
Obsah

Předmluva	3
Orientace na těle živočichů	5
Embryonální původ orgánových soustav a tělních dutin	7
Pokryv těla a opěrná soustava	33
Svalová soustava	82
Trávicí soustava	101
Dýchací soustava	112
Oběhová soustava	118
Vylučovací soustava bezobratlých	132
Rozmnožovací soustava bezobratlých	136
Močopohlavní soustava obratlovců	144
Smyslové orgány	154
Nervová soustava	170
Žlázy s vnitřní sekrecí	194
Morfologie larev	199
Doporučená studijní literatura	218

Předmluva

Tvar, velikost a barva jsou první charakteristiky, které pozorovatel zaregistruje při setkání s jakýmkoliv novým objektem. U biologických objektů většinou s těmito vnějšími charakteristikami úzce souvisí i jejich vnitřní struktura. Vzhled a stavbu živočicha definuje soustava pojmů, souborně nazývaná deskriptivní morfologie (resp. deskriptivní anatomie). Tuto názvoslovnou soustavu následně využívají další vědy (např. systematika, která pomocí vybraných, tzv. diagnostických znaků vymezuje rozdíly mezi živočichy a jejich skupinami, a zařazuje je tak do zoologického systému). Popisný aspekt morfologie usnadňuje komunikaci, protože umožňuje jednoznačné a úsporné sdělování faktů přesně definovanými pojmy. Navazují na něj interpretace; např. funkční morfologie vysvětluje morfologické struktury z hlediska jejich funkce, evoluční morfologie z hlediska jejich evolučních souvislostí, ekologická morfologie z hlediska vztahu k prostředí. Morfologii lze tedy stručně definovat jako nauku o tvaru, jeho historii a funkci.

Vzhledem ke značné variabilitě morfologických struktur je důležité tento názvoslovný aparát co nejvíce zobecnit a tím zajistit, aby pro stejné struktury nebyly zaváděny různé názvy (synonyma). Z těchto důvodů, k nimž přistupují také důvody didaktické, pramení snaha nalézt v této různorodosti obecná schemata a rysy (jakési společné jmenovatele), v jejichž kontextu by byla tato mnohotvárnost srozumitelná. V centru zájmu proto není sledovat z morfologického hlediska všechny peripetie fylogenetického vývoje (to je úkolem přednášek týkajících se fylogeneze a systematiky nebo srovnávací anatomie). I takto jednoduchá (či zjednodušující) faktografie však může poskytnout možnost dobrat se k některým závěrům (např. o evolučních, fylogenetických, nebo i ekologických souvislostech) bez toho, že by bylo zapotřebí studovat interpretace druhých. Například z kapitoly o morfologii larev lze pochopit jejich původní generalizovanou stavbu kontrastující s anatomii dospělců, kteří jsou ve většině případů již natolik specializovaní, že jsou u nich rysy ukazující na původní fylogenetické souvislosti zastřeny. V tomto případě se pak nemusí ani zvlášť zdůrazňovat příbuzenský vztah ostnokožců a pláštěnců s obratlovci, protože evoluce směřující k obratlovcům je evidentní právě (a v řadě znaků pouze) na larvách.

Problémem, na který se v této souvislosti naráží je, co je myšleno pod pojmy “stejný” a “podobný”. Jestliže jsou míněny struktury (orgány), které mají stejnou funkci, avšak různý – evoluční nebo ontogenetický – původ, pak jsou stejným názvem označovány podobné (čili analogické) struktury, které nereflktují fylogenetické souvislosti. Vedle analogických struktur však existují i takové, které se sice svým vzhledem liší nebo se podobají jen vzdáleně, mají však evoluční a ontogenetický původ identický. Nazývají se homologie (homologické struktury). O tom, zda se jedná o homologický či analogický orgán či strukturu můžeme rozhodnout až v interpretačních fázích morfologické práce.

Vzhled a struktura živočichů úzce souvisejí se způsobem života, a ten je v převážné míře odvislý od prostředí, na které se živočichové během uplynulého fylogenetického vývoje adaptovali. Prostředí (nejen bezprostřední v podobě biotopu, ale i globální) tvoří abiotické složky (např. plošný poměr kontinentů a moří, s tím související klima, složení atmosféry) a biotické složky (např. potravní zdroje, predátoři, hostitelé, symbionti). Tento celý komplex se v geologické minulosti Země neustále vyvíjel a s ním se vyvíjel i vztah živočichů k němu. Výsledkem tohoto dlouhodobého historického procesu je dnešní diverzita živočichů. Porozumění tomuto vývoji, od něhož se odvíjí rovněž porozumění posloupnosti evolučních změn a rozrůznění fylogenetických linií, umožňuje porozumět také výslednému tvaru a struktuře živočicha.

Vzhledem ke zmíněné snaze generalizovat je však nutné mít na paměti, že posloupnost výkladu (zejména u bezobratlých) jen vzdáleně nebo jen místy reflektuje prošlou evoluci, a že struktury funkčně podobné se mohly vyvíjet v různých (paralelních) fylogenetických liniích. Nicméně morfologickou diverzitu obratlovců je možné celkem dobře zařadit do evolučního

a fylogenetického kontextu, zejména proto, že se jedná o skupinu dobře definovanou a s poměrně dobrým paleontologickým záznamem, dokumentujícím jejich evoluci v minulosti.

Výklad je členěn podle orgánových celků, což není řešení optimální, protože v mnoha případech se tyto celky funkčně překrývají. Nicméně z didaktických důvodů se tento postup zdá nejprůhlednější a tím nejsrozumitelnější.

Skriptum vznikalo průběžně během přednášek pro posluchače odborného studia biologie a učitelského studia různých aprobací v letech 1997/98 a 1998/99. Lze jej – zejména pokud se týče výběru látky a způsobu výkladu – do značné míry považovat za výsledek vzájemné interakce mezi studenty a přednášejícím, protože významná část jeho obsahu byla zahrnuta na podkladě jejich dotazů a připomínek. Svým způsobem se tedy podíleli na přípravě skripta i oni.

Na první pohled by se mohlo zdát, že text není proporční a že je zaměřen především na obratlovce. Vysvětlení je však velmi jednoduché. Soustředíme-li se pouze na základní stavební schemata (a pomineme-li tudíž taxonomickou různorodost, která je předmětem navazujících přednáškových kurzů, týkajících se především fylogeneze a systému), pak obratlovci jsou jak z hlediska strukturálního tak embryologického výrazně složitější. Lze to uvést na příkladu opěrné soustavy, která je u obratlovců členěna na lebku a postkranialní skelet (ten ještě na páteř a kostru končetin), přičemž jen lebka embryonálně vzniká ze tří různých zdrojů (sklerotom, dermatom, neurální lišta). Naproti tomu u většiny bezobratlých je opěrná soustava relativně jednodušší, pocházející z jediného embryonálního zdroje, a veškerá variabilita má základ v tomto jednoduchém výchozím schématu.

Pokud se týče terminologie, je nutné rozlišovat odborné názvy latinského nebo řeckého původu v jejich původní podobě (v případě obratlovců jsou kodifikovány především v Parisiensia Nomina Anatomica z roku 1960 a jejich novějších verzích, anebo se – podobně jako v případě taxonomického názvosloví – respektuje princip priority prvního autora, který název do literatury uvedl) od názvů počeštěných. Proto tedy například uváděn termín “cardo”, avšak počeštěné adjektivum “kardinální”. Některé tendence k počešťování odborných názvů se však zdají násilné, zejména v kontextu původní gramatické podoby a její výslovnosti. Nelze proto psát např. “diskuze” jestliže původní podoba je “discussio”, kde se obě “s” obligatorně vyslovují jako “s”, nikoliv jako “z” (příkladem z oblasti biologie je “soma”, což se bez váhání vyslovuje správně, tedy nikoliv jako “zoma”, přesto se však ve zdánlivě progresivní podobě užívá tvaru “ribozóm” pro “ribosom”, který zde má etymologický kořen). Bylo by rozumné, aby obecné pravidlo při počešťování latinských a řeckých názvů respektovalo původní výslovnost.

Skriptum bylo psáno pro posluchače jednosemetrového přednáškového kursu na Přírodovědecké fakultě UK v Praze. Tento kurs probíhá zvlášť pro posluchače se zaměřením odborná biologie a zvlášť pro posluchače učitelského studia, kteří mají jeden aprobačních předmětů biologií. S ohledem na budoucí profesi posluchačů akcentují obě paralelní verze tohoto přednáškového kursu odlišná hlediska a v důsledku toho i odlišný rozsah látky. Největší důraz je však v obou případech kladen na logiku souvislostí, menší na deskriptivní terminologii (tu pouze v rozsahu nezbytné komunikační základny). Podstatou skripta jsou obrázky, text je většinou vysvětluje. Z toho vyplývá, že pochopí-li student zobrazenou strukturu (její objasnění je úkolem přednášejícího během výkladu), a má-li jen průměrně vyvinutou vizuální paměť, pak text má jen doplňující funkci.

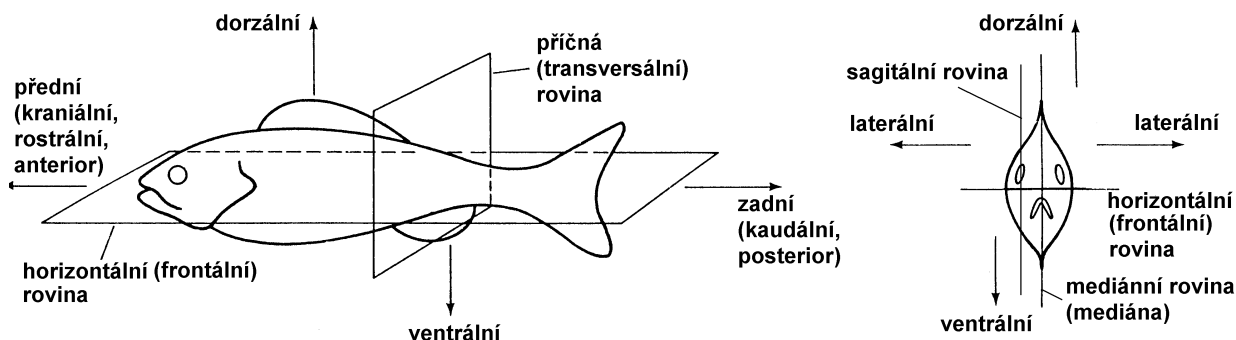
Na tomto místě bych chtěl poděkovat všem, kteří svými připomínkami a podněty přispěli k závěrečné podobě textu, přestože ne vždy jsem jejich názory mohl akceptovat (nebylo možné např. respektovat požadavek na zařazení komparativních embryologických tabulek všech taxonů). Jsou to především prof. RNDr. Jan Buchar, DrSc., prof. RNDr. Jiří Gaisler, DrSc., doc. RNDr. Leo Sigmund, CSc. (kap. Nervová soustava a smyslové orgány), prof. MUDr. RNDr. Jaroslav Slípka, DrSc., doc. RNDr. Jan Zrzavý, CSc.

Orientace na těle živočicha

Pro jednoznačný výklad polohy jednotlivých útvarů a struktur na těle živočichů se používá ustálená terminologie. Protože se tato terminologie používá k popisu morfologicky značně různorodých živočichů, vychází se při topografickém popisu z jediného možného principu a tím je členění těla podle rovin souměrnosti (rovin symetrie).

Rovin souměrnosti (tedy takových, které člení živočicha na stejné či zrcadlově stejné části) může být teoreticky neomezený počet (**paprsčitá**, resp. **radiální souměrnost**), přičemž všechny procházejí osou těla, která je primárně dána polohou blastoporu (prvoust) a směru invaginace během procesu gastrulace (viz dále). Radiální symetrie existuje u primitivních přisedlých živočichů, kde tělní stavba odpovídá embryonální blastule či gastrule (např. láčkovci, viz polyp a medúza), ale i u dospělců pokročilejších druhoústých, pokud jsou přisedlí k podkladu nebo jen málo pohybliví (např. ostnokožci). Avšak již na úrovni žahavců lze pozorovat redukci počtu rovin souměrnosti, takže se souměrnost podle výsledného počtu rovin označuje např. jako **pětipaprsčitá (pentaradiální, resp. pentaradiální; např. u ostnokožců)**, **čtyřpaprsčitá (tetra-radiální, resp. tetraradiální; u konulárií) apod.** Výsledkem tohoto procesu je **dvojstranná (bilaterální) souměrnost**, kdy je tělo rozděleno jedinou rovinou souměrnosti na dvě zrcadlově stejné poloviny. Tento typ souměrnosti vzniká v souvislosti s jednosměrným aktivním pohybem (např. u volně pohyblivých strunatců nebo členovců), ale z jiných důvodů také u přisedlých živočichů (např. ramenonožců). Z různých důvodů může být druhotně porušena (např. u plžů).

U paprsčité souměrných živočichů lze rozeznat směr od středu (přesněji řečeno od průsečíku všech os souměrnosti) k periférii těla (**centrifugální směr**); naopak směr od periférie těla do středu se označuje jako **centripetální**.



Obr. 1 Vyznačení rovin a směrů na těle bilaterálně souměrného živočicha.

U bilaterálně souměrných živočichů je rovina souměrnosti označována za **mediální** (nazývá se **mediána**). Všechny ostatní roviny, které jsou s ní rovnoběžné se označují jako **sagitální**^{*)}. Směr od mediální roviny k periférii těla protínané nejvzdálenější sagitální rovinou se nazývá **laterální**, opačný směr (tedy k mediální rovině) se nazývá **mediální**. Všechny svislé roviny, které jsou k mediální rovině (a samozřejmě i ke všem sagitálním) kolmé se nazývají roviny **příčné (transversální)**. Všechny vodorovné roviny kolmo protínající mediánu i sagitální roviny se nazývají **horizontální (resp. frontální^{**})** roviny.

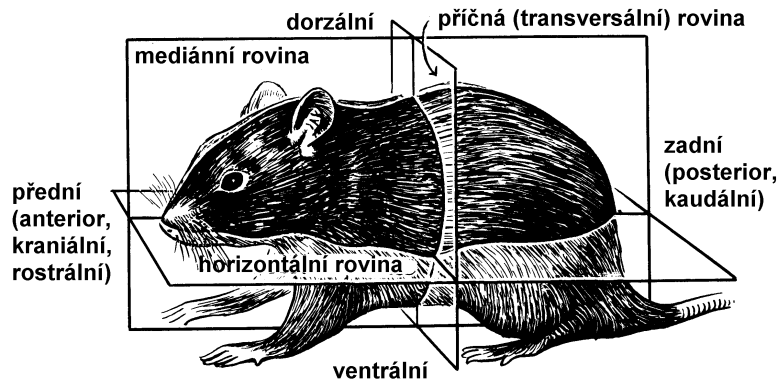
U živočichů pohybujících se jedním směrem se hlavový konec (či směr) označuje jako **přední (anterior)** nebo **hlavový (kraniální)**, na hlavě samotné pak k jemnějšímu rozlišení lze použít název **rostrální**. Opačný konec (či směr) se označuje jako **zadní (posterior)**, resp. **ocasní**

*) Někdy (zvláště v případech označování řezů) se však pro mediánu užívá název sagitální rovina a všechny svislé roviny s ní paralelní se označují jako parasagitální. Z toho vznikají nedorozumění a proto je lépe užívat názvů mediální a sagitální.

***) Termín "frontální" pro označení těchto rovin má původ v anatomii člověka, neboť na vzpřímeném lidském těle zahrnuje roviny, které jsou rovnoběžné s čelem. Z obr. 1 a 2 je však zřejmé, že je to termín zavádějící.

(**kaudální**), a to i při označení na hlavě. Hřbetní část těla či směr ke hřbetu se označuje jako **dorzální**, břišní část těla nebo směr k břichu jako **ventrální**. Tato terminologie se nyní používá i při označování směrů na lidském těle, přestože se stále ještě udržuje pro označování přední a zadní (resp. anterior, posterior, příp. kraniální, kaudální) ještě starší označování **superior** a **inferior**, založené na vzpřímené pozici těla.

Na končetinách či končetinových přívěscích se používá termín **proximální** pro označení směru k bázi končetiny (či ke středu těla), opačný směr (k periférii končetiny) se označuje jako **distální**. Dlaňová plocha přední končetiny se označuje jako **palmární**, chodidlová strana zadní končetiny jako **plantární**. Opačná strana (tedy protilehlá dlani a chodidlu) se v obou případech označuje jako dorzální.



Obr. 2 Označení směrů a rovin na těle suchozemského obratlovce.

Bez ohledu na typ souměrnosti je směr či poloha, která bere za základ ústní otvor. Podle toho lze označit pól těla či směr za **orální** (v okolí ústního otvoru nebo k ústnímu otvoru směřující), opak za **aborální** (např. aborální pól těla).

Embryonální původ orgánových soustav a tělních dutin

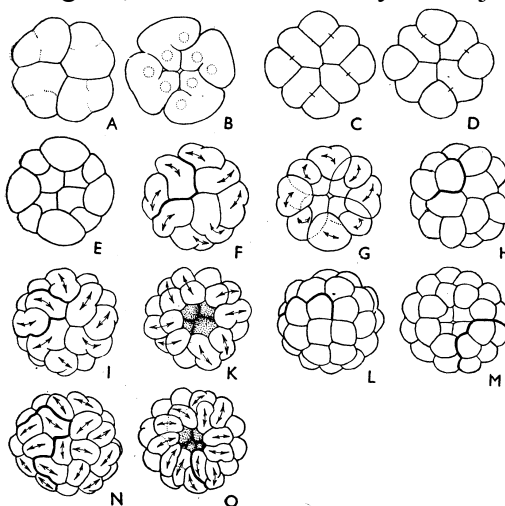
Embryogeneze, především období gastrulace a následné organogeneze, je důležitým klíčem pro porozumění výsledné morfologii a vnitřní stavbě těla živočichů. Umožňuje pochopit tvar a pozici jednotlivých orgánů a posoudit, zda jde o orgány homologické či analogické. Proto před hodnocením stavu u dospělých živočichů, ale také mezistavů dosažených larválními stadii, je nutné vzít v úvahu embryonální původ jednotlivých orgánových soustav a použít jej jako vodítko při sledování morfologických změn, které tyto orgány před dosažením své definitivní podoby prodělávají. Umožňuje to lépe porozumět nejen jejich struktuře, ale i jejich funkci a vzájemným vztahům. Netýká se to pouze jednotlivých orgánů, ale do značné míry i těla jako celku, i když zde se výrazně projevuje také vliv vnějšího prostředí.

Toto úvodní konstatování však platí jen ve velmi omezené míře při studiu jednobuněčných organismů, protože jejich tělo je představováno jedinou buňkou a speciální funkce vykonávají části této buňky. Tvorba kolonií u prvoků je naproti tomu významným vodítkem pro porozumění vzniku a struktury mnohobuněčných živočichů a pro pochopení jejich embryogeneze a larválního vývoje. Kolonie vznikají opakovaným dělením svých členů, a to binárním dělením probíhajícím nekoordinovaně u různých členů kolonie (monotomické kolonie) nebo dělením probíhajícím u všech členů kolonie naráz (palintomické kolonie). Tímto způsobem mohou vzniknout kolonie morfologicky i fyziologicky rovnocenných jedinců, nebo kolonie, které se skládají z postupně se specializujících jedinců. Zakládání a růst kolonií specializujících se jedinců (např.

u rodu *Volvox*; obr. 3) jsou nápadně podobné způsobu rýhování vajíček mnohobuněčných živočichů. Rovněž další vývoj těchto kolonií je v podstatě stejný jako fáze blastuly v embryogenezi mnohobuněčných: tyto sférické kolonie si např. vytvářejí vnitřní dutinu podobnou embryonálnímu blastocoelu. Je tedy zřejmé, že koloniální prvoci představují stadium předcházející vzniku mnohobuněčných živočichů a že se toto stadium zachovalo i v raných stadiích embryogeneze mnohem pokročilejších forem. Koloniální stadium podobné blastule se však zachovalo u larev hub (viz kap. Morfologie larev) a u dospělců skupin shrnovaných pod název Pseudocoelomata, jejichž tělní dutina zůstává na úrovni blastocoelu (viz dále).

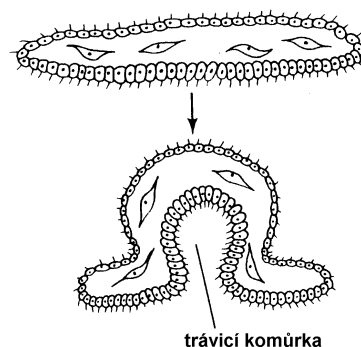
Mnohobuněčné organismy (Metazoa) mají s výjimkou evolučně primitivních forem (Mesozoa a Parazoa) vytvořeny specializované tkáně. Pokročilé mnohobuněčné organismy (Eumetazoa) procházejí během svého individuálního vývoje (ontogeneze) sekvencí dobře odlišitelných stadií, během nichž se vytvářejí **zárodečné listy**, které poskytují materiál pro další morfologickou diferenciaci živočicha.

Vzniku zárodečných listů předchází rýhování oplozeného vajíčka. Vajíčka (**ovum**, pl. **ova**) jsou jednobuněčné útvary, které obsahují genetickou informaci a materiál pro výživu vajíčko



koloniální prvoci a vznik mnohobuněčnosti

Obr. 3 Růst kolonie *Volvox globator*. A-E, G, K, M, O - pohledy na vegetativní pól, F, H, I, L, N - pohledy na animální pól. Jestliže jsou uvedeny oba pohledy, jedná se o ilustraci stejného vývojového stadia. Podle Oelsmana, ze Šmidta (1960).



Obr. 4 Příklad primitivního mnohobuněčného živočicha (*Trichoplax*), dokumentující možný způsob přechodu od jednobuněčných k mnohobuněčným. Nahoře klidové stadium, dole stav při přijímání potravy. Podle různých autorů, z Brusca a Brusca (1990).

embrya v raných obdobích svého vývoje. V souvislosti s tím je hmota ve vajíčku nestejně rozložena; genetická informace vázaná na ribosomy a mitochondrie je umístěna blíže animálního pólu vajíčka, zásobní látky (žloutek) poblíž vegetativního pólu. Obě složky však nejsou od sebe ostře odděleny, nýbrž jejich koncentrace se směrem k těmto pólům zvyšuje či snižuje. Tato skutečnost se označuje jako polarita vajíčka a měnící se koncentrace podél spojnice animálního a vegetativního pólu (animálně-vegetativní osy) jako stoupající či klesající gradient koncentrace. Morfologicky se polarita na samotném vajíčku rozeznává jen velmi obtížně (většinou podle koncentrace pigmentů), snadněji ji však lze dedukovat z dalšího vývoje vajíčka.

typy
vajíček

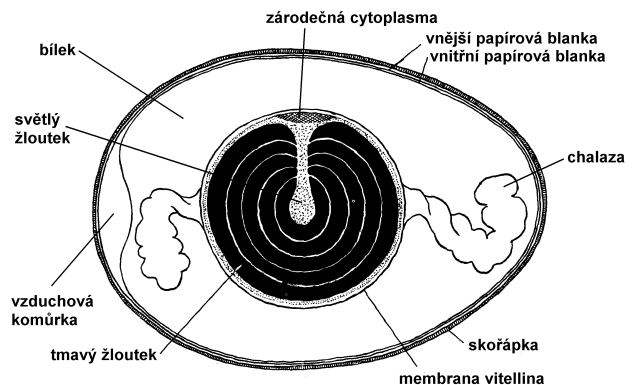
Zásobní látky (žloutek) jsou ve vajíčku uloženy různým způsobem a v různých koncentracích a množstvích, takže vajíčka lze rozlišit do určitých typů. Rozeznávají se vajíčka s velkým množstvím žloutku (**vajíčka polylecitální**), kde žloutek zaujímá většinu objemu vajíčka a většinou je od cytoplasmy vajíčka zřetelně oddělen. Vajíčka s malým množstvím žloutku se nazývají **oligolecitální**, vajíčka zcela bez žloutku (savci) **alecitální**, vajíčka se středním množstvím žloutku **mesolecitální**. Jestliže je žloutek v cytoplasmě rozptýlen rovnoměrně, nazývá se takový typ vajíčka **isolecitální**, jestliže je postupně koncentrován k vegetativnímu pólu (např. u obojživelníků), jedná se o vajíčko **heterolecitální**. Podle vzájemné pozice žloutku a cytoplasmy lze vajíčka, kde je žloutek dobře odlišen od cytoplasmy, rozlišit na **telolecitální**, u nichž je žloutek soustředěn poblíž vegetativního pólu, a **centrolecitální**, která mají žloutek uprostřed vajíčka a cytoplasma je jako obal na jeho povrchu (např. vajíčka hmyzu). Poměrné množství žloutku v telolecitálním a centrolecitálním typu může být však značně rozdílné. Množství žloutku má přímou souvislost s typem vývoje – polylecitální vajíčka jsou u živočichů s přímým vývojem, oligolecitální u živočichů s nepřímým vývojem.

vaječné
obaly

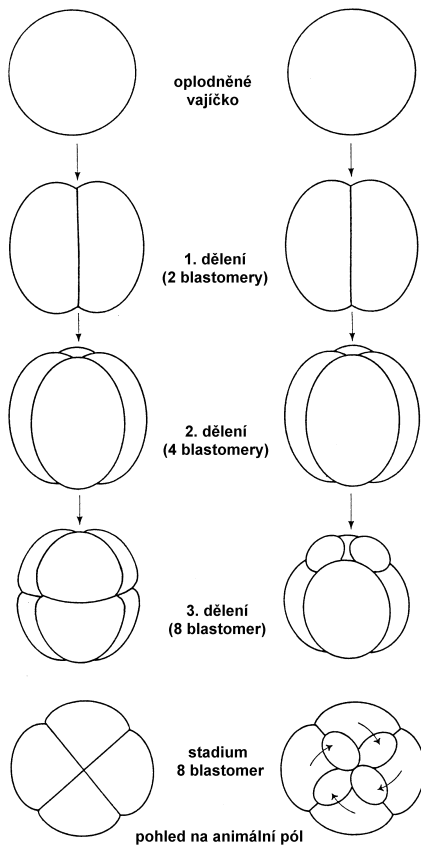
Jako všechny ostatní buňky jsou i vajíčka kryta buněčnou membránou. Kromě ní jsou však na vajíčku všech živočichů s výjimkou hub a některých žahavců i další obaly. Podle svého původu se dělí do dvou kategorií. Primární vaječné obaly vznikají v prostoru mezi oocytem a folikulem (vysvětlení těchto termínů viz speciální literatura týkající se oogeneze, např. Romanovský a kol. 1985: 540) a jsou produktem oocyty nebo folikulárních buněk. Označují se různými termíny, např. **membrana vitellina** (u hmyzu, měkkýšů, obojživelníků a ptáků), **chorion** (u pláštěnců a vodních obratlovců), **zona pellucida** (u savců). V pozdějších stádiích mohou být zpevněny vlákny či sklerotizovány, takže se stávají neprostupnou bariérou (např. u hmyzu). Jiným typem primárního obalu, označovaného rovněž názvem **chorion**, je další, silnější membrána, která se u vajíček hmyzu tvoří na povrchu vitelinní membrány. Primární vaječné obaly zpočátku většinou pevně nasedají na povrch oocyty, později se však může mezi nimi a cytoplasmou vytvořit perivitelinní prostor vyplněný tekutinou. Silné obaly jsou většinou porušeny jedním či několika otvory (**micropyle**), které umožňují, aby do vajíčka pronikly spermie a došlo tak k jeho oplodnění.

Sekundární vaječné obaly vznikají činností vejcovodů nebo dalších cest, kterými se vajíčko dostává z ovaria mimo tělo živočicha. Vajíčka obojživelníků mají na povrchu rosolovitou vrstvu, která má částečně ochrannou funkci, ale zároveň umožňuje i fixaci vajíček na předměty pod vodou, kumulaci do větších chomáčů, nadnášení ve vodě a výživu čerstvě vylíhlého plůdku. K sekundárním obalům patří také vnější obaly vajec žraloků, kožovité obaly plazů, a bílek a vně od něj ležící obaly a skořápky ptačího vejce. Ptačí vejce je největším jednobuněčným živočišným útvarem. Je kryto pěti obaly. Primární

ptačí vejce



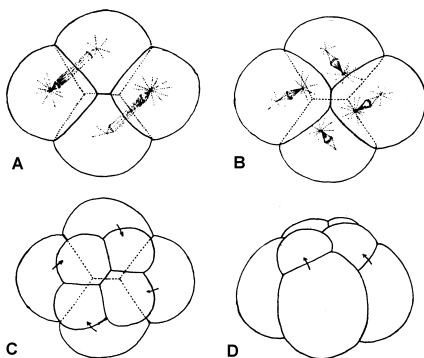
Obr. 5 Schema stavby ptačího vejce v podélném řezu. Žloutek je uspořádán v koncentrických vrstvách lišících se barvou. Od animálního pólu směrem do středu žloutkového vaku se táhne pruh světlého žloutku, zvaný latebra. Podle Lillie (1919), z Balinského (1975).



Obr. 6 Porovnání počátečních fází radiálního rýhování (vlevo) se spirálním rýhováním (vpravo). Podle Brusca a Brusca (1990).

nedochází k růstu. Výsledek rýhování se nazývá **morula** (protože poněkud připomíná moruši).

Rýhování začíná rozdělením vajíčka na dvě blastomery. Ty se opět každá rozdělí, takže z nich vzniknou 4, poté 8, dále 16, 32, atd. První série dělení probíhá ve všech blastomerách přibližně současně, pak se ale tato synchronizace postupně ztrácí a dělení blastomer probíhá na



Obr. 7 Spirální rýhování. A - stadium po druhém dělení (viz poloha dělicích vřetének). B - stejné stadium, ale v přípravě na třetí dělení (viz poloha vřetének). C - stadium po třetím dělení (8 blastomer) při pohledu na animální pól. D - stejné stadium při pohledu ze strany. Podle Korschelta (1936).

animální pólu (tvoří tzv. animální hemisféru), zbývající čtyři k vegetativnímu pólu (vegetativní

buněčnou membránu reprezentuje tenká blanka na povrchu žloutku (**membrana vitellina**), k jejímuž povrchu se přikládá další, obdobně tenká blanka, vyloučená však již stěnou vejcovodu. Dalším obalem je **bílek**, který je tekutý (obsahuje 85% vody) a proto je žloutek v této vrstvě polohově fixován zahuštěnými provazci bílku, tzv. **chalazami (chalazae)**; bílek slouží především jako prostředí, ve kterém vajíčko nemůže podlehnout deformaci, a rovněž k výživě zárodku. Na povrchu bílku leží další dvě vrstvy (zvané **vnitřní a vnější papírová blána**), tvořené navzájem propojenými keratinovými vlákny. Pouze na jednom místě jsou obě tyto vrstvy odděleny, čímž vzniká omezený prostor vyplněný vzduchem. Na povrchu je **skořápka**, tvořená v převážné míře uhličitánem vápenatým (CaCO_3). Skořápka je pórzní, avšak póry jsou vyplněny kolagenním materiálem.

Z jedné buňky oplozeného vajíčka se vytváří rychlým mnohonásobným dělením, které není doprovázeno růstem, základ mnohobuněčného živočicha. Vajíčko si zachovává během této úvodní fáze embryonálního vývoje přibližně stejnou velikost a dceřiné buňky (**blastomery**) vznikající dělením jsou postupně stále menší. Při povrchním pozorování se celý proces jeví tak, jakoby se vajíčko na povrchu pouze pokrylo rýhami. Proto se tento jev všeobecně (ne však zcela přesně) nazývá rýhování. Rýhování je tudíž proces, kterým se z jediné buňky oplozeného vajíčka stává v důsledku mitotického dělení mnohobuněčný útvar, přičemž velikost a tvar se přitom nemění, protože

rýhování

Avšak způsob, jakým se vajíčko určitých skupin živočichů rýhuje je velmi konstantní. Je rovněž nutné zdůraznit, že typ rýhování úzce souvisí s typem vajíčka (viz výše), zejména s množstvím a uložením žloutku.

První dělení probíhá vždy ve vertikální rovině (protínající povrch vajíčka v linii srovnatelné s poledníkem, proto se vertikální roviny dělení nazývají obecně roviny meridionální). Vertikální roviny protínají animální a vegetativní pól vajíčka. Rovina druhého dělení je rovněž vertikální, ale probíhá kolmo na první rovinu dělení. Výsledkem jsou čtyři blastomery, které na sebe nasedají svým bočním povrchem. Rovina třetího dělení probíhá, na rozdíl od předchozích dvou, kolmo na původní animálně-vegetativní osu vajíčka. Protože probíhá v polovině vzdálenosti mezi oběma původními póly vajíčka, označuje se někdy jako rovníková (ekvatoriální) rovina. Po tomto rýhování je osm blastomer uspořádáno tak, že čtyři se přimykají k původnímu animálnímu pólu (tvoří tzv. animální hemisféru), zbývající čtyři k vegetativnímu pólu (vegetativní

radiální rýhování

spirální
rýhování

hemisféra). Jestliže blastomery animální hemisféry leží nad blastomery vegetativní hemisféry, nazývá se toto rýhování **radiální**. U řady skupin živočichů jsou však blastomery animální hemisféry vůči blastomerám vegetativní hemisféry poněkud posunuty, takže leží proti linii dotyku vegetativních blastomer (obě hemisféry jako celky jsou vůči sobě jakoby pootočené v úrovni horizontální roviny). Toto porušení symetrie může být dáno zvláštnostmi ve struktuře vajíčka (např. velikostí a pozicí žloutku). Podobný výsledek, avšak z jiných příčin, lze pozorovat při rýhování vajíček kroužkoveců, měkkýšů a některých dalších (např. Nemertini). Zde je posun způsoben nikoliv strukturou vajíčka, nýbrž šikmou polohou dělicích vřetének (obr. 7). Protože jsou tato vřeténka během třetího dělení vůči sobě postavena šikmo (ve spirále), nazývá se takové rýhování **spirální**. K posunu dochází proto, že rovina dělení je na osu vřetének vždy kolmá. Spirální rýhování může probíhat ve směru hodinových ručiček (**dextrální**) nebo v opačném směru (**sinistrální**). Počínaje třetím rýhovacím dělením se směr spirály v každém následujícím dělení mění, takže dextrální dělení se střídá se sinistrálním. Je zajímavé, že u plžů s pravotočivou nebo levotočivou ulitou se typ vinutí ulity shoduje s dextrálním či sinistrálním rýhováním.

další
charakteristiky
rýhování

Kromě základního rozlišování typu rýhování na radiální a spirální v důsledku orientace blastomer a jejich dělicích vřetének je nutné při charakteristice rýhování vzít v úvahu i velikost těchto dceřiných buněk. Ve stadiu čtyř blastomer spirálního rýhování je totiž jedna z nich většinou poněkud větší než ostatní tři. Pozorujeme-li takto rýhující se vajíčko při pohledu na animální pól, lze tři menší označit písmeny A, B, C ve směru hodinových ručiček a zmíněnou větší písmenem D. Při třetím rýhování se všechny čtyři rozdělí, ale blastomery vzniklé tímto dělením jsou menší (viz obr. 6 vpravo a obr. 7) a označují se malými písmeny. Větší blastomery se nazývají **makromery**, menší **mikromery**. Rýhování, kterým vznikají nestejně velké blastomery označujeme jako **nerovnoměrné (inekvální)**, při vzniku stejně velkých blastomer jej označujeme jako **stejněměrné (ekvální)**.

Bylo již naznačeno, že množství a umístění žloutku ve vajíčku má velký vliv na následný typ rýhování, protože žloutek se neúčastní rýhovacího dělení. Je-li žloutek nahromaděn blíže vegetativnímu pólu (telolecitální vajíčka), rýhování probíhá pouze na animálním pólu, dělicí

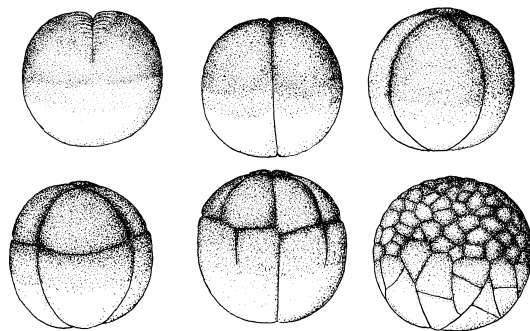
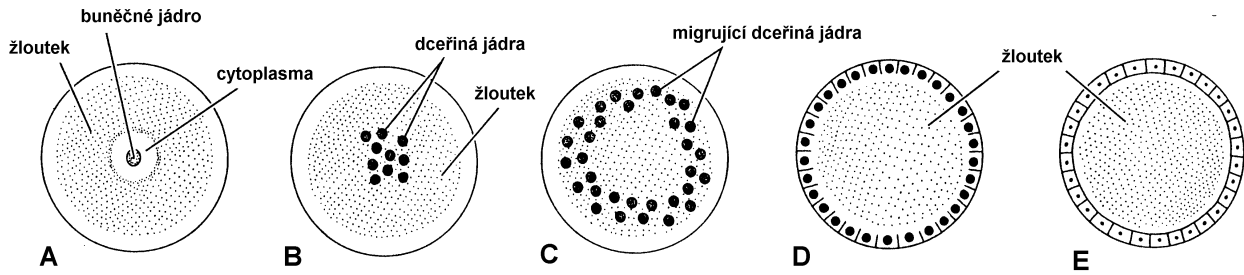


Fig. 8 Rýhování vajíčka žab. Vysvětlení v textu. Podle Balinského (1975).

roviny nezasahují do vegetativní části vajíčka, a blastomery nejsou tudíž zcela oddělené. Takové rýhování je neúplné, **meroblastické**. Opakem je rýhování vajíček s malým množstvím žloutku, který je ve vajíčku víceméně rovnoměrně rozložen (isolecitální vajíčka). Dělicí roviny v tomto případě procházejí celým vajíčkem a blastomery jsou tedy svými membránami zcela izolovány. Toto rýhování je úplné, **holoblastické**. Mezi oběma typy samozřejmě existuje řada přechodů, tak jako existuje řada přechodů mezi jednotlivými typy vajíček. Např. u žab (obr. 8) probíhá první dělení od animálního pólu a až postupem doby rozdělí vajíčko kompletně na dvě dceřiné blastomery. Stejně probíhá i druhé dělení. Při třetím dělení, které je na rozdíl od předchozích horizontální a probíhá blíže animálnímu pólu, je rozdělení rychlé a úplné. Také další dělení probíhají rychleji a kompletněji u animálního pólu než u vegetativního. V důsledku meroblastického rýhování se zárodek diferencuje na animálním pólu vajíčka, zatímco vegetativní pól se mění na nečleněný žloutkový vak, krytý na povrchu vrstvou zvanou **periblast**. Je to tenká vrstva tvořená soubuním, přes kterou rostoucí zárodek získává živiny. Podobný typ rýhování jako žáby mají Chondrichthyes, Osteichthyes, ostatní obojživelníci, ale i plazi a ptáci.

Zvláštní typ meroblastického rýhování probíhá u centrolecitálních vajíček (např. u členovců, zejména hmyzu). V tomto případě se na počátku rýhování buněčné jádro, které je umístěno uprostřed vajíčka a obklopeno malým množstvím cytoplasmu sice dělí, ale toto dělení

povrchové
rýhování

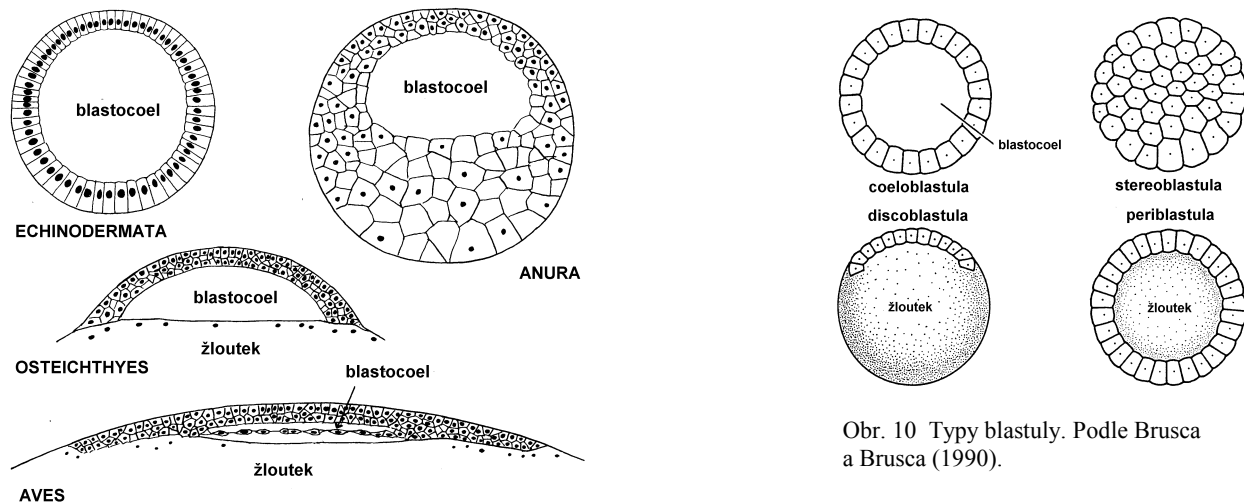


Obr. 9 Povrchové rýhování centrolecithálního vajíčka členovců. Podle Brusca a Brusca (1990).

není doprovázeno odpovídajícím rozdělením cytoplasmy. Vzniká tak větší množství jader v nerozdělené centrální cytoplasmě. Po několika rýhovacích děleních se dceřiná jádra – každé obklopené malým množstvím centrální cytoplasmy – přemístí pod povrch vajíčka. Výsledkem je, že v periferní vrstvě vajíčka je velké množství jader obklopených nerozdělenou cytoplasmou (přesune se sem veškerá původní centrální cytoplasmu, takže střed vajíčka nyní zaujímá pouze žloutek) Toto povrchové soubunění se posléze rozdělí přepážkami rostoucími centripetálně (od povrchu směrem ke středu vajíčka). Zprvu je toto členění neúplné, protože směrem do středu vajíčka se ještě nevytvářejí přepážky, které by blastomery oddělovaly od žloutkové hmoty. K tomu dochází až později, takže výsledkem je jedna vrstva povrchových buněk, obklopující uvnitř umístěnou žloutkovou masu. Toto je typický způsob, kterým vzniká periblastula (viz dále).

Během počátečních rýhovacích dělení mají dceřiné blastomery tendenci zaujímat kulový (sférický) tvar. Deformují se pouze ty části jejich stěn, které jsou ve vzájemném kontaktu. Dříve či později se ve většině případů uvnitř shluku blastomer vytváří dutina zvaná **blastocoel**, v důsledku čehož vzniká mnohobuněčný sférický útvar zvaný obecně **blastula**. Jestliže vzniká radiálním rýhováním, je výsledný dutý sférický útvar, u nějž jsou buňky soustředěny do jediné

blastula



Obr. 10 Typy blastuly. Podle Brusca a Brusca (1990).

Obr. 11 Schematické znázornění blastuly některých živočichů. Podle Balinského (1975).

vzniká spirálním rýhováním, nazývá se **stereoblastula**. Při meroblastickém rýhování se však blastomery dělí jen na omezeném okrsku povrchu vajíčka a zbytek vajíčka zůstane nerýhován v podobě amorfního žloutku. Tento typ blastuly se nazývá **discoblastula**. Jestliže rýhování zasáhne celý povrch vajíčka a žloutek je uzavřen uvnitř, nazývá se **periblastula**. Je významnou skutečností, že již ve stadiu blastuly (a v některých případech dokonce ve velmi raných stádiích rýhování vajíčka) mají jednotlivé buňky zakódován svůj další vývoj.

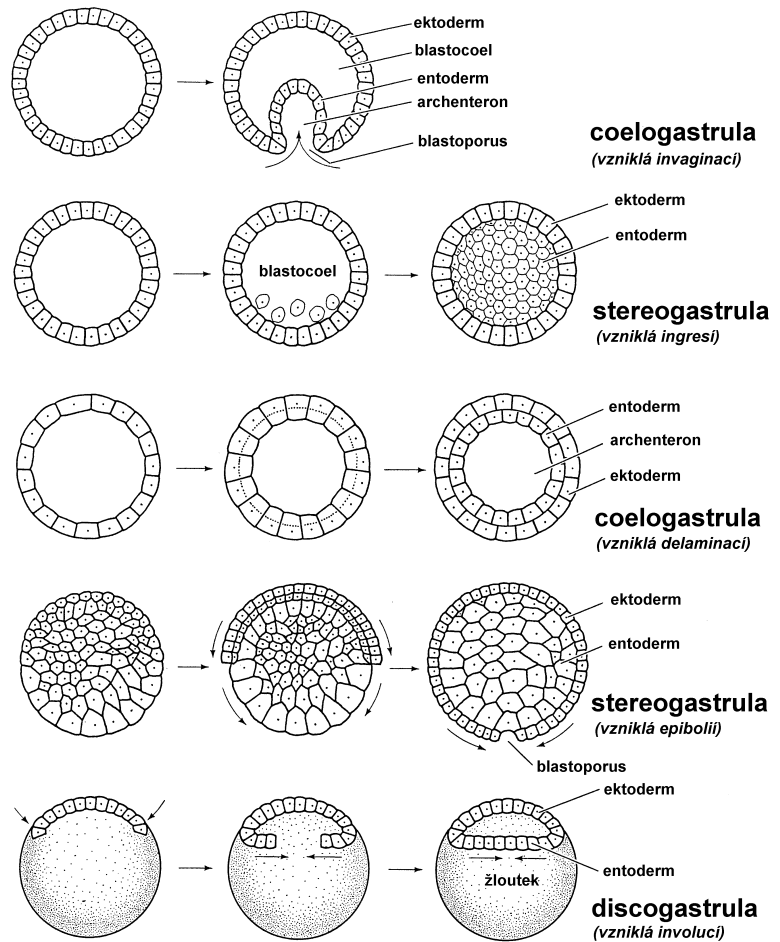
povrchové vrstvy (**blastodermu**) nazývan **coeloblastula**. Blastula může zůstat plná (tzn. celé těleso je vyplněno buňkami) a pokud

gastrula

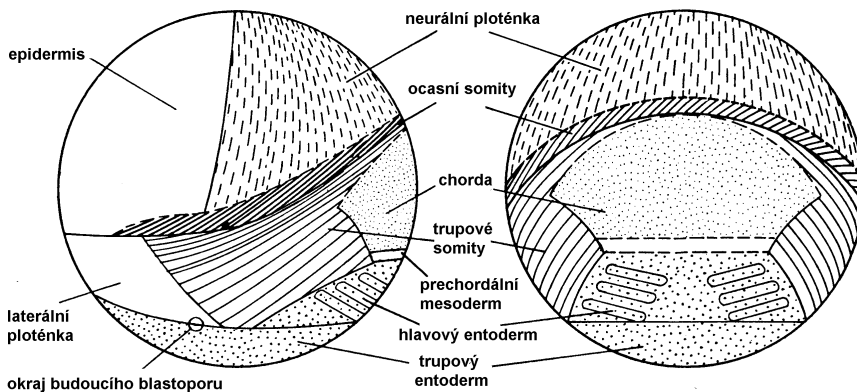
Blastocoel je primární tělní dutinou. Všechny výše popsané typy blastuly procházejí dalším embryonálním procesem, v důsledku něhož vzniká **gastrula**; proces jejího vzniku se nazývá **gastrulace**. Nejjednodušším a nejrozšířenějším případem gastrulace je **invaginace coeloblastuly**, tedy vchlípení části jejího povrchu do blastocoelu (lze to přirovnat k procesu, kterým se zdeformuje gumový míč, jestliže z něj vypustíme všechny vzduch). Uvnitř zárodku tak vzniká druhotná dutina označovaná jako **prvostřevo (archenteron)**, která je s vnějším prostředím spojena otvorem zvaným **prvoústá (blastoporus)**. Výsledkem je útvar, jehož stěny jsou tvořeny dvěma vrstvami, tzv. **coelogastrula**. Při tomto procesu se buňky obou vrstev zmnožují dělením, jehož rovina je kolmá k povrchu embrya; to umožňuje zvětšovat rozsah těchto vrstev, méně však již jejich mocnost. Gastrulu lze již poměrně dobře rozčlenit na oblasti, ze kterých v budoucím vývoji vzniknou konkrétní orgány či soustavy.

zárodečné listy (ektoderm, entoderm)

Gastrula je v nejjednodušším případě tvořena dvěma vrstvami, které představují dva zárodečné listy: vnější se nazývá **ektoderm**, vnitřní **entoderm**. V závislosti na nich se vyvíjí základní stavební schema živočicha a všechny jeho orgánové struktury. Gastrula odpovídá (i když ne do všech detailů; viz kap. Morfologie larev) základnímu stavebnímu plánu dospělých stadií živočišných hub a v embryogenezi reflektuje mezistadium vzniku mnohobuněčných živočichů. Protože vnější zárodečný list zároveň představuje povrch embrya, je logické, že se z něj vyvíjejí orgá-



Obr. 12 Typy gastrulace. Podle Brusca a Brusca (1990).



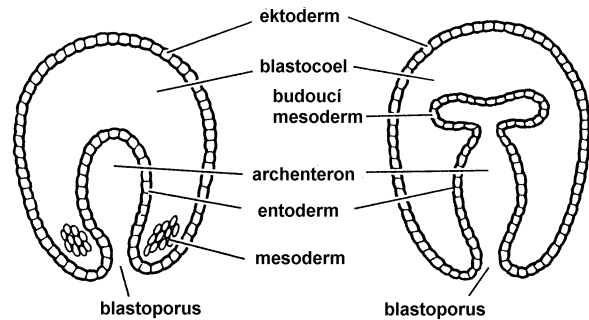
Obr. 13 Rozčlenění oblastí embryonálního materiálu budoucích orgánů v raném stadiu gastruly axolotla. Vlevo laterální pohled, vpravo dorzální pohled. Podle Pastella, z Balinského (1975).

nové soustavy, které jsou důležité pro interakci živočicha s vnějším prostředím (např. pokrývné, pohybové a smyslové orgány). Naproti tomu z

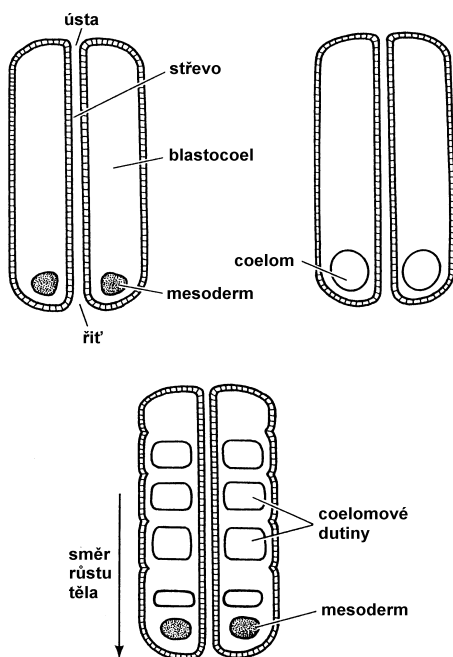
vnitřního zárodečného listu se vyvíjejí primárně orgány, kterými živočich zpracovává látky přijímané z vnějšího prostředí (např. trávicí a dýchací soustava).

Od coeloblastuly se způsobem gastrulace odlišuje stereoblastula. Protože u tohoto typu blastuly není vytvořen blastocoel a její vnitřek je zcela vyplněn buňkami, diferencuje se ektoderm rychlou proliferací buněk na animálním pólu a jejich následným přerůstáním v podobě povrchové vrstvy směrem k vegetačnímu pólu, přičemž z takto uzavřených vnitřních buněk vzniká entoderm. Tento typ gastrulace se nazývá **epibolie**. Archenteron přitom vzniká invaginací jako postupně se zakládající a zvětšující prostor uvnitř entodermu. Některé buňky se mohou uvolňovat z povrchové vrstvy a migrovat do blastocoelu. Takový typ gastrulace se nazývá **ingrese** a jeho výsledkem je, podobně jako v případě epibolie, **stereogastrula**. Od invaginace a ingrese se odlišuje **delaminace**. Tento způsob gastrulace spočívá v tom, že rovina dělení buněk je paralelní s povrchem blastuly, takže entoderm vzniká jako vrstva, která je růstovým produktem ektodermu. Jestliže množství vyprodukovaných buněk zcela zaplní původní blastocoel, je výsledkem rovněž stereogastrula. **Discoblastula** se vyvíjí do podoby gastruly procesem označovaným jako **involuce**. Spočívá v tom, že okraj disku sice proliferuje, ale stáčí se dovnitř, takže se na povrchu žlutkového vaku vytváří dvouvrstevná gastrula, u níž je ektoderm na povrchu a entoderm pod povrchem.

typy gastrulace



Obr. 14 Způsob vzniku mesodermu u pokročilého stadia gastruly. Vlevo vzniká mesoderm jako derivát mesentoblastu, vpravo odškrcením z prvostřeva. Podle Brusca a Brusca (1990).



Obr. 15 Vznik coelomu postupným vytvářením párových dutin po stranách prvostřeva během růstu jedince (schizocoelie). Podle Brusca a Brusca (1990).

(např. u polypovců).

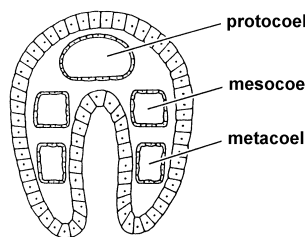
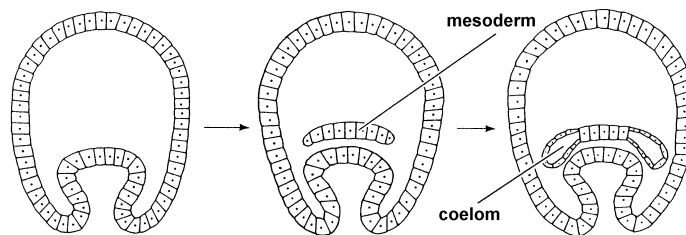
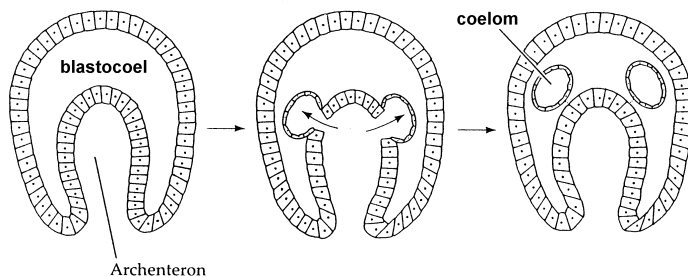
Mesoderm však nevyplňuje prostor mezi vnějším a vnitřním zárodečným listem úplně. U většiny mnohobuněčných je zde dutina nebo systém dutin, vyplněných tělními tekutinami. Tato

vznik mesodermu

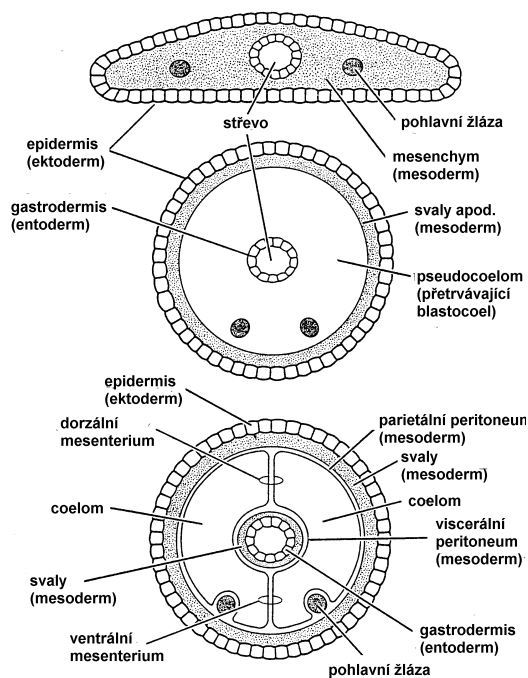
dutina je vyvinuta již ve stadiu, které předchází vznik mesodermu a její stěnu tak tvoří pouze ektoderm a entoderm (je to v podstatě zdeformovaný blastocoel). V dalším stadiu embryonálního vývoje se však na vzniku této dutiny podílí i mesoderm. Prostor vznikající za účasti mesodermu se nazývá **coelom**. V návaznosti na toto označení se tělní dutina, která v embryogenezi odpovídá blastocoelu nazývá **pseudocoelom** (termín napovídá, že s coelomem není shodná).

coelom

Bylo již řečeno, že mesoderm je derivátem buď ektodermu nebo entodermu, a že u velké většiny živočichů se entomesoderm vyskytuje. Ani v tomto druhém případě však není jeho vznik zcela uniformní. Během gastrulace může totiž entomesoderm vznikat jako izolovaný shluk buněk v prostoru mezi stěnou vznikajícího prvostřeva a povrchovým ektodermem, přičemž na jeho vývojovou souvislost s entodermem lze usuzovat podle toho, že vzniká proliferací z původně jediné buňky rýhujícího se vajíčka, tzv. mesentoblastu (resp. teloblastu). Tak je tomu např. u ploštěnců, kroužkovců, členovců a měkkýšů. Naproti tomu u jiných skupin, např. ostnokožců a strunatců, vzniká mesoderm přímo ze stěny prvostřeva.



Obr. 16 Vznik coelomu odškrcením mesodermu od prvostřeva (enterocoelie). Nahoře ve formě párových váčků, uprostřed proliferací nepárové mesodermální destičky a následným vznikem párových dutin. Dole je typické schéma členění coelomu u primitivních druhouústých. Podle Brusca a Brusca (1990).



Obr. 17 Schema tělesné stavby živočicha bez coelomu (nahore), uprostřed s pseudocoelomem, a dole s coelomem, ilustrované na příčných (frontálních) řezech. V závorce je uveden vztah k embryonálním zárodečným listům. Podle Brusca a Brusca (1990).

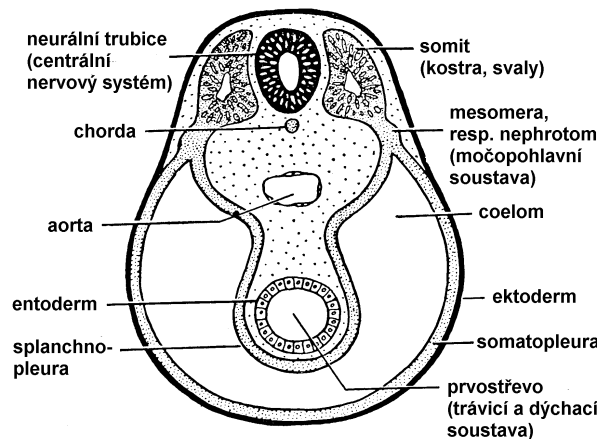
Tyto dva způsoby vzniku mesodermu ovlivňují i způsob vzniku coelomu. V prvním případě (kdy mesoderm vzniká proliferací z mesentoblastu) vzniká coelomová dutina tak, že se v mezibuněčných prostorech původně kompaktního shluku buněk (párového, protože na každé straně prvostřeva je po jednom) vytvoří dutina, která se postupně zvětšuje. Protože se v podstatě jedná o rozpad původně kompaktního shluku mesodermálních buněk, nazývá se tento proces **schizocoelie**. Jeho výsledkem je bilaterálně souměrná párová dutina, běžící po stranách prvostřeva po celé délce těla. Jestliže se jedná o živočichy se segmentovaným tělem (např. kroužkovce), je takto vzniklý coelom rovněž segmentován.

V případě, že mesoderm vzniká diferenciací z prvostřeva, vzniká coelom tak, že se z prvostřeva přímo odškrcují párové váčky, které se izolují a dávají vznik řadě izolovaných coelomových dutin. Tento způsob vzniku coelomu se označuje

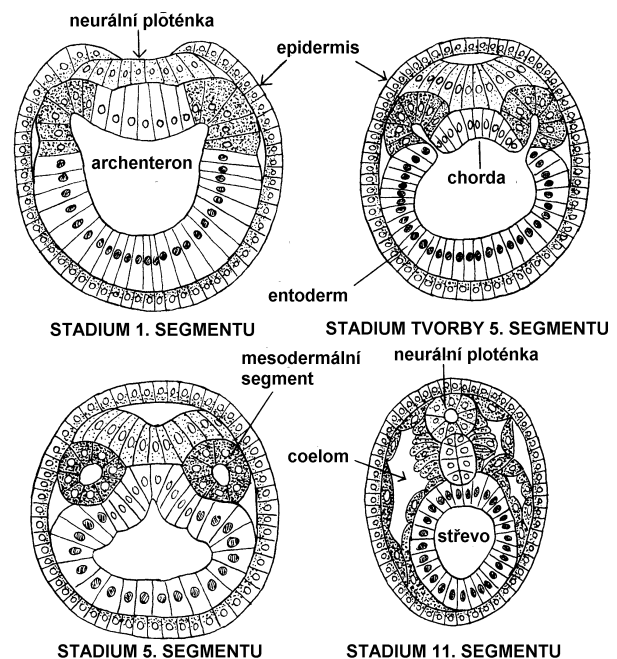
jako **enterocoelie**. Někdy se však zmíněné váčky neodškrcují od prvostřeva izolovaně, nýbrž jako v podobě protáhlé nepárové ploténky, která se nejprve od prvostřeva celá oddělí a teprve později se z ní stane dvouvrstevný párový útvar, který se podélně segmentuje. Tento proces může u druhoústých (např. ostnokožců) vyústit v rozdělení coelomové dutiny na dorzální a vpředu ležící nepárovou část (**protocoel**) a párový (po každé straně prvostřeva) **mesocoel** a **metacoel**.

Bylo již řečeno, že pseudocoelom (tedy blastocoel) v embryogenezi předchází pravý coelom. Nicméně u některých skupin bezobratlých (shrnovaných pod název Pseudocoelomata) může blastocoel persistovat až do dospělosti. Protože to je normální embryonální struktura, může být její přetrvávání do dospělosti považováno za důsledek pedomorfózy (tedy eliminace terminálních stadií ontogeneze v průběhu evoluce). Avšak tato dutina se nemusí vždy formovat jako tekutinou vyplněný prostor. V některých případech proniká do vznikajícího pseudocoelomu mesenchym, což se funkčně projevuje stejně, jakoby dutina nebyla vytvořena vůbec (Acoelomata; např. ploštěnci, pásnice). V takovém případě získává pseudocoelom funkci výztuhy, případně rezervoáru metabolických produktů, a ztrácí funkci oběhové soustavy a hydrostatického orgánu. Většina živočichů má však vytvořen pravý coelom (shrnují se pod název Eucoelomata), což umožnilo vytvoření podstatných částí důležitých orgánových soustav (např. dutiny břišní, oběhového systému, vylučovací soustavy apod.).

Pseudocoelom je dutina, kde střevo a jiné tělní orgány (např. gonády) jsou uloženy zcela volně v tělní tekutině, která jej vyplňuje. U coelomu je však celá dutina vystlána tenkou povrchovou vrstvičkou mesodermálního epithelu, která přechází na povrch všech orgánů, které leží mimo coelomovou dutinu. V embryonálním stavu se tato vrstvička označuje jako **pleura**, přičemž ta její část, která směřuje ke stěně těla se nazývá **somatopleura** (syn. **parietální peritoneum**) a naopak její část, která směřuje dovnitř těla **splanchnopleura** (syn. **viscerální peritoneum**). Vně somatopleury jsou uloženy deriváty mesodermu (např. ledviny obratlovců), splanchnopleura naopak přechází na povrch orgánů, které vznikly z entodermu (např. podstatná část trávicí soustavy). V dospělosti se tato mesodermální epitheliální vrstvička označuje jako **peritoneum** (i když uvedená synonyma se běžně používají i pro larvální stav). U obratlovců se podle toho, zda peritoneum vystylá břišní či hrudní dutinu, označuje jako pobřišnice a pohrudnice. Orgány, které leží mimo coelom mají tedy **extraperitoneální uložení**. Protože je coelom původně bilaterálně symetrická párová dutina, dostávají se tyto blanky v mediální linii buď přímo do vzájemného kontaktu nebo se alespoň přibližují. Protože střevo (jako derivát

pseu-
coelomstěny
coelomu

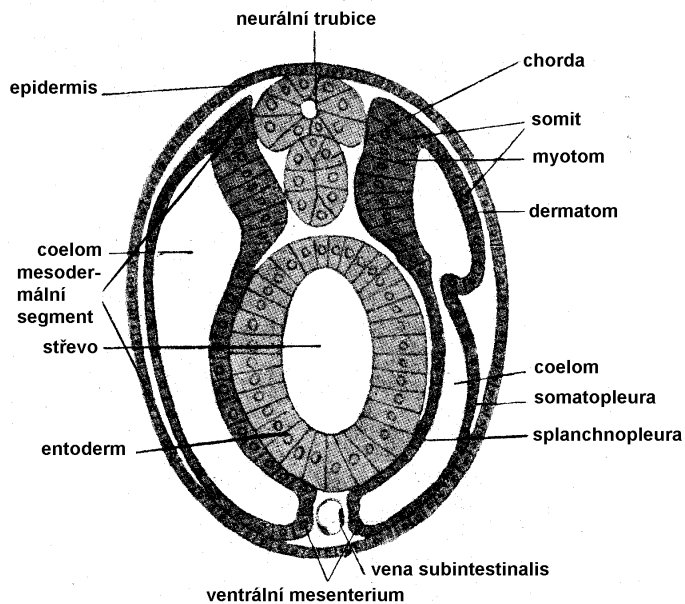
Obr. 18 Generalizovaný příčný (frontální) řez embryem savce, dokumentující diferenciaci mesodermu. Podle Areye, z Romera a Parsonse (1977).



Obr. 19 Příčné řezy různými embryonálními stadii kopinatce, ilustrující vývoj mesodermu. Asymetrie ve vývoji coelomových dutin je způsobena tím, že somity obou stran těla u kopinatce alternují. Podle Hatscheka (1881).

entodermu) je uloženo extraperitoneálně, přechází peritoneum coelomových dutin obou stran těla i na jeho povrch. Dorzálně i ventrálně od střeva tak vzniká peritoneální duplikatura označovaná jako dorzální a ventrální **mesenterium**, na které je střevo (a samozřejmě i všechny jeho deriváty, např. trávicí žlázy) zavěšeno.

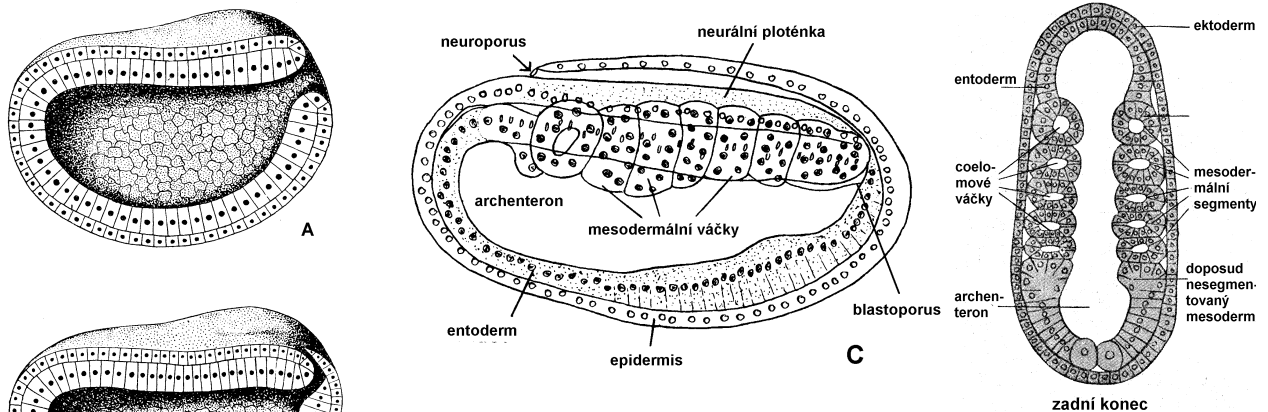
coelom
bez-
lebečných



Obr. 20 Příčný řez embryem kopinatce v pokročilém stadiu vývoje, ilustrující diferenciaci somitu a hypodermu. Podle Hatscheka, ze Srdínka (1911).

živočicha jich je přes 50. Po odškrcení od prvostřeva se mesodermální coelomové váčky zvětšují, takže záhy vyplní prostor mezi neurální trubici (která vzniká současně s chordou) a expandují ventrolaterálně do prostoru mezi střevem a stěnou těla. Jednotlivé segmenty této ventrální části

U kopinatců vzniká coelom způsobem, který je znázorněn na obr. 16 uprostřed, tedy odštěpením mesodermu z dorzální stěny prvostřeva (stejně jako např. u ostnokožců). Dorzální a dorzolaterální stěna prvostřeva se odštěpuje od stěny prvostřeva, přičemž její mediální plochá část (**chordální mesoderm, chordamesoderm**) se během vývoje přetváří do podoby tyčkovitého útvaru, struny hřbetní. Dorzolaterální části stěny prvostřeva se vychlipují jako pár výdutí, které se od dutiny prvostřeva postupně izolují. Tento proces probíhá postupně odpředu dozadu, takže počet párů takto izolovaných coelomových váček (somitů) se množí a v důsledku toho se coelomový mesoderm segmentuje. Raná larva kopinatce má 15 párů somitů, u dospělého

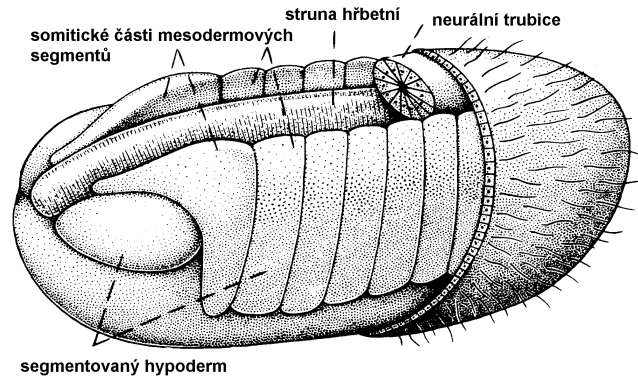


Obr. 21 Vývoj a segmentace mesodermu u kopinatce. Vlevo dvě po sobě následující raná stádia po ukončení gastrulace, uprostřed podélný mediální řez embryem ve stadiu založených prvních pěti segmentů, vpravo podélný horizontální řez téhož stadia. Vlevo podle Huettnera, ze Šmidta (1960), uprostřed a vpravo podle Hatscheka (1881).

(označované jako **hypoderm**) spolu v dalších fázích embryonálního vývoje navzájem splynou. Dorzální část však nadále zůstává dobře segmentovaná a její jednotlivé oddíly se nazývají **mesodermální somity**. U bezlebečných vznikají ze somitů převážně svaly a proto se u nich somity nazývají **myotomy**; příčná septa, která je navzájem oddělují se nazývají **myosepta**. Ventrální části mesodermu jsou před stadiem, kdy navzájem splynou stále ještě segmentované; nazývají se **splanchnotomy**. Na přechodu mezi myotomem a splanchnotomem se mesoderm ztenčuje a poměrně záhy se obě části zcela izolují. Z ventrolaterálního okraje každého somitu (z místa, kde se původně napojoval na splanchnotom) se vychlipuje výběžek (včetně části coe-

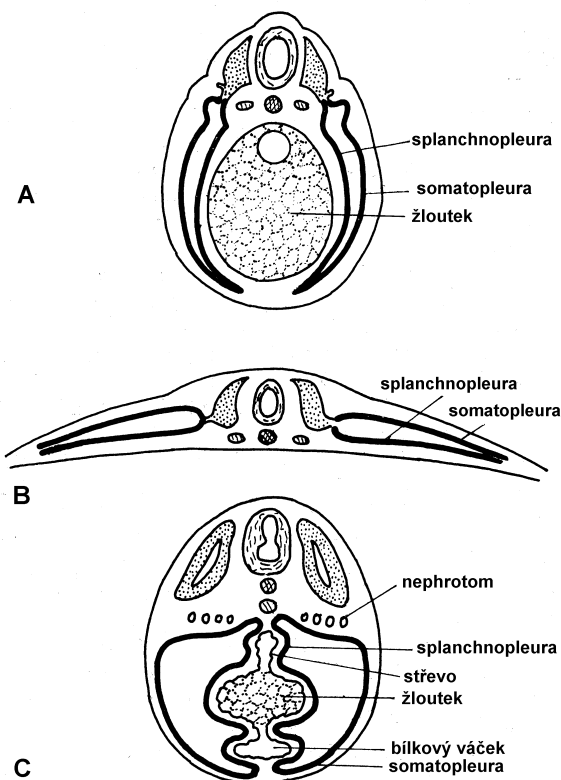
lomové dutiny), zvaný **gonotom**, který je základem pro vznik gonády. Bylo již řečeno, že z převážné části somitu vznikají svaly; proto se tato část nazývá **myotom**. Avšak tenká vrstva somitu při jeho povrchu dává vznik škáře a podkožním vazivovým tkáním a proto se nazývá **dermatom**. Od ventrolaterálního okraje somitu (v místě, kde se diferencoval gonotom) však expanduje dorzomediálně v podobě řasy ještě třetí typ somitických buněk, které tak vrůstají mezi již diferencovaný myotom na jedné straně (laterálně) a chordu a neurální trubici na druhé straně (mediálně). Nazývá se **sklerotom**. Z tohoto materiálu vzniká část chordy (pochvy), avšak plně se uplatňuje až u obratlovců, kde je základem pro osifikaci obratlů a části lebky.

Poněkud odlišným způsobem se vytváří mesoderm u obratlovců. Zpočátku se sice odštěpuje z dorzální stěny prvostřeva jako celistvý epitheliální pruh zvaný **chordamesoderm**, ten se však záhy rozdělí na dvě části: mediální, z níž vzniká nejprve trubicovitý, avšak po následném vyplnění tyčkovitý útvar (chorda dorsalis); po obou stranách se pak vytváří prozatím nesegmentovaný mesoderm a jako celistvý a podélně nedělený list vrůstá ventrolaterálním směrem mezi



Obr. 22 Hlavová část larvy kopinatce po odstranění ektodermu. Dobře je patrný kompletně segmentovaný mesoderm, zasahující (podobně jako chorda a neurální trubice) až na přední konec těla. Podle Bjerringa (1971).

coelom
obratlovců

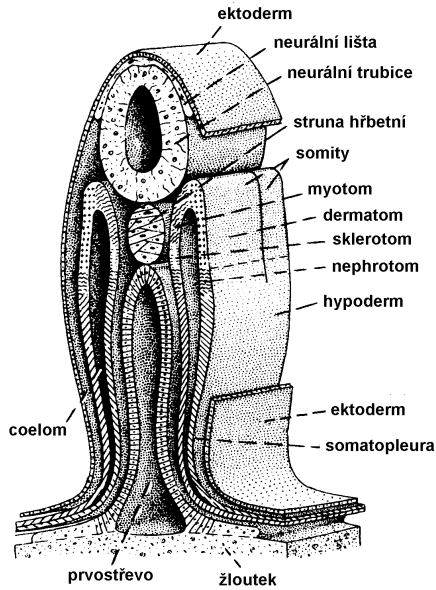


Obr. 23 Schematické znázornění pozice mesodermu u zárodků s oligolecitálním (nahore, plaz) a polyolecitálním (uprostřed, pták) vajíčkem. Dole ptačí zárodek v době líhnutí z vejce. Podle Pattena, z Grodzinského a kol. (1976).

ektoderm a entoderm. Na rozdíl od kopinatce však jeho laterální spodní část (**hypoderm**) není nikdy segmentována, nýbrž zůstává celistvá (proto se také nazývá **laterální ploténka**). Následné segmentaci v důsledku tvorby příčných brázd podléhá pouze dorzální část mesodermu, která se tím člení na jednotlivé somity. Porovnáme-li tedy vznik somitů u kopinatce a obratlovců, nejsou somity obratlovců plně homologické se somity kopinatce. Méně důležitá je vzájemná pozice obou mesodermálních listů (viz obr. 23), která je závislá od toho, zda vajíčka, z nichž se vyvíjí zárodek, jsou bohatá či chudá na žloutek (polylecitální resp. oligolecitální). Po spotřebování žloutku však tyto rozdíly zaniknou. Mezi dorzální a ventrální částí mesodermu, v místě, které se na příčném řezu jeví zprvu jako zaškrcení mesodermu, se vyvíjí materiál, ze kterého vznikne vylučovací soustava. Tato část se nazývá **nephrotom** (resp. **mesomera**).

Z mesodermu vzniká valná část těla obratlovce (viz tab. 1). Z ektodermu vzniká jen povrchová část kůže a centrální nervová soustava (viz dále), z entodermu stěna trávicí trubice (včetně jater a slinivky břišní) a dýchacích orgánů. Prakticky celý zbytek těla vzniká z mesodermu (svaly, pojiva, kostra, oběhová a močopohlavní soustava).

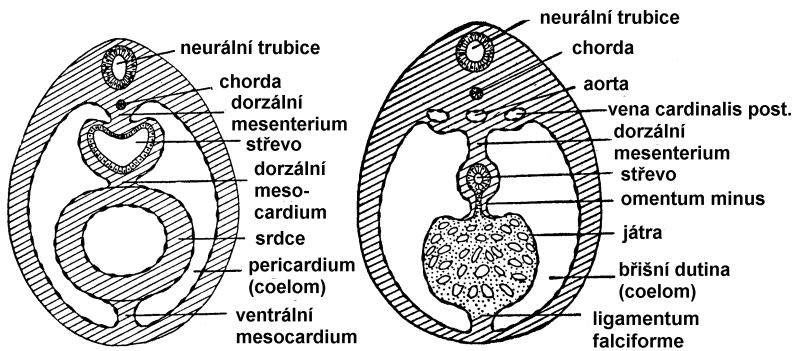
diferenciace
coelomu



Obr. 24 Vztah mesodermu k ostatním embryonálním strukturám na modelu příčného řezu embryem žraloka. Podle Bjerringa (1977).

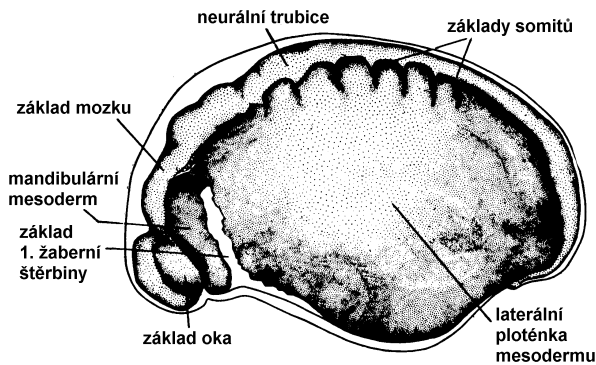
Předcházející popis vývoje mesodermu je nezbytný pro pochopení diferenciace coelomu jakožto dutiny, jejíž stěny tvoří výlučně tento zárodečný list. U kopinatce je coelomová dutina zprvu členěna na jednotlivé váčky (v každém tělním segmentu po jednom páru), které expandují spolu s mesodermem do prostoru mezi střevem a ektodermem (obr. 20 vlevo). Poté, co se jednotlivé segmenty začnou rozpadat na dorzální část (somit) a ventrální část (splanchnotom) (obr. 20 vpravo), rozdělí se i coelomová dutina na somitickou část (**myocoel**) a ventrální část (**splanchnocoel**). Po úplném rozdělení myocoel zaniká, avšak protože splanchnotomy navzájem splývají, splynou i jejich coelomové dutiny a na každé straně se tak vytvoří jednolitý splanchnocoel. U obratlovců je výsledný stav stejný, s tím rozdílem, že splanchnocoel nebyl nikdy segmentován.

Bez ohledu na to, zda se jedná o coelom u bezobratlých či obratlovců, lze rozlišit jeho stěnu na část, která směřuje k tělní stěně (somatopleura, v dospělosti parietální peritoneum) a část směřující dovnitř těla a obalující trávicí trubici (splanchnopleura, v dospělosti viscerální peritoneum).



Obr. 25 Schematický frontální řez embryem amniot v úrovni srdce (přední část coelomu) a jater (zadní část coelomu), s vyznačením diferenciace splanchnopleury. Podle Areye, z Romera a Parsonse (1977).

Tam, kde se obě splanchnopleury dostávají do přímého kontaktu vzniká duplikatura coelomové stěny, tzv. **mesenterium**. Označuje se jako dorzální a ventrální mesenterium podle toho, zda se jedná o část nad střevem či pod ním. Dorzální mesenterium má značný význam, protože v něm přicházejí k trávicí trubici důležité cévy a nervy. Ventrální mesenterium naproti tomu má jen fixační funkci a u dospělých obratlovců většinou zaniká (zachovává se např. u dvojdyšných a do určité míry také u ocatých obojživelníků). V důsledku toho obě coelomové dutiny ventrálně splývají.



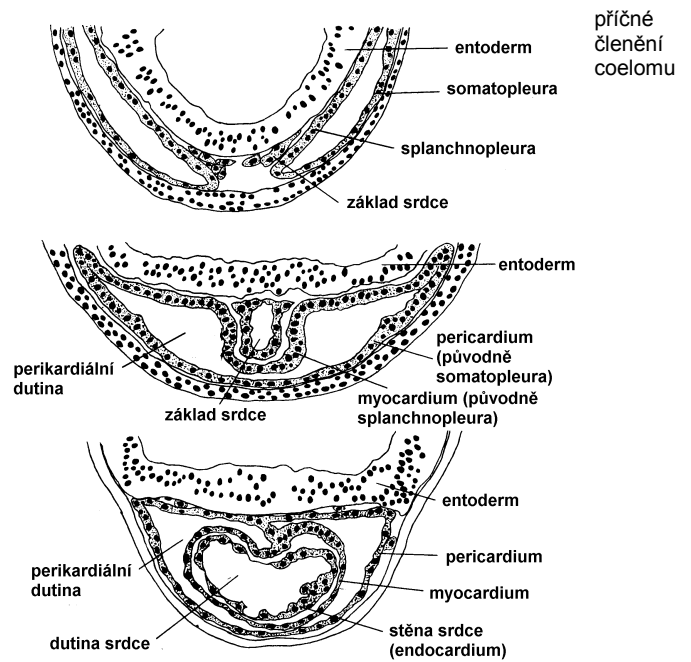
Obr. 26 Segmentace dorzálního mesodermu u axolotla. Pohled na embryo z levé strany. Podle Adelmanna (1932).

U obratlovců se coelomová stěna diferencuje podle toho, ke kterému orgánu přiléhá. V raných embryonálních stádiích je jejich trávicí trubice poměrně jednoduchá a peritoneum je diferencováno podle schematu popsaného v předchozím odstavci. Toto schema se však poruší se vznikem žaberních štěrbin, protože štěrbin perforují laterální ploténku a coelomová dutina zůstává zachována jen ve ventrální části krku. Kromě toho do coelomové dutiny expandují zvětšující se orgány, které náležejí trávicí soustavě (játra, slinivka břišní), ale i dalším soustavám (plíce, srdce, pohlavní žlázy, ledviny). Navíc při růstu a zvětšování některých orgánů dochází ke změnám jejich topografické pozice, což rovněž zastírá původní jednoduché schema.

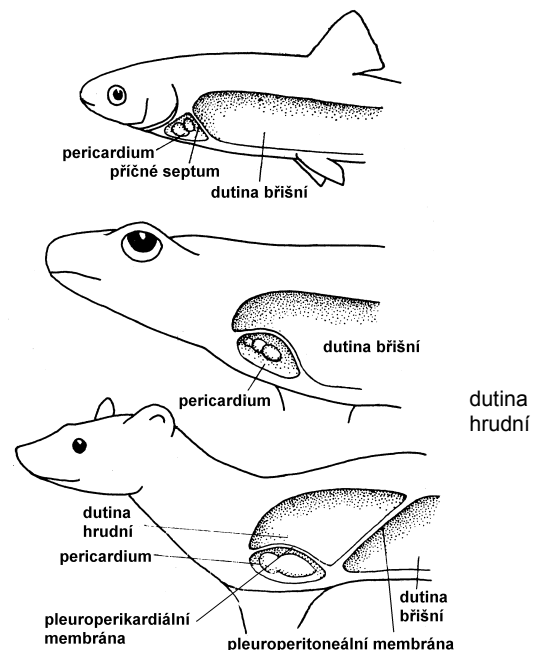
zachována jen ve ventrální části krku. Kromě toho do coelomové dutiny expandují zvětšující se orgány, které náležejí trávicí soustavě (játra, slinivka břišní), ale i dalším soustavám (plíce, srdce, pohlavní žlázy, ledviny). Navíc při růstu a zvětšování některých orgánů dochází ke změnám jejich topografické pozice, což rovněž zastírá původní jednoduché schema.

Coelomová dutina se druhotně člení na menší oddíly. Anteroventrální část embryonálního coelomu (ventrálně od žaberních štěrbin) je prostor, ve kterém se primárně vyvíjí srdce. V raných embryonálních stádiích všech obratlovců je to pouze část jednolitého coelomu a základ srdce je zde fixován závěsy, které vznikají ze splanchopleury coelomových dutin obou polovin těla; protože je to obdoba mesenterii, nazývají se dorzální a ventrální **mesocardium** (obr. 25 vlevo). Ventrální mesocardium brzy zaniká. Později v embryogenezi se však tato přední část coelomu izoluje od hlavního prostoru coelomu sekundárně vzniklým **příčným septem (septum transversum)**; vzniká tak poměrně malá část coelomové dutiny, která je dorzálně omezena žaberním aparátem, vzadu pak zmíněným septem. Srdce je tak uzavřeno do coelomového váčku, který se zakládá z původní somatopleury, splanchopleury a příčného septa. Růst srdce způsobuje, že k němu stěny této dutiny v dospělém stavu těsně přiléhají; ze somatopleury a příčného septa pak vzniká tenká epitheliální blanka zvaná **osrdečník (pericardium)**, ze splanchopleury srdeční svalstvo zvané **myocardium**. U většiny dospělých obratlovců se dutina perikardu zcela odděluje od zbytku coelomu, u primitivních forem obratlovců (kruhoústí, paryby a primitivní paprskoploutví) se však až do dospělosti zachovává mezi oběma částmi coelomu malý otvor. Protože se příčné septum embryonálně vyvíjí v prostoru mezi základem srdce a jater nepřekvapí, že se zvětšující se játra fixují na zadní povrch tohoto septa. Tento stav se zachovává u dospělých primitivních skupin obratlovců (ale i u některých savců) jako tenký **koronární ligament**.

U suchozemských tetrapodů nastala důležitá změna v uspořádání coelomu, protože zanikly žábry a jako hlavní dýchací orgán vznikly plíce. Kromě toho byl rozsah coelomu ovlivněn také vznikem krční části těla, která coelomovou dutinu neobsahuje. Plíce sice vznikají jako výchlupka hltanové části trávicí trubice (viz dále kap. Dýchací soustava), ale jako objemný orgán byly zatlačeny (spolu se srdcem a dalšími doprovodnými strukturami coelomového původu) do prostornější přední části trupu. Tato část coelomové dutiny se nazývá **dutina hrudní** a v rané embryogenezi je rovněž vystlána splanchopleurou a somatopleurou. Od dutiny perikardu je tato část coelomu oddělena **pleuroperikardiální membránou**. Protože plíce se záhy v embryogenezi stávají párovým orgánem, jsou zatlačeny z krční oblasti do hrudní dutiny, kde získávají svojí definitivní polohu po stranách jícnu. Jícen, jakožto přední část trávicí trubice, je uložen v extracoelomovém prostoru mezi oběma splanchopleurami, v tzv. **mediastinu** (nom. **mediastinum**). Rovněž plíce si při svém růstu



Obr. 27 Vznik a vývoj perikardu a myokardu, dokumentovaný na příčných řezech zárodkem obojživelníka rodu *Triturus*. Podle Molliera, z Balinského (1975).



Obr. 28 Schematické znázornění postupného příčného členění coelomu obratlovců. Podle Grodzinského a kol. (1976).

zachovávají fixační závěsy, které jsou derivátem splanchnopleury a podobně jako mesenteria fixují plíce dorzálně a ventrálně. Tyto závěsy u pokročilejších skupin obratlovců atrofují (zůstávají však v různém stupni vyvinuté na pravé straně, což souvisí s evolucí a embryonálním vývojem vena cava posterior; viz dále kap. Oběhový systém). Plíce jsou však stále uzavřeny v epitheliální blance zvané **poplicnice**, která je derivátem splanchnopleury; vnější stěna této části coelomu se nazývá **pohrudnice**.

dutina
břišní

U primitivních suchozemských tetrapodů je hrudní a břišní část coelomové dutiny spojena a pohrudnici nelze tudíž přesně odlišit od epitheliální výstelky břišní dutiny, tzv. **pobříšnice**. U plazů (krokodýlů, některých ještěřů a hadů) je coelom po obou stranách těla příčně rozdělen dalším septem zvaným **pleuroperitoneální membrána**, které embryonálně vzniká z příčného septa a postupně se rozšiřuje dorzálním směrem, takže oddělí hrudní část coelomu od břišní části. Tato membrána je u savců doplněna příčně pruhovaným svalem zvaným **bránice (diaphragma)**. Protože příčné septum (a z něj vznikající pleuroperitoneální membrána) se zakládá v rané embryogenezi v prostoru zadního okraje lebky (tedy v prostoru budoucí krční části těla), a protože rovněž plíce se zakládají jako výchlipka z přední části trávicí trubice (hltanu), nepřekvapuje, že bránice je inervována z krční části míchy (n. phrenicus), přestože je v dospělosti posunuta dozadu. Poněkud odlišný je však vývoj přepážek v coelomové dutině u ptáků, které vznikají nejen v důsledku zakládání a růstu plic, ale i diferenciací jednotlivých plicních vaků.

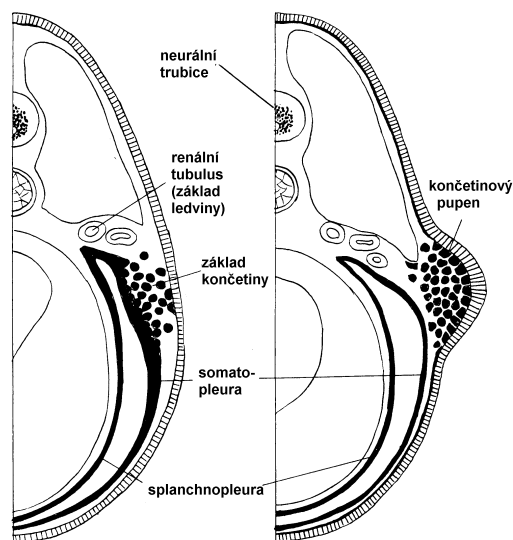
Avšak bez ohledu na to, zda jsou přepážky mezi jednotlivými částmi coelomu vyvinuty, přechází epitheliální výstelka coelomu na všechny vnitřní orgány. Z embryonálních mesenterii se vytvářejí závěsy těchto orgánů. O závěsech srdce a plic byla již zmínka. Dorzální mesenterium trávicí trubice je důležitou strukturou, která slouží nejen k fixaci, ale i k vedení cév a nervů k jejím jednotlivým částem. U savců je z hlediska fixace důležitá ta část dorzálního mesenteria, která nese žaludek; nazývá se **omentum majus**. V místech, kde se z trávicí trubice vychlipují trávicí žlázy (játra, slinivka břišní) jsou tyto orgány samozřejmě rovněž umístěny extra-peritoneálně, ve ventrálním mesenteriu, přičemž závěs mezi žaludkem a játry (dorzální závěs jater) se nazývá **omentum minus** a ventrální závěs jater **ligamentum falciforme**. Bylo již řečeno, že embryonální ventrální mesenterium se v dospělosti redukuje (zmíněná omenta a ligamentum falciforme jsou výjimkou), ale i dorzální mesenterium může u některých obratlovců částečně zaniknout (alespoň v některých úsecích, jako je tomu např. u obojživelníků). Trávicí trubice u dospělých čelistnatic neprobíhá přímo středem těla, ale vychyluje se z této středové pozice v důsledku expanze různých orgánů do tělní dutiny. Dochází tak k celkové torzi, kdy žaludek včetně mesenterii se posunuje do levé coelomové dutiny. Tato skutečnost, spolu s tím, že trávicí trubice je zprohýbána způsobuje, že část pravého coelomu, přiléhající k žaludku, vytváří vakovitý záhyb zvaný **bursa omentalis**, který může být u různých skupin obratlovců v různé míře uzavřen (u nižších obratlovců je široce otevřený a nemá ještě podobu vaku).

Do coelomové dutiny promínají však i orgány, které se embryonálně zakládají mimo mediální rovinu a nejsou tudíž zavěšeny v dorzálním a ventrálním mesenteriu. Jsou to pohlavní žlázy, které jsou zavěšeny na speciálních mesenteriiích zvaných **mesorchium** (v případě samčí pohlavní žlázy) a **mesovarium** (v případě samičí). Na jiných mesenteriiích podobného charakteru (zvaných **mesosalpinx**, **mesotubarium**) jsou zavěšeny ledviny, přestože vznikají v úzké souvislosti (zvláště u samců) s pohlavními žlázami (viz kap. Močopohlavní soustava obratlovců).

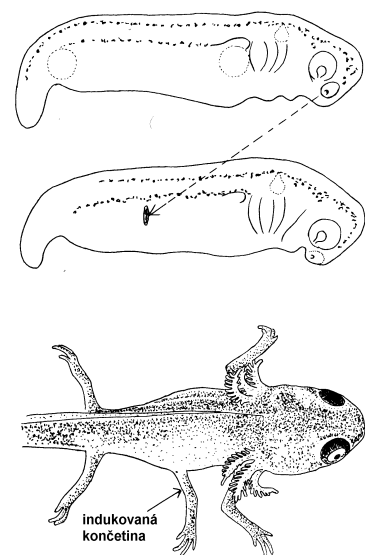
zakládání
párových
končetin

Z mesodermu se zakládají také párové končetiny, přestože jsou na povrchu kryty derivátem ektodermu (epidermis). Hlavní část se zakládá z vnějšího svrchního okraje laterální ploténky, která v těchto místech poněkud zesiluje. Z tohoto zesílení se začnou uvolňovat buňky, které ztrácejí kontakt s původním epithelem a začnou se přetvářet ve shluk mesenchymálních buněk. Ten se pevně napojí na vnitřní povrch epidermálního epithelu a vzniká tak **končetinový pupen**. U obojživelníků je tento proces lokalizován do míst budoucích párových končetin, ale u obratlovců s ploutvemi se tyto končetinové základy tvoří v rozsáhlejších úsecích, a u amniot se

zakládají podél celé délky těla v podobě horizontální lišty (**Wolffova lišta**). V pozdějších fázích vývoje tato lišta v místech budoucích párových končetin expanduje, v ostatních částech zaniká. Nicméně laterální ploténka si u všech obratlovců zachovává potenciální schopnost vytvářet končetiny, což bylo dokázáno umělou indukcí vzniku končetin vymezených do prostoru mezi předním a zadním párem normálně vznikajících končetin (obr. 31). Stojí za zmínku, že končetinové pupeny se diferencují dříve u předního páru, později u zadního páru; tato sekvence je obvyklá u mnoha dalších struktur mesodermálního původu a souvisí s postupnou diferenciací somitů v raných embryonálních fázích. V dalších fázích se končetinový základ přetváří do podoby končetiny: nejdříve se poněkud zploští a na konci rozšíří do plochy, jejíž vnější okraj je zprvu zaoblený, později pentagonální, protože z tohoto základu začínají prominovat základy prstů. V prostoru mezi základy prstů začne probíhat rozsáhlá apoptóza (naprogramovaná buněčná smrt), jejíž výsledkem jsou volné prsty. U amniot se všechny prsty vyvíjejí současně, u obojživelníků (a zejména u ocasatých) se první dva vyvíjejí dříve a po nich následují postupně 3., 4. a 5. prst. Na končetině v tomto vývojovém stadiu je strana budoucích flexorů (svalů ohýbajících končetinu) obrácena ventrálním směrem, strana budoucích extensorů (svalů napřimujících končetinu) dorzálním směrem. Poté se však celý končetinový základ otočí podél své podélné osy, takže flexorová strana směřuje dozadu. Preaxiální část končetiny (tedy přední část končetiny, bráno od podélné osy končetinového základu) se otočí ventrálním směrem.

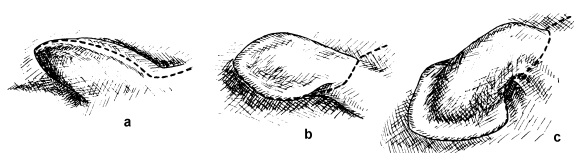


Obr. 29 Schematické znázornění vzniku končetinového pupenu u zárodka obojživelníka. Podle Balinského (1975).



Obr. 31 Indukce vzniku nadpočetných končetin v důsledku implantace cizorodých částí těla do oblasti dorzální části laterální ploténky. Podle Balinského (1975).

Obr. 30 (vpravo) Vývoj zadní končetiny (nohy) u zárodka kuřete. Části končetiny zanikající nekrotózou jsou tečkovány. Podle Saundersona a Fallona (1967). ⇒



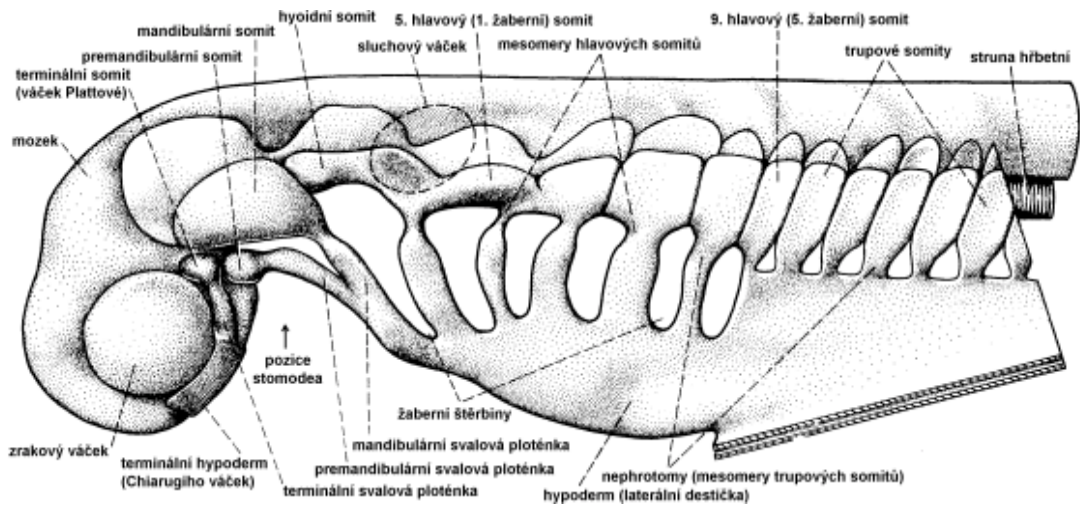
Obr. 32 Rotace základu přední končetiny ještěrky. Podle Brause, z Hertwiga (1906).



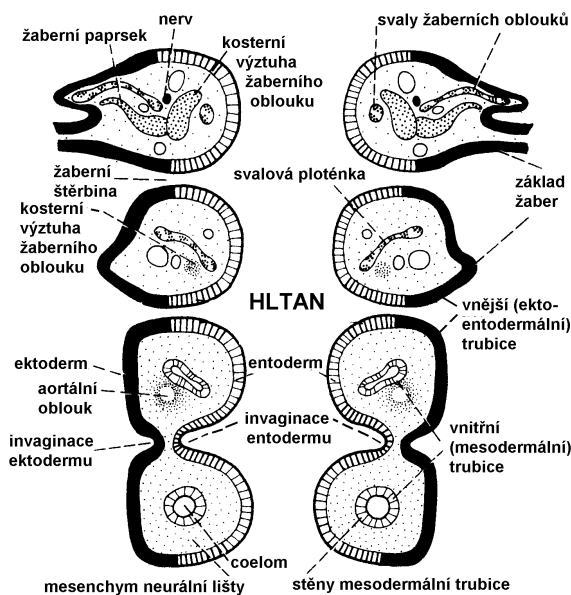
V poslední fázi vývoje se končetinové primordium rozčlení dvěma klouby (loketním a kolenním, resp. karpálním a tarsálním) na tři úseky: proximální **stylopodium** (kosterní výztuhou je zde humerus nebo femur), střední **zeugopodium** (ulna a radius, resp. tibia a fibula), a distální **autopodium** (distální částí kostry končetiny). Svaly končetin vznikají v končetinovém základu současně se skeletem (viz kap. Svalová soustava).

hlavový
mesoderm

Na hlavě obratlovců mesoderm zasahuje až k úrovni, která je u dospělých jedinců vyznačena pozicí křížení zrakových drah (chiasma opticum; viz kap. Nervová soustava) nebo méně přesně výstupem zrakových nervů z lebky. Tato část těla je však porušena řadou žaberních štěrbin, které se prolamují v laterálních stěnách hltanu (pharyngotremie) a ve všech vrstvách, které leží nad nimi. Nicméně i zde se zachovává základní schema členění mesodermu z trupové části, tzn. dorzální části jsou navzájem kompletně oddělené septy a představují tedy **hlavové somity**, ventrální části (odpovídající hypodermu, resp. laterální ploténce) jsou jednoduté, ale vybíhají dorzálně ve výběžky, které oddělují jednotlivé žaberní štěrbin. Protože z těchto výběžků (které se při pohledu na embryo ze strany jeví jako vertikální proužky příp. ploténky) vznikají převážně svaly žaberních oblouků (tedy přepážek mezi jednotlivými žaberními štěrbinami), nazývají se obecně **svalové ploténky**. Ve skutečnosti to jsou ale trubice, jejichž



Obr. 33 Schema uspořádání mesodermu v hlavové části embrya žraloka (*Squalus*) při pohledu z levé strany. Stadium všech založených žaberních štěrbin. K neurální trubici (a ke struně hřbetní) se přimykají sklerotomy, vykazující rovněž somitickou segmentaci. Podle Jarvika (1980).



Obr. 34 Schema znázorňující horizontální řez vznikajícími žaberními oblouky (odpředu dozadu, na obrázku odshora dolů) včetně struktur, které jsou v nich uloženy. Podle Jarvika (1980).

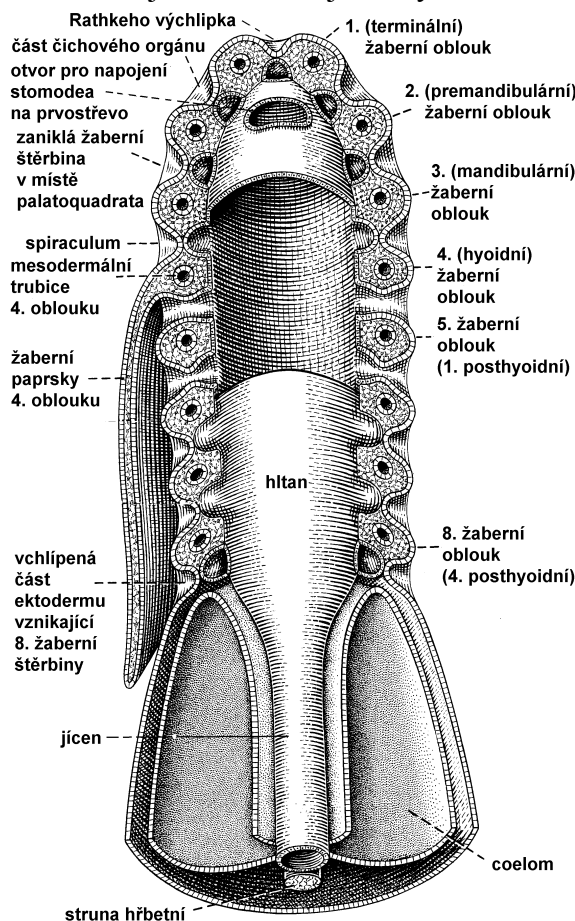
kají zčásti svaly ovládající žaberní oblouky, aortální oblouky (obojí jako deriváty hlavového

dutiny představují výběžky coelomu (obr. 34, 35). Později se však stěny těchto coelomových dutin přimykají k sobě a dutiny zanikají. Na dorzální straně svalových plotének (tedy na jejich přechodu v jednotlivé somity) jsou svalové ploténky poněkud zúžené. Tyto části odpovídají nephrotomům (resp. mesomerám) trupových somitů a mají tedy možnost produkovat nephrony (základní stavební jednotky vylučovací soustavy; viz kap. Močopohlavní soustava obratlovců). Protože svalové ploténky (z předchozího je patrné, že to jsou spíše duté sloupky) jsou tvořeny mesodermem, přiléhá k nim na povrchu těla ektoderm, směrem dovnitř entoderm trávicí trubice. Ve stěnách žaberních štěrbin se ektoderm a entoderm stýkají, čímž se vytváří druhá, vnější trubice, která mesodermální trubici obklopuje. Celá přepážka mezi žaberními štěrbinami je tedy tvořena dvěma soustřednými trubicemi. V prostoru mezi oběma trubicemi vznikají zčásti svaly ovládající žaberní oblouky, aortální oblouky (obojí jako deriváty hlavového

mesodermu), a migrují tudy rovněž buňky neurální lišty (viz dále), ze kterých vznikají jednotlivé elementy kosterní výztuhy žaberních oblouků.

Největší somit je nazýván **čelistní (mandibulární)**, protože z něj vzniká čelistní

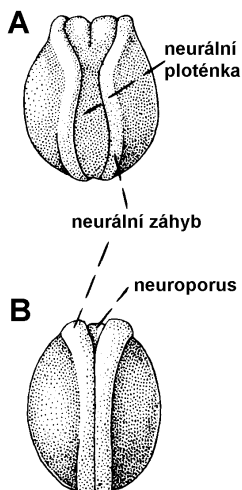
uspořádání
hlavového
mesodermu



Obr. 35 Schematizovaný ventrální pohled na hlavovou část embrya obratlovce (ventrální polovina žaberních oblouků, část hitanu a ventrální část trupového mesodermu odpreparována). Na jazykovém (hyoidním) oblouku levé strany ponechány žaberní paprsky. Podle Bjerringa (1977).

svalstvo. K místu, kde na jeho bázi navazuje mandibulární svalová ploténka směřuje vchlípená část ektodermu, zvaná stomodeum (základ dutiny ústní; viz kap. Trávicí soustava). Za tímto somitem následuje šest dalších (**postmandibulárních**), které se podílejí na vymezení žaberních štěrbin. Všechny k nim příslušné svalové ploténky jsou navzájem ventrálně spojeny souvislým pruhem, který sem vybíhá z laterální ploténky. V premandibulární oblasti je mesoderm redukován v důsledku invaginace stomodea a expanze přední části mozku. **Premandibulární** somit a k němu náležející svalová ploténka se proto zachovává jen u primitivních vodních čelistnatců. I zde je svalová ploténka ventrálně napojena na laterální ploténku a v celém oblouku se nachází skeletogenní materiál neurální lišty. **Terminální** somit se zachovává pouze jako tzv. váček Plattové (obr. 33), který pokračuje ventrálně pod přední konec prvostřevo, kde se rozšiřuje do plochého útvaru, navazujícího na podobný útvar druhé strany hlavy. Tento ventrální plochý útvar je dočasně dutý (je to izolovaná část coelomu) a označuje se v této fázi svého vývoje jako tzv. Chiarugiho váček. Tyto komponenty terminálního oblouku jsou rovněž doprovázeny migrujícími buňkami neurální lišty. Protože stomodeum ústí do prvostřevo subterminálně, poněkud z ventrální strany (v důsledku ventrálního zahnutí přední části mozku, tzv. hlavové flexe), je terminální oblouk odsunut před stomodeum (a tedy před ústní otvor) k bázi čichové oblasti.

Modifikace žaberních oblouků v souvislosti s jejich přeměnou v části lebky a vznik obratlů bude popsána v kapitole o opěrných soustavách. Totéž platí o urogenitální soustavě obratlovců.



Vrátíme-li se nyní zpět do raných fází embryogeneze, ve kterých se začíná diferencovat mesoderm a zakládají se hlavní orgánové soustavy bezlebečných (tedy k pozdní gastrule) vidíme, že u kopinatce se na dorzální straně embrya začíná zřetelně diferencovat protáhlý pruh ektodermu, který se zanořuje pod úroveň okolního povrchu zárodku, z něhož se bude vyvíjet epidermis. Tento pruh se nazývá **neurální ploténka**. Neurální ploténka je po stranách lemována okraji epidermálního epithelu (obr. 19), který posléze ploténku překryje. Ploténka se pod povrchem svine do podoby trubice (označované jako **neurální trubice**), z níž u dospělého živočicha vznikne mícha. Proces formování neurální trubice se označuje jako **neurulace** a embryonální stadium, během něhož se zakládá neurální ploténka se nazývá

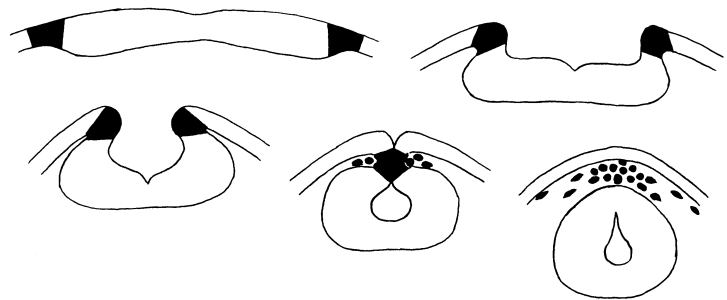
neurula
kopinatce

Obr. 36 Neurula čolka při pohledu z dorzální strany. Hlavový konec směřuje nahoru. Podle Glaesnera (1925).

neurula. Neurální trubice zůstává na svém předním konci spojena s vnějším prostředím drobným otvorem zvaným **neuroporus**. Neurální ploténka nedosahuje až na zadní konec těla. Její zadní okraj zasahuje k dorzálnímu okraji blastoporu, který je mírně pootočený dorzálním směrem, takže ventrální okraj blastoporu poněkud prominuje. Epidermis z této ventrální strany přerůstá přes blastoporus (čímž jej izoluje od přímého spojení s vnějším prostředím) a expanduje směrem dopředu po povrchu neurální ploténky (svinující se mezitím do trubice). Protože přední i zadní konec neurální trubice jsou původně otevřené, napojuje se blastoporus na zadní konec neurální trubice **neurenterickým kanálkem** (obr. 21b, c); přední konec (neuroporus) se uzavírá až později, když epidermis dospěje až k hlavové části embrya. Neurenterický kanálek se poté rovněž uzavírá a tím se archenteron (z něhož se mezitím odškrtla chorda, takže se nyní označuje jako střevo) definitivně izoluje od míchy. V tomto stadiu se kopinatce již v zásadě shoduje s odpovídajícím embryonálním stadiem obratlovce.

neurula
obratlovce

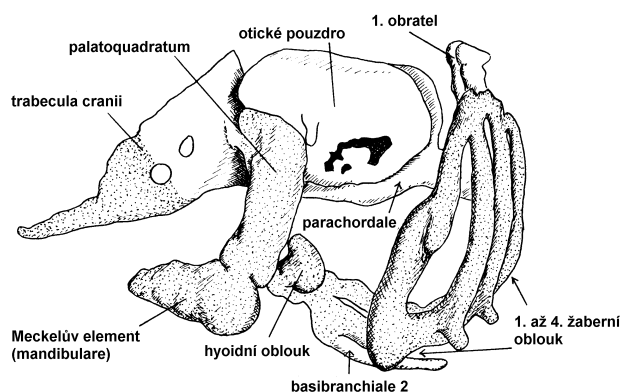
Raná neurula obratlovců se od bezlebečných v některých znacích liší. Především se neurální ploténka zakládá až po uzavření blastoporu, takže u obratlovců není (s některými výjimkami, např. rané stadium obojživelníka *Xenopus*) prvostřevo spojeno s neurální trubicí. Na dorzální straně embrya se diferencuje podélný pruh ektodermu (neurální ploténka, neuroektoderm) podobně jako u kopinatce, ale protože je výrazně zesílený, lze jej morfologicky odlišit již ve stadiu, kdy je ještě umístěn na povrchu těla. Teprve později klesá pod úroveň okolního ektodermu a okraje ektodermu nad ním po stranách vytvářejí podélné záhyby. Tyto záhyby rostou proti sobě, až se dostanou do vzájemného kontaktu a rýhu překryjí. Avšak i okraje neurální destičky rostou podobným způsobem proti sobě, čímž vzniká neurální trubice. Centrální dutina této trubice zůstává zachována (nejširší je vpředu, kde vznikne mozek, nejúžší je vzadu).



Obr. 37 Vznik neurální trubice z neurální ploténky u obojživelníků. Buňky neurální lišty jsou znázorněny černě. Podle Balinského (1975).

Poté, co se neurální trubice kompletně uzavře a co se nad ní uzavřou i obě epidermální řasy, se v prostoru mezi neurální trubicí a povrchovým ektodermálním epitelem nachází určité množství volných buněk, které mají původ v okrajích neurální ploténky, později v hraně uzavírajícího se neurálního záhybu. Tato buněčná masa se nazývá **neurální lišta**. Zprvu je to mediálně uložený a do stran nepravidelně vybiňující horizontální pruh, později se rozdělí na

neurální
lišta



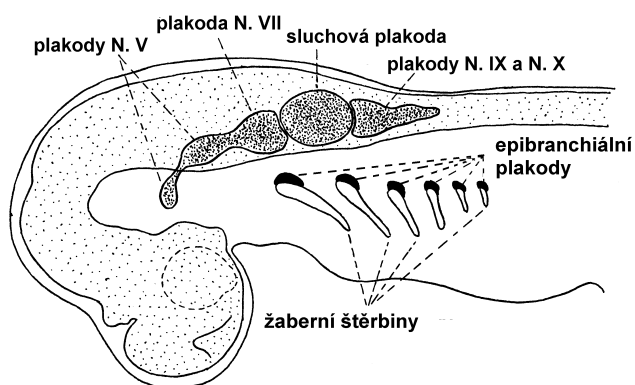
Obr. 38 Lebka larvy ocatého obojživelníka, s vyznačením částí, které vznikají z neurální lišty (tečkované) a z mesodermu (bílé). Podle Stona (1926).

levou a pravou část. Poté začnou buňky neurální lišty migrovat ventrálním směrem, přičemž vytvářejí dobře rozlišitelné proudy vyhýbající se orgánům, které jim stojí v cestě (základy smyslových orgánů, žaberní váčky). Tyto proudy jsou zvláště mohutné v hlavové oblasti, zatímco v trupové části embrya jsou méně vyvinuté. Některé z těchto proudů vrůstají do prostoru mezi epidermis a mesoderm, jiné pronikají do prostoru mezi neurální trubicí a mediální částí somitů (sklerotom) ventrálním směrem až na úroveň dorzální aorty a dále až na ventrální stranu těla. Avšak pouze část jich dospěje do této oblasti, značná

část jich zůstane podél této migrační cesty. Protože velký počet těchto buněk se přetváří v chromatofory, lze jejich migraci poměrně dobře sledovat podle pigmentových stop (proto u ryb a

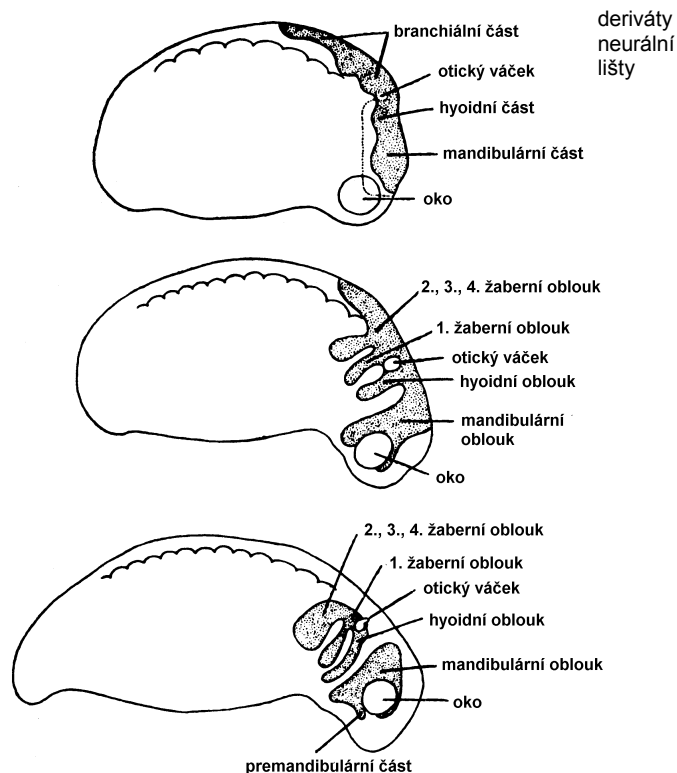
obojživelníků lze nalézt např. pigmentované peritoneum). Kromě pigmentových buněk se však buňky neurální lišty v přední části embrya (ve sloupcích mesodermu oddělujících vznikající žaberní štěrby) přetvářejí ve vazivové buňky primordia budoucího viscerálního endoskeletu lebky (tedy skeletu žaberních oblouků; viz kap. Opěrná a pohybová soustava). Proud buněk původem z neurální lišty těsně za okem dává vznik palatoquadratu a v distální části mandibulare, další proud se přetváří v hyoidní oblouk, atd. Je pozoruhodné, že tímto způsobem (tedy jako derivát neurální lišty) vznikají i lebeční trabekuly (trabeculae cranii; viz pasáž o lebce v kap. Opěrná a pohybová soustava), které tedy patří k viscerálnímu skeletu. Stejně tak stojí za zmínku, že určité elementy viscerálního skeletu (basibranchialia) jsou výjimkou; v rané embryogenezi se totiž zakládají jako basibranchiální svaly (viz kap. Svalová soustava), které jsou později nahrazeny chrupavkou. Neurální lišta se také podílí na vzniku embryonálních základů zubů (zubních papil) a alespoň částečně i na vzniku periferní nervové soustavy, autonomního systému, a v menší míře i některých dalších struktur. Buňky neurální lišty jsou jen částečně predeterminovány k určité (skeletogenní či jiné) vývojové funkci. Z valné části (nikoliv však zcela) je tato jejich funkce indukována okolním prostředím (např. předním úsekem trávicí trubice).

Z ektodermu vzniká ve fázi neuruly kromě neurální trubice a neurální lišty samozřejmě i epidermis, vnější pokravná vrstva těla (viz kap. Pokryv těla a opěrná soustava). Z ektodermální epidermis se však vyvíjejí další struktury, nejen např. jednobuněčné a vícebuněčné kožní žlázy, ale i zvláštní destičkovitá zesílení epithelu, tzv. **plakody**. Tímto způsobem se zakládají ganglia

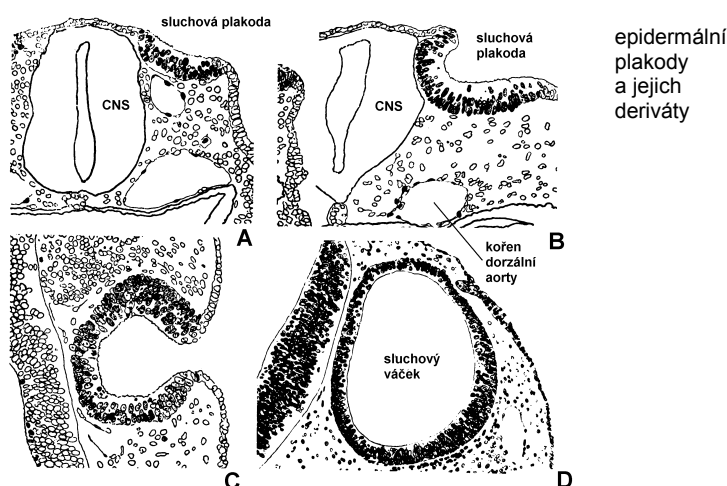


Obr. 40 Zjednodušené znázornění polohy dorzolaterálních a epibranchiálních plakod u embrya primitivního vodního obratlovce. Podle Balinského (1975).

hlavových nervů (proto se označují též jako neuroplakody), oční čočky, vpředu na hlavě čichové váčky, v zadním úseku hlavové části sluchové váčky. Části epidermis přiléhající ke sluchovým váčkům rovněž zesilují a z těchto plakod se vytvářejí orgány postranní čáry. U vodních



Obr. 41 Čtyři stadia vývoje vnitřního ucha ze sluchové plakody, dokumentovaná na lidském zárodku. Podle Streetera (1942, 1945).



Obr. 39 Migrace buněk neurální lišty s vyznačením struktur, které z nich vzniknou. Podle Stonea (1926).

obratlovců (včetně larev obojživelníků a dokonce také u dospělých obojživelníků permanentně žijících ve vodě – např. *Xenopus*) jsou tyto orgány uspořádané v liniích na povrchu dermálních kostí lebky, na postkranální části těla běží v podobě jediné linie na bocích až k ocasní ploutvi. Všechny orgány tohoto laterálního sensorického systému mají bez ohledu na svoji definitivní pozici (např. na kořeni ocasu) embryonální původ z neuroplakod přiléhajících ke sluchové plakodě (plakodě sluchového váčku) a od té pak migrují do míst svého definitivního umístění.

druhotný
ústní otvor

U většiny druhoústých se blastoporus uzavírá a střevo se na tomto konci prolamuje navenek novým otvorem, který začne fungovat jako anus. U některých ocasatých obojživelníků se však anus vyvíjí přímo z blastoporu. Na protilehlém konci prvostřeva (avšak u obratlovců subterminálně, na jeho ventrální straně; viz obr. 33a, 35) se prolamuje jiný otvor, kterým je přijímána potrava a proto se všeobecně nazývá ústní (proto druhoústí, Deuterostomia). Toto označení je však nepřesné, protože u řady živočichů jde o prolomení přepážky mezi předním koncem prvostřeva a proti němu se vchlipující části ektodermu, z něhož vzniká stomodeum. Jedná se tedy o vznik spojení mezi prvostřevem a stomodeem. Vlastní ústní otvor je vyústění stomodea (u obratlovců vyústění dutiny ústní; viz str. 108-109) na povrch těla. Vznik ústního otvoru prořazením přepážky mezi stomodeem a prvostřevem (**oropharyngeální membrána**) je dáván do souvislosti se vznikem hlavy (kumulace neurální hmoty do podoby mozku, vznik smyslových orgánů souvisejících s orientací a pohybem) v důsledku jednosměrného aktivního pohybu.

zárodečné
obaly

Až doposud jsme se zmiňovali o struktuře vlastního zárodku, případně o jeho vztahu ke žloutkovému vaku, tedy k té části vyvíjejícího se vajíčka, která poskytuje rostoucímu a diferencujícímu se zárodku výživu. Vyvíjející se embryo a žloutkový vak jsou však v suchozemském prostředí náchylné k vysychání a proto jsou až do určitého stadia vývoje, kdy ochrannou funkci zárodku je schopna převzít povrchová vrstva jeho těla, na povrchu kryty obaly. Zárodečné obaly jsou extraembryonální struktury, tedy takové části vajíčka, které se strukturálně nepodílejí na vzniku žádné části těla dospělého organismu. Tyto obaly však nemohou zárodek izolovat od ostatního prostředí hermeticky, nýbrž musí umožňovat především výměnu plynů a v různé míře i dalších látek účastnících se jeho metabolismu.

Protože zárodečné obaly vznikají primárně jako ochrana před vyschnutím je logické, že u vodních živočichů se nevyvíjejí, nebo se vyvíjejí v souvislosti s jinou než ochrannou funkcí (např. hydrostatická funkce vnějších rosolovitých obalů vajíček žab, které však zároveň slouží jako zdroj živin). Ochranu embrya před vyschnutím zajišťuje okolní vodní prostředí a zárodek se

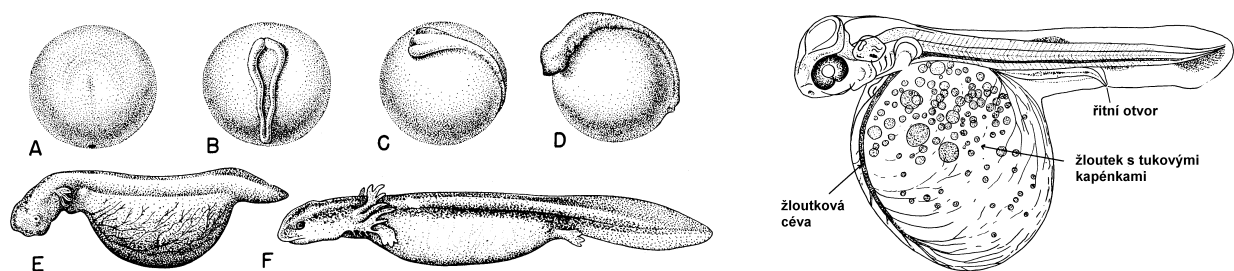
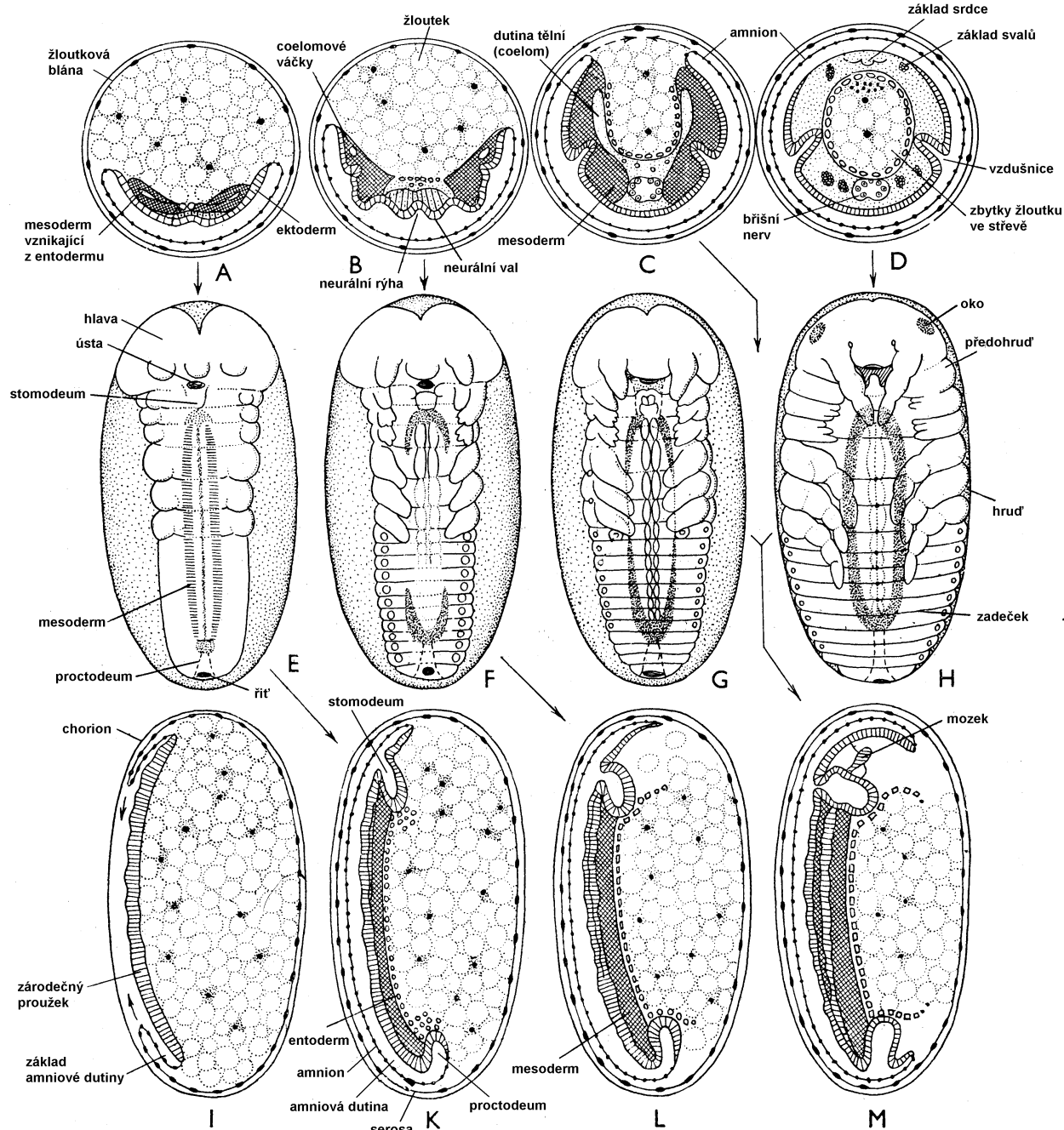


Fig. 42 Vlevo vývoj zárodka ocasatého obojživelníka (*Necturus*) ze stadia pokročilé gastruly (A; pohled z dorzální strany, kranální konec nahore), přes stadium poklesávající neurální ploténky (B), uzavřené neurální trubice (C; pohled z levé strany, kranální konec vlevo), a postupně se vyvíjejícího embrya na povrchu žloutkového vaku (D-F). Vpravo embryo pstruha. Podle Romera a Parsonse (1977) a Balinského (1975).

vyvíjí v podobě larvální blastuly a gastruly podle obecného schematu uvedeného výše (např. ostnokožci; u kopinatce je toto schema doplněné o neurulu), nebo (zvláště v případech zárodků vyvíjejících se z polylecitálních telolecitálních vajíček) přímo na povrchu žloutkového vaku. Bylo již řečeno v souvislosti se způsobem rýhování telolecitálních vajíček (str. 10), že žloutková část se nerýhuje a zárodek se diferencuje dělením buněk při animálním pólu vajíčka. V dalším vývoji se uvnitř tenké vrstvy cytoplasmu na povrchu žloutku dělí pouze jádra, avšak toto dělení není doprovázeno odpovídajícím dělením cytoplasmu. Vzniká tím tenká vrstvička soubuní

(syncytia) nazývaná **periblast**. Periblast (oddělující embryo od masy žloutku) a v něm uzavřený žloutek se nazývají žloutkový vak. Zárodek se vyvíjí přímo na jeho povrchu (obr. 42). S postupným růstem a diferenciací zárodku (doprovázené vznikem základů tělních orgánů) se mezi žloutkovým vakem a tělem zárodku vytváří tenká žloutková stopka (jako výběžek žloutkového vaku; nemusí však být vždy vytvořena, viz obr. 42E), kterou procházejí **žloutkové cévy (venae vitellinae, resp. venae omphalomesentericae)**. Tyto cévy jsou přímo napojeny na cévní systém embrya. Žloutkový vak se zmenšuje úměrně s tím, jak jsou živiny spotřebovávány. Líhnutí ("rozplavání plůdku") nastává v době, kdy se proráží druhotný ústní otvor a larva díky tomu začne přijímat potravu z vnějšího prostředí. Žloutkový vak poté zcela zaniká jako postupně se zmenšující výduť na ventrálním povrchu těla larvy.

zárodečné
obaly
hmyzu



Obr. 43 Vývoj zárodku hmyzu a tvorba zárodečných obalů dokumentované na příčných řezech vajíčkem (horní řada), při pohledu na vajíčko z ventrální strany (střední řada, hlavový konec směrem nahoru) a na mediálním řezu (dolní řada, hlavový konec směrem nahoru). Šipky spojují přibližně stejná stadia vývoje. Je patrné, že žloutek je během vývoje uzavřen ve střevě zárodku. Ze Šmidta (1960).

U živočichů kladoucích vajíčka mimo vodní prostředí jsou však ochranné vrstvy zárodku nezbytné. Například u hmyzu, kde po řadě rýhovacích dělení vzniká periblastula (viz str. 11), probíhá gastrulace tak, že se na jedné straně periblastuly začne diferencovat políčko sloupkovitých buněk prominujících do centrálního žlutku. Tyto buňky se označují jako zárodečný proužek a jsou základem embrya. Uprostřed proužku se začne pruh buněk vchlipovat pod povrchový blastoderm (vrstva povrchových buněk periblastuly) a rozrůstat se pod zárodečným proužkem; vzniká tak entoderm. Zbylá část proužku, která zůstala na povrchu entodermální vrstvičku překryje a tím se vytváří ektoderm. Oba takto vzniklé zárodečné listy mají stále podobu proužků. Střední část entodermu se diferencuje po stranách na symetrické proužky mesodermu (obr. 43B). Přední a zadní část entodermu expanduje do plochy, obrůstá žlutkovou masu, a vytváří tak entodermální část střeva. Při tomto procesu se začnou vytvářet v amorfní žlutkové mase coelomové dutinky vystlané vrstvou mesodermálních buněk. Zárodečné obaly se začnou tvořit z kruhové ektodermální řasy, která obklopuje zanořující se zárodečný proužek. Okraje řasy spolu srostou a zárodek je tedy zakryt dvěma obaly: vnitřní se nazývá **amnion**, vnější **serosa**. Amnion je přímé pokračování původního blastodermu. Mezi ním a zárodkem je **amniová dutina** vyplněná **amniovou tekutinou**. Amnion a serosa mohou k sobě těsně přiléhat nebo mezi ně může pronikat různě silná vrstva žlutku. U jiných suchozemských bezobratlých se však tyto obaly netvoří a jako ochrana se vytváří různé typy **kutikulárních blan** (např. stonožky, korýši, pavoukovci).

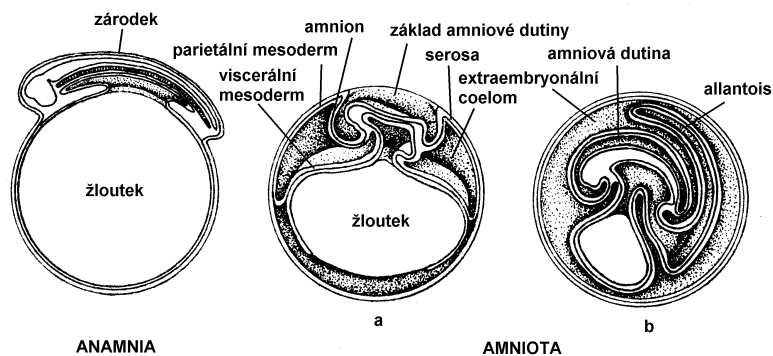
U obratlovců shrnovaných pod název Amniota vznikají extraembryonální obaly částečně z obalů vajíčka (viz str. 8), které se vytvářejí po jeho oplodnění sekrecí stěn vejcovodů na povrchu vyvíjejícího se zárodka a žlutkového vaku. Kromě toho se však vytvářejí vlastní zárodečné obaly, a to způsobem velmi podobným jako u hmyzu. Zpočátku se – stejně jako u vodních obratlovců – vytváří mezi embryem a žlutkovým vakem tenká blanka označovaná jako periblast. Z ventrální stěny zárodka prorůstají do žlutkového vaku žlutkové cévy. Okolo

celého žlutkového vaku pak expanduje mesoderm, přičemž se člení na dvě vrstvy: vnitřní, směrem k žlutkovému vaku (**viscerální mesoderm**) a vnější, směřující ke stěně vajíčka (**parietální mesoderm**). Obě vrstvy mezi sebou uzavírají dutinu, která je výběžkem tělního coelomu. Protože tento coelom vybíhá daleko od vlastního embrya, nazývá se **extraembryonální coelom**. Vyvíjející se zárodek se zanořuje do nitra vajíčka, přičemž je

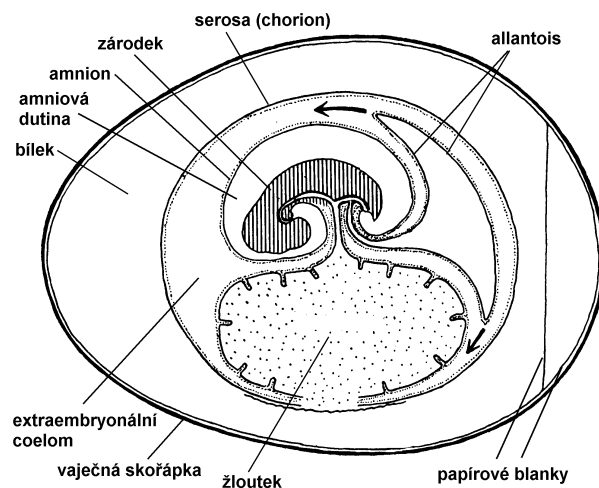
přerůstán okrajovou řasou parietálního mesodermu, jejíž protilehlé okraje se posléze spojí. Vzniká tak dutina (**amniová dutina**), která je dorzálně překryta dvouvrstevnou stěnou: vnitřní vrstva se nazývá **amnion**, vnější vrstva **serosa (chorion)**. Amniová dutina je vyplněna **amniovou tekutinou**, takže zárodek se stále vyvíjí v ochranném prostředí kapaliny.

Obr. 45 Pokročilé stadium vývoje ptačího vejce. Šipkami je znázorněn směr prorůstání allantois do extra-embryonálního coelomu. Podle Balinského (1975).

vajíčko
amniot



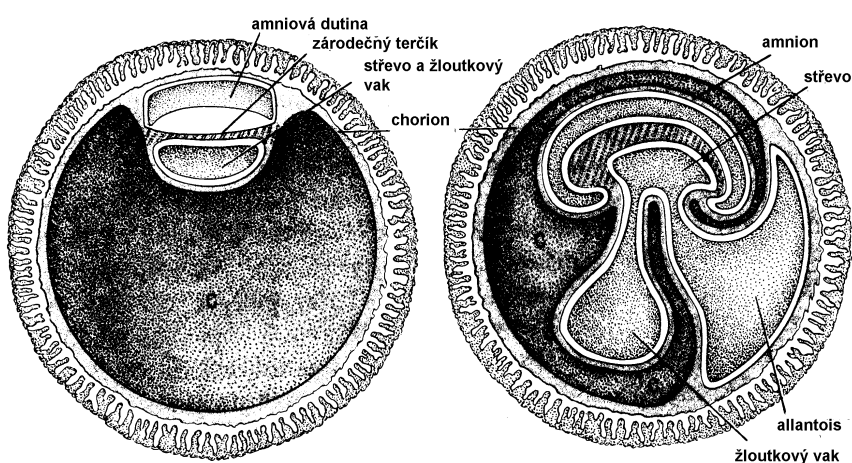
Obr. 44 Porovnání vajíčka vodních obratlovců a vajíčka primitivních amniot (plazi, ptáci). U amniot je vlevo (a) rané embryonální stadium, vpravo (b) stadium pokročilého zárodka. Podle Romera (1970).



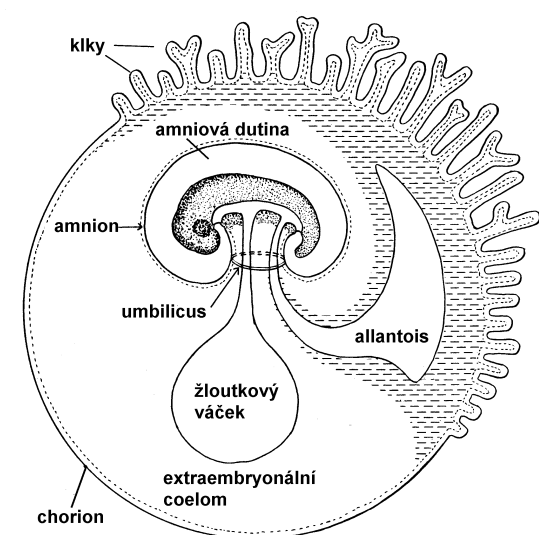
V tomto uzavřeném celku však vzniká problém s odvodem produktů metabolismu. Exkreční funkci plní vychlipka zadní části prvostřeva, malý váček zvaný **allantois**, ve kterém se jako odpadní produkt metabolismu hromadí v podobě nerozpustných krystalů kyselina močová. Allantois je tedy – zjednodušeně řečeno – embryonální močový měchýř. Je logické, že se během vývoje zárodka zvětšuje úměrně se zvyšujícím se množstvím metabolického odpadu a expanduje do extraembryonálního coelomu. Protože se však zároveň žloutkový vak zmenšuje, dochází k prostorové kompenzaci. Postupně allantois expanduje po značné části povrchu žloutkového vaku, takže tvoří další, i když neúplně uzavřený embryonální obal, navíc tvořený dvěma vrstvami. Vnější vrstva postupně získává funkci dýchacího orgánu, protože jí prorůstá pletěň krevních kapilár původem z dorzální aorty (viz dále kap. Oběhová soustava). Přes tuto vrstvu dochází k příjmu kyslíku a výdeji kysličníku uhličitého.

U většiny savců probíhá celý embryonální vývoj v těle samice, takže se zárodečné obaly zdají být zbytečné. Protože však savci vznikli z plazů je pochopitelné, že základní stavba jejich vajíčka včetně vaječných obalů je stejná, v jednotlivých proporcích se však jejich vajíčko od

vývoj
vajíčka
savců



plaziho liší. U vejco-rodyých se vajíčko ještě vyvíjí mimo tělo samice, obsahuje značné množství žloutku a jeho vývoj je v podstatě stejný jako u plazů. U vačnatců je vyvíjející se embryo již vyživováno matkou a proto i když se žloutkový vak rudimentárně zakládá, není nikdy využit. Podobná situace je též u pokročilých savců (Placentalia).



Záhy poté, co se oplozené vajíčko dostane do uteru, dochází k jeho implantaci ke stěně uteru a k zanoření vajíčka do jeho epithelu, odkud získává vyvíjející se zárodek výživu difúzí z kapilární krve mateřského organismu. Toto funkční a topografické spojení se nazývá **placentace**. Zárodek se zanořuje pod povrch vajíčka buď způsobem, který se vyskytuje u plazů a ptáků, nebo tak, že se ještě před gastrulací vytvoří nad a pod embryonálním terčíkem dutinky, které jsou srovnatelné s amnióvou dutinou a žloutkovým vakem jiných amniot. Výsledek je však velmi podobný. Na povrchu vajíčka se chorion* (obvyčejně v té části, kam přiléhá stěna allantois; vzpomeňme na její úlohu při výměně plynů) zvrásní do podoby klků, které navazují na obdobné klky stěny uteru. Vzniká tak orgán tvořený kombinací tkání vyvíjejícího se vajíčka a mateřského organismu, nazývaný **placenta**.

Obr. 46 Embryo placentálního savce uzavřené v zárodečných obalech. Podle Balinského (1975).

* Zatímco u nižších amniot se termíny serosa a chorion používají víceméně jako synonyma, u savců se používá výhradně termín chorion.

Tab. 1 Embryonální původ orgánových soustav obratlovců

Zárodečný list, dutina mezi nimi	Embryonální původ	Orgánová soustava	Orgán či struktura	Poznámka
Ektoderm	Epiderm (periderm)	Pokryvná soustava	Epidermis (a jeho rohovité deriváty)	
		Pohybová soustava	Ploutevní lem larválních stadií ryb a obojživelníků	V dospělosti se rozpadá nebo zcela zaniká; nevznikají z něj párové ploutve
		Trávicí soustava	Dutina ústní	
			Zubní sklovina	
			Rectum	
		Dýchací soustava	Žaberní epitel čelistnaticů	
	Žlázy s vnitřní sekrecí	Adenohypofýza (z Rathkeho výchlípky)		
	Epidermální plakody	Smyslové orgány	Čichový orgán	
			Oční čočka	
			Statoakustický orgán	
			Mechanoreceptory postranní smyslové čáry	
			Elektroreceptory postranní smyslové čáry	
		Chuťové orgány (část)		
	Nervová soustava	Některá ganglia kraniálních nervů		
	Neuroektoderm (nervová ploténka)	Nervová soustava	Mozek (s výjimkou části vzniklé rostrální prolongací)	
			Mícha	
	Neurální lišta	Část lebky	Přední část neurálního endokrania (tzn. trabeculae cranii)	
			Viscerální endokranium (s výjimkou basibranchiálií)	Soustava žaberních oblouků
			Mesenchym zubních papil	
		Nervová soustava	Některé kraniální nervy (s výjimkou II) a jejich ganglia	
			Míšňní nervy, spinální ganglia	
			Větší část periferních nervů a Schwannovy buňky	
			Nervy autonomního systému	
			Pigmentové buňky	
		Smyslové orgány	Retina a oční nerv	
			Chuťové orgány (část)	
		Žlázy s vnitřní sekrecí	Dřeň nadledvin	
Mesoderm	Oběhový systém	Svaly stěn aortálních oblouků		
		Výstelka tělních dutin a pokryv některých orgánů (pobřišnice, pohrudnice, poplicnice, mesenteria, pericardium, mesorchium, mesovarium a další)		
	Sklerotom	Axiální skelet	Obratlová centra a oblouky	
			Pleurální žebra (osifikace v myoseptech)	
		Lebka (část)	Zadní část trabeculae cranii (od chiasma opticum), parachordalia, sluchové pouzdro, možná pouzdro oční bulvy a sklerotikální prstenec	
	Okcipitální část neurálního endokrania			
	Myotom	Pohybová soustava	Kosterní svalstvo	
				K osifikaci dochází přes stadium chrupavky

Coelom	Dermatom	Pokryvná soustava	Část svalstva končetin	K osifikaci dochází přímo z vaziva
			Škára (a její deriváty, např. část ptačího pera, osifikace ve škáře, apod.)	
		Část příčně pruhovaného svalstva při povrchu těla		
	Nephrotom (mesomera)	Vylučovací soustava	Nephrony a jejich soustavy, stěny Wolffovy chodby a jejich derivátů (např. vejcovodů)	
		Pohlavní soustava		
	Hypoderm (laterální destička)	Pohybová soustava	Část svalstva končetin (původem z Wolffovy lišty)	
		Lebka	Basibranchiale 2 (urohyale)	Osifikace v basibranchiálním svalu
		Pohlavní soustava	Gonády	
		Původně dýchací, později trávicí soustava	Svaly žaberních oblouků (a jejich deriváty)	
		Trávicí soustava	Hladké svalstvo střeva	
		Oběhový systém	Srdeční svalstvo	
			Stěny cév (mimo stěn aortálních oblouků)	
			Dutina břišní	
			Dutina hrudní	
			Nephrocoel jednotlivých nephronů, tubuli a Wolffova chodba	
Dutina perikardu				
Entoderm		Archenteron (gastrocoel)	Trávicí soustava	Výstelka trávicí trubice (v rozsahu prvostřeva)
	Kloaka			
	Játra			
	Slinivka břišní (částečně)			
	Dýchací soustava		Žaberní epithel kruhoustých	
			Plovací měchýř (plíce)	
	Žlázy s vnitřní sekrecí		Štítná žláza	
		Příštítná tělíska		
		Brzlík		
	Chorda-mesoderm	Opěrná soustava	Bursa Fabricii ptáků	
Slinivka břišní (částečně)				
Struna hřbetní				

Tab. 2 Embryonální původ orgánových soustav bezobratlých

Zárodečný list, dutina mezi nimi	Embryonální původ	Orgánová soustava	Orgán či struktura	Poznámka		
Ektoderm		Pokryv těla a opěrná soustava	Epidermis a jeho deriváty (např. kutikula členovců, schránky měkkýšů)	hmyz		
			Plášť měkkýšů a ramenonožců			
			Křídla, krovky			
		Trávicí soustava		Stomodeum a jeho deriváty (ústní dutina, hltan)		
				Radula plžů, Aristotelova lucerna ostnokožců		
				Septa		korálnatci
				Proctodeum a jeho deriváty		
		Svalová soustava		Myoepithel (částečně)	žahavci	
				Svaly (pokud jsou vytvořeny)	Pseudocoelomata	
		Dýchací soustava		Žábry		
				Plicní vaky	pavoukovci, terestriční plži	
				Výstelka trachejí	hmyz	
				Výstelka pseudotrachejí		
		Vylučovací soustava		Nefridie		
		Rozmnožovací soustava		Gonády dospělých medúz, distální část coelomoduktu		
		Smyslové orgány		Mechanoreceptory		
				Sensily	hmyz	
				Fotoreceptory, sítnice komorového oka, čočka		
			Nervová soustava	Nervová soustava prvoústých		
	Neuroektoderm			Ektoneurální systém druhoústých		
Mesoderm		Opěrná soustava	Kosterní destičky včetně desek kamenné chodby	ostnokožci		
		Svalová soustava	Svalstvo	většina bezobratlých		
		Rozmnožovací soustava	Zárodečný epithel pohlavních žláz	s výjimkou žahavců a žebernatek		
		Nervová soustava	Hyponeurální systém druhoústých	předpokládá se, není však dokázáno		
Coelom			Ambulakrální soustava	ostnokožci		
		Oběhová soustava	Hemocoel a cévy			
			Pseudohemální soustava			
		Rozmnožovací soustava	Proximální část coelomoduktu			
Opěrná soustava	Hydroskelet					
Entoderm	Archenteron	Trávicí soustava	Střední oddíl trávicí trubice			
			Gastrodermis	houby		
			Gastrovaskulární soustava (s výjimkou jícnu)	žahavci, žebernatky		
			Opěrná soustava	Stomochord	žaludovci, křídložábří	
			Svalová soustava	Myoepithel (částečně)	žahavci	
				Svaly chapadel	žebernatky	
			Rozmnožovací soustava	Gonády některých medúz (efyry) a žebernatek		
			Nervová soustava	Vnitřní část difúzní soustavy žahavců		
	Entoneurální systém druhoústých					

Pokryv těla a opěrná soustava

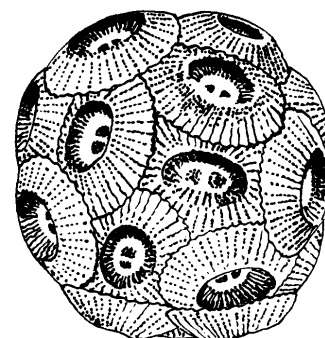
U bezobratlých živočichů a primitivních obratlovců (např. pancířnatí, paleozoičtí bezčelistní) je povrchová vrstva těla nejen ochranným krytem, ale zároveň i výztuhou, která jednak zajišťuje tělu stálý tvar, jednak poskytuje podporu některým vnitřním orgánům (tvoří například úponová místa pro svaly). Avšak ochrannou a opěrnou funkci nemusí plnit pouze sama vnější vrstva těla. Často jsou v tomto smyslu důležitější její deriváty, např. různé druhy kutikul a schránek u bezobratlých, které jsou vylučovány z epidermis (s nimi lze srovnat i rohovité krunýře některých savců, které vznikají postupným odumíráním vnějších epidermálních vrstev), nebo různé desky vznikající v podkožním mesodermu (např. u ostnokožců a obratlovců). Až potud tedy spolu pokryv těla a jeho výztuha úzce souvisejí. Avšak funkci výztuhy těla mohla převzít i řada dalších struktur, ať již to jsou deriváty mesodermu, které jsou zanořeny hlouběji pod povrch těla a s pokrývkou již nesouvisejí (např. obratle), nebo opěrné struktury, které vznikly za tímto účelem ze zcela jiných embryonálních základů (např. jehlice hub, struna hřbetní). V těchto případech jsou obě funkce od sebe primárně odděleny nebo se během evoluce postupně oddělily. Nicméně vzhledem k tomu, že u většiny živočichů spolu pokryv těla a jeho výztuha souvisejí velmi těsně, uvádějí se společně, a to přesto, že v mnoha případech je to čistě z deskriptivních důvodů.

S opěrnou soustavou se často spojuje pohyb živočicha. Avšak pohybové orgány (např. končetiny) nejsou tvořeny výlučně kosterní výztuhou; na jejich stavbě se podílí také řada orgánů jiných soustav, především svalů. Z těchto důvodů pohybovou soustavu jako samostatný orgánový systém nelze vymezit a její součásti jsou uváděny v rámci jiných celků. Výjimkou jsou pohybové orgány jednobuněčných živočichů, které nelze do žádné z dalších soustav jednoznačně zařadit a proto jsou stručně uvedeny v této kapitole.

U živočichů se schránkami se můhou při větším počtu nahloučených jedinců vytvářet kolonie. Soubory schránek koloniálních živočichů vytvářejí často morfologicky charakteristické útvary. Protože jejich tvar a struktura jsou v některých případech používány jako důležité taxonomické znaky (někdy – jako např. u graptolitů – dokonce jediné, které jsou k dispozici), jsou do této kapitoly okrajově zahrnuty i informace o vzniku a morfologii kolonií.

U jednobuněčných organismů (uvádíme pouze charakteristické příklady) je vnější vrstva buňky tužší, homogenní a hyalinní; nazývá se **ektoplasma** (na rozdíl od vnitřní entoplasmu, obsahující další buněčné struktury). Ektoplasma sama ještě nemusí být schopna zajišťovat stálý tvar těla (např. u kořenonožců); u některých prvoků (bičíkovci, nálevníci, někteří výtrusovci) se však na jejím povrchu diferencuje hraniční blanka z odolnější plasmu zvaná **pelikula**, která udržuje základní tvar těla, přitom je však natolik pružná, že umožňuje určité změny. Pelikula může být inkrustována nebo může vylučovat na svém povrchu minerální látky do podoby **schránek**, fungujících jako ochrana a vnější kostra.

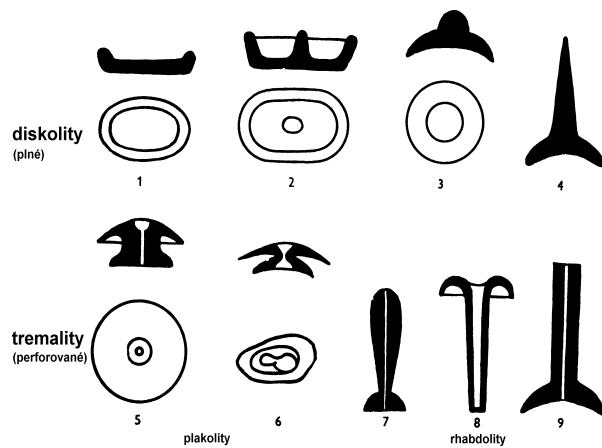
U bičíkovců zvaných kokolity (Coccolithophorida) je schránka tvořena destičkami různého tvaru z uhličitanu vápenatého, zvanými **kokolity**. Kokolity lze podle stavby rozlišit na **diskolity** (bez centrálního otvoru) a **tremality** (s centrálním otvorem). Kokolity nejsou téměř nikdy ploché; v nejjednodušším případě mohou být na okrajích vyzdviženy, takže celek má podobu misky až nálevky (**lopadolit**), nebo spolu s okraji může být vyzdvižen i střed, nebo je vyzdvižen pouze střed, a to až do podoby trnu. Opačný tvarový trend je charakterizován okraji, které směřují dolů, tedy k povrchu buňky, a kokolit tedy sedí na rosolovité vrstvě jako čepice na hlavě (**kalyptrolit**). Diskolity mohou mít ve dně drobné, nepravidelně uspořádané póry, jejichž splynutím vzniká centrální otvor tremalitů. Ten-



Obr. 47 Kokosféra se schránkou tvořenou plakolity. Podle Beurlena a Lichtera (1997).

vnější
pokryvné
a opěrné
struktury
prvoků

schránka
kokolitek

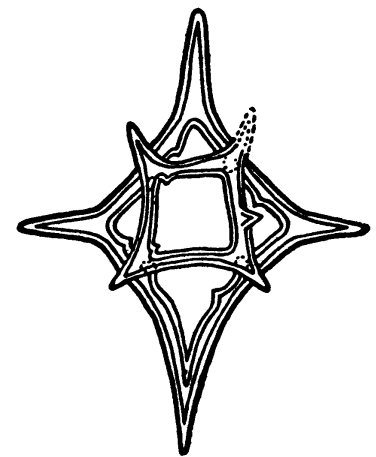
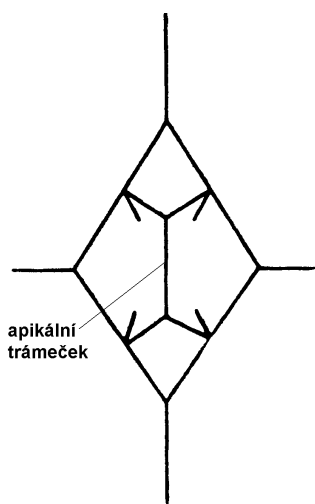
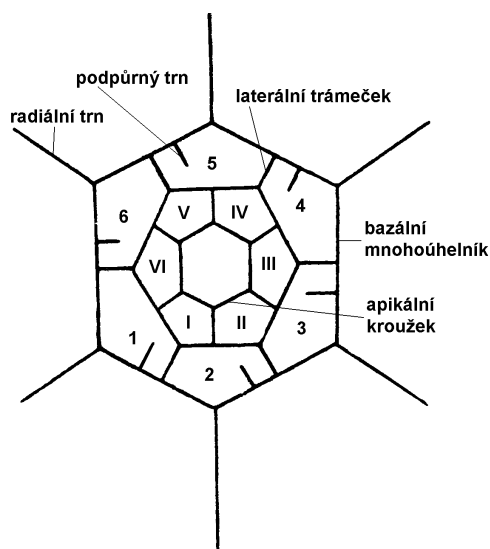


Obr. 48 Různé druhy kokolitů. 1-4: diskolity; 5-9: tremality; 5-6: tremality s krátkou centrální trubíci (plakolity); 7-9: tremality s dlouhou centrální trubíci (rhabdolity). Podle Deflandrea (1936), ze Špinara (1960).

to otvor je buď jednoduchý a pak se tremalit nazývá **plakolit**, nebo je rourkovitě protažen a nazývá se **rhabdolit**. Celá buňka včetně kokolitové schránky se nazývá **kokosféra**.

Některé typy bičíkoviců mají schránky tvořeny kysličníkem křemičitým (SiO₂), pravděpodobně i s trochou organických látek. Morfologie je značně mnohotvárná, avšak její generalizovaná stavba je tvořena **bazálním**

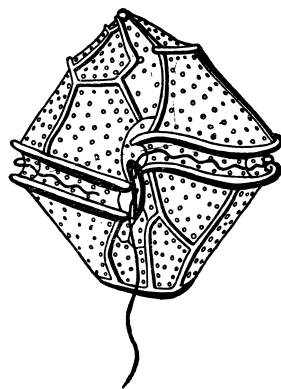
mnohoúhelníkem, přičemž z každého úhlu může vybíhat **radiální trn**. Boky mnohoúhelníku jsou tvořeny **bazálními trámky**, které vybíhají dovnitř těla bičíkovce v tzv. **podpurné trny**. Trny mohou být dlouhé, nebo zcela chybět. Na bazální trámky nasedají tzv. **laterální trámečky**, mezi nimiž jsou okna. Na vrcholu je spojuje tzv. **vrcholový (apikální) trámeček, kroužek** nebo **ploška**, podle toho, zda je vrchol tvořený jedním nebo několika trámečky. Povrch trámečků může být pokryt skulpturou v podobě síťoviny (**reticulum**).



Obr. 50 *Dictyocha macilenta* (Silicoflagellata). Vyznačuje se bazálním čtvercem se čtyřmi radiálními trny. Podle Gemeinhardta (1930), ze Špinara (1960).

Obr. 49 Schema křemičité kostry bičíkovců (Silicoflagellata). 1-6: okna nad bazálním mnohoúhelníkem; I-VI: apikální okna. Podle Lemmermanna, ze Špinara (1960).

schránky obrněnek

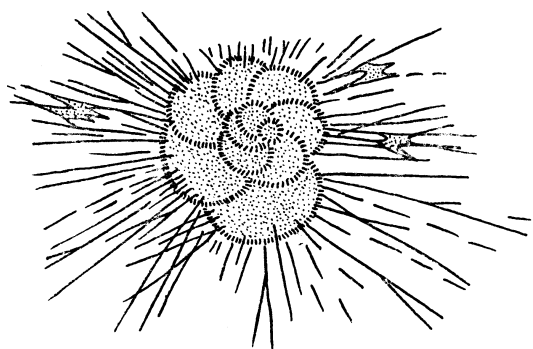


schránky dírkovců

Obr. 51 Obrněnka rodu *Gonyaulax*. Podle Kofoida, ze Špinara (1960).

Bičíkovci ze skupiny Dinoflagellata (obrněnky) mají obvykle sférickou schránku tvořenou destičkami z celulózy, pokrytou drobnými hrbolky nebo vybíhající v různě dlouhé nepravidelné výběžky. Na povrchu těla jsou u typických druhů vytvořeny dvě rýhy a v nich je po jednom bičíku: v podélné břišní rýze je uložen bičík sloužící k pohybu vpřed, druhý leží v příčné okružní rýze a vyvolává rotační pohyb.

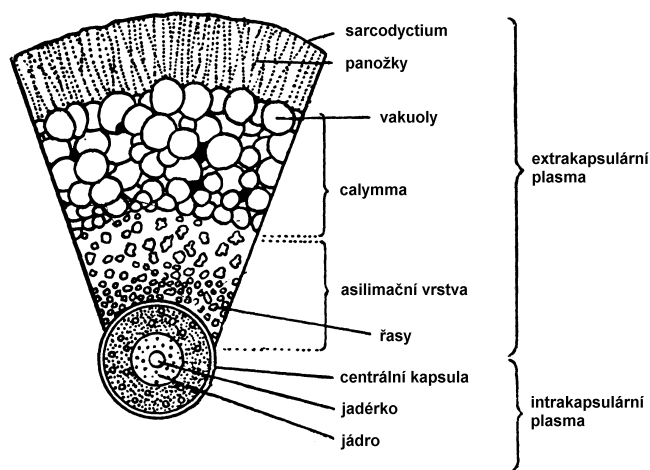
Kořenonožci (Rhizopoda) v určitém období své ontogeneze ztrácejí pelikulu a ektoplasma není schopna zajistit stálý tvar těla. Ve většině případů však konečná stadia ontogeneze vytvářejí na povrchu pevnou schránku. Amébovitě typy ji vytvářejí z chitinu a nejčastěji je blíže nedefinovatelného bočníkovitého tvaru. Dírkovci (syn. dírkonožci, Foraminifera) mají, až na malé výjimky kdy schránka chybí, v nejprimitivnějším stavu schránku z materiálu podobného chitinu (tzv.



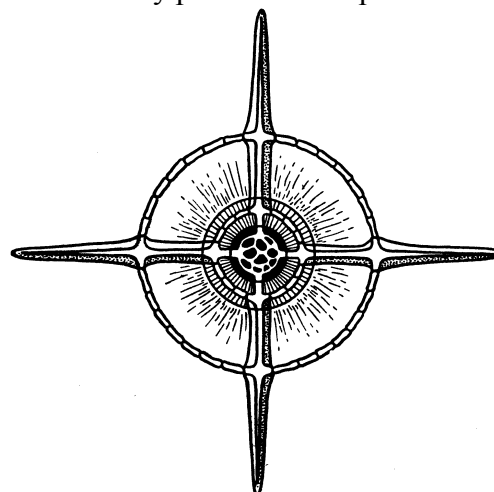
Obr. 52 Dírkovec rodu *Rotalia* s vysunutými panožkami, prostupujícími skrze četné póry. Podle Moreta (1940).

tektin), pokročilejší typy mají schránky **aglutinované** (tvořené z cizorodého materiálu, např. zrněk písku, slepeného tektinovým, železitým, vápnitým nebo křemitým tmelem), nejpokročilejší pak z uhličitanu vápenatého. Schránka, nazývaná **plastrostracum**, je buď jednoduchá a celistvá (bez otvorů) a nazývá se **unilokulární** resp. **monothalamní**, nebo je složena z řady komůrek (**multilokulární** resp. **polythalamní**). Vnější stěna schránky je ve většině případů perforována množstvím drobných otvůrků (**foramina**; odtud název skupiny). Protoplasma buňky prostupuje póry na povrch schránky a vytváří na ní tenký povlak (**ektoplasma**) nebo tenké panožky (**pseudopodia**). Nitkovité panožky se nazývají **filopodia**, rozvětvené

panožky **rhizopodia**. Dírkonošci s celistvými schránkami vysílají panožky jedním nebo několika ústními otvory (**apertury**). Dírkonošci během své ontogeneze střídají pohlavní a nepohlavní generace, a v souvislosti s tím se vytvářejí i dva druhy schránek. Počáteční (první) komůrka schránky (tzv. **proloculum**) může být velká (**megalosférické proloculum**), celá dorostlá schránka je však vůči proloculu poměrně malá. Taková schránka se nazývá **megalosférická**. Je-li naopak proloculum malé (**mikrosférické proloculum**), nazývá se schránka **mikrosférická**. Složené, mnohokomůrkové schránky mohou být tvořeny přímou řadou komůrek (**schránky uniseriální, rectilineární**), nebo ve dvou řadách (**biseriální**), případně ve třech řadách (**triseriální**), takže na příčném řezu mají trojúhelníkový tvar. Jestliže má plastrostracum spirálovitý tvar a spirála je vytvořena okolo prolocula v jedné rovině, nazývá se **planispirální** (může být jak unilokulární tak multilokulární). Schránka však může mít rovněž tvar šroubovice v podobě kužele (**trochoidní schránka**); skládá se ze závitů (závit se definuje jako jedno otočení kolem osy) a soubor závitů se nazývá kotouč (**spira**). Spodní strana trochoidní schránky může mít v ose vinutí prázdný prostor, tzv. píštěl resp. pupek (**umbilicus**). Jestliže jsou všechny závitů dobře patrné, je schránka **evolutní**, jestliže však vnější závit zcela zakrývá předcházející závit, nazývá se taková schránka **involutní**. Přímé nebo spirálovité schránky patří většinou planktonic-



Obr. 53 Schema vrstev těla mřížovce. Podle Haeckela (1887), ze Špinara (1960).



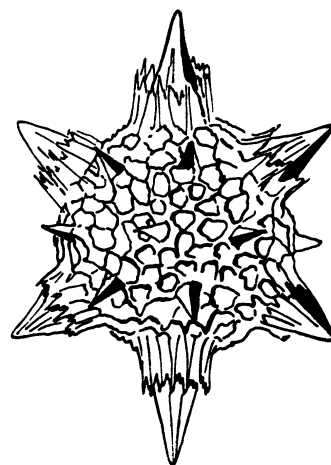
Obr. 54 Schematické znázornění vztahu těla mřížovce k vnitřní kapsule a ke schránce. Podle Hertwiga (1879), ze Špinara (1960).

kým foraminiferám. Sesilní foraminifery mohou mít schránky nepravidelně či pravidelně (např. dichotomicky) větvené (tzv. schránky **stromkovité, arborescentní**). Schránky v podobě dlouhé trubice mají většinou abnormálně utvářené ústí a nazývají se schránky **fistulozní**. Vnější stěna

schránek může být pokryta různými skulpturami. Za zmínku stojí, že schránky dírkovců mají velikost od mikroskopických rozměrů (0,01 mm) až do několika cm (rod *Neusina* 190 mm, čímž se řadí mezi největší jednobuněčné).

schránky
mřížovců

Mořští prvoci zvaní mřížovci (*Radiolaria*) mají buď vnější schránku, která je tvořena kysličníkem křemičitým, nebo vnitřní kostru z jehlic tvořených síranem strontnatým. Tato schránka je produkována ektoplasma, která je od entoplasmu oddělena blanitou pseudochitinózní centrální schránkou. Obě vrstvy cytoplasmy jsou tedy od sebe odděleny, přičemž ektoplasma se vzhledem ke své pozici vně blanité schránky nazývá extrakapsulární plasma (**extracapsulum**). Lze v ní rozeznat tři vrstvy: tenkou vnitřní vrstvu (**sarcomatrix**), silnou střední vrstvu (**calymma**) skládající se z pěnovité hmoty, a slabší povrchovou vrstvu síťovité plasmu (**sarcodyctium**), z níž vycházejí paprskovitá pseudopodia. Někdy může být tato vnitřní schránka (**centrální kapsula**) vytvořena jako jediná část opěrné soustavy mřížovce a vnější anorganická schránka může chybět. Tvar schránky může být v nejjednodušším případě kulovitý (**sférický**), přičemž křemitá vlákna a jehlice vytvářejí na povrchu jemnou houbovitou pleteň. Koule mohou být do sebe koncentricky vsunuty (**schránka sféroidová**). Schránka některých typů má zvoncovitý tvar (**cyrtoidová**), někdy je extrémně zploštělá do tvaru kotouče (**diskoidová**), nebo může být tvaru jednoduchého či zdvojeného prstence (**schránka stefidová**), případně tvaru vysoké vejčité báně se širokým lemem houbovitého pletiva (**schránka spongoidová**). Z povrchu schránky mohou radiálně vybíhat jednoduché či rozvětvené ostny, sloužící ve svém celku jako hydrostatické zařízení (umožňující vznášení ve vodě).



Obr. 55 Schránka mřížovce rodu *Hexaconus*. Ze Špinara (1960).

Prvoci mohou však mít i vnitřní výztuhu těla, představovanou např. opěrnou fibrilární tyčinkou některých bičíkovců, zvanou **axostyl**.

panožky

Při popisu vnějšího vzhledu těla prvoků padla již zmínka o některých výběžcích cytoplasmy, které představují orgány sloužící k pohybu (u planktonických forem mají funkci hydrostatického aparátu usnadňujícího vznášení) nebo k získávání potravy. Jsou to panožky (**pseudopodia**, sing. **pseudopodium**). V nejjednodušším případě (např. u kořenonožců, ale také některých bičíkovců) to jsou dočasné výběžky nahé plasmu, vznikající buď na kterémkoliv nebo jen na určitém místě povrchu buňky. Mohou mít různý tvar: prstovité a široce zaoblené se nazývají **lobopodia**, nitkovité **filopodia**, rozvětvené **rhizopodia**, panožky v podobě jemného síta pak **reticulopodia**. **Axopodia** jsou tvarově podobná, avšak od panožek se liší tím, že mají tuhé osní vlákno, které je na povrchu kryto tekutou exoplasmou (vyskytují se např. u skupiny slunivky, *Heliozoa*).

bičíky

Složitější stavbu mají bičíky (sing. **flagellum**), což jsou plasmatická vlákna, většinou delší než tělo prvoka. Obvykle jsou jeden nebo dva, výjimečně více. Ve středu bičíku a na jeho obvodu jsou fibrily obalené povrchovou blankou. Proximální část bičíku je zakotvena v cytoplasmě tzv. bazálním tělískem (**kinetosoma**). Kinetosomata sousedních bičíků nebo brv (viz dále) jsou navzájem spojena jemnými vlákny zvanými **kinetodesmata** (sing. **kinetodesma**). Bičíky jsou obvykle umístěny na předním konci buňky a buňku svým pohybem táhnou. Ve vzácných případech (např. *Trypanosoma*) je bazální tělísko na zadním konci těla a bičík směřující dopředu je po celé své délce přirostlý k povrchu jemnou blankou, zvanou **undulující membrána**.

brvy

U obrvenek (*Ciliata*) jsou vyvinuty brvy (**cilie**), které se od bičíků liší tím, že jsou krátké a je jich velký počet; jinak je jejich stavba podobná jako u bičíků, včetně bazálních tělísek. Brvy jsou na povrchu těla uspořádány v pravidelných řadách, nebo se koncentrují pouze na některých místech. Splynutím řady brv vznikají **membranely**, splynutím sousedních brv ostny (**ciry**).

V souvislosti s morfologií prvoků je nutné se zmínit o jejich schopnosti vytvářet za nepříznivých životních podmínek (např. u sladkovodních nebo parazitických prvoků) cysty. Tento proces uzavírání se do ochranné cesty se nazývá **encystace**; prvok se obalí větším počtem vrstev odolávajících např. mrazu a suchu. Od schránek se však cysty liší tím, že je prvoci s opětovným nástupem příznivých podmínek opouštějí.

cysty

Předtím než budou uvedeny různé typy opěrné soustavy mnohobuněčných živočichů je vhodné se pro úplnost zmínit o zvláštních fosilních organismech, které se souborně označují jako “ediakarská fauna”. Byly nalezeny na všech kontinentech s výjimkou Antarktidy, v geologických sedimentech pocházejících z doby před 640 až 620 milionů let, tedy z doby, která předcházela vzniku všech známých živočišných skupin, ať již fosilních či recentních. Tyto organismy byly na základě povrchní podobnosti se zástupci recentních kmenů řazeny k žahavcům (vzhledem k domnělé paprscitě souměrnosti) nebo kroužkvcům (formy s náznakem bilaterální symetrie). Morfologicky se však od nich odlišují tím, že neměly trávicí soustavu, a žádnou vnější schránku a pevnou vnitřní kostru. Výztuhu těla však tyto organismy nepochybně měly, protože jejich velikost dosahovala až do několika desítek centimetrů. Jednalo se patrně o jakýsi druh hydroskeletu: tělo bylo sice ploché, ale na povrchu kryté pevnou stěnou. Celek byl členěn na segmenty, takže uvnitř těla byly dutiny oddělené přepážkami. Uvnitř pak byla tekutá složka v podobě mnohoaderné masy protoplazmy (plasmodia) pod určitým turgorem. Tuto svéráznou stavbu plochých těl udržující stálý tvar lze tedy vzdáleně přirovnat k nafukovací matraci. Je však nutné zdůraznit, že se mnoho paleobiologů domnívá, že se nejednalo o živočichy (ani o rostlinné organismy), ale o zástupce zcela odlišné říše, pro kterou se vžil název Vendobionta (podle kmene Vendů, který kdysi žil v Pobaltí, v oblasti jedné z nejznámějších lokalit “ediakarské fauny”). Někteří se domnívají, že by mohlo jít o jakési obrovské prvoky.

výztuha
těla
ediakarských
“živočichů”

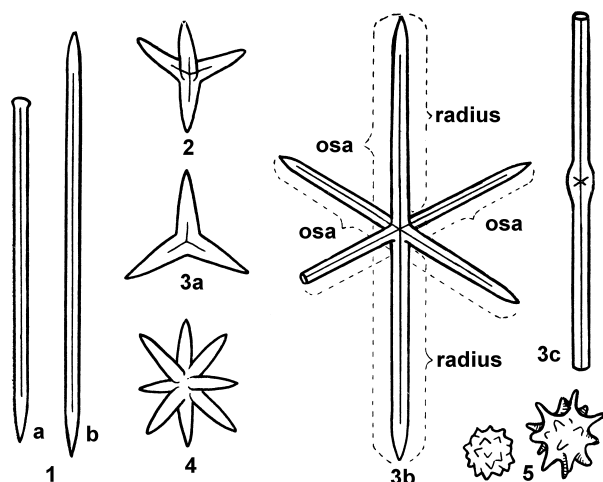
Nejprimitivnějšími mnohobuněčnými živočichy jsou houby (Porifera). Jejich tělo odpovídá vývojovému stupni gastruly, v důsledku čehož je jeho stěna tvořena vnější vrstvou buněk (ektodermem), vnitřní vrstvou (entodermem) a mezi nimi umístěným blastocoelem vyplněným mesenchymem (zvaným rovněž **mesoglea**). Ektoderm se skládá z velkých a plochých epitheliálních buněk, nazývaných **pinakocyty**, které tvoří pokožku (**epidermis**). Některé buňky epidermis mají póry (**ostie**; buňky s otvory se nazývají **porocyty**), kde začínají inhalační kanálky (bude o nich zmínka v souvislosti s trávením). Porocyty mají hustě zrnitou plasmu a některé (myocyty) mají značnou schopnost se smršťovat nebo roztahovat, čímž uzavírají nebo otevírají póry (viz kap. Svalová soustava).

vnější vrstvy
těla
živočišných
hub

Celkový tvar těla hub je vakovitý, což má souvislost s přisedlým způsobem života i s primitivním vývojovým stupněm, a je na vrcholu opatřený jediným otvorem vyvrhovacím, zvaným **osculum**. Základní typy těla hub se rozlišují podle umístění trávicích buněk (choanocytů) a proto budou uvedeny v kapitole týkající se trávicí soustavy. Houby mohou dosahovat velikostí až 2 m

kostra
živočišných
hub

a mohou tvořit rozsáhlé porosty. Málo rigidní struktura hub je vyztužena vápenatými (krystalický uhličitan vápenatý) nebo křemičitými (opál, resp. amorfní modifikace SiO_2) jehlicemi, tzv. **sklerity** resp. **spikuly**, které vznikají z jednoho typu buněk umístěných v mesenchymu, tzv. **skleroblastů**. Sklerity se o sebe navzájem opírají nebo splývají a vytvářejí tak vnitřní kostru. Jehlice mají ve své ose tenký **axiální**



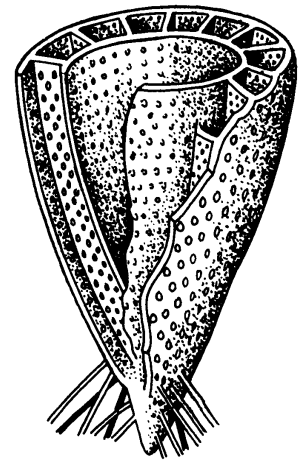
Obr. 56 Hlavní typy jehlic hub. 1 - monaxon, a - monaxonni monaktin, b - monaxonni diaktin; 2 - tetraxon; 3 - triaxony, a - triaktin, b - hexaktin, c - hexaktin s redukovánými postranními paprsky; 4 - polyaxon; 5 - sféry. Podle Moreta, ze Špinara (1960).

kanálek, vyplněný **axiálním vláknem**. Toto vlákno je základní strukturou, okolo níž se vylučuje vápnitá nebo křemitá základní hmota. Namísto skleroblastů nebo vedle nich jsou u některých hub tzv. **spongoblasty**, které vylučují elastický, avšak pevný **spongin** (známá mycí houba). Typy jehlic hub se rozlišují podle počtu os a směru růstu (viz obr. 56).

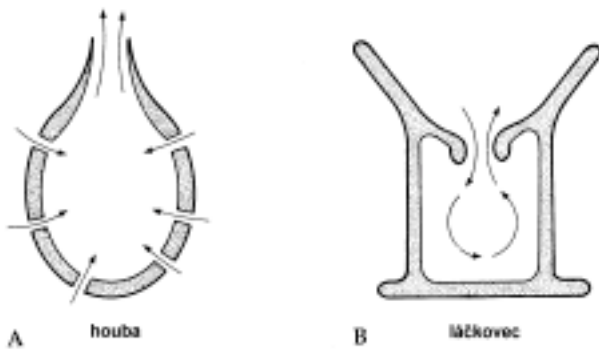
Stavbu těla velmi podobnou houbám měli vymřelí archeocyatidi (Archaeocyatha) z kambria. Jejich existence je dokumentována pouze fosilizovanými kostrami z uhličitanu vápenatého ve tvaru kužele připevněného k podkladu kořenovitými výběžky. Horizontální řez kostrou je přísně kruhovitý. Stěna byla perforovaná jako u hub, u primitivních typů byla jednoduchá, u pokročilejších dvojstěnná a oba kužele byly udržovány v konstantní vzdálenosti radiálně uspořádanými přepážkami, **septy**. Prostor mezi oběma stěnami se nazývá **intervallum**. Nahoře je pohár široce otevřen. Existuje všeobecný předpoklad, že tato kostra vyztužovala tělo živočicha uvnitř, tělo tedy obklopovalo kostru.

K formám, jejichž tělní organizace zůstala na stadiu gastruly lze počítat i láčkovce (Coelenterata). Mají na rozdíl od hub a archeocyatidů pouze jeden otvor do centrální tělní dutiny, tělní stěnu tvoří ektoderm, ento-derm a mezi nimi ležící mesoglea, a tělo je alespoň v určité fázi ontogeneze přisedlé. Pokročilé rysy je však možné spatřovat v tom, že

chybí inhalační kanálky ve vnější stěně (otvor na svrchní straně těla slouží jako ústa i jako otvor vyvrhovací), jsou vytvořeny zvláštní orgány k lapání potravy (chapidla) a pohyb těla, i když



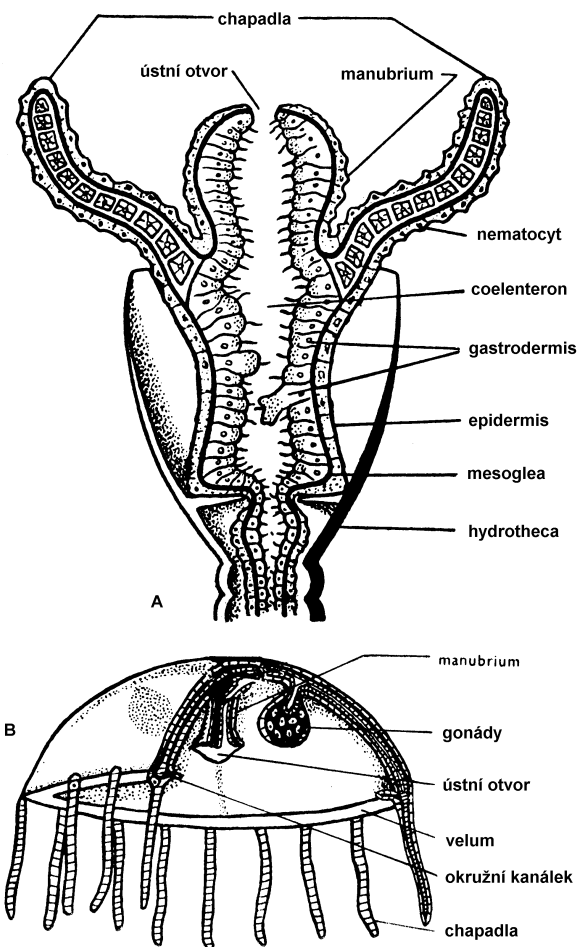
Obr. 57 Schema tělesné stavby archeocyatidů. Z Turka a kol. (1988).



Obr. 58 Rozdíl mezi základní stavbou těla živočišných hub a láčkovců. Šipky znázorňují směr proudění vody. Podle Brusca a Brusca (1990).

je přisedlé, zajišťují svalová vlákna (viz kap. Svalová soustava), nikoliv jen změny osmotického tlaku ve tkáních, jako tomu bylo u hub. Důležitým znakem rovněž je, že se vytvořila paprscitá souměrnost těla. U řady forem se během ontogeneze střídají morfologicky odlišitelné generace: jedinec patřící přisedlému typu se nazývá **polyp**, volně plovoucí stadium **medúza**.

Polyp vylučuje na vnější straně těla rohovitou nebo vápenitou vnější kostru. Podobně jako u hub je i u žahavců mesoglea silná a mohou v ní být **skleroblasty**, které vylučují jehlice, jejichž soustava tvoří vnitřní kostru. U některých mořských láčkovců, např. polypovců (Hydrozoa), žijí polypi koloniálně (v trsech) a toto soužití vede k dělbě funkcí;



Obr. 59 Dva základní typy těla láčkovců a schema jejich tělesné stavby. A - polyp; B - medúza. Podle různých autorů, ze Špinara (1960).

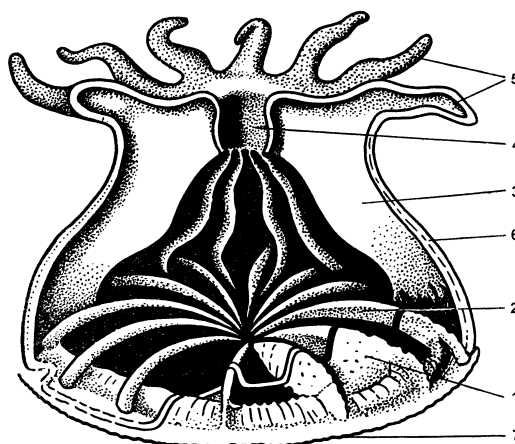
kostra archeocyatidů

polyp láčkovců

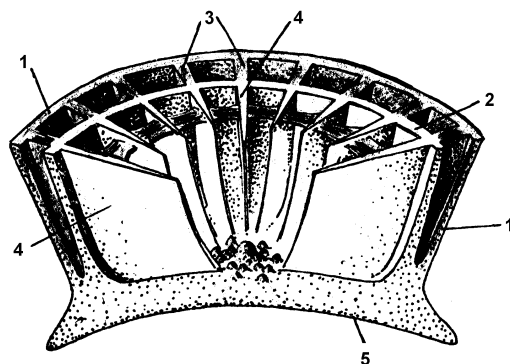
z toho vyplývá polymorfismus jedinců. Obecně lze kolonii rozlišit na bázi, stvol a vlastní polypy, zvané u polypovců **hydranti**. Jestliže je popisujeme z hlediska jejich funkce, pak se obecně nazývají **zooidi**. Při povrchu kolonie žijí drobní **daktylozooidi**, kteří se vyznačují vláknitě protaženým tělem. Zooidy bez chapadel, kteří tráví potravu, nazýváme **gastrozooidi**, zooidy kteří zachycují potravu **trofozooidi**. Zooidi, kteří produkují pohlavní buňky se nazývají **gonozooidi**. Bazální jedinci kolonie produkují trubcovité útvary (**stolony** resp. **rhizomy**); ty se větví do podoby různě složité kořenové soustavy zvané **hydrorhiza**. Ze stolonu vyrůstá stvol (**kaulom**); je-li jediný, nazývá se **hydrokaulus**. Distálně se hydrokaulus větví a na větvěnkách sedí nestejně velcí polypi (hydranti). Tento stromovitý útvar tvořený stolony a kaulomy jsou v podstatě pevné trubice, uvnitř nichž jsou uloženy trubice tvořené měkkými tkáněmi, které se ve svém celku nazývají **cenosark**. Vnější stěna cenosarku je tvořena epidermis (vnitřní stěna gastrodermis, mezi nimi je mesoglea). Ektoderm polypů vylučuje vnější kostru zvanou **perisark** resp. **periderm**, která trs zpevňuje. Může být vápnitá, rohovitá (**kostra gorgoninová**) nebo chitinová. U korálnatců se celá tato soustava nazývá **solenium**.

Embryonální kostra přisedlého polypa má tvar misky a nazývá se **prototheca**. S přibývajícím věkem živočicha na okrajích přirůstá do podoby vysokostěnného kuželu, který se označuje jako **korálit**. U některých typů se při růstu stěn korálitu do výšky polyp posouvá k hornímu okraji a odděluje opuštěnou spodní část příčnými horizontálními přepážkami zvanými dna (**tabulae**); jejich soubor se nazývá **endotheca** (na rozdíl od vnější stěny korálitu, která se nazývá **epitheca**). Některé druhy polypovců žijí soliterně, avšak produkují na svém povrchu rovněž korálit, většinou z chitinového peridermu. U korálnatců (Anthozoa) se vnější kostra jednotlivého polypa (korálit) nazývá **polyparium** a kostra celé kolonie **korálový trs**. Polyparium korálnatců lze rozlišit na bazální část a silný peň, zakončený nahoře jamkou zvanou kalich (**thecarium**). Ve spodní části polypa je stěna těla zvrásněna paprscitými záhyby (primárně ektodermálního původu), které korespondují se svisle uspořádanými přepážkami v trávicí dutině (láčce), zvanými mesenteria (viz kap. Trávicí soustava). Do těchto svislých záhybů v tělní stěně zabíhají svislé přepážky (**septa** resp. **sklerosepta**), které se tvoří na vnitřní straně polyparia. Septa jsou důležitým určovacím znakem korálnatců (zejména s ohledem na počet, podle kterého se řídí paprscitá souměrnost; odtud koráli osmičetní, šestičetní), avšak situaci při jejich popisu komplikuje skutečnost, že se během ontogeneze jedince na polypariu zmnožují. U korálů šestičetných mohou být septa na svém okraji zesílena a navzájem se dotýkat a splývat, takže vzniká axiální element zvaný nepravý sloupek (**pseudocolumella**). U korálů drsnatých se může tvořit v jisté vzdálenosti od epitéky navíc souvislá či nesouvislá další vnitřní stěna, zvaná **fylotheca**.

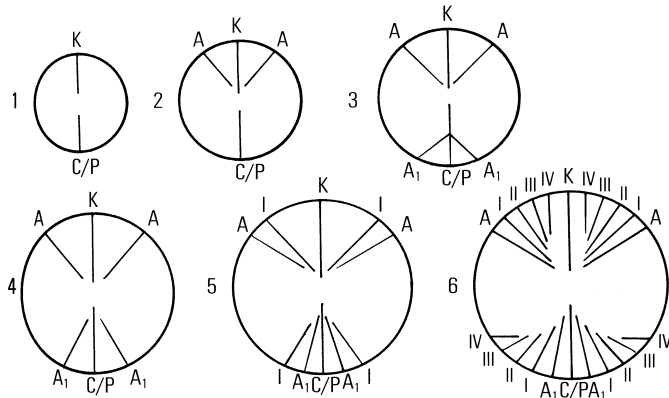
V morfologii celých korálových trsů se rozeznávají trsy svazkovité (**fascikulární**), tvořící větve, a trsy masivní, kde se sousední korality stýkají celou plochou bočních stěn. Jako **cerioidní**



Obr. 60 Schema vnitřní stavby polypa ze skupiny korálnatci (Anthozoa), ze kterého je patrné uspořádání sept a mesenterii. 1 - septum, 2 - bazální zřasení trávicího epithelu, 3 - mesenterium, 4 - ústní otvor a hltan, 5 - chapadla, 6 - stěna těla, 7 - bazální terč. Podle Pfurtschellera, ze Špinara (1960).



Obr. 61 Schema uspořádání korálitu. 1 - epitheca, pseudotheca, 3 - žebra (costae), 4 - septa, 5 - bazální terč. Podle Duerdena (1902) a Hymanové (1940), ze Špinara (1960).

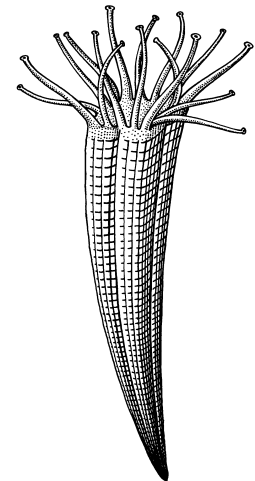


Obr. 62 Schema množování sept během vývoje polyparia na příkladu rugosních korálů. 1 - Stadium s hlavním (K) a protilehlým (C/P) septem. 2 - Stadium s křídlovými septy (A). 3 - Stadium s protilehlými křídlovými septy (A₁). 4 - Stadium všech základních septů, tzv. protosept. 5 - První čtyři současně se objevující metasepta v prostoru mezi hlavními a křídlovými septy a mezi křídlovými septy a protilehlými křídlovými septy. V prostoru mezi protilehlým a protilehlými křídlovými septy nejsou žádná další metasepta. 6 - Vznik dalších metaseptů, nyní v počtu čtyř. Postupují od protilehlého septa směrem k hlavnímu septu. Po první generaci (I) druhá (II), poté třetí (III), atd. Podle Beurlena a Lichtera (1997).

se označují masivní trsy, kde korality mají mezi sebou přepážky tvořené epitékami; jako **plokoidní** jsou označovány takové, kde epitéka zmizela a sousední korality jsou na sebe napojeny přímo svými septy.

medúza

Medúza má naproti tomu tvar těla v podobě zvonu, jehož svrchní strana (**exumbrella**) je konvexní, spodní strana (**subumbrella**) konkávní. Uprostřed spodní strany těla je ústní otvor, který může být obklopen příústním valem, nazývaným **manubrium**; to může vybíhat v ústní laloky. Pokud jsou tato ramena dlouhá, nazývají se orální ramena. U některých medúz ústní otvor zarůstá, ale je nahrazen drobnými otvůrkami (**ostioly**). Tělo medúzy lze snadno odvodit od těla polypa tak, že tělní osa polypa se zkrátí, tělo se obrátilo spodní částí nahoru, a došlo k mohutnému rozvoji střední vrstvy zvané mesoglea. U polypovců se medúzové stadium nazývá hydromedúza, která se vyznačuje tím, že kromě uvedených struktur má na okraji zvonu ektodermální duplikaturu zvanou plachetka (**vellum**) ovládanou silnou svalovinou, která může prudce zužovat otvor do prostoru subumbrelly. Tím dosahuje hydromedúza značné pohybové rychlosti. U medúz je vyvinuta paprscitá souměrnost, která se projevuje v počtu obústních laloků a dalších tělesných struktur.

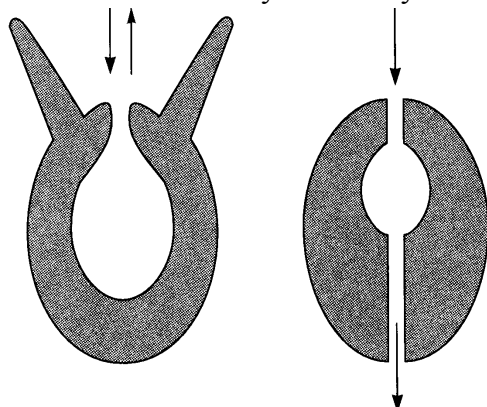


Obr. 63 Rekonstrukce konulárie. Podle Beurlena a Lichtera (1997).

schránka konulárií

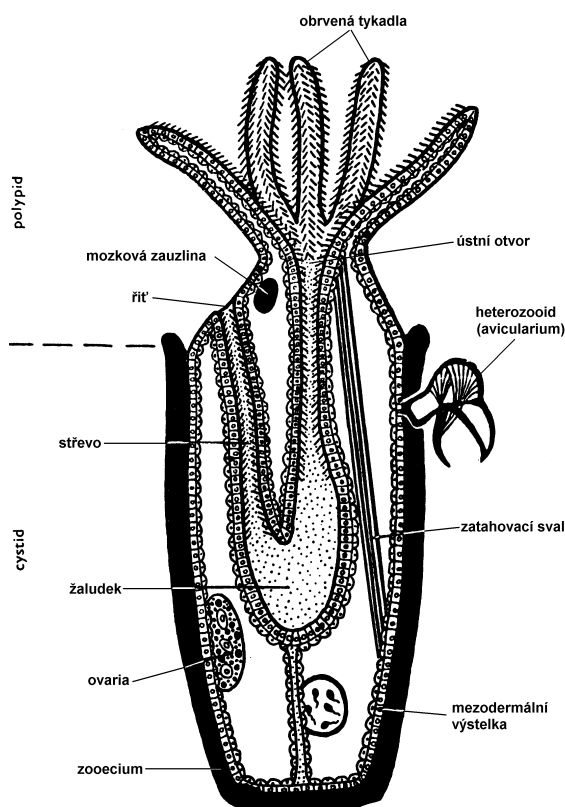
Zvláštní skupinou žahavců jsou vymřelé konulárie (Conulata), které žily soliterně a měly vnější kostru podobnou obrácenému štíhlému jehlanu, na průřezu vždy čtvercovitou, tvořenou fosforečnanem vápenatým a chitinem (**chitinofosfatický periderm**). Jehlan byl svým špičatým vrcholem připevněn k podkladu, horní část byla široce otevřená a tento čtverhranný ústní otvor se uzavíral čtyřmi trojúhelníkovitými deskami a byl s největší pravděpodobností obklopen věncem chapadel.

bilaterální symetrie



V souvislosti se vznikem jednosměrného pohybu živočicha se vytvořila bilaterální souměrnost těla, diferencovala se hlavová část, kde došlo ke kumulaci nervové tkáně, a v trávicí soustavě se vytvořil zvláštní otvor vyvrhovací, umístěný na ocasním konci těla. Avšak bilaterální souměrnost může být v některých stadiích ontogeneze potlačena, zejména v souvislosti s návratem k sesilnímu způsobu života. U některých primitivních typů jednosměrně se pohybujících živočichů (ploštěnci) se však ještě zachoval jediný otvor do trávicí dutiny, který je zároveň také otvorem vyvrhovacím. Vznikly rovněž zcela nové typy opěrné a pohybové soustavy. Tělo bylo zprvu nesegmentované, později se diferencovalo v různý počet článků.

Obr. 64 Změna stavebního plánu těla při přechodu od přisedlého (sesilního) způsobu života (vlevo) k jednosměrnému aktivnímu pohybu (vpravo). Šipky znázorňují přijímání potravy a vyvrhování nestrávených zbytků. Podle Maderové (1996).

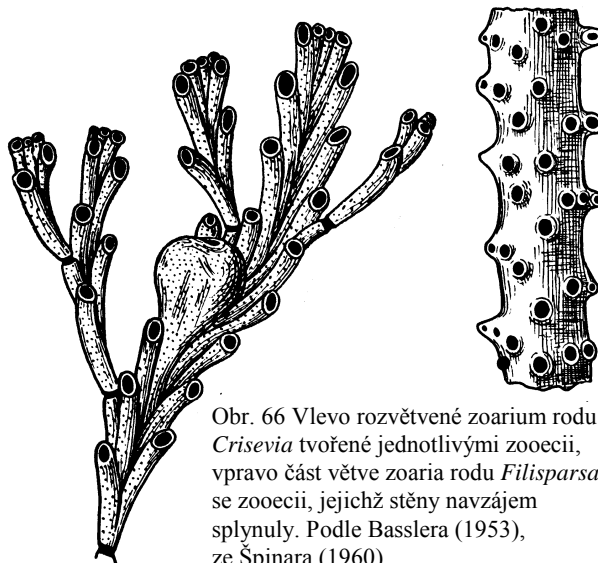


Obr. 65 Schema autozooidu mechovky. Podle Buchsbauma (1948), ze Špinara (1960).

vzhled těla
mechov-
natců

Příkladem toho, jak sekundární návrat k přisedlému způsobu života vyvolal vznik analogických struktur, v tomto případě podobných orgánům láčkovců, jsou mechovnatci (Entoprocta). Jedinci (v případě mechovnatců nazývaní **zooidi**) vytvářejí schránky (**zoecia**) a sdružují se do kolonií. Podobně jako u koloniálních korálnatců jsou zooidi obvykle polymorfní, tzn. specializují se na určité funkce a s tím souvisí i jejich vzhled. Normálně vyvinutý jedinec se nazývá **autozooid**. Ostatní typy jsou od tohoto základního typu odvozené (mají vesměs stavbu těla redukovanou, např. trávicí trubice zcela zakrněla) a nazývají se **heterozooidi**. Zooid má diferencovanou hlavovou část, zvanou **polypid**; hlavová část se člení na horní část, **prosoma**, což je okrsek s ústním otvorem uzavřený v kruhu obrvených a dutých tykadla. Spodní část polypidu se nazývá **mesosoma**, na jehož věncovitém či podkovovitém valu (**lophophor**) vyrůstají zmíněná tykadla. Zadní část těla se nazývá **cystid**. Tato část vylučuje dvouvrstevné chitinové nebo vápnité zoecium. Polypid je při podráždění schopen rychle se do zoecia zatahnout. Heterozooidi specializovaní pro inkubaci a ochranu larev se nazývají **ovicely**,

resp. **ooecia**. Na stěnách zoecií mohou být zvláštní orgány zvané **avikularia**; podobají se ptačí hlavě včetně zobáku, který svými čelistmi může zachytit drobné organismy pohybující se v okolí. Předpokládá se, že to jsou heterozooidi s obrannou funkcí. Zoecia mohou navzájem splývat, takže vytvářejí pevnou kostru mechovkového trsu, zvanou **zoarium**. Uspořádání zoecií v zoariu má význam pro systematiku těchto živočichů. Zoaria tvoří často mohutné trsy, které jsou připevněny k podkladu zesílenou bazální vrstvou (**epithea**, resp. **epizoarium**, **coenelasma**) nebo kořenovitými výběžky. Jestliže ústí zoecií směřují pouze na jednu stranu zoaria, nazývá se takové zoarium **unilaminární**, resp. **uni-foliátní**. Epithea však nemusí připevňovat vrstvu zoecií k podkladu a celá kolonie se sbaluje do podoby trubice, kde epithea tvoří vnitřní povrch a ústí zoecií směřují vně. Tato trubice se může zploštit, takže se protilehlé vnitřní povrchy dotknou a srostou; vznikne tak vnitřní vrstva srostlá z původně dvou samostatných epiték. Nazývá se **mesotheca** a takto vzniklé zoarium se označuje jako **bilaminární**, resp. **bifoliátní**. Tyto základní typy zoarií však mohou být nejrůznějšími způsobem modifikovány.

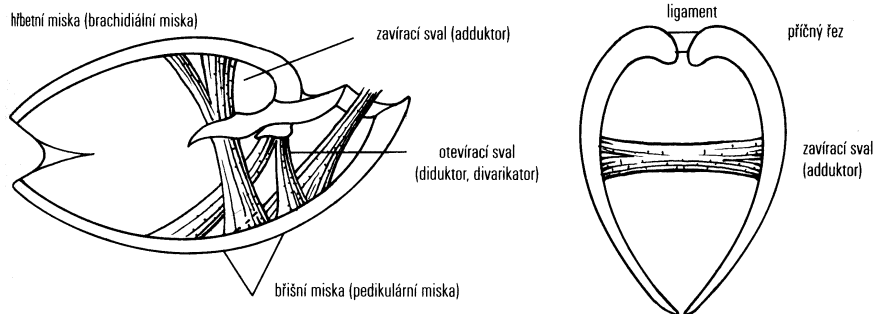


Obr. 66 Vlevo rozvětvené zoarium rodu *Crisevia* tvořené jednotlivými zoeciemi, vpravo část větve zoaria rodu *Filisparsa* se zoeciemi, jejichž stěny navzájem splýnuly. Podle Basslera (1953), ze Špinara (1960).

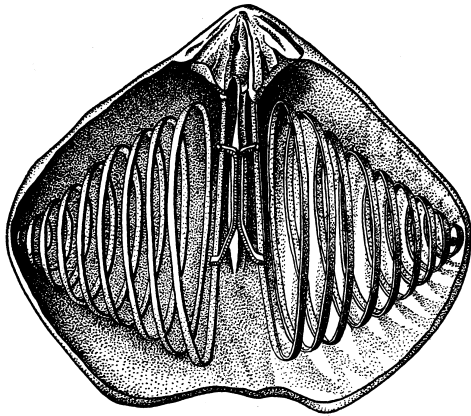
schránka
rameno-
nožců

Ramenonožci (Brachiopoda) mají s mechovnatci řadu shodných rysů, i když při povrchním pozorování se zdají být podobní spíše měkkýšům. Jsou přisedlí, v primárním stavu se k podkladu fixují prodlouženou zadní částí těla, tzv. stvolem (**pediculum**). Tělo obaluje kožní duplikatura zvaná plášť (**pallium**). Vnější povrch

pláště vylučuje schránku tvořenou dvěma miskami: břišní (ventrální, resp. **stvolová**, **pedikulární**, protože v zářezu či otvoru v této misce prochází upevňovací stvol) a hřbetní (dorzální, resp. **cha-padlová**, **brachidiální**, protože uvnitř jsou k vrcholu hřbetní misky upevněna chapadla; viz dále). Misky tedy nejsou stejné (alespoň ve většině případů). Podstatný rozdíl oproti mlžům je v tom, že rovina souměrnosti protíná každou misku svisle a dělí ji tak na



Obr. 67 Rozdíl mezi schránkou ramenonožce (vlevo) a mlže (vpravo). U ramenonožců probíhá rovina souměrnosti přes obě misky a každou dělí na levou a pravou polovinu, u mlžů probíhá mezi miskami. Podle Beurlena a Lichtera (1997).



Obr. 68 Rekonstrukce brachidiálního aparátu ramenonožce rodu *Meristina*. Podle Beechera, ze Špinara (1960).

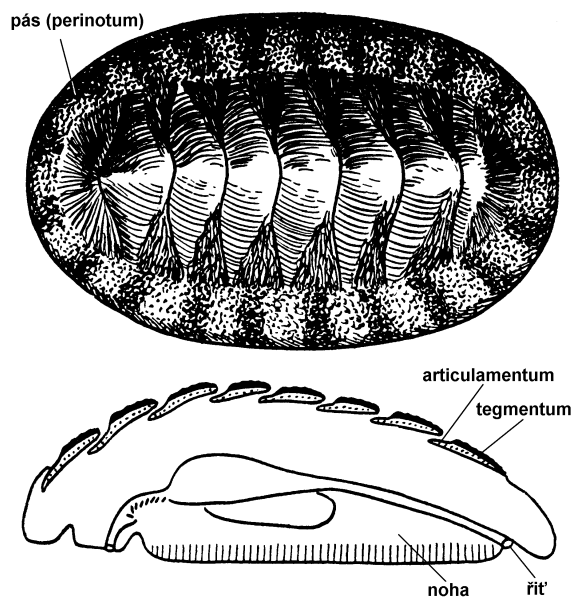
levou a pravou polovinu (zatímco u mlžů jsou obě misky svislou rovinou souměrnosti navzájem oddělené a v důsledku toho zrcadlově stejné). Misky rostou od místa, kde tělo přechází ve stvol směrem dopředu; v důsledku toho je nejstarší část misky (**vrchol**, **umbo**) na jejím zadním okraji, protilehlý okraj je nejmladší a označuje se jako **frontální**. Břišní miska bývá obvykle větší (takže nejvyšší bod vrcholu, tzv. **apex**, vyčnívá nad úroveň vrcholu dorzální misky); mohou však být stejné nebo může být naopak větší dorzální miska. U většiny druhů je břišní miska konvexní, kdežto klenutost hřbetní misky je různá. Jestliže je rovněž konvexní, nazývá se taková schránka **bikonvexní**. Jestliže je plochá, nazýváme schránku **plankonvexní**, a jestliže je konkávní, nazývá se **konkávkonvexní**. Tvar schránky se může během ontogeneze měnit: jestliže je v raném stadiu konkávkonvexní nebo plankonvexní a v dospělosti bikonvexní, nazývá se taková schránka **resupinální**. Při tomto označování je pravidlem, že první část názvu se vztahuje k dorzální misce, druhá k ventrální misce. Dotyková linie obou misek se nazývá vazba (**commissura**), nebo stejně jako u mlžů zámek (**cardo**). Protože misky vznikají na sobě nezávisle, nejsou spojeny žádným ligamentem, který by se podílel na jejich otevírání (jako je tomu u mlžů). Okraje vazby mohou být přímé (vazba **rovná**, resp. **rektimarginální**) nebo různým způsobem zprohýbány, což se považuje za evolučně odvozený stav. Schránky jsou tvořeny chitinem, fosforečnanem vápenatým, uhličitanem vápenatým (kalcitem), případně jejich kombinací. Vápenité schránky se skládají ze tří vrstev: vnější (**periostracum**), tvořené organickou hmotou blízkou chitinu, střední **laminární vrstvy**, ve které jsou laminy uspořádány paralelně s povrchem schránky, a vnitřní vrstvou **prismatickou**, kde mikroskopické hranolky uhličitanu vápenatého jsou uspořádány šikmo k rovině laminární vrstvy. Význam pro systematiku má skutečnost, že některé misky mohou být perforované (**valvae punctatae**), jiné celistvé (**valvae impunctatae**), nebo jen zdánlivě pórovité (**valvae pseudopunctatae**). U původních forem ramenonožců procházel stvol mezi oběma miskami, později vytvářel zářez v břišní misce (**deltarium**), a ten může být posléze zcela izolován do podoby otvoru; sekundárně vytvořená část schránky, která otvor izoluje od jejího okraje, se nazývá **deltarium**. Deltarium může různým způsobem zarůstat a jednotlivé varianty a mezistadia tohoto procesu mají své názvy. U některých forem stvol zanikl, deltarium se uzavřelo, a jejich schránky leží volně na dně nebo jsou přicementovány k podkladu ventrální miskou. Redukce a zánik stvolu se u některých druhů opakuje během ontogeneze, takže u raných stadií se zakládá a mizí až s dosažením dospělosti.

Vnitřní povrch misek nese otisky měkkých částí těla, které se na ně upínají. Jsou to především dvě ramena (**brachia**) stočená do spirály a svaly. Ramena jsou upevněna na vnitřní povrch dorzální misky, na povrchu jsou obrvená, uvnitř dutá (zasahuje sem coelomová dutina) a vyztužená pásem opěrné hmoty zpevněné uhličitanem vápenatým; tato výztuha se nazývá **brachidium**. Na vnitřním povrchu misky se v místě jeho úponu vytvářejí zesílené plošky nebo lišty (obecně nazývané **brachiophory**), případně delší štíhlé výběžky (**crura**). Soubor těchto útvarů vyztužujících brachia se nazývá **brachiální aparát**.

vnitřní
kostra
ramenonožců

Schránka měkkýšů (zvláště mlžů) je na první pohled ramenonožcům dosti podobná, avšak zásadně se liší těmi znaky, které mají svůj původ v základním schématu členění těla. Předně se jedná o rovinu bilaterální symetrie těla, která prochází mezi oběma miskami, v důsledku čehož jsou tyto misky zrcadlově stejné. Tělo lze rozdělit na tři nepříliš zřetelně odlišitelné části: přední **hlavový úsek** (není diferencován u mlžů), ventrální svalnatou **nohu**, a dorzálně umístěný kožní záhyb zvaný **plášť (pallium)**. Plášť se zakládá již v raných stádiích ontogeneze v dorzální části těla v podobě prstence, který se postupně rozšiřuje jako kožní duplikatura na celé tělo. Plášť k tělu nepřirůstá, ale ohraničuje prostor, do kterého čnějí žábry a proto se tento prostor nazývá žaberní dutina. Vnější povrch pláště vylučuje na svých okrajích, ale i po celém těle vápnitou látku, v důsledku čehož se tělo uzavírá do schránky; schránka je tvořena jednou z modifikací uhličitanu vápenatého, buď aragonitem nebo kalcitem. Na povrchu je vrstva organické substance zvané konchiolin, která je blízká chitinu. Schránky různých typů měkkýšů se mohou od sebe značně lišit (tvarem i počtem komponent), ale jednotlívým rysem všech měkkýšů je morfologicky uniformní larva (viz kap. Morfologie larev).

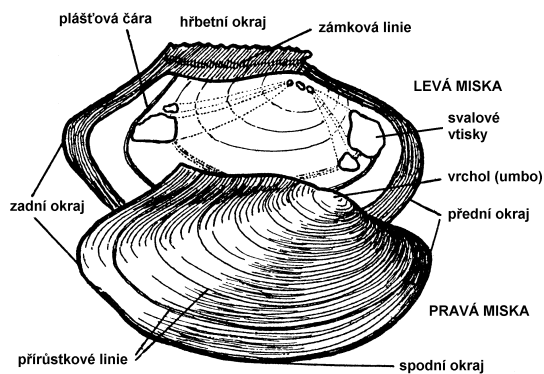
základní
členění
těla
měkkýšů



Obr. 69 Krunýř chroustnatky při pohledu z dorzální strany (hlavová část vlevo), dole mediánní řez tělem. Podle Moora (1952), ze Špinara (1960).

Měkkýši mohou mít schránku tvořenou buď mnoha částmi (např. osmi deskami u chroustnatek), dvěma u mlžů, nebo jednou u plžů a hlavonožců. Schránka chroustnatek se obecně nazývá **krunýř**. Okrajová část desek je překryta pláštěm; tato část se nazývá **pás (perinotum)**. Desky se skládají ze dvou částí: svrchní se nazývá **tegumentum**, je pórézní a tvořena konchiolinem impregnovaným uhličitanem vápenatým; odpovídá periostraku a ostraku mlžů (viz dále). Spodní část je nepórézní, tvořená výlučně uhličitanem vápenatým a nazývá se **articulamentum**; odpovídá hypostraku mlžů. Její svrchní povrch slouží jako kloubní ploška pro spojení se sousedními deskami. Proto se krunýř chroustnatek může v případě potřeby svinout.

schránka
chroustna-
tek



Obr. 70 Základní morfologické struktury vnějšího a vnitřního povrchu schránky mlže. Podle Hatcheka a Coria (1936), ze Špinara (1960).

schránka
mlže

U mlžů roste základ pláště v podobě dvou kožních duplikatur (plášťové laloky) podél boků těla směrem k noze. Z každého plášťového laloku se vylučuje jedna **miska (lastura, resp. chlopeň)** schránky, která se v případě mlžů nazývá **concha**. V dorzální mediánní linii se uhličitan vápenatý nevylučuje a proto jsou misky oddělené. Spojuje je pouze vaz tvořený elastickým konchiolinem. Ventrální okraj misek je volný (plášť sem nedosahuje). Okraj pláště zanechává

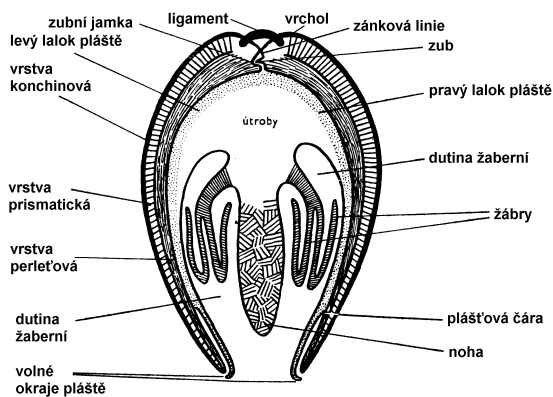
na vnitřním povrchu schránky linii zvanou plášťová čára (**paliátní linie**). Vpředu i vzadu končí ve svalových vtiscích (viz kap. Svalová soustava). V souvislosti s vytvořením sifonu (viz dále) se plášťová linie může ohýbat, čímž vzniká plášťový záhyb (**paliátní sinus**). Podle tohoto znaku rozlišujeme schránky na **integripaliátní** (nemají plášťový záhyb, tedy sifon není vytvořen) a **sinupaliátní** (plášťový záhyb je vytvořen, což znamená, že okraje pláště srostly do podoby sifonu). Misky se zvětšují směrem dolů, dopředu a dozadu. Nejstarší část misky je na její nejvíce prominující části, tzv. **vrcholu (umbo)**. Většinou směřuje poněkud dopředu (**vrchol prosogyrní**), vzácněji dozadu (**vrchol opisthogyrní**). Po obou stranách vrcholu mohou být u některých druhů (např. rodu *Pecten*) ploché rozšíření, tzv. křídla nebo ouška. Toto vše jsou důležité znaky pro orientaci a určování izolovaných schránek. V těchto případech se přední a zadní okraj schránky určuje kombinací několika znaků: (1) ve většině případů (ne však vždy) oba vrcholy směřují dopředu; (2) jestliže při pohledu ze strany rozdělíme schránku pomyslnou kolmicí na dva díly, bývá většinou větší a protáhlejší část vzadu; (3) je-li vytvořen plášťový záhyb, je vždy při zadním okraji; (4) jsou-li vyvinuty dva svalové vtisky, pak větší a zřetelnější je vždy zadní. Jako pravá a levá miska se pak označují misky v pozici, kdy vrcholy směřují nahoru a zadní část misek k pozorovateli, přední od něj (orientace ve směru pohledu pozorovatele).

Stěna misky se skládá ze tří zřetelně vyvinutých vrstev: na povrchu je vrstva **koncholinová (periostracum)**, tvořená konchinem ($C_{30}H_{48}N_9O_{11}$). Pod ní je vrstva **prismatická (ostracum)**, tvořená štíhlými hranoly kalcitu nebo aragonitu, které stojí vůči povrchu schránky kolmo. Nejspodněji je situována vrstva **perleťová (hypostracum)**, tvořená mikroskopickými tabulkovitými krystalky aragonitu, které jsou uspořádány souběžně s povrchem misky a navzájem spojeny konchinem. Perleťový lesk a barvy vznikají lomem světla mezi vrstvičkami lupínků. Tato vrstva se vylučuje i okolo cizorodých předmětů, které se dostaly do kontaktu s pláštěm, čímž vzniká útvar zvaný **perla**.

Za zmínku stojí, že u některých skupin mlžů byl dokázán pohlavní dimorfismus v morfologii schránky a že někdy dochází k druhotné asymetrii misek.

Pro zdokonalení vzájemného spojení misek při zavíracích a otevíracích pohybech schránky se na jejím dorzálním zesíleném okraji vytvořily zuby, které zapadají do jamek v protilehlé misce. Tento systém umožňující ohýbání se nazývá **zámek (cardo)**. Proto se dorzální okraj často označuje jako zámkový. Jestliže je dorzální okraj schránky přímý, tvoří tento okraj osu otáčení a zámkový okraj je v tomto případě bez zubů. Častějším případem však je zámkový okraj ve tvaru oblouku. Zámky se pak liší počtem, uspořádáním, tvarem a velikostí zubů. Zámek **taxodontní** se skládá z velkého počtu malých uniformních zubů, zámek **heterodontní** je charakteristický několika velkými, tzv. **kardinálními zuby** pod vrcholem misky a několika menšími **zuby postranními**. Heterodontní zámek se diferencoval do různých typů. Jestliže je vyvinuto resilium (o vazech viz kap. Svalová soustava), je mezi zámkovými elementy žlábek pro ligament. Zámek, úponové plochy pro ligament (příp. resilium), úponové plochy pro svěrací svaly a průběh plášťové linie jsou důležitými určovacími znaky na vnitřním povrchu schránky. Na vnějším povrchu mají podobně důležitou úlohu různé skulptury, většinou paralelní s okrajem schránky (a tedy i průběhem růstových linií), často však také v podobě žeber radiálně sbíhajících z vrcholu.

Schránka plžů je jednoduchá, obvykle spirálně stočená a nazývá se **ulita**. Až na vzácné výjimky reprezentované fosilními plži není uvnitř rozčleněna přepážkami (čímž se liší od

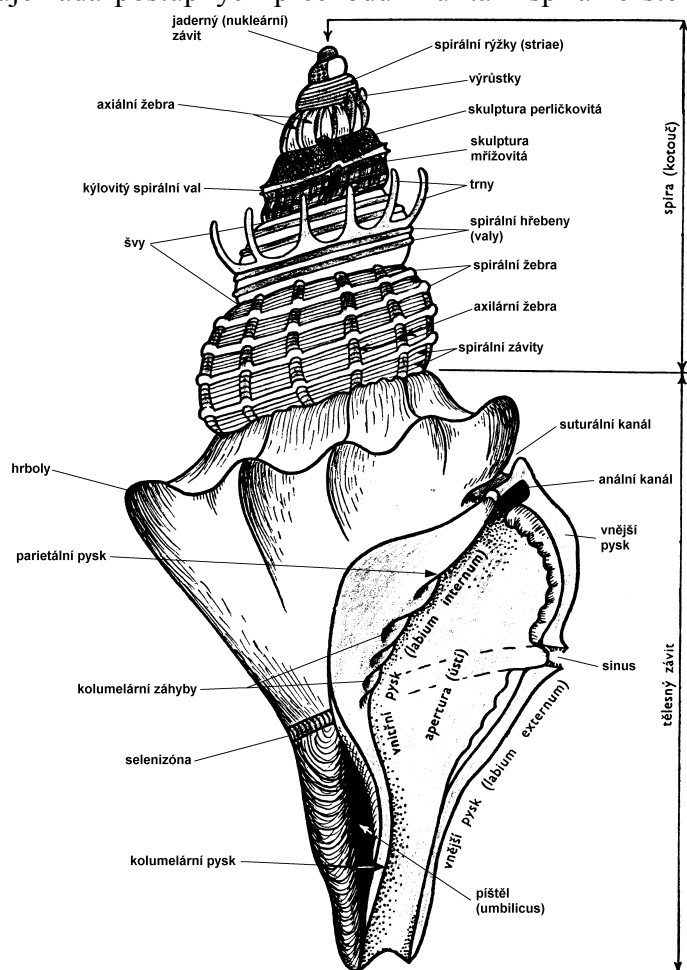


Obr. 71 Příčný řez tělem mlže. Podle Shrocka a Twenhofela (1953), ze Špinara (1960).

typy
zámků

schránka
plžů

schránky hlavonožců; jestliže v těchto vzácných případech má plž schránku rozdělenou do vnitřních komůrek, nejsou tyto komůrky propojeny sifonální trubicí), s vnějším prostředím komunikuje jedním **ústím (apertura)**, které se často uzavírá masivním víčkem (**operculum**). Nejjednodušším typem ulity je nízka, nestočená, široce kuželovitá schránka (např. rod *Patella*, přílipka). Od tohoto výchozího typu existuje řada postupných přechodů k ulitám spirálně stočeným, což patrně odráží proběhlou evoluci. Nejjednodušším případem je pouze nepatrně stočený vrchol, zatímco zbývající část schránky zůstává v podobě kužele. Tento kužel se pak kompletně svinuje do spirály, v jednodušších případech vinuté v jedné rovině (**ulita planispirální**), v pokročilejších vinuté po povrchu imaginárního kužele (**ulita helikoidní**). Jedno kompletní (o 360°) otočení ulity okolo osy vinutí se nazývá **závit**. Závity mohou být volné (nedotýkají se) nebo se mohou dotýkat jen v úzké linii; nejčastěji však jsou k sobě přirostlé širokou plochou. Srůstovou linii, kterou můžeme pozorovat na povrchu ulity, nazýváme **šev (sutura)**. Závity jednoduchých planispirálních ulit jsou na příčném řezu obvykle kruhové. U helikoidních ulit jsou však závity na příčném řezu obvykle poněkud deformovány. Vnější závit obsahuje tělo živočicha a proto se nazývá **tělesný závit**. Soubor ostatních závitů ulity se nazývá **kotouč (spira)**. Tělesný závit může být zvětšen pouze nepatrně a ostatní závity jsou dobře patrné. Takový typ schránky se nazývá **evolutní**. Jestliže však je tělesný závit vyvinut mohutně a v různém stupni překrývá závity spiry, jedná se o schránky **involutní**. V laterálním pohledu jsou všechny závity spiry ohraničeny svrchním švem a spodním švem, tělesný závit pouze svrchním švem. Jestliže se závity na své vnitřní straně nedotýkají, zůstává podél pomyslné osy vinutí volný protor zvaný **píštěl (umbilicus)**. Tento protor může sahát až k vrcholu spiry (**píštěl pravý**) nebo nepřesahuje výšku tělesného závitu (**píštěl nepravý**). Ulity s pravým píštělem jsou označovány jako perforované (**umbilikátní**). Píštěl se může otevírat na povrch otvorem zvaným **píštělová skulina** nebo být uzavřen vrstvou konchinu impregnovaného aragonitem nebo kalcitem; tomuto uzavěru se říká **kalus**. Ulity bez píštěle se označují jako neperforované (**imperforátní**). V těchto případech se závity dotýkají a vytvářejí svými vnitřními stěnami osový sloupek zvaný **cívka (columella)**. Důležitým diagnostickým znakem je tvar ústí. Jeho okraj (**obústí**, resp. **peristom**) lze rozdělit na část přiléhající ke sloupku nebo píštěli (**vnitřní pysk**, resp. **labium internum**) a na volný okraj vnější strany tělesného závitu (**vnější pysk**, resp. **labium externum** nebo **labrum**). Obrys předposledního závitu často porušuje souvislost zakřivení vnitřního pysku a vyděluje z něj část zvanou **parietální pysk**. V tomto případě se zbývající část vnitřního pysku nazývá **kolumelární pysk**. Tam, kde plášť živočicha vyčníval z ústí (zvláště v oblasti vnitřního pysku, ale někdy i na vnějším pysku), může vnitřní

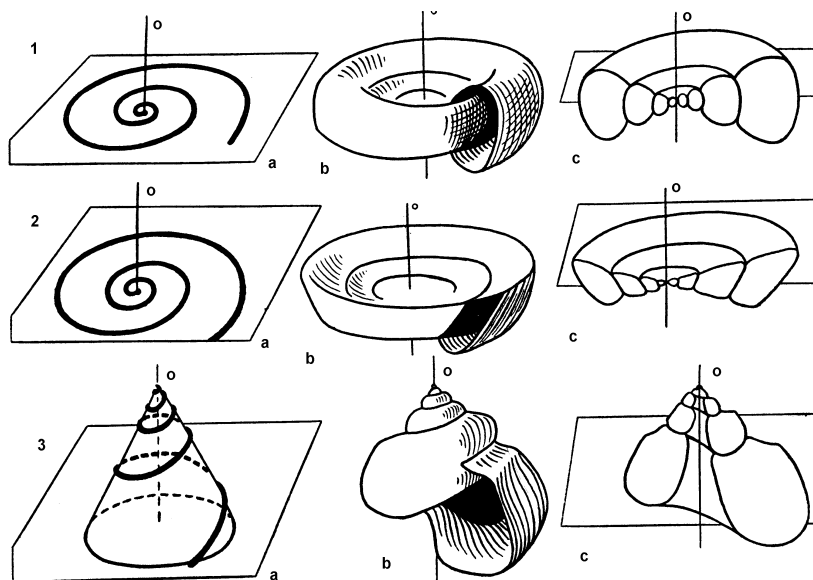


Obr. 72 Různé morfologické znaky na schématu pravotočivé schránky plže. Podle Shrocka a Twenhofela (1953), ze Špinara (1960).

aragonitová vrstva ulity zasahovat až na vnější stranu obústí. Na vnějším pysku bývá často vytvořen nápadný záhyb (**sinus**), který slouží pro vysunování análního sifonu nebo přímo pro odstraňování exkrementů. Protože růst ulity se v těchto místech opoždí oproti přírůstkům na okraji obústí, zachovává se stopa po sinu ve stěně závitů jako žlábek či pásek vzniklý postupným zatmelováním hmotou odlišné struktury než mají ostatní části schránky. Tento pásek se nazývá **selenizóna**.

Ulity se mohou dělit rovněž podle poměru průměru schránky a výšky schránky. Jestliže se průměr zvětšuje rovnoměrně s přibývajícím výškou, vzniká pravidelný kužel s přímými boky. Zvětšuje-li se však průměr rychleji než výška, jsou boky kužele konkávní a ulita se v těchto případech nazývá **extrakónická**. Jestliže naopak se růst schránky s přibývajícím závitů postupně zpomaluje, jsou boky kužele konvexní a ulita se nazývá **konoidální**. Růst do šířky se může postupně zcela zastavit a tak vzniká ulita **pupovitá** nebo dokonce **válcovitá**. Celkový tvar ulity je závislý na velikosti a průměru závitů, což vytváří velké množství nejrůznějších forem, označovaných speciálními názvy. Stejně tak je tomu v případě tvaru ústí. Příklady dalších morfologických tvarů rozlišovaných na ulitě jsou uvedeny na obr. 72.

struktura
ulity



Obr. 73 Typy vinutí ulit. 1a-c: planispirální ulita, u níž střední linie závitů dělí ulitu na dvě symetrické poloviny. 2a-c: pseudospirální ulita, u níž střední linie dělí ulity na dvě asymetrické části. 3a-c: helikoidní ulita, u níž střední linie závitů je točena podle stěn kužele. Podle Moorea (1952), ze Špinara (1960).

světla v této vrstvě způsobuje perleťový lesk. Bylo již řečeno, že tam, kde plášť zasahuje přes obústí, je hypostrakum vyvinuto i na vnější straně ulity.

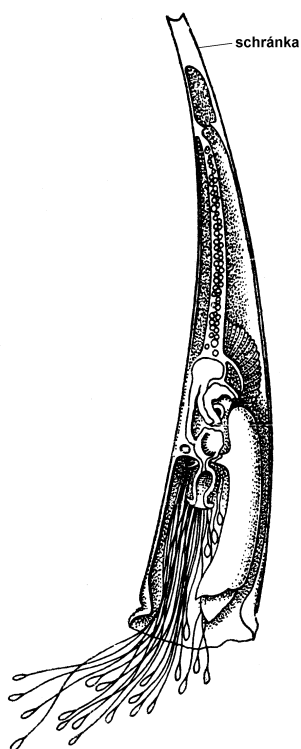
orientace
ulity

Při popisu se ulita musí orientovat do standardní pozice. Nejprve orientujeme ulitu vrcholem nahoru, poté ji otáčíme okolo svislé osy tak, aby ústí směřovalo proti pozorovateli. Je-li ústí po pravé straně svislé osy, ulita je pravotočivá (**dextrální**), je-li po levé straně, je levotočivá (**sinistrální**).

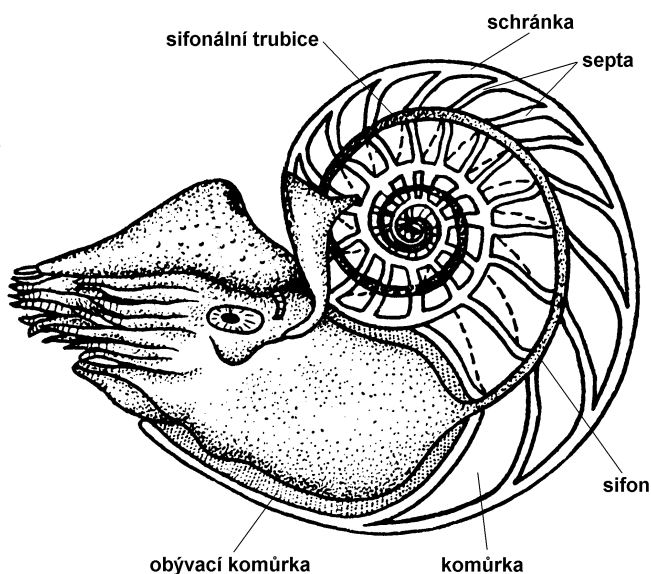
schránka
kelnatek

Za strukturální přechod mezi mlži a plži lze považovat kelnatky (Scaphiopoda), což se odráží i ve stavbě jejich schránek. Jsou totiž vylučovány párem plášťových laloků, které rostou z dorzální části těla podél boků směrem dolů. Na rozdíl od mlžů však na ventrální straně srůstají a vytvářejí tak trubici, která je vpředu i vzadu otevřená. Ve shodě s tím je formována i schránka v podobě rourky (max. zjištěná velikost 25 cm) otevřená na obou koncích. Tím se odlišuje od ulit plžů. Od schránek hlavonožců se odlišuje tím, že vnitřek není členěn příčnými přepážkami. Od rourky přisedlých červů se odlišuje tím, že je složena ze tří vrstev, tak jako u ostatních měkkýšů, zatímco rourky červů jsou složeny pouze ze dvou vrstev.

Ulita většiny plžů je složena ze tří vrstev: (1) vnější vrstva (**periostracum**) je tvořena látkou chemicky velmi blízkou konchiolinu mlžů. Někdy je periostracum vícevrstevné a může na povrchu vylučovat odolnou kutikulu. (2) Střední vrstva (**ostracum**) vytváří tzv. palisádovou strukturu z vápenitých hranolů orientovaných kolmo k povrchu ulity. (3) Vnitřní vrstva (**hypostracum**) má lamelární strukturu, v níž jsou jednotlivé krystalky aragonitu uspořádány rovnoběžně s vnitřním povrchem schránky. Krystalky jsou navzájem spojeny organickou hmotou a rozklad



Obr. 74 Vztah schránky a těla u kelnatky rodu *Dentalium*. Podle Grobbera, z Langa a kol. (1971).



Obr. 75 Řez schránkou loděnkovitého hlavonožce, znázorňující vnitřní strukturu schránky a pozici živočicha v ní. Ze Špinara (1960).

Schránka přílipkoců (Monoplacophora) je na první pohled podobná některým plžům (přílipky; odtud název přílipkocvi), na rozdíl od nich je však u nich zachována původní bilaterální symetrie. Tato symetrie je doložena svalovými vtisky na vnitřním okraji schránky, neprojevuje se však na celkovém kruhovitém tvaru schránky, protože ta je vylučována celistvým plášťovým lalokem, rostoucím stejnoměrně z dorzální strany dolů (čímž vytváří obdobu deštníku).

Schránka hlavonožců (Cephalopoda) je značně variabilní a poměrně složité stavby, představuje však modifikace jednoho základního výchozího schematu. Základní tvar je jako u plžů štíhlý dutý kužel, který na volném okraji přirůstá. Avšak zatímco u plžů se plášťový vak během růstu červovitě prodlužuje a vyplňuje tak celou ulitu, u hlavonožců zůstává tělo kompaktní a až na tenký vazivový provazec s cévami se posunuje v neustále rostoucí schránce stále dopředu do nově přirostlých úseků. Postupně opouštěné prostory schránky jsou oddělovány příčnými přepážkami (**septy**), v důsledku čehož vznikají ve schránce komůrky. Septa se vytvářejí v pravidelných vzdálenostech od sebe. Schránka je tudíž tvořena úsekem s komůrkami, který se nazývá **fragmokon**, a koncovou komůrkou uzavírající tělo živočicha, tzv. **tělesnou** či **obývací komůrkou**. Linie, kterými se na povrchu schránky manifestují septa se nazývají švy; jsou velmi důležitým určovacím znakem, zejména v případě fosilních taxonů. Avšak i u hlavonožců je zadní konec těla pevně

přichycen v počáteční komůrce (**protoconcha**). Toto spojení se zachovává během celého života a s postupným posouváním živočicha dopředu se prodlužuje od zadního konce těla vazivový pruh s cévami, který se označuje jako **sifonální provazec** neboli **sifon**. Táhne se skrze všechny komůrky schránky až do obývací komůrky a následkem toho jsou všechna septa perforována otvorem. Stěny septa však přecházejí na povrch sifonálního provazce a vytvářejí tak **sifonální trubici**, která se někdy zachovává i ve schránkách odumřelých živočichů. Díky sifonálnímu provazci jsou i opuštěné komůrky zahrnuty do látkového oběhu, který spočívá v tom, že čerstvě opuštěná komůrka je vyplněna tekutinou, která se později vstřebá a je nahrazena plynem. Plynem vyplněné komůrky fungují jako hydrostatický orgán. Živočich se proto může ve vodě volně vznášet.

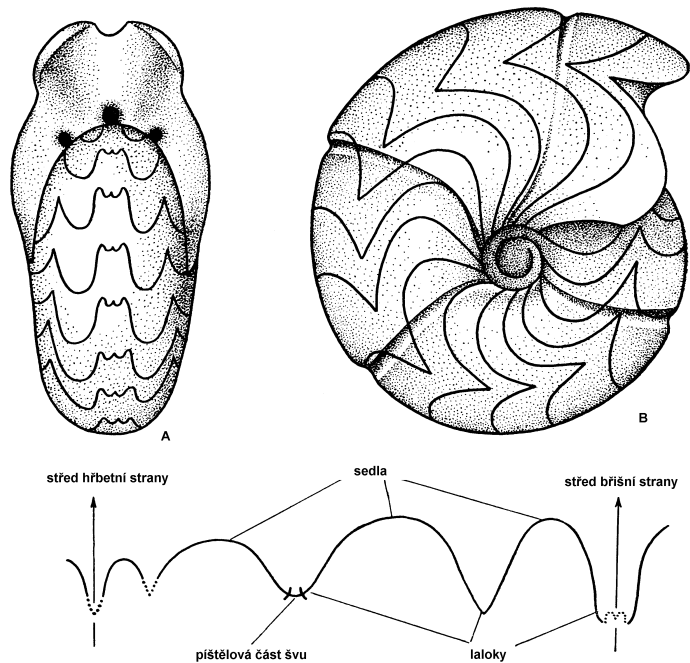
schránka
hlavonožců

Schránky hlavonožců mohou být přímé nebo v různém stupni planispirálně stočené. Nejjednodušším tvarem schránky je přímý kužel; nazývá se **orthocerakonní**. Schránky tvaru mírně prohnutého kužele se nazývají **cyrtocerakonní**. Volně vinuté schránky (u nichž se závití vzájemně nedotýkají) se nazývají **gyrocerakonní**. Schránka se závití v dotyku podél jednoduché linie se nazývá **tarfyocerakonní**. Jestliže jsou závití vinuty těsněji a v důsledku toho jsou na

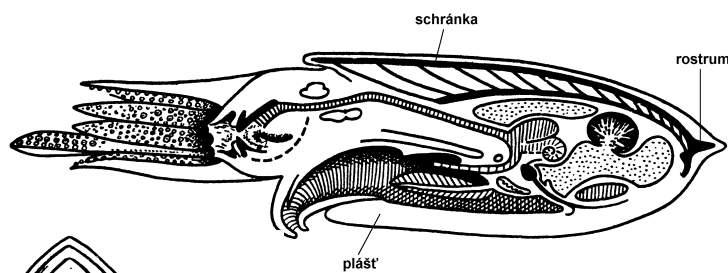
příčném řezu deformované, nazývá se taková schránka **konvolutní**. Planispirální stáčení dosáhlo svého maxima u schránky, jejíž poslední závit překryl všechny předcházející tak, že nejsou viditelné. Takové schránky nazýváme **involutní**. Helikoidní schránky jsou u hlavonožců výjimkou. Souvisí to se způsobem pohybu.

Schránky stočené do spirály se orientují tak, že se otočí ústím proti pozorovateli. Závity jsou v místě dotyku s předcházejícím závitem mírně vmačknuté dovnitř. Tato vmačklá část na-značuje dorzální stranu, pravidelně klenutá stranu ventrální; takto utvářené schránky se nazývají **exogastrické**. Schránky orthocerakonní mají břišní stranu naznačenou výkrojem pro nálevku (**hyponomický sinus**). U schránek cyrtocerakonních je však hřbetní část schránky vypuklá, břišní vmačklá. Tento typ se označuje jako schránka **endogastrická**.

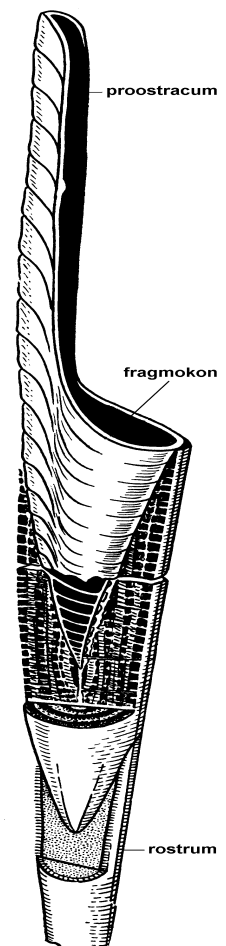
U některých skupin hlavonožců mohou být schránky silně redukovány, což lze dokumentovat na belemnitech nebo sépiích. U belemnitů je fragmokon silně zkrácen a rozdělen hustými septy na komůrky. Fragmokon obklopuje zvápenaté **rostrum** kónického či trubcovitého tvaru; jeho vnitřní dutina se nazývá **alveola**. Obývací komůrka je redukována do podoby oválné, jazykovité, zvápenaté destičky, zvané **proostrakum**. Tato destička tvořila vnitřní výztuhu těla belemnita. Morfologii vnitřní schránky sépie lze od schránky belemnita odvodit (viz obr. 80).



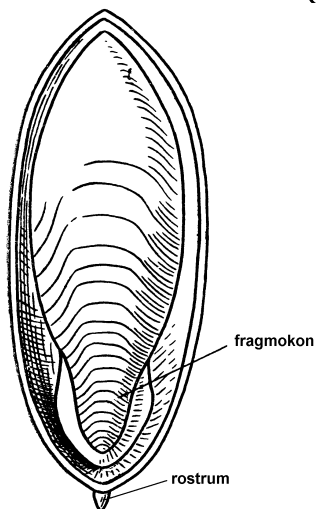
Obr. 76 A - Schránka amonita při pohledu z ventrální strany, B - laterální pohled. Dole schema švu rozvinutého do plochy s označením nejdůležitějších znaků. Podle různých autorů, ze Špinara (1960).



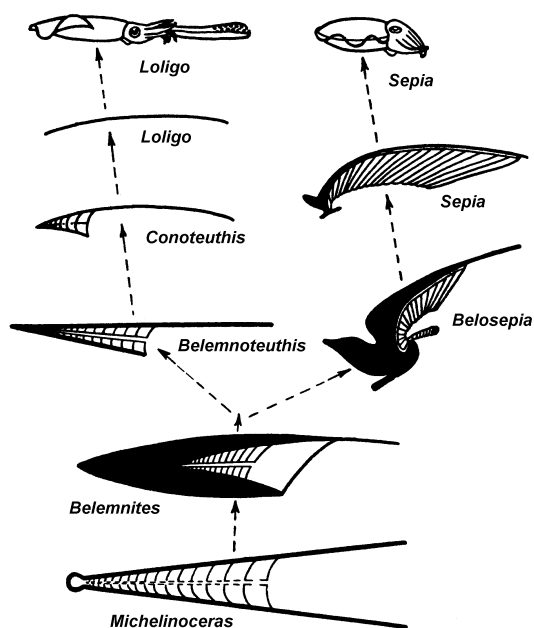
Obr. 77 Anatomické schema hlavonožce (sépie) s rudimentární schránkou uloženou uvnitř těla (tzv. sépiová kost). Podle Špinara (1960).



Obr. 78 Schránka belemnita; některé části odpreparovány. Podle Fischera (1952), ze Špinara (1960).



Obr. 79 Morfologie schránky sépie z ventrální strany. Podle Fischera (1952), ze Špinara (1960).

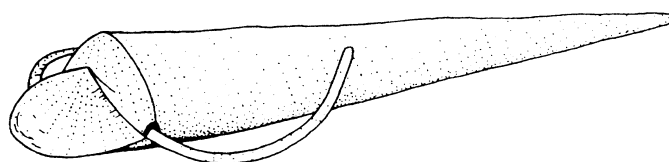


Obr. 80 Mechanismus redukce schránky hlavonožců. Výsledkem jsou rudimentární vnitřní schránky olihně a sépie. Rodová jména dokumentují mezistadia. Podle Shrocka a Twenhofela, ze Špinara (1960).

V souvislosti se schránkami hlavonožců je nutné se zmínit o schránce samice rodu *Argonauta* (Dibranchia), která vylučuje velkou, planispirálně vinutou, bohatě žebrovanou a ostře kýlnatou schránku bez příhrádek, kterou užívá k ochraně vajíček. Ačkoliv se tato schránka nápadně podobá schránkám některých amonitů, není s pravými schránkami hlavonožců homologická.

Zvláštní typ schránky měli vymřelí hyoliti; poněkud se podobala schránce belemnitů, na spodní straně však byla plochá a v přední části jazykovitě protažená. Uzavírala se víčkem. U ústí se někdy zachovaly obloukovité přívěsky, které mohly sloužit jako podpůrné útvary žaber nebo ramen.

schránka
hyolitů



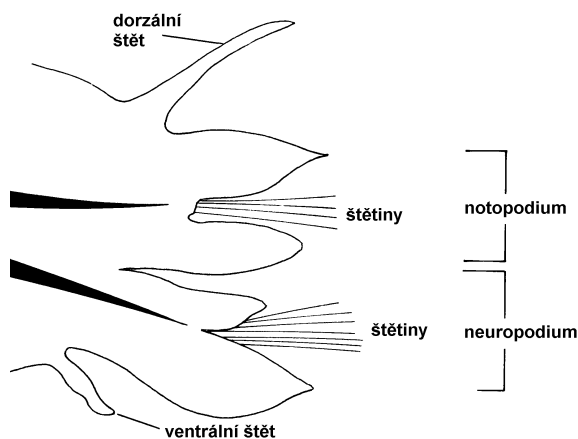
Obr. 81 Rekonstrukce hyolita. Podle Marka, z Peka a kol. (1996).

Mezi skupinami, které si podržely primitivní znaky jsou pásnice (Nemertini), které mají ještě nečláňované tělo, i když jeho střední a zadní část náznačky segmentace nese, nebo hlísti (segmentace pouze v zadní části těla). Jejich tělo (např. u vířníků) může být kryt kutikula tvořená deskami a pokrytá ostny. Kutikula hlavatců (Priapulidea) je derivátem ektodermu a čas od času je svlékána. Pozici hranice mezi ektodermem a entodermem naznačuje skutečnost, že je odvrhována i kutikulární výstelka jícnu a terminální části trávicí trubice. Protože se většinou jedná o paraziti-tické formy, nevytvořila se žádná vnitřní výztuha těla. Jen u některých ploštěnců je tělní stěna vyztužena drobnými vápnitými destičkami a jehlicemi; u většiny je však tvar těla udržován tur-gorem mesenchymálních buněk.

tvar
a výztuha
těla
ploštěnců

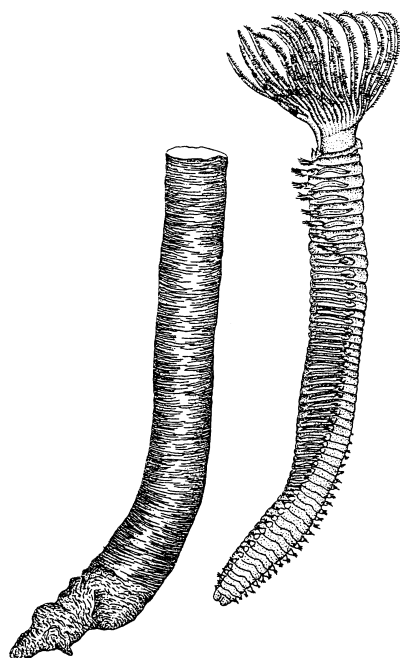
Výrazná segmentace těla se vytvořila u kroužkovců (Annelida). Hlavu tvoří dva oddíly, **prostomium** a **peristomium** (v peristomiu je umístěn ústní otvor), na konci těla je úsek zvaný **pygidium**. Tyto tři terminální úseky se nepovažují za pravé články (**segmenty**, resp. **somity**, **metamery**). Na prostomiu jsou často vyvinuty přívěsky nazývané **makadla** (**palpae**) a **tykadla** (**antennae**), na peristomiu v blízkosti ústního otvoru **cirri**. Především u sedentárních kroužkovců mohou být peristomiální tykadla uspořádána v kruhu okolo ústního otvoru a mohou se větvit; nazývají se **radioli**. Jednotlivé větvičky na těchto tykadlech se nazývají **pinnulae**. Pravá segmentace (**metamerie**) se na povrchu těla projevuje v podobě příčných konstrikcí zvaných **kroužky** (**annuli**), které zabíhají dovnitř těla jako **přepážky** (**septa**, resp. **disepimenta**). Články mohou být v souvislosti s funkcí, kterou zastávají uniformní (**segmentace homonomní**) nebo morfologicky rozlišené (**segmentace heteronomní**). Články mohou být spojeny do různých

tvar těla
kroužkovců



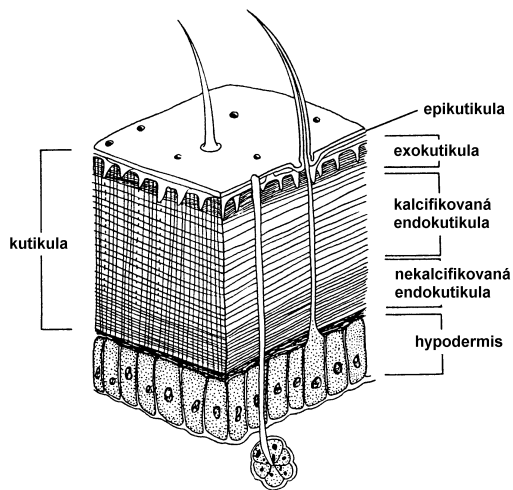
Obr. 82 Schema parapodia kroužkovce. Podle Meglitsche (1972), z Brusca a Brusca (1990).

Články mohou být spojeny do různých

tělo
členovců

Obr. 83 Sedentární kroužkovec *Eudistylia* a jeho trubicovitá schránka (vlevo). Podle Brusca a Brusca (1978).

hypodermis), která vylučuje chitinózní **kutikulu**. Povrchová část kutikuly se skládá z několika vrstev a označuje se jako **epikutikula**. Epikutikula na svém povrchu vylučuje ochrannou vrstvičku lipoproteinů; tato vrstvička se nazývá **cementová vrstva**. Pod ní může být vyvinuta další ochranná vrstvička epikutikuly, zvaná **vosková vrstva** (dobře vyvinutá např. u hmyzu a pavoukocvů). Spodní vrstva epikutikuly se označuje jako **kutikulinová vrstva** a i ta se skládá ze dvou dobře odlišitelných vrstviček: vnější kompaktnější a vnitřní řídkší. Pod epikutikulou je poměrně silná vrstva označovaná jako **prokutikula**. Lze v ní pravidelně odlišit



Obr. 84 Průřez kutikulou korýše. Prokutikula zahrnuje exokutikulu a endokutikulu. Podle Dennella, z Brusca a Brusca (1990).

končetina
členovců

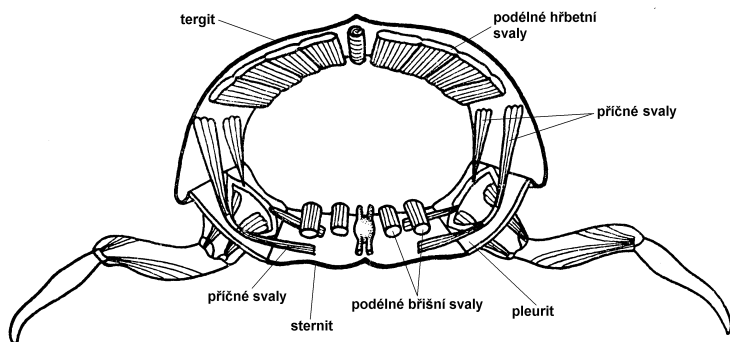
dvě vrstvy: vnější zvanou **exokutikula** a vnitřní **endokutikula**. Svlékání probíhá tak, že mezi hypodermis a prokutikulou je vylučována tzv. **exuviální tekutina**; nová kutikula se začíná tvořit předtím, než živočich odvrhne starou. Kutikula může **sklerotizovat**, tzn. že původně elastická chitinózní vrstva (např. u larev hmyzu) se tvrdnutím organické substance zpevňuje. Vedle toho však může **mineralizovat**, tzn. je postupně inkrustována uhličitánem vápenatým. Každý článek těla byl původně tvořen celistvým chitinovým prstencem. U většiny členovců se však tento prstenec rozpadl na části, obecně zvané **sklerity**. Dorzální část se nazývá **tergum**, resp. **tergít**, ventrální část **sternum**, resp. **sternit**; obě části spojuje elastická a zřasená chitinózní blanka zvaná **pleura**, resp. **pleurit**. Místa, kde se na vnitřním povrchu sternitů upínají svaly se nazývají **apodemy**.

Každý článek původně nesl pár článkovaných končetinových přívěsků; jednotlivé články se obecně nazývají **podity**. Tyto končetinové přívěsky mohou být dvojitěvětvené nebo jednoduché. Jestliže jsou podity štíhlé a dlouhé, nazývá se taková končetina obecně **stenopodium**. Jestliže jsou naopak listovitě rozšířeny, nazývá se **phyllopodium**. Každá končetina se v původní, nespécializované podobě (např. u trilobitů nebo v hrubých rysech i u korýšů) člení na bazál-

celků (např. **clitellum**, které slouží při reprodukci). Každý článek nese pár nečlánkovaných přívěsků zvaných **parapodia** s chomáčky štětín (**setae**). Parapodia jsou v původním stavu tvořena dorzální větví zvanou **notopodium** a ventrální větví zvanou **neuropodium**. Mohou však být nejrůznějším způsobem modifikována, takže slouží nejen k lokomoci, ale i k dýchání, ochraně, fixaci živočicha, získávání potravy apod.

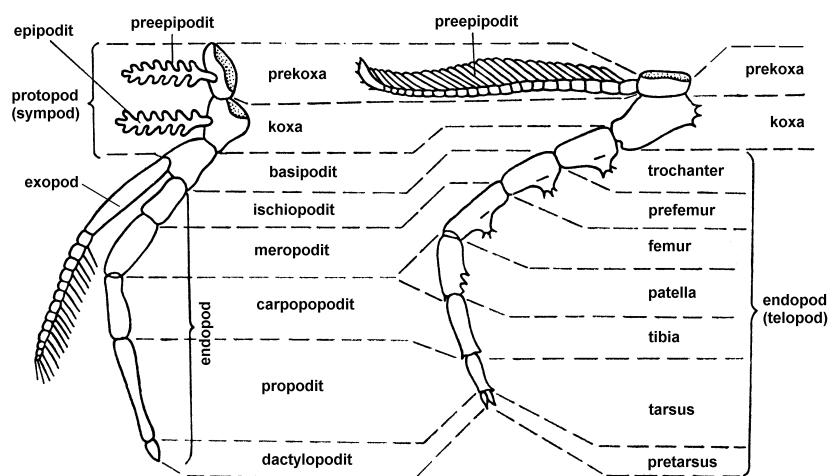
Tělní metamerie je vytvořena i u členovců, na rozdíl od kroužkocvů jsou však somity různým způsobem tvarově rozlišeny (**heteronomní metamerie**) a na povrchu těla je pevný kryt (**tegument**). Protože se na jeho vnitřní povrch upínají svaly, má současně funkci vnější kostry. Rozdíl oproti kroužkocvům je i v tom, že segmentován je pouze povrch těla (tělní dutina je celistvá), a článkovány jsou i končetiny (odtud název Arthropoda). Tělo se podélně rozlišilo na specializované úseky obecně zvané **tegmata**; konkrétně se jedná o hlavu, hrud' a zadeček. Některá tegmata mohou navzájem splývat, např. hlava a hrud' v hlavohrud' (**cephalothorax**). Krunýř se periodicky svléká (**ekdysis**); odvržený krunýř se nazývá **exuvie**.

Povrch těla členovců kryje epidermis (u členovců zvaná



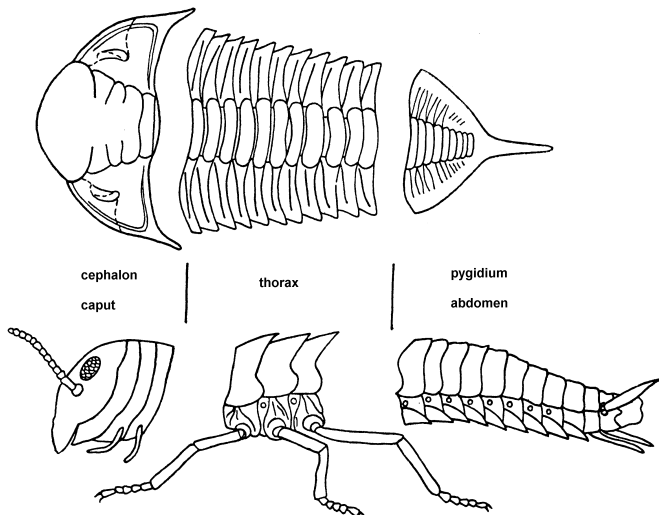
Obr. 85 Schema vnější kostry a pohybové soustavy článku členovce. Podle Snodgrasse, ze Špinara (1960).

další orgány (např. žábry). Protopod primitivních členovců zahrnoval i **prekoxu**, ze které vyrůstala další větev, **preepipodit**. Endopodit (u trilobitů nazývaný **telopod**) se člení (v proximálně-distálním směru) na



Obr. 86 Názvoslovní končetin členovců. Vlevo končetina korýše, vpravo trilobita. Podle Störmera (1939), z Beklemischeva (1958).

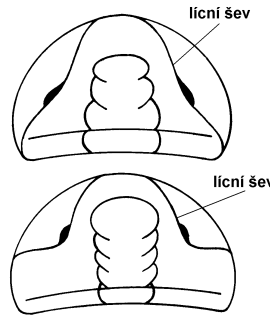
ischium (resp. **ischiopodit**), **merus** (resp. **meropodit**), **carpus** (resp. **carpopodit**), **propodus** (resp. **propodit**) a **dactyl** (resp. **dactylopodit**). Analogické části končetiny trilobita se nazývají **trochanter**, **prefemur**, **femur**, **patella**, **tibia**, **tarsus** a **pretarsus**. Končetiny prvních čtyř článků mají bazální články protopoditů přeměněny ve žvýkací plošky (**gnathidy**), obklopující ústní otvor.



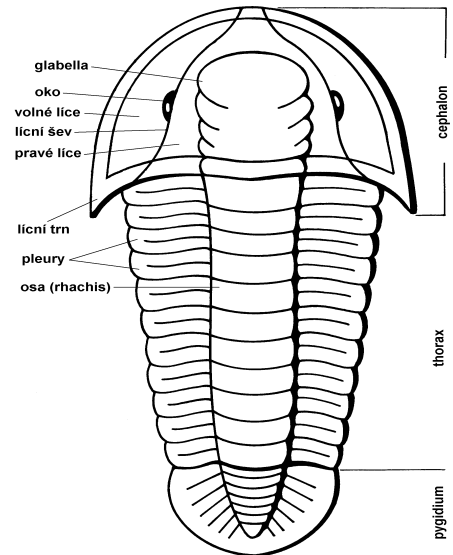
Obr. 87 Základní části těla členovců. Podle Snodgrasse, z Obenbergera (1952).

Krunýř trilobitů se podélně člení na tři části, zvané **hlavový štít (cephalon)**, segmentovanou **hrud' (thorax)** a **ocasní štít (pygidium)**. Na tři lalokovité části (odtud název Trilobita) se člení i na příčném řezu: střední se nazývá **osa**, resp. **vřeteno (rhachis, resp. axiální lalok)**, postranní (na hrudi) se nazývají **pleurální laloky** a skládají se z jednotlivých **pleur**. Pleurální laloky kryly končetiny. Hlavový štít je většinou na obrysu polokruhovitý. V pokračování osy je hlavový štít výrazně klenutý. Tato klenutá část je od ploché okrajové části oddělena rýhou a nazývá se **glabella**; je většinou rozdělena příčnými rýhami na několik částí. Ploché okrajové části se nazývají **líce** a jsou rozděleny jemnou rýhou zvanou **lící šev** na **pevné líce** (směrem ke glabele) a **volné líce** (při okrajích hlavového štítu). Lící šev může probíhat k zadnímu okraji hlavového štítu (**šev opisthopární**), nebo k laterálnímu kraji (**šev propární**), nebo může běžet do rohu,

kde se zadní okraj stýká s laterálním (šev gonatopární). Jestliže lícní šev na svrchní straně štítu není vyvinut (většinou u slepých trilobitů, kde nejsou vyvinuty oči), lze jej sledovat jen na ventrální straně štítu; takový šev se nazývá **hypopární**. Jestliže je zmíněný posterolaterální roh protažen, označuje se tento výběžek jako **lícní trn**. Na spodní straně hlavového štítu jsou jednoduchá, nerozvětvená **tykadla (antennae)** a 3-4 páry končetinových přívěsků, které jsou ještě značně podobné hrudním končetinám a nejsou přeměněny v ústní orgány. Hruď je tvořena proměnlivým počtem pleur. Pygidium je většinou na obrysu polokruhovitě a skládá se rovněž z různého počtu článků. Končetiny na pygidiu jsou podobné hrudním, liší se pouze velikostí.



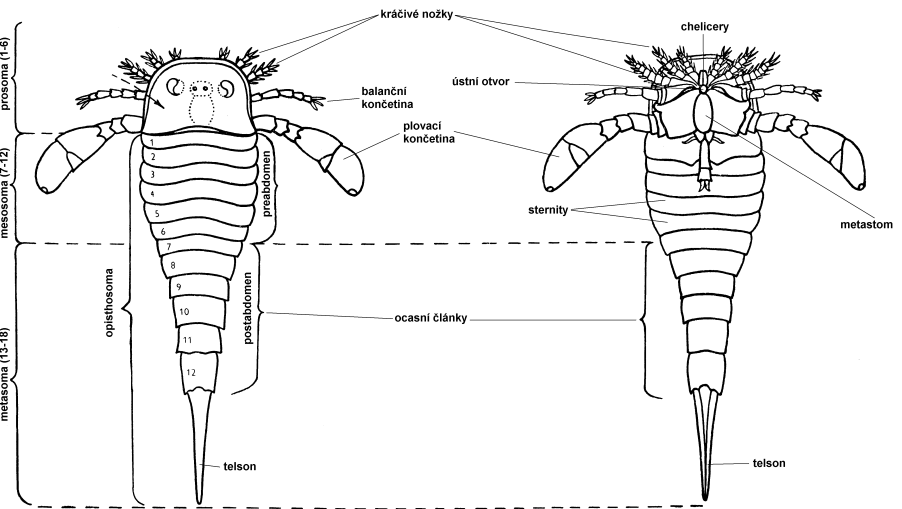
Obr. 88 Dva typy lícních švů trilobitů: gonatopární (nahore), propární (dole). Podle Beurlena a Lichtera (1996).



Obr. 89 Základní části krunyře trilobita. Podle Beurlena a Lichtera (1996)

členění těla a uspořádání končetin klepítkačů

Hlava a hruď mohly srůst v jediný celek zvaný obecně hlavohruď (u klepítkačů **prosoma**); zadeček se u nich nazývá **opisthosoma**; u různorepů může být ještě členěno na přední oddíl zvaný **mesosoma** a zadní štíhlý oddíl zvaný **metasoma**. Prosoma vzniklo splnutím předního nečlánkovaného **akronu** (resp. **protostomia**; nom. **protostomium**) a za ním následujících šesti článků, z nichž každý nese pár přívěsků. Z dorzální strany je většinou kryto jediným souvislým štítem (**carapax**). Zmíněných šest párů končetin je uspořádáno tak, že první pár (druhotně posunutý před ústní otvor) se změnil na **klepítka (chelicery)**, druhý pár na **makadla (pedipalpy)**, a ostatní čtyři páry jsou vyvinuty jako kráčivé nožky, které však u některých starobylých klepítkačů sloužily rovněž k přijímání potravy. Někdy se stal součástí ústního ústrojí také první



Obr. 90 Schema členění těla primitivního klepítkače (na příkladu zástupce různorepů, Eurypterida). Podle Clarka a Ruedemanna (1912), ze Špinara (1960).

pár abdominálních končetin (např. u ostrorepů je redukován pouze na koxy, zvané v tomto případě **chilaria**). Před ústním otvorem je nepárová destička zvaná **epistom**, za ním rovněž nepárový **endostom**. Po stranách jsou umístěny proximální podity (koxopodity) párových končetin. Endostom může být z větší části kryt nepárovým oválným štítkem zvaným **metastom**. Opisthosoma původně zahrnovalo dvanáct článků, z nichž každý byl uzavřen pevnou kostrou skládající se z dorzálního **tergitu** a ventrálního **sternitu**. U pavoukoců je první článek zadečku modifikován ve **stopku (pedicel)**, která spojuje prosoma a opisthosoma. Na poslední segment vzadu navazoval ocasní hrot (**telson**), který může mít podobu trnu nebo horizontální destičky. U primitivních klepítkačů nesly články zadečku ještě původní končetiny, ty však byly v dalším vývoji redukovány, případně zcela zmizely (u pavoukoců). Mohly být také modifikovány, nejčastěji na dý-

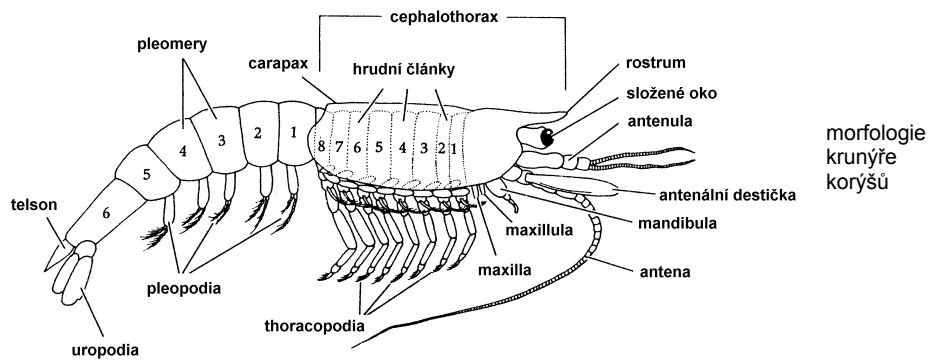
chací orgány. Velikost těla dosahovala až 3 m, takže do této skupiny patří největší známí členovci (např. fosilní rod *Pterygotus* ze skupiny různorepi, Eurypterida).

Korýši (Crustacea) mají základní stavební schéma krunýře oproti původímu stavu jen mírně pozměněné.

Hlava (cephalon) se skládá z akronu a za ním následujících pěti článků; většinou splynula s hrudí v **hlavohrud'** (**cephalothorax**, resp. **pereion**). Články hlavohrudí

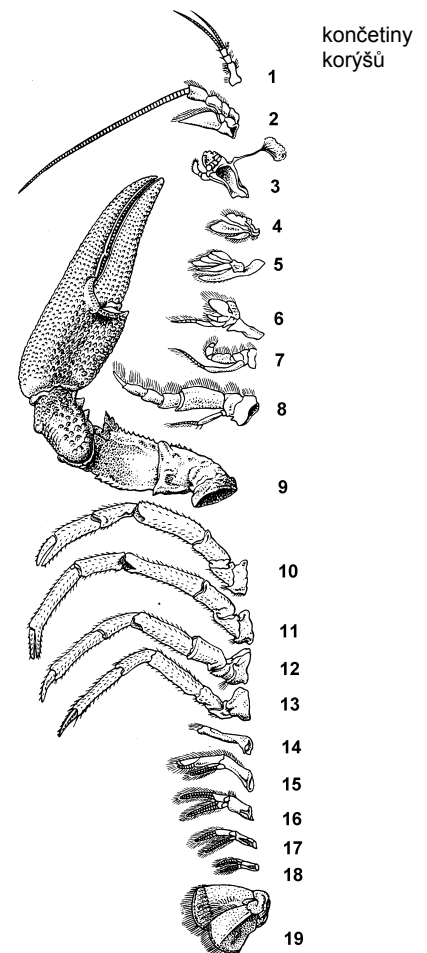
(původní počet 8) se někdy označují jako **pereionity**. **Zadeček** (složený ze šesti, výjimečně sedmi článků) se nazývá **pleon**, články **pleonity**, resp. **pleomery**. Poslední článek se nazývá **telson**. Hlavohrudní štít někdy vybíhá směrem dopředu ve špici, která se nazývá **rostrum**. Hranice mezi hlavou a hrudí je na krunýři často vyznačena tzv. **cervikální rýhou**. Od ní směrem dozadu směřují dvě paralelní sagitální rýhy (**suturae branchiocardiales**), které vymezují část štítu přirostlou k tělu. Boky krunýře jsou volné a vzniká pod nimi dutina, v níž jsou umístěny žábry. Tyto boční stěny krunýře se nazývají **branchiostegity**.

Všechny články s výjimkou prvého, kde jsou umístěny oči a posledního (telson), který je zcela bez přívěsků, nesou končetiny nebo orgány, které z nich vznikly. Hrudní končetiny jsou označovány jako **pereiopody**, končetiny na zadečku jako **pleopody**. Na hlavě se první pár přeměnil na **tykadélka (antennulae)**, která jsou jednoduchá (tedy jednovětvná), avšak někdy (např. u raka) zakončená dvěma bičíky, které představují rudimenty původního endopodu a exopodu. Všechny další končetiny jsou dvojitěvětvné, stavěné podle schematu na obr. 86 vlevo. Druhý tělní článek za akronem nese pár **tykadel (antennae)**, která mají endopod v podobě dlouhého bičíku, kdežto exopod v podobě čepelovité destičky. Třetí článek nese **kusadla (mandibulae)**, která mají silně chitizované zoubky. Končetiny čtvrtého článku se přeměnily v **první pár čelistí (maxillulae, resp. maxillae 1. páru)**, končetiny pátého článku na **druhý pár čelistí (maxillae 2. páru)**. Kráčivé nožky (pereiopody) se skládají z protopodu a endopodu, postrádají exopod. Jestliže se distální články těchto končetin přeměnily v klepeta, jsou tyto končetiny označovány jako **chelipedy**. Mohutná klepeta u raka vznikají tím, že nepohyblivý předposlední článek (**propodit**) přerůstá svým výběžkem poslední pohyblivý článek (**dactylopodit**). Pleopody jsou na pěti člancích zadečku, jejich první a částečně i druhý pár je u samců přizpůsoben kopulaci. Šestý článek zadečku má končetiny značně pozměněné do podoby plotének (**uropody**); vnější ploténka reprezentuje exopod, vnitřní endopod. Spolu s podobně rozšířeným telsonem tvoří ocasní ploutvičku.

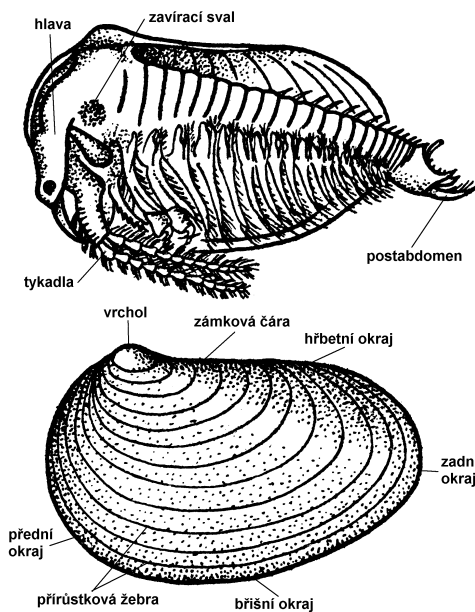


Obr. 91 Základní stavební plán krunýře korýšů s končetinami a jejich deriváty. Podle Brusca a Brusca (1990).

morfologie
krunýře
korýšů

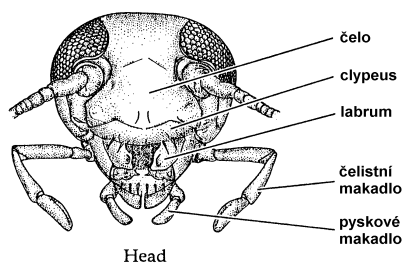
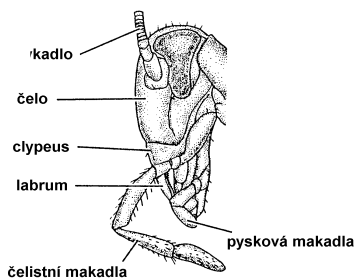


Obr. 92 Modifikace končetin korýšů, na příkladu raka říčního. 1 - antennula, 2 - antenna, 3 - mandibula, 4 - maxilla 1. páru, 5 - maxilla 2. páru, 6-8 - čelistní nožky, 9-13 - pereiopody, 14-18 - pleopody, 19 - uropody. Podle Kremančického a Ivanova, z Langa a kol. (1971).

schránka
škeblovek
a
lasturnatekkutikula
hmyzu

Obr. 93 Vnější vzhled schránky škeblovek a uložení živočicha ve schránce. Podle Novožilova, ze Špinara (1960).

není pravým článkem, a různým počtem splynulých článků. Čelní sklerit na hlavě (**clypeus**) vybíhá do podoby destičkovitého výběžku zvaného **horní pysk (labrum, resp. epistom)**. U dospělců je hlava vždy oddělena od hrudi. Hrud' je tvořena třemi články, které se nazývají **předohrud' (prothorax)**, **středohrud' (mesothorax)** a **zadohrud' (metathorax)**. Všechny hrudní články se radiálně člení na čtyři části, z nichž každá je složena z jednoho či více skleritů. Dorzální část se nazývá **notum (pl. nota)**, ventrální **sternum** (ve většině případů se skládá z jediného elementu zvaného **sternit**) a oba laterální se označují jako **pleurity**. V názvech těchto částí je možné zahrnout označení článku, ke kterému každá z těchto radiálních částí patří. Proto lze označit notum na prothoraxu jako **pronotum**, pleurity na mesothoraxu jako **mesopleurity**

končetiny
a jejich
deriváty
u hmyzu

Obr. 94 Nejdůležitější hlavové přívěsky u hmyzu. Hlava v čelním (nahore) a laterálním (dole) pohledu. Podle Brusca a Brusca (1990).

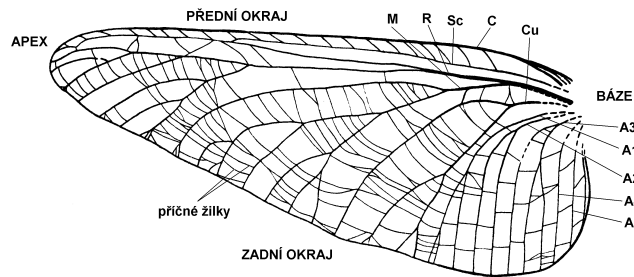
Někteří koryši (škeblovky, Conchostraca) vylučují chitinózní schránku, která se morfologicky podobá dvouchlopňové schránce mlžů. Liší se však chemickým složením (chitin, který jen slabě inkrustovaný uhlíčanem vápenatým) a strukturou (není tvořena třemi vrstvami, jak je tomu v případě mlžů). Na každé misce lze rozlišit vrchol, přední okraj (vrchol je umístěn zde a také sem směřuje hlava), zadní okraj, hřbetní (zámkový) okraj a břišní okraj; na povrchu je skulptura tvořená koncentrickými přírůstkovými žebry. Podobná je schránka skořepatců (Ostracoda); u těchto koryšů je však segmentace těla silně potlačena a antény zmožutněly a přeměnily se (podobně jako např. u perlooček a škeblovek) v pohybový orgán.

Vnější kostra hmyzu je členěna v závislosti na segmentaci těla v oddíly, které jsou mnohdy označovány speciálními názvy. Stejně tak byly vytvořeny zvláštní termíny označující končetiny a jejich deriváty. Základní členění zahrnuje **hlavu (caput)**, **hrud' (thorax)** a **zadeček (abdomen)**. Hlava je tvořena akronem, který však není pravým článkem, a různým počtem splynulých článků. Čelní sklerit na hlavě (**clypeus**) vybíhá do podoby destičkovitého výběžku zvaného **horní pysk (labrum, resp. epistom)**. U dospělců je hlava vždy oddělena od hrudi. Hrud' je tvořena třemi články, které se nazývají **předohrud' (prothorax)**, **středohrud' (mesothorax)** a **zadohrud' (metathorax)**. Všechny hrudní články se radiálně člení na čtyři části, z nichž každá je složena z jednoho či více skleritů. Dorzální část se nazývá **notum (pl. nota)**, ventrální **sternum** (ve většině případů se skládá z jediného elementu zvaného **sternit**) a oba laterální se označují jako **pleurity**. V názvech těchto částí je možné zahrnout označení článku, ke kterému každá z těchto radiálních částí patří. Proto lze označit notum na prothoraxu jako **pronotum**, pleurity na mesothoraxu jako **mesopleurity** apod. Pronotum je většinou tvořeno jediným skleritem, mesonotum a metanotum třemi. Zadeček je ve většině případů tvořen jedenácti články (které však mohou mezi sebou splývat), přičemž poslední článek je často rudimentární. Každý článek zadečku je tvořen dorzálním tergitem a ventrálním sternitem, avšak pleurity jsou silně redukovány nebo zcela chybějí.

První článek na hlavě (navazující na akron) nese pár **tykadel (antennae)**. Na druhém článku byly končetiny zcela redukovány. Třetí článek nese pár **kusadel svrchního páru (mandibulae)**, čtvrtý pár **kusadel spodního páru (maxillae, resp. maxillulae)**. Pátý článek se označuje jako **spodní pysk (labium)**; jsou to srostlé maxily druhého páru. Každá maxila byla původně členěna na bazální článek (**cardo**), na nějž nasedal druhý článek (**stipes**); na vnější stranu stipes nasedalo **čelistní makadlo (palpus maxillaris)**, na vnitřní stranu dva přívěsky, zvané **lacinia** a **galea**. Labium je složeno z nepárového **postmenta** a **prementa**; prementum nese **pysková makadla (palpi labiales)** a na vnitřní straně obdobné přívěsky jako maxila (zde nazývané **glossa** a **paraglossa**). Každý článek thoraxu nese pár kráčivých končetin, které jsou

jednovětvené a jsou tvořeny proximální **koxou**, na níž navazuje **trochanter**, **femur**, **tibia**, **tarsus** a terminální **pulvillus**, většinou opatřený drápkou. Na zadečku se končetiny redukovaly, ale jejich rudimenty se mohou dočasně objevit v rané ontogenezi (u embryí nebo některých vývojových stadií). Na posledním abdominálním článku jsou často vyvinuty štěty mající smyslovou funkci.

Křídla vznikla jako duplikatura tělní stěny na mesothoraxu a metathoraxu (proto se tato část hrudi souborně označuje jako **pterothorax**). V důsledku tohoto zdvojení tělní stěny se křídla skládají ze dvou kutikulárních membrán, přičemž horní vznikla z tergitu, spodní z pleuritu. Obě blány jsou spojeny chitinózními trámečkami a probíhají mezi nimi **žilky** (**venae**; souborně se nazývají **žilnatina**, resp. **nervatura**) obsahující tracheální větve, nervy a cévy. Žilnatina je velmi důležitým taxonomickým znakem. Na křídle lze rozlišit bázi, přední a zadní okraj, a vrchol

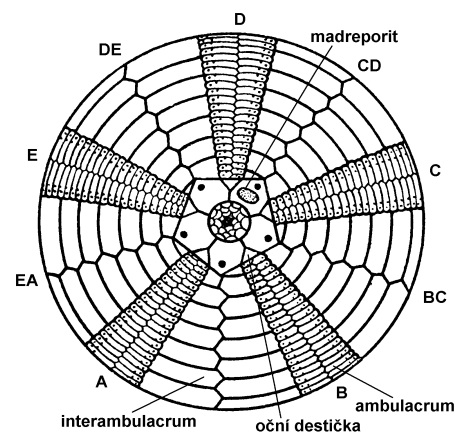


Obr. 95 Křídlo primitivního hmyzu s označením hlavních žilek. Podle Kukulové (1958), zjednodušeno.

(apex). V původním stavu byla žilnatina hustá a nepravidelná, později se stávala řidší, redukovala se na příčné žilky, a v některých případech mohla zcela vymizet. Na křídlech primitivního křídlatého hmyzu lze rozlišit od předu (tzn. náběhové strany křídla) dozadu tyto podélné žilky: **costa** (C), **subcosta** (Sc), **radius** (R), **media** (M), **cubitus** (Cu) a **analis** (A). Media a cubitus vysílají přední větev (media anterior, MA; cubitus anterior, CuA) a zadní větev (media posterior, MP; cubitus posterior, CuP). Análních žilek je zpravidla více a tvoří společně **vějíř** (**vannus**). Přední pár křídel se mohl redukovat do podoby ochranných **krovek** (**elytrae**) u brouků, **krytek** (**tegmina**) u rovnokřídlých, **polokrovek** (**hemielytrae**) u ploščic, nebo **kyvadélek** (**halterae**) u dvoukřídlých.

Tělo ostnokožců (Echidnodermata) je u recentních zástupců v dospělosti většinou pětipaprscitě souměrné* (výjimkou jsou sumýši, kde byla pětipaprscitá souměrnost druhotně porušena), není segmentováno a není ani diferencována hlavová část. Lze rozlišit pouze **ústní**, resp.

orální konec (kde je umístěn ústní otvor) a **aborální** konec (kde je umístěn řitní otvor). Povrch těla je kryt vrstvou povrchového epithelu zvaného **pokožka** (**epidermis**). Kostra ostnokožců vzniká z mesodermu (na rozdíl od ostatních bezobratlých, kde vzniká z ektodermu) a je tvořena polygonálními vápnitými destičkami, které jsou spolu pohyblivě nebo pevně spojeny (u sumýšů jsou zcela izolované). Každá destička vzniká apozičním růstem původně jediného jehlicovitého krystalu kalcitu, který se později spojuje s podobnými sousedními krystaly a vytváří složitou strukturu nazývanou **mřížovina**, resp. **stereom**; volné prostory uvnitř vápnité mřížoviny vyplňuje síťovina organického původu (**stroma**), rovněž původem z mesodermu; tvoří ji soubuní (syncytium), probíhající kontinuálně celou tělní stěnou (stereom je naproti tomu diskontinuitní, tedy přerušovaný v místech švů mezi destičkami). Destičky



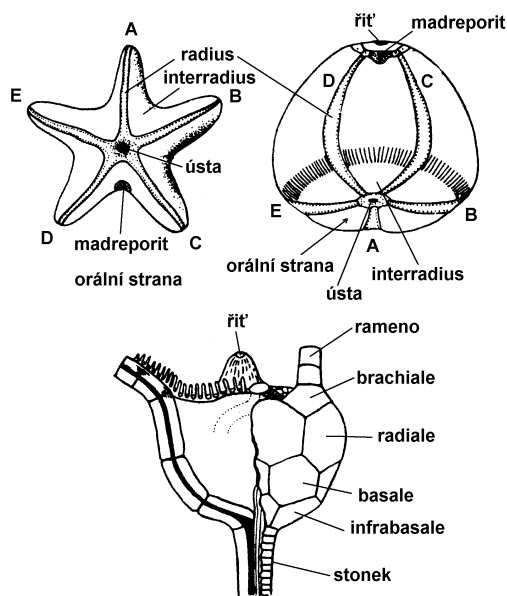
Obr. 96 Schema aborální části pravé ježovky s označením ambulakrálních a interambulakrálních polí. Podle Shrocka a Twenhofela, ze Špinara (1960).

* I když popis larválních stadií ostnokožců bude uveden dále je nutné v zájmu porozumění vzniku pětipaprscité souměrnosti dospělců poznamenat již zde, že larvy se pohybují volně a proto jsou bilaterálně symetrické. Během metamorfózy se larva přichycuje svým hlavovým koncem k podkladu a poté se položí na pravý bok. Tělo dospělce se vytváří převážně z její levé poloviny a pravá polovina z větší části zaniká. Rovněž ústní otvor se zakládá na původním levém boku larvy. Přední konec těla dospělého ostnokožce tedy neodpovídá hlavovému konci (a následkem toho ani pravá a levá strana dospělých ostnokožců neodpovídá takto označovaným částem) těla larvy.

křídla
hmyzu

kostra
ostnokožců

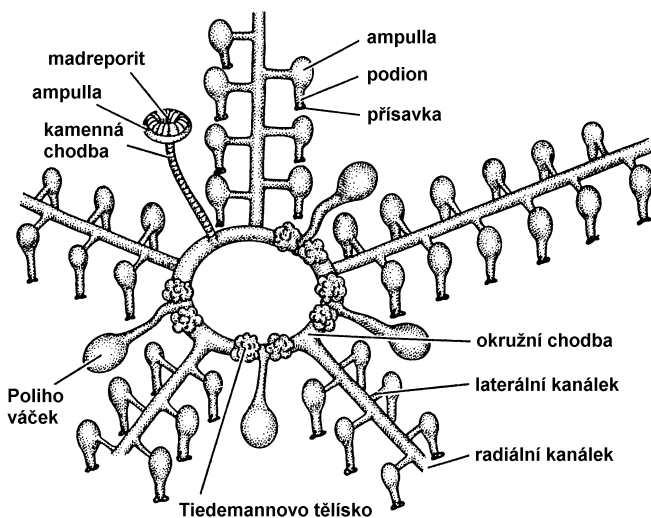
mohou zůstat v původním stavu nebo navzájem splývat. K jejich vnějšímu povrchu se většinou kloubí ostny (odtud název kmene) nebo je jejich povrch alespoň různým způsobem skulpturován. Pokud je zachována původní paprscitá souměrnost, leží ústa v geometrickém středu; od nich se rozbíhají paprscitě **pruhy**, resp. **paprsky**. Jestliže pruhy probíhají v hlavních rovinách souměrnosti, nazývají se **hlavní paprsky**, resp. **radia**. Prostory ležící mezi těmito pruhy nazýváme **vedlejší paprsky**, resp. **interradia**. Polohu hlavních a vedlejších paprsků zjistíme podle polohy tzv. madreporové destičky (viz dále), která vždy leží v interradiu na dorzální straně živočicha. Proti tomuto interradiu leží radius A. Ostatní radia označujeme v protisměru hodinových ručiček písmeny B-E. Interradia označujeme dvěma písmeny podle radií, mezi nimiž leží (tedy AB, BC, CD, DE, EA). Z toho je patrné, že madreporová destička je vždy na interradiu CD (radia C a D se souborně označují jako **bivium**, radia A, B, E jako **trivium**). Protože radia na kostře odpovídají pruhy, kterým se na povrch vysunují panožky (viz dále), označují se hlavní paprsky také jako **ambu-lakra** (z lat. ambulacrum = procházka mezi stromy, alej) a interradia jako **inter-ambulakra**. Tento popis se vztahuje převážně na ježovky, avšak přisedlé lilijice se od nich liší jen tím, že jsou k podkladu přichyceny často velmi dlouhým, pohyblivým, z mnoha článků se skládajícím **stonkem (columna)**. Články mají uprostřed **axiální kanálek**, kterým prochází svalový pruh a nervový provazec. Články mohou být různé velikosti: větší se nazývají **nodalia**, menší **internodalia**. Na vrcholu stonku (který může být velmi dlouhý, až 21 m) je **kalich (theca)**, který obsahuje měkké části těla. Z horního okraje kalicha vybíhá pět pohyblivých a většinou rozvětvených **ramen (brachia)**. V prostorách mezi bázemi ramen vybíhá okraj kalicha směrem do středu v tzv. **střechu kalicha (tegmen)**, uprostřed níž je ústní otvor a extracentricky (v interradiu) otvor anální. **Stěny kalicha** jsou tvořeny pětičetnými prstenci destiček, které spolu vzájemně alternují. Nejvýše položený zahrnuje pět **radialií**, k nimž se kloubí článkovaná ramena. Pod prstencem radialií leží bazální prstenec, tvořený pěti interradiálně umístěnými **bazálními destičkami (basalia)**.



Obr. 97 Základní morfologické typy ostnokožců. Vlevo nahoře hvězdička, pohled na orální stranu, vpravo nahoře pravidelná ježovka, ventrolaterální pohled, dole lilijice. A-D: hlavní paprsky. Ze Špinara (1960).

ambulakrální soustava ostnokožců

Zvláštní orgánovou soustavou ostnokožců je **ambulakrální soustava**, což je systém vodních cév vytvořený přeměnou coelomu (tzv. **hydrocoel**). Vzniká, podobně jako kostra ostnokožců, z mesodermu. Na systém vodních cév jsou napojeny **panožky (podia, sing. podion)**, což jsou výběžky tělní stěny (na konci mohou mít přísavky), které se vychlipují navenek skrze otvory v ambulakrálních destičkách. Do panožek vstupují terminální větvičky ambulakrálního systému. Celek tedy funguje jako hydraulický mechanismus, kde se v důsledku změny tlaku vysunují či zasunují panožky. S vnějším prostředím komunikuje přes jemně perfo-

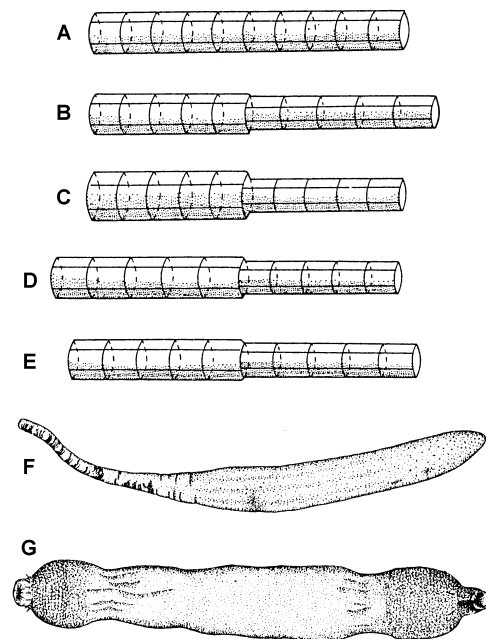


Obr. 98 Schema ambulakrálního systému hvězdičky. Podle Barnese (1980), z Brusca a Brusca (1990).

rovanou destičku (**madreporová destička**, resp. **madreporit**), umístěnou na aborální straně těla v interradiu CD. Na svém vnitřním povrchu má madreporit depresi, jejíž výplň se nazývá **ampulla**; v tomto místě je napojena na další části původně celistvého coelomu (např. na cévní systém, pseudohemální soustavu). Odtud pokračuje ambulakrální systém tzv. **kamennou chodbou** (nazývanou tak proto, že její stěna je zpevněna destičkami z uhličitanu vápenatého) směrem k orální části těla. Zde se napojuje na tzv. **okružní kanálek** (resp. **obústní okružní chodbu**). Z tohoto obústního prstence vybíhá pět **radiálních kanálků** (resp. **ambulakrálních chodeb**), které končí slepě pod tzv. oční destičkou. Po stranách ambulakrálních chodeb vybíhají větvičky (**laterální kanálky**), které svou terminální částí zabíhají do podíí; nahoře se rozšiřují do podoby drobné kontraktilní **ampuly**, která ční do coelomu. Hlavní úloha této zvláštní soustavy je lokomoce, avšak okružní kanálek navíc vybíhá v interradiích do tzv. **Poliho váčků**, které patrně slouží k regulaci vnitřního tlaku v ambulakrálním systému. Na stejných místech jsou umístěna tzv. **Tiedemannova tělíska**, která ústí do okružního kanálku, ale jejichž funkce je doposud nejasná.

Ambulakrální soustavu ostnokožců nelze považovat za nějakou formu kapalinové výztuhy těla (**hydrostatického skeletu**, resp. **hydroskeletu**), která se vyskytuje u živočichů bez pevné vnitřní či vnější kostry, i když se z ní patrně vyvinula. Různé formy hydroskeletu jsou totiž v řadě případů (ne vždy) pouze přeměněnými coelomovými dutinami, stejně jako ambulakrální soustava. Podstata hydroskeletu spočívá v tom, že kapalina je nestlačitelná a je schopna zaujímat jakýkoliv tvar. Tlak vyvíjený např. svalovou kontrakcí na kapalinu uzavřenou v nějaké dutině umožňuje, že kapalina přenáší tento tlak rovnoměrně na všechny stěny této dutiny, ať jsou jakkoliv tvarované. Hydroskelet svojí schopností přenášet tlak tedy působí jako antagonist svalů, které jsou schopny pouze kontrakcí. Z toho vyplývá, že obecné strukturální schema hydrostatického skeletu zahrnuje jak svaly (především svěrače a adduktory; viz kap. Svalová soustava), tak i dutinu vyplněnou kapalinou. Příkladem hydroskeletu může být např. velké a nečleněné coelomové dutiny červovitých živočichů ze skupiny Sipunculida nebo Echiurida, tedy živočichů, kteří žijí v substrátu na mořském dně. Jiným příkladem je gastrovaskulární soustava žahavců. Z toho vyplývá, že funkci hydroskeletu mají i soustavy, určené primárně ke zcela odlišné funkci.

hydroskelet



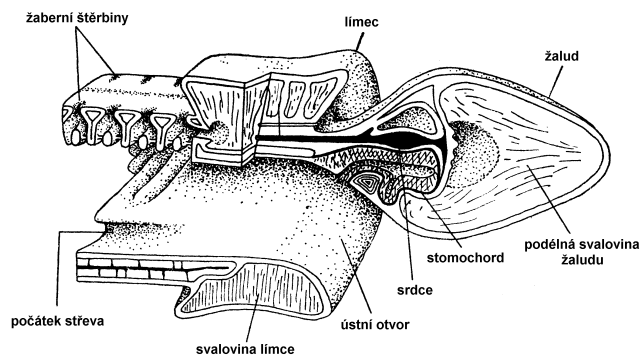
Protože hydroskelet je soustava svalů a dutin v měkkém těle bez pevné výztuhy, může být tato soustava používána také k přemístování z místa na místo, tedy k lokomoci. Soustava totiž může reagovat dosti různorodým způsobem na to, která její část se smrští (viz obr. 99). Navíc je-li otvor mezi dutinou a vnějším prostředím opatřen svěračem, lze kontrakcemi dutiny za současného uvolnění svěrače vypuzovat tekutinu a tím vzbuzovat reaktivní pohyb (např. medúzy).

hydroskelet jako pohybový orgán

Hydroskelet v podobě velkých coelomových dutin existuje jako výztuha těla rovněž u žaludovců (Enteropneusta). Zde je však navíc orgán zvaný žalud (proboscis), který je u žaludovců používán k rytí v mořském bahně, vyztužen zvláštní vychlipkou dorzální stěny trávicí trubice. Ačkoliv embryonální původ tohoto útvaru je podobný jako u struny hřbetní strunatců a rovněž histologická stavba je podobná, v detailech se od ní liší (např. počtem a uspořádáním kolagenních pochev), není

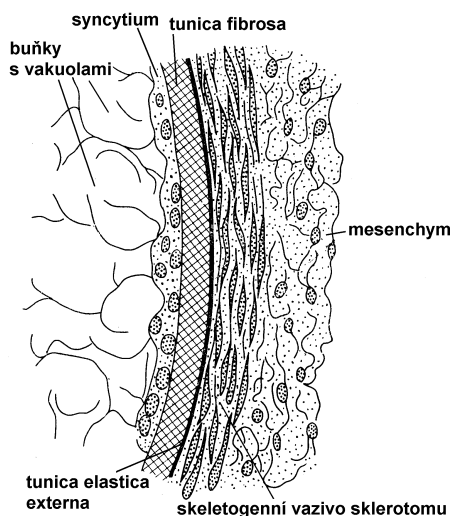
stomochord

Obr. 99 Schema znázorňující funkce tubicovitého hydroskeletu kontrakcemi svěračů v pravé polovině trubice. Svěrače probíhající ve stěnách kolmo k podélné ose trubice, podélné svaly probíhají paralelně s osou trubice a ovlivňují tak její délku). A - výchozí stav. B - kontrakce svěračů způsobila prodloužení kontrahované části. C - kontrakce svěračů způsobila zvětšení nekontrahované části. D - kontrakce svěračů způsobila prodloužení nekontrahované části. E - kontrakce svěračů na pravé straně způsobila prodloužení obou částí. Příklady živočichů, jejichž tělo vyztučuje hydroskelet a je zároveň jejich hlavní pohybovou soustavou: F - *Phascolosoma* (Sipunculida), G - *Urechis* (Echiurida). Podle Brusca a Brusca (1990).



Obr. 100 Schema vnitřní stavby přední části těla žaludovce s vyznačením stomochordu. Podle Riedela, z Remaneho, Storcha a Welsche (1976).

struna
hřbetní



Obr. 101 Příčný řez stěnou chordy u pulce ropušky vejconosné (*Alytes obstetricans*). Centrum chordy je v levé části obrázku (viz velké vakuolizované buňky), vně pochev (vpravo) je materiál původem z mesodermálního somitu. Podle Bergfelda a Schauinslanda, z Grodzinského a kol. (1976).

tělem (bezlebeční), nebo pouze ocasní částí (larvální Urochordata), nebo zasahuje pouze do hlavové části po úroveň výstupu zrakového nervu z mozku (obratlovci).

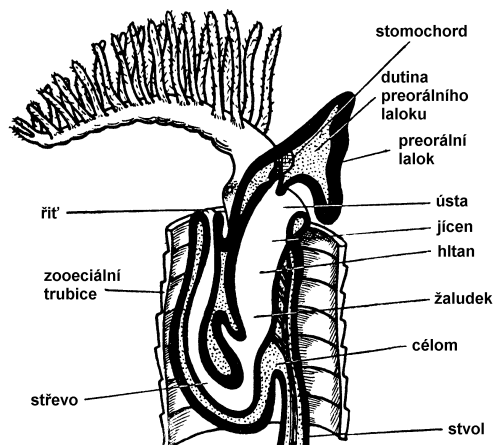
Křídložábří jsou drobní živočichové podobní mechovkám. Jejich tělo vylučuje chitinózní schránku zvanou **zoecium** (resp. **zoeciální trubice**), k jejímuž dnu je živočich (zvaný **zooid**) přichycen **stvolem** (**stolonem**). Zoeciální trubice tvoří komplikované trsy zvané **cenecia**. Morfologii těla graptolitů neznáme, je však zřejmé, že každý jedinec rovněž vylučoval rourkovitou schránku, zvanou v tomto případě **theca**, která byla tvořena chitinem nebo materiálem blízkým kolagenu. Kolonie graptolitů je obecně označována

Obr. 102 Vnitřní stavba těla zooidu křídložábřích a jeho vztah k zoeciální trubici. Podle Delagea a Herouarda, ze Špinara (1960).

s ní homologická a proto se označuje jako **stomochord**. Podobný orgán mají i křídložábří (*Pterobranchia*) a předpokládáně rovněž jim blízcí graptoliti (*Graptolitha*), kteří vymřeli již v karbonu, ale stejně jako křídložábří se druhotně vrátili k přisedlému či koloniálnímu způsobu života. Díky přítomnosti této zvláštní struktury se tito živočichové shrnují do skupiny polostrunatci (*Hemichordata*).

Struna hřbetní (**chorda dorsalis**), tedy primární opěrná soustava strunatců (u některých pláštěnců se zakládá v ontogenezi pouze dočasně) je orgán, který lze funkčně přirovnat k hydroskeletu. Nevzniká však z coelomu, nýbrž delaminací chordamesodermy z dorzální stěny trávicí trubice (viz str. 17).

Je to oboustranně uzavřená trubice, jejíž vnitřek je vyplněn velkými tenkostěnnými buňkami, v nichž se záhy vytvoří velké vakuoly. Na povrchu této centrální části je tenká vrstva obsahující buněčná jádra, avšak nerozdělená buněčnými blánami, takže jde o soubuní (**syncytium**). Vakuoly v centrálních buňkách jsou vyplněny plynem, čímž vzniká značný vnitrobuněčný tlak (**turgor**). Tyto vakuoly se mohou vyskytovat i v mezibuněčných prostorech. Soubuní poté zanikne a na povrchu se vytvoří pochvy, jejichž soubor funguje jako pevné, ale elastické stěny trubice. Hluběji je uložena **vláknitá pochva** (**tunica fibrosa**), která je složena z několika vrstev kolagenních vláken, jejichž průběh se navzájem kříží; to dodává stěnám chordy značnou mechanickou odolnost. Vně vláknité pochvy je tenká **elastická pochva** (**tunica elastica**). U žraloků a Teleostei se tato elastická pochva diferencuje ve dvě vrstvy, takže se rozlišuje na **tunica elastica externa** a **interna**. Chordální pochvy mají nebuněčnou povahu. Celek tvoří odolnou, avšak přitom pružnou výztuhu, která buď prochází celým

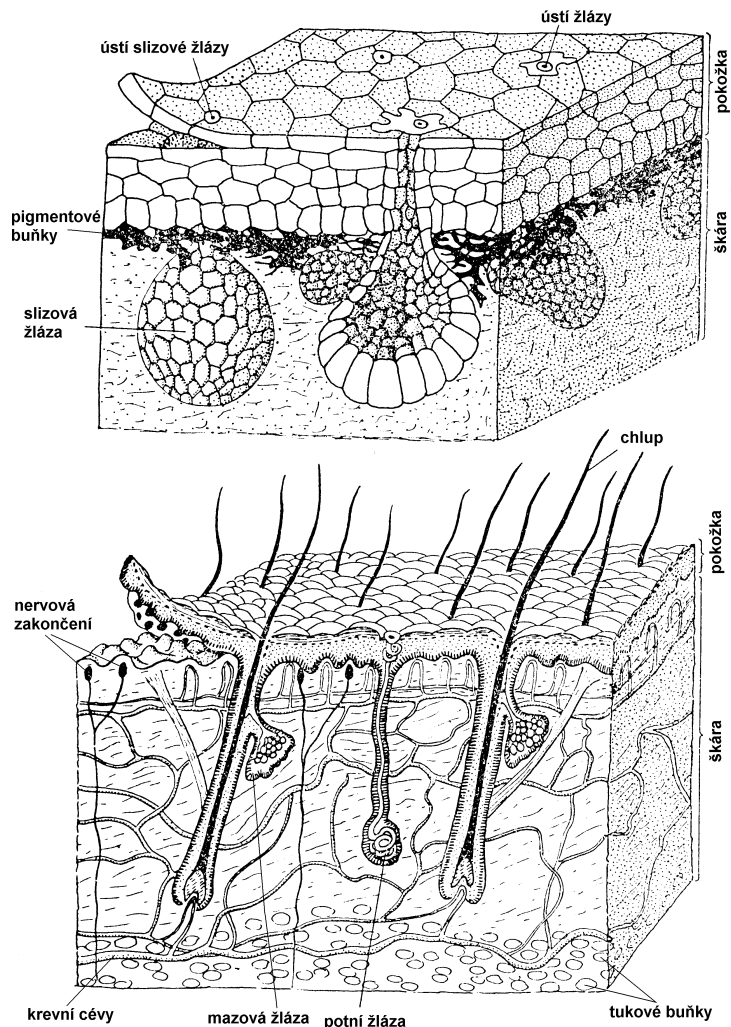
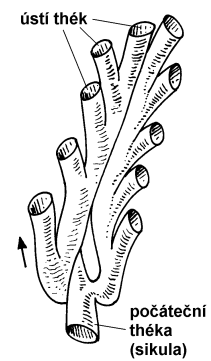


kolonie
křídlo-
žábřích
a graptolitů

jako **rhabdosom**. U dendroidních graptolitů (Dendroidea) to byla trubice pevně ukotvená k podkladu a keřovitě rozvětvená, a procházel jí **stolon**. Terminální konec trubice byl otevřený a obsahoval terminální theku, zvanou **stolotheca**. Z ní během růstu kolonie pučely v pravidelných vzdálenostech dva druhy thék: větší **autothéky** a menší **bithéky**. Protože větve spolu komunikovaly řadou příčných můstků, měly tyto kolonie síťovitý charakter. U skupiny Graptoloidea se kolonie volně vznášely ve vodě. Počáteční théka v této kolonii měla tvar špičaté nálevky a označuje se jako **sikula**. Ostatní théky byly uniformní a množily se pučením v jedné, dvou, nebo vzácně i třech řadách. Théky se mohly přidávat v původním směru sikuly anebo se mohly otáčet do protisměru.

U obratlovců (a také bezlebečných) je pokryv těla tvořen **kůží** (lat. **cutis**, řec. **derma**), která se skládá ze dvou vrstev. Na povrchu je **pokožka** (**epidermis**), pod ní je **škára** (**corium**, resp. **dermis**). Obě tyto vrstvy jsou rozdílného embryonálního původu: pokožka vzniká z ektodermu, škára naproti tomu z embryonálního mesenchymu, který je z velké části derivátem mesodermu. Liší se rovněž svojí histologickou povahou: pokožka se skládá převážně z buněk, škára má primárně spíše vláknitou strukturu a buněk je zde relativně málo. Protože u vodních obratlovců je tělo většinou ponořeno ve vodním prostředí, je pokožka na povrchu kryta pouze vrstvou dlaždicového epithelu. Embryonální pokožka je jednovrstevná, během ontogeneze však vrstva cylindrických buněk na styku se škárou (**stratum germinativum**) produkuje další vrstvy, v důsledku čehož se stává mnohvrstevnou (výjimkou je pokožka kopytnatce, která zůstává celý život tvořena jedinou vrstvou). Tento proces během života jedince neustává, takže **stratum germinativum** permanentně produkuje buňky pokožky, ty se postupně posouvají k povrchu, a tam odumírají. Díky vrstvě buněk označovaných jako **stratum germinativum** je poranění pokožky lehce a kompletně reparační; jestliže je však tato vrstva poškozena, je reparace obtížnější a vznikají tak jizvy. Povrchové vrstvy epidermis mohou rohovatět, resp. keratinizovat (buňky jsou prostoupeny vodostálou bílkovinou **keratinem**). Tím vzniká vrstva zploštělých, odumírajících buněk (nemají např. již jádro), tzv. **stratum corneum**, které je méně vyvinuto u vodních obratlovců, více u suchozemských. Hranice obou vrstev může být málo zřetelná nebo může být tvořena (u suchozemských obratlovců) tenkou, ale výraznou vrstvou buněk, jejichž cytoplasma

Obr. 103 Dvouřadý rhabdosom graptolitů ze skupiny Graptoloidea, rostoucí v protisměru sikuly. Podle Beurlena a Lichtera (1996).



Obr. 104 Stavba kůže vodního obratlovce (nahore) a suchozemského obratlovce (dole). Podle Dziurzynského a Romera, z Grodzinského a kol. (1976).

stavba
kůže
obratlovců

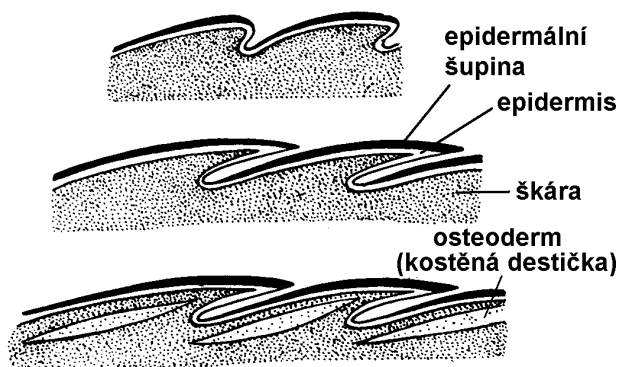
obsahuje keratohyalinová zrna (tzv. **stratum granulosum**). Škára je mnohem uniformnější než pokožka, protože není v bezprostředním kontaktu s vnějším prostředím a nemusí se mu tudíž přizpůsobovat. Jako zajímavost je možné uvést, že škára je ta část kůže, která zbývá po tzv. “vydělání” a používá se k různým komerčním účelům. Na své bázi většinou přechází bez jakékoliv výrazné hranice do podkožního vaziva (**tela subcutanea**), které však již není součástí kůže. V některých případech (zejména tam, kde se neukládají tukové vrstvy) je však kůže zcela volná (např. na hřbetu ruky u člověka nebo na některých partiích těla obojživelníků).

Zbarvení kůže je dáno kombinací mnoha faktorů. V menší míře za něj zodpovídá pigment **melanin** uložený v buňkách epidermis, jehož různé koncentrace způsobují zbarvení v různých odstínech šedi a hnědi. Mnohem různorodější zbarvení kůže je však dáno speciálními buňkami uloženými ve škáře a bylo zjištěno, že i buňky s melaninem v epidermis mají svůj původ ve škáře.

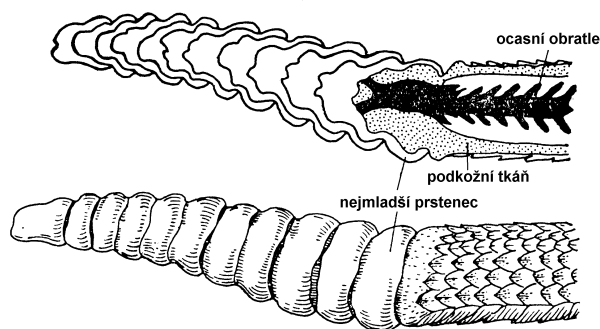
deriváty
epidermis

Protože během neustálého procesu výměny buněk v epidermis mohou některé buňky získat sekretorickou funkci, lze mezi její deriváty počítat celou řadu typů **jednobuněčných žláz** kruhoustých, ryb a larev obojživelníků, většinou produkujících sliz chránící kůži před vyschnutím. Některé jednobuněčné žlázy ryb se modifikovaly do podoby **světelných orgánů** produkujících světlo. U některých typů se na tomto procesu podílejí fosforescentní bakterie žijící v těchto žlázách symbioticky, u jiných jde o složitý chemický proces na kterém se podílí sekret žlázy. Je zajímavé, že u některých ryb se jako přídatné zařízení vyvinulo jakési tmavé pozadí, které produkované světlo odráží, a proti němu průhledná vrstva, která jako čočka světlo koncentruje a tím zesiluje. U obojživelníků tvoří sekretorické buňky **vícebuněčné žlázy** tvaru hruškovité alveoly s tenkým kanálkovým vývodem. Produkt těchto žláz je většinou sliz poskytující mechanickou ochranu, u obojživelníků může být však navíc produkt žláz jedovatý, čímž získává obrannou funkci (např. parotidální žlázy ropuchovitých nebo některých salamandridů). Žlázy se sekretorickou funkcí se zachovaly i u suchozemských obratlovců. U ještěřů jsou to např. žlázy na spodní straně stehna nebo u aligátorů při spodní čelisti. U ptáků lze do této kategorie zařadit **uropygiální žlázu** umístěnou na dorzální straně pygostylu, u savců tzv. mazové žlázy (**glandulae sebaceae**) u kořenek chlupů, potní žlázy (**glandulae sudoriparae**), podílející se na termoregulaci, a mléčné žlázy (**glandulae mammae**), které vznikly přeměnou potních žláz; mléčné žlázy však mohou mít poměrně odlišnou strukturu (srv. např. ptakořitní, vačnatci, placentálové).

Deriváty keratinové vrstvy epidermis jsou velmi různorodé. Nejjednodušší jsou lokální zesílení této vrstvy, čímž vznikají různé **rohovité hrboleky** (např. na kůži ropuchy, kuňky). Na první pohled podobné jsou různé **mozoly**, ty však zahrnují i podkladovou vrstvu škáry. U plazů vznikají z kompaktní rohovité vrstvy šupiny nebo destičky (nezaměňovat s produkty endesmalní osifikace, ke které dochází ve škáře). Protože se v češtině i v jiných jazycích tyto termíny (šupiny, destičky) používají i pro deriváty škáry, označují se zmíněné deriváty epidermis jako **epidermální šupiny** a **epidermální destičky**. U plazů pokrývají celé tělo včetně lebky nebo



Obr. 105 Různé druhy tělních epidermálních šupin plazů. Dole epidermální šupina doplněná podložní kostěnou destičkou. Podle Boase, z Romera a Parsonse (1977).

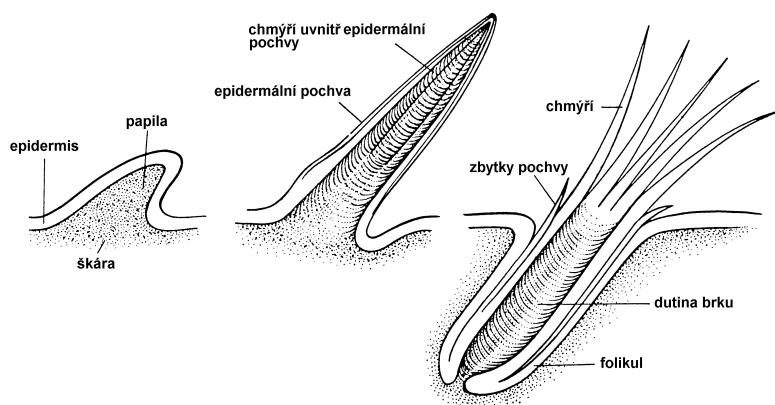


Obr. 106 Zbytky zrohovatělé kůže na ocase po svlékání u chřestýše (nahore mediální řez). Podle Czeremaka a Rietschela, z Grodzienského a kol. (1976).

např. u želv povrch krunýře. U ptáků a savců se většinou zcela redukovaly, s výjimkou rohovitěho pokryvu zobáku (stejně je tomu u želv) a šupin na běháku ptáků a ocace některých drobných savců. Stejný původ mají **drápy**, **nehty** (které jsou rozšířenými drápy), **kopyta** suchozemských tetrapodů, a rohovitý povrch výběžků kosti čelní (zvaných os cornu) u sudokopytníků; tento rohovitý povrch se nazývá **roh** a není nikdy odvrhován ani se nevětví. Naproti tomu paroh je kost, která je periodicky odvrhována (díky vrstvě osteoklastů), a pouze v raných stadiích vývoje parohu je kryta modifikovanou kůží (líčím). “Roh” nosorožců je sice derivátem epidermis, na rozdíl od pravého rohu sudokopytníků je vytvořen splnutím dlouze chlupovitých epidermálních papil.

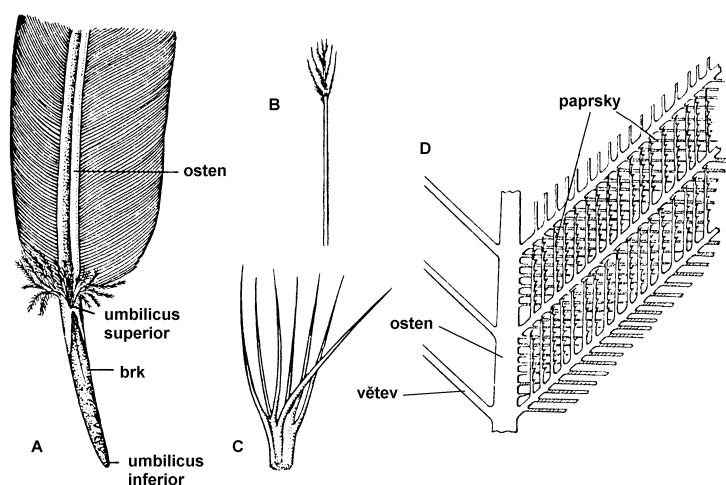
Derivátem epidermis je rovněž ptačí **pero**. Vzniká – stejně jako v případě vývoje plazi šupiny – z papily, což je shluk tkáně mesodermálního původu (škáry), obsahující drobné krevní cévy. Papila se prodlužuje nad úroveň epidermis, čímž ji vyklenuje do podoby protáhlé kónické pochvy. Až potud se vývoj plazi šupiny a pera shoduje. V případě pera se však celý komplex (včetně epidermální pochvy) zanořuje pod povrch kůže (invaginace), takže se vytváří tubulózni váček (**folikul**). Vnější rohovitá vrstva epidermis (pochva pera) v určitém stadiu vývoje praská a papila, která se růstem mění v pero, se dostává do kontaktu s vnějším prostředím. Evolučně

ptačí pero



Obr. 107 Embryonální vznik ptačího pera. Vlevo a uprostřed stadia mesodermální papily vyklenující epidermis nad úroveň povrchu těla. Později se celý útvar zanoří do folikulu a epidermální pochva praskne. Zbytek ektodermu se zachovává jako trubice a přemění se v brk. Spodní otvor této trubice se nazývá umbilicus inferior, horní umbilicus superior. Podle Romera a Parsonse (1977).

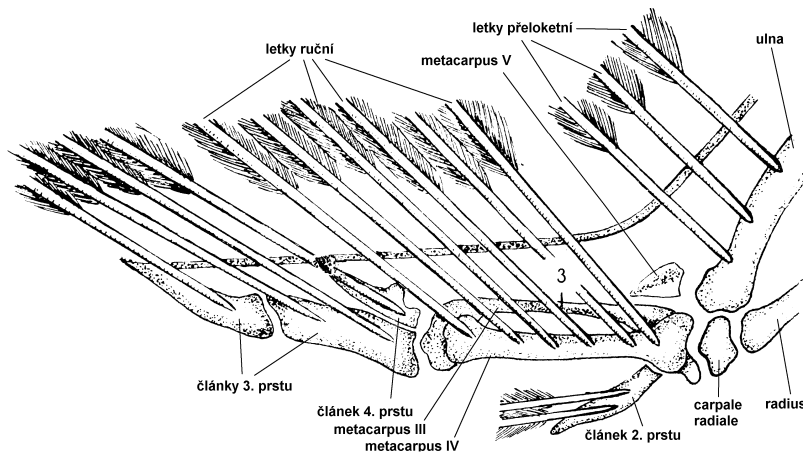
původnější forma peří, tzv. **prachové peří (plumae)** kryje celé tělo a je tvořeno chlupovitými výrůstky vyrůstajícími z jednoho místa (válcového brku zanořeného do kůže; viz dále). Jeho primární funkcí je tepelná izolace a má tedy význam při termoregulaci. Prachovému peří je velmi podobný typ, který kryje tělo mláďat, tzv. **neoptile**; u dospělých ptáků se nahrazuje obrysovým peřím, kterému se říká (kromě názvu uvedeného dále) **teleoptile**. Peří **krycí**, resp. **obrysové (pennae)** má oproti prachovému peří složitější stavební schéma, dané jeho funkcí při aktivním letu. Skládá se z osní části zvané **stvol (scapus)**, která je svým spodním dutým oddílem zvaným **brk (calamus)** zanořena do kůže. Tento proximální konec nese otvůrek zvaný **spodní pupek (umbilicus inferior)**, do něhož se během růstu pera zanořuje papila; po dosažení definitivní velikosti pera je dutina brku vyplněna řídkou odumřelou tkání. Horní, pružný oddíl stvolu se nazývá **osten (rhachis)**; nese **prapor (vexillum)** tvořený po obou



Obr. 108 Morfologie ptačího pera. A: proximální část obrysového pera. B: vlasové peří (filoplumae). C: prachové peří (plumae). D: schéma struktury praporu. Podle Gadowa a Bütschliho, z Romera a Parsonse (1977).

stranách **větvemi (rami, sing. ramus)**. Z nich po obou stranách vyrůstají jemné **paprsky (radii, sing. radius)**. Z proximální části větve odstupují **paprsky obloučkovité (radii arcuati)**,

z distální části **paprsky háčkovité (radii hamati)**, které se svými terminálními **háčky (hamuli)** opírají o proximální část paprsku (tato proximální část se nazývá **radiolus** (pl. **radioli**). Tím pero získává značnou pevnost, ale zároveň zůstává elastické. Pták věnuje hodně času tomu, aby při porušení této struktury znovu háčky o sousední radioli zaklesl (tzv. “probírání” peří). Na hranici mezi brkem a ostnem se nachází druhý otvůrek, tzv. **horní pupek (umbilicus superior)**. V této části pera (při bázi praporu) může být různě vyvinutý chomáček chmýří, zvaný **hyporhachis**. Mezi oběma typy existují přechody: **peří prachovité (semiplumae)** se podobá peří prachovému, má však vyvinutý osten. **Peří vlasové (filoplumae)** má osten, prapor však chybí. Speciálním typem krycího peří jsou **letky (remiges)**, umístěné na křídlech a mající asymetrickou stavbu praporu. Jestliže jsou ukotveny na distálních částech křídla (metakarpech a prstech), nazývají se **letky ruční**, resp. **letky prvního řádu (remiges primariae)**. Jestliže jsou ukotveny proximálněji (na předloktí), nazývají se **letky předloketní**, resp. **letky druhého řádu (remiges secundariae)**. Špice jejich brků jsou ukotveny v drobných dolíčkách na povrchu příslušných kostí (články 3. prstu, metacarpus III, ulna); podle tohoto znaku lze u fosilních ptáků dedukovat schopnost aktivního letu. Na rudimentu druhého prstu je chomáček drobných per, **alula**, která má význam při

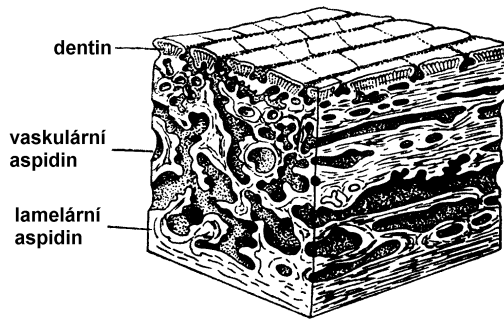


Obr. 109 Ukotvení letek na křídle. Podle Nejedlého (1965).

změnách rychlosti letu. Stejnou stavbu jako letky mají **pera rýdovací (rectrices)**, která jsou ukotvena na pygostylu. Letky i rýdovací pera (v menší míře i pera obrysová) jsou ovládány svaly, u letek je jejich vzájemná pozice v křídle elasticky fixována šlachou, podpírající brky. Opeřené okrsky kůže se nazývají **pernice (pterylia)**, neopeřené se nazývají **nažiny (apteria)**. Peří je periodicky odvrhováno a tento jev se nazývá **pelichání (ekdysis)**.

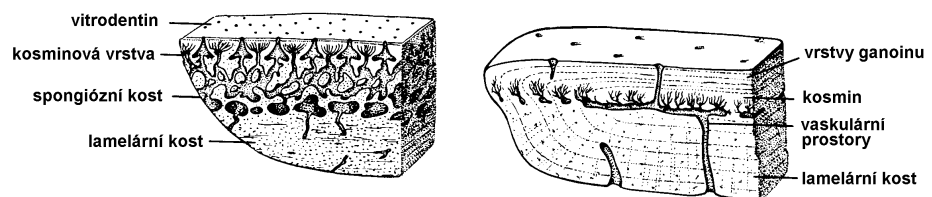
savčí chlup

Od peří se svojí strukturou i původem zcela liší **chlupy (pili)** savců. Chlup je totiž výlučně epidermálního původu a na jeho stavbě se nepodílí mesodermální papila. Že se nejedná o homologon pera (a tím rovněž plazi 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. Chlup je na povrchu kryt **kutikulou** pozůstávající z vrstvy zrohovatělých buněk, které se taškovitě překrývají. Pod kutikulou je **dřeň (medulla)**, tvořená buňkami s vakuolami a zrnkami pigmentu. Tato vrstva ovlivňuje zbarvení chlupu. Mezi dřeni a kutikulou může být v různé míře vyvinuta **kůra (cortex)**; pokud je vyvinuta, jsou takové chlupy tvrdé a nepoddajné. Chlup je možné členit na dva úseky: pod povrchem kůže je kořen, nad povrch vyčnívá stvol. Kořen je uložen hluboko ve škáře, v tzv. **váčku (folikulu)**, a do jeho terminální duté části zabíhá dermální **papila** tvořena pojivovou tkání a krevními cévami; tato papila zajišťuje výživu během růstu chlupu. Dutá část kořene, která je v kontaktu s papilou, se skládá z buněk majících ještě normální protoplasmu. Jejich růstem a dělením roste chlup do délky. Postupně se tyto buňky vyplňují keratinem a odumírají. Pohyb chlupů ve váčkách (“ježení”) zajišťují drobné svaly (**mm. arrectores pili**), které se upínají na kořen chlupu. Do váčků ústí rovněž mazové žlázy a jsou v nich nervová zakončení (zvláště dobře vyvinutá u hmatových chlupů, tzv. **vibrissae**).



Obr. 110 Schema stavby acelulárního dermálního štítu primitivních obratlovců (Cyclostomata, Placodermi). Podle Ørviga a Kiaera, z Jarvika (1980).

pohybový orgán. Oproti dermálním kostem recentních obratlovců se lišily tím, že povrch byl kryt vrstvou materiálu podobného **dentinu**, pod ním byla vrstva **vaskulárního aspidinu** (bohatě prostoupeného dutinkami, vyplněnými u živých jedinců tělní tekutinou se stejnou funkcí jako má krev vyšších obratlovců) a na bázi byla vrstva **lamelárního aspidinu** (s vrstvami uspořádanými paralelně s povrchem těla). Toto základní schema se zachovalo i u evolučně pokročilejších rybovitých obratlovců, a to v podobě silných šupin, jejichž názvy jsou odvozeny od modifikací dentinu; **kosmoidní šupina** je na povrchu kryta kosminem (Crossopterygii, nejstarší Dipnoi), **ganoidní šupina** je charakteristická tím, že nad vrstvou kosminu je na povrchu kryta ganoinem (primitivní Actinopterygii). Během evoluce těchto rybovitých obratlovců se stavba šupin zjednodušovala tím, že se přestala vytvářet povrchová vrstva tvořená modifikacemi dentinu (ganoidní šupiny se u recentních ryb vyskytují pouze u bichira, kostlínů a na horním laloku heterocerkní ploutve jeseterů, kosmoidní u lalokoploutvých a dvojdyšných zanikly zcela). Výsledkem této redukce u Teleostei jsou **cykloidní** a **ktenoidní** šupiny, u nichž se zachovává pouze tenká a tudíž elastická bazální vrstva kosti (proto se někdy pro tento typ šupin užívá název **elasmoidní**). Protože tyto šupiny přirůstají apozicí okolo osifikačního centra, lze podle počtu ročních přírůstkových vrstev určovat stáří jedince. Souvislost se šupinami mají paprskovité výztuhy terminálních částí ploutví vodních obratlovců. V nejprimitivnější podobě jde o řady drobných šupin a nepochybně jejich splynutím vznikla **lepidotrichia**. Tyto paprsky mohou být navíc na špici doplněny rohovitými tyčinkami (**actinotrichia**). U žraloků se paprsky vyztužující ploutve označují jako **ceratotrichia** a jsou z keratinu.

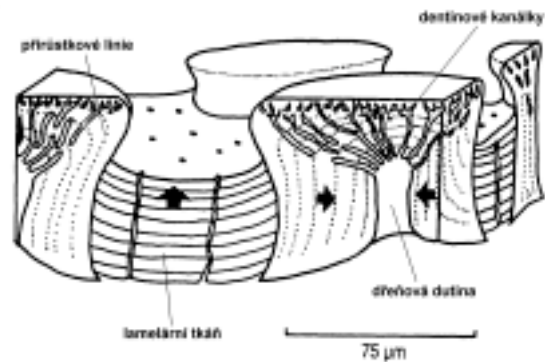


Obr. 112 Vlevo struktura kosmoidní šupiny primitivního zástupce lalokoploutvých, vpravo ganoidní šupina primitivní paprskoploutvé ryby. Podle Goodriche, z Romera a Parsonse (1977).

Plakoidní šupina (u Chondrichthyes) si zachovává základní schema popsané výše a je charakteristická tím, že vybíhá do podoby ukloněného kužele. Povrch je kryt modifikací dentinu,

Derivátem škály jsou endesmálně vznikající kosti. V evolučně nejpůvodnější podobě se tato povrchová vrstva kostí vyskytovala v podobě kompaktních hlavohrudních krunyřů paleozoických bezčelistných ryb zvaných souhrnně Ostracodermi a starobylé skupiny čelistnatců shrnovaných do třídy Placodermi. Tyto kosti měly ještě acelulární strukturu (osifikace se neúčastnily kostní buňky). Tento typ kosti se označuje jako **aspidin**. Na postkranální části těla (v případě, že se kompaktní hlavohrudní krunyř rozpadl na menší desky rovněž na hlavě) jsou větší či menší desky ze stejného materiálu. Jsou navzájem pohyblivé a nejmenší jsou na ocasní ploutvi, což je podmíněno skutečností, že se jedná o pohyblivý a pružný

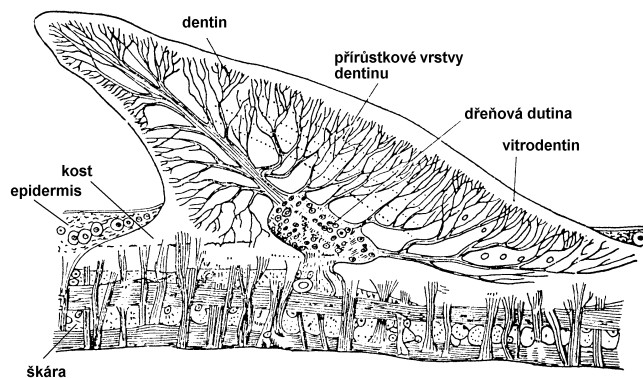
primitivní dermální kost



Obr. 111 Detailní struktura dermální tkáně u nejstaršího známého obratlovce *Anatolepis* (pozdní kambrium). Šipky znázorňují směr růstu a tím i mechanismus zvětšování kostních štítů. Podle Smithe a kol. (1996).

kosmoidní a ganoidní šupina

plakoidní šupina

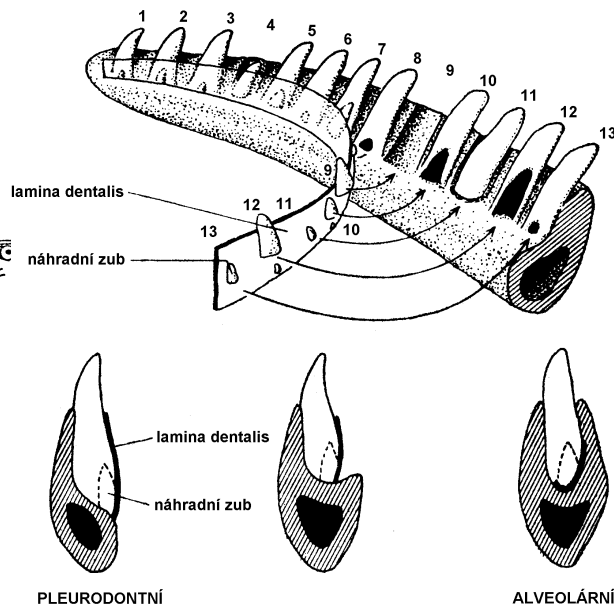


Obr. 113 Podélný řez plakoidní šupinou. Podle Grodzinského a kol. (1976).

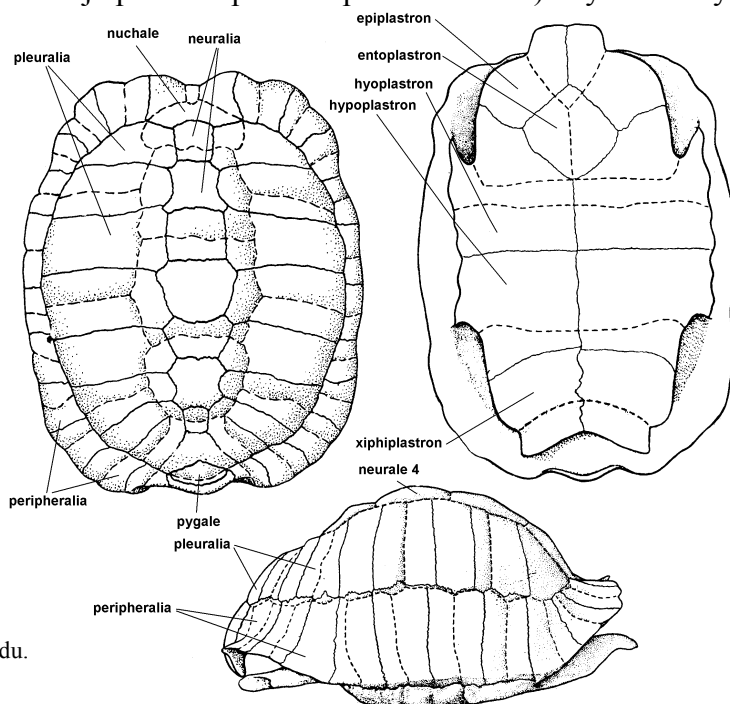
tzv. **vitrodentinu** (není však jasné, zda je homologní se sklovinou zubu, která vzniká diferenciací ektodermu), pod ním je vrstva **zuboviny (dentinu)**, která kryje vrstvu kosti, osifikující činností specializovaných kostních buněk zvaných **odontoblasty**. Vnitřek celého kužele tvoří dřevná dutina vyplněná pojivovou tkání, do které zabíhají cévy a nervy.

zuby

Zuby (dentes, sing. dens) jsou homologem plakoidních šupin, s tím rozdílem, že vitrodentin je u nich nahrazen **sklovinou (email)**, histologicky zvláště dobře definovanou u savců. Sklovina obsahuje až 98% anorganických solí (většinou fosforečnanu vápenatého, resp. hydroxyapatitu) a pouze 2% organických látek; je tedy nejtvrďší tkání v těle obratlovců. Na zubech lze rozlišit několik částí: prominující část krytá sklovinou se nazývá **korunka**, u alveolárních zubů je bazální část bez skloviny označována jako **kořen** (část zubu bez skloviny, která ční nad úroveň zubní alveoly se nazývá **krček**). Podle typu fixace zubu k čelisti lze rozlišit zuby **pleurodontní** (korunka fixována pomocí specializované kostní tkáně částí svého vnějšího povrchu k vnitřní straně čelisti), **alveolární** (fixované v depresích zvaných alveola, resp. theca; proto název thekodontní dentice), a zuby **akrodonní** (korunka je přirostlá přímo k povrchu čelisti). Výchozím typem jsou zuby, které jsou fixovány pouze ve vazivové výstelce ústní dutiny, v níž se zakládají (tzv. **lamina dentalis**). Tento stav se u všech zmíněných odvozených typů zubů zachovává jen v raných ontogenetických stádiích. Soubor zubů na čelisti se označuje jako **chrup (dentic)**. Jestliže jsou všechny zuby v dentici uniformní, označuje se tento typ jako **homodontní**. Jestliže jsou tvarově (a funkčně) rozlišené, jde o chrup **heterodontní**. V heterodontním chrupe therapsidních plazů a savců se výrazně odlišují **špičáky (canini)**,



Obr. 114 Nahore přední část pravé čelisti s pleurodontní denticí a částečně odpreparovaným pruhem zárodečného zubního vaziva (lamina dentalis), dole pleurodontní a alveolární zuby na příčném řezu čelisti. Uprostřed přechodné stadium. Podle Edmunda (1969) a Ročka (1985).



Obr. 115 Krunýř želvy v dorzálním (vlevo nahoře), ventrálním (vpravo nahoře) a laterálním (dole) pohledu. Hranice kostěných desek krunýře znázorněny přerušovanou čarou, hranice rohovitých desek plnou čarou. Podle Romera a Parsonse (1977).

kteří kořist uchopují a zabíjejí, u savců pak ještě přední dlátkovité zuby (**řezáky, incisivi**) s kousací funkcí, a zadní zuby **třenové (premoláry)** a **stoličky (moláry)**, které potravu drtí.

Společným derivátem epidermis a škáry je **krunýř** želv. Jeho vnější rohovitá vrstva vznikla z epidermis (pokrývá rovněž čelisti). Pod rohovitou vrstvou je endesmělně vznikající kost osifikující ze škáry. Krunýř se člení na klenutou dorzální část (**carapax**) a spodní plochou část (**plastron**). Carapax se skládá ze tří hlavních typů desek: okrajové se nazývají **marginalia**, resp. **peripheralia**, dorzální mediánní řada je tvořena destičkami přirůstajícími k obratlům a proto zvanými **neuralia** (přední a zadní v této řadě mají speciální názvy, např. pygale, nuchale apod.), a mezi nimi leží řada destiček zvaných **pleuralia**, resp. **costalia** (protože odspodu k nim přirůstají žebra). Plastron je převážně (v úseku mezi předními a zadními končetinami) tvořen párovými deskami (přední **hyoplastron**, zadní **hypoplastron**); vpředu při okraji otvoru pro přední končetiny je po obou stranách epiplastron (mezi nimi uprostřed pár endoplastron; sing. **endoplastron**), vzadu **xiphiplastron**. Předpokládá se, že epiplastron a endoplastron jsou homologické s dermálními kostmi zvanými clavícula a interclavícula (viz dále). Tyto desky jsou vzájemně spojeny pilovitými švy a rovněž epidermální vrstva je složena ze štítků oddělených výraznými hranicemi. Epidermální štítky a kostěné destičky však spolu alternují, tzn. jejich švy neleží přesně nad sebou. Původ tohoto jevu není objasněn, avšak jeho výsledkem je bezesporu zvýšení mechanické odolnosti krunýře. Rovněž kostěné desky carapaxu se nezakládají v přímé souvislosti s embryonální segmentací těla, takže pozice těchto desek ne navazuje na pozice obratlů a žeber (i když spolu srůstají).

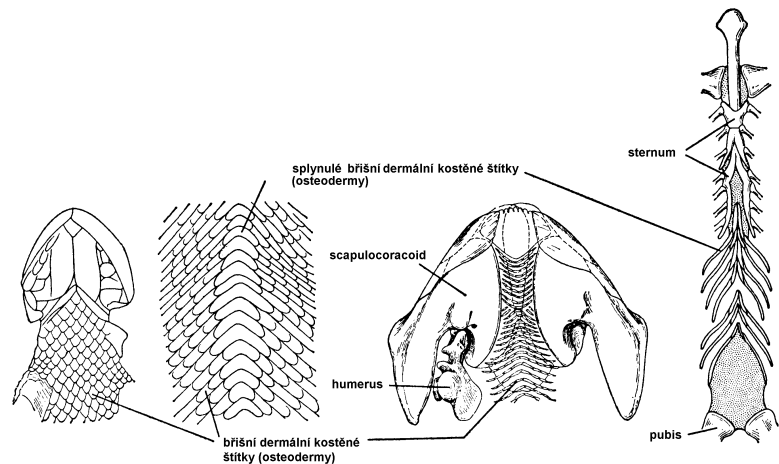
Břišní žebra (gastralia)

jsou homologická s kostěnou vrstvou plastronu želv, protože vznikají osifikací ve škáře. Vznikly splynutím řad osteodermů, kostěných destiček podkládajících rohovité epidermální šupiny (viz obr. 105). Vlastní žebra se od nich liší tím, že vznikají jako kosti enchondrálního původu osifikací v myoseptech. Naopak na povrchu těla je kryjí epidermální šupiny, o kterých již byla řeč výše jako o derivátech epidermis. Do stejné kategorie patří i např. dermální kostní desky pásovců a krunýře řady fosilních savců.

Osifikací ve škáře vznikají rovněž dermální kosti lebky (**exocranium**) a z nich vzniklá část pletence lopatkového. Celkově se tato endesmělně vznikající soustava plochých, podpovrchových kostí nazývá **exoskelet**. Dermální kosti pokrývají nejen povrch lebky, ale i její další části, které embryonálně vznikají z ektodermu (tedy i ústní patro a vnitřní části čelistí). Protože lebka jako celek je tvořena i enchondrálně osifikujícími částmi (**endocranium**), rozlišujeme na ní podle vztahu k mozku a trávicí trubici dvě základní části: **neurocranium** (schránka lebeční) a **viscerocranium** (resp. **splanchnocranium**)

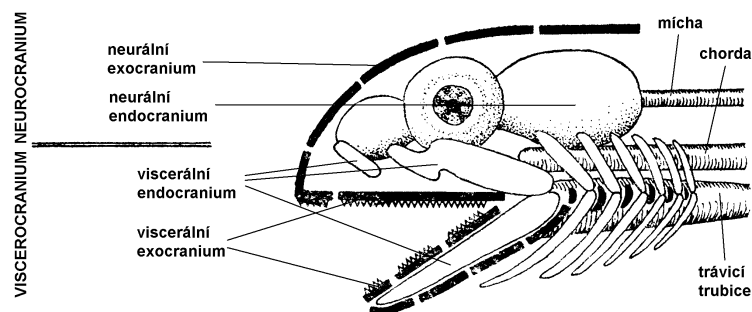
krunýř želv

gastralia



Obr. 116 Přechnodné typy mezi kostěnými dermálními destičkami (osteoderm) na ventrální straně těla doložené u fosilních obojživelníků (vlevo) a břišními žebry (vpravo). Podle Smithe (1960).

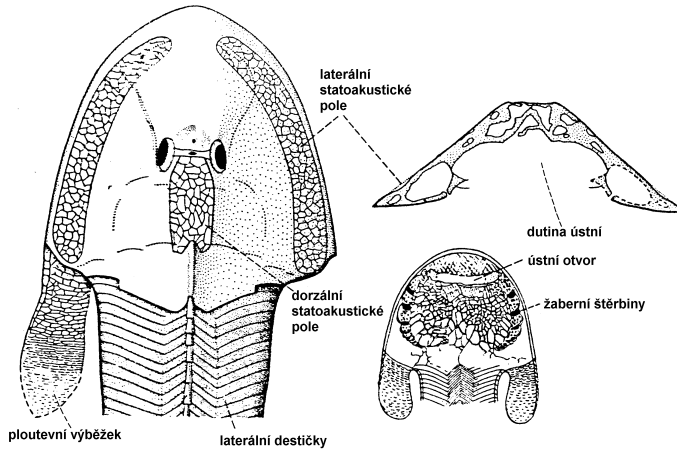
základní členění lebky



Obr. 117 Základní členění lebky čelistnatého obratlovce. Podle Ročka (1985).

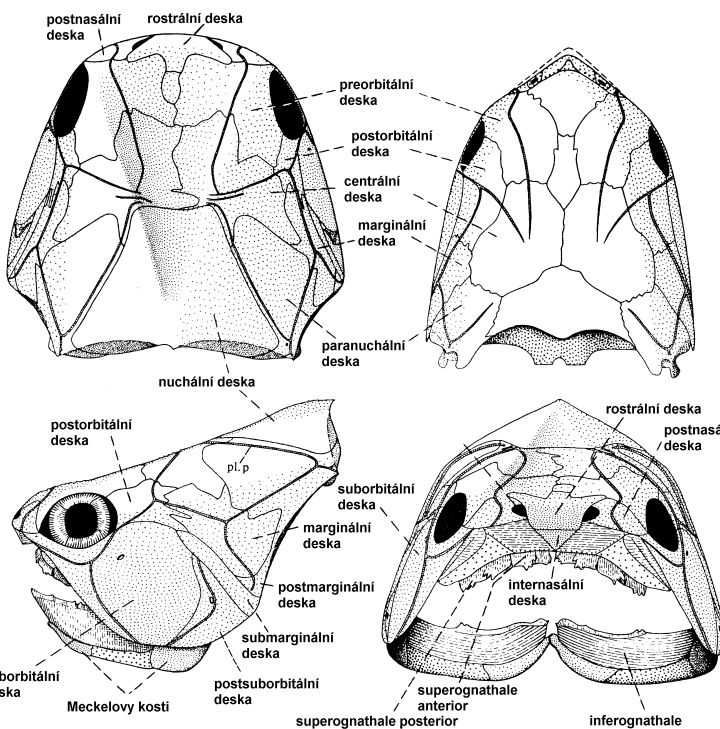
nium). Obě tyto části se skládají z dermálních i chondrálních kostí, a označujeme je proto jako **neurální exocranium** (vnější část schránky lebeční, která je tvořena dermálními kostmi) a **neurální endocranium** (vnitřní část schránky lebeční, tvořená kostmi enchondrálního původu). Podobně viscerocranium 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; viz str. 25).

hlavohrudní štíty

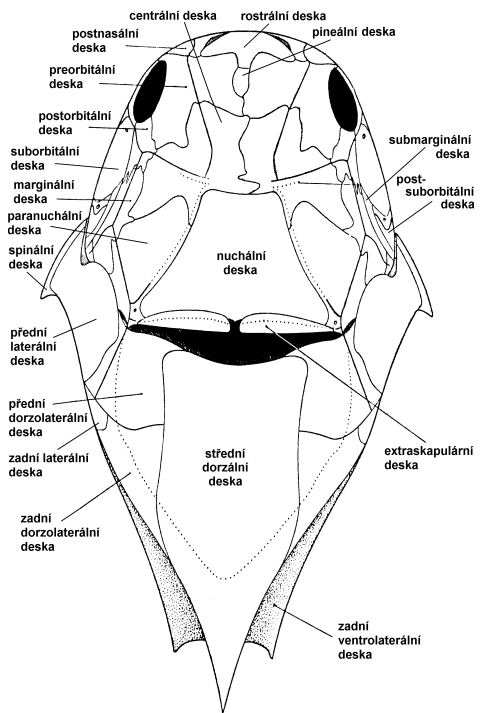


Obr. 118 Hlavohrudní štít a přední část trupu paleozoického kruhoústého obratlovce ze skupiny Cephalaspida v dorzálním pohledu (vlevo), ventrálním pohledu (vpravo dole) a na příčném řezu (vpravo nahoře). Podle Stensiö (1932) a Heintze (1939), z Jarvika (1980).

U nejstarších obratlovců je obtížné rozlišit endokranium od exokrania, a to jednak z topografických důvodů (hlavohrudní štít tvoří jeden kompaktní celek; viz dále), jednak proto, že osifikační proces ještě neprobíhal za účasti kostních buněk a krunýř byl tedy tvořen výhradně acelulárními kostmi, o nichž není známo, zda vznikala přímo z vaziva nebo přes mezistadium chrupavky (o způsobech osifikace viz dále). Primitivní paleozoičtí kruhoústí měli tělní pokryv vesměs v podobě hlavohrudního štítu, který byl buď jednolitý nebo se rozpadal na různě velké desky. Jen vzácně (Thelodonti) byl tvořen drobnými šupinami

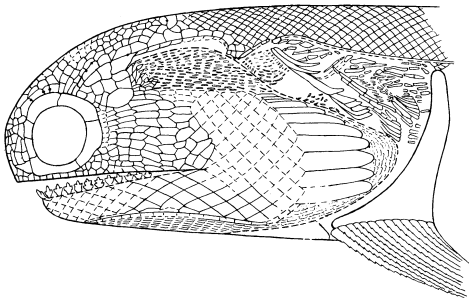


Obr. 119 Hlavový štít zástupce primitivních čelistnatců ze skupiny Placodermi (*Coccosteus*) v dorzálním (vlevo nahoře), laterálním (vlevo dole) a frontálním (vpravo dole) pohledu. Pro ilustraci meziodrové variability hlavohrudní štít zástupce rodu *Duncleosteus* (vpravo nahoře). Podle Milese a Westolla (1968) a Stensiö (1963).



Obr. 120 Hlavový a hrudní štít zástupce rodu *Coccosteus* z dorzální strany. Podle Milese a Westolla, z Milese a Moy-Thomase (1971).

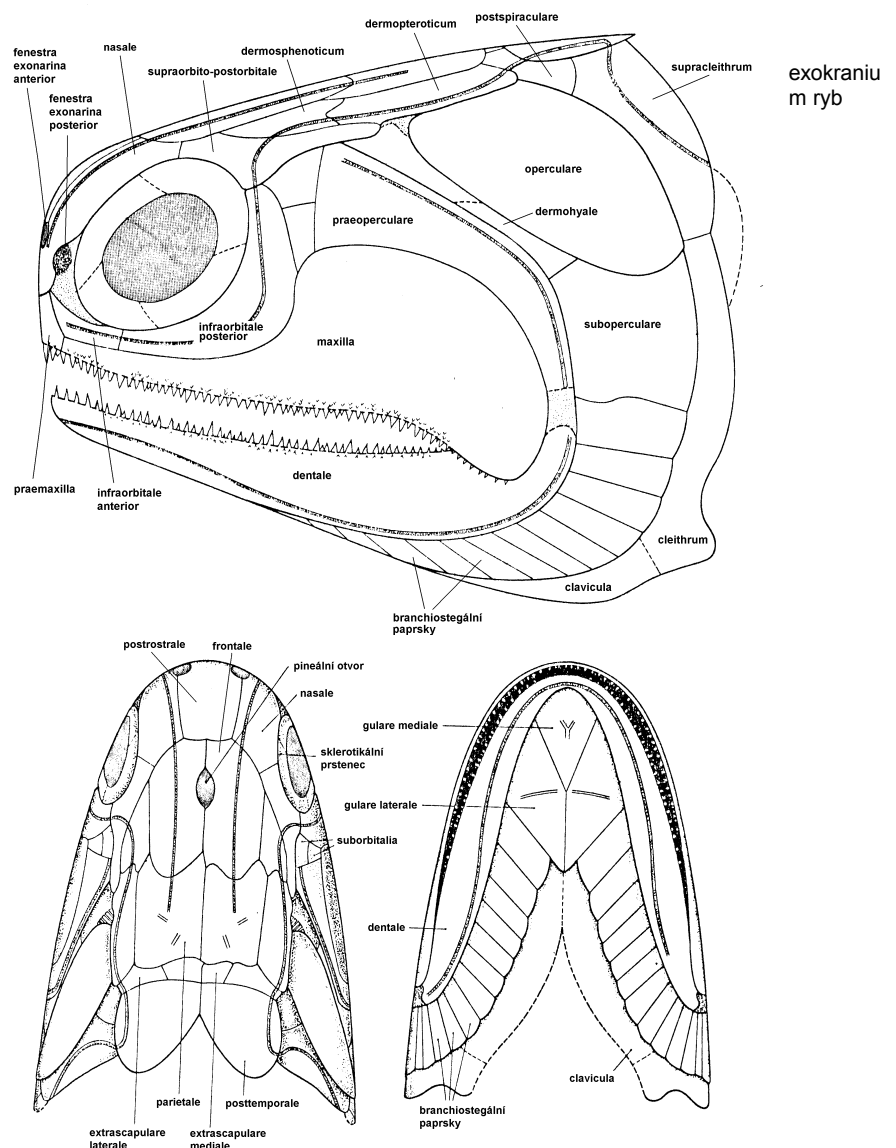
se dřevnou dutinou, takže se poněkud podobaly plakoidní šupině Chondrichthyes. Hlavohrudní štít byl v souvislosti se způsobem života buď dorzoventrálně zploštělý (u forem žijících při dně)



Obr. 121 Hlava primitivního čelistnatce ze skupiny Acanthodii. Podle Watsona (1937).

nebo na průřezu oválný (u volně plovoucích forem). Spodina dutiny ústní byla vždy složena z drobných destiček navzájem spojených vazivem, což umožňovalo její dorzoventrální pohyby a tím nasávání a vypuzování vody z ústní dutiny. Postkraniační skelet byl složen z menších, šikmo postavených desek nebo drobných šupinových destiček; jejich velikost se zmenšovala směrem k ploutvím, což umožňovalo ohebnost. Párové ploutve chyběly (s výjimkou dvou pektorálního přívěsků), ale pokryvné desky vybíhaly na ventrolaterální straně těla v různě prominující kýl (po obou stranách těla po jednom), které sloužily k udržení vertikální polohy. Podobnou strukturu hlavohrudního štítu a postkraniačního pokryvného skeletu měli i primitivní čelistnatci ze skupiny Placodermi, s tím rozdílem, že jejich hlavohrudní krunýř byl primárně rozdělen kloubem na hlavovou a hrudní část (kloub je na úrovni zadního okraje neurálního endokrania). Vždy byl členěn na různý počet menších desek, které lze jen obtížně homologizovat s dermálními kostmi Osteichthyes, i když jsou někdy označovány podobnými názvy (mluví se však o deskách, nikoliv o kostech). Postkraniační část jejich těla (u některých forem i hlavová část) byla kryta drobnými šupinami. Podobně tomu bylo i u druhé skupiny nejstarších čelistnatců (trnoploutví, Acanthodii) kde tělo i hlavu kryly drobné šupiny.

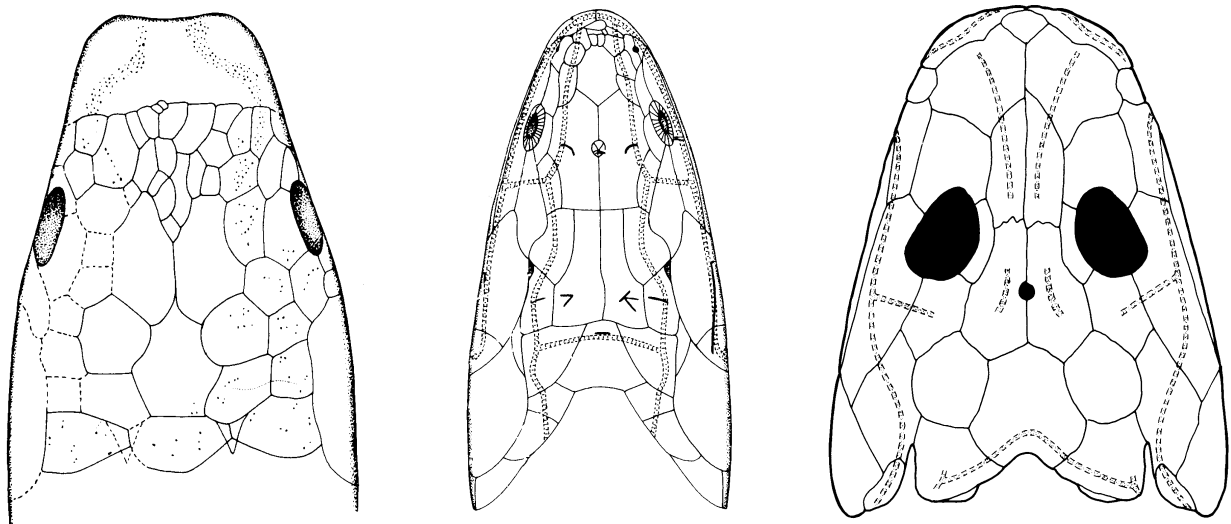
Výchozí typ struktury exokrania ryb lze pozorovat u devonských paprskoploutvých a lalokoploutvých, přičemž u obou těchto skupin je kostní vzorec přibližně stejný. Z didaktických důvodů lze exokranium rozčlenit do několika sérií, které však tvoří přirozené celky (ty jsou vytvářeny v souvislosti s průběhem sensorických linií, na nich dermální kosti zakládají svá osifikační centra). Zmíněné série jsou následující: série horní čelisti, cirkumorbitální série (nezaměňovat s kostmi sklerotikálního prstence!), série preoperkulární, operkulární, pletence lopatkového, střechy lebeční, extrascapulární, a série ústního patra. Je nutné poznamenat, že během času vznikla u ryb dvojí terminologie kostí. První uplatňuje názvy vytvořené v první polovině minulého století nezávisle na



Obr. 122 Lebka primitivního zástupce paprskoploutvých ryb (*Moythomasia*) v laterálním (nahore), dorzálním (vlevo dole) a ventrálním (vpravo dole) pohledu. Podle Jessena (1966).

anatomii člověka. Druhá používá názvy, které vznikly při popisu anatomických struktur u člověka a které se postupně (s rozvojem srovnávací anatomie) začaly užívat i u jiných skupin obratlovců. Proto jedna a tatáž kost může nést např. názvy infraorbitale anterior a lacrimale (kost slzní).

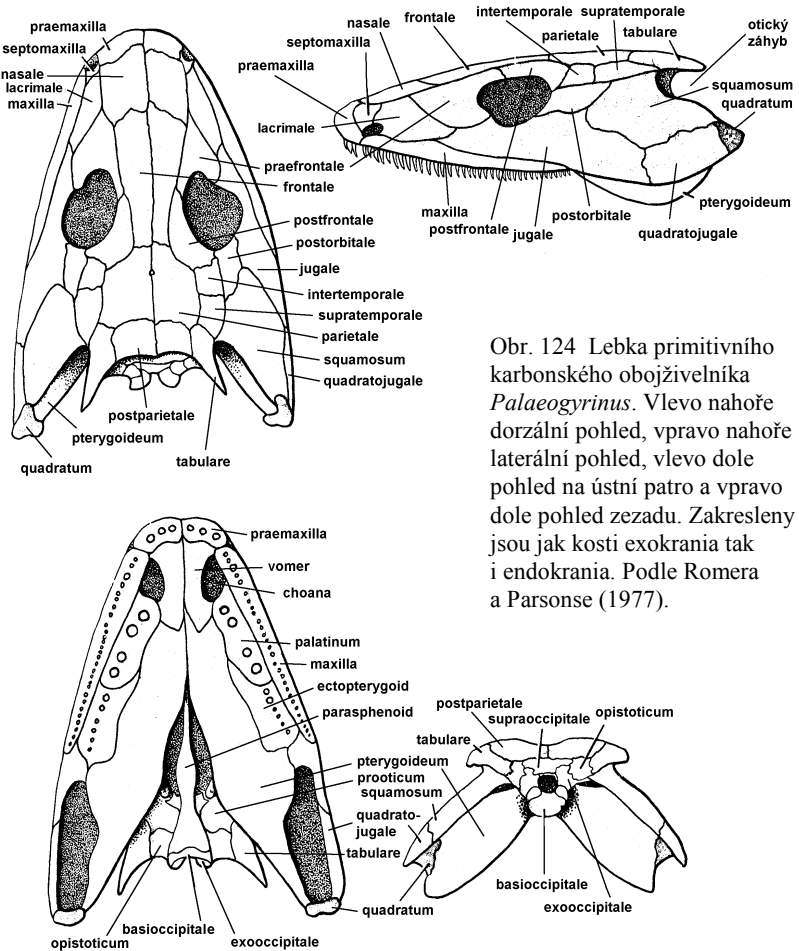
Série horní čelisti zahrnuje **premaxilu**, která se vpředu na symfýze stýká se svým protějškem z druhé strany lebky, a za ní umístěnou **maxilu**. Maxila a premaxila u dvojdyšných chybějí. U lalokoploutvých (a obojživelníků) se za maxilu ještě vkládá **quadratojugale**, které nikdy nenese zuby. *Cirkumorbitální série* je tvořena dvěma kostmi pod orbitou, předním **infraorbitale anterior** (resp. **lacrimale**, **kost slzní**) a zadním **infraorbitale posterior** (resp. **jugale**, **kost jařmová**). Nad orbitou je supraorbitale; u lalokoploutvých jsou dvě, **supraorbitale posterior** (**postfrontale**) a **supraorbitale anterior** (**praefrontale**). U lalokoploutvých se mezi supraorbitale posterior a infraorbitale posterior vkládá **postorbitale**, u paprskoploutvých postorbitale splynulo se zadním supraorbitale v jedinou kost **supraorbito-postorbitale**. *Preoperkulární série* je tvořena štíhlou a obloukovitě zahnutou kostí zvanou **praeoperculare**; u lalokoploutvých jsou opět dvě, **praeoperculare dorsale** (resp. **squamosum**, **kost šupinová**) a **praeoperculare ventrale**. Ventrálním směrem pak tato série pokračuje **kostí zubní (dentale)**; tato kost u dvojdyšných chybí, podobně jako maxila a premaxila. Mezi cirkumorbitální a preoperkulární sérii se často vkládají drobné kosti zvané **suborbitalia**. *Operkulární série* je tvořena velkým **operculare**, před nímž (tedy mezi operculare a praeoperculare) je umístěno **dermohyale**. Pod operculare je **suboperculare** a dále ventrálním směrem řada drobných destiček, zvaných **radii branchiostegi**. Jejich pásmo přechází na ventrální stranu spodní čelisti, kde poblíž symfýzy končí na každé straně větší kostí **gulare laterale**, a se sérií protější strany se spojuje v mediální linii nepárovou **gulare mediale**. U lalokoploutvých ryb jsou spodní elementy operkulární série lemující spodní čelist vždy párové a mohou se označovat jako **infradentalia 1-4** nebo (odpředu) jako **spleniale anterior**, **spleniale posterior**, **angulare** a **surangulare**. Vnitřní povrch Meckelova elementu (viz dále viscerální endokranium) kryjí tři **ossa coronoidea** a pod nimi velké **praearticulare**. Horní úsek operkulární série je volně pohyblivý a jako celek se nazývá skřele; kryje soustavu žaberních oblouků. Naproti tomu dermální kosti zadního okraje lebky jsou včleněny do nepo-



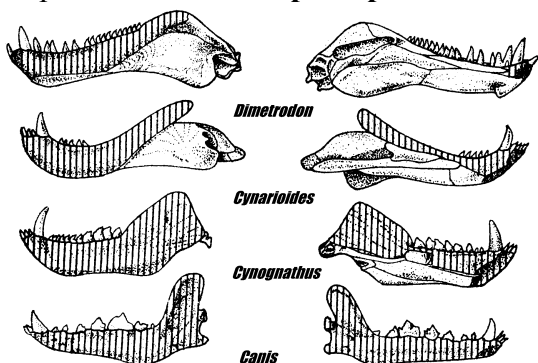
Obr. 123 Kostní schema střechy lebeční devonské dvojdyšné ryby *Dipterus* (vlevo), lalokoploutvé ryby *Eusthenopteron* (uprostřed) a primitivního obojživelníka *Ichthyostega* (vpravo). Z Jarvika (1980).

hyblivého obrysu trupu. Protože z nich vzniká (u suchozemských tetrapodů) dermální část pletence lopatkového, nazývá se toto pásmo *série pletence lopatkového*. Začíná na ventrální straně (v intermandibulárním prostoru) dlouhou **klíční kostí (clavicula)**; tyto kosti přicházející z obou

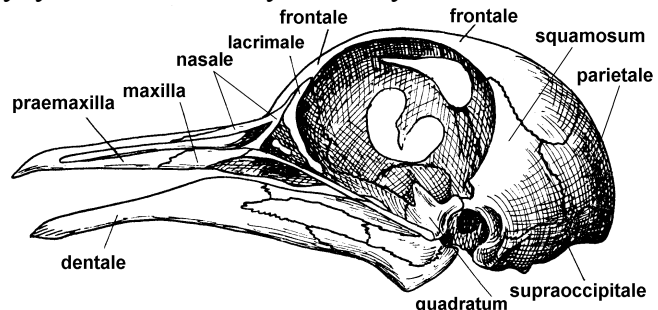
stran lebky mohou být v mediánní linii navzájem spojeny **meziklíčkem (interclavicula)**. Dorzálně na klavikulu navazuje **cleithrum** (k jehož vnitřnímu povrchu přirůstá enchondrálně vznikající scapulocoracoid s kloubní jamkou pro připojení prsní ploutve; viz dále), dále může být vyvinuto **anocleithrum** a **supra-cleithrum**, a na hřbetě se tato série setkává se svým protějškem z druhé strany těla kostí zvanou **posttemporale**. Na dorzální straně lebky je pásmo kostí označované jako **série střechy lebeční**. Avšak mezi toto pásmo a horní konec preoperkulární a operkulární série se vkládá řada drobnějších kostí, které je obtížné zařadit do jakékoliv série. Směrem k orbitě je to **dermosphenoticum** (resp. **intertemporale**), dále dozadu **dermopteroticum** (resp. **supratemporale**) a **tabulare**; zcela vzadu (na horním konci skřelové štěrbině) je to **postspiraculare**. **Střecha lebeční** začíná vpředu **rostrálním komplexem** drobných a nepravidelně uspořádaných kostí (viz např. *Eusthenopteron*), za nímž však je vždy jedno nepárové **postrostrale**. Postrostrale může zasahovat až na přední okraj lebky (k premaxile) v případě, že rostrální komplex chybí. Za postrostrale je pár kostí zvaných **kosti čelní (frontalia)** a za nimi pár **kostí týlních (parietalia)**. Za těmito kostmi se příčně vkládá **extrascapulární série**, tvořená třemi kostmi: nepárovým **extrascapulare mediale** a po jeho straně párem **extrascapularia lateralia**. Na ústním patře lze kromě kostí horní čelisti (premaxila, maxila příp. quadratojugale) vidět vpředu párovou **kost radličnou (vomer)**, za ní paralelně s maxilou je **dermopalatinum** a **ectopterygoid**. Mediálně od ectopterygoidu je **entopterygoid**, a uprostřed nepárová dlouhá kost **parasphenoid**. Všechny tyto kosti mohou být ozubené.



Obr. 124 Lebka primitivního karbonského obojživelníka *Palaeogyrinus*. Vlevo nahoře dorzální pohled, vpravo nahoře laterální pohled, vlevo dole pohled na ústní patro a vpravo dole pohled zezadu. Zakresleny jsou jak kosti exokrania tak i endokrania. Podle Romera a Parsonse (1977).



Obr. 125 Struktura dermální části mandibuly u některých forem savcovitých plazů a savců. Svislým šrafováním je znázorněno expandující dentale. Podle Romera a Parsonse (1977), z Ročka (1985).

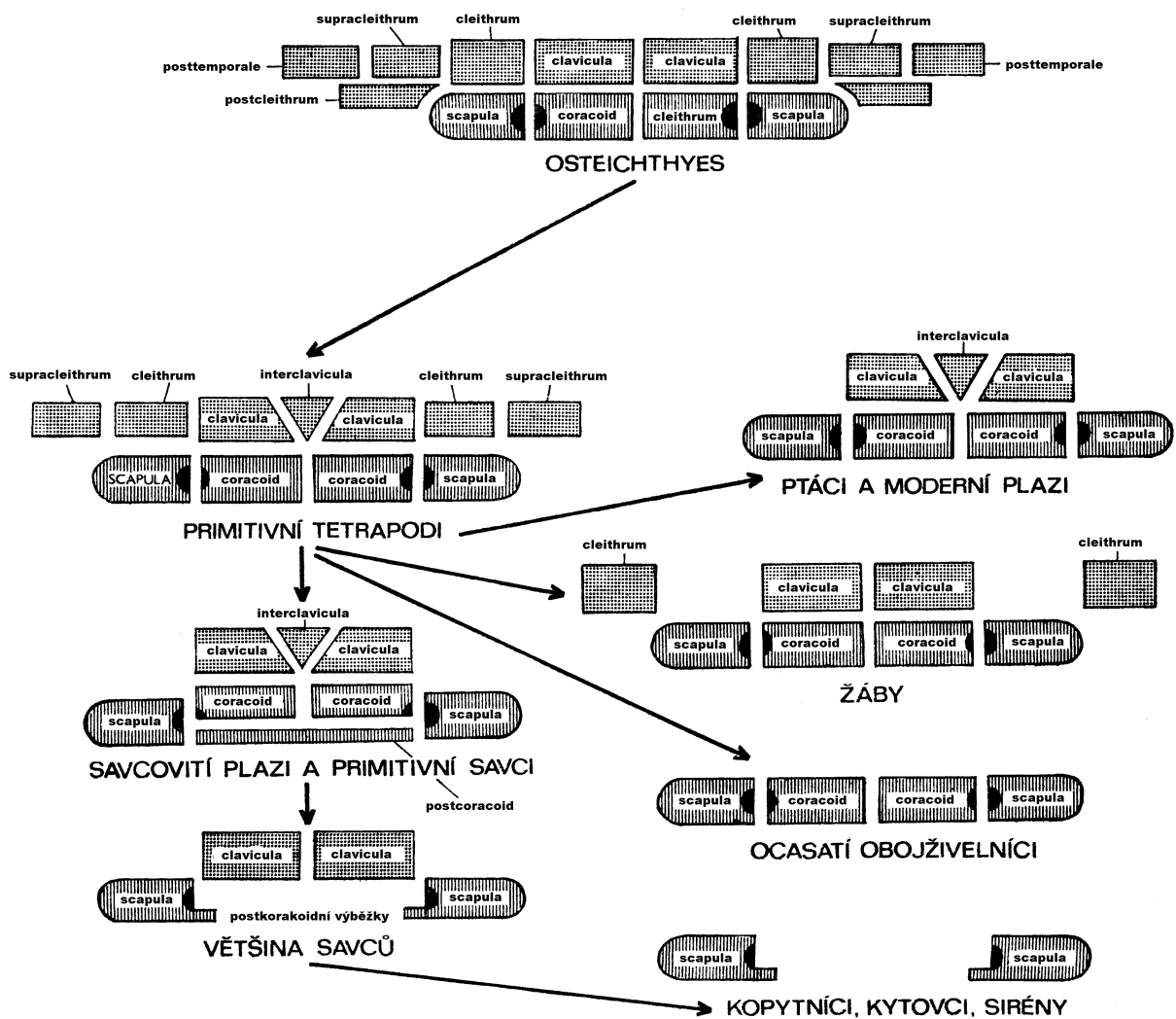


Obr. 126 Lebka mladého holuba v laterálním pohledu. Rohovitý povrch čelisti odstraněn. Podle Grodzinského a kol. (1976).

U obojživelníků je toto schéma v různé míře redukováno a zároveň zde došlo k oddělení pásma pletence lopatkového od lebky. Zadní okraj lebky je tedy tvořen pásmem následujících kostí (ve ventrodorzálním směru): quadratojugale, squamosum, supratemporale, tabulare a postparietale. Mezi squamosum a tabulare se vytvořil **otický zářez**, pod kterým je hyomandibulare (viz dále viscerální endokranium). Vznik plazů s sebou přinesl zánik intertemporale a na spodní čelisti zůstalo pouze jediné spleniale. U ptáků splynuly na horní čelisti premaxila, maxila a nasale, a podobně na spodní čelisti dentale a spleniale, a vytvořila se tak kostěná výztuha zobáku (ta je kryta zrohovatělým pokryvem; viz str. 62). U savců spolu navzájem splynuly ještě některé další kosti (např. premaxila s maxilou a jugale, frontalia a parietalia mezi sebou splynula navzájem, na spodní čelisti pak zůstala jediná dermální kost dentale a ostatní byly eliminovány), jiné vymizely nebo splynuly s kostmi enchondrálního původu, takže na povrch lebky může skrze otvory v neurálním exokranium vystupovat neurální endokranium. Otvory ve spánkové oblasti budou blíže popsány v souvislosti se žvýkačím aparátem obratlovců (viz str. 72).

Dermální část pletence lopatkového primitivních obojživelníků se vyvinula ze série pletence lopatkového lalokoploutvých ryb v důsledku jejího oddělení od lebky a posunu dozadu. Zároveň se však dermální kosti redukovaly, takže se zachovává jen pásmo interclavicula-clavicula-cleithrum-supracleithrum. U žab se zachovává jen clavicula a cleithrum, u savcovitých plazů a savců clavicula, doplněná případně interklavikulou. U ocasatých obojživelníků se der-

dermální
část
pletence
lopatkového

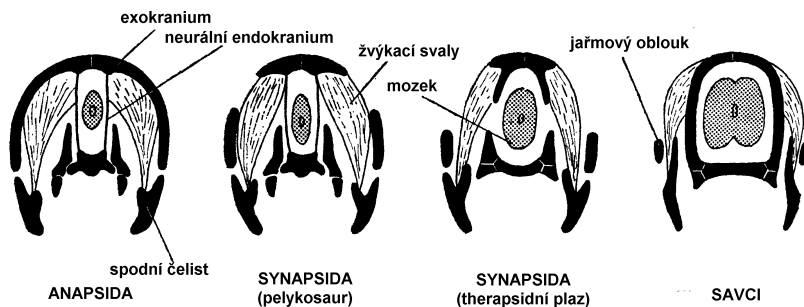


Obr. 127 Schema pletence lopatkového hlavních skupin obratlovců při pohledu z ventrální strany, rozvinuto do plochy. Tečkovaně je znázorněna dermální část pletence, šrafovane enchondrální část. Poloha kloubní jamky pro humerus je vyznačena černě. Suprascapula (chrupavčitá část lopatky) vynechána. Podle Smithe (1960).

mální část zcela redukovala.

Kromě uvedených změn prodělalo exokranium závažné proměny i v souvislosti s rozvojem žvýkacích svalů. Tyto svaly vznikly z adduktoru žaberního oblouku (viz str. 98), který se upínal na epibranchiale a ceratobranchiale poblíž místa jejich vzájemného kloubení. Jeho hlavním úkolem bylo přitahovat tyto elementy k sobě. Z biomechanického hlediska bylo umístění úponů tohoto svalu dosti nevýhodné, protože oba úpony byly velmi blízko kloubu. Dokud šlo o žaberní oblouk, uspořádání vyhovovalo, ale jakmile se kostra oblouku přeměnila na čelisti, dosáhlo se záhy funkčních limitů, protože spodní čelist představovala poměrně dlouhou páku. U vodních čelistnatců a obojživelníků, kteří svoji potravu čelistmi uchopují a polykají živou, mají čelisti pouze fixační funkci a jejich dosavadní svalová výbava postačuje. Se vznikem plazů, kteří svoji potravu usmrcují a ve většině případů i porcují, bylo možné dosáhnout větší síly

spánkové
jámy

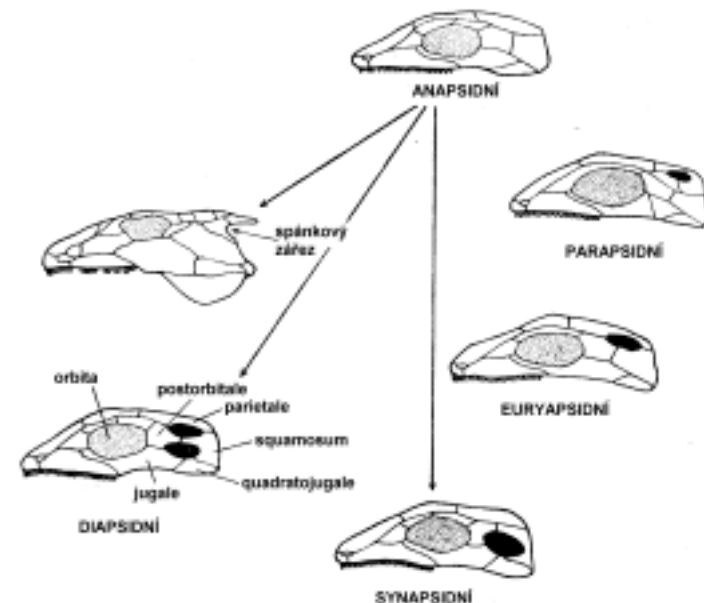


Obr. 128 Mechanismus vzniku spánkových jam u plazů znázorněn na schematizovaných příčných řezech lebky anapsidního plaza (např. zástupce skupiny Cotylosauria), primitivního zástupce skupiny Synapsida, pokročilého zástupce skupiny Synapsida a savce. Podle Grodzinského a kol. (1976).

v čelistech dvojím způsobem: buď posunutím úponových míst žvýkacích svalů dále od kloubu nebo zmožutněním těchto svalů. Je logické, že první možnost by se projevila ve zmenšení ústního otvoru. Druhá možnost však znamenala rovněž problém, protože žvýkáci sval (u pokročilejších amniot již rozčleněný na několik hlav) vybíhal od čelisti nahoru do prostoru mezi

vnější stěnou neurálního endokrania a vnitřním povrchem exokrania (obr. 128). Při kontrakcích tohoto svalu však omezený prostor mezi oběma stěnami nestačil a proto se v místech nejmenší pevnosti exokrania (tedy v místech švů na styku tří kostí) začala tvořit okna. Tato okna se označují jako spánkové jámy proto, že jejich dno je tvořeno stěnou neurálního endokrania.

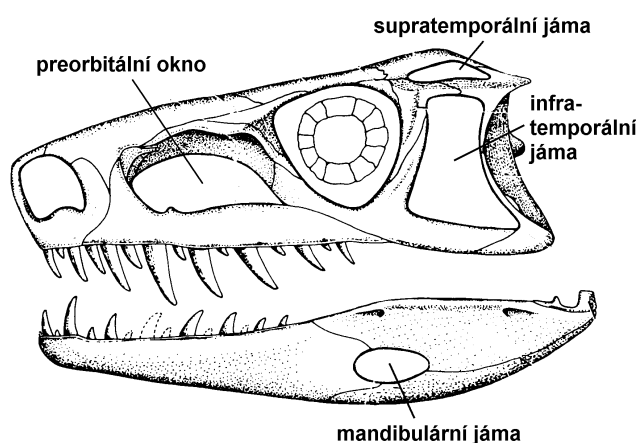
Umístění a počet spánkových jam jsou natolik charakteristické, že se jich dříve používalo jako jedno z hlavních kritérií pro vytvoření systému plazů. Výchozím typem je lebka **anapsidní**, která nemá žádnou spánkovou jámu, neboť žvýkáci svaly jsou ještě vyvinuty slabě. Z tohoto typu se vyvinuly všechny další. Jestliže se spánková jáma vyvinula na místě styku quadratojugale,



Obr. 129 Pozice a počet spánkových jam. Podle Romera, ze Smithe (1960).

jugale, postorbitale a squamosa, nazývá se taková lebka **synapsidní**. Spodní ohraničení jámy je v tomto případě tvořené úzkým mostem zvaným jářmový oblouk. Synapsidní lebka se vytvořila jako chronologicky nejstarší derivát anapsidní lebky (nejstarší Amniota jsou známa z hranice středního a pozdního karbonu, nejstarší synapsidní plazi se objevili již v pozdním karbonu). Evoluce synapsidní lebky je charakteristická rozšiřováním spánkové jámy do té míry, že u savců zaujímá hlavní žvýkáci sval (m. temporalis) značnou část povrchu lebky a rozšiřování jeho úponové plochy mělo za následek u některých skupin sav-

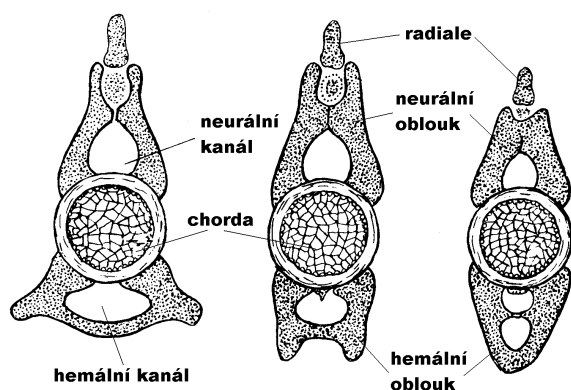
ců (např. u šelem) vznik sagitálního hřebene. U jiných skupin plazů mohly spánkové jámy vzniknout dvě: spodní na stejném místě jako u synapsidů, horní ohraničuje parietale, squamosum a postorbitale. Tento typ lebky se nazývá **diapsidní**. Další dva typy vznikly modifikacemi diapsidní lebky, přičemž se zachovala pouze horní jáma (lebka **euryapsidní**), nebo se horní jáma posunula ještě výše (mimo kontakt se squamosem a postorbitale) a její okraj pak tvoří parietale, postfrontale a supratemporale. Tento typ lebky se označuje jako **parapsidní**. Kromě toho se však vyvinula lebka, která sice nemá žádné spánkové jámy, ale jejich úlohu plní hluboký zářez do zadního lebečního okraje, ve kterém mohou žvýkácí svaly kontrahovat. Zářez však zároveň slouží i mohutným krčním svalům, které u želv zatahují hlavu pod krunýř. Tento typ lebky proto nelze ztotožňovat s anapsidním typem primitivních plazů. Zmohutnění čelistních svalů je patrně rovněž důvodem vzniku mandibulární jámy (viz obr. 130).



Obr. 130 Pozice horní a spodní spánkové jámy, preorbitálního okna a mandibulární jámy u primitivního jamkozubého plaza *Euparkeria*. Podle Ewera (1965).

změněném stavu např. u kopinatce (*Acrania*) nebo recentních kruhoústých (mihule, sliznatky).

Avšak již u starobylých typů obratlovců, u nichž se vyskytla enchondrální osifikace (viz dále) se začala okolo chordy diferencovat skeletogenní tkáň mesodermálního původu (sklerotom), která je v embryonálním somitu umístěna mediálně (přiléhá k chordě a neurální trubici). Ta začala okolo chordy vytvářet různé útvary, které nakonec splynuly do podoby kompletních prstenců.



Obr. 131 Příčný řez páteří jesetera. Vlevo v přední a střední části páteře, pravo v ocasní části. Podle Grodzinského a kol. (1976).

Z těchto prstenců vznikají posléze obratlová centra (viz dále morfologie obratle). V meziobratlových prostorech si však chorda zachovává původní průměr. Výsledkem je, že chorda je v určitých pravidelných vzdálenostech zaškrvena. Již v tomto stavu chorda přestala mít funkci výztuhy a to se ještě dále umocnilo tím, že osifikovaná tkáň obratlových center chordu zcela

Kromě spánkových jam se na lebce některých plazů (např. jamkozubí, dinosauři) vytvořilo více či méně rozsáhlé **preorbitální okno**. Je umístěno před orbitou a mechanismus jeho vzniku je odlišný od vzniku spánkových jam. Patrně vzniklo za účelem odlehčení rostrální části lebky.

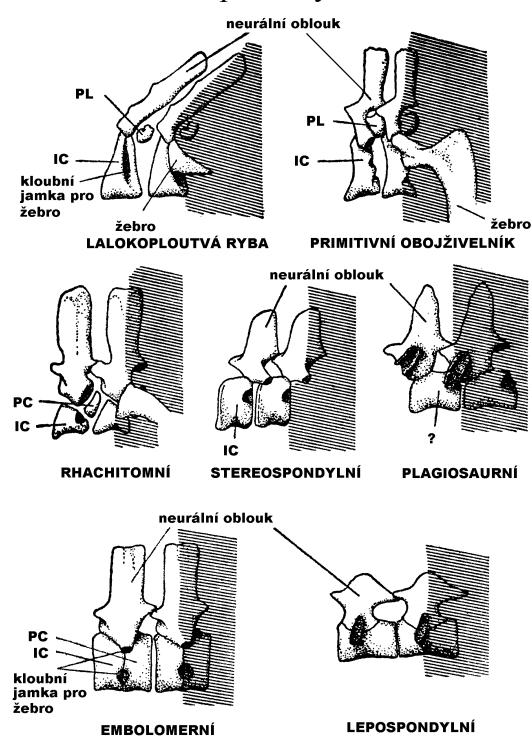
Opěrná soustava obratlovců byla původně tvořena výlučně strunou hřbetní (viz str. 59). Tento trubcovitý útvar embryonálně vzniká podélným odškrčením z dorzální stěny prvostřeva a je to tedy součástí opěrné soustavy, která vzniká z tzv. chordamesodermu (viz str. 16, 17). U vodních obratlovců tento systém zcela postačoval a lze jej nalézt v ne-

obratle

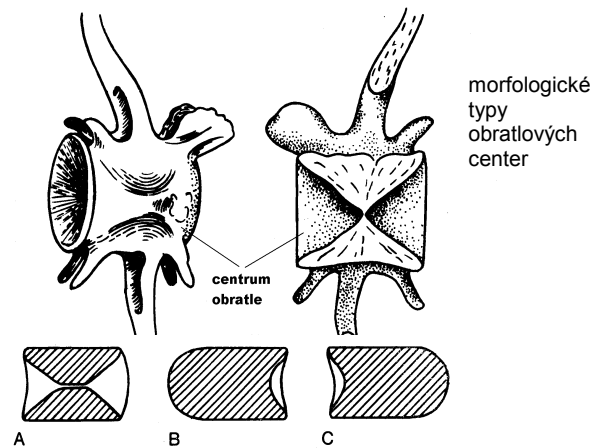
přerušila na řadu izolovaných krátkých částí uložených v meziobratlových prostorech (např. nucleus pulposus u savců).

Z uvedeného je zřejmé, že proces redukce a výsledného rozpadu chordy probíhal v interakci s formujícím se obratlovým centrem. Protože se chorda zachovávala v meziobratlových prostorech, přičemž okraje center k sobě těsně přiléhaly, staly se následkem toho čela sousedních obratlových center konkávní. Jestliže bylo takto formováno obratlové centrum na svém předním (kraniálním) i zadním (kauzálním) povrchu, označuje se takové bikonkávně utvářené centrum jako **amficélní**. Jestliže je na své kaudální straně konkávní (a na kraniální konvexní), nazývá se **opisthocélní** a opačné utváření se nazývá centrum **procélní**. Jestliže je centrum vpředu i vzadu rovné, nazývá se **platycélní**. Opisthocélní a procélní obratle vznikají kombinací dvou faktorů: jednak v důsledku biomechanického utváření morfologicky nediferencovaného primordia, jednak přirůstáním (a osifikací) meziobratlových úseků chordy k předcházejícímu či následujícímu obratlovému tělu.

Tělo obratle je kompaktní až u pokročilých obratlovců. U primitivních lalokoploutvých ryb bylo však rozčleněno na kraniální osifikovanou část zvanou **intercentrum**, které má v primárním stavu podobu na dorzální straně neúplně uzavřeného prstence okolo chordy. Kaudálně je umístěno párové **pleurocentrum** v podobě dvou drobných osifikací na dorzolaterální straně chordy, které se však druhotně může rozšířit do podoby kompletního prstence. Všechny osifikované části byly navzájem spojeny chrupavkou. Tento stav se zachovává u primitivních obojživelníků. U dospělců vyšších obratlovců však obě části splynuly dohromady a vzniklo tak kompaktní centrum.



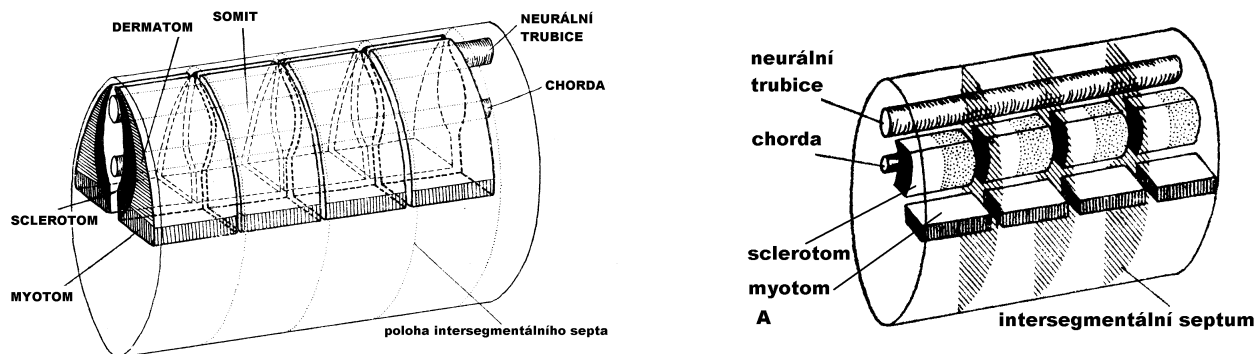
Obr. 133 Rozčlenění obratlového centra primitivních obratlovců na intercentrum a pleurocentrum a typy obratlových center, rozlišených podle vzájemného poměru pleurocentra a intercentra u primitivních obojživelníků. Poloha myosepta znázorněna šrafováním. Podle různých autorů, z Ročka (1985).



Obr. 132 Základní morfologické typy obratlových center. A - amficélní, B - procélní, C - opisthocélní (kraniální směr doprava). Nahoře amficélní typ moderní paprskoploutvé ryby (celkově a na mediálním řezu). Podle Grodzinského a kol. (1976).

Původní rozčlenění na dvě části se však zachovává v rané embryogenezi jako výsledek resegmentace sklerotomu. Na začátku embryonálního vývoje pozice sklerotomu odpovídá úrovni myotomu (ventrální části somitu, ze které vzniká převážně svalstvo; viz str. 17). V určité fázi se však sklerotomy příčně rozdělí na dvě části, z nichž každá splyne s přilehlou částí sousedního sklerotomu. Výsledkem je tedy obratlové centrum (a rovněž další části obratle, např. neurální a hemální oblouky), které zaujímá intersegmentální pozici. Protože meziobratlové svaly, které vznikají z myotomu zůstávají naproti tomu v původní, tedy segmentární pozici, je důležitým výsledkem této resegmentace úpon svalů na sousední obratle. Jiným důležitým výsledkem tohoto procesu je skutečnost že žebra, která se zakládají v myoseptech (tedy přepážkách mezi jednotlivými somity) se mohou kloubit k obratli.

embryonální resegmentace sklerotomu

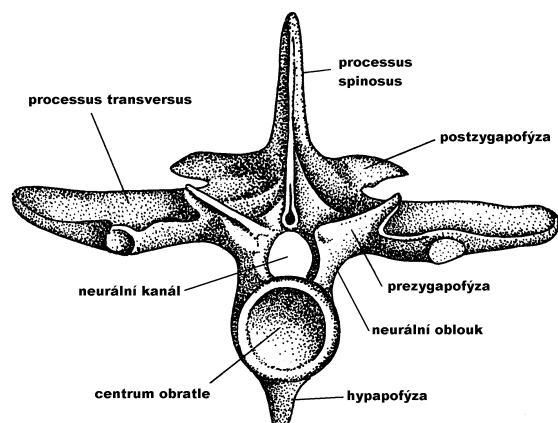


Obr. 134 Schematické znázornění resegmentace mesenchymu během vzniku obratlového centra amniot. Nahoře schema členění somitu, vpravo postup resegmentace. Pozornost zasluhuje stabilní pozice intersegmentálních sept (= myosept) a myotomu (a jeho derivátů). Podle Romera (1970), z Ročka (1985).

morfologie
obratle

Hlavními strukturálními částmi obratle je tedy **centrum**, jehož vznik a morfologie byly právě popsány, a obratlové **oblouky**, což jsou párové útvary přirůstající jednak svými proximálními konci dorzálně a ventrálně k obratlovému centru, jednak navzájem srůstající svými distálními konci. Dorzální oblouky se nazývají **neurální**, protože se sklánějí nad neurální trubici a ve svém souhrnu vytvářejí neurální kanál. Ventrální oblouky jsou v ocasní části těla zrcadlově podobné, protože chrání dorzální tepnu, čímž ve svém souhrnu vytvářejí hemální kanál; nazývají se **hemální**. Distální výběžek splynulých oblouků se v prvním případě nazývá **trnový výběžek (processus spinosus)**, v druhém případě **hemální výběžek**. Hemální oblouky zůstávají v úrovni dutiny břišní nespojené a směřují jako

krátké a tupé výběžky ventrolaterálně. Někdy se označují jako **ventrální žebra**. V místě připojení neurálních oblouků k centru vzniká na každé straně krátký horizontální výběžek zvaný příčný výběžek (**processus transversus**, resp. **diapophysis**). K němu se kloubí proximální hlavice žebra. Subterminální hlavice žebra se však může kloubit i k výběžku vznikajícím na centru (**parapophysis**), takže se žebro kloubí dvěma hlavicemi na dva různé výběžky obratle.



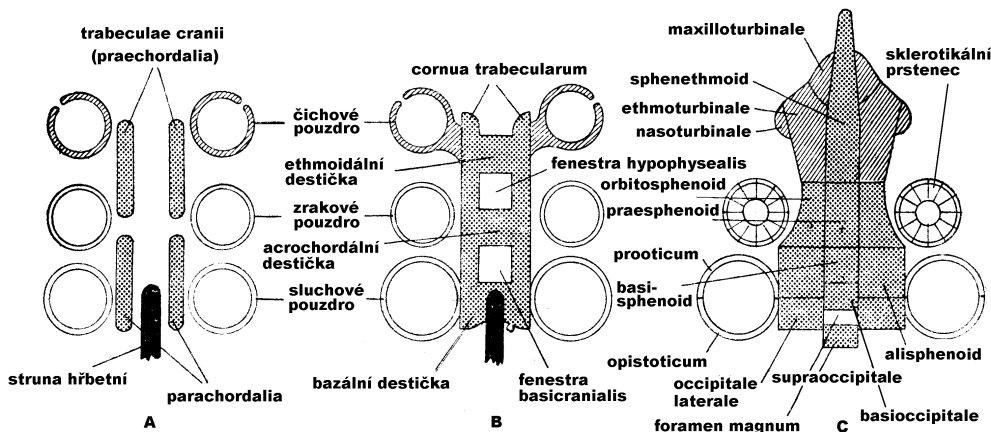
Obr. 135 Hlavní části obratle při pohledu na jeho přední stranu (na příkladu zadního trupového obratle krokodýla). Hypapofýza je rudiment hemálních oblouků. Podle Zittela, Z Grodzinského a kol. (1976).

U vodních obratlovců (včetně ryboještěřů) se obratle vzájemně kloubí sousedními okraji obratlových center. U suchozemských obratlovců se však vyvinula přídavná kloubení prostřednictvím výběžků, které se označují jako **zygapofýzy** a vybíhají z obratle na místě srůstu báze neurálních oblouků s centrem. Pár výběžků, které směřují dopředu a mají kloubní plochu na své dorzální straně se označuje jako **praezygapofýzy**; obdobně výběžky směřující dozadu se nazývají **postzygapofýzy**. Díky zygapofýzám, které vznikly při přechodu obratlovců na souš se podstatně zvětšila vzájemná pohyblivost obratlů a tím celé páteře. U hadů (a v dosti podobném utváření i u krčních obratlů ptáků) se vyvinul ještě další typ kloubení sousedních obratlů prostřednictvím výběžků směru-

jících z okraje neurálního oblouku na úrovni dorzálního okraje neurálního kanálu a zapadajících do konkavity na protilehlém povrchu sousedního obratle. Výběžky se nazývají **zygosfény** a konkavity **zygantra**.

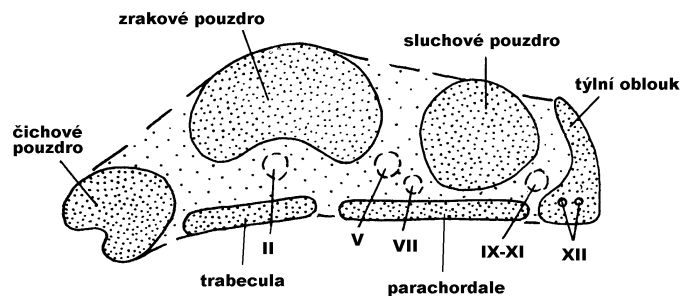
Všechny zmíněné komponenty obratle vznikají embryonálně z původně samostatných částí enchondrální osifikací (viz dále) z mesodermálního mesenchymu. Celek tvoří soustavu, kterou označujeme jako **páteř (columna vertebralis)**. Stejný původ jako páteř má i neurální endokranium (protože vzniká osifikací z chrupavky, nazývá se rovněž **chondrocranium**), jehož

neurální
endo-
kranium



Obr. 136 Schema embryonálního vývoje neurálního endokrania (A, B) a jeho hlavní osifikované části u dospělého zástupce amnio (C). Podle Smithe (1960).

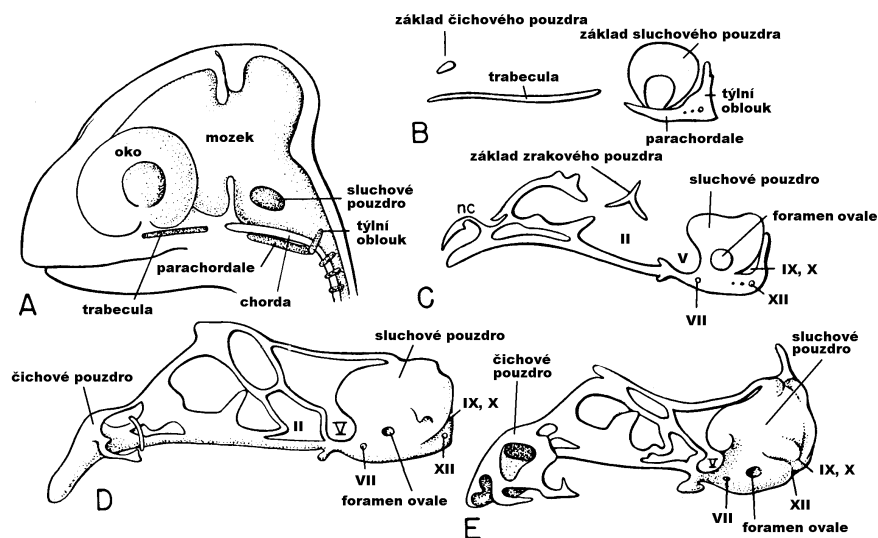
zadní část vznikla splynutím obratlů. Endokranium se embryonálně zakládá jako tři páry navzájem izolovaných pouzder po stranách dvou za sebou situovaných tyčinkovitých útvarů*, z nichž zadní se nazývají **parachordalia** (protože se přikládají k přednímu konci chordy), přední pár se nazývá **trabeculae cranii** (resp. **praechordalia**, protože k nim již chorda nezasahuje). Praechordalia mohou persistovat i u mladších ontogenetických stadií obojživelníků (tzn. u pulců), plazů a ptáků jako tzv. **cornua trabecularum** (sing. **cornu trabeculae**).



Obr. 137 Schema raného embryonálního stadia (odpovídající schematu A na obr. 136) neurálního endokrania v laterálním pohledu. Týlní část lebky si zachovává v rané embryogenezi podobu izolovaného obratlového neurálního oblouku (není vyznačen na obr. 136 A a B). Pozice kranálních nervů vyznačena římskými číslicemi. Podle Romera a Parsonse (1977).

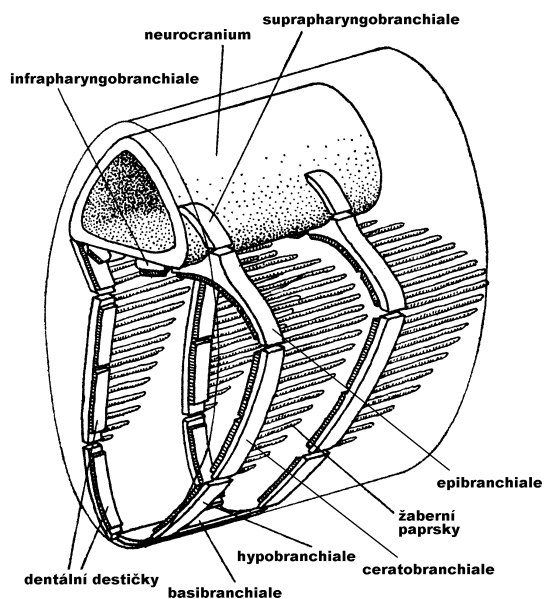
Zmíněná pouzdra se vpředu nazývají **čichová**, resp. **ethmoidální** (protože obsahují párový čichový orgán), střední **zraková**, resp. **optická**, a zadní se nazývají **sluchová**, resp. **otická** (obsahují statoakustický orgán). Později v ontogenezi parachordalia a praechordalia navzájem srůstají a vytváří se tak lebeční báze vpředu vybihající zmíněnými trabekulárními rohy (**cornua trabecularum**). Tyčinky se rozšiřují do plochy a spojují se se svými protějšky protilehlé strany můstky; přední se nazývá **ethmoidální destička**, střední **acrochordální destička** a zadní se nazývá **bazální destička**. Okna, která zůstávají v bázi lebeční se nazývají **fenestra hypophysealis** (přední, pod hypofýzou) a **fenestra basicranialis** (zadní, u předního konce chordy). Čichová a sluchová pouzdra posléze přirůstají k bázi lebeční; volná zůstávají pouze zraková pouzdra. Zmíněná okna v bázi lebeční se nakonec rovněž uzavřou a vznikne tak báze lebeční tvořená společným elementem zvaným **trabecula communis**. Z tohoto základu vznikají izolované osifikace označované (odpředu dozadu) jako **sphenethmoid** (resp. **ethmosphenoid**), **praesphenoid**, **basisphenoid** a **basioccipitale**. Po stranách báze lebeční vznikají vpředu osifi-

* Přední pár tyčinek jsou původně elementy žaberních oblouků (viz dále), které byly začleněny do báze neurokrania až druhotně. Důkazem je jejich původ z neurální lišty (viz str. 24-25, obr. 38).



Obr. 138 Embryogeneze neurálního endokrania ještěrky v laterálním pohledu. Na obr. A jsou uvedeny pro usnadnění orientace nejdůležitější embryonální části lebky v topografických souvislostech s mozkiem a okem. A je nejranější stadium, E nejpokročilejší. Podle de Beera (1937)

kace označované jako **turbinalia** (**maxilloturbinalia**, **ethmoturbinalia**, **nasoturbinalia**), což jsou zčásti osifikované struktury čichového pouzdra. V úrovni zrakových pouzder vzniká po stranách báze lebeční **orbitosphenoid**, v úrovni sluchových kapsul přední **alisphenoid** a vzadu **occipitale laterale** (resp. **exooccipitale**). Zrakové pouzdro osifikuje v podobě drobných kostí **sklerotikálního prstence** vyztužujících pohyblivou oční bulvu. Sluchová pouzdra osifikují ze dvou částí, z nichž přední je označované jako **prooticum**, zadní jako **opisthoticum**. Velký týlní otvor (**foramen magnum**), kterým do neurokrania přichází mícha, je dorzálně dotvořen osifikací, která se označuje jako **supraoccipitale**. Báze lebeční spolu se stěnami sluchových a čichových pouzder, a v úrovni zrakového pouzdra oběma orbitosfenoidy, vytváří vertikální stěny, které ohraničují prostor označovaný jako **mozková schránka** (**cavum**, resp. **cavitas cranii**). Střechu této schránky tvoří příčná přemostění, tzv. **tecta**, která mezi sebou mohou ponechávat otvory nebo mohou navzájem splývat a vytvářet kompaktní střechu. Neurální endokranium předků suchozemských obratlovců bylo na rozhraní optické a otické části rozděleno kloubem zvaným **intrakraniální kloubní aparát** na dvě části; toto rozdělení se zachovává u raných ontogenetických stadií obojživelníků, u vyšších tetrapodů zaniká.



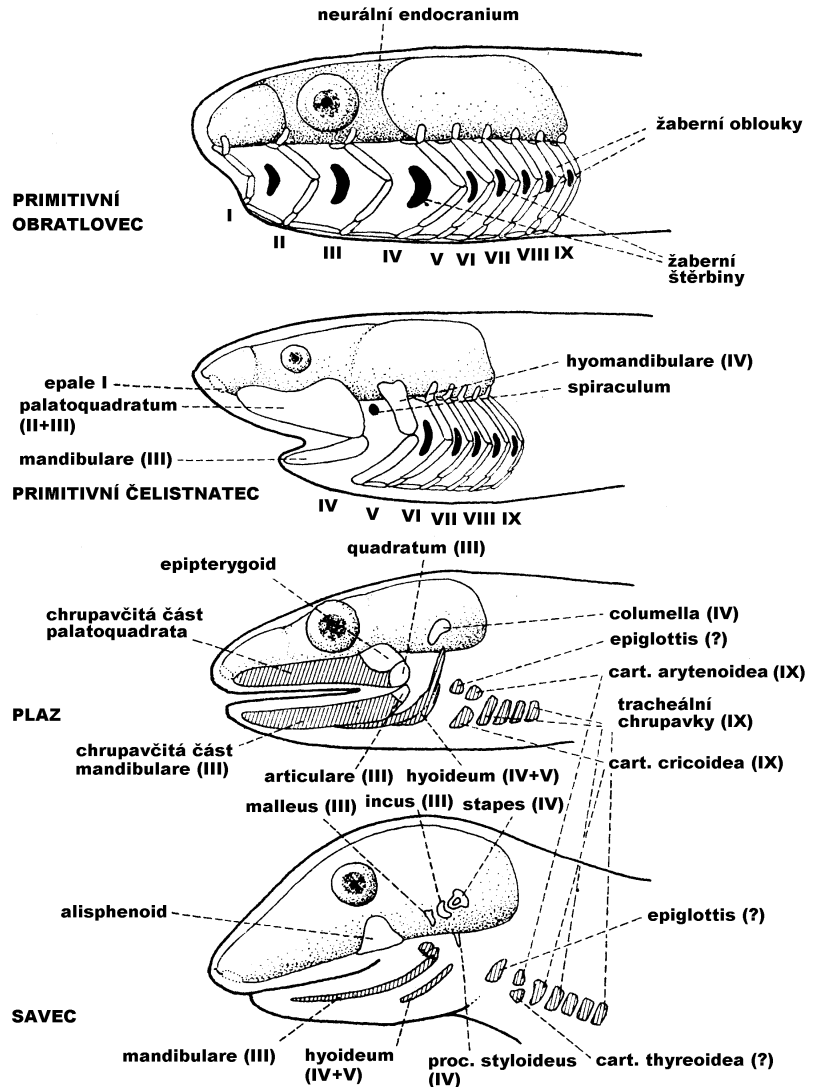
morfologie žaberního oblouku

Obr. 139 Schema základního členění žaberního oblouku a topografický vztah žaberních oblouků vůči neurálnímu endokranium. Z Ročka (1985).

Je nutné se zmínit o tom, že primárně (např. u Osteichthyes) je celé neurální endokranium osifikované, teprve později u obojživelníků (v důsledku evoluční blokády osifikačního procesu) zůstávají některé části na stadiu chrupavky (pak je oprávněný název chondrokranium) a osifikované zůstávají pouze rudimenty (pak se označují výše uvedenými názvy). Někdy však proces vytváření neurálního endokrania nedospěje ani do stadia chrupavky a pak se vazivové části lebky nazývají **fontanely** (sing. **fontanella**; na rozdíl od větších otvorů nepřekrytých vazivem, které se označují názvem **fenestra**; menší otvory jako **foramen**).

Viscerální endokranium se zakládá z původně nediferencovaných **žaberních oblouků** (**arcus branchialis**), z nichž každý je v primárním stavu složen z řady samostatných elementů zvaných **branchialia**. Dorzální pár slouží k fixaci oblouku na neurální endokranium a protože je tento pár nad trá-

vicí trubicí, nazývají se tyto elementy pharyngobranchialia. To, které směřuje podle stěny neurokrania dorzálně se nazývá **suprapharyngobranchiale**, druhé, opírající se o ventrální stranu neurokrania se označuje jako **infrapharyngobranchiale**. Obě navazují svými ventrálními konci na **epibranchiale**, to dále na **ceratobranchiale** a **hypobranchiale**; poslední z nich se na ventrální straně kloubí se stejnojmenným elementem protější strany. Zatímco dorzálně je vzájemný odstup žaberních oblouků (a tedy velikost žaberní štěrbiny) udržován místem jejich fixace na neurokranium, slouží ventrálně ke stejnému účelu tyčinka postavená mezi sousední žaberní oblouky v mediální rovině; označuje se jako **basibranchiale***. Celý oblouk není stavěn ve vertikální frontální rovině, nýbrž epibranchialia jsou ukloněna mírně posteroventrálně, a naopak ceratobranchialia (a tím i hypobranchialia) od místa svého kloubení s epibranchialií jsou ukloněna mírně anteroventrálně. Epibranchialia a ceratobranchialia se tedy při bočním pohledu stýkají pod určitým úhlem, což byla důležitá predispozice pro vznik čelistního kloubu.



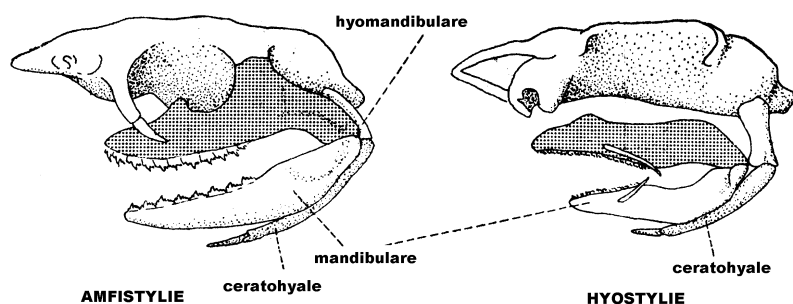
Obr. 140 Schema znázorňující modifikace viscerokrania během evoluce obratlovců. Šrafovaně jsou znázorněny deriváty žaberních oblouků, které zůstaly na stadiu chrupavky. Částečně podle Remaneho, Storcha a Welsche (1976).

Původní hypotetická forma měla žaberní oblouky v plném počtu (odpovídajícím devíti metamerám; viz obr. 33, 35) a stavěné podle uvedeného schematu. Tento stav se jen s mírnými obměnami zachoval u kruhouústých (nejen recentních, ale i paleozoických), u nichž se vytvořilo ústní ústrojí na zcela jiném funkčním principu než u čelistnatých obratlovců. Vznik čelistí byl podmíněn rozsáhlou přestavbou viscerokrania v oblasti předních tří oblouků. První oblouk (zvaný **terminální**, protože se nachází na předním konci hlavy) částečně (svrchními elementy) přirostl k bázi čichového pouzdra, z větší části zcela zmizel. Epibranchialia druhého (**premandibulárního**) a třetího (**mandibulárního**) oblouku srostla prostřednictvím tenké kostěné laminy zvané **vinculum** do podoby útvaru zvaného **palatoquadratum**. Obě epibranchialia se na

evoluční změny viscerokrania

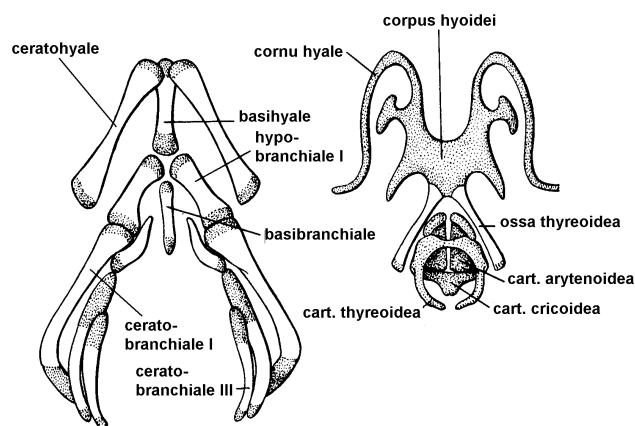
* Tato terminologie se používá rovněž ve své zjednodušené podobě, kdy místo celého slovního základu "branchiale" se používá jen přípony "-ale" (tedy pharyngeale, epale, ceratale, hypale, basale). Tím, že se do těchto názvů zahrne jako základ navíc označení příslušného oblouku (tedy terminální, premandibulární, hyoidní, atd. (viz dále), lze označení stručnou formou ještě zpřesnit: např. epibranchiale mandibulárního oblouku je epimandibulare, ceratobranchiale hyoidního oblouku ceratohyale apod.

palatoquadratu primitivních lalokoploutvých i paprskoploutvých ryb zachovávají jako zesílené části zvané **pars autopalatina** (epibranchiale druhého oblouku) a **pars pterygoquadrata** (epibranchiale třetího oblouku). Spodní část druhého oblouku zanikla, ze spodní části třetího oblouku se zachovalo ceratobranchiale,



Obr. 141 Dva z možných způsobů připojení palatoquadrata k neurokraniu. Podle Goodriche (1958).

Palatoquadratum a mandibulare se u všech obratlovců s výjimkou savců účastní na stavbě čelistního kloubu a proto z důvodů funkčně mechanických zůstávají kloubní části těchto elementů osifikované i u obojživelníků a vyšších tetrapodů. Osifikovaná část palatoquadrata se nazývá **quadratum**, osifikovaná část mandibulare se označuje jako **articulare**. U savců se z těchto dvou drobných osifikací stávají pravděpodobně sluchové kůstky; z articulare **kladívko (malleus)**, z quadrata **kovadlinka (incus)**. Palatoquadratum se fixuje k neurokraniu několika způsoby. Spojení může být pouze pomocí elastických vazů a pak se nazývá **streptostylie**, ale často se připojuje i prostřednictvím horní části následujícího, tedy hyoidního oblouku a pak se nazývá **hyostylí**. Jestliže se palatoquadratum připojuje k neurokraniu přímo (vpředu) i prostřednictvím hyoidního oblouku (vzadu), nazývá se toto spojení **amfistylie**. Někteří obratlovci (např. chiméry) mají palatoquadratum pevně srostlé s neurokraniem a spojení se označuje jako **holostylie**.



Obr. 142 Žaberní aparát obojživelníků: vlevo larvální stav (macarát jeskynní), vpravo adult (jazylka skokana). Podle Romera a Parsonse (1977).

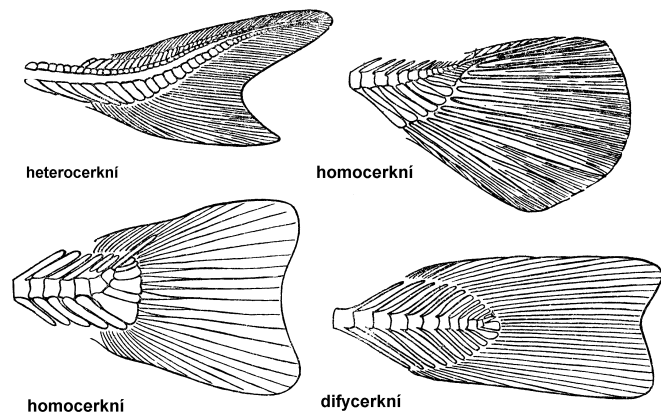
hyoidei), zbytek hyoidního a celý první posthyoidní oblouk se mění na přední a zadní rohy jazylky (**cornua anteriores, cornua posteriores**). Další posthyoidní oblouky se silně redukují a dávají vznik hrtanovým chrupavkám (**cartilago arytenoidea, cartilago cricoidea**, u savců chrupavce štítné, **cartilago thyreoidea**), případně dalším strukturám (např. **processus styloideus** savců).

U primárně vodních obratlovců zůstává za čelistním obloukem řada funkčních žaberních oblouků, které však mohou být různým způsobem pozměněny. U obojživelníků (s výjimkou žab, u nichž se na vzniku sluchové kůstky podílí i zadní část palatoquadrata) se epibranchiale hyoidního oblouku (označované jako **hyomandibulare**) přetváří na sluchovou kůstku (**columella auris**), která je někdy označována jako **stapes**, protože je s touto sluchovou kůstkou savců homologická. Spodní část hyoidního oblouku, celý další oblouk, a basibranchiale mezi nimi se u suchozemských tetrapodů přetvořilo v **jazylku (hyoideum)**, přičemž basibranchiale tvoří centrální část zvanou **tělo jazylky (corpus hyoidei)**, zbytek hyoidního a celý první posthyoidní oblouk se mění na přední a zadní rohy jazylky (**cornua anteriores, cornua posteriores**). Další posthyoidní oblouky se silně redukují a dávají vznik hrtanovým chrupavkám (**cartilago arytenoidea, cartilago cricoidea**, u savců chrupavce štítné, **cartilago thyreoidea**), případně dalším strukturám (např. **processus styloideus** savců).

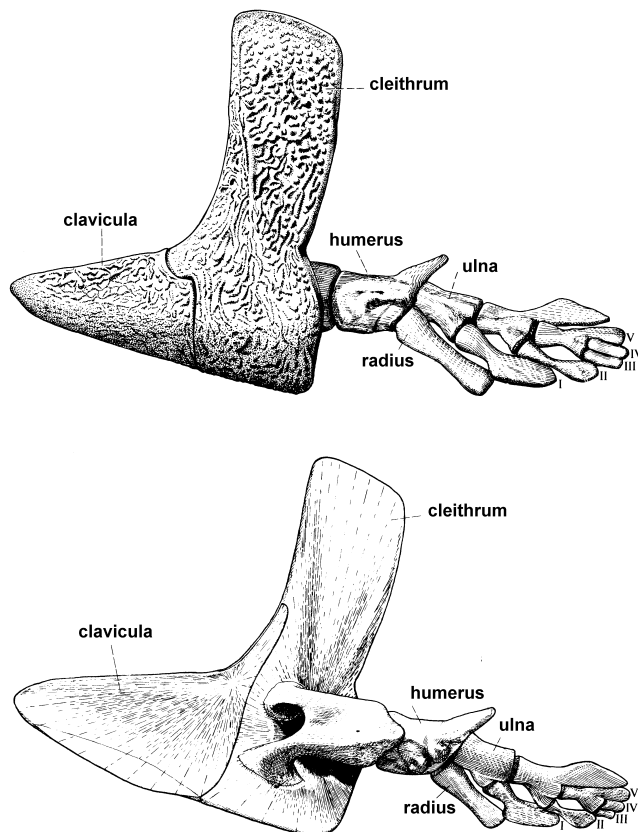
Enchondrální část pletence lopatkového a celý pletenec pánevní a skelet ploutví a končetin tetrapodů vzniká osifikací mesodermálního mesenchymu přes stadium chrupavky, tedy stejně jako neurální endokranium. Nepárové ploutve mají v primitivním stavu distální část kostry tvořenou řadou kostěných tyčinek zvaných **radialia**, která se proximálně kloubně připojují k destičkovitým útvarům zvaným **basalia** (naopak distálně se k nim pojí lepidotrichia nebo ceratotrichia). Ocasní ploutve Osteichthyes mají charakteristický vnější tvar, který vznikl odvozením z původní **heteroceršní ploutve** (kde páteř směřuje do dorzálního laloku), přes **ploutev homoceršní** (ploutev vně symetrická, páteř ale stále směřuje do dorzálního laloku), k **ploutvi difyceršní** (vně i uvnitř symetrická). Kromě těchto typů je ještě **ploutev hypoceršní**, kde páteř směřuje do spodního, hypochordálního laloku.

Dermální část pletence lopatkového byla zmíněna na str. 71. Enchondrální část tohoto pletence je u vodních obratlovců vyvinuta ve formě tripodního útvaru zvaného **scapulocoracoid** (viz obr. 144), ke kterému se kloubí proximální část prsní ploutve (u lalokoploutvých humerus). U suchozemských tetrapodů se tento jednolitý útvar rozpadl na **lopatku (scapula)** a **kost krkavčí (coracoid)**. Je pozoruhodné, že u savců se enchondrálně zakládá i část kosti klíční (clavicula), přestože u nižších obratlovců je to typická dermální kost. Pletenec lopatkový se k páteři připojuje pouze prostřednictvím svalů.

Pletenec pánevní je tvořen pouze enchondrálními kostmi (protože nikdy nebyl součástí lebky). U rybovitých obratlovců je to drobná trojúhelníkovitá párová či jednolitá kost, která je volně uložena ve svalovině. Již u nejstarších obratlovců je pletenec pánevní rozčleněn ve tři kosti navzájem spojených švy, které se stýkají v kloubní jamce (**acetabulum**) pro připojení femuru. Dorzálně je umístěna **kost kyčelní (ilium)**, která se kloubí s příčnými výběžky jednoho či více sakrálních obratlů a připojuje tak celý pletenec k páteři. Ventrální část pánve tvoří dopředu směřující **kost stydká (pubis)** a dozadu směřující **kost sedací (ischium)**. Pubis se stýká se svým protějškem z druhé strany, takže celá pánev má u kvadrupedních obratlovců podobu horizontálně orientovaného dutého válce. U bipedních obratlovců a zvláště u primátů se tento válec postavil do svislé polohy, přičemž spodní část se

skelet
ploutví

Obr. 143 Typy ocasních ploutví u kostnatých ryb (Osteichthyes). Podle Grodzinského a kol. (1976).

končetinové
ploutve

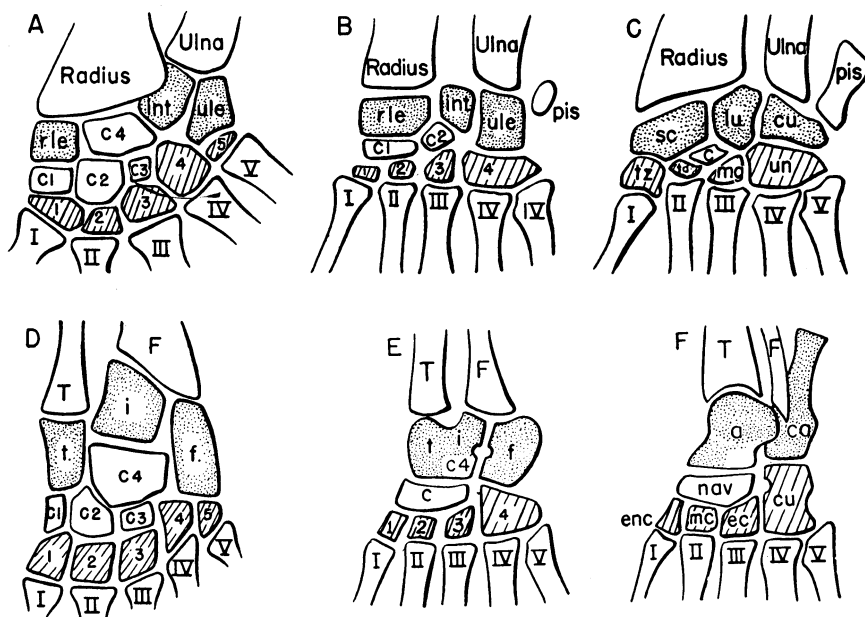
Obr. 144 Spodní část pletence lopatkového a kostra přední párové končetiny primitivní lalokoploutvé ryby. Nahoře laterální pohled, dole mediální pohled. Podle Jarvika (1980).

uzavřela modifikovanými ocasními svaly (viz str. 94). Pouze v tomto případě tedy skutečně připomíná nádobu, tedy pánev.

Párové ploutve obecně mají kostru podobnou kostře nepárových ploutví, u některých skupin Osteichthyes (např. lalokoploutví) se však proximální elementy zmnožují do charakteristického schematu. Na přední končetině je to **humerus** a na něj navazující **ulna** a **radius**, na zadní **femur**, **tibia** a **fibula**; tyto kosti tvoří obecné schema proximální části končetiny i u suchozemských obratlovců. Distálně navazuje karpální a tarsální část končetiny (**carpus** a **tarsus**), které vznikly až u suchozemských obratlovců a umožňují ohyb. Obě části jsou tvořeny třemi řadami elementů: proximální řada karpů obsahuje radiale, intermedium a ulnare, střední řada v původním stavu 4 **centralia**, a distální řada elementů zvaných **carpalia distalia**, která přiléhají k bázi každého prstu; označují se číslicemi. V případě tarsu je proximální řada tvořena elementy zvanými **tibiale**, **intermedium** a **fibulare**, na ně navazuje řada **centralií**, a na ně posléze řada kostí zvaných **tarsalia distalia**. Na tyto distální elementy navazují na přední končetině **metacarpalia**, na zadní **metatarsalia** (vždy v počtu 5), a na ně posléze článkované prsty (**digiti** na přední končetině, **phalangi** na zadní). Carpus může být dotvořen rovněž přídatnými osifikacemi (**os pisiforme** je osifikací šlachy).

Z uvedeného přehledu opěrné soustavy obratlovců je patrné, že se kosti zakládají v několika různých typech a různým způsobem, což lze vysvětlit tím, že jejich primární funkce

není biomechanická, nýbrž že má souvislost s fyziologií (intenzitou metabolismu). U nejstarších obratlovců existovala kostní tkáň, ve které ještě nebyly zastoupeny kostní buňky; proto se nazývá **kost acelulární**. Tento typ kostní tkáně se zachoval např. v bazální části plakoidní šupiny žraloků. Naproti tomu **kost celulární** zahrnuje kostní buňky (osteoblasty, osteocyty, osteoklasty). Existuje ve dvou základních typech, rozlišitelných podle způsobu osifikace. První z nich je **kost dermální** (zvaná rovněž krycí, protože je vždy plochá a umístěna těsně pod povrchem těla); vzniká osifikací (činností osteo-



Obr. 145 Schema kostí karpu (horní řada) a tarsu (dolní řada) u primitivního tetrapoda (A, D), primitivního plaza (B, E) a savce (C, E). Proximální série kostí vyznačena tečkováním, distální série šrafována. Distální carpalia a tarsalia jsou vyznačena arabskými číslicemi, prsty římskými číslicemi. a - astragalus; c, c¹ až c⁴ - centralia; ca - calcaneum; cu - cuneiforme v karpu; cuboideum v tarsu; ec - vnější cuneiforme; enc - vnitřní cuneiforme; f - fibulare; t - tibiale; i, int - intermedium; lu - lunare; mc - střední cuneiforme; mg - magnum; nav - naviculare; pis - pisiforme; rle - radiale; sc - scaphoideum; t - tibiale; T - tibia; td - trapezoideum; tz - trapezium; ule - ulnare; un - unciforme. Podle Romera a Parsonse (1977).

blastů) přímo ze škóry (osifikace ve vazivu, tedy **osifikace endesmální**). Z předchozího výkladu vyplývá, že sem patří povrchové kosti lebky (exocranium) a z nich vzniklá část pletence lopatkového). Druhým typem je **kost chondrální** (zvaná rovněž náhradní, protože nahrazuje chrupavčité primordium, které vzniká chondrifikací z vaziva). Tento typ osifikace se nazývá **enchondrální** a v kompletní podobě zahrnuje tři stupně: vazivo, ze kterého činností **chondroblastů** a posléze **chondrocytů** vzniká chrupavka, z ní pak činností **osteoblastů** vzniká základní hmota kostní, do níž se kostní buňky uzavírají (dutinky se nazývají **lakuny**) a v důsledku toho inhibují;

v tomto stavu se nazývají **osteocyty**. Ty se v případě nutnosti (např. při reparaci zlomenin) mohou znovu aktivovat do podoby osteoblastů, nebo do podoby tzv. **osteoklastů**, což jsou kostní buňky se schopností kostní tkáň rozrušovat (např. při zvětšování dřevné dutiny během růstu dlouhých kostí). Tato možnost reverze kostních buněk vysvětluje, proč se kostní zlomeniny mohou hojit, zatímco chrupavka nikoliv.

Kromě vaziva v subepidermální vrstvě a chrupavky mohou osifikovat i další typy tkání, např. šlachy (u ptáků), svaly (baculum, resp. os penis některých savců) či zbytky chordy v mezi-

Tab. 3 Synonymika karpálních elementů.

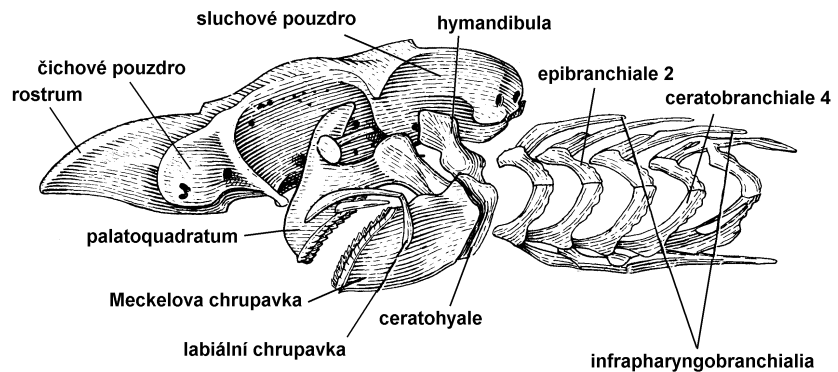
Obecná terminologie	Anatomie savců	Anatomie člověka
radiale	scaphoideum	scaphoideum (resp. naviculare)
intermedium	lunare (resp. semilunare)	lunatum
ulnare	cuneiforme	triquetrum
pisiforme	pisiforme	pisiforme
centrale	centrale	chybí
carpale distale 1	trapezium	trapezium
carpale distale 2	trapezoideum	trapezoideum
carpale distale 3	magnum	capitatum
carpale distale 4	unciforme	hamatum

obratlových prostorech u savců. Zvláštní zmínku si rovněž zaslouží skutečnost, že se intenzita osifikace ektotermních a endotermních obratlovců makroskopicky projevuje v histologii kosti. U první skupiny, jejíž metabolismus je úzce korelován s teplotou okolního prostředí, roste kost v přírůstkových vrstvách podobných letokruhům v kmenech stromů; širší a světlejší vrstvy odpovídají obdobím aktivity živočicha, zatímco tenké a tmavé vrstvy odpovídají obdobím sníženého metabolismu, tedy hibernace nebo estivace. Na tomto principu je založena metoda zjišťování individuálního stáří ektotermních živočichů (skeletochronologie). U druhé skupiny přirůstá kost v koncentrických vrstvách okolo cév, probíhajících centrálním kanálkem; soubor těchto vrstev se nazývá Haversův systém.

U některých skupin obratlovců kost jako výsledné stadium osifikace zanikla (v důsledku progresivní blokady osifikačního procesu) a celá kostra nebo její část může zůstat na stadiu chrupavky (doplněné persistující chordou). Tato chrupavka může být impregnována anorganickými látkami, takže výsledné stadium se makroskopicky podobá kosti, nevzniká však činností osteoblastů. Tento typ chrupavky se nazývá **kalcifikovaná chrupavka** a vyskytuje se u Chondrichthyes. Protože však pravá kostní tkáň je u žraloků rudimentárně zastoupena v obratlových centrech, a protože báze plakoidní šupiny je rovněž tvořena modifikací kostní tkáně, soudí se, že kalcifikovaná chrupavka vznikla redukcí a substitucí původní kostní tkáně.

Je tedy zřejmé, že 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).

kalcifikovaná chrupavka



Obr. 146 Lebka žraloka *Squalus acanthias* při pohledu z levé strany. Celek je tvořen kalcifikovanou chrupavkou a odpovídá neurálnímu a viscerálnímu endokraniu. Dermální exoskelet je zcela redukován. Podle Marinelliho a Strengera (1959).

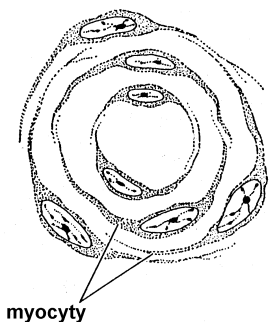
Je tedy zřejmé, že opěrná soustava obratlovců embryonálně vznikla jako derivát všech tří zárodečných listů (rohovité vrstvy epidermis z ektodermu, žaberní oblouky z neurální lišty ektodermu, dermální a chondrální kosti z mesodermu a chorda z entodermu).

Svalová soustava

Svalovou soustavu je obtížné vyčlenit jako samostatný orgánový systém, protože úzce souvisí s mnoha dalšími. Je především svázána s opěrnou soustavou (svaly se upínají na exoskelet nebo endoskelet, čímž jej zpevňují a zároveň činí pohyblivým). Svaly jako kontraktilní orgány se podílejí na pohybu živočicha z místa na místo (lokomoci, takže se podílejí na stavbě a funkci pohybové soustavy), ale také na pohybech jednotlivých částí živočicha (např. na dýchacích pohybech, takže je nutné je zahrnout mezi součásti dýchací soustavy). Svalová vlákna jsou obsažena ve stěnách cév nebo vybíhají z vnějších stěn cév a upínají se na okolní struktury; v obou případech svými kontrakcemi vyvolávají proudění tekutin v těchto cévách a jsou tedy součástí oběhového systému (platí to i pro případy, kdy proudění tělních tekutin je vzbuzováno prostými pohyby jednotlivých částí těla). Svaly jsou také významnou součástí trávicí soustavy (zajišťují peristaltiku a tím posun potravy v trávicí trubici). U obratlovců a některých skupin bezobratlých se svalstvo rovněž výrazně podílí na thermoregulaci (tzn. udržování stálé teploty těla; viz např. svalový třes). Je tedy vidět, že svaly jsou významnou součástí mnoha orgánových soustav*.

Svalovou soustavu lze však přesto poměrně jednoznačně definovat, a to na základě fyziologických vlastností svalů (což stojí mimo předmět této přednášky) a na podkladě jejich embryonálního původu. Jak u bezobratlých tak i obratlovců totiž většina svalů vzniká z mesodermu (s několika výjimkami, o kterých bude zmínka dále) a v obou případech se člení do dvou fyziologicky, biochemicky, histologicky a způsobem inervace se odlišujících typů, které označujeme jako svaly hladké a svaly příčně pruhované. **Hladké svaly** se vyznačují (kromě jiného) pomalou reakcí na podráždění, **příčně pruhované svaly** naproti tomu reakcí nepoměrně rychlejší. Mezi oběma typy svalové tkáně existuje řada přechodů, a i když se při zběžném pohledu může zdát, že hladká a pomalu pracující svalovina je evolučně původnější (což pravděpodobně je), vyvinula se účinněji a rychleji pracující příčně pruhovaná svalovina i u řady skupin bezobratlých, které známe již z raného paleozoika (u mlžů a ramenonožců jsou dokonce adduktory schránky tvořeny oběma typy svaloviny, přičemž jejich část tvořená příčně pruhovanou svalovinou se stará o rychlé uzavření schránky, zatímco část tvořená hladkým svalstvem zajišťuje její pevné a dlouhodobé uzavření). U členovců se dokonce vyvinula příčně pruhovaná svalovina do podoby jedné z nejvýkonnějších tkání v živočišné říši vůbec, a to v podobě létacích svalů hmyzu; v této souvislosti je však nutné podotknout, že vysoká frekvence kmitání křídel některých druhů (až 10^2 Hz) je umožněna rovněž elastickými vlastnostmi těch elementů kutikuly, ke kterým se svaly připojují (viz níže).

U jednobuněčných živočichů se vzácně vyskytují kontraktilní vlákna (**myonemy**, sing. **myonema**), která jsou srovnatelná co do funkce se svalovými vlákny (**myofibrilami**) mnohobuněčných. Nemají však nic společného se stejnojmennými výběžky buněk myoepithelu žahavců (viz níže a obr. 148). Pohyb prvků je většinou umožňován bičíky, změny tvaru těla a pohyb vnitřních organel prouděním cytoplasmy. Ani v případě primitivních mnohobuněčných (např. Porifera) ještě nelze mluvit o svalových vláknech, protože změny tvaru těla umožňují jednotlivé buňky zvané **myocyty**. Jsou soustředěny především v blízkosti oscula a kanálů, které prorážejí stěny tělního vaku, a fungují jako svěrače (sphinctery). Histologicky se poněkud podobají buňkám hladkých svalů



myocyty

Obr. 147 Koncentrické uspořádání myocytů okolo otvoru ve stěně tělního vaku živočišné houby. Podle Bayera a Owreho (1968).

* Z terminologického hlediska je vhodné připomenout, že pod pojmem **svalstvo** se v dalším textu rozumí celá svalová soustava nebo soubor svalů tvořící její část (např. somatické svalstvo, svalstvo končetin apod.). Na rozdíl od toho se názvem **svalovina** označuje svalová tkáň, resp. typ svalové tkáně.

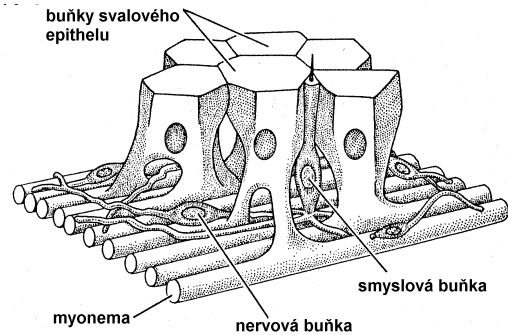
a podle některých autorů jsou možná jejich evolučními předchůdci.

Pravá svalová tkáň se však diferencovala až na strukturální úrovni žahavců a je nutné zdůraznit, že se tak stalo paralelně se vznikem nervové tkáně. Na rozdíl od vyšších mnohobuněčných vznikla však svalová tkáň žahavců z epithelů ektodermálního a entodermálního původu (z epidermis a trávicího epithelu) a histologicky se od nich liší jen tím, že stěny jednotlivých buněk vyběhají v kontraktilní výběžky. Soubor těchto buněk se nazývá **myoepithel** a výběžky jednotlivých buněk tohoto svalového epithelu se nazývají **myonemy** (podobně jako v případě kontraktilních vláken jednobuněčných). Vlastní buňky myoepithelu ektodermálního původu si zachovávají pozici původního epithelu (tedy kolmo k povrchu těla, s bází směřující k mesodermální vrstvě), zatímco myonemy jsou uspořádány paralelně s povrchem těla. Stejně je uspořádán svalový epithel vzniklý z entodermálního trávicího epithelu (gastrodermu). V obou případech mohou myonemy vytvářet podélné i cirkulární obvodové svazky (u polypů, resp. medúz z převahou jednoho či druhého typu) a navzájem se funkčně doplňují. Podélné svazky vytvářejí jednoduché retraktory (zatahovače) ramen, zatímco okružní fungují jako svěrače ústního otvoru nebo jednotlivých částí tělní dutiny. Rovněž u žeberatek (*Ctenophora*) je svalovina částečně (chapidla) entodermálního (entomesoderm?) původu, zakládá se však z mesenchymu.

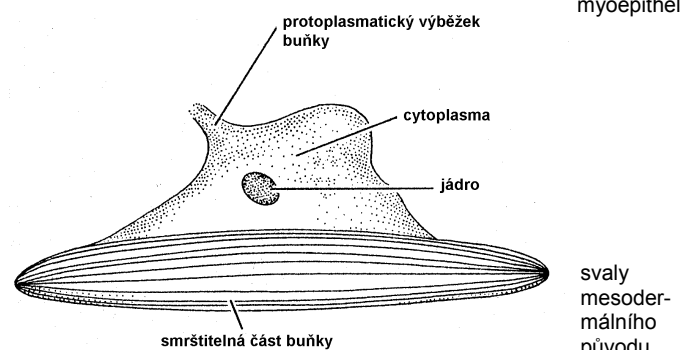
Podobného embryonálního původu jsou svaly některých skupin, kde se mesoderm redukoval (souhrnný název pro tyto skupiny je Pseudocoelomata; viz str. 15). Svalový vak u nich z tohoto důvodu chybí, ale pruhy svalstva se vytvořily pravděpodobně z ektodermálního mesenchymu. U skupiny Nematoda jsou buňky svalů podélně uspořádaných těsně pod epidermis spojeny s nervovými pruhy vlastními výběžky (obr. 149), což je výjimečný případ, protože u ostatních živočichů je nervosvalové spojení zajišťováno výběžky nervových buněk.

U všech ostatních skupin živočichů, kde jsou vyvinuty všechny tři zárodečné listy, se svaly zakládají z mesodermu, přičemž se již u primitivních forem (např. *Ctenophora*) diferencovaly do podoby antagonisticky působících celků, které umožňují řadu činností, např. pohyb, přijímání potravy, dýchání apod. Jedná se vesměs o typické buňky hladkého svalstva, někdy dosahující značných velikostí. Pokud jsou uspořádány do souvislých vrstev, připomínají poněkud vak (proto se v případě vnější vrstvy označují jako **svalový vak**), jehož periodické kontrakce umožňují pohyb (např. u kroužkavců). Podobný vak přimykající se k trávicí trubici umožňuje periodickými svalovými stahy (peristaltickými pohyby) posun trávené potravy.

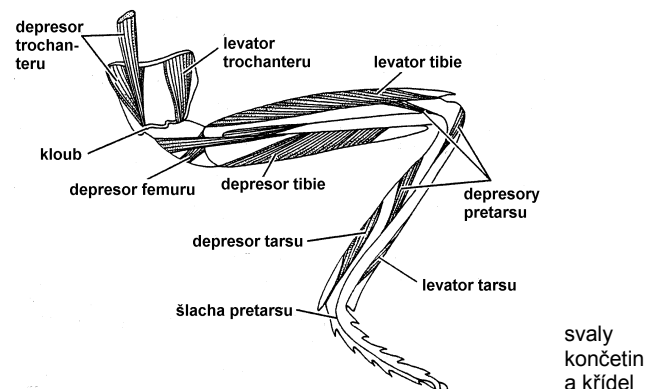
U členovců je pravidelné uspořádání svalů upínajících se na vnitřní povrch kutikuly porušeno vznikem končetin. Podobně jako u obratlovců je končetinové svalstvo možné rozdělit na svaly, které



Obr. 148 Uspořádání buněk svalového epithelu žahavců. Podle Mackie a Passana (1968).

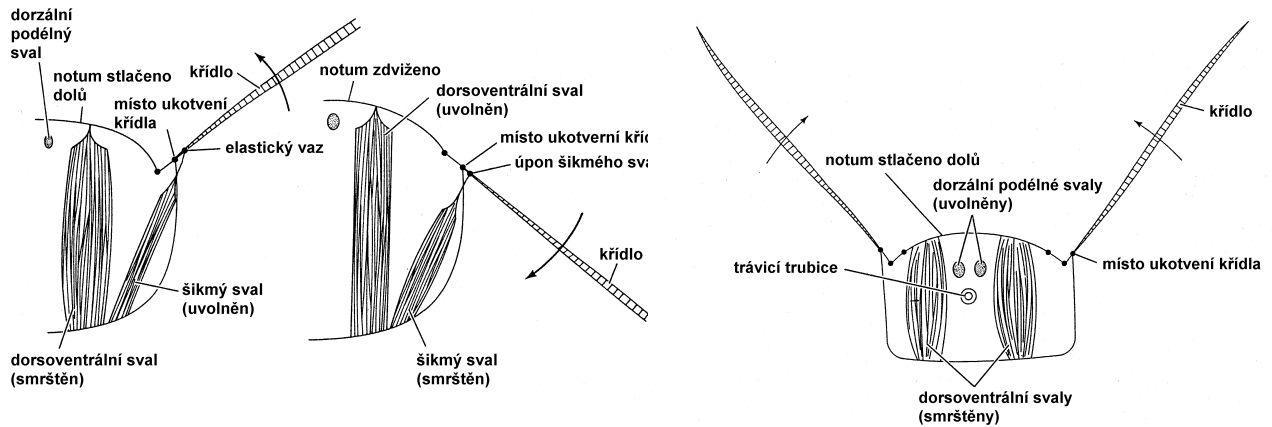


Obr. 149 Svalová buňka samice rodu *Ascaris* (Nematoda, Rhabditia) s proximální částí protoplasmatického výběžku, kterým je buňka napojena na nervovou soustavu. Podle Brusca a Brusca (1990).



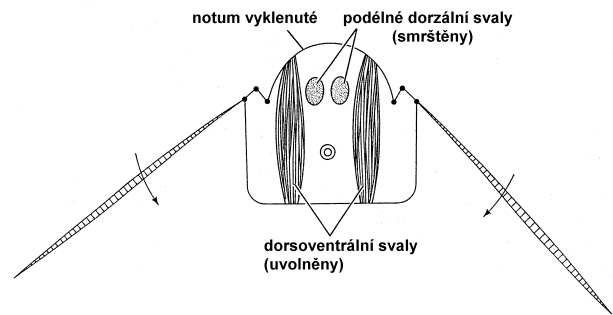
Obr. 150 Končetinové svaly nohy hmyzu. Podle Brusca a Brusca (1990).

se jedním koncem upínají na tělní článek a druhým koncem do končetiny (viz obr. 150) a na svaly, jejichž celý průběh (tedy i oba úpony) jsou v končetině. O svalech křídla hmyzu byla již zmínka; pohyb křídel vzbuzovaný střídavými kontrakcemi a uvolňováním létacích svalů je patrný z obr. 151. Přitom je významné nejen uspořádání svalů a jejich úpony, ale rovněž způsob ukotvení křídla k příslušným elementům kutikuly a pohyb a deformace těchto elementů. Svaly křídel hmyzu se člení na ty, které jsou přímo přichyceny ke křídlu a na ty, které vyklenují notum (dorzální část kutikuly) či jej celé zdvihají. Kmitání křídla u těch druhů, které mají nízký počet

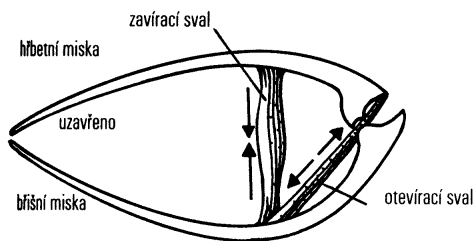


Obr. 151 Schema dvou variant uspořádání křídelních svalů hmyzu na příkladu vážky (nahofe) a zástupce skupiny Hemiptera (vpravo). Pohyb křídel je zajišťován jak svaly upínajícími se přímo na křídlo, tak i svaly pohybujícími částmi kutikuly. Podle Brusca a Brusca (1990).

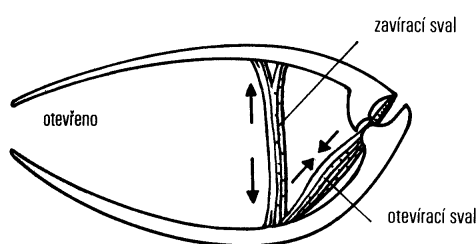
kmitů (např. motýli, vážky) je dán kapacitou nervového vlákna přenášet vzruchy a schopností svalů se opakovaně smršťovat. Avšak u dvojkřídlých, blanokřídlých a některých brouků, tedy u skupin s vysokým počtem kmitů, se mechanismus kmitání křídla zdokonalil tím, že se na něm podílí pružnost kutikuly. Na počátku letu se křídlo rozkmitá činností dorsoventrálních svalů (asi do 100 kmitů za vteřinu) a poté se na vibracích křídel začnou podílet střídavé deformace kutikulárních segmentů. Tím se dosáhne intenzity, kterou již neovládají nervové vzruchy, ale pouze ji "přiživují". Vibrace je tak z velké části zajišťována mimosvalovou složkou, tedy pružností kutikulárního exoskeletu.



svalová soustava ramenonožců



svalová soustava mlžů



Obr. 152 Mechanismus otevírání a zavírání schránky ramenonožce. Podle Shrocka, z Beurlena a Lichtera (1997).

Svaly ramenonožců tvoří poměrně složitou soustavu, která umožňuje jak otevírat tak i zavírat schránku a prodlužovat či zkracovat stvol. Centrálně jsou umístěny dva svěrače (**adduktory**), které schránku uzavírají, dále dva svaly příčné (**transmediální**), umožňující pohyb misek do stran, a tři páry tzv. svalů bočních (**laterálních**), které pohybují miskami v podélném směru, tedy dopředu a dozadu. Misky otevírá pouze jediný sval, tzv. vrcholový (**umbonální**).

Naproti tomu u mlžů svaly schránku pouze zavírají. Misky se navzájem přitahují svaly (**svěrači, adduktory**), které zanechávají na vnitřním povrchu misky tzv. **svalový vtisk**. Jestliže jsou přítomny dva svěrače, přední a zadní, označujeme takovou situaci jako **dimyární**. Jestliže přitom byly svaly přibližně stejně mohutné, označuje se takový stav navíc jako **isomyární**.

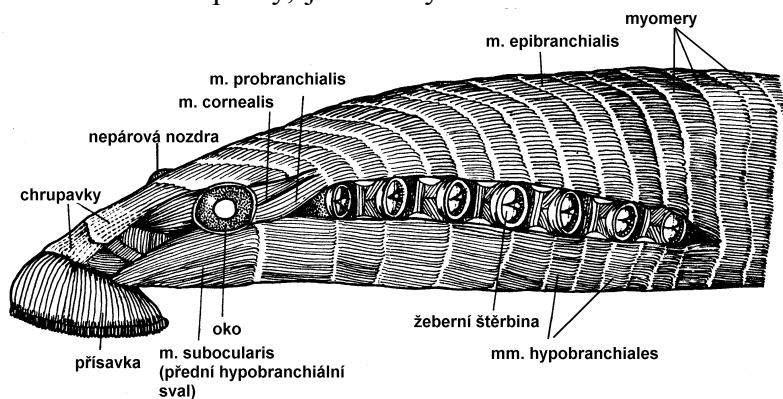
Jestliže byly naopak různě velké, pak se označují jako **anisomyární**, resp. **heteromyární**. Velké množství mlžů však má pouze jediný svěrač, který je umístěn uprostřed misky. Takové mlže nazýváme jednosvalové (**monomyární**). Bylo již řečeno (str. 82), že u některých mlžů jsou svěrače jak z příčně pruhované svaloviny, tak i hladké svaloviny. Svaly působící při otevírání misky u mlžů chybí (na rozdíl od ramenonožců), protože otevření schránky zajišťuje dorzální vaz, který se při uvolnění svěracích svalů smrští.

Tento ligament vznikl z vnější konchiolinové vrstvy a proto se původně upínal na vnější povrch misek. Ligament se může nepřerušeně upínat od přední části dorzálního okraje až po zadní část (**ligament amfidetický**), nebo může být mezi oběma vrcholy přerušen, takže se skládá ze dvou či dokonce více částí (**ligament dvojité** nebo **složený**), nebo může být vytvořen pouze před vrcholem (**ligament prosodetický**) či za vrcholem (**opisthodetický**). Tyto typy vazů jsou vzhledem k jejich původu z vnější konchiolinové vrstvy patrné i při zavřených miskách. U evolučně pokročilejších mlžů se ligament rozšířil až na vnitřní povrch schránky; tento typ vazů se označuje jako **vnitřní ligament (resilium)**. Resilium není na zavřené schránce vidět. Původní vnější ligament však zůstává i v těchto případech zachován.

Svalnatá noha je dalším svalovým orgánem měkkýšů. Používá se k pohybu a hrabání, a u mlžů tvarem poněkud připomíná sekeru (proto se někdy mlži nazývají Pelecypoda; od řec. pélekys = seker a pous = noha). Noha přisedlých nebo vrtavých mlžů může zcela zakrtnět. Uvnitř nohy některých mlžů je tzv. **bysogenní dutina**, která komunikuje na povrch těla otvorem. Ve stěně dutiny jsou žlázy, které produkují konchiolinovou hmotu v podobě vláken (**bysová vlákna**, resp. **bysus**), kterými se mlži mohou (většinou dočasně) fixovat k podkladu. U plžů je spodní strana nohy opatřena brvami a jednobuněčnými žlázami vylučujícími sliz. Drobní plži se pohybují převážně pomocí brv, větší vlnovitými svalovými kontrakcemi; vylučovaný sliz umožňuje klouzání po podkladu (po určitou dobu se zachovává v podobě slizové stopy). Do nohy rovněž zabíhají **retraktory** (zatahovací svaly), které se svým opačným koncem upínají na vnitřní povrch schránky a často zde zanechávají svalové vtisky. Tyto svaly se částečně podílejí na lokomoci, mají však rovněž schopnost zatahovat tělo včetně nohy do schránky. Hlavonožci většinou žijí pelagicky a jsou součástí nektonu (mohou se aktivně pohybovat); pohybovým orgánem je zde noha, která vyčnívá před ústní otvor a je rozčleněna do četných chapadel. Zbytek nohy na spodní straně těla se změnil ve zvláštní nálevkovitý útvar (**hyponom**), kterým je voda rytmicky vypuzována stahováním svalnaté stěny pláště. Hlavonožci se proto pohybují kaudálním koncem těla dopředu.

Svalový systém obratlovců tvoří přibližně třetinu až polovinu celkové váhy těla obratlovce, což je dáno především skutečností, že se významnou měrou podílí na funkci pohybové soustavy. Jak však již bylo řečeno v úvodu této kapitoly, jsou svaly součástí i mnoha dalších systémů, které s pohybovou soustavou přímo nesouvisí. Hladké svalstvo je např. součástí trávicí, dýchací a oběhové soustavy.

Hladké svalstvo vzniká z embryonálního mesenchymu mesodermálního původu; vzniklo modifikací pojivových tkání. Je především součástí trávicího traktu a s ním souvisejících struktur, např. stěn vývodů trávicích žláz, stěn močového měchýře a stěn dýchacích tubic. Kromě toho však tvoří i stěny orgánů, které vznikly diferenciací stěn



Obr. 153 Metamerne uspořádané svalstvo larvy kruhoústých (minoha, larva mihule). V trupové části je svalstvo segmentováno do podoby nečleněných myomer, v hlavové části je tato pravidelnost porušena soustavou žaberních štěrbin na sérii epibranchiálních a hypobranchiálních svalů, které se v okolí oka a ústního otvoru mohou ještě dále diferencovat. Podle Grodzinského a kol. (1976)

typy
ligament

svalnatá
noha
měkkýšů

původ
svalstva
obratlovců

coelomové dutiny. Jsou to např. stěny cév a pohlavních vývodů. Navíc je hladké svalstvo i v pojivových tkáních kůže a podkoží, kde může být rozptýleno mezi jinými tkáněmi a tvoří tudíž dobře odlišitelné celky. To platí pro hladké svalstvo obecně.

Srdeční svalstvo (**myocardium**) vzniká ve splanchopleuře (endocardiu, viz str. 19). Morfologická diferenciacie srdce bude popsána v rámci oběhové soustavy (str. 126-128). Protože tyto svaly jsou permanentně aktivní po celou dobu existence organismu (často desítky let), mají svoji inervaci zcela nezávislou na inervaci ostatních částí svalové soustavy.

Příčně pruhované svalstvo vzniká většinou z embryonálních myotomů a tvoří největší část svalové soustavy. Je ovladatelné vůlí. Při kontrakcích zachovává svůj celkový objem (tzn. sval se sice zkrátí, ale zároveň se jeho obvod zvětší). Tato vlastnost byla důležitou okolností například při vzniku spánkových jam na lebce plazů (viz str. 72).

Svalstvo žaberních oblouků je rovněž příčně pruhované a vzniká z mesodermálních somitů hlavové části (viz obr. 33, 34). Jsou to svaly, které ovládají kosterní výtuhu žaberních oblouků (přepážek mezi žaberními štěrbinami) a jejich derivátů. Z toho vyplývá, že mezi tyto svaly můžeme počítat i svaly ovládající čelisti, tedy žvýkácí svaly.

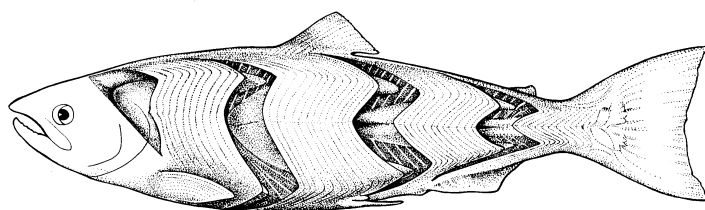
Svalovou soustavu obratlovců můžeme rozdělit na dvě základní skupiny. První lze označit jako **somatické svalstvo**. Tyto svaly jsou přímo či nepřímo odvozeny z myotomů, jsou příčně pruhované, inervované somatickými motorickými neurony, a obecně vzato jejich uspořádání souvisí s prostředím, ve kterém organismus žije. Lze je opět rozlišit do dvou skupin:

svalstvo trupu a ocasu se označuje jako **axiální**, protože se soustřeďuje v osové části těla, a k němu se připojuje svalstvo končetin (**apendikulární**). Evolučně je apendikulární svalstvo z větší části derivátem axiálního a stejného původu je i zvláštní skupina drobných svalů ovládajících oční bulvu, tzv. okohybných svalů.

Druhou základní skupinou je **viscerální svalstvo**. Jsou to hladké svaly většinou vznikající z mesenchymu splanchopleury (nikdy ne z myotomů), a jsou většinou umístěny ve stěnách trávicí trubice nebo v jejím okolí; inervace je viscerálními motorickými vlákny. Většinou mají souvislost s příjmem a zpracováním potravy, vylučováním, a vnitrotělním transportem. Toto svalstvo je z valné části soustředěno ve střední a zadní části trávicí soustavy, zatímco v její přední části je to svalstvo příčně pruhované: pomineme-li některé svaly dna dutiny ústní a svaly jazyka, které lze počítat do skupiny somatického svalstva je hltan (a u Teleostei celý přední konec trávicí trubice až po žaludek) tvořen příčně pruhovaným svalstvem původem z mesodermu přepážek mezi žaberními štěrbinami.

Protože hladké svalstvo, jak již bylo řečeno, je rozptýlené v mesenchymu jiných orgánů a nelze je tudíž morfologicky a topograficky přesně definovat, soustředí se další výklad pouze na ty části svalové soustavy, které jsou tvořeny příčně pruhovaným svalstvem.

Svaly označujeme obecnými názvy podle funkce, kterou zastávají. Sval, který kloub rozevívá se nazývá **extensor**, který jej naopak uzavírá **flexor**. Pokud sval přitahuje končetinu či jinou část směrem k tělu, označuje se jako **adduktor**, pokud jej odtahuje, nazývá se **abduktor**. Obdobně **levator** zdvihá, **depressor** sklání dolů. Končetiny nebo jejich části se mohou otáčet podle své podélné osy (rotovat), takže sval, který pomáhá otáčet distální část končetiny ventrální částí k podkladu (při vzpřímené bipední poloze dlaňovou částí dozadu, do polohy označované jako pronace) se nazývá **pronator**, opačně působící sval, který ventrální část končetiny obrací (rotuje) dorzálně (v bipední poloze dopředu, do polohy označované jako supinace) se nazývá



Obr. 154 Axiální svalstvo vodního obratlovce uspořádané do podoby myomer, jejichž tvar se na povrchu (pod kůží) manifestuje lomeným průběhem myosept. Horizontální septum v tomto případě probíhá přibližně v polovině výšky těla. Myosepta se nezanořují pod povrch těla kolmo, nýbrž šikmo dopředu (v případě lomu sousedícího s horizontálním septem) a šikmo dozadu (v případě lomu v epaxiální a hypaxiální části). Z Romera a Parsonse (1977).

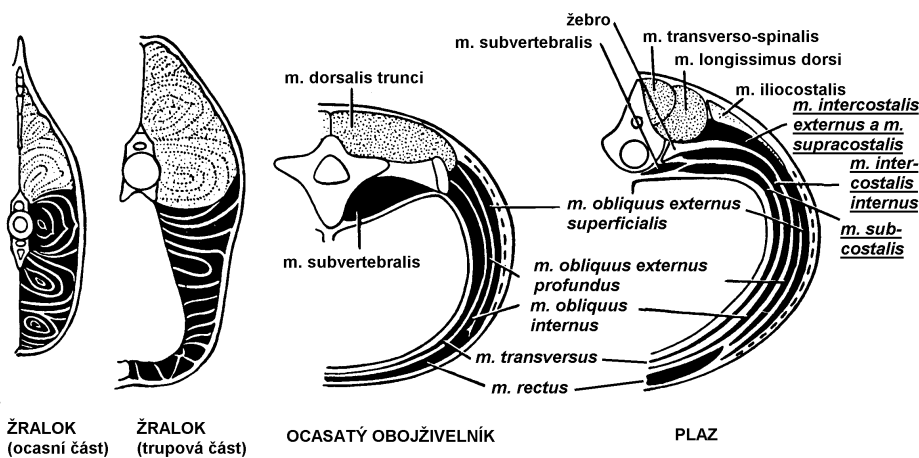
členění
svalové
soustavy

typy
svalů
podle
funkce

supinator. Sval vysunující nějaký orgán nebo segment těla se nazývá **protractor**, opačně působící sval (zatahující orgán) se označuje jako **retractor**. Svěrač (**sphincter** nebo **constrictor**) uzavírá otvor v těle (např. ústa, žaberní štěrbinu, řiť), **dilatator** jej otevírá. Místa fixace svalů označujeme jako začátek (**origo**), který je umístěn proximálně, a distálně umístěný úpon (**insertio**). Funkci svalů je vždy nutné posuzovat v jejich návaznosti na skelet; někdy totiž stačí drobná změna na kostře (u plazích předků ptáků například zvýraznění výběžku na proximálním konci korakoidu) a funkce svalu se může zcela změnit (v uvedeném případě se zcela změnila funkce *m. supracoracoideus*, takže ze svalu původně končetinu přitahujícího ventrálně pod tělo se stal sval končetinu – v tomto případě již křídlo – zdvihající).

Podobně jako v případě řady kostí skeletu (především na lebce a pletenci lopatkovém) není jisté, zda název svalu, který byl poprvé popsán na člověku, se u jiných skupin obratlovců nevztahuje k jinému svalu, který s ním není homologický. Je to z toho důvodu, že svaly mohly během evoluce obratlovců prodělávat výrazné změny jak co se týče velikosti, tak zejména polohy v těle a v souvislosti s tím i polohy úponových míst. Vznikla tak dvojí nomenklatura, z nichž

jedna má svůj původ v anatomii člověka, druhá v popisné anatomii příslušné taxonomické skupiny. Tuto skutečnost je nutné při porovnávání svalů u různých taxonomických skupin vzít v úvahu. Nejúčinnějším nástrojem pro rozpoznávání homologií od pouhých podobností je studium rané embryogeneze, protože svaly a jejich úpony k primordiálnímu skeletu lze rozeznávat již u raných



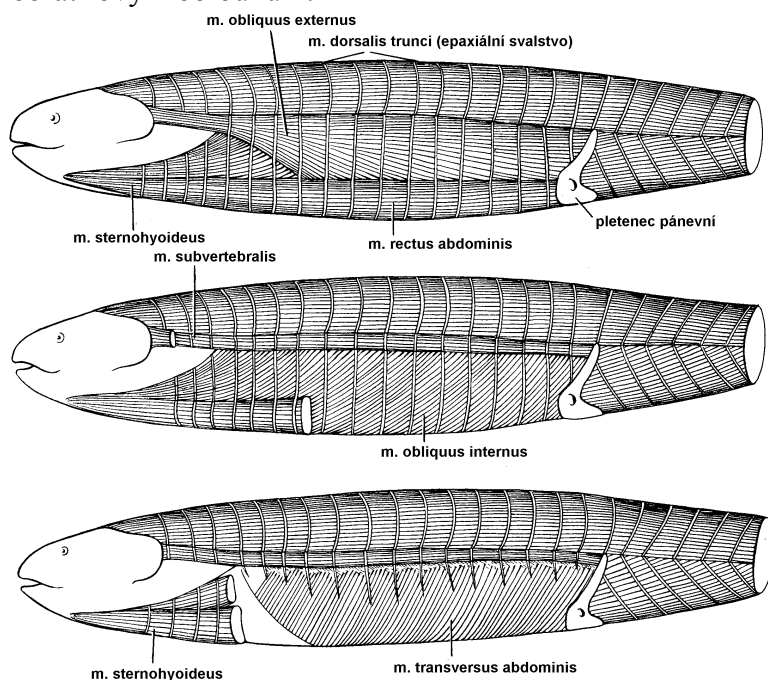
Obr. 155 Schematizované příčné řezy trupovým svalstvem obratlovců. Epaxiální svalstvo znázorněno tečkovaním, hypaxiální černě. Na obrázcích zobrazujících obojživelníky a plazy jsou kurzívou vyznačeny hypaxiální svaly v úrovni břišní dutiny, hypaxiální svaly v oblasti vyztužené žebry (hrudního koše) jsou uvedeny podtrženou kurzívou. Podle Romera a Parsonse (1977).

zárodečných stadií. Embryonální topografii svalů lze kombinovat s průběhem nervů, které příslušný sval inervují. Motorická inervace je totiž evolučně velmi konzervativní a proto jakoukoliv výraznější změnu topografie svalu nerv sice svým průběhem sleduje, avšak jeho kořen zůstává na původním místě. O tom, že například bránice vznikla v krční oblasti, přestože to je sval, jehož výsledná poloha u dospělých pokročilých obratlovců je na hranici mezi hrudní a břišní dutinou, podává svědectví n. phrenicus, který se za bránicí táhne hrudním mediastinem z krční oblasti.

Somatické svalstvo je vodních obratlovců z větší části soustředěno do axiální soustavy a uspořádáno velmi jednoduše v podobě segmentů (**myomery**) oddělených septy (**myosepta**, **myocommata**). Myomery vznikají v přímé souvislosti s embryonálními myotomy a na rozdíl od sklerotomů nedochází k jejich resegmentaci. V rané embryogenezi se zakládají jako jednoduché vertikální bloky, které se však během pozdějšího vývoje lomí do podoby písmene V s vrcholem obráceným dopředu. Tato situace se zachovává u kopinatců a kruhoústých, u čelistnatých obratlovců se však vertikální průběh myomer ještě více komplikuje, takže jejich myomery se lomí dvakrát, tedy do podoby ležícího písmene W. Svalová vlákna v každé myomeře probíhají v předozadním směru, což zajišťuje střídavé kontrakce pravé a levé poloviny těla a tím vlnivý propulsivní pohyb. Axiální svalstvo je proto u vodních obratlovců hlavním lokomočním orgánem. V ocasní části jsou myomery ve vertikálním směru vyvinuty přibližně symetricky, to znamená že dorzální a ventrální část je přibližně stejná. V oblasti břišní dutiny se však ventrální

segmentace somatického svalstva

části obou stran rozestupují a tvoří stěny břišní dutiny, které mají při pohybu jen nevýznamnou funkci. Myomery nejsou přímo fixovány k páteři; ohyb páteře zajišťuje soustava žebér, která osifikují v myoseptech a připojují se svými proximálními konci k obratlovému centru, případně k obratlovým obloukům.



Obr. 156 Svaly trupu primitivního suchozemského obratlovce (ocasatého obojživelníka) při pohledu z levé strany. Nahoře povrchová vrstva (pouze tenká vrstva *m. obliquus externus* byla odpreparována), uprostřed stav po odpreparování *m. obliquus externus* a *m. rectus* (je tedy vidět *m. obliquus internus* a *m. subvertebralis*), dole stav po odpreparování *m. obliquus internus* (je vidět *m. transversus*). Podle Romera a Parsonse (1977).

míře se z nich již diferencují svaly. Ty se v případě nepárových ploutví upínají v podobě jazykovitých výběžků na báze radialií, v případě párových ploutví jsou již diferencovány ve speciální svaly, které běží od proximálních elementů ploutve (radialií nebo v případě lalokoploutvých od humeru, resp. femuru), a upínají se na scapulocoracoid a pletenec pánevní; umožňují tak složitější pohyb ploutví (např. *circumflexi*, tedy krouživý pohyb).

Soubor epaxiálních myomer se u vodních čelistnatců nazývá ***m. dorsalis trunci***. Na trupu suchozemských obratlovců se základní členění na epaxiální a hypaxiální svalstvo v podstatě zachovává, ale značná část svalstva se váže ke kostře končetin. Nicméně svalstvo trupu, byť v rozrůzněném stavu, si ještě u obojživelníků a některých plazů zachovává původní funkci, o čemž svědčí jeho střídaté kontrakce po obou stranách těla při lezení. Epaxiální svalstvo navíc získalo schopnost pohybovat páteří v dorzoventrálním směru, což u vodních obratlovců prakticky neexistuje. Je to způsobeno tím, že přestože u těchto primitivních suchozemských obratlovců (obojživelníků) je epaxiální svalstvo v podstatě ještě morfologicky jednolitá soustava myomer běžících v prostoru mezi neurálními oblouky a příčnými výběžky obratlů, trnové výběžky obratlů již zesílily a jsou navzájem spojeny drobnými ***mm. transversospinales***. U pokročilejších suchozemských obratlovců (plazů) zůstávají dorzální svaly trupu ještě stále segmentovány, přesto se však již částečně rozrůžňují. Hlavní část se stále zachovává jako sval podélně běžící v prostoru mezi neurálními oblouky a příčnými výběžky; nazývá se ***m. longissimus dorsi***. Tento sval je velmi dobře vyvinut ještě u hadů, u nichž zastává původní propulsivní funkci, a naopak z logických důvodů je redukován u želv nebo ptáků. Nicméně dobře se zachoval i u savců, včetně člověka. U savců se však navíc, v souvislosti s permanentním zakřivením páteře, vyvinul ***m. sacrospinalis***, který běží od trnových výběžků presakrální páteře k příčným výběžkům křížových obratlů. Mezi trnovými výběžky se samozřejmě zachovávají ***mm. transversospinales***. Laterální

U primitivních obratlovců (kruhoústí) jsou myomery ve vertikálním směru nečleněné a rovněž průběh myosept není výrazně lomený (zvláště u larev; viz obr. 153). U čelistnatých obratlovců se však myomery člení horizontální vazivovou přepážkou (**septum horizontale**) na dorzální (**epaxiální**) a ventrální (**hypaxiální**) část. Horizontální septum tedy svislá myosepta kříží, a žebro vzniká podél linie, ve které se obě septa protínají. Soubor myomer nad horizontálním septem (a tudíž nad žebry) se nazývá **epaxiální svalstvo** a obdobný soubor pod septem se nazývá **hypaxiální svalstvo**.

Většina svalové soustavy vodních čelistnatců je tedy organizována v podobě soustavy uniformních myomer, ale v malé

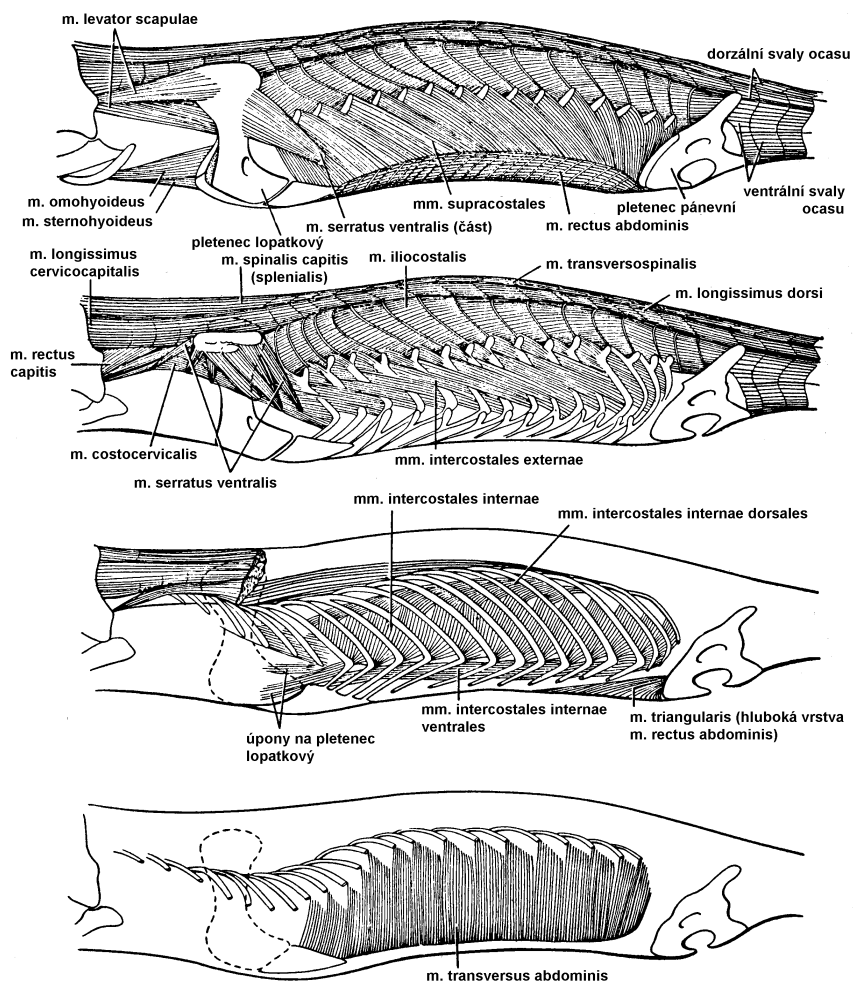
část původního m. dorsalis trunci sbíhá šikmo posterolaterálním směrem a upíná se z vnější (tedy laterální) strany na žebra. Tento plochý sval se nazývá **m. iliocostalis**.

Hypaxiální svaly u vodních obratlovců tvoří spodní část ocasu a stěny břišní dutiny; na spodní straně těla zasahují až k mediánní linii. Protože vznikají z myomer, zachovávají si segmentaci. U suchozemských obratlovců se však tato evolučně raná fáze v embryogenezi stírá a řada hypaxiálních svalů se diferencuje z mesenchymu tělní stěny, přičemž jsou často redukovány do podoby plochých a tenkých vrstev vymezujících břišní a hrudní dutinu. V oblasti hrudní dutiny (a v některých případech i břišní dutiny) jsou tyto vrstvy vyztuženy žebry.

hypaxiální
svaly
trupu

Odhlédneme-li od těchto obecných rysů, lze hypaxiální svalstvo popsat následujícím způsobem (viz též obr. 155): těsně pod páteří se táhne pásmo **intervertebrálních svalů**, které

jsou u vodních obratlovců slabě vyvinuty, ale u suchozemských obratlovců je tato vrstva mohutnější a často spojená s nejhlubšími vrstvami bočních částí trupu. Svaly bočních částí trupu většinou začínají na úrovni příčných výběžků obratlů a běží k mediánní linii na ventrální straně. Podobně jako epaxiální svaly byly i tyto svaly původně segmentovány, později se však slily do souvislých celků. Vnější z nich se nazývá **m. obliquus externus**, jehož průběh je mírně ukloněn posteroventrálně (u plazů může být tato povrchová vrstva doplněna ještě plochým podkožním svalem). Střední vrstva ležící pod ním se nazývá **m. obliquus internus** a její průběh je ukloněn posterodorzálně. Nejhlubší vrstva se nazývá **m. transversus**;



Obr. 157 Poloschematické znázornění jednotlivých vrstev axiálního svalstva primitivního plazu (*Sphenodon*). Na horním obrázku je odpreparována pouze tenká povrchová vrstva, na obrázku pod ním odpreparovány povrchové žeberní svaly (mm. supracostales), m. rectus abdominis, svaly spodní části krku a povrchové svaly inzerující na lopatku. Na druhém obrázku odspodu jsou v trupové části odstraněny epaxiální svaly, mezi žebry je vidět hluboká vrstva mezižebních svalů a před pánví část m. rectus abdominis, zvaná m. triangularis. Na nejspodnějším obrázku jsou odstraněna žebra, takže je vidět nejhlubší vrstva břišní stěny, m. transversus. Podle Romera a Parsonse (1977).

(tedy v té části dutiny tělní, kde jsou vyvinuta žebra) totiž přechází vnější vrstva m. obliquus externus ve vrstvu vně žebereb (**mm. supracostales**) a jeho hlubší vrstva ve vnější vrstvu mezižebních svalů (**mm. intercostales externi**). M. obliquus internus pokračuje v hrudní oblasti jako **mm. intercostales interni**. Nejhlubší sval, tedy m. transversus, je vyvinut v hrudní oblasti jako soubor označovaný jako **mm. subcostales**. Tyto celky nemusí být souvislé, ale mohou se rozpadat na drobnější.

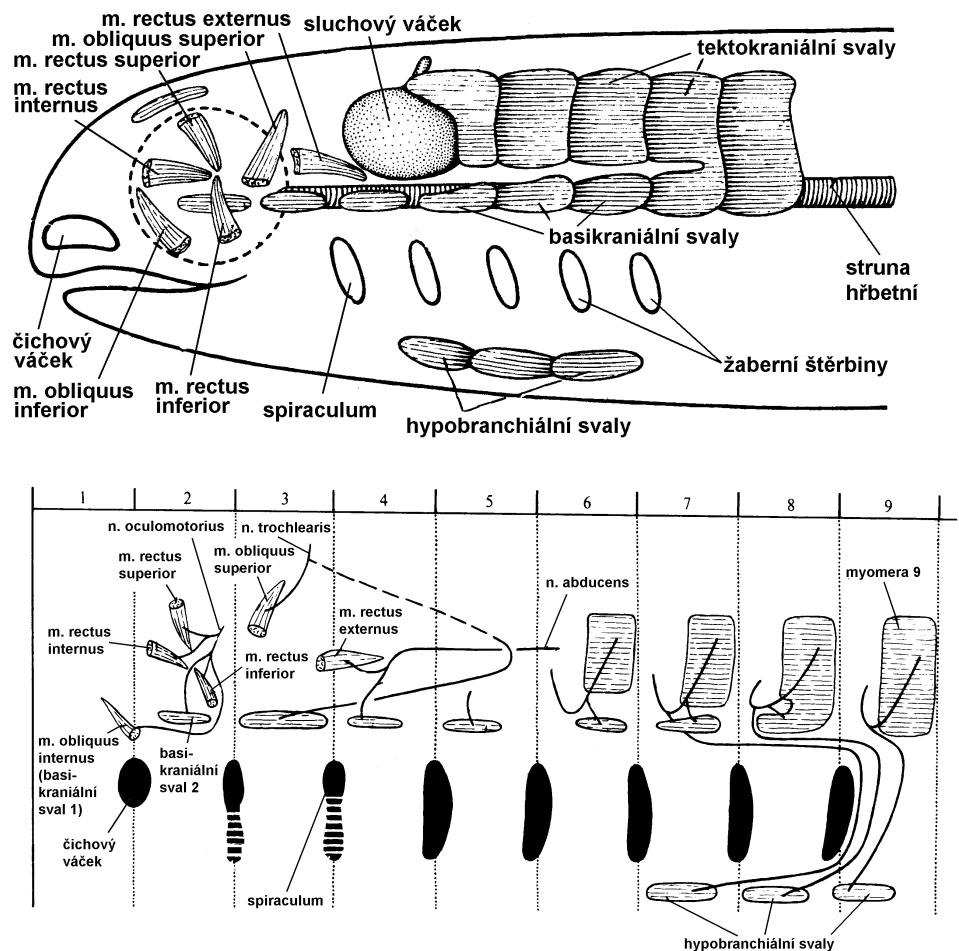
Na ventrální straně trupu běží od úrovně pletence lopatkového až po úroveň pánve přímý břišní sval, **m. rectus abdominis**. Jeho poloviny na obou stranách těla jsou často navzájem odděleny vazivovým pruhem bělavé barvy, zvaným **linea alba**. Diferenciace tohoto svalu začíná již u některých ryb, ale výrazněji až u suchozemských obratlovců, kde jeho vnější vrstva je víceméně souvislá s **m. obliquus externus**; větší část svalu však navazuje na **m. obliquus internus** a **mm. intercostales**. U těch obratlovců, kde vzniklo sternum, je délka tohoto svalu omezena pouze na úroveň břišní dutiny. Sval je nápadný tím, že si zachovává pozůstatky původní segmentace v podobě příčného členění na oddíly; podílejí se na tom proužky vazivové tkáně, nazývané **inscriptiones tendinae**.

Víceméně pravidelné uspořádání svalů na trupu je porušeno v oblasti lopatkového a pánevního pletence, a to i u vodních obratlovců, kde jsou vytvořeny párové ploutve. Přesto však na dorzální straně přecházejí svaly téměř bez přerušení na krk a v opačném směru i na ocas, a podobně tomu je i na ventrální straně, kde série hypobranchiálních svalů může pokračovat až do oblasti jazylky (viz níže). V detailním uspořádání svalů obou pletenců jsou určité rozdíly, spočívající v tom, že

epaxiální svaly pletence lopatkového

pletence lopatkového není napojen přímo na páteř, na rozdíl od pletence pánevního, který se prostřednictvím kyčelní kosti kloubově napojuje přímo na příčné výběžky křížových obratlů. Proto v případě pletence lopatkového musejí být obě lopatky fixovány k trupu svaly. Jsou to především deriváty **m. obliquus externus**; fixují se jedním koncem na spodní stranu lopatky, druhým koncem na hrudní nebo krční žebra nebo na příčné výběžky obratlů, podle toho zda přecházejí k lopatce od krku, hrudního koše, nebo prostoru mezi nimi. Podle schodovitého vzezření okrajů, připomínajícího pilu, se nazývají **m. serratus ventralis** a **m. s. anterior**. Nejřednější z těchto svalů se nazývá **m. levator scapulae**. U savců je navíc na povrchu ještě plochý sval zvaný **m. rhomboideus**, který běží od okraje lopatky k páteři. Jeho funkčním protikladem je prsní sval, **m. pectoralis**, který běží od kosti hrudní kolmo k proximální části humeru (hlavní sval, který u ptáků stahuje křídlo pod úroveň horizontály).

Podívejme se nyní na původ svalů v krční a hlavové části. I zde vznikají svaly z mesodermu somitů a z materiálu hypodermu (laterální ploténky). Původní jednoduchá a souvislá podoba hypodermu se však v hlavové části zkomplikovala v důsledku perforace hltanu žaberními



Obr. 158 Obecné schéma svalů hlavové a krční oblasti, dole s vyznačením příslušných metamer a způsobu inervace. Pozornost zasluží zvláště okohebné svaly, které jsou deriváty epaxiálního svalstva. Podle Bjerringa (1977).

Podívejme se nyní na původ svalů v krční a hlavové části. I zde vznikají svaly z mesodermu somitů a z materiálu hypodermu (laterální ploténky). Původní jednoduchá a souvislá podoba hypodermu se však v hlavové části zkomplikovala v důsledku perforace hltanu žaberními

šterbinami, které jej rozdělily na soustavu izolovaných vertikálních coelomových trubic (viz obr. 33-35). Uvnitř těchto izolovaných coelomových jednotek (ale částečně i z jejich stěn) vzniká v další embryogenezi svalstvo žaberních oblouků a proto se označují jako svalové ploténky nebo svalové výběžky. Směrem dopředu jsou až k premandibulární metameře vždy ventrálně spojeny souvislým pruhem s mesodermem laterální ploténky, dorzálně jsou napojeny (zúžením, které je seriální homologon mesomery, resp. nephrotomu) na příslušné somity. Svalové ploténky mají tedy metamerní uspořádání a jejich označování je tedy stejné jako v případě žaberních oblouků (např. mandibulární, hyoidní, branchiální ploténka). Avšak již v rané embryogenezi jsou dorzální konce svalových destiček od somitů odškruceny a následně zcela odděleny, podobně jako je tomu v případě trupových metamer. Vzniká tak epaxiální (somitické) a hypaxiální (hypodermální) svalstvo, stejně jako na trupu.

Na krku je svalstvo členěno samozřejmě rovněž na epaxiální a hypaxiální část a to až k zadnímu okraji lebky. U suchozemských obratlovců, kde se diferencovala krční část, se svaly povrchové vrstvy označují jako **m. trapezius** (viz též níže). Epaxiální série pokračuje směrem dopředu až k lebce a lze je odlišit podle jejich úponů jedním koncem k lebce, druhým koncem ke krčním obratlům. Ke svalům krku se řadí i několik drobných svalů hypaxiální série, které v trupové oblasti pokračují jako série intervertebrálních svalů (spojujících báze obratlových center). Větší část hypaxiální série však přechází na ventrální část krku. Jsou to svaly, které vznikly z původních zadních **hypobranchiálních svalů**, tedy svalů přimykajících se u vodních obratlovců ventrálně k soustavě žaberních oblouků. Z hypaxiálního svalstva zadních hlavových metamer (většinou tří, tedy VII, VIII a IX) se vyvinuly hypobranchiální svaly známé pod názvem **m. geniobranchialis**, resp. u suchozemských obratlovců **m. geniohyoideus**, a **m. rectus cervicis**. U suchozemských obratlovců, u nichž se vyvinul jazyk, se v této souvislosti vyvinuly ještě další dva svaly, **m. hyoglossus** a **m. genioglossus**. Vznikají tak, že hypaxiální části myomer rostou směrem dopředu pod branchiálním skeletem, ztrácejí kontakt s epaxiální částí, a diferencují se ve zmíněné svaly. Některé z hypobranchiálních svalů se přetvořily v mediální elementy viscerálního skeletu (sublinguální tyčinka, resp. basibranchiale 2, resp. urohyale). Obecně se hypobranchiálním svalům někdy souhrnně říká **mm. coracoarcuales**. Jsou to tedy svaly běžící od kosti hrudní a pletence lopatkového k jazylce a chrupavce štítné (**m. sternohyoideus**) a odtud k symfýze spodní čelisti (**m. omohyoideus**). Od pravých svalů žaberních oblouků se liší tím, že nevznikají z přepážek mezi žaberními šterbinami, nýbrž z myomer.

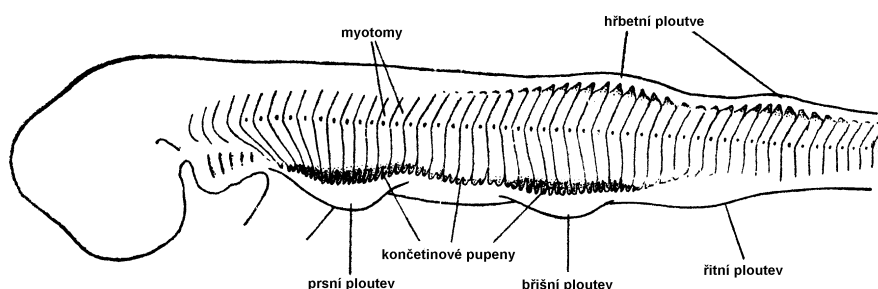
Na rozdíl od hypaxiálního svalstva je epaxiální svalstvo hlavových myomer zachováno v prvních osmi metamerech v podobě **basikraniálních** a **tektokraniálních** svalů (obr. 158). Basikraniální svaly se vyskytují v podobě protáhlých párových struktur při bázi neurokrania. Některé z nich existují v embryogenezi pouze krátkou dobu a jsou záhy osifikovány, takže v dospělosti tvoří součást lebky. Na předních metamerech je pravidelnost uspořádání epaxiálních metamer porušena nejvíce. Nicméně je dokázáno podle inervace, že jeden z okohybných svalů, **m. obliquus inferior** (inervovaný větví n. oculomotorius) je basikraniálním svalem náležejícím první metameře. Basikraniální sval druhé metamery se zakládá pouze v rané embryogenezi některých primitivních paprskoploutvých ryb (např. *Amia*) nebo u žraloků a je inervován z n. oculomotorius. Basikraniální sval třetí metamery je poměrně mohutný a zachovává se např. u *Latimerie*; je inervován z n. rarus. U primitivních suchozemských tetrapodů a jejich osteolepiformních předků je tento sval nahrazen tzv. polární chrupavkou, která během přechodu obratlovců na souš přispěla k zániku intrakraniálního kloubního aparátu. Basikraniální sval čtvrté metamery (inervace z r. basioticus n. abducentis) a páté metamery (inervace z n. tenuis) se zachovává pouze v rané embryogenezi recentních mihulí, žab a ocasatých obojživelníků; záhy však splývají s chrupavkou báze lebeční. Basikraniální sval šesté metamery (inervace z n. occipitalis) je v embryogenezi rovněž rozlišitelný pouze dočasně, lze jej však pravidelně najít u všech vodních čelistnatců a obojživelníků. U některých primitivních forem paprskoploutvých ryb

svaly krku

svaly jazyka

svaly hlavy

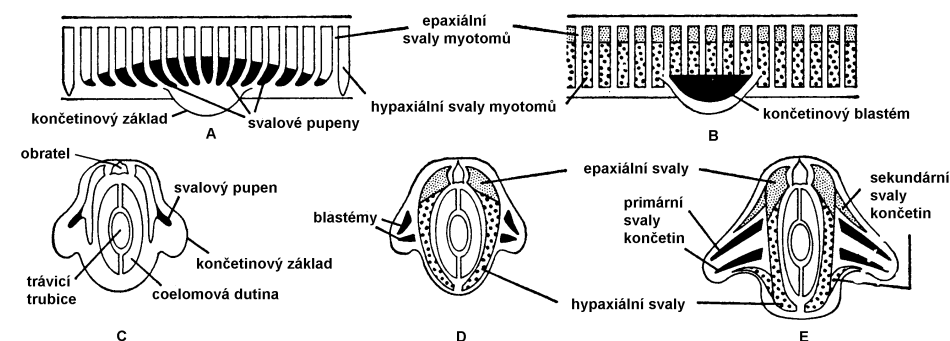
a patří již do skupiny končetinových svalů axiálního původu (viz dále). U bipedních savců, kde se redukoval ocas (primáti) jsou proximální svaly ocasu modifikovány do podoby svalového dna pánve (odtud název "pánev"; pletenec zadní končetiny všech ostatních obratlovců se od představy pánve jakožto nádoby značně liší). Patří mezi ně například svěrače análního otvoru a jeho předchůdci, svěrače kloakálního otvoru.



Obr. 160 Embryo žraloka (*Scyllium*) velikosti 19 mm. Základy ploutví se tvoří z končetinových pupenů zesíleného pruhu mesodermu (Wolffova lišta; viz str. 21). Podle Goodriche (1958).

tech mesodermální laterální destičky (hypodermu). Patří tedy mezi somatické svalstvo. Avšak u suchozemských obratlovců s končetinami prominujícími mimo trup je jejich původní segmentace již tak porušena, že ji lze rekonstruovat jen velmi obtížně. Na druhé straně je nápadný objemový růst končetinových svalů suchozemských obratlovců (svaly ovládající párové ploutve vodních obratlovců jsou v porovnání s tím jen velmi drobné), což je v přímé úměře se zdokonalováním pohybové funkce. V souvislosti s embryonálním vznikem končetin (str. 21) již bylo řečeno, že svaly končetin vznikají z tzv. končetinových základů. Tyto základy vznikají z končetinových pupenů několika sousedních metamer, což lze zvláště dobře demonstrovat u raných embryí primitivních vodních čelistnaticů a obojživelníků. Po oddělení se tyto základy končetin rozdělují na dorzální a ventrální kondenzace mesenchymu, zvané blastemy. Ve svém souhrnu vytvářejí **primární svaly končetin**. **Sekundární svaly končetin** vznikají ze somatických svalů ležících původně v okolí báze končetin. Mohou vznikat z epaxiálních či hypaxiálních svalů a podle toho se také označují. Na přední končetině patří mezi epaxiální svaly např. m. rhomboideus, mezi hypaxiální m. pectoralis. Embryonální původ obou těchto svalových

svaly párových končetin (včetně ploutví) mají svůj původ v myotomech somitů i v odpovídajících částech



Obr. 161 Schema znázorňující původ končetinových svalů. Nahoře je znázorněn stav u primitivních obratlovců se segmentovaným svalstvem, kde na obr. A je raný embryonální stav (srv. s obr. 160) a na obr. B pozdější ontogenetické stadium s vyvinutým končetinovým základem. Dolní řada znázorňuje totéž na příčných řezech: na obr. C je stadium svalových pupenů, na obr. D pokročilejší stadium, kde se svalové základy oddělují od myotomů a rozdělují se na dorzální a ventrální část, a na obr. E je stadium, kdy se k těmto základům připojuje i původně somatické svalstvo (rovněž členěné v dorzální a ventrální část). Primární končetinové svaly a jejich embryonální základy jsou vyznačeny černě. Podle Smithe (1960).

skupin lze dobře sledovat u primitivních obratlovců, u amniot je původ těchto svalů již velmi zastřený, což platí především pro dospělá stadia.

U vodních obratlovců jsou svaly ploutví velmi jednoduché. Tvoří je v podstatě skupina dorzálních svalů a skupina ventrálních svalů,

obojí se jedním koncem upínají na kosti pletence, druhým na ploutev samotnou. Umožňují abdukci a addukci, avšak části některých z nich umožňují i omezenou rotaci či cirkumflexi. U suchozemských obratlovců je situace mnohem složitější, což souvisí s jejich značným rozrůzněním. Je tedy velmi obtížné generalizovat a proto nejlepší způsob je popis dvou

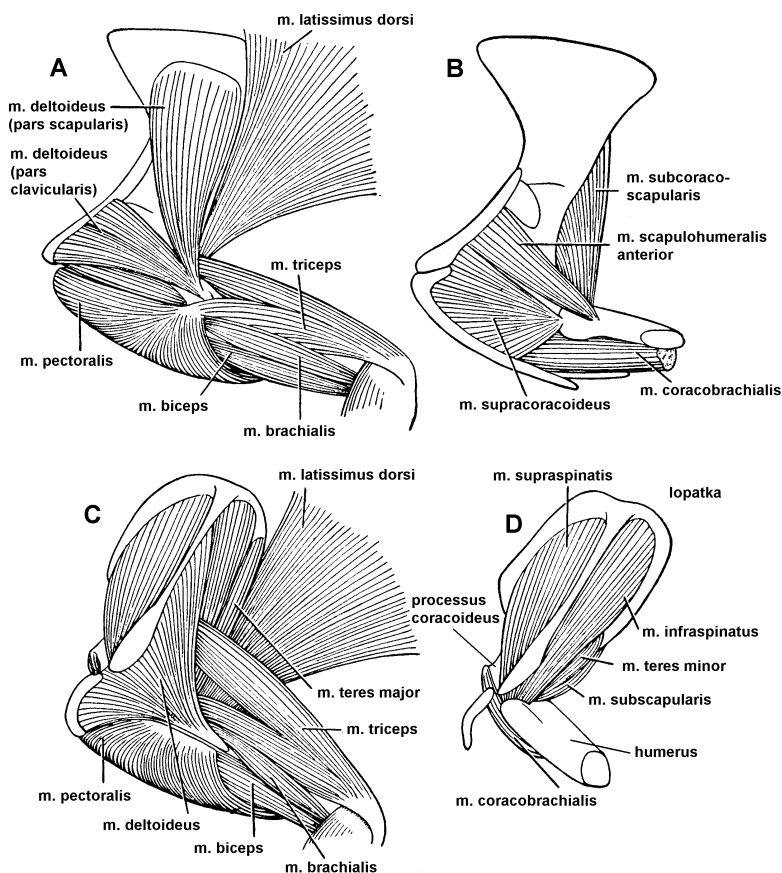
evolučních stavů: prvním je situace u primitivních plazů (stav u obojživelníků je s nimi prakticky totožný, stav u ptáků je jejich morfologicko-funkční variantou), a druhým stav u primitivních savců.

dorzální
svaly
přední
končetiny

Dorzální svaly přední končetiny většinou (a platí to i pro savce) spojují pletenec lopatkový a přilehlou část páteře s proximální částí humeru a zdvihají tak končetinu nad úroveň horizontály. Protože na trupu je úponová plocha rozsáhlejší, zatímco humerus poskytuje poměrně omezenou inserční plochu, mají tyto svaly vějířovitou podobu. Patří sem **m. latissimus dorsi** (upínající se k páteři) a **m. deltoideus** (rozpadající se většinou na dvě části s úpony na lopatce a klíční kosti). Mezi oběma svaly však existují i přechody, např. část **m. latissimus dorsi** se přesunula na lopatku a je proto odlišitelná jako **m. teres major**. Hluboká vrstva **m. latissimus dorsi** se upíná na spodní povrch lopatky (**m. subcoracoscapularis** u plazů, **m. subscapularis** u savců). Naopak na vnější povrch lopatky se upíná ještě další, i když poměrně málo rozsáhlý sval, který rovněž vznikl odštěpením z původního **m. latissimus dorsi**; na-zývá se **m. scapulohumeralis anterior** (u plazů); u savců byl posunut na zadní okraj lopatky a označuje se jako **m. teres minor**. Podobně se u savců přesunula úponová plocha pro část **m. deltoideus**, a to v souvislosti s invází **m. supraspinatus** a **infraspinatus** (viz dále). Dorzální plocha humeru je kryta trojhlavým svalem **m. triceps**, který běží od úponové plochy na humeru a přilehlé části pletence lopatkového až k proximální části ulny (resp. jejímu výběžku zvanému olecranon); jeho hlavní funkcí je napřimovat končetinu. Na distálnějších úsecích končetiny má stejnou funkci skupina extenzorů, které běží od loketního kloubu na dorzální stranu autopodia a distálně až na články prstů.

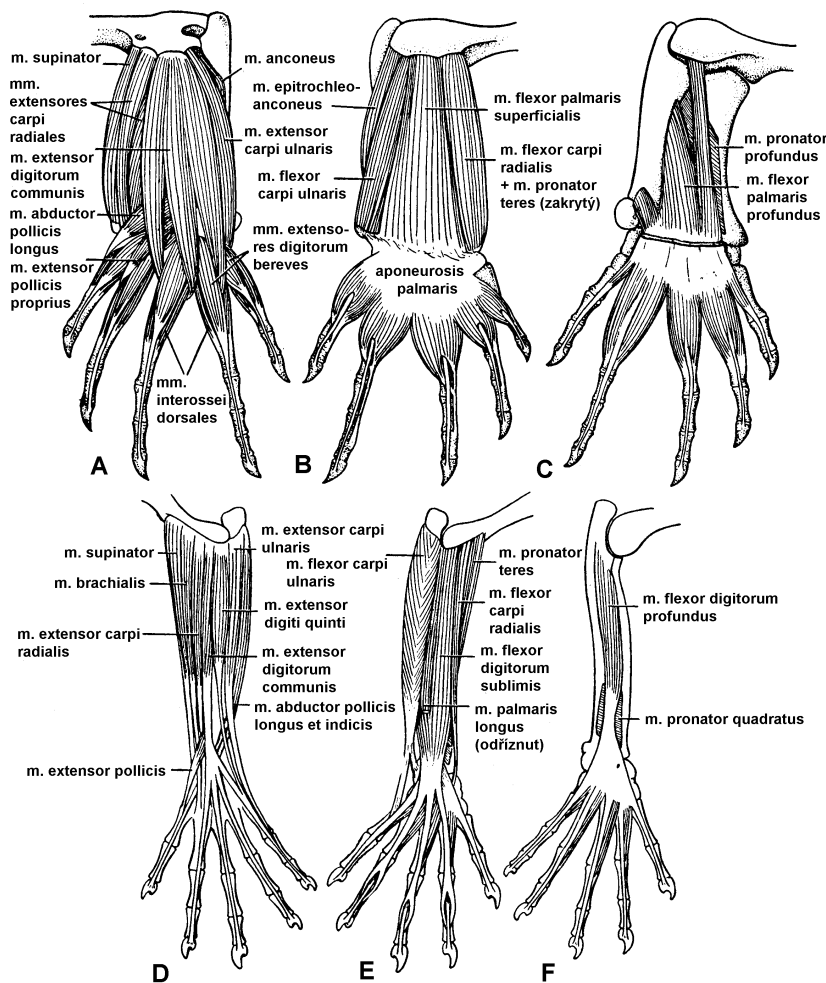
ventrální
svaly
přední
končetiny

Ventrálním svalům přední končetiny dominuje prsní sval **m. pectoralis**, který běží od sternu a žeber k ventrální straně proximální části humeru. Má za úkol přitahovat končetinu pod tělo a částečně i dozadu (u ptáků stahovat křídlo ventrálním směrem). Podobný sval běží ke korakoidu (**m. coracobrachialis**). Antagonistou trojhlavého svalu je na ventrální části končetiny **m. brachialis** a **m. biceps**; oba spojují humerus (příp. coracoid) s kostmi předloktí (ulna a radius) a umožňují končetinu ohýbat. Dalším svalem této skupiny je **m. supracoracoideus**, který spojuje humerus a coracoid. U ptáků se průběh jeho úponové šlachy k humeru zcela změnil díky výrůstku na korakoidu, který funguje jako kladka. Důsledkem byla změna jeho funkce: původně rovněž přitahoval končetinu pod tělo (jako prsní svaly a další z této skupiny), avšak nyní humerus (a tím celé křídlo) zdvihá. Tento sval u savců zcela změnil pozici a funkci, nepochybně



Obr. 162 Končetinové svaly upínající se na pletenec lopatkový a svaly proximálního konce přední končetiny u suchozemských obratlovců. Nahore je (A, B) znázorněna situace u plazů, dole (C, D) u primitivního savce (vačice). Na levých obrázcích je znázorněna povrchová vrstva, na pravých hluboká vrstva. Srovnej pozici **m. supracoracoideus** u plazů a jeho výsledný stav (**m. supraspinatus** a **m. infraspinatus**) u savců. Podle Romera a Parsonse (1977).

v souvislosti s redukcí a následným zánikem korakoidu: jeho inzerční plocha se přesunula na lopatku, kde je přítomen v podobě dvou svalů (původně jediného, ale rozdělil jej hřeben na lopatce) zvaných **m. infraspinatus** a **m. supraspinatus**. To způsobilo, že lopatková část *m. deltoideus* se přesunula na akromiální část lopatky (původně zaujímal celý její přední okraj) a *m.*



Obr. 163 Svaly předloktí a distální části přední končetiny u plaza (A-C) a primitivního savce (vačice; D-F). A a D znázorňují pohled na dorzální (extensorovou) stranu, ostatní znázorňují pohled na ventrální (flexorovou) stranu končetiny, přičemž B a E jsou pohledy na povrchovou vrstvu, C a F na hlubokou vrstvu. Nejvýraznějším rozdílem na dorzální straně je redukce krátkých svalů autopodia a vznik společného extensoru prstů a speciálních svalů ovládajících palec a 5. prst. Na ventrální straně je široká dlaňová aponeuróza, ke které se upínají šlachy flexorů předloktí a svalů ovládajících prsty. Podle Romera a Parsonse (1977).

puboischiofemorales internus (jeho název dává najevo místa úponu), u savců se rozpadl na část bederní (**m. psoas**) a kyčelní (**m. iliacus**; jeho malá část upínající se na kost stydkou se nazývá **m. pectineus**). Dále sem patří výrazná soustava extensorů, které běží od pánve přes femur až k proximálnímu konci tibie. Souborně se nazývá čtyřhlavý sval stehenní (**m. quadriceps femoris**) a k tibií se upíná mohutnou šlachou, v níž u savců vzniká sezamská kost zvaná češka (**patella**). Dobře odlišitelné části tohoto svalu se u savců nazývají **m. rectus femoris** (přichází od ilia) a **m. vastus** (který se již proximálně upíná na femur). U plazů jsou tyto dva svaly ještě zcela samostatné a nazývají se **m. iliotibialis** a **m. femorotibialis**. Krejčovský sval (**m. sartorius**) patří rovněž ke skupině extensorů femuru. U plazů je na tomto místě **m. ambiens**. **M. iliofemorales** plazů běží od kosti kyčelní k dorzálnímu povrchu femuru a pohybuje tak končetinou nahoru (je nutné připomenout, že končetiny ještěovitých plazů si zachovávají v proximální části

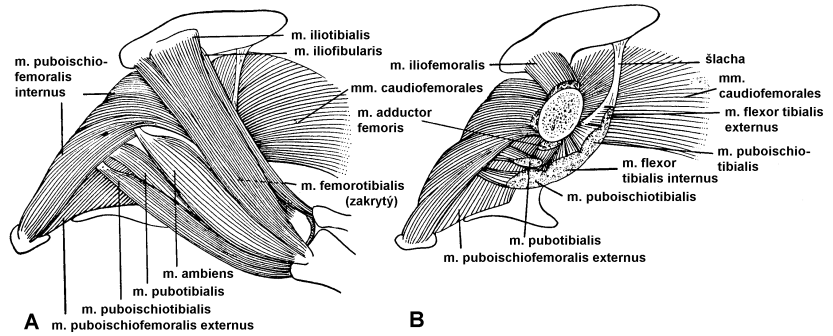
m. latissimus na její zadní okraj. V celém procesu hrála nepochybně důležitou úlohu také změna pozice končetiny, která se posunula do svislé polohy pod tělo. Distální část končetiny je ovládána skupinou flexorů, které jsou antagonisty extensorů na dorzální straně končetiny. Flexory běží již od distálního konce humeru (upínají se na jeho výrazné epikondyly po stranách loketního kloubu) k distálnímu konci předloktí. Protože na palmární (dlaňové) ploše se opět rozšiřují, jsou jejich šlachy na ventrální straně navzájem spojeny tzv. palmární aponeurózou. Distálně opět přecházejí až na články prstů, podobně jako extensory.

Rovněž na zadní končetině lze poměrně jednoduše oddělit skupinu dorzálních svalů (extensorů) a vrstvu ventrálních svalů (flexorů), což opět odráží jejich embryonální vznik. Na proximální části končetiny jsou to z dorzální skupiny předně svaly, které spojují pánev s proximální částí femuru. U plazů se hlavní z těchto svalů nazývá **m.**

dorzální
svaly
zadní
končetiny

vodorovnou polohu!). U savců se končetiny dostaly do svislé polohy pod tělo a proto tento sval běží od okraje ilia na zadní povrch femuru a pohybuje tedy končetinou dozadu. Nazývá se **m.**

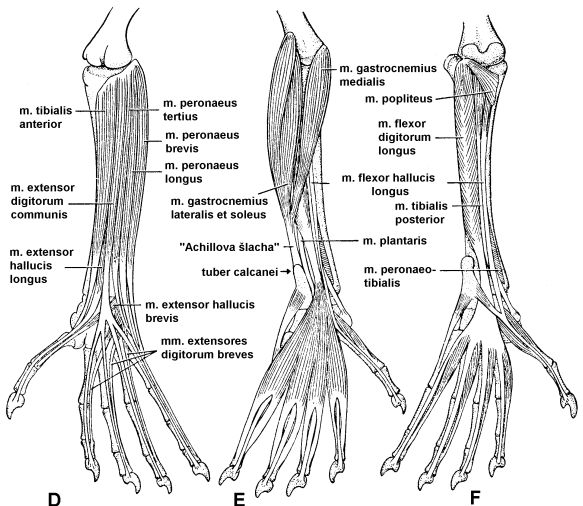
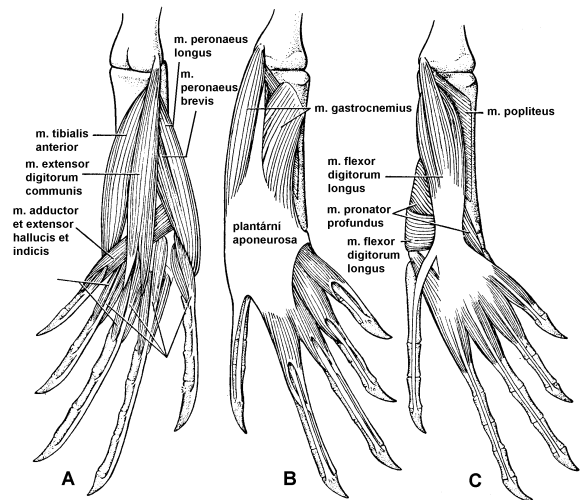
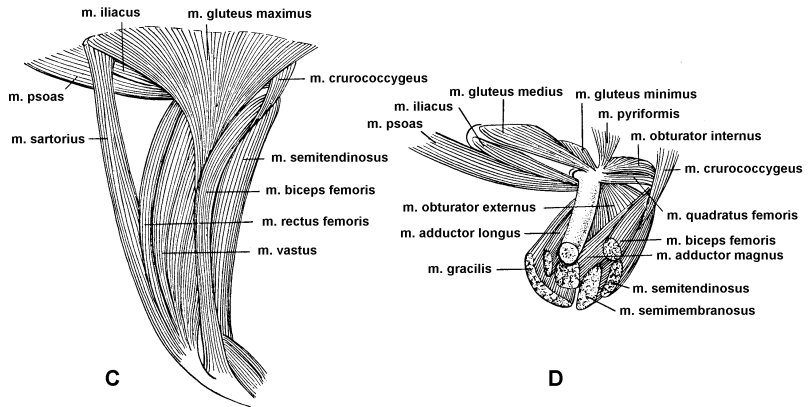
Obr. 164 Končetinové svaly pánve a stehna recentního ještěra (A, B) a primitivního savce (vačice) (C, D). A a C zobrazují povrchovou vrstvu svalů, B a D hlubokou vrstvu. Kraniální konec těla směřuje k levé straně. Podle Romera a Parsonse (1977).



gluteus. U člověka se nazývá sval hýžděový a jednou z jeho dominantních funkcí je udržovat vzpřímenou pozici těla. U plazů je navíc v této oblasti ještě **m. iliofibularis**, jehož obdoba u savců chybí.

U plazů svaly ventrální strany nadzdvihují tělo. Ve stehenním úseku končetiny je lze rozdělit do tří skupin: hlubokou vrstvu reprezentovanou svalem, který se upíná na pánev (vnější okraj pubis a ischia) a druhým koncem na spodní stranu femuru. U plazů se nazývá **m. puboischiofemorialis externus**, u savců se rozpadá na **m. obturator externus** a **m. quadratus femoris**. Další z této první skupiny je drobný sval běžící od ischia k hlavici femuru; u plazů se nazývá **m. ischiotrochantericus**, u savců **m. obturator internus**. Posledním svalem této první skupiny je **m. adductor femoris**, opět začínající na pubis a ischiu a běžící až na distální část femuru. Druhou skupinou jsou dlouhé svaly, které ohýbají kolenní kloub. Nejvíce k povrchu ležící je **m. puboischiotibialis** (u savců nazývaný **m. gracilis**). Hlouběji leží **m. flexor tibialis externus** a **m. flexor tibialis internus** (u savců označované jako **m. semimembranosus** a **m. semitendinosus**). Patří sem i **m. biceps femoris**. Nejhlouběji leží u plazů **m. pubotibialis**. Třetí

ventrální svaly zadní končetiny



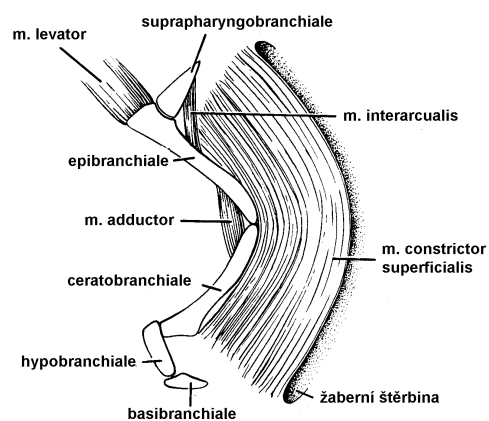
Obr. 165 Svaly bérce a nohy u recentního ještěra (A-C) a primitivního savce (vačice; D-F). A a D znázorňují pohled na dorzální (extensorovou) stranu, ostatní pohled na ventrální (flexorovou) stranu. B a E je povrchová vrstva, C a F hluboká vrstva. Hlavní rozdíl oproti přední končetině je zjednodušení flexorů na lýtku do podoby m. gastrocnemius a u savců způsob úponu na patu. Některé svaly prstů jsou vynechány. Podle Romera a Parsonse (1977).

skupinou je skupina svalů, které běží z proximálního konce femuru ke spodnímu povrchu ocasu (k ventrální části kaudálních obratlů). U plazů jsou ještě dobře vyvinuté jako **mm. caudifemorales longus et brevis**; přitahují femur dozadu a mají proto velký význam při lokomoci. U savců jsou již značně redukovány (jejich rudimentem je např. **m. pyriformis**) a u bipedních forem se účastní stavby dna pánevního.

Distálně od kolenního kloubu jsou již flexory a extensory od sebe velmi dobře odlišeny, podobně jako na přední končetině. Je to proto, že v kolenním kloubu (podobně jako v loketním) se ohyb děje pouze v jedné rovině (jsou to klouby kladkové). Z flexorů tibiálního úseku končetiny je nejdůležitější **m. gastrocnemius**, který se v anatomii člověka označuje jako velký lýtkový sval. Podobně jako na přední končetině se tyto svaly upínají do rozšířené aponeurózy na plantární (chodidlové) straně. U savců, kde se končetina vzpřímila z plantigrádní pozice až do digitigrádní, se distální úpon tohoto svalu v podobě mohutné šlachy (“Achillova šlacha”) přesunul na patní výběžek calcanea (tuber calcanei).

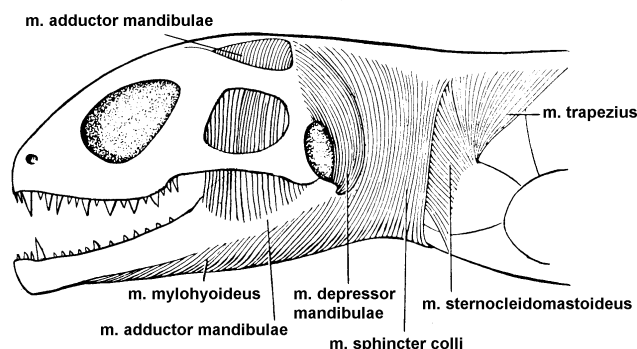
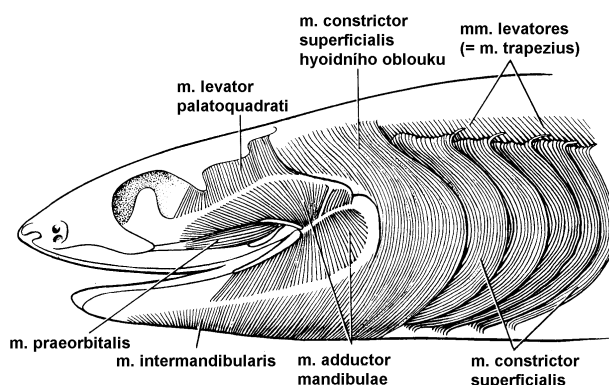
Kromě doposud uvedeného somatického svalstva mesodermálního původu je však významná část svalstva obratlovců tvořena svaly žaberních oblouků, které vznikají z přepážek mezi žaberními štěrbinami*. Ačkoliv

tyto svaly vznikly v souvislosti se žaberními oblouky a jejich původní funkcí bylo otevírat a zavírat žaberní štěrbinu (u bezlebečných se proudění vody žaberními štěrbinami vzbuzuje činností obrveného epithelu), zachovaly se spolu s deriváty žaberních oblouků v modifikované podobě i u všech suchozemských obratlovců, ale i zde jsou na ně funkčně vázány. V původním stavu (který můžeme zjistit např. u žraloků, i když žraloci zdaleka nejsou nejprimitivnější čelistnatci) je dominantním svalem každého oblouku **m. constrictor superficialis**, což je široký, ale tenký sval běžící paralelně s obloukem v kožním záhybu, překrývajícím vlastní žábry. Dorzálně i ventrálně se upíná ve fasciích a nikoliv přímo na kostře oblouku. K těm se upínají hlouběji ležící svaly této povrchové vrstvy, které se nazývají **mm. interbranchiales**. Ale až zcela vnitřní vrstva svalů se upíná přímo na oblouky. Od epibranchiale k ceratobranchiale běží adduktor, který tak oba elementy navzájem ohýbá. Epibranchiale je naopak dorzálním směrem spojeno s pharyngobranchialiemi svalem, který se označuje jako **m. interarcualis**.



Obr. 166 Svalstvo žaberního oblouku žraloka. Rostrální směr vlevo. Podle Romera a Parsonse (1977).

svaly žaberních oblouků



Obr. 167 Svaly žaberních oblouků žraloka (nahore) s porušením pravidelné segmentace v oblasti čelistí. Dole situace u diapsidního plaza haterie (*Sphenodon*), kde jsou svaly čelistí překryty temporální částí neurálního endokrania a vystupují na povrch jen ve spánkových jámách. Podle Romera a Parsonse (1977).

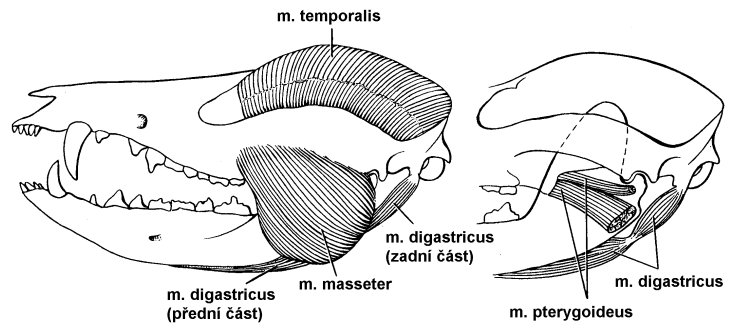
* Tyto svaly nelze tedy zaměňovat např. s hypobranchiálními svaly, přestože i ty se v různé míře upínají na elementy žaberních oblouků (viz např. svaly jazyka, str. 92).

Vlastní pohyb žaberního oblouku zajišťuje **m. levator**, který běží od dorzální části oblouku šikmo nad předcházející oblouk. Z těchto dorzálních částí se patrně vyvinul u suchozemských obratlovců souvislý dorzální sval krku, zvaný **m. trapezius** (u žraloků se souboru levatorů, tedy ekvivalentu trapezového svalu, říká **m. cucullaris**), který nabyl na velikosti s posunem pletence lopatkového kaudálním směrem.

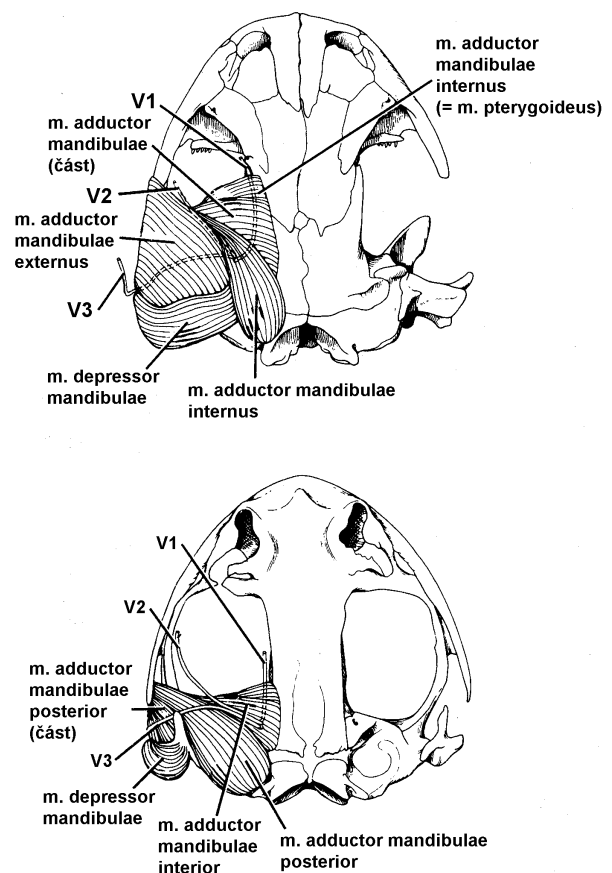
Toto pravidelné uspořádání se u všech čelistnateců porušilo redukcí či modifikací prvního až třetího žaberního oblouku (zejména vznikem čelistí), u kostnatých ryb navíc soustředěním žaberních oblouků pod skřele, takže se svalové přepážky mezi jednotlivými štěrbinami redukovaly až zcela zanikly. Ještě výrazněji bylo toto svalstvo pozměněno u suchozemských obratlovců, avšak sledujeme-li jeho postupný vývoj v ontogenezi, lze jej stále rozeznat. Důležitým rozpoznávacím znakem jsou i úponová místa a inervace. Mezi rudimenty těchto svalů můžeme například počítat (kromě těch, které vznikly z hypobranchiálních svalů somatického původu) drobné svaly upínající se na jazyku, chrupavku štítnou, a svaly ovládající ligamenta hlasového aparátu. Dorzálně tyto svaly souvisejí se zmíněným **m. trapezius**, ventrálně pak s **m. sternomastoideus**, **m. cleidomastoideus** a dalšími svaly hypobranchiální série (vzniklé však z mesodermálního hypodermu), které se upínají na elementy pletence lopatkového (je nutné připomenout, že vysvětlení topografické souvislosti mezi svaly žaberních oblouků a pletencem lopatkovým spočívá v oddělení kostí tohoto pletence od zadního okraje lebky při přechodu obratlovců na souš).

Mezi pravé svaly žaberních oblouků můžeme počítat i svaly čelistí. Jsou většinou inervovány z trojklanného nervu (n. trigeminus). V primitivním stavu jsou některé z těchto svalů určeny k autonomnímu pohybu palatoquadrata vůči neurokraniu. Je to především **m. levator palatoquadrati**, což je seriální homologon levatorů postmandibulárních žaberních oblouků. Zachoval se u těch forem, kde je palatoquadratum fixováno k neurokraniu syndesmoticky a zachovává si tudíž omezenou pohyblivost. U synchondroticky (prostřednictvím chrupavky) a synostoticky (návaznost kostní tkáně) fixovaného palatoquadrata tyto svaly ztratily svoji funkci a proto se redukovaly. Nejdůležitějším svalem čelistí je však **m. adductor mandibulae**, který umožňuje kousací pohyby (přitahuje

svaly
čelistního
oblouku



Obr. 168 Čelistní svaly primitivního savce (vačice). Vlevo povrchová vrstva, vpravo hluboká vrstva. *M. temporalis* vystupuje na povrch lebky ve spánkové jámě nad jařmovým obloukem, *m. masseter* pod ním. Nejhlubší vrstva (*m. pterygoideus*) se upíná dozadu k pterygoidu. Podle Romera a Parsonse (1977).

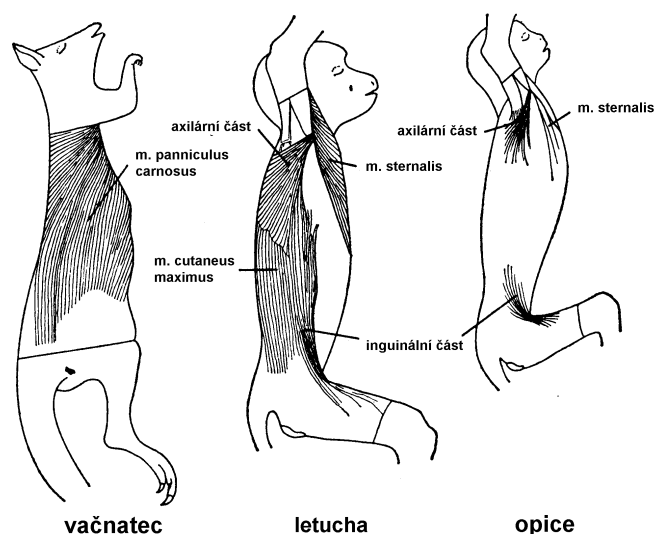


Obr. 169 Příklady primitivního uspořádání čelistních svalů u ocasatého obojživelníka (nahore) a žáby (dole). Pohled z dorzální strany. Podle Carrolla a Holmese (1980).

spodní čelist k horní). Je to opět seriální homologon adduktorů žaberních oblouků, které způsobují ohyb v kloubu mezi epibranchiální a ceratobranchiální. Se vznikem suchozemských tetrapodů došlo k rozštěpení tohoto svalu na tři větve, z nichž jedna směřuje dopředu (a umožňuje předozadní pohyb čelisti), druhá zůstává v původní funkci a třetí se stáčí dozadu (tyto tři větve jsou navzájem odděleny větvemi n. trigeminus, takže je lze anatomicky dobře odlišit; viz obr. 169). Horní úpon těchto svalů zabíhá do meziprostoru mezi vnitřním povrchem kostí exokrania a vnějším povrchem neurálního endokrania. U plazů se v důsledku toho exokranium porušilo otvory (tzv. spánkovými jamami; viz str. 72), přičemž u synapsidních plazů se tento otvor natolik zvětšil, že je střední část tohoto svalu exponována na povrch lebky a je tudíž hmatná. Nazývá se **m. temporalis** (protože pokrývá spánkovou oblast lebky). Přední hlava zvaná **m. masseter** (která je při úponu na spodní čelist uložena v těsně pod povrchem, takže je v blízkosti čelistního kloubu rovněž dobře hmatná), umožňuje zmíněné předozadní pohyby čelistí (a je proto dobře vyvinutá zvláště u hlodavců). Zadní (a zároveň nejhlubší) část svalu se nazývá **m. pterygoideus** (protože se většinou druhotně upíná na pterygoidy). Posledním svalem čelistí je sval, který se spolu se svaly hypobranchiální série (a z nich vzniklých svalů jazyka) podílí na vzniku spodiny dutiny ústní; nazývá se **m. intermandibularis**.

Avšak i svaly jazylkového oblouku prodělaly výrazné změny. Lze je však stále dobře identifikovat vzhledem k jejich inervaci z lícního nervu (n. facialis). Nejdůležitějším z těchto svalů je rudiment povrchového **m. constrictor**. U kostnatých ryb (Osteichthyes) ovládá tento sval pohyb skřelí (a je posledním ze série konstriktorů, protože – jak již bylo poznamenáno výše – posthyoidní konstriktory vymizely). U suchozemských obratlovců se z tohoto svalu stala tenká vrstva označovaná jako **m. sphincter colli**, který dorzálně navazuje na m. trapezius, antero-ventrálně však běží až na lícní část lebky, kde se zachovává v podobně různě diferencovaných lícních svalů, soustředěných především v oblasti orbit, otvoru do středního ucha, ústního otvoru, čenichu apod. Protože je tento sval v podkoží, umožňuje např. pohyb ušních boltců, mimiku obličejového svalstva atd. Přední část hyoidního konstriktoru se zachovala jako **m. depressor mandibulae** u těch skupin obratlovců, kde se na spodní čelisti vyvinul retroartikulární výběžek (část mandibuly, která zasahuje dozadu za úroveň čelistního kloubu). U savců tomu tak není a proto zanikl i depressor mandibuly. Mechaniku otevírání ústního otvoru u nich převzal jiný sval, zvaný **m. digastricus**, jehož obě části jsou od sebe odděleny úponem k jazylce. Protože u savců se spodní čelist ve své zadní části lomí do vzestupné větve, způsobuje úpon na povrchu tohoto zlomu (angulus mandibulae), že se ústní otvor může jeho smrštěním otevřít.

Kromě somatického svalstva a svalstva žaberních oblouků jsou však na četných místech podkoží drobné svalové snopce, které umožňují lokální pohyb kůže. Embryonální původ těchto svalů není zcela jasný, není však vyloučeno, že část z nich vzniká z hlouběji uloženého somatického svalstva. Tyto drobné svaly mohou být buď navzájem izolovány a u ptáků např. mohou “čepýřit” peří, u savců “ježít” chlupy (**mm. arrectores pilorum**). U primitivních savců (např. vejcorodí, vačnatci) tyto svaly tvoří souvislou podpovrchovou vrstvu, která se nazývá **m. panniculus carnosus**. U různých pokročilejších skupin savců se může zachovávat v rudimentárním stavu (např. jako **platysma** na ventrální straně krku primátů).



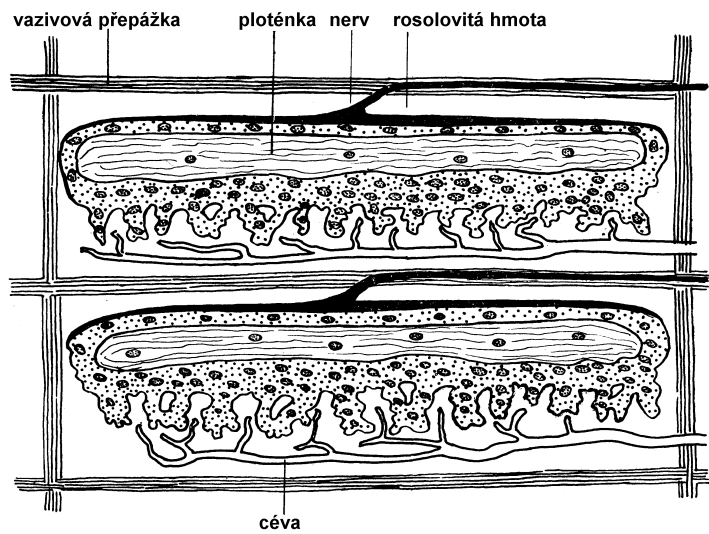
svaly
hyoidního
oblouku

kožní
svaly

Obr. 170 Postupná redukce m. panniculus carnosus u savců. Podle Wildera, ze Smithe (1960).

elektrické
orgány

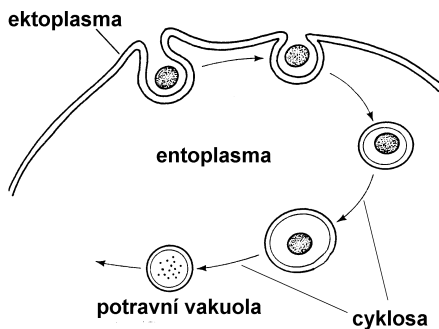
U vodních obratlovců (Chondrichthyes, Actinopterygii) se v řadě případů ve svalech vyvinuly modifikací svalových vláken elektrické orgány. Strukturálně jsou si značně podobné: jsou tvořeny jednosměrně orientovanými ploténkovými vícejadernými buňkami (elektrické destičky), ponořenými do rosolovité extracelulární hmoty; celek je členěn vazivovými přepážkami do podoby článků. Do každého článku přichází nerv a céva, přičemž nervy se větví směrem ke každé elektrické buňce, zatímco cévní kapiláry vytvářejí v rosolovité hmotě pletěň. Celek funguje jako baterie elektrických článků. Je zřejmé, že buňky (které jsou podobně jako svalová vlákna vícejaderné) jsou přeměněnými vlákny příčně pruho-
vaných svalů. Pokud se týče umístění, jsou elektrické orgány deriváty žaberních svalů, okohybných svalů, nebo v různém rozsahu epaxiálních svalů trupu a ocasu. Mohou produkovat elektrický proud o napětí několika voltů až několika set voltů (u paúhořů rodu *Gymnotus* až 600 V, u parejneků rodu *Torpedo* až 2000 V).



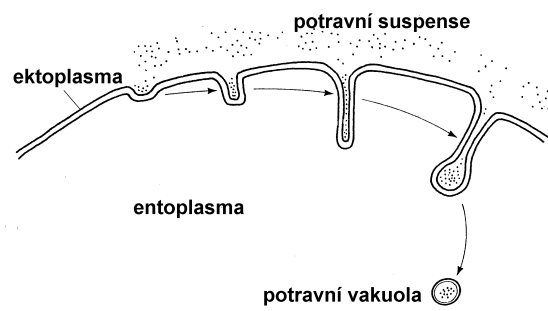
Obr. 171 Schema stavby elektrických plotének, jejichž soubor tvoří elektrický orgán. Podle Versluyse, z Grodzinského a kol. (1976).

Trávicí soustava

Trávení je proces, při kterém je potrava rozkládána, takže její jednotlivé komponenty mohou vstupovat do metabolických procesů. U většiny živočichů se k tomuto účelu vyvinula trávicí soustava. Tato soustava chybí jen u parazitických živočichů, kteří přijímají potravu ve formě roztoku celým povrchem těla; tento způsob výživy se označuje jako **osmotrofie**. Ve většině ostatních případů živočichů přijímá potravu v podobě pevných částic (**fagotrofie**). Existují však živočichové (prvoci, u kterých tělo není kryto pevnou pelikulou), jejichž potrava má sice podobu pevných částic, ale trávicí orgány se u nich nevyvinuly, protože potrava může být přijímána kterýmkoliv místem povrchu těla. Přitom se ektoplasma v okolí potravní částice vchlipuje a po-sléze od vlastního povrchu buňky odškrtní. Mohou tomu napomáhat panožky, které potravu znehybní a poté obklopí. Tento způsob přijímání potravy se nazývá **fagocytóza**. Speciálním případem fagocytózy je **pinocytóza**, kdy potrava v podobě roztoku je přijímána nikoliv osmoticky, ale vchlipováním a následným odškrcením ektoplasmy s kapičkou okolního roztoku s potravní suspenzí, opět na kterékoliv části povrchu buňky. Toto jsou způsoby trávení, kde se zvláštní trávicí orgány se nevytvořily.



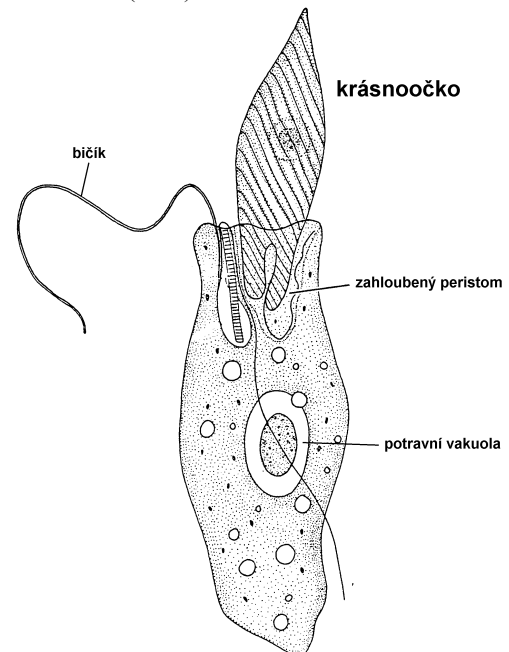
Obr. 172 Schematické znázornění fagocytózy. Podle Brusca a Brusca (1990).



Obr. 173 Schematické znázornění pinocytózy. Podle Brusca a Brusca (1990).

U většiny živočichů však trávicí soustava existuje. Je uniformní v těch aspektech, které jsou dány shodami či podobnostmi biochemických reakcí. Rozdíly v utváření trávicí soustavy jsou závislé především na tom, zda se jedná o živočichy jednobuněčné či mnohobuněčné. U jednobuněčných živočichů (prvoků) trávení probíhá uvnitř buňky (**trávení intracelulární**), zatímco u mnohobuněčných živočichů probíhá v mimobuněčných prostorách (**trávení extracelulární**) nebo dokonce mimo tělo. Avšak i v případě intracelulárního trávení je nutné si uvědomit, že stěny potravní vakuoly jsou v podstatě odškrčenou částí ektoplasmy, a že tedy v určitém smyslu se jedná rovněž o extracelulární trávení.

U jednobuněčných, kteří mají tělo kryto pelikulou se diferencovaly stálé trávicí orgány. Pro přijímání potravy se vytvořil otvor, zvaný buněčná ústa (**cytostom**), do kterého je potrava strhávána pohybem příústních brv, a který u některých prvoků (nálevníci) může pokračovat buněčným hltanem (**cytopharynx**). Cytostom může být umístěn ve zvláštní prohlubni, která se nazývá **peristom**. Samotné trávení probíhá u prvoků přijímajících potravu jak fagocytózou tak cytostomem stejně; děje se tak v **potravních vakuolách**, které se v cytoplasmě pohybují po určité dráze, označované



Obr. 174 Prvok rodu *Peranema* s uloveným krásnoočkem. Podle Chena (1950), z Brusca a Brusca (1990).

trávicí soustava prvoků

jako **cyklóza**. V blízkosti buněčného jádra se pohyb potravní vakuoly výrazně zpomaluje. Stěny potravní vakuoly vybíhají v podobě klků (**microvilli**) do jejího nitra, kde obklopují a posléze odškrcují produkty trávení z vakuoly do cytoplasmy; celý tento proces připomíná pinocytózu. Potravní vakuola se v důsledku toho zmenšuje, až v ní nakonec zůstanou pouze nestrávené zbytky. Ty mohou být vyvrženy opět buď na kterémkoliv místě těla, nebo potravní vakuola praskne v blízkosti otvoru zvaného buněčná řiť (**cytopyge**) a vyvrhne svůj obsah tímto otvorem mimo tělo prvoka.

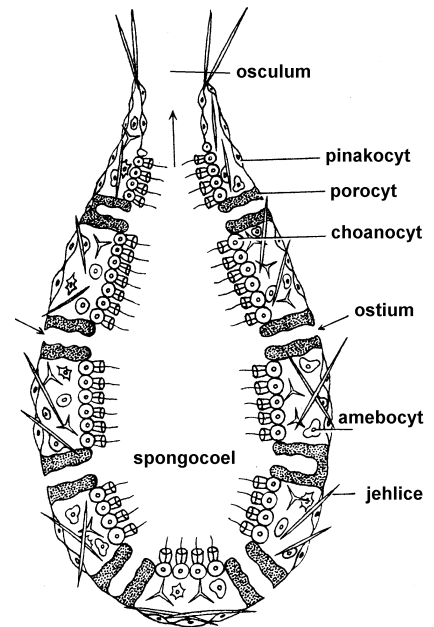
trávicí
soustava
živočišných
hub

Trávicí soustava mnohobuněčných živočichů vzniká embryonálně z vnitřního zárodečného listu (entodermu). Nejjednodušší typ se vyskytuje u živočišných hub (Porifera), kde má podobu centrální vakovité dutiny (**spongocoel**, resp. **atrium**), která s vnějším prostředím komunikuje jediným otvorem (**osculum**) na svrchní straně těla. Spongocoel má stěnu tvořenou límečkovitými buňkami (**choanocyty**), které slouží jako trávicí epithel (**choanoderm**, resp. **gastroderm**). Každý choanocyt má zhruba tvar komolého kužele, jehož užší konec směřuje do spongocoelu a je lemován poměrně vysokým plasmatickým límcem sestávajícím se z těsně k sobě přiléhajících dlouhých cytoplasmatických výběžků (microvilli). Uprostřed tohoto límce vybíhá z povrchu buňky bičík. Cytoplasma je značně prostoupena vakuolami (což souvisí s trávením). Způsob jejich trávení je tedy podobně jako u prvoků intracelulární a příjem potravy lze označit jako fagocytózu nebo pinocytózu. Trávení probíhá v potravních vakuolách choanocytů, pokročilé fáze trávení však již v buňkách (amebocyty) střední vrstvy těla (mesoglea), které díky své pohyblivosti distribuují živiny do celého těla.

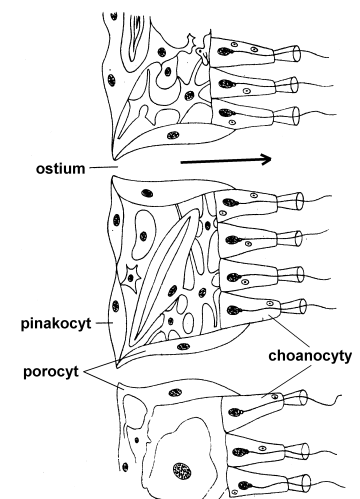
Voda s potravními částicemi se dostává do trávicí trubice otvůrkou na vnějším povrchu těla houby. Jsou buď umístěny uprostřed povrchových buněk zvaných **porocyty** a v tomto případě se nazývají **ostia** (sing. **ostium**), nebo tento otvor může být v prostoru mezi několika pinakocyty a pak se nazývá **dermální pór**. Ostia a póry jsou inhalačními otvory trávicí soustavy. Pokračují směrem k centrálnímu spongocoelu kanálky, jejichž stěnu tvoří epithel podobný pinakocytům na povrchu těla; v tomto případě se buňky označují jako endopinakocyty. Bylo již řečeno, že vlastním trávicím epithelem je choanoderm, vystýlající spongocoel. Nestrávené zbytky potravy jsou předávány amébocyty ve stěnách kanálků zpět do trávicí dutiny a odtud jsou vypuzovány oskulem mimo tělo houby. Proud vody se v trávicí soustavě vzbuzuje kontrakcemi porocytů uzavírajících ostia a kmitáním bičíků choanocytů, i když jejich kmitání není nijak koordinováno.

Trávicí soustava živočišných hub se vyskytuje ve třech základních typech. Má-li spongocoel tvar jednoduchého vaku, nazývá se takový typ houby **askon**. Choanoderm je zde souvislý, tělní stěna není zprohýbaná. Jestliže je však tělní stěna zprohýbaná, takže choanoderm vystýlá pouze záhyby spongocoelu, zatímco výběžky tělní stěny prominující do spongocoelu nejsou kryty choanodermem, nazývá se takový typ **sykon**. Je zřejmé, že u tohoto typu je plocha tvořená choanodermem (tedy trávicí plocha) větší a tedy pro živočicha výhodnější. Zvětšování trávicí plochy dosáhlo svého maximálního stupně u typu označovaného jako **leukon**, kde se postranní záhyby spongocoelu se stěnami tvořenými choanocyty

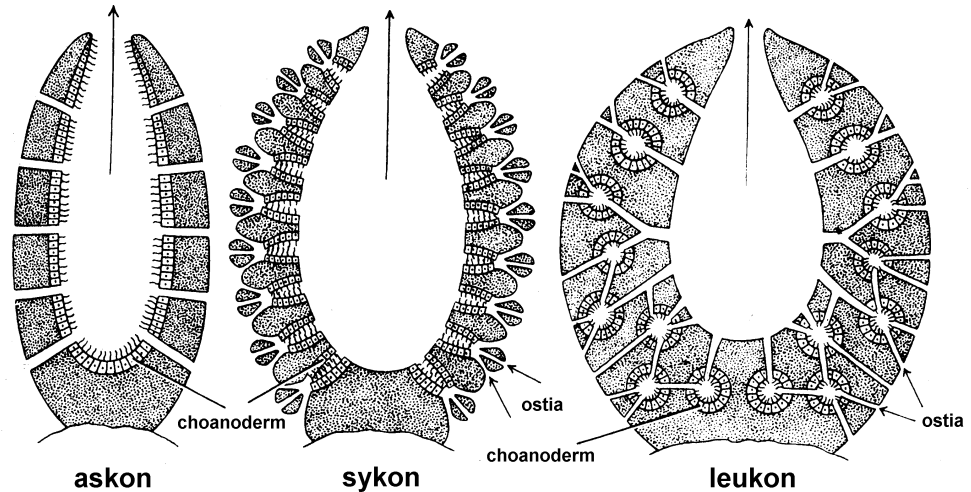
Obr. 176 Schema tělní stěny askonové houby. Spongocoel vpravo, vnější povrch těla vlevo. Šipka znázorňuje směr proudění vody. Podle Stempela, z Langa a kol. (1971).



Obr. 175 Schema trávicí soustavy askonové houby. Šipky znázorňují směr proudění vody. Podle Hymanové (1940), ze Špinara (1960).



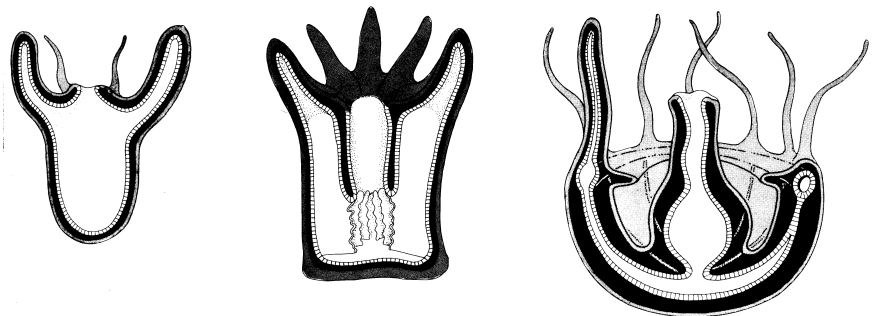
Obr. 177 Schematický náčrt tří základních stavebních typů živočišných hub, založených na morfologii trávicí dutiny. Podle Bayera, z Langa a kol. (1971).



zcela oddělily od centrální dutiny. Izolované části spongocoelu s choanodermální výstelkou se nazývají choanocytové komůrky a komunikují s centrálním spongocoelem otvorem zvaným **apopyle** (resp. **apoporus**).

U žahavců je trávicí soustava velmi podobná, liší se však tím, že otvor do centrální dutiny trávicí soustavy je jen jediný, a slouží zároveň jak pro přijímání potravy tak i pro vyvrhování nestravitelných zbytků. Potrava je uchopována chapadly (všichni žahavci jsou draví a loví živou potravu, kterou paralyzují pomocí žahavých buněk, tzv. knidoblastů) a dopravována do ústního otvoru. Ústní otvor může být mírně vyzdvížený (tato elevace se nazývá **hypostom**), nebo naopak jeho okraje mohou být vchlípeny do centrální trávicí dutiny, čímž vzniká krátký **hltan** (**pharynx**).

Centrální trávicí dutina se nazývá **láčka** (**coelenteron**) nebo také **gastrovaskulární dutina**, protože kromě trávení slouží rovněž k rozvádění živin do celého těla. Většinou je členěna septy vybíhajícími ze stěn a ze dna; septa (**mesenteria**) mohou být neúplná (nedosahují až ke středu láčky) nebo úplná (uprostřed láčky se spojují s



Obr. 178 Gastrovaskulární soustava žahavců. Vlevo a vpravo polyp a medúza polyvoců (pro snadnější porovnání je medúza zobrazena svrchní stranou dolů). Uprostřed polyp korálnatců. Podle Bayera a Owreho (1968), z Brusca a Brusca (1990).

okrajem pro-tilehlého septa). Volné okraje mesenterií mohou být opatřeny vlákny, jejichž činností se potrava v láčce pohybuje. Láčka zasahuje v podobě **radiálních kanálků** i do chapadel; u medúz běží po okraji těla (před odstupem chapadel) tzv. **okružní kanálek**.

Po požití potravy probíhá zprvu v láčce extracelulární trávení. Umožňuje to trávicí epitel (**choanoderm**, resp. **gastroderm**), který produkuje sliz a enzymy. Jeho buňky jsou často opatřeny bičíky, což napomáhá promíchávání obsahu láčky. Takto natrávená potrava je pak přijímána fagocytózou a pinocytózou, a trávicí proces je dokončován intracelulárně v potravních vakuolách. Nestravitelné zbytky jsou odváděny zpět do láčky a odtud ústy mimo tělo živočicha.

Někteří jedinci koloniálních láčkovců mohou být specializováni výlučně na přijímání potravy (tzv. **gastrozoidi**). Protože jejich láčka je propojena s láčkami ostatních jedinců kolonie, vytváří se tak složitá dutina (**coenosark**), umožňující výživou ostatních členů kolonie.

Trávicí soustava ploštěnců je v podstatě modifikovaná láčka. I zde komunikuje s vnějším prostředím jen jediným otvorem, který je zároveň přijímací i vyvrhovací. Ústní otvor je na břišní straně těla, ale může být umístěn vpředu, uprostřed, nebo vzadu. Směrem dovnitř pokračuje

láčka, resp. gastrovaskulární dutina

trávicí soustava ploštěnců

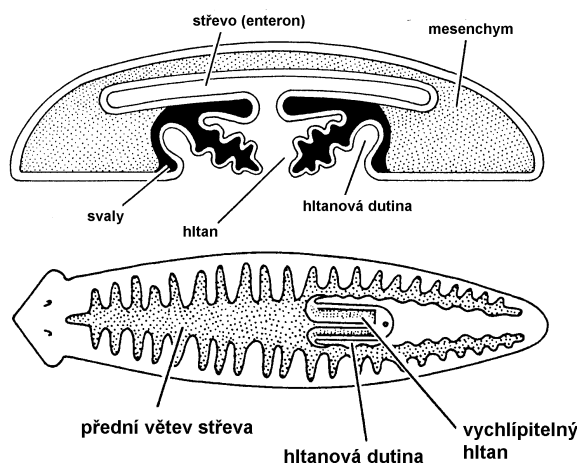
hltanem (pharynx), jehož stěny jsou často vyztuženy svaly a proto se může vychlipovat mimo tělo. Důležitou okolností je, že hltan vzniká z embryonálního ektodermu a jeho stěny proto tvoří epidermis. Označuje se proto rovněž jako **stomodeum**. Hltan navazuje na centrální trávicí dutinu zvanou **střevo (enteron)**. Střevo může být jednoduché nebo nejrůznějším způsobem větvené; protože zasahuje do nejrůznějších částí těla a má tak schopnost rozvádět po těle živiny, nazývá se rovněž gastrovaskulární dutina. Střevo u ploštěnců bez tělní dutiny sekundárně zaniklo a hltan proto navazuje pouze na shluk entodermálních buněk, potrava je zprvu trávena extracelulárně v mezibuněčných prostorech, později trávení pokračuje uvnitř těchto buněk (intracelulární trávení).

U forem s vychlípitelným hltanem je potrava tímto chobotovitě vychlípěným orgánem uchopena. V některých případech jsou do potravy vylučovány trávicí enzymy ještě předtím, než je pozřena (**mimotělní trávení**). V hltanu se potrava pohybuje koordinovanou činností obrvených buněk. Zde a ve střevě probíhá působením enzymů produkovaných enzymatickými buňkami extracelulární trávení. Poté je takto předtrávená potrava fagocytována buňkami střevního epitelu. Nestrávené zbytky potravy jsou vyvrhovány ústním otvorem mimo tělo.

Láčkovitý typ trávicí soustavy byl zdokonalen proražením řitního otvoru, takže ústa slouží výhradně k přijímání potravy a soustava má podobu trubice. Tento typ se vyskytuje na strukturálně nejjednodušším stupni u pásnic (Nemertini). Umožňuje jednosměrný průchod potravy. Přední část trávicí trubice vzniká podobně jako u ploštěnců vchlípením ektodermu (**stomodeum**) a podobně je tomu i v případě terminální části; tato část se nazývá **proctodeum** a u některých členovců (např. korýši) má chitinovou výstelku. Celá trávicí trubice může být již na tomto primitivním evolučním stupni funkčně a morfologicky diferencována: stomodeum se za ústním otvorem rozšiřuje v **ústní dutinu**, na níž navazuje užší **jícen (oesophagus)** a za ním další rozšířená část, **žaludek (ventriculus)**. Střevo je obvykle přímé, ale stěny jsou zvrásněné mnoha záhyby (**diverticula**), čímž se zvětšuje plocha vystlaná gastrodermem (tedy plocha na níž probíhá trávení). Gastroderm je tvořen obrvenými a slizovými buňkami; brvy posunují potravu tubicí a sliz obsahuje trávicí enzymy. Terminální úsek trávicí trubice se nazývá **rectum** a končí **řitním otvorem (anus)**.

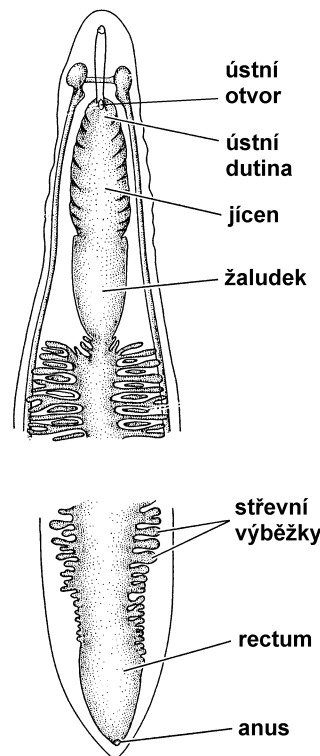
U tohoto typu trávicí soustavy se vedle trávicí trubice diferencoval oddělený oběhový systém, kterým jsou živiny rozváděny po těle. Proto tento typ trávicí soustavy již nelze označovat jako soustavu gastrovaskulární. Trávení a rozvod živin po těle jsou od sebe odděleny a zajišťují je oddělené soustavy.

Trávicí soustava v podobě trubice je zdokonalena pouze přídatnými ústními orgány, jejichž úkolem je potravu uchopovat či mechanicky drtit. U těch živočichů, kteří se živí potravou rozpuštěnou ve vodě se vyvinul kolem ústního otvoru věnec brv, jejichž činností je potrava k ústnímu otvoru směřována. Chapadla mohou uchopovat větší potravu a k ústnímu otvoru podávat. Uvnitř ústní dutiny mohou být vytvořeny různé kutikulární



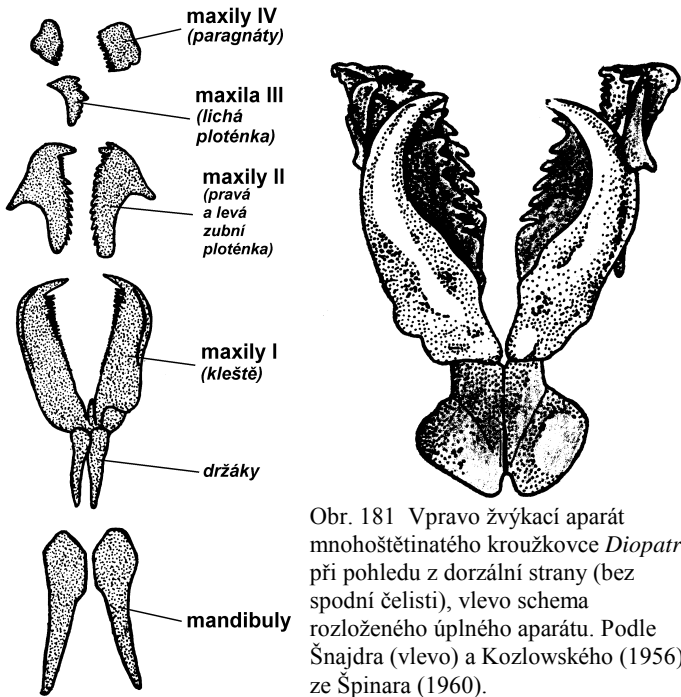
Obr. 179 Schema trávicí soustavy ploštěnce s vychlípitelným hltanem v laterálním pohledu (nahore) a ploštěnky s trojvětveným střevem při pohledu z ventrální strany (dole). Podle Russel-Huntera (1979) a Hymana (1951), z Brusca a Brusca (1990).

průchozí
trávicí
soustava



Obr. 180 Primitivní typ průchozí trávicí soustavy u pásnic. Podle Hymana (1951).

přídavné
orgány
trávicí
trubice



Obr. 181 Vpravo žvýkací aparát mnohoštětinatého kroužkovce *Diopatra* při pohledu z dorzální strany (bez spodní čelisti), vlevo schema rozloženého úplného aparátu. Podle Šnajdra (vlevo) a Kozłowského (1956), ze Špinara (1960).

čelisti

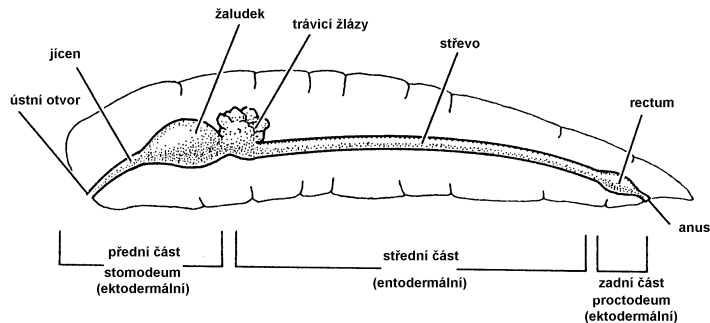
destičky epidermálního původu (protože tato část je derivátem ektodermu), které slouží k drcení potravy. U vířníků (Rotifera) jsou tyto destičky ve svalnatém žvýkacím hltanu (tzv. **mastax**) a jsou často opatřeny zoubkovitým okrajem nebo zubovitými výběžky. U mnohoštětinatých červů se ve vychlípitelném jícnu vytvořil žvýkací aparát z chitínových čelistí, které jsou inkrustovány uhličitanem vápenatým a skládají se z ně-kolika částí označovaných jako maxily (spodní pár jako mandibuly). Protože jsou to deriváty ektodermu, jsou během svlékání odvrhovány spolu s kutikulou. U většiny měkkýšů jsou vyvinuty podobné čelisti, které jsou buď po obou stranách ústní dutiny nebo jen na paře. Na spodině

dutiny ústní je u nich navíc vyvinuta chitínová jazyková páska zvaná **radula**, jejíž povrch tvoří řady drobných zoubků. Radula je uvnitř vyztužena chrupavčitou tkání, zvanou **subradulární destička** resp. **odontophor**. Činnost raduly je umožněna tím, že ji lze z ústního otvoru vychlipovat (zvláště u vrtavých plžů, kteří tímto způsobem navrtávají otvory do schránek mlžů). U plžů jsou pevné kutikulární destičky často i ve stěnách žvýkacího žaludku, který však vzniká ze stomodea. Vlastní žaludek (zvaný u plžů žlaznatý žaludek) je až v další části trávicí trubice. U členovců se vyvinuly zvláštní čelistní orgány přeměnou kráčivých končetin a proto o nich byla řeč v souvislosti s opěrnou soustavou.

U vířníků se poprvé objevují přídatné trávicí žlázy. Jsou to **slinné žlázy**, které ústí do hltanu a produkují jednak trávicí enzymy, jednak sliz, který lepí potravní částice k sobě a zároveň umožňuje snadnější pohyb potravy trávicí trubicí. U některých plžů vylučují žlázy ve stěně hltanu poměrně silné roztoky kyselin (např. u rodu *Dolium* až 5% H_2SO_4), které pomáhají narušovat schránky mlžů a ostnokožců. Před žaludkem nebo přímo do něj ústí žaludeční žlázy (**hepatopankreas**), které produkují trávicí enzymy. Kromě žlaz produkujících trávicí sekret však do trávicí trubice někdy (např. u členovců) ústí také tzv. **repugnatoriální žlázy** (někdy však ústí přímo na povrch těla), které produkují látky odstrašující potenciálního predátora.

U vířníků se také diferencuje terminální část trávicí trubice, kam se otevírají i vývody pohlavních orgánů. Tato část se nazývá **kloaka**.

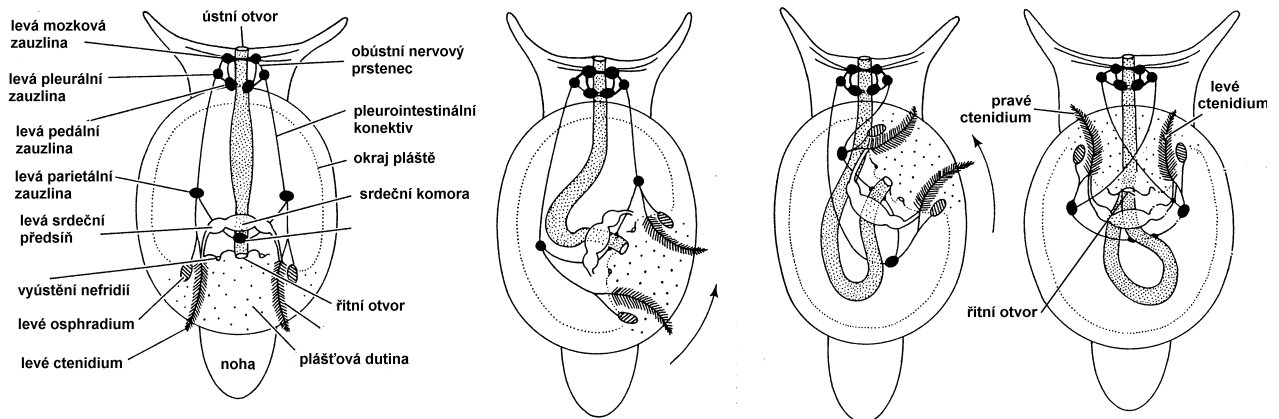
Trubicovitá trávicí soustava může být v souvislosti se způsobem života (např. návratem k přisedlému způsobu nebo přechodem k parazitismu) modifikována nebo redukována. Nejčastěji se však jedná pouze o změnu průběhu trubice, takže např. u mechovek nebo křídložábřých, jejichž tělo je uzavřeno v kalichovité théce, ústí řitní otvor v sousedství ústního.



Obr. 182 Obecné schéma členění trávicí trubice u členovců. Podle Brusca a Brusca (1990).

žlázy trávicí trubice

Podobný případ je u plžů, kde došlo k torzi ulity i s celým tělem, takže je řitní otvor umístěn nad ústním.

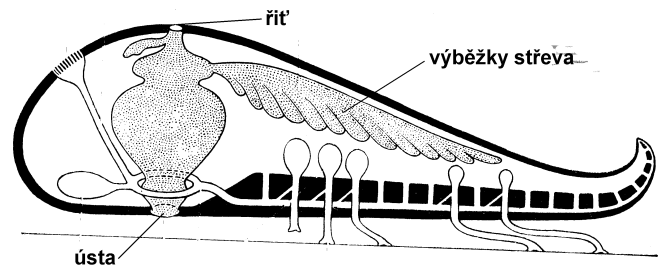


Obr. 183 Torze těla, díky níž došlo u moderních plžů k přesunutí řitního otvoru nad otvor ústní a ke stranové inverzi tělních orgánů (např. ktenidií) a překřížení nervové soustavy. Vlevo hypotetické stadium s přímou trávicí trubicí, vpravo výsledné stadium u dospělého plže. Mezistadia (uprostřed) se zachovávají v ontogenetickém vývoji. Podle Langa (1900).

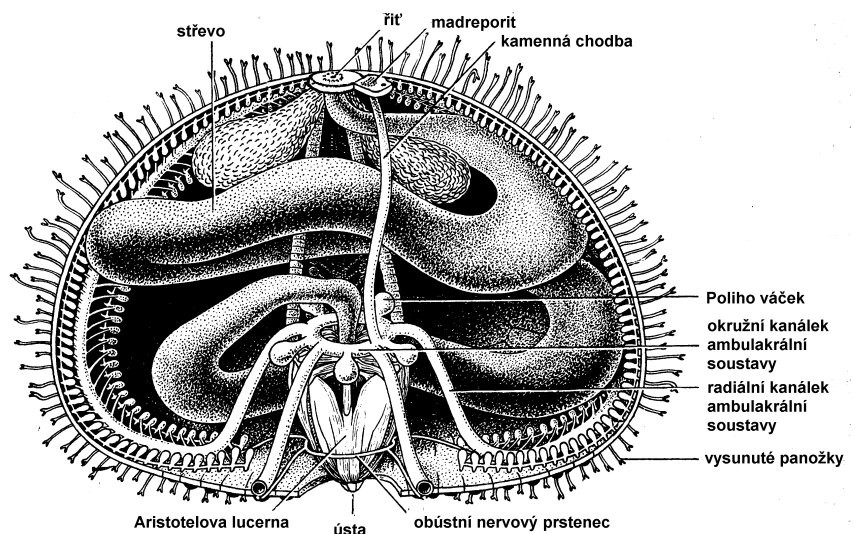
vznik
druhotného
ústního
otvoru

Trávicí soustava ostnokožců, polostrunatců a strunatců se na první pohled od právě uvedeného schematu trávicí trubice morfologicky neliší. Významný rozdíl spočívá však v embryonálním původu úst a řiti. Zatímco u všech doposud popsaných případů představuje ústní otvor embryonální blastoporus, u těchto tří skupin se blastoporus uzavírá a v blízkosti jeho původní pozice se proráží řitní otvor; ústní otvor vzniká sekundárně vchlípením ektodermu na hlavové části těla. Proto se tyto živočichové shrnují pod názvem druhoústí (Deuterostomia).

U ostnokožců je trávicí soustava přímá, takže ústní a řitní otvor jsou na protilehlých koncích těla. Avšak i zde existují různé odchylky od tohoto základního schematu: u hadic není např. vyvinuto rectum, takže trávicí soustava je neprůchodná. U poupěnců, jablovců a lilijic se v souvislosti s vývojem théky přesunul řitní otvor do blízkosti ústního, takže trávicí trubice má v principu tvar podkovy. Pozoruhodným orgánem ostnokožců je žvýkací aparát, umístěný na počátku trávicí trubice a skládající se z pěti dlátkovitých zubů pohyblivě uzavírajících ústní otvor a ovládaných svaly. Tento žvýkací orgán se obecně nazývá **Aristotelova lucerna**.



Obr. 184 Schema trávicí soustavy hvězdice a její topografický vztah k ambulakrální soustavě. Podle Pfürtchellera a Cuenota, z Langa a kol. (1971).



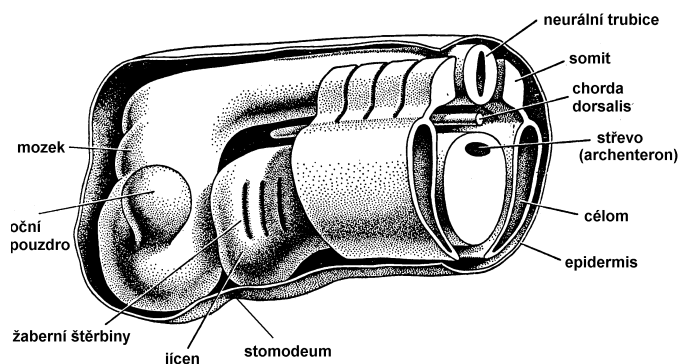
Obr. 185 Schema tělesné stavby ježovky a topografie tělních orgánů ve vztahu k trávicí trubici. Podle Pfürtchellera, z Langa a kol. (1971).

U strunatců je obecné schema trávicí soustavy v podstatě stejné jako u ostatních druhoústých. Jedná se o soustavu průchozí, která začíná ústním otvorem a končí řitním otvorem, který však u bilaterálně souměrných a volně pohyblivých forem není primárně na zadním terminálním konci těla, nýbrž ústí na břišní straně; tím se diferencuje část těla, kterou neprochází trávicí trubice a která se označuje jako ocas (cauda).

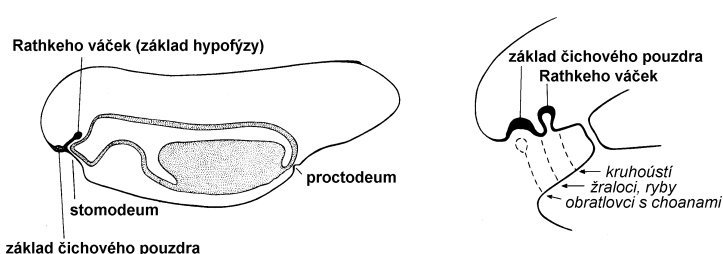
Již u nejprimitivnějších forem (pomineme-li specializované formy shrnované do podkmene Tunicata) je dobře diferencovaná **ústní dutina (cavum oris)**. U bezlebečných je ještě ústní otvor obklopen věncem drobných brv (cirri) a ústní dutina je od branchiální dutiny oddělena slizniční přepážkou stahovanou okružními svaly a nazývanou velum. U obratlovců tato přepážka i brvy chybějí a dutina ústní je pouhým rozšířeným prostorem, který bez morfologicky výrazné hranice přechází v **hltan (pharynx)**. Tato hranice je však markantní z embryologického hlediska, protože ústní dutina vzniká (podobně jako v případě velké většiny bezobratlých) vchlípením ektodermu (stomodeum), zatímco jícen vzniká z přední části embryonálního střeva (archenteron) a je tedy entodermálního původu. Obě struktury směřují proti sobě, i když se poměrně dlouho mezi nimi udržuje přepážka v podobě membrány (oropharyngeální membrána). Membrána později perforuje a ústní dutina získává spojení se střevem. Tento proces je korelován s dosaženým stupněm trávení žlutkového vaku. Epiteliální výstelku obou částí nelze histologicky rozlišit, přestože je v prvním případě derivátem ektodermu a v druhém derivátem entodermu.

Zatímco zadní hranice ústní dutiny jsou konstantní a odpovídají hranici mezi embryonálním ektodermem a entodermem, přední hranice je značně variabilní, což souvisí s tím, že sliznice dutiny ústní kontinuálně přechází v epidermis kůže. Podle embryonálních struktur, které topograficky souvisejí s ústní dutinou lze doložit, že ústní dutina se v evoluci obratlovců zvětšovala.

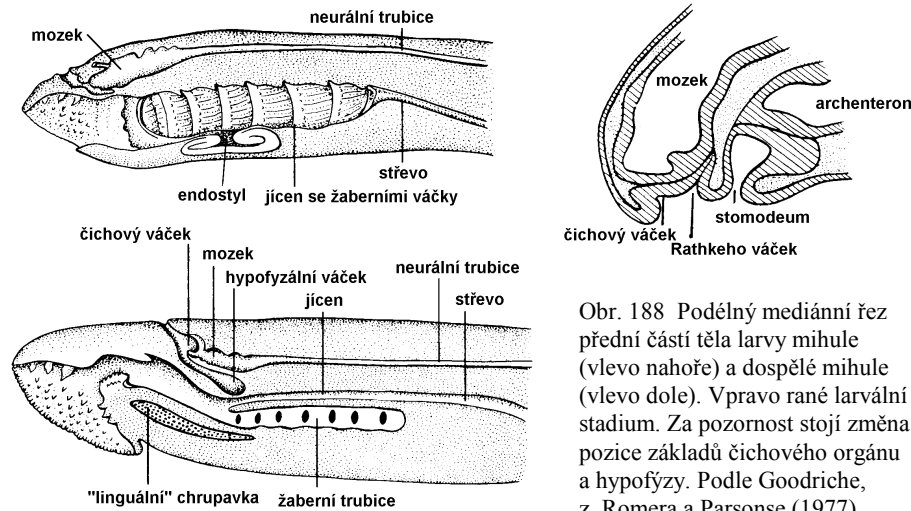
Jednou z těchto topograficky důležitých struktur jsou dvě vedle sebe ležící plošky zesíleného ektodermu (epidermální plakody; viz též str. 25), které jsou umístěny pod embryonálním předním mozkem a které se mohou zanořit pod úroveň okolního stropu stomodea, takže tvoří zesílené dno jamek. Je to základ čichových pouzder. U kruhoústých se vytváří tato jamka pouze jediná. Dále dovnitř se na stropu stomodea vytváří další váčkovitý záhyb, tzv. Rathkeho váček, který se později uzavírá a izoluje od stomodea. Epithel uzavřený uvnitř tohoto váčku dává později vznik části hypofýzy. U dospělých žraloků a paprskoploutvých ryb leží čichová pouzdra, která mají dva otvory – inhalační a exhalační – vně dutiny ústní, zatímco Rathkeho váček leží uvnitř. Obě struktury jsou tedy od sebe odděleny vznikající horní čelistí, kterou lze považovat za vnější hranici ústní dutiny. U lalokoploutvých ryb a suchozemských tetrapodů se dutina ústní zvětšila, v důsledku čehož jsou čichová pouzdra nad přední částí dutiny ústní a oblouk svrchní čelisti probíhá pod nimi. Následkem toho se druhý pár otvorů (exhalační) posunul do přední části dutiny ústní a vytvořil choany, zatímco inhalační zůstal vně.



Obr. 186 Schema hlavové části embrya obratlovce. Podle Waddingtona, z Romera a Parsonse (1977).



Obr. 187 Vlevo schema embrya obojživelníka s vyznačením pozice budoucího čichového pouzdra a Rathkeho váčku vůči stomodeu. Vpravo schema ústní dutiny s vyznačením jejího rozsahu u různých skupin obratlovců. Podle Romera a Parsonse (1977).

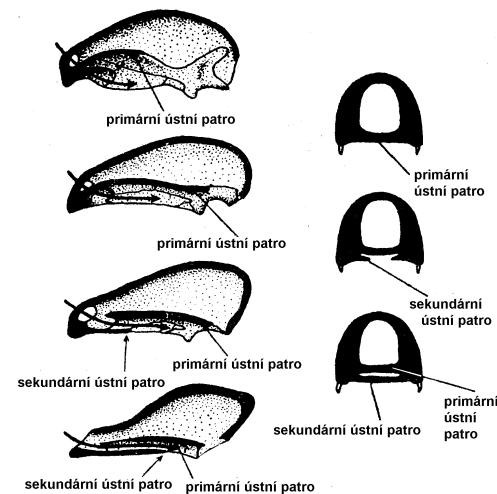


Obr. 188 Podélný mediální řez přední částí těla larvy mihule (vlevo nahoře) a dospělé mihule (vlevo dole). Vpravo rané larvální stadium. Za pozornost stojí změna pozice základů čichového orgánu a hypofýzy. Podle Goodriche, z Romera a Parsonse (1977).

U kruhoustých má ústní dutina menší rozsah. Larva mihule má základy čichového orgánu a Rathkeho váček také na ventrální straně hlavy, avšak vně stomodea. Během ontogeneze se obě struktury posunují dopředu na rostrální konec hlavy a posléze až na její dorzální stranu, tzn. do značné vzdálenosti od ústní dutiny.

ústní patro

Strop dutiny ústní se nazývá **ústní patro**. Protože jeho podstatou jsou dermální kosti, byla tato struktura popsána výše, v souvislosti s lebkou. Jelikož je však u pokročilých obratlovců ústní patro dotvořeno slizniční řasou, která s ním tvoří jednotný funkční celek, musí být zmíněno i v souvislosti s ústní dutinou. U primitivních obratlovců je **kostěné ústní patro (palatum durum)** tvořeno bází neurokrania. Označuje se jako **primární ústní patro** a je buď kompletní nebo (u lalokoploutvých ryb a primitivních tetrapodů) perforováno choanami. Takto utvářená



Obr. 189 Různé stupně vývoje sekundárního ústního patra u savcovitých plazů a savců (vlevo dole). Šipky znázorňují průběh dýchacích cest. Vpravo různé stupně vývoje sekundárního ústního patra na schematických frontálních řezech lebky obojživelníka (nahore), plaza (uprostřed) a savce (dole). Podle Romera (1970) a Smithe (1960), z Ročka (1985).

druhotné ústní patro

jazyk

dutina ústní je tedy u obratlovců s choanami nejen součástí trávicí soustavy, ale rovněž součástí cest dýchacích, protože slouží k přijímání potravy i k dýchání. Je evidentní, že zejména u suchozemských obratlovců je tento stav z funkčního hlediska nevyhovující. Proto se v ústní dutině vytvořila ještě jedna kostěná přepážka, která odděluje dutinu ústní od dýchacích cest. Označuje se jako **sekundární ústní patro**. Vzniká z horizontálních lišt na premaxilách, maxilách a palatinech, a tento výčet odpovídá rovněž evoluční posloupnosti, protože sekundární ústní patro expandovalo odpředu dozadu. Zároveň se však rozšiřovalo od stran směrem k mediální linii. Tento stav se u savců rekapituluje v patologických případech jako různé formy rozštěpu ústního patra. Zadní okraj kostěného patra doplňuje pohyblivá slizniční duplikatura zvaná **měkké ústní patro (palatum molle)**, která uzavírá dýchací cesty vůči nosohltanu.

je tento transport mnohem jednodušší, protože potrava je nadržena vodním prostředím. Svaly jazyka se upínají převážně na skelet jazyky a na spodní čelist.

denticce

Dalším důležitým orgánem ústní dutiny je **chrup (denticce)**, který u rybovitých obratlovců slouží k fixaci, paralyzování, případně jednoduchému porcování potravy, u obratlovců s diferencovanou denticí k porcování a mělnění potravy. Protože zuby jsou derivátem plakoidních šupin, které samy vznikly v důsledku osifikace v subepidermálním vazivu, byla o jejich morfologii detailnější zmínka výše (viz kap. Pokryv těla a opěrná soustava, str. 64).

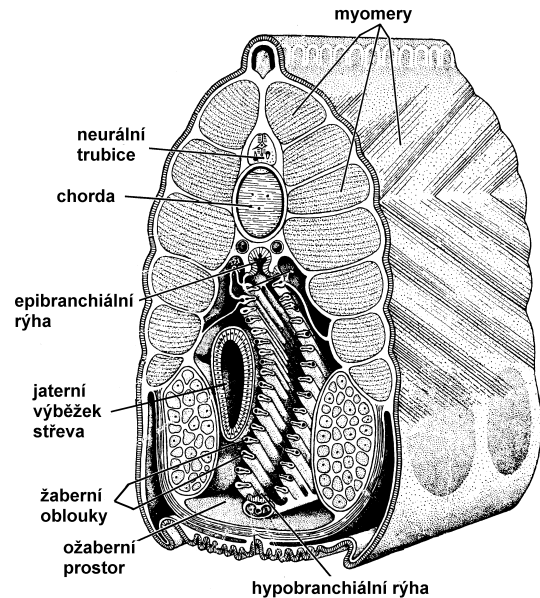
Jazyk (lingua) je důležitým orgánem ústní dutiny, který vznikl při přechodu obratlovců na souš ze svalů báze dutiny ústní (str. 92). Slouží převážně k transportu potravy dutinou ústní; u vodních obratlovců

Ústní dutinou potrava buď pouze nezměněna prochází (v případě polykání celé potravy), nebo je v ní mletá (u obratlovců s diferencovaným chrupem). V tomto druhém případě je potrava zároveň promíchána se sekretem slinných žláz, které se některými svými složkami (např. enzym ptyalin) podílejí na iniciálních fázích trávení. U nižších tetrapodů slouží výměsky slinných žláz pouze k usnadnění transportu potravy trávicí trubicí do žaludku. O tom, že tomu tak skutečně je svědčí skutečnost, že např. u vodních ptáků a u savců, kteří se vrátili k vodnímu způsobu života se slinné žlázy značně zredukovaly. U některých obojživelníků a plazů se slinné žlázy mohly modifikovat v tom smyslu, že produkují jed, který kořist paralyzuje.

žlázy ústní dutiny

U primárně vodních obratlovců následuje za ústní dutinou úsek trávicí trubice nazývaný **hltan** (**pharynx**), který je perforován žaberními štěrbinami a slouží tudíž nejen k transportu potravy, ale i k dýchání. V důsledku této dvojí funkce se v něm vytvořily různé výrůstky, které u forem živících se planktonem slouží k separaci potravních částic od proudu vody určeného k dýchání. Mezi takovéto separační mechanismy můžeme počítat i **endostyl** primitivních strunatců (Tunicata, Acrania) a larev mihulí. Je to žlábk, jehož stěny jsou vystlány epitelem produkujícím sliz a slepujícím potravní částice. Žlábk probíhá v mediánní linii na ventrální straně hltanu (tento úsek se označuje jako hypobranchiální rýha); na svém předním konci se štěpí na dvě větve (zvané peripharyngeální pruhy), které přecházejí po stranách hltanu na jeho dorzální stranu, kde se opět spojují v mediánní žlábk (epibranchiální rýha). Epibranchiální rýha odvádí potravní částice do dalších oddílů trávicí trubice.

hltan



Obr. 190 Příčný řez přední částí těla kopinatce v úrovni hltanu. Podle Kükenthala a Rennera (1978).

Nosohltn (**nasopharynx**) je zbytek společného průběhu trávicí soustavy a dýchacích cest zachovaný u suchozemských tetrapodů. Obě soustavy se zde kříží (dýchací cesty jsou uloženy nad dutinou ústní, ale ventrálně od jícnu), což představuje evoluční limit pro další expanzi sekundárního ústního patra.

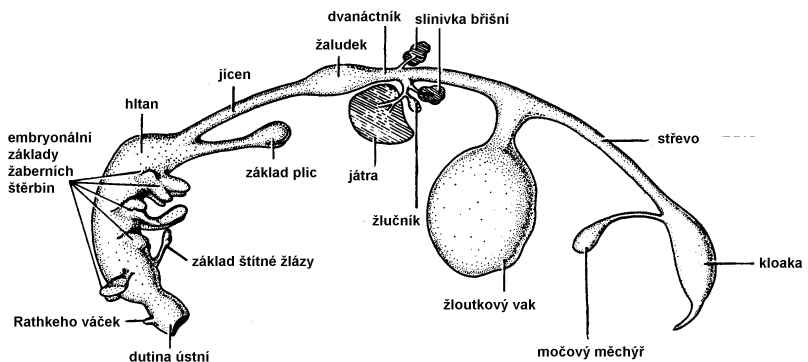
nosohltn

Jícen (**oesophagus**) je svalová trubice, skládající se z vnitřní vrstvy sliznice a z vnější vrstvy svalů. Počáteční úsek jícnu je tvořen příčně pruhovaným svalstvem, úsek přiléhající k žaludku je tvořen hladkým svalstvem; hranice mezi oběma úseky odpovídá embryonální hranici mezi stomodeem a prvostřevem. Potrava většinou jícnem jen prochází, pouze výjimečně se podílí na shromažďování nebo předtrávení potravy (např. vole u ptáků).

jícen

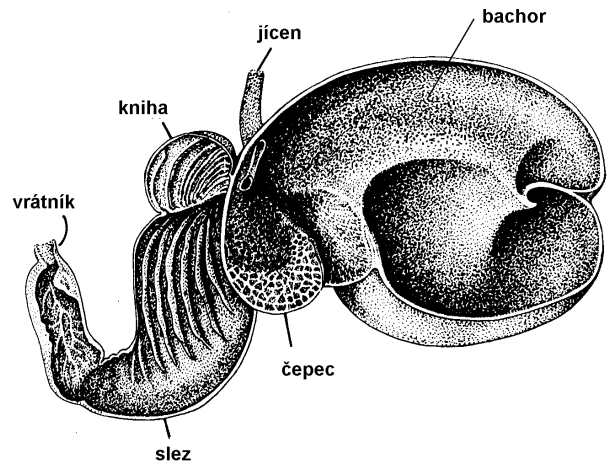
Žaludek (lat. **ventriculus**, řec. **gaster**) je rozšířená část trávicí trubice, která se vyvinula v souvislosti s periodicitou v přijímání potravy. Chybí totiž u těch strunatců (např. kopinatců, kruhoústých), kteří přijímají potravu neustále a naopak dobře je vyvinutý tam, kde je potrava přijímána ve větších množstvích a periodicky (např. u dravých forem). Topograficky a funkčně jej lze členit na tři části: část při-

žaludek



Obr. 191 Schema embryonální trávicí soustavy suchozemského obratlovce v terminálním stadiu trávení žloutkového vaku. Z Romera a Parsonse (1977).

léhající k ústí jícnu, tzv. **česlo (cardia)**, hlavní rozšířenou část (**fundus**), a oblast vyústění do střeva, tzv. **vrátník (pylorus)**. V žaludku probíhá trávení chemické (v důsledku sekrece pepsinu, který štěpí bílkoviny, a kyseliny chlorovodíkové, která vytváří kyselé prostředí příznivé pro činnost pepsinu) a trávení mechanické (peristaltickými pohyby, jejichž efektivnost je často zvyšována spolykanými anorganickými předměty, tzv. gastrolity). Jednotlivé části žaludku mohou být v souvislosti s typem potravy různým způsobem potlačeny nebo naopak zvýrazněny, obecně lze však říci, že specializace na rostlinnou potravu (obsahující hůře stravitelnou celulózu) měla za následek prodloužení trávicí trubice a zvýraznění funkční specializace (a tím i morfologické diferenciaci) jejich jednotlivých úseků. Platí to pro všechny typy obratlovců, jak vodní tak i suchozemské. Mezi nejvýraznější příklady funkčního a morfologického členění žaludku lze uvést žaludek přežvýkavců, který se skládá ze čtyř částí: prostorného **bachoru (rumen, odtud název Ruminantia)**, kde je potrava pouze ve větších množstvích shromažďována, a **čepce (reticulum)**, jehož stěny mají voštinovou strukturu; tím se zvětšuje povrch vylučující trávicí šťávy. V obou těchto částech probíhá fermentace potravy činností mikroorganismů (bakterie, prvoci) a část živin se zde vstřebává (např. mastné kyseliny). Takto předtrávená potrava se vrací do ústní dutiny k dalšímu mechanickému mletí (opětnému přežvýkání) a poté se znovu vrací do žaludku, tentokrát však první dva úseky míjí, což je umožněno hlubokou rýhou ve stěně čepce, a prochází přímo do **knihy (omasum, resp. psalterium)**. Název této části žaludku pochází od stěn, které jsou tvořeny listovitě složenými vnitřními záhyby. Poté potrava přechází do **slezu (abomasum)**, který jako jediná část žaludku přežvýkavců je homologní s žaludkem ostatních savců (lze jej rozlišit na česlo, fundus a vrátník).

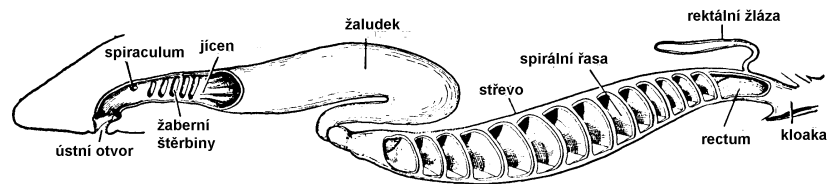


Obr. 192 Žaludek přežvýkavce. Podle Pernkopfa (1930).

Střevo (intestinum) je částí trávicí trubice, kde jsou vstřebávány živiny, avšak i zde ještě probíhá trávení. Absorpce živin je usnadněna zvrášením sliznice střeva tzv. střevními **klky (villi)**. Ke stejnému účelu slouží **spirální řasa**

(např. ve střevě žraloka) a konečniců i prosté prodloužení střeva, takže často mnohonásobně přesahuje délku dutiny břišní (např. u pulců žab). Střevo může často vybíhat ve slepé výběžky ("slepá střeva"), která rovněž slouží ke zvětšení absorpční plochy střeva. Konečný oddíl střeva, který vzniká vchlípením ektodermu (proctodeum) se nazývá **konečník (rectum)**. Do jeho distální části mohou ústit vývody močopohlavních orgánů a pak se tato část nazývá **kloaka**. Vývod trávicí trubice na povrch těla se nazývá **řít' (anus)**.

S trávicím traktem funkčně i embryologicky souvisejí dva orgány, **játra (hepar)** a **slinivka břišní (pankreas)**. Oba vznikají vchlípením a následným odškrcením z entodermu embryonální trávicí trubice; játra z její ventrální části, slinivka břišní z dorzální části. Evolučně primární funkcí jater je sekrece. Produkt sekretorických buněk jater (žluč) se odvádí do zásobního váčku zvaného **žlučník (vesica fellea)** a odtud do střeva. Sekundární funkcí jater však



Obr. 193 Trávicí trakt žraloka se spirální řasou ve střevě. Podle Deana, z Romera a Parsonse (1977).

střevo

žlázy
trávicího
traktu

je depozice látek získaných při trávení (cukry, uhlohydráty) a jejich uvolňování do krevního oběhu v případě metabolické potřeby. Játra Chondrichthyes obsahují enormní množství tuku, takže mohou sloužit jako hydrostatický orgán. Protože játra získávají, zpracovávají a uvolňují látky do metabolismu, musejí mít úzké napojení na cévní oběh (viz dále kap. Cévní soustava). Metabolická funkce jater se u savců morfologicky manifestuje v podobě mikroskopických jaterních lalůček, což jsou hranolovité útvary složené z jaterního parenchymu; ve stěnách hranolů probíhají interlobulární arterie, středem hranolu centrální vena.

Slinivka břišní je žláza produkující enzymy, které se podílejí na trávení; kromě toho však ve žlázovém parenchymu exokrinní tkáň jsou rozptýleny ostrůvky endokrinní tkáň, zvané Langerhansovy ostrůvky. Slinivka je obvykle morfologicky dobře odlišitelná; u ryb se však skládá z difusní a morfologicky blíže nedefinovatelné tkáň.

Dýchací soustava

Dýchání je výměna plynů mezi organismem a okolním prostředím. Přesněji řečeno, je to proces, během něhož difunduje z vnějšího prostředí do tělních tekutin oběhového systému živočicha kyslík potřebný pro udržení metabolismu a během něhož se naopak tělní tekutiny zbavují kysličníku uhličitého, což je odpadový produkt metabolických procesů. Tento proces probíhá (až na řídké případy, kdy živočich může přežít období dočasné kyslíkové deficiencie) bez ustání po celý život jedince. Protože kyslík je v těle rozváděn tělními tekutinami, váže se na dýchací soustavu úzce (myšleno topograficky) oběhový systém. Efektivnost dýchání je proto tím větší, čím tenší je hranice mezi vnějším prostředím obsahujícím kyslík (voda nebo vzduch), a čím relativně větší je povrch přes který k této difuzi dochází. Těmito fyzikálními parametry je ovlivňována morfologie dýchacích orgánů.

epidermální
a kožní
dýchání

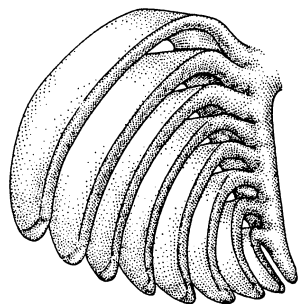
Nejprimitivnější způsob přijímání kyslíku z okolního prostředí je celým povrchem těla, přes epidermis. Lze tak přijímat jak kyslík z vody, tak i vzdušný kyslík, avšak v případě suchozemských živočichů musí být přitom tělo zvlhčeno. Je zajímavé, že jestliže jsou živočichové adaptováni k epidermálnímu dýchání vzdušného kyslíku (což je výhodnější, protože ve vzduchu je větší množství kyslíku než ve vodě), nejsou schopni přijímat kyslík z vody. Proto se žížala ve vodě utopí, přestože je u ní vyvinuto epidermální dýchání. Epidermální dýchání je vyvinuto u všech skupin vodních bezobratlých. U obratlovců se dýchání děje ve formě výměny plynů přes kůži a proto se nazývá **kožní dýchání**. Tento způsob může být za sníženého metabolismu (např. během hibernace) zcela dostatečný, zvláště je-li je pokožka tvořena malým počtem vrstev a není-li kryta keratinizovaným materiálem. Vytvořil se u vodních obratlovců a u obojživelníků, tedy obratlovců, kteří mají permanentně vlhkou kůži. Vlhká kůže usnadňuje dýchání, protože kyslík musí být pro difuzi přes membránu vázán v tekutině. Proto je u všech suchozemských živočichů povrch dýchacích orgánů vždy zvlhčen.

Protože dýchání celým povrchem značně závisí na celkové velikosti těla (efektivnější dýchání je u drobných živočichů, vzhledem k poměru mezi povrchem těla a jeho objemem) a aktivitě živočicha, vyvinuly se u mnohobuněčných a pohyblivých živočichů speciální dýchací orgány, i když dýchání celým povrchem těla se u nich v omezené míře zachovává jako doplňkové.

střevní
dýchání

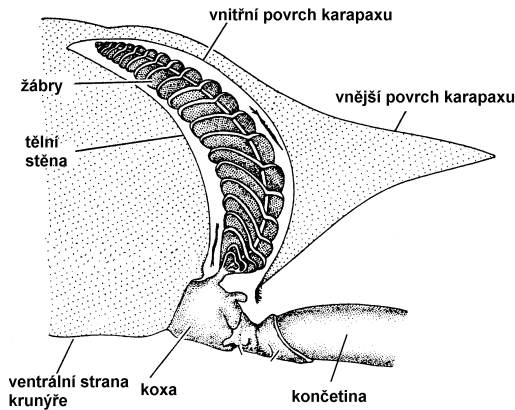
U všech vodních bezobratlých se dýchání děje rovněž povrchem trávicí soustavy; připočteme-li k tomu ještě dýchání povrchem těla, jde o výměnu plynů přes celý povrch, který přichází do styku s okolním vodním prostředím. Z tohoto stavu se vyvinulo dýchání přes stěnu střeva, které je za tímto účelem značně rozvětvené. Střevo tak patří do kategorie orgánů, které umožňují dýchání, avšak nevznikly speciálně za tímto účelem. **Střevní dýchání** je umožněno tím, že sliznice střeva je permeabilní membránou, prostupnou nejen pro rozpuštěné živiny, ale i pro plyny. Někteří mořští bezobratlí (např. ostnokožci, některé druhy hmyzu) se specializovali k tomuto způsobu dýchání natolik, že střevem nasávají a vypuzují vodu, což lze považovat za jakési dýchací pohyby. U některých ostnokožců (např. sumýšů) jsou na střevě bohatě větvené slepé výběžky, které slouží výlučně k dýchání.

žábry



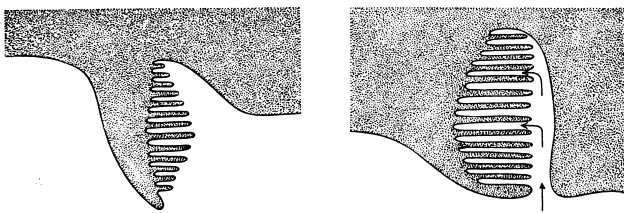
Obr. 194 Stavba žaber měkkýšů.
Podle Brusca a Brusca (1990).

U vodních bezobratlých živočichů (bez ohledu na to, zda žijí ve slaném či sladkovodním prostředí) se vytvořily **žábry (branchiae)**. Jsou to vychlípené okrsky povrchu těla (jsou tedy ektodermálního původu), uzpůsobené k difuzi plynů. Znamená to, že povrch těla je zde zredukován do podoby tenké povrchové membrány, která je bohatě vaskularizována (protkaná cévami obsahujícími tělní tekutiny) a většinou bohatě zřasena, čímž se zvětšil povrch, přes který difuze probíhá. Tyto vychlípené okrsky těla nevznikly primárně za účelem dýchání, nýbrž byly to původně přívěsky vzniklé v souvislosti s pohybem, jak naznačují bohatě vaskularizované dorzální větve parapodií kroužkovců (tzv. notopo-



Obr. 195 Epipodit kraba přeměněný na žábry. Podle Kaestnera (1980), z Brusca a Brusca (1990).

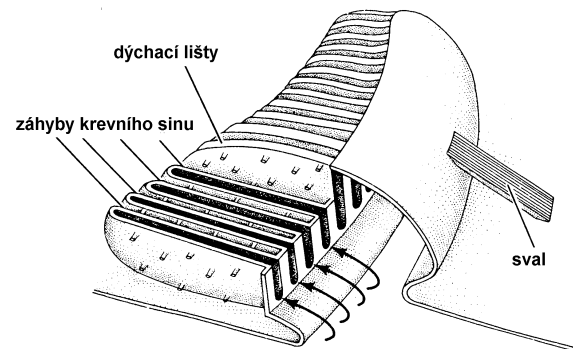
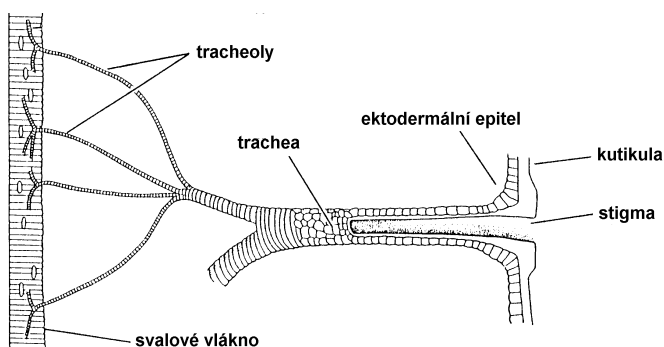
dia; viz kap. Pokryv těla a opěrná soustava, obr. 82). Dýchací funkci si ponechaly i dorzální větve končetin členovců (epipodity). Protože žábry mohou vzniknout z topograficky značně různorodého materiálu, je zřejmé, že se pod názvem žábry zahrnují orgány, které nejsou navzájem zcela homologické. U mlžů se podílejí žábry na filtraci potravních částic z vody a nazývají se **ctenidia** (sing. **ctenidium**).



Obr. 196 Schema stavby a původu plicních vaků štírů z končetiny opatřené žaberními lupínky hrotnatců. Podle Hesseho, z Langa a kol. (1970).

U suchozemských živočichů by žábry nemohly plnit svoji funkci, protože by bylo obtížné udržovat dýchací epithel neustále ve zvlhčeném stavu. Navíc žábry jsou velmi jemné a tudíž zranitelné orgány. Proto se u terestrických živočichů v nejjednodušším případě žábry zanořily pod povrch těla, čímž vznikly tzv. **plicní vaky**. Předpokládá se, že u ancestrálních forem podobných hrotnatcům se zadečkové nožky opatřené žaberními lupínky vchlípily pod povrch těla, čímž vznikly plicní vaky suchozemských pavoukovců. Stěny těchto vaků vybíhají v bohatě řasené dýchací lišty, na povrch těla komunikují pouze malým otvorem zvaným stigma. Dýchací orgány podobné plicním vakům se vyvinuly rovněž u některých terestrických plžů (Pulmonata); otevírají se na povrch těla otvorem zvaných **pneumostom**. V tomto případě se však vyvinuly ze stěny pláště a jsou tedy derivátem plášťové dutiny.

Zcela jiným orgánem dýchání jsou **vzdušnice (tracheje)**, které sice vznikají rovněž vchlípením ektodermu, avšak na rozdíl od žaber, které zajišťují výměnu plynů mezi vnějším prostředím a tělními tekutinami rozvádějícími kyslík po těle vzdušnice přivádějí vzduch přímo k jednotlivým tělním orgánům a tkáním. Jsou to tedy bohatě větvené trubice, které se otvírají na povrch těla, a uvnitř končí jedinou koncovou buňkou. Z toho je patrné, že oběhový systém se u živočichů, kteří dýchají vzdušnicemi, uplatňuje pouze k rozvodu živin, nikoliv plynů. Krátký transport plynů mezi tracheálními trubicí a tkání však obstarávají rovněž tělní tekutiny, a to v terminálních úsecích drobných větviček (**tracheol**). Nehledě tudíž na odlišnou topografii zůstává princip přenosu kyslíku



Obr. 197 Schema funkce plicního vaku. Vzduch (znázorněný šipkami) je nasáván v důsledku zvětšování a zmenšování vaku stigmaty mezi dýchací lišty, kde je kyslík předáván do krevního oběhu. Podle Barnese (1980).

plicní vaky

vzdušnice

Obr. 198 Schema vzdušnice a jejích větviček, vedoucích vzduch k buňkám svalového vlákna. Podle Barnese (1980), z Brusca a Brusca (1990).

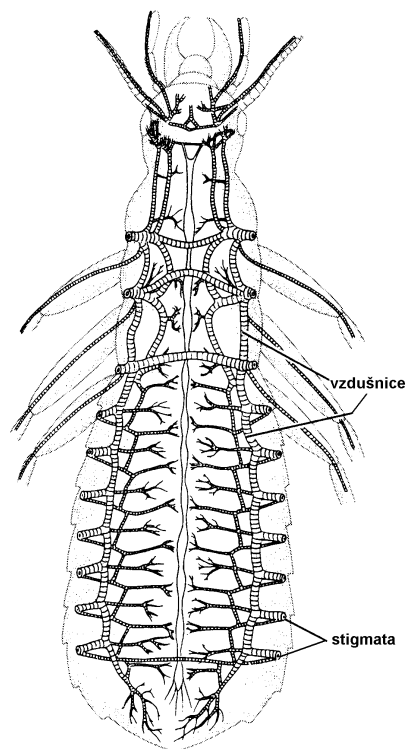
ke tkáním stejný jako u žaber. Tracheoly jsou tenké (0,2-1 μm), což znemožňuje ventilaci a proto musí být transport plynů zajišťován prostřednictvím difuze v tekutinách. Protože jsou vzdušnice ektodermálního původu, je jejich výstelka svlékána spolu s kutikulou (výstelka tracheol však svlékána není). Stěny vzdušnic jsou zpevněny chitinózními spirálními zesíleními zvanými **taenidie**, které – podobně jako spirály pera – dovolují změny v délce, ale udržují stálou světlost.

Vzdušnice se nejen bohatě větví, ale často mezi sebou anastomozují, čímž se vytváří složitá tracheální pletěň. Tato pletěň nepřivádí vzduch pouze nejkratší cestou k orgánům a tkáním, nýbrž umožňuje, aby vzduch tělem živočicha do určité míry cirkuloval. U některých druhů hmyzu je tak vzduch nasáván hrudními a vypuzován zadečkovými stigmaty, což vytváří jakýsi druh “průchozí” dýchací soustavy. Dýchací pohyby obstarává svalstvo zadečku.

U terestrických korýšů se vyvinuly orgány k dýchání vzdušného kyslíku, které jsou svojí stavbou a funkcí velmi podobné vzdušnicím. Jsou to tenkostěnné, trubicovité, větvené invaginace ektodermálního epithelu, které však nezasahují až k příslušným orgánům a tkáním, nýbrž kyslík přechází do krve kolující v pleopodech a teprve ta jej přivádí k orgánům. Jsou to v podstatě žábry (tedy epipodit, soudě podle topografického vztahu ke končetině), adaptované k příjmu vzdušného kyslíku. Protože zasahují hluboko do těla a na povrch komunikují pouze malým otvorem, zůstává celý jejich povrch vlhký. Pro jejich zdánlivou podobnost se vzdušnicemi se označují jako **nepravé vzdušnice (pseudotracheje)**.

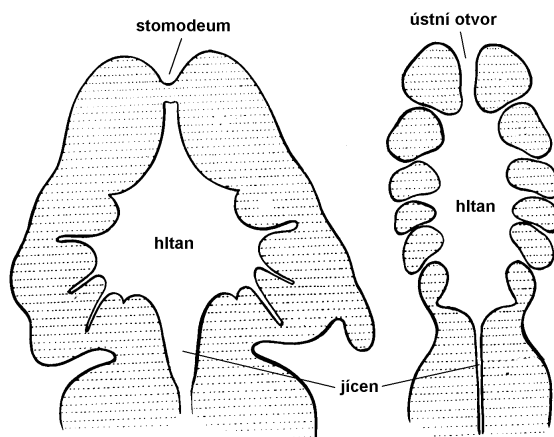
Z předchozího je patrné, že vodní bezobratlí živočichové dýchají, bez ohledu na dosažený stupeň evoluce, celým povrchem těla, a že tento způsob dýchání je doplněn dýcháním prostřednictvím stěn trávicí trubice (ponejvíce střeva). Toto dýchání je doplněno žábry, které u kroužkoců a členovců vznikly modifikací epipoditu, u jiných (např. měkkýšů) vznikly evaginací povrchu těla. U suchozemských bezobratlých se dýchání celým povrchem těla zredukovalo, protože tělo je kryto ochrannou kutikulou. Dýchání zajišťují orgány, které vznikly zanořením žaber pod povrch těla a jejich přizpůsobením k dýchání atmosférického kyslíku, nebo invaginací povrchového epithelu.

Naproti tomu vodní obratlovci mají dýchací soustavu omezenou vždy na přední část trávicí trubice. Voda je nasávána do ústní dutiny střídavým otvíráním a zavíráním ústního otvoru a žaberních štěrbin (případně skřelového otvoru, jestliže jsou žaberní oblouky v suboperkulárním prostoru a kryty skřelemi), v důsledku čehož vzniká v dutině ústní a hltanu střídavě podtlak (při nasávání) a přetlak (při vypuzování). Voda je z hltanu vypuzována žaberními štěrbinami, které – jak již bylo řečeno – ústí buď jednotlivě přímo na povrch těla nebo do ožaberního prostoru pod operkulární sérií dermálních kostí. Některým rybám však stačí proud vody, který vzniká při lokomoci.



Obr. 199 Hlavní systém vzdušnic u hmyzu. Podle Barnese (1980).

nepravé
vzdušnice



Obr. 200 Horizontální řez hlavovou částí embrya žáby ve stadiu evaginace hltanu a doposud zachované přepážky mezi stomodeem a hltanem (vlevo) a žaloka ve stadiu úplně proražených žaberních štěrbin (vpravo). Podle Romera a Parsonse (1977).

Vlastní výměna plynů probíhá v **žábrech (branchiae)**, což jsou bohatě cévně zásobené okrsky tenkostěnné povrchové sliznice, lokalizované původně na stěně žaberních štěrbin nebo na povrchu elementů vyztužujících stěny žaberních štěrbin. Přepážky oddělující žaberní štěrbinu jsou vyztuženy **žaberními oblouky (arcus branchiales)**; viz obr. 139). Žaberní štěrbinu vznikají embryonálně jako řada váčků, které se vychlipují z laterální stěny prvostřeva v úseku budoucího hltanu; tato část je tedy entodermálního původu. Zvětšují se a během svého růstu směrem k povrchu těla prorážejí mesoderm. Proti nim rostou obdobné in-vaginace povrchového ektodermu, s nimiž následně splynou. Povrch žaberní štěrbinu je tedy derivátem entodermu a ektodermu. Žaberní oblouky (tvořené primárně enchondrální kostí a skládající se z řady elementů; viz výše kap. Pokryv těla a opěrná soustava) jsou derivátem neurální lišty.

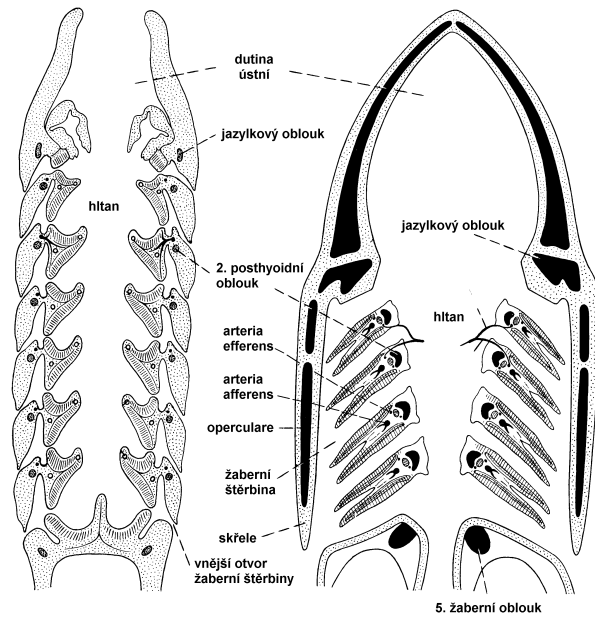
Do přepážek mezi jednotlivými žaberními oblouky zasahují u embrya výběžky coelomu, které sice v dospělosti zanikají, ale z jejichž stěn vzniká žaberní svalstvo. Probíhají zde rovněž cévy (aa. branchiales afferentes a aa. branchiales efferentes), které k žabřům přivádějí odkysličenou krev a odvádějí okysličenou, a rovněž nervy. Vlastní žábry se u čelistnatců vytvářejí z ektodermální části stěn žaberních štěrbin, avšak u kruhoústých vznikají z entodermu (obr. 201).

Kosterní výztuha žaber se skládá z elementů žaberních oblouků, na ně nasedajících a do dutiny ústní směřujících žaberních tyčinek, a žaberních paprsků směřujících laterálně. Tenkostěnný žaberní epithel je bohatě zvrásněn do podoby paralelních lamel. Jestliže jsou žábry umístěny jak na rostrálním, tak i na kaudálním povrchu žaberní přepážky, označují se tyto žábry jako **holobranchiae**. Jestliže jsou žábry jen na jednom povrchu (rostrálním nebo kaudálním), označují se jako **hemibranchiae**.

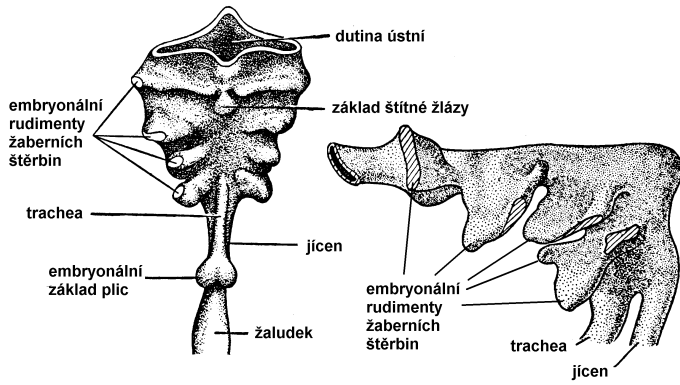
U kruhoústých a Chondrichthyes komunikují žaberní štěrbinu s vnějším prostředím jednotlivě. U čelistnatců je žaberní štěrbinu mezi čelistním a jazykovým obloukem často redukována, nenese žábry, a nazývá se **spiraculum**. Zachovává si však původní cévní a nervové zásobení a u některých žraloků se zde mohou sekundárně vytvořit žábry, které jsou však novotvarem; nazývají se **pseudobranchiae**. U Osteichthyes se vytváří pohyblivý kryt z dermálních kostí (operkulární série), který jednak chrání žábry, jednak se svými pohyby podílí na vzbuzování proudu vody při dýchání.

Vnější žábry larev dvojdyšných a násadoploutvých ryb (*Polypterus*) a larev obojživelníků se zakládají na výbězcích některého z elementů žaberního oblouku nebo na rudimentech některého z nich. Protože u pulců žab slouží žábry i jako filtrační zařízení pro získávání potravy, mohou být žábry různým způsobem morfologicky uzpůsobeny. U neotenických obojživelníků jsou žábry na rudimentech žaberních oblouků, které se nemetamorfovaly v jazyku (tzv. **hyobranchiální aparát**).

U suchozemských obratlovců je vzduch určený k dýchání nasáván vnějšími nozdrami (sing. **naris externa**), které jsou homologické s předním párem vnějších nozder u ryb (viz str. 162). U lalokoploutvých ryb a suchozemských tetrapodů jsou ve stropu přední části ústní dutiny vytvořeny vnitřní nozdry (sing. **naris interna**, resp. **choana**), kterými se dostává do ústní dutiny voda (u lalokoploutvých ryb) nebo vzduch (u suchozemských tetrapodů) i při uzavřeném ústím

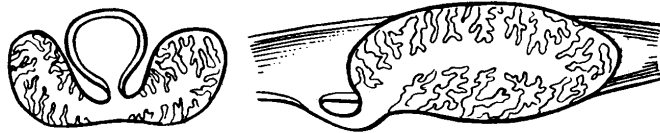


Obr. 201 Schema znázorňující na horizontálním řezu hlavovou částí těla kruhoústých (vlevo) a čelistnatců (vpravo) rozdíl v pozici žaber v důsledku jejich embryonálního původu. Podle Jarvika (1964).



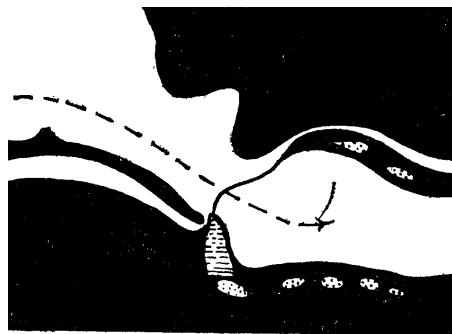
Obr. 202 Pohled na přední část trávicí trubice embrya savce (člověk) z ventrální (vlevo) a laterální strany (vpravo), se základem plic a žaberních štěrbin. Podle Areye, z Romera a Parsonse (1977).

dýchací trubice zvané **průdušnice**, resp. **trachea**) uzavíratelným otvorem zvaným **glottis** (záklopka se nazývá **epiglottis**). V těsném sousedství glottis se dýchací trubice poněkud rozšiřuje a u savců je zde umístěn hlasový orgán tvořený soustavou svalů a chrupavek, zvaný **larynx**.

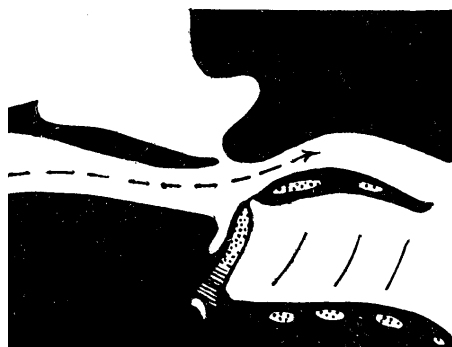


Obr. 203 Schematické znázornění embryonálního původu plic. Podle Deana, z Romera a Parsonse (1977).

plíce



plicní vaky



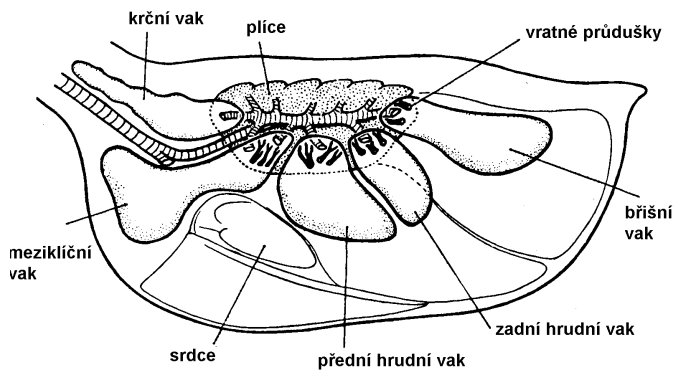
Obr. 204 Schematické znázornění činnosti měkkého patra a epiglottis v úseku křížení dýchacích a polykacích cest v nosohlтанu koně při dýchání (nahore) a polykání (dole). Epiglottis znázorněna tečkovaně. Podle Grodzinského a kol. (1976).

otvoru. V dalším průběhu jsou u obratlovců, kteří nemají vytvořené sekundární ústní patro, dýchací cesty totožné s průběhem trávicí trubice. U obratlovců se sekundárním ústním patrem se tato společná část zredukovala na úsek nosohlтанu, kde se průběh dýchacích cest kříží s průběhem trávicí trubice (v rozsahu ústní dutiny jsou dýchací cesty umístěny dorzálně, za nosohlтанem ventrálně). Tato část se nazývá **nosohlтан** (**nasopharynx**).

Směrem dopředu je tato část uzavíratelná pohyblivou slizniční řasou zvanou měkké patro (viz výše kap. Trávicí soustava), směrem dozadu (do průdušnice se štěpí na **průdušky** (**bronchi**) a ty dále na **průdušinky** (**bronchioli**), které jsou již uvnitř plic. Hlasový orgán ptáků (**syrinx**) je umístěn v bifurkaci tracheje, nemá tedy stejnou lokalizaci jako larynx savců.

Skutečnost, že trachea je umístěna ventrálně od hltanu je způsobena tím, že plíce lalokoploutvých ryb a suchozemských tetrapodů vznikají embryonálně jako ventrální výchlipka hltanu. Podobná struktura vzniká u paprskoploutvých ryb v podobě vzdušného měchýře, který se však vychlípí z dorzální strany trávicí trubice a navíc postrádá jakoukoliv funkci související s dýcháním, protože slouží výlučně jako hydrostatický orgán.

Plíce (pulmo) jsou vakovité, primárně párový orgán (jediná plíce je např. u hadů), jehož vnitřní prostor je členěn septy do podoby komůrek (**alveoli**). Septa zvětšují povrch, přes který dochází k výměně plynů. U různých skupin obratlovců je tato vnitřní stavba různě komplikovaná (např. u obojživelníků je poměrně jednoduchá, protože část plic je vyplněna jednolitou a nečleněnou dutinou, u savců je naopak v podobě drobných a hustých houbovitých alveol). Nasávání a vypuzování vzduchu z plic nastává působením pohybů spodiny dutiny ústní, rozšiřováním a zužováním žeberního koše, případně u savců (a v analogické podobě rovněž u krokodýlů) činností svalu označovaného jako **bránice** (**diaphragma**). U ptáků jsou plíce relativně malé, avšak efektivnost dýchání je zvyšována tzv. **plicními va-**



Obr. 205 Pozice plicních vaků u ptáků a jejich vztah k plicím. Podle Goodriche, z Romera a Parsonse (1977).

ky, které zasahují do nejrůznějších částí těla a dokonce i do dřevnaté dutiny některých kostí. Nepodílejí se na výměně plynů, ale fungují jako reservoáry vzduchu. Po vdechnutí prochází vzduch poměrně rychle skrze plíce do zadních vzdušných vaků, z nich pak přes plíce do předních vzdušných vaků, a z nich pak opět přes plíce je vydechován.

Oběhová soustava

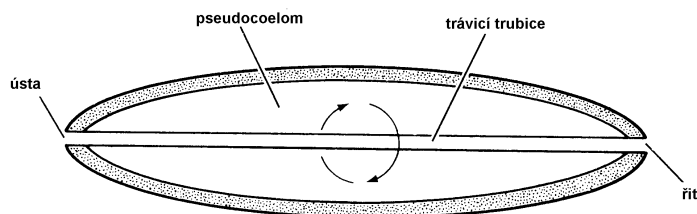
Na předchozí dvě soustavy navazuje topograficky i funkčně oběhová soustava, jejíž hlavním účelem je transport živin získaných trávením po celém těle živočicha a distribuce plynů (přívod kyslíku do tkání a odvod kysličníku uhličitého zpět k dýchacím orgánům). Na oběhovou soustavu naopak navazuje soustava vylučovací, protože tekutiny oběhové soustavy sbírají a transportují produkty metabolismu k vylučovacím orgánům. Vedle toho však oběhový systém rozvádí po těle živočicha také produkty žláz s vnitřní sekrecí. Všechny tyto transportované látky se v tekutině oběhového systému váží buď na jiné rozpustné sloučeniny nebo na volné buňky, např. krevní.

Speciální oběhová soustava chybí u jednobuněčných živočichů, protože sama jejich cytoplasma je tekutá, takže slouží jako medium, kterým živiny a metabolické zplodiny mohou difundovat z místa na místo.

U mnohobuněčných živočichů v nejjednodušším případě speciální oběhová soustava rovněž chybí a zmíněné funkce zajišťuje voda přijímaná z okolního vodního prostředí. Tak je tomu v případě žahavců a ploštěnců, jejichž **gastrovaskulární soustava** (viz výše, kap. Trávicí soustava) zajišťuje kromě trávení i rozvod živin a transport nestravitelných zbytků mimo tělo. Ale již v tomto, a ve všech evolučně pokročilejších případech, se jako terminální součást oběhového systému uplatňuje tekutina v mezibuněčných prostorech, která zajišťuje transport na buněčné úrovni.

gastro-
vaskulární
soustava

pseudo-
coelom



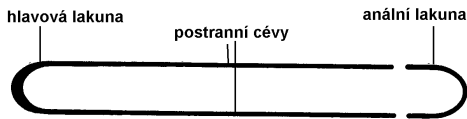
Obr. 206 Schematický podélný řez živočicha s pseudocélomovou tělní dutinou. Podle Brusca a Brusca (1990).

stěny, které vznikají také prostými lokomočními pohyby. Tekutina je tudíž v přímém kontaktu se všemi tělními orgány. Musíme však mít na paměti, že pseudocoelom nemusí být z hlediska oběhové soustavy evolučním mezistadiem při vzniku uzavřené cévní soustavy, protože je to vlastně raná embryonální struktura, která se zakládá u všech mnohobuněčných živočichů a zde přetrvává do dospělosti v důsledku adaptace ke speciálnímu (např. endoparazitickému) způsobu života. K podpoře tohoto pohledu slouží skutečnost, že v jiných znacích (tedy těch, které jsou plně vyvinuty) jsou tyto živočichové na poměrně vysoké evoluční úrovni (mají např. průchozí a funkčně diferencovanou trávicí soustavu; kontrast mezi dobře diferencovanou trávicí soustavou a primitivním oběhovým systémem v podobě pseudocoelomu vynikne, jestliže si uvědomíme úzkou korelaci mezi trávicí soustavou a oběhovou soustavou, doloženou např. situací u pásnic). Prosté difuzi látek tekutinou pseudocélomu napomáhá i nepatrná velikost těchto živočichů. To platí i o primitivních formách s coelomovou tělní dutinou, bez diferencované oběhové soustavy.

Se složitější strukturou těla, doprovázenou především vznikem coelomu a jeho členěním, se objevuje tendence kanalizovat tekutinu oběhové soustavy do cév tak, aby ji mohly rychle a cíleně převádět na delší vzdálenosti a přes mesenteria, tedy coelomové přepážky (např. odkysličenou přímo ke specializovaným dýchacím orgánům). Vzniká tak **uzavřená oběhová soustava**, ve které kluje **krev**, tedy tekutina specializovaná výlučně pro účely transportu živin a odvod metabolických produktů. V tomto případě je již krev oddělena od tekutiny mezibuněčných prostorů jednobuněčnými stěnami drobných cév, tzv. kapilár. Tekutina mezibuněčných prostorů je součástí coelomové tekutiny, a v případě uzavřené cévní soustavy se krev a coelomová tekutina mohou svým složením značně lišit.

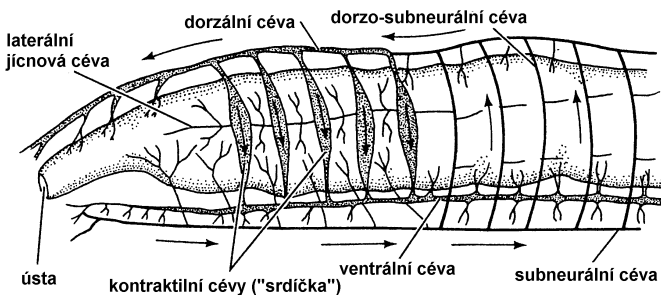
uzavřená
oběhová
soustava

Komplikovanějším typem – i když ještě ne speciálně vytvořené oběhové soustavy – je volná cirkulace tekutin v **pseudocoelomu** (viz str. 14, 15), který nemá žádnou výstelku a dělicí přepážky, takže tekutina koluje ve všech tělních dutinách mimo trávicí trubici (např. u hlístů). Pohyb tekutiny je vzbuzován kontrakcemi svalů tělní



Obr. 207 Jednoduchý uzavřený oběhový systém pásnic. Podle Hymana (1951).

Toto jednoduché schema může být do určité míry komplikováno, např. zmnožením postranních cév a jejich vzájemným příčným propojením, nebo cévním zásobením některých orgánů. Tato soustava nemá ještě diferencované srdce, proudění je vyvoláváno peristaltickými pohyby stěn cév a v důsledku toho může krev v cévách proudit střídavě jedním či druhým směrem. Není tedy ještě ustáleno jednosměrné proudění. Krev je bezbarvá tekutina, obsahující pigmentová tělíska (alespoň v některých může být pigmentem hemoglobin). Stojí zato připomenout, že tento nejjednodušší typ uzavřené oběhové soustavy se vyvinul u skupiny, kde je na nejjednodušším stupni vyvinuta průchozí trávicí soustava (viz str. 105), což naznačuje úzkou korelaci mezi dosaženým stupněm vývoje trávicí soustavy a oběhové soustavy.



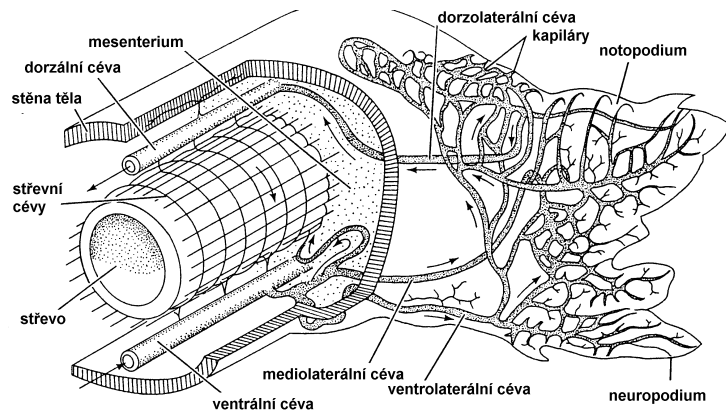
Obr. 208 Oběhová soustava v přední části těla žížaly a její topografický vztah k trávicí trubici. Šipky znázorňují směr proudění krve. Podle Edwardse a Loftyho (1972), z Brusca a Brusca (1990).

(směrem k hlavovému konci) a ventrální cévy, kterou proudí dozadu. Obě jsou navzájem propojeny přední a zadní cévní pleteně (což funkčně i topograficky poněkud připomíná lakuny u pásnic) a spojkami, které procházejí v mesenteriiích. Zvláštní cévní pleteň se vytváří i na povrchu trávicí trubice, přičemž je zvláště kumulována na povrchu svalnatého hltanu; mimoto je cévní pleteň kumulována i v oblasti mozkového ganglia. Pohyb krve v této soustavě zajišťují kontraktilní úseky cév, přičemž kontrakce jsou vyvolávány svaly, které jsou buď na povrchu cév nebo uvnitř jejich stěn.

Bylo již řečeno, že od tohoto výchozího a kompletního schématu mohou nastat četné odchylky, které souvisejí především s heteronomií, zánikem parapodií, a porušením coelomových sept. Mohou rovněž nastat případy, že v okolí žaludku (pokud je dostatečně diferencován od zbývajících částí trávicí trubice) se krev rozlévá do prostoru označovaného jako **střevní sinus**, takže krev omývá přímo jeho stěny. Někdy jsou výběžky oběhového systému do dorzálních větví parapodií, přeměněných

Nejprimitivnější typ uzavřené oběhové soustavy lze pozorovat u pásnic (Nemertini). Skládá se z rozsáhlejších tenkostěnných prostor, zvaných lakuny (**lacunae**), které jsou umístěny na předním a zadním konci těla (v nejjednodušším případě se jedná o hlavovou a anální lakunu), a navzájem spojeny postranními cévami. Lakuny jsou odškrcenými částmi coelomu.

Proto složitější typy oběhové soustavy lze nalézt u živočichů s pokročilou funkční diferenciací trávicí soustavy. V případě kroužkovců k tomu již přistupuje také seriálně členěný coelom a u mnohých rovněž speciální dýchací orgány. Výchozím typem je samozřejmě homonomní segmentace a skutečnost, že dýchací orgány jsou na všech nebo alespoň na většině parapodií. Tento cévní oběh se skládá z dorzální cévy, kterou proudí okysličená krev z dorzálních větví parapodií dopředu



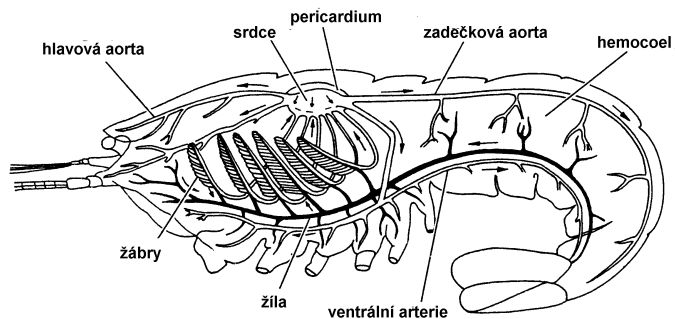
Obr. 209 Oběhový systém parapodia mnohoštětinatce a jeho vztah k hlavnímu oběhovému systému. Šipky znázorňují směr proudění krve. Podle Brusca a Brusca (1990).

v žábry, slepé a směr proudění se v nich periodicky mění. Nicméně v hlavních cévách je směr proudění stálý, což je často funkčně pojištěno chlopněmi či záklopkami, které znemožňují zpětný tok krve.

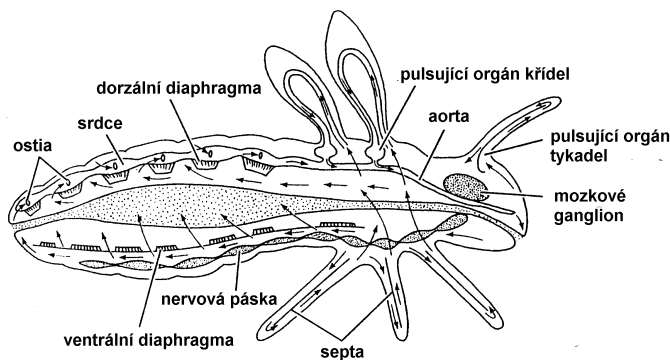
V uzavřené cévní soustavě je krev uváděna do pohybu peristaltickými kontrakcemi cévních stěn. Některé úseky cév mohou být k této funkci specializovány tím způsobem, že na jejich povrchu jsou okružní svalová vlákna. Jestliže jsou tyto úseky cév výrazně funkčně a morfologicky diferencovány od ostatních cév, nazývají se **srdce**. Srdce funguje jako pumpa, která pod určitým tlakem vhání krev do oběhového systému. V nejjednodušších případech má ještě podobu jednoduché trubice, pouze na stěnách zesílené specializovanými svaly. Ve složitějších případech je to však již skutečná pumpa, jejíž vnitřní prostor je členěn systémem záklopek do menších komor. Inervace je dvojitá: buď lokální (zajišťovaná přímo svalovinou srdce; např. u měkkýšů a obratlovců) nebo motorická (přicházející z nervové soustavy; např. u členovců).

U členovců je však uzavřená cévní soustava jen částečně tvořena cévami a v periferních oblastech těla se druhotně mění na otevřenou, což souvisí s redukcí přepážek mezi jednotlivými oddíly coelomu. Cévy jsou tedy na svých distálních koncích otevřené. V takovém případě má

tekutina vlastnosti jak krve, tak i coelomové tekutiny a nazývá se proto **hemolymfa**. Části těla, kde hemolymfa proudí volně se souborně nazývají **hemocoel**. V souvislosti se vznikem pevného krunýře přestaly pohyby těla spojené s lokomocí působit jako hnací síla vyvolávající proud krve v oběhovém systému a to byl nepochybně důvod ke vzniku poměrně velkého srdce. Okysličená krev je tedy vypuzována ze srdce umístěného na dorzální straně těla (u klepítkačů až v zadečku) nejen dopředu do hlavové části, ale i dozadu do hemocoelu, kde volně omývá tělní orgány. Z hemocoelu je odkysličená krev sbírána ventrální cévou do žaber, posléze do **perikardiálního sinu** ve kterém je srdce uloženo, a odtud do srdce drobnými otvory (zvanými **ostie**) v srdeční stěně. Proudění krve je vyvoláno nejen činností srdce, ale i podtlakem v perikardiálním sinu, který periodicky vzniká v důsledku měnící se velikosti srdce při jeho kontrakcích. Principiálně stejný typ oběhové soustavy má hmyz, kde srdce probíhá pod dor-



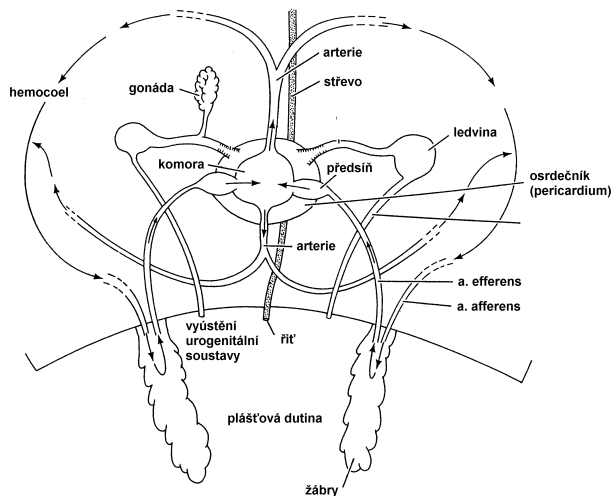
Obr. 210 Schema oběhové soustavy s hemocoelem (korýš). Odkysličená krev je znázorněna černou barvou, šipky znázorňují směr proudění krve. Podle Brusca a Brusca (1990).



Obr. 211 Schema oběhové soustavy s hemocoelem (hmyz). Šipky znázorňují směr proudění hemolymfy. Tečkovaně střevo a nervová soustava. Podle Wigglesworthe (1965), z Brusca a Brusca (1990).

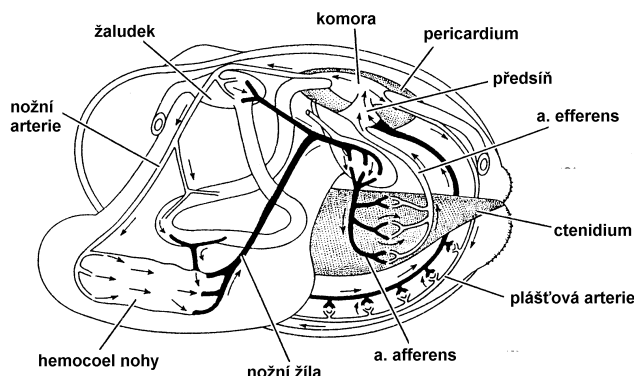
zálním povrchem zadečku jeho předními devíti segmenty a je uloženo v perikardiálním sinu; po stranách se k němu připojují tzv. **křídlaté svaly**, které napomáhají pohybu srdečních kontrakcí. Kromě srdce se však u hmyzu vytvořily na cévách při bázi křídel a dlouhých končetinových přívěsků zvláštní pulsující orgány, které umožňují pohyb hemolymfy v těchto distálních částech těla. Hemocoel je u hmyzu rozčleněn horizontálními blanitými přepážkami (diaphragmy) na tři oddíly: dorzální (perikardiální sinus), střední (periviscerální sinus) a ventrální (perineurální sinus). V končetinách jsou vyvinuta podélná septa, která umožňují cirkulaci hemolymfy až do terminálních částí.

Není bez zajímavosti, že u členovců je typ oběhové soustavy v přímé korelaci s velikostí těla: u drobných forem může být zcela redukována, u větších je tvořena z velké části cévním systémem, který vyžaduje výkonné srdce; hemocoel je v těchto případech omezen pouze na malý prostor v bezprostředním okolí tělních orgánů.

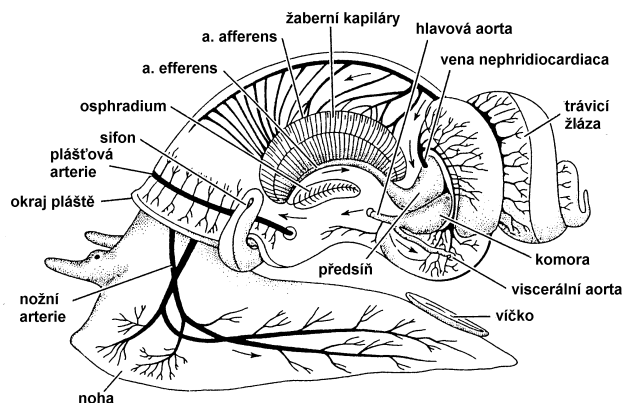


Obr. 212 Schema oběhového systému měkkýšů. Srdeční předšíně se vytvořily v souvislosti s párem ktenidií. Podle Brusca a Brusca (1990).

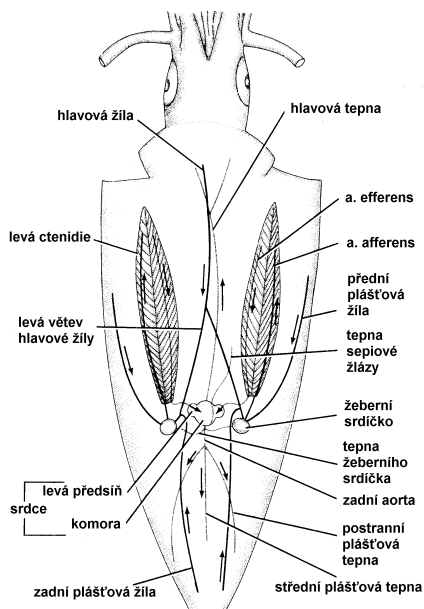
Zhruba stejnou oběhovou soustavu (tedy srdce napojené na cévní soustavu, která se otevírá do hemocoelu) mají i měkkýši. Poměrně dokonalou stavbu má srdce, které se skládá z páru **předšín** (**atria**, sing. **atrium**) a nepárové **komory** (**ventriculus**); srdce je uloženo v **perikardiální komoře**. Toto vnitřní členění vzniklo jako zařízení k separaci okysličené krve od odkysličené. Do předšín je přiváděna okysličená hemolymfa z ktenidií (**arteriae efferentes**), odkud přechází do komory. Odtud je pumpována do široké a dopředu směřující **arteria anterior** (resp. **aorta cephalica**), která se postupně větví a nako-



Obr. 213 Oběhový systém mlžů. Odkysličená krev znázorněna černě. Podle Pearse a kol. (1987), z Brusca a Brusca (1990).



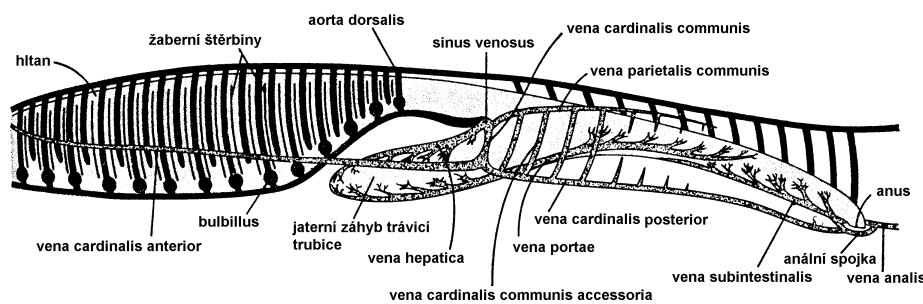
Obr. 214 Oběhový systém plžů. Odkysličená krev znázorněna černě. Podle Coxe, z Brusca a Brusca (1990).



nec otevírá do hemocoelu. Odtud se sbírá do přívodných ktenidiálních cév (**arteriae afferentes**). Ktenidiální cévy probíhají v ose ktenidií. U hlavonožců je oběhová soustava druhotně zcela uzavřena, takže ji lze označit na uzavřený cévní systém tvořený specializovanými cévami, schopnými vést pouze okysličenou nebo odkysličenou krev; v prvním případě se nazývají **tepny** (**arteriae**), ve druhém **žíly** (**venae**). Speciálním orgánem oběhové soustavy hlavonožců jsou **branchiální srdíčka**, která kompenzují nízký tlak v žilách před jejich vstupem do žaber.

Obr. 215 Oběhový systém hlavonožců. Odkysličená krev znázorněna černě. Podle Brusca a Brusca (1990).

Zatímco u mnoha bezobratlých není speciální oběhová soustava nezbytná, protože jejich tělo je drobné a látky jsou tudíž transportovány na malou vzdálenost prostou difusí nebo proudem tekutiny v tělní dutině v důsledku lokomočních pohybů, u obratlovců, jakožto živočichů dosa-hujících větší velikostí těla, musí být transport zajišťován speciální soustavou trubic, tedy uzavřenou cévní soustavou. V takovéto soustavě krev nikdy nepřichází do přímého kontaktu s tkáněmi. Obratlovci mají oběhovou soustavu tvořenou svalovou pumpou zvanou **srdce (cor)**, z něhož je krev tlačena systémem cév označovaných jako **tepny (arteriae*)** až do terminálních kapilár, kde látky difundují z krve přes jejich stěny do intersticiální tkáňové tekutiny (nebo naopak) a krev se opět vrací k srdci systémem cév, které se nazývají **žilý (venae)**. Z toho je patrné, že žíly většinou vedou krev odkysličenou, tepny většinou krev okysličenou (výjimkou jsou přívodné a odvodné cévy plic). Tento jednoduchý oběh je komplikován orgány (např. játra, slinivka břišní), přes které se krev vrací do srdce a v nichž se cévy štěpí do drobných větviček a opět spojují do centrálního řečiště; vytváří se tak **vrátnicový oběh**. Takovýto uzavřený cévní oběh však ještě není vyvinut u primitivních strunatců, např. kopinatce, kde jsou sice vyvinuty v centru oběhového systému tepny i žíly, avšak na periférii těla se krev dostává do přímého kontaktu s tkáněmi a rovněž v žaberních přepážkách proudí krev volně v hemocoelu.



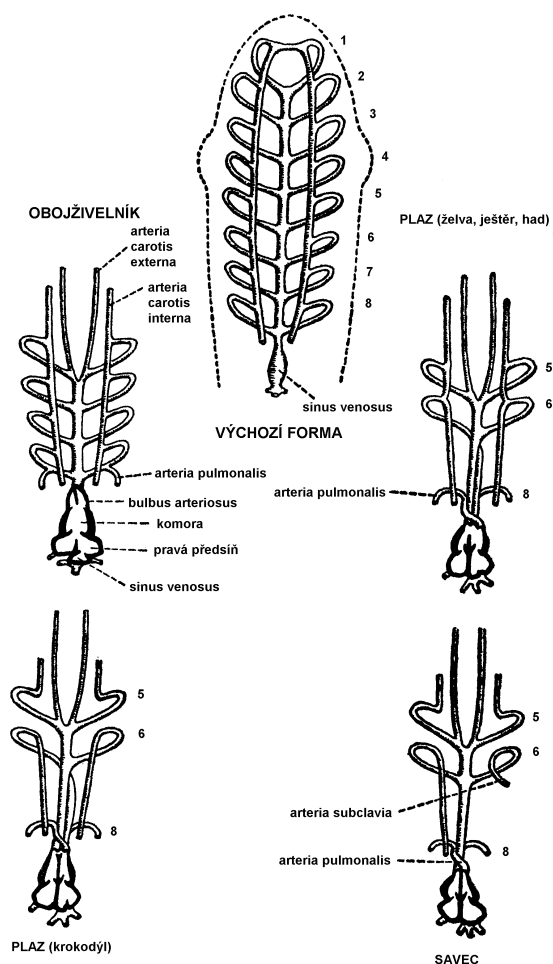
Obr. 216 Oběhový systém kopinatce. Podle Smithe (1960).

Kopinatci mají cévní soustavu, která sbírá odkysličenou krev v žilním splavu a odtud je odváděna

ventrální aortou (aorta ventralis) pod hltan. Zde odstupuje laterálně po obou stranách těla řada cév zvaných **žaberní tepny (arteriae branchiales)**; při odstupu každé z nich od ventrální aorty je kontraktilní úsek (**bulbillus**), kterým se krev žene do hemocoelu žaberních přepážek (kopinatec tedy nemá srdce). Krev v hemocoelu je oddělena od vnějšího vodního prostředí pouze jednovrstevným epitelem přes nějž dochází k výměně plynů. Dorzálně se krev opět dostává do cévního řečiště a ústí do dvou paralelně na každé straně těla probíhajících kořenů dorzální aorty. Tyto kořeny za hlavou splývají v jedinou dorzální aortu (**aorta dorsalis**), vedoucí okysličenou krev do těla a ocasní části. Odstupují od ní větve, které zásobují okysličenou krví jednotlivé tělní segmenty a orgány. Ve stěně střeva se do krve vlasečnic vstřebávají živiny; tyto vlasečnice se spojují v jednu nepárovou **podstřešní žílu (vena subintestinalis)**, která sleduje průběh střeva až k řitnímu otvoru, kde se k ní v prstenci okolo střeva (**anální spojka**) připojuje **ocasní žíla (vena caudalis)**. Od řitního otvoru je taktéž shromážděná krev odváděna párem žil zvaných **venae cardinales posteriores** směrem dopředu do žilní spojky zvané **vena cardinalis communis**, kterou se odvádí krev do **žilného splavu (sinus venosus)**. Do něj se vlévá rovněž **vena parietalis communis**, která přivádí odkysličenou krev z dorzální části trupu. Kromě podstřešní žíly sbírá krev ze stěn střevní sliznice i žíla, která ji odvádí do jaterního výběžku střeva. Nazývá se **vena portae**. Zde krev ve vrátnicovém oběhu prostupuje játra a poté se sbírá v **jaterní žílu (vena hepatica)**, která ústí rovněž do žilního splavu. V přední části těla se kořeny dorzální aorty nazývají **arteriae carotis internae**, a přední části ventrální aorty, která se také štěpí ve dvě větve, se nazývají **arteriae carotis externae**. Odkysličená krev se z hlavového konce sbírá v páru **venae cardinales anteriores**, které se spojují s vv. cardinales posteriores v již zmíněnou v. cardinales communis a jejím prostřednictvím se vlévá do sinus venosus.

* Název vznikl z řec. *aer* = vzduch a *térein* = obsahovati, protože při pitvě jsou tepny prázdné a zachovávají si svůj tvar; středověcí anatomové se proto domnívali, že rozvádějí po těle vzduch.

Tento systém je tedy v podstatě tvořen jednoduchým tepenným rozvodem okysličené krve ze žaber do trupu a do hlavy, zatímco odkysličená krev se shromažďuje složitějším systémem sestávajícím se (1) z předních a zadních kardinálních žil (spojujících se ve *venae cardinales communes*), (2) ze žil jaterního vrátnicového oběhu. Oba tyto systémy ústí do žilního splavu, odkud je krev vedena jedinou cévou (*aorta ventralis*) opět do žaber. Systém kardinálních žil se v evoluci obratlovců podstatně modifikoval, ale zakládá se v embryogenezi všech vyšších obratlovců, včetně savců.



Obr. 217 Schematické znázornění redukce žaberních tepen a změn ve stavbě srdce během evoluce obratlovců (dorzální pohled). Číslice označují pořadí arteriálních oblouků. Podle Bjerringa (1977) a Goodriche (1958), z Ročka (1985).

A. carotis externa, vznikající embryonálně z přední části *aorta ventralis*, se posunula dorzálně, takže u ryb odstupuje od odvodných žaberních arterií (což je nezbytné, protože má vést okysličenou krev), štěpí se na dvě větve a zásobuje oblast spodní čelisti.

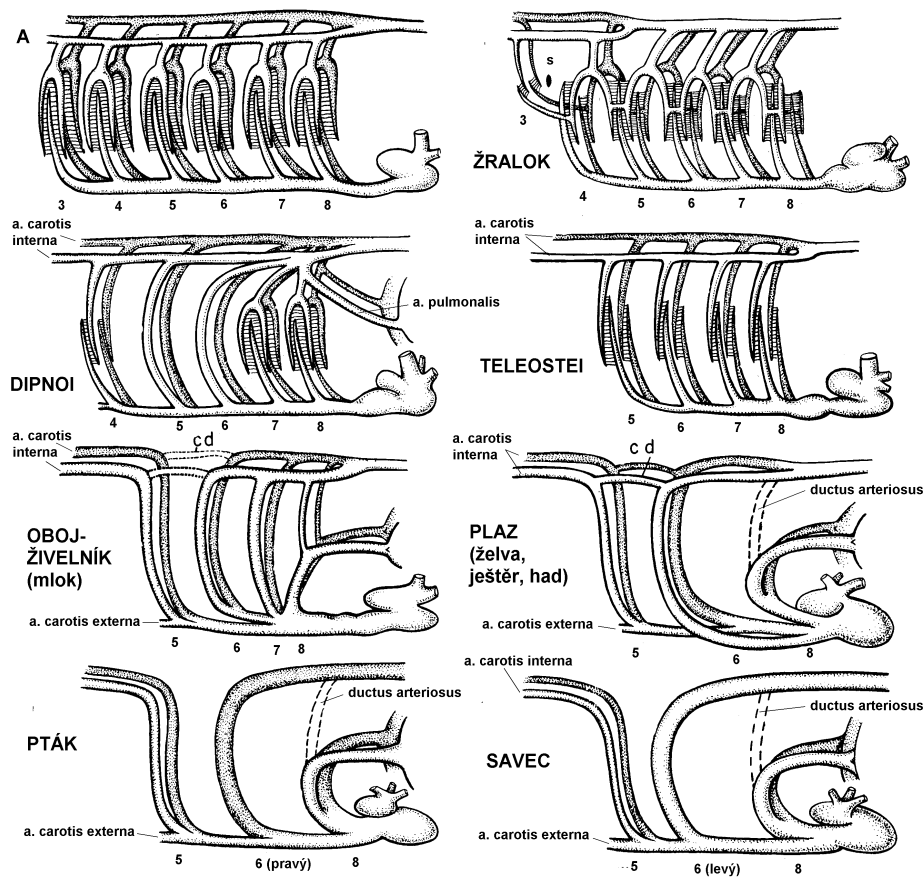
Bylo již řečeno v souvislosti s vývojem viscerokrania (viz výše, kap. Pokryv těla a opěrná soustava), že u obratlovců bez čelistí byl původní počet žaberních oblouků relativně vysoký (devět) a skládaly se z plného počtu branchiálií. Se vznikem čelistí se přední dva žaberní oblouky silně modifikovaly a jejich arteriální složka zanikla. Proto u vodních čelistnatců je maximálně šest arteriálních oblouků (např. u žraloků), ale první z těchto zachovaných oblouků (ve skutečnosti třetí) je rudimentární a rudimentární je rovněž žaberní štěrbinina, která leží za tímto arteriálním obloukem. Nazývá se **spiraculum**. U paprskoploutvých ryb došlo k redukci spirakula a v souvislosti s tím i redukci zmíněného rudimentárního prespirakulárního arteriálního oblouku.

U rybovitých obratlovců dýchajících žábry je krev vytlačována ze srdce, které je tvořeno sinusovitě zakřivenou trubicí, rozdělenou na **předsín** (**atrium**) a **komoru** (**ventriculus**). Na komoru navazuje svalnatý **conus arteriosus**, na nějž ještě může navazovat tenkostěnný **bulbus arteriosus**. Komora a conus mají stěny tvořené relativně mohutnou svalovinou, jejíž kontrakce pumpují krev do ventrální aorty. Aby se při těchto kontrakcích krev nevracela do předsíně, je mezi oběma uvnitř pohyblivá chlopeč a navíc srdce je esovitě zakřivené (předsín se dorzálně nasunula nad komoru). Z ventrální aorty odstupují po stranách **arteriae afferentes**, které vedou krev do žaber; v každém žaberním oblouku je jediná. V žábrech se větví do sítě vlásečnic, kde se krev okysličuje. U obratlovců je tedy – na rozdíl od bezlebečných – cévní oběh v žábrech zcela uzavřený. Vlásečnice s okysličenou krví se opět sdružují do mohutnějších řečišť zvaných **arteriae efferentes**, které se však sbírají ze dvou sousedních žaberních oblouků a až poté splývají v jedinou arterii, která dorzálně ústí do podélně probíhajících dvou kořenů dorzální aorty (*aorta dorsalis*). *A. afferens* a *a. efferens* spolu tvoří jeden **arteriální oblouk**. U vodních čelistnatců se z předposlední odvodné arterie žaber odštěpuje ještě **a. hypobranchialis**, která běží dozadu a zásobuje okysličenou krví oblast srdce.

žaberní oběh

arteriální oblouky žraloků a paprskoploutvých

arteriální
oblouky
dvojdyš-
ných



Obr. 218 Schematické znázornění utváření arteriálních žaberních oblouků u různých skupin obratlovců při pohledu z levé strany. A reprezentuje výchozí stadium. Cd = ductus caroticus. Podle Romera a Parsonse (1977), modifikováno.

Zajímavá situace nastala poté, co někteří obratlovci začali dýchat atmosférický kyslík plícemi nebo modifikovaným plynovým měchýřem. U dvojdyšných vede do tohoto plynového měchýře fungujícího jako doplňkový dýchací orgán (vedle žaber) odbočka z odvodné arterie (a. efferens) posledního, tedy osmého arteriálního oblouku. Jinými slovy, krev vedoucí do plic je již okysličená, protože prošla žábry, a plicní dýchání tuto krev jen dodatečně obohacuje kyslíkem. Primární důležitost žaber při dýchání u rodu *Protopterus* je zdůrazněna skutečností, že je zachováno pět arteriálních oblouků, avšak

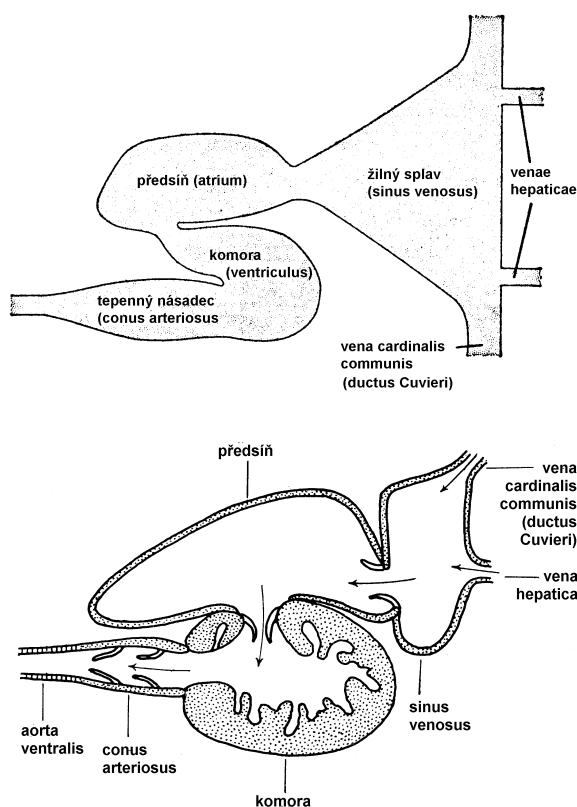
dva z nich procházejí žábry bez toho, že by se větily do sítě žaberních kapilár. U rodu *Neoceratodus* se však zachovaly jen čtyři poslední arteriální oblouky, podobně jako u pokročilých Teleostei. Tato variabilita v utváření arteriálních oblouků Dipnoi potvrzuje skutečnost, že "plicní" dýchání u nich vzniklo poměrně nedávno, až ve třetihorách.

arteriální
oblouky
obojživelníků

Naproti tomu u obojživelníků je redukce arteriálních oblouků konstantní a cévní zásobení plic je odlišné od dvojdyšných. Přední arteriální oblouky se zakládají jen u raných stadií larev a u dospělých mizí. Zachovává se jen dopředu běžící **a. carotis externa**, která má svůj původ v přední části aorta ventralis. U dospělých ocasatých obojživelníků jsou čtyři arteriální oblouky, které jsou nevětvené, protože se u nich už žábry nevyvíjejí. U larev a neotenických forem jsou vnější žábry cévně zásobovány periferní žaberní pletení, která vzniká jen částečně z hlavních kmenů arteriálních oblouků. U dospělých žab zanikl i v pořadí poslední arteriální oblouk a zachovává se jen jeho báze (tedy část odstupující od aorta ventralis). Redukce arteriálních oblouků v souvislosti s přechodem k dýchání atmosférického kyslíku se projevila i na redukci některých úseků kořenů dorzální aorty (mezi 5. a 6. obloukem; tento úsek se nazývá **ductus caroticus**). Příčinou byla bezpochyby potřeba zásobovat krví oblast hlavy a tak došlo k tomu, že kořeny dorzální aorty vedou krev pouze do těla, zatímco 5. arteriální oblouk se stal přívodným kmenem pro **a. carotis interna**. Část ventrální aorty, která vede krev do a. carotis externa a a. carotis interna se ještě před odštěpením 5. arteriálního oblouku nazývá **a. carotis communis**. Je nutné připomenout, že tyto deriváty původní ventrální aorty a 5. arteriálního oblouku vedou již okysličenou krev, přestože původně (u obratlovců dýchajících žábry) vedly krev odkysličenou. Ductus caroticus se v dospělosti zachovává výjimečně u některých ocasatých obojživelníků, pravidelně u červorů, a dokonce u některých plazů (želvy, ještěrky, hadi).

arteriální
oblouky
u amniot

U všech dospělých zástupců amniot sedmý arteriální oblouk zanikl (zakládá se však v jejich embryonálním vývoji) a v důsledku toho úlohu hlavní tepny vedoucí okysličenou krev do těla převzal šestý oblouk. Báze osmého oblouku se u dospělců zachovává jako kořen **a. pulmonalis**. Jelikož jsou však plíce v embryonálním stavu nefunkční, proudí krev z báze osmého oblouku přímo ke kořeni dorzální aorty drobnou arterií, která se nazývá **ductus arteriosus** (resp. Botallioho spojka, **ductus Botalli**). Je to rudiment zbývající části osmého arteriálního oblouku; jako funkční se zachovává u dospělých ocasatých obojživelníků a červorů, u haterie a u některých želv, v ostatních případech se uzavírá při prvním nadechnutí vzduchu plicemi, protože jinak by se mísila krev odkysličená s okysličenou. Poslední výrazná redukce postihla nakonec i šestý arteriální oblouk, takže u ptáků se zachovává jen jeho pravá větev, zatímco u savců (kteří vznikli ze zcela jiné fylogenetické linie plazů) se zachovává levá větev.

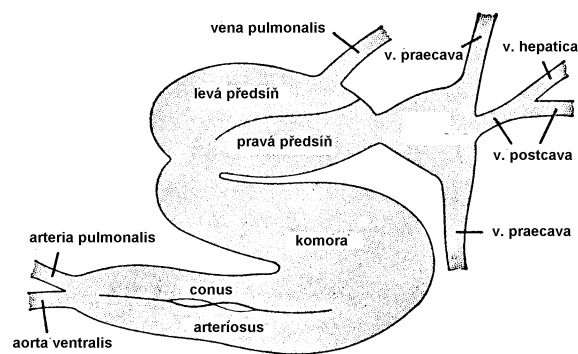
srdce
vodních
obratlovců

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 Smitha (1960) a Grodzinského (1976).

Současně s redukcí a modifikací arteriálních oblouků v důsledku přechodu od žaberního dýchání k dýchání plicemi se měnila i stavba srdce. U vodních obratlovců to je pouhá zalomená trubice, která přijímá prostřednictvím žilního splavu odkysličenou krev z celého těla, včetně hlavové části. Krev přichází do předsíně, která je (podobně jako žilný splav a celý žilný systém) tenkostěnná, aby byl krvi přitékající pouze díky podtlaku v srdci kladen co nejmenší odpor. Komora a conus arteriosus mají naproti tomu stěny tvořené mohutnými svaly, v důsledku jejichž kontrakcí je odkysličená krev pumpována do ventrální aorty a žaber. U primitivních obratlovců existovalo srdce v podobě přímé trubice, ale postupně se tato trubice ve svislé rovině esovitě zakřivila, takže předsíň se dostala značně dopředu a nad komoru. Došlo k tomu proto, aby se zaškrcením průchodu mezi předsíní a komorou zamezilo zpětnému toku krve. U ryb jsou sice ve stěnách předsíně chlopněvitě výběžky (sinaurikulární chlopně mezi žilním splavem a předsíní a atrioventrikulární chlopně mezi předsíní a komorou), které usměrňují tok krve směrem do komory, a celé srdce se stahuje peristaltickými kontrakcemi (tzn. že stah začíná na jednom konci a v podobě vlny přechází na protilehlý konec), ale obojí bylo zřejmě nedostatečné.

srdce
obojživelníků

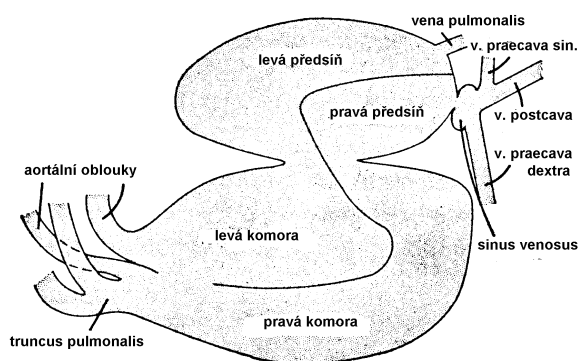
U obratlovců dýchajících plicemi došlo k zásadní změně tohoto schematu, protože vedle odkysličené krve se do srdce dostává z plic i krev okysličená. Je přiváděna plicními žilami (**venae pulmonales**) do předsíně. Aby se předešlo míšení odkysličené krve (přiváděné přes žilný splav) a okysličené krve (přiváděné plicními žilami), začal se vnitřní prostor srdce členit přepážkami. Tyto přepážky se nejprve začaly vytvářet v předsíní, která se rozdělila na pravou předsíň (**atrium dextrum**, kam přichází odkysličená krev) a levou předsíň (**atrium sinistrum**, kam přichází z plic krev okysličená). K tomu došlo u obojživelníků; u recentních ocasatých je tato přepážka vyvinuta jen částečně, u žab (a samozřejmě u všech plazů, ptáků a savců) je předsíň rozdělena kompletně. Je však zřejmé, že u obojživelníků ještě dochází k míšení krve v komoře a proto je jejich dýchání málo efektivní (této skutečnosti se připisuje i jejich pomalý pohyb). V



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

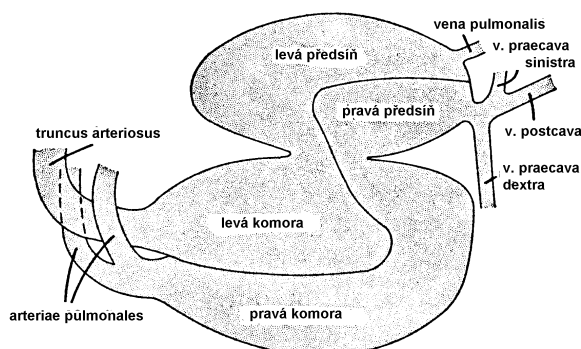
a ten se později rozdělil i navenek (v **truncus pulmonalis** a **truncus arteriosus**). A. pulmonalis se tak zcela oddělila od zbytku aorta ventralis. Lze předpokládat, že kořeny a. pulmonalis a aorta ventralis u plazů, ptáků a savců jsou homologní s conus arteriosus ryb a obojživelníků. Pokud se týče žilního splavu, zachovává si ještě svůj původní význam prostoru, kde se před vstupem do srdce shromažďuje odkysličená krev, nicméně oproti rybám již ztratil na velikosti. Lze spekulovat o jeho významu při kompenzaci tlaku okolního vodního prostředí, protože se výrazně zmenšil u suchozemských obratlovců; tuto hypotézu podporuje existence drobné cévní pletě zvané rete mirabilis u vodních savců, což je soustava přímých spojek mezi velkými arteriemi a venami, kompenzující tlak okolní vody při rychlém potápění. Sinus venosus má však kromě své mechanické funkce shromažďování krve před vstupem do srdce i význam při iniciaci srdečních kontrakcí. Tuto funkci si u ptáků a savců podržela část stěny pravé předsíně, takže se lze domnívat, že se jedná o rudimentární homologon žilního splavu.

srdce plazů



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

srdce ptáků a savců



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

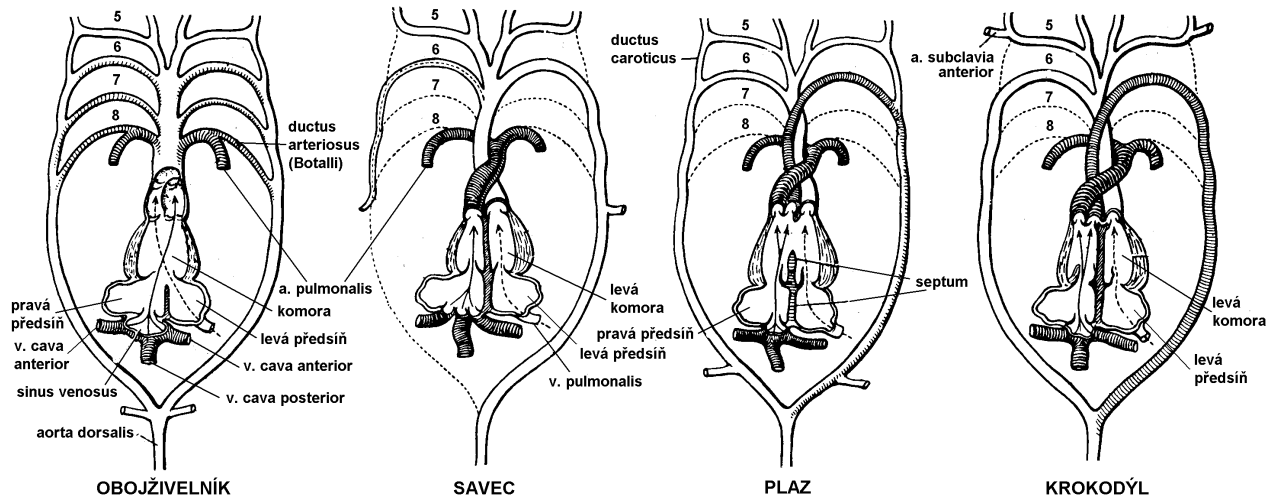
tomto ohledu je dýchání a oběhový systém obojživelníků méně dokonalejší než u ryb, protože u vodních obratlovců je do těla (a do hlavy) hnána výlučně okysličená krev, která se nikde nemísí s odkysličenou. Nicméně v srdci primitivních tetrapodů došlo ještě k jedné úpravě, k rozdělení conus arteriosus podélnou přepážkou. Zřejmě se nejedná o zařízení k oddělení okysličené a odkysličené krve (ta se již promíchala v komoře), ale spíše o nasměrování krve do a. pulmonalis na jedné straně a do ventrální aorty na straně druhé.

Celý tento proces vyústil do stadia, kdy kořeny těchto cév byly bezprostředně a navzájem samostatně napojeny na rozdělený conus arteriosus

U plazů se srdce dále zdokonalilo ve směrech, které byly naznačeny již u obojživelníků. Sinus venosus se dále redukoval, takže u plazů je reprezentován jen drobnou komůrkou před vstupem do pravé předsíně. Významným znakem je pokročilá separace komory na pravou a levou část, i když přepážka ještě není úplná. Pouze u krokodýlů je septum kompletní. Kořen ventrální aorty je rozdělen na dvě části, přičemž jak truncus pulmonalis tak levý aortální oblouk navazují na pravou komoru (aby se předešlo tomu, že by do levého oblouku a tím do těla proudila odkysličená krev z pravé komory, je u krokodýlů vyvinut systém chlopní, který komunikaci s pravou komorou blokuje a otevírá se jen při stresových situacích; krev se do levého oblouku přivádí zvláštním otvorem zvaným foramen Panizzae z kořene pravého arteriálního oblouku, v místě jejich křížení, které je již mimo srdce). Plicní arterie si naproti tomu zachovávají společný kořen (truncus pulmonalis), který navazuje na pravou komoru.

U ptáků a savců došlo oproti plazům jen k relativně malým změnám a všechny jsou v podstatě vyvrcholením trendů, které probíhaly již

u nižších tetrapodů. Nejvýznamnější z nich je kompletní oddělení levé a pravé komory, čímž se zcela oddělil oběh odkysličené a okysličené krve. Další změny souvisejí s jednostrannou redukcí 6. arteriálního oblouku (viz výše). U ptáků se redukoval na levé straně a proto truncus arteriosus přechází pouze v jediný (pravý) aortální oblouk. Protože je u nich zachován truncus pulmonalis, společný kořen obou plicních arterií, opouští obě komory pouze dvě trubice. U savců je situace obdobná, odlišuje se pouze zrcadlovým uspořádáním aortálního oblouku (zachovává se levý).



Obr. 223 Schema průběhu odkysličené krve (plná čára) a krve okysličené (přerušovaná čára) srdcem. Pohled z ventrální strany. Podle Goodriche (1919), z Romera a Parsonse (1977).

Cévní zásobení hlavy vyplývá z modifikace předních arteriálních oblouků a předních částí kořenů dorzální aorty (viz výše). U vodních obratlovců dýchajících žábry běží kořeny dorzální aorty dopředu podél laterálních stěn mozkovny; ventrálně k nim přicházejí od žaber aa. efferentes. U obratlovců dýchajících plicemi se přední úsek této cévy nazývá **a. carotis interna**. U ryb z ní směrem k lícni oblasti a horní čelisti odstupuje **a. orbitalis** a vzápětí nato (před úrovní hypofýzy) prostupuje bází lebky do mozkovny, kde představuje hlavní cévní zásobení mozku. Uvnitř mozkovny z ní ještě odstupuje arterie zásobující oko. **A. carotis externa** se u ryb odštěpuje od a. efferens nejpřednějšího zachovaného arteriálního oblouku a směřuje ke spodní čelisti (proto se u ryb nazývá rovněž a. lingualis). U suchozemských tetrapodů jsou krkavice v zásadě zachovány jako u ryb, přičemž a. carotis interna běží dorzálně a dopředu k oblasti středního ucha a vzápětí nato vstupuje do mozkovny; předtím však z ní odstupuje velká **a. stapediales**, která zásobuje vnější části hlavy a svrchní čelisti. Je homologní s a. orbitalis ryb. U savců se tato situace ještě mírně modifikovala, protože a. carotis externa expandovala do oblasti původně zásobované a. stapediales; v důsledku toho se a. stapediales redukovala a někdy zcela zanikla. A. carotis externa zásobuje jazyk a krční oblast.

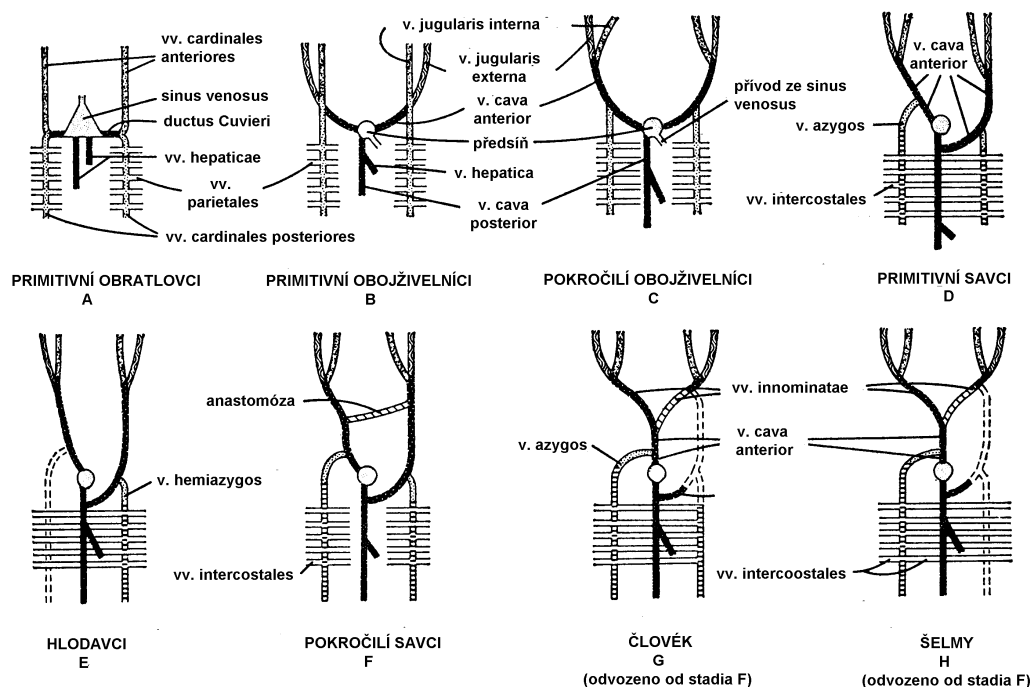
Cévní zásobení těla je zajišťováno dorzální aortou (**aorta dorsalis**), která vpředu vzniká z párových kořenů, záhy se však spojuje v jediný kmen, který běží pod páteří (nebo pod chordou, jestliže obratlová centra nejsou vyvinuta) až k ocasu, kde pokračuje jako **arteria caudalis**. Dorzální aorta vydává ventrálním směrem (1) nepárové mediální větve - **a. coeliaca**, zásobující oblast žaludku a jater, přičemž u primitivních obratlovců jich je větší počet, a **a. mesenterica**, která zásobuje stěny střeva, (2) párové ventrolaterální větve k urogenitálnímu systému, a (3) párové laterální větve do vnějších částí těla (svaly, kůže a míchu) a do končetin. Tyto posledně uvedené somatické arterie mají u primitivních obratlovců segmentální uspořádání (odstupují od dorzální aorty v myoseptech), ale postupně se navzájem propojily podélnými spojkami, případně lokálně redukovaly, takže se jejich segmentální uspořádání porušilo či zastřelo. Pokud se týče cévního zásobení končetin, je derivátem segmentálních somatických arterií odstupujících od dorzální aorty. Se vznikem končetin (ploutví a končetin suchozemských tetrapodů) jedna z těchto

cévní
zásobení
těla a
končetin

systém
venae
cardinales

Hlavní objem odkysličené krve z těla (mimo vnitřní orgány) a z hlavy se sbírá do systému venae cardinales, které se u vyšších obratlovců modifikují do systému horní a dolní duté žíly (i když i u nich se v embryonálním vývoji venae cardinales zakládají). Již u bezlebečných (viz str. 123) běží ze zadní části těla po stranách dorzální aorty (tedy v prostoru nad coelomovou dutinou, těsně pod chordou) pár mohutných žil zvaných **venae cardinales posteriores**. Vznikají z prstence okolo análního otvoru (tzv. **commissura iliaca**), kam přichází **vena caudalis** z ocasní části těla a **vena subintestinalis** od střeva. Směrem dopředu zasahují na úroveň sinus venosus. Od hlavové části přichází pár podobných žil, zvaných **venae cardinales anteriores**; u bezlebečných vznikají dorzálně od hltanu perforovaného žaberními šterbinami, u embryí obratlovců laterálně od vznikajícího neurokrania. V úrovni srdce se spojují s vv. cardinales posteriores a v místě tohoto spojení vzniká krátká párová céva, která z obou stran přivádí krev do žilního splavu. Tato spojka se nazývá **v. cardinalis communis** (resp. **ductus Cuvieri**). U kruhoústých je vyvinuta pouze na pravé straně, levá vyvinuta není. Toto schema (nepočítáme-li vznik vrátnicového oběhu ledvin; viz níže) lze pozorovat u bezlebečných, chrupavčitých a u paprskoploutvých ryb. U vyšších obratlovců se však zakládá pouze v raných embryonálních stádiích, v dospělosti se modifikuje.

U vyšších obratlovců (s výjimkou savců) se v. cardinalis anterior zakládá hluboko v orbitě v krevním sinu, který sbírá odkysličenou krev z celé přední části hlavy. Poté probíhá směrem dozadu podél neurokrania až k jeho otické oblasti a dále dozadu, kde se vlévá do ductus Cuvieri. Protože ductus Cuvieri je zahrnut do přírodního kmene v. cardinalis anterior a v důsledku toho probíhá v předozadním směru, ústí do v. cardinalis anterior i **v. subclavia**, která přivádí krev z přední končetiny. U savců (a do určité míry i u ptáků a krokodýlů) zanikl sběrný systém v orbitě a vytvořil se jiný, v mozkovně. V důsledku toho zanikl i přední úsek v. cardinalis anterior. V mozkovně se krev sbírá do **v. jugularis interna**, která se v krční oblasti spojuje s **v. jugularis externa**, která sbírá krev z vnějších partií hlavy. Po vzájemném spojení se tato žíla **nazývá**

modifikace
venae
cardinales
anteriores

Obr. 225 Schema znázorňující vznik vena cava anterior a proximální části vena cava posterior. Podle Smithe (1960).

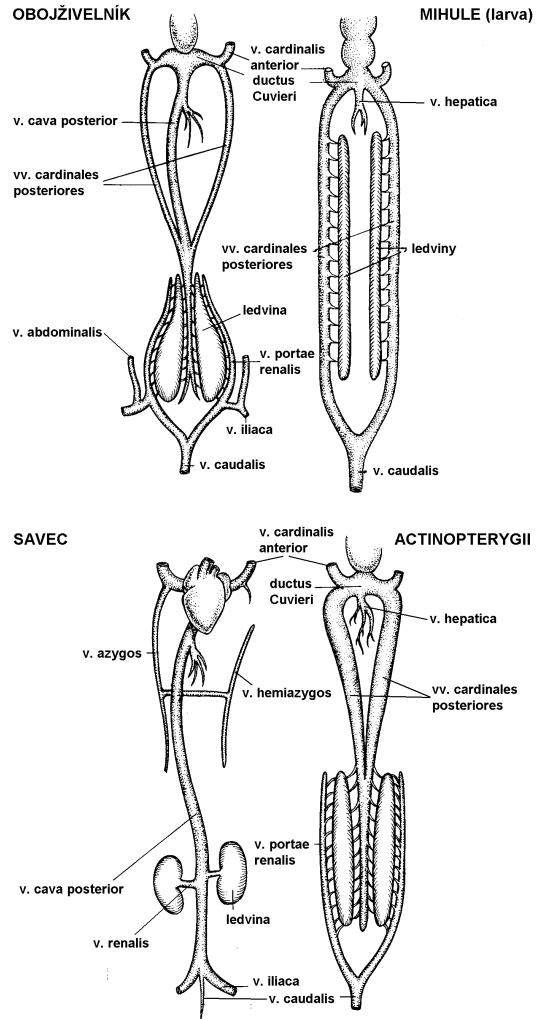
v. jugularis communis. K ní se připojuje v. subclavia a od tohoto ústí až po ústí do srdce se tento mohutný žilný tok nazývá **v. cava anterior**. U savců jsou tedy všechny jmenované žíly po výstupu z mozkovny homologní s vv. cardinales anteriores, s výjimkou jejich přední části, která zanikla a byla nahrazena intrakraniálním žilním systémem. Avšak u většiny savců (ale také u ptáků) terminální část tohoto systému byla před vstupem do srdce modifikována tím, že mezi oběma žilními kmeny vznikla anastomóza, která odvádí všechnu krev z levé kardinální veny do

pravé a levá v tomto úseku zanikla. Proto je u dospělého člověka vyvinuta pouze jediná vena cava superior.

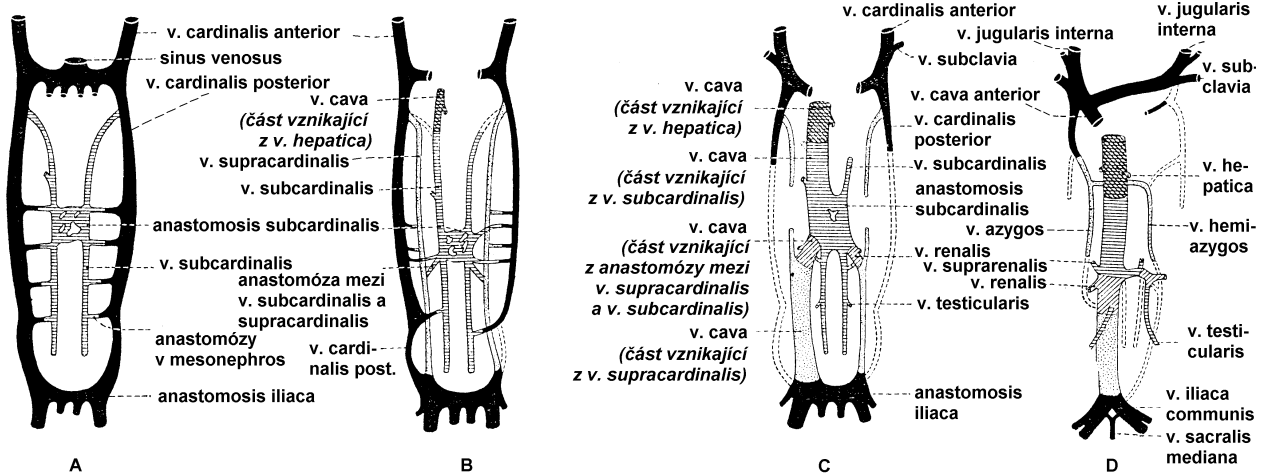
modifikace
venae
cardinales
posteriores

U kruhoústých je systém v. cava posterior identický se schematem popsáným u bezlebečných. U primitivních čelistnaticů je v principu rovněž totožný, komplikovaný pouze vznikem vrátnicového oběhu ledvin. Krev z ocasu a zadní části trupu se totiž nevrací přímo do srdce, ale vv. cardinales posteriores se v blízkosti ledvin větví do sítě kapilár, které se po prostupu ledvinou sbírají do cévy, která se opět nipojuje na původní v. cardinalis posterior; tou je posléze odvedena do ductus Cuvieri a do srdce. U obojživelníků se vytváří z jedné větve odbočující z v. hepatica a zasahující až k pravé v. cardinalis posterior spojka mezi oběma cévami, takže krev nyní může proudit z pravé v. cardinalis posterior touto spojkou do v. hepatica a dále do srdce. Protože vedle toho probíhal ještě další proces, konkrétně vzájemné spojení obou cév odvádějících krev z ledvin, může krev z levé strany přecházet na pravou a zmíněnou spojkou přes v. hepatica se také dostávat přímo do srdce. U oca-satých obojživelníků se krev dostává do srdce ještě prostřednictvím vv. cardinales posteriores na obou stranách, u žab a všech vyšších obratlovců se toto spojení již přerušilo a krev proudí do srdce výhradně novou cestou, která se nazývá **v. cava posterior**. Zbytky v. cardinalis posterior se zachovávají jako velmi variabilní rudimenty zvané **v. azygos** (v případě, že se zachovávají na obou stranách, nazývá se druhá **v. hemiazygos**).

V embryogenezi pokročilých obratlovců se rekapitulují všechny významné etapy vzniku zadní



Obr. 226 Schema modifikací obou zadních kardinálních žil a vznik zadní duté žíly. Podle Romera a Parsonse (1977).



Obr. 227 Schema znázorňující embryonální vývoj zadní duté žíly z embryonálních zadních kardinálních žil u člověka. Homologické úseky jsou znázorněny stejným typem šrafování. Vv. cardinales posteriores a jejich deriváty jsou znázorněny černě. Podle McClure a Butlera, z Borovanského (1976).

duté žíly. V souvislosti se vznikem ledvin se objevily další dvě žíly, které persistují od stadia primitivních obratlovců (Chondrichthyes) až k savcům, kde se však zakládají jen v rané embryogenezi: jsou to **vv. subcardinales**, odvádějící krev z vrátnicového systému ledvin, a **vv. supracardinales**, které vytvářejí spojku mezi v. portae renalis a v. cardinalis posterior, čímž postupně vylučují ledviny z vrátnicového oběhu. Výsledkem je, že vrátnicový oběh ledvin zaniká, takže se u savců zachovává pouze v. renalis; v. portae renalis zanikla. Ze zbytků v. suprarenalis pravé strany vznikl nejdálší segment zadní duté žíly.

Venae pulmonales vedou okysličenou krev z plic do srdce. Chybějí samozřejmě u primitivních vodních obratlovců. U ryb dýchajících pomocí plovacího měchýře (např. bichir) se tyto žíly napojují na vv. hepaticae a okysličená krev, kterou přivádějí, se tak mísí s odkysličenou, která přichází z jater. U dvojdyšných a všech tetrapodů se však okysličená krev, kterou plicní žíly přivádějí, vlévá přímo do levé srdeční předsně a mísí se odkysličenou (pokud není vytvořeno kompletní septum) až v srdci. Definitivní rozdělení srdce u ptáků a savců tak kompletně oddělilo plicní oběh od somatického oběhu.

Součástí oběhového systému je soustava **mízních (lymfatických) cév**, která má dvě hlavní funkce. Jednak z tkání odvádí prostřednictvím **mízy (lymfy)** různé látky (zejména vysokomolekulární, které se nemohou vstřebat cestou krevních kapilár přímo do krve), jednak produkuje lymfocyty, které jsou důležitým činitelem při imunobiologických reakcích a mají tudíž velký význam pro ochranu organismu. Lymfa se svým vzhledem a složením podobá tkáňovému moku, který vyplňuje mezibuněčné prostory odkud tato tekutina přes stěny mízních kapilár do lymfatického systému difunduje. Svým vzhledem a složením se rovněž podobá krevní plasmě (až na absenci krevních bílkovin).

Na periferii tvoří tuto soustavu pleteň **mízních kapilár**, které jsou na distálním konci ukončeny slepě. Proximálně se mízní kapiláry spojují v mohutnější **mízní cévy** a ty posléze v **míz-ní kmeny**, které ústí do žil. U savců jsou na mízních cévách vyvinuty **mízní uzliny**, v nichž se míza filtruje; zde se rovněž do mízy přidávají lymfocyty, které se v mízních uzlinách množí. Na rozdíl od savců však u nižších obratlovců nejsou lymfocyty vázány výlučně na lymfatický systém. Obecně vzato systém mízních kapilár a cév není napojen na arteriální systém (jako je tomu u žil, s nimiž mají mízní cévy – zejména z hlediska jejich funkce – mnoho společného). Proud mízy je většinou pasivně vzbuzován pohyby těla a je tudíž velmi pomalý; výjimkou jsou oboživelníci, plazi a někteří ptáci, kde je proud lymfy vzbuzován činností různého počtu speciálních dvoukomorových **mízních srdíček**, což jsou krátké úseky mízních cév, jejichž stěny obsahují svalová vlákna a jsou tudíž kontraktilní. Rozšířené části mízních cév se označují jako **mízní siny** (sing. **mízní sinus**); jsou vyvinuty zejména u oboživelníků, kde zaujímají rozsáhlé podkožní prostory. Pravděpodobně to je obrana proti možnému vyschnutí.

Systém lymfatických cév je vytvořen v nejrůznějších tkáních; chybějí však v centrálním nervovém systému, játrech, chrupavce, kosti, kostní dřeni a zubech. Naopak velmi hojná lymfatická pleteň je přítomna v oblasti střevních stěn, odkud odvádí především bílkoviny a tuky. Takto obohacená lymfa se označuje jako **chylus**.

Brzlík (thymus) je primárně lymfocytopoetickým orgánem (tzn. dozrávají v něm lymfocyty), který se u primitivních obratlovců zakládá převážně z entodermu dorzální části 3.-6. žaberní štěrbin (obr. 341). Počet zúčastněných štěrbin je však u různých skupin obratlovců značně variabilní a např. u savců se thymus vyvíjí převážně ze 3. štěrbin (obr. 342); jeho další část se však u savců vyvíjí – na rozdíl od všech ostatních skupin obratlovců – také z invaginace ektodermu. U různých skupin obratlovců si rovněž může zachovávat buď párovou povahu nebo splývat v jediný nepárový orgán. Brzlík je nejlépe vyvinut v raných stádiích ontogeneze, po dosažení dospělosti se jeho růst zastavuje, i když si svoji funkci orgánu, který produkuje lymfocyty podržuje po celý život jedince.

Z invaginací hltanového entodermu se u savců vyvíjejí rovněž **mandle (tonsily)**, což jsou nahlučení lymfatické tkáně tvořené mízními uzlinami.

mízní
(lymfatická)
soustava

brzlík

mandle

Vylučovací soustava bezobratlých*

Obecně vzato proces vylučování u jakéhokoliv živočišného organismu zajišťuje, že se tělo zbaví odpadních produktů metabolismu, tedy látek, které jsou nebo by mohly potenciálně být pro organismus škodlivé. Jedná se především o kysličník uhličitý a vodu (jako produkty oxidace živin), v menším množství rovněž o amoniak a další dusíkaté sloučeniny (jako důsledek odbourávání aminokyselin vznikajících při trávení proteinů). Vylučování vody a sloučenin dusíku je těsně svázáno s osmoregulací, tzn. s udržováním konstantního množství vody a iontů v těle živočicha, což je důležité pro zajištění stabilního prostředí pro metabolické reakce.

vylučování
u mořských
bezobratlých

Struktura orgánu, který vylučování zajišťuje, přímo souvisí s typem prostředí, ve kterém organismus žije. Pokud to je mořská voda a je-li hlavní zplodinou metabolismu čpavek, není zapotřebí žádný speciální orgán, protože se amoniak rozpouští v tělní tekutině a v této podobě je z těla do okolního vodního prostředí vylučován přímo povrchovým epitelem nebo výstelkou střeva. Ztráta tělních tekutin je přitom bez problémů nahrazována příjmem vody zvnějšku, protože tělní tekutiny se u mořských živočichů svým složením příliš neliší od složení okolní mořské vody. Tento způsob vylučování se vyskytuje u nejrůznějších skupin mořských bezobratlých (např. u hub, žahavců, ostnokožců). Je tedy zřejmé, že vylučování toxických látek je úzce svázáno s vylučováním vody. U mořských živočichů udržování stálého vnitřního vodního režimu (tedy osmoregulace) nečiní žádný problém, protože tělní tekutiny a okolní mořská voda mají velmi podobné složení a ztráta tělních tekutin se tudíž může průběžně kompenzovat z okolního prostředí. Protože tělní tekutiny a okolní mořská voda mají přibližně stejný osmotický tlak (koncentrace solí je v obou tekutinách přibližně stejná), lze obě prostředí považovat za isotonická a osmoregulace probíhá samovolně.

vylučování
u sladko-
vodních
bezobratlých

Zcela jiná situace je u sladkovodních živočichů, kde tělní tekutiny představují vůči okolní vodě prostředí o výrazně vyšší koncentraci solí (tedy s vyšším osmotickým tlakem, neboli prostředí hypertonické). Za této situace se pokryv těla chová jako membrána umožňující vyrovnávat osmotické tlaky. Znamená to, že umožňuje propouštět do těla vodu (čímž by se ředily tělní tekutiny) a naopak difuzi solí z tělních tekutin do okolního (hypotonického) prostředí (což by znamenalo ztrátu iontů). Je evidentní, že tento nežádoucí dvojsměrný proces může kompenzovat pouze orgán, který zadrží v těle, při současném zachování konstantního množství vody, nezbytné procento solí. V této souvislosti je však nutné podotknout, že řada vodních živočichů je schopna měnit koncentraci svých tělních tekutin v závislosti na koncentraci okolního prostředí a tak se těmto změnám přizpůsobovat fyziologicky (např. vodní mlži žijící v mořském prostředí při ústí řek).

vylučování
u sucho-
zemských
živočichů

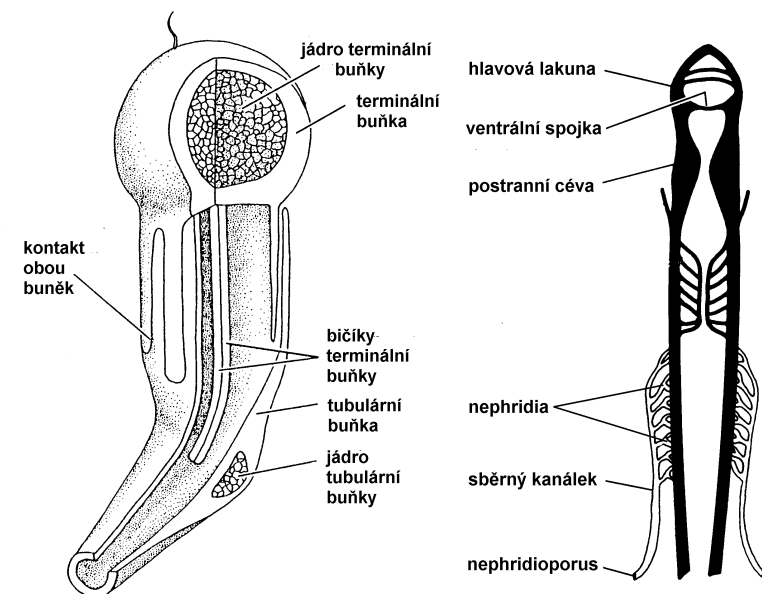
Ještě více se naráží na problém udržení dostatečného množství vody v těle suchozemských živočichů, kde kromě ztráty solí hrozí i dehydratace organismu. I v tomto případě je zapotřebí orgán, který zamezí nadměrnému výdeji solí a vody. V nejjednodušším případě zamezuje odparu vody kutikula (u členovců), avšak hlavní funkci mají vylučovací orgány, jejichž úkolem je přetvořit dusíkaté zplodiny metabolismu ve sloučeniny chemicky sice složitější, pro organismus však mnohem méně toxické. Je to proces energeticky náročný, avšak výhodou na druhé straně je, že se tyto sloučeniny mohou v těle hromadit v poměrně vysokých koncentracích, aniž by byly pro organismus nebezpečné. Vylučování těchto koncentrovaných roztoků znamená pro organismus mnohem menší výdej vody než jak je tomu u vodních živočichů. V této souvislosti je důležité, zda touto vylučovanou látkou je močovina nebo kyselina močová. Zatímco močovina je stále vázána na určité množství kapaliny, což samozřejmě znamená ztrátu vody s následnou nutností jejího doplnění, kyselina močová (která se ve vodě nejen obtížně rozpouští, ale je relativně málo toxická) může být vylučována v kašovitě či dokonce pevné podobě a tedy s minimálním

* U obratlovců je vylučovací soustava natolik úzce vázána na soustavu rozmnožovací, že je nelze od sebe oddělit a proto budou probrány jako jediná, tzv. močopohlavní soustava. U bezobratlých však oddělení obou soustav většinou nečiní potíže (výjimku tvoří případy, kdy vývody metanefridií slouží zároveň jako gonodunkty; viz str. 135) a výklad proto může být rozdělen do dvou zvláštních kapitol.

výdejem vody. Tento aspekt se někdy považuje za jednu ze stěžejních příčin úspěšného přechodu bezobratlých na souš. Je však nutné zdůraznit, že mnoho živočichů výdej močoviny a kyseliny močové navzájem kombinují, a to i podle momentální situace (dostatek vody či její deficit).

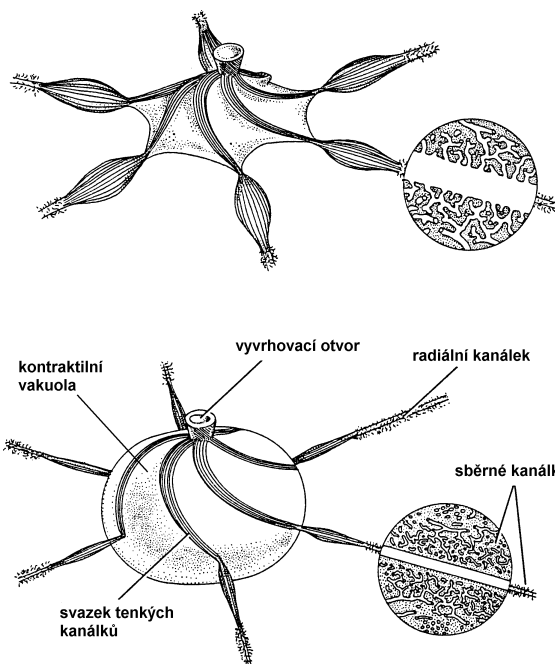
Tyto z hlediska fyziologie zjednodušující poznámky jsou nezbytné pro porozumění tomu, proč se u mořských bezobratlých nevyvinuly žádné speciální vylučovací orgány, ale proč jsou naopak dobře vyvinuty u sladkovodních a terestrických živočichů. Platí to již na protozoální úrovni, kde produkty metabolismu u sladkovodních prvoků sice mohou být z buňky vylučovány celým povrchem těla, avšak osmoregulační důvody (tedy předcházení přílišnému ředění cytoplasmy vodou) vedly ke vzniku specializovaných organel zvaných **kontraktilní vakuoly**. V těchto vakuolách se hromadí přebytečná tekutina a ta je pak jednorázově (prasknutím povrchu těla buňky) odváděna mimo buňku. U některých forem je kontraktilní vakuola stálou strukturou, do níž se přebytečná tekutina z okolí soustřeďuje sběrnými radiálními kanálky a vypuzuje jedním stálým otvorem. Osmoregulace pomocí kontraktilních vakuol se zachovala i u živočišných hub, které se přizpůsobily sladkovodnímu prostředí.

U mnohobuněčných se vyvinuly vylučovací orgány v podobě nefridií (sing. **nephridium**, pl. **nephridia**), jejichž typickým rysem je, že ústí přímo na povrch těla. Vytvářejí se v povrchové části těla ektodermálního původu. Jednodušší a evolučně původnější typ se nazývá protonefridie (**protonephridium**), jehož vnitřní část je tvořena jedinou **terminální buňkou**, od které



Obr. 229 Schema stavby protonefridie (část stěny odstraněna). Podle Wilsona a Webstera (1974), z Brusca a Brusca (1990).

Obr. 230 Schema znázorňující úzkou souvislost mezi vylučovací a cévní soustavou u pásnic. Podle Hymana (1951).



Obr. 228 Složitější kontraktilní vakuola u prvoka rodu *Paramecium*. Nahoře stav po vyprázdnění, dole stav při naplnění. Zvětšené části znázorňují detailní stavbu cytoplasmatických kanálků, které akumulují přebytečnou vodu z cytoplasmy. Podle Juranda a Selmana (1969), z Brusca a Brusca (1990).

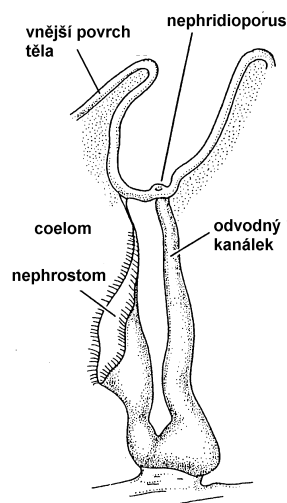
re vede vývodní kanálek (**nephridioduct**), který se otevírá na povrch těla jedním či více otvory (**nephridioporus**). Protonefridie se vyskytují ve dvou základních typech: jsou to jednak tzv. **plaménkové buňky**, u nichž kmitá v dutině kanálku celý chomáč brv, nebo **solenocyty**, kde je pouze jeden či dva bičíky. Plaménkové buňky patrně vznikly z jednodušších solenocytů. Kmitáním bičíků nebo brv se v kanálku vzbuzuje podtlak, v důsledku čehož se do něj nasává z okolních tkání tekutina obsahující metabolické zplodiny. Protonefridie se poprvé vyskytují u ploštěnců, což má zřejmě souvislost s vývojem mesodermu. Je možné, že proto-

vylučovací orgány jedno-buněčných

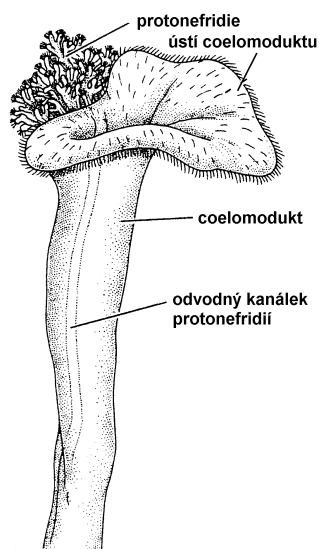
proto-nephridia

nefridie vznikly spíše z důvodů osmoregulace než kvůli vylučování zplodin metabolismu, protože se většinou vyskytují u sladkovodních a suchozemských živočichů, výjimečně u mořských, kde se vylučování děje difusí přes celý povrch těla (viz výše). Vylučovací funkce (byť získaná sekundárně) je však nezanedbatelná, na což lze usuzovat z toho, že u pásnic, kde se již vyskytuje primitivní cévní soustava (viz str. 120), obalují protonefridie stěny cév a odnímají tak z krve škodlivé zplodiny látkového metabolismu. Je to poprvé, kdy lze zaznamenat úzkou souvislost mezi vylučovací a cévní soustavou.

meta-nephridia



Obr. 231 Stavba metanefridie mnohoštětinatého červa. Nephrostom se otevírá do coelomové dutiny, nephroporus na povrch těla. Podle Goodriche (1945), z Brusca a Brusca (1990).



Obr. 232 Urogenitální soustava (protonephromixium) mnohoštětinatce. Podle Goodriche (1946), z Brusca a Brusca (1990).

Z protonefridií, které se vyskytují hlavně u živočichů bez coelomu (Acoelomata, Pseudocoelomata) a u živočichů s coelomem se vyskytují jen u larev, se pravděpodobně vyvinuly metanefridie (**metanephridium**). Na rozdíl od protonefridií se u nich kanálek otevírá širokým obrveným nálevkovitým ústím (**nephrostom**) do coelomového prostoru. Ústí mimo tělo je nezměněno. Celý orgán je tvořen větším množstvím buněk a může zahrnovat i oddíly, kde se tekutina před vyloučením z těla shromažďuje a zahušťuje; jestliže jsou tyto oddíly pod povrchem těla, jsou většinou ektodermálního původu. Průběh kanálku může být různým způsobem komplikován do kliček a závitů, což jeho délku prodlužuje. Je to z toho důvodu, že v kanálku dochází ke zpětné absorpci tekutin. U

měkkýšů se metanefridie často nazývají ledviny, protože jsou značně velké; otevírají se do perikardiálního coelomu, opačným směrem pak ústí do plášťové dutiny.

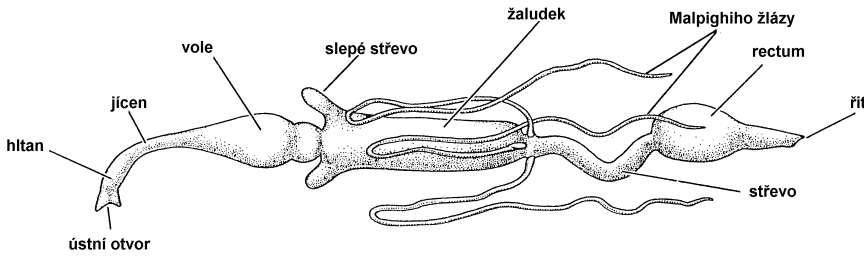
nephromixium

Protonefridie i metanefridie mohou úzce navazovat na zvláštní trubice, které vznikají z coelomové výstelky, do tělní dutiny se otevírají nálevkovitým ústím a na povrch těla ústí zvláštními póry. Nazývají se **coelomodukty** a přestože jsou velmi podobné metanefridiím, jsou specializovány na odvádění pohlavních buněk z těla. V primitivním stavu jsou nefridie a coelomodukty navzájem odděleny a tudíž dobře rozlišitelné, během evoluce však splynuly do jediného orgánu zvaného **nephromixium**, čímž se vytvořil močopohlavní (**urogenitální**) systém. Jestliže je nephromixium napojeno na protonefridie a má s nimi společný vývod, nazývá se **protonephromixium** (obr. 232), jestliže je napojeno na metanefridie, nazývá se analogicky **metanephromixium**. Protože nefridie vznikají z ektodermu a coelomodukt naproti tomu z mesodermu, je výsledné nephromixium složeného původu.

Protože u členovců se krev částečně vylévá do hemocoelu, metanefridie otevírající se široce do coelomu by u nich nemohly fungovat. Proto se u nich vylučovací orgány početně zredukovaly a modifikovaly (u vodních forem), u suchozemských (pavoukocvi a hmyz) se vytvořily zcela nové orgány. U dospělců koryšů se metanefridie zachovaly v modifikované formě jako pár **tykadlových (antenálních) žláz** (protože ústí při bázi tykadel) nebo pár **čelistních (maxilárních) žláz** (ústí při bázi 2. maxily).

Malpighiho trubice

U suchozemských členovců (např. pavoukocvi a hmyzu) se však zcela nezávisle na předchozích typech vyvinuly tzv. **Malpighiho trubice (malpighické žlázy)**. Jsou to dlouhé a tenké trubice, které zasahují jedním svým koncem do hemocoelu (avšak neotevírají se do něj), druhým ústí do střeva. Do trubice difunduje neselektivně z hemocoelu roztok solí i živin, který je v této

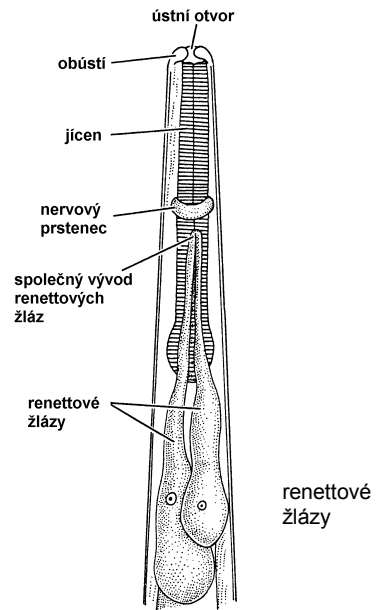


Obr. 233 Trávicí soustava hmyzu s Malpighiho trubicemi. Podle Snodgrasse (1952).

podobě odváděn do střeva a teprve zde dochází k selekci: stěnou střeva se zpětně resorbují živiny a voda, a střevem odcházejí odpadní látky v podobě kyseliny močové.

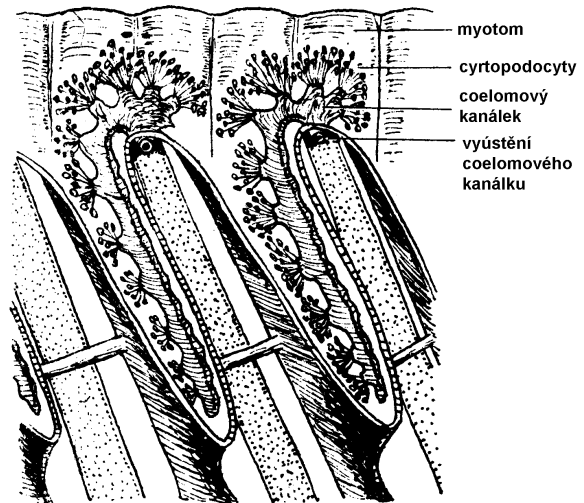
Je nutné se rovněž zmínit o vylučovacím ústrojí hlístic, o kterém se předpokládá, že rovněž vzniklo zcela nezávisle na nefridiích. Tvoří jej jediná vakovitá buňka protažená ve vylučovací trubici, která může samostatně nebo po spojení s obdobnou vylučovací buňkou protějšší strany těla ústit vylučovacím pórem na povrch těla. Tyto jednobuněčné vylučovací ústrojí se nazývají **renettové žlázy**. U mnoha parazitických druhů hlístic vakovitá část buňky zanikla a zchovala se pouze trubcovitá část, vytvářející podobu písmene H nebo převráceného Y.

Pozoruhodná situace je u bezlebečných, kteří mají segmentálně uspořádané vylučovací orgány (**cyrtopodocyty**) značně podobné solenocytům (za které se dříve považovaly) ploštěnců a zcela odlišné od jakéhokoliv typu ledvin obratlovců. Vznikají jako rourkovitá vychlípění coelomu, která se prodlužují a nakonec se otevírají jedním pórem do peribranchiálního prostoru. Původní spojení s coelomem se později uzavírá, takže cyrtopodocyty jsou slepě ukončené trubice prominující do coelomové dutiny. K povrchu těchto kanálků přiléhají kolmo špendlíkovité buňky, jejichž tenká rourkovitá část je spojena s dutinou kanálku. Do těchto buněk se infiltruje tekutina z coelomu, která je odváděna do coelomového kanálku a prostřednictvím něj mimo tělo.



Obr. 234 Pár renettových žláz u hlístice rodu *Rhabditis*. Podle Hymana (1951), z Brusca a Brusca (1990).

renettové žlázy



cyrtopodocyty bezlebečných

Obr. 235 Vylučovací orgány kopinatce. Podle Hoyera a Grodzinského, z Grodzinského a kol. (1976).

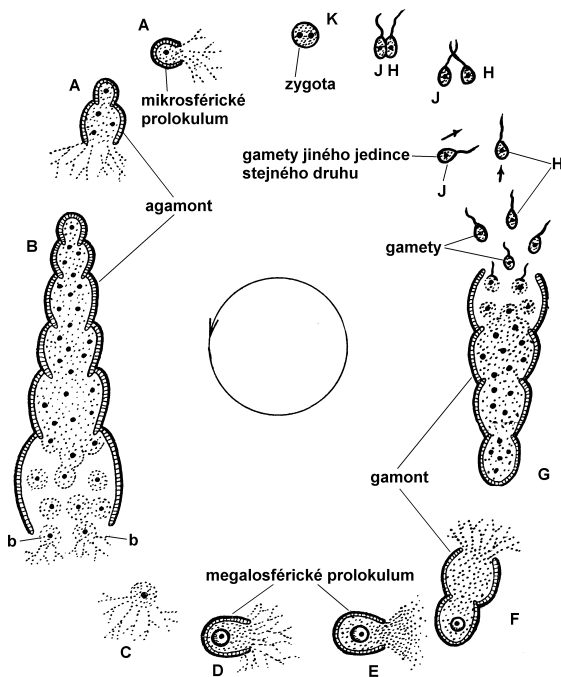
Reprodukční soustava bezobratlých

Reprodukce je jednou z nejdůležitějších funkcí živočichů, protože na něm závisí přežívání druhu. Probíhá dvěma způsoby: nepohlavním (asexuálním) a pohlavním (sexuálním). Nepohlavní reprodukce probíhá různými procesy štěpení, pučení, odškrabování nebo rozpadu, které jsou v podstatě založeny na schopnostech regenerace. Žádný z těchto způsobů nevyžaduje speciální reprodukční orgán. Tento způsob reprodukce je bezesporu evolučně původnější, protože se jako jediný vyskytuje u mnoha jednobuněčných a primitivních mnohobuněčných, jako jsou houby, žahavci, ploštěnci a dokonce některé druhy kroužkovic. Postupně je však nepohlavní reprodukce nahrazována pohlavní reprodukcí, ale u řady skupin (včetně některých strunatců) zůstává součástí reprodukčního cyklu, během něhož oba způsoby spolu pravidelně alternují. Nepohlavní reprodukce je za nepříznivých podmínek doplněno vytvářením cyst (viz str. 37), což umožňuje zajištění existence druhu i v podmínkách, kdy by jinak reprodukce nebylo úspěšné. Nepohlavní reprodukce však má jednu nevýhodu, totiž že vzniká geneticky uniformní potomstvo. To může mít neblahé důsledky v případě, že se životní podmínky dlouhodobě a výrazně změní, neboť asexuální reprodukce omezuje schopnost druhů se na tyto změněné podmínky adaptovat.

Naproti tomu sexuální reprodukce má za následek mnohem širší genetickou variabilitu, což při změněných podmínkách umožňuje vždy alespoň část populace přežít. Je to však proces energeticky velmi náročný (viz např. množství kladených vajíček ryb nebo délku březosti savců).

Za evoluční předstupeň pohlavní reprodukce může být považována **autogamie (samooplození)**, která se vyskytuje u některých prvoků. V tomto případě prodělá buněčné jádro několik po sobě následujících meiotických dělení, po kterých následuje splynutí haploidních dceřiných jader. Vše probíhá v rámci jediné buňky. U některých prvoků splývají dva celí jedinci, kteří tak zastávají funkci gamet. Tento proces se nazývá **hologamie**. Jedinci opačného pohlaví se přitom buď vůbec neliší nebo se mohou lišit pouze velikostí. Za pohlavní reprodukce však může být již považována část reprodukčního cyklu dírkonošců (kde se střídají fáze pohlavní reprodukce s fází nepohlavní reprodukce; viz str. 35 a obr. 236), neboť pohlavní jedinci (gamonti) zde produkují isogamety, které po spojení s gametami jiného jedince vytvoří zygotu.

U mnohobuněčných se na úrovni hub setkáváme s typem pohlavní reprodukce (kromě nepohlavní), při kterém se pohlavní buňky ještě nevyvíjejí ve speciálních reprodukčních orgánech. Spermie i vajíčka vznikají převážně v choanocytech trávicího epithelu. Spermie jsou uvolňovány do centrální dutiny a z ní



Obr. 236 Schema reprodukčního cyklu dírkonošců a střídání generací. A-B - nepohlavní fáze reprodukce (B: dospělý agamont, kde právě dva noví jedinci označení písmeny "b" opouštějí schránku). C-K - pohlavní fáze (G: dospělý gamont, u něhož se jádro rozpadlo na řadu jader dceřiných; schránku opouštějí isogamety). Podle Špinara (1960).

oskulem mimo tělo, odkud se dostávají do centrální dutiny jiného jedince, kde musejí překonat buněčnou bariéru choanocytů (viz kap. Trávicí soustava; str. 102). Uvnitř cytoplasmy choanocytů je spermie uzavřena v jakési vakuole (dostí se podobající potravní vakuole). Každý choanocyt obsahující spermii poté ztratí límeček i bičík a migruje střední vrstvou (mesoglea) jako ameboidní

nepohlavní reprodukce

pohlavní reprodukce

reprodukční soustava hub

buňka až k vajíčku. Choanocyty, které normálně mají trávicí funkci, stráví spermii odlišného druhu houby, avšak reagují popsáním způsobem na přítomnost spermií vlastního druhu.

Pohlavní rozmnožování však ve většině případů předpokládá existenci zvláštních rozmnožovacích orgánů, které produkují pohlavní buňky (gamety, obvykle nazývané spermie a vajíčka) a umožňují jejich splynutí v diploidní zygotu (procesem nazývaným oplodnění). Tyto orgány většinou vznikají ze speciálního zárodečného epithelu stěny coelomu. Pokud produkují vajíčka, nazývají se **vaječníky (ovaria)**, produkují-li spermie, nazývají se **varlata (testes)**. Nejjednodušší typy rozmnožovacích soustav ve vodě žijících mnohobuněčných zahrnují pouze produkci pohlavních buněk. Gamety jsou vypouštěny volně do okolního vodního prostředí, kde dochází k oplodnění. Protože se jedná o oplodnění mimo tělo živočicha, nazývá se tento proces **oplodnění vnější**. Pohlavní orgány jsou strukturálně velmi jednoduché a mimo dobu rozmnožování mohou dokonce dočasně zaniknout. Buňky se dostávají do coelomu, a odtud buď speciálními vývody nebo prostě dočasným prasknutím tělní stěny do okolního prostředí. U suchozemských mnohobuněčných se však vyvinulo **oplodnění vnitřní**, při němž jsou spermie dopravovány do těla samice speciálními **kopulačními orgány**, navazujícími na vývody gonád. Na ovarium nebo testis navazuje **vejcovod (ovidukt)** resp. **chámovod (vas deferens)**. Na ně pak navazují rozšířené části, které umožňují dočasnou kumulaci pohlavních buněk před jejich uvolněním mimo tělo (semenné včky u samců) nebo prostor ve kterém dochází k oplodnění, případně vývoji vajíčka (u samic). Na tuto část může navazovat ještě další trubice (v různých případech různě modifikovaná, např. do podoby vaginy u samic), která pak ústí na povrch těla pohlavním otvorem (**gonoporus**). U bilaterálně souměrných živočichů jsou gonády a jejich zmíněné vývody primárně párové, avšak jejich distální části mohou v různé míře splývat, takže získávají nepárovou podobu.

Jestliže někteří jedinci mají pouze samčí pohlavní orgán a jiní pouze samičí, a lze je tudíž podle pohlavních orgánů rozlišit na samce a samice, označuje se tento stav jako oddělené pohlaví (**gonochorismus**) a zmíněné pohlavně odlišné jedince jako **gonochoristy**. U mnoha bezobratlých se však setkáváme s tím, že samčí i samičí pohlavní orgány jsou součástí anatomické stavby téhož jedince, kterého tudíž nemůžeme označit ani jako samce, ani jako samici. Tento stav se nazývá **hermafroditismus** a dotýčný jedinec jako **hermafrodit**. Samooplození se v tomto případě předchází nejrůznějším způsobem (ze stejného důvodu, proč vzniklo pohlavní rozmnožování; viz výše), a ve velké většině případů si hermafroditi pohlavní buňky vzájemně vyměňují. Někdy však dochází během života jedince ke **zvratu pohlaví**, tzn. část života se může chovat jako samec, poté jako samice. Jestliže se nejdříve chová jako samec, nazývá se tento stav jako **protandrický hermafroditismus**, jestliže je tomu naopak, nazývá se **protogynní hermafroditismus**. Často může dojít během ontogeneze k několikanásobnému zvratu.

Od hermafroditismu, kde dochází ke spojení samčích a samičích gamet a tedy k oplodnění, se liší **parthenogeneze**. V tomto případě se vyvíjí neoplozené vajíčko, takže potomstvo je geneticky identické s rodičovským jedincem (protože se jedná o vajíčko, tak samici). Parthenogeneze se vyskytuje u nejrůznějších skupin živočichů, většinou tam, kde je normální pohlavní rozmnožování ztíženo (u endoparazitů nebo např. vysokohorských populací ještěrek). Parthenogeneze je tedy vyvolána tlakem prostředí a po změně podmínek (buď pravidelně, s nástupem klimaticky příznivé sezóny, nebo nepravidelně, někdy i s mnohaletým odstupem) může být střídána normálním pohlavním rozmnožováním.

Primitivní speciální reprodukční orgány lze nalézt již u žahavců. Střídání pohlavního rozmnožování (vázané převážně na stadium medúzy) s nepohlavním (vázané na stadium polypa) je u nich zachováno, ale jedno či druhé morfologické stadium u nich může být potlačeno, aniž by se však rodozměna porušila. U polypovců morfologické stadium medúzy chybí nebo je silně potlačeno. Soliterní polypovci vytvářejí vychlípením z epidermis vakovité útvary, které produkují gamety. Koloniální polypovci jsou polymorfni, tzn. že jedinci (hydranti; viz str. 39) se mohou

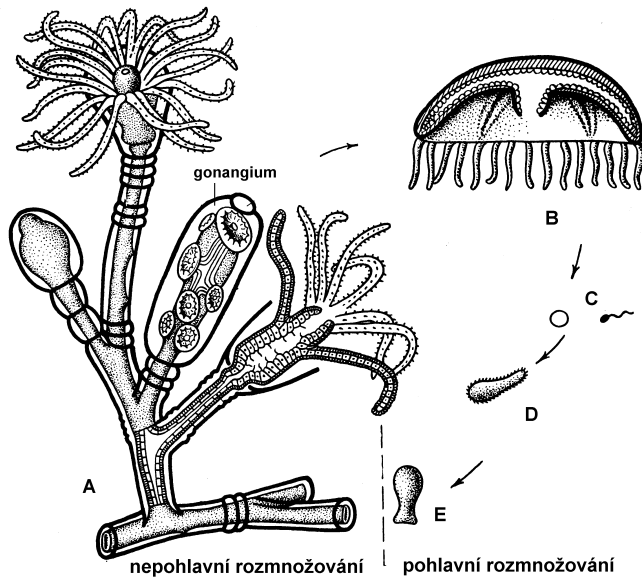
obecná stavba rozmnožovacích orgánů

gonochorismus

hermafroditismus

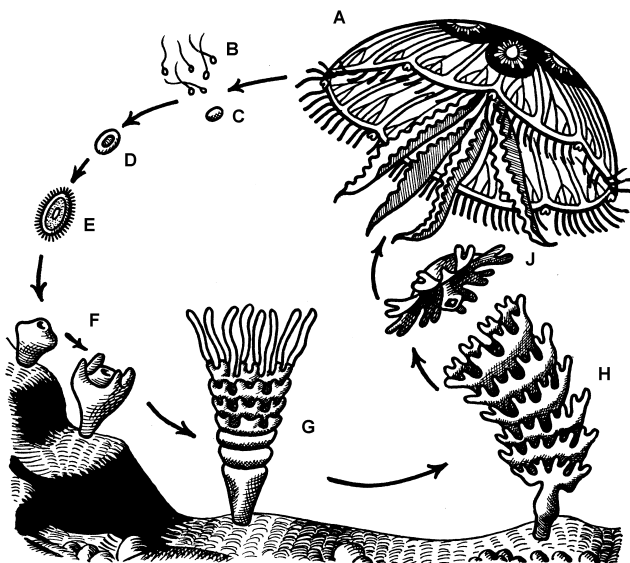
parthenogeneze

rozmnožovací soustava žahavců



Obr. 237 Rozmnožovací cyklus koloniálních polypců. A - část kolonie tvořená dvěma trofozooidy a jedním gonangiem. B - stadium volně plovoucí medúzy, vytvářející pohlavní buňky (C), po jejichž splynutí vzniká volně plovoucí larva (D). Podle Moora (1952), ze Špinara (1960).

v souvislosti se zastávanou funkcí lišit. Někteří z nich (**gonozooidi**) jsou specializováni pouze k rozmnožování, přičemž pokud na nich vznikají pupeny s medúzami, nazývají se **gonangia** (sing. **gonangium**). Gonangium se skládá z centrálního **blastostylu**, na jehož bočních větvích (**gonophor**) se vyvíjejí medúzky. Na povrchu gonangia je **gonotheca** vyúsťující jedním otvorem, kterým se medúzky dostávají do okolního prostředí. Gonady v pravém slova smyslu vytvářejí pouze medúzy, a to z intersticiálních (vmezeřených) zárodečných buněk v epidermis nebo gastrodermu. Tyto zárodečné buňky se dočasně kumulují na různých místech spodního povrchu medúzy (viz obr. 59B), nejčastěji na povrchu subumbrelly. Medúzy však nemusejí přejít k volnému způsobu života; mohou zůstat spojeny s polypem a produkovat gamety v tomto stavu.



Obr. 238 Rozmnožovací cyklus medúzovců. A - volně plovoucí medúza, B - samčí pohlavní buňky, C - samičí pohlavní buňka, D - zygota, E - planula, F - mladý polyp, G - scyphistoma (nepohlavní stadium), H - strobila, J - ephyra. Podle Špinara (1960).

U korálnatců je stadium medúzy potlačeno úplně, avšak pohlavní rozmnožování je v reprodukčním cyklu zachováno. Dospělý polyp totiž může uvolňovat gamety nebo oplodněná vajíčka; vznikající planula se mění opět přímo v polypa. U korálnatců (některých sasanek) se poprvé setkáváme s **kopulací**, spočívající v tom, že dva jedinci se k sobě přitisknou svými pedálními disky, mezi nimiž se vytvoří komůrka, do které jsou uvolňovány pohlavní buňky. V komůrce rovněž dochází k oplodnění vajíčka. Oba jedinci mohou vydržet v kopulační pozici až několik dní a po tu dobu se v komůrce vyvíjí vajíčko až do stadia planuly (viz str. 200). Lze se domnívat, že toto chování se vyvinulo jako adaptace k životu v příbřežní zóně, kde by pohyb vody způsobené příbojem snižoval úspěšnost oplodnění.

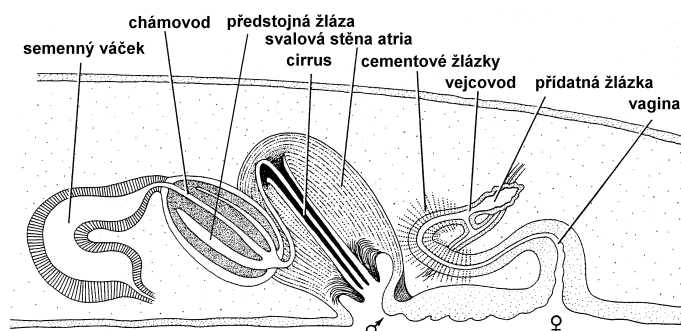
U medúzovců je naopak potlačen nepohlavní polyp (zvaný v tomto případě **scyphistoma**, resp. **scyphopolyp**) a hlavní úlohu v reprodukčním cyklu má pohlavně se rozmnožující medúza. Scyphistoma se příčně dělí (tento proces se nazývá **strobilace** a scyphistoma je v tomto období označována jako **strobila**). Odškrcené drobné medúzky se nazývají **ephyrae** (sing. **ephyra**), a ty se posléze mění v pohlavně se rozmnožující medúzy. Jejich pohlavní orgány se vždy vyvíjejí z gastrodermu, obvykle ve spodní části váčků, ve které vybíhá gastrovaskulární soustava. Gamety jsou uvolňovány do vnějšího prostředí ústním otvorem. Většina druhů medúzovců jsou již praví gonochoristé.

Podobně i u žebernatek (Ctenophora) jsou gonády entodermálního původu a pohlavní buňky jsou uvolňovány do vnějšího prostředí ústním otvorem.

Se vznikem bilaterální symetrie (u ploštěnců) došlo ke vzniku nejrůznějších pohlavních orgánů (i když nepohlavní rozmnožování je stále zachováno). Přestože to jsou převážně herm-

rozmnožovací soustava ploštěnců

afrodité, je samčí a samičí systém dobře odlišen. U ploštěnek se samčí systém skládá z jednoho či několika testes, z kterých vycházejí sběrné kanálky splývající posléze do jednoho či dvou chámovodů. Tyto chámovody se mohou před vyústěním na povrch těla rozšiřovat do podoby **semenných váčků** (*vesiculae seminales*). Do těchto váčků často ústí vývody **předstojných žláz** (sing. **pro-stata**) jejichž sekret pozitivně ovlivňuje životnost spermií. Tento roztok se spermiemi se nazývá **sperma**. Semenné váčky

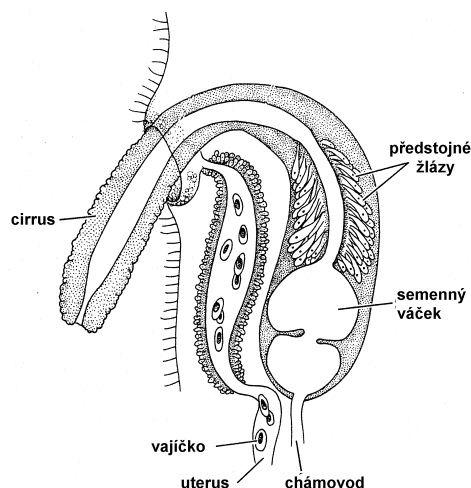


Obr. 239 Generalizované schéma kopulačních orgánů ploštěnek v sagitálním řezu. Podle Bayre a Owreho (1968), z Brusca a Brusca (1990).

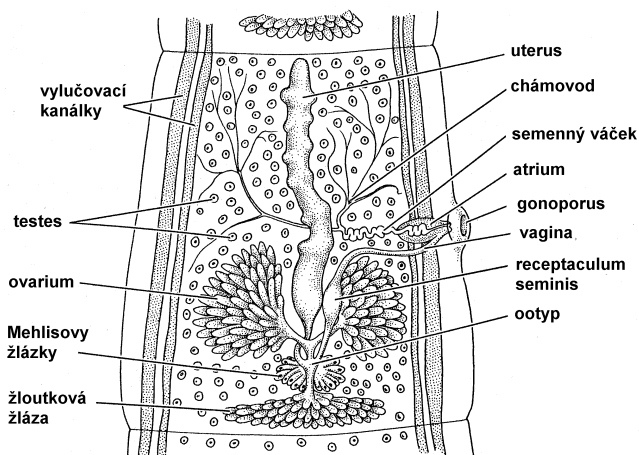
jsou ve většině případů součástí dutiny, z jejíž svalnatých stěn se může diferencovat vychlípitelný kopulační orgán (u ploštěnců nazývaný **cirrus**). Samičí pohlavní systém je mnohotvárnější, což souvisí s tvorbou různých typů vajíček. Základem je orgán, který vytváří vajíčko a žloutek (**germovitellarium**). U některých forem je zvlášť tvořeno vajíčko (v ovariu, v tomto případě nazývaném **germarium**) a žloutek je tvořen zvláštní žloutkovou žlázou (**vitellarium**). Vajíčka jsou poté transportována vaječným do dutiny (**atrium**), jejíž svalnaté stěny jsou často zvrásněny do podoby různých komůrek, které většinou slouží k depozici spermatu. Rovněž do této prostoty ústí řada žlázek, jejichž funkcí je tvorba vaječných a zárodečných obalů. Vývody obou systémů na těle hermafroditického jedince jsou často oddělené, výjimečně však ústí na povrch těla společným otvorem, který může být posunut do dutiny ústní. V takovém případě se označuje jako **orogenitální pór**.

Z uvedeného popisu vyplývá, že oplození je vnitřní (pomocí kopulačního orgánu, který je vkládán do samičího atria). Zygota se může po určitou dobu vyvíjet v různých částech samičího systému (nejčastěji v rozšířených vejcovodech, které se proto označují jako **uterus**).

U motolic je toto obecné schéma zachováno, modifikace se týkají především počtu testes a velikosti kopulačního orgánu (viz obr. 240). U samic se vejcovod může v některých úsecích rozšiřovat (takový úsek se pak nazývá **ootyp**). Do vejcovodu rovněž ústí žloutkovody (**ductus vitellinus**), přivádějící žloutek ze žloutkových žláz,



Obr. 240 Kopulační orgán motolice jaterní (cirrus vychlípěn). Z Brusca a Brusca (1990).

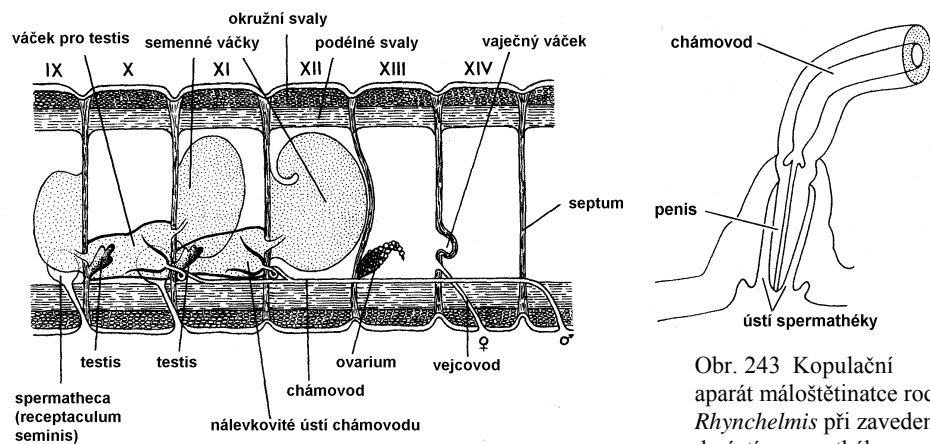


Obr. 241 Reprodukční orgány tasemnice v terminálním článku. Podle Marquardta a Demaree (1985), z Brusca a Brusca (1990).

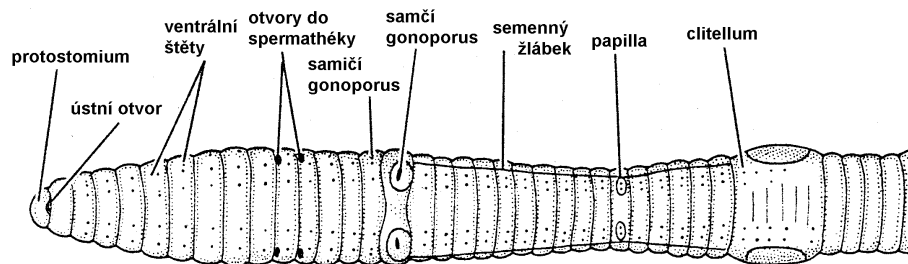
a jednobuněčné **Mehlisovy žlázy**, jejichž sekret pravdě-podobně usnadňuje pohyb oplodněného vajíčka. Mnoho druhů tasemnic má v každém článku kompletní samčí i samičí pohlavní systém, často s velkým počtem testes a dvěma ovarii. Protože to jsou většinou endoparazité žijící v trávicím traktu obratlovců, může u nich docházet k samooplození (k oplodnění dochází mezi různými články téhož jedince a někdy dokonce i v témže článku). Stojí rovněž za zmínku, že u ta-semnic je stupeň vývoje pohlavní soustavy závislý na pozici v těle; v zadních, odškrvcovaných člancích je soustava plně funkční, v předních (nově doplňovaných) člancích není ještě plně vyvinutá. Embrya se zpočátku vyvíjejí uvnitř vejcovodů (proto se tyto části plně vyvíjejících se vajíček nazývají uterus).

Toto schema může být různým způsobem zjednodušeno až k výchozímu stadiu (pravdě-podobnější je, že na tomto primitivním stadiu zůstalo). Např. u mnohoštětinatců se někdy vůbec nevytvářejí stálé reprodukční orgány; pohlavní buňky se tvoří jednoduše proliferací buněk peritonea a jsou uvolňovány do coelomu. Z coelomu se dostávají mimo tělo buď coelomodukty (viz

rozmno-
žovací
soustava
kroužkovic



Obr. 242 Schematický podélný řez pohlavními segmenty (označeny římskými číslicemi) žížaly. Z Kükenthala a Rennera (1978).

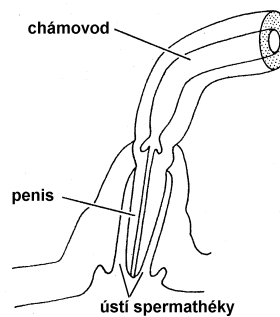


Obr. 244 Přední část těla žížaly při pohledu z ventrální strany se zakreslenými reprodukčními orgány. Podle Edwardse a Loftyho (1972), z Brusca a Brusca (1990).

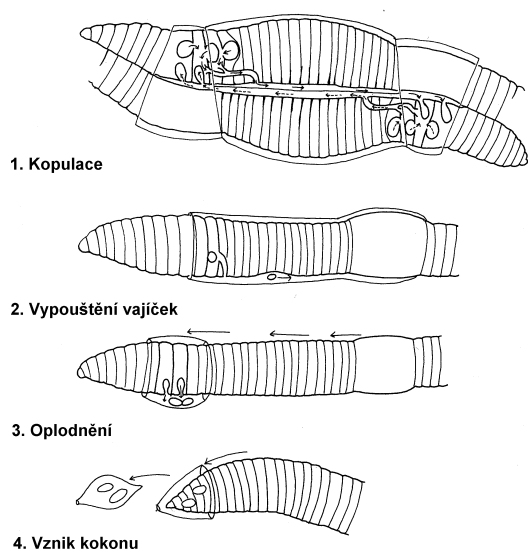
identickou sadu reprodukčních orgánů, nýbrž tyto orgány jsou lokalizovány do speciálních článků, obvykle v přední části těla. Samčí systém zahrnuje různý počet testes, z nichž jsou uvolňovány spermie do coelomové dutiny, kde dozrávají. Dozrávání však rovněž může probíhat v semenných váčcích, které vznikají vchlípením peritonea na přepážkách mezi třemi specializovanými tělními segmenty. Zralé spermie jsou odtud dopravovány přes gonoporus mimo tělo. Samičí pohlavní systém je umístěn za samčím. Vajíčka jsou opět uvolňována z vaječnicků do coelomové dutiny a dozrávají v mělkých váčcích (opět deriváty peritonea pokrývajícího septa). Poblíž těchto váčků jsou obrvené nálevky vejcovodu, kterými je zralé vajíčko dopravováno ke gonoporu. Ve většině případů celý systém doplňuje jeden až dva páry slepých váčků (**spermatheca**, resp. **receptaculum seminis**), které ústí na povrch těla zvláštními otvory.

str. 135, obr. 232), nefridiemi, nebo prostým prasknutím stěny tělní. Oplození je v takových případech mimotělní. U některých mnohoštětinatců dochází ke vzniku jedinců specializovaných na pohlavní rozmnožování, zatímco jiní nejsou schopni reprodukce vůbec.

Naproti tomu u máloštětinatců se vyvinuly složité permanentní rozmnožovací orgány, což patrně souvisí s jejich úspěchem při pronikání z původního marinního prostředí do sladkovodního a na souš. Nemají již v každém článku těla



Obr. 243 Kopulační aparát máloštětinatce rodu *Rhynchelmis* při zavedení do ústí spermatheky. Podle Brinkhursta a Jamiesona (1972).

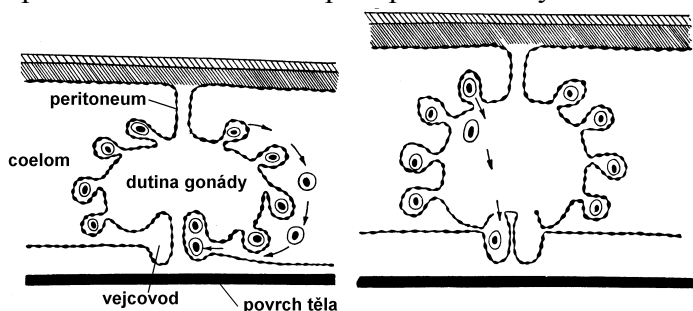


Obr. 245 Mechanismus reprodukce žížaly (*Lumbricus*). Při kopulaci si dva jedinci (viz polohu předních konců těla!) vymění sperma. U žížaly je sperma uvolňováno ze samčích gonoporů a transportováno podélnými semennými žlábkami (viz též obr. 244) ve směru šipek. Poté jsou do slizového prstence uvolňována vajíčka, která jsou při pohybu prstence v okolí ústí spermathék oplodněna. Poslední fází je uvolnění kokonu s oplodněnými vajíčky. Podle Barnese a kol. (1993)

Speciálním orgánem, který je součástí rozmnožovací soustavy máloštětinatců, je **opasek (clitellum)**, což jsou zduřelé články s mnoha žlázami. Sekret těchto žláz umožňuje při páření přenos spermií, podílí se na tvorbě vaječných obalů, a je tudíž základem pro vytvoření kokonu. Oplození je vnější (viz níže), ale v řadě případů je přenos spermatu doprovázen vnitřní kopulací. Při ní se dva jedinci (hermafroditi) k sobě přiloží celou délkou

těla (hlavové konce jsou však směřovány opačně). Sekret z opasku pomáhá oba jedince udržet v kopulační pozici, při níž samčí gonoporus je směřován proti otvorům do spermathéky partnerského jedince. Poté se ze samčího gonoporu vychlípí kopulační orgán (penis nebo kopulační štět), který umožní přenos spermatu do spermathéky. U žížal nedochází k fixaci kopulačním orgánem a sperma se dostává do spermathéky partnerského jedince pohybem stěn dočasně vytvořených podélných žlábků na povrchu těla. Transport spermií je ulehčen tím, že stěny žlábků jsou dotvořeny sekretem opasku, takže se ve skutečnosti jedná o trubici. Po výměně spermatu se oba jedinci oddělí. Na opasku se postupně vytvoří slizový prstenec, který v případě terestrických forem může být značně odolný. Tento prstenec se peristaltickými pohyby tělních článků oddělí od opasku a je posouván k přednímu konci těla. Na začátku tohoto procesu jsou do něj uvolněna za samičího gonoporu vajíčka a k oplodnění dochází, když prstenec míjí ústí spermathék. Prstenec se poté přes hlavový konec těla zcela uvolní a vzniká tak kokon, ve kterém

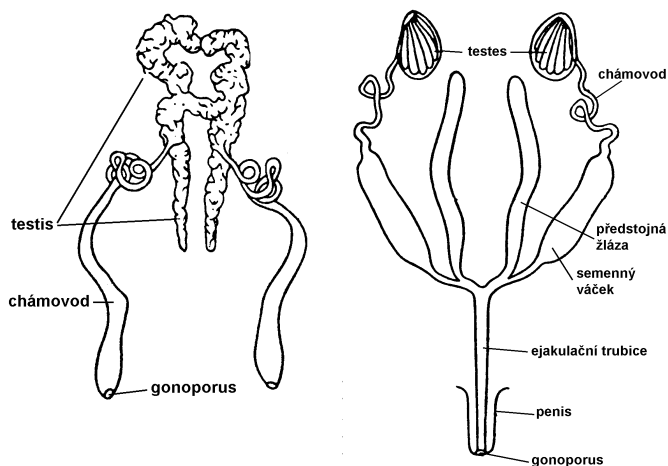
se zárodky vyvíjejí.



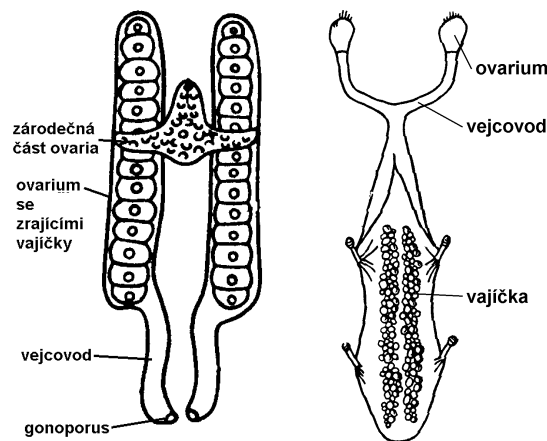
Obr. 246 Schema samičí reprodukční soustavy kroužkovců (vlevo) a členovců, reprezentovaných klepítkači (vpravo). Coelomodukty (v tomto případě vejcovody) vznikají odškrcením coelomové dutiny. Podle Schimkewitsche, z Beklemishewa (1960).

však nastalo u členovců několik výrazných změn. Na rozdíl od kroužkovců, kde jsou pohlavní buňky uvolňovány z coelomového epithelu mimo gonádu do coelomové dutiny (obr. 246), se u většiny členovců gamety uvolňují do dutiny pohlavní žlázy a odtud jsou odváděny **coelomodukty** (vznikajícími odškrcením z coelomu; viz též str. 134) mimo tělo. Coelomodukty se otevírají do dutiny gonády trychtýřovitým ústím (obr. 232). Je nutné zdůraznit, že dutina gonády je extraperitoneálního původu, není tedy derivátem coelomu, coelomodukt sám však derivátem coelomu je (obr. 246). Pouze v distální části vzniká z povrchového ektodermu. Druhou významnou okolností je, že tělo členovců je segmentováno pouze na povrchu, zatímco tělní dutina seg-

rozmnožovací soustava členovců



Obr. 247 Samčí pohlavní orgány členovců. Vlevo párové orgány korýšů (reprezentovaných skupinou Decapoda), vpravo u hmyzu, kde distální úseky částečně splynuly. Podle Snodgrasse, z Beklemishewa (1960).

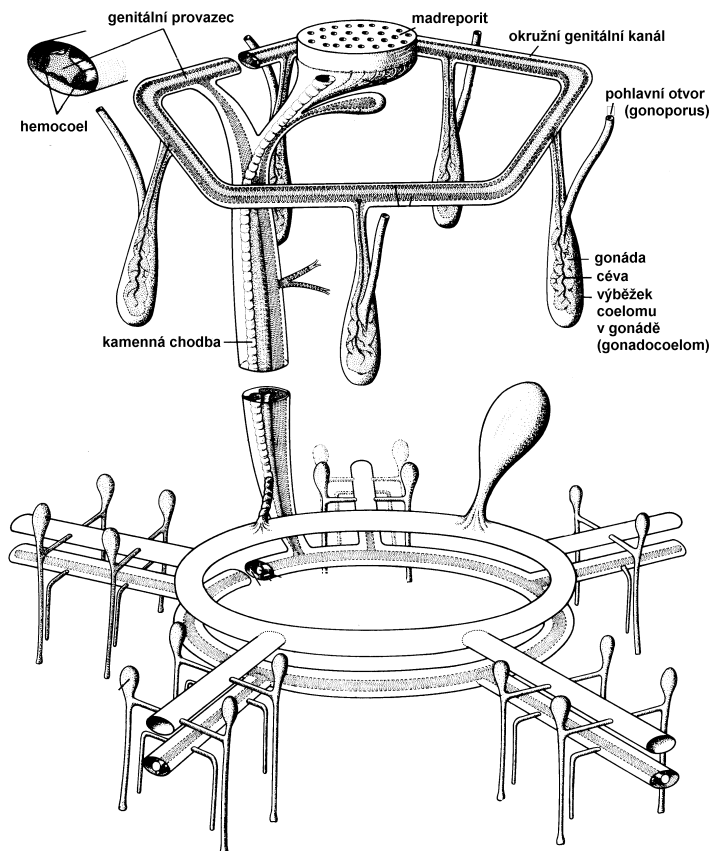


Obr. 248 Samičí pohlavní orgány členovců. Vlevo párové u korýšů, vpravo u mnohonožek (Diplopoda) s nepárovou distální částí vejcovodu obsahující hrozny vyvíjejících se vajíček (tato část naznačena jako otevřená). Z Beklemishewa (1960).

mentována není. Proto nejsou segmentovány ani rozmnožovací orgány. A poslední významná změna nastala v tom, že distální části soustavy ztratily svoji původně párovou podstatu a přetvořily s v různém rozsahu do nepárového orgánu.

U členovců se vytvořilo velké množství nejrůznějších modifikací pohlavních orgánů, většinou je však lze odvodit z jednoho základního schématu. U samic mnoha druhů hmyzu se však navíc na zadečkových člancích poblíž gonoporu vytvořily speciální kutikulární výrůstky, jejichž účelem je umístování vajíček (např. do těla hostitelského hmyzu, pod povrch země apod.). Nazývají se **ovipository**. Popis variability pohlavních orgánů hmyzu je předmětem speciálních přednášek.

rozmnožovací soustava měkkýšů



U měkkýšů je základní schema vztahu gonád a coelomu zachováno – pohlavní buňky se uvolňují do coelomové dutiny (v tomto případě do dutiny perikardu) prostřednictvím krátkého **gonoperikardiálního vývodu**. U plžů je vždy jedna gonáda redukována a pohlavní vývod se napojuje na pravé nefridium. Jestliže si toto nefridium zachovává stále vylučovací funkci (např. u primitivních zástupců skupiny Archaeogastropoda), nazývá se tento společný vývod **urogenitální trubice**. U pokročilejších plžů se stal vývod pravé nefridie zcela součástí rozmnožovacího systému. Naproti tomu mlži si zachovali původní párový charakter rozmnožovacích orgánů a oplození je (v souvislosti s vodním

Obr.249 Schema rozmnožovací soustavy ostnokožců (na příkladu mořské hvězdice) a její vztah k systému coelomových dutin. Podle Rennera, z Kükenthala a Rennera (1978).

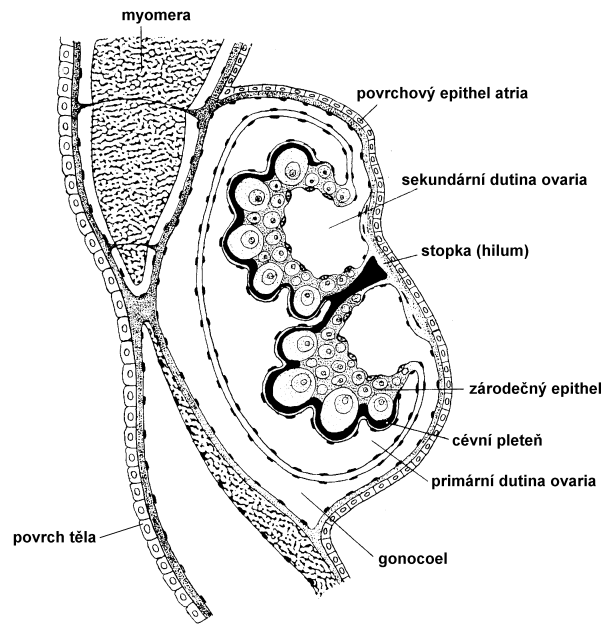
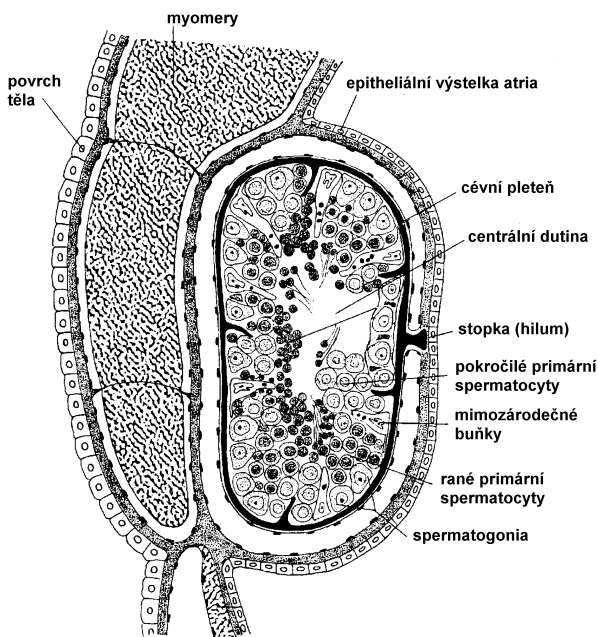
prostředím) vnější. I zde je však již těsný vztah nefridií a pohlavních orgánů naznačen jejich společným vývodem (**urogenitální pór**). U měkkýšů se rovněž vytvořily různé morfologické adaptace k vnitřnímu oplození; za nejzajímavější je možné považovat modifikaci jednoho z ramen hlavonožců v orgán, který samcům umožňuje deponovat spermatofor hluboko do plášťové dutiny samic, poblíž ústí vejcovodů. Nazývá se **hektokotylové rameno**.

Stupeň vývoje rozmnožovací soustavy však není závislý na dosaženém stupni evolučního vývoje. Tak např. u některých druhůústých se mohly gonády zcela redukovat a pohlavní buňky vznikají zcela primitivním způsobem v záhybech coelomové stěny; poté se uvolňují do coelomové dutiny a odtud se dostávají mimo tělo protržením tělní stěny. Z toho je patrné, že chybějí i jakékoliv pohlavní vývody. Tak je tomu např. u lilijic. Avšak u jiných skupin ostnokožců jsou pohlavní žlázy normálně vyvinuty a ústí na povrch pěti gonopory na pěti pohlavních destičkách umístěných na interambulakrech (na aborálním pólu, kde rovněž ústí řitní otvor a madreporit).

Hermafroditismus se všemi svými morfologickými důsledky se zachovává až na úroveň strunatců. Pláštěnci mají rozmnožovací soustavu většinou redukovanou na základní schéma jedné gonády od každého pohlaví. Samčí a samičí pohlavní vývody ústí do společného prostoru (**kloaka**) poblíž análního otvoru. Avšak kopinatci jsou již gonochoristé, i když jedinci obou pohlaví si jsou ještě velmi podobní. Gonády jsou u nich uspořádány v 25-38 párech, ve váčcích na vnitřní stěně peribranchiální dutiny (atria). Pohlavní buňky se z nich uvolňují do atria prostým protržením váčku, ve kterém je gonáda uložena, a odtud proudem vody otvorem zvaným **atrioporus** (nebo také vzhledem k jeho funkci **gonoporus**) mimo tělo. Oplození je vnější.

rozmnožovací soustava ostnokožců

rozmnožovací orgány primitivních strunatců



Obr. 250 Schema stavby samčího pohlavního orgánu u kopinatce *Branchiostoma*. Podle Welsche a Fanga (1996).

Obr. 251 Schema stavby samičího pohlavního orgánu u kopinatce rodu *Branchiostoma*. Podle Neiderta a Leibera (1903) a Cerfontaina (1906), z Welsche a Fanga (1996).

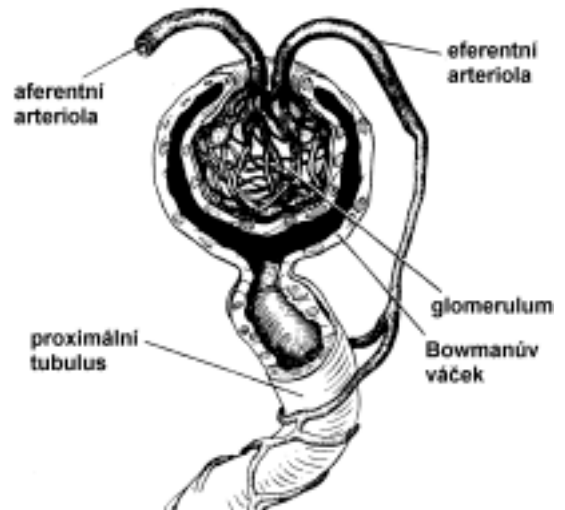
Močopohlavní soustava obratlovců

U dospělých obratlovců vylučovací a rozmnožovací soustava spolu morfologicky úzce souvisejí a proto je nelze popisovat zvlášť. Embryonálně se však zakládají odděleně a rovněž funkčně nemají nic společného. V úvodech k předcházejícím kapitolám již bylo řečeno, že vylučovací soustava zajišťuje vylučování zplodin metabolismu mimo tělo a regulaci vnitřního prostředí organismu, tedy iontové rovnováhy mezi krví a mezibuněčnou tekutinou, zatímco rozmnožovací soustava produkuje pohlavní buňky a u vyšších obratlovců umožňuje vývoj embrya.

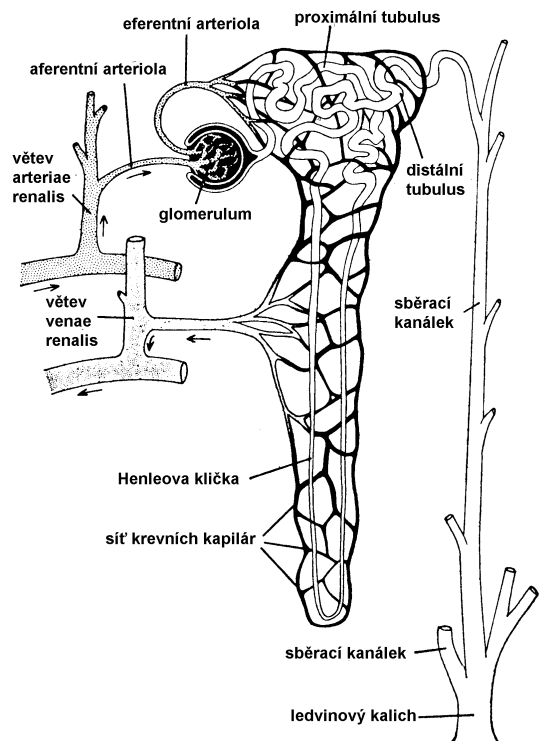
nephron

Základní strukturální a funkční jednotkou vylučovací soustavy obratlovců je **nephron**. Obecné stavební schema nefronu zahrnuje proximální ledvinové tělísko a tubulus. **Ledvinové tělísko (corpusculum renis, resp. Malpighiho tělísko)** má kulovitý tvar a skládá se z anastomozující sítě krevních vlásečnic tvaru klubička (tento soubor vlásečnic se nazývá **glomerulum**). Krev do periférních vrstev tohoto klubička vlásečnic přivádí drobná arteriola afferens a naopak ji z centrálních klíčků klubička sbírá arteriola efferens. Glomerulum je obalené dvouvrstevnou pochvou zvanou **Bowmanův váček**. Vnitřní vrstva váčku přiléhá těsně ke stěnám vnějších krevních vlásečnic glomerulu, takže krev je od šterbinovitého prostoru mezi oběma vrstvami Bowmanova váčku oddělena jen velmi tenkou epithelovou stěnou. Do tohoto prostoru je z krve filtrována primární, tzv. glomerulární moč (filtrát krevní plasmy). Šterbina uvnitř Bowmanova pouzdra ústí do poměrně dlouhé a různě stočené trubice zvané **tubulus**, která ve většině případů může být morfologicky rozlišena na proximální a distální úsek a jejíž stěny jsou rovněž opleteny sítí krevních vlásečnic. Morfologické rozdíly mezi proximálním a distálním tubulem jsou dány rozdílnou fyziologií těchto úseků. Hlavní fyziologickou úlohou tubulu je resorbovat vodu z glomerulární moči zpět do krve tak, aby nedošlo k dehydrataci organismu. Podobně se zde resorbuje glukóza (v proximální části tubulu) a soli (v distálním úseku). Výsledné složení moči je tedy značně odlišné od primární glomerulární tekutiny. Distální konec tubulu je napojen na cesty ústící na povrch těla.

Toto obecné schema nefronu se u příslušníků různých skupin obratlovců může do různé míry lišit. U sladkovodních ryb a obojživelníků je ledvinové tělísko relativně velké a tudíž i výdej vody je poměrně značný. Je to z toho důvodu, že sladkovodní prostředí je hypotonické (tj. o nižším osmotickém tlaku než mají tělní tekutiny). V takovém prostředí má okolní voda tendenci osmoticky pronikat do organismu celým povrchem těla a ten je nucen ji v odpovídajícím množství vylučovat (protože se tím vylučuje i značné množství solí,



Obr. 252 Základní stavba ledvinového tělíska savců. Podle Turnera, z Romera a Parsonse (1977).

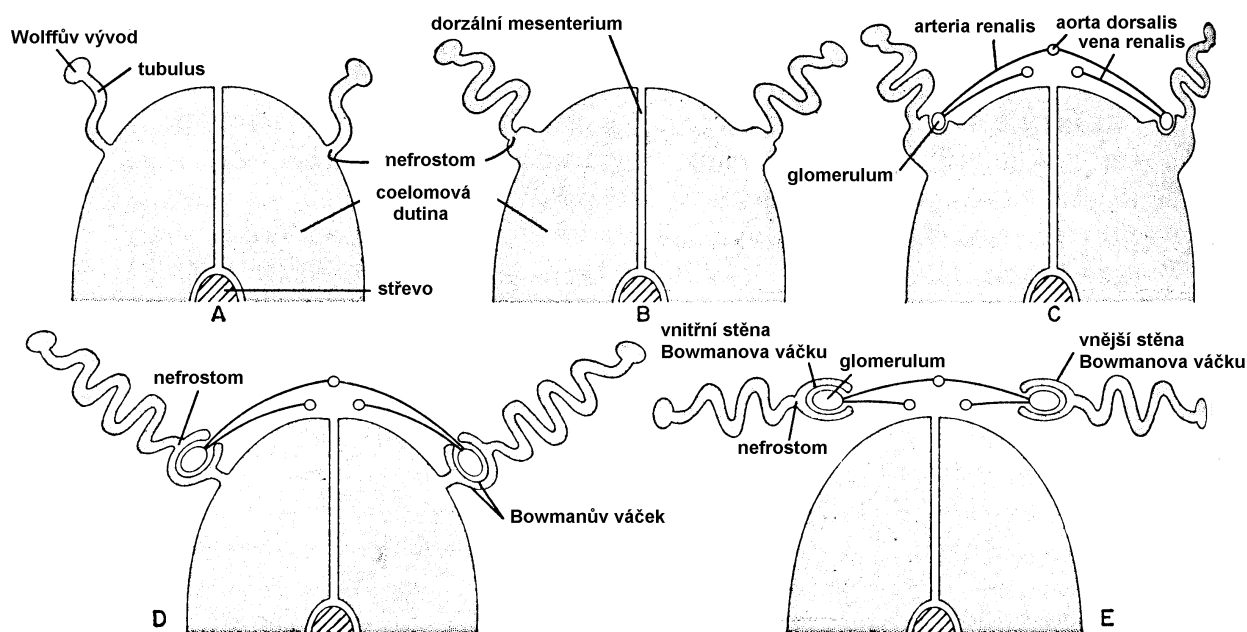


Obr. 253 Nephron savců a jeho cévní zásobení. Podle Quiringa, ze Smithe (1960).

mají některé druhy ryb schopnost nahrazovat jejich úbytek příjmem prostřednictvím žaber). U mořských ryb je naopak ledvinové tělísko malé nebo zcela chybí a podobně může chybět také celý distální úsek tubulu. To koresponduje s tím, že výdej vody je u těchto živočichů poměrně nepatrný. Je to logické, protože mořská voda představuje vůči tělním tekutinám mořských ryb hypertonické prostředí, do kterého voda z těla samovolně difunduje a tělo vylučuje vodu jen v nezbytné míře. Problém s odvodem odpadních produktů metabolismu je v takových případech řešen exkrecí přebytečných solí žábrami. Pozoruhodnou výjimkou jsou žraloci, kteří přestože žijí většinou v marinním (tedy hypertonickém) prostředí, mají relativně velké ledvinové tělísko a dlouhý tubulus. U nich je však osmotický tlak tělních tekutin vyšší nebo alespoň obdobný jako u mořské vody, což je způsobeno jejich unikátní schopností snášet bez problémů vysoké procento močoviny v krvi. Malé ledvinové tělísko a zkrácený tubulus je i u plazů, zde však jako adaptace k životu v aridním prostředí; voda se u nich z těla ztrácí odparem a proto jako dodatečné zařízení k resorpci vody z moči slouží stěny kloaky. U savců a do určité míry i u ptáků přechází proximální úsek tubulu v distální část poměrně dlouhou a tenkou klíčkou, zvanou **Henleova klíčka**, ve které dochází k resorpci vody a sodíku (u některých pouštních savců se zde resorbuje veškerá voda z moči, takže mohou žít pouze z vody získávané metabolickým štěpením organických látek, bez nutnosti pít).

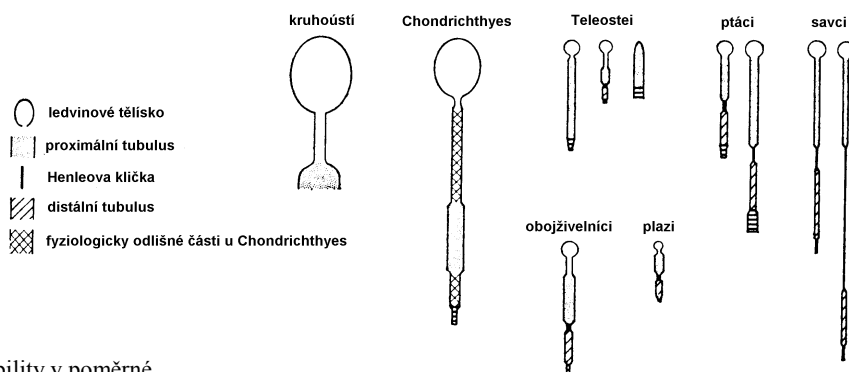
Nefron vzniká embryonálně tak, že s výjimkou glomerulu je celý derivátem coelomu. V raném stadiu embryonálního vývoje je základ glomerulu v kontaktu se stěnou coelomu. Tato

embryonální
původ
nefronu



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

stěna se postupně vyklenuje a glomerulum obklopí, čímž vznikne Bowmanův váček. V konečné fázi se tubulus odštěpí od coelomové dutiny a vznikne tak definitivní nefron. Popsaný embryonální vývoj



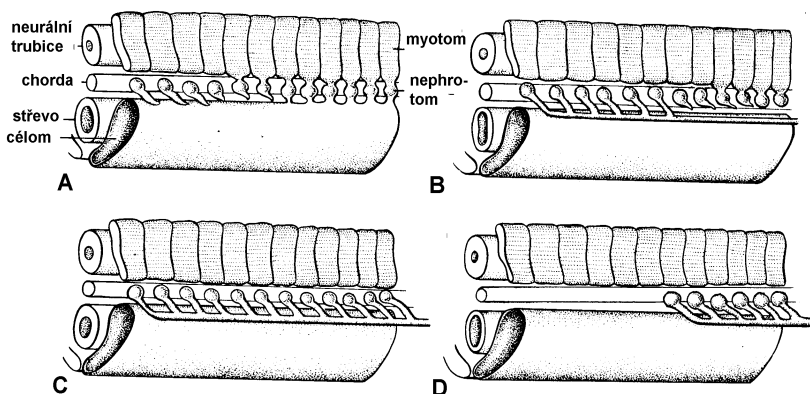
Obr. 255 Schematické znázornění variability v poměrné velikosti ledvinového tělíska a tubulu u různých skupin obratlovců. Podle Marshalla a Kamptona, ze Smithe (1960).

pravděpodobně rekapituluje evoluční vznik nefronu.

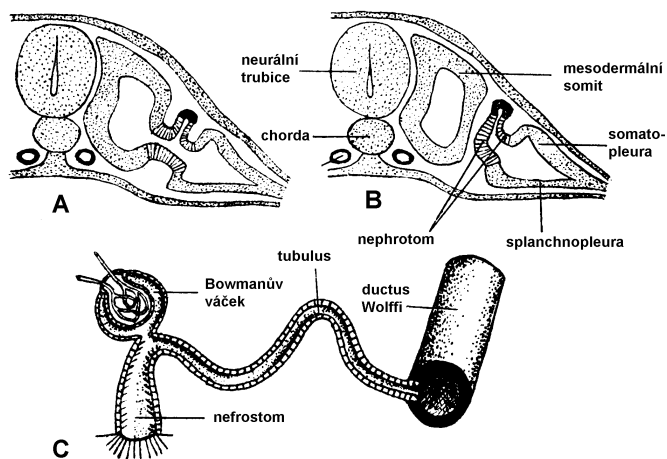
Nefrony jakožto základní strukturální a funkční jednotky mikroskopických velikostí jsou uspořádány do podoby makroskopických orgánů, ledvin. Ledvina obratlovců (lat. **ren**, řec. **nephros**) je párová tubulózni žláza s exkreční funkcí, umístěná v tělní dutině a fixovaná na její dorzální stěnu. Embryonálně se zakládají v podobě série drobných mesodermálních bloků zvaných **mesomery** (resp. **nephrotomy**), situovanými mezi somity a laterální destičkou, která tvořila stěny coelomové dutiny. Předpokládá se, že v primitivním prevertebrálním stadiu vznikl z každého nefrotomu jeden nefron, podle schématu popsaného v předchozím odstavci. Na každé straně těla tak vznikla série nefronů, tvořících dohromady ledvinu. Protože morfologická diferenciace nefrotomů v embryonálním vývoji probíhá od předu dozadu (stejně jako diferenciace somitů), zakládají se nejdříve přední nefrony a nejpozději zadní. Nefrotomy jsou umístěny na každé straně těla dorzálně od coelomové dutiny a z toho vyplývá i jejich fixace k dorzální stěně tělní dutiny, vně peritonea. Raný embryonální vývoj naznačuje, že u primitivních forem byl možná ještě tubulus spojen s coelomovou dutinou. Hypoteticky lze rovněž připustit, že u primitivních forem ústil každý nefron individuálně na povrch těla. Protože však svalstvo bočních částí těla, které je derivátem myotomů expandovalo ventrálním směrem a izolovalo tak nefrony od povrchu těla, došlo ke spojení ústí tubulů jednotlivých nefronů v jediný podélný vývod zvaný Wolffův vývod (**ductus Wolffii**), který se před vyústěním z těla spojoval s obdobným vývodem nefronů druhé strany těla v jediný. Toto spojení je buď v kloace nebo v její bezprostřední blízkosti.

Během embryonálního vývoje se tento typ ledvin zakládá tak, že se nefrony začínají diferencovat na předním konci série nefrotomů, a s postupným přidáváním dalších nefronů ústí jejich tubulů spolu postupně splývají ve Wolffův vývod (proto tento primitivní močodvod směřuje dozadu). Takto utvářený typ ledviny se nazývá **holonephros** (protože se zde zachovává úplný počet nefronů) a vyskytuje se u raných stadií kruhoústých a červorů.

Z tohoto primitivního typu ledviny postupně vznikaly typy odvozené. V první fázi přední nefrony, tvořící dohromady tzv.

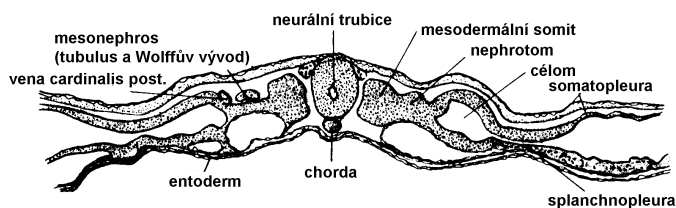


Obr. 256 Schematické znázornění vzniku Wolffova vývodu a redukce pronephros. Podle Romera a Parsonse (1977).

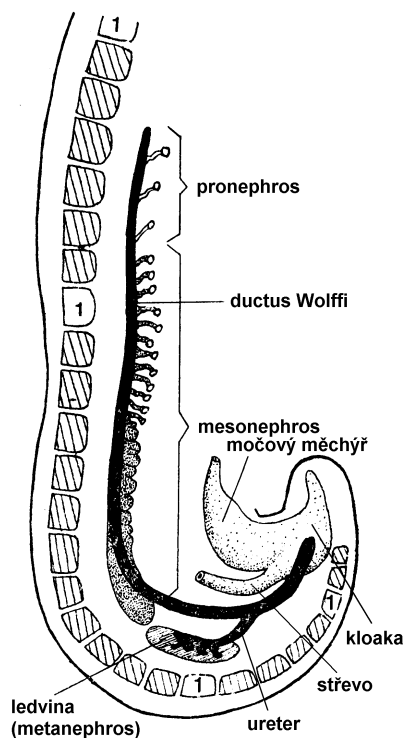


Obr. 257 Embryonální původ ledvin (A, B) a schema nefronu (C). Podle Felixe, z Grodzinského a kol. (1976).

holonephros

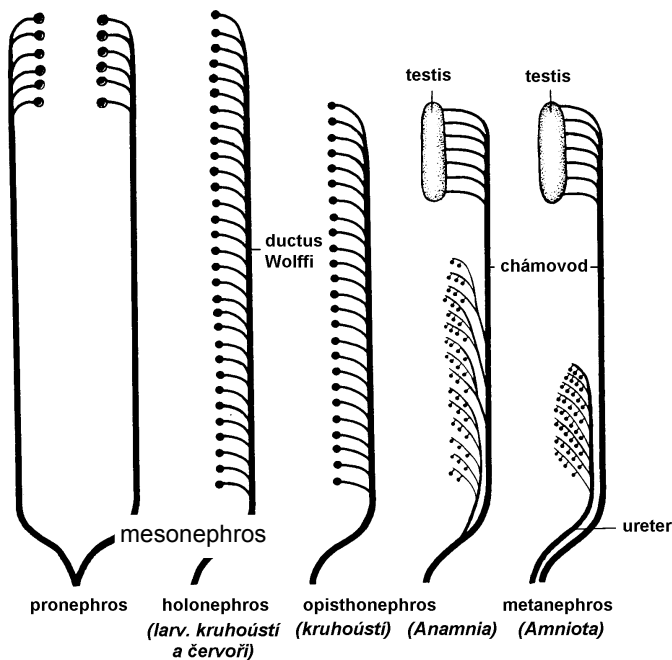


Obr. 258 Příčný řez dorzální částí embrya kuřete s vyznačením pozice nefrotomu (vpravo) a larvální ledviny mesonephros (vlevo). Podle Areye, z Romera a Parsonse (1977).



Obr. 259 Základ vylučovací soustavy člověka. Embryo délky 5-6 mm. Podle Brause, z Grodzinského a kol. (1976).

somitu. Ještě více vpředu ležící nefrotomy (tedy nefrotomy předních hlavových somitů) mají úzký vztah k brzlíku (thymus), tedy orgánu s lymfocytopoetickou funkcí (viz též str. 136), jehož větší část vzniká z entodermu 3.-6. žaberní štěrbině a který si (alespoň v embryogenezi) zachovává rovněž segmentární uspořádání.



Obr. 260 Schematické znázornění různých typů ledvin obratlovců při pohledu z dorzální strany, hlavový konec těla směřuje nahoru. S výjimkou pronephros jsou všechny ostatní typy znázorněny jen pravou polovinou. Podle Romera a Parsonse (1977).

embryonální ledviny se nazývají **mesonephros**. Mají ještě segmentární uspořádání (zpočátku na

pronephros, začaly degenerovat; to se projevuje již u dospělých kruhoustých. Zbývající úsek se jako celek nazývá **opisthonephros** (protože zahrnuje soubor nefronů, které tvořily zadní část primitivní ledviny). Opisthonephros již postrádá segmentární uspořádání nefronů (výjimkou jsou kruhoustí, kde se ještě uchovalo). Všichni čelistnatci mají opisthonephros tvořeno velkým množstvím nefronů (mnohem větším než byl původní počet nefrotomů). Protože přední část opisthonephros se u samců přeměnila ve varlata (viz dále), stal se z původního Wolffova vývodu chámovod (trubice odvádějící z varlat pohlavní buňky) a močovod pro odvod moče z opisthonephros se konstituoval druhotně. Nicméně opisthonephros si u vodních čelistnatců obecně zachovává ještě protáhlý tvar. U obojživelníků jsou však již ledviny v kompaktnější podobě a produkce moči se koncentruje do té části, která je homologická se zadními segmenty původní holonephros. Je však nutné podotknout, že u larválních stadií ryb (Osteichthyes) a obojživelníků pronephros persistuje poměrně dlouho jako tzv. **hlavová ledvina** (tento termín se vztahuje k topografické pozici, nikoliv k funkci); až do dospělosti se však zachovává u některých Teleostei. Vysvětlení existence hlavové ledviny spočívá v tom, že nefrotomy se zakládají i v hlavovém mesodermu (viz str. 22 a obr. 33) a nejvíce dopředu ležící nefrotomy s vylučovací funkcí (a tvořící součást pronephros) patří 8. a 9. hlavovému

pronephros

opisthonephros

mesonephros

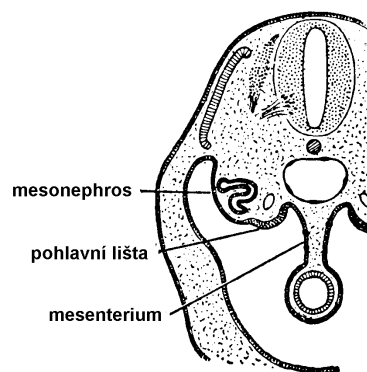
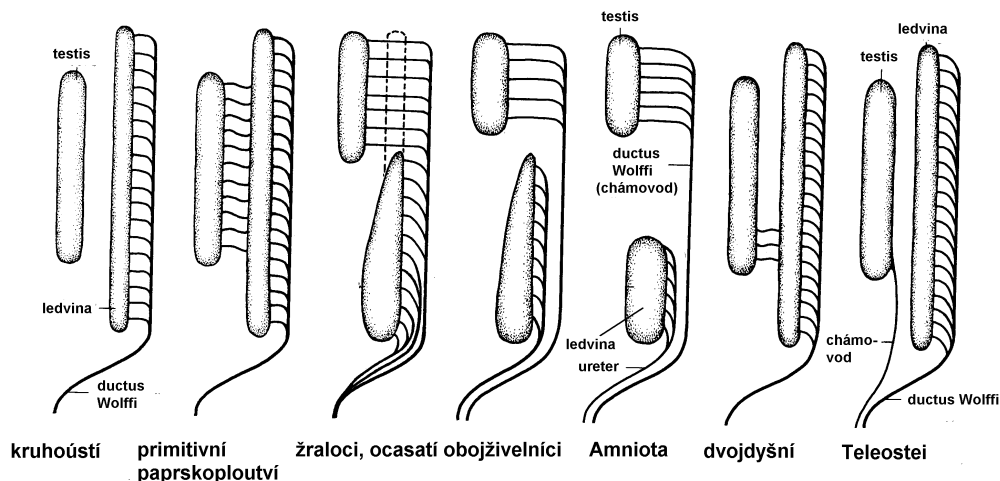
každý tělní segment připadá jeden nefron; obr. 259) a u savců zasahují až do lumbální části těla. Teprve později se počet nefronů zvyšuje.

Poté, co se diferencovaly zadní nefrony mesonefros, dochází k postupné degeneraci předních nefronů mesonefros. Již v prenatalních stádiích se na ně u samců začínají napojovat varlata (viz dále). Tubuli a Wolffův kanál se však zachovávají, i když získávají jinou funkci. Zadní část embryonální nefrogenní tkáně již není segmentována a postupně vytváří sférický kompaktní orgán, který slouží u dospělých amniot jako definitivní ledvina, **metanephros**. K odvodu moči se vytváří zcela nová trubice tzv. **močovod (ureter)**. Je zajímavé, že močovod se zakládá jako výchlípka Wolffova kanálu, roste směrem dopředu a teprve sekundárně se spojuje s ústím tubulů. Močovod se uvnitř ledviny savců rozšiřuje do tzv. **ledvinové pánvičky (pelvis renalis)**, která může být členěna na **ledvinové kalichy (calices renales)**. V těchto prostorách se shromažďuje moč. Ledvinu savců lze makroskopicky rozlišit na povrchovou **kůru (cortex)**, která obsahuje nefrony včetně proximálních tubulů, a **dřeň (medulla)**, která je paprskovitě žíhaná (do podoby tzv. dřeňových pyramid), protože v ní centripetálně probíhají vývodné močové cesty.

Vývodné močové cesty jsou v nejjednodušším případě reprezentovány Wolffovým vývodem. U těch obratlovců, kde se přední část opisthonefros podílí na formování samčího pohlavního orgánu, je moč z ledviny (tzn. zadní části opisthonefros) odváděna zvláštní trubicí, paralelní s původním Wolffovým vývodem (viz výše). Avšak u některých dvojdyšných a primitivních paprskoploutvých (ale také u některých obojživelníků) je Wolffův vývod jediným, který odvádí jak moč, tak i pohlavní buňky. Postupně (u amniot) se však diferencoval oddělený močovod (viz výše), čímž se močové a pohlavní vývodné cesty oddělily. Močovod se před svým ústím většinou rozšiřuje do podoby **močového měchýře (vesica urinaria)**, kde se moč před vyloučením mimo tělo akumuluje; to umožňuje periodické vyměšování moči a rovněž resorpci vody. U primitivních paprskoploutvých ryb je vyvinuto podobné zařízení před ústím splynulých Wolffových vývodů. U pokročilých Actinopterygii (Teleostei) však vzniká jako výchlípka kloaky a stejně tak tomu je u suchozemských tetrapodů s výjimkou savců, u nichž je kloaka značně redukována a měchýř je opětovně součástí vnějších močových vývodů. U řady plazů a téměř u všech ptáků močový měchýř zanikl a moč se shromažďuje v kloace (kde se mísí s produkty trávicí soustavy; odtud kašovitá konzistence).

Z předchozího výkladu je zřejmé, že pronefros, mesonefros a metanephros jsou fylogeneticky i ontogeneticky postupně vznikajícími (případně zanikajícími) částmi původní ledviny zvané holonefros, které lze odlišit podle jejich funkce, a není to tedy vývojová sekvence zcela různých orgánů. Důležité

Obr. 262 Schematické znázornění vztahu vylučovací a pohlavní soustavy u různých skupin obratlovců. Znázorněna je pouze pravá strana. Podle Romera a Parsonse (1977).



Obr. 261 Příčný řez lidským embryem celkové délky 7 mm. Je patrné, že základ ledviny a mediálně od ní umístěné gonády jsou na dorzální straně coelomové dutiny. Podle Arreye, z Romera a Parsonse (1977).

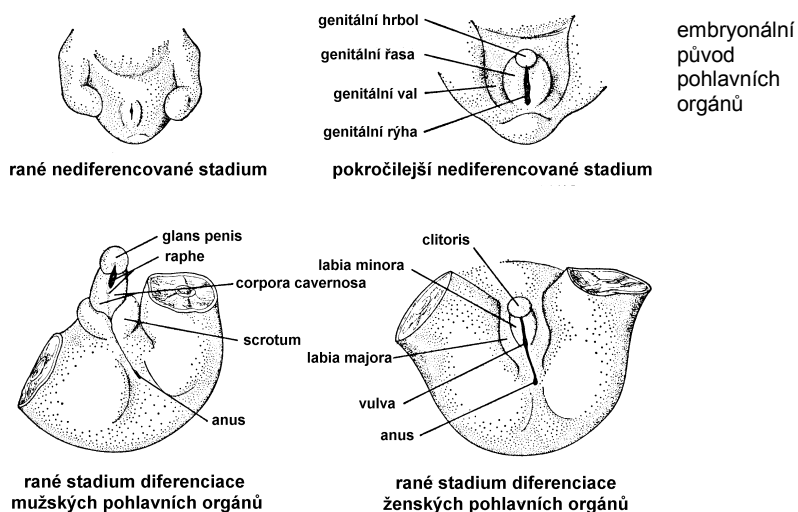
meta-nephros

vývodné močové cesty

rovněž je, že ledvina ryb a obojživelníků není homologon mesonephros amniot, nýbrž homologon opisthonephros, i když se někdy (např. u obojživelníků) mohou sekundárně vyvinout močovyody nezávisle na původním Wolffově vývodu.

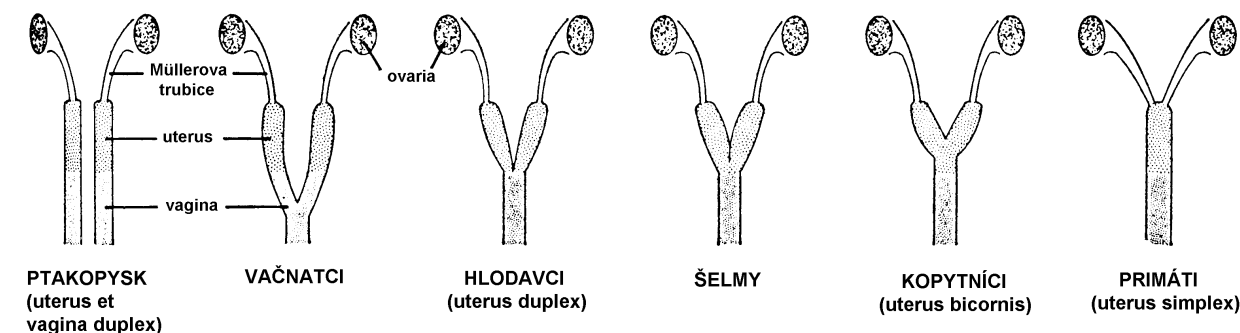
Obratlovci jsou s výjimkou několika málo partenogenetických druhů plazů a anomálních jedinců (funkční hermafroditismus; viz dále) gonochoristé, tzn. lze u nich odlišit samčí a samičí pohlaví nejen co se týče pohlavních orgánů, ale často také podle řady dalších morfologických znaků. Rozmnožovací orgány (gonády) produkují samčí a samičí pohlavní buňky. V raném embryonálním vývoji se samčí gonády (**varlata**, **testes**) i samičí gonády (**vaječníky**, **ovaria**) zakládají z morfologicky indiferentního základu a stejné platí i o jejich vývodech. V průběhu embryogeneze se však tyto základy u obou pohlaví morfologicky diferencují, přičemž se sice všechny struktury zakládají i u opačného pohlaví, ale zůstávají zde v rudimentárním stavu. Indiferentní stadium sexuálního vývoje může někdy přetrvávat až do dospělosti a projevuje se v tom, že odlišné okrsky jediné gonády produkují jak samčí tak i samičí pohlavní buňky, což se označuje jako funkční hermafroditismus (juvenilní kruhoústí, některé ryby, vzácně obojživelníci). Diferenciace gonád nastává v normálně probíhající ontogenezi až v době, kdy coelomové dutiny jsou dobře vyvinuty a ostatní orgánové soustavy jsou již založeny. Gonády vznikají z páru pohlavních listů, které probíhají podélně při dorzální stěně coelomové dutiny laterálně od úponu mesenteria a mediálně od základů ledvin. Základem gonád je zárodečný epitel těchto listů a mesodermální výstelka coelomu.

Vaječníky (ovaria) jsou párové struktury nejčastěji oválného tvaru, které periodicky mění svoji funkci a tím i morfologii (např. velikost). U kruhoústých a některých ryb mohou splývat v jediný nepárový orgán. Uvolňují se z něj vajíčka, která se dostávají do coelomové dutiny a u kruhoústých se dostávají genitálním pórem mimo tělo. Tento systém se v zásadě zachovává i u čelistnaticů (také zde se vajíčka uvolňují z vaječníků do coelomové dutiny; výjimkou jsou ryby, kde v důsledku velkého množství produkovaných vajíček by hrozilo nebezpečí, že budou masově unikat do coelomové dutiny a proto jsou vaječníky přímo napojeny na vejcovody), zde jsou ale zachycována **nálevkou (infundibulum)** do primitivního **vejcovodu (oviductus)**, resp. **Müllerova trubice**. Tento vejcovod embryonálně vzniká z dorzolaterální stěny coelomu a může



Obr. 263 Morfologická diferenciace vnějších pohlavních orgánů člověka. Podle Wildera, ze Smithe (1960).

Vaječníky (ovaria) jsou párové struktury nejčastěji oválného tvaru, které periodicky mění svoji funkci a tím i morfologii (např. velikost). U kruhoústých a některých ryb mohou splývat v jediný nepárový orgán. Uvolňují se z něj vajíčka, která se dostávají do coelomové dutiny a u kruhoústých se dostávají genitálním pórem mimo tělo. Tento systém se v zásadě zachovává i u čelistnaticů (také zde se vajíčka uvolňují z vaječníků do coelomové dutiny; výjimkou jsou ryby, kde v důsledku velkého množství produkovaných vajíček by hrozilo nebezpečí, že budou masově unikat do coelomové dutiny a proto jsou vaječníky přímo napojeny na vejcovody), zde jsou ale zachycována **nálevkou (infundibulum)** do primitivního **vejcovodu (oviductus)**, resp. **Müllerova trubice**. Tento vejcovod embryonálně vzniká z dorzolaterální stěny coelomu a může



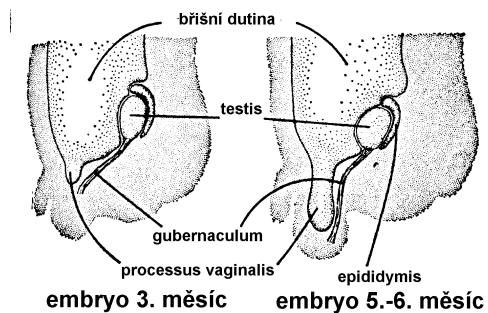
ovaria a diferenciace primárního vejcovodu

Obr. 264 Různé stupně splývání distálních částí Müllerovy trubice u savců. Podle Smithe (1960).

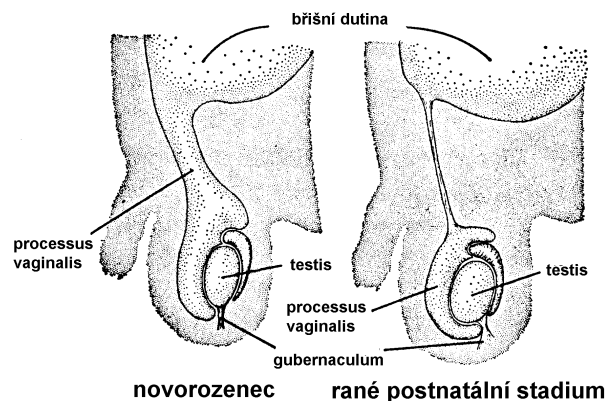
být k němu fixován speciálním závěsem, který je rovněž derivátem coelomové stěny. Běží paralelně s Wolffovým vývodem. U žraloků a ocasatých obojživelníků vzniká Müllerova trubice po-

dělným rozštěpením Wolffova vývodu, a stejný embryonální původ Müllerovy trubice lze předpokládat také u dalších skupin primitivních čelistnatců, kde je reprezentována postranní větví Wolffova vývodu. Naproti tomu u většiny suchozemských tetrapodů vzniká vejcovod odlišně, jako záhyb coelomového epithelu, nicméně jeho embryonální návaznost na Wolffův vývod se dá předpokládat, i když je v embryogenezi již značně zastřena. U některých obratlovců se vejcovod může diferencovat v různě specializované úseky, ve kterých se např. zadržují vajíčka v případě ovoviviparie, nebo kde se vylučují přídatné ochranné vaječné obaly. U amniot se tak rozlišuje vlastní vejcovod (**tuba uterina**), kterou sestupuje vajíčko, od specializované svalnaté části, která se nazývá **děloha (uterus)**. U primitivních amniot a dokonce některých savců je vyvinuta na každém vejcovodu (**uterus duplex**), u pokročilejších však dělohy obou stran spolu splývají (**uterus simplex**). Zde se shromažďují vejce před vykladením a u živorodých plazů (např. u vymřelých ichthyosaurů) a savců se zde vyvíjela či vyvíjejí embrya. Distální část původní Müllerovy chodby se nazývá **pochva (vagina)**; může být buď párová nebo jediná, a vyúsťuje buď do kloaky nebo přímo na povrch těla (u savců, kde je kloaka rudimentární a zachovaná jen v podobě tzv. urogenitálního sinu). Je to orgán sloužící pro příjem penisu a má tak význam při vnitřním oplození. Müllerova chodba se zakládá v indiferentním stadiu pohlavního vývoje i u samců, v dospělosti se však u nich zachovává jen výjimečně (např. u některých obojživelníků nebo dvojdyšných). Náhodné uvolnění vajíčka mimo infundibulum (tedy do coelomové dutiny) může způsobit jev označovaný u člověka jako mimoděložní těhotenství.

testes



descensus testicularum



Obr. 265 Posloupnost stadií při descensus testicularum u člověka. Za povšimnutí stojí přesun z původní dorzální pozice do výsledné ventrální pozice. Podle Nettera, ze Smithe (1960).

dutiny. Bylo již řečeno v souvislosti s vylučovací soustavou, že tyto cesty vznikají modifikací primitivního močovodu, tedy Wolffova vývodu. Embryonální základ varlat je lokalizován mediálně od předního konce opisthonephros a po degeneraci nefronů této části ledviny byly semenotvorné kanálky varlete (tubuli seminiferi) napojeny na reziduální tubuly a jejich prostřednictvím na Wolffův vývod. Semenotvorné kanálky se však ještě předtím spojují v jediný

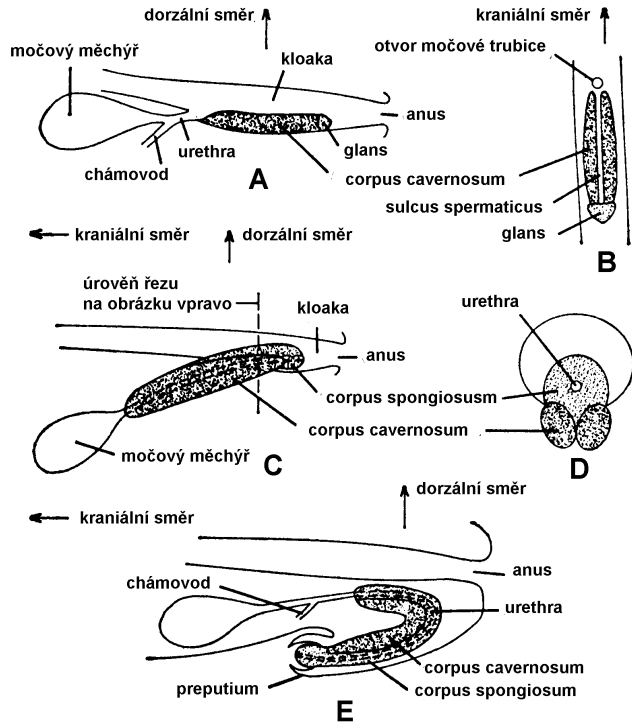
Varlata (lat. **testes**, sing. **testis**; řec. sing. **orchis**) jsou rovněž párové orgány oválného tvaru. U kruhoustých splývají v nepárový mediální orgán zcela izolovaný od ledvin a pohlavní buňky jsou podobně jako u samic uvolňovány do coelomové dutiny, odkud se dostávají na povrch těla genitálním pórem. Varlata u většiny obratlovců si i v dospělosti zachovávají původní umístění na dorzální straně coelomové dutiny, u většiny savců však klesají na ventrální stranu coelomové dutiny (v menší míře to platí i o vaječnicích) a dokonce mohou být definitivně umístěny v mimotělní výchlipce břišní dutiny (a rovněž coelomové dutiny), v tzv. **šourku (scrotum)**. Tento proces se označuje jako sestup varlat (descensus testicularum) a postupuje po trase vymezené záhybem mesenteria (**gubernaculum**). U mnoha druhů savců zůstává i v dospělosti spojení mezi břišní dutinou a dutinou šourku otevřené (tzv. **inguinální kanál**), kterým mohou být varlata v periodách inaktivity zatahována do břišní dutiny (k tomu slouží m. cremaster). Cesty pro odvod samčích pohlavních buněk jsou však vždy uzavřené a oddělené tudíž od coelomové

centrální kanálek nebo (u ptáků a savců) v pletěň kanálků označovanou jako **rete testis (rete Halleri)**. Odtud však přecházejí množstvím paralelních tubulů zvaných **ductuli efferentes** do Wolffova vývodu. Tento vývod slouží tedy u amniot jako **chámovod (ductus deferens)**. Proximální úsek Wolffova vývodu je však u paryb a savců stočen do mnoha kliček, které ve svém souhrnu vytvářejí těleso zvané **nadvarle (epididymis)**, které se přikládá k povrchu varle. Do distální části chámovodu ústí u savců přídatné žlázy, které se podílejí na vzniku spermatu: **semenné včky (vesiculae seminales)**, **prostata** a **Cowperovy žlázy**. Chámovod ústí do močové trubice (urethra) a prostřednictvím ní na povrch těla; u ryb je toto vyústění na tzv. **papilla urogenitalis**, u obratlovců s vnitřním oplozením na kopulačním orgánu.

Kopulační orgány mohou být různého původu: u paryb (Chondrichthyes) a vyhynulých pancířnatých (Placodermi) to jsou výběžky břišních ploutví, které jsou zpevněny do podoby páru tyčinek, na jejichž povrchu je vytvořen kožní záhyb, kterým je sperma dopravováno do kloaky samice. Podobný orgán může být u některých paprskoploutvých ryb, kde vzniká modifikací řitní ploutve (**gonopodium**). U plazů slouží jako kopulační orgán párový **hemipenis**, což jsou kapsovité záhyby stěny kloaky, které mohou být v důsledku kavernosního překrvení vychlípeny mimo tělo. Podobně funguje **penis** savců; stojí za zmínku, že se u samic vyvíjí jeho rudimentární homologon v podobě erektilního útvaru zvaného **clitoris**.

Bylo již několikrát zmíněno, že urogenitální cesty (a rovněž trávicí trakt) v řadě případů nevycházejí na povrch těla přímo a samostatně, nýbrž ústí nejprve do společné dutiny zvané **kloaka** (cloaca znamená lat. stoka), a teprve tato dutina se otevírá jediným otvorem (tedy společným otvorem pro všechny tři zmíněné soustavy) na povrch těla. Embryonálně se zakládá jako výchlípka trávicí trubice (tedy entodermu), proti níž se zvnějšku vchlipuje ektoderm v podobě proctodea, přičemž po určitou dobu mezi oběma částmi existuje oddělující membrána (obdoba oropharyngeální membrány, která odděluje stomodeum od entodermálního střeva; viz str. 26). Kloaka je tudíž dvojího původu, entodermálního a ektodermálního. U obratlovců je samozřejmě umístěna v prostoru těsně za pletencem pánevním, v oblasti vyústění střeva.

Je pozoruhodné, že u primitivních vodních čelistnatců není přítomnost dobře vyvinuté kloaky pravidlem. Např. z recentních kruhoústých je dobře vyvinuta u sliznatek, kde všechny tři systémy ústí na povrch těla jejím prostřednictvím, zatímco u mihulí je ústí střeva samostatné a vývody vylučovací soustavy a gonoporu jsou na urogenitální papile, která je od análního otvoru oddělená. U žraloků, kteří reprezentují nejprimitivnější recentní čelistnatce, je kloaka dokonce opatřena svalovým svěračem; kromě střeva se do ní otevírají párové močovody, u samců párové chámovody a u samic párové vejcovody. Naproti tomu u chimér (které jsou se žraloky řazeny do stejné skupiny) kloaka chybí a příslušné systémy ústí na povrch těla odděleně. U vodních čelistnatců je kloaka dobře vyvinuta u dvojdyšných, ale chybí u paprskoploutvých. Pozoruhodná situace je u latimerie, kde samci mají dobře vyvinutou kloaku, u samic je však společný vývod jen pro urogenitální soustavu (**urogenitální sinus**, někdy považovaný za rudimentární kloaku;

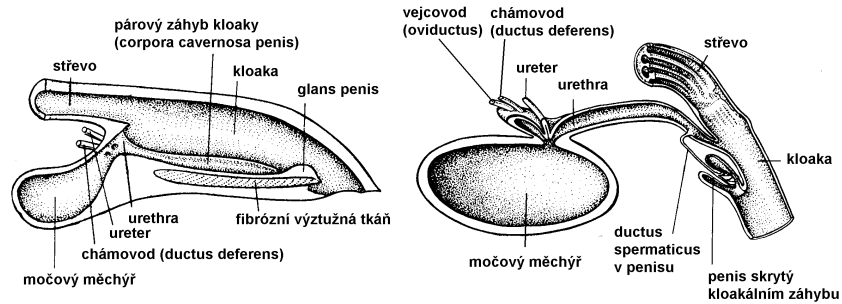


Obr. 266 Samčí kopulační orgán u plazů (želva, A řez v mediánní rovině, B pohled z ventrální strany), primitivních savců (C, mediánní řez, D příčný řez) a placentálních savců (E mediánní řez). Podle Smithe (1960).

samčí
kopulační
orgán

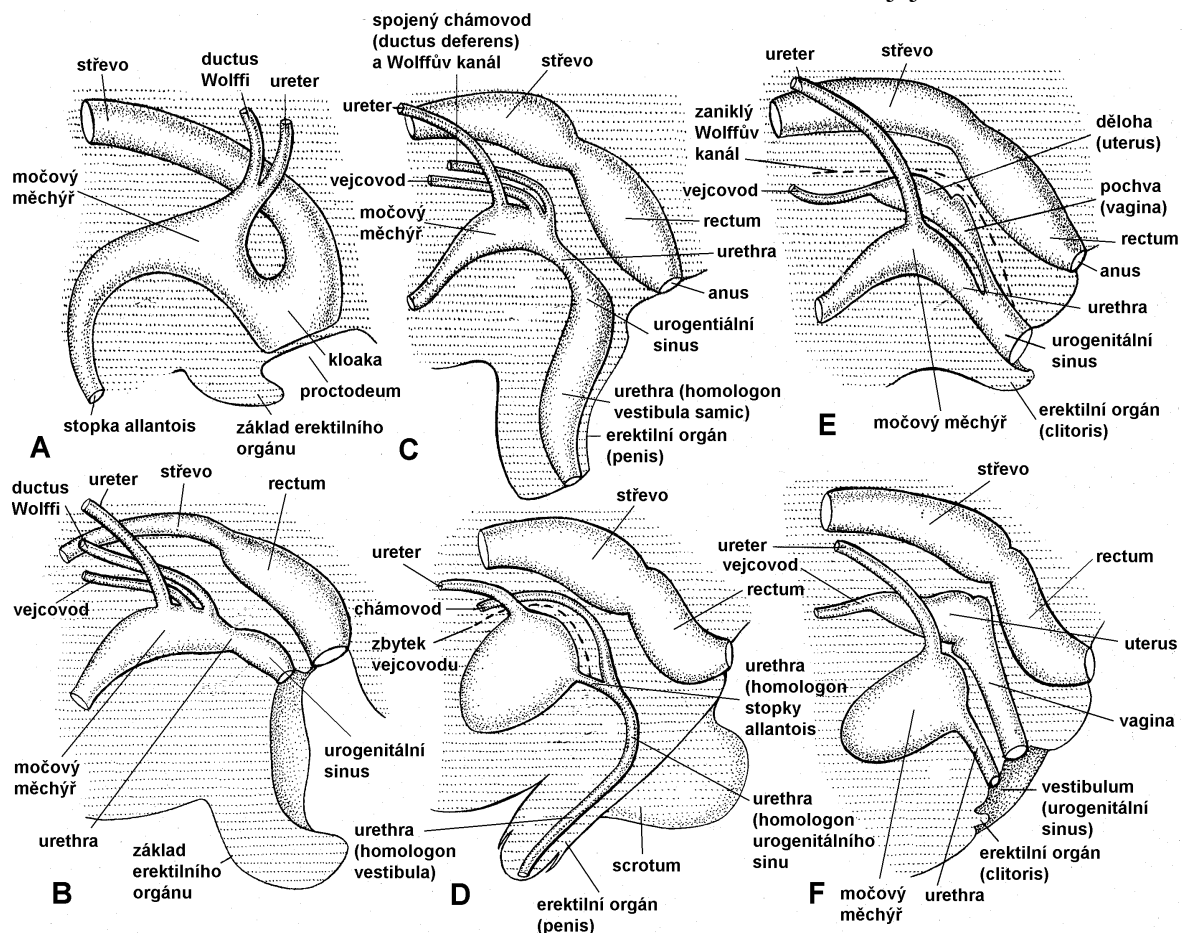
kloaka

viz též situace u embryonálních stadií savců, popsaná níže), zatímco střevo vyústí odděleně. Je otázkou, jaká byla situace u devonských lalokoploutvých ze skupiny Rhipidistia, kteří jsou



Obr. 267 Schematické podélné řezy kloakální oblasti samce želvy (vlevo) a samce primitivního savce (na příkladu ježury; obrázek vpravo). U želvy vzniká penis jako dva paralelní záhyby stěny kloaky, které se mohou při ejakulaci přiložit těsně k sobě, takže vytvoří dočasnou trubici pro transport spermatu. U ptakořitných je penis již permanentní strukturou, i když v době mimo kopulaci ještě zataženou v kloace. Je nutné upozornit, že urethra zde odvádí moč odděleně od kanálku pro transport spermatu. Zatímco u plazů se ještě uretery otvírají přímo do kloaky na místě vzdáleném od močového měchýře, u savců se jejich ústí posunulo na stěny měchýře. Podle Romera a Parsonse (1977).

považování za ancestrální linii, ze které vznikly všechny skupiny recentních tetrapodů. U recentních obojživelníků a plazů (a všech amniot) je totiž kloaka dobře vyvinuta, navíc doplněna o močový měchýř (viz str. 148 a níže). U obojživelníků je močový měchýř embryonálně derivátem stěny kloaky, u plazů a savců je pozůstatkem allantois (viz str. 29 a níže). U ptáků močový měchýř (s výjimkou pštrosů) chybí a nahrazuje jej bursa Fabricii.



Obr. 268 Embryonální vývoj kloakální oblasti u savců. A - pohlavně indiferentní stadium s nerozdělenou kloakou, do níž ústí střevo i allantois; na stopku allantois je napojen Wolffův kanál a močovod. B - pozdější indiferentní stadium s vyvinutými vejcovody. Wolffův kanál a močovod jsou zcela odděleny, kloaka horizontálně rozdělena na rectum a urogenitální sinus, začíná se vyvíjet topořivý orgán. C, D - rané a dospělé vývojové stadium samce. Vejcovody zanikají, Wolffův kanál se mění na chámovod, urethra vzniká ze tří vývojově odlišných úseků. E, F - rané a dospělé stadium samice. Zaniká Wolffův kanál, z allantois se vyvíjí močový měchýř, z embryonálního vejcovodu se diferencuje děloha a pochva. Podle Romera a Parsonse (1977).

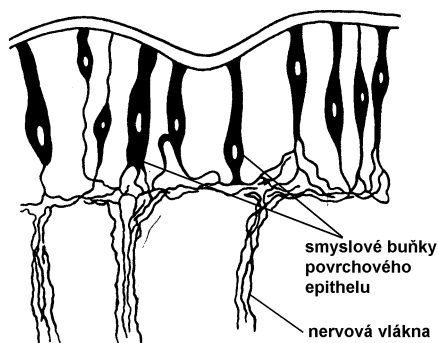
Kloaka se v plném rozsahu zachovala i u ptakořitných, i když náznak oddělení vývodů střeva a urogenitální soustavy lze pozorovat. Kloaka je zde reprezentována částí, která vzniká z proctodea. Proximální část kloaky je rozšířená do prostoru, kam ústí střevo; tato část se nazývá **coprodeum**. Do distální části ústí močový měchýř a proto se nazývá **urodeum**. Močovody ústí do proximální části urodea (tedy části, která je u vyšších savců přeměněna v uterus) a moč se tudíž nemísí s produkty trávicí soustavy.

U většiny ostatních savců však v dospělém stadiu ústí coprodeum a urodeum na povrch těla odděleně. Coprodeum se přeměnilo na rectum, které ústí na povrch těla análním otvorem. Naproti tomu urodeum se přetvořilo u samců a samic rozdílným způsobem, který však má společný embryonální základ. V pohlavně nerozlišeném stadiu všech placentálních savců (obr. 268A) se kloaka zakládá v podobě rozšíření terminální části entodermálního úseku trávicí trubice, proti níž se zvnějšku vchlipuje ektoderm (tedy vytváří se proctodeum); i zde zůstávají obě části po určitou dobu navzájem odděleny membránou. Kromě páru Wolffových chodeb a vejcovodů sem z ventrální strany ústí allantois. Ještě stále během indiferentního stadia (obr. 268B) se začne vytvářet horizontální přepážka, která kloaku rozdělí na dvě části: dorzální coprodeum zůstává spojeno se střevem a ústí na povrch těla análním otvorem, zatímco ventrální část (urodeum) se mění na urogenitální sinus. Je nutné připomenout, že právě sem ústí Wolffovy chodby, tedy samčí chámovody a samičí vejcovody, a samozřejmě i allantois. Během dalšího vývoje se z allantois začne vytvářet močový měchýř; jeho část se posléze mění na močovou trubici (urethra). Zatímco pohlavní vývody ústí stále do urogenitálního sinu, močovody se od nich zcela odštěpují. V důsledku toho se i jejich vývody oddělují od vývodů pohlavních cest a otevírají se následně do močového měchýře. Proto se u placentálních savců moč dostává přímo do močového měchýře, aniž by předtím procházela kloakou.

Od tohoto stadia se vývoj struktur spojených s urogenitálním sinem u obou pohlaví liší. U samic (obr. 268E, F) se ventrální část kloaky (tedy urogenitální sinus) mění na **vestibulum**, které může zasahovat hluboko pod povrch těla (např. u šelem) nebo je poměrně mělké (např. u primátů). Otevírá se sem močová trubice (urethra), jakožto krátký vývod z močového měchýře, a spojený vývod obou terminálních částí vejcovodů (tedy vagina). Vývody Wolffových chodeb zanikají. U samců (obr. 268C, D) se urogenitální sinus prodlužuje do podoby trubice, která pokračuje do penisu. Ústí sem chámovody (vejcovody zanikají) a trubice od močového měchýře (urethra). Je však nutné upozornit, že močová trubice samců zahrnuje jak tu část, která je u samic vývodem z močového měchýře, tak i vestibulum. Urethra samic je tedy homologická jen s částí stejnojmenné trubice u samců.

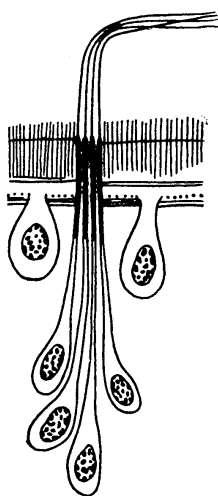
Smyslové orgány

Schopnost přijímat podněty z vnějšího prostředí je vyvinuta již na úrovni jednobuněčných organismů a všechny živé buňky, i když jsou uspořádány do podoby mnohobuněčného organismu, si tuto schopnost v různé míře podržely. Některé buňky se však svojí strukturou přizpůsobily výlučně pro tuto funkci. Vznikly tak specializované **smyslové buňky**, které mají funkci receptorů. Mohou být rozmístěny jednotlivě nebo mohou společně vytvářet složitější



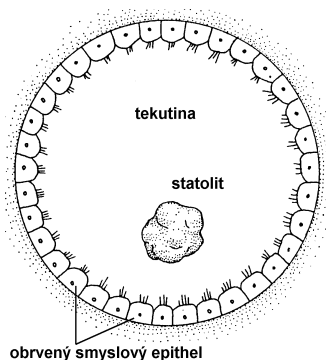
dotykové
receptory

Obr. 269 Nediferencované smyslové buňky epidermálního epitelu žízály (*Lumbricus*). Podle Retzia, z Beklemishewa (1960).



Obr. 270 Shluk obrvených smyslových buněk prorážející povrchový epitel. Podle Luthera, z Beklemishewa (1960).

geo-
receptory



smyslové orgány. Protože většina podnětů přichází z vnějšího prostředí, jsou smyslové buňky a smyslové orgány většinou derivátem vnějšího zárodečného listu (ektodermu). Výjimkou jsou proprioreceptory, které registrují podněty z vnitřních orgánů. Od receptorů vedou podněty k dalšímu zpracování v nervové soustavě sensitivní (dostředivá, aferentní) nervová vlákna (viz dále kap. Nervová soustava). Řada jednoduchých receptorů se zachovala i u evolučně pokročilých živočichů včetně obratlovců.

Nejjednodušší receptory reagují na dotyk, vibrace či tlak a nazývají se proto **dotykové (taktilní) receptory** (resp. **mechanoreceptory**). Jsou umístěny na povrchu těla a bezpochyby vznikly modifikací epiteliálních buněk epidermis. U hub ještě nejsou žádné speciální buňky tohoto typu vyvinuty, ale přesto houby na dotyk reagují. Registrace podnětů z prostředí prostřednictvím nediferencovaných epiteliálních buněk existuje u všech mnohobuněčných živočichů, včetně pokročilých obratlovců. Na celém povrchu těla si epitel podržuje smyslovou funkci, takže např. pro registrování bolesti nejsou vyvinuty žádné speciální receptory a její registrace nervovou soustavou je zajišťována pouze volnými nervovými zakončeními. Tato volná nervová zakončení vytvářejí husté pleteně i při bázích per ptáků či chlupů u savců, takže tyto orgány, které byly původně určeny k jiné funkci, se staly rovněž taktilními orgány. Často se však epiteliální buňky sdružují do podoby různých tělísek, ve kterých končí zmíněná nervová zakončení. Tato tělíška (soudě podle situace u člověka) mohou být specializována na registraci tlaku, tahu, tepla, chladu, apod.

Pro zdokonalení smyslové funkce epidermálních buněk se u některých živočichů vyvinuly na jejich povrchu tenké elastické výběžky, které vybíhají nad úroveň povrchu okolních epiteliálních buněk; nazývají se **dotykové** (resp. **smyslové**) **brvy**. V nejprimitivnější podobě se vyskytují u polypových typů žahavců. U těch živočichů, kde se vytvořila na povrchu těla buď pevná kutikula nebo jiná vrstva izolující tělo před přímým kontaktem s vnějším prostředím, se vytvořily speciální taktilní orgány (často přeměnou přívěsků těla, které původně sloužily zcela jiné potřebě) v podobě dlouhých tykadel (např. u členovců).

Na principu obrvených taktilních buněk (mechanoreceptorů) vznikla celá řada speciálních smyslových orgánů. První kategorie těchto orgánů tvoří **georeceptory** ("rovnovážné orgány", tzn. orgány, které informují živočicha o jeho poloze). Obecně se tyto orgány nazývají **statocysty**. Jsou to orgány, jejichž dutina má stěny tvořené

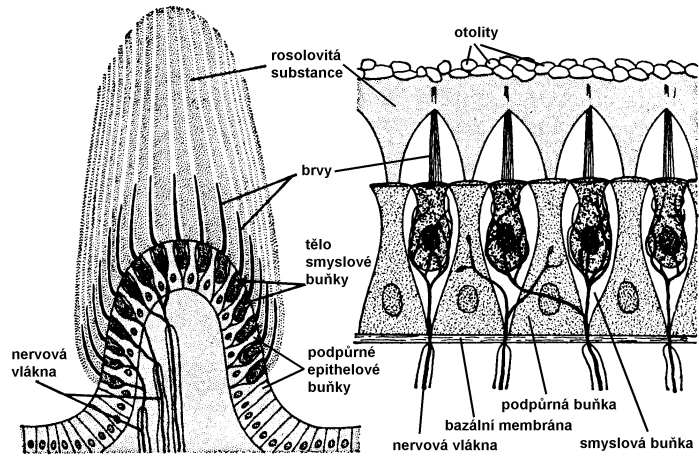
Obr. 271 Schema struktury statocysty. Podle Brusca a Brusca (1990).

obrveným smyslovým epitelem citlivým na dotyk či tlak a je vyplněna tekutinou (u některých mořských bezobratlých je tato dutina spojena s vnějším prostředím a tekutinou je tudíž mořská voda). Uvnitř je sekundárně vytvořeno jedno či více zrněk tvořených anorganickou substancí (mohou to být i zrnka písku), která se nazývají **statolity**. Statolit irituje vlivem gravitace povrch obrveného epithelu a díky tomu je živočich informován o své poloze v prostoru.

Od standartní struktury statocysty mohou existovat různé odchylky, spočívající např. v tom, že úlohu statolitu zastává vzduchová bublina (která samozřejmě irituje smyslový epithel ve směru opačném, než je směr gravitace); podobně působí kapka melaninu ve statocystě pláštěnce *Oikopleura*, která je lehčí než voda.

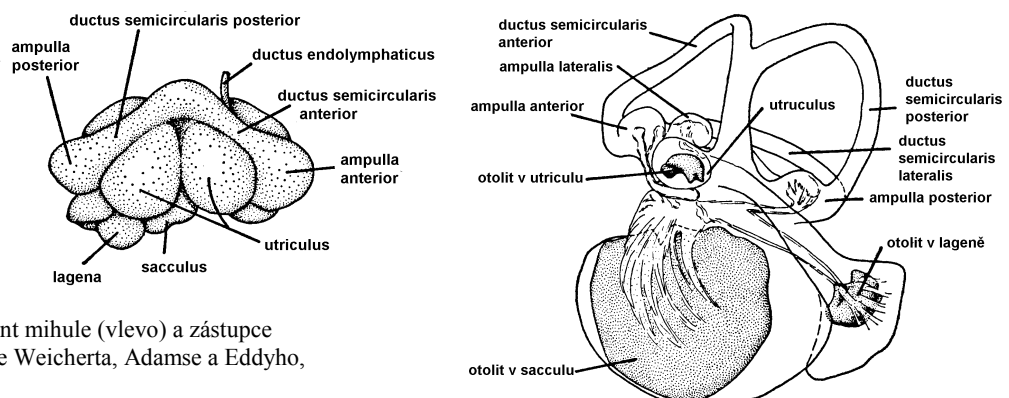
U obratlovců jsou georeceptory vyvinuty jak pár orgánů (na každé straně těla jeden) v podobě **blanitého labyrintu** umístěného v otickém pouzdru lebky. Není tvořen jednoduchou statocystou, nýbrž – jak název napovídá – složitější soustavou kanálů a váček, tvořících pospolu uzavřenou dutinu vyplněnou tekutinou, která se v tomto případě označuje jako **endolymfa**. U čelistnatců je blanitý labyrint tvořen dvěma váčky zvanými **utriculus** a **sacculus**, z nichž vybíhá tenká trubice zvaná **ductus endolymphaticus** až do schránky lebeční, kde se rozšiřuje po obou stranách neurální trubice (pod dura mater) v různě objemný **saccus endolymphaticus**. V každém váčku je rozsáhlý okrsek obrveného smyslového epithelu, který vzniká z epidermálních plakod, stejně jako neuromasty postranní smyslové čáry (viz dále), a je tudíž ektodermálního původu. Z báze tohoto epithelu vybíhají speciální sensitivní vlákna VIII. hlavového nervu (n. vestibulocochlearis). Tyto okrsky smyslového epithelu se nazývají **macula utriculi** (je na bázi váčku) a **macula sacculi** (která se nachází na svislé mediální stěně váčku). Z báze sacculu vybíhá třetí váček, zvaný **lagena**, na jehož vnitřní stěně je vytvořena **macula lagenae**.

V prvních dvou váčkách, a často také v lageně, jsou vytvořeny statolity v podobě kongrecí uhličitanu vápenatého. Nazývají se **otolity** (resp. **statoconia**) a fungují stejně jako statolity u bezobratlých. U paprskoploutvých ryb vyplňuje otolit prakticky celou dutinu sacculu a jeho tvar je charakteristický nejen pro rody, ale i pro druhy, takže se často používá v systematice ryb. Utriculus, sacculus a v menší míře i lagena informují živočicha o jeho poloze, podobně jako statocysty bezobratlých. K registraci pohybu a jeho změn (co se týče směru a zrychlení) slouží však **polokruhové kanálky (ductus semicirculares)**. U čelistnatců jsou tři a vybíhají dorzálně



rovnovážný orgán obratlovců

Obr. 272 Schema stavby obrveného hřebene zvaného crista ampullaris, reagujícího na pohyb tekutiny v polokruhových kanálcích blanitého labyrintu savce (vlevo) a stavby smyslového epithelu v makulách váček blanitého labyrintu savce (vpravo). Podle Nettera (1953).



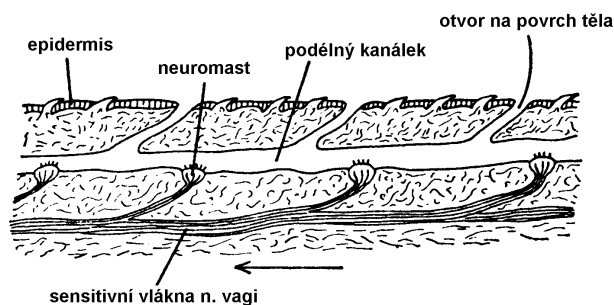
Obr. 273 Blanitý labyrint mihule (vlevo) a zástupce Teleostei (vpravo). Podle Weichert, Adamse a Eddyho, ze Smithe (1960).

z utriculu, s nímž jsou na obou svých koncích spojeny. Každý z těchto kanálků běží v rovině, která je vůči ostatním dvěma kolmá. Označují se jako **přední vertikální (ductus semicircularis anterior)**, **zadní vertikální (ductus semicircularis posterior)**, a **laterální horizontální (ductus semicircularis lateralis)**. Každý z těchto kanálků je na jednom konci mírně rozšířen. Toto rozšíření se nazývá **ampulla** a uvnitř má na stěně prominující hřeben obrveného smyslového epithelu zvaného **crista ampullaris**. Konce brv tohoto epithelu jsou navzájem slepeny vrstvou gelu, takže se pohybují jako jeden celek. Z pozice jednotlivých kanálků je zřejmé, že registrují změny pohybu těla živočicha ve všech směrech. Nejsou vyvinuty otolity, protože dráždění smyslového epithelu způsobuje již sám pohyb endolymfy.

Je nutné zdůraznit, že u mihulí a jejich vymřelých příbuzných Osteostraci jsou vyvinuty pouze dva polokruhové kanálky vybíhající dorzálně ze zvláštního systému uvnitř obrvených váčků, a u sliznatek je tento kanál dokonce pouze jeden. Zřejmě je to primitivní stav, protože u chrupavčitých (Chondrichthyes) jsou utriculus a sacculus vytvořeny pouze v náznacích, jako výchlipky doposud společné dutiny.

Funkce endolymfatického vaku nebyla ještě plně objasněna. U žraloků se otevírá na dorzální straně hlavy a má tak spojení s vnějším prostředím. U mnoha forem Osteichthyes a zvláště u obojživelníků dokonce obsahuje vápnitou substanci a oba vaky zasahují podél míchy v páteřním kanálu až do sakrální oblasti.

Od principu obrveného smyslového epithelu registrujícího podněty z vnějšího prostředí je odvozen i systém postranní smyslové čáry vodních obratlovců (včetně larev obojživelníků). Jako receptory zde slouží opět shluky obrvených buněk, podobných těm, které jsou na crista ampullaris (obr. 272). Nazývají se **neuromasty**. Mohou být roztroušeny izolovaně po povrchu



Obr. 274 Schema stavby postranní smyslové linie. Ze Smithe (1960).

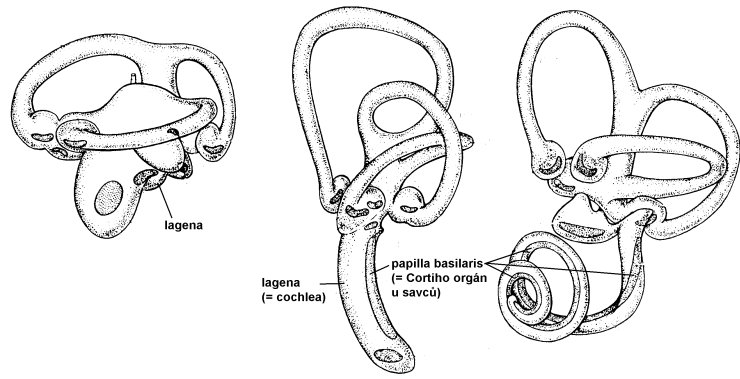
těla, ale především jsou soustředěny do kanálků či žlábků na povrchu hlavy a trupu (u kruhoústých však nejsou umístěny v kanálcích, nýbrž v řadách izolovaných jamek). Hlavní složkou tohoto systému je **postranní smyslová linie** ("postranní čára"), která běží horizontálně po stranách trupu, na hlavě se složitě větví. Hlavové větve se označují podle své topografické pozice (infraorbitální, supraorbitální, mandibulární apod.). Protože se v jejich blízkosti zakládají osifikační centra dermálních kostí, jsou tyto větve důležitým vodítkem při homologizaci kostí lebky. Kanálky jsou většinou zanořeny pod povrch kostí či šupin a na povrch těla komunikují pouze izolovanými otvůrkami (proto se v anglosaské literatuře nazývají "pit-lines"). Neuromasty vznikají z epidermálních plakod; v hlavové oblasti se tak zakládají neuromasty a jejich sensitivní inervace náleží V. a VII. hlavovému nervu (viz dále kap. Nervový systém). Rovněž v trupové části se neuromasty zakládají z plakod, stejně tak jako sensitivní vlákna zahrnutá do X. hlavového nervu.

Postranní smyslová linie zastupovala u primárně vodních obratlovců sluch (někteří z nich nepochybně mohou tímto systémem registrovat i zvukové kmity přicházející prostřednictvím vodního prostředí, takže mohou "slyšet", přestože speciální sluchový orgán ještě nemají). Při přechodu obratlovců na souš se však sluchový orgán vyvinul poměrně jednoduše expanzí lageny. U suchozemských obratlovců funguje rovněž na principu mechanoreceptoru a má také stejný embryonální původ (viz obr. 41) a inervaci. Protože samozřejmě i statický orgán vznikl z mechanoreceptorů, mají sluchový a statický orgán velmi úzkou topografickou souvislost. Statakustický orgán jako celek lze považovat za část postranní smyslové linie zanořené hluboko pod povrch těla.

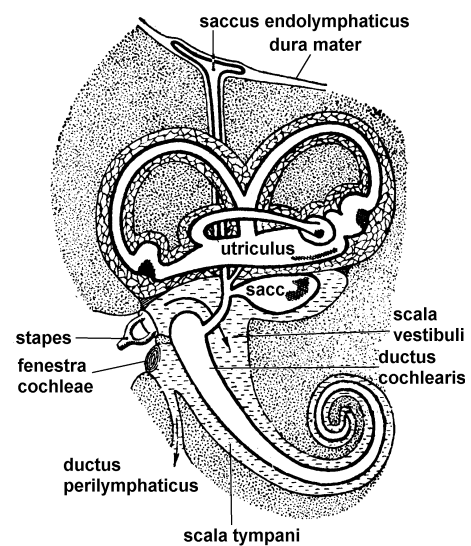
postranní
smyslová
linie

sluchový
orgán

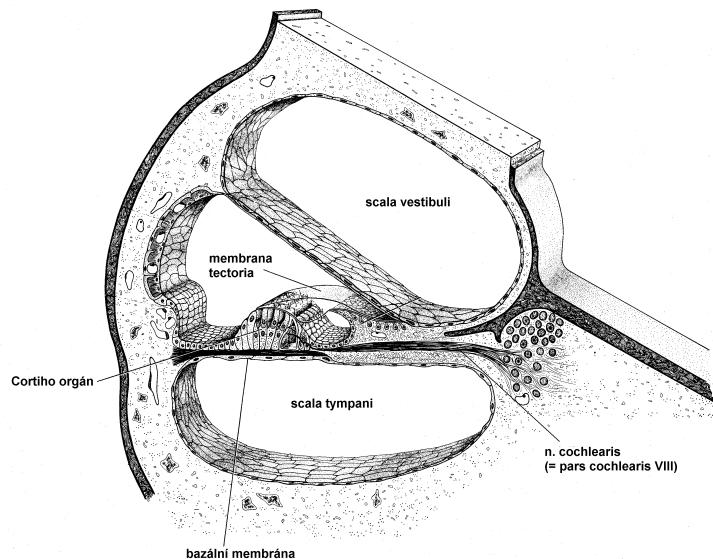
U suchozemských obratlovců se lagena postupně prodlužovala (obr. 275) a uvnitř se (vedle rudimentární macula lagenae) vytvořilo políčko obrveného smyslového epitelu označovaného jako **papilla basilaris**. Je to receptor vibrací přenášených z vnějšího prostředí do vnitřního ucha orgány středního ucha (viz níže). U plazů a ptáků se lagena postupně natolik prodloužila, že se z ní stala tenká a dlouhá trubice (vyplněná samozřejmě endolymfou), která se u savců hlemýžďovitě stočila a proto se nazývá **blaný hlemýžď** (**ductus cochlearis**, resp. **scala media**). Papilla basilaris je u savců vytvořena v podobě zesíleného pruhu obrveného smyslového epitelu, probíhajícího po celé délce hlemýždě. Nazývá se **Cortiho orgán** a dorzálně jej překrývá rosolovitá membrána (obdobná jako v případě mechanoreceptorů v utriculu a sacculu; viz obr. 272), zvaná **membrana tectoria**. Blaný hlemýžď jako celek nepřiléhá těsně ke kostní stěně sluchového pouzdra, nýbrž je uložen v dutině, která je vyplněna tekutinou zvanou **perilymfá**. Zmíněná dutina (**perilymfatická dutina**) zhruba odpovídá tvaru hlemýždě, avšak proximálně (tedy v prostoru báze původní lageny) vybíhá do prostornější dutiny. Protože tato část komunikuje otvorem zvaným **foramen ovale** s prostorem mimo sluchové pouzdro lebky (se středoušní dutinou), označuje se jako **vestibulum**. Vibrace jsou přenášeny sluchovou kůstkou do foramen ovale a odtud do perilymfatického prostoru a tedy do perilymfy, která jej vyplňuje. Z perilymfy se přenášejí na smyslový epithel Cortiho orgánu přes jeho tenkou **bazální membránu** a rozkmitají jeho obrvené buňky. Perilymfatický prostor u obojživelníků vybíhá na opačné straně od vestibula (tedy při vrcholu lageny) mimo sluchové pouzdro otvorem zvaným **foramen perilymphaticum** do mozkovny, kde se vytváří **saccus perilymphaticus**. Blaný hlemýžď rozděluje okolní perilymfatický prostor na dvě etáže: svrchní se nazývá **scala vestibuli**, protože zasahuje až k foramen ovale, spodní se nazývá **scala**



Obr. 275 Blaný labyrinth žáby (vlevo), ptáka (uprostřed) a savce (vpravo). Je patrná postupná expanze lageny během evoluce od obojživelníků k savcům. Z Romera a Parsonse (1977).



Obr. 276 Uložení statoakustického orgánu savce ve sluchovém pouzdru lebky a schema perilymfatického prostoru. Podle de Burlleta, z Borovanského a kol. (1976).



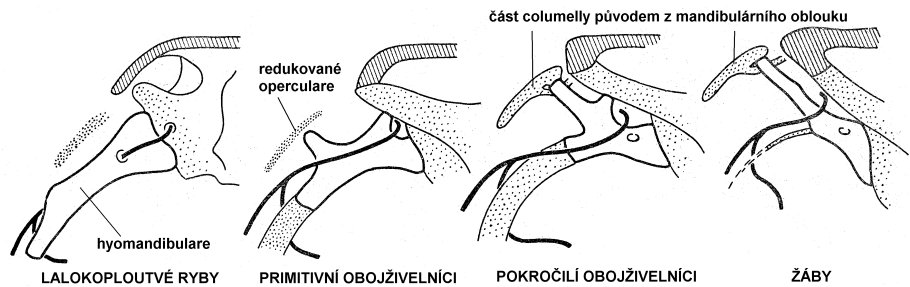
Obr. 277 Příčný řez blaným hlemýžďem a perilymfatickými prostory u savců. Podle Blooma a Fawcetta, z Romera a Parsonse (1977).

střední
ucho

tympani a vyúsťuje mimo sluchové pouzdro.

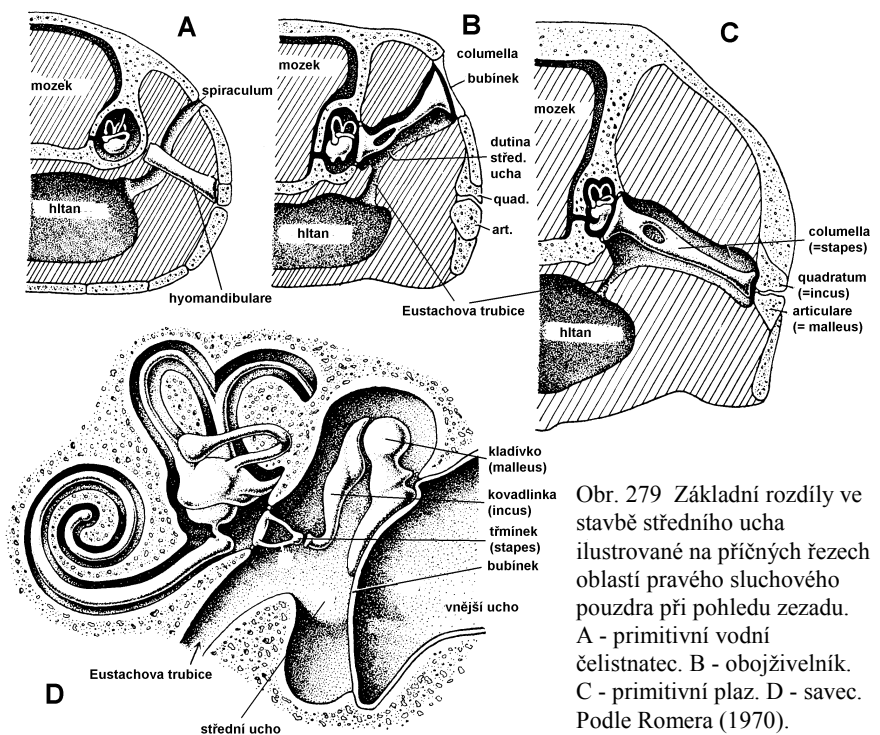
Sluchové pouzdro – a tedy ani foramen ovale – nezasahuje přímo na povrch lebky, nýbrž je od tohoto povrchu odděleno prostorem, ve kterém jsou uloženy žaberní oblouky a na povrchu je vrstva kostí exokrania. Je zřejmé, že se při přechodu obratlovců na souš musel vytvořit systém, který by převáděl vibrace z vnějšího prostředí přes tyto periferní vrstvy do vnitřního ucha. Tento systém vznikl modifikací elementů kosterní výztuhy žaberních oblouků (branchialii) a jejich přesunem do rudimentární žaberní štěrbiny mezi čelistním a hyoidním obloukem, a modifikací dermální kosti, která ležela nad touto oblastí na povrchu lebky. Vzniklo tak střední ucho.

Bylo již řečeno v souvislosti s evolucí viscerokrania, že epi-branchiale hyoidního oblouku (hyomandibulare) bylo u rybovitých obratlovců mohutným elementem, který se svým proximálním koncem opíral o foramen ovale, distálně byl v kontaktu s palatoquadrate. Směrem k povrchu lebky vybíhala hyomandibula v nevýrazný výběžek (processus opercularis), který zespodu podpíral dermální kost operculare (viz str. 69). Tento výběžek postupně prominovat, zatímco distální část hyomandibuly, která byla původně v kontaktu s ventrálními elementy hyoidního oblouku se redukovala. Hyomandibula tak zcela změnila své proporce a zároveň získala polohu kolmou k povrchu těla. Vznikla tak sluchová kůstka (**columella auris**). Je pozoruhodné, že u žab se na stavbě sluchové kůstky podílí i vnější chrupavčitá část (pars externa plectri), která vzniká z palatoquadrata (tedy mandibulárního oblouku), stejně jako chrupavčitý prstenec, uvnitř něhož je napnut **sluchový bubínek (membrana tympani)**. U žab (a pravděpodobně i primitivních paleozoických obojživelníků) je tedy sluchová kůstka složeného původu. Naproti tomu u ocasatých obojživelníků sluchový bubínek zcela chybí a columella je rudimentární. Vibrace z vnějšího prostředí se přivádějí do vnitřního ucha prostřednictvím drobného svalu m. opercularis, který se jedním koncem upíná do těsného okolí foramen ovale, druhým na lopatku. Podněty z vnějšího prostředí se tudíž registrují prostřednictvím přední končetiny, pletence lopatkového a zmíněného svalu. K těmto dvěma příkladům je nutné dodat, že u plazů je sluchová kůstka vytvo-



Obr. 278 Vznik sluchové kůstky primitivních paleozoických obojživelníků a žab z hyomandibuly lalokoploutvých ryb. Silnou čarou je naznačen průběh truncus hyomandibularis (větve n. facialis), který slouží pro topografickou orientaci. Pohled na levou část zezadu. Podle Šiškina (1973).

u ocasatých obojživelníků sluchový bubínek zcela chybí a columella je rudimentární. Vibrace z vnějšího prostředí se přivádějí do vnitřního ucha prostřednictvím drobného svalu m. opercularis, který se jedním koncem upíná do těsného okolí foramen ovale, druhým na lopatku. Podněty z vnějšího prostředí se tudíž registrují prostřednictvím přední končetiny, pletence lopatkového a zmíněného svalu. K těmto dvěma příkladům je nutné dodat, že u plazů je sluchová kůstka vytvo-



Obr. 279 Základní rozdíly ve stavbě středního ucha ilustrované na příčných řezech oblastí pravého sluchového pouzdra při pohledu zezadu. A - primitivní vodní čelistnatec. B - obojživelník. C - primitivní plaz. D - savec. Podle Romera (1970).

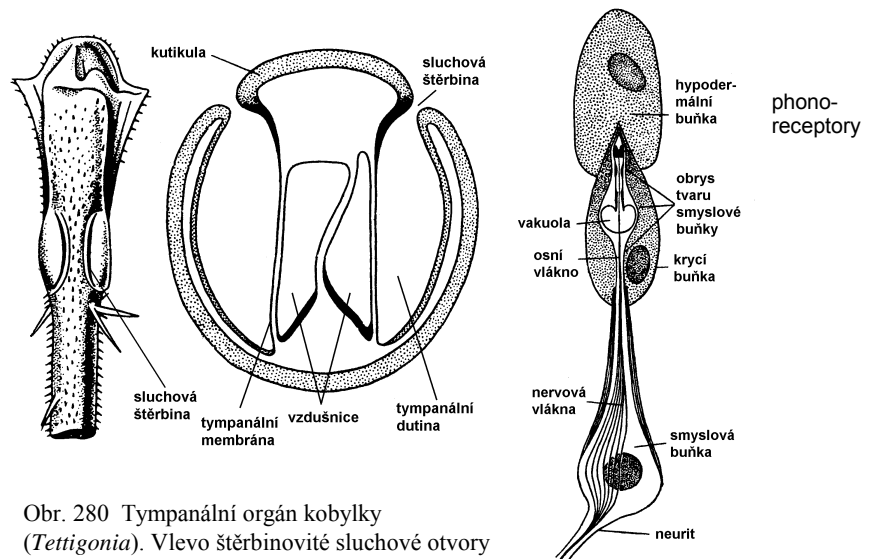
řila rovněž zcela zvláštním způsobem, takže je zřejmé, že i když je columella v zásadě vytvořena na bázi hyomandibuly, nejsou to zcela homologické struktury.

Bylo již naznačeno, že columella je uložena v bývalé dutině rudimentární žaberní štěrbině mezi mandibulárním a hyoidním obloukem a že tato štěrbinina se tudíž změnila na dutinu středního ucha. Směrem k povrchu hlavy je většinou uzavřena bubínkem, směrem do hltanu však zůstává komunikace v podobě **Eustachovy trubice (tuba Eustachii)**.

U savců se k původní sluchové kůstce (**columella, stapes, resp. třmínek**) přidružily ještě dvě další, zvané **kladívko (malleus)** a **kovadlinka (incus)**. Třmínek si podržel svoji původní pozici kůstky přiléhající k foramen ovale, kladívko naopak přiléhá ke sluchovému bubínku, a kovadlinka se vkládá mezi ně. Obvykle se tyto dvě sluchové kůstky odvozují (viz též str. 79) z articulare (malleus) a quadrata (incus). Pro tuto hypotézu však chybějí paleontologické i embryologické důkazy a proto byla navržena alternativní teorie, která odvozuje všechny sluchové kůstky savců z elementů hyoidního oblouku (malleus - ceratohyale, incus - stylohyale, tedy proximální samostatná část ceratohyale, stapes - hyomandibulare). U savců se vytvořila ještě další struktura spojená s příjmem vibrací z vnějšího prostředí, tzv. **vnější ucho**, které se skládá z vnějšího zvukovodu (**meatus acusticus externus**) a různě prominujícího a pohyblivého **boltce**, který umožňuje zjistit směr zvukového zdroje.

Kromě uvedených sluchových orgánů na bázi mechanoreceptorů se u některých skupin bezobratlých na poněkud jiném principu vyvinuly sluchové orgány (phonoreceptory). Příkladem mohou být **tympanální orgány** rovnokřídlého hmyzu, které jsou umístěny v končetinách. Jsou to dutiny otevírající se na povrch těla otvory. Jejich stěny jsou tvořeny elastickou vazivovou blánou (někdy napnutou v chitinózním rámečku), ke které jsou připojeny shluky buněk zvaných **skolopophory**. Zvukové kmity způsobují vibrace blány, které jsou sensitivními buňkami skolopophorů registrovány. Pokud namísto blan slouží k registraci zvukových kmitů vlákna, nazývají se takové orgány **chordotonální**. Má se zato, že oba typy receptorů zvuku vznikly modifikací části tracheálního systému. Některé tyto orgány registrují i zvuky o vysoké frekvenci (např. na ventrální části thoraxu kudlanky nábožné).

Chemorecepce je u živočichů běžná, protože je založena na obecných vlastnostech buněčné protoplazmy. Většina živočichů má však vyvinuty speciální chemoreceptory, většinou v kanálech, kterými proudí voda či vzduch. Pohyb je přitom zajišťován činností obrveného epithelu. U členovců jsou chemoreceptory soustředěny do podoby dutých chlupovitých výběžků vybíhajících z kutikuly. Jsou tvořeny svazky smyslových buněk umístěných pod kutikulou, jejichž sensitivní brvy vybíhají v dutině zmíněných kutikulárních chloupků. Obecně se takovýto smyslový orgán hmyzu označuje názvem **sensilla**. Je pozoruhodné, že všechny buňky sensily vznikly dělením jediné základní buňky, avšak v definitivním stavu mají různou funkci (nejen chemo-receptorickou, ale i funkci mechanoreceptoru, thermoreceptoru apod.). Všechny chemo-receptory mají v podstatě stejnou morfologickou stavbu, která se příliš neliší od stavby buněk obrveného epithelu mechanoreceptorů. Dendrit (nebo "vnitřní segment") každého bipolárního neuronu (obdobu smyslové buňky skolopophoru; viz obr. 280) je umístěn pod kutikulou a nad



Obr. 280 Tympanální orgán kobylinky (*Tettigonia*). Vlevo štěrbinovité sluchové otvory na tibií, uprostřed příčný řez, vpravo skolopophor, specializovaný orgán na registraci vibrací. Z Beklemishewa (1960).

phono-receptory

chemo-receptory

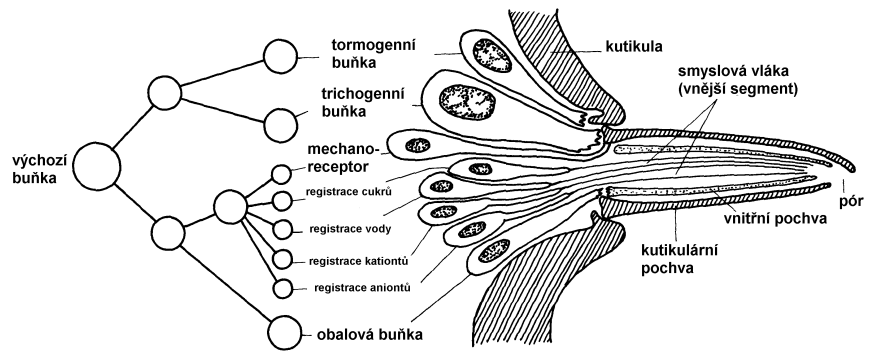
sensilla

úroveň kutikuly vybíhá jedním či více smyslovými vlákny (“vnější segment”). Tato smyslová cilia jsou umístěna v ochranné kutikulární pochvě chlupovitého výběžku, která je produkována okrajovými **tormogenními** a **trichogenními buňkami** (oba typy buněk vylučují tekutiny, které na povrchu tuhnou). Pod nimi je vrstva dalších, tzv. **obalových buněk**, která produkuje podobným způsobem méně rigidní pochvu. Uvnitř jsou pak jednotlivá vlákna smyslových buněk, která jsou umístěna ve zvláštní tekutině. Chemické podněty (např. čichové, chuťové) pronikají ke smyslovým vláknům soustavou pórů v kutikulárních i dalších pochvách chlupu (u hmyzu může být v každém chlupu 1-2, ale také až 15 tisíc pórů!). Chemoreceptorické sensily jsou u hmyzu umístěny především na koncích tykadla.

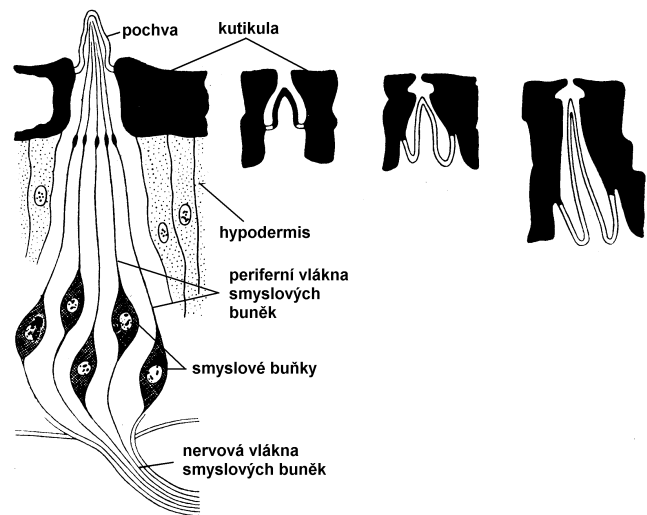
Pachové látky (např. feromony) pronikají póry dovnitř chlupu, kde jsou okamžitě inaktivovány navázáním na speciální bílkovinu v tekutině, která podráždí příslušná smyslová vlákna. Známé jsou příklady čichové hypersensitivní příslušníků některých druhů hmyzu (schopných detekce velmi nízkých koncentrací pachových látek), která je však doprovázena výrazným zúžením spektra látek, na které reagují (reakce se omezuje například jen na feromony či na pachy spojené se zdrojem potravy).

Sensily nepochybně vznikly v souvislosti s vytvořením kutikulárních pokryvů suchozemských členovců. Mají většinou funkci chemoreceptorů (chuťové, čichové, hygrometry, atd.). Protože však vjemy jsou přijímány prostřednictvím medií (vzduch či voda) ve kterých živočich žije, mohly se sensily původně prominující mimo tělo zanořit pod povrch. Takto stavěné chuťové receptory se zachovaly bez výrazné změny i u obratlovců, kde se označují jako **chuťové pohárky**. Jsou zanořeny pod povrch ektodermálního epithelu (jako ostatně všechny chemoreceptory). Teprve u suchozemských obratlovců se chuťové pohárky soustředily do ústní dutiny (jejíž výstelka je rovněž derivátem ektodermu). Pokud se chuťové pohárky soustředily do určitých morfologicky vymezených okrsků (např. na jazyku), označují se tato políčka jako **chuťové papily**.

Obr. 283 Stavba chuťového pohárku obratlovců. Podle různých autorů.

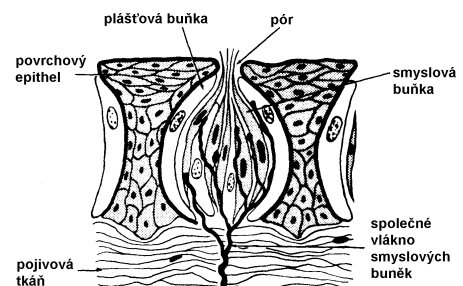


Obr. 281 Vývoj a stavba sensily hmyzu. Tormogenní a trichogenní buňky produkují tekutinu, ale také ve svých důsledcích vnější pochvu smyslového chloupku. Obalové buňky produkují vnitřní pochvu. Uvedeny jsou příklady některých chemoreceptorů. Jediná výchozí buňka může produkovat receptory pro různé podněty. Nejsou zakreslena nervová vlákna vedoucí podněty do nervové soustavy. Podle Dethiera (1976) a Hansena (1978), z Barnese a kol. (1993).



Obr. 282 Stavba chemoreceptorické sensily hmyzu a její postupné zanořování pod povrch kutikuly. Podle Snodgrasse, z Beklemishewa (1960).

chuťové pohárky



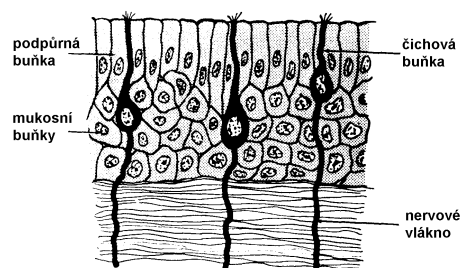
Obr. 283 Stavba chuťového pohárku obratlovců. Podle různých autorů.

Na podobném principu, i když ne v podobě ostře izolovaných souborů smyslových buněk, je stavěn **čichový epithel** obratlovců. Jsou to v podstatě opět chemoreceptory v podobě bipolárních smyslových buněk (obr. 284), umístěných různě hustě v podpůrném epithelu (a v případě suchozemských obratlovců prostoupeném i mukosními buňkami). Tyto buňky jsou na vnějším konci opatřeny chomáčkem brv (čichové vlásky). Smyslové buňky čichového epithelu se výrazně liší od smyslových buněk všech ostatních smyslových orgánů obratlovců tím, že jejich vlákna vedou (via bulbus olfactorius; viz kap. Nervová soustava) přímo do mozku (u bezobratlých to však není nijak neobvyklé). U vodních obratlovců přijímá čichový epithel chemické podněty z vody, u suchozemských ze vzduchu. V obou případech je ale zanořen pod povrch těla (s výjimkou obojživelníků ze skupiny Gymnophiona, kde je umístěn na tykadlovitých výběžcích), takže kryje stěny váčků či kanálků. Čichový orgán obratlovců embryonálně vzniká podobně jako sluchový orgán, tedy vchlípením epidermální plakody. U většiny vodních čelistnatců je to pár slepých váčků umístěných na předním konci hlavy (u žraloků na spodní straně rostra). Původně měl každý váček jediný otvor na povrch (**nozdra**, resp. **naris externa**), postupně se však tento otvor rozdělil kožní řasou (u žraloků) nebo i dalšími strukturami jako např. svaly a dokonce i kost (u Osteichthyes) na inhalační a exhalační (pár předních a zadních nozder). Toto uspořádání umožňuje trvalé proudění vody okolo chemoreceptorů. Podobně jako u žaber a plic je i čichový epithel zvrásněn do četných záhybů, které zvětšují jeho účinnou plochu. Je nutné poznamenat, že kruhoustí mají pouze jediný mediálně umístěný váček (u sliznatek má sekundárně vytvořenou komunikaci s hltanem, pravděpodobně v souvislosti s parazitickým způsobem života).

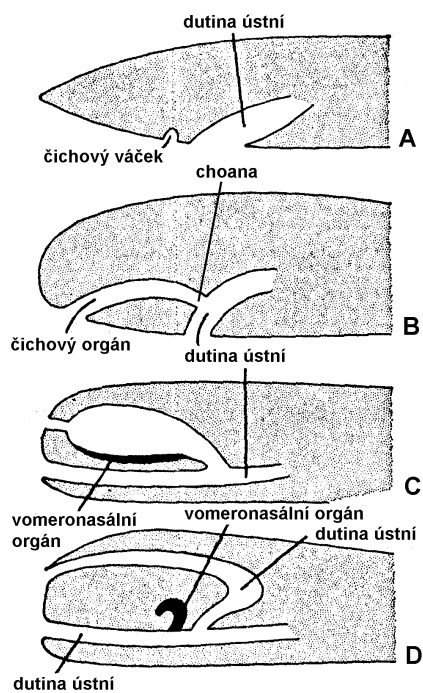
U devonských lalokoploutvých ryb skupiny Rhipidistia se však jako u jediné skupiny vodních čelistnatců vytvořila komunikace čichového váčku s ústní dutinou, která se nazývá **choana** ("vnitřní nozdra"). Obvykle se vznik choany vykládá jako důsledek přesunu zadní nozdry přes okraj čelisti na ústní patro (čemuž by napovídalo, že je umístěna vždy v těsném sousedství švu mezi premaxilou a maxilou; viz obr. 124), avšak je to pouze hypotéza bez paleontologických a embryonálních důkazů. Naopak skutečnost, že u některých zástupců těchto devonských ryb byly kromě choan zjištěny i oba páry vnějších nozder naznačuje, že choany by mohly být považovány za zbytky žaberní štěrbiny (podobně jako Eustachova trubice v případě postmandibulární štěrbin). Choana je tedy u suchozemských obratlovců exhalačním otvorem čichového orgánu, nozdra inhalačním.

Choana byla důležitou predispozicí pro přechod obratlovců na souš a proto se tento systém zachoval i u suchozemských obratlovců. I zde je však čichový epithel v různé míře zvrásněn, přičemž záhyby mohou být vyztuženy různými výběžky a lištami vybíhajícími ze stěn čichového pouzdra lebky (tyto části kostí nesou názvy jako konchy, turbinalia apod.). Následkem toho se v kanálu mezi vnější nozdrou a choanou vytvořila řada záhybů a výklenků, kam vdechovaný proud vzduchu přímo nezasahuje a kde je tudíž

čichový orgán



Obr. 284 Stavba čichového epithelu suchozemského obratlovice. Mukosní buňky produkují sekret zvlhčující čichové sliznice. Podle různých autorů.



choana

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

vomero-
nasální
orgán

čichový epithel redukován. V jednom z laterálních záhybů se však zachoval epithel s chemoreceptory a tento záhyb se posléze (u ještěřů a hadů) zcela odškrtl od hlavního kanálu, ponechává si však komunikaci s ústní dutinou. Tato dutina s chemoreceptorickým epithelem se nazývá **vomeronasální** (resp. **Jacobsonův**) **orgán**. U jiných skupin plazů (např. žely, krokodýlů) však zůstává na stadiu pouhého výklenku ve stěně kanálu mezi nozdrou a choanou. Jeho hlavní funkcí je příjem chemických podnětů z dutiny ústní (tedy nikoliv od vnější nozdry), a to buď přímo, nebo prostřednictvím jazyka; u hadů se totiž rozeklaná špička jazyka vkládá při jeho zatažení do těsného sousedství otvorů vomeronasálního orgánu. Vomeronasální orgán by tedy bylo možné považovat za orgán chuti, avšak jeho původ je v čichovém epithelu. Svědčí to o tom, jak si jsou chuťové a čichové chemoreceptory strukturně i původem blízké.

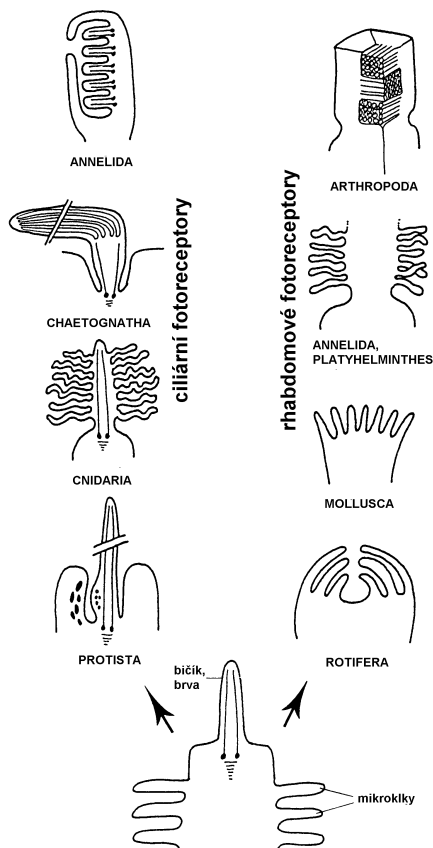
foto-
receptory

Nejvíce variabilní ze všech smyslových orgánů jsou však fotoreceptory, protože fotosensitivita je u živočichů na primitivním stupni evolučního vývoje obecnou vlastností všech ektodermálních buněk. Fotoreceptorickou (světločivnou) funkci mohou mít dokonce u některých živočichů i prostá nervová zakončení v epidermis (např. u krabů). Nicméně většina fotoreceptorů jsou morfologicky odlišitelné smyslové buňky či jejich soubory, jejichž společným rysem je, že povrch vystavený zdroji světla je pokryt krátkými brvami či klky. Obecným principem registrace světelných podnětů je přítomnost pigmentu citlivého na světlo (rhodopsin), jehož molekuly jsou schopny absorbovat světelnou energii v podobě fotonů. Tato energie způsobuje podráždění smyslových buněk. Různé modifikace rhodopsinu způsobují různou kvalitu (nikoliv intenzitu) vnímání světla, např. registraci barev. Barevné vidění není tedy záležitostí morfologické stavby oka, ale přítomnosti či absence určitých modifikací rhodopsinu a tudíž záležitostí biochemickou (např. chobotnice s dokonalým komorovým okem jsou barvoslepé).

světločivné
orgány

Již u některých jednobuněčných živočichů (zejména u bičíkovců) jsou vyvinuty světločivné orgány. Jsou to v podstatě pouze kumulace pigmentů citlivých na světlo a většinou se označují jako **světločivné skvrny** či **stigmata** (sing. **stigma**). Nelze je však ještě žádným obecným způsobem morfologicky definovat, kromě té skutečnosti, že tato skvrna je vždy při bázi bičíku. U některých (Dinoflagellata) se však vyvinuly světločivné orgány, které jsou jakoby zmenšeným komorovým okem – mají část odpovídající rohovce, čočky a sítnici, která je obklopena tmavým pozadím. Nazývají se **ocelloidy**. Uvědomíme-li si, že komorové oko mnohobuněčných je schopno registrovat obraz, nikoliv jen intenzitu světla, pak je otázka, co mohou registrovat oceloidy.

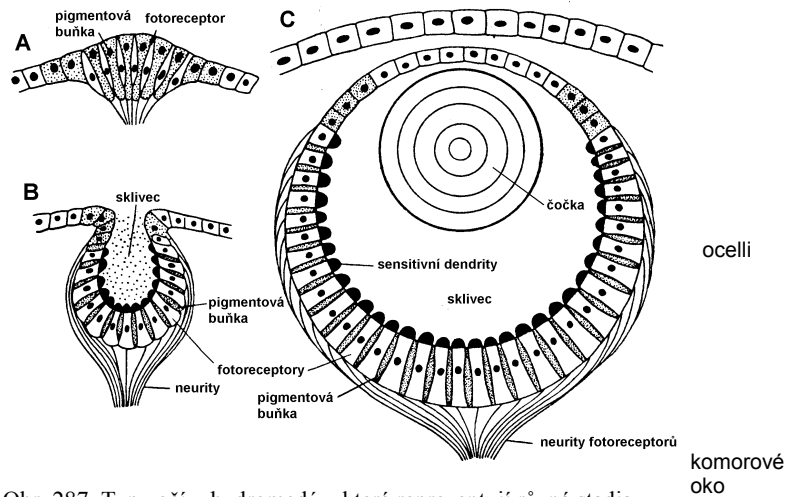
U mnohobuněčných živočichů jsou nejjednoduššími světločivnými orgány **jednobuněčné fotoreceptory**, rozmístěné většinou mezi buňkami povrchové epidermální vrstvy. Bylo již řečeno, že jejich povrch obrácený ke zdroji světla je kryt krátkými brvami či klky. Je tedy zřejmé, že fotoreceptory vnikly (stejně jako mechanoreceptory a chemoreceptory) z buněk opatřených bičíky či brvami, které fungují jako periferní smyslová vlákna (**sensitivní dendrity**). Brvy i klky mohou navzájem splývat v povrchové membrány či valy a celek se může dokonce do těla buňky zanořit. Podle toho zda na fotoreceptoru dominují brvy (cilia) či klky (splynuté klky v podobě valů se nazývají rhabdomy, jednotlivé klky rhabdomery) se rozlišují na **ciliární fotoreceptory** a **rhabdomové fotoreceptory** (a podobně oči, které z nich vznikají).



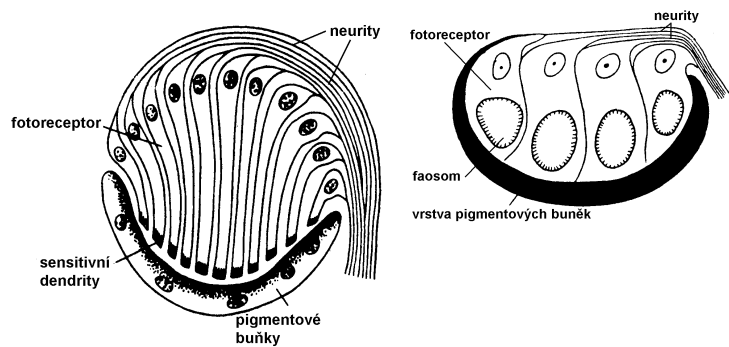
Obr. 286 Schematické znázornění modifikací ciliárních a rhabdomových fotoreceptorů s naznačením možné evoluční sekvence. Jednobuněčné tělo bičíkovce je možné považovat za prototyp ciliárního fotoreceptoru. Podle Eakina (1963).

Mezi těmito dvěma typy však existují (i když jen vzácně) přechody. Oba typy fotoreceptorů jsou výrazně fotoperiodické, což se projevuje i morfologicky. Např. u nočního pavouka *Dinopus* ve dne rhabdom zaujímá pouze 15% povrchu buňky, hodinu po soumraku však již 90%, takže příjem fotonů se zvýší ze 6% na 74%; při svítání se rhabdom během pouhých dvou hodin opět výrazně redukuje na denní stav.

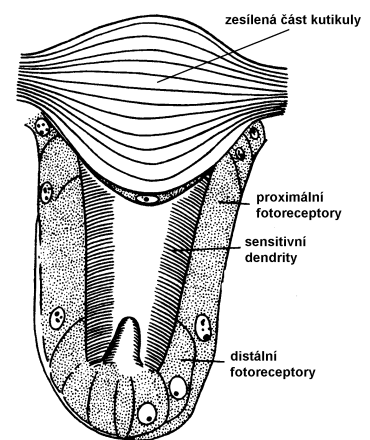
Fotoreceptory zůstávají jen na nejprimitivnějším stupni izolované, většinou se sdružují v různě složité orgány, označované jako oči. Jednoduché oči jsou pouhým seskupením fotoreceptorů v rámci okolního epidermálního epithelu. Nazývají se **oční skvrny**, resp. **ocelli**. Umožňují registrovat pouze intenzitu a případně směr přicházejícího světla. Tyto oční skvrny se mohou buď vyklenovat vně nebo (častěji) zanořovat pod povrch, čímž se vytváří tzv. **komorové oko**. Soubor fotoreceptorů se označuje jako **sítnice (retina)**. Dendrity fotoreceptorů (nebo jejich modifikace v podobě brv či mikrokliků) mohou být směřovány proti přicházejícímu světlu (taková sítnice se označuje jako **eversní**, resp. **konversní**) nebo mohou být dendrity odvrácené od přicházejícího světla (sítnice **inversní**). V tomto druhém případě se světlo registruje odrazem od podkladové vrstvy pigmentových buněk, která tvoří reflexní oční pozadí. U ploštěnců jsou však vytvořeny oči, jejichž smyslové buňky mají smyslové dendrity otočeny do nitra zvláštní vakuoly zvané **faosom**. Faosom pravděpodobně hraje úlohu vnitrobuněčné čočky. Primitivní komorové oko v podobě váčku (obr. 287B) však poskytuje pouze informace o intenzitě a směru přicházejícího světla, ale formování obrazu na sítnici je ještě velmi nedokonalé, jestli vůbec nějaké. Přitom ostrost vidění je důležitým faktorem u všech dravých živočichů (např. dravých skákavých pavouků), ať jsou na jakémkoliv stupni evolučního vývoje. Proto se v komorovém oku vyvinulo zařízení pro lom světelných paprsků a tedy pro zaostřování obrazu vznikajícího na sítnici, zvané **čočka (lens)**. Podobně jako ostatní části oka bezobratlých je i čočka ektodermálního původu a mnohdy se dokonce jedná, jako v případě larev hmyzu, o modifikované políčko kutikuly, která je samozřejmě také derivátem ektodermu (obr. 289). Toto primitivní komorové oko s čočkou vzniklou z kutikuly se nazývá **archaeomma** a je vývojovým předstupněm ommatidií složeného oka (viz dále).



Obr. 287 Typy očí u hydromedúz, které reprezentují různá stadia vývoje komorového oka. A - oční skvrna (ocellum), B - oční jamka, C - oční váček. Podle Bütschliho, z Beklemishewa (1960).



Obr. 288 Vlevo schéma oka s inverzní sítnicí, pravo schéma oka s fotoreceptory obsahujícími faosomy. Z Beklemishewa (1990).

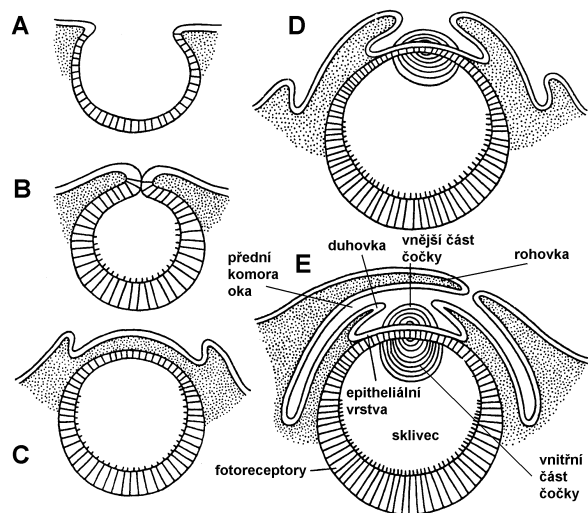


Obr. 289 Primitivní pohárkové oko (archaeomma) larvy hmyzu. Podle Beklemishewa (1960)

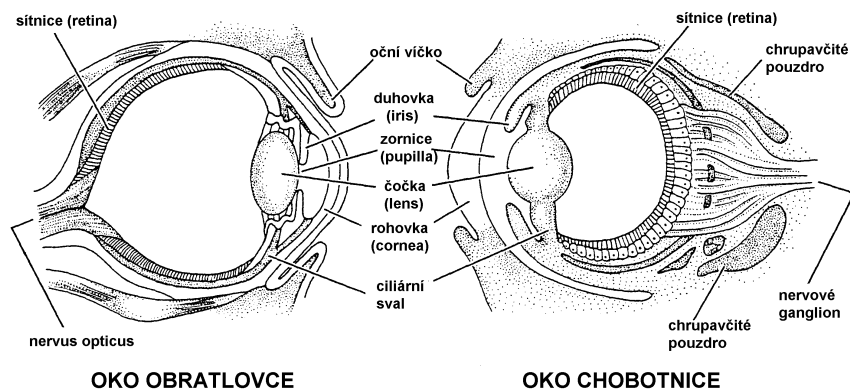
Komorové oko bezobratlých dosáhlo vrcholu svého vývoje u hlavonožců, kde je doplněno očními víčky, zornicí schopnou měnit svůj průměr a tak regulovat intenzitu přicházejícího světla, pohyblivou čočkou umožňující akomodaci a okohybnými svaly. Embryonálně však vzniká jako komorové oko s eversní sítnicí, čímž se liší od oka obratlovců (obr. 290, 291). Rovněž vznik čočky je odlišný; u hlavonožců totiž vzniká ze dvou částí, vnitřní, vznikající uvnitř očního pohárku a vnější, vznikající z povrchové vrstvy epithelu. Oční váček se zcela odškrcuje od povrchu těla, přičemž dělicí vrstvička se skládá (obr. 290C) jak z vnějšího epithelu tak i vrstvy fotoreceptorů (dělicí vrstvička zůstává zachována v čočce i v dospělosti). Z vnější epithelové vrstvičky se

diferencují radiálně uspořádaná vlákna **ciliárního svalu** (skládajícího se ze sfinkterů i dilatátorů), který otvírá a uzavírá otvor, zvaný **zornice (pupilla)**. Sval je uložen v duplikatuře pigmentované pokožky, zvané **duhovka (iris)**, která tvoří okraje zornice. Přes celé oko se přesouvá ještě podobná vnější duplikatura, zvaná **rohovka (cornea)**. Vytváří se tím přední komora oční, která v mnoha případech zůstává otevřena na povrch otvůrkem. U chobotnic se zcela na povrchu vytvářejí z dalších duplikatur pokožky očního víčka. Celá oční bulva je u dospělých vyztužena chrupavčitém pouzdem (**sclera**), ke kterému se upínají okohybné svaly. Hlavonožci drží mezi všemi živočichy rekord ve velikosti oka – u příslušníků rodu *Architeuthis* dosahuje oko 40 cm v průměru a sítnice obsahuje až 10^{10} fotoreceptorů (pro srovnání: v lidském oku jich je 10^8). Tato skutečnost a strukturální podobnosti s okem obratlovců naznačují, že způsob vidění příslušníků obou těchto skupin živočichů musí být velmi podobný (obr. 291).

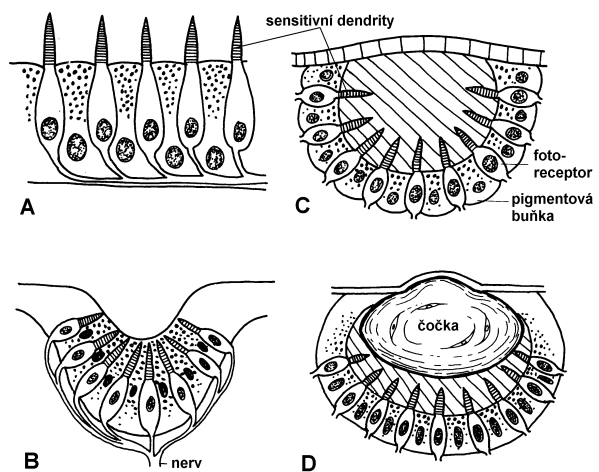
Komorové oko opatřené čočkou a odrazovou vrstvou v podobě vrstvy pigmentových buněk v uspořádaných do váčku se vyvinulo již u velmi primitivních živočichů (obr. 287). Odhaduje se, že jeho vývojová sekvence (přestože ne



Obr. 290 Ontogenetický vývoj oka hlavonožce. Podle Langa, z Beklemishewa (1960).



Obr. 291 Porovnání stavby oka obratlovců a chobotnice. Nápadné jsou strukturální podobnosti, ale embryonální původ je odlišný. Podle různých autorů, z Brusca a Brusca (1990).



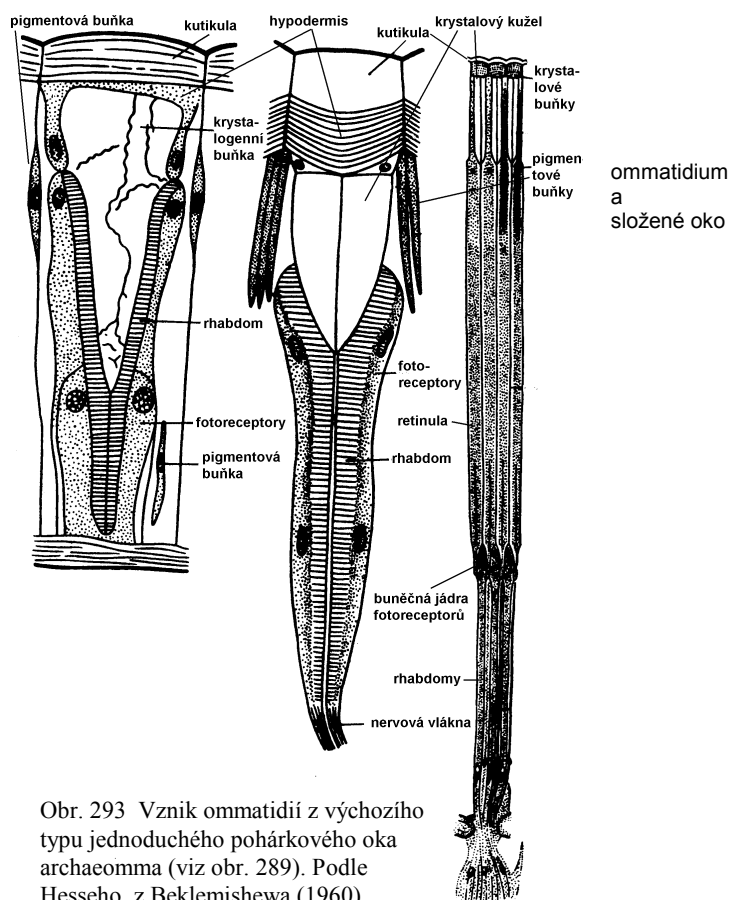
Obr. 292 Postupný vznik komorového oka z pigmentových skvrn (A), světločivného epithelu vnořeného pod povrch těla do pohárkovitého útvaru (B), který překryla vrstva epithelu (C), z něž se pak vytvořila čočka (D). Podle Barnese a kol. (1993).

komorové oko opatřené čočkou a odrazovou vrstvou v podobě vrstvy pigmentových buněk v uspořádaných do váčku se vyvinulo již u velmi primitivních živočichů (obr. 287). Odhaduje se, že jeho vývojová sekvence (přestože ne

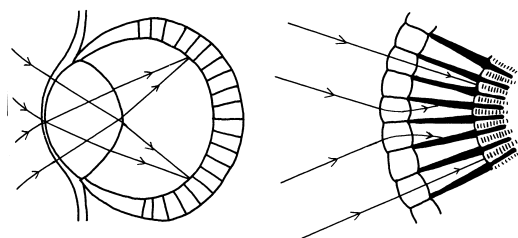
vždy dospěla do konečného stadia) proběhla nezávisle ve 40 až 65 fylogenetických liniích; jinými slovy, oko vzniklo během fylogeneze živočichů překvapivě mnohokrát.

Z primitivního komorového nebo spíše pohárkovitého oka typu *archaeomma*, které se nachází např. u larválních stadií hmyzu (obr. 289) se vyvinulo tzv. **ommatidium**. Ommatidia se však obvykle sdružují ve větším počtu (např. *Daphnia* jich má 22, krab *Leptograpsus* několik tisíc) do podoby tzv. **složených očí**. Tyto zrakové orgány vznikly tak, že se jednotlivá *archaeommata* nahloučila těsně k sobě a navzájem je oddělily silně protažené pigmentové buňky, které (při pohledu od povrchu těla) rozdělily průhlednou kutikulu na polygonální políčka (**corneoly**, sing. **corneola**). Celý útvar se následkem shlukování ve větším počtu ztenžil a prodloužil, což se projevilo také na dutině pohárku, která byla vyplněna průhlednou hmotou (**sklivce**). V důsledku toho se při dně pohárku začaly citlivé dendrity fotoreceptorů, splynulé v rhabdomy, svými distálními konci dotýkat (obr. 293 vlevo). V dalším vývojovém stadiu začaly některé buňky sklivce produkovat krystalové jehlany. Fotoreceptory jsou uspořádány ve dvou vrstvách těsně se dotýkajících svými rhabdomy, přičemž shora se mezi ně zaklíňují zmíněné jehlany. Soubor fotoreceptorů jednoho ommatidia se nazývá **retinula**. U pokročilejších typů hmyzu se zachovává pouze jediná vrstva fotoreceptorů (jednovrstevná retinula). Počet fotoreceptorů v rámci jednoho ommatidia je taxonomicky konstantní (u hmyzu např. 8). Jednotlivá ommatidia jsou navzájem kompletně oddělena mezivrstvami pigmentových buněk.

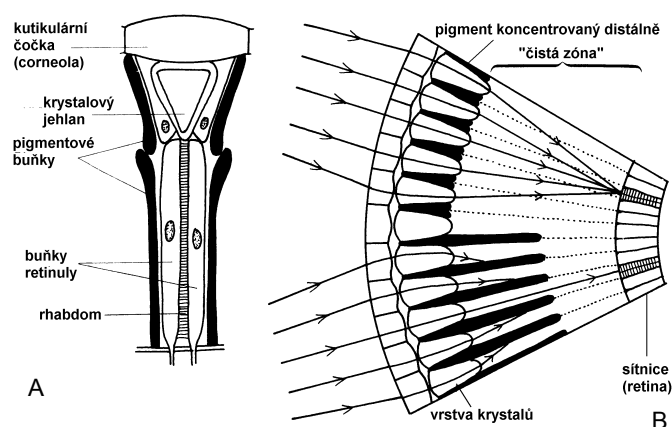
Složené oči jsou tudíž orgány, které se skládají z velkého množství stejných, původně samostatných pohárkovitých očí, které se přeměnily v ommatidia. Někdy jsou označovány jako mozaikové oči, protože výsledný obraz se skládá z oddělených výseků jednotlivých ommatidií. Předpokládá se, že velmi dobře registrují pohyb, ale rozlišovací schopnost je patrně velmi malá. Zatímco na konkávní sítnici komorového oka vzniká převrácený obraz, je sítnice složeného oka vyklenutá a v souboru tedy tvoří vzpřímený obraz. Složené oči nejsou charakteristickým rysem



Obr. 293 Vznik ommatidií z výchozího typu jednoduchého pohárkovitého oka *archaeomma* (viz obr. 289). Podle Hesseho, z Beklemishewa (1960).



Obr. 294 Rozdíl mezi vznikem obrazu v komorovém oku (vlevo) a ve složeném oku (vpravo). Podle Barnese a kol. (1993).



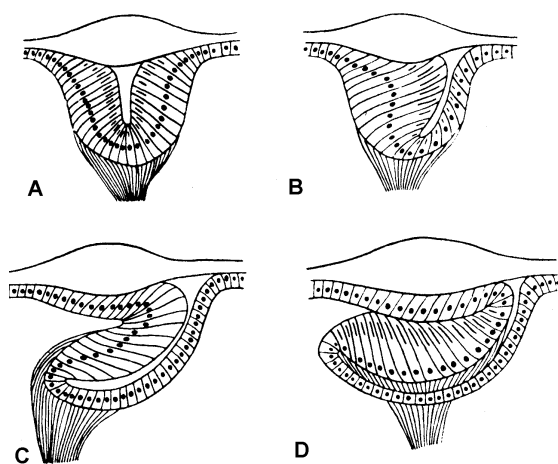
Obr. 295 Podélný schématický řez ommatidiem apozičního složeného oka (A) a dráhy světelných paprsků v superpozičním oku ve stavu adaptace na světlo (spodní polovina obrázku) a tmu (horní polovina) (B). Podle Wigglesworthe (1972) a Barnese a kol. (1993).

jen určitých taxonů; mezi členovci jsou vyvinuty u hmyzu, ale chybí (pravděpodobně z uvedeného důvodu) např. u pavouků. Naproti tomu jsou vzácně vyvinuty u měkkýšů.

Přesnost složeného oka závisí na geometrii uspořádání ommatidií, konkrétně na úhlu, který mezi sebou podélné osy ommatidií svírají. Ostrost vidění je tím větší, čím větší počet ommatidií oko obsahuje a čím menší úhel mezi sebou svírají (zůstaneme-li u srovnání s mozaikou, tak i zde platí, že obraz složený z velkého počtu drobných políček je přesnější než obraz složený z malého počtu velkých segmentů). Světlo přichází do rhabdomu z distální strany přes kutikulární čočku a krystalový jehlan, a je rhabdomem vedeno jako světelným vláknem. V některých typech složeného oka se obrazy sousedních ommatidií více či méně překrývají, čímž se nevýhody mozaikového efektu eliminují. Některá ommatidia jsou dokonce směřována naprosto stejně, takže se daný segment mozaiky při vidění dubluje a u některých koryšů dokonce registruje šestnásobně (šest ommatidií směřuje naprosto stejně). Tento typ “zálohovaného” vidění nepochybně předpokládá zpracování získaných informací ve značně výkonném centrálním nervovém systému.

Kromě toho se jednotlivé typy složeného oka liší stupněm a povahou funkční izolace ommatidií. Tzv. **apoziční oči** jsou tvořeny ommatidii, která jsou navzájem zcela izolována pigmentovými buňkami, takže veškeré světlo přichází pouze kutikulární čočkou příslušného ommatidia (obr. 295A). Takové oči jsou adaptovány na denní světlo a mají je např. včely. Naproti tomu **superpoziciční oči** jsou tvořeny ommatidii, ve kterých se mohou pigmentové buňky prodlužovat či zkracovat (obr. 295B) nebo alespoň se jejich pigment může koncentrovat v distálních částech buňky, čímž vzniká jakási “čistá zóna”, kde sousední ommatidia nejsou odstíněna. Dochází k tomu za tmy, a světlo přicházející čočkami jednotlivých ommatidií se v této proximální vrstvě soustřeďuje do rhabdomu jediného ommatidia, čímž se maximalizuje vnímání světla malých intenzit (i když na úkor ostroty vidění). Změna koncentrací pigmentu je kontrolována hormonálně.

inverzní
oko



Obr. 296 Vznik inverzního oka, dokumentovaný v embryogenezi štíra. Podle Ivanova, z Beklemishewa (1960).

Před popisem oka obratlovců, které má inverzní sítnici (viz str. 163), je nutné se zmínit, jak taková sítnice vzniká. Možné vysvětlení poskytuje ontogenetický vývoj mediálního oka štíra (obr. 296) nebo pavoukoců. V raném ontogenetickém stadiu vzniká pohárkovitý útvar z vchlípeného ektodermu, velmi podobný oku larvy hmyzu (archaeomma; viz obr. 289). V dalším vývoji se silně projeví asymetrický růst, takže se jedna boční stěna pohárku prohne do jeho dutiny, čímž vzniknou tři vrstvy: původní dno pohárku, obrácená vrstva fotoreceptorů (neurity jsou tedy otočeny vně), a vnější vrstva (je orientována opět stejně jako dno). Čočka vzniká z kutikuly na vnější vrstvě (a částečně i z vnější smyslové vrstvy). Mezi dnem a inverzní vrstvou se zachovává sklivec, který se modifikuje v reflexní vrstvu. Světlo tedy musí nejdříve projít tělem buňky

(fotoreceptoru), dopadnout na reflexní vrstvu a odtud směřuje k rhabdomům.

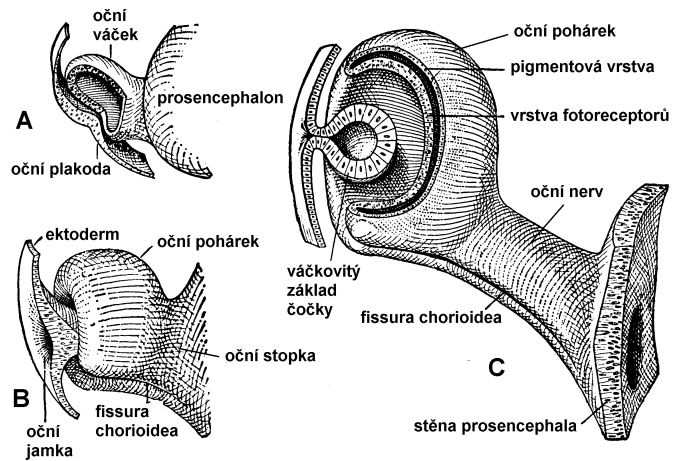
oko
obratlovců

Přes nápadné strukturální podobnosti vzniká oko obratlovců embryonálně z poněkud jiných základů, i když stěžejním materiálem je i tady ektoderm (přesněji řečeno neuroektoderm). Ve stavbě oka se však výrazně uplatňuje rovněž mesenchym mesodermálního původu. Prvním náznakem vyvíjejícího se oka je laterální výchlipka na každé straně prosencephala (viz kap. Nervová soustava), která na konci zbytnuje ve **oční váček**. Celý tento útvar roste proti stěně hlavy až dosáhne ektodermu; přitom však stále zůstává spojen s mozkem dutou stopkou. Záhy se však vnější stěna váčku začne prolamovat do jeho nitra, čímž vzniká **oční pohárek**, jehož stěny

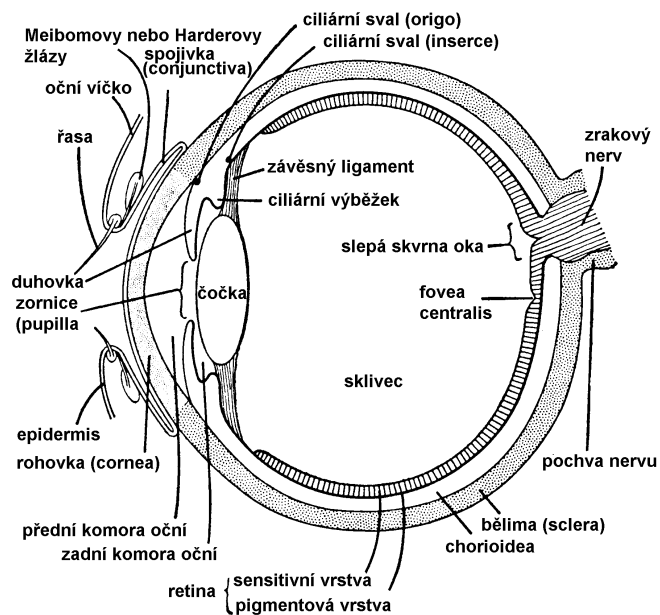
jsou tudíž zdvojené. Na ventrální straně pohárku i stopky zůstává po určitou dobu štěrbinu zvaná **fissura chorioidea**, kterou přicházejí do vyvíjejícího se oka krevní cévy. Je to embryonální útvar, který v určitém stadiu vývoje oka zaniká (zachovává se však u dospělých ryb). Vnitřní vrstva pohárku se přetváří ve vrstvu fotoreceptorů a podpůrných buněk zvanou **sítnice (retina)**, vnější list se mění v pigmentovou reflexní vrstvu sítnice, tzv. **tapetum nigrum**. Okrsek ektodermu v úrovni vyvíjejícího se pohárku zesiluje do podoby epidermální plakody, která se začne do očního pohárku vchlipovat. Vzniká tak základ **čočky (lens)**, který se záhy zcela odškrtí od povrchového ektodermu a ponoří se do vácíku. Na povrchu oční bulvy se posléze diferencují pochvy z mesodermálního mesenchymu; je to **cévnatka (chorioidea)**, z níž vzniká podstatná část ciliárního svalu a rovněž část duhovky. Zcela na povrchu je oční bulva kryta **bělimou (sclera)**.

Sclera je u primitivních vodních čelistnaticů a suchozemských tetrapodů s výjimkou savců a moderních skupin obojživelníků tvořena kostí (drobné ploché kosti skládající sklerotikální prstenec; tyto kosti vznikají z chrupavky a jsou homologní s čichovým a sluchovým pozdrem lebky; viz str. 75 a obr. 136). U recentních kruhoústých a savců se však osifikační proces zablokoval (podobně jako na jiných částech lebky), takže oční pouzdro je tvořeno pouze vazivem. U všech dospělých obratlovců sclera přirůstá v podpovrchových částech ke kůži a přechodný pruh tenké kůže se nazývá **spojivka (conjunctiva)**. Vpředu je sclera průhledná (její refrakční index je stejný jako u vody) a nazývá se **rohovka (cornea)**.

Vnitřní vrstva původem z mesodermu se nazývá **cévnatka (chorioidea)**, protože obsahuje hustou pletěň krevních kapilár. Navíc je pigmentována, takže absorbuje dopadající světlo. U mnoha nejrůznějších typů obratlovců se při povrchu této vrstvy vyvinula další, zvaná **tapetum lucidum**, která světlo odráží (běžně se vyskytuje u nočních šelem). Je založena na fyzikálních vlastnostech pojivových vláken nebo vláknitých krystalů guaninu; obojí odráží světelné paprsky. Vpředu chorioidea přechází na hranu původního očního pohárku a vytvářejí spolu **duhovku (iris)**. Duhovka vytváří okraj otvoru, kterým do oka přichází světlo; tento otvor se nazývá **zornice (pupilla)**. Duhovka je výrazně pigmentována a obsahuje tzv. vnitřní svaly oka. Tyto svaly jsou buď příčně pruhované (plazi, ptáci), nebo hladké (oobojživelníci, savci), nebo jsou přítomny oba typy (např. u krokodýlů). Slouží k tomu, aby zvětšovaly či zmenšovaly průměr zornice a tím regulovaly množství přicházejícího světla do oka. U nočních obratlovců je zornice v podobě svislé štěrbiny.

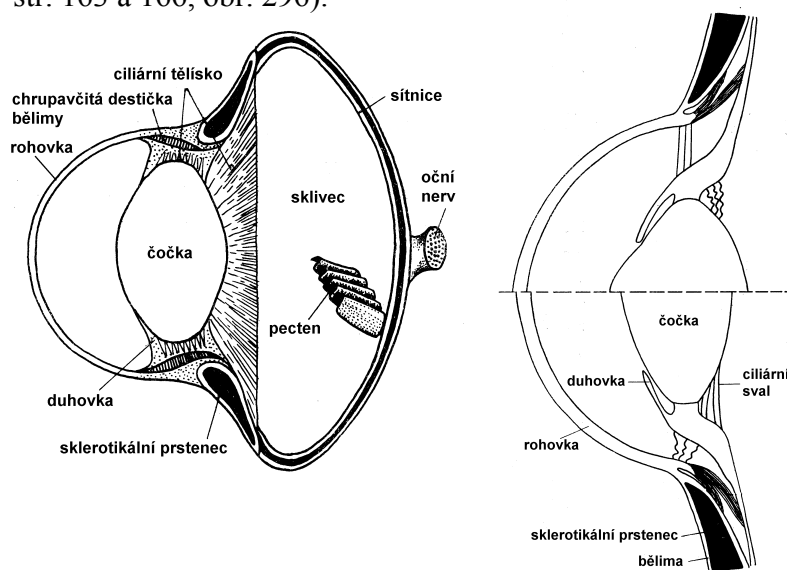


Obr. 297 Embryonální vývoj oka obratlovců. Podle Areye, z Romera (1970).



Obr. 298 Obecná stavba oka obratlovce. Podle Smithe (1960).

Vlastní světločivná vrstva oka je **sítnice (retina)**, která vzniká z embryonálního očního pohárku. Původní dvě vrstvy však u dospělého živočicha splývají dohromady, přičemž vnější je rudimentární a obsahuje pouze pigmenty, smyslovou funkci má pouze vnitřní list (**pars optica retinae**). Jeho vnější část, těsně pod zmíněnou pigmentovou vrstvou, se skládá z **tyčinek a čípků**, které představují vlastní fotoreceptory. To je případ typického oka u savců; u jiných obratlovců nejsou však oba typy fotoreceptorů tak dobře rozlišitelné. Sensitivní dendrity těchto buněk směřují vně, tedy k cévnatce (a tudíž i k vnější pigmentové vrstvě sítnice). Pod touto vrstvou je zóna, ve které jsou uložena buněčná jádra fotoreceptorů. Pod ní lze odlišit ještě jednu podobnou vrstvu, což je vrstva jader **bipolárních buněk**, a pod ní vrstvu **gangliových buněk**; všechny tyto vrstvy přenášejí vzruchy od fotoreceptorů k vláknům zrakového nervu. Z uvedeného je patrné, že fotoreceptory směřují k periferní pigmentové vrstvě a že jde tedy o případ inverzní sítnice (srv. str. 163 a 166, obr. 296).



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).

V oku savců mají tyčinky a čípky rozdílnou funkci: obecně vzato čípky zajišťují ostré vidění a vnímání barev, tyčinky pouze rozmazané a nezřetelné vidění a vnímání pouze černobílých kontrastů. Protože čípky jsou kumulovány do centrální oblasti sítnice a tyčinky spíše na periférii, je centrální oblast (**area centralis**, resp. u člověka **macula lutea***) oblastí nejostřejšího vidění. Uprostřed této skvrny může být prohlubeň (**fovea centralis**). U ptáků a rovněž u některých plazů jsou přítomny dvě takové oblasti ostrého vidění místo jediné; jedna směřuje v ose vidění do strany, druhá v ose vidění dopředu, což zdokonaluje

vidění při letu. Nervová vlákna gangliových buněk se sbíhají po vnitřním povrchu sítnice do poměrně malého okrsku, v němž se zanořují a jako jednotný svazek prorážejí sítnici na vnější stranu oka, kde pokračují jako oční nerv. V místě, kde je sítnice takto porušena samozřejmě chybějí fotoreceptory a proto zde vzniká tzv. **slepá skvrna**.

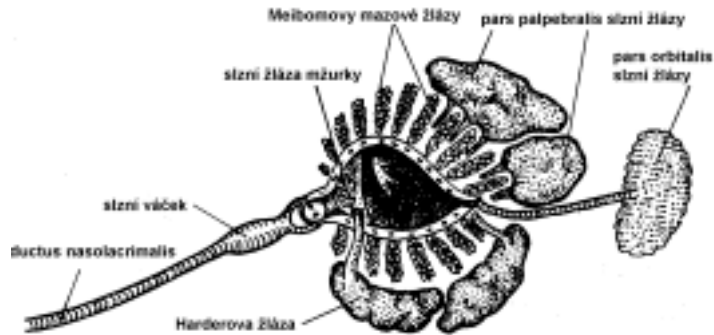
Z ektodermu vzniká **čočka (lens)**, jejímž účelem je lom světelných paprsků přicházejících do oka a tím zaostřování obrazu vznikajícího na sítnici. Mezi čočkou a rohovkou je **přední komora oční**, mezi čočkou a duhovkou je malá **zadní komora oční**. Obě jsou vyplněny čirou tekutinou odlišnou od sklívce; uvnitř oka je pak dutina vyplněná **sklívcem**. Zaostřování (akomodace) oka se děje změnou vzdálenosti čočky od sítnice a změnou jejího tvaru; obojí mění ohniskovou vzdálenost. U suchozemských obratlovců funkci čočky doplňuje rohovka a proto je čočka poměrně plochá. U vodních obratlovců je však čočka jedinou součástí oka, která zajišťuje akomodaci a proto je kulovitá a navíc umístěna poměrně daleko před sítnicí. U kruhoustých není fixována k ostatním částem oka a akomodace se děje pouhými změnami tlaku v přední a zadní komoře oka, přičemž tvar čočky se nemění. U čelistnatců je však čočka zavěšena na prstenci radiálně uspořádaných svalových vláken, tzv. **ciliárním tělísku** (resp. **ciliárním svalu**, který je

* Český ekvivalent názvu macula lutea je "žlutá skvrna"; žlutou se však jeví pouze u lidské mrtvolky, zaživa je naopak o něco červenější než okolí.

mesodermálního původu), který k čočce přichází od spojeného předního okraje sítnice a cévnatky. Akomodace se však stále děje posouváním čočky směrem do přední komory oční, nikoliv změnou jejího tvaru (čočka je rigidní, tuhý útvar). U amniot se naproti tomu akomodace děje především změnou tvaru čočky, přičemž hlavní úlohu zde má ciliární sval.

Do komory oka mohou prominovat různé útvary, které mají význam při výživě oka, možná však také pro zvýšení ostrosti vidění. Je to např. **processus falciformis** u ryb skupiny Teleostei, a papilární kužel u plazů (u ptáků modifikovaný v tzv. hřebínek, resp. **pecten**).

K vnějšímu povrchu oka se připojují **přídavné orgány oka**. Jsou to **oko-hybné svaly** (viz str. 91-92 a obr. 158) a u suchozemských obratlovců **oční víčka** (záhyby kůže chránící oko před mechanickým poškozením a vyschnutím). U ptáků a mnoha plazů (ne však např. u krokodýlů) je vyvinuta ještě tenká duplikatura průhledné kůže, zvaná **mžurka** (resp. **membrana nicticans**); je fixována k přednímu (resp. mediálnímu) koutku oka. Někteří plazi mají oční víčka srostlá a průhledná. Vlhkost oka suchozemských obratlovců zajišťují **slzní žlázy** (resp. **glandulae lacrimales**). Slzy zároveň pohybem víček povrch oka omývají. Poněkud odlišná je **Harderova žláza**, která produkuje olejovitou substanci. V této souvislosti je nutné se zmínit o kanálku, který spojuje oko s nosní dutinou. Nazývá se **slzovod (ductus nasolacrimalis)** a odvádí přebytečné slzy.



Obr. 300 Přídavné žlázy oka savce a ductus nasolacrimalis. Z Grodzinského a kol. (1976).

Fotosensitivními orgány obratlovců mohou být i různé váčkovité vychlípeniny z dorzální strany diencephala (viz kap. Nervová soustava), konkrétně z její části označované jako **epithalamus**. Základem je **neuroepifýza**. Obvykle se člení se dvě části, **parapineální** a **pineální**. Nejsou umístěny v mediální rovině a jen jedna z nich prominuje na povrch lebky v tzv. pineálním otvoru. Ten je umístěn buď mezi frontálií nebo mezi parietálií, přičemž tato variabilita souvisí s odlišnou velikostí mozku a lebeční schránky u různých skupin obratlovců.

U některých hadů (chřestýši) se vyvinuly speciální **thermoreceptory**, kterými jsou schopni vnímat tělesnou teplotu své kořisti na vzdálenost jednoho až dvou metrů. Jsou umístěny v jamkách nad svrchní čelistí a mají podobu váčků vystlaných bohatě prokrvenou tkání s početnými nervovými zakončeními.

Kromě exteroceptorů, které registrují podněty zvnějšku a mají podobu odvozenou od buněk povrchového obrveného epithelu jsou uvnitř těla receptory v podobě nervových zakončení u příčně pruhovaných svalů (případně jejich šlachových úponů), které se nazývají **proprioceptory**. Podobná nervová zakončení jsou i v okolí vnitřních orgánů, které většinou souvisejí s trávicí trubicí. Nazývají se **interoceptory** a u obratlovců jsou napojeny na vegetativní systém (viz kap. Nervová soustava).

Řada živočichů je schopna registrovat změny atmosférického tlaku, magnetické pole a některé další podněty, avšak morfologicky diferencované orgány s tímto účelem se prozatím nepodařilo identifikovat.

přídavné
orgány oka

neuro-
epifýza

Nervová soustava

Nervová soustava plní v těle živočicha funkci přenosu vzruchů přijímaných z vnějšího nebo vnitřního prostředí do ostatních částí těla a zajišťuje jeho koordinovanou reakci. Na této úrovni funguje již jednobuněčný organismus, přestože u něj nervová soustava ještě není vyvinuta. Přesto jsou některé jednobuněčné organismy již schopny reagovat např. koordinovaným pohybem brv na světelné či jiné podněty a ke zdroji podnětu se buď přibližovat nebo se od něj vzdalovat.

Pravá nervová soustava, která se skládá ze sítě nervových buněk se však vyvinula až u mnohobuněčných živočichů. Skládá se z **receptorů** umístěných ve smyslových orgánech, které přijímají podněty z vnějšího prostředí (**exteroreceptory**), nebo umístěných ve vnitřních orgánech, jako např. ve stěně trávicí trubice nebo cév (**interoreceptory**, **proprioceptory**). Receptory mohou být v nejjednodušších případech jen v podobě volných zakončení výběžků neuronů v prostoru mezi epithelovými buňkami. Vzruch z receptorů převádějí **nervové buňky (neurony)**, které jsou svými výběžky (nervovými vlákny) ve vzájemném kontaktu a které zajišťují přenos vzruchu do výkonného orgánu (**efektoru**), což může být např. sval nebo žláza. V nejjednodušším případě fungují periferní výběžky nervové buňky jako receptor, zatímco jiné výběžky téže buňky se přikládají přímo k efektoru. Zpravidla se však mezi receptor a efektor vkládá více nervových buněk. Průběh vzruchu mezi receptorem a efektem se nazývá **reflex**.

Nervová soustava u nejprimitivnějších mnohobuněčných živočichů (Porifera) není ještě morfologicky diferencována, a to ani na buněčné úrovni. Nebyly zde zjištěny nervové buňky ani žádné smyslové orgány. Přesto však houby na podněty z vnějšího prostředí reagují (např. otevřením či uzavřením oskula, ostií, imobilizací choanocytů apod.). Nejběžnější reakcí je uzavření všech částí systému, kterým proudí do gastrocoelu voda. Šíření podnětů v těle houby se pravděpodobně děje chemickou cestou nebo mechanickými stimuly sousedních buněk. Ke kontrakcím myocytů (viz str. 82 a obr. 147) dochází buď autonomně (tzn. že myocyty fungují zároveň jako receptory i efekory) nebo prostřednictvím plasmatických výběžků, kterými se tyto buňky (případně i s pinakocyty) vzájemně dotýkají. Nicméně bylo zjištěno, že rychlost přenosu vzruchu v těle houby je mezi 20 a 30 cm za vteřinu, což poněkud zpochybňuje hypotézu o chemickém šíření vzruchu, neboť chemický přenos je vždy relativně pomalý.

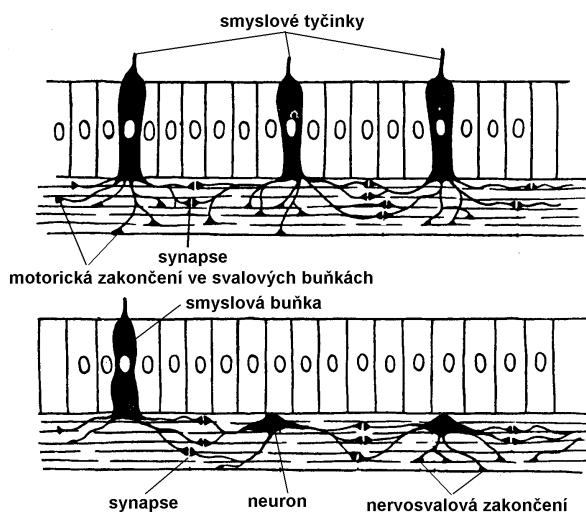
Nejprimitivnější morfologicky diferencovaná nervová soustava je tvořená sítí konstantně spojených nervových buněk, bez zřetelné koncentrace ve větší shluky. Taková nervová soustava

se nazývá **rozptýlená**, resp. **difúzní**. Místa kontaktu mezi buněčnými výběžky jednotlivých nervových buněk se nazývají **synapse**. U polypových forem žahavců byly zjištěny v této nervové síti převážně nepolarizované synapse, tzn. výběžky nejsou ještě diferencovány v dendrity a neurity, a vzruchy mohou proto procházet přes synapse v obou směrech. V takové síti se vzruchy šíří všemi, tedy i protichůdnými směry, a neprobíhají ještě mezi receptorem a efektem po jednosměrné dráze. Je to pochopitelné, protože u přisedlých živočichů s paprscitou souměrností podněty přicházejí ze všech stran a receptory proto nejsou lokalizovány jen do určitých částí těla. Lze rozlišit dva typy neuronů: multipolární, s mnoha krátkými výběžky, zajišťují lokální reakce, bipolární či tripolární buňky mají dva až tři dlouhé výběžky, kterými

schema
nervové
soustavy

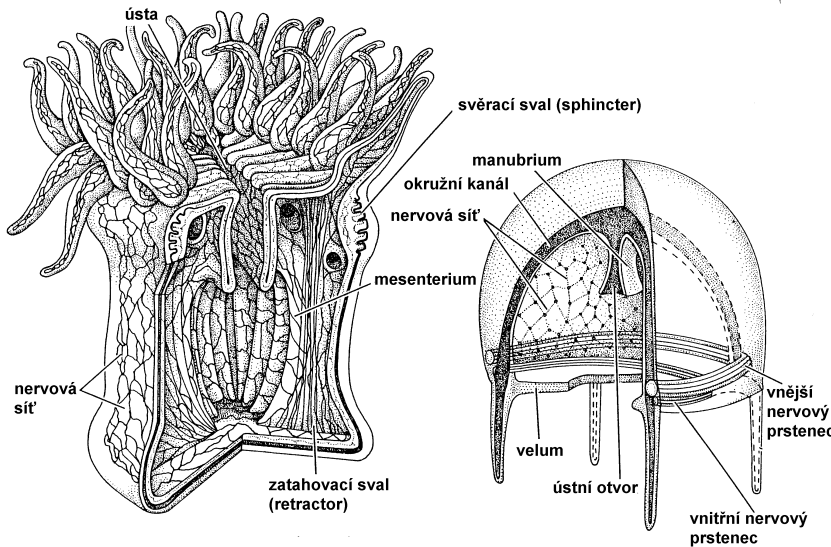
nervová
soustava
živočišných
hub

difúzní
nervová
soustava



Obr. 301 Schematické znázornění pravděpodobného vzniku neuronů přeměnou smyslových buněk vmezeřených v epidermálním ektodermu nebo entodermálním gastrodermu (nahore) a jejich zanořením pod bázi epitheliální vrstvy (dole). Podle Beklemishewa (1960).

zajišťují spojení na větší vzdálenost. Přenos vzruchů v difúzní soustavě je poměrně pomalý, mezi 4-15 cm za vteřinu. Tato nervová soustava je u žahavců (jak u polypů tak i medúz) vytvořena v podobě dvou vrstev, z nichž jedna je mezi epidermis a mesenchymovou vrstvou, druhá je



Obr. 302 Nervová soustava žahavců. Vlevo polyp korálnatců (reprezentovaný mořskou sasankou *Anemone*), vpravo schema medúzy, kde kromě difúzní části jsou vytvořeny i dva prstence při bázi zvonu. Z Brusca a Brusca (1990).

uložena hlouběji, mezi mesenchymem a entodermální vrstvou trávicího epithelu (gastrodermu). V oblasti ústního otvoru jsou obě vrstvy neuronů spojeny, což má nepochybně souvislost s procesem invaginace během gastrulace (viz obr. 12 nahoře). Předpokládá se, že tato dvojvrstevná difúzní soustava vznikla v těsné návaznosti na ektodermální a entodermální epithel. Charakteristickým rysem difúzní soustavy je, že každý její okrsek může reagovat autonomně, to znamená že např. oddělená část těla si zachovává vlastnosti celé

soustavy (tedy přijímat podněty i reagovat). Přesto však již na tomto stadiu evolučního vývoje byly zjištěny i synapse polarizované, v nichž se podněty šíří jen jedním směrem. Souvisí to s tím, že již u korálnatců se koncentrují shluky neuronů do mesenterii a do oblasti okolo ústního otvoru, a že se zde vytváří primitivní svalový systém (str. 84). Podobně u medúz lze pozorovat prstencovité koncentrace neuronů, což souvisí s existencí primitivních smyslových orgánů a periodickými stahy okrajů kloboukovitého těla. Je důležité znovu upozornit na skutečnost, že nervová soustava evolučně vznikala v úzké souvislosti s diferenciací svalové soustavy.

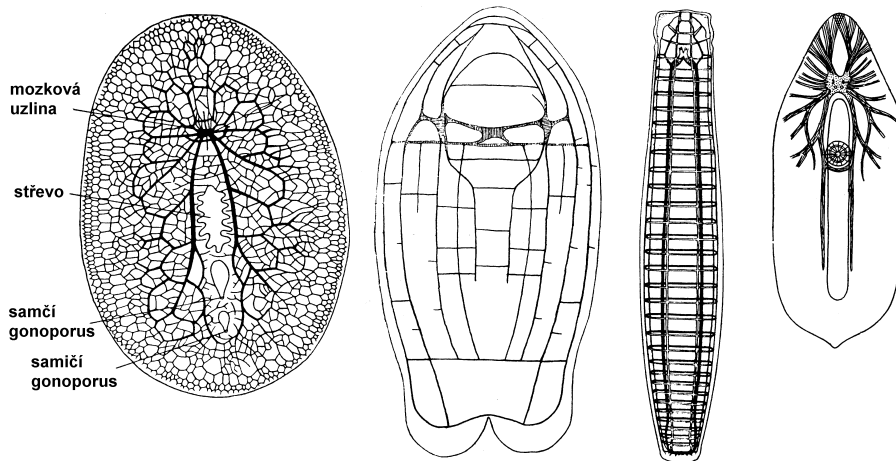
U bilaterálně souměrných živočichů, kteří se aktivně pohybují jedním směrem se však část sítě kumuluje do podoby jednoho či více **nervových center**, která zpracovávají informace přicházející v podobě vzruchů a koordinují reakci organismu. Tato centra se tedy vkládají mezi receptory a efekty. Nervová soustava, jejíž některá část je kumulována do podoby nervových center se nazývá **centralizovaná**. Kromě nervových center (nazývaných **centrální nervová soustava, CNS**) je tvořena sítí periferních nervů (tato část se nazývá **periferní nervová soustava, PNS**). Periferní nervy vedoucí vzruchy do CNS se nazývají obecně **aférentní**. Jejich speciálním typem jsou **nervy senzitivní**, resp. **proprioceptivní**, které přivádějí vzruchy z oblastí mimo speciální receptory (např. ze svalů či vazivových struktur pohybového aparátu; viz též kap. Smyslové orgány). Pokud však přicházejí ze specifických receptorů, nazývají se **nervy sensorické**. Periferní nervy vedoucí vzruchy z CNS se obecně nazývají **eférentní**, a jsou opět dvojího druhu: pokud obsahují vlákna, která vedou impulsy k příčně pruhovaným svalům, nazývají se tato vlákna **motorická**. Pokud končí ve žlázách, cévách nebo hladkém svalstvu, nazývají se vlákna **autonomní**, resp. **vegetativní**.

Mezi difúzní a centralizovanou soustavou existují přechody, které dokazují postupnou kumulaci neurální hmoty v hlavové části a vznik bilaterálně souměrných nervových pruhů, vedoucích z hlavové části do těla. Nervová tkáň se tak postupně člení na centrální a periferní nervovou soustavu. Řadu těchto přechodných typů můžeme vidět u ploštěnců. Doprovodným rysem tohoto přechodu je zánik entodermální nervové sítě (patrně ne však u všech živočichů; viz dále). Dalším obecným trendem je vzrůstající počet unipolárních synapsí a redukce počtu nervových pruhů.

schema
centralizo-
vané
nervové
soustavy

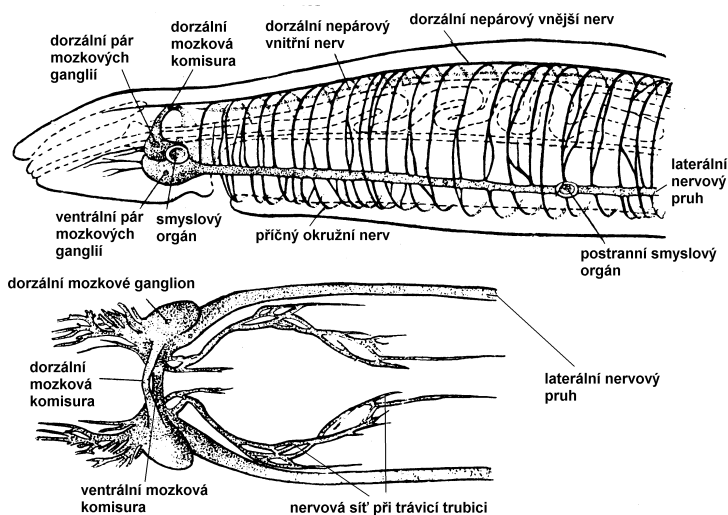
typy
centrální
nervové
soustavy

Centrální nervová soustava může být tvořena řadami shluků nervových buněk, tzv. nervových uzlin (ganglií). Tento typ se označuje jako **gangliová soustava**. Největší ganglion je umístěno v hlavové části těla (tedy ve směru pohybu); nazývá se **mozkové ganglion**. Od něj obvykle odstupují jeden nebo více nervových pruhů, které se táhnou podélně celým tělem. Na nich se mohou vytvářet další uzliny (ganglia), které se obvykle označují podle orgánu, který leží v sousedství (např.



Obr. 303 Postupná přeměna difúzní nervové soustavy v soustavu centralizovanou, dokumentovaná na různých typech ploštěnců (zleva *Planocera*, *Polychoerus*, *Bothrioplana*, *Mesostoma*). Podle různých autorů, z Beklemishewa (1960).

ganglion umístěné nad jícnem se nazývá nadjícnové apod.). Do uzlin, které jsou vytvořeny na podélných pruzích se vzruchy dostávají z periferních nervů a naopak tyto nervy vedou podnět k výkonnému orgánu. Lze zde vysledovat jasnou tendenci k oddělení dostředivých (většinou sensorických) vláken od vláken odstředivých (motorických). Části soustavy (včetně uzlin) po obou stranách těla jsou navzájem propojeny spojkami (komisurami), takže zadní části těla mohou reagovat nezávisle na páru mozkových uzlin. Protože tento typ centrální nervové soustavy má podobu žebříku, označuje se jako **nervová soustava žebříčkovitá**. V primitivním stavu však není ještě koncentrována do pouhých dvou pruhů navzájem spojených komisurami, nýbrž dva



Obr. 304 Centrální nervová soustava v žebříčkovité podobě u pásnic, při pohledu z levé strany (nahore) a z dorzální strany (dole). Podle Bürgera, z Beklemishewa (1960).

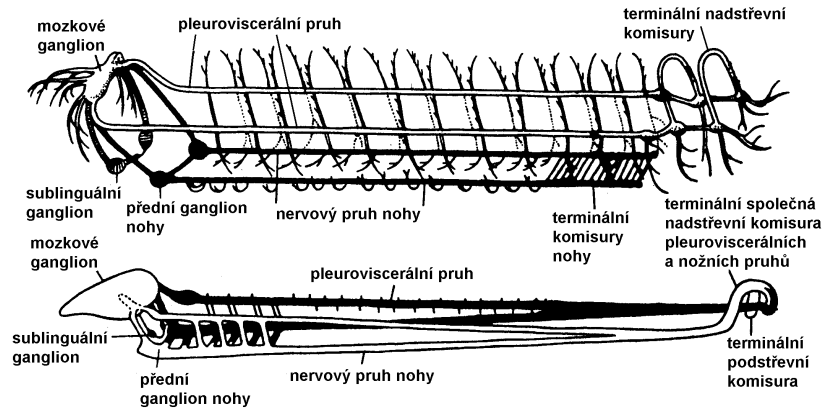
pruhy se táhnou paralelně vedle sebe celým tělem na ventrální straně a obdobné dva pruhy na dorzální straně. Podobně jsou umístěna i ganglia, takže mozkové ganglion se může skládat z dorzálního a ventrálního páru. Protože komisury spojují dorzální "žebříček" s ventrálním i po stranách, tvoří tyto komisury jakési prstence (viz *Bothrioplana* na obr. 303 a obr. 304 nahoře). Obdobný prstenec je obvykle vytvořen v okolí ústního otvoru (nadústní a podústní komisura).

Je důležité upozornit, že u různých skupin pásnic je nervová soustava umístěna různě hluboko pod povrchem, i když ve všech případech vzniká z ektodermu. Postranní nervový pruh může být umístěn v epidermis nebo těsně pod epidermis, nebo v mesenchymu pod svalovým vakem, blízko stěny střeva. Stejný trend v zanořování nervové soustavy lze pozorovat již u ploštěnců.

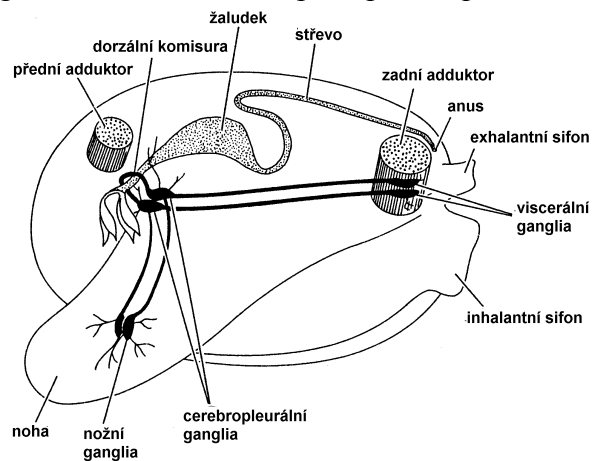
Základní morfologické rysy žebříčkové centrální nervové soustavy se zachovávají i u mnoha dalších skupin bezobratlých. Centralizace a integrace nervové soustavy však vedly od tohoto základního výchozího typu k postupnému zjednodušování periferní soustavy (např. k re-

redukci počtu podélných nervových pruhů a k soustředování neurální hmoty do uzlin, ganglií). To je hlavní důvod označování tohoto typu centrální nervové jako soustava gangliová. Souvisí to s procesem cephalizace (zahrnujícím rovněž kumulaci neurální hmoty v hlavové části), který je úzce korelován s aktivním jednosměrným pohybem. Příkladem mohou být měkkýši, u jejichž primitivních zástupců je žebříčková podoba CNS zřetelná (viz obr. 305 nahoře), postupně se však počet komisur zmenšuje, avšak párová povaha celé soustavy zůstává stále zachována. Ventrální pár nervových pruhů zabíhá do nohy (tzv. **nervové pruhy nohy**, resp. **nožní pruhy**), dorzální pár zůstal v původní poloze sledující boční stěny střeva a inervuje plášť a vnitřní orgány (proto **pleuroviscerální pruhy**). Protože však měkkýši nemají tělo segmentované, zaniklo postupně i pravidelné žebříčkovité uspořádání centrální nervové soustavy (periferní soustava při povrchu těla a hlavně v noze si zachovala primitivní difuzní podobu). Zmohutněly však uzliny, zejména v hlavové oblasti. Proto zde jsou dobře vyvinuta (vždy v páru) **mozková ganglia**, **pleurální ganglia** (oba páry na pleuroviscerálním pruhu, laterálně od jícnu), a **přední ganglia nohy** (v přední části nohy, pod trávicí trubicí). V některých skupinách měkkýšů však mohou mozková ganglia splývat s pleurálními. Nervové pruhy, které odtud běží dozadu, zbytnějí do uzlin v těch oblastech, které vyžadují zvýšený stupeň inervace. Je to především **plášťová uzlina (parietální, resp. palliální ganglion)**, odkud jsou inervovány žábry a odkud vybíhají slabší pruhy nad a pod střevo (**viscerální ganglia**, původně v podobě páru nadstřečních a páru podstřečních, resp. supraintestinálních a subintestinálních ganglií). U plžů se viscerální ganglia přemístila v souvislosti s torzí, takže původně paralelní pleuroviscerální pruhy se kříží (viz obr. 183 vpravo). Jeden pár ganglií je rovněž v zadní části nohy (**zadní ganglia nohy**). Výrazně centralizovaná původně žebříčkovitá soustava se zachovala u mlžů (obr. 306).

Velmi pozoruhodná je centrální nervová soustava hlavonožců, která se bezpochyby vyvinula z původní párové žebříčkové soustavy, ale došlo zde k výrazné komulaci neurální hmoty v hlavové části, takže většina ganglií je lokalizována zde. Vytváří se tak orgán, který již lze označit jako **mozek** (je dokonce uložen ve schránce z chrupavčité substance, takže je zde vytvořeno jakési "chondrocranium"). Na původ tohoto orgánu (a na jeho odlišný charakter od mozku obratlovců) však ukazuje skutečnost, že jím prochází jícn. Na mozku hlavonožců jsou výrazné zrakové nervy, které vybíhají ke každé oční bulvě. Z brachiálních laloků (které vznikly zbytněním předních ganglií nohy) vybíhají mohutné nervy do každého ramene, z nožních laloků



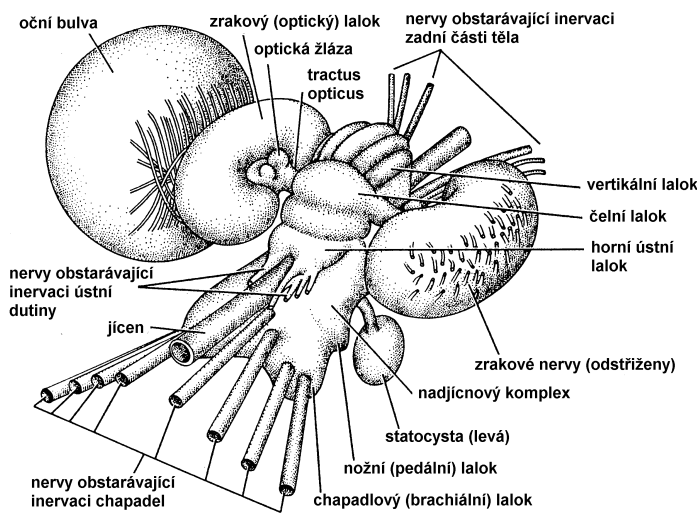
Obr. 305 Žebříčková centrální nervová soustava primitivních měkkýšů, při pohledu z levé strany. Nahoře *Proneomenia*, dole *Chaetoderma*. Ventrální pár nervových pruhů zajišťuje inervaci nohy, laterální nervové pruhy (zde označované jako pleuroviscerální pruhy) inervují plášť a vnitřní orgány. Podle Heathe, z Beklemishewa (1960).



Obr. 306 Výrazně centralizovaná nervová soustava mlže, která si však zachovala původní párovou podobu. Podle Brusca a Brusca (1990).

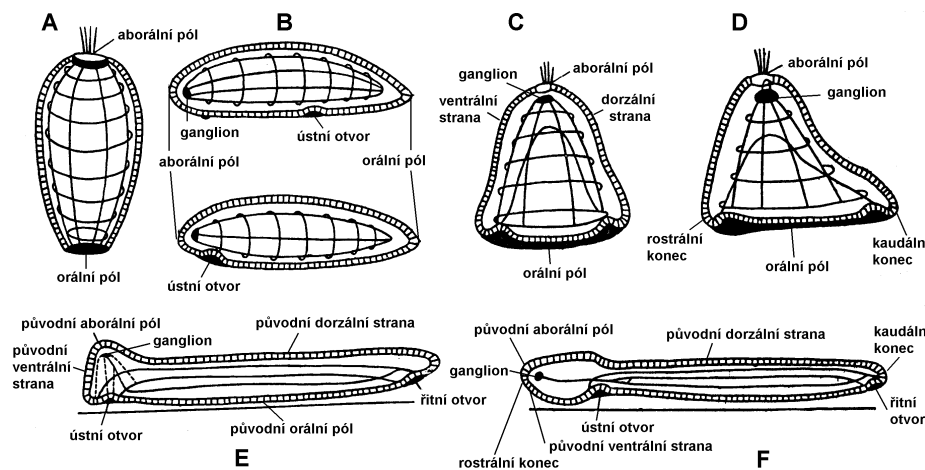
nervová soustava měkkýšů

(které vznikly ze zadních ganglií nohy) vybíhají nervy k nálevce. Uvádí se, že hlavonožci jsou schopni jako jediní bezobratlí vytvářet podmíněné reflexy. Další součástí centrální nervové



Obr. 307 Přední část výrazně centralizované nervové soustavy hlavonožců (chobotnice). Vertikální, frontální a horní ústní lalok tvoří dohromady tzv. nadjícený komplex. Podle Wellse (1963), z Brusca a Brusca (1990).

ních měkkýšů, vznikají ze základního schematu nervové soustavy paprscitě souměrné larvy trochoforového typu (viz dále, kap. Morfologie larev), která je rovněž základem pro vznik nervové soustavy kroužkoců a dalších skupin, které se z nich vyvinuly. Toto larvální schema se značně podobá nervové soustavě ploštěnek (Turbellaria), stojících v mnoha aspektech na přechodu mezi primitivními paprscitě souměrnými živočichy a pokročilejšími bilaterálně souměrnými. Proto je i nervová soustava trochoforové larvy derivátem nervové soustavy radiálně



Obr. 308 Schematické znázornění vzniku základního tvaru centrální nervové soustavy u ploštěnek a skupin vyvíjejících se přes trochoforovou larvu (tedy kroužkoců a měkkýšů). Je patrné, že horní část těla trochofory odpovídá přednímu konci těla ploštěnek. A - výchozí paprscitě souměrný typ všech prvoustých. B - ploštěnec, u nichž ventrální a dorzální strana se shodují s původním orálním a aborálním pólem (obrázky znázorňují dvě různá stadia migrace ústního otvoru na rostrální konec těla). C - primitivní trochofora. D-F - modifikace trochofory v bilaterálně souměrného živočicha (primitivního měkkýše nebo kroužkocce. Podle Beklemishewa (1960).

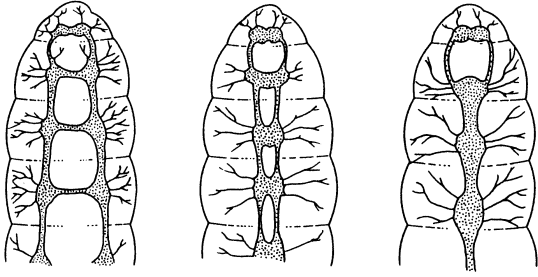
nervové soustavy zaniknout a do dospělého stadia přetrvávají jen některé.

Ze stejného základu vznikla i centrální nervová soustava kroužkoců, která u dospělých zástupců zahrnuje jak typickou žebříčkovou strukturu, tak její modifikace vzniklé redukcí počtu podélných pruhů, případně jejich splýváním, a koncentrací ganglií do větších celků. Charakteris-

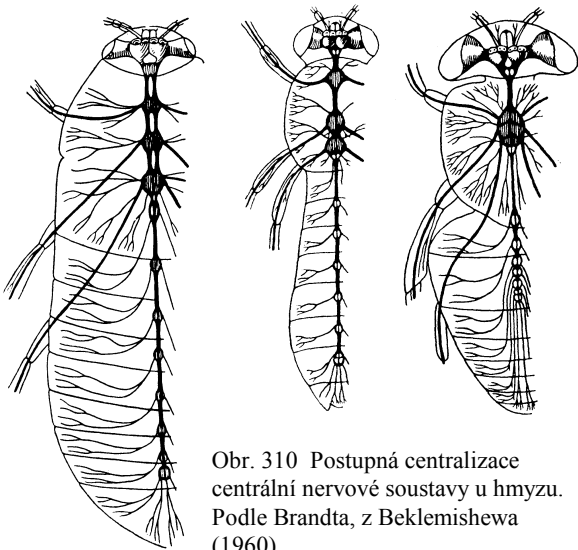
soustavy hlavonožců jsou nervové provazce obsahující výkonná motorická vlákna. Jejich řídicí centrum vzniklo nahromaděním velkých neuronů v té části mozku (laloku), která vznikla z viscerálních ganglií. Nazývají se neurony 1. řádu a jsou svými dlouhými motorickými výběžky napojeny na neurony 2. řádu, a ty posléze v tzv. **stelárních gangliích** (podle jejich hvězdovitého tvaru) na neurony 3. řádu, které inervují okružní svaly v nálevce. Díky tomuto motorickému systému jsou hlavonožci schopni rychlých a účinných pohybových reakcí.

Je však nutné zdůraznit, že tato vysoce specializovaná nervová soustava hlavonožců, ale i nervové soustavy ostat-

souměrných živočichů, u nichž byl vytvořen pravidelný systém podélných nervových pruhů, kolmo propojených příčnými komisurami. Tento systém se posléze mění v souvislosti s přetvořením trochofory v bilaterálně souměrného živočicha (obr. 308) a může se modifikovat i v rámci jednotlivých skupin (viz např. plži). V této souvislosti je nutné upozornit na skutečnost, že při metamorfóze larvy mohou určité části



Obr. 309 Postupné splývání ventrálních nervových pruhů žebříčkové soustavy do podoby nepárové břišní nervové pásky u kroužkoců. Podle Brusca a Brusca (1990).



Obr. 310 Postupná centralizace centrální nervové soustavy u hmyzu. Podle Brandta, z Beklemishewa (1960).

tickým rysem je metamerie nervové soustavy, která je odrazem tělní segmentace. Tato metamerie se vztahuje i na uspořádání ganglií. Nervová soustava si zachovává původní segmentaci i v případech, že se původní tělní metamerie modifikovala (2-3 páry ganglií v jednom somitu např. naznačují, že tento somit vznikl splynutím 2-3 původních metamer). Mozkové ganglion postupně ztrácí svoji párovou podstatu tím, že mezilehlá dorzální komisura mohutní a s oběma laterálními uzlinami splývá. Postupné vzájemné splývání párových nervových pruhů do podoby nepárové nervové pásky je jedním z projevů hlavního evolučního trendu nervové soustavy kroužkoců. Stupeň tohoto splývání může být různý, v mnoha případech se zachovávají nervové dráhy oddělené, i když makroskopicky již nelze duální původ nervové pásky rozlišit. Nervová soustava členovců se od soustavy kroužkoců v principu neliší a uvedené trendy se projevují i zde; segmentace je však stále rozpoznatelná i v případě splývání segmentů, protože mezi somity nejsou vyvinuty přepážky. Jiným, avšak pochopitelným rozdílem je, že u členovců není vyvinuta periferní nervová soustava, protože povrch těla je kryt kutikulou.

U kroužkoců i u členovců vzniká ner-

vová soustava ze dvou embryonálně odlišných základů. Mozkové ganglion se zakládá jako nervové centrum (ganglion, viz obr. 308) pod apikálním orgánem opatřeným svazkem smyslových brv již u trochofory (kromě toho však má larva ještě nervový prstenec, který však během metamorfózy zaniká). Naproti tomu břišní nervová pásky vzniká vchlípením ektodermu. Avšak podobně jako u jiných skupin bezobratlých se nervová soustava může zanořit různě hluboko pod povrchovou vrstvu epidermis.

U živočichů, kteří se druhotně vrátili k přisedlému způsobu života se nervová soustava v různém stupni redukovala. V zásadě se však vždy skládá z dorzálního (nadjícnového) a ventrálního (podjícnového) ganglia, která jsou navzájem spojena, takže celek vytváří okolo přední části trávicí trubice prstenec. Z tohoto centra vybíhají nervy do periferních částí a orgánů (např. lofoforů u ramenonožců apod.).

Svým původem je od prvoústých výrazně odlišná nervová soustava žaludoců, kříďložábřích a ostnokožců. Vzniká totiž nejen v povrchové epidermis, nýbrž také ve stěnách coelomu a v epithelu trávicí trubice. Jinak řečeno, je derivátem všech tří zárodečných listů, tedy ektodermu, entodermu a možná i mesodermu (viz dále). To naznačuje, že původ této komplexní nervové soustavy by bylo možné hledat již u difusní soustavy žahavců, kde se rovněž nervová pletěň zakládá nejen z ektodermu, ale také z entodermu (viz str. 172). Z ektodermu zmíněných skupin druhoústých vzniká hustá subepidermální pletěň, která přechází i na vnitřní povrch dutiny ústní (protože tento povrch vzniká v podobě stomodea invaginací ektodermu; viz str. 26). Nazývá se **ektoneurální systém** a má převážně sensorickou funkci. Nervové buňky této pletěně jsou těsně pod bází povrchového epithelu a nejsou polarizovány; je to v podstatě difuzní pletěň, která nese jen nepatrné náznaky koncentrace resp. centralizace. Ektoneurální systém je většinou vyvinut jako podélné pruhy, přičemž u bilaterálně souměrných jsou dva – dorzální a ventrální,

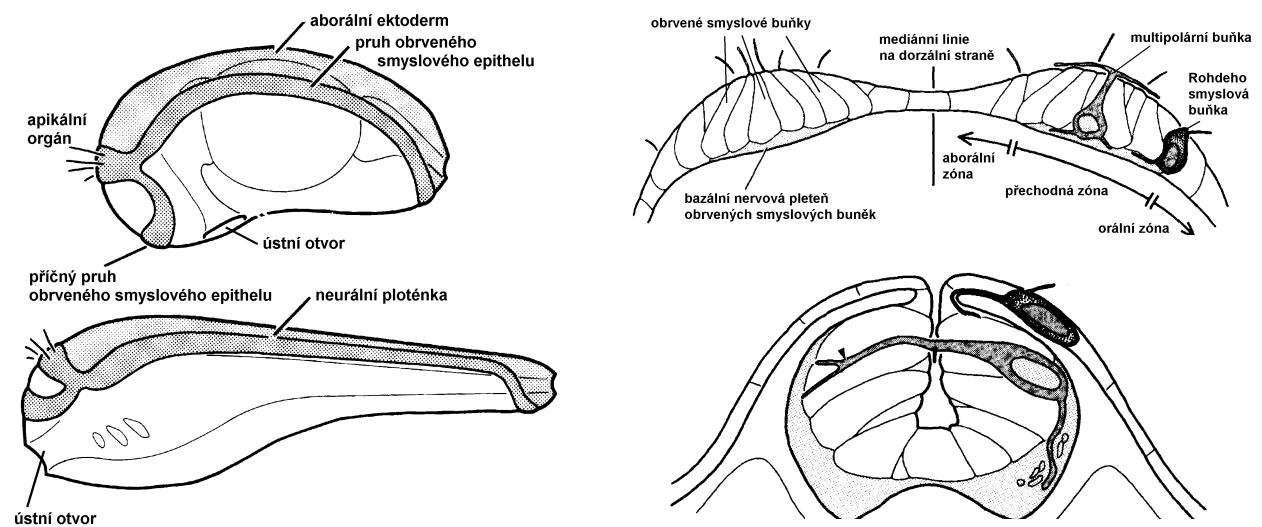
druhotná
redukcce
nervové
soustavy

nervová
soustava
primitiv-
ních druho-
ústých

vpředu navzájem spojené prstencovou komisurou. Tento systém se může ještě dále větvit a výběžky jeho buněk mohou zasahovat poměrně hluboko pod povrch těla, kde inervují např. svaly. Je nutné zdůraznit, že např. u žaludovců se tato podpovrchová pleteň v rozsahu límce zanořuje pod povrch a vytváří zde trubici, která komunikuje s vnějším prostředím tenkým kanálkem. Tato trubice poněkud připomíná nervovou trubici strunatců (viz dále). U ostnokožců vznikají podobné trubice tak, že se u nich uzavírají a od povrchu těla izolují ambulakrální rýhy, které jsou vystlány ektodermem.

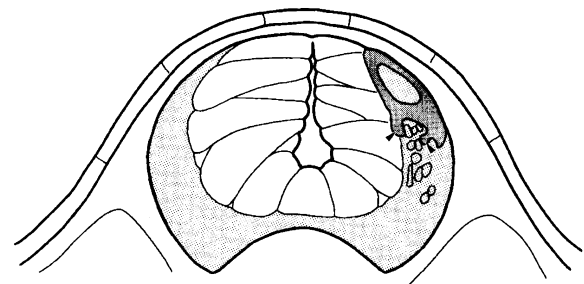
Kromě toho však mají všechny zmíněné skupiny ještě další nervovou pleteň, která se přikládá ke stěně střeva. Svoji strukturou se velmi podobá ektoneurálnímu systému a i tento systém je vyvinut v podobě dvou podélných pruhů, dorzálního a ventrálního. Tato část nervové soustavy se označuje jako **entoneurální systém**. Mezi oběma uvedenými systémy je třetí nervová pleteň, která se vkládá mezi oba listy mesenteria a má výlučně motorickou funkci. U ostnokožců se k jejím označování používá název **hyponeurální systém**. Není doposud jasné, jestli vzniká jako derivát mesodermu (tedy z epithelu stěn coelomu) nebo zda se jedná o nervové buňky, které se sem zanořily z povrchových vrstev podobným způsobem, jako je tomu např. u ploštěnců (viz str. 173). Ektoneurální a entoneurální systém do sebe v oblasti ústního otvoru navzájem přecházejí, což opět upomíná na situaci u žahavců.

U larev ostnokožců (typu auricularia nebo tornaria; viz dále, kap. Morfologie larev) je vyvinut (podobně jako u mnoha dalších larválních typů) tzv. apikální orgán, pod nímž je uloženo nervové ganglion, a od nějž se táhnou po povrchu těla obrvené pruhy sensorického epithelu. Byla vyslovena domněnka, že u volně plovoucích bilaterálně souměrných larev pláštěnců (kde jsou

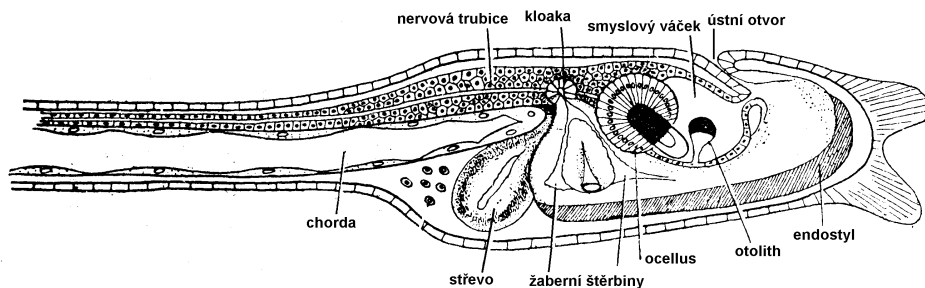


Obr. 311 Hypotéza o vzniku neurální trubice strunatců (dole) zanořením a podélným svinutím dorzálních pruhů obrveného smyslového epithelu larvy ostnokožce typu dipleurula (nahore). Podle Garstanga a Garstanga (1926), z Lacalliho (1996).

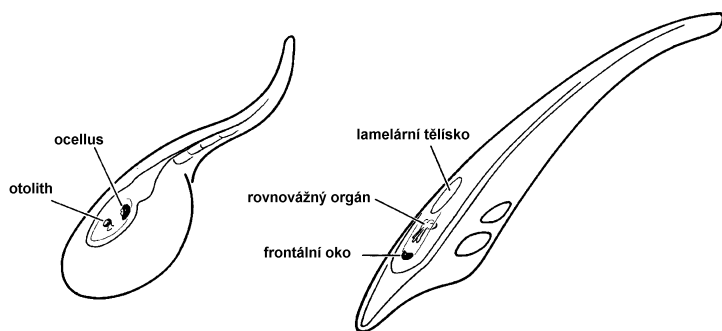
podobnosti méně zastřeny než u specializovaných dospělých stadií) se nervová trubice zakládá jako vchlípení těchto pruhů obrveného smyslového epithelu podél mediální linie a tato hypotéza byla nedávno potvrzena zjištěním, že se zmíněné pruhy obrveného epithelu skutečně zanořují pod povrch (obr. 312), přesně tak jak tento proces probíhá během neurulace strunatců (srv. str. 24).



Obr. 312 Přeměna dorzálního páru pruhů obrveného smyslového epithelu larvy ostnokožce (zde reprezentovaná typem bipinnaria; viz obr. nahore) v neurální trubici larvy kopinatce (uprostřed) a obratlovce (dole). Obrázek nahore kumuluje situaci v aborální, přechodní i orální zóně těla. Multipolární buňky, charakteristické pro přechodnou zónu a Rohdeho buňky, charakteristické pro přední (orální) úsek těla (tento typ buněk u obratlovců chybí) slouží pro topografickou orientaci během procesu invaginace. Podle Lacalliho (1996).



Obr. 313 Larva sumky *Phallusia mamillata* v podélném řezu mediánní rovinou. Centrální nervová soustava se skládá z neurální trubice a smyslového váčku, který obsahuje světločivný orgán (ocellus) a otolith, registrující změny polohy těla.



Obr. 314 Porovnání orgánů ve smyslovém váčku larvy pláštěnce *Ciona* (vlevo) s orgány v mozkovém váčku kopinatce (*Branchiostoma*). Podle Lacallioho (1996).

otolith, což je orgán registrující směr gravitace a tím změny polohy těla. Avšak smyslový váček s přechodem k přisedlému způsobu života degeneruje a u dospělých sumek persistuje jako drobné ganglion, z něhož vycházejí větve k periferním orgánům.

Bylo již řečeno, že centrální nervový systém kopinatců se skládá z nervové trubice, která je ve svém předním úseku poněkud zbytnělá, čímž se vytváří tzv. **mozkový váček**. Podobně jako u dospělých pláštěnců je i u dospělých kopinatců centrální nervový systém poněkud zjednodušený degenerativními procesy a proto je lépe jeho stavbu sledovat u larválních stadií. Mozkový váček je – stejně jako celá nervová trubice – dutý, a vpředu se otevírá na povrch těla otvorem

zvaným **neuroporus** (embryonální vznik neuroporu viz str. 24). Před úroveň předního konce mozkového váčku vybíhá pár **rostrálních nervů**. Těsně pod neuroporem je váčkovitá pigmentová skvrna, která je součástí **frontálního oka**, funkčně i strukturně homologního s okem obratlovců. Bylo zjištěno, že umožňuje registrovat nejen světlo a stín, ale i směr přicházejícího světla. Zadní část mozkového váčku se zřetelně odlišuje od přední části tím, že vnitřní kanál se na ventrální straně otevírá a obě oddělené stěny jsou navzájem oddělené tenkým horizontálním pruhem odlišného vaziva. Na dorzální straně této části však multipolární buňky (viz obr. 312 uprostřed) zasahují na protější stranu, takže vytvářejí střechu neurálního kanálu; tento rys se vyskytuje pouze u kopinatců. Přední a zad-

Obr. 315 Hlavová část nervové soustavy larvy kopinatce (*Branchiostoma*). Podle Lacallioho (1996).

stěny jsou navzájem oddělené tenkým horizontálním pruhem odlišného vaziva. Na dorzální straně této části však multipolární buňky (viz obr. 312 uprostřed) zasahují na protější stranu, takže vytvářejí střechu neurálního kanálu; tento rys se vyskytuje pouze u kopinatců. Přední a zad-

U kopinatců se ve stěnách trávicí trubice (a zejména jaterní kličky) zakládá pleteň, která na jedné straně odpovídá entoneurálnímu systému primitivních druhoústých, na druhé straně vegetativní soustavě obratlovců (viz dále). Podobně jako neurální

trubice v límcovém úseku těla žaludovců se zakládá na dorzální straně těla i neurální trubice kopinatců a larev pláštěnců (u této druhé skupiny však původní stav mizí během degenerativní metamorfózy). Přední část neurální trubice poněkud zbytněje v důsledku kumulace neurální hmoty, čímž se vytváří primitivní základ mozku (tzv. **smyslový váček**), který obsahuje fotoreceptor (světločivný orgán, zvaný v tomto případě **ocellus**) a jednobuněčný

trubice v límcovém úseku těla žaludovců se zakládá na dorzální straně těla i neurální trubice kopinatců a larev pláštěnců (u této druhé skupiny však původní stav mizí během degenerativní metamorfózy). Přední část neurální trubice poněkud zbytněje v důsledku kumulace neurální hmoty, čímž se vytváří primitivní základ mozku (tzv. **smyslový váček**), který obsahuje fotoreceptor (světločivný orgán, zvaný v tomto případě **ocellus**) a jednobuněčný

trubice v límcovém úseku těla žaludovců se zakládá na dorzální straně těla i neurální trubice kopinatců a larev pláštěnců (u této druhé skupiny však původní stav mizí během degenerativní metamorfózy). Přední část neurální trubice poněkud zbytněje v důsledku kumulace neurální hmoty, čímž se vytváří primitivní základ mozku (tzv. **smyslový váček**), který obsahuje fotoreceptor (světločivný orgán, zvaný v tomto případě **ocellus**) a jednobuněčný

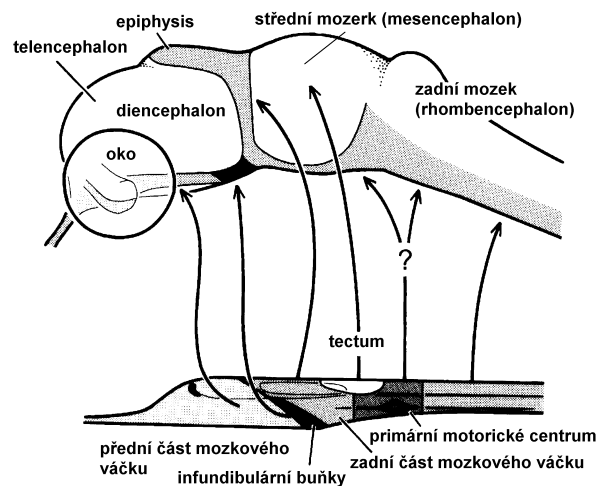
nervová soustava pláštěnců

nervová soustava kopinatce

ní část mozkového váčku se nacházejí v úrovni shluku sekretorických buněk na ventrální straně váčku, označovaných jako **infundibulární buňky**. Na dorzální straně zadní části váčku je vyvinuto tzv. **lamelární tělísko**, které je homologické s fotoreceptorem larev pláštěnců, zvaným ocellus. Těsně před infundibulárním shlukem buněk je jiný shluk buněk opatřených mohutnými brvami. Tento orgán se interpretuje jako orgán registrující gravitaci a označuje se jako **rovnovážný orgán**. Ve spodině neurálního kanálu mozkového váčku za úrovní středu lamelárního tělíska jsou shluky dobře diferencovaných motoneuronů a interneuronů. Tato část se proto označuje jako **primární motorické centrum** a je nepochybně hlavním centrem kontrolujícím lokomoci. Podobné centrum se vytváří v laterálních stěnách této části mozkového váčku, a protože jejich dendrity zasahují až k frontálnímu oku, má se zato, že je to základ později (u obratlovců) velmi významného spojení mezi očními bulvami a mozkem, které zahrnuje i tectum opticum (viz dále). Kromě toho bylo prokázáno, že lamelární tělísko je homologní s pineálním orgánem obratlovců, infundibulární buňky se zadní částí infundibula a frontální oko s očima obratlovců.

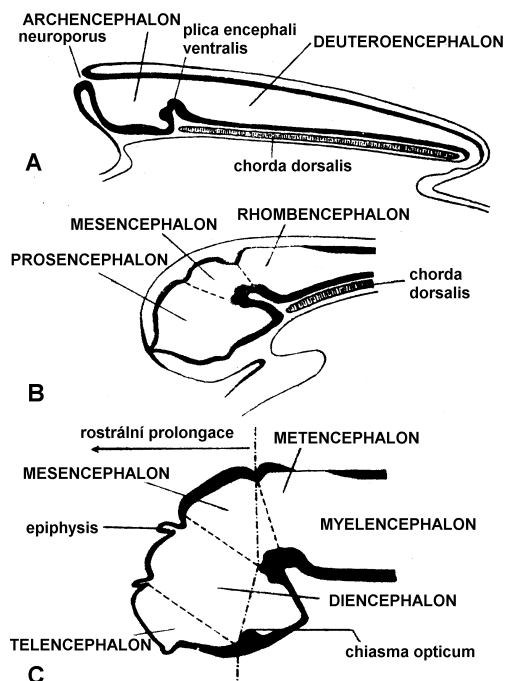
U dospělých obratlovců lze mozek rozdělit do pěti částí: vpředu je **telencephalon** (tzn. “koncový mozek” nebo také **druhotný přední mozek**, protože název “přední mozek” je rezervován pro embryonální strukturu; viz dále), za ním **diencephalon** (**mezimozek**), **mesencephalon** (**střední mozek**), **metencephalon** (**zadní mozek**) a na přechodu mozku a míchy je **myelencephalon** (resp. **medulla oblongata**, **prodloužená mícha**).

Toto členění je však do značné míry umělé, protože některé části navzájem strukturálně i funkčně splývají. V rané embryogenezi se tyto části zakládají ze dvou celků. Přední se nazývá **archencephalon** a vzniká před úrovní předního konce chordy, zadní se nazývá **deuteroencephalon** a zakládá se nad předním úsekem chordy; oba jsou navzájem odděleny hlubokým ventrálním záhybem zvaným **plica encephali ventralis**. U pokročilejšího embrya lze již rozeznat tři části: **prosencephalon** (**přední mozek**), vznikající z přední části, **mesencephalon** a **rhombencephalon**, vznikající ze zadní části. Protože chorda během ontogeneze zaniká a rovněž zmíněný záhyb (plica encephali) mění v důsledku disproportionálního růstu mozku svoji polohu, je vhodnější užívat pro identifikaci původních embryonálních částí mozku polohu křížení zrakových nervů, tzv. **chiasma opticum** (viz dále). Jeho poloha označuje u raného embrya přední konec neurální destičky a až k tomuto křížení zasahuje archenteron a chorda. Jinými slovy, **chiasma opticum** podává informaci o původním (jak v embryonálním tak i evolučním smyslu slova) předním konci embrya. Proto lze část mozku, kte-

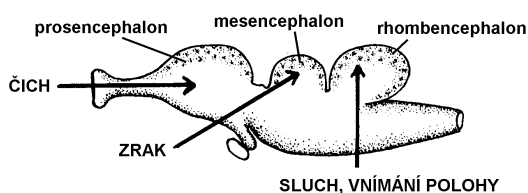


Obr. 316 Přibližná homologizace částí mozkového váčku larvy kopinatce (dole) s mozkem obratlovce (nahore). Podle Lacallioho (1996).

mozek
obratlovců

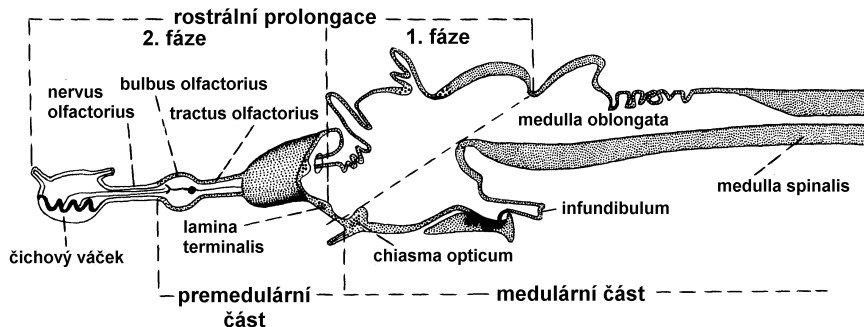


Obr. 317 Tři stadia vývoje mozku obratlovců. A - stadium dvou oddílů. B - stadium tří oddílů. C - stadium dospělé (pět oddílů). Na obr. C je čerchovanou čarou znázorněná část, vzniklá expanzí směrem dopředu před úroveň chiasma opticum. Podle Jarvika (1980).

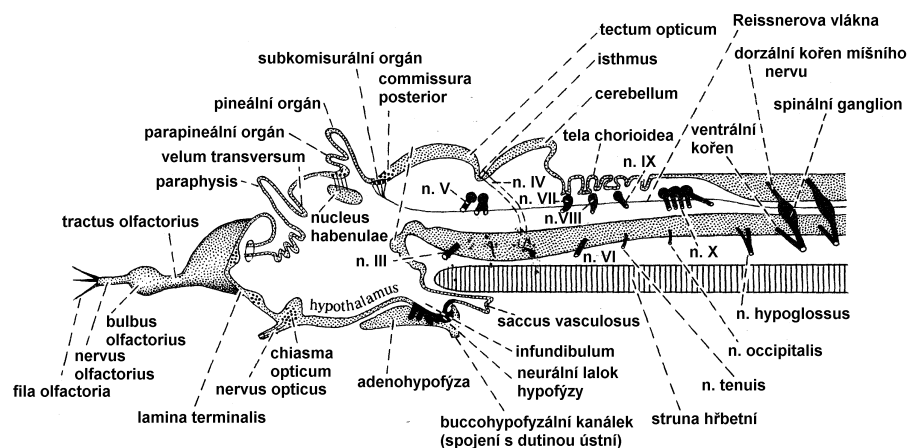


Obr. 318 Schema, znázorňující členění mozku primitivních obratlovců na tři části, představující centra tři smyslových orgánů. Obdobné členění, vyjádřené třemi páry smyslových pouzder se projevuje i na lebce (viz obr. 136A, 137). Tímto stadiem vývoje prochází mozek i během ontogeneze. Podle Romera (1970).

Premedulární část mozku tedy zahrnuje ty části, které se vyvinuly až při přechodu z prevertebrální úrovně k obratlovcům a jsou tudíž vyvinuty jen u obratlovců. Patří sem část mozku se zrakovými centry, která se vyvinula v první fázi rostrální prolongace, a část s čichovými centry. Zrakové orgány* vznikají částečně jako výchlipka laterální stěny diencephala; tato část zahrnuje zrakový pohárek, ze kterého se vyvíjí **retina** (sítnice), **nervus opticus** (zrakový



Obr. 319 Schematické znázornění členění mozku obratlovců na premedulární a medulární část. Podle Jarvika (1980).



Obr. 320 Schema mozku obratlovice na podélném mediánním řezu. Podle Bütschliho (1921) a Platea (1922), z Jarvika (1980).

z míchy, z čichového orgánu (via diencephalon), z cerebella (viz dále), a další. Tectum je tedy u primitivních obratlovců důležitým centrem, kam přicházejí smyslové podněty z nejrůznějších částí těla a je na ně odtud vydávána motorická odpověď. U vyšších obratlovců je tato funkce tecta nahrazena vývojem center v mozkových hemisférách (viz dále).

* O zrakových orgánech bylo pojednáno podrobně ve zvláštní kapitole o smyslových orgánech.

rá odtud zasahuje směrem dozadu, považovat za homologickou s původní neurální trubicí bezlebečných (označuje se jako **medulární část**, od názvu míchy – medulla), a část směřující dopředu (a vzniklou během evoluce z úrovně bezlebečných k obratlovcům) jako **premedulární část**. Proces, kterým vznikla tato přední část se označuje jako **rostrální prolongace**.

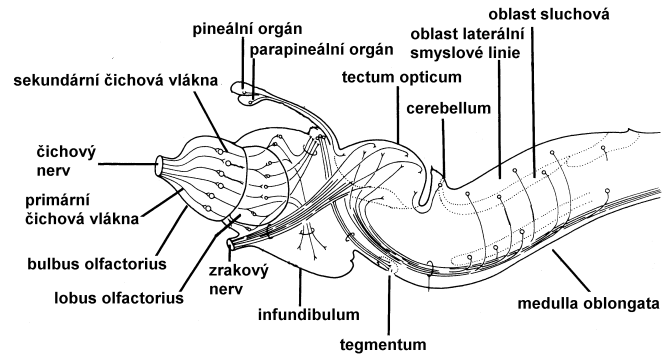
V neuroanatomické literatuře se často používá termín "**mozkový kmen**". Je to označení pro tu část mozku, kterou u primitivních obratlovců tvořil mesencephalon a rhombencephalon a která se zachovává i ve stavbě mozku pokročilejších obratlovců.

nerv, II. hlavový nerv) a **tractus opticus** (je to úsek zrakového nervu, který je zanořen do stěny mozku). U všech obratlovců s výjimkou savců však vlákna nekončí v diencephalu, ale po křížení na bázi mozku v **chiasma opticum** pokračují směrem nahoru a dozadu do primárních zrakových center umístěných v dorzální části mesencephala, v části zvané **tectum opticum**. Na povrchu mozku se tato zraková centra manifestují jako pár zrakových laloků (**lobi optici**); zvláště dobře jsou z pochopitelných důvodů vyvinuty u ptáků, ale také např. u Teleostei. Do tecta však přicházejí rovněž nervové dráhy

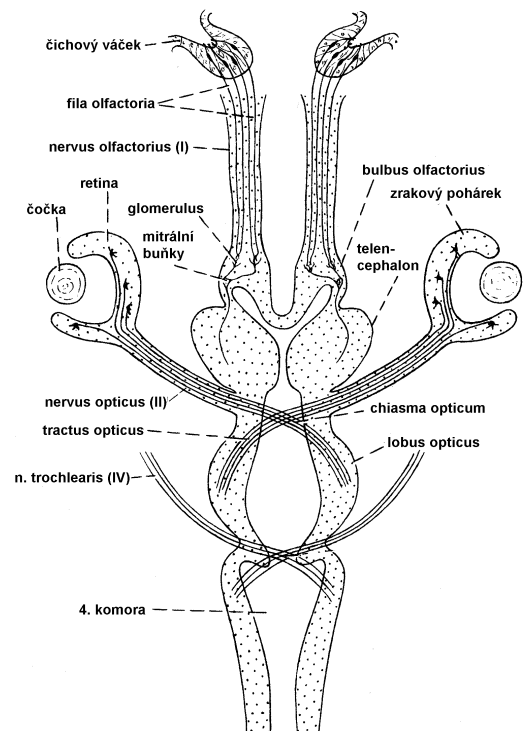
dien-
cephalon

Kromě vyústění zrakových nervů lze v diencephalu odlišit jeho zesílené laterální stěny, které