

Fylogeneze živočichů: ohlédnutí roku 2015

Ještě nedávno se zdálo, že „velká fylogeneze“ živočichů na úrovni vztahů mezi tím, čemu ze zvyku říkáme „kmeny“, je odsouzena k trvalé spekulativnosti. K rekonstrukci příbuzenských vztahů na takto hluboké – tedy především dávané, rozhodně předkambrijské (určitě starší než 600 milionů let) úrovni nám chybělo dostatečné množství věrohodných znaků. Základem byly znaky morfologické, počínaje hrubou anatomii (tělní dutiny, tělní symetrie) a konče ultrastrukturou jednotlivých buněk a s nimi úzce související vlastnosti embryologické. Popravdě řečeno, problém nebyl ani tak v malém počtu znaků, ale spíš v absenci fylogenetické metodiky – když dnes zpracovujeme stejnými metodami různé typy vlastností, dospíváme k velmi podobným fylogenetickým hypotézám. V posledních desetiletích se ovšem fylogenetický zájem přesunul na zkoumání nukleotidových sekvencí genů a mezigenových úseků DNA i sekvencí aminokyselin v bílkovinách. Základní výhodou molekulární fylogenetiky je obrovské množství použitelných údajů. Jestliže pro fylogenetickou analýzu vztahů mezi živočišnými „kmeny“ dokážeme dát dohromady stovky morfologických znaků, těch molekulárních jsou už dnes pro takovou analýzu k dispozici statisíce a jejich počet exponenciálně narůstá. V současné době se bouřlivě rozvíjí tzv. fylogenomika. Nutno ale zdůraznit, že o skutečné fylogenetické studium celých genomů jde vzácně – kompletně přečtených genomů máme dosud málo a soustřeďují se do několika omezených okruhů; přesto fylogenomické práce studují stovky a tisíce genů, tedy rozsah informací, o kterém se nám před několika lety ani nesnilo. Postupně tak dospíváme ke konsenzuální a dobře podpořené představě o fylogenezi živočichů.

Opisthokonta

Především dnes víme, do jaké skupiny živočichové (*Metazoa*) patří. Tradiční „jednobuněční živočichové“ neboli „prvoci“ nemají z velké většiny s živočichy nic společného, kromě toho, že jde o eukaryotní organismy s velkou a složitou buňkou. Živočichové spolu s houbami (*Fungi*) náležejí do obrovské skupiny *Opisthokonta*, jedné ze zhruba pěti velkých linií eukaryot. Kromě hub a živočichů sem řadíme i několik skupin jednobuněčných organismů – *Cristidiscoidea* a *Opisthosporidia* do „houbové linie“ (*Holomycota*), do „živo-

čišné linie“ (*Holozoa*), která nás zajímá víc, tři skupiny skutečných jednobuněčných živočichů, a to *Ichthyosporea*, *Filasterea* a truběnký (*Choanoflagellata*), nám mnohobuněčným živočichům fylogeneticky nejbližší. Znalost jednobuněčných živočichů je rozhodující pro pochopení vzniku mnohobuněčnosti; proto je důležité, že již máme k dispozici analýzy několika kompletních genomů jak jednobuněčných holozoi, tak bazálních skupin mnohobuněčných, v nichž můžeme sledovat evoluci jednotlivých vlastností spojených s fungováním mnohobuněčného těla.

Metazoa

O fylogenetické přirozenosti (monofylii) mnohobuněčných živočichů v moderních časech nikdo nepochybuje; zato jejich vnitřní fylogeneze je – či byla – nejistá doslova do současnosti. Je jasné, že sem patří obrovská skupina dvoustranně symetrických živočichů *Bilateria* (ti, co mají přední a zadní část těla a obvykle i hlavu) a spolu s ní čtyři dobře známé „nebilaterální“ kmény nejasného postavení.

Zásadní problém spočívá v postavení žebernatek (*Ctenophora*, obr. 1): genomicky vycházejí velmi bazálně, někdy jako sesterská skupina všech metazoi, zato morfologicky se v mnoha aspektech podobají bilateriím (mají nervovou soustavu, střední zárodečný list – mezoderm, svaly i smyslové orgány). Bylo tedy zřejmé, že významný soubor znaků nemůže fylogenezi odpovídat; někde se musíme potkat s nezvyklým podílem nehomologických podobností. Postupně se u žebernatek ukazovalo, že nevlastní spoustu důležitých genových rodin (např. *Hox* geny), takže to, v čem se podobají bilateriím, musí vznikat jinak. Problém posléze (patrně) vyřešily rozsáhlé genomické studie z konce r. 2014: žebernatky skutečně představují sesterskou skupinu ostatních živočichů – většina jejich znaků zdánlivě sdílených s námi vznikla u žebernatek nezávisle; anebo jde o znaky homologické, tedy původní pro všechna *Metazoa*. V tom případě ale musejí být ti živočichové, kteří tyto znaky nenesou (houbovci a vložkovci), druhotně zjednodušeni – to se týká především některých aspektů nervové soustavy.

Bez žebernatek je bazální fylogeneze živočichů jasná: nejprve (hned po žebernatkách) se odštěpili houbovci (*Porifera*, obr. 9) – přes nedávné pochyby zjevně monofyletičtí, poté vložkovci (*Placozoa*) a nakonec žahavci (*Cnidaria*, obr. na 2. str. obálky), sesterská skupina bilaterií. Za zmínku stojí, že výtrusenci (*Myxozoa*), donedávna parazitičtí „prvoci“, jsou nesporně mnohobuněční živočichové a dokonce

1 Planktonní žebernatky (*Ctenophora*)

jsou zřejmě sesterskou skupinou ostatních živočichů. Pestré barvy na pásech brv vznikají lomem světla.

2 Sumýš obecný (*Holothuria tubulosa*), patříci mezi ostnokožce (*Echinodermata*), většinou leží na dně, kde se živí detritem.

3 Středomořský zástupce ploštěnců (*Platyhelminthes*) – dravá ploštěnka *Prostheceraeus giesbrechtii*



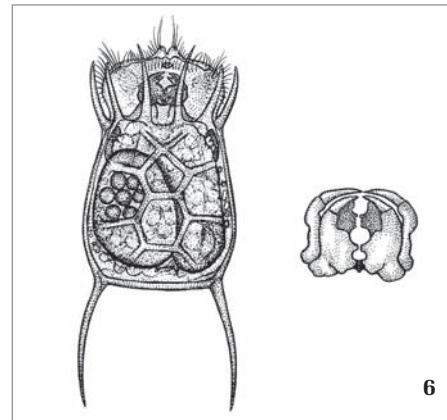
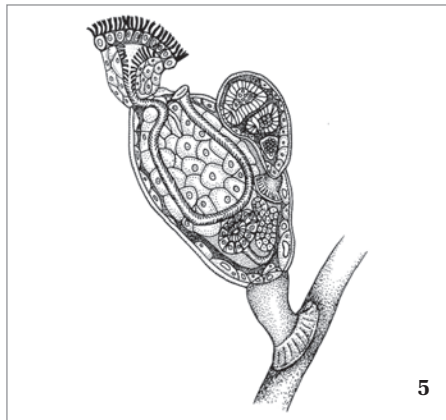
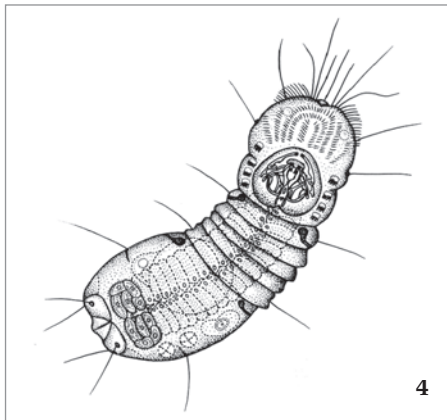
1



2



3



parazitičtí žahavci, byť dosud nejasného postavení.

Bilateria

Klasické dělení bilaterií na prvo- a druhoústé (*Protostomia* a *Deuterostomia*), založené na ultrastrukturálních a embryologických znacích, se potvrdilo, i když složení obou skupin se poněkud liší od tradičních učebnicových schémat. Zdá se ale, že dříve než došlo k velké radiaci hlavních bilaterálních skupin, odštěpila se malá skupina *Xenacoelomorpha* zahrnující jednoduše stavěné mořské „červy“ (*Xenoturbellida*, *Nemertodermatida*, *Acoela*), původně považované za ploštěnce. Alternativní hypotéza – rovněž podpořená fylogenomicky – považuje tuto skupinu za velice podivné druhoústé živočichy, blízké ostnokožcům a polostrunatcům; tato hypotéza je však v zásadním rozporu s dobře známou anatomí a evolucí druhoústých a postupně ztrácí podporu.

Deuterostomia

Druhoústé živočichy tvoří dvě fylogenetické linie: *Ambulacraria*, kam náležejí polostrunatci (*Hemichordata*) a ostnokožci (*Echinodermata*, obr. 2), dále strunatci (*Chordata*), tedy kopinatci (*Cephalochordata*), pláštěnci (*Urochordata*) a obratlovci (*Vertebrata*). Máme tu tři zajímavosti: za prvé sem nepatří nic dalšího (ani ploutvenky, ani ramenonožci); za druhé jsou polostrunatci příbuzní ostnokožcům, nikoli strunatcům (což zcela zásadně mění naše představy o evolučním původu strunatců); a za třetí jsou obratlovcům bližší pláštěnci, než na pohled mnohem podobnější kopinatci.

Protostomia

Také prvoústí zahrnují dvě fylogenetické linie, ale mnohem obsáhlejší a složitější – *Ecdysozoa* a *Spiralia*. Ačkoli se dosud nestaly objektem podrobného fylogenetického výzkumu, někam mezi prvoústé patří také tradičně záhadné ploutvenky (*Chaetognatha*, obr. 13), pravděpodobně sesterská skupina všech prvoústých, v každém případě jedna z fylogeneticky nejizolovanějších skupin živočichů.

Ecdysozoa

Tato skupina představuje asi nejslavnější produkt molekulární fylogenetiky konce 20. stol. a zároveň poukazuje na některé paradoxní aspekty tohoto fenoménu. Spojení „svlékajících se zvířat“ (především hlístic a členovců) do jedné skupiny je

v jasném rozporu se starobyloou, původně Cuvierovskou (francouzský zoolog a průkopník srovnávací anatomie George Cuvier, 1769–1832) představou blízké příbuznosti segmentovaných členovců a kroužkovic; na druhé straně ovšem existence vícevrstevné, obvykle chitinové a pravidelně svlékané kutikuly (a ekdysteroidních hormonů řídicích celý svlékací cyklus) nebyla pro zoology žádnou novinkou, jen si toho předtím nevšimli. Po letech polemik máme dnes potvrzeno, že *Ecdysozoa* jsou monofyletická skupina, ale její vnitřní fylogenetická struktura není úplně jasná. Nejjednodušší hypotéza (a přece jedna ze zcela věrohodných) předpokládá existenci dvou linií – „červovitě“ (*Cycloneuralia*), kam patří hlístice (*Nematoda*), strunovci (*Nematomorpha*) a trojice mořských kmenů – hlavatci (*Priapula*), rypečky (*Kinorhyncha*) a korzetky (*Loricifera*), a pak „nohaté“ s třemi skupinami: želvuškami (*Tardigrada*), drápkovci (*Onychophora*) a členovci (*Arthropoda*).

Spiralia

Skupina *Spiralia* (neboli *Lophotrochozoa*) byla nedávno zcela chaotická, ale příchod fylogenomiky přece jen dokázal identifikovat základní fylogenetickou strukturu. Zahrnuje všechna zvířata se spirálním rýhováním embrya a s volně plovoucími trochoforovými larvami; bohužel zdaleka ne všichni zástupci spirálií tyto znaky mají a charakterizovat celou skupinu nějakým morfologickým nebo embryologickým znakem není možné. V současnosti se zdá, že jde o čtyři postupně odštěpené linie: nejbazálnější *Gnathifera*, zahrnující vířníky (*Rotifera*, obr. 6) a dvě nepočtené skupiny celistovky (*Gnathostomulida*) a oknozuby

4 Oknozuby (*Micrognathozoa*) – nepočtená skupina z linie *Gnathifera*

5 K málo známým kmenům patří také vířníkovci (*Cycliophora*).

6 Mezi bazální zástupce skupiny *Spiralia* se řadí rovněž vířníci (*Rotifera*).

7 Pásnice (*Nemertea*) jsou draví nečlánkovaní červi. Na snímku *Notospermus geniculatus* ze Středozemního moře

8 Fylogenetické vztahy mezi skupinami živočichů, tradičně označovanými kmeny, podle poznatků z r. 2015. Orig. J. Zrzavý

9 Středomořská *Spirastrella cunctatrix*, zástupce houbovců (*Porifera*), dříve označovaných živočišné houby

10 Mechovky (*Bryozoa*) zůstávají skupinou s nejasným postavením. Na obr. rod *Reteporella* ze Středozemního moře

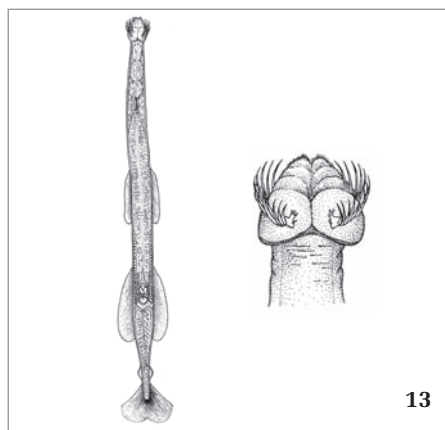
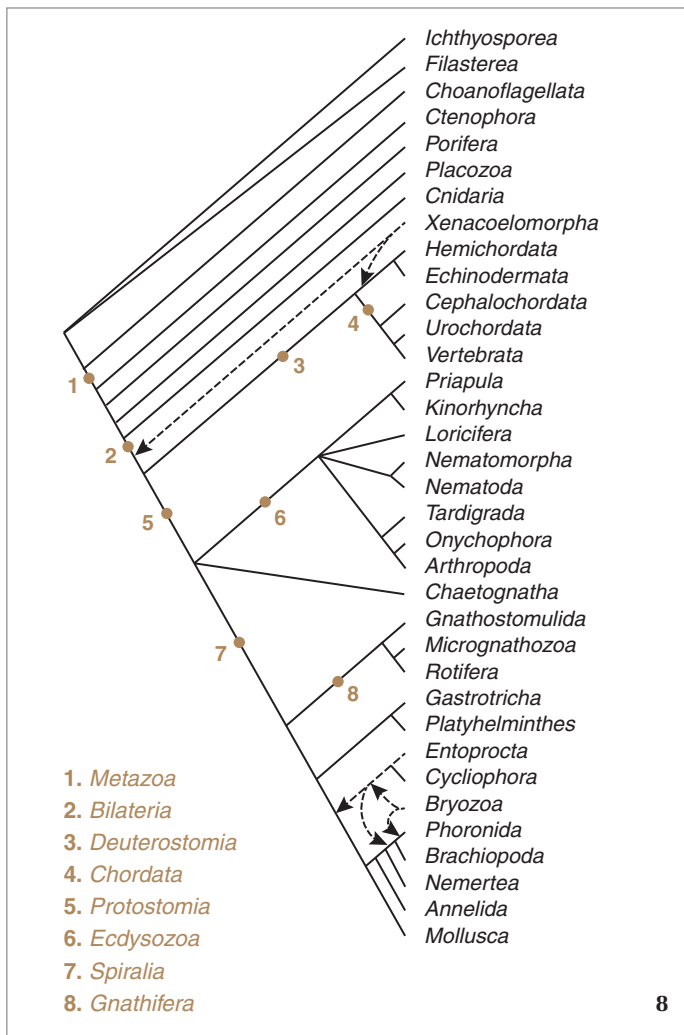
11 Středomořský sumýšovec rýhovaný (*Sipunculus nudus*). Sumýšovci bývali řazeni do samostatného kmene *Sipunculida*, nyní je zřejmé, že patří mezi kroužkonce (*Annelida*). Snímky A. Petruska

12 Mechovnatci (*Entoprocta*) jsou sesterskou skupinou vířníkovců.

13 Ploutvenky (*Chaetognatha*) – jedna z fylogeneticky nejizolovanějších skupin živočichů. Kreslila M. Chumchalová (obr. 4, 5; obr. 6, 12 a 13 podle Z. Ďuriše)

(*Micrognathozoa*, obr. 4), přičemž parazitičtí vrtejší (*Acanthocephala*) nejsou nic jiného než velmi odvození vířníci; po nich následuje společná linie břichoobrevk (*Gastrotricha*) a ploštěnců (*Platyhelminthes*, obr. 3); jsou to však ploštěnci ochuzení o mnoho skupin, které se postupně přesunuly mezi *Xenacoelomorpha* a *Gnathifera*; dále dvě malé skupiny přísedlých, většinou mořských živočichů mechovnatci (*Ento-*





procta, obr. 12) a vířníkovci (*Cycliophora*, obr. 5); a konečně velká skupina *Trochozoa*, kam náležejí měkkýši (*Mollusca*), kroužkovci (*Annelida*, obr. 11), pásnice (*Nemertea*, obr. 7) a překvapivě i chapadlovky (*Phoronida*) a ramenonožci (*Brachiopoda*), donedávna považovaní za příbuzné druhoústých.

Vymezení kroužkovců je dosud nejisté – víme, že k nim patří bývalé „kmeny“ *Pogonophora*, vláknonošci (*Vestimentifera*), rypohlavci (*Echiurida*) a sumýšovci (*Sipunculida*); také některé skupiny, jež v nedávné době vypadaly, že kroužkovce opustí (nejznámější z nich jsou lilijicovci – *Myzostomida*, obvykle ektoparaziti ostnokožců, ale platí to i pro některé nesegmentované mořské „červy“ jako *Diurodrilus* nebo *Lobatocerebrum*), se do této skupiny vracejí, i když často na nečekaná místa.

Poslední skupina, s níž si stále nevíme rady, jsou mechovky (*Bryozoa* neboli *Ectoprocta*, obr. 10). Zatím vycházejí na dvě místa (pokaždé v rámci spirálií), paradoxně obě kompatibilní s tradičními hypotézami z minulého století – buď jsou sesterskou skupinou dvojice *Entoprocta* – *Cycliophora*, čímž ožívají stará „*Polyzoa*“ (či „*Bryozoa* v širokém smyslu“, tedy původní „mechovky“, než se přišlo na to, že mechovky a mechovnatci nejsou totéž); anebo mechovky patří do příbuzenství chapadlovek a ramenonožců, což resuscituje ještě klasičtější skupinu „chapadlovců“ („*Lophophorata*“), i když na nezvyklém místě uvnitř trochozoí, patrně v sousedství pásnic.

Problematica

Co tedy ještě zbývá? Kromě zmíněných nejasností s detailním postavením ploutve-

nek, mechovek a xenacoelomorf a ne zcela zřejmého fylogenetického uspořádání skupiny *Ecdysozoa* jde především o pozici dvou velmi zjednodušených parazitických skupin sépiovky (*Dicyemida*) a plazmodiovky (*Orthonectida*), někdy spojovaných do skupiny morulovci („*Mesozoa*“). S velkou pravděpodobností tu mluvíme o příslušnicích spirálií (žádné „mezo-“ mezi „prvky“ a mnohobuněčnými organismy), ale zatím se ani jedna z těchto skupin nestala objektem fylogenomické analýzy. To, čemu se říkávalo *Problematica*, tedy jednotlivé druhy živočichů nejasného postavení, už bylo vesměs zařazeno: *Xenoturbella*, *Diurodrilus* a *Lobatocerebrum* jsme zmínili, *Buddenbrockia* je velmi primitivní příslušník myxozoa, a tedy žahavec apod. Zato jedna záhada se nově objevila: už r. 1986 byly v hloubce 400 až 1 000 m u pobřeží jihovýchodní Austrálie objeveny dva druhy miniaturních živočichů – *Dendrogramma discoides* a *D. enigmatica*. Protože v té době nikdo nepočítal s izolací a analýzou DNA, vzorky uchovávali ve formaldehydu, takže na nich není vcelku nic vidět. Jsou to zvířata houbičkovitého tvaru s ústním otvorem na konci „nohy“ a s trávící dutinou procházející „nohou“ a složitě se větvící v „klobouku“. Žádné gonády, žádné bičíkaté epitely; celkově tedy nelze říct nic – může jít o příbuzné žahavců, žebernatek, nebo o zcela novou skupinu bazálních živočichů. Nezbyvá než čekat, až zástupce tohoto rodu znovuobjeví někdo, kdo bude mít po ruce trochu 100% lihu (na uchování pro genetické analýzy).