

# Aktuální poznání fylogeneze eukaryot a mnohobuněčných živočichů (Metazoa)



# Podobnosti mezi taxony

---

**Homologické (homologie)** - podobnosti mezi potomky nebo v linii potomek předek, ale vždy **založené na kontinuitě genetické informace**

- **apomorfní** podobnosti - přítomnost evoluční novinky (odvozeného, sekundárního stavu znaku), vzniklé jedinečnou událostí; autapomorfie = ojedinělý výskyt apomorfie, synapomorfie = společný výskyt apomorfie
- **pleziomorfní** podobnosti - shody v původnějším (primitivnějším - méně časově) stavu znaku u předka a potomků; výskyt společných pleziomorfií u potomků je sympleziomorfie (nemají význam pro poznání příbuznosti, protože tento znak sdílí i jiné taxony mimo okruh našeho zkoumání)

# Podobnosti mezi taxony

---

**Homoplazické (homoplazie)** - podobnosti mezi potomky **vzniklé nezávisle** na sobě

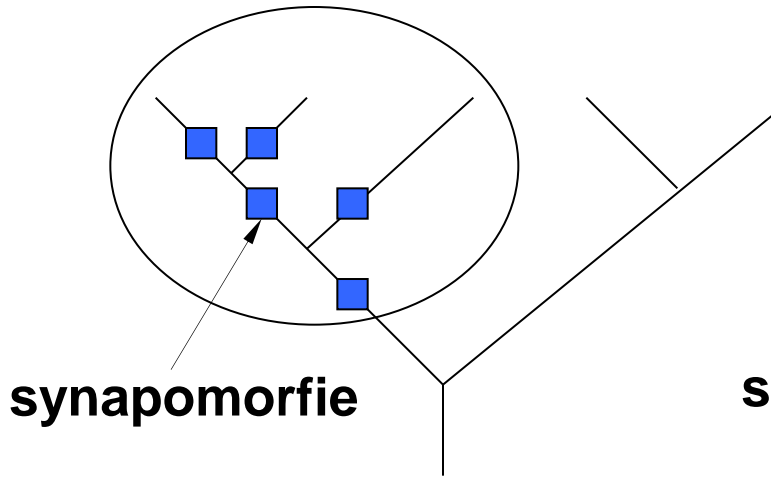
- **konvergence** - podobnosti vzniklé nezávisle na existenci společného předka, nezávislé evoluční události (př. krovky brouků a škvorů, komorové oko, volvace svinek a svinulí)
- **analogie** - celková povrchní podobnost díky stejné funkci či životu ve stejném prostředí (př. křídlo ptáků a letounů, rybovitý tvar)
- **paralelizmy** - podobnosti mezi blízce příbuznými potomky, nesdílené výlučným společným předkem, ale podmíněné nějakou jeho vlastností (př. polokrovky ploštic)
- **reverze** - druhotné konvergentní podobnosti potomků upomínající na stav u vzdálených předků; negativní reverze = ztráty - ztráta křídel u části okřídleného hmyzu (blechy upomínají na příbuznost s primárně bezkřídlymi)

# Přirozenost taxonů

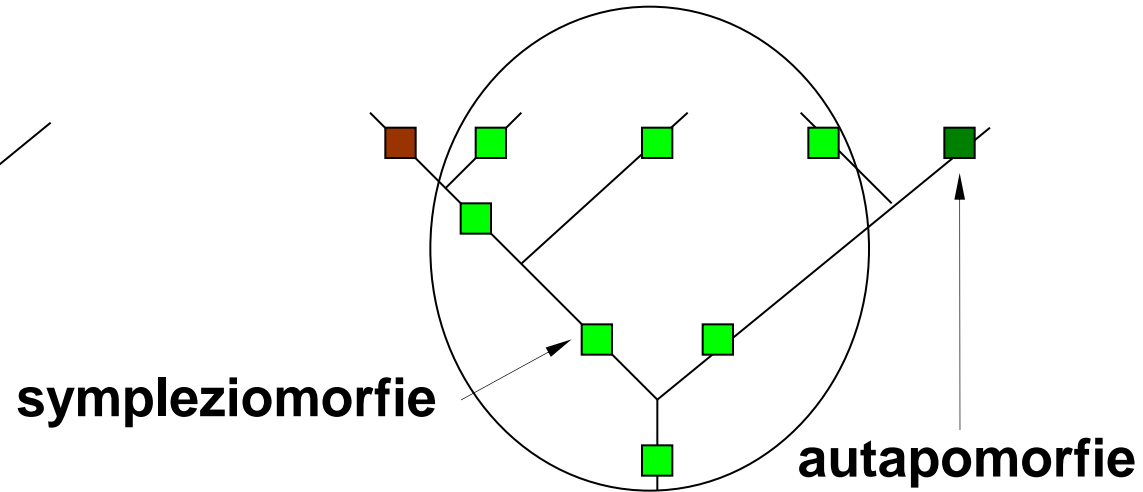
---

- **Taxon** - obecná jednotka na různých úrovních systému
- **Monofyletický taxon (monofylum)** - zahrnuje exklusivního (= pouze pro tento taxon) společného předka (**ancestor**) tohoto taxonu a všechny jeho potomky; založen na **apomorfních podobnostech (apomorfiích)**
- **Parafyletický taxon (parafylum)** - nezahrnuje všechny potomky společného předka a ten není exklusivní (= byl předkem i jiného taxonu), společný předek je zahrnut; je založen na **pleziomorfních podobnostech (pleziomorfiích)**
- **Polyfyletický taxon (polyfylum)** - sběrná skupina, založená na povrchně pojaté a nezávisle vzniklé podobnosti, vlastní společný předek neexistuje; je založen na **homoplazických podobnostech** (např. konvergence)

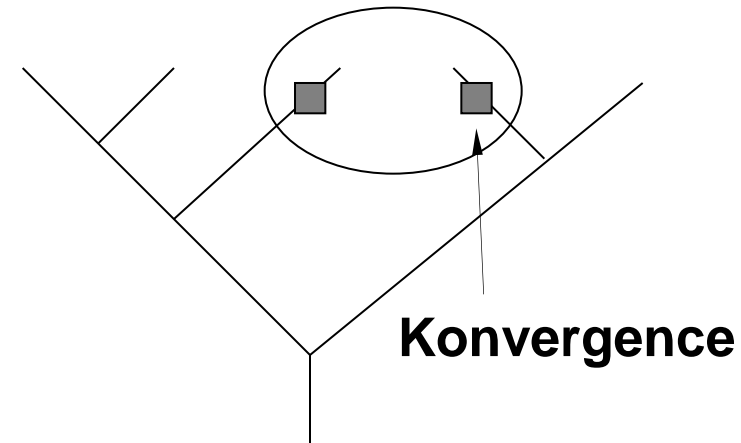
# Monofylum



# Parafylum

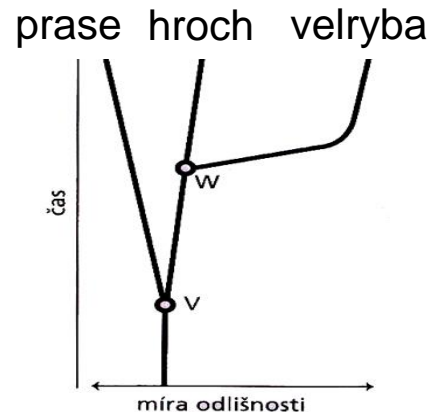


# Polyfylum



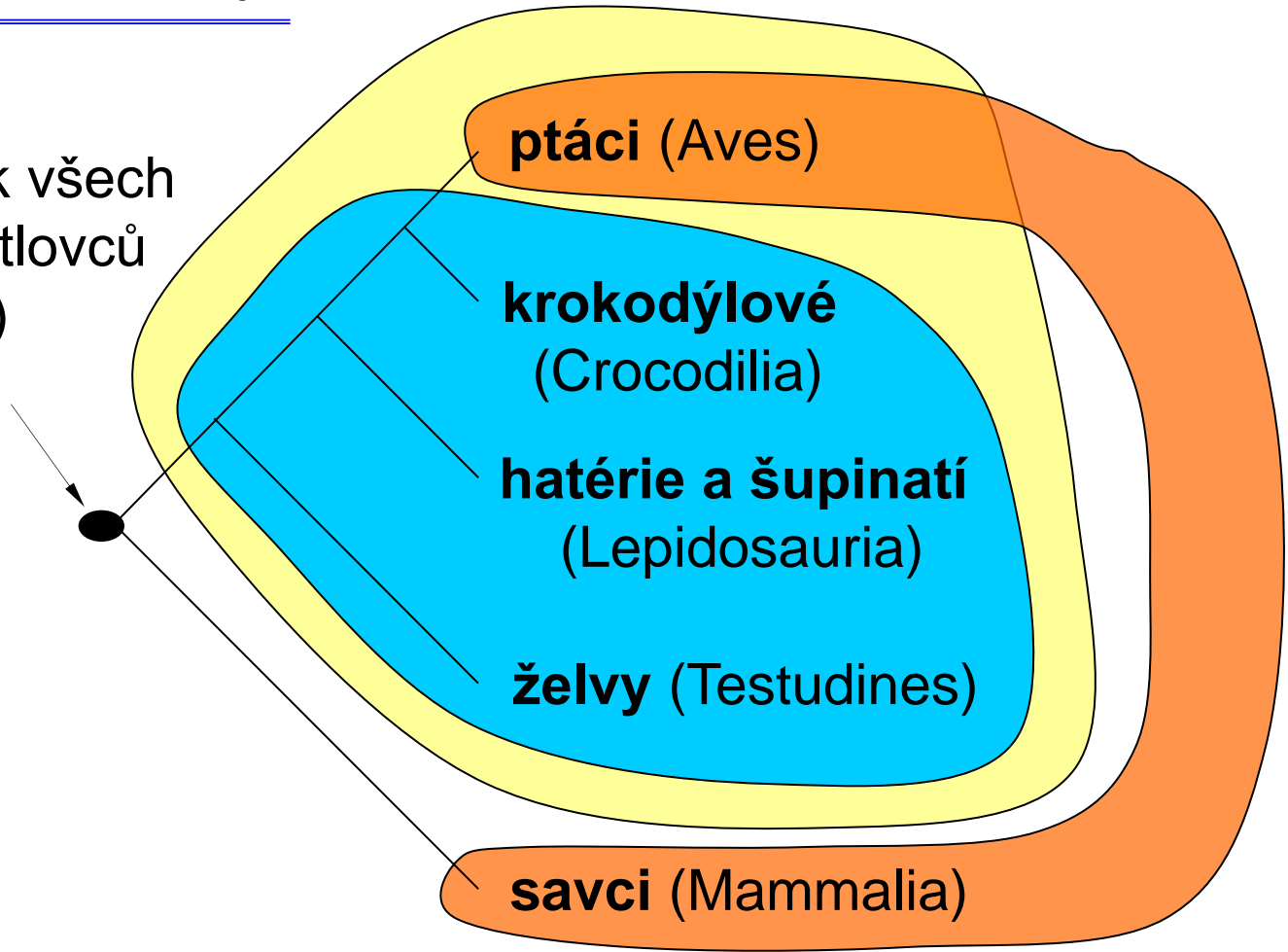
- pouze taxony monofyletické jsou taxony přirozené, protože jsou celistvými a úplnými výseky historického vývoje taxonů

- podobnost apomorfní (přítomnost evoluční novinky) nám odhalí situaci, kdy je podobnost dána pouze malou diferenciací taxonů



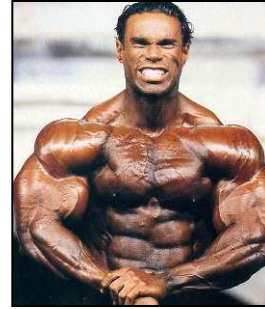
# Typy taxonů - příklady

společný předek všech  
blanatých obratlovců  
(Amniota)



-  - monofylum plazi (Sauropsida)
-  - parafylum „tradiční“ plazi (Reptilia)
-  - polyfylum teplokrevní (Homoiothermia)

# Typy taxonů - příklady



šimpanz

člověk

gorila

orangutan

$10^6$  let

1,8

5

10

šimpanzi + člověk = monofylum  
gorila + člověk = parafylum  
šimpanzi + orangutan = polyfylum

# Diverzita a fylogeneze eukaryot

---

- značná nejednotnost, progresivní vývoj a změny na základě nových molekulárně-genetických dat
- klasické pojetí - názor amerických autorů: Cavalier-Smith (1983) a Corliss (1994), kteří uznávají **6 říší**:

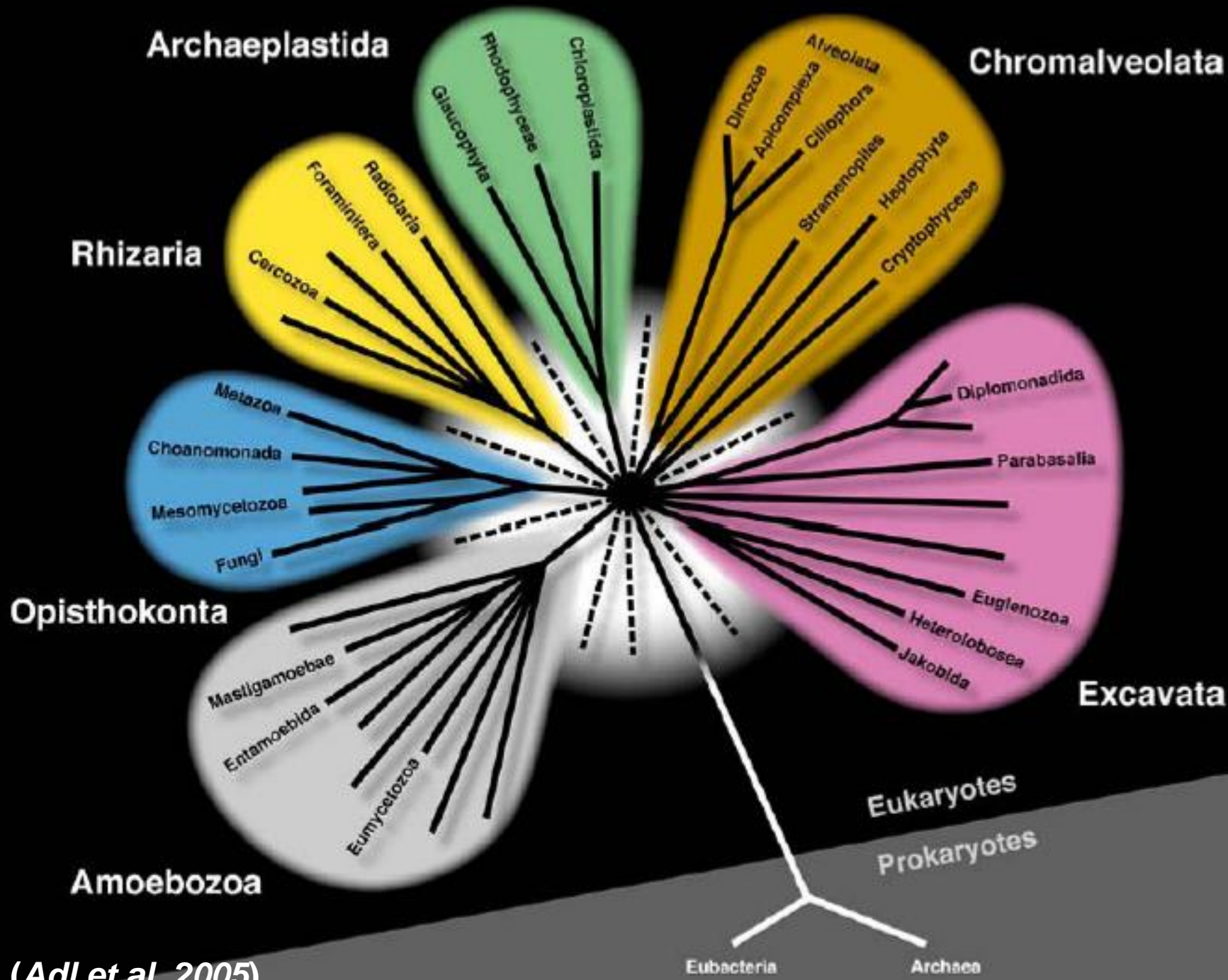
**Archezoa, Protozoa, Chromista, Plantae, Fungi, Animalia**

(probírání zástupci Archezoa, Protozoa a Animalia)

- moderně s novými molekulárními poznatky - vše jinak!!!

**6 zcela jiných „říší“**

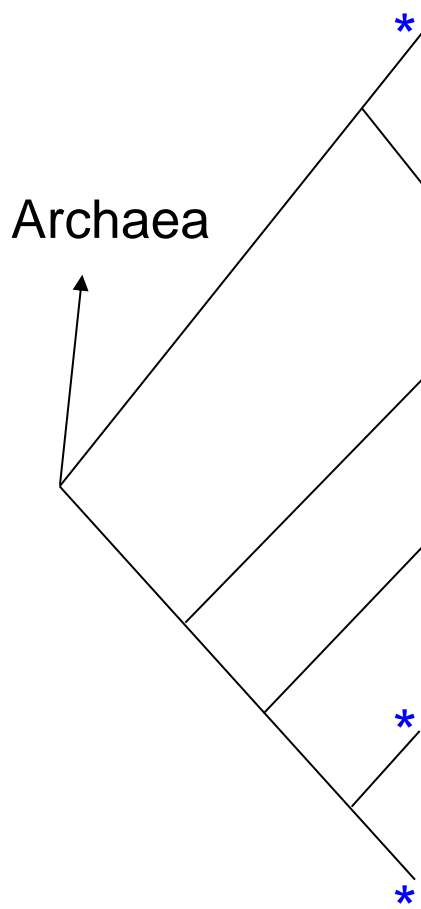




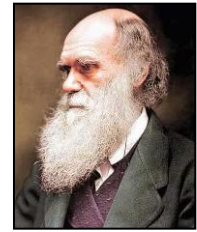
(Adl et al. 2005)

# Fylogeneze eukaryot - moderní pojetí

„6 říší“



\* **Opisthokonta**: houby, mnohobuněční živočichové, někteří „prvoci“



**Amoebozoa**: měňavky, hlenky, řada „bičíkovců“ (pohyb hlavně bičíky)



**Rhizaria**: „bičíkovci“ a kořenonožci (pohyb hlavně panožkami)



**Excavata**: většinou „bičíkovci“ (např. trypanozomy) a někteří kořenonožci



\* **Archaeplastida**: pravé rostliny, zelené řasy, ruduchy a glaukofytní řasy



\* **Chromalveolata**: „prvoci“ (např. nálevníci), rozsivky, hnědé řasy a „plísňě“

