

# **Srovnávací morfologie obratlovců**

## **II**

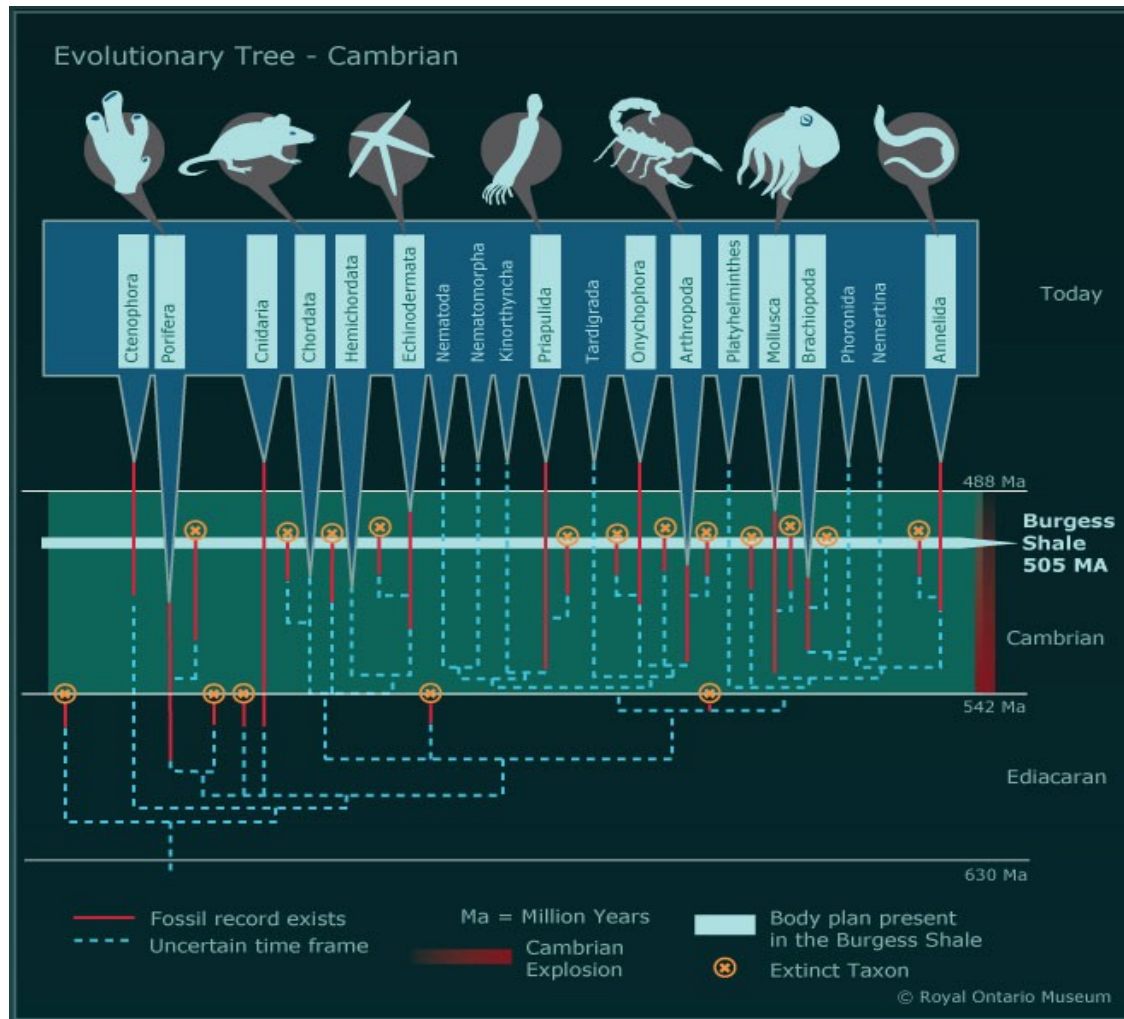
### **Ontogeneze**

**Tomáš Bartonička**

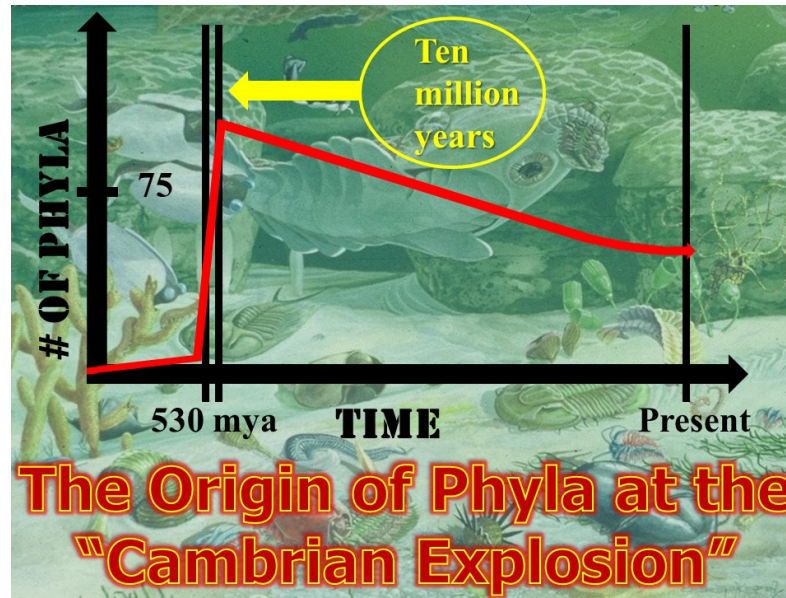
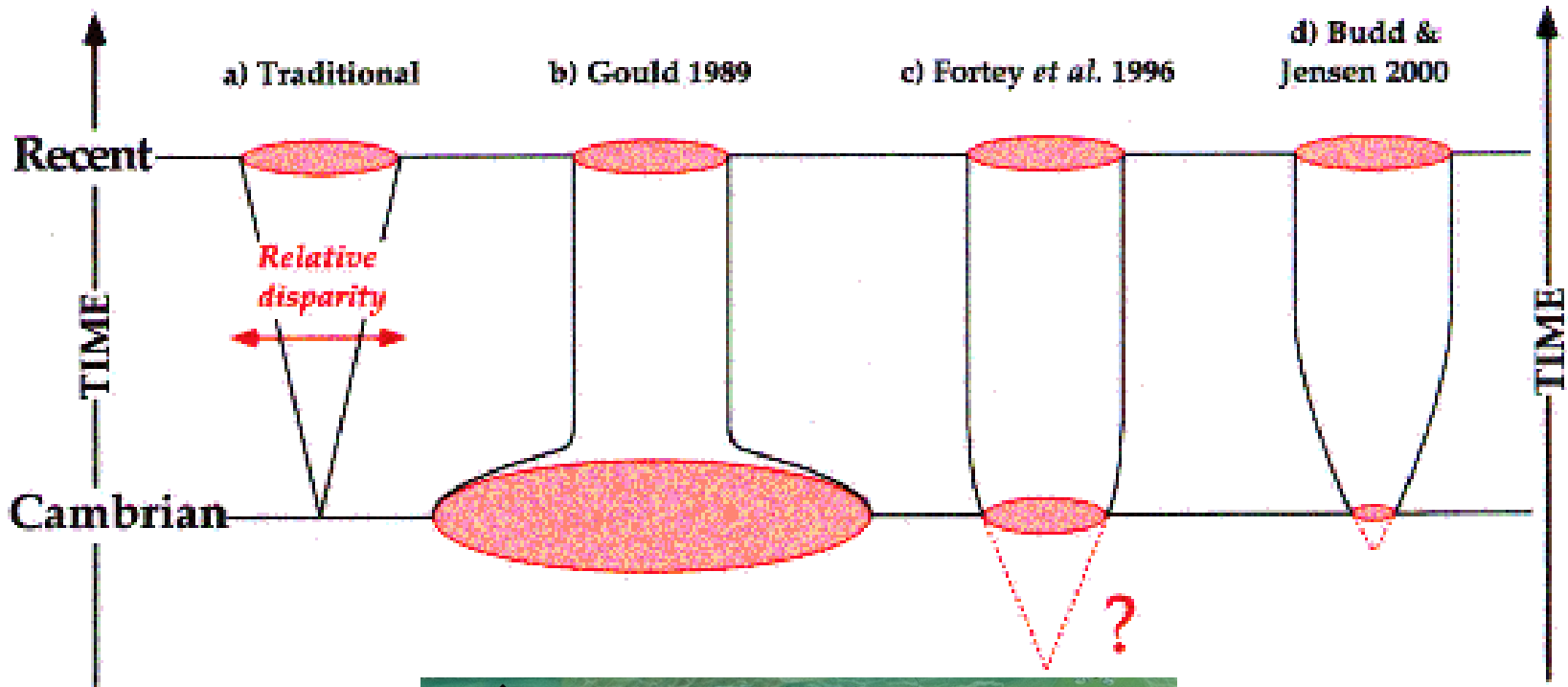
## 2. Ontogeneze

### Kambrická exploze:

Vymezení a ustálení všech hlavních kmenů a jejich vývojového potenciálu – veškerá disparita v období 540-490 mil. let (1% historie Země)

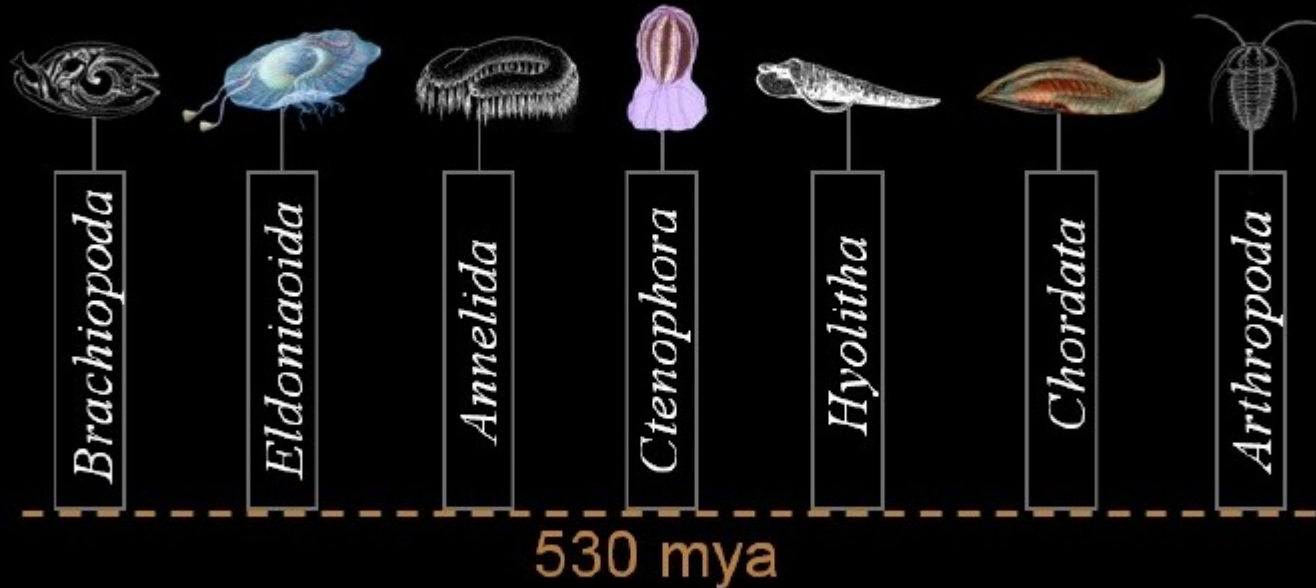


## 2. Ontogeneze



## 2. Ontogeneze

### Explosion of Major Animal Groups (Phyla)

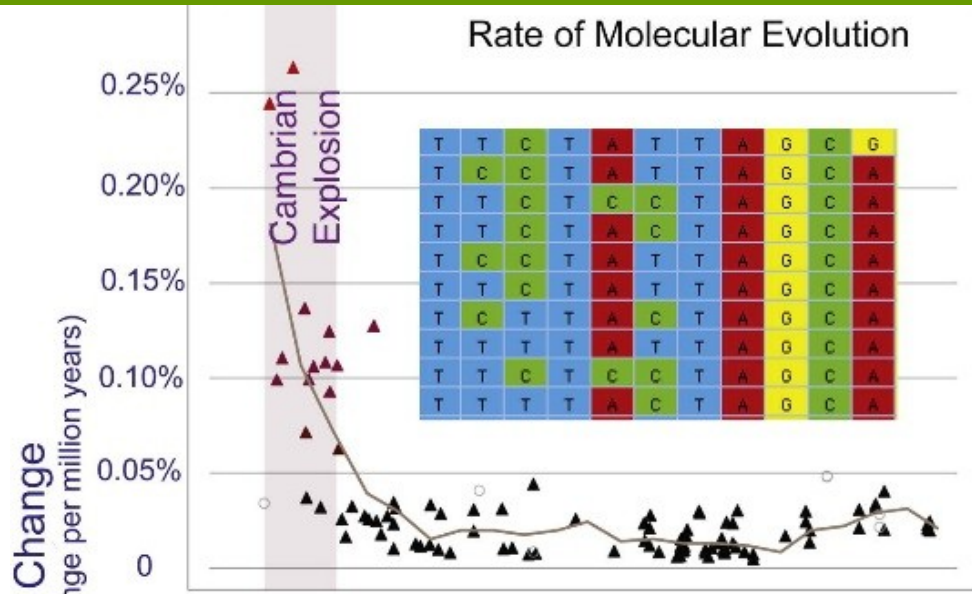


THE ARGUMENTS FOR AND AGAINST NEO-DARWINISM

EXPLORE EVOLUTION

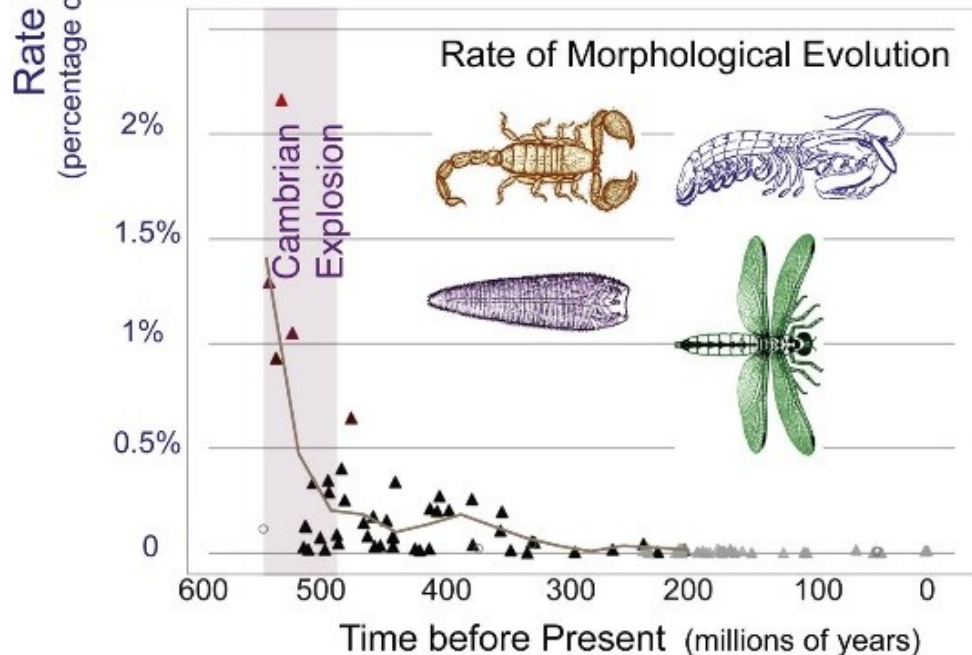
De facto každý tělní plán vznikl z jedné zásadní evoluční události ...a má nezávislou evoluční historii dále než 550 mil. let

## 2. Ontogeneze



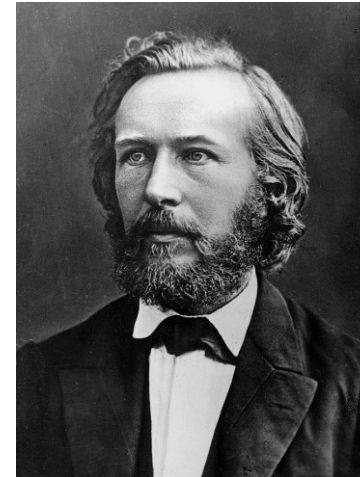
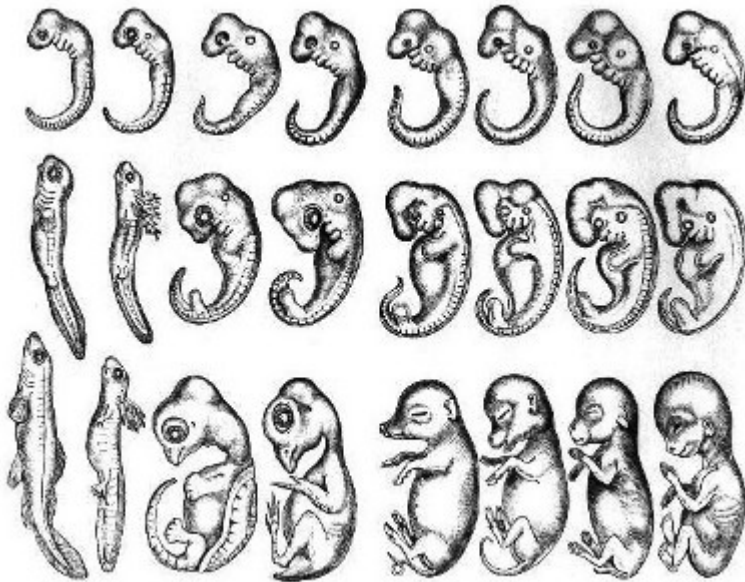
Prudký pokles...

