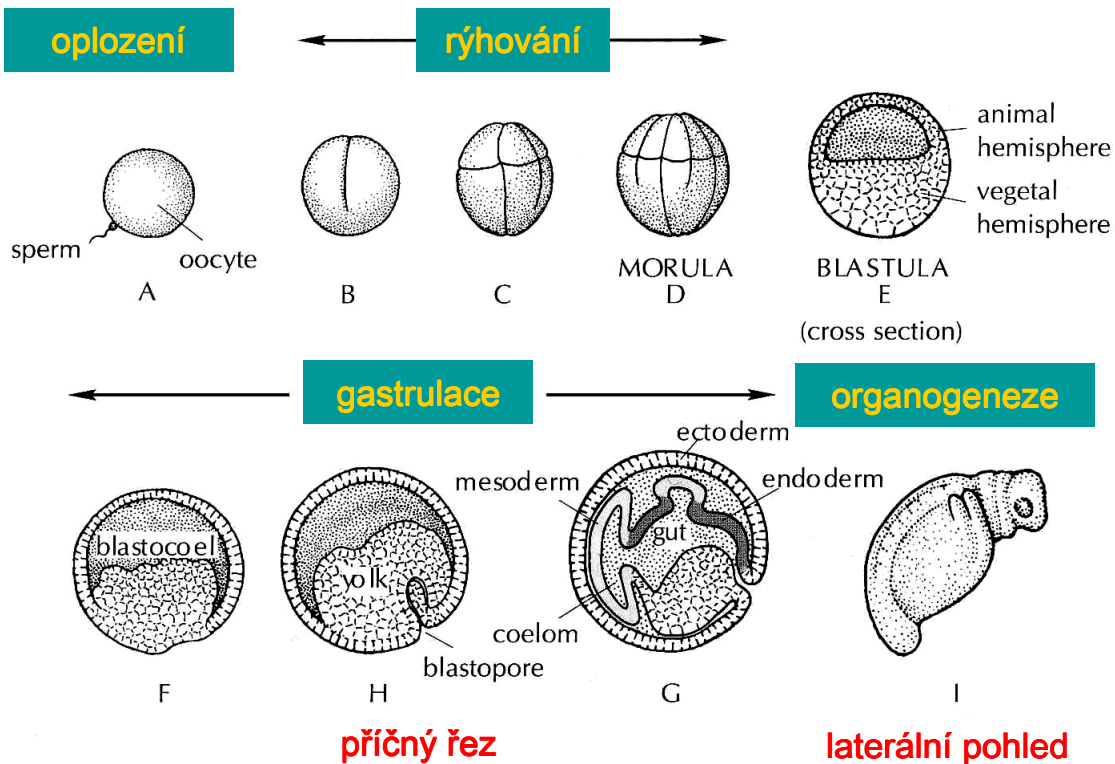


# Ontogenetický vývoj a evoluce

# Ontogenetický vývoj a evoluce

**Vývojová biologie:** Odvětví biologie, které studuje faktory kontrolující diferenciaci jednotlivých buněk a jejich začlenění do různých tkání, orgánů a orgánových systémů mnohobuněčných organismů.

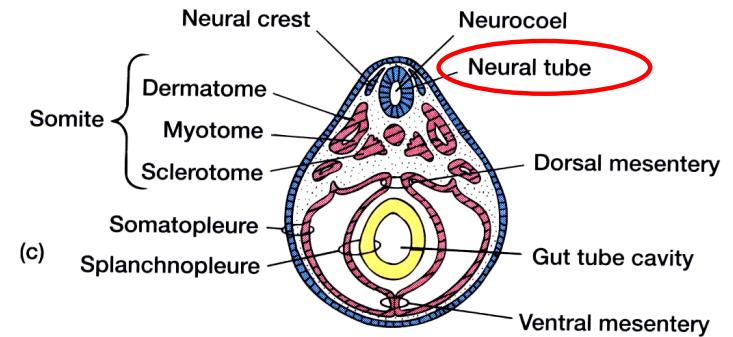
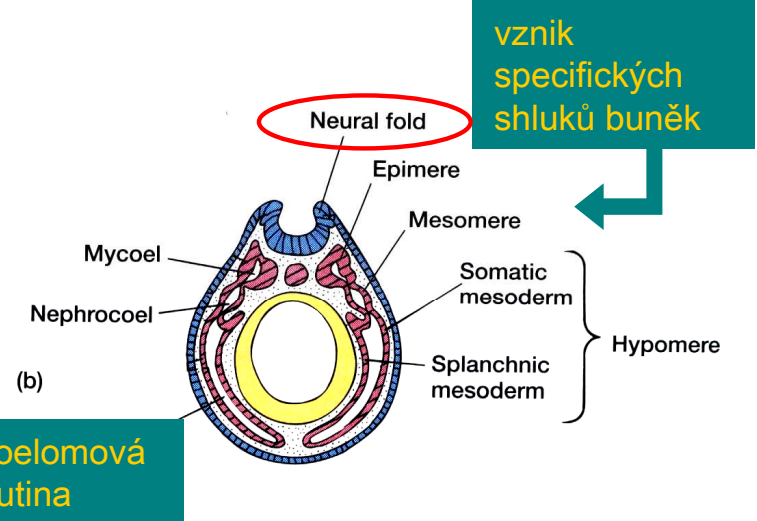
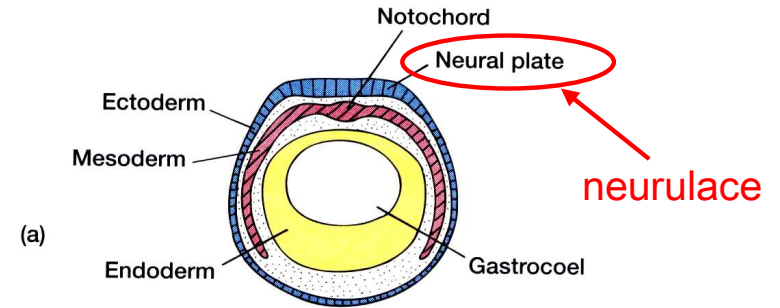
## Ontogenetický vývoj obratlovců



Schematický vývoj strunatce od oplození k organogenezi. V průběhu gastrulace – vznik tří zárodečných vrstev – vnější ektoderm, vnitřní endoderm, uprostřed mezoderm (Carroll 1997).

**Gastrulace – vznik prvotní trávicí trubice**

**Neurulace – prvotní tvorba neurální trubice**



Postupná diferenciace mezodermu a neurální trubice (Kardong 1998).

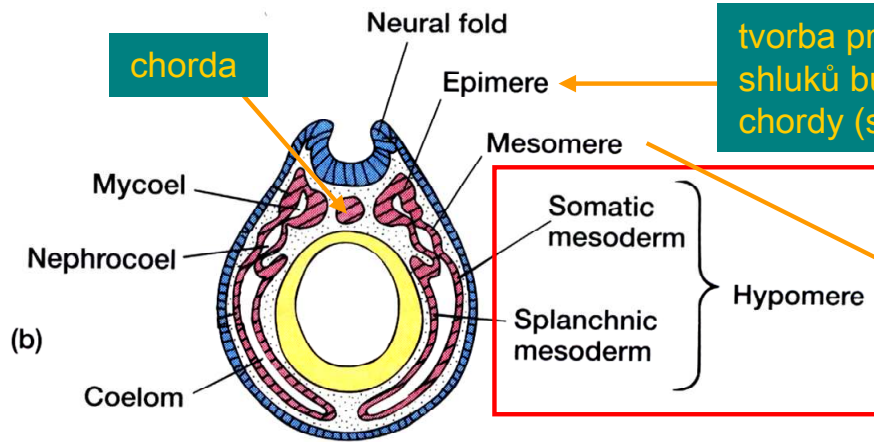
# Fylogenetický význam tvorby coelomové dutiny

## Typy somitů (vznik z epimeru)

**Dermatom** – vzniká z nich svalstvo kůže

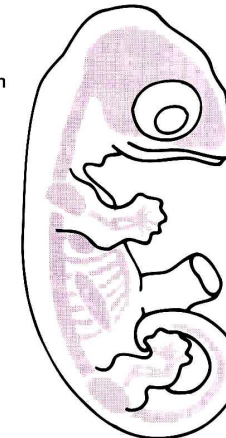
**Myotom** – vzniká z nich svalstvo těla

**Sklerotom** – vznikají z nich obratle



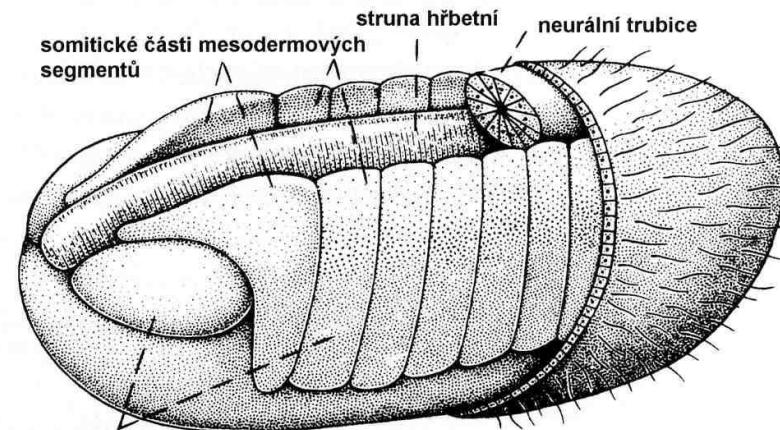
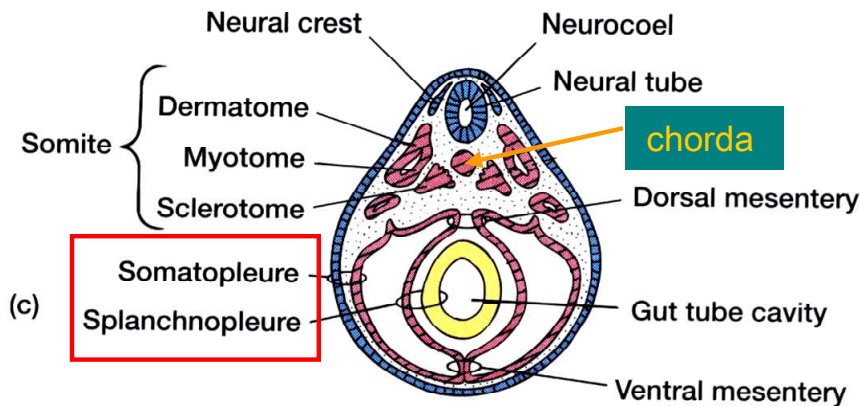
tvorba prstencovitých shluků buněk okolo chordy (somitomery)

- Dermis
- Body musculation
- Vertebral column
- Kidney and urogenital ducts
- Limbs
- Peritoneum
- Gonads
- Heart, vessels
- Mesenteries



**Mezomer** – základ pro vznik ledvin

**Hypomer** – základ pro vznik ostatních vnitřních orgánů (končetiny, pohlavní orgány, srdce, oběhový systém)



Obr. 13 Hlavová část larvy kopinatce po odstranění ektodermu. Dobře je patrný úplně segmentovaný mesoderm, uvnitř nějž jsou coelomové dutiny. Mesoderm zasahuje (podobně jako chorda a neurální trubice) až na přední konec těla (srovnej bar. příl. obr. 2). Podle Bjerringa (1977).

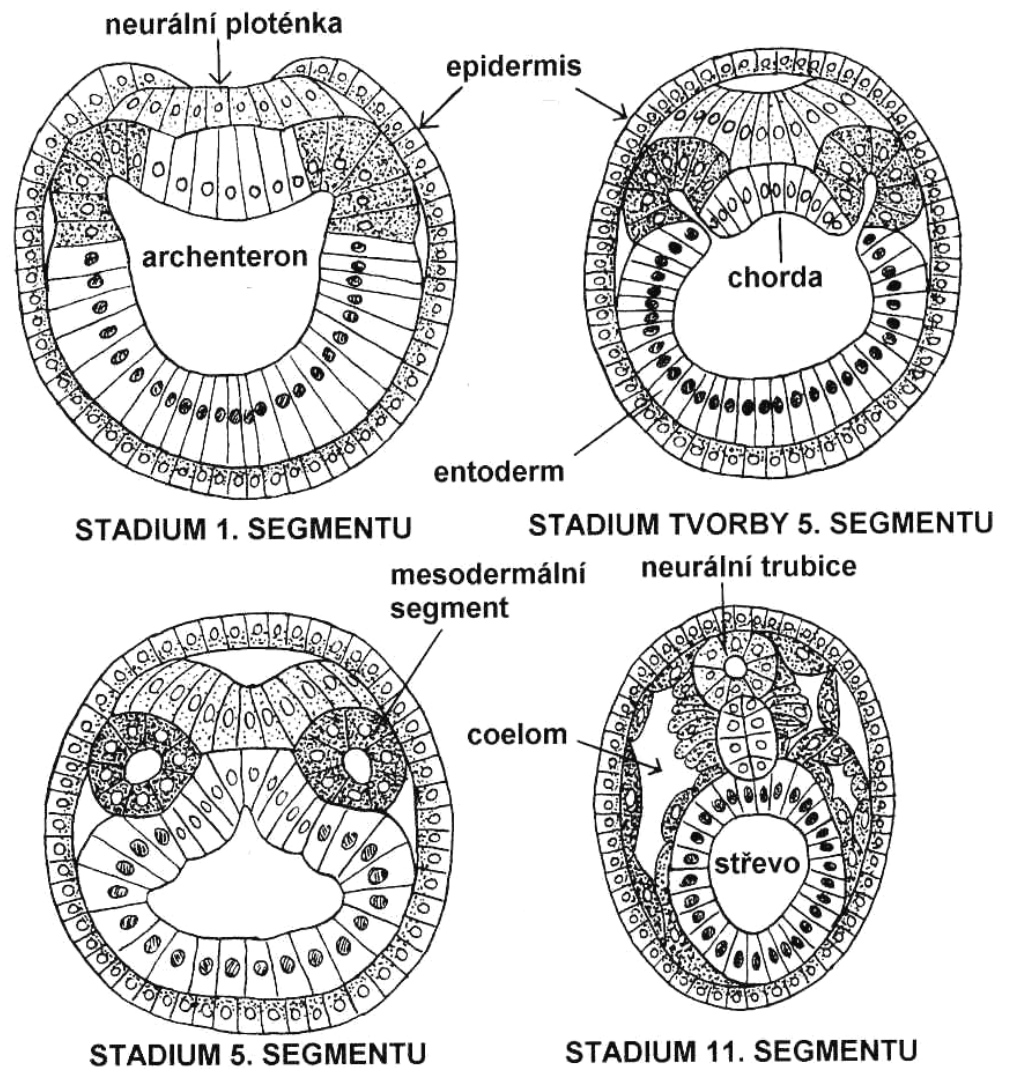
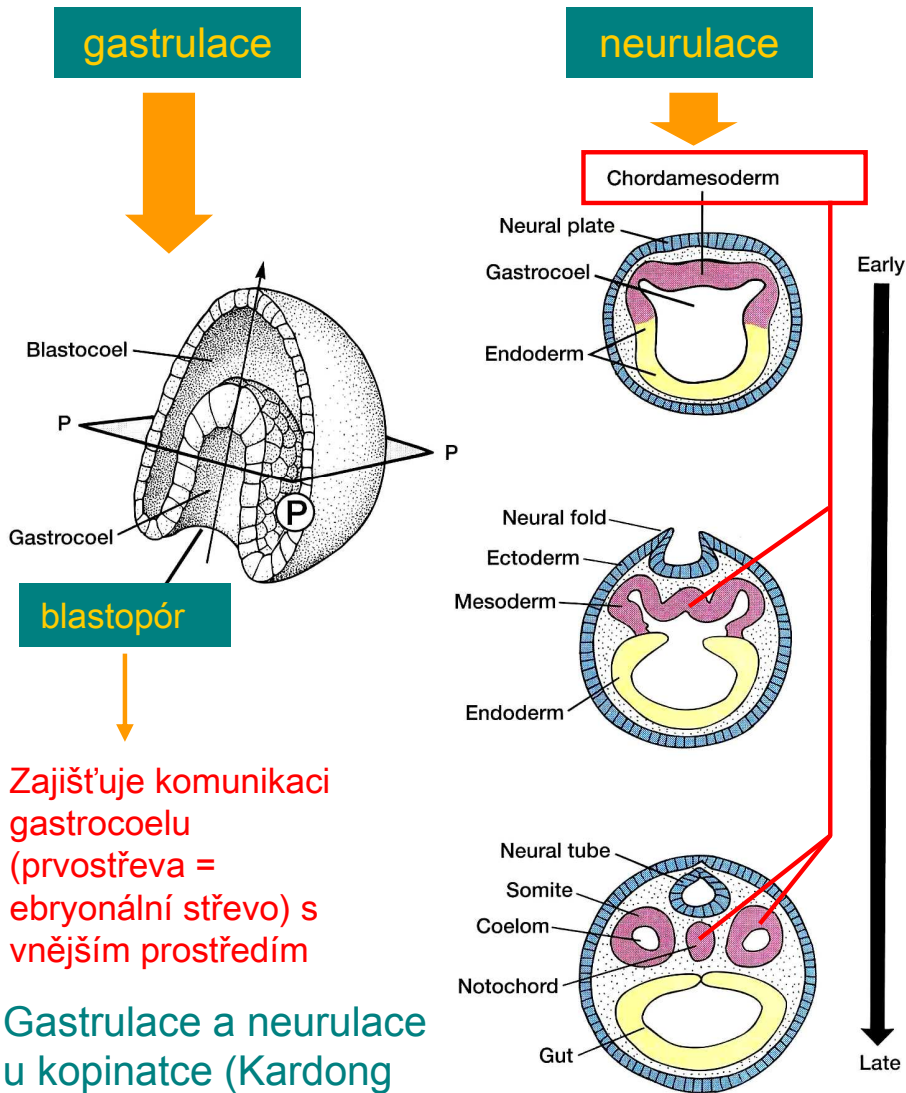
**Somitomery** – prstencovité shluky buněk vzniklé rozčleněním epimeru (paraxiálního mezodermu)