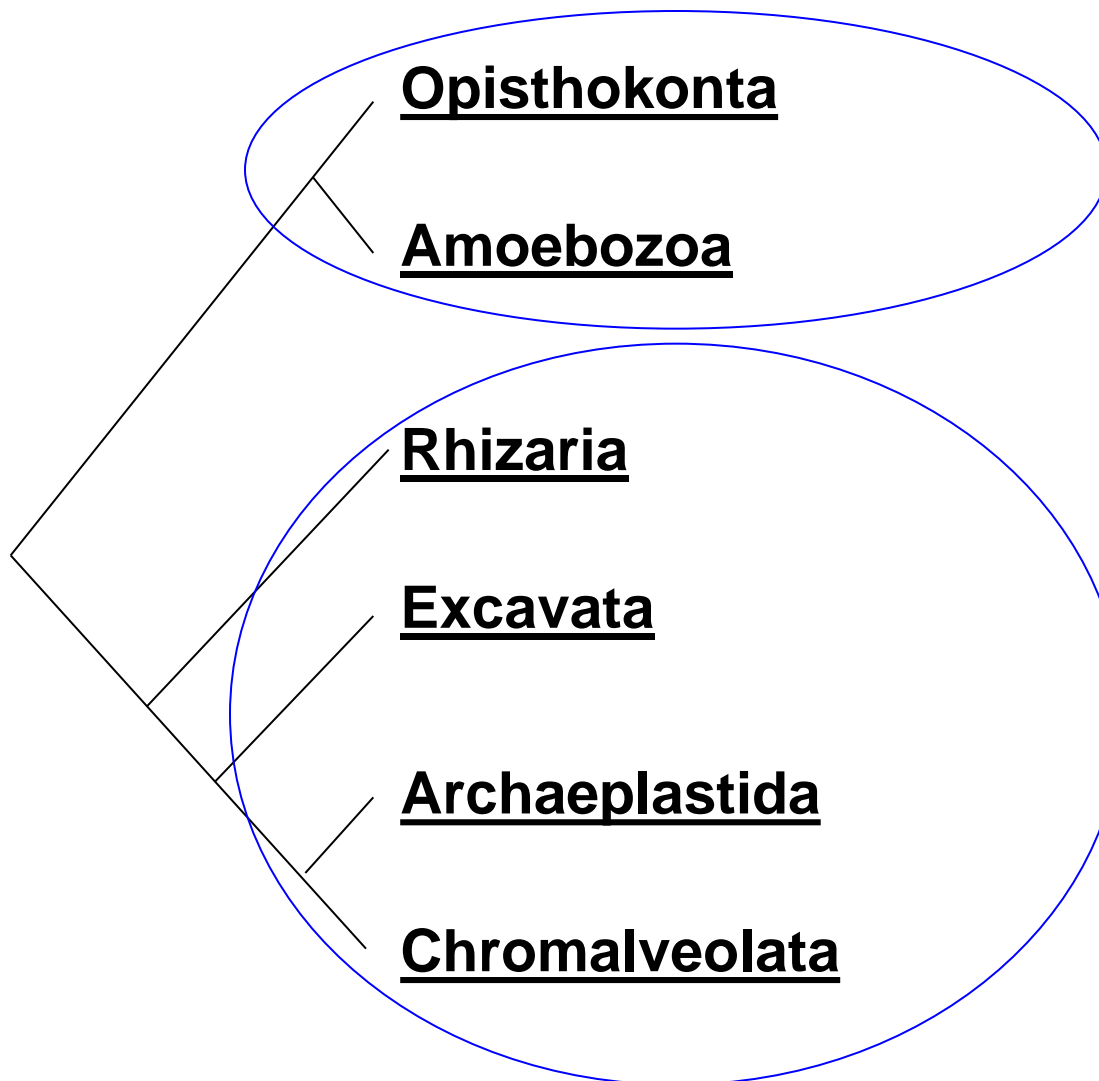


\* - linie, kde vznikly mnohobuněčné formy

# Fylogeneze eukaryot – možné varianty

---

- záleží na pozici kořene, místa kde evoluce celé skupiny začala

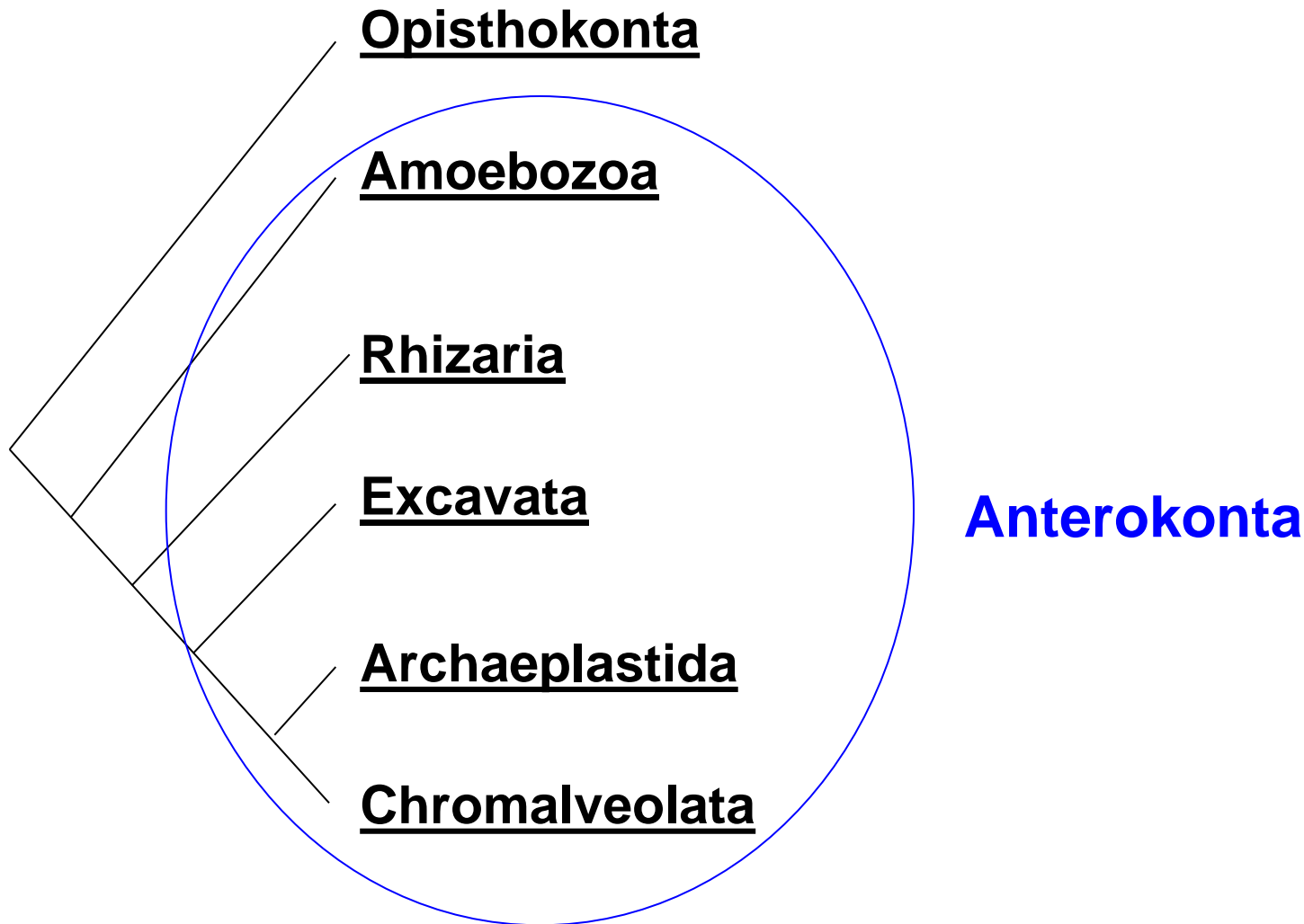


**Unikonta**  
(Pananimalia) –  
původně jeden bičík

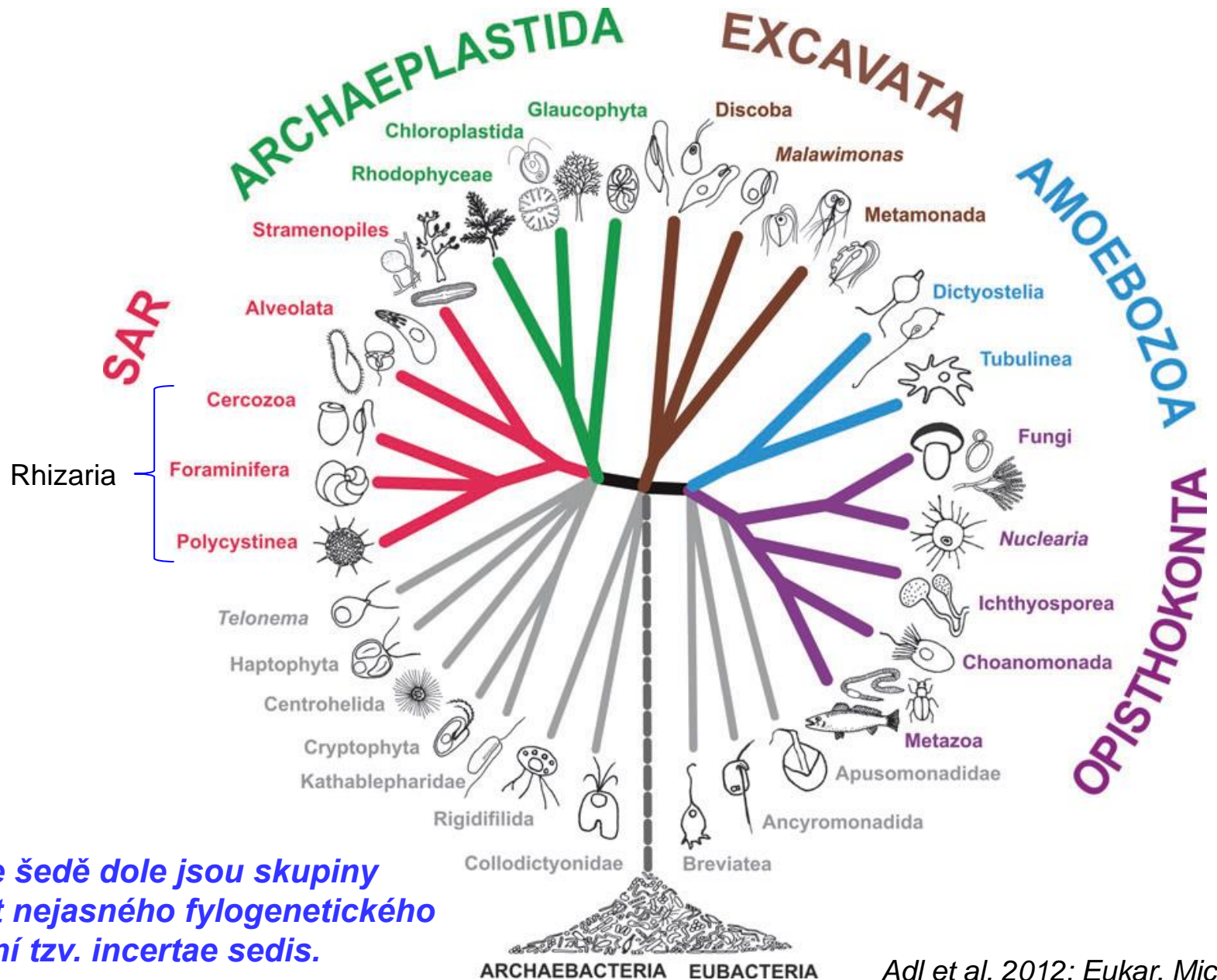
**Bikonta** –  
původně dva bičíky

# Fylogeneze eukaryot – možné varianty

---



# Poslední "výkřik" fylogenetiky eukaryot



!!! Světle šedě dole jsou skupiny eukaryot nejasného fylogenetického postavení tzv. *incertae sedis*.

# Průběh fylogeneze eukaryot

---

- **Eukaryota jsou monofylum** - všechny živočišné a rostlinné organismy lze redukovat na jediný prvotní druh (společný předek)
- jednobuněční eukaryonti **netvoří** monofyletickou skupinu, i když jsou si podobní svou jednobuněčností či chyběním buněčné somatické diferenciaci
- v minulosti představa lineární fylogeneze, představa fylogeneze jako žebříku pokroku - byla doba, kdy vznikly **dnešní** formy jednobuněčných organismů, z nich posléze bezobratlí, kteří připravili půdu pro obratlovce
- dnešní organismy jsou výsledky evoluce, která má podobu košatého stromu a my vidíme jen koncové větve (v minulosti existoval jednobuněčný předek, ze kterého vznikly jak některé dnešní jednobuněčné formy, tak některé mnohobuněčné)

# Buněčné organismy dělíme na dvě základní skupiny (nadříše)



## PROKARYOTA

(bakterie, archea, sinice)

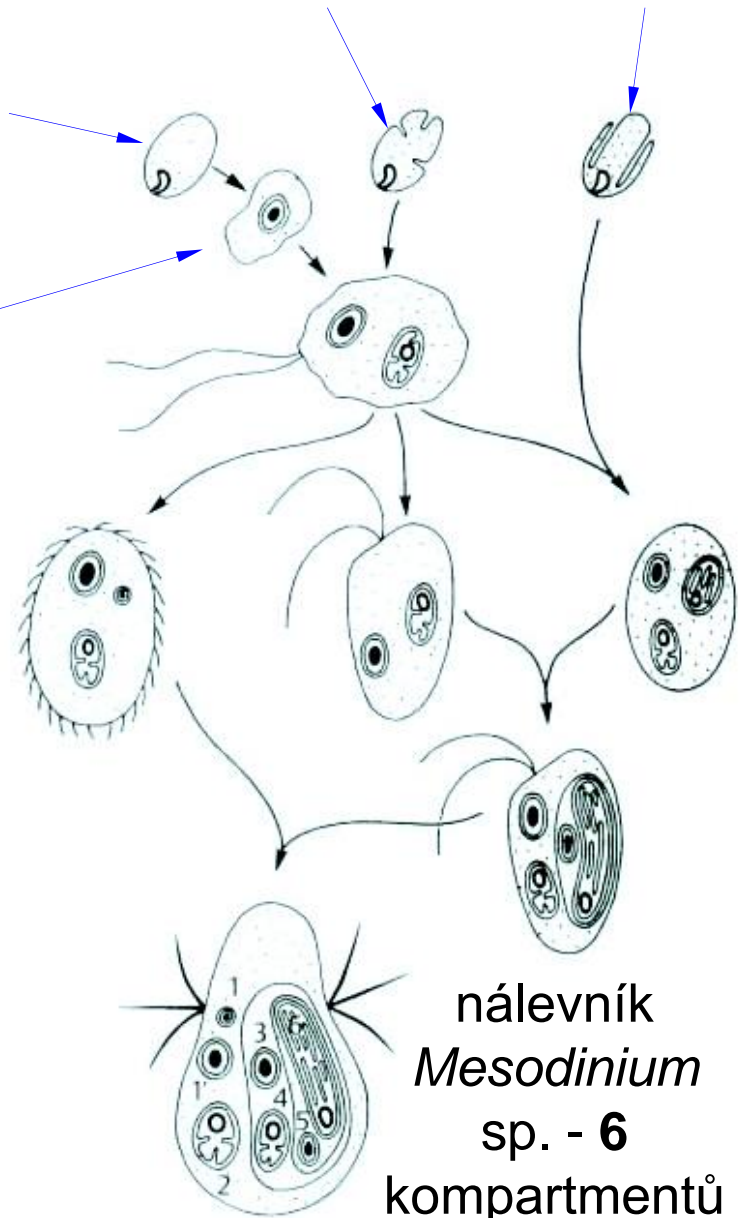
## EUKARYOTA

- **Teorie endosymbiózy** (Margulis 1970 a 1996): eukaryota vznikla z archeí, která po získání cytoskeletu (pravděpodobně zdokonalením prokaryontního cytoskeletu) tak získala i schopnost fagocytovat jiná archea resp. sinice, ze kterých vznikly mitochondrie resp. chloroplasty (asi před 2,5 až 1,5 miliard let)
- tyto pochody se ve fylogenezi děly opakovaně za vzniku dalších organel a nemuselo vždy jít jen o prokaryontní b.

prokaryont později přeměněný v mitochondrii a chloroplast

vznik a obalení DNA cytoplazmatickou membránou - vznik jádra

prokaryont  
první eukaryont

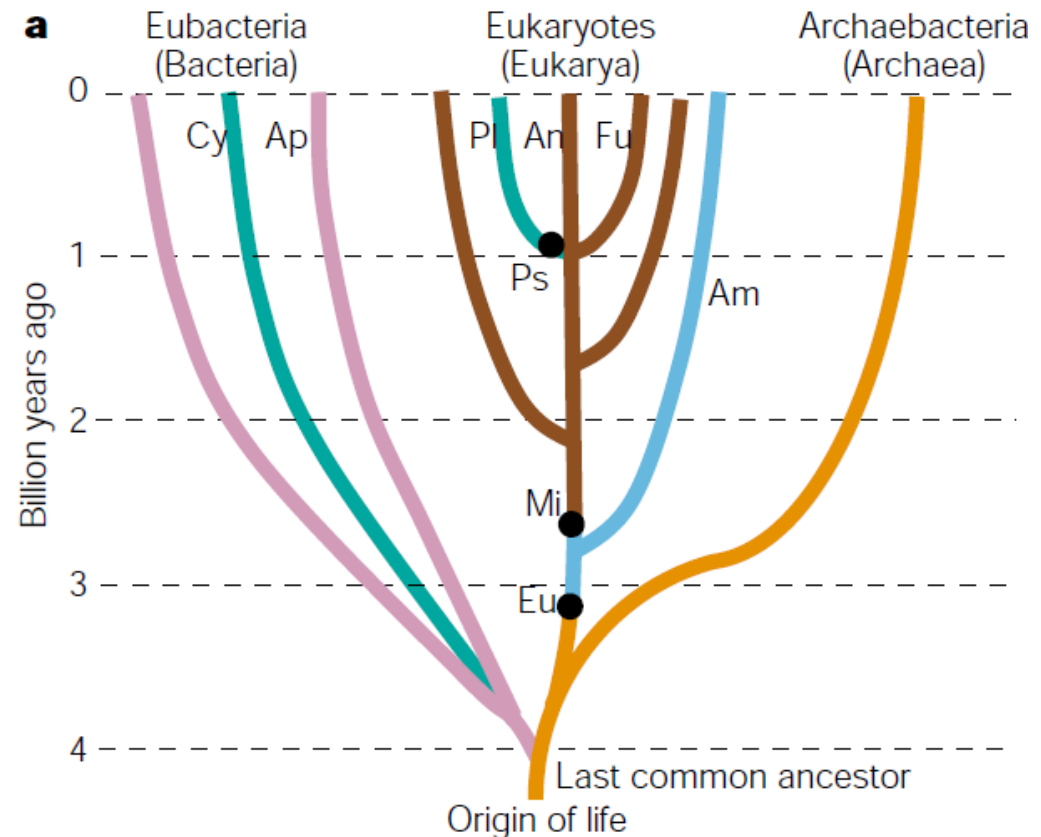
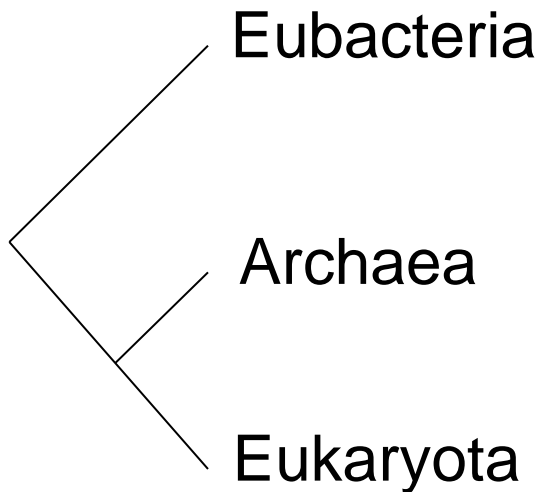


**Teorie endosymbiózy**  
- teorie evoluce  
eukaryotických buněk z  
prokaryotických a  
evoluční vývoj  
složitějších eukaryontů

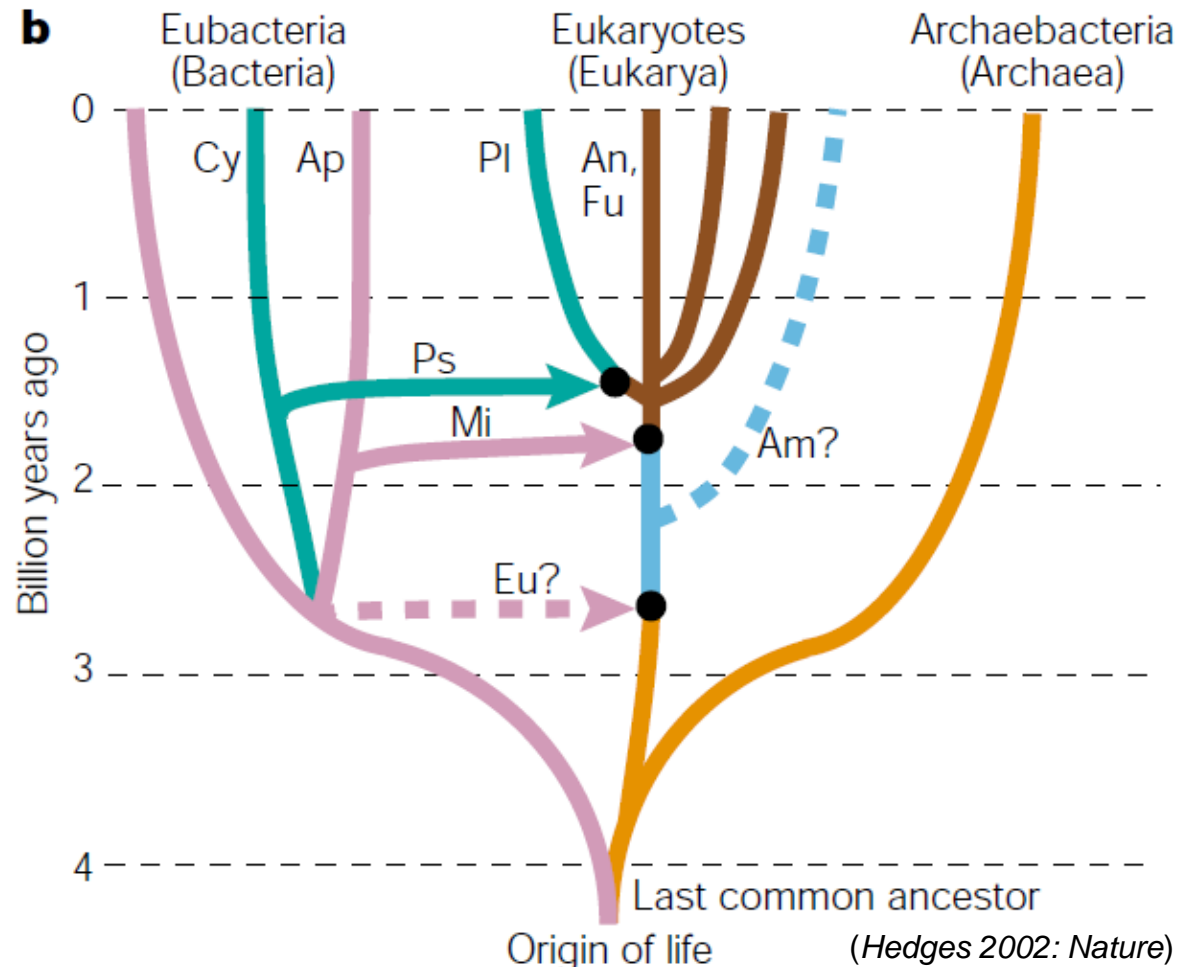


# Prokaryota jsou možná parafylum (90 léta)

- Archaea jsou eukaryotům fylogeneticky bližší
- nejistota kořene – je mezi pravými bakteriemi a zbytkem organismů nebo někde uvnitř bakterií
- Archaea – možné parafylum, jen část je blízce příbuzná eukaryotům
- jedná se spíše o grády



- Eukaryota **nejsou** blízcí příbuzní Archaea
- jsou genoví hybridi Archaea a Eubacteria
- možný amitochondriální eukaryotický předek - vzniklý spojením archeobakterie a eubakterie /asi spirochéty/
- pozdější vznik mitochondrie (Mi)
- plastid (Ps) vzniká ještě později



Cy: sinice

Ap:  $\alpha$ -proteobakterie

Ps: plastid

Mi: mitochondrie

Eu: eubakterie

Am: amitochondriální linie

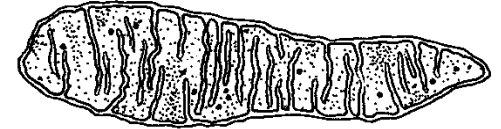
An: živočichové

Fu: houby

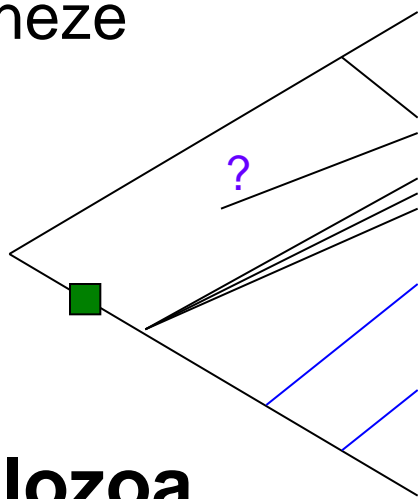
Pl: rostliny

# „Říše“ Opisthokonta

- jednobuněčná stádia mají jediný, jednoduše stavěný **tlačný bičík** na zadním konci
- mitochondrie s **plochými kristami**
- u některých skupin je schopnost syntetizovat kolagen a využívat glykogen jako hlavní zásobní látku



fylogeneze



■ - **Holozoa**

**Fungi**

několik skupin jednobuněčných organismů, fylogeneze nejasná

**Ministeriida**

**Choanoflagellata**

**Metazoa**

„Choanozoa“

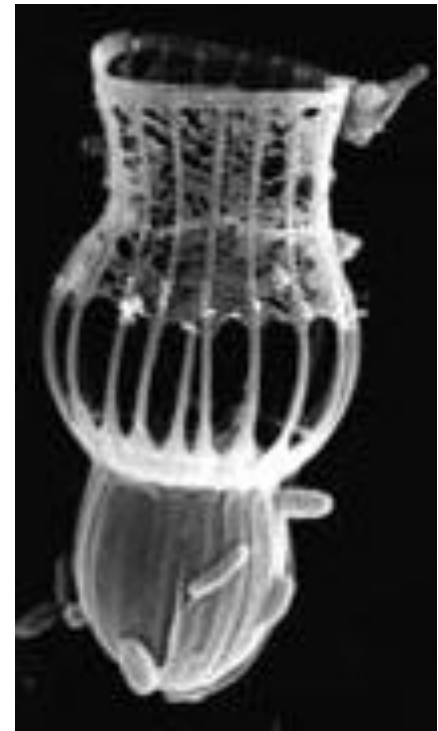
# Aktuální poznání fylogeneze opisthokont

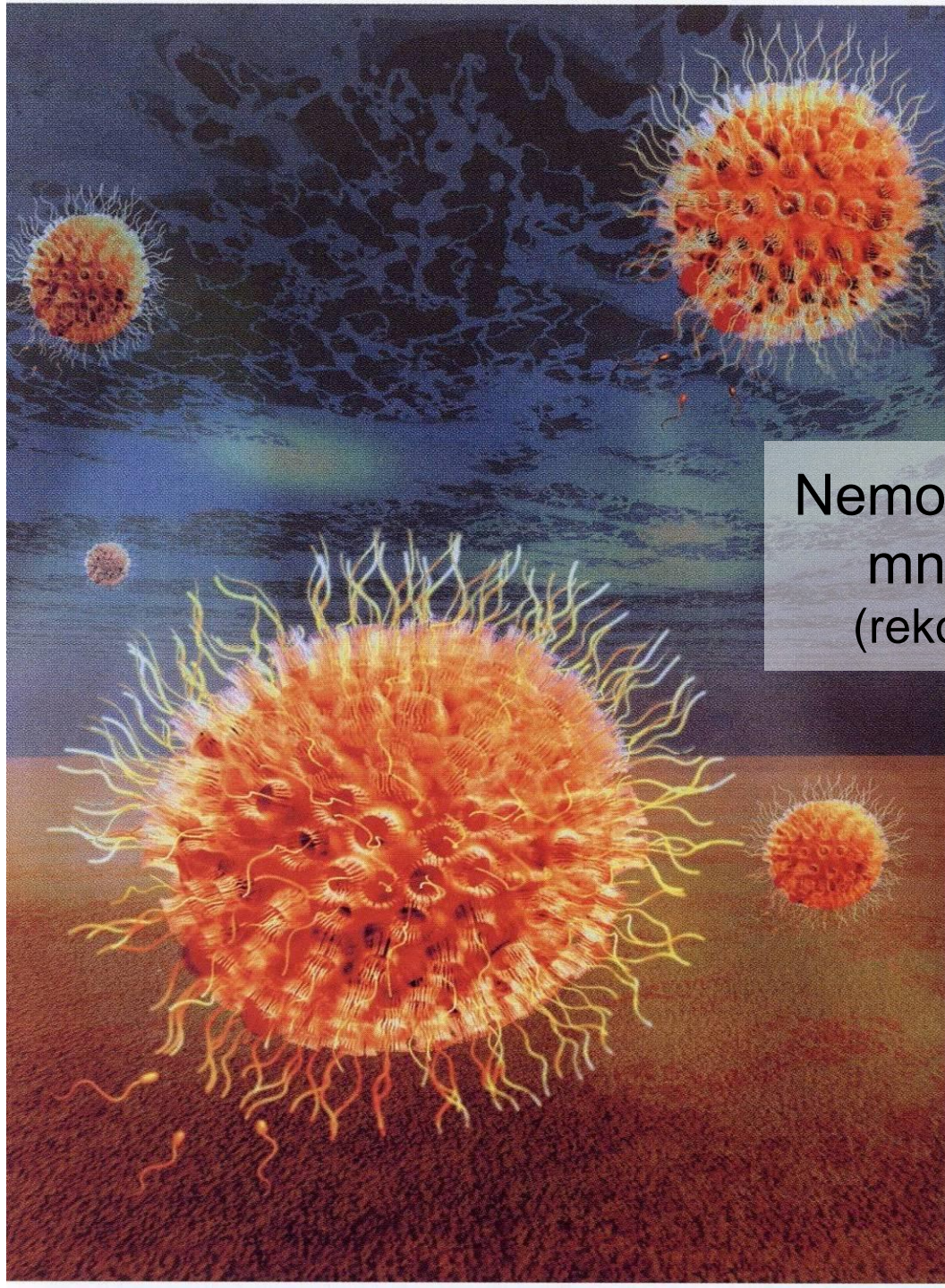
---



# CHOANOFLAGELLATA - trubénky

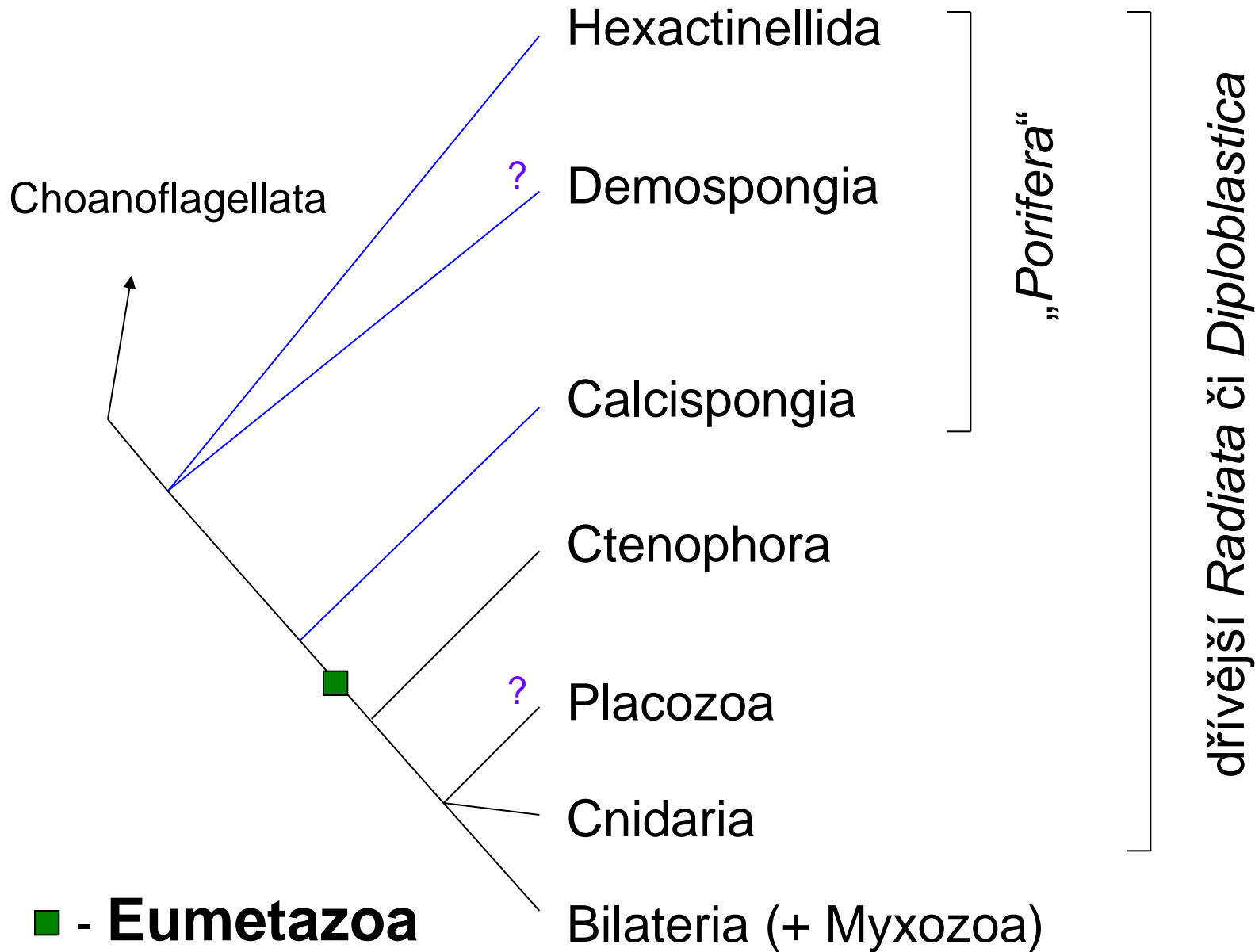
- = CHOANAZOA s.str.
- sladkovodní i mořské, volně žijící i přisedlé, soliterní i koloniální, často s želatinózním obalem a někdy s jemnými křemičitými nebo celulózными schránkami
- bičík je obklopený **cytoplazmatickým „límečkem“** = kruhem 15-50 mikrovillů (tyčinkovité výběžky plazmy) vyztužených aktinovým cytoskeletem a propojených vláknitou sítí
- přes mikrovili je pohybem bičíku hnána voda, zachycení potravy, fagocytóza