Současná morfologická  
evoluce je omezená  
Disparita neroste  
Genetické evoluce stagnuje



# Souvislost evoluce a ontogeneze

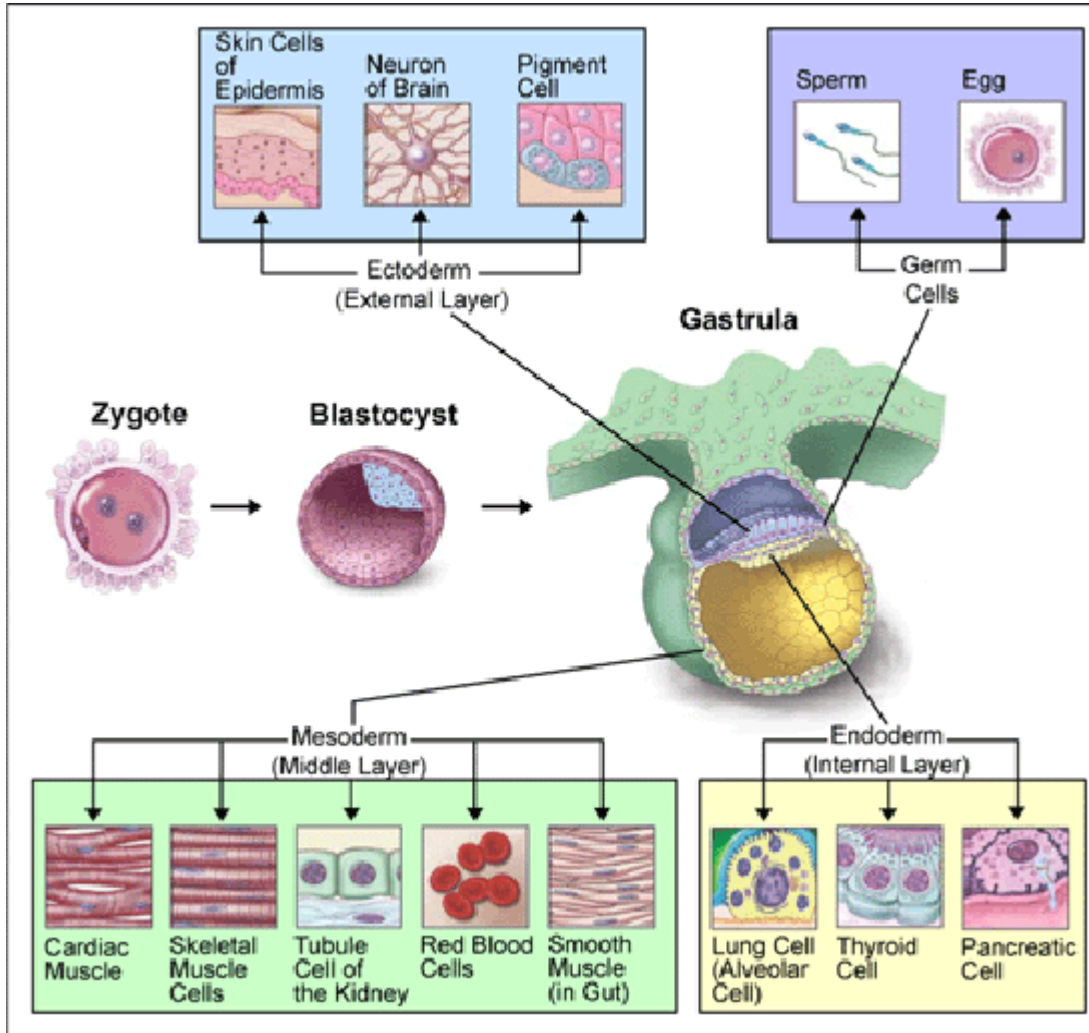
Otázkou je jak vznikají tvary a jak změny v ontogenezi ovlivňují fylogenezi a evoluci. Jde o jakousi souslednost ontogenezí – rekapitulace fylogeneze – Ernst Haeckel? Životní cyklus a specializace jednotlivých stádií.



Ale ...Fylogeneze = sled ontogenezí!  
Evoluční změny mohou jednoduše vznikat změnou časování událostí (heterochronie) či změnou místa/topicity (heterotopie) událostí u potomka vs. předka

## 2. Ontogeneze

### Jak vznikají tvary během ontogeneze ?



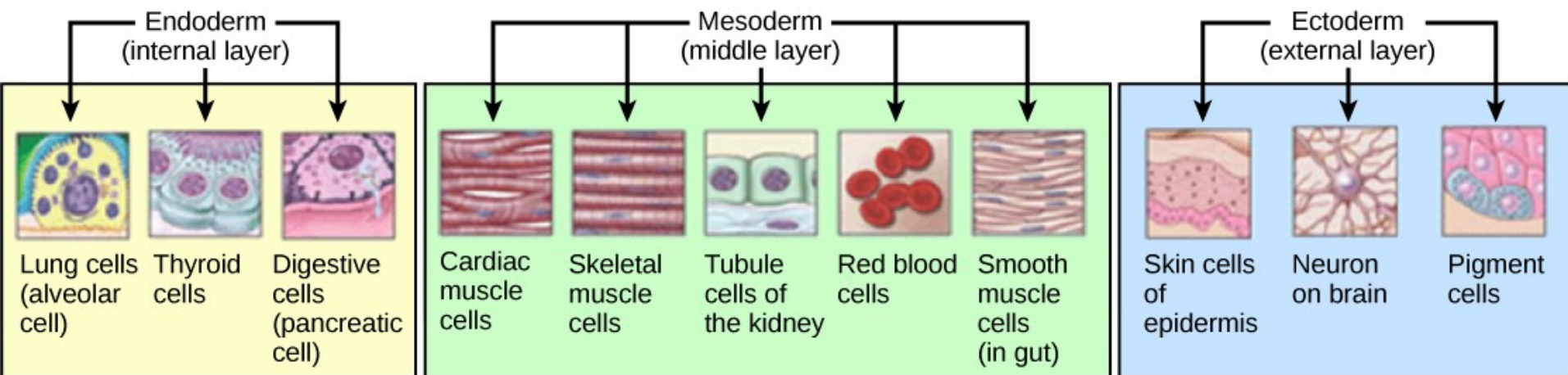
Metazoa) vytvářejí zárodečné vrstvy (listy).

Ty poskytují materiál k další diferenciaci tkání a orgánů.

Organogeneze = teorie zárodečných vrstev

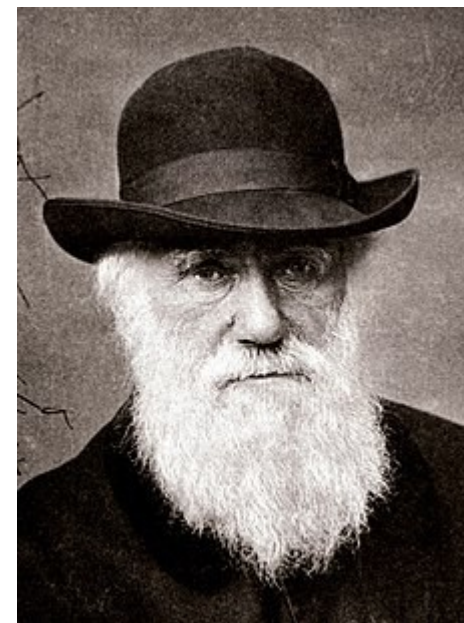
## 2. Ontogeneze

Gastrulace – gastrula – vznik zárodečných vrstev – vznik homologických orgánů



Ontogenetické – embryologické důkazy  
evoluce přináší i

Charles Darwin





## 2. Ontogeneze

Zmínky o významu embryologických znaků již ale ještě před Darwinem

Karl Ernst von Baer



generalizace embryonálních vývojových řad  
= biogenetický zákon:

- Obecné znaky se v průběhu ontogeneze objevují dříve než ty odvozené;

Johann Friedrich Meckel



- Odvozené znaky se vyvíjejí ze znaků obecných a znaky obecné ze znaků ještě obecnějších v dřívějším vývoji;

- Embrya odlišných druhů se postupně odlišují jedno po druhém;

- Embrya vyšších organismů procházejí stadii, kdy jsou podobná embryím, ne však adultům nižších organismů.

## 2. Ontogeneze

Vztah ontogeneze a evoluce:  
ontogeneze představuje důležitý zdroj  
informace

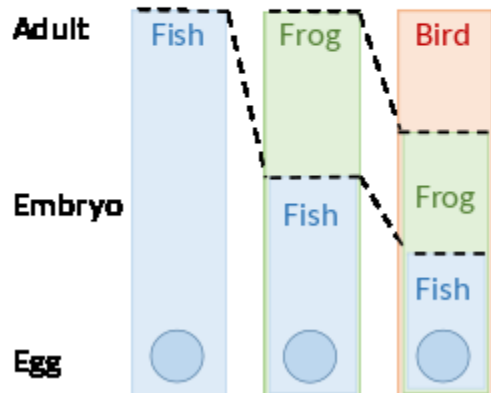
- Počáteční stadia jsou univerzální:  
blastula, gastrula, neurula

ALE...

- Fylotyp (fylotypické stadium) – stadium  
se znaky skupiny), u strunatců pharyngula

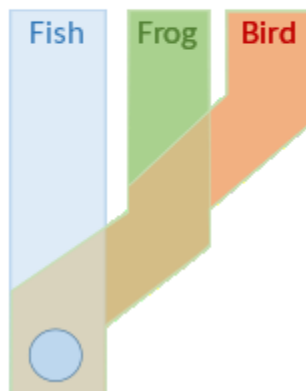
### Haeckel

Development stages  
recapitulate adult  
evolutionary stages



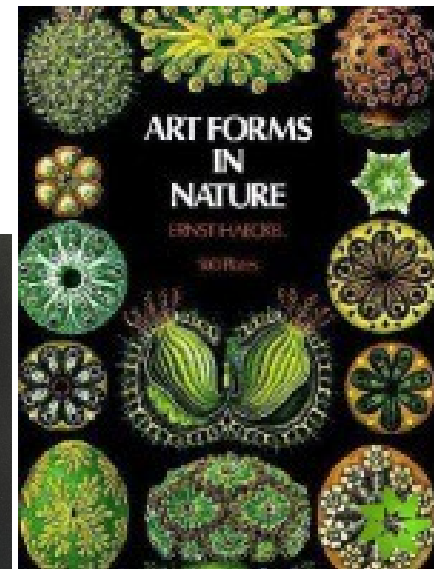
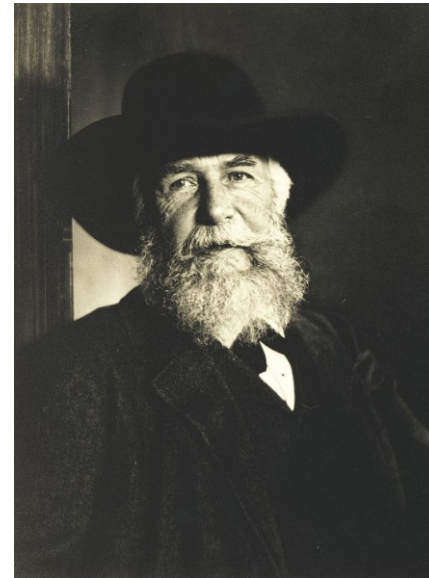
### Von Baer

No recapitulation:  
embryo's development  
increasingly diverse

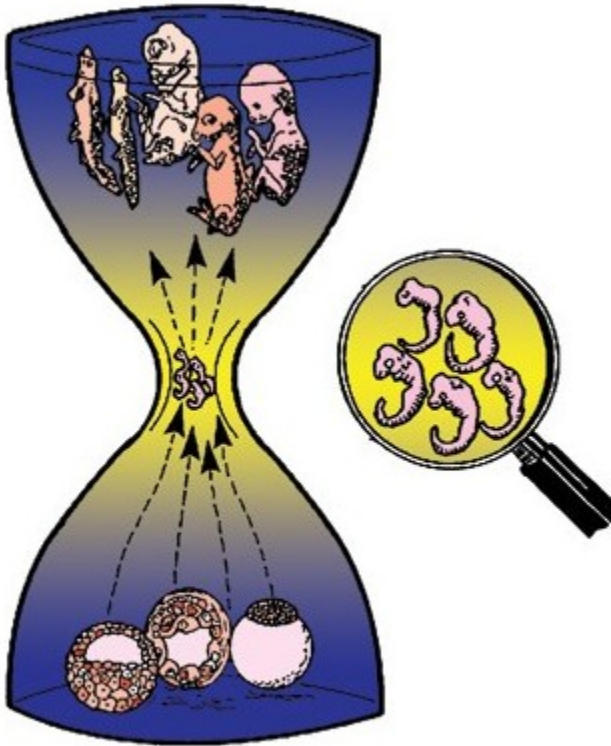


## Ernst Haeckel

pravidlo rekapitulace  
(ontogeneze „rekapituluje“ fylogenezi):



### Přesýpací hodiny v embryologii



**ALE**...nejranější stadia vývoje embrya různých druhů v rámci kmene se velmi různí, a teprve poté nastává takzvané »fylotypové stadium« (z fylum = řecky »kmen«) výrazné anatomické podobnosti, jak je popsali Haeckel a von Baer.

Fylotypové stádium – pouze zde bude zárodek kopinatce, mihule, kuřete a člověka k nerozeznání.

Vývoj jedinců ze stejného „kmene“(skupiny) tedy připomíná jakési »přesýpací hodiny«.

## 2. Ontogeneze

Genová exprese byla u všech druhů nejpodobnější ve fázi »rozšířené břišní zárodečné pásky« (extended germband), která je již tradičně považována za fylogenetické stadium hmyzu.

Model fylogenetického je skutečným biologickým fenoménem, který definuje kmeny živočichů a omezuje jejich rozrůznění v průběhu evolučního procesu.

Neměnnost fylogenetického je důsledkem »**stabilizující selekce**«. Z populace odstraňuje veškeré odchylky od optimálních hodnot.

„Stabilizační selekce je nejsilnější ve fylogenetickém stadiu, což má za následek podobnou genovou expresi a z toho vyplývající neměnnou stavbu těla.

Platí že znak, který se v ontogenezi objevuje dříve, je původnější.



heterochronie a heterotopie

principiální mechanismy  
evolučních změn

## 2. Ontogeneze

Nicméně obecně je známo jen málo tělních plánů  
udržovano pomocí vývojových omezení  
(constraints)  
Fenotypově za to mohou fylogenetická  
konzervativní stádia.

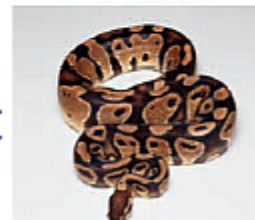
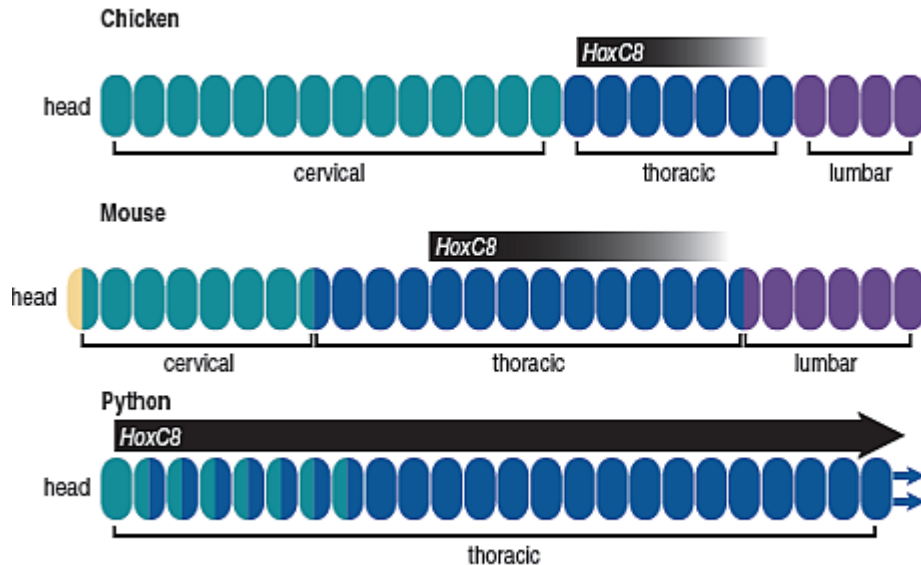
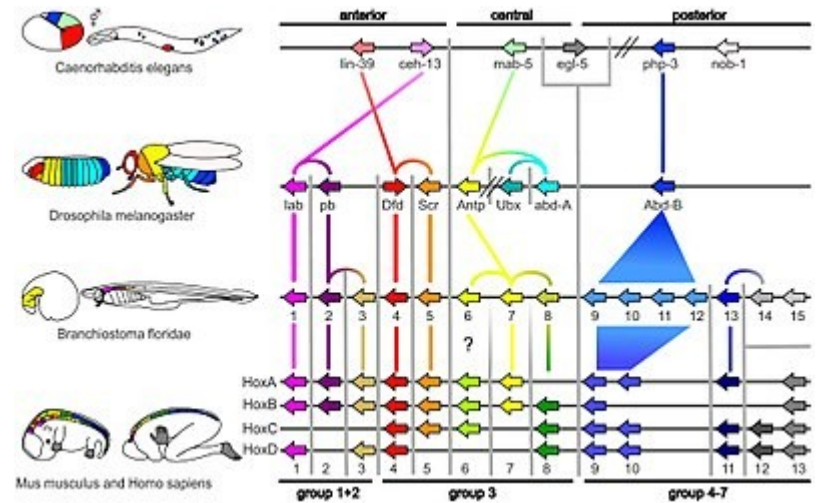
Odolnost morfotypu vůči změnám je  
základní vlastností a je výsledkem vnitřních  
vývojových omezení – genetických i  
epigenetických.

