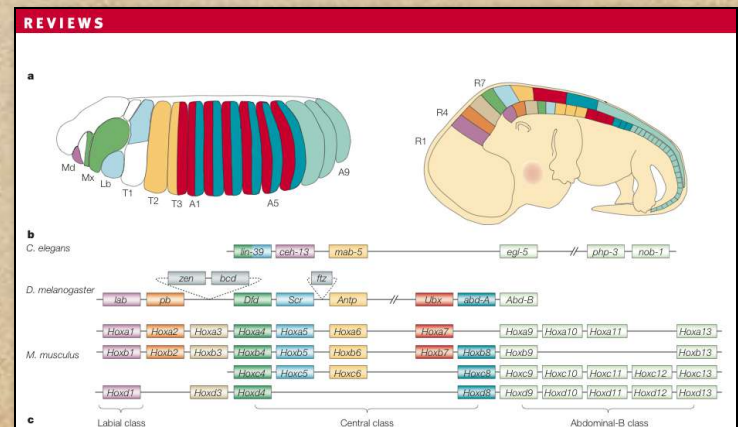
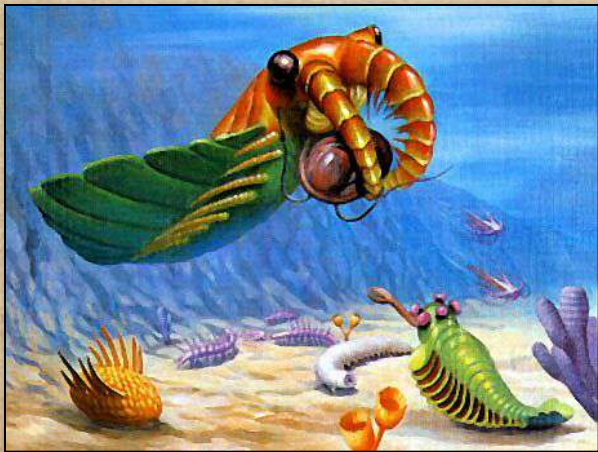


Evoluční biologie vývoje živočichů, ontogeneze & evoluce: zárodečné listy, tělní plány, homeotické geny, evoluce

Robert Černý

Katedra zoologie PŘ.F. UK Praha



**Evoluční biologie vývoje živočichů, ontogeneze & evoluce:
zárodečné listy, tělní plány, homeotické geny, evoluce**

Tělní plány: diverzita vs. disparita

Jak se během embryogeneze t.p. vyvíjejí a proč jsou stabilní?

Evoluce a evolvabilita tělních plánů obecně

Tělní plán nás strunatců / obratlovců konkrétně

Tělní plán (*Bauplan*)

Bauplan (tělní, strukturní plán):

Bau: design, struktura, forma, konstrukční typ;

Plan: plán, design, účel.



* **Bauplan** representuje základní organizační plán (*embryologický, morfologický, na úrovni exprese základních selekčních genů* etc) pro vyšší taxon (-y) mnohobuněčných živočichů jako je kmen, řád či třída

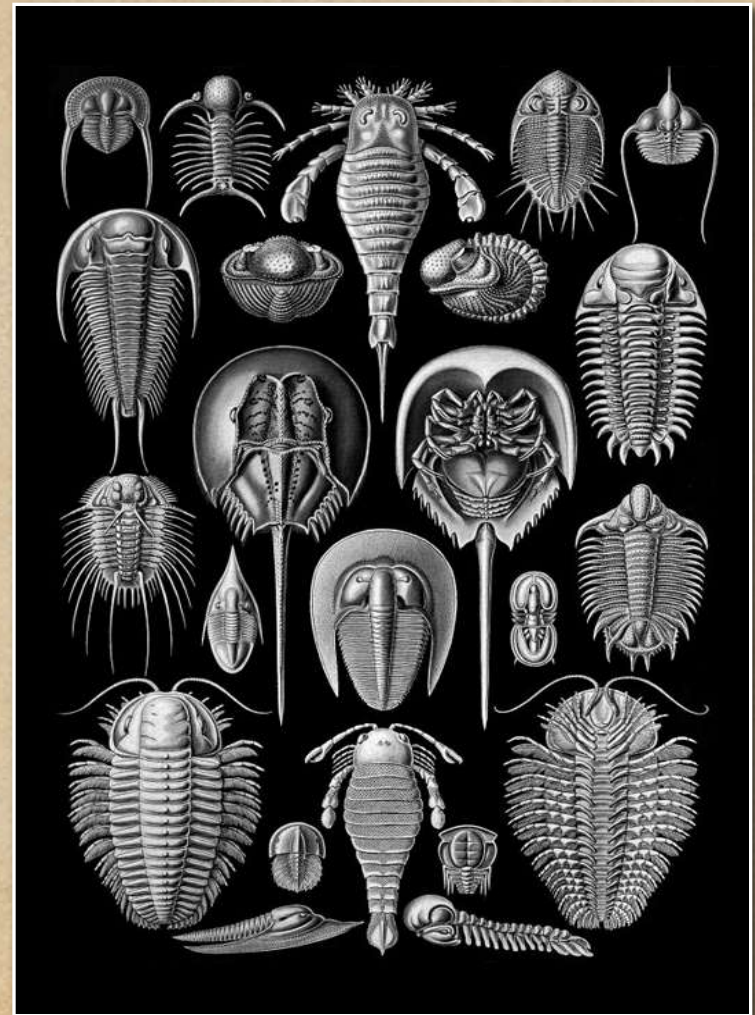
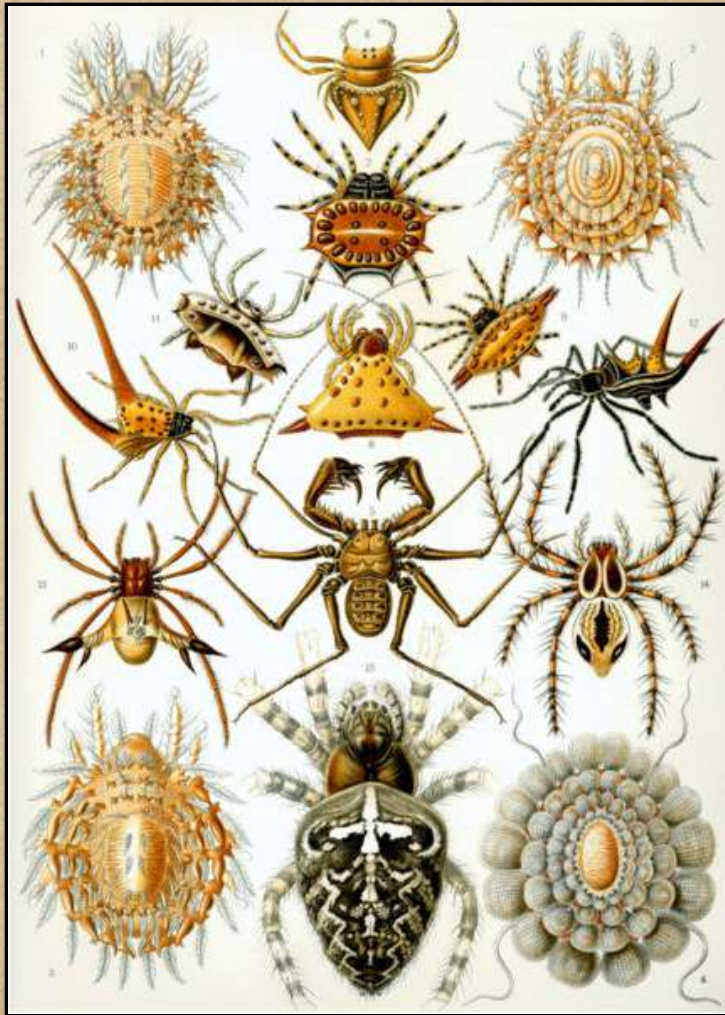
(srv. též symetrie, počet segmentů, počet končetin atp; srv. též ekologické niky)

* Také jinak: **představuje základní strukturální plán monofyletické jednotky**, takže mluvíme o “bauplanu strunatců, obratlovců či kupř. pavouků.

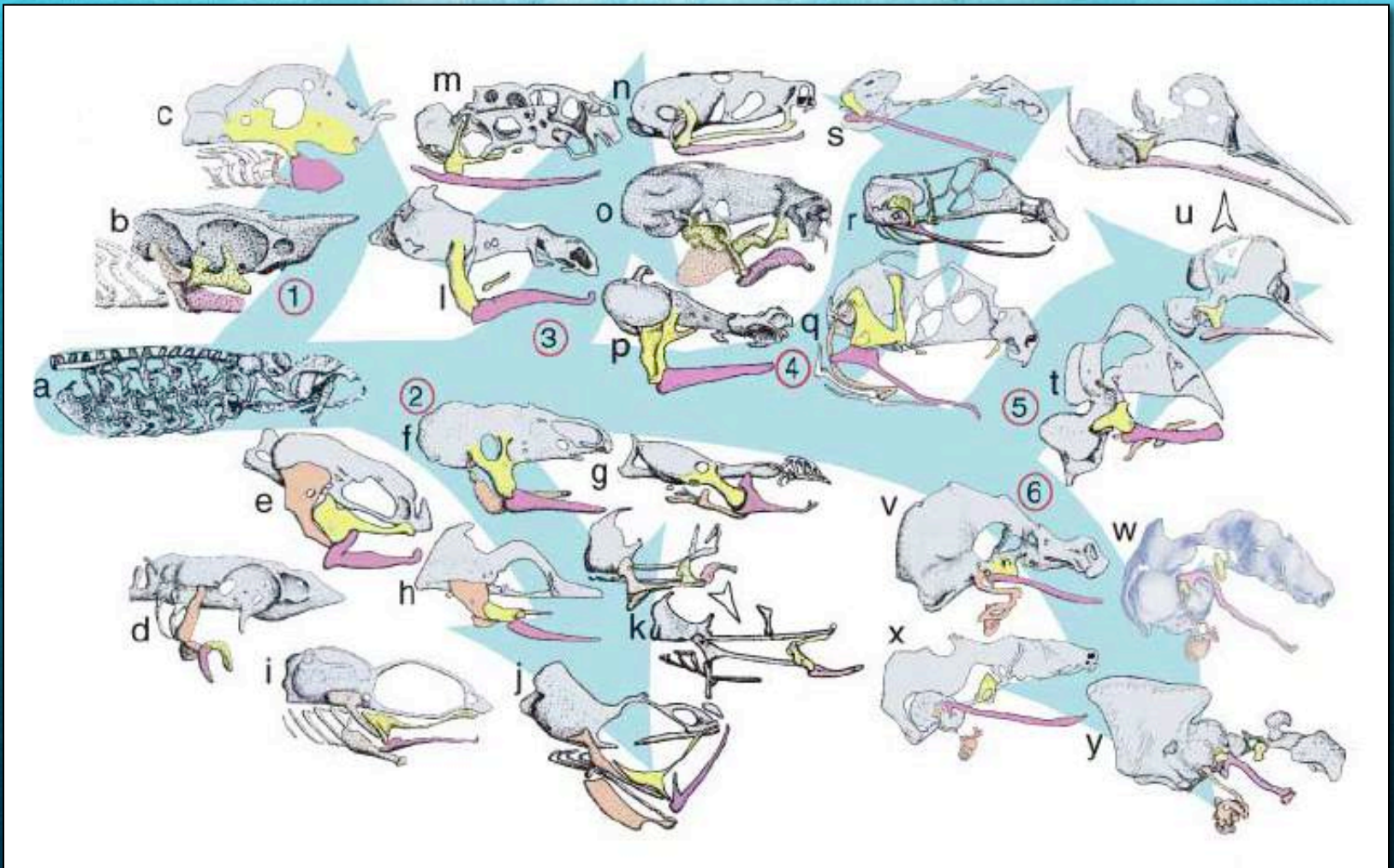
* Je to vysoce konservativní plán či forma, dle něž je tělo vystaveno a dle něž je dokážeme systematicky zařadit.

Tělní plán (*Bauplan*): variace na jedno téma

Diversita vs. disparita



Tělní plán (*Bauplan*): variace na jedno téma

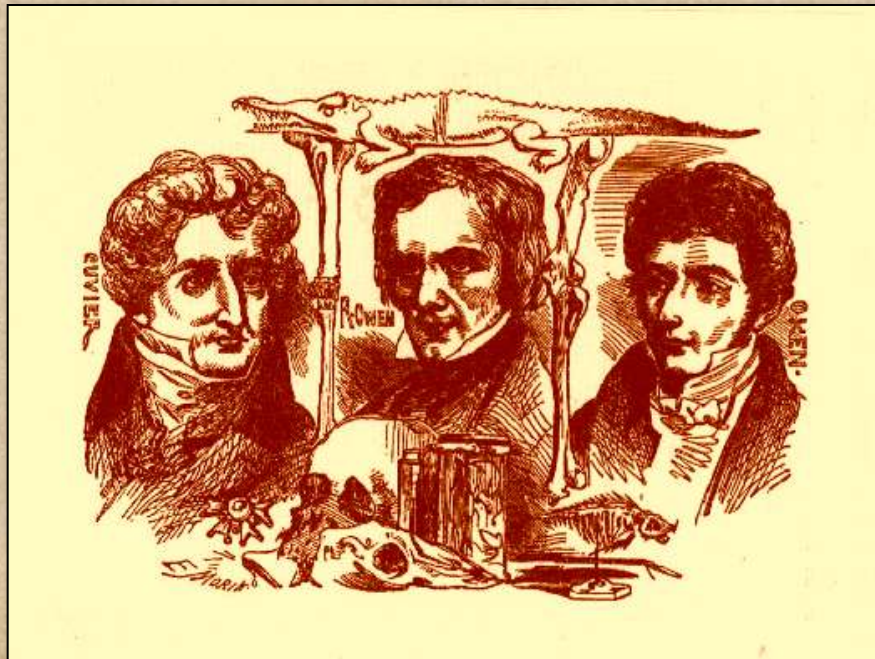


Chrupavčité základy lebek obratlovců: základ horní čelisti: palatoquadratum – žlutě; základ spodní čelisti: Meckelova chrupavka, červeně)

Bauplan jakožto stěžejní pojem biologie aneb hledání společného...

Stabilita morfologií byla rozeznána již dávno...

...a celá historie morfologických oborů může být převyprávěna jakožto hledání společných Typů (viz Archetyp, Urtyp, Grundplan, Phylotyp...



Typ, Archetyp, Bauplan, Grundplan, Phylotyp: filosofická tradice

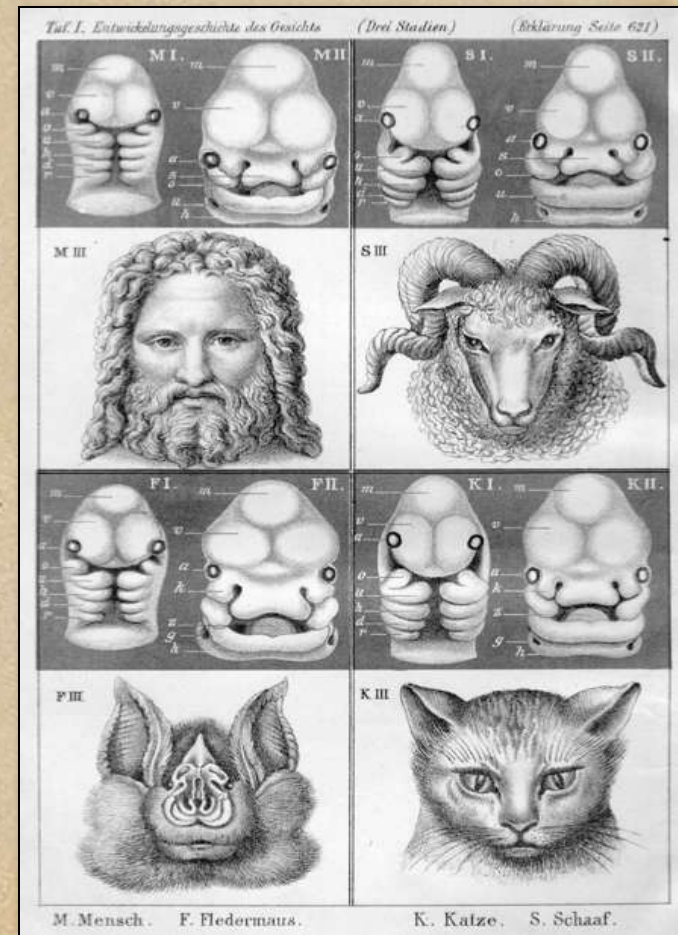
J. W. GOETHE:

termín **morfologie**; Morfologie není **tvar**, ale jistý **sjednocovací prvek**

Etienne Geoffroy St. HILAIRE: všechna
zvířata konstruována dle jednotného
principu, jako by existoval jen jeden **plán**

Naturfilosofie (např. Lorenz OKEN):

Platónská idea: "... the idea, an organizing principle, vital
property or force.... that pervading all space..."

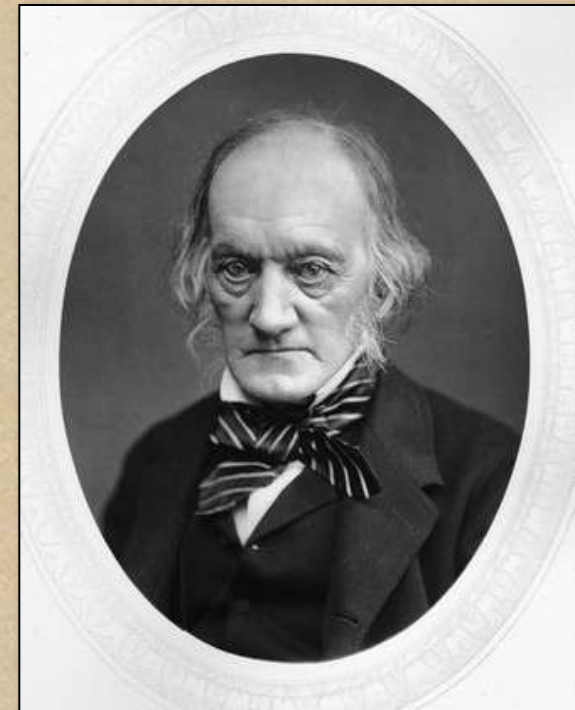
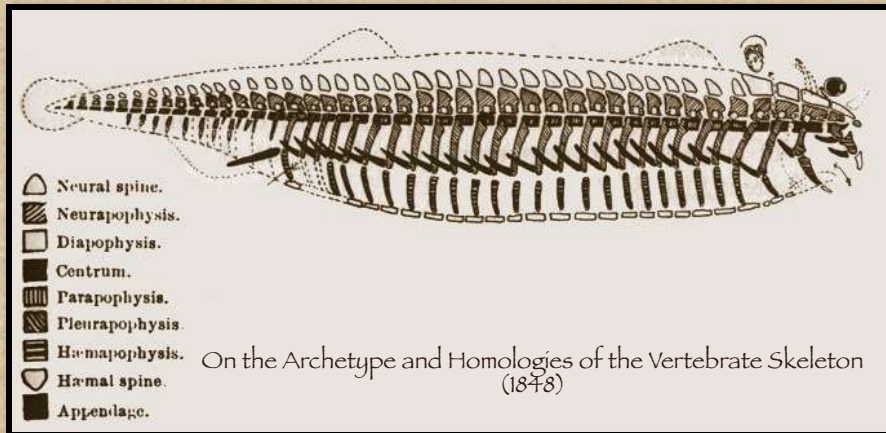


Typ, Archetyp, Bauplan, Grundplan, Phylotyp: filosofická tradice

R. OWEN

Zakladatel moderní morfologie;
homologie vs. analogie

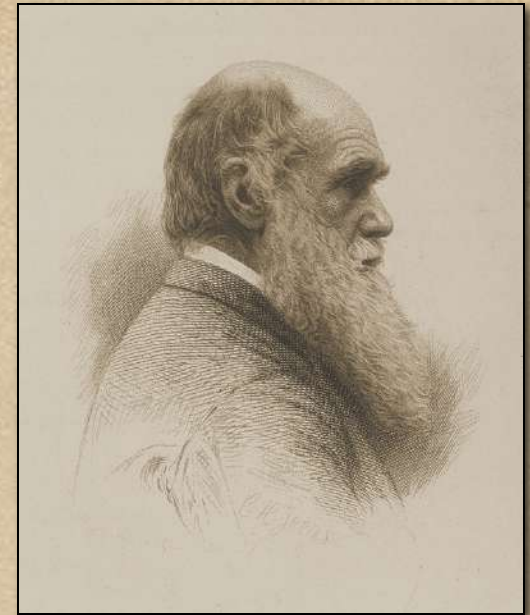
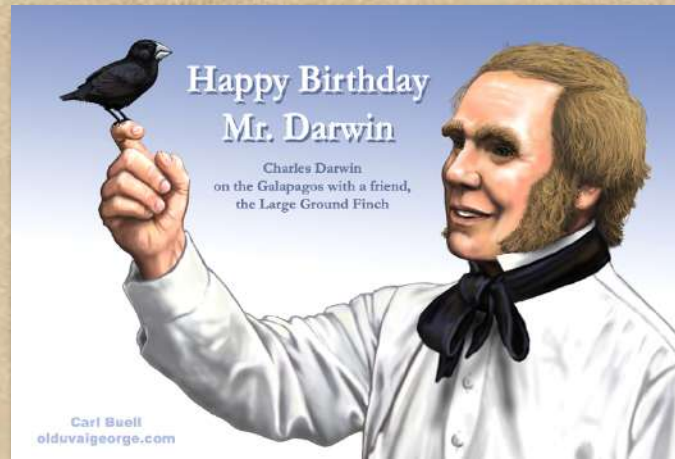
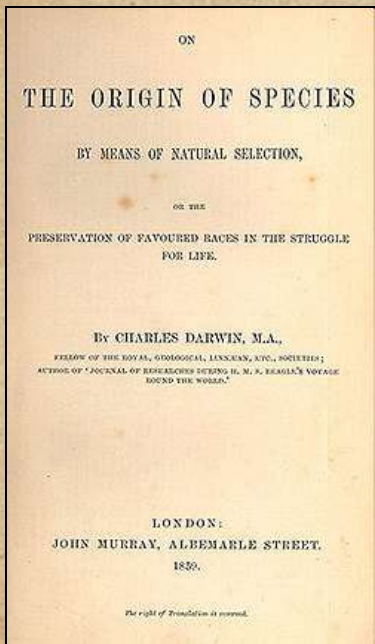
“ The Archetypal idea was manifested in the flesh, under diverse such modifications, upon this planet, long prior to the existence of those animals that actually exemplify it”.