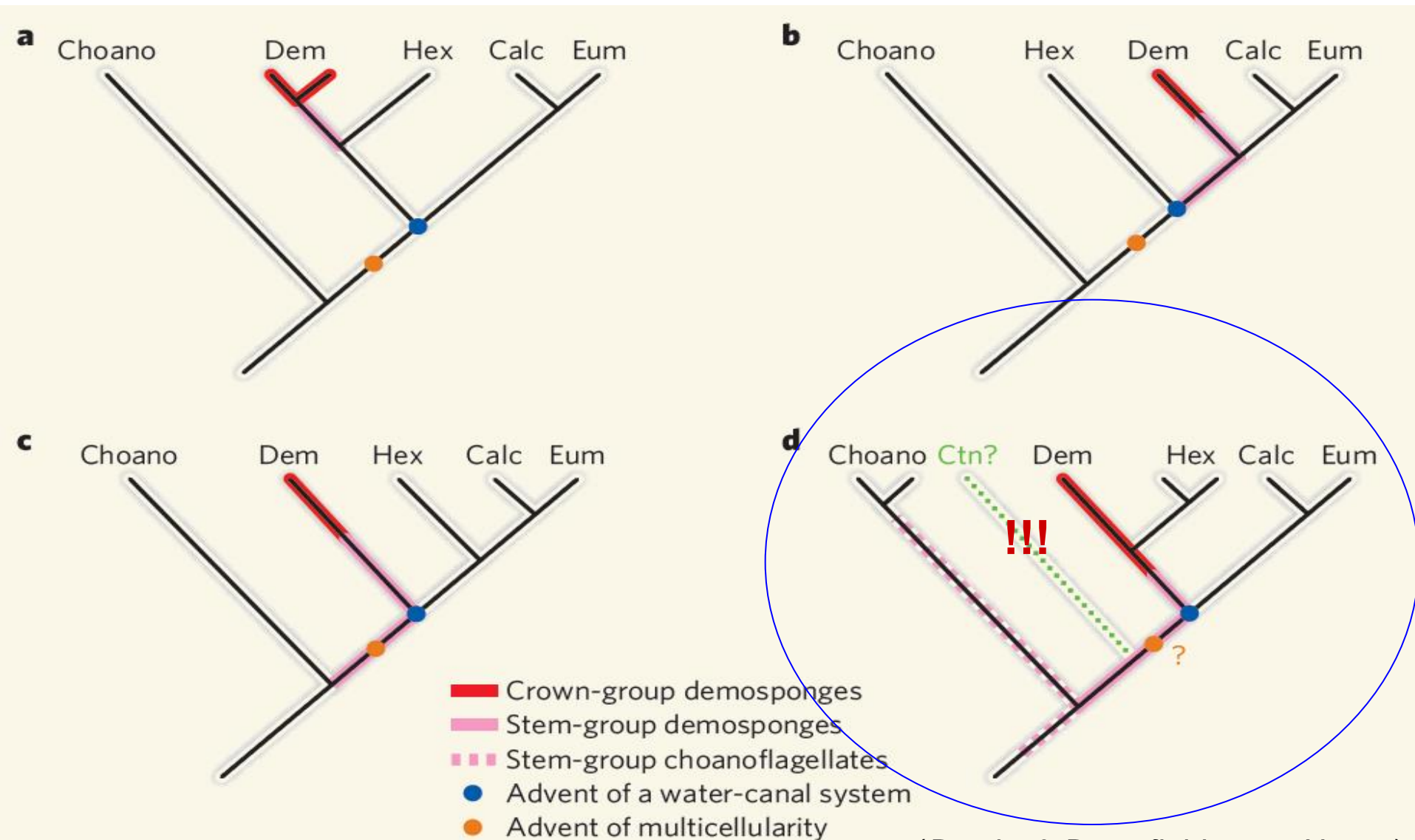


Nemohl takto vypadat spolupředek  
mnohobuněčných živočichů?  
(rekostrukce od Malcolma Godwina)

# Bazální mnohobuněční (Metazoa) - fylogeneze

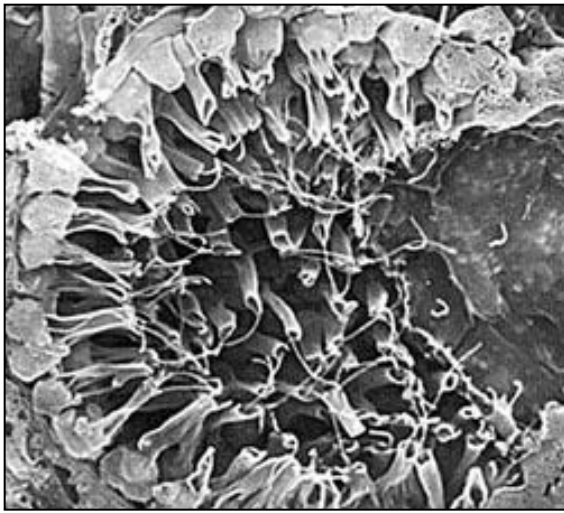


# Porifera – možné fylogenetické scénáře



(Brocks & Butterfield 2009: Nature)

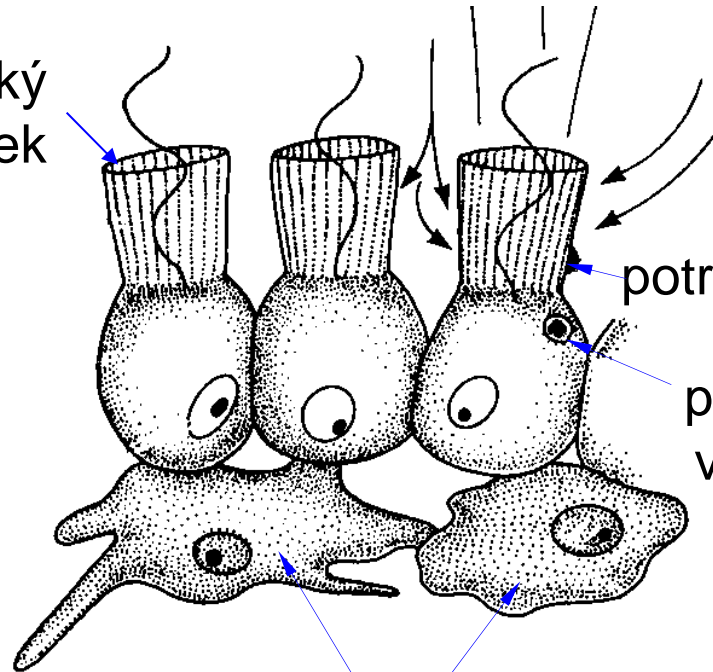




jsou **mikrofágové** - pomocí choanocytů  
vychytávají potravu (řasy a detrit) z vody  
- účinný filtrační aparát, který  
nemá jinde obdoby



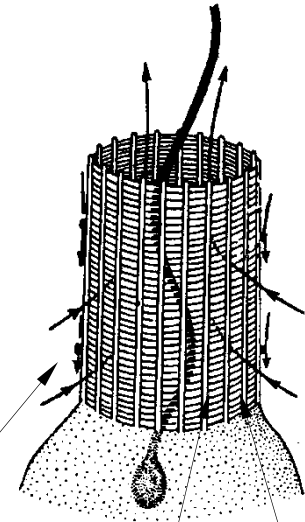
plazmatický  
límeček



potrava

potravní  
vakuola

amébocyty napojené na  
choanocyty

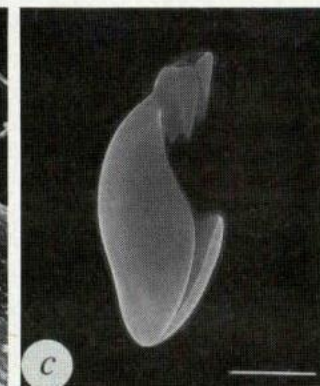
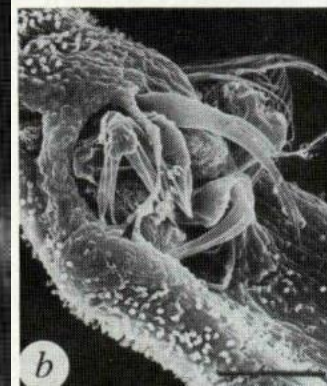
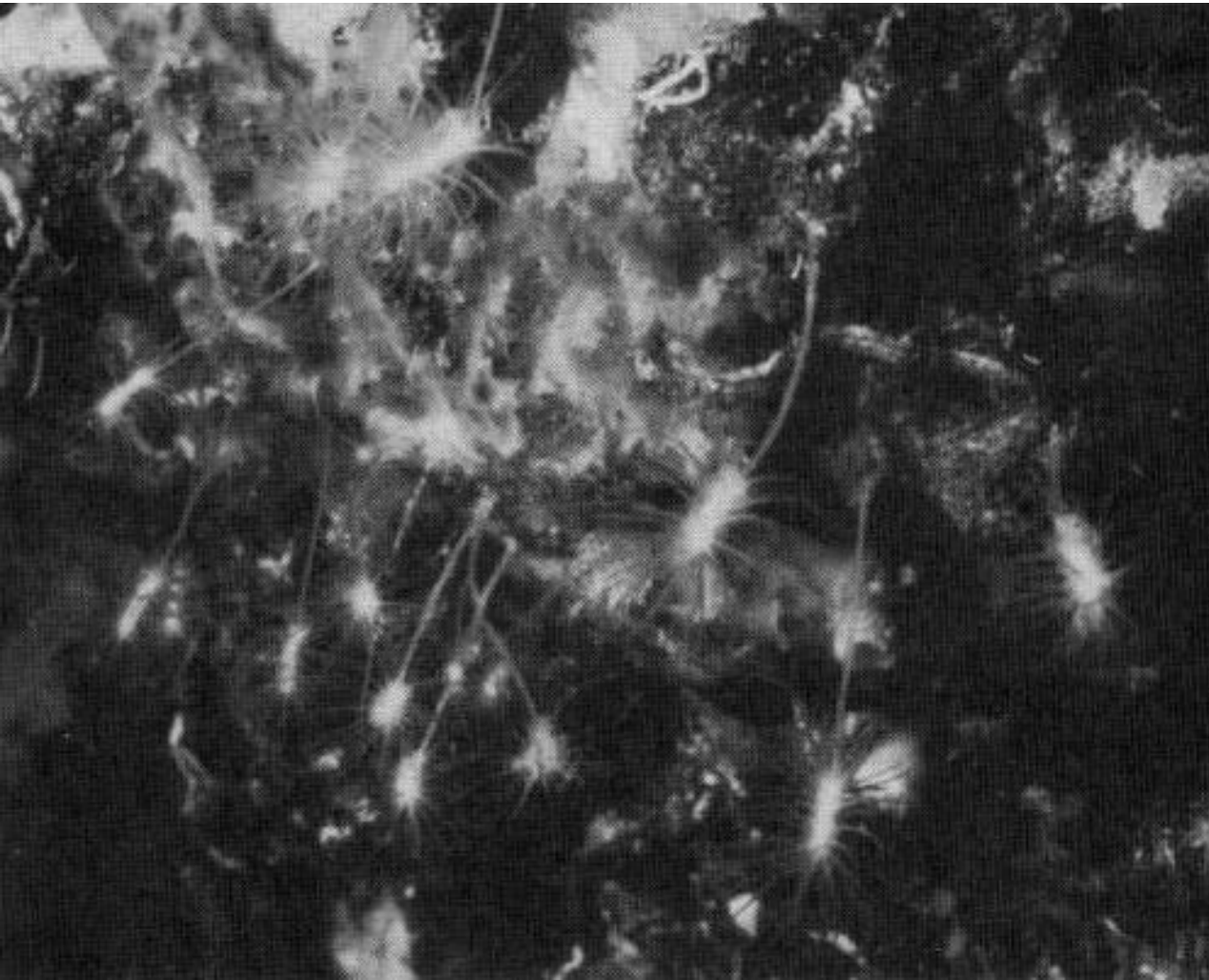


mikrovily propojené  
mikrofibrily

# Cladorhizidae – predátoři mezi houbovci

---

- nemají filtrační kanálky ani choanocyty, makrofágie – adaptace na hlubokomořské podmínky, pasivní lapání na háčky (korýšů)



# Fylogenetické vztahy mezi „Porifera“ a Eumetazoa

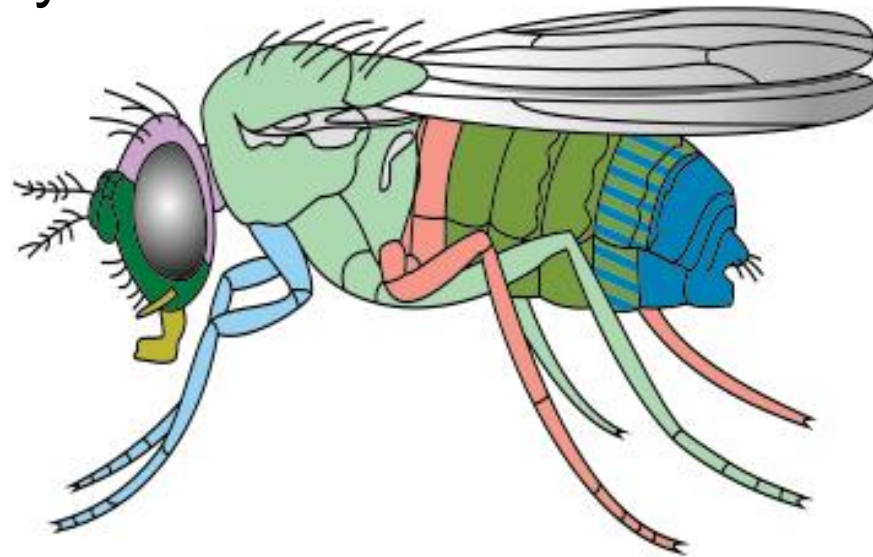
---

- **méně integrovaní** než ostatní živočichové - schopnost změny diferenciacce buněk (pokud je tělo rozbito, tak buňky různých typů diferencují na améboidní b. a ty se dokáží opět „slézt“ v nového jedince)
- mají však již **mezibuněčné rozpoznávání** a geny řídící apoptózu (predeterminovaná buněčná smrt) - další vlastnost spojená se vznikem a udržováním mnohobuněčnosti
- jejich larvální stádia, jejichž vzniku většinou předchází „gastrulační“ procesy (vyjma vápenatých), se ostatním Metazoa podobají mnohem víc než samotní dospělci
- blízkost Calcispongia a Eumetazoa potvrzují i příčně pruhované kořínky bičíků
- naopak houbovci pravděpodobně nemají **žádné Hox geny**

# Homeotické (= Hox) geny

---

- určují předozadní uspořádání těla
- řídí, kde se má vytvořit tykadlo, noha, kde oko či srdce
- nalezeny u většiny živočichů, vysoce konzervativní –  
homeo = stejný



ANT-C

BX-C

lab

pb

Dfd

Scr

Antp

Ubx

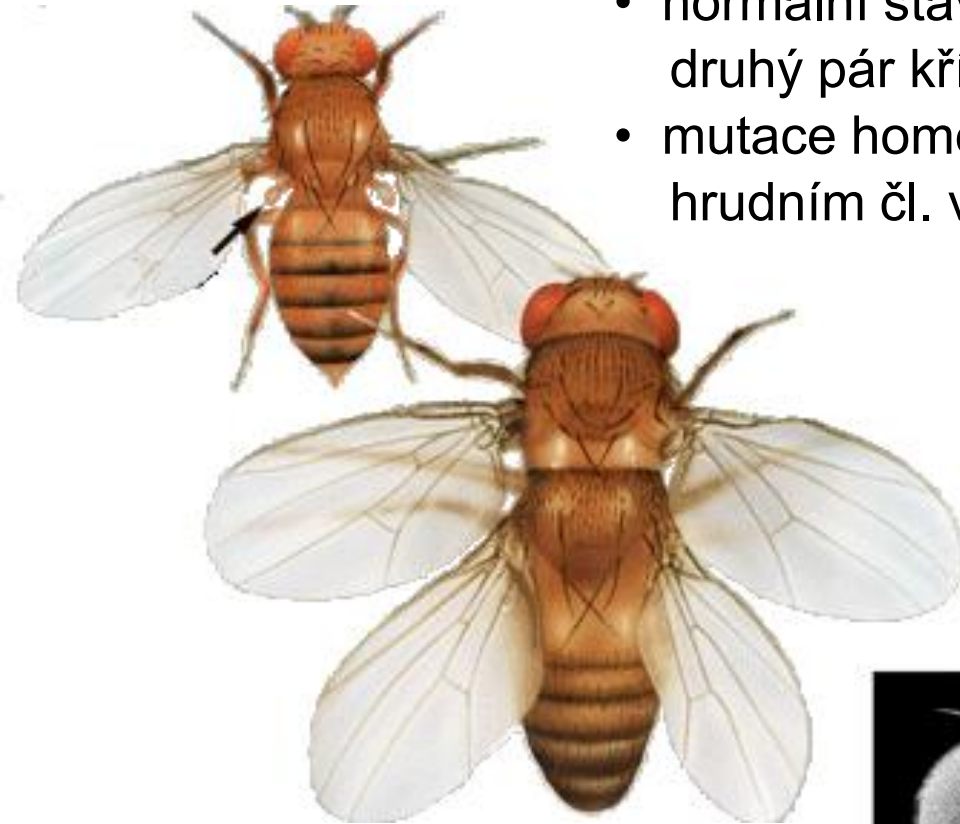
Abd-A

Abd-B

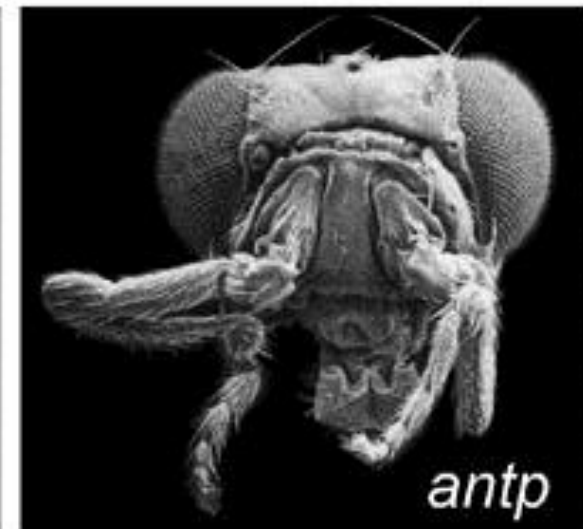
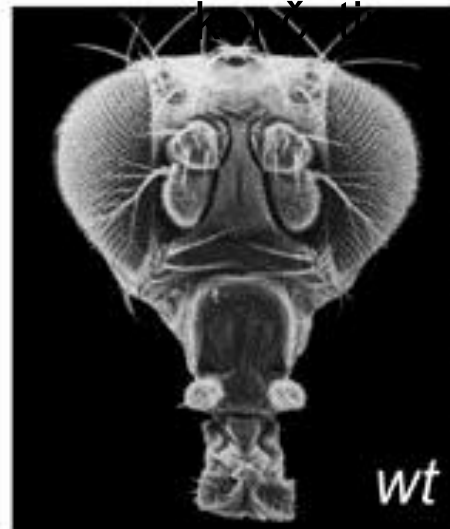


# Mutace některých Hox genů

- normální stav: jeden pár křídel na 2. hrudním čl., druhý pár křídel přeměněn na haltery (kyvadélka)
- mutace homeotického genu **Bithorax**: na třetím hrudním čl. vytvořen také pár křídel

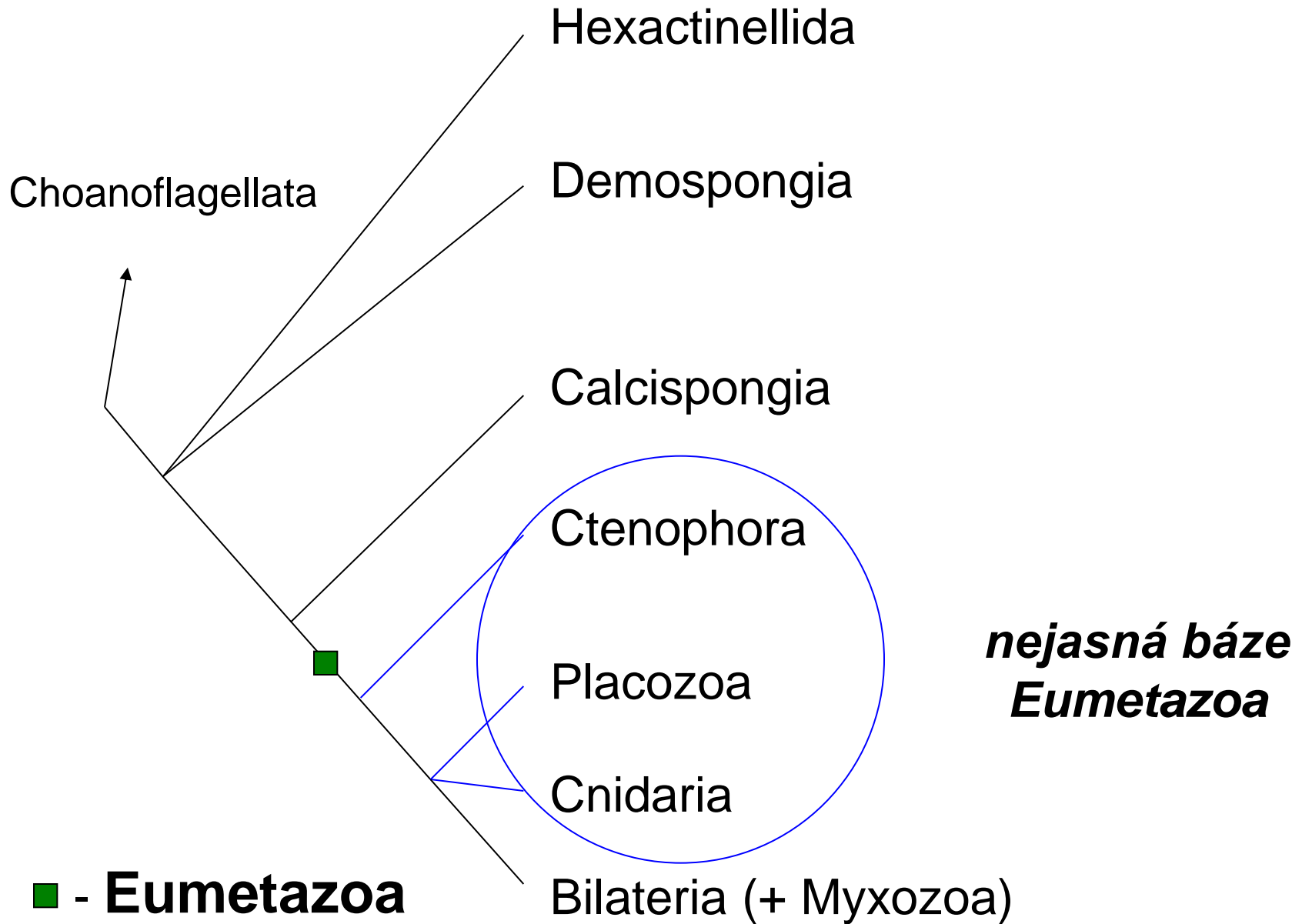


- normální stav: na hlavě tykadla
- mutace Hox genu **Antennapedia**: místo tykadel se vyvíjí