**Somity** – shluky buněk mezodermálního původu vzniklé podélným rozčleněním somitomerů (směrem od hlavy)





# Kopinatec (*Branchistoma lanceolatum*)



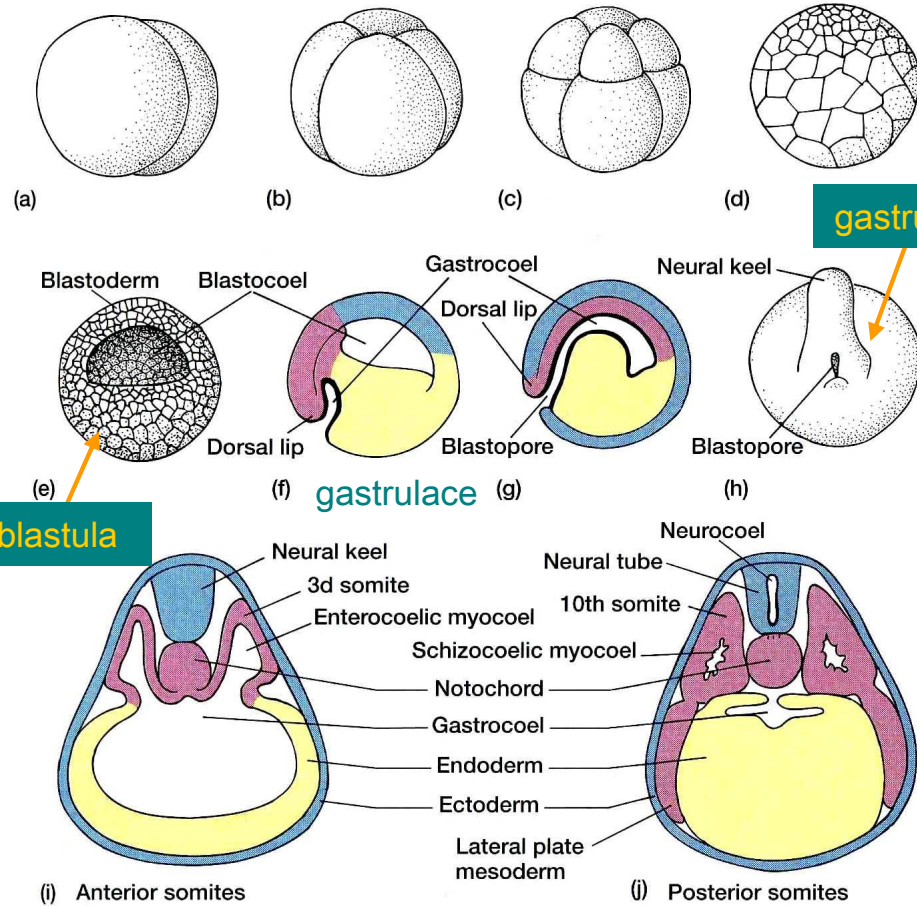
Příčný řez hlavovým segmentem kopinatce (podle Hatscheka 1881)

- Gastrulace:** invaginace stěny blastocoelu, vznik prvostřeva (gastrocoel)
- Neurulace:**
  - a) oddělení ektodermu od mezodermu
  - b) vznik chordy a neurální trubice
  - c) vznik coelomové dutiny



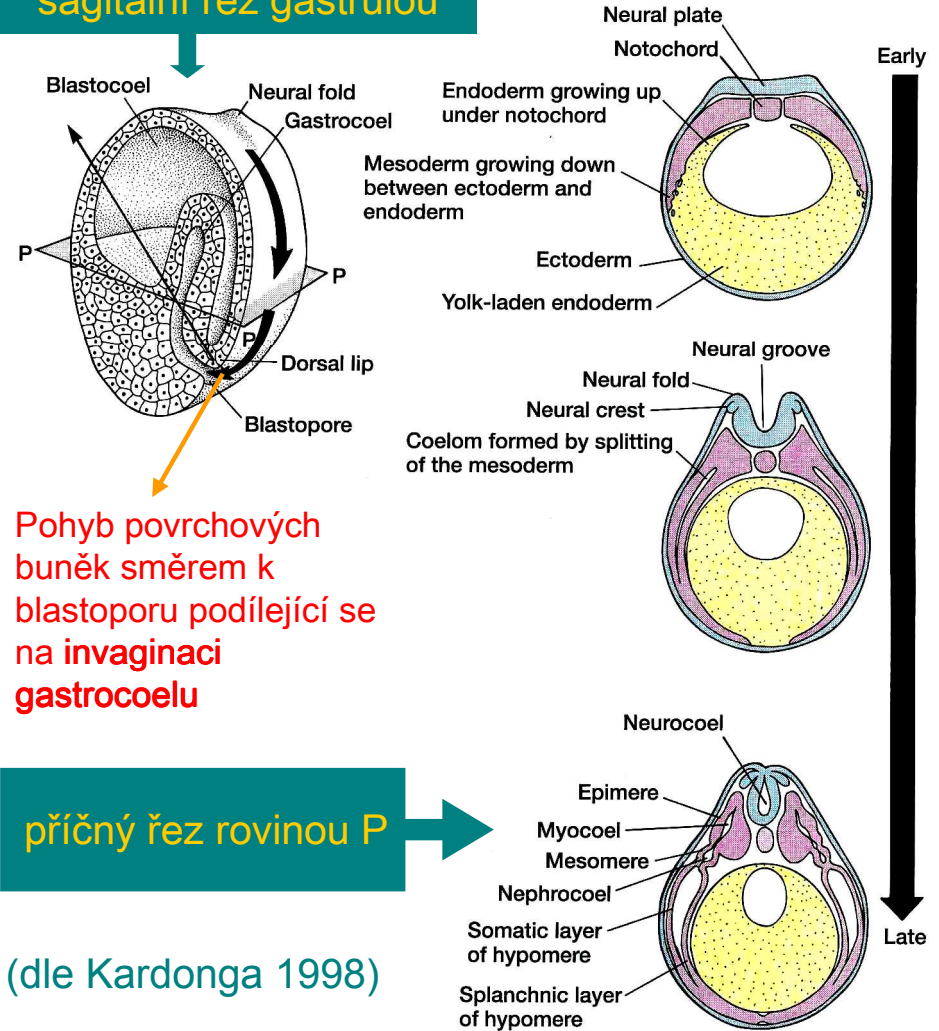
## Embryonální vývoj mihule

rýhování



## Embryonální vývoj obojživelníka

sagitální řez gastrulou



Pohyb povrchových buněk směrem k blastoporu podléjící se na invaginaci gastrocoelu

příčný řez rovinou P

Raný embryonální vývoj mihule (Kardong 1998).

(dle Kardonga 1998)

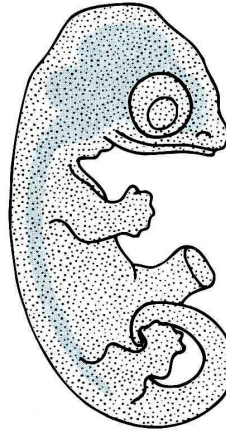
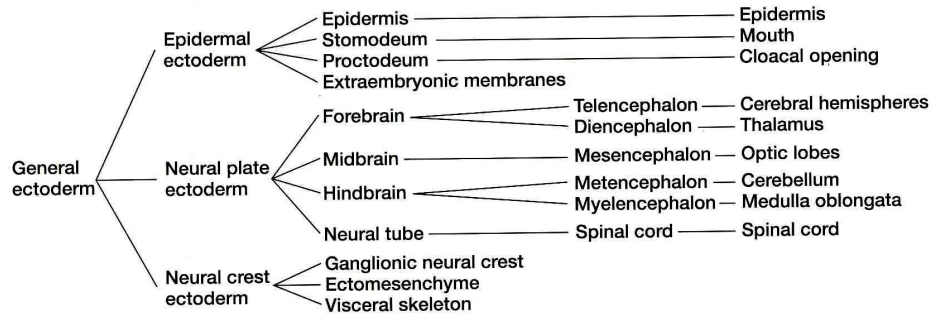
**Mihule + primitivní ryby** – vznik neurálního kýlu, neurální ploténka se nevyvíjí (na rozdíl od ostatních obratlovců)

**Neurální trubice** – vznik sekundárně z neurálního kýlu

Počátek gastrulace doprovázen vznikem povrchového zářezu (**neurální zářez**).

1. Pohyb povrchových buněk ze všech směrů (postupným přerůstáním) směrem k blastoporu
2. Involutní růst přes okraj blastoporu
3. Zaujmutí určitých pozic, buňky součástí endomezozomeru ohraňujícího gastrocoel

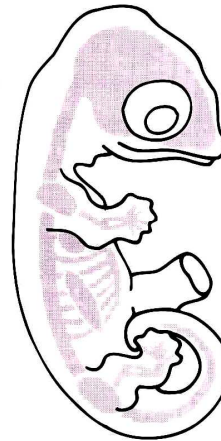
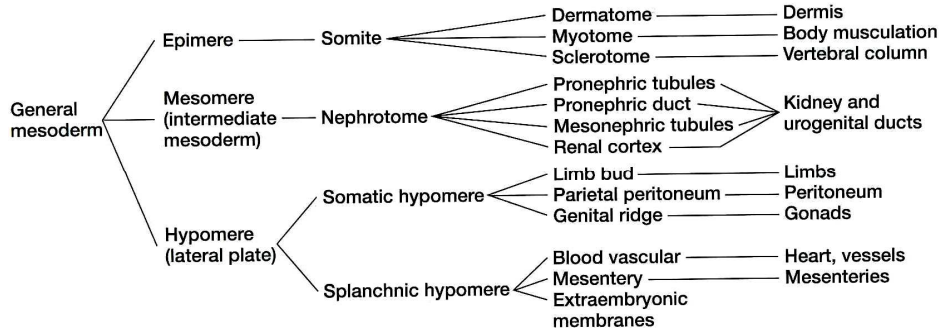
gastrulace | neurulace | organogeneze



organogeneze

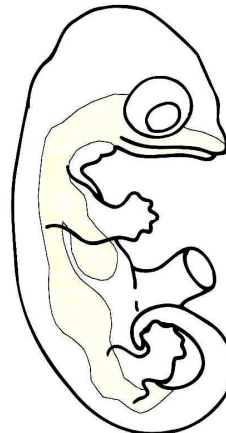
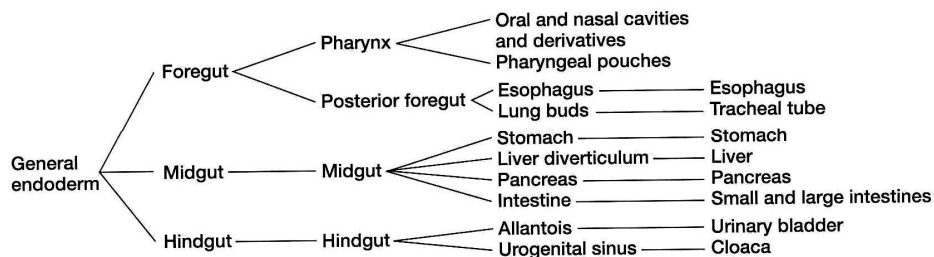
Původem z **ektodermu**: epidermis, dustina ústní, kloakální otvor, přední mozek (mozkové hemisféry + thalamus), střední mozek (zrková pouzdra), zadní mozek (cerebellum + medulla oblongata), mícha, nasální pouzdra, trabekulární chrupavky (přední část), asi částečně i sluchová pouzdra, viscerální skelet

gastrulace | neurulace | organogeneze



Původem z **mezodermu**: vnitřní vrstva kůže (dermis), tělní muskulatura, páteř (obratle), ledviny + urogenitální kanálky, končetiny, gonády, srdce, cévní systém, mesenchym podílející se na stavbě chondrokrania (zadní část trabekulárních chrupavek, mandibulární oblouk, jazykový oblouk)

gastrulace | neurulace | organogeneze



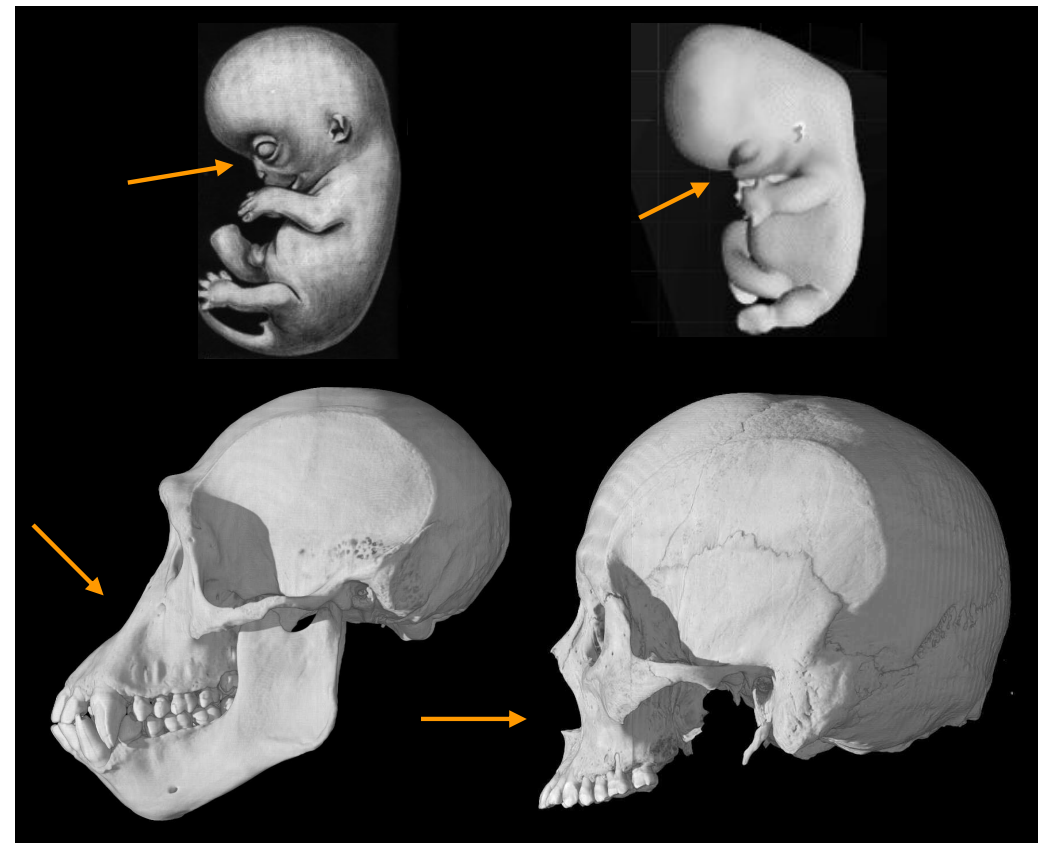
Původem z **endodermu**: ústní a nosní dutina, hltanový vak, dýchací trubice, žaludek, játra, pankreas, tenké a tlusté střevo, močový měchýř, kloaka

**Organogeneze.** První fáze – vznik tří zárodečných vrstev a diferenciaci do různých částí těla, nakonec vznik orgánů (Kardong 1998).

**Vliv genů** – čím dříve se vliv genu projeví, tím větší má vliv na další vývoj zárodku. Poškození takových genů většinou bývá **letální**.

## Heterochronie

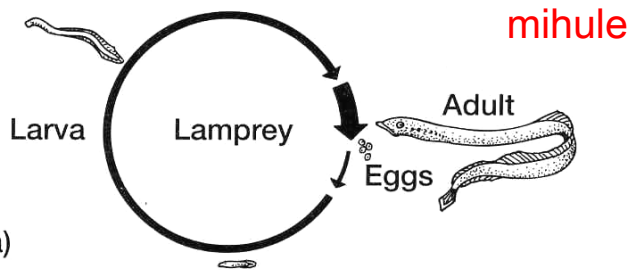
**Heterochronie** – jakákoliv změna v rychlosti nebo načasování vývoje různých struktur v těle. Např. jestliže některý orgán se vyvíjí dříve nebo rychleji, může být také větší. Heterochronie má tedy zásadní vliv v evoluci



Srovnání lebky šimpanze a člověka (dle [www.digimorph.org](http://www.digimorph.org)). Rané embryonální stadium u opice a člověka podobné, pak u člověka 3x rychlejší růst mozkovny

**Neotenie** – zvláštní typ heterochronie, při kterém reprodukční orgány dozrávají, zatímco ostatní části těla vývojem zůstávají na úrovni larválního stadia.

