Jitka Vilímová

Fylogeneze a vzájemné vztahy určují nejpřirozenější systém živočichů

Systém organismů včetně živočichů se postupně vyvíjel již od starověku, přes systém Linného, který tvoří mezník v historii, až po prudký rozvoj fylogenomických studií v současnosti (přehled viz T. Macháček a kol. v Živě 2016, 1: 27–30). Prvotně byly v historii klasifikace živočichů využívány nápadné morfologické znaky. Poté, co jsme získali údaje o embryologickém vývoji a ultrastruktuře, se ukázalo, že příbuznost založená pouze na morfologii velmi často neodpovídá fylogenezi. Další zásadní změnou byl vznik molekulární fylogenetiky, která hypotézy o fylogenezi a příbuznosti organismů odvozuje hlavně od molekulárních znaků (RNA, DNA, proteiny). Často na takto vzniklé fylogenetické stromy (schémata hypotetické fylogeneze) byly posléze přidány i další znaky, včetně morfologických, a jen některé z nich jsou opravdu synapomorfiemi (společnými odvozenými znaky) daných taxonů. Nejnovějším přístupem je fylogenomika, rekonstrukce evoluce organismů na základě dat, která nám poskytují celé osekvenované genomy. Samozřejmě neexistuje pouze jeden názor/náhled na systém živočichů, ale postupně byl překonán tradiční přístup založený převážně na znacích morfologických a dospělo se k jistému konsenzu. Následující přehled systému živočichů se zakládá hlavně na jediné souborné studii v češtině (Zrzavý 2006), na aktualizovaném přehledu recentních změn (článek J. Zrzavého v Živě 2015, 5: 201–203; obr. 1) a je doplněn dalšími daty z řady odborných publikací. Některé zajímavosti a novinky vhodné k zohlednění ve výuce biologie dále přináší článek na str. 125–128 v tomto čísle Živy.

Je nezpochybnitelné, že živočichové (Metazoa), heterotrofní organismy bez pevné buněčné stěny, jsou nejpříbuznější houbám (Fungi) a jednobuněčným trubénkám (Choanoflagellata), s nimiž a s dalšími méně známými jednobuněčnými organismy tvoří superskupinu Opisthokonta (charakteristika ve zmíněném článku T. Macháčka a kol. v Živě). Živočichové představují jediné mnohobuněčné predátory na Zemi.

Tradičně byli živočichové děleni na živočišné houby (Porifera), na živočichy s radiální souměrností (Radiata) a bilaterálně souměrné (Bilateria). Tato klasifikace využívala i znaky, které se ukázaly jako málo vhodné, např. existence a typ coelomu (tělní dutiny) – coelom se ale v evoluci živočichů vyvinul a redukoval několikrát nezávisle; existence segmentace těla – segmentované tělo vzniklo v evoluci také nejméně třikrát, zřejmě nezávisle (kroužkovci, členovci, strunatci), neexistuje důkaz o jeho vzniku pouze jednou; radiální souměrnost těla byla dříve považována za starobylejší než bilaterální – přitom je ale spíše znakem odvozeným, existujícím pouze u žahavců.

Základní členění živočichů

Zatímco dříve byli jednoznačně za bazální skupinu (tj. sesterskou všem zbývajícím živočichům) považováni houbovci (živočišné houby), dnes jde pouze o jednu z možností. Druhou alternativou, a zdá se pravděpodobnější, je, že bazální skupinu všech živočichů tvoří žebernatky (Ctenophora). Ty se dříve řadily do skupiny Radiata spolu se žahavci, nebo i do skupiny Bilateria. Se zástupci druhé skupiny sdílejí žebernatky více znaků, např. existenci nervové soustavy a mezodermu, ale genomické analýzy ukazují na jejich bazální postavení. Zmíněné znaky pak buď nejsou homologické se znaky Bilateria, nebo jsou naopak pleziomorfní (původní starobylé) a u dvou skupin bilaterií byly druhotně redukovány – u houbovců (Porifera) a vločkovců (Placozoa), o kterých se předpokládá, že také vznikli časně v evoluci. Přisedlí houbovci mají stavbu těla zjednodušenou spíše druhotně než primárně, tělo není symetrické, skládá se ze skupin buněk se stejnou funkcí, včetně nejznámějších límečkových buněk (choanocytů), potravu přijímají filtrací. Mají relativně složitá larvální stadia, jejichž struktura je podobná ostatním živočichům více než dospělí jedinci. Vločkovci (obr. 2) žijící na dnech moří představují nejjednodušší neparazitické živočichy. Jejich diskovité tělo bylo výrazně druhotně redukováno. Jednoduchý epitel obklopuje tělní dutinu, postrádají většinu tělních soustav, včetně trávicí, řasy jako potravu přijímají sofistikovaným způsobem za pomoci brv. Nyní převládá názor, že jednodušší stavba těla houbovců a vločkovců vznikla druhotnou redukcí, na rozdíl od tradičního pojetí jako starobylé, prosté stavby těla.

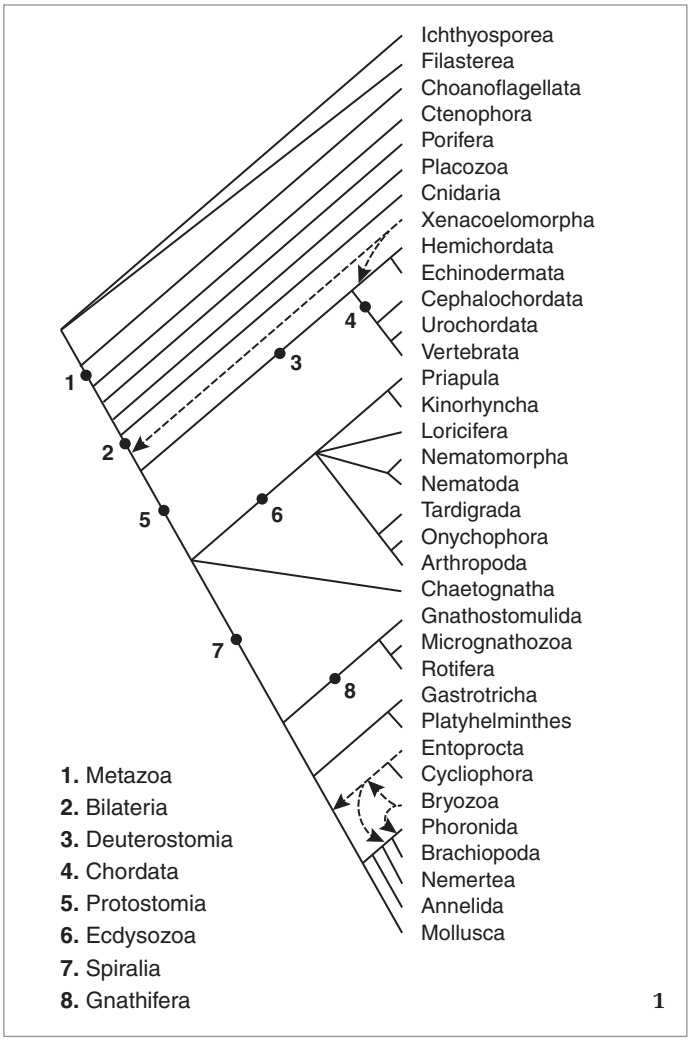
Radiálně souměrní žahavci (Cnidaria) tvoří sesterskou skupinu všech dalších živočichů. Mají vyvinuty dva morfo-ekologické typy, přisedlé polypy a plovoucí medúzy. Důležitá je existence *Hox* genů (rodiny genů významně fungující během embryonálního a ontogenetického vývoje, např. při vzniku předozadní osy těla, tagmatizaci – členění těla hmyzu na hlavu, hruď a zadeček), které ale ještě netvoří skupiny jako u bilaterií. Výhradně mořští korálnatci (Anthozoa) jsou starobylejší skupinou, jež má vyvinuto pouze stadium polypa. U Medusozoa převládá stadium medúzy, taxon zahrnuje polypovce, medúzovce, čtyřhranky a kalichovky. Žahavci byli a jsou nezpochybnitelně monofyletickou skupinou živočichů, a to včetně nyní zařazených výtrusenek (Myxozoa, obr. 7), extrémně zjednodušených žahavců parazitujících u ryb. Jde o výraznou změnu v tradičním pohledu na výtrusenky jako prvoky, tj. primárně jednobuněčné organismy. Výtrusenky jsou sesterskou skupinou medúzovců (Scyphozoa). Vykazují vysoký stupeň buněčné diferenciace. Mají infekční spory, které obsahují pólové váčky s vymrštitelnými vlákny, nápadně připomínající žahavé buňky (knidy) ostatních žahavců. Parazitické stadium je typu mnohojaderného plazmodia.

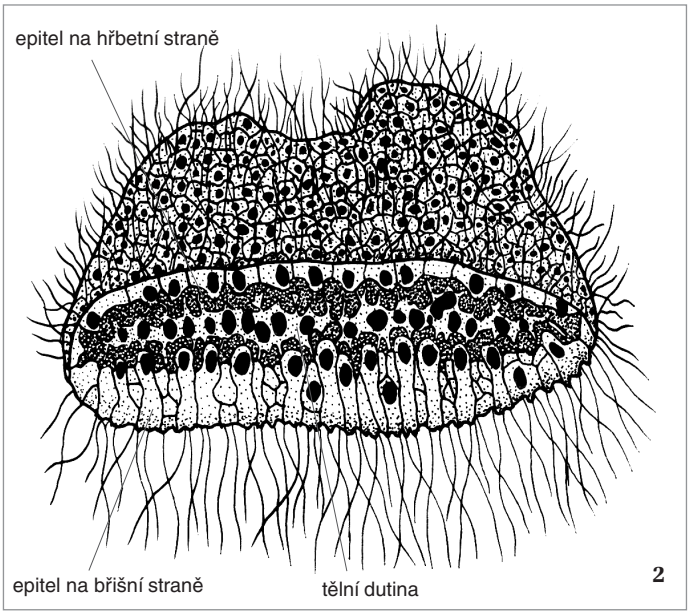
Všechny ostatní známé skupiny živočichů patří do Bilateria, monofyla definovaného dvoustrannou symetrií podle podélné osy těla, vznikem mezodermu a vznikem ganglií v nervové soustavě. Někteří autoři považují za bazální skupinu bilaterií dva kmeny – mlžojedy (Xenoturbellida) a praploštěnce (Acoelomorpha) – dohromady Xenacoelomorpha; odlišný přístup chápe tyto skupiny jako bazální druhoústé (Deuterostomia). Praploštěnci byli dříve řazeni do ploštěnců, nyní je zřejmé, že jde o samostatnou skupinu. Mlžojedy podrobněji uvádíme v článku na str. 125 tohoto čísla. Oba taxony obsahují výhradně mořské živočichy jednoduchého červovitého tvaru těla. Dvě hlavní skupiny bilaterií, v nichž proběhla výrazná radiace, představují tradiční prvoústí (Protostomia) a druhoústí (Deuterostomia).

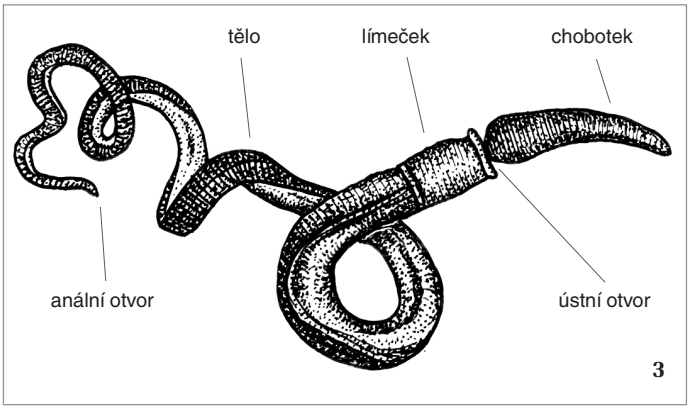
Druhoústí živočichové

Jsou definováni jedinou možnou změnou blastoporu během embryogeneze, a to na řitní otvor. V současnosti za druhoústé živočichy považujeme daleko méně taxonů, než se dříve předpokládalo, řada skupin byla přeřazena do prvoústých. Průkazné pro pochopení jejich fylogeneze jsou hlavně molekulární znaky. Morfologické znaky, které dříve určovaly možnou příbuznost s druhoústými, vznikly nezávisle opakovaně. Jak bylo zmíněno výše, nelze vyloučit, že skupina Xenacoelomorpha představuje bazální taxon druhoústých, v pohledu na její fylogenezi zatím neexistuje shoda. Je to typický případ živočichů s výrazně jednoduchou tělní stavbou, o které je obtížné rozhodnout, zda jde o stav původní, nebo druhotný vzniklý redukcí. Do druhoústých patří taxon Ambulacraria s kmeny ostnokožci (Echinodermata) a polostrunatci

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2016. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.







1 Fylogenetické vztahy mezi skupinami živočichů, tradičně označovanými kmeny, podle poznatků z r. 2015. Orig. J. Zrzavý (viz také Živa 2015, 5: 201–203)
2 Schéma tělní stavby druhu *Trichoplax adhaereus*, zástupce vločkovců (Placozoa). Tělní dutinu vyplněnou tekutinou kryje jednovrstevný epitel z válcovitých buněk s nápadnými jádry, každá nese jednu brvu.
3 Blíže neurčený druh žaludovce (Enteropneusta) rodu *Balanoglossus* – nejznámější skupiny polostrunatců (Hemichordata) žijící v mořském bentosu. Základní stavba červovitého těla

(Hemichordata, obr. 3) a taxon strunatci (Chordata).

První skupina je prokazatelně monofylem, má specifické *Hox* geny a byla pojmenována podle přítomnosti tzv. ambulakrálního systému vodních cév, jenž funkčně nahrazuje cévní, pohybovou, dýchací a trávicí soustavu. Patří do ní tradičně ostnokožci, zahrnující pět žijících skupin, a jim blízce příbuzní polostrunatci. Dříve byli polostrunatci považováni za sesterskou skupinu strunatců na základě podobných morfologických znaků, např. stavby hltanu. Nejnápadnějším takovým znakem je stomochord tvořící oporu přední části těla, který ale není homologický chordě (struně hřbetní), apomorfnímu znaku (tedy odvozenému a jedinečnému pro danou linii/taxon) strunatců.

Strunatci jsou nepochybně monofylem, definovaným nejen molekulárními znaky, ale také přítomností chordy, hřbetní nervovou trubicí (mezi chordou a povrchem těla) a ocasem, kterým pokračuje tělo za řitním otvorem. Bazálním taxonem strunatců jsou kopinatci (Cephalochordata), sesterskou skupinou nejodvozenějších obratlovců (Vertebrata) tvoří hlavně podle molekulárních znaků na jaderných genech pláštěnci (Urochordata). V minulosti byla na základě morfologických znaků (chorda v celém těle) předpokládána bližší příbuznost kopinatců s obratlovci.

Prvoústí živočichové

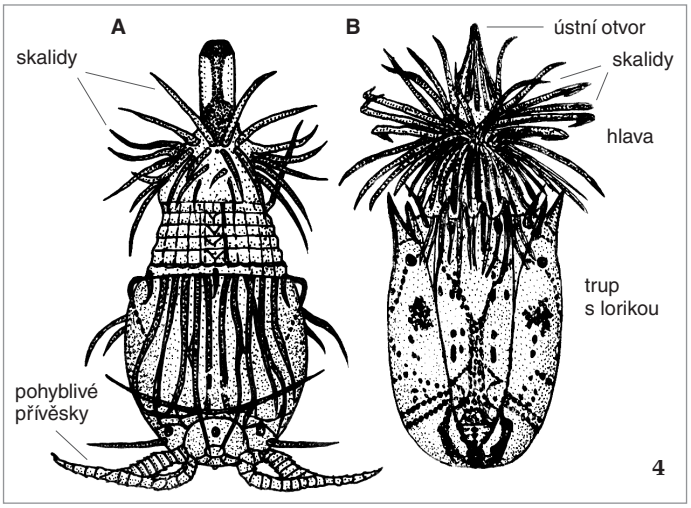
Nejpočetnější skupinu zaujímají prvoústí živočichové, jejichž synapomorfii představuje několik možností vývoje blastoporu – buď v ústní či řitní otvor, nebo se rozdělí na ústní a řitní otvor. Největší změnou proti klasickému historickému přístupu bylo zjištění odlišných příbuzenských vztahů a výsledné definování dvou skupin kmenů, výrazně podpořené molekulárními znaky: Ecdysozoa a Lophotrochozoa. Jen u několika kmenů zatím není zcela jisté jejich přesné zařazení do jedné z těchto skupin.

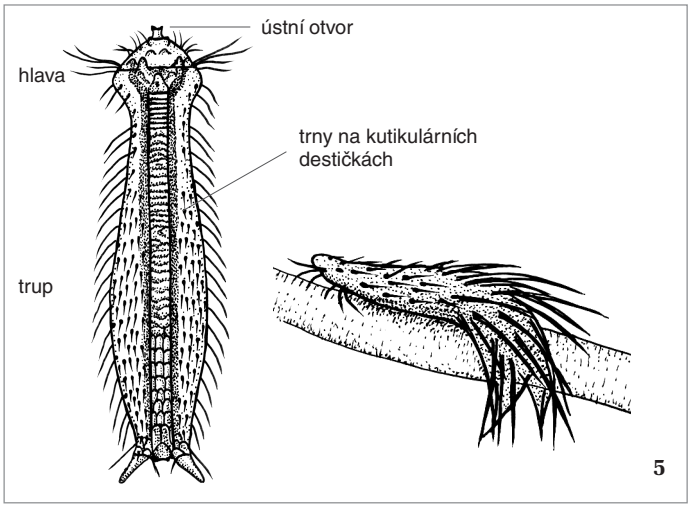
Mezi prvoústé, na základě molekulárních znaků, se tak dostaly ploutvenky (Chaetognatha; dříve v druhoústých), o čemž již není sporu. Tito draví mořští živočichové jsou ale zatím izolovanou skupinou s nejasnou fylogenezí. Podle různých hypotéz může jít buď o bazální skupinu Protostomia, nebo sesterskou všech Protostomia, anebo i bazální skupinu bilaterálních živočichů.

● **Ecdysozoa**

Na základě hlavně molekulárních znaků jsou nyní ve skupině Ecdysozoa (fylogenetický strom viz obr. na webové stránce Živy) spojeny kmeny v tradiční předchozí klasifikaci nápadně oddělované. Následně k molekulárním znakům přibyly i morfologické synapomorfie, které jednoznačně Ecdysozoa definují: kutikula (vnější kostra) se sice vyskytuje u mnoha dalších taxonů, ale zde má velice složitou stavbu a během života ji živočich alespoň jednou, častěji opakovaně svléká. Toto svlékání kutikuly (ekdyze) probíhá složitým pochodem řízeným ekdysteroidními hormony a velmi pravděpodobně během evoluce vzniklo pouze jednou; buňky nenesou bičíky, pohyb zajišťují svaly upnuté na kutikulu. Vztahy uvnitř této skupiny nejsou definitivně dořešené, ale nejvíce je v současnosti akceptována následující hypotéza. Nejdříve vznikla skupina označovaná chobotovci (Scalidophora), která zahrnuje kmeny mořských živočichů s vychlípitelným chobotem a tělem rozděleným na tři oddíly – rypečky (Kinorhyncha, saprofágní živočichové s přímým vývojem bez larvy, s nízkým počtem článků těla), hlavatce (Priapula, draví živočichové s nápadným svalnatým hltanem opatřeným zuby a velkou tělní dutinou nejasného původu) a korzetky (Loricifera, obr. 4, velmi složití a zároveň jedni z nejmenších mnohobuněčných živočichů, dospělci žijí přisedle a zřejmě dravě). Tato skupina je určitě monofyletická a důležitá, protože jako bazální skupina Ecdysozoa nám může objasnit, jak vypadali a žili jejich

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2016. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.





předci a první zástupci. Dále vznikla skupina Nematoida s kmeny strunovci (Nematomorpha) a hlístice (Nematoda). Larvy strunovců parazitují u členovců, dospělci žijí volně ve vodě, jedinec má celý život dlouhé, štíhlé tělo. Hlístice chápeme jako evolučně vysoce úspěšné, což se vysvětluje tím, že jejich stavbu těla (tělní plán) lze univerzálně použít v různém prostředí. Zřejmě proto jsou morfologicky uniformní a nemuselo docházet k různým modifikacím. V tradiční klasifikaci živočichů byly hlístice chápány díky jednoduché stavbě těla jako primitivní bilateria.

Nejodvozenější Ecdysozoa představuje skupina kmenů Panarthropoda (blíže viz schéma na webu Živy). Jejich zástupci mají segmentované tělo, párové metamerické (opakující se na jednotlivých článcích) končetiny, z nichž přední páry jsou často změněné např. v tykadla nebo kusadla. Ze tří kmenů tvoří bazální linii Panarthropoda drápkovci (Onychophora). Tito terestričtí draví živočichové mají slabě sklerotizovanou kutikulu, válcovité tělo složené z mnoha segmentů a končetiny typu lobopodií (lalokovité, nesegmentované). Zástupci kmene želvušky (Tardigrada) se vyznačují miniaturizovaným tělem (o velikosti řádově v mm) a s tím spojenou redukcí řady morfologických znaků, přesto je podpořena molekulárními znaky jejich blízká příbuznost členovcům (Arthropoda). Želvušky mají vyvinutou jen hlavu a čtyři články, zřejmě homologické hlavě a hrudi členovců, zadeček byl zcela redukován. Jsou schopny přežívat v anabióze až v extrémně nepříznivých podmínkách prostředí, snášejí např. sucho nebo radiaci (viz též Živa 2011, 6: 285–286).

Kmen členovci se stal velmi úspěšnou skupinou živočichů, a to díky silně sklerotizované kutikule, spojení segmentů ve funkčně specializované skupiny (tzv. tagmata), článkovaným končetinám (typu arthropodia) a specifickému typu larev. Tyto znaky jim umožnily ochranu, pohyb (za partnerem, hledání potravy) a přizpůsobení se širokému spektru typů životního prostředí. Současný názor na fylogenezi a tím i klasifikaci členovců se výrazně liší od historického pojetí, bohužel stále přetrvávajícího i v některých současných, tudíž zastaralých, publikovaných materiálech. Bazálními členovci jsou nohatky (Pantopoda neboli Pycnogonida), mořští draví živočichové se štíhlým tělem a dlouhými končetinami (blíže článek na str. 129–131 této Živy). Jsou také známé péčí samců o potomstvo a tvoří nejpravděpodobněji sesterskou skupinu všech ostatních členovců, méně pravděpodobně jen klepítkatců (Chelicerata). Klepítkatci představují skupinu morfologicky relativně jednotných živočichů, od starobylých mořských ostrorepů po suchozemské pavoukovce. Analýza mitochondriálních genů potvrdila blízkou příbuznost mezi klepítkatci a stonožkovci (Myriapoda). Pojetí skupiny vzdušnicovci (Tracheata), v níž byli sdružováni stonožkovci s hmyzem (Hexapoda, tedy Insecta v širším pojetí), je již jednoznačně překonané, taková skupina neexistuje. Může sloužit jako příklad nepřirozené skupiny taxonů, založené na chybně interpretovaném znaku – vzdušnicích (tracheích). Jejich přítomnost u stonožkovců a hmyzu je sympleziomorfií (ne synapomorfií; tj. vyskytují se také u dalších skupin – např. drápkovců nebo některých klepítkatců), která nám prozradí jen to, že pravděpodobně již předek Panarthropoda mohl dýchat vzdušnicemi. Do stonožkovců řadíme čtyři skupiny, z nichž k nejznámějším patří saprofágní mnohonožky a dravé stonožky.

Již téměř před 20 lety bylo zjištěno, že hmyz jsou vlastně jen odvození korýši specializovaní na terestrický způsob života. Hypotézu od té doby silně podpořily výsledky fylogenetických analýz širokého spektra molekulárních znaků i morfologické znaky, např. ultrastruktura jednotek složeného oka a embryonální vývoj nervové soustavy. Taxon zahrnující korýše a hmyz byl pojmenován Pancrustacea a je v současnosti již bez výhrad akceptován. Hmyz je tedy vnitřní skupinou korýšů a jen nevíme zatím zcela jistě, zda její sesterskou skupinu představují mořští veslonožci (Remipedia), nebo mořští i sladkovodní lupenonožci (Branchiopoda). Korýši tvoří bohatou skupinu s dost rozmanitou morfologickou stavbou, mají dva páry tykadel, rozvětvené končetiny a klasické skupiny korýšů dýchají žábrami. Vzájemné vztahy skupin korýšů nemáme zatím rozřešené, ale je už jasné, že další vnitřní skupinou jsou jazyčnatky (Pentastomida), dříve považované za samostatný taxon (jazyčnatky jsme zmínili podrobněji v článku na str. 125). Hmyz jako nejbohatší skupina živočichů zahrnuje kolem jednoho milionu popsaných druhů (předpokládá se, že existuje 5–6 milionů druhů hmyzu) a rozdělujeme ho do dvou skupin. Entognatha – hmyz primárně bezkřídlý, s ústním ústrojím v klidu uloženým uvnitř hlavy, a Ectognatha – převážně hmyz okřídlený, s ústním ústrojím vně hlavy. Zatímco do první skupiny řadíme pouze stovky druhů, v druhé najdeme naprosto převažující diverzitu hmyzu.

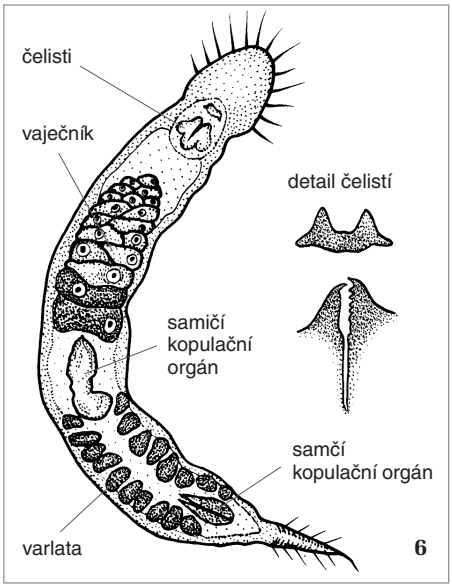
4 Zástupce korzetek (Loricifera). Larva (A) se volně pohybuje pomocí přívěsků na konci těla, dospělec (B) žije přisedle. Během celého života má korzetka trup krytý chitinovou lorikou a okolo vztyčeného ústního kužele věnce přívěsků zvaných skalidy.
5 Vidlenky (Chaetonotida), jedna ze skupin břichobrvek (Gastrotricha). Celé tělo kryjí destičky z kutikuly, které nesou trny. Pokožkové buňky na břišní straně mají bičíky, pomocí nichž se živočich pohybuje na podkladu.
6 Schéma stavby čelistovky *Gnathostomula paradoxa* (Gnathostomulida). Jedinec je hermafrodit, většinu jeho těla vyplňují vaječníky a varlata. K přenosu spermií dochází při spojení (kopulaci) dvou jedinců.
7 Výtrusenka z čeledi Myxobolidae (Myxozoa), infekční spora napadající ryby. Spora má jednoduchou stavbu, je mnohojaderná a většinu tvoří pólový váček s vymrštitelnými vlákny. Upraveno podle různých zdrojů. Orig. M. Chumchalová

• Lophotrochozoa

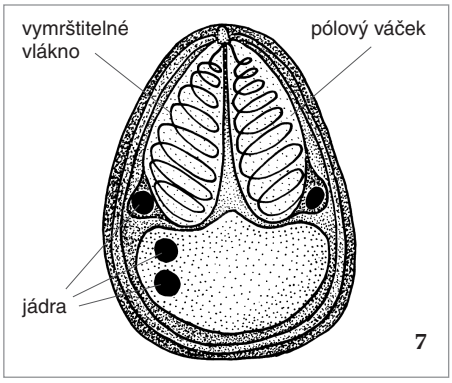
Na rozdíl od Ecdysozoa je druhá skupina kmenů prvoústých živočichů, Lophotrochozoa, rozmanitější (viz schéma na webu Živy). Jednoznačně její monofylii podporují znaky molekulární, dále spirální rýhování vajíčka (odtud je odvozeno synonymum Spiralia pro celou skupinu) a dva znaky, které ale nemusejí být zachovány u všech taxonů – volná larva typu trochofory a přítomnost lofoforu, tedy vířivého orgánu z brv nebo chapadélek uspořádaných do kruhu či podkovy u ústního otvoru a sloužícího k přihánění potravy. Názor na fylogenezi taxonů ve skupině Lophotrochozoa není zatím ustálený, ale zhruba je akceptováno rozdělení kmenů na čtyři skupiny a příbuznost dvou kmenů zůstává nedořešena.

Do bazální skupiny čelistovci (Gnathifera) se řadí tři kmeny, z nich dva byly objeveny a popsány nedávno a třetí má

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2016. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.



6



7

netradiční složení. Čelistovci vyvinuli specifické kutikulární struktury na zpracování potravy s obdobnou detailní stavbou, z nichž nejznámější je zřejmě čelistní aparát mastax v hltanu vířníků. Do této skupiny byly zařazeny dva nedávno popsané kmeny – čelistovky (Gnathostomulida, obr. 6) a oknozubky (Micrognathozoa), a jim příbuzný kmen Syndermata zahrnující vířníky v širším pojetí. Čelistovky jsou mikroskopičtí obyvatelé mořského dna s červovitým tělem. K nejmenším živočichům patří také hermafroditické oknozubky, s velmi složitým hltanovým čelistním aparátem, obývající studené sladkovodní prameny. Synapomorfií taxonu Syndermata, který zahrnuje tři skupiny živočichů, je syncytiální stavba většiny tkání a přítomnost bazální laminy, bílkovinné vrstvy na vnitřní straně buněk pokožky fungující jako kutikula – vyztužuje celé tělo. Nejznámější jsou vířníci (Rotatoria, Rotifera) žijící v planktonu i bentosu. Tradičně byli chápáni jako samostatný kmen. Endoparazitičtí vrtejši vlastně představují odvozené vířníky s redukovanou stavbou těla parazitující ve střevech obratlovců (podrobněji v článku na str. 125). Třetí skupina Syndermata – žábrovci (Seisonida) – žijí jako komenzálové nebo ektoparaziti na mořských korýších nebáliích (z čeledi Nebaliidae).

Skupina dvou příbuzných kmenů, břichobrvky (Gastrotricha, obr. 5) a ploštěnci (Platyhelminthes), tvoří další fylogenetickou linii morfologicky charakterizovanou jednoduchými vylučovacími orgány protonefridiemi a kompaktním tělem bez dutin a cévní soustavy. Vodní mikroskopické břichobrvky historicky také „procestovaly“ velkou část systému živočichů, jejich příbuznost k ostatním skupinám nebyla dlouho dořešena. Až molekulární znaky ukazují na ploštěnce jako jejich sesterskou skupinu. Mezi ploštěnce náležejí podle nového pojetí jen „praví“ ploštěnci, obvykle hermafroditi se slepou trávicí soustavou a pokožkovými buňkami s mnoha bičíky. Historické dělení ploštěnců na volně žijící ploštěnky a parazitické motolice a tasemnice vůbec neodpovídá fylogenezi, dělí se správně na bazální řetěznatky (Catenulida, drobní vodní ploštěnci) a velkou skupinu Rhabditophora (rhabdity v pokožce produkují svým rozpadem sliz), která v sobě soustředí všechny ostatní ploštěnce.

Další fylogenetickou linii skládají dva nepříliš početné kmeny přisedlých vodních, většinou mořských živočichů – mechovnatci (Entoprocta) a vířníkovci (Cycliophora). Mechovnatci byli často považováni za blízce příbuzné mechovkám (viz dále), ale jejich velká morfologická podobnost vznikla adaptací na přisedlý způsob života. Jedinci mechovnatců žijí volně, jsou označováni jako zooidi, mají kulovité tělo, ventrálně s podkovou chapadel a dorzálně se stvolem pro přichycení k podkladu, trávicí soustava tvaru U má oba otvory umístěny uvnitř chapadel. Mikroskopičtí vířníkovci žijí na ústním ústrojí humrů a byli popsáni teprve nedávno (opět jsou detailněji zmíněni v článku na str. 125).

Nejpočetnější skupinu Trochozoa tvoří pět kmenů, z nichž dva – měkkýši (Mollusca) a kroužkovci (Annelida) – jsou poměrně druhově bohaté. Do Trochozoa dále řadíme pásnice (Nemertea) a dva kmeny někdy označované jako skupina chapadlovci (Lophophorata): chapadlovky (Phoronida) a ramenonožci (Brachiopoda).

Měkkýši jsou hlavně mořští živočichové, ale i sladkovodní a suchozemští, se specifickou stavbou těla – nohou, útrobním vakem, pláštěm a vápnitou schránkou. Mají radulu a dýchají párovými žábrami. Patří sem 8 morfologicky odlišných skupin (červovky, rýhonožky, chroustnatky, přílipkovci, kelnatky, mlži, plži a hlavonožci).

Nejpříbuznější měkkýšům jsou kroužkovci, kteří byli tradičně nesprávně chápáni jako příbuzní členovců. Kroužkovci jsou početným kmenem se zatím ne zcela vyjasněnou fylogenezí, u některých skupin ani neexistuje stoprocentní shoda, že opravdu náležejí mezi kroužkovce. Vodní i suchozemští zástupci tohoto kmene mají článkované tělo a parapodia s chitinovými štětinami. Určitě neplatí jejich tradiční dělení na mnohoštětinatce, máloštětinatce a pijavky. Vnitřní vztahy jednotlivých skupin je třeba ještě dořešit. Jednoznačně se však akceptuje zařazení tří skupin živočichů jako vnitřních skupin kroužkovců – vláknonošců (neboli bradatic, Pogonophora), rypohlavců (Echiurida) a sumýšovců (Sipunculida) – tradičně chápaných jako samostatné kmeny. Do kmene Annelida tedy recentně řadíme lilijovce (Myzostomida, komenzálové nebo endoparaziti ostnokožců), sumýšovce (žijící volně v mořském bentosu), rypohlavce (v mořském bentosu, s druhotně redukovanou segmentací těla), vláknonošce (mořští, žijící v chitinových rourkách, s redukovanou segmentací a trávicí soustavou), máloštětinatce (Oligochaeta), pijavice (Hirudinea, pouze modifikovaní máloštětinatci) a mnohoštětinatce (Polychaeta); poslední skupina se zatím nejasnou fylogenezí.

Pásnice, další kmen Trochozoa, jsou blízce příbuzné kroužkovcům. Tito vodní živočichové mají nápadný, vychlípitelný svalnatý chobot, pomocí něhož přijímají potravu, pohybují se a brání. Poslední dva kmeny ze skupiny Trochozoa jsou si blízce příbuzné. Tradičně s nimi byli do Lophophorata řazeni i mechovci (neboli mechovky, Ectoprocta), ale tuto příbuznost nepotvrdily molekulární znaky, podobné morfologické znaky tedy vznikly paralelně. Chapadlovky jsou mořskými bentickými organismy žijícími v chitinových rourkách, mají vyvinutý typický lofofor. Některé znaky sice naznačovaly potenciální příslušnost do druhoústých, ale možné typy vývoje blastoporu řadí chapadlovky jednoznačně mezi živočichy prvoústé. Ramenonožci mají plášť, který sekretuje dvě miskovité schránky, kryjící vlastní tělo s lofoforem. Tvoří součást mořského bentosu. Chapadlovky a ramenonožci byli v tradičním systému živočichů považováni za sesterskou skupinu druhoústých, nyní je zřejmé, že určitě jde o zástupce skupiny Lophotrochozoa.

Živočichové s nejistým zařazením

V našem výčtu živočišných kmenů chybějí ještě dva, jejichž fylogenetická příbuznost stále není jednoznačně dořešená, takže si nejsme jisti ani jejich postavením v systému. Taxon morulovci (Mesozoa) zahrnuje dvě odlišné parazitické skupiny, plasmodiovky (Orthonecta) a sépiovky (Rhombozoa). První z nich parazitují tkáně kroužkovců, měkkýšů a pásnic a mají fázi volně žijícího pohlavního jedince. Druhá skupina parazituje v tkáních hlavonožců, vyznačuje se válcovitým tělem jednoduché stavby s řadou struktur a soustav redukovaných. Morulovci patří k mnohobuněčným živočichům, původně byli klasifikováni jako jedna z jejich bazálních skupin, nebo dokonce jako „přechodná“ skupina mezi jednobuněčnými a mnohobuněčnými organismy. Ukázalo se ale, že jde o živočichy druhotně výrazně zjednodušené díky parazitickému způsobu života, kteří nejpravděpodobněji náležejí do skupiny Lophotrochozoa.

Mezi Lophotrochozoa také velmi pravděpodobně budeme moci přiřadit zmíněné mechovce, spíše známé jako mechovky (Ectoprocta). Ale není vyřešeno, zda jsou blízce příbuzné skupině kmenů mechovnatci plus vířníkovci, nebo skupině kmenů chapadlovky plus ramenonožci, tj. chapadlovcům. Mechovky jsou koloniální, zooidi vznikají pučením, mají nápadný lofofor, ústní otvor umístěn uvnitř lofoforu, řitní otvor vně. Tímto znakem se výrazně liší od mechovnatců, s nimiž je dříve někteří autoři spojovali do taxonu Bryozoa.

Je zřejmé, že řada nejasností ve fylogenezi živočichů je (snad) již vyřešena, nebo aspoň naznačeno jejich logické řešení. Přesto ale mají zoologové stále co dělat, aby se dopracovali k akceptované fylogenetické hypotéze živočichů a z ní odvozeného přirozeného, a tak správného systému, podle kterého si je pro přehlednost třídíme.

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2016. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.