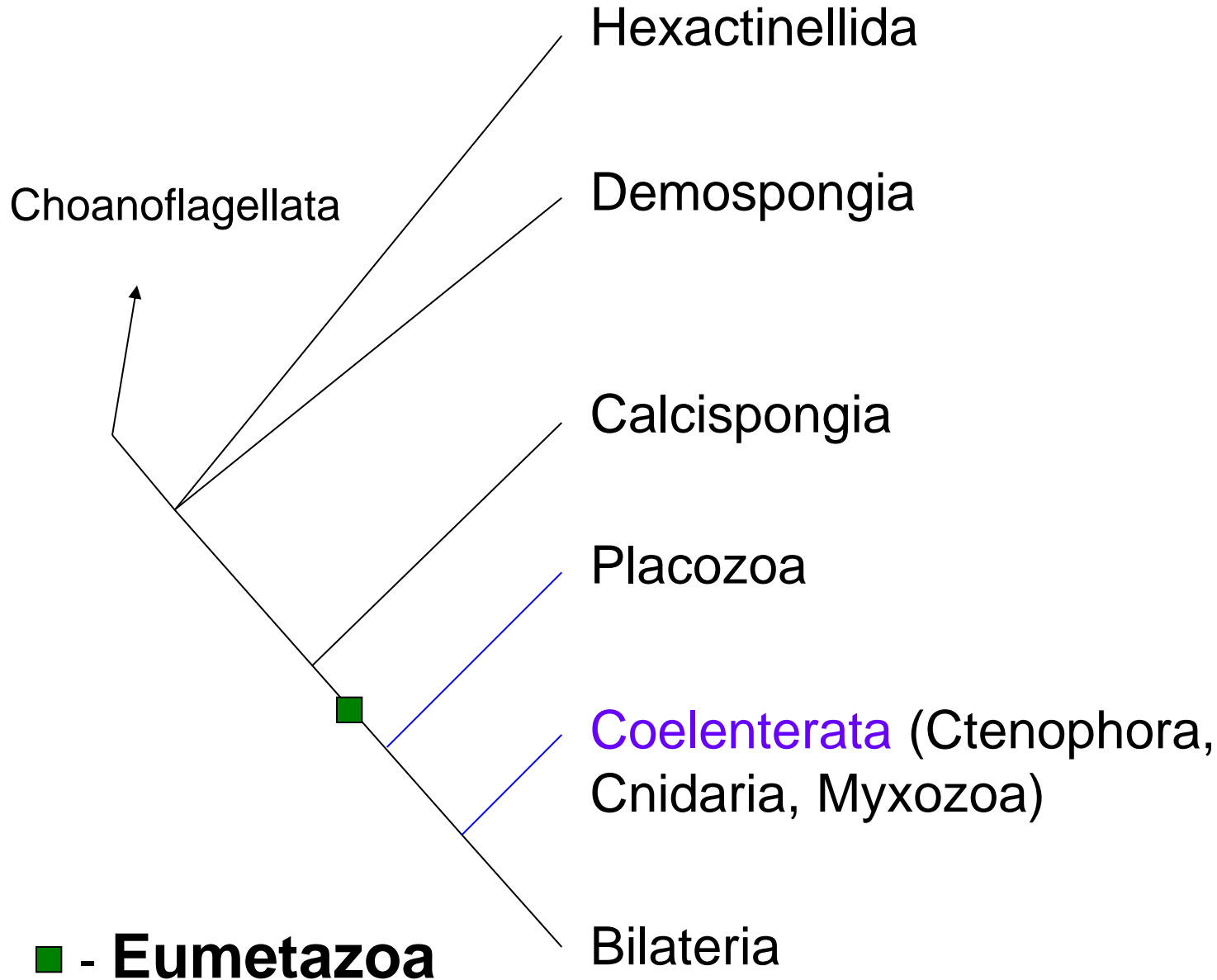
# Bazální mnohobuněční (Metazoa) - fylogeneze

---

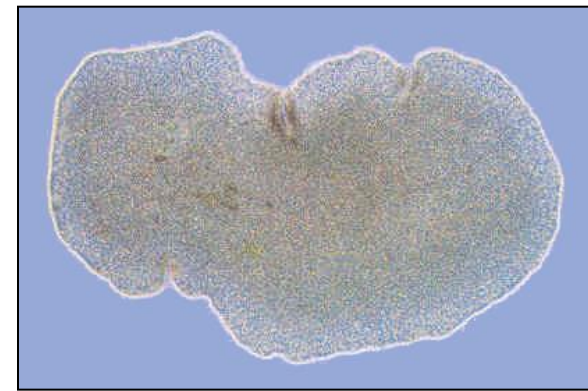


# Bazální mnohobuněční (Metazoa) - fylogeneze

---

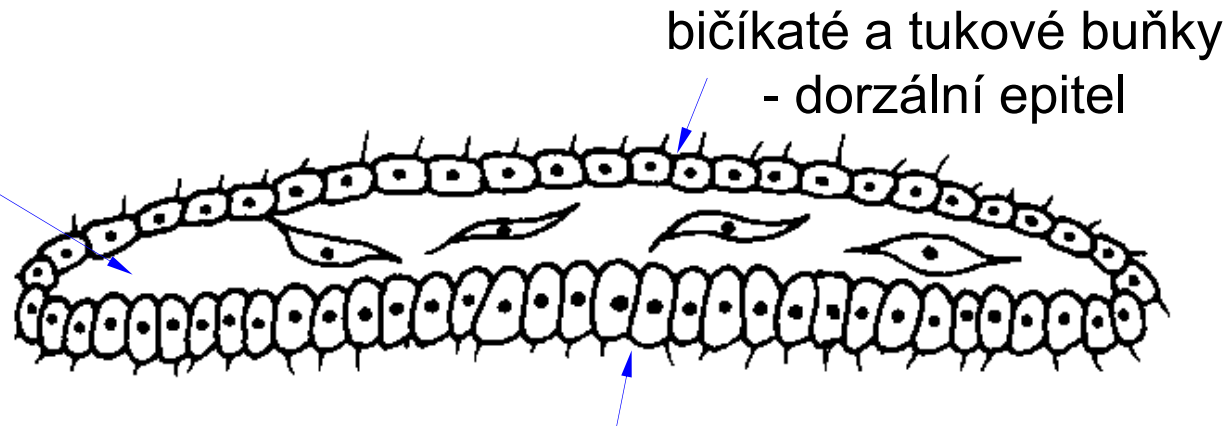


# Placozoa - vločkovci



- tělo je ploché (vločkovité), asymetrické a proměnlivého tvaru
- nejjednodušší neparazitičtí živočichové, chybí svalové i nervové tkáně i další orgány
- jediný druh ***Trichoplax adhaerens*** - vločkovec přilnavý, velikost do 2-3 mm, teplá moře asi celého světa
- znám od 19. století jako larva žahavce - první nálezy v akváriích, až v 70. letech 20. století - samostatný „kmen“

syncytiální mezenchym z vláknitých b. schopných kontrakce



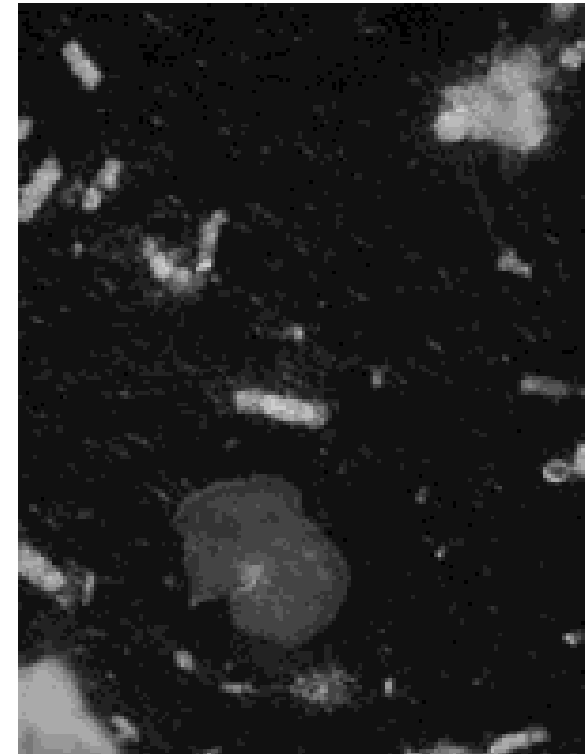
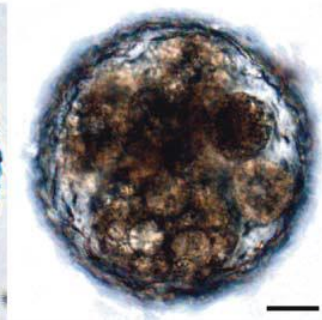
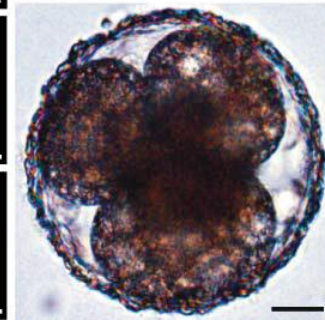
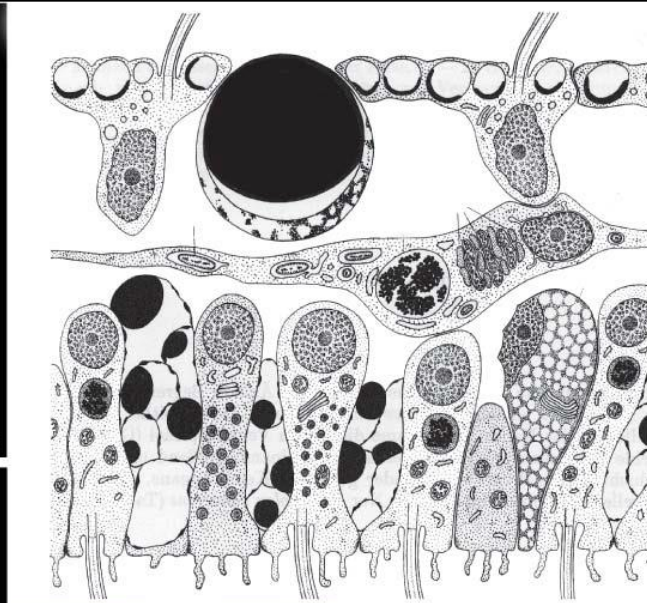
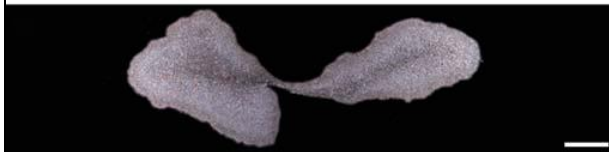
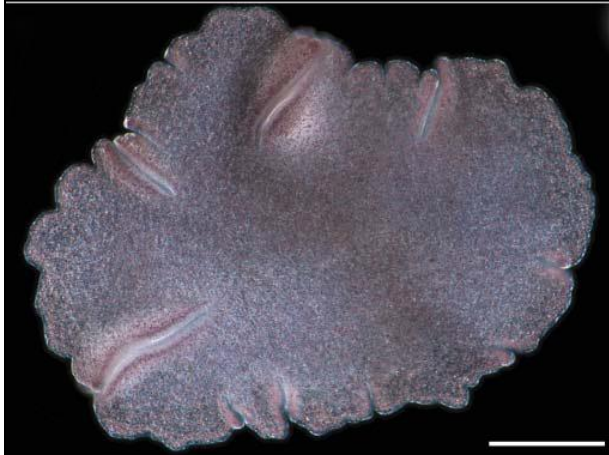
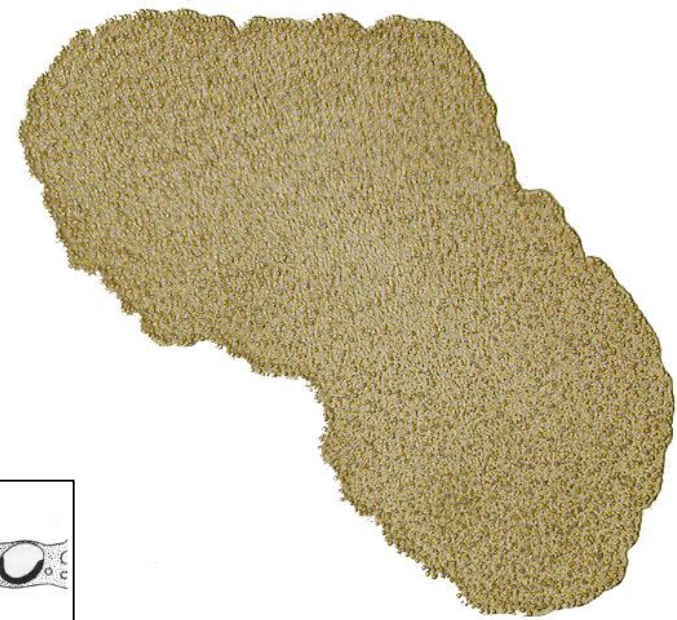
- potravou jsou rozsivky

bičíkaté a žláznaté buňky - trávicí epitel



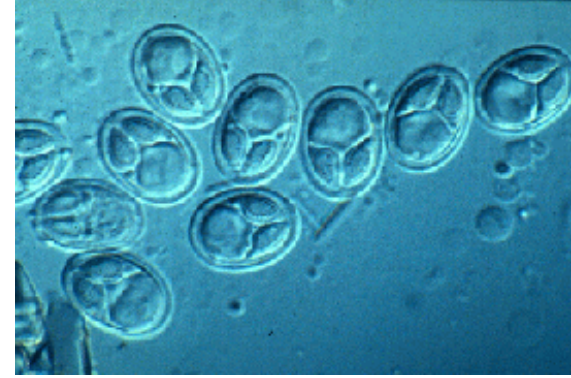
# vločkovec přilnavý - doplňující informace

**vlevo**, dělení v průběhu nepohlavního rozmnožování; **vpravo nahoře**, detailní schéma příčného řezu tělem, dorzální epitel je nahoře; **vpravo dole**, embryo ve fázi 4 a 16 buněk

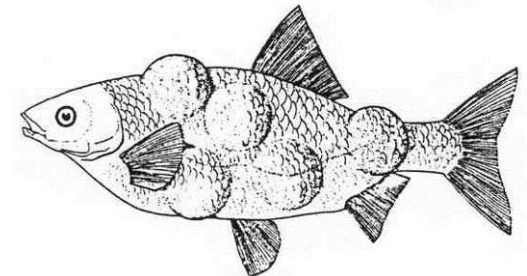


# Myxozoa - rybomorky

- parazitickým způsobem života silně pozměněná Metazoa
- již v roce 1825 u síhů z Ženevského jezera - tedy mnohem dříve než nejznámější parazitičtí prvoci (*Plasmodium* a *Trypanosoma*)
- považováni za prvoky a od doby zavedení elektronové mikroskopie prodělala jejich klasifikace mnohé změny
- ? silně zjednodušení parazitičtí žahavci (ultrastruktura pólových váčků) nebo bližší k Bilateria – Hox geny
- druhově početná skupina s 1900 (někdy až 12000 spp.)
- mají velmi složitý vývoj, střídá se jeden rybí mezihostitel a definitivní hostitel: kroužkovec nebo mechovka



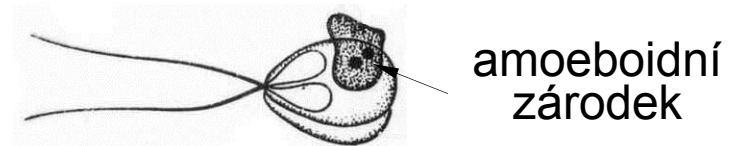
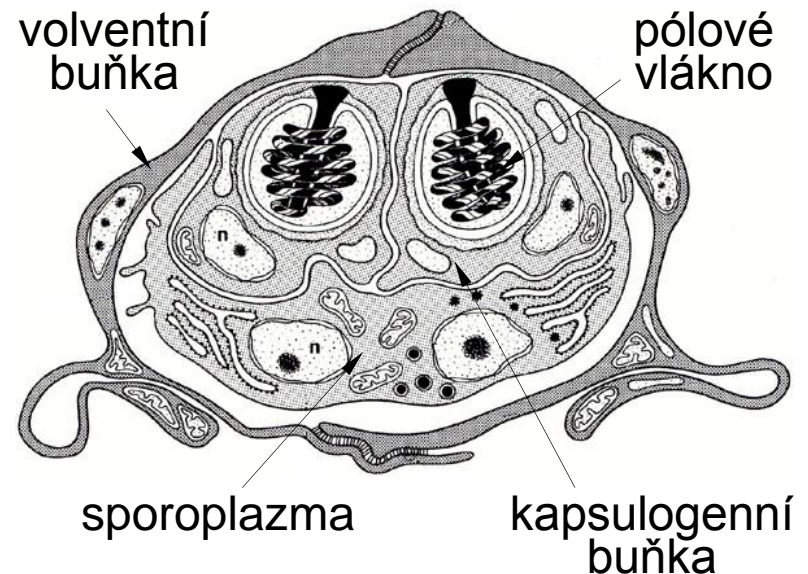
plotice s boulemi (velká plazmodia) způsobenými silnou infekcí druhem r. *Myxobolus*



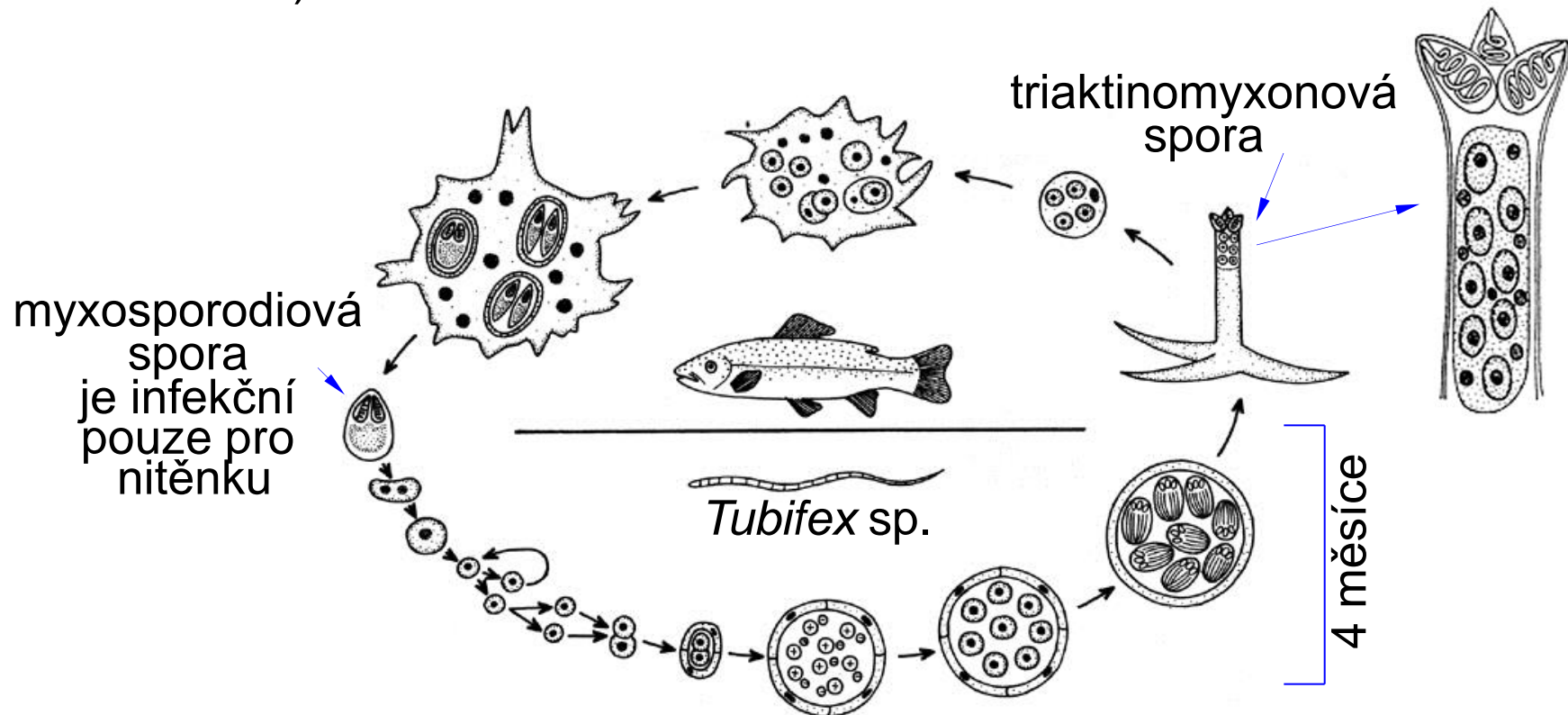
## Rybmorky - tělní organizace a vývoj

- proč metazoa? - ve vývoji jsou zárodečné linie buněk a jednotlivé buňky jsou propojeny desmozomy (typické spoje buněk mnohobuněčných)
- charakteristická je vícebuněčná spora: jednotlivé buňky vytváří chlopnovitý obal, vlastní infekční zárodek s 1-2 jádry (sporoplazma) a pólové váčky se spirálně stočeným a vymrštitelným vláknem, ale bez knidocilů
- všechny obvyklé soustavy chybí; u červovitého stádia 4 pásy podélných pohybových svalů (infekční zárodek - ameboidní pohyb)
- vymrštěním pólových vláken se přilepí k hostiteli a ameboidní zárodek aktivně proniká kůží nebo žábry do těla, pak do definitivní tkáně, kde se začne intenzivně množit (střídá vnitro a mezibuněčná stadia)

***Leptotheca elongata* - dozrávající spora**



- ***Myxobolus cerebralis*** - rybomorka pstruží, napadá hlavovou chrupavku pstružího plůdku, v rybě probíhá nepohlavní množení (myxosporeová fáze) a pohlavní množení (aktinosporeová fáze) se obecně uskutečňuje v kroužkocích nebo mechovkách, v tomto případě probíhá v nitěnkách (r. *Tubifex*)



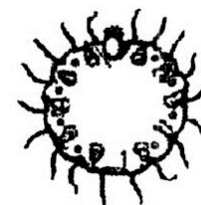
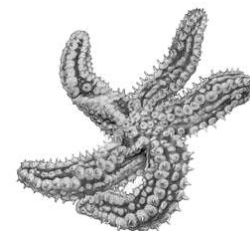
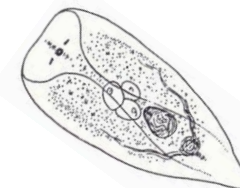
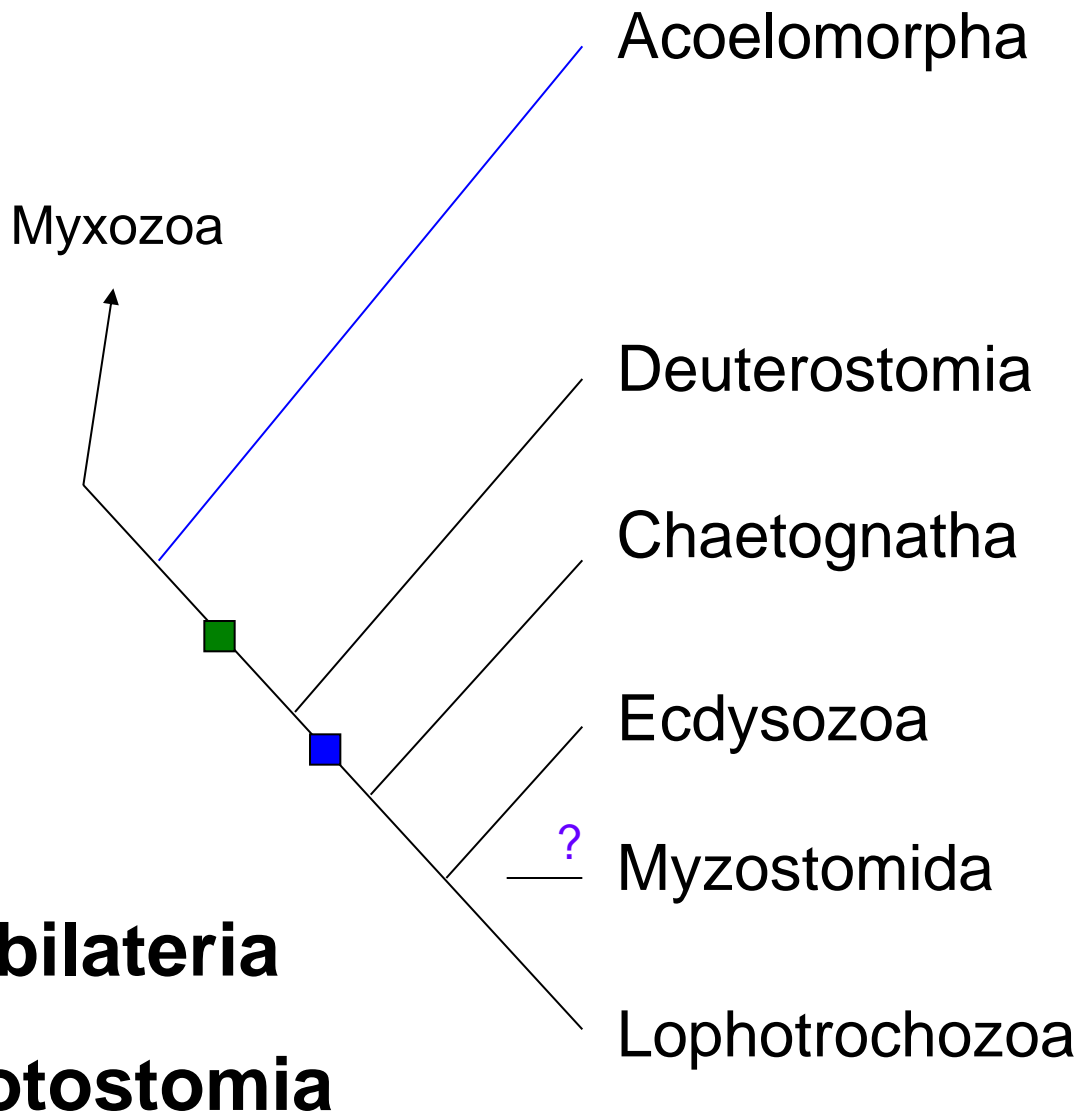
## Rybomorky - fylogenetické postavení

- donedávna “prvoci” z kmene Apicomplexa, třídy Sporozoa,
- Cnidospora spolu s hmyzomorkami (Microsporidia)
- do 1996 třída „Actinosporea (Actinomyxidia) - červomorky“ - neexistují, je to aktinosporeová fáze v kroužkovcích
- sekundárně blízce příbuzní žahavcům (Cnidaria) nebo i skupina žahavců - některá **medúzy čeledi Narcomedusae** (např. *Polypodium hydriforme*) mají cizopasná a parazitismem pozměněná stádia vyvíjející se v jikrách jeseterovitých ryb
- ve vývojovém cyklu se vzácně objevuje **červovité stádium**, parazitující v tělní dutině sladkovodních mechovce (Ectoprocta), jeho mnohobuněčnost je dalším potvrzením vztahů k Metazoa
- jedná se o zástupce, který byl takřka včera velkou zoologickou záhadou
  - ***Buddenbrockia plumatellae***



