

Srovnávací morfologie obratlovců

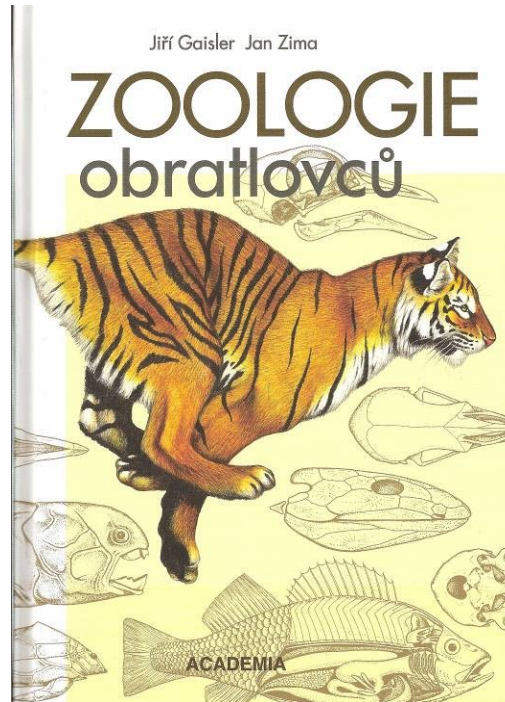
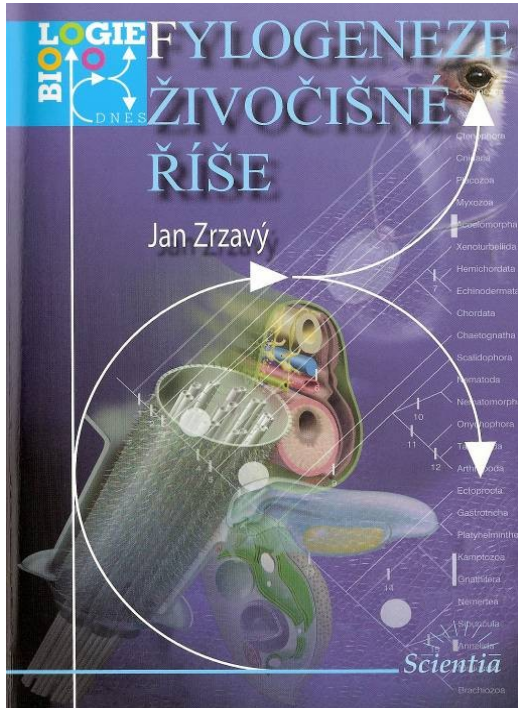
Tělesný plán obratlovců

**Tomáš Bartonička
Adam Konečný**

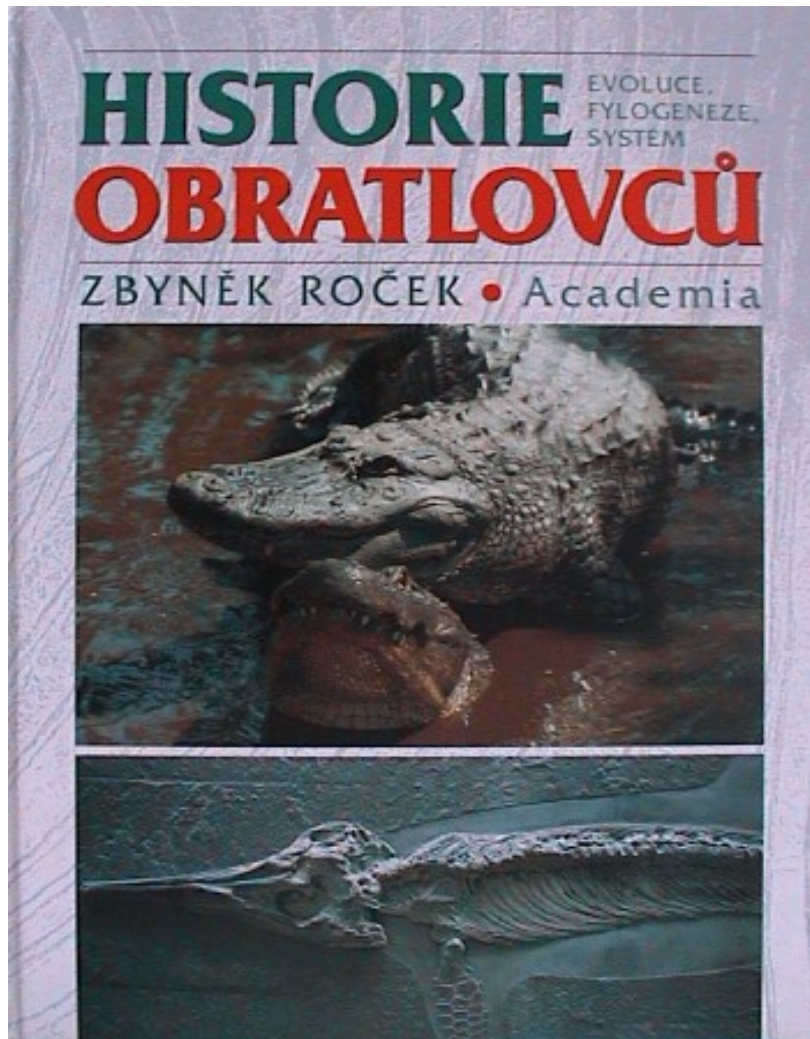
1. Tělesná organizace

Dřevní literatura (prerekvizita):

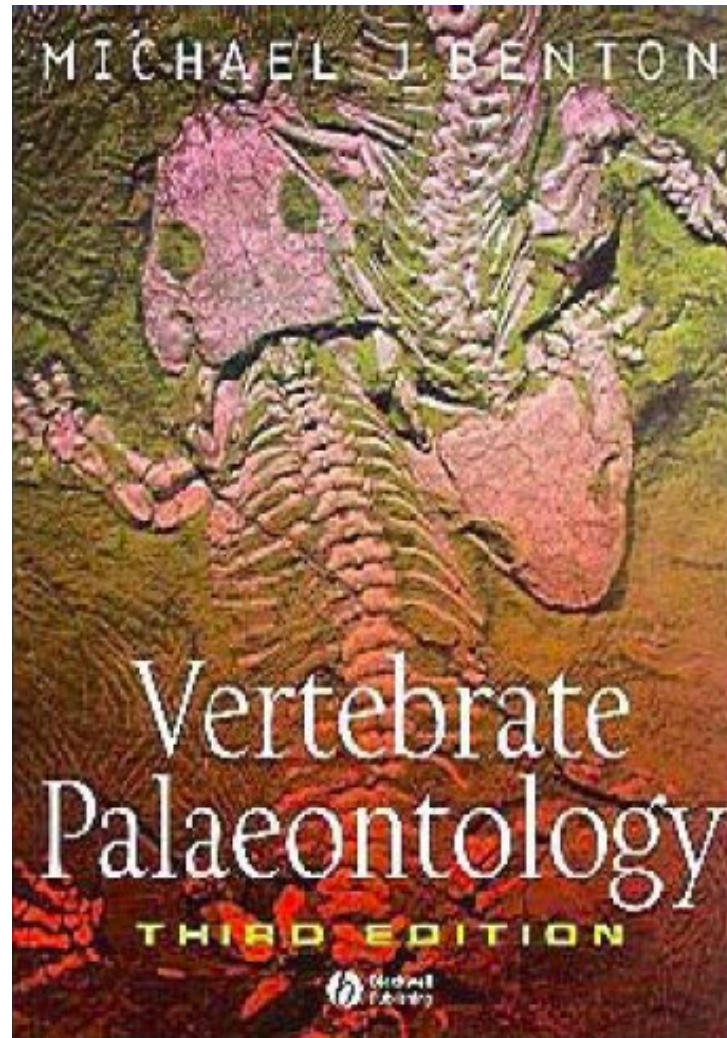
- 1) Zrzavý J., 2006: *Fylogeneze živočišné říše*. Scientia
- 2) Gaisler J. & Zima J., 2007: *Zoologie obratlovců*. Academia
- 3) středoškolská učebnice



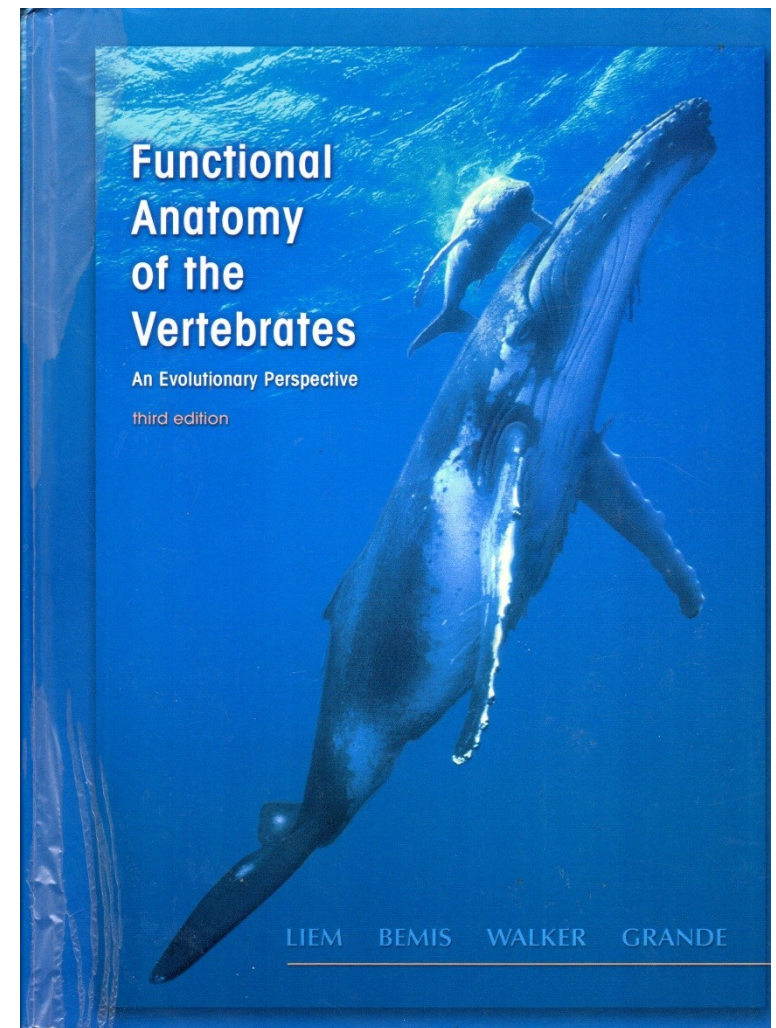
1. Tělesná organizace



Roček 2002

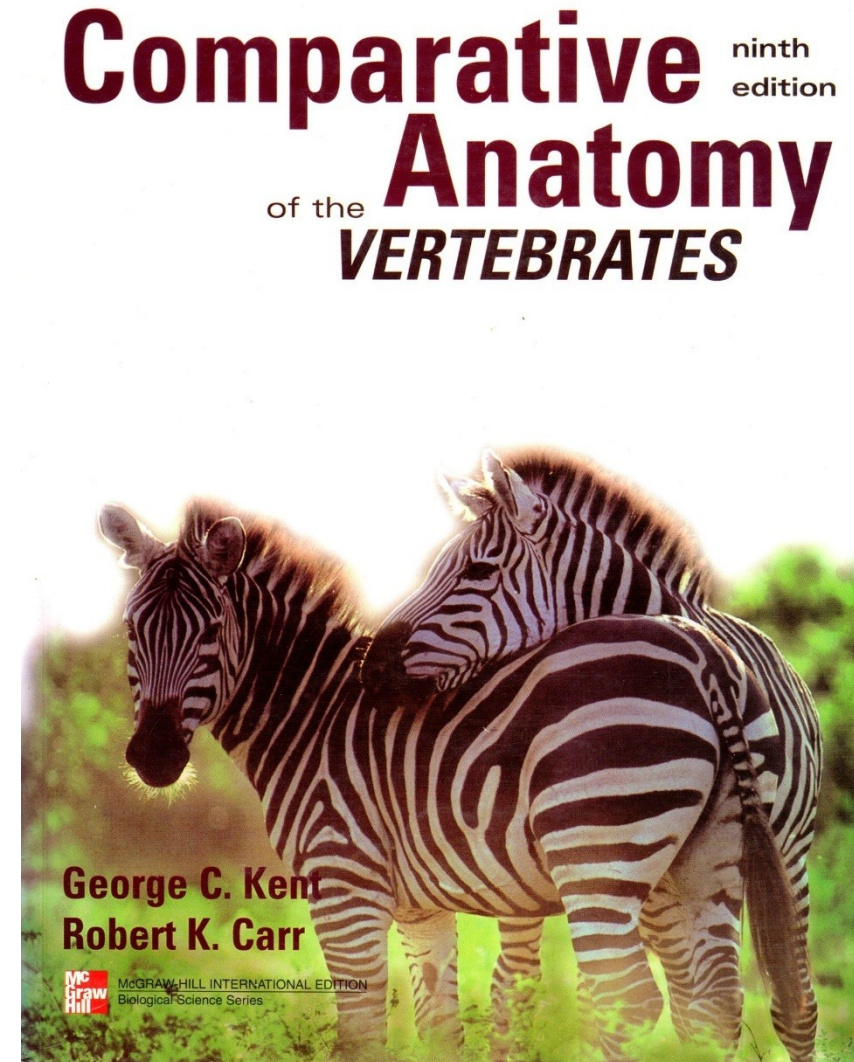
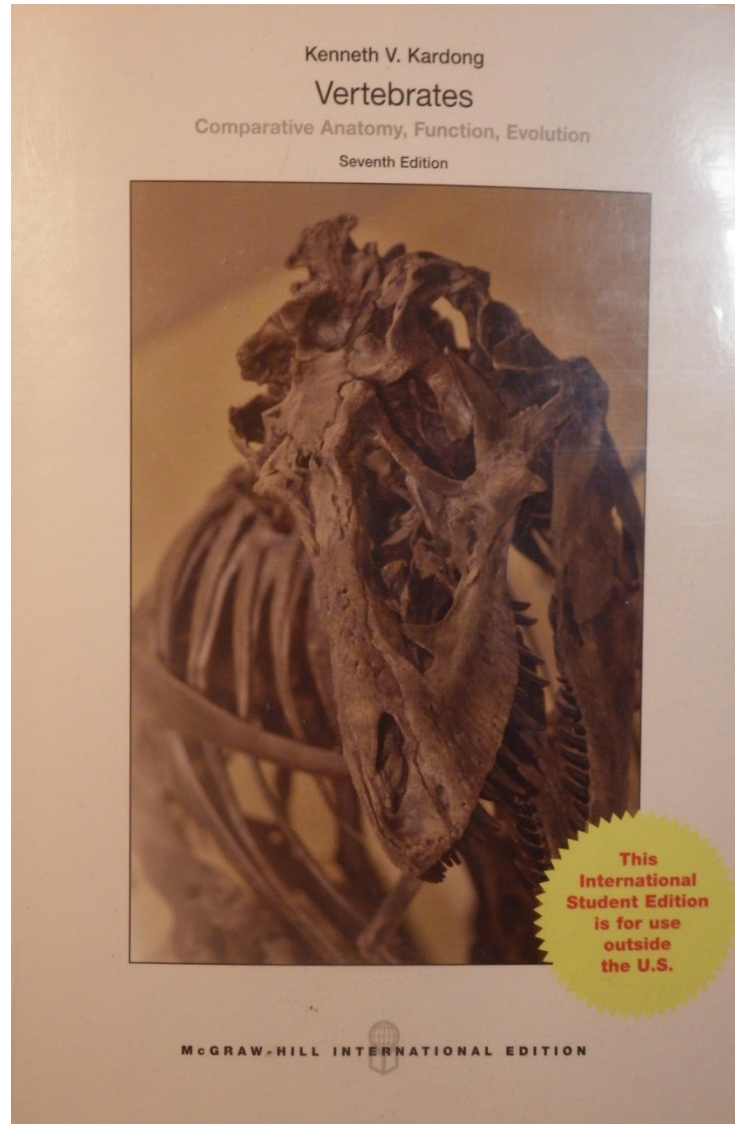


Benton 2004

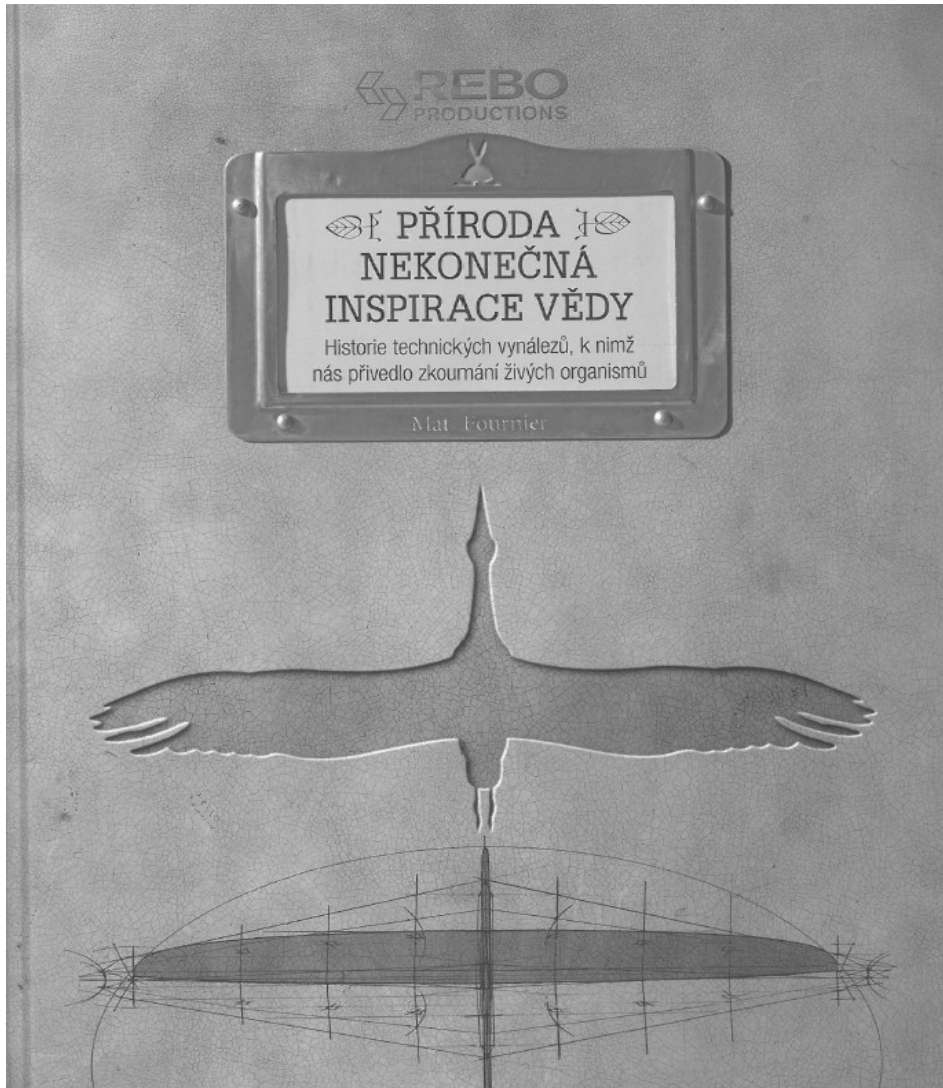


Liem et al. 2001

1. Tělesná organizace



1. Tělesná organizace



Bionika



Od žraloků jsme se dozvěděli, že hladký povrch není pro pronikání vodou nejlepší.

1. Tělesná organizace



LUSKOUNI

Mantis sp. L., čeleď luskounovití

služba stěn, pokrytí
navyřícími šupinami,
zohřívá vzduch, který
dělá kůži 30 cm
tlustou, a luskouny střeží
ocel je často velmi
těžké, zakřivené čtyř-
lístky s drápy. Tělo bílé.
Luskouni nemají oči,
n, mají spíše dlouhý
nos. • Žijí v trávě
a křoví a používají

obdobně
rozděluje dlouhými
řadami 104

STRATEGIE
ZVÍRAŤ

STOČIT SE
DO KLUBÍČKA

luskouni používají stejnou
obdobně taktiku jako pásovci:
abychom nepříteli co nejmenší
obdobně těla. Když se stačí do

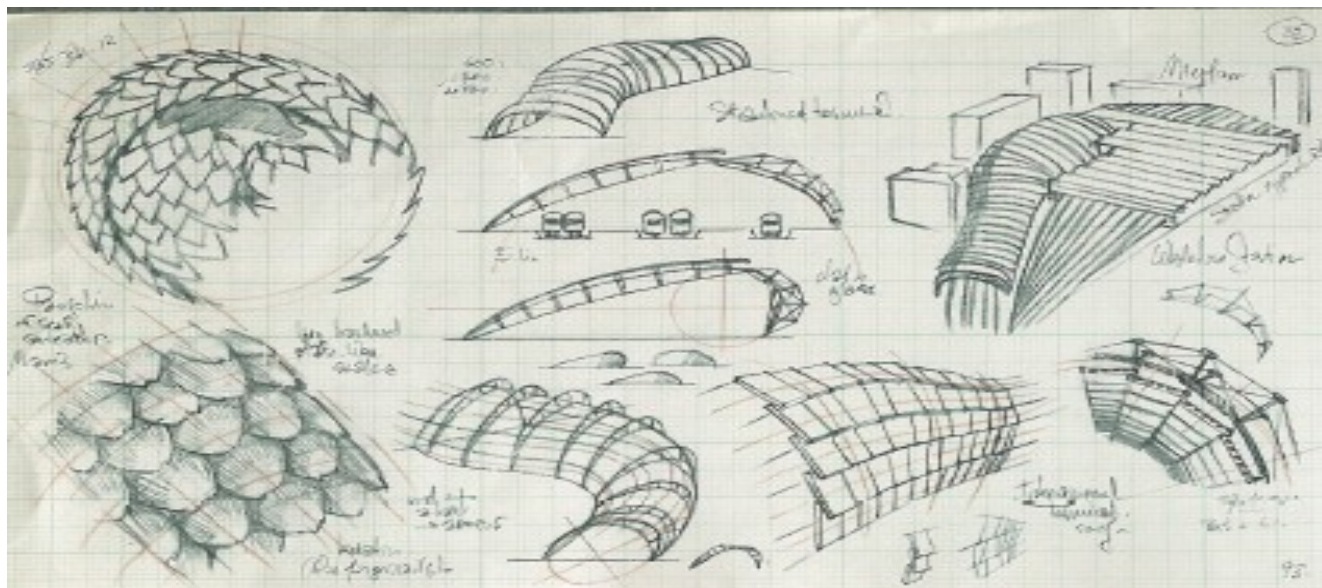
Jak šupiny pomáhají architektům

Ještěk má na ochranu ost-
ny luskoun šupiny. Těto
podivuhodný savce z teplých
lesů je skutečně od hlavy po
špičku ocasu pokrytý ochran-
ným šupinatým krunýčem.
V případě ohrožení se stejně
jako ještěk stočí do klubíčka
a stane se nedobytnou a ne-
poživatelnou koulí. Luskoun-
ovy šupiny mají ještě další
praktický význam – chrání ho
před kousnutím masivců, kteří
tvoří jeho hlavní a nejoblíbenější
potravu.