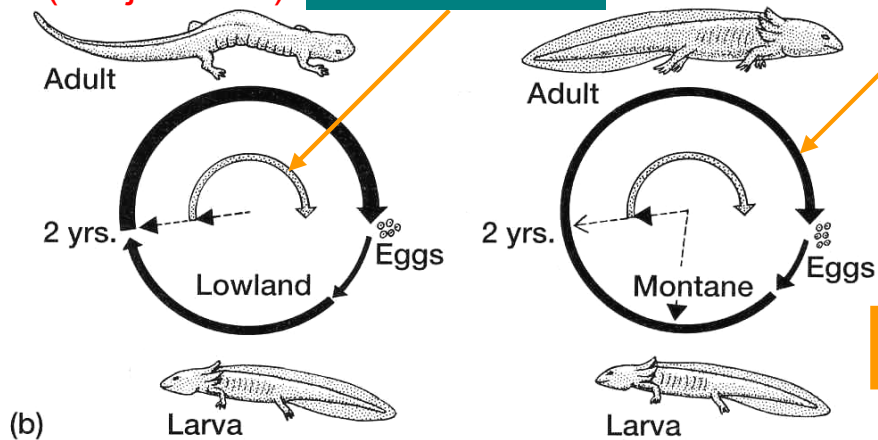
Zdánlivě nenápadná genetická změna může mít za následek zcela odlišnou morfologii dospělých jedinců.



axolotl  
(obojživelník)

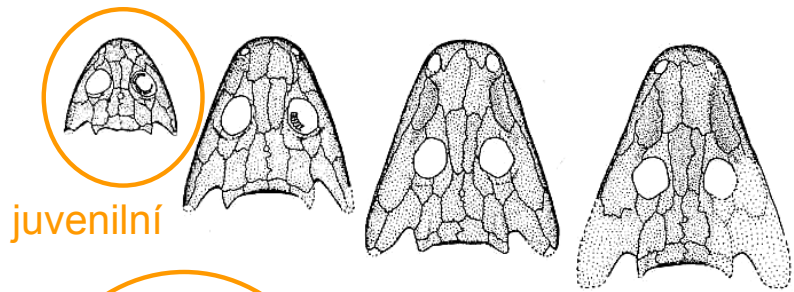
pohlavní vývoj

somatický vývoj

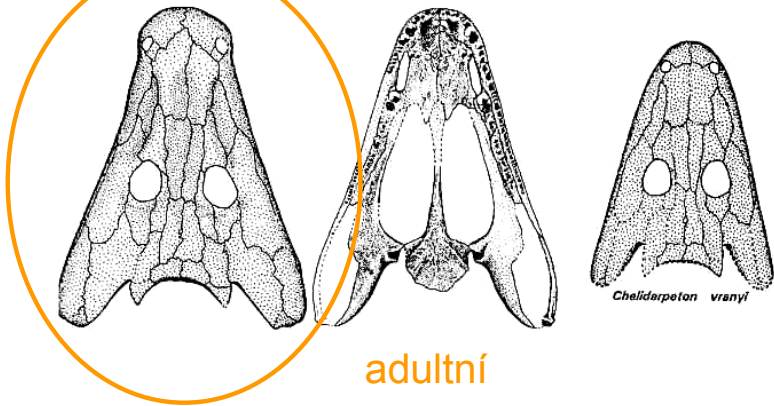


Životní cyklus mihule a axolotla (*Abystoma gracile*) (dle Kardonga 1998).





juvenilní



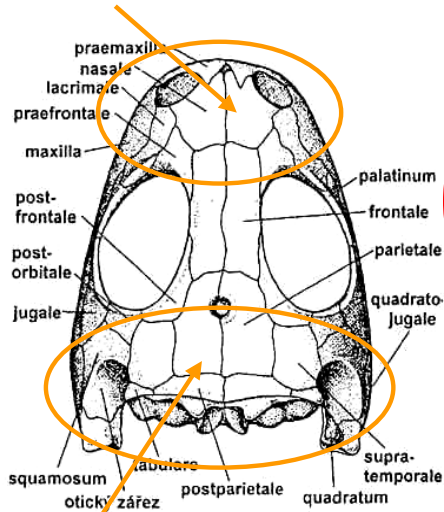
adultní

*Cheiliderpeton vranyi*

*Cheiliderpeton*, čeleď Eryopidae  
(sp. P – nalezen i na Broumovsku)

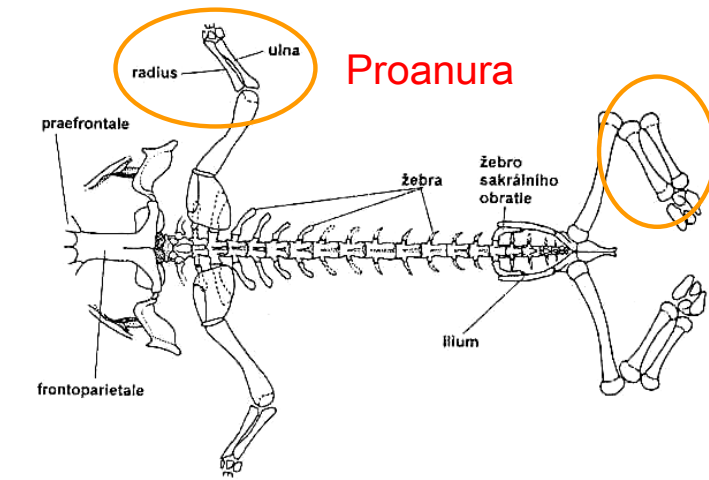
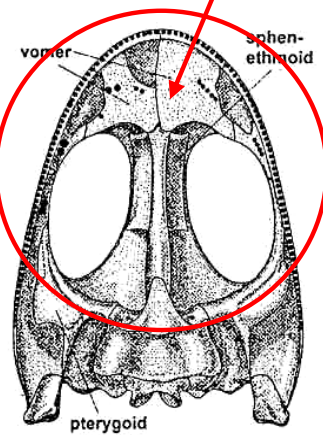
Preorbitální oblast

Oblast patra  
(redukována)

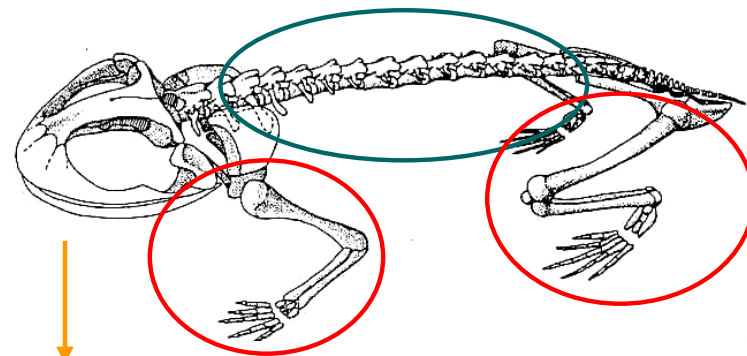


Postorbitální oblast

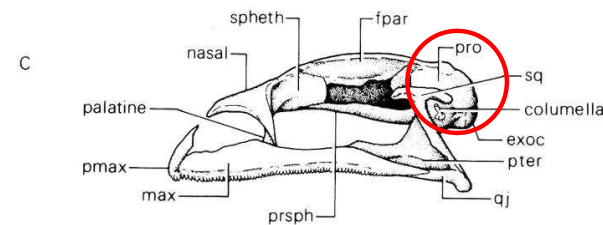
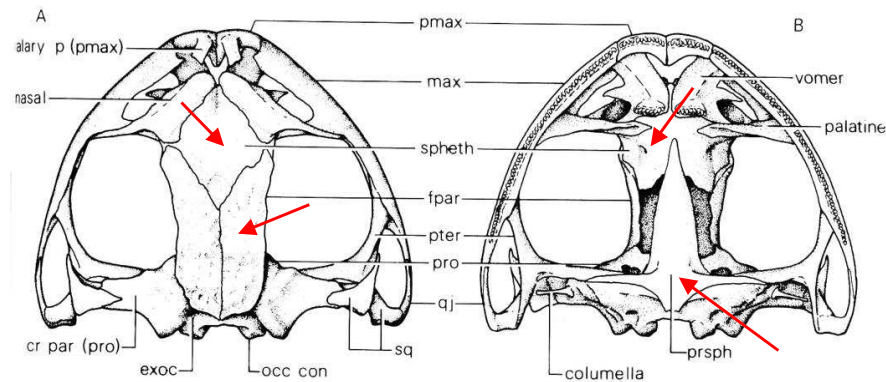
Rod: *Doleserpeton*, čeleď Doleserpetontidae (sp.P, Sev. Amerika)



Proanura



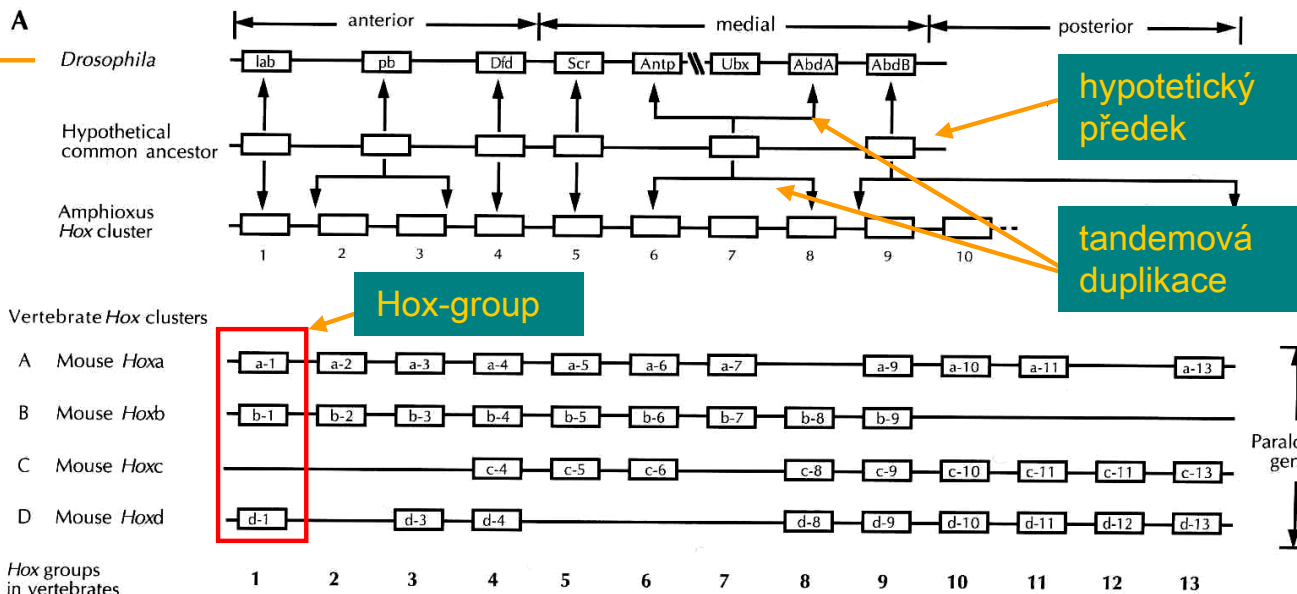
*Triadobatrachus* (sp.T, Madagascar)



Anura



# Uspořádání Hox-genů u metazoi

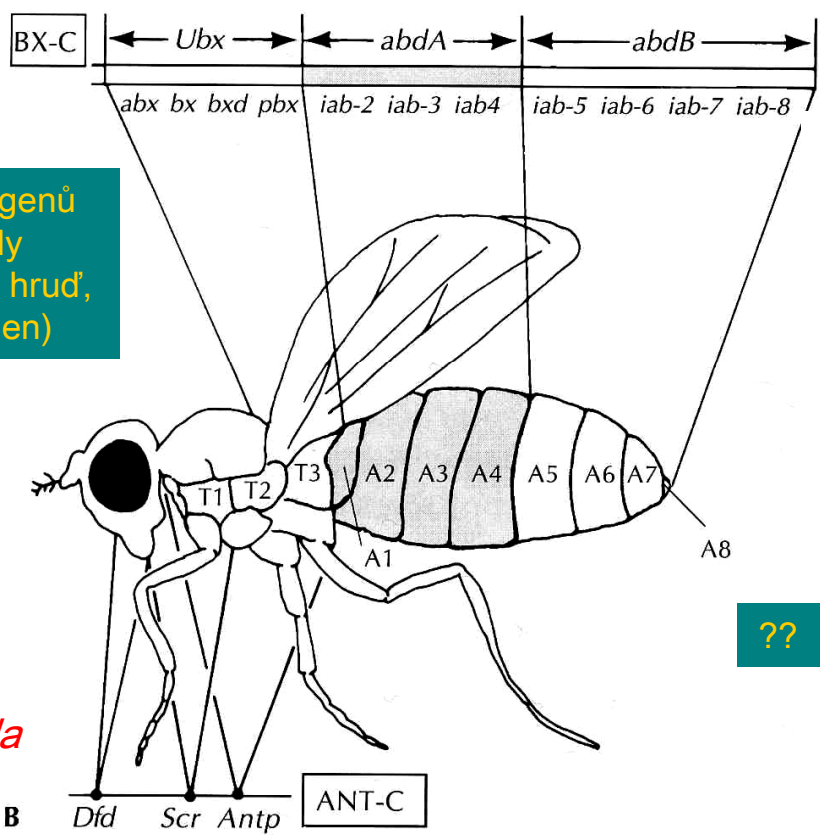


**Hox-clusters** – uspořádání Hox-genů do souvislé lineární sekvence uvnitř chromozomu

**Obratlovci** – ne jeden, ale celkem 4 Hox-clustry, každý na jiném chromozómu !!

označení clustřů – A, B, C, D (nebo a, b, c, d)

8 Hox-genů = 3 řady (hlava, hrud', abdomen)



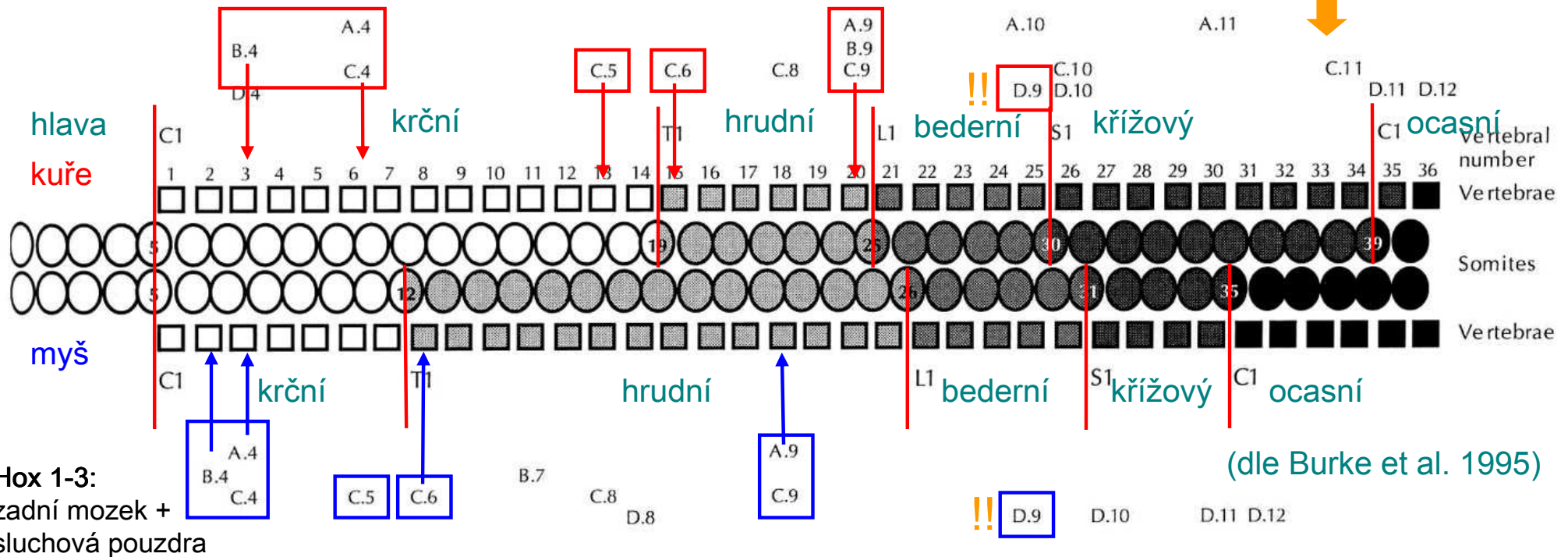
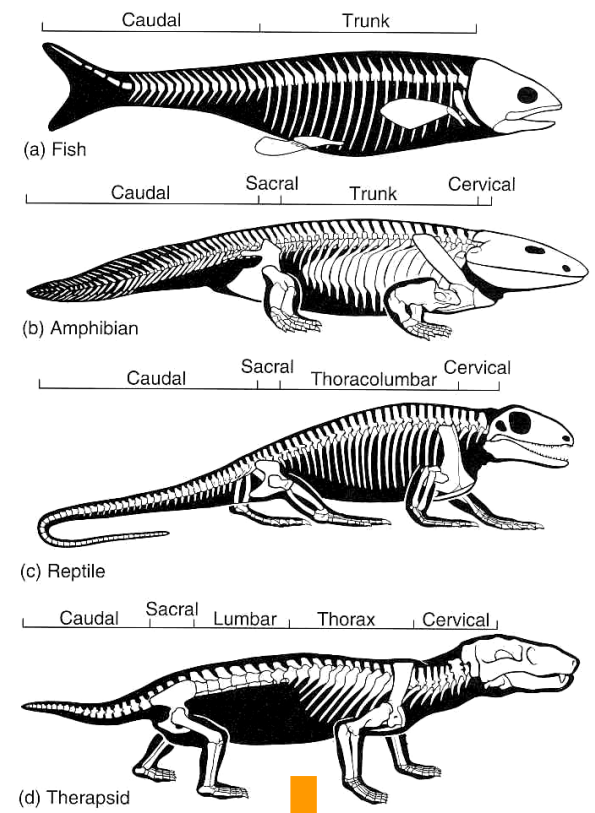
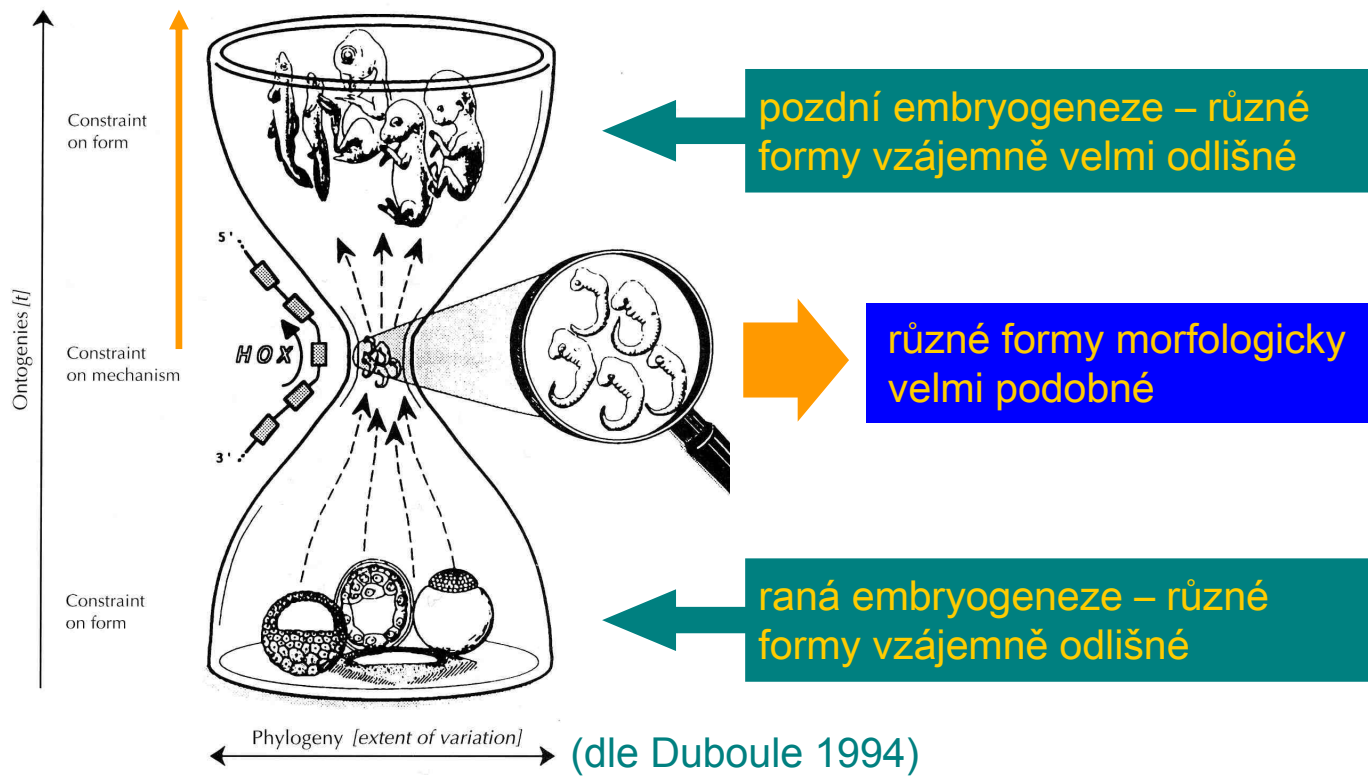
geny příliš si podobné