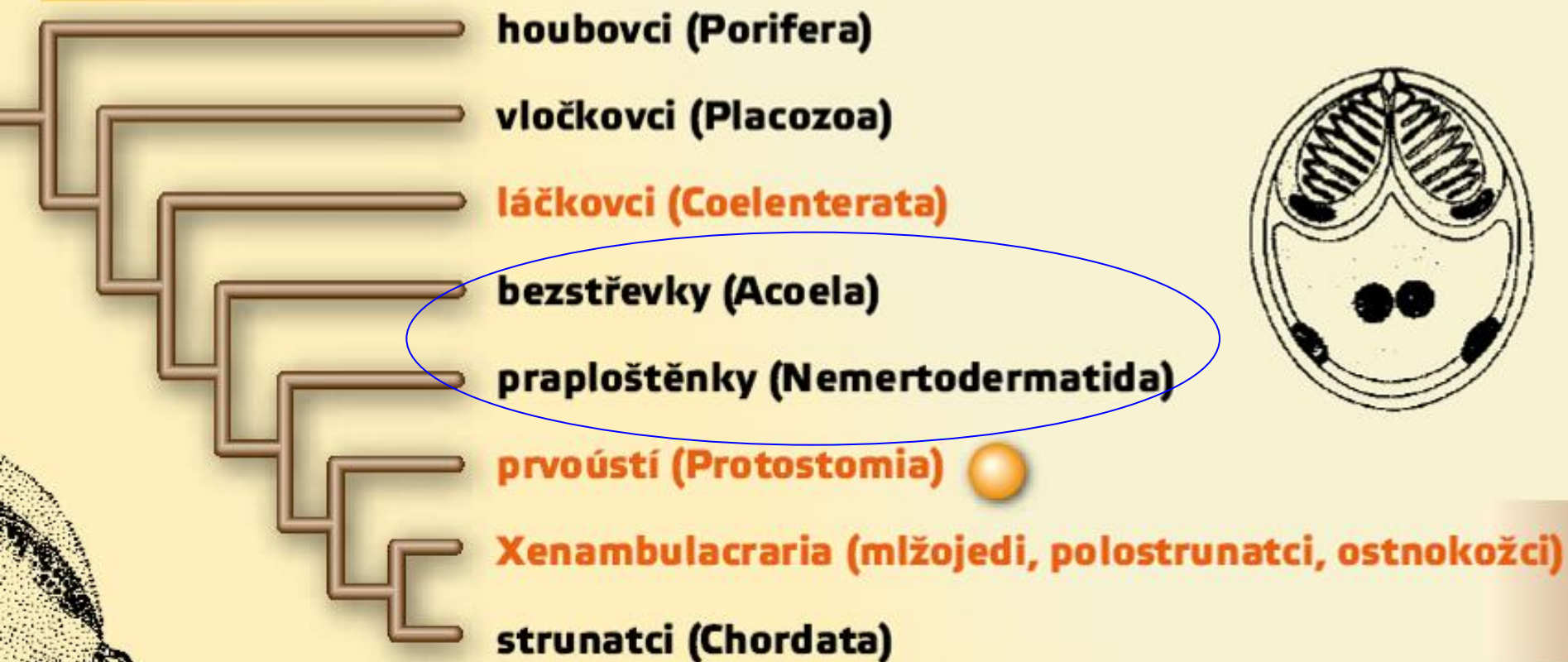
# Bilateria (= Triploblastica)

- nepochybné monofylum



# Praploštěnci – bazální parafiletické linie

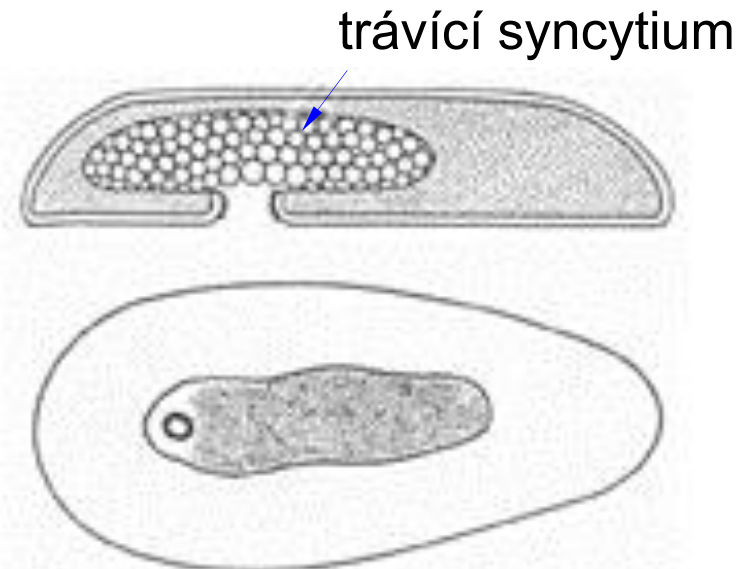
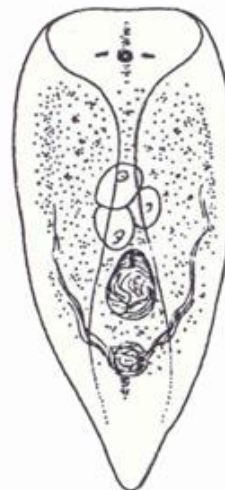
## METAZOA



# ACOELOMORPHA - praploštěnci

- **bazální postavení** v rámci Bilateria, oddělují se ještě před vznikem prvo- a druhoústých (dříve řazeni mezi ploštěnce), dvě linie - možná samostatné
- absence mezodermálních tkání, redukce mimobuněčné hmoty a primitivní duetové rýhování vajíček
- nemají: pravé nervové uzliny, řitní otvor, protonefridia
- malé **mořské** druhy, hermafroditi, přímý vývoj
- druhově početnější a známější **Acoela (bezstřevky)** vynikají absencí žláznatých buněk v trávicí dutině - nahrazeny syncytiem endodermálních buněk (tzv. trávicí bublina)

***Convoluta convoluta*** -  
bezstřevka zelená, 1 cm,  
Středozemní moře, v těle  
symbiotické zelené řasy





# Xenoturbellida - mlžojedi (pamlži)

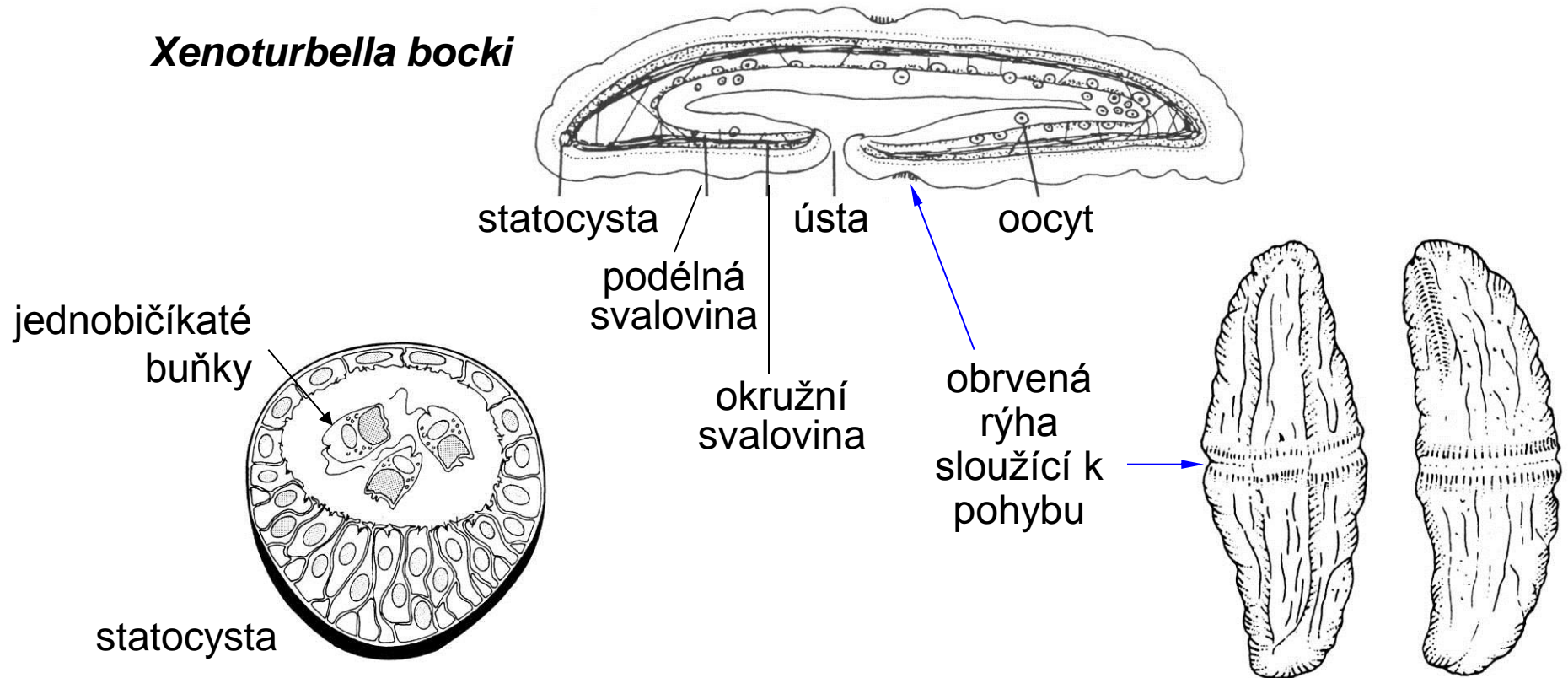


- Xenoturbella = cizí (divná) ploštěnka
- první druh *Xenoturbella bocki* byl popsán roce 1949 - zástupce nového podřádu ploštěnek, náležející mezi Acoelomorpha (bezstřevky)
- nalezen byl na pobřeží Švédska v hloubce 60-100 m, dále zjištěna na pobřeží Skotska a severní části Jadranu, obecně na bahnitém dně v hloubkách 20-120 m a pomalu se pohybuje pomocí obrvených rýh - dvě postranní a jedna prstenčitá
- tělo je váčkovité max. 3 cm dlouhé, s pokožkou tvořenou mnohobičíkatými buňkami (ultrastruktura bičíku a resorpce poškozených buněk jako u Acoela!), epidermis má nad to vakuolizovanou střední zónu s nervovou tkání na bázi
- TS: slepá s ústy uprostřed břišní strany; NS: síťovitá + přední statocysta; VS, DS a PS chybí (hermafroditi - pohlavní buňky vznikají v řídké tkáni tělní stěny)

# Mlžojedi - tělní organizace

- živí se dravě bentickými organismy, ústa jsou na spodní straně těla, trávicí soustava je slepá
- pohlavní buňky vznikají v parenchymu a odchází z těla ústy!
- jediným smyslovým orgánem je bizardně velká statocysta v epidermis, obsahující jednobíčíkaté buňky (?? symbiotičtí flageláti ve funkci statolitů!)

## *Xenoturbella bocki*



# Mlžojedi - historie změn fylogenetického postavení

---

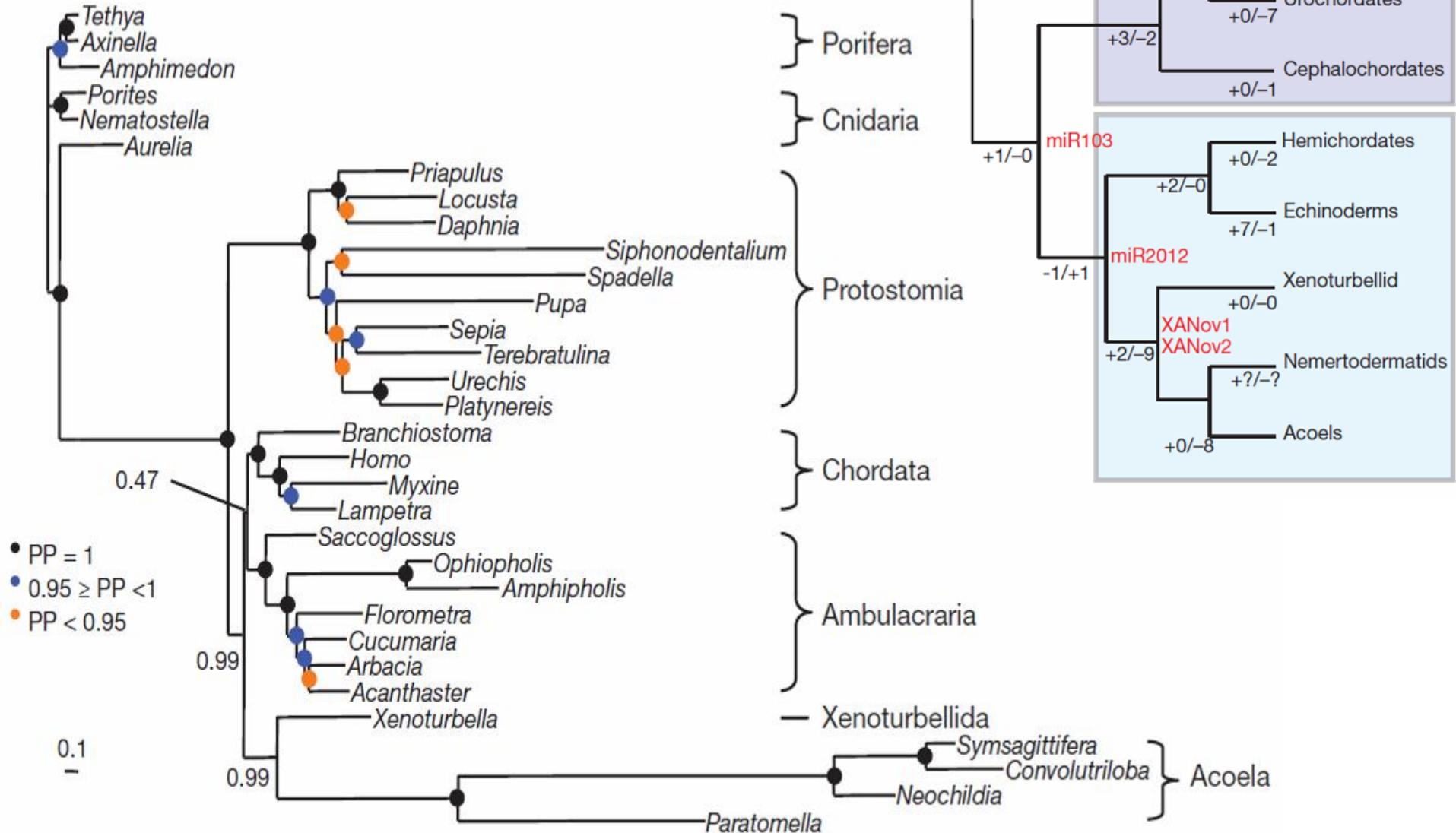
- 1949: zástupce nového podřádu ploštěnek, náležející mezi Acoelomorpha (bezstřevky)
- do 1997: také jako samostatný kmen příbuzný ploštěncům
- 1997: primitivní mlž z řádu Protobranchia (perožábří) - 97 % podobnost na základě sekvenovaných částí DNA s mlžem *Ennucula tenuis* (Nuculidae), dalším důkazem byla velmi podobná embryogeneze a trochoforovitá larva u dalšího druhu *X. westbladi*
- 2003: nová sekvenace - samostatný kmen druhoústých příbuzný k Hemichordata a Echinodermata, který se živí embryi zástupců čeledi Nuculidae - prve byla sekvenována potrava 😊, přání otce myšlenky v hledání a nalézání analogií embryogenetického vývoje a larválního stádia, ovšem např. trochoforovou larvu mají: měkkýši, kroužkovci, pásnice, mechovnatci, sumýši, žaludovci a bradatice

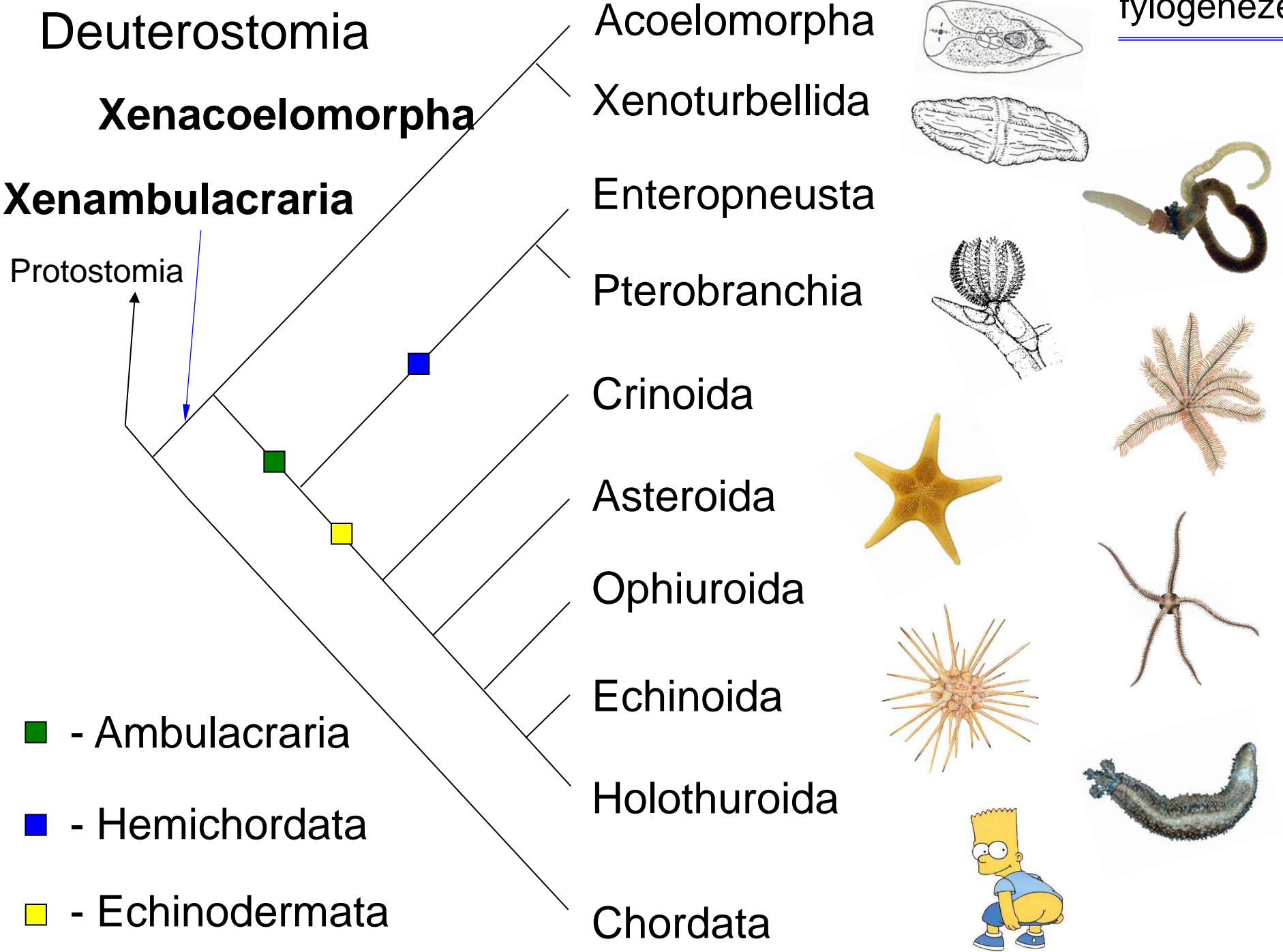
*Ennucula (=Nucula) tenuis*  
velikost okolo 3 cm



# Současný pohled

Philippe et al. 2011: Nature





Deuterostomia

Xenacoelomorpha

Xenambulacraria

Protostomia

Acoelomorpha

Xenoturbellida

Enteropneusta

Pterobranchia

Crinoida

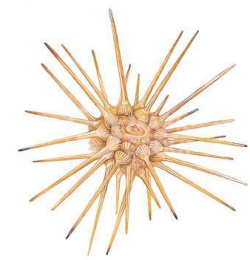
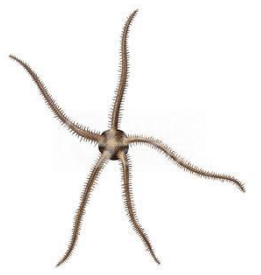
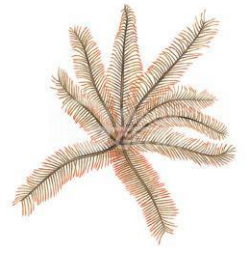
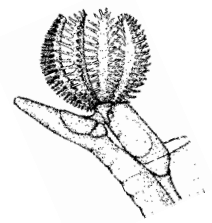
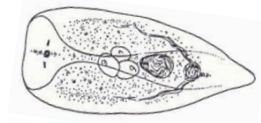
Asteroida

Ophiuroida

Echinoida

Holothuroida

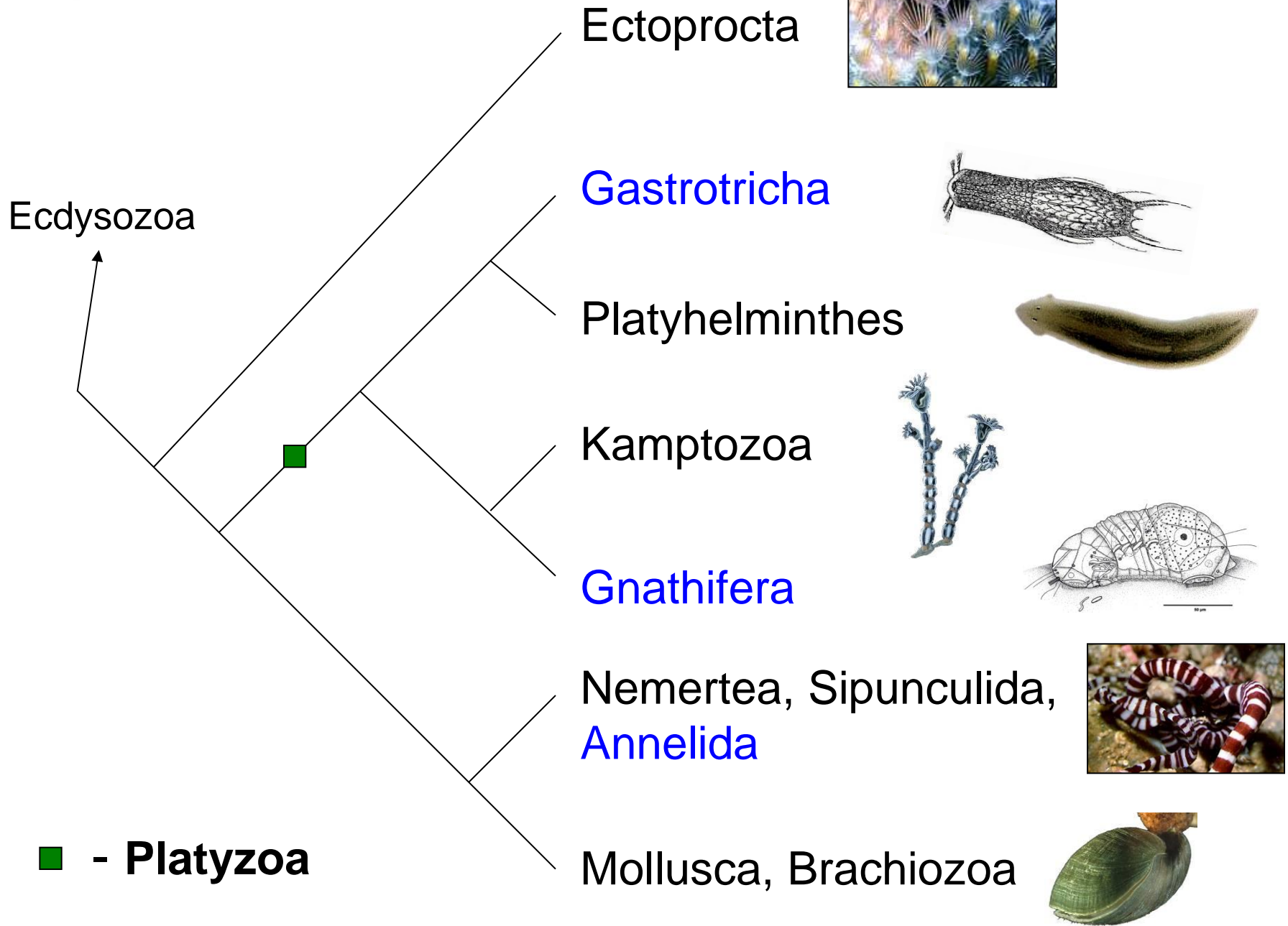
Chordata



- - Ambulacraria
- - Hemichordata
- - Echinodermata

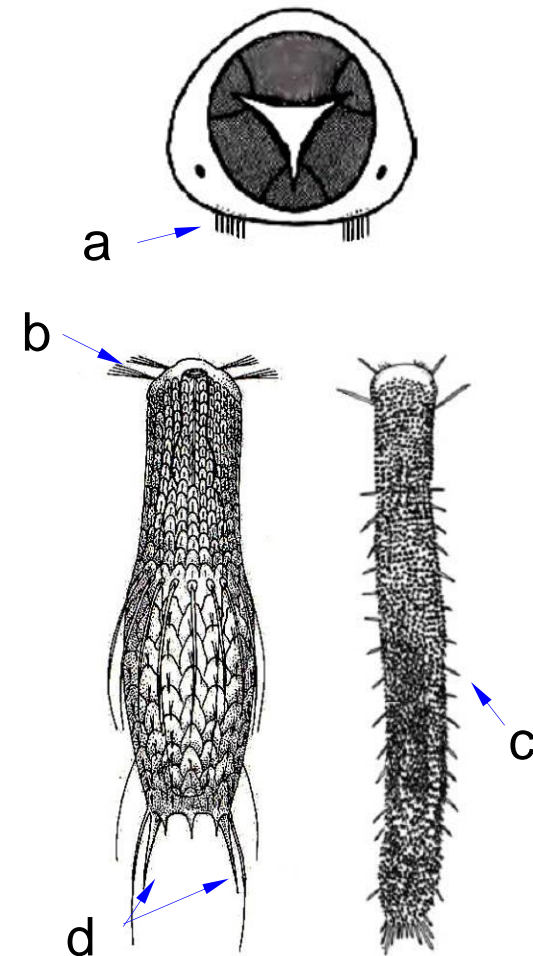
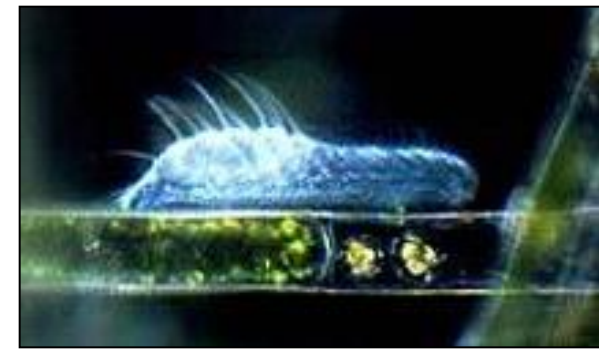
# Lophotrochozoa

fylogeneze



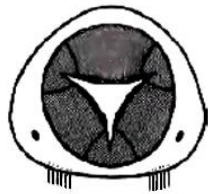
# Gastrotricha - břichobrvky

- protáhlé tělíčko, kompaktní bez tělních dutin, délky do 0,05 až 4 mm
- na ventrální straně jsou vířivé brvy sloužících k pohybu (**a**), na hlavě smyslové brvy (**b**)
- trvalá kutikula ze šupinek a štěteček na zádech, na bocích resp. na konci těla jsou adhezivní trubičky (**c**) resp. vidlička (**d**)
- TS: trubicovitá se savým vysunutelným hltanem a s řití, NS: hlavová uzlina a dva provazce, VS: protonefridia, DS a CS: chybí
- vývoj je přímý (generační doba 3-21 dní)
- mořští a sladkovodní, celkem 430 druhů, u nás je známo 24 druhů

