



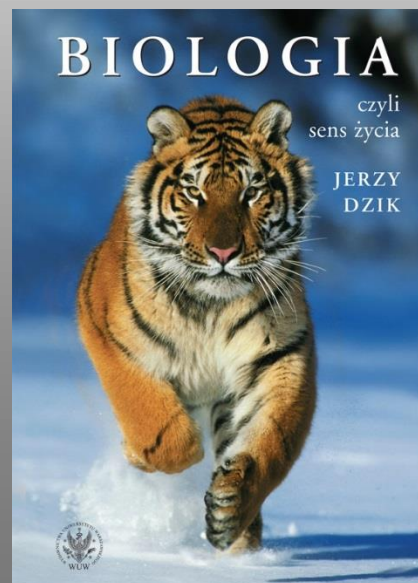
Zoologia **2.**

GENEZA WIELOKOMÓRKOWCÓW

Jerzy Dzik

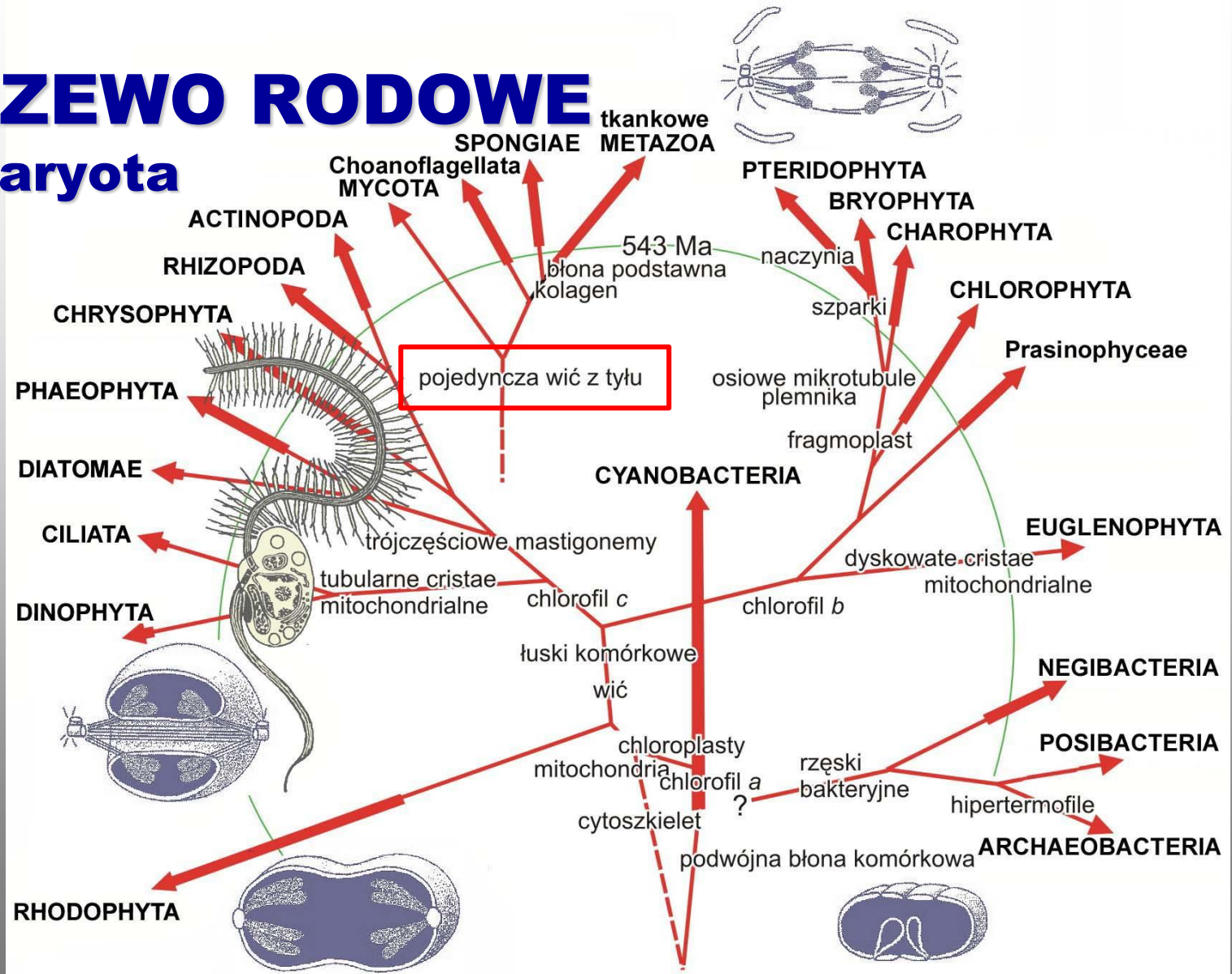
*Instytut Paleobiologii PAN
Instytut Zoologii UW*

Warszawa 2019



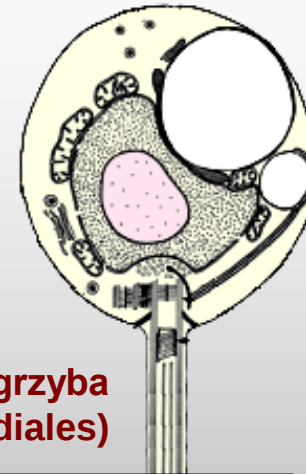
DRZEWO RODOWE

Eukaryota

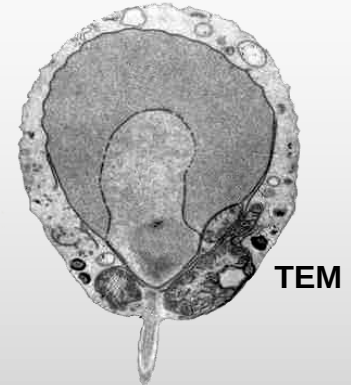


OPISTHOCONTAE

ORIENTACJA WICI a pochodzenie zwierząt



pływka grzyba
Rhizophydium (Chytridiales)



plemnik grzyba
Blastocladia

- pokrewieństwo molekularne dowodzi bliskości Choanoflagellata, grzybów i zwierząt
- wspólny dla nich plemnik z pojedynczą wicią skierowaną do tyłu

poza światem zwierząt tylko grzyby mają takie stadia wiciowe

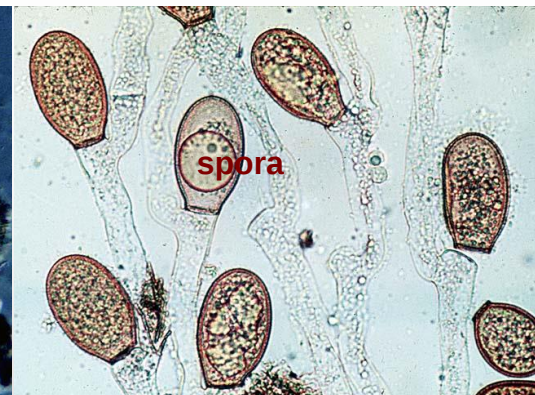
CHYTRIDIOMYCETES

WODNE

grzyby wiciowe

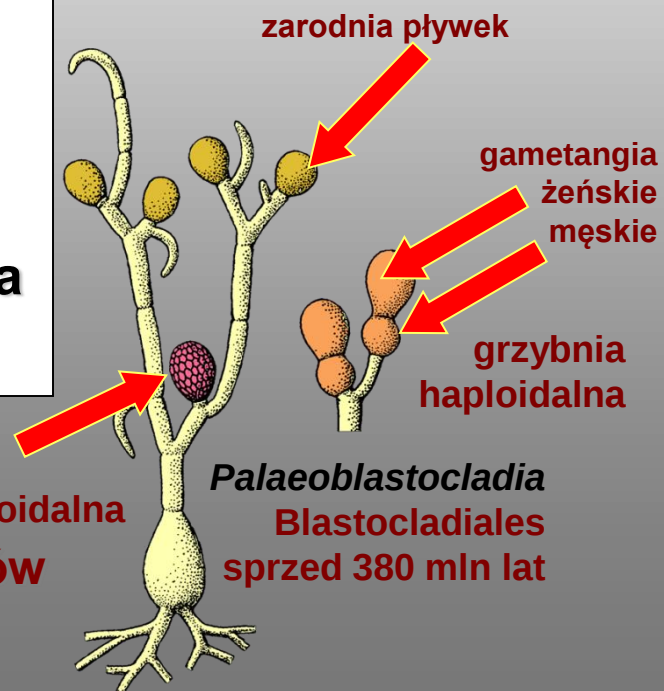


jednokomórkowa grzybnia
Chytridiales
z przetrwalnikowymi sporami (zygoty)



wielokomórkowa
grzybnia Blastocladales
z zarodnikami

- haploidalne stadia pływające (pływki lub plemniki) z wicią do tyłu
- chitynowa ściana komórkowa
- wielojądrowa grzybnia jednokomórkowa lub podzielona septami



zygoty jako przetrwalniki wodnych organizmów

Palaeoblastocladia
Blastocladales
sprzed 380 mln lat

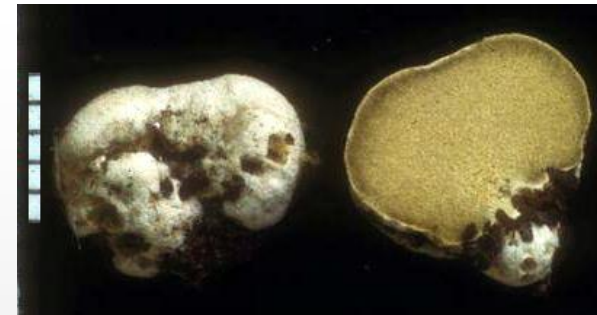
ZYGOMYCETES

LĄDOWE

„pra-trufle” i pleśń

owocniki

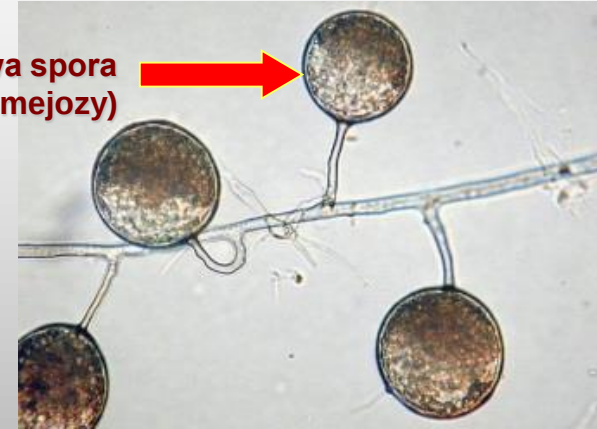
Glomus



spora sprzed 460 mln lat



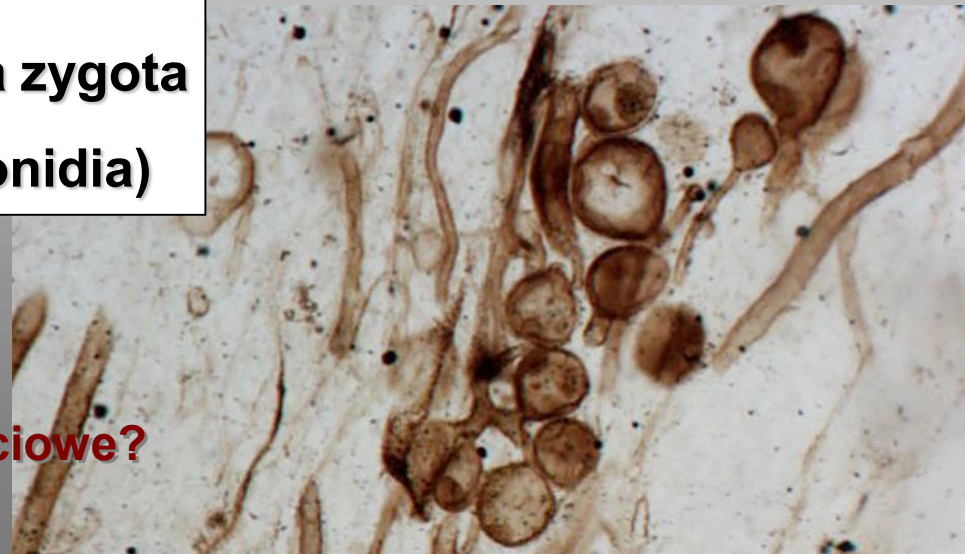
wielojądrowa spora
(bez mejozy)



- nie mają wici, bo lądowe
- u „pleśni” przetrwalnikowa zygota
- także spory bezpłciowe (konidia)

mycorrhiza psylofitów
sprzed 380 mln lat

pierwotnie mikoryzalne i bezpłciowe?



ASCOMYCETES & BASIDIOMYCETES

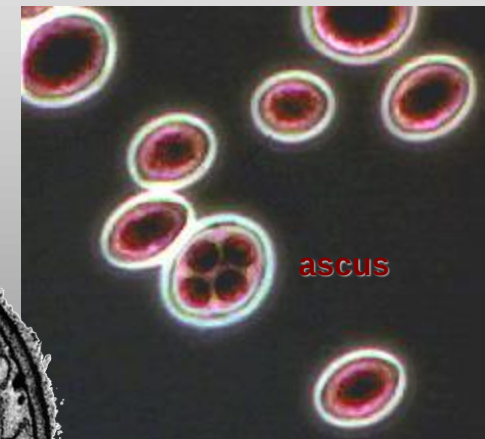
GRZYBY WYŻSZE

spory mejotyczne

worki *Taphrina* na powierzchni
zainfekowanego liścia



- przetrwalnikami spory mejotyczne
- zwykle po osiem, wewnątrz ściany macierzystej komórki (*ascus*) lub z niej (*basidium*) wypączkowują
- u podstawczaków permanentna dwujądrowość; od płciowego kontaktu plech do mejozy



drożdże
Saccharomyces

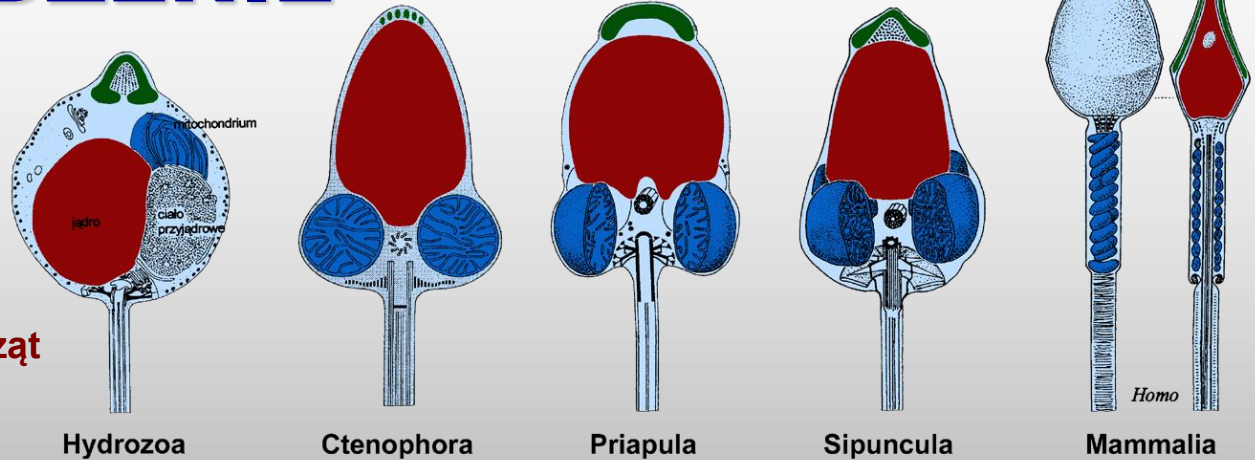
chitynowa
ściana komórkowa

pierwotnie pasożyty roślin

prawdziwe trufle *Tuber* to workowce z rzędu Pezizales

POCHODZENIE zwierząt

plemniki zwierząt



- zwierzęta to wielokomórkowe Opisthocontae wytwarzające kolagenową substancję międzykomórkową
- wywodzą się od wspólnego przodka o takich cechach, ale niektóre wtórnie mogły zatracić część cech diagnostycznych

zwierzęta w takim ujęciu są grupą monofiletyczną

ZWIERZĘTA

ściśle ujęcie

choanoflagellat
Monosiga

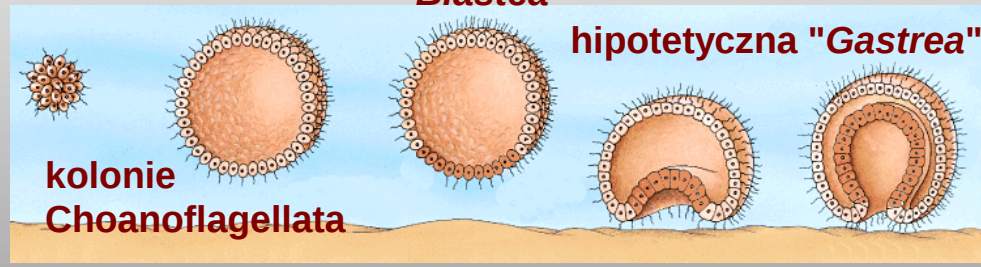
microvilli

wić

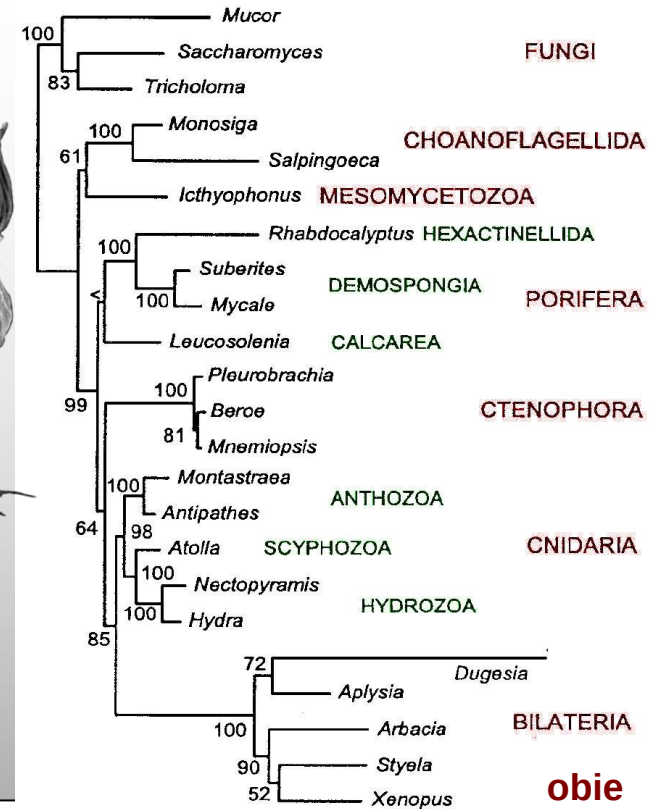


"Blastea"

hipotetyczna "Gastrea"



kolonie
Choanoflagellata

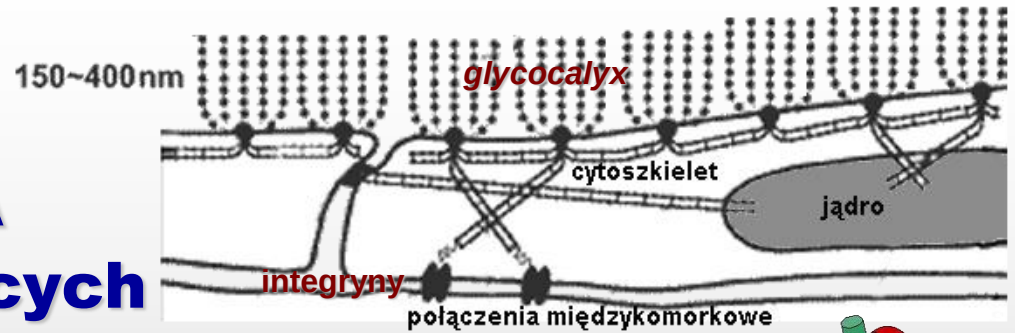


obie
podjednostki
rRNA

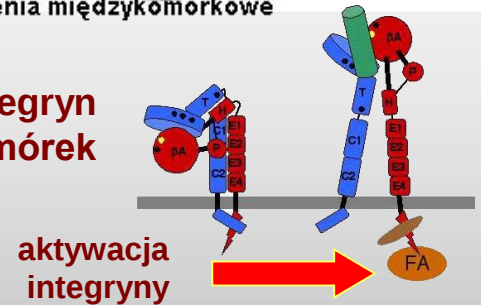
- droga powstania wielokomórkowości być może taka, jak w rozwoju osobniczym
- początki różnicowania planów budowy nieznane

zwierzę jest kolonią komórek nierozdzielonych po mitozie

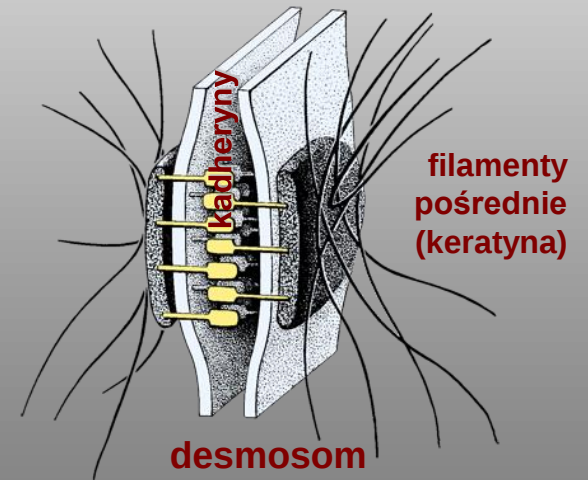
POŁĄCZENIA komórek zwierzęcych



zmiany konfiguracji integrzyn
umożliwiają łączenie komórek



- komórki powierzchni ciała wiąże oligo-polisacharydowa *glycocalyx*
- błonę komórkową z substancją międzykomórkową łączą integryny (kluczowe przy pełzaniu)
- cytoszkielet sąsiednich komórek łączą kadheryny (przez desmosomy)

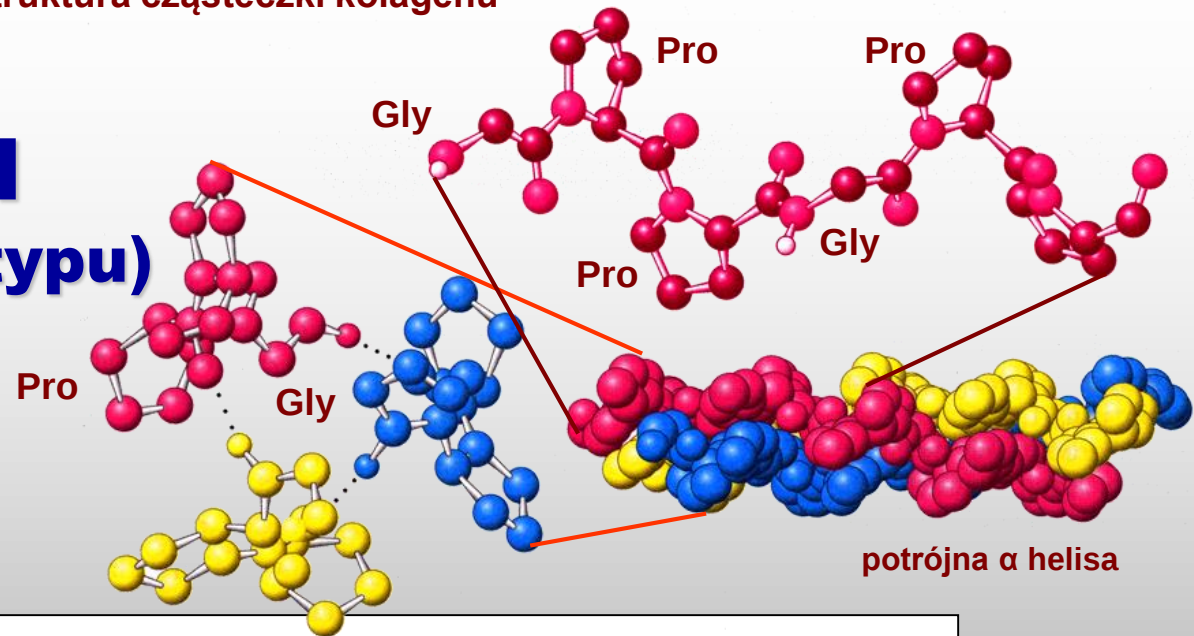


większe rozmiary wymagają mocnej substancji międzykomórkowej

struktura cząsteczki kolagenu

KOLAGEN

fibrylarny (I typu)



- szkielet z polimerowej substancji zewnątrzkomórkowej jest kosztowną inwestycją
- dla autotroficznych roślin tanie są cukry – celuloza
- dla saprofitycznych grzybów glukozoamina – chityna
- dla drapieżnych zwierząt aminokwasy – **kolagen**

ewolucyjnie pierwotną formą kolagenu jest spongina

KOLAGEN

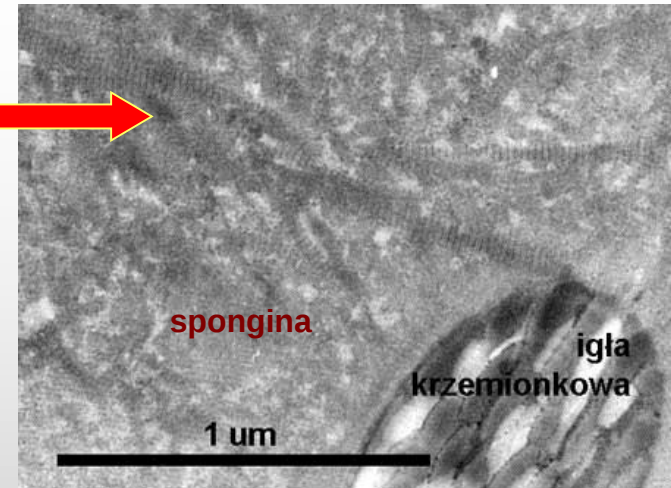
gąbek

- substancją konstrukcyjną gąbek jest kolagen fibrylarny lub krótkołańcuchowa spongina
- kolagen może spajać mineralne igły szkieletu

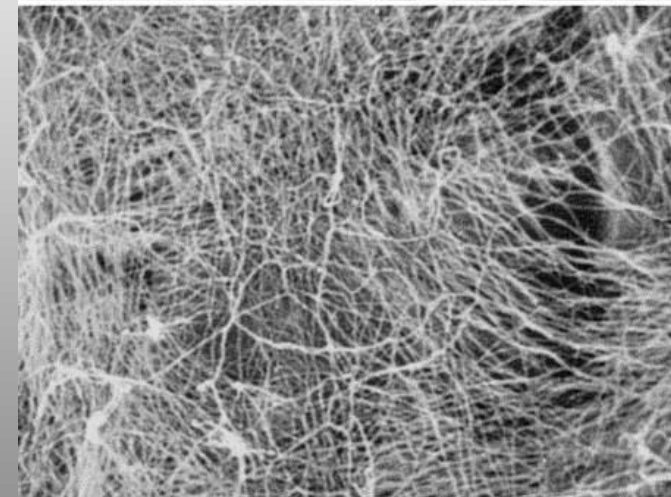
kolagen
fibrylarny



TEM



SEM

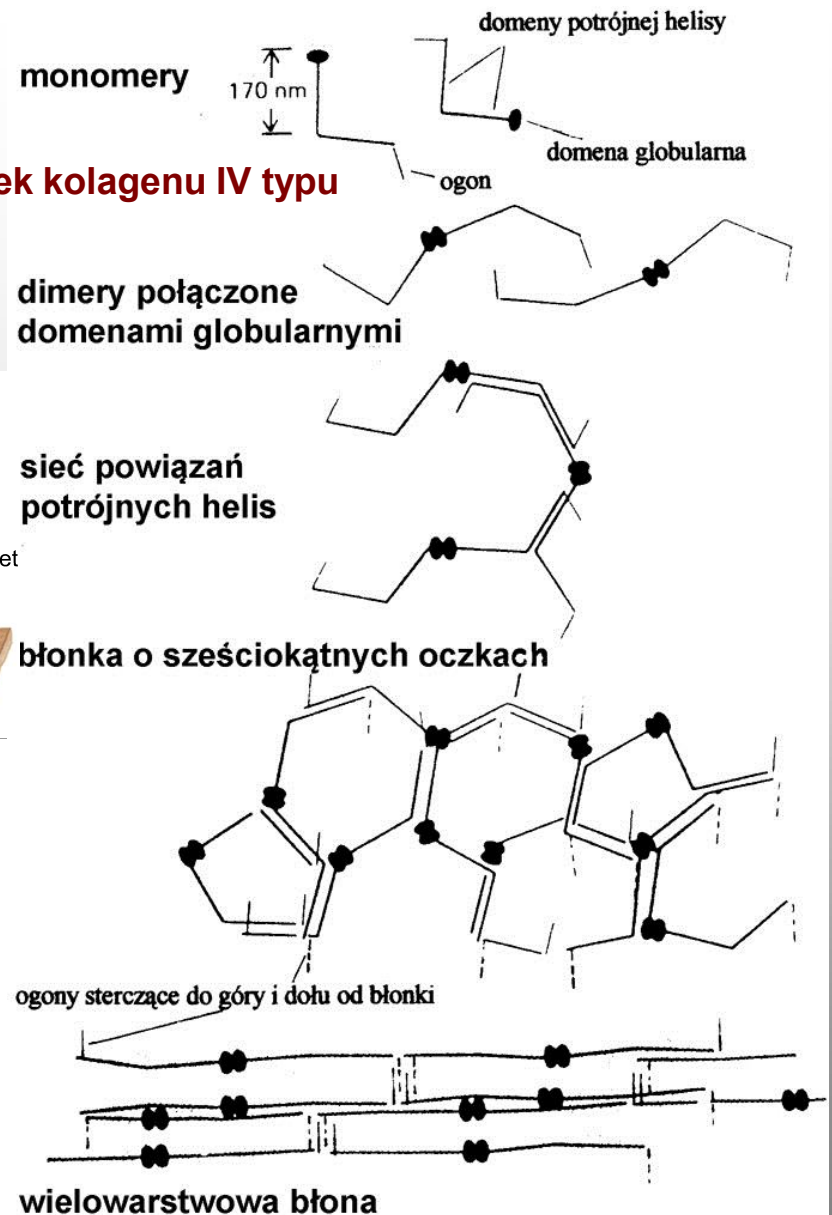
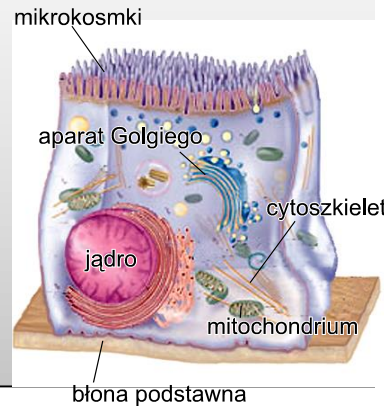


substancja międzykomórkowa
gąbki *Ephydatia*

powiązanie komórek w nabłonek wymaga innej formy kolagenu

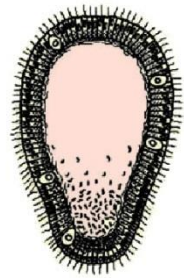
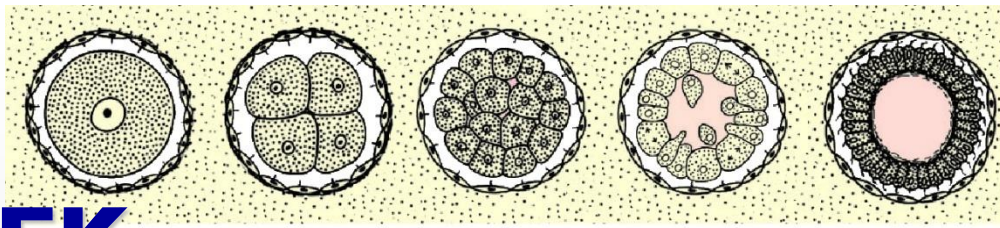
KOLAGEN IV typu

ułożenie cząsteczek kolagenu IV typu



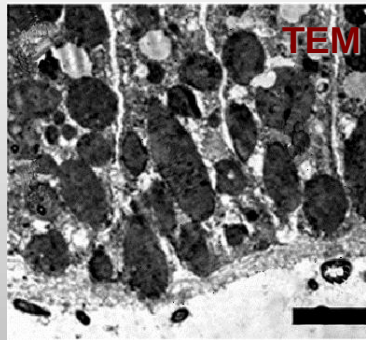
- błonę podstawną tworzy sieć krótkich monomerów kolagenu
- warunek embriogenezy
- i formowania szkieletu hydraulicznego stadiów dorosłych

wyznacza początek tkankowców ale zdarza się u larw gąbek

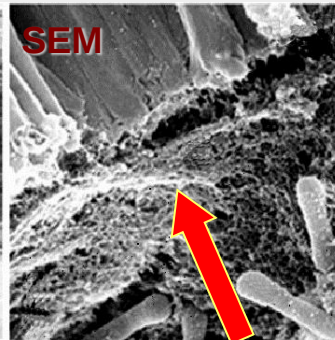


NABŁONEK gąbek

rozwój larw krzemionkowych gąbek *Plakina*

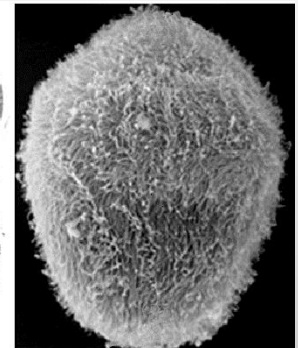
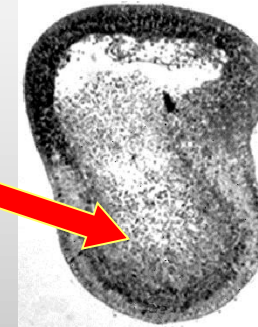


błona podstawna *Plakina*



kolagen IV typu

symbiotyczne bakterie

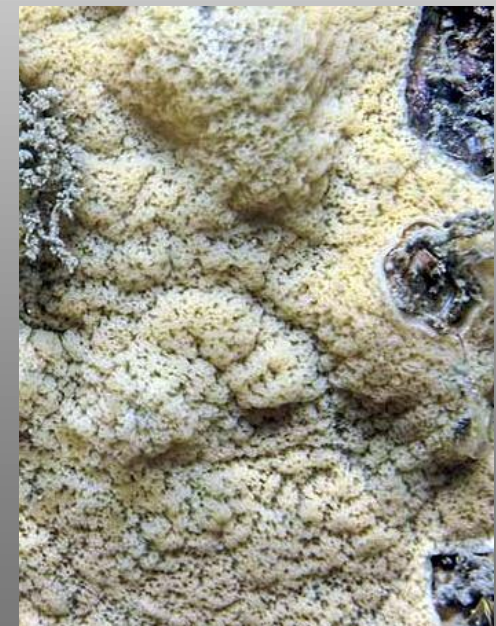


larwy *Corticia* i *Plakina*

- larwy gąbek aktywnie pływają i nawigują
- orzęsione komórki larw pierwotnych gąbek tworzą nabłonek palisadowy
- dzięki kolagenowej błonie podstawnej

stadia dorosłe wtórnie uproszczone?

pokrój ciała *Plakina*



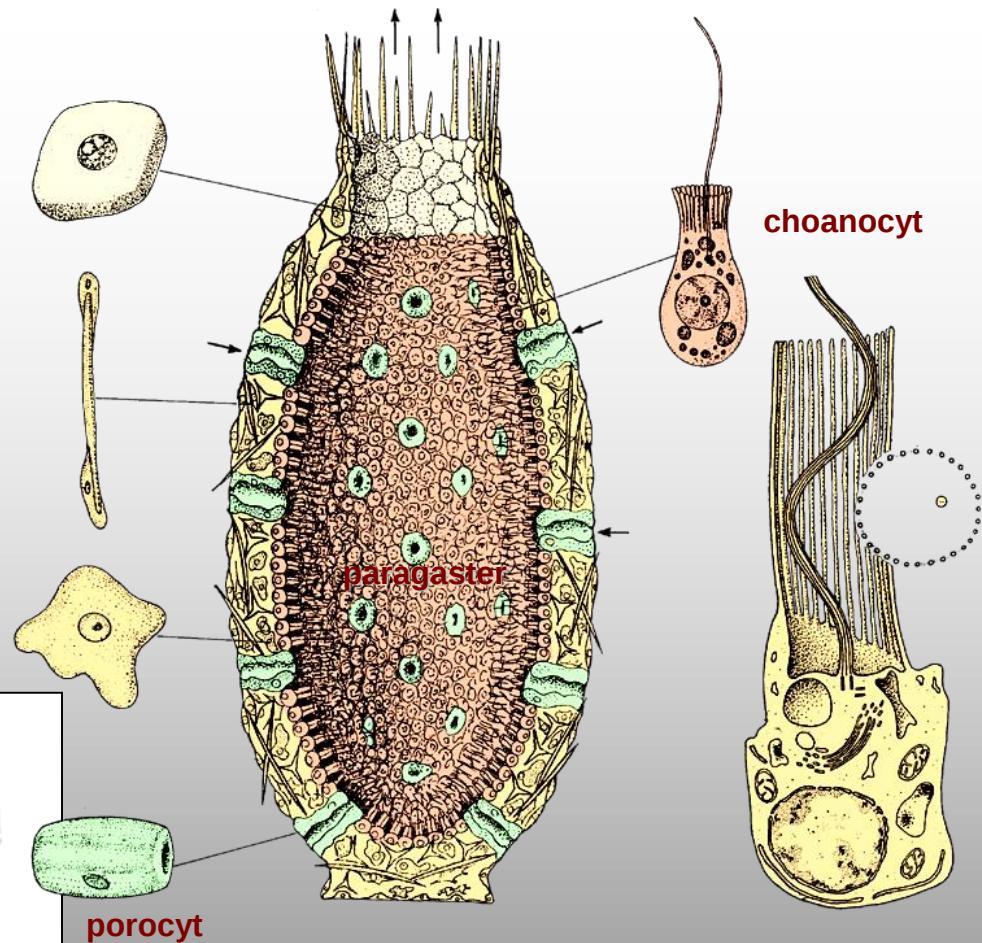
SPONGIAE

GĄBKI plan budowy

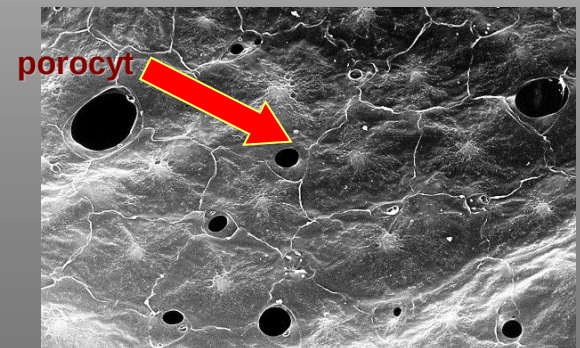
gąbka wapienna
Grantia
(Calcarea)



- wiciowe choanocyty z *microvilli* przepompowują wodę do jamy paragastru
- cytoszkielet określa kształt komórek powiązanych desmosomami i *glycocalyx*



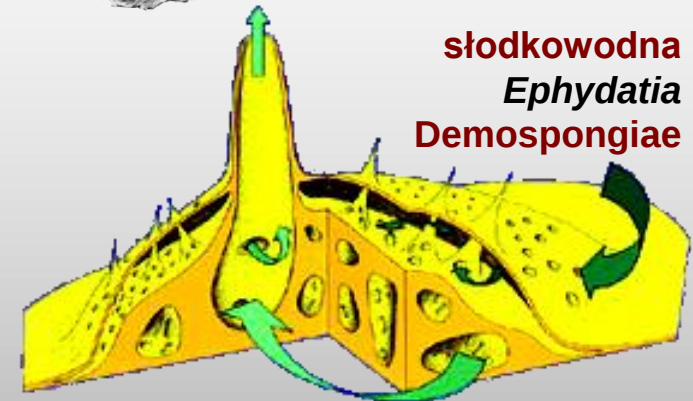
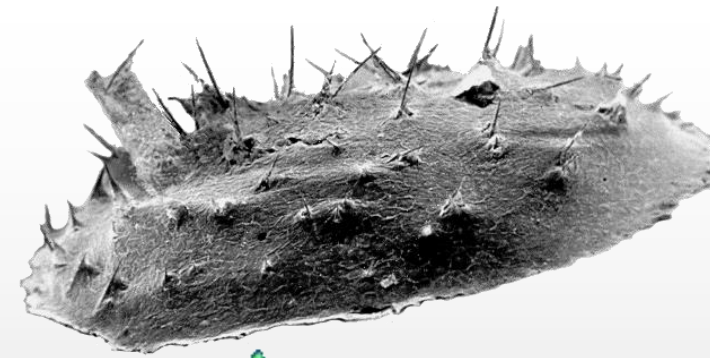
pinakocyty
Ephydatia
(Demospongiae)



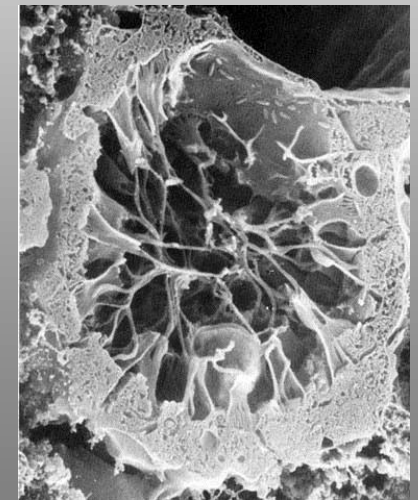
najprostsze anatomicznie są gąbki wapienne

SPONGIAE

GĄBK funkcja



- kierunek przepływu wody odwrotny niż u tkankowców
- przypomina raczej organizację ich układu wydalniczego



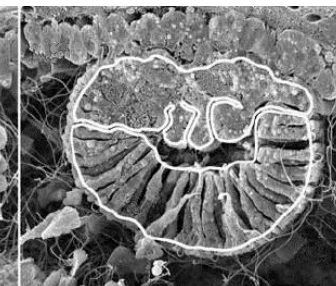
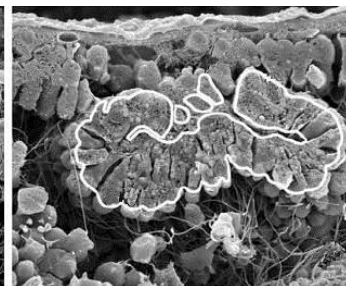
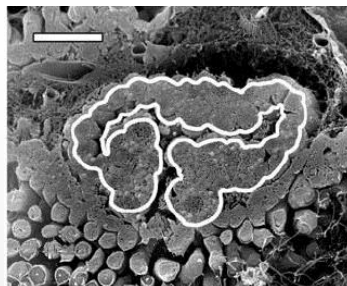
plany budowy gąbek i tkankowców niepodobne

komora choanocyto

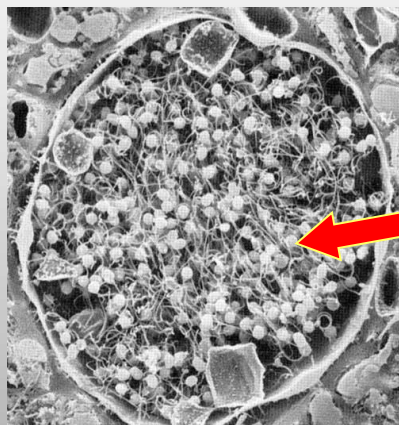
SPONGIAE

GĄBKI

rozwój osobniczy

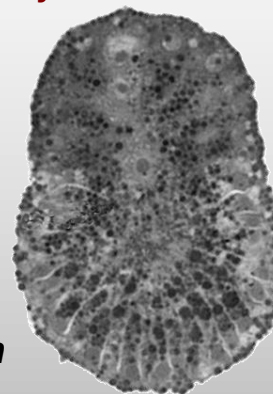


inwersja warstw larwy

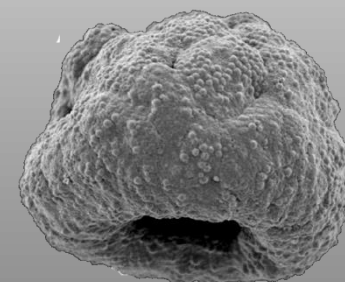
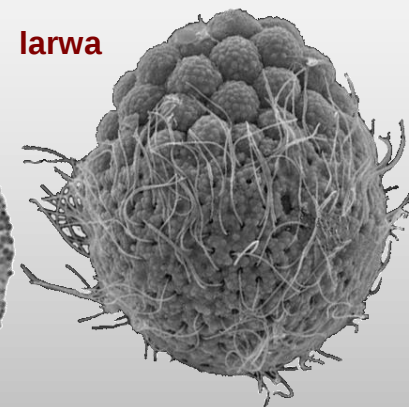


spermatocyty

wapienna gąbka *Sycon*



larwa



osiedlająca się
"gastrula"

- z zygoty gąbek wapiennych powstaje embryon o wiciach skierowanych do środka
- larwa wynikiem jego inwersji a po osiedleniu
- powtórna migracja orzęsionych komórek

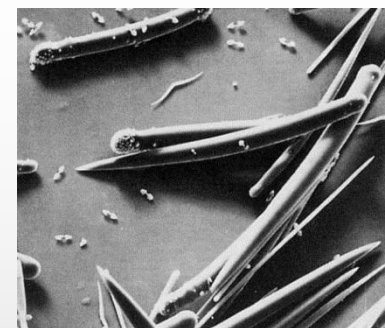
plemniki przenoszone do jaja przez pełzakowate komórki

SPONGIAE

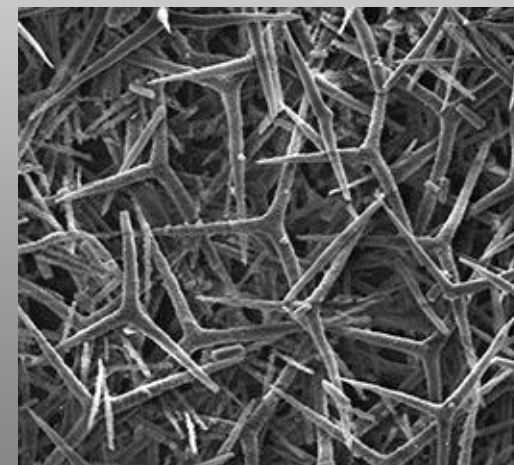
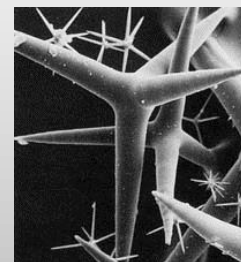
IGŁY MINERALNE

szkielet ochronny gąbek

- igły krzemionkowe wydzielane wewnątrzkomórkowo
- igły wapienne i masywny szkielet zewnątrzkomórkowe
- krzemionka stabilna w środowisku kwaśnym, węglan wapnia w alkalicznym



jednoosiowe
i
czteroosiowe
igły
krzemionkowe

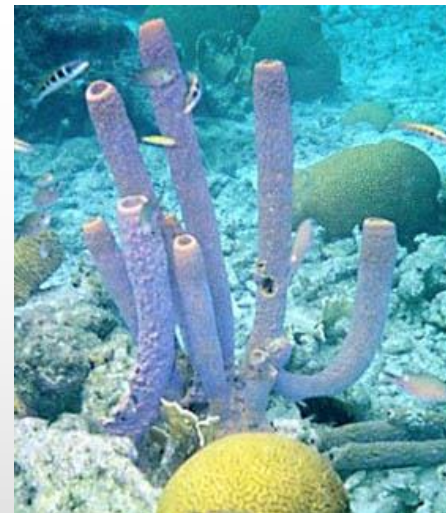


igły wapienne

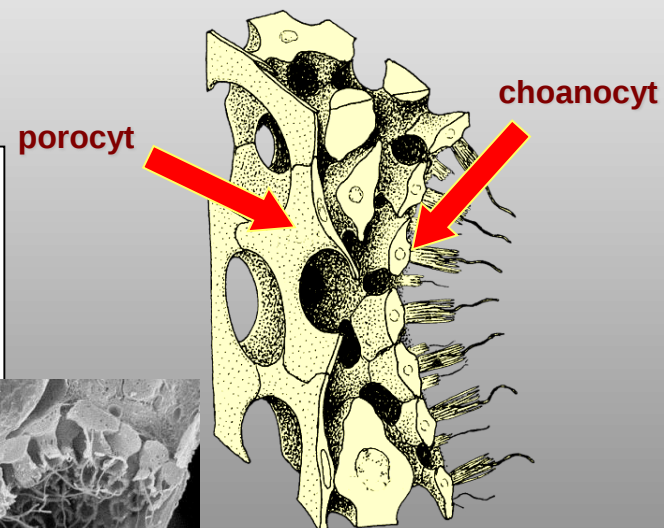
igły wewnątrz ciała przeciw drapieżnikom

DEMOSPONGIAE

GĄBKI KRZEMIONKOWE komórkowe



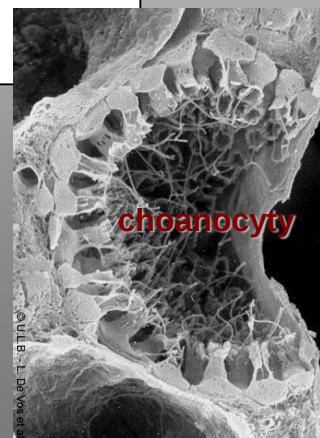
- igły pierwotnie jednoosiowe
- u wielu rozgałęzione i splecione w sieć
- u zaawansowanych czteroosiowe



Ephydatia

konstrukcja komory
choanocytovej
Demospongiae

bywa też bazalny szkielet wapienny



Petrobiona

DEMOSPONGIAE

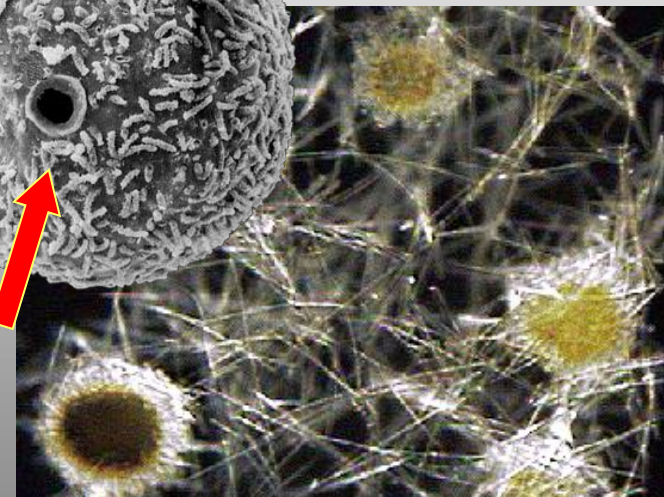
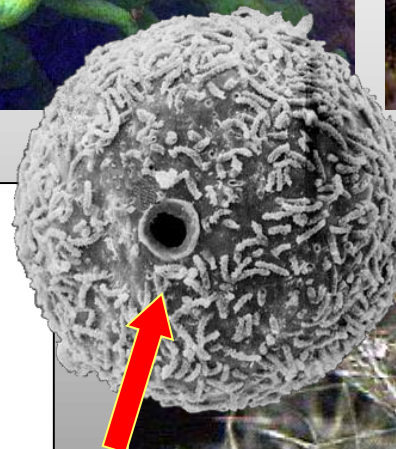
GEMMULE przetrwalniki

słodkowodna
Spongilla
z symbiotycznymi
zielenicami *Chlorella*



opróżniona gemmula

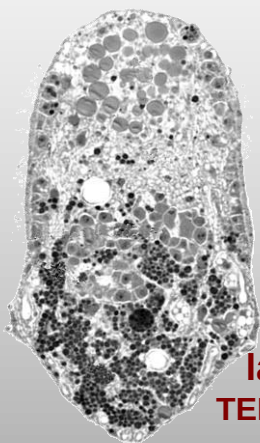
- agregaty komórek w sponginowej otoczce ochronnej
- forma rozmnażania bezpłciowego
- umożliwia także przetrwanie niekorzystnych okresowych zmian środowiska



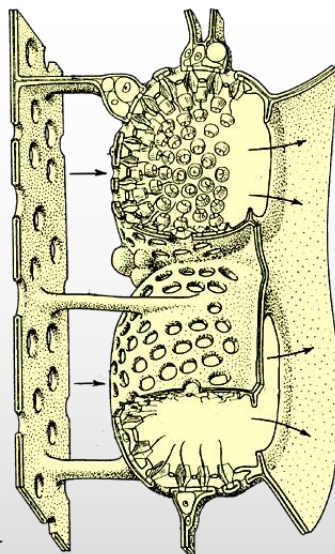
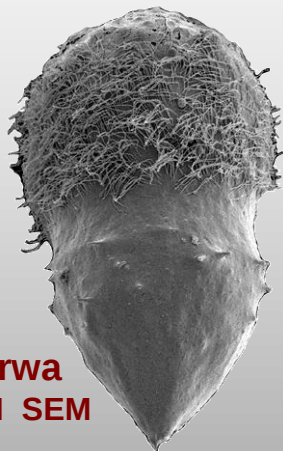
gemmule są typowe dla gąbek słodkowodnych

HEXACTINELLIDA

GĄBKI szklane

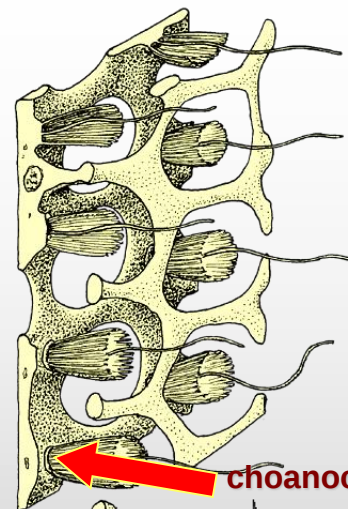


larwa
TEM SEM



Farrea

konstrukcja komory
choanocytowej Hexactinellida



Aphrocallistes

choanocyt

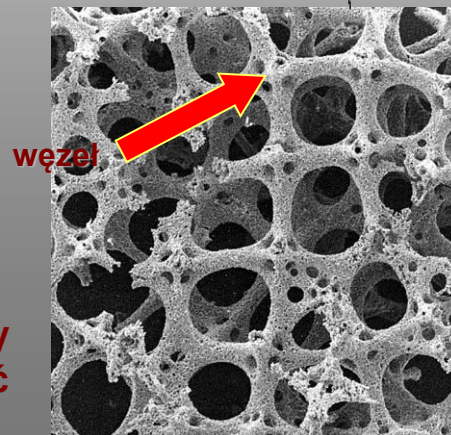


luźna igła
trójosiowa

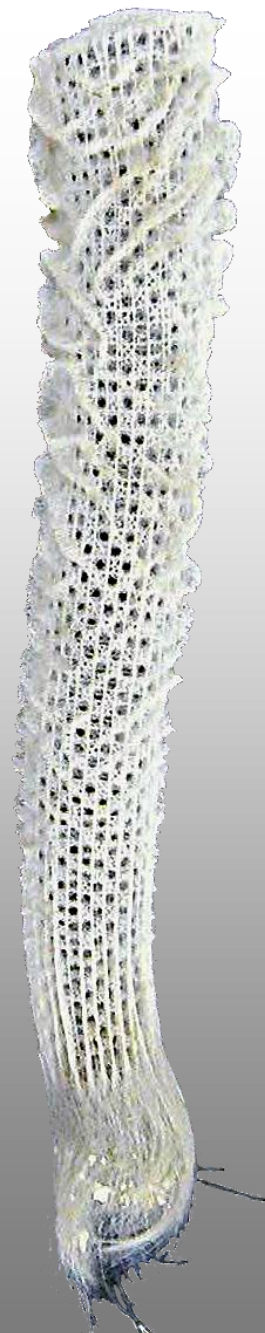
- komórki zlane w syncytium
- igły trójosiowe pierwotnie luźne
- u zaawansowanych zlane w sieć

dziś zwykle głębinyowe

krzemionkowe igły
zlane w sieć



węzeł



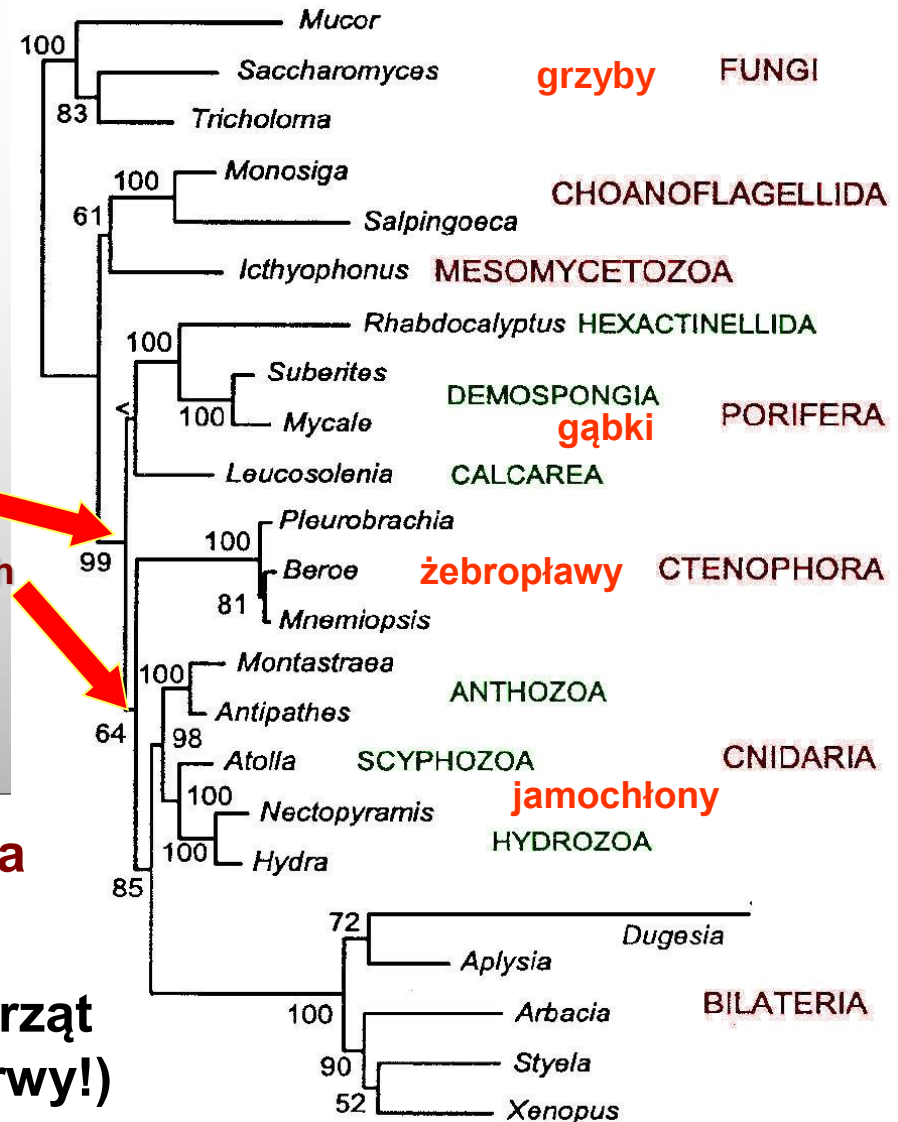
Euplectella

METAZOA

pokrewieństwa

błona podstawna u larw
błona podstawna u dorosłych

- kolagenowa błona podstawna organizuje nabłonek
- wspólna dla wszystkich zwierząt poza gąbkami (mają ją ich larwy!)



obie podjednostki rRNA

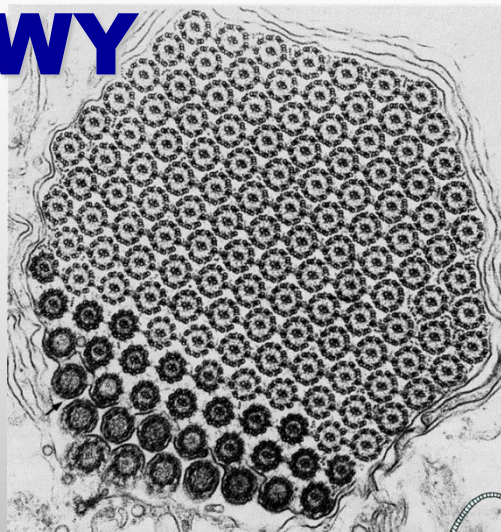
najpierw wyodrębniły się żebroplawy

CTENOPHORA

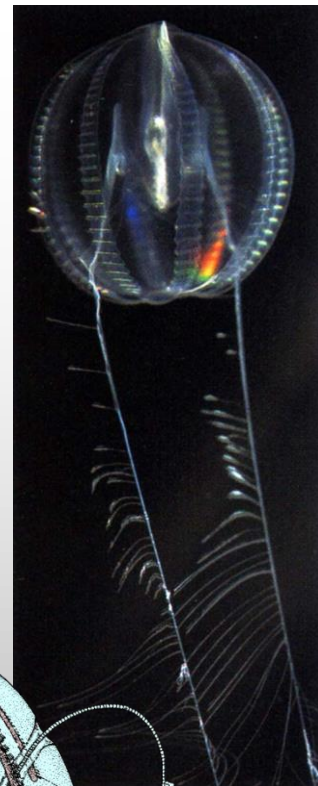
ŻEBROPLAWY

plan budowy

macrocilia
Beroë

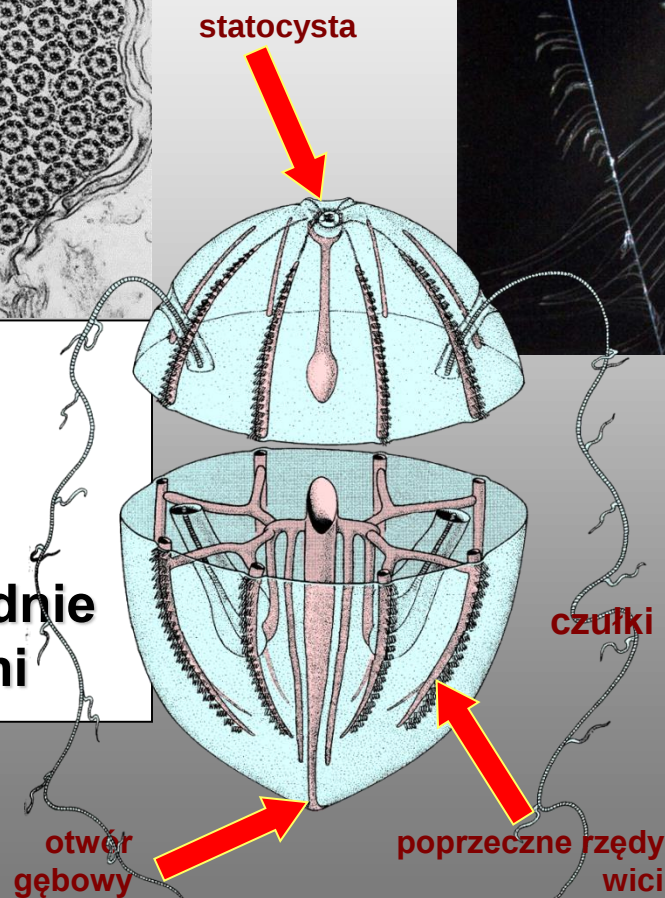


Pleurobrachia



- drapieźniki o biradialnej symetrii; osiem narządów grzebykowych i wypustek jelita
- na drzewach molekularnych pośrednie między gąbkami a parzydełkowcami

ale anatomia wcale nie pośrednia

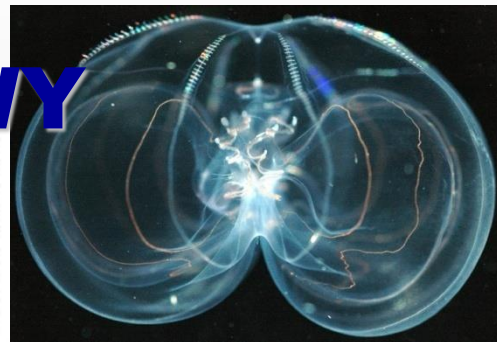


CTENOPHORA

ŻEBROPLAWY planktonowe

- dziś relikty dawnego zróżnicowania
- różnorodne kształty
- ale jednorodny plan budowy

Thalassocalyce



Cestum



Coeloplana

PLATYCTENIDA

Thalassocalyce

LOBATA

Bollnopsis

Mnemiopsis

Leucothea

Cestum

CESTIDA

Velamen

Ocyropsis

bentosowe

18S rRNA

Beroe BEROIDA

bez czułek



Beroë

Mnemiopsis



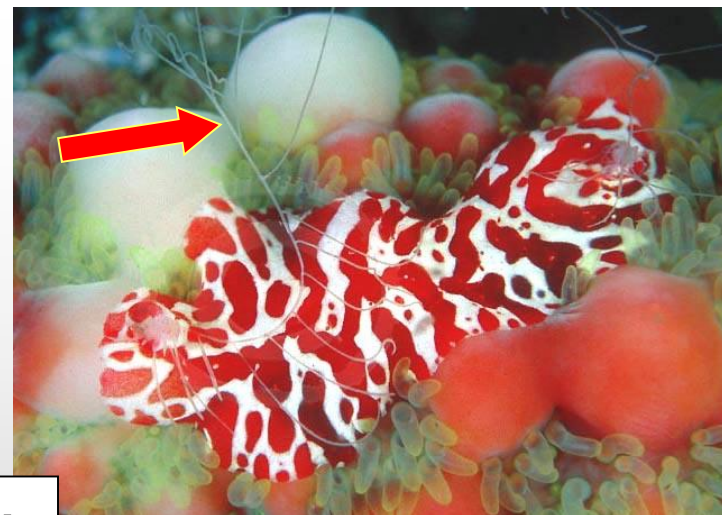
LOBATA

CTENOPHORA

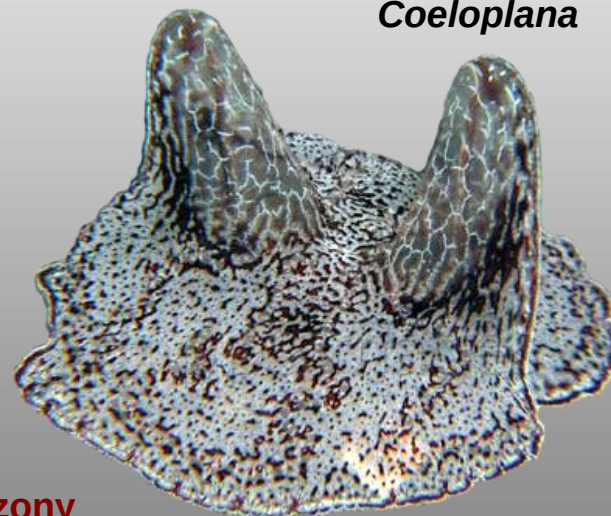
ŻEBROPLAWY

bentosowe i Placozoa

czułki

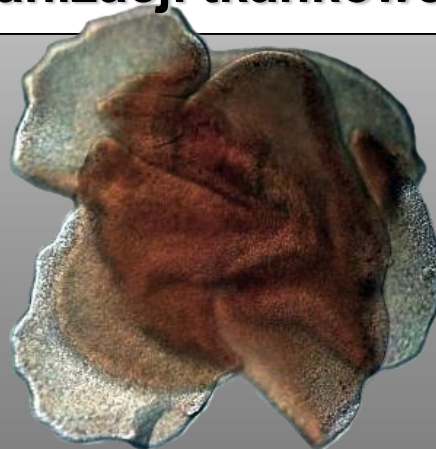
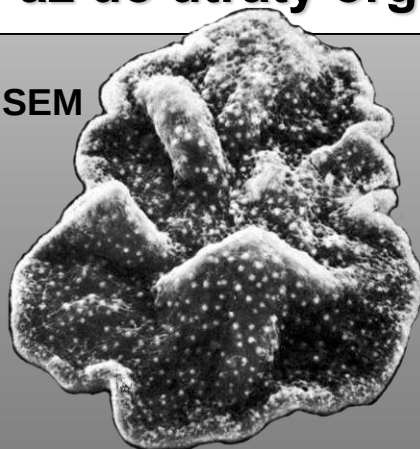


pełzający żebroplaw
Coeloplana



wtórnie
uproszczony
Trichoplax
Placozoa

SEM



bynajmniej nie ukazują stanu z początków ewolucji Metazoa

CNIDARIA

PARZYDEŁKOWCE pokrewieństwa

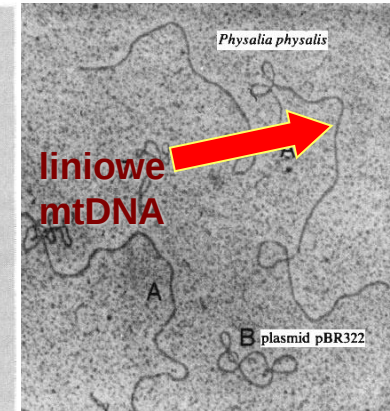
Southern blot

koliste mtDNA

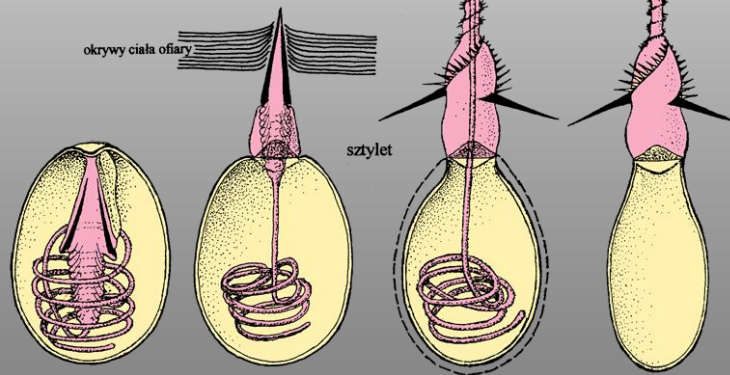
liniowe mtDNA

Condylactis
Cassiopea
Hydra

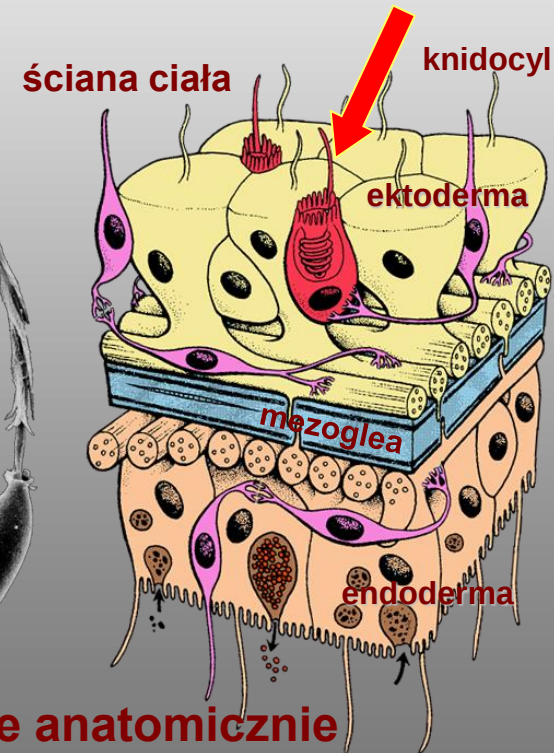
koralowiec
krążkopław
stułbiopław



- nematocyty u wszystkich
- najbardziej różnorodne u stułbiopławów
- tylko koralowce zachowały koliste mtDNA



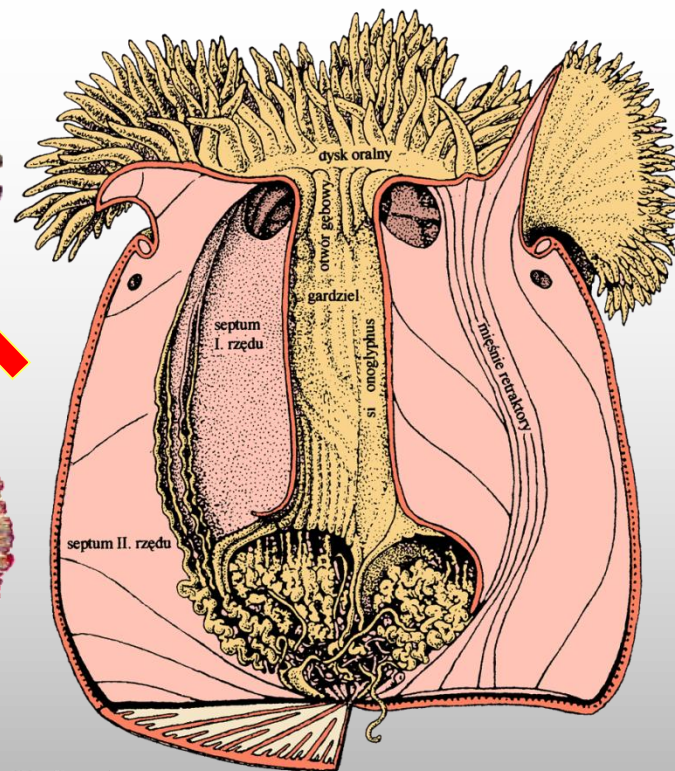
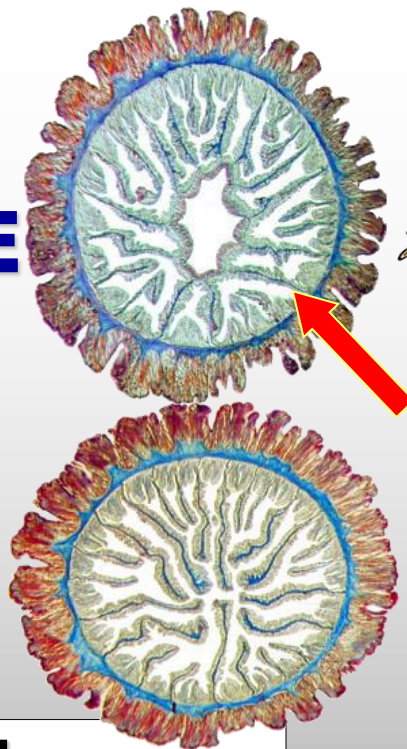
działanie nematocytu



najpierwotniejsze są zarazem najbardziej złożone anatomicznie

ANTHOZOA Actiniaria

KORALOWCE ukwiały



- osobnicze, zwykle z podeszwą
- dwa urzęsione wycięcia gębowe – wlot i wypływ do jamy gastralnej
- ciśnienie napędzanej wody utrzymuje kształt ciała i czułków
- wnicowywanych mięśniowo



krab *Parapagurus* i ukwiały *Stylobates*

symetria promienista nałożona na dwuboczną

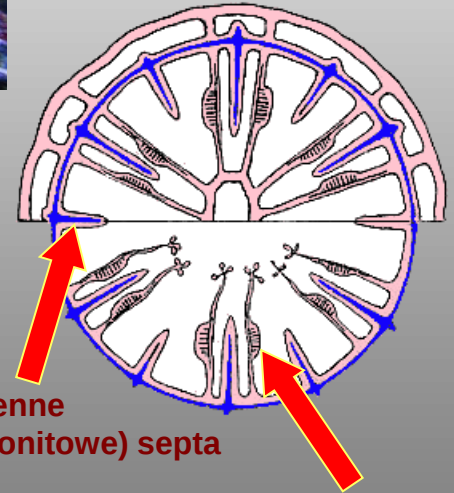
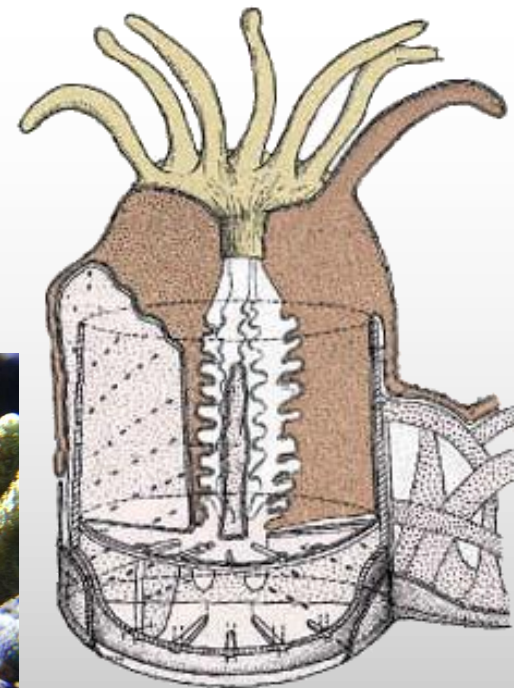
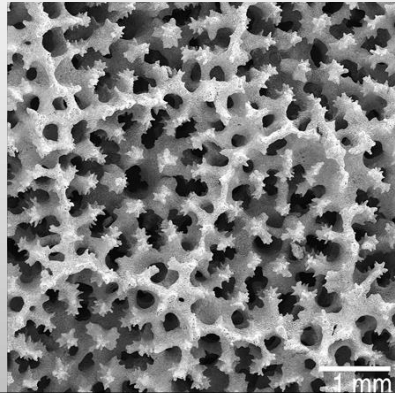
ANTHOZOA Scleractinia
KORALOWCE
wapienne

Acropora



często szkielet wapienny
okryty miękkimi tkankami

Porites

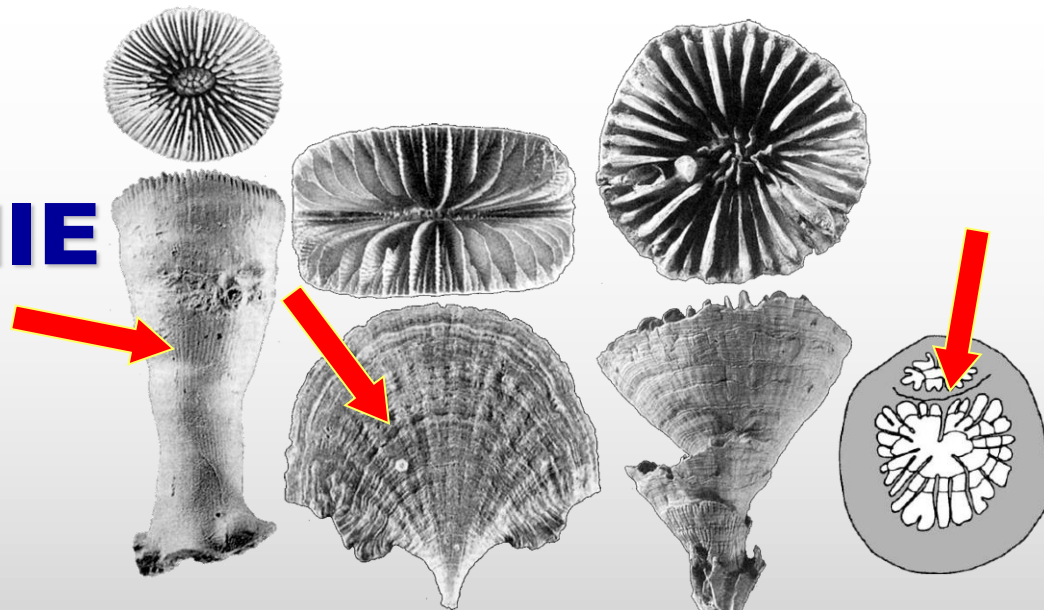


- nierozgałęzione, tępo zakończone czułki; spłaszczony otwór gębowy bez wycięć
- kolonijne rafowe gatunki z symbiontami wewnątrzkomórkowymi – bruzdnicami
- szkielet rafowych zwykle porowaty

dzisiejsze koralce rafowe młode ewolucyjnie

ANTHOZOA Scleractinia

POCHODZENIE szkieletu



osobnicze *Caryophyllia*

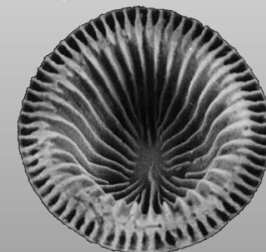
Flabellum

Gardineria

Mitrodendron

150 mln lat

- częste pełne okrycie aragonitowego szkieletu przez miękkie tkanki – bo bioerozja
- rozwój zaczynają zwykle od sześciu septów; pierwotnie układ dwuboczny
- podobnie jak u paleozoicznych kalcytowych rugosów



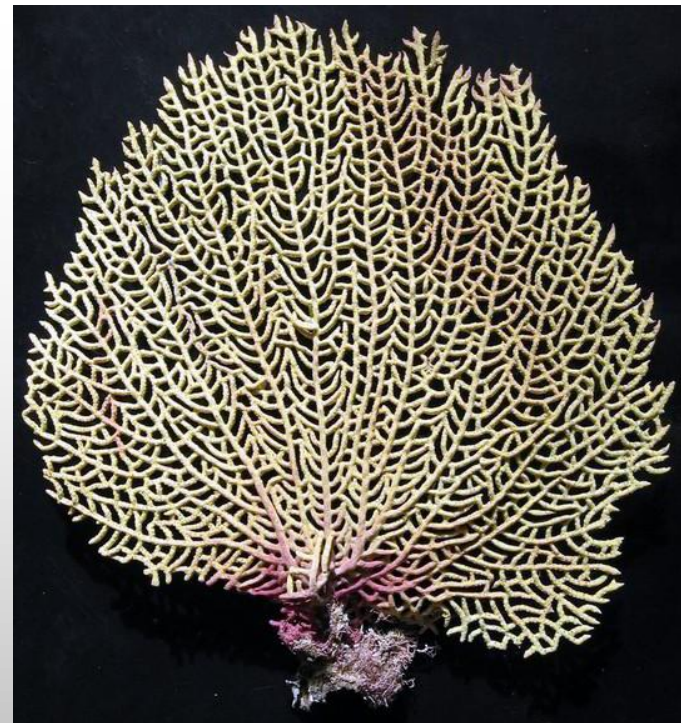
Pterorhiza

Rugosa 370 mln lat

niektóre rugosy miały aragonitowy szkielet a skleraktynie kalcytowy

ANTHOZOA Octocorallia
KORALOWCE
ośmiopromienne

Gorgonia
gorgonia



Clavularia

- osiem pierzastych czułek
- kolonijne
- wewnętrzny szkielet

integracja kolonii

Cavernularia



Renilla

pióra morskie

Pennatula

SCYPHOZOA

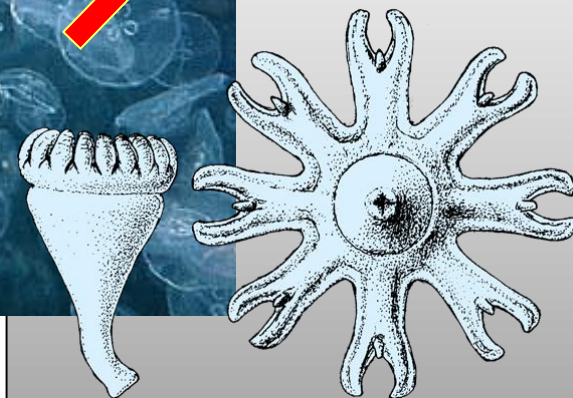
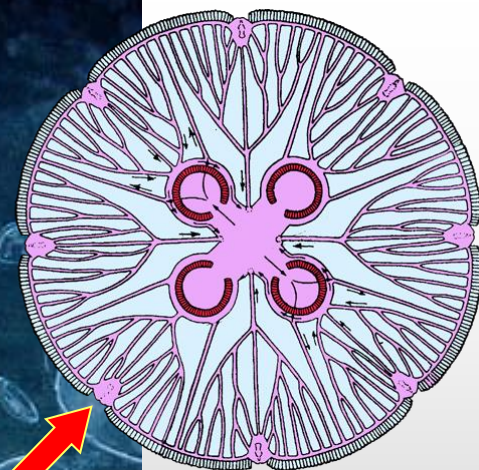
KRAŻKOPŁAWY

plan budowy

Semaestomae
chelbia Aurelia

- ścisła symetria czteropromienna
- *ropalia* – narządy wzroku i równowagi przy krawędzi parasola meduzy
- wić nematocytów zmieniona w organ czuciowy (jak u stułbiopławów)
- meduzy z poprzecznego podziału polipów

dominuje planktonowe stadium meduzy

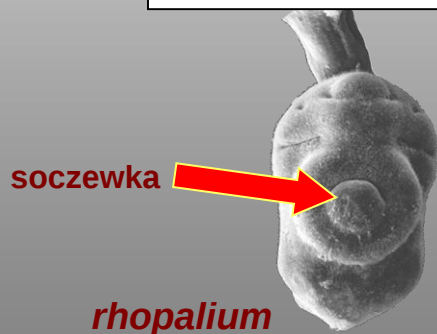


SCYPHOZOA

KRAŻKOPŁAWY

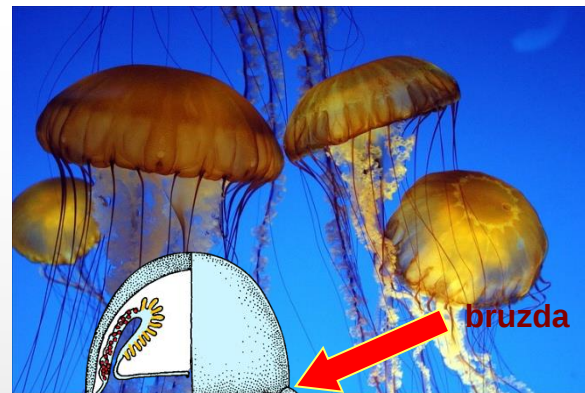
ewolucja

- od form podobnych do stułbiopławów, przez rozbudowę płatów gębowych, po redukcję otworu gębowego

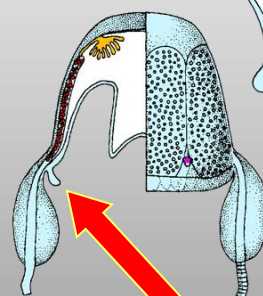
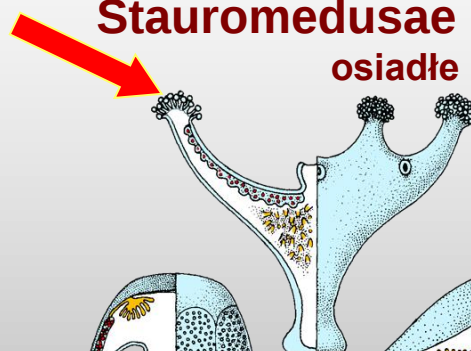


u stułbiopławów stadium meduzy podrzędne

Coronatae
głębinowe
polip w rurce



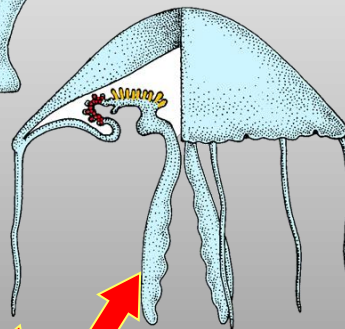
Stauromedusae
osiadłe



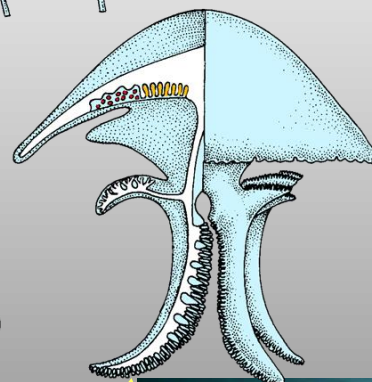
Cubomedusae
jadowite

velum

czułki



Semaestomae
płaty gębowe



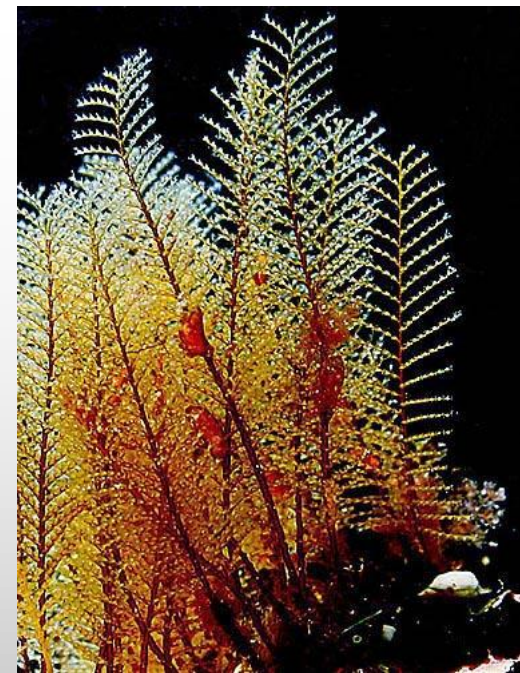
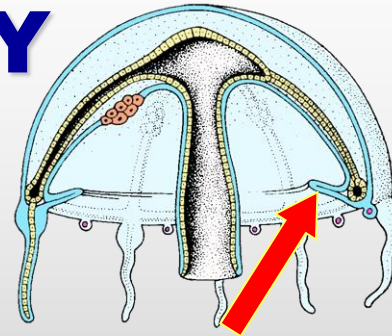
autotroficzne
symbionty w płatach
gębowych
Rhizostomae



HYDROZOA

STUŁBIOPLAWY

ewolucja



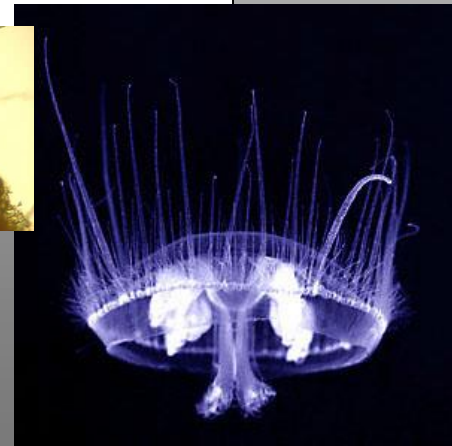
Thecata Aglaophenia

- mała meduza z *velum* pączkuje bocznie
- zwykle dominuje stadium kolonijnych polipów
- są też formy całkowicie planktonowe bez osiadłego polipa

Thecata Gonothyrea



polip i meduza *Craspedacusta*



polipy rurkopławów pelagiczne

SIPHONOPHORA

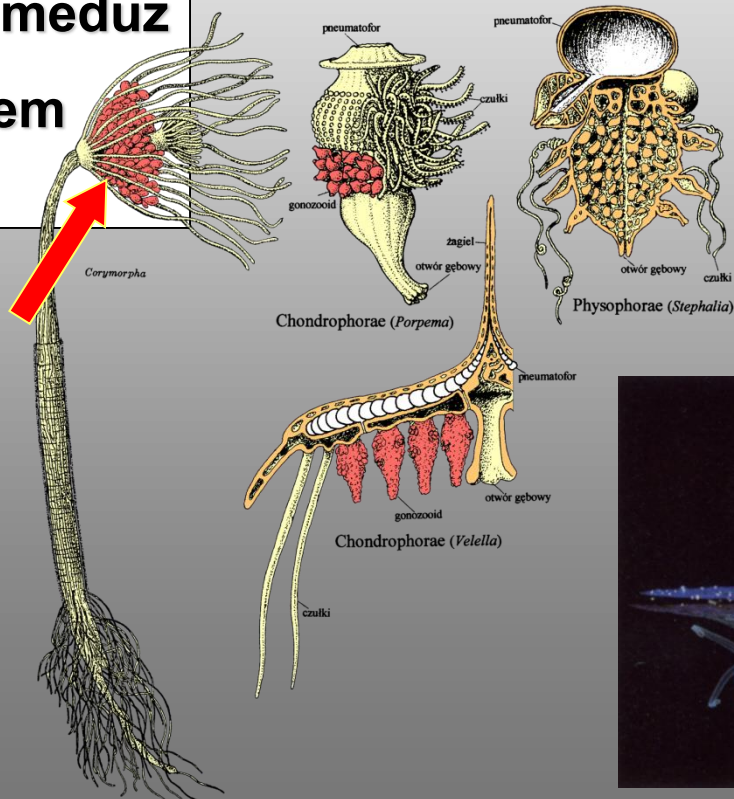
RURKOPŁAWY

ewolucja

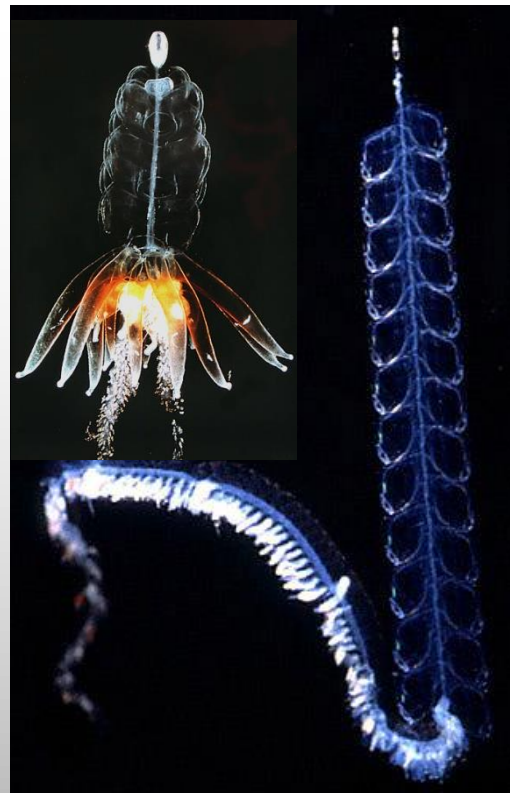
- planktonowe polipy nie uwalniające meduz
- wypełniony gazem pneumatofor



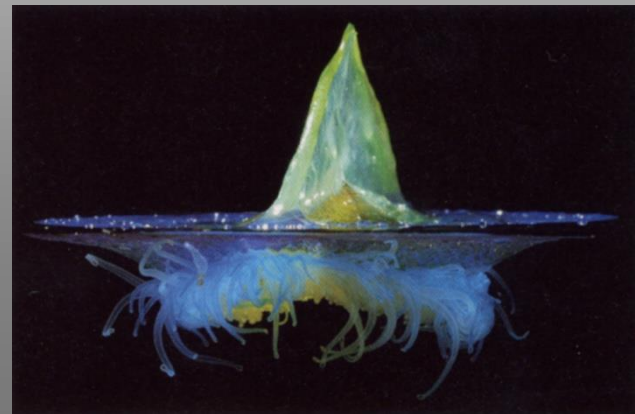
HYDROZOA Thecata
Corymorpha



Physophorae



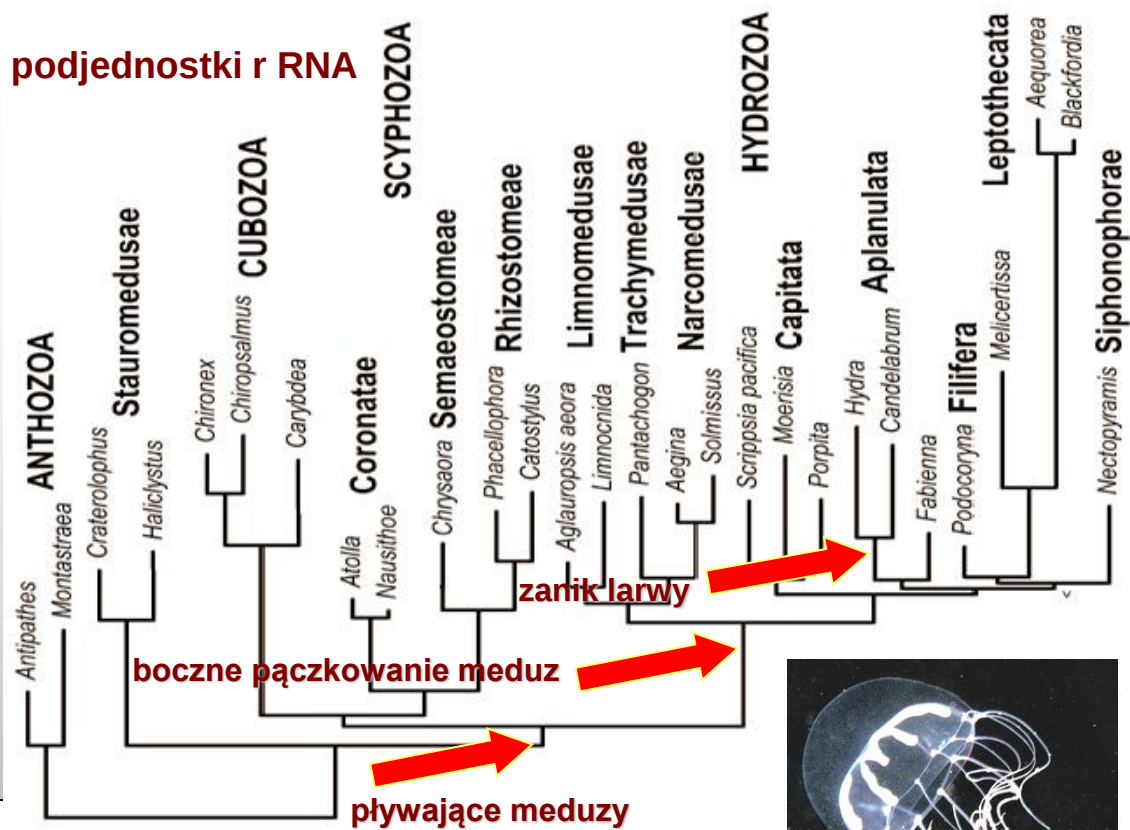
Chondrophorae Velella



obie podjednostki r RNA

HYDROZOA

STUŁBIA uproszczona



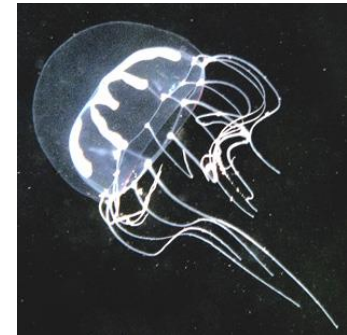
- słodkowodna *Hydra* pochodzi od kolonijnych przodków ze stadium meduzy

nic w niej pierwotnego

stułbia
Hydra



meduza
i polip
Moerisia



HYDROZOA

MYXOSPORIDIA

pasożytnicze

planktonowa
narcomedusa *Cunina*
larwa pasożytuje na
meduzach

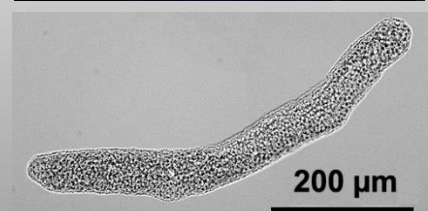


pasożyt jaj ryb *Polypodium*

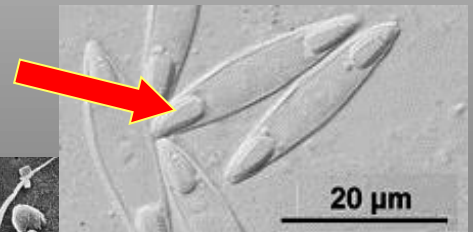


- larwa planktonowych
stułbiopławów bez stadium polipa
pasożytuje na meduzach
- pasożyt jaj ryb ma jeszcze czułki
- pasożyt mszywiolów ma pokrój
planuli i cztery mięśnie

Buddenbrockia
pasożyt mszywiolów

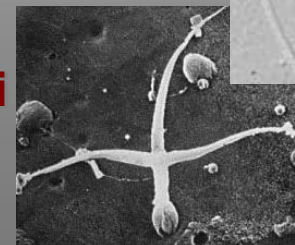


nematocysta



Myxosporidia długo uważane za pierwotniaki

Myxosporidia *Myxidium*



„spora”