

Komentář k systému bezobratlých

Doc. Edmund Sedlák

Školní vzdělávací programy

© Pedagogická fakulta, Masarykova univerzita 2006

http://svp.muni.cz/autor_dokumenty.php?aid=1599

S klasifikací organismů byly vždy problémy. Snahy o vytvoření řádu v přírodě narážely často na reálnou skutečnost nejasných hranic a nejasných příbuzenských vztahů mezi systematickými kategoriemi. Bylo to z větší části způsobeno omezenými možnostmi morfologických a embryologických studií. V posledních desetiletích je moderní fylogenetika obohacena o řadu molekulárních studií, založených na zjišťování nukleotidových sekvencí genů i mezigenových úseků DNA, sekvencí aminokyselin v bílkovinách a sekvencí mitochondriálních genomů. Ontogenezi jednotlivých skupin mohou také objasnit změny v sekvencích *Hox* genů. Optimální výsledky se nabízejí, když jsou tyto molekulární studie (pracující dnes s již obrovským množstvím znaků a využívající počítačových metod fylogenetické analýzy) zpětně potvrzeny znaky morfologickými a embryologickými. V takových případech musíme nové názory na fylogenetické vztahy a uspořádání organismů akceptovat.

Je nutné si uvědomit, že zvláště vyšší taxonomické kategorie (kmeny, třídy) nemají v moderním pojetí ostré vymezení, proto se přestávají používat a místo nich spíše uvažujeme o pouhé příbuzenské hierarchii jednotlivých taxonomických skupin. Někdy ale bývají tyto skupiny ve snaze o větší přehlednost v hierarchii označovány alespoň dekadickými číselnými kódy. V mnoha případech jsou i v moderním pojetí klasifikace zachovány skupiny, představující původní kmeny, třídy a řády, zvl. když se prokázal jejich monofyletický původ.

Předložený systém bezobratlých a tyto následující poznámky k němu výrazně vycházejí z knihy Jana Zrzavého: *Fylogeneze živočišné říše*, vyšlé v polovině roku 2006, která je naší jedinou učebnicí moderní fylogeneze živočichů. Současné názory na fylogenezi se ale neustále doplňují a upřesňují. Proto je nutné počítat v nejbližších letech se změnami i této klasifikace.

Asi před deseti lety bylo uvažováno o šesti říších eukaryotických organismů: Archezoa, Protozoa, Chromista, Plantae, Fungi, Animalia. V prvních pěti byly obsaženy také jednobuněčné organizmy, říše Animalia měla být v tomto pojetí bez „protist“. Během posledních let se ale fylogenetici shodli na existenci šesti zcela jiných eukaryotických „říší“: **Rhizaria, Excavata, Chromalveolata, Archaeplastida (= Plantae), Amoebozoa, Opisthokonta.**

RHIZARIA je heterogenní říše, zahrnující pouze jednobuněčné organizmy a to několik skupin kořenonožců: *Filosea* (nitkonoží), *Heliozoa* (slunivky), *Foraminifera* (dírkonošci), *Radiolaria* (mřížovci) a některé bičíkovce. Jejich panožky jsou typu filopodií, retikulopodií a axopodií.

EXCAVATA je skupina dosti sporná, zahrnující parazitické i volně žijící bičíkovce i kořenonožce. Patří sem *Metamonada* (prabičíkovci) se skupinou diplomonád, *Parabasala* (bičenkovci) s parazitickými i symbiontními bičíkovci, *Euglenozoa* zahrnující mimo jiné volně žijící krásnoočka i parazitické trypanozómy a nakonec *Percolozoa* s volně žijícími i parazitickými, většinou améboidními zástupci.

CHROMALVEOLATA obsahují parazitické *Opalozoa* (opalinky) a nově vytvořenou skupinu **ALVEOLATA** s alveolami v buněčné membráně, zahrnující na první pohled nesourodé skupiny *Dinozoa* (obrněnky), *Apicomplexa* (výtrusovci) a *Ciliophora* (nálevníci).

AMOEBOSOA zahrnují „holé“ měňavky (*Archamoebae* – panoženky, *Lobosea* – lalokonozí se skupinou *Gymnamoebia*) ale i krytenky (skupina Testaceolobosia) a hlenky *Mycetozoa*.

OPISTHOKONTA zahrnuje *Fungi* (houby) ale také jednobuněčná *Choanoflagellata* (trubénky) a *Ministeria* a mnohobuněčné živočichy *Metazoa*. Hlavním znakem této říše je přítomnost tlačného bičíku u jednobuněčných organismů i u jednobuněčných stádií (např. spermií) mnohobuněčných živočichů. Nejbližšími příbuznými říše *Opisthokonta* jsou pravděpodobně organizmy předešlé říše *Amoebozoa* (měňavkovité buňky jsou u houbovců, vložkoců, žahavců aj.). Živočichové jednobuněční a mnohobuněční jsou souborně označováni také jako **HOLOZOA**.

Klasickou skupinou metazoi byl dříve kmen PORIFERA (houbovci). Podle současných poznatků molekulární fylogenetiky je ale tento kmen umělým seskupením nepříbuzných skupin živočichů. Nejvýrazněji se z něho vyčleňují **CALCISPONGIA** (vápenatí), kteří jediná mají vápenité jehlice a jejichž planktonická larva prochází gastrulací až po přisednutí k podkladu. Ostatní skupiny (*Demospongia*, *Hexactinellida*) mají jehlice křemičité a gastrulace zárodku u nich předchází vzniku larvy. **DEMOSPONGIA** mají ve stavbě skeletu zvýrazněný spongin a zahrnují kromě běžně známých mořských a sladkovodních druhů také skupinu *Sclerospongia* s kombinací křemičitého a vápenitého skeletu a také skupinu (čeled') *Cladorhizidae* u kterých bylo zjištěno (r. 1955), že se neživí jako typičtí houbovci filtrací mikroskopické potravy ale predací drobných živočichů. **HEXACTINELLIDA** mají na rozdíl od předešlých skupin (kmenů?) syncytiální stavbu tělního povrchu, která nahrazuje klasický pinakoderm.

CTENOPHORA (žebernatky) byly podle starých hypotéz řazeny k žahavcům nebo alespoň do jejich příbuznosti. Podle modernějších názorů měly být už součástí skupiny *Bilateria* a to vzhledem k jejich zcela unikátním znakům včetně biradiální stavby části těla. Podle současných molekulárních analýz jsou ale žebernatky zřejmě nejbazálnější skupinou všech ostatních živočichů, tj. **EUMETAZOA**.

PLACOZOA, **CNIDARIA**, **MYXOZOA** a všechna **BILATERIA** jsou někdy shrnována do společné skupiny **PLANULOZOA** a to vzhledem k řadě znaků morfologických, ontogenetických i podobného uspořádání *Hox* genů.

PLACOZOA (vločkovci) mají doposud nepřiliš jasné fylogenetické zařazení. Jejich umístění mezi primitivní eumetazoa koresponduje nejen s jednoduchou stavbou těla ale i s přítomností největšího (a primitivního) mitochondriálního genomu a nejmenšího jaderného genomu ze všech živočichů.

CNIDARIA (žahavci) jsou v současnosti rozděleni na dvě základní a monofyletické skupiny **Anthozoa** (korálnatci) a **MEDUSOZOA**, zahrnující všechny ostatní žahavce. Korálnatci mají mimo jiné hluboce vchlípený ektodermální hltan, přepážky (septa) v láčce, biradiální symetrii, primitivní žahavé buňky bez knidocilu ale ještě s bičíkem, kruhovou molekulu mitochondriální DNA a v neposlední řadě korálnatci nevytvářejí medúzy. Znaky medúzovců jsou v podstatě opačné, jejich mitochondriální DNA tvoří lineární molekula.

Další skupinou planulozoí jsou **MYXOZOA** (rybomorky, výtrusenky), považované dříve za „prvky“. Ale již jejich mnohobuněčné spóry byly s těmito názory v rozporu. Molekulární analýzy jasně prokázaly, že *Myxozoa* patří do mnohobuněčných živočichů (*Metazoa*) a to velmi pravděpodobně do blízkosti velké skupiny všech ostatních následujících živočichů – *Bilateria*.

Velmi pravděpodobně patří do blízkosti bilaterií také **MESOZOA** (morulovci), známí již celou řadu let jako jednoduše stavění parazité hlavonožců, kroužkovců, měkkýšů, pásnic aj. Mají složité vývojové cykly, pohlavní dimorfismus ale jejich tělní stavba je parazitací silně zjednodušená. Někdy jsou považováni za blízké měkkýšům či kroužkovcům, tak je to také uvedeno v předloženém „Systému bezobratlých“.

BILATERIA jsou nejdokonaleji vyhraněná skupina metazoí. Kromě dvojstranné tělní symetrie mají vyhraněnou dorzoventrální asymetrii a vytvořenou předozadní osu těla. Další jejich převážně anatomické znaky jsou také všeobecně známé.

Základní (bazální) skupinou bilaterií jsou **ACOELOMORPHA** (praploštěnci), mořští živočichové, kteří se během fylogeneze vyčlenili ještě před dělením bilaterií na **PROTOSTOMIA** a **DEUTEROSTOMIA**. S pravými ploštěnci mají velmi málo společného – i když tento fakt nebyl donedávna příliš akceptován.

Ostatní bilaterálně souměrní živočichové (**EUBILATERIA**) vytvářejí tyto hlavní skupiny: **Chaetognatha** (ploutvenky) – další bazální skupina bilaterií s kuriózní kombinací tělních znaků, **Lophotrochozoa** - nově vytvořená skupina, zahrnující velkou řadu „kmenů“ od ploštěnců a břichobrevků přes vířníky, pásnice, měkkýše, kroužkovce až po „chapadlovce“, většinou mají trochoforový typ larvy s obrvenými pásy a někteří i v dospělosti pásy vířivých brv, **Ecdysozoa** – nově vytvořená skupina živočichů svlékajících

cích během svého vývoje tělní pokryv a zahrnující tak „hlísty“ a členovce. Tyto skupiny patří do prvoústých – *PROTOSTOMIA*. Do bilaterií ještě pochopitelně řadíme také druhoústé – *DEUTEROSTOMIA*, zahrnující mlžojedy, ostnokožce, polostrunatce a strunatce.

PLATYHELMINTHES (ploštěnci), se v současné době dělí na dvě základní skupiny *Catenulida* a *Rhabditophora*. První skupina se jeví jako jasně oddělená a monofyletická, do druhé skupiny bývají ale také řazeni parazitičtí ploštěnci *Neodermata*, zahrnující motolice, tasemnice a žábrolísty, i když přítomnost z pokožky vylučovaných a bobtnajících rhabditů nebyla u nich prokázána. Je ale možné, že je během fylogeneze ztratili při vývoji nové syncytiální pokožky – neodermis.

GASTROTRICHA (břichobrvky) mají nejasné postavení v klasifikaci. Jejich znaky spojují vlastnosti ploštěnců, čelistovců (*GNATHIFERA*) a snad i ekdysozoí.

Klasické skupině *ENTOPROCTA* (mechovnatci) jsou blízcí nově objevení (1995) *CYCLIOPHORA* (vířníkovci) žijící jako ektokomensálové na ústních orgánech humrů a mající složité vývojové cykly. Obě skupiny bývají pro svoje některé blízké znaky spojovány do skupiny **KAMPTOZOA**.

Skupina **GNATHIFERA** byla vytvořena na základě homologie čelistních aparátů. Patří do ní *GNATHOSTOMULIDA* (čelistovky), objevené r. 1956 a tvarem připomínající ploštěnky, *MICROGNATHOZOA* (oknozubky), objevené r. 2000, žijící v pramenech v Grónsku a v Antarktidě a patřící k nejmenším živočichům a **ROTIFERA** – klasický kmen vířníků. K těmto skupinám ale v současné době přibyl ještě původní kmen *Acanthocephala* (vrtejši), považováni nyní za parazitické vířníky. Toto na první pohled zvláštní spojení vířníků a vrtejšů bylo potvrzeno mimo jiné např. shodným typem spermií a podpokožkového skeletu. V současné době tedy společnou skupinu (kmen ?) *SYNDERMATA* tvoří *Monogononta* (točivky), *Bdelloida* (pijavenky), *Seisonida* (žábrovci) z bývalého kmene **ROTIFERA** a *Acanthocephala* (vrtejši). Molekulární studia zjistila mimo jiné velmi blízkou příbuznost posledních dvou skupin, epizoontních žábrovců a parazitických vrtejšů, které spojuje i jejich společná vazba na hostitelské korýše.

Na rozdíl od předloženého systému, ve kterém následují měkkýši, si dovoluji nejdříve několik poznámek ke skupině **BRACHIOZOA**. Jsou to mořští přisedlí živočichové, zahrnující *Phoronida* (chapadlovky) a **BRACHIOPODA** (ramenonožce). Dříve byli řazeni do velké skupiny *Lophophorata* (chapadlovci). Ta se nyní rozpadla na již zmíněná *ENTOPROCTA* (mechovnatci), tvořící s vířníkovci zmíněnou skupinu **KAMPTOZOA**, dále na *ECTOPROCTA* (= Bryozoa, mechovci), izolovanou a snad základní

skupinu lophotrochozoí o které bude zmínka až po kroužkovcích a konečně na **BRA-CHIOZOA**, rovněž přisedlé a mořské organizmy, blízké příbuzné měkkýšům či kroužkovcům.

System měkkýšů (**MOLLUSCA**) zůstává v podstatě na klasickém uspořádání, protože molekulární fylogenetika je u této skupiny málo propracována a je bez návaznosti na soubor morfologických a embryologických znaků.

Dále volně citováno podle Zrzavého: ... „analýzy všech možných genů stále ukazují totální neschopnost dospět k nějakému stromovitému uspořádání jednotlivých podskupin měkkýšů, kroužkovců, pásnic, sumýšovců či rypohlavců. Je to asi nejproblematičtější okruh živočichů. Snad jde o potomky krátkodobého bujného štěpení, kambrijské exploze, jehož důsledkem je nemožnost odlišit historické vrstvy mutací spojených se vznikem jednotlivých skupin. Při hledání směru evoluce zde budou stále hrát hlavní roli morfologické a embryologické znaky.“

NEMERTEA (pásnice) jsou nyní jednoznačně považovány za célomátní živočichy – i když tomu tak dříve nebylo a byl uvažován jejich blízký vztah k ploštencům. Céloom je u nich představován rhynchocélem – vakem na vychlípitelný chobot (proboscis). Dále mají typicky vytvořený mozek a unikátně stavěnou cévní soustavu. Molekulární analýzy řadí pásnice jednoznačně do skupiny **Lophotrochozoa** a pravděpodobně do blízkosti kroužkovců. Podobné závěry byly učiněny se skupinou mořských živočichů **SIPUNCULIDA** (sumýšovci).

ANNELIDA (kroužkovci) jsou, jak už bylo zmíněno, opět velmi problematičtí pokud jde o jejich fylogenetické uspořádání. Většina jejich skupin je polyfyletická a jejich uspořádání je nejasné. Podle současných poznatků došlo v členění kroužkovců k těmto následujícím změnám:

Původní klasická třída *Polychaeta* (mnohoštětinatci) byla kdysi spíše ekologicky dělena na *Errantia* a *Sedentaria* a později na sérii více než 20 řádů. Podle současných názorů se členění na 3 skupiny: acikulovce, rournatce a pískovníky, pravděpodobně s velmi odlišným a nesouvisejícím umístěním v systému kroužkovců.

ACICULATA (acikulovci) představují zde jedinou jasnou monofyletickou skupinu a patří do nich většina dřívějších errantních mnohoštětinatců (*Errantia*). Jsou obvykle aktivně pohybliví a draví. Na prostomiu mají tykadla, na parapodiích jsou výrazné acikuly.

CANALIPALPATA (rournatci) mají na prostomiu výrazné přívěsky opatřené obrvenými rýžkami, sloužící k získávání jemné vznášející se potravy. Jsou přisedlí a žijí v rourkách.

SCOLECIDA (pískovníci) žijí zahrabáni ve dně a nemají výrazné prostomiální přívěsky. Jejich blízkou (sesterskou) skupinou se zdají být **ECHIURIDA** (rypohlavci).

Nejasné místo v systému kroužkovců mají **APHANONEURA** (= Aeolosomata, olejnušky). Jsou ale stejně jako *Aciculata* jednoznačně samostatnou a monofyletickou skupinou.

CLITELLATA (opaskovci) zahrnují všechny bývalé „máloštětinatce“ a pijavice. Toto spojení je akceptováno již řadu let. Opasek (clitellum) se u pijavic na rozdíl od ostatních opaskovců vytváří pouze v době rozmnožování. Původní skupina *Oligochaeta* (máloštětinatci) již není na základě mnoha studií akceptována a rozpadla se na několik samostatných skupin opaskovců.

POGONOPHORA (pogonofory, bradatice) jsou pravděpodobně příbuzné rournatcům (*Canalipalata*). V současné době se tyto hlubokomořské organizmy člení na *Frenulata* (vláknonošci), *Vestimentifera* (trubicovci) a *Osedax* (kostižerky). Vymizela u nich v dospělosti trávicí soustava a vyživují se pouze pomocí symbiotických bakterií. První dvě skupiny mají v buňkách zvláštní tkáň (trofozóm) velké množství symbiotických chemoautotrofních bakterií (využívajících CO₂, sírníky, metan) a tvoří tak v tomto komplexu vlastně „autotrofní živočichy“. Třetí skupina pogonofor, nemající dosud definitivní jméno a nazývaná podle nedávno objeveného (r. 2004) rodu *Osedax*, má ve svém těle opět symbiotické ale heterotrofní bakterie, získávající energii degradací organických látek, především tuků z koster uhynulých velryb, na kterých tyto pogonofory žijí.

ECTOPROCTA (= BRYOZOA, mechovci) jsou další ze základních (bazálních) skupin lofotrochozoí. Jejich řitní otvor je umístěn vně lofoforu, nosiče obrvených chapádek (x *Entoprocta*), který má u mechovek *Phylactolaemata* podkovovitý tvar, kdežto u druhé skupiny, keřnatenky *Gymnolaemata* je kruhovitý. Sladkovodní zástupci obou skupin mají mimo jiné také odlišný typ trvalých přezimujících stádií (statoblasty a hibernakula).

MYZOSTOMIDA (lilijicovci) jsou ektokomensálové nebo parazité lilijic ale i jiných ostnokožců. Původně byli považováni za skupinu kroužkovců. Molekulární studie ale spíše stanovily jejich příbuznost k ploštěncům, vířníkovicům či vířníkům – tato poslední možnost byla také podpořena znaky na spermiích. Zcela nová zjištění ale řadí lilijicovce až na začátek bilaterií, k praploštěncům. Tato zjištění jsou ale výrazně v rozporu s morfologickými znaky. Výsledek je proto naprosto nejasný a otevřený. V předloženém systému jsou lilijicovci řazeni klasicky, do blízkosti kroužkovců.

Ecdysozoa je zcela nová skupina, vytvořená na základě objevů molekulární fylogenetiky. Tato skupina spojuje **NEMATOIDA**, tj. strunovce a hlístice a **PANARTHROPODA**, tj. členovce a jejich příbuzné. Podle dřívějších názorů byli členovci hypoteticky spíše spojováni s kroužkovci do skupiny *Articulata* – mají tělní segmentaci. Molekulárními analýzami ale nebyla nalezena monofylie ve skupině *Articulata* a tak

byla tato hypotéza jednoznačně vyvrácena. Pro existenci skupiny *Ecdysozoa* jsou kromě shodných sekvencí mnoha genů např. tyto další argumenty: **1)** Přítomnost několikvrstevné kutikuly, která se během růstu obvykle několikrát svléká (u strunovců pouze jednou) a je nahrazována novou. Svlékání je řízeno hormony (např. ecdysonem), jejichž funkce je stejná pro všechny skupiny ecdysozoí – např. hmyzí hormony vyvolají svlékání hlístic. **2)** Absence pohybových bičíků. **3)** Nepřítomnost primárních larev typu trochofory. **4)** Mozek tvořící prstenec kolem hltanu, má nejčastěji třídílnou stavbu (výjimku tvoří opět strunovci). **5)** Imunochemické znaky nervové soustavy jsou zcela unikátní a jinde se nevyskytují. *Ecdysozoa* se člení na tři základní skupiny: **SCALIDOPHORA**, **NEMATOIDA** a **PANARTHROPODA**.

SCALIDOPHORA (= *Cephalorhyncha*, chobotovci) jsou ve svém složení poměrně mladou skupinou, zahrnující klasická *Priapula* (hlavatce), *Kinorhyncha* (rypečky) a nedávno (r. 1983) objevenou skupinu *Loricifera* (korzetky). Charakteristickým znakem chobotovců je zatažitelný chobot (introvert), pokrytý osténky (skalidy). Jejich endokutikula je chitinová a celý tělní povrch se během vývoje několikrát svléká.

NEMATOIDA shrnují dvě klasické skupiny **NEMATOMORPHA** (strunovci) a **NEMATODA** (hlístice). Chitin se v jejich kutikule nachází pouze ve zbytcích (v kutikule hltanu a ve vaječných obalech). **NEMATOMORPHA** mají vývoj se třemi fázemi: vodní nebo půdní „larva“ se zatažitelným chobotem, parazit členovců a vodní dospělec. Jediné svlékání během vývoje probíhá během opouštění hostitele. **NEMATODA** (hlístice) jsou na základě molekulárních analýz v současné době přesněji členěny na *Enoplea* (nitkovci), zahrnující většinu bývalé třídy *Adenophorea* a na *Chromadorea* (háďata), představovaná většinou bývalou třídou *Secernentea*.

Následující skupina **PANARTHROPODA** je dělena na **drápkovce**, **želvušky** a **členovce**. **ONYCHOPHORA** (drápkovci) jsou jasnou monofyletickou skupinou, pravděpodobně sesterskou skupinou všech zbývajících panartropod. Jejich původně uvažované vztahy ke kroužkovcům byly zcela vyvráceny. **TARDIGRADA** (želvušky) jsou považovány za sesterskou skupinu členovců i když některé názory jim přisuzují bližší vztah k hlísticím.

ARTHROPODA (členovci) zahrnují v současné době kromě klasických skupin *Pycnogonida* (= *Pantopoda*, nohatky), *Euchelicerata* (= *Chelicerata*, klepítkatci), *Myriapoda* (stonožkovci) také novou skupinu *Pancrustacea*. U prvních tří skupin nedošlo k zásadním změnám na rozdíl od poslední, zcela nově vytvořené skupiny *Pancrustacea*, spojující korýše a *Hexapoda*, tj. hmyz v širším slova smyslu.

Velmi blízká příbuznost korýšů a hmyzu, zjištěna molekulárními studiemi, nebyla zpočátku příliš uznávána. Záhy ale byla akceptována po jejím potvrzení některými morfologickými a embryologickými znaky, např. shodnou strukturou omatidií (složných očí), která je jiná než u stonožkovců a klepítkatců a také např. shodným embryonálním vývojem nervové soustavy. Vlastní fylogenetické vztahy uvnitř nové skupiny *Pancrustacea* nejsou ale ještě příliš známé. Jako zcela jasná, oddělená od ostatních a

monofyletická se jeví skupina **Ichthyostraca** (není vyznačena v předloženém systému), zahrnující **Pentastomida** (jazyčnatky) a **Branchiura** (kapřivce). K zařazení parazitických jazyčnatek ke koryšům došlo poměrně nedávno. Původně nebyly považovány za členovce i když tomu některá morfologická a embryologická studia oponovala. Důležitými znaky potvrzujícími tyto názory je tvar jejich článkovaných končetin a zvláště tvar spermií a průběh spermiogeneze, které jsou stejné jako u kapřivců. Rovněž larvální stádia jazyčnatek jsou nápadně podobná naupliovým larvám koryšů. Tyto názory byly později potvrzeny molekulární fylogenetikou. Nově vyčleněná skupina **Ichthyostraca** zahrnuje tedy velmi blízce příbuzné parazitické koryše.

Druhou, poněkud méně vyhraněnou skupinu vytvářejí **Branchiopoda** (lupenonožci, žábronožci), **Malacostraca** (rakovci), **Copepoda** (klanonožci) a **Mystacocarida**. Třetí, obdobně nesourodou skupinu tvoří **Remipedia**, **Cephalocarida**, **Ostracoda** (lasturnatky), **Tantulocarida** a **Cirripedia** (= *Thecostraca*, svijonožci). Zcela zanikla dříve užívaná ale podle současných názorů umělá skupina *Maxillopoda*, do které byli řazeni někteří již jmenovaní koryši (jazyčnatky, kapřivci, klanonožci, *Mystacocarida*, lasturnatky, *Tantulocarida* a svijonožci).

Hexapoda neboli hmyz v širším slova smyslu, poslední skupina pankrustaceí, je podle morfologických studií skupina monofyletická, molekulární analýzy to ale zpochybňují. Současné třídění na **ENTOGNATHA** (skrytočelistní), zahrnující **Protura** (hmyzenky), **Campodeina** (štětinatky), **Japygina** (škvorovky), **Collembola** (chvostokoci) a na **ECTOGNATHA** (= *Insecta* s.str., hmyz, jevnočelistní) se skupinami **Archeognatha** (chvostnatky), **Zygentoma** (rybenky) a **Pterygota** (křídlatí) je jistým kompromisem. U skupiny **Pterygota** (křídlatí), tvořící většinu hmyzích řádů, by bylo vhodné upozornit na nový (r. 2002) hmyzí tropický řád **MANTOPHASMATODEA** a na nedávný zánik klasického řádu *Orthoptera* (rovnokřídlí) s jeho rozpadem na **ENSIFERA** a **CAELIFERA** a také na „nové“ řády **PHTHIRAPTERA** a **HEMIPTERA**.

DEUTEROSTOMIA (druhoústí) jsou poslední velkou skupinou živočichů, zahrnující **XENOTURBELLIDA**, **ECHINODERMATA**, **HEMICHORDATA** a strunovce – **CHORDATA**.

XENOTURBELLIDA (mlžojedi), byli po svém objevení (r. 1949) považováni za primitivní ploštěnky. Tvar těla a mnohé morfologické znaky těchto živočichů, žijících na dně severního Atlantiku, opravdu ploštěnce připomínaly. Molekulární údaje z r. 1999 zařadily tyto živočichy překvapivě mezi primitivní mlže řádu *Protobranchia* (perožábří). V poslední době bylo prokázáno, že tyto výsledky byly hrubě zkresleny obsahem trávicího traktu s pozřenyými zmíněnými mlži. Současné výzkumy zjistily totiž u této skupiny specifické pořadí genů v mitochondriálním genomu, které je typické pro druhoústé. *Xenoturbella* (se dvěma popsánymi druhy) je tedy druhoústý živočich, žívící se mimo jiné mlži.

ECHINODERMATA (ostnokožci) a **HEMICHORDATA** (polostrunatci) tvoří monofyletickou skupinu **AMBULACRARIA**. Mají kromě společných genetických znaků také společný typ vylučovacího ústrojí, tvořeného axiálním orgánem, částí célo- mu a célomovým vývodem – hydrofórem. U ostnokožců je navíc tato část célo- mu hutně vyvinuta v ambulakrální systém. I když mají radiální stavbu těla, patří ostnokožci jednoznačně do bilaterií. Jejich radiální symetrie je druhotná a vytváří se až u dospělců. Klasifikace obou skupin zůstává v podstatě na klasické úrovni a až na dva níže uvedené případy nedošlo u nich v poslední době k výrazným změnám.

U ostnokožců byla dříve (r. 1986) stanovena skupina (třída) *Concentricycloidea* (diskovci) a to na základě dvou druhů rodu *Xyloplax* s extrémně plochým diskovitým tělem, redukcí trávicí soustavy a modifikovaným ambulakrálním systémem. Podle sou- časných názorů je tato skupina neplatná a zástupci rodu *Xyloplax* jsou pouze druhotně pozmeněné hvězdice.

Pro skupinu polostrunatců **Pterobranchia** (křídložábří) je zajímavé, že nedávno (r. 1991) objevený druh *Cephalodiscus graptolitoides* je pravděpodobně dosud žijící zástupce domněle vymřelých prvohorních graptolitů.

Shrnutí (pro tuto část komentáře je opět výrazně použito textu ze závěru zmíně- né práce Jana Zrzavého).

Spolehlivě je potvrzena monofylie skupin *Bilateria*, *Deuterostomia*, *Pancrusta- cea*, *Ambulacraria*, příslušnost brachiozoí mezi prvoústé a bazální postavení praploš- těnců. Samostatnou vývojovou linii také představují ploutvenky.

Zbývá zcela definitivně potvrdit rozdělení bilaterií na *Lophotrochozoa*, *Ecdyso- zoa* a *Deuterostomia*. Není dosud jasné přesnější zařazení lilijicovců, čelistovců a moru- lovců mezi tyto „superkmeny“ bilaterií. Není také známe uspořádání skupin (kmenů) před vznikem bilaterií, zvl. pokud jde o monofylii houbovců a postavení vločkovců. Je ještě mnoho nejasného ve fylogenetickém uspořádání měkkýšů a kroužkovců.

Předložený přehled systému představuje názory platné zhruba v 1. polovině roku 2006. Je velmi pravděpodobné, že bude nutné ho co nejdříve opět aktualizovat, protože fylogenetika prochází nyní velmi dynamickým vývojem.

E. Sedlák,
listopad 2006