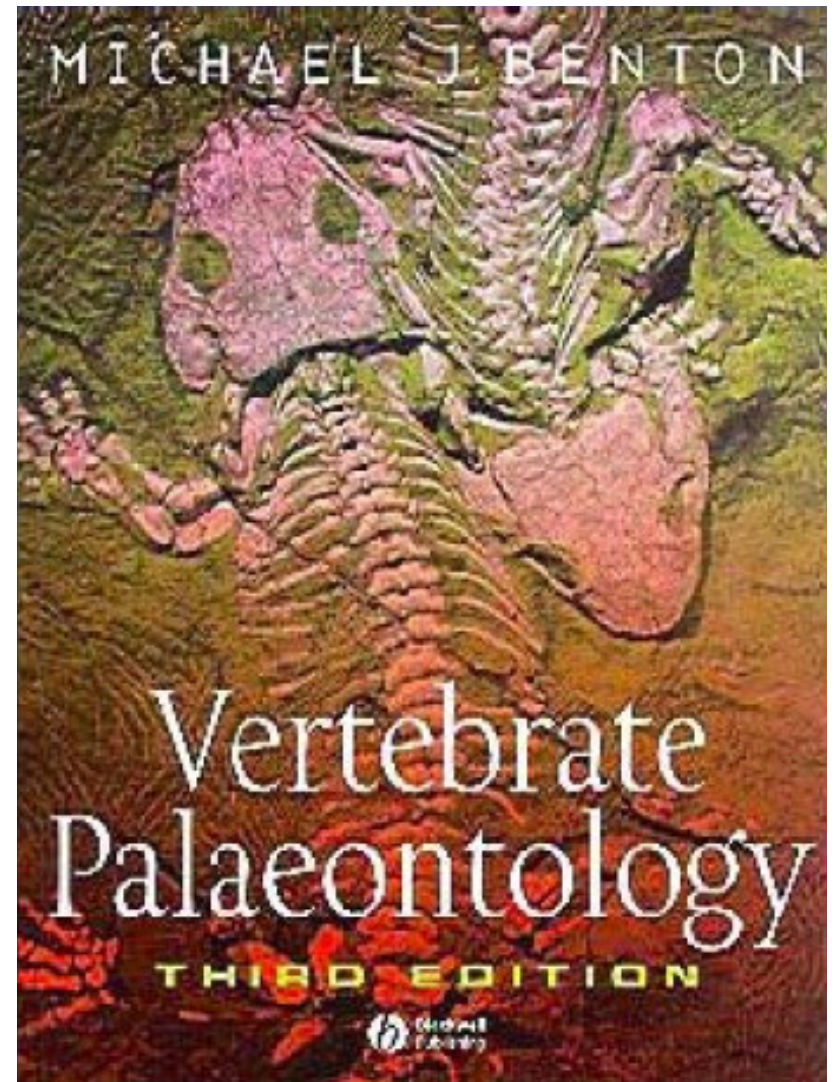
2) Gaisler J. & Zima J., 2007: *Zoologie obratlovců*. Academia

3) středoškolská učebnice





Roček 2002



Benton 2004

Úvodem

- vývoj taxonu v evolučním procesu = fylogeneze
- druhová diverzita, tělní plány, disparita
- diferencované buňky, zúčastněné geny
- fylogenetický vztah, společný předek
- „kmeny, třídy, řády“, hierarchie
- skupiny = taxony, příbuzenské vztahy

Rozdílnost tvarů živých organismů se dotýká celé řady aspektů biologie.

Řecký základ slova *morfologie* vnější tvary organismů.

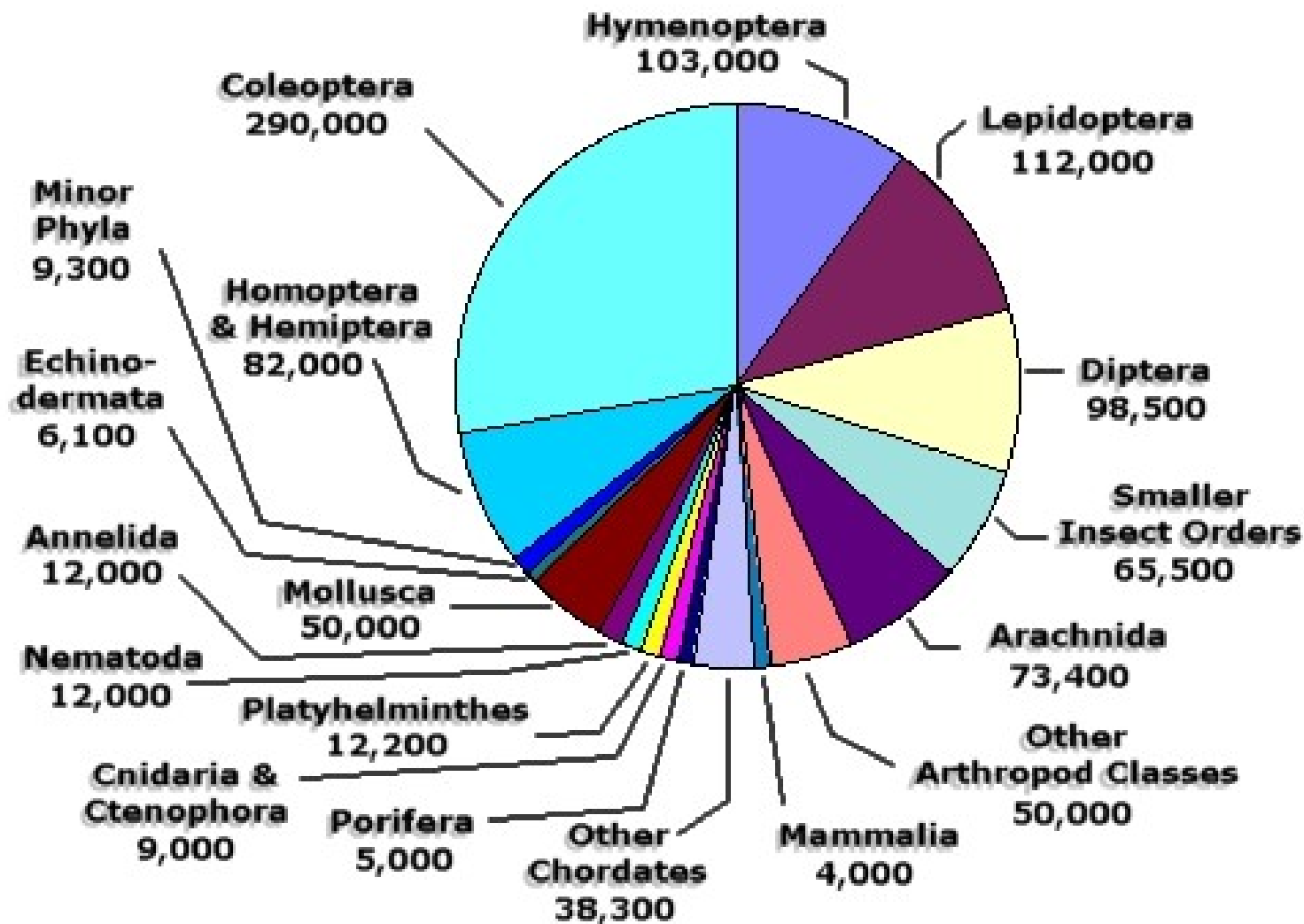
mechanismy určující stavební plán organismů
homeoze - změna nějaké morfologické struktury v jinou.

substituce krabího oka tykadlem, nahrazení tykadla hmyzu končetinou, objevení se hmyzího křídla na místě nohy, některé případy nadpočetného (šestého) ramena mořských hvězdic a přeměnu sedmého krční obratle člověka v hrudní, což se projeví přítomností žeber, nebo dalšího páru prsních bradavek.



Number of Living Animal Species Currently Known

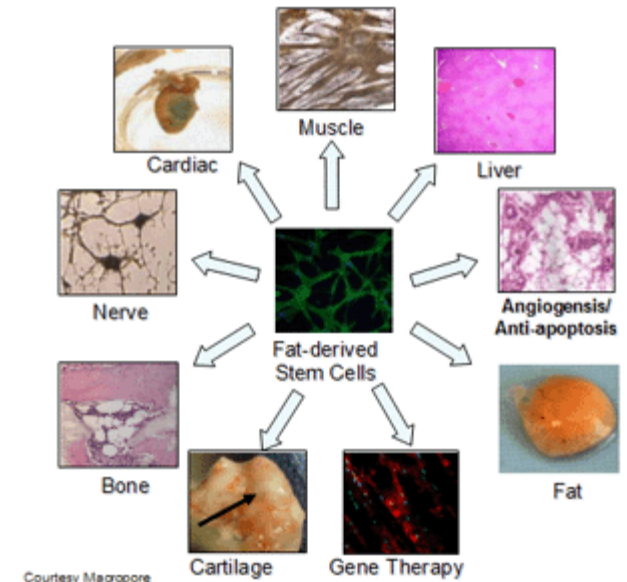
Animals: Total Species, 1,032,000



počet buněčných morfotypů

skupina

Acanthocephala	12	Mollusca	38
Annelida	37	Myxozoa	3
Arthropoda	42-90	Nematoda	14
Brachiopoda	34	Nematomorpha	8
Bryozoa	25	Nemertea	35
Chaetognatha	21	Onychophora	30
Chordata	38-215	Orthonecta	3
Cnidaria	10	Phoronida	23
Ctenophera	17	Placozoa	4
Cycliophora	15	Platyhelminthes	20
Echinodermata	41	Pogonophora	20
Echiura	21	Porifera	4
Entoprocta	13	Priapulida	20
Gastrotricha	23	Rhombzoa	4
Gnathostomulida	16	Rotifra	15
Hemichordata	25	Sipuncula	25
Kinorhinja	17	Tartigrada	18
Loricifera	18	Urochordata	38



Počty buněčných morfotypů v tělesných plánech jednotlivých kmenů Metazoa (u Arthropoda a Chordata rozpětí u korunových taxonů) - dtto těl. velikost, div. nik etc.

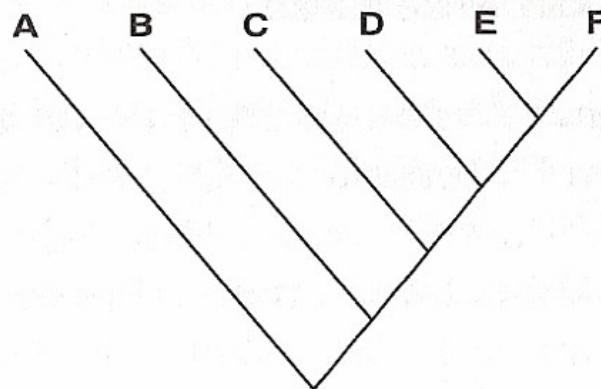
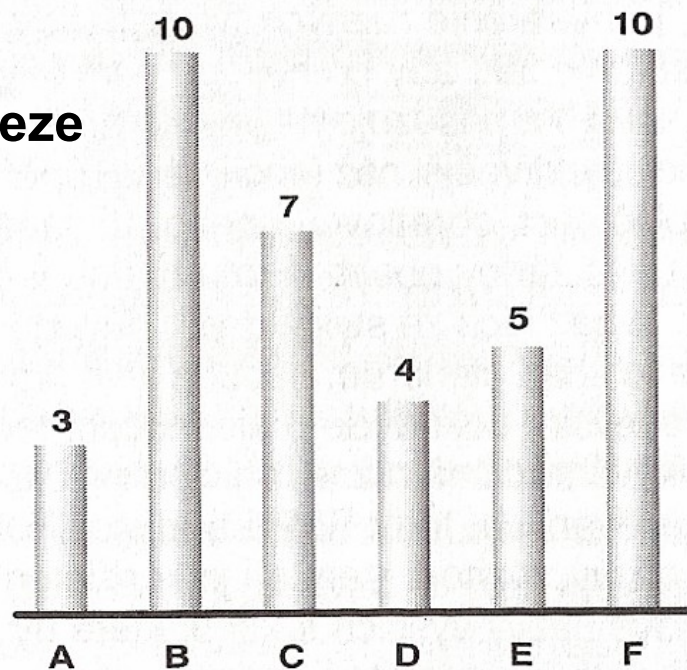
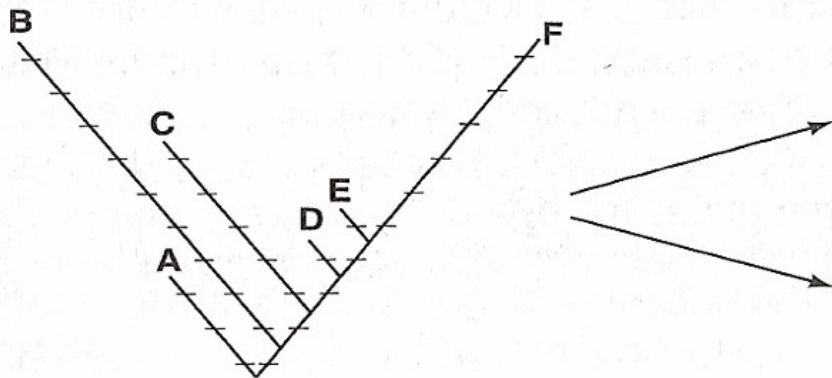
- dvojí fylogeneze

- historie štěpení evolučních linií – **kladogeneze**

- adaptivní změny v rámci linií - **anageneze**

- odvozené a primitivní – v jedné linii, anageneze

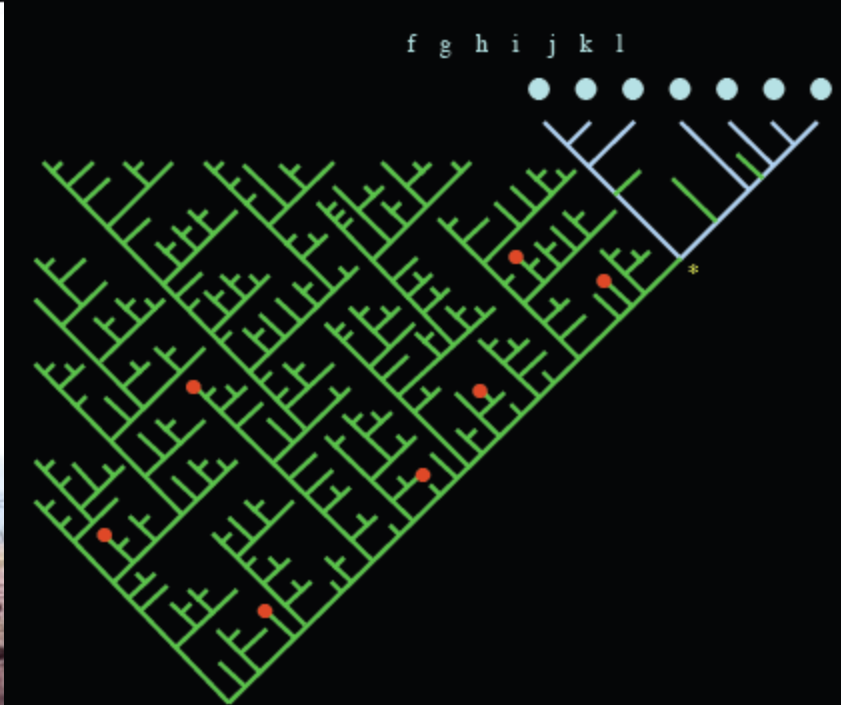
- primitivní a/nebo bazální?



1. Vztah anageneze (nahore) a kladogeneze (dole). Vlevo schéma fylogeneze s vyznačenými evolučními novinkami, vpravo tatáž fylogeneze „rozpitvaná“ na anagenezi (nahore) a kladogenezi



Kmenové linie jsou pro poznání cest evoluce mimořádně důležité

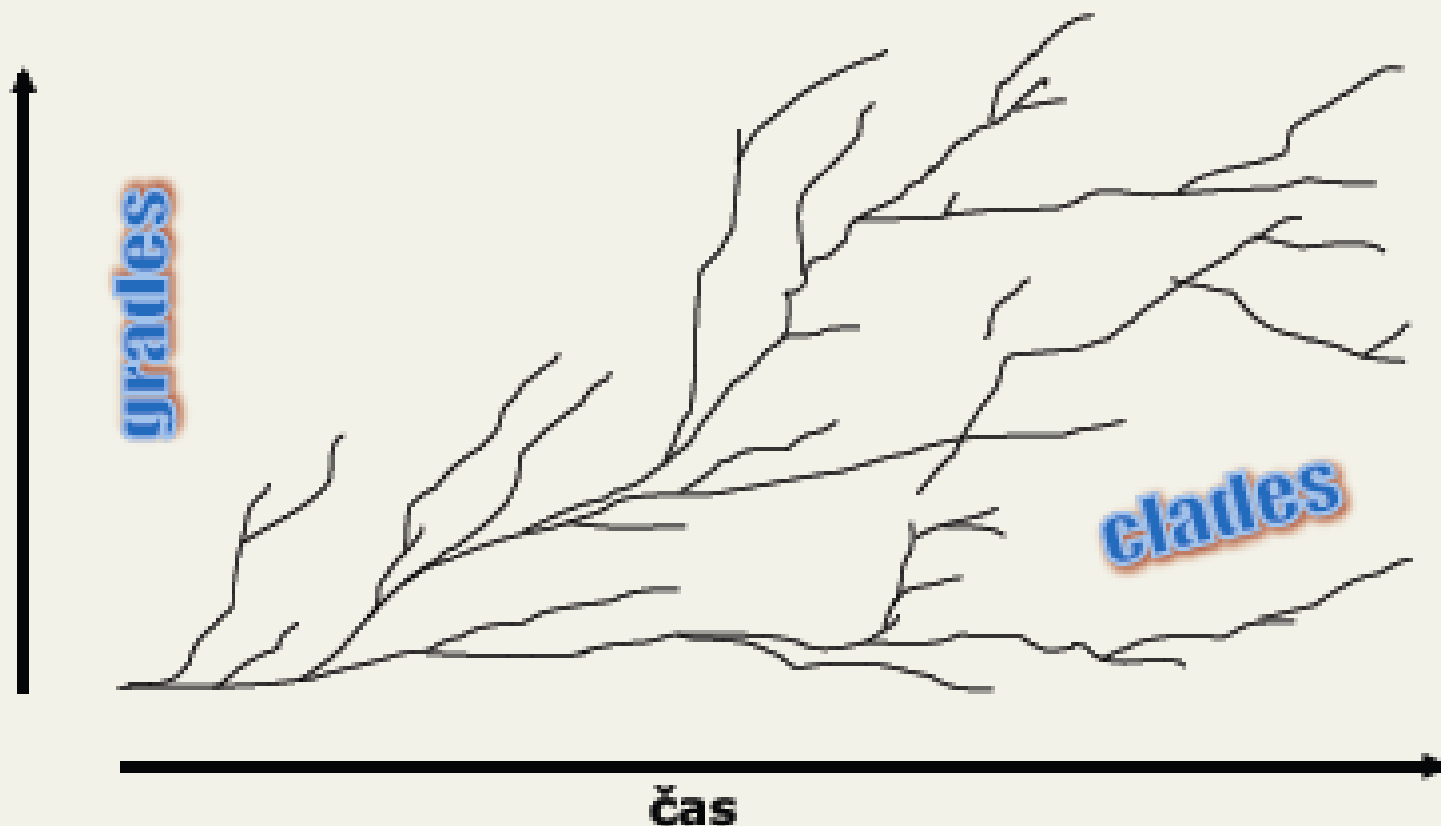


Obecný problém taxonomie a evoluční biologie:

Skutečnou příbuznost a historii taxonů neznáme a nikdy znát nebudeme!!!

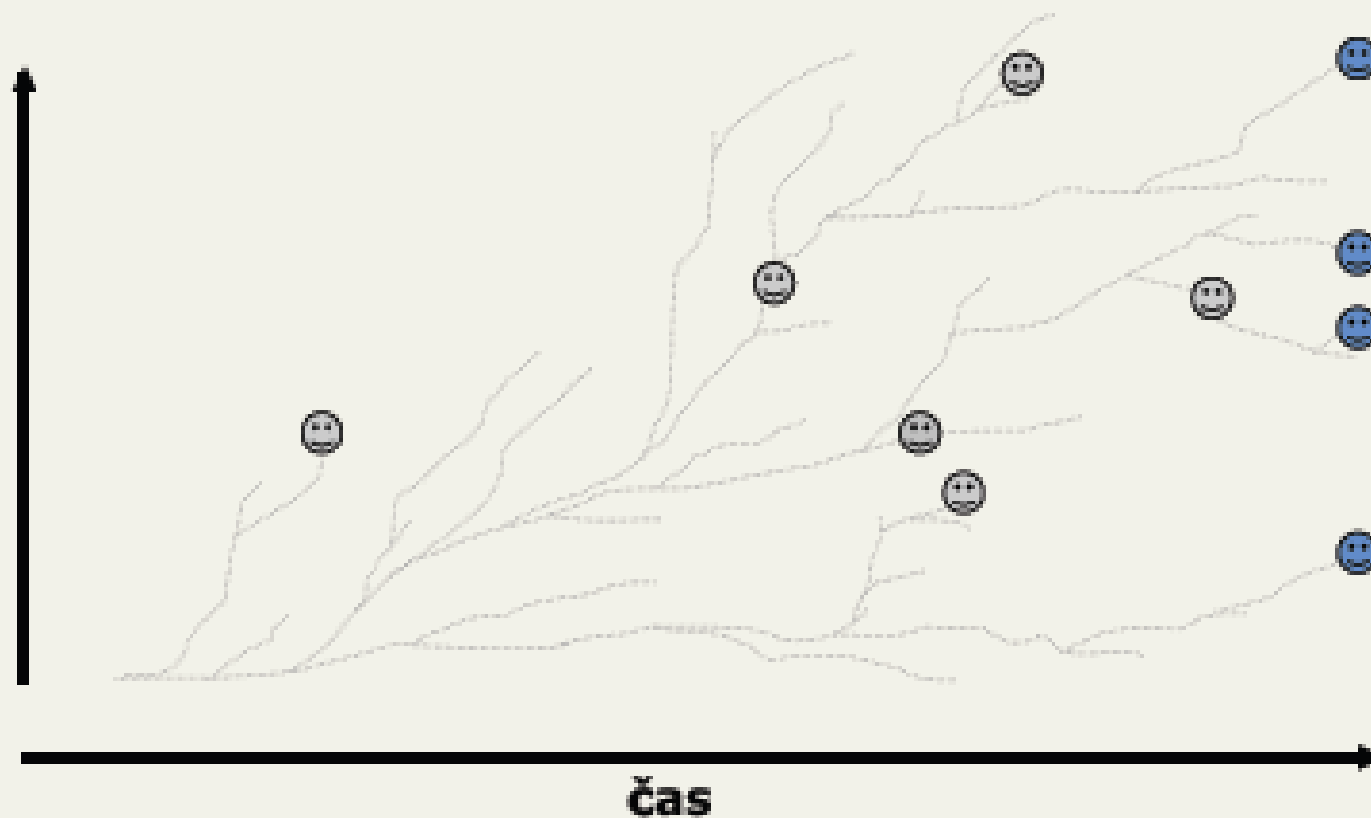
Rekonstrukce fylogeneze – doména modelů a interpretací:
Výsledný obraz velmi ovlivněn metodickými a konceptuálními předpoklady modelu

Vývojové úrovně, adaptivní zóny apod.



vs. reálně dostupné informace

**Vývojové úrovně,
adaptivní zóny apod.**



Taxonomické a klasifikační koncepce

Neodarwinismus –

Taxony pracují s kladogenezí i anagenezí

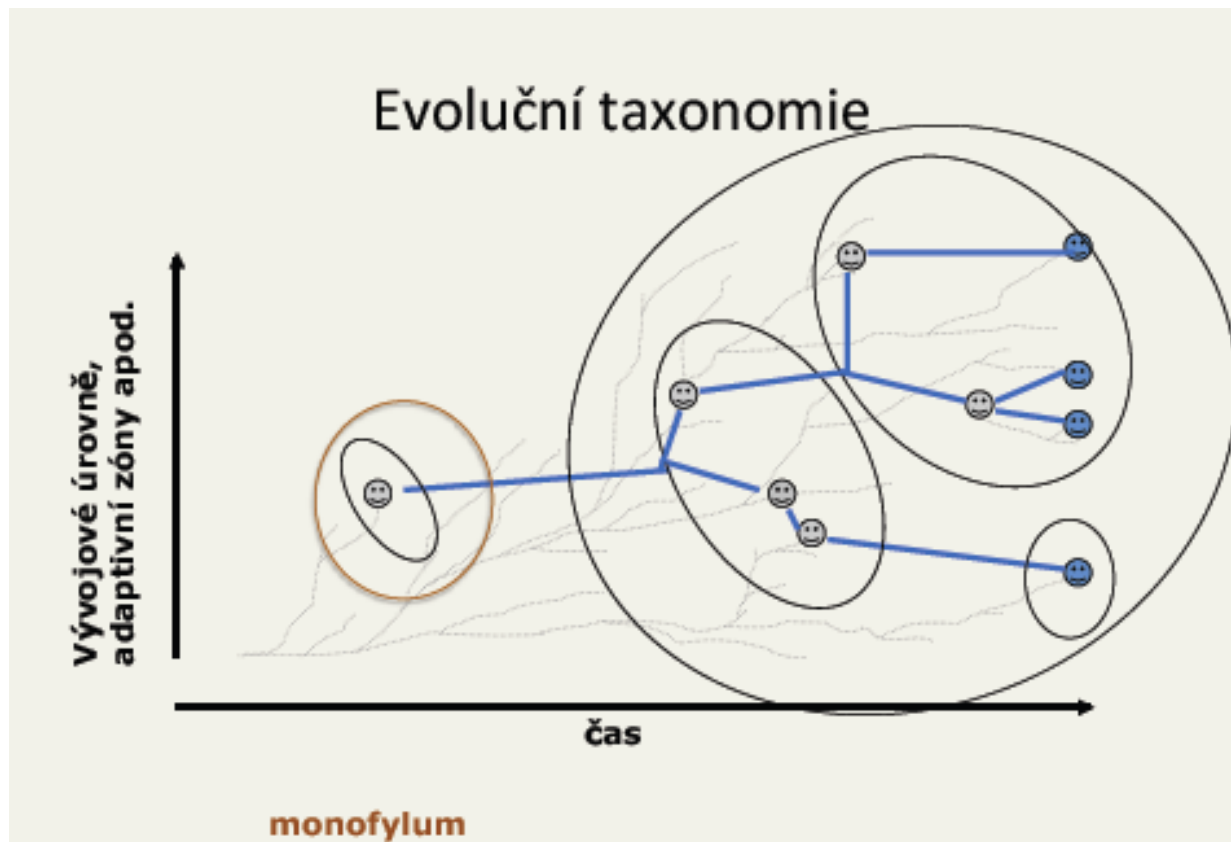
Clades a grades, jakožto předpokladem adaptivního vývoje

Obvykle však nejde o monofyla!!