	lab	pb	Dfd	Scr	Antp	Ubx	Abd-A	Abd-B
<i>Drosophila</i>	□	□	□	□	□	□	□	□
Annelida	□	□	□	□	□	Lox5	Lox2	□
Chelicerata	□	□	□	□	□	□	□	□
Crustacea	□	□	□	□	□	□	□	□
Nematode	□	□	□	□	□	□	□	□

??

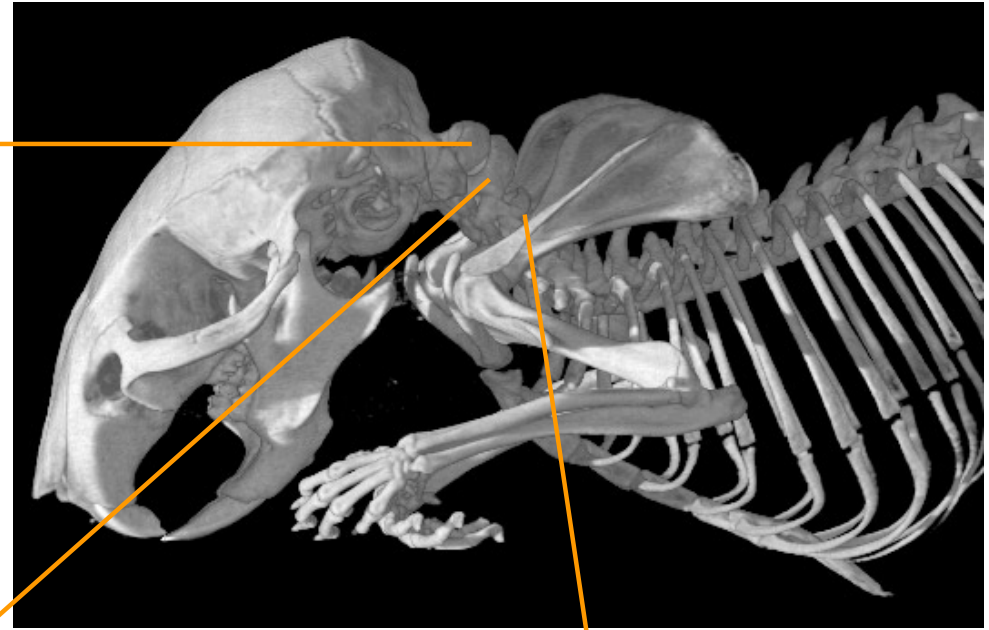
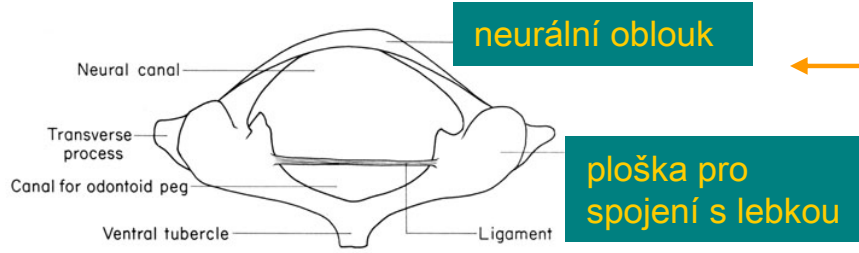
Potvrzené Hox-geny bezobratlých metazoi ve srovnání s *Drosophilou* (dle S. Carolla 1995).





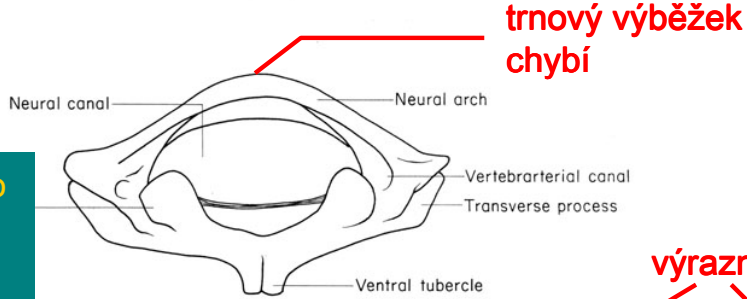
# Krční obratle myši domácí (*Mus musculus*)

Atlas (1. obratel)



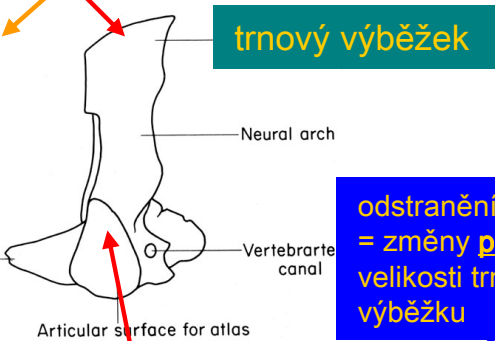
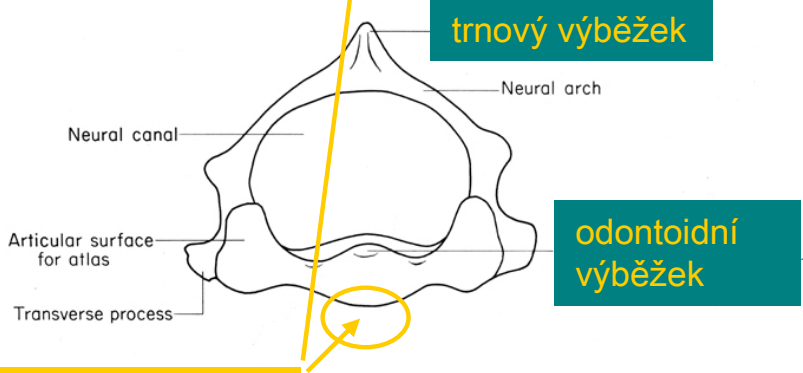
(www.digimorph.org)

ploška pro spojení s axisem

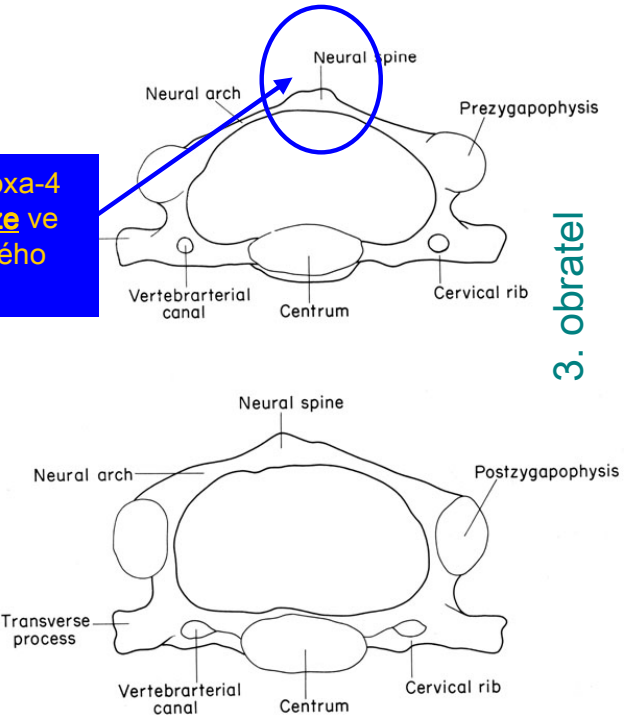
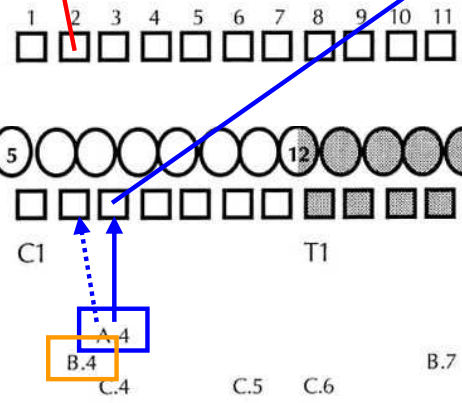
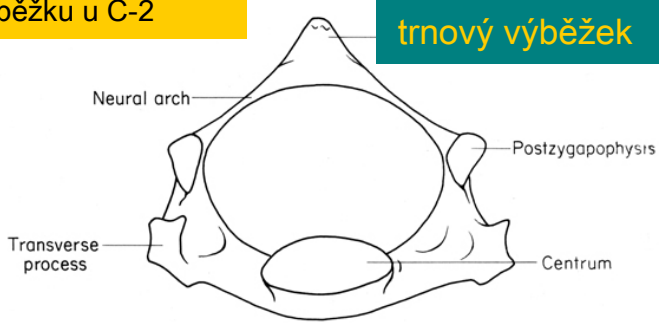


výrazný

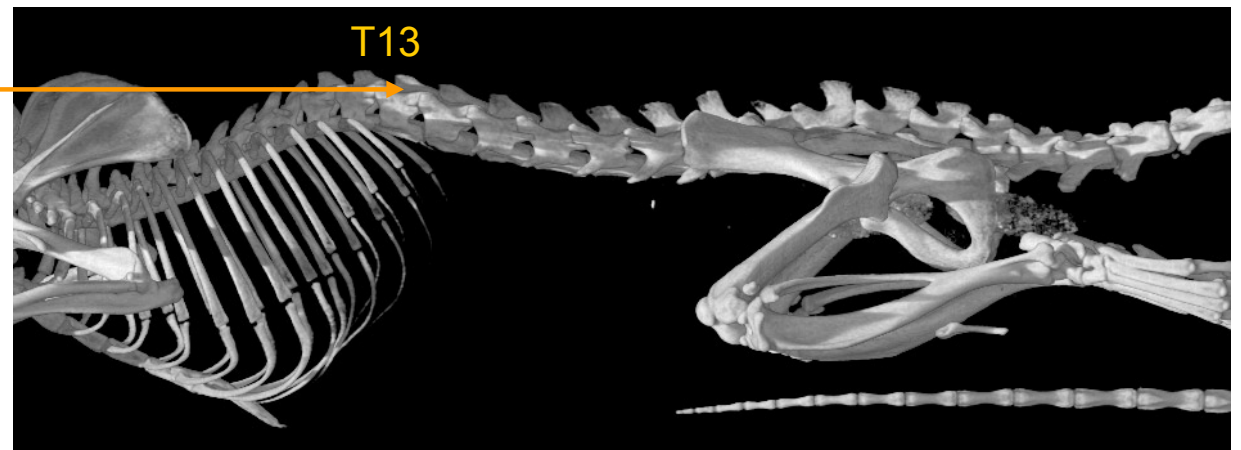
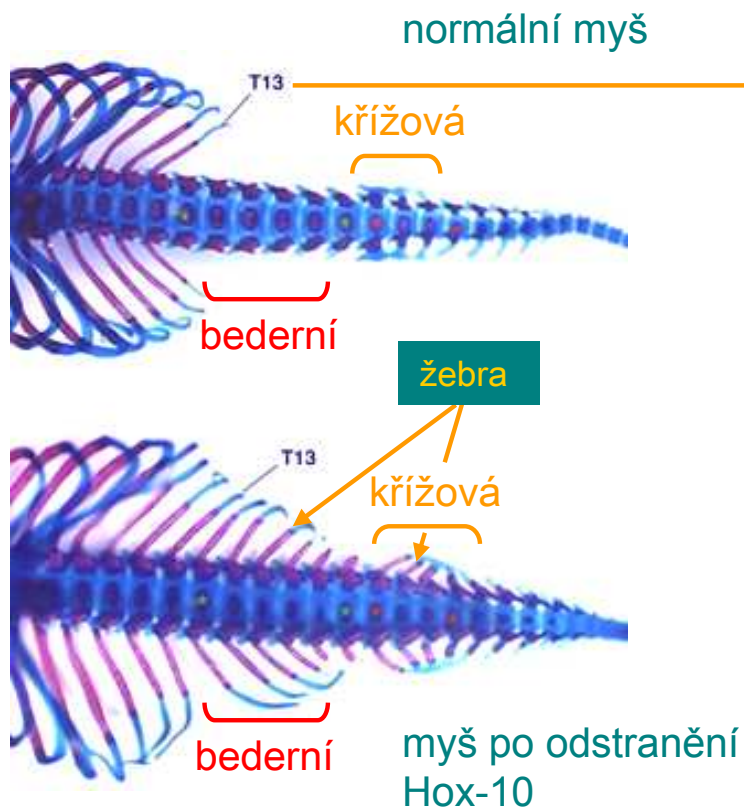
Axis (2. obratel)



odstranění Hoxb-4 = vývoj ventrálního výběžku u C-2



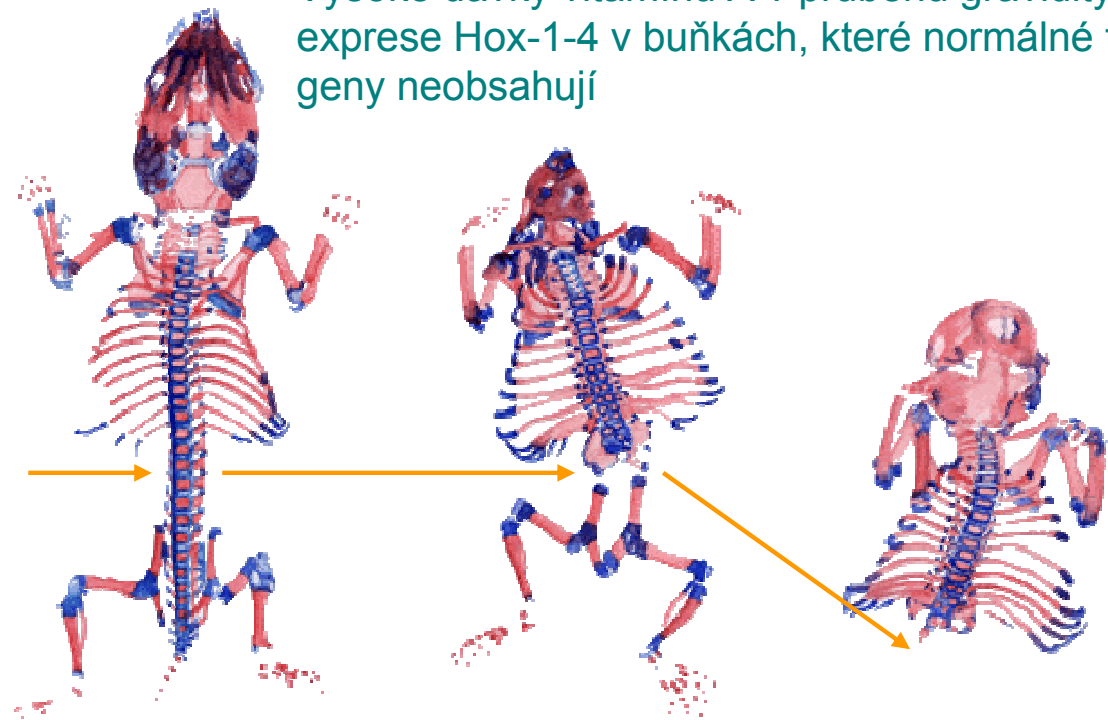
3. obratel



([www.digimorph.org](http://www.digimorph.org))

- odstranění Hox-10 (Hoxa-10, Hoxc-10, Hoxd10) – žebra vyvinuta i na bederních a křížových obratlích
- odstranění Hox-11 (Hoxa-11, Hoxc-11, Hoxd-11) – křížové obratle se vůbec nevyvinuly

Vysoké dávky vitamínu A v průběhu gravidity – exprese Hox-1-4 v buňkách, které normálně tyto geny neobsahují



## Hox-geny

Mají velký význam, jednotlivé paralogické geny (Hoxa-d) kontrolují vývoj jednotlivých strukturních detailů u jednotlivých kostí. Změna působení Hox-genů může být nepatrná bez většího vlivu na funkčnost (či plodnost), avšak ztráta některých genů kontrolujících další systémy může být fatální.