Dříve byly šupiny luskou-
na v některých zemích oca-
něny pro své údajně léčivé



Luskounské nádobí? Hlavně byla postavena podle šupin luskounů.



1. Tělesná organizace

MOLOCH OSTNITÝ

Moloch horridus Gray, čeleď agamoviti

Jak nachytat vodu

Víme, že v poušti není voda; tedy vlastně je, ale jen pro ty, kteří ji pro sebe umějí získat. Jedním z takových je moloch, ještěr žijící v australských pouštích. Zoolog John Edward Gray ho kvůli jeho vzhledu pojmenoval podle rohatého a krvelačného antického boha. S tělem pokrytým od hlavy k ocasu ostratými šupinami vypadá mo-



Jak nejlépe získat vodu kondenzací rosy?

áni je moloch kladem. ětitele je pro něho i prostředkem u času spoléhá oienskou



koheze, vzlínání vody, kapilární efekt

1. Tělesná organizace

SCINK OBEČNÝ
Scincus scincus L., čeleď scinkovití

Plavání v písku

Pro tohoto ještěřa pocházejícího ze severní Afriky, kterému se přezdívá také „písečná ryba“, je písek tím nejpřirozenějším prostředím. Dokáže se do něho ponořit, běhat v něm nebo doslova plavat, a to i v hloubce několika desítek centimetrů... opravdu jako ryba



Scinkovičkoviška – skáčevo vykouření, jak plavou podzemí...

ultrahladké, keratinové šupiny
na nich hroty – hromosvod – statická el.



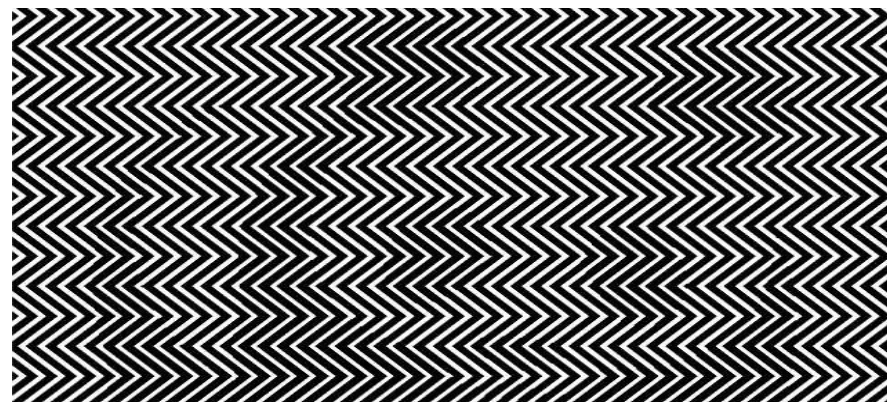
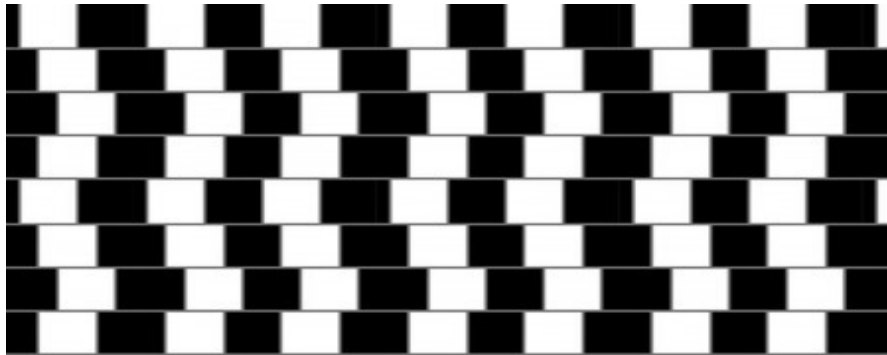
ZEBRA STEPŇÍ

Optický klam

Jak jsou zebry pruhované? Odpověď na tuto otázku není vůbec jednoduchá. Když se na zebra podíváte pozorně, zjistíte, že její černé a bílé pruhy zdaleka nejsou pravidelné. Nejenže každé zvíře je jiné, ale ani na jednom zvířeti nenajdete žádnou souměrnost. Jednotlivé pruhy různě splývají nebo se rozdělují, případně ztrácejí, a výsledným dojmem je – optický klam.



Zebrování lodí se měly stát špatně pozorovatelnými... ale nestaly.



1. Tělesná organizace

Rozdílnost tvarů živých organismů se dotýká celé řady aspektů biologie

Řecký základ slova *morfologie*
vnější tvary organismů.

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

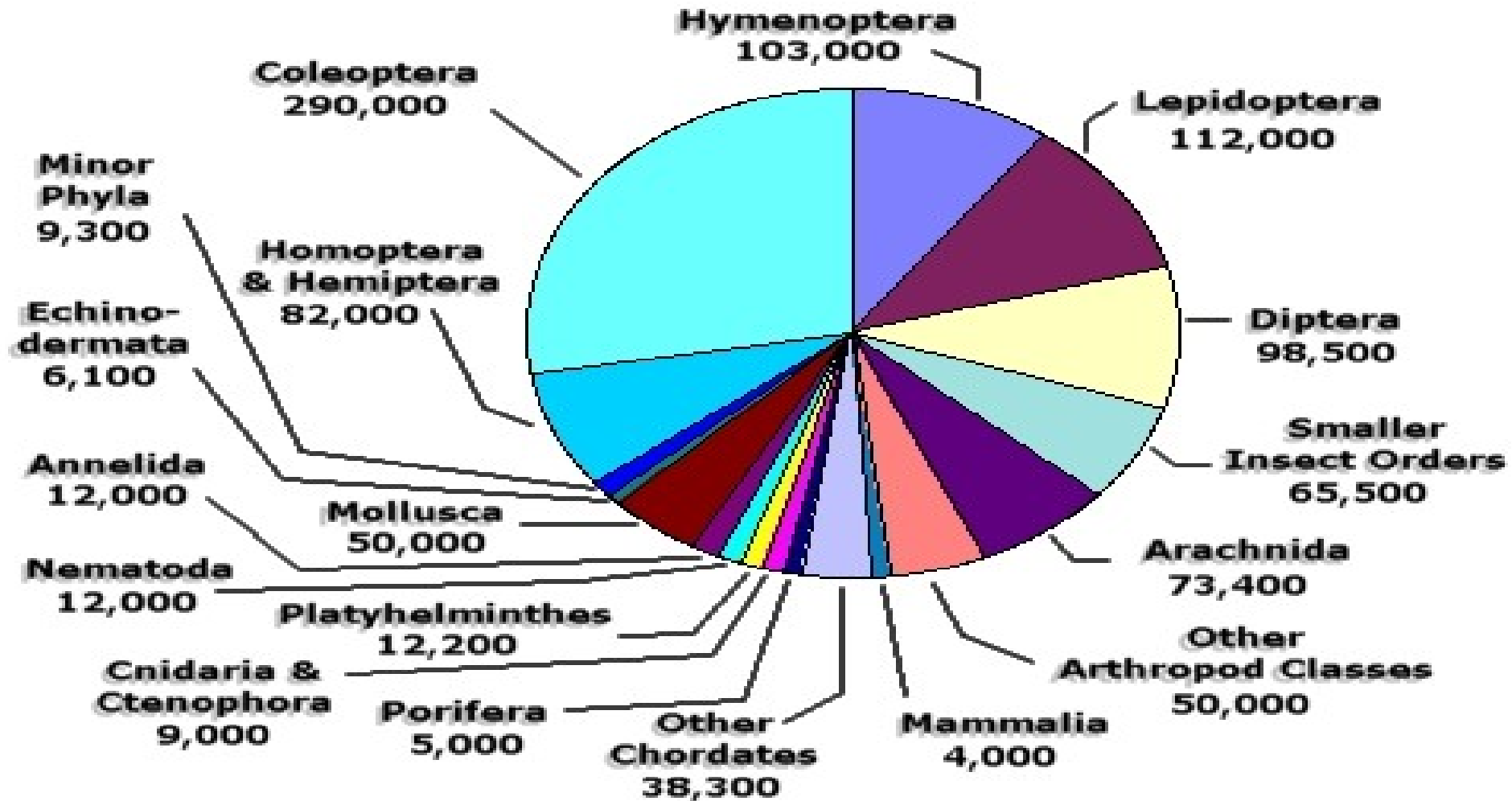
- substituce krabího oka tykadlem
- nahrazení tykadla hmyzu končetinou
- objevení se hmyzího křídla na místě nohy
- některé případy nadpočetného (šestého) ramena mořských hvězdic
- přeměnu sedmého krčního obratle člověka v hrudní, což se projeví přítomností žeber, nebo dalšího páru prsních bradavek.



1. Tělesná organizace

Number of Living Animal Species Currently Known

Animals: Total Species, 1,032,000



1. Tělesná organizace

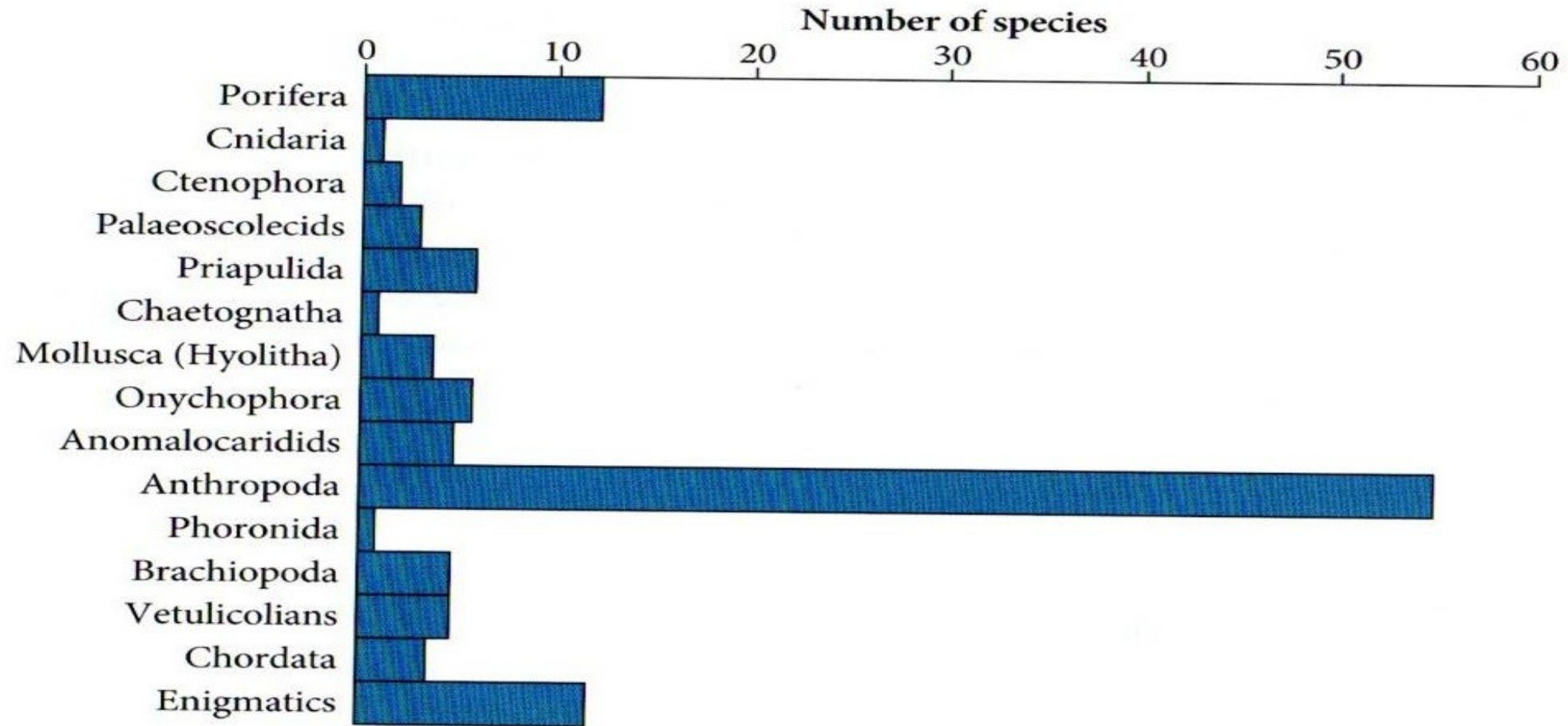
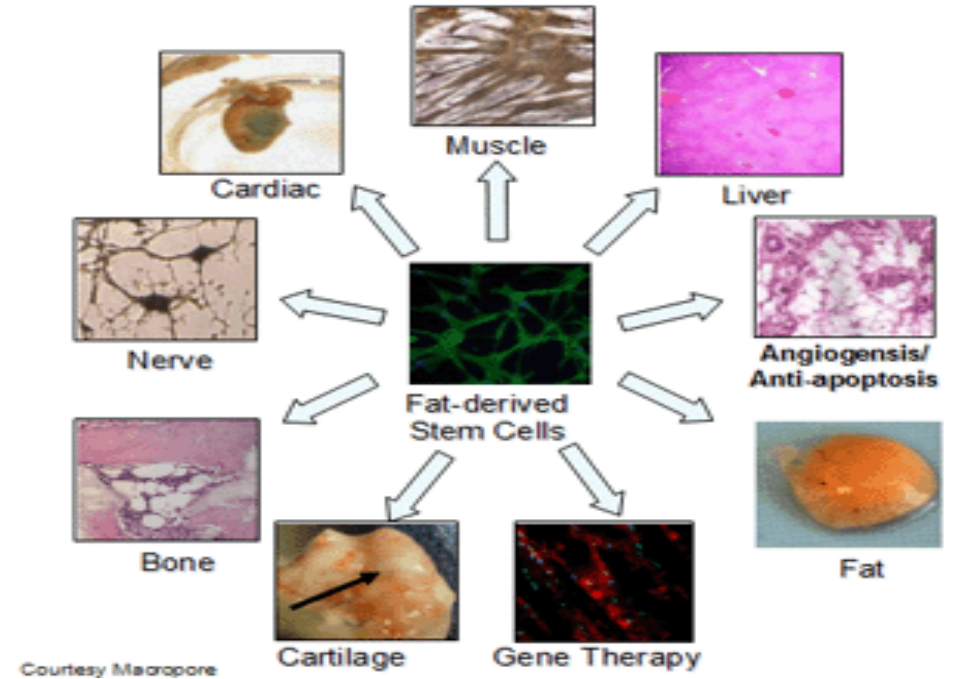


Figure 6.5 Proportions of species in the Chengjiang fauna that belong to major taxa, living or extinct. Arthropods clearly dominate the preserved fauna. The molluscs, prominent in small shelly fossils (fig. 6.1), are less important in the exceptionally preserved faunas. Palaeoscolecids, anomalocaridids, and vetulicolians are extinct. Modified after Hou et al. (2004).

1. Tělesná organizace

skupina

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



diverzita buněčných morfortypů v tělesných plánech Chordata a Arthropoda

podobná situace je ale i v tělesných velikostech, různosti ekologických nik...

1. Tělesná organizace

Obratlovci jsou strunatci, kteří mají...

- 1) **hlavu**, úsek těla před předním okrajem notochordu
- 2) rozšíření nervové trubice v **pětidílný mozek**
- 3) komplexní **smyslové orgány** - komorové oko, polohový a čichový org.

4) **složité ústní aparát**

5) kůži s **mnohavrstevnou pokožkou** (ektoderm) a mesodermální škáru, interakcí vznik **kožních derivátů** - šupiny, peří, chlupy

6) vždy **vnitřní kostru**, chrupavka či kost

7) **lebku**, kostěný nebo chrup. kryt mozku

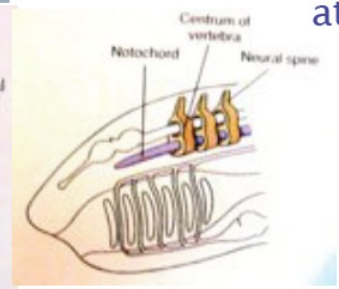
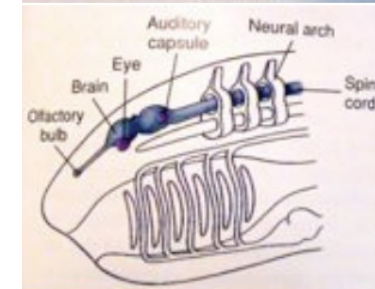
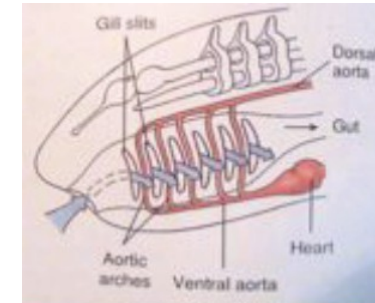
8) chrup. opora žaberních štěrbin - **žaberní oblouky**

9) **obratle**, po stranách notochordu a nervové trubice na rozhraní segmentů

10) složité **ledviny**, základní stavební jednotkou je vlásečnicový **glomerulus**

11) **uzavřenou CS**, tepny, žíly, **vícedílné srdce**, krev teče dopředu

12) krev s **hemoglobinem**, specializované krvinky



Apomorfie strukturní

- Hlava, mozek, smysly
- Kůže
- Kostra, páteř ... atd....

1. Tělesná organizace

Změny morfologické

nárůst segmentace svaloviny (myomery) – V u kopinatce, W – ostatní Craniata
notochord – novotnar

Změny ve fyziologii

vyšší metabolické nároky
– náhlý zánik ciliární pumpy ⇒ pumpa svalová (nasávání vody do hltanu)
vznik žaber – hltan čistě dýchací funkce
vznik trávicích žláz, srdce a ledvin

Změny v nervové soustavě

růst komplexity – centrální regulace (Olfactores versus Cephalochordata)
nervová trubice, mozek chráněn lebkou
speciální senzory, párové plakody, evoluční novinka obratlovců - ciliární senzory

Kde vznikli obratlovci?

A.S. Romer - **sladkovodní prostředí**, synapomorfie

1) **svalnatý ocas**

2) tělní tekutiny s **nízkou koncentrací iontů** (dilutní)
snížení osmotického tlaku sladké vody

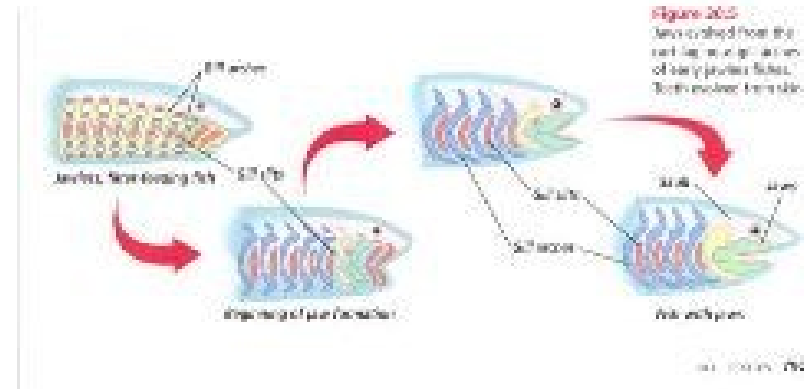
3) **glomerulární ledvina**

! přeměna prvního žaberního oblouku na **čelisti**

! vznik **párových končetin**

(oba znaky chybí jen u sliznatek a mihulí, 80 druhů)

- čelistnatci cca 50 000 druhů!!!



