

Pozice skupiny Micrognathozoa na stromu života



Stanislav Vosolsobě

Katedra fyziologie rostlin, Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy

26. srpna 2008

Pozice skupiny Micrognathozoa na stromu života

Abstrakt Micrognathozoa jsou recentně popsanou monotypickou skupinou řazenou uroveň třídy až kmene. Jediný druh, *Limnognathia maerski*, mikroskopický zástupce bentosu arktických potůčků a pramenišť, byl na celém světě objeven pouze na dvou lokalitách, v Grónsku a na subantarktických Crozetových ostrovech. Skupina je řazena jako samostatná linie do seskupení Gnathifera na základě homologie čelistních aparátů i molekulárních dat.

Úvod

Skupina Micrognathozoa, oknozubky, je v současnosti nejmladší popsanou třídou živočichů a i přes to, že je zastoupena pouze jediným druhem, *Limnognathia maerski* Kristensen & Funch 2000, zasluhuje právem velkou pozornost. *Limnognathia maerski* byla objevena teprve roku 1994 na ostrově Disko v Grónsku, v rašelinných pramenech, které jsou téměř polovinu roku zamrzlé (rev. Kristensen, 2002). Ještě větší překvapení však vzbudil druhý nález tohoto druhu, tentokrát z opačné strany zeměkoule, z ostrova Ile de la Possession v Crozetově souostroví, napůl cesty mezi Afrikou a Antarktidou (De Smet, 2002).

EKOLOGIE Obě známé lokality se vyznačují velmi chladným podnebím. Ostrov Disko se nalézá na 70. rovnoběžce v Baffinově moři, nedaleko západního pobřeží Grónska. Panuje zde arktické počasí, které je zmírňováno výběžkem Golfského proudu. Klima Crozetova ostrova (50° jižní šířky) je ryze oceánské s malými sezónními výkyvy. Roční teploty se pohybují v rozpětí $(5,1 \pm 2,0)^{\circ}\text{C}$, prší zde téměř 300 dní v roce (2 200 mm) a vanou větry rychlostí až $200 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$. *Limnognathia maerski*, která dosahuje velikosti okolo $150 \mu\text{m}$, žije v písčitých či rašelinných potůčcích a tůních. Vyžaduje prokysličenou chladnou vodou velmi slabé mineralisace s neutrálním pH. Počty jedinců se pohybují v řádu jednotek na cm^{-3} a druh je tak i na typových lokalitách velmi vzácný (De Smet, 2002). *Limnognathia* se množí partenogeneticky, samčí jedinci nebyli nalezeni. Zimu přečkává vajíčky s odolným obalem (Kristensen, 2002).

BIOGEOGRAFIE Původ bipolárního rozšíření druhu není doposud spolehlivě objasněn. Kristensen a Funch (2000, dle De Smet (2002)), předpokládají, že *Limnognathia* a podobné druhy nejsou schopny anhydrobiosy a dálkových výsadek a známé rozšíření popisují jako relikty po rozpadu superkontinentu Pangaey. De Smet (2002) toto vysvětlení zpochybňuje, neboť Crozetovy ostrovy sopčného původu vznikly relativně nedávno a nikdy nebyly součástí kontinentu (od toho je dělí nejméně 2 500 km). Alternativním vysvětlením výskytu

na Crozetových ostrovech je zavlečení velrybáři během doplňování vody nebo při doložené introdukci lososů okolo roku 1970. Daleko pravděpodobnější se však zdá, že tento druh tvoří odolná vajíčka schopná dálkové disperse ptactvem či větrem. Je však ale i možné, že se *Limnognathia maerski* vyskytuje výrazně kosmopolitněji, jen zatím nebyla objevena díky specifickým nárokům na biotop a nízké abundanci (De Smet, 2002).

Fylogenetické zařazení

Morfologie

Stavba těla *Limnognathia maerski* je poměrně jednoduchá (rev. Kristensen, 2002). Oválná hlava a zadeček jsou spojeny harmonikovitou hrudí, všechny části nesou dlouhé sensorické brvy. Ventrální stranou těla procházejí navíc dvě řady multiciliátních buněk, jejichž brvy slouží k pohybu. Dorsální pokožka je vyztužena destičkami intercellulární matrix, ventrální epidermis je kryta pouze glykokalyxem. Pokožkové buňky tvoří syncytium. Zadní část těla nese přichycovací lepivý terčík. Trávicí soustava je jednoduchá, anus pouze občasné otevíraný (obrázek 1).

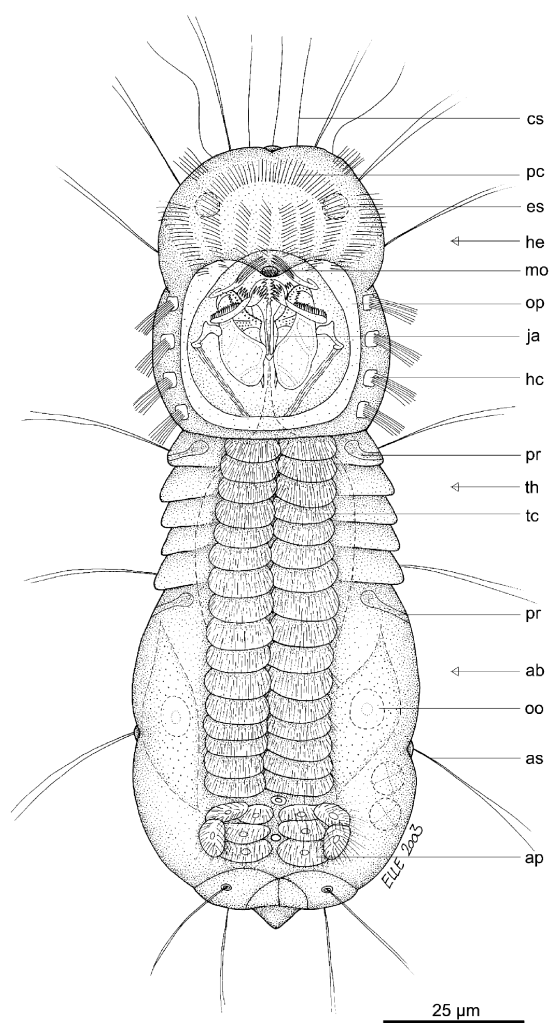
Nejkomplikovanější tělní strukturou jsou kutikulární pharyngeální čelisti, podle jejichž morfologie byla Micrognathozoa zařazena na bázi skupiny Gnathifera, po boku skupin Syndermata (Rotifera + Acanthocephala) a Gnathostomulida (Kristensen & Funch, 2000 podle Kristensen (2002)).

Naproti tomu De Smet (2002) na základě homologizace čelistního aparátu argumentuje pro zařazení Micrognathozoa dovnitř skupiny Syndermata, konkrétně k Monogononta. Příbuznost se skupinou Syndermata je sice podložena přítomností apikální intracelulární destičky v pokožce, ovšem Micrognathozoa postrádají syncytiální pokožku, hlavní apomorfii skupiny Syndermata. Návrh na zařazení skupiny Micrognathozoa dovnitř linie Syndermata je ostře kritizován (Funch et al., 2005). Monofylii skupin Rotifera a Gnathostomulida a vnější umístění skupiny Micrognathozoa dokládá kladistickými analýzami morfologických dat Sørensen (2002a,b).

Specifickou apomorfii skupiny Micrognathozoa jsou dvě řady multiciliátních pohybových buněk, které se nejvíce přibližují pohybovému aparátu skupin Annelida a Gastrotricha, a naopak nemají obdobu u Syndermata ani u Gnathostomulida (Gnathostomulida mají monociliátní obrvení). Taktéž přichycovací terčík *Limnognathia* není homologizovatelný s duální žlázou zástupců Rotifera (Kristensen, 2002).

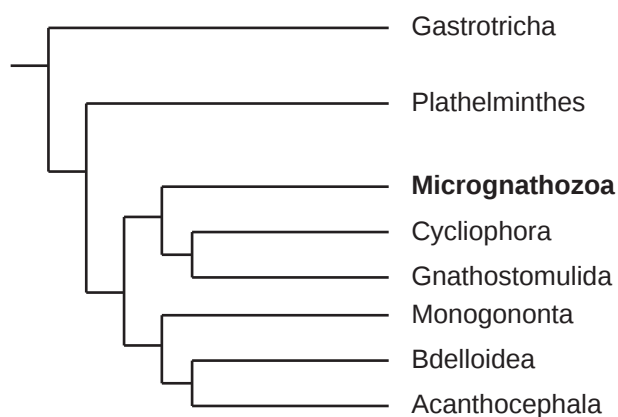
Molekulární data

Nové argumenty pro fylogenetické zařazení skupiny Micrognathozoa přinášejí molekulární analýzy sekvencí DNA. První studii pokoušející se ukotvit pozici linie Micrognathozoa publikovali Giribet et al. (2004). Použili sekvence 18S rRNA, D3 regionu 28S rRNA, histonu H3 a podjednotky I cytochrom c oxidázy (COI, mitochondriální gen) pocházející od zástupců 22 živočišných kmenů s outgroupem Cnidaria. Ribosomální sekvence byly



Obrázek 1: **Tělesná stavba *Limnognathia maerski*, břišní strana.** ab - abdomen, as - abdomenální sensorické brvy, ap - abdomenální přichycovací terčík, cs - hlavové sensorické brvy, es - oční skvrny, hc - hlavový ciliophor, he - hlava, ja - čelisti, mo - ústa, oo - oocyt, op - příústní destička, pc - předústní pruh brv, pr - protonefridium, tc - ciliophory trupu, th - thorax. Převzato z [Funch et al. \(2005\)](#)

použity pro objasnění nejstarších fylogenetických souvislostí, kdežto pomocí sekvencí H3 a COI byly řešeny vztahy v rámci jednotlivých kmenů. Tato studie dokládá unikátní postavení linie Micrognathozoa v rámci seskupení Gnathifera a nenachází statistickou podporu pro jejich přiřazení do nitra některé skupiny, např. Rotifera či Gnathostomulida. Výsledky dále podporují monofylii skupiny Syndermata (tvořenou taxony Monogononta, Bdelloidea a Acanthocephala) a poukazují na možnou příbuznost Micrognathozoa s Cycliophora, další recentně objevenou linií mořských komenzálních živočichů nejasného postavení (rev. [Kristensen, 2002](#)). Podpora jednotlivých závěrů však není příliš silná. Stromy vytvořené na základě různých sekvencí (pouze ribosomální geny, nukleární geny (rRNA + H3) či kombinace nukleárních genů a mitochondriální COI) dávají navzájem nesouhlasné výsledky – kombinace všech genů vede k jednoznačnému artefaktu, neboť přiřazuje Micrognathozoa do společné větve se skupinou Entoprocta a některými zástupci skupin Ecdysozoa a Deuterostomia, která se jako celek vmezeřuje mezi skupiny Gnathostomulida a Syndermata. Monofylii Skupiny Gnathifera porušuje i třígenový strom z ribosomálních genů a sekvence histonu H3. Naopak konsenzuální strom vytvořený pouze na základě ribosomálních sekvencí je v nejlepším souladu s obecně přijímaným schematem fylogeneze (obrázek 2).



Obrázek 2: **Fylogenetická pozice skupiny Micrognathozoa.** Strom vytvořen na základě sekvencí 18S rRNA a 28S rRNA, zjednodušeno dle [Giribet et al. \(2004\)](#).

V následující studii ([Sørensen and Giribet, 2006](#)) autoři vycházejí ze stejných lokusů a navíc do analýzy přibírají morfologické charakteristiky. Tentokrát se zaměřují blíže na skupinu Syndermata a její vztah k nejpříbuznějším liniím – Gnathostomulida, Micrognathozoa a Cycliophora. Jako outgroup slouží se zástupci Plathelminthes. Podobně jako v předcházející studii, potvrzují monofylii skupiny Syndermata, která je tvořena dvěma větvemi – monofylem Monogononta a seskupením Bdelloidea + Seisonidea + Acanthocephala (monofylii této větve dokládají jen molekulární data). Micrognathozoa se opět jeví jako samostatná linie, jež se odvíjí po boku Cycliophora na bázi větve vedoucí ke skupině Gnathostomulida (stejná topologie jako na obrázku 2).

Poněkud odlišné fylogenetické uspořádání Gnathifera publikovali [Todaro et al. \(2006\)](#)

ve studii zabývající se fylogenezí tradičního kmene Gastrotricha. na základě jednogénové analýzy 18S rRNA přiřadili skupinu Gastrotricha dovnitř seskupení Gnathifera, jako sesterskou ke společné větvi Rotifera + Micrognathozoa + Cycliophora, čímž by se rozvracela stávající koncepce Gnathifera. Statistická podpora pro tuto hypotézu však není dostatečná a výsledek autoři interpretují pouze jako důkaz monofyletické pozice Gastrotricha v rámci Lophotrochozoa.

Závěr

Z předloženého přehledu studií je zřejmé, že otázka fylogenetického postavení skupiny Micrognathozoa v rámci živočišného stromu života není stále definitivně zodpovězena. s jistotou lze konstatovat, že Micrognathozoa tvoří samostatnou a poměrně izolovanou linii uvnitř seskupení Gnathifera, jenž není zařaditelná do žádné z příbuzných skupin (Gnathostomulida či Syndermata). Toto schema je podpořeno jak molekulárně, tak morfologicky, především na základě homologisace čelistních aparátů (seskupení Gnathifera bylo definováno právě přítomností specifického čelistního aparátu). Molekulární analýzy poukazují na možnou příbuznost skupin Micrognathozoa a Cycliophora. Cycliophora jsou další těžko zařaditelnou skupinou a na rozdíl od ostatních linií v seskupení Gnathifera postrádají čelistní aparát, což zřejmě souvisí s komenzálním způsobem života. Potvrzením oprávněnosti jejich zařazení ke Gnathifera bychom mohli názorně demonstrovat rozsah změn, ke kterým může docházet při změně způsobu života organismu. Srovnatelná redukce čelistního aparátu je doložena u parazitické skupiny Acanthocephala, která však dle syncytiální pokožky jednoznačně náleží do linie Syndermata a tudíž ke Gnathifera.

Konečné vyřešení problému můžeme očekávat od rozsáhlejších molekulárních studií, nemůžeme v ně však vkládat bezmeznou důvěru (viz čtyřgenová analýza (Giribet et al., 2004), jež poskytuje zcela arteficiální výsledek). Nejhodnotnější informace by přineslo objevení dalších zástupců linie Micrognathozoa, kteří by nám mohli jednak přiblížit fylogenetický původ této skupiny, ale i objasnit pozoruhodnou biogeografii kterou nalézáme u druhu *Limnognathia maerski*.

Literatura

- De Smet, W. H. (2002). A new record of *Limnognathia maerski* Kristensen & Funch, 2000 (Micrognathozoa) from the subantarctic Crozet Islands, with redescription of the trophi. *Annual Review of Plant Biology*, 258:381–393.
- Funch, P., Sørensen, M. V., and Obst, M. (2005). On the phylogenetic position of Rotifera – have we come any further? *Hydrobiologia*, 546:11–28.
- Giribet, G., Dunn, C. W., Edgecombe, G. D., and Rouse, G. W. (2007). A modern look at the Animal Tree of Life. *Zootaxa*, 1668:61–79.
- Giribet, G., Sørensen, M. V., Funch, P., and Kristensen, R. M. (2004). Investigation into the phylogenetic position of Micrognathozoa using four molecular loci. *Cladistics*, 20(2):1–13.
- Kristensen, R. M. (2002). An introduction to Loricifera, Cyclophora, and Micrognathozoa. *Integrative and Comparative Biology*, 42(3):641–651.
- Sørensen, M. V. (2002a). On the evolution and morphology of the rotiferan trophi, with a cladistic analysis of Rotifera. *J. Zool. Syst. Evol. Research*, 40:129–154.
- Sørensen, M. V. (2002b). Phylogeny and jaw evolution in Gnathostomulida, with a cladistic analysis of the genera. *Zoologica Scripta*, 31:361–480.
- Sørensen, M. V. and Giribet, G. (2006). A modern approach to rotiferan phylogeny: Combining morphological and molecular data. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 40:585–608.
- Todaro, M. A., Telford, M. J., Lockyer, A. E., and Littlewood, D. T. (2006). Interrelationships of the Gastrotricha and their place among the metazoa inferred from 18S rRNA genes. *Zoologica Scripta*, 35(3):251–259.