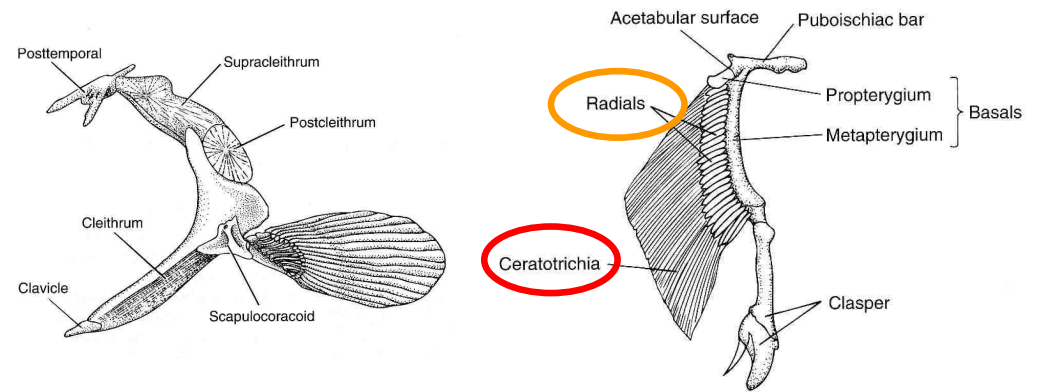
# Kostra končetin a jejich pletenců

**Ryby** – pletence jednoduché stavby, nepřipojeny k páteři

Přední končetina:

- lopatková část
- vlastní končetina s paprsky ploutví

Zadní končetina: ještě jednodušší



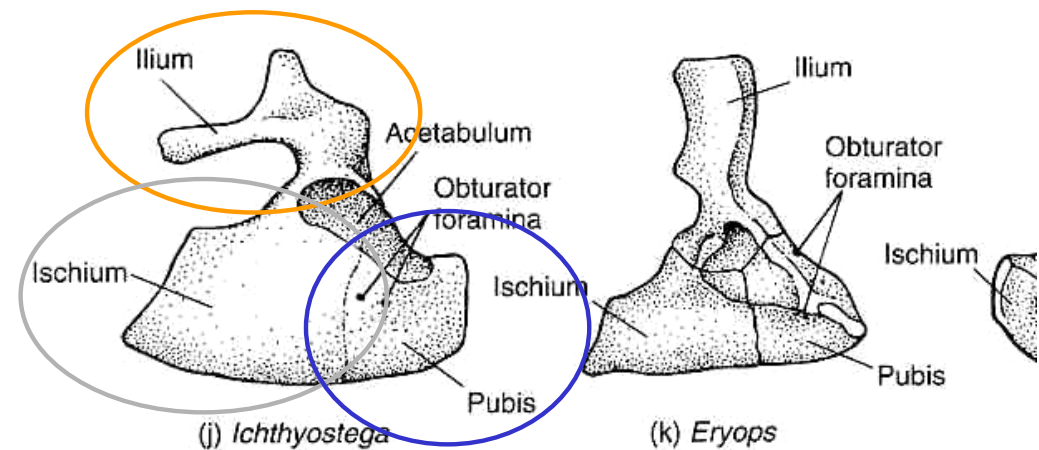
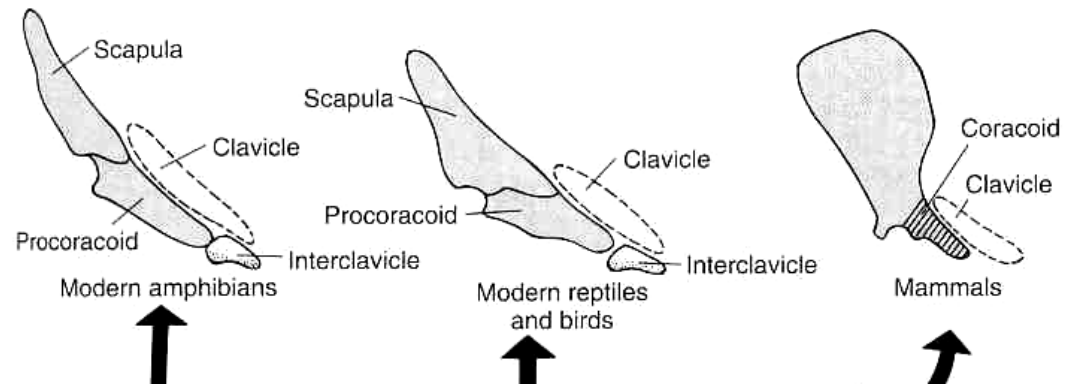
## Suchozemští obratlovci

Přední končetina:

- ramenní pletenec: lopatka (scapula); kost krkavčí (coracoideum); kost předkrkavčí (procoracoideum); kost klíční (clavicula)
- kostra vlastní končetiny

Zadní končetina:

- pletenec pánevní: kost kyčelní (os ilium); kost sedací (os ischium); kost stydká (os pubis)
- kostra vlastní končetiny

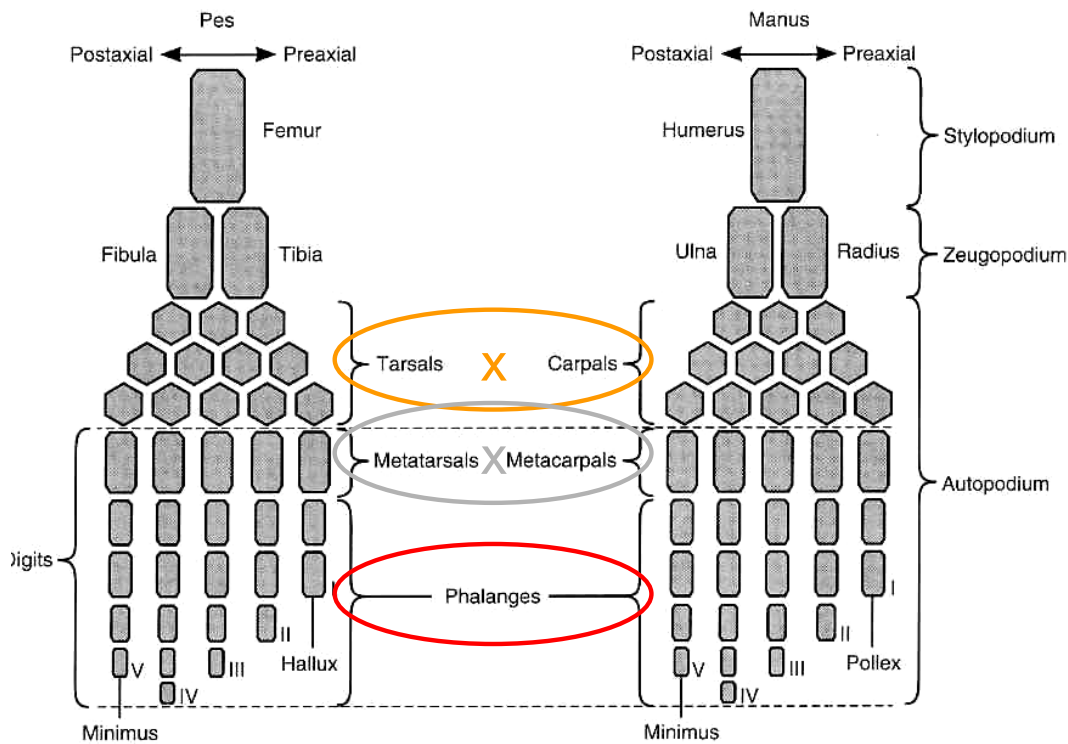


Směr hlava

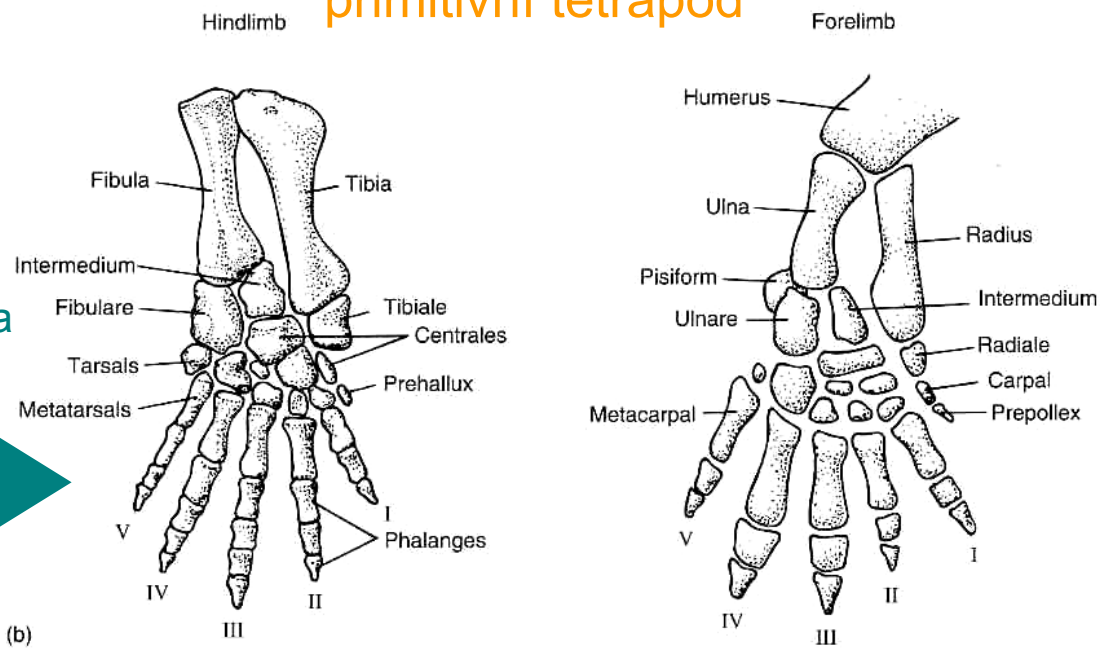


## zadní končetina

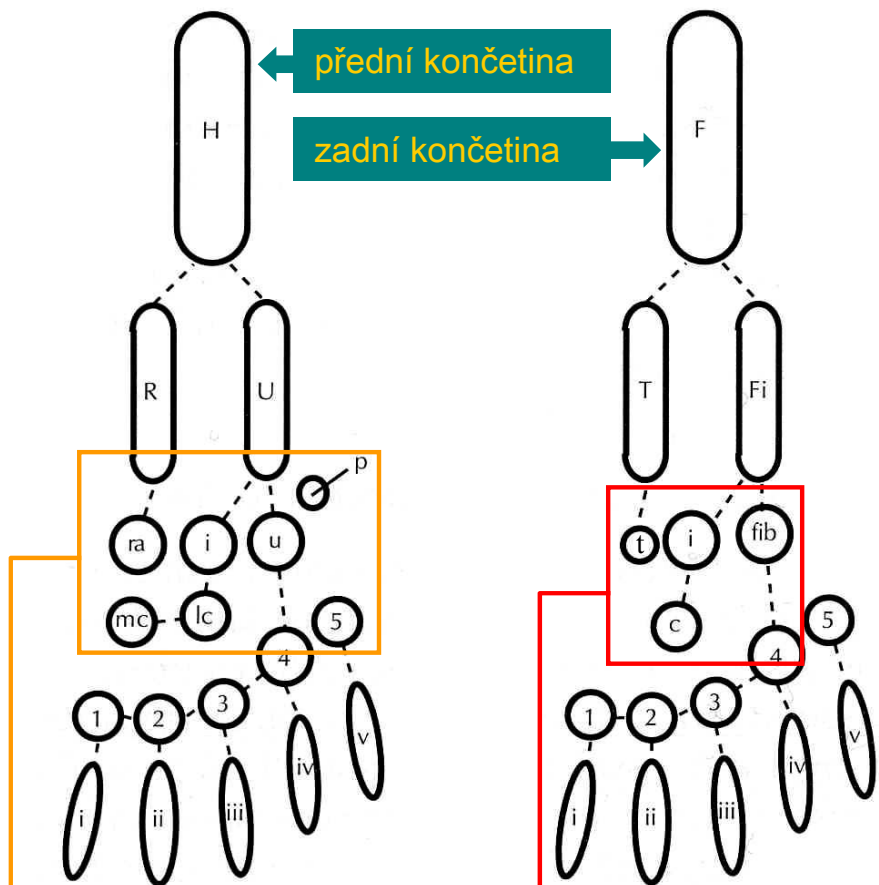
## přední končetina



## primitivní tetrapod



(b)



přední končetina

zadní končetina

p - pisiforme

ra - radiale

i - intermedium

u - ulnare

mc - med. centrale

lc - lat. centrale

1-5 - dist. carpalia

t - tibiale

i - intermedium

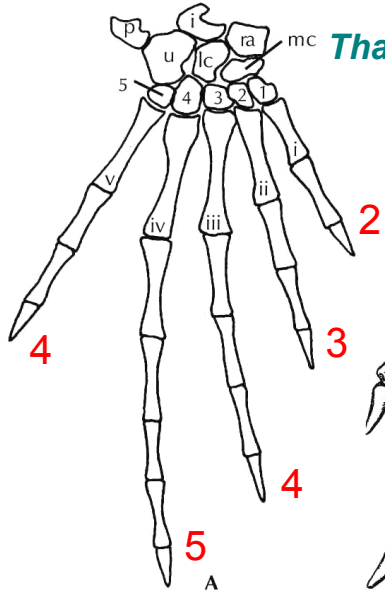
fib - fibulare

c - centrale

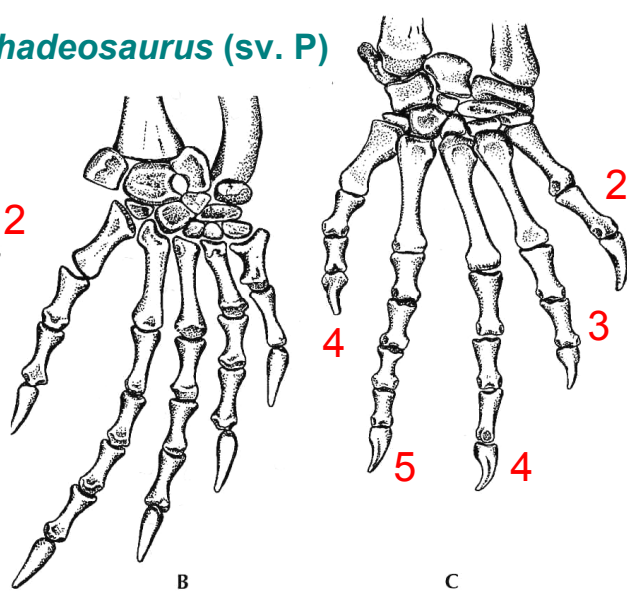
1-5 - dist. tarsalia



**Paleothyris (sv. C)**



**Sphenodon (R)**

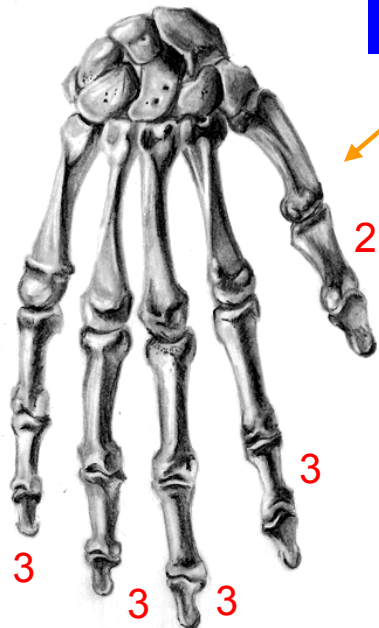


**Thadeosaurus (sv. P)**

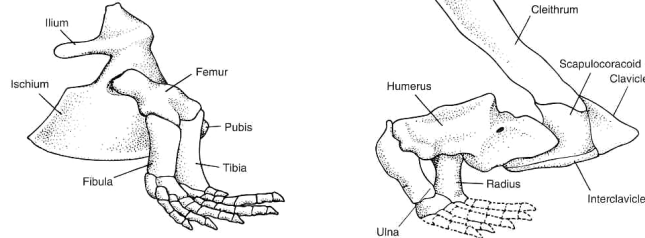
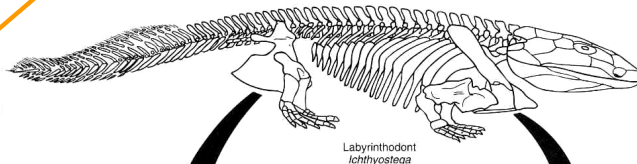
340 mil. let



počet prstů – stabilní  
 2-3-4-5-3 (přední končetina)  
 2-3-4-5-4 (zadní končetina)  
 2-3-3-3-3 (přední i zadní) – od T



