

Podržanost hipoteze Ecdysozoa u sistematici skupine Protostomia

Višić, Marijan

Undergraduate thesis / Završni rad

2023

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:123751>

Rights / Prava: [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2025-02-23**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Marijan Višić

**Podržanost hipoteze Ecdysozoa u sistematici
skupine Protostomia**

Završni rad

Zagreb, 2023.

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Biology

Marijan Višić

**Support for the Ecdysozoa hypothesis
regarding the systematics within Protostomia**

Bachelor thesis

Zagreb, 2023.

Ovaj završni rad je izrađen u sklopu studijskog programa Molekularna biologija na Zoologijskom zavodu Biološkog odsjeka Prirodoslovno-matematičkog fakulteta u Zagrebu, pod mentorstvom prof. dr. sc. Damjana Franjevića.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Završni rad

Podržanost hipoteze Ecdysozoa u sistematici skupine

Protostomia

Marijan Višić

Rooseveltov trg 6, 10000 Zagreb, Hrvatska

Sistematika životinja ima dugu tradiciju u biologiji, a metode molekularne filogenetike u zadnjih nekoliko desetljeća dovele su u pitanje brojne tradicionalne stavove u tom području. Unutar skupine Protostomia najviše se ističe pitanje položaja člankonožaca. Tradicionalna hipoteza Articulata, koja se temelji na komparativnoj anatomiji, objedinjava člankonošce i kolutićavce kao sestrinske skupine zbog segmentiranog tijela u skupinu Articulata. Hipoteza Ecdysozoa razvila se na osnovama molekularne filogenetike i govori da su člankonošci srodni ostalim protostomičnim životinjama koje presvlače kutikulu zbog čega se grupiraju u skupinu Ecdysozoa. S druge strane, kolutićavci su srodni koljenima koja imaju trepetljivu ličinku. Kroz prikaz povijesnog razvoja hipoteze Ecdysozoa može se pratiti porast važnosti molekularne filogenetike u modernoj biologiji. Srodstveni odnosi koje implicira hipoteza Ecdysozoa mijenjaju pogled na evoluciju životinja, posebice na razvoj segmentacije tijela i očuvanost embriogenetskih razvojnih obrazaca, te utječu na ustroj čitavog filogenetskog stabla skupine Protostomia.

Ključne riječi: filogenetika, Annelida, Arthropoda
(27 stranica, 5 slika, 0 tablica, 35 literaturnih navoda, jezik izvornika: hrvatski)
Rad je pohranjen u Središnjoj biološkoj knjižnici

Mentor: prof. dr. sc. Damjan Franjević

BASIC DOCUMENTATION CARD

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Biology

Bachelor thesis

Support for the Ecdysozoa hypothesis regarding the systematics within Protostomia

Marijan Višić

Rooseveltov trg 6, 10000 Zagreb, Croatia

Animal systematics has a long tradition in biology, and the methods of molecular phylogenetics have challenged numerous traditional views in this field over the past few decades. Within the group of Protostomia, the question of the position of arthropods is the most prominent. The traditional Articulata hypothesis, based on comparative anatomy, groups arthropods and annelids as sister groups due to their segmented bodies. The Ecdysozoa hypothesis, developed based on molecular phylogenetics, suggests that arthropods are related to other protostomic animals that molt their cuticle, leading to their grouping in the Ecdysozoa clade. On the other hand, annelids are related to taxa that have a ciliated larva. By examining the historical development of the Ecdysozoa hypothesis, one can trace the increasing importance of molecular phylogenetics in modern biology. The relationships implied by the Ecdysozoa hypothesis reshape our understanding of animal evolution, particularly regarding the development of body segmentation and the conservation of embryonic developmental patterns, and influence the overall structure of the phylogenetic tree of the Protostomia group.

Keywords: phylogenetics, Annelida, Arthropoda
(27 pages, 5 figures, 0 tables, 35 references, original in: Croatian)
Thesis is deposited in Central Biological Library.

Mentor: prof. dr. sc. Damjan Franjević

Sadržaj

1. Uvod.....	1
2. Hipoteza Articulata i tradicionalni odnosi u skupini Protostomia.....	4
2. 1. Podjela životinja po embrionalnim karakteristikama	4
2. 2. Teoretska osnova hipoteze Articulata.....	5
3. Razvoj i svojstva molekularne filogenetike.....	7
3. 1. Fenetika, kladistika i filogenija	7
3. 2. Problemi i prednosti molekularne filogenetike	8
4. Razvoj hipoteze Ecdysozoa.....	9
4. 1. Kladistička analiza morfologije.....	9
4. 2. Filogenetička analiza 18S rRNA	11
4. 3. Razdoblje previranja.....	14
4. 4. Filogenomička analiza.....	15
4. 5. Današnji odnosi unutar skupine Protostomia	18
5. Implikacije hipoteze Ecdysozoa	21
5. 1. Promjena tradicionalnih pogleda.....	21
5. 2. Praktične implikacije	22
6. Zaključak	23
7. Literatura.....	24

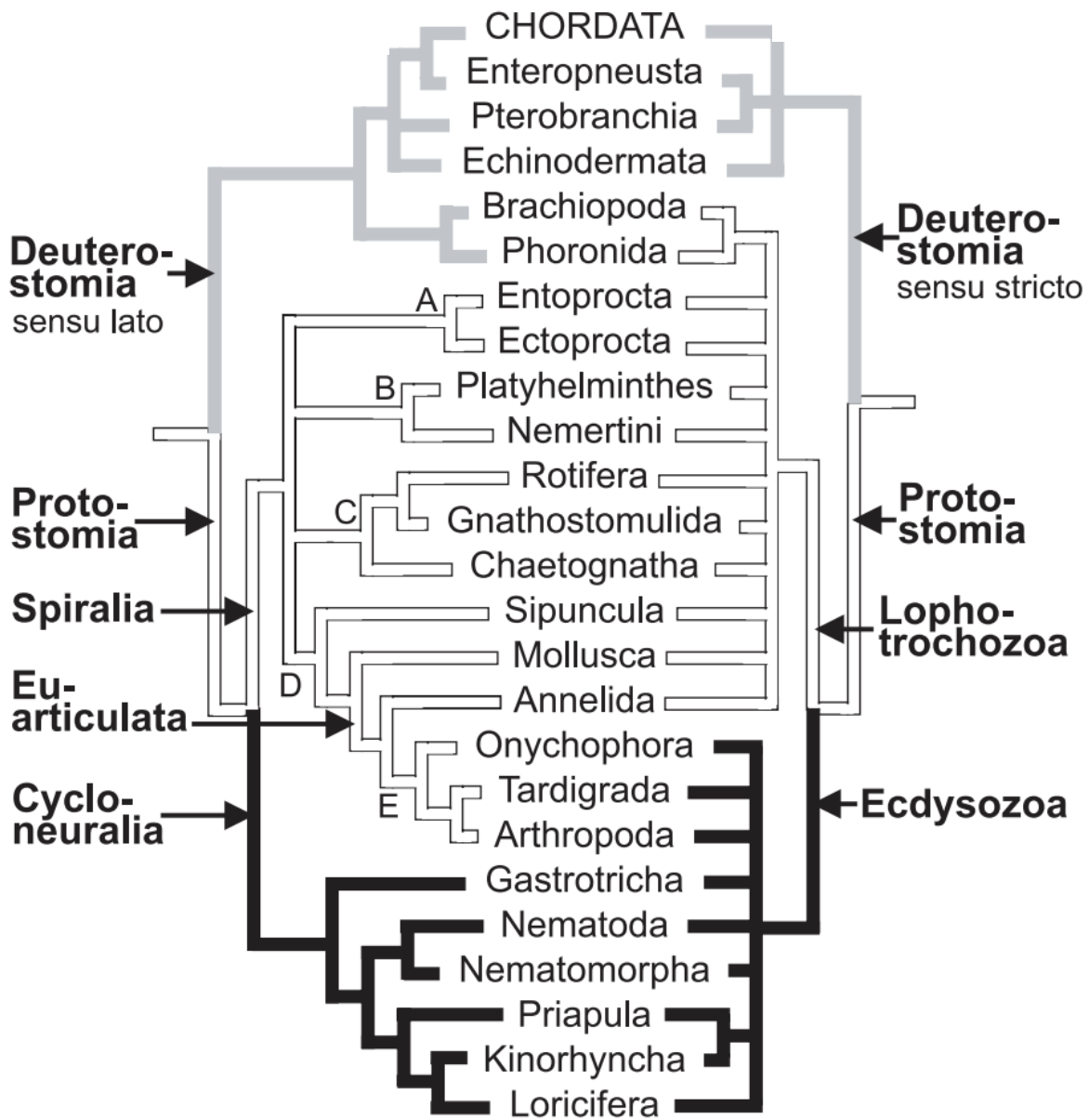
1. Uvod

Istraživanje životinjskog carstva ima dugu povijest i duboku tradiciju u biologiji. Jedno od najdinamičnijih područja zoologije je formiranje sistematskog sustava. Začetke modernog taksonomskog i sistematskog sustava možemo pratiti od švedskog prirodoslovca Carla Linnéa koji 1758. godine uvodi binarnu nomenklaturu rješavajući problem lokalnog nazivlja svojti. Značajno je što 4236 životinjskih vrsta koje je opisao sistematizira u šest skupina: crve, kukce, ribe, vodozemce, ptice i sisavce (Matoničkin i sur. 1998). Vrlo brzo dolazi do naglog porasta broja opisanih i imenovanih vrsta, stoga se javlja potreba za proširenjem taksonomskog sustava. U tome se u 19. stoljeću istaknuo francuski prirodoslovac Georges Cuvier koji po načelima komparativne anatomije definira četiri osnovna plana građe životinja za koja smatra da ne mogu biti povezana evolucijski. Svaka promjena u ustrojstvu i građi svojte za njega je značila odmak od ravnoteže u prirodi i time nemogućnost preživljavanja, stoga je odbacivao mogućnost evolucije. Po tom načelu te razlikama u građi živčanog sustava kao osnovnog tjelesnog sustava koji kontrolira ostatak tijela definira skupine Vertebrata, odnosno kralježnjake, Mollusca, koji bi uključivali, uz današnje mekušce, i druge bilateralno simetrične životinje mekog tijela, Radiata ili Zoophytes s većinom sesilnim organizmima poput žarnjaka i bodljikaša, a uvodi i naziv Articulata za skupinu koja objedinjuje člankonošce i kolutićavce zbog segmentiranog ili metamernog tijela (Eernisse i sur. 1992; UC Museum of Paleontology).

Koljeno se smatra najstabilnijom i najrealnijom taksonomskom kategorijom u modernoj sistematici carstva životinja (Matoničkin i sur. 1998). Tijekom povijesti zoološke sistematike srodstveni odnosi među koljenima razmatrani su na različite načine što je dovelo do utemeljenja raznih natkoljena i ostalih viših taksonomskih kategorija. Pobornici pojedinih kategorija davali su teoretsko objašnjenje za svoj stav što je dovelo do formiranja tradicionalnih potpora koje se i unatoč novim dokazima sporo odbacuju (Halanych 2016). Prema fosilnom zapisu zna se da su se moderna koljena životinja razvila većinom na prijelazu prekambrija u kambrij. Međutim, fosilni zapis iz razdoblja divergencije koljena je vrlo oskudan zbog mekog tijela prvih predstavnika, stoga paleontologija ima vrlo ograničene mogućnosti u razrješavanju odnosa među životinjskim koljenima. Iz tog se razloga u razrješavanju odnosa prije pojave molekularne filogenetike najveća težina davala embrionalnom razvoju, posebice građi tjelesnih šupljina. Prema embriogenetskim obilježjima definirane su i neke danas podržane podjele. Jedna od njih je podjela na skupine

Protostomia, čiji pripadnici iz blastopora razvijaju usni otvor, i Deuterostomia, čiji pripadnici iz blastopora razvijaju analni otvor. S obzirom na to da je skupina Protostomia znatno bogatija vrstama i koljenima od skupine Deuterostomia, za objašnjavanje evolucije životinja posebno su značajna razmatranja unutar skupine Protostomia. Unutar nje posebno se ističe razmatranje položaja člankonožaca (Arthropoda) kao koljena koje obuhvaća 79% danas živućih vrsta životinja (Habdija i sur. 2011).

O položaju člankonožaca predložene su različite hipoteze. Smatra se da čine monofiletsku skupinu s koljenima crvonožaca (Onychophora) i dugoživaca (Tardigrada) koja se naziva Panarthropoda. Kolutićavci (Annelida) se od početka razmatranja odnosa među koljenima životinja promatraju kao vjerojatni preci ili sestrinska skupina Panarthropoda, a takva hipoteza poznata je kao hipoteza Articulata. Ova hipoteza se može proširiti na podjelu protostomičnih životinja na skupine Cycloneuralia i Spiralia, unutar koje bi bila skupina Articulata (Nielsen 2003). Devedesetih godina prošlog stoljeća, kao posljedica razvoja kladističkih metoda i metoda molekularne filogenetike, uspostavljena je hipoteza Ecdysozoa koja odbacuje blisko srodstvo kolutićavaca i skupine Panarthropoda. Umjesto toga, skupinu Panarthropoda postavlja u monofiletsku grupu Ecdysozoa čija je najizraženija karakteristika presvlačenje višeslojne kutikule. Skupini Ecdysozoa sestrinska je skupina unutar protostomičnih životinja u tom slučaju skupina Lophotrochozoa koja uključuje mekušce i kolutićavce. Odnos tih dviju teorija pokazuje slika 1.



Slika 1. Usporedni prikaz sistematike skupine Bilateria prema hipotezi Articulata (lijevo) te prema hipotezi Ecdysozoa (desno). Obje hipoteze primarno nastoje razjasniti položaj člankonožaca, ali su proširene. Hipoteza Articulata zasniva se na proučavanju morfologije i embriologije, a hipoteza Ecdysozoa na filogenetičkim analizama. Preuzeto i prilagođeno prema Nielsen (2003).

2. Hipoteza Articulata i tradicionalni odnosi u skupini Protostomia

2. 1. Podjela životinja po embrionalnim karakteristikama

Osnovna načela tradicionalne sistematike životinja, odnosno sistematike temeljene primarno na komparativnoj anatomiji, su evolucijska usmjerenost od jednostavnijih prema složenijim organizmima, mala promjenjivost embrionalnog razvoja tijekom evolucije što ga čini presudnim kriterijem za objašnjavanje filogeneze i očuvanost temeljne građe tijela što posebice uključuje tjelesne šupljine i s njima povezanu segmentaciju. Tradicionalna sistematika od 1980-ih godina počinje se zamjenjivati modernom sistematikom temeljenom na molekularnoj filogenetici (Halanych 2016).

Važnost embriologije u tradicionalnoj sistematici životinja vidljiva je u podjeli životinja po građi celoma, odnosno sekundarne tjelesne šupljine. Sve životinje imaju dva zametna listića, endoderm i ektoderm, a većina koljena ima i treći zametni listić, odnosno mezoderm, koji je usko vezan uz razvoj tjelesnih šupljina. Životinje s dvama zametnim listićima tvore skupinu Diploblastica dok su životinje s trima zametnim listićima grupirane u skupinu Triploblastica. Ova podjela podudara se s podjelom životinja na skupine Radiata i Bilateria. Prema građi tjelesnih šupljina životinje se tradicionalno dijele u tri skupine. Skupina Acoelomata obuhvaća koljena bez tjelesnih šupljina, a to su spužve (Porifera), žarnjaci (Cnidaria), rebraši (Ctenophora), vrpčari (Nemertea) i plošnjaci (Platyhelminthes) (Habdija i sur. 2011). Kod većeg broja koljena, koja su se nekoć objedinjavala kao jedinstveno koljeno oblenjaka (Aschelminthes), mezoderm se formira uz ektoderm, ali ne ispunjava u potpunosti blastocel koji se tada zadržava uz područje crijeva. Takav ostatak primarne tjelesne šupljine naziva se pseudocel pa su ova koljena svrstana u skupinu Pseudocoelomata (Matoničkin i sur. 1998). Sekundarna tjelesna šupljina ili celom je tjelesna šupljina koja je u potpunosti obavijena mezodermom. Koljena s tim obilježjem svrstana su u skupinu Coelomata. Tu su uključena koljena kolutićavaca (Annelida), svitkovaca (Chordata), bodljikaša (Echinodermata) i srodna koljena s manjim brojem vrsta, ali i koljena kod kojih se celom djelomično spojio s primarnom tjelesnom šupljinom i formirao miksocel što uključuje koljena mekušaca (Mollusca) i člankonožaca (Arthropoda) (Matoničkin i sur. 1998).

Na ovu podjelu nadovezuje se podjela životinja po složenosti građe. Takvu podjelu zastupao je Jovan Hadži, slovenski zoolog utjecajan na području Hrvatske, a podrazumijeva linearni evolucijski proces usložnjavanja građe tijela. Najjednostavniji tip građe ima skupina

Parazoa bez definiranih tkiva. Zatim slijedi podjela složenijih životinja prema metameriji na beskolutićavce (Ameria), mnogokolutićavce (Polymeria) i malokolutićavce (Oligomeria) iz kojih se izdvajaju svitkovci (Chordonia) kao zaseban tip građe. Polymeria i Oligomeria zajedno čine skupinu Coelomata (Matoničkin i sur. 1998).

Isticanje skupine Polymeria kao jednog od osnovnih natkoljena, a koja se podudara s Cuvierovom skupinom Articulata, dovela je do čvrste potpore za hipotezu Articulata, odnosno pretpostavke da su članokonošci i kolutićavci sestrinske skupine. Tijekom druge polovice 20. stoljeća hipoteza Articulata koristila se gotovo univerzalno u udžbenicima i predavanjima (Eernisse i sur. 1992).

2. 2. Teoretska osnova hipoteze Articulata

Teoretska osnova hipoteze Articulata temelji se na analizi procesa artropodizacije, odnosno evolucije temeljnih obilježja člankonožaca. U taj proces uključeni su tagmatizacija, cefalizacija, pojava egzoskeleta građenog od hitina te razvoj člankovitih privjesaka. Tagmatizacija je proces stapanja kolutića u zasebne funkcionalne jedinice. Temeljna pretpostavka hipoteze Articulata jest da su predački oblici člankonožaca imali homonomnu metameriju, odnosno pravilan raspored kolutića koji su svi međusobno anatomske i funkcionalno jednaki. Takva segmentiranost karakteristika je većine današnjih kolutićavaca, a kod današnjih se članokonožaca uočava tijekom embrionalnog razvoja. Evolucijski procesi doveli su zatim do uspostave heteronomne metamerije čije je obilježje specijalizacija kolutića za određene funkcije. Redukcijom i stapanjem kolutića jednake funkcije dolazi do stvaranja jedinstvenih tjelesnih cjelina ili tagmi. Samo se kod potkoljena stonoga zadržala homonomna kolutićavost trupa. Dodatno se kao sličnost u razvoju kolutićavosti kod kolutićavaca i člankonožaca ističe dodavanje novih kolutića uvijek na stražnjem dijelu tijela što se naziva teloblastički rast. U procesu je cefalizacije ključna bila koncentracija osjetila i živčanog sustava na prednjem dijelu tijela (Habdija i sur. 2011).

Razvoj člankovitih privjesaka prijeporno je područje jer uz položaj člankonožaca ima implikacije i na razjašnjavanje odnosa unutar koljena Arthropoda. Tri su osnovna tumačenja, a temelje se na broju grana tjelesnih privjesaka. Dio člankonožaca ima jednu granu i svrstavaju se u skupinu Uniramia, a dio ima dvije grane zbog čega se svrstavaju u skupinu Biramia. Jedno tumačenje govori da su člankonošci polifiletska skupina jer su potkoljena s biramnim privjescima

nastala odvojeno od potkoljena s uniramnim privjescima. Drugo tumačenje je da je predak bio uniramni, a biramni privjesak nastao bi spajanjem dva uniramna. Treće je tumačenje da je predak imao biramni privjesak i najbolje je podržano paleontološkim dokazima. Ovo tumačenje ujedno je i značajno u zagovaranju hipoteze Articulata jer se dvograni tjelesni privjesak može promatrati kao derivat dvogranog parapodija kolutićavaca. Naime, kolutićavci iz razreda Polychaeta imaju bočne izvrate stijenke tijela na svim trupnim kolutićima, a nazivaju se parapodiji. Građeni su od gornje grane ili notopodija i donje gradne ili neuropodija, a svaka grana ima zasebnu hitinsku potporu zvanu acikula (Habdija i sur. 2011).

Uz odnos člankonožaca i kolutićavaca ističe se pitanje položaja mekušaca. Haeckel je u svojim razmatranjima temeljenim na biogenetskom zakonu da je ontogenija rekapitulacija filogenije tvrdio da je zbog postojanja nesegmentiranog stadija u ranom embrionalnom razvoju kod koljena Arthropoda i Annelida koljeno Mollusca, koje nema segmentaciju, njima srodno, a da je pojava segmentacije odvedenija značajka koja ukazuje na zajedničko podrijetlo skupine Articulata. Drugim riječima, Mollusca su se odvojili kao zasebna evolucijska grana neposredno nakon pojave celomske šupljine kod Protostomia, ali prije pojave metamerizacije (Eernisse i sur. 1992).

S vremenom je prevladao stav da koljeno Arthropoda nije nastalo izravno iz koljena Annelida linearnim procesom evolucije, što bi bilo u skladu s biogenetskim zakonom i Haeckelovim tumačenjima, već je potrebno razmatrati njihovog zajedničkog pretka (Eernisse i sur. 1992). Prema tome hipoteza Articulata s kraja 20. stoljeća tvrdi da se segmentiranost mezoderma javila samo jednom u evoluciji skupine Protostomia i to kod zajedničkog pretka člankonožaca i kolutićavaca (Eernisse i sur. 1992).

3. Razvoj i svojstva molekularne filogenetike

3. 1. Fenetika, kladistika i filogenija

Od Aristotela se mogu pratiti pokušaji klasifikacije živog svijeta. Utjecajem Cuviera početkom 19. stoljeća osnovni pristup u klasifikaciji životinja postaje komparativna anatomija. Takva se taksonomija naziva sintetičkom i veoma je subjektivna (Lipscomb 1998). Na njoj se zasnivaju tradicionalne podjele životinja, uključujući hipotezu Articulata. Fenetika i kladistika su dva osnovna pravca koja se javljaju u 20. stoljeću u nastojanju pronalaska najobjektivnijeg i najstabilnijeg sustava klasifikacije. Fenetika se temelji na izračunima ukupne sličnosti između različitih taksi bez obzira na evolucijsku prošlost svojstava koja dovode do sličnosti. Kladistika pak nastoji formirati taksonomski sustav tako da se identificira evolucijski kontekst svakog svojstva i u analize uzmu samo svojstva koja su jedinstvena za određenu skupinu, odnosno temelji se na sinapomorfijama (Mickevich 1978). S vremenom je prevladao stav da bi se taksonomski sustav trebao temeljiti na evolucijskim odnosima, stoga je kladistički pristup postao dominantan (Jensen 2009).

Filogenija je područje evolucijske biologije koje se bavi proučavanjem filogeneze, odnosno razjašnjavanjem srodstvenih odnosa i evolucijske prošlosti živih bića (Hrvatska enciklopedija, mrežno izdanje 2021). Primarni cilj joj nije uspostaviti klasifikacijski sustav kao kod kladistike, no rezultat im je u konačnici isti. Zbog toga se već od početka razvoja ovih disciplina filogenija i kladistika koriste kao sinonimi iako bi pravilnije bilo smatrati kladistiku sistematskim pristupom zasnovanim na filogeniji (Kluge 1989; Lipscomb 1998; Mickevich 1978). Filogenetika je filogenija proširena molekularnom genetikom. Filogenija koristi metode razvijene u sklopu kladističkog pristupa poput parsimonijske analize, ali i metode razvijene u sklopu fenetičkog pristupa iako on u osnovi ne govori ništa o filogenezi (Cavalli-Sforza i Edwards 1967). Fenetičke metode korisne su primjerice u razlučivanju i određivanju odnosa između vrlo bliskih svojti poput vrsta i podvrsta kod kojih je sličnost sekvenci velika pa se koriste morfometrijski podaci (Jensen 2009).

3. 2. Problemi i prednosti molekularne filogenetike

Problemi u molekularnoj filogenetici su razni. Jedan od glavnih problema je nejednaka stopa supstitucijskih mutacija između homolognih sekvenci različitih taksi, a povezana je s problemom zasićenja mutacija, odnosno pojave više mutacija na istom nukleotidu ili iste mutacije u nezavisnim sekvencama. Njihova kombinacija dovodi do pogrešnog zajedničkog grupiranja skupina s velikom stopom mutacija ili postavljanja takvih skupina na bazalno mjesto u stablu (eng. *long branch attraction* – LBA). Rješenje ovog problema je identifikacija i uklanjanje taksi koje odstupaju značajno u stopi mutacije iza analize te razvoj metoda za otkrivanje najvažnijih promjena u sekvencama umjesto gledanja svih promjena. Drugi problem dolazi od pojave izrazito brzih radijacijskih događaja tijekom evolucije koji su se događali više puta, stoga ih je i s velikim setovima podataka teško razlučiti (Adoutte i sur. 2000; Drábková i sur. 2022).

Zbog ovih problema rezultat da su dvije takse filogenetski udaljene može se dovoditi u pitanje. Ipak, rezultat da su dvije takse filogenetski bliske uz čvrstu podržanost može se smatrati pouzdanim jer je vjerojatnost da dvije sekvence s velikim brojem nukleotida ili aminokiselina konvergentno evoluiraju veoma mala (Adoutte i sur. 2000).

Jedna od prednosti molekularne filogenetike je što količina podataka koji se mogu koristiti raste veoma brzo zbog razvoja metoda sekvenciranja (Adoutte i sur. 2000). Ostale prednosti koje se ističu su rad s velikom količinom informacija što osigurava prostor za statističku procjenu rezultata te objektivnost u analizi. Osim povećanja količine podataka za analizu, veliku važnost u razvoju molekularne filogenetike ima unapređenje postojećih programa za njihovu obradu. Ovo uključuje razvoj sve boljih modela koji mutacijske promjene ne opisuju stacionarnim stopama, već uzimaju u obzir promjenu frekvencije mutacija kroz vrijeme i s obzirom na položaj u genomu. Velika količina sekvenciranih genoma svakako je nužna za razvoj kompleksnih modela takvog tipa (Laumer i sur. 2019).

4. Razvoj hipoteze Ecdysozoa

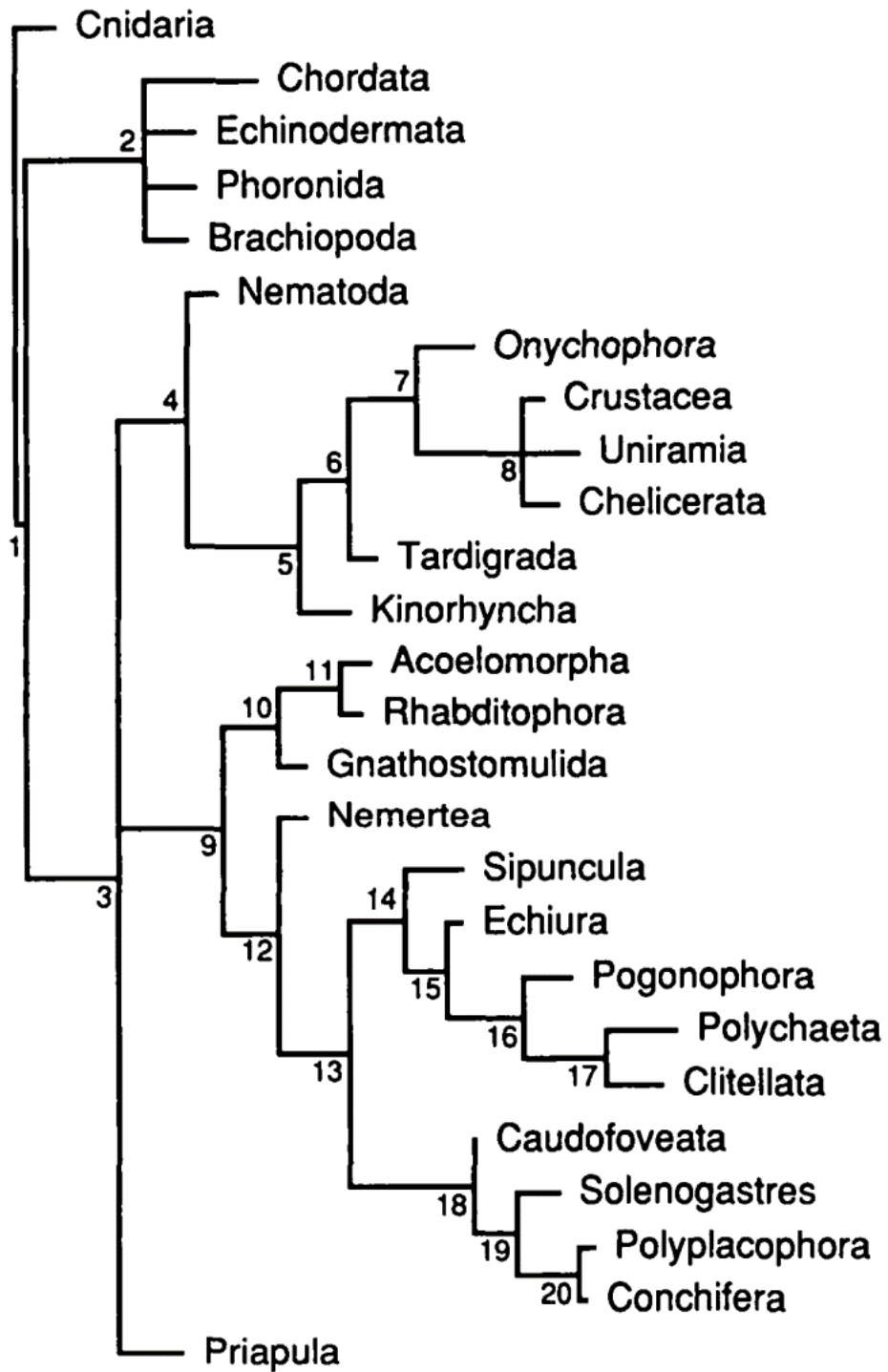
4. 1. Kladistička analiza morfologije

Prvi rad koji je na osnovi morfoloških karakteristika pokazao podršku za grupiranje Annelida i Mollusca kao srodnih koljena je rad Eernisse i sur. (1992). U njemu je analizirano 141 morfološko, ultrastrukturno i embrionalno svojstvo za niz koljena životinja uglavnom po binarnom principu. Ovaj rad može se smatrati jednim od najvažnijih morfoloških kladistika životinja (Halanych 2016). U početku nije dobio puno pažnje, ali je postao bitan argument da rezultati kasnijih filogenetičkih analiza nisu nužno u sukobu s morfologijom (Giribet i Edgecombe 2017).

Eernisse i sur. (1992) su se primarno koncentrirali na koljena svrstavana u skupinu Spiralia čije je svojstvo spiralno brazdanje. Spiralno brazdanje je obrazac brazdanja u kojemu se diobe događaju pod kosim kutom u odnosu na apikalno-vegetativnu os. Jedna od glavnih značajki spiralnog brazdanja je da se mezoderm formira iz 4d mikromere te da usta nastaju iz blastopora. Iako se koljena koja su se svrstavala u ovu skupinu razlikuju među autorima, otprilike se skupina Spiralia mogla izjednačiti sa skupinom Protostomia (Eernisse i sur. 1992).

U analizi su svaku evolucijsku promjenu pri izradi filogenetskih stabala najveće parsimonije smatrali jednako vjerojatnom (eng. *unweighted parsimony analysis*), a to su autori opravdali rastavljanjem svakog svojstva na njegove temeljne dijelove. U analizu su uključena brojna koljena kako bi se povećala vjerojatnost razrješavanja odnosa unutar skupine Spiralia. Koljena kod kojih je unutarnja varijabilnost velika, poput člankonožaca, razdvojili su na niže taksonomske kategorije. Za svojstva koja su varirala unutar koljena nastojalo se u matricu unijeti pleziomorfno svojstvo ako ga je bilo moguće odrediti. U protivnom su svojstvo označavali polimorfnim.

Analiza je dala 6 minimalnih stabala duljine 384 koraka čiji strogi konsenzus pokazuje slika 2. Stablo strogog konsenzusa prikazuje samo one čvorove koji se javljaju u svim minimalnim stablima. U radu se ne spominje skupina Ecdysozoa, već se ističe druga skupina koja se formirala unutar Protostomia, a to je Eutrochozoa kao skupina koja sadrži koljena Mollusca i Annelida s trohofornom ličinkom.



Slika 2. Stablo strogog konsenzusa za 6 minimalnih stabala duljine 384 koraka dobivenih parsimonijskom analizom 141 morfološkog svojstva za koljena skupine Protostomia. Duljine grana odgovaraju relativnom broju apomorfija koje podupiru pojedini čvor ili terminalni takson. Preuzeto iz Eernisse i sur. (1992).

Člankonošci su se u ovoj analizi grupirali s koljenom oblića (Nematoda) koji također presvlače kutikulu. Hipoteza Articulata mogla bi ostati podržana samo ako se uvedu pretpostavke koje ne proizlaze izravno iz dobivenih podataka, odnosno ako se stablo najmanje duljine ne smatra ispravnim. Minimalno stablo u kojemu se Annelida i Arthropoda grupiraju zajedno dulje je za 9 koraka.

Jedan od istaknutih problema u ovoj analizi je da su člankonošci zbog centrolecitelnog jajeta bogatog žumanjkom mogli izgubiti trepetljike u embrionalnom razvoju zbog čega se dovodi u pitanje osnovna pretpostavka u pristupu obradi podataka da su sve karakteristike međusobno nezavisne i jednakog značaja u evoluciji. Ovo je posebice bitno jer se glavne sinapomorfije unutar skupine Eutrochozoa odnose upravo na trepetljike tijekom razvoja (Eernisse i sur. 1992).

4. 2. Filogenetička analiza 18S rRNA

Aguinaldo i sur. (1997) su pokazali da sekvence 18S rRNA ukazuju na srodnost koljena protostomičnih životinja koja se presvlače te predložili ime Ecdysozoa za skupinu koja ih objedinjuje. Ovim radom dotad nepopularna hipoteza o srodnosti člankonožaca i oblića dobiva veliku pažnju i podršku (Telford 2004; Telford i sur. 2008).

U analizi su korištene cjelovite sekvence DNA koja kodira za 18S rRNA za reprezentativna koljena te standardne filogenetičke metode. Analiza je potvrdila utemeljenost skupine Panarthropoda, odnosno blisku srodnost koljena Tardigrada, Onychophora i Arthropoda. Međutim, značajan je rezultat da je koljeno Nematoda blisko srodno skupini Panarthropoda.

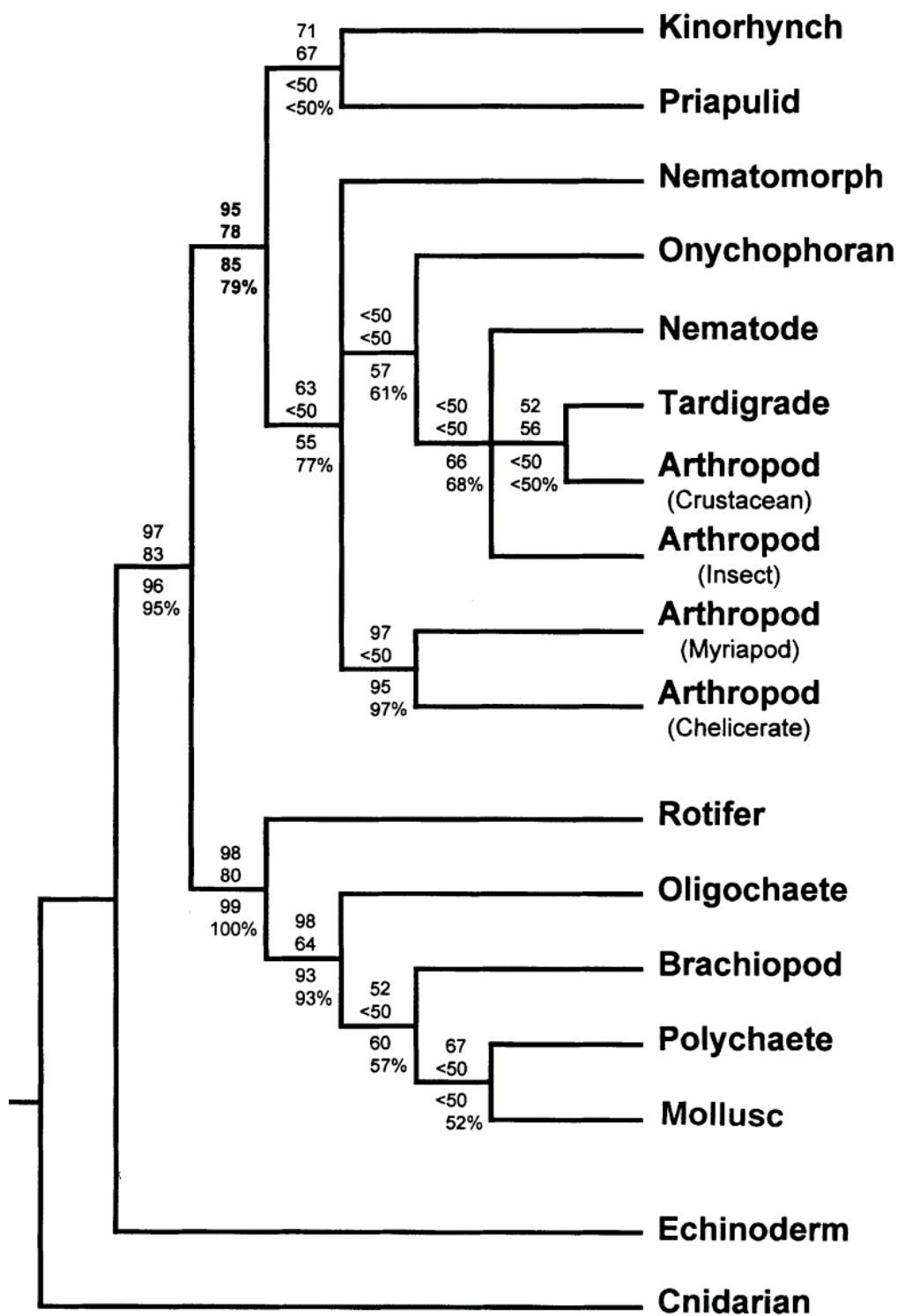
Oblici su prema procjenama drugo najbrojnije životinjsko koljeno s oko milijun živućih vrsta (Blaxter 2016). Za njih je značajan pseudocelomatski plan građe tijela zbog kojeg u tradicionalnoj sistematici nisu razmatrani kao srodnici koljena Arthropoda. Ovoj tijela presvučen je višeslojnom kutikulom koja se presvlači (Habdija i sur. 2011). Filogenetičke analize koje uključuju oblice su problematične jer se kod pripadnika tog koljena javlja značajno veća stopa evolucijske promjene od ostalih, odnosno supstitucijske se mutacije u 18S rRNA događaju dva do tri puta češće nego u ostalim koljenima skupine Metazoa. Rezultati jako variraju ovisno o odabiru vrste. Jedan od pristupa bilo je uključivanje gena za 18S rRNA tri vrste oblića i tada se koljeno oblića smjestilo na kladogram prije divergencije skupina Protostomia i Deuterostomia. S druge

strane, ako se uključi samo rod *Trichinella*, oblići se smještaju unutar skupine Protostomia kao sestrički koljenu Arthropoda. Zbog toga je istraživanju srodstvenih odnosa koljena prethodila analiza sekvenci više vrsta oblića kako bi se odredile vrste s najmanjom stopom mutacije.

Osnovna ideja metode bila je isključiti iz analize sve vrste s velikom stopom evolucije, stoga je i za ostala koljena napravljena analiza stope supstitucija za nekoliko vrsta te odabrana ona s najnižom za konstrukciju stabla. Time se rješava problem grupiranja dugih grana. U konstrukciji filogenetskog stabla korištene su četiri različite metode, odnosno algoritma te je na temelju rezultata formirano konsenzus stablo prema načelu većine (eng. *majority-rule consensus tree*) prikazano na slici 3. U svim dobivenim rekonstrukcijama protostomične životinje su formirale dvije monofiletske skupine – jednu sa životinjama koje se presvlače, a drugu s mekušcima i kolutićavcima.

Uzevši u obzir zajedničko svojstvo presvlačenja kod koljena Arthropoda, Onychophora, Tardigrada, Pripaulida, Nematoda, Nematomorpha i Kinorhyncha, uveden je naziv Ecdysozoa za monofiletsku skupinu koja ih objedinjuje. Temeljna sinapomorfija skupine uz presvlačenje troslojne kutikule je gubitak trepetljika (Aguinaldo i sur. 1997). Ostala svojstva koja ih objedinjuju su izostanak primarne ličinke, radijalno brazdanje i tetraradijalna građa prednjeg dijela tijela (Zrzavý i sur. 1998). Adoutte i sur. (2000) smatraju da je srodstvo oblića i člankonožaca pokazano već na ovim inicijalnim analizama molekularne filogenetike na 18S rRNA vrlo snažan argument za njihovo grupiranje u skupinu Ecdysozoa zbog načela navedenih u potpoglavlju 3. 2.

Skupina koja uključuje mekušce i kolutićavce proširena je prethodno radom Halanych i sur. (1995). U njemu je također korištena analiza 18S rRNA, a cilj je bio odrediti položaj skupine Lophophorata čiji pripadnici imaju svojstva protostomičnih i deuterostomičnih životinja zbog čega im je položaj dugo bio nejasan. Koristeći različite algoritme dobivena je značajna podrška da su Lophophorata srodni mekušcima i kolutićavcima zbog čega je monofiletska grana koja objedinjuje ta koljena nazvana Lophotrochozoa.



Slika 3. Kladogram dobiven na temelju analize sekvenci gena za 18S rRNA. Skupina Ecdysozoa obuhvaća deset gornjih taksi, skupina Lophotrochozoa pet srednjih taksi, a na dnu su prikazane vanjske skupine. Brojevi uz pojedine čvorove označavaju bootstrap vrijednosti za četiri algoritma korištena pri obradi podataka. Preuzeto iz Aguinaldo i sur. (1997).

4. 3. Razdoblje previranja

Nakon objave rada Aguinaldo i sur. (1997) dolazi do velikih previranja među zooolozima zbog različitih stavova o pouzdanosti 18S rRNA i općenito filogenetičkih metoda u objašnjavanju evolucijskih odnosa unutar skupine Protostomia. Konsenzus nije postignut sve do objave sveobuhvatnih filogenomičkih radova.

Zrzavý i sur. (1998) su objedinili dotad objavljene podatke o morfologiji i 18S rRNA za sva koljena životinja te ih analizirali parsimonijskom metodom. Analiza morfologije uključila je 276 karakteristika i pokazala je podršku za hipotezu Ecdysozoa. Analiza 18S rRNA nije razriješila odnose unutar skupine Triploblastica. Analiza kombiniranog seta podataka pokazala je podršku za monofiliju skupine Ecdysozoa.

De Rosa i sur. (1999) su, potaknuti rezultatima dobivenim na temelju 18S rRNA, analizirali sekvence gena Hox za pripadnike skupine Protostomia. Pokazali su da je skupina Lophotrochozoa podržana na temelju dva gena podudarna kod ramenonožaca (Brachiopoda) i kolutićavaca, a skupina Ecdysozoa na temelju gena kojeg dijele valjčari (Priapulida), oblići i člankonošci. Druga istraživanja koja su našla podršku za hipotezu Ecdysozoa temeljila su se na miozinu (Ruiz-Trillo i sur. 2002) i velikoj podjedinici ribosoma (Mallatt i Winchell 2002). Citološki dokaz proizlazi iz istraživanja koje je pokazalo da postoji specifičan epitop karakterističan za živčani sustav pripadnika skupine Ecdysozoa, a prepoznaje ga antitijelo za peroksidazu hrena (Haase i sur. 2001).

Pojedini radovi filogenomičkog pristupa pokazali su nesuglasnost s hipotezom Ecdysozoa temeljenom na 18S rRNA. Primjerice, Wolf i sur. (2004) na temelju filogenetske analize preko 500 gena iz potpuno sekvenciranih genoma šest modelnih organizama zaključuju da je ispravnije grupiranje životinja po građi celomske šupljine, odnosno da su člankonošci i svitkovci srodniji nego člankonošci i oblići. Do istog zaključka došli su i Rogozin i sur. (2007) koristeći gotovo isti set podataka, ali analizirajući zamjenu rijetkih aminokiselina. Ipak se u svim tim istraživanjima ističe problem izrazito velike stope evolucije genoma kod oblića *Caenorhabditis elegans* koja dovodi do LBA te mali broj analiziranih vrsta (Telford i sur. 2008).

Vrlo je bitno koljeno u kontekstu filogenetičke analize postalo koljeno Priapulida. Ono se tradicionalno smatra dijelom skupine životinja s pseudocelomatskim planom tijela kao i oblići, ali ima znatno manju stopu mutacije. Analize u koje je uključeno pokazale su čvrstu podršku za

hipotezu Ecdysozoa dokazujući da je LBA stvarno najvjerojatniji problem u filogenomičkim istraživanjima koja uključuju vrstu *C. elegans* (Webster i sur. 2006).

Zbog nepodudaranja molekularnih dokaza, posebice na temelju 18S rRNA, i istraživanja u sklopu komparative anatomije, javile su se i alternativne hipoteze koje bi pomirile dvije strane. Nielsen (2003) predlaže da se Annelida i Ecdysozoa trebaju smatrati sestrinskim skupinama koje tvore skupinu Articulata. Nesegmentirani pripadnici skupine Ecdysozoa poput oblića su segmentiranost po ovoj teoriji sekundarno izgubili, a Lophotrochozoa bi se trebala smatrati parafiletičkom skupinom. Također u pitanje dovodi isticanje presvlačenja kao temeljne sinapomorfije skupine Ecdysozoa jer se presvlačenje pod regulacijom zajedničkog hormona 20-hidroksiekdisona javlja i kod pripadnika plaštenjaka (Tunicata) unutar koljena svitkovaca (Chordata). Ovaj stav nikad nije dobio podršku na temelju molekularnih podataka.

4. 4. Filogenomička analiza

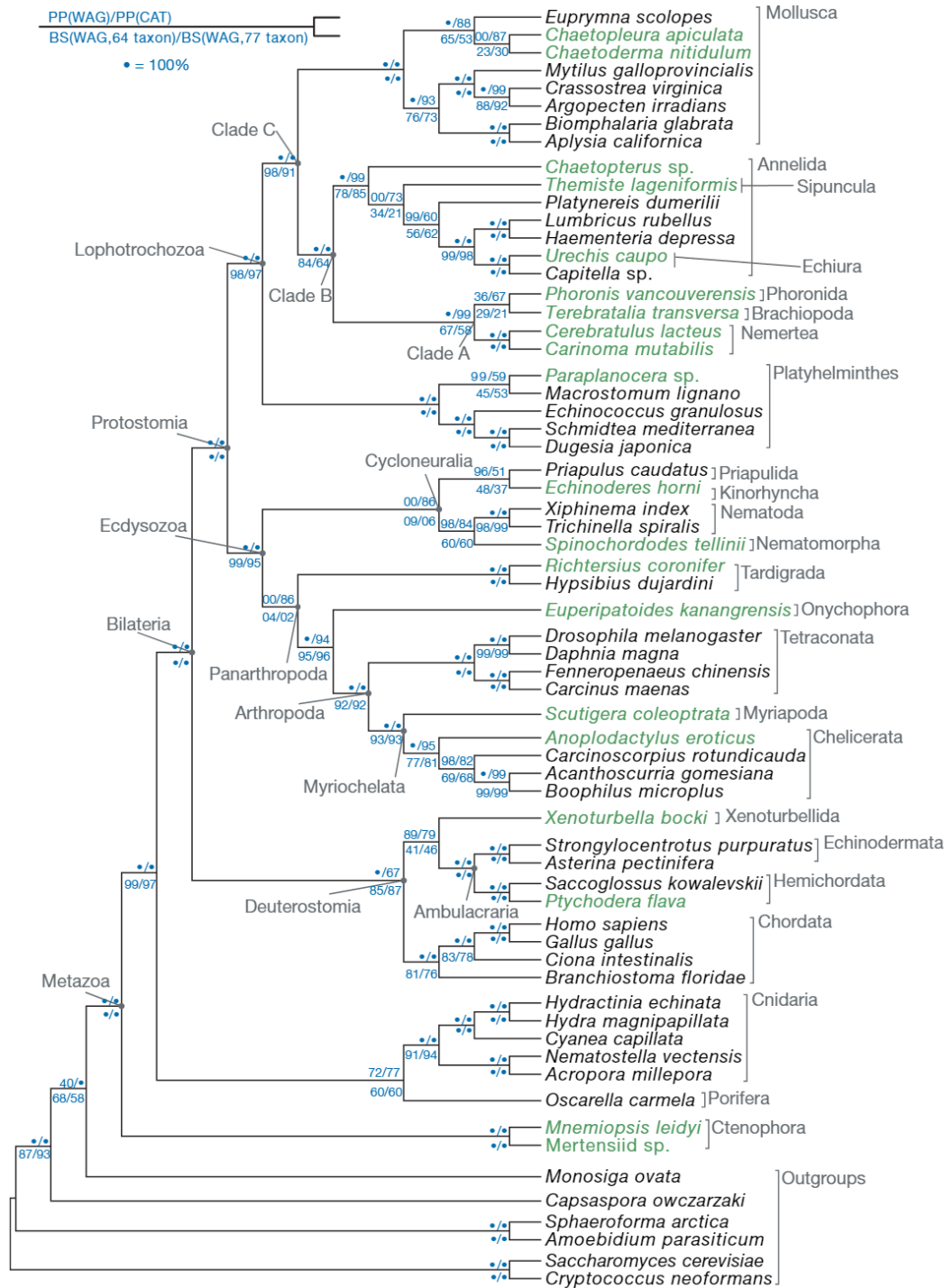
Dunn i sur. (2008) proveli su analizu 150 gena za 77 vrsta od kojih 71 pripada raznim koljenima životinja, a 6 protistima i kvascima koji se smatraju srodnim životinjama. Zbog sveobuhvatnog pristupa ovaj rad doveo je do učvršćivanja općeg stava da je hipoteza Ecdysozoa ispravna. Problem kod filogenomičkog pristupa je što velik broj podataka nedostaje pa je u ovom istraživanju popunjenost konačne matrice iznosila 44,5%. Podaci su analizirani metodom najveće vjerojatnosti (eng. *maximum likelihood* – ML) i Bayesovom analizom.

Objе analize pokazale su veliku podršku za monofiliju životinja, bilateralnih životinja i protostomičnih životinja, odnosno bootstrap vrijednost tih čvorova iznosi preko 90%. Rezultati se ne podudaraju s tradicionalnom podjelom životinja prema tjelesnim šupljinama. Bootstrap vrijednost za skupine Lophotrochozoa i Ecdysozoa pokazala se niskom ako se uključi svih 77 vrsta u analizu. Problem s bootstrap vrijednosti je što nestabilnost pozicioniranja samo jedne takse može značajno smanjiti bootstrap vrijednost čitave grane, koja bi bez nje bila čvrsto podržana. Iz tog su razloga izračunane stabilnosti svakog lista i u dodatnoj analizi uključene samo one vrste čija je stabilnost bila preko 90%, a njih je bilo 64. Micanjem 13 nestabilnih taksi iz svih 1000 stabala dobivenih tijekom bootstrap analize dobivena su skraćena stabla, ali koja su nastala dok su i nestabilne takse bile uključene u analizu. Usporedbom stabilnosti grana na temelju ovog seta podataka i podataka dobivenih uz pomoć zasebne analize matrice od 64 stabilne takse pokazalo se

da su bootstrap vrijednosti slične. To dokazuje da nestabilne takse stvarno ne utječu na temeljnu topologiju stabla, odnosno odnose između stabilnih taksi, već takve odnose mogu zasjeniti. Nakon ovakve analize podržanost skupina Ecdysozoa i Lophotrochozoa pokazala se velikom (slika 4).

Unutar skupine Lophotrochozoa pokazalo se da su mekušci sestrinsko koljeno skupini koja obuhvaća kolutićavce, vrpčare (Nemertea) te potkovnjake (Phoronida) i ramenonošce (Brachiopoda) iz skupine Lophophorata, dok je mahovnjacima (Bryozoa), trećem koljenu unutar skupine Lophophorata, položaj nestabilan. Sva ta koljena imaju stadij trepetljikave ličinke (Habdija i sur. 2011). Koljena Mollusca, Annelida i Nemertea imaju trohofornu ličinku, a trepetljikava ličinka lofoforatnih koljena mogla bi biti izmijenjena trohofora. Ovo grupiranje podržano je i paleontološkim dokazima o zajedničkom porijeklu epidermalnih stanica za proizvodnju četina (lat. chaetae) kolutićavaca te ljuštura i spikula mekušaca. Unutar Lophotrochozoa smjestili su se i plošnjaci (Platyhelminthes) (Dunn i sur. 2008).

Gotovo sva koljena unutar skupine Lophotrochozoa imaju spiralno brazdanje pa bi se ovo embrionalno obilježje moglo smatrati najmanje sinapomorfijom te skupine. Koljena Phoronida i Brachiopoda nemaju spiralno, već radijalno brazdanje, što ukazuje na to da su ta koljena izgubila spiralno brazdanje umjesto prijašnjeg mišljenja da je to ishodišna karakteristika skupine (Dunn i sur. 2008). Radijalno brazdanje tradicionalno se smatra sinapomorfijom skupine Deuterostomia pa je ovakav zaključak još jedan pokazatelj nepouzdanosti podataka o embriologiji u uspostavi klasifikacijskog sustava. Zaključak dodatno podupire saznanje da je postanak mezoderma kod potkovnjaka nalik postanku mezoderma kod životinja koje imaju spiralno brazdanje. Unutar skupine Ecdysozoa pokazalo se da su crvonošci sestrinska skupina člankonožaca, dok je položaj dugoživaca ostao nerazriješen, stoga tradicionalna skupina Panarthropoda nije isključena niti potvrđena. Crvonošci i člankonošci predstavljaju skupinu celomatskih životinja koje se presvlače (Dunn i sur. 2008).



Slika 4. Kladogram dobiven na temelju Bayesove analize 150 gena za 64 stabilne vrste koje predstavljaju različita koljena unutar skupina Metazoa i Protista. PP označava posteriorne vjerojatnosti (eng. *posterior probability*) za dva modela (CAT i WAG) korištena u Bayesovoj analizi. BS označavaju bootstrap vrijednosti na temelju zasebne analize matrice sa 64 vrste te na temelju analize 64 stabilne vrste na skraćenim stablima dobivenim analizom matrice sa 77 vrsta metodom ML. Prezeto iz Dunn i sur. (2008).

4. 5. Današnji odnosi unutar skupine Protostomia

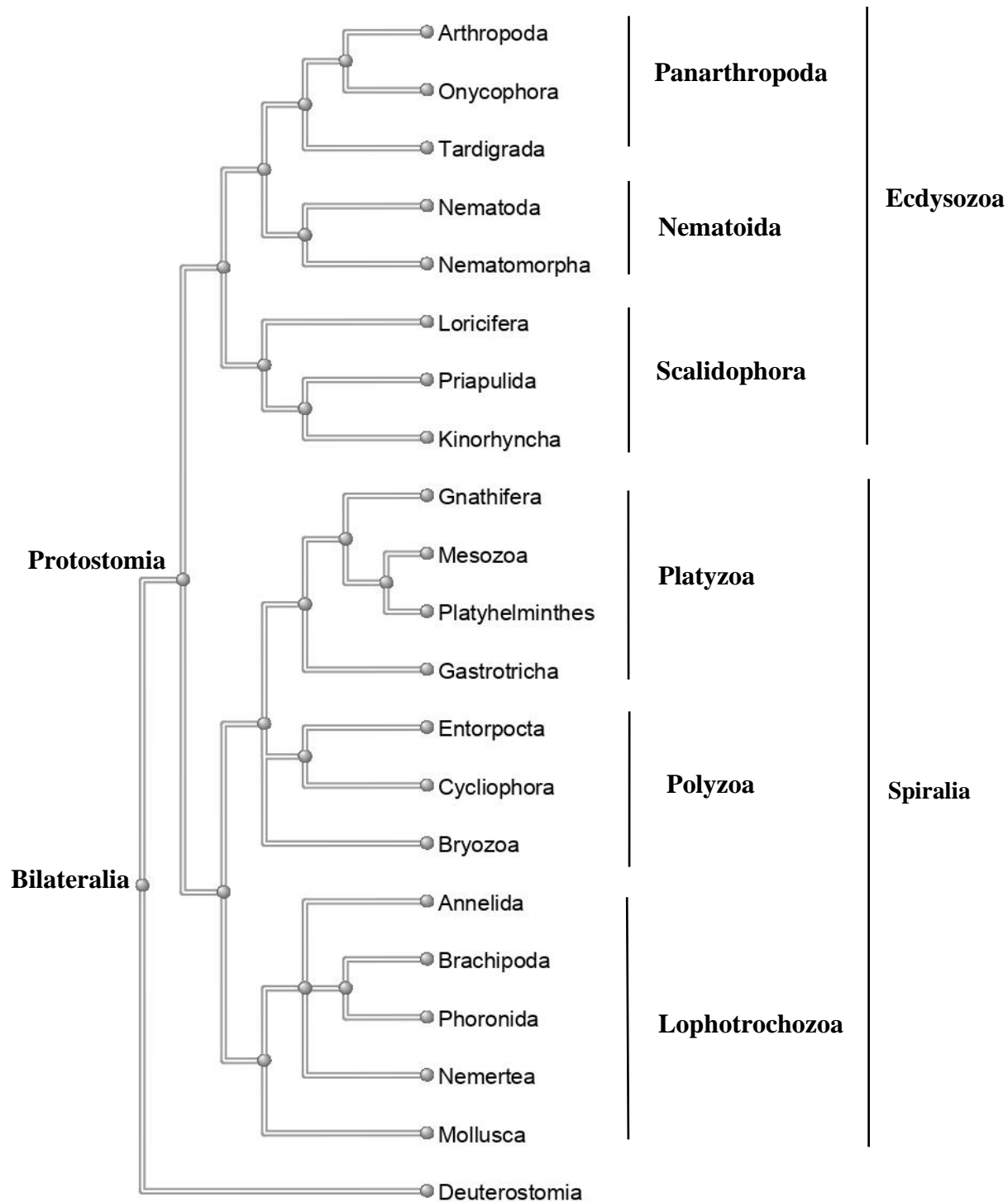
Nakon rada koji su objavili Dunn i sur. (2008), uslijedila su filogenetička istraživanja koja nastoje dodatno razriješiti položaj problematičnih skupina unutar skupine Protostomia. Sama hipoteza Ecdysozoa rijetko se naglašava u recentnim radovima zbog opće prihvaćenosti (Giribet i Edgecombe 2017). Unatoč naprecima u metodama molekularne filogenetike, posebice filogenomičkom pristupu, značajan broj koljena unutar skupine Protostomia i dalje nema stabilnu poziciju. Glavni su razlozi izrazito brza radijacija životinjskih koljena i problem LBA uz mali broj sekvenciranih vrsta određenih koljena (Drábková i sur. 2022).

Skupina Ecdysozoa danas obuhvaća osam koljena. Sekvence za koljeno Loricifera postale su dostupne relativno nedavno pa je ono zadnje pridruženo skupini Ecdysozoa (Giribet i Edgecombe 2017). Unutar skupine Ecdysozoa tri su osnovne grane: Nematoida, koja obuhvaća koljena Nematoda i Nematomorpha, Scalidophora s koljenima Loricifera, Priapulida i Kinorhyncha te Panarthropoda s koljenima Arthropoda, Onychophora i Tardigrada (Howard i sur. 2022). Međusobni odnosi ovih skupina su i dalje nedovoljno razjašnjeni (Laumer i sur. 2019).

Dva se grupiranja mogu susresti u recentnoj literaturi unutar skupine Ecdysozoa. Jedno grupira skupine Nematoida i Scalidophora u skupinu Cycloneuralia zbog kružne građe prednjeg dijela živčanog sustava. Drugo se grupiranje temelji na tvrdnji da su skupine Nematoida i Panarthropoda sestrinske pa formiraju skupinu Cryptovermes nazvanu po vjerojatnom crvolikom pretku čije karakteristike nisu poznate (Giribet i Edgecombe 2017; Howard i sur. 2022). Jedan od glavnih problema je vrlo mali broj sekvenciranih organizama iz koljena Nematomorpha, Loricifera i Kinorhyncha (Laumer i sur. 2019).

Pojam Spiralia ponovno je postao korišten, ali u redefiniranom obliku i još uvijek uzrokuje probleme u komunikaciji (Halanych 2016; Laumer i sur. 2019). Više ne sadrži skupinu Articulata, koja je potpuno napuštena. Skupina Spiralia postavlja se kao sestrinska skupini Ecdysozoa, a unutar skupine Spiralia uključena je skupina Lophotrochozoa. Skupina Lophotrochozoa ili Trochozoa obuhvaća koljena Mollusca, Annelida, Nemertea, Brachiopoda i Phoronida, dok je položaj koljena Bryozoa, koje je tradicionalno grupirano s koljenima Brachiopoda i Phoronida u skupinu Lophophorata, prijeporan (Drábková i sur. 2022; Laumer i sur. 2019). Uz Lophotrochozoa, unutar skupine Spiralia svrstana su koljena Platyhelminthes, Gastrotricha, Entoprocta i Cyclophora te skupine Gnathifera i Mesozoa (Drábková i sur. 2022).

Koljena Rotifera, Acantocephala i Gnathostomulida grupirana su u skupinu Gnathifera zajedno s koljenom Chaetognatha koje se tradicionalno smatralo dijelom skupine Deuterostomia (Fröbicus i Funch 2017; Laumer i sur. 2019). Nekadašnja koljena Echiura i Sipuncula danas se svrstavaju unutar koljena Annelida (Goto i sur. 2020; Weigert i Bleidorn 2016). Na slici 5 prikazan je kladogram s navedenim koljenima i skupinama.



Slika 5. Jedan od mogućih kladograma skupine Bilateria s prikazanim odnosima unutar skupine Protostomia temeljen na recentnim podacima iz molekularne filogenetike i paleontologije. Prikaz je napravljen s pomoću programa NCBI Tree Viewer na temelju podataka iz Drábková i sur. (2022) i Howard i sur. (2022).

5. Implikacije hipoteze Ecdysozoa

5. 1. Promjena tradicionalnih pogleda

Hipoteza Ecdysozoa razbila je tradicionalni linearni pogled na evoluciju životinja. Rasprave o primitivnijim ili manje složenim skupinama životinja kao što su plošnjaci i oblići u potpunosti su izgubile značaj kad se u obzir uzme da su se i jedna i druga skupina smjestile duboko unutar Protostomia – oblići u skupinu Ecdysozoa, a plošnjaci u skupinu Spiralia. Ovakva promjena zahtijeva potpuno drugačiji pristup u promišljanju o evolucijskim procesima koji nikako nisu predvidljivi.

Hipoteza Coelomata, koja klasificira životinjska koljena prema građi tjelesnih šupljina, u sukobu je s hipotezom Ecdysozoa. Celom se pojavio najmanje triput: u skupini Ecdysozoa kod člankonožaca i crvonožaca, u skupini Lophotrochozoa kod kolutićavaca i u skupini Deuterostomia. Prema tome, ne predstavlja toliko jedinstvenu evolucijsku inovaciju kako se tradicionalno smatra. Ako se uz to razmotri položaj skupine Lophophorata i koljena Chaetognatha unutar skupine Protostomia, jasno je da ni trodijelni celom, koji se isticao kao jedna od glavnih značajki deuterostomičnih životinja, a posjeduju ga pripadnici tih skupina, nije ispravan temelj za klasifikaciju. Pojava segmentacije, koja je usko povezivana s razvojem celoma, također zahtijeva novo evolucijsko razmatranje. Tip brazdanja pokazao se slabo očuvanim svojstvom kod životinja što se posebice očituje kod spiralnog brazdanja. Navedeno ukazuje na izrazito veliku plastičnost u razvoju životinja već na embrionalnoj razini. Pogled na segmentaciju kao izrazito kompleksnu evolucijsku novinu, koja prema mišljenju nekih zoologa nije mogla nastati dvaput, neutemeljen je ne samo na osnovi rezultata molekularne filogenetike, već i jer postoji mnoštvo drugih primjera pojave složenih struktura nezavisno među životinjama, kao što su kompleksne oči, bičevi i potencijalno neuroni (Halanych 2016).

Tradicionalni pogled na crvonošce kao prijelazni oblik između kolutićavaca i člankonožaca je pogrešan i njihov je značaj u evolucijskim razmatranjima manji nego što im se davao u kontekstu hipoteze Articulata. Obilježja koja su se smatrala podudarnim s kolutićavcima, poput rasporeda subepidermalnih mišića, slabo izražene tagmatizacije i cefalizacije, crvolikog tijela i tanke kutikule bez sklerotiziranih dijelova (Habdija i sur. 2011), mogu se smatrati posljedicom konvergentne evolucije ili pleziomorfijama karakterističnim za skupinu Protostomia općenito.

5. 2. Praktične implikacije

Najvažniji modelni organizmi beskralježnjaka u razvojnoj biologiji su *Drosophila melanogaster*, koja pripada člankonošcima, i *Caenorhabditis elegans*, koji pripada oblicima. Na temelju usporedbe razvojnih procesa kod tih dviju vrsta nastoji se naći opće razvojne obrasce životinja (Aguinaldo i sur. 1997; Telford 2004). To bi po hipotezi Articulata, koja ih smatra udaljenim koljenima, bilo opravdano. Međutim, hipoteza Ecdysozoa bilo kakve zaključke o univerzalnosti razvojnih procesa zajedničkih za te dvije vrste dovodi u pitanje jer se po njoj radi o dva evolucijski srodna koljena. Sukladno tome, ističe se problem da trenutno u razvojnoj biologiji ne postoji niti jedan standardni modelni organizam iz skupine Lophotrochozoa (Adoutte i sur. 2000; Halanych 2016). Dodatni problem s vrstama *D. melanogaster* i *C. elegans* je što su obje sekundarno izgubile velik broj gena, stoga su izrazito loši organizmi za filogenetička izraživanja (Copley i sur. 2004).

Analize 18S rRNA pokazale su veliku podržanost za skupine Deuterostomia, Lophotrochozoa i Ecdysozoa, međutim razjašnjavanje odnosa koljena unutar njih pokazalo se izrazito teškim. To bi mogla biti posljedica vrlo brze radijacije koljena unutar tih skupina zbog čega rRNA nije značajno mutirala u tom razdoblju. Ovakav zaključak implicira da kambrijska eksplozija nije bila posljedica brze diverzifikacije koljena od ishodišnih predstavnika skupine Bilateria, već je došlo do tri nezavisna radijacijska događaja istovremeno iz triju već formiranih grana. Iz toga bi se moglo zaključiti bi bila da je za kambrijsku eksploziju vjerojatnije ključna bila ekološka promjena, a ne genetička (Adoutte i sur. 2000). Howard i sur. (2022) su kombiniranjem paleontoloških podataka i filogenomičkih analiza pokazali da je skupina Ecdysozoa nastala već početkom ediakarija, a većina koljena divergirala je do kraja tog razdoblja, dakle prije kambrijske eksplozije. Skupina Ecdysozoa pogodna je za takvu analizu jer zbog čvrste egzokutikule koja se presvlači nekoliko puta tijekom života postoji značajan broj fosilnih nalaza što omogućava usklađivanje molekularnog sata (Howard i sur. 2022).

6. Zaključak

Hipoteza Ecdysozoa, koja grupira koljena protostomičnih životinja koje se presvlače u jedinstvenu monofiletsku skupinu, čvrsto je podržana recentnim radovima iz područja molekularne filogenetike te morfološkim analizama. Dvije temeljne skupine protostomičnih životinja su skupina Ecdysozoa i skupina Spiralia unutar koje je skupina Lophotrochozoa. Praktički je nemoguće naći recentne radove koji bi joj se protivili, odnosno pokazali nepodržanost tih dviju skupina. Iz tog bi je razloga recentni zoološki udžbenici trebali uvesti u svoju strukturu. Sukladno tome, rasprave po načelima komparativne anatomije o postanku člankovite noge iz parapodija te davanje koljenu crvonožaca status prijelaznog oblika trebalo bi izbjegavati ili jasno naglasiti zastarjelost. Na isti bi se način trebalo pristupiti isticanju važnosti tjelesnih šupljina u sistematici životinja.

Formiranje monofiletske skupine Ecdysozoa za sobom vuče potrebu za drugačijim tumačenjem evolucije životinja, posebice evolucije segmentacije tijela. Značajan je i utjecaj na univerzalnost zaključaka u razvojnoj biologiji temeljenih na istraživanjima na modelnim organizmima *Caenorhabditis elegans* i *Drosophila melanogaster*. Hipoteza Ecdysozoa, uz saznanja o sistematskom položaju skupine Lophophorata i koljena Chaetognatha, ukazuje na iznenađujuće veliku fleksibilnost evolucije razvojnih obrazaca među životinjama.

Razvoj hipoteze Ecdysozoa izvrstan je primjer važnosti i snage molekularne filogenetike u modernoj evolucijskoj biologiji. U svega nekoliko desetljeća potpuno je promijenila stoljećima stare stavove o razvoju i srodstvenim odnosima među životinjama. Daljnji razvoj metoda, porast količine dostupnih podataka i unaprijeđeni odabir reprezentativnih taksidi nužni su za dobivanje još bolje rezolucije odnosa u carstvu životinja što je preduvjet za shvaćanje evolucije životinja.

7. Literatura

- Adoutte A., Balavoine G., Lartillot N., Lespinet O., Prud'homme B., Rosa de R. (2000): The new animal phylogeny: Reliability and implications. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 97 (9): 4453–4456.
- Aguinaldo A. M. A., Turbeville J. M., Linford L. S., Rivera M. C., Garey J. R., Raff R. A., Lake J. A. (1997): Evidence for a clade of nematodes, arthropods, and other moulting animals. *Nature* 387 (6632): 489–493.
- Blaxter M. (2016): Imagining Sisyphus happy: DNA barcoding and the unnamed majority. *Philos. Trans. R. Soc. B: Biol. Sci.* 371 (1702): 20150329.
- Cavalli-Sforza L. L., Edwards A. W. (1967): Phylogenetic analysis. Models and estimation procedures. *Am. J. Hum. Genet.* 19 (3.1): 233–257.
- Copley R. R., Aloy P., Russell R. B., Telford M. J. (2004): Systematic searches for molecular synapomorphies in model metazoan genomes give some support for Ecdysozoa after accounting for the idiosyncrasies of *Caenorhabditis elegans*. *Evol. Dev.* 6 (3): 164–169.
- de Rosa R., Grenler J. K., Andreeva T., Cook C. E., Adoutte A., Akam M., Carroll S. B., Balavoine G. (1999): Hox genes in brachiopods and priapulids and protostome evolution. *Nature* 399 (6738): 772–776.
- Drábková M., Kocot K. M., Halanych K. M., Oakley T. H., Moroz L. L., Cannon J. T., Kuris A., Garcia-Vedrenne A. E., Pankey M. S., Ellis E. A., Varney R., Štefka J., Zrzavý J. (2022): Different phylogenomic methods support monophyly of enigmatic “Mesozoa” (Dicyemida + Orthonectida, Lophotrochozoa). *Proc. R. Soc. B: Biol. Sci.* 289 (1978): 20220683.
- Dunn C. W., Hejnol A., Matus D. Q., Pang K., Browne W. E., Smith S. A., Seaver E., Rouse G. W., Obst M., Edgecombe G. D., Sørensen M. V., Haddock S. H. D., Schmidt-Rhaesa A., Okusu A., Kristensen R. M., Wheeler W. C., Martindale M. Q., Giribet G. (2008): Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life. *Nature* 452 (7188): 745–749.
- Eernisse D. J., Albert J. S., Anderson F. E. (1992): Annelida and Arthropoda are not sister taxa: a phylogenetic analysis of spiralian metazoan morphology. *Syst. Biol.* 41 (3): 305–330.

- filogeneza. *Hrvatska enciklopedija, mrežno izdanje*. Leksikografski zavod Miroslav Krleža, 2021. <http://www.enciklopedija.hr/Natuknica.aspx?ID=19611> (pristupljeno 4. 6. 2023.).
- Fröbicus A. C., Funch P. (2017): Rotiferan Hox genes give new insights into the evolution of metazoan bodyplans. *Nat. Commun.* 8 (1): 9.
- Georges Cuvier. UC Museum of Paleontology. <https://ucmp.berkeley.edu/history/cuvier.html> (pristupljeno 20. 3. 2023.).
- Giribet G., Edgecombe G. D. (2017): Current Understanding of Ecdysozoa and its internal phylogenetic relationships. *Integr. Comp. Biol.* 57 (3): 455–466.
- Goto R., Monnington J., Sciberras M., Hirabayashi I., Rouse G. W. (2020): Phylogeny of Echiura updated, with a revised taxonomy to reflect their placement in Annelida as sister group to Capitellidae. *Invertebr. Syst.* 34 (1): 101–111.
- Haase A., Stern M., Wächtler K., Bicker G. (2001): A tissue-specific marker of Ecdysozoa. *Dev. Genes Evol.* 211: 428–433.
- Habdija I., Primc Habdija B., Radanović I., Špoljar M., Matoničkin Kepčija R., Vujčić Karlo S., Miliša M., Ostojić A., Sertić Perić M. (2011): *Protista-Protozoa i Metazoa-Invertebrata. Strukture i funkcije*. Alfa, Zagreb.
- Halanych K. M. (2016): How our view of animal phylogeny was reshaped by molecular approaches: lessons learned. *Org. Divers. Evol.* 16: 319–328.
- Halanych K. M., Bacheller J. D., Aguinaldo A. M. A., Liva S. M., Hillis D. M., Lake J. A. (1995): Evidence from 18S ribosomal DNA that the lophophorates are protostome animals. *Science* 267 (5210): 1641–1643.
- Howard R. J., Giacomelli M., Lozano-Fernandez J., Edgecombe G. D., Fleming J. F., Kristensen R. M., Ma X., Olesen J., Sørensen M. V., Thomsen P. F., Wills M. A., Donoghue P. C. J., Pisani D. (2022): The Ediacaran origin of Ecdysozoa: integrating fossil and phylogenomic data. *J. Geol. Soc.* 179 (4): jgs2021-107.
- Jensen R. J. (2009): Phenetics: revolution, reform or natural consequence? *Taxon* 58 (1): 50–60.

- Kluge A. G. (1989): A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among *Epicrates* (Boidae, Serpentes). *Syst. Biol.* 38 (1): 7–25.
- Laumer C. E., Fernández R., Lemer S., Combosch D., Kocot K. M., Riesgo A., Andrade S. C. S., Sterrer W., Sørensen M. V., Giribet G. (2019): Revisiting metazoan phylogeny with genomic sampling of all phyla. *Proc. R. Soc. B: Biol. Sci.* 286 (1906): 20190831.
- Lipscomb D. (1998): *Basics of Cladistic Analysis. Vodič za studente*, George Washington University, Washington D. C.
- Mallatt J., Winchell C. J. (2002): Testing the new animal phylogeny: First use of combined large-subunit and small-subunit rRNA gene sequences to classify the protostomes. *Mol. Biol. Evol.* 19 (3): 289–301.
- Matoničkin I., Habdija I., Primc-Habdija B. (1998): *Beskralješnjaci – biologija nižih avertebrata*. Školska knjiga, Zagreb.
- Mickevich M. F. (1978): Taxonomic congruence. *Syst. Biol.* 27 (2): 143–158.
- Nielsen C. (2003): Proposing a solution to the Articulata–Ecdysozoa controversy. *Zool. Scr.* 32 (5): 475–482.
- Rogozin I. B., Wolf Y. I., Carmel L., Koonin E. V. (2007): Ecdysozoan clade rejected by genome-wide analysis of rare amino acid replacements. *Mol. Biol. Evol.* 24 (4): 1080–1090.
- Ruiz-Trillo I., Paps J., Loukota M., Ribera C., Jondelius U., Baguña J., Riutort M. (2002): A phylogenetic analysis of myosin heavy chain type II sequences corroborates that Acoela and Nemertodermatida are basal bilaterians. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 99 (17): 11246–11251.
- Telford M. J. (2004): Animal phylogeny: back to the Coelomata? *Curr. Biol.* 14 (7): R274–R276.
- Telford M. J., Bourlat S. J., Economou A., Papillon D., Rota-Stabelli O. (2008): The evolution of the Ecdysozoa. *Philos. Trans. R. Soc. B: Biol. Sci.* 363 (1494): 1529–1537.
- Webster B. L., Copley R. R., Jenner R. A., Mackenzie-Dodds J. A., Bourlat S. J., Rota-Stabelli O., Littlewood D. T. J., Telford M. J. (2006): Mitogenomics and phylogenomics reveal priapulid worms as extant models of the ancestral Ecdysozoan. *Evol. Dev.* 8 (6): 502–510.

- Weigert A., Bleidorn C. (2016): Current status of annelid phylogeny. *Org. Divers. Evol.* 16: 345–362.
- Wolf Y. I., Rogozin I. B., Koonin E. V. (2004): Coelomata and not Ecdysozoa: evidence from genome-wide phylogenetic analysis. *Genome Res.* 14 (1): 29–36.
- Zrzavý J., Mihulka S., Kepka P., Bezděk A., Tietz D. (1998): Phylogeny of the Metazoa based on morphological and 18S ribosomal DNA evidence. *Cladistics* 14 (3): 249–285.

Životopis

Moje je ime Marijan Višić. Rođen sam u Zagrebu 2001. godine. Završio sam Osnovnu školu Bukovac u Zagrebu (2008. – 2016.). Već sam se u osnovnoj školi zainteresirao za prirodne znanosti, posebice kemiju u kojoj sam dvaput bio državni prvak (2015. i 2016. godine). Srednjoškolsko obrazovanje završio sam u XV. gimnaziji u Zagrebu (2016. – 2020.) gdje sam se više usmjerio prema biologiji osvojivši također dva prva mjesta na državnim natjecanjima (2018. i 2019. godine). Uz to sam nastavio sudjelovati na državnim natjecanjima iz kemije. Tijekom srednje škole primao sam Stipendiju grada Zagreba za izvrsnost. Zbog izvrsnih rezultata na Državnoj maturi iz matematike i fizike osvojio sam nagradu Marina Soljačića i Ministarstva znanosti i obrazovanja Republike Hrvatske.

Zbog velikog interesa za kemiju i biologiju upisao sam 2020. godine Preddiplomski studij molekularna biologija na Prirodoslovno-matematičkom fakultetu Sveučilišta u Zagrebu gdje sada završavam treću godinu. Na studiju me posebno zainteresirala zoologija i evolucijska biologija, stoga se planiram usmjeriti u ta područja. Tijekom studija volontirao sam u Udruzi Hyla koja se bavi istraživanjem i zaštitom hrvatske herpetofaune i entomofaune. Volontiranje mi je omogućilo da steknem terensko iskustvo i iskusim uredski posao kao što je rad u bazama podataka i kartiranje. Uključio sam se u rad herpetološke sekcije studentske udruge BIUS s kojom sam sudjelovao na istraživanju Veliki teren Žumberak 2021. Studij su obogatile dvije prakse. Jednu sam obavljao na Zavodu za animalnu fiziologiju gdje sam sudjelovao na projektu BOLDeR koji nastoji objasniti odnos neurotransmitera i ponašanja kod guštera. Drugu praksu obavljao sam na Zavodu za biokemiju gdje sam istraživao aminoacil-tRNA-sintetaze s prirodnim varijacijama u očuvanim katalitičkim motivima. 2022. godine uključio sam se u organizaciju XVI. međunarodnog kongresa Rotifera kao tehnička podrška te sudjelovao u radionici iz molekularne filogenije i evolucije na Sveučilištu Johannes Gutenberg u Mainzu. Tijekom studija sam primao Stipendiju grada Zagreba za izvrsnost i Stipendiju Sveučilišta u Zagrebu za izvrsnost.

Tijekom treće godine studija intenzivno sam se počeo baviti umjetničkim klizanjem. Uz to se hobistički bavim mikroskopijom. 2022. godine položio sam ispit iz engleskog jezika IELTS s ocjenom 7.5.