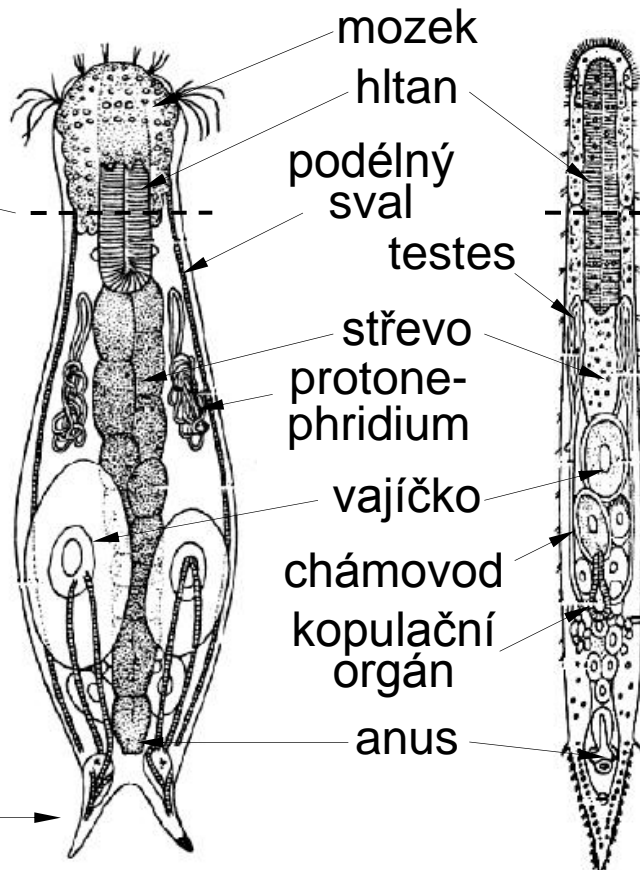


## Třída: Chaetonotida

(7 čeledí)

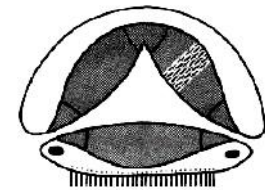


- Převážně sladkovodní
- V detritu a na rostlinách
- Převažuje partenogeneze
- 1 pár lepivých žláz na zádi



## Třída: Macrodasysida

(6 čeledí)

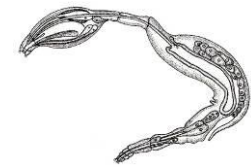
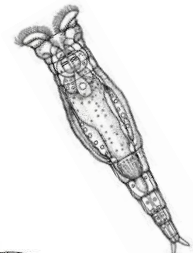
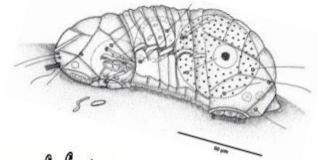
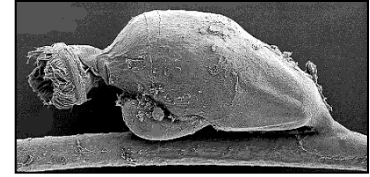
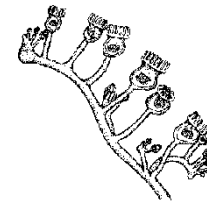
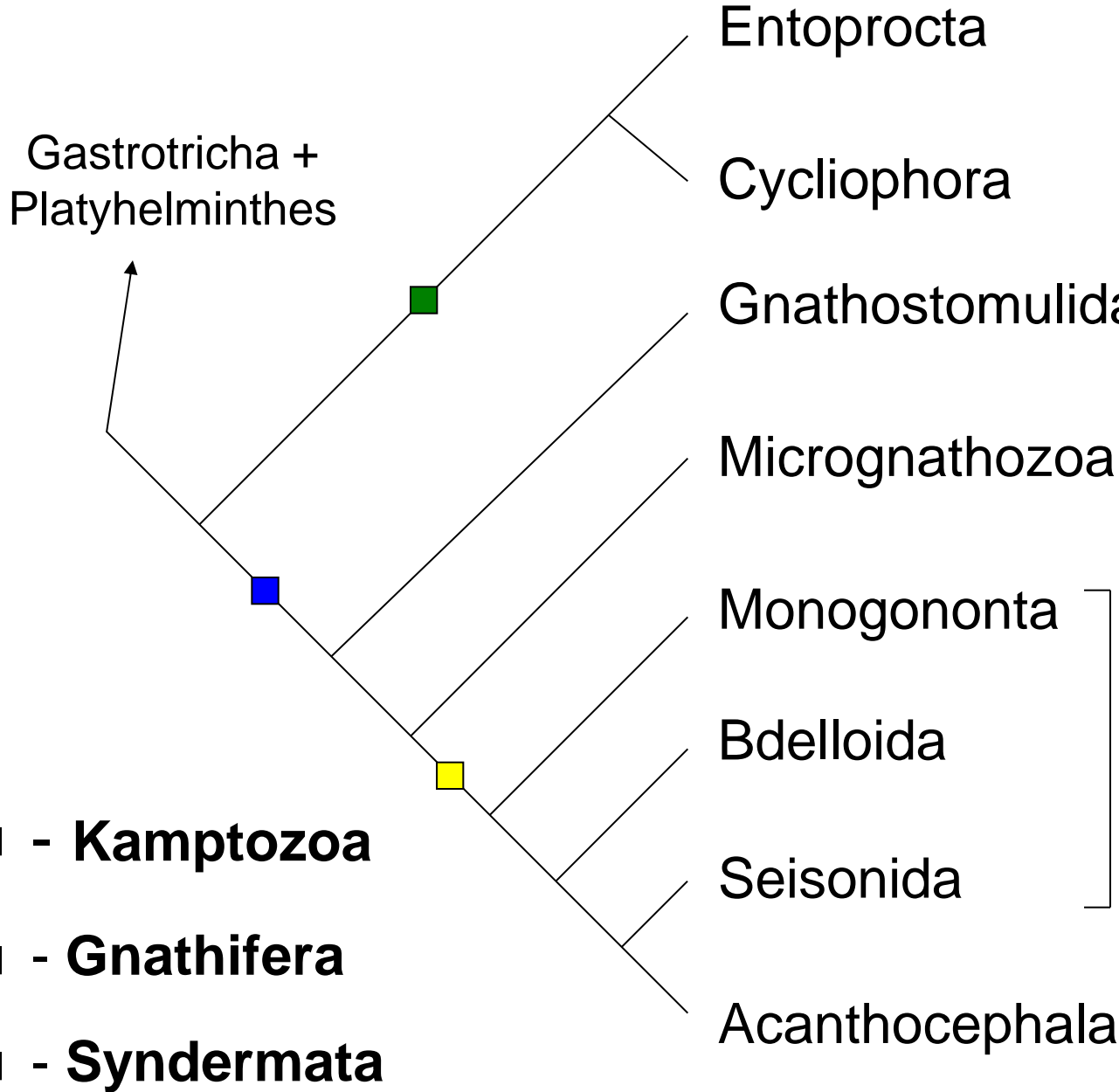


- Jen mořští
- Intersticiálně v sedimentech
- Hermafrodité
- Lepivé žlázy po stranách těla
- Hltanové póry



# Kamptozoa + Gnathifera

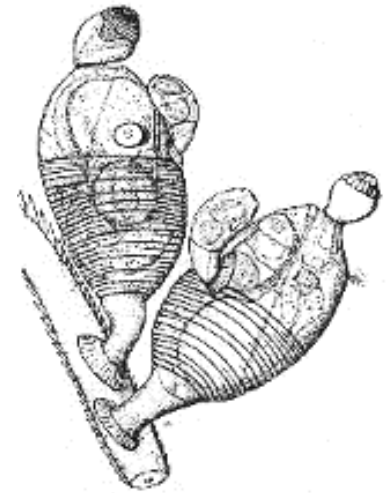
fylogeneze



„Rotifera“

# Cycliophora - vířníkovci

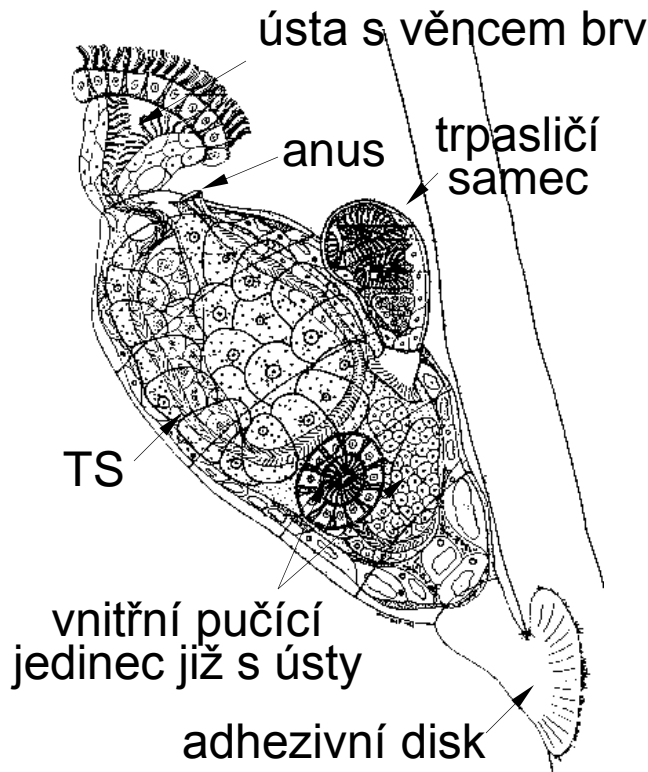
(=Cycliophorida)



- první zástupce - *Symbion pandora* - byl objeven v roce 1995, (název skupiny z řeckého *Cyclos* = kruh a *Phoros* = nésti, což se vztahuje k věnci brv kolem úst)
- je to epikomenzál přisedlý na ústních orgánech humrů, tělo je lahvicovité a dorůstá max. **0,35 mm**
- živočich byl objeven na příústních orgánech severského humra *Nephrops norvegicus*, u severní Evropy v Kattegatské úžině, dále pak na více místech podél švédského pobřeží. Existuje několik nejasných zmínek ze Španělska, Itálie a Brazílie. V září 2003 nalezen v Jaderském moři u Chorvatského pobřeží, poloostrov Istria na humrovi *Homarus gammarus*, (Igt. O. Nedvěd et kol., Č. Budějovice)
- další druh - *Symbion americanus* - popsán v r. 2006 ze S. Ameriky z humra *Homarus americanus*
- na fosilních členovcích rodu *Hesslandola* ze svrchního kambria byly pozorovány zvláštní přichycené útvary, které by pravděpodobně mohly být fosilními příbuznými druhu *Symbion*

# Symbion pandora - tělní organizace

- dvoustranně symetričtí, orgány a tkáně ve více než dvou vrstvách (zárod. listech)
- kolem úst mají věnec brv na filtrování potravy, opačný konec těla nese adhezivní disk k uchycení na hostiteli
- mají **necoelomovou** tělní dutinu

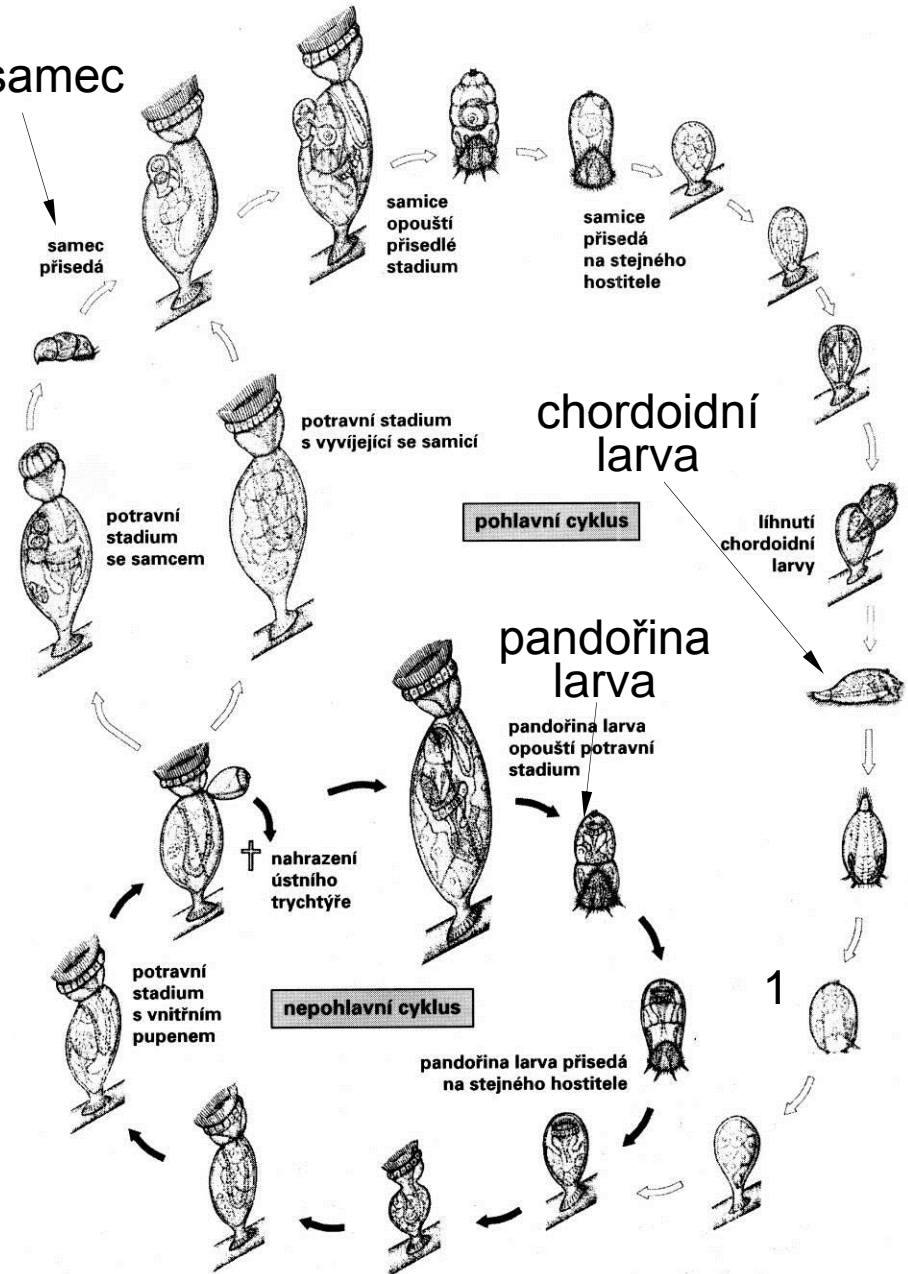


- NS: dobře vyvinutou s mozkem a zauzlinami
- TS: je ve tvaru písmene U, anus je v blízkosti úst
- potravní (nepohlavní) stádia produkují vnitřním pučením nové potravní jedince
- velmi složitý vývoj, kde se střídají pohlavní a nepohlavní stádia a dva typy larev

# Symbion pandora - životní cyklus

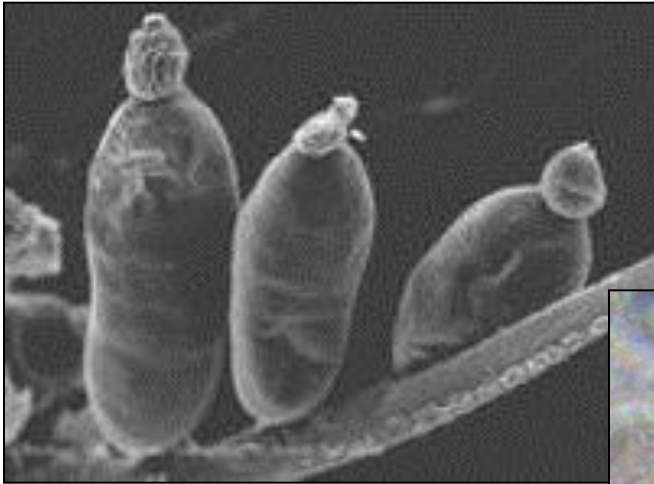
- schéma hypotetického cyklu, z doby popisu, dnes jsou některé věci již upřesněny
- trpasličí samec nevzniká bezprostředně z potravního stádia, ale ze zárodečných pupenů uvnitř **pandořiny** larvy (= prometeova larva), která vzniká uvnitř potravního stádia
- uvnitř pandořiny larvy pučí většinou dva samci, jsou silně obrvení s vyvinutou NS, testes a peniální strukturou, ale nemají střevo
- ke kopulaci zpravidla dochází po uvolnění samice nebo poté

trpasličí samec



## Symbion pandora - fylogenetické postavení

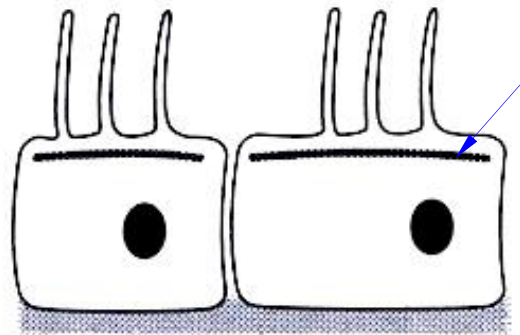
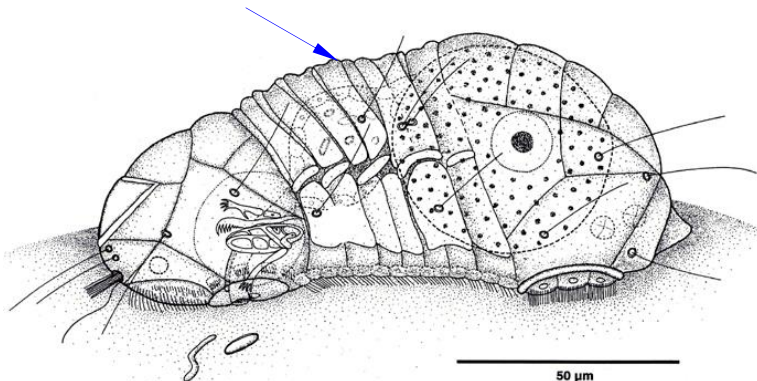
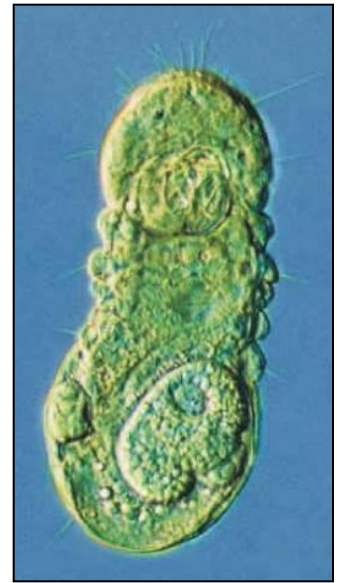
- 1995-1997: řazen do blízkosti mechovců (Ectoprocta) - podobný tvar trávicí soustavy, chordoidní larva je trochoforového typu
- 1998: sekvence 18S rRNA - **příbuzní vrtejšů a vířníků**, v klastrových analýzách sekvencí tvořili sesterskou skupinu k Syndermata a řadili se do blízkosti Gnathostomulida



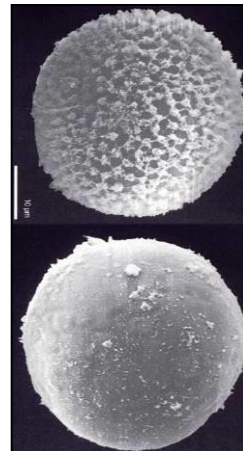
*Homarus gammarus*

# Micrognathozoa - oknozubky

- první zástupce *Limnognathia maerski* byl objeven v r. 1994 a popsán v r. 2000! (Kristensen et Funch)
- nalezen byl v mechových polštářích chladného pramene Isunngua v Kvandalenském údolí na ostrově Disko u západního Grónska
- jedná se jednoho z nejmenších mnohobuněčných živočichů, dorůstají délky 0,105 - 0,152 mm, (proto Micrognathozoa, nikoliv Micrognathozoa - čelist je nápadně velká)
- tělo je kryto hřbetními a postranními destičkami = pokožka vyztužená nitrobuněčným skeletem (nejde tedy o vnější vyloučeninu pokožky jako kutikula členovců)

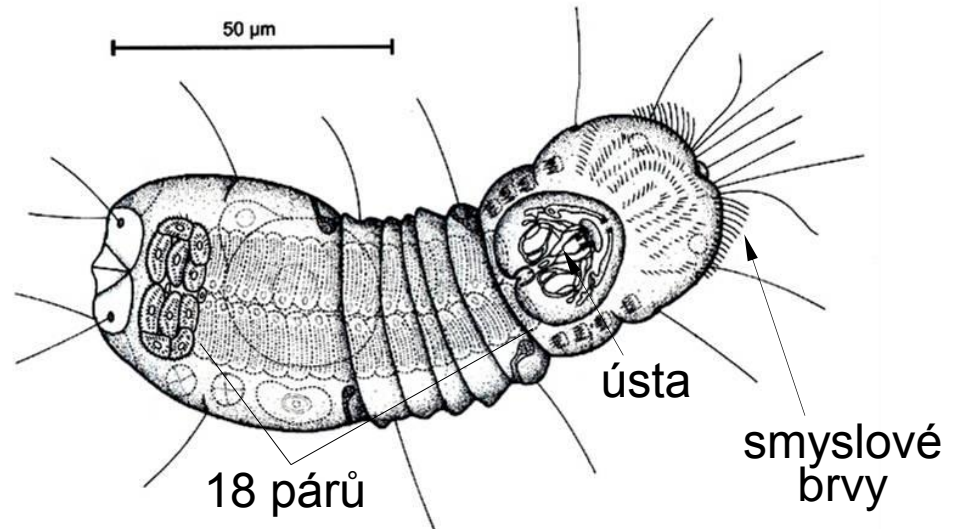
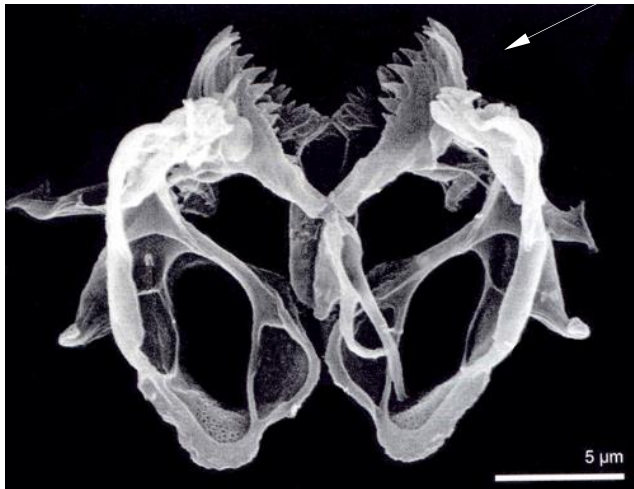


vajíčka



## *Limnognathia maerski* - tělní organizace

- břišní strana kryta obrvenou pokožkou s 18 páry ciliofórů - buňky vybavené 4 řadami složených bičíků - hlavní pohybový aparát
- charakteristický je velmi složitý čelistní aparát v hltanu, složený z mnoha kutikulárních kusadel

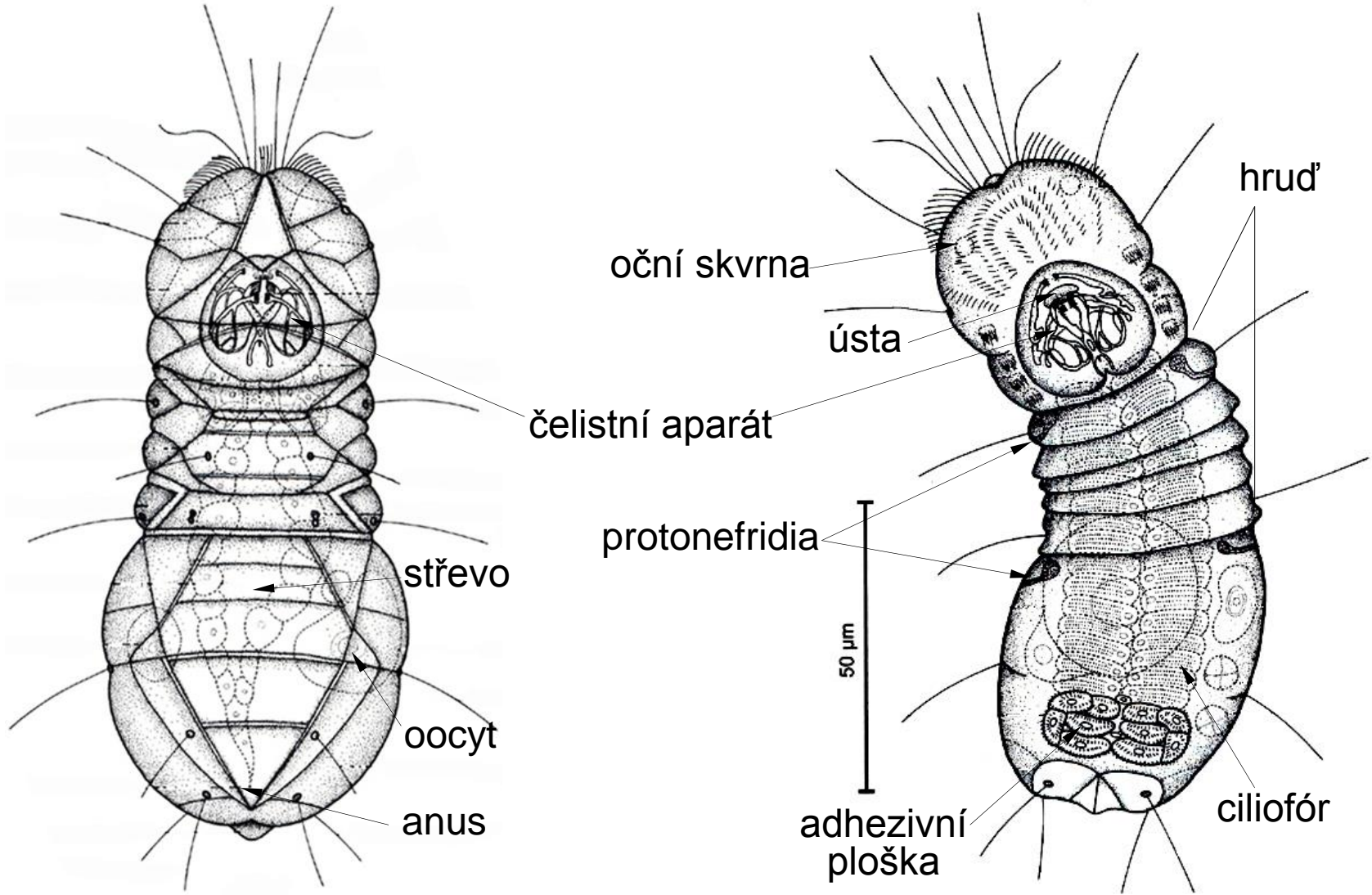


- permanentní řitní otvor chybí - jako Gnathostomulida
- seškrabávají nárosty z mechových polštářů (baktérie, sinice, rozsivky) oscilací hlavy ze strany na stranu
- VS: 2 páry protonefridií
- původně nalezeny jen samice (partenogeneze shodně s Bdelloida), ale **hermafroditi** - samčí žlázy po dozrání mizí