**Člověk (R)**

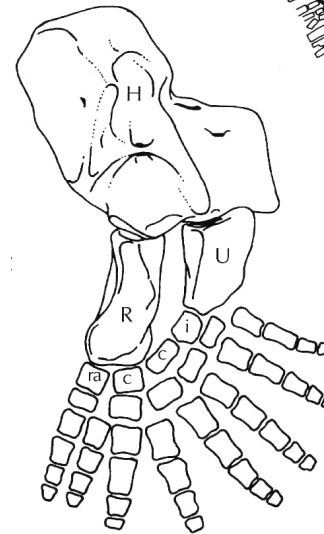
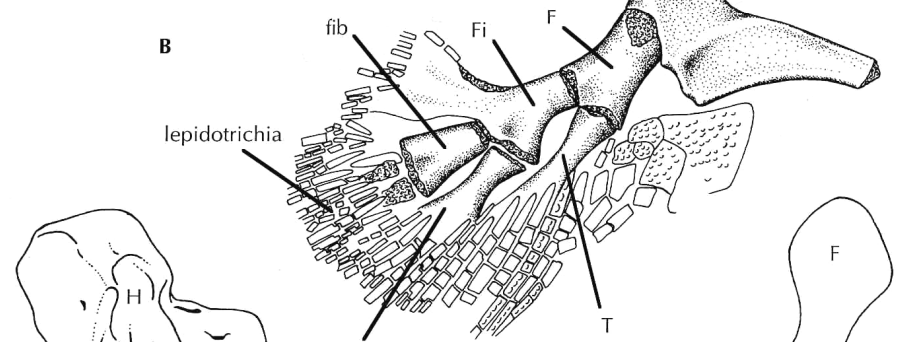
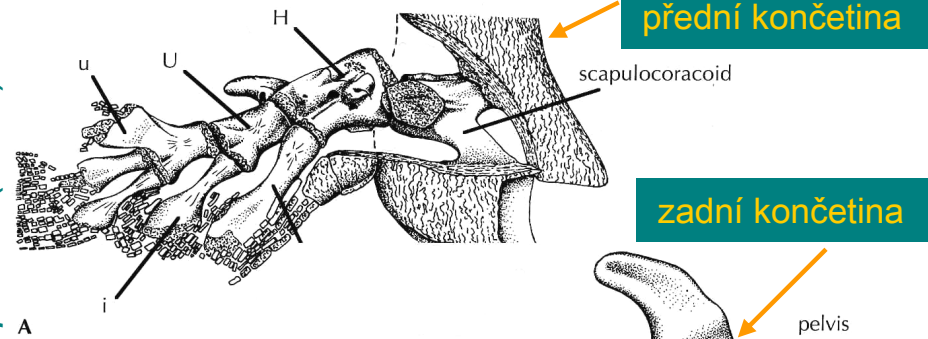


**Ichthyostega (sv. D)**

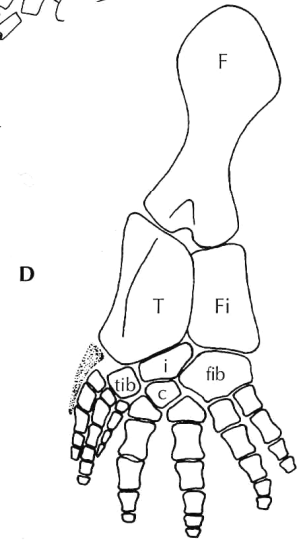
**Vývoj končetin**

- jasně odráží změny podmínek, ve kterých daní zástupci žili. Vysvětlení vzniku končetiny tetrapodů z rybí ploutve je obtížné.

**Eusthenopteron (sv. D)**



**Acanthostega (sv. D)**



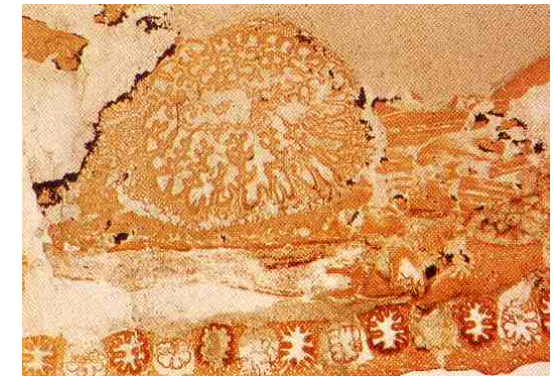
**Ichthyostega (sv. D)**



## *Eusthenopteron* – nadřád Rhipidistia (sp. D – sp. P)

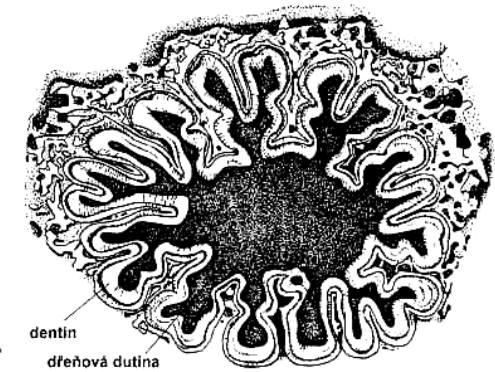
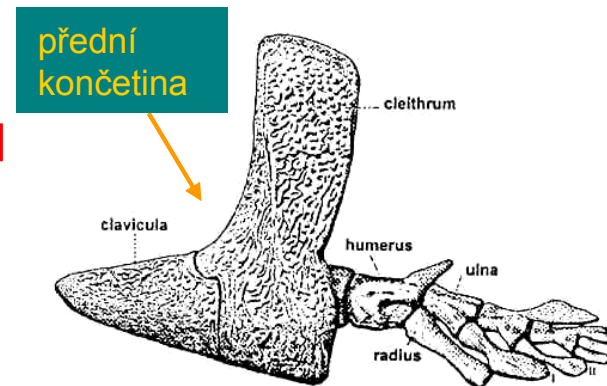
Přítomnost choan (x Actinistia), na povrchu zubů většinou zvrásněný dentin, rozvětvená lepidotrichia (jejich počet převyšoval počet radialií), ocasní ploutev většinou heterocerkní, někdy difycerkní. Délka až 4 m.

Nejstarší záznam Rhipidistia – Rod: *Youngolepis* (sp. D, Čína).

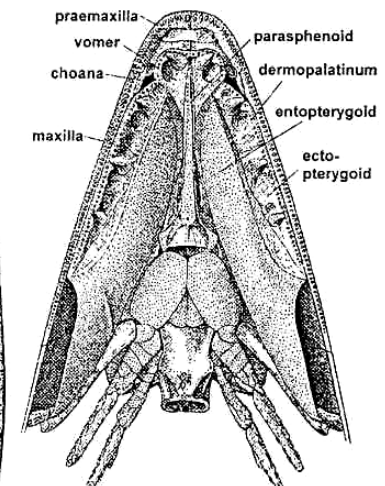
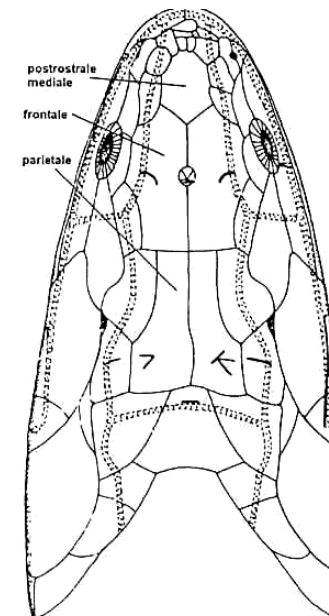


Labyrinthodontní obojživelník

Rhipidistia  přechod na souš



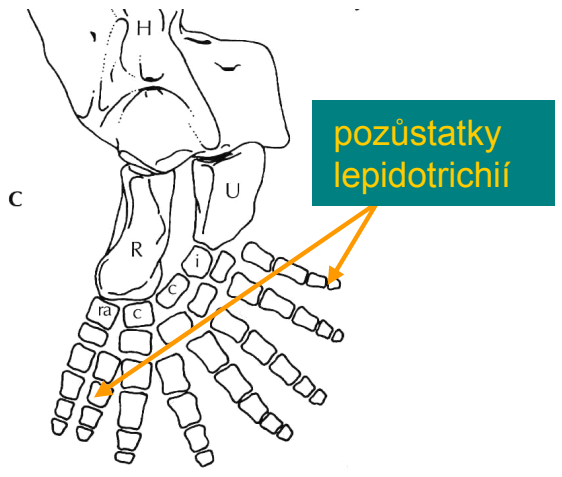
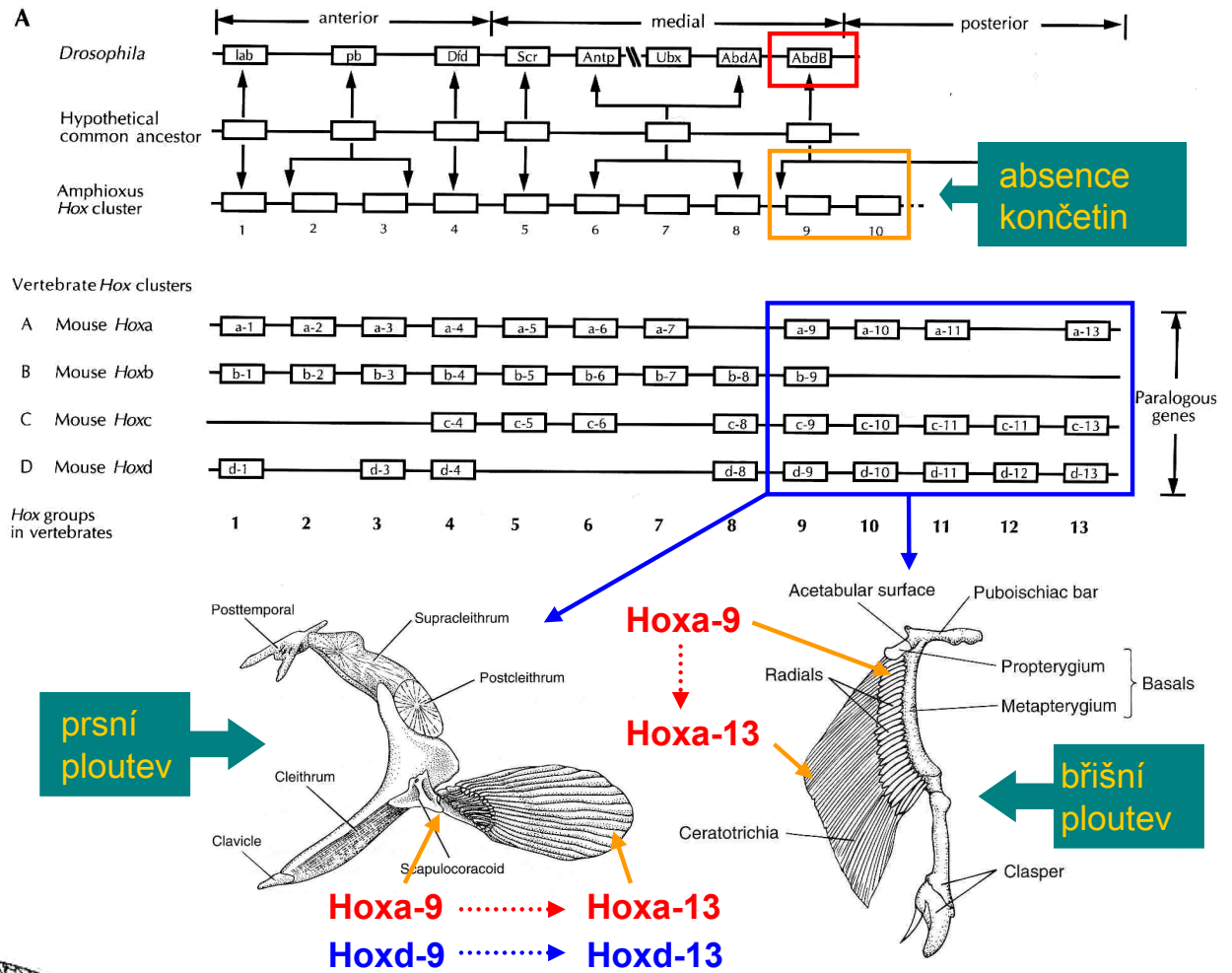
**Ekologie rodu *Eusthenopteron*** – šupiny tvořené pouze kostní tkání, modifikace heterocerkní ploutve na difycerkní a redukce pineálního otvoru. Velikost asi 1m, žil ve sladkých vodách. Nepárové ploutve posunuty dozadu, zřejmě šlo o dravce, který lovil kořist výpadem. Choany pravděpodobně vznikly posunem zadního páru nozder do dutiny ústní a ryba nehybně čekající na kořist mohla nasávat vodu snižováním dna dutiny ústní, čímž voda mohla lépe proudit kolem chemoreceptorů. Zda vnitřní kostra končetin při přechodu na souš hrála nějakou roli – nevíme, ale už i u *eusthenopteron*a je patrný humerus a femur a k nim se kloubící paralelní elementy ulna-radius a tibia-fibula.



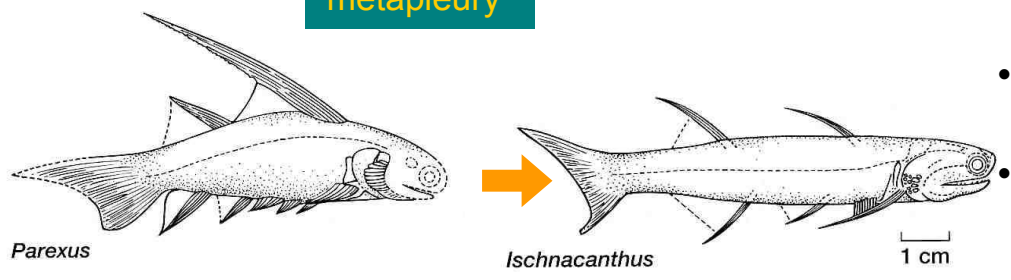
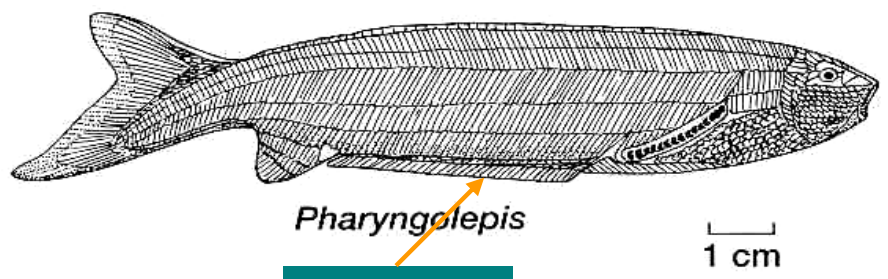
*Eusthenopteron*

Redukce počtu prstů a prstních článků – mnoho skupin amniot, nikdy více pravých prstů než 5.

Základy předních a zadních končetin (stylopodium + zeugopodium) – vždy zachovány (až na výjimky – hadi).



Acanthostega (sv. D.)