Evoluci nelze objektivně rekonstruovat,

Lze však taxony uspořádat podle objektivně vykazatelné podobnosti

= **fenetická taxonomie** (hierarchie znakové podobnosti)



- **morfologické znaky**
- tělní dutiny, symetrie; stavba, struktura buněk; embryologické znaky...
- použitelnost pro fosilní organismy
- ?od jednoduchého po složité?

- **molekulární znaky**
- nukleotidové sekvence genů, mezigenové úseky DNA, sekvence aminokyselin v bílkovinách...
- subjektivita? nejprve stejně nutno rozhodnout, které úseky DNA k sobě evolučně patří?
- totéž s jednotlivými nukleotidy
- přítomen u všech zájmových druhů, totožná funkce (stejně evoluční tlaky)
- jaderný gen pro malou ribozomální podjednotku 18S rRNA i 28S rRNA velké ribozomální podjednotky

- dobrá shoda s morfologickými závěry

HOX (homeotické) geny, EVO-DEVO

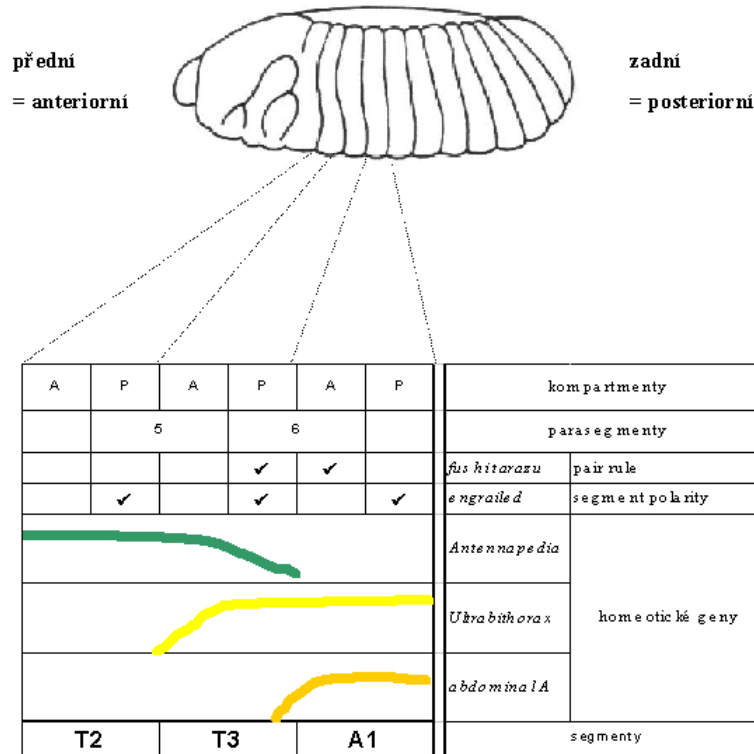
určení předozadního uspořádání těla (hlava, trup...),
fungují stejně u hodně vzdálených skupin (moucha, myš)

spojování evoluční a vývojové biologie (evolution + developmental = EVO-DEVO)

změny v počtu HOX genů – diverzifikace tělních plánů, disparita

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



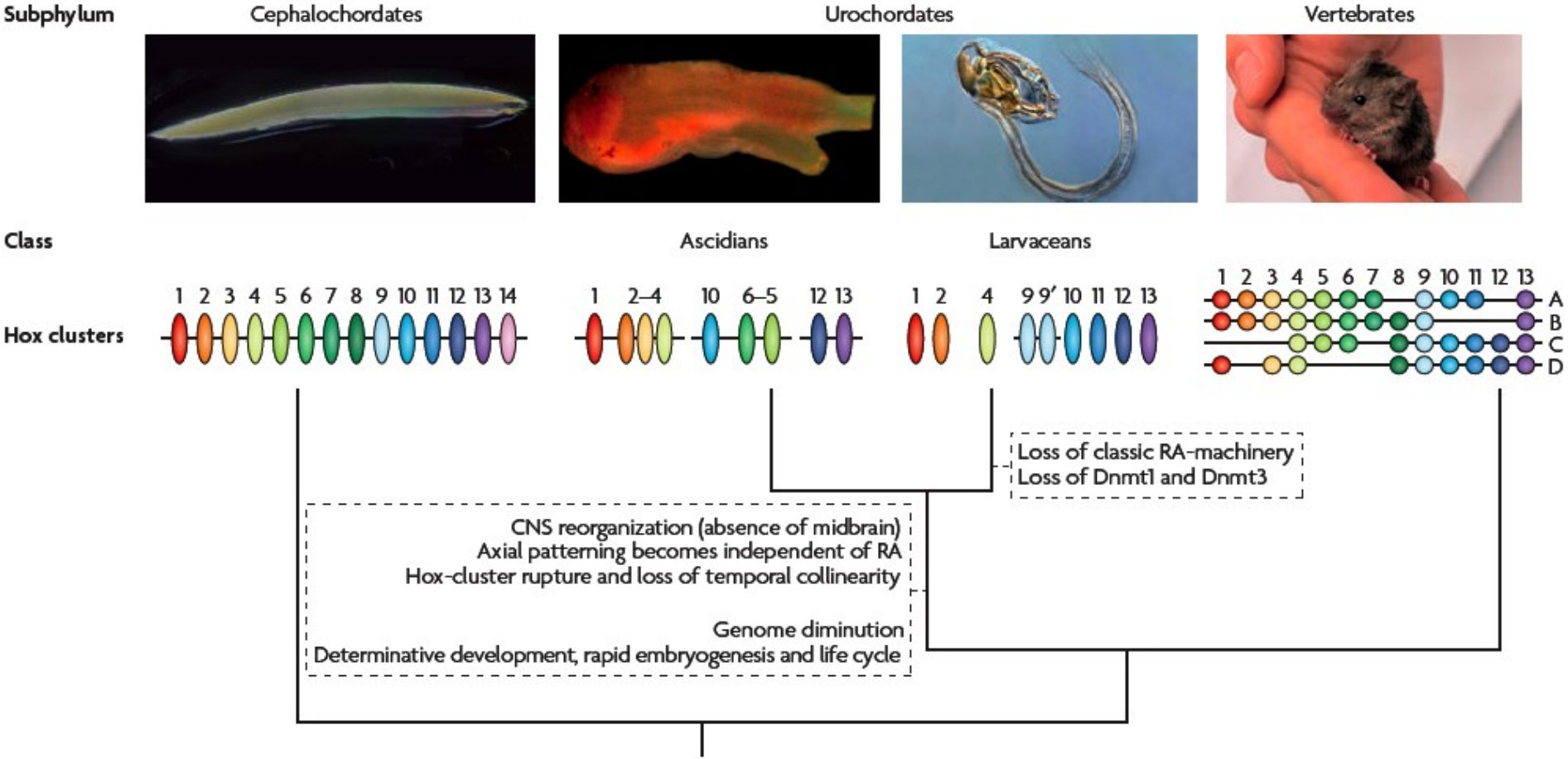
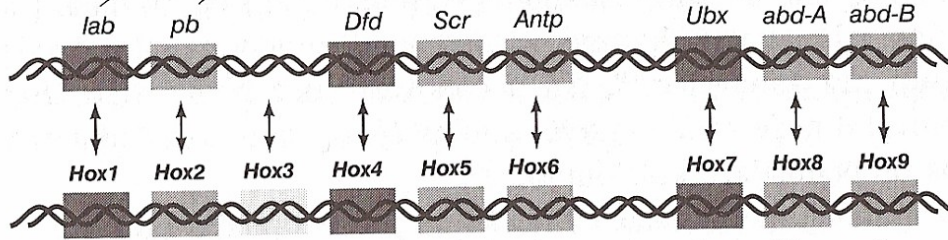
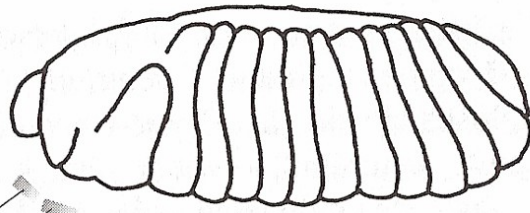
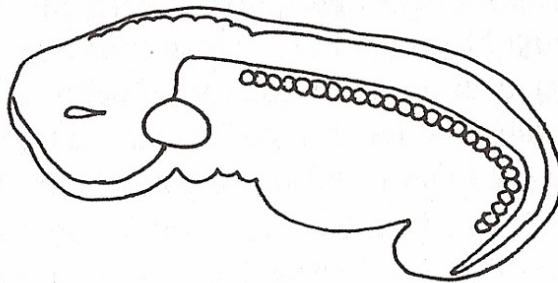


Figure 3 | Genome contraction and morphology. Stem urochordates adopted a determinative mode of development, reduced the size of their genomes, lost temporal collinearity of Hox-gene expression, broke up their Hox-gene cluster and lost the need to use retinoic acid (RA) for anteroposterior axial patterning associated with the reorganization of their CNS. Larvaceans lack the classic genetic machinery to synthesize, degrade and detect RA, and they also lack a complete genetic system for DNA methylation (carried out by DNA methyltransferases (Dnmts), but nevertheless build a complete chordate body plan that is retained throughout life. Mouse image courtesy of Getty Images.

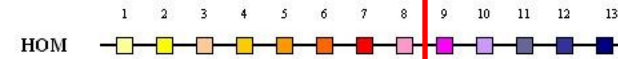
embryo mouchy



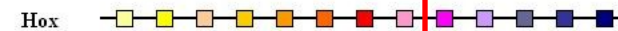
embryo myši



Drosophila

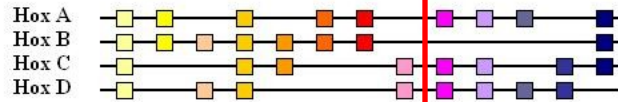


kopinátec



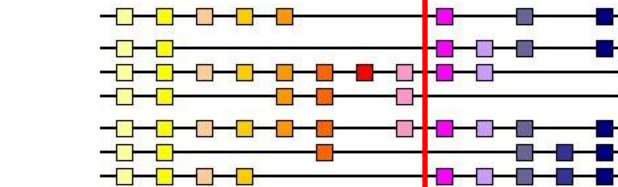
latinerie

(lalokoploutvé ryby - Actinistia)

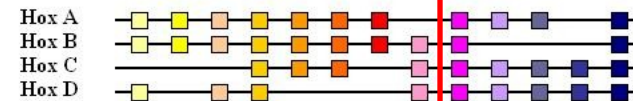


danio

(kostnaté ryby - Teleostei)



myš



Základní evoluční novinka CHORDATA

Vývoj obratlovčího typu končetiny, kdy klíčovými homeoboxovými geny při formování končetinového pupenu jsou Hox geny z posteriorního (= zadního) úseku předozadní osy a to i u předních končetin (konkrétně Hox A9-13 a HoxD 9-13).

Kolinearita, geny - lokusy seřazené v pořadí v jakém se exprimují

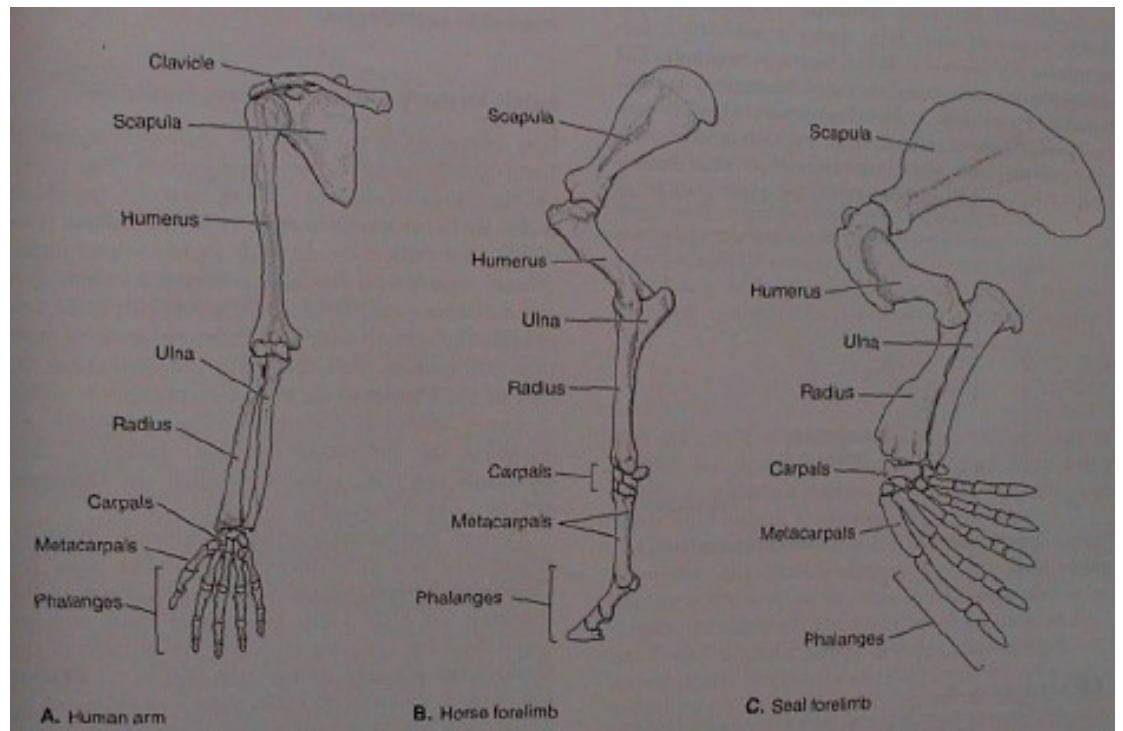
Datování fylogenetických událostí

- paleontologie
- molekulární hodiny
- predikce - molekulární evoluce genu probíhá konstantní rychlostí
- 2 druhy-odlišnost 10%, genetická vzdálenost linií se v čase zvětšuje
- nutno využít znaky selekčně neutrální, nepodléhají přírodnímu výběru
- ale hodiny netikají konstantně, tempo hromadění změn je mezi liniemi odlišné

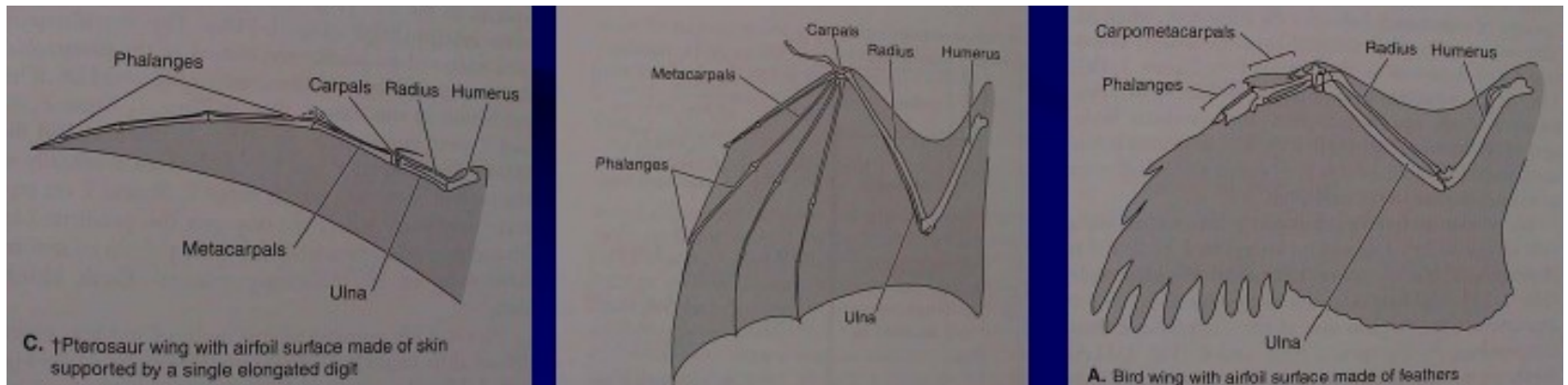
- základní tělesný plán – „groundplan“
- sdílení stejného znaku = sdílení části evoluce
- výhradní zájem o **homologie**
- **Homologie - podobnost zděděná od společného předka**
- odlišit homologii od analogie (homoplazie) je problém!!
konvergentní (sbíhavá) evoluce!
- Homoplazie - podobnost v nehomolog. znacích
- a) konvergence-nezávislé podobnosti vzniklé v nehomolog. znacích, müllerovská mimeze (aposematické zbarvení vs. mimikry)
- b) analogie-podobnosti vyvolané vykonáváním stejné funkce
- princip **parsimonie** – nejúspornější řešení

Kladistika uznává pouze homologie!!!

homologie



analogie



Homologie – podobnosti zděděné od společného předka

Pleziomorfie - dříve vzniklý stav homologického znaku, primitivnější verze u předka

Apomorfie – později vzniklý, odvozenější stav, u potomka

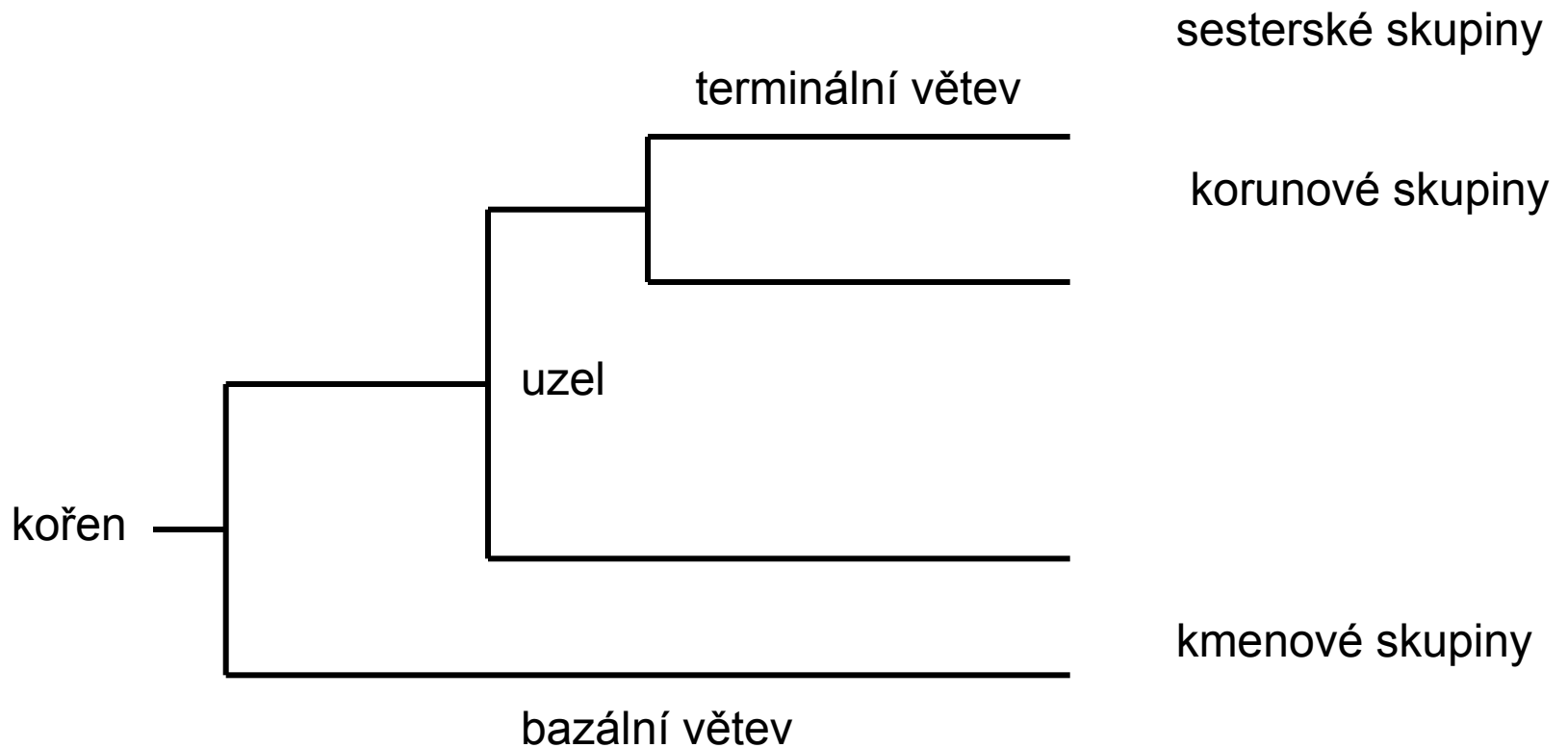
Autoapomorfie – jedinečný odvozený znak, diagnostický pro konkrétní druh

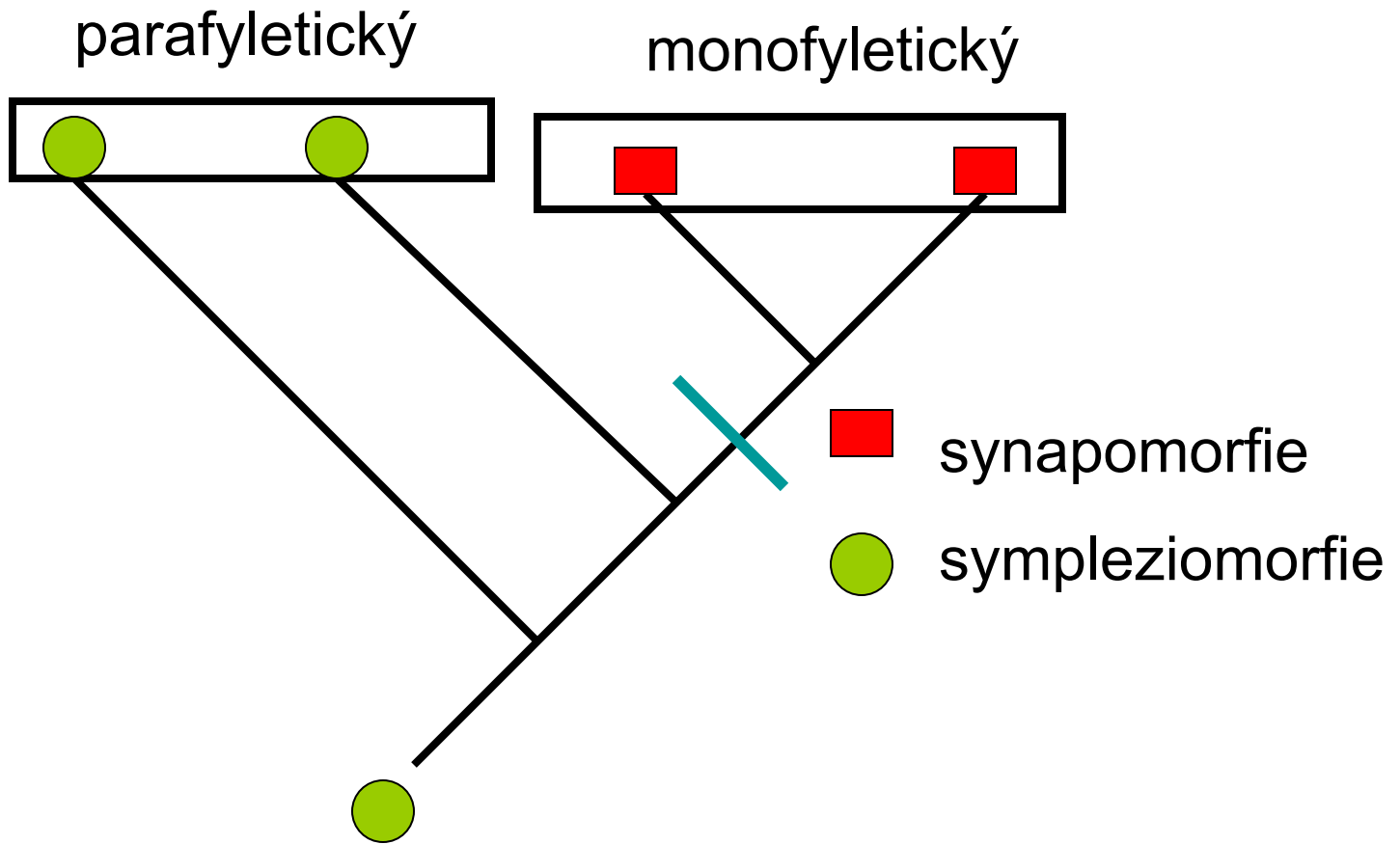
Synapomorfie – společný výskyt odvozených znaků vzniklých díky evoluční události u společného předka – monofyletický původ komplexu taxonů

Apomorfie = autapomorfie a synapomorfie

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

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





Příbuznost: sdílení unikátních odvozených znaků

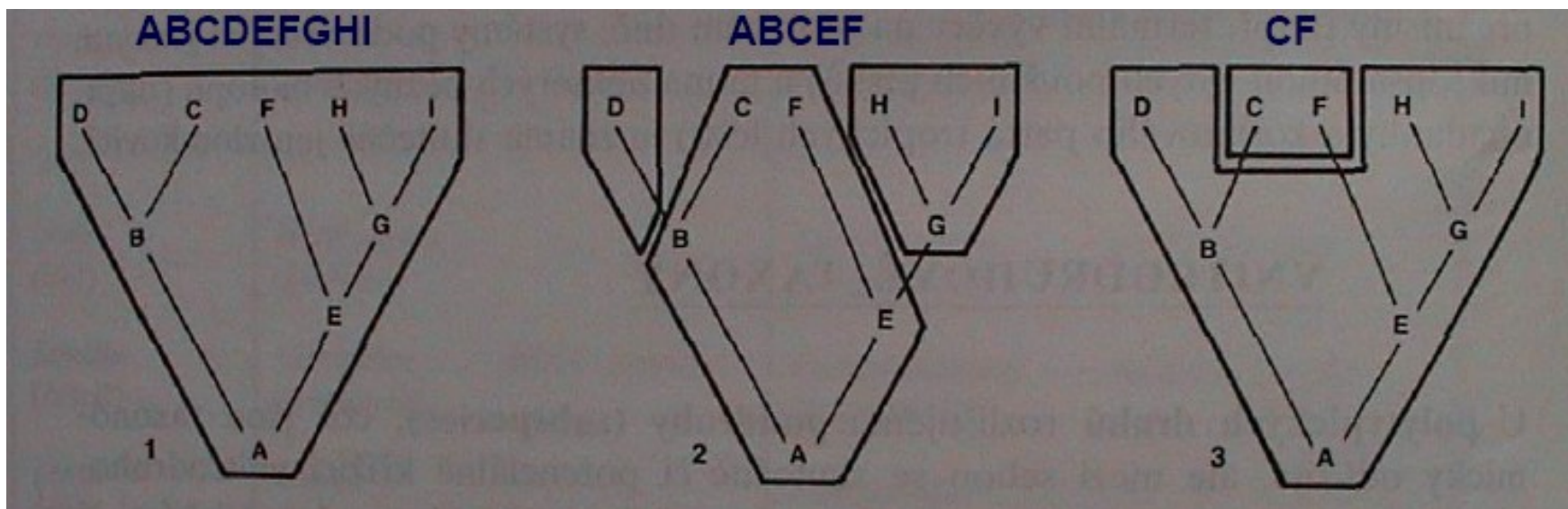
Klasifikace taxonů z evolučního kladistického hlediska

z předka A

všichni potomci

jen někteří potomci

nejednotný původ



monofyletický, holofyletický

parafyletický

polyfyletický

- aplikace postupů fylogenetické systematiky
- rozšíření znakového spektra (embryologie, reprodukce)
- rutinní aplikace sekvenace DNA a kvantitativních analýz
molekulárních dat: molekulární fylogenetika



Radikální přestavby názorů na fylogenezi a systematiku strunatců na nejrůznějších úrovních taxonomové hierarchie a tedy i změny v chápání vývojové proměnlivosti a dynamiky radiace

Strunatci a jejich vymezení

- zvláštní kombinace morfologických a embryologických znaků
- restrukturalize genomu, především duplikací HOX genů. Výsledkem je maximální disparita
- navíc **epigenetické procesy** – nelze předem definovat funkci embryonálních buněk – **indukční proces** – vzájemné ovlivňování sousedních tkání (i nepříbuzných), **signální kaskády morfogenů**

notochord indukuje neurulaci

– vchlípení ektodermu – vznik nervové trubice

Chordata - jejich pozice v systému

Mnohobuněční – Metazoa

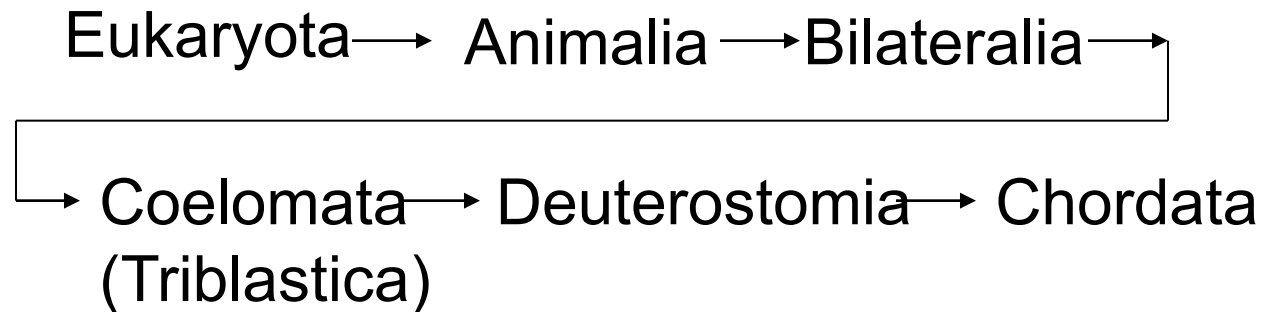
Bilateria (Coelomata)

-trávicí trubice s dvěma otvory, stomodeum

-centralizovaný nervový systém

-coelom, mesoderm (**Triblastica**) a z něj struktury odvozené – svaly, cévy, vylučovací soustava, oporná soustava

Deuterostomia – Echinodermata, Hemichordata, Chordata



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

Protostomia

Blastoporus = ústa i řiť

Spirální rýhování

Embryonální vývoj

Coelom schizocoelií

Mezodermální izolovaný
shluk buněk

mezi takto vzniklými
buňkami se vytvoří dutina

Deuterostomia

Blastoporus = jen řiť,
ústa později jinde

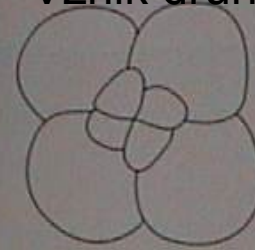
Radiální(pravo-levé)
Rýhování

Embryonální vývoj
regulační

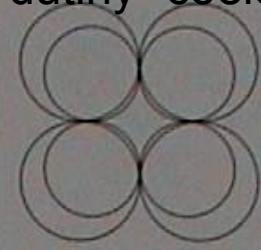
Coelom enterocoelií

mezodermální buňky se
vychlípují jako váček z
prvostřeva

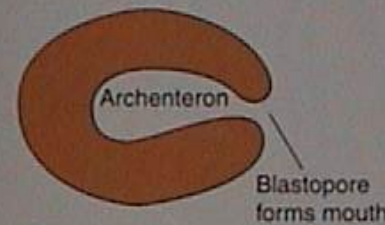
Vznik druhotné tělní dutiny- coelomu



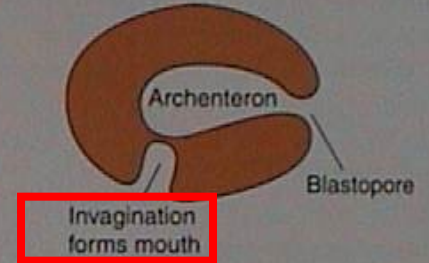
A. Spiral cleavage



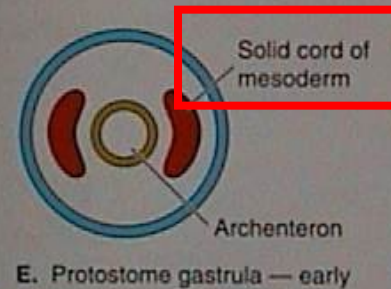
B. Radial cleavage



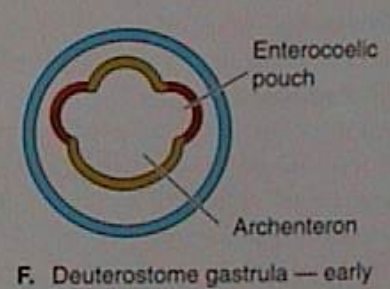
C. Protostome gastrula



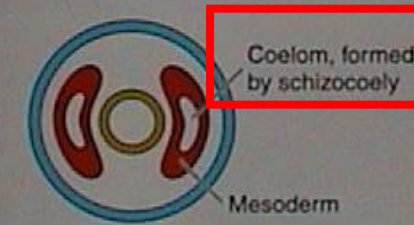
D. Deuterostome gastrula



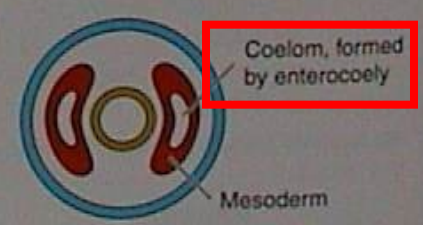
E. Protostome gastrula — early



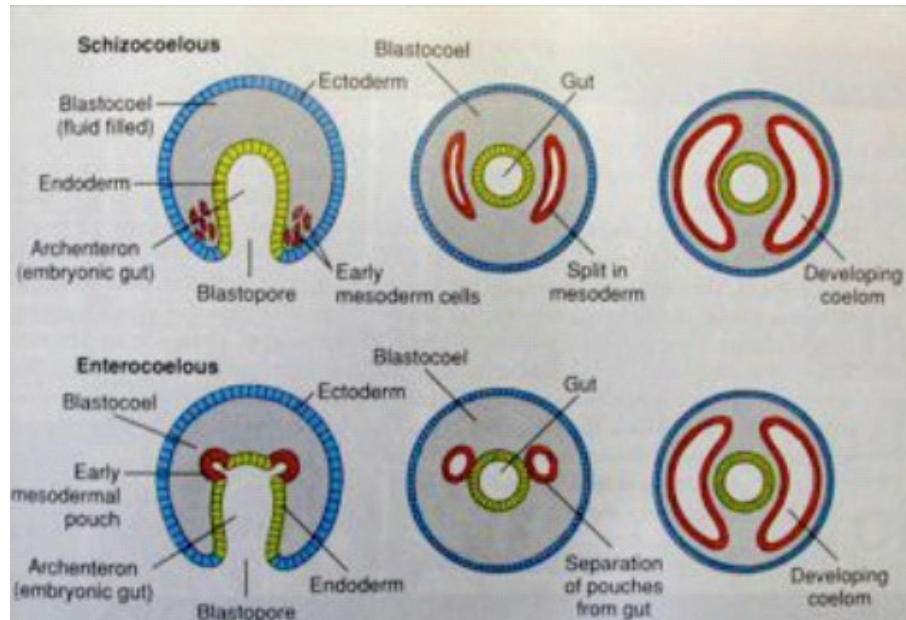
F. Deuterostome gastrula — early

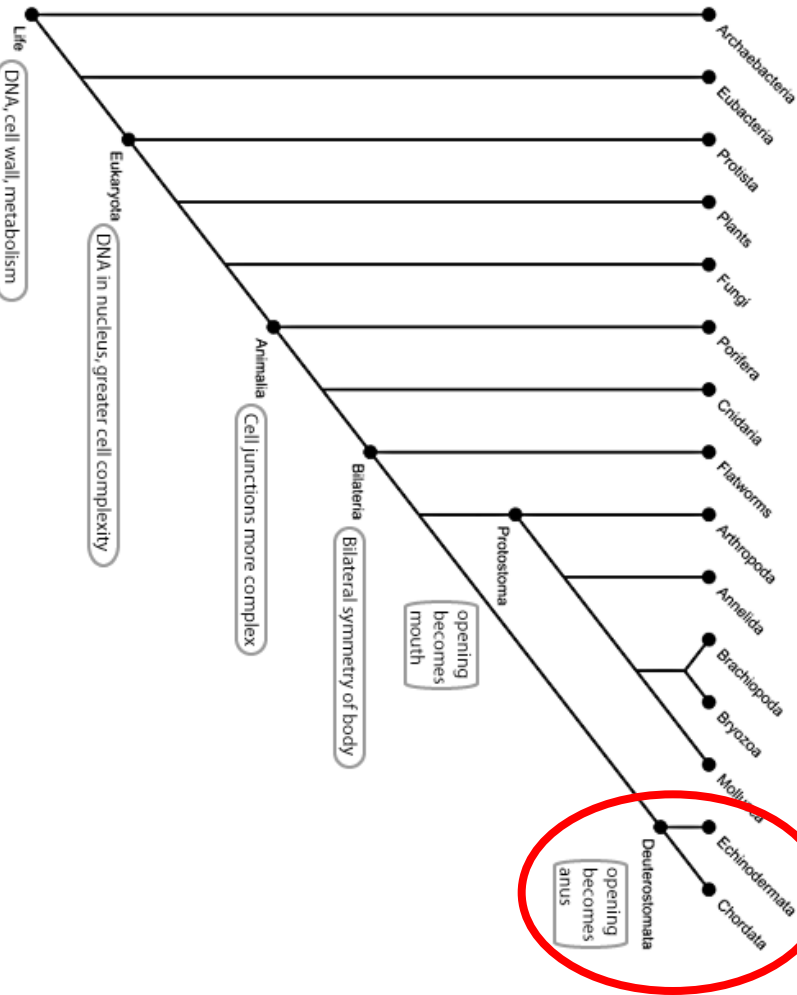


G. Protostome gastrula — late



H. Deuterostome gastrula — late





Ambulacraria=
Echinodermata
+
Hemichordata

Coelom

trimerní (archimerní)
proto-, meso-, metacoel

Gastrulace
invaginací
(vchlípním)

jednoduchá planktonní larva

ano

Chordata
Obratlovci, kopinatci
+
pláštěnci

metamerní
množství somitů,
oddělených váček

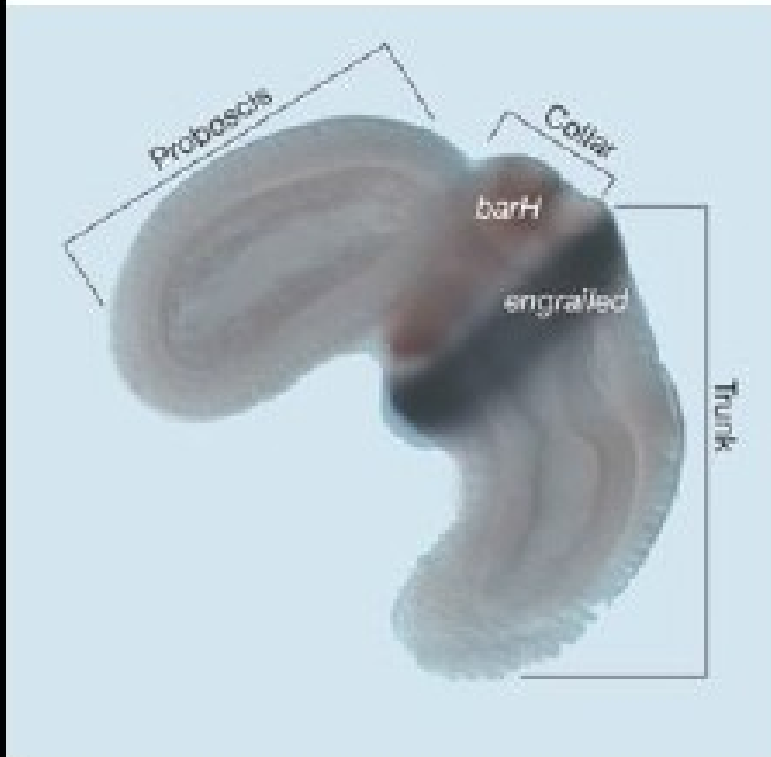
epibolicky
(obrůstáním)

ne

Molekulární data!!!

mtDNA - RGM – rare genomic mutations

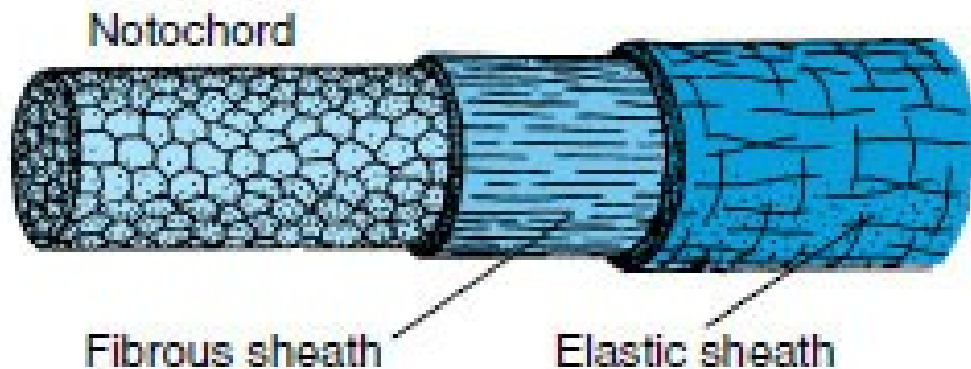
Evo-Devo



Saccoglossus
(Enteropneusta) -
embryonální exprese
morfo-genů *engrailed*
(u obratlovců marker
rozhraní rhomben-/
mesencephalon) a *bar*
H (base
prosencephalonu)

proboscis
polostrunatců -
hlava obratlovců?

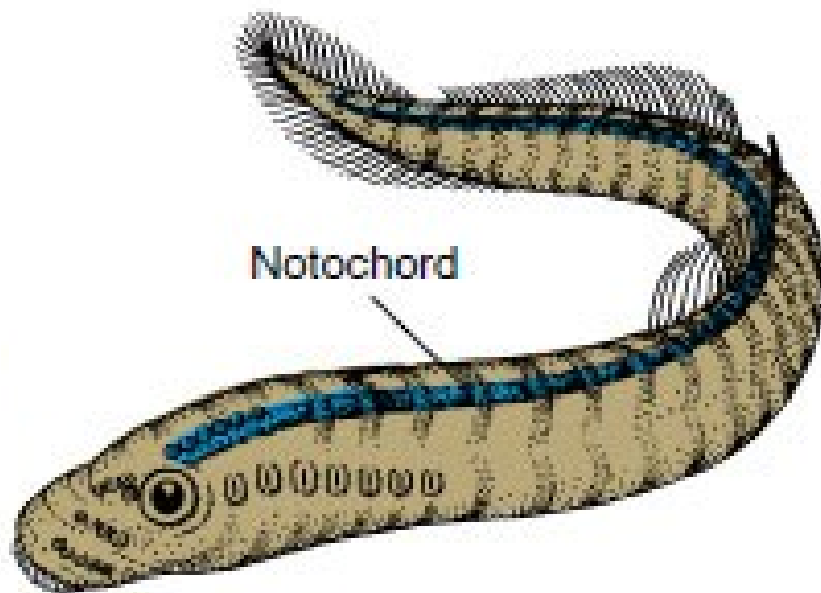
Ambulacraria a Chordata jsou sesterské skupiny!!



A

Notochord, chorda dorsalis, struna hřbetní

Biomechanická, organizační a strukturální osa těla

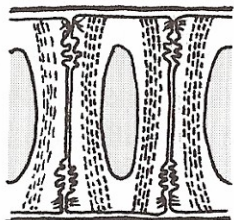


B

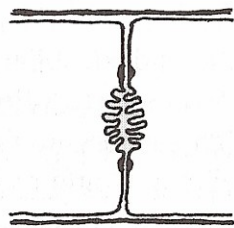
U obratlovců v dospělosti zatlačována obratli

Znaky strunatců

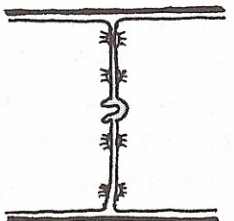
- **notochord** (NT) - chorda dorsalis – struna hřbetní
- pláštěnci, kopinatci, obratlovci – stejné umístění i základní stavba – indukce neurulace
- terčovité buňky **jsou na sebe naskládány do sloupce a tlaky vaziva pevně stlačeny (synapomorfie strunatců)**
- **kopinatci** kolem svalová vlákna, v podstatě jde o svalové destičky
- **pláštěnci a obratlovci** – zpevnění, mezibuněčné prostory mezi svalovými disky, na kontaktu buněk NT, u obratlovců později zanikají
- u všech strunatců podél NT plavací svaly
- nemají koncový řitní otvor, **ale svalnatý ocas**



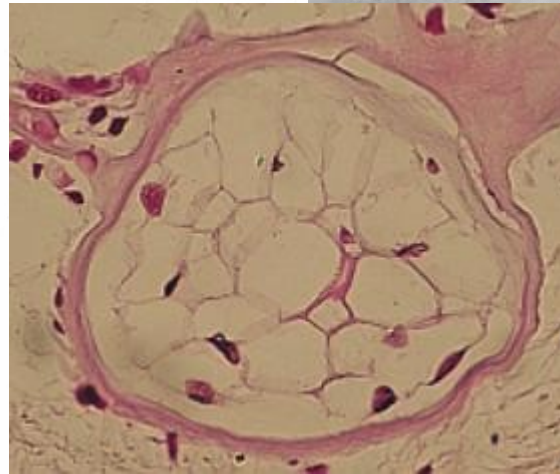
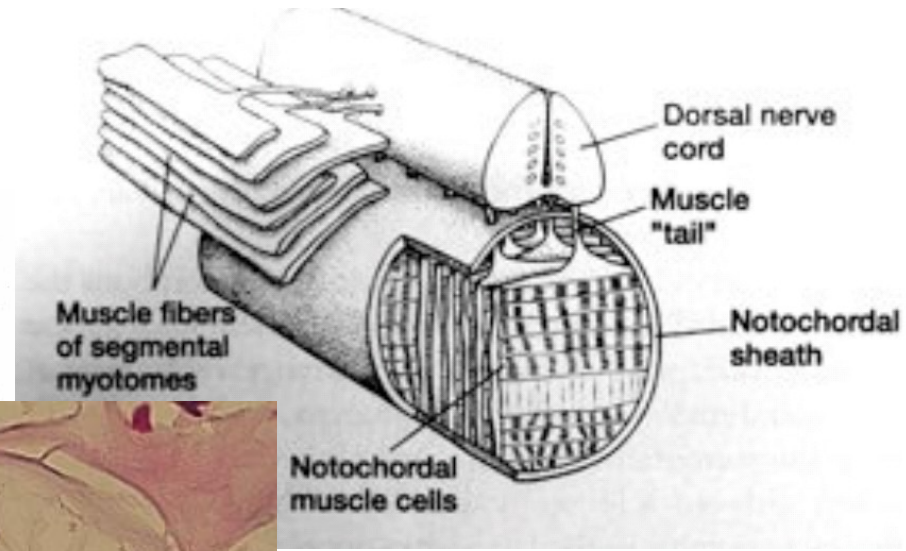
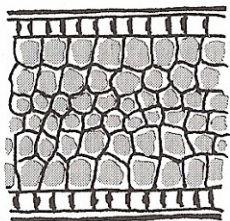
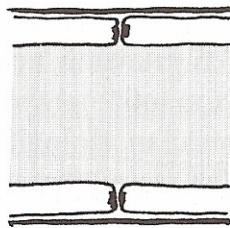
Cephalochordata



Urochordata



Craniata



Postupný zánik mezibuněčných prostorů a NT tvořen buňkami s vakuolami

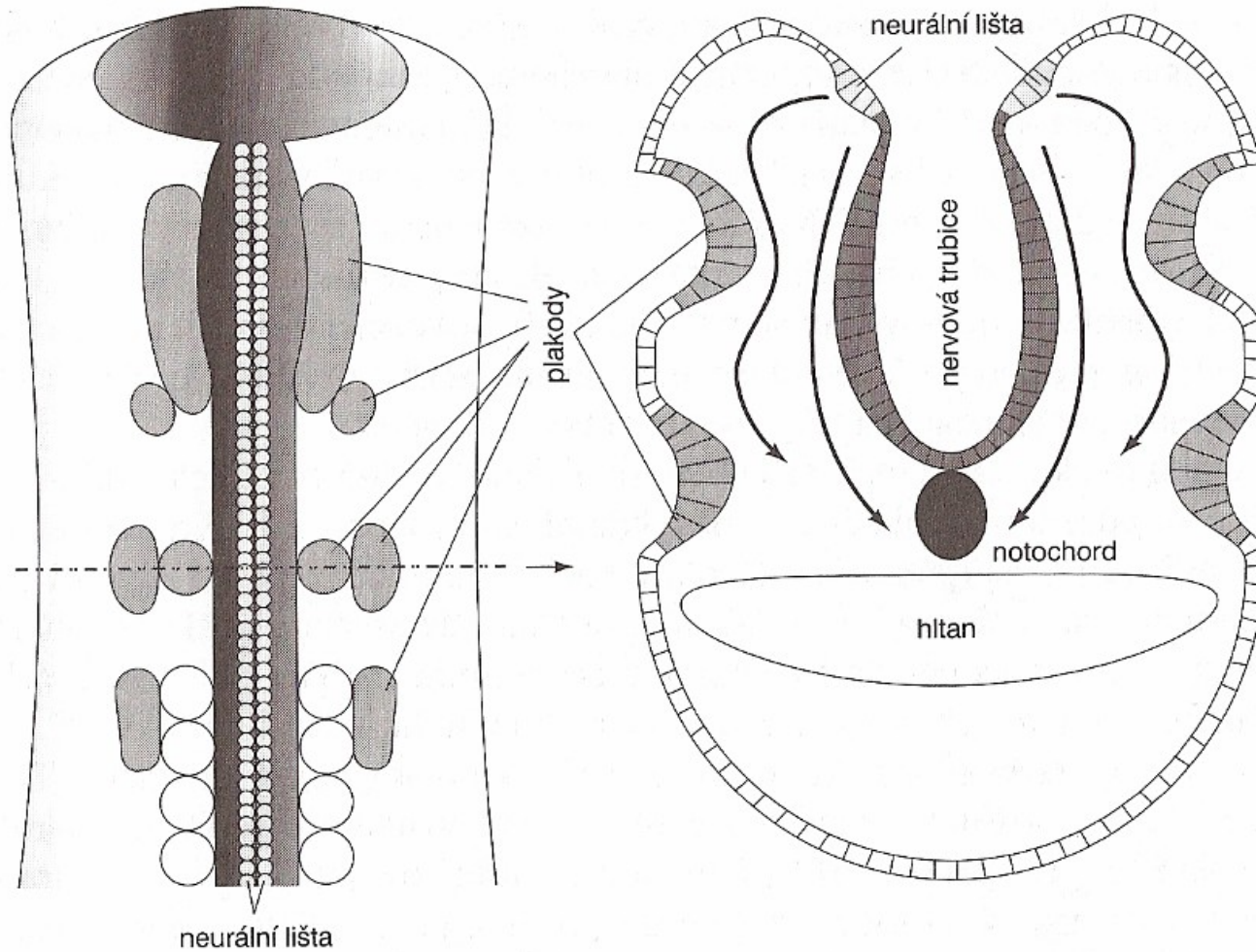
Vznik neurální lišty

Párové plakody!

hřbetní nervová trubice

neurulací, vchlípením hřbetního pruhu
ektodermu

pouze u pláštěnců, jen v přední části těla



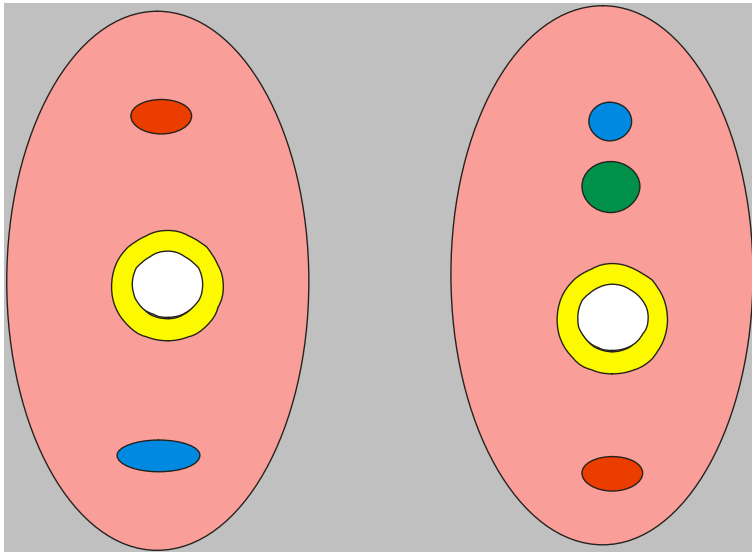
1. Uspořádání plakod a buněk neurální lišty v hlavové části embrya obratlovce (vlevo shora, nahoře na příčném průřezu).

Prvoústí versus Druhoústí

Inverze dorzoventrální organizace
včetně exprese regulační proteinů

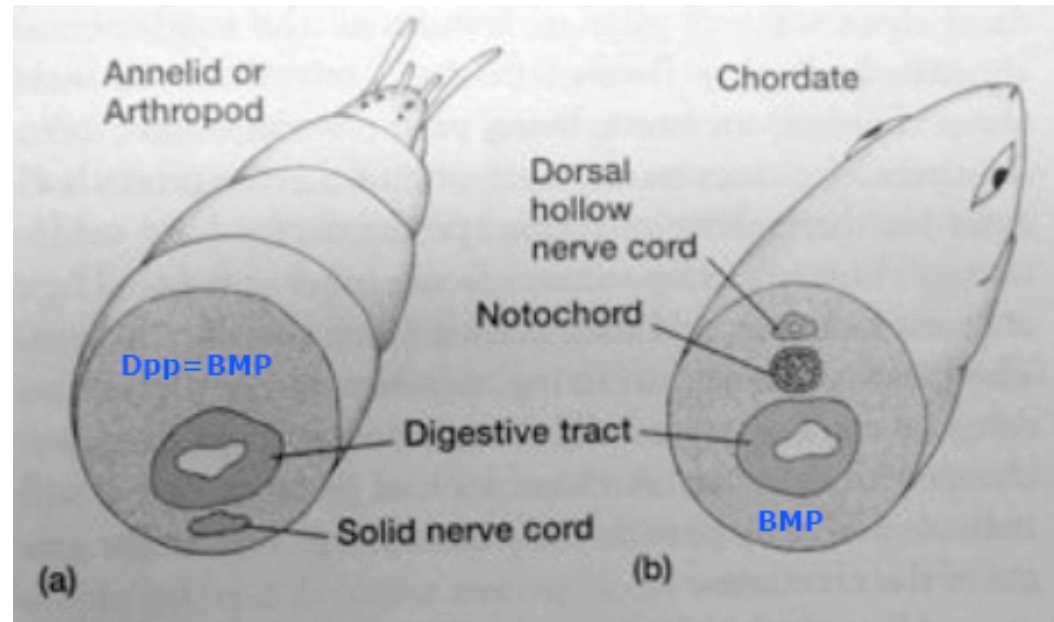
Protostomia

Chordata,
Deuterostomia



hřbetní céva
trávicí trubice
nervová trubice

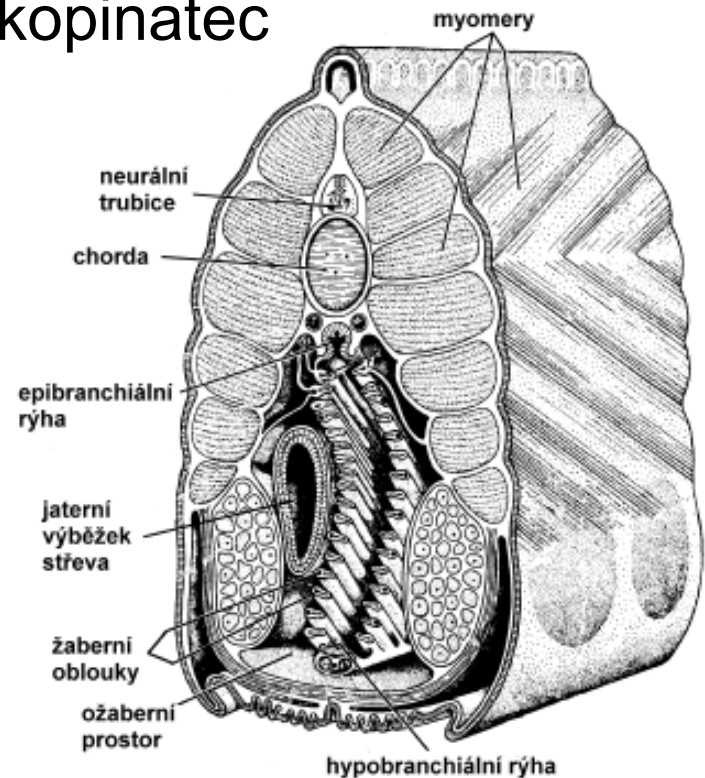
nervová trubice
notochord
trávicí trubice
břišní céva



- **stavba hltanu - k transportu potravy, ale i k dýchání**
- hltan vnitřní trubice se zvláštními bočními perforacemi, které ústí do ochranného (obžaberního) prostoru (**PERIBRANCHIÁLNÍ PROSTOR**).
- Uvnitř, zejména na spodní a horní části, jsou struktury homologické polostrunatcům. **ENDOSTYL**
- produkce jodových hormonů (thyroxin)
- u obratlovců se postupně ztrácí fce filtrační a rozvíjí se endokrinní (štítná žláza), peribranchiální prostor, žaberní štěrby dostávají fci dýchací

Endostyl - žlábek, jehož stěny jsou vystlány epitelem produkujícím sliz a slepující částice. Žlábek probíhá v mediánní linii na ventrální straně hltanu (tento úsek se označuje jako **hypobranchiální rýha**); na svém předním konci se štěpí na dvě větve (zvané peripharyngeální pruhy), které přecházejí po stranách hltanu na jeho dorzální stranu, kde se opět spojují v mediánní žlábek epibranchiální rýha). **Epibranchiální rýha** odvádí potravní částice do dalších oddílů trávicí trubice.

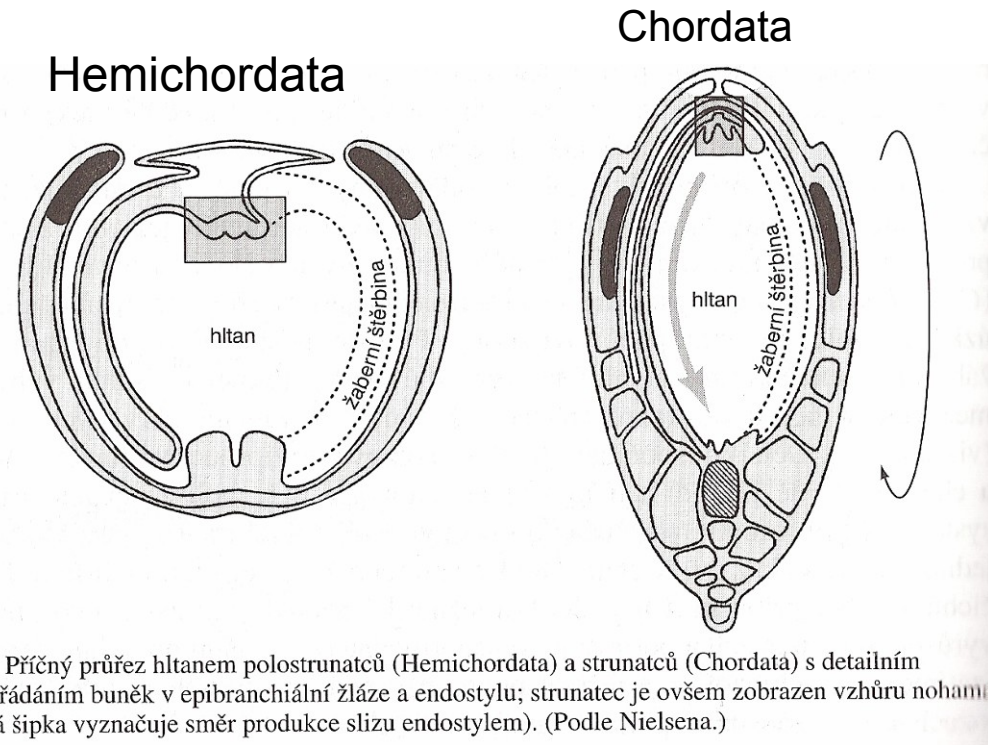
kopínatec



Vznik Chordata

aurikulariová (dipleurulová) teorie

- tělesná organizace strunatců odvozena z larvární organizace ostnokožců
- CNS vznikla přesunem larválních úst s brvami na hřbet, splynutí úst s rameny za vzniku trubice
- podpora: ultrastrukturální podobnosti mezi buňkami ciliárních pásů (ambulakrálie) a embryí kopinatce
- další hypotéza – **dorsoventrální inverze celého těla**
- - velká podobnost předozadního uspořádání dospělého polostrunatce a strunatce, ale velice odlišné od larev polostrunatce
- Ale v obou případech mají něco navíc!
- ? strunatci, asi nejsou běžná Bilateralia - (notochord, nervovou trubici a 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.)

Dorzoventrální inverze těla

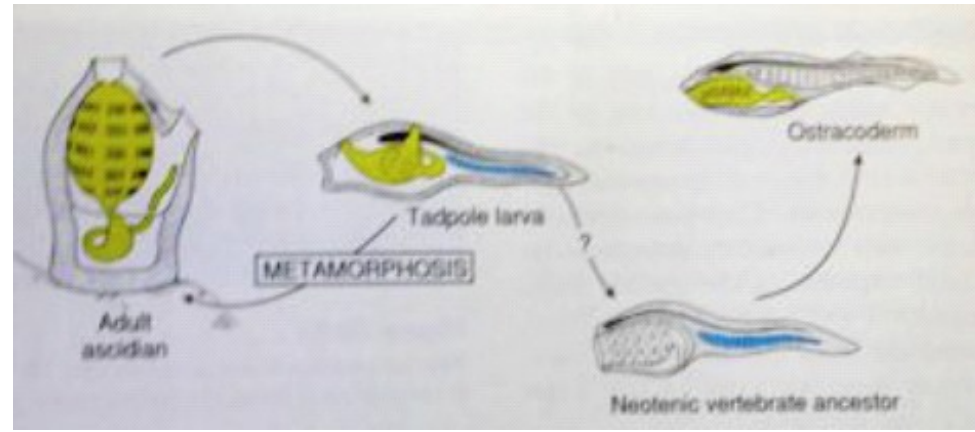
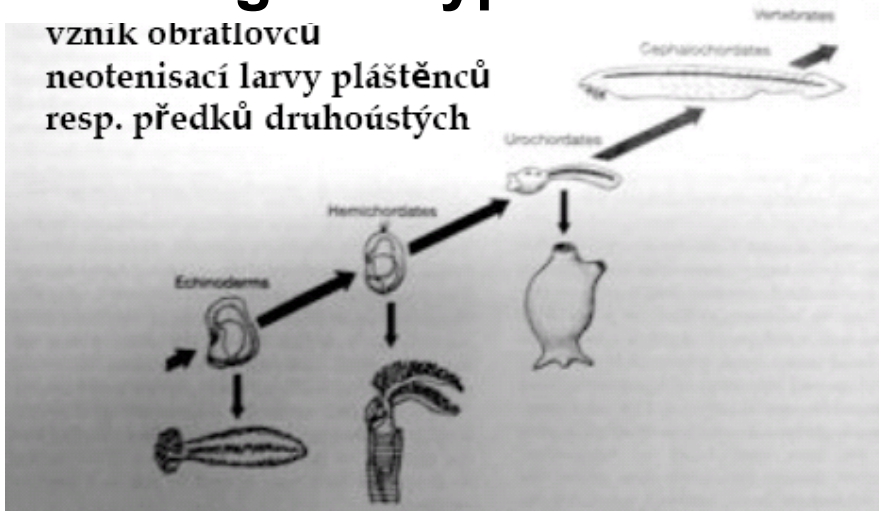
největší novinkou strunatců je hřbetní umístění nervové trubice (jinde na bříše), centrální céva zase na bříše (jinde na hřbetě)

i v genech!

proteiny BMP genů u strunatců jen v břišních buňkách, u hmyzu homologické proteiny jen na hřbetě

Garstangova hypotéza

vznik obratlovců
neotenisací larvy pláštěnců
resp. předků druhoústých



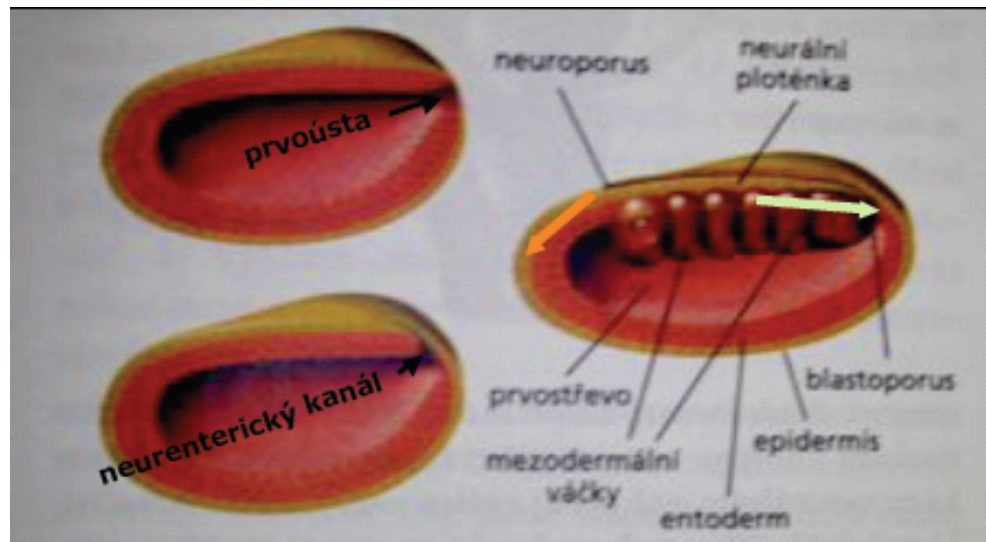
Dipleuroidová hypotéza:

adaptivní změny larev Prechordat
(aktivní pohyb makrofagie),

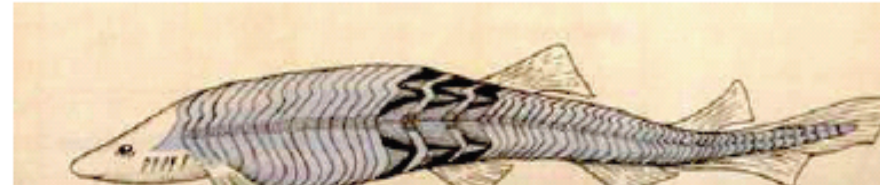
Protochordata - odvozený stav

Gutmanova hypotéza:

stav u Cephalochordata – výchozí organizace
dnešní Deuterostomia – specifické apomorfie
- sesterské skupiny Vertebrata a Tunicata



Metamerizace –
výchozí plán morfogeneze strunatců



Chordata – mesoderm ve formě oddělených váčků
somitů, enterocoelně odštěpovaných dozadu - ocas

Přes 200 buněčných typů

3D (prostorový), **roste rychlostí n^3**
Mezenchym, blastema

2D (plošný), **roste rychlostí n^2**
Epitely

1D (dlouživý), neurony, krevní buňky

to vyžaduje komplikovanou regulaci!

Metamerizace tělní stavby
speciální typ celkové regulace
Hox geny

Fylogenetický význam ontogenetických znaků

ontogenetická transformace - fixace apomorfie

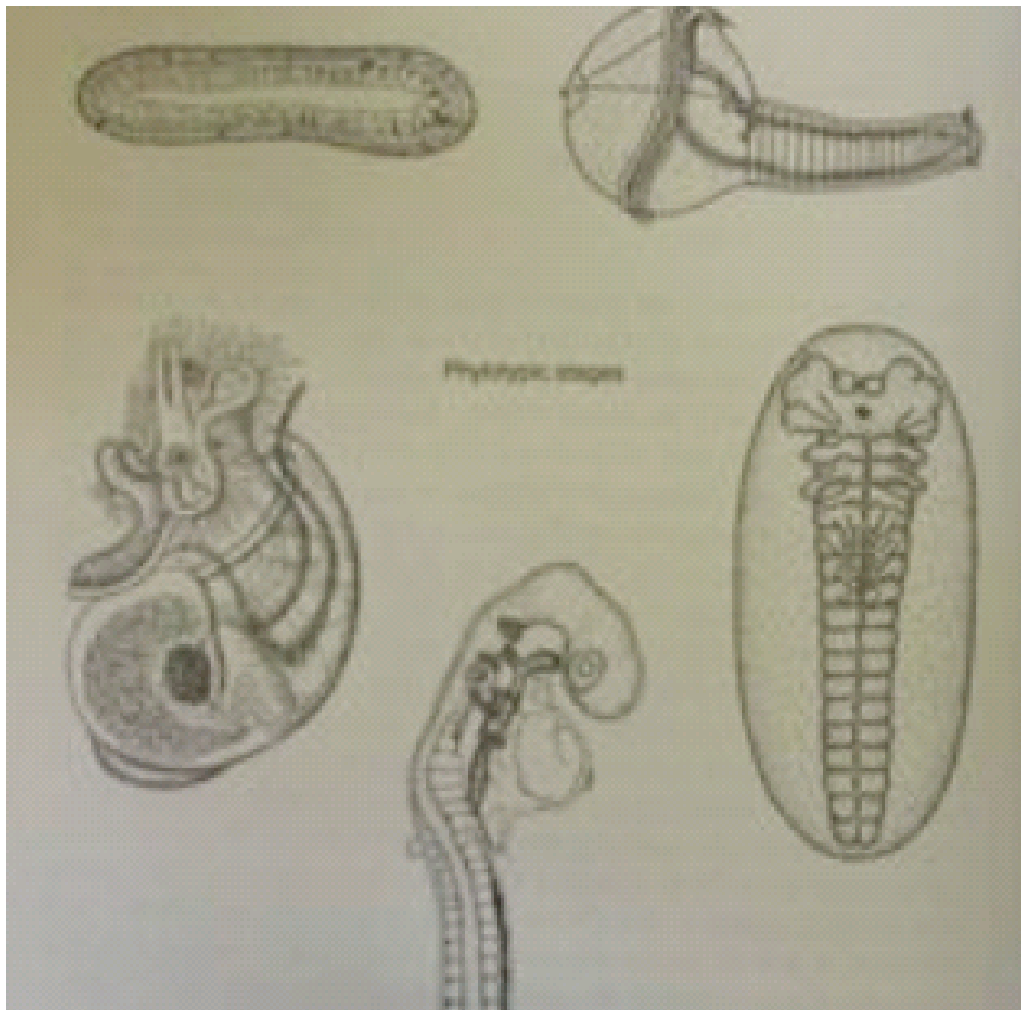
von Baer, Haeckel

fylogenetický význam ontogenetických znaků

pravidlo rekapitulace (během ontogeneze)

fylotyp - faryngula

(univerzální model - blastula, gastrula, neurula, **faryngula**)



Příklady
fylogenetických
stadií (srv.: larvy s
rozvinutým
přestavbovým
modem):

*planula diff.

*trochofora diff

*veliger

*zárodek hmyzu

*časná faryngula

Rekapitulace neplatí obecně, ontogenetické znaky obecně však nejdůležitější u fylogenetických vztahů alespoň u vysokých taxonů a jejich rané ontogeneze

znak, který je v ontogenezi dříve, je původnější

nově: EVO-DEVO sled regulačních kroků, exprese specifických morfogenů, signálních faktorů.

Strunatci (Chordata)

Plesiomorfní znaky:

- 3 zárodečné listy (ento, ekto, mesoderm), coelom = druhotná tělní dutina, dvoustranná souměrnost, segmentace struktur vzniklých z coelomu,
- druhotné prolomení úst na opačném konci těla, prvoústa uzavřeny – na jejich místě nově řiť,
- hltan proděravělý žaberními štěrbinami – pharyngotremie

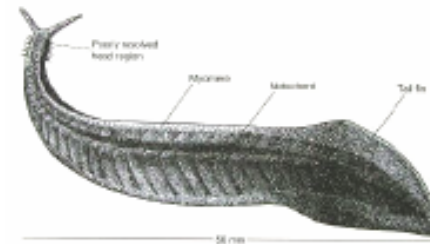
Apomorfní znaky:

- chorda dorsalis (=notochord) – z endomezodermu
- trubicová nervová soustava
- canalis neurentericus (spojení žloutkového vaku a amnionu)
- 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

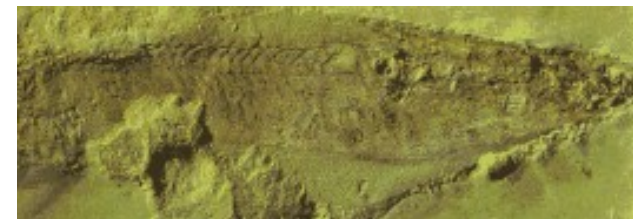
Historický vývoj strunatců

kambrijská exploze, éra fanerozoika
kompletně nové stavební plány, kambrium
spíše adaptivní radiace než prvopočátek
Bürgesské břidlice, Chengjiang (Jün-nan)
530-520 mil.let

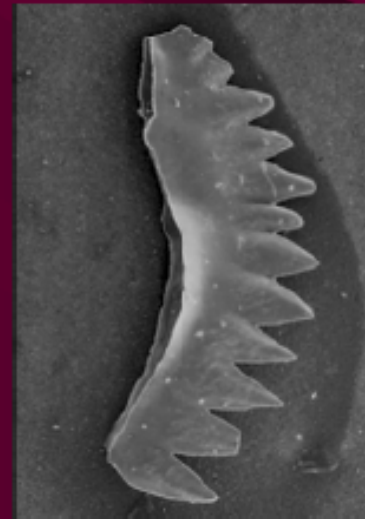
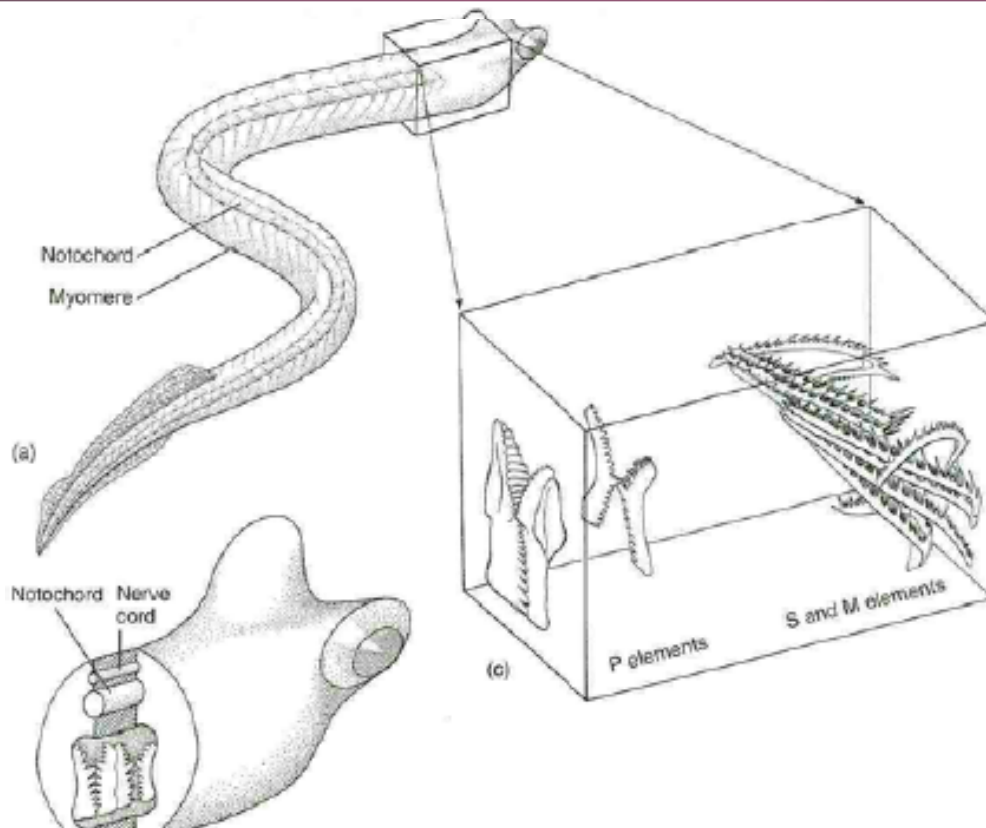
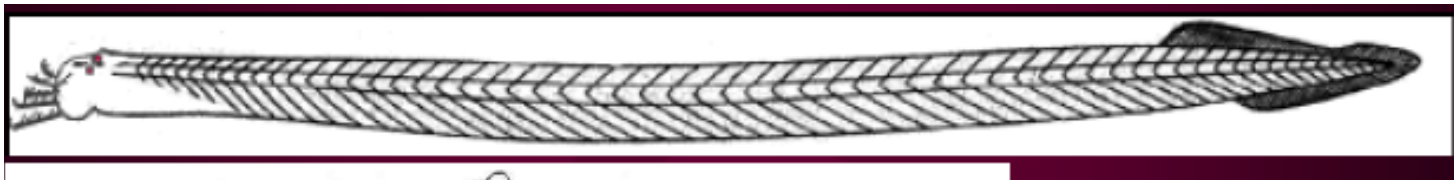
- ***Pikaia gracilens***
 - 4 cm, pohyb při mořském dně, příbuznost s kopinatci
 - střední kambrium (570 mil. let)
 - Bürgesské břidlice v Britské Kolumbii (Kanada)
- ***Cathaymyrus diadexus*** - jako kopinatec
 - 2,2 cm, pohyb při mořském dně, příbuznost s kopinatci
 - spodní kambrium (580 mil. let)
 - Chengjiang (Čína)



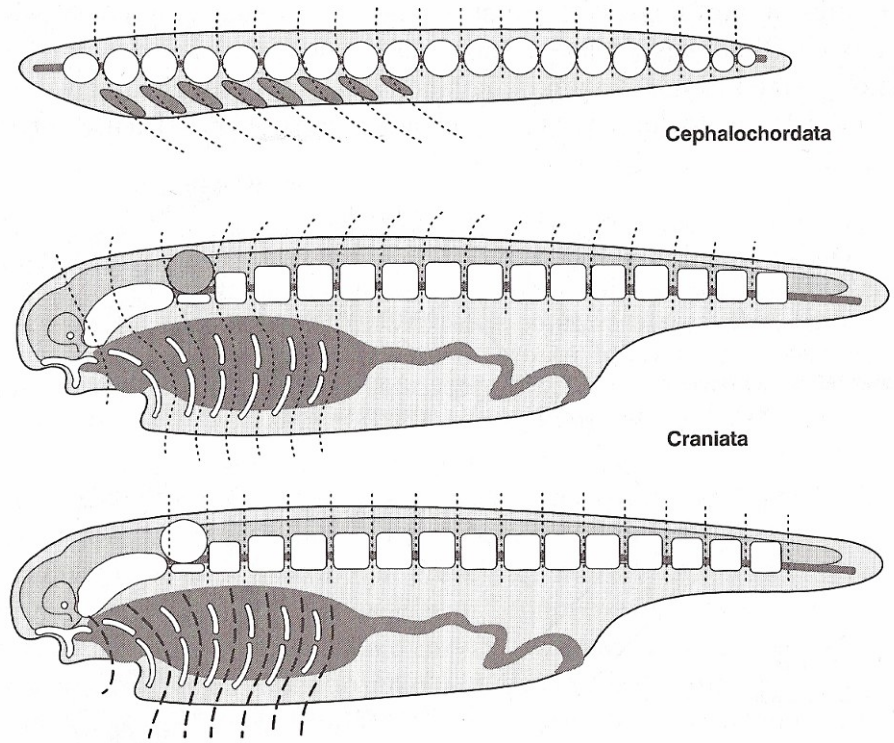
1. vršenky - střední kambrium (570 mil. let), USA
- obratlovci - ***Myllokungmingia*, *Haikouichthis*, *Zhongjianichthis***
 - **chorda s těly obratlů, hlava s párovými smyslovými orgány**



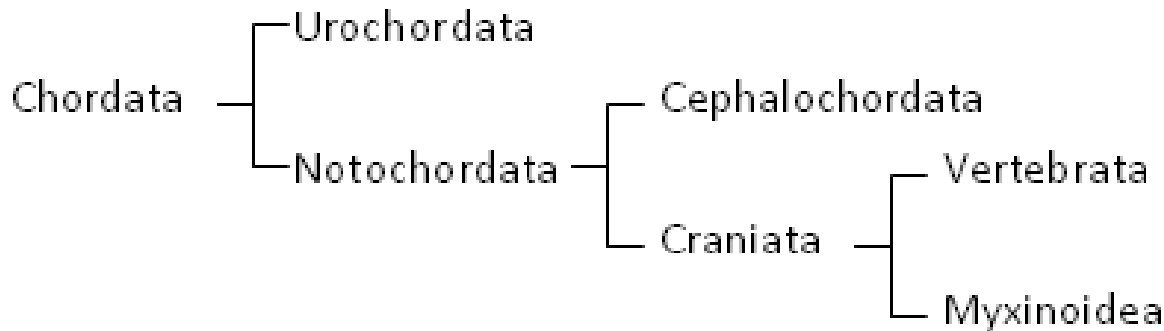
- **Konodonti** - fosilní chronometr, příbuzní se sliznatkami nebo mihulemi, a nebo primitivní čelistnatci(?) – draví, ústní aparát se **zoubky z dentinu a skloviny**, chorda, kost, myomery, velké oči, encefalizace, makrofágní predátoři, prvohory
- svrchní kambrium (500 mil. let) až trias (220 mil. let)



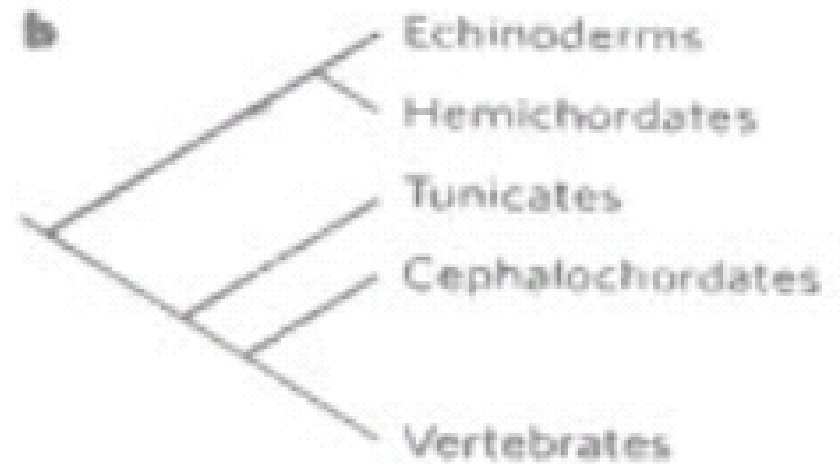
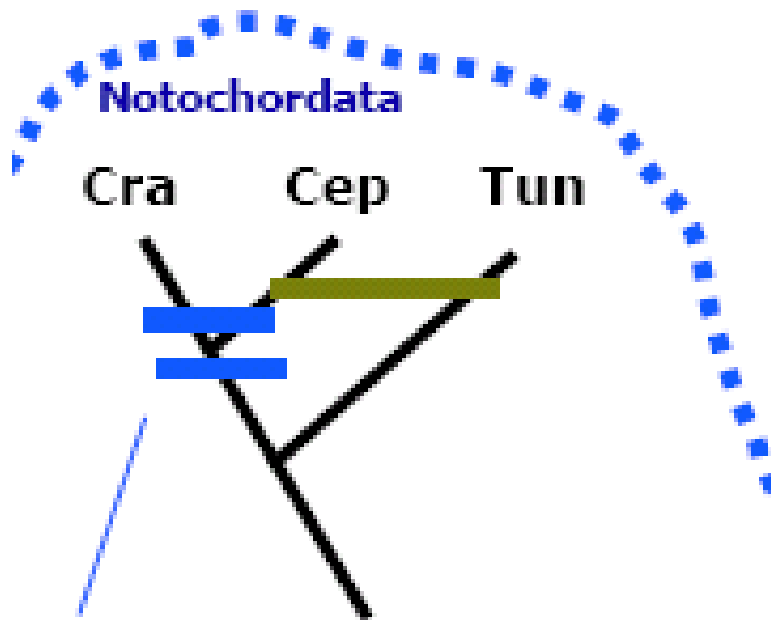
- kopinatci a obratlovci – dříve jako **Notochordata** (Euchordata)
- podle **tělní segmentace** – metamery, somity
- segmentovaná svalovina trupu a uzavřená cévní soustava
- pláštěnci ztratili mnoho Hox genů, zbytek roztroušen – vysoce odvozená a druhotně zjednodušená skupina!
- **Ale!?**
- kopinatec – segmentace celého těla
- obratlovec – hlavová část není segmentována jako zbytek trupu



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



!



Metamerizace tělesné stavby

Hatchekova jamka (budoucí adenohypofýza)

Infundibulární orgán (budoucí neurohypofýza)

Párové míšní nervy

Jaterní žláza

Organizace cévní soustavy

Atrium

Ale...

Vakovité srdce

Signální kaskády -

Expanze a apomorfní diferenciaci ektodermu,
potlačení metamerie

Mozkový ganglion, CNS, oko, staticysta

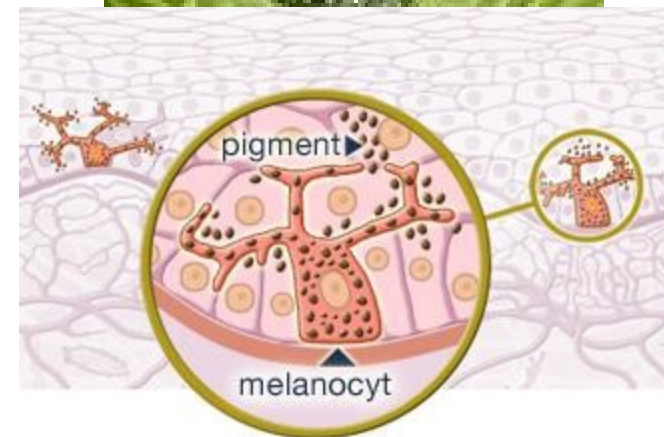
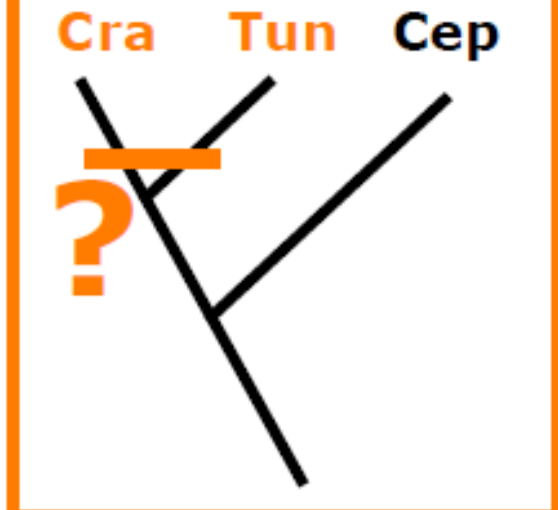
Dorzoventrální polarizace NS a navíc shodná
exprese některých genů (HNF, Pax3, Shh, Gli, Hh..)

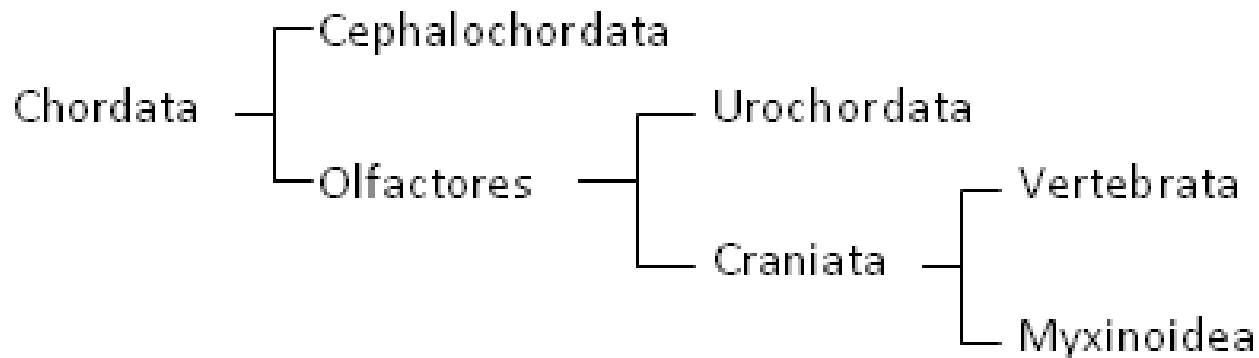
Cupulární orgán, neuromasty
(podobnost inervace mezi Pleurogona a Craniata)

Expese genů neurální lišty v plášti Ciona
(chromocyty, melanocyty)

1 a 3 ektodermální smyslové plakody
(koexpese genů Eya, Pax, Dach, COE)
podobně jako u embrya Craniata, kde aktivují
optickou a otickou část mozku

Chybí u kopinatce!!!!



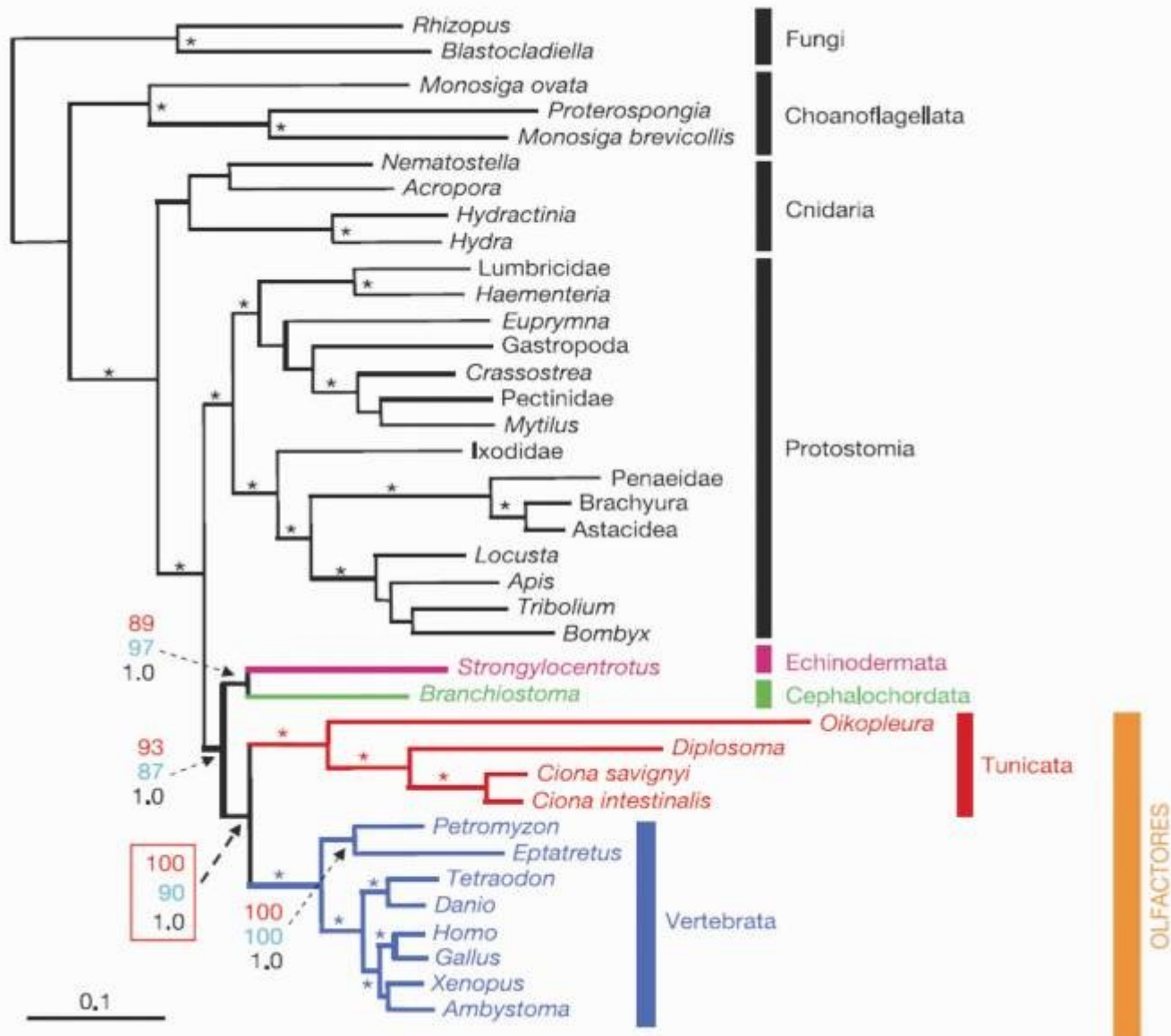


Je-li klíčovým znakem Craniata **neurální lišta** a tedy celkovostní regulace

Tunicata – **extraindividuální plášť** volně pohyblivých buněk = neurální lišta

- alternativou je skupina **OLFACTORIA(ES)**
- blízká příbuznost pláštěnců a obratlovců
- pláštěnci - pigment v plášti (ektoderm), obrovská podobnost s buňkami neurální lišty obratlovců

Genealogické vztahy strunatců



(podle Delsuc a kol. 2006)

Cephalochordata

(Acrania)

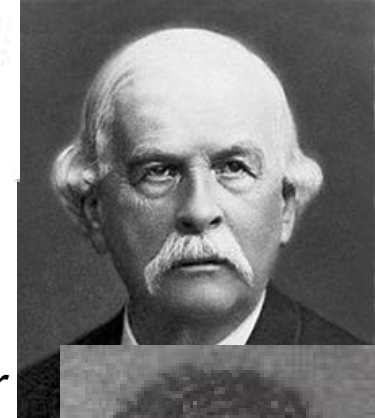
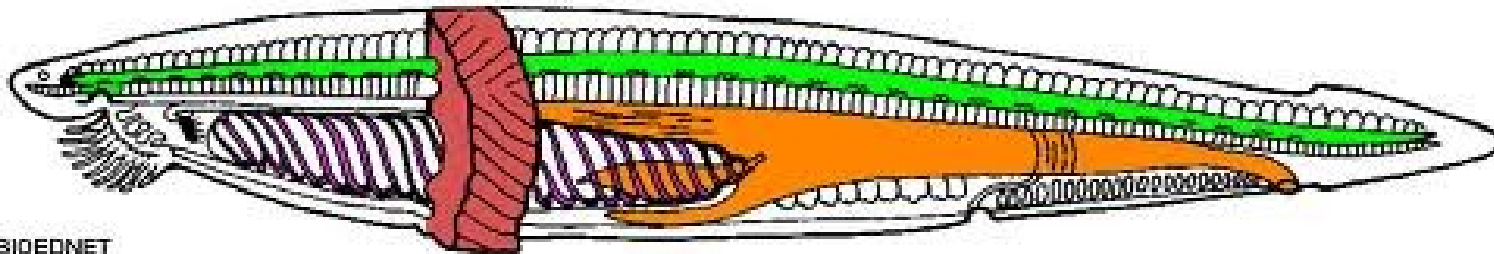
Kopinatci

- charakteristické znaky
- stavba těla
- ontogenetický vývoj

Cephalochordata (Acrania)

kopinatec: Amphioxus = Branchiostoma

jeden z nejdůležitějších modelů srovnávací morfologie
3000 studií, předobraz obratlovců (Mečnikov, Kölliker)

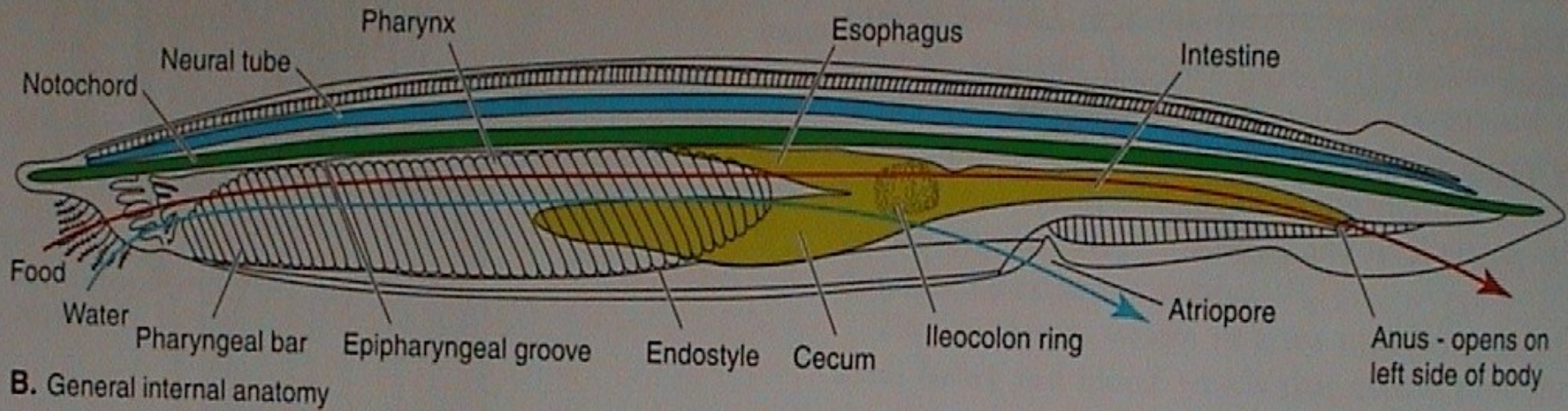


Rudolf Albert von Kölliker



Dr. Berthold Hatschek (1854 - 1941)

Cephalochordata



- **chorda dorsalis**, chybí kost i chrupavka
- nervová trubice po celé délce těla (od rostra), vesicula frontalis (rozšíření nervové trubice v hlavové části), **infundibulární orgán** (světločivná fce?), **Köllikerova jamka** (čich), míšňí očka (podél míchy a ventrálně, s pigmentem, **Hesseho buňky**), míšňí nervy jen s dorzálními kořeny (senzitivní nebo smíšená funkce), jinak ale **chybí smysl. orgány obratlovců**, i u larvy!!!
- velum, vířivý orgán, hltan s **80 šikmými párovými štěrbinami**, **peribranchiální prostor**, atrioporus, jícen, slepý střevní vak, ve střevě spirální řasa, anus vlevo
- ploutevní lemy - **metapleury**
- segmentace – bočního svalu, **myomery a myosepta**

Trávicí soustava

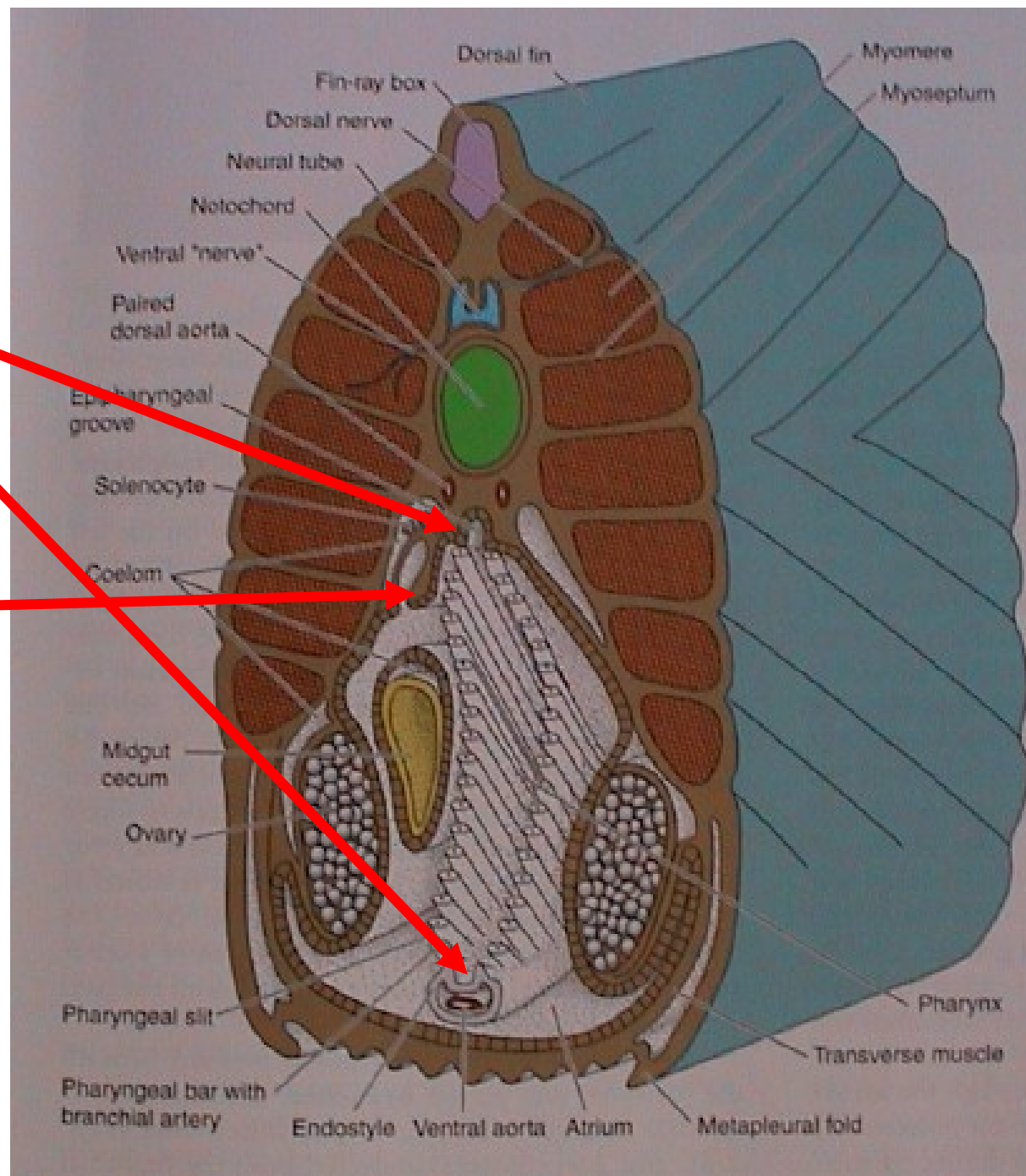
Hatschekova jamka,
produkce hlenu

- Směs hlenu a potravy
do jícnu

Endostyl, hypobranchiální rýha

Vylučovací cyrtopodocyty
analog protonefridií
z mezodermu
jako obratl. ledviny

Gonochoristé
není pohl. dimorfismus
mimotožlní oplození



•Cévní soustava

- není dokonale uzavřená

v místě srdce (obratlovci) **netepající žilný splav**

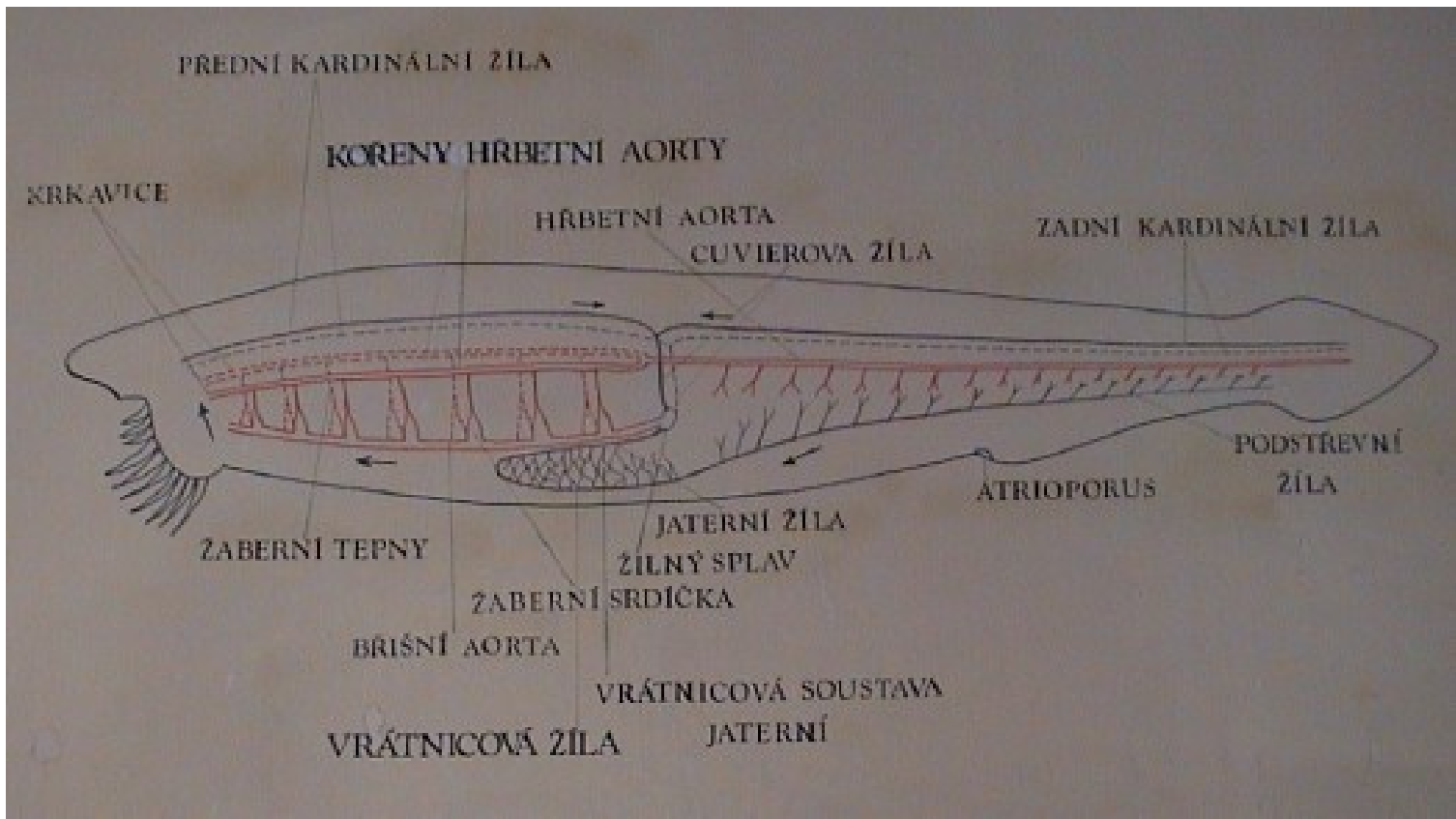
k hlavě **břišní aorta**, kolem hltanu žaberní tepny, na bázích více **žaberních srdcí**
krev bez dýchacích pigmentů, pouze granulocyty

•**Dýchací systém** – pokožka
žábry endoderm. původu

Dochází k **rozlévání krve do hemocélu v místě srdce, žilného splavu**

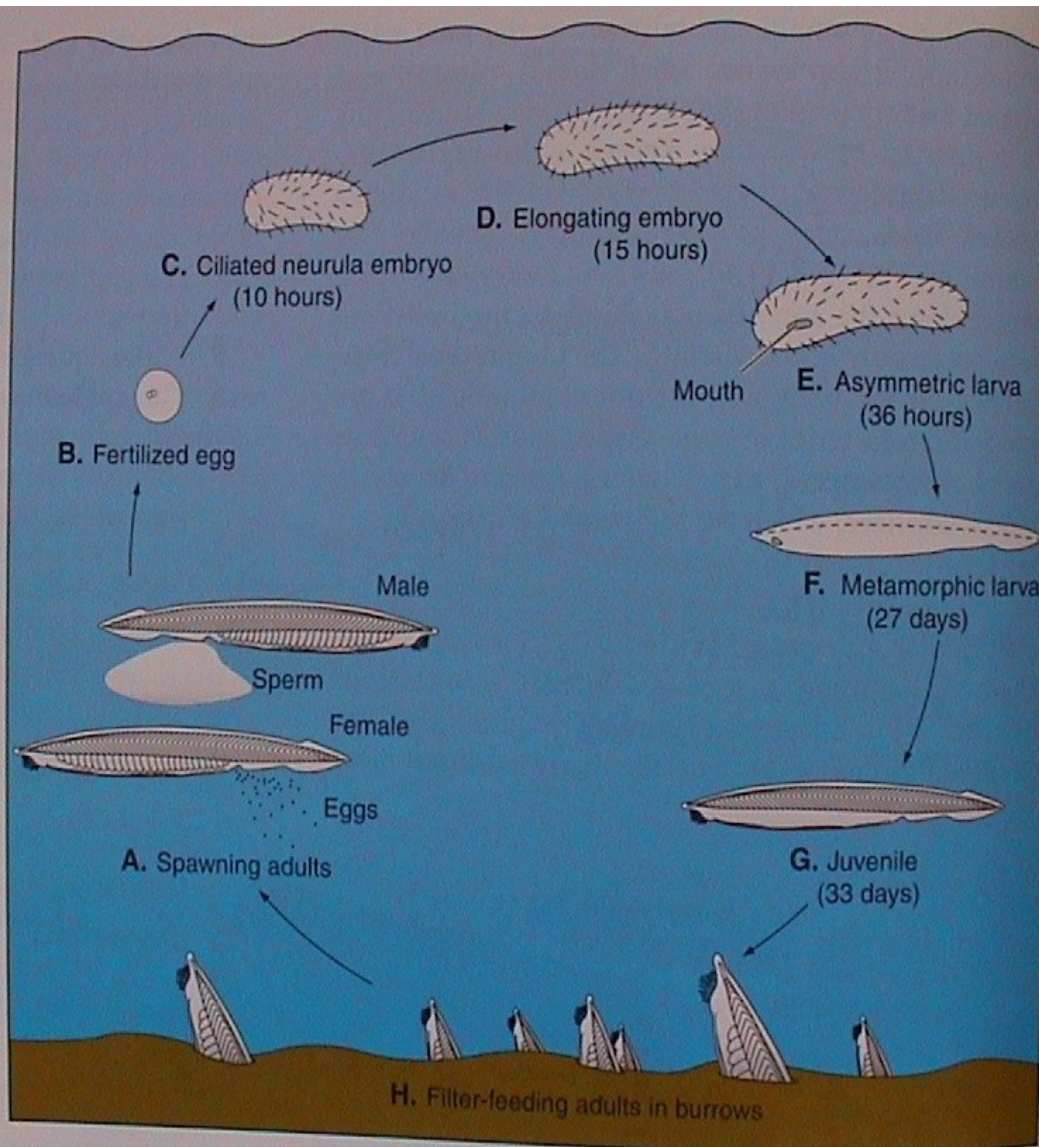
Krev je sbírána ventrální cévou a znovu podél žáber hnána nahoru,
kde dochází k částečnému okysličení proudící vodou.

Podél cév jsou **primitivní žaberní srdce, která krev pohání.**



Cephalochordata

ontogenetický vývoj, jednoduchý, morfologická přeměna epitel. buněk



Vejce chudá na žloutek, **oligolecitální**

Larva

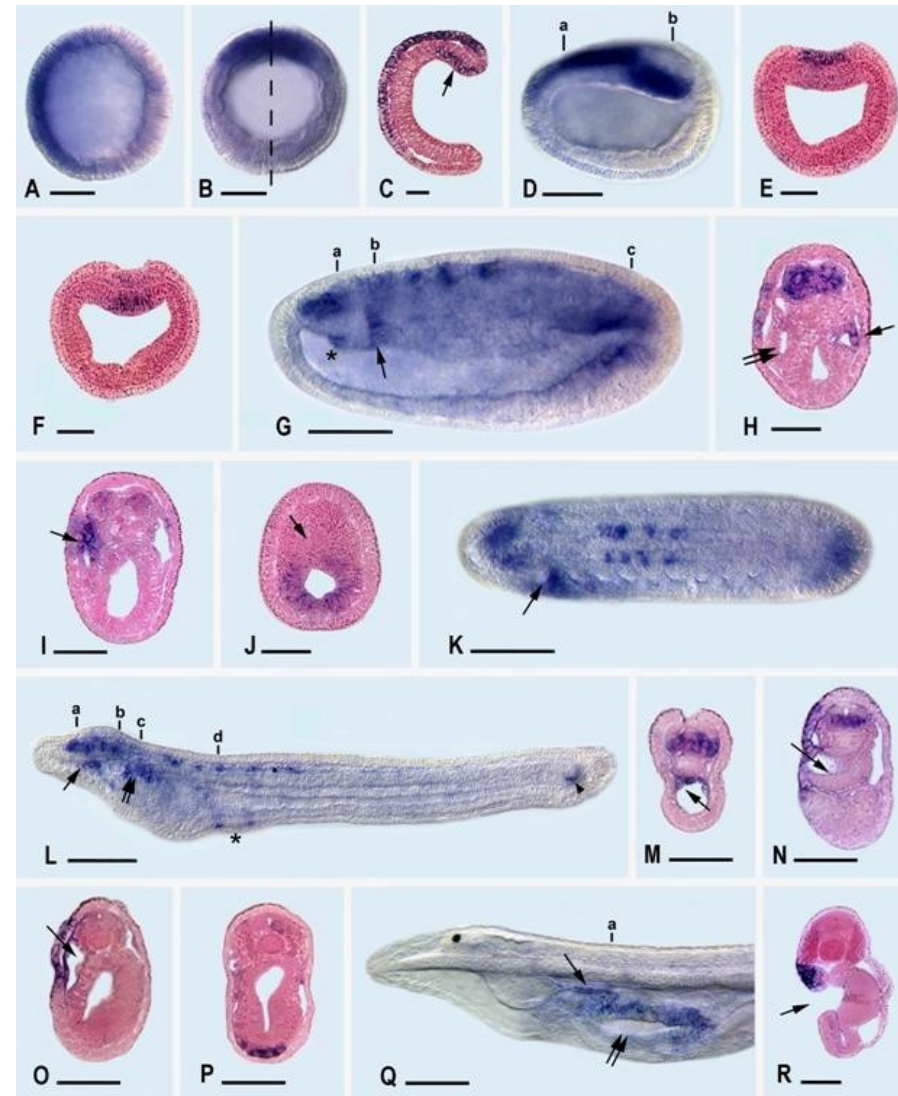
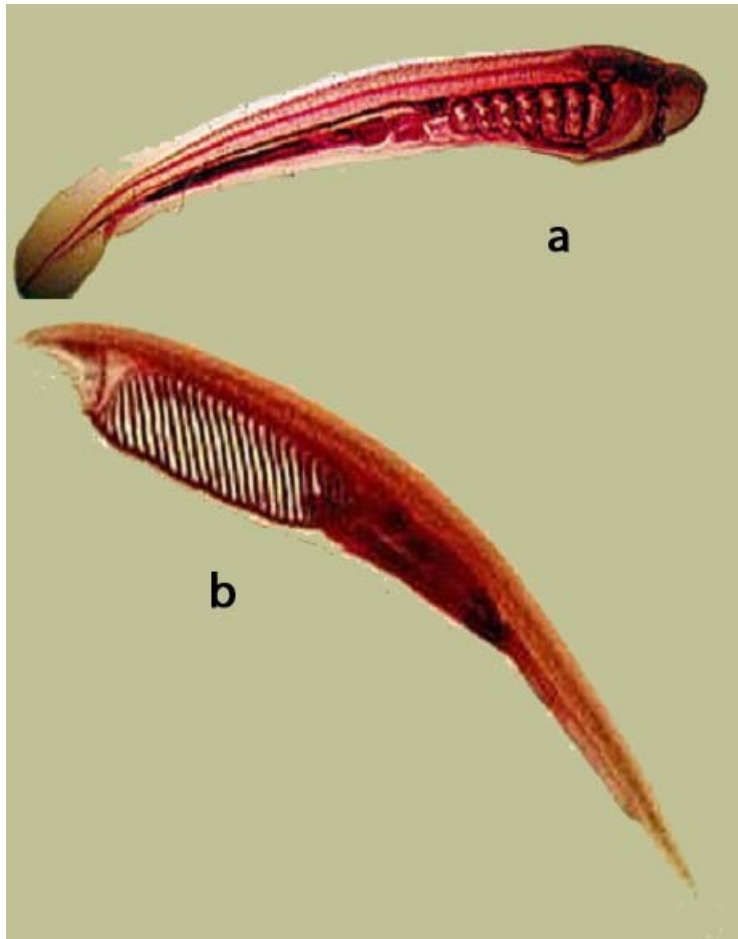
- vznik - 2. p.coelomových váčků, obrvená

- druhotná ústa vlevo, anus, 1. pár žab. štěrbin

- zvyšování počtu somitů, protahování a zplošťování larvy, přesun úst na břicho

- zvýšení počtu žaberních štěrbin

Larva kopinatce - asymetrická, bez peribranchiálního prostoru, pelagická, před metamorfozou klesá ke dnu, symetrizace, obžaberní prostor, metapleury



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



Shrnutí Cephalochordata

Apomorfní znaky skupiny

- jednovrstevná pokožka
- pharyngotremie – zvýšený počet žaberních štěrbin
- endostyl, peribranchiální prostor (nově vytvořený)
vzniká srůstem metapleur
- vnitřní metamerie celým tělem, hlavový a ocasní konec
- uzavřená cévní soustava (systém)
- 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 (jinak je po „mozek“)
- svalová vlákna v chordě
- ústní výřivý orgán, velum – plachetka v předústní dutině

Urochordata

(Tunicata)

- charakteristické znaky
- systém

- charakteristické znaky celé skupiny
- **regresní vývoj:**
 - pohyblivá larva (aktivita) → pasivní 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,**
krev s hemovanadinem (vanad)
- **peribranchiální prostor, atrioporus**
- endostyl - příjem potravy filtrací
- hermafrodité s nepárovými gonádami
- složité rozmnožování, i **metageneze**
 - pylorická žláza v trávicím traktu u larev

„Ascidiacea“ sumky (parafylie)

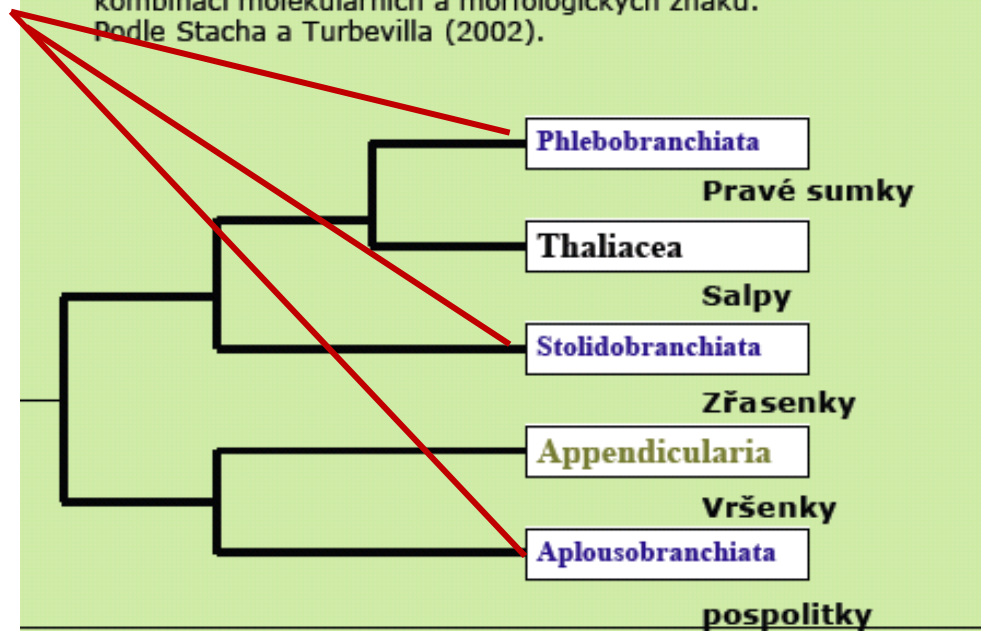
1900, přisedlí, vakovité tělo, i kolonie

Aplousobranchiata – pospolitky

Phlebobranchiata – pravé sumky

Stolidobranchiata - zřasenky

Tunicata (Urochordata) Fylogenetický strom žijících pláštěnců (Urochordata) odvozený ze sekvencí 18S rRNA: Velmi podobná topologie stromu byla nalezena také při kombinaci molekulárních a morfologických znaků. Podle Stacha a Turbevill (2002).



Thaliacea - salpy

50, pelagičtí, soudečkovité tělo, metageneze, i kolonie

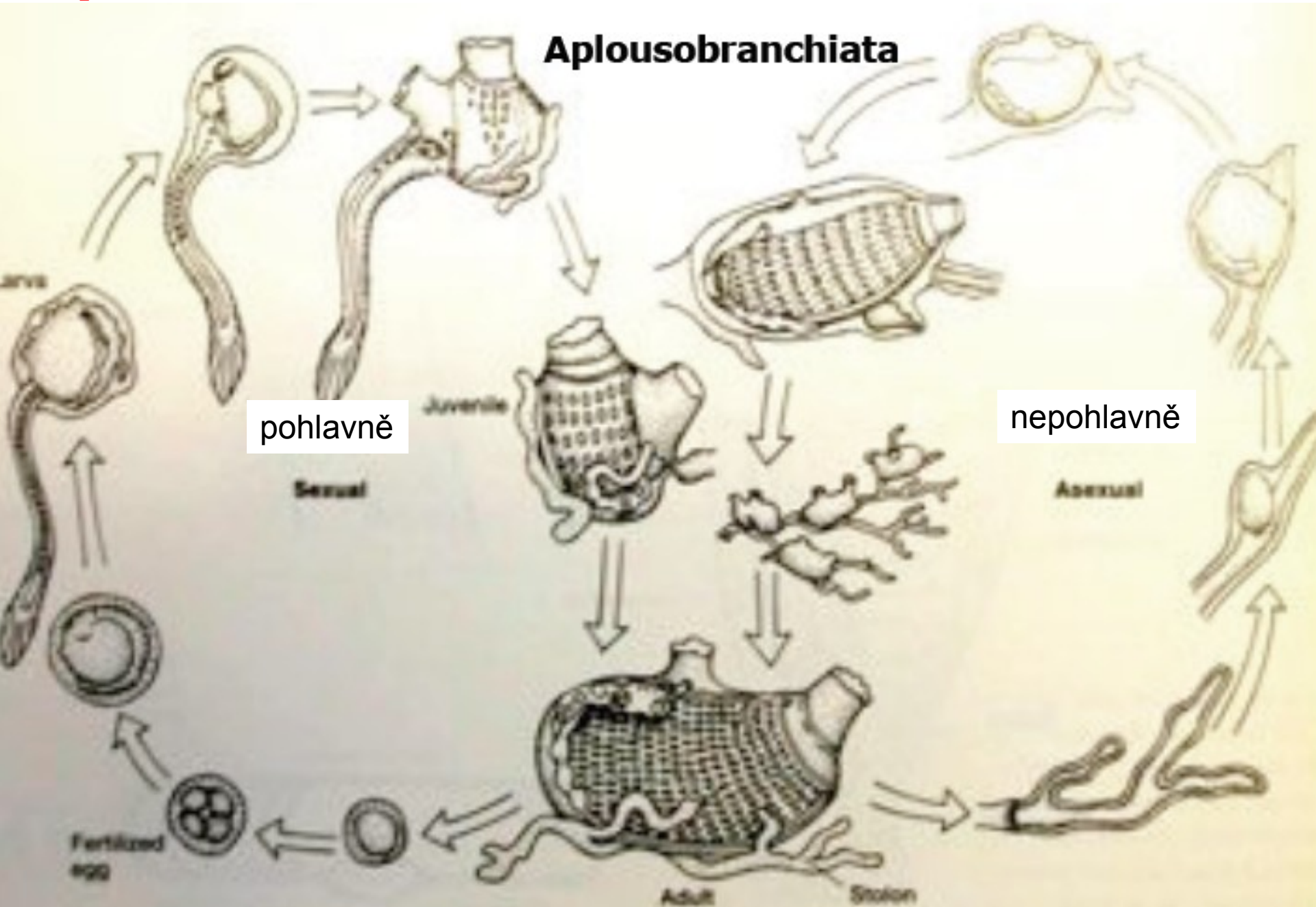
Pyrosomida-ohnivky, Cyclomyaria-kruhosvalí, Desmomyaria-pásmosvalí

Appendicularia (Larvacea, Copelata) - vršenky

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

se sítkami, 3 čeledi - Oikopleuridae, Fritillariidae, Kowalevskiidae

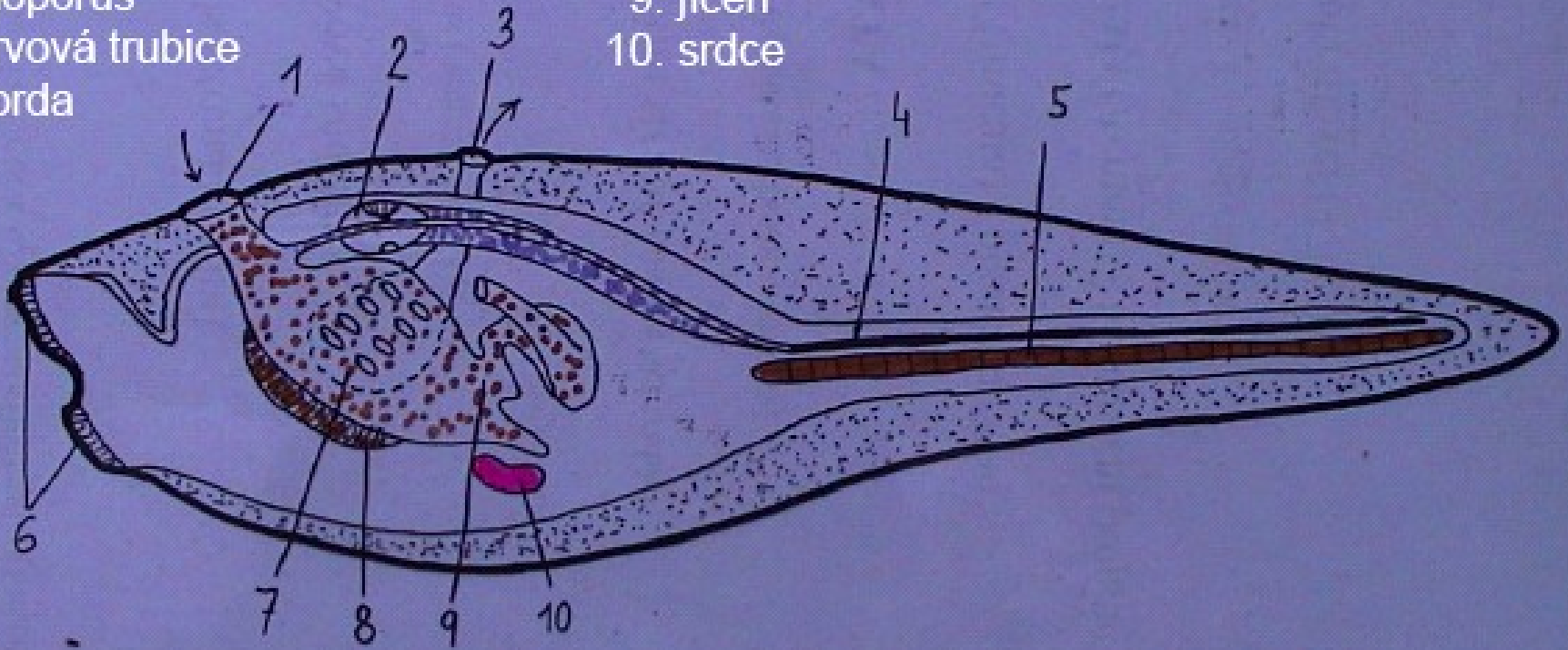
reprodukce



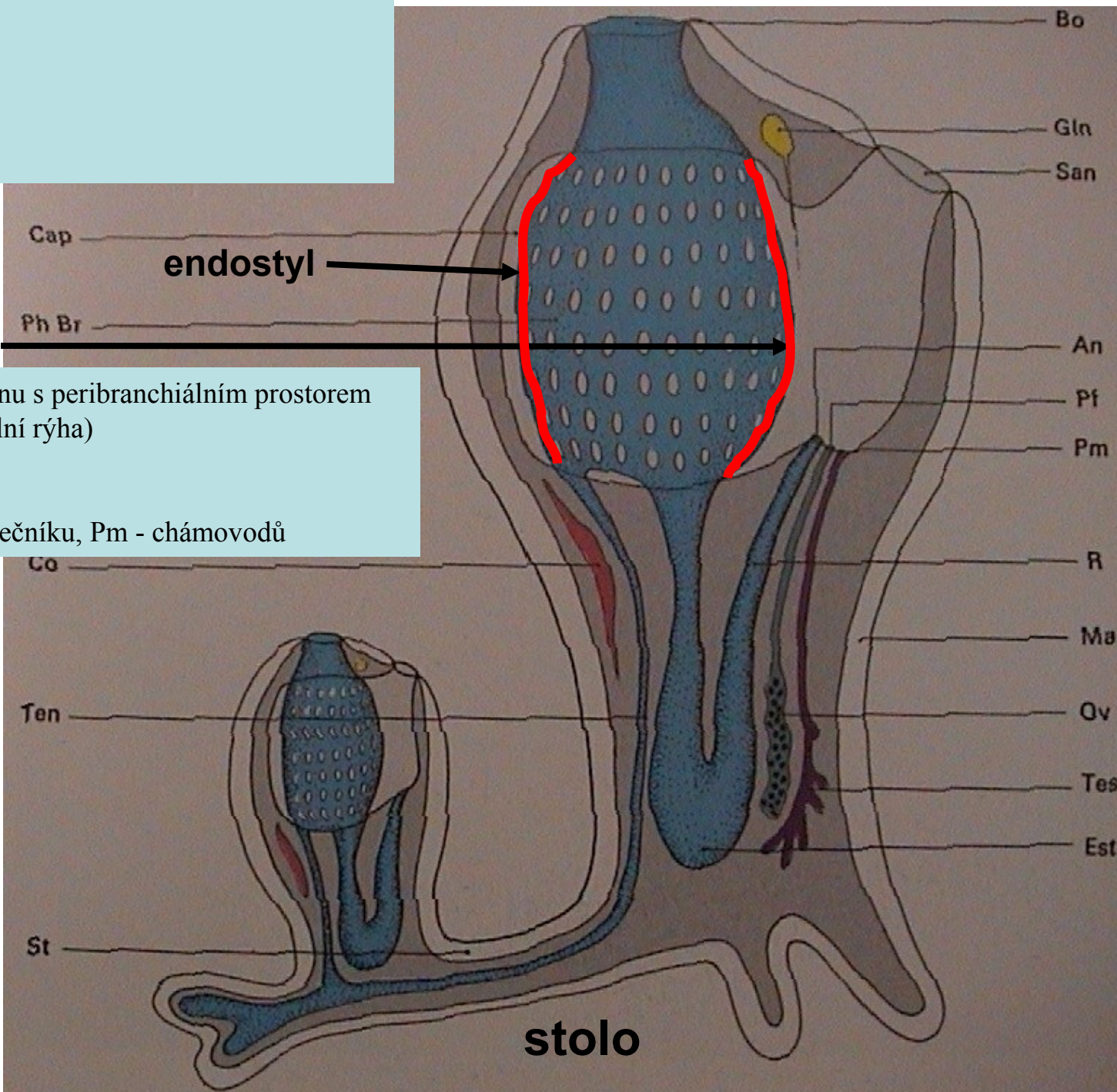
Ascidiacea

pohyblivá larva

1. ústa
2. rozšířená nervová trubice se statocystou a „očkem“
3. atrioporus
4. nervová trubice
5. chorda
6. přichycovací papily
7. proděravělý hltan s peribranchiálním prostorem
8. endostyl (hypobranchiální rýha)
9. jícen
10. srdce



Bo - ústa
Gln - nervový ganglion
San - atrioporus
Mo - nervová trubice
Ma - tunicinózní plášť



endostyl

epibranchiální lišta

Ph Br - proděravělá část hltanu s peribranchiálním prostorem
En - endostyl (hypobranchiální rýha)
Est - žaludek, R - střevo
Co - srdce
Vyústění An - anální, Pf - vaječníku, Pm - chámovodů

stolo

- filtrace potravy

- Žaberní vak vystlán slizem pokrývajícím řasinkové buňky
- Endostyl s žláznatými a bičíkatými buňkami
- Peripharyngeální pruhy (spojení endostylu a epibr. lišty)
- Epibranchiální rýha/lišta

- rozmnožování

- Proterandričtí (dříve dozrávají samčí buňky) 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)

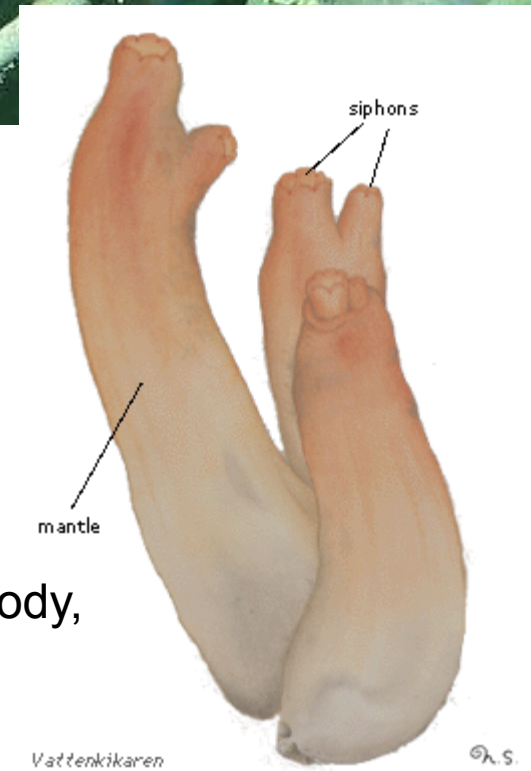
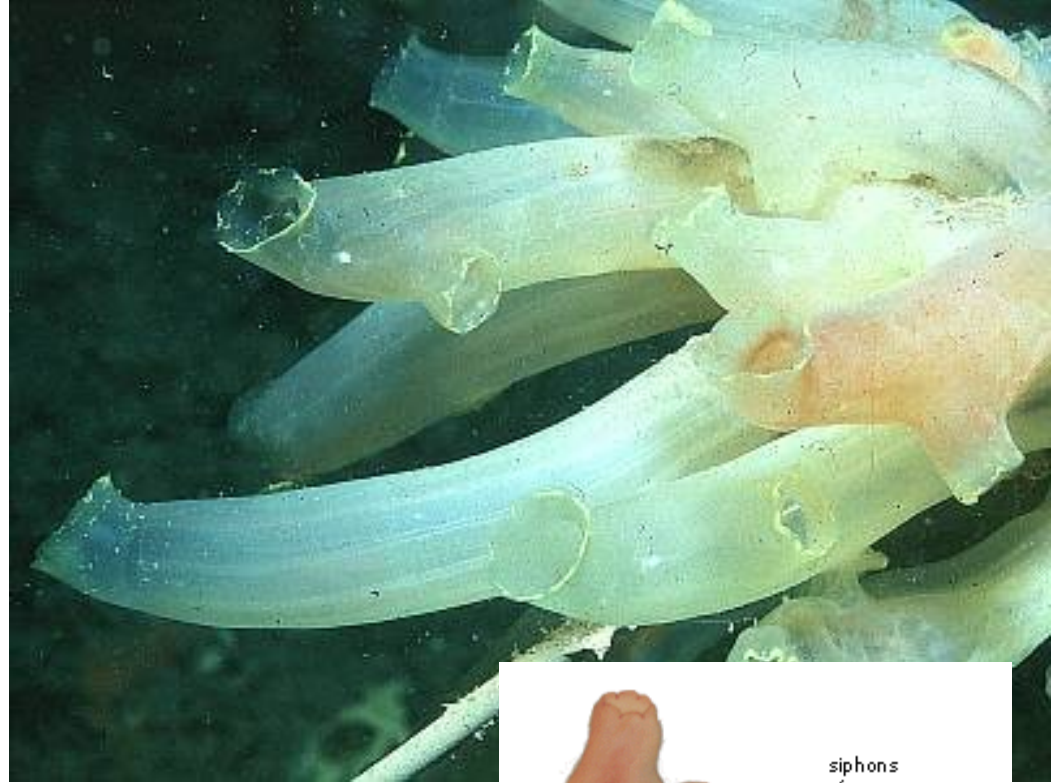
solitérní i koloniální, bez synanscií

zřasenky (Stolidobranchiata)

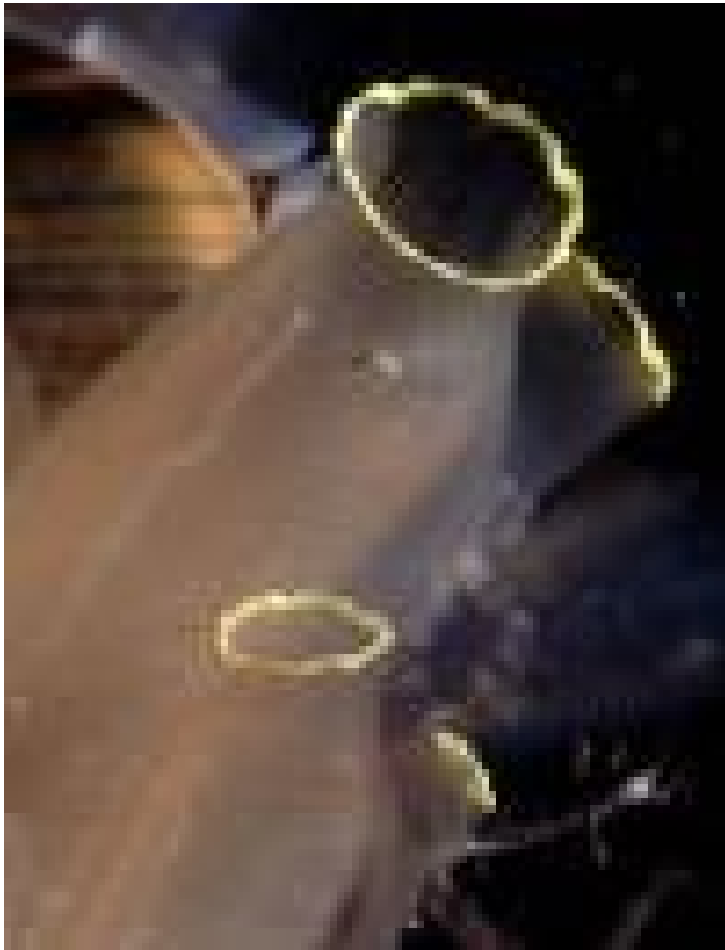
známější druhy koloniální se společným pláštěm a kloakou
(synascidie), ale i solitérní druhy

Pravé sumky - Phlebobranchiata

1. *Ciona intestinalis* sumka štíhlá



kosmopolitní, přístavní vody,
silné smrštění těla



2. *Phallusia mamillata*
sumka hrbolkatá



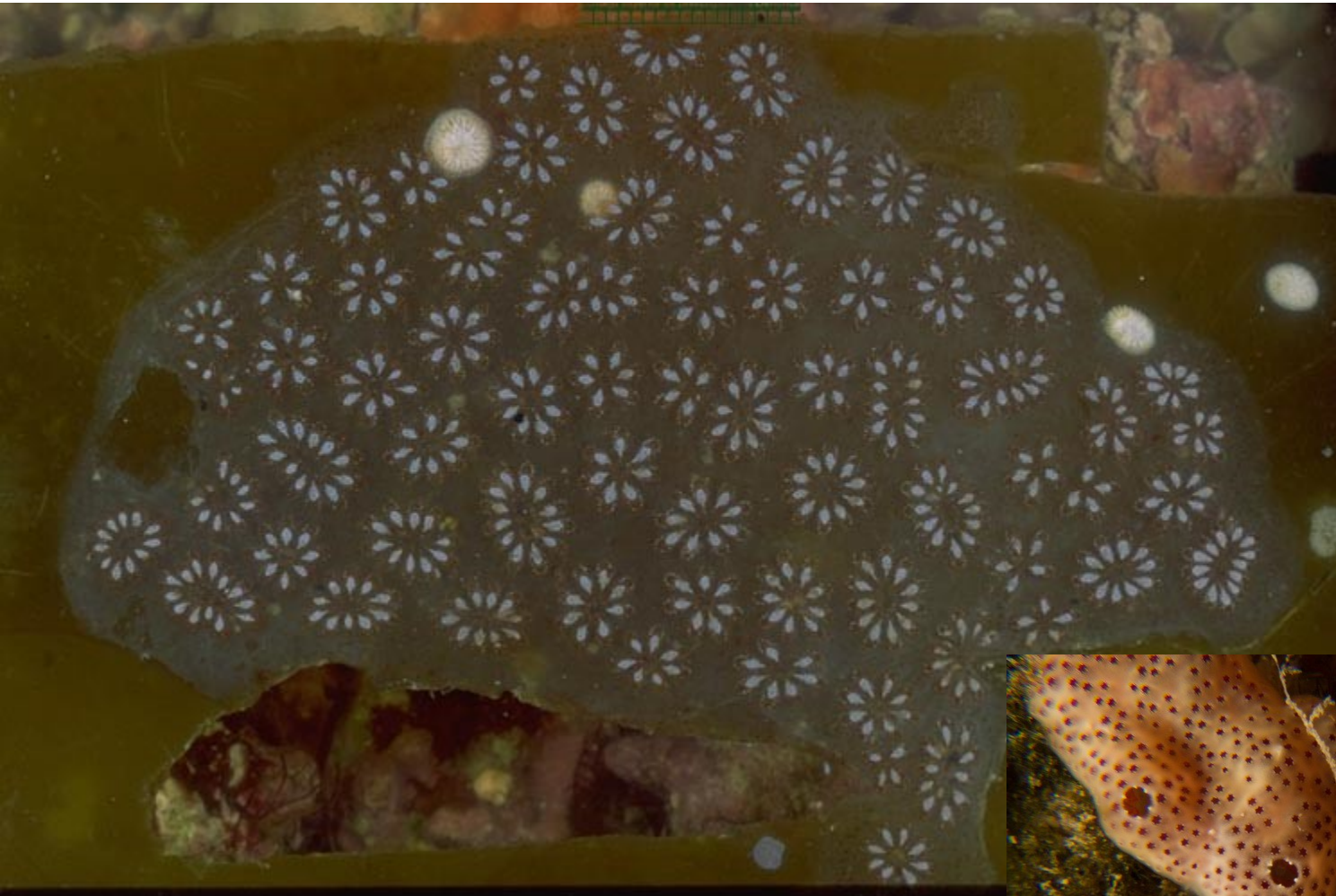
3. *Halocynthia papillosa* sumka červená



středomoří



4. *Botryllus schlosseri* - synascidia



Lissoclinum

Thaliacea - salpy

- morfologie
- rozmnožování - metageneze
- ekologie
- systém



- Larva podobná larvě sumky, pelagická obě stádia (i dospělec)
- Soudečkovité tělo s velkými otvory (orální o., atrioporus)
- Rosolovitý průsvitný plášť
- Obroučkovité svalové pruhy (reaktivní pohyb)
- Párové žaberní štěrbiny v zadní části hltanu, peribranchiální prostor nasunut na zadní část hltanu
- Koncentrace orgánů (srdce, žaludek, gonády) na ventrální straně
- rodozměna (metageneze) – **střídání pohlavního a nepohlavního rozmnožování**

Tvarově a funkčně rozdílní jedinci (= polymorfismus):

OOZOID – vzniká z oplozeného vajíčka

souborně: **ZOOIDI**

BLASTOZOIDI – vznikají pučením

3 formy blastozoidů:

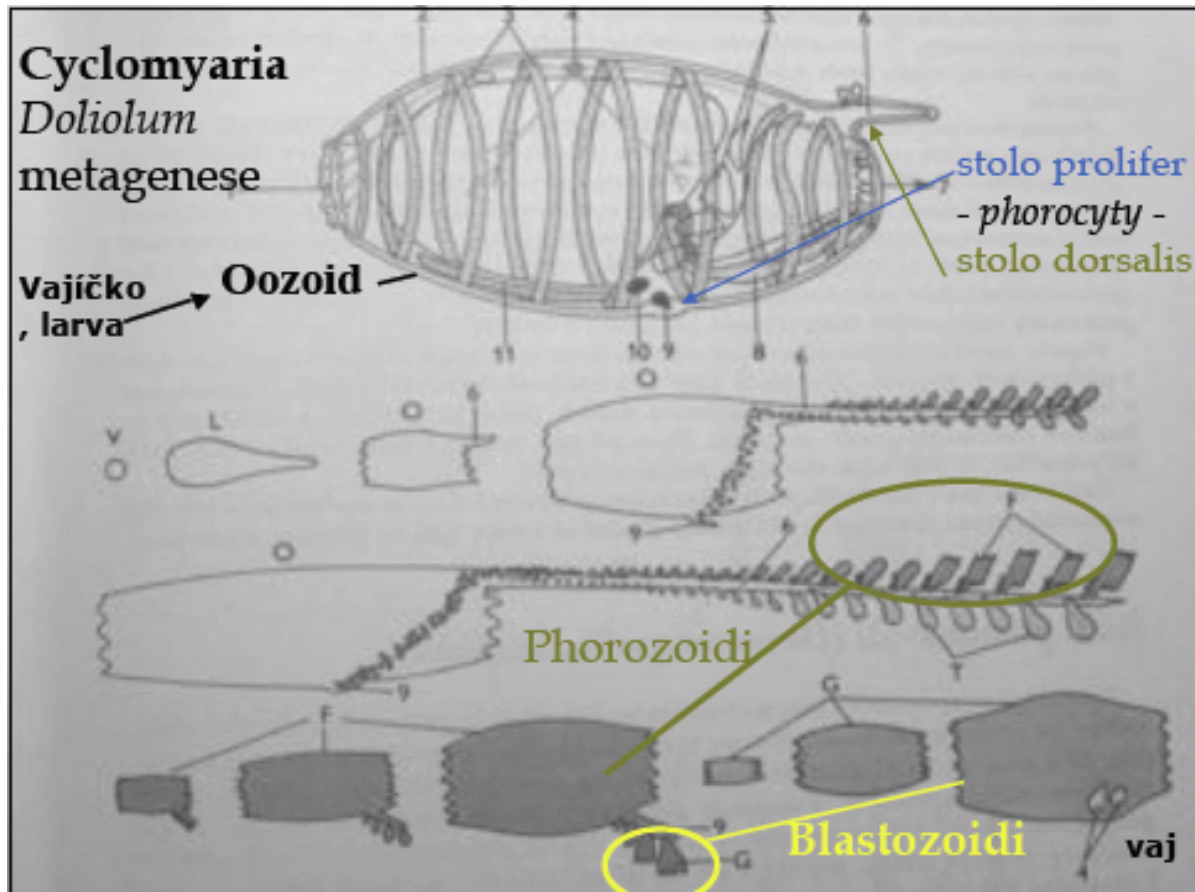
GASTEROZOIDI – zajišťují výživu kolonie

PHOROZOIDI – odchovávají gonozoidy

GONZOIDI – množí se pohlavně (jsou to hermafroditi)



- 1) Na **stolo prolifer** (provazec na pučení blízko trávicí trubice) pučení › noví jedinci (blastozoidi)
- 2) Přicestovávají k stolu polifer phorocyty (přenašeči)
- 3) Phorocyty naloží blastozoidy - cestují na konec živočicha na **stolo dorsalis**, kde se z nich stává
- 4) Phorozoid › stobilace › nová generace blastozoidů › diferenciaci › gonozoidi › pohlavní rozmnožování nebo po diferenciaci vzniknou oozoidy › opakování cyklu nepohlavního rozmnožování



pelagičtí , v planktonu teplých moří,

Salpida (Desmomyaria) – pásosvalí (oozoid 2-20 cm)

Podkovovité svaly, na břicho nejsou uzavřeny

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

Doliolida (Cyclomyaria) - kruhosvalí

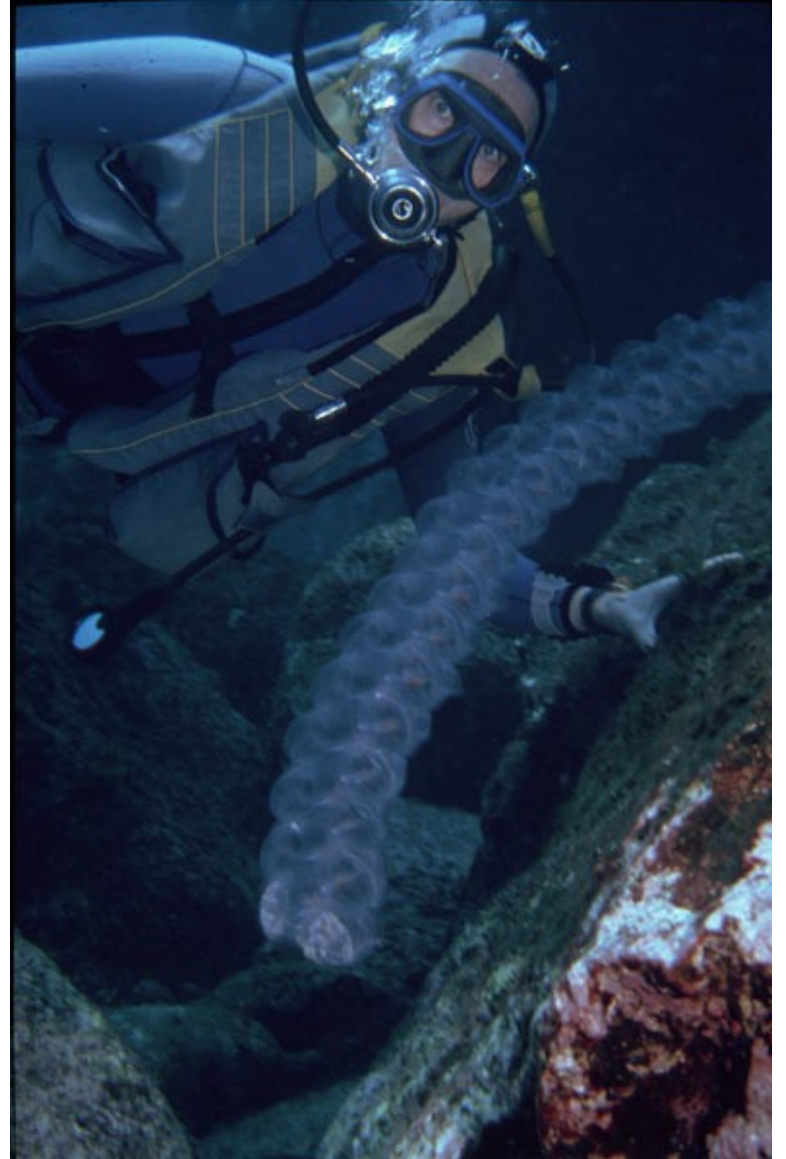
Prstencovité svaly, uzavřeny kolem těla,

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**



Salpa maxima

- salpa velká

Pyrosomida - ohnivky

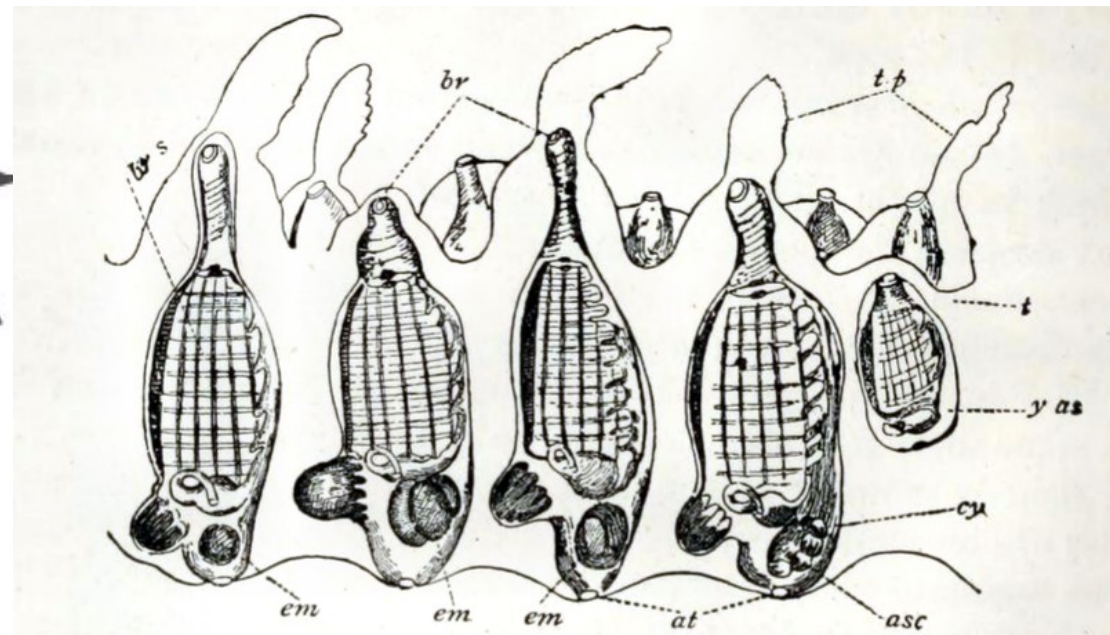
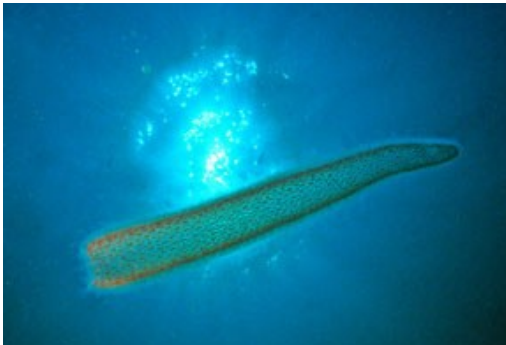
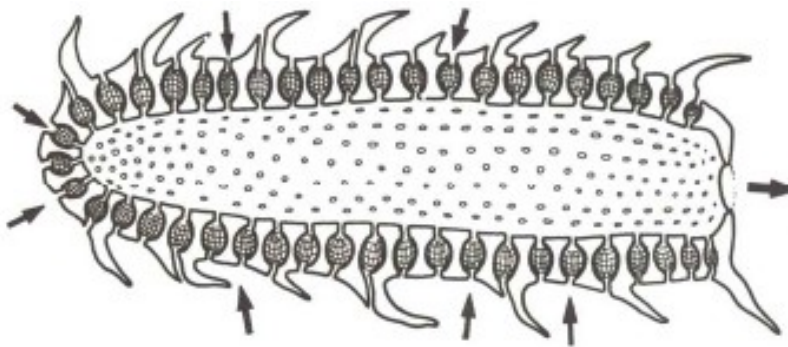
Redukce oozoidu (embryonální cyathozoid), tvoří 4 primární blastozoidy (**tetrazoid**), z nich **sekundární blastozoidi (gonozoidi)**, **válcovité kolonie se společnou kloakální dutinou**, husté síto žaberních štěrbin,

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

Pyrosoma sp.



Giant pyroosome

http://www.youtube.com/watch?v=5EQGA_4BZ5s

Urochordata:

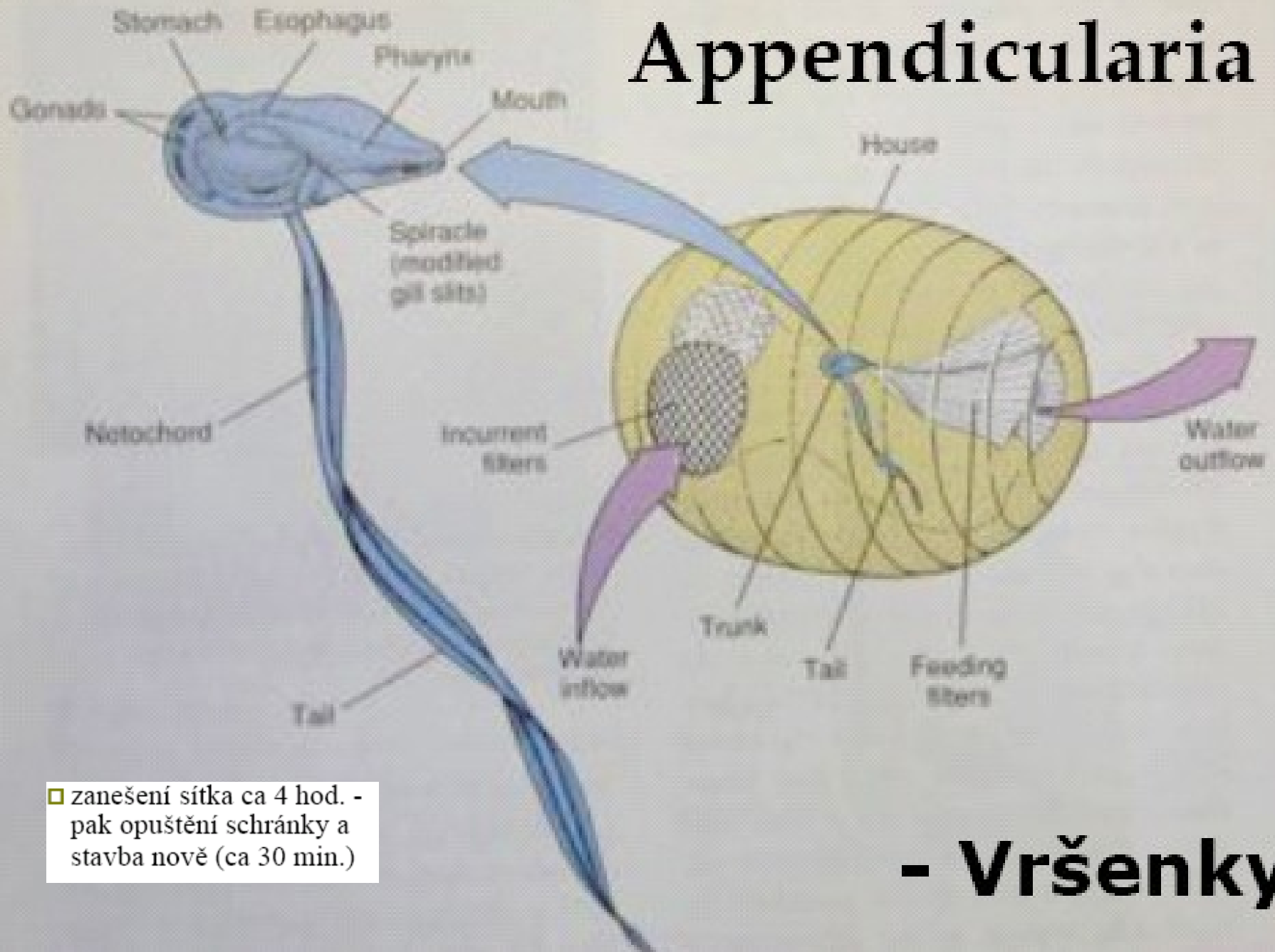
Appendicularia - vršenky

sesterská linie sumek ze skupiny Aplousobranchiata

synapomorfie - poloha ocásku, otočen o 90° , u larev původně pravá strana je pak ventrální



Appendicularia



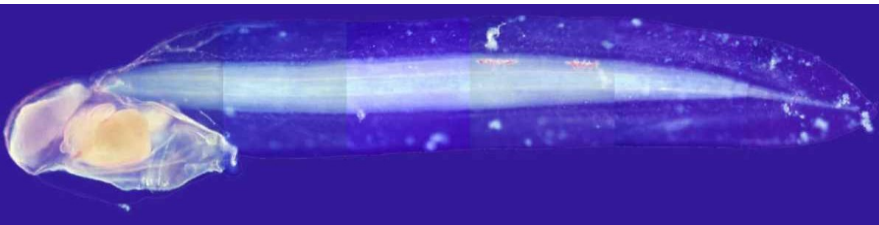
□ zanešení sítky ca 4 hod. -
pak opuštění schránky a
stavba nově (ca 30 min.)

- Vršenky

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

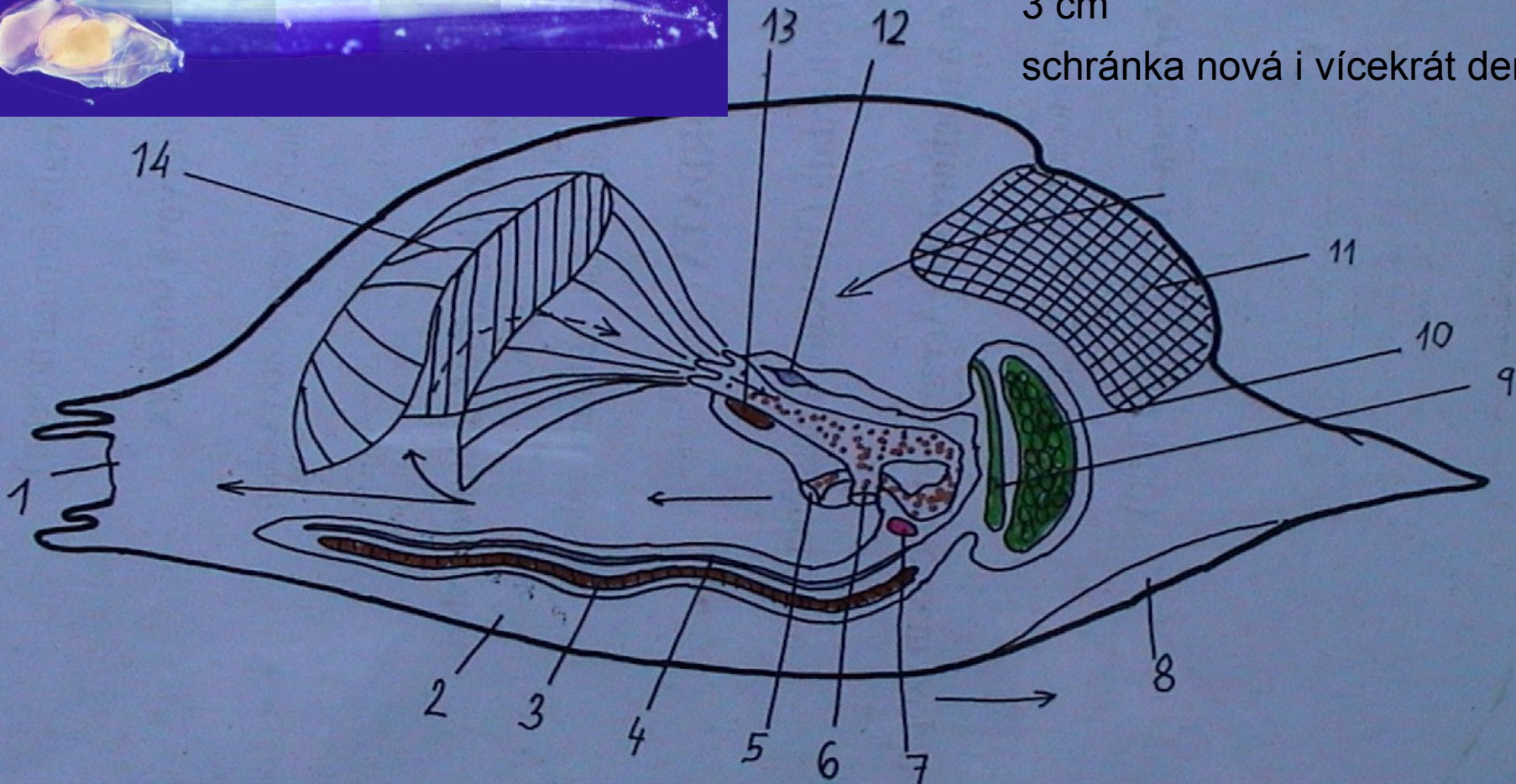
6. žaberní štěrбина (jen jedna)
7. srdce (může chybět)
8. únikový otvor ve schránce
9. varle
10. vaječník

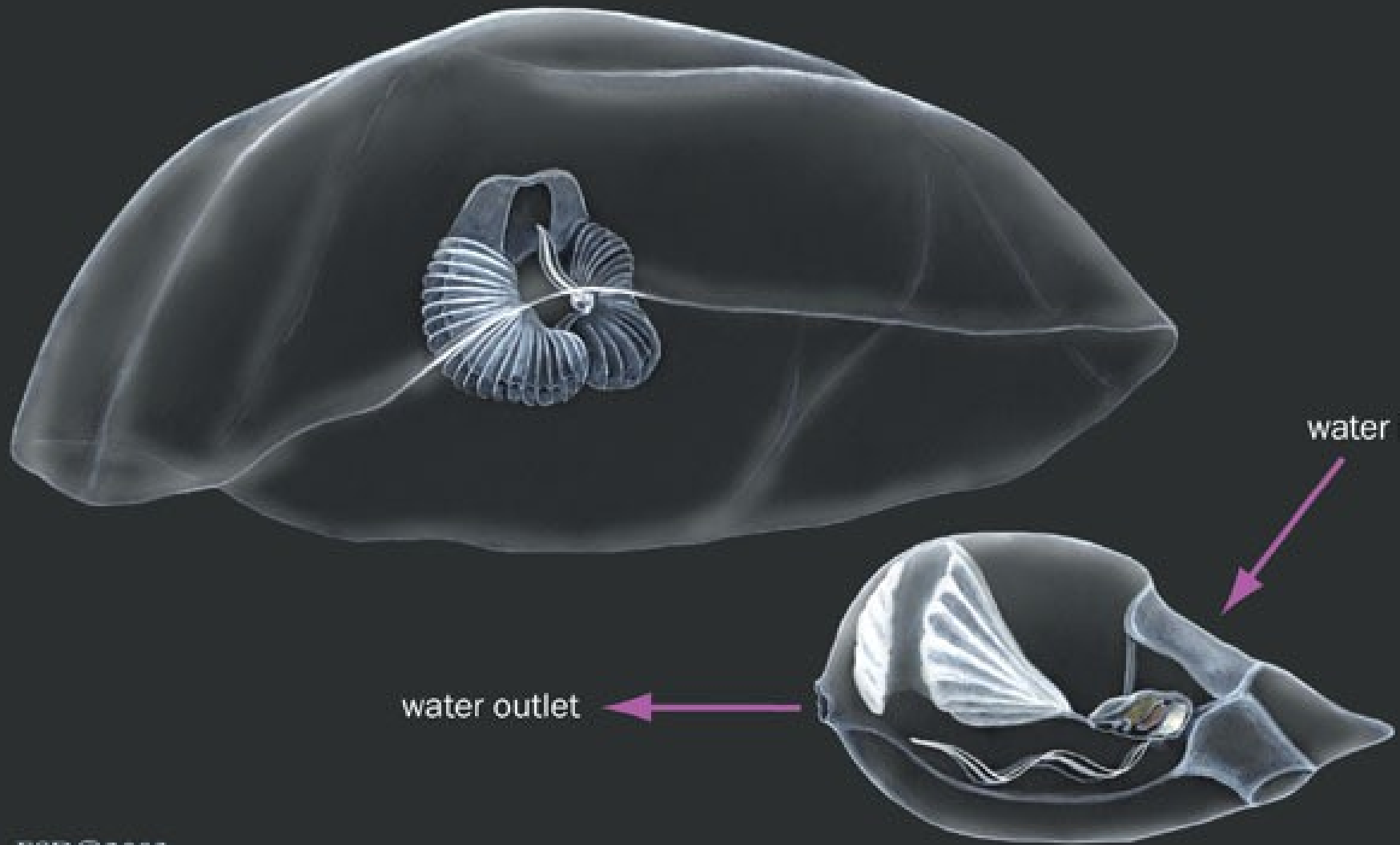
11. sítko (vrš)
12. ganglion
13. endostyl
14. lapací síť



3 cm

schránka nová i vícekrát denně





water inlet

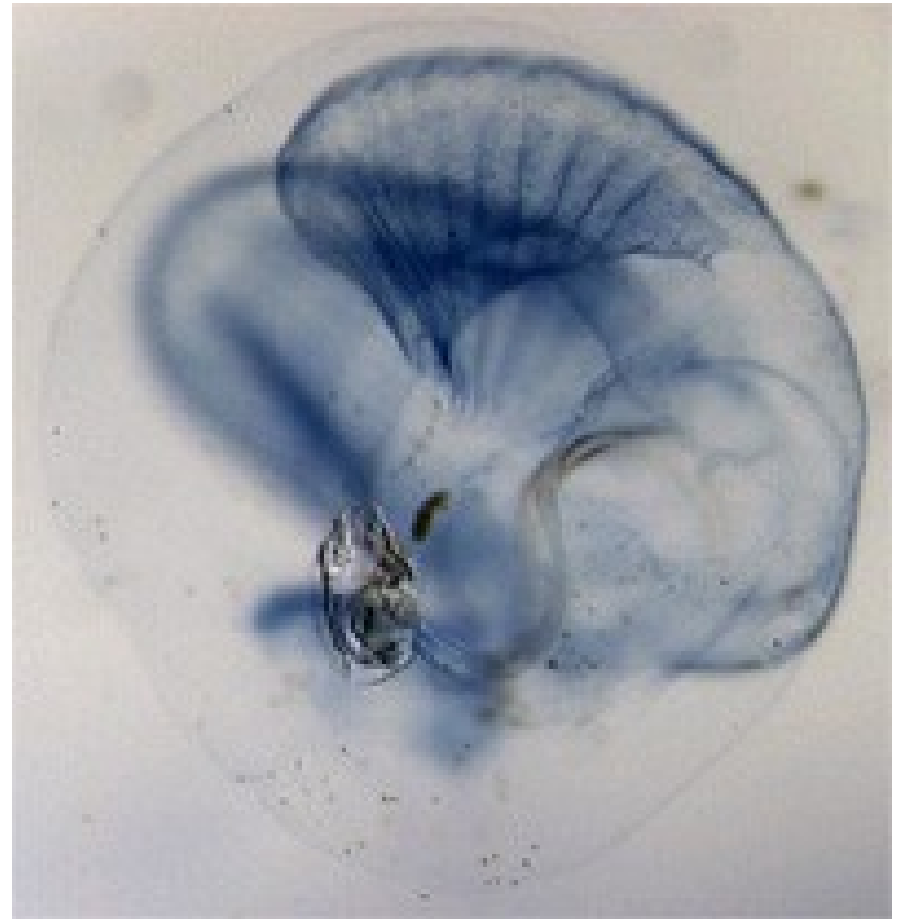
water outlet

Tři skupiny

Oikopleuridae

Fritillariidae

Kowalevskiidae



Oikopleura dioika — vršenka jednopohlavní

gonochoristé

ostatní druhy proterandričtí hermafrodité

Chordata - apomorfie – základ tělních plánů

! **Notochord** (chorda dorsalis)

! **Trubicová nervová soustava**

! **Faryngotremie** (a obžaberní prostor = duplikatura ektodermu)

! Žlázatý úsek na ventrální straně hltanu (**endostyl**=hypobranchiální rýha = thyreoidea)

! Ventrální pozice pulsujícího centra krevního oběhu

! Ocasní část těla (**postanální ocas**) - pohyb

! **Metamerizace** tělní stavby a dorsoventrální polarizace mesodermu

Základní modifikace tělního plánu

! **Cephalochordata** - metamerizace celého tělesného plánu

! **Tunicata** - omezení metamerizace, redukce mesodermálních struktur, emancipace neuroektodermu

! **Craniata** - kombinace obou strategií, majorizace celkovostní regulace v hlavové části a v povrchu těla (NS etc.), složitě modulované metamerní diferenciací pohybového systému.

Craniata

Modifikace embryogeneze

Neurální lišta

-zdroj celkovostní regulace a tkáňové verzatility

Funkční a strukturní nadstavba metamerního plánu
= multiplikace Hox genů

Chordata

Zvláštní znaky:

1. Základ vnitřní kostry - struna hřbetní (chorda dorsalis) jako produkt entoblastu hřbetní strany prvostřeva. Leží pod nervovou a nad trávicí trubicí jako tyčinka z vakuolizovaných buněk.
2. Nervová trubice (s centrálním kanálem) z neuroektoblastu jako základ nervové soustavy - poloha viz výše.
3. Přítomnost neurenterického kanálu (canalis neurentericus), tj. spojení dutiny nervové trubice a prvostřeva v určité fázi ontogeneze.
4. Umístění trávicí trubice pod chordou, vyústění před koncem těla. Oddělení pravého, postanálního ocasu.
5. Srdce na břišní straně pod trávicí trubicí, pumpuje krev k hlavovému konci. Druhotně může chybět (kopinatec).