Archetyp (R. Owen)

vs.

phylotypické stadium (K. von Baer)



Po r. 1859 (On the origin of species...)

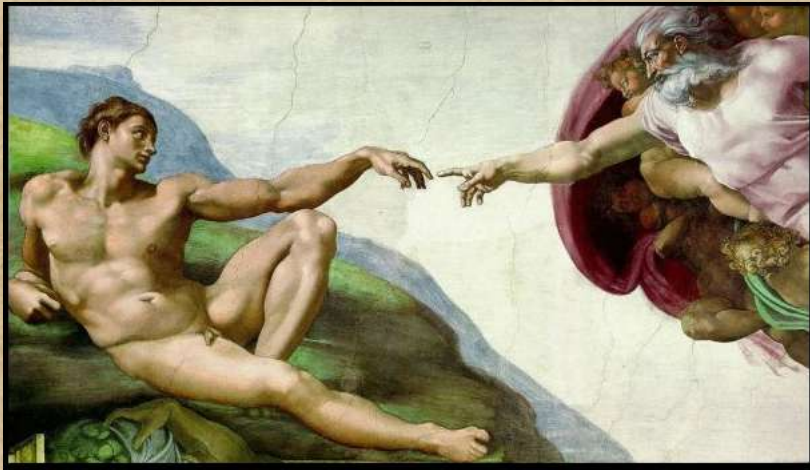
ARCHETYP » PŘEDEK
JEDNOTA PLÁNU » SPOLEČNÝ PŮVOD

Homologie struktura zděděná od společného předka
(společná evoluce znaků)

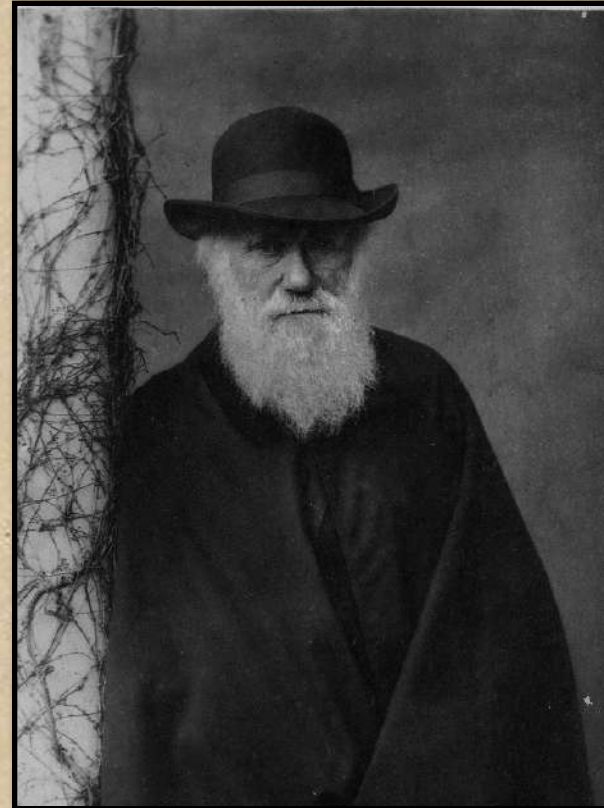
Analogie dána do souvislosti s adaptací prostředí
(ne-společná evoluce znaků)

Homologie je jedním z nejdůležitějších termínů srovnávací biologie *sensu lato*, tvoří nezbytný předpoklad všech srovnávacích studií od genů až po fenotyp

Povaha Systému, Fylogeneze a počet tělních plánů



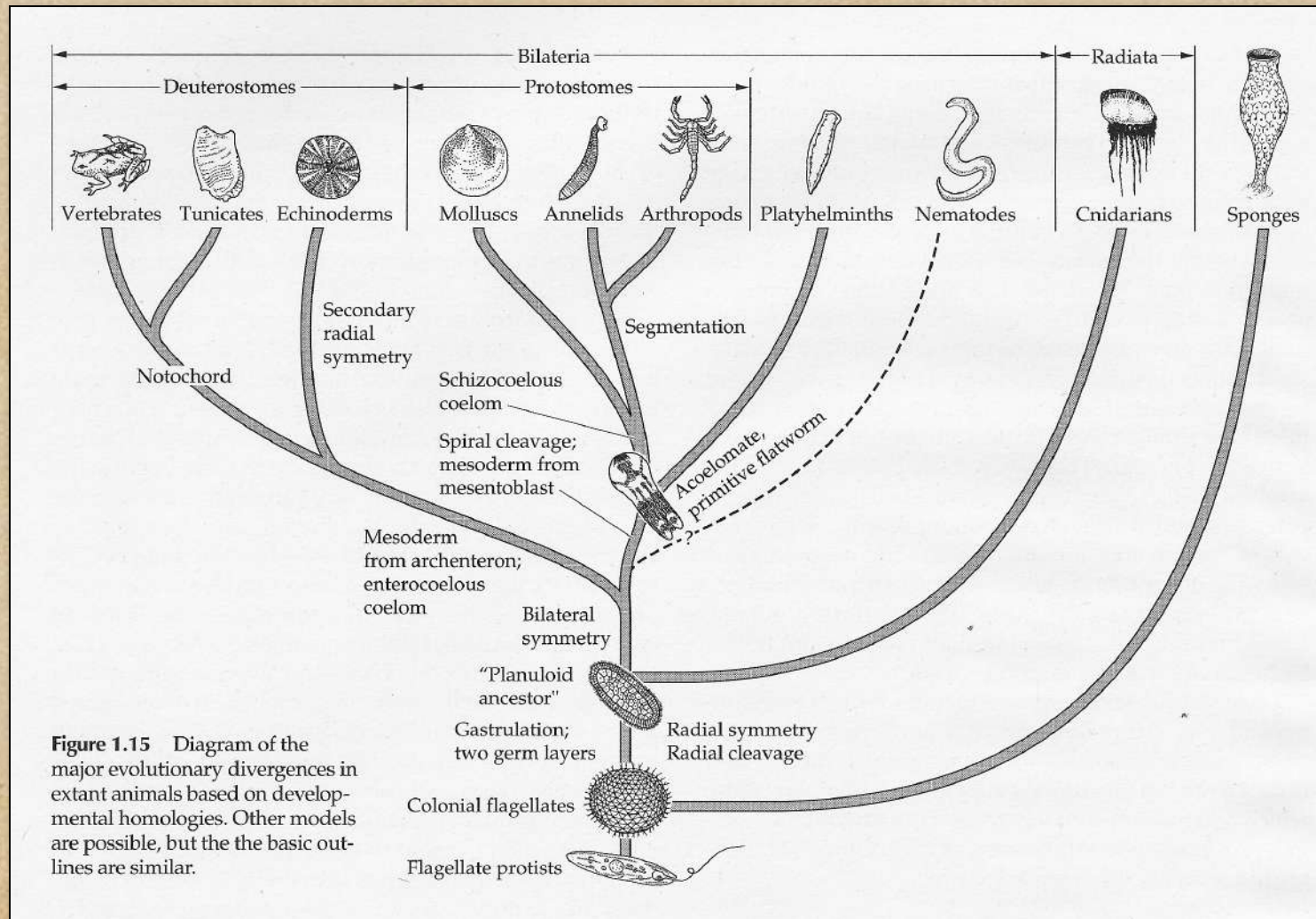
V predevolučních dobách se lidé snažili rozklíčovat Boží zámysl a tomu odpovídalo dělení organismů - viz (mj.!) systém C. von Linného - *Systema Naturae* (10. vydání 1758!)



Evoluční systém je však “přirozený” proto, že ukazuje/mapuje prošlé cesty fylogeneze, tj. uskutečněnou evoluci (od společných předků k následovníkům)

Každý kmen (a tudíž každý tělní plán) evolučně vznikl z jednoho klíčového zakládajícího eventů...

...a má nezávislou evoluční historii po více než 550 mil. let



Tělní plány: evidence

Paleontologie:
fosilní záznam,
srv. teorie přerušovaných
rovnováh

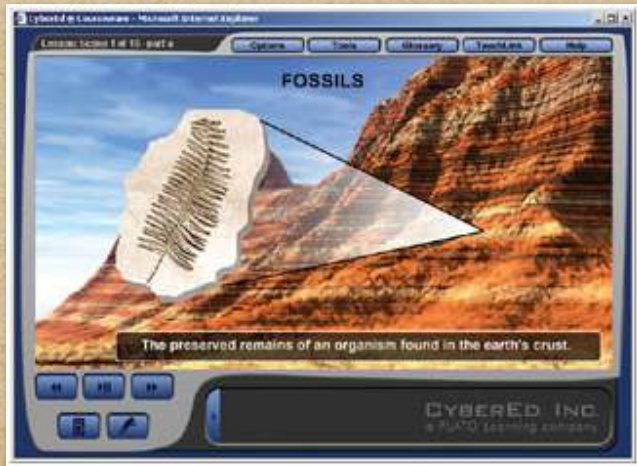
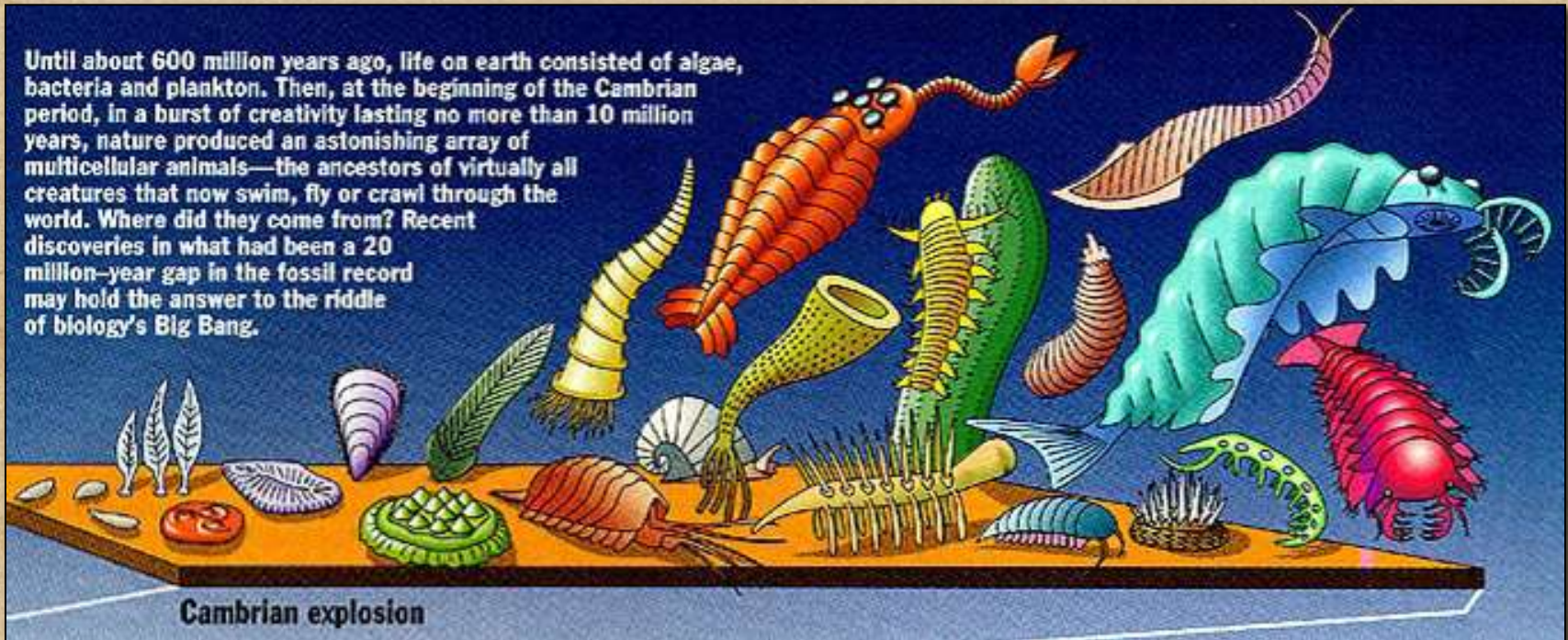


Fig. 1. Examples of Cambrian body plans from the Early Cambrian (~510 million years ago) Chengjiang Fauna of Yunnan Province, China (D to J) and the Middle Cambrian Burgess Shale Fauna of British Columbia, Canada (A to C, J). These fossils are the remains of animals all of which have body plans that can immediately be related to those of modern phyla, as indicated. For instance, the bilateral, anterior-posterior organization and position of the appendages in the arthropod examples resemble those of the modern counterparts; in addition, the chordate has a segmented dorsal muscular column and a notochord, as do modern chordates. (A) Onychophoran: *Aysheaia pedunculata*; (B) arthropod: *Waptia fieldensis*; (C) arthropod: *Marrella splendens*; (D) possible ascidian: *Phlogites*; (E) priapulid: *Maotianshania cylindrica*; (F) pan-arthropod: *Opabinia regalis*; (G) arthropod: *Leanzaolia illecebrosa*; (H) arthropod: *Jianfengia multisegmentalis*; (I) arthropod: *Fuxianjia protensa*; (J) chordate: *Haikouella lanceolata*; [(A) to (C)] and (F) are from D. H. Erwin, Smithsonian Institution; (D), (E), and [(G) to (J)] are courtesy of J.-Y. Chen, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, China (13).

Vznik nových tělních plánů

kambrická exploze: biologický „velký třesk“

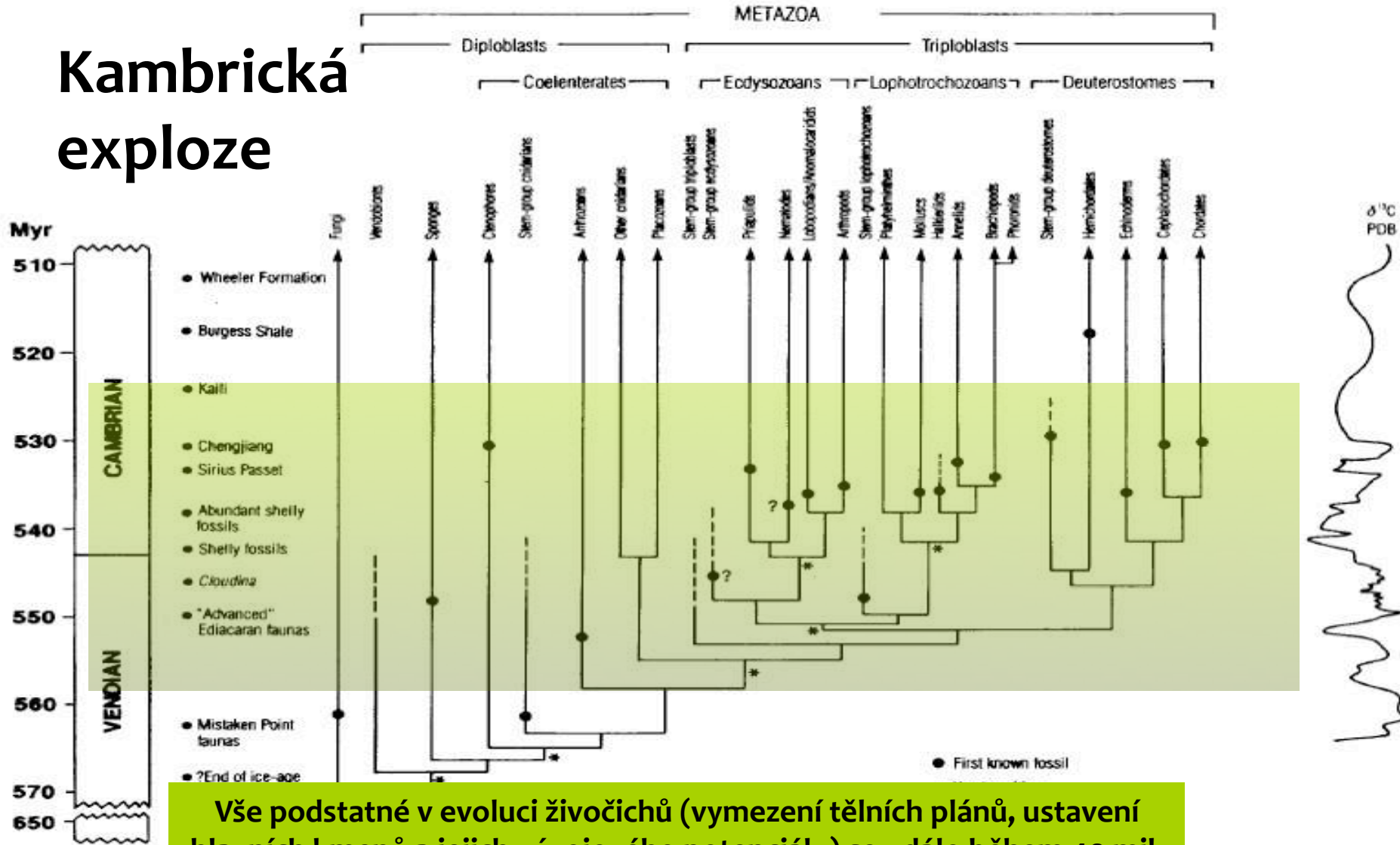


530 – 520 mil. let (prekambrium/kambrium)

Vznik nových tělních plánů (*diverzita vs. disparita*)

Vysvětlení? Globální klimatické změny, tlak predátorů vedoucí k vytvoření pevných schránek, set-aside-cells, ...

Kambrická exploze



Vše podstatné v evoluci živočichů (vymezení tělních plánů, ustavení hlavních kmenů a jejich vývojového potenciálu) se událo během 40 mil. let (1% historie Země)

Fig. 1. Principal events in the evolution of metazoans in the context of the early Cambrian. The Cambrian is highlighted in green. Key events, e.g., cessation of ice age. To the right is the carbon isotope curve (redrawn from ref. 4), which provides an independent tool for correlation by chemostratigraphy and may also indicate substantial changes in ocean state with possible implications for evolutionary diversification. The evolutionary framework is largely based on molecular data (12, 19, 20), but the available fossil record not only gives a temporal perspective but also indicates major anatomical transitions that mark the emergence of distinct bodyplans. The sister-group of the Metazoa are the Fungi (35), and a possible time of divergence was ~650 Myr ago. No fossil evidence for this event is yet available, and the early history of animals (~650–570 Myr) is also cryptic. This is presumably because the earliest metazoans were microscopic and too fragile to fossilize readily. The most primitive animals in the fossil record may be represented by the vendobionts (36). Metazoans are otherwise divided into various major groupings, of which the most significant depends on the number of germ layers: respectively, two in the diploblasts and three in the triploblasts. The Ediacaran faunas postdate episodes of major glaciation and, with the exception of a few mineralized taxa (e.g., *Cloudina*), lack hard-parts. These Vendian-age assemblages comprise the problematic vendobionts, various coelenterates, and stem-group representatives of the three main groups of triploblast, referred to

Vše podstatné v evoluci živočichů se událo během 40 mil. Let (1% historie Země) !!!

(vymezení tělních plánů, ustavení hlavních kmenů a jejich vývojového potenciálu)



Charles D. Walcott



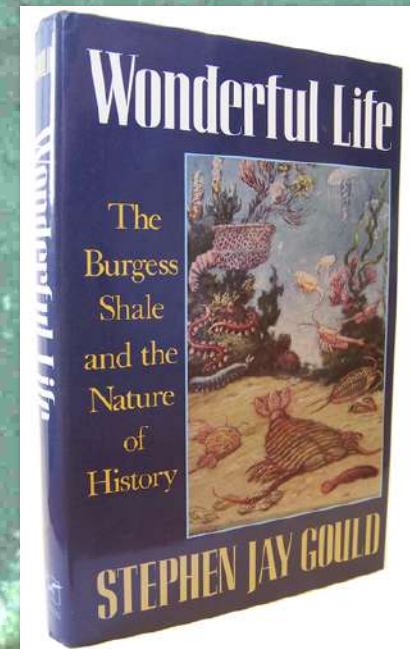
Vznik nových tělních plánů

kambrická exploze: biologický „velký třesk“

1909

Burgesské břidlice
(Burgess Shale),
Britská Kolumbie, Kanada

Stephen Jay Gould



Vauxia gracilenta (houba)



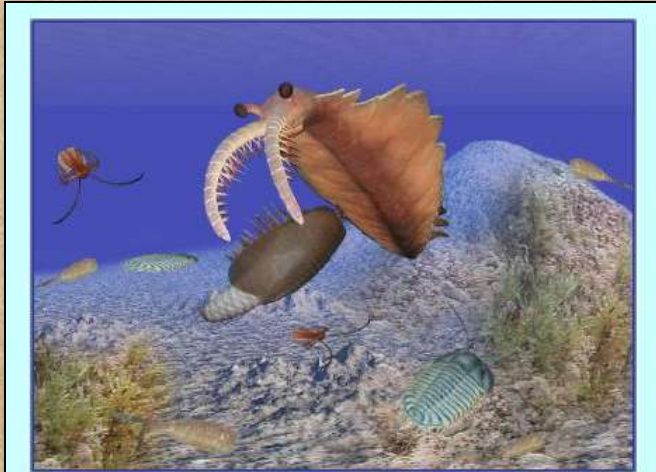
Mt. Burgess



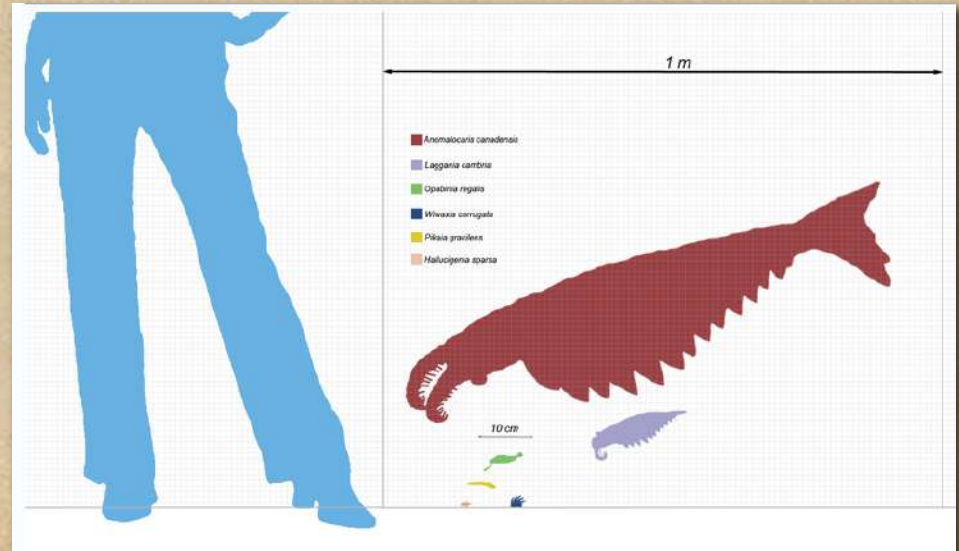
Mt. Wapta

kambrická exploze: biologický „velký třesk“

Anomalocaris sp.

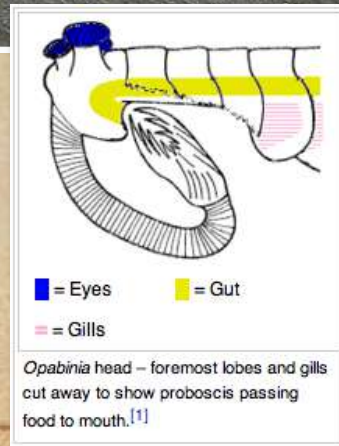
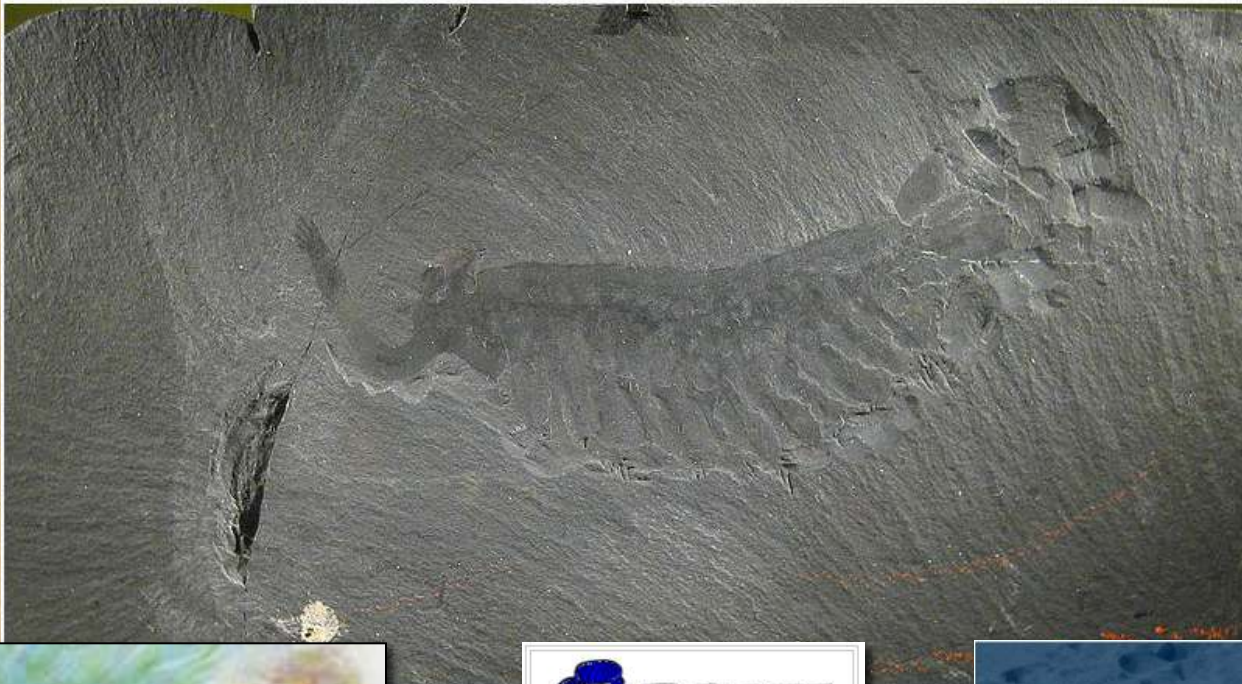


Anomalocaris attacking another arthropod in Cambrian underwater scene by Lynne M. Clos. Critters from photos of models at Royal Tyrrell Museum.



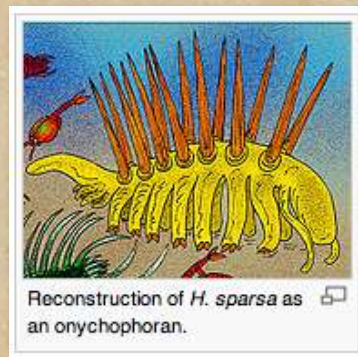
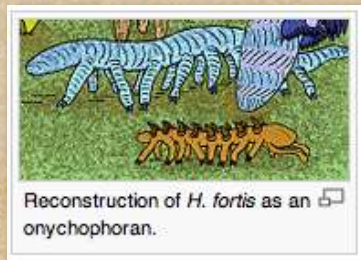
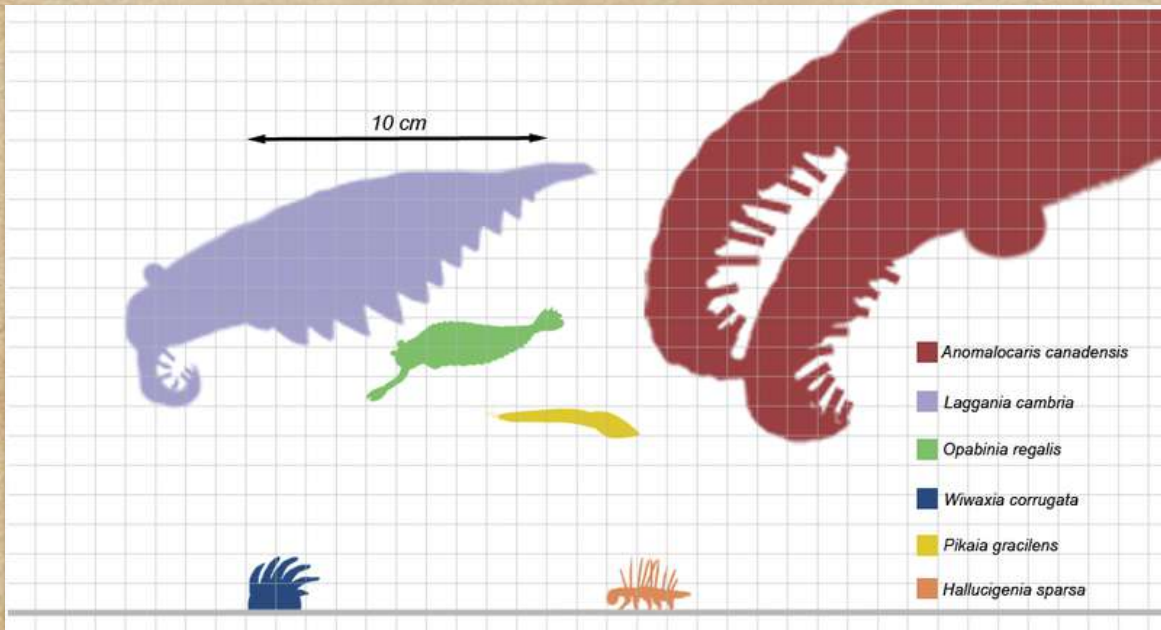
kambrická exploze: biologický „velký třesk“

Opabinia regalis



kambrická exploze: biologický „velký třesk“

Hallucigenia sp.

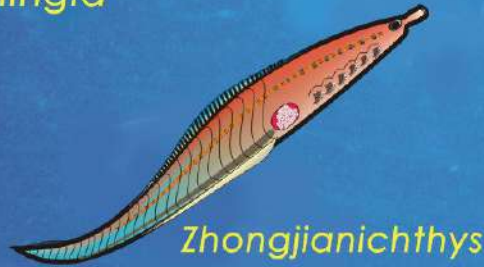


Merry Christmas and Happy New Year!

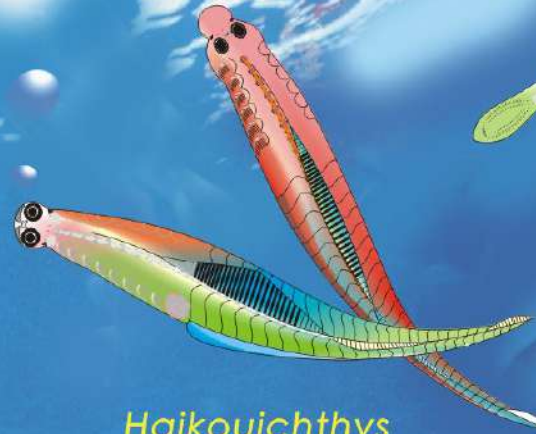
---Greeting from the early Cambrian ancestors of 530 million years ago



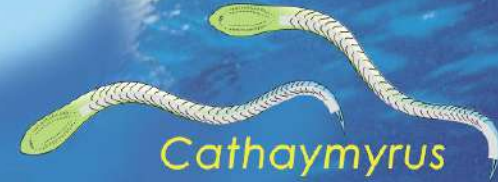
Myllokunmingia



Zhongjianichthys



Haikouichthys



Cathaymyrus



Haikouella



Cheungkongella



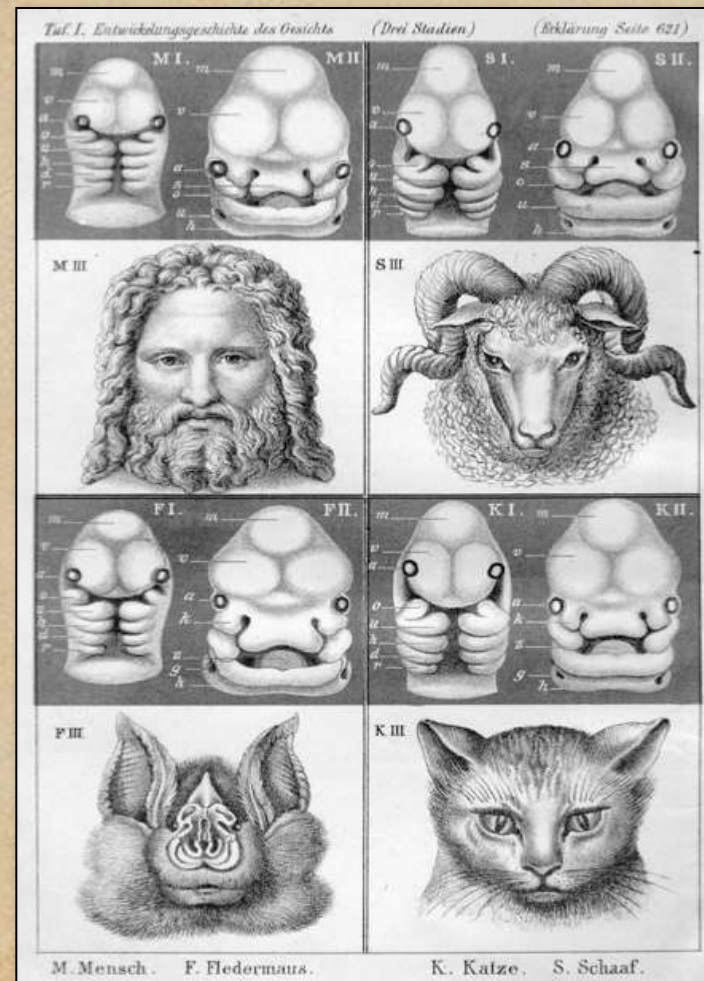
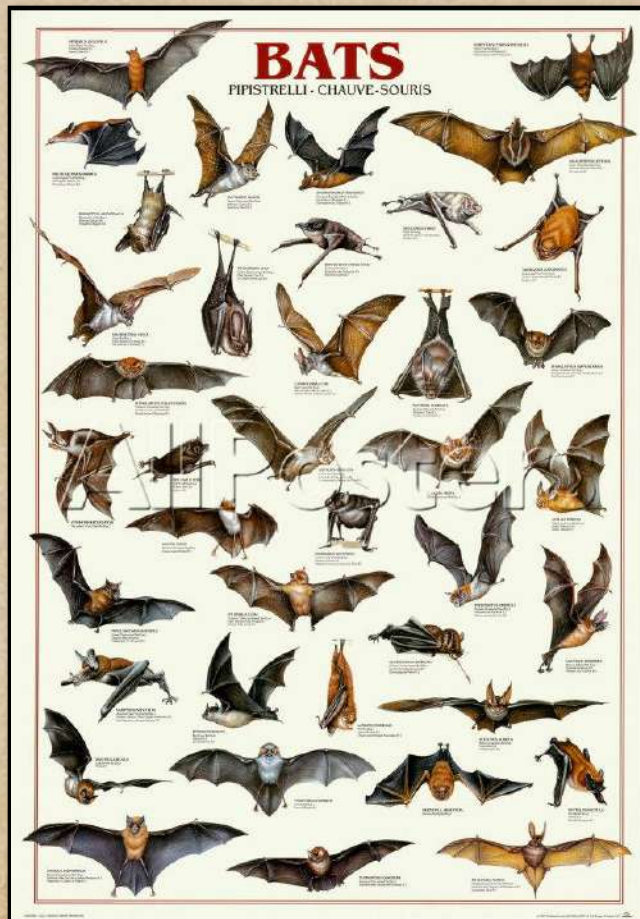
Vetulocystis



Vetulicolians

Tělní plán adultů je rozpoznatelně stejný...

... zjevně díky tomu, že embryonálně vzniká **stejnými** vývojovými procesy



Vztah ontogeneze a evoluce

Karl von Baer

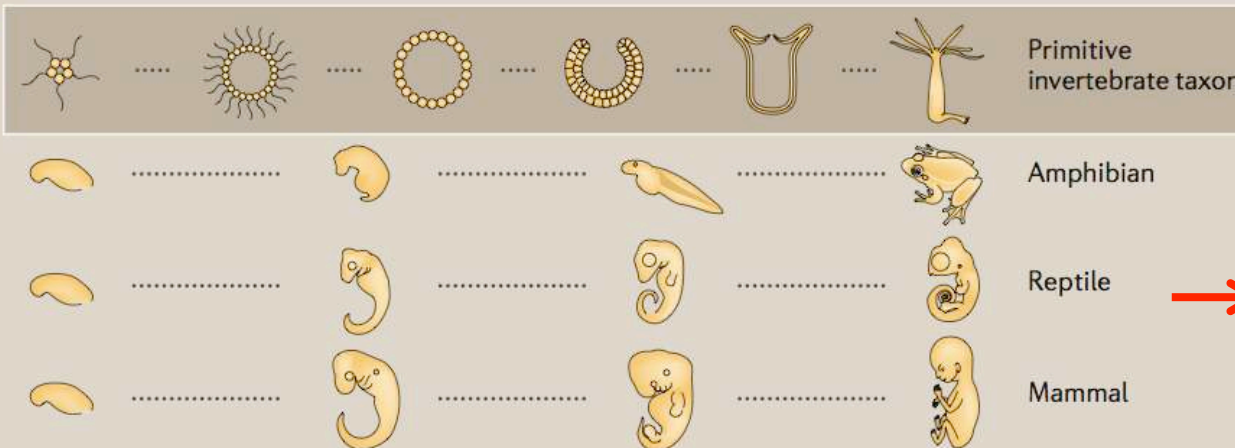
(1848)

generalizace embryonálních vývojových řad
(tzv. biogenetický zákon):

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



Von Baer



- Von Baer pioneered descriptions of embryo stages. He noted how, for example, among various vertebrates, early stages were closely similar, whereas species-specific characteristics only gradually emerge later. So, each species appeared to repeat the developmental stages of the others.
- Von Baer, who argued against evolutionary theories, interpreted this taxonomically; characteristics common to the taxon were expressed early, and divergent species-specific characters were expressed later.
- He regarded invertebrate taxa as entirely unrelated to vertebrate taxa.

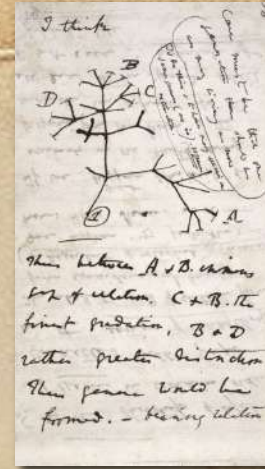




srv. také: Darwin - důkazy evoluce? Embryologie!

Ch. Darwin:

"Embryology is to me by far the strongest single class of facts in favor of change of forms." * "Community of embryonic structure reveals community of descent"



Rekapitulace je pre-evoluční koncept!

srovnávací embryologie jakožto "pattern of unification" organického světa

(1821 Meckel; 1828 von Baer)



Johann Friedrich Meckel

(1781-1833)



Karl von Baer

(1792-1876)



srv. také: Darwin - důkazy evoluce? Embryologie!

Embryonální znaky & systematika

pláštěnci (1871) a kopinatci (1867)

patří mezi strunatce!

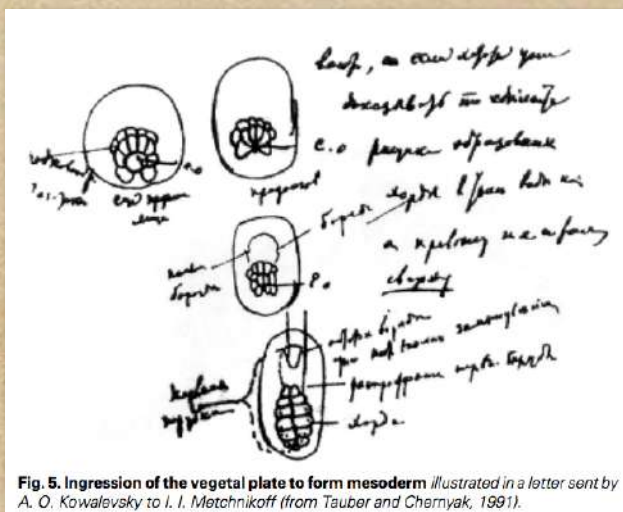
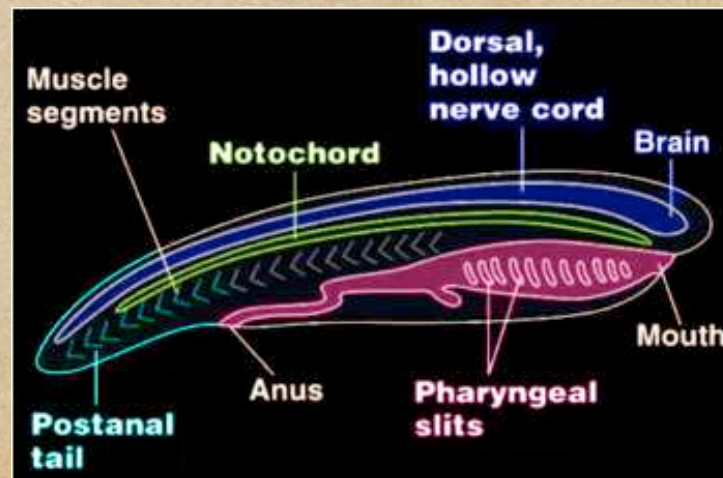


Fig. 5. Ingression of the vegetal plate to form mesoderm illustrated in a letter sent by A. O. Kowalevsky to I. I. Metchnikoff (from Tauber and Chernyak, 1991).



Alexander Kovalevsky

(1840-1901)



Vztah ontogeneze a evoluce

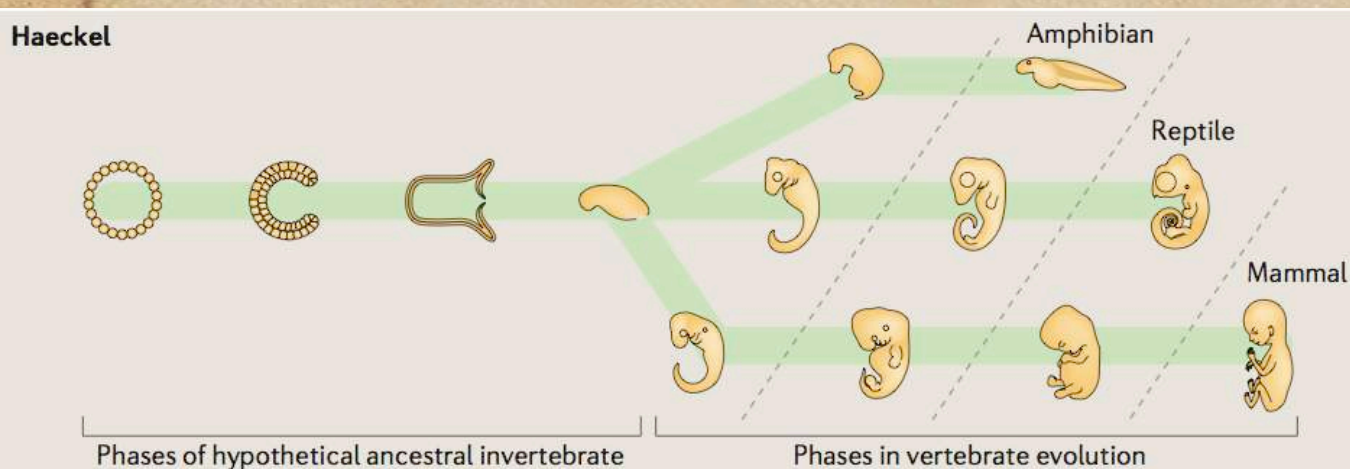
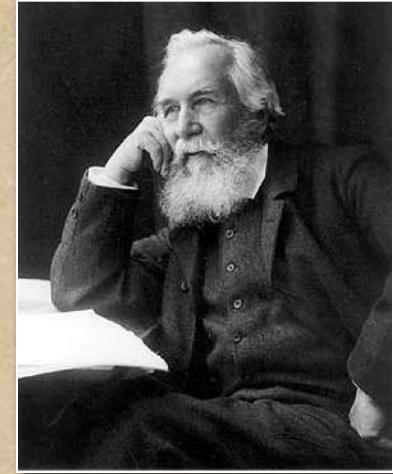
Ernst Haeckel

(1865):

pravidlo rekapitulace

(ontogeneze rekapituluje fylogenesi):

- Počáteční stadia jsou universální: blastula, gastrula, neurula, pharyngula
- **Fylootyp** - fylotypické stadium (u strunatců pharyngula)



- For Haeckel, embryo stages were direct evidence for evolution. Each stage in, for example, the mammal is the culmination of the terminal addition of new stages at the end of the repetition of ancestral amphibian and reptile stages.
- Recapitulated stages have gradually to be compressed in time (shown by dashed lines) to fit into the available developmental period.
- Haeckel traced vertebrate evolution back through primitive invertebrate ancestors (the gastrula was seen as recapitulating coelenterates).

Vztah ontogeneze a evoluce

Fylotyp, fylotypické stadium

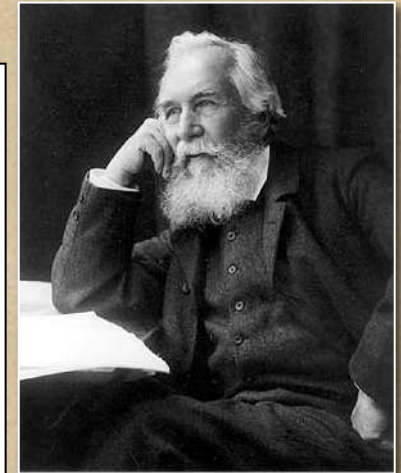
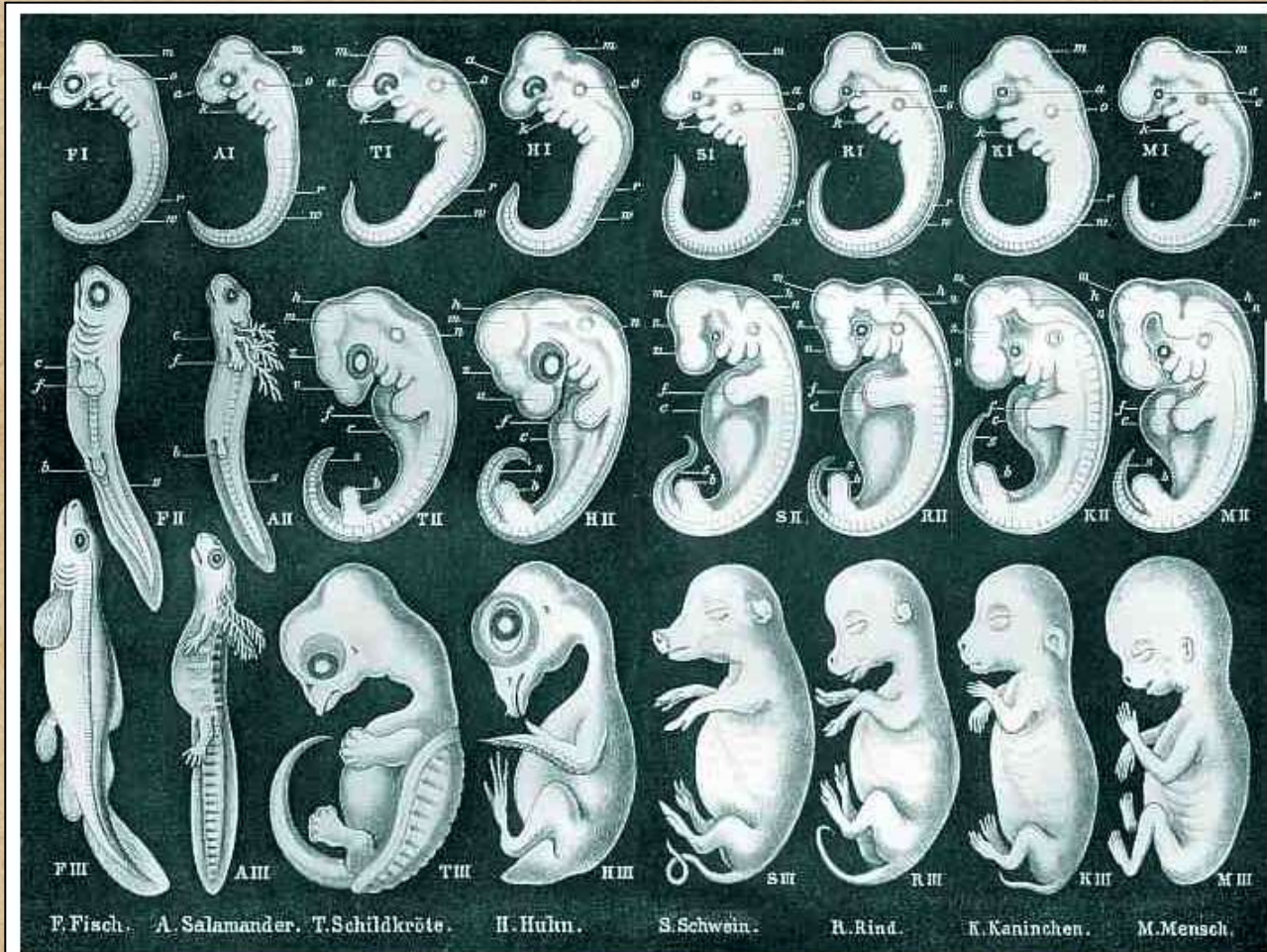
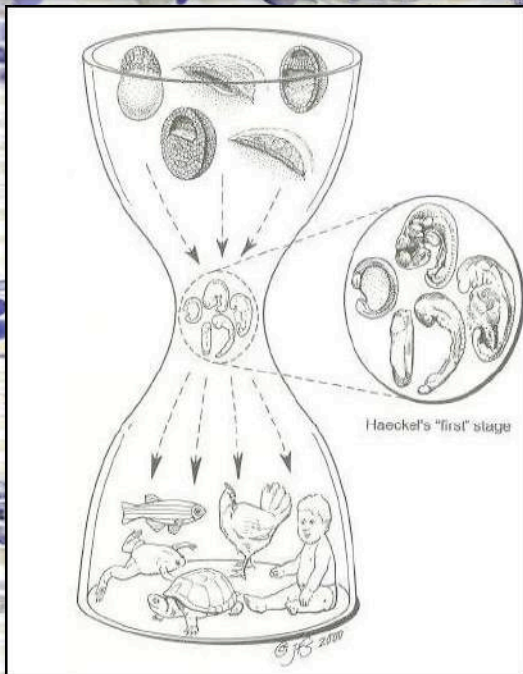
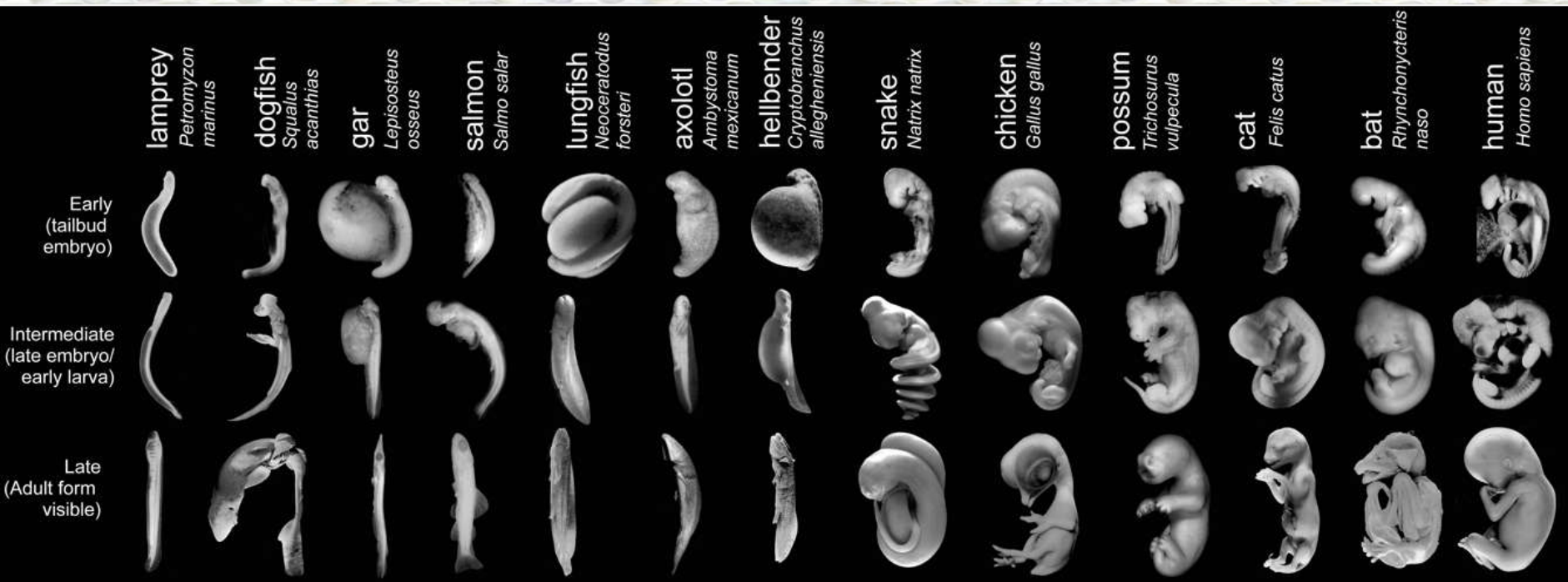


Abb. 1: Embryonenbilder aus Haeckels "Anthropogenie", 1. Aufl. 1874, Tafel VI und VII. Haeckel schreibt dazu: "Die beiden Tafeln VI und VII sollen die mehr oder minder bedeutende Übereinstimmung versinnlichen, welche hinsichtlich der wichtigsten Formverhältnisse zwischen dem Embryo des Menschen und dem Embryo der Wirbelthiere in frühen Perioden der individuellen Entwicklung besteht."



... v řadě detailů jednotlivé predikce rekapitulačního „zákona“ neplatí; **obecná platnost rekapitulace je však bezsporná;**

platí kupř., že znak, který se v ontogenesi objevuje dříve, je původnější;

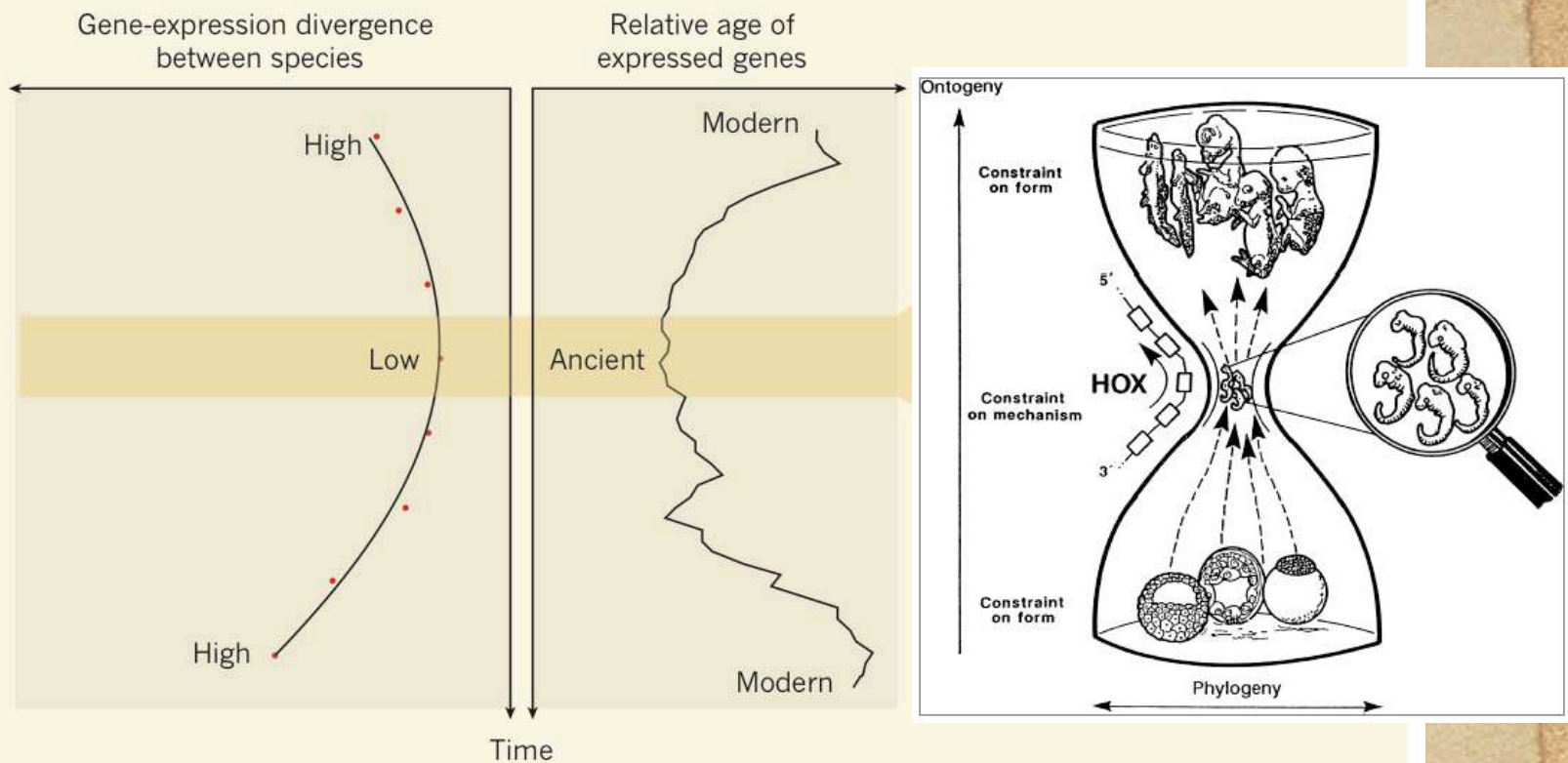
„Model přesýpacích hodin“

Genomic hourglass

Comparative genomics studies reveal molecular signatures of the controversial 'phylotypic' stage – a time when embryos of members of an animal phylum all look more alike than at other embryonic stages. SEE LETTERS P 811 & P 815

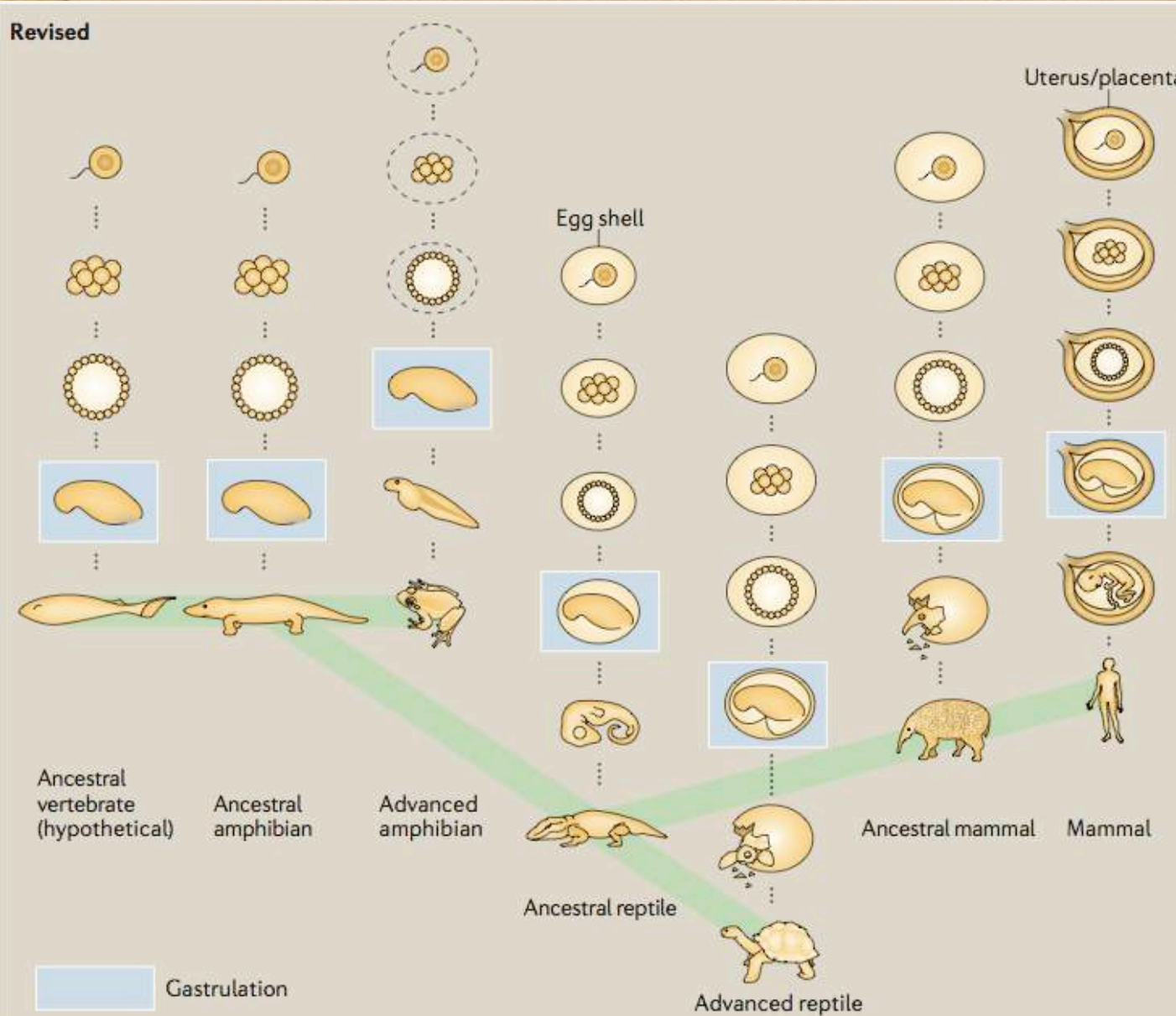
Gene expression divergence recapitulates the developmental hourglass model

Alex T. Kalinka^{1*}, Karolína M. Varga^{1,2*}, Dave T. Gerrard², Stephan Preibisch¹, David L. Corcoran³, Julia Jarrells⁴, Uwe Ohler³, Casey M. Bergman⁷ & Pavel Tomancak¹



Fylogotypické stadium potvrzeno „expresí“ a „stářím genů“ - vše ukazuje na obrovská vývojová omezení („constraints“) udržující stabilitu fylog typu

Vzťah ontogeneze a evoluce: revised ☺



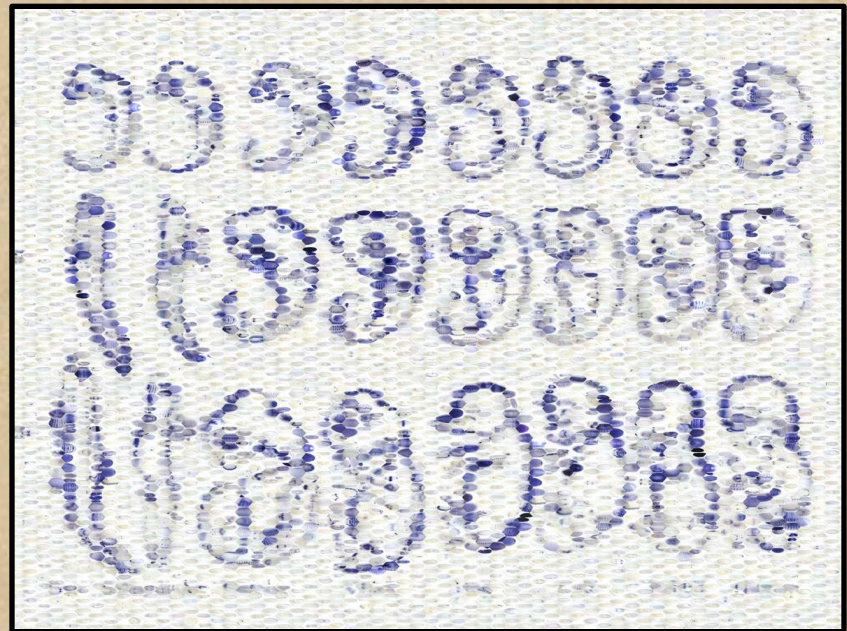
- All stages of development are potentially open to evolutionary change, but because the epigenetic consequences of gastrulation are so fundamental, these basic Bauplan stages will be evolutionarily stable.
- So, early stages of related vertebrate embryos tend to be closely similar; each species becomes increasingly differentiated as development progresses.
- Parallel evolutionary modifications can also occur in preparatory, pre-gastrulation stages (for example, egg-shell formation or placentation) provided these do not interfere with gastrulation itself.
- The retention of similar (but not identical) gastrula stages represents a form of recapitulation (a repetition of the building of the ancestral Bauplan); however, gastrula stages do not correspond exactly to any ancestral adult form.

Proč máme tak málo „typů“ organismů?

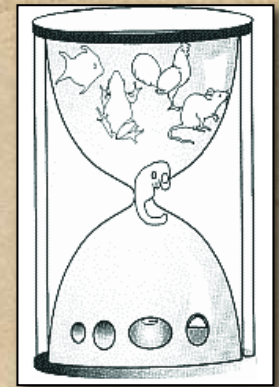
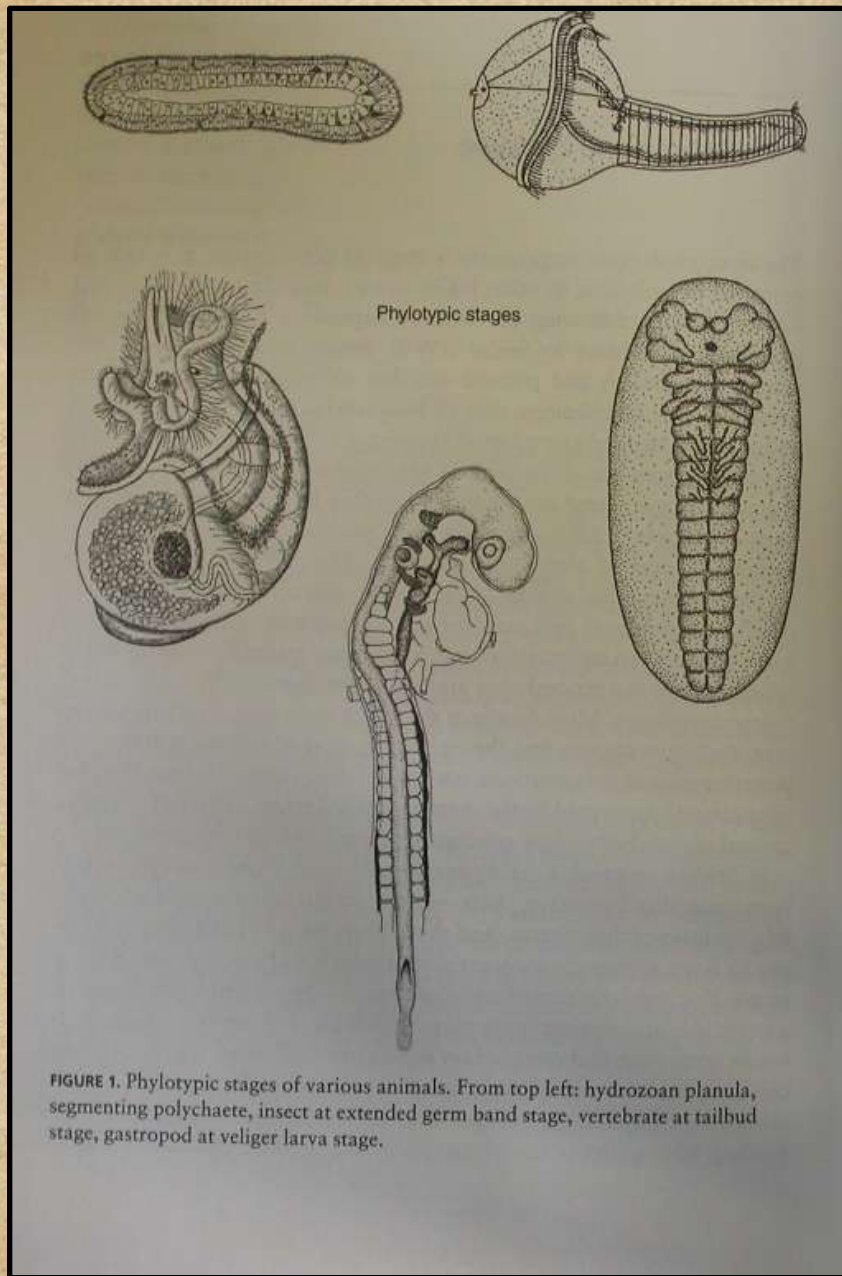
Osvědčené morfotypy/tělní plány jsou v evoluci udržované pomocí vývojových omezení (*constraints*)

Udržení morfotypu / tělního plánu a jeho odolnost vůči změnám je jeho fundamentální charakteristikou; tato vlastnost je zřejmě výsledkem vnitřních vývojových omezení - genetických, epigenetických, či buněčných.

Embrya, která se odchyľují od vysoce konservativních leč osvědčených bauplánů (díky mutacím v kontrolních genech, kupř.), jsou eliminována. Díky této stabilisující selekci jsou variace v bauplanu minimální - je tudíž striktně selektována vývojová uniformita.

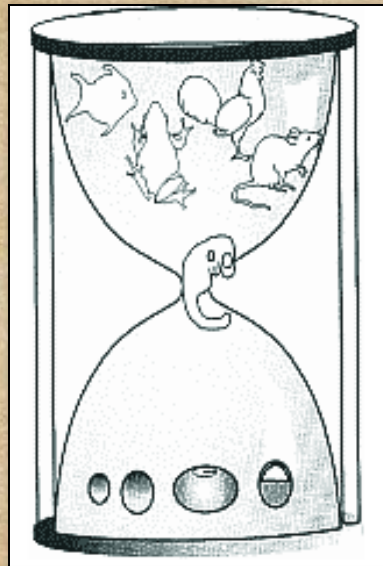


Fenotypicky je toto pak ozřejmeno jako konservativní vývojová stadia (viz **fylotyp**, **zootyp**).



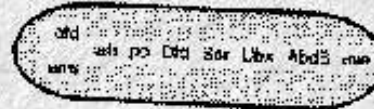
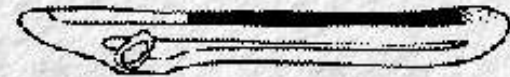
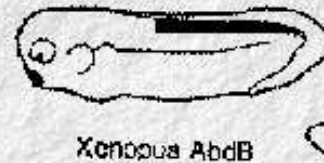
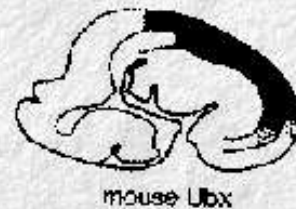
Příklady fylotypických stadií:

- *planula
- *trochofora
- *veliger
- *zárodek hmyzu
- *časná faryngula

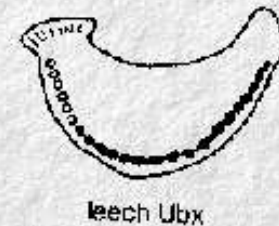


Vědecká tradice: fylotyp vs. fylotypická perioda vs. zootyp

Figure: Slack and others proposed the "zootype" as the synapomorphy, the defining character of the animal kingdom. They argued that in all the animal phyla investigated until now, the same set of Hox-genes is present. Moreover, these Hox-genes are expressed in the same anteroposterior order. (Taken without permission from reference [56])



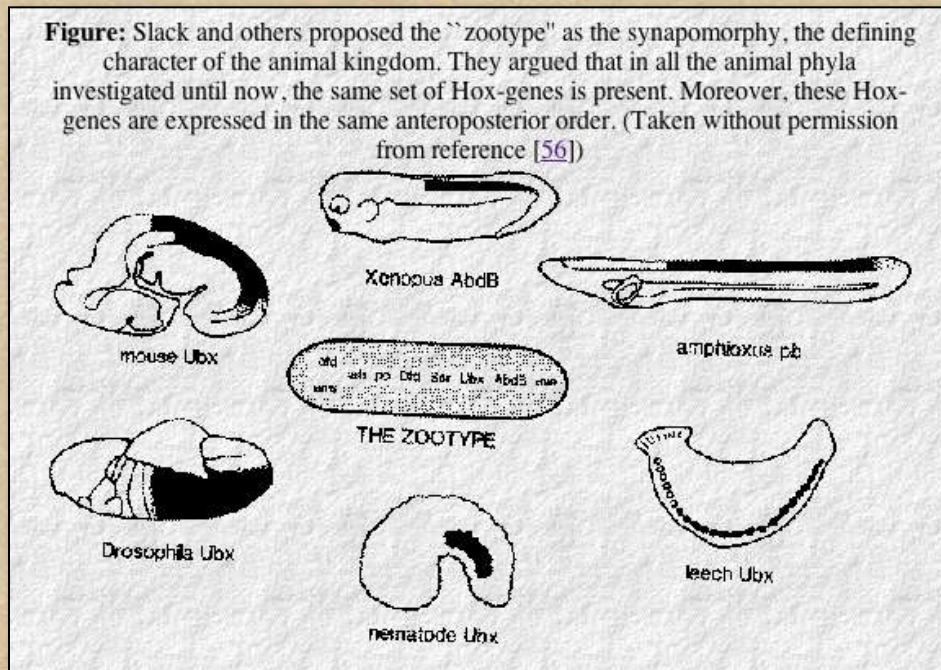
THE ZOOTYPE



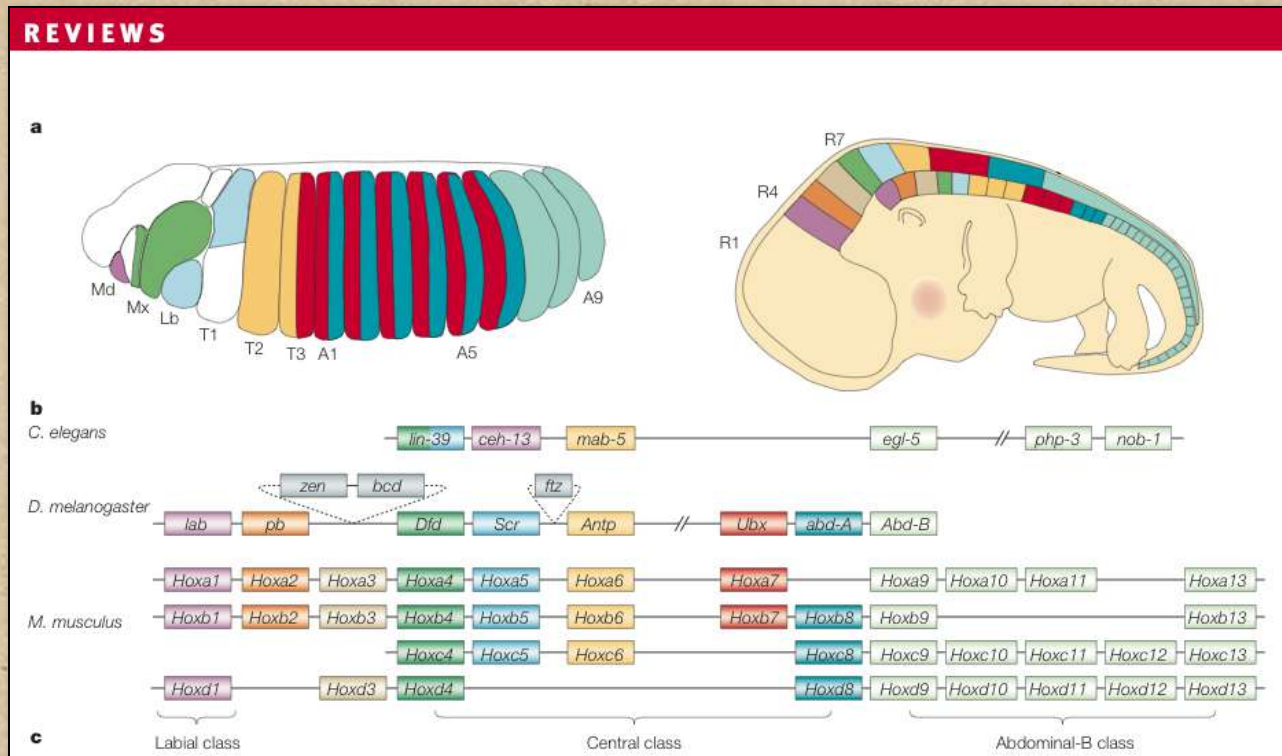
Zootyp a Hox geny

Zootyp je myšlený archetyp či předek živočichů s dvojstrannou symetrií těla (*bilateralia*)

Hox geny jsou na chromozomech umístěny těsně za sebou, a to tak, že pořadí genů odpovídá pořadí zon, kde jsou exprimovány.



Hox geny



Homeobox = sekvence 183 nukleotidů kodující **homeodoménu** = doména 61 aminokyselin, která zodpovídá za napojení na DNA.

Hox geny kodují Hox proteiny = **základními transkripčními faktory** Metazoa, základní složkou aparátu vývojové regulace: zdrojem buněčné posiční identity a předozadní osy individua

Hox geny a modulace tělních plánů

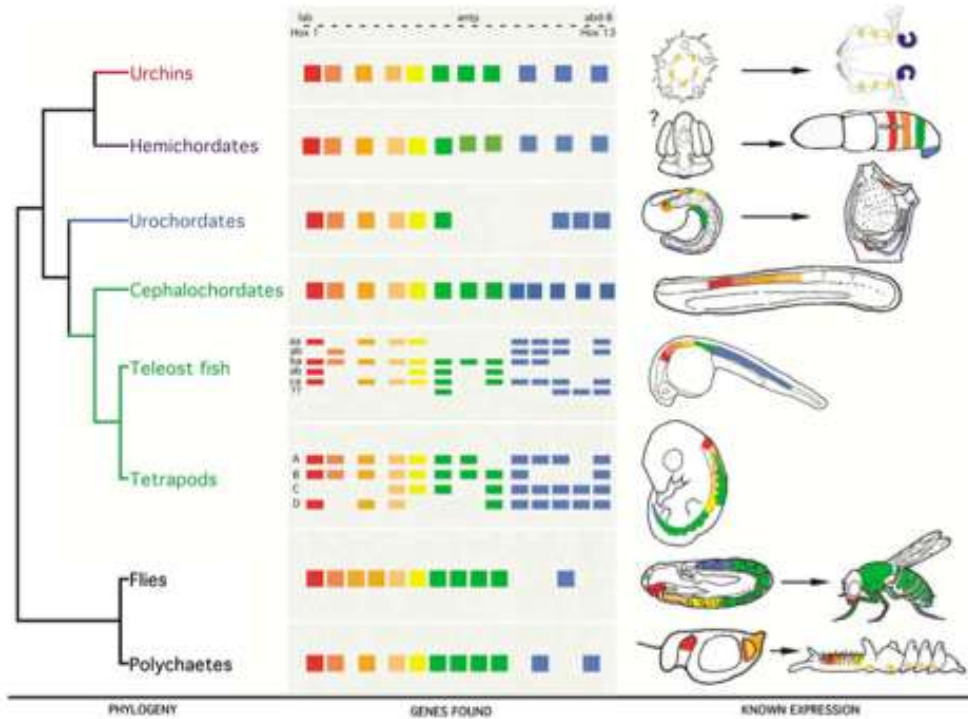


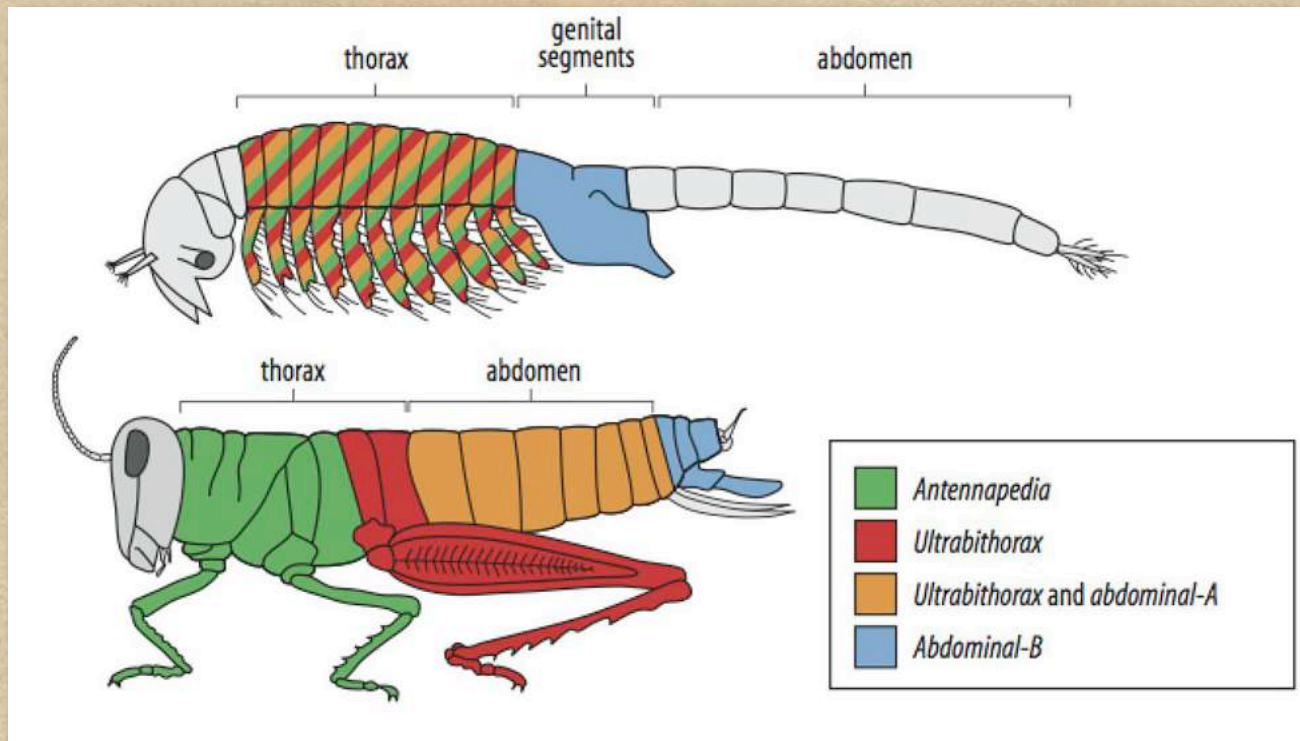
Figure 6 Expression of *Hox* genes in deuterostomes – the *Hox* gene cluster is duplicated in vertebrates. There are eight *Hox* gene clusters in teleost fishes, showing an additional duplication from the four *Hox* gene clusters found in the tetrapod vertebrates. In contrast, the invertebrate deuterostomes each have a single cluster. Ascidiarians lack some of the middle *Hox* genes, and the cluster is broken up onto two chromosomes. Echinoderms and hemichordates share an independent duplication of the posterior genes, called *Hox 11/13a*, *Hox 11/13b* and *Hox 11/13c*. Hemichordates show anterior to posterior expression in the ectoderm, which will produce a nerve net later in development. Echinoderms show adult expression in the nerve ring with the oral side corresponding to anterior in chordates and hemichordates.

Všechny *Hox* geny vznikly duplikací a diversifikací původního jednoduššího *Hox* setu od společného předka

Hox geny fungují stejně u velice rozdílných živočichů – počátek Evo-Devo

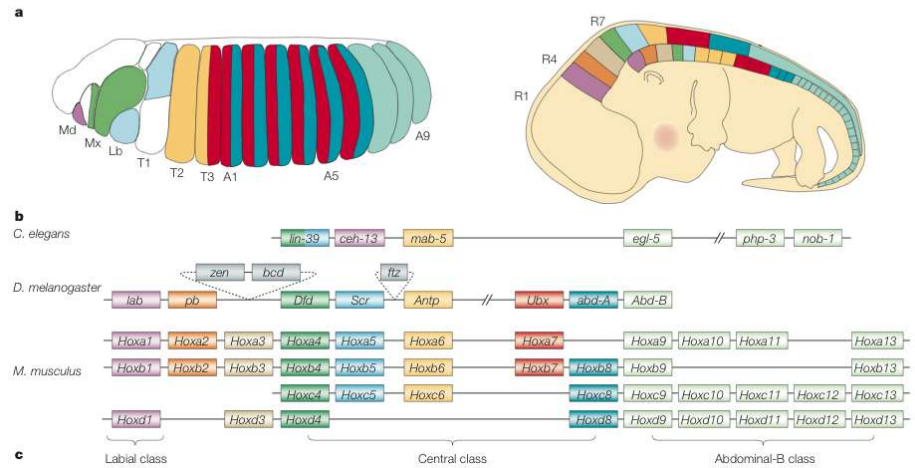
Hox proteiny jsou odpovědné za morfologickou diversitu na organismální i evoluční úrovni

Hox geny kontrolují poziční identitu v rámci těla, ne konkrétní struktury!



V genech není zapsán výsledný fenotyp *per se*, nýbrž "pouze" návod na výstavbu těl; a tento se vyvíjí a evoluje; ten návod je modulární a obsahuje v sobě předešlé návody které rozvíjí a které už byly modulární a které si nesou vlastní nastavení a omezení...

REVIEWS

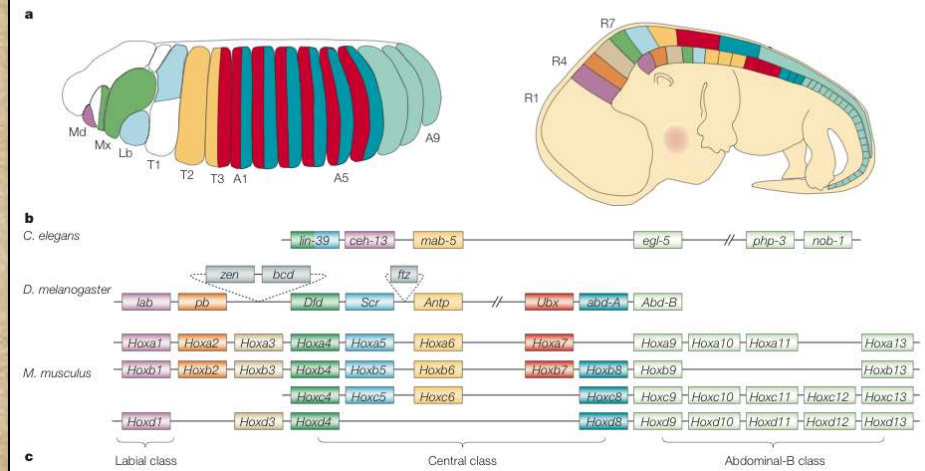


Hox geny a modulace tělních plánů

Hox proteiny jsou odpovědné za
morfológickou diversitu na organismální i
evoluční úrovni...

... Důkaz?
Homeotické transformace!

REVIEWS



Homeotické transformace

homeotická transformace (homeoze):

upomínka na práci **Williama Batesona** (1894), který popisoval přirozeně se vyskytující varianty jak u obratlovců tak u hmyzu, kdy jeden segment byl morfologicky transformován v jiný.



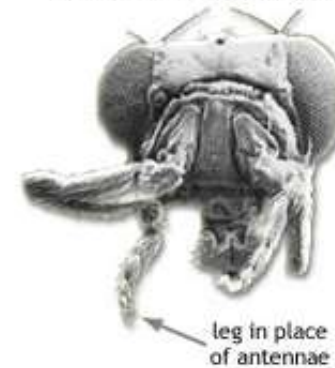
Homeotické transformace

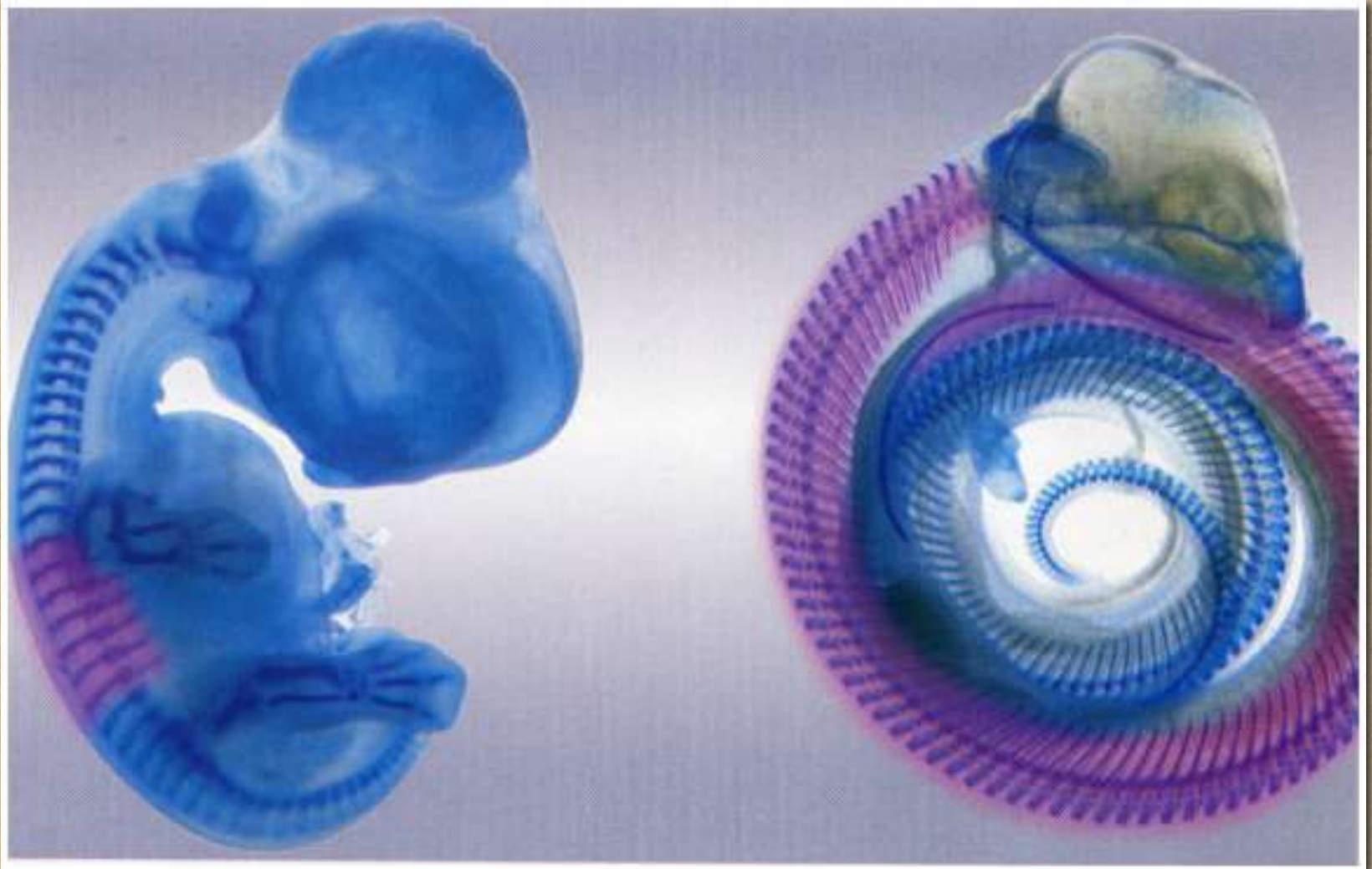


Homeotic transformation of halteres to wings in *Drosophila melanogaster* caused by mutations in the *ultrabithorax* gene. **E.B. Lewis**



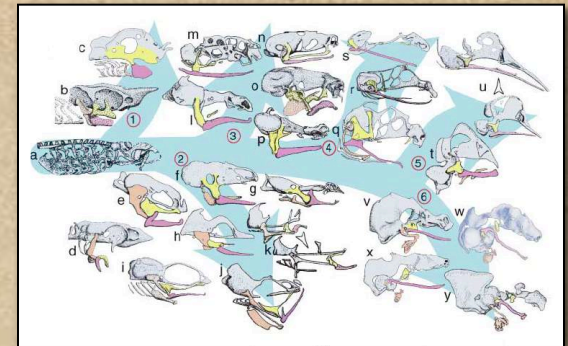
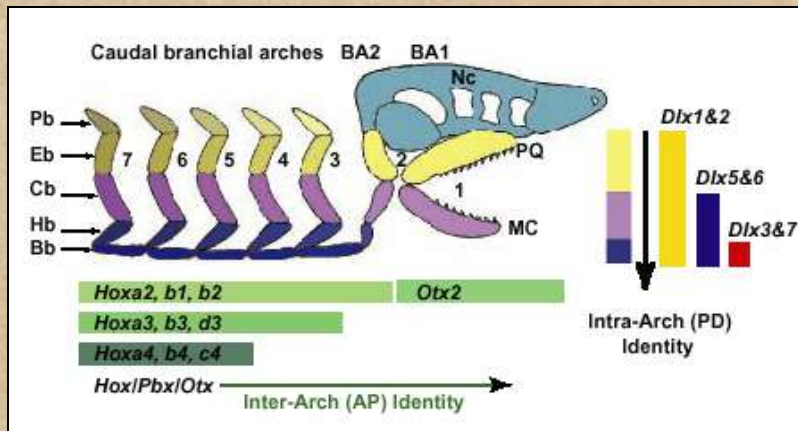
Fruit fly with mutation in the antennapedia gene





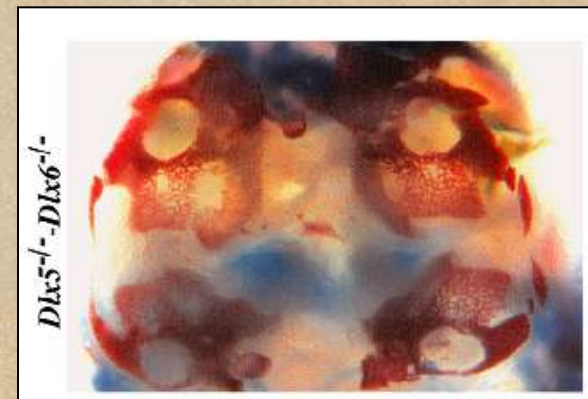
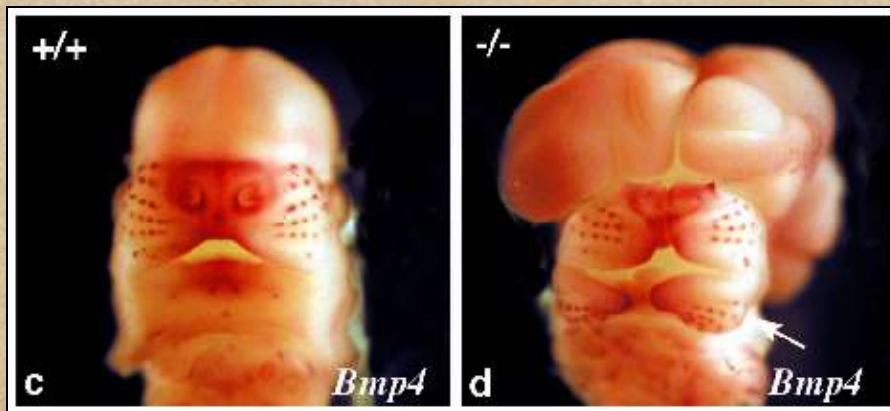
Hox genes determine the form, number, and evolution of repeating parts, such as the number and type of vertebrae in animals with backbones. In the developing chick (left), the Hoxc-6 gene controls the pattern of the seven thoracic vertebrae (highlighted in purple), all of which develop ribs. In the garter snake (right), the region controlled by the Hoxc-6 gene (purple) is expanded dramatically forward to the head and rearward to the cloaca.

Homeotické transformace čelistí

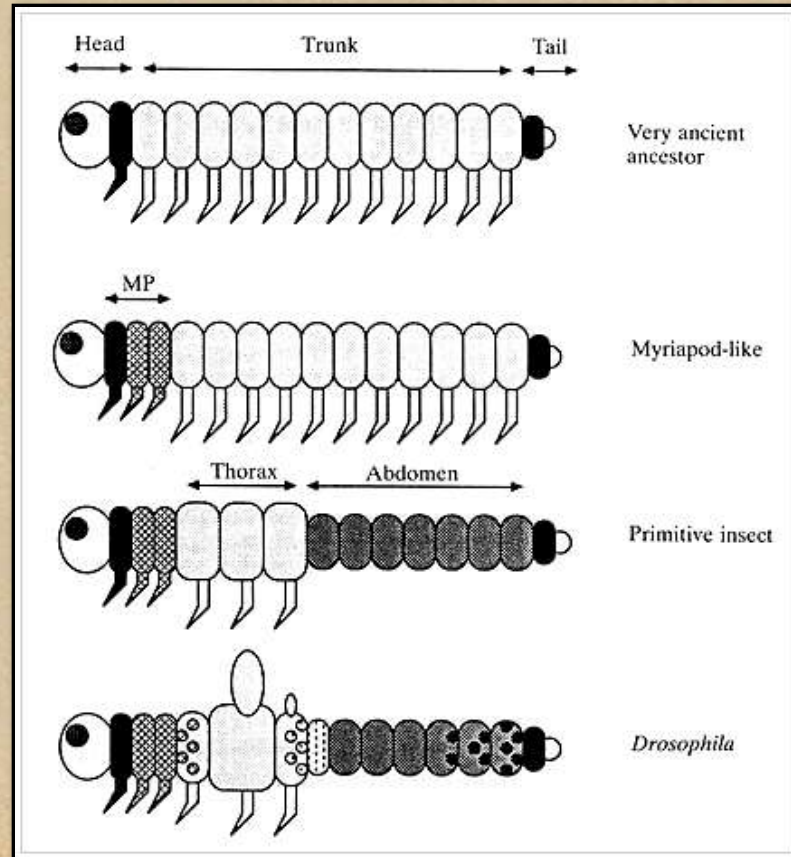
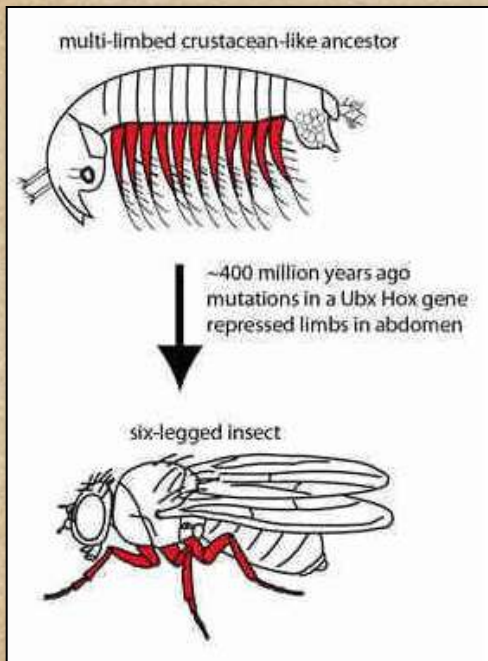
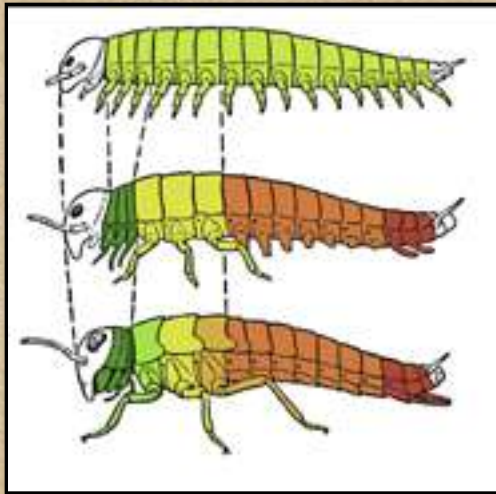


Dlx geny:

(homeotická) transformace svrchní
čelisti do podoby čelisti spodní po
inaktivaci genů *Dlx5 + 6*



Homeotické transformace & evoluční novinky



Tělní plán (*Bauplan*) nás strunatců

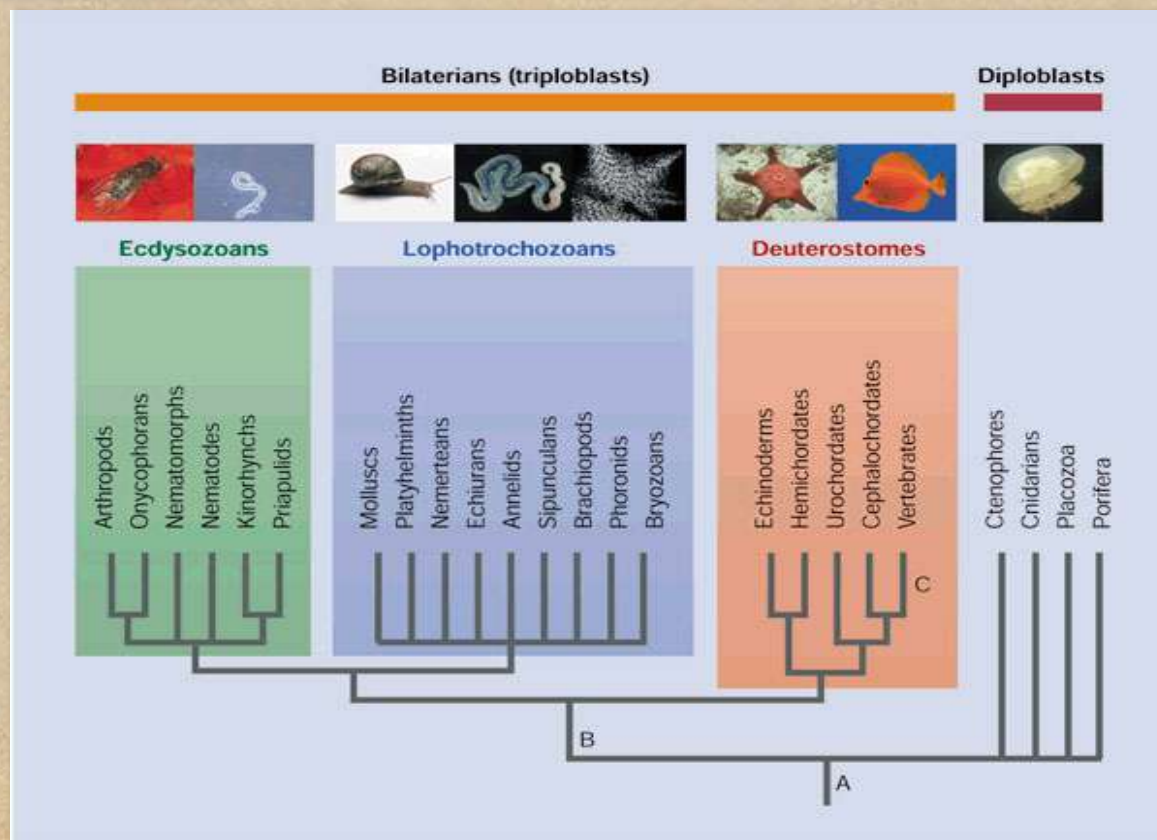
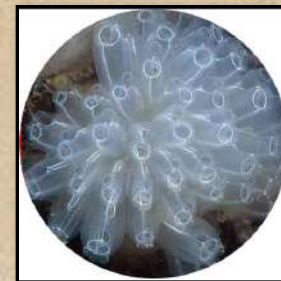


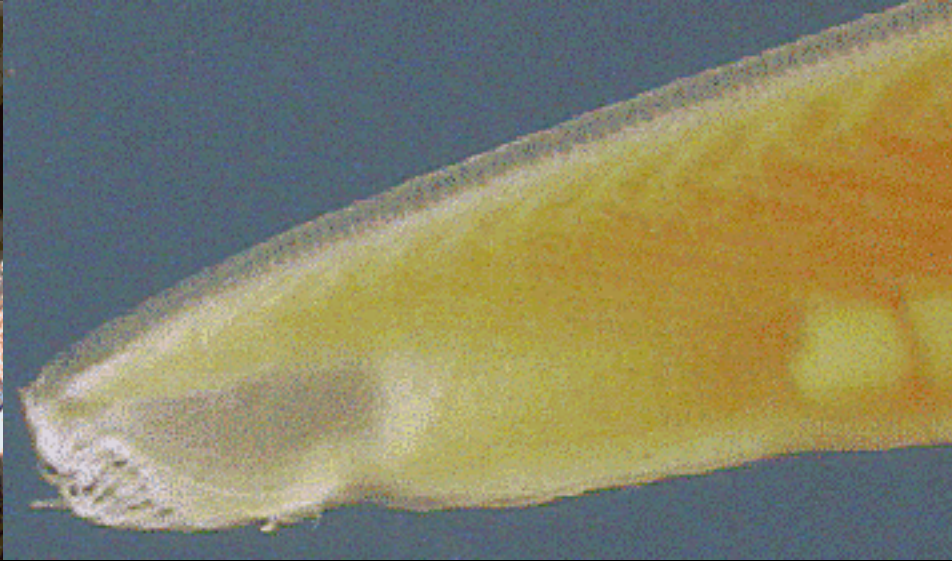
STRUNATCI (CHORDATA)

Pláštěnci (Urochordata) 2000 spp.

Kopinatci (Cephalochordata) 30 spp.

Obratlovci (Craniata) 50 000 spp.





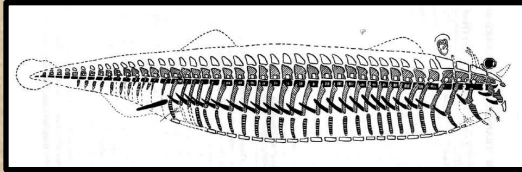
STRUNATCI (CHORDATA)

Pláštěnci (Urochordata) 2000 spp.

Kopinatci (Cephalochordata) 30sp.

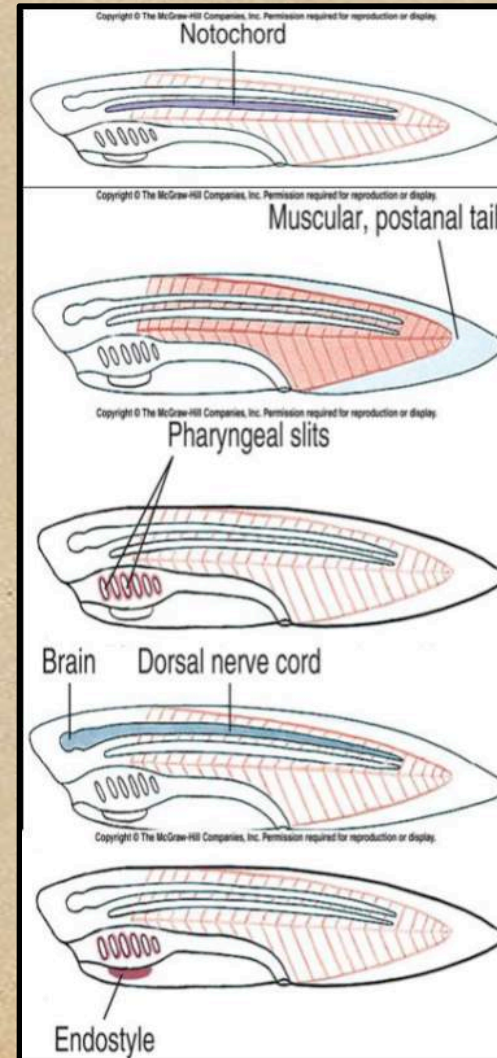
Obratlovci (Craniata) 50 000 spp.

Apomorfie jako základ tělních plánů (vs. plesiomorfie)

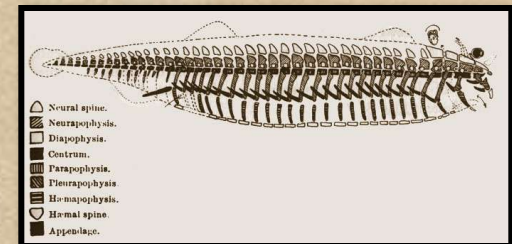
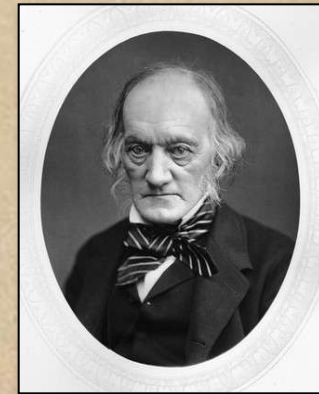
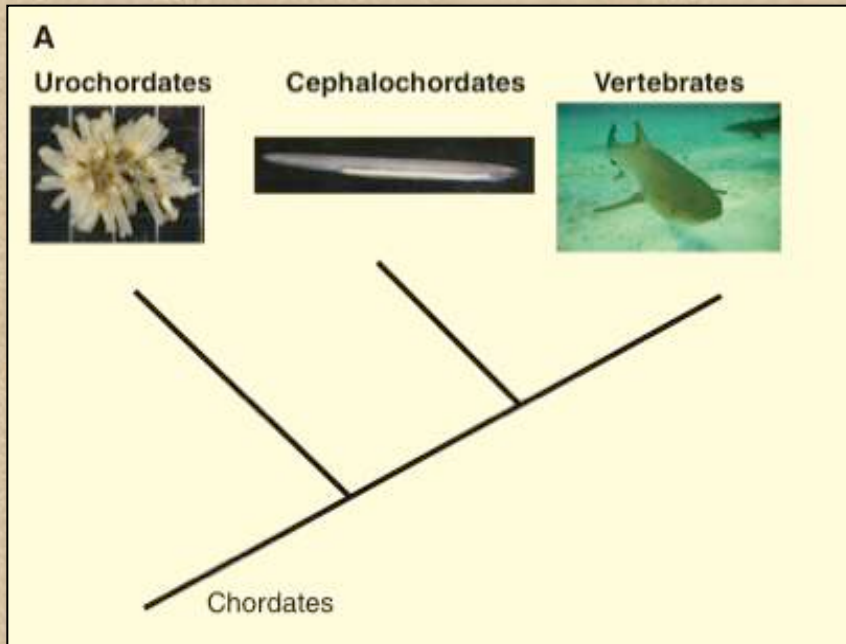


Strunatci - Chordata

- Chorda dorsalis (notochord)
- Trubicová nervová soustava
- Faryngotremie (protržení faryngu)
- Žlázatý úsek na ventrální straně hltanu (endostyl)
- Ventrální posice pulsujícího centra krevního oběhu
- Ocasní část těla (postanální ocas) - pohyb
- Metamerisace tělní stavby a dorsoventrální polarisace mesodermu



Evolve tělního plánu: kopinatec jako archetyp obratlovce

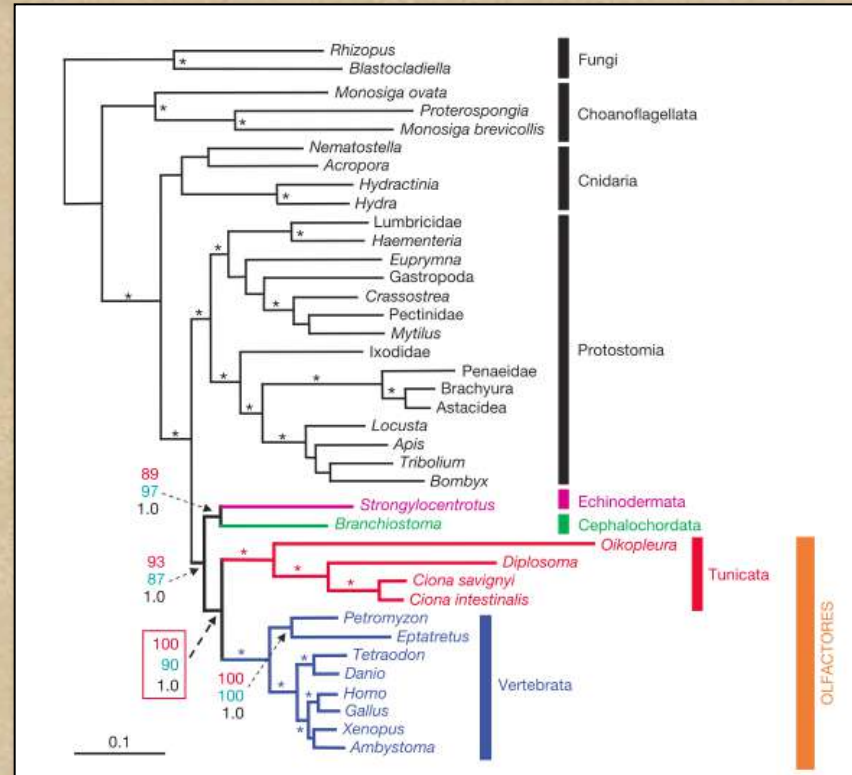
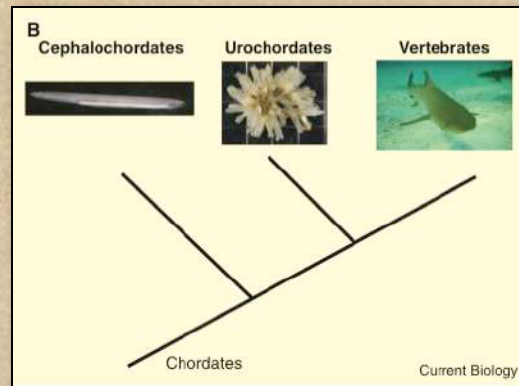
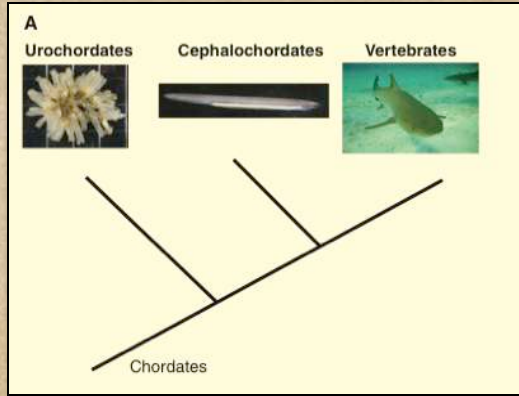


“Kopinatec je vedle člověka nejdůležitější a nejzajímavější ze všech obratlovců”

Evoluce tělního plánu: kopinavec jako archetyp obratlovce ?

Tunicates and not cephalochordates are the closest living relatives of vertebrates

Frédéric Delsuc¹†, Henner Brinkmann¹, Daniel Chourrout² & Hervé Philippe¹



Zatímco pro generace zoologů byl kopinavec prototypem předka obratlovce, dnes se posunul na místo předka druhoústých skupin;

Evoluci strunatců charakterizuje spíše permanentní ztráta “odvozených” znaků namísto jejich postupného a “progresivního” získávání !!!

Remodeling klastrů Hox-genů pláštěnců zapříčinil změny jejich tělního plánu

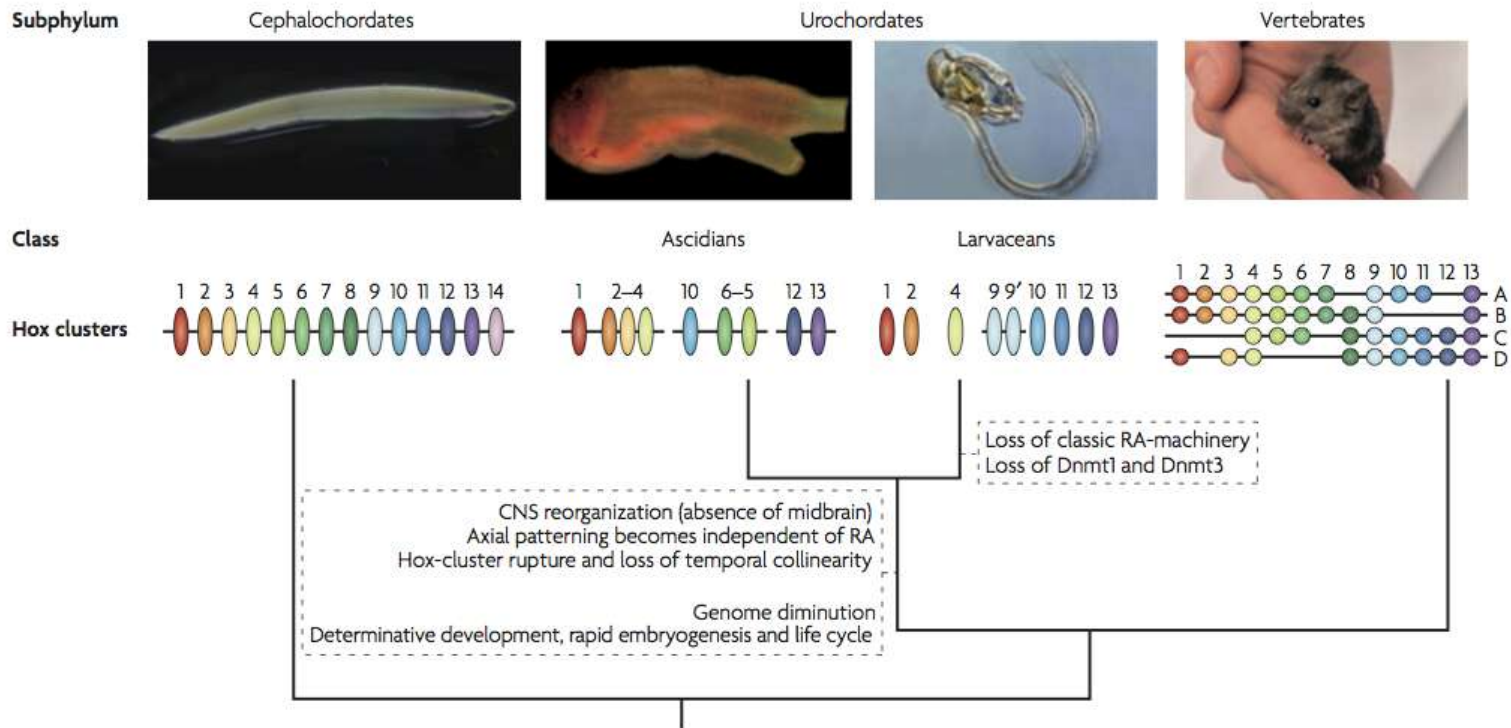
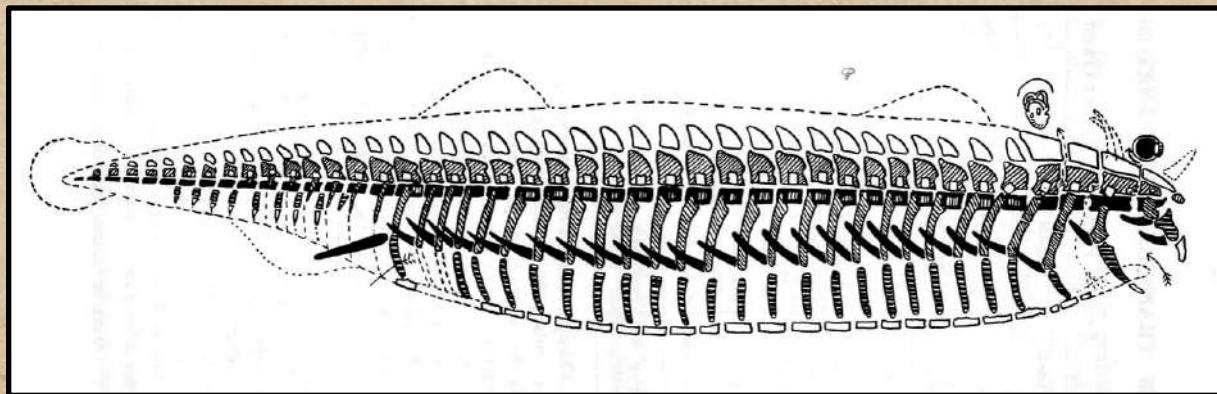
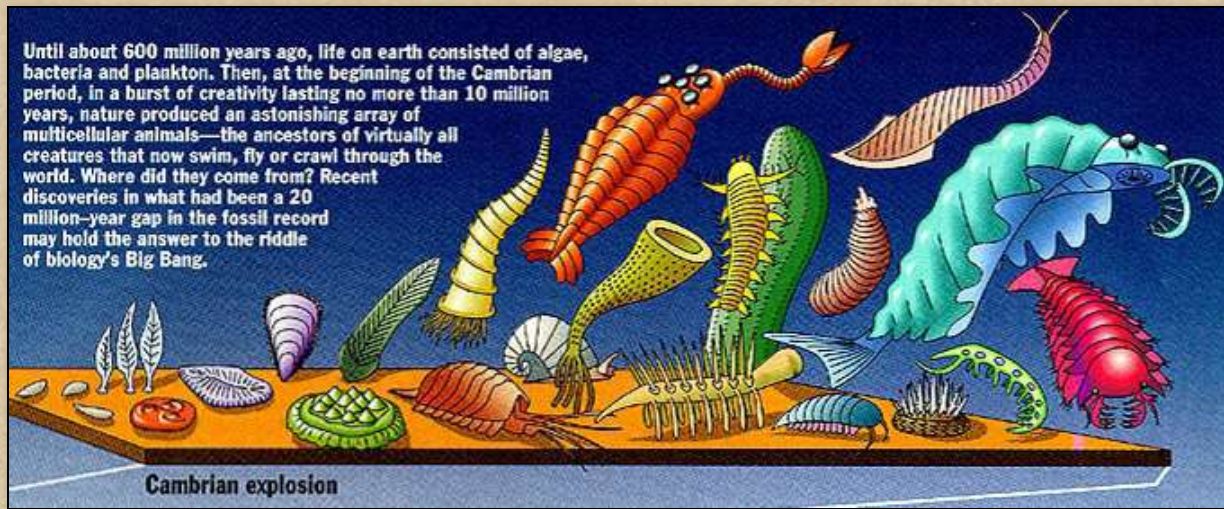


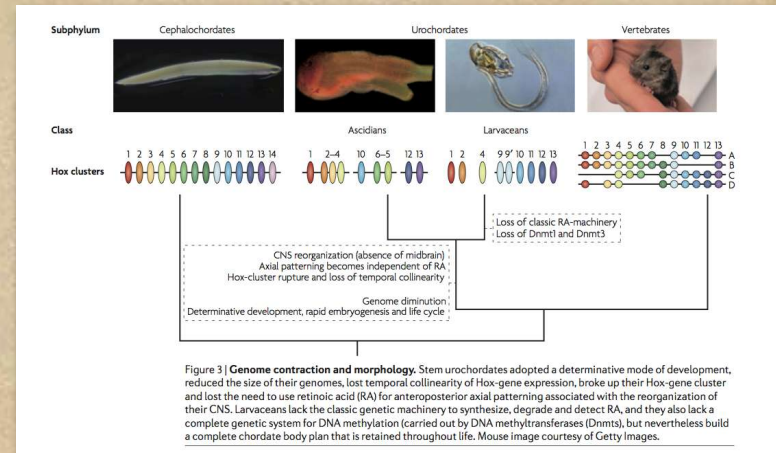
Figure 3 | **Genome contraction and morphology.** Stem urochordates adopted a determinative mode of development, reduced the size of their genomes, lost temporal collinearity of Hox-gene expression, broke up their Hox-gene cluster and lost the need to use retinoic acid (RA) for anteroposterior axial patterning associated with the reorganization of their CNS. Larvaceans lack the classic genetic machinery to synthesize, degrade and detect RA, and they also lack a complete genetic system for DNA methylation (carried out by DNA methyltransferases (Dnmts), but nevertheless build a complete chordate body plan that is retained throughout life. Mouse image courtesy of Getty Images.

Tělní plán (*Bauplan*) nás obratlovců



Zdroje specifik Bauplanu obratlovců? Zásadní modifikace embryogenese!

- Vývojová, funkční i strukturní **nadstavba metamerního plánu**



- **Buňky neurální lišty** – zdroj celkovostní regulace a tkáňové versatility obratlovců



Embryonální původ apomorfí obratlovců

Character	Embryonic origin*
Nervous system	
Cranial nerves with sensory ganglia	NC, P
Trunk nerves with sensory ganglia	NC
Peripheral motor ganglia	NC
Forebrain	NC?
Paired special sense organs	
Nose	P
Eyes (accessory organs)	NC? (P)
Ears	P
Lateral line mechanoreceptors	P
Lateral line electroreceptors	P
Gustatory organs	NC, P
Pharyngeal and alimentary modifications	
Cartilaginous bars	NC
Branchiomic muscle	MH
Smooth muscle of gut	MH
Calcitonin cells	NC
Chromaffin cells—adrenal cortex	NC
Circulatory system	
Gill capillaries	H
Muscularized aortic arches	NC
Muscular heart	MH
Skeletal	
Anterior neurocranium and sensory capsules	NC
Cephalic armor and derivatives	NC

*See references (15–19, 21, 27).

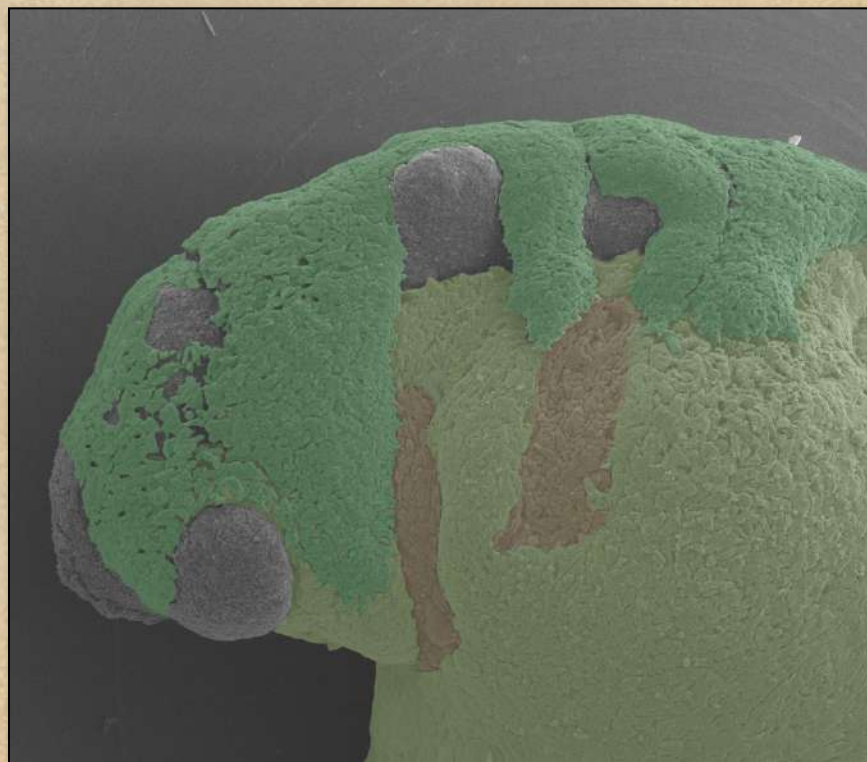
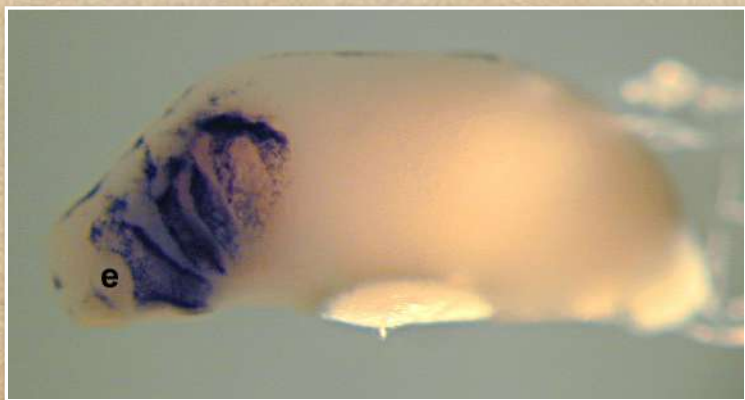
Buňky neurální lišty zásadně přebudovávají celý embryonální vývoj

(typická je mj. obrovská role indukčních procesů, epigenetických interakcí, nedeterminovanost vývoje)

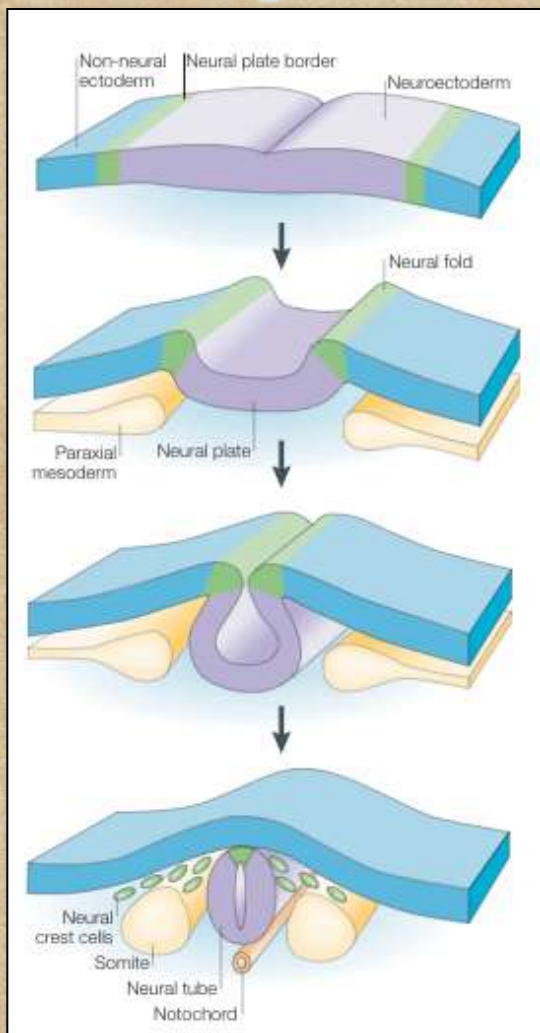


To, co ontogeneticky i evolučně konstituuje obratlovce, jsou buňky neurální lišty

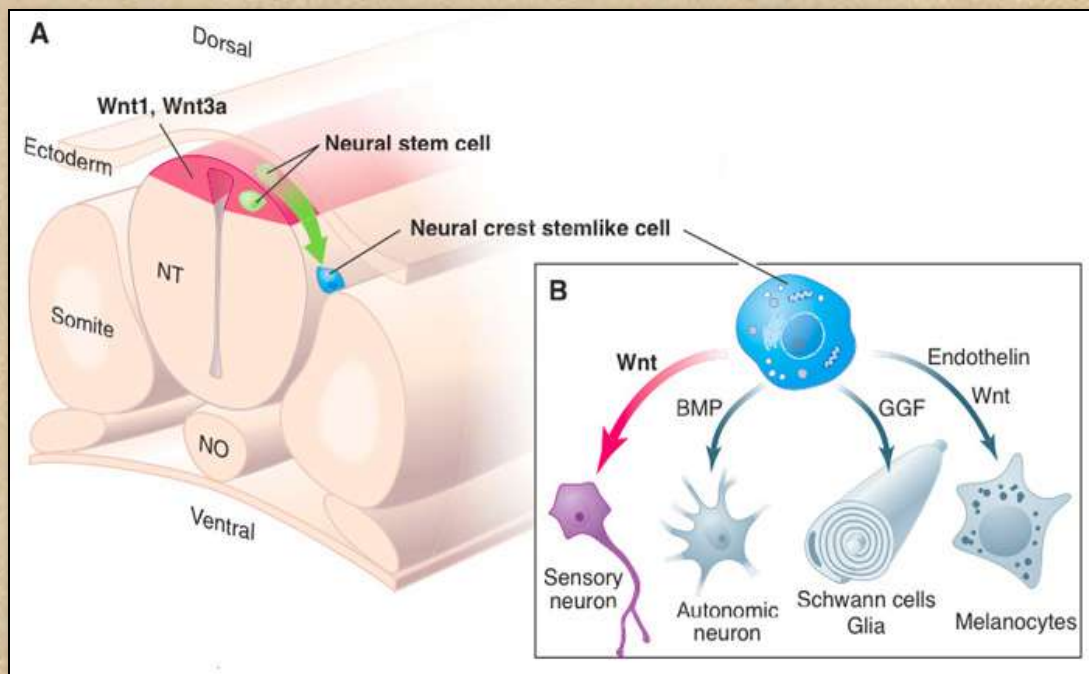
Neurální lišta: embryonální orgán produkující populace kmenových buněk pronikající (zejm. na rozhraní ektoderm/ mesoderm) do různých míst těla, kde se specificky mění a zásadně ovlivňují morfogenesi a integraci obratlovčího těla



Biologie buněk neurální lišty - embryonální vznik



Neurální lišta: embryonální orgán produkující populace (semi?-)kmenových buněk které extensivně **migrují** (zejm. na rozhraní ektoderm/mesoderm) a poté se **diferencují** do ohromného množství (nových!) buněčných typů, čímž zásadně **ovlivňují morfogenesi** a **integraci** obratlovčího těla



Buňky neurální lišty: deriváty

» produkují většinu typů buněk, kterými se my obratlovci lišíme od ostatních živočichů; zdroj celkovostní regulace a tkáňové versatility obratlovců

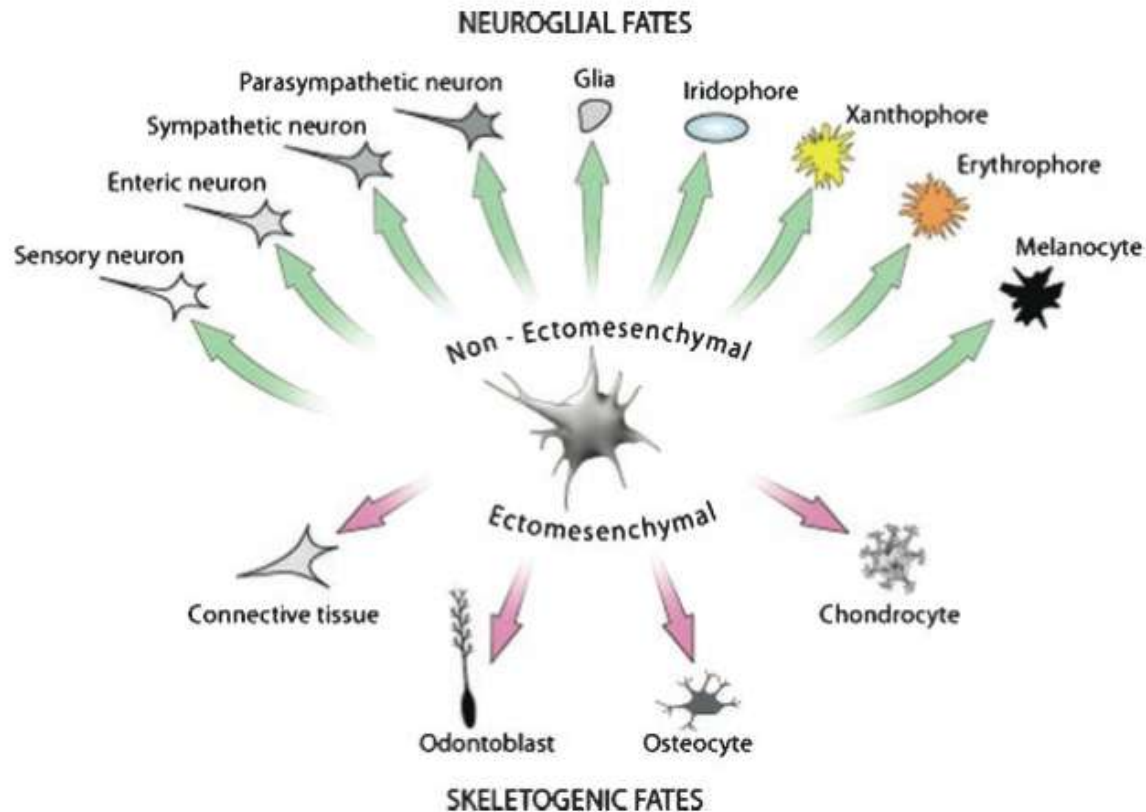
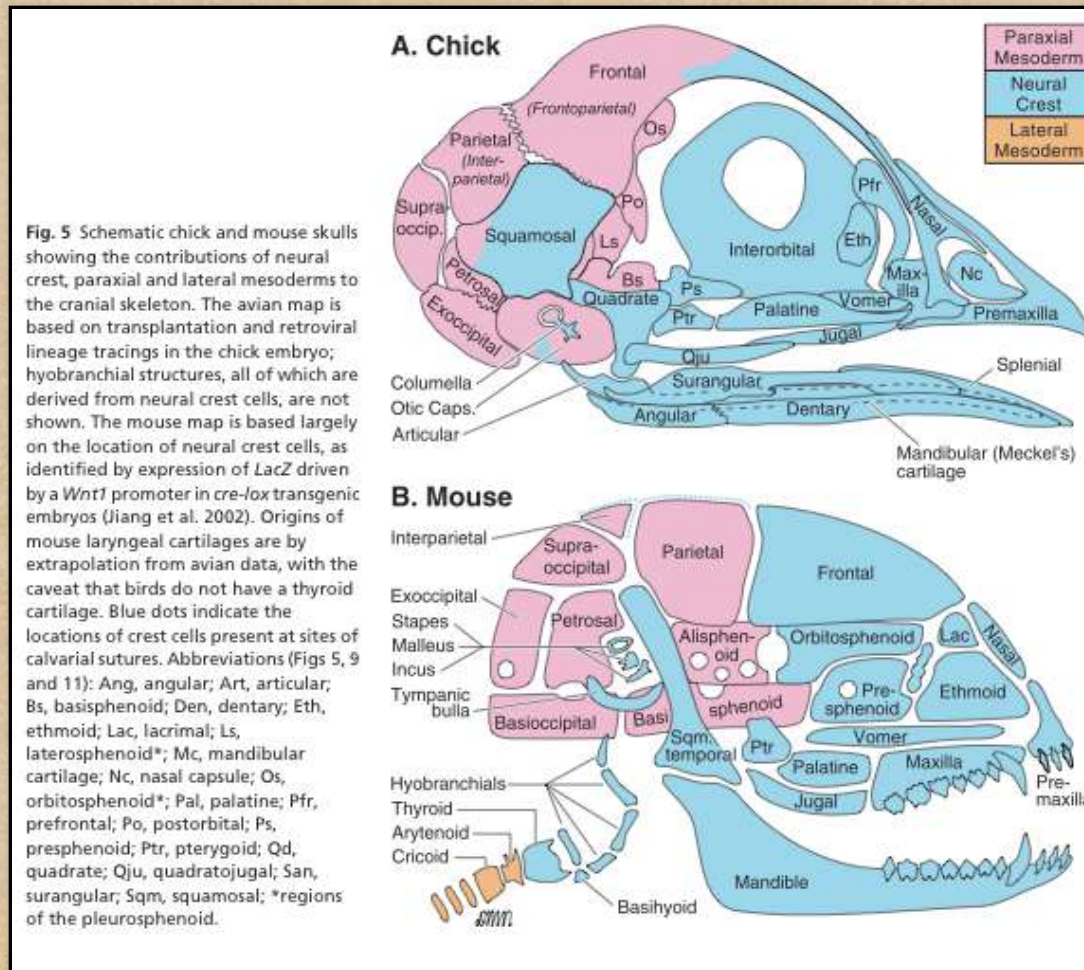


Figure 2. The principal derivative cell types of neural crest. The major derivatives of neural crest cells are schematically illustrated here, grouped according to whether they are classified as ectomesenchymal or non-ectomesenchymal.

skeletogenní (tzv. *ektomesenchym*) a neurogenní deriváty buněk neurální lišty

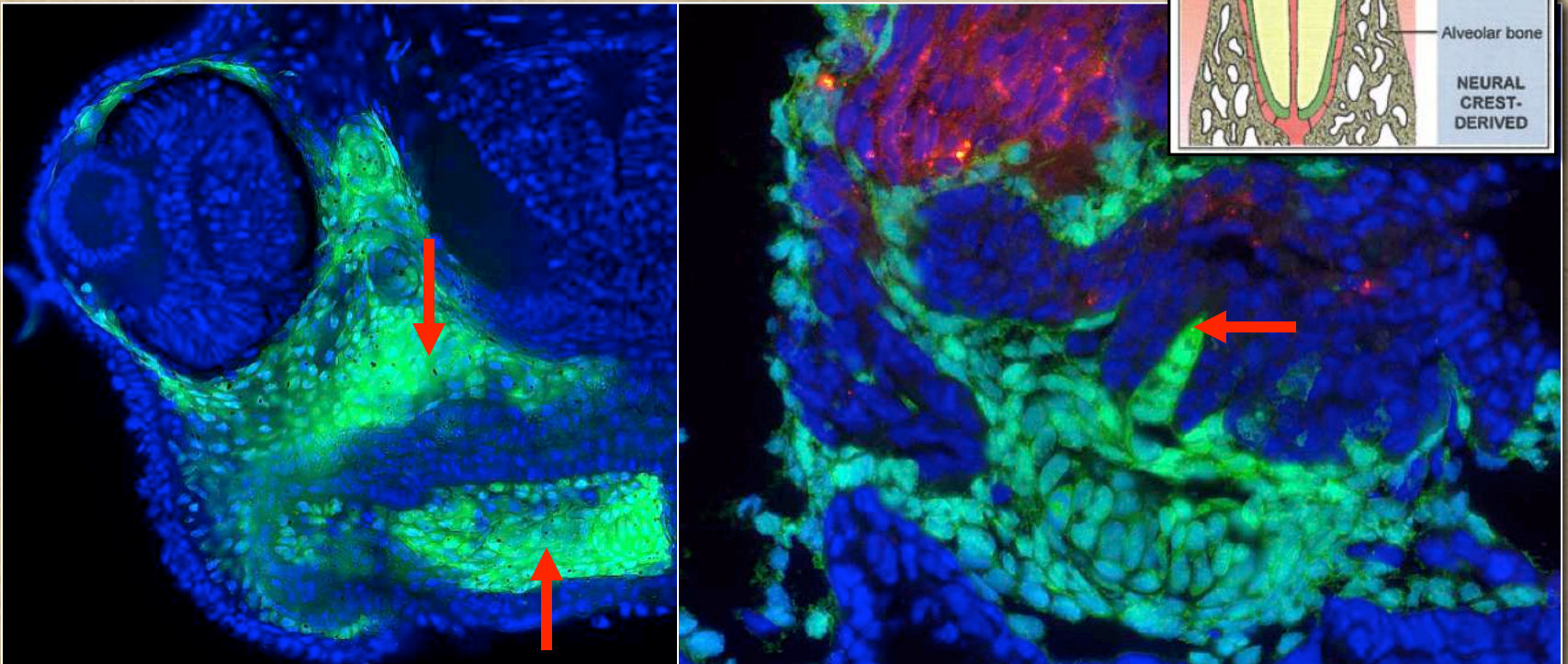
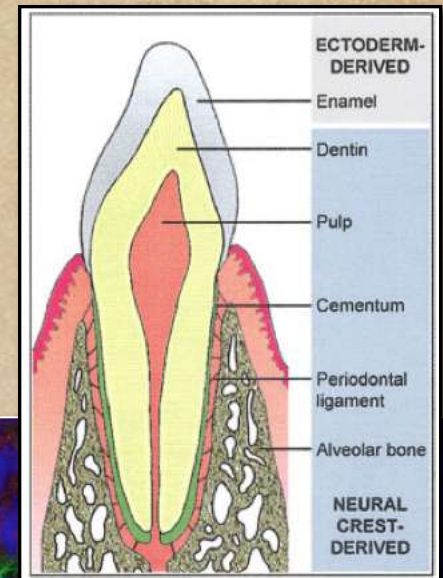
Buňky neurální lišty: deriváty

» produkují většinu typů buněk, kterými se my obratlovci lišíme od ostatních živočichů; zdroj celkovostní regulace a tkáňové versatility obratlovců



Embryonální původ hlavových kostí: kuře vs. myš - deriváty neurální lišty modře

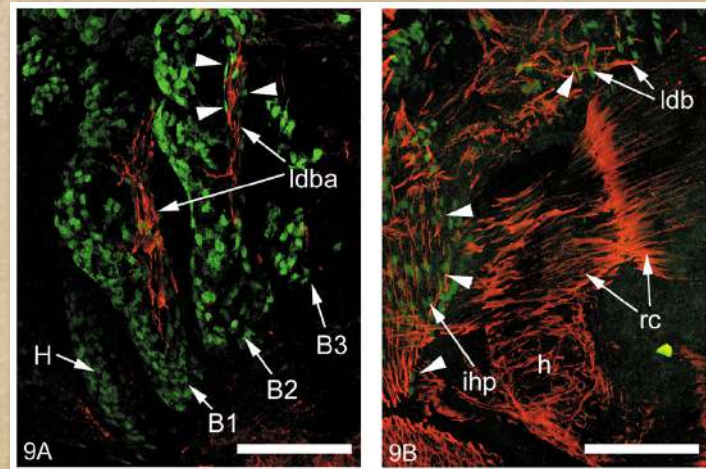
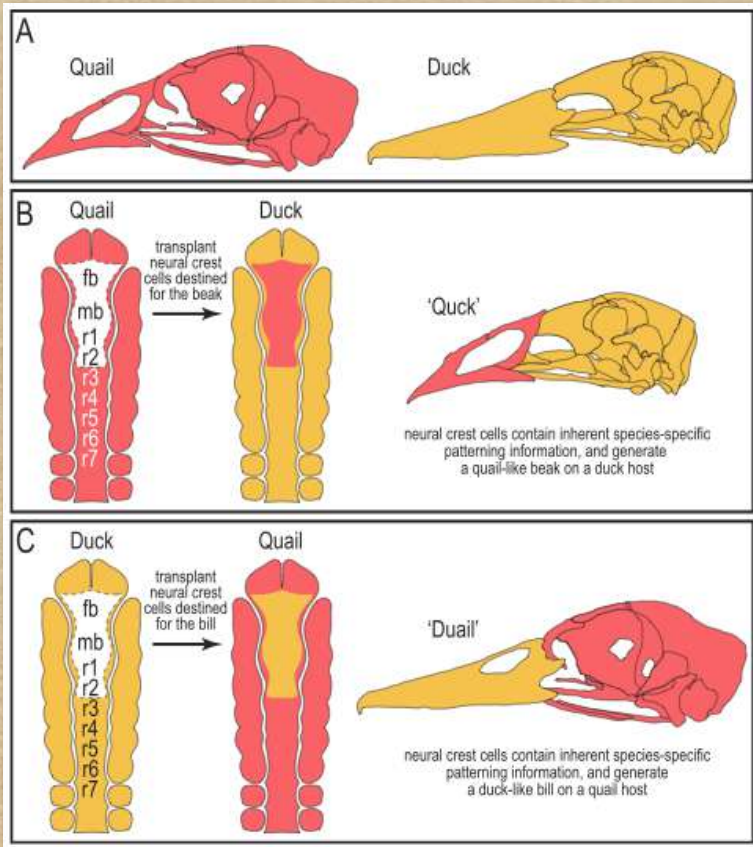
Buňky neurální lišty tvoří hlavový mesenchym
» vznik skeletálních tkání *kondensací* mesenchymu



Embryo axolotla: hlavový mesenchym značený zeleně (GFP):
vyplňuje celý prostor (srv. *dermis-škára*) a kondenzuje do čelistních chrupavek a zubů, mj.

Evoluce obratlovců jakožto Evoluce neurální lišty

Asi nejnápadnější vlastností nás obratlovců jsou zcela nové skeletální tkáně ... a jejich fenotypické modifikace!



Vznik čelistí byl zásadní událostí v evoluci obratlovců...

„The evolution of jaws was a revolution in the history of vertebrate life, an adaptive developmental innovation that allowed gnathostomes to become active predators and probably accounted for much of their subsequent success”

John Mallat

bezčelistnaní <100 druhů

čelistnatí > 57 000 druhů !



... evoluce čelistí = evoluce morfogeneze buněk neurální lišty!

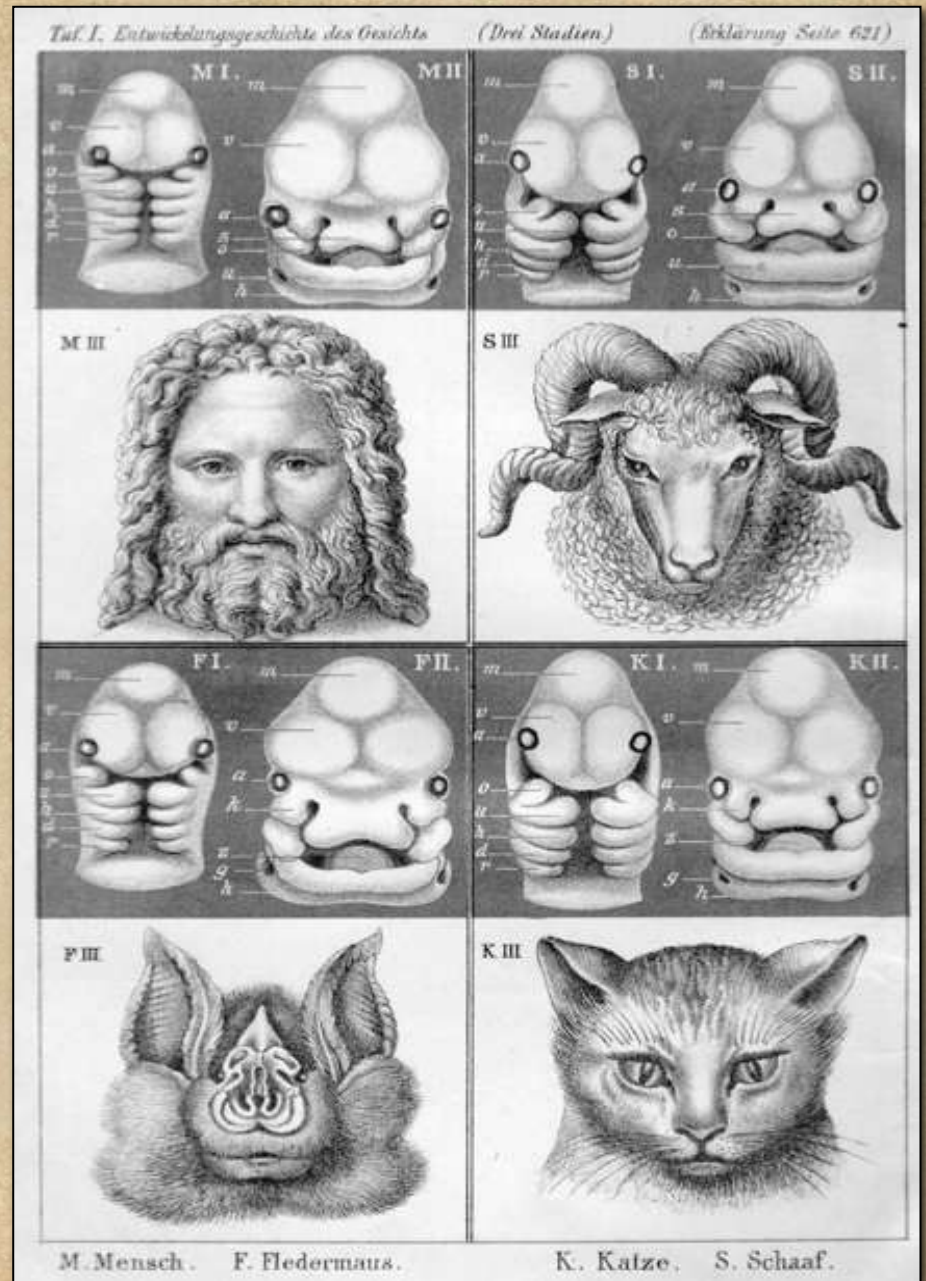
JAWS

Copyright 1975 Universal Studios

... viz též, kupř.:
evoluce tváře (a mnoha
hlavových struktur!)

=

evoluce morfogeneze
buněk neurální lišty!



Většina unikátních tkání obratlovců je bezprostředně odvozena z buněk neurální lišty

Buňky neurální lišty tvoří 4. zárodečný list (ektoderm, entoderm, mesoderm, n. lišta)

... a obratlovci jsou tedy kvadroblastičtí živočichové!

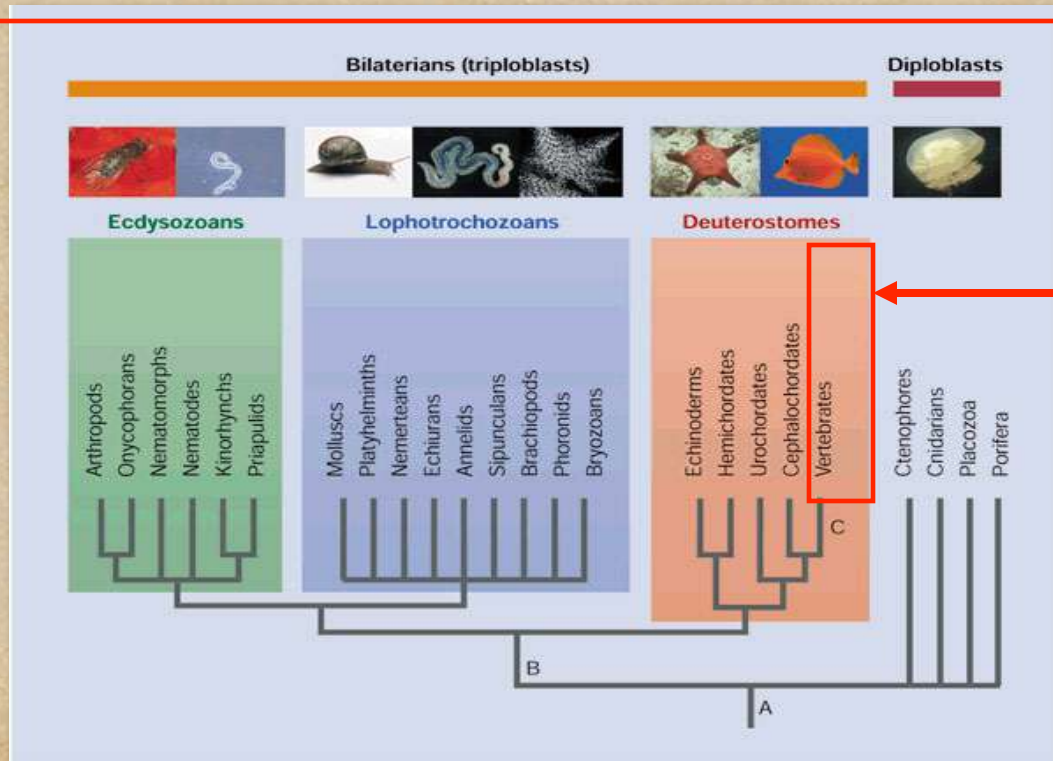


Causa zárodečných vrstev

Diblastika - ektoderm + entoderm = prim. zárodečné vrstvy;
stále spíše epiteliální uspořádání/organizace těl

Triblastika - mesoderm = 3. zár. vrstva; výplň mezi EKT-ENT;
výrazně více objemová/ solidní/ 3D organizace těl

Tetrablastika - neurální lišta a její deriváty jako 4. zár. vrstva (nás) obratlovců;
nadstavba díky vysoce migratorní populaci pluripotentních buněk, *metainterakce*



**Evoluční biologie vývoje živočichů, ontogeneze & evoluce:
zárodečné listy, tělní plány, homeotické geny, evoluce**

Tělní plány: diverzita vs. disparita

Jak se během embryogeneze t.p. vyvíjejí a proč jsou stabilní?

Evoluce a evolvabilita tělních plánů obecně

Tělní plán nás strunatců / obratlovců konkrétně