# *Limnognathia maerski* - tělní organizace

Dorsální pohled

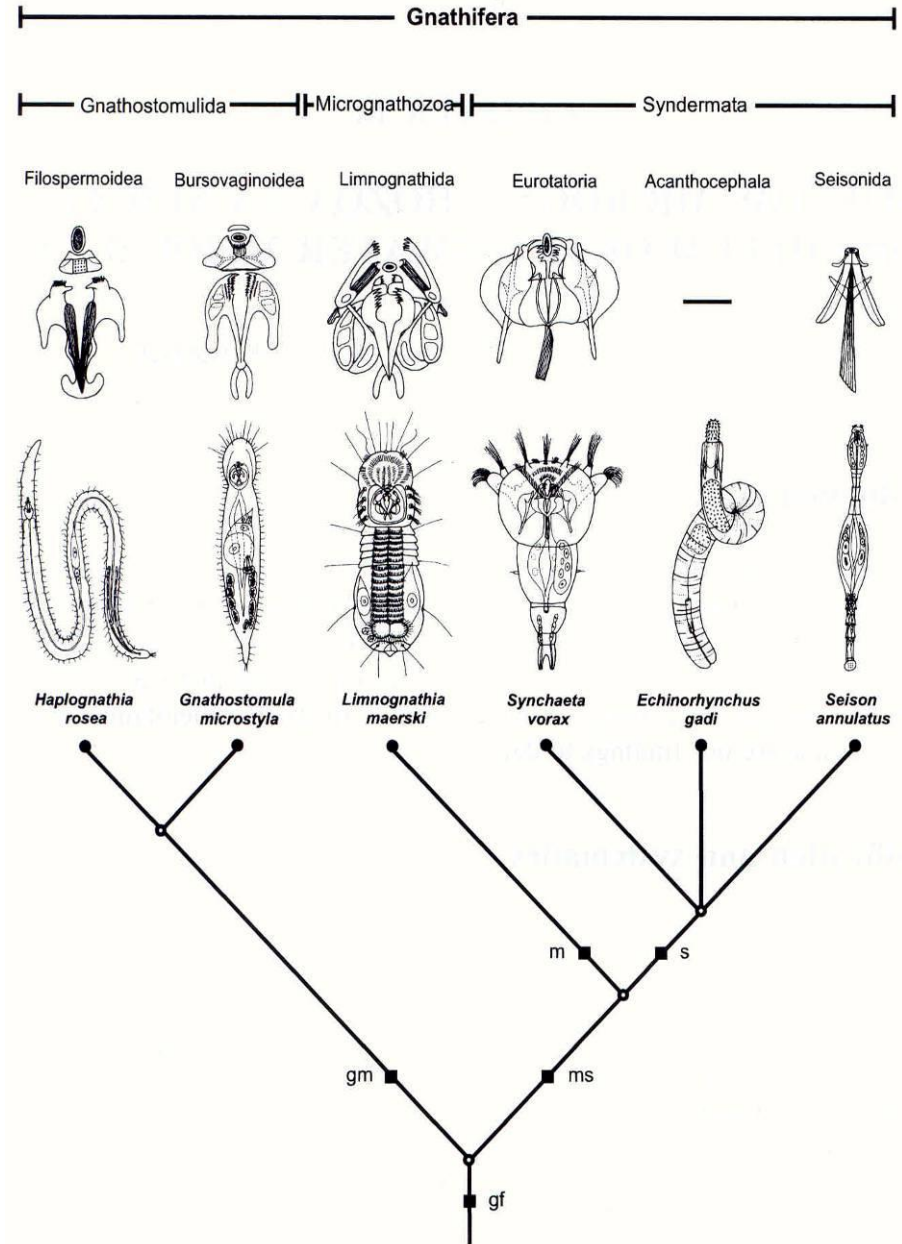
Ventrální pohled





# Limnognathia maerski - fylogenetické postavení

- Micrognathozoa jsou prvoústí, bilaterálně symetriční a blízce příbuzní skupinám Gnathostomulida, Acanthocephala a Rotifera, které tvořící monofylum Gnathifera (kmen)
- *L. maerski* je geneticky více příbuzná Rotifera než Gnathostomulida (homologickou strukturou je složitý čelistní aparát složený z trubičkovitých elementů)
- od vířníků se liší pokožkou tvořenou normálními epidermálními buňkami nikoliv mnohojaderným syncytiem



- Výskyt je záhada?
  - pramen je velmi mladý (ještě v posledním glaciálu byl ostrov pod 100 m vrstvou ledu)
  - mořský původ? - zbývající fauna pramene je čistě sladkovodní
  - špatná schopnost migrace - nepřežívá anhydrobiózu (tj. přežít bez vody, např. v anabióze)
- poprvé byl tento živočich sbírám mnohem dříve a publikován např. jako „New Group A“, Ve sbírkách byl nalezen materiál z roku 1979 z druhé lokality (také ostrov Disko), prověřováno bylo mnoho pramenů až po Japonsko - bez výsledku
- 2002: publikována další lokalita - tentokrát ostrovy Crozet v subantarktidě
- tento druhý nález ukazuje (stejně jako molekulární studie), že se jedná o velmi staré organismy, minimálně s druhohor - výskyt na obou pólech



# Známé nálezy *Limnognathia maerski* ostrov Disko a ostrovy Crozet

[http://www.zmuc.dk/InverWeb/Dyr/Limnognathia/Finding\\_UK.htm](http://www.zmuc.dk/InverWeb/Dyr/Limnognathia/Finding_UK.htm)

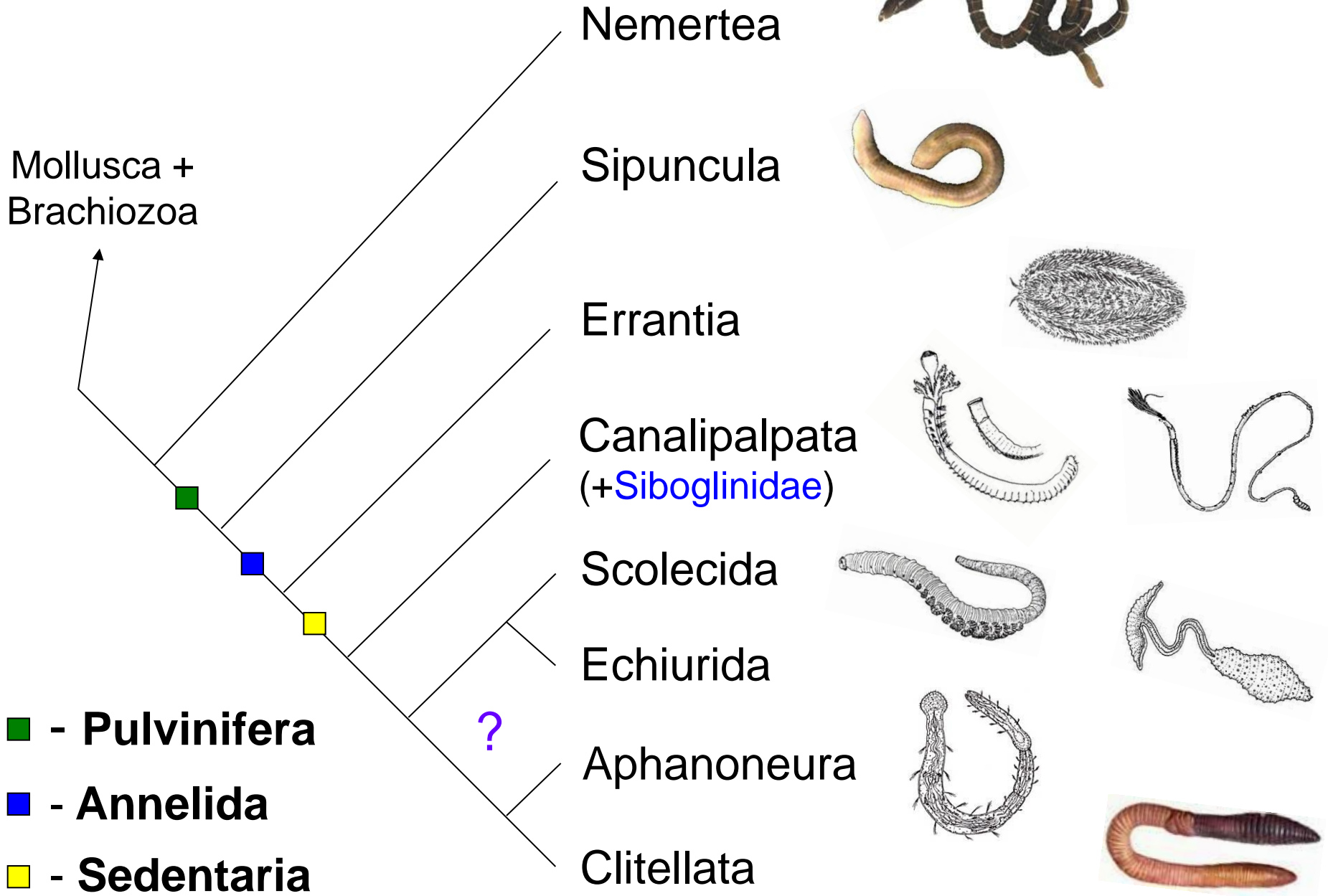


*Locus typicus*



# Nemertea + Pulvinifera

fylogeneze



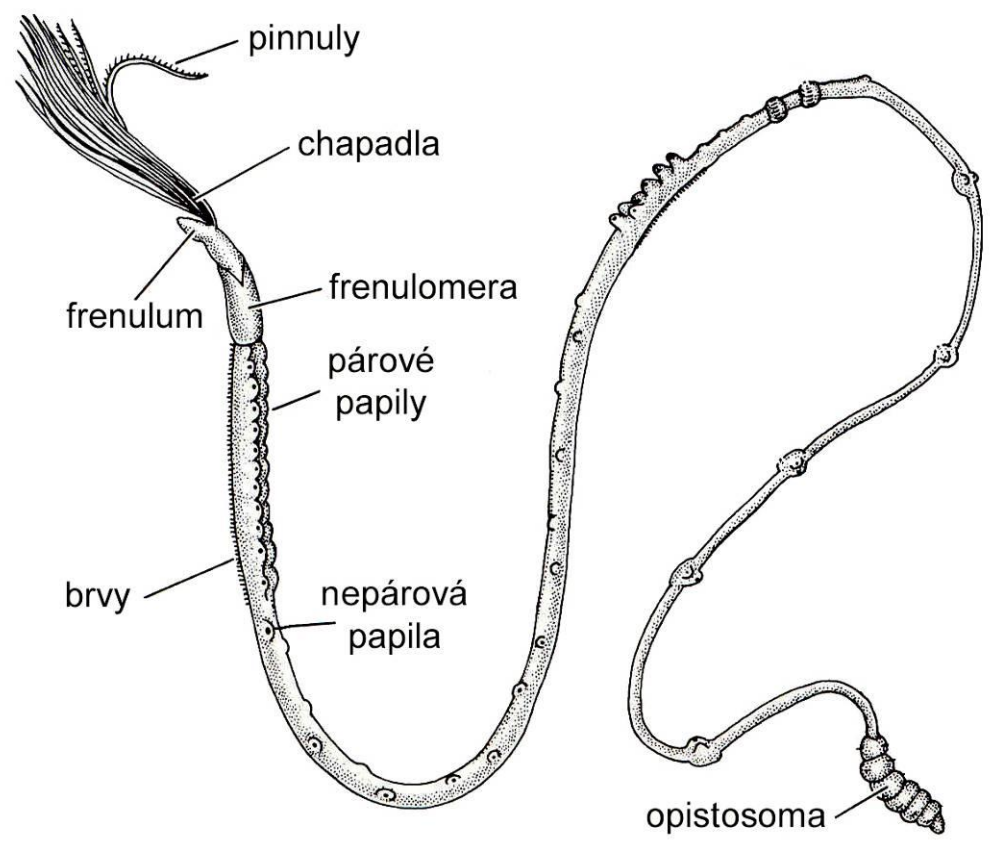
# Siboglinidae - pogonofory

(= Pogonophora - bradatice)

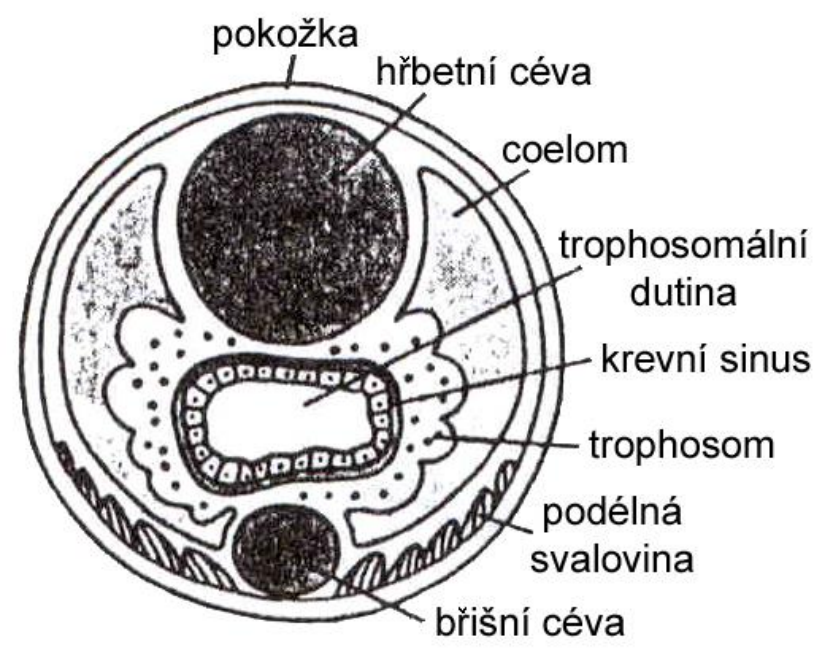
- mořští kroužkovci, v hloubkách několika set až tisíc metrů, v oblastech s vysokými koncentracemi sirných sloučenin a metanu
- dlouhé tenké tělo v **chitinoproteinových rourkách**
- 3 tělní oddíly, přední = prostomium + peristomium nese mnoho chapadel (peristomiální palpy - dýchací fce), druhý = první trupový článek - extrémně prodloužený, třetí (opistosoma) = ostatní segmenty + pygidium
- CS: uzavřená se srdcem, VS a NS - typický kroužkovec
- TS: pouze u larev (obrvené), v dospělosti je na jejím místě **trofom** = endodermální buňky naplněné edosymbiotickými, většinou chemoautotrofními bakteriemi
- známo okolo 100 druhů, další jsou popisovány



# pogonofory - stavba těla



*segmentované a nese štětiny = kroužkovec*



- tělo dlouhé 10-300 cm, široké většinou okolo 1 mm
- chapadel 1-200

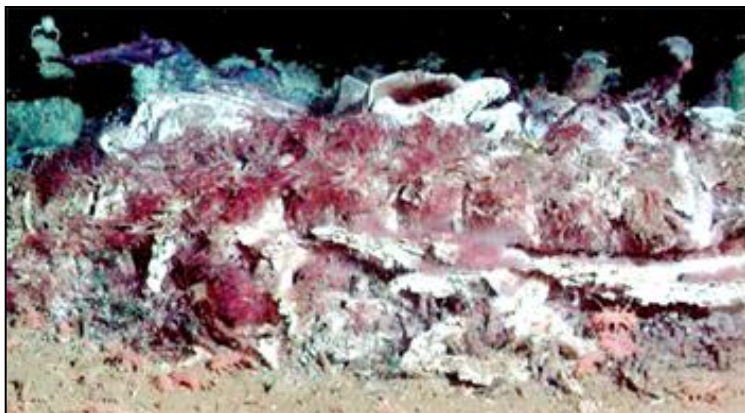
***Riftia pachyptila*** (riftie hlubinná) - Galapážský rift (2,5 km), u horkých sirných vývěrů, 150 cm



***Lamellibrachia*** sp. - Mexický záliv, hloubka okolo 1 km, u chladných solných jezer na vývěrech metanu z ropných ložisek, délky do 3 m, dožívá se až 250 let!

## Osedax - kostižerky

- objeveny roku 2004, doposud 5 druhů
- nesegmentované samice v jejichž rourkách žijí po stovkách miniaturní samečci (0,2 mm)
- samice postrádají střevo i trofozom, ale v zadní části je pokožkový vak naplněný symbiotickými bakteriemi
- symbionti jsou úplně jiní než u jiných skupin, jsou heterotrofní - energii získávají degradací tuků
- kostižerky osidlují kostry uhynulých velryb!



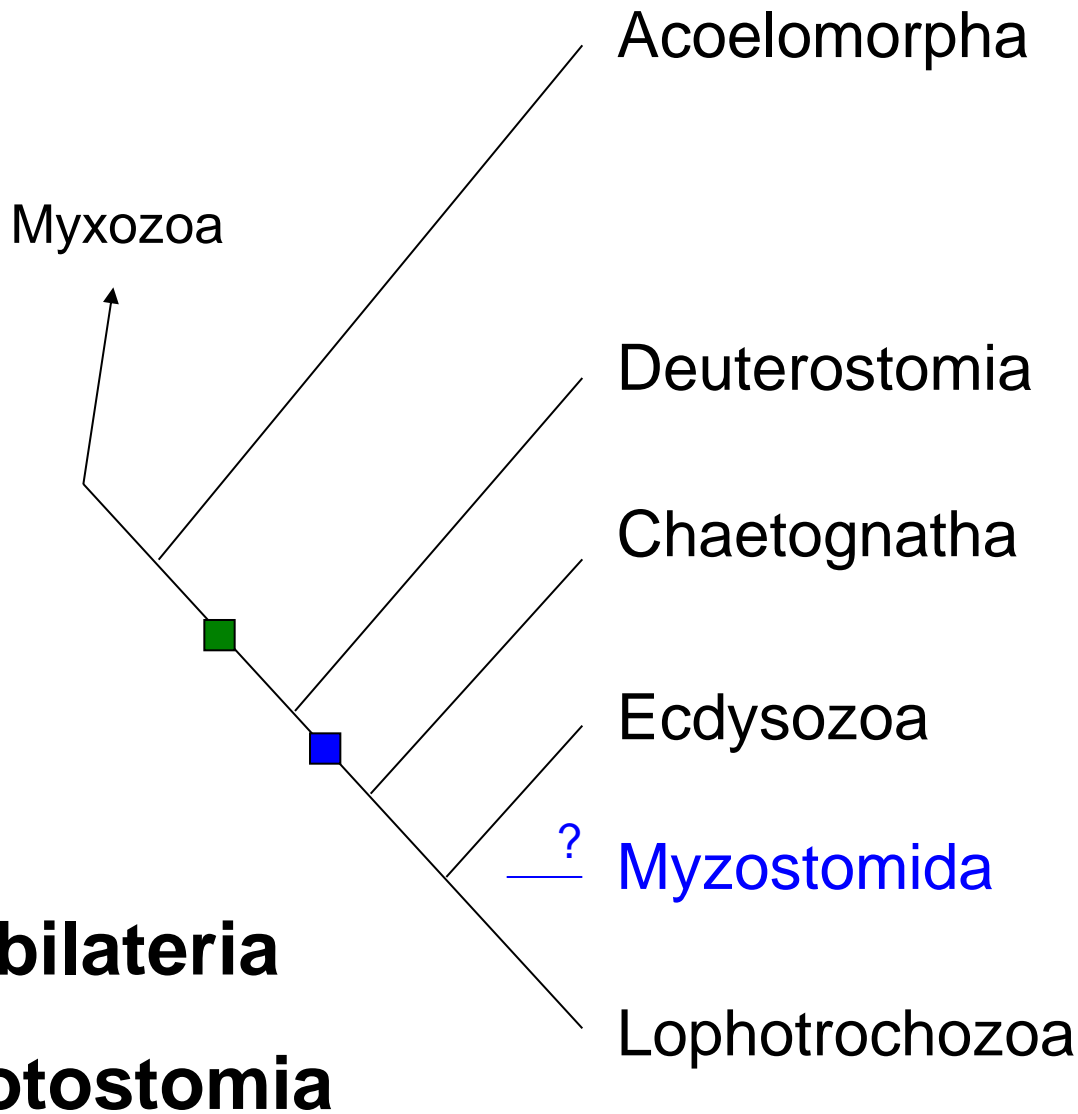
*Osedax frankpressi*  
pobřeží Kalifornie,  
samice do 5 cm

kostra velryby na  
mořském dně



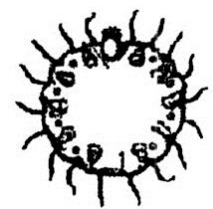
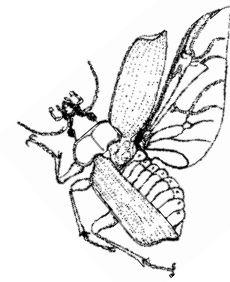
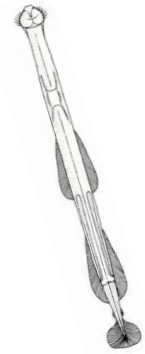
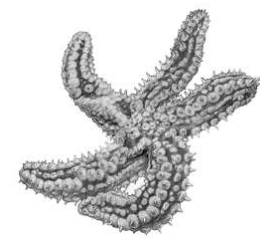
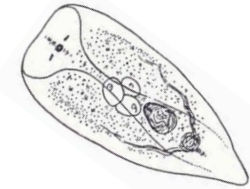


