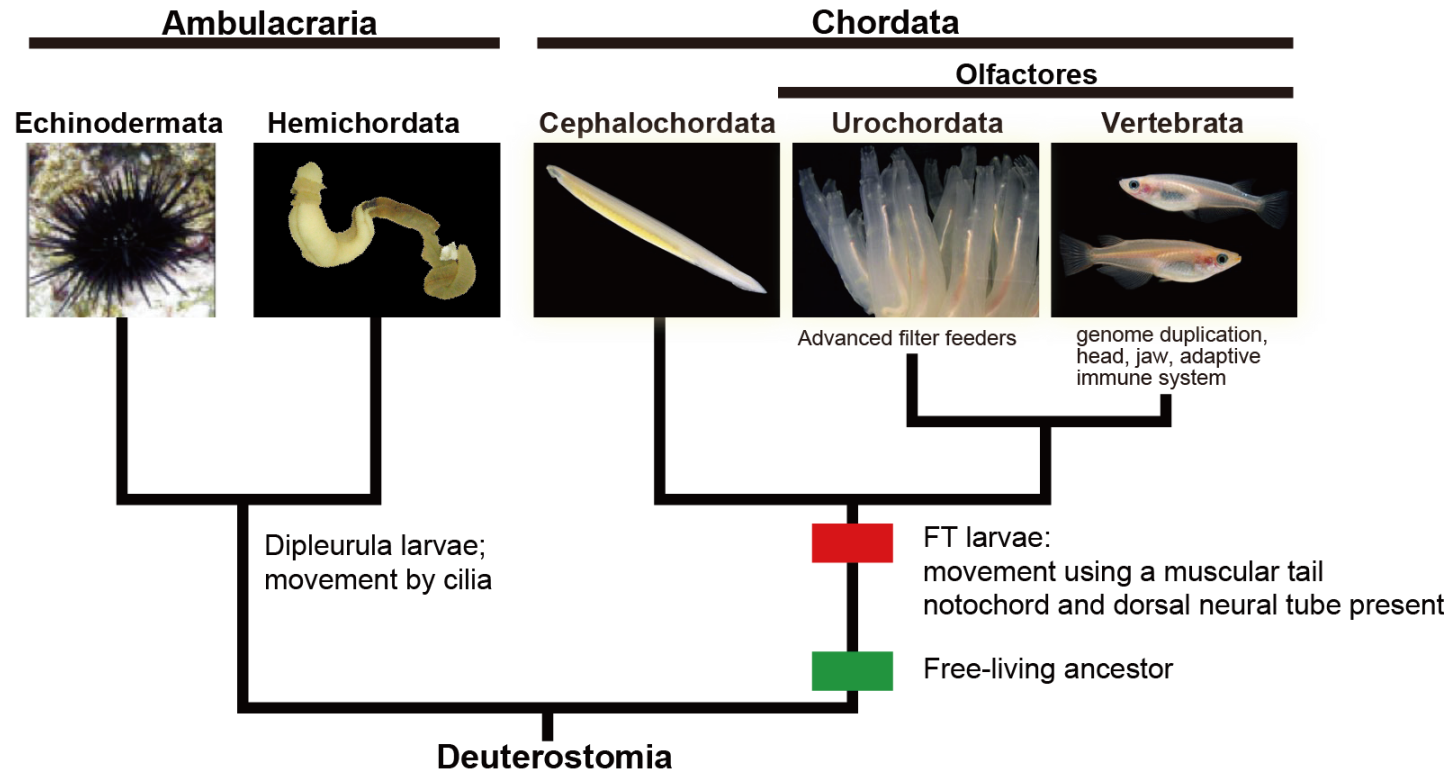


Fylogeneze a diverzita obratlovců

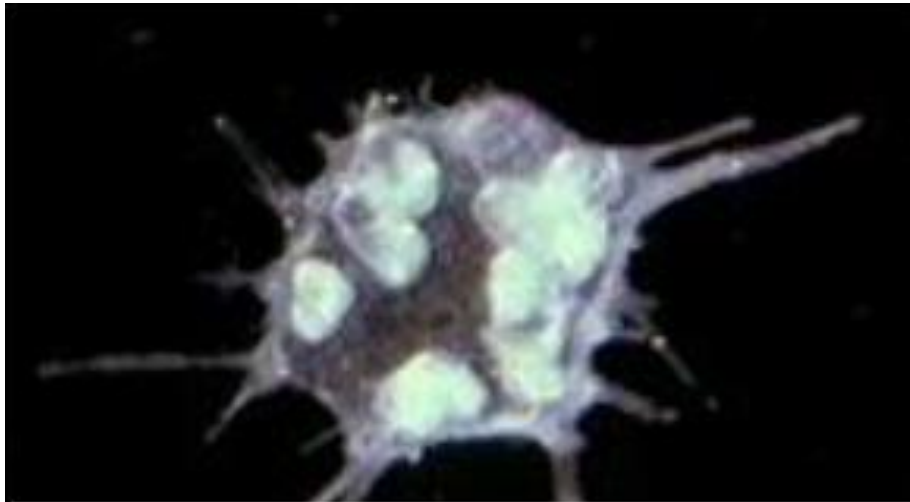
5. Morfologické repetitorium

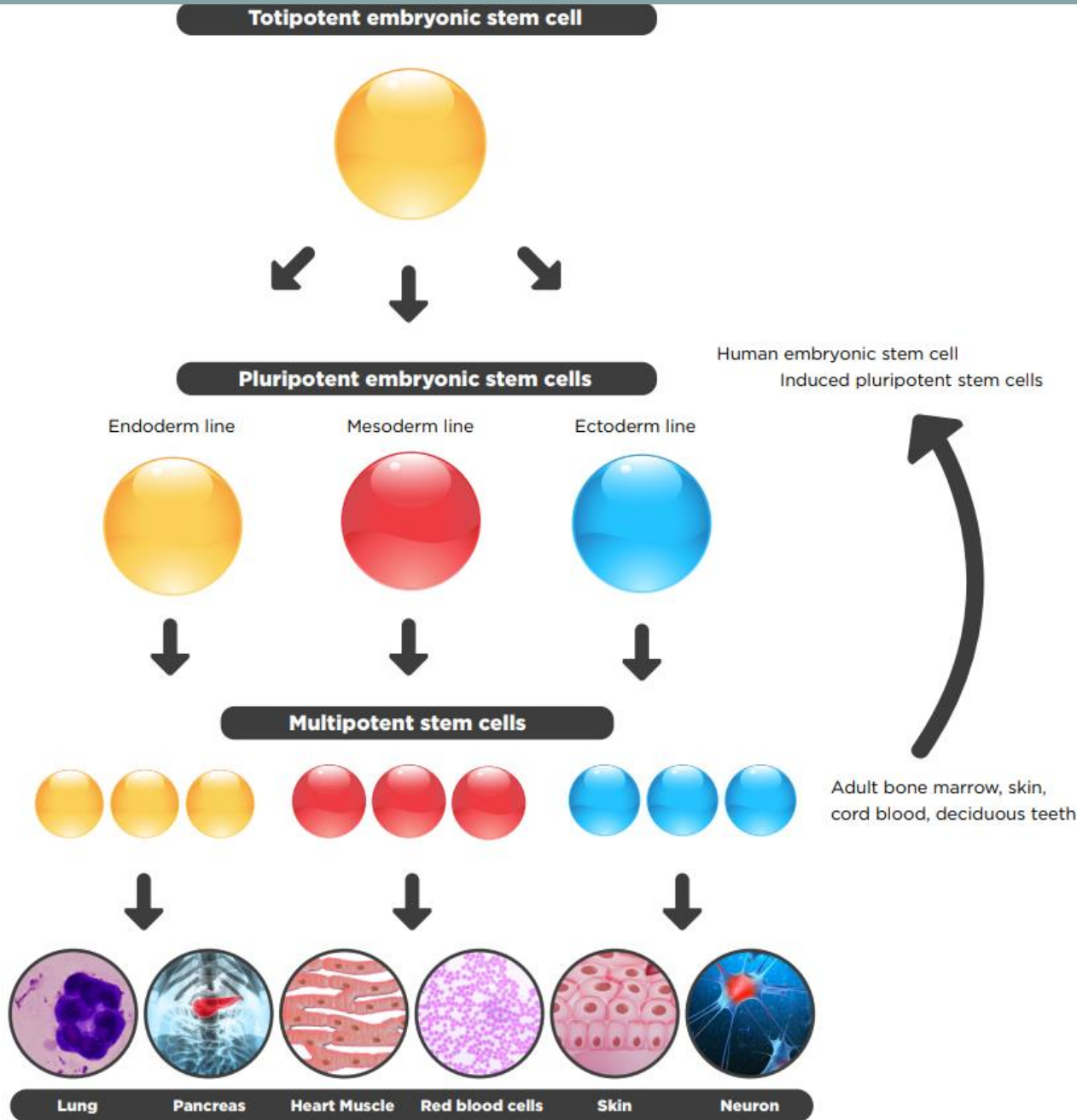
Sesterskou skupinou obratlovců = pláštěnci

Urochordata a Vertebrata = společný předek Olfactores



Pokud je klíčovým znakem Vertebrata neurální lišta a celkovostní tělesná regulace pak totéž u Urochordata – extraindividuální síť volně pohyblivých buněk
pluripotentních buněk





Hierarchy of Cell Potency

Totipotent Stem Cells

Totipotent (omnipotent) stem cells can give rise to any of the 220 cell types found in an embryo as well as extra-embryonic cells (placenta).

Pluripotent Stem Cells

Pluripotent stem cells can give rise to all cell types of the body (but not the placenta).

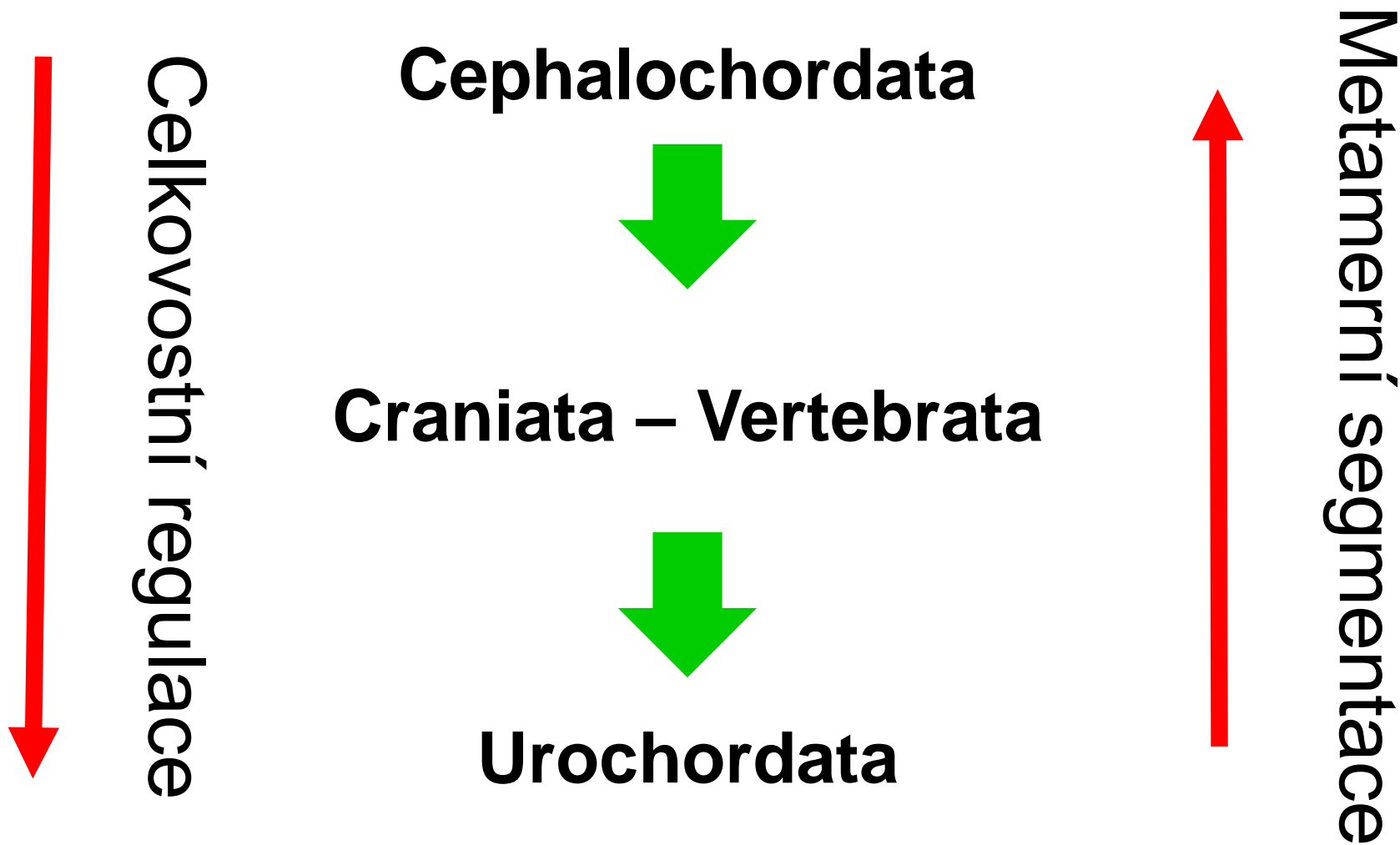
Multipotent Stem Cells

Multipotent stem cells can develop into a limited number of cell types in a particular lineage.

Pláštěnci sdílejí většinu klíčových apomorfí s obratlovci

Společně tvoří jednotnou skupinu **Olfactores**

Co je však zdrojem jejich complexity???



Základy strukturní organizace živočišného těla

Buňky tvoří tkáně, tkáně tvoří orgány, orgány jsou součástí orgánových soustav.

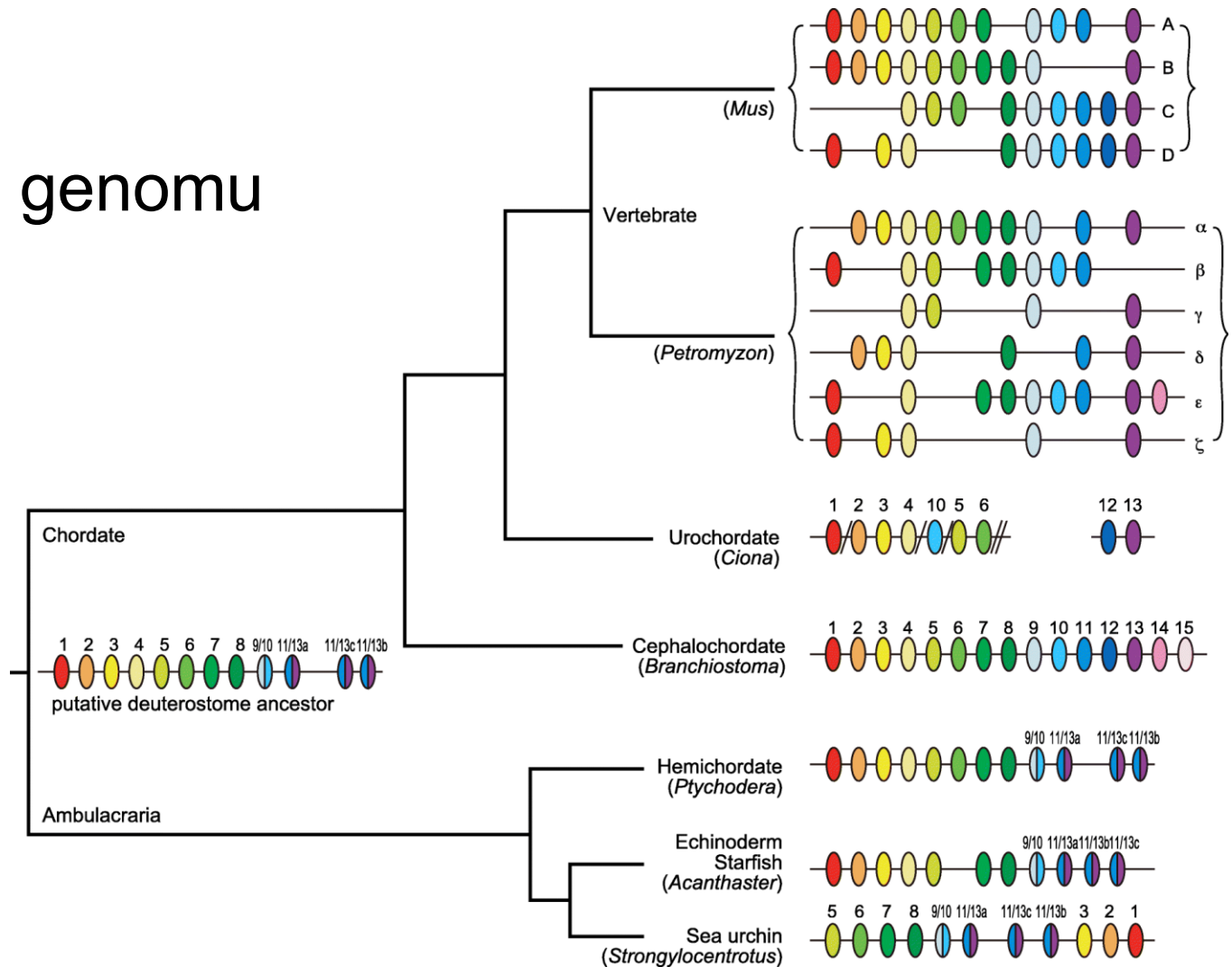
Urochordata

Funkční a strukturní odlišnosti v jednotlivých organizačních úrovních



Ztráta kolinearity Hox genů a navazujících regulačních modulů

I na úrovni genomu



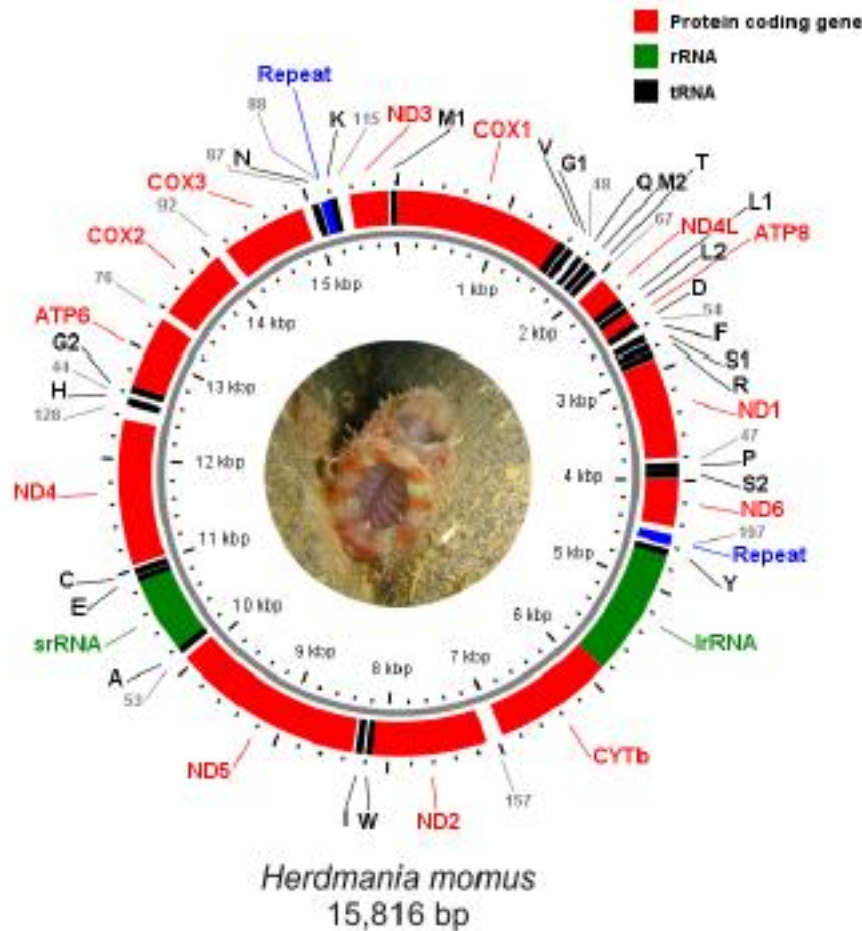
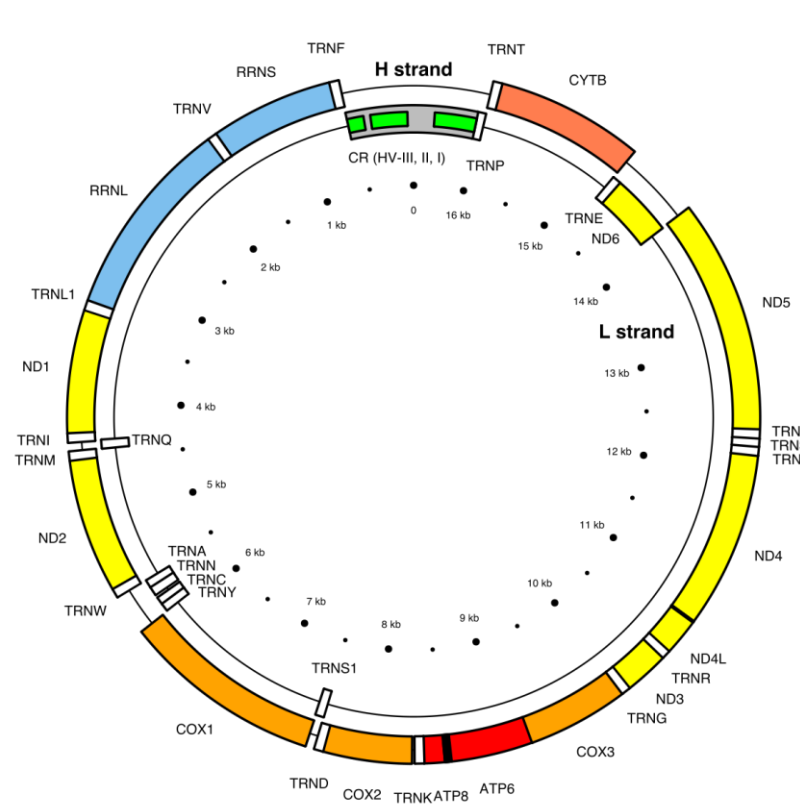
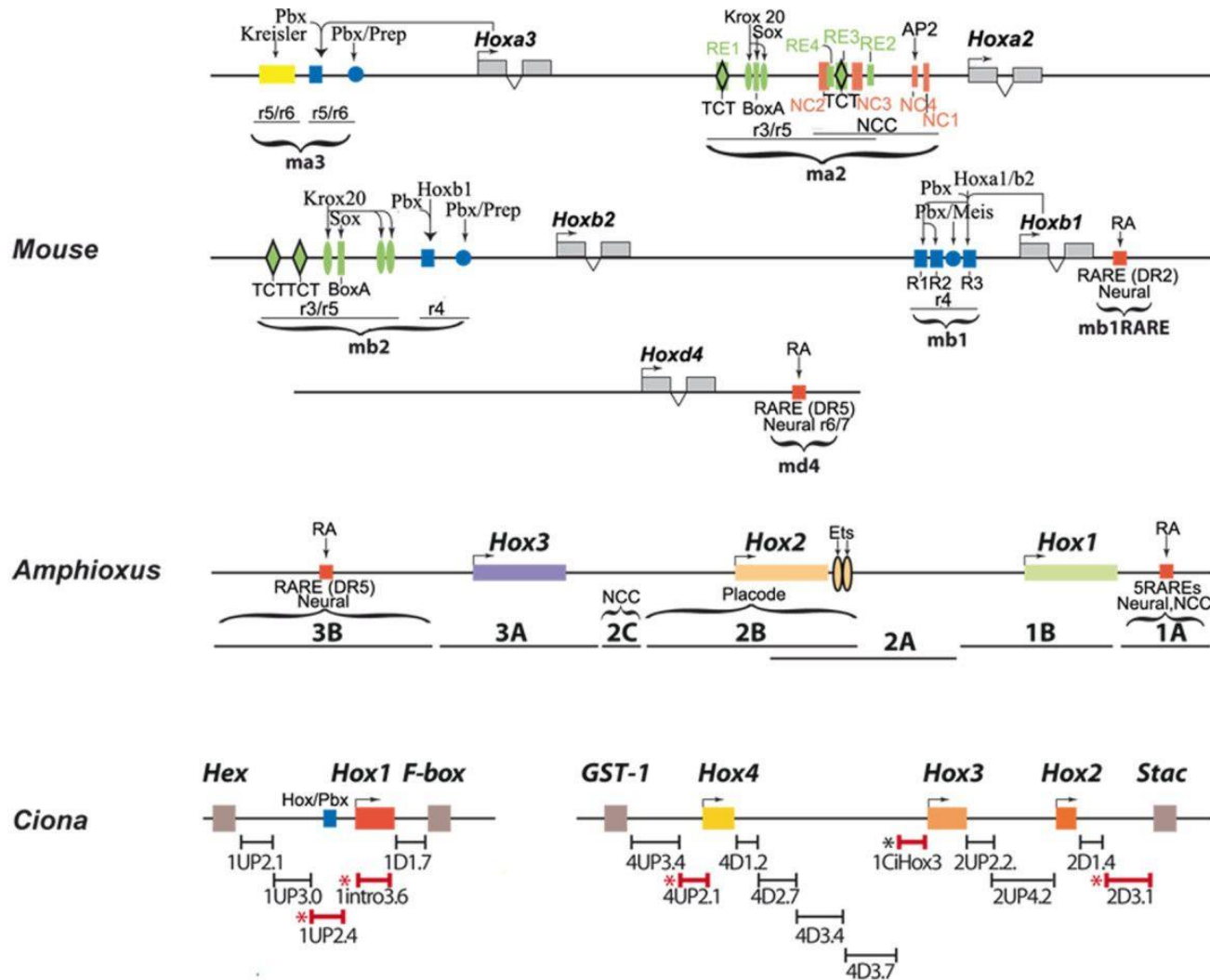


Figure 1
 Herdmania momus mitochondrial genome map. Protein coding genes, rRNAs, and tRNAs are shown in red, green, and black, respectively. Gray numbers indicate the length of non coding regions longer than 40 bp, the location of the repeated sequences is indicated in blue.

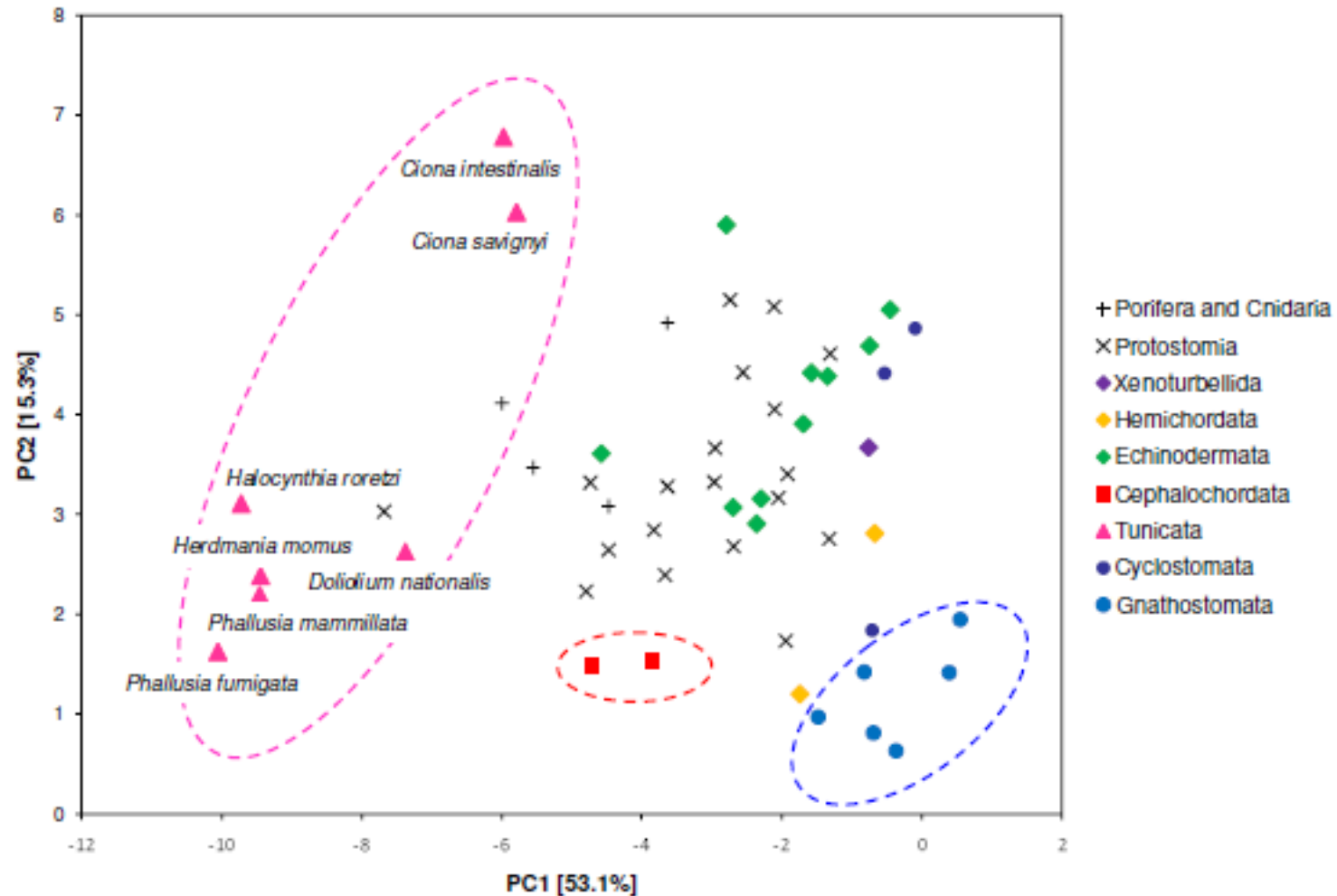


Mitochondriální genomy
 Urochordata a Vertebrata
 zásadní odlišnosti



Změna kolinearit v Hox doméně kodujících rhombomery Hox 1-4

Velká variabilita v mitochondriálním genomu - Urochordata vs Gnathostomata



Analysis of amino acid composition heterogeneity of mitochondrial proteins among metazoans. Principal Component Analysis (PCA) of the amino acid composition of the 13 mitochondrial proteins from the 54-taxon metazoan dataset. Individuals are plotted in the first two principal components of the PCA which explain 53.1% and 15.3% of the total compositional variance, respectively. Points corresponding to Cephalochordata (red), Tunicata (purple) and Gnathostomata (blue) are circled.

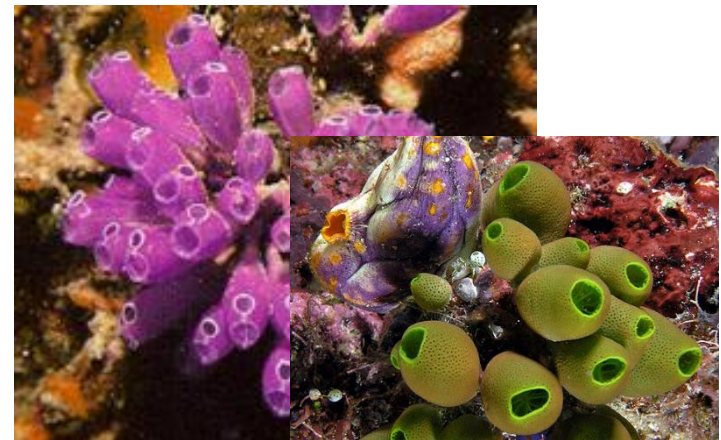
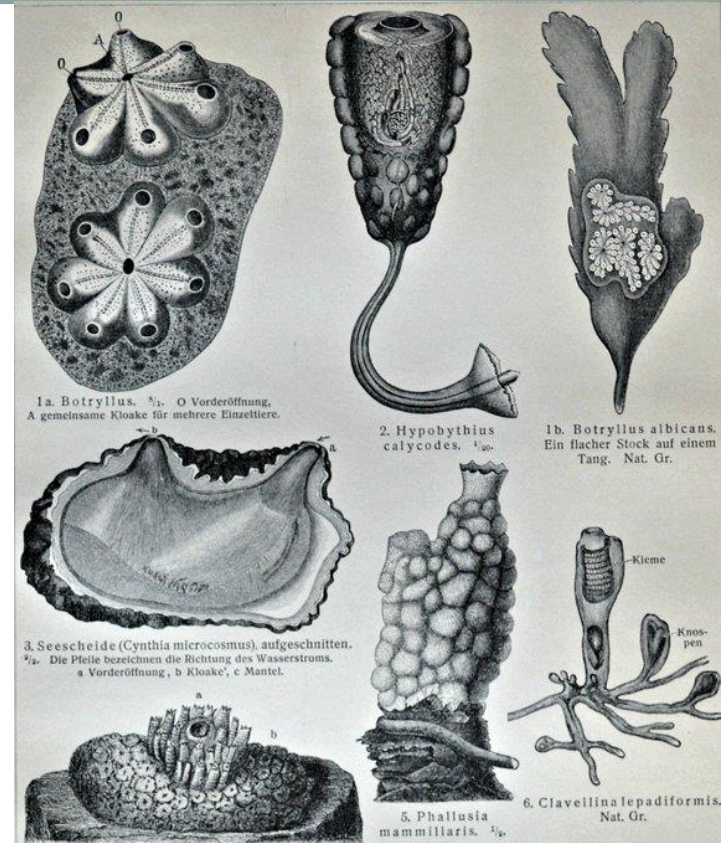
Olfactores

Významné morfogenetické změny v prechordální oblasti
= mimo oblast regulovanou Hox geny

Smyslové orgány z plakod

Ciliární smyslové orgány
(neuromasty)

Mobilita, emancipace
neuroblastů



Obratlovci jsou strunatci, kteří mají...

1) **hlavu**, úsek těla před předním okrajem notochordu

2) rozšíření nervové trubice v **pětidílný mozek**

3) komplexní **smyslové orgány** - komorové oko, polohový a čichový org.

4) **složitý ústní aparát**

5) kůži s **mnohavrstevnou pokožkou** (ektoderm) a mesodermální škáru, interakcí vznik **kožních derivátů** - šupiny, peří, chlupy

6) vždy **vnitřní kostru**, chrupavka či kost

7) **lebku**, kostěný nebo chrup. kryt mozku

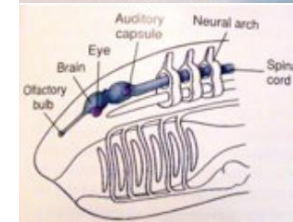
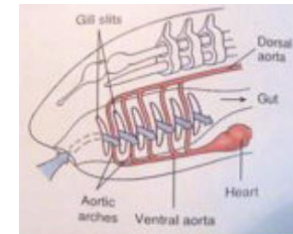
8) chrup. opora žaberních štěrbin - **žaberní oblouky**

9) **obratle**, po stranách notochordu a nervové trubice na rozhraní segmentů

10) složité **ledviny**, základní stavební jednotkou je vlásečnicový **glomerulus**

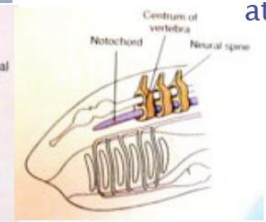
11) **uzavřenou CS**, tepny, žíly, **vícedílné srdce**, krev teče dopředu

12) krev s **hemoglobinem**, specializované krvinky



Apomorfie strukturní

- Hlava, mozek, smysly
- Kůže
- Kostra, páteř ... atd....



Kde vznikli obratlovci?

A.S. Romer - **sladkovodní prostředí**, synapomorfie

1) **svalnatý ocas**

2) tělní tekutiny s **nízkou koncentrací iontů** (dilutní)
snížení osmotického tlaku sladké vody

3) **glomerulární ledvina**

! přeměna prvního žaberního oblouku na **čelisti**

! vznik **párových končetin**

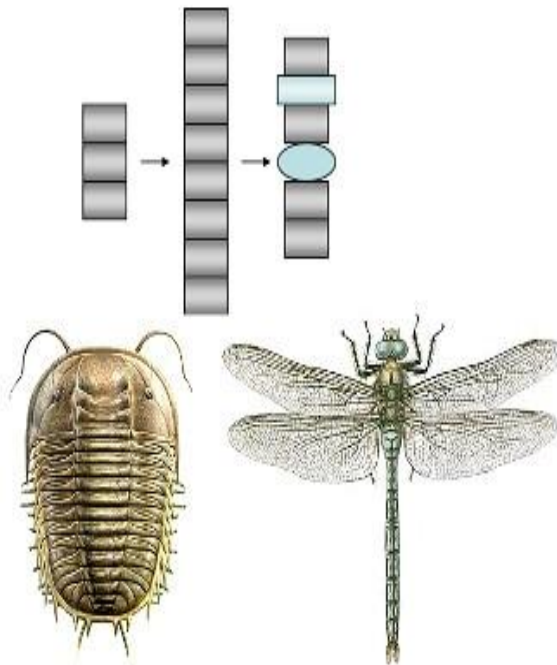
(oba znaky chybí jen u sliznatek a mihulí, 80 druhů)

- čelistnatci cca 50 000 druhů!!!

Morfogen látka rozhodující o diferenciaci buněk jednotlivých tkání, jde o **signální molekulu**, která působí na buňky přímo (nikoliv prostřednictvím krevního oběhu), důležitá je její koncentrace.

- transformující růstový faktor β , Sonic Hedgehog, epidermální růstový faktor nebo retinová kyselina.

Modularita („stavebnicovost“) architektury živočišných organismů



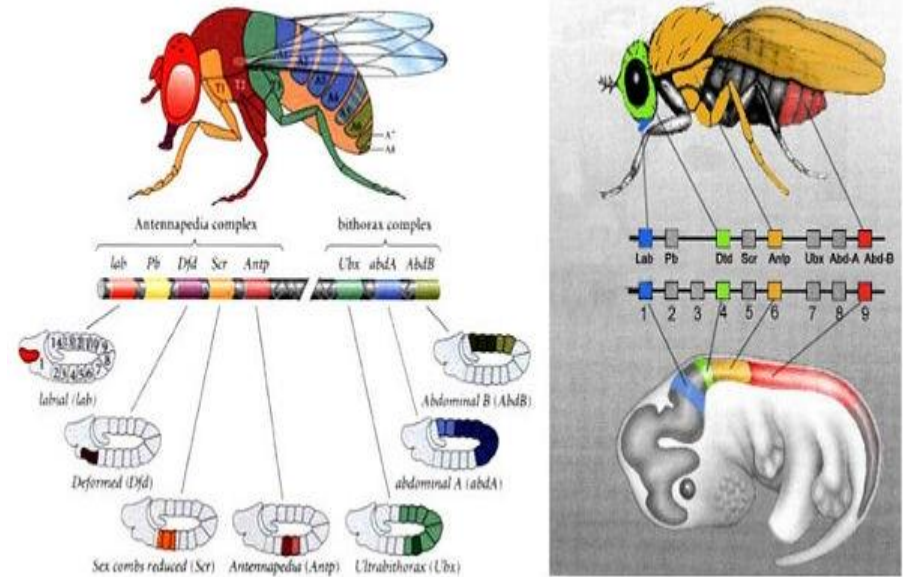
William Bateson – těla z částí, které se opakují a i jednotlivé části těla se často skládají z opakujících se jednotek-bloků.

páteř obratlovců – počet jednotlivých obratlů se liší, stejně jako jednotlivé typy obratlů, ale vše je vystavěno podobně

= **modularita** architektury těla živočichů.

Někdy je modulární design struktury nějaké části těla méně znatelný. Například složitý vzor (pattern) křídla motýlů

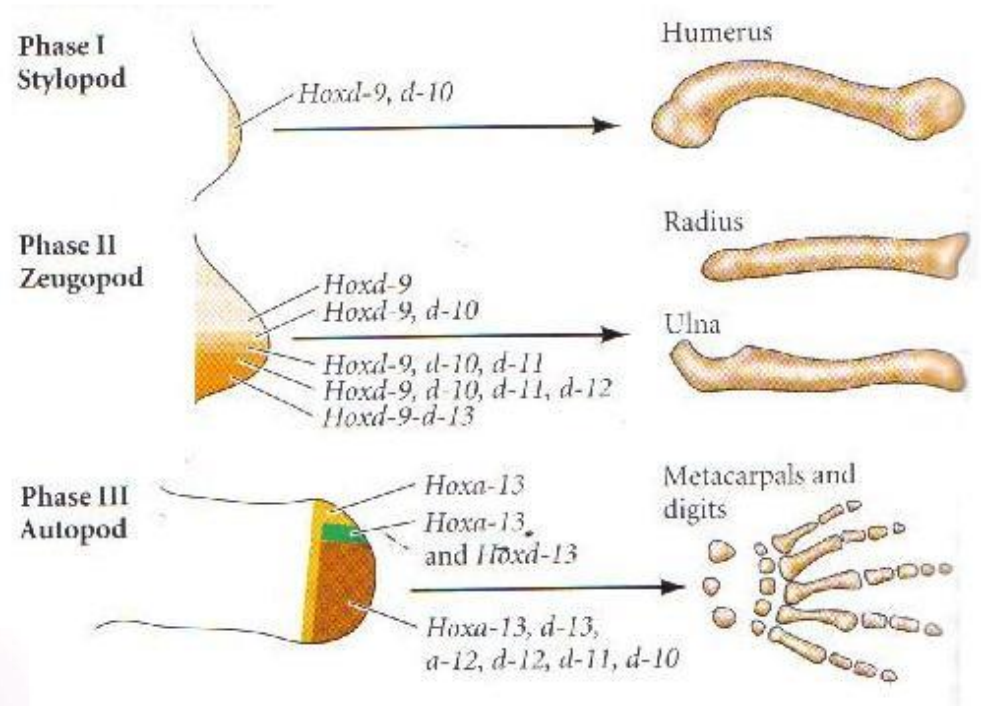
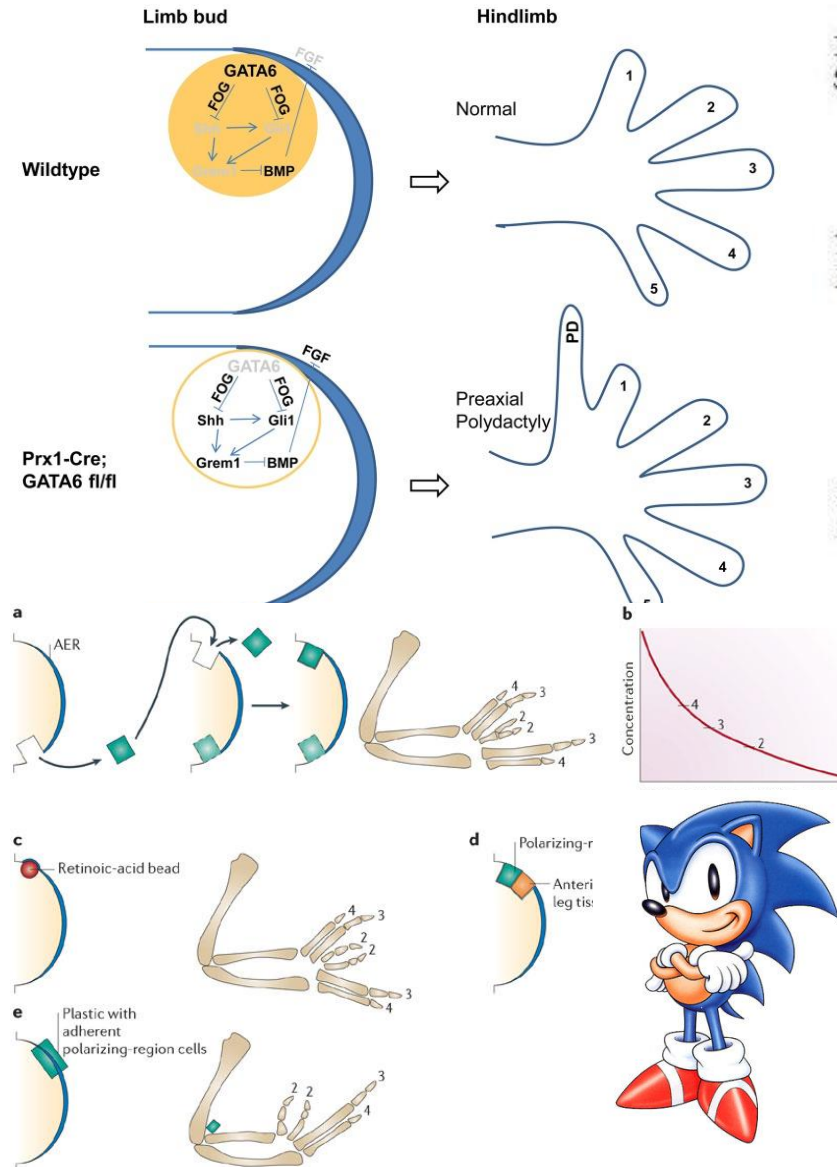
- účinnost závisí na koncentraci jejich produktů, vytvářejí **gradient koncentrace**, kdy k účinku dochází až od míst, kde koncentrace dosáhne určité prahové úrovně.
- kaskáda aktivní již před oplodněním.



Vznik složitých orgánů a tkání z nediferencované zárodečné masy buněk

- princip zrušení symetrie prostor, ve kterém se zárodek či jeho část vyvíjí, se stává nehomogenním
- morfogenetické pole určuje buňkám jejich pozici v prostoru i čase, nadbuněčné vztahy.
- pole bývá vnuceno vnějšími faktory, difuze morfogenu z omezené oblasti do okolí. Okolní buňky dle koncentrace nastaví odpovídající diferenciační program.

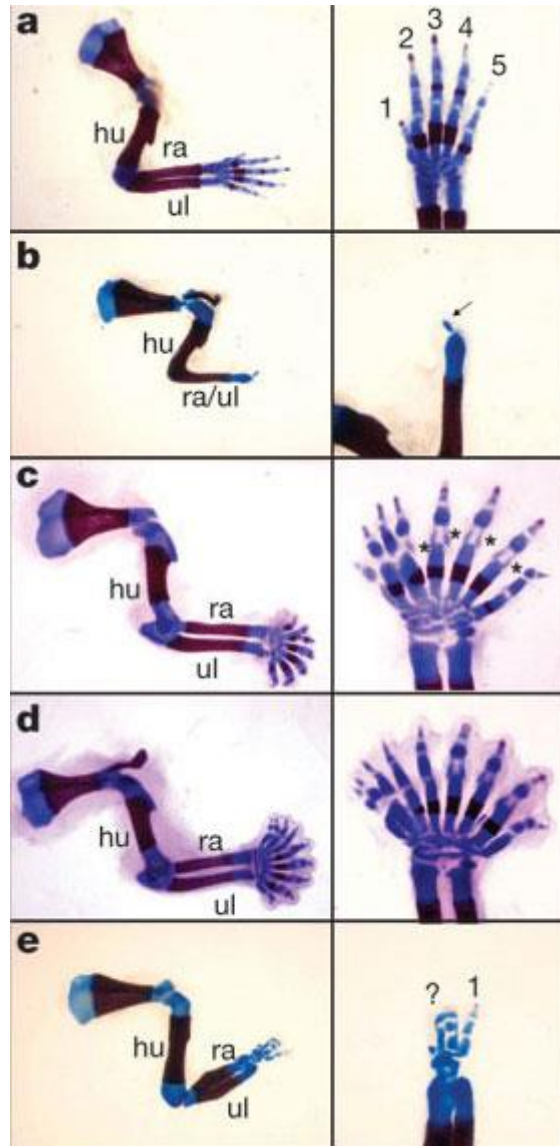
R. Owen – jednotná stavba obratlovčí končetiny, stejný základ, stejná regulace vzniku



Časové a místní rozdíly v zapínání a vypínání jednotlivých modulů – gen **Hedgehog** = heterochronie

Stejný gen určuje zda to bude ploutev nebo ruka, polarizační zóna, malík-palec



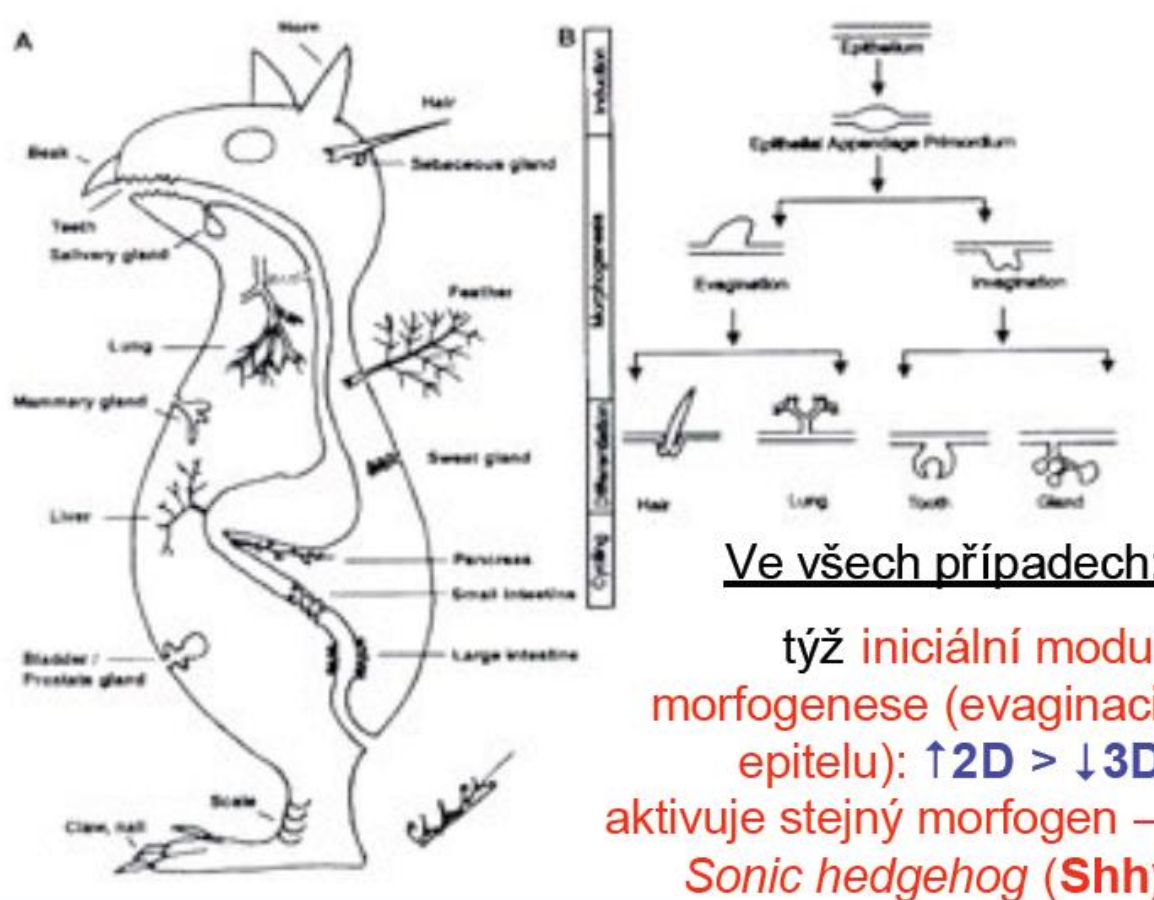


- a) přední končetina myši s oběma aktivními **geny Shh a Gli3**. aktivní při normálním embryonálním vývoji a vzniká tedy normální pětiprstá končetina s normálním stylopodem, zeugopodem a autopodem.
- b) embryonální vývoj při absenci genu Shh. Vzniklá končetina má normální stylopodum, redukované nebo spojené zeugopodum a neidentifikovatelný element místo autopoda.
- c) při vývinu aktivní pouze Shh a potlačen byl gen Gli3. Výsledkem je prakticky normální končetina, ale místo pěti prstů jich je víc - mezi šesti až jedenácti.
- d) neaktivní oba geny Shh a Gli3. Výsledek je podobný situaci na obrázku c) s tím rozdílem, že prsty postrádají identitu. Jinými slovy jsou všechny prsty stejné.
- e) jedna kopie genu Gli3 a neaktivním genem Shh. Výsledkem je téměř kompletní končetina ovšem jen s několika prsty.

kontrola homeotickými geny a lokálně specifickou diferenciací mezenchymatických buněk

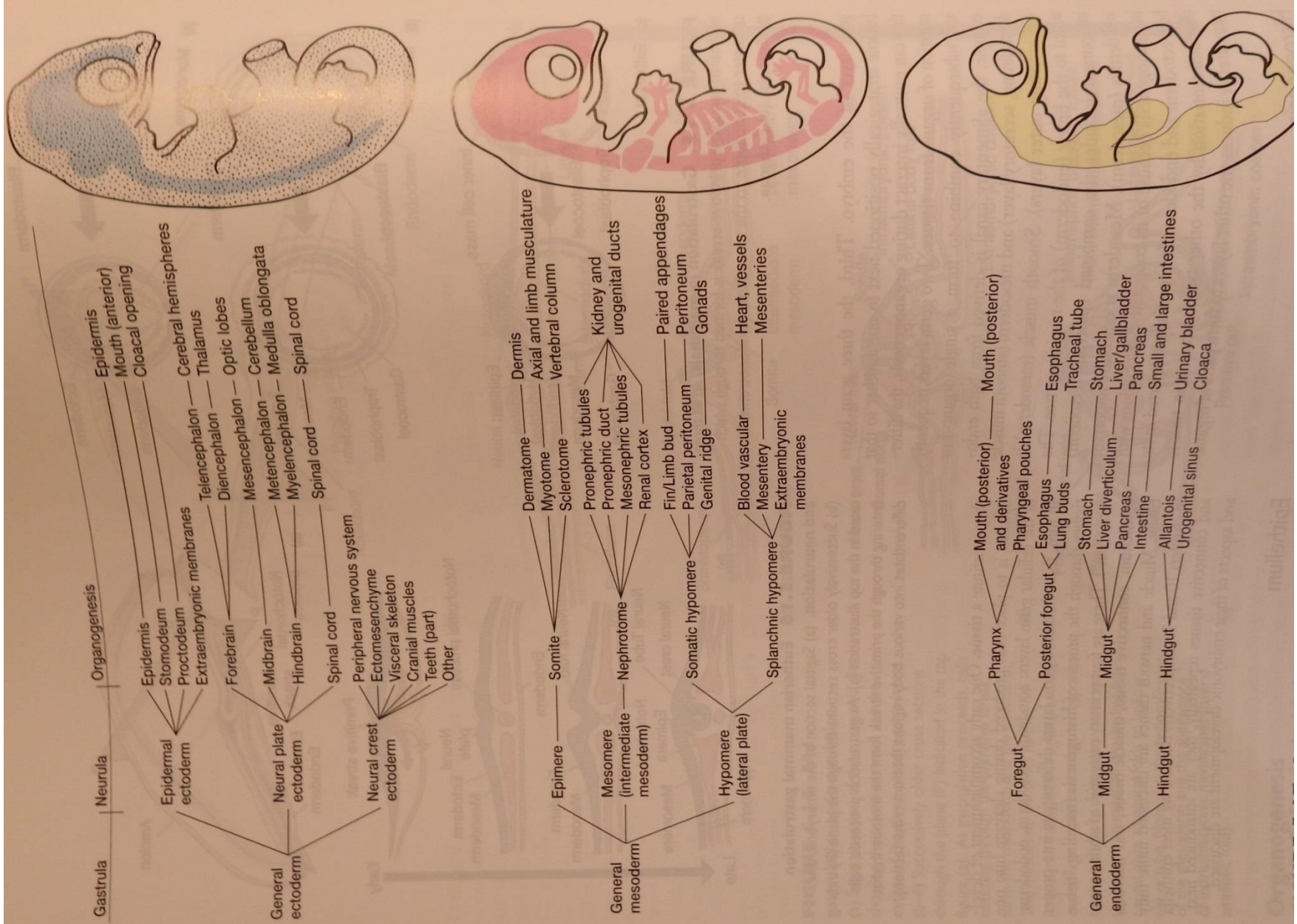
Gastrulace - epibolie

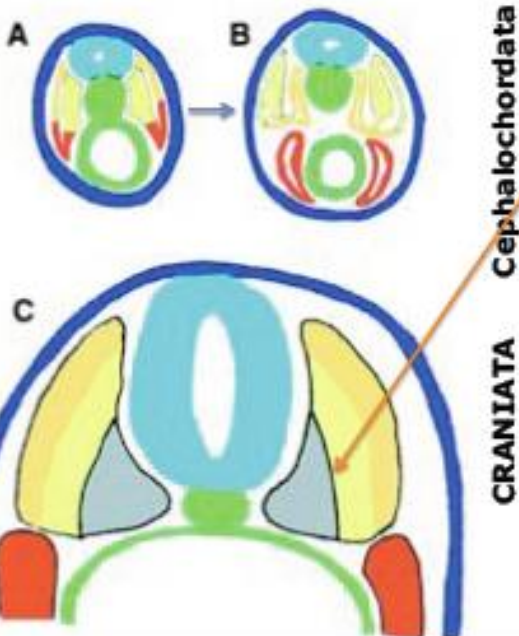
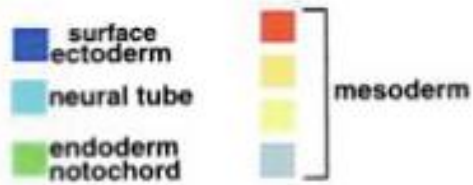
přerůstání, asymetrický růst sousedních tkání
neurulace, vznik hlavy, vznik zárodečných obalů u Amniot



Standardně tři zárodečné vrstvy

– ektoderm, entoderm a mezoderm – a právě podle jejich přítomnosti se mnohobuněční živočichové (Metazoa) rozdělují na Monoblastika, Diblastika a Triblastika.





Cephalochordata
CRANIATA

Craniata: specifická diferenciace mesodermu, regionalisace struktury somitů apomorfie: sklerotom

Chorda
somity
neurální trubice

EKTODERM

- epidermis
- nerвовá trubice
- neurální lišta** (marked with starburst)
- zuby, krycí kost
- PNS, smyslové o.
- endotel cév etc.

MESODERM

- chorda
- somity
- svaly, (kostra), škára
- urogenitální systém
- Cévní systém
- Pojivové tkáně

ENTODERM

- střevo
- hltan, endostyl,
- žaberní oblast
- dýchací s.
- epitely ugs
- žlázy

Primordiální gonocyty

Autapomorfie Craniata (marked with starburst)

gastrula

Vznik orgánů

ektoderm

- neuroektoblast – epidermální smyslové plakody, nervová lišta (ektomezenchym)
- **pokožka**
- **nervová trubice**
- prekuzory pojivových tkání (fibroblasty, chondroblasty, osteoblasty, odontoblasty, chromatoblasty)
- **indukce mnohvrstevného** epitelu -pokožka a deriváty; hladká svalovina cév;
- **buňky neurální lišty (BNL) (často jako 4. zárodečný list)** – 40 tkání a orgánů, mezi pokožkou a nervovou trubicí, migrace ganglia sensorických hlavových nervů,

mezoderm

- (dermatom, myotom, sklerotom, nefrotoma gonotom) škára - **rybí šupiny, svalovina, somatický endoskelet, močopohlavní, cévní s.**
- sensorická ganglia hlavových nervů (V, VII, IX, X),
- měkká mozková plena
- viscerální endoskelet lebky (**žaberní oblouky**), základy zubů; trabeculae cranii, přední část lebky včetně exoskeletu

entoderm

- **trávicí trubice a žlázy, žábra a plíce**
- pigmentace trupu a ocasu
- dorzální kořeny míšních nervů a jejich sensorické neurony, sympatická a parasympatická ganglia, Schwannovy buňky, endokrinní žlázy, dřeň nadledvinek

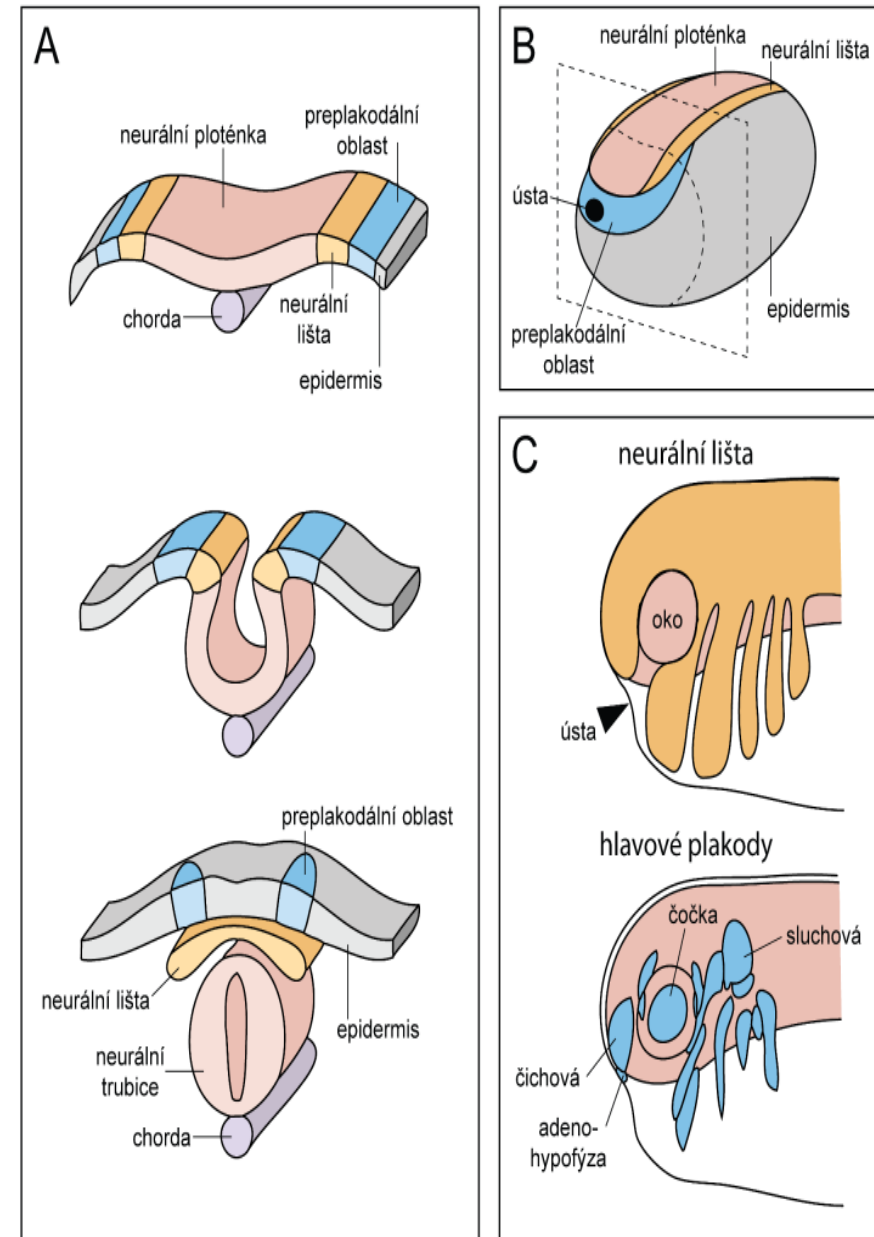
- **rozdílný vývojový potenciál hlavové (mezoderm) a trupové (entoderm) neurální lišty**

Neurální lišta a evoluce lebky

Neurální lišta je populace buněk, která vzniká při utváření nervové trubice u embryí obratlovců. V hlavě neurální lišta kromě jiného tvoří chrupavky, lebeční kosti, zuby (kromě skloviny), pojivové tkáně a škáru. Neurální lišta je tedy zásadní embryonální strukturou, neboť hlavu utváří.

Kde se ale vzala neurální lišta?

Sesterská linie obratlovců, předek již tvořil buňky neurální lišty, generují buněčnou chrupavku, základ pro kostěnou lebku.



Ektodermální plakody - komplexní smyslové orgány

Vznik invaginací

Typy:

Epibranchiální

Dorsolaterální

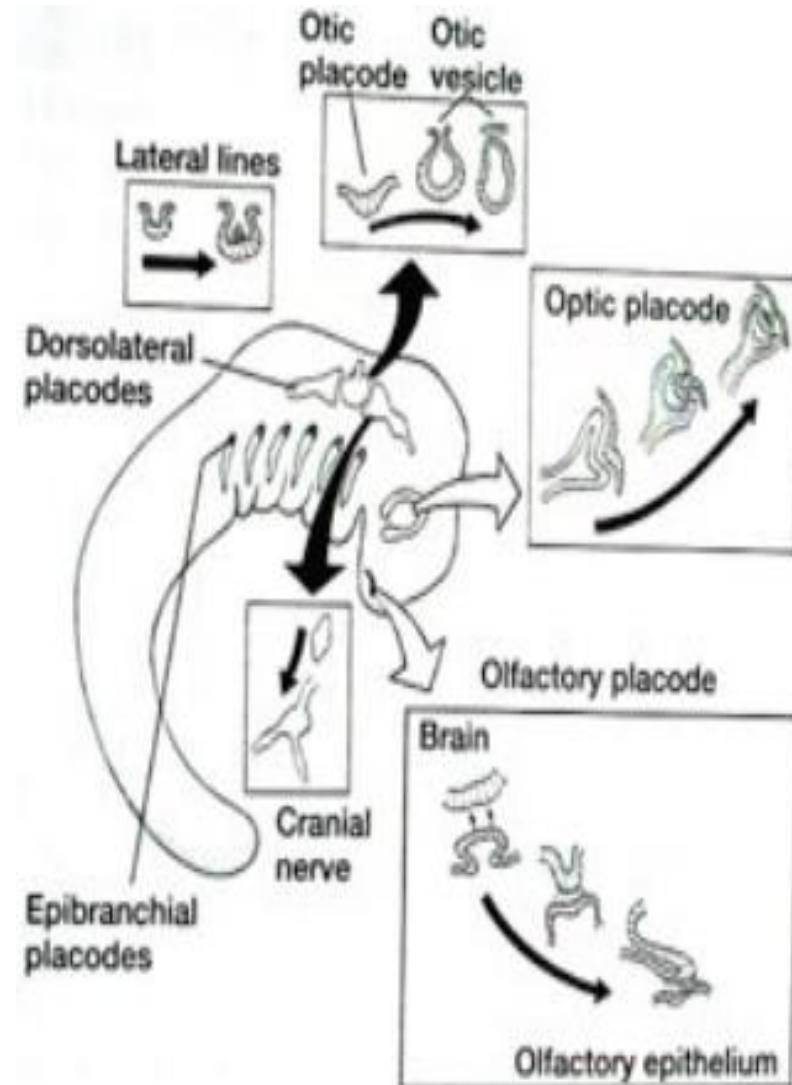
Otické

Optické

Olfaktorické

+

**lokálně specifická
organizační centra
entodermální
struktury mimo NS**

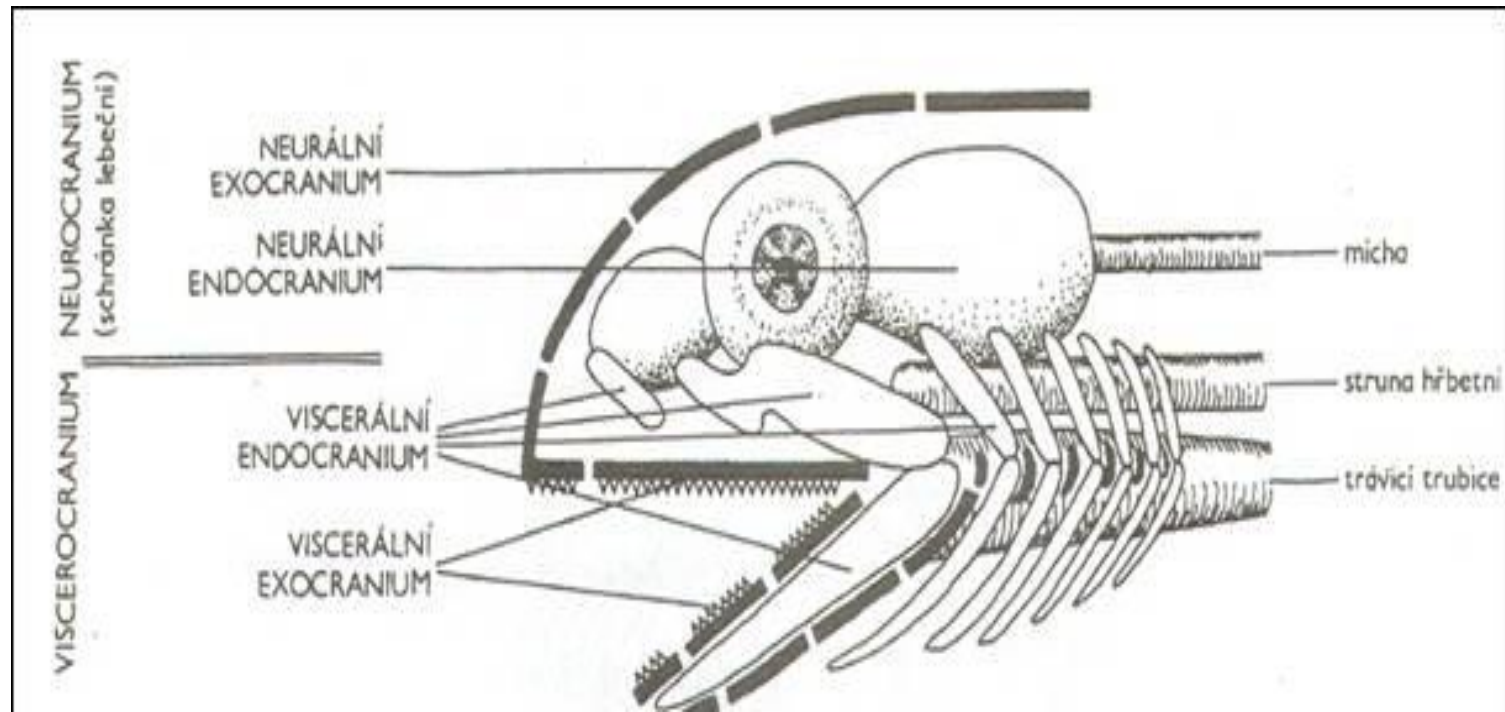


Evoluční nadstavba obratlovců – nová hlava – novotvar

U předka obratlovců dochází ke spojení plakod a mozku.

Plakody interagují s buňkami neurální lišty a spoluvytvářejí ganglia a hlavové nervy.
 Neurální lišta ⇒ lebka, trávicí a dýchací trubice.

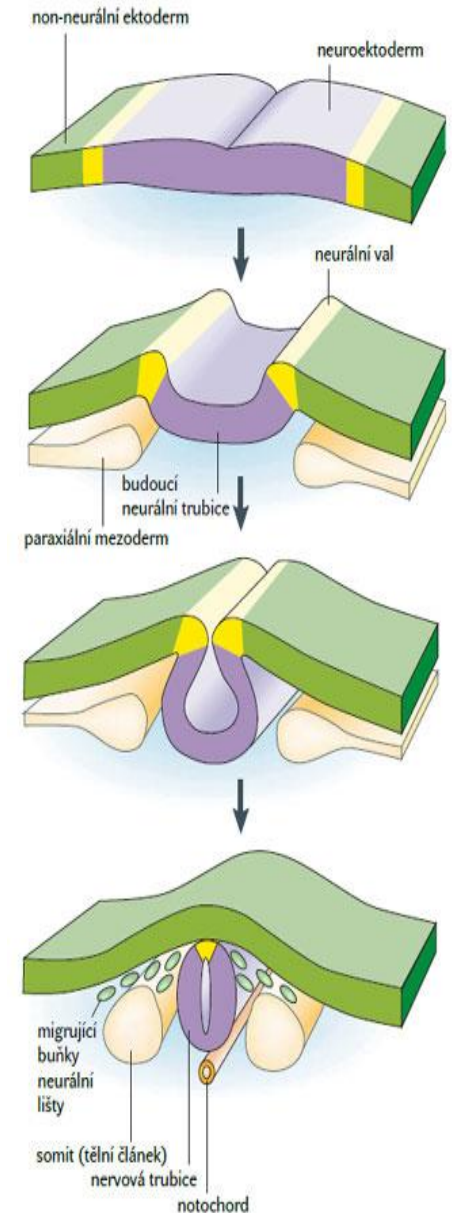
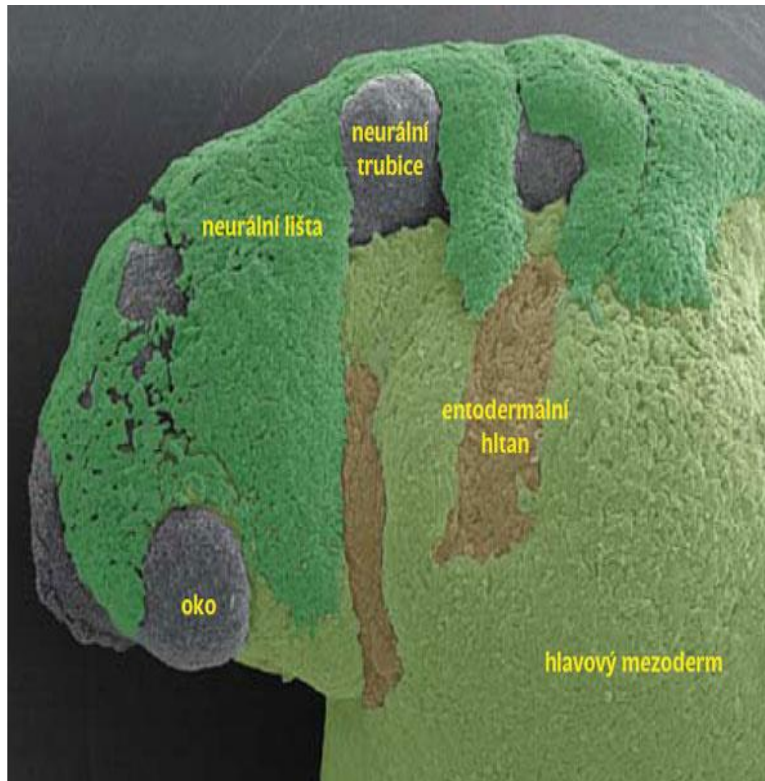
z živočicha pasivně filtrujícího potravu z okolního prostředí v živočicha s aktivním predátorským způsobem života - zdokonalení sensorů a modifikace ústního aparát pro zachycení a příjem velké potravy.



Černý R. (2010) Čtvrtá vrstva. Vesmír 89, 478-481.

U obratlovců je to ale jinak....

v hlavě obratlovců je drtivá většina skeletotvorných a pojivových tkání embryonálně odvozena z buněk neurální lišty. Buňky neurální lišty tvoří i významnou část soustavy nervové a přispívají do mnoha vnitřních orgánů.



Ektoderm a entoderm jsou však jako předběžné vrstvy přítomny již ve vajíčku před oplozením - **monoblastika a diblastika**

Mezoderm až po oplodnění z ektodermu nebo z pomezí ekto-entodermu je **indukován tkáňovými interakcemi** ⇒ **sekundární zárodečná vrstva.**

buňky neurální lišty mezi neurálním a nonneurálním ektodermem (neurální indukce).

Mezoderm i neurální lišta plní funkci embryonálního mezenchymu (embryonální podpurné tkáni). Následně neurální lišta plní funkcí mezodermu.

Vznik další sekundární zárodečné vrstvy, neurální lišty, k diferenciaci obratlovců a k dalším nedozírným změnám zavedených vývojových mechanismů.

Neurální lišta přechodná embryonální struktura, vzniká během neurulace a během vzniku neurální trubice oddělení obrovské množství buněk ⇒ migrují k břišní straně a vytvářejí spoustu nových buněčných derivátů.

tedy nejde o klasické Triblastika

z buněk neurální lišty mnoho nových buněčných typů, tkání a interakcí = evoluční nadstavba nad původním stavebním plánem triblastik.

Neurální lišta –

Odstupuje od uzavírající se nervové trubice

Charakteristická emancipací, volnou pohyblivostí

1) buňky se seskupují do **blastémů** = místních kondenzátů budoucích orgánů (chrupavky, NS...)

2) difúzně působí v celém těle (na rozhraní epitelů)
Jako agregace generalizovaných buněk = **mesenchym**

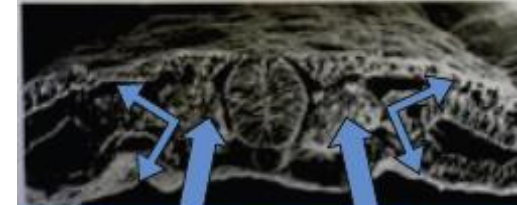
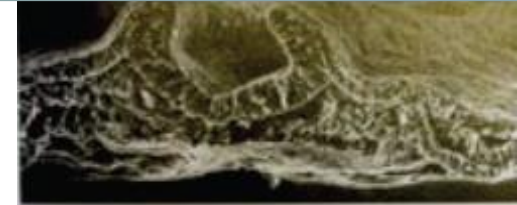
Neurální lišta – základní apomorfie Craniata

Buněčné typy z neurální lišty

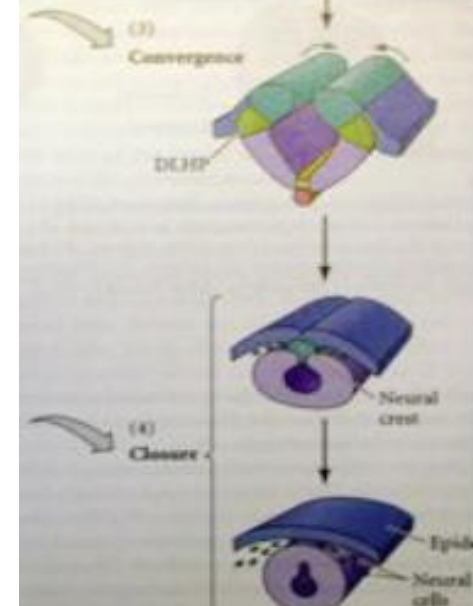
mezi ekto a mesodermem - **epithelo-mesenchymová transformace – ad bod 2**

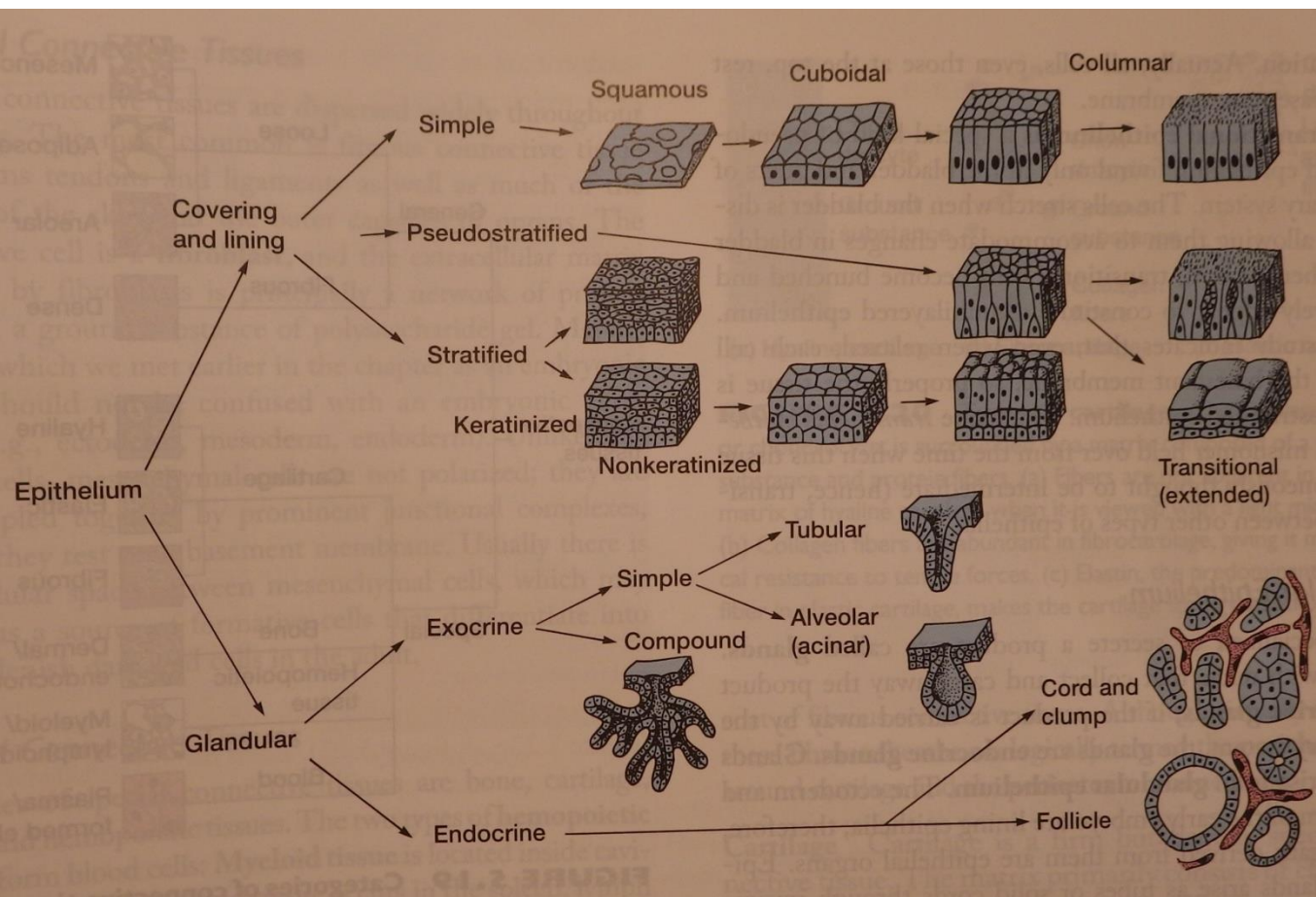
z nervové trubice unikají a migrují do řady míst po těle embrya, kde budou později, po diferenciaci v buňky různých tkání, zastávat rozličné funkce.

- Míšň ganglia
- Ganglia (para)sympatického systému
- Sekreční buňky endokrinních žláz
- Schwannovy buňky, endotel cév
- Chondrocyty, blastemy branchialní části viscerokrania
- Pigmentové buňky
- Odontoblasty, osteoblasty
- Vasoreceptory
- oční čočka, čichové a sluchové váčky, proudový orgán



Neurální lišta: embryonální orgán produkující populace pluripotentních kmenových buněk pronikající (zejm. na rozhraní ektoderm/ mesoderm) do různých míst těla, kde se specificky mění a zásadně ovlivňující morfogenesi a integraci obratlovčího těla





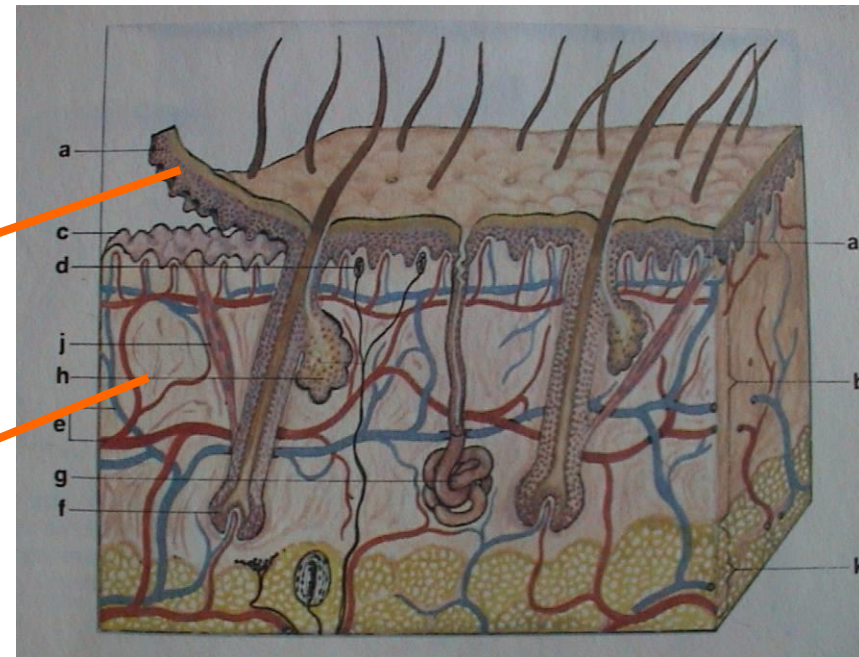
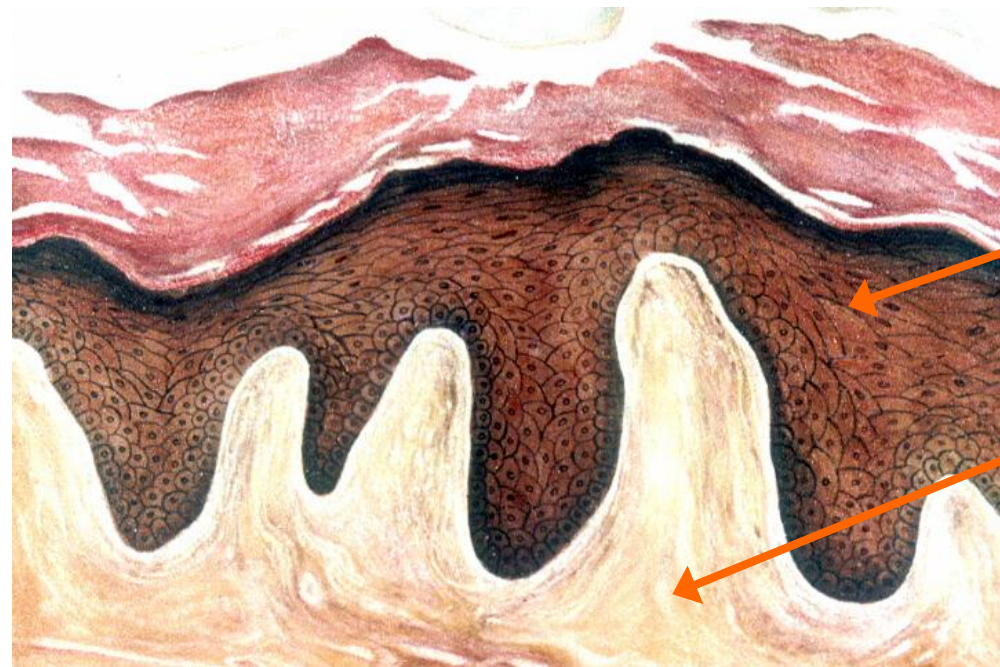
Plakoidní dynamika
= univerzální součást
Iniciační fáze
morfogeneze
nejrůznějších struktur

Pokryv těla (integument)

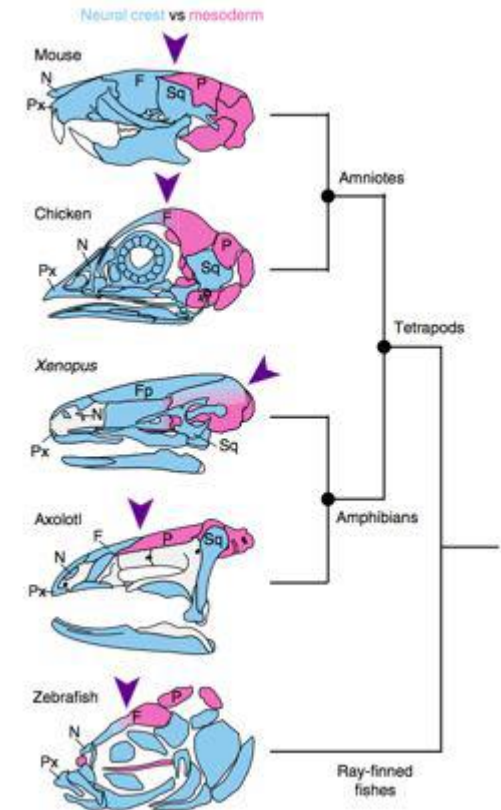
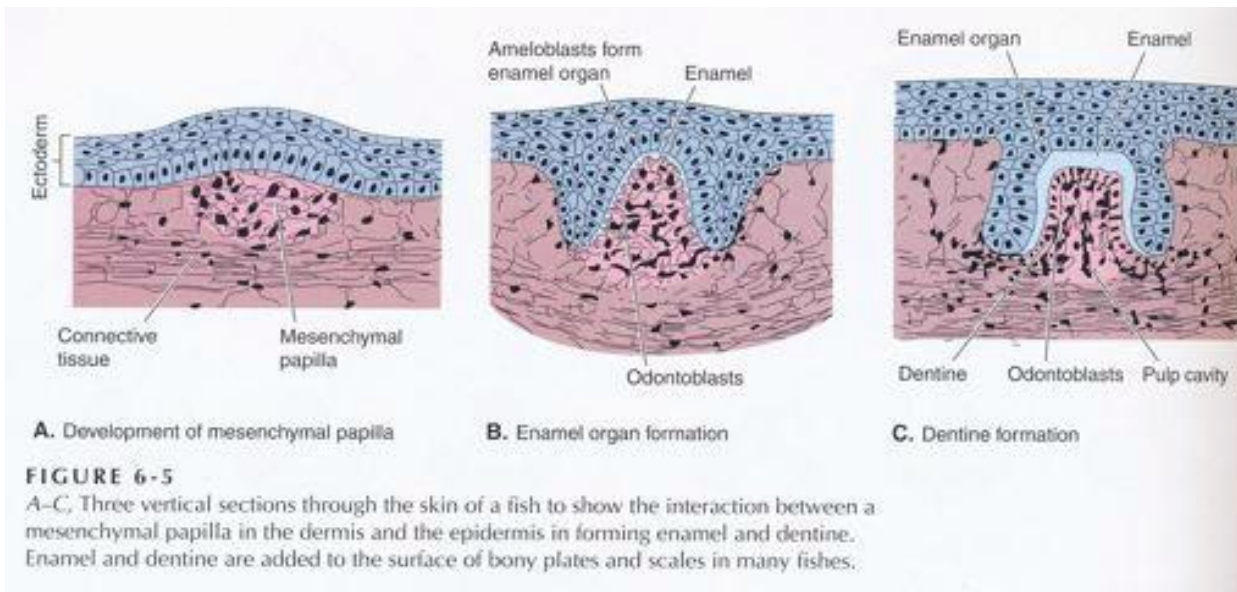
- Kožní deriváty: komplexní produkt interakce ekto-, mesodermu a **mesenchymu** základní morfogenetický mechanismus!

deriváty

kůže {
 vícevrstevná pokožka (epidermis) z ektodermu
 škára (corium, dermis) z mezodermu (dermatom)



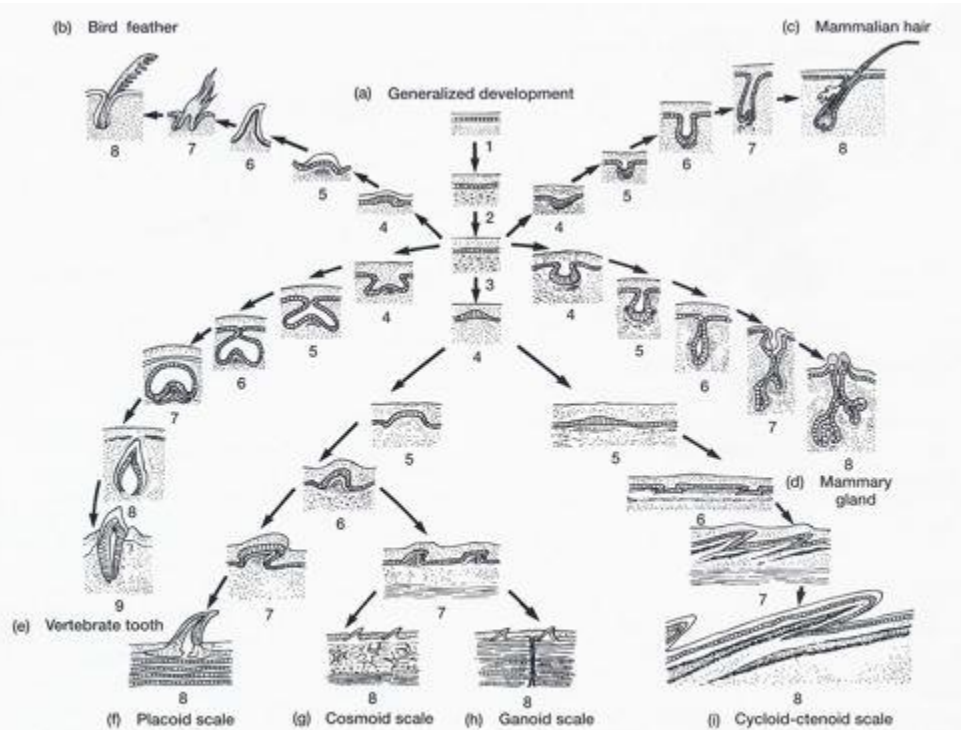
Kůže (epidermis + dermis):
 v hlavě obratlovců však dermis (škára)
 vzniká z **mesenchymu** původem z neurální lišty, což má
 zásadní dopad na vznik skeletálních struktur!



mesenchymální papila, dermis: odontoblasty – dentin (kost)

epidermis: ameloblasty (enamel) - sklovina

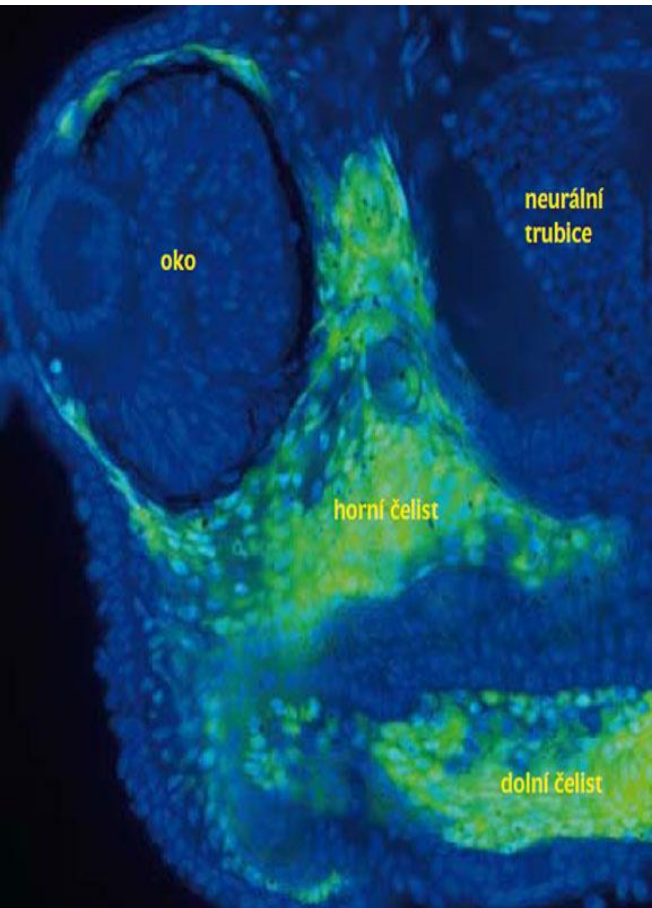
Rozličné kožní deriváty vznikají identickou cestou **epitelo-mesenchymální interakce**



ve všech případech je počátek morfogeneze (invaginace/evaginace epitelu) aktivován stejným morfogenem - Shh (Sonic hedgehog)

Figure 6.3 Skin derivatives. (a) Out of the simple arrangement of epidermis and dermis, with a basement membrane between them, a great variety of vertebrate integuments develop. Interaction of epidermis and dermis gives rise to feathers in birds

(b), hair and mammary glands in mammals (c and d), teeth in vertebrates (e), placoid scales in chondrichthyans (f), and cosmoid, ganoid, and cycloid-ctenoid scales in bony fishes (g-i). Based on the research of Richard J. Krejsa.



Neurální lišta jako základní embryonální specifikum obratlovců

Většina znaků, jimiž se obratlovci odlišují od ostatních skupin je z větší části odvozena od buněk neurální lišty.

semikmenovost čili multipotence - schopnost adaptivně rozlišit se do obrovského množství buněčných typů a derivátů.

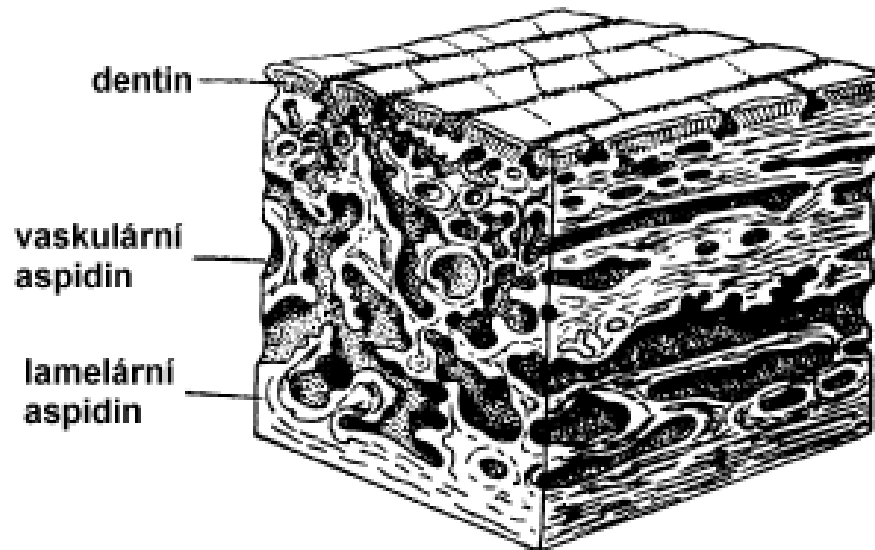
část hlavového mezodermu kuřat nahrazena buňkami neurální lišty - bez problémů vznikla z buněk neurální lišty, které se ukázaly být vývojově schopné mezoderm plně nahradit.

naprosto geniální plasticita procesů v ontogenezi!

Buňky neurální lišty (zeleně) vytvářejí většinu hlavového mezenchymu a kondenzují do chrupavek čelistí.

opětná soustava – „kostra“

Základ osifikační kaskády



Derivát škáry

evolučně nejpůvodnější u **Ostracodermi** a **Placodermi**.

acelulární struktura (osifikace se neúčastnily kostní buňky) = **aspidin**
navzájem více pohyblivých desek

Oproti dermálním kostem na povrchu **dentinu**, pod ním **vaskulární aspidin** (dutinky, vyplněnými tělní tekutinou se stejnou funkcí jako má krev vyšších obratlovců)

na bázi **lamelární aspidin** (paralelní s povrchem těla).

kostěné štítky („Ostracodermi“)- druhotně nahá (mihule)

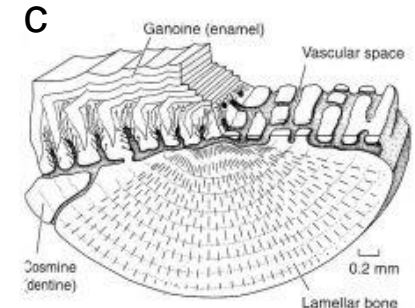
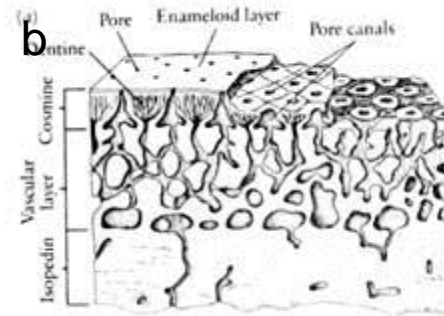
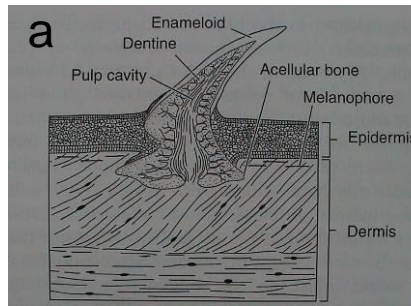
v kůži jen slizové buňky (mihule, ryby), sliz zabraňuje maceraci

kostěné desky (Placodermi) - kostěné šupiny

„AGNATHA“: nahá

GNATHOSTOMATA:

a) **plakoidní** (email + dentin) (Chondrichthyes) - zuby



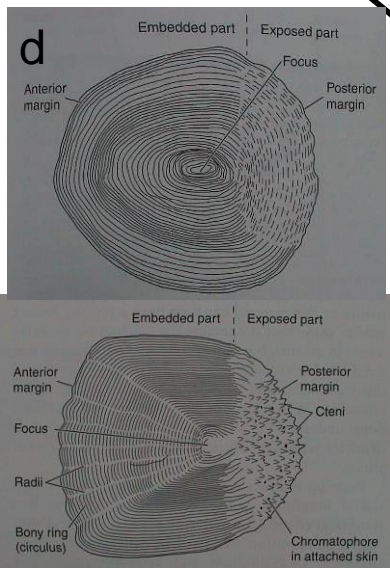
šupiny

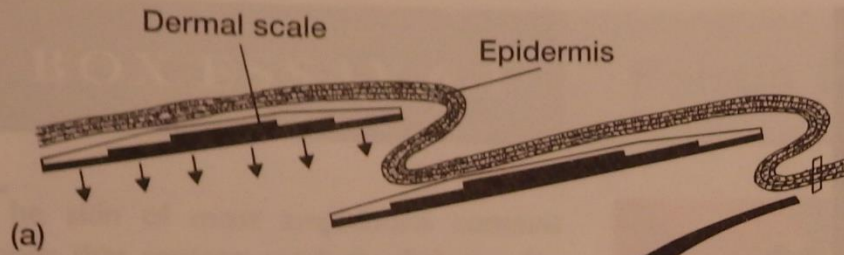
b) **kosmoidní lamelární kost, vaskulární kost,** dentin=kosmin, enameloid **z mezoblastu**; Sarcopterygii) osteoblasty – kost, odontoblasty – zubovina

c) **ganoidní (lamelární a vaskulární kost, redukce kosminu;** email=**ganoin z ektoblastu**, Chondrostei, bichiři, kaprouni a kostlíni)

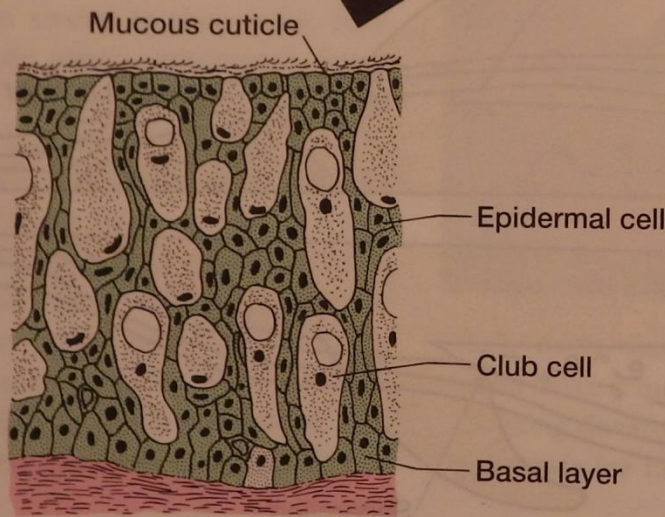
d) **leptoidní (elasmoidní, ohebná šupina) (lamelární acelulární kost, Teleostei)**

trend ztenčování, cykloidní a ktenoidní

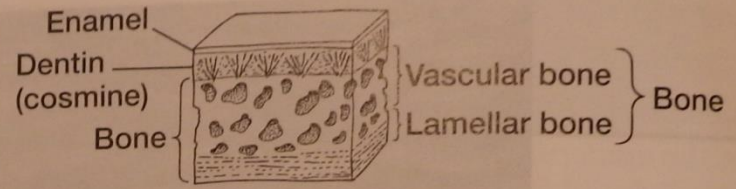




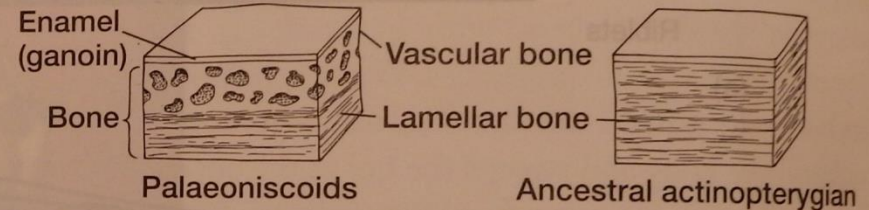
(a)



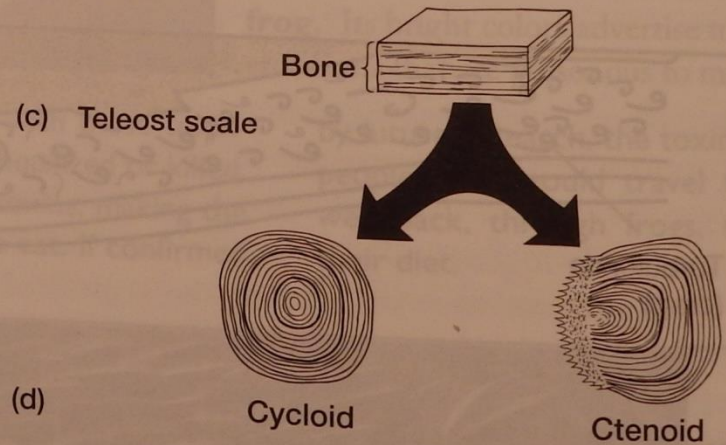
(b)



(a) Cosmoid scale

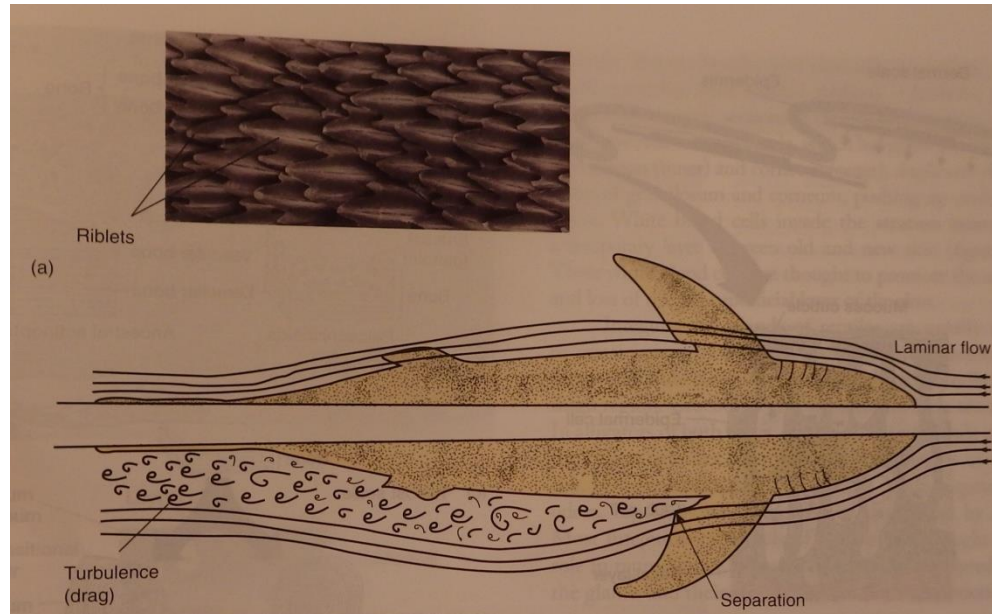
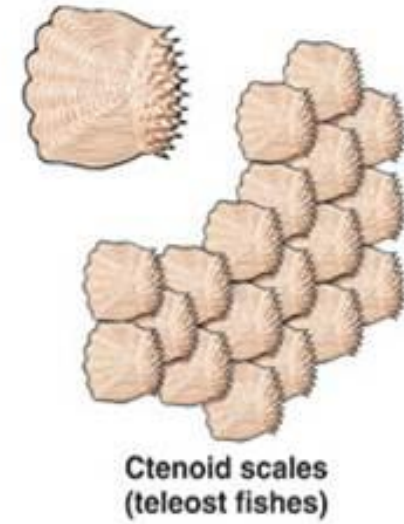
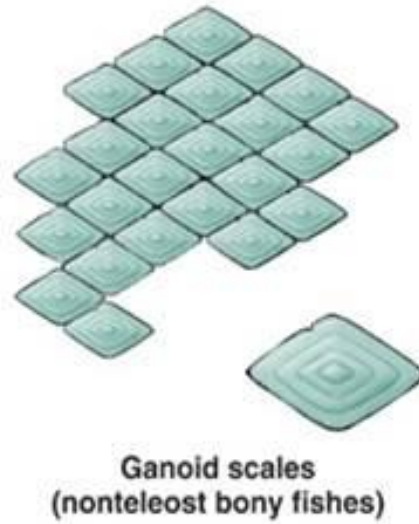
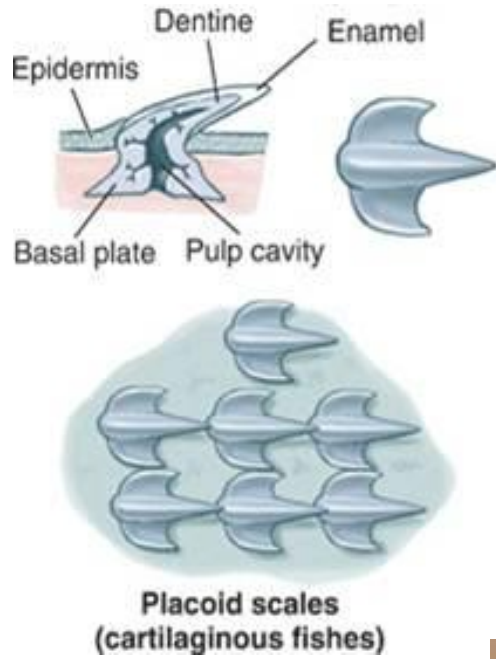


(b) Ganoid scale



(c) Teleost scale

FIGURE 6.11 Bony-fish skin. (a) Arrangement of dermal scales within the skin of a teleost fish (arrows indicate



Primárně suchozemští obratlovci

dermatoskelet (krycí kosti) („krytolebci“) - nahá (recentní Lissamphibia)

rohovatění pokožky vs. dýchání a redukce kožních žláz

rohovinné deriváty (krunýře, štítky, **šupiny**) - ochrana před ztrátou vody

AMNIOTA:

„Reptilia“

tepelná izolace

peří

srst

mnohobuněčné kožní žlázy :

Lissamphibia

→ Amniota

potní, mazové, pachové ž.

redukce

Lepidosauria, Aves

diferenciace

Mammalia

chlupy (pili) – apomorfie savců, není přímo z šupiny jako pero, ale vyrůstaly za šupinou

výlučně epidermálního původu a na jeho stavbě se nepodílí mesodermální papila. Že se **nejedná o homologon pera** (a tím rovněž plazí šupiny) je zřejmé i ze skutečnosti, že u některých plazů mezi šupinami vyrůstají chlupovité útvary se speciálními sensorickými funkcemi a vývoj obou struktur je diametrálně odlišný.

zbarvení těla (ekologická adaptace)

chemické - pigmenty

(v chromatoforech a kožních derivátech)

melaniny
lipochromy
porfyriny

chromatofory z buněk neurální lišty

fyzikální

- rozptyl světla v komůrkách naplněných vzduchem
- interference při průchodu a odrazu světla vrstvami různých optických vlastností

1) **chorda** (entoderm) 2) **chrupavka a kost** (mezoderm, BNL)

Notochord - zachován primárně u: „Agnatha“, Placodermi, Acanthodii, Sarcopterygii

Notochord - zaškrcován rozvojem těl obratlů: redukce až úplné vymizení: Chondrichthyes, Actinopterygii, Lissamphibia, Amniota (Lepidosauria, Mammalia, Aves)

ALE u všech obratlovců během zárodečného vývoje

OSIFIKACE:

- **endesmální** (desmogenní, **dermální kosti**) **EXOSKELET**
 - přeměna vaziva v kost
 - (dermatoskelet z krycích kostí), zakládá se vždy podél postranní čáry
- **en(do)chondrální** (chondrogenní, **chondrální kosti**) **ENDOSKELET**
 - náhrada chrupavky za kost, endoskelet z náhradních kostí

EXOSKELET (z vaziva): dermatoskelet, endesmálně

pancíře, krunýře, rybí šupiny, krycí kosti lebky, část pásma přední končetiny (cleithrum, clavícula), břišní žebra krokodýlů a haterie

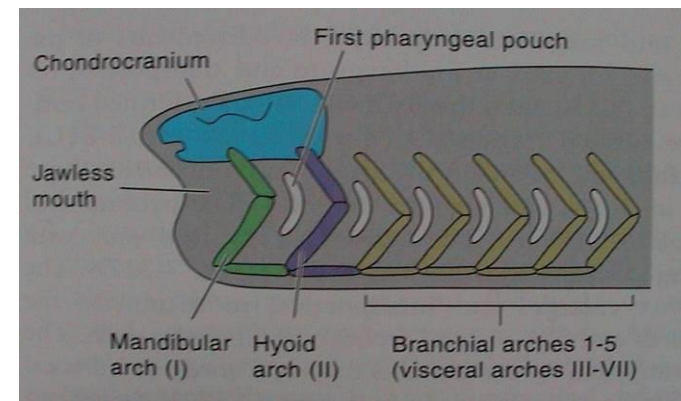
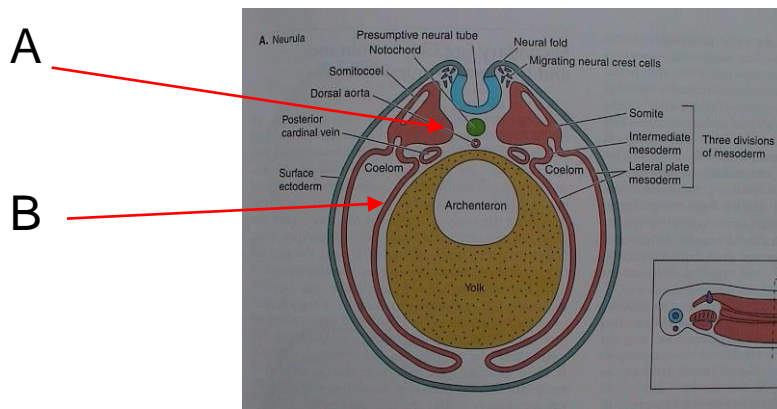
ENDOSKELET (vždy primárně chrupavčitý): enchondrálně

A) somatický (ze somitů = sklerotomy)

obratle, chrupavčité neurocranium, část kostěného neurocrania, costae, sternum, část pásma přední končetiny (scapula, procoracoid atd.), celé pásmo zadní končetiny, celá kostra volných končetin

B) viscerální (ze splanchnopleury a nervové lišty)

stěna embryonálního střeva, list mezodermu naléhající k entodermu
žaberní oblouky, viscerocranium, sluchové kůstky



Oporná soustava

Mineralizace

Hydroxyapatit, metabolismus Ca

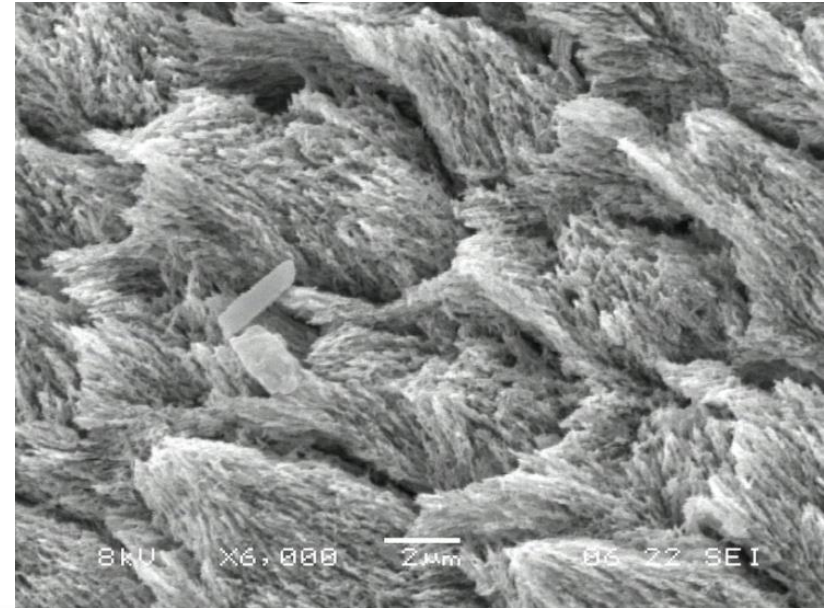
Email-sklovina, síť minerálních krystalů,
96% anorg., **nejpevnější tkáň obratlovců**

Dentin-zubovina, ne zpětná resorbce,
živé odontoblasty

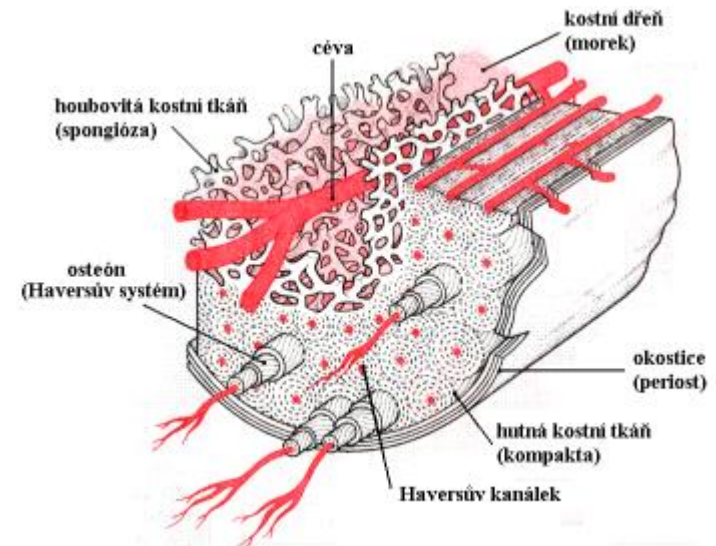
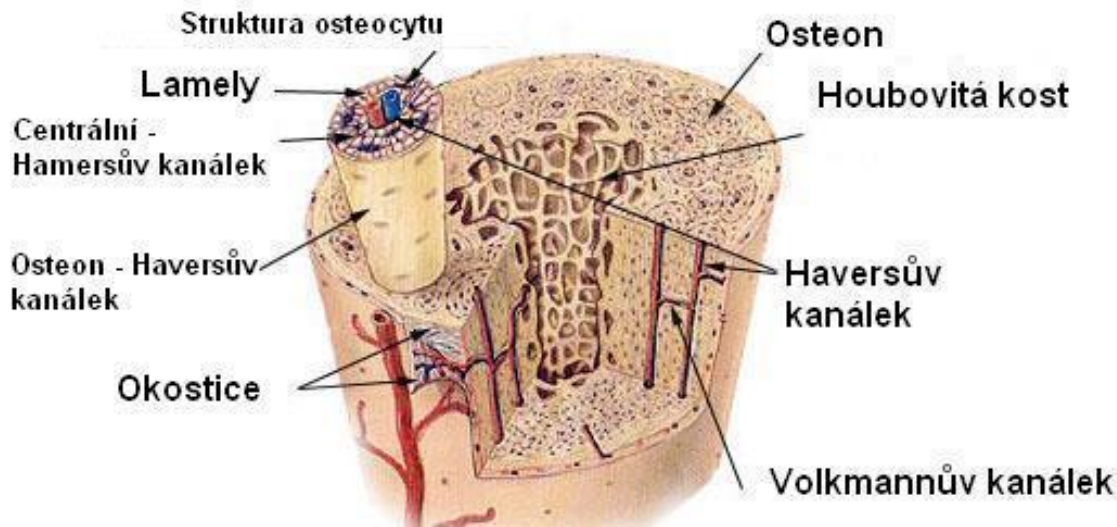
Kost-ukládání i vstřebávání, dynamický systém,
zásobárna Ca
přestavby - růst, regenerace

Hormonální kontrola dle Ca v plazmě

Prismatické noduly – savčí apomorfie



STAVBA KOSTI



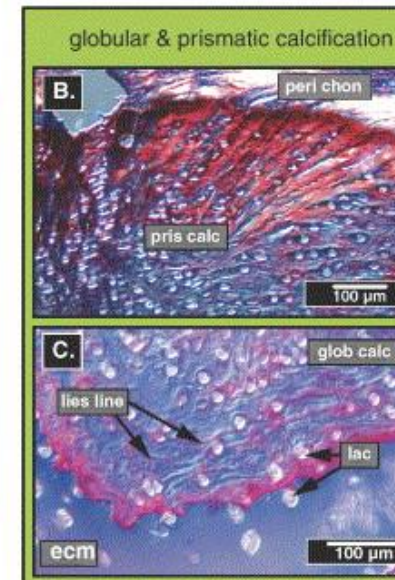
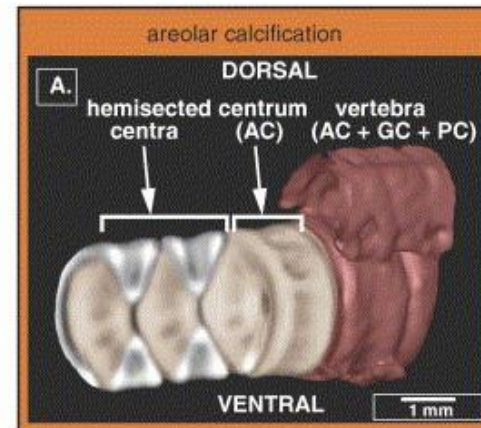
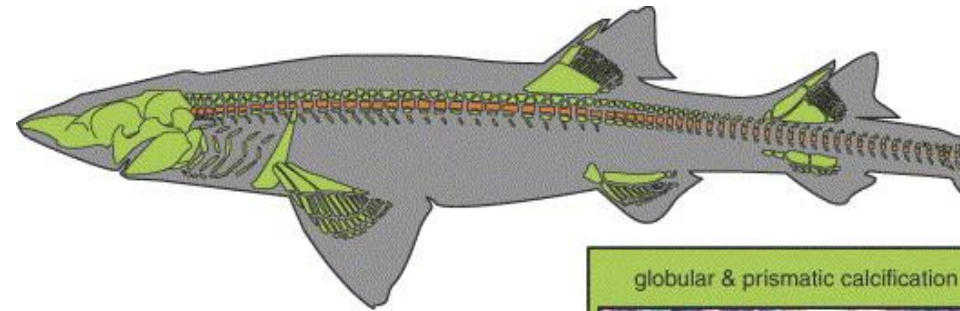
kost jako výsledné stadium osifikace může ale i zanikat
kostra nebo její část může zůstat na stadiu chrupavky (doplněné persistující chordou).

Tato chrupavka může být impregnována anorganickými látkami, ale nevzniká však činností osteoblastů = **kalcifikovaná chrupavka**

opěrná soustava obratlovců embryonálně vznikla jako derivát všech tří zárodečných listů

(rohovité vrstvy epidermis z ektodermu, žaberní oblouky z neurální lišty ektodermu, dermální a chondrální kosti z mesodermu a chorda z entodermu).

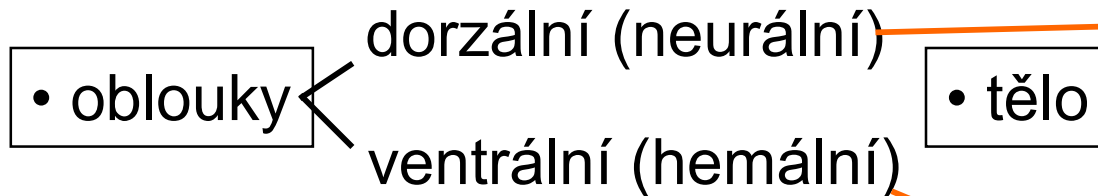
ALE pravá kostní tkáň je u žraloků rudimentárně zastoupena v obratlových centrech, a bázích plakoidních šupin, soudí se, že kalcifikovaná chrupavka vznikla redukcí a substitucí původní kostní tkáně.



- kostra (skelet)
 - osní - vertebrae, costae, sternum
 - lebka - cranium
 - kostra končetin

Obratle: vznik kolem chordy (není jejich součástí!),
vývoj nejednotný

Tělo obratle vždy z poloviny sousedního obratlového základu
posun do intersegmentální pozice k myoseptu

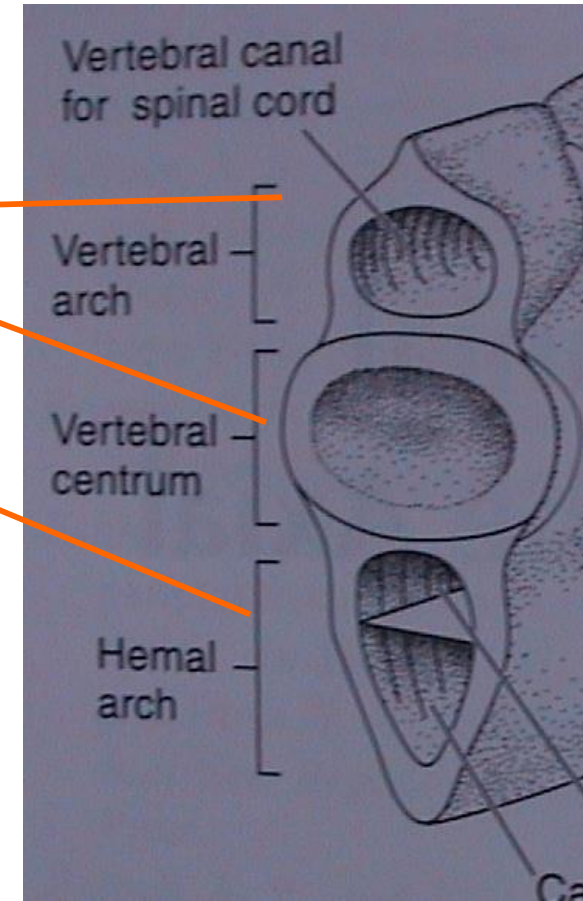


nejstarší částí neurální oblouky (mihule)

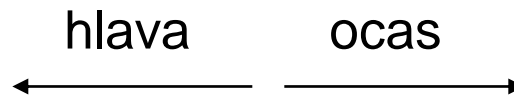
- obratle bez těl - aspondylní (jeseteři, bahníci)
- vznikající těla obratlů zaškrcují chordu (paryby a ryby)

tělo obratle

- podle počtu osif. center – mono-polyspondylní
- buď ze základu neurálního oblouku (akrocentrální obr.)
- nebo z pleurocenter = samostatná osifikační centra (Rhipidistia) (autocentrální obr.)



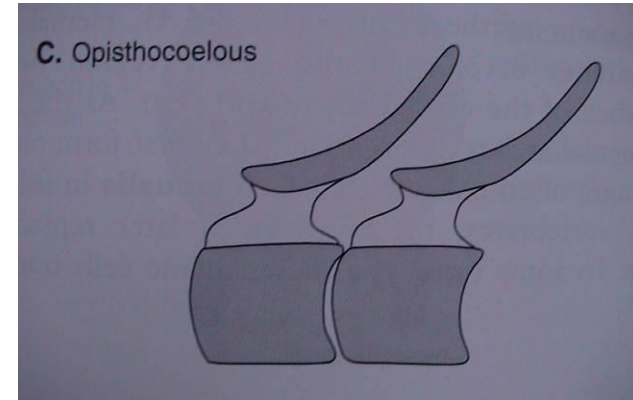
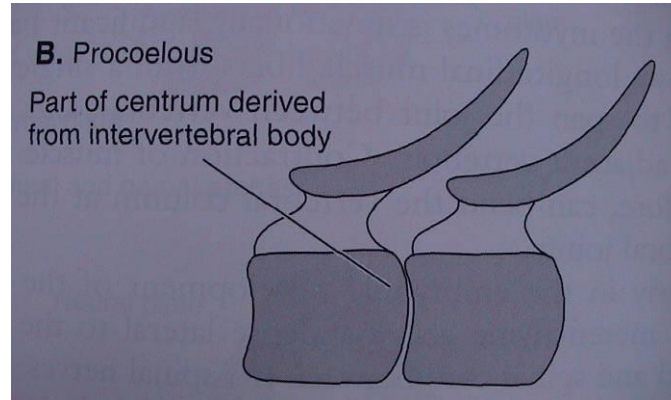
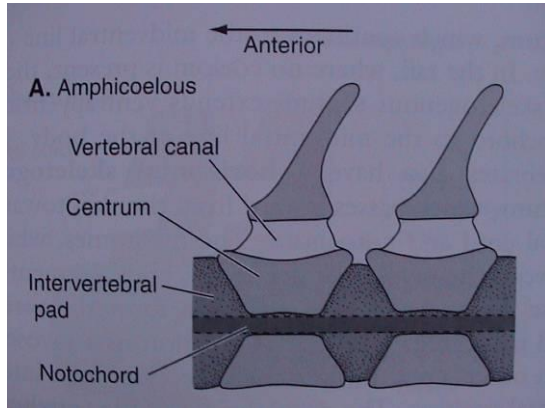
Typy obratlů podle těl:



amphicoelní - původní
Chondrichthyes, Actinopterygii

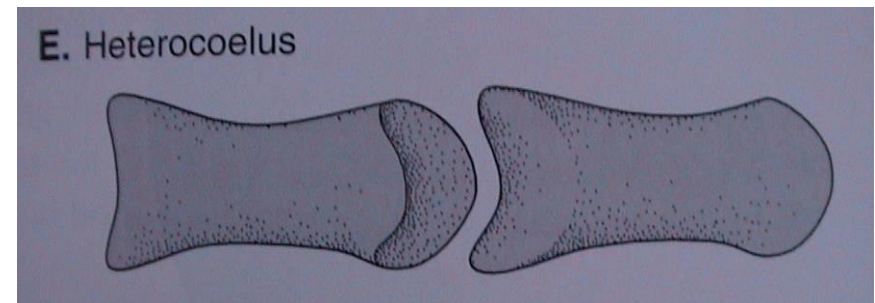
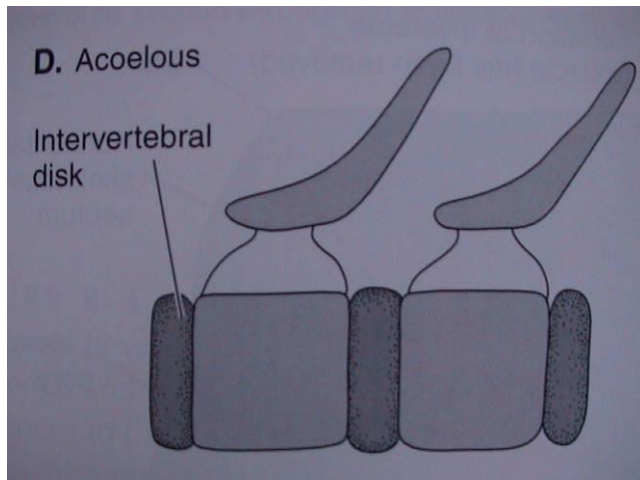
procoelní
Anura, Reptilia

opisthocoelní
Caudata

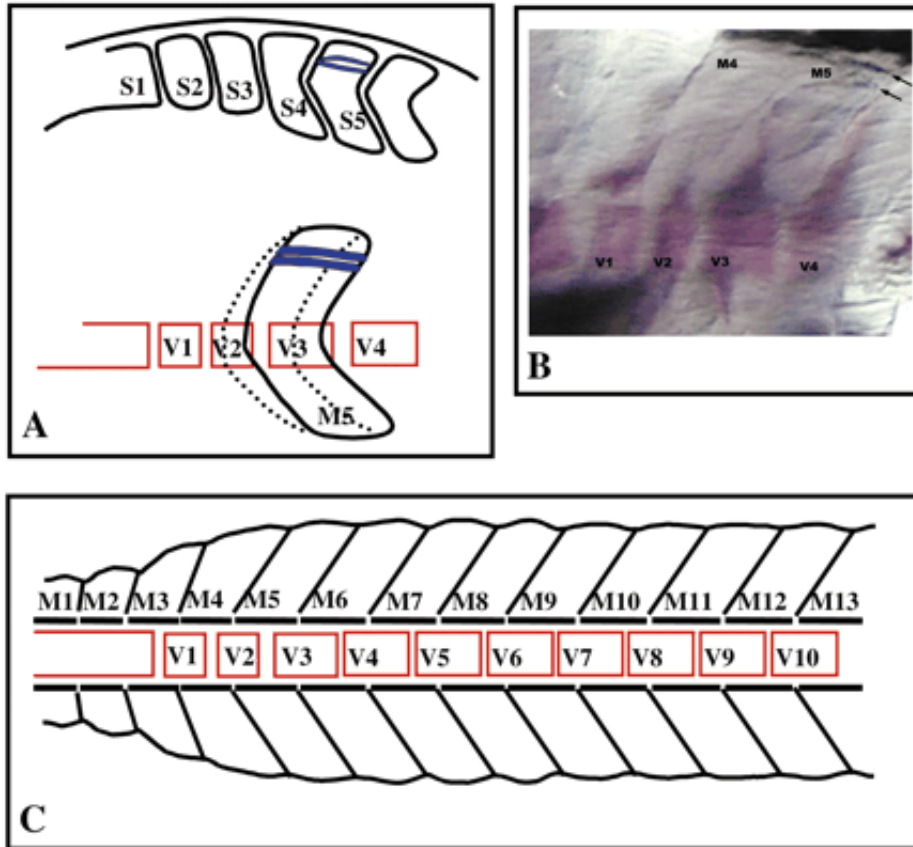


platycoelní
Mammalia

heterocoelní - odvozené
Aves



Pozice somitů a myomer vůči obratlům



To determine the alignment of the somite series with the vertebral column, future myotome cells in somite 5 (S5) were labeled during the first day of development and then visualized in conjunction with Alizarin Red staining of the vertebral column at 12 d as shown schematically in A. Cells originally labeled in S5 were found in the fifth myotome (M5) at 12 d (arrows in B). M5 was adjacent to vertebra 2 (V2) and vertebra 3 (V3), as shown schematically in A and in a representative fish in B. The resulting relationship between somite and vertebral alignment is shown in a schematized dorsal view in C.

Chcete-li určit zarovnání somite série s páteří, budoucí myotome buňky v somite 5 (S5) byly označeny v průběhu prvního dne vývoje a pak vizuálně ve spojení s alizarinové červené zbarvení páteře na 12 d, jak je znázorněno

- kostra (skelet) endoskelet
 - osní - **costae, sternum**

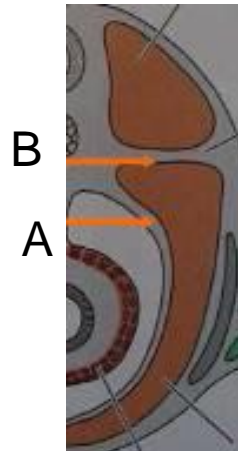
Žebra: dorzálně (kloubně) připojena na těla nebo na processi transversi obratlů

A) dolní - v blízkosti myosept (styk se somatopleurou),
výztuha stěny coelomu, u vodních čelistnatců

B) horní - v septum horizontale, suchozemští obratlovci a některé ryby



metamerie
(vodní čelistnatci)



redukce (jen hrudní)
(Squamata, Aves, Mammalia)

sekundární metamerie
(Serpentes)

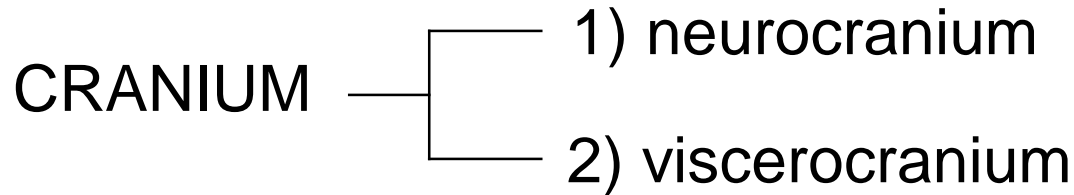
vymizení
(Anura, Gymnophiona-červoři)

Sternum: u suchozemských obratlovců (enchondrálně = z chrupavky)
původně pro zpevnění pletence předních končetin, pak kontakt s žebry=zpevnění hrudníku

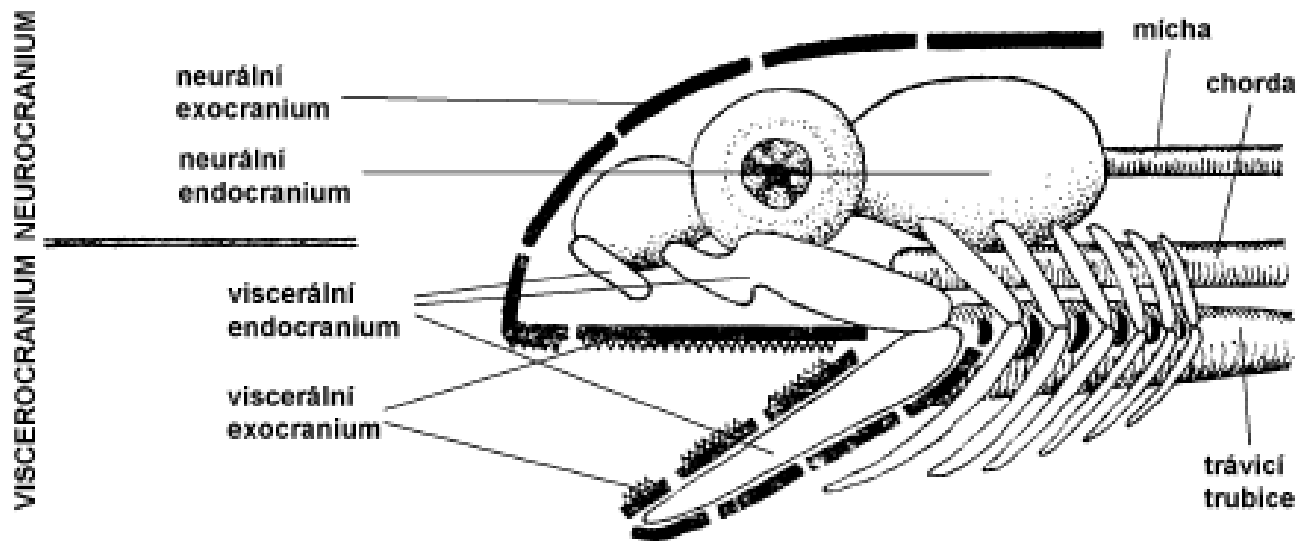
Anura – Squamata - Aves (+crista sterni) - Mammalia
(manubrium, corpus, processus xiphoideus)

chybí: Caudata, Serpentes

- **lebka – cranium, apomorfie obratlovců**



Obě tyto části se skládají z **dermálních i chondrálních kostí**, a označujeme je proto jako **neurální exocranium** (vnější část schránky lebeční, která je tvořena dermálními kostmi) a **neurální endocranium** (vnitřní část schránky lebeční, tvořená kostmi enchondrálního původu). Podobně viscerocranium lze rozlišit na **viscerální exocranium** (soubor dermálních kostí kryjících žaberní oblouky nebo jejich deriváty) a **viscerální endocranium** (elementy žaberních oblouků, vznikajících jako deriváty neurální lišty enchondrální osifikací

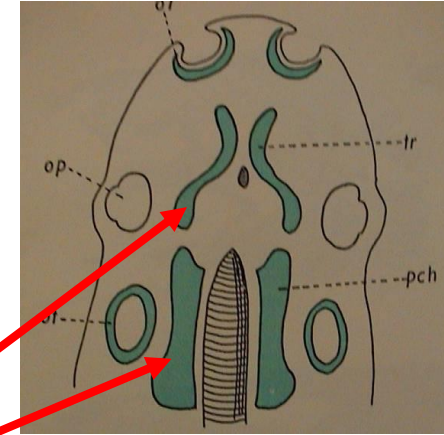


1) neurocranium-ochrana mozku a smysl. org.

ENDOSKELET (somatický) embryonální základ lebky

- 1) jen **senzorická pouzdra + výztuhy**

parachordalia
prechordalia



- navíc 3 páry oddělených smyslových pouzder (čich., zrak., otické)

2) **pololebka** (mihule)

3) **kompaktní l.** (paryby): pouze endokranium = **chondrocranium**



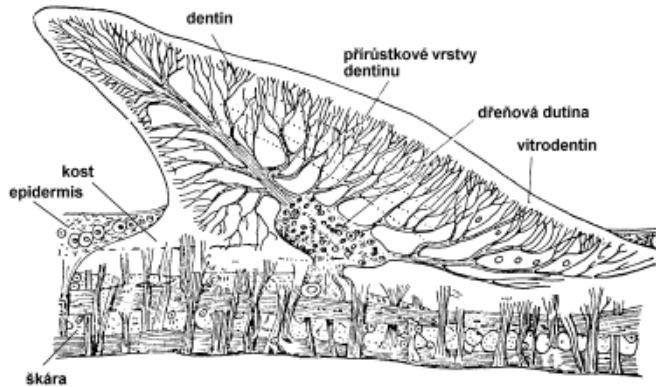
4) **kostěné neurocranium:**

EXOSKELET (krycí kosti dermálního původu=**dermatokranium**
převažuje u většiny dospělců obratlovců, jen na bázi zbytek chondrocrania)

- lebeční klenba: nasale, frontale, parietale, jugale, lacrimale, intertemporale, supratemporale, squamosum, occipitale
- patrový komplex: **pterygoidy**, para-, bazi-, praesphenoid, **vomer**, ossa palatina

Dermatokranium:
krycí kosti lebky
(desmogenní osifikace
z vaziva) - překrytí
chondrocrania a
modernisace lebky:

2) viscerocranium- příjem potravy a její zpracování



Zuby vznikají nezávisle na podložní kosti

Primárně v kůži a hltanu

Dentice – integrovaný celek u Amniot

Produkován zubní lištou

Anamnia –

zuby na všech kostech

ústní dutiny

Např. požerákové zuby

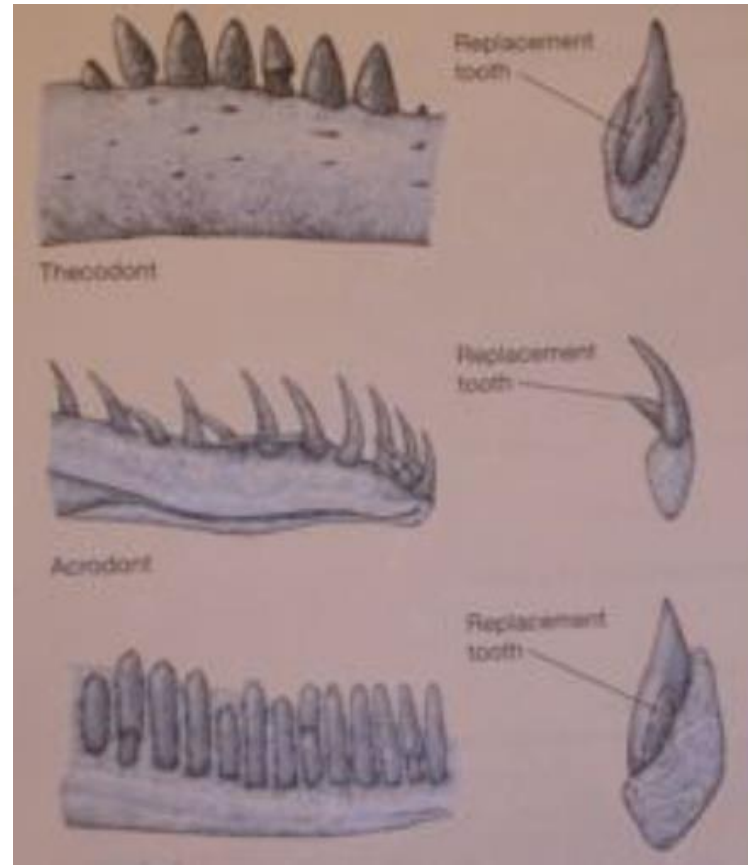
Amniota –

Zuby na dermálních kostech

Sekundární ztráty zubů

Želvy a ptáci

či extrémní rozvoj - savci

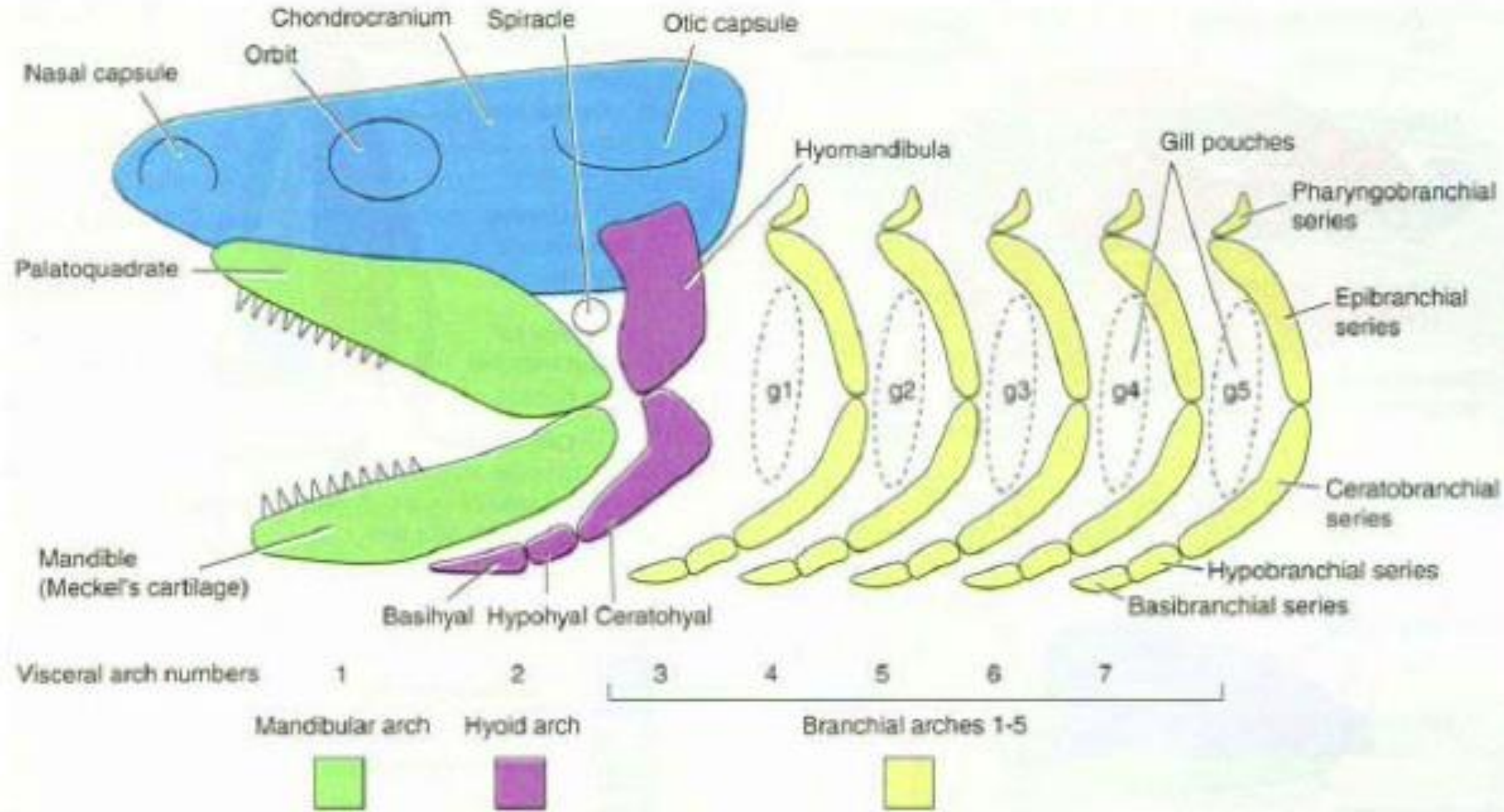


Spojení zubu s čelistí

akrodontní (připojovací
acelulární kost)

pleurodontní (plná
plocha, kolagení spojení
mineralisující cementem)

thecodontní - kořeny v
alveolech (+cement)



z oporných elementů žaberních štěrbin

ENDOSKELET (viscerální) – ektomezenchym odvozený z nervové lišty, chrupavčitý, kostěný

Žaberní oblouky – původně 9, kruhoústí

0. (2) – praemandibulární, 2 zmizely

1. (1) – čelistní (gen Otx a Dlx geny)

Horní: palatoquadratum – quadratum - kovadlinka (incus)

Dolní: mandibulare – articulare – kladívko (malleus)

2. (1) – jazykový (Hox a2 gen)

Horní: hyomandibulare – columella – třmínek (stapes)

Dolní: hyoideum – rohy jazyky – jiné části jazyky

3. Opora žaber (vodní) – části jazyky (Tetrapoda)

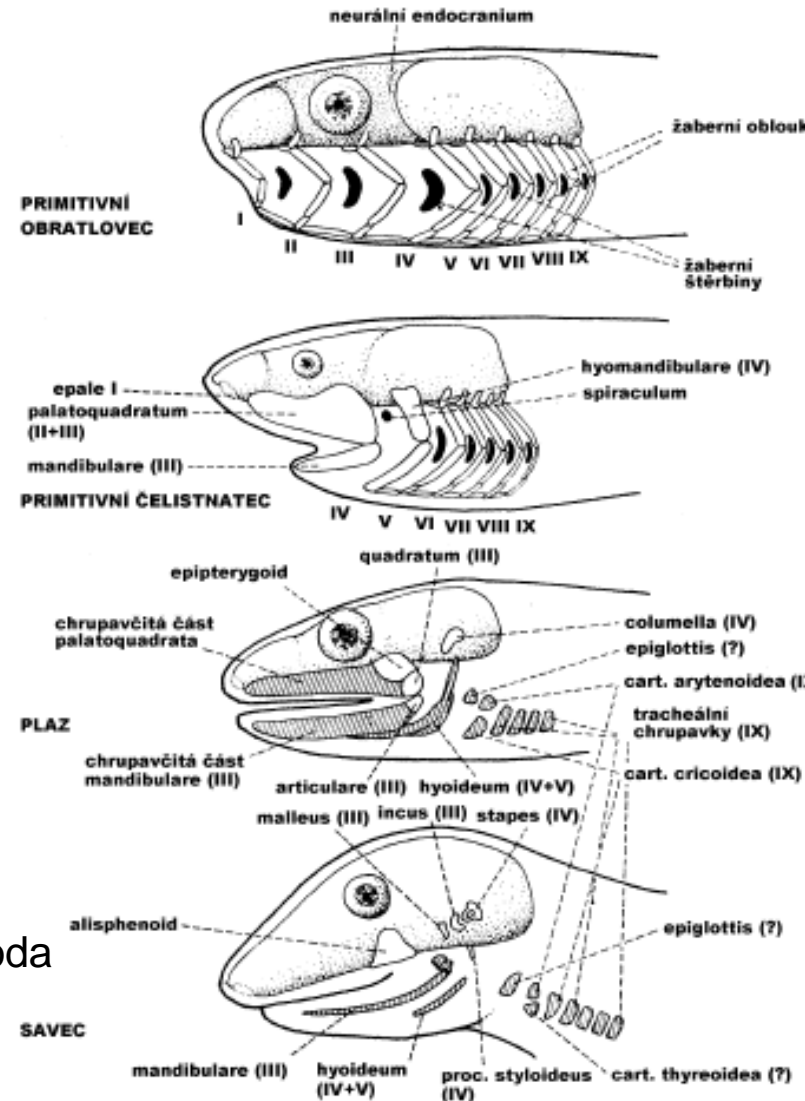
4.-6. opora žaber (vodní) – chrupavky hrtanu

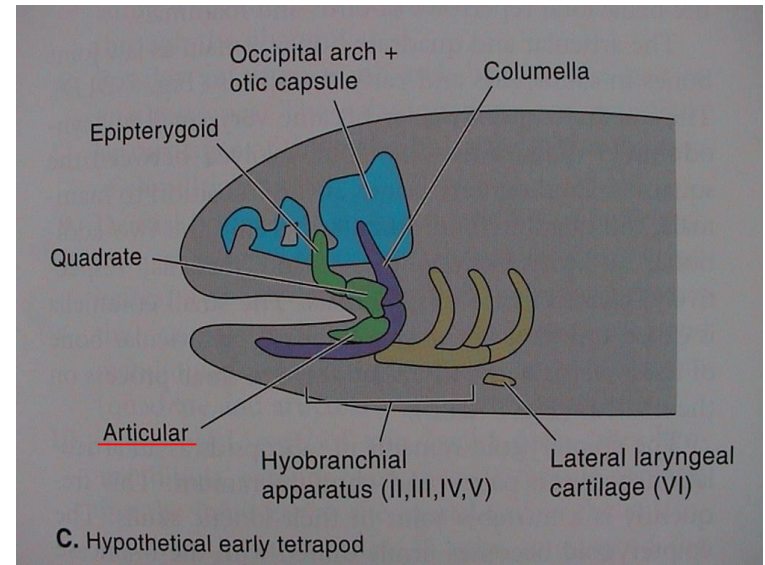
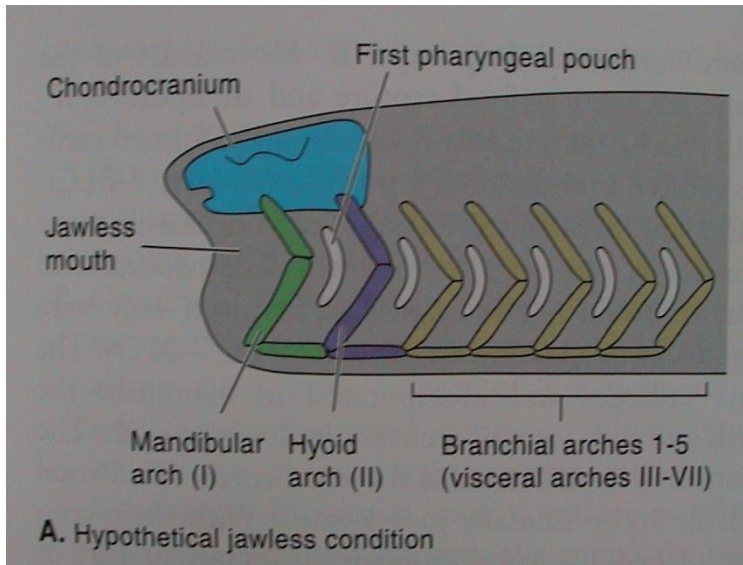
7. Opora žaber – Chondrichthyes až k vymizení u Tetrapoda

EXOSKELET (dermální) – jen kostěný

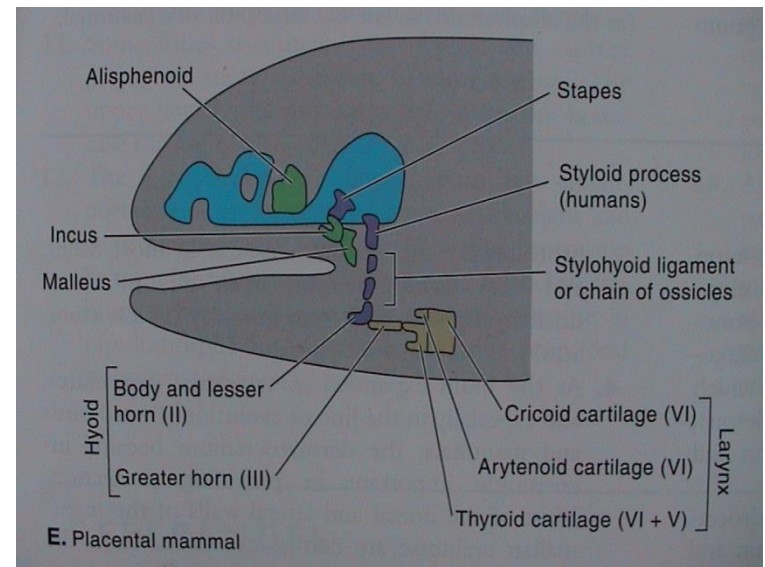
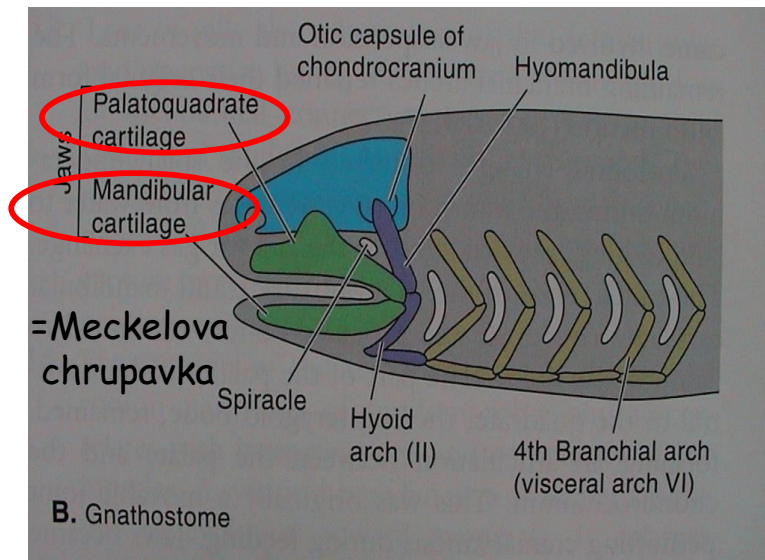
horní čelist: praemaxillare, maxillare

dolní čelist: dentale (mandibula), angulare





Primitivní pancířnatí, paryby a trnoploutví



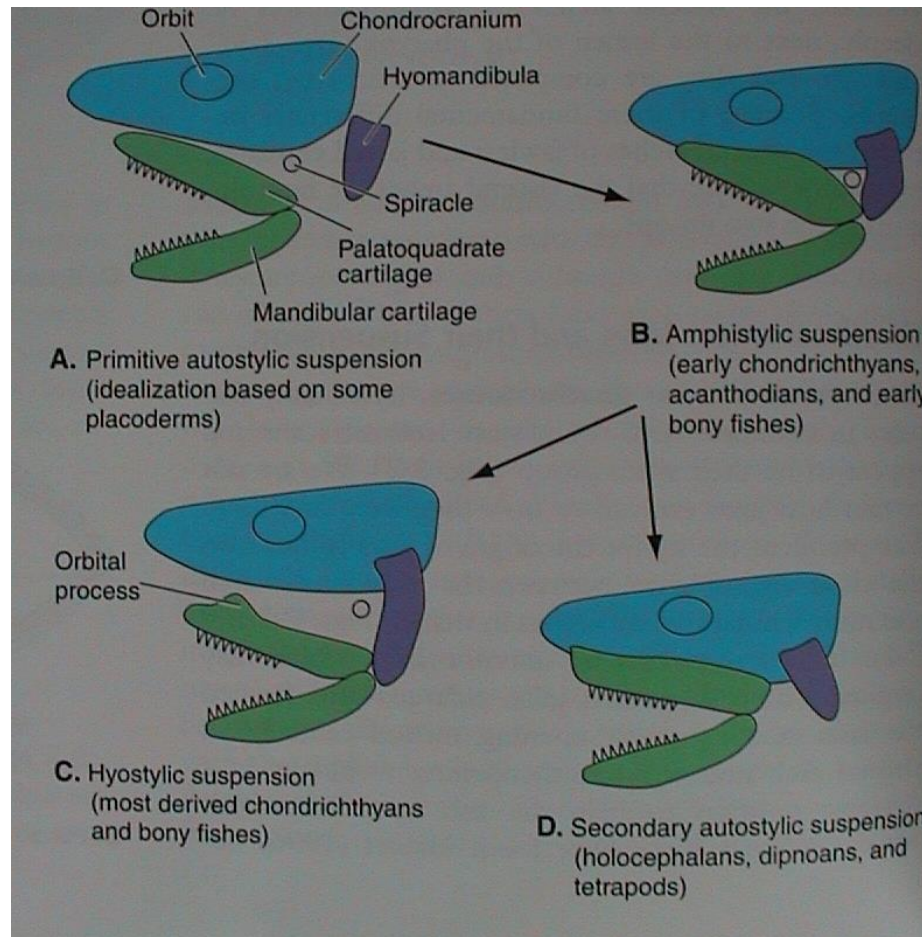
Připojení viscerocrania k neurocraniu

palatoquadratum připojeno k mozkovně přímo
vazy nebo srůstem – **pancířnatci, trnoploutví**

Z 2. oblouku připojeno hyomandibulare,
ale spojení vazem zachováno, **Teleostei**

autostylie
(euautostylie)

amphistylie



hyostylie

sekundární
autostylie
(metautostylie)

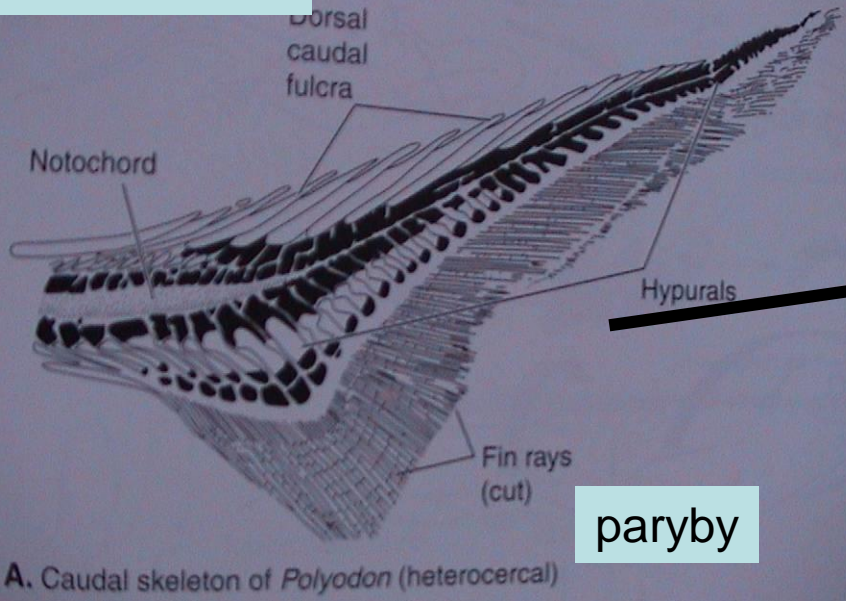
Uvolnění vazů, spojení jen skrze hyomandibulare
Paryby a ryby, paprskoploutvé – druhotná redukce

Srůstá horní čelist (již jen dermálního původu) s
mozkovnou, u suchoz. **Tetrapod**

Nadnášecí fce, volné spoje mezi obratli vs homocerkní ploutev ryb

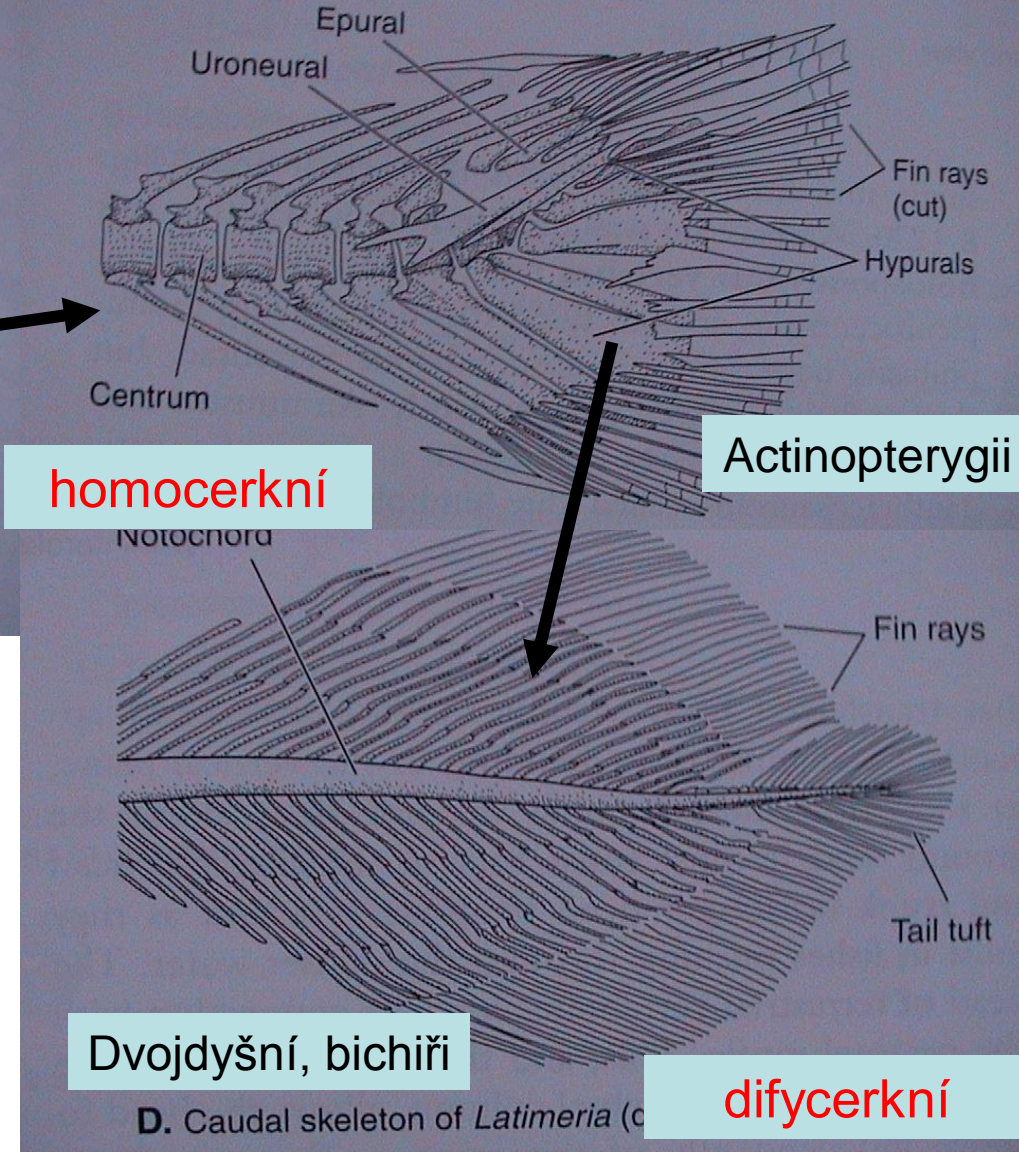
pinna caudalis

heterocerkní



paryby

homocerkní



Actinopterygii

Dvojdyšní, bichiři

difycerkní

Hypuralia = přeměněné hemální oblouky, ohyb nahoru

ploutve - **ichtyopterygia**

nohy – **chiropterygia**

Homologické útvary – pletenec + soubor distálních volných elementů

Párové končetiny jen u čelistnatců

Pletenec přední končetiny

Dermální kosti - ryby – **cleithrum** (dále přetrvává u některých obojživelníků a jako rudiment u synapsidů a plazů, **clavicula** (poprvé u ryb)

Volná přední končetina

paraby – 3 bazální pterygiofory = **bazália**, Za nimi řada radiálních pterygioforů = **radiália**

Actinopterygii – bazália vymizela, radiália zkrácena

! Volná hrudní končetina – **Rhipidistia** (**humerus, radius, ulna, carpalia, metacarpalia, digiti**)

Vodní amniota – ichtyosauři, kytovci, sirény, ploutvonožci

– zvýšení počtu prstů (**polydactylie**) a prstních článků (**polyfalangie**)

Pletenec zadní končetiny

paraby – chrupavka – pubioischiadicum nebo ischiopubicum, u ryb pak splývá v jednu kost

– **basipterygium**,

u suchozemských – mohutnění ve známé 3 kosti – ilium, ischium a pubis

Volná zadní končetina

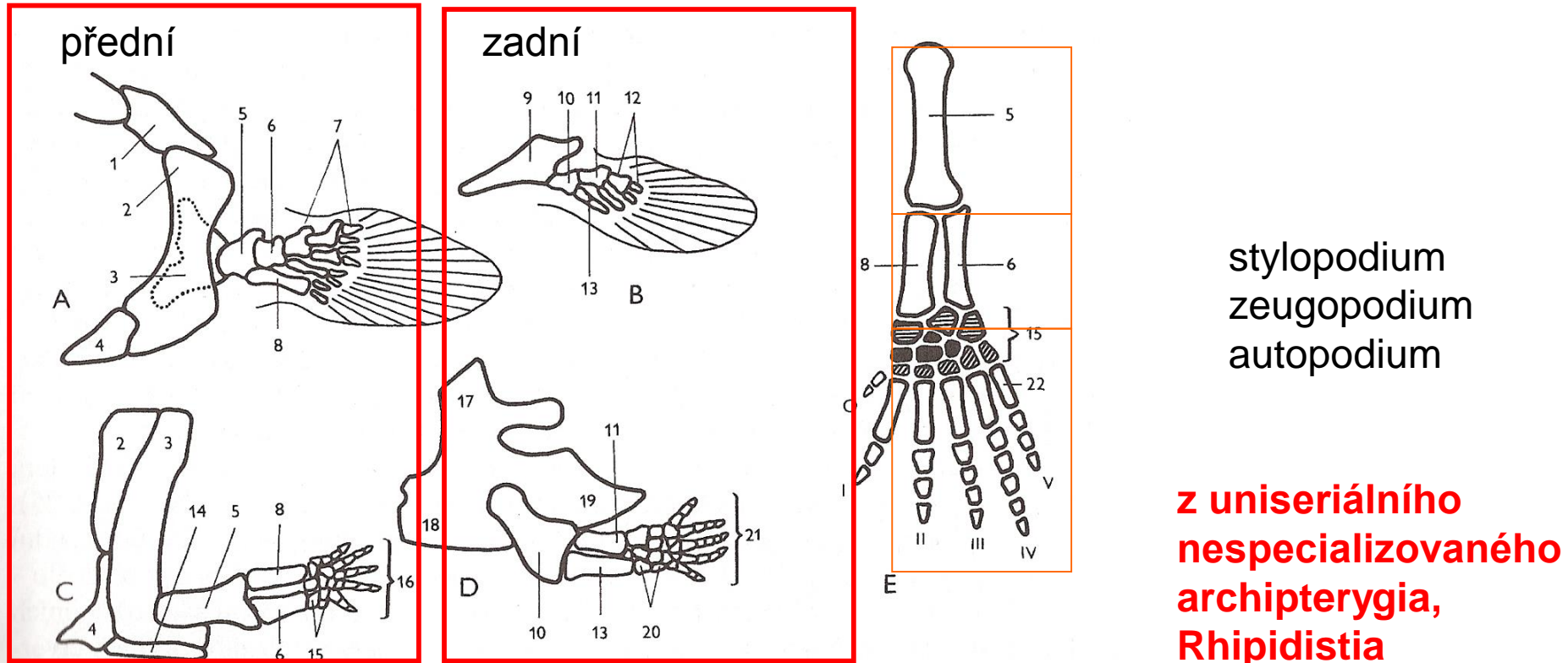
Actinopterygii – bazália i radiália vymizela, paprsky (**lepidotrichia**) dosedají rovnou na basipterygium

U suchozemců – femur, tibia a fibula, tarsalia, metatarsalia, tarsometatarsus u ptáků

Z funkčního hlediska 3 segmenty – **stylopodium** (humerus, femur), **zeugopodium**

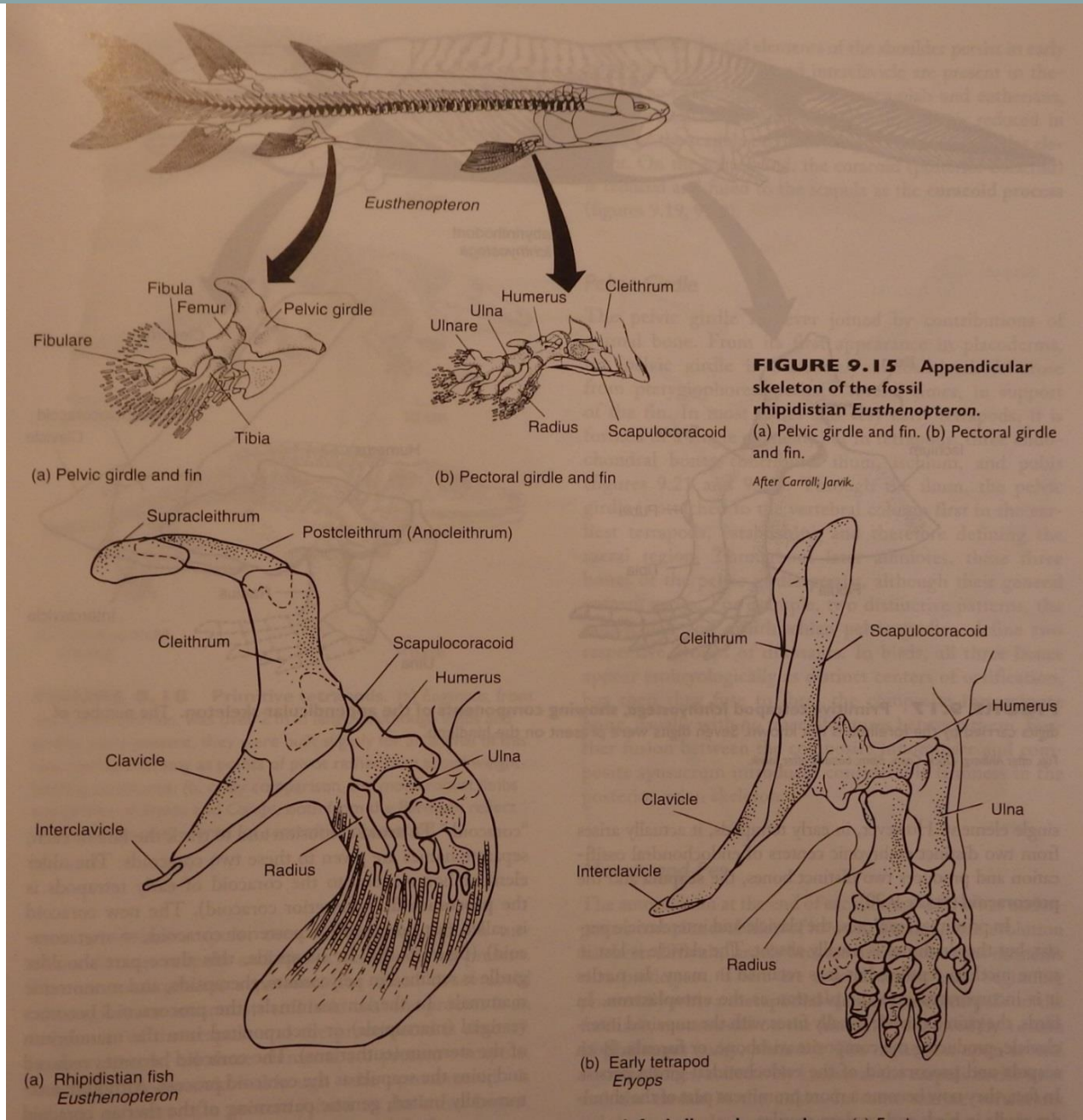
(radius, ulna, fibula, tibia), **autopodium** (prsty)

Vznik chiropterygií Tetrapoda z ichtyopterygia Sarcopterygii



Obr. 25 Vznik chiropterygia z ichtyopterygia: srovnání kostry končetin svaloploutvých ze skupiny Rhipidistia a primitivního fosilního čtvernožce (Ichthyostegalia) a schéma volné přední končetiny čtvernožce. A – prsní a B – břišní ploutev svaloploutvých, C – přední a D – zadní noha čtvernožce, E – hypotetický původní stav chiropterygia. 1 – *supracleithrum*, 2 – *cleithrum*, 3 – *scapula*, 4 – *clavicula*, 5 – *humerus*, 6 – *ulna*, 7 – elementy homologické některým zápěstním kůstkám, 8 – *radius*, 9 – *basipterygium*, 10 – *femur*, 11 – *fibula*, 12 – elementy homologické některým zanártním kůstkám, 13 – *tibia*, 14 – *interclavicula*, 15 – *carpalia*, 16 – *metacarpalia* + *phalanges*, 17 – *ilium*, 18 – *ischium*, 19 – *pubis*, 20 – *tarsalia*, 21 – *metatarsalia* + *phalanges*, 22 – *metacarpalia*; 0, I, II, III, IV, V – nultý prst (tzv. *praepollex*), první, druhý, třetí, čtvrtý a pátý prst.

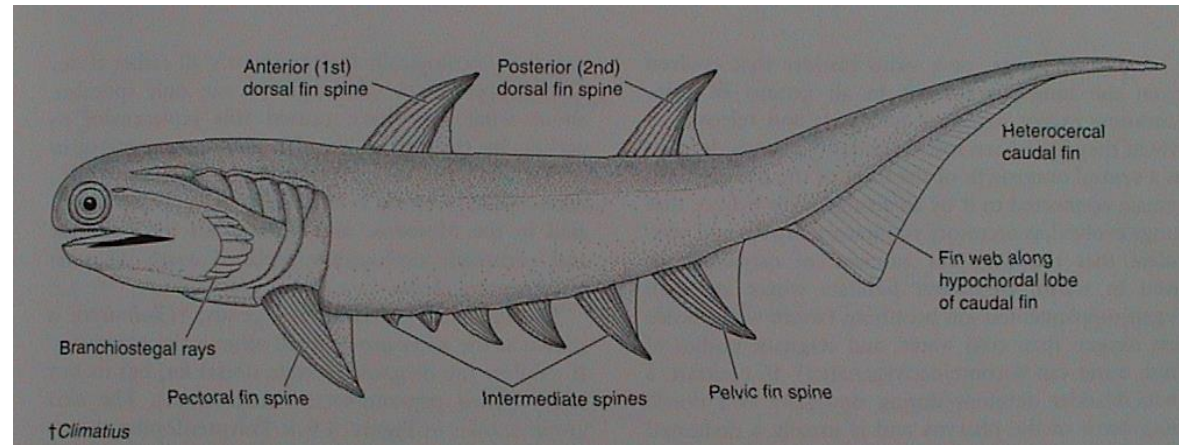
**z uniseriálního
nespecializovaného
archipterygia,
Rhipidistia
(Sarcopterygii)**



Vznik párových ploutví

1) metapleurová teorie: rozpad párového ploutevního lemu (metapleur), redukce a jejich následný posun do dvou párů

Acanthodii – trnoploutví



2) EVO-DEVO – exprese Hox 13 (maximální v ocasním segmentu embrya a pak v končetinových základech)

svalstvo

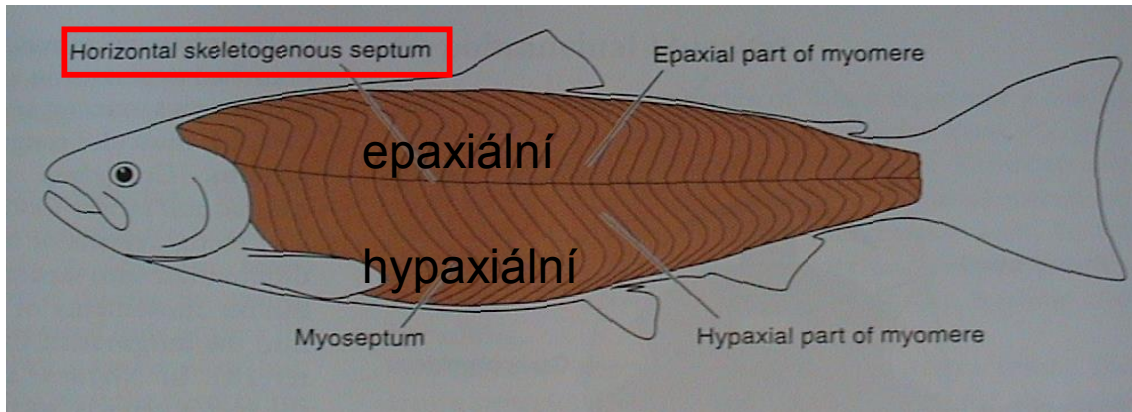
kontrakce svalových vláken

somatická svalovina -příčně pruhovaná, z myotomu somitů

viscerální svalovina -ze splanchnopleury, hladká útrobní, srdeční sval, sval. žaludek, ptáků

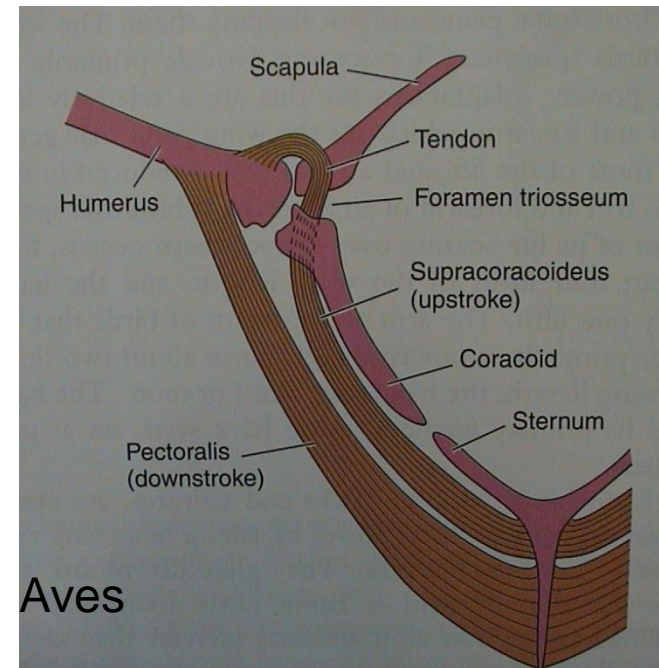
branchiální svalovina –z BNL, příčně pruhovaná žaberní (žvýkací, mimické a platysma u savců)

kožní svalovina –mezodermová vrstva, z dermatomu (čepýření peří, ježení srsti)

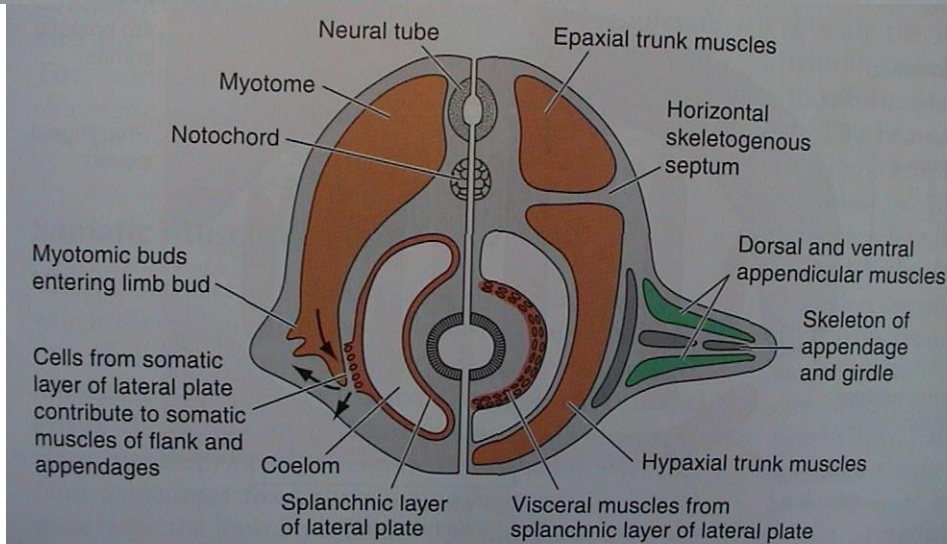
**Metamerie** (vodní)

Boční sval –myomery a myosepta
-epaxiální a hypaxiální část,
septum horizontale

Rozpad bočního svalu
(suchozemští)



Aves

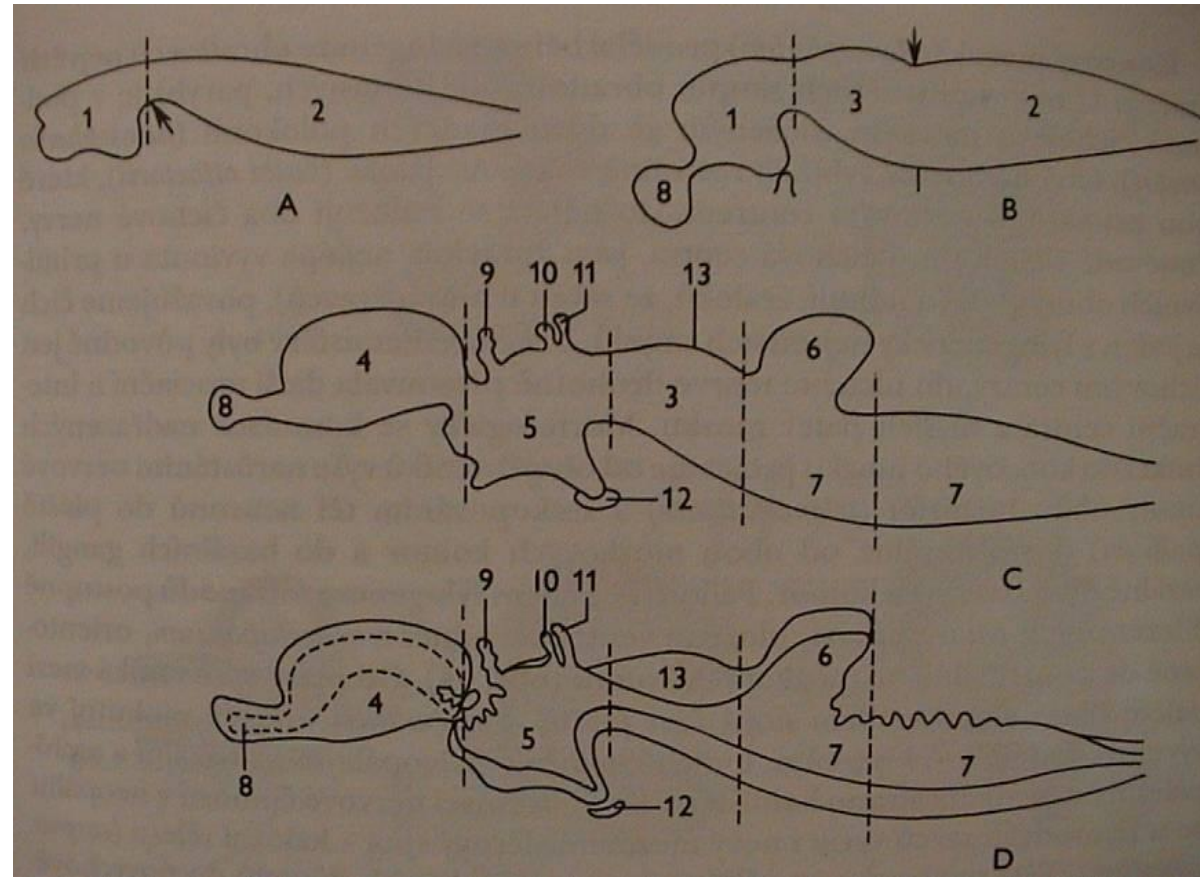


nervová soustava - regionalizace, už dávno u bilater. předka, NS = **CNS** + **periferní nervstvo** mozek, mícha a míšň, hlavové (10, 12) a vegetativní systém: (para)sympaticus

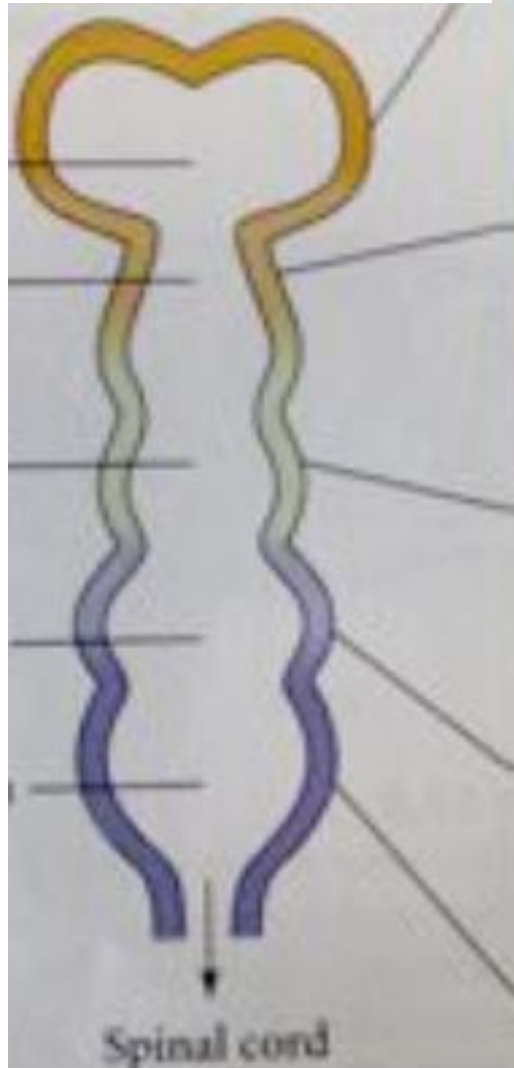
A) **2 váčky** mozku – v embryu
 Prosencephalon (přední mozek)
 Rhombencephalon (7 rhombomer, Hoxgeny)
 (zadní moz.)

B) **3 váčky** (původní obratlovčí-mihule)
 1. Prosencephalon
 2. Rhombencephalon
 3. Mesencephalon (stř. mozek)

C+D) 5 částí
 4. Telencephalon
 savci mají na spoji hemisfér
 corpus callosum
 5. Diencephalon (mezi-
 3. Mesencephalon
 za tvorbu odpovídají HOX
 Otx, Emx
 6. Metencephalon – mozeček
 (cerebellum) a pons Varoli
 (až savci)
 7. Myelencephalon
 za tvorbu odpovídají HOX
 Pax, Hox



Funkčnost – 5 váčků



Telencephalon

Diencephalon

Mesencephalon

Metencephalon

Myelencephalon

Čichový lalok

Hippocampus – paměť

Cerebrum – asociace,
inteligence

Retina - zrak

Epithalamus – pineální orgán

Thalamus - pohybové centrum,
optické a sluchové neurony

Hypothalamus – teplota, spánek, dýchání

Optický lalok,

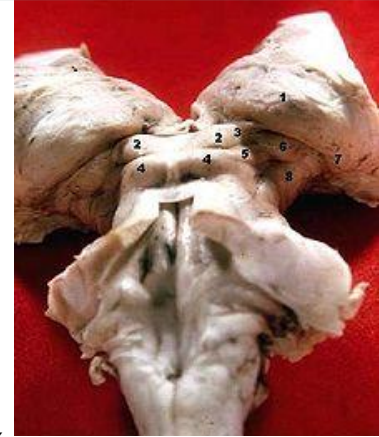
pohyb hlavy za zvukem a obrazem

U savců redukce na čtverohrbolí

Cerebellum – koordinace, pohyb svalů

Pons – spojení cerebra a cerebella (jen savci)

Medulla – reflexy a podvědomé činnosti



CNS, periferní a vegetativní

- povrch těla jako neurální skelet

CNS – mícha a mozek

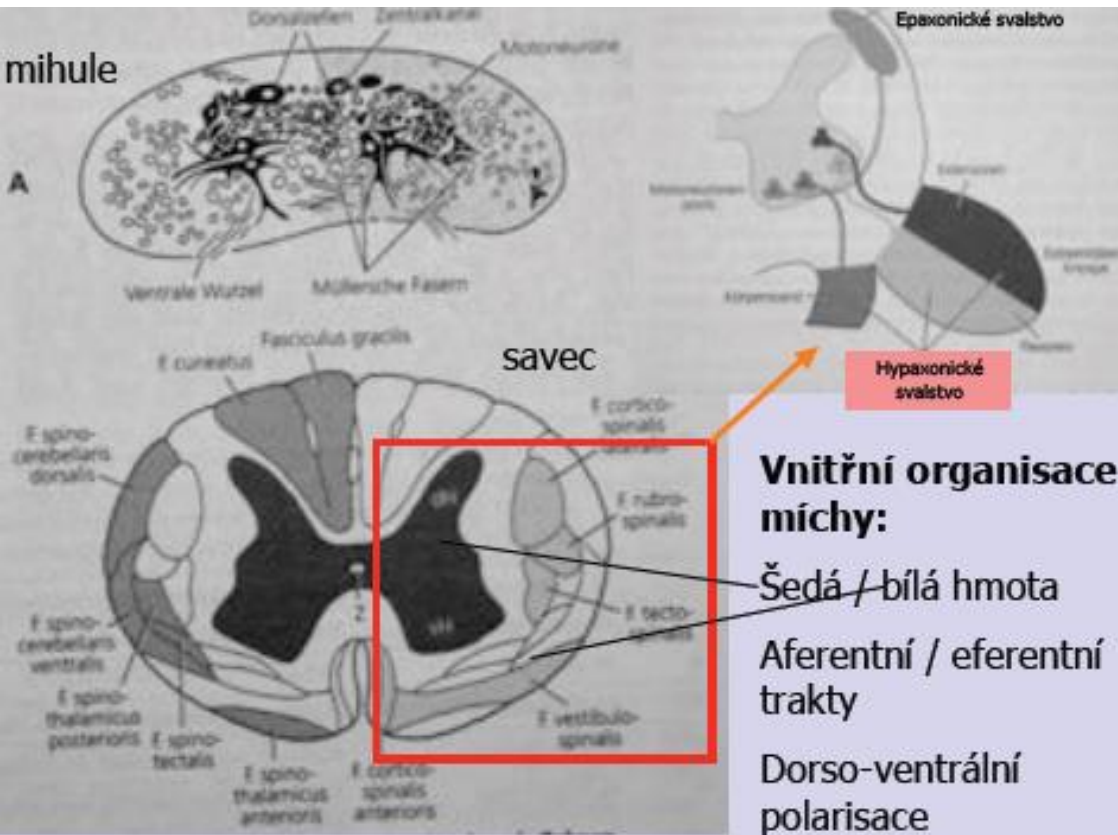
Dorsoventrální polarizace Pax geny, Shh

– indukce z notochordu

Dráhy – dorzálně sensorické, ventrálně motorické

Mícha – segmentární uspořádání, rhombomery

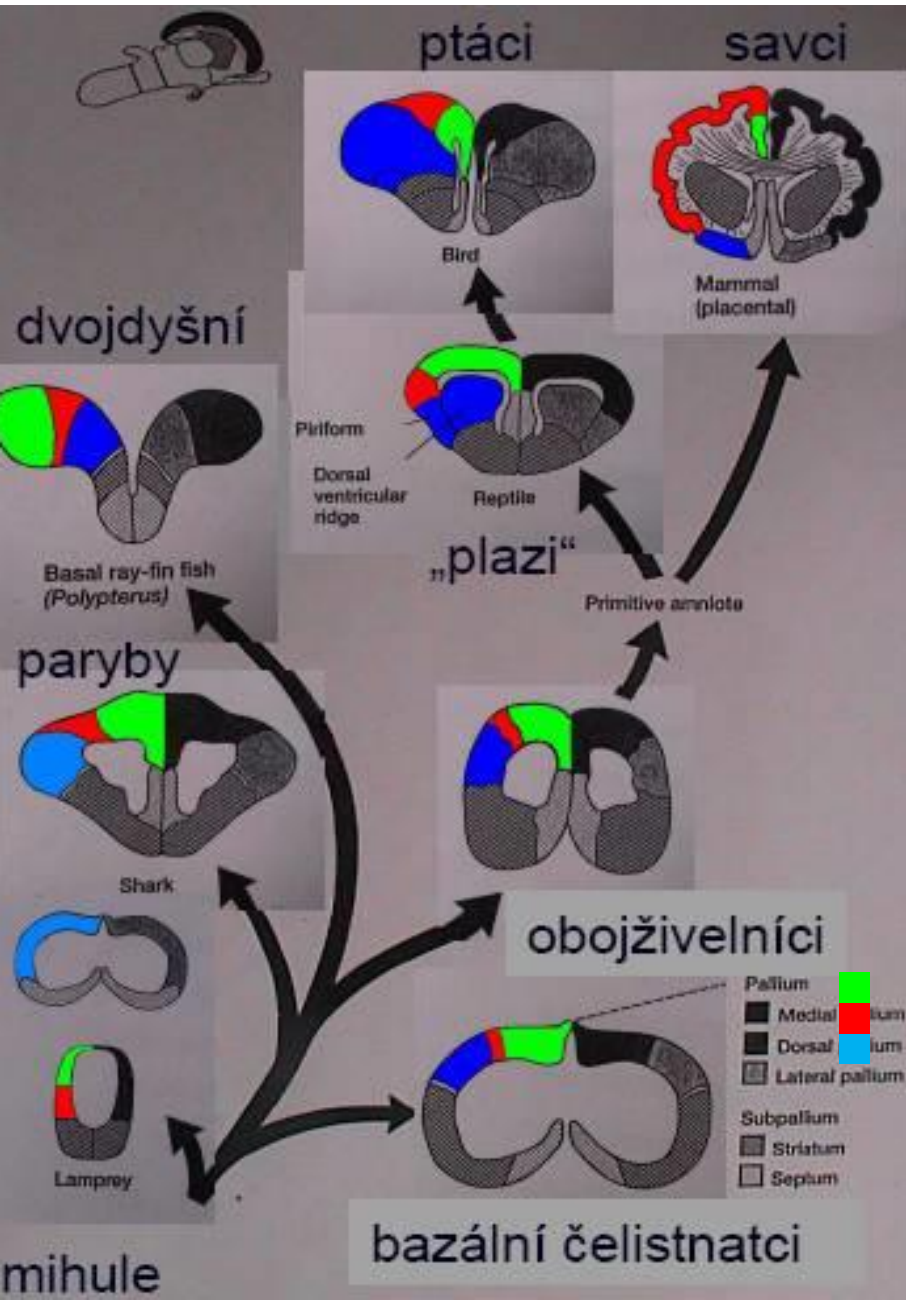
Šedá a bílá hmota, míšní nervy, ganglia



Šedá hmota, zprvu kolem komor,
bez diferenciacie
pak k povrchu **kůra (cortex)**

Pallium a bazální ganglia –
Subpallium (striatum, septum) –
spojování a segmentace –
vysvětlení změn

**V současnosti předpoklad
diferenciacie struktur, které
existují od společného
předka**



Fylogeneze šedé hmoty

významné inovativní změny :

Dorzální komorový hřeben

(plazi a ptáci) – stereoskopické vidění

Hippocampus

u savců – sensorické funkce, explorační chování, krátkodobá paměť

piriform – laterální pallium savců, olfaktorické informace

Subpallium –

septum – limbický systém

striatum – koordinace pohybu

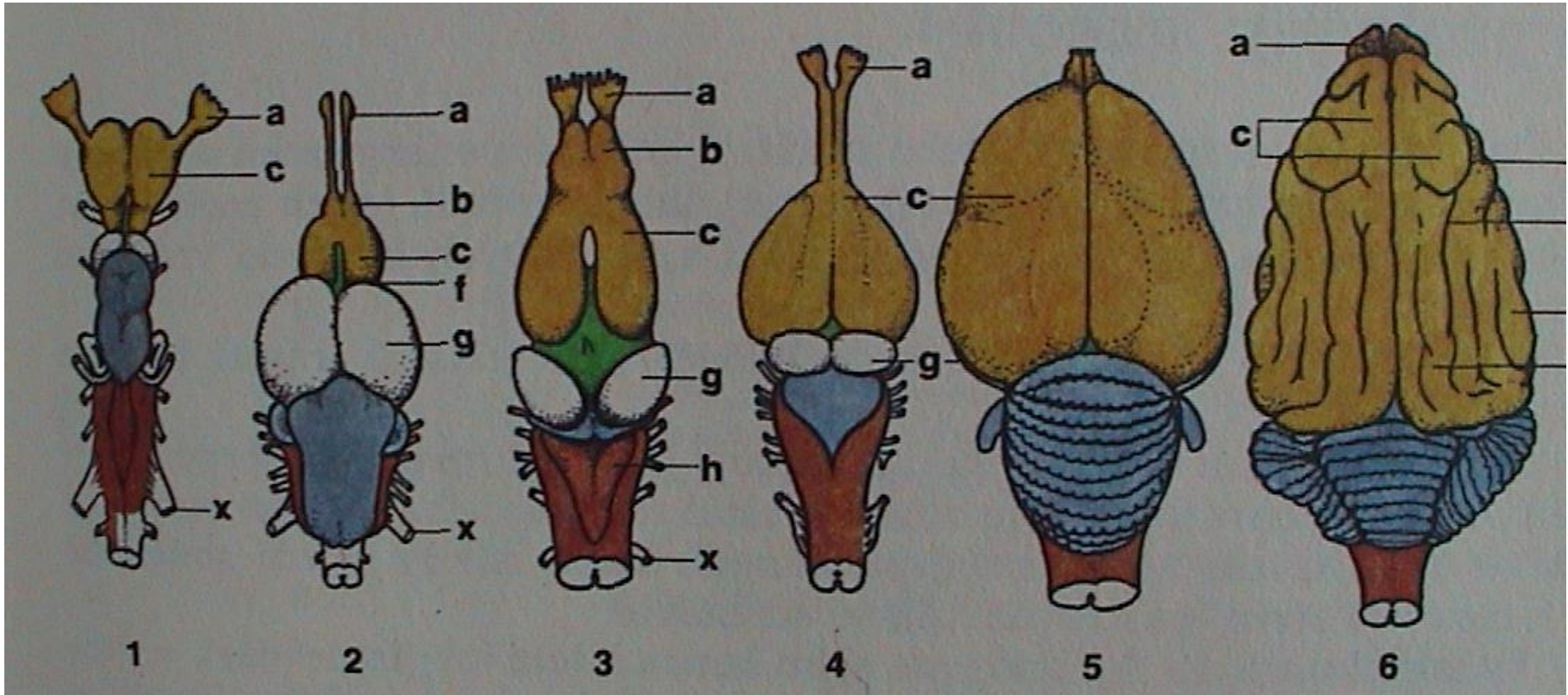
Šedá kůra – rozvoj u plazů
+ rozvoj hypothalamu a thalamu

Pallium – plášť tvořený kůrou cortex

Agnatha - **diencephalon**

Teleostei - **mesencephalon**

ostatní – **telencephalon (gyrifikace)**



1 Chondrichthyes

2 Teleostei

3 Amphibia

4 Reptilia

5 Aves

6 Mammalia

a – bulbus olfactoricus

b – diencephalon

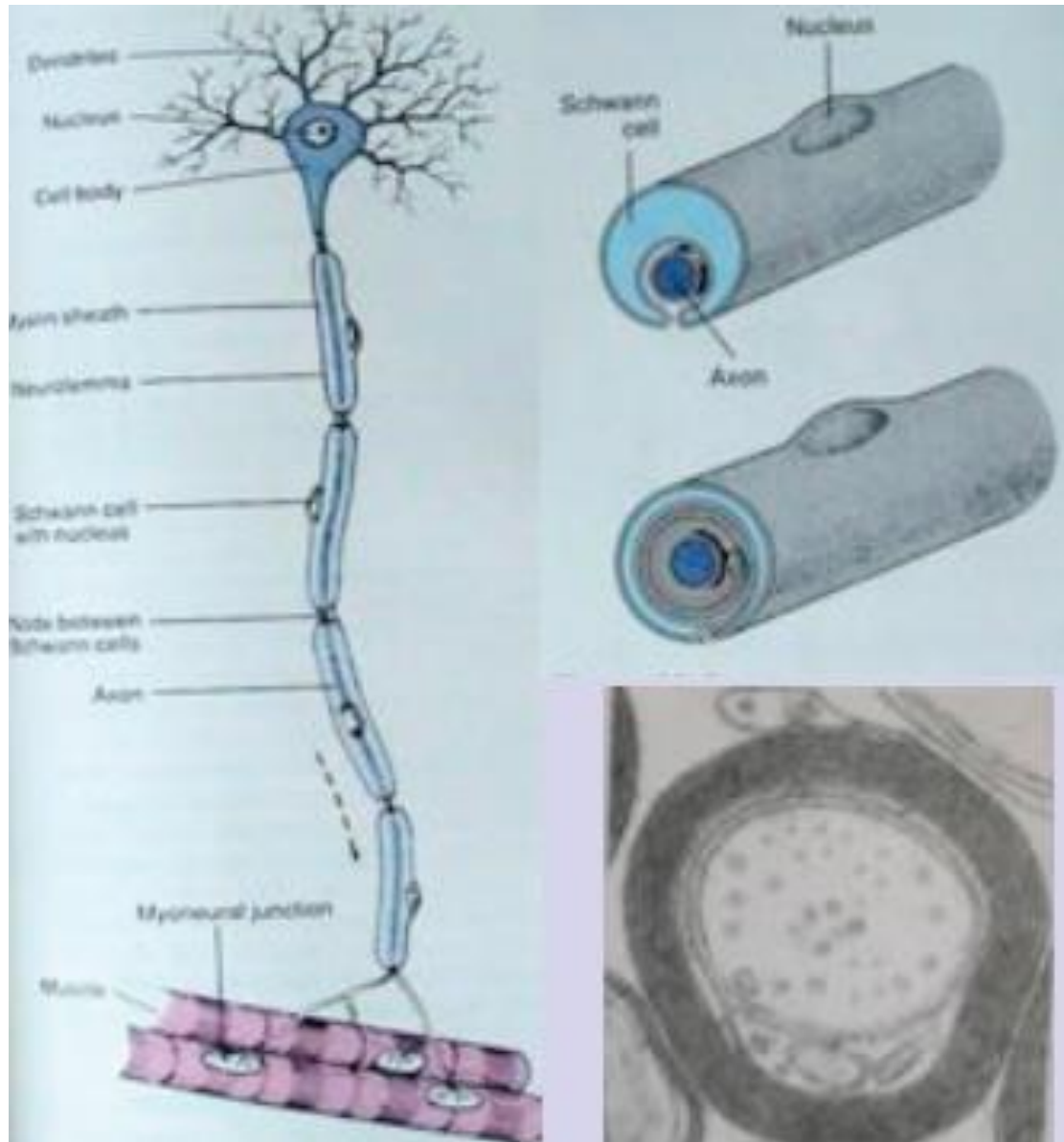
c - telencephalon

g – mesencephalon

h – metencephalon

x - myelencephalon

Mozek je již obalen dvěma
plenami, osídlování souše



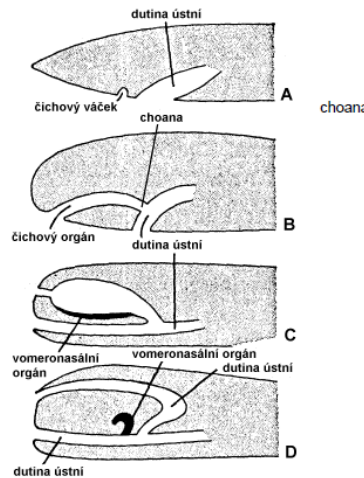
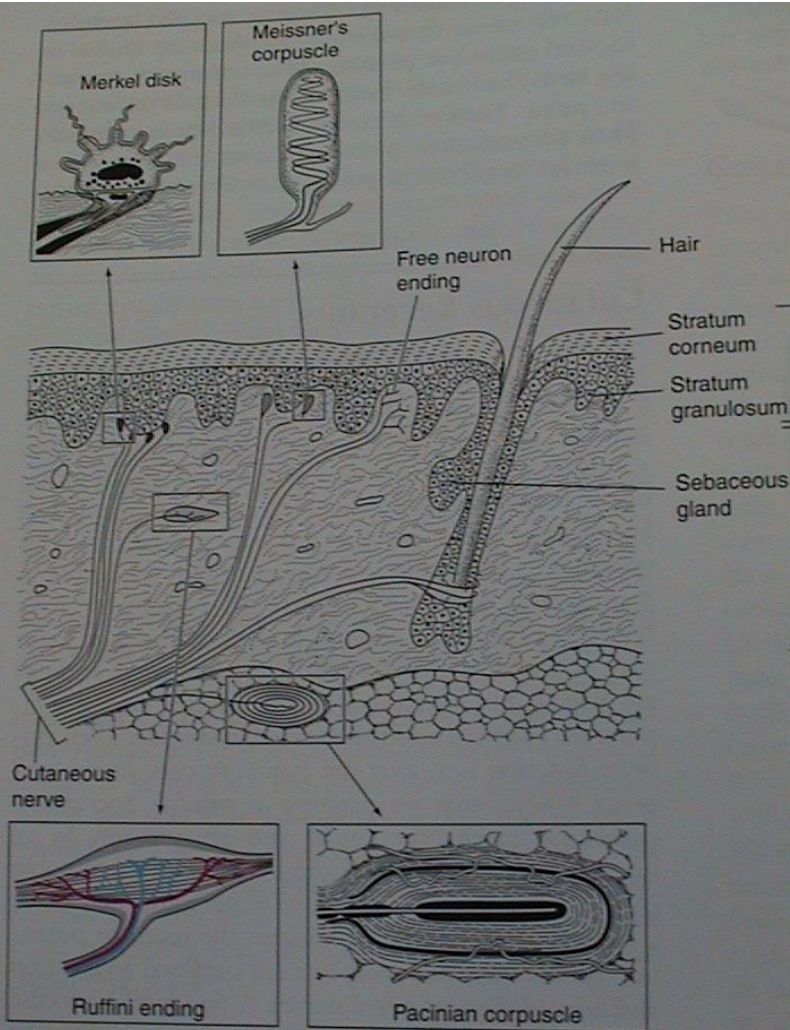
Myelinizace neuronů
efektivní inervace
dlouhé axony
možnost velkého těla

Schwanovy buňky
neurální lišta!

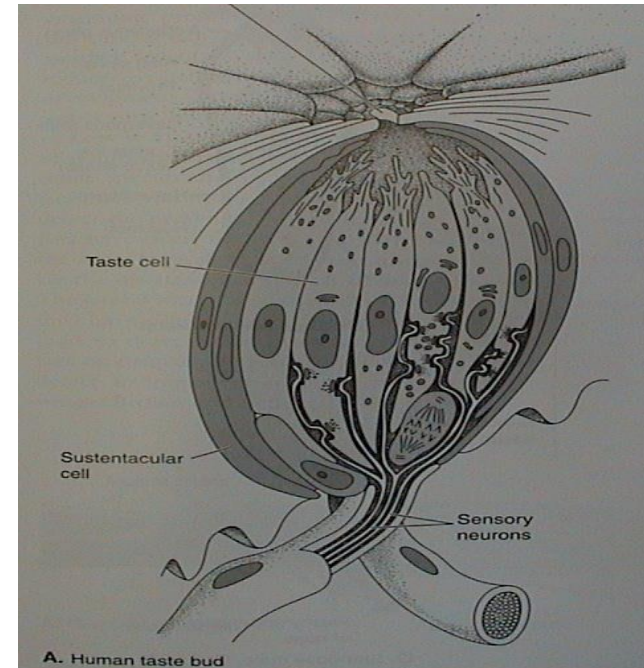
primární a sekundární receptory:

- a) extero-, propio-, entero-; (z neuronů)
- b) chemo-, mechano-, radio-(foto-, termo-)
z **obrvených buněk, apomor. obratlovců**

kožní receptory (exteroceptory)
volná nervová zakončení -bolest;
Merkelovy terčičky (sek.)-hmat od obojž.
–dotek tělíska-nervosvalová, šlachová
-Meissner, Pacini,Herbst-hmat;
Krause, Rufini-chlad, teplo
-chuťové pupeny a pohárky
vchlípením epiderm. plakod – čichový o.
nozdrý nebo choany
(úst. dutina a čich.váčky)

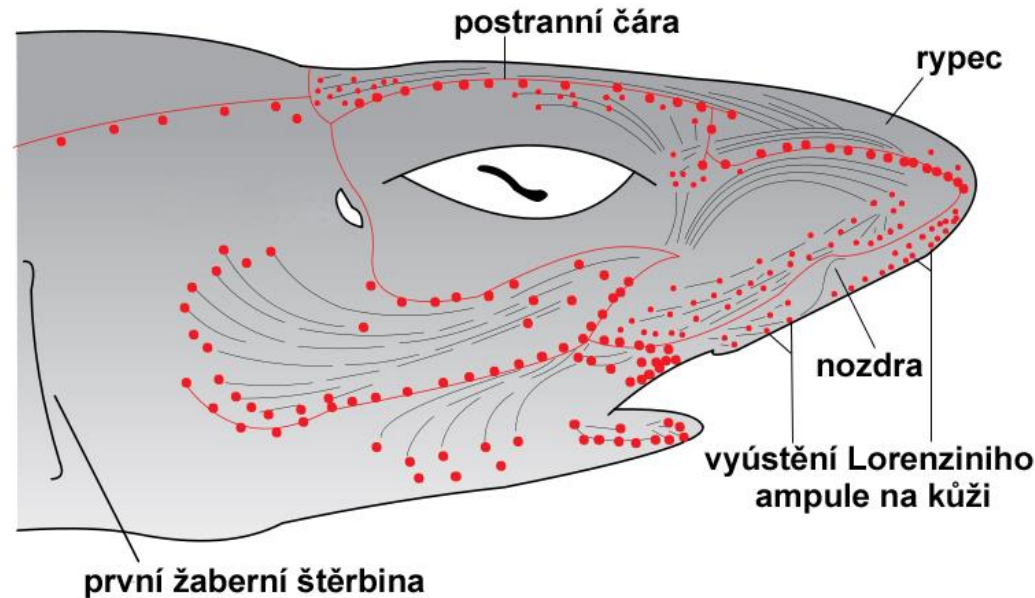
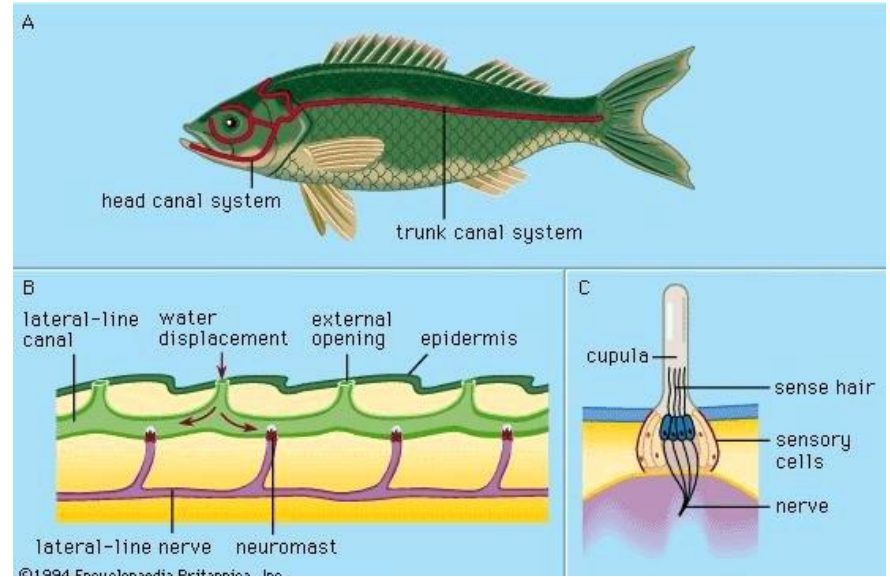
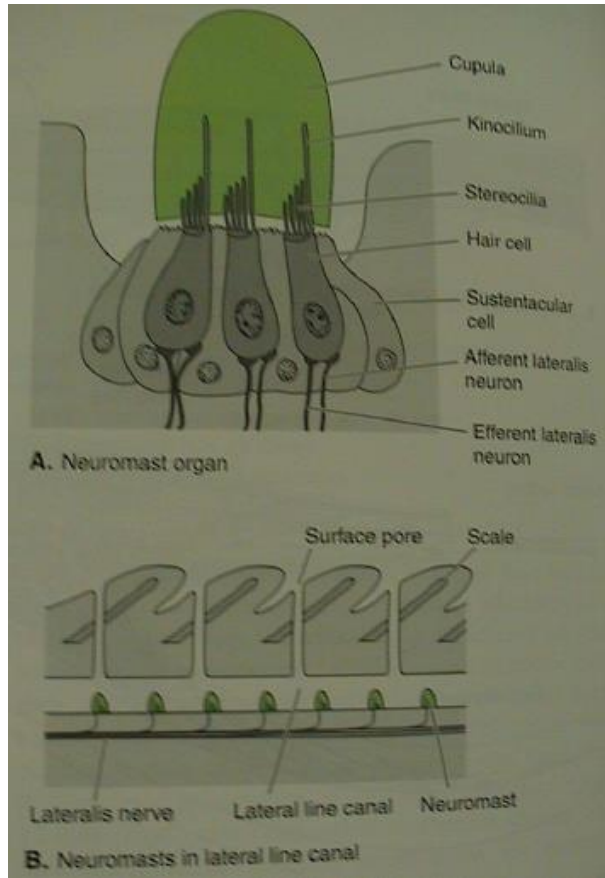


Obr. 285 Schema stavby a pozice čichového orgánu. A - stádium u žraloků (a v principu u všech primitivních vodních obratlovců s výjimkou lalokoploutvých ryb skupiny Rhipidistia), B - stádium u lalokoploutvých ryb skupiny Rhipidistia, C - stádium u obojživelníků, D - stádium u ještěřů a hadů. Podle Neala a Randa, ze Smithe (1960).

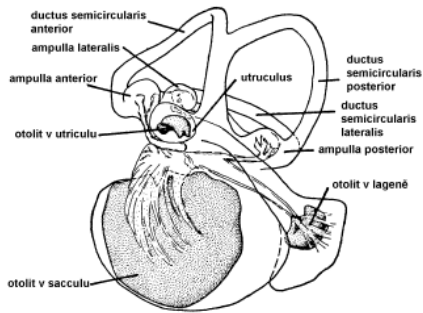


A. Human taste bud

proudový orgán
 buňky neuromasty
 boky ryb, postranní čára

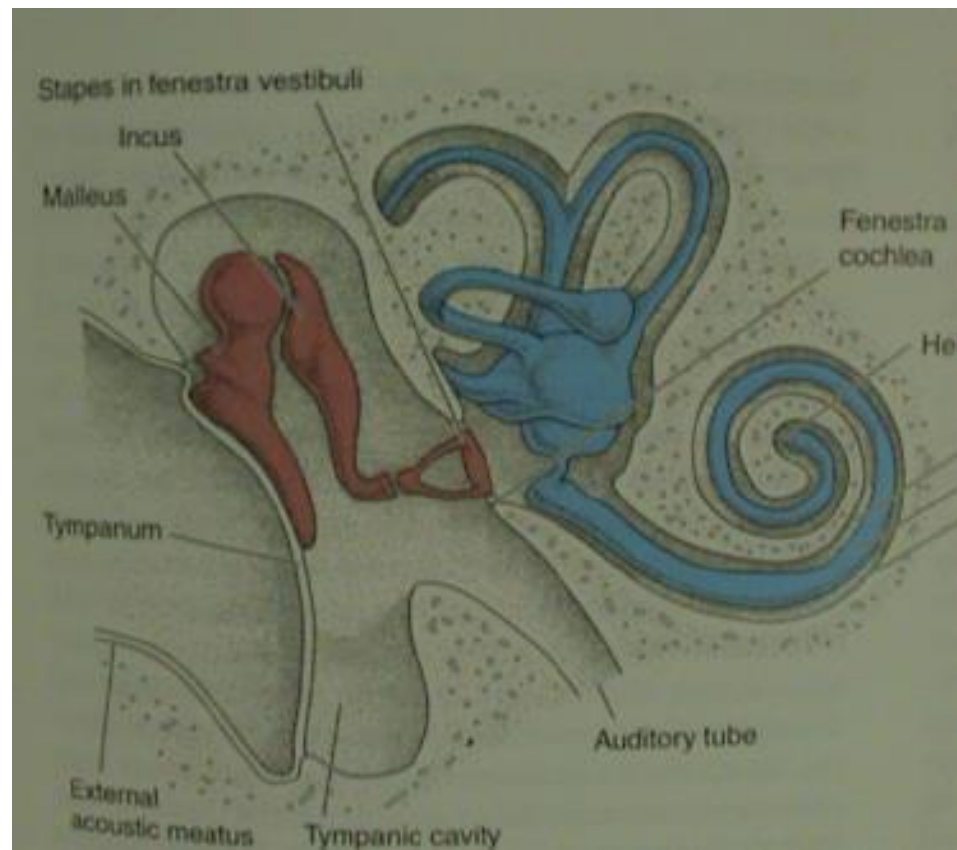


Lorenziniho ampule
 - elektroreceptor

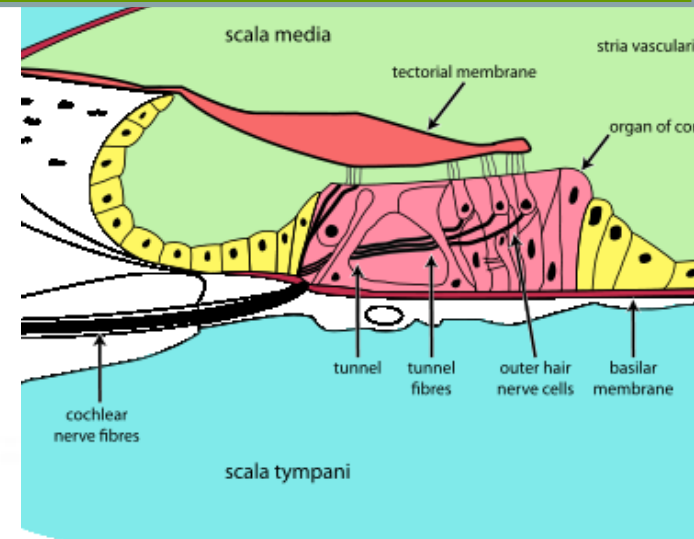
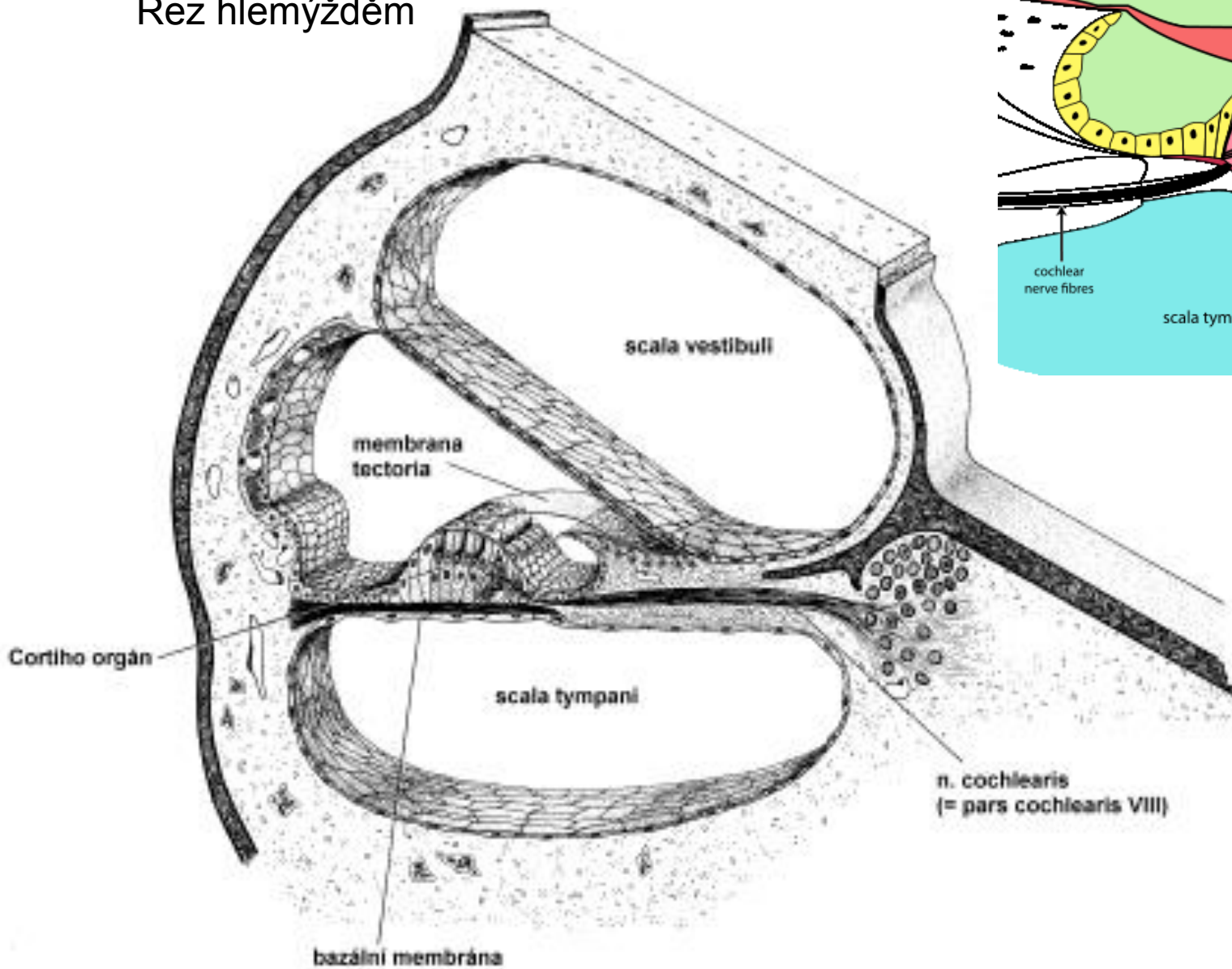


- A. vnitřní ucho** -kostěný (perilymfa) a blanitý labyrint (endolymfa); vestibulární aparát, sluchová lagena-cochlea statokonie - drobné, statolity (3 otolity) –velké
- B. střední ucho** -středoušní dutina, tympanum, sluchové kůstky (1- columella, 3 – kladívko, kovadlinka, třmínek), oválné a kruhové okénko, Eustachova trubice
- C. vnější ucho** –zevní zvukovod, boltec

sluchově rovnovážný orgán



Řez hlemýžděm



Inverzní komorové oko jednotné stavby!!!

elektromagnetické záření

380-760nm

ale i IR(větší nm), UV (menší nm)

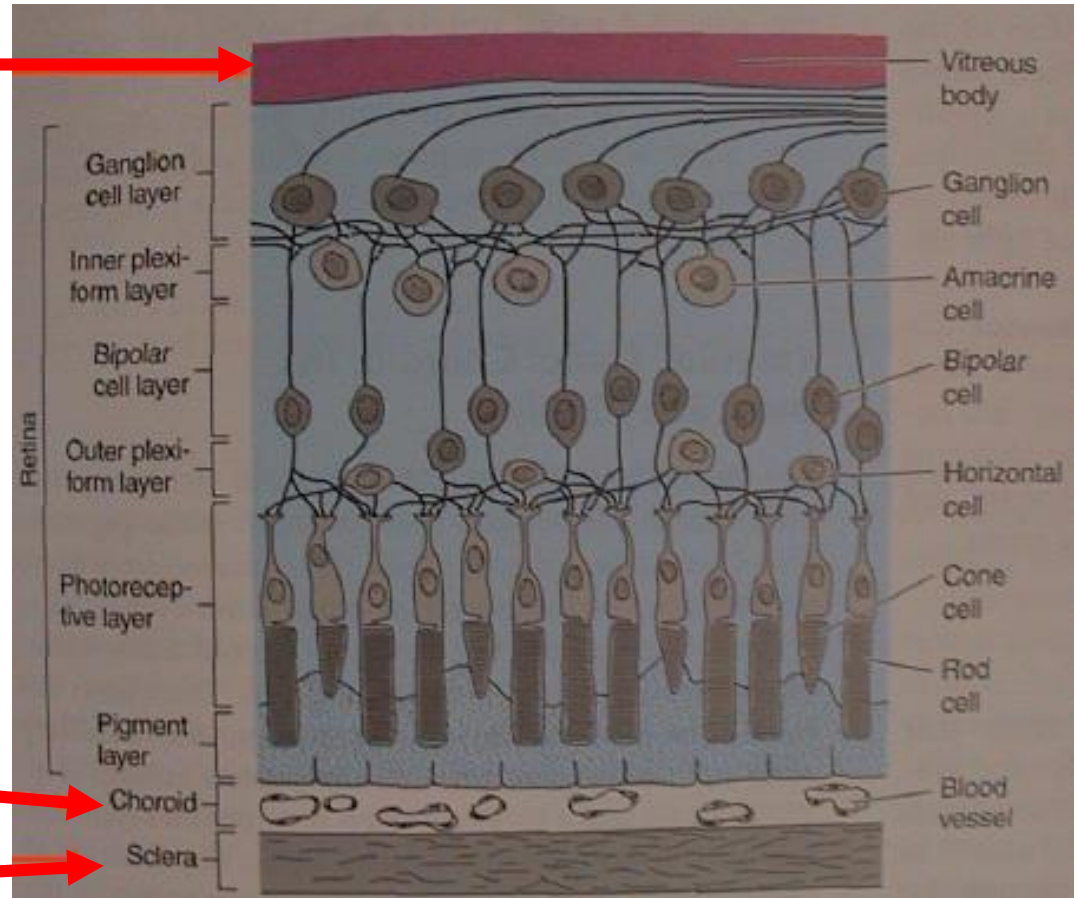
tyčinky a čípky
sklivec
(corpus vitreum)

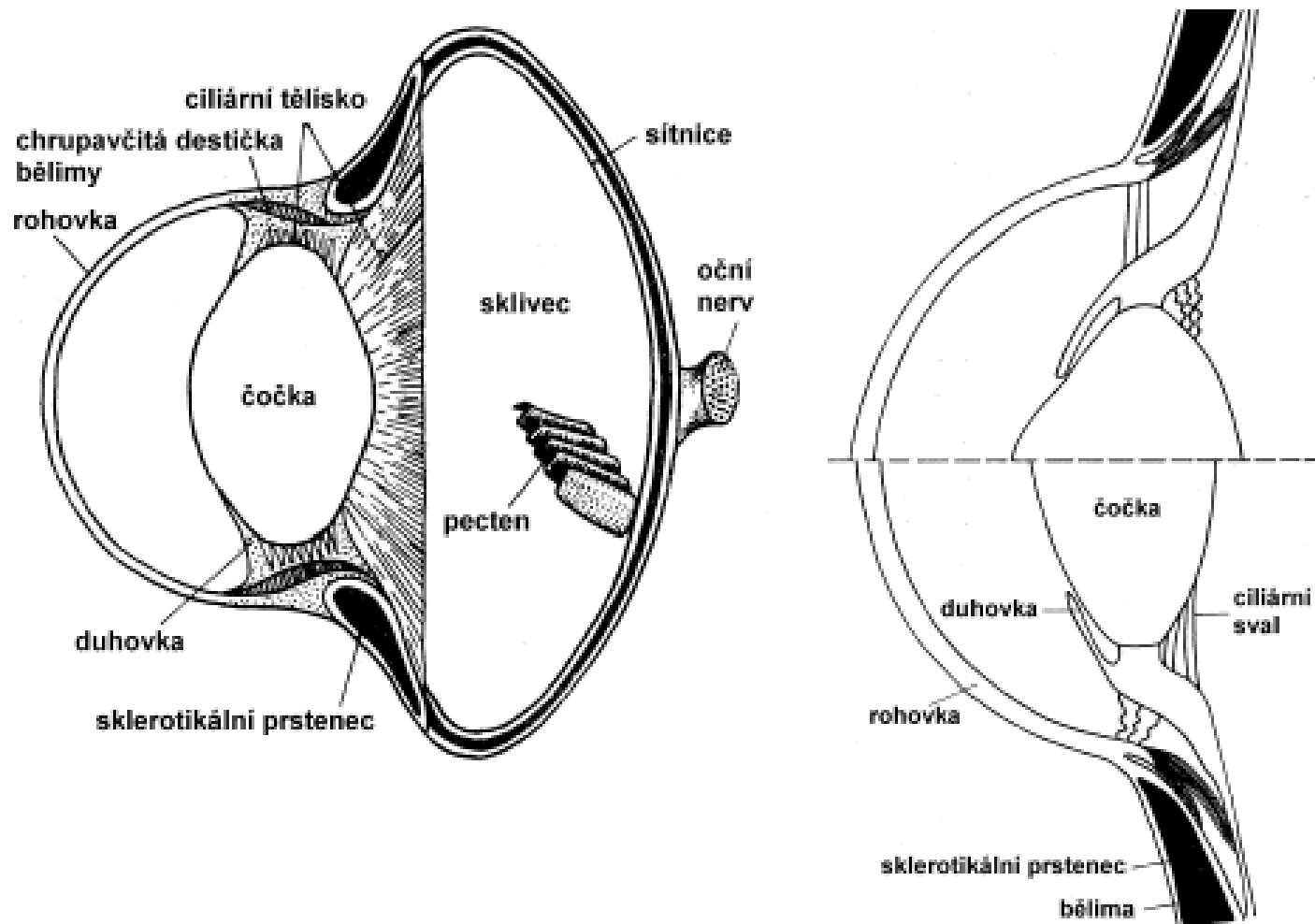
sítnice (11 vrstev) (retina)

cévnatka
(chorioidea)

bělima
(sclera)

1. bělima(+ rohovka),
 2. cévnatka (+ duhovka, pupilla),
 3. sítnice;
- přední a zadní komora, čočka (lens),
řasnatý val (corpus ciliare)

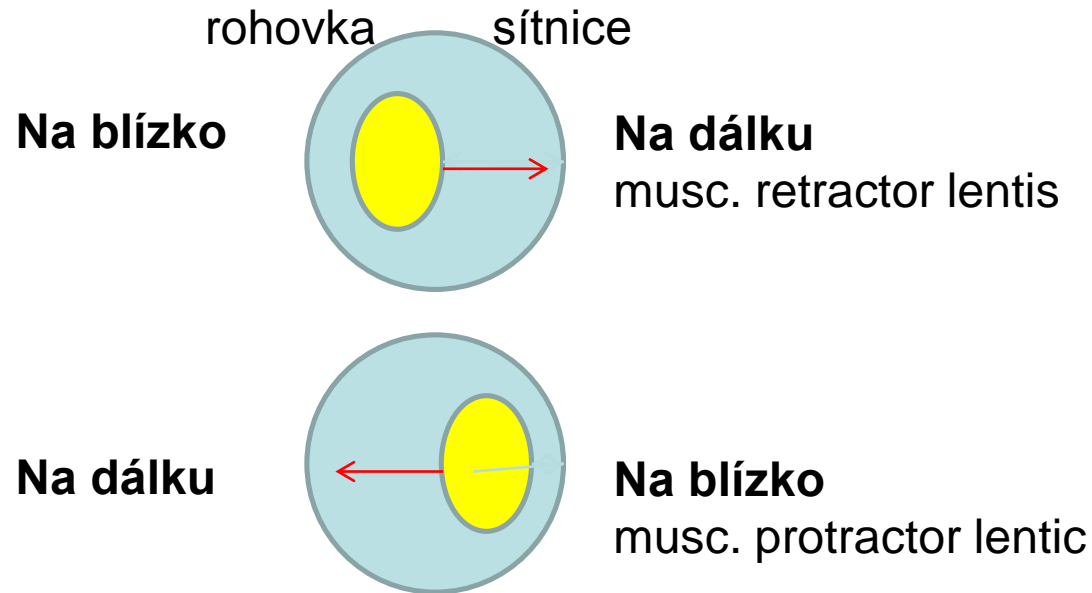




Obr. 299 Svislý řez okem sovy (vlevo) a mechanismus akomodace oka u ptáků (vpravo). Dolní polovina pravého obrázku představuje klidové stadium, horní polovina stav při akomodaci (viz smrštěný ciliární sval). Podle Grozinského a kol. (1976).

Akomodace – zaostřování oka

Klidové stádium



Mihule a kostnaté ryby

Paryby, obojživelníci

Na dálku

Na blízko



Amniota – plazi, ptáci, savci

trávicí soustava

ústní dutina

jazyk (jen Tetrapoda)

hltn plicní vaky (bichir), plyn.měchýř

jícen (1)

játra (2)

žlučník (3)

slinivka břišní (7)

žaludek (6)

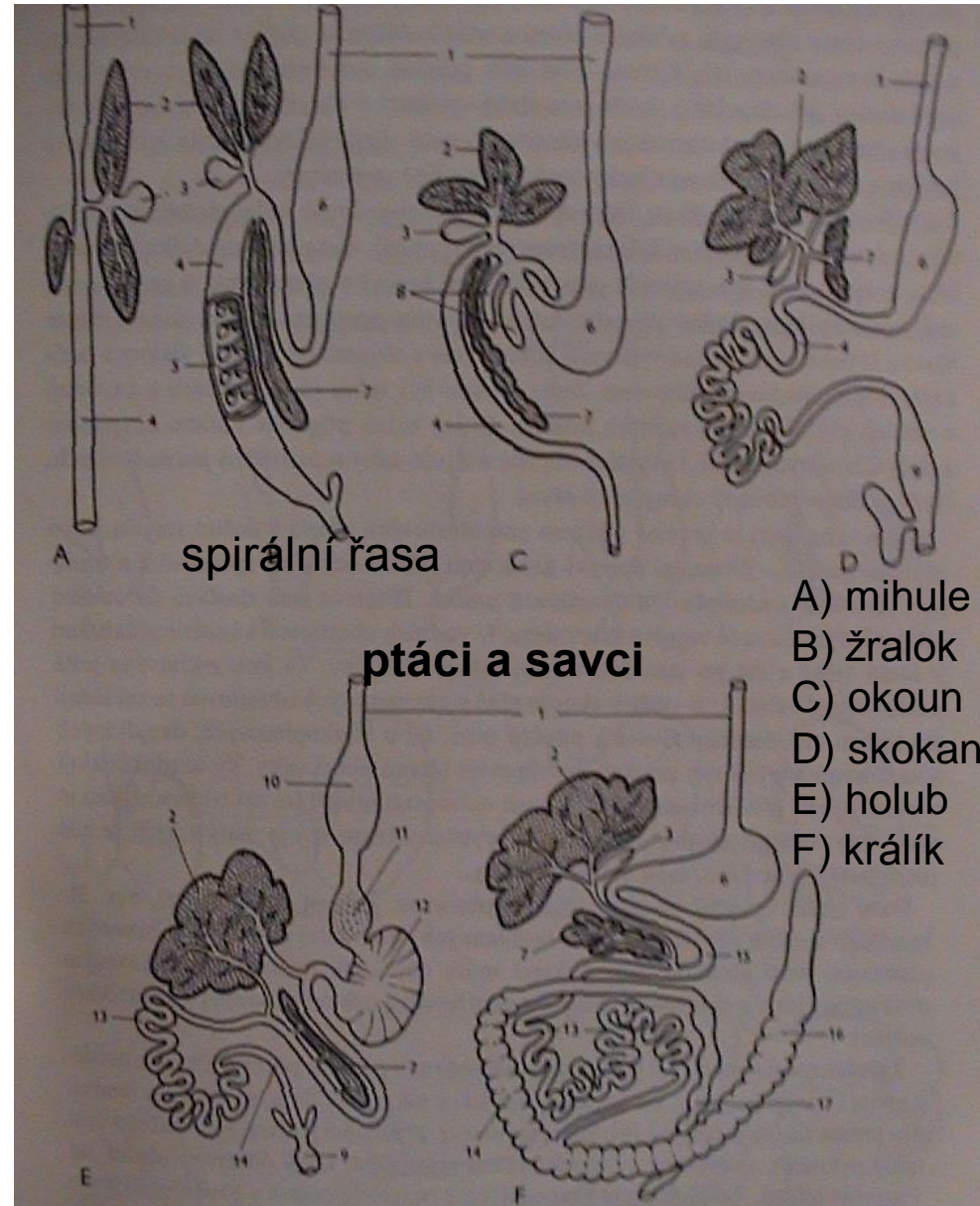
střevo 13 tenké, 14 tlusté, 16 slepé

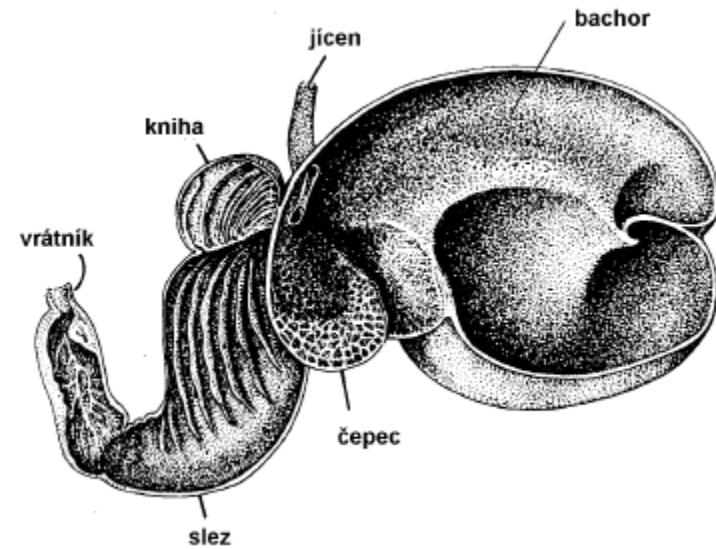
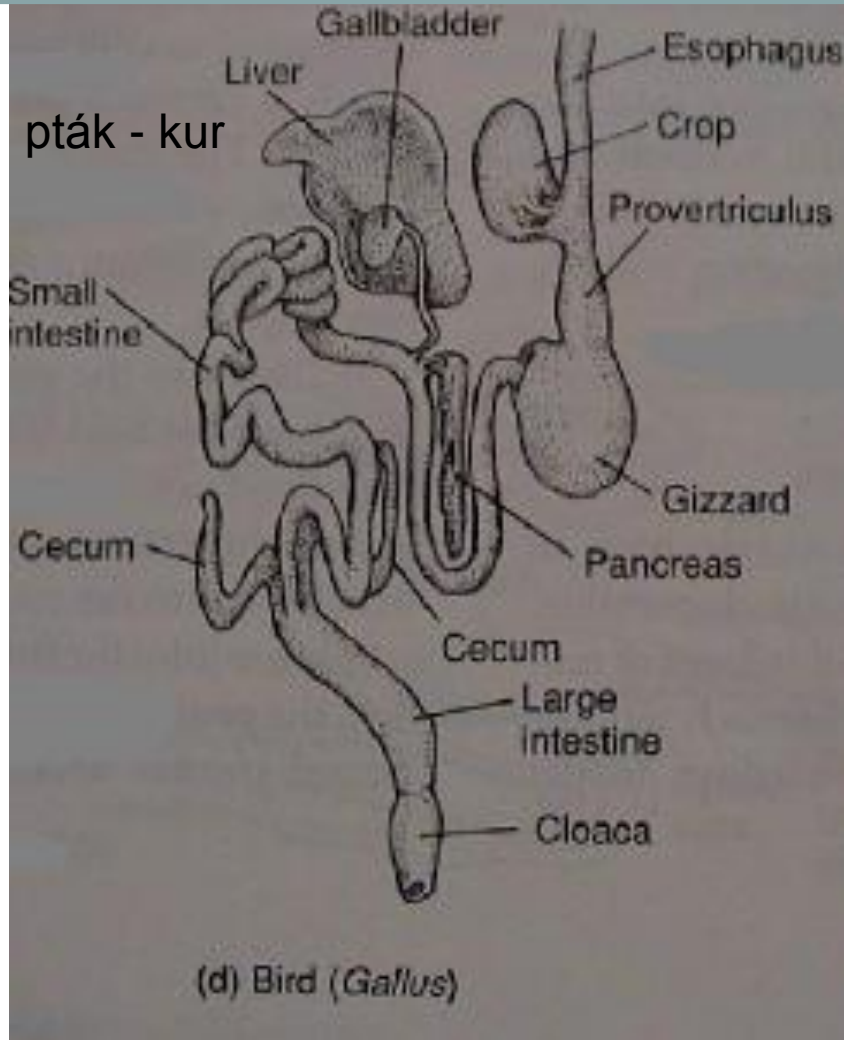
u vodních nečleněné, ale spirální řasa

pylorické výběžky

prodlužování střeva (střevní kličky)

- diference (tenké a tlusté střevo)



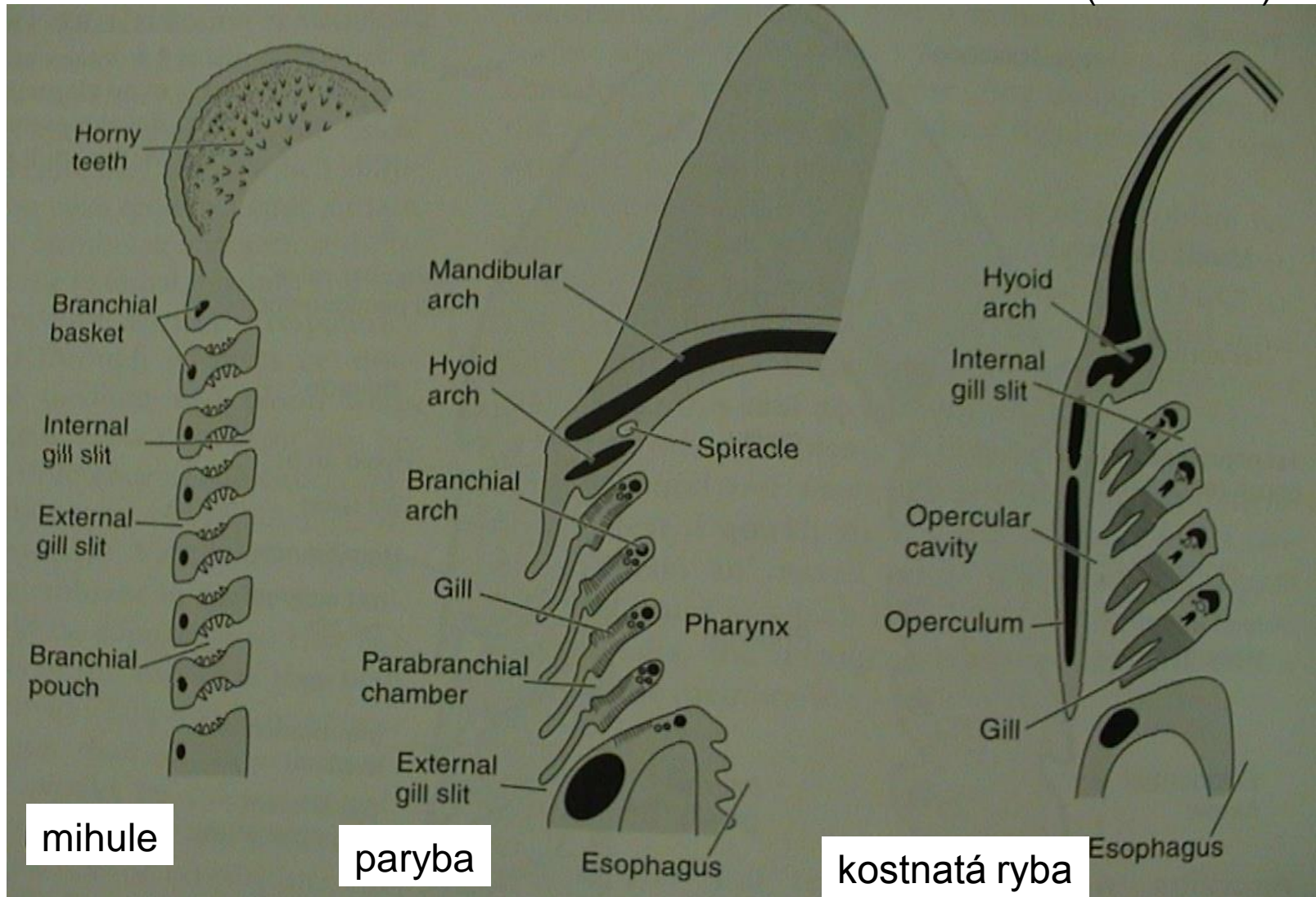


složený žaludek přežvýkavců

vole (ingluvies),
žláznatý (proventriculus) a **svalnatý žaludek**
 (ventriculus) - postventriculus

dýchací soustava, žábry

žaberní váčky (endoderm)

žaberní přepážky
ektodermžaberní oblouky, skřele
(ektoderm)

Vychlípeniny trávicí trubice

Poprvé u kostnatých čelistnatců Osteognathostomata

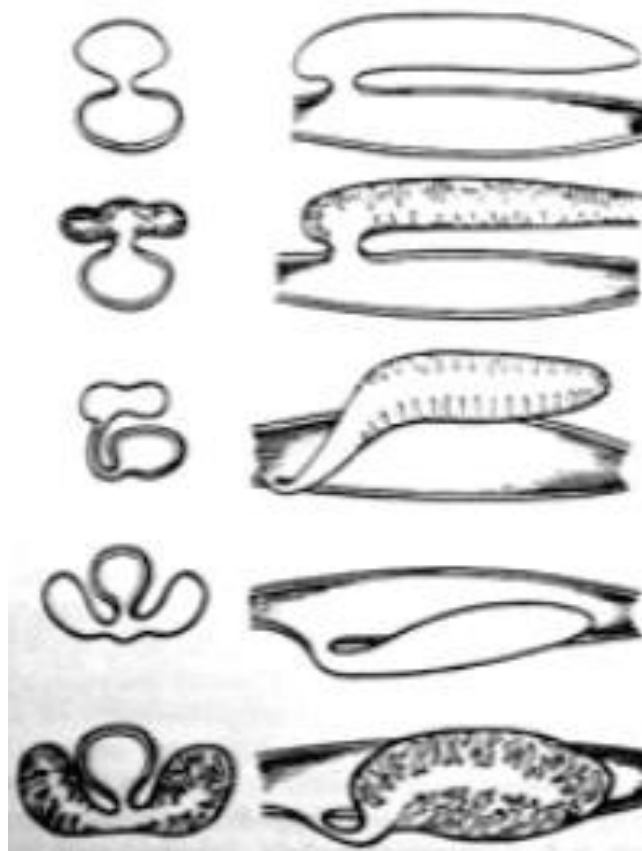
- **Vznik ještě před výstupem na souš**
- **Vychlípeniny endodermu!**

plícní vaky

prvně u Rhipidistia

plyn. měchýř, od Actinopterygia
hydrostatická fce, vzácně i dýchací

Zdokonalením **plíce** – průdušnice,
průdušky, průdušinky, plicní sklípky
Odlišné u ptáků:



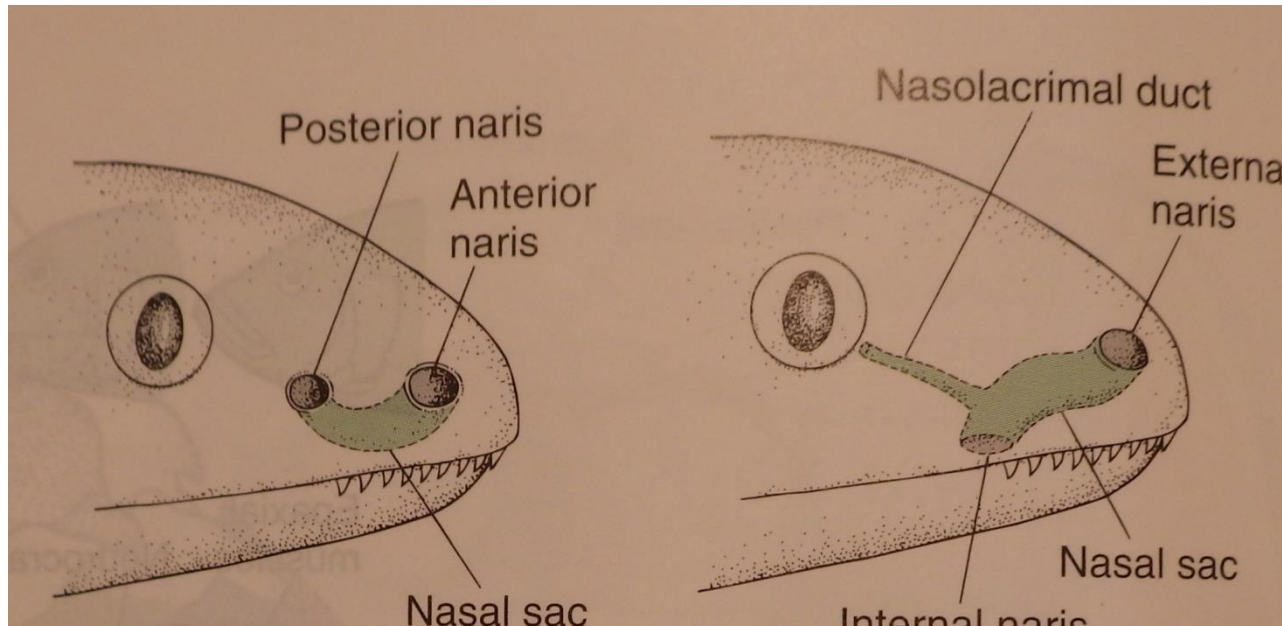
Dorsální vychlípení
jícnu:

Plynový měchýř Teleostei
(hydrostatická vs. dýchací
funkce)

Ventrální vychlípení
jícnu:

Plicní vaky Dipnoi a
Cladistia

Plíce Tetrapoda



Vnitřní nozdry – **choany**

Prvotně (ryby) – lepší čich

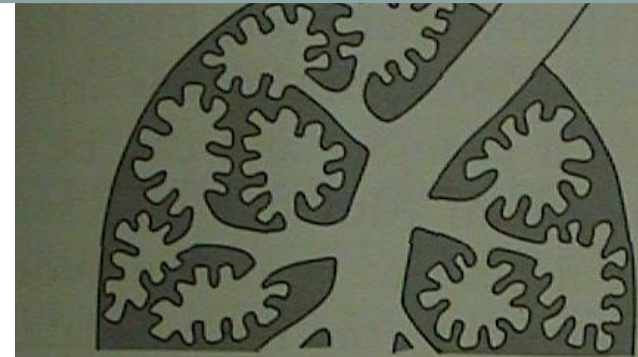
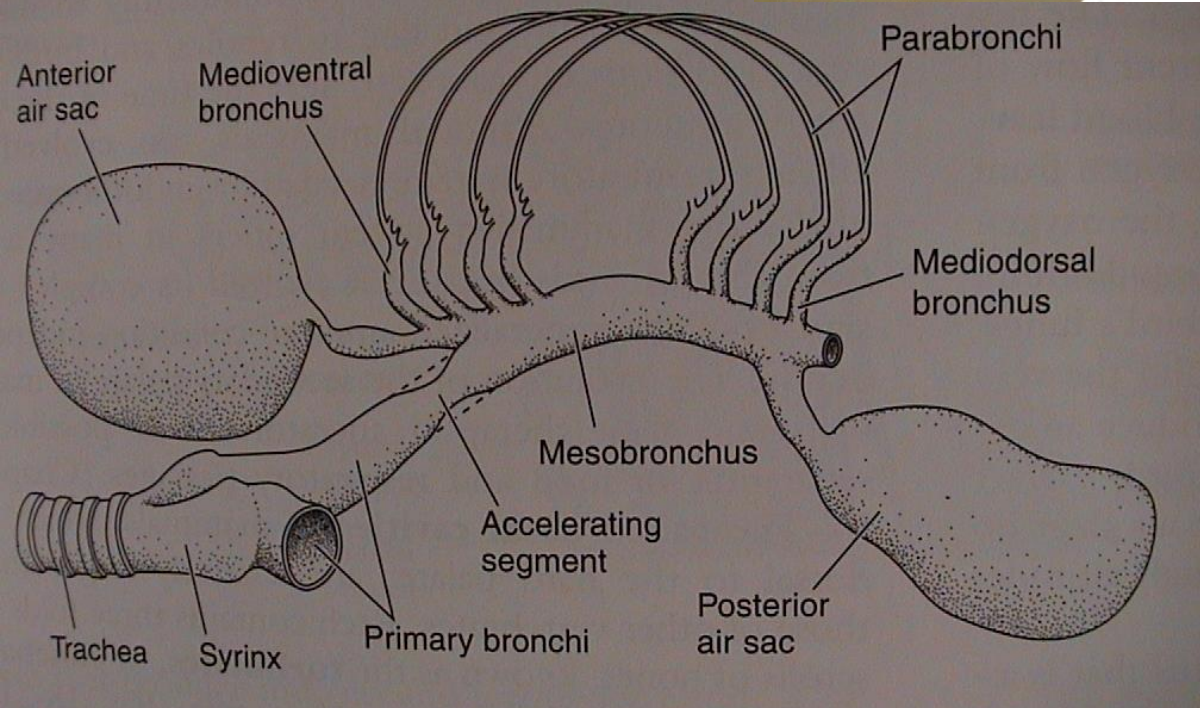
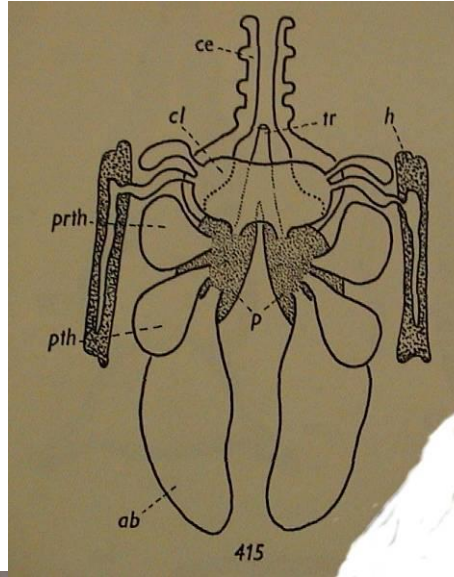
Druhotně (souš) - dýchání

U suchozemských obratlovců vzduch určený k dýchání nasáván vnějšími nozdrami, **kteří jsou homologické s předním párem vnějších nozder u ryb**. U lalokoploutvých ryb a suchozemských tetrapodů jsou ve stropu přední části ústní dutiny vytvořeny **vnitřní nozdry (choany)**, kterými se dostává do ústní dutiny voda (u lalokoploutvých ryb) nebo vzduch (u suchozemských tetrapodů) i při uzavřeném ústním otvoru.

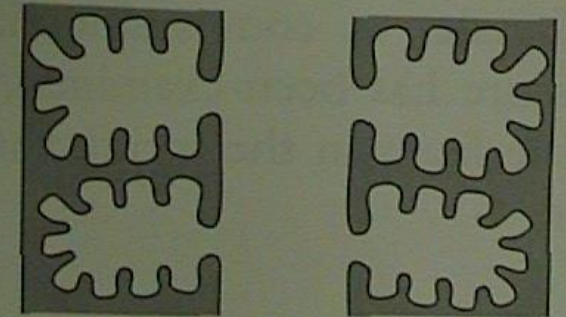
dýchací soustava

- 5 párů vaků, ptáci
- mesobronchus
- dorsibronchi
- ventrobronchi
- parabronchi

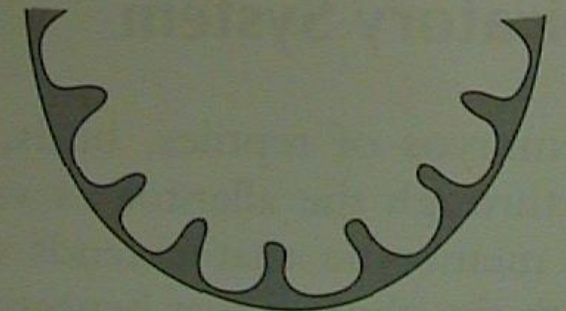
Nepodílejí se na výměně plynů, ale fungují jako reservoáry vzduchu.



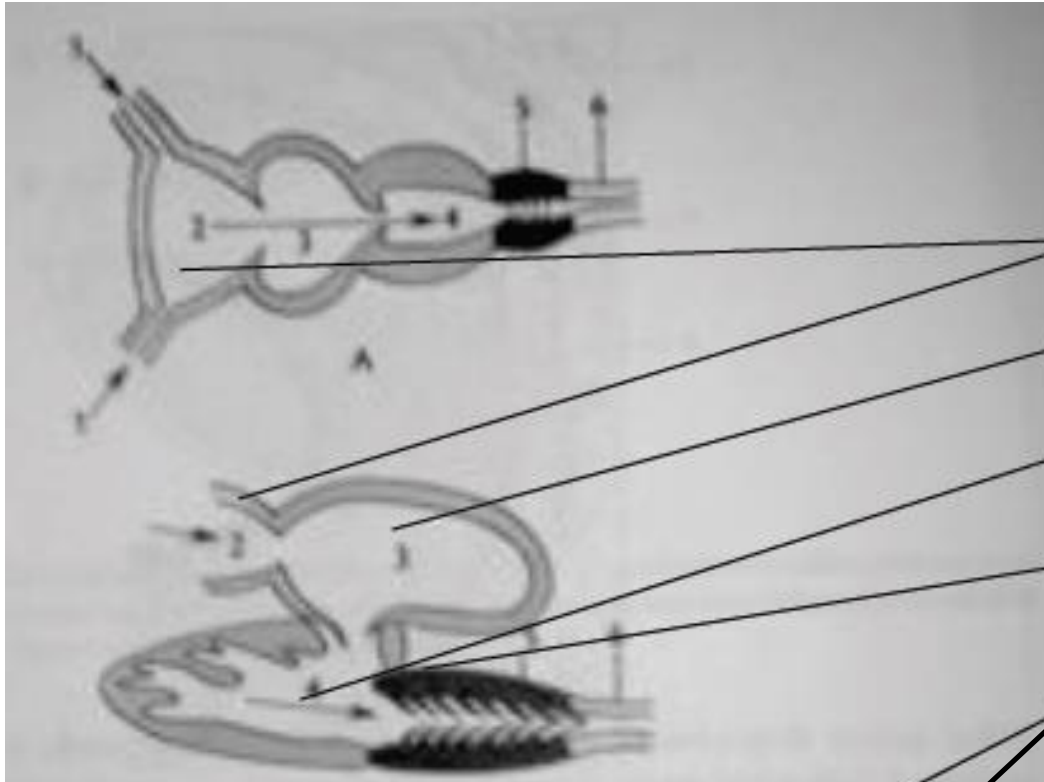
C. Mammal



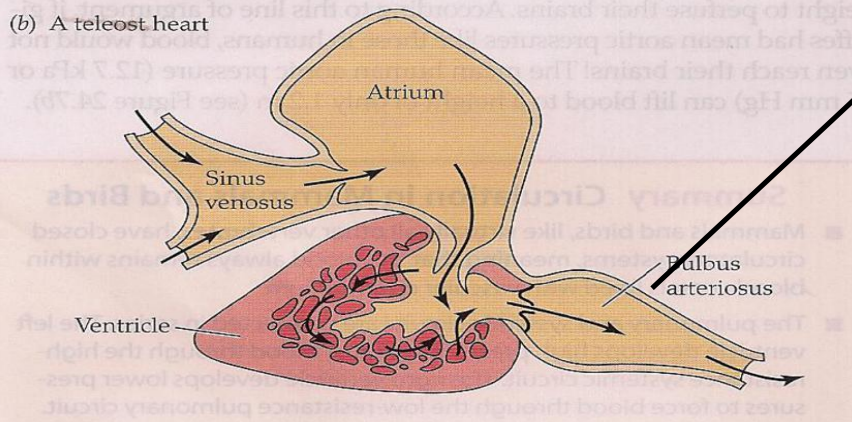
B. Reptile



A. Amphibian



(b) A teleost heart



Srdce ploutvovců:

ductus Cuvieri,

Žilný splav (sinus venosus)

Předsíň (atrium)

Komora (ventriculus)

Conus arteriosus

srdečný násadec, příčně pruh. sv., paryby

Bulbus arteriosus tepenný n.

Teleostei (netepající,
bez chlopní) hladká sv.

Gnathostomata: žilný
splav a předsíň
dorsálně

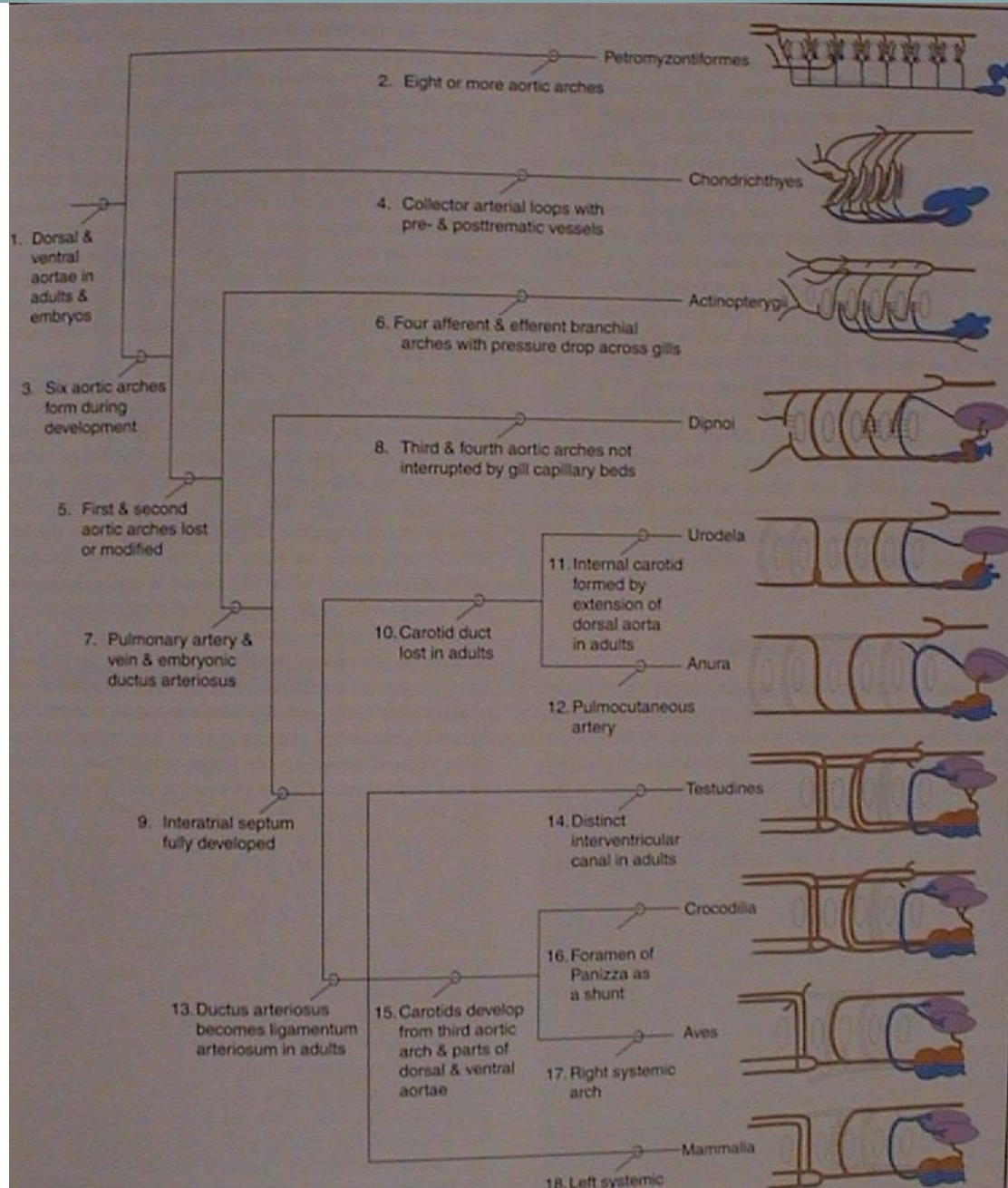
SRDCE

4 části

- žilný splav (sinus venosus)
- předsíň (1, 2)
- komora (1, 2)

(ne)úplná mezi-komorová přepážka (krokodýli)

- srdeční násadec (conus arteriosus, tepající) nebo tepenný násadec (bulbus arteriosus, netepající)
- jen mihule, kaprouni, kostnaté ryby



Mihule

Paryby

Kostnaté r.

Dvojdyšní

Ocasatí

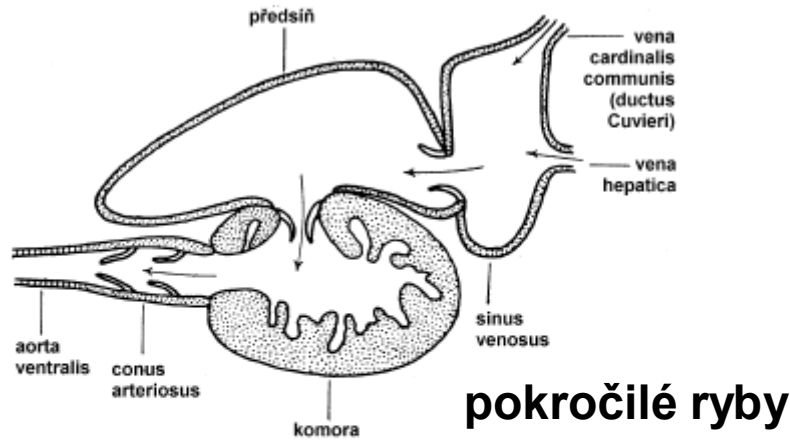
Žáby

Želvy

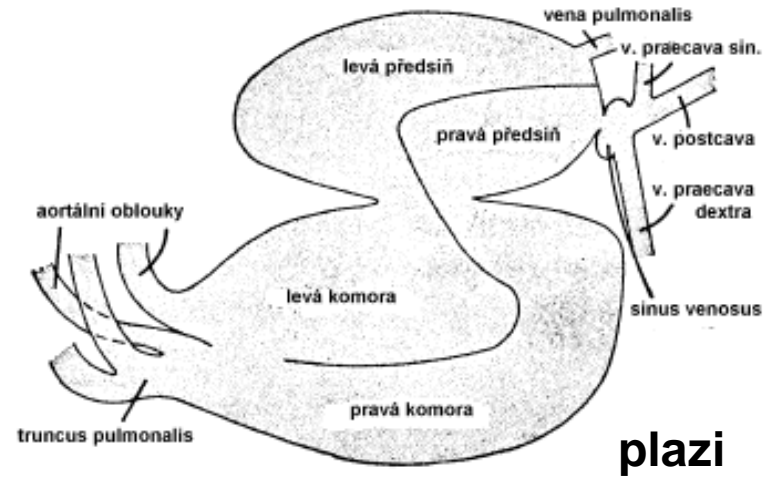
Krokodýli

Ptáci

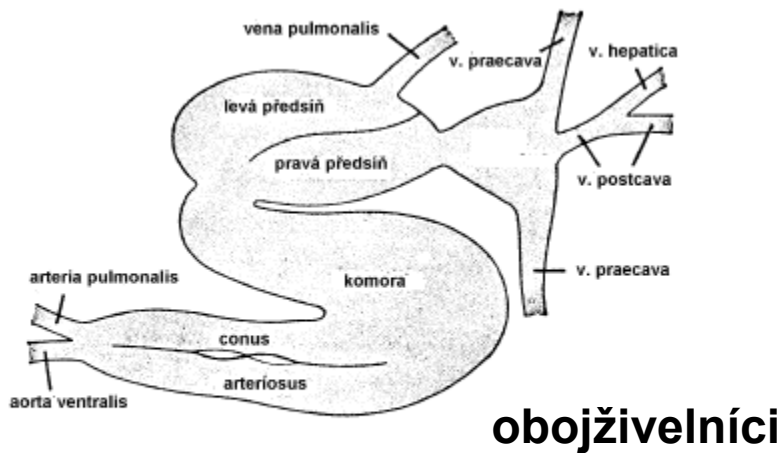
Savci



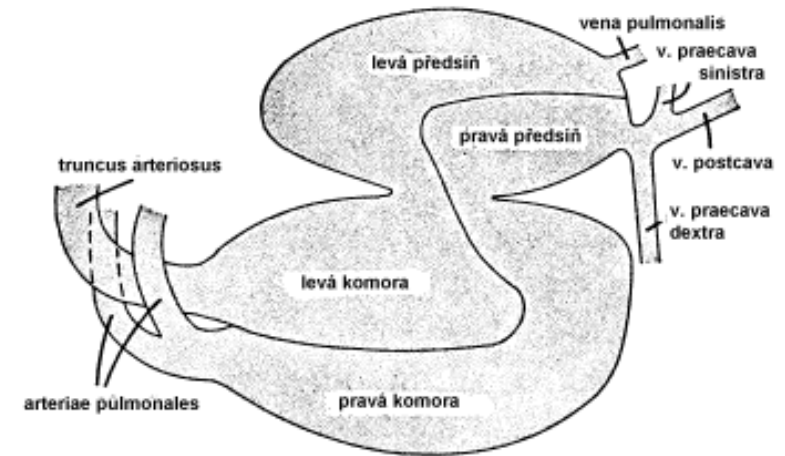
Obr. 219 Nahoře schema srdce vodních obratlovců, dole mediální řez srdcem žraloka. Na hořejším schematu je žilný splav pootočen z původně horizontální do vertikální polohy, takže se jeví jako při pohledu shora. Podle Smithe (1960) a Grodzinského (1976).



Obr. 221 Schema stavby srdce plazi. Stejný pohled jako na obr. 219 nahoře. Podle Smithe (1960).



Obr. 220 Schema stavby srdce obojživelníka. Stejný pohled jako na obr. 219 nahoře. Podle Smithe (1960).



Obr. 222 Schema stavby srdce endotermního obratlovce. Stejný pohled jako na obr. 219 nahoře. Podle Smithe (1960).

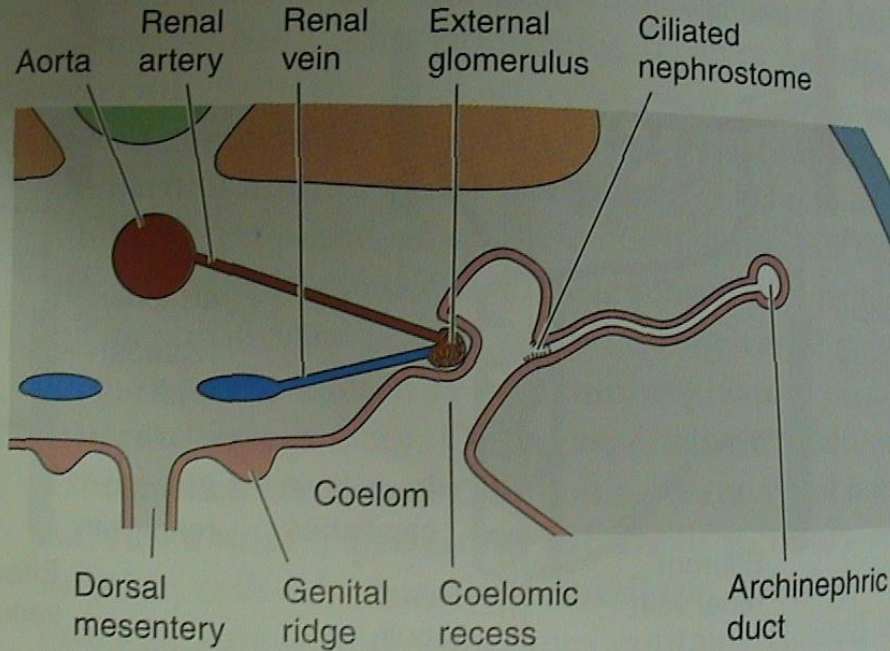
urogenitální soustava
odstranění vody a CO₂, dusíkatých látek a solí

nefron, funkční jednotka ledvin
nefrostrom

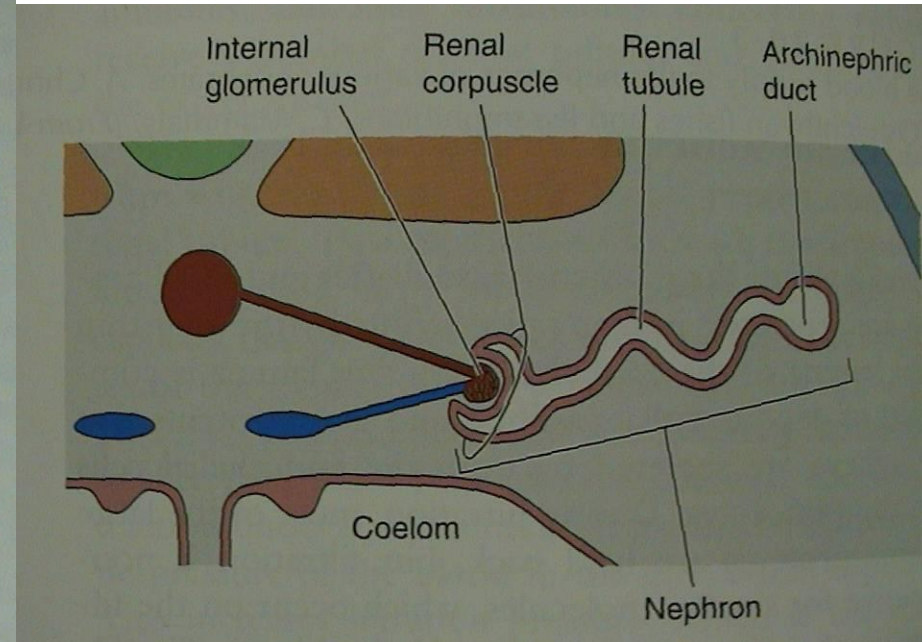
Bowmanův váček – kanálky se spojují ve Wolfův vývod



vchlípení klubička krevních kapilár



B. Ammocoetes and larval lissamphibians



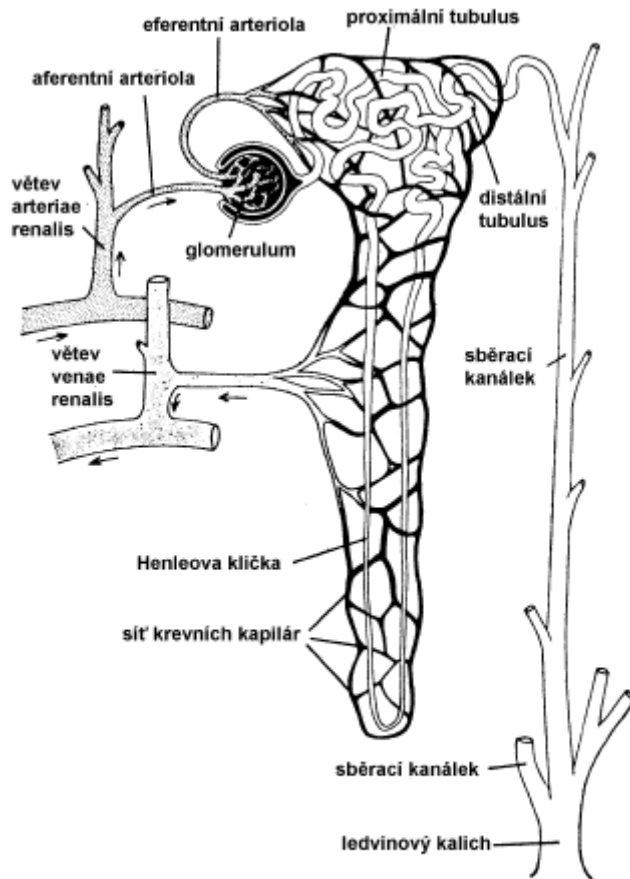
vnější glomerulus

(holonefros, pronefros)
kopínatec, minohy, červoři

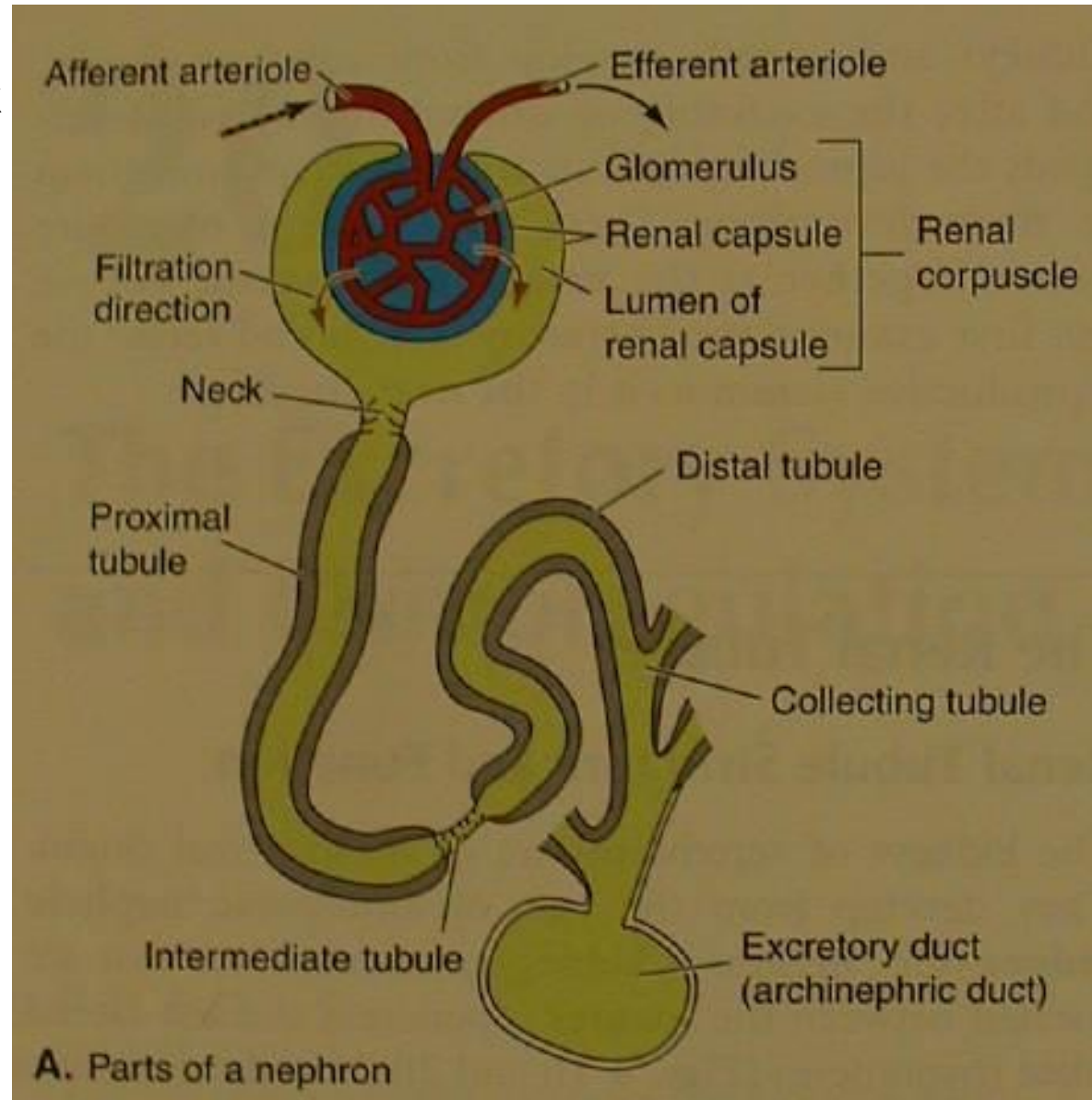
vnitřní glomerulus

(opisthonefros, mesonefros, metanefros)
ryby, obojživelníci, ptáci, savci

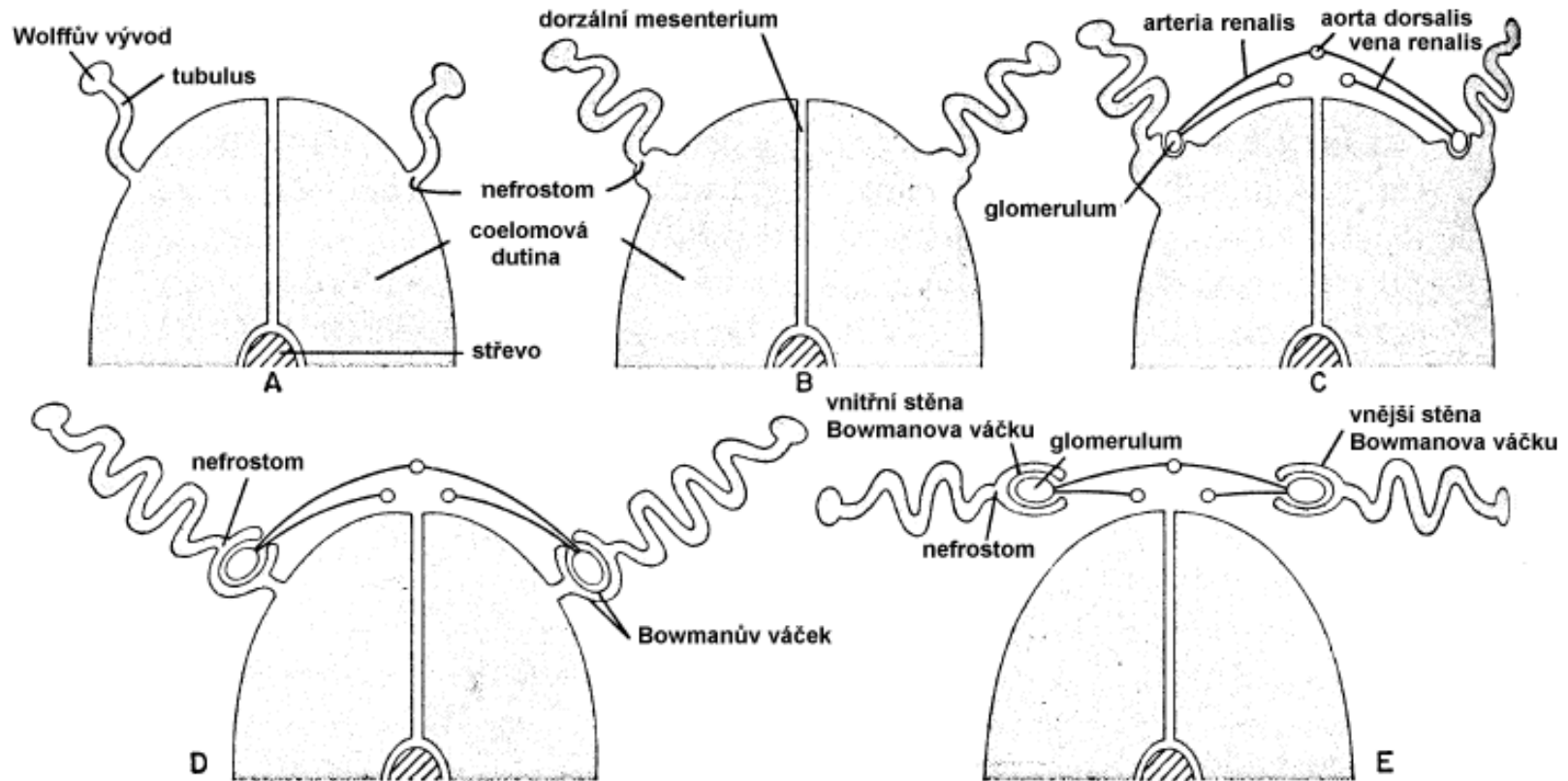
Malpighiho tělísko (nefron) =
glomerulus+ Bowmannův váček



Obr. 253 Nefron savců a jeho cévní zásobení.
Podle Quiringa, ze Smithe (1960).



odškrcení glomerulu od coelomové dutiny



Obr. 254 Embryonální vznik nefronu a jeho postupné odškrcení od coelomové dutiny. Podle Smuthe (1960).

gonády

Primární chámovody a vejcovody se zakládají současně

indiferentní stádium

Müllerův vývod – vchlípení coelomu z ventrální strany, v blízkosti mezonefritické lišty, okraje se přiloží a srostou, kraniální konec trychtýřovitě rozšířen do dutiny tělní, kaudální konec ústí do sinus urogenitalis

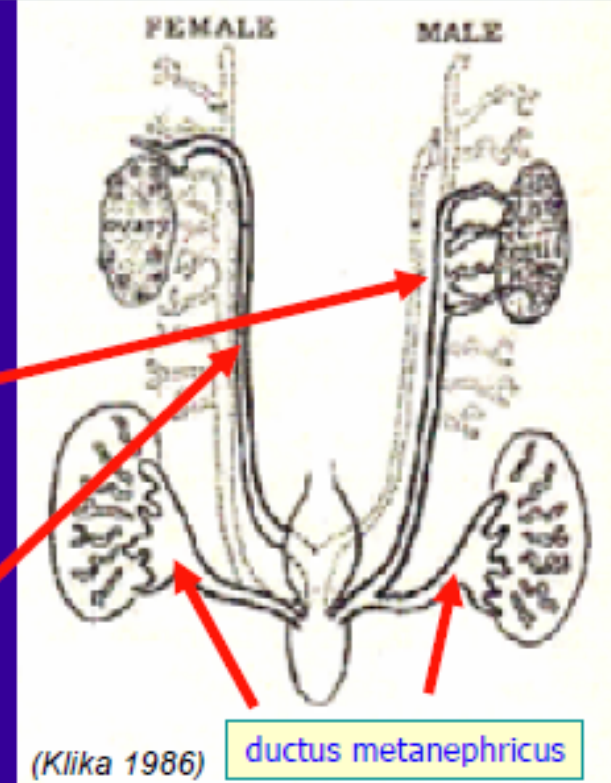
Samčí pohlaví – vývodné cesty

- kanálky mezonefros – ductuli efferentes testis – ústí do Wolfova vývodu
- tato část Wolfova vývodu se prohýbá – nadvarle, kaudální konec se mění v chámovod
- výchlipka Wolfova vývodu – základ semenných váčků

Primární chámovod – Wolfova chodba,
u Teleostei chybí sekundární chámovod

Samičí pohlaví

- coelomové medulární pruhy se mohutně větví – vznik rete ovarii, ale tyto pruhy se rozpadají
- postupně proliferují - druhá generace (kortikální pruhy) – prvovaječné buňky (oogonie) + indiferentní buňky (granulózní buňky) u všech Craniata (vyjma sliznatek)
- vejcovod - kraniální úsek Müllerových vývodů
- děloha – kaudální úseky Müllerových vývodů, které splynou (uterovaginální kanál)
- pochva vzniká z nejkaudálnější části uterovaginálního kanálu



A-jeseter

B-žraloci, obojživelníci

C-Amniota

D-Teleostei

Op opisthonefros

Op:pars renalia, p.sexualis

Opm-metanefros

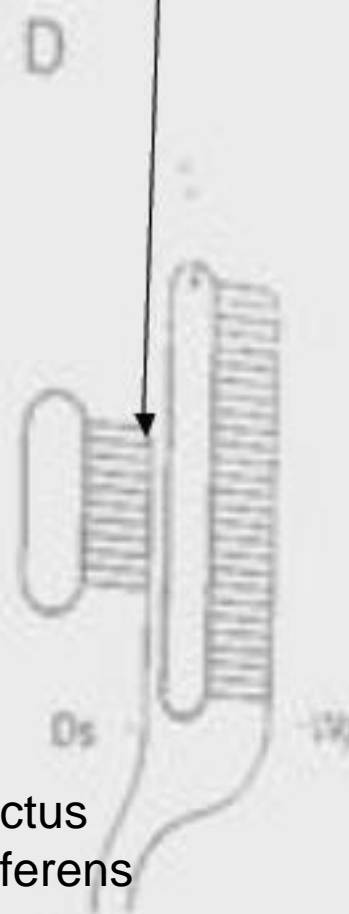
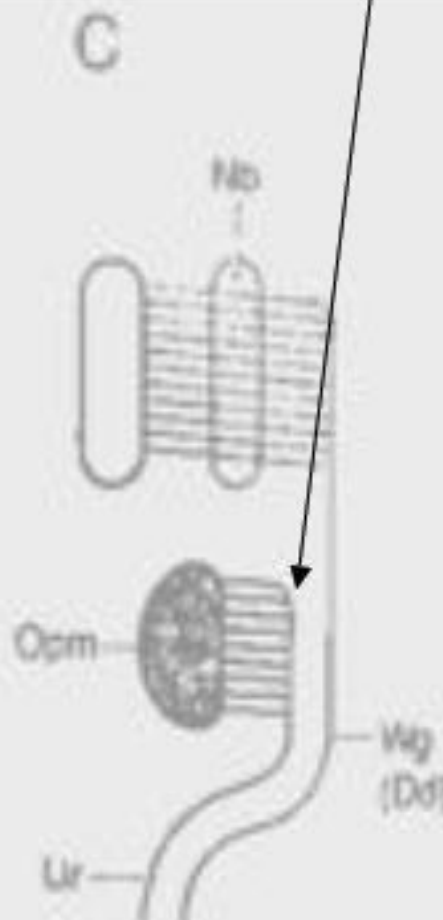
opisthonefros

Ho testes/ Wolf.v.

Wolf v.

Wolf + urether

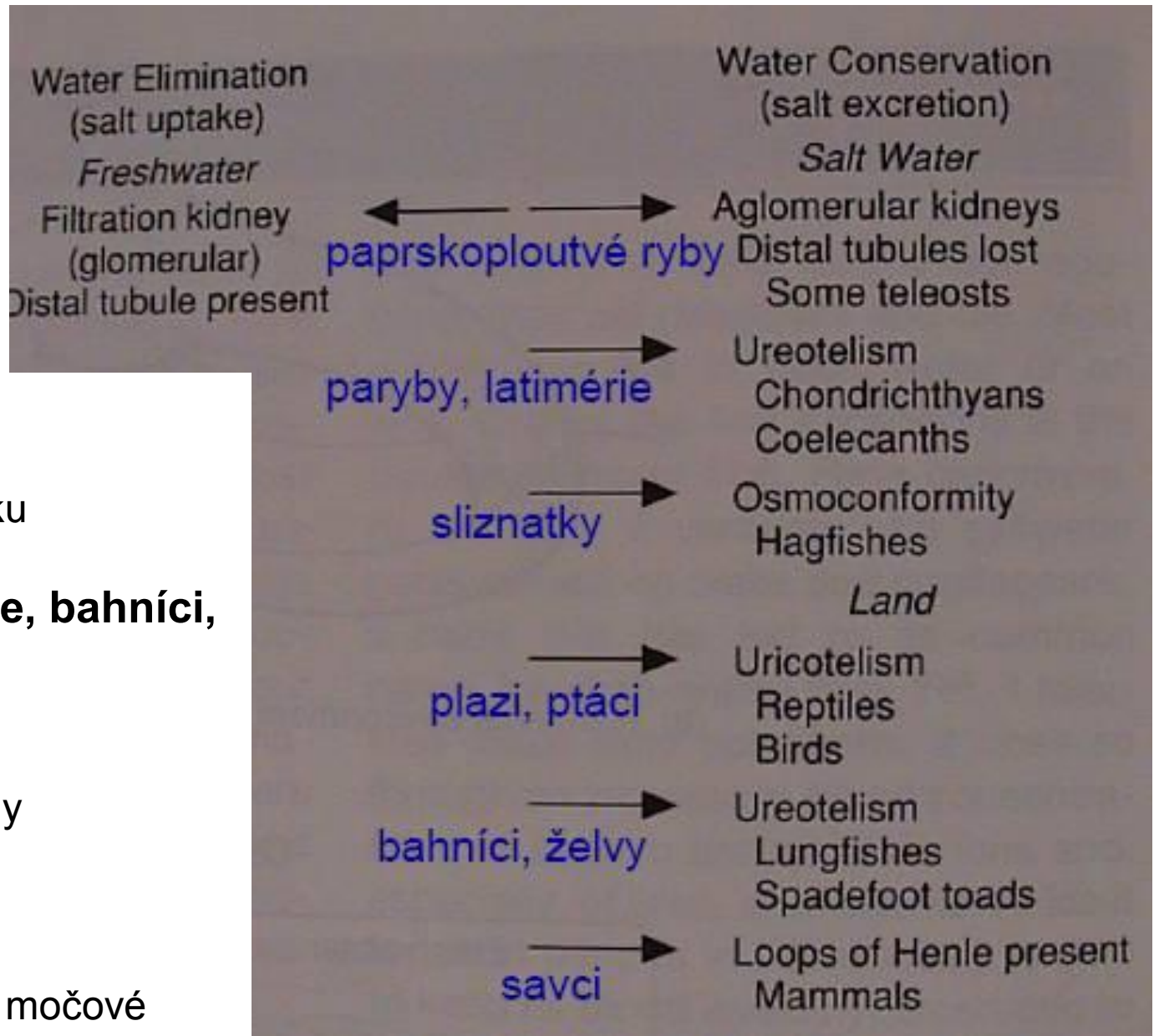
Wolf+ductus spermatis



ductus
deferens

| Skupina | Typ ledviny (~ nefros) | | | | | Močové cesty | | Pohlavní cesty | |
|-----------------|------------------------|----------|---------|----------|-------|--------------|---------|----------------|---------|
| | holo~ | pro~ | opisto~ | meso~ | meta~ | prim. | sekund. | prim. | sekund. |
| minohy | stippled | | | | | | | | |
| mihule | | black | black | | | black | | | |
| paryby | | | black | | | | black | black | |
| ryby prim. | | | black | | | black | | | |
| ryby kostnaté | | black | black | | | black | | | black |
| larvy červořů | stippled | | | | | | | | |
| larvy ostatních | | stippled | | | | | | | |
| ocasatí o. | | | black | | | | black | black | |
| žáby | | | black | | | black | | black | |
| embrya amniot | | | | stippled | | | | | |
| amniota | | | | | black | | black | black | |

prim. = primární močovod, resp. chámovod (Wolfova chodba), příp. chámomočovod (žáby), chámovod (paryby, ocasatí)

**Kostnaté ryby****Amotelní**

Produkce amoniaku

Paryby, latimérie, bahníci, želvy a savci

Henleova klička

Ureotelní

Produkce močoviny

Plazi a ptáci**Urikotelní**

Produkce kyseliny močové