Garstangova teorie (Walter Garstang)

570 mil let – ústa nejsou z blastoporu = ústa prvoústých (Echinodermata, Hemichordata, Chordata)

vzájemně podobné larvy s tělesným plánem Chordat

larva druhoústých, např. jako Auricularia (larva Echinodermata) ⇒ linie Chordat , dutina neurální lišty, žaberní oblouky

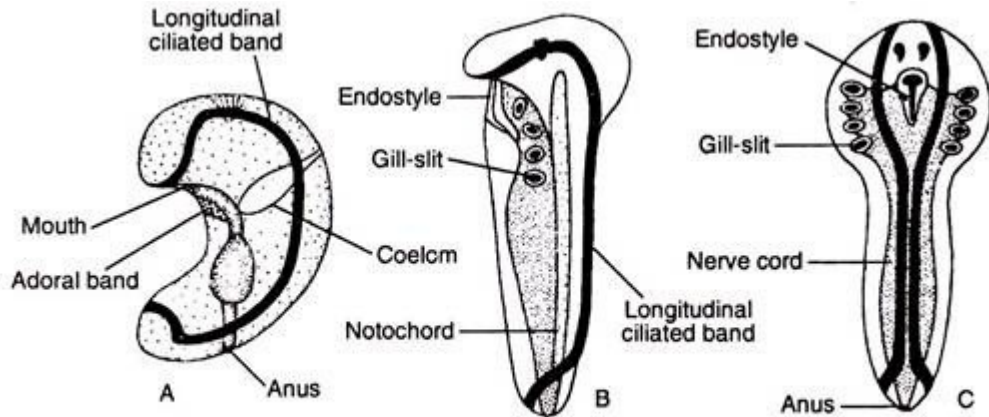
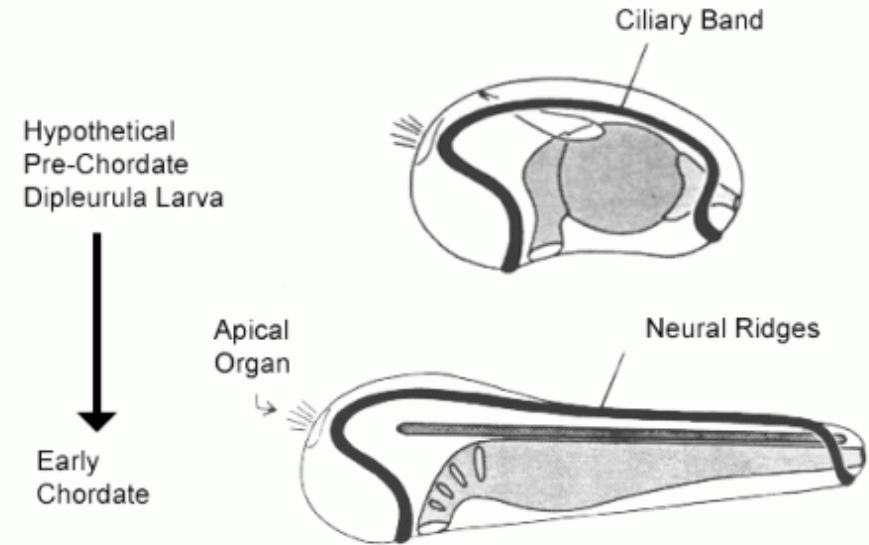


Fig. 21.42: Showing the sequences of derivation of the protochordate from echinoderm larva, possibly the auricularia (after Garstang). A. Auricularia larva (side view), B–C. Protochordate. B. Side view, C. Dorsal view.

podobné larvy, ale zcela odlišní dospělci!!!

GARSTANG'S HYPOTHESIS (1894)



Walter Garstang

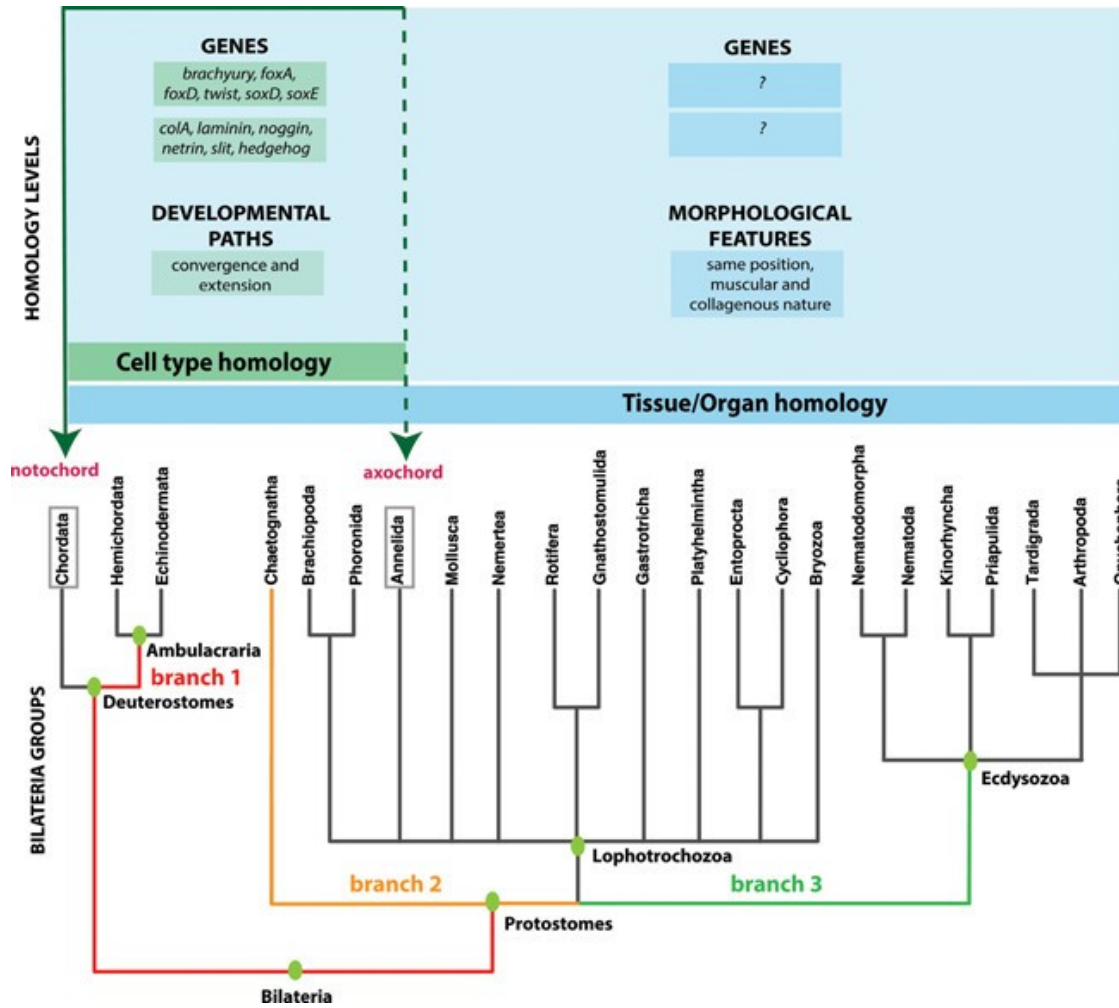
1. Tělesná organizace, Chordata pozice v systému

Mnohobuněční – **Metazoa**

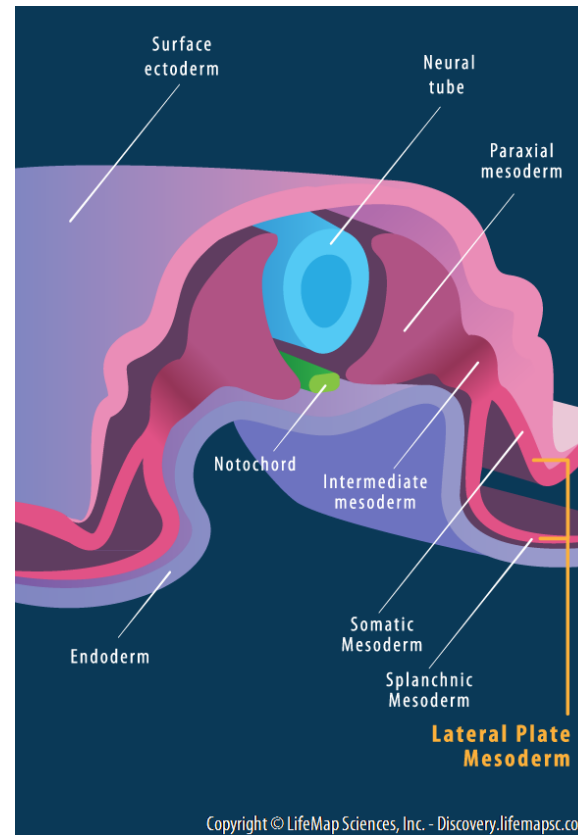
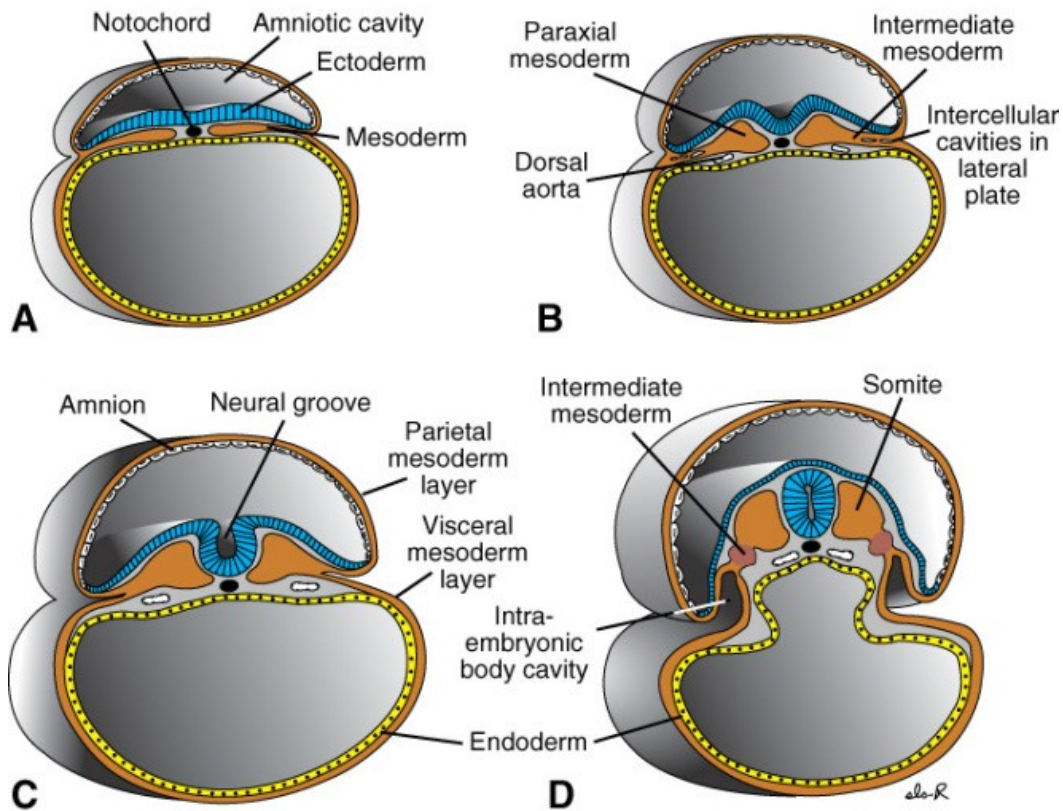
- **Bilateria (Coelomata):**

trávicí trubice s ústním a řitním otvorem, stomodeum, centralizovaný nervový systém, coelom - mesoderm (Triblastica) a z něj odvozené struktury: svaly, cévy, vylučovací orgány, oporná soustava

- **Deuterostomia: t.j. Echinodermata, Hemichordata (Enteropneusta, Pterobranchia), Chordata**



Ontogeneze mezodermu a jeho typy



Paraxial mesoderm

- Organizes into **somites**
- Somites give rise to axial skeleton, axial muscles, limb muscles, dermis.

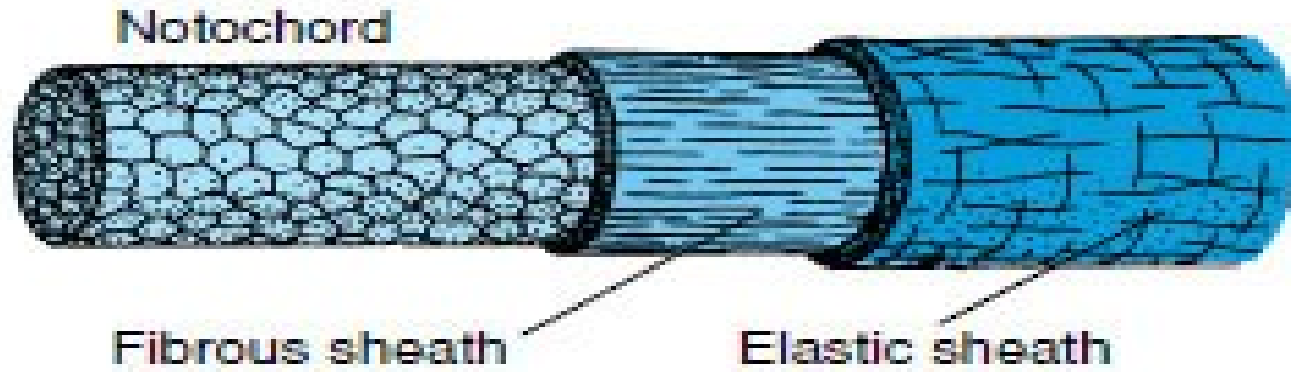
Intermediate mesoderm

- Gives rise to urogenital system

Lateral mesoderm

- heart (endo, epi, pericardium)
- blood
- endothelium (lining of blood vessels)
- wall of gut
- wall of respiratory tract
- lining of body cavities

1. Tělesná organizace



Notochord

=chorda dorsalis

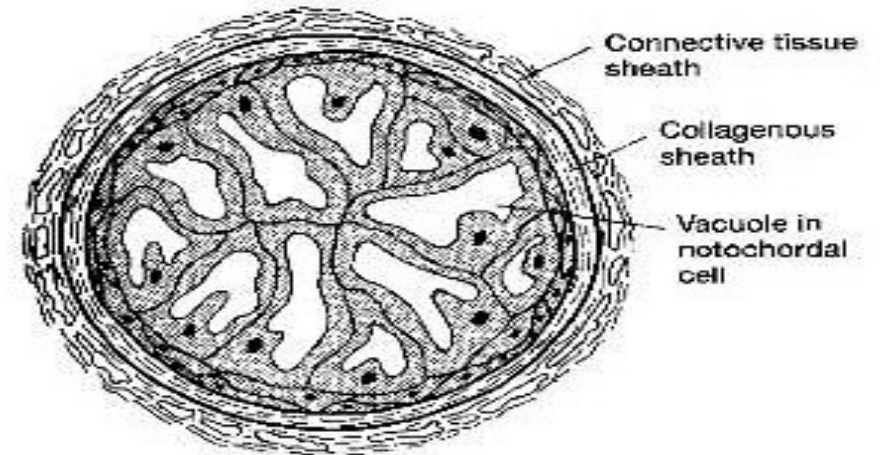
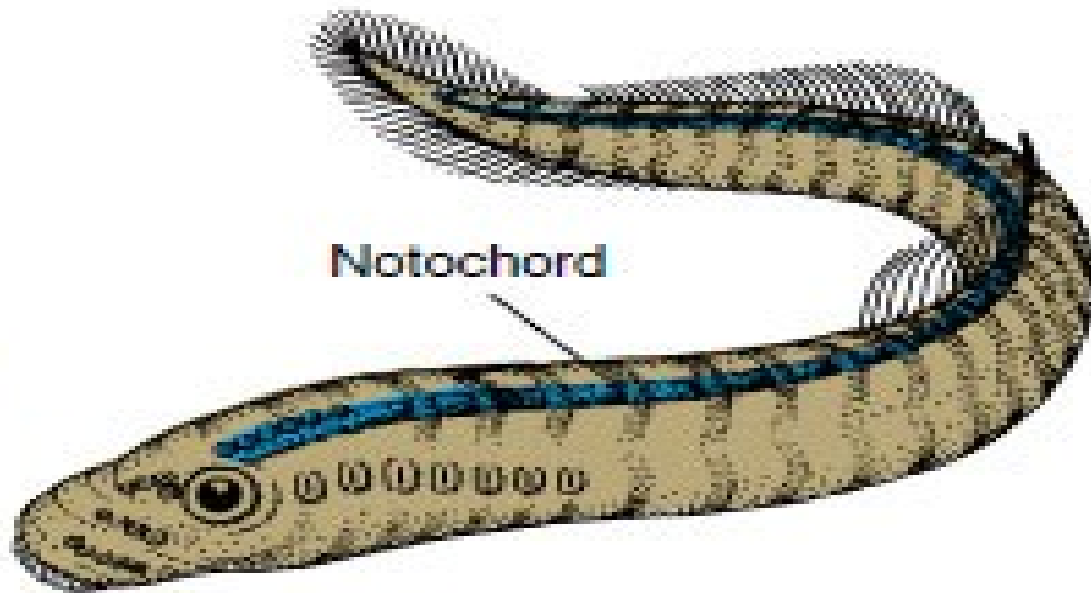
=struna hřbetní

Biomechanická, organizační a strukturální osa těla

A

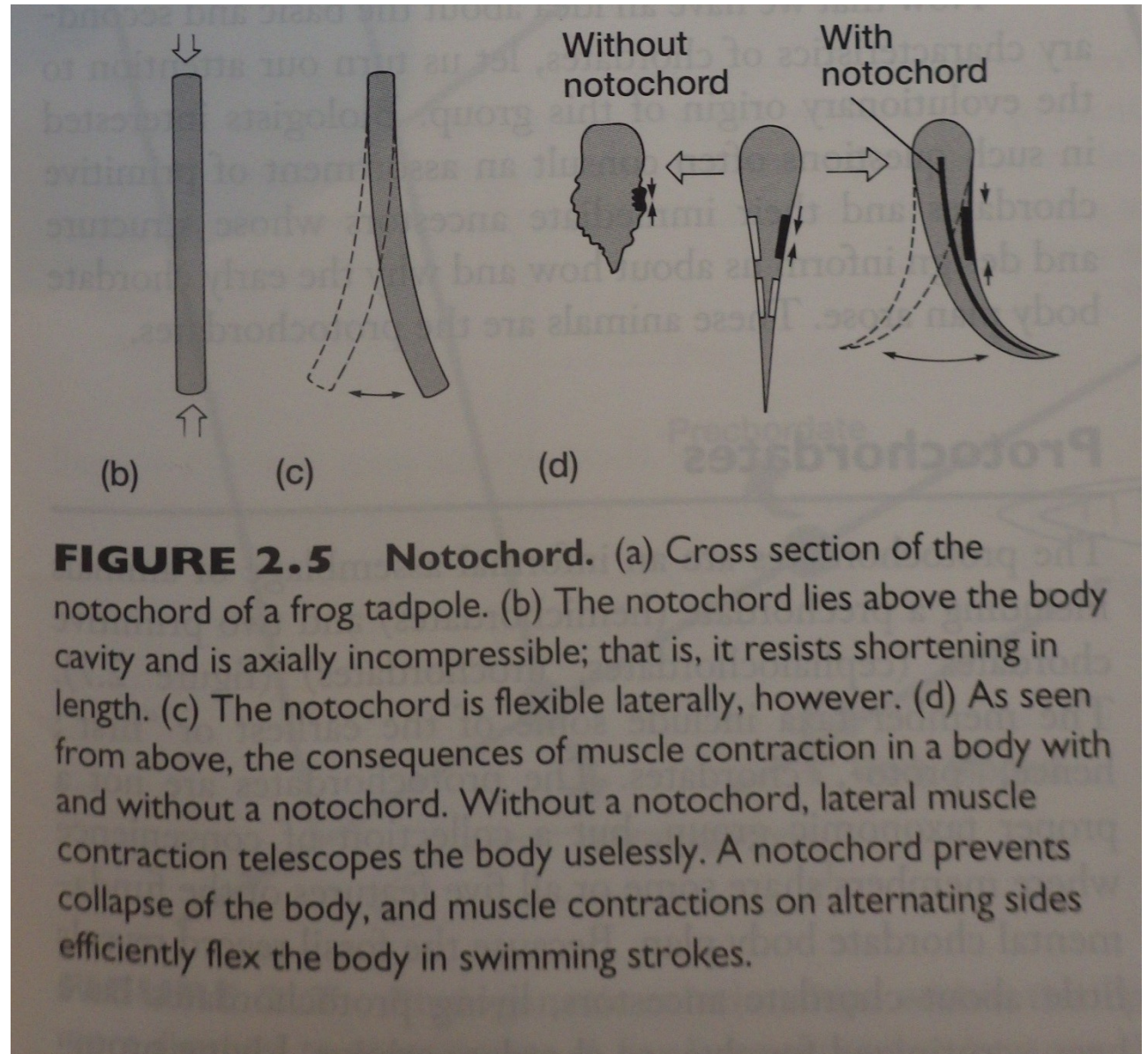
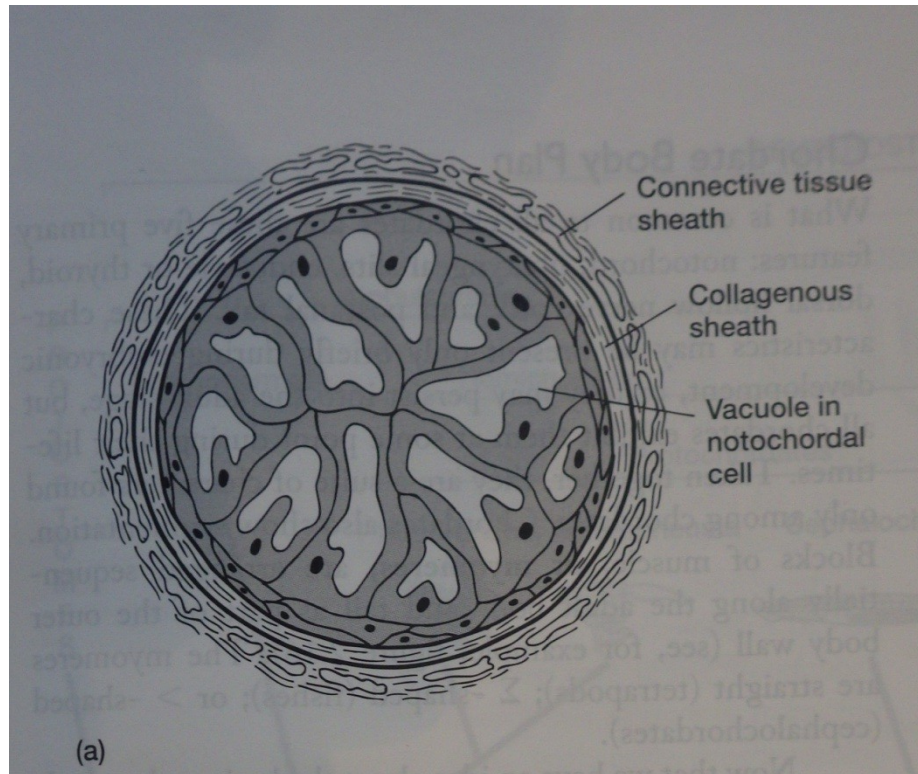
U obratlovců v dospělosti zatlačována obratli