# Bilateria (= Triploblastica)



■ - Eubilateria

■ - Protostomia



# Myzostomida - lilijicovci

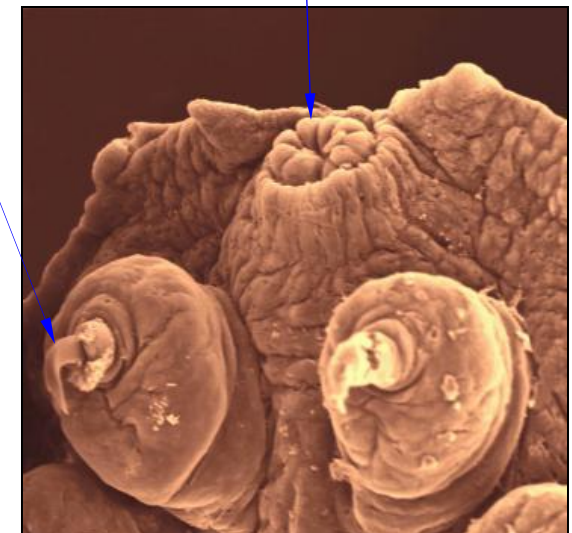
- výlučně mořská skupina; považováni za motolice, pak dlouho řazeni mezi kroužkovce, dnešní stav: více příbuzní ploštěncům
- jsou epikomenzálové a ekto- i endoparazité hvězdic, hadic a nejčastěji lilijic, známo 150 druhů řazených do 7 čeledí
- velikost zploštělého a oválného těla vzácně překračuje 5 mm
- na spodní straně 5 párů parapodií s háčky - pohyb



vlastní jedinec ukrytý v cystě

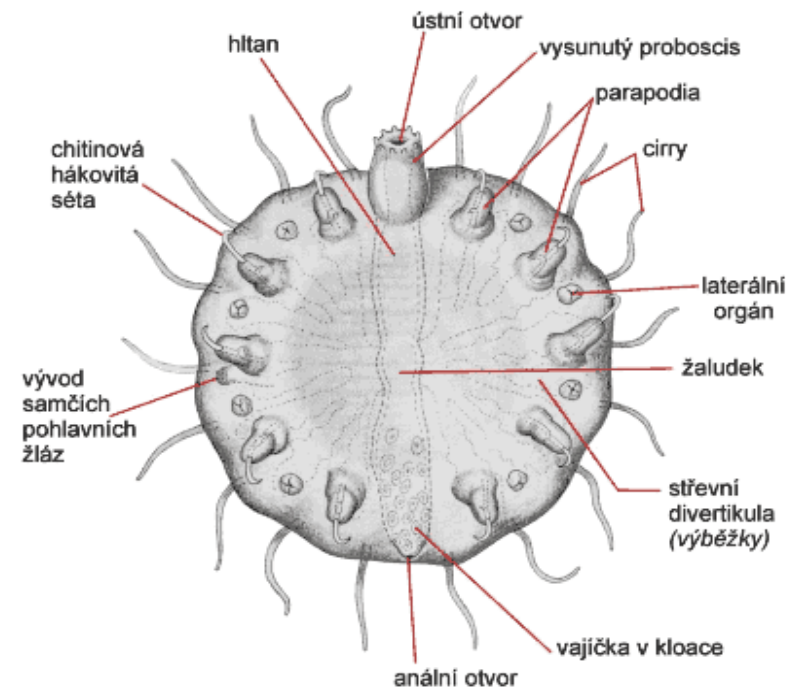


ústní přísavka



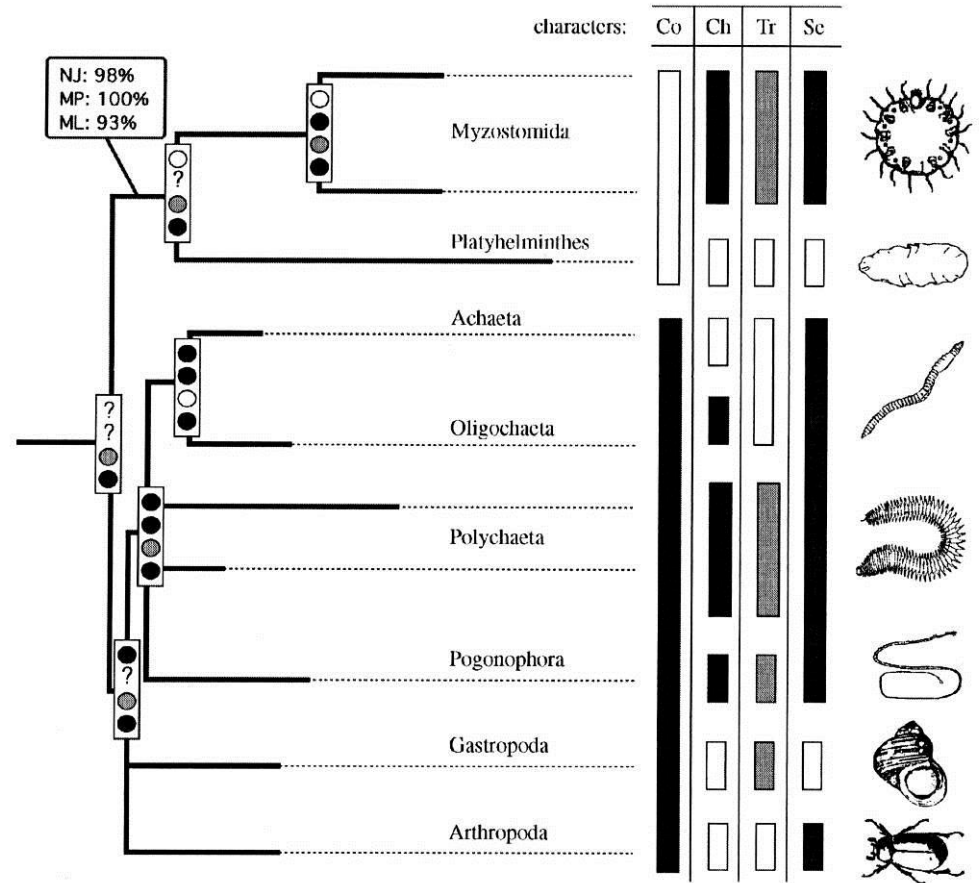
## Lilijicovci - tělní organizace

- bilaterálně symetriční, 3 zárodečné listy, celom? - jistě redukován a nesegmentován, tělo s náznaky článkování (kroužkovec)
- okraje těla s cirry, parapodia vyztužena štětinou (aciculum), pokožka pokryta bičíky
- TS: střevo se slepými výběžky, hltan vysunovatelný a savý (myzostoma = savá ústa), ujidají potravu hostitelům a někdy sají i přímo je
- postrádají: dýchací a oběhovou soustavu, ? nervovou s.
- VS: párové nefridie po stranách těla s vývodem do kloaky
- smysly: laterální orgán - 4 páry mezi panožkami, vypadají jako přísavky
- PS: hermafrodité + malí samci (?), oplození vnitřní, **spermie s vlečným bičíkem!**, vývoj přes volně plovoucí obrvenou larvu typu trochofory kroužkoveců
- známí jako fosilní cysty na lilijicích již z ordoviku



# Myzostomida - kam s nimi

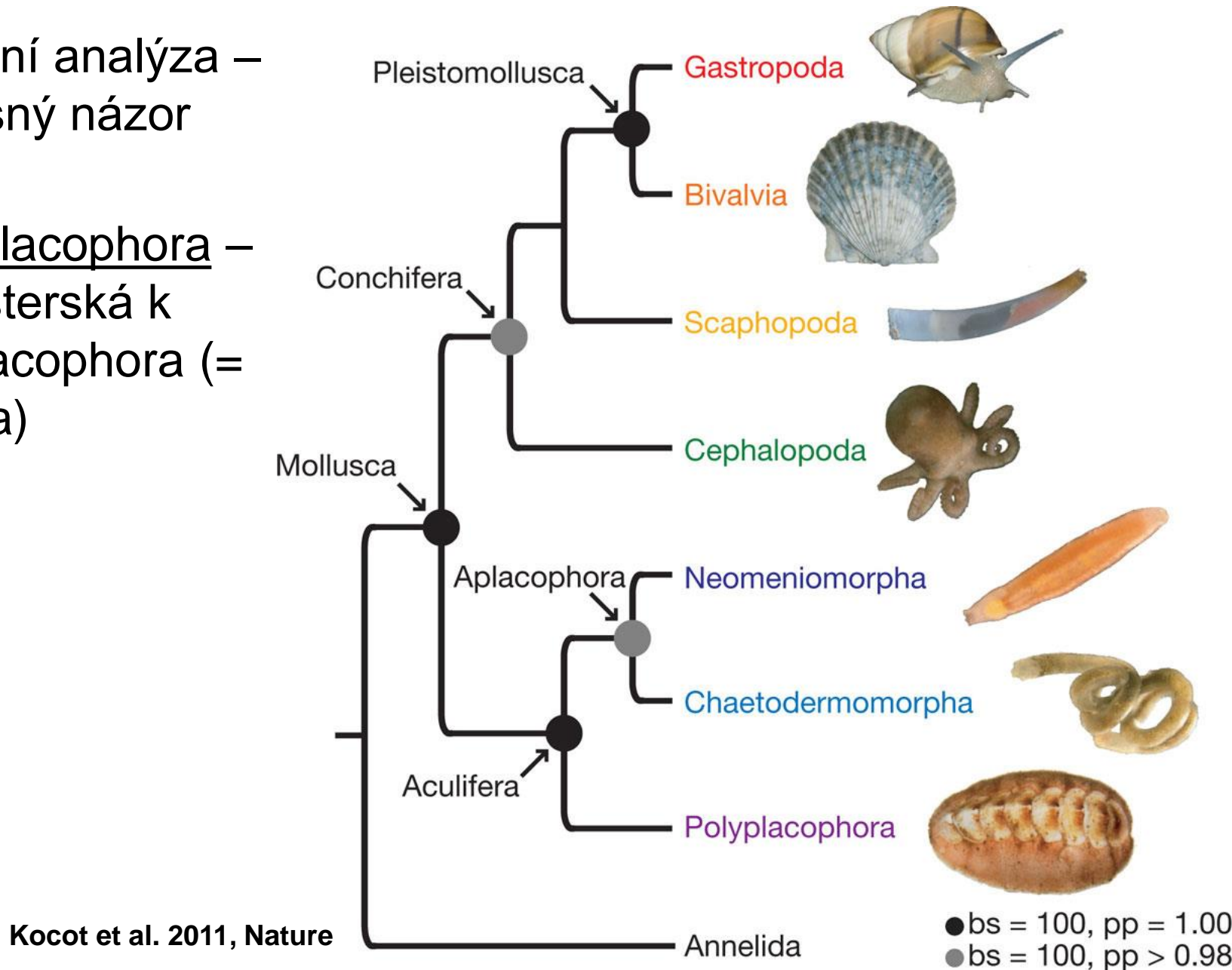
- 1987: blízce příbuzní vrtejšům (Acanthocephala)
- 1997: je to skupina mnohoštětináčů (Polychaeta)
- 1998: patří mezi Trochozoa, ale mimo Annelida
- 2000: nejsou to kroužkovci, naopak jsou mnohem více příbuzní ploštěncům (Platyhelminthes) než kterékoliv skupině trochozoí
- ? samostatný kmen



Eeckhaut I. et al. (2000)

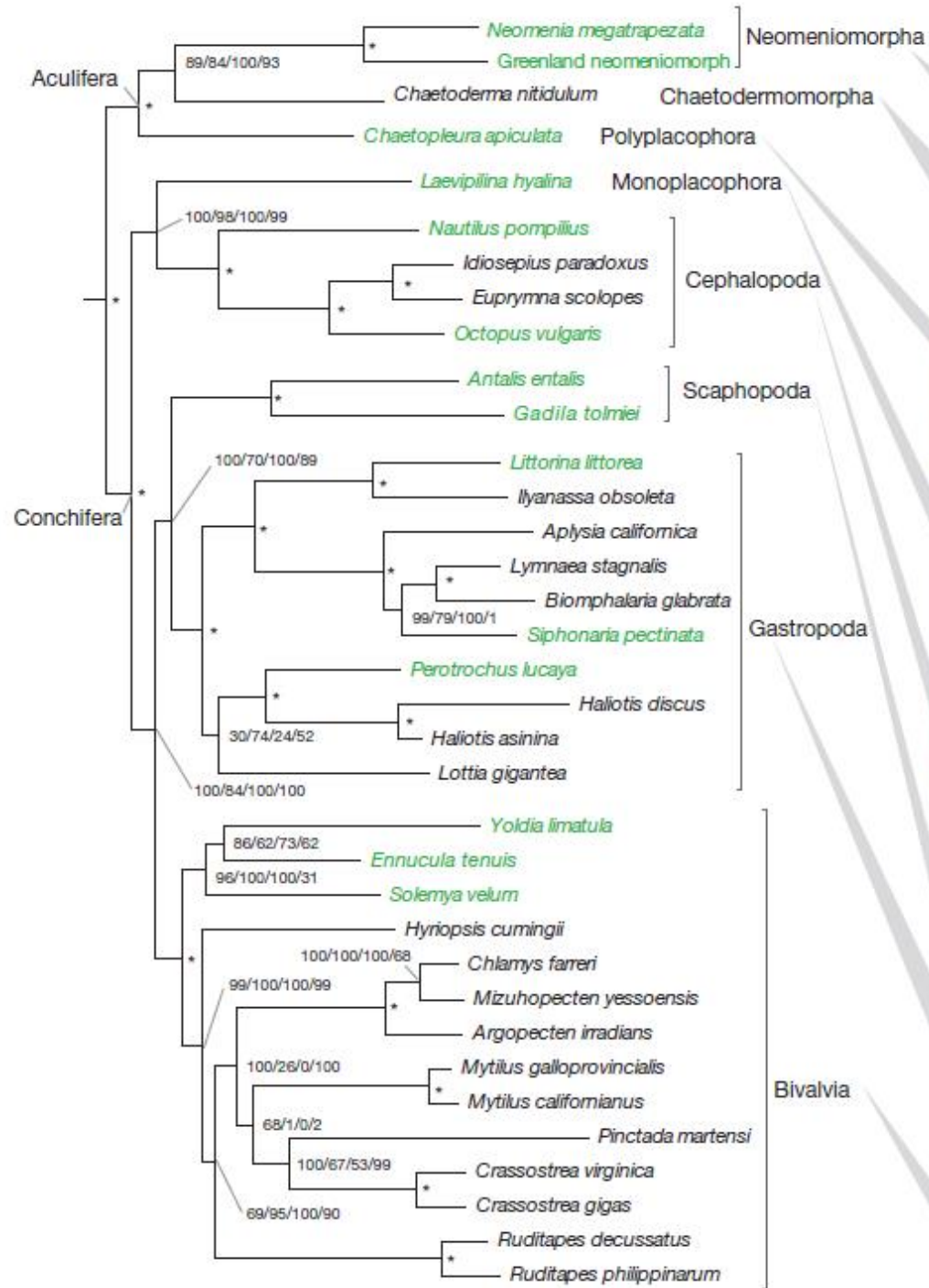
# Základní fylogeneze měkkýšů

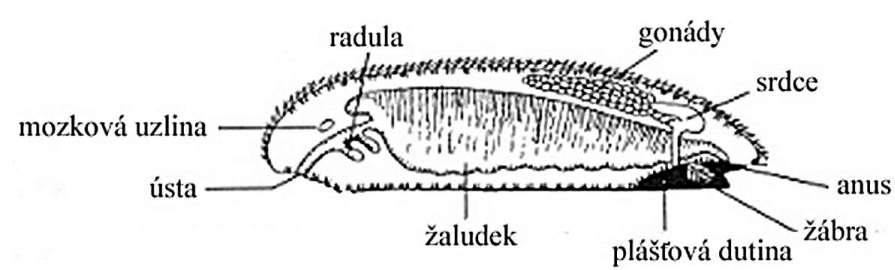
- Poslední analýza – současný názor
- Chybí Monoplacophora – asi sesterská k Polyplacophora (= Serialia)



# Vše jinak?

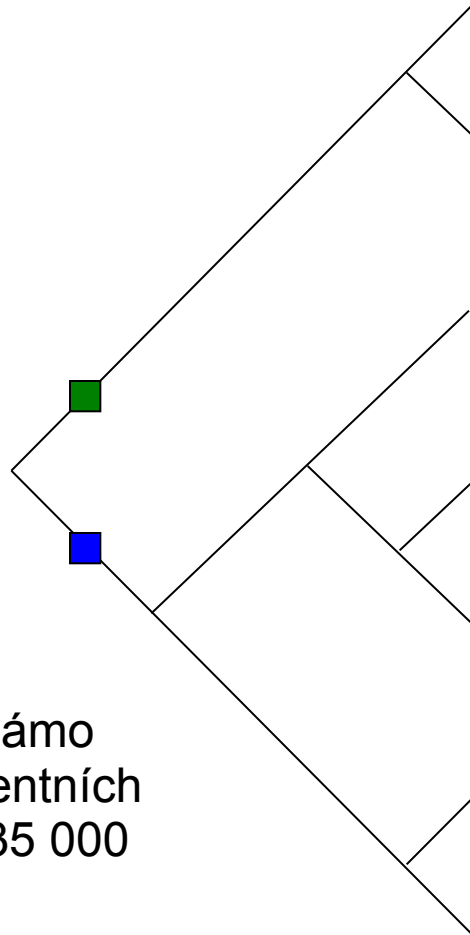
- prosinec 2011, všechny skupiny zahrnuty
- výsledek „nehezký“





hypotetický předek

**Aculifera**  
**Conchifera**



Aplacophora

Polyplacophora

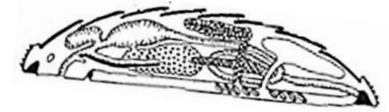
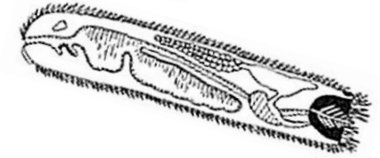
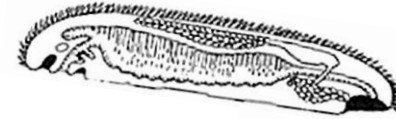
Bivalvia

Gastropoda

Scaphopoda

Monoplacophora

Cephalopoda



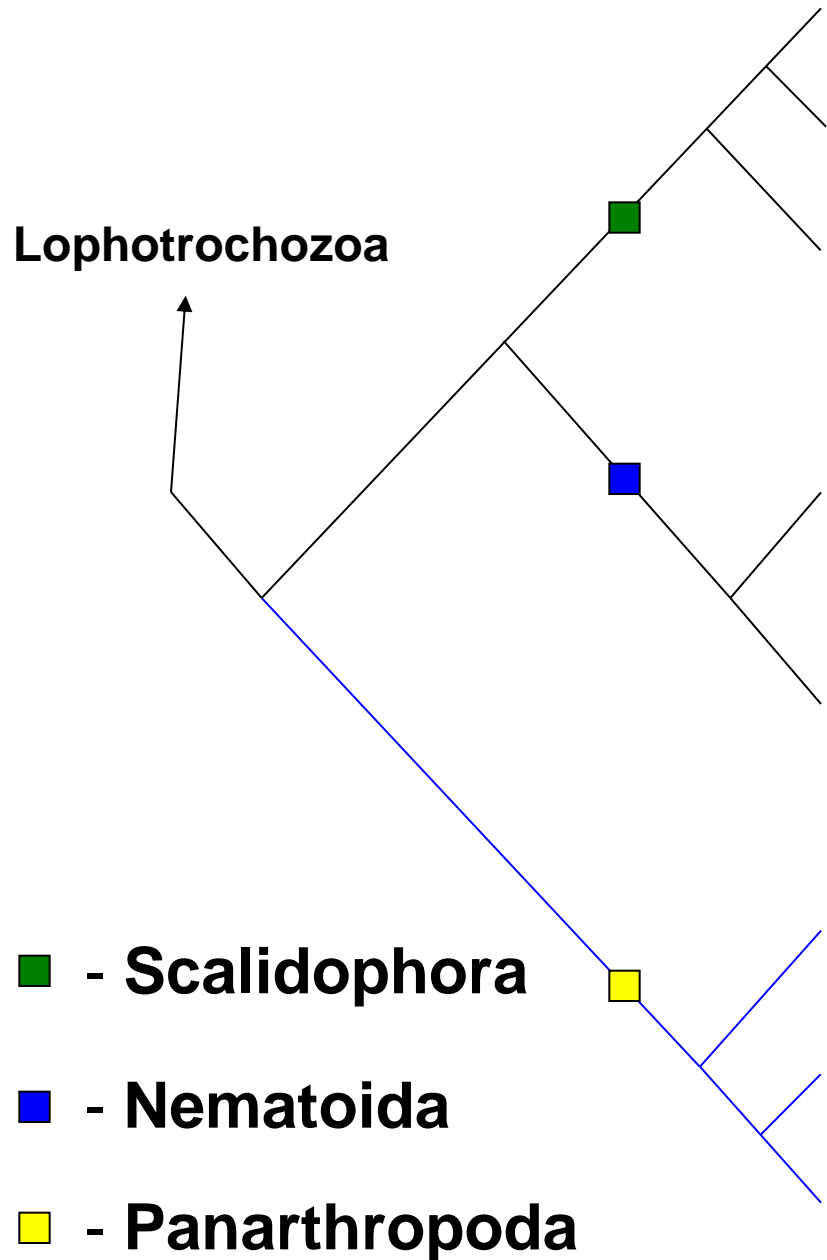
v současnosti je známo téměř **130 000** recentních (80 % tvoří plži) a 35 000 fosilních druhů

fosilní známí už od kambria, často stratigraficky velmi významní



# Ecdysozoa

Lophotrochozoa



- - Scalidophora
- - Nematoida
- - Panarthropoda

- Priapula
- Loricifera
- Kinorhyncha
- Nematomorpha
- Nematoda
- Onychophora
- Tardigrada
- Arthropoda





# Arthropoda

1 240 000 spp.

Tardigrada

Pycnogonida

Xiphosura

Arachnida

Chilopoda

Symphyla

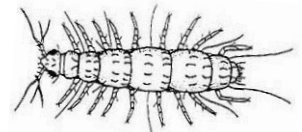
Diplopoda

Pauropoda

Pancrustacea

„Cheliceriformes“

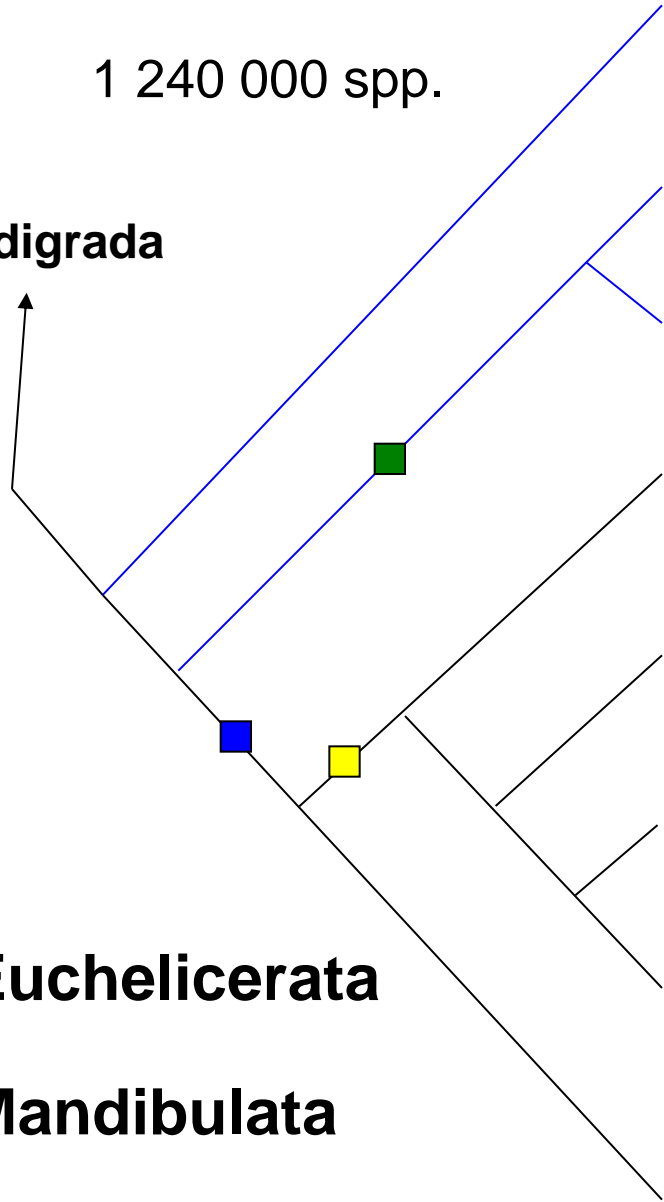
fylogeneze



■ - Euchelicerata

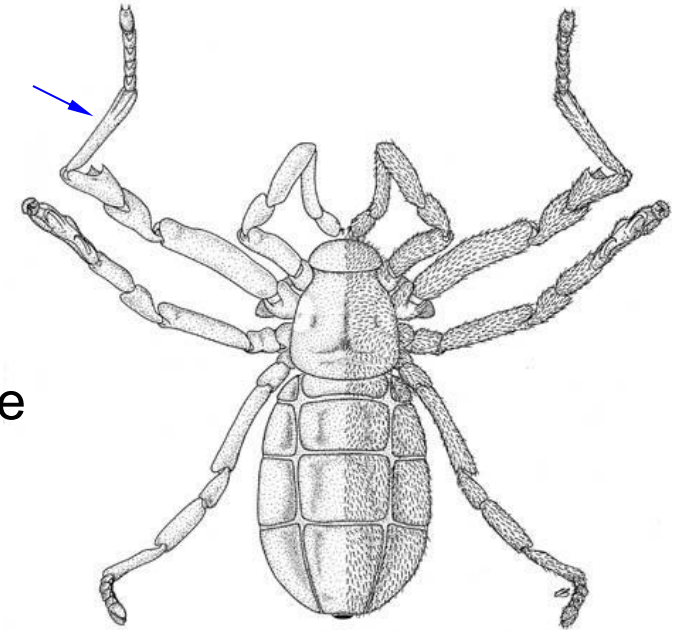
■ - Mandibulata

■ - Myriapoda



## Ricinulei - roztočovci

- drobní, velikost 5-10 mm
- slepí, půdní, se tlustými končetinami
- specifickým znakem je „kápě“ (**cucullus**) – při vytažení kryje ústa a chelicery
- druhý pár končetin prodloužený – smyslová fce
- loví drobné členovce v listovém opadu tropických lesů nebo v jeskynních
- tropy záp. Afriky a již. Ameriky, ca 75 druhů



***Ricinoides atewa***, nedávno popsáný druh z Ghany, loví termity a mravence

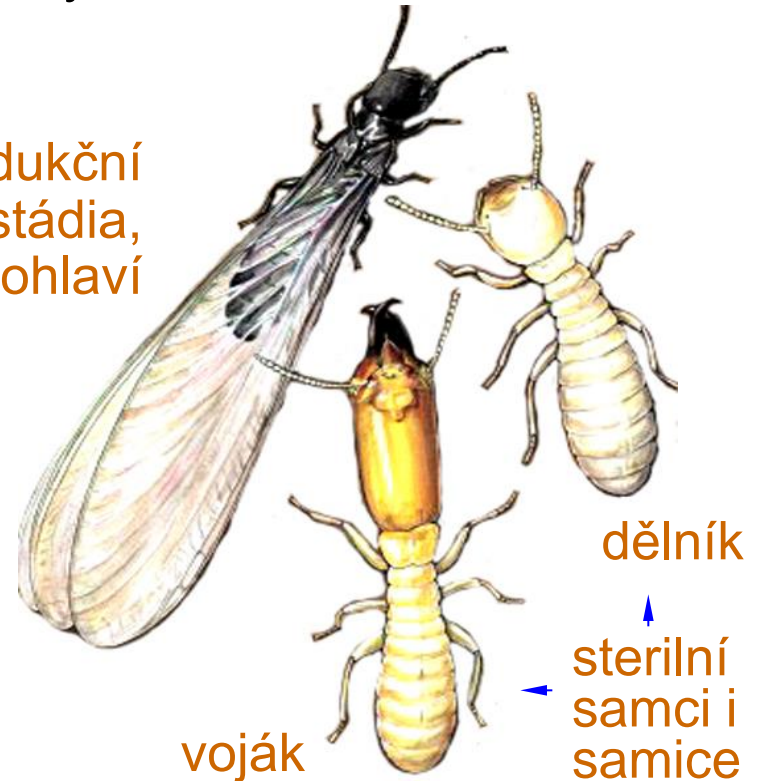
## Isoptera - všekazi

- tropický a subtropický sociální hmyz, vytváří polymorfní kasty
- patří mezi šváby, sesterskou linií je skupina sociálních švábů
- kryptobionti - staví hnízda (termitiště) pod zemí a na povrchu půdy, někteří jsou závažní škůdci dřevěných staveb
- okolo 2300 druhů, v jižní Evropě dva druhy dvou rodů (*Kaloterme*s a *Reticulitermes*)



termiště

reprodukční  
okřídlená stádia,  
obě pohlaví



voják

dělník

sterilní  
samci i  
samice

# *Scotoplanes globosa* – sea pig

[http://www.youtube.com/watch?v=x3dvs6C8c7g&feature=player\\_embedded](http://www.youtube.com/watch?v=x3dvs6C8c7g&feature=player_embedded)