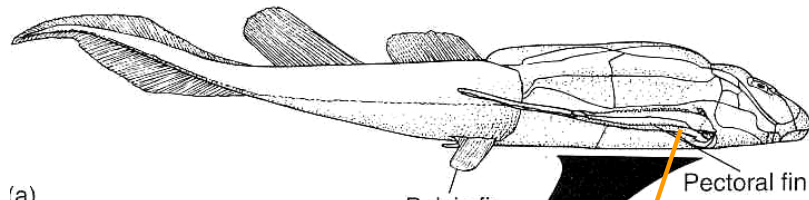
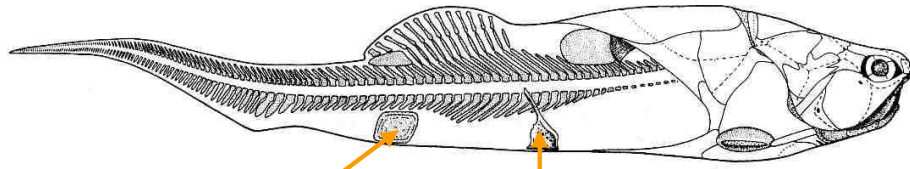


**Jak je možné, že Hox-9 se projevují v oblasti přední končetiny a ne pouze zadní ?!**

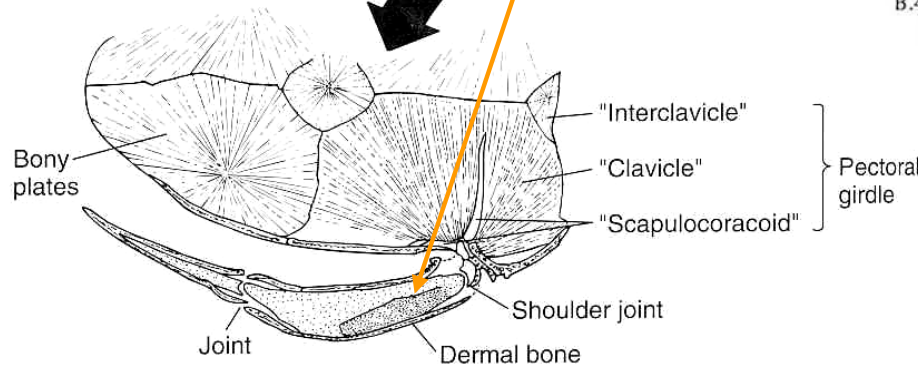
- chybná exprese Hox-genů původně regulujících pouze růst zadní končetiny
- přední a zadní končetiny mohly vyrůst z jediného párového laterálního ploutevního lemu (metapleur)
- u primitivních ryb se prsní ploutev vyvinula dříve než břišní (Coates 1994)



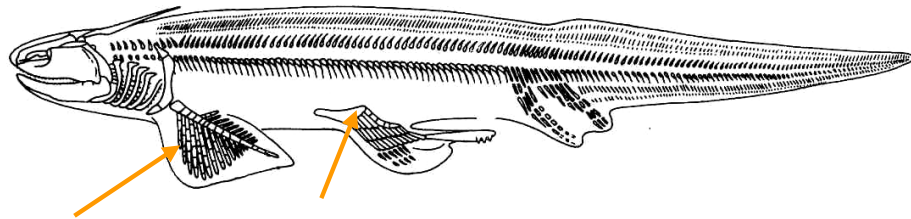
*Coccosteus*, stř. D, Skotsko



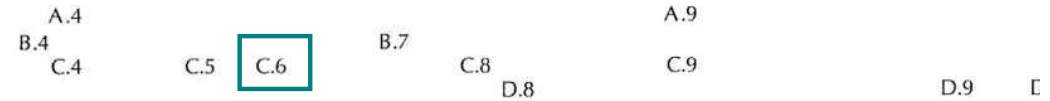
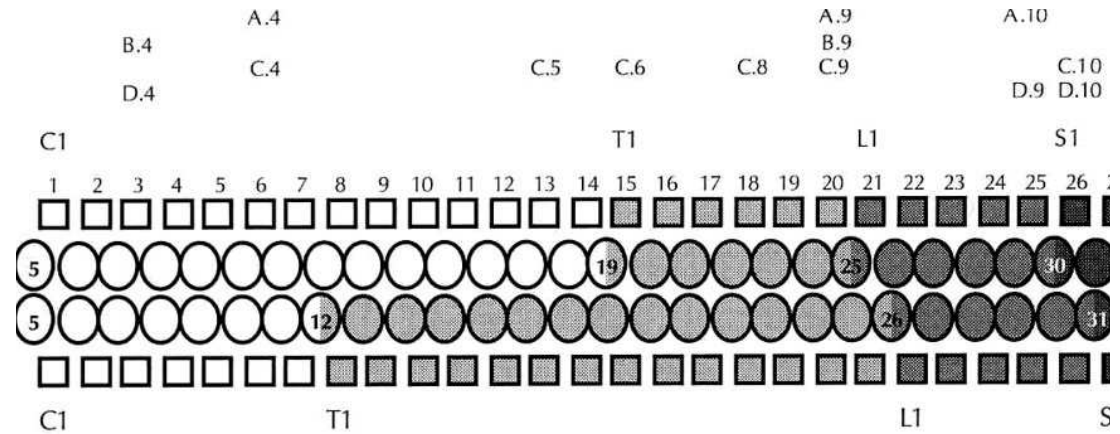
(a) *Bothriolepis* (sv.D, Kanada)



(b)



*Xenacanthus* (D-P), i bosk. brázda



**Hoxb-8** (přední+zadní končetina raného vývoje myši)

**Hoxc-6** (podíl na tvorbě přední končetiny – myš, žába *Xenopus*, rybka *Danio*)

**Hoxb-5** (určuje pozici pletence lopatkového u myši)

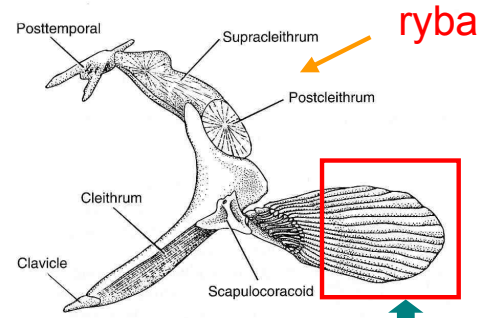
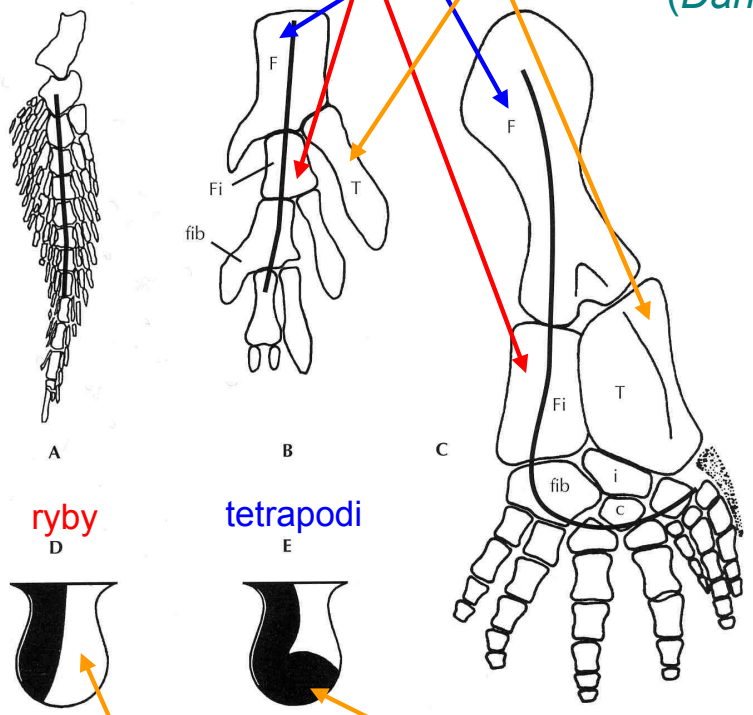


Charakter exprese Hox-genů ukazuje, že vznik párových končetin byl původně regulován Hox-geny odpovídající části těla. Později však začal převažovat vliv té skupiny Hox-genů, která původně ovlivňovala vývoj struktur na konci těla a v oblasti ocasu.

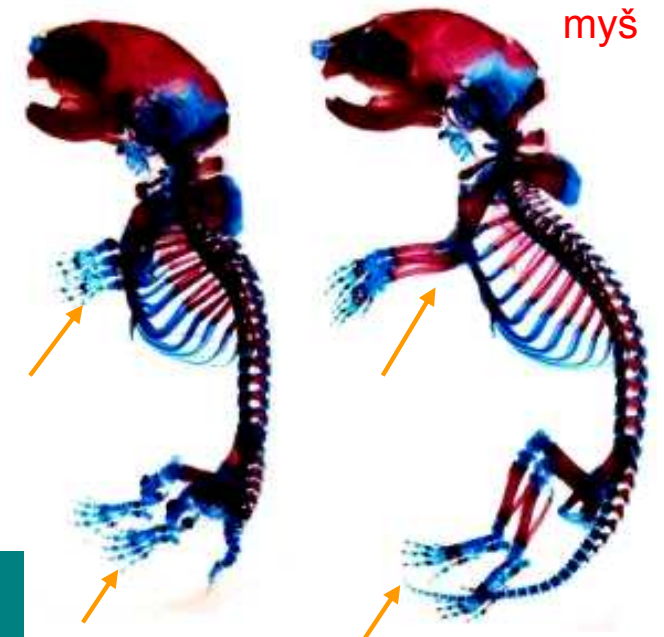
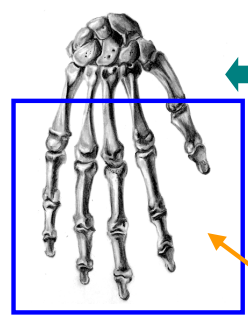


**jasná homologie**

potvrzeno i podobným zastoupením Hox-genů u ryby (*Danio*), kuřete, obojživelníka, myši



**vzájemně odlišná distribuce Hox-genů**

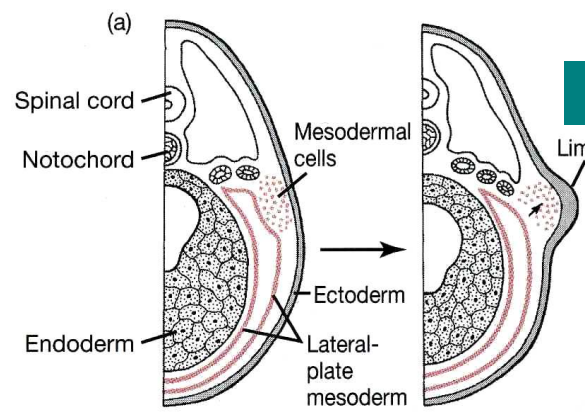
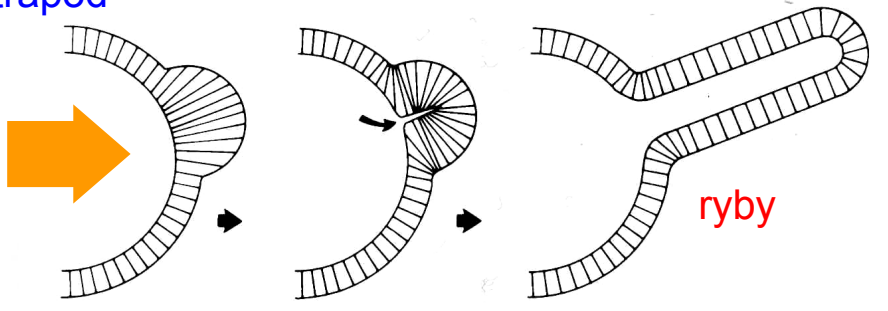


Ovlivnění Hoxa- a Hoxd-genů může vést ke změně konfigurace končetin.

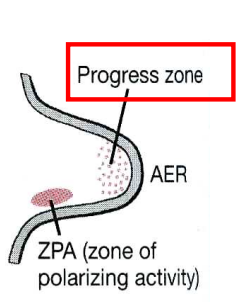
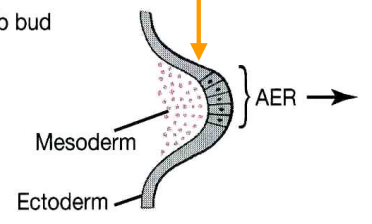
**absence Hoxd-11- Hoxd-13 genů**

**Hoxd-11-Hoxd-13 geny přítomny**

Ryby - buňky mesenchymu nemohou proniknout do distální části záhybu



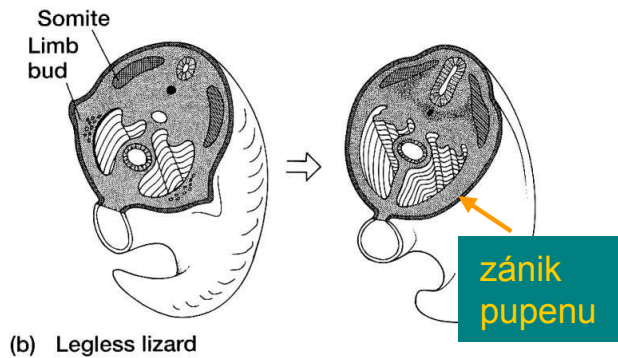
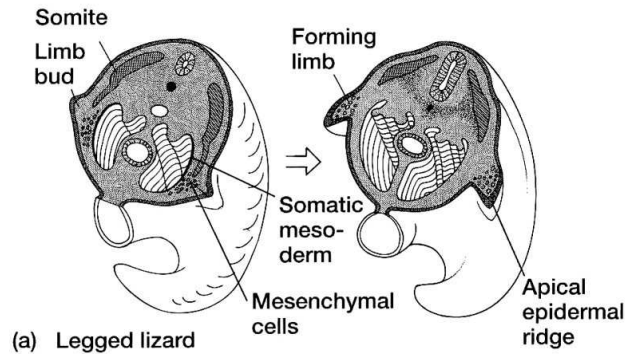
**končetinový pupen**



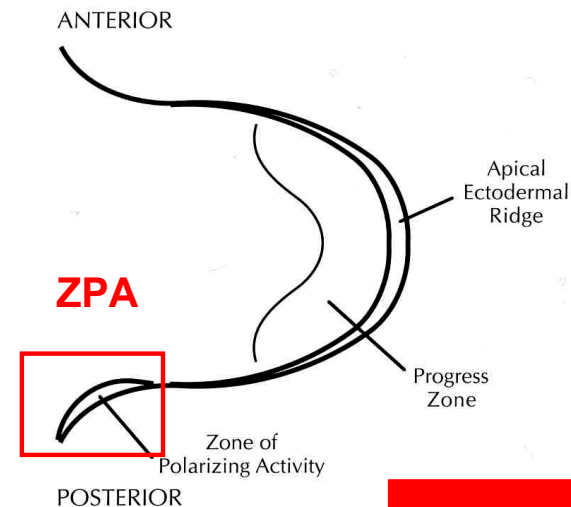
**Tetrapodi - prostor dost široký k průniku mesenchymu**

**tetrapodi**

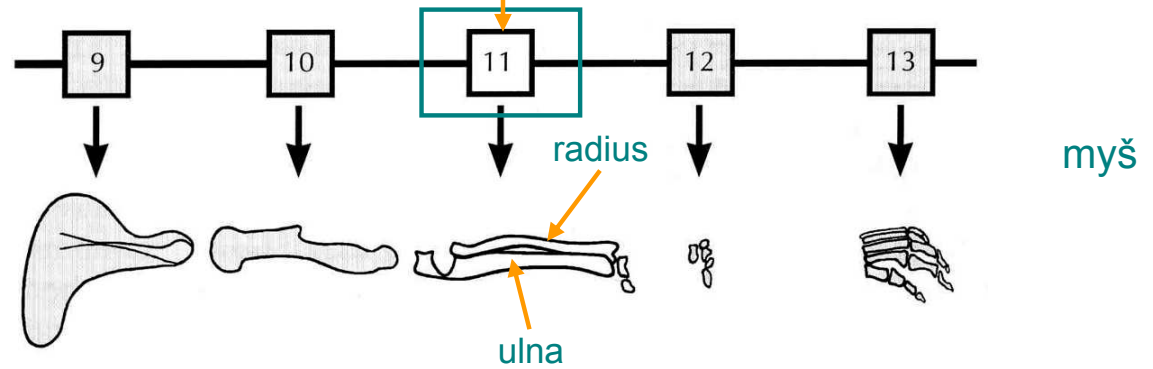
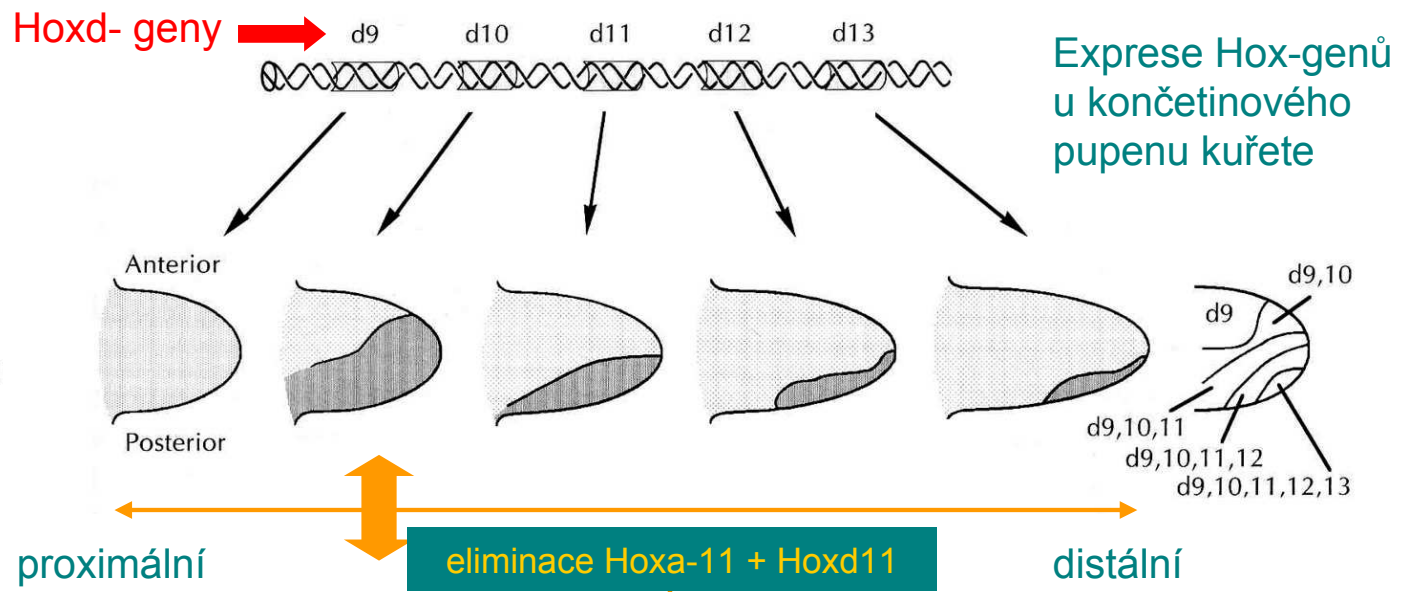
# ještěrky s končetinami



# ještěrky s redukovanými končetinami



# Hoxd- geny



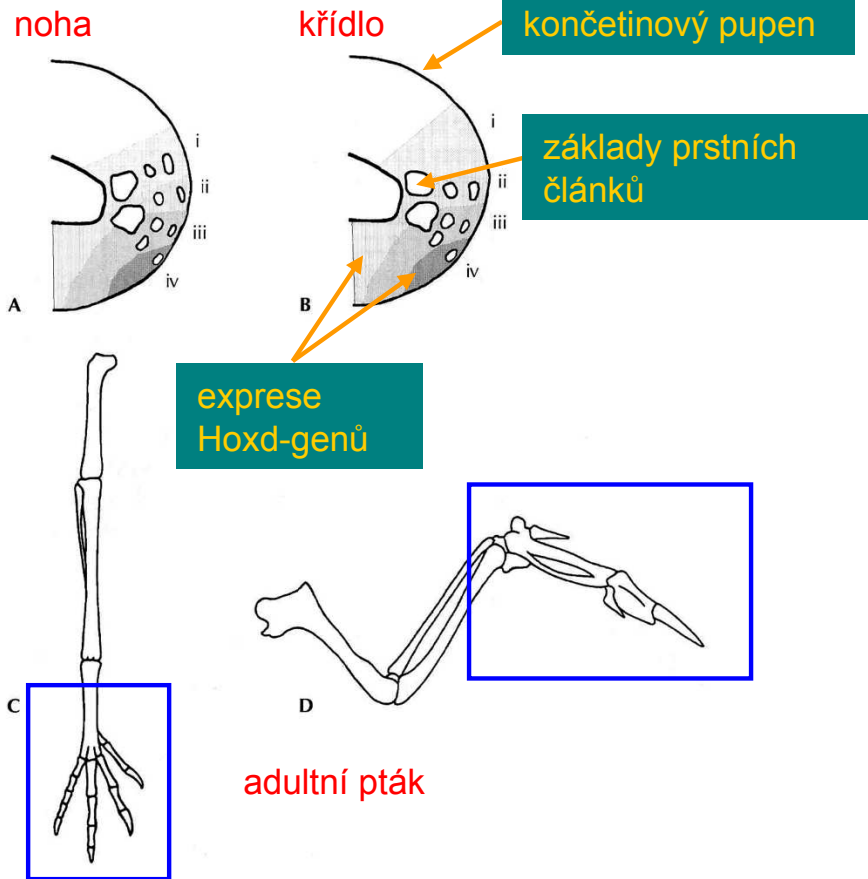
Eliminace Hoxa-11 a Hoxd-11 u myši vede ke ztrátě kostí radius, ulna a proximálních karpalií.

- Hox-9 – oblast pletence lopatkového + pánevního
- Hox-10 – humerus + femur
- Hox-11 – ulna, radius + tibia, fibula + proximální karpalia a tarsalia
- Hox-12 – distální karpalia + tarsalia
- Hox-13 – prstní články přední + zadní končetiny

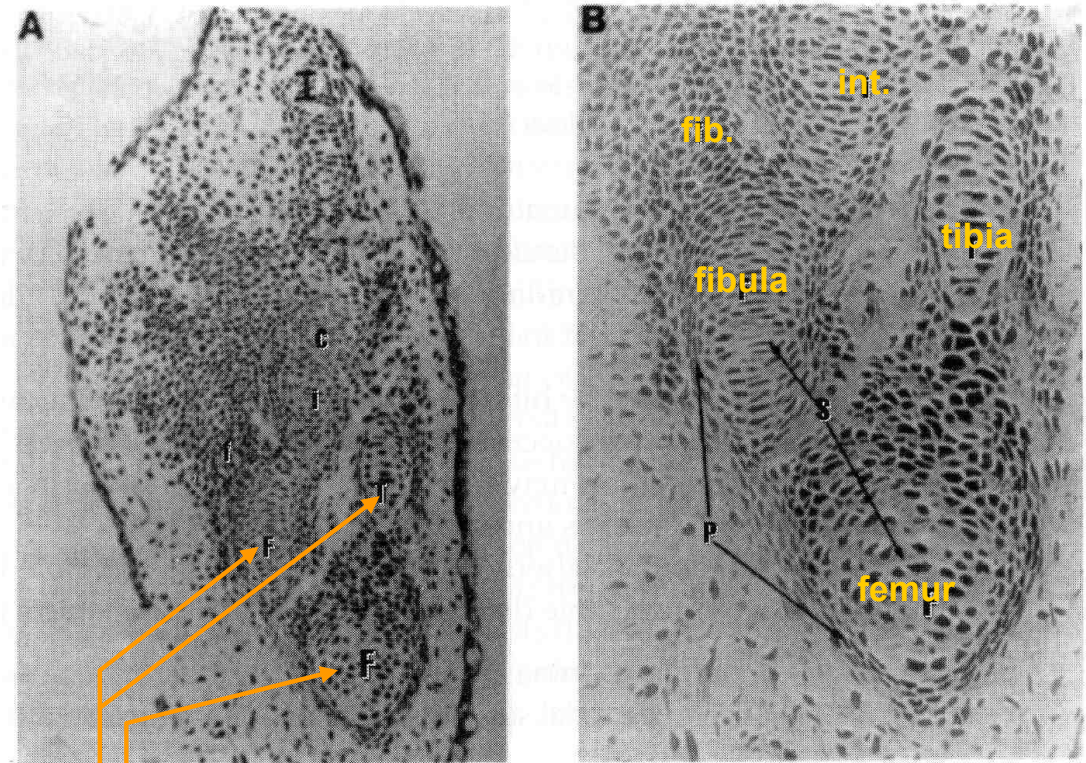
ZPA (zóna polarizační aktivity) – počet buněk určuje počet prstů



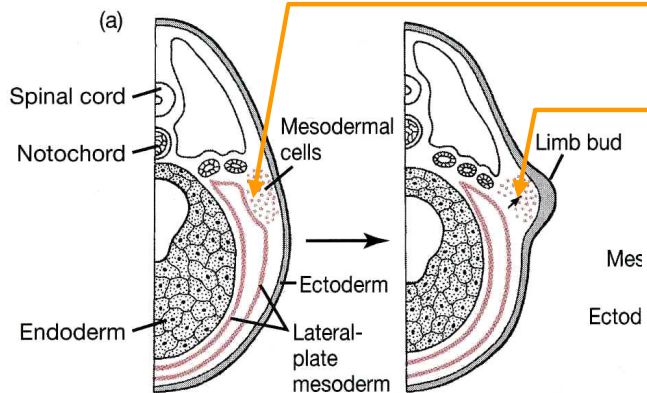
# Morfogeneze a evoluce končetiny tetrapodů



Končetina embrya axolotla (*Ambistoma mexicanum*), příčný řez (Shubin & Albrech 1986).



Podobná distribuce Hoxd-genů, ale u adultních jedinců přední a zadní končetina vzájemně velmi odlišné.

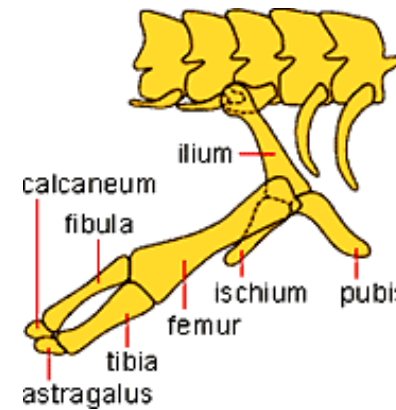
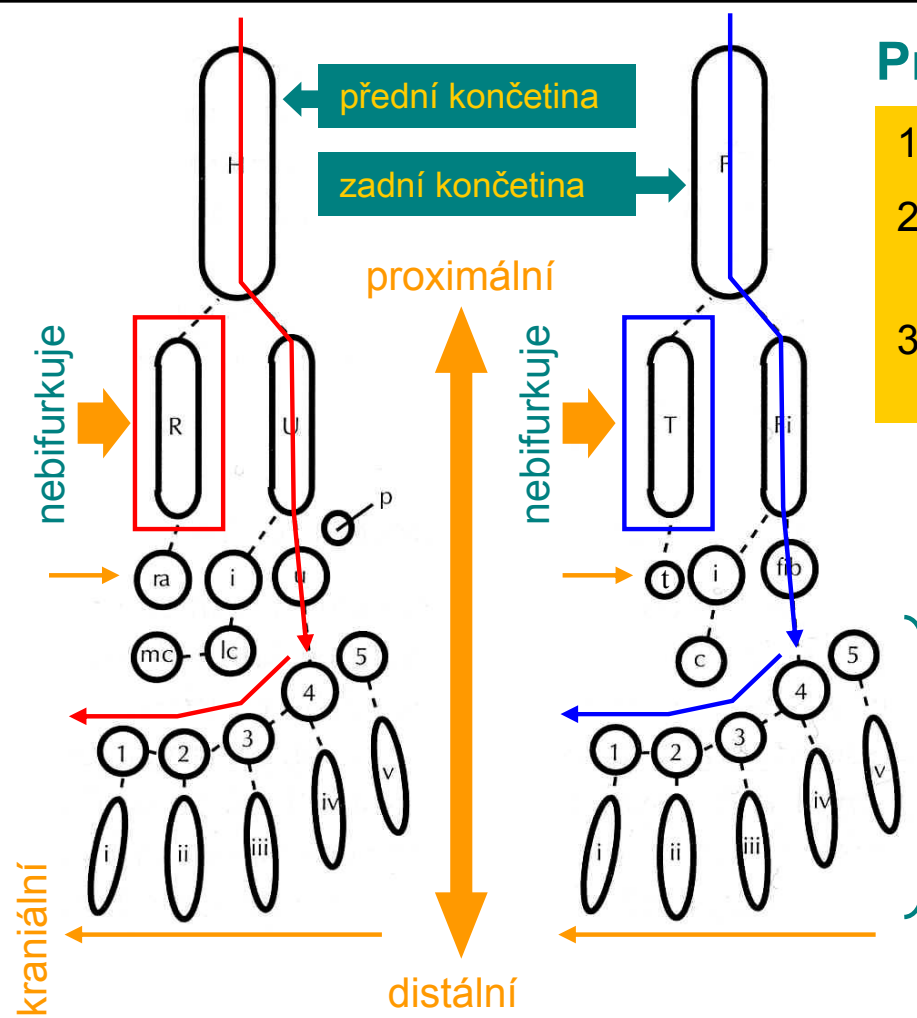


- **kondenzace** nediferencovaných buněk mezenchymu
- **segmentace** mezenchymu, vznik kondenzačních shluků
- **morfogeneze** – proximální kondenzace buněk = budoucí humerus (přední končetina) nebo femur (zadní končetina)
- Distální **bifurkace** budoucího humeru (femuru)



# Pravidla vývoje kostí končetin tetrapodů

1. kosti vznikají bifurkací, nikdy ne trifurkací
2. bifurkace je vždy následována segmentací, segmentace se však může objevit i bez bifurkace
3. kosti končetin se vyvíjejí v jedné rovině, nikdy nedochází k vývoji ve výrazně odlišném úhlu od této roviny



*Pachyrhachis* (sp. Kř, Asie)

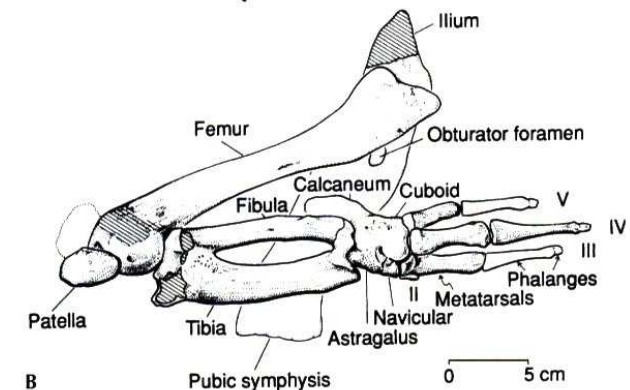
Pořadí vzniku chrupavčitých elementů u tetrapodů (Caldwell 1994). Platí pořadí: 4-(5 / 3)-2-1.



A

*Basilosaurus cetoides* - sv. eocén Severní Ameriky, délka největších exemplářů - 25 m. Lebka - některé primitivní znaky (heterodontní dentice).

Figure 12.23. The upper middle Eocene whale *Basilosaurus isis* (A) showing retention of the rear limb (B). Reprinted with permission from *Science*, vol. 249, Gingerich, Smith, and Simons. Copyright © 1990, American Association for the Advancement of Science.



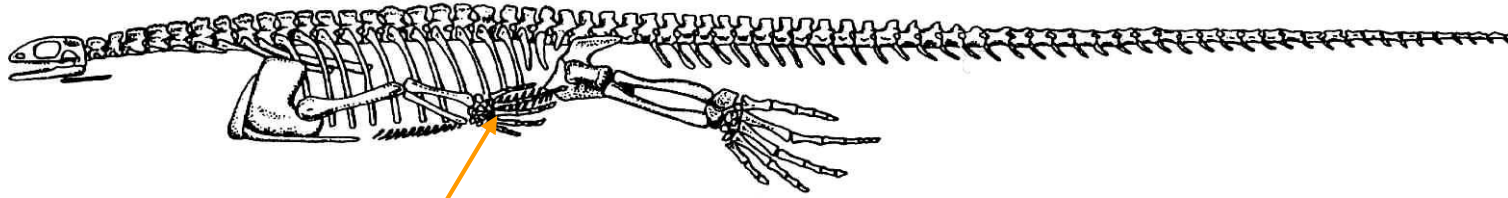
B







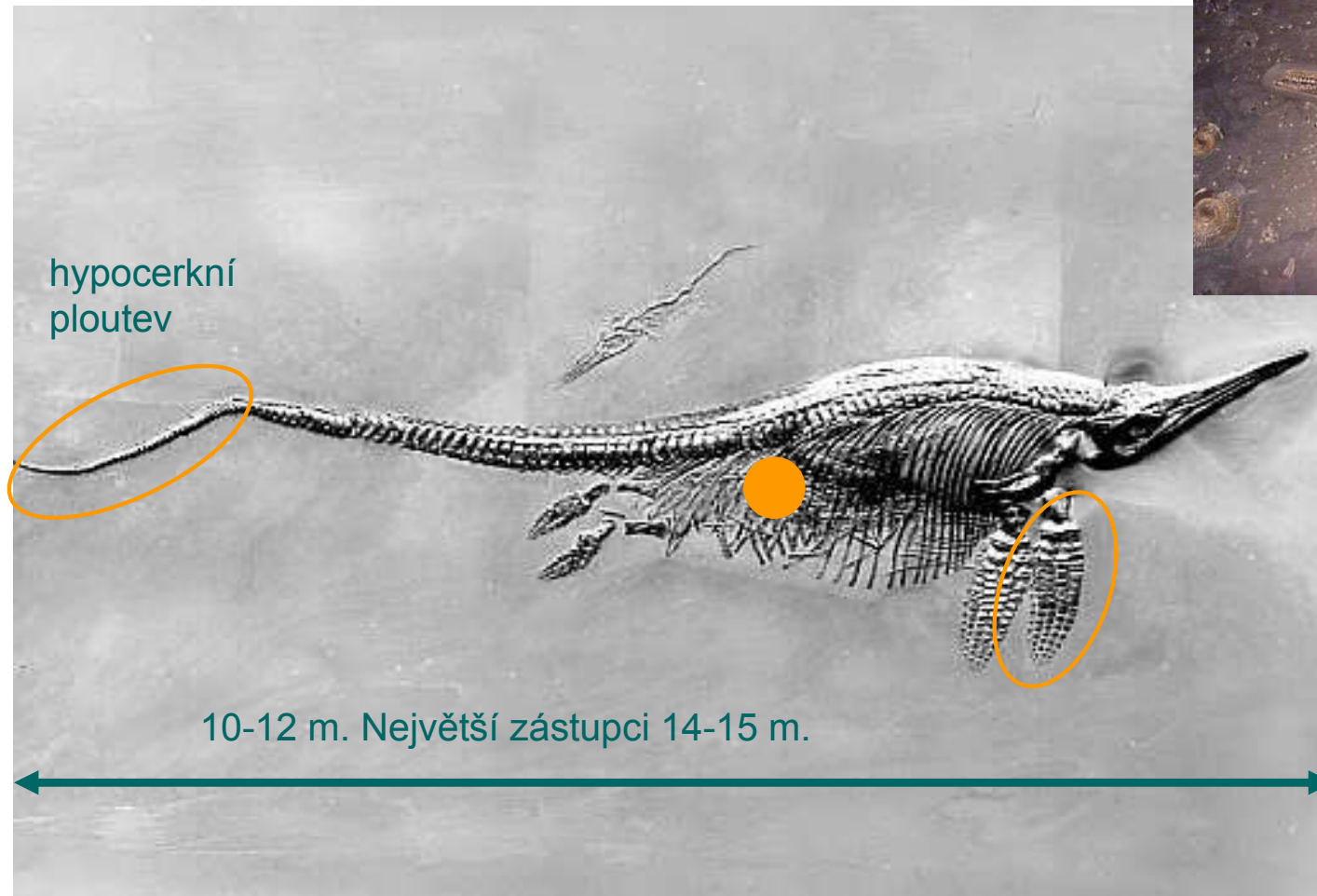
# Claudiosaurus



osifikace zápěstí je ukončena dříve než na zadní končetině

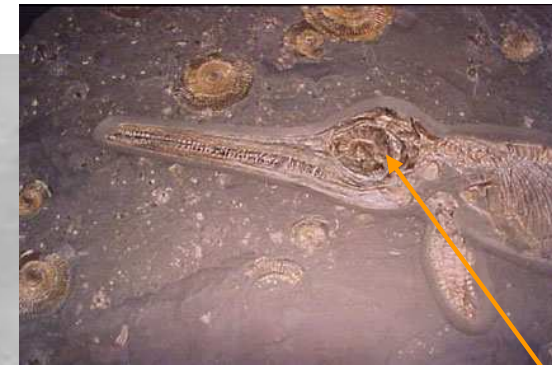
odlišnost od většiny dnešních plazů

adaptace na vodní prostředí



hypocerklí ploutev

10-12 m. Největší zástupci 14-15 m.



sklerotikální prostenec

*Stenopterygius* (J-sp.Kř, Evropa)

[www.informatics.jax.org/.../figure19.shtml](http://www.informatics.jax.org/.../figure19.shtml).