B



(a)

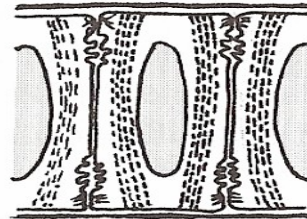
1. Tělesná organizace



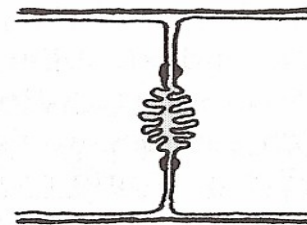
1. Tělesná organizace

notochord (NT)

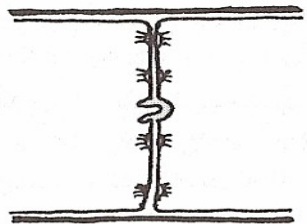
- pláštěnci, kopinatci, obratlovci – stejné umístění i základní stavba – indukce neurulace
- terčovitě buňky **jsou na sebe naskládány do sloupce a tlaky vaziva pevně stlačeny (synapomorfie strunatců)**
- **kopinatci** kolem svalová vlákna, v podstatě jde o svalové destičky
- **pláštěnci a obratlovci**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



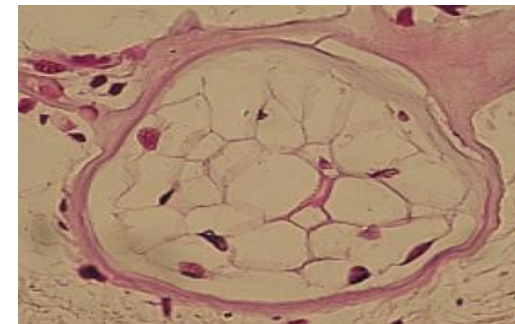
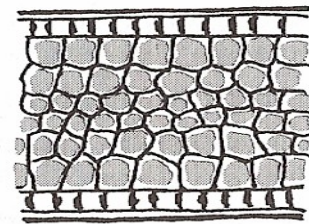
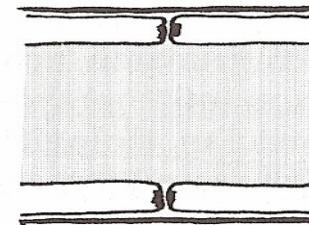
Cephalochordata



Urochordata



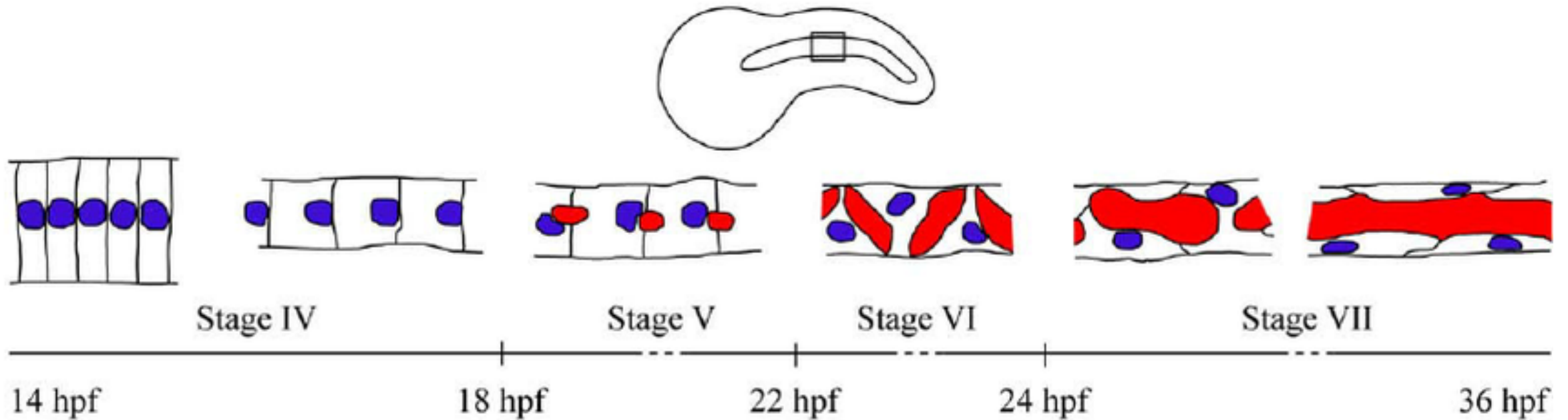
Craniata



Obratlovci:

Postupný zánik mezibuněčných prostorů a NT tvořen buňkami s vakuolami

Ciona – ontogeneze notochordu, 14 hod po oplození



Notochord

Notochord cells narrowing in cross section and elongating along longitudinal axis

Extracellular lumen formation and expansion

Expansion and tilting of lumens and change of cell shape

Lumen connection, cell flattening, and tube formation

Embryo

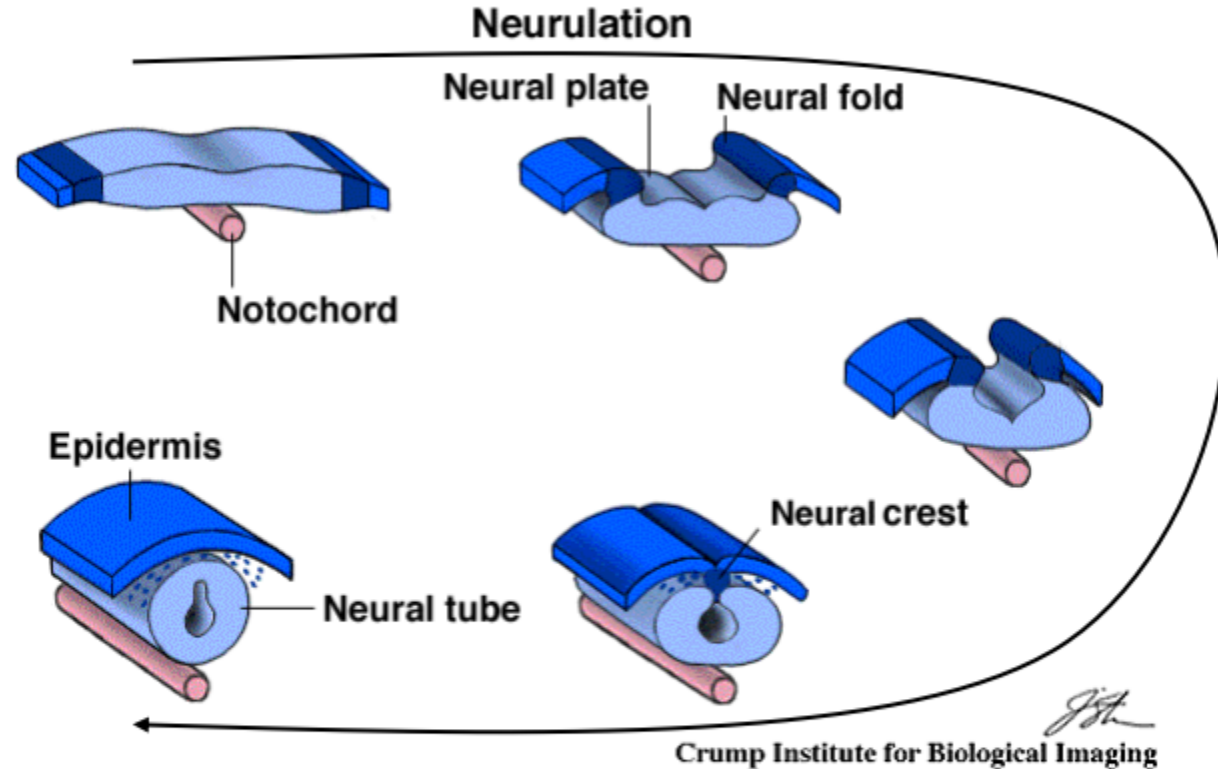
Completion of neurulation
Pigmentation of otolith

Formation of palps
Muscle contraction

Pigmentation of ocellus

Hatching and free swimming

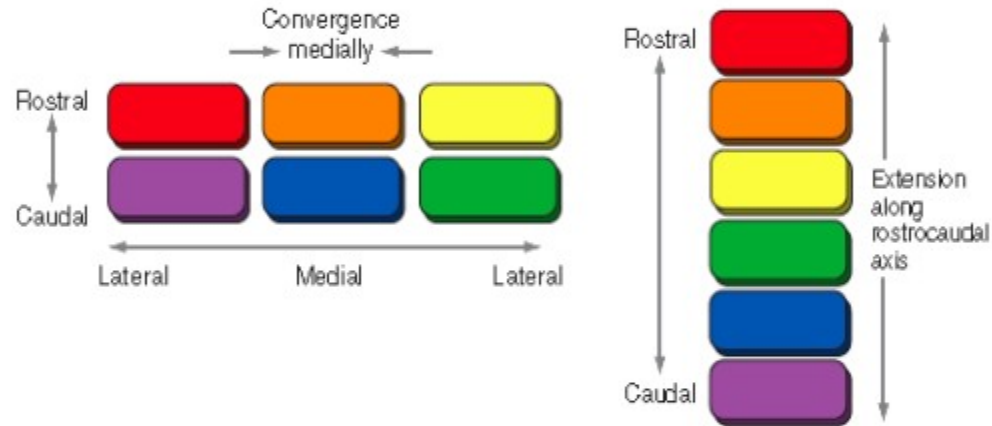
Klíčová role notochordu při indukci neurulace



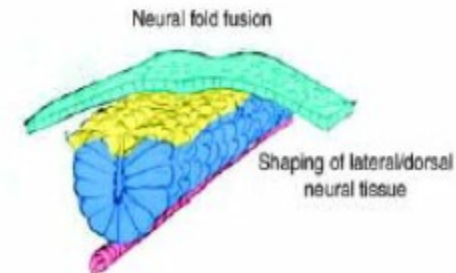
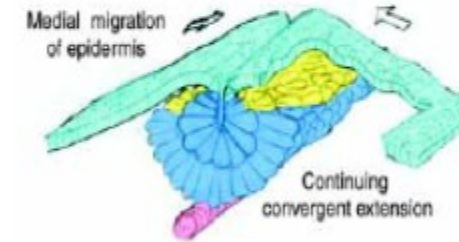
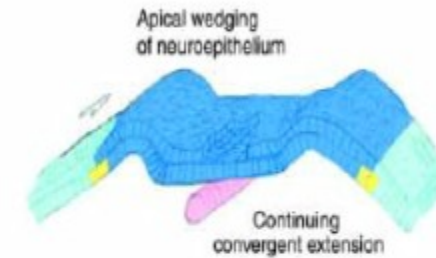
notochord (= chorda) produkuje faktory, které specifikují ektoderm a vedou ke tvorbě nervové ploténky (neural plate). Jde zejména o následující faktory: **noggin**, **chordin** a **follistatin** (inhibitory BMP a aktivinu). Samotná produkce těchto BMP inhibitorů specifikuje anteriorní (přední) nervovou trubici, v kombinaci s FGF specifikuje posteriorní (zadní) nervovou trubici.

1. Tělesná organizace

Konvergentní extenze (convergent extension) při neurulaci



Konvergentní extenze – migrace buněk směrem ke středu těla – vede k prodlužování tělní osy



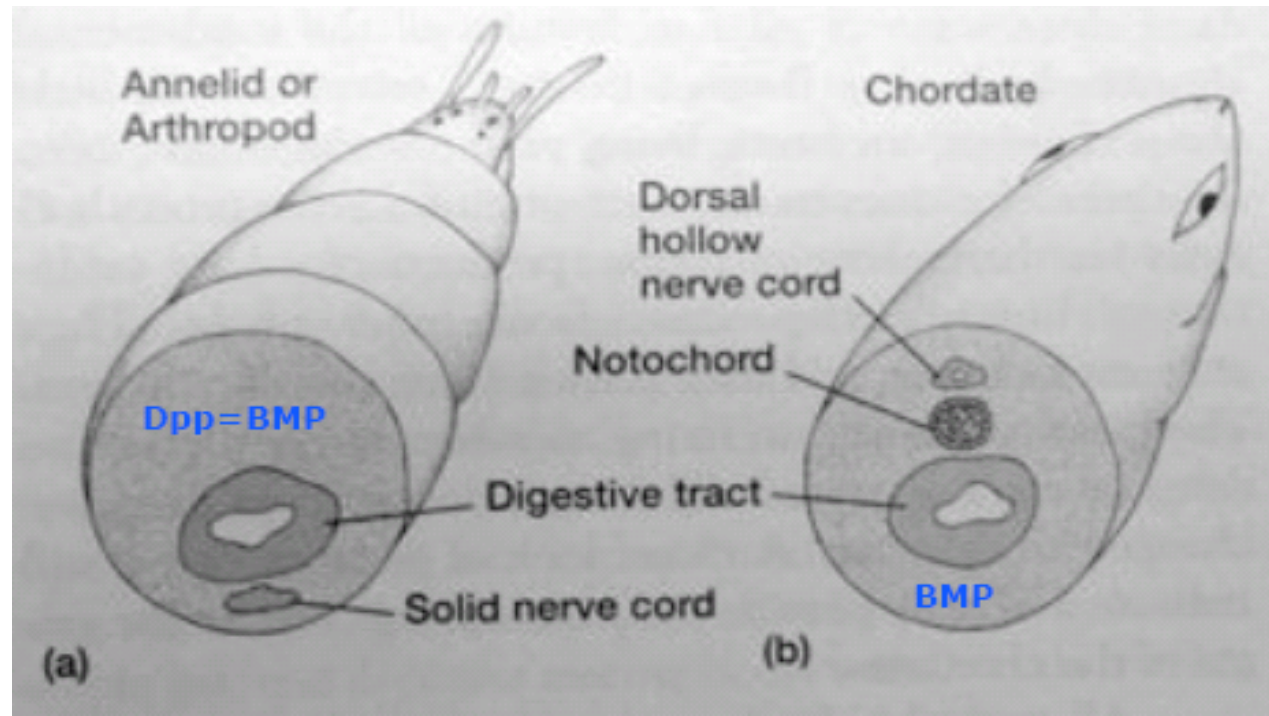
1. Tělesná organizace

Dorzoventrální inverze těla

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

i v genech!

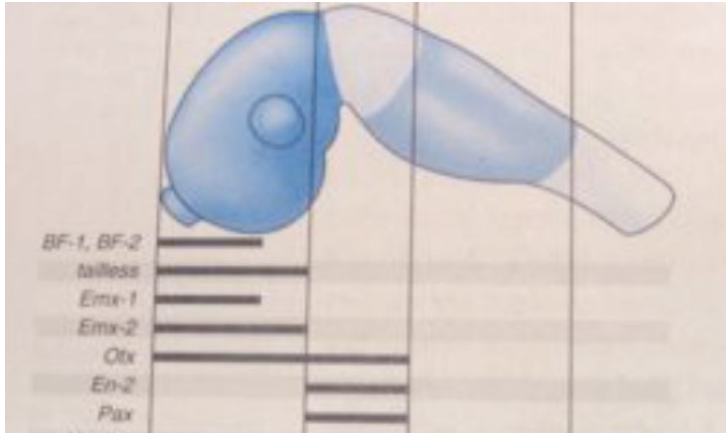
buňky signálního systému **BMP** (bone morphogenetic protein) u strunatců jen v břišních buňkách, u hmyzu homologické proteiny jen na hřbetě



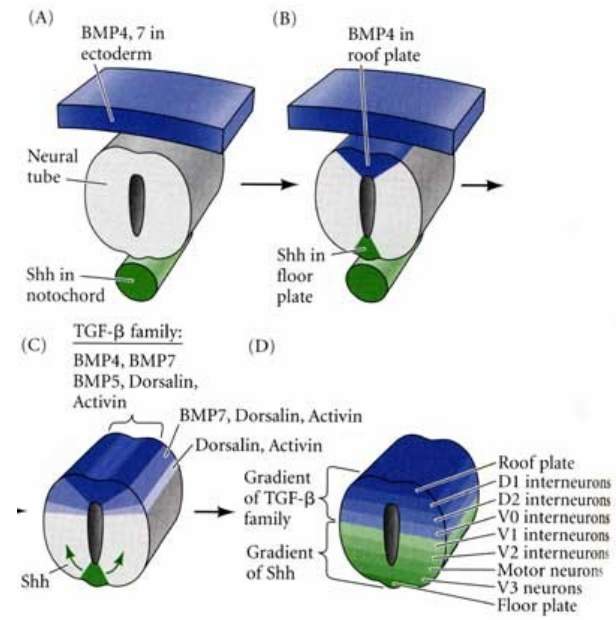
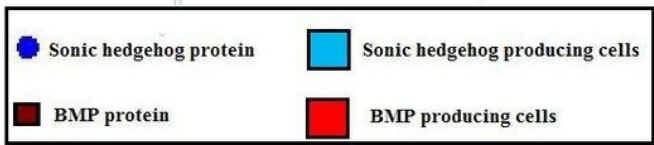
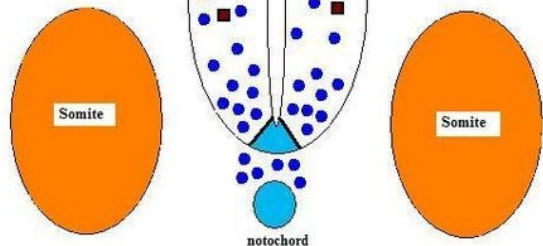
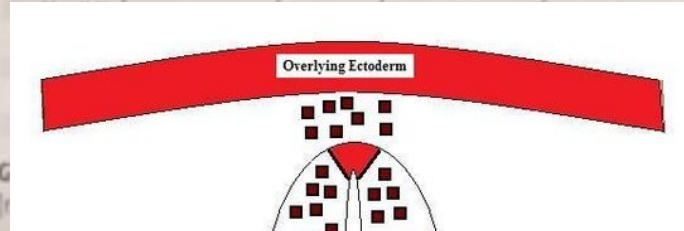
1. Tělesná organizace

...ale i horno-dolní, dorzoventrální...

Hox geny - předozadní orientace



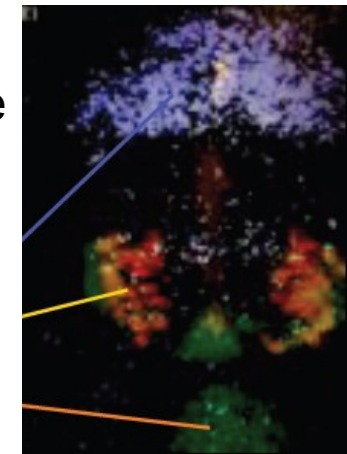
multiplikace shluků Hox genů, nejčastěji 2x duplikace – tetraploidizace – 2R hyp., 3x duplikace – 6-7 shluků (Teleostei)



Diferenciace motorických nervů

Sonic hedgehog (Shh gen) - produkce proteinového signálního ligandu centrální nervový systém

indukuje divergenci ventrálních buněčných typů (vnitřní struktura mozku, prsty...)



1. Tělesná organizace

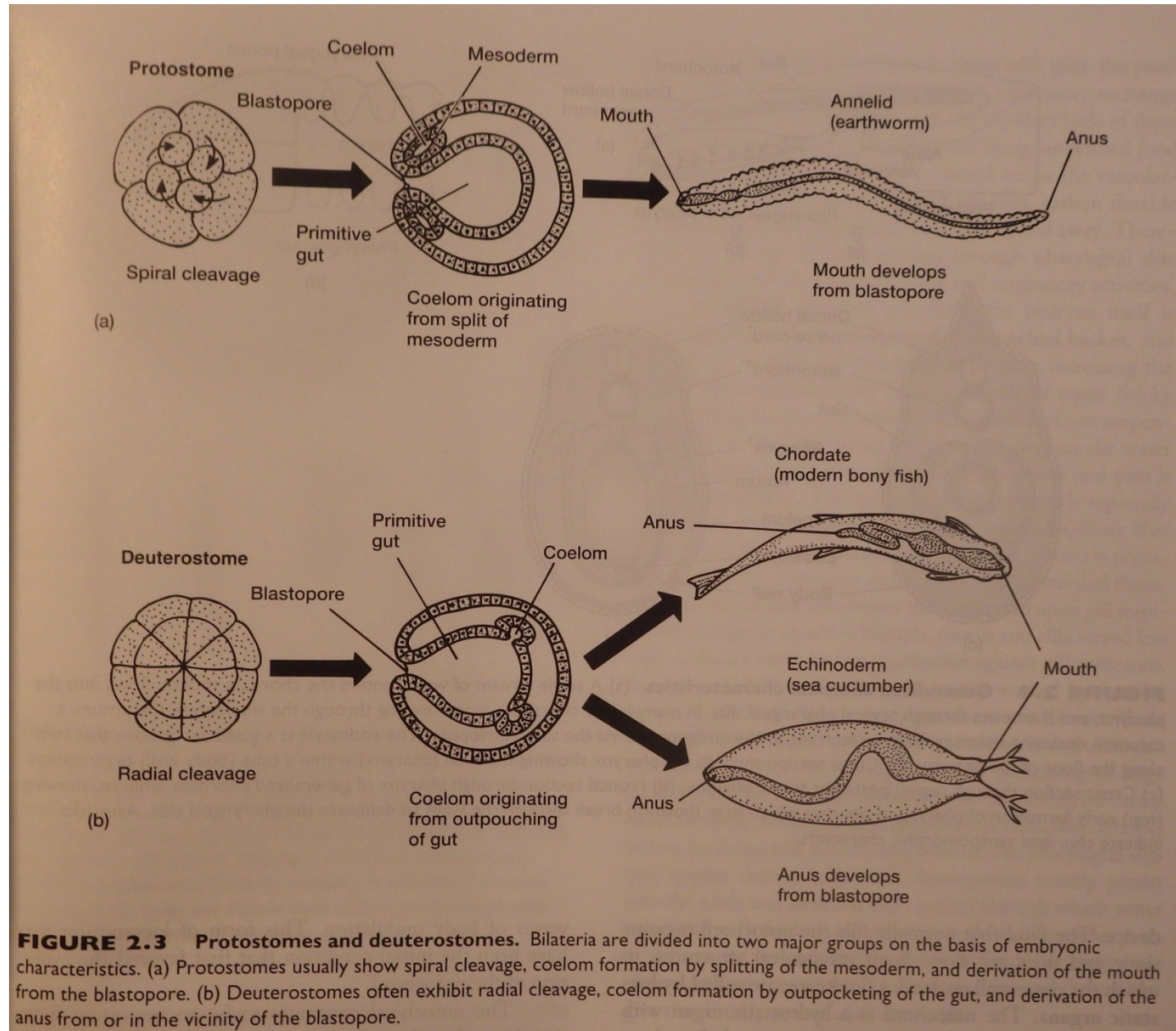
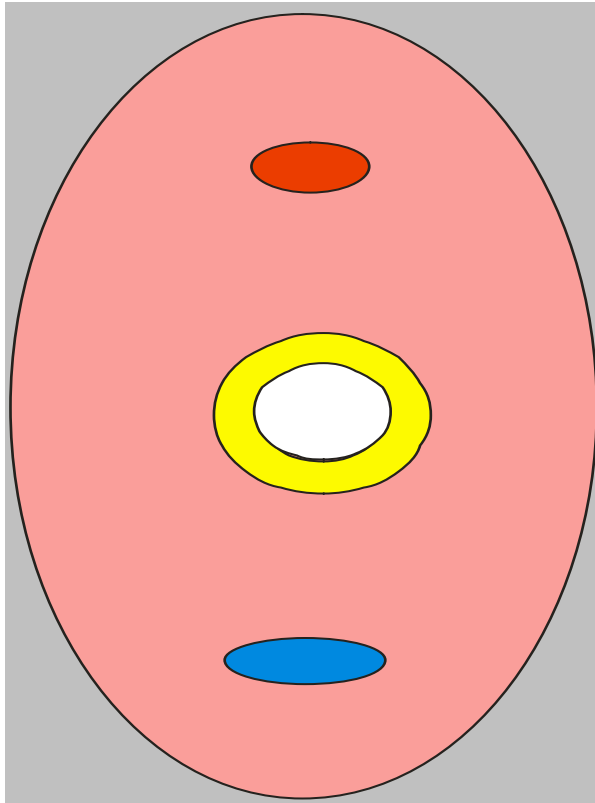


FIGURE 2.3 Protostomes and deuterostomes. Bilateria are divided into two major groups on the basis of embryonic characteristics. (a) Protostomes usually show spiral cleavage, coelom formation by splitting of the mesoderm, and derivation of the mouth from the blastopore. (b) Deuterostomes often exhibit radial cleavage, coelom formation by outpocketing of the gut, and derivation of the anus from or in the vicinity of the blastopore.

1. Tělesná organizace

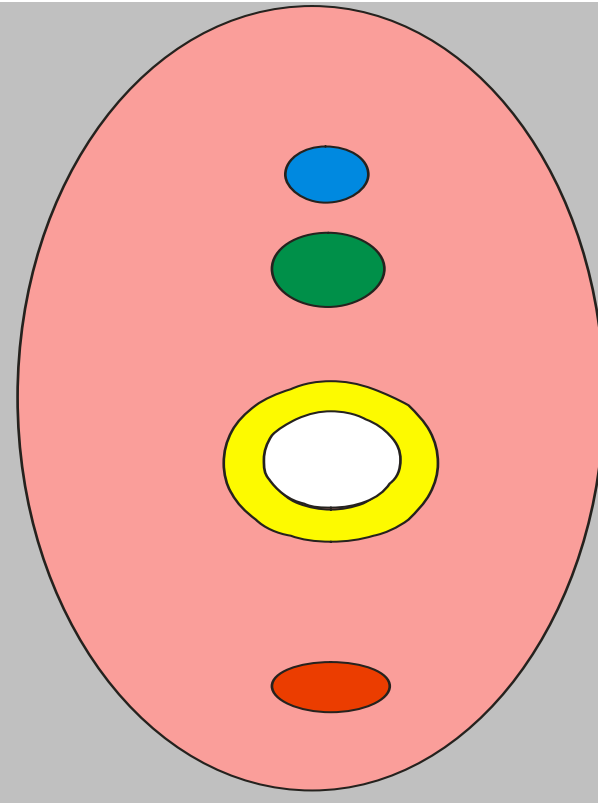
Inverze dorzoventrální organizace

Protostomia



hřbetní céva
trávicí trubice
nervová trubice

Chordata, Deuterostomia



nervová trubice
notochord
trávicí trubice
břišní céva

1. Tělesná organizace

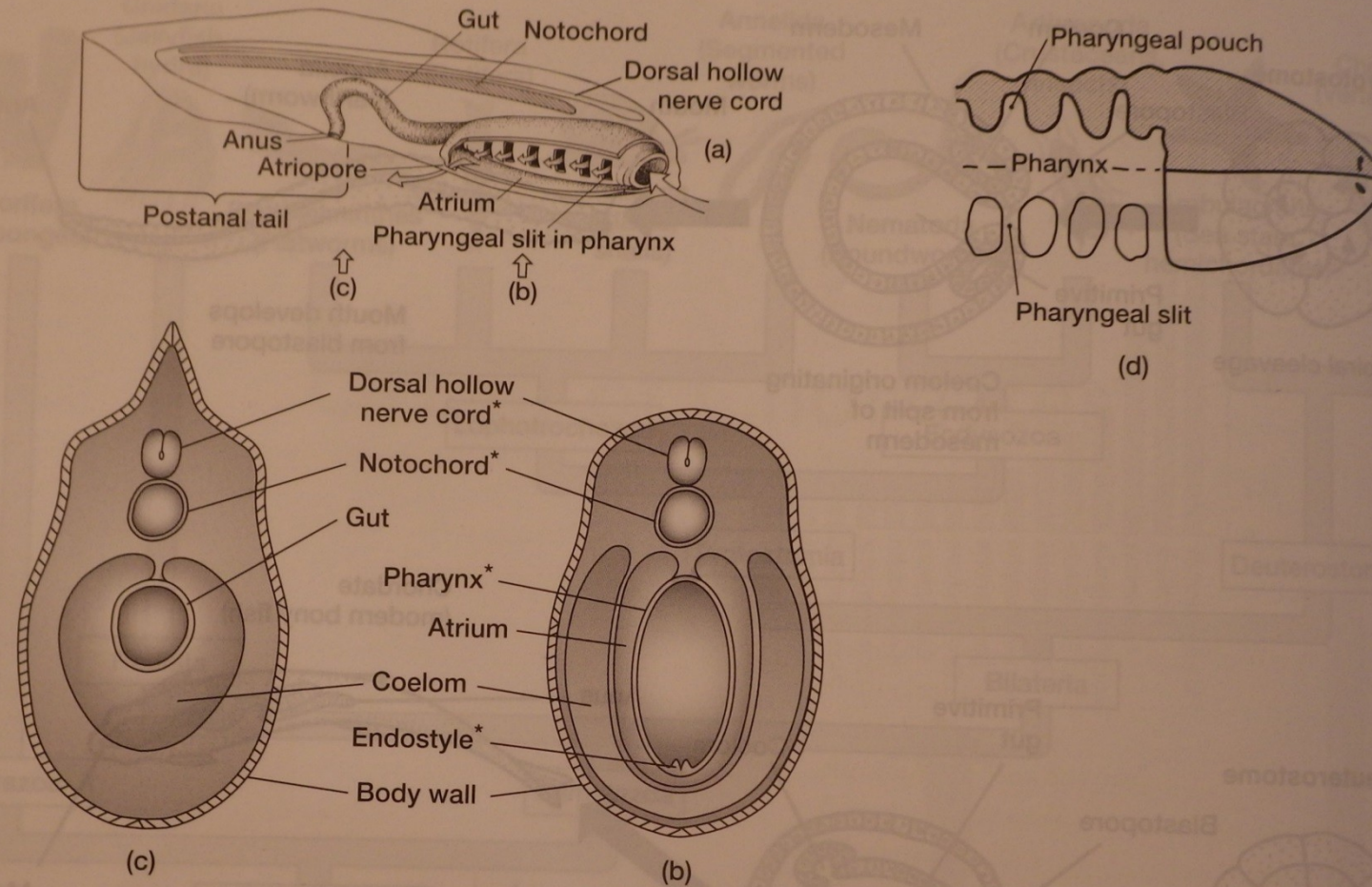
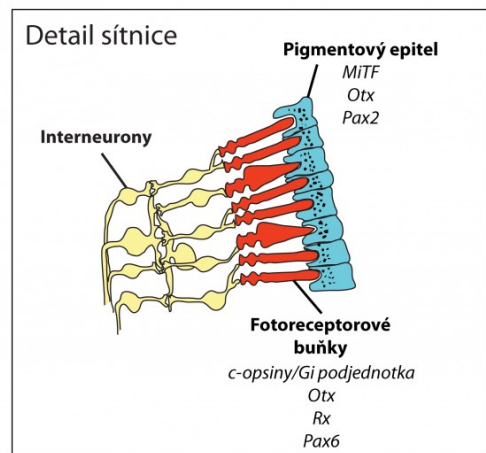


FIGURE 2.4 Generalized chordate characteristics. (a) A single stream of water enters the chordate mouth, flows into the pharynx, and then exits through several pharyngeal slits. In many lower chordates, water exiting through the slits enters the common enclosing chamber, before returning to the environment via the single atriopore. The endostyle is a glandular-groove that runs along the floor of the pharynx. (b) Cross section through the pharynx showing the tube (pharynx) within a tube (body wall) organization. (c) Cross section through region posterior to the pharynx. (d) Frontal section through pharynx of generalized chordate embryo, showing (top) early formation of pharyngeal pouches which later (bottom) break through the walls to delineate the pharyngeal slits. Asterisks indicate chordate synapomorphic characters.

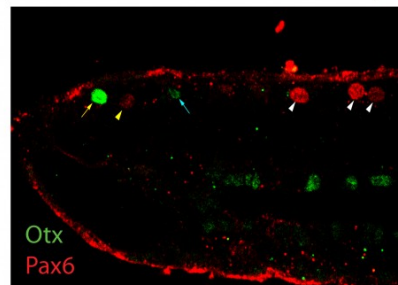
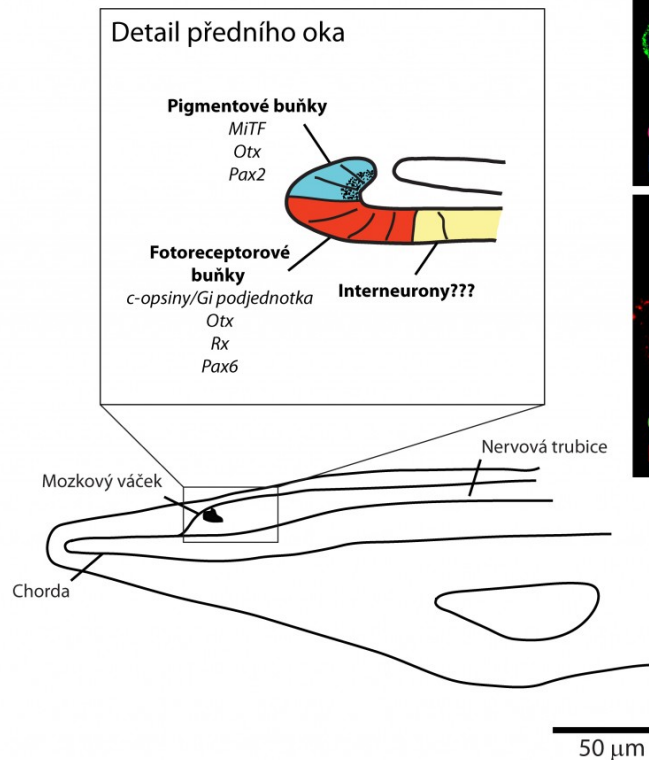
Stále záhadný kopinатеc



A Obratlovci



B Kopinатеc



Propojení neuronů sítnice o. je složitější než u k. a sítnice má mimo fotoreceptorů i tzv. interneurony.

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

Na vývoji a funkci předního oka kopinatce a komorových očí obratlovců se však **podílí stejné geny**.

Neurální lišta a evoluce lebky

Neurální lišta je populace buněk, která vzniká při utváření nervové trubice u embryí obratlovců.

V hlavě neurální lišta kromě jiného tvoří chrupavky, lebeční kosti, zuby (kromě skloviny), pojivové tkáně a škáru. Neurální lišta je tedy zásadní embryonální strukturou, neboť hlavu utváří.

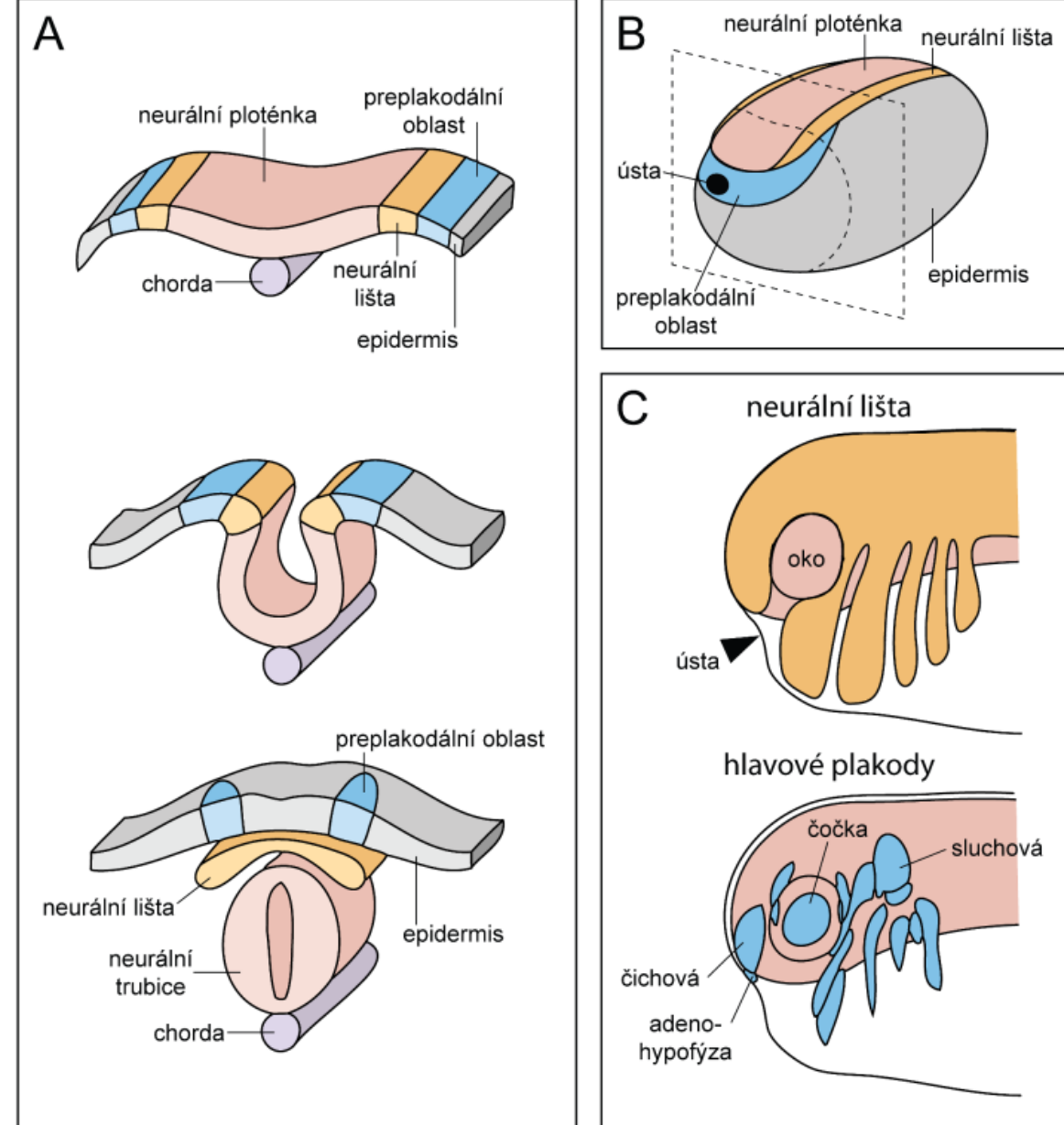
Kopinatci nemají lebku ani neurální lištu.

Kde se ale vzala neurální lišta?

pláštěnci - přítomnost buněk, podobných neurální liště obratlovců.

nervová trubice sumky, vznikají periferní nervy podobné spinálním gangliím obratlovců. Sesterská linie obratlovců, předek již tvořil buňky neurální lišty, generují buněčnou chrupavku, základ pro kostěnou lebku.

- A) Hlavové plakody a neurální lišta na rozhraní neurální ploténky a epidermis
- B) Schéma žabího embrya zobrazující oblasti dávající vznik hlavové plakody (z preplakodální oblasti) a neurální liště.



Evoluce smyslových orgánů

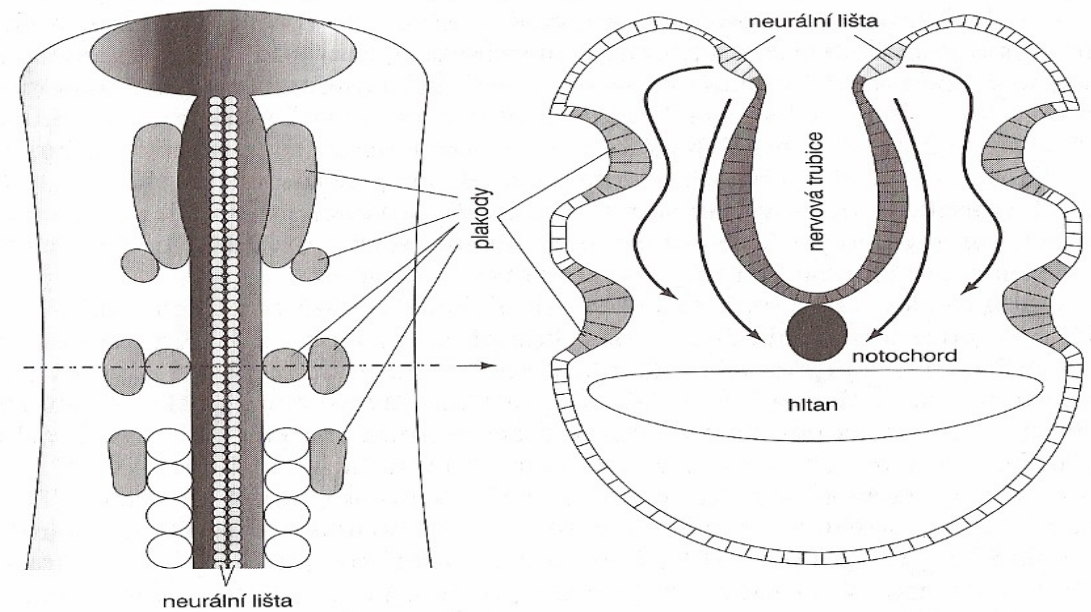
hlavové epidermální plakody - spoluutváří hlavu obratlovců z společného základu (preplakodální oblast), z nervové trubice a migrují, interagují s okolními tkáněmi a diferencují do mnoha buněčných typů.

vznik smyslovým orgánům - vnitřnímu uchu, čichovým vakům, oční čočce či postranní čáře, gangliím hlavových nervů či přednímu laloku podvěsku mozkového (tzv. adenohypofýze). Sdílejí evoluční původ s neurální lištou.

U kopinatce k tvorbě 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 senzorké neurony koncentrované do jasně definovaných orgánů.

Důležitým milníkem v evoluci obratlovců přitom bylo spuštění exprese transkripčních faktorů, které se staly zodpovědnými za vývoj preplakodální oblasti a za diferenciaci této oblasti do jednotlivých plakod.



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

Ektodermální plakody - komplexní smyslové orgány

Vznik invaginací

Typy:

Epibranchiální

Dorsolaterální

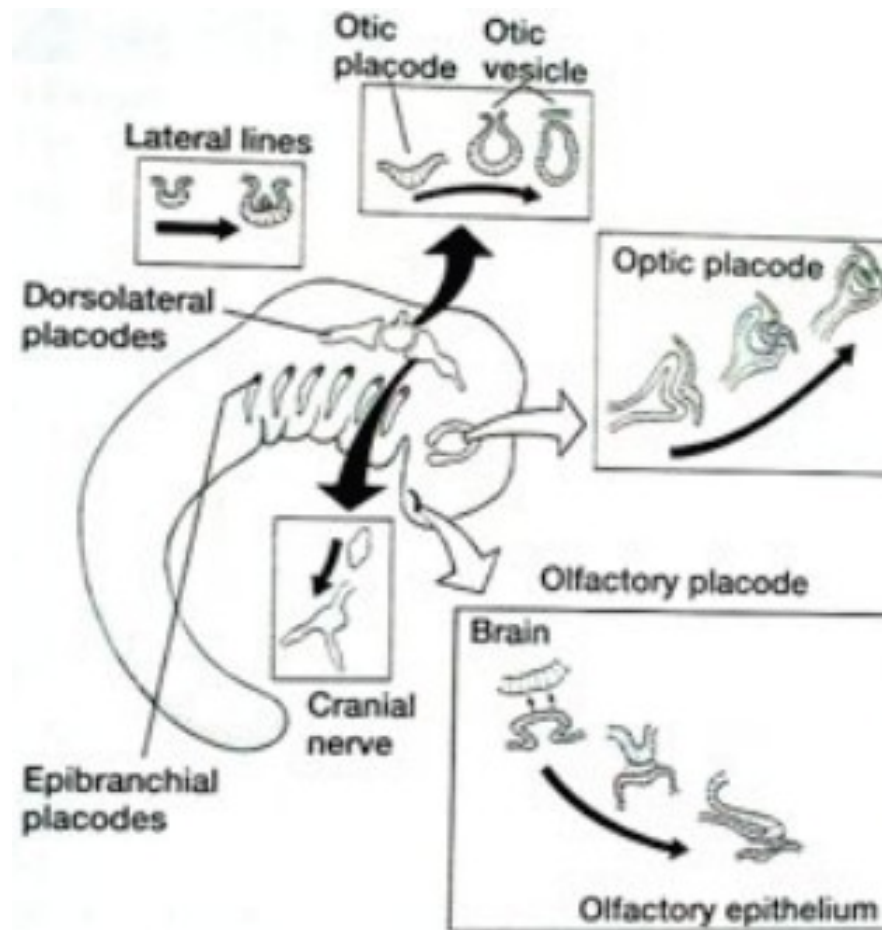
Otické

Optické

Olfaktorické

+

lokálně specifická
organizační centra
entodermální struktury
mimo NS



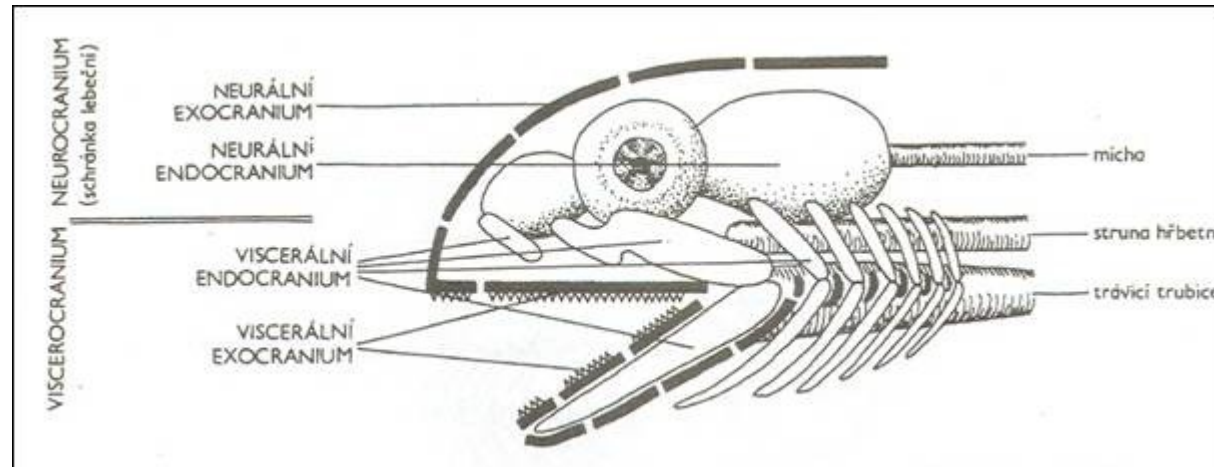
1. Tělesná organizace

Evoluční nadstavba obratlovců – nová hlava – novotvar

U předka obratlovců dochází ke spojení plakod a mozku – adenohipofýzární plakoda a neurohipofýza dávají vznik podvěsku mozkovému, čočková plakoda a sítnice oku, čichové a sluchové vaky se sdružují s přilehlými částmi mozku.

Plakody interagují s buňkami neurální lišty a spoluvytvářejí ganglia a hlavové nervy. Neurální lišta \Rightarrow lebka, trávicí a dýchací trubice.

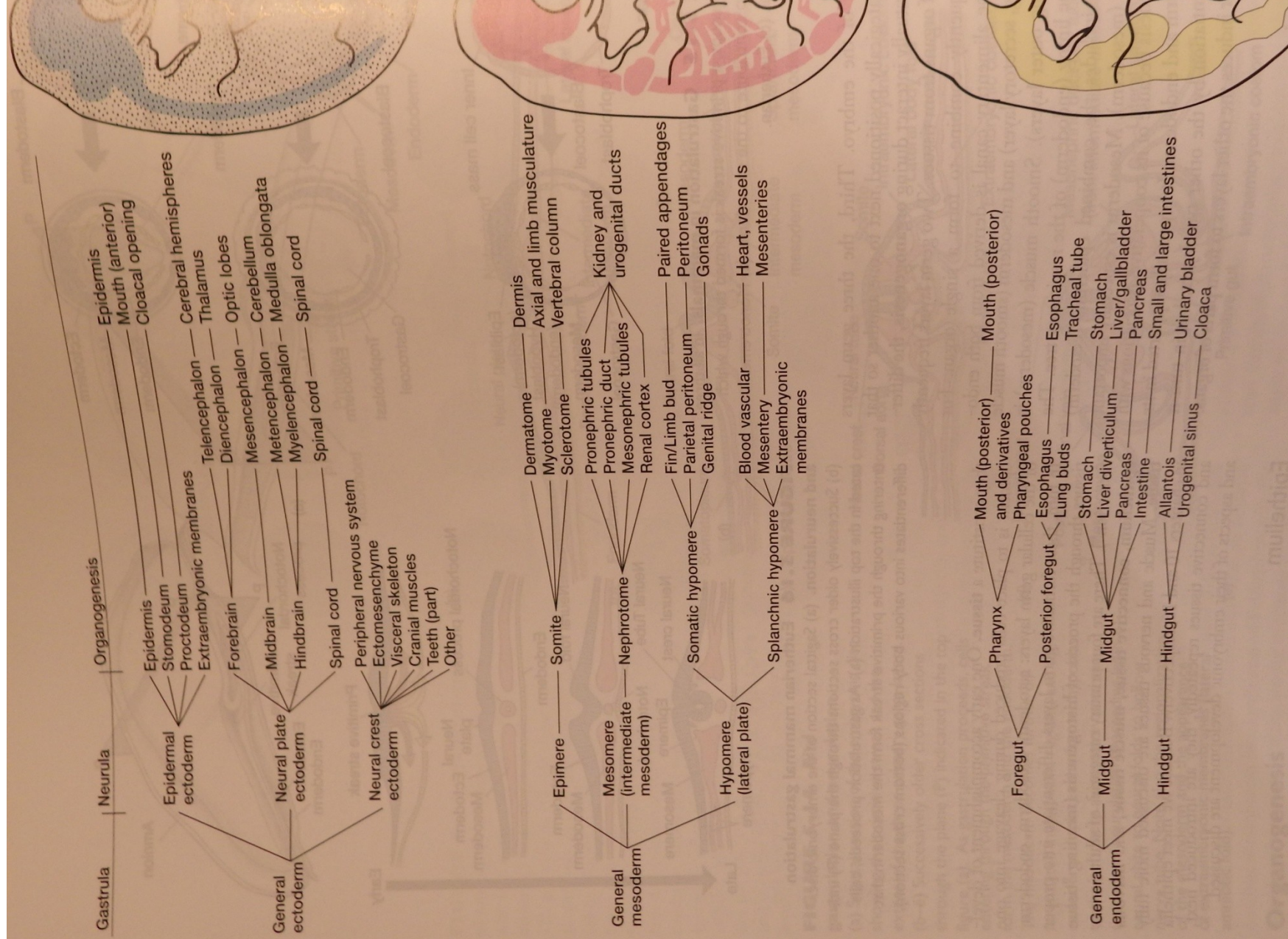
z živočicha pasivně filtrujícího potravu z okolního prostředí v živočicha s aktivním predátorským způsobem života - zdokonalení sensorů a modifikace ústního aparát pro zachycení a příjem velké potravy.



Standardně tři zárodečné vrstvy

– ektoderm, entoderm a mezoderm – a právě podle jejich přítomnosti se mnohobuněční živočichové (Metazoa) rozdělují na Monoblastika, Diblastika a Triblastika.

1. Tělesná organizace



2. Morfologické repetitorium

ektoderm

- neuroektoblast – epidermální smyslové plakody, nervová lišta (ektomezenchym)
- **pokožka**
- **nervová trubice**
- prekuzory pojivových tkání (fibroblasty, chondroblasty, osteoblasty, odontoblasty, chromatoblasty)
- **indukce mnohvrstevného** epitelu -pokožka a deriváty; hladká svalovina cév;
- **buňky nervové lišty (BNL) (často jako 4. zárodečný list)** – 40 tkání a orgánů, mezi pokožkou a nervovou trubicí, migrace ganglia sensorických hlavových nervů,

mezoderm

- (dermatom, myotom, sklerotom, nefrotoma gonotom) škára - **rybí šupiny, svalovina**, somatický endoskelet, **močopohlavní, cévní S.**
- sensorická ganglia hlavových nervů (V, VII, IX, X),
- měkká mozková plena
- viscerální endoskelet lebky (**žaberní oblouky**), základy zubů; trabeculae cranii, přední část lebky včetně exoskeletu

entoderm

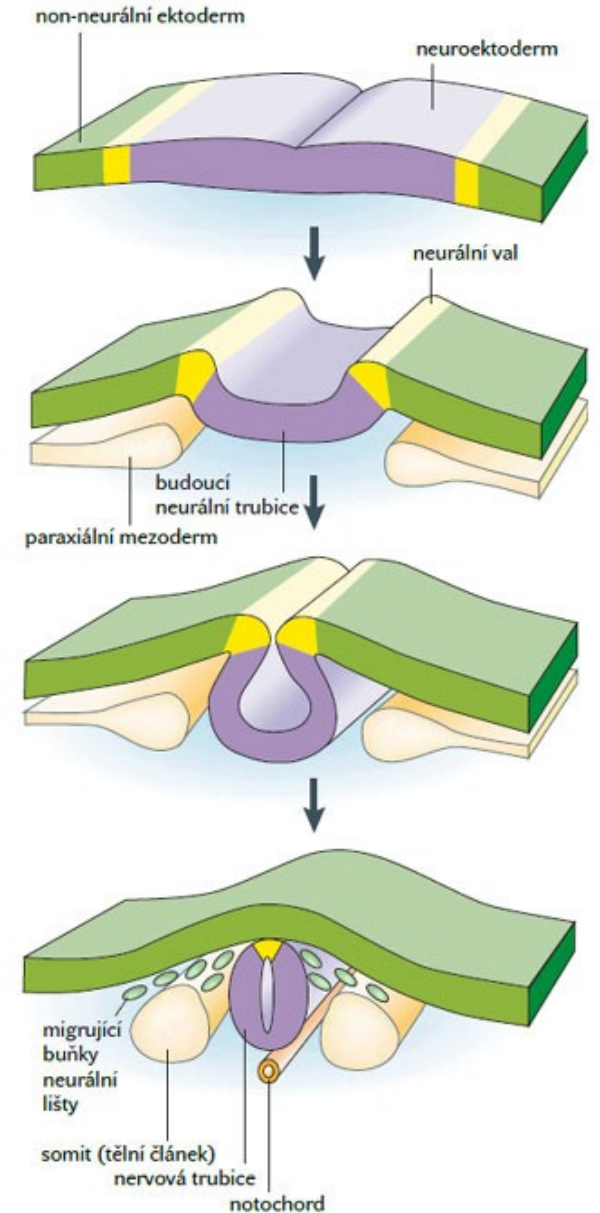
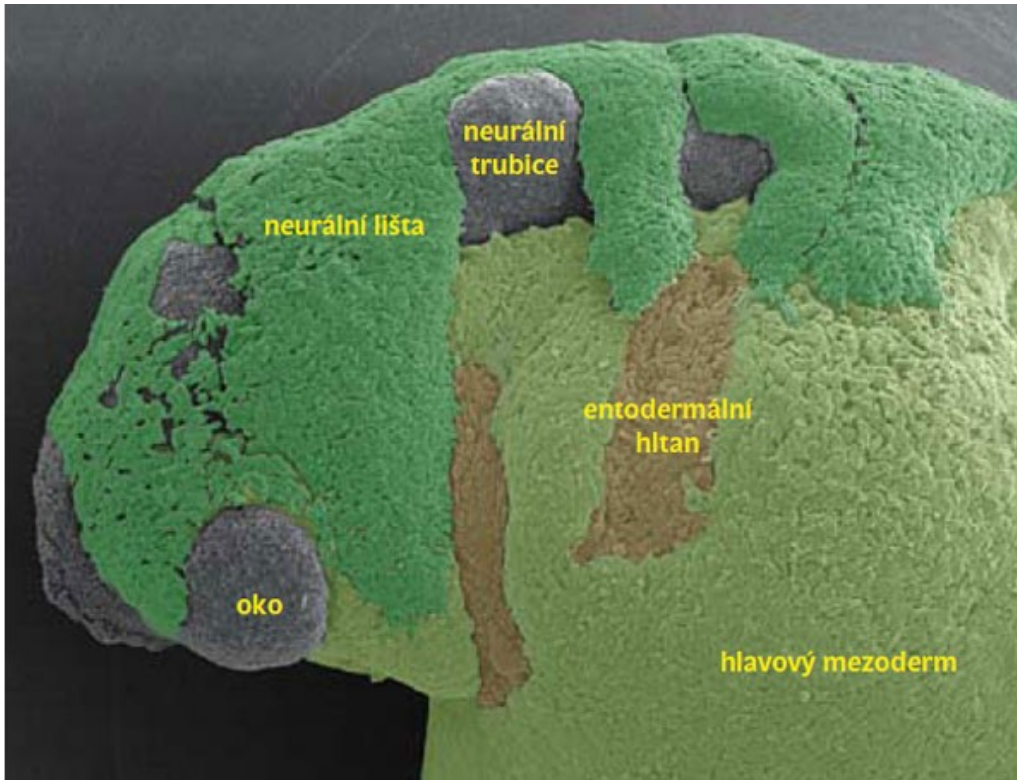
- **trávicí trubice a žlázy, žábra a plíce**
- pigmentace trupu a ocasu
- dorzální kořeny míšních nervů a jejich sensorické neurony, sympatická a parasympatická ganglia, Schwannovy buňky, endokrinní žlázy, dřeň nadledvinek
 - **rozdílný vývojový potenciál hlavové (mezoderm) a trupové (entoderm) nervové lišty**

1. Tělesná organizace

Černý R. (2010) Čtvrtá vrstva. Vesmír 89, 478-481.

U obratlovců je to ale jinak....

v hlavě obratlovců je drtivá většina skeletotvorných a pojivových tkání embryonálně odvozena z buněk neurální lišty. Buňky neurální lišty tvoří i významnou část soustavy nervové a přispívají do mnoha vnitřních orgánů.



1. Tělesná organizace

Ektoderm a entoderm jsou však jako předběžné vrstvy přítomny již ve vajíčku před oplozením - **monoblastika a diblastika**

Mezoderm se objevuje až po oplodnění z ektodermu nebo z pomezí ekto-entodermu je indukován tkáňovými interakcemi \Rightarrow sekundární zárodečná vrstva. Neurální lišta může být považována za další sekundární zárodečný list ze stejných důvodů.

buňky neurální lišty vznikají na pomezí neurálního a nonneurálního ektodermu (neurální indukce).

Mezoderm i neurální lišta plní funkci

embryonálního mezenchymu (embryonální podpurné tkáně). Následně neurální lišta plní funkci mezodermu.

radiace triblastik (od žahavců po strunatce).

Vznik další sekundární zárodečné vrstvy, neurální lišty, vedl k diferenciaci obratlovců a k dalším nedozírným změnám zavedených vývojových mechanismů.

Neurální lišta přechodná embryonální struktura, vzniká během neurulace a během vzniku neurální trubice oddělení obrovské množství buněk \Rightarrow migrují k břišní straně a vytvářejí spoustu nových buněčných derivátů.

tedy nejde o klasické Triblastika

z buněk neurální lišty mnoho nových buněčných typů, tkání a interakcí = evoluční nadstavba nad původním stavebním plánem triblastik.

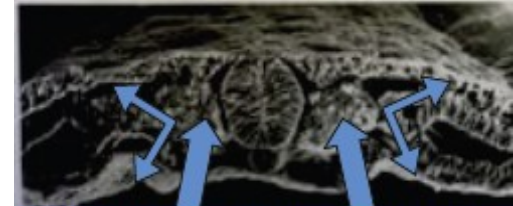
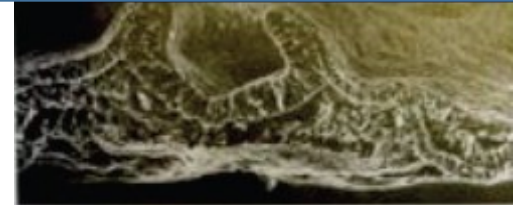
Neurální lišta – základní apomorfie Craniata

Buněčné typy z neurální lišty

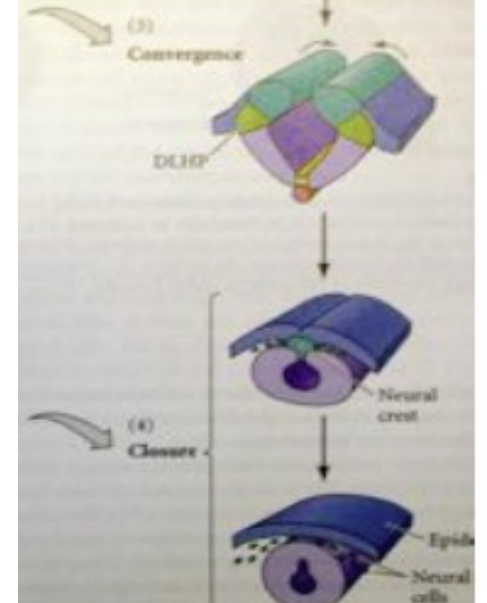
mezi ekto a mesodermem - epithelo-mesenchymová transformace

z nervové trubice unikají a migrují do řady míst po těle embrya, kde budou později, po diferenciaci v buňky různých tkání, zastávat rozličné funkce.

- Míšň ganglia
- Ganglia (para)sympatického systému
- Sekreční buňky endokrinních žláz
- Schwannovy buňky, endotel cév
- Chondrocyty, blastemy branchialní části viscerokrania
- Pigmentové buňky
- Odontoblasty, osteoblasty
- Vasoreceptory
- oční čočka, čichové a sluchové váčky, proudový orgán



Neurální lišta: embryonální orgán produkující populace pluripotentních kmenových buněk pronikající (zejm. na rozhraní ektoderm/ mesoderm) do různých míst těla, kde se specificky mění a zásadně ovlivňující morfogenesi a integraci obratlovčího těla



Neurální lišta –

Odstupuje od uzavírající se nervové trubice

Charakteristická emancipací, volnou pohyblivostí

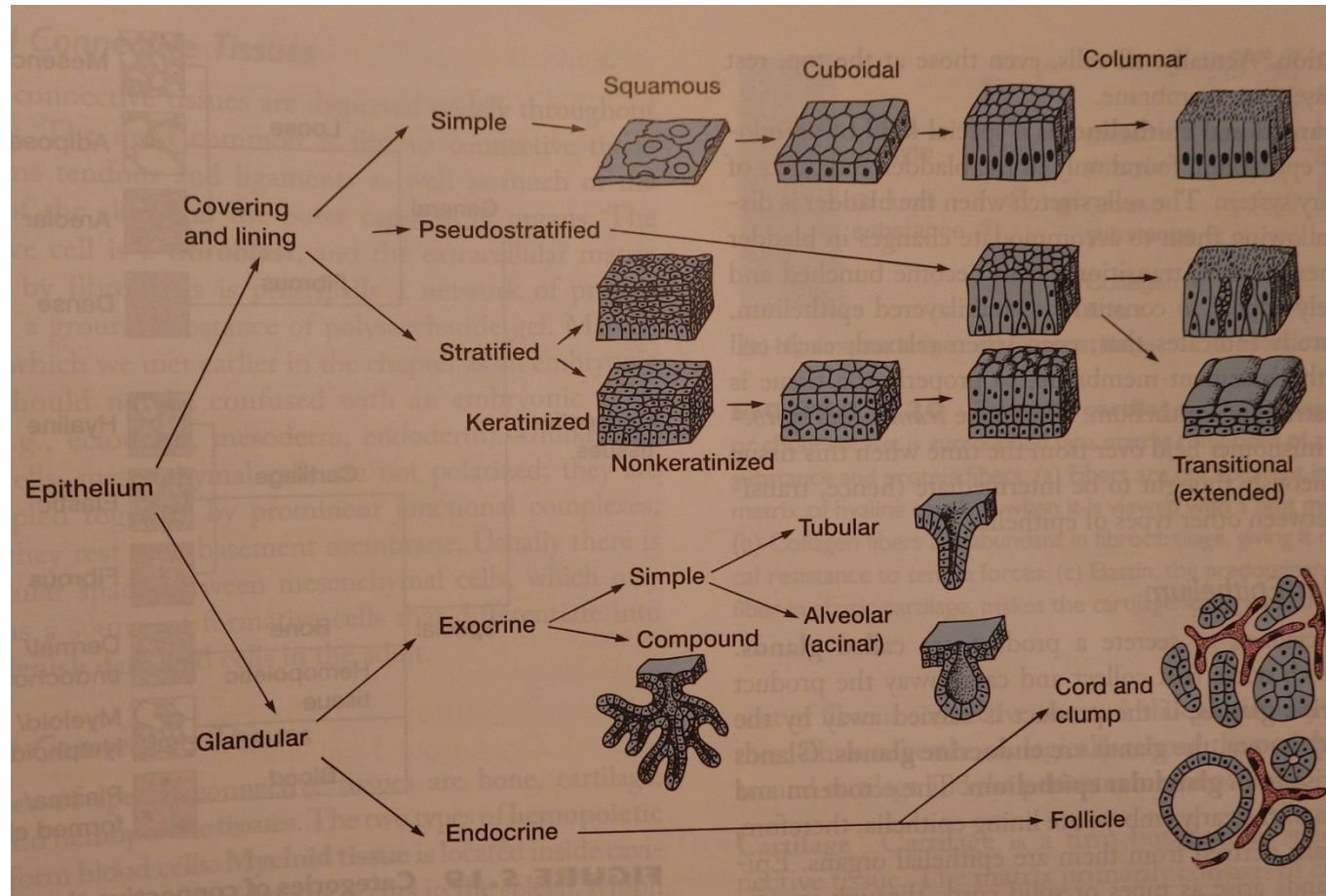
1) buňky se seskupují do **blastémů** = místních kondenzátů budoucích orgánů (chrupavky, NS...)

2) difúzně působí v celém těle (na rozhraní epitelů)

Jako agregace generalizovaných buněk = **mesenchym**

2. Morfologické repetitorium

Mezenchym



Plakoidní dynamika

= univerzální součást

Iniciační fáze

morfogeneze

nejrůznějších struktur

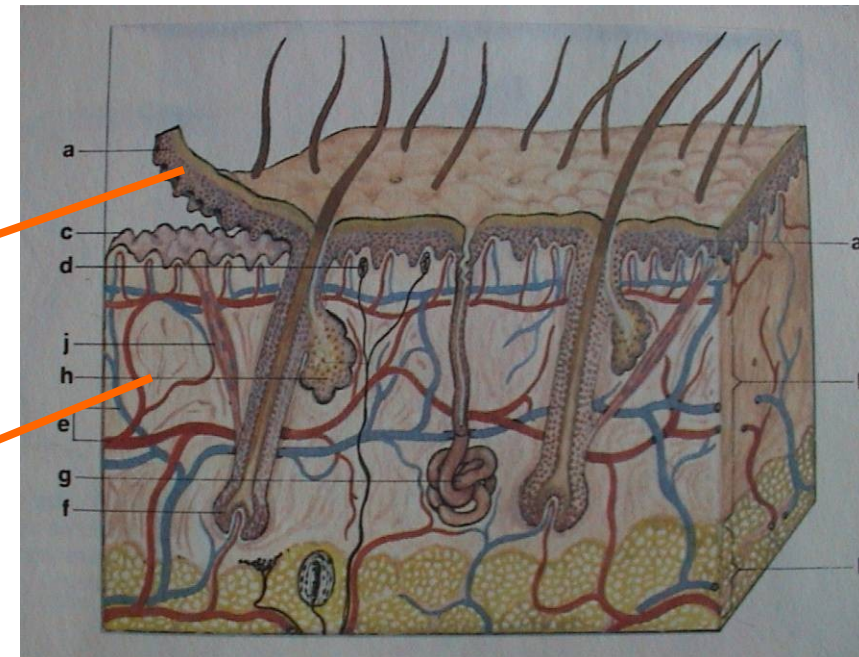
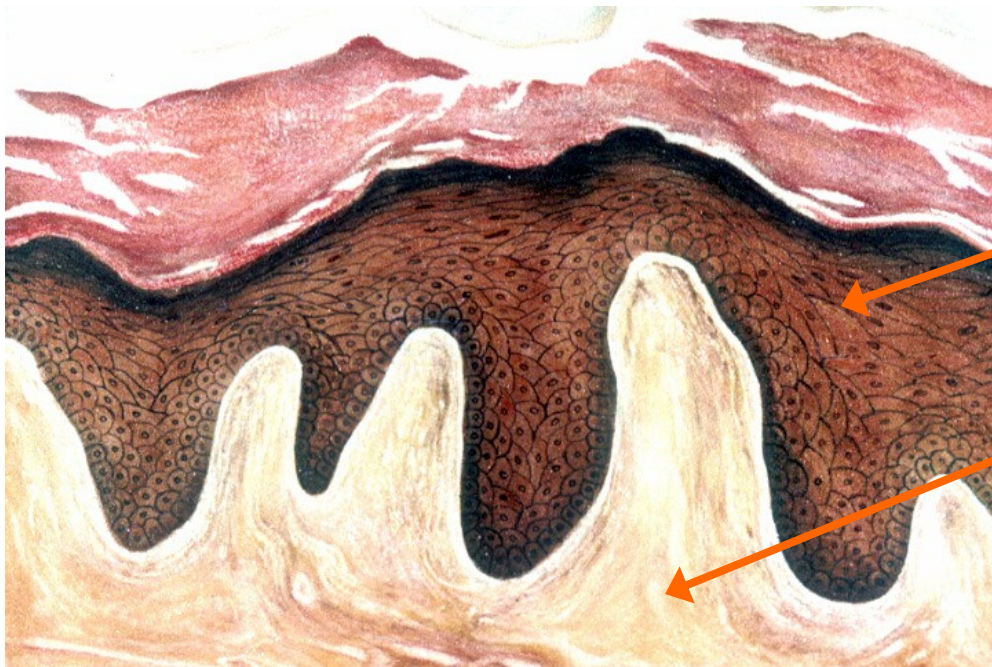
2. Morfologické repetitorium

Pokryv těla (integument)

- Kožní deriváty: komplexní produkty interakce ekto-, mesodermu a **mesenchymu**; základní morfogenetický mechanismus!

deriváty

kůže {
vícevrstevná pokožka (epidermis) z ektodermu
škára (corium, dermis) z mezodermu (dermatom)



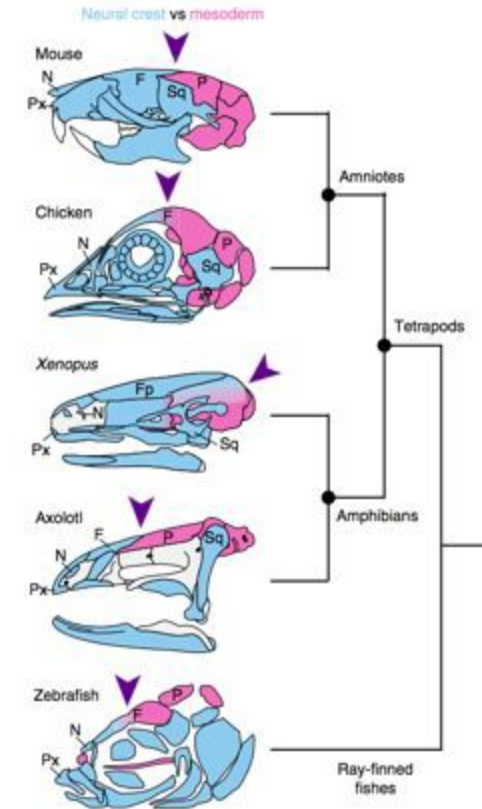
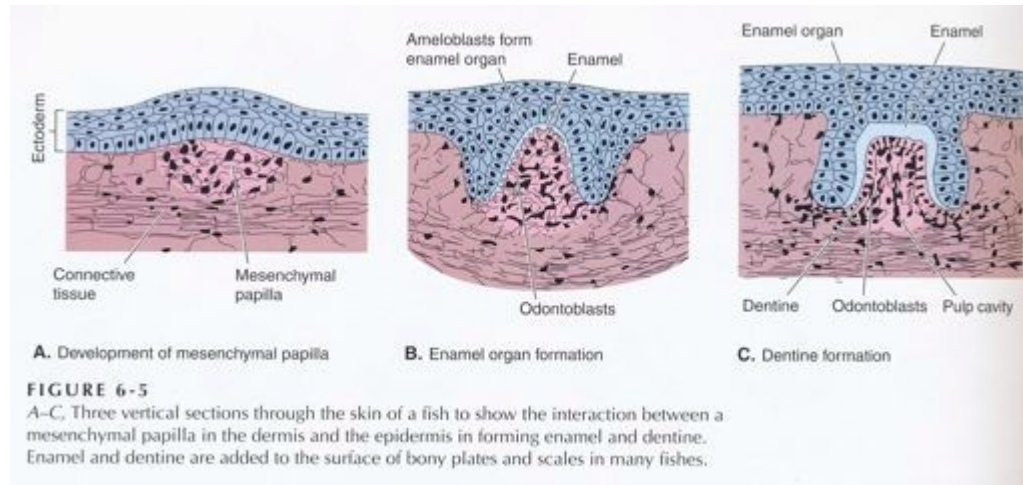
1. Tělesná organizace

Kůže (epidermis + dermis):

v hlavě obratlovců však dermis (škára)

vzniká z **mesenchymu** původem z neurální lišty, což má zásadní dopad na vznik skeletálních struktur!

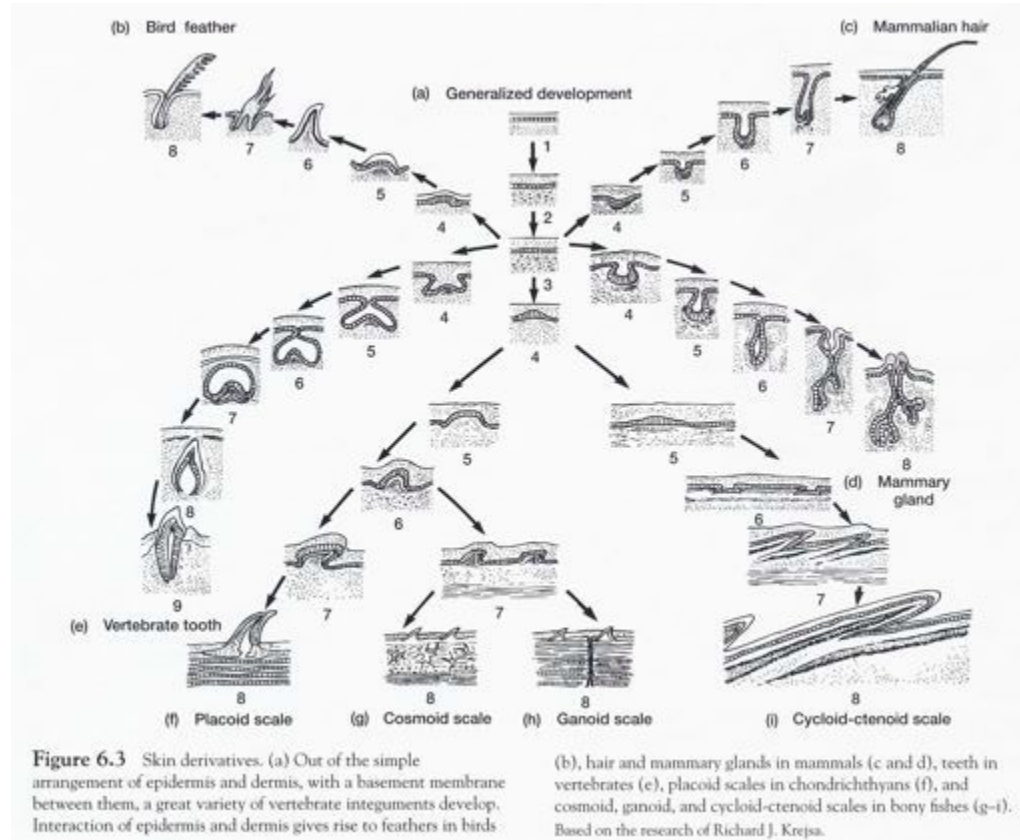
Kůže (integument) - na rozhraní obou vrstev dochází k tzv. **epitelo-mesenchymálním interakcím** a následné tvorbě unikátních struktur



mesenchymální papila, dermis: odontoblasty – dentin (kost);
epidermis: ameloblasty (enamel) - sklovina

1. Tělesná organizace

Rozličné kožní deriváty vznikají identickou cestou **epitelo-mesenchymální interakce**

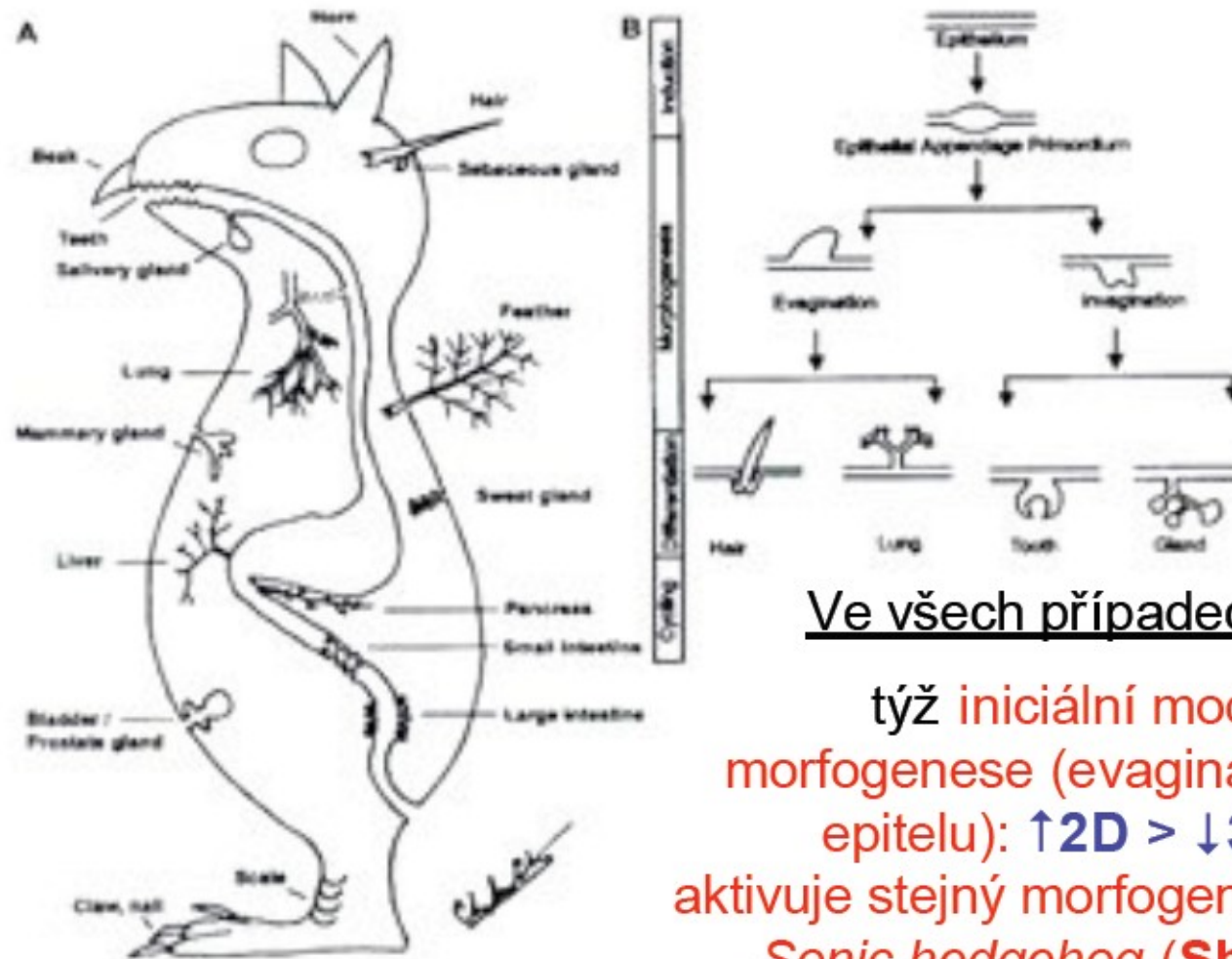


Klíčová schopnost epitelo-mesenchymálních interakcí:

ve všech případech je počátek morfogenese (invaginace/evaginace epitelu) aktivován stejným morfogenem - Shh (Sonic hedgehog)

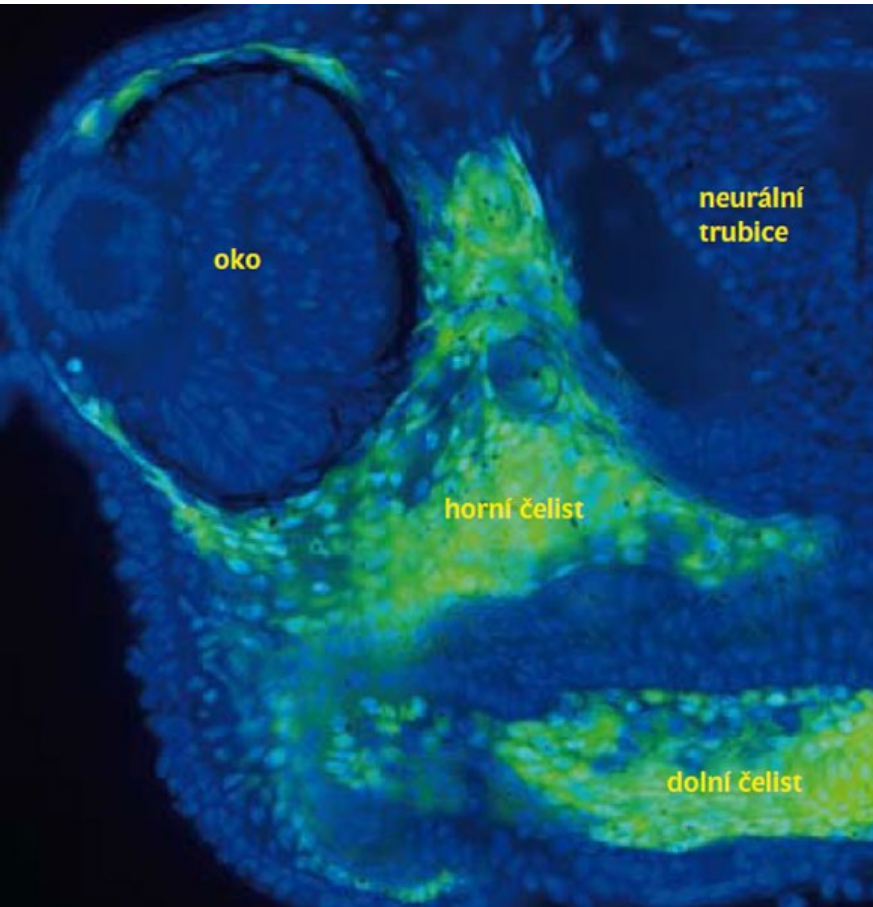
1. Tělesná organizace

kontrola homeotickými geny a lokálně specifickou diferenciací mezenchymatických buněk
gastrulace - epibolie - přerůstání, asymetrický růst sousedních tkání



Ve všech případech:

týž **iniciální modul**
morfo-genese (evaginaci
epitelu): $\uparrow 2D > \downarrow 3D$
aktivuje stejný morfogen –
Sonic hedgehog (Shh)



Neurální lišta jako základní embryonální specifikum obratlovců

Většina znaků, jimiž se obratlovci odlišují od ostatních skupin je z větší části odvozena od buněk neurální lišty.

semikmenovost čili multipotence - schopnost adaptivně rozlišit se do obrovského množství buněčných typů a derivátů.

část hlavového mezodermu kuřat nahrazena buňkami neurální lišty - bez problémů vznikla z buněk neurální lišty, které se ukázaly být vývojově schopné mezoderm plně nahradit.

naprosto geniální plasticita procesů v ontogenezi!

Buňky neurální lišty (zeleně) vytvářejí většinu hlavového mezenchymu a kondenzují do chrupavek čelistí.

Neurální lišta –

Odstupuje od uzavírající se nervové trubice

Charakteristická emancipací, volnou pohyblivostí

1) buňky se seskupují do **blastémů** = místních kondenzátů budoucích orgánů (chrupavky, NS...)

2) difúzně působí v celém těle (na rozhraní epitelů)

Jako agregace generalizovaných buněk = **mesenchym**

1. Tělesná organizace

Zárodečné vrstvy, homologie a evolučně-vývojová biologie

homologické orgány musejí bezpodmínečně vznikat ze stejných zárodečných vrstev.

„ontogeneze rekapituluje fylogenezi“ k modernějšímu „sled ontogenezí vytváří fylogenezi“

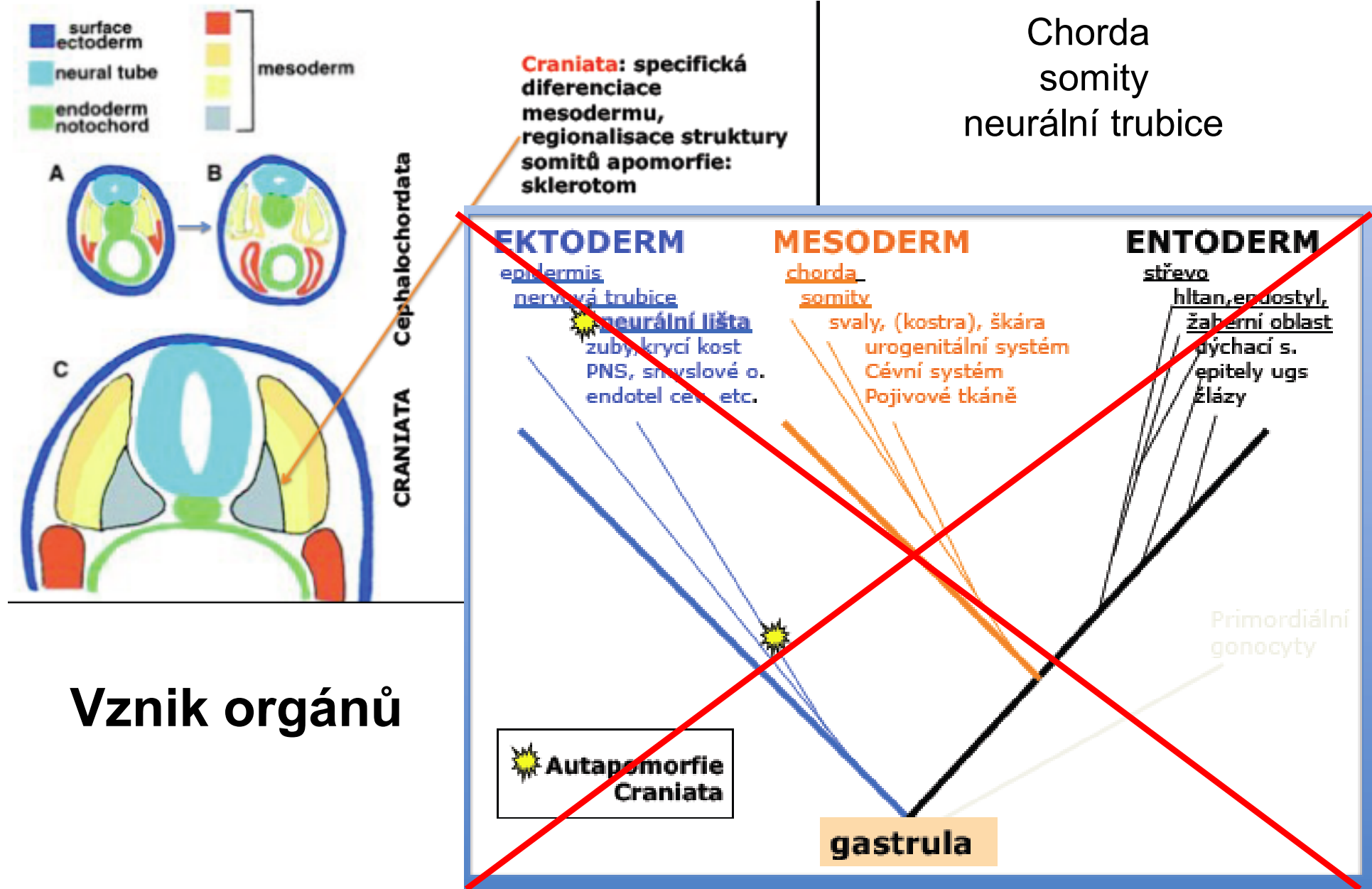
Ale...

struktury nemusejí nutně embryonálně pocházet ze stejné zárodečné vrstvy a nemůžeme ani očekávat, že homologické elementy vyrůstají cestou identických vývojových mechanismů. Homologie, čili *kontinuita vývojové informace od předka k následovníkům*, je mnohoúrovňová !!! např. kosti a chrupavky v přední části hlavy obratlovců vznikají z buněk neurální lišty, zatímco zadní část stejných hlavových tkání vzniká z mezodermy.

např. exprese *SoxE* genů řídících morfogenezi kolagenů (v hltanu), proteinů typických pro chrupavku) jasně naznačuje, že tu jde o vzájemně homologické struktury, přestože jejich embryonální původ a buněčná struktura tkání prošly zásadními změnami.

obratlovce jako organismy, které evolučně vznikly díky zásadnímu přebudování triblastického vývoje (hlavně) pomocí buněk neurální lišty, které mohou být následně považovány za další zárodečnou vrstvu a obratlovci za organismy *tetrablastické*.

2. Morfologické repetitorium



1. Tělesná organizace

Morfogen látka rozhodující o diferenciaci buněk jednotlivých tkání, jde o **signální molekulu**, která působí na buňky přímo (nikoliv prostřednictvím krevního oběhu), důležitá je její koncentrace.

- transformující růstový faktor β , Sonic Hedgehog, epidermální růstový faktor nebo retinová kyselina.

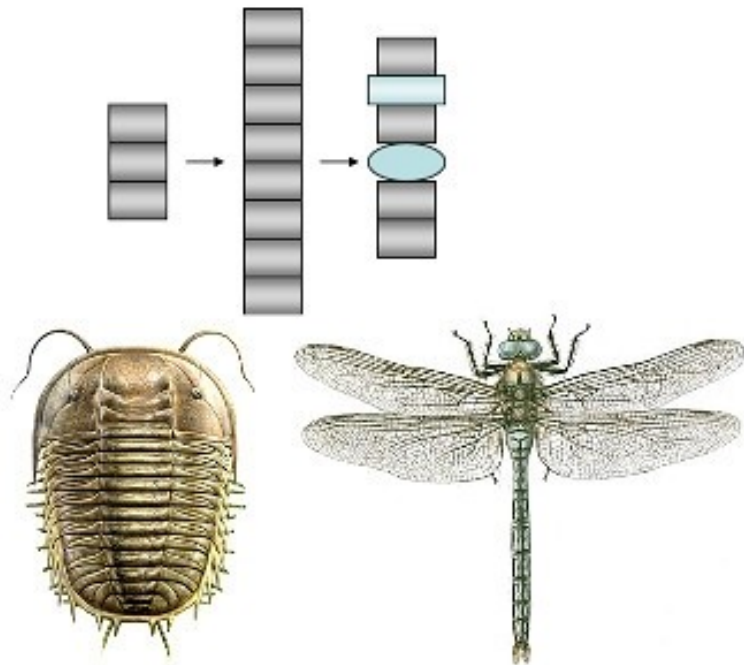
Modularita („stavebnicovost“) architektury živočišných organismů

- biolog William Bateson – těla z částí, které se opakují a i jednotlivé části těla se často skládají z opakujících se jednotek-bloků.

páteř obratlovců – počet jednotlivých obratlů se liší, stejně jako jednotlivé typy obratlů, ale vše je vystavěno podobně

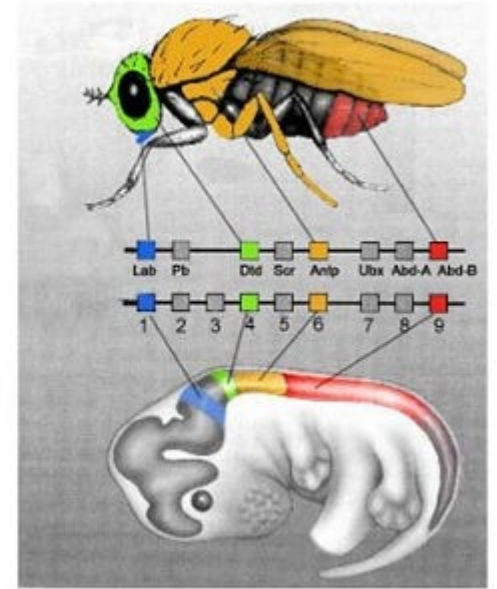
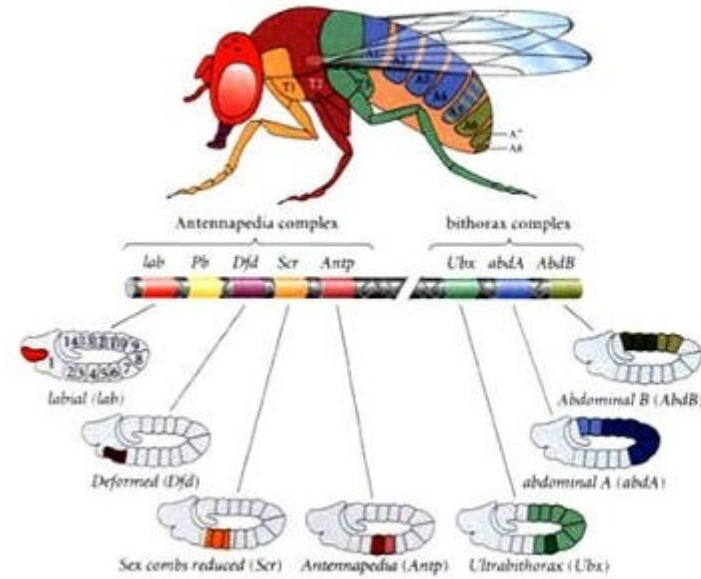
= **modularita** architektury těla živočichů.

Někdy je modulární design struktury nějaké části těla méně znatelný. Například složitý vzor (pattern) křídla motýlů – i tam ale podobnosti



1. Tělesná organizace

- účinnost závisí na koncentraci jejich produktů, vytvářejí **gradient koncentrace**, kdy k účinku dochází až od míst, kde koncentrace dosáhne určité prahové úrovně. Jejich kaskáda je aktivována obvykle již před oplodněním.

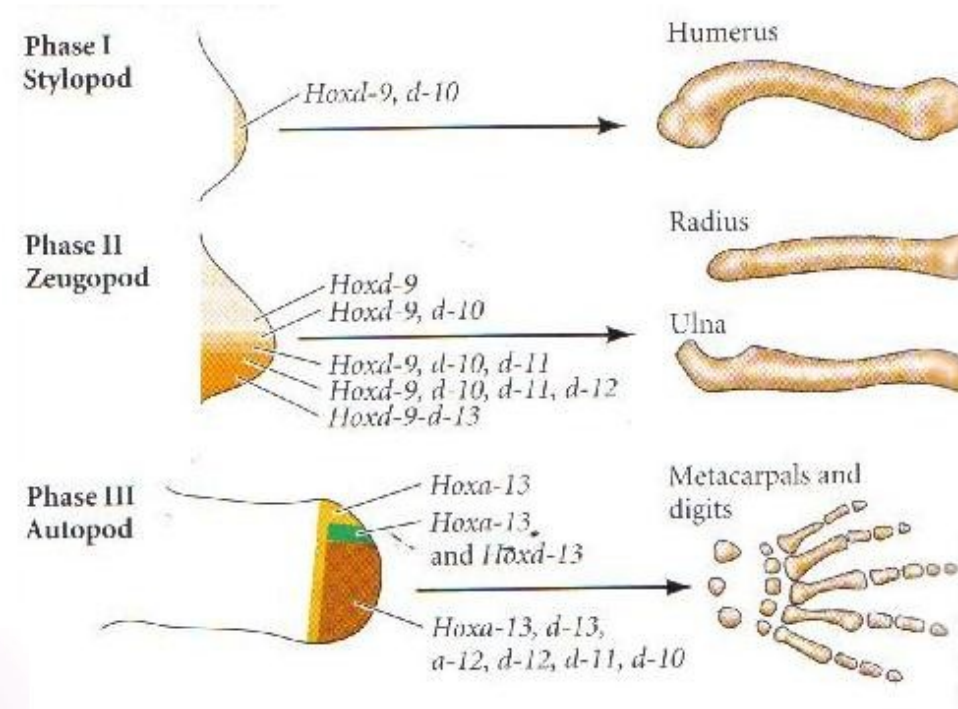
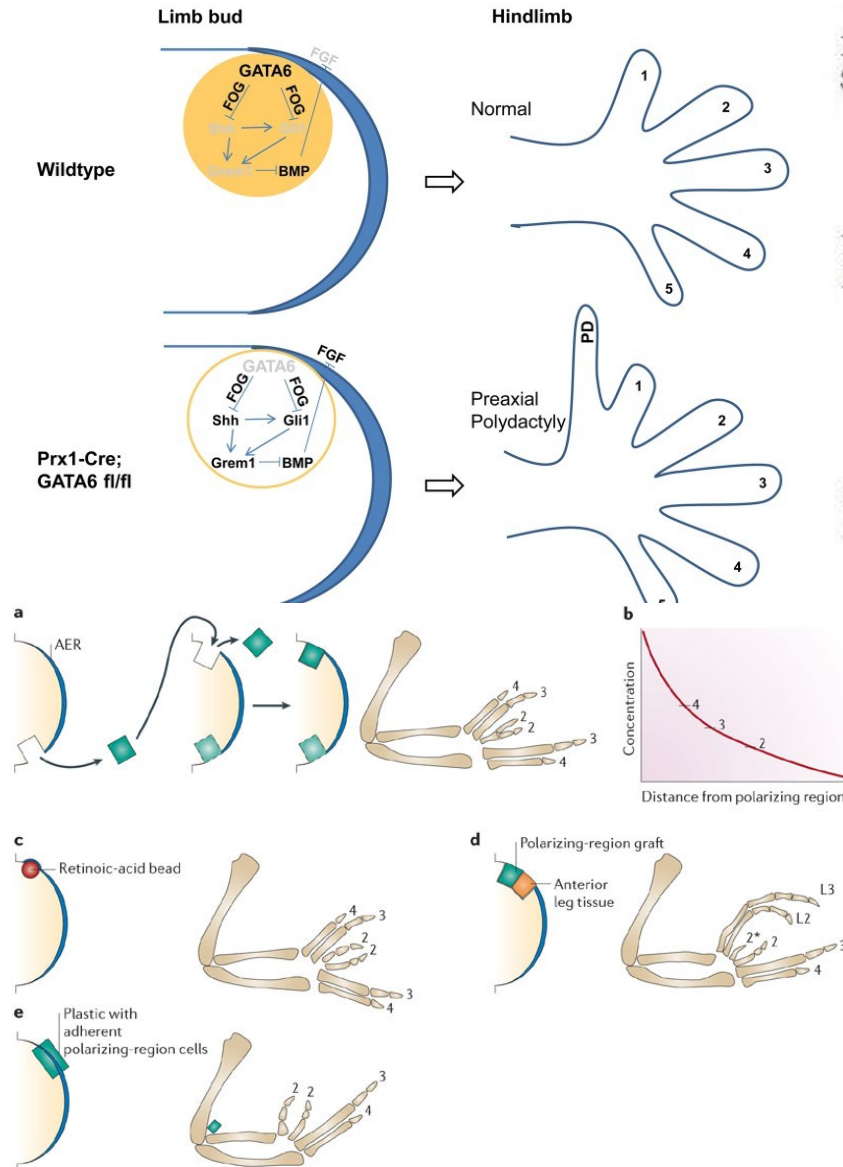


Vznik složitých orgánů a tkání z nediferencované zárodečné masy buněk

- princip zrušení symetrie prostor, ve kterém se zárodek či jeho část vyvíjí, se stává nehomogenním
- morfogenetické pole určuje buňkám jejich pozici v prostoru i čase, nadbuněčné vztahy.
- pole bývá vnuceno vnějšími faktory (viz např. vývoj vajíčka octomilky). Dále difuze morfogenu z omezené oblasti do okolí. Okolní buňky dle koncentrace nastaví odpovídající diferenciační program.

2. Morfologické repetitorium

R. Owen – jednotná stavba obratlovčí končetiny, stejný základ, stejná regulace vzniku



Časové a místní rozdíly v zapínání a vypínání jednotlivých modulů – gen **Hedgehog** = heterochronie

Stejný gen určuje zda to bude ploutev nebo ruka, polarizační zóna, malík-palec

1. Tělesná organizace

Příklad

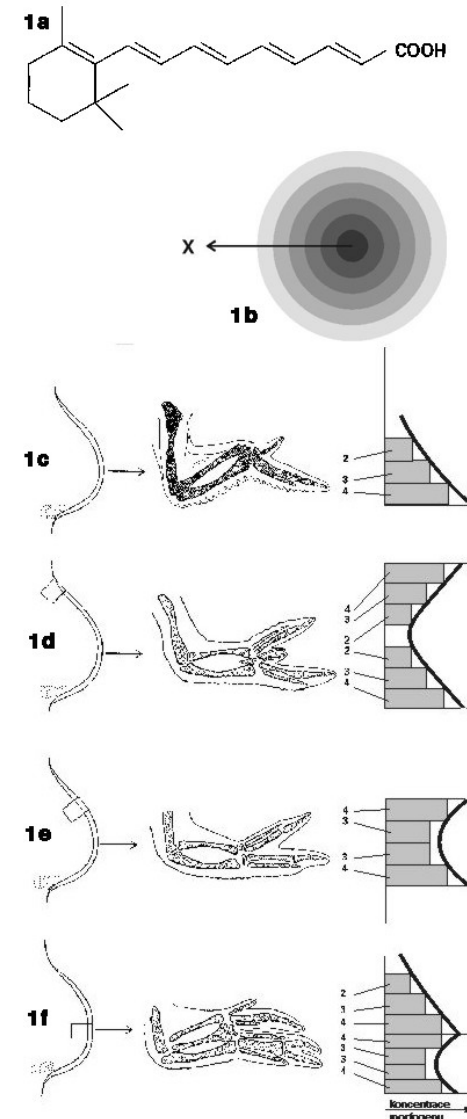
Končetina obratlovců se vyvíjí z tzv. končetinového pupenu, kuřecího křídlo. Ještě nelze rozeznat žádné náznaky příští morfologie, ale už je pupenu vtištěno schéma budoucí končetiny.

Jak je vtisk proveden a jak si tkáň původní vtištění pamatuje?

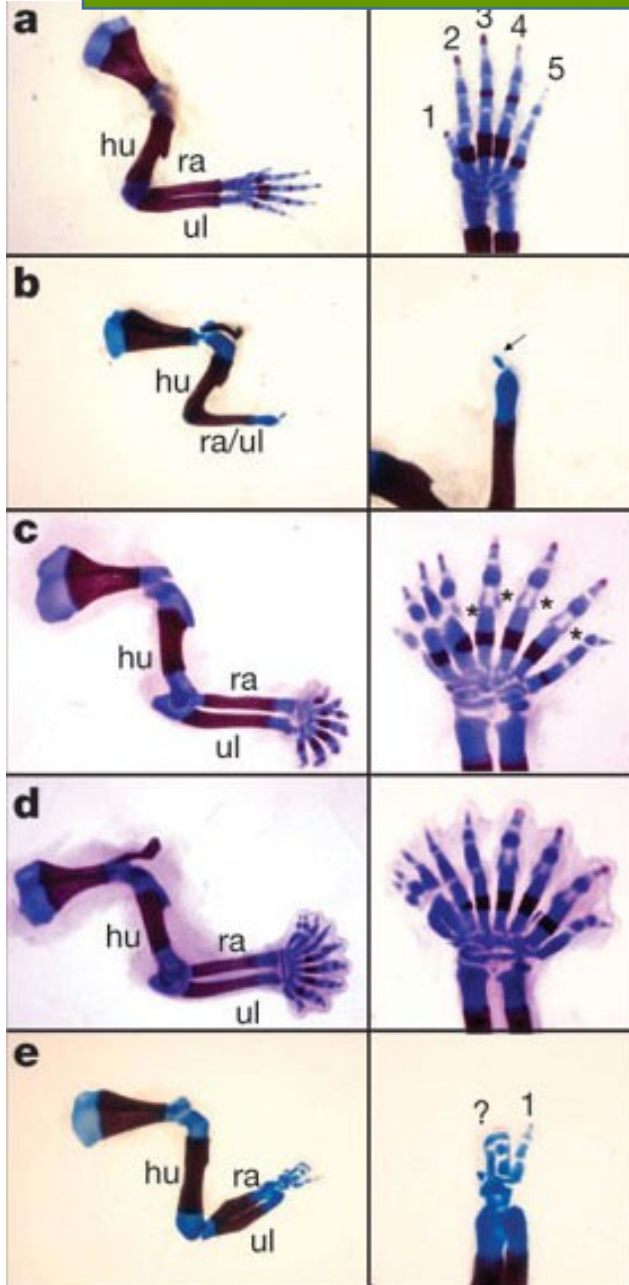
Tkáň pupenu reaguje na signál z - **zóny polarizační aktivity** (ZPA). Transplantací nadbytečných ZPA do různých míst pupenu lze vypěstovat končetiny s variabilním počtem prstů.

- bylo dokázáno, že v ZPA se tvoří **kyselina trans-retinová** (RA), která difunduje do okolní tkáně a vytváří se gradient její koncentrace.
- stejných výsledků jako s transplantací ZPA i přikládáním tamponů namočených v RA na různá místa pupenu.
- Nově - retinová kyselina není primární podstatou morfogenetického pole.

⇒ tvar morfogenetického pole natrvalo vtištěn buňkám pupenu a expresí některých homeotických genů. Homeotický kód je určen minimálně **dvěma soubory homeotických genů**: řada **Shh** určuje rozložení prstů, řada **Gli3** rozložení proximodistální části, tj. ramena, předloktí.



1. Tělesná organizace

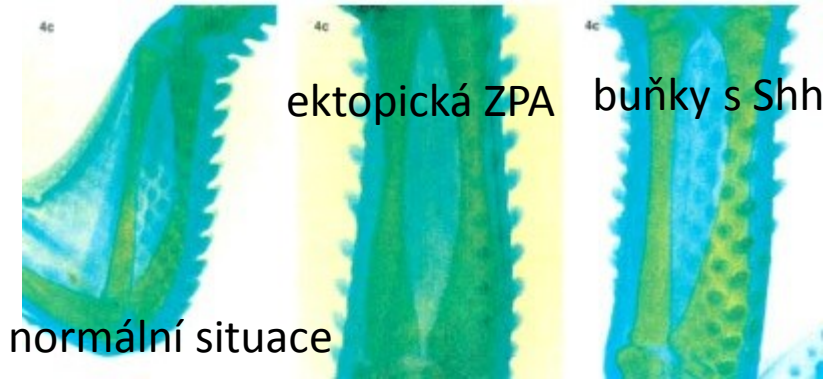


- a) přední končetina myši s oběma aktivními geny Shh a Gli3. aktivní při normálním embryonálním vývoji a vzniká tedy normální pětiprstá končetina s normálním stylopodem, zeugopodem a autopodem.
- b) embryonální vývoj při absenci genu Shh. Vzniklá končetina má normální stylopodum, redukované nebo spojené zeugopodum a neidentifikovatelný element místo autopoda.
- c) při vývinu aktivní pouze Shh a potlačen byl gen Gli3. Výsledkem je prakticky normální končetina, ale místo pěti prstů jich je víc - mezi šesti až jedenácti.
- d) neaktivní oba geny Shh a Gli3. Výsledek je podobný situaci na obrázku c) s tím rozdílem, že prsty postrádají identitu. Jinými slovy jsou všechny prsty stejné.
- e) jedna kopie genu Gli3 a neaktivním genem Shh. Výsledkem je téměř kompletní končetina ovšem jen s několika prsty.

1. Tělesná organizace

C. Tabin a kol. identifikoval protein, syntetizovaný buňkami ZPA a vylučován do prostředí. Byla-li jeho syntéza vyvolána na nepatřičných místech pupenu, vyvolával stejné změny morfogeneze jako výše popsané transplantáty ZPA, nový protein je homologem proteinu Hedgehog z octomilky = Sonic hedgehog (Shh) podle postavičky PC her.

Univerzální – napříč taxony!



Porušení asymetrie kostry i členění povrchu (pupeny per)

Interpretace funkce proteinu Shh (a jeho analogu Hh u octomilky).

- koncentrační gradient s dlouhým dosahem,
- zůstává na místě produkce a bude ovlivňovat jen buňky bezprostředně přiléhající k ZPA
- vytvořená asymetrie dále fixována - např. vzorcem exprese homeotických genů.



Sonic The Hedgehog - postavička z her firmy SEGA

Pro rozčlenění tělního plánu používají všichni živočichové několik univerzálních nástrojů.

- malé signální molekuly typu retinové kyseliny nebo růstových faktorů,
- proteiny - produkty exprese regulačních genů (Hox genů, Hh resp. Shh atd).

Tyto nástroje jsou natolik univerzální, že obvykle nejsou potíže s rozpoznáním homologických genů (z nich odvozených proteinů) u různých skupin živočichů. Navíc tyto geny přenesené z obratlovce do octomilky a naopak jsou v novém prostředí obvykle schopny zhostit se funkce svého přirozeného homologa.