Embryo, které se odlišuje je odstraněno!

## 2. Ontogeneze

Zootyp: myšlený archetyp či předek živočichů s dvojstrannou symetrií těla, definován identickou koexpresí Hox genů

Hox geny determinují formu, počet a evoluci opakujících se částí: kuře vs. had, exprese genu *Hoxc-6* v hrudních obratlech nesoucí žebra



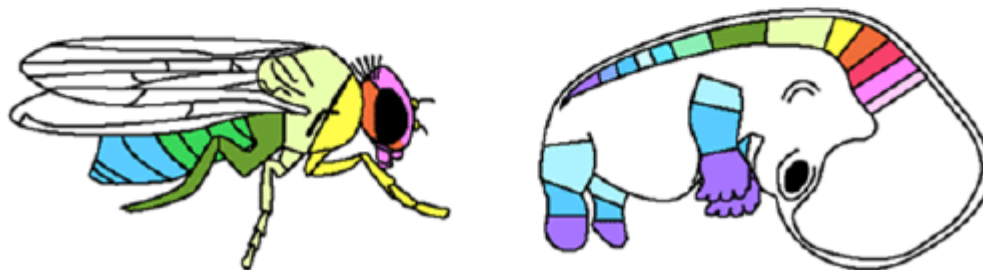
## 2. Ontogeneze

Pozor – Hox geny kontrolují pozici, nikoliv strukturní identitu

V genech není zapsán výsledný fenotyp, ale obsahují pouze návod k sestavení tělních plánů – návod se může vyvíjet, je tedy modulární a obsahuje předešlé návody, které si s sebou již nesou různá předchozí omezení.



**B**





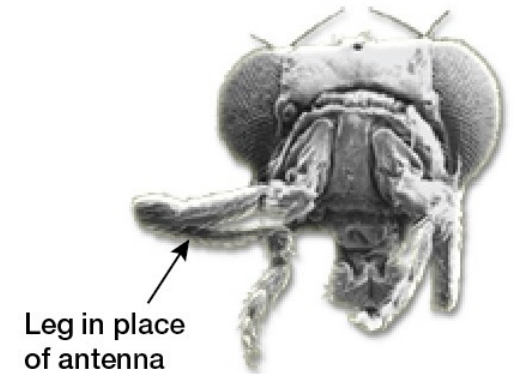
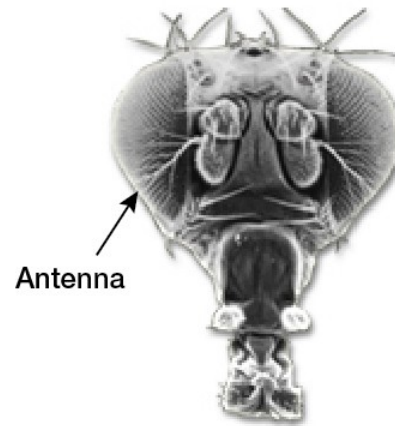
## 2. Ontogeneze

Hoxgeny jsou odpovědné za morfologickou diversitu na organismální i evoluční úrovni.

jak dokládá homeotická transformace

### William Bateson

Ukázal, jak jeden segment byl transformován v jiný



## 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.



## 2. Ontogeneze

### Vývojová morfologie

- Důležitost ontogeneze pro pochopení adultní morfologie;  
ontogeneze, životní cyklus, vajíčka, rýhování, gastrulace;  
embryonální původ orgánových soustav
- „Aktivizovaný ektoderm“ obratlovců:  
buňky neurální lišty a preplakodální zóna
- Evoluční změny ve vývojovém cyklu,  
larvy, typy a morfologie larev

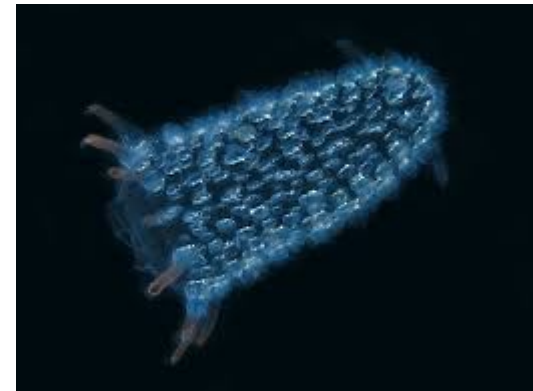
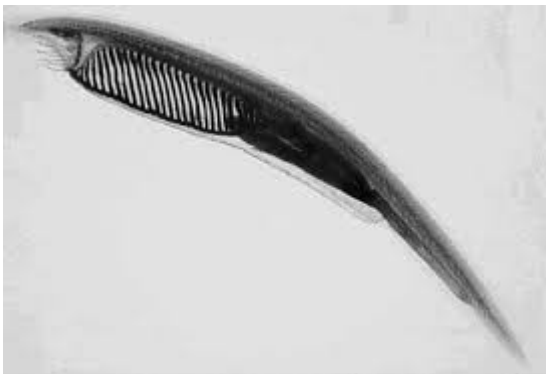
## 2. Ontogeneze

sdílené charakteristiky vývoje – homologie – systematika

Průběh ontogeneze notochordu kopinatce a pláštěnce

Stejně tak i možno sledovat ontogenezi vývojového cyklu

gametogeneze - oplození - rýhování - gastrulace - organogeneze - larva –možná metamorfóza – dospělec



## Raná embryologie

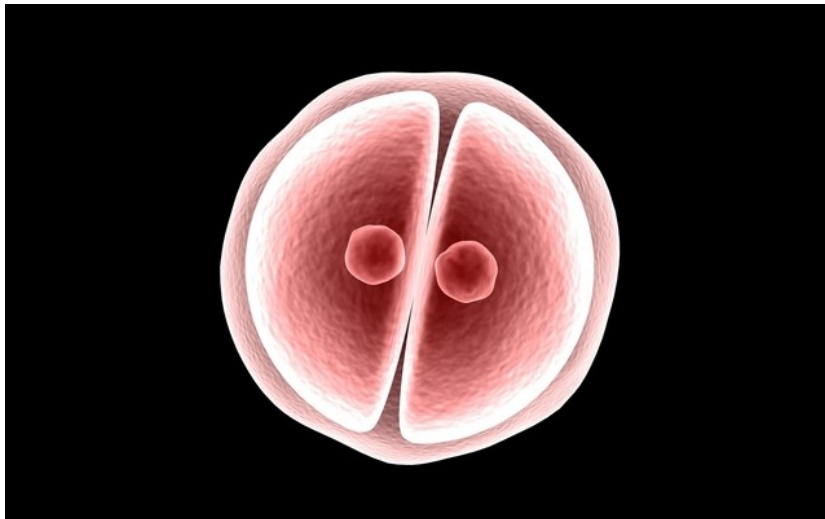
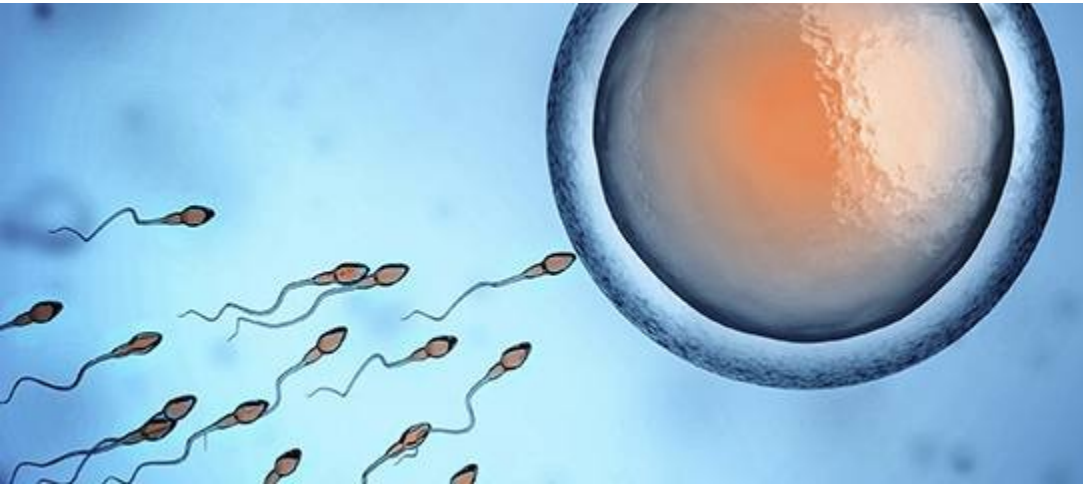
### Embryonální původ orgánových soustav a tělních dutin

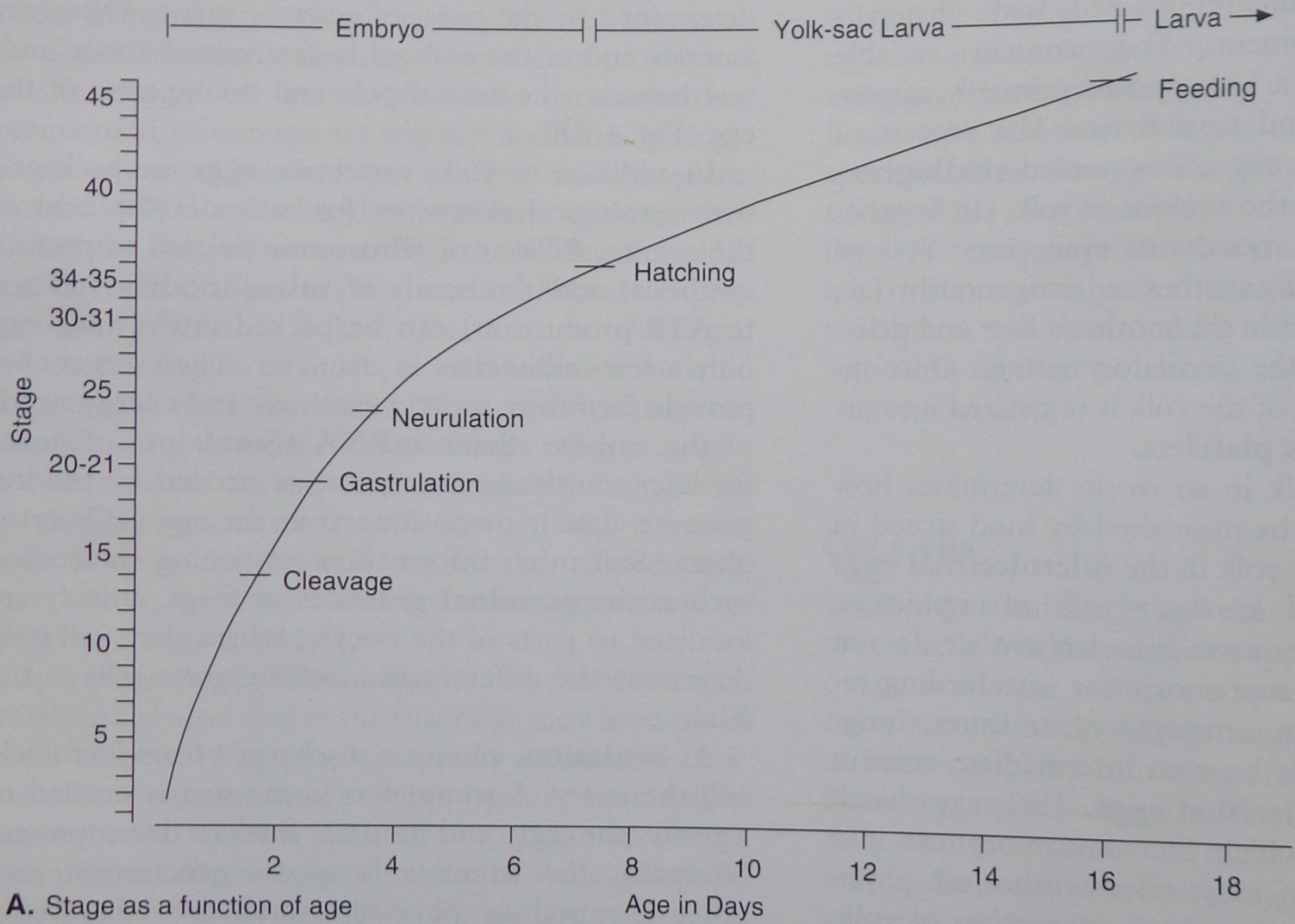
vztah zárodečných listů  
kontinuální proces, ale jednotlivé fáze  
morula, blastula, gastrula...neurula

embryo  
extraembryonální oblast  
organogeneze

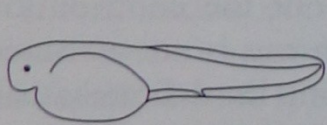
## 2. Ontogeneze

vznik gamet (gametogeneze) a oplození, splynutí gamet

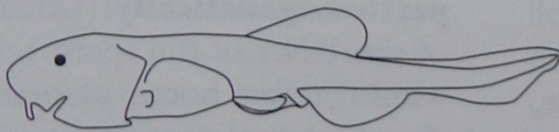




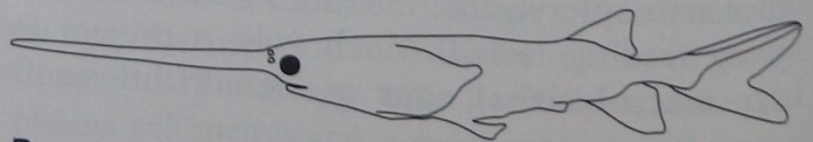
**A.** Stage as a function of age



**B.** Yolk-sac larva



**C.** Larva



**D.** Juvenile

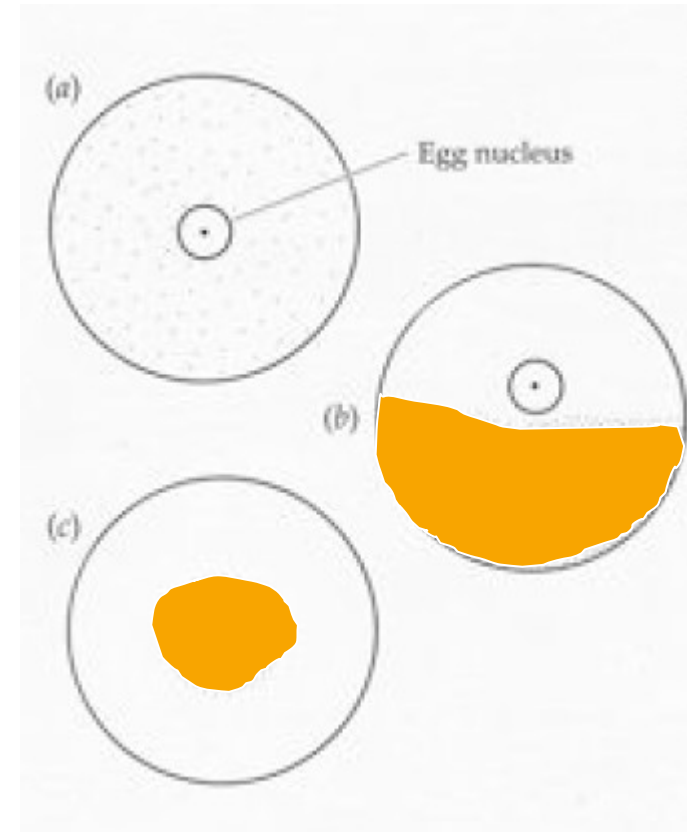
## 2. Ontogeneze

Vajíčka (dle rozložení žloutku):

- isolecitální: iso=stejný
- telolecitální: žloutek koncentrován u vegetálního pólu buňky/vejce
- centrolecitální: žloutek koncentrován u centra

Vajíčka (dle množství žloutku;  
málo-mnoho)

- alecitální
- oligolecitální
- mesolecitální
- polylecitální



Typ vajíčka zásadně předurčuje typ rýhování! holoblastické (úplné) vs. Meroblastické (část)

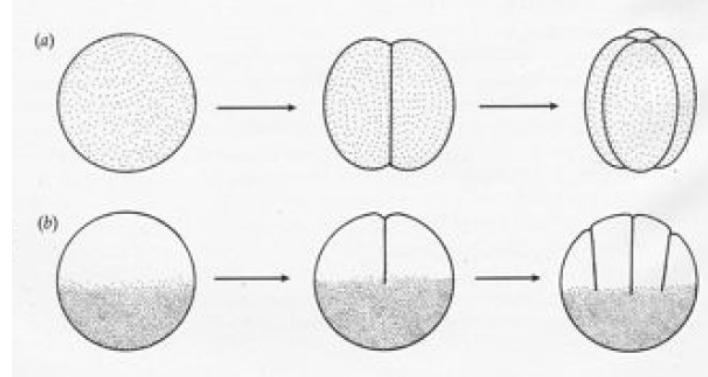


## 2. Ontogeneze

Rýhování vajíčka na povrchu...

holoblastické (kompletní)

meroblastické (částečné)



z jednobuněčné zygoty na vícebuněčnou morulu

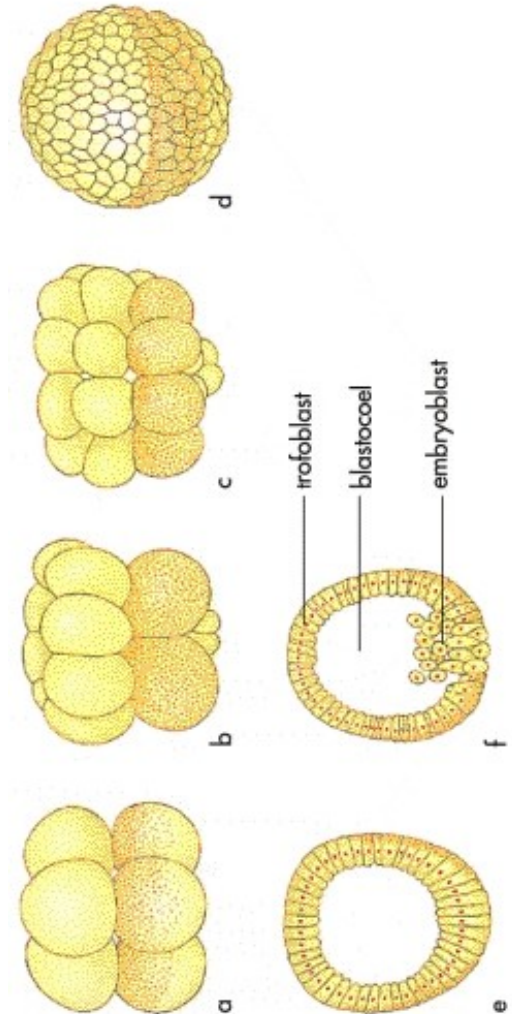
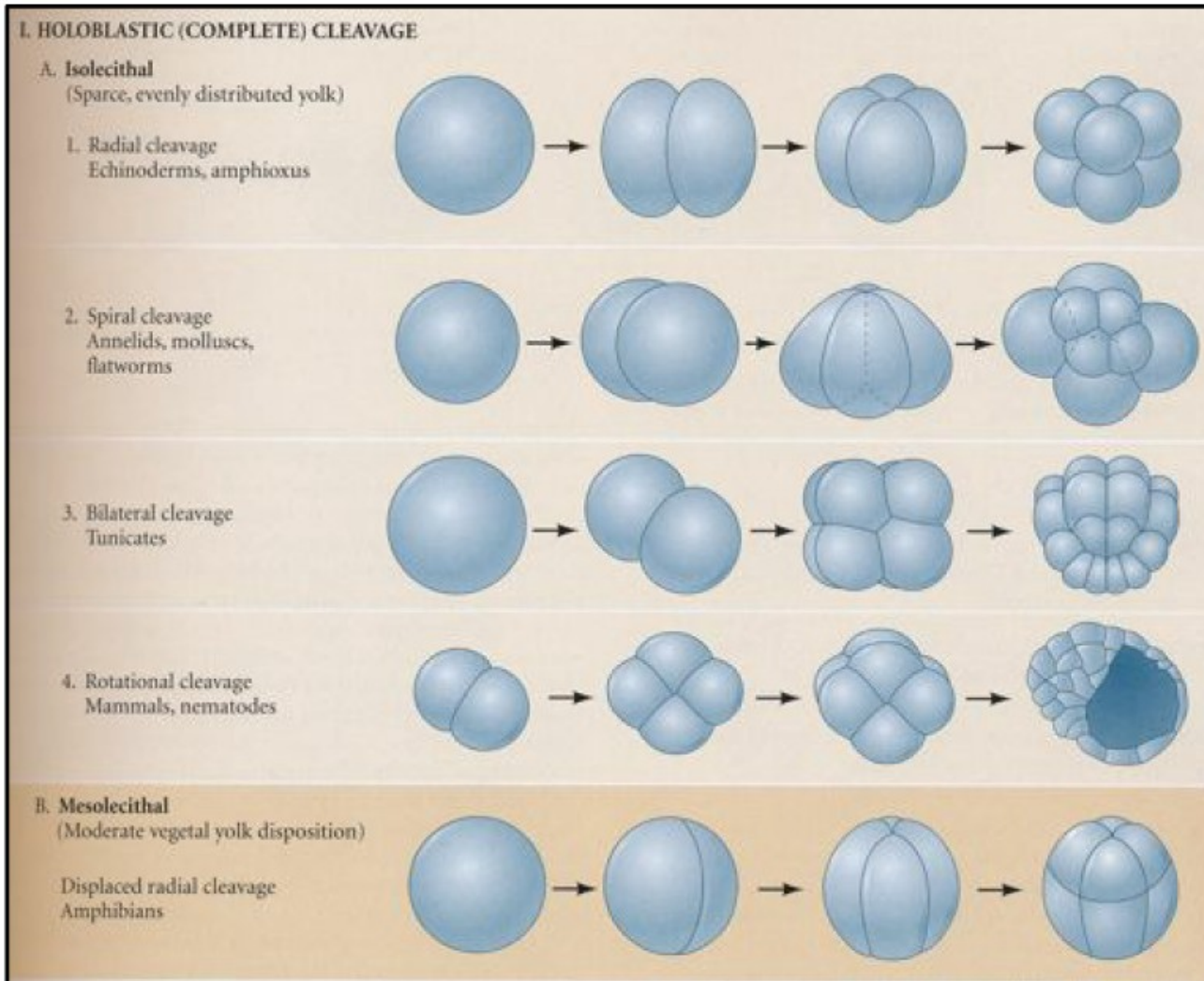
**TABLE 5.1** Comparison of Cleavage Patterns and Yolk Accumulation in Representative Vertebrates

<b>Cleavage Pattern</b>	<b>Yolk Accumulation</b>	<b>Representative Animals</b>
Holoblastic	Microlecithal	Amphioxus, eutherian mammals
	Mesolecithal	Lampreys, bowfins, gars, amphibians
Meroblastic	Macrolecithal	Elasmobranchs, teleost fishes
Discoidal <sup>a</sup>	Macrolecithal	Reptiles, birds, monotremes

<sup>a</sup>Discoidal cleavage is an extreme case of meroblastic cleavage.

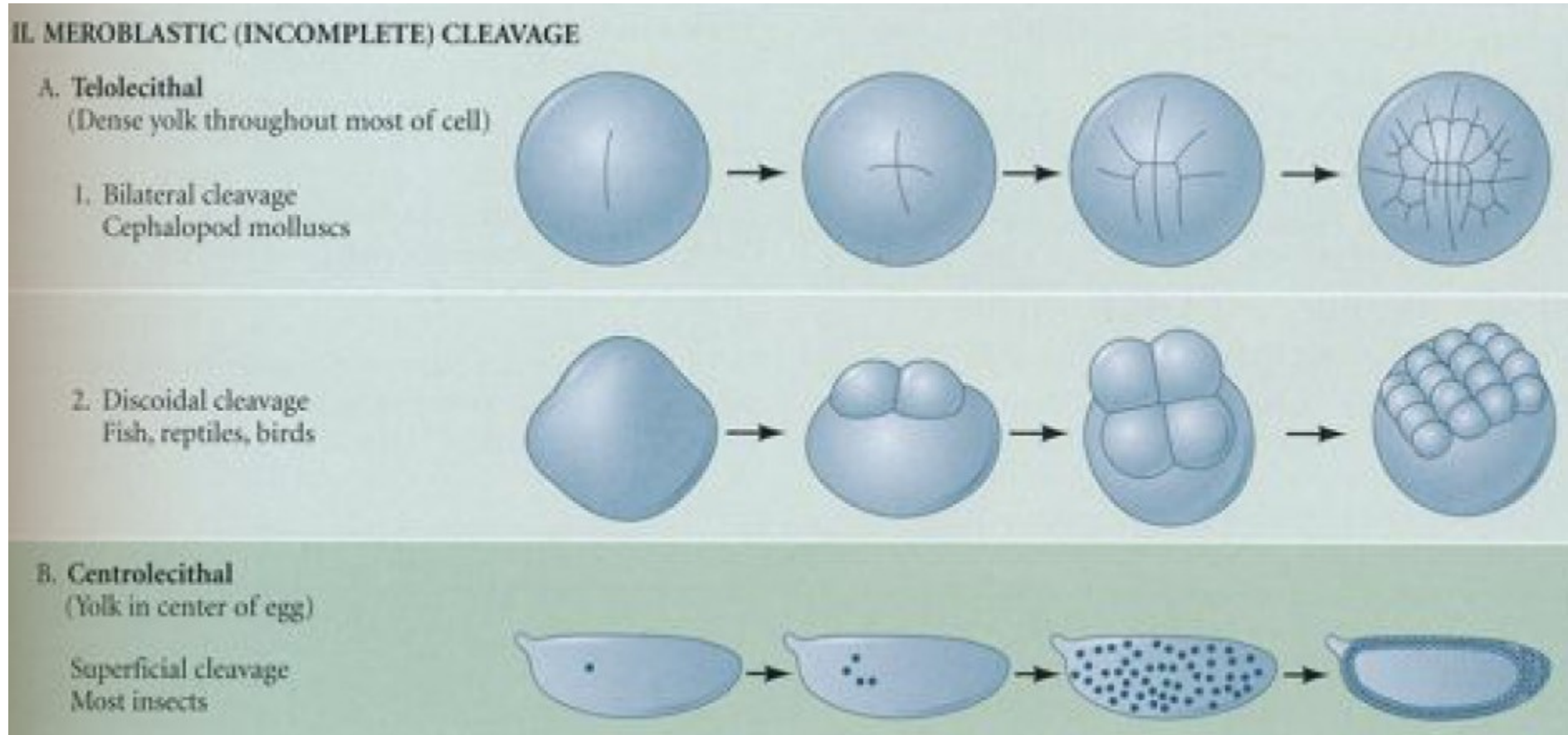
## 2. Ontogeneze

### Holoblastické, rýhování na celém vajíčku



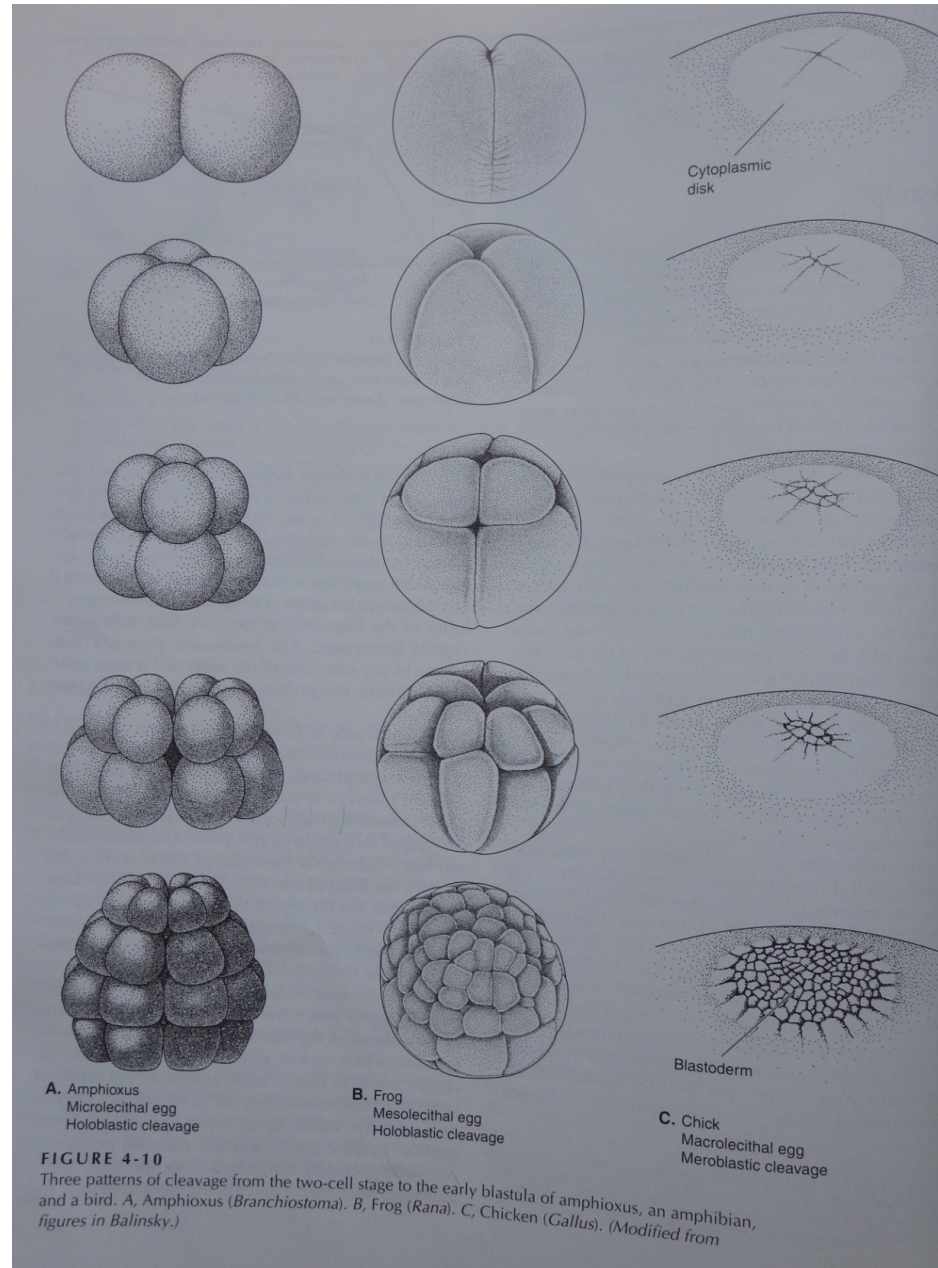
## 2. Ontogeneze

Meroblastické, rýhování jen na části vajíčka

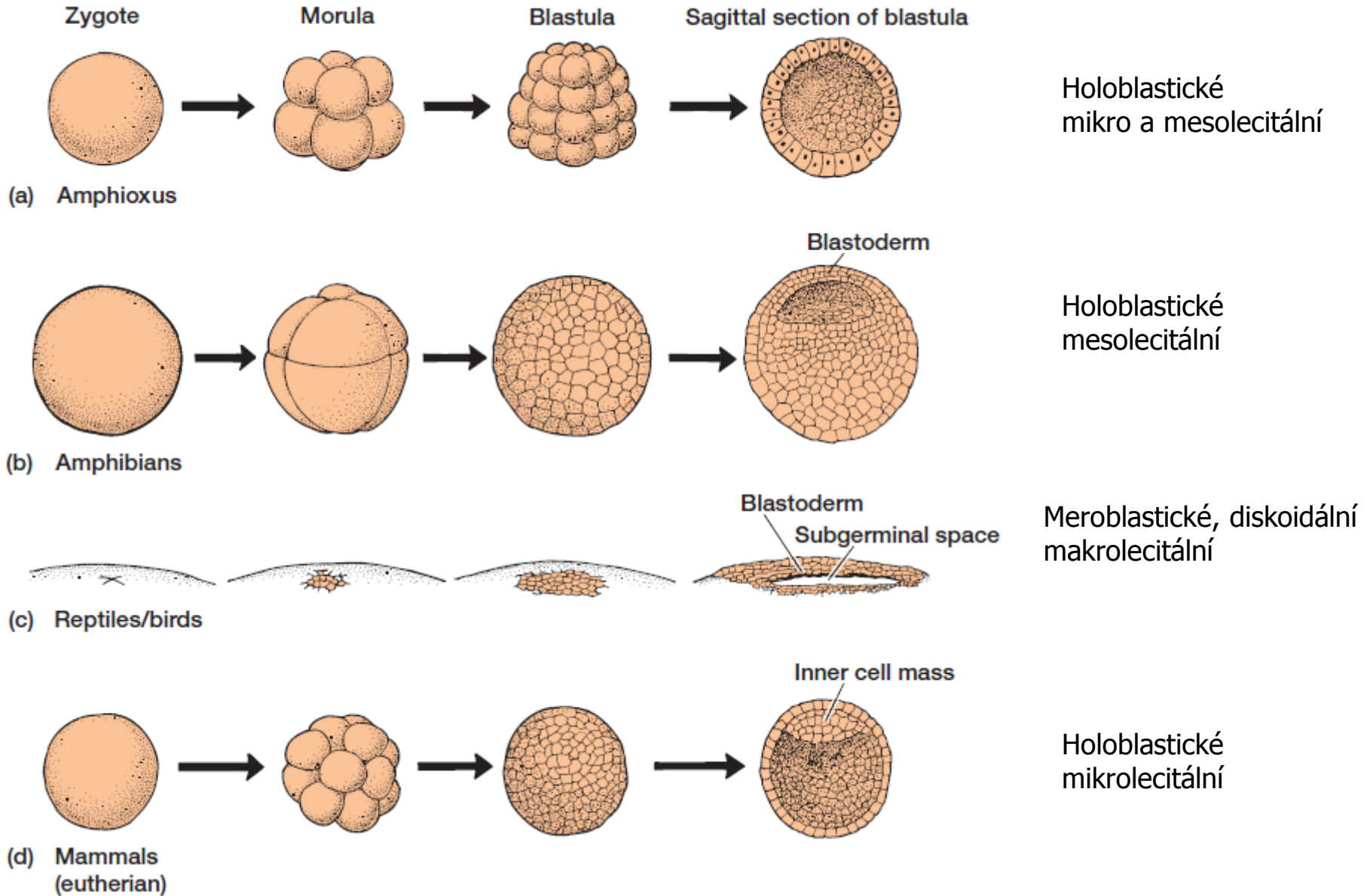


## 2. Ontogeneze

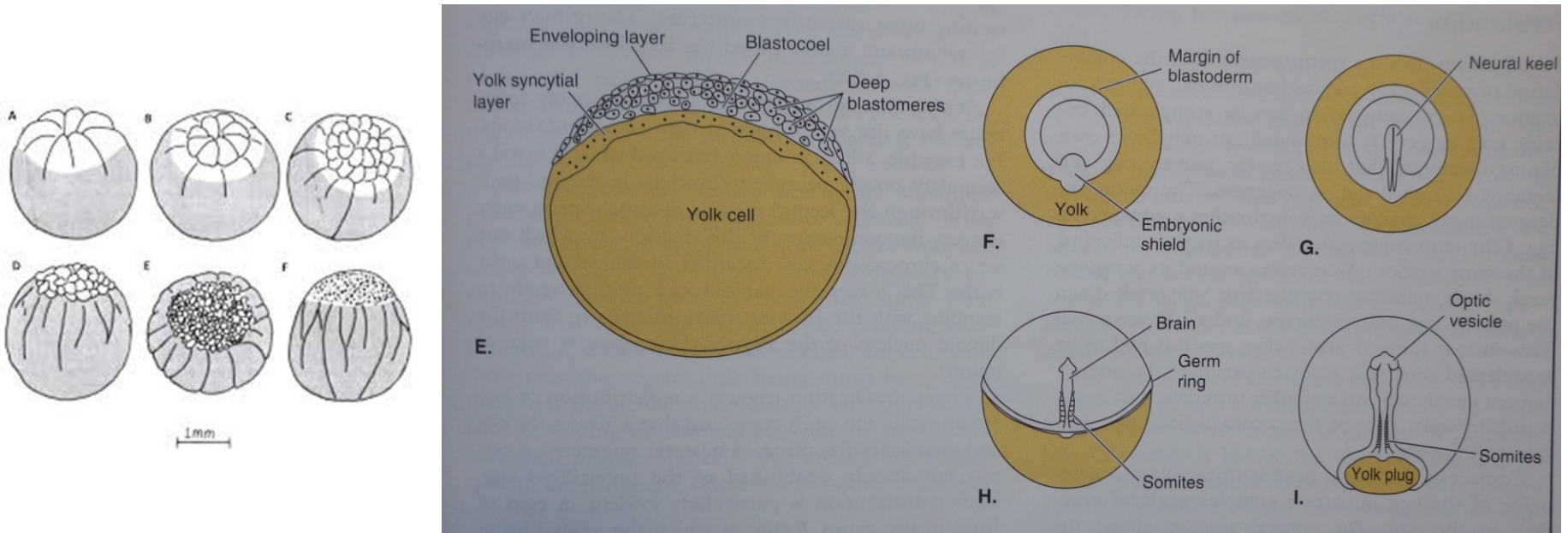
Podle obsahu žloutku...



## 2. Ontogeneze



## 2. Ontogeneze



### *Danio rerio*

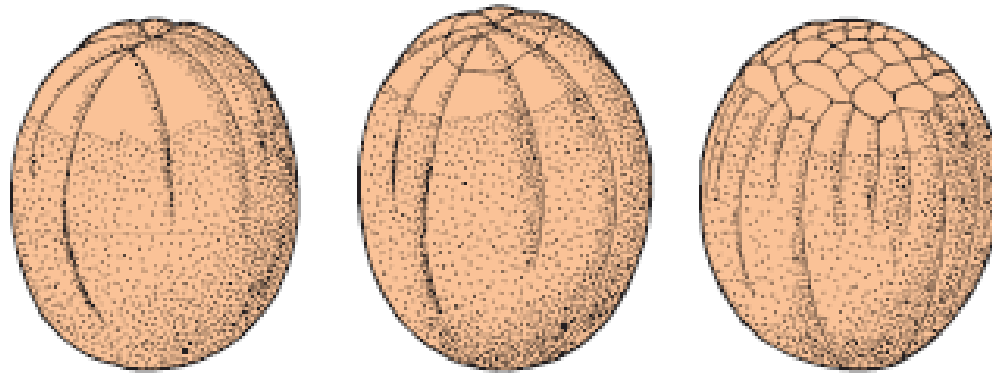
diskoidální a meroblastické (jen část vajíčka, bez žloutku) rýhování

blastoderm na vrcholu vajíčka (E), jeho expanze epibolií o většině vajíčka

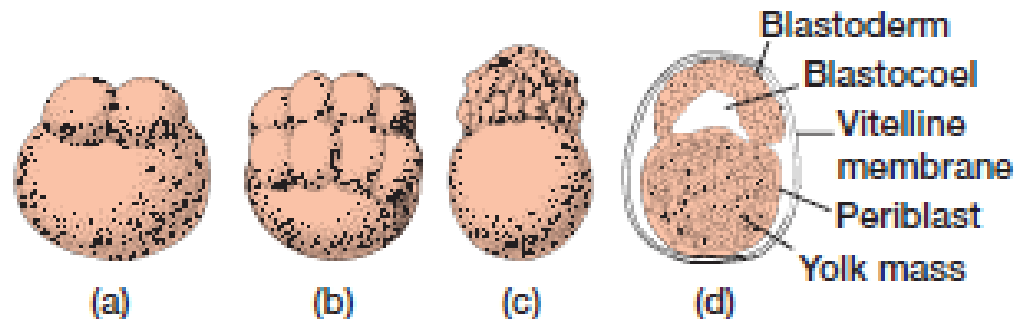
vznik 3 zárodečných vrstev a osa embrya (H)

mozek, zrakové váčky, somity - ještě před gastrulací!!!

## 2. Ontogeneze



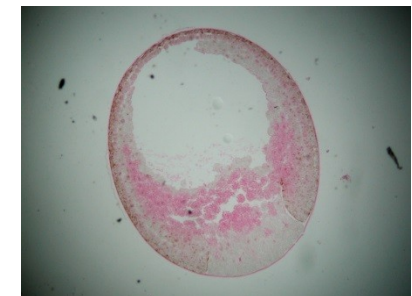
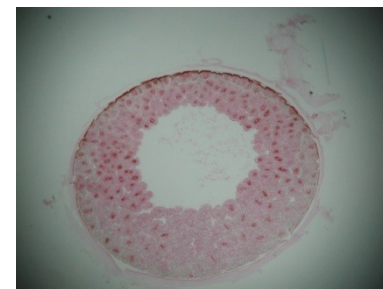
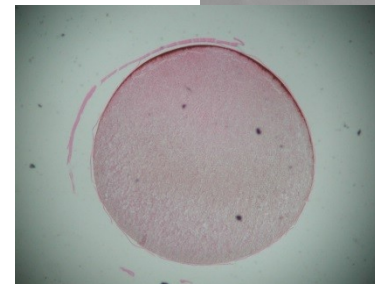
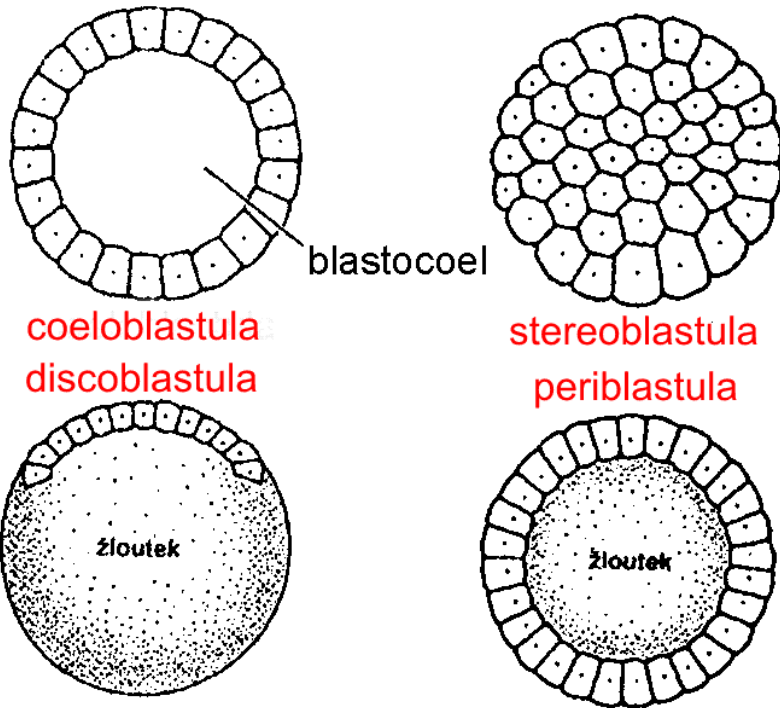
**FIGURE 5.3** Holoblastic cleavage in the bowfin, *Amia*.



**FIGURE 5.4** Discoidal cleavage in a teleost (zebra fish). (a) Cleavage begins with the appearance of the first mitotic furrow. After successive mitotic divisions (b), the blastula (c) results. (d) Cross section of the blastula. A cap of blastoderm rests on the uncleaved yolk mass, and a vitelline membrane is still present around the entire blastula.

Výsledek rýhování vajíčka= **1. BLASTULA**

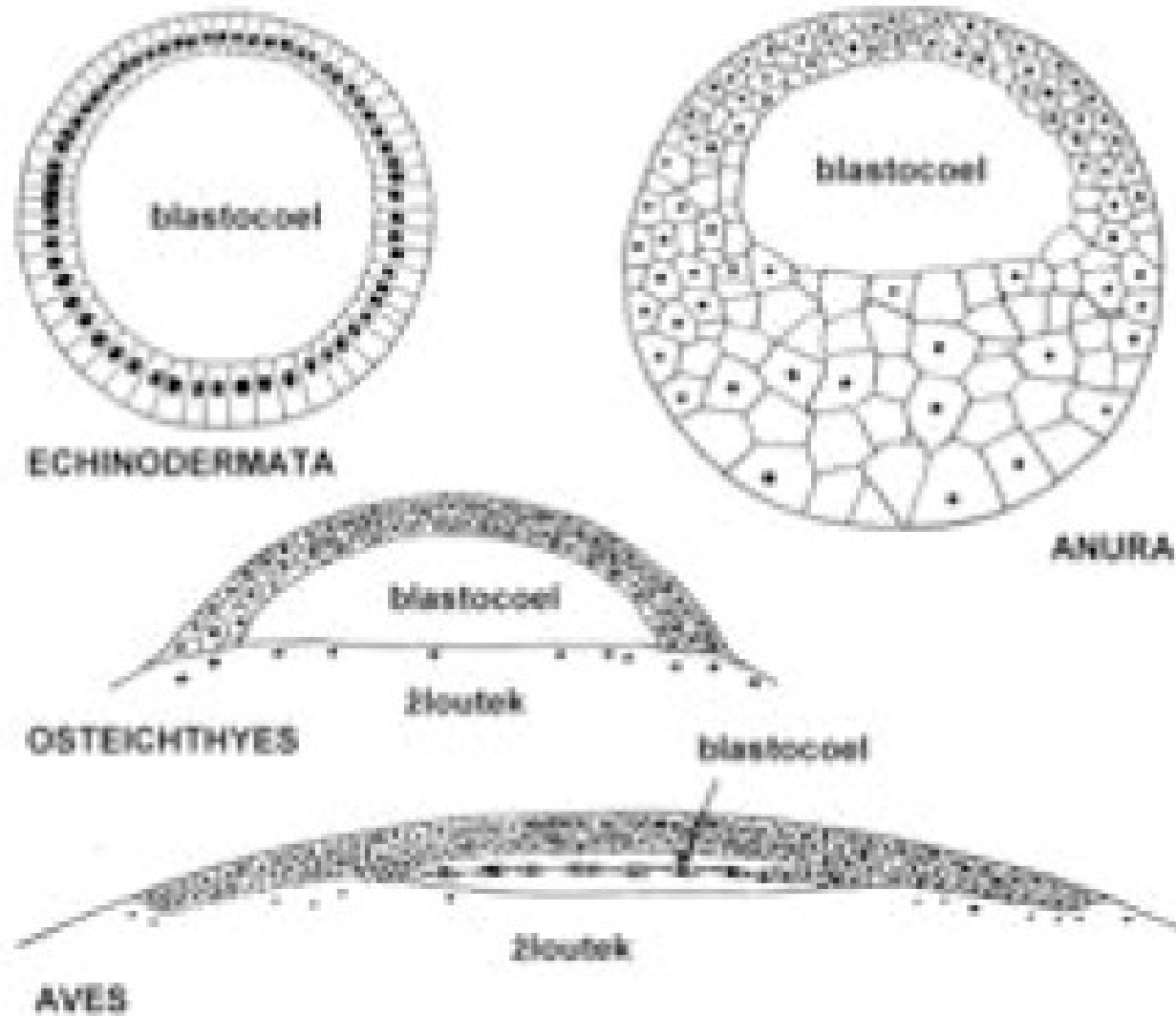
rýhováním vzniká primární tělní dutina = **blastocoel**



Vznik ektodermu a primární tělní dutiny (blastocoelu)



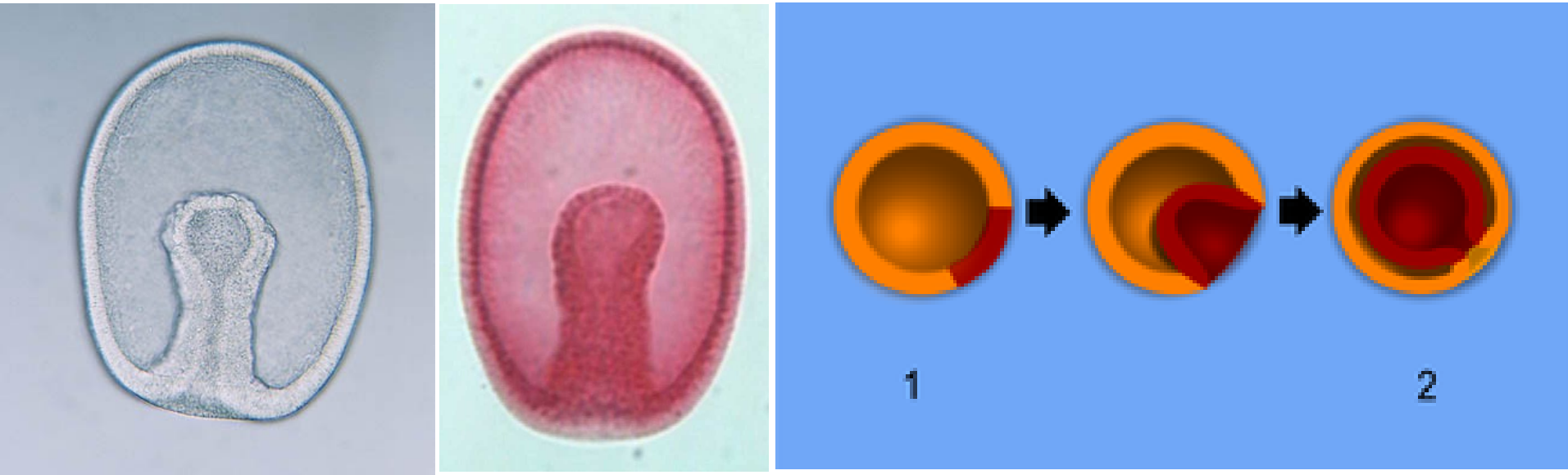
## 2. Ontogeneze



Obč. 11 Schematické znázornění blastuly některých živočichů. Podle Balinského (1975).

Stádia embryonálního vývoje:

# 2. GASTRULA



po stadiu blastuly nastává gastrulace = proces, v jehož průběhu se blastula díky buněčným pohybům přetvořuje do podoby mnohavrstevné gastruly  
» zárodečné vrstvy » organogeneze

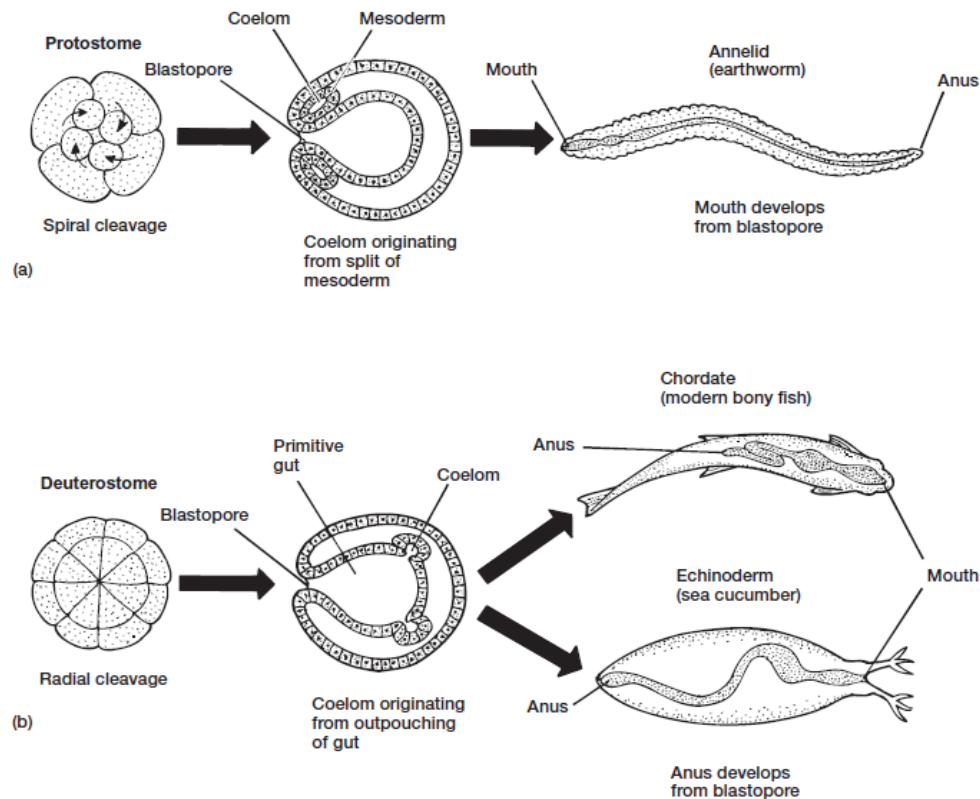
Pouze mnohobuněčné organismy (Metazoa, resp. Eumetazoa) vytvářejí zárodečné vrstvy, které dále poskytují materiál k diferenciaci buněk do tkání

## Vznik entodermu a prvoúst, formace mezodermu

## 2. Ontogeneze

Gastrulace může být viděna jakožto embryonální analogie přechodu komplexity od protozoa k metazoa!

TABLE 2.1 Fundamental Patterns in Bilateria Development	
Protostomes	Deuterostomes
Blastopore (mouth)	Blastopore (anus)
Spiral cleavage	Radial cleavage
Schizocoelic coelom	Enterocoelic coelom
Ectodermal skeleton	Mesodermal skeleton



## 2. Ontogeneze

blastoporus = prvoústa

archenteron = prvostřevo (druhotná tělní dutina)

Různé způsoby pohybu buněk

- invaginace
- ingrese
- delaminace
- epibolie (obrůstání)
- involuce

**Invagination:**  
Infolding of cell sheet into embryo



*Example:*  
Sea urchin endoderm

**Involution:**  
Inturning of cell sheet over the basal surface of an outer layer



*Example:*  
Amphibian mesoderm

**Ingression:**  
Migration of individual cells into the embryo



*Example:*  
Sea urchin mesoderm,  
*Drosophila* neuroblasts

**Delamination:**  
Splitting or migration of one sheet into two sheets



*Example:*  
Mammalian and bird hypoblast formation

**Epiboly:**  
The expansion of one cell sheet over other cells



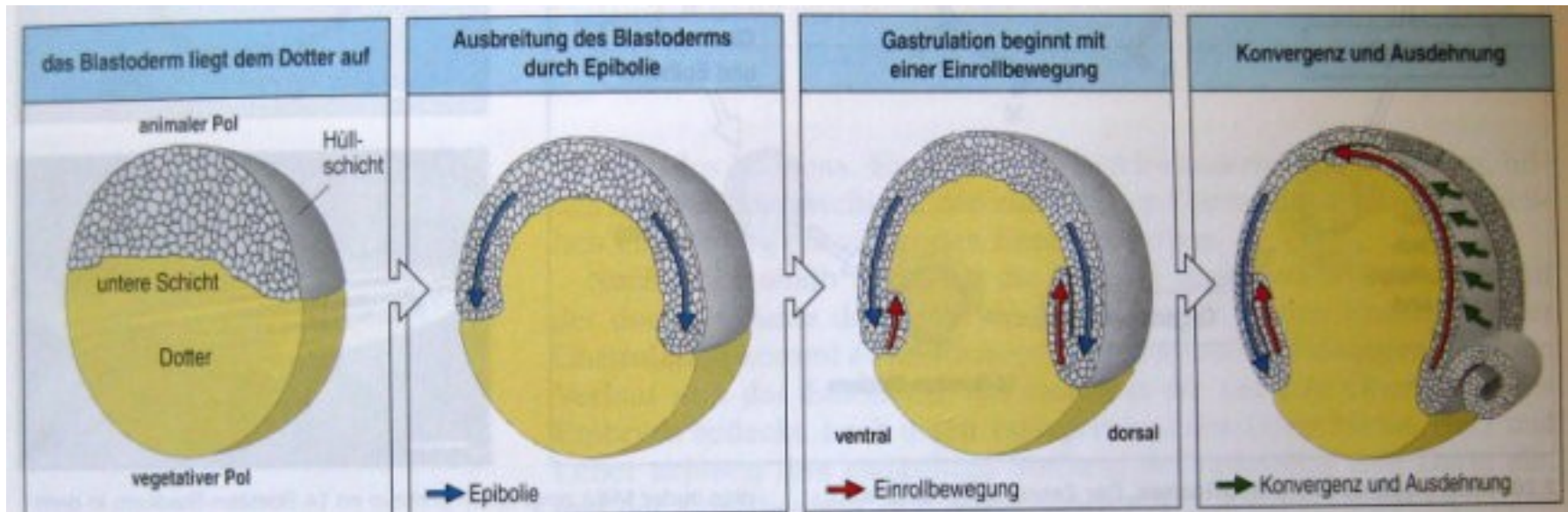
*Example:* Ectoderm formation in amphibians, sea urchins, and tunicates

## 2. Ontogeneze

### 5 procesů gastrulace

**epibolie** – vnější epiteliální vrstva zevnějšku přeroste a překryje budoucí entoderm.

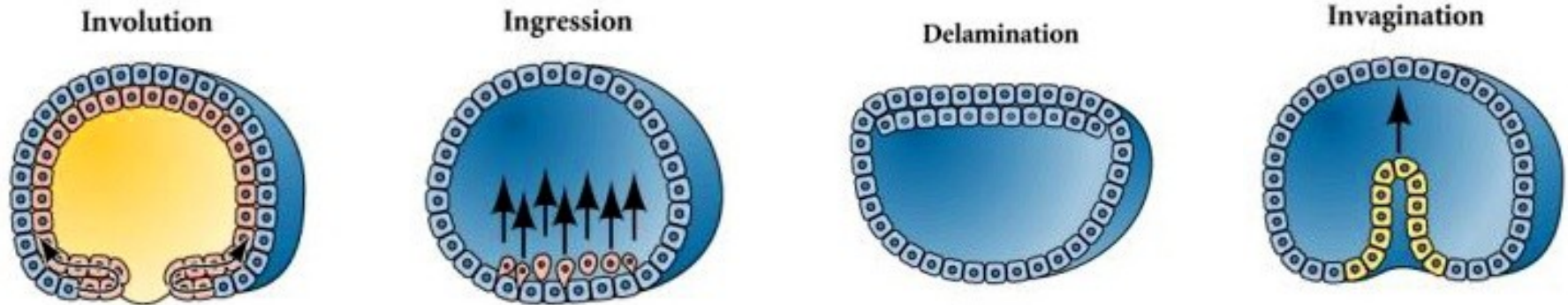
Během epibolie se buňky v jednom směru zužují a v dalším prodlužují, čímž je zprostředkován jejich pohyb. Na začátku epibolie se blastoderm začíná ztenčovat a vyklenovat. Prodlužování buněk probíhá od animálního až k vegetativnímu pólu, dokud kompletně nepokryje vajíčko.



## 2. Ontogeneze

**involute** - zavinutí vnější vrstvy buněk tak, že zcela překryje vnitřní povrch této vrstvy buněk

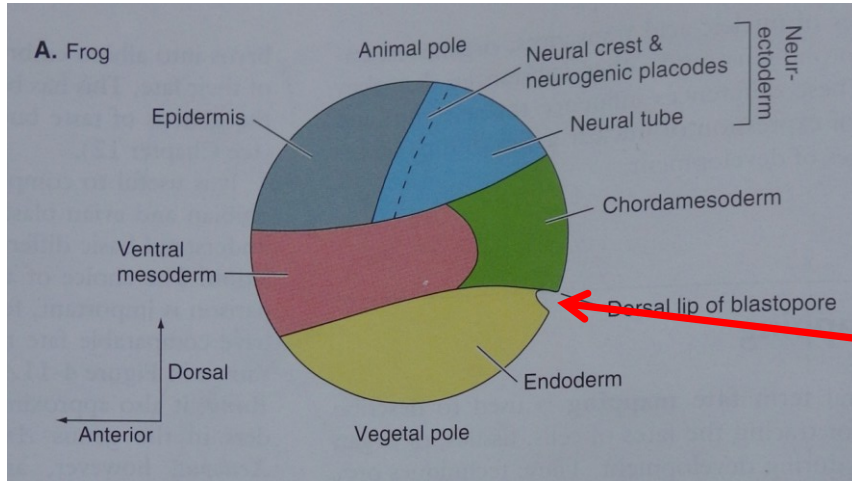
**ingrese** – migrace jednotlivých buněk z povrchové do hlubší vrstvy



**delaminace** – rozdělení jedné vrstvy buněk do dvou víceméně paralelních

**invaginace** - vchlípnutí určité skupiny buněk, podobně jako se promačkává propíchnutý míč.

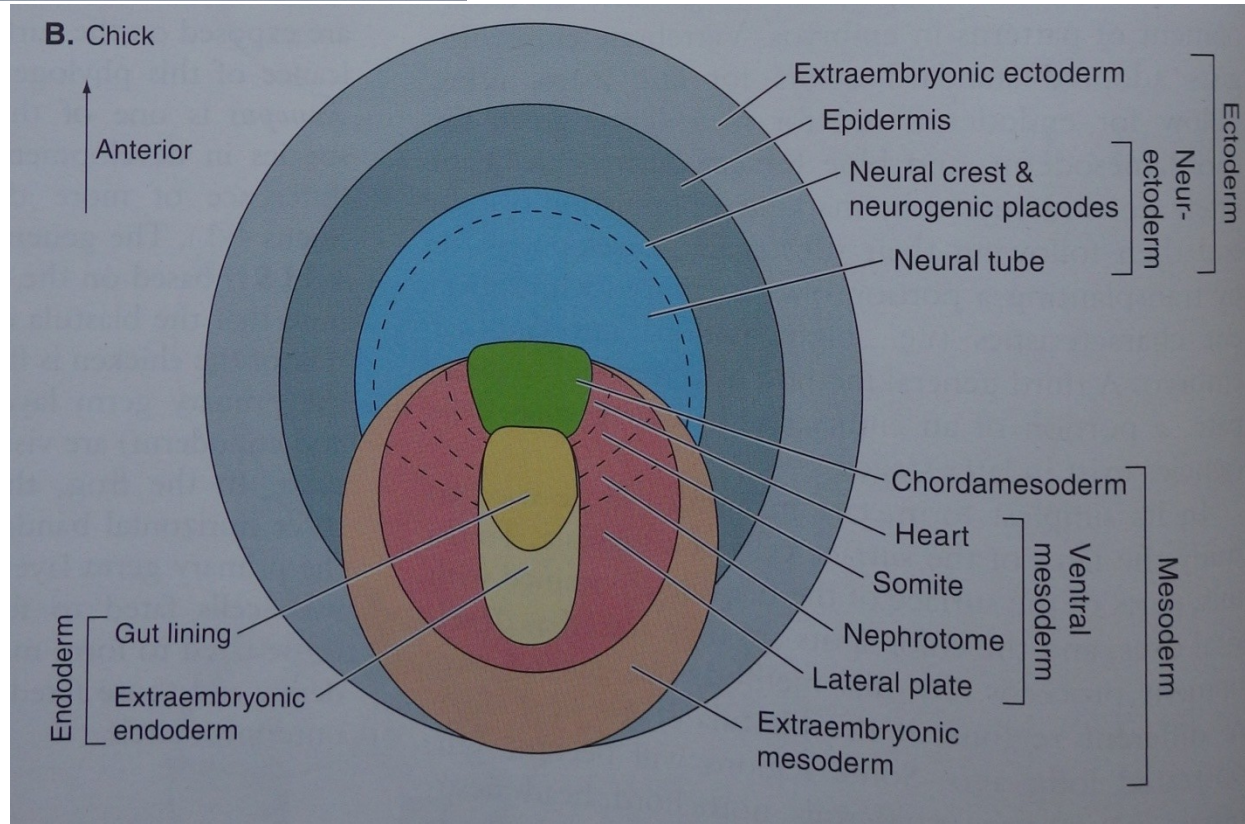
## 2. Ontogeneze



gastrulace (počátek neurulace)

odtud involuce

modrá – ektoderm  
 žlutá – entoderm  
 červená - mezoderm



## 2. Ontogeneze

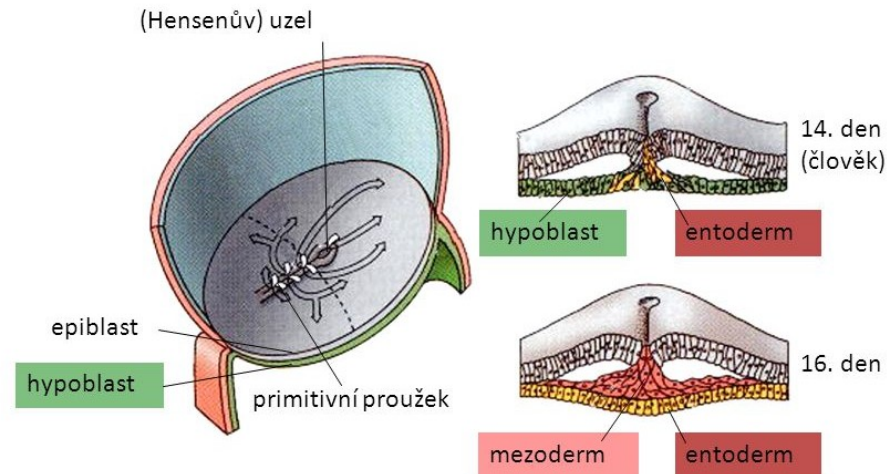
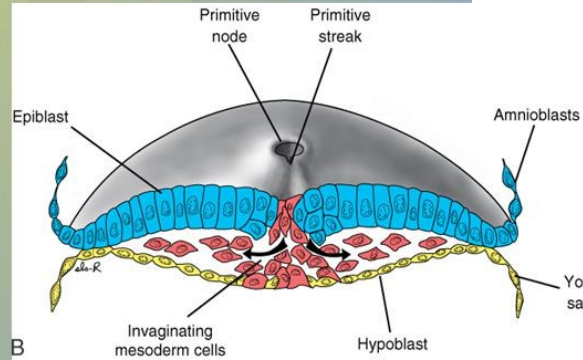
Gastrula má již dvě vrstvy buněk a obsahuje dutinu (tzv. prvostřevo), která se otvírá do okolního světa otvorem zvaným blastoporus. Vrstvy gastruly se postupně transformují v tzv. zárodečné listy – entoderm, ektoderm a mezoderm.

**epiblastické buňky** - migrace do **primitivního proužku** projdou hrdlem – ti co projdou, základ pro endoderm resp. mezoderm  
ostatní ektoderm

### Gastrulace - savci

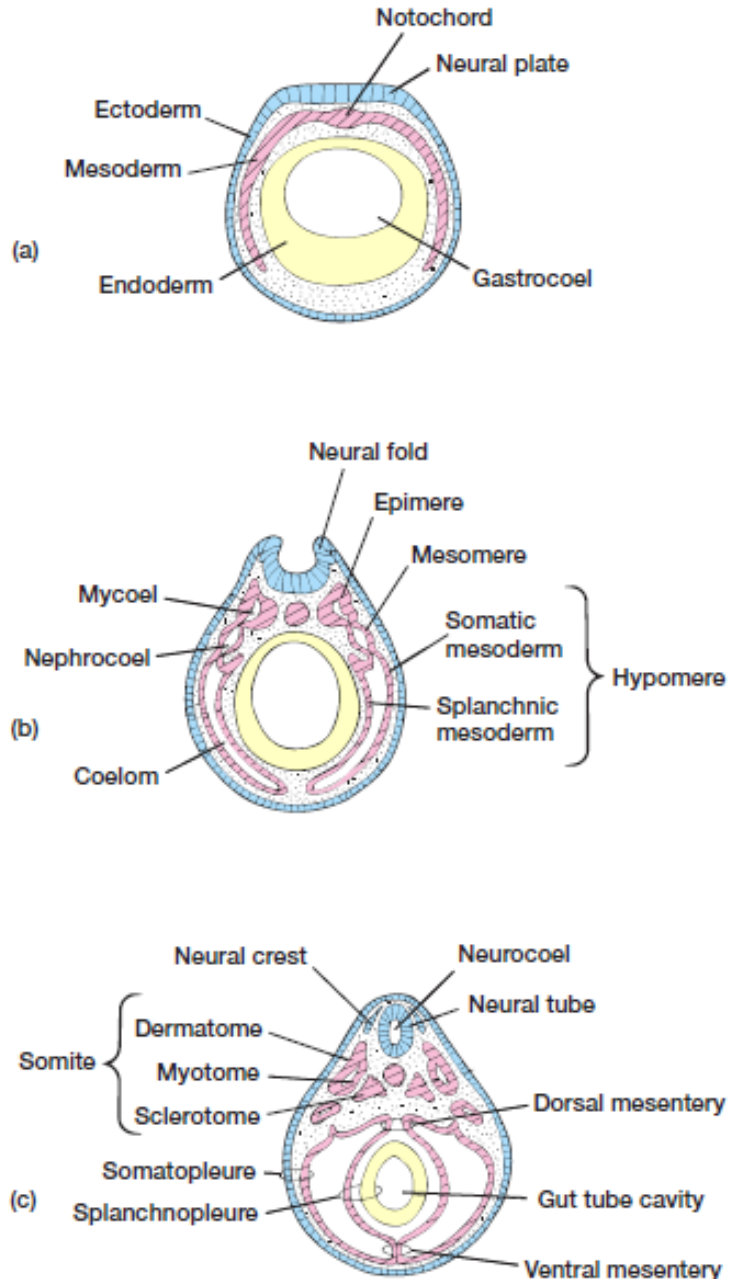
#### Vývoj embryoblastu - gastrulace

- Vývoj 3 zárodečných vrstev: ektoderm, mesoderm a endoderm
- Primitivní uzel a primitivní proužek
- Ztráta mezibuněčných spojení
- Lahvovité bb
- Buněčná migrace





## 2. Ontogeneze



následná diferenciacie  
mesodermu a nervové trubice:

- 1) gastrulace (gut, formation)
- 2) neurulace

dvě cesty vzniku mesodermu

diferenciacie neurální lišty

## 2. Ontogeneze

### mesoderm

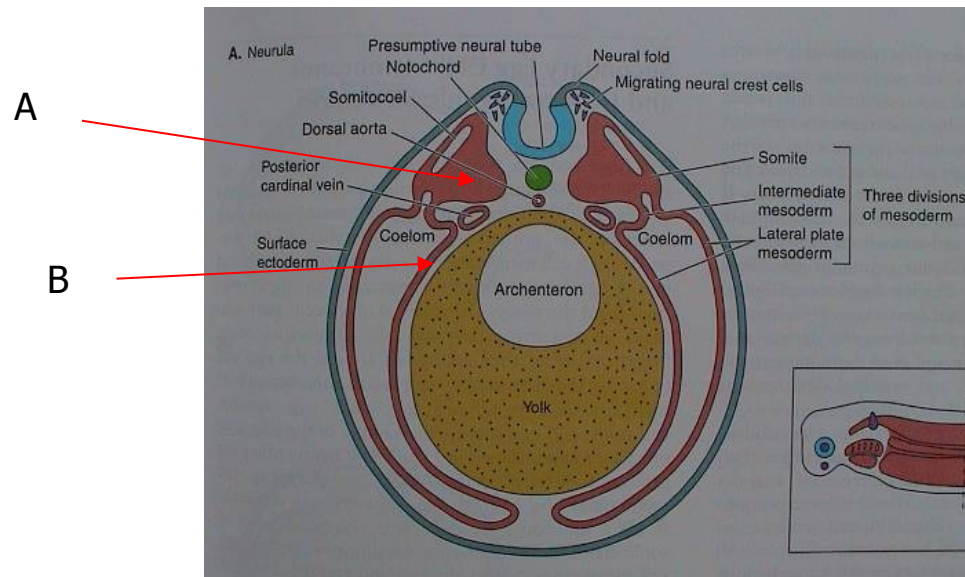
#### A) **somatický** (vznik somitů = sklerotomy nebo BNL)

obratle, chrupavčité neurocranium, část kostěného neurocrania, costae, sternum, část pásma přední končetiny (scapula, procoracoid atd.), celé pásmo zadní končetiny, celá kostra volných končetin

#### B) **viscerální** (ze splanchnopleury a nervové lišty)

stěna embryonálního střeva, list mezodermu naléhající k entodermu

žaberní oblouky, viscerocranium, sluchové kůstky



### Vznik druhotné tělní dutiny

blastocoel jako prim. dutina!

**Pozor**, strikní enterocoelie pouze u Cephalochordata a Urochordata

- absenci enterocoelie u Vertebrata lze chápat jako sekundární znak, od společného předka
- vznik coelomu z mesodermu rozšířením buněk jako důsledek zvětšení žloutkového vaku
- schizocoelie 2x nezávislý vznik! U Protostomia i Deuterostonia

## 2. Ontogeneze

### Vznik mesodermu

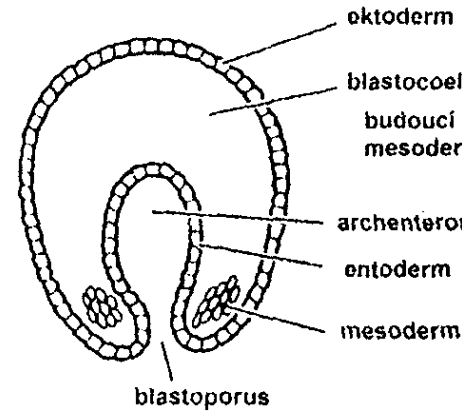


### schizocoelie

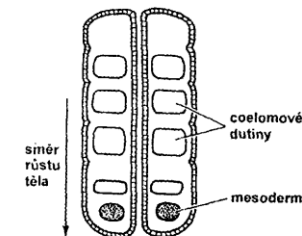
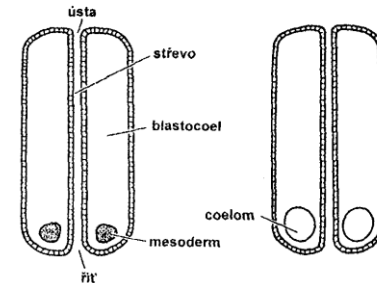
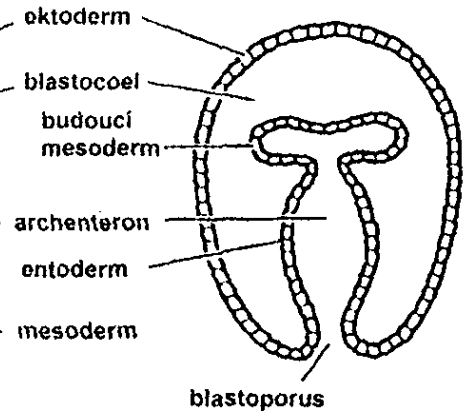
Vlastnosti mesodermu:

- postupná diferenciacie od rostrálneho konce tela ke kaudálnému;
- není to souvislý zárodečný list - je to z velké části série váčků zvaných souborně druhotná dutina tělní (coelom).

### schizocoelie



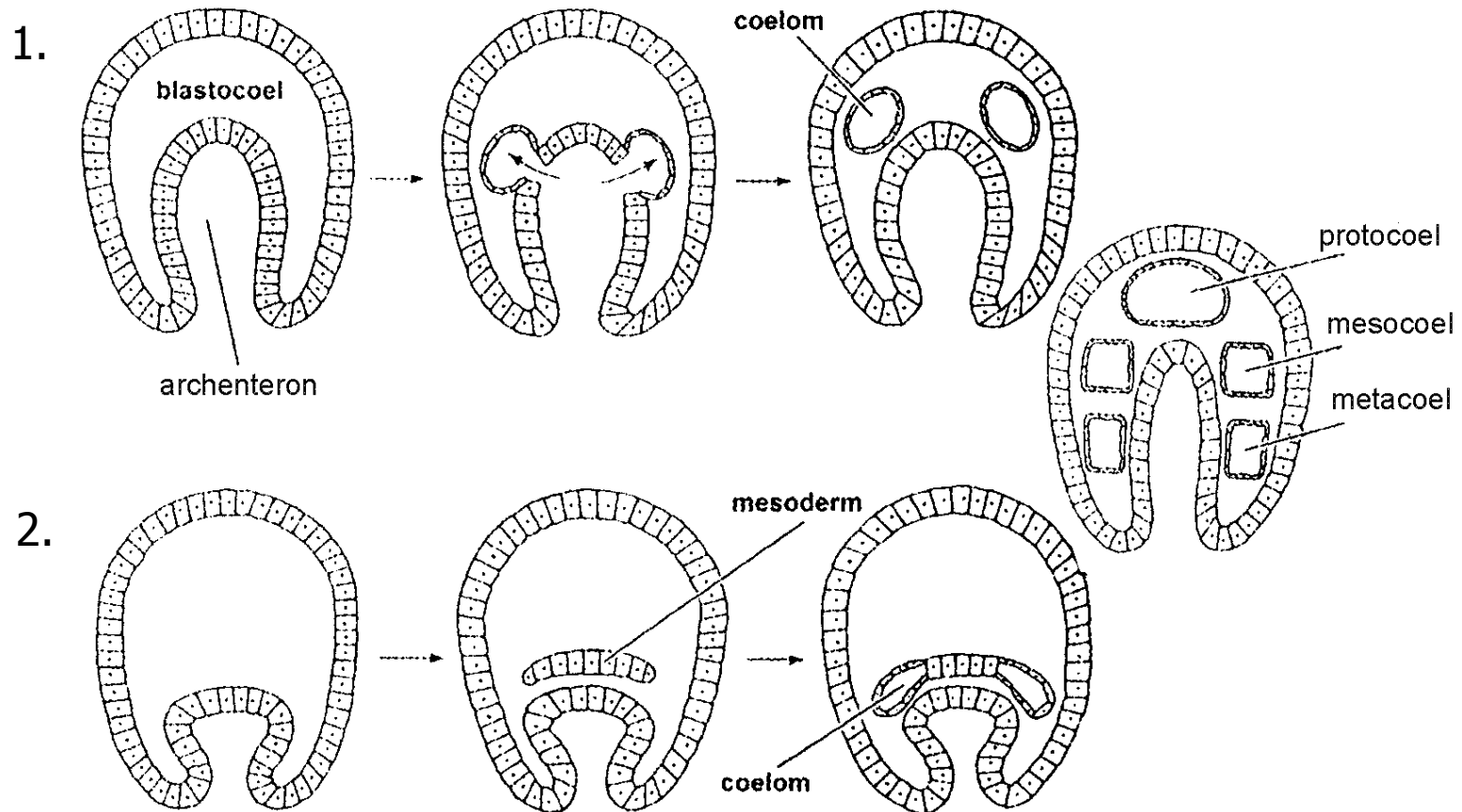
### enterocoelie



coelomové váčky

## 2. Ontogeneze

vznik mesodermu u druhoústých (2 hlavní typy)



## 2. Ontogeneze

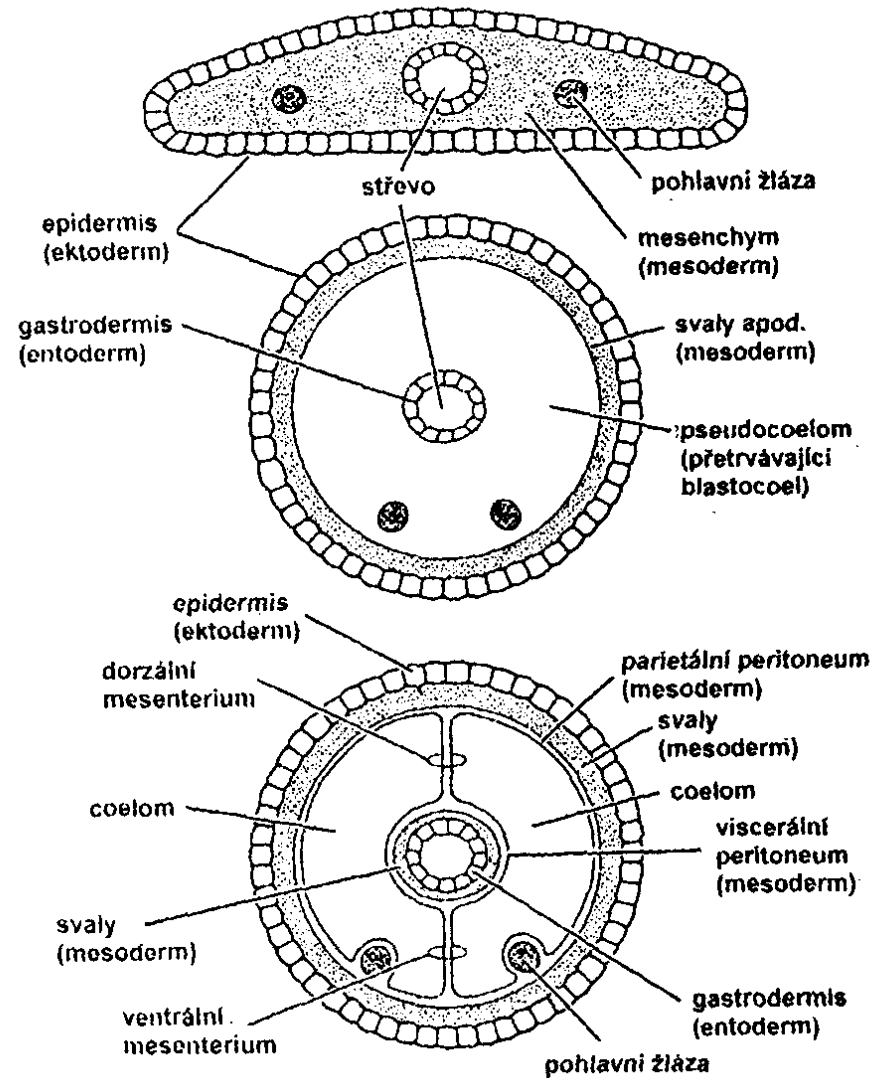
Dutiny tělní:

- primární dutina tělní:  
**BLASTOCOEL**

Acoelomata, Pseudocoelomata

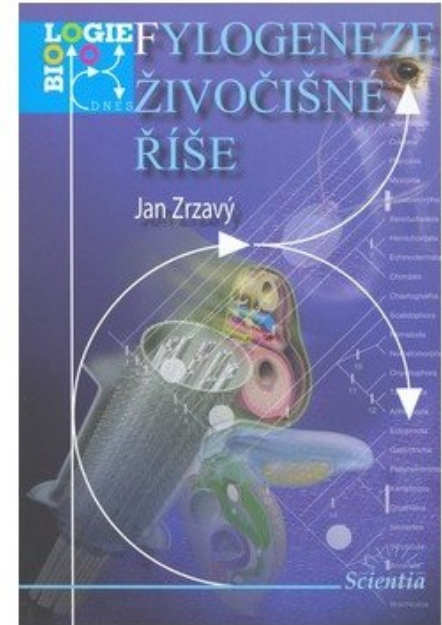
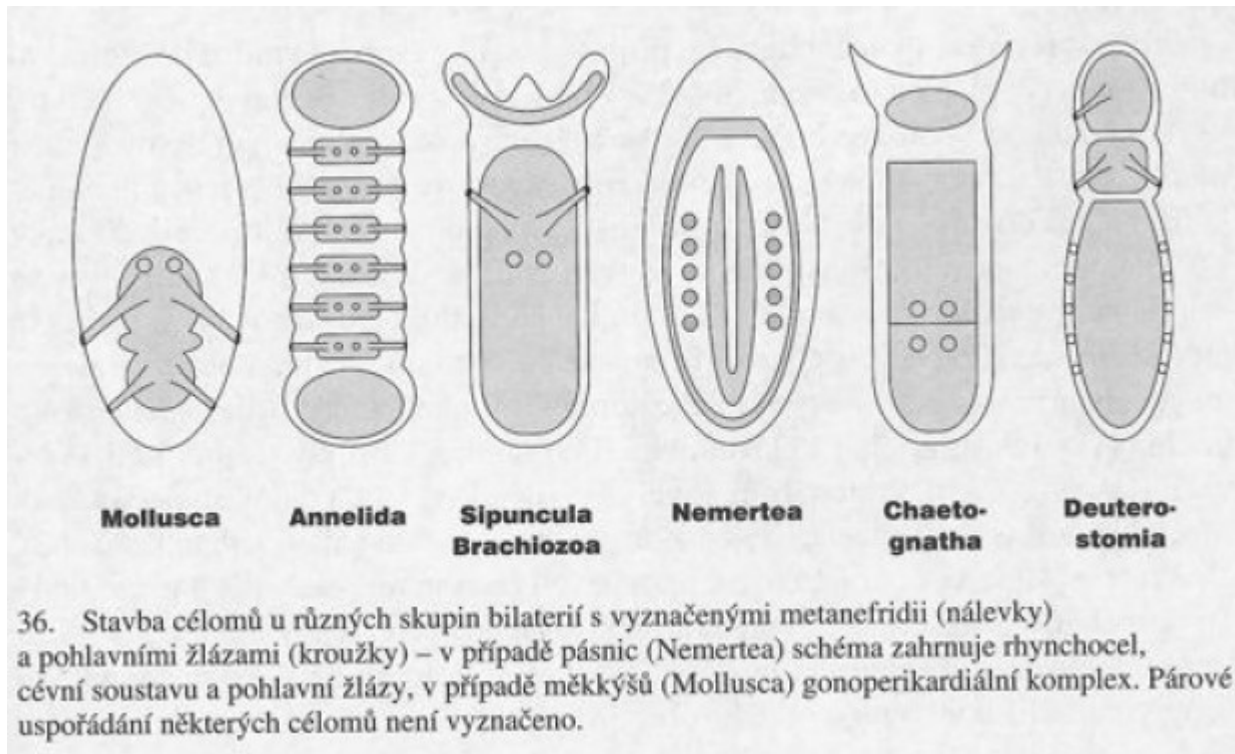
---

- druhotná dutina tělní:  
**COELOM**



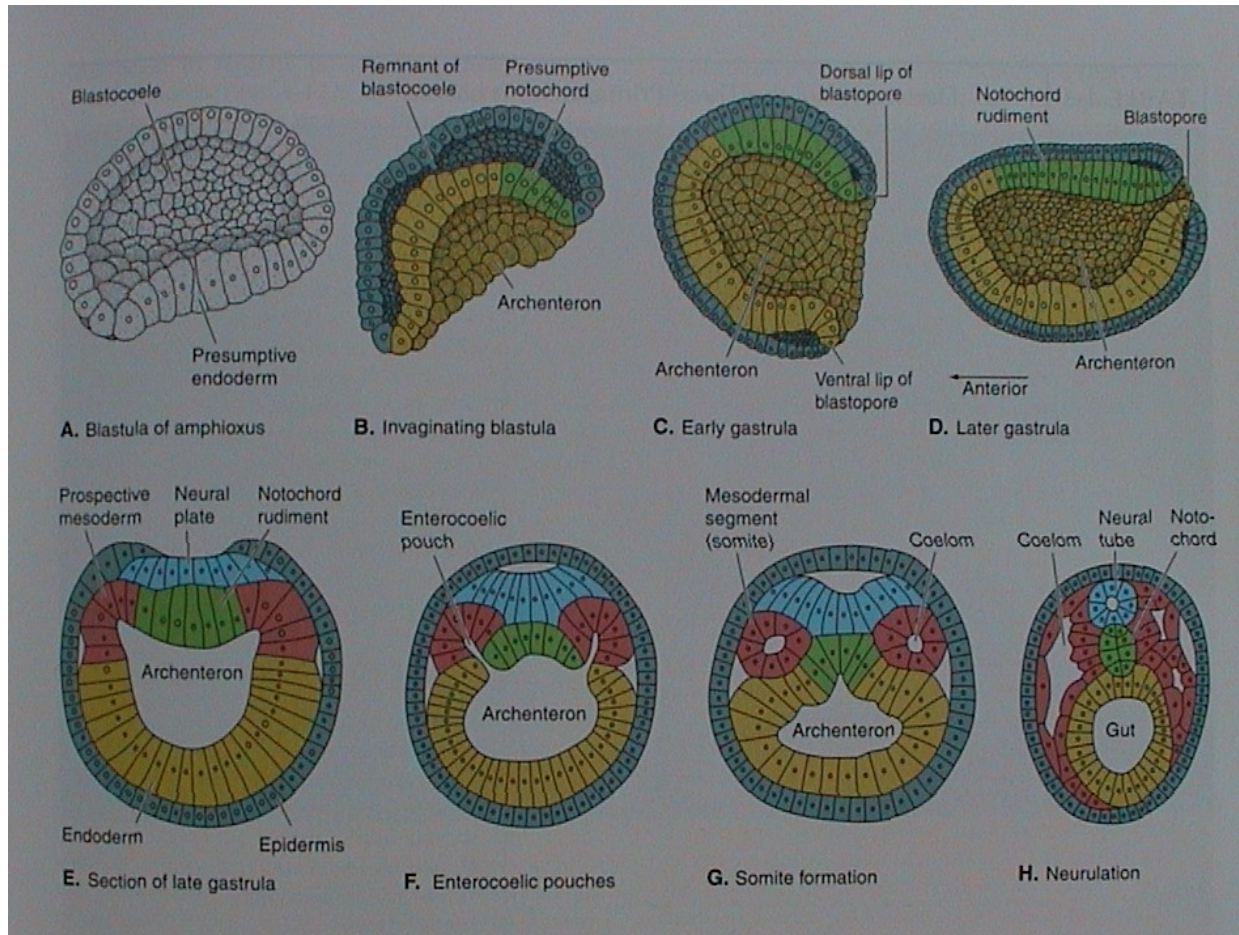
## 2. Ontogeneze

nezávislý evoluční vznik mezodermu i céloomu!



Stádia embryonálního vývoje:  
Vývoj mesodermu u kopinatce

# 3. NEURULA

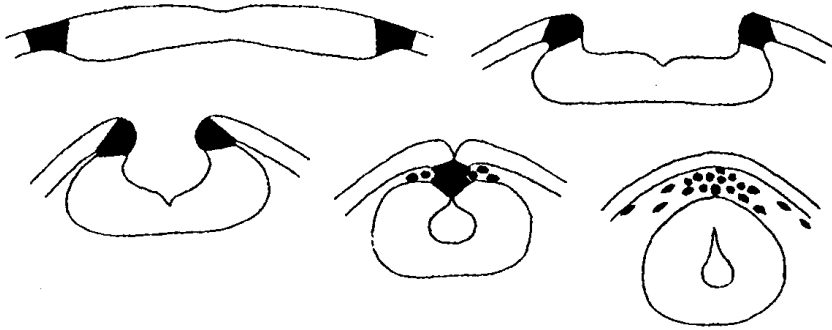


Indukce:                    notochord  
(chordomesoblast)

neurální trubice  
(neuroektoblast)



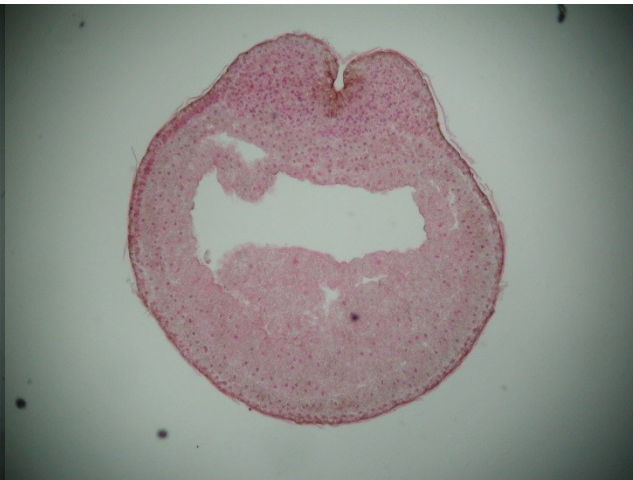
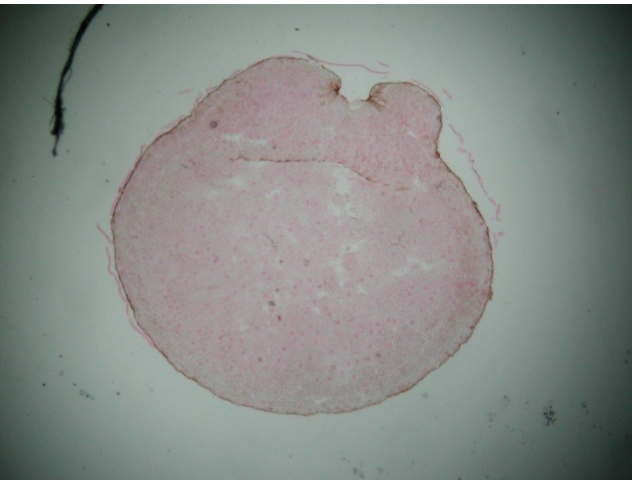
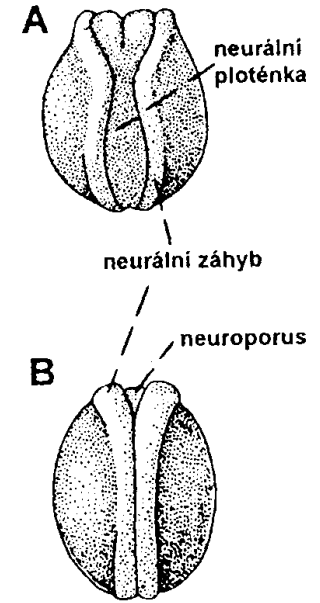
## 2. Ontogeneze



Vznik nervové trubice z neurální ploténky

Vznik neurální lišty (černě) volné mezenchymatické buňky neurální lišty

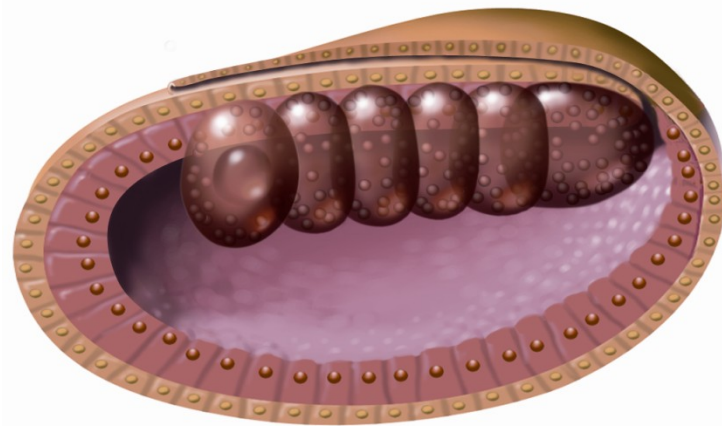
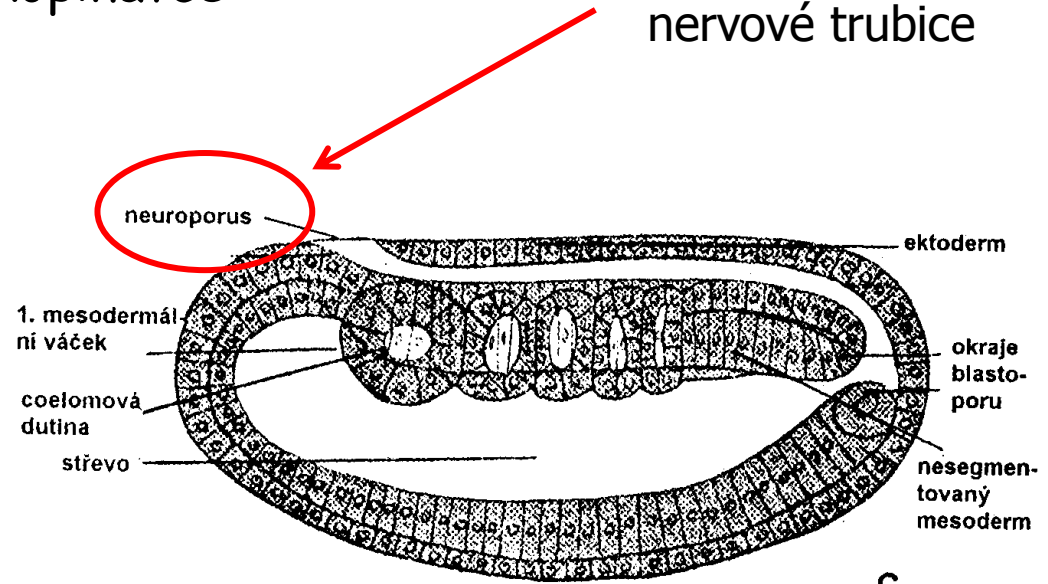
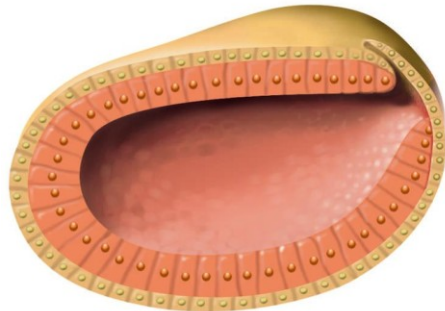
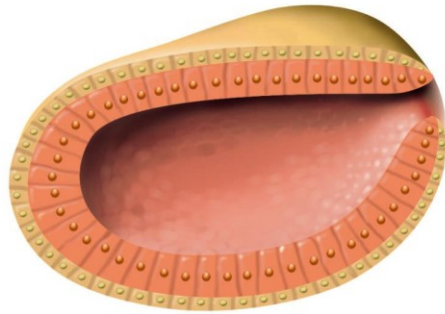
Vznik nervové trubice



## 2. Ontogeneze

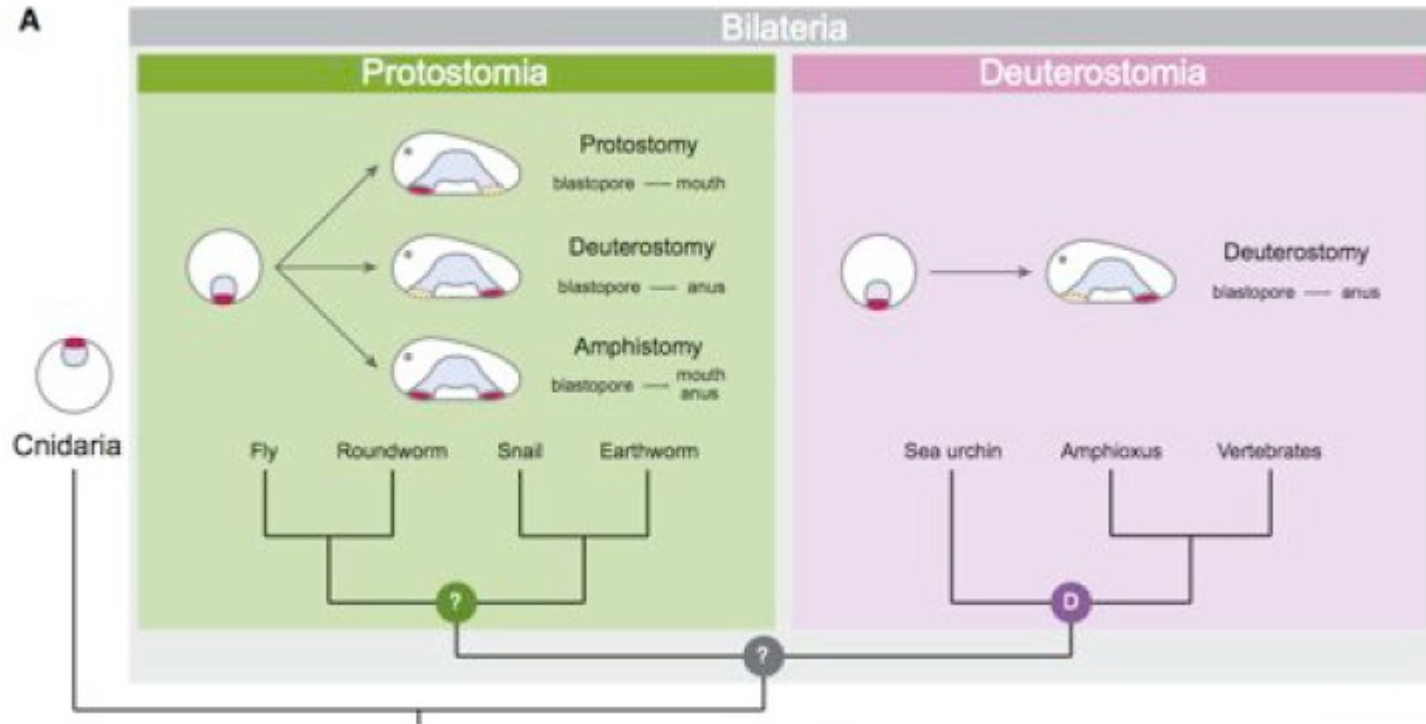
### Vývoj mesodermu u kopinatce

ještě před uzavřením  
nervové trubice



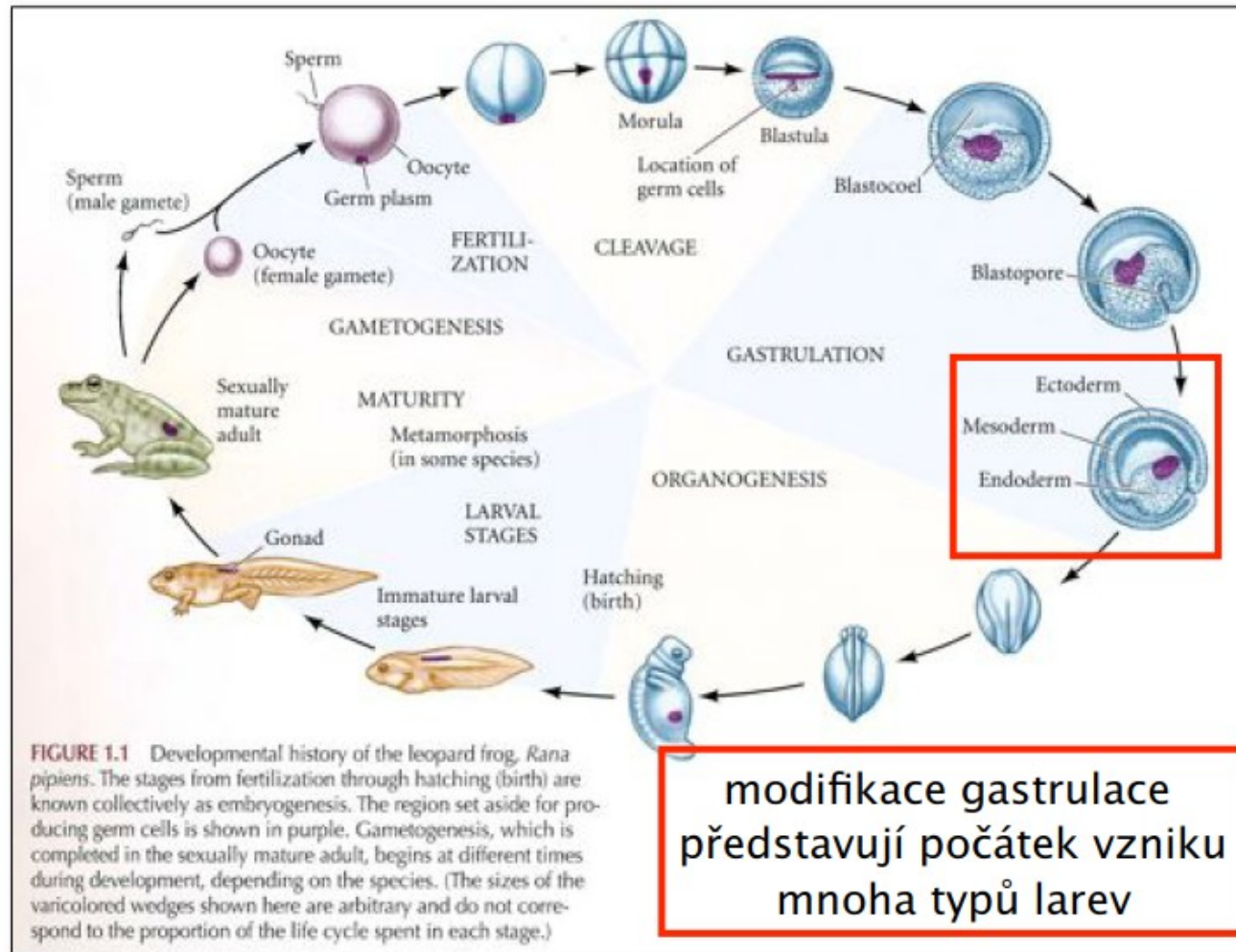
## 2. Ontogeneze

### Gastrulace: prvoústí vs. druhoústí živočichové



Druhoústí mají "nová ústa"; delší ontogeneze těchto úst představuje asi zásadní evoluční inovaci, umožňující opuštění dosavadních morfogenezí a omezení (constraints) a vedoucí tudíž k zásadně novému nastavení vývojových procesů.

## 2. Ontogeneze



...gametogeneze - oplození - rýhování - gastrulace - organogeneze - larva - dospělec...