

Univerzita Karlova v Praze, Pedagogická fakulta

SROVNÁVACÍ ANATOMIE OBRATLOVCŮ

Jan Řezníček
Zbyněk Roček



Praha 2007



Recenzovali: RNDr. Jana Nedomová Ph. D.
Mgr. Milada Jánská



ISBN 978-80-7290-296-5





SROVNÁVACÍ ANATOMIE OBRATLOVCŮ

Autoři: RNDr. Jan Řezníček, Ph.D.
Prof. RNDr. Zbyněk Roček, DrSc.

Vydává: Univerzita Karlova v Praze, Pedagogická fakulta
Grafická úprava: Martin Procházka
Rok vydání: 2007
Formát: A4
ISBN 978-80-7290-296-5



Úvod

Skriptum obecné zoologie zaměřené na srovnávací anatomii obratlovců je určeno studentům 3. ročníku biologie PedF UK v Praze a je doplněním přednášek z obecné zoologie. Znalost anatomie obratlovců je důležitým předpokladem pro práci v dalších zoologických oborech a také v mnoha lékařských oborech, proto lze skriptum doporučit i učitelům středních škol připravujících maturanty ke studiu na vysokých školách přírodovědného zaměření. Práce je převážně kompilační, materiál pochází z učebnic zoologie a je aktualizován mnohými novými poznatky z odborných časopisů a učebnic z oboru srovnávací anatomie a fyziologie obratlovců. Látka je doplněna ilustracemi některých kosterních i jiných preparátů pocházejících ze sbírek Národního muzea v Praze, Přírodovědecké fakulty UK v Praze a Pedagogické fakulty UK v Praze.

Naším cílem nebylo deskriptivní pojetí anatomie, které by spočívalo v prezentování co největšího množství dat. Anatomická stavba obratlovců se během jejich více než půl miliardy let dlouhé existence přizpůsobovala nejrůznějším změnám podmínek vnějšího prostředí a postupně se tak vyvíjela od jednoduchých vodních forem podobných dnešnímu kopinatci až k současným ptákům a savcům. Proto je v mnoha případech do textu zařazena informace o kopinatci, přestože to není obratlovec – může však informovat o anatomii předků obratlovců a tudíž o výchozím stadiu jejich evoluce. Primitivní formy obratlovců v mnoha případech přežily dodnes (např. latimerie, haterie) a jsou označovány jako “živoucí fosílie”. Srovnávací anatomie tudíž může informovat o změnách, kterými obratlovci během své evoluce prošli, ale zároveň umožňuje poznat i trendy, kterými se jejich evoluce řídila. Znalosti těchto trendů umožňují, abychom byli schopni mnoho popisných anatomických dat z těchto evolučních souvislostí dedukovat, aniž bychom byli nuceni si je mechanicky zapamatovat. Porozumění souvislostem je v tomto případě mnohem důležitější než bezduchá znalost velkého množství navzájem nesouvisejících detailů.

Poděkování

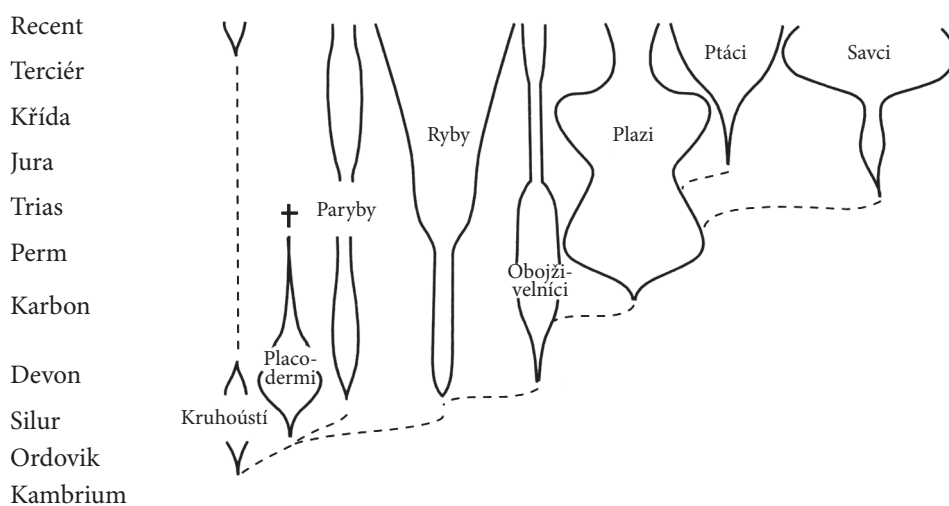
Poděkování patří kolegům z Katedry biologie a ekologické výchovy Pedagogické fakulty UK v Praze doc. RNDr. Václavu Zieglerovi, CSc. a RNDr. Vasilu Teodoridisovi Ph.D. za pomoc při vzniku těchto skript. Děkujeme také RNDr. Janě Nedomové Ph.D. z Paleontologického oddělení Národního muzea v Praze za recenzi, cenné odborné věcné připomínky a jazykovou úpravu. Pořízení všech fotografií, úpravu všech obrázků v textu, technickou přípravu do tisku provedl kameraman Martin Procházka. Jeho obětavost, nadšení a zájem o věc velmi přispěly k vytvoření tohoto učebního textu. Dík patří také učitelům biologie Mgr. Miladě Jánské z gymnázia Nad alejí v Praze 6 a Mgr. Tomáši Kočímu z gymnázia Minerva v Praze 10. Text také pročetli a své připomínky poskytli studenti biologie Katedry biologie a ekologické výchovy Pedagogické fakulty v Praze František Kučera, Pavlína Kourková, Kateřina Vaněčková, Květa Černohlávková, Rebeka Vadasová. Jim patří dík i za posouzení srozumitelnosti textu z hlediska studenta. Příprava skript “Srovnávací anatomie obratlovců” byla finančně podpořena grantem Fondu rozvoje vysokých škol – FRVŠ/F4a UK PedF 2007.

Obsah

| | | | |
|-----|-------------------------------------------------------------------------------------------|------|----|
| 1. | Vznik strunatců a základní rysy jejich anatomie | str. | 6 |
| 2. | Kostra | | 13 |
| 3. | Svaly | | 32 |
| 4. | Trávicí soustava | | 37 |
| 5. | Dýchací soustava | | 42 |
| 6. | Cévní soustava | | 47 |
| 7. | Vylučovací soustava a reprodukční orgány | | 53 |
| 8. | Tělní pokryv | | 59 |
| 9. | Nervová soustava | | 64 |
| 10. | Smyslové orgány | | 71 |
| 11. | Žlázy s vnitřní sekrecí | | 77 |
| 12. | Rozsah látky a otázky ke zkoušce | | 81 |
| 13. | Přílohy | | 83 |
| | Příloha 1 – Hlava žraloka modrého (<i>Prionace glauca</i>) | | |
| | Příloha 2 – Kostra lebky ryby, kapr obecný (<i>Cyprinus carpio</i>) | | |
| | Příloha 3 – Kostra ryby, kapr obecný (<i>Cyprinus carpio</i>) | | |
| | Příloha 4 – Kostra obojživelníka, skokan zelený (<i>Rana esculenta</i>) | | |
| | Příloha 5 – Lebka hroznýše (<i>Boa constrictor</i>) | | |
| | Příloha 6 – Lebka leguána (<i>Iguana</i> sp.) | | |
| | Příloha 7 – Kostra ptáka, koroptev polní (<i>Perdix perdix</i>) | | |
| | Příloha 8 – Kostra ptačí lebky | | |
| | Příloha 9 – Kostra savce, myš domácí (<i>Mus musculus</i>) | | |
| | Příloha 10 – Lebka savce, jelen lesní (<i>Cervus elaphus</i>), laterální pohled | | |
| | Příloha 11 – Lebka savce, jelen lesní (<i>Cervus elaphus</i>), ventrální pohled | | |
| | Příloha 12 – Lebka savce, jelen lesní (<i>Cervus elaphus</i>), dorzální pohled | | |
| | Příloha 13 – Spodní čelist savce, jelen lesní (<i>Cervus elaphus</i>), laterální pohled | | |
| 14. | Seznam literatury | | 91 |

1. Vznik strunatců a základní rysy jejich anatomie

V raném kambriu, tedy v době před přibližně 540 miliony let, se v mořích objevilo velké množství nových forem živočichů, mezi nimi i první obratlovci. Došlo k tomu zřejmě v důsledku výrazného oteplení oceánů po ústupu předchozího zalednění. Poté, co ledovce roztály, zintenzivnila se v mělkých mořích podél pobřeží kontinentů cirkulace vod, jež vynášely z hlubin minerální látky, mimo jiné i fosfor. Vytvářely se tak příznivé podmínky pro existenci fytoplanktonu a v důsledku toho i pro zvýšení obsahu kyslíku v atmosféře. Kromě toho se vlivem zvýšené cirkulace vody v mořích, včetně litorálních zón, zvýšil i obsah vápníku. Zvýšený obsah vápníku v těle strunatců vedl k ukládání jeho přebytečného množství do měkkých mezodermálních tkání. Tím se u obratlovců vytvořil předpoklad ke vzniku kostní tkáně, která je jedním ze znaků známých pouze u tohoto podkmene. Vznik obratlovců tedy proběhl v mořském prostředí. Vlivem popsaných změn v mořích však nevznikli jen obratlovci, ale i mnoho skupin bezobratlých.



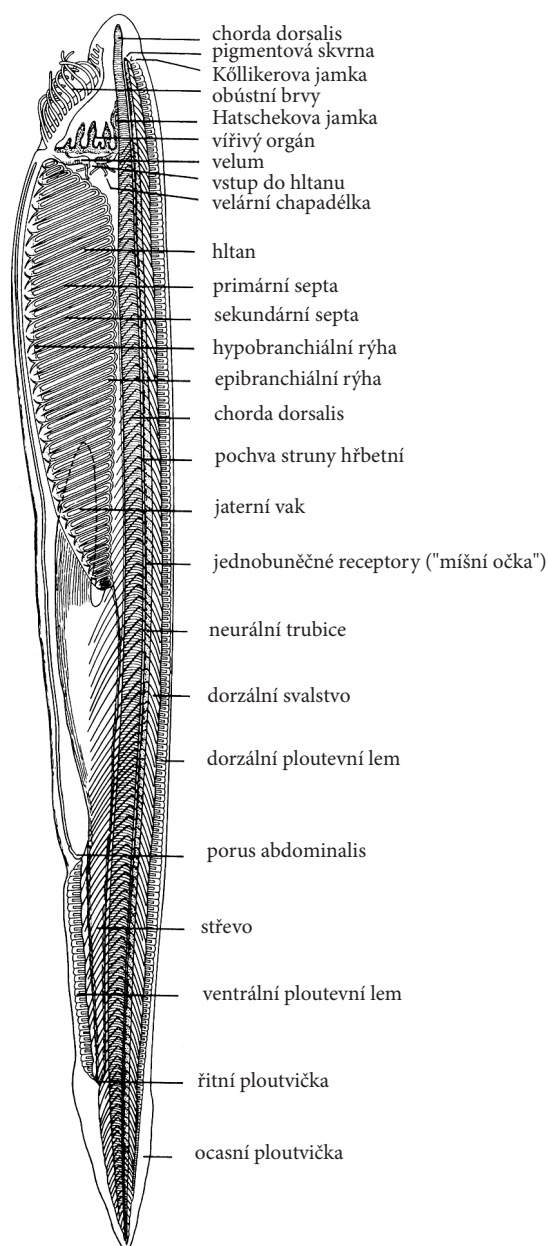
Obr. 1-1 Přehled historického vývoje obratlovců. Hlavní skupiny obratlovců a jejich příbuzenské vztahy (které jsou naznačeny přerušovanými čarami) v kontextu geologického času (od kambria až do dnešní doby, tedy recentu, uplynulo zhruba 550 milionů let). Nestejná šířka jednotlivých sloupců naznačuje změny druhové diverzity v různých geologických obdobích. (podle Ridleye 1993)

Evoluce vodních obratlovců úzce souvisela se zvyšováním efektivity přijímání potravy a z tohoto hlediska ji lze rozdělit do několika evolučních kroků:

1) **Filtrační způsob přijímání potravy**, charakteristický pro pláštěnce (*Urochordata*) a kopinatce (*Cephalochordata*) (**obr. 1-2**), byl založený na pohybu brv ve stěnách hltanožaberního vaku a měl jen omezené možnosti. Významnou okolností však byl vznik svalových svěračů hltanu na chrupavčitých výztuhách žaberního koše. Tyto kruhové svaly umožnily zvýšený příjem potravy. Jako hypotetický příklad mezi recentními strunatci mohou sloužit zástupci podkmene pláštěnců (*Urochordata*) z řádu kruhosvalých (*Cyclomyaria*). Svalové svěrače zabezpečovaly kontrakci hltanu a jeho pružné chrupavčité výztuhy ho vracely do původní polohy. Brvy a sliz napomáhaly posunu potravy.

2) **Rozvoj svěračů žaberního koše**. Proud vody přicházející do žaberního koše byl zajištěn pohyby svalových svěračů. Někteří vymřelí bezčelistní byli pravděpodobně schopni pomocí drsných útvarů na kruhovitých ústech oškrabávat porosty řas z kamenů a vzniklou suspenzi nasávat pumpováním pomocí žaberního koše nebo vertikálních pohybů dna dutiny ústní.

3) **Vznik čelistí**. Bezčelistní získávali potravu pouze v podobě vodní suspenze. Přečodem od bezčelistních k čelistnatcům se otevřela větší možnost aktivního získávání potravy (*Placodermi*). Čelisti vznikly ze žaberních oblouků zřejmě tak, že se tyto výztuhy žaberních štěrbin podílely na přidržování větších kusů potravy. Vznikli tak predátoři.



Obr. 1-2 Stavba těla strunatců uvedená na příkladu kopinatce (*Branchiostoma lanceolatum*). Hltan, perforovaný žaberními štěrbinami, a ostatní tělní orgány jsou překryty průsvitným metamerním svalstvem. (podle Kükentahla a Rennera 1975, z Ročka 2002)

Přechod obratlovců na souš byl doprovázen evolučními změnami ve stavbě jejich těla, jež jsou zřejmé ze srovnání nejstarších suchozemských obratlovců (obojživelníků) a ryb, považovaných za jejich pravděpodobné předchůdce. U nejstarších obojživelníků (žijících v devonu, před 363 miliony let) se mnohé znaky vyskytovaly současně. Mezi jejich „rybí“ znaky patří např. zbytky skřelových kostí a ocasní ploutevní lem. Mezi znaky charakteristické pro suchozemské obratlovce lze u nejstarších obojživelníků uvést obratle, které měly výběžky pro vzájemné kloubní spojení (*praezygapofýzy* a *postzygapofýzy*) (**obr. 2-7; viz též kapitola Kostra**), pánev, která se kloubně připojovala k páteři, a končetiny zakončené prsty, byť ještě ve vyšším počtu než pět. Všechny uvedené znaky se týkají pouze kostry. Změny na měkkých částech těla, které se u fosilií nedochovaly, se odvozují ze srovnávací anatomie dnešních obratlovců.

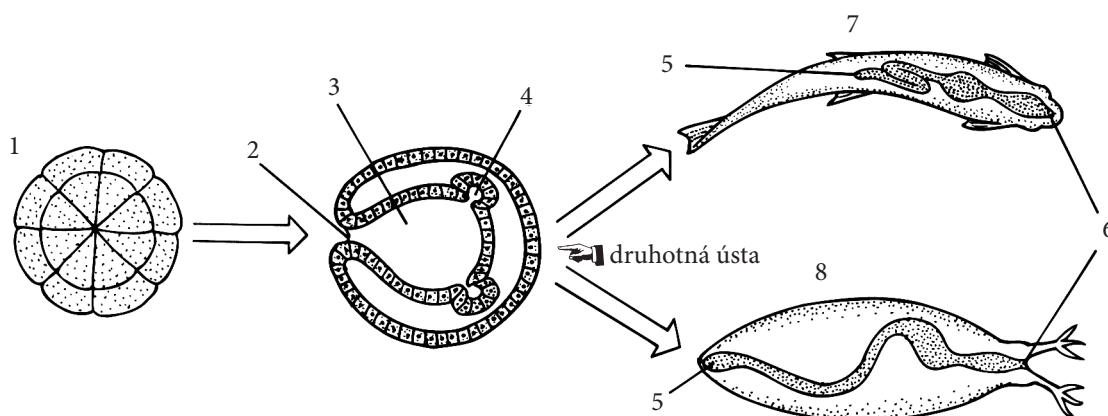
Uvažujeme-li o příčinách přechodu obratlovců na souš, pak mezi důležité primární faktory patří rozvoj suchozemských rostlin, jehož důsledkem bylo zvýšení obsahu kyslíku v atmosféře. Tento fakt nebyl bezprostřední příčinou přechodu obratlovců na souš. Současný vznik suchozemských členovců, jako potenciálního zdroje

potravy, asi také nebyl rozhodujícím momentem pro přechod na souš. Ryby, ze kterých se vyvinuli obojživelníci, byly dravé a ve vodě nacházely dostatečné množství energeticky vyhovující potravy. Možnými přímými příčinami mohlo být vysychání vodních nádrží, zvýšená potravní konkurence a hledání nových ekologických nik. V tomto případě byli zvýhodněni ti obratlovci, kteří měli k přechodu na souš preadaptace v podobě vnitřních nozder (*choan*), které používali při dočasném pobytu na souši. Při pobytu mimo vodu hledaly ryby alternativy jak přežít. Jednou z nich bylo přečkání sucha v bahně estivací a dýcháním vzdušného kyslíku, jak to dělají recentní dvojdyšné ryby. Definitivní nezávislost na vodním prostředí získali obratlovci vznikem zárodečných obalů u plazů.

Příbuznost strunatců s bezestrunnými a jejich možné vývojové vztahy. Do kmene strunatců se řadí tři podkmeny – pláštěnci (*Tunicata*), kopinatci neboli bezlebeční (*Cephalochordata*) a obratlovci (*Vertebrata*). Tyto skupiny mohou mít vývojové vztahy s kmenem polostrunatců (*Hemichordata*), kam patří žaludovci a křídložábří, a dále s kmenem ostnokožců (*Echinodermata*), kam se řadí ježovky, hvězdice a sumýši. Existuje několik znaků, které jsou pro vznik strunatců považovány za velmi důležité. Některé se vyskytují u všech živočichů, jiné jsou typické pouze pro strunatce a některé pouze pro obratlovce. Jde o znaky, které mohou naznačovat souvislosti mezi bezestrunnými a strunatci:

(1) célomová dutina, (2) druhotná ústa, (3) článkování těla (metamerie), (4) struna hřbetní, (5) trubicovitá nervová soustava, (6) hltan perforovaný žaberními štěrbinami (faryngotremie), (7) vnitřní kostra, (8) bilaterální souměrnost

U strunatců, stejně tak jako u mnoha dalších skupin živočichů, se vyskytuje druhotná tělní dutina, **célom (1)**. Živočichové s célomem jsou neformálně označováni jako *Coelomata*. Dělí se na prvoústé (**Protostomia**), zahrnující měkkýše, kroužkovce a členovce, a druhoústé, (**Deuterostomia**) (2), kam patří ostnokožci, polostrunatci a strunatci. Prvoústí a druhoústí se od sebe zásadně liší v důsledcích jedné fáze embryonálního vývoje. Obě skupiny se vyvíjejí stejným způsobem až do stadia gastruly, kdy vznikají prvotní ústa (**obr. 1-3**). U prvoústých si zachovávají funkci ústního otvoru po celou dobu života. U druhoústých se naproti tomu prolamují nová ústa na opačném konci těla, což je zřejmě jev spojený s vývojem základů hlavy a centrální nervové soustavy, a prvoústa se mění na řitní otvor. Článkování těla, **metamerie (3)**, existuje u členovců a kroužkovců. U strunatců se však metamerie omezuje jen na mezoderm. Kromě toho je i utváření ostatních orgánových základů strunatců naprosto odlišné od členovců a kroužkovců, například vzájemné postavení nervové soustavy a střeva. U kroužkovců a členovců je nervová soustava uložena na břišní straně a není trubicovitá. Struna hřbetní, **chorda dorsalis** neboli **notochord (4) (obr. 3-1)** se vyskytuje jen u strunatců. Ovšem ze stejného základu, vychlípěním stěny prvostřeva, vzniká i stomochord žaludovců. Není vyloučeno, že tyto útvary naznačují příbuzenské vztahy mezi oběma skupinami živočichů. Trubicovitá nervová soustava, **neurální trubice (5)** strunatců, vzniká invaginací ektodermu. Podobný vznik neurální trubice lze pozorovat i u žaludovců. Perforovaný hltan, **faryngotremie (6)**, se vyskytuje i u žaludovců, kde hltanové štěrbinové vznikají, podobně jako u nižších obratlovců, z entodermu. Faryngotremie je primárně spojená s dýcháním. Embryonální vznik žaberních štěrbin a na ně navazující oběhové soustavy je však odlišný, vzhledem k odlišné poloze srdce. U žaludovců je srdce uloženo nad trávicí trubicí. **Kostra (7)** nejstarších obratlovců byla založena na mineralizaci mezodermální tkáň, později se na jejím vzniku začaly podílet speciální kostní buňky. U ostnokožců je kostra tvořena krystaly uhličitanu vápenatého. V mezerách mezi krystaly kalcitu je organická tkáň mezodermálního původu. U ostatních bezobratlých vzniká kostra jako produkt epidermis, je tedy ektodermálního původu. **Bilaterální souměrnost (8)** není zvláštním znakem strunatců, ale je spojena s aktivním pohybem a koncentrací orgánů do přední části těla, což mělo za následek vytvoření hlavy (cefalizaci). Ostnokožci, kteří mají některé společné znaky se strunatci, jsou sice v dospělosti paprscitě souměrní, ale to je bezpochyby druhotným jevem. Jejich larvy jsou totiž bilaterálně souměrné. Srovnávacími studii výše uvedených znaků u larev žaludovců, ostnokožců a strunatců byly nalezeny anatomické souvislosti, ze kterých lze usoudit, že strunatci pravděpodobně vznikli z forem příbuzných ostnokožcům.



Obr. 1-3 Vznik druhotných úst u druhoústých (*Deuterostomia*). Embryonální prvoústa se mění na řitní otvor a nový ústní otvor se prolamuje na protilehlé straně těla.

1 – rýhování vajíčka, 2 – prvotní ústa (*blastoporus*), 3 – prvostřevo (*archenteron*), 4 – raný základ celomového váčku, 5 – řiť (*anus*), 6 – druhotná ústa, 7 – průběh trávicí soustavy strunatců, 8 – průběh trávicí soustavy ostnokožců.
(podle Kardonga 2002)

Znaky typické pouze pro strunatce:

1. trubicovitá nervová soustava je uložena nad strunou hřbetní (**obr. 1-2 a 1-5**);
2. hlavní céva vedoucí okysličenou krev do těla je nad trávicí trubicí;
3. srdce, pokud je vyvinuto, je na ventrální straně těla;
4. u volně pohyblivých forem je vyvinuta ocasní část těla (tedy ta část těla, kterou neprochází trávicí trubice) (**obr. 1-2**).

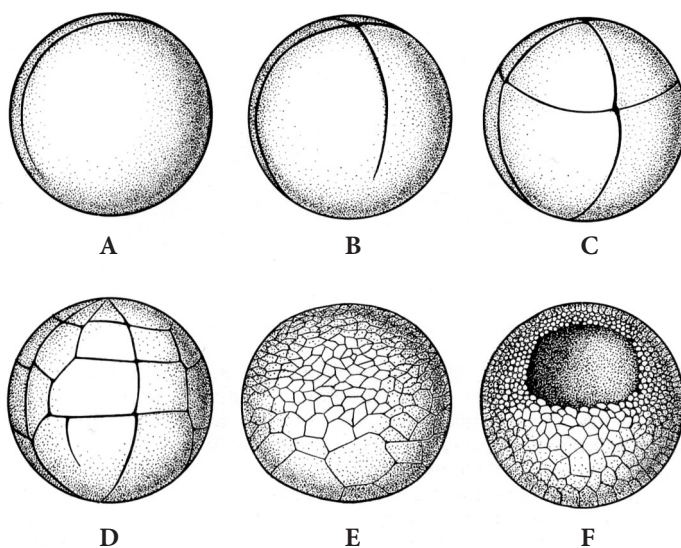
Struna hřbetní není uvedena jako výhradní znak strunatců, protože i u žaludovců se vyskytuje orgán s podobnou funkcí, vzniklý rovněž vychlípěním stěny prvostřeva.

Znaky typické pouze pro obratlovce:

1. kostní tkáň;
2. vícevrstevná pokožka;
3. kůže, skládající se z ektodermální pokožky a mezodermální škáry;
4. neurální lišta (**viz kapitola Kostra; obr. 2-2**);
5. párové smyslové orgány (čichové váčky, oči, statoakustické ústrojí);
6. elektrorecepce (**viz kapitola Smyslové orgány**);
7. třídílný embryonální základ mozku, který zasahuje před přední konec struny hřbetní;
8. diference somitu na sklerotom, myotom a dermatom (**viz kapitola Kostra; obr. 2-1**).

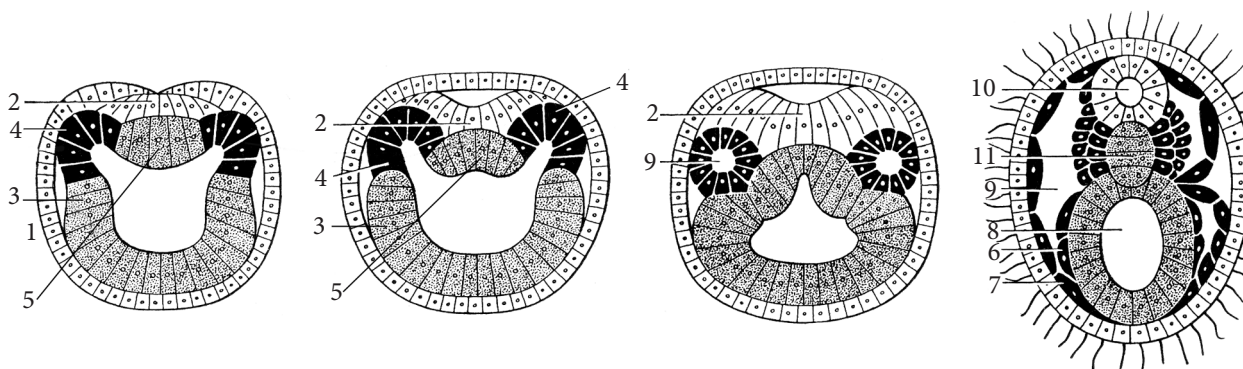
Vznik a vývoj zárodečných listů a zárodečných obalů

Oplodněné vajíčko (*zygota*) se dělí ve stále větší počet menších buněk a formuje se do zpravidla nejprve plného útvaru zvaného *morula*, později se v něm vytváří dutina a tento útvar se nazývá *blastula*. Dutina blastuly je prvotní tělní dutina a nazývá se *blastocél*. U vajíček s malým množstvím žloutku (*oligolecitální*) probíhá dělení pravidelně do stejně velkých buněk. Má-li vajíčko žloutek rozdělen pravidelně, nazývá se též *izolecitální*. Pravidelné (*ekvální*) dělení je u strunatců vzácné, vyskytuje se například u kopinatce (*Amphioxus*). U vajíček se středním množstvím žloutku, zvaných *mesolecitální*, probíhá rýhování nepravidelně. Obecně platí, že žloutek zabraňuje dělení, proto se buňky dělí rychleji v místech, kde je žloutku málo. Na rýhovaném vajíčku tak vznikají dva póly. Pól, kde se utváří embryo, se nazývá pól *animální*, opačný pól, kde je více žloutku, se nazývá pól *vegetativní*. Takový způsob rýhování vajíčka se vyskytuje u obojživelníků (**obr. 1-4**). U vajíček obratlovců s velkým množstvím žloutku (*polylecitální*) se na povrchu rozlišují dvě zřetelně odlišné zóny. Na jednom pólu vajíčka, v malé zóně v podobě čepičky, se dělí buňky dávající vznik embryu, zatímco žloutek zaujímá zbytek vajíčka. Tento typ se vyskytuje zejména u suchozemských obratlovců.



Obr. 1-4 Průběh rýhování mezolecitálního vajíčka obojživelníků do stadia blastuly. Spodní část rýhovaného vajíčka s větším obsahem žlutku tvoří vegetativní pól, horní část s výraznějším dělením buněk tvoří pól animální. (podle Romera a Parsonse 1977)

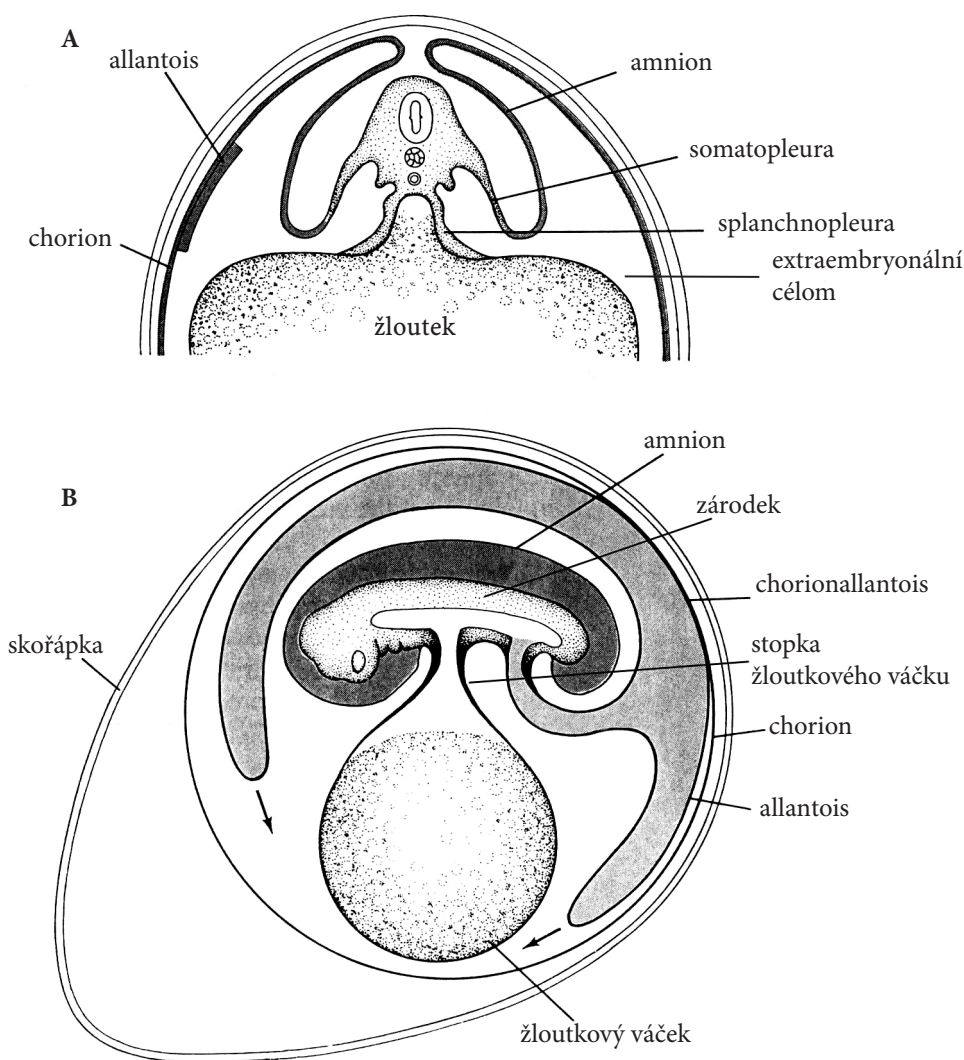
Pravidelné rýhování vajíčka a vznik zárodečných listů je možno ukázat na embryonálním vývoji kopynatce (*Amphioxus*). Ve stadiu blastuly se vchlípuje část povrchové vrstvy (*ektodermu*) dovnitř, takže se vytváří útvar, ve kterém vzniká raný základ trávicí trubice. Nazývá se prvostřevo (*archenteron*) a otvor, který se zachovává po vchlípení, se označuje jako prvoústa (*blastoporus*). Celý útvar se nazývá gastrula a proces, během něhož se blastula mění na gastrulu, se označuje jako gastrulace. U druhoústých (*Deuterostomia*), kam patří i strunatci, se blastoporus uzavírá a na jeho místě se vytváří řitní otvor. Ústa druhoústých se druhotně prolamují na opačném konci těla; odtud pochází název druhoústí (**obr. 1-3**).



Obr. 1-5 Vznik mezodermy dokumentovaný na příčných řezech vyvíjející se larvy kopynatce. 1 – ektoderm, 2 – neurální ektoderm, 3 – entoderm, 4 – mezoderm, 5 – základ struny hřbetní, 6 – splachnopleura, 7 – somatopleura, 8 – dutina střeva, 9 – céloom, 10 – neurální trubice, 11 – struna hřbetní. (podle Hatscheka, z Langa 1965)

Na příčných řezech vyvíjejícím se zárodkem kopynatce (**obr. 1-5**) je možno pozorovat uspořádání zárodečných listů a jejich postupný vývoj. Povrch je tvořen *ektodermem*, ze kterého vzniká jednovrstevná pokožka (*epidermis*). Prvostřevo tvořené *entodermem* se v dorzální části vchlípuje jako dvě podélné lišty, které se posléze od entodermy odškrcují a postupně (odpředu dozadu) vytvářejí páry *célových* váčků, které se souborně označují jako *mezoderm*. Vně se mezoderm dotýká ektodermy a jako *somatopleura* (tedy vnější stěna célo-

vých váčků) se podílí na stavbě tělní stěny. Mediálně se dotýká mezoderm (tedy vnitřní stěna célomových váčků) střeva a tato vrstva se nazývá *splanchnopleura*. Splanchnopleury obou protilehlých célomových váčků se v místech, kudy neprobíhá trávicí trubice, vzájemně dotýkají a vytvářejí duplikaturu zvanou *mezenterium*. Splanchnopleury tudíž obalují vnitřní orgány a vytvářejí pro ně závěsy. Vznik této duplikatury je zřejmý z obrázku (**obr. 1-7**). Přepážky mezi jednotlivými célomovými váčky na každé straně během metamorfózy v dospělého kopinatce mizí a vzniká tak souvislá peribranchiální dutina (zvaná též atrium neboli ožaberní prostor). Vnitřní orgány se tedy nenacházejí uvnitř célomové dutiny, ale jsou od ní odděleny stěnou, což se často označuje jako extraperitoneální uložení.

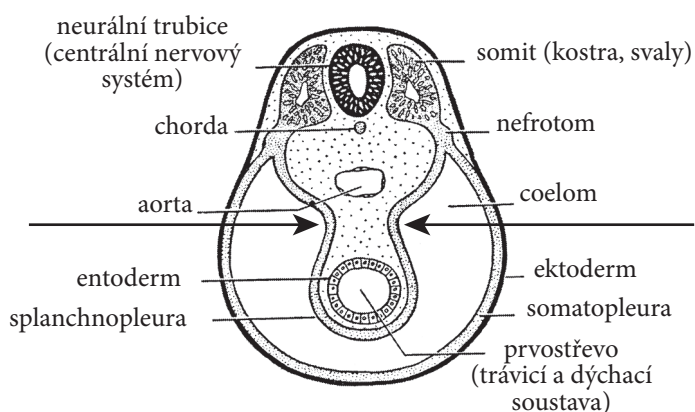


Obr. 1-6 Vývoj zárodečných obalů a extraembryonálního céloму (dutině mezi somatopleurou a splanchnopleurou) ptačího embrya. A – příčný řez, B – podélný řez. (podle Kenta a Carra 2001)

U obratlovců se zárodečné listy vyvíjejí vzhledem k většímu množství žlutku poněkud jinak, než jak tomu je u kopinatce. Podstatný rozdíl v rýhování vajíčka začíná na úrovni blastuly. Zárodek je u živočichů s velkým množstvím žlutku uložen na povrchu vajíčka a je plochý. Výsledek vzájemného postavení zárodečných listů u embrya je u všech obratlovců stejný, jejich utváření se však neděje jednoduchým vchlipováním, jako je tomu u kopinatce, ale kombinací vchlipování a migrace buněk. Dorzální část každého célomového váčku se vyplňuje a vzniká tak útvar bez dutiny, zvaný *somit*. Zatímco přepážky mezi ventrální částí célomového váčku mizí a stejně jako u kopinatce zde vzniká pár souvislých célomových dutin, somity zůstávají navzájem odděle-

ny přepážkami (septy). Na rozdíl od kopinatců se somit diferencuje na *sklerotom* (přiléhá k chordě a neurální trubici a vzniká z něj obratel), *myotom* (zaujímá větší část somitu a vznikají z něj trupové a končetinové svaly) a *dermatom* (přiléhá k vnější stěně těla a vzniká z něj škára). U kopinatce je somit vývojovým základem pouze pro svalstvo (somit kopinatce lze tedy cele považovat za myotom), není diferencován na sklerotom a dermatom, a proto se u kopinatce nevytváří páteř ani škára.

Trvale suchozemští obratlovci (*Amniota*) se na rozdíl od ryb, paryb a obojživelníků vyvíjejí v *zárodečných obalech*. Ty poskytují mechanickou ochranu proti vyschnutí a zprostředkují látkovou výměnu a výměnu plynů. Tyto membrány se nazývají *amnion*, *chorion* a *allantois*. Vychlípená ventrální stěna střeva obrůstá žlutkovou hmotou a vytváří žlutkový váček. Mezoderm sleduje vychlipování žlutkového vaku vrstvou, v níž je uloženo cévní zásobení. Spojení žlutkového vaku a embrya je zajištěno tenkou stopkou. Další zárodečná vrstva, která je tvořena ektodermem a sledována vrstvou mezodermu, vytváří zárodečný obal obsahující tekutinu, jež nahrazuje vodní prostředí. Tento obal se nazývá *amnion*. Podobná zárodečná vrstva tvořená ektodermem a mezodermem vytváří obal, uzavírající celou soustavu vajíčka a embrya. Ten se nazývá *chorion*. Ze střeva se během vývoje zárodka vychlipuje ještě další entodermální váček sledovaný mezodermem obsahujícím cévní zásobení. Tento postupně se zvětšující váček soustřeďující metabolity se nazývá *allantois* (**obr. 1-6**).



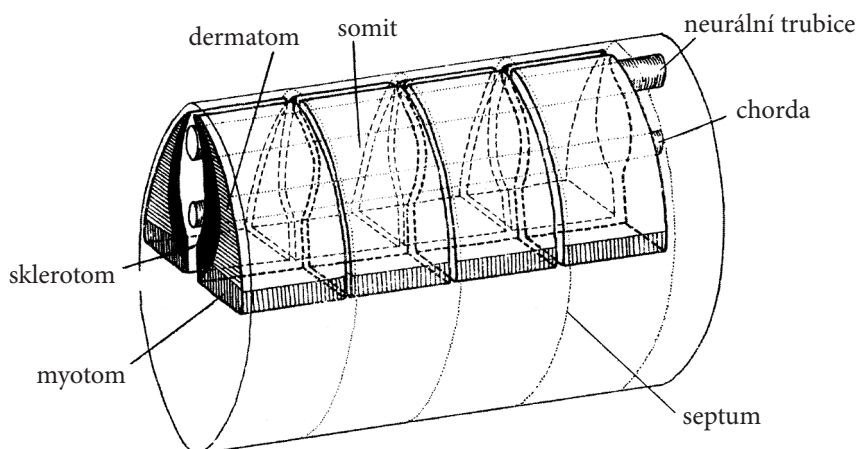
Obr. 1-7 Uložení orgánů vzhledem k célomové dutině. Vnitřní orgány se nenacházejí uvnitř célomové dutiny, ale jsou od ní odděleny somatopleurou nebo splanchopleurou. V místě šipek dochází k dotyku pravého a levého listu splanchopleury. Tím vzniká střevní závěs (mezenterium), ale i závěsy ostatních orgánů, například závěsy vaječníků nebo jater. (podle Romera a Parsonse 1977, z Ročka 2002)

2. Kostra

Kostra obratlovců je tvořena kostmi, chrupkami a vazivovými částmi. Kosti jsou vzájemně spojeny vazy, klouby, švy, nebo mohou druhotně srůstat. Funkce kostry spočívá v tom, že tvoří místa pro úpony svalů a podílí se tak na stavbě pohybového aparátu. Ploché kosti tvoří ochranu hlavy a vnitřních orgánů trupu. Kostní tkáň je evolučním novotvarem typickým pouze pro obratlovce. Její významnou vlastností je schopnost mineralizace a tudíž i fosilizace. Stává se tak vhodným studijním materiálem, který podává svědectví o stavbě těla, ale i o způsobu života vymřelých obratlovců.

Vazivo je výchozí tkáň pro vznik chrupavky a kosti. Některé části kostry mohou na této úrovni v důsledku zablokování osifikačního procesu zůstat (např. fontanely mezi dermálními kostmi lebky nebo bělimi na povrchu oční bulvy, která byla u primitivních ryb, obojživelníků, plazů a ptáků osifikovaná do podoby prstence sklerotikálních kostí).

Chrupavka je tkáň, která se v kostře obratlovců vyskytuje přechodně nebo trvale. Převažuje u nedospělých jedinců. Jejimi přednostmi před kostní tkání jsou pružnost a rychlejší růst. Během dospívání jedince může být nahrazována kostní hmotou. U některých obratlovců tvoří celou kostru po celou dobu života (například u kruhouústých), nebo ve své mineralizované podobě (kalcifikovaná chrupavka) tvoří kostru paryb. Chrupavka je produkována *chondroblasty*, buňkami, které jsou schopné ukládat mukopolysacharidy (proteoglycidy) mezi kolagenní vlákna. Zmíněná síť kolagenních vláken tvoří tvarovou předlohu budoucí chrupavky. Mezi nimi pak vzniká mezibuněčná hmota chrupavky, která se během dospívání odbourává a nahrazuje kostní tkání.



Obr. 2-1 Schéma somitů a jejich částí (*sklerotom, dermatom a myotom*), ze kterých vznikají orgány mezodermálního původu. (z Ročka 2002)

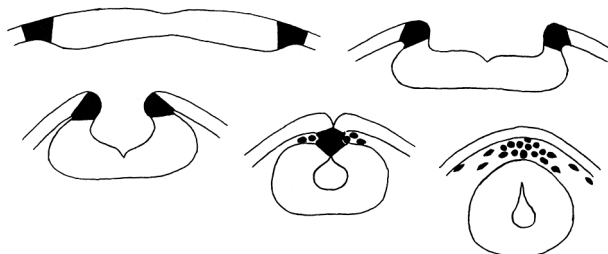
Kostní tkáň je hlavní stavební hmotou kostry většiny obratlovců. Během růstu jedince vzniká v důsledku činnosti *osteoblastů* (které v případě **endochondrální** osifikace vznikají z *chondrocytů*, nebo v případě **endesmální** osifikace přímo z buněk vaziva). Osteoblasty mají schopnost ukládat fosforečnan vápenatý do sítě kolagenních vláken chrupavky nebo do škárového vaziva. Tak se nahrazuje chrupavka nebo vazivo kostní tkání. Kosti takto vzniklé se nazývají **endochondrální**, resp. **endesmální** (= dermální). Kost v době dospělosti přestává růst, což je důsledkem přeměny aktivních osteoblastů v neaktivní osteocyty. Pouze v případě zvětšování dřevěné dutiny se osteocyty mění na osteoklasty, které mají schopnost kostní tkáň rozpouštět. Zlomená kost může na rozdíl od chrupavky srůst, což je dáno schopností inaktivních osteocytů vrátit se do aktivního stavu (tedy měnit se zpětně na osteoblasty).

Část kostry, která vzniká endochondrálně, se nazývá **endoskelet**. Patří sem především kosti vznikající ze somitů (*sklerotomu*) (**obr. 2-1**). K této části kostry patří obratle, žebra, kosti zadní části neurokrania a kosti končetin. Dále do skupiny kostí endoskeletu patří i kosti žaberních oblouků a kosti z nich odvozené, například

čelisti a středoušní kůstky. Tato část endoskeletu však vzniká osifikací buněk neurální lišty (**obr. 2-2**). Buňky neurální lišty jsou sice ektodermálního původu, ale v prostředí mezodermálních somitů se transformují do skeletogenního materiálu. **Exoskelet** vzniká endodermální osifikací ve škáře; proto jsou tyto kosti ploché a těsně pod povrchem těla.

Topograficky se kostra člení na tyto části:

- a) struna hřbetní a páteř;
- b) žebra a hrudní kost;
- c) kostra ploutví, končetin a jejich pletenců;
- d) kostra lebky.



Obr. 2-2 Vznik neurální trubice vchlípením a následným uzavřením neurální ploténky u obojživelníků. Buňky neurální lišty jsou vyznačeny černě. (podle Balinského 1975, z Ročka 2002)

a) Struna hřbetní a páteř

Vznik a vývoj struny hřbetní a páteře. Struna hřbetní (*chorda dorsalis*) vzniká embryonálně z *chordamedodermu*, který je derivátem dorzální stěny prvostřeva (**obr. 1-5**). U kopinatce se zachovává po celý život (**obr. 3-1**). U obratlovců se embryonálně zakládá podobným způsobem jako u kopinatce, ale během dalšího vývoje je více nebo méně potlačena kostrou páteře – kostní nebo chrupavčitou hmotou obratlů. U všech obratlovců je však alespoň v rudimentární podobě zachována i v dospělosti.

Obratle se embryonálně zakládají ze *somitů*, konkrétně z jejich částí označovaných jako *sklerotom* (**obr. 2-1**). Na stavbě definitivního obratle se však podílejí poloviny sousedních sklerotomů, což má za následek, že po jejich splnutí se obratel dostává do pozice septa mezi sousedními somity, ve kterých osifikuje žebro. Tím je zajištěno, že žebro se kloubí na obratel (a nikoliv do meziobratlového prostoru) a že meziobratlové svaly, které zůstaly na místě embryonálních myotomů, se upínají na sousední obratle. Tento proces *resegmentace sklerotomů* tudíž zajišťuje pohyblivost páteře.

U starobylých obratlovců se ještě obratlové centrum skládalo ze dvou částí i u dospělých jedinců. Takovému obratli se říká *diplospondylní*. U devonských lalokoploutvých ryb a nejstarších obojživelníků byly tyto části reprezentovány neúplně osifikovanými prstenci okolo chordy. Vpředu bylo *intercentrum*, vzadu *pleurocentrum*. Jejich vzájemné velikostní i tvarové proporce se značně lišily. U amniot lze resegmentaci sklerotomu a v souvislosti s tím členění obratlového centra na více částí, pozorovat jen v raných obdobích ontogenetického vývoje (**obr. 2-5**).

Evoluci páteře je možno shrnout do několika etap: (1) U vymřelých bezčelistných, kteří byli zároveň nejstaršími obratlovcí, obratle chyběly nebo byly vytvořeny pouze náznaky obratlových oblouků; chorda převládala. (2) U recentních kruhoústých (*Cyclostomata*) je situace podobná, struna hřbetní je kompletně zachována, obratlová těla nejsou vytvořena, obratlové oblouky jsou vytvořeny jen jako drobné chrupavčité výrůstky. (3) U vývojově primitivních čelistnatců (například *Acanthodii* nebo *Placodermi*, ale také u lalokoploutvých ryb, včetně recentní *latimerie*) stále převažuje struna hřbetní, nejsou vyvinuta těla obratlů, ale vytvářejí se neurální, někdy i hemální oblouky. (4) U paryb (*Chondrichthyes*) je chorda kompletně zachovaná, obratle jsou *diplospondylní*, tvořené kalcifikovanou chrupavkou. (5) U nejstarších suchozemských obratlovců bylo

obratlové centrum tvořeno i v dospělosti dvěma osifikovanými částmi, intercentrem a pleurocentrem, navzájem spojenými chrupavkou. Při přechodu obratlovců na souš vzniklo druhotné kloubení obratlů pomocí prezygapofýz a postzygapofýz. (6) U moderních paprskoploutvých ryb, obojživelníků a amniot obě části splynuly a vytvořily okolo chordy kompletní prstenec, který chordu v různé míře zaškrcuje, takže uvnitř obratlového centra prochází jen úzkým kanálkem. (7) U amniot spočíval další vývoj v přerušení chordy, takže její zbytky se zachovávají pouze v meziobratlových prostorech. Tak vznikl obratel. U pokročilých amniot meziobratlové rudimenty chordy přirůstají k sousedním obratlům, a tak vznikly obratle procélní a opistocélní. Funkci chordy tak kompletně převzala páteř.

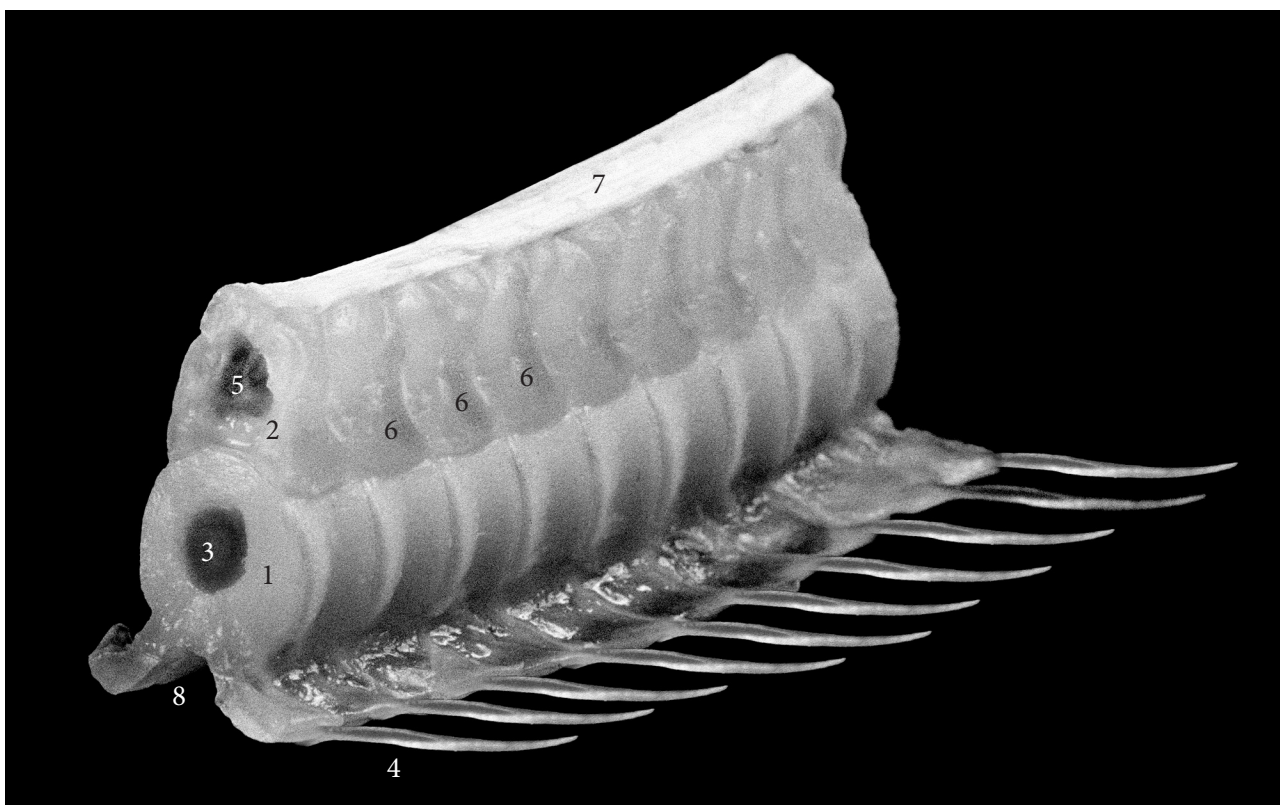
Struna hřbetní (*chorda dorsalis*) je z hlediska fylogenetického vývoje obratlovců nejjednodušším útvarem tvořícím výtuhu těla. Je to nesegmentovaný elastický útvar, uložený pod neurální trubici a nad trávicí soustavou. Jeho stavba je založena na principu hydroskeletu: uvnitř jsou velké buňky vyplněné tekutinou, na povrchu jsou vrstvy tvořené křížícími se vlákny. Celek je tudíž rigidní, ale zároveň elastický, což u primitivních obratlovců, kteří žili výlučně ve vodě, zcela postačovalo.

Kopinatci (*Cephalochordata*) mají strunu hřbetní v detailech mírně odlišnou. I u nich je to orgán tvořený vazivovým obalem, uvnitř něhož se však nacházejí svalová vlákna, která jsou chemickým složením podobná bílkovině svalů bezobratlých. Tato vlákna jsou uložena v discích, seřazených za sebou v podobě sloupce mincí. Kontrakce vláken zvyšují pevnost chordy. Mezi jednotlivými disky jsou prostory vyplněné vakuolizovanými buňkami s tekutinou. Vnitřní napětí těchto buněk dodává chordě pevnost. Svalová vlákna v discích jsou uspořádána příčně od středu k povrchu disku. Tato vlákna mají spojení s pochvou chordy a také s motorickými neurony neurální trubice (**obr. 3-1**). Hřbetní struna kopinatce má tedy i významnou pohybovou funkci.

Páteř (*columna vertebralis*) je základem kostry většiny obratlovců. Jde o segmentovanou část, složenou z obratlů. Obratle jsou tvořeny chrupavkou nebo kostní tkání. U nejstarších obratlovců vznikaly obratle jako místa, kam se deponoval přebytek anorganických látek v těle a odkud se opět mohl v případě potřeby remobilizovat (tato vlastnost kostní tkáně být úzce navázána na metabolismus se zachovala dodnes). Vedlejším důsledkem pak byla ochrana míchy a dorzální aorty (**obr. 2-3**). Postupně se obratle v páteři staly i významným místem pro úpony svalů trupu a ocasu. Proto se na nich vyvinuly různé výběžky (*apofýzy*). Ve vodním prostředí se páteř pohybuje převážně do stran a toto laterální vlnění se zachovalo i u ocasatých obojživelníků a plazů (např. krokodýlů). U savců se v důsledku přesunu končetin pod tělo pohybuje páteř převážně v dorzoventrální rovině. V souvislosti s funkčními specializacemi různých úseků páteře došlo k jejímu rozlišení na krční, hrudní, bederní, křížovou a ocasní část. Na páteři se rovněž projeví adaptace k různým formám pohybu, např. srůsty obratlů u ptáků v souvislosti s letem nebo zakřivení v souvislosti s bipedním pohybem primátů.

Obratel (*vertebra*) je kostěný nebo chrupavčitý segment páteře. Skládá se z těla (*corpus vertebrae* neboli *centrum*) a výběžků (*apofýzy*). Apofýzy mají významnou funkci jako místo pro úpony vazů a svalů. Dorzálně od těla obratle je pár neurálních oblouků (*arcus vertebrae, neurapofýza*), které chrání míchu a vytvářejí tak páteřní kanál (*canalis vertebralis*). Nad míchou navzájem splývají do podoby trnového výběžku (*processus spinosus*). Z těla obratle vybíhá v místě jeho spojení s neurálním obloukem na každé straně příčný výběžek (*processus transversus, diapofýza*). Na tomto výběžku a na obratlovém těle jsou jamky pro kloubní spojení se žebry. Sousední obratle jsou u vodních obratlovců navzájem kloubně spojeny výlučně svými centry. U suchozemských obratlovců vybíhá v úrovni spojení obratlového centra a neurálních oblouků kranálně i kaudálně ještě pár dalších výběžků. Ty zajišťují přídatná kloubní spojení mezi jednotlivými obratli. Kranální výběžky se nazývají *prezygapofýzy* a kaudální *postzygapofýzy* (**obr. 2-7 a 2-8**). Tělo obratle vzniká z osifikačních center, která objímají chordu a rozrůstají se okolo ní, obratlové výběžky se zakládají rovněž z různých osifikačních center.

Obratle paryb. Vznik a tvar obratlů není v rámci celé skupiny stejný. Žraloci mají obratle kranálně i kaudálně konkávní (*bikonkávní* neboli *amficélní*), uvnitř s dobře zachovanou strunou hřbetní (**obr. 2-3**). Obratle a jejich výběžky vznikají embryonálně z několika vazivových základů, které zasahují do obalů chordy a kalcifikují. Obratlové tělo (*centrum*) se skládá ze dvou zárodečných částí, proto se podle svého vzniku nazývají obratle *diplospondylní*.

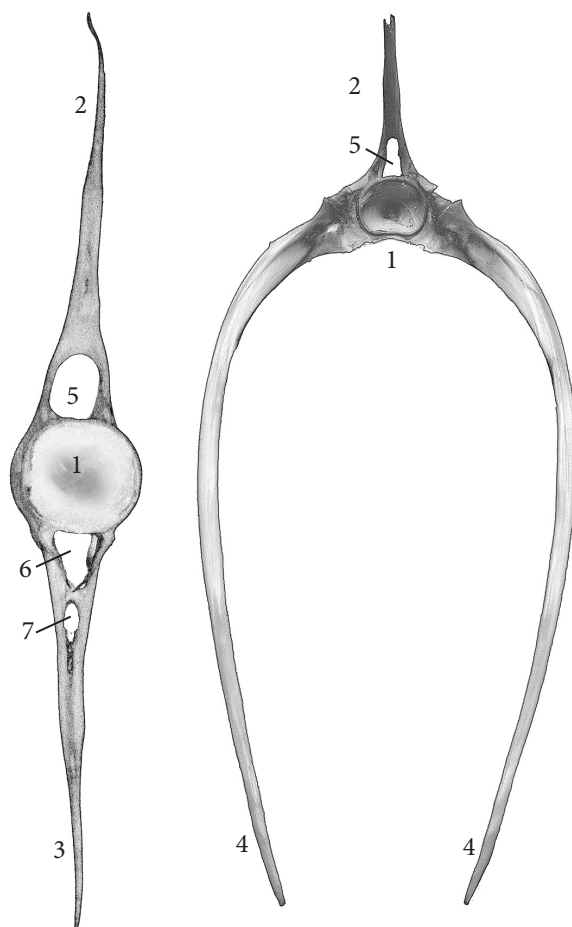


Obr. 2-3 Páteř žraloka modrého (*Prionace glauca*).

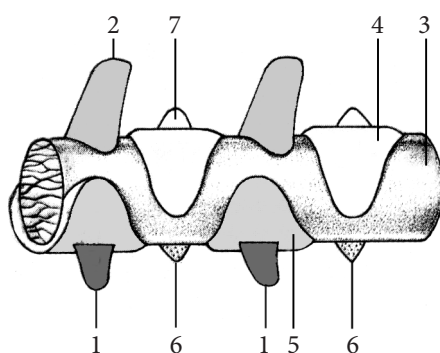
1 – tělo obratle (*corpus vertebrae*), 2 – neurální oblouky (*arcus vertebrae*), 3 – hřbetní struna (*chorda dorsalis*), 4 – ventrální žebra, 5 – páteřní kanál, 6 – báze neurálních oblouků, 7 – vazivový pruh spojující neurální oblouky, 8 – zářez pro úchyt dorzálního mezenteria; probíhá zde hřbetní aorta (*aorta dorsalis*) a párové zadní kardinální žíly (*venae cardinales posteriores*). (orig.)

Obratle ryb. Většina ryb má rovněž amficélní typ obratle. Amficélní obratel je na svém kraniálním i kaudálním povrchu konkávní (**obr. 2-6A**). Těla sousedních obratlů se navzájem dotýkají svým vnějším obvodem a uvnitř meziobratlových prostorů je zachovaná chorda. Ta u primitivních forem může probíhat i tenkým chordálním kanálem v těle obratle, takže si v celé páteři zachovává kontinuitu. U ocasních obratlů se k tělu obratle ventrálně připojuje pár hemálních oblouků (*arcus ventralis, haemapofýza*), který je obdobou neurálních výběžků (**obr. 2-4**). Chrání ocasní aortu a na svých koncích splývají v hemální výběžek.

Obratle obojživelníků. Obratle primitivních obojživelníků se i v dospělosti skládají z několika kostěných částí, které reflektují jejich embryonální vznik (v případě obratlového centra je to *intercentrum* a *pleurocentrum*). *Intercentrum* je buď kostěná část ve tvaru „U“ objímající zespodu hřbetní strunu, nebo souvislý prstenec okolo ní. Další částí je *pleurocentrum*, nejčastěji párové, uložené dorzolaterálně od struny hřbetní. Také *pleurocentrum* však může vytvářet kompletní prstenec okolo chordy. K takto utvářenému centru se přikládají *neurální oblouky* (u amniot se zakládají jako pár basidorsalií jen v embryonálním vývoji). Evolučně nejpůvodnější typ obratle se nazývá *rachitomní* (*intercentrum* ve tvaru písmene „U“, *pleurocentra* malá, umístěná dorzolaterálně); měli ho již rybí předci obojživelníků. Další typy obratlů vznikly změnami vzájemných proporcí *intercentra* a *pleurocentra*, které vyústily v kompletní zánik jednoho z nich (jestliže se zachovalo pouze *intercentrum* a *pleurocentrum* zcela zaniklo, nazývá se takový obratel *stereospondylní*, jestliže je dominantní *pleurocentrum* a *intercentrum* se redukovalo jen na nepatrný zbytek, nazývá se *embolomerní*). Bylo již zmíněno výše, že obratle se podle tvaru styčných ploch svých center rozlišují na *amficélní*, *opistocélní*, *procélní* a *acélní* (**obr. 2-6**). Amficélní obratle se kromě ryb vyskytují u většiny recentních ocasatých obojživelníků (*Urodela*), červorů (*Apoda*) nebo hatérie (*Sphenodon*). V meziobratlových prostorech se u nich zachovávají zbytky chordy.

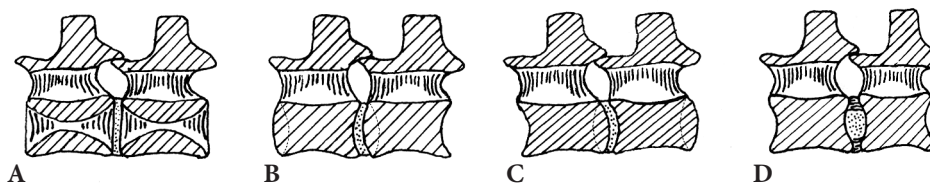


Obr. 2-4 Obratle kapra obecného (*Cyprinus carpio*). Vlevo ocasní obratel, vpravo trupový obratel s žebry. 1 – tělo obratle, 2 – trnový výběžek, 3 – hemální výběžek, 4 – žebro, 5 – páteřní kanál (pro průchod míchy), 6 – hemální kanál (pro průchod dorzální aorty), 7 – hemální kanál pro průchod ocasní žíly. (orig.)



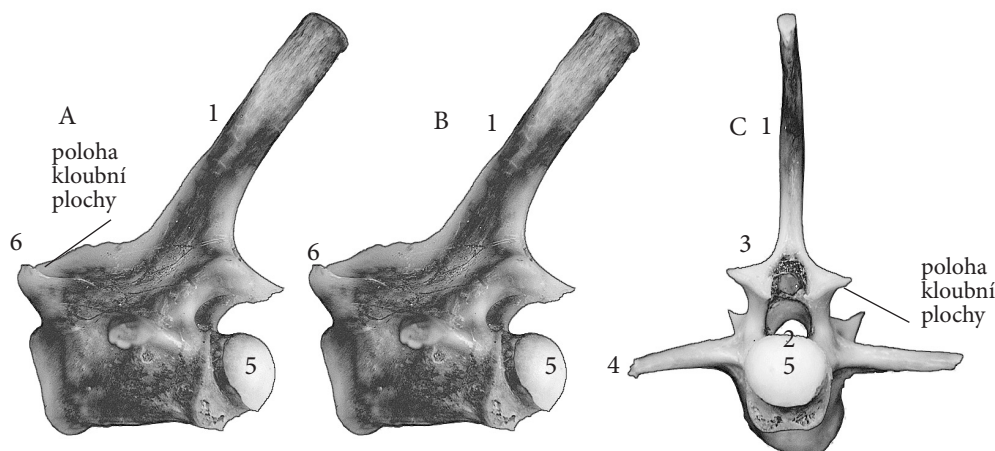
Obr. 2-5 Strukturální komponenty, ze kterých vzniká obratel amniot.
 1 – basiventrale, 2 – basidorsale, 3 – chorda, 4 – pleurocentrum, 5 – hypocentrum = intercentrum,
 6 – interventrále, 7 – interdorsale. (podle Starcka 1965 a Sigmunda 1992)

šipka ukazuje kaudální směr →



Obr. 2-6 Typy obratlových center. A – amficélní, B – opistocélní, C – procélní, D – acélní. Na obr. B a C jsou tenkou čarou vyznačeny části, které vznikají z meziobratlových disků. (podle Romera a Parsonse 1977)

Obratle recentních plazů. Jsou to vesměs *procélní* obratle, což znamená, že konkávní plocha směřuje kraniiálním směrem (k hlavě). Vytvořily se z těla obratle (*centra*) a z malého, kaudálně uloženého meziobratlového disku, který je zbytkem chordy. Vznik procélního obratle lze tedy odvodit od amficélního typu tak, že jeho kaudální konkavita srostla s meziobratlovým diskem a konkávní plocha zůstala pouze na přední části centra (**obr. 2-7**). *Opistocélní* obratle s konkávní plochou obratlového těla směřující kaudálně vznikají stejným způsobem, ale meziobratlový disk srůstá s tělem obratle na jeho kraniiální straně.

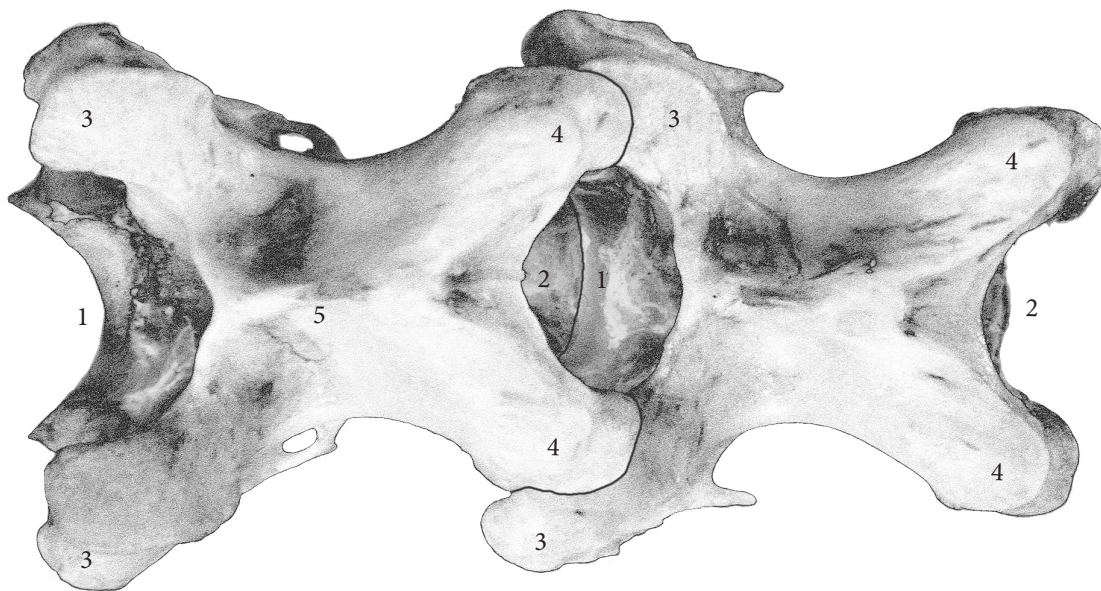


Obr. 2-7 Procélní obratle leguána (*Iguana sp.*) z ocasní části páteře. A, B – pohled z levé strany na dva oddálené sousední obratle, C – pohled na obratle zezadu.

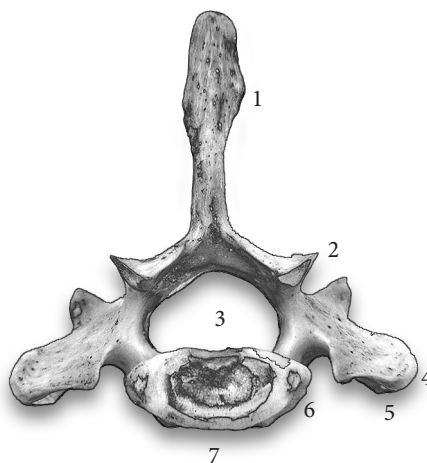
1 – trnový výběžek (*processus spinosus*), 2 – páteřní kanál, 3 – kaudální kloubní výběžek (*postzygapofýza*; výběžek s ventrálně uloženou kloubní plochou pro spojení s následujícím obratlem), 4 – příčný výběžek (*processus transversus*), 5 – kloubní hlavice zapadající do konkavity následujícího obratle, 6 – kraniiální kloubní výběžek (*praezygapofýza*); výběžek s dorzálně uloženou kloubní plochou pro spojení s předcházejícím obratlem. (orig.)

Heterocélní obratle. Tyto obratle vytvářejí spojení, umožňující velkou ohebnost páteře (**obr. 2-8**). Nacházejí se v krční páteři ptáků, želv a v celé páteři hadů. Název *heterocélní* znamená, že kloub spojující obratle vzniká ze dvou párů výběžků (vpředu pár *praezygapofýz* a nad nimi další pár kloubních výběžků, které se označují jako *zygosfény*, vzadu pár *postzygapofýz* a nad nimi pár konkavit, zvaných *zygantra*, do kterých zapadají *zygosfény* následujícího obratle). Toto dvojí kloubení výrazně zvyšuje pohyblivost páteře.

Acélní obratle se vyskytují u savců. Na styčných obratlových plochách není patrná žádná konvexita ani konkavita. Existují tam meziobratlové ploténky tvořené vazivovou chrupavkou, která na tomto místě vzniká jako zbytek embryonální chordy (**obr. 2-9**).



Obr. 2-8 Dorzální pohled na dva kloubně spojené krční obratle ptáka. 1 – kraniální kloubní jamka, 2 – kaudální kloubní hlavice, 3 – praezygapofýza, 4 – postzygapofýza, 5 – trnový výběžek. (orig.)



Obr. 2-9 Hrudní obratel kuny skalní (*Martes foinea*) při pohledu z kaudální strany. 1 – trnový výběžek (*processus spinosus*), 2 – kaudální kloubní výběžek (*postzygapofýza*), 3 – páteřní kanál, 4 – příčný výběžek (*processus transversus*), 5 – kloubní plocha pro spojení s hrbolkem žebra (*fovea costalis transversalis*), 6 – kloubní plocha pro spojení hlavičky žebra a těla obratle (*fovea costalis*), 7 – tělo obratle (*corpus vertebrae*). (orig.)

Diferenciace obratlů v rámci páteře. U ryb jsou obratle morfologicky velmi málo rozlišené. V útrobní části těla se vyskytují obratle s neuzavřenými hemálními výběžky. V ocasní části jsou tyto výběžky kompletně vyvinuty, navzájem srůstají a kryjí hemální kanál (**obr. 2-4**). Život na souši si vynutil zvýšenou pohyblivost lebky. Proto se u suchozemských obratlovců diferencovaly krční obratle. Hrudní obratle se u pokročilejších suchozemských obratlovců odlišily v souvislosti se vznikem žebér a hrudního koše, které získaly funkci při dýchání (u obojživelníků, plazů a ptáků je však mechanismus dýchání zajištěn jinak). Hrudní obratle tetrapodů mají dvě jamky pro spojení se žebrem, jednu na příčném výběžku (*fovea costalis transversalis*) a druhou na těle obratle (*fovea costalis*). Váha těla suchozemských obratlovců se prostřednictvím obratlů, žebér, kosti hrudní a pletence lopatkového přenáší na přední končetiny. U těch skupin suchozemských obratlovců, kteří nemají vyvinuto sternum (např. vymřelí obojživelníci a některé skupiny plazů) nebo žebra (žáby), neexistuje mezi páteří a lopatkovým pásmem žádné pevné kostní nebo kloubní spojení a přední končetiny jsou k páteři upevněny pouze prostřednictvím svalů (**obr. 2-13**). V oblasti připojení zadních končetin došlo (zejména u velkých sucho-

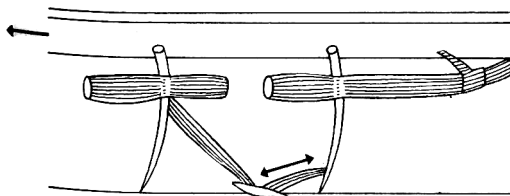
zemských obratlovců, například savců nebo dinosaurů) ke zpevnění páteře srůstem obratlů v křížovou kost (*os sacrum*). K výrazným srůstům obratlů dochází u žab (*Anura*), kde ocasní obratle tvoří *urostyl*. U ptáků někdy dochází ke srůstu několika hrudních obratlů v *notarium*. Srůstem bederních a křížových obratlů vzniká u ptáků *synsacrum*. Zbytky kaudálních obratlů u ptáků srůstají v *pygostyl*. Významné srůsty obratlů jsou i u lenochodů (*Bradypodidae*). Ocasní obratle si u ocasatých obojživelníků ponechávají ve vodním prostředí lokomoční funkci, stejně jako tomu bylo u ryb. Ocas dvounohých ještěřů má funkci stabilizační a podpůrnou. Podobně je tomu i u klokanů. Ocas některých stromových obratlovců má funkci uchopovací (*prehensilní*), ale hlavně stabilizační, zabezpečuje totiž rovnováhu při pohybu na větvích. Ocas vodních savců (např. kytovců) má druhotně funkci pohybovou, protože se však u savců páteř pohybuje dorzoventrálně (na rozdíl od ryb a obojživelníků, kde se pohybuje převážně laterálně), je zakončen horizontální ocasní ploutví, nikoliv vertikální.

b) Žebra a hrudní kost

Vznik a vývoj žeber a hrudní kosti. Žebra jsou párové chrupavčité nebo kostěné výztuhy, které se připojují k obratlům. Jejich funkcí je chránit vnitřní orgány a poskytnout místa pro úpony dýchacích svalů. U ryb se ke každému obratli v oblasti dutiny břišní připojuje jeden pár žeber, který se formuje v místě křížení horizontálního septa (která u ryb člení trupové svalstvo na horní a dolní část) s jednotlivými myosepty (vertikálními vazivovými přepážkami mezi jednotlivými svalovými bloky); jsou homologická žebřům suchozemských obratlovců. Někdy se však jako tzv. ventrální žebra označují hemální oblouky obratlů, které v oblasti dutiny hrudní samozřejmě nemohou vytvářet hemální trn, a proto směřují – podobně jako skutečná žebra – rovněž do tělní stěny. Nejsou to však skutečná žebra, jsou to části trupových obratlů. Protože se žebra embryonálně zakládají v *myoseptech* a navazují na sklerotom, patří k endoskeletu (**obr. 2-1**).

Hrudní kost je rovněž endochondrálního původu, zakládá se z příčných vazivových pruhů, které oddělují sousední segmenty přímého svalu břišního (*m. rectus abdominis*). Její původní segmentace je patrná i u člověka. Ke kosti hrudní se připojují žebra a prsní sval (*m. pectoralis*), který u suchozemských obratlovců zdvihá trup nad úroveň podkladu.

Žebra vodních obratlovců. Kruhoustým (*Cyclostomata*) žebra chybějí, u paryb (*Chondrichthyes*) se vyskytují jen tzv. ventrální žebra (**obr. 2-3**). U většiny kostnatých ryb (*Osteichthyes*) jsou vyvinuta skutečná žebra, která se kloubí k příčným výběžkům obratlů.



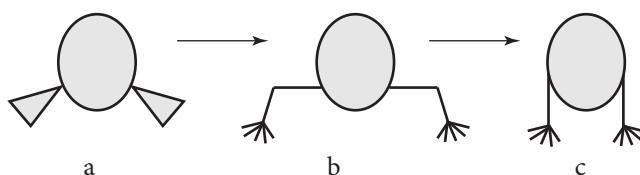
Obř. 2-10 Svaly ovládající břišní šupiny hadů. (podle Veselovského 1978)

Žebra tetrapodů. Vývojově primitivní tetrapodi měli žebra na všech obratlích, včetně krční a ocasní páteře. Žebra se spolu s hrudní páteří a hrudní kostí podílejí na stavbě hrudního koše. U suchozemských obratlovců získala postupně tato soustava funkci při dýchání. U žab jsou žebra krátká, většinou srostlá s příčným výběžkem nebo zcela chybějí (**příloha 4**), takže nikdy nedosahují ke sternu. Vdechování vzduchu zajišťují pohyby svalů dna spodiny ústní. Žebra ještěřky (*Draco volans*), která dokáže plachtit, jsou schopna samostatného pohybu, kterým mohou vychlípit kožovitou stěnu od trupu. Naopak žebra želv jsou srostlá s dermálními plochými kostmi krunýře. Významnou roli mají žebra hadů. Slouží pro úpon svalů ovládajících břišní šupiny při plazení (**obr. 2-10**). Žebra ptáků jsou plochá, tenká a charakteristická svým kaudálně směřujícím výběžkem (*processus uncinatus*), který se vždy opírá o sousední žebro. Tato fixace napomáhá k celkovému zpevnění ptačího hrudníku (**příloha 7**). Žebra v krční, bederní a ocasní páteři jsou u suchozemských obratlovců rudimentální a nefunkční. Žebra se embryonálně zakládají z vaziva přepážek mezi somity, později endochondrálně osifikují, stejně jako obratle. Žebra jsou tedy součástí endoskeletu. Zcela odlišná jsou abdominální žebra (*gastralia*) krokodýlů (*Crocodylia*), ještěřů (*Sauria*) nebo hatérií (*Rhynchocephalia*), která nejsou žebry v pravém slova smyslu, ale plochými kostmi dermálního původu.

Hrudní kost (*sternum*). Sternum je kost, která je vyvinuta pouze u suchozemských obratlovců. Zcela však chyběla ještě u nejstarších obojživelníků, z dnešních obojživelníků se vyskytuje pouze u žab. Podobně jako u všech ostatních suchozemských obratlovců, kde je vyvinuta, upínají se na ni prsní svaly. U plazů je hrudní kost (na rozdíl od obojživelníků) spojena s ventrálními konci žeber. Sternum je nejmohutnější u létavých obratlovců. Je ploché a u ptáků (s výjimkou nelétavých forem) z něho ventrálně vystupuje hřeben (*crista sterni*), který slouží ke zvětšení úponové plochy létacích svalů (prsní sval, *m. pectoralis*). Bylo dobře vyvinuto i u pterosaurů (*Pterosauria*) a mezi recentními savci se vykytuje také u letounů (*Chiroptera*).

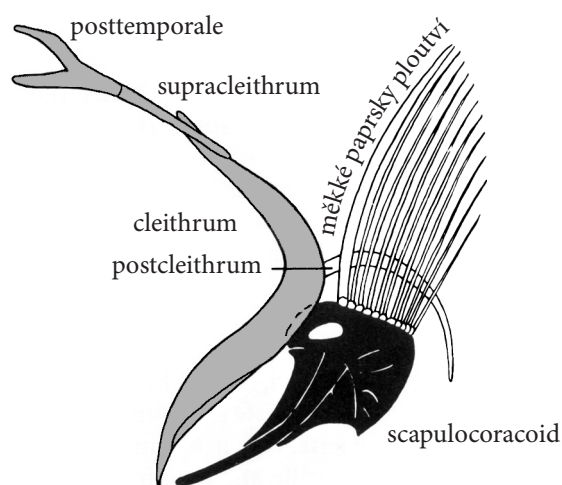
c) Kostra ploutví, končetin a jejich pletenců

Evoluci končetin je možné shrnout do následujících bodů: (1) Pohybovou funkci u nejstarších obratlovců, tedy u bezčelistných, zajišťovaly vlnivé pohyby trupu a nepárové ocasní ploutve do stran v součinnosti s ploutevními lemy. Párové ploutve chyběly. (2) U čelistnatců se vyvinuly párové ploutve vyztužené kostrou, zpočátku pouze k zajištění stability těla. Hlavním lokomočním orgánem ve vodě byla však stále ocasní ploutev. (3) Nejstarší suchozemští obratlovci se již pohybovali pomocí párových končetin, ale trup se stále prohýbal do stran. Pletenec lopatkový se oddělil od lebky, pletenec pánevní se naopak připojil k páteři. (4) Ačkoliv se u suchozemských obratlovců počet prstů ustálil na počtu pět, někdy se stavba končetin v důsledku nejrůznějšího typu lokomoce (létání, hrabání, šplhání, běh, plavání) od tohoto základního schématu značně odlišila. Změny poznamenaly zejména stavbu pletenců a distálních částí končetin.



Obr. 2-11 Vývoj postavení předních končetin vzhledem k tělu. a – ryby, b – obojživelníci a plazi, c – savci a dinosauři. (orig.)

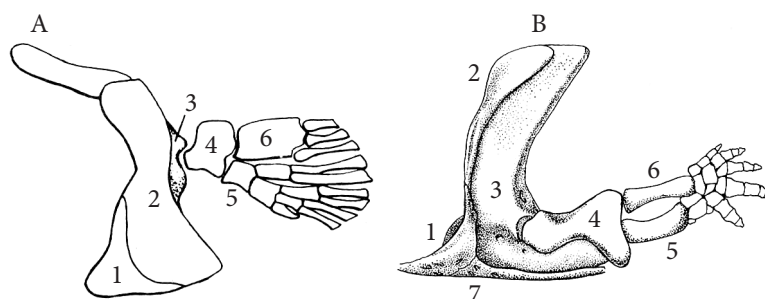
Vznik ploutví a párových končetin. Nejstarší obratlovci a také recentní bezčelistní (mihule a sliznatky) nemají ještě vyvinuté párové ploutve. Jejich hlavním lokomočním orgánem je ocasní ploutev. Pokud se na těle nejstarších zástupců vyskytovaly párové výrůstky, nebyly vyztužené kostrou a sloužily pouze k udržení vertikální stability těla.



Obr. 2-12 Pletenec lopatkový kostnatých ryb (*Teleostei*). (podle Kenta a Carra 2001)

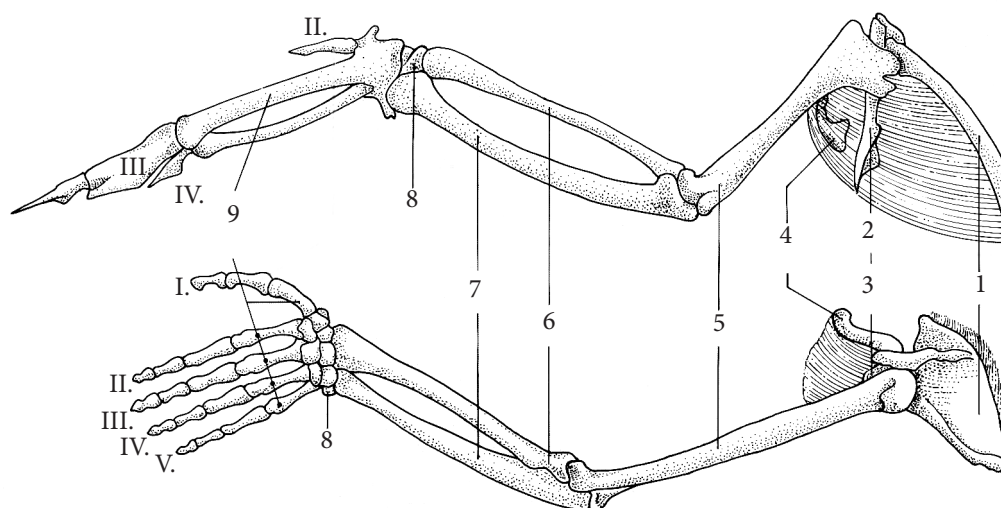
Párové ploutve vodních čelistnatců jsou tvořeny kožními záhyby vyztuženými ohebnými ploutevními paprsky, které vybíhají z kostěných základů. U kostnatých ryb se měkké paprsky nazývají *lepidotrichia* a mají dermální základ (původem z řad drobných kostěných šupin dermálního původu), stejně jako šupiny kryjící tělo; jsou tedy součástí exoskeletu. U paryb jsou ploutevní paprsky tvořeny kalcifikovanou chrupavkou, jsou tedy součástí endoskeletu. Nazývají se *ceratotrichia*. Párové ploutve mají hlavně funkci stabilizační – zabraňují šroubovitému pohybu těla, ke kterému by jinak došlo v důsledku činnosti ocasní ploutve. Jejich pohybová funkce je omezená, jde spíše o udržování těla na místě nebo o pohyb na krátkou vzdálenost. U kostnatých ryb také zrychlují proudění vody za skřelemi. Hlavním pohybovým orgánem ryb je ocasní ploutev. Pro vývoj končetin tetrapodů jsou však podstatné pouze párové ploutve hrudní (prsni) a párové ploutve břišní.

Původ ploutví se odvozuje z ploutevního lemu (*metapleury*), který je vyvinut u kopinatce (metapleurová teorie). Ocasní, řitní a hřbetní ploutve vznikly rozpadem nepárové části metapleury, párové ploutve rozpadem obou lemů na ventrolaterální části těla. Platnost této teorie dokládají nejen embryologické důkazy (schopnost tvořit končetinové základy mají všechny somity mezi předními a zadními končetinami a vznik končetin v tomto prostoru lze uměle vyvolat u všech obratlovců, včetně ptáků a savců), ale i důkazy paleontologické (u vymřelých trnoploutvých, ke kterým patřili nejstarší čelistnatci, se mezi prsními a břišními ploutvemi zakládal ještě různý počet vmezeřených ploutviček, který dokládá průběh původní metapleury).



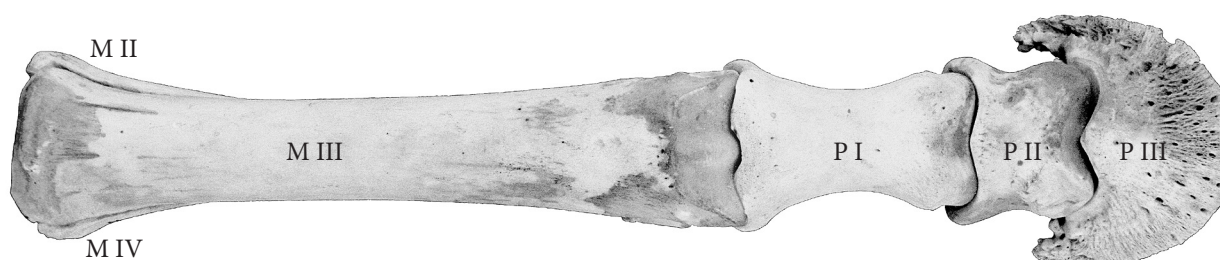
Obr. 2-13 Srovnání pletence lopatkového a přední končetiny rybích předků suchozemských obratlovců a nejstarších obojživelníků (kraniální směr je vlevo). A – lalokoploutvé ryby (*Crossopterygii*), B – primitivní obojživelníci (*Amphibia*), 1 – *clavicula*, 2 – *cleithrum*, 3 – *scapula*, 4 – *humerus*, 5 – *ulna*, 6 – *radius*, 7 – *interclavicula*. (podle Gregoryho 1923, z Romera a Parsonse 1977)

Pletenec (pásma) prsní ploutve a přední končetiny vytváří bázi pro připojení ploutví nebo přední končetiny tetrapodů k tělu. Protože je u ryb součástí lebky, je tvořen souborem kostí endesmálního a enchondrálního původu. Dermální kosti pletence tvoří zadní okraj lebky a u ryb mezi ně patří především kost klíční (*clavicula*) a *cleithrum* (příloha 2). Prsní ploutev se však kloubí k elementu enchondrálního původu (*scapulocoracoid*), který přirůstá k vnitřnímu povrchu cleithra (obr. 2-12 a 2-13). U paryb, kde dermální kosti (tzn. exoskelet) na lebce chybějí, tvoří pletenec lopatkový pouze *scapulocoracoid*. S přechodem obratlovců na souš se *scapulocoracoid* rozpadl na dvě části, lopatku (*scapula*) a kost krkavčí (*coracoid*). Během evoluce suchozemských obratlovců se tyto kosti uplatňovaly různou měrou. Například u ptáků zmohutněla kost krkavčí, protože se na ni upíná jeden z létacích svalů, a naopak se redukovala lopatka, protože svaly, které se na ni upínají, ztratily svou funkci. Obě klíční kosti splynuly u ptáků do podoby vidlicovitého útvaru (*furcula*). U savců zůstaly klíční kosti dobře vyvinuty tam, kde je vyžadován mnohostranný pohyb předních končetin (hrabání, létání, šplhání) a naopak zakrněly u psovitých a kočkovitých šelem, kde po nich zůstal zachován jen vazivový pruh. U kočkovitých šelem je tato adaptace výhodná, kvůli pružným dopadům při skocích z výšky. Klíční kost se zcela redukovala u kopytníků, kteří ji vzhledem k pohybu končetin v jediné rovině nepotřebují. Kromě toho jim nepřítomnost klíční kosti zjednodušuje sklánění hlavy při pasení. Chybí rovněž kytovcům, u nichž je pohyb předních končetin srovnatelný s pohybem ploutví ryb.



Obr. 2-14 Srovnání pletence lopatkového a přední končetiny ptáka (nahore) a člověka (dole).
 1 – lopatka (*scapula*), 2 – kost krkavčí (*os coracoideum*), 3 – výběžek kosti krkavčí (*processus coracoideus*), 4 – kost klíční (*clavicula*), 5 – kost ramenní (*humerus*), 6 – kost vřetenní (*radius*),
 7 – kost loketní (*ulna*), 8 – kosti zápěstní (*ossa carpalia*), 9 – kosti záprstní (*ossa metacarpalia*),
 I.-V. – prsty.
 (podle Richardse 1991)

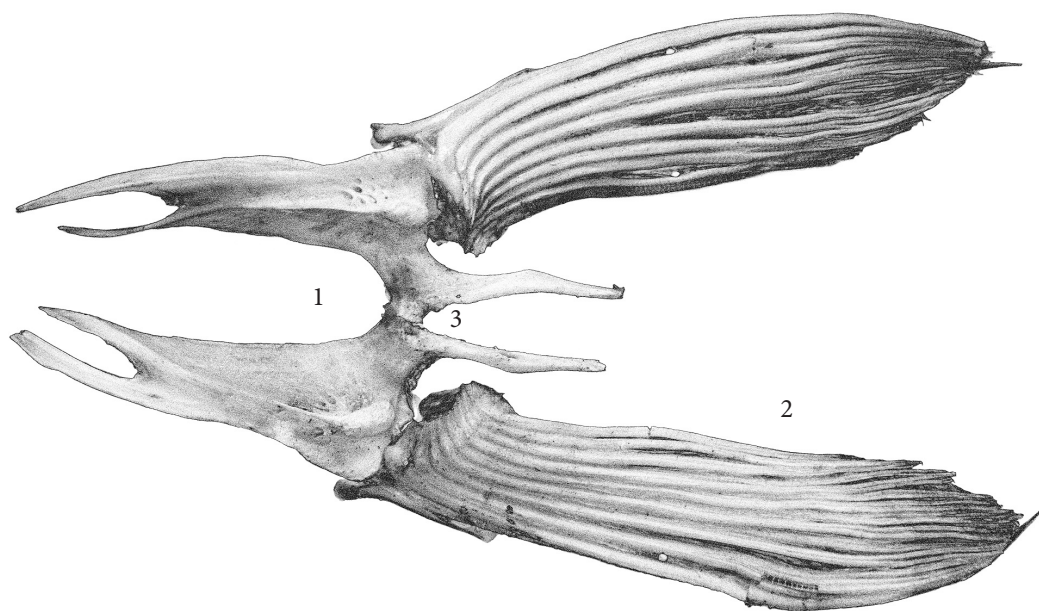
Kostra přední končetiny suchozemských obratlovců. Utváření končetin tetrapodů je závislé na způsobu jejich života. Základem stavby končetiny suchozemských obratlovců byla ploutev prvohorních lalokoploutvých ryb, které měly proximální nepárovou kost, na ni navazující dvě paralelní kosti, a drobnější kosti distální, na které teprve navazovaly ploutevní paprsky (**obr. 2-13A**). To v zásadě odpovídalo kosti pažní (*humerus*), předloktí, tvořené kostí loketní a vřetenní (*ulna*, *radius*), a zápěstí (*carpus*); záprstí (*metacarpus*) a články prstů (*phalangi*) se vytvořily až později (**obr. 2-13B**). Toto základní schéma se však různým způsobem modifikovalo (**obr. 2-14**), nepochybně v souvislosti s adaptacemi k různým funkcím.



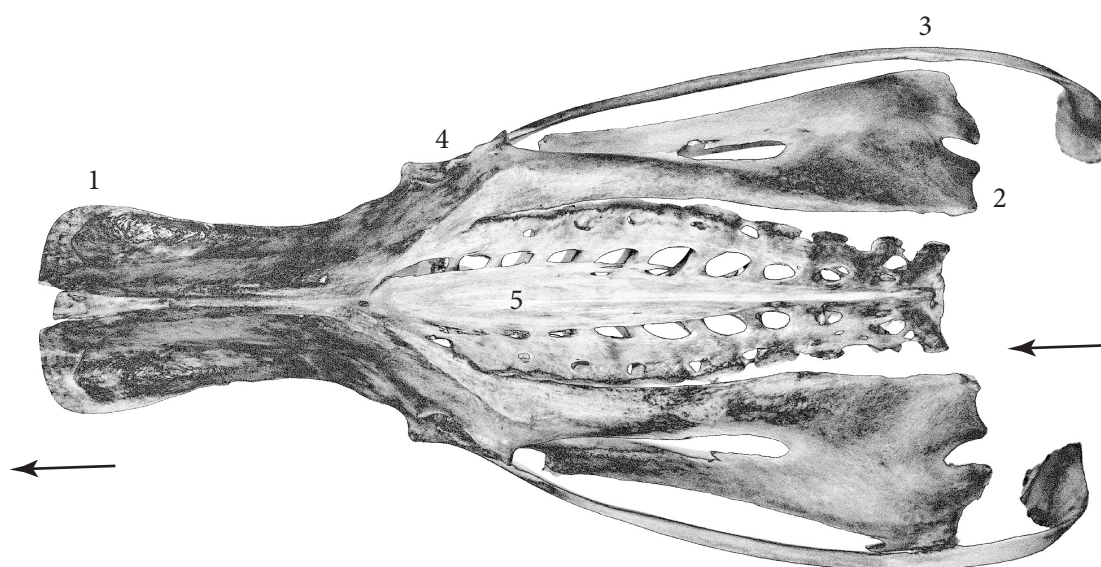
Obr. 2-15 Distální část přední končetiny koně (*Equus caballus*), představovaná středním (třetím) prstem.
 M III – třetí metacarpus, po stranách jsou patrné zakrnělé metakarpy II a IV (M II a M IV); P I – první
 článek 3. prstu, kost spěnková (*os compendale*); P II – druhý článek 3. prstu, kost korunová (*os coronale*);
 P III – třetí článek 3. prstu (*os ungulare*).
 (orig.)

Pletenec pánevní a stabilizace zadních končetin. U ryb se v pánevním pletenci (pásmu břišních ploutví) vyskytují jednoduché párové kostěné nebo chrupavčité destičky spojené symfýzou. Embryonálně se zakládají ze dvou elementů a nazývají se *puboischiadická ploténka*. Puboischiadická ploténka je uložena ve svalstvu trupu a nemá spojení s ostatními částmi kostry. Na ni se kloubně připojují břišní ploutve. Puboischiadická ploténka osifikuje přes stadium chrupavky a je tedy enchondrálního původu, stejně jako scapulocoracoid na pletenci lopatkovém. Na rozdíl od pletence lopatkového však nejsou na pletenci pánevním žádné dermální kosti. Při přechodu obratlovců na souš se puboischiadická ploténka rozdělila na dvě části, kost stydkou (*pubis*) a kost sedací (*ischium*); k nim se navíc přidala nová kost zvaná kyčelní (*ilium*), která napojila pletenec pánevní na sakrální úsek páteře. Tvar pánevních kostí suchozemských obratlovců se liší podle funkce a typu pohybu. Bipední savci

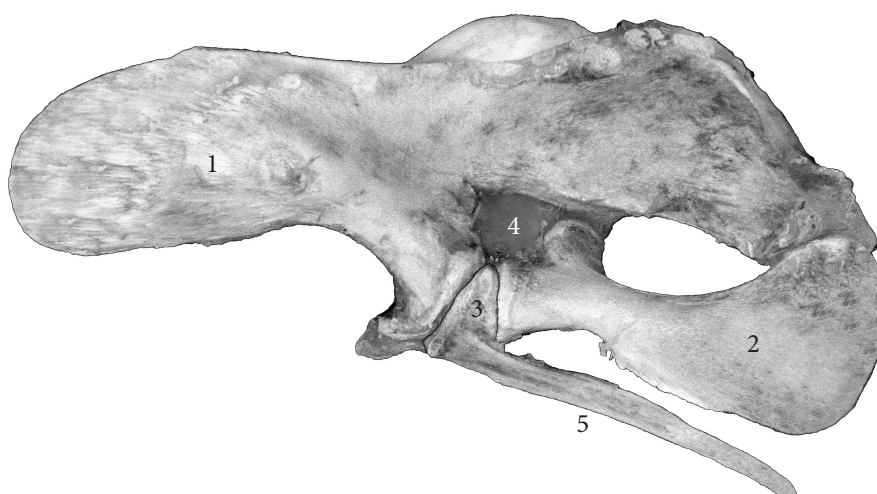
mají ve srovnání se čtyřnohými nebo vodními savci proporcionálně větší pánevní kosti. Pánevní kosti také slouží jako místa anatomických úponů svalů zadních končetin a ocasu a jako mechanická ochrana pánevních orgánů. Kostí pánve se v kloubní jamce pro femur (*acetabulum*) stýkají švy. U ptáků nejsou výběžky párových stydkých kostí (*parapubes*) navzájem srostlé. Jedná se o adaptaci na průchod vajec pánví (obr. 2-17). V ptačí pánvi však dochází k rozsáhlému srůstu s bederní a křížovou páteří. Dochází tak ke zpevnění kostry pro bipední pohyb. U člověka jakožto bipedního savce jsou rovněž dobře vyvinuté pánevní kosti, zejména kost kyčelní, sloužící pro úpon hýžďových svalů, které umožňují vzpřímenou pozici.



Obr. 2-16 Kostra pánevního pletence kostnatých ryb na příkladu kapra obecného (*Cyprinus carpio*). 1 – kosti pánevního pásma chondrálního původu, které jsou homologické pánevním kostem tetrapodů (*ischium* a *pubis*), 2 – paprsky břišních ploutví, 3 – symfýza párových kostí *pubis*. (orig.)



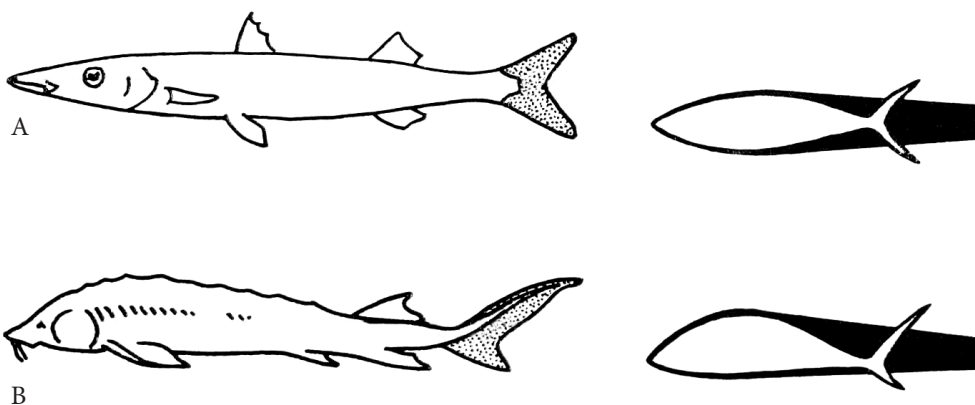
Obr. 2-17 Pánev ptáka na příkladu husy domácí (*Anser sp.*), dorzální pohled, šipkami je označen kranální směr. 1 – kost kyčelní (*os ilium*), 2 – kost sedací (*os ischii*), 3 – výběžek kosti stydké (*parapubis*), 4 – kloubní jamka pro stehenní kost (*acetabulum*), 5 – srostlé křížové obratle (*symsacrum*). (orig.)



Obr. 2-18 Podíl pánevních kostí na tvorbě acetabula. Pět týdnů staré kuře kura domácího (*Gallus* sp.) před dokončením osifikace a srůstu kostí, laterální pohled.

1 – kost kyčelní (*os ilium*), 2 – kost sedací (*os ischii*), 3 – kost stydká (*os pubis*), 4 – kyčelní kloubní jamka pro kloubní hlavici femuru (*acetabulum*), 5 – výběžek kosti stydké (*parapubis*).
(orig.)

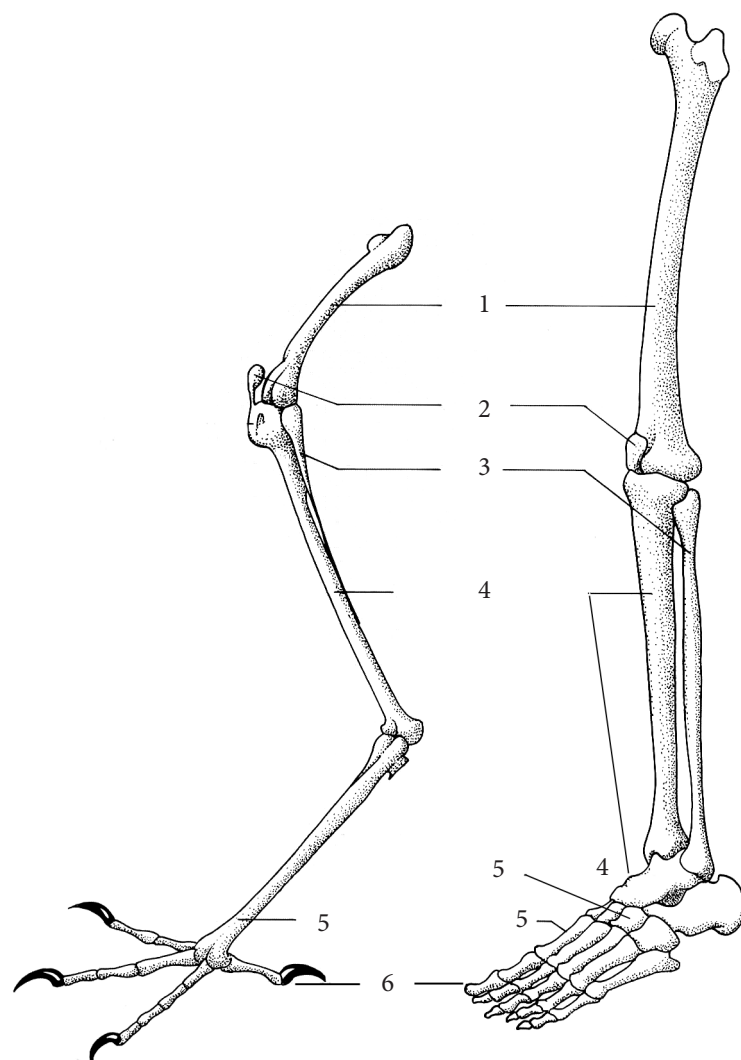
Kostra zadní končetiny. Zadní končetina má pět úseků, podobně jako přední končetina, přičemž proximální elementy lze rovněž najít už u prvohorních lalokoploutvých ryb: stehenní kost (*femur*), holeň, skládající se z kosti holenní a lýtkové (*tibia* a *fibula*), nárt (*tarsus*), zánárt (*metatarsus*) a prsty (*digiti*). Největší rozdíly mezi jednotlivými pohybově různě specializovanými skupinami obratlovců jsou zejména v *distální* části končetiny (**obr. 2-20**).



Obr. 2-19 A – homocerkní ploutev kostnaté ryby cípala (*Mugil* sp.), B – heterocerkní ploutev jesetera (*Acipenser* sp.).
(podle Alejeva 1976 a Heráně 1982)

Nepárové ploutve ryb (ocasní a hřbetní) se vyskytují v mediální rovině těla, mají za úkol udržovat směr pohybu a zabraňovat rotaci. Ocasní ploutev má však především funkci lokomoční. Ocasní ploutve rychle plouvoucích ryb jsou uprostřed, v pokračování osy páteře, vykrojené. Toto vykrojení je adaptace snižující brzdivé účinky turbulence vody na povrchu těla. Víř totiž vzniká ve vykrojení, tedy až za tělem. U pomalu plouvoucích ryb je vykrojení ocasní ploutve malé. Evolučně nejpůvodnějším typem ocasní ploutve čelistnatců je ploutev *heterocerkní* (**obr. 2-19**). Páteř u ní zabíhá do horního, většího laloku (např. žraloci, jeseter). Je-li vnější tvar ploutve symetrický, ale páteř stále zabíhá do horního laloku, nazývá se taková ploutev *homocerkní* (například

u primitivních kostnatých ryb). Je-li ploutev symetrická vně i uvnitř, nazývá se *difycerní*. Vyskytuje se u dnešních dvojdyšných (*Dipnoi*) a u moderních *Teleostei*.



Obr. 2-20 Srovnání kostí pánevní končetiny ptáků (vlevo) a savců (člověka).

1 – kost stehenní (*femur*), 2 – česka (*patella*), 3 – kost lýtková (*fibula*), 4 – kost holenní (*tibia*) a proximální řada zánártních kostí (*tarsus*) člověka odpovídají u ptáka jedinému kostnímu celku *tibiotarsus*, 5 – distální řada zánártních kostí a nártní kosti (*tarsus* a *metatarsus*) člověka odpovídají u ptáka jedinému kostnímu celku zvanému běhák (*tarsometatarsus*), 6 – prsty (*digiti*) I–IV (u člověka I–V). (podle Richardse 1991)

d) Kostra lebky

Evoluci lebky lze shrnout do následujících bodů: (1) Žaberní oblouky, které původně vyztužovaly přepážky mezi žaberními štěrbinami, se zčásti přeměnily na součást ústního aparátu (čelisti). (2) Po přechodu obratlovců na souš se žaberní oblouky, které pozbyly svou původní funkci, přeměnily na kostru pro svaly jazyka (jazylka) a na sluchovou kůstku (columella). (3) U nejstarších amniot se perforovala v souvislosti s rozvojem žvýkacích svalů vnější vrstva dermálních kostí lebky ve spánkové oblasti a vznikly tak spánkové jámy. (4) U plazů a nezávisle na nich také u savců došlo k oddělení vnějších dýchacích cest od dutiny ústní horizontální kostní přepážkou, zvanou druhotné ústní patro. (5) Primární čelistní kloub, který byl dopsud tvořen pozměněnými žaberními oblouky, se během vzniku savců zčásti přeměnil na dvě sluchové kůstky

(kladívko a kovadlinku) a ztratil tak svoji funkci. Nahradil ho druhotný čelistní kloub, který tvoří povrchové, dermální kosti lebky (kost šupinová, squamosum a kost zubní, dentale).

Topografické a vývojové členění lebky. Lebku lze topograficky rozdělit na dvě části: mozkovnu se smyslovými pouzdry (*neurocranium*) a soustavu žaberních oblouků a jejich derivátů (*viscerocranium*). Toto členění však neodráží vývojový původ ani v embryonálním, ani v evolučním smyslu. Je to patrné z toho, že obě části vznikají jak z kostí enchondrálních, tak z kostí dermálních. Ještě důležitější je však to, že zadní (sluchová) část mozkovny vzniká z mezodermy, stejně jako obratle, zatímco čichová a zraková část lebky vzniká z neurální lišty, stejně jako žaberní oblouky viscerocrania. Pro jednoduchou orientaci na lebce je však možné využít následující členění:

Neurocranium

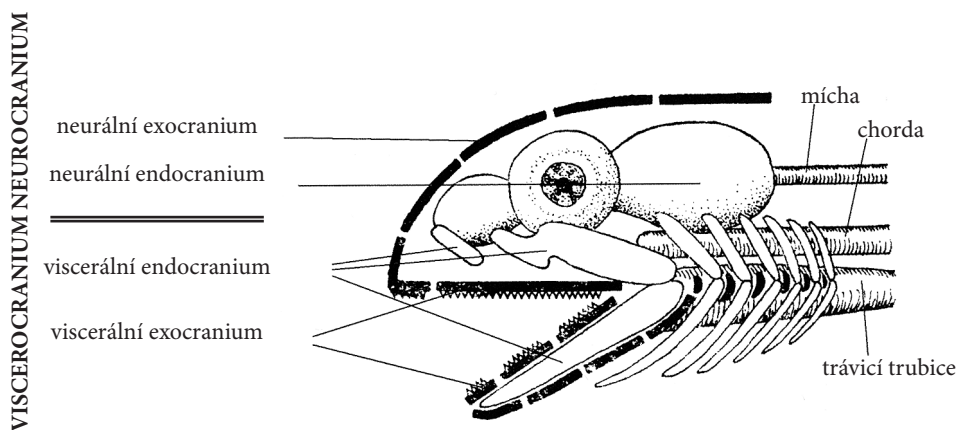
Neurální endocranium (*chondrocranium*)

Neurální exocranium (*dermatocranium*)

Viscerocranium

Viscerální endocranium (*chondrocranium*)

Viscerální exocranium (*dermatocranium*)



Obr. 2-21 Základní členění lebky obratlovce. *Neurocranium* chrání mozek, *viscerocranium* tvoří výztuhy žaberních štěrbin. Obě tyto části jsou tvořeny jednak vnitřními strukturami, vyvíjejícími se z vaziva přes chrupavku k terminálnímu stadiu, jímž je kost (v souhrnu se proto tato část lebky nazývá *chondrocranium* nebo podle své polohy *endocranium*), jednak vnějšími strukturami, vyvíjejícími se osifikací přímo z vaziva, tedy bez mezistadia chrupavky (*dermatocranium*, resp. *exocranium*). Viscerální *endocranium* vzniká kondenzací migrujících buněk neurální lišty, čichové a sluchové pouzdro invaginací epidermálních plakod, ostatní části lebky (včetně očního pouzdra) vznikají ze somitického mezodermy (*exocranium* osifikuje ve škáře, která je na lebce derivátem neurální lišty, týlní část lebky vzniká podobně jako obratle ze sklerotomu). Lebka je tedy funkčně, histologicky i vývojově složitým útvarům. (z Ročka 2002)

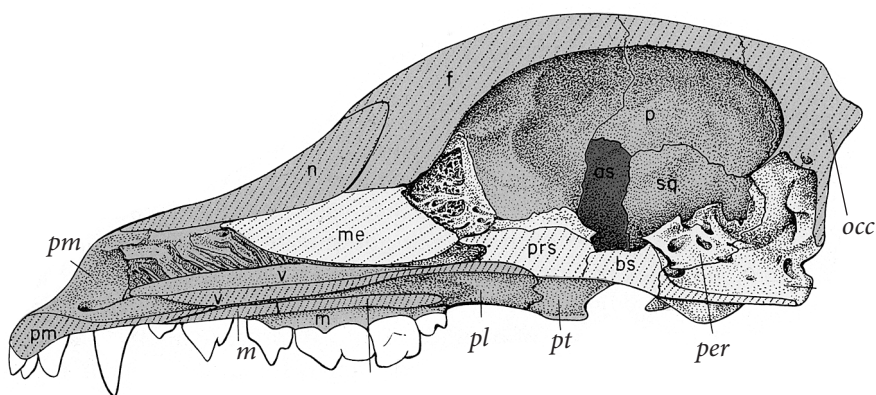
Neurocranium. Neurocranium je schránka kryjící mozek a párové smyslové orgány. Skládá se z kostí chondrálního původu (*endocranium, chondrocranium*) a z kostí dermálního původu (*exocranium, dermatocranium*). Neurální endocranium se u všech obratlovců embryonálně zakládá stejně. Vzniká z dvou párových chrupavek (*prechordální* a *parachordální*), jejichž názvy ukazují na jejich polohu vzhledem k rostrálnímu konci embryonální chordy. Laterálně vznikají tři páry chrupavčitých pouzder, vpředu čichová, vzadu sluchová a mezi nimi zraková (**obr. 2-21**). Prechordální a parachordální chrupavky se rozšiřují a splývají s čichovým pouzdem vpředu a se sluchovým pouzdem vzadu. Tím vzniká dno a stěny mozkovny. Zrakové pouzdro, které v podobě sklerotikálního prstence kostí chránilo u primitivních obratlovců oční bulvu, se během evoluce obratlovců redukovalo na chrupavku a posléze až na vazivo, označované jako bělima (*sclera*). Kosti neurálního endocrania jsou překryty dermálními kostmi neurálního exocrania.

Základní komponenty neurocrania chondrálního původu:

1. v čichové oblasti – *os ethmoidale*
2. na bázi mozkovny – *orbitosphenoid, praesphenoid, alisphenoid, basisphenoid*
3. v oblasti týlní – *basioccipitale, exooccipitale, supraoccipitale*

Základní komponenty neurocrania dermálního původu:

1. kosti kryjící mozkovnu – *nasale, frontale, parietale, squamosum*



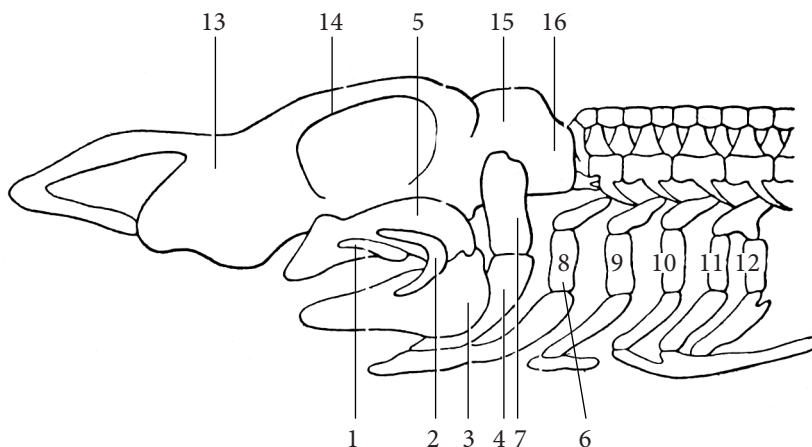
Obr. 2-22 Sagitální řez neurocraniem psa. Kosti znázorněné světle šedou barvou jsou kosti endochondrálního původu, tmavě šedá barva označuje kosti dermálního původu a černá (as) označuje kosti vznikající z palatoquadrata, tedy původem z viscerocrania (viz též **obr. 2-24**).

as – velké křídlo kosti klínové (*alisphenoid*), bs – kost klínová (*os basisphenoidale*), f – kost čelní (*os frontale*), m – horní čelist (*maxilla*), me – *os mesethmoidale*, n – kost nosní (*os nasale*), occ – kost týlní (*os occipitale*), p – kost temenní (*os parietale*), per – *os perioticum* (neboli kost skalní, *os petrosum*); u savců se podílí na stavbě kosti spánkové (*os temporale*), pl – kost patrová (*os palatinum*), pm – *praemaxilla*, prs – *os praesphenoidale*, pt – kost křídlová (*os pterygoideum*), sq – kost šupinová (*squamosum*); u savců srůstá s kostí skalní a vytváří kost spánkovou (*os temporale*), v – kost radličná (*vomer*).

(podle Romera a Parsonse 1977)

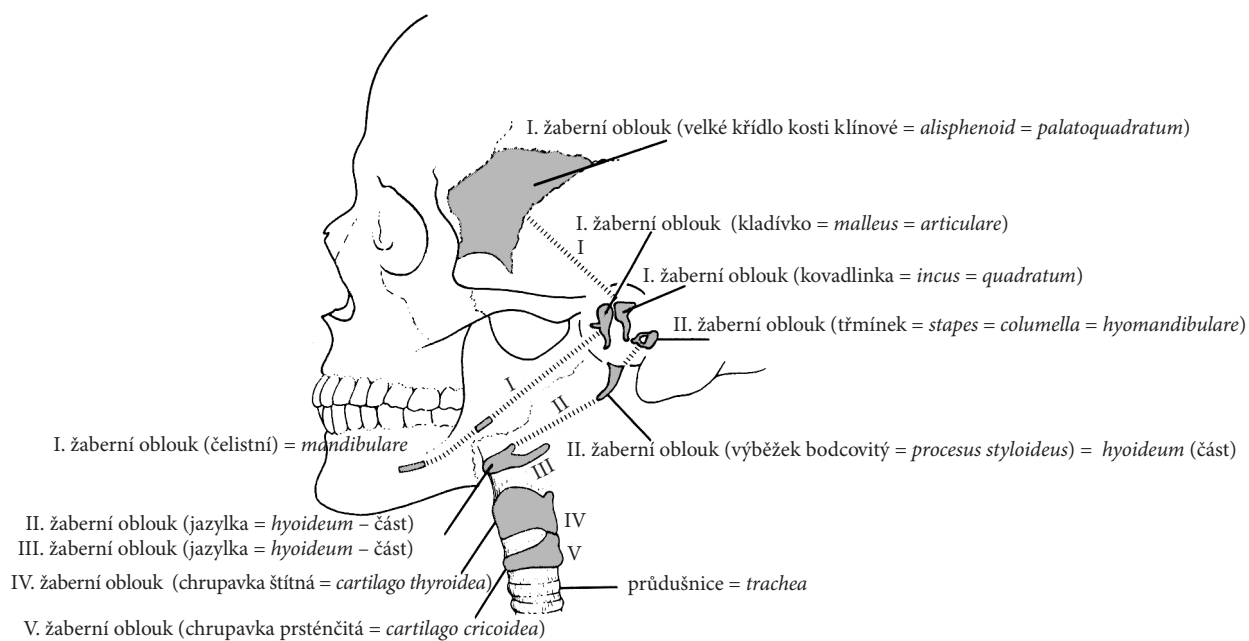
Viscerocranium (*splanchnocranium*) vzniká ze žaberních oblouků. Žaberní oblouky vznikají z neurální lišty (**obr. 2-2**). Neurální lišta je masa volně pohyblivých buněk původem z ektodermu, která se odděluje od neurální ploténky a putuje ventrálním směrem. V oblasti hlavy přitom vytváří vazivové pruhy oddělující žaberní štěrby. Vznikají tak základy budoucího viscerálního skeletu – žaberních oblouků. Tato část viscerocrania vzniklá kalcifikací pojiva se nazývá **viscerální endocranium**. Vyztužuje žaberní systém, upínají se na něj branchiální svaly, dává vznik čelistem, jazylkovému aparátu a dalším derivátům žaberních oblouků čelistnatců (např. sluchovým kůstkám středního ucha).

První žaberní oblouk (čelistní) dává v horní části vznik párovému elementu zvanému *palatoquadratum*, který tvoří vnitřní výztuhu horní čelisti. Ventrální část se přeměňuje ve vnitřní výztuhu spodní čelisti, zvanou *mandibulare* (**obr. 2-24**). *Palatoquadratum* i *mandibulare* jsou u vodních čelistnatců většinou osifikované, s přechodem obratlovců na souš se však osifikační proces těchto elementů zastavil na stadiu chrupavky. Kaudální část palatoquadrata však z funkčních důvodů (podílí se totiž u obojživelníků, plazů a ptáků na stavbě primárního čelistního kloubu) zůstává osifikovaná a nazývá se kost čtvercová (*quadratum*). Zvláštní význam má u hadů, u nichž je podlouhlá a umožňuje oddálení dolní čelisti od lebky a tím polykání relativně velké kořisti. U savců se čtvercová kost změnila v druhou sluchovou kůstku – kovadlinku (*incus*). Rovněž kaudální část *mandibulare* zůstala z funkčních důvodů osifikovaná, protože se u obojživelníků, plazů a ptáků podílí na stavbě primárního čelistního kloubu. U savců se *articulare* změnilo v kladívko (*malleus*). U savců se *palatoquadratum* a *mandibulare* zakládají jen v raném embryonálním stavu, v dospělosti zanikají.



Obr. 2-23 Schéma lebky žraloka máčky (*Squalus* sp.).

1 a 2 – retní chrupavky, podpůrné chrupavky uložené před prvním (čelistním) obloukem, 3 – dolní čelist (*mandibulare*), 4 – *ceratohyale*, ventrální element druhého žaberního oblouku, 5 – horní čelist (*palatoquadratum*), 6 – první *posthyoidní* oblouk, 7 – *hyomandibulare*, dorzální element druhého žaberního oblouku, 8-12 – pět funkčních žaberních oblouků, 13 – čichová oblast lebky, 14 – očníce, 15 – otická oblast lebky, 16 – týlní oblast lebky. (podle Klimova, z Langa 1965)



Obr. 2-24 Homologie žaberních oblouků na lidské lebce. Pořadí žaberních oblouků je označeno číslicemi I–V. (podle Kenta a Carra 2001)

Druhý žaberní oblouk (jazykový). Dorzální část jazykového oblouku se nazývá *hyomandibulare*. Již při vzniku obojživelníků se přeměnila ve sluchovou kůstku zvanou *columella* a zůstává jedinou sluchovou kůstkou i u plazů a ptáků. U savců se nazývá třmínek (*stapes*). Přeměna žaberních oblouků ve sluchové kůstky je pochopitelná, neboť probíhala v bezprostřední blízkosti žaberní štěrby mezi čelistním a jazykovým obloukem, která se změnila v dutinu středního ucha, a v bezprostřední blízkosti vnitřního ucha. U suchozemských obratlovců byla k tomuto přenosu zvukových kmitů z vnějšího prostředí do vnitřního ucha „použita“ kost nejbližší vnitřnímu uchu – *hyomandibulare*. Ventrální část druhého žaberního oblouku – *ceratohyale* má u ryb původní funkci – oporu žaber, u suchozemských obratlovců se podílí na stavbě části jazykového aparátu.

Třetí žaberní oblouk. U ryb si třetí žaberní oblouk ponechává původní funkci a podpírá žábry. U suchozemských obratlovců se však rovněž – podobně jako spodní část druhého oblouku – podílí na stavbě jazyčky (*hyoideum*). Na stavbě jazyčky se tedy podílejí ventrální komponenty druhého a celý třetí žaberní oblouk. Jazyčka je u suchozemských obratlovců velmi důležitá, protože se na ni upínají svaly jazyka.

Čtvrtý žaberní oblouk je u ryb rovněž funkční, nese žábry. U savců se mění v chrupavku štítnou (*cartilago thyroidea*).

Pátý žaberní oblouk se u savců mění v hrtanovou chrupavku prstěncitou (*cartilago cricoidea*) (**obr. 2-24**).

Základní komponenty viscerocrania chondrálního původu:

1. kosti odvozené od prvního (čelistního) oblouku: kost čtvercová (= *quadratum*=*incus*=*kovadlinka*), *articularis* (= *malleus*=*kladívko*)
2. kosti odvozené od druhého (jazyčkového) oblouku: *hyomandibulare* (= *columella*=*třmínek*), *ceratohyale* (= *přední část jazyčky*)

Viscerální exocranium (*dermatocranium*) vzniká dermální osifikací ve škáře a skládá se tudíž z dermálních kostí, stejně jako neurální exocranium.

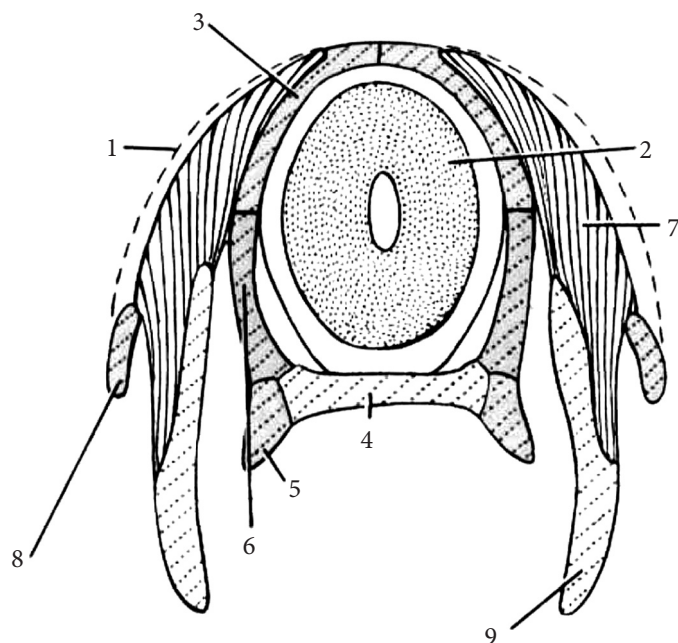
Základní komponenty viscerocrania dermálního původu:

1. dermální kosti horní čelisti – *praemaxilla*, horní čelist (*maxilla*), kost jařmová (*jugale*)
2. kost spodní čelisti – (*dentale*)

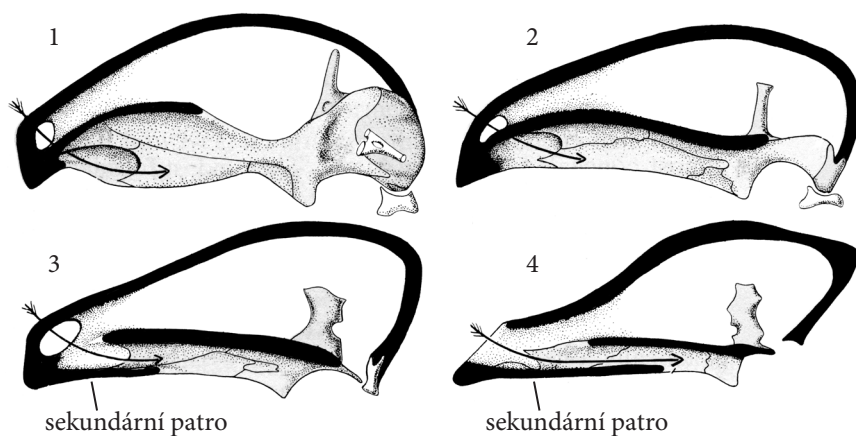
Dermatocranium. Evoluční původ dermatocrania (plochých lebečních kostí původem ze škáry) lze odvodit od stavu u nejstarších bezčelistných obratlovců. Ti měli ploché kosti vyvinuté v různé míře po celém těle. V hlavové části byly kostní desky výrazně větší než na trupu. Charakteristickým rysem těchto plochých kostních desek je to, že byly kryty dentinem. U recentních obratlovců se dermální kosti zakládají ze zárodečných mezenchymatických buněk uložených pod škárou, které postupně do škáry vstupují.

Dermální lebeční kosti původně kryly celou lebku, s výjimkou nozder, očnic a pineálního otvoru (ve kterém byl u primitivních obratlovců uložen parietální orgán). Během evoluce suchozemských obratlovců se původní velký počet dermálních kostí snižoval, takže u savců je zachována pouze *praemaxilla*, *maxilla*, *nasale*, *frontale*, *parietale*, *jugale*, *squamosum*, *palatinum*, *vomer* a *dentale*, přičemž některé z nich navíc v dospělosti navzájem splývají (např. *praemaxilla* a *maxilla*). V souvislosti se zmohtnutím žvýkacích svalů u masožravých suchozemských obratlovců došlo ke vzniku otvorů mezi dermálními kostmi spánkové oblasti, pod nimiž se upínají žvýkací svaly. U savců je jediný velký otvor (synapsidní typ lebky), jehož spodní okraj tvoří jařmový oblouk (při skusu lze dobře nahmatat žvýkací svaly, které podcházejí jařmový oblouk a upínají se do celé spánkové oblasti lebky, která je ve skutečnosti rozsáhlým otvorem). U většiny recentních plazů jsou spánkové otvory dva (diapsidní typ lebky). Uspořádání spánkových jam je tudíž významným taxonomickým kritériem (**obr. 2-25**).

Významnou vývojovou změnou prošlo i ústní patro. U ryb je to přímo dno mozkovny. Voda, která přináší k žábrům kyslík, je nasávána ústním otvorem, stejně jako potrava. Nozdry u ryb končí slepě v čichovém orgánu a nepokračují dále do dutiny ústní. Výjimkou byly prvohorní lalokoploutvé ryby, u nichž se vyvinuly vnitřní nozdry, tzv. *choany*. Tento systém se zachoval i u obojživelníků, kteří tak mohou dýchat i při zavřeném ústním otvorem. Choany však byly umístěny hned za okrajem horní čelisti, a proto vdechovaný vzduch procházel dutinou ústní až do nosohltanu a odtud ventrálním směrem do průdušnic. To je značně nevýhodné, protože v celém rozsahu dutiny ústní se dýchání a polykání odehrává v jediném prostoru, přičemž jedno vylučuje druhé. Proto se u některých plazů (krokodýli) a savců vyvinulo druhotné ústní patro. Je to tenká, horizontální kostní přepážka, která odděluje vnější dýchací cesty od dutiny ústní. Důvodem vzniku sekundárního ústního patra u savců (**obr. 2-26**) bylo pravděpodobně sání mateřského mléka. Druhotné patro tak mláďatům zajišťuje dlouhodobý příjem tekuté potravy, ale zároveň i nerušené dýchání. U krokodýlů (a v náznaku i u jiných plazů, např. u želv) je důvodem vzniku sekundárního patra polykání velkých kusů potravy.



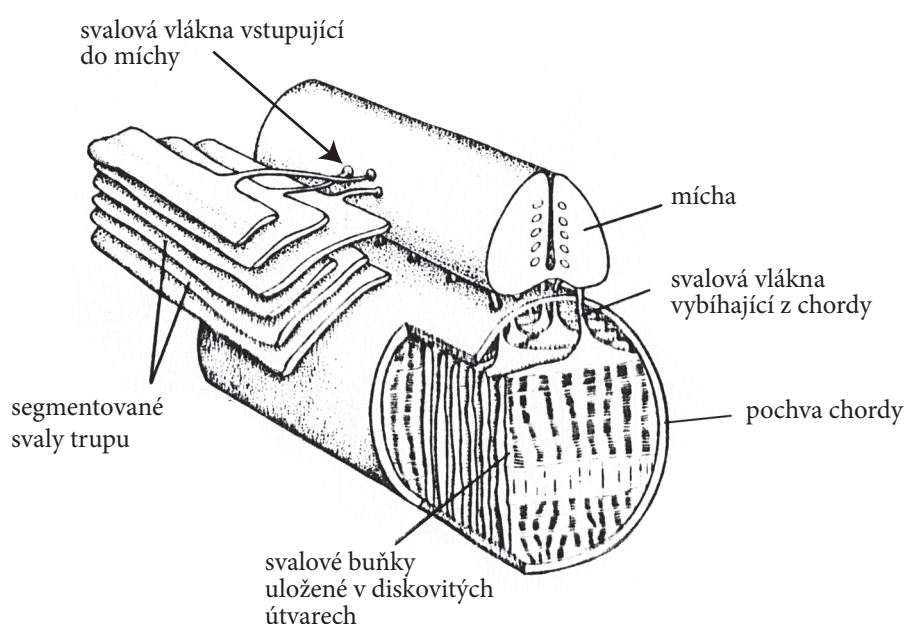
Obr. 2-25 Schematické znázornění lebky savce na příčném řezu dokumentující vznik spánkových jam v důsledku rozvoje žvýkacích svalů suchozemských obratlovců.
 1 – průběh původní lebeční klenby, 2 – mozek, 3 – dermální kosti lebky recentních savců, 4 – *basisphenoid*, 5 – *pterygoid*, 6 – *alisphenoid*, 7 – spánkový sval *m. temporalis* (žvýkací sval), 8 – jařmový oblouk, 9 – mandibula. (podle Romera a Parsonse 1977)



Obr. 2-26 Vývoj sekundárního ústního patra, sagitální řez lebkou.
 1 – primitivní plaz: choany ústí v rostrální části lebky, dýchací a trávicí cesty jsou spojeny; 2 – therapsidní plaz (vývojová linie směřující k savcům): stejná situace, dýchací a trávicí cesty ještě spojeny; 3 – vznik sekundárního patra v přední části dutiny ústní u vývojově pokročilých plazů; 4 – savci: oddělení dýchacích a trávicích cest v lebce sekundárním ústním patrem, zasahujícím až k nosohltanu; zde se dýchací a trávicí cesty kříží. Šipka ukazuje směr proudění vdechovaného vzduchu. (podle Romera a Parsonse 1977)

3. Svaly

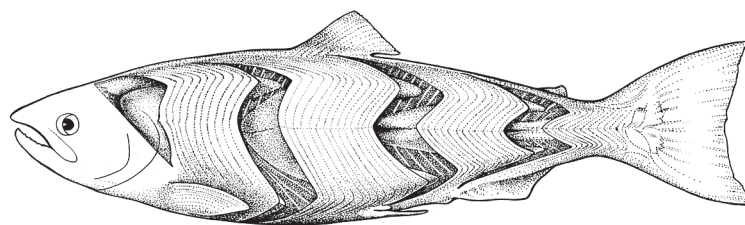
Svalová soustava obratlovců je tvořena vývojově a histologicky odlišnými částmi. Lze ji rozdělit na svaly **příčně pruhované**, vznikající z myotomů, svaly **hladké** (útrobní nebo viscerální) vznikající ze splachnopleury, a sval srdeční, který se embryonálně zakládá jako svaly útrobní, tedy rovněž ze splachnopleury. Z hlediska topografické anatomie se rozlišují svaly **trupové** (somatické), k nimž náleží svaly trupu, ocasu a v malé míře i hlavy. V oblasti žaberních oblouků jsou svaly **žaberní** (branchiální), které se upínají jedním nebo oběma konci na žaberní oblouky. Z trupového svalstva jsou odvozené svaly **končetinové** (appendikulární). Svaly vznikají ze stejného embryonálního základu jako kostra, tedy z mezodermy, konkrétně z myotomů somitů (**obr. 2-1**). Protože je somitický mezoderm segmentovaný, vyznačuje se i celá svalová soustava v původním stavu (tedy především u vodních obratlovců) zřetelným článkováním (**metamerií**). Metamerické uspořádání svalů umožňuje vlnivý pohyb trupu do stran. Metamerie přetrvává více nebo méně i u suchozemských obratlovců, hlavně v uspořádání páteřních svalů. Původní metamerie trupu se u suchozemských obratlovců nejvíce zachovává u ocasatých obojživelníků (**obr. 3-3**), naopak u dospělých ptáků a savců téměř zanikla.



Obr. 3-1 Struna hřbetní kopinatce. Svalové buňky jsou uzavřeny v pochvě chordy. Jejich výběžky zasahují až do míchy. Segmentované svaly trupu kopinatce vysílají též svá vlákna do míchy. Ke stimulaci svalů trupu a struny hřbetní dochází přímo podrážděním těchto vláken. (podle Kardonga 2002)

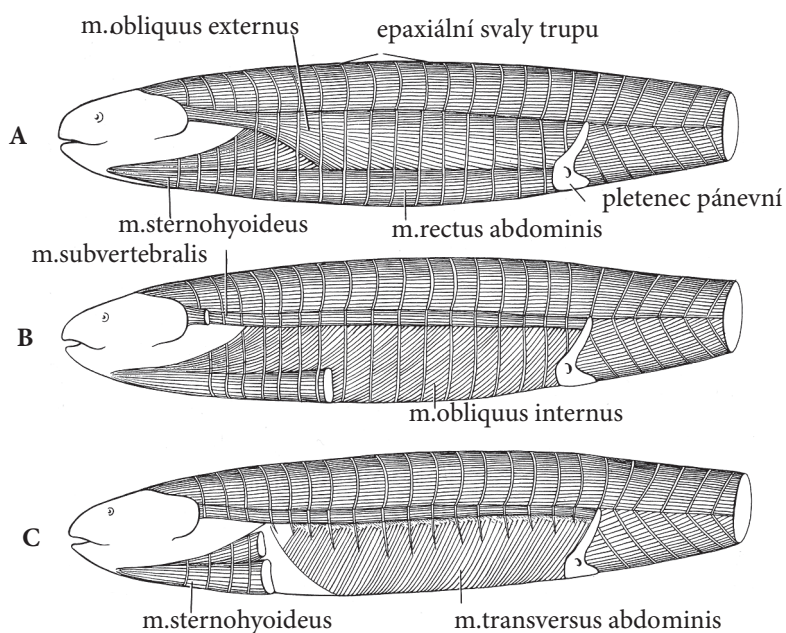
Evoluci svalstva charakterizují následující etapy: (1) U bezčelistných (a tedy předpokládaně u nejstarších obratlovců) byly svalové bloky (myomery) nepřerušené, stejně jako u kopinatce. (2) U čelistnatců se ve svalstvu trupu vyvinulo horizontální septum, které je rozdělilo na část epaxiální a hypaxiální (obr. 3-4). (3) Při přechodu obratlovců na souš se vyvinuly z trupového svalstva svaly párových končetin. (4) Během fylogeneze suchozemských obratlovců vznikaly rozpadem původních svalů svaly specializované (například vznik tří žvýkacích svalů savců namísto původního jednoho). (5) Svalovou soustavou rovněž ovlivnily adaptace k létání, hrabání, skákání.

Pohyb kopinatce se děje vlněním těla, činností chordy a svalů trupu (*myomer*). Ve struně hřbetní je uložena řada diskovitých útvarů obsahujících svalová vlákna podobné chemické povahy, jako je tomu u bezobratlých. Je to bílkovina *paramyosin*. Kontrakce těchto svalových vláken napomáhají zpevnění chordy během plavání a vlnění těla ovládaného svalstvem trupu. Svaly trupu jsou segmentované jako u ryb, ale nejsou členěné na dorzální a ventrální část (**obr. 3-1**). Podobně je tomu u bezčelistných.



Obr. 3-2 Svaly trupu lososa uspořádané v myomerách.
(podle Romea a Parsonse 1977)

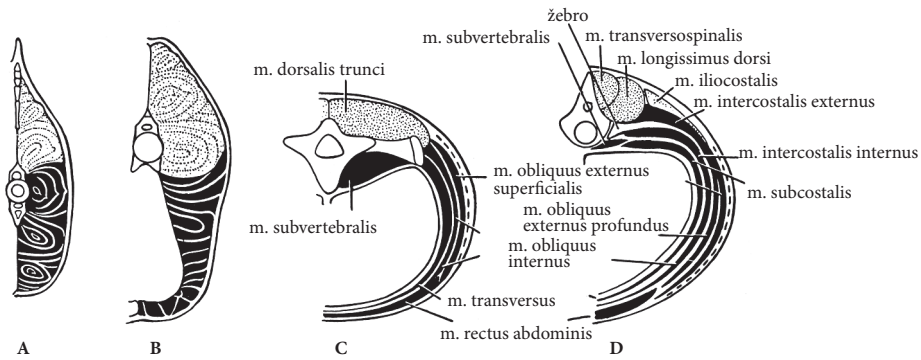
Pohyb u ryb. U ryb je trupové svalstvo tvořeno svalovými články (*myomerami*), které jsou navzájem odděleny *myosepty*. Myosepta jsou postavena vůči podélné ose šikmo, takže myomery do sebe navzájem zapadají. Svalová vlákna v myomerách jsou uspořádána v předozadním směru, což umožňuje střídavé kontrakce na obou stranách těla a tím vlnivý pohyb (**obr. 3-2**). Vlna impulzů z míšních nervů do svalů postupuje od hlavové části k ocasu, kde je pohyblivost největší, proto tedy ocasní část těla má hlavní hnací sílu. Párové ploutve ryb mají hlavně funkci stabilizační.



Obr. 3-3 Laterální pohled na svaly trupu ocasatého obojživelníka.
A – Vnější vrstva po odpreparování kůže, B – střední vrstva po odpreparování vnějšího šikmého svalu (*m. obliquus externus*), C – vnitřní vrstva po odpreparování vnitřního šikmého svalu (*m. obliquus internus*).
(podle Romera a Parsonse 1977)

Svalová soustava suchozemských obratlovců

Svaly trupu. Svaly trupu ocasatých obojživelníků si zachovávají původní uspořádání i funkci, což umožňuje plazivý a vlnivý pohyb. Vývojovou novinkou u ocasatých obojživelníků je nová funkce *epaxiálních* svalů. Tyto svaly uložené nad rovinou příčných obratlových výběžků jsou u ocasatých obojživelníků (na rozdíl od ryb) schopné i dorzoventrálních pohybů páteře. Epaxiální svaly jsou tvořeny hlavně systémem krátkých svalů, které spojují trnové a příčné výběžky sousedních obratlů a nazývají se *transversospinální* systém. Na hřbetní straně trupu podél páteře je po odstranění kůže a povrchové vrstvy svalů svalová metamerie zřetelná i u plazů a savců. *Hypaxiální* svaly (uložené pod rovinou příčných obratlových výběžků, tedy pod horizontální vazivovou přepážkou zvanou *septum horizontale*) se u tetrapodů podílejí na stavbě tělní stěny, břicha a ocasu. Při vzniku žeber se částečně změnily na mezižeberní svaly a mají tak důležitou funkci při dýchání.



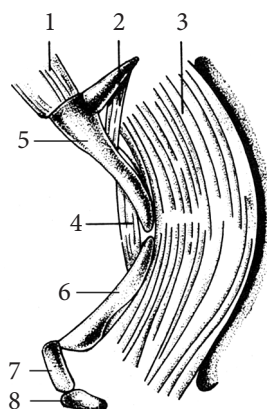
Obr. 3-4 Srovnání frontálních řezů svalstvem některých obratlovců. Tečkování označuje epaxiální svaly, černá barva označuje hypaxiální svaly.

A – žralok ocasní část těla, B – žralok trupová část těla, C – ocasatý obojživelník trupová část těla, D – ještěrka trupová část těla. (podle Romea a Parsonse 1977)

Jinak však v uspořádání trupových svalů ocasatých obojživelníků nacházíme mnoho podobností s ostatními suchozemskými obratlovci (**obr. 3-3**). Plazi (s výjimkou želv) mají v souvislosti s dýcháním dobře vyvinuté mezižební svaly. Vytvářejí samostatnou svalovou vrstvu hrudníku (**obr. 3-4**). Svaly trupu ptáků jsou vyvinuty slabě. Tato skutečnost souvisí s dýchacími pohyby hrudníku, které jsou u ptáků omezené. K ventilaci plic jim napomáhají plicní vaky. Naproti tomu svaly trupu savců jsou vyvinuty velmi dobře, významně se totiž podílejí při pohybu. Na břicho savců je možno často pozorovat původní svalovou metamerii např. na přímém svalu břišním.

Bránice (*diaphragma*) pochází z embryonálního mezenchymu krční oblasti a v dospělosti slouží jako přepážka mezi hrudní a břišní dutinou. Bránice je sval typický pouze pro savce, u ostatních obratlovců chybí. Nejde však jen o přepážku mezi hrudní a břišní dutinou, ale také o významný dýchací sval. U vodních savců, kteří žijí stále ve vodě (kytovci, sirény) je bránice uložena v šikmé poloze. Proto tito savci nemohou na souši dýchat.

Svaly ocasu. U vodních obratlovců přecházejí svaly trupu beze změn (včetně rozdělení na svaly epaxiální a hypaxiální prostřednictvím horizontálního septa) až do ocasu, s krátkým přerušením u kloaky nebo análního otvoru. U suchozemských obratlovců je v oblasti pletence pánevního návaznost svalů trupu a ocasu přerušena, zejména ve ventrální části těla u svalů hypaxiálních. Sval přecházející z ocasu na stehenní kost (*m. caudofemoralis*) je významným svalem podílejícím se na extenzi zadní končetiny, tedy pohybu stehenní kosti vzad. Patří však ke svalům zadní končetiny.

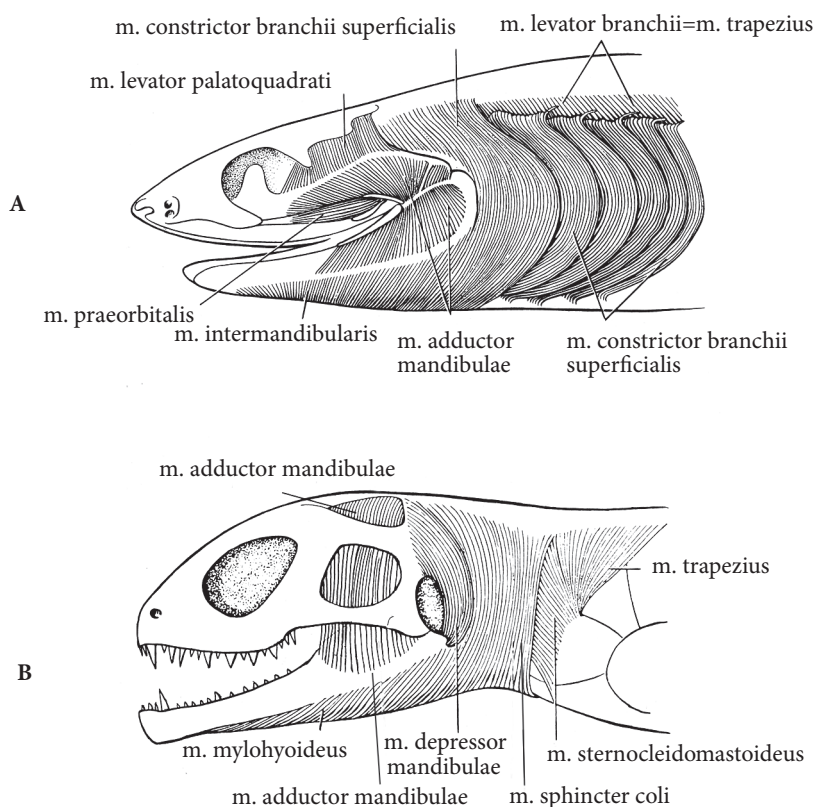


Obr. 3-5 Žaberní oblouk žraloka a jeho svaly (označují se jako branchiální).

1 – *m. levator*, 2 – *m. interarcualis*, 3 – *m. constrictor*, 4 – *m. adductor*,
5 – *epibranchiale*, 6 – *ceratobranchiale*, 7 – *hypobranchiale*, 8 – *basibranchiale*.

(podle Romera a Parsonse 1977)

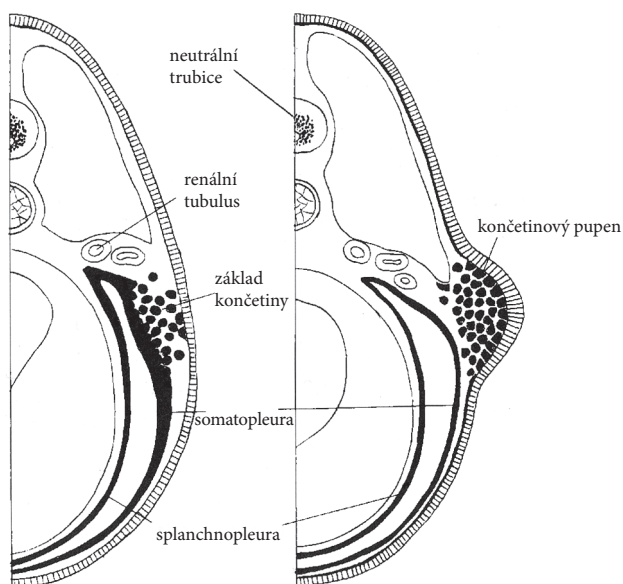
Svaly žaberních oblouků (branchiální svaly) a svaly od nich odvozené. Podobně jako svaly trupu patří i tyto svaly do skupiny svalů příčně pruhovaných vzniklých z mezodermálních zárodečných základů (*myotomů*). Jejich topografické uspořádání u různých taxonů se liší podle toho, jak a k jaké funkci jsou zachovány žaberní oblouky. Výchozí typ uspořádání lze odvodit od situace u žraloka. Jde o svaly žaberních oblouků a čelistí (které z žaberních oblouků vznikly). Zabezpečují dýchání, ale i příjem a zpracování potravy. Z hlediska budoucího vývoje čelistních svalů je nejdůležitějším svaem žaberních oblouků *m. adductor branchii*, který je možno vidět v původní podobě na **obr. 3-5** a v podobě žvýkacího svalu žraloka a plazů *m. adductor mandibulae* na **obr. 3-6**. U savců se tento sval rozpadá na žvýkací svaly *m. masseter*, *m. pterygoideus* a *m. temporalis*. Antagonistou jednotlivého žvýkacího svalu všech čelistnatců s výjimkou savců je *m. depressor mandibulae*, který je modifikovaným svaem *m. interarcualis* postmandibulárních žaberních oblouků (**obr. 3-5**); u savců je antagonistou žvýkacích svalů *m. digastricus*. Žaberní oblouky (včetně čelistního) jsou zavěšeny na neurocraniu pomocí zdvihačů (*mm. levatores*); jejich splnutím v oblasti zadních žaberních oblouků vznikl trapézový sval (*m. trapezius*) (**obr. 3-5, 3-6**).



Obr. 3-6 Laterální pohled na branchiální svaly žraloka (A) a jejich deriváty u suchozemských obratlovců (B).
(podle Romera a Parsonse 1977)

Svaly hlavy jsou reprezentovány především branchiálními svaly (svaly čelistí a jazyka), hypaxiálními svaly trupu, které zasahují až na dno dutiny ústní, epaxiálními svaly trupu, jejichž izolovaná skupina vpředu tvoří oko-hybné svaly, a svaly mimickými, které vznikají ve škáře (z dermatomu).

Svaly párových ploutví a končetin vznikají z mezodermálních končetinových pupenů, které jsou původem z myotomů (**obr. 3-7**). Jde o materiál, ze kterého vzniká i trupové svalstvo, tvořené epaxiální a hypaxiálními sérií. Proto i svaly končetin lze rozlišit na horní extensory (zdvihající a napřimující končetinu) a spodní flexory (ohýbající končetinu a v důsledku toho zdvihající tělo nad podklad). Tyto dvě antagonistické skupiny se promítají i do stavby kloubů (většina jich je kladkových, umožňující jen dorzoventrální ohyb; viz loket, koleno, články prstů). Obě antagonistické skupiny jsou dobře vyvinuty již u žraloků, jejichž prsní a břišní ploutev se může pohybovat pouze v dorzoventrálním směru. Příkladem antagonistů u suchozemských obratlovců (člověka) jsou dvojice prsní sval – ramenní sval, nebo biceps – triceps.



Obr. 3-7 Vznik končetinového pupenu na příčném řezu zárodkem obojživelníka.
(podle Balinského 1975, z Ročka 2002)

Svaly kůže. Jsou původem z dermatomu (**obr. 2-1**), ale i z myotomů. Často na sebe navazují, takže je obtížné zjistit jejich původ. U hadů je významný podkožní sval *m. costocutaneus*, sloužící k pohybu. Spojuje ventrální konce žeber s břišními šupinami (**obr. 2-10**). Stahem svalu se šupiny vzpřimují a při plazení umožňují lepší oporu vůči podložce. U savců se vyskytuje velký podkožní sval *m. cutaneus maximus* (též *panniculus carnosus*), který se modifikoval do různých podob. Například u ježka nebo pásovců je mohutný a umožňuje svinutí těla, u klokanů se podílí na stavbě břišního vaku. Dobře je vyvinutý i u koňů, kde umožňuje lokální pohyby kůže. Svaly jako vzpřimovače ptačího peří nebo bodlin a chlupů jsou hladké svaly vznikající ve škáře a jsou inervované vegetativními nervy.

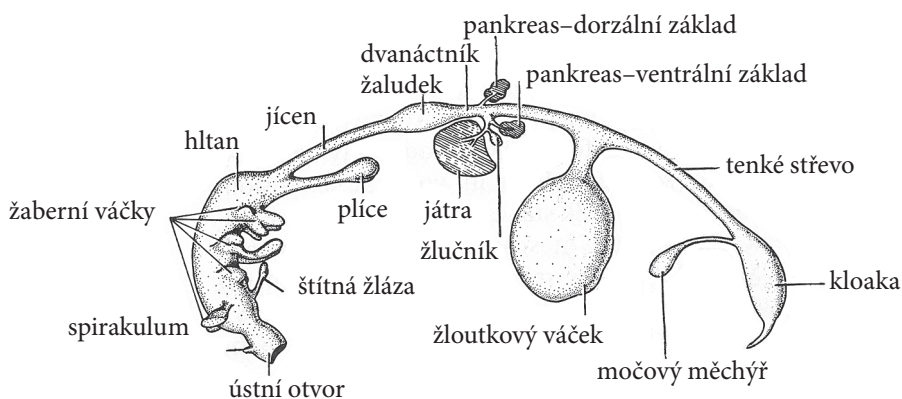
Elektrické orgány

Činnost svalů je sama o sobě důsledkem elektrických a chemických jevů. Svaly některých zástupců příčnoustých a kostnatých ryb, například parejnoka elektrického (*Torpedo marmorata*) a paúhoře elektrického (*Electrophorus electricus*), mají schopnost vytvářet a vydávat elektrické výboje. Elektrické orgány slouží nejen k omračování kořisti, ale i k orientaci pomocí elektrického pole v neprůhledné vodě. Elektrické orgány jsou mnohoaderná svalová vlákna, která tvoří diskovité útvary – *elektroplaxy*. Tyto články jsou mezi sebou odděleny rosolovitou hmotou a každý z nich je samostaně uzavřen v pojivovém pouzdru. Kladný a záporný pól se nachází na opačných pólech řady článků. Jde o stejný princip i podobu jakou mají Voltovy elektrické články. Uvolňování elektrické energie z článku se děje na základě nervových podnětů.

4. Trávicí soustava

Členění trávicí soustavy odpovídá jejím funkcím: **příjmu a mechanickému zpracování potravy, trávení, vstřebávání a odvodu nepotřebných látek**. Potrava rozštěpená trávicími enzymy proniká v molekulární podobě výstelkou střeva do krve a do mízních cév. Jde o cukry, mastné kyseliny a aminokyseliny. Kromě toho se ze střeva vstřebávají i soli, voda a vitamíny. Konečné energetické zpracování a využití zpracované potravy (**zažívání**) se děje v tělních buňkách mimo trávicí soustavu.

Větší část trávicí soustavy **vzniká z entodermu**. Je to zřejmé z popisu utváření druhotných úst typických pro skupinu *Deuterostomia* na **obr. 1-3 v 1. kapitole**. Z něho vyplývá, že trávicí trubice je entodermální, ale její počáteční a koncová část pochází z ektodermu. Prvním oddílem trávicí soustavy je **dutina ústní**, do které se u suchozemských obratlovců (a některých prvohorních lalokoploutvých ryb, které byly jejich předky) z ústního patra otvírají **choany** sloužící k dýchání. Vlivem změn ve způsobu přijímání potravy se u savců vyvinulo **sekundární patro**, které odděluje dutinu ústní od dýchacích cest. V dutině ústní je rovněž uložen **jazyk**, který se vyvinul u suchozemských obratlovců. Na čelistech (a u primitivních čelistnatců i na dalších kostech dutiny ústní) jsou rozmístěny **zuby**, jejichž funkce je zásadně odlišná u vodních a suchozemských obratlovců (uchopování – žvýkání). Dalším oddílem trávicí soustavy je **hltan**. Z této části trávicí trubice se vyvinuly dýchací orgány (žábry a plíce), ale také brzlík a štítná žláza. **Jícen** spojuje hltan s žaludkem. **Žaludek** je dobře vyvinut zvláště u těch živočichů, kteří přijímají potravu periodicky. Probíhá v něm rozmělnění a částečně i trávení potravy. Chybí tedy hlavně u vodních filtrátorů, kteří přijímají potravu neustále. **Střevo** je hlavní částí trávicí trubice, vzniká z entodermu, ale na jeho stavbě se podílí i hladké svaly a pojivo, které jsou mesodermálního původu. Probíhá zde trávení a vstřebávání. **Konečník** – stejně jako dutina ústní – vzniká z ektodermu. Pokud se spojují vývody močové a pohlavní s vývody trávicí soustavy, nazývá se společný ektodermální vývod **kloaka**. S trávicí soustavou vývojově i funkčně souvisí přídatné orgány zvětšující vstřebávací plochu (**pylorické přívěsky**) a přídatné žlázy (**slinné žlázy, játra a slinivku břišní**); u primitivních vodních čelistnatců (např. žraloků) je vyvinuta tzv. **spirální řasa**, která zpomaluje pohyb střevního obsahu a tím zefektivňuje vstřebávání živin.

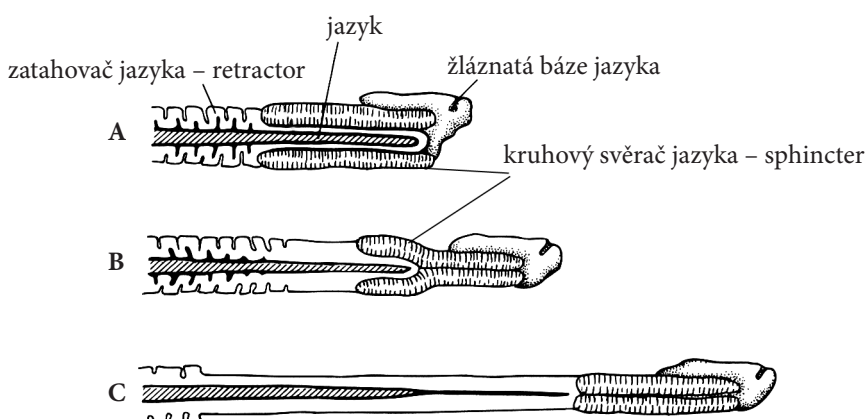


Obr. 4-1 Trávicí soustava a její deriváty u embrya amniot. (podle Turnera 1976, z Romera a Parsonse 1977)

Evoluce trávicí soustavy je u obratlovců spojena s následujícími změnami, které se však nedotýkají jejího základního členění: (1) Přechod od filtračního způsobu přijímání potravy k získávání potravy pomocí zubů a čelistí. (2) Vznik choan umožňujících spojení vnějších nozder a čichového orgánu s ústní dutinou. (3) Křížení dýchacích cest a trávicích cest u obratlovců dýchajících plícemi; u skupin, kde se vyvinulo druhotné ústní patro, se křížení omezuje jen na nosohltan.

Trávicí trubice kopinatce. U strunatců, kteří jsou filtrátory (pláštěnci a kopinatci), hraje při příjmu potravy významnou roli hltan perforovaný žaberními štěrbinami (*faryngotremie*). Těmito štěrbinami proudí voda z hltanu do peribranchiální (atriové) dutiny, ale potravu zůstává v hltanu, odkud se pomocí orgánu zvaného *endostyl* dostává do střeva. Endostyl je tvořen *hypobranchiální rýhou*, což je obrvená a žláznatá rýha na dně hltanu, která dopravuje částice splepené potravy dopředu až k plachetce (velum), kde se po obou stranách obloukovitými

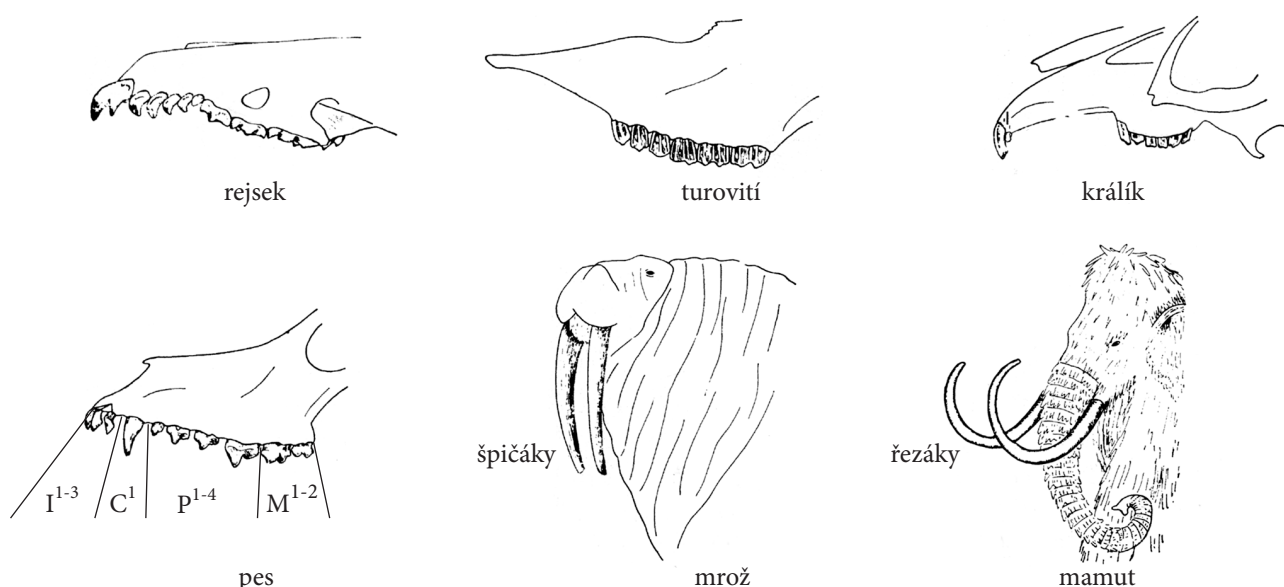
rýhami dostávají z ventrální části hltanu opět do jediné dorzálně uložené *epibranchiální rýhy* a pak dále do střeva (**obr. 1-2**). Žaberní štěrby tak zajišťují separaci potravy z vody, endostyl pak její dopravu dále do střeva. Stěny střeva jsou tvořeny jedinou vrstvou buněk.



Obr. 4-2 Činnost jazyka chameleóna závislá na kontrakci svěrače, který jazyk vytlačuje. (podle Kardonga 1995)

Bezčelistní (z recentních pouze mihule, sliznatky) mají začátek ústní dutiny tvořen ozubeným přísavným kruhovitým terčem, který má chrupavčitou výztuhu. Ústní otvor mihulí a sliznatek je opatřen pístovitým „jazykem“, který vytváří podtlak nutný k přísátí na tělo hostitele. Tento orgán však není homologický s jazykem suchozemských živočichů. Střevo kruhoústých je jednoduché, vstřebávací plochu však zvětšuje spirální řasa.

Čelistnatí (*Gnathostomata*) mají sice společné základní členění trávicí trubice na ústa, hltan, jícen, žaludek, tenké střevo, tlusté střevo a konečník, ale v souvislosti se způsobem života a celkovou stavbou těla můžeme mezi nimi pozorovat značné rozdíly. Všeobecně platí, že býložravci, bez ohledu na to, zda se jedná o vodní obratlovce či suchozemské tetrapody, mají střevo delší než masožravci, což souvisí s komplikovanějším trávením celulózy. Stejně tak platí obecné pravidlo, že obratlovci přijímající potravu nárazově (např. predátoři) mají lépe vyvinutý žaludek než ti, kteří přijímají potravu kontinuálně.



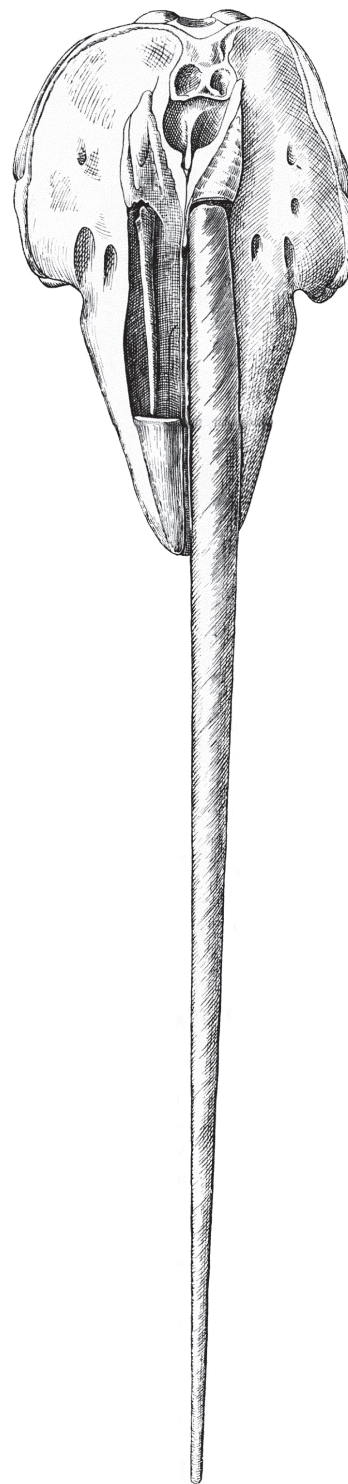
Obr. 4-3 Příklady adaptací zubů v souvislosti s potravní specializací. (podle Kenta a Carra 2001)

Ústa (or) čelistnatých obratlovců jsou omezena horní a spodní čelistí. U všech suchozemských obratlovců a u některých vymřelých lalokoploutvých ryb (*Crossopterygii*) vyúsťují do dutiny ústní choany, které zajišťují komunikaci s vnějšími nozdrami a čichovým orgánem. U obojživelníků a většiny plazů jsou umístěny v rostrální části primárního ústního patra. U některých plazů (např. želv a krokodýlů) se postupně vyvinulo sekundární ústní patro, které odděluje nosní dutinu od dutiny ústní a choany ústí do trávicí trubice až v hltanu. Tato adaptace je spojená se způsobem přijímání potravy. Umožňuje současně dýchat a polykat objemnou potravu nebo (u mláďat savců) nepřetržitě sát mateřské mléko (**obr. 2-26**).

Zuby (dentes) jsou z hlediska vývoje homologické šupinám plakoidního typu, které se vyskytují u žraloků. Embryonální základ zubní hmoty dentinu je mezoderm (jde v podstatě o dermální kost, jak je dobře vidět na zubním kořenu), avšak základ skloviny je ektodermální. Zuby patří mezi orgány, jejichž tvar, počet a uchycení prodělaly v souvislosti s potravními specializacemi řadu změn. Zuby, které jsou připojeny vazivem k vnitřní straně čelistí, se nazývají *pleurodontní* (**příloha 1**), pokud jsou připevněny k jejich okraji, nazývají se *akroodontní*. Zuby upevněné v zubních jamkách se nazývají *alveolární* a jsou typické pro některé plazy (např. krokodýly) a savce. Během evoluce savců se zuby rozlišily velikostí i tvarem a vznikl tak *heterodontní* chrup, u kterého se jednotlivé zuby nazývají řezáky (*incisivi*), špičáky (*canini*), třenové zuby (*praemolares*) a stoličky (*molares*) (**obr. 4-3**).

Hltan (pharynx) slouží u vodních i suchozemských obratlovců nejen jako součást trávicí trubice, ale i jako základ dýchacích orgánů (žábry, plíce). Mezi ústní dutinou a hltanem se nachází hranice mezi ektodermální částí trávicí trubice (embryonálním stomodeem) a entodermální částí, původem z prvostřeva. Kromě toho se ve stěnách hltanu zakládají embryonální žaberní váčky, které po perforaci na povrch těla dávají vznik žaberním šterbinám a jejich derivátům, např. spirakulu – základu středoušní dutiny. Ve stěně hltanu vznikají i štítná žláza, brzlík a příštítná tělíska (**obr. 11-3**).

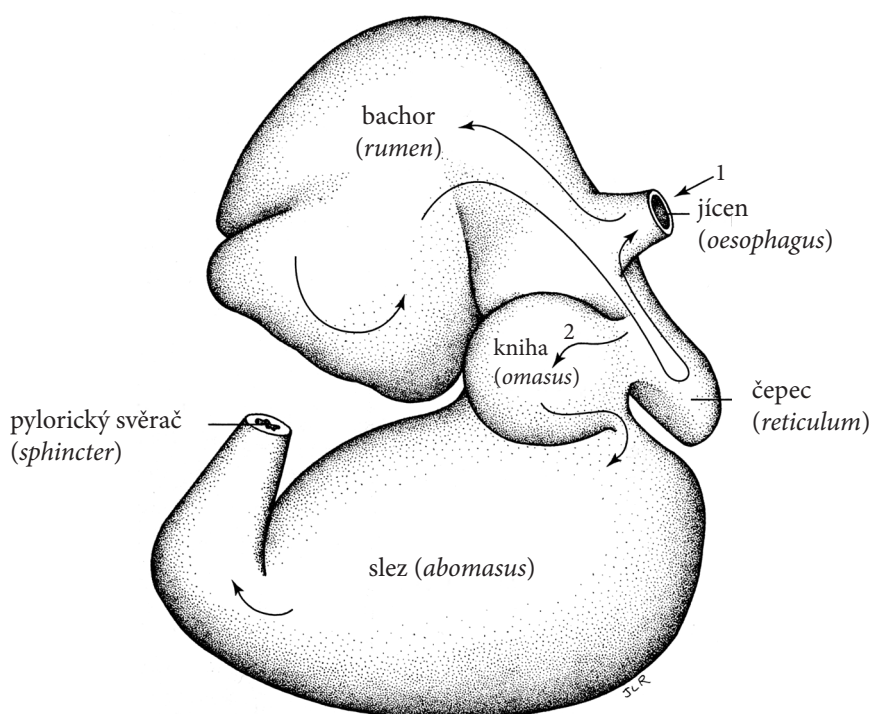
Jazyk (lingua). Pravý jazyk u vodních obratlovců chybí a pokud je v ústech něco podobného vytvořeno, jedná se jen o zesílenou část dna dutiny ústní. Někdy může být tento analogický útvar pokrytý i dentinovými zoubky, což však souvisí s ektodermálním původem dutiny ústní. Tento tzv. „primární jazyk“ není homologický s jazykem suchozemských obratlovců. U ryb má ve vodním prostředí hlavně přidržovací funkci. U mihulí a sliznatek umožňuje přísání k hostiteli. U suchozemských obratlovců je jazyk tvořen žaberními (branchiálními) svaly odvozenými od hyoidního a prvního posthyoidního žaberního oblouku. Tvar a přizpůsobení jazyka je u obratlovců velmi variabilní, má mnoho tvarů a funkcí: lepkavý a vymrštitelný jazyk obojživelníků nebo chameleona (**obr. 4-2**), rozeklaný jazyk hadů (souvislost s Jakobsonovým orgánem; viz kapi-



Obr. 4-4 Zub narvala (*Monodon monoceros*). Pohled shora po odstranění části lebky. Jde o přeměněný levý řezák samců. Na opačné straně čelisti je patrný i druhý neprořezaný řezák. (podle Peyera 1963)

tola Smyslové orgány), šípovitý jazyk se zpětnými háčky u ptáků, vysouvací jazyk u datlovitých ptáků (získávání hmyzu hluboko v dřevě stromů), trubicovitý jazyk u kolibříků (sání nektaru), přirostlý jazyk u velryb (filtrace planktonu proti kostici v horní čelisti), lepkavý, až 60 cm dlouhý jazyk mravenečníka (získávání potravy z dutin). Jazyk však velmi často slouží i k jiným účelům, které nesouvisí s trávicí funkcí: k péči o srst u kočkovitých šelem, k termoregulaci u psovitých šelem, k řečovým schopnostem u člověka.

Jícen (*oesophagus*) je trubice spojující hltan a žaludek. Je vystlán řasinkovým epitelem produkujícím sliz nutný pro posun potravy. U ryb je na konci jícnu svěrač zamezující vniknutí vody do žaludku. Stavba jícnu a žaludku je u ryb velmi podobná a přechod mezi nimi je nezatelný. U ptáků je součástí jícnu vole (*ingluvies*). Je dobře vyvinuté zejména u zrnožravých ptáků. Slouží k ukládání potravy a k přípravě k trávení tím, že v něm obsah bobtná, u měkkozobých (*Columbiformes*) se ve voleti z vnitřní výstelky vytváří kašovitá hmota ke krmení mláďat.



Obr. 4-5 Žaludek přežvýkavců (tur domácí).

1 – cesta čerstvé, nenatrávené potravy, 2 – cesta přežvýkané tráveniny.
(podle Kenta a Carra 2001)

Žaludek (*gaster*) se vytváří u většiny obratlovců jako rozšíření přední části střeva. Slouží k promíchávání, dočasnému uchování potravy a k jejímu částečnému chemickému štěpení. Není vyvinut u bezčelistných, u nichž je příjem potravy průběžný a není nutné její skladování. Chybí i u těch druhů ryb, které nepolykají velké kusy potravy. Pokud žaludek u obratlovců existuje, má pro zvětšení objemu většinou zakřivený tvar, např. u ryb, nebo tvar doutníkovitý, např. u plazů. Žláznatý žaludek sov nebo dravců zabezpečuje chemické štěpení bílkovin a rozklad kostí v potravě. U zrnožravých ptáků v něm bobtná potrava. Žvýkáci žaludek ptáků je vystlán rohovitou hmotou a jeho stěny jsou tvořeny mohutnou svalovinou. V něm je možno nalézt mnoho drobných kamének. Ty slouží k rozmělnění potravy a funkčně nahrazují zuby, které ptákům chybí (rozmělnovací kaménky se však nacházejí i v žaludku krokodýlů, kteří zuby mají, ale potravu polykají ve velkých kusech). Žaludek se u ptáků nachází blízko těžiště těla, což je vzhledem k bipední chůzi a letu velmi důležité. Vysoce specializovaným typem žaludku je žaludek přežvýkavců (např. kráva, jelen, ovce). Vyvinul se pro příjem a postupné zpracování většího množství potravy. Pro příjem slouží nejobjemnější část bachoru (*rumen*), který je v jícnové části spojen s čepcem (*reticulum*). Vnitřní stěny čepce připomínají včelí buňky, v nichž žijí celulolytické bakterie. Při průchodu potravy z jícnu do bachoru dochází ke styku s těmito symbiotickými bakteriemi a jejich přenosu do bachoru.

Celulolytické bakterie mají pro přežvýkavce význam nejen kvůli štěpení celulózy, ale i obsahem vitamínů. Po vyvržení natrávené hmoty do úst a přežvýkání prochází trávenina dalšími dvěma oddíly žaludku zvanými kniha (*omasus*) a slez (*abomasus*) (obr. 4-5).

Tenké střevo (*intestinum tenue*) primitivních obratlovců (paryby, lalokoploutvé ryby, primitivní paprskoploutvé, např. jeseteři a bichiři) má uvnitř spirální řasu (*typhlosolis*), jejíž úlohou je zpomalovat průchod střevního obsahu a tak zefektivnit trávení. Útvary funkčně odpovídající spirální řase jsou *pylorické přívěsky* (za pylorickou částí žaludku). U některých ryb, například okounovitých, se pylorických přívěsků vyskytují až stovky. Jde o adaptaci, která umožňuje trávicím enzymům působit na větší ploše, než by umožňovalo krátké a přímé střevo. Zároveň je zvětšena i vstřebávací plocha střeva bez toho, že by se muselo prodloužit. Počáteční částí tenkého střeva je dvanáctník (*duodenum*), do kterého ústí vývody žlučníku a slinivky břišní (*pankreas*). Tenké střevo je u všech suchozemských obratlovců s výjimkou nejprimitivnějších forem, tedy ocasatých obojživelníků a červorů, složené do mnoha kliček. Ještěři, ptáci a savci mají střevo navíc vystláno drobnými prstovitými výběžky – klky a mikrokšky (*villi*), což má opět zvětšit trávicí plochu. Vstupují do nich krevní cévy, jež vstřebávají rozštěpené cukry a aminokyseliny, a lymfatické cévy, které odvádějí neutrální tuky do žil a do jater.

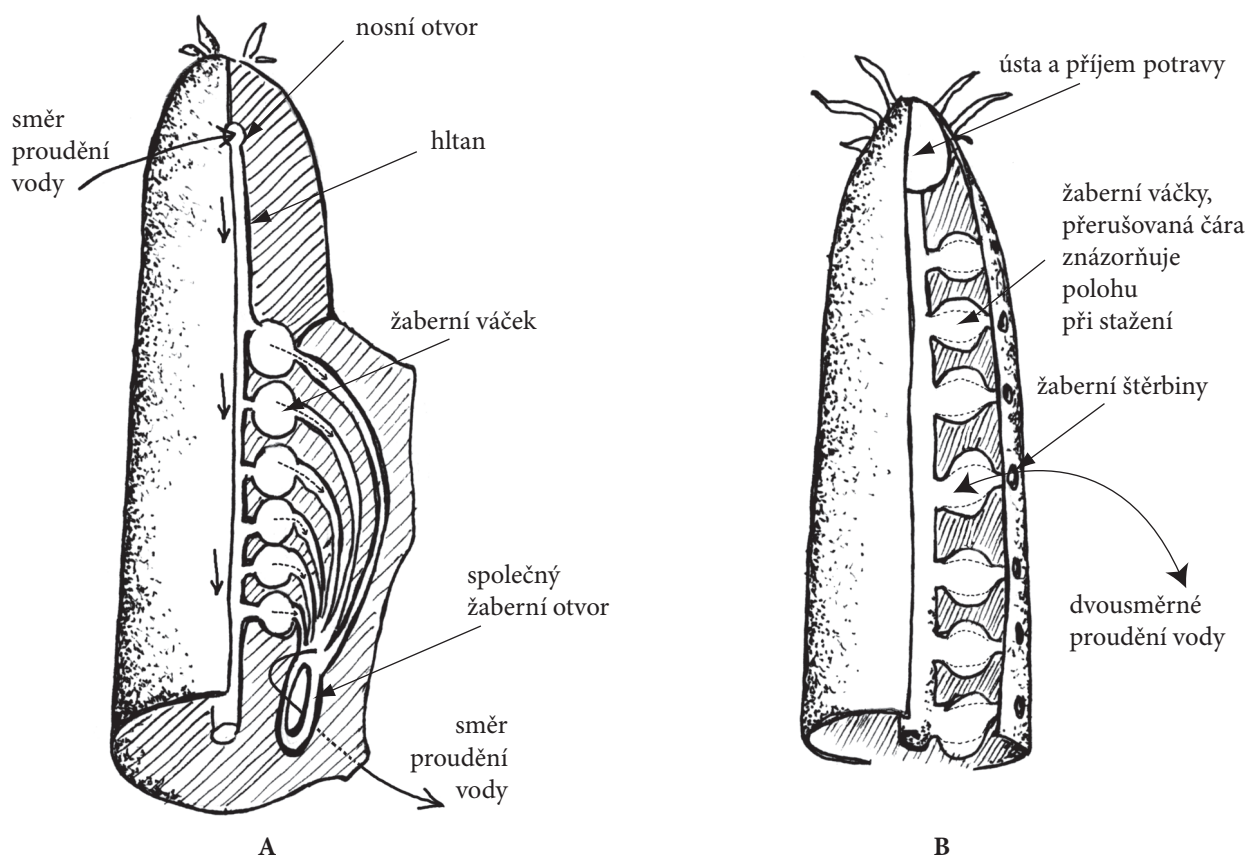
Tlusté střevo (*intestinum crassum*) se vyskytuje pouze u pokročilých suchozemských obratlovců. Jeho funkcí je zkvašování zbytků potravy a resorpce vody, případně jiných látek, které se nevstřebaly dříve (glukóza). Je tvořeno menším počtem kliček než tenké střevo a vytváří vzestupný, příčný a sestupný tračník. V místě přechodu tenkého a tlustého střeva se nachází slepé střevo, které je typické pro ptáky, hlodavce, zajícovce, primáty a některé další savce. U některých herbivorních savců (např. koala nebo lenochod) probíhá v tlustém střevu kvašení celulózy na jednoduché cukry, které zde mohou být ještě vstřebány. Pro zkvašování má tedy podobnou funkci jako bachor přežvýkavců. U koaly a lenochoda probíhá vyprazdňování střeva ve větších intervalech (u lenochoda jednou za týden), což napomáhá k jejich utajení před predátory.

Konečník (*rectum*). Invaginací embryonálního ektodermu vzniká koncová část trávicí trubice zvaná *proctodeum*, která se podílí na stavbě konečníku a kloaky. U většiny ryb jsou vývody trávicí a močopohlavní soustavy na povrchu těla oddělené. Společný vývod, *kloaka*, se zakládá pouze embryonálně, pak se oba vývody oddělují přepážkou. Kloaka se v dospělosti vyskytuje u paryb (*Chondrichthyes*), obojživelníků (*Amphibia*), plazů (*Reptilia*), ptáků (*Aves*) a vejcorodých savců (*Monotremata*).

5. Dýchací soustava

Dýchací soustava zajišťuje výměnu plynů mezi krví a vodním nebo vzdušným prostředím. Výměna plynů v žábrech, plicích nebo v kůži se nazývá **vnější dýchání**. **Vnitřní dýchání** je proces probíhající ve tkáních, jde o předávání kyslíku buňkám. Proto došlo k funkčnímu **spojení dýchací a cévní soustavy**. Výměna dýchacích plynů pouhou difuzí tkáněmi by byla velmi pomalá. Výměna kyslíku a oxidu uhličitého probíhá v důsledku rozdílu **parciálních tlaků** mezi krví a vnějším prostředím. Dýchací soustava má svým způsobem i funkci vylučovací. Dýcháním se odvádí oxid uhličitý. Mořské ryby mají v žábrech žlázy, které napomáhají udržovat **stálost vnitřního prostředí** tím, že zbavují tělo solí, jež do těla ryby jakožto hypotonického prostředí stále pronikají. Ryby vylučují žabrami i produkty látkové přeměny bílkovin. Dýchacími orgány vodních obratlovců jsou **žábry** a na výměně plynů se podílí částečně i **kůže**. Některé ryby mají další adaptace sloužící k dýchání, z nichž nejvýznamější jsou **plicní vaky** dvojdyšných. **Žábry** vznikly jako řada váčků, vychlípených z hltanové části prvostřeva. U bezčelistných jsou výlučně entodermálního původu, u čelistnatců však vznikají z vnější strany žaberních štěrbin, a jsou proto ektodermálního původu. **Plice** vznikají jako ventrální vychlípení hltanu, jsou tedy entodermálního původu.

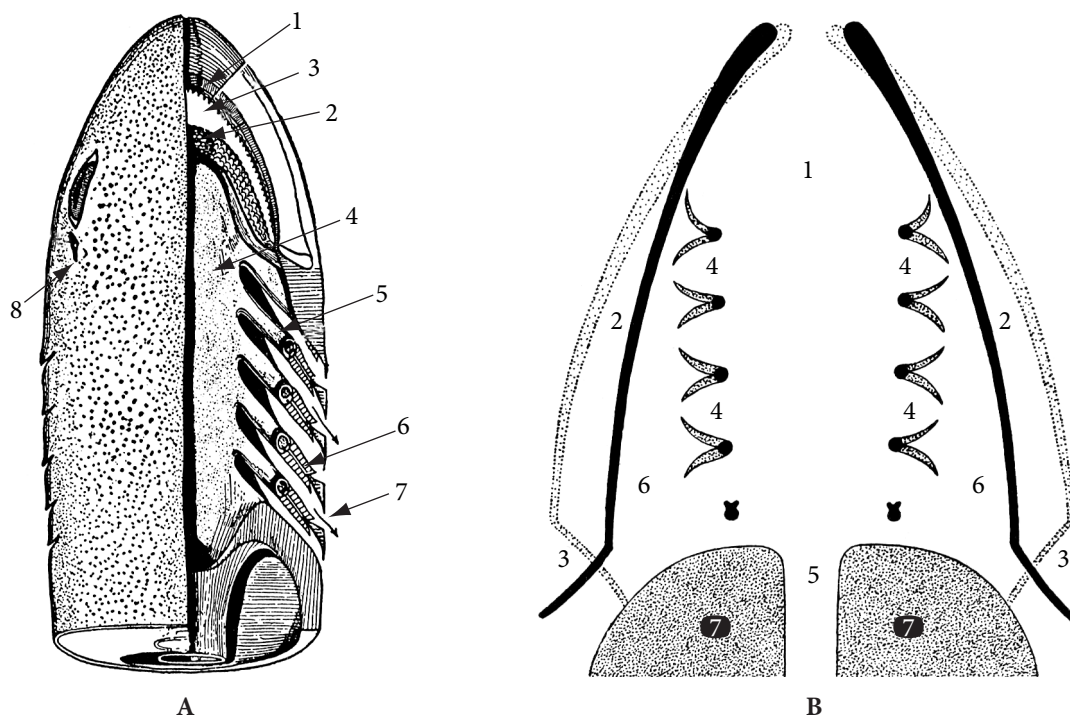
Evoluce dýchací soustavy obratlovců zahrnuje následující etapy: (1) Výchozím typem jsou žábry entodermálního původu, stejně jako u pláštěnců a bezlebečných. Žaberní štěrbiny se však prolamují přímo na povrch těla, peribranchiální prostor jako součást dýchacích cest zanikl. (2) U vodních čelistnatců se žábry přesunují na vnější stranu žaberních oblouků a vznikají proto z ektodermu. (3) S přechodem obratlovců na souš vznikají u některých devonských lalokoploutvých ryb přeměnou plovacího měchýře plíce. (4) Během evoluce suchozemských obratlovců se původně jednodílná vnitřní prostora plic člení do podoby plicních sklípků, čímž se zvětšuje respirační plocha. V celé evoluci obratlovců se však zachovávají některé primitivní formy dýchání (např. dýchání kožní), naproti tomu se např. u ptáků vyvinuly přídavné dýchací orgány (plicní vaky).



Obr. 5-1 Dýchání kruhoústých. A – sliznatka, B – mihule.
(podle Deana 1923, z Romera a Parsonse 1977)

Bezlebeční dýchají celým povrchem těla, žábry ve stěně hltanu se na dýchání podílejí jen v nepatrné míře. Mají sice cévní zásobení (přívodné a odvodné žaberní arterie, i když je mezi nimi stále ještě zachován hemo-cél), ale příjem kyslíku z vody touto cestou je velmi omezený. Významnější je u kopinatců výměna plynů celým povrchem těla přes jednovrstevný epitel pokožky, pouze na principu rozdílů parciálních tlaků dýchacích plynů v krvi a vnějším prostředí.

Bezčelistní (obr. 5-1) mají žábry ve stěnách žaberních váčků na vnitřní straně žaberních oblouků, a tyto žábry jsou proto entodermálního původu. U sliznatek (*Myxini*) se voda k žaberním váčkům dostává nepárovým nosním otvorem, který má spojení s hltanem. Vhánění vody z hltanu do žaberních váčků probíhá pulzací těchto váčků. Po předání kyslíku pokračuje voda odvodnými kanálky do jediného společného žaberního otvoru, jenž je umístěn ve větší vzdálenosti od ústního otvoru. Toto zařízení vzniklo jako adaptace na parazitický způsob života, kdy jsou ústa zavrtána do tkáně hostitele. Odlišným způsobem dýchají mihule (*Petromyzones*). Jejich nozdra je nepárová (u larev je však ještě párová), na dorzální straně hlavy, a zasahuje jako slepý váček až k bázi mozku (proto se nazývá nasohypofyzální orgán). Voda je k žaberním váčkům nasávána buď ústy, nebo při přísátí na hostitele žaberními štěrbinami a těmi je opět vypuzována. V žaberních štěrbinách jsou uloženy chlopně, které fungují jako dvojcestný ventil. Stavba a funkční přizpůsobení dýchacího aparátu mihulí vznikly rovněž v souvislosti s parazitickým způsobem života.



Obr. 5-2 Mechanismus dýchání paryb (A) a ryb (B).

A: 1 – horní čelist, 2 – dolní čelist, 3 – ústa, 4 – hltan, 5 – řez žaberním obloukem, 6 – žaberní septum a žábry, 7 – žaberní štěrbin, 8 – spirakulum. **B:** 1 – ústní dutina, 2 – poloha skřelí při vypuzování vody, 3 – poloha skřelí při nasávání vody, 4 – žábry, 5 – jícen, 6 – ožaberní prostor, 7 – tělní dutina (coelom).

(podle Romera a Parsonse 1977 a Langa 1965)

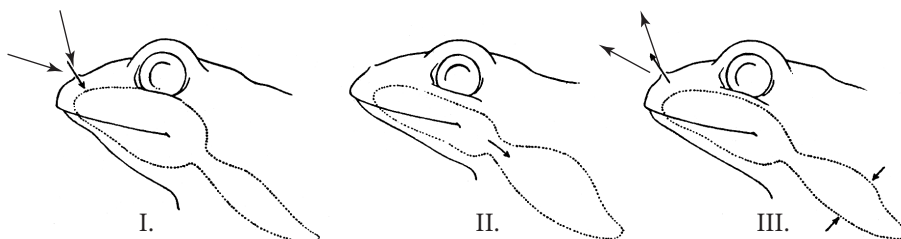
Paryby dýchají žábry, které jsou (na rozdíl od kruhoustých) uloženy vně žaberních oblouků, vznikají z ektodermu a mají relativně větší plochu pro výměnu plynů. Žaberní štěrbin jsou navzájem odděleny žaberními přepážkami, které uvnitř vyztužují žaberní oblouky tvořené kalcifikovanou chrupavkou (**příloha 1**). Voda, která u žraloků (*Selachii*) a rejnoků (*Batoidei*) přichází ústním otvorem, vychází žaberními štěrbinami zpět do okolního prostředí. Žábry jsou tvořeny prokrveným a zřaseným epitelem, čímž je zvětšena plocha pro výměnu dýchacích plynů. Vlastní okysličování se děje na principu rozdílů parciálního tlaku kyslíku v krvi a ve vodě. Odkysličená krev, která přichází do žaber, má parciální tlak kyslíku podstatně nižší, proto může kyslík z vody

snadno přecházet do krve. Proudění vody okolo žaber probíhá v důsledku činnosti svalů žaberních oblouků, které rozšiřují či zmenšují hltanový prostor; voda je nasávána ústy a spirakulem. Tvzení, že žraloci musí stále plavat, aby se voda dostala k žábrům, není správné. Žraloci byli totiž mnohokrát pozorováni v klidu, v němž setrvali několik hodin (Hennemann 2001). Neustálý pohyb žraloků probíhá hlavně pro zabezpečení proudu vody čichovými jamkami (pokud jejich exhalační otvor neústí do dutiny ústní). Chiméry (*Holocephali*) mají jen 4 funkční oblouky (na rozdíl od většiny žraloků, kde jich je 5) a jejich žaberní štěrby jsou kryty kožní chlopní, která připomíná operkulum ryb.

Ryby kostnaté (*Osteichthyes*). U ryb je uspořádání dýchací soustavy a mechanismus dýchání velmi podobný parybám, vnější vyústění žaberních štěrbin je však kryto skřelemi (prostor pod skřelemi se někdy označuje jako ožaberní, tedy peribranchiální, avšak není to homologon stejnojmenné dutiny u kopinatců). Skřelovým otvorem odtéká voda z těla ven (**obr. 5-2**). U ryb se vyskytují 4 funkční kostěné žaberní oblouky, které nasedají těsně na sebe. V teplém klimatu a hlavně ve stojatých vodách je ve vodě kyslíku obsaženo jen málo. Proto došlo k adaptacím, které můžeme pozorovat u některých recentních ryb, např. polykání vzduchu u kaprovitých (*Cyprinidae*), vznik plicních vaků u dvojdyšných (*Dipnoi*), či přídatné dýchací orgány v podobě prokrvených labyrintů v oblasti žaber lezounovitých (*Anabantidae*). Dýchání dvojdyšných ryb je detailněji popsáno v souvislosti s činností cévní soustavy.

Obojživelníci (*Amphibia*) jsou nejstarší skupinou, jejíž příslušníci v dospělosti přešli k plicnímu dýchání, ale dýchání prostřednictvím kůže se u nich stále zachovává. Larvy a neoteničtí dospělci dýchají žábry, které jsou během metamorfózy resorbovány a nahrazeny plicemi. U ocasatých obojživelníků jsou žábry vnější. Podle stupně neotenie se u ocasatých obojživelníků v různém stupni zachovalo žaberní dýchání i v dospělosti. Např. úhoříkovití (*Amphiumidae*) mají plíce i vnitřní žábry, macarátovití (*Proteidae*) dýchají vnějšími žábry, mločkovití (*Plethodontidae*) nemají vyvinuté ani plíce ani žábry a dýchají pouze kůží.

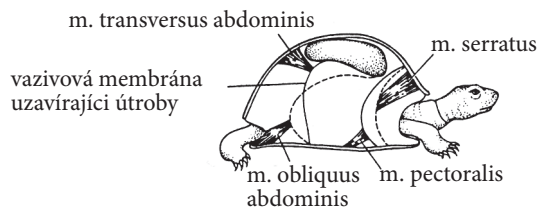
Ve srovnání s ostatními suchozemskými obratlovci jsou dýchací pohyby obojživelníků odlišné, zejména u žab. Vzhledem k tomu, že žábám chybí žebra nebo je mají jen velmi krátká, takže nedosahují k hrudní kosti, dýchací pohyby probíhají zvětšováním a zmenšováním ústní dutiny pomocí svalů jazyky. Po nasátí vzduchu se nozdry uzavírají a vzduch je natlačen do plic. U žab jsou tyto pohyby dobře pozorovatelné (**obr. 5-3**).



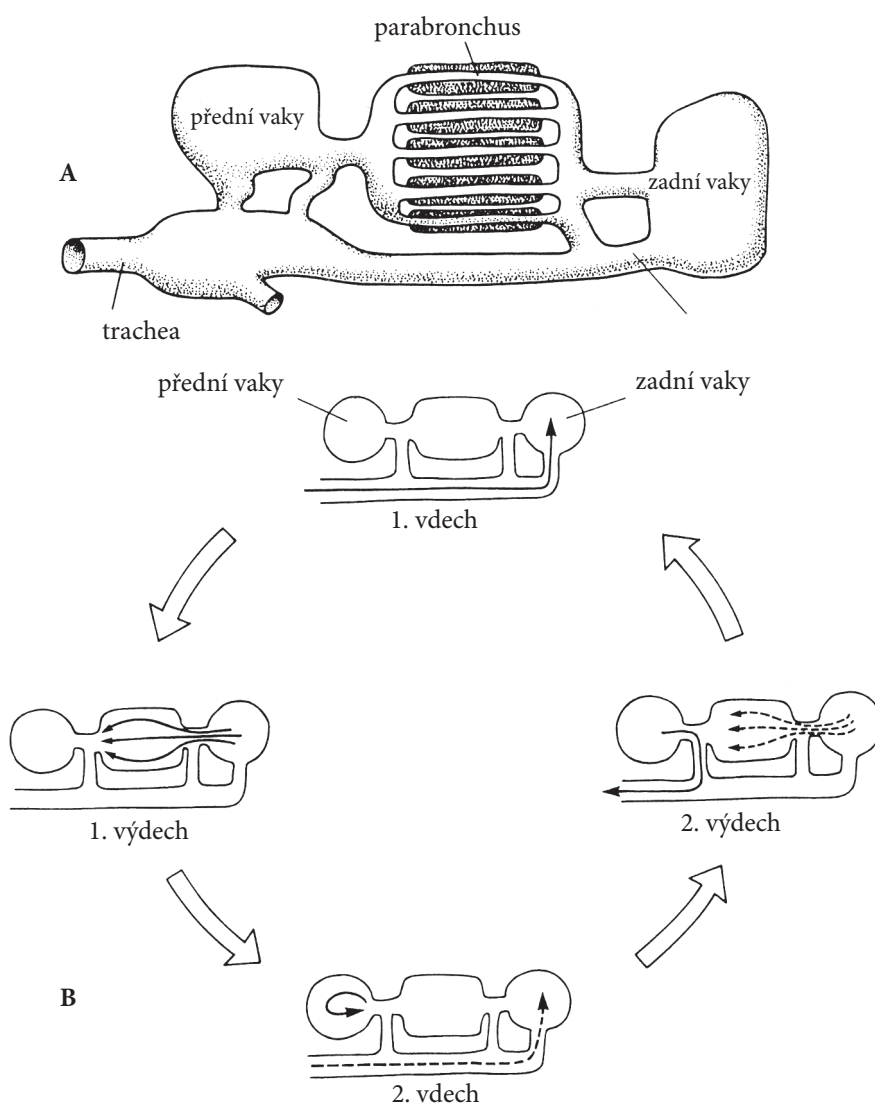
Obr. 5-3 Mechanismus dýchání žáby.

I. Vdech: ústní dutina je rozšířena, vzduch do ní vniká otevřenými nozdrami. II. Vhánění vzduchu do plic: nozdry se uzavřou, dno dutiny ústní s jazykem jsou zvednuté a tím je prostor v ústní dutině zmenšen. III. Výdech: stěny plic se smrští a vzduch vychází otevřenými nozdrami. (podle Langa 1965)

Plazi (*Reptilia*) se řadí mezi Amniota. Jejich embryonální vývoj probíhá na souši ve vejcích, proto u nich nejsou vyvinuty žábry. Výměna plynů mezi zárodkem a vnějším prostředím se děje difuzí přes stěnu allantois. Dospělí plazi dýchají plicemi. Kožní dýchání u nich není možné kvůli zrohovatělé a pro plyny nepropustné pokožce. Přesto existují výjimky, například u pelagicky žijících vodních hadů. Zde tvoří podíl příjmu kyslíku kůží až 40 % z celkové spotřeby. Vnitřní struktura plic je u některých plazů velmi jednoduchá, např. hatérie (*Sphenodon*), ale i ostatní ještěři mají plíce vakovité, bez vnitřního členění. Hadi mají jen jednu podlouhlou plíci. Dýchací pohyby plazů jsou závislé na pohybech hrudníku, tak jako je tomu u savců. U plazů není vyvinuta bránice – sval, který se u savců podílí značnou měrou na dýchacích pohybech. Dýchání želv je vzhledem ke stavbě krunýře odlišné od ostatních plazů (**obr. 5-5**). Vnitřní orgány jsou uloženy ve vaku, který je ovládán svaly. Změny polohy vnitřních orgánů mění velikost prostoru pro vdech a výdech. Želvy mají rovněž významné přídatné dýchací ústrojí v podobě prokrvené kloaky. Hibernující vodní želvy dýchají během zimního spánku pouze tímto zařízením.

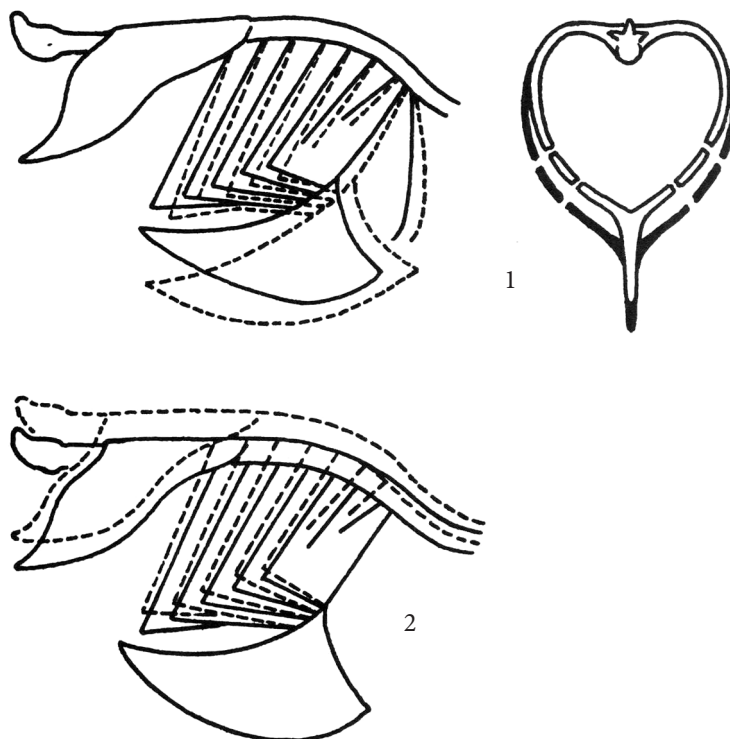


Obr. 5-5 Mechanismus dýchacích pohybů u želvy. Žebra želv jsou přirostlá k dermálnímu krunýři a jsou tudíž nepohyblivá. Dýchací pohyby zajišťují svaly, které mění polohu vnitřních orgánů ve vazivovém vaku a v důsledku toho se zvětšují či zmenšují plíce. Přerušovaná čára ukazuje polohu útroby při vdechu a plná čára při výdechu. Plicní ventilaci napomáhají rovněž pohyby nohou a krku, neboť při zatahování a vytahování z krunýře se mění tlak v plicích. (podle Kardonga 1995)



Obr. 5-6 Schematické znázornění plicní ventilace ptáků v součinnosti s plicními vaky. Při prvním vdechu se vzduch dostává přímo do zadních plicních vaků. Při prvním výdechu prochází jednosměrně parabronchy plic (prostorami, kde dochází k výměně plynů) do předních plicních vaků. Vzduch tedy není ihned vydechován. Při dalším vdechu zůstává v předních vácích, odkud pak krátkou cestou do trachey odchází při druhém výdechu (tedy při průchodu vzduchu z druhého vdechu plicemi). Tím se neustále udržuje v plicích vysoký tlak, který umožňuje snadnější přenos kyslíku do krve. (podle Kardonga 1995)

Ptáci (*Aves*) dýchají naprosto ojedinělým způsobem (**obr. 5-6**). Vzduch se v místě větvení průdušnice ve dvě průdušky dostává k hlasovému ústrojí *syrix* (*syrix* je řecká pastýřská píšťala). Průduškami pak vzduch pokračuje do plic, které jsou uloženy v dorzální části hrudní dutiny a jsou z úsporných důvodů (snížení specifické váhy těla) relativně malé. Při dýchání nemění výrazně svůj objem, ale proudění vzduchu je v systému dýchání zefektivněno činností vzdušných vaků. Ty zabezpečují velmi účinné proudění tak, že po nasání nozdrami se vzduch dostává až do zadních vaků a plicemi prochází až při cestě zpět. Poté však vzduch se sníženým obsahem kyslíku neodchází z těla, ale následkem dalšího vdechu je zatlačen do předních vaků. Tento mechanismus má velkou přednost v tom, že do plic proudí jedním směrem okysličený vzduch, a tak je rozdíl parciálního kyslíku v krvi a plicích pro výměnu výhodnější. Odokysličený vzduch, který zůstal v předních vacích, je vypuzen až při druhém výdechu, ale vykonává jen krátkou cestu do průdušnice a nemísí se s vdechovaným vzduchem. Vzhledem k tomu, že se vzduch bohatý na kyslík nemísí se vzduchem vydýchaným, nevzniká mrtvý prostor, který je znám u savců. V tomto směru se zásobování kyslíkem podobá jednoproudému přísunu kyslíku k žábrám ryb. Kromě toho mají ptáci v plicích takové větvení kapilár, že plocha pro difuzi dýchacích plynů je relativně desetkrát větší než u savců. Dýchací pohyby způsobují, že se hrudní kost střídavě oddaluje a přibližuje k páteři, tím se mění objem hrudního koše, a vzduch se nasává a vypuzuje do vzdušných vaků a do plic. Vdech probíhá pomocí prsního svalu při mávnutí křídla dolů a výdech stahem mezižeberních a břišních svalů (**obr. 5-4**). Během letu se dechová frekvence přizpůsobuje frekvenci úderů křídel.



Obr. 5-4 Mechanismus dýchacích pohybů u ptáků.

- 1 – při sezení na větvi probíhá vdech snížením hrudní kosti a výdech činností mezižeberních svalů,
2 – plovoucí pták zvedá hřbetní část hrudníku (čárkovaně je vyznačen stav při vdechu).

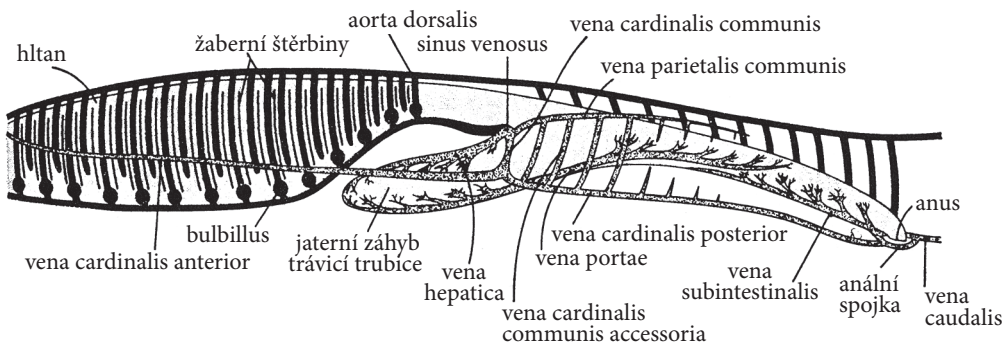
(podle Veselovského 2001)

6. Cévní soustava

Cévní soustava obratlovců je mezodermálního původu a tvoří ji systém uzavřených **cév**, v nichž obíhá **krev** nebo **míza**. **Srdce** je tvořeno srdečním svalstvem, které je původem ze splachnopleury. **Krevní cévy** vedoucí krev k srdci se nazývají **žíly** (*venae*). Jejich stěny jsou tvořeny dvěma vrstvami – vnitřní endotelovou vrstvou (*tunica intima*) a vnější pojivovou vrstvou (*tunica adventitia*). Cévy vedoucí krev od srdce se nazývají **tepny** (*arteriae*) a od žil se liší tím, že mají ve své stěně ještě jednu střední vrstvu zvanou *tunica media*, kterou tvoří hladké svaly. **Lymfatické cévy** mají stejnou stavbu jako krevní žíly a jsou přídatným systémem cévní soustavy. Zabezpečují vstřebávání tuků z trávicí soustavy a odvod některých látek z tkání do krevního oběhu. Plyn, živiny, voda a ionty přecházejí ke tkáním stěnou **kapilár**, které jsou tvořené pouze jednou z uvedených vrstev, a to vrstvou endotelovou. Krev, konkrétně její složky zvané **krvinky a plazma**, zásobují tkáň kyslíkem, živinami, vitaminy, hormony a protilátkami. Cévní soustava také odvádí nepotřebné látky z tkání. Uzavřený systém cév přivádějících látky ke tkáním a od tkání je odvádějících má výhodu rychlé a energeticky málo ztrátové výměny mezi systémem kapilár a tkáněmi. Kromě toho cévní soustava zajišťuje prostřednictvím nárazníkových solí (*pufrů*) stálost vnitřního prostředí tkání (*homeostázi*), což je velmi úzké osmotické rozmezí a úzké rozmezí pH. Další funkcí cévní soustavy obratlovců je významný podíl na termoregulaci. Embryonálně vzniká srdce z mezodermy tak, že se k cévnímu základu v podobě trubice přikládá po obou stranách párová celomová dutina, podobně jako je tomu v případě střeva. Vnitřní stěna těchto vaků, tedy **splanchnopleura**, dává vznik svalstvu srdce (**myokardu**). Splanchnopleury protilehlých stran přecházejí na obě strany srdce, které je uloženo pod střevem; nad střevem se obě splanchnopleury přikládají k sobě, podobně jako je tomu u střevního mezenteria (**obr. 1-7**) a vytváří se tak závěs srdce zvaný **mezokardium**. Vnější stěna obou vaků (**somatopleura**) se nazývá **perikard**. Dutina mezi myokardem a perikardem (perikardiální dutina) je velmi omezená, obě stěny na sebe prakticky nasedají.

Evoluce oběhové soustavy obratlovců zahrnuje následující etapy: (1) Již u nejstarších obratlovců se soustava kompletně uzavírá, tzn. krev se již nikde nevylévá do celomové dutiny (tzv. hemocélu). (2) Srdce se esovitě stáčí, což znemožňuje zpětný tok krve. (3) V souvislosti se vznikem čelistí zanikl v dospělosti první a druhý aortální oblouk (u raných larev obojživelníků se ještě zakládají). Současně s tím vzniká vrátnicový oběh ledvin a primitivní základ zadní duté žíly. (4) Při přechodu na souš (tedy i při metamorfóze larev obojživelníků v dospělé jedince dýchající plicemi) zaniká ductus caroticus (vzniká tak arteria carotis interna, která vede krev výlučně do mozku) a také ductus arteriosus (= ductus Botalli), takže krev z posledního aortálního oblouku vede krev výlučně do plic; vzniká tak plicní oběh. (5) U pokročilých amniot kompletně zanikají předposlední aortální oblouky. U ptáků navíc i levý aortální oblouk třetího páru odzadu, u savců pravý aortální oblouk třetího páru odzadu. (6) Během celé evoluce suchozemských obratlovců se srdce postupně rozděluje přepážkou na pravou a levou část.

Cévní soustava kopinatce (obr. 6-1) je až na dva významné rozdíly (chybí centrální srdce a zachovávají se zbytky hemocélu) předobrazem stavu u obratlovců. Odkysličená krev z přední i zadní části těla přichází do žilného splavu (*sinus venosus*). Odtud je nasávána břišní aortou a žaberními arteriemi k žábrům. Do nich se krev vhná činností kontraktlních úseků přírodních žaberních arterií, které mají podobu váčků, proto se nazývají *bulbilli*. Centrální srdce tedy u bezlebečných ještě není vyvinuto. V žábrech se zachovává hemocél, krev se tedy volně vylévá do prostoru, jehož stěny tvoří dýchací epitel. Kromě žaber se hemocél u kopinatců zachovává ještě v ocasní části těla, a jejich cévní soustava proto ještě není zcela uzavřená. Ze žaber se krev sbírá odvodnými žaberními arteriemi do kořenů aorty a ty se pak směrem dozadu spojují v jedinou nepárovou dorzální aortu (*aorta dorsalis*), kterou proudí okysličená krev do těla. Je však nutné připomenout, že okysličování krve se u kopinatců z velké části děje rovněž přes jednovrstevnou pokožku těla. Krev se přivádí zpět k žábrům ze zadní části těla ocasní žílou (*vena caudalis*), ke které se přidává podstřevní žíla (*vena subintestinalis*) a jako párová zadní kardinální (hlavní) žíla (*vena cardinalis posterior*) se stýká poblíž žilného splavu s párovou přední kardinální žílou (*vena cardinalis anterior*). V místě styku vznikají po obou stranách těla společné kardinální žíly (*venae cardinales communes*) zvané též *ductus Cuvieri*. Spolu s žílou z tělních segmentů (*vena parietalis communis*) a žílou z jaterního záhybu (*vena hepatica*) přicházejí žíly z těla do žilného splavu (*sinus venosus*).



Obr. 6-1 Cévní soustava kopinatce jako výchozí stav uspořádání cévní soustavy obratlovců. Odkysličená krev (na obrázku je znázorněna tečkovaně) přichází z těla do žilného splavu (*sinus venosus*) a odtud je nasávána břišní aortou do žaberní soustavy. Do žaberní soustavy se krev dostává činností kontraktálních cév (*bulbilli*), které se někdy nazývají "žaberní srdíčka". Srdce u kopinatce není vyvinuto. V žaberním systému dochází jen k omezenému okysličování, perforovaný hltan slouží hlavně k filtrování potravy (viz dýchací soustava). Cévní soustava kopinatce netvoří zcela uzavřený systém cév, ale krev se ještě částečně vylévá do hemocélu. (podle Smithe 1960, z Ročka 2002)

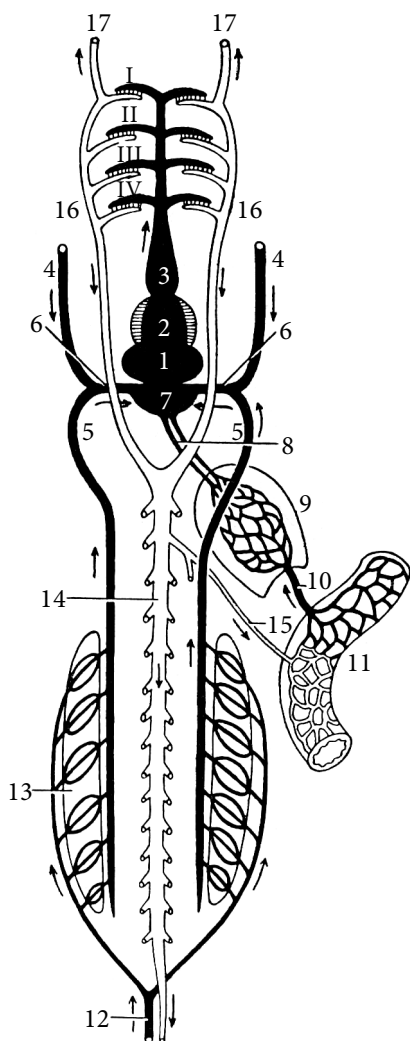
Vodní čelistnatci (obr. 6-2, 6-3). Charakteristickým znakem cévní soustavy ryb (ale i kruhoústých a paryb) je jednoduché trubčovitě srdce. Srdcem proudí krev pouze jedním směrem do žaber. Tím se srdce kruhoústých, paryb a ryb (s výjimkou dvojdyšných) liší od suchozemských obratlovců s plicním dýcháním, kde odkysličená krev proudí do plic, okysličená (a smíšená) do těla. Vývojovou tendencí je přesun předsíní nad komory, čímž se podélná osa srdce esovitě ohýbá. To (spolu se vznikem chlopní) zabraňuje zpětnému proudění krve. Odkysličená krev se sbírá v žilném splavu (*sinus venosus*), odtud pokračuje do předsíně (*atrium*) a dále do svalnaté komory (*ventriculus*). Z komory je krev vyháněna tepenným násadcem (*truncus arteriosus*) do břišní aorty (*aorta ventralis*) a dále čtyřmi páry arteriálních oblouků do žaber (dva další, které byly vytvořeny vpředu před nimi jsou rudimentární, protože souvisejí s čelistním a jazylkovým žaberním obloukem, na kterých žábry zanikly; žraloci však ještě rudiment žaber ve spirakulu na hyoidním oblouku mají, a proto je tam aortálních oblouků pět). Okysličená krev vycházející ze žaber se sbírá dvěma kořeny aorty (*radices aortae*), které se v kaudálním směru spojují v *aortu dorsalis* a směrem do hlavy vystupují nad trávicí trubici jako párová vnitřní krkavice (*arteria carotis interna*).

U dvojdyšných ryb tvoří poslední pár arteriálních oblouků základ páru plicních tepen (*arteriae pulmonales*) (obr. 6-3). To znamená, že u dvojdyšných ryb prochází při plicním dýchání krev srdcem dvakrát, podobně jako u suchozemských obratlovců. Spojení mezi plicní tepnou a kořeny aorty u dvojdyšných ryb má velký význam jako doklad společných znaků v embryonálním vývoji všech obratlovců. Je dobře známé z embryonálního vývoje všech suchozemských obratlovců (včetně prenatalního vývoje člověka; obr. 6-7). V prenatalní fázi vývoje totiž umožňuje proudění krve z pravé komory přímo do kořenů aorty, tak jako u ryb, neboť plíce v té době ještě nejsou funkční. Toto spojení se nazývá *ductus Botalli* (= *ductus arteriosus*).

Hlavní změnou na žilném systému je vznik vrátnicového oběhu ledvin, který je napojen na kořeny zadních kardinálních žil. Kapiláry, které ledvinami prostupují, se mediálně opět navzájem spojují a vytvářejí nepárový základ zadní duté žíly (*vena cava posterior*), který je však ještě napojen na zadní konce kardinálních žil.

Krevní barvivo ryb je hemoglobin, krvinky ryb jsou oválné a mají jádro. Jádro se vyskytuje rovněž v červených krvinkách obojživelníků, plazů a ptáků.

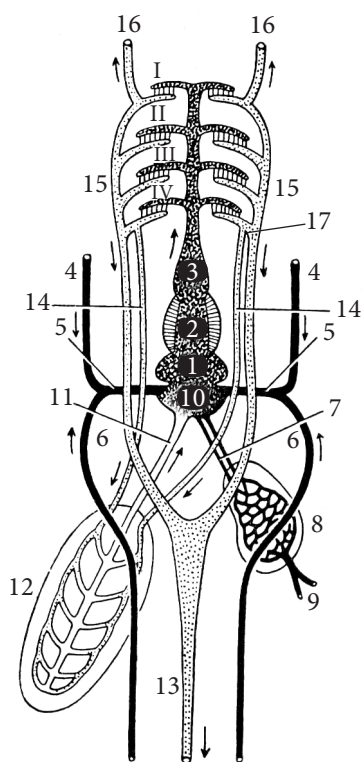
Obojživelníci (obr. 6-6). Zásadní změnou v cévní soustavě obojživelníků ve srovnání s rybami je vytvoření plicního oběhu. Paprskoploutvé ryby mají 4 páry funkčních aortálních oblouků (aortální oblouky spojené s čelistním a hyoidním obloukem zanikly) a tento počet se zachoval i u ocasatých obojživelníků a pulců žab. Během metamorfózy pulce v dospělou žabu však předposlední pár zaniká, takže u dospělců jsou zachovány pouze 3 aortální oblouky. Ve směru rostrokaudálním první pár (I.) v dorzální části zásobuje hlavu vnitřními krkavicemi a ve ventrální části vnějšími krkavicemi. Druhý pár aortálních oblouků (II.) je hlavní cestou, kterou u obojživelníků proudí okysličená krev do těla. Napojují se na párové kořeny aorty (*radices aortae*), které se spojují v jednu tepnu (*aorta dorsalis*). Část kořenů aorty mezi prvním a druhým párem (*ductus caroticus*) u většiny obojživelníků zanikla, což umožnilo oddělit proud okysličené krve do hlavy od proudu okysličené krve směřujícího do těla.



Obr. 6-2 Schéma krevního oběhu ryby, dorzální pohled. Černě je vyznačena krev odkysličená, bíle krev okysličená; šipky naznačují směr toku krve. Arteriální oblouky označeny jako I-IV.

1 – srdeční předsíň, 2 – srdeční komora, 3 – tepenný násadec (*truncus arteriosus*)
 4 – přední kardinální žíla, 5 – zadní kardinální žíla, 6 – Cuvierův průchod (*ductus Cuvieri*), 7 – žilný splav (*sinus venosus*), 8 – jaterní žíla, 9 – játra, 10 – vrátnicová žíla jater, 11 – střevo, 12 – ocasní žíla, 13 – ledviny, 14 – aorta dorsalis, 15 – střevní tepna, 16 – kořeny aorty, 17 – vnitřní krkavice (vnější krkavice zde nejsou zobrazeny, jsou uloženy ventrálně a jejich postavení je zřejmé z obr. 6-4).

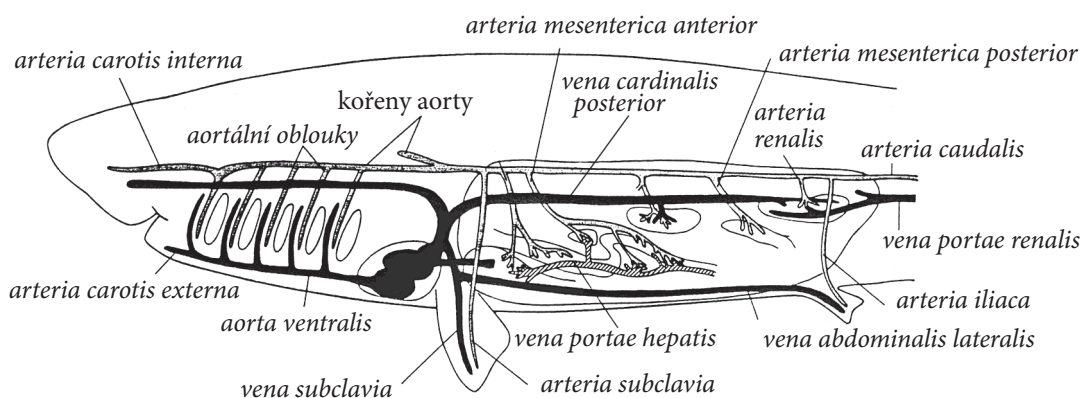
(podle Jakobse, z Langa 1965)



Obr. 6-3 Schéma krevního oběhu dvojdyšné ryby bahníka afrického (*Protopterus*), dorzální pohled. Černě je vyznačena krev odkysličená, bíle krev okysličená, tečkovaně krev smíšená; šipky označují směr toku krve. I-IV jsou arteriální oblouky.

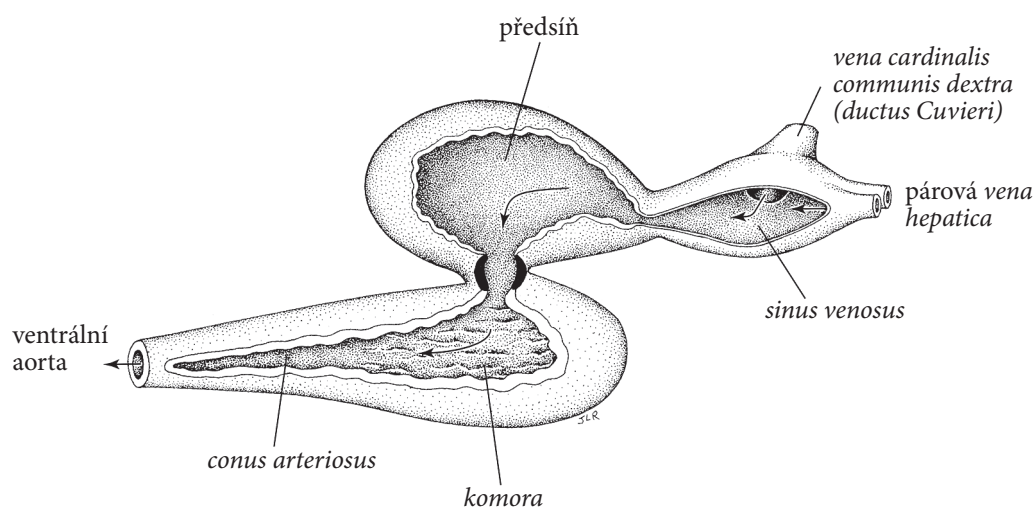
1 – srdeční předsíň, 2 – komora, 3 – tepenný násadec (*truncus arteriosus*), 4 – přední kardinální žíla, 5 – Cuvierův průchod (*ductus Cuvieri*), 6 – zadní kardinální žíla, 7 – jaterní žíla, 8 – játra, 9 – vrátnicová žíla jater, 10 – žilný splav (*sinus venosus*), 11 – plicní žíla, 12 – plíce, 13 – aorta dorsalis, 14 – plicní tepna, 15 – kořeny aorty, 16 – vnitřní krkavice (vnější krkavice zde nejsou zobrazeny, jsou uloženy ventrálně a jejich postavení je zřejmé z obr. 6-4), 17 – *ductus arteriosus*, spojení plicní tepny a kořenů aorty známé z prenatálního cévního oběhu člověka jako *ductus Botalli*.

(podle Jakobse, z Langa 1965)



Obr. 6-4 Schéma krevního oběhu žraloka, pohled z levé strany. Černě je vyznačena krev odkysličená, bíle krev okysličená. Krev je ze srdce vháněna do ventrální aorty, odkud se dostává do vnějších krkavic a párovými aortálními oblouky na dorzální stranu do kořenů aorty. Odtud pokračuje dorzální aortou dozadu do těla nebo vnitřními krkavicemi dopředu do hlavy.

(podle Kardonga 1995 a Ročka 2002, upraveno)

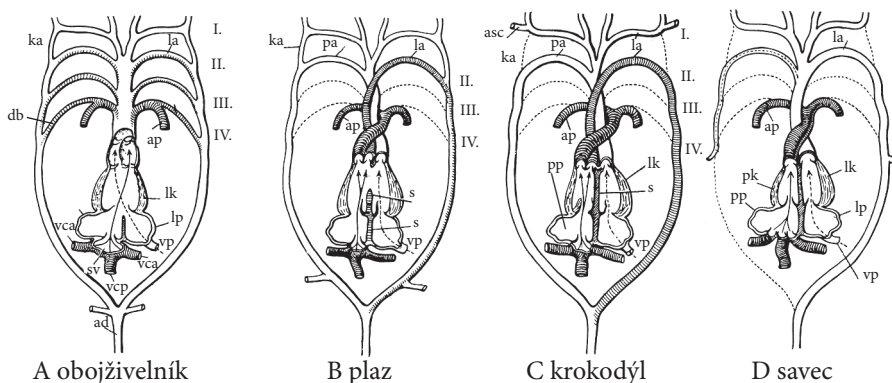


Obr. 6-5 Pohled z levé strany na srdce žraloka. Srdce primitivních vodních obratlovců byla jednoduchá trubice tvořená žilným splavem, předsíň, komorou a tepenným násadcem. Všechny tyto části byly původně uspořádány v jedné přímce. Předsíň (a s ní i žilný splav) se postupně přesunuly nad komoru a srdce získalo esovitě zakřivení, které zamezilo zpětnému toku krve.

(podle Kenta a a Carra 2001)

Třetí pár aortálních oblouků (III.) je vyvinut pouze u ocasatých obojživelníků, u dospělých žab zaniká. Čtvrtý pár aortálních oblouků (IV.) vytváří odbočku – plicní tepnu (*arteria pulmonalis*). Spojení plicní tepny a kořenů aorty se nazývá *ductus Botalli* (*ductus arteriosus*), jehož význam byl zmíněn v souvislosti se stavbou cévní soustavy dvojdyšných ryb a prenatalním vývojem člověka. Srdce obojživelníků je již rozděleno na dvě předsíně, ale komora je ještě společná a odkysličená a okysličená krev se v ní částečně mísí. Na odstupu tepen z komory se u obojživelníků (ale i u plazů) vytvářejí významné adaptace – spirální chlopně, které usměřují proud krve tak, aby se co nejvíce okysličené krve přicházející z plic dostávalo do tělního oběhu, nikoliv zpět do plic. Obojživelníci mají dobře vyvinuté kožní dýchání. Dýchání kůží je zajištěno odbočkou z plicní tepny, která se nazývá *a. cutanea*. Dýchání pulců se děje žábrami, které jsou zásobeny krví z I. až IV. páru žaberních oblouků, podobně jako u ryb.

Zadní dutá žíla je vyvinutá v celém svém rozsahu a ústí do žilného splavu, vzadu jsou však s ní ještě spojeny zadní konce zadních kardinálních žil.



Obr. 6-6 Schéma srdce a aortálních oblouků suchozemských obratlovců při pohledu z ventrální strany. Aortální oblouky jsou označeny římskými číslicemi (stejně jako na **obr. 6-2** a **6-3**).

ad – aorta dorsalis, ap – arteria pulmonalis, asc – arteria subclavia, db – ductus Botalli (= ductus arteriosus), ka – ductus caroticus, la – levý aortální oblouk, lk – levá komora, lp – levá předsíň, pa – pravý aortální oblouk, pk – pravá komora, pp – pravá předsíň, s – srdeční septum, sv – sinus venosus, vca – vena cava anterior (= v. cava superior), vcp – vena cava posterior (= v. cava inferior), vp – vena pulmonalis. (podle Goodriche, z Romera a Parsonse 1977)

Plazi (obr. 6-6). Srdce plazů se skládá, podobně jako u obojživelníků, ze dvou předsíní a jedné komory. Ve srovnání s obojživelníky je podstatnou změnou odstup aortálních oblouků a plicní tepny přímo ze srdce. To umožňuje nasměrování proudu krve pomocí spirální řasy. V komoře je na odstupu tepen ze srdce vyvinuta řasa, která se při systole levé části komory přitiskne ke stěně tak, že do hlavy odchází krev okysličená a do plicní tepny krev odkysličená. Ve středu komory se krev částečně mísí a odchází do těla druhým párem aortálních oblouků (třetí, předposlední pár zcela zanikl). Poslední aortální oblouk je kompletní a funkční pouze v embryonálním stavu, u dospělců zanikla jeho dorzální část (*ductus Botalli*) a zbytek funguje jako plicní arterie. Velmi důmyslné zařízení se vyskytuje u krokodýlů. Ti mají v komoře úplně vyvinutou přepážku, ale na odstupu kmene aort, v místě jejich křížení je otvor (*foramen Panizzae*), který obě odstupující části aorty spojuje. Původně se předpokládalo, že jde o rudimentární komunikaci před definitivním uzavřením komorové přepážky. Nyní bylo zjištěno, že jde o adaptaci, která umožňuje krokodýlům dlouhodobý pobyt pod vodou. Levý aortální oblouk bere krev z pravé komory (která obsahuje odkysličenou krev) a pravý aortální oblouk z levé komory (která obsahuje okysličenou krev). Ve *foramen Panizzae* se krev mísí, takže levou aortou jde do těla krev smíšená, pravou aortou však jde do trupu a především do hlavy pouze okysličená krev. Při potopení se *foramen Panizzae* uzavře, následkem čehož jde do hlavy větší množství okysličené krve, a zároveň se uzavře průchod do plic, takže se plíce vyřadí z funkce.

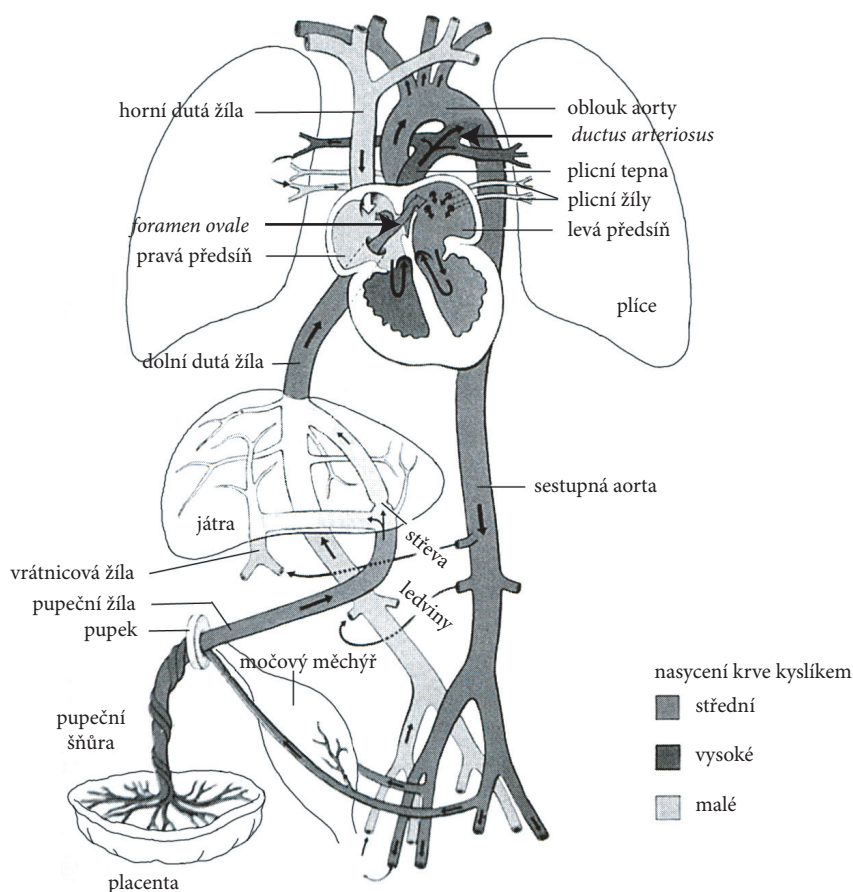
Zadní dutá žíla je v základních rysech vyvinuta stejně jako u obojživelníků, zadní kardinální žíly s ní však už ztratily kontakt. Zadní dutá žíla je tak hlavní cestou, kterou přichází odkysličená krev ze zadní části těla k srdci.

Ptáci. Cévní oběh ptáků je v zásadě totožný s cévním oběhem plazů, zachoval se však u nich pouze pravý aortální oblouk. Také srdce je již zcela rozděleno na pravou a levou část a tím je i zcela oddělena krev odkysličená od okysličené. Srdce je u ptáků velmi dobře vyvinuto, což souvisí s velkými nároky na rozvod krve a okysličování tkání při letu. Žilný systém je stejný jako u plazů.

Savci (obr. 6-6). Cévní oběh savců je totožný s oběhem ptáků, zachoval se však u nich levý aortální oblouk. I srdce je již dokonale rozděleno. Zadní kardinální žíly jsou zachovány jen jako nepatrné rudimenty (*vena azygos* a *vena hemiazgyos*).

Embryonální cévní soustava savců (obr. 6-7). Zárodek savce dostává okysličenou krev pupeční šňůrou z placenty. Pupeční žíla (*vena umbilicalis*) přivádí z placenty krev okysličenou a obohacenou živinami z vrátnicové žíly jater. V zárodku se tato přiváděná krev mísí s krví z přední a zadní duté žíly. Obě ústí do pravé srdeční předsíně, odkud část krve prochází zkratkou rovnou do levé předsíně mezipředsíňovým otvorem. Tím je částečně vyřazena z funkce plicní tepna. Otvor mezi předsíněmi má chlopně, které umožňují proud krve pouze jedním

směrem. Z levé předsíně je pak krev vypuzována do levé komory a do aorty. Do mozku a do paží tedy odchází okysličená krev. Plicní tepna přivádějící část krve z pravé předsíně k plicím (v té době ještě nefunkčním) se spojuje se sestupným obloukem aorty. Toto spojení se nazývá *ductus Botalli* (*ductus arteriosus*) a je to rudiment horní části posledního žaberního oblouku ryb. Do těla tedy odchází smíšená krev. Po porodu, kdy se u savců dostává s prvním nadechnutím kyslík do plic, se *ductus Botalli* uzavírá a tím začne proudit krev z pravé komory do plic a odtud zpět plicní žilou do levé předsíně. Také prenatální spojení pravé a levé předsíně se uzavírá. K tomu dochází během několika dní po narození a na místě zůstává pouze jizva v podobě prohlubně. Cévy z přerušeného pupečníku se přeměňují ve vazivo a cévní zásobení kyslíkem z placenty se mění v cévní zásobení závislé na kyslíku z plic.



Obr. 6-7 Prenatální krevní oběh savců. Plicní oběh není ještě funkční, plicní tepna ústí do aorty krátkou spojkou zvanou *ductus Botalli* (= *ductus arteriosus*). Ta se po porodu při prvním nadechnutí uzavře a krev se vžene do plic. (podle Moora 1993)

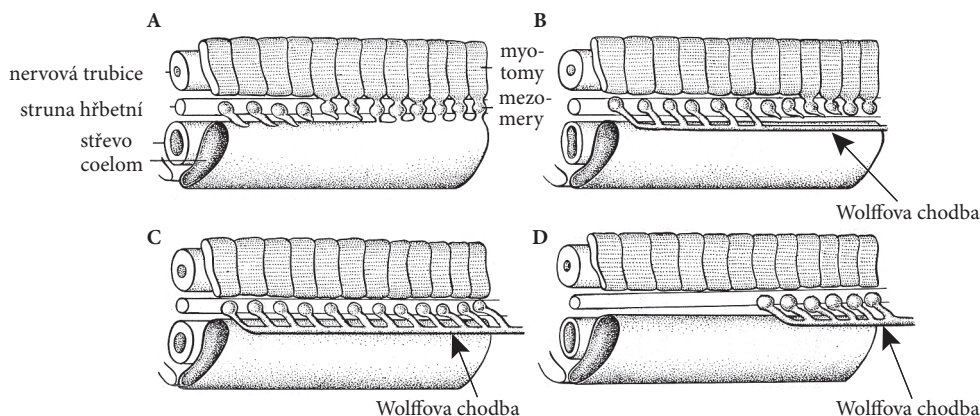
Lymfatický cévní systém je přídatný systém žilné soustavy. Vyskytuje se u všech čelistnatých obratlovců. Jeho úkolem je odvádět přebytečné tekutiny, metabolity a nečistoty z tkání do žilného oběhu a vstřebávat mastné kyseliny ze střev do krve.

7. Vylučovací soustava a reprodukční orgány

Primárním úkolem vylučovací soustavy je **osmoregulace** vnitřního prostředí. Sladkovodní a mořští obratlovci se způsobem osmoregulace liší. Tělo vodního obratlovce žijícího ve slané vodě je vystaveno samovolnému odvodňování, což je způsobeno přirozeným spádem v rozdílu osmotické hodnoty těla živočicha a prostředí. Tělo ryby je totiž vůči mořské vodě **hypotonické**, tedy mořská voda má tendenci předávat své soli do těla ryby a zároveň z něho odebírat vodu. Mořské ryby se proto musí zbavovat solí. Naopak vnitřní prostředí těla sladkovodních ryb je vůči vodě **hypertonické**, a proto má voda tendenci pronikat do těla. Proto se sladkovodní ryby musí zbavovat vody. Tvorbou a vylučováním moči však dochází i ke ztrátám solí z těla. U sladkovodních ryb existuje adaptace, která omezuje pronikání vody do těla – kožní sliz. Suchozemští obratlovci jsou vystaveni jinému nebezpečí, vyschnutí. Proto je hlavní úlohou vylučovacího ústrojí suchozemských obratlovců udržovat osmotickou rovnováhu mezi tělními tekutinami a tkáněmi a přitom ztrácet jen malé množství vody.

U suchozemských obratlovců kromě toho přibírají ledviny další úlohu, která u vodních obratlovců chybí – zbavovat tělo metabolitů vzniklých přeměnou bílkovin. U ryb se tyto metabolity vylučují žábami nebo kůží a jejich ledviny slouží jen k regulaci minerálních solí.

Základní filtrační jednotkou ledvin obratlovců je **nefron**. Podstatou nefronu je shluk kapilár, které jsou uloženy mimo dutinu céloru (**obr. 7-3**). Toto klubičko vlásečnic se nazývá **glomerulus** a spolu s obalem zvaným **Bowmanův váček**, který vzniká odškrcením céloru, přívodními a odvodními krevními cévami a odvodními kanálky filtrátu zvanými **tubuly**, tvoří nefron. Přívodní cévy zásobující glomerulus mají větší průřez než cévy odvodné, což zajišťuje filtrační tlak v glomerulech. V Bowmanově váčku se sbírají metabolity vzniklé v glomerulech a odvádějí se v podobě tzv. **primární moči** do tubulů, kde dochází v různém rozsahu k **resorbci vody**. To závisí na typu prostředí, ve kterém živočichové žijí. Pak je filtrát odváděn do sběrných kanálků, ledvin a posléze vnějšími odvodními cestami mimo tělo.



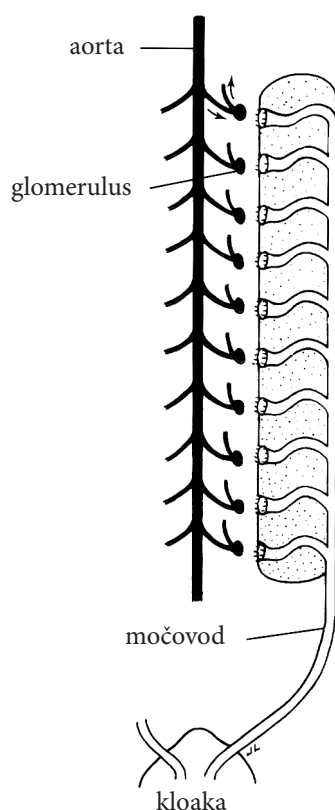
Obr. 7-1 Vznik primárního močového (embryonální Wolffovy chodby) spojením distálních částí odvodných tubulů Bowmanových váček.

A – v kranální části (směr doleva) se z mezomer vytvářejí nefrony (Bowmanovy váčky), jejichž odvodné tubuly mají tendenci se navzájem spojovat; B – vytvářejí tak postupně odpředu dozadu souvislou odvodnou trubici, primární močovod; C – u pokročilejšího embrya se vytvářejí nefrony a primární močovod v maximálním rozsahu (holonefros), včetně hlavové části; D – postupně se od hlavového konce nefrony redukuje (v rozsahu pronefros) a u pokročilejších obratlovců se v různé míře zachovává jen jeho zadní část (opistonefros).

(podle Romera a Parsonse 1977)

Ledviny se embryonálně zakládají z mezodermy, ze dvou řad **nefrotomů** (**obr. 7-1**) po stranách těla. Nefrotomy jsou vůči céloru dutině umístěny dorzálně, proto i ledviny u všech obratlovců jsou na zádové straně těla. Z nefrotomů vznikají ledvinové jednotky **nefrony**. Vytvářejí se postupně v kranio-kaudálním směru a jejich odvodné tubuly se spojují v jediný odvodný kanál zvaný **Wolffova chodba** neboli primární močovod. V původním plném rozsahu, tedy od otické části hlavy až po úroveň budoucího vyústění z těla, se tyto primitivní ledviny označují jako **holonefros** (**obr. 7-2**). Holonefros se vyskytuje pouze u larev kruhoústých, ale v embryonálním stavu procházejí tímto stadiem všichni obratlovci. **Pronefros** je kranální část holonefros. Je to také první část primitivní ledviny holonefros, která se zredukovala. Zbývající část se označuje jako **opistonefros**. Opistonef-

ros se vyskytuje pouze u dospělých kruhoústých. U samců primitivních vodních čelistnatců (např. žraloků) se k tubulům v kraniální části opistonefros připojila varlata a z Wolffovy chodby (primárního močovodu) se stal částečně i chánovod, kterým se odvádějí samčí pohlavní buňky. Opistonefros, k jehož kraniální části se připojily testes, se nazývají **mezonefros**. Mezonefros je však jen název pro embryonální stav. U plazů, ptáků i savců funguje i po opuštění zárodečných obalů do té doby, než se utvoří definitivní ledviny (**metanefros**). U většiny zástupců skupiny *Anamnia* fungují v dospělosti jako ledviny opistonefros. U samic všech obratlovců si primární močovod zachovává svoji původní funkci a odvodní cesty pohlavních orgánů (vejcovody) nejsou s vylučovací soustavou nikdy spojeny.



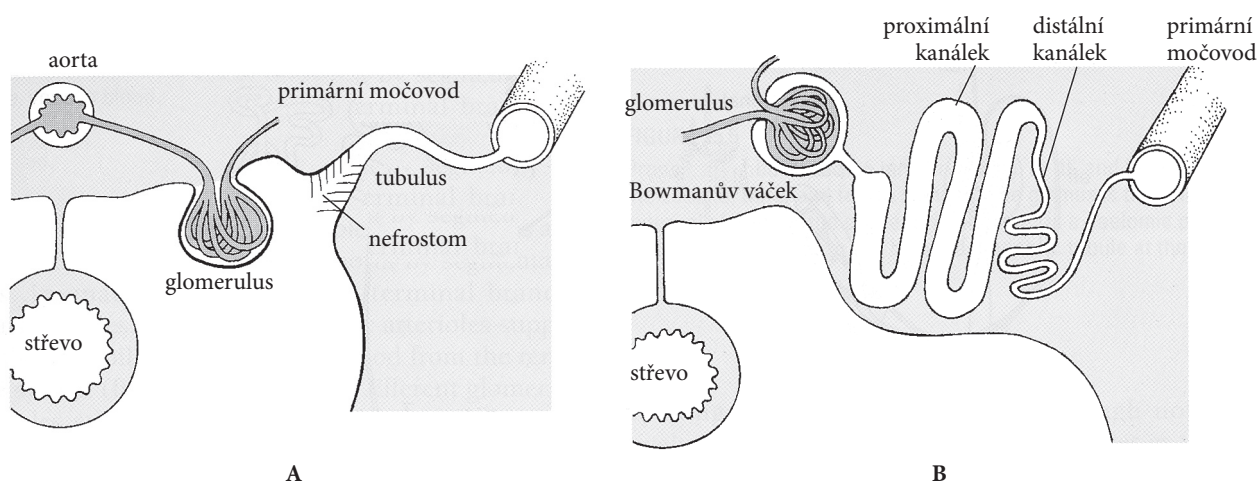
Obr. 7-2 Stavba holonefros s jedním glomerulem a jednou nálevkou (nephrostomem) v každém segmentu těla. Holonefros s plným počtem nefronů se vyskytuje u larev recentních mihulí a embryonálně u všech obratlovců. (podle Kenta a Carra 2001)

Hlavní evoluční změny vylučovací soustavy obratlovců jsou tyto: (1) **Vznik nefronů** (obr. 7-1), které jsou výlučně mezoderálního původu (u bezobratlých se na vzniku vylučovacích jednotek ještě v různé míře podílí ektoderm). (2) **Redukce pronefros** (jen někdy se zachovává jako tzv. hlavová ledvina) a tedy vznik opistonefros. (3) **U samců primitivních čelistnatců napojení samčích pohlavních orgánů na kraniální část opistonefros; v důsledku toho získává primární močovod druhotně i funkci chánovodu.** (4) **U samců všech amniot se posléze primární močovod mění výlučně v chánovod a ledviny si vytvářejí zvláštní sekundární močovod, tedy plně se od pohlavní soustavy oddělují.** (5) **Ledviny amniot ztrácejí v dospělém stavu segmentaci.**

Vylučovací soustava vodních obratlovců. Ledviny mají v podstatě jednotné stavební a funkční schéma, mohou se však lišit počtem a velikostí ledvinových jednotek (obr. 7-4). Původními ledvinami obratlovců jsou holonefros, kde je zachován původní počet nefronů odpovídající nefrotomům, ze kterých vznikly. Tento typ vylučovacího ústrojí se vyskytuje pouze v larválních stádiích kruhoústých (obr. 7-2). Glomeruly u holonefros prominují do celomové dutiny, jsou však překryty peritoneem a tudíž uloženy extraperitoneálně. Primární moč je z těchto glomerulů filtrována do celomové dutiny, odkud je nasávána nephrostomem do odvodného tubulu. U ostatních typů ledvin se nephrostom uzavřel, glomerulus se vchlípl do stěny tubulu a vytvořil tak Bowmanův

váček, a primární moč je odváděna přímo do tubulů (**obr. 7-3**). Od holonefros lze odvodit další typy ledvin. Z rostrální části *holonefros* vnikly *pronefros* (pozor na záměnu s protonefridiemi – plaménkovými buňkami bezobratlých). Pronefros vznikají z hlavových nefrotomů a u recentních obratlovců se (až na výjimky) vyskytují pouze v larválních stádiích. U dospělých vodních čelistnatců jsou většinou vyvinuty opistonefros, na jejichž kraniální úsek se u samců připojují vývody varlat. Primární močovod tak periodicky (v době rozmnožování) získává funkci chámovodu.

Funkce ledvinových glomerulů, kde začíná odvod vody z těla, je u mořských ryb omezena, někdy glomeruly i chybí. Jde o adaptaci k zadržování vody v těle. Rovněž tubuly (kanálky, kde z primární moči vzniká moč definitivní) jsou ve své distální části často zkrácené. Jedná se totiž o místo, kde by se soli mohly z primární moči dostávat zpět do organismu (*resorpce solí*). Mořské ryby se však soli musí hlavně zbavovat, což probíhá také žábry. Tato adaptace je velmi důležitá pro ryby žijící jak ve sladké, tak ve slané vodě (úhoři, lososi). Osmoregulace prostřednictvím žaber pravděpodobně umožňuje těmto druhům ryb přežít změny spojené se střídáním mořské a sladké vody. Ryby žijící trvale v mořské vodě produkují vysoce koncentrovanou moč proto, aby snížily výdej vody. Prostředí mořské vody má totiž tendenci vodu z těla ryb odebírat.

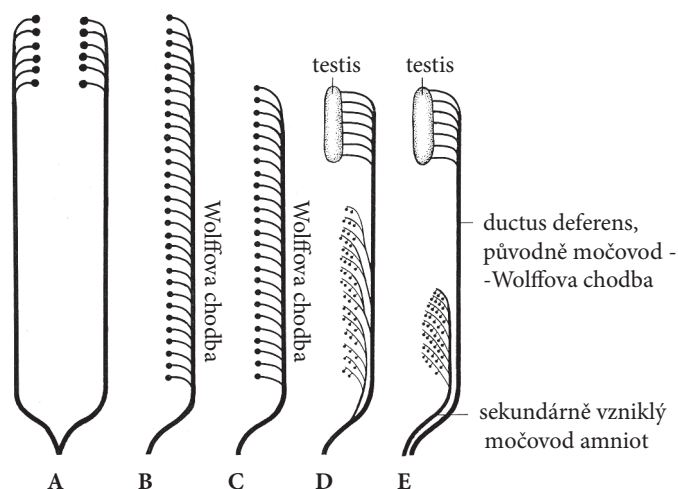


Obr. 7-3 Vznik a vývoj nefronu u obratlovců. A – Stav u larev kruhoústých. Tubuly vznikají vychlípěním stěny celomové dutiny a metabolity z celomové tekutiny jsou do nich odváděny nefrostomem. B – Stav u ryb a obojživelníků. Nefron se zcela oddělil od celomové dutiny a glomerulární filtrát přechází rovnou do tubulů. (podle Kenta a Carra 2001)

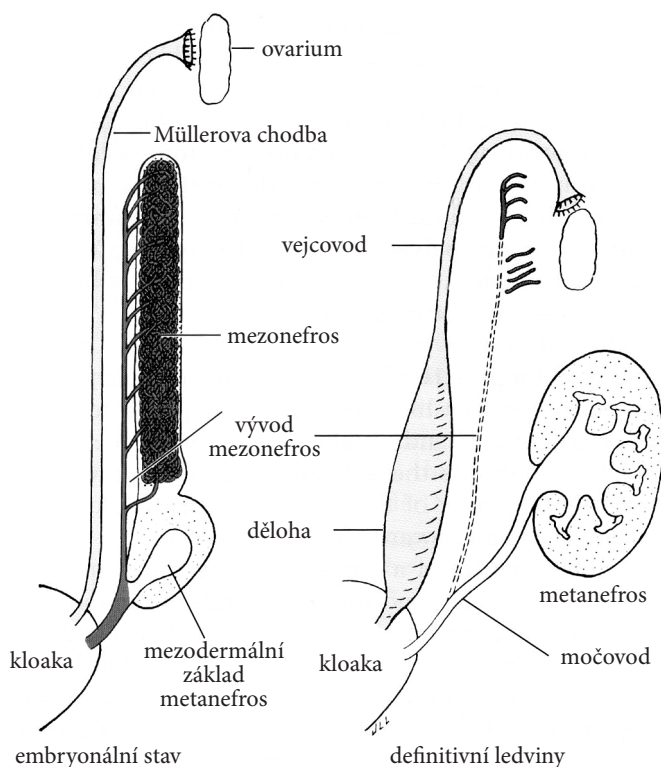
Vylučovací soustava suchozemských obratlovců. U suchozemských obratlovců se zakládají embryonální mezonefros, které odpovídají opistonefros anamnií. V jejich distální části se vytváří vychlípěna (**obr. 7-5**), jejíž dutina se přeměňuje v sekundární močovod a v ledvinové pánvičky definitivní ledviny zvané metanefros. Vlastní hmota mezodermální vychlípěny dává vznik ledvinovým tubulům, které rostou směrem k okraji (povrchu) ledviny. Tam se spojují s glomeruly. Ledvinové kanálky směřující ke glomerulu a od něj jsou na řezu ledvinou pozorovatelné jako žíhaná struktura zvaná dřeh.

Přídavné orgány vylučovací soustavy obratlovců

Mořské ryby mají na žábřích žlázy vylučující chloridy, žraloci mají ke stejné funkci vyvinuté rektální žlázy. Mořské želvy a mořští hadi mají v blízkosti oka solné žlázy. Vývody těchto žláz u želv a hadů ústí do ústní dutiny. Leguáni, kteří žijí na suchu, ale požívají mořské rostliny, mají rovněž vyvinuté solné žlázy. Totéž platí i pro ptáky, kteří se živí mořskými rybami. Jejich solné žlázy ústí vedle nozder. Solné žlázy se vyskytují rovněž u některých ještěrek a hadů aridních oblastí. U všech těchto živočichů jsou rovněž vyvinuty velmi malé glomeruly, což snižuje tvorbu primární moči. Sliznatky a někteří úhoři žijící v mořích mají ledviny vyvinuté jen v malé míře, protože vnikání solí do organismu u nich brání slizové žlázy. Potní žlázy savců rovněž odvádějí soli z těla. Tento odvod solí však není kvantitativně regulován a je závislý na míře pocení.



Obr. 7-4 Typy ledvin obratlovců (schéma). Obě poloviny těla jsou znázorněny pouze na obr. A.
 A – samotné pronefros se vyskytují pouze v raném embryonálním stavu, B – holonefros (zahrnující i pronefros) mají v každém tělním segmentu samostatný nefron, vyskytují se embryonálně u všech obratlovců, v dospělosti pouze u sliznatek a červorů, C – opisthonefros se vyskytují u dospělých kruhoústých, D – opisthonefros s tendencí zmožení nefronů v distální části a vrůstání testes do kranální oblasti opisthonefros se vyskytují u většiny anamnií, původní močovod je využíván periodicky jako chámovod, E – metanephros amniot vzniká v distální části opisthonefros jako samostatné vychlípení mezodermy s vlastním druhotně vzniklým močovodem, původní močovod slouží jako chámovod. (podle Romera a Parsonse 1977)



Obr. 7-5 Vznik metanefros u amniot (stav u samice). V embryonálním stavu se zachovává mezonefros včetně vývodu, v dospělosti zaniká a vyvíjí se metanefros. (podle Kenta a Carra 2001)

Močový měchýř existuje především jako adaptace k suchozemskému životu. Tento sběrný prostor pro moč umožňuje, aby se podle potřeby voda mohla vstřebávat zpět do těla. Močový měchýř je vyvinut i u některých ryb, ale zakládá se jako výduť kaudální části primárního močovodu. Není tedy homologický s močovým měchýřem suchozemských obratlovců. U obojživelníků se močový měchýř zakládá jako výchlípka kloaky. U všech amniot se močový měchýř vyvíjí ze zárodečného váčku allantois, který především ve vejcích plazů a ptáků slouží jako prostor pro deponování metabolitů. Vyskytuje se u většiny ještěřů, u všech želv a u všech savců. Zanikl u některých ještěřů, u hadů, krokodýlů a všech ptáků kromě běžců.

Rozmnožovací soustava

Rozmnožovací soustavu tvoří samčí nebo samičí pohlavní orgány (gonády), jejich odvodní cesty, přídatné žlázy a kopulační orgány. Pohlavní orgány produkují kromě pohlavních buněk i pohlavní hormony, řídí sexuální a rodičovské chování, připravují pohlavní orgány k předání gamet, uhníždění vajíčka a k zajištění vývoje embrya a plodu. Pohlavní orgány vznikají z pruhu mezodermy, tzv. *gonotomu*, který se zakládá v blízkosti embryonálních základů ledvin. Zárodečné buňky pohlavních buněk migrují do pohlavních orgánů z entodermy.

Rozmnožovací soustava samic. U většiny obratlovců jsou vaječníky (*ovaria*) párové. U mihulí a sliznatek, některých plazů, většiny ptáků a některých netopýrů jsou ovaria vzhledem ke stavbě těla či kvůli snížení hmotnosti těla vyvinuta jen na jedné straně těla. U kruhoústých odcházejí vajíčka z nepárového vaječníku volně do celomové dutiny a abdominálním pórem z těla ven, což je situace podobná kopinatcům. U žraloků, kteří jsou nejprimitivnějšími recentními čelistnatci, se ke každému ovariu přikládá vejcovod (*ovidukt*), který začíná rozšířenou nálevkovitou částí, zvanou infundibulum. Tento vejcovod se v embryonálním stavu označuje jako Müllerova trubice. Pokročilé paprskoploutvé ryby (*Teleostei*) mají vzhledem k velké produkci vajíček trubicí odvádějící vajíčka přirostlou přímo k vaječnicům, takže vajíčka nejsou zachycována infundibulem. Tato trubice vzniká jako protáhlý záhyb splanchopleury (tedy stěny celomové dutiny), který se táhne až k abdominálnímu póru ústícímu mezi močovým a análním vývodem. Tento záhyb má tedy funkci vejcovodu, ale není homologický s pravým vejcovodem, vznikajícím z Müllerovy chodby. U některých ryb se vyskytuje viviparie, kdy embrya vyživuje mateřská tkáň. Nejznámějším případem jsou paví očka (*Poecilia*), u nichž probíhá vnitřní oplození a zárodek se vyvíjí ve vaječnicu. U tetrapodů jsou vaječníky většinou párové a duté. Jejich vývody se tvoří vždy z Müllerovy trubice. Z Müllerovy trubice se zakládají nejen vejcovody, ale i jejich deriváty (děloha a částečně i pochva). Všechny tyto orgány jsou na povrchu kryty hladkým svalstvem.

U savců se vaječník skládá z vnější a vnitřní vrstvy (*cortex* a *medulla*). Vajíčka jsou uložena v kůře ve folikulárních buňkách pojivového původu. Vajíčko a folikulární buňky vytvářejí dohromady *folikul*. Některé folikuly zůstávají rudimentální, jiné prodělávají ovulační zrání. K povrchu vaječníku přiléhá splanchopleura (vaječníky jsou proto zavěšeny na podobných závěsech jako střevo a tyto závěsy se nazývají *mesovaria*). Zralé vajíčko se uvolňuje prasknutím stěny folikulu a po protržení splanchopleury se dostává do celomu. Zde je však zachyceno nálevkovitou počáteční částí vejcovodu (*infundibulum*). V této horní části oviduktu obvykle dochází k oplození. Oplozené vajíčko pokračuje v cestě do dělohy (*uterus*).

Rozmnožovací soustava samců. Gonády samců (*varlata*, *testes*) mají dvojí funkci. Produkují pohlavní buňky, ale vedle toho jejich vmezežené (*intersticiální*) buňky produkují testosteron, který řídí rozvoj sekundárních pohlavních znaků včetně chování. U většiny obratlovců jsou varlata trvale uložena v břišní dutině. *Anamnia* a *Amniota* mají odlišný způsob spermiogeneze. U recentních kruhoústých (mihulí a sliznatek) nemají samčí pohlavní orgány žádné vývody a spermie jsou uvolňovány do břišní dutiny a gonoporem (= atrioporem) odcházejí z těla. Je to tedy stejná situace jako u kopinatců. U primitivních vodních čelistnatců (žraloků) se varlata napojila na odvodné tubuly redukované kranální části opistonefros (viz výše), takže embryonální Wolffova chodba částečně slouží i jako chámovod pro odvod spermíí. U pokročilých paprskoploutvých ryb (*Teleostei*) není chámovod homologický s Wolffovou chodbou a většinou se s ní v distální části ani nespojuje, ale ústí samostatně; vzniká ze záhybu splanchopleury. U obojživelníků (*Amphibia*) je Wolffova chodba (= primární močovod) periodicky využívána jako chámovod. U amniot (plazi, ptáci a savci) funguje Wolffova chodba již pouze jako chámovod. Pro odvod moči se u nich vyvinuly nové cesty (tzv. sekundární močovody), které nejsou homologické s Wolffovými chodbami.

U savců je povrch varlete tvořen vazivovým pouzdrém (*tunica albuginea*), ze kterého vybíhají septa. Uvnitř sept se nacházejí vinuté semenotvorné kanálky (*tubuli seminiferi*), ve kterých probíhá spermiogeneze.



Tyto kanálky se spojují v centrální kanálky nazývané *rete testis*. Odtud pokračuje cesta spermií do eferentních kanálků a nadvarlete (*epididymis*) a dále do chámovodu (*ductus deferens*). Do distální části chámovodu ústí přídatné žlázy – semenné váčky (*vesiculae seminales*) produkující bílkovinný sekret bohatý na cukry (nutriční látky pro spermie) a prostata, jejíž sekret je alkalický vůči reakci pH v pochvě a slouží tedy jako ochrana spermií. U některých savců sestupují varlata trvale nebo periodicky (v době říje) do výběžku célomové dutiny a jsou uložena mimo tělo v šourku (*scrotum*). S célomem jsou spojeny tříselným kanálem. Varlata zůstávají v břišní dutině u ptakořitných (*Monotremata*), některých hmyzožravců (*Insectivora*), sirén (*Sirenia*), chobotnaticů (*Proboscidea*), chudozubých (*Edentata*) a kytovců (*Cetacea*). Do šourku sestupují v době páření u veřkovitých (*Sciuridae*), některých netopýrů (*Chiroptera*) a primátů (*Primates*). Sestup varlat do šourku zajišťuje prostředí s nižší teplotou, která je nutná pro optimální průběh spermiogeneze.

Kopulační orgány. U většiny vodních obratlovců je oplození vnější (mimotožní), které probíhá ve vodním prostředí. Zvláštní pářící orgány, vytvořené z mediálních částí břišních ploutví, se však vyskytují již u některých vodních obratlovců (paryby). Také u některých kostnatých ryb se vyvinul podobný pářící orgán z řitní ploutve (*gonopodium*). U suchozemských obratlovců s výjimkou obojživelníků je vnitřní oplození nutné. Pro přenos spermií se u nich proto vyvinuly kopulační orgány. U primitivních amniot však ještě dochází k předání spermií pouhým přiložením kloak. U obojživelníků je ještě oplození vnější, pouze u ocasatých existují výjimky (např. samci kladou spermatofory, které pak samice sbírá kloakou a oplození je tudíž vnitřní). Někteří plazi mají párové laterální vychlípeniny kloaky (*hemipenis*), samice mají párovou vaginu. Nepárový erektilní penis je vyvinutý např. u želv (*Chelonia*), krokodýlů (*Crocodylia*) a některých ptáků, například pštrosů (*Struthioniformes*) či vrubozobých (*Anseriformes*). Nepárový penis stejně jako nepárová vagina jsou však až sekundární jevy, protože gonády i jejich vývody se embryonálně zakládají vždy párové.



8. Tělní pokryv

Tělní pokryv je u obratlovců tvořen kůží (**obr. 8-1 a 8-3**), která se skládá z mnohvrstevné pokožky (*epidermis*) a škáry (*dermis*). Každá z těchto vrstev je však odlišného embryonálního původu. Epidermis je ektodermálního původu a škára vzniká z mezodermu. Jsou zásadně odlišné i histologicky. Zatímco pokožka je tvořena neustále se obnovujícími epiteliálními buňkami, škára má buněk poměrně málo a prostor mezi nimi vyplňuje vláknité pojivo. Pod škárou se nachází podkožní vazivo (*tela subcutanea*), upínají se zde podkožní svaly a ukládá se zde zásobní tuk.

Kůže má několik významných funkcí, z nichž hlavní je *ochranná*. Deriváty pokožky chrání vnitřní orgány před poškozením a vyschnutím. Ochranné štíty, šupiny, rohy a kopyta jsou biologicky důležité adaptace. V kůži jsou také kožní receptory, které se podílejí na smyslovém vnímání. *Funkce dýchací* je významná především u obojživelníků, živočichů s velkým podílem kožního dýchání, ale i u všech ostatních obratlovců, včetně savců. *Řízení tělesné teploty* souvisí s přítomností izolačních vrstev srsti nebo peří a s vasokonstrikcí a vasodilatací, které mění průtok krve kůží a tím i výdej a absorpci tepla. Ochlazování se u mnoha savců děje odparem vody z kůže nebo vylučováním sekretu potních žláz. Míra pohlcování tepla z okolního prostředí kůží se mění u mnoha suchozemských obratlovců i se změnou barvy kůže. Toho využívají zejména ektotermní obratlovci (např. plazi). *Vylučovací funkce* kůže spočívá ve výdeji oxidu uhličitého a zbytků metabolismu dusíku. V kůži mořských ryb se nacházejí žlázy vylučující chlorid sodný. *Výživou mláďat* savců je mléko, které je produktem mléčných žláz kožního původu. *Komunikaci* zajišťují např. pachové žlázy, důležité pro vnitrodruhové kontakty mezi jedinci. Světélkující orgány se vyskytují u některých hlubinných ryb. Jejich buňky (*fotofory*) vznikají stejně jako kožní žlázy v epidermis, ale migrují do škáry. Princip vzniku světla je stejný jako u světlušek (*Lampyris*). Je založen na enzymatickém rozkladu luciferinu, látky s aktivní složkou fosforu. I zde slouží světélkující orgány jako kontakt mezi příslušníky stejného druhu, u některých dravých ryb i jako návnada. Zbarvení kůže ryb, obojživelníků a plazů a případná schopnost barvoměny jsou zajištěny černými melaniny nebo barevnými chromatofory. Jsou to buňky, které se dají přirovnat ke dlanitě zpeřenému listu, který se uzavírá, otvírá nebo směřuje k povrchu těla či naopak. V podstatě jde ovšem o shlukování a rozptylování zrněk s barvivy uvnitř buňky. Shluknutí znamená zesvětlení, rozptýlení vede ke ztmavnutí kůže.

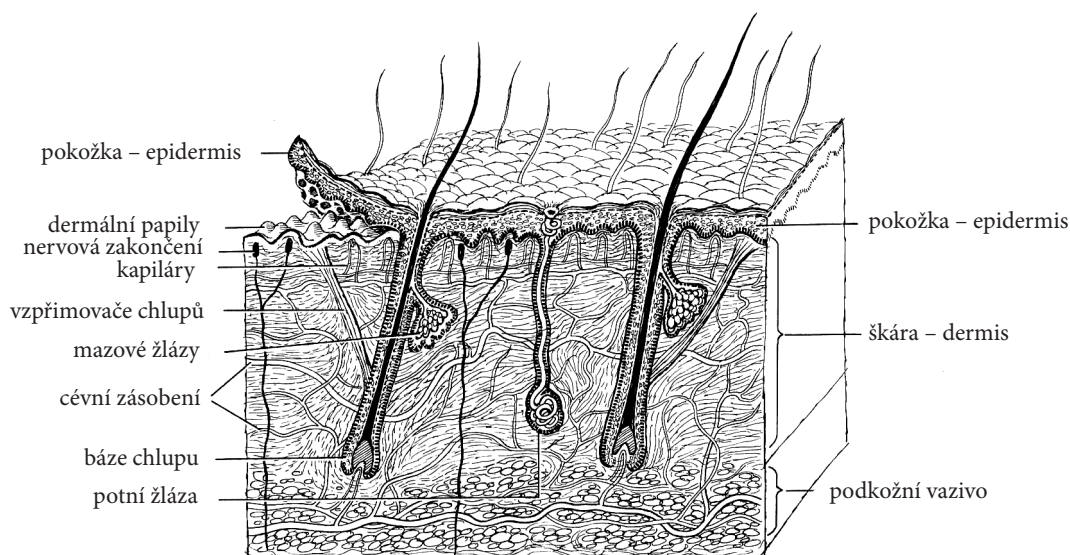
Evoluční změny tělního pokryvu obratlovců jsou tyto: (1) Ve škáře vznikla již u primitivních bezčelistných obratlovců kostní tkáň, vznikající přímo z vaziva bez mezistadia chrupavky (dermální kost). Na jejím vnějším povrchu byla vrstva dentinu a skloviny. (2) Tyto dermální kostní desky a šupiny se směrem od povrchu do hloubky redukovaly, přičemž nejdříve zanikla vnější dentinová vrstva. Výsledkem jsou tenké a transparentní šupiny recentních ryb. (3) S přechodem obratlovců na souš se šupiny redukovaly a poté zcela zanikly. (4) U různých skupin amniot se z obou vrstev kůže (pokožky a škáry) vyvinuly různé deriváty, z nichž nejznámější je peří; srst je naproti tomu výlučným derivátem epidermis.

Kopinatci mají pokryv těla tvořen pouze jednovrstevným epitelem bez žláz, přičemž vylučovat sliz může kterákoliv z buněk pokožky.

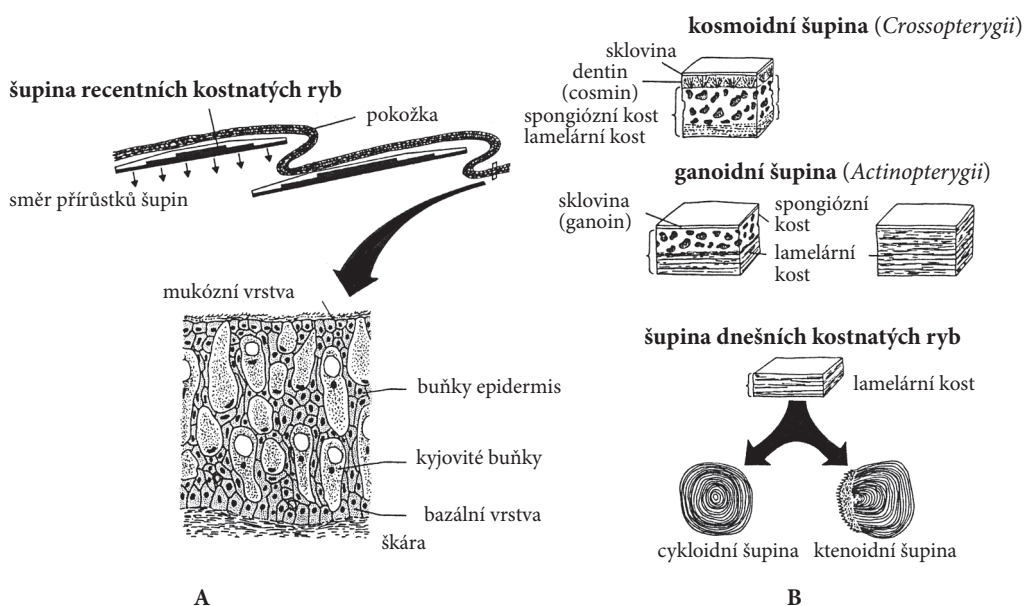
Recentní kruhoústí mají podobně jako všichni obratlovci tělo kryto kůží, jejíž vnější vrstva je pokožka tvořená vícevrstevným epitelem. Vymřelí bezčelistní měli na povrchu těla dermální kostěné štíty.

Paryby nemají na lebce dermální kosti, ale v kůži jsou vyvinuty *plakoidní šupiny*, které jsou tvořeny dentinem, což je modifikace kostní tkáně. Báze plakoidní šupiny je tvořena pravou dermální kostí. Plakoidní šupina paryb je homologická se zubem, přičemž kostěná báze šupiny je homologická se zubním kořenem. Mezi dentinovými zoubky plakoidních šupin je pokožka se slizovými žlázami.

Ryby. I u ryb vznikají ve škáře kostěné šupiny, které u primitivních forem měly ještě povrchovou vrstvu dentinu (zvaného podle charakteristické histologické struktury buď kosmin, a pak se nazývají *kosmoidní* šupiny, nebo ganoin, a pak to jsou šupiny *ganoidní*). V obou případech je na jejich povrchu vrstva skloviny. Sklovina neboli *vitrodentin* vznikla z ektodermu a došlo u ní k výrazné mineralizaci (**obr. 8-2B**). Spodní vrstva šupiny má lamelární strukturu a je to ta vrstva, která se u recentních *Teleostei* zachovala v podobě *cykloidní* nebo *ktenoidní* šupiny.



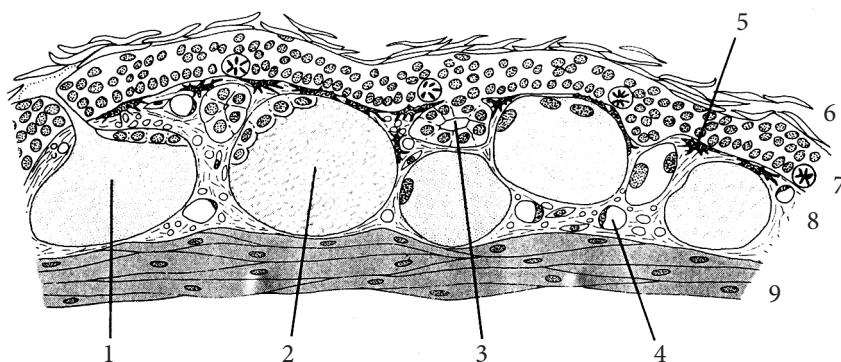
Obr. 8-1 Schematický řez kůže savce. (podle Romera a Parsonse 1977)



Obr. 8-2 Šupiny ryb. A – znázorněna vzájemná poloha kůže a kostěných šupin vznikajících osifikací ze škáry; B – kosmoidní a ganoidní šupiny a z nich vzniklé šupiny cykloidní a ktenoidní. (podle Kardonga 1995)

Kosmoidní šupiny se vyskytovaly u vymřelých dvojdyšných a lalokoploutvých ryb. Recentní bahníci a latimerie mají však již pouze cykloidní šupiny. Ganoidní šupiny se vyskytují u recentních bichirů, kostlínů a jeseterů. Na obr. 8-2A je znázorněn růst šupin kostnatých ryb. Sezónní přírůstky rybích šupin jsou často přirovnávány k letokruhům stromů. Protože jsou šupiny ryb vlastně kostmi, které vznikají ve škáře, je přirozené, že na povrchu jsou překryty vrstvou epidermis.

Obojživelníci. V kůži nejstarších obojživelníků byly ještě zachovány kostěné šupiny, jako měly devonské ryby, ze kterých vznikli. U recentních obojživelníků je však kůže lysá. Jsou v ní uloženy četné slizové žlázy, žlázy produkující baktericidní látky a někteří obojživelníci mají i kožní jedové žlázy. V kůži recentních obojživelníků se nachází síť krevních kapilár, která umožňuje výměnu dýchacích plynů a doplňuje tak funkci plic.



Obr. 8-3 Stavba kůže obojživelníka s mnohvrstevnou pokožkou. 1 – slizová žláza, 2 – jedová nebo feromonální žláza, 3 – vyvíjející se žláza, 4 – céva, 5 – melanofor, 6 – zrohovatělé buňky pokožky, 7 – pokožka, 8 – škára, 9 – svaly. (podle Kenta a Carra 2001)

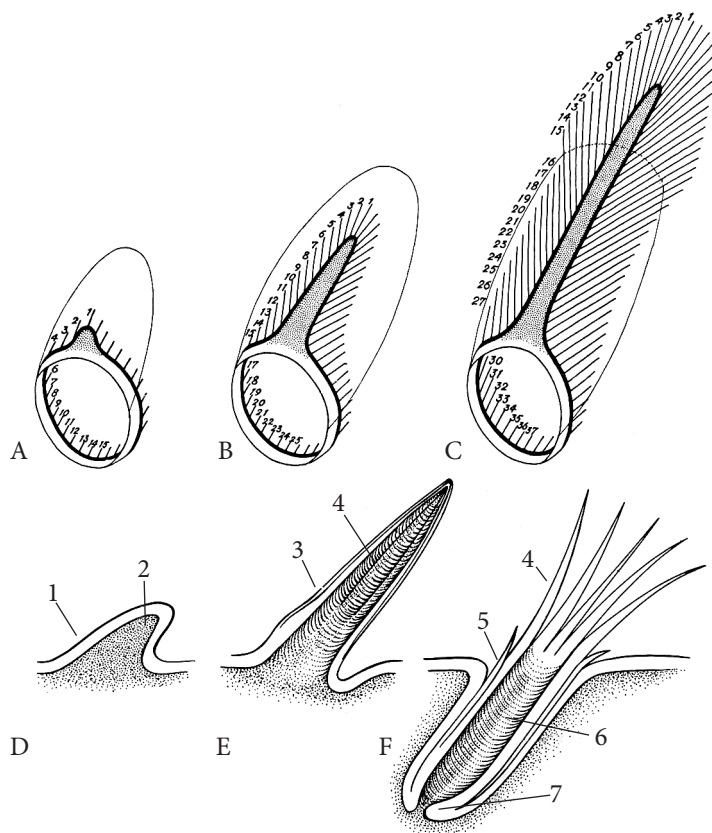
Plazi. Šupiny plazů nejsou homologické se šupinami ryb. Vznikají z epidermis a na povrchu těla vytvářejí štítky (ještěři) nebo se překrývají (hadi) (**obr. 8-4**). Na vzniku epidermálních šupin se podílí i škára, která má hlavně funkci vyživovací. Někdy se pod epidermálními šupinami vyskytují ploché dermální kosti, např. u želv a krokodýlů. Stavba tělního pokryvu plazů usnadňuje existenci v aridním prostředí. Hlavním úkolem plazích šupin je zamezit ztrátám vody. Ve srovnání s obojživelníky nemají plazi slizové žlázy a jiné kožní žlázy, například stehenní póry ještěrek nebo pachové žlázy želv či krokodýlů jsou vyvinuty jen vzácně. Tyto žlázy mají význam při vnitrodruhové komunikaci nebo při obraně. Pokožka plazů se obnovuje „svlékáním“. Je to periodické, hormonálně řízené odvrhování keratinizovaných vrstev pokožky umožněné činností kapaliny, která je vylučována ve spodních vrstvách pokožky a která odděluje keratinizované vrstvy pokožky od její zárodečné vrstvy.



Obr. 8-4 Kůže plaza vytváří epidermální rohovitě štítky, hrbolky nebo šupiny. Mezi nimi se nacházejí ztenčená místa k usnadnění pohybu. Pod rohovitými deriváty pokožky je uložena škára (dermis). (podle Kardonga 1995)

Ptáci. Ptačí peří je komplexní derivát kůže, na jehož stavbě se podílí jak pokožka, tak škára. Funkce ptačího peří spočívá v dokonalé tepelné izolaci a v možnosti letu. Tyto dvě funkce byly nejdůležitější při vzniku peří u plazích předchůdců ptáků a při vzniku jejich endotermie. Mezi recentními obratlovci je peří typické pouze pro ptáky. Při vzniku ptačího pera se na kůži nejprve vytvoří papila, vychlípenina vrstvy pokožky a škáry, která se postupně zanořuje do hlubších vrstev. Tím se dostává ke zdroji živin nutných k růstu pera. Jsou to krevní vlasečnice, které vstupují do spodní části pera zvaného brk (*calamus*), jenž je otevřen v místě zvaném pupek (*umbilicus*). Celé pero je před dokončením svého růstu kryto rohovitou pochvou. Ta po dokončení růstu pera odpadne a pero již dále neroste. Toto zařízení je nutné proti poškození peří ve vejci, u mláďat na hnízdě, ale i během výměny peří u dospělých. Po dokončení růstu pera se vyživovací škárová papila, která prorůstá do brku stáhne a krevní vlasečnice zaschnou. Obrysově pero, letka nebo rýdovací pero mají společnou základní stavbu. Spodní část zvaná brk (*calamus*) přechází v osten (*rhachis*), který tvoří osu plochy pera, tzv. praporu (*vexillum*). Z ostnu vycházejí větve (*rami*), které jsou navzájem spojeny paprsky (*radii*). Pro udržení celistvosti praporu jsou paprsky vzájemně propojené háčky (*hamuli*). Kromě uvedených typů pera se vyskytují na ptačím těle ještě pera prachová, která mají funkci termoregulační, hmatovou nebo čisticí. Prachové peří (*plumae*) se vyskytuje u mláďat jako přechodný pokryv celého těla. Později je toto peří nahrazeno novou generací per definitivních. Štětinovitá pera se vyskytují u mnoha ptáků, například u sov jako součást

hmatových receptorů v okolí zobáku. Prachová pera holubů, volavek a některých dalších druhů ptáků, kteří mají málo vyvinutou kostrční mazovou žlázu, se neustále lámou v drobný pudr. Ten při čištění peří nebo při koupání vypadává zároveň s nečistotami. Nesmáčivý rohovitý pudr nahrazuje funkci sekretu mazové žlázy.



Obr. 8-5 Schéma vzniku ptačího pera.

A-C – tři stadia vývoje obrysového pera. D-F stadia vývoje prachového pera. Mezodermální papila se zanořuje do kůže a vnější epidermální vrstva dává vznik pochvě pera. Vnitřní vrstva se přeměňuje v brk a struktury od něho odvozené. Čísla na obr. A-C označují posloupnost růstu paprsků obrysového pera.

1 – epidermis, 2 – dermální papila, 3 – pochva pera, 4 – prachové pero, 5 – prasklá pochva pera, 6 – dřevná dutina pera, 7 – růstový folikul pera. (podle Romera a Parsonse 1977)

Savci. Chlup savců vyrůstá z chlupového váčku a není homologický s ptačím perem nebo plazí šupinou. Dokazuje to rovněž skutečnost, že u některých savců se současně vyskytují šupiny i chlupy (například u pásavců). Chlupy u nich vyrůstají mimo šupiny jako novotvary. Vznik různých modifikací chlupu závisí na indukci dermatomem během embryonálního vývoje. Ten má určující vliv na to, zda z ektodermálního základu vznikne vlas, chlup nebo hmatový chlup. Například nad škárkou horního rtu savců vznikají vibrisy nebo krátké chlupy, jinde pesíky atd. Chlup vyrůstá z epidermálního chlupového váčku, který je zanořen do škóry, v níž nachází zdroje živin a kyslíku pro svůj růst. Je uložen v pochvě, do které ústí mazová žláza. V blízkosti chlupového váčku se nacházejí volná nervová zakončení, hmatová tělíska, krevní vlásečnice, svalové vzpřimovače chlupů a potní žlázy. Struktura chlupu je u všech savců podobná, avšak každý druh má své zvláštnosti. U jedinců téhož druhu jsou chlupy stejné. Chlup má na svém průřezu vně kutikulu, pod ní kůru a uvnitř dřev. Chlupy savců mají především funkci izolační, k čemuž slouží hlavně krátké chlupy zvané podsada. Ty nejsou na zvířatech patrné, protože jsou překryty delšími chlupy – pesíky. Kromě těchto dvou základních typů chlupů se u savců vyskytují četné modifikace. Vibrisy či hmatové „vousy“ se nacházejí na nose savců a slouží jako hmatový orgán, zejména pro odhadování velikosti dutin a předmětů. Bodliny ježka nebo dikobraza jsou zesílenými chlupy, podobně jako štětiny nebo zíně.

Ostatní deriváty pokožky obratlovců

Rohovina (*keratin*) se vyskytuje především u suchozemských obratlovců, u nichž *stratum corneum* (povrchová, odumírající vrstva pokožky) zamezuje vysychání kůže. Určité zrohovatění kůže je možno pozorovat v povrchových vrstvách pokožky obojživelníků, např. ve zduřeninách v kůži ropuch nebo na plantární části nohy žab. U plazů se kromě plochých šupin nebo štítků často vyskytují i šupiny v podobě hřebenů nebo trnů. U želv jde o rohovitý povrch na dermálních plochých kostech krunýře. U ptáků jsou šupiny zachovány na nohou a někdy i na hlavě v okolí očí. Rohovinový povrch ptačího zobáku je rovněž homologický plazí šupině. U savců jsou šupiny vyvinuty například na holých ocasech některých hlodavců, hmyzožravců nebo vačnatců.

Kopyta, drápy a nehty jsou navzájem homologickými útvary vznikajícími přechodem vrstev kůže na distální článek prstu a zrohovatěním epidermis. U kopyt dochází k přímému přerůstání kůže přes distální článek prstu a k rohovatění, u drápů a nehtů se vytváří kožní záhyb (podobně jako u plazích šupin), který vytváří lůžko, z něhož vyrůstá rohovitý útvar. **Rohy** jsou rovněž homologické kopytům, drápům a nehtům. Jejich kostěným podkladem jsou však dermální kosti lebky. Rohy jsou duté, nevětvené a založené na zrohovatělé epidermis. Zvláštní typ rohů je vyvinut u amerického vidloroha (*Antilocapra*). Jsou tvořeny rohovinou s kostním podkladem jako u turovitých (*Bovidae*), ale mají jednu boční větev a jsou každoročně shazovány. Rohy žiraf jsou tvořeny kostními výrůstky čelní kosti a jsou trvale pokryty kůží. Roh nosorožce vznikl jako adaptace k životu v křovinatých biotopech. Vznikl srústem a rohovatěním chlupů, které tvoří ochranu nosu a očí.

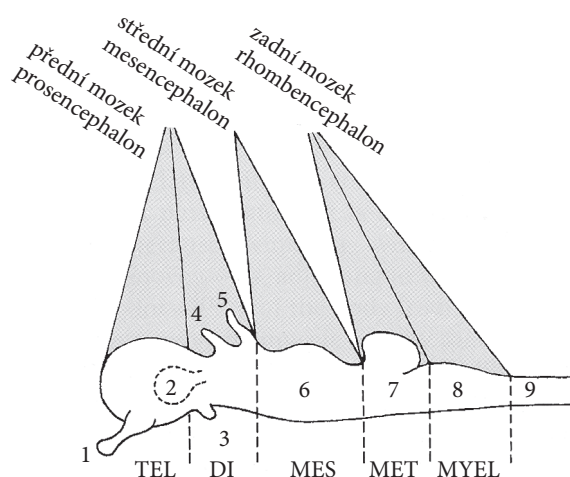
Šupiny pásavců (*Edentata*) jsou epidermální rohovité šupiny, které (podobně jako u krokodýlů, ale na rozdíl od želv) kopírují tvar dermálního kostěného krunýře pod nimi. **Šupiny luskounů** (*Pholidota*) jsou rovněž rohovité a pravděpodobně vznikly jako shluky chlupů.

Rohovité kostice velryb (*Cetacea*) se nacházejí na horním patře a slouží k filtraci planktonu. Jsou derivátem ústního epitelu, který se přeměnil v rohovité destičky uspořádané tak, že jsou proti jazyku vyklenuté. Ve své spodní části jsou tyto kostice třásnitě a měkké a právě těmito třásněmi přisedají při filtraci k jazyku. Filtrovaná voda po přitisknutí jazyka ke kosticím odtéká po obou stranách z ústní dutiny ven a potrava zůstává na jazyku. Délka bloků kostic vyčnívajících svými třásnitými konci proti jazyku je od několika decimetrů až do 3 metrů.

9. Nervová soustava

Základním znakem centrální nervové soustavy všech strunatců je její *trubicovitě* uspořádání. Nervová soustava se skládá ze složky *centrální* (CNS), zahrnující mozek a míchu, a *periferní*, kam patří nervová tkáň uložená mimo centrální nervový systém. *Mozek* obratlovců je mohutným shlukem nervové tkáně koncentrované v přední části těla. Toto uložení odpovídá aktivitě obratlovců, jejich bilaterální souměrnosti a polaritě. Hlavová část těla totiž přichází prostřednictvím receptorů do styku s podněty vnějšího prostředí většinou jako první. *Mícha* jakožto součást centrálního nervového systému je uložena v dorzální části těla (protože vzniká vchlípením ektodermu) a má dvě funkce: řídicí na úrovni *míšních reflexů* a vodivou. Periferní nervová soustava je tvořena *míšními nervy*, které přicházejí nebo vystupují z míchy, *mozkovými nervy*, které vstupují nebo vystupují z mozku, a veškeré periferní pleteně, která na tyto nervy navazuje. Vnější prostředí představuje pro živočicha mnoho podnětů, které jsou pro něj výhodné nebo nevýhodné. Úkolem nervové soustavy je přijímat tyto podněty, analyzovat je a vybírat vhodné odpovědi. Nervová činnost je zajišťována nervy, míchou a mozkiem v součinnosti se smyslovými orgány a výkonnými orgány, což jsou hlavně svaly a žlázy s vnitřní sekrecí.

Stavebními jednotkami nervové tkáně jsou dva typy buněk – neurogliové buňky a neurony. *Neurogliové buňky* nepřenášejí vzruchy, ale mají za úkol buď přinášet živiny z krve do nervové tkáně, nebo mají funkci podpůrnou a ochrannou (astrocyty, buňky Schwannovy pochvy nebo výstelka dutin a kanálek centrální nervové soustavy). *Neurony* jsou stavební funkční jednotky nervové soustavy, které mají za úkol přenášet vzruchy. Zvláštními specializovanými neurony jsou neurosekreční buňky, které uvolňují neurosekrety do krve a podílejí se na stavbě endokrinních žláz.



Obr. 9-1 Diferenciace mozku do tří částí (přední, střední a zadní mozek) ve stadiu pokročilého embrya všech obratlovců a dospělých anamniot a pozdější diferenciace mozku dospělých amniot do pěti dílů (koncový mozek, mezimozek, střední mozek, zadní mozek s mozečkem a prodloužená mícha).

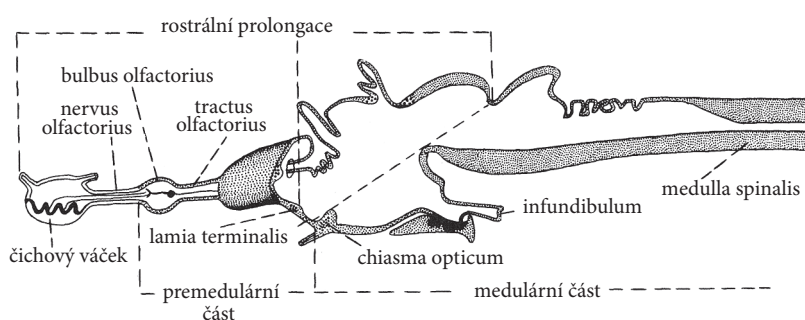
1 – čichový lalok koncového mozku, 2 – místo budoucího zrakového váčku, 3 – výběžek hypofýzy, 4 – parietální (=parapineální) orgán, 5 – epifýza (=pineální) orgán, 6 – střední mozek s *lobi optici* (=corpora bigemina), 7 – zadní mozek s mozečkem, 8 – prodloužená mícha, 9 – páteřní mícha.

(podle Kenta a Carra 2001)

Embryonální vývoj mozku. Nervová trubice má uvnitř dutinu, která je výsledkem spojení obou proti-lehlých záhybů po *invaginaci ektodermu* (**obr. 2-2**). Mozek se u všech obratlovců embryonálně zakládá podle stejného schématu – z kraniální části nervové trubice ze tří zárodečných váčků (*prosencephalon*, *mesencephalon*, *rhombencephalon*), ze kterých vzniká přední, střední a zadní mozek. Tyto tři části se u amniot posléze diferencují do pěti částí mozku typických pro suchozemské obratlovce – *koncový mozek* a *mezimozek* z předního mozku, *střední mozek* z původního středního mozku a *prodloužená mícha* a *mozeček* ze zadního mozku. Varolův most, který patří k zadnímu mozku, je vyvinut pouze u savců. Významným topografickým mezníkem z hlediska vývoje mozku je místo křížení zrakových nervů. V tomto místě, kam až zasahuje v embryonálním stavu chorda, totiž existuje hranice mezi centrální nervovou soustavou, která existovala u předků obratlovců,

a částí, která vznikla až u obratlovců. Tato druhá část zahrnuje mezimozek a koncový mozek, vznikla expanzí směrem dopředu, před úroveň předního konce chordy (*rostrální prolongace*) (**obr. 9-2**).

Hlavní etapy evoluce nervové soustavy: (1) Mozek se při vzniku obratlovců z prevertebrálních předků prodloužil o úsek, který je před úrovní předního konce chordy (*rostrální prolongace mozku*). Zadní část mozku, která je na úrovni přední části chordy, byla tedy přítomna již u předků obratlovců, je velmi starobylá a označuje se jako *mozkový kmen*. (2) U primitivních obratlovců (*kruhoústých, vodních čelistnatců a obojživelníků*) se mozek skládá ze tří částí (*přední, střední a zadní*). (3) Se vznikem amniot se k mozku připojila i přední část míchy a s ní i dva páry míšních nervů, které se staly nervy mozkovými (*XI. a XII.*). (4) Během evoluce amniot se přední část mozku (*prosencephalon*) rozdělila na koncový mozek (*telencephalon*) a mezimozek (*diencephalon*). (5) Koncový mozek amniot postupně získává na důležitosti (*především rozvojem povrchové kůry, tvořené šedou hmotou*) a jeho hemisféry nabývají na objemu. (6) U některých savců se prostorová expanze kůry v omezeném prostoru mozkovny projevila její gyrifikací, tedy zvrásněním.



Obr. 9-2 Schematické členění mozku u obratlovců. V místě křížení zrakových nervů se centrální nervová soustava vývojově dělí na dvě části. Směrem kaudálním je starobylá medulární část mozku (označovaná též jako *mozkový kmen*). Odpovídá přední části neurální trubice předků obratlovců. Naopak premedulární část mozku se vyvinula až u obratlovců. Křížení zrakových nervů je na úrovni předního konce chordy, která u předků obratlovců zasahovala až na přední konec těla. Vývojová expanze mozku obratlovců rostrálním směrem se nazývá *rostrální prolongace*.

(podle Jarvika 1980, z Ročka 2002)

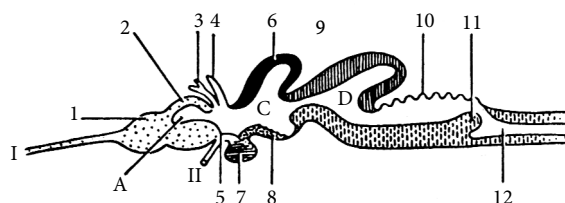
Nervová soustava a smyslové orgány kopinatce. Přední část nervové trubice je u kopinatce mírně zbytnělá, není však členěná do menších oddílů. Míšní nervy kopinatce mají pouze dorzální (*sensitivní*) kořeny, místo ventrálních (*motorických*) kořenů jsou pouze svalová vlákna vycházející ze svalových jednotek (*myomer*). Lze tedy říci, že motorické podněty si z míchy přebírají přímo svalová vlákna (Kent a Carr 2001) (**obr. 3-1**). V přední části těla kopinatce, především na brvách ústního otvoru, se vyskytují receptory, které pravděpodobně slouží jako *chemoreceptory* a receptory vnímající proudění vody (*mechanoreceptory*). Světločivné buňky (*Hesseovy buňky*), které jsou nejen v rostrální části těla, ale i po celé délce nervové trubice, jsou schopné vnímání směru přicházejícího světla. Z rostrální části nervové trubice vychází 7 párů nervů, které se dají považovat za předchůdce mozkových nervů.

Mícha obratlovců (*medulla spinalis*). Z přední části nervové trubice vzniká mozek a z její zbývající, kaudálně uložené části vzniká mícha. Z míchy vycházejí míšní kořeny, které se spojují v míšní nervy. Do dorzální části míchy přicházejí dostředivé *hřbetní kořeny míšní* a z ventrální části míchy vycházejí motorické *břišní kořeny míšní*. U mnoha ryb a obojživelníků přední míšní nervy, které jsou na přechodu mezi mozkem a míchou (tzv. *occipitospinální nervy*), nemají dostředivé dráhy a jejich funkcí je inervace žaberních svalů. Mícha prochází z mozku do páteřního kanálu velkým otvorem týlním (*foramen magnum*) v zadní části lebky. Šedá hmota mozková je uspořádána v mozkovém kmeni (ventrální část zadního mozku) v podobě mozkových jader a sloupců. Do míchy pokračuje v podobě ventrálních a dorzálních rohů. Bílá hmota míšní je tvořena nervovými vodivými dráhami tvořenými nervovými vlákny s myelinovou pochvou. Mícha obratlovců zasahuje až do ocasu. U těch obratlovců, kde se ocas redukoval (např. primátů), vycházejí míšní nervy inervující končetiny již v bederní pá-

teři svazkem nervů, který se nazývá koňský ocas (*cauda equina*). U člověka proto končí mícha již u druhého bederního obratle. Podobně vybíhají z bederní oblasti míšní nervy u žab, i když u nich zadní konec míchy zabíhá až do urostylu, což jsou srostlé ocasní obratle. Mícha má v úrovni odstupu předních a zadních končetin zesílení, která vznikají zmnožením buněk a nervových vláken podílejících se na jejich inervaci. U živočichů s mohutnými končetinami (např. ptáci, netopýři) bývají tato zesílení obzvláště zřetelná. U dinosaurů, kteří měli zadní končetiny mohutnější než přední, bylo toto bederní zesílení míchy často větší než mozek. Naopak mícha želv je velmi tenká, protože svaly trupu jsou vzhledem k existenci krunýře velmi málo vyvinuty.

Mozek obratlovců je tvořen ze tří embryonálních částí, zvaných přední mozek (*prosencephalon*), střední mozek (*mesencephalon*) a zadní mozek (*metencephalon*). Tento stav přetrvává u primitivních vodních čelistnatců a obojživelníků až do dospělosti, u ostatních obratlovců (amniot) je mozek v dospělosti pětidílný: přední mozek se rozdělil na dvě části, koncový mozek (*telencephalon*) a mezimozek (*diencephalon*), střední mozek zůstal nezměněn, zadní mozek rovněž (bylo již řečeno, že je to velmi starobylá část mozku, která se označuje jako mozkový kmen), ale na jeho dorzální části vznikla výduť zvaná mozeček (*cerebellum*). K zadnímu mozku se připojila přední část míchy, která se označuje jako prodloužená mícha (*medulla oblongata* neboli *myelencephalon*).

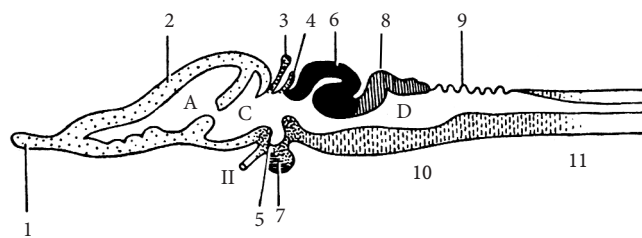
Koncový mozek (*telencephalon*) je u savců tvořen polokoulemi (*hemisféry*) a čichovými laloky (*bulbi olfactorii*). Vznik hemisfér koncového mozku je důsledkem zdokonalení vyšší nervové činnosti během evoluce amniot. V předním mozku ryb, obojživelníků, plazů a ptáků se vedle bílé hmoty vyskytují v různých formách shluky šedé hmoty, které se s bílou hmotou střídají v podobě žíhání, a proto se nazývají žíhané těleso (*corpus striatum* nebo *subpallium*). Tato šedá hmota s řídicí funkcí však není na povrchu, ale uvnitř. U ptáků řídí a analyzuje nervovou činnost, tedy to, co u savců zajišťuje mozková kůra. *Corpus striatum* je řídicím centrem pro velmi složité chování ptáků, například během stavby hnízda, inkubace vajec a péče o potomstvo a pravděpodobně i řídicím centrem pro migraci. U savců slouží *corpus striatum* jako komunikační složka mezi mozkovou kůrou a ostatními částmi mozku a míchy. Hlavním rysem evoluce koncového mozku amniot je rozvoj šedé hmoty. Ta se postupně přesouvá na povrch hemisfér. Tím se rovněž přesouvá řídicí složka z bazálně uložených řídicích center tvořených šedou hmotou *subpallia* (*corpus striatum*) do pláště koncového mozku (*pallia*). Vnější vrstva tohoto pláště se nazývá mozková kůra (*cortex*) (**obr. 9-8**). U bezčelistných přicházejí do palia informace zejména z čichového orgánu. U primitivních čelistnatců sem však přicházejí také informace z postranní čáry, zrakového orgánu a talamu. Podobně je tomu i u obojživelníků. Stupeň vývoje palia plazů a ptáků je obdobný. U savců je *corpus striatum* zachováno v koncovém mozku laterálně od mozkových komor v podobě několika útvarů (*nucleus caudatus*, *nucleus amygdalae*, *putamen*) a nazývá se *bazální ganglia*. Tato ganglia jsou součástí motorických nervových drah nutných pro rychlou koordinaci končetin. Chorobné změny bazálních ganglií se u člověka projevují motorickými poruchami, například rytmickým třesem končetin (*paralysis agitans*, Parkinsonova nemoc). Vnější vrstva palia (*cortex*) je u savců (s výjimkou ptakořitných) zbrzděná do podoby laloků a brázd (*gyrifikace*), což zvětšuje povrch mozkové kůry. Mozková kůra savců má mnoho funkcí. Řídí veškerou činnost těla, je centrem paměti, centrem analyzačním a centrem volní motoriky.



Obr. 9-3 Mozek kostnaté ryby, sagitální řez.

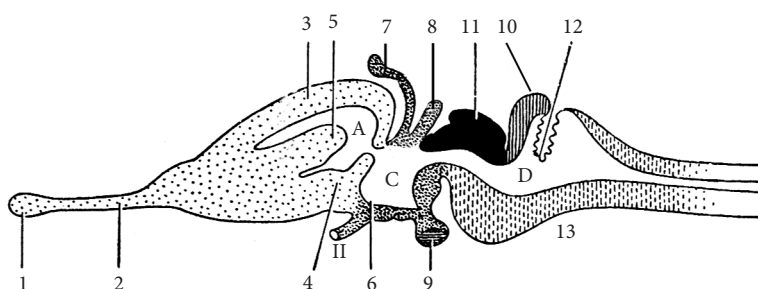
A – párová (první a druhá) mozková komora koncového mozku, C – třetí mozková komora, D – čtvrtá mozková komora, I – čichový nerv, II – zrakový nerv, 1 – *bulbus olfactorius*, 2 – strop koncového mozku (*pallium*), 3 – parapineální orgán, 4 – pineální orgán, 5 – křížení zrakových nervů, 6 – strop středního mozku (*tectum*), 7 – hypofýza, 8 – *saccus vasculosus* (párový váček související s hypofýzou a obsahující neuromasty, jeho funkce však není známá), 9 – zadní mozek s výduť mozečku, diferenciace mozečku však u ryb ještě chybí, 10 – *plexus chorioideus* (místo, kde se doplňuje mozkomíšni mok ze subarachnoidálního prostoru), 11 – prodloužená mícha, jako součást zadního mozku se diferencuje až u amniot, včetně dvou posledních mozkových nervů, které u vodních obratlovců ještě patří k míšním nervům, 12 – mícha.

(podle Langa 1965)



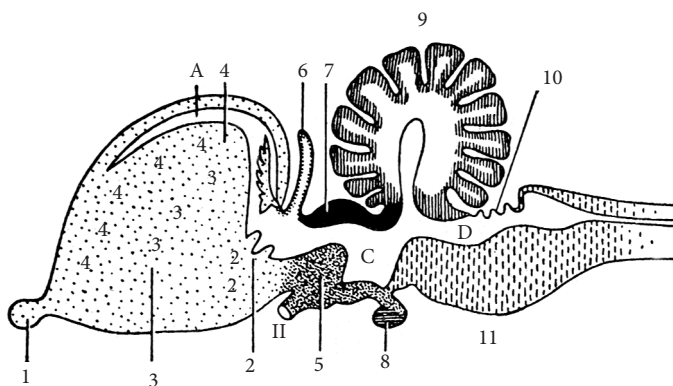
Obr. 9-4 Mozek žáby, sagitální řez.

A – párová komora koncového mozku, C – třetí mozková komora, D – čtvrtá mozková komora, II – zrakový nerv, 1 – *bulbus olfactorius*, 2 – *pallium* (počáteční stadium mozkové kůry koncového mozku), 3 – paraventriculární orgán (= parietální orgán) se světločivnou funkcí, 4 – pineální orgán (= epifýza), 5 – křížení zrakových nervů, 6 – dorzální část středního mozku (*tectum*), centrum zrakové (*corpora bigemina*) a asociální, 7 – hypofýza, 8 – mozeček, výduť zadního mozku, 9 – *plexus chorioideus* (místo výměny mozkomíšního moku), 10 – prodloužená mícha se jako součást mozku diferencuje až u amniot, u žab je ještě součástí páteřní míchy. (podle Langa 1965)



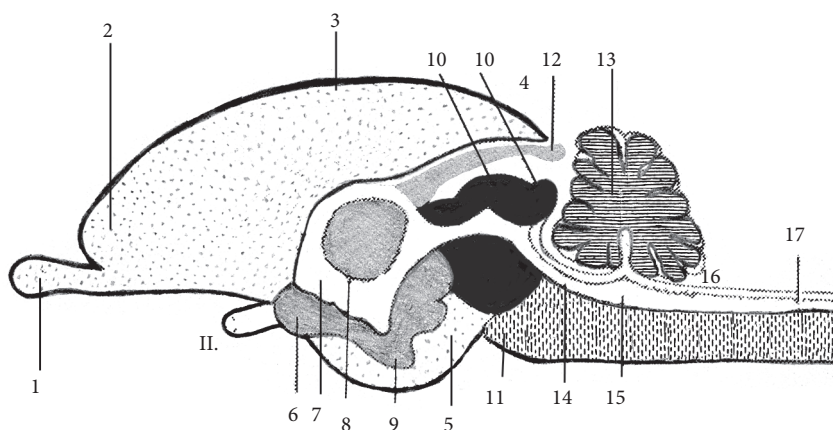
Obr. 9-5 Mozek ještěrky, sagitální řez.

A – párová komora koncového mozku, C – třetí mozková komora, D – čtvrtá mozková komora, II – zrakový nerv, 1 – *bulbus olfactorius*, 2 – *tractus olfactorius*, 3 – *pallium* (plášť koncového mozku, který má původně čichovou funkci), 4 – archistriatum (koordinuje základní pohybové funkce), 5 – neostriatum (koordinuje složité jednání a zastupuje funkci mozkové kůry savců), 6 – křížení zrakových nervů, 7 – paraventriculární (= parietální orgán), 8 – pineální orgán (= epifýza), 9 – hypofýza, 10 – mozeček, 11 – *tectum* středního mozku, 12 – *plexus chorioideus*, systém membrán a vaziva, který spojuje subarachnoidální prostor s mozkovými komorami, kde dochází k výměně mozkomíšního moku, 13 – prodloužená mícha. (podle Langa 1965)



Obr. 9-6 Mozek ptáka, sagitální řez.

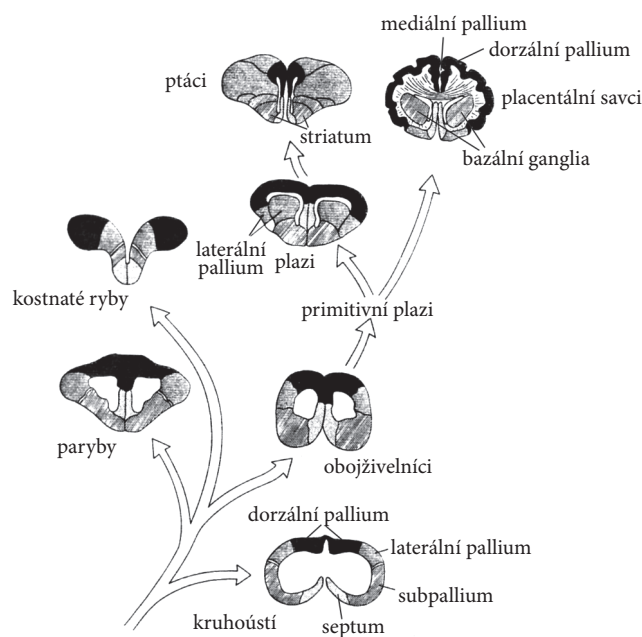
A – párová komora koncového mozku, C – třetí mozková komora, D – čtvrtá mozková komora, II – zrakový nerv, 1 – *bulbus olfactorius*, 2 – archistriatum, 3 – paleostriatum, 4 – neostriatum; šedá hmota mozková se u ptáků vyvíjela v podobě žíhaných útvarů (*striatum*), které se současně s expanzí mozku dostávaly k povrchu (2, 3, 4); archistriatum a paleostriatum jsou malá centra šedé hmoty, která odpovídají za kontrolu pohybu, příjem potravy a instinktivní jednání během rozmnožování, v neostriatu jsou uložena analyzáční centra vyhodnocující informace ze smyslových orgánů a centra koordinující pohyb a učení, mají tedy stejnou funkci jako mozková kůra savců; poloha striata je rovněž znázorněna na příčném řezu na **obr. 9-8**, 5 – *chiasma opticum*, 6 – epifýza, 7 – *tectum*, strop středního mozku, 8 – hypofýza, 9 – mozeček, 10 – *plexus chorioideus*, strop prodloužené míchy, místo výměny mozkomíšního moku, 11 – prodloužená mícha. (podle Langa 1965)



Obr. 9-7 Mozek savce, sagitální řez.

1 – čichový lalok (*bulbus olfactorius*), 2 – čelní lalok (*lobus frontalis*), 3 – temenní lalok (*lobus parietalis*), 4 – týlní lalok (*lobus occipitalis*), 5 – spánkový lalok (*lobus temporalis*), 2-5 jsou laloky koncového mozku kryté neopalliem (mozkovou kůrou), rozvoj pláště (*pallia*) koncového mozku u obratlovců je znázorněn na frontálních řezech na **obr. 9-8**, 6 – křížení zrakových nervů (*chiasma opticum*) a II. zrakový nerv (*nervus opticus*), 7 – třetí mozková komora mezimozku (párová komora koncového mozku není zobrazena), 8 – spojení talamu (*adhesio interthalamica*), 9 – hypothalamus a hypofýza, 10 – čtverhrboly středního mozku (*corpora quadrigemina*) je typické pouze pro savce a souvisí se změnami průběhu nervových drah a uložením center šedé hmoty v mozku, 11 – Varolův most (*pons Varoli*) typický pouze pro savce, důležitý pro spojení mozkového kmene a páteřní míchy, 12 – epifyza, 13 – mozeček (*cerebellum*), 14 – Sylviusův kanálek, 15 – čtvrtá mozková komora prodloužené míchy; prodloužená mícha (*medulla oblongata*) je součástí mozku pouze u amniot, původně byla součástí páteřní míchy, včetně dvou posledních mozkových nervů (XI. *n. accessorius* a XII. *n. hypoglossus*), 16 – *plexus chorioideus*, místo výměny mozkomíšního moku, 17 – míšní kanál.

(upraveno podle Langa 1965)



Obr. 9-8 Vývoj mozkových hemisfér koncového mozku obratlovců; stěny mediální, dorzální a laterální části koncového mozku se nazývají *pallium* a vnější vrstva pallia se označuje jako kůra (*cortex*). Bazální část koncového mozku se nazývá *subpallium* (= *striatum*, resp. bazální ganglia); septum se topograficky i funkčně řadí k subpalliu. (podle Kardonga 1995)

Mezimozek (*diencephalon*) se skládá z dorzálně uloženého talamu tvořícího strop III. mozkové komory a z ventrálně uloženého hypotalamu. Z dorzální stěny mezimozku se vychlipuje *parietální orgán* a *pineální orgán*. U bezčelistných funguje pineální orgán jako fotoreceptor, u čelistnatců jako žláza s vnitřní sekrecí (*epifýza*), která je spojena prostřednictvím nervových drah se sítnicí oka a je tudíž ovlivňována světlem (viz též kapitola Žlázy s vnitřní sekrecí). Rostrálně od pineálního orgánu se nachází parietální či parapineální orgán, někdy vyvinutý jako temenní oko (viz kapitola Smyslové orgány). V talamu se vyskytují shluky šedé hmoty (jádra), spojené s čichovými laloky koncového mozku. Jsou velmi dobře vyvinuty u těch živočichů, jejichž primárním orientačním smyslem je čich, například u žraloků nebo loveckých stopovacích psů. Naopak u ptáků a vodních savců, kteří nevyhledávají potravu čichem, jsou tato jádra nepatrná. Bazální část mezimozku, která tvoří i dno a stěny III. mozkové komory, se označuje jako hypotalamus a vybíhá z něj zadní část hypofýzy, která je nejdůležitější žlázou s vnitřní sekrecí obratlovců. Hypotalamus je u všech obratlovců důležitým nervovým centrem řídícím stálost vnitřního prostředí (kontroluje koncentraci solí a glukózy v krvi). Hypotalamická jádra (shluky šedé hmoty) řídí vegetativní systém organismu, termoregulaci, bdělost, spánek, ale i hibernaci.

Na spodní straně mezimozku před hypofýzou se nachází křížení zrakových nervů (*chiasma opticum*). U ryb je na bázi mezimozku kaudálně od hypofýzy uložen specifický váčkovitý orgán (*saccus vasculosus*) obsahující neuromasty (mechanoreceptory), který pravděpodobně registruje tlak vody. Soudí se tak proto, že je nejlépe vyvinut u hlubinných ryb.

Střední mozek (*mesencephalon*). Jeho dorzální část se nazývá strop (*tectum*). Původně sloužila jako zrakové a centrální řídicí centrum. Zrakové laloky (*lobi optici* nebo *corpora bigemina*) středního mozku jsou nápadné zejména na ptačím mozku (**obr. 9-6**). V optických lalocích jsou nervové buňky uspořádány v několika vrstvách a jsou velmi podobné těm, které jsou v mozkové kůře savců. U ryb a obojživelníků (ale platí to do velké míry i pro plazy a ptáky) má *tectum* kromě funkce zrakového centra a centra zrakové koordinace i funkci hlavního řídicího centra mozku. Savci mají kromě předního páru hrbolků (*corpora bigemina*) ve stropu středního mozku ještě další pár, který je uložený kaudálně; celkem mají tedy čtyři hrbolky, nazývané *corpora quadrigemina*. V kaudálně uložených hrbolcích čtverhrbolí se nachází primární sluchové centrum. V evoluci obratlovců hrálo *tectum* významnou řídicí roli až do vzniku savců, u nichž tuto funkci převzala šedá hmota koncového mozku. Ventrální část středního mozku je tvořena svazky bílé hmoty (*pedunculi*), kterými probíhá spojení mozkové kůry s podkorovými centry. Lze tam najít i roztroušené buňky a vlákna šedé hmoty (*retikulární formace*), které měly u obratlovců původně významnou motorickou koordinační funkci – spojovaly mozek s míchou. U člověka se jejich funkce zachovala pouze rudimentálně. Uměle vyvolané podráždění retikulární formace savců může aktivizovat korová centra a vyvolat například kýčání nebo kašel. Uvnitř středního mozku prochází kanálek spojující III. a IV. mozkovou komoru.

Zadní mozek (*metencephalon*). Vychlípěním a zesílením dorzální části zadního mozku vznikl mozeček (*cerebellum*). Hlavními funkcemi mozečku je udržování rovnováhy na základě informací z blanitého labyrintu rovnovážného ústrojí, řízení cílených pohybů, činnosti kosterních svalů, u ryb koordinace kosterních svalů na základě podnětů z postranní čáry. Uvedené funkce mozečku však existují až u amniot. U ryb a obojživelníků je pohybová koordinace řízena hlavně z tekta středního mozku. Nejvyvinutější mozeček mají ptáci a savci, u kterých koordinuje pohyby hlavy, trupu a končetin a udržuje rovnováhu při šplhání a skocích. V mozečku jsou shluky šedé hmoty (jádra), jejichž uložení se na povrchu projevuje jako elevace. V mozečku jsou důležité i nervové dráhy tvořené bílou hmotou.

Prodloužená mícha (*medulla oblongata*) je vyvinutá pouze u amniot a vznikla připojením části hřbetní míchy k zadnímu mozku (včetně dvou párů míšních nervů). V prodloužené míše jsou uložena centra pro vegetativní funkce – řízení změn tepové frekvence, dýchací a sací reflexy, centra pro kašláni, dávení, zvracení a řízení peristaltiky střev. Varolův most (*pons Varoli*) je útvarem, který se vyskytuje pouze u savců. Jsou v něm uložena jádra některých mozkových nervů a procházejí jím nervové dráhy mezi míchou a mozkovým kmenem.

Hlavové nervy. Z mozku primitivních vodních čelistnatců a obojživelníků vystupuje 10 párů hlavových nervů, u amniot ještě dva další páry, což souvisí s připojením přední části míchy k mozku. Označují se římskými číslicemi směrem odpředu dozadu. Tři páry (I., II., VIII.) jsou spojeny s párovými smyslovými orgány hlavy, a vedou proto pouze smyslové podněty do center. Všechny ostatní vycházejí z mozkového kmene (jejich odstupy jsou tedy nahloucheny ve starobylé části mozku, která vznikla z přední části mozkové trubice předků obratlovců



a která nepřesahuje úroveň předního konce chordy) a vedou tedy většinou jak smyslové, tak i motorické podněty. Na každé straně je tudíž vpředu čichový nerv (*n. olfactorius*, I.), který přivádí podněty od čichového orgánu, za ním pak zrakový nerv (*n. opticus*, II.), který přivádí zrakové podněty do center ve středním mozku. Jeho charakteristickým rysem je, že se na bázi kříží a vytváří tak *chiasma opticum* (důležitý předpoklad pro vytváření komplexního, prostorového obrazu v mozku na základě počítků přicházejících z obou očí) (**obr. 10-4**). Všechny ostatní nervy s výjimkou sluchově-rovnovážného (*n. statoacusticus*, VIII.), který přivádí do mozku podněty z blanitého labyrintu a vnitřního ucha, mají již také motorickou funkci. Okohybný nerv (*n. oculomotorius*, III.), kladkový nerv (*n. trochlearis*, IV.) a odtahovací nerv (*n. abducens*, VI.) zodpovídají za pohyb očí. Stojí za zmínku, že kladkový nerv se na bázi mozku rovněž kříží, což souvisí s koordinovaným pohybem očí; porucha tohoto nervu se projevuje šilhavostí. Trojklaný nerv (*n. trigeminus*, V.) a lící nerv (*n. facialis*, VII.) inervují v prvním případě vše, co souvisí s čelistním žaberním obloukem (např. zuby; viz zánět trojklaného nervu), v druhém případě vše, co souvisí s jazylkovým čelistním obloukem. Jazykohltanový nerv (*n. glossopharyngeus*, IX.) inervuje oblast zbývajících žaberních oblouků a jejich derivátů. Bloudivý nerv (*n. vagus*, X.) přivádí podněty od postranní smyslové čáry a od všech orgánů břišní dutiny (mezi nimiž se složitě proplétá, proto název „bloudivý“). Tato útrobní větev bloudivého nervu má smyslovou i motorickou funkci, tzn. informuje (např. bolestivými podněty) o stavu vnitřních orgánů, ale bolestivé podráždění může vést i k motoricky indukovaným stahům žaludečního svalstva, které se projeví zvracením. U amniot se ještě přidává přídatný nerv (*n. accesorius*, XI.) a podjazykový nerv (*n. hypoglossus*, XII.); oba vycházejí z prodloužené míchy.



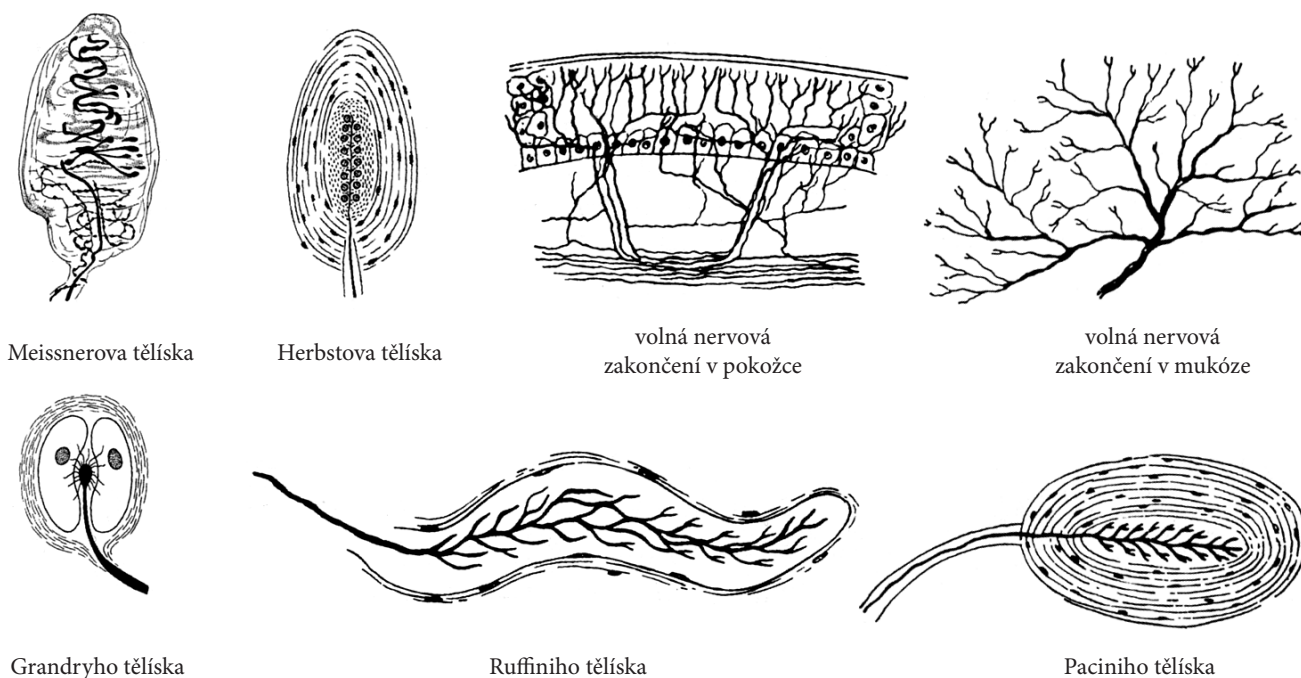
10. Smyslové orgány

Na podráždění reagují všechny buňky těla. Smyslové orgány jsou však tvořeny specializovanými buňkami, které mohou rozlišovat a přijímat určité podněty a předávat jejich energii do nervových dostředivých vláken. Podle složitosti a funkce je lze rozlišit do několika kategorií.

Volná nervová zakončení (obr. 10-1) jsou jednoduché receptory volně končící rozvětveným nervovým vláknem. Jsou uložena v místech, která se projevují vysokou citlivostí k bolesti, např. v kůži, rohovce, ústní dutině, zubní dřeni nebo ve střevech. K jejich podráždění dochází dotykem či jakýmkoliv jiným podnětem (teplým, chemickým).

Kožní receptory a receptory vnitřních orgánů. Tvoří je nervové zakončení, ke kterému se přikládají okolní buňky. Deformace těchto buněk v důsledku nějakého podnětu (tlakového, teplého) se podílí na indukcii elektrického potenciálu, který se pak šíří do centrální nervové soustavy. Kožní receptory jsou např. *Meissnerova tělíska*, která jsou uložena ve škáře, těsně pod povrchem epidermis. Vřetenovitého tvaru jsou *Paciniho tělíska*, která slouží k vnímání tlaku ve tkáních, například ve spodních vrstvách kůže či v útrobach, na větvení krkavic a oblouku aorty savců. Podobný tvar mají i mnohá jiná tělíska, například *Krauseho tělíska* vnímající chlad, nebo *Ruffiniho tělíska* reagující na teplo. *Grandryho* a *Herbstova tělíska* se vyskytují jako taktilní tělíska v zobáčích a na jazyku některých vodních ptáků (obr. 10-1).

Proprioreceptory. Některé smyslové orgány mají velmi složitou stavbu, jiné zůstaly ve své jednoduché buněčné podobě. Proprioreceptory jsou poměrně jednoduchá tělíska uložena mezi vlákna příčné pruhovaných svalů a ve šlachách. Nazývají se šlachová a svalová vřeténka. Jsou to nervová vlákna obalující několik svalových vláken a uzavřená ve vazivové pochvě. Mají většinou vřetenovitý nebo kulovitý tvar. Předávají informace do míchy a mozku. Informace o svalovém napětí aktivují mozek a umožňují tak odpověď v podobě svalového stahu, například při útěkových reakcích. Proprioreceptory v popsané podobě jsou typické pouze pro suchozemské obratlovce, především pro ptáky a savce. U ryb nebyla svalová vřeténka zjištěna, ale proprioreceptory v podobě volných nervových zakončení jsou v myoseptech mihule. U savců se vyskytují taktilní tělíska, jejichž nervová zakončení spirálovitě obalují báze taktilních chlupů zvaných vibrisy. Svou stavbou odpovídají svalovým vřeténkům.



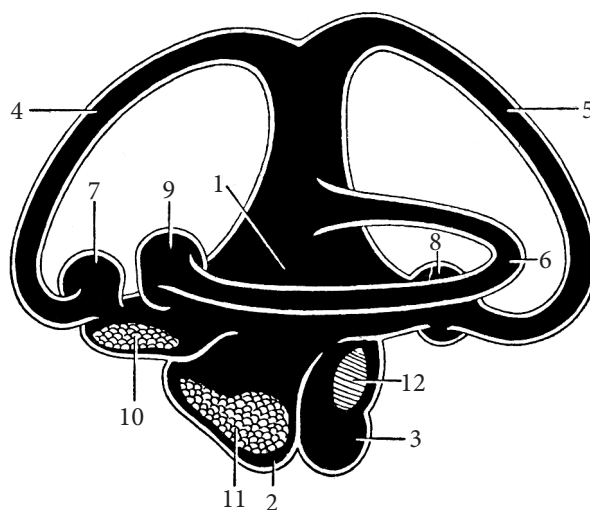
Obr. 10-1 Kožní smyslové orgány. (podle Kenta a Carra 2001)

Chemoreceptory. *Chuťové receptory* patří mezi vnitřní receptory, které se podílejí na kontrole udržování rovnováhy vnitřního prostředí. Podněty z nich přicházejí do center v mozkovém kmeni. Mají stavbu pohárkových útvarů zanořených do sliznice. V těchto pohárkových útvarech jsou uloženy shluky buněk opatřených smyslovým vláknem. Jsou rozmístěny v dutině ústní a hltanu, u savců především na jazyku.

Čichové receptory vysílají podněty prostřednictvím páru čichových nervů (první pár mozkových nervů) do center, která jsou umístěna v čichovém laloku koncového mozku. Sdružují se do podoby čichového epitelu, který vystýlá čichové jamky. Kruhoústí mají jednu nepárovou čichovou jamku na dorzální straně hlavy, ale čichový nerv je párový, což dokazuje, že nepárová jamka vznikla až druhotně. U žraloků (**příloha 1**) a ryb jsou čichové jamky párové. Čichové buňky vodních obratlovců jsou ve stálém styku s vodou, což usnadňuje průběh chemických reakcí. I u suchozemských obratlovců je sliznice nosu ze stejného důvodu zvlhčována. Spojení čichových jamek s dutinou ústní prostřednictvím choan se vytvořilo až u suchozemských obratlovců a u některých vymřelých lalokoploutvých (**viz kapitola Kostra; obr. 2-26**). Ptáci, primáti a vodní savci mají čich vyvinutý jen slabě, protože se řídí především zrakem. Přídavným čichovým orgánem je Jakobsonův orgán (*vomeronasální orgán*) dobře známý u plazů, zejména u hadů. U obojživelníků se vyskytuje v podobě žlábků otevřených do nosní dutiny (ocasatí) nebo v podobě slepých váčků nespojených s nosní dutinou (žáby). Chybí však u želv, krokodýlů a ptáků. Většinou je tvořen párem jamek na horním patře, které jsou vloženy do párového otvoru kosti radličné (*foramen incisivum*). Tyto jamky jsou vystlány čichovým epitelem. Plazi přenášejí do těchto jamek svým rozeklaným a vlhkým jazykem molekuly různých látek. Odtud jsou předávány informace vedlejší větví čichového nervu (*n. olfactorius*) do čichového laloku koncového mozku. Jakobsonův orgán je znám i u některých savců (*Marsupialia, Insectivora, Rodentia*).

U nižších obratlovců často existují přechody mezi chuťovými a čichovými receptory; v obou případech jde o chemoreceptory, které jsou tvořeny válcovitými nebo tyčinkovitými epiteliálními buňkami, na něž navazují nervová senzitivní vlákna.

Fyzikální receptory jsou smyslové orgány, jimiž živočichové vnímají např. pohyby ve vodě, zachycují zvukové vlny ze vzduchu a informují o poloze v prostoru. Jsou vesměs složeny z mechanoreceptorů, což jsou buňky opatřené brvami, vnímající podněty mechanické povahy. Tyto podněty se mění v elektrickou energii, která se neurony šíří do centrálního nervového systému.



Obr. 10-2 Vnitřní ucho žáby.

1 – vejčitý váček (*utricle*), 2 – kulovitý váček (*sacculus*), 3 – základ hlemýždě (*lagena*),
4-6 – polokruhové chodbičky s ampulami (7-9), 10 – *macula utriculi*, 11 – *macula sacculi*, 12 – *papilla basilaris* (Cortiho orgán).
(podle Jakobse, z Langa 1965)

Postranní smyslová čára vodních obratlovců je orgánem, který funguje na podobném principu jako sluchový orgán suchozemských obratlovců. Jeho obrvené smyslové buňky (*neuromasty*), které jsou ve shlucích umístěny v kanálcích pod povrchem těla a s vnějším prostředím komunikují jen prostřednictvím drobných pórů, totiž vnímají kmity vody. Póry jsou na povrchu těla dobře viditelné. Vodní obratlovci se proto mohou

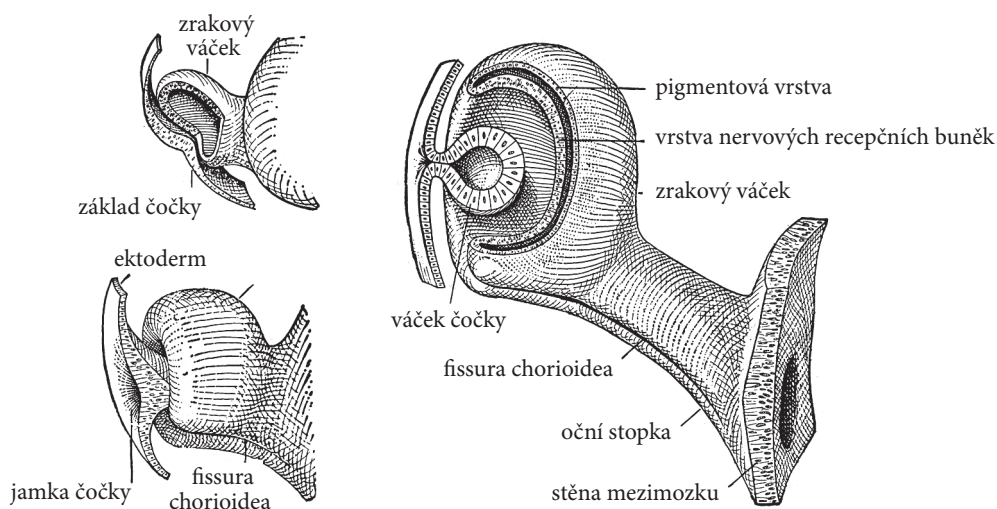
pomocí postranní smyslové čáry orientovat i v kalné vodě. Podněty přijímané postranní smyslovou linií se přenášejí do mozku povrchovou větví bloudivého nervu (*n. vagus*). Podobné jsou i *Lorenziniho ampuly* paryb, což jsou baňkovité útvary zanořené v kůži, jejichž vnitřní povrch je vystlán neuromasty. S vnějším prostředím jsou spojeny otvorem.

Rovnovážné ústrojí. U všech obratlovců je v otických pouzdrech po obou stranách týlní části lebky uloženo rovnovážné ústrojí. Je stavěno na principu statocysty, tedy váčku, jehož vnitřní prostor je vystlán obrvenými mechanoreceptory a který obsahuje tekutinu (*endolymfu*). Má podobu dvou (u bezčelistných) nebo tří (u čelistnatců) váčků, zvaných *utrículus*, *sacculus* a *lagena*, z nichž vybíhají v prvním případě dvě, v druhém případě tři polokružné kanálky. Tyto kanálky jsou uspořádány ve třech vůči sobě přesně kolmých rovinách. Protože vnitřní prostor tohoto složitěho útvaru (proto se označuje jako labyrint) je vyplněn endolymfou, která při pohybu živočicha dráždí různé okrsky smyslového epitelu, je živočich schopen vnímat nejen polohu v prostoru, nýbrž také zrychlení a zpomalení pohybu. Vzruchy se od smyslového epitelu rovnovážného orgánu odvádějí do mozku VIII. hlavovým nervem (*n. statoacusticus*) (**obr. 10-2**).

Sluchový orgán se postupně vyvinul až u suchozemských obratlovců, a to postupným prodlužováním lageny (**obr. 10-2**). V omezeném prostoru sluchového pouzdra se lagena začala spirálovitě stáčet, což u pokročilejších amniot dalo vznik útvaru podobnému hlemýždi (*cochlea*). Uvnitř hlemýždě je pruh smyslových buněk, jejichž brvy jsou různě dlouhé, a proto jsou schopny vnímání zvuků o různých kmitočtech. Tento pruh smyslových buněk se nazývá Cortiho orgán. Od jejich báze odstupují nervová vlákna, která uvnitř sluchově-rovnovážného nervu (*n. statoacusticus*) vedou do mozku. Protože je sluchový orgán uložen hluboko v lebce ve sluchovém pouzdru, vyvinuly se přídatné orgány, které přenášejí zvukové kmity z vnějšího prostředí k oválnému otvoru (*foramen ovale*) tohoto pouzdra. Tyto přídatné orgány jsou umístěny v rudimentu bývalé žaberní štěrbině mezi čelistním a jazylkovým obloukem, tzv. spirakulu. Z něj vznikla dutina středního ucha, ve které je u většiny suchozemských obratlovců jediná sluchová kůstka (*columella*), původem z jazylkového žaberního oblouku. Přenáší zvukové kmity od bubínku do vnitřního ucha. U savců jsou sluchové kůstky tři, protože k původní kolumele, ze které vznikl třmínek (*stapes*) se přidalo ještě kladívko (*malleus*) a kovádlínka (*incus*). Přídatnými orgány jsou např. i vnější zvukovod a boltec, které napomáhají usměrňovat zvukové kmity k bubínku.

Jako zajímavost je možné uvést, že u kaprovitých ryb (*Cypriniformes*) se zvuk přenáší do vnitřního ucha třemi kůstkami – přeměněnými příčnými výběžky prvních tří obratlů. Tyto kůstky jsou spojeny s plynovým měchýřem, který zachycuje zvukové vlny podobně jako bubínek suchozemských obratlovců. Název tohoto ústrojí (Weberův aparát) je podle německého badatele z počátku 20. století, který se domníval, že tyto tři kůstky přenášející zvuk jsou homologické třem sluchovým kůstkám savců (*malleus, incus, stapes*).

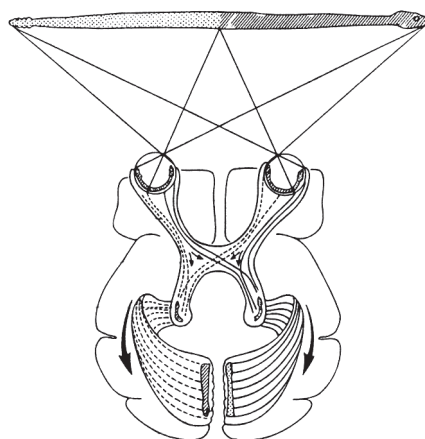
Fotoreceptory jsou smyslové buňky, které jsou schopny vnímat světlo. Tyto buňky jsou soustředěny na zadní vnitřní ploše oční koule, v tzv. sítnici. Některé z nich se diferencovaly v tyčinky a jiné v čípky (o jejich funkci viz níže), další slouží jako neurony ke spojení se zrakovým mozkovým centrem. Sítnice vznikla vychlíněním stěny mezimozku (**obr. 10-3**).



Obr. 10-3 Embryonální vývoj oka obratlovce. (podle Areye 1974, z Romera 1977)

Zrakovým orgánem obratlovců je oko, které vedle vlastních fotoreceptorů v sítnici má i řadu přídatných struktur, které např. regulují množství světla přicházejícího do oka nebo zaostřují dopadající obraz na sítnici. Na povrchu oka je mezodermální vrstva zvaná bělima (*sclera*), která u primitivních obratlovců (např. prvohorních paprskoploutvých ryb, obojživelníků a plazů) byla tvořena kostí, u dnešních obojživelníků je již chrupavčitá, a v podobě bělavého vaziva je jen u savců. Vpředu přechází do průhledné rohovky (*cornea*). Z vnější strany se v embryonálním stavu do oka vchlipuje čočka (*lens*) a kruhový sval, který je schopen měnit její tvar a v důsledku toho i ohniskovou vzdálenost.

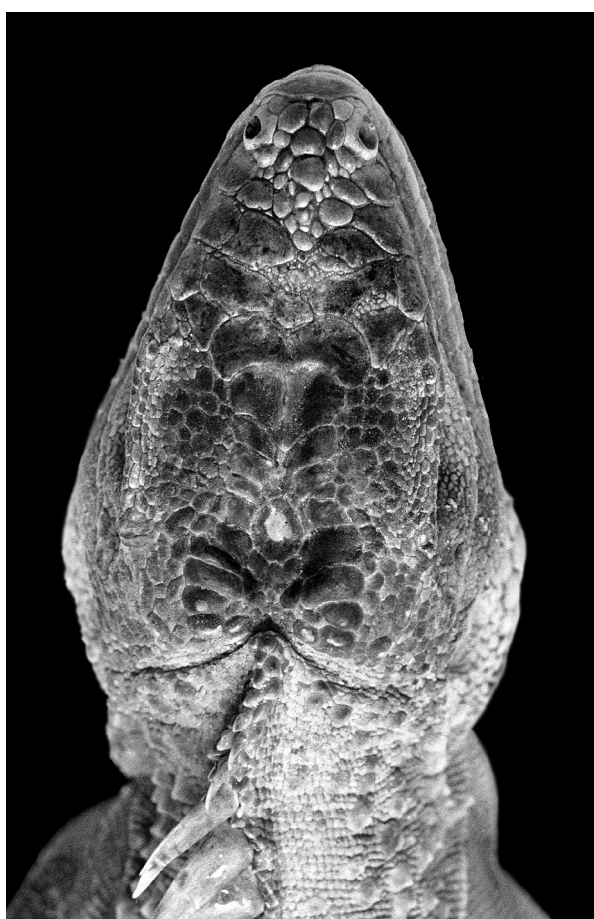
Princip registrace světla tyčinkami je založen na bílkovině *rhodopsinu* a látkách příbuzných vitamínu A. Světlo rhodopsin rozkládá a tím dochází k podráždění zrakových buněk. Ve tmě se rhodopsin resyntetizuje. Čípky (buňky umožňující barevné vidění) mají na svých koncích barviva, která se rozkládají světlem různých vlnových délek a podobně jako u tyčinek tím dochází ke stimulaci buněk. Spektrum vidění člověka je v rozmezí vlnových délek od 380 nm (fialová) do 760 nm (červená). Zdá se, že většina obratlovců vnímá pouze tři barvy (červenou, zelenou a fialovou) a že se jejich kombinace promítají do mozku, kde syntetizují barevný obraz. U některých ptáků byly na koncích čípků zjištěny olejovité kapky různých barev, které zřejmě filtrují světlo různých vlnových délek přicházející k čípkům a umožňují větší kontrast barevného vidění. Podobné zařízení bylo zjištěno i u želv. Schopnost vnímat barvy se u různých skupin obratlovců liší. Například u kostnatých ryb a obojživelníků bylo barevné vidění prokázáno. Vidění ve tmě je u některých obratlovců umožněno díky krystalům guaninu, který je ve vrstvě uložen za sítnicí. Guanin odráží světlo a umožňuje jeho dvojnásobné využití. Na tomto principu je založeno noční vidění šelem nebo turovitých, ale i některých ryb a hlavně žraloků. Tito živočichové však mají omezené barevné vidění. Noční vidění u sov je umožněno díky relativně velkým očím, ale v naprosté tmě sovy nevidí. Křížení zrakových nervů a binokulární vidění existuje u všech obratlovců. Dokonalé prostorové vidění a překrývající se zorná pole jsou však vyvinuty zejména u savců (**obr. 10-4**).



Obr. 10-4 Princip křížení zrakových nervů. Překrývající se zorná pole obou očí získávají informace o určitém předmětu. Část těchto informací přichází do zrakových center v protilehlé části mozku přes chiasma opticum, část jde do přílehlé poloviny mozku. Sledujeme-li nyní pouze pravou, tmavší část těla hada, zjistíme, že je z pravého oka do mozku promítána pomocí nervů, které se kříží (viz přerušované čáry), ale informace o této části hada z levého oka křížením neprochází. Tak se dostávají do jednoho zrakového centra v mozku informace ze dvou rozdílných míst (daných rozdílnou pozicí obou očí). Srovnáváním obrazu z pravého a levého oka vzniká v mozku prostorový vjem. Informace o levé polovině těla hada vznikají podobně a promítají se do zrakového centra znázorněného plnými čarami. (podle Kardonga 1995)

Čidla vnímající infrazářenění. U některých hadů (zmije, chřestýš, krajta) se vyskytují v kůži mezi nozdrami a okem párové, často pouhým okem viditelné termorecepční orgány nazývané *jamkový orgán*. Smyslové buňky jsou uloženy v jamkách překrytých membránou nebo pouze v kůži. Leží nad silně prokrvenou tkání, ve které jsou uložena volná nervová zakončení. Orgán je schopný vnímat na vzdálenost asi jednoho metru nepatrná kvanta (tisíciny stupňů Celsia) infračerveného záření, což umožňuje hadům lokalizaci kořisti (teplokrevných zvířat) a protože je to orgán párový, tak i přesný výpad proti ní.

Parietální (parapineální) orgán a epifýza (pineální orgán). U starobylých obratlovců byly vyvinuty dva výrůstky z dorzální stěny mezimozku – přední, zvaný parietální (*parapineální*) orgán a zadní, tzv. šišinka (*epifýza* neboli *pineální orgán*). U pokročilejších suchozemských obratlovců se přední část redukovala a pokud se zachovala, označuje se jako pineální komplex. V tomto komplexu však převažuje epifýza. Parietální orgán je často označován jako „třetí oko“ a zmiňován jen v souvislosti s hatérií novozélandskou (*Sphenodon punctatus*). Je však vyvinut i u mnoha jiných recentních obratlovců, např. u kruhoústých, ryb, obojživelníků a mnoha ještěřů. Pokud je u obratlovců vyvinut ve funkční podobě fotorecepčního orgánu, lze v oblasti mezi temenními kostmi (*parietalia*) vidět zřetelnou rohovku a pod ní průhlednou čočku (**obr. 10-5, příloha 6**). Čočka je srostlá s okolní kůží, je nepohyblivá a nemá žádná pomocná zařízení k akomodaci nebo směrovému vidění. Obecně platí, že u nižších obratlovců převažuje v pineálním komplexu fotorecepce a u ptáků a savců funkce endokrinní (fotorecepční orgán se u nich nikdy nevyskytuje a jejich pineální komplex je překryt lebečními kostmi). U ptáků a savců je pineální komplex omezen na epifýzu (viz též kapitola Žlázy s vnitřní sekrecí), která slouží k řízení biorytmů (denních nebo sezónních). Vnímání světla přitom zajišťují oči.



Obr. 10-5 Parietální orgán leguána (*Iguana* sp.), tzv. „třetí oko“.
(orig.)

Echolokační orgán. Smyslový orgán, který vydává, přijímá a vyhodnocuje zvuky, se nazývá *echolokační*. Vyvinul se u těch obratlovců, u kterých je orientace a komunikace ztížena, např. u hmyzožravců (*Insectivora*) žijících pod zemí, u letounů (*Chiroptera*) lovících kořist ve tmě a kytovců (*Cetacea*) pod vodou. Ne všichni letouni však vyhledávají potravu echolokací. Některé plodožravé druhy kaloňů echolokační smysl nemají a potravu (ovoce) v úplné tmě vyhledávají hmatem. Naopak, vrápenci a netopýři jsou schopni vydávat zvuky, měnit jejich frekvenci a opět je odražené vnímat. Tato zařízení a laterální poloha uší informuje živočichy o vzdálenosti a velikosti předmětů, ke kterým se blíží.

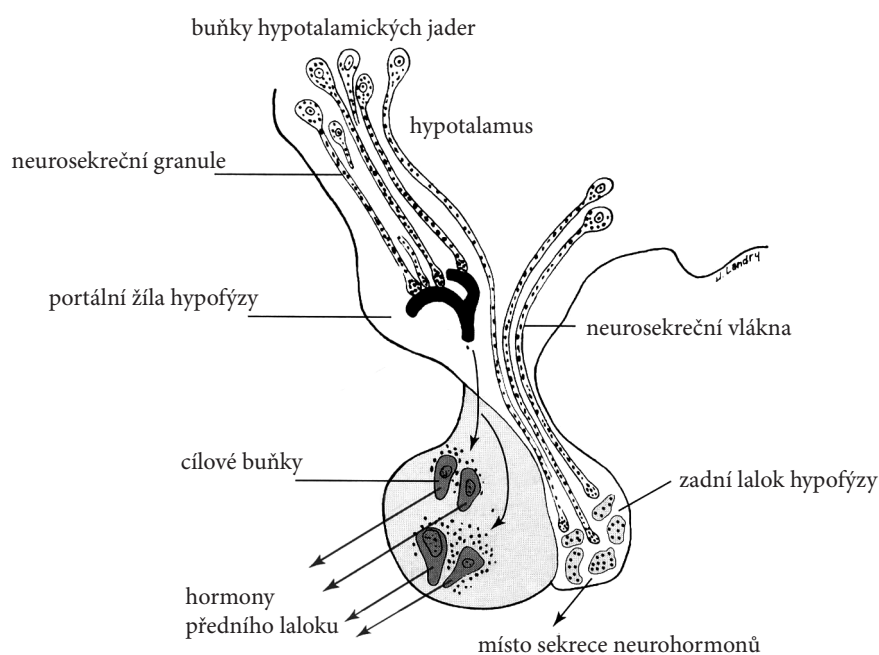


Elektroreceptory. Někteří vodní čelistnatci mají elektroreceptory, které jsou uloženy většinou v hlavové části těla. Jde o modifikované neuromasty uložené na dně jamkových útvarů. Elektrorecepční orgány se vyskytovaly již u některých vymřelých bezčelistných, paryb a obojživelníků. Mezi recentními vodními obratlovci se elektroreceptory často vyskytují u paryb, jeseterovitých, některých zástupců kostnatých ryb a u bahníka (*Protopterus*). Ve sladkých vodách umožňují elektroreceptory lokalizaci kořisti, protože soli uložené v jejím těle působí jako vodiče změnu zakřivení siločar. U mořských obratlovců s elektroreceptory se přítomnost potenciální kořisti vnímá na základě elektrických potenciálů, které vznikají svalovými stahy kořisti. Elektroreceptory se vyskytují i u těch živočichů, kteří nemají vlastní elektrické orgány. Pomocí elektroreceptorů je možná orientace v kalné vodě, ve tmě slouží k vnitrodruhové komunikaci.



11. Žlázy s vnitřní sekrecí

Žlázy s vnitřní sekrecí (endokrinní žlázy) produkují a do krve předávají chemické látky zvané hormony. Produkce hormonů se řídí podněty z mozku a hormony tudíž přenášejí tyto podněty z mozku k cílovým orgánům (receptory), které je přijímají prostřednictvím specializovaných míst v buněčné membráně. Jinak řečeno, signály z mozku jsou v těchto žlázách transformovány do podoby chemických látek, které je přenášejí dále. Hormonální činnost se tedy velkou měrou podobá činnosti nervové soustavy, na kterou úzce navazuje i topograficky (viz neurohypofýza). Hormony tedy pomáhají udržovat optimální stav organismu (umožňují např. reagovat na okamžité i sezónní změny vnějšího prostředí) a regulují řadu důležitých životních funkcí (např. rozmnožování, metabolismus, osmoregulaci, embryonální vývoj, růst, metamorfózu a trávení).



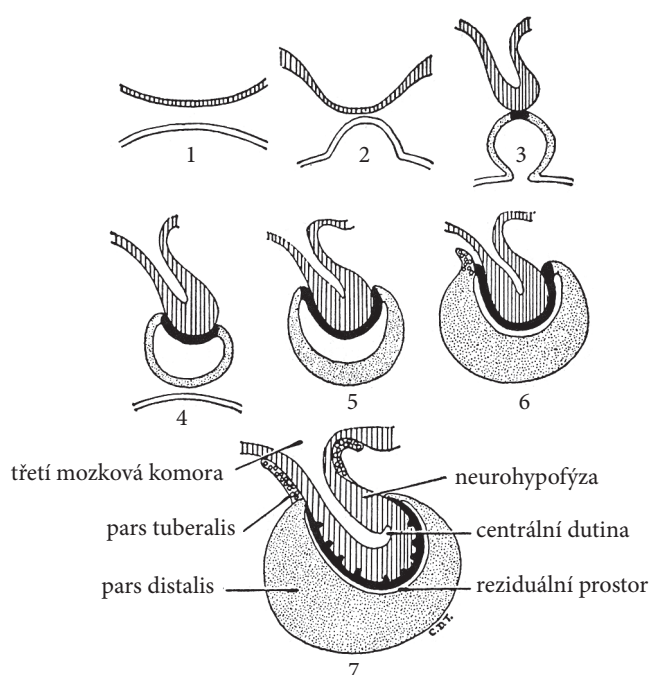
Obr. 11-1 Schéma stavby a funkce hypofýzy. Přední lalok se nazývá adenohypofýza, zadní neurohypofýza. Buňky hypotalamických jader syntetizují neurosekrety (černé tečky), které se pohybují podél neurosekrečních vláken a jsou uvolňovány buď do vrátnicové žíly hypofýzy nebo do sinů zadního laloku hypofýzy. Neurosekrety uvolňované do krevního oběhu předního laloku ovlivňují produkci hormonů předního laloku hypofýzy. Neurosekrety uvolňované do zadního laloku hypofýzy se dostávají prostřednictvím krevního oběhu k cílovým orgánům mimo hypofýzu.

(podle Kenta a Carra 2001)

Podvěsek mozkový (hypofýza). Prvotní signály z mozku vycházejí z neurosekrečních buněk hypotalamu, které jsou seskupené do tzv. hypotalamických jader mezimozku a produkují neurohormony. Neurohormony jsou přenášeny do neurohemálního orgánu zadního laloku hypofýzy (neurohypofýzy). Většina látek uvolňovaných hypotalamickými jádry mozku se pak dostává do krve a jejím prostřednictvím do předního laloku hypofýzy (adenohypofýzy). Tyto látky stimulují nebo inhibují uvolňování hormonů z předního laloku hypofýzy. Množství uvolňovaných hormonů regulují informace z cílových orgánů v součinnosti s vlivy vnějšího prostředí (délka dne, sezónní změny teplot, chemická povaha prostředí). Tyto informace přicházejí od receptorů prostřednictvím nervové soustavy (smyslových, dostředivých nervů) a po analýze v centrální nervové soustavě přicházejí do hypotalamu. Následuje odpověď formou sekrece neurohormonů. Tento řetěz reakcí se nazývá neurosekreční reflex.

Přední lalok hypofýzy (adenohypofýza) vzniká jako váček (Rathkeho váček) vychlípený z dorzální stěny stomodea a je tedy ektodermálního původu. Produkuje MSH (melanin stimulační hormon), který řídí pohyb melanoforů v kůži obratlovců schopných barvoměny, SH (somatotropní hormon), ACTH (adrenokortikotropní hormon), TH (thyreotropní hormon), TSH (thyreostimulační hormon), GH (gonadotropní hormon), FSH (foliku-

lostimulační hormon), LTH (*luteotropní hormon*). Zadní lalok hypofýzy (*neurohypofýza*) vzniká ze spodní části mezimozku jako vychlípení hypotalamu. Uvolňuje hormon *vasotocin*, který se vyskytuje již u bezčelistných a ryb, u nichž však jeho funkce není známá. U mnoha suchozemských obratlovců má funkci osmoregulační. Například některým obojživelníkům, ale i dvojdyšným rybám přebývajícím během *estivace* (letního spánku) ve vlhkých úkrytech, umožňuje resorpci vody z močového měchýře, z glomerulárního filtrátu, nebo příjem vody z půdy do kůže. Má tedy stejnou funkci jako *antidiuretický* (ADH) hormon savců. Dalším hormonem je *oxitocin*. Ten řídí u plazů a ptáků stahy vejcovodů, u savců porodní stahy dělohy a stahy hladkého svalstva v okolí mléčných žláz. Tyto kontrakce napomáhají aktivnímu vstřikování mléka do úst mláďat (důležité zejména u kytovců). Hormony neurohypofýzy jsou uvolňovány do cévního systému adenohypofýzy a dále do celé oběhové soustavy. Adenohypofýza a neurohypofýza tak vytvářejí funkční jednotku (**obr. 11-2**). Za vývojového předchůdce hypofýzy je považována neurální žláza dospělých pláštěnců. Nachází se v dorzální části hltanu v blízkosti nervového ganglia.

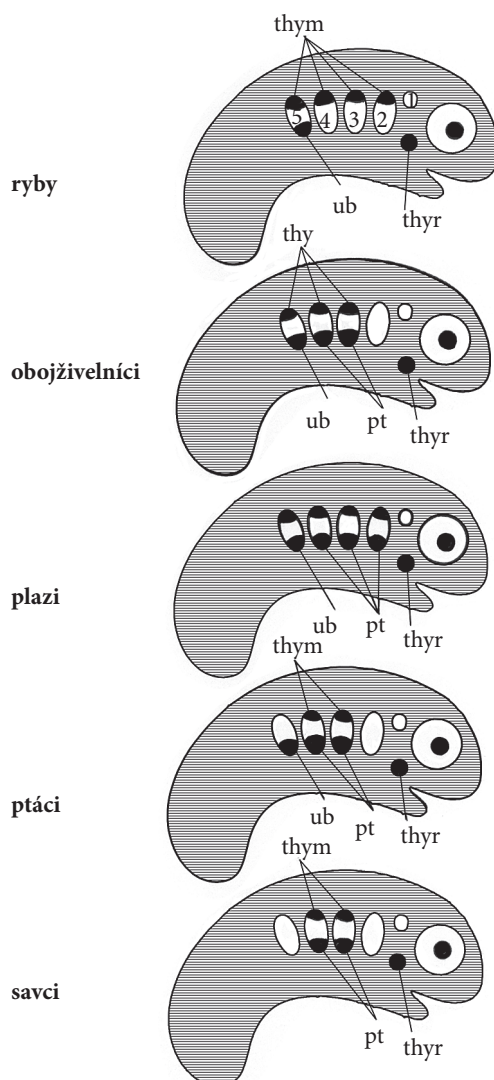


Obr. 11-2 Schéma embryonálního vývoje hypofýzy savce. Neurohypofýza původem z mozkové tkáně je značena šrafovane. Adenohypofýza vzniká z výchlípku epitelu embryonální ústní dutiny, tzv. Rathkeho váčku. *Pars intermedia* je součástí adenohypofýzy a je vyznačena černě. (podle Turnera 1976, z Romera 1977)

Štítná žláza (*glandula thyroidea*). U savců je štítná žláza kompaktní útvar složený z váčků (*folikulů*); je uložený po stranách hrtanových chrupavek pod úroveň štítné chrupavky. U vodních obratlovců existuje v podobě roztroušených váčků v oblasti hltanu. Ve váčcích je uložena koloidní látka obsahující hormon *thyroxin*. Tento hormon ovlivňuje metabolismus, růst, rozmnožování, metamorfózu, svlékání kůže, výměnu srsti a perí. Štítná žláza nepochybně vznikla z endostylu předků obratlovců. Soudí se tak z toho, že endostyl larev kopinatce produkuje látku s obsahem jódu do trávicí trubice, po metamorfóze se však endostyl mění ve žlázu, která produkuje hormony do krevního oběhu a která má tedy podobnou funkci jako štítná žláza. Štítná žláza vzniká u všech obratlovců vychlípáním ze dna hltanu (**obr. 11-3**).

Pineální orgán (*epifýza*). Pineální orgán vznikl jako nepárová výchlípka dorzální stěny mezimozku (**obr. 9-3, 9-4, 9-5, 9-6 a 9-7**). Produkuje hormon *melatonin*, který u obratlovců řídí činnost kožních *melanoforů* a barvoměnu. Shlukuje zrnka barviv v buňce do jednoho místa a v důsledku toho kůže bledne. Tento hormon byl objeven v roce 1927, když byl přidán extrakt ze šišinky do akvária s žabími pulci. Jejich kůže poté zbledla. Je antagonistou *intermedinu*, hormonu předního laloku hypofýzy, který zajišťuje rozptylování zrněk melanoforů, a tím tmavnutí kůže. Činnost pineálního orgánu je řízena střídáním tmy a světla. *Melatonin* se obnovuje za

tmy. Vzniká ze *serotoninu*, který je mu chemicky velmi blízký. Ten naopak vzniká během dne. Působení světla na pineální orgán je u některých obratlovců přímý, a to průsvitnou kůží nebo parietálním orgánem na temeni lebky. U vyšších obratlovců je pineální orgán řízen cestou zrakového nervu, hypothalamu, vegetativních ganglií podél krční páteře a nervových drah vedoucích zpět k epifýze. Epifýza zřejmě ovlivňuje i reprodukční cyklus obratlovců.



Obr. 11-3 Embryonální základy žláz, které vznikají ze stěn žaberních štěrbin.
 pt – příštítná tělíska, thyr – štítná žláza, thym – brzlík, ub – ultimobranchiální tělíska.
 (podle Kardonga 1995)

Nadledviny (*glandulae suprarenales*) jsou párovou žlázou s vnitřní sekrecí, která pouze u savců vytváří kompaktní žlázu a je skutečně uložena nad ledvinami. Je tvořena dvěma odlišnými vrstvami. Vnitřní část, produkující hormony *adrenalin* a *noradrenalin*, se nazývá dřeň nadledvin (*medulla*). Vnější část, která produkuje steroidy – *mineralokortikoidy* a *glukokortikoidy*, tvoří kůru (*cortex*). Vzájemná poloha dřeně a kůry nadledvin však není u všech obratlovců stejná. U ryb a paryb jsou obě tkáně oddělené a roztroušené v dorzální části břišní dutiny v blízkosti sympatických ganglií nebo v blízkosti ledvin. U žab je sice tkáň dřeně nadledvin již uložena v kraniální části ledvin, ale je rozptýlená. Dřeň a kůra nadledvin jsou proto pojmy, které se vztahují pouze k situaci u ptáků a savců. Mají také rozdílný embryonální a evoluční původ. Kůra vzniká z mezodermu a dřeň z neurální lišty, což je embryonální ektodermální tkáň nacházející se laterálně od neuroektodermu (**obr. 2-2**). Původně to byly samostatné orgány, které však postupně splynuly.



Slinivka břišní (*pancreas*) je, podobně jako nadledviny, tvořena dvěma odlišnými částmi. Část je tvořena buňkami, jež syntetizují pankreatickou šťávu s trávicími enzymy (je to přídatná žláza trávicí soustavy a nepatří mezi endokrinní žlázy), druhou část představují *Langerhansovy ostrůvky* produkující dva antagonistické hormony. *Inzulín*, který snižuje hladinu cukru v krvi (a umožňuje jeho využití buňkami), přispívá k syntéze glykogenu v játrech a je hlavním hormonem řídícím přeměnu cukrů v tuky – *lipogenezi*. Jeho antagonistou je *glukagon*, jenž v játrech štěpí glykogen na glukózu. Obě složky slinivky břišní vznikají embryonálně jako vychlípení střeva, která se vmezeřují do okolního mezenchymu. U suchozemských obratlovců jsou obě části slinivky spojené. U nižších obratlovců jsou však tyto žlázy ještě topograficky odděleny. Například u kruhoústých je *inzulín* produkován *submukózou* v proximální části střeva a buňky produkující trávicí enzymy jsou roztroušeny po celé délce střeva. U některých druhů ryb je možno pozorovat přechodná stadia vývoje slinivky, tedy oddělené i spojené části. V *submukóze* střeva jsou u nich viditelné shluky tkáně homologické *Langerhansovým ostrůvkům* a ve stejné vrstvě jsou uloženy roztroušené buňky produkující pankreatickou šťávu.

Žlázy posledního žaberního oblouku (*ultimobranchiální žlázy*) jsou drobná tělíška existující u všech obratlovců kromě bezčelistných a ryb. Embryonálně se zakládají na posledním žaberním oblouku, odtud jejich název. U savců jsou umístěna v těsné blízkosti štítné žlázy, v dospělosti zanikají. Produkují *kalcitonin*, který řídí ukládání vápníku do kostí a je antagonistou *parathormonu*, hormonu příštítných tělísek. Embryonálním základem ultimobranchiálních žláz jsou buňky neurální lišty, které migrují z oblasti neurální trubice ventrálně do embryonálních žaberních váčků.

Příštítná tělíška (*glandula parathyroidea*). Hormon příštítných tělísek *parathormon* řídí uvolňování vápníku z kostí. Aktivuje *osteoklasty* (buňky odbourávající kostní tkáň) a tím zvyšuje hladinu vápníku v krvi. Zabezpečuje také zvýšené vstřebávání vápníku z tráveniny do krve, když koncentrace jeho iontů klesne pod kritickou hodnotu. Kritický nedostatek vápníku v krvi může nastat například při produkci skořápek ptačích vajec, při růstu nových parohů jelenovitých, nebo při zvýšené svalové námaze. Příštítná tělíška se vyskytují jen u suchozemských obratlovců.

Fabriciova bursa (*bursa Fabricii*) se vyskytuje pouze u ptáků. Je to výrůstek kloaky do dorzální části břišní dutiny. Je uložena pod sysakrem a má stejnou strukturu jako brzlík. V dospělosti rovněž zaniká.



12. Rozsah látky a otázky ke zkoušce

Syllabus přednášek a otázky ke KZ. Modul K19, 26 hodin/semestr 2/2 týdně

Témata:

(2 hodiny) **Zárodečný vývoj.** Rýhování vajíčka, vznik zárodečných listů a obalů. Stavba vejce a zárodečných obalů plazů a ptáků, homologie se zárodečnými obaly člověka. Funkce zárodečných obalů. Cílem, proč existuje a proč existují zárodečné listy, kde se vyskytuje u jednotlivých tříd obratlovců, jeho vývoj v návaznosti na bezobratlé a jeho funkce.

(4 hodiny) **Kostra.** Chorda, materiál, embryonální základ, kde se u strunatců nachází celá a kde v rudimentech, postavení chordy, neurální trubice, srdce a trávicí soustavy. Obratel, typy obratlů z hlediska tvaru a funkce (*acélní, procélní, opistocélní, heterocélní*), jejich ontogenetický vývoj, jejich zvláštnosti u jednotlivých tříd obratlovců, stavba obratle u savců, anatomie obratlů člověka. Páteř, její vývoj a odlišnosti v rámci kmene strunatců. Nepárové ploutve ryb a jejich typy (*heterocerní, homocerní, difycerní*). Pásmo předních končetin, přehled stavby u jednotlivých tříd obratlovců (*cleithrum, coracoid, scapulocoracoid, clavícula, scapula*). Pánevní pásmo a přehled jeho stavby u jednotlivých tříd obratlovců. Končetina lopatkového pásma a její adaptace v rámci tříd obratlovců. Končetina pánevního pletence a její adaptace v rámci tříd obratlovců. Ocas obratlovců, popis a zvláštnosti jeho obratlů, význam a funkce. Žebra a hrudní koš obratlovců, typy žeber a jejich funkce u vodních a suchozemských obratlovců. Adaptace končetin k suchozemskému způsobu života. Stavba lebky a přeměny žaberních oblouků v rámci tříd obratlovců. Chondrální a dermální kosti lebky.

(2 hodiny) **Svaly.** Embryonální původ, klasifikace svalů obratlovců, topografické členění, funkce svalů krku, žvýkací svaly a spánkové jámy, svaly trupu, končetin a ocasu u jednotlivých tříd obratlovců, metamerie, bránice, podkožní svaly, elektrické orgány.

(2 hodiny) **Trávicí soustava.** Příjem a zpracování potravy filtrátorů a ostatních vodních strunatců, vodní a suchozemští obratlovci, rozdíly v příjmu a zpracování potravy. Zárodečný vývoj trávicí soustavy a zárodečné listy podílející se na fixaci trávicí trubice v celomu. Adaptace trávicí trubice u ryb (požerákové zuby, jícen, žaludek, spirální řasa, pylorické přívěsky). Jícen a žaludek a jejich adaptace u suchozemských obratlovců (plazi, ptáci, savci, přežvýkavci). Náhrady zubů u obratlovců, rozměňování a příjem potravy u ryb, obojživelníků, hadů, ptáků. Zuby, základní typy z hlediska fylogeneze a připojení k čelisti. Změny počtu zubů v závislosti na potravní specializaci (počty zubů a zubní vzorce primátů, zuby mrože, slona a jejich homologie se zuby základního vzorce, diastéma).

(2 hodiny) **Dýchací soustava.** Princip dýchání, vnější a vnitřní dýchání, popis stavby a funkce dýchání u jednotlivých tříd obratlovců, typy proudění vody a vzduchu dýchacími orgány, kožní dýchání, larvální dýchání obojživelníků. Výměna plynů ve vejci suchozemských obratlovců, dýchací cesty, vnitřní a vnější nozdry, vývoj sekundárního patra, plynový měchýř ryb, plicní vaky ptáků a další přídatné orgány dýchací soustavy, vylučovací funkce dýchací soustavy, bránice a dýchací pohyby savců.

(2 hodiny) **Cévní soustava.** Hlavní rozdíl mezi cévní soustavou ryb a suchozemských obratlovců, stavba srdce ryb, obojživelníků, dvojdyšných ryb, plazů, ptáků a savců, význam chlopní, embryonální vývoj lidského srdce a přechod k funkčnímu dýchání po narození, *foramen ovale*, (*ductus arteriosus=ductus Botalli*), *foramen Panizzae*.

(2 hodiny) **Vylučovací soustava.** Ledvinová jednotka a princip osmoregulace, typy ledvin u obratlovců: *holonefros, opistonefros, mezonefros, metanefros*, vývody vylučovacích orgánů a funkce Wolfovy chodby, typy ledvin v závislosti na prostředí, vliv vodního a aridního prostředí, vylučování vody a vylučování solí, solné žlázy, močový měchýř a jeho funkce a původ.

(2 hodiny) **Tělní pokryv** kopinatce a jednotlivých tříd obratlovců. Embryonální původ kůže, funkce kůže, stavba kůže savců, rohovité deriváty pokožky, šupiny, peří, chlupy a jejich přeměny, deriváty škáry, tělní pokryv ryb, druhy šupin podle tvaru a vnitřní stavby.

(4 hodiny) **Nervová soustava.** Odlišnosti nervové soustavy strunatců a bezobratlých, charakteristika jednotlivých částí mozku strunatců u jednotlivých tříd obratlovců, charakteristika nervové soustavy strunatců z hlediska vzniku a v souvislosti se způsobem života, vývoj šedé hmoty mozkové a její řídicí činnost u jednotlivých tříd obratlovců, (*striatum a bazální ganglia, archipalium, neopalium*), mozkové nervy u vodních a suchozemských obratlovců.

(2 hodiny) **Smyslové orgány.** Proprioreceptory, jejich výskyt a funkční předchůdci u obratlovců. Kožní receptory, typy funkce a výskyt u obratlovců, chemoreceptory (čichové a chuťové), receptory vodních obratlovců, čichové a chuťové receptory u suchozemských obratlovců, Jakobsonův orgán, postranní čára a její homologie u suchozemských obratlovců, statoakustické ústrojí ryb, obojživelníků, plazů a ptáků, jeho souvislost s přeměnou žaberních oblouků, zvláštnosti zrkového ústrojí ryb, obojživelníků, plazů, ptáků a savců, princip nočního vidění sov a savců, parietální orgán, vznik, funkce a výskyt, echolokace.

(2 hodiny) **Žlázy s vnitřní sekrecí.** Vznik hypofýzy, adenohypofýza a neurohypofýza, hormony zadního a předního laloku, urofýza, brzlík a jeho funkce u vodních obratlovců, obojživelníků a plazů, Fabriciova burza, šišinka (*pineální orgán*), vývoj nadledvin u obratlovců, vývoj slinivky břišní u obratlovců, ultimobranchiální žlázy, příštítná tělíska u suchozemských a vodních obratlovců.

13. Přílohy



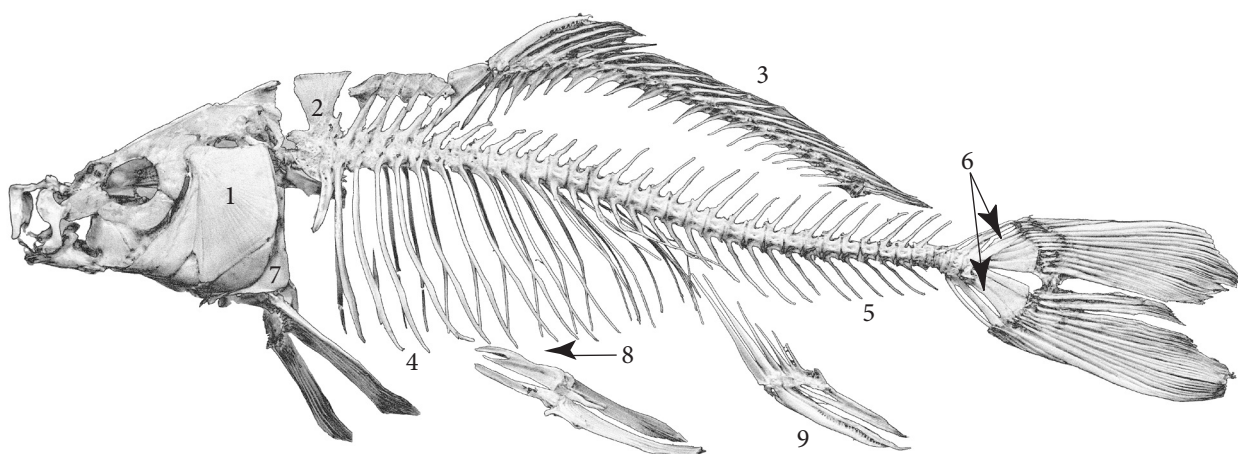
Příloha 1 Hlava žraloka modrého (*Prionace glauca*).

1 – žaberní oblouky, 2 – slepá čichová jamka s inhalačním a exhalačním otvorem, 3 – zuby v řadách, 4 – spirakulum, otvor mezi čelistním a jazylkovým obloukem homologický středoušní dutině savců, 5 – hlavová část postranní čáry (otvory uspořádané v pravidelných intervalech), 6 – Lorenziniho ampuly (receptory vlnění, proudění vody a elektrického pole), nepravidelně uspořádané smyslové jamky. (orig.)



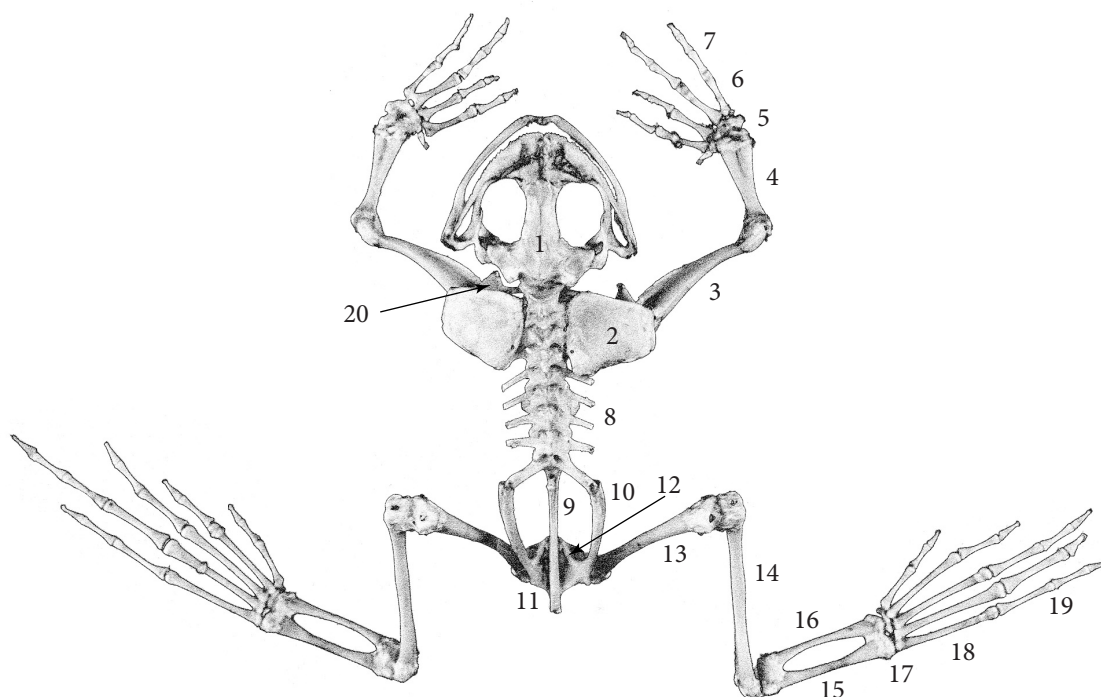
Příloha 2 Lebka ryby (kapr obecný, *Cyprinus carpio*).

1 – *praemaxilla*, 1' – horní čelist (*maxilla*), 2 – dolní čelist (*os dentale*), 3 – kost patrová (*os palatinum*), 4 – kost čtvercová (*os quadratum*), 5 – kost křídlová (*os pterygoideum*), 6 – *os ectopterygoideum*, 7 – *os metapterygoideum*, 8 – řada kostí očnice (*suborbitale*), 9 – *os praefrontale*, 10 – *os supraorbitale*, 11 – kost čelní (*os frontale*), 12 – *os praeoperculare*, 13 – *os interoperculare*, 14 – *os suboperculare*, 15 – skřelová kost (*os operculare*), 16 – kost temenní (*os parietale*), 17 – *os pteroticum*, 18 – kost týlní (*os occipitale*), 19 – *os epioticum*, 20 – sluchová oblast (*pars otica*), 21 – dermální kost pletence lopatkového – (*cleithrum*), 22 – Weberovy kůstky, 23 – žebra. (orig.)



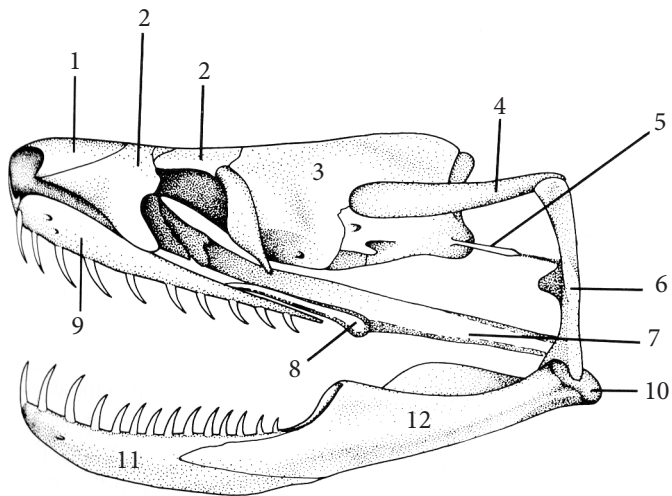
Příloha 3 Kostra ryby (kapr obecný, *Cyprinus carpio*). Kostí lebky jsou popsány na obrázku v příloze 2.

1 – lebka, 2 – Weberův orgán, obratle modifikované jako součást sluchového ústrojí, 3 – hřbetní ploutev, 4 – žebra vymezující břišní dutinu, 5 – obratle v ocasní části páteře (začínající za řitní ploutví) mají hemální oblouky srostlé v hemální trny, 6 – modifikované zploštělé obratlové výběžky, 7 – dermální kost lopatkového pletence (*cleithrum*) a paprsky prsních ploutví, 8 – pletenec břišní ploutve, 9 – řitní ploutev. (orig.)



Příloha 4 Kostra žáby (skokan zelený, *Rana esculenta*), dorzální pohled.

1 – lebka, 2 – lopatka (*scapula*), 3 – kost ramenní (*humerus*), 4 – kost předloketní vzniklá srůstem ulny a radia (*os antebrachii*), 5 – kůstky zápěstní (*ossa carpi*), 6 – záprstní kůstky (*ossa metacarpí*), 7 – články prstů přední končetiny (*phalangi*), 8 – páteř (*columna vertebralis*), 9 – srostlé ocasní obratle (*urostyl*), 10 – kost kyčelní (*os ilium*), 11 – kost sedací (*os ischii*), 12 – kost stydká (*os pubis*), 13 – kost stehenní (*femur*), 14 – kost bércová vzniklá srůstem tibie a fibuly (*os cruris*), 15 – kost patní (*calcaneus*), 16 – kost hlezenní (*astragalus*), 17 – kůstky zánártní (*ossa tarsi*), 18 – kůstky nártu (*ossa metatarsi*), 19 – články prstů zadní končetiny (*phalangi*), 20 – klíční kost (*clavicula*). (orig.)



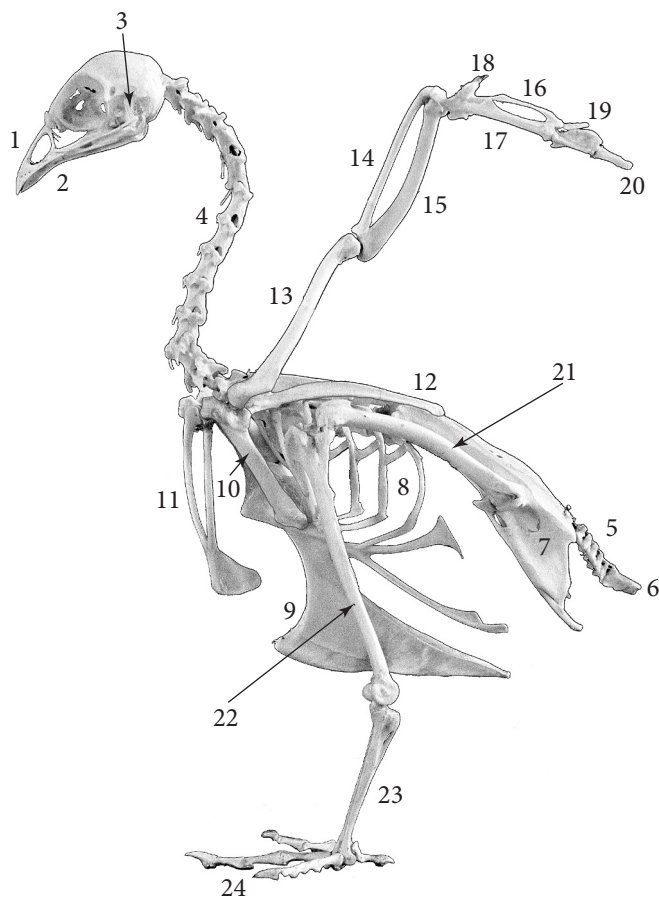
Příloha 5 Lebka plaza (hroznýš, *Boa* sp.).

1 – kost nosní (*os nasale*), 2 – kosti čelní (*os praefrontale* a *os frontale*), 3 – kost temenní (*os parietale*), 4 – kost šupinová (*os squamosum*), 5 – sluchová kůstka (*columella auris*), 6 – kost čtvercová (*os quadratum*), 7 – kost křídlová (*os pterygoideum*), 8 – kost příčná (*ectopterygoid*), 9 – horní čelist (*maxilla*), 10 – *articulare*, 11 – kost zubní (*dentale*), 12 – *angulare*. *Ectopterygoid*, *quadratum*, *columella*, *articulare* jsou kosti endochondrální, ostatní kosti dermální.

(podle Kenta 1987)

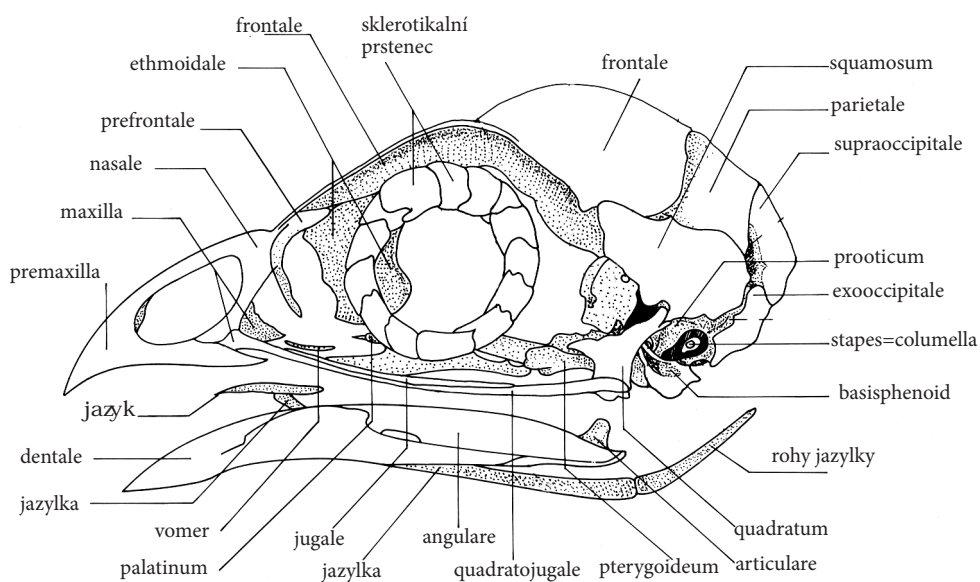


Příloha 6 Lebka leguána s parietálním otvorem. (orig.)

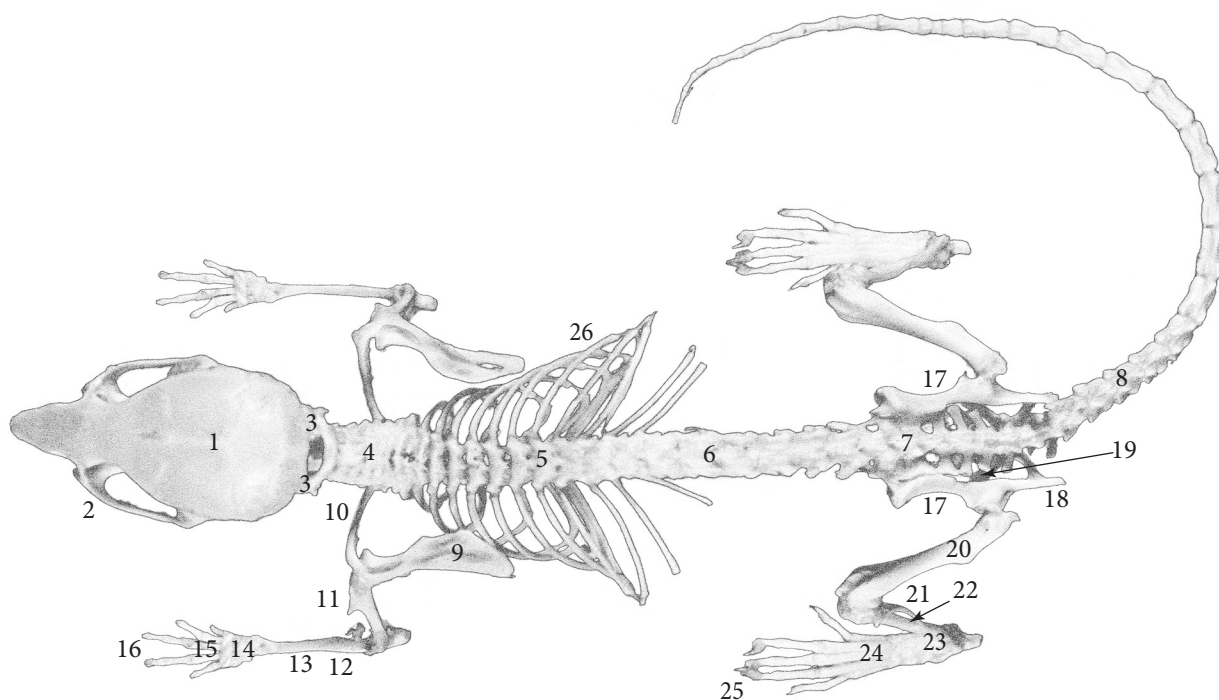


Příloha 7 Kostra ptáka (korořteř polní, *Perdix perdix*).

1 – horní část zobáku (*praemaxilla, maxilla a nasale*), 2 – dolní část zobáku (*dentale*), 3 – čtvercová kost (*os quadratum*), 4 – krční obratle (*vertebrae cervicales*), 5 – obratle ocasní (*vertebrae caudales*), 6 – kořteř (*pygostyl*), 7 – kosti pánevní (*os ilium, os pubis, os ischii*), 8 – řebra (*costae*) s výběřky (*processus uncinati*), 9 – kost hrudní (*sternum*) a hřeben kosti hrudní (*carina neboli crista sterni*), 10 – kost krkavčí (*os coracoideum*), 11 – kost klíčnicí (*clavicula*), 12 – lopatka (*scapula*), 13 – kost ramenní (*humerus*), 14 – kost vřetenní (*radius*), 15 – kost loketní (*ulna*), 16 – třetí kost zápřstní (*os metacarpale III*), 17 – čtvrtá kost zápřstní (*os metacarpale IV*), 18 – druhý prst, 19 – třetí prst, 20 – čtvrtý prst, 21 – kost stehenní (*femur*), 22 – kost holenní (*tibia*) srostlá s proximální řadou kůstek zánártních v *tibiotarsus*, 23 – běhák (*tarsometatarsus*), 24 – prsty (*digiti*). (orig.)

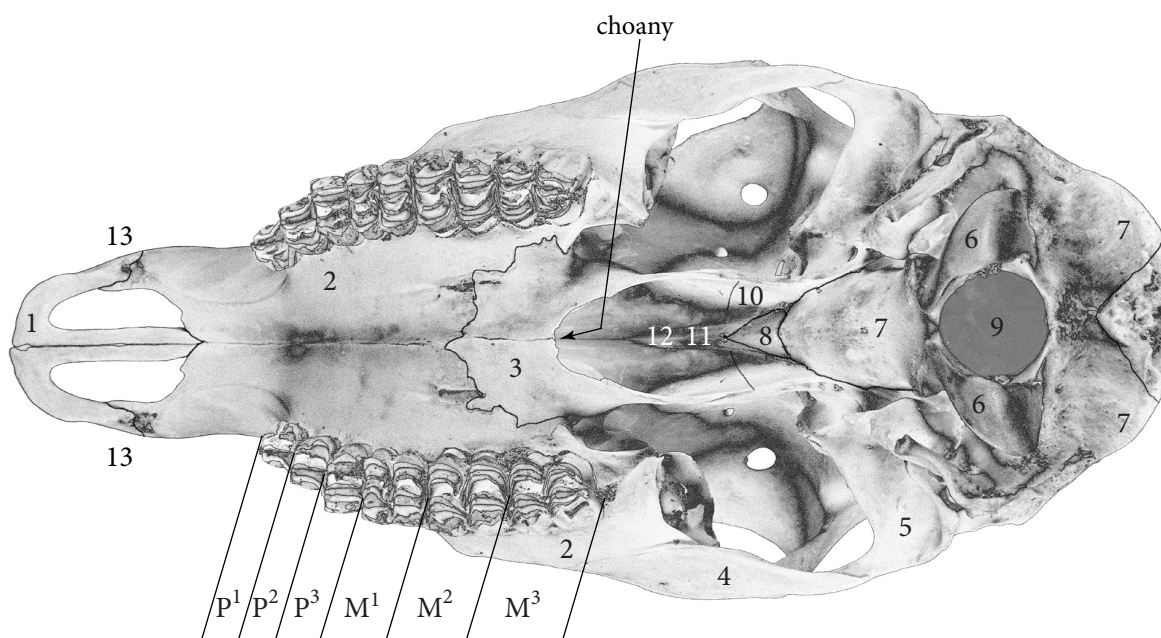


Příloha 8 Lebka ptáka. (podle Richardse 1991)



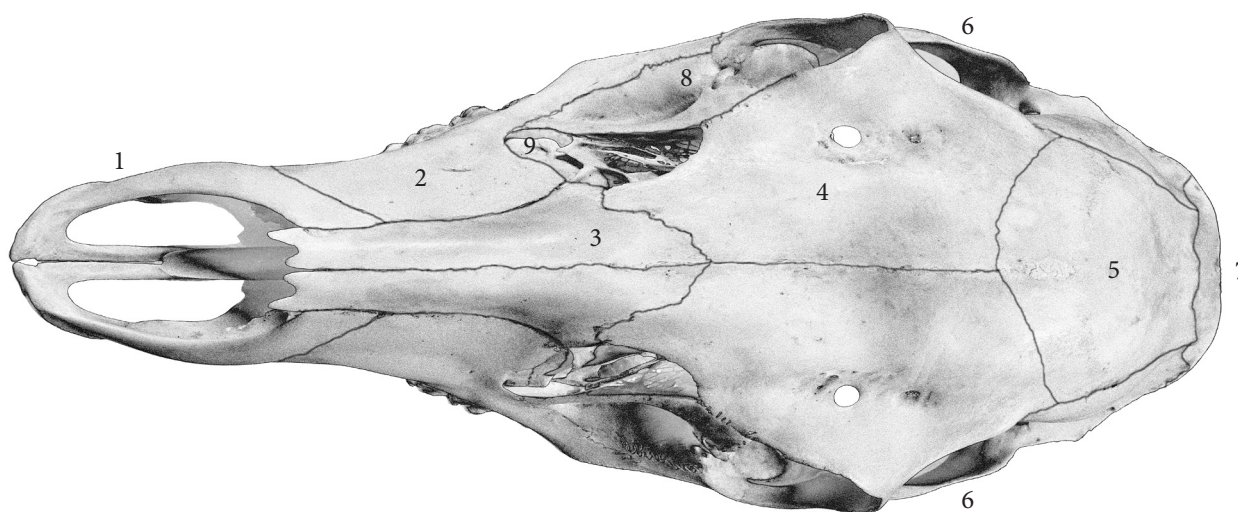
Příloha 9 Kostra savce (myš domácí, *Mus musculus*), dorzální pohled.

1 – lebka (*cranium*), 2 – jařmový oblouk (*arcus zygomaticus*), 3 – bikondylní spojení lebky a páteře, 4 – obratle krční (*vertebrae cervicales*), 5 – obratle hrudní (*vertebrae thoracicae*), 6 – obratle bederní (*vertebrae lumbales*), 7 – obratle křížové (*vertebrae sacrales*), 8 – obratle ocasní (*vertebrae caudales*), 9 – lopatka (*scapula*), 10 – klíční kost (*clavicula*), 11 – kost ramenní (*humerus*), 12 – kost loketní (*ulna*), 13 – kost vřetenní (*radius*), 14 – kůstky zápěstní (*ossa carpi*), 15 – kůstky záprstní (*ossa metacarpi*), 16 – prsty (*digiti*), 17 – kost kyčelní (*os ilium*), 18 – kost sedací (*os ischii*), 19 – kost stydká (*os pubis*), 20 – kost stehenní (*femur*), 21 – kost lýtková (*fibula*), 22 – kost holenní (*tibia*), 23 – zanártí (*tarsus*), 24 – nárt (*metatarsus*), 25 – prsty (*digiti*), 26 – žebra (*costae*). (orig.)



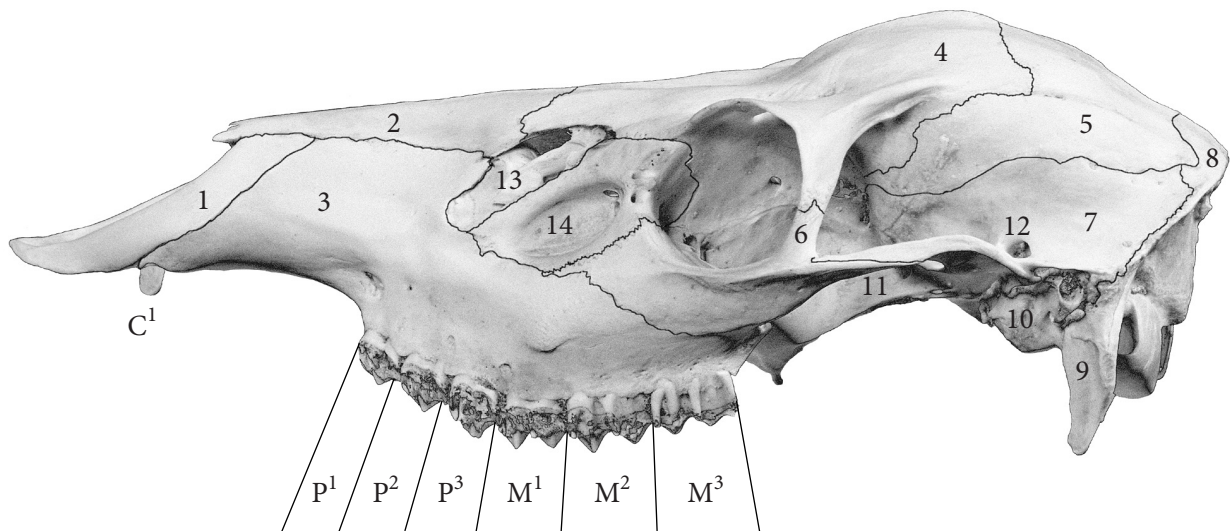
Příloha 10 Lebka savce (jelen evropský, *Cervus elaphus*), ventrální pohled.

1 – kost řezáková (*os incisivum*), 2 – horní čelist (*maxilla*), 3 – kost patrová (*os palatinum*), 4 – kost jařmová (*os zygomaticum*), 5 – kost spánková (*os temporale*), 6 – týlní hrbol (*condylus occipitalis*), 7 – kost týlní (*os basioccipitale*), 8 – kost klínová (*os basisphenoidale*), 9 – velký otvor týlní (*foramen magnum*), 10 – kost křídlová (*os pterygoideum*), 11 – *os praesphenoidale*, 12 – kost radličná (*vomer*), 13 – alveola špičáku (*caninus*), P1, P2, P3 – třenové zuby (*premoláry*), M1, M2, M3 – stoličky (*moláry*); řezáky (*incisivi*) v horní čelisti turovitých chybí. (orig.)



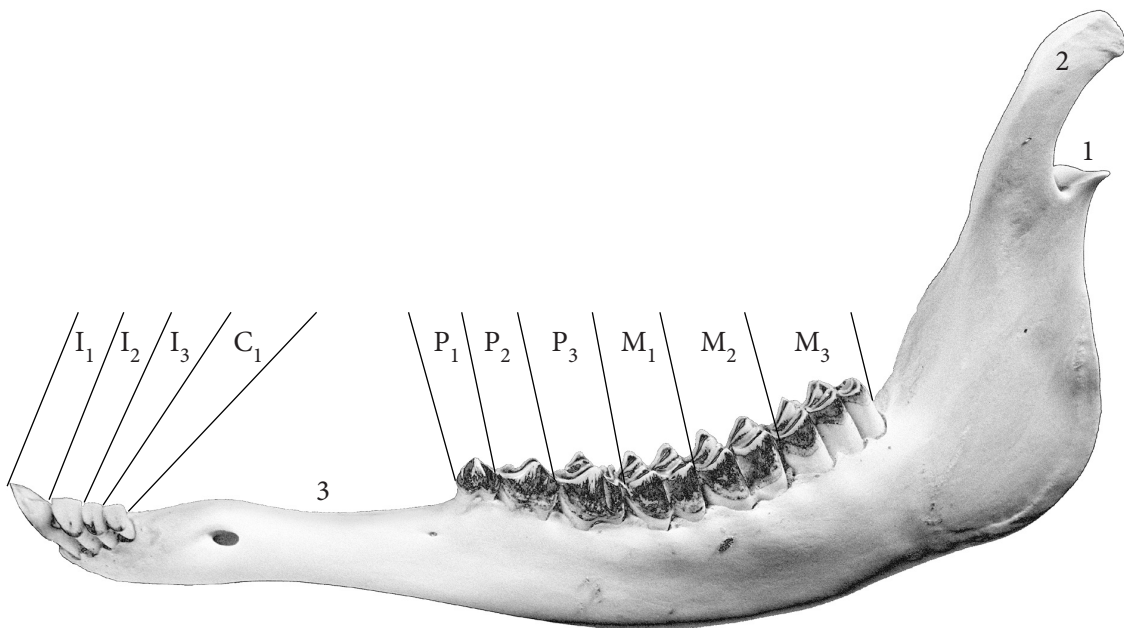
Příloha 11 Lebka savce (jelen evropský, *Cervus elaphus*), dorzální pohled.

1 – kost řezáková (*os incisivum*), 2 – horní čelist (*maxilla*), 3 – kost nosní (*os nasale*), 4 – kost čelní (*os frontale*), 5 – kost temenní (*os parietale*), 6 – kost spánková (*os temporale*), část jařmového oblouku (*processus zygomaticus*), 7 – kost týlní (*os occipitale*), 8 – kost slzní (*os lacrimale*), 9 – kost čichová (*os ethmoidale*). (orig.)



Příloha 12 Lebka savce (jelen evropský, *Cervus elaphus*), laterální pohled.

1 – kost řezáková (*os incisivum*), 2 – kost nosní (*os nasale*), 3 – horní čelist (*maxilla*), 4 – kost čelní (*os frontale*), 5 – kost temenní (*os parietale*), 6 – kost jařmová (*os zygomaticum*), 7 – kost spánková (*os temporale*), 8 – kost týlní (*os occipitale*), 9 – bradavkový výběžek (*processus mastoideus*), P1, P2, P3 – třenové zuby (*premoláry*), M1, M2, M3 – stoličky (*moláry*), C1 – špičák (*caninus*) v horní čelisti, 10 – bubínková výduť spánkové kosti (*bulla tympanica*), 11 – kost křídlová (*os pterygoideum*), 12 – zevní zvukovod ve spánkové kosti (*meatus acusticus*), 13 – kost čichová (*os ethmoidale*), 14 – kost slzní (*os lacrimale*). (orig.)



Příloha 13 Spodní čelist savce (jelen evropský, *Cervus elaphus*), laterální pohled.

Spodní čelist (*mandibula*) je u savců tvořena jedinou kostí (*os dentale*), která osifikuje přímo z vaziva. Skládá se z těla a ramene, na němž jsou vyvinuty dva výběžky – výběžek kloubový (*processus condylaris*) a výběžek korunkový (*processus coronoideus*). 1 – kloubní spojení s lebkou, kloubní výběžek (*processus condylaris*), 2 – korunkový výběžek (*processus coronoideus*), 3 – diastéma, I1, I2, I3 – řezáky (*incisivi*), C1 – špičák (*caninus*), P1, P2, P3 – třenové zuby (*premoláry*), M1, M2, M3 – stoličky (*moláry*). (orig.)

Seznam literatury:

- Adams, W. E. (1939) The cervical region of Lacertilia. *J. Anat.* 74: 57-71.
- Allis, E. P., Jr. (1897) The cranial muscles and first spinal nerves in *Amia clava*. *J. Morphol.* 12: 487-808.
- Allis, E. P., Jr. (1923) The cranial anatomy of *Chlamydoselachus anguineus*. *Acta Zool.* 4: 123-221.
- Arey, L. B. (1974) Developmental Anatomy 7th ed. (rev). Saunders Company, Philadelphia.
- Bock, J. (1974) Avian Biology IV. Academic Press, New York.
- Baruš, V., Oliva, O. a kol. (1995) Fauna ČSSR: Mihulovci a ryby (1).
- Černý, H. (2002) Veterinární anatomie. Noviko a.s., Brno
- Dean, B. (1923) A Bibliography of Fiches. 3 vols. New York, American Museum of Natural History.
- Droscher, V. B. (1970) Magie smyslů v říši zvířat. Orbis, Praha.
- Ferianc, O. (1965) Stavovce Slovenska IV. Cicavce. SAV, Bratislava.
- Gaisler, J. (1983) Zoologie obratlovců. Academia, Praha.
- Grassé, P. (1954) Traité de Zoologie. XII. Paris.
- Greene, E. G. (1935) Anatomy of rat. *Tr. Am. Philosophical Soc. (n.s.)* 27: 1-370. Reprint by Hapner, New York, 1971.
- Hanák, V., Horáček, I., Gaisler, J. (1989) European Bat Research. Charles University Press, Praha.
- Henneman, R. V. (2001) Světové žraloci a rejnoci. Hamburg.
- Heráň, I. (1982) Díváme se na zvířata. Panorama, Praha.
- Hickman/Roberts/Larson/ (2001) Laboratory Studies in Integrated Principles of Zoology, 10. ed.
- Hickman (2003) Animal Diversity, 3th ed.
- Hickman/Kats (2003) Laboratory Studies in Animal Diversity.
- Hrabě, S., Oliva, O. a Opatrný, E. (1973) Klíč našich ryb, obojživelníků a plazů. SPN, Praha.
- Hudec, K. a Černý, W. (1972) Fauna ČSSR 19: Ptáci–Aves. Díl I. Academia, Praha.
- Hudec, K. a Černý, W. (1977) Fauna ČSSR 21: Ptáci–Aves. Díl II. Academia, Praha.
- Hudec, K. a Černý, W. (1983) Fauna ČSSR 23–24: Ptáci–Aves. Díl III/1–2. Academia, Praha.
- Ihle, J. E. W., Van Kampen, P. N., Nierstrasz, H. F. a Versluys, J. (1971) Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Springer Verlag, Berlin, Hamburg, Heidelberg, New York.
- Kardong, K. a Zalisko, E. J. (2002) Comparative Vertebrate Anatomy: Lab Dissection Guide. Washington State University.
- Kardong, K. (1995) Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution. Washington State University.
- Kardong, K. (2002) Comparative Vertebrate Anatomy: Lab Dissection Guide, 3.ed. Washington State University.
- Kent, G. C. a Carr, R. K. (2001) Comparative Anatomy of Vertebrates. Louisiana State University.
- Kowalski, K. (1976) Mammals. An outline of Theriology. PWN, Warszawa.
- Lang, J. (1965) Zoologie II. SPN, Praha.
- Lillie, F. R. (1942) On the development of feathers. *Biol. Rev.* 17: 247-266.
- Maurer, F. (1898) Die Entwicklung der Rumpfmusculatur bei Reptilien. *Morphol. Jahrbuch* 26: 1-60.
- Moore, K. L. (1993) The cardiovascular system. *In: The developing human: Clinically Oriented Embryology*, 5th ed. Saunders Company, Philadelphia.
- Nielsen, C. (1995) Animal evolution. Oxford University Press. Oxford.
- Peyer, B. (1963) Die Zahne. Ihr Ursprung, ihre Geschichte und ihre Aufgaben. Springer Verlag, W. B. Saunders Company, Berlin.
- Reichholf, J. (1996) Savci. Ikar, Praha.
- Ridley, M. (1993) Evolution. Blackwell Science, Atlanta.
- Richards, P. (1991) Ornithology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Remane, A., Storch, V. a Welsch, U. (1976) Systematische Zoologie. G. Fischer Verlag, Jena.
- Roček, Z. (2002) Historie obratlovců. Academia, Praha.
- Romer, A. S. a Parsons, T. S. (1977) The Vertebrate Body, 5th ed. Saunders Company, Philadelphia.
- Ruijin, H. Q. a Schmidt, T. (2000) Sclerotomal origin of the ribs. *Development* 127: 527-532.
- Sigmund, L., Hanák, V., Pravda, O. (1992) Zoologie strunatců. Univerzita Karlova, Praha.
- Sinělnikov, R., D. (1970) Atlas anatomie člověka. I–III. Avicenum, Praha.
- Turner, C. D. a Bagnara, J. T. (1976) General Endocrinology, 6th ed. W.B. Saunders Company, Philadelphia.
- Ulinski, P. (1984) Design features in vertebrate sensory systems. *American Zoologist* 24: 717.
- Sigmund, L. a Bajtlerová, P. (1980) Pitevni a osteologické praktikum. Univerzita Karlova, Praha.
- Šenkýřová, R. (2002) Základy latinské veterinární terminologie. Veterinární a farmaceutická univerzita, Brno.
- Van der Leeuw, A. H. J., a Bout, R. G., Zweers, G. A. (2001) Control of the Cranio-Cervical System During Feeding in Birds. *American Zoologist* 41: 1352-1363.
- Veselovský, Z. (1992) Chováme se jako zvířata? Academia, Praha.
- Veselovský, Z. (2001) Obecná ornitologie. Academia, Praha.
- Vodrážka, Z. (2002) Biochemie. Academia, Praha.