

Fylogeneze a diverzita obratlovců

3. Cephalochordata, Urochordata, Vertebrata - vztahy

Vztahy mezi Cephalochordata, Vertebrata, Urochordata



versus



versus

versus



Podobnosti/odlišnosti kopinatce a obratlovců

- Smyslový aparát a nervová soustava nejsou pod selekčním tlakem – zahrabaný v písku – mozek sotva stovky neuronů vs mozek obratlovců s milióny-miliardami neuronů - **ale tedy...**

Podobnosti

- Autonomně fungující mícha – jako u obratlovců
- Lacalli a kol. v mozkovém váčku kopinatce identifikovali struktury, které označili za srovnatelné s obratlovčími mozkovými strukturami

přední oko kopinatce/oči obratlovců (podobné řízení, odlišná stavba)

lamelární orgán kopinatce/epifýza obratlovců

infundibulární orgán kopinatce (světločivná funkce?)/neurohypofýza obratlovců

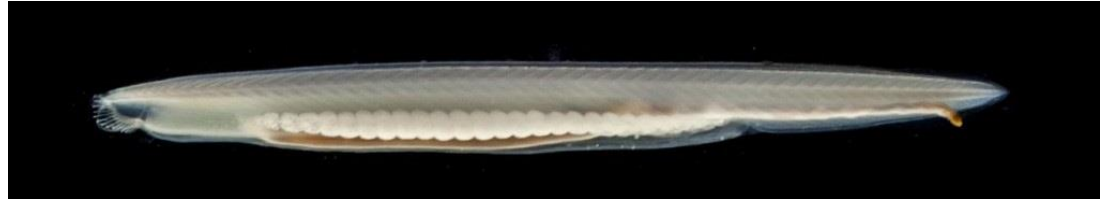
přilehlé dorzální a ventrální shluky neurosekrečních buněk kopinatců/hypothalamo-hypofyzární systém obratlovců

Podobnosti jen na základě morfologie neuronů

Odlišnosti

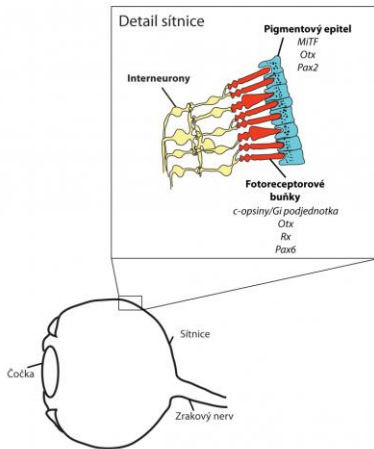
- **exprese genů, pro vývoj a ustavení jednotlivých částí mozku obratlovců, není mezi kopinatcem a obratlovcem shodná.**
- Nejvíc rozdílů ve vzniku oka, viz dále.

Stále záhadný kopinатеc

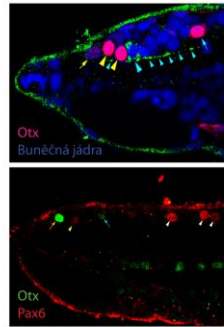
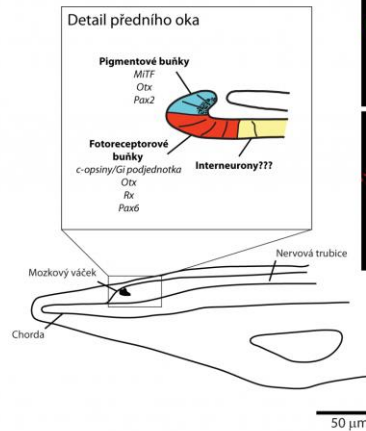


Soukup et al. 2016

A Obratlovcí



B Kopinатеc



Propojení neuronů sítnice obratlovce je složitější než u kopinatce a sítnice má mimo fotoreceptorů i tzv. interneurony.

Mozkové váčky larev kopinatců, které byly označeny pomocí protilátek rozpoznávajících proteiny **OTX** a **PAX6**.

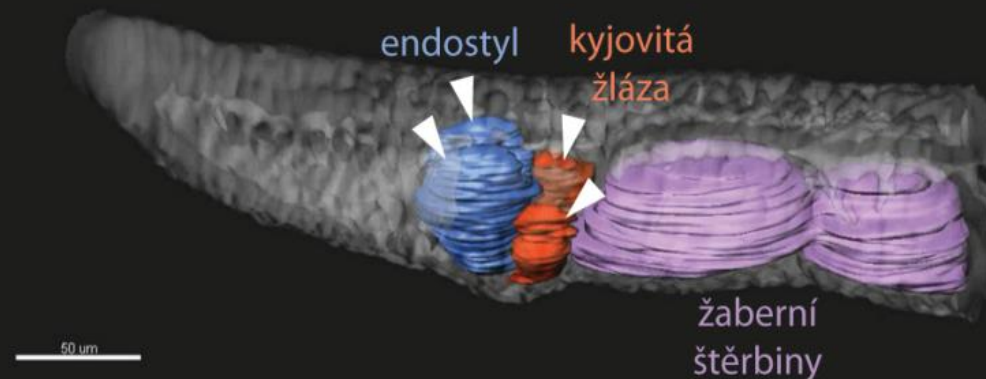
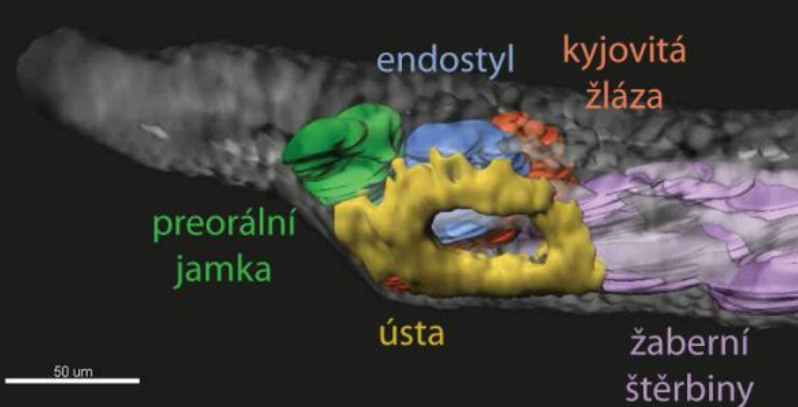
přední oko kopinatce a komorové oko obratlovců.

Kopinатеc v mozkovém váčku pouze jedno oko - jen 10 fotoreceptorových a 5 pigmentových buněk, chybí čočka, světlo/tma (stín predátora)

Na vývoji a funkci předního oka kopinatce a komorových očí obratlovců se však podílí stejné geny – velmi konzervativní program

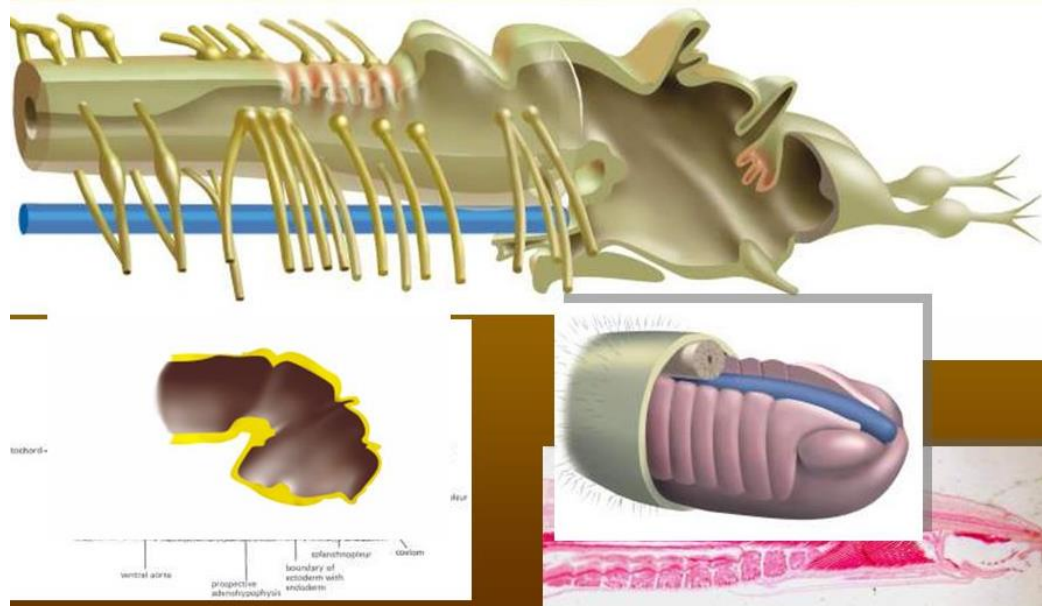
Tělní asymetrie a evoluce úst

- **tělní asymetrie kopinatců je specifickým znakem.**
- Obratlovci - tělní asymetrie v anatomii vnitřních orgánů (žaludek a slezina nalevo, játra napravo, plíce a srdce asymetricky utvářené) - ale **vnější stavba těla je však většinou symetrická**
- Ale **larvy kopinatců nejvíce asymetričtí živočichové** vůbec, vnější i vnitřní stavbou.
- Asymetrické je v podstatě celé tělo. Ústa a preorální jamka vznikají nalevo, zatímco endostyl a kyjovitá (slizotvorná) žláza napravo. Všechny žaberní štěrby se zakládají napravo.
- Během metamorfózy dojde k radikálnímu přesunu všech orgánů a k částečnému ustanovení bilaterální symetrie.
- **nesdílejí společnou evoluční historii a kopinatčí ústa vznikla nezávisle na ústech obratlovců.**
- Extrémní levopravá asymetrie je specifická pro kopinatce. Signální dráha zodpovědná za levostrannou morfogenezi je u kopinatců aktivní v mnohem větší míře a postihuje více orgánů než u obratlovců.



Ale hlavně...evoluční nadstavba obratlovců, nová hlava

- **novotvar**, oblast v přední části embrya spojená s uzavírající se nervovou trubicí, její diferenciace v **hlavové plakody a neurální lišty** a integrace těchto buněčných populací do složitějších celků.
- U předka obratlovců - **spojení plakod a mozku**. Plakody interagují s buňkami neurální lišty a spoluvytvářejí ganglia a hlavové nervy. Neurální lišta přitom utváří skeletální ochranu a podporu smyslovým orgánům, mozku a trávicí a dýchací trubici.
- **hlava obratlovců je výsledkem evoluce nových struktur vzniklých z nových buněčných populací plakod a neurální lišty.**
- **Přestavba** předka obratlovců z živočicha pasivně filtrujícího potravu z okolního prostředí v živočicha s aktivním predátorským způsobem života. zdokonalit smyslové vnímání a modifikovat ústní aparát pro zachycení a příjem velké potravy.



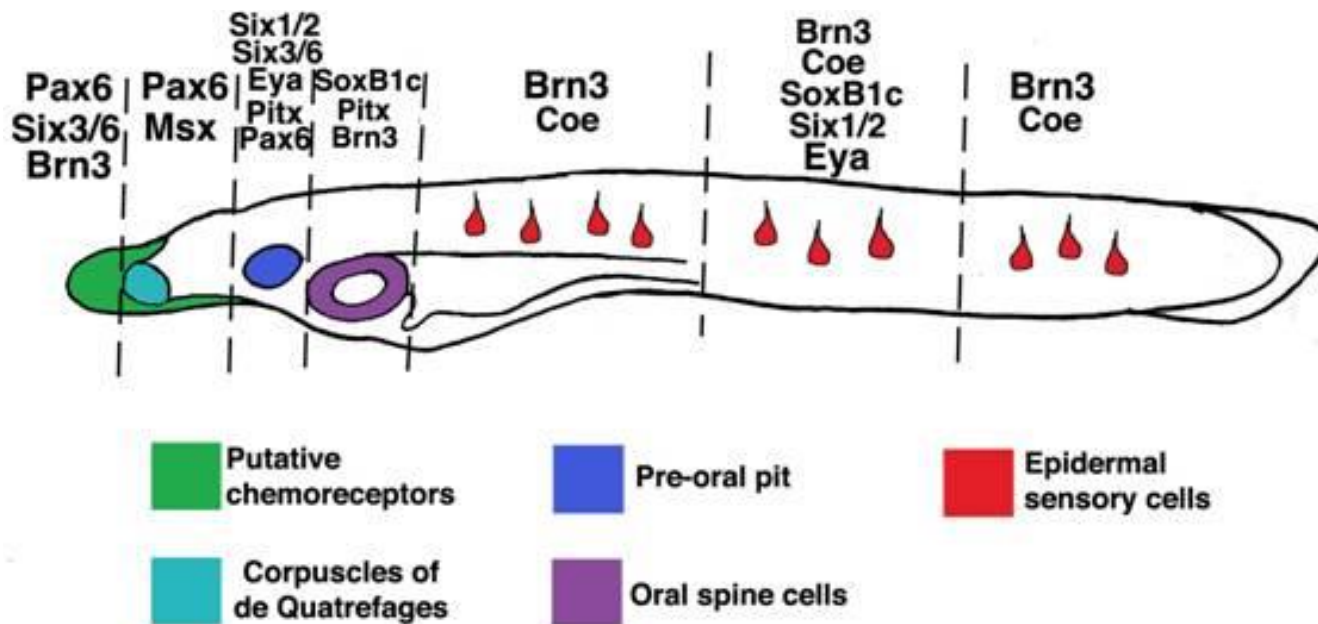
U kopinatce k tvorbě ektodermálních plakod nedochází.

- přes jisté podobnosti s plakodami obratlovců (preorální jamka...), společný předek kopinatců a obratlovců tedy zřejmě **neměl definovanou preplakodální oblast**, ale nesl neurosekretorické a sensorické neurony koncentrované do jasně definovaných orgánů.

Ale...geny, placodální homology skupiny SOX

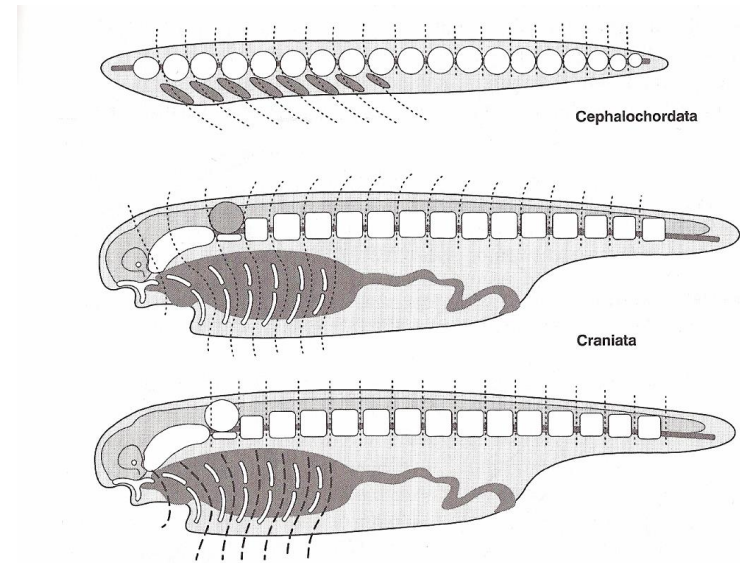
I přes morfologickou podobnost, epidermální senzorní buňky v posteriární části (červeně) jsou kódovány jinými (nehomologickými) geny.

Taken together, these data suggest ancient functions for placode genes in sensory cell specification and a high level of sensory cell diversification in the first chordates.

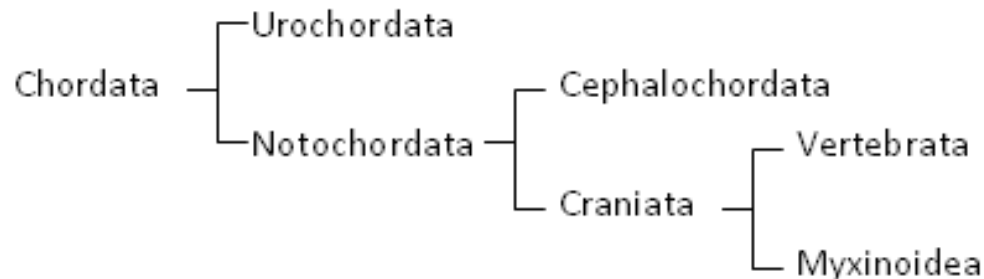


Vztahy Cephalochordata, Urochordata, Vertebrata

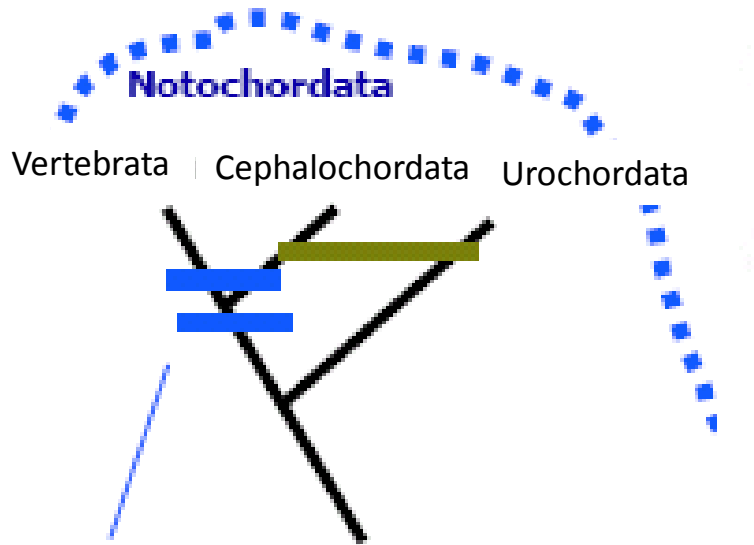
- kopinatci a obratlovci – dříve jako **Notochordata** (Euchordata)
- podle **tělní segmentace** – metamery, somity
- segmentovaná svalovina trupu a uzavřená cévní soustava
- pláštěnci ztratili mnoho Hox genů, zbytek roztroušen – vysoce odvozená a druhotně zjednodušená skupina!
- **Ale!?**
- kopinatec – 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 jsou jedno, dolní (mnohem věrohodnější) ukazuje, že segmentace obratlovců je nejméně dvojitá. (Podle Kurataniho.)



Společný předek Vertebrata a Cephalochordata



Ale...

Metamerizace tělesné stavby

Hatchekova jamka, produkce hlenu (budoucí adenohypofýza, h. št. žlázy)

Infundibulární orgán (budoucí neurohypofýza, h. hosp. s vodou ADH, oxytocin)

Párové míšní nervy

Jaterní žláza

Organizace cévní soustavy

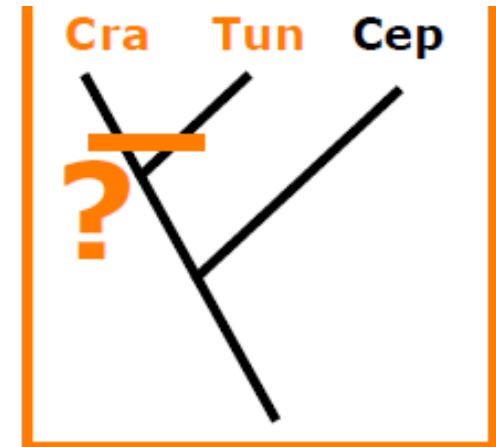
Ale řada podobností (nově nalezených) s pláštěnci, které chybí u kopinatců...

Vakovité srdce

Expanze a apomorfní diferenciaci ektodermu, potlačení metamerie - **extraindividuální plášť**


Expresí genů neurální lišty v plášti


Ciona (chromocyty, melanocyty)

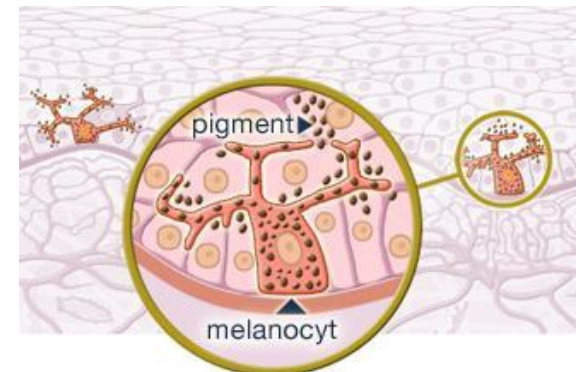


Letter | Published: 07 October 2004

Migratory neural crest-like cells form body pigmentation in a urochordate embryo

William R. Jeffery , Allen G. Strickler & Yoshiyuki Yamamoto

Nature **431**, 696–699 (07 October 2004) | [Download Citation](#) 



Mozkový ganglion, CNS, oko, statocysta

1 a 3 ektodermální smyslové plakody

(koexprese genů Eya, Pax, Dach, COE)

podobně jako u embrya Craniata, kde aktivují optickou a otickou část mozku



J. Anat. (2013) 222, pp32–40

doi: 10.1111/j.1469-7580.2012.01506.x

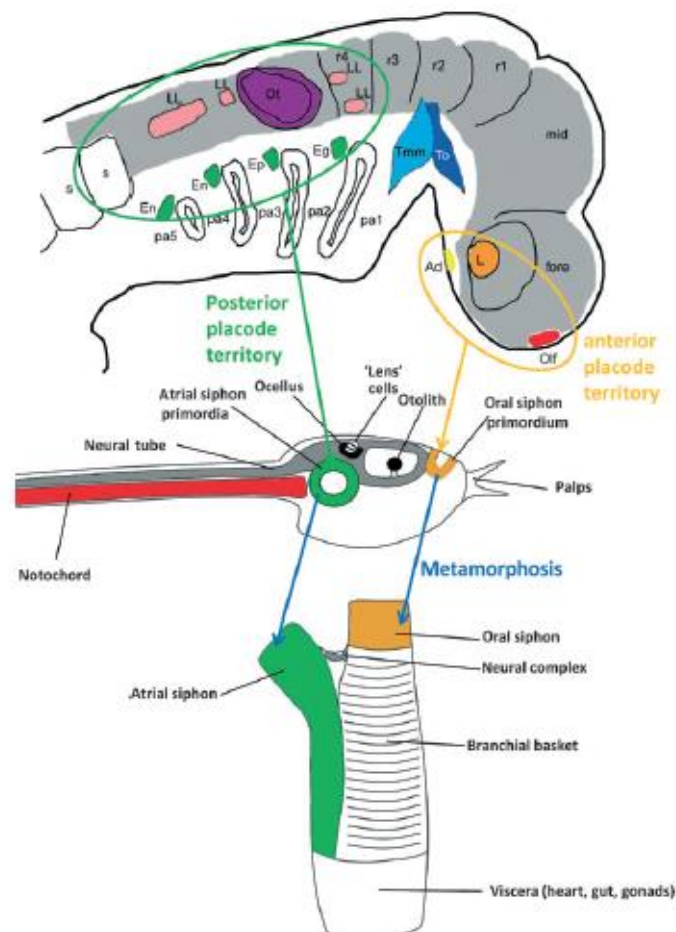
REVIEW

The origin and evolution of the ectodermal placodes

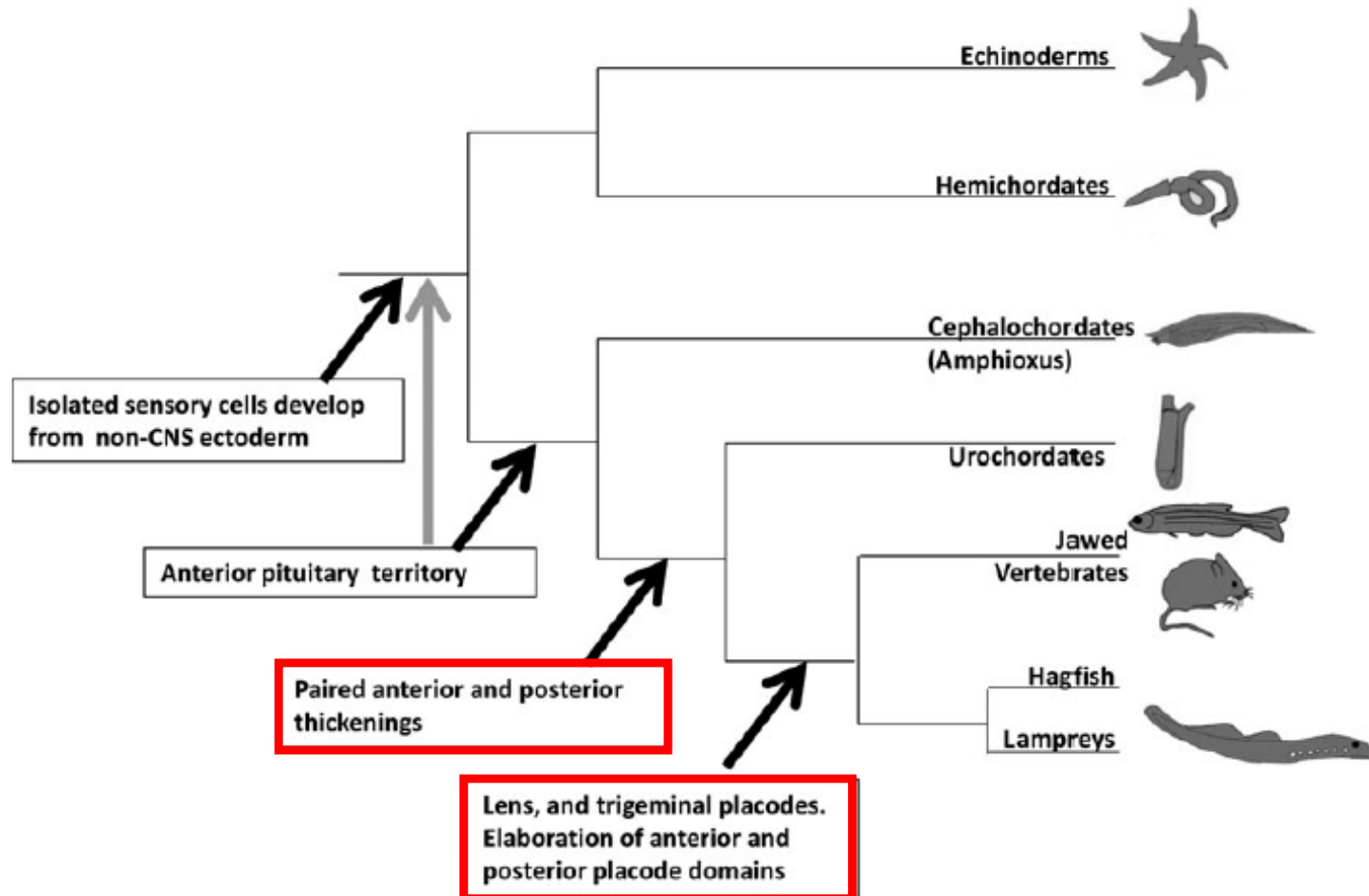
Anthony Graham¹ and Sebastian M. Shimeld^{1,2}

¹MRC Centre for Developmental Neurobiology, King's College London, London, UK

²Department of Zoology, University of Oxford, Oxford, UK



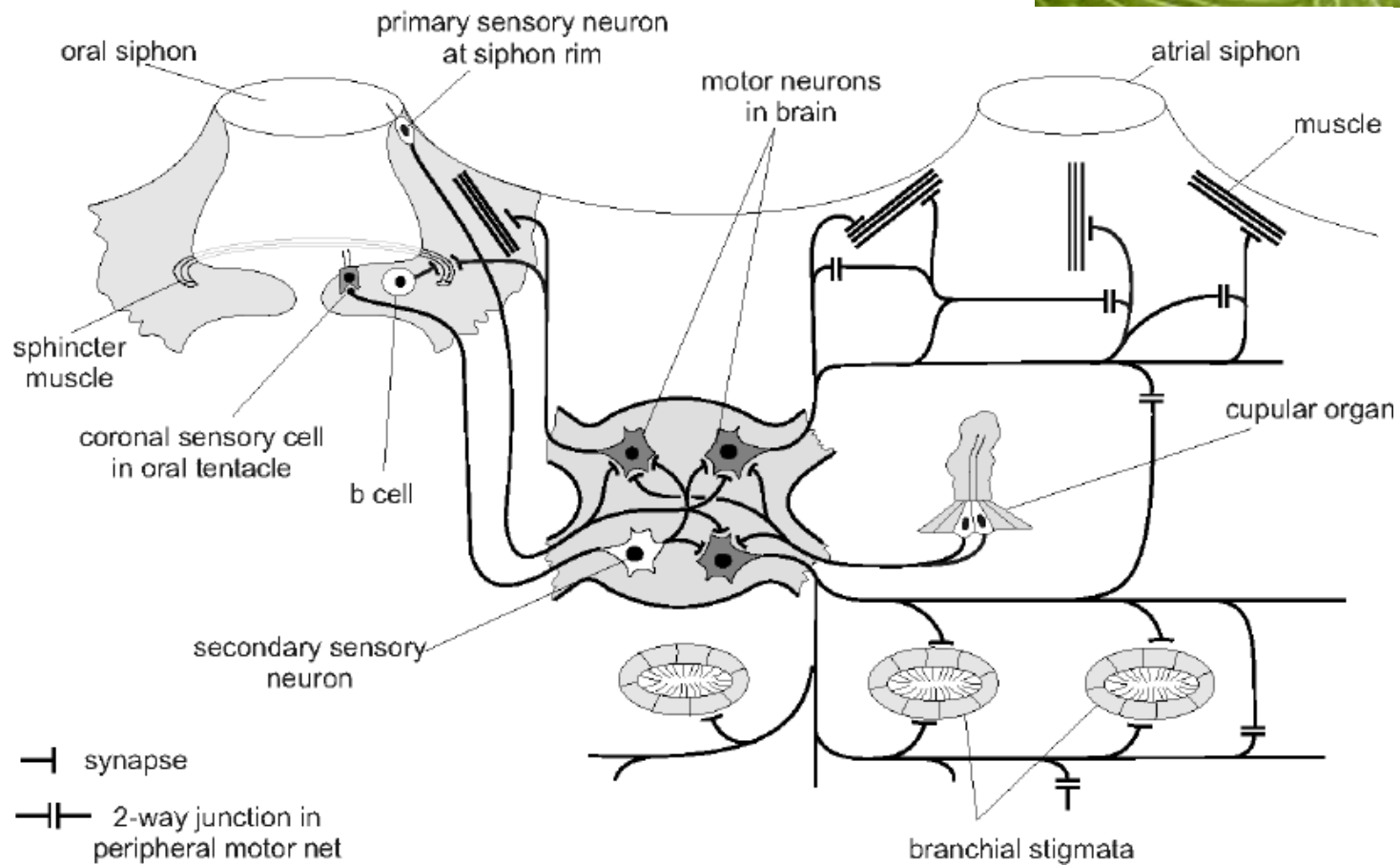
Anteriorní
a
posteriorní komplex

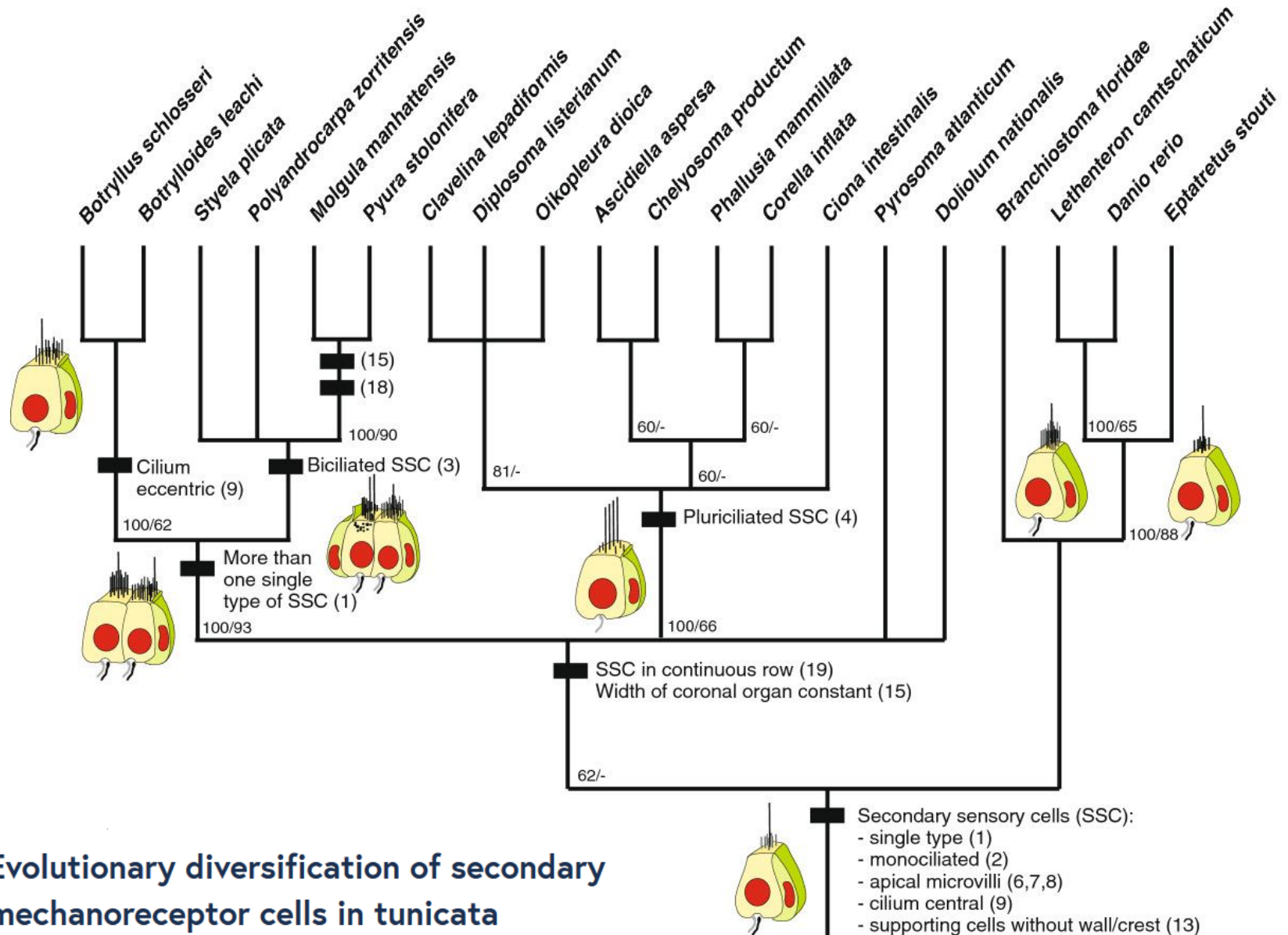


Dorsoventrální polarizace NS a navíc shodná exprese některých genů (HNF, Pax3, Shh, Gli, Hh..)

Cupulární orgán, neuromasty

(podobnost inervace mezi Pleurogona a Craniata)



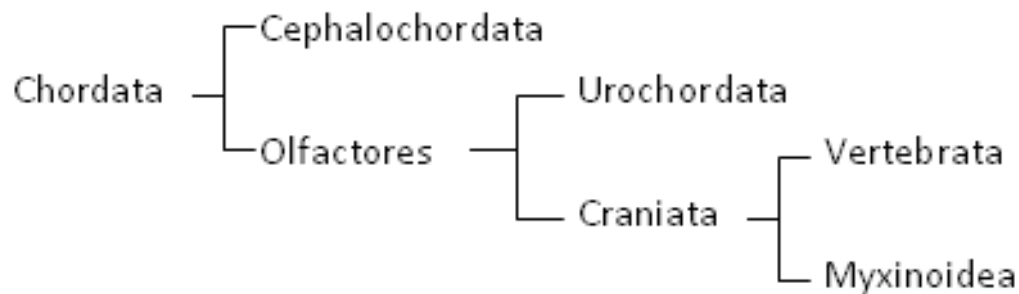


Evolutionary diversification of secondary mechanoreceptor cells in tunicata

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

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

- **OLFACTORES**
- blízká příbuznost pláštěnců a obratlovců



Cephalochordata - striktní uniformní metamerie, primitivní stavba notochordu („stack of coins“)

Urochorda - odvozená skupina, druhotně zjednodušená, jediný shluk Hox genů *(i rozptýleny v genomu mimo shluk) s rozsáhlou ztrátou cca $\frac{1}{2}$ genů a změnou sekvencí; v homeoboxu přítomny introny



Vertebrata - odlišná segmentace, ontogeneze hlavy a žaberního aparátu (viz EvoDevo - Evolutionary and Developmental Biology)

*Homeotické geny (u obratlovců Hox geny) - shluky genů (homeobox) uspořádané do linie, vznik anterior-posteriorální osy těla, kódují protein - homeodoménu, která se váže na DNA jako transkripční faktor.

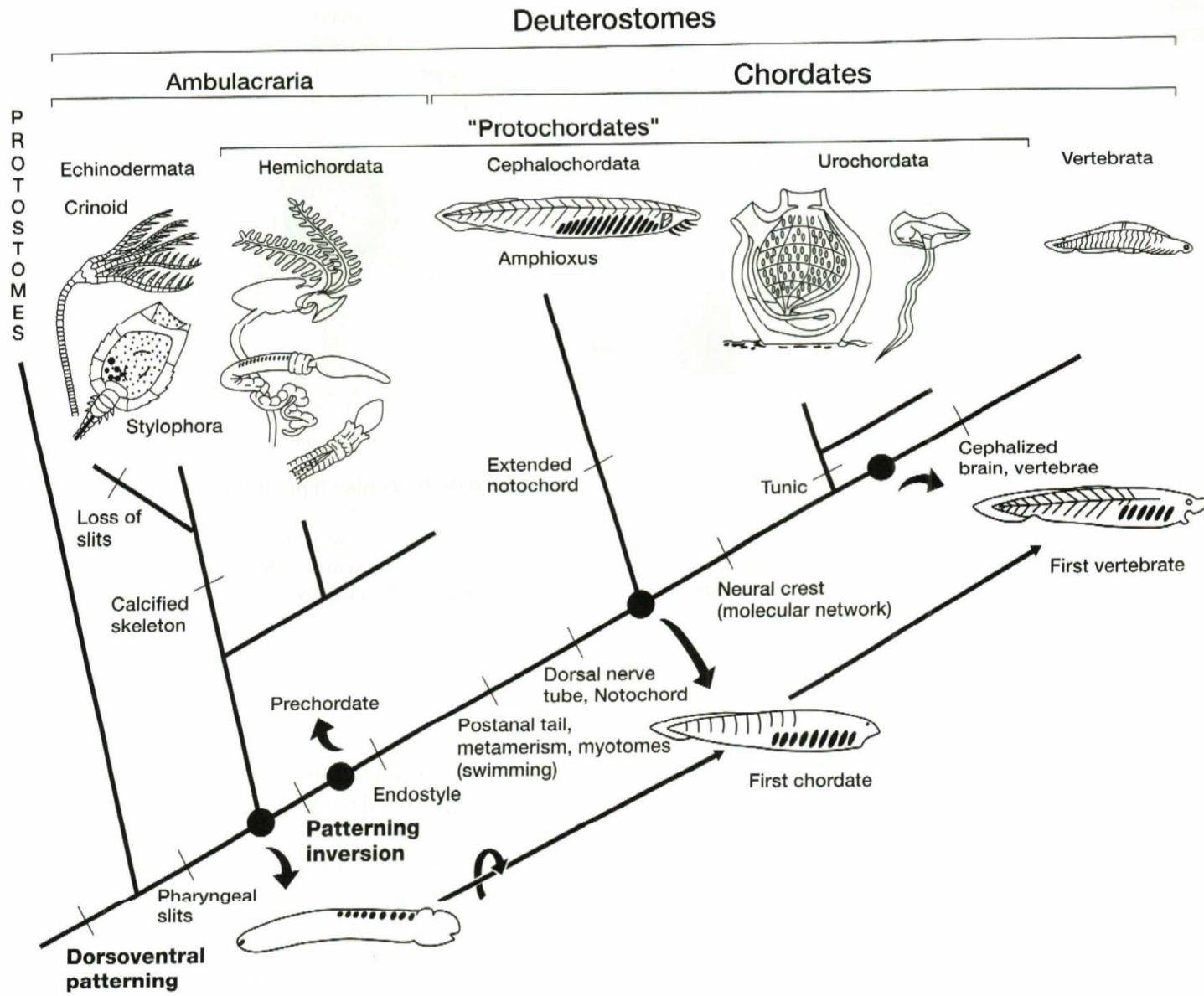
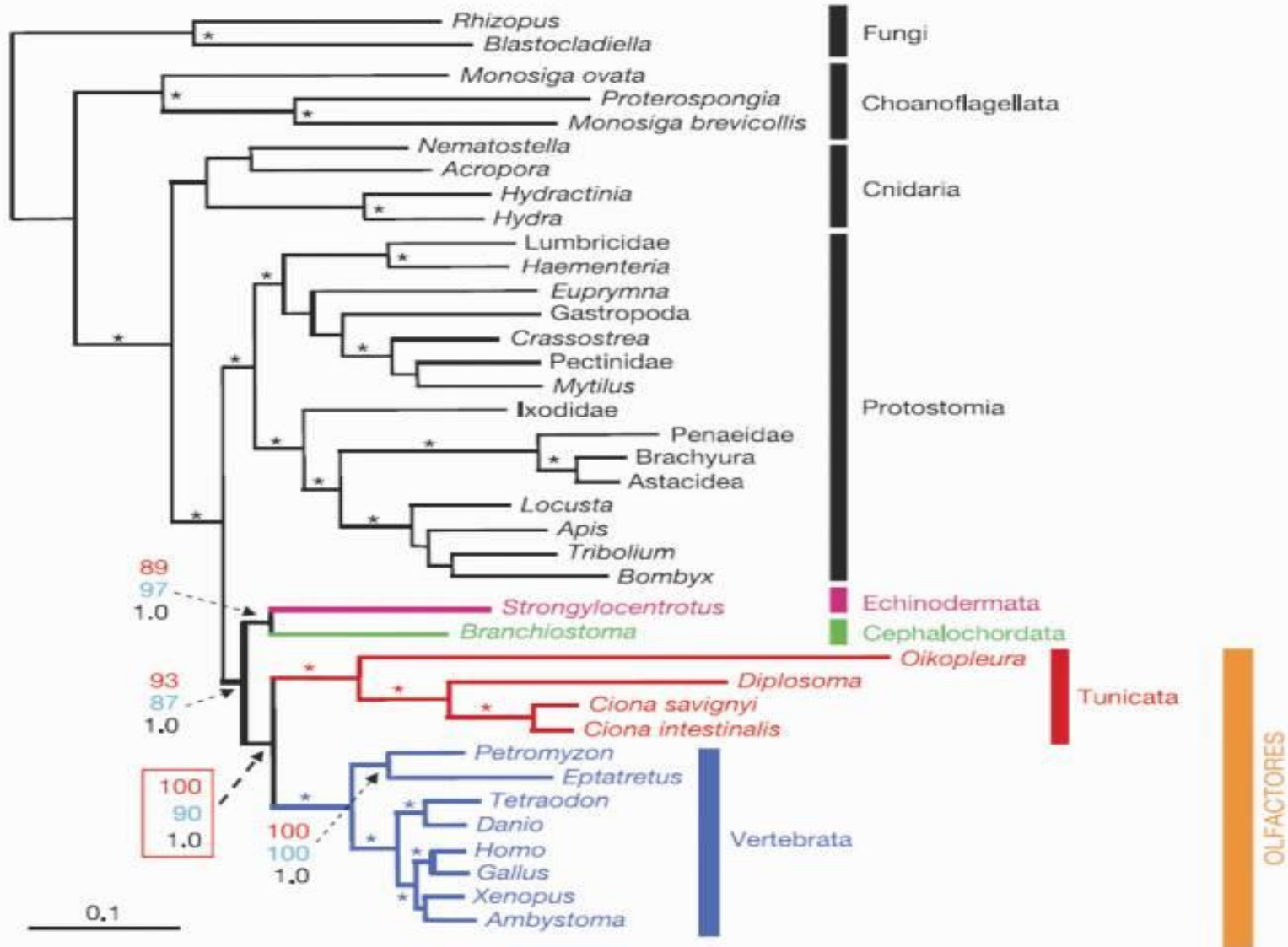


FIGURE 2.33 Phylogenetic relationships within the deuterostomes. Note that between the Ambulacraria (Echinodermata + Hemichordata) and Cephalochordata a body inversion occurs, reversing the dorsoventral axis. Other major changes in character states are shown along the way.

(podle Delsuc a kol. 2006)

Genealogické vztahy strunatců



Cephalochordata (Acrania), bezlebeční

kopinatec: Amphioxus = Branchiostoma

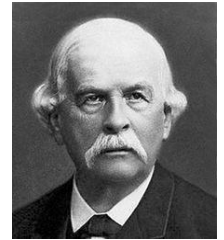
Řád: Amphioxiformes

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

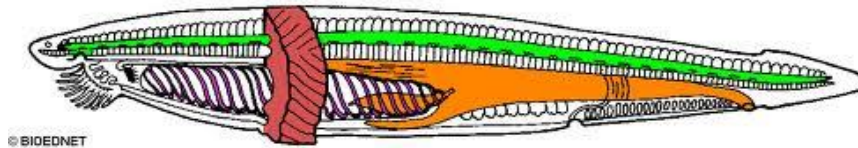
Ilja Iljič Mečnikov



Rudolf Albert von Kölliker



Berthold Hatschek



© BIOEDNET

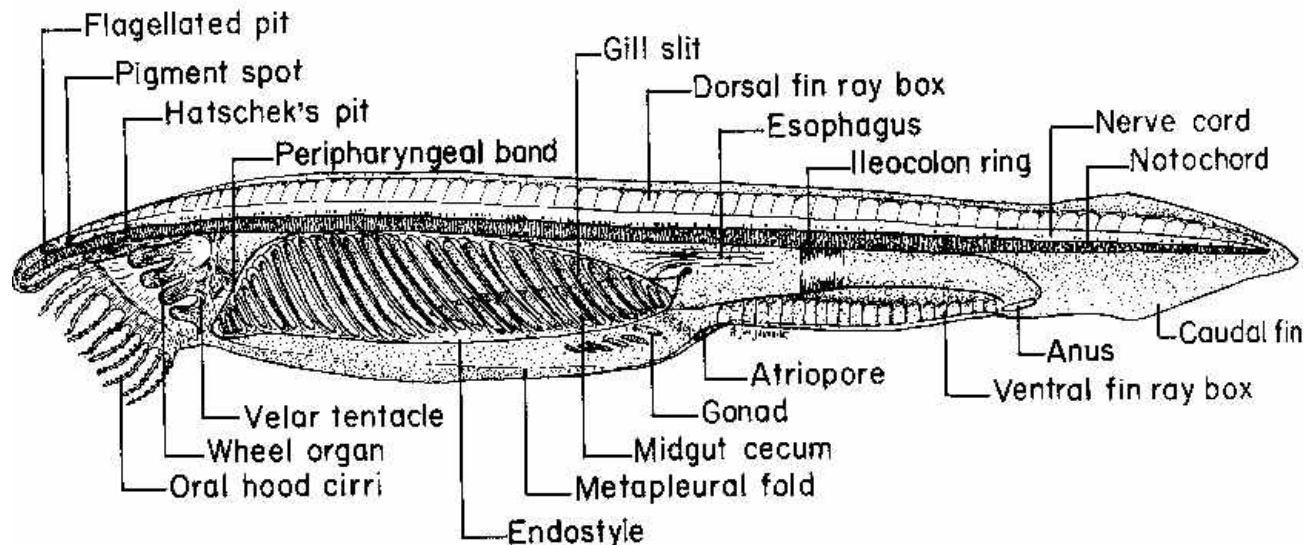
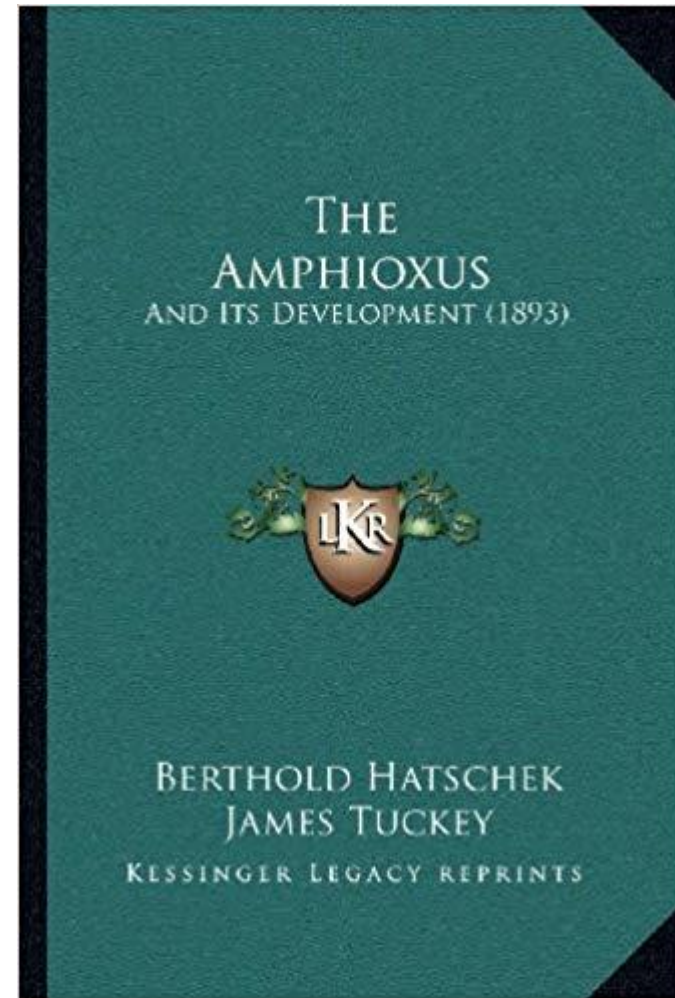


Figure 1-4. A lateral view of a whole mount slide of a young specimen of *Amphioxus*.

Pleziomorfní znaky kopinatců

- jednovrstevná epidermis, myoepitely
- pharyngotremie, endostyl, žaberní vak
- polarizovanost, hlavový a ocasní konec
- vnitřní segmentace po celé délce těla – myomery, dorzální míšní nervy
- primitivní notochord, segmentace, sval. vlákna
- notochord po celé délce hřbetu – Notochordata
- uzavřená cévní soustava, krvinky bez hemoglobinu
- chybí neurální lišta, hlava, kost, neuromasty, komorové oko

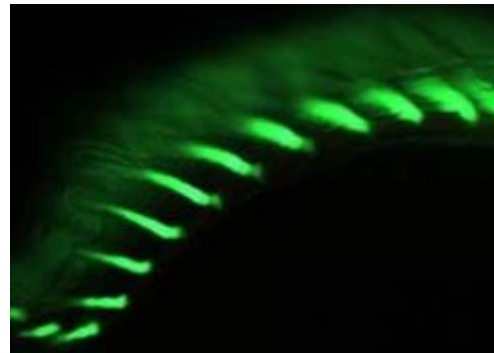
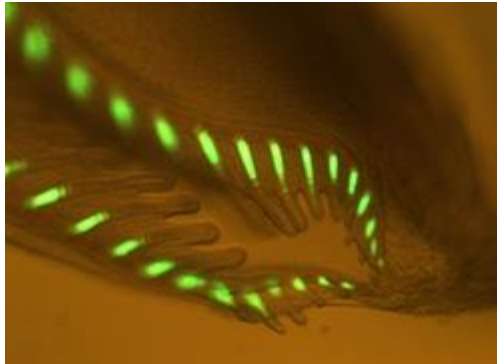


nález **zeleného fluoreskujícího proteinu (GFP)** u kopinatce

fluoreskující protein, má velmi podobnou strukturu tomu, který tvoří koráli

➔ velice konzervativní gen, ještě jiný (důležitější ?) význam

Kopinatci svítí po celé délce svého těla



Historický kontext – metapleurová teorie vzniku párových ploutví

Kopinatec, je vlastně obratlovec bez hlavy...

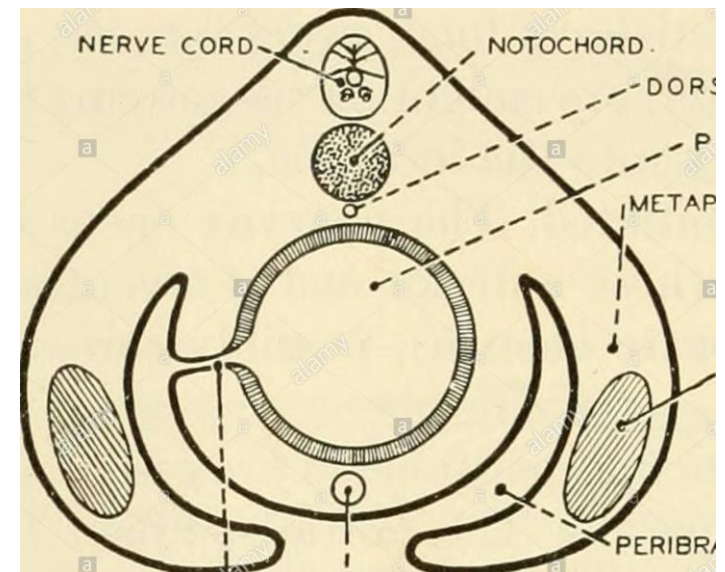
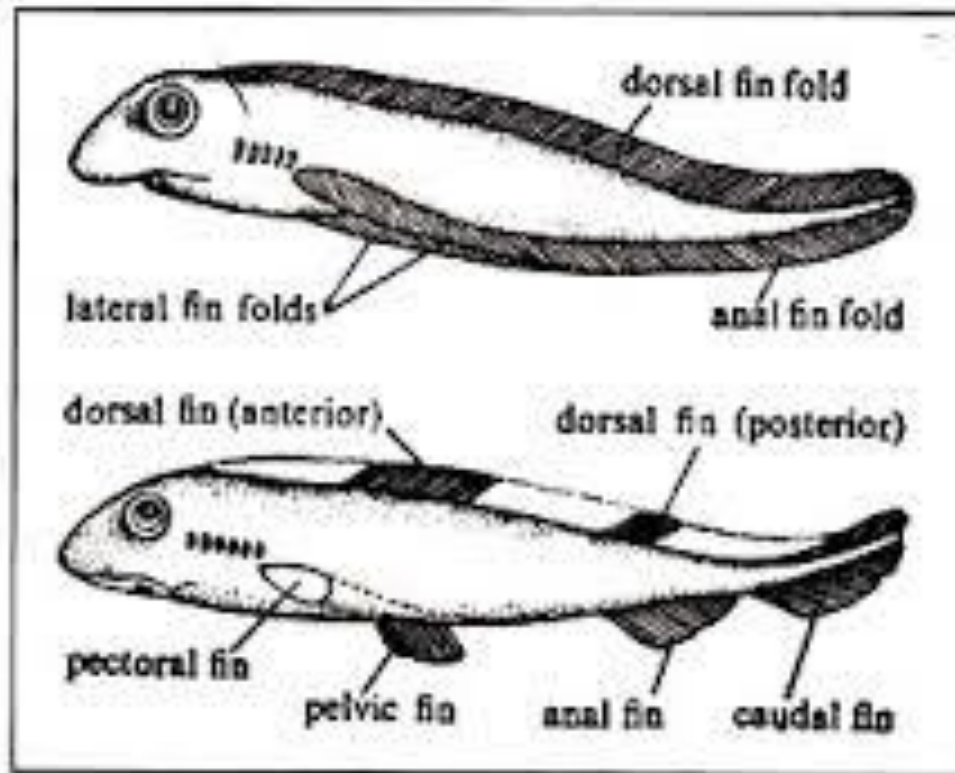
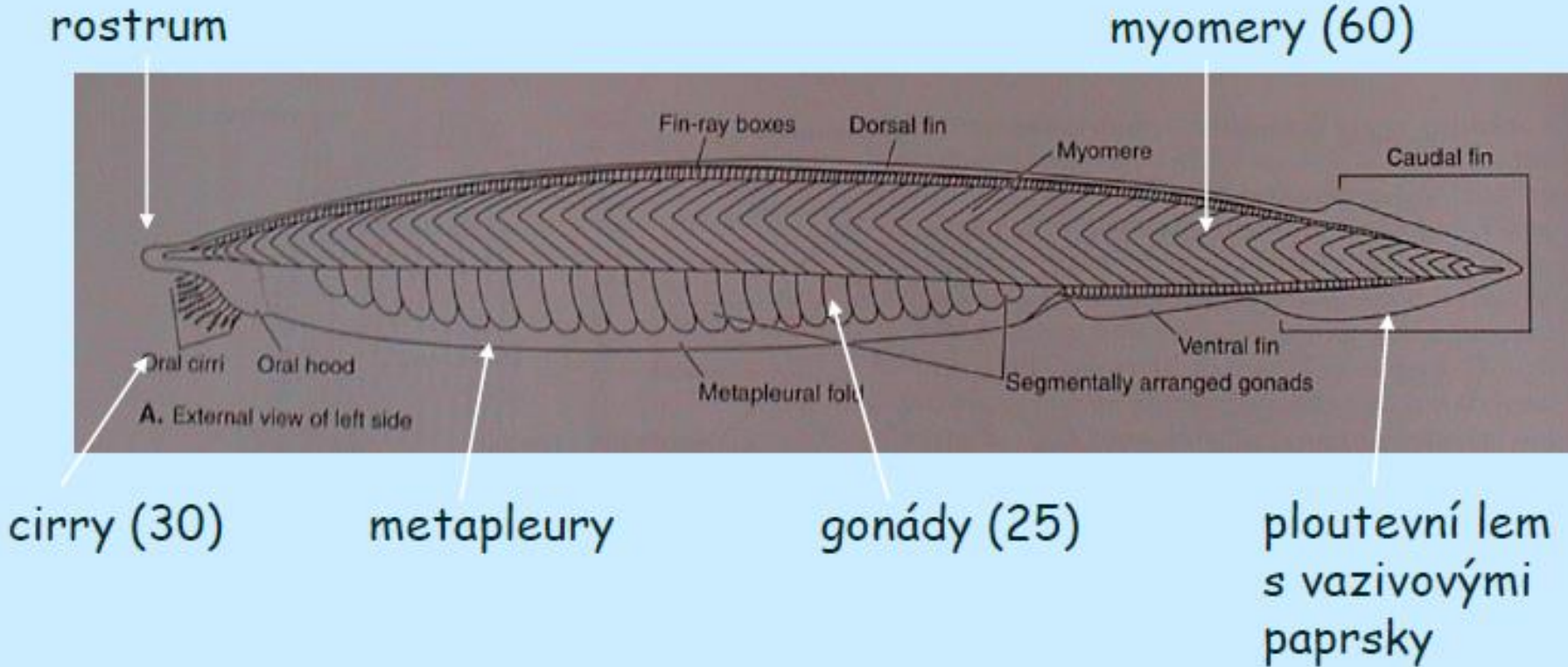
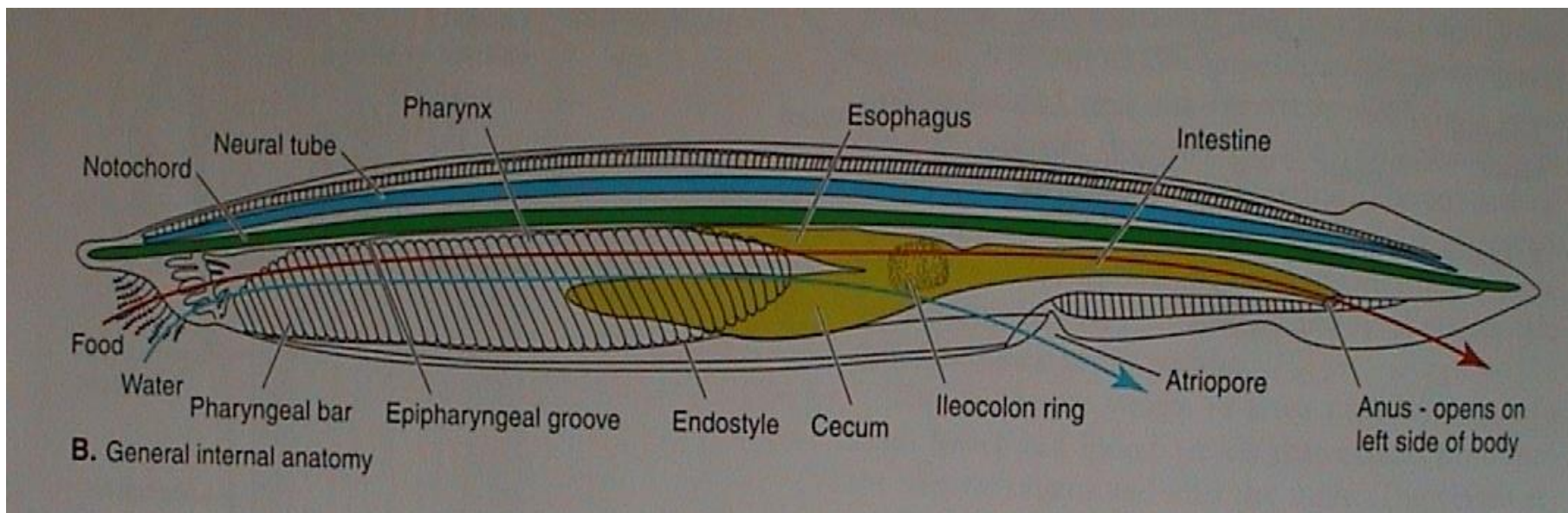


Fig. 6.72 : Schematic representation of the derivation of the fins in fishes according to the fin-fold theory.

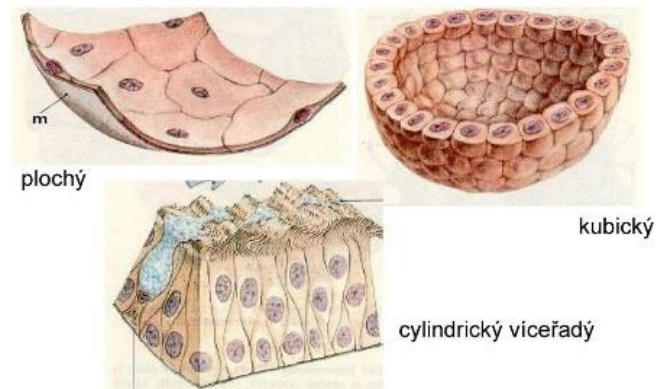
velký počet párových gonád bez vývodů





Epitel plošný – jednovrstevný

- **notochord**, chybí kost i chrupavka
- jednovrstevná pokožka, cylindrický epitel a rosolovité pojivo



- hltan s **80 šikmými párovými štěrbinami**, **peribranchiální prostor**, atrioporus, jícen, slepý střešní vak, ve střevě spirální řasa, anus vlevo

- ploutevní lemy - **metapleury**

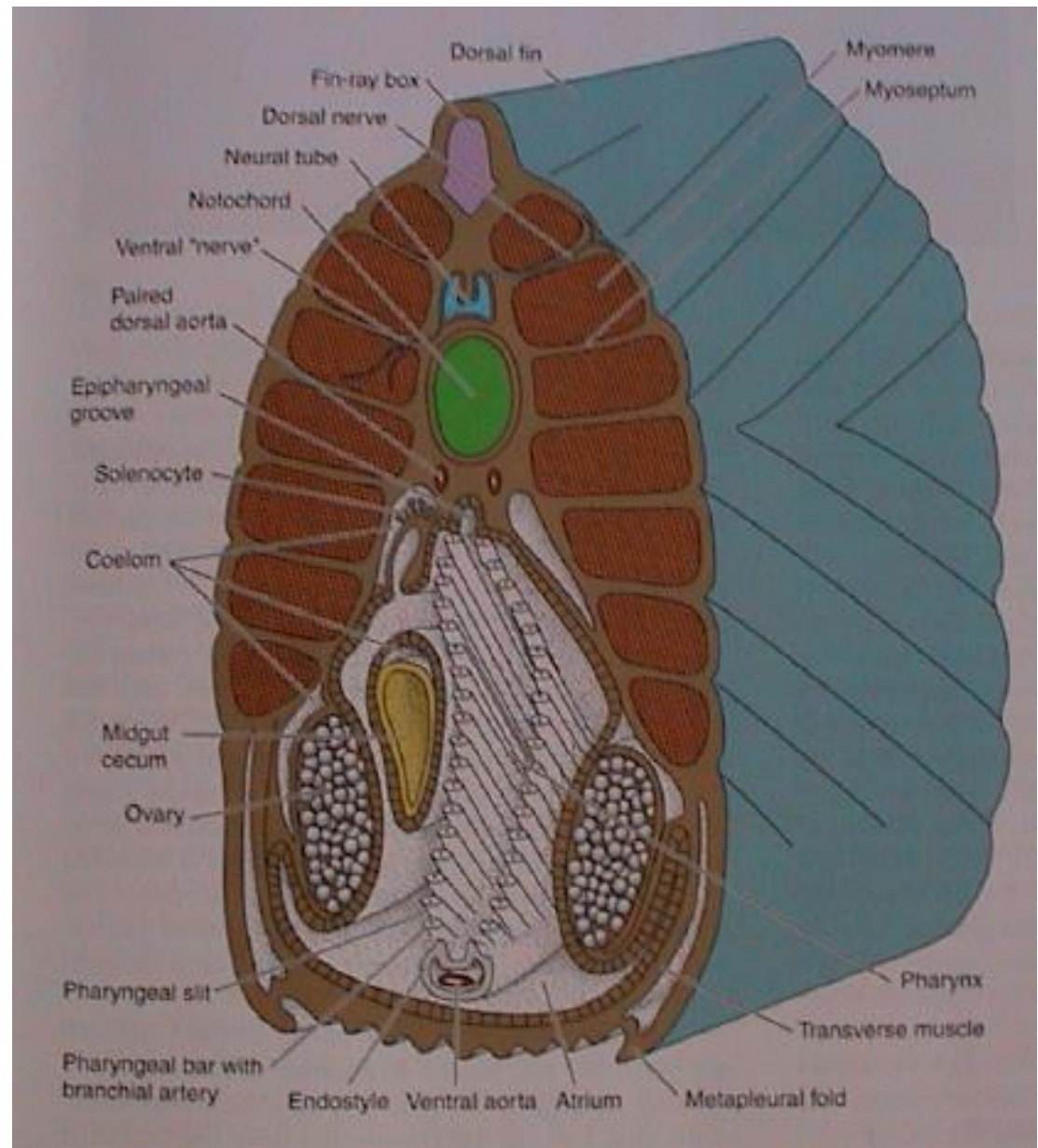
Trávicí soustava

Hatschekova jamka,
Směs hlenu a potravy
do hltanu, jícnu

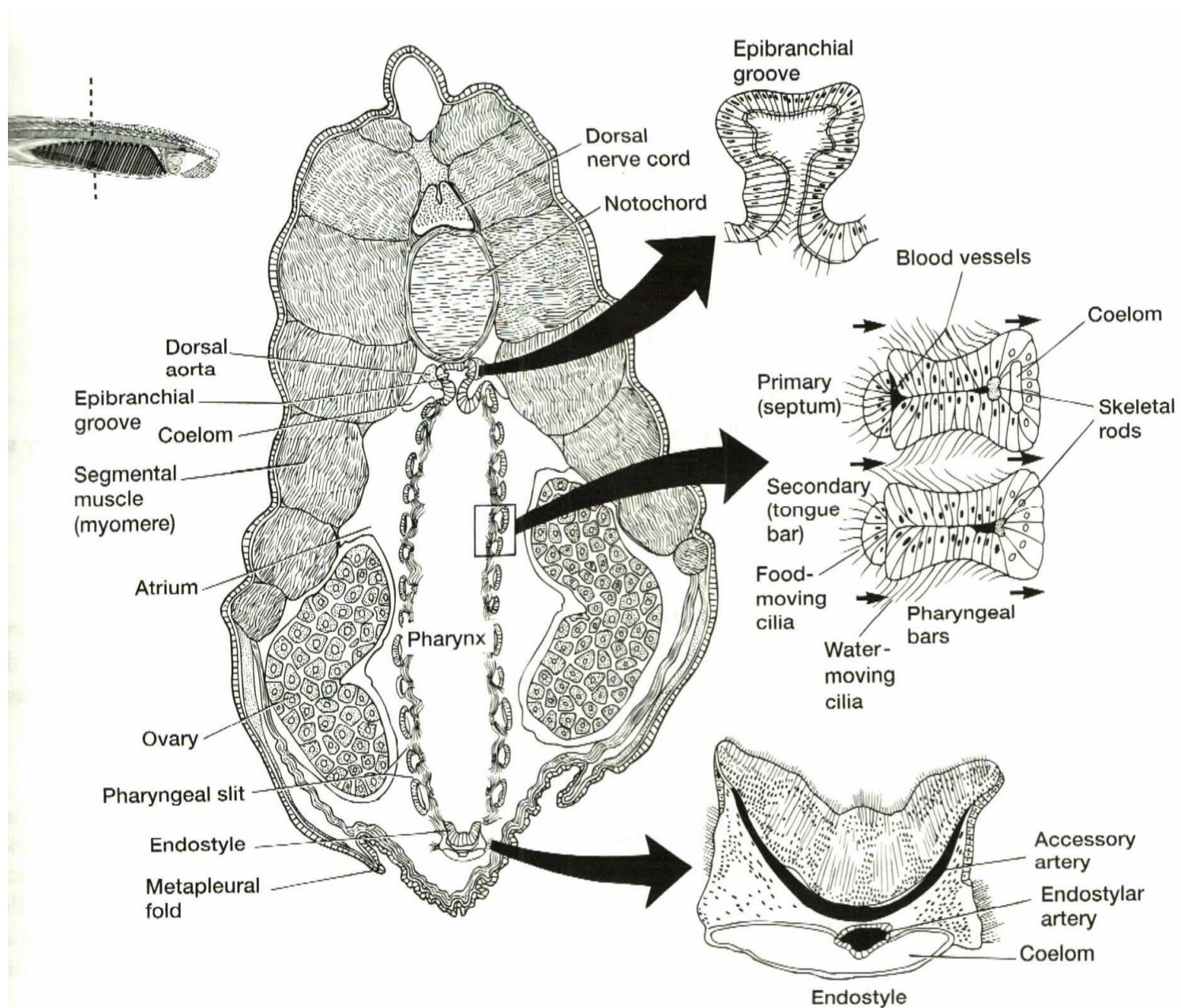
Vylučovací cyrtopodocyty
analog protonefridií
z mezodermu
jako obratl. ledviny

Endostyl, hypobranchiální rýha
produkce hlenu

Gonochoristé
není pohl. dimorfismus
mimotělní oplození

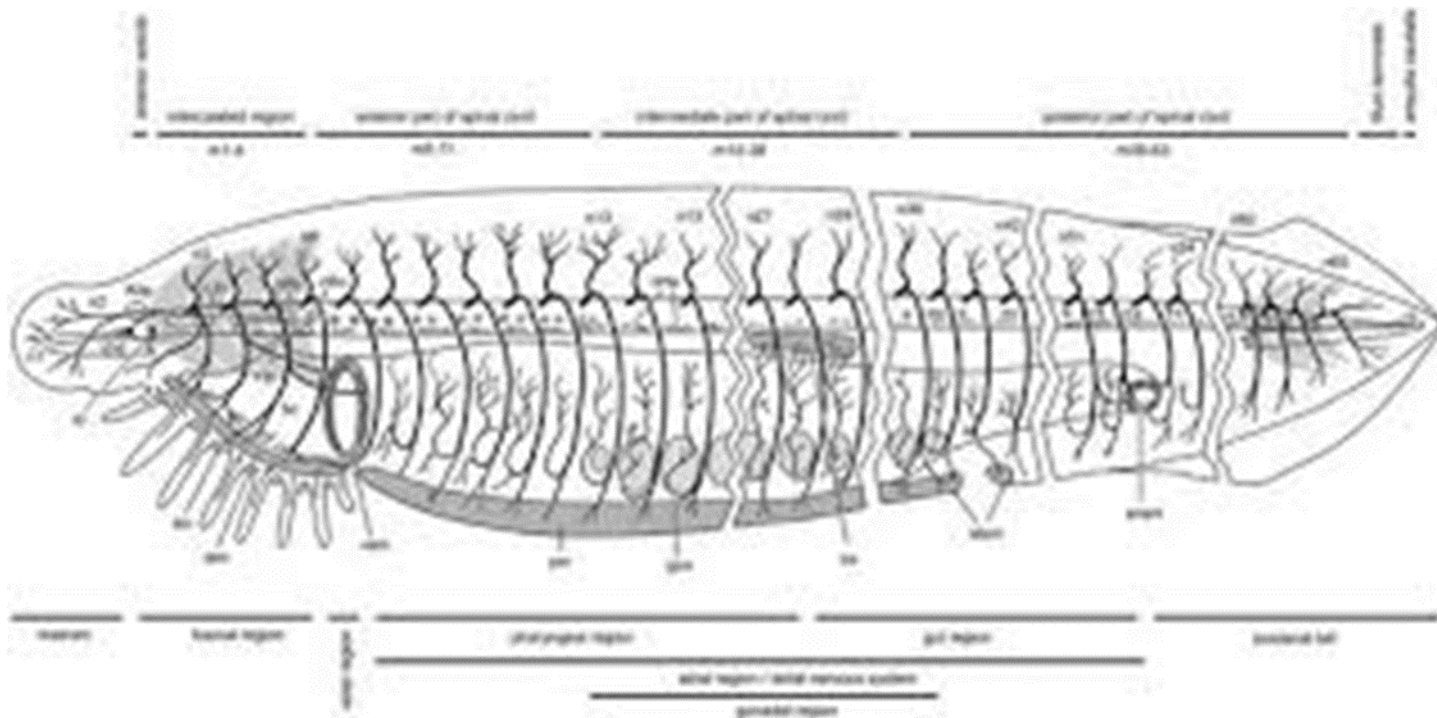


Peribranchiální prostor = atrium, atrioporus na ventrální straně



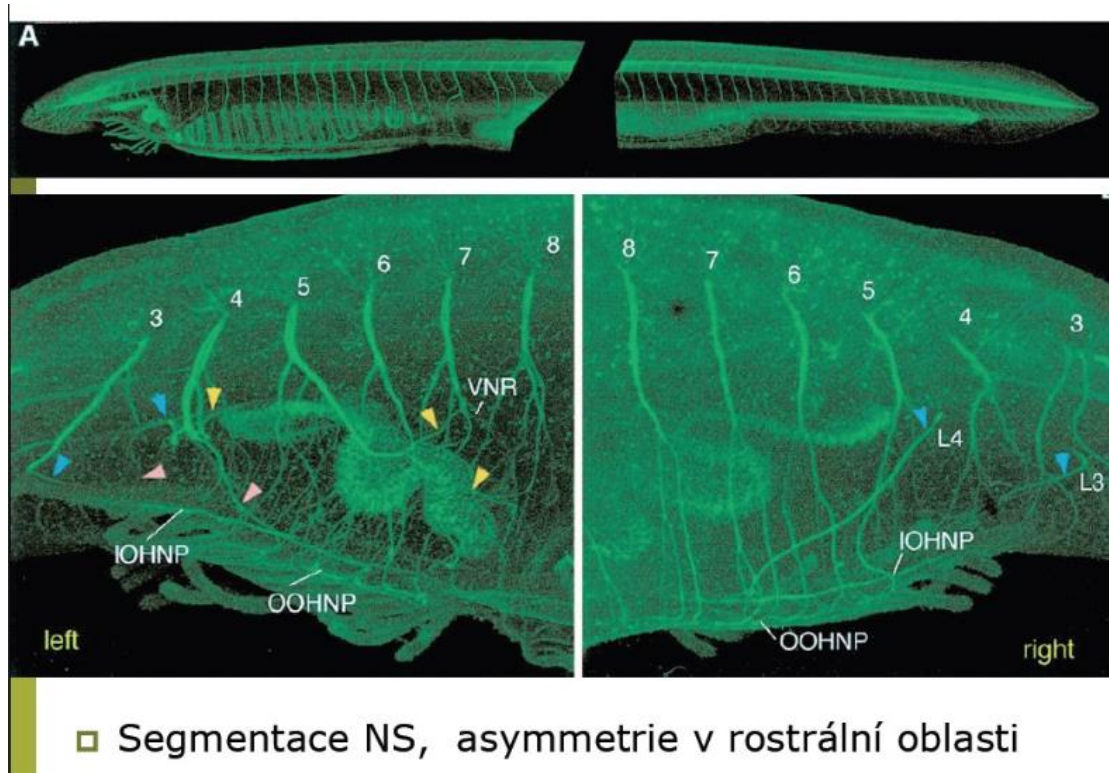
Nervový systém

- nervová trubice po celé délce těla (od rostra), vesicula frontalis (rozšíření nervové trubice v hlavové části), **infundibulární orgán** (světločivná fce?), **Köllikerova jamka** (čich), míšní očka (podél míchy a ventrálně, s pigmentem, **Hesseho buňky**), míšní nervy jen s dorzálními kořeny (senzitivní nebo smíšená funkce), jinak ale **chybí smysl. orgány obratlovců**, i u larvy!!!
- smyslové orgány obratlovců (vč. statického smyslu) chybí (i u larvy!)



Úplná metamerní organizace, 65 rhombomer

Asymetrie v inervaci „hlavy“, levá strana vela



Nervová trubice ve v délce těla symetrická, úzká

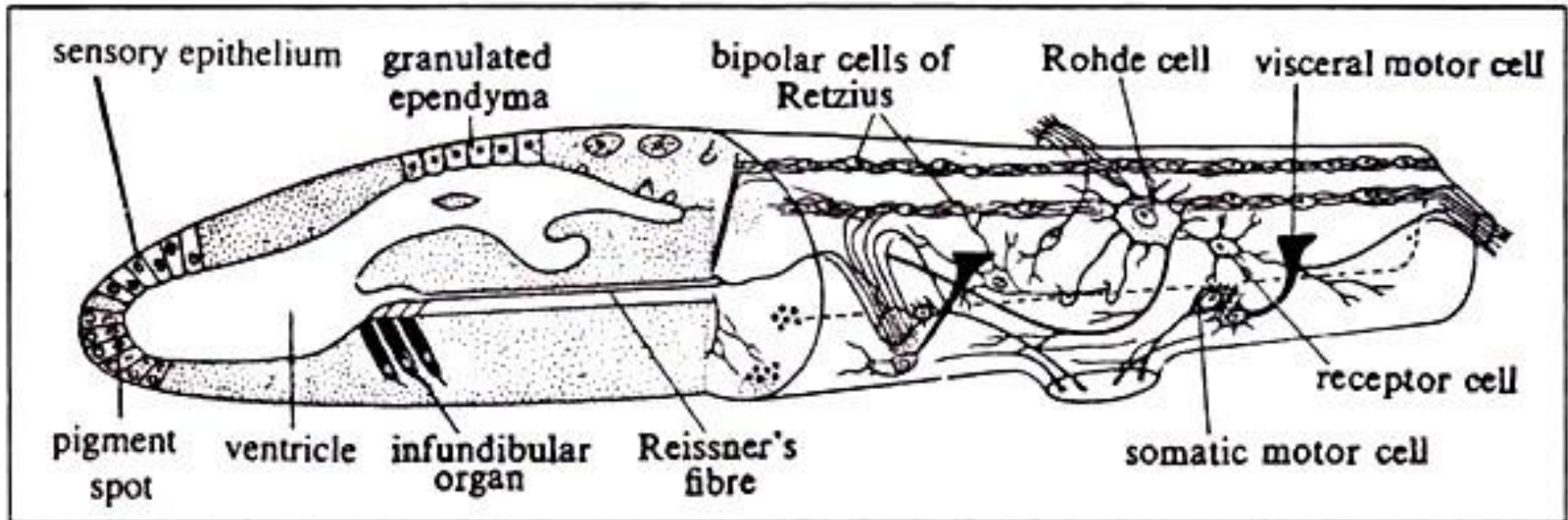
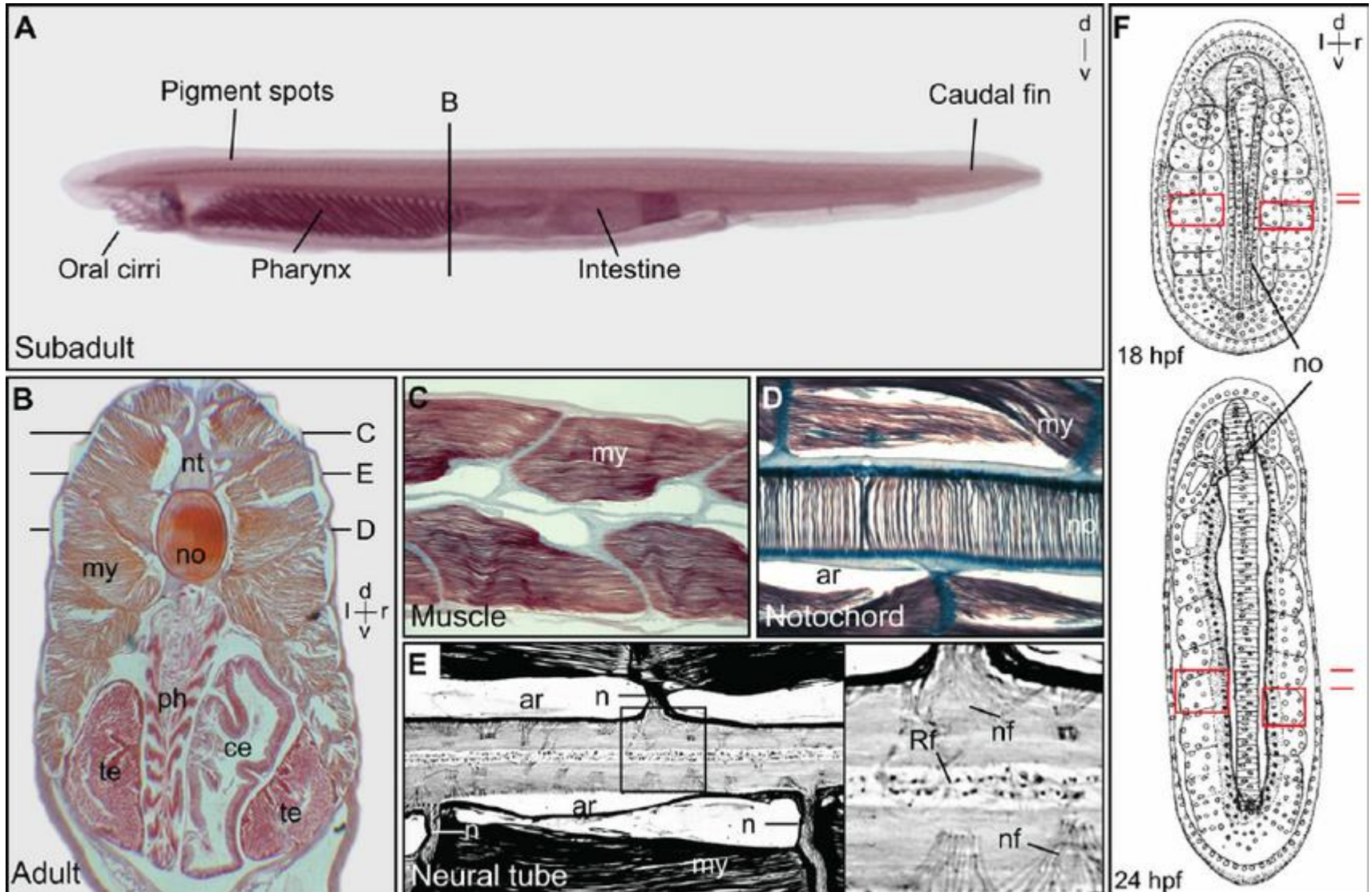


Fig. 3.20 : Nervous system of adult *Branchiostoma*. The brain is sectioned longitudinally to show the details (after Young, 1981).

Schematic drawing of the cerebral vesicle of the lancelet, *Branchiostoma lanceolatum*. cv, cerebral vesicle. fe, **frontal eye** – **pigmentová skvrna**; kp, **Kölliker's pit**; io, **infundibular organ**; lb, lamellar body; rn, rostral nerve (redrawn from Drach, 1966).

- segmentace – bočního svalu, **myomery a myosepta**, myomery levé a pravé poloviny těla alternují



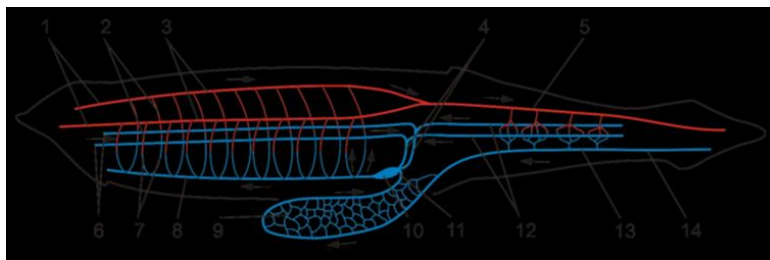
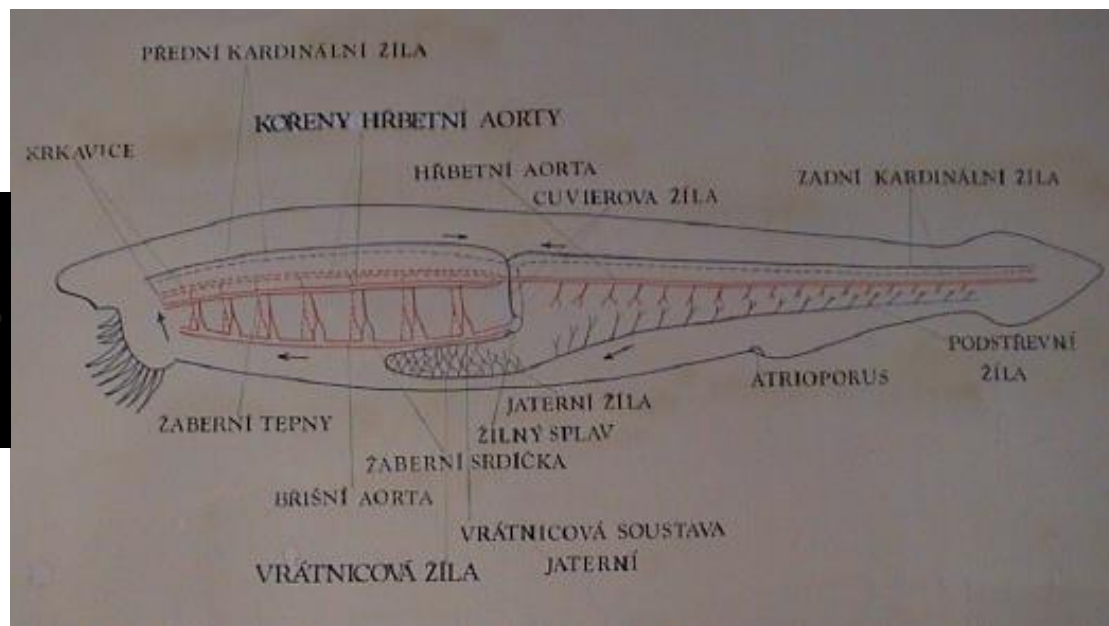
- **Dýchací soustava – pokožka**

celým povrchem těla, žaberní koš a žaberní štěrbininy (žábry z entodermu)

- **Cévní soustava**

není dokonale uzavřená

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**.



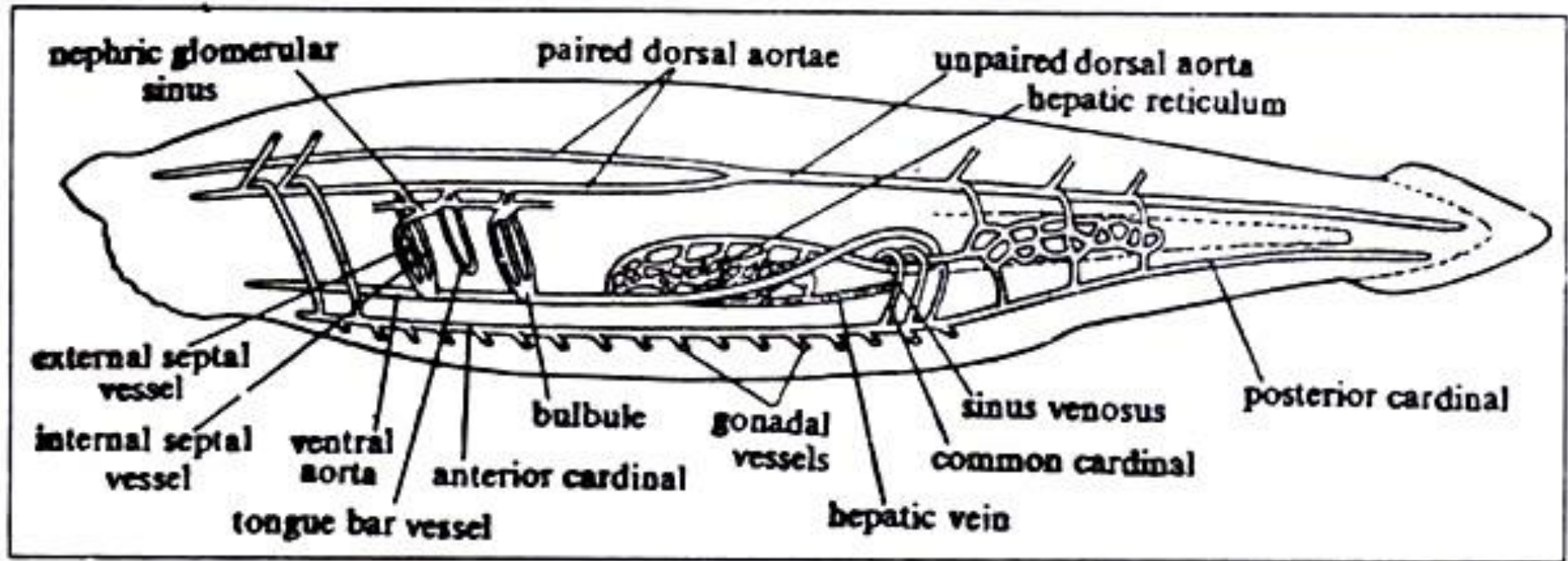
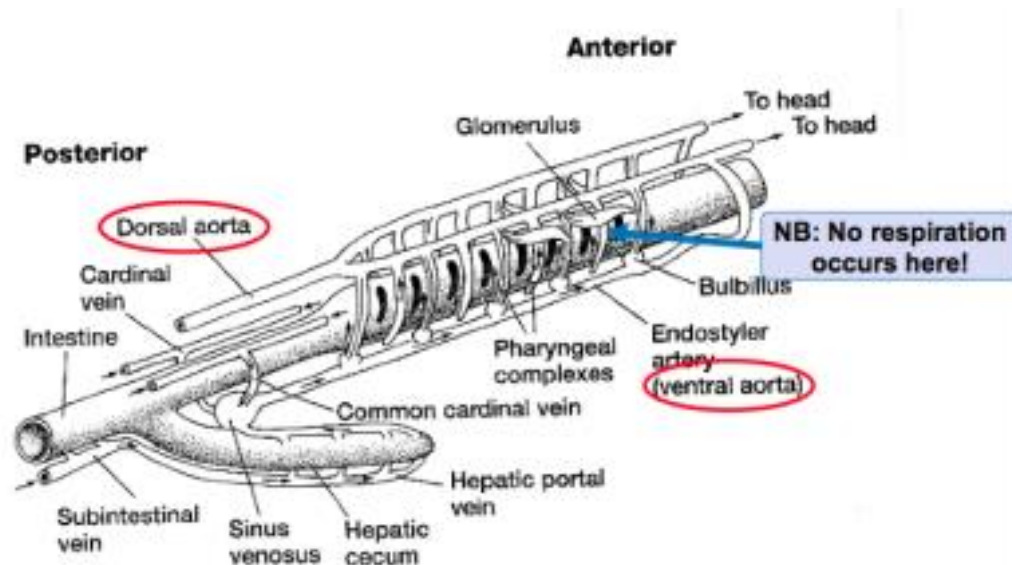


Fig. 3.17 : Diagrammatic view of the circulatory system of *Branchiostoma* (after Jollie, 1962).

srdce chybí: pouze žilný splav (*sinus venosus*)

- Tepenný systém: *aorta ventralis* - žaberní tepny (*arteriae branchiales*) a bulbilli - krkavice (*arteriae carotis*) + *aorta dorsalis* – *arteriae lateralis* + střevní plexus
- Žilný systém: kardinální žíly (*venae cardinales anteriores et posteriores*) - *ductus Cuvieri* (do žilného splavu) + vrátnicový oběh: *vena intestinalis* - *vena portae* - jaterní plexus – *vena hepatica* (do žilného splavu)
- Krev bez dýchacích pigmentů, pouze granulocyty



Vylučovací systém

- modifikované metanefridie = **cyrtopodocyty** (analogické protonefridiím kroužkovců vč. solenocytů) - z mesodermu na dors.stěně žab. oblouků (t.j. odlišně než u Vertebrata), jiná struktura
- ledvinový kanálek, ústí do peribranchiálního prostoru
- **Hatschekovo nefridium** – první nepárové nefridium za ústy/velum – největší (doklad homologie úst a levé žab. štěrbin)

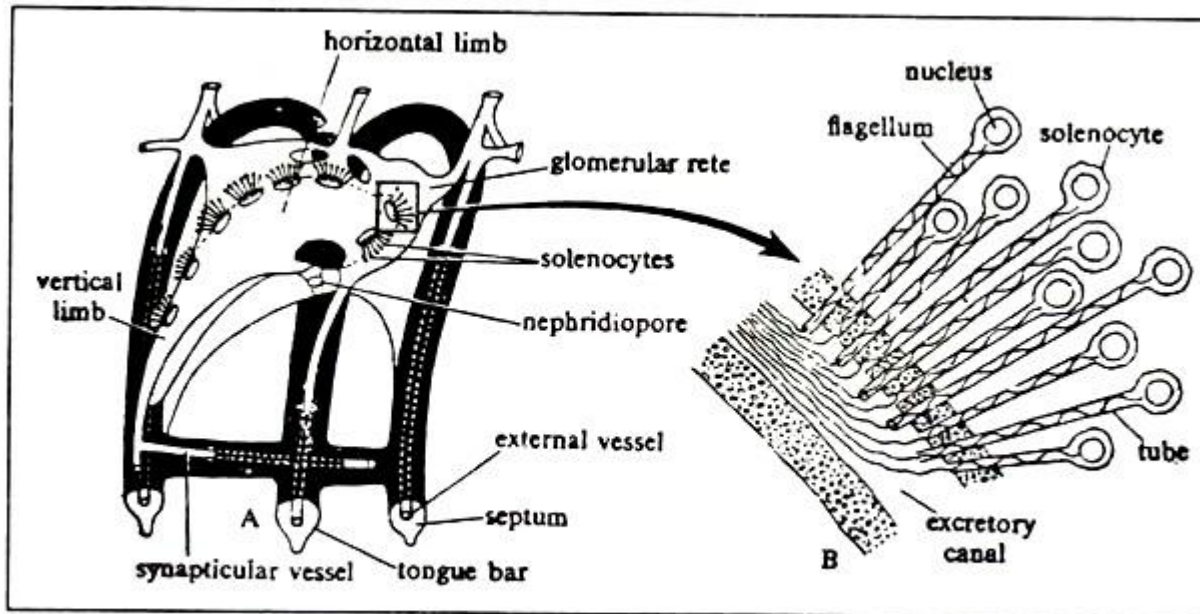


Fig. 3.18 A & B : Nephridial structures in *Branchiostoma*. A. Lateral view of a nephridium (after Jollie, 1962). B. Enlarged sectional view of a bunch of solenocytes.

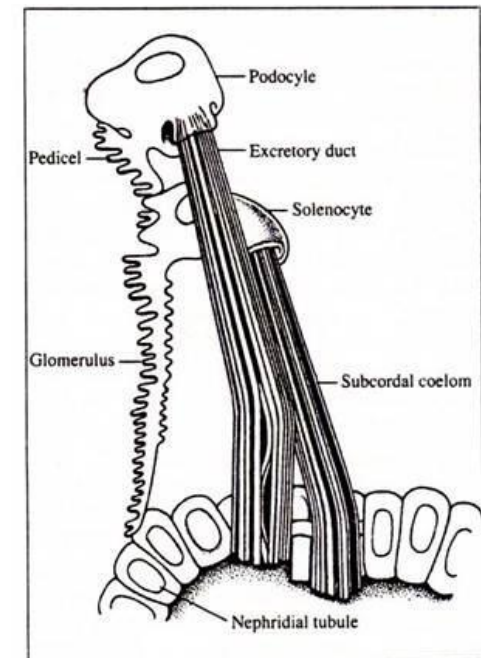
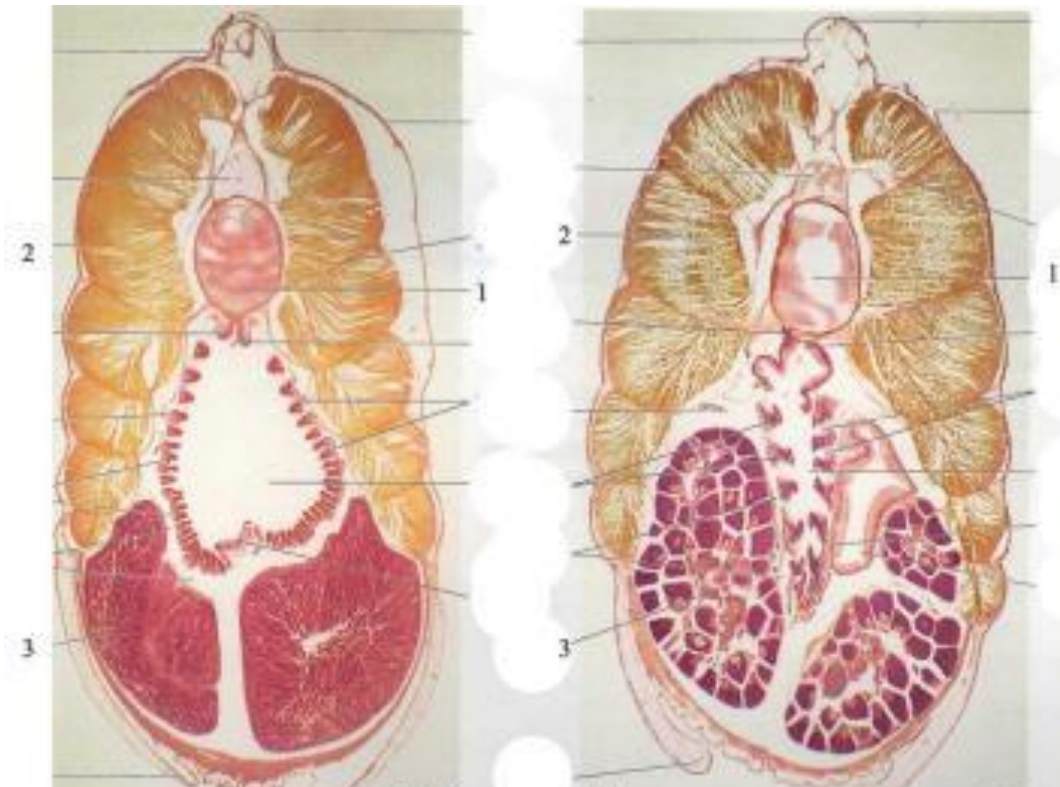


Fig. 3.19 : Diagrammatic representation of the cyrtopodocyte of *Branchiostoma lanceolatum*.

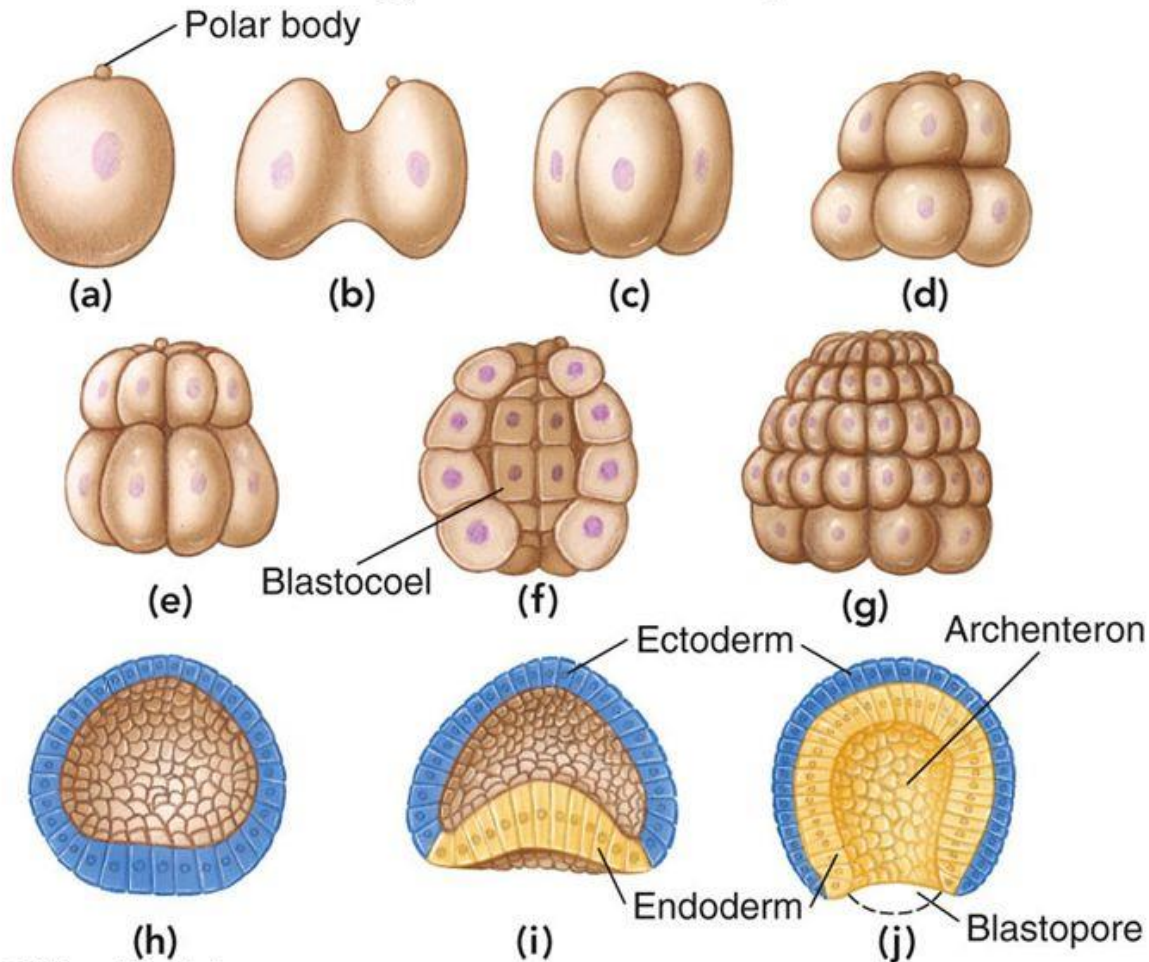
Reprodukce

- gonochoristé, tvar a uložení gonád u obou pohl. shodné (10-35. prim. segment), gamety uvolňovány prasknutím stěny gonády do atria
- oplození vnější, přehledná embryogenese, larvální vývoj (3 měs.)



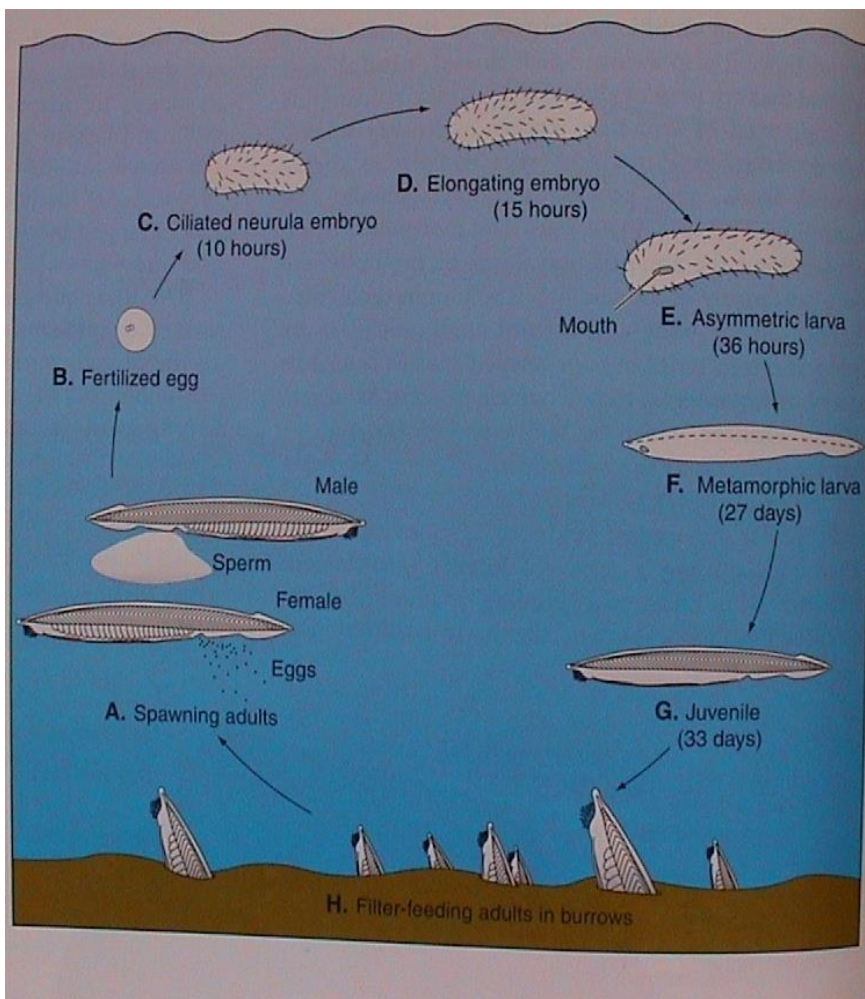
Holoblastické rýhování, nízký obsah žloutku = oligolecitální

Cleavage in Amphioxus



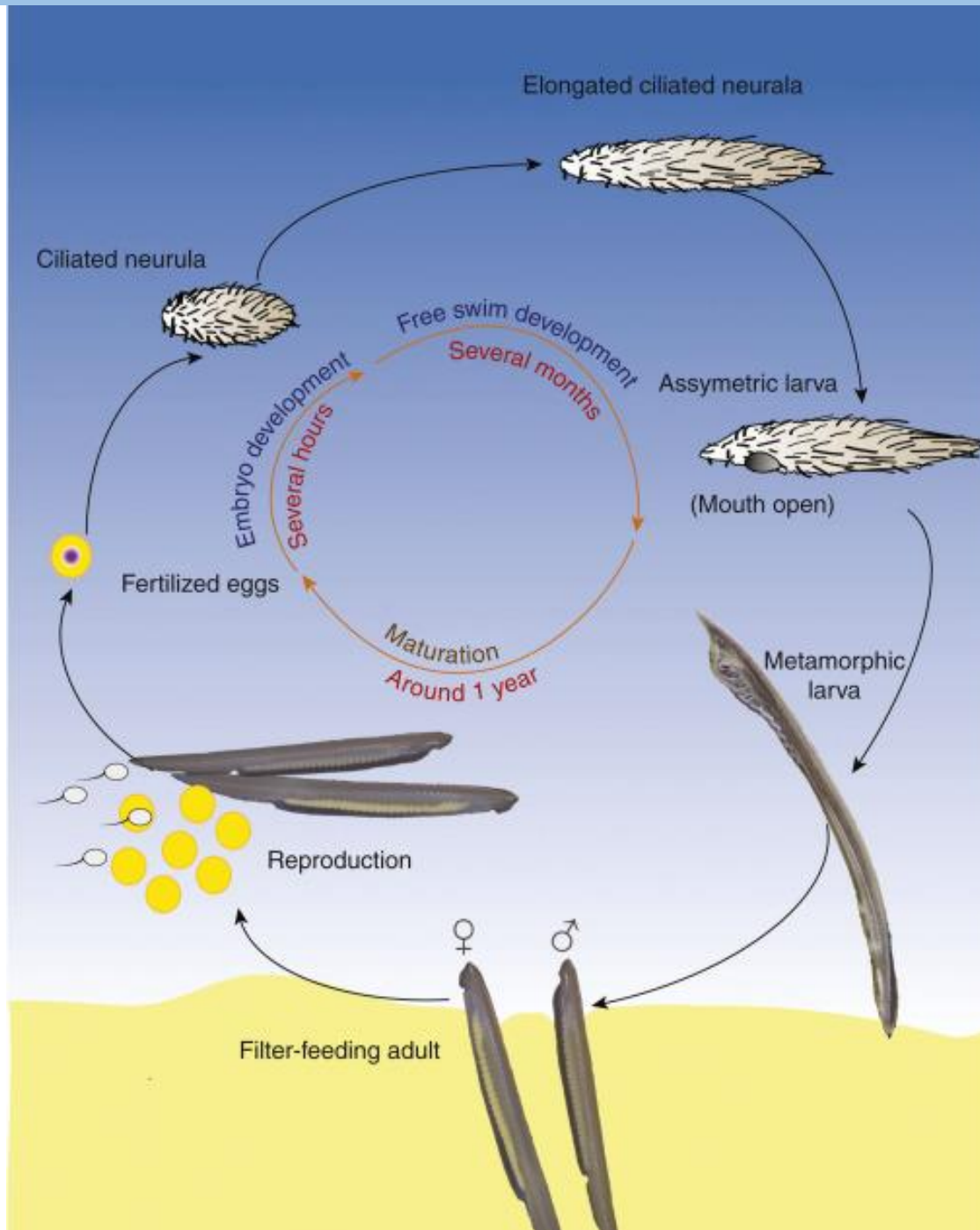
Cephalochordata - ontogeneze

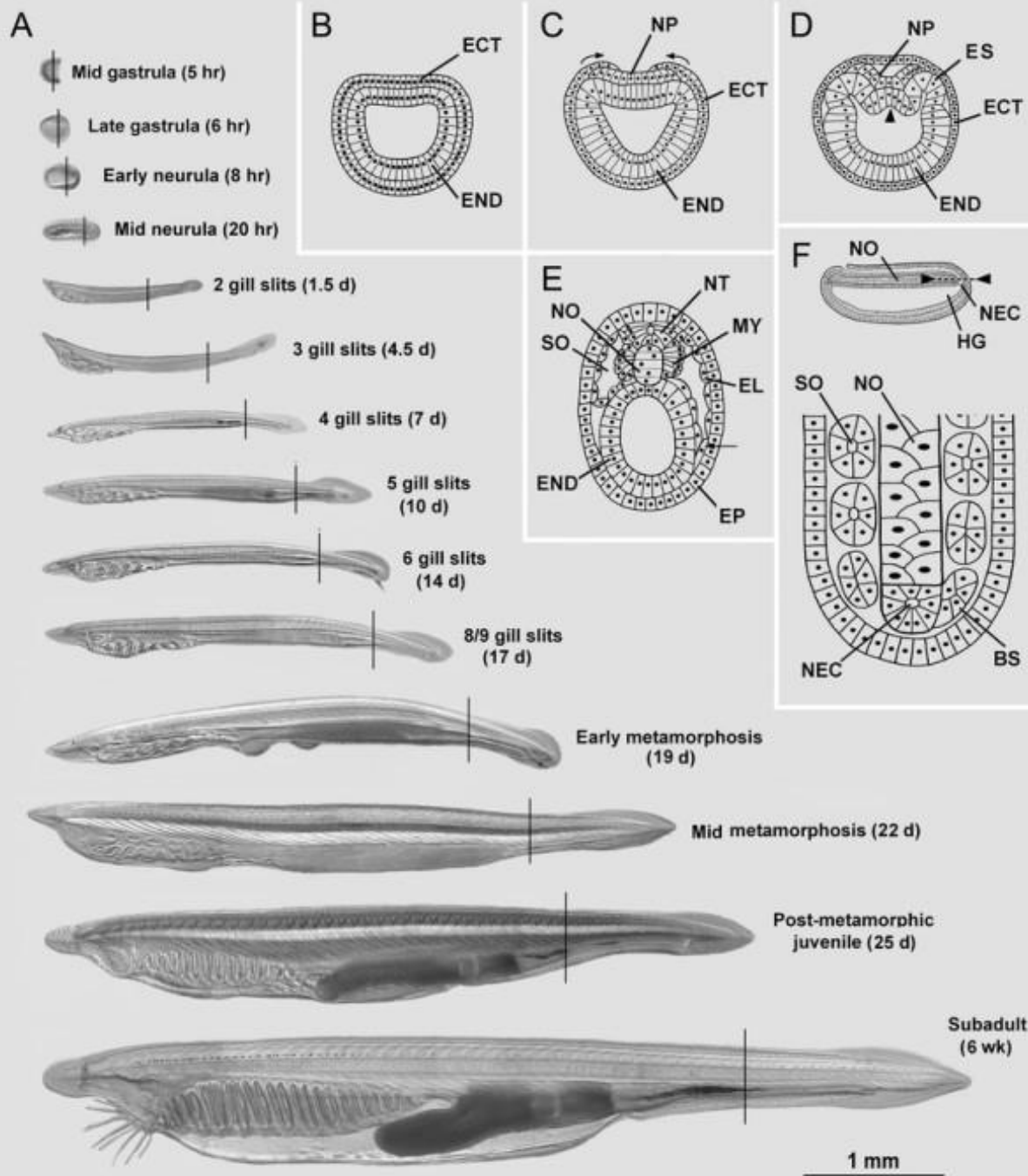
Larva kopinatce - asymetrická, bez peribranchiálního prostoru, pelagická, před metamorfozou klesá ke dnu, symetrizace, obžaberní prostor, metapleury



Larva

- vznik - 2 páry coelomových váčků, obrvená (C,D), bez atria
- druhotná ústa vlevo, anus, 1. pár žaberních štěrbin (E), ty jsou symetricky
- zvyšování počtu somitů, protahování a zplošťování larvy, přesun úst na břicho (F)
- metamorfóza = symetrizace, zvýšení počtu žaberních štěrbin (G)





(B) Late **gastrula**. (C) **Gastrula-to-neurula transition** (arrows indicate epidermis overgrowing neural plate during the first phase of neurulation). (D) **Early neurula** (arrowhead indicates initial stage of evagination of the notochord mid-dorsally from the endoderm). (E) **Mid neurula** (arrow indicates the ventral somitocoel extension that later pinches off to give rise to the perivisceral coelom). (F) Formation of more posterior somites occurs through segmentation from the neurenteric canal. Drawings B-E are reproduced from Hatschek 14, 27, respectively. Abbreviations: BS, budding somite; ECT, ectoderm; EL, external cell layer; END, endoderm; EP, epidermis; ES, epithelial somite; HG, hindgut; MY, myotome; NEC, neurenteric canal; NO, notochord; NP, neural plate; NT, neural tube.

Cephalochordata

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

***Branchiostoma lanceolatum* (v rodu 24 druhů)**

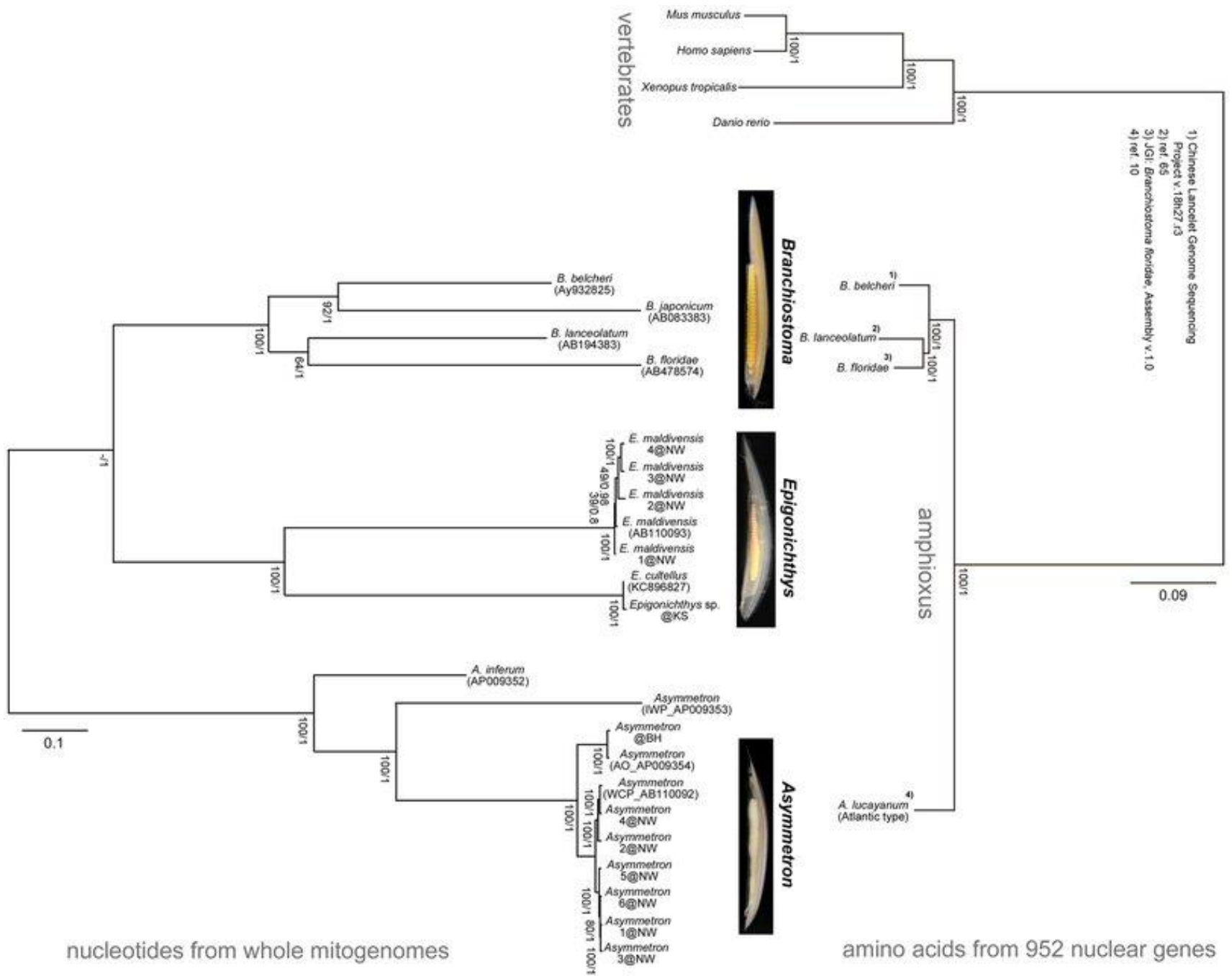
(*Amphioxus lanceolatus*) kopinatec plžovitý

dalších asi 7 druhů

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
- uvnitř nervové trubice fotoreceptory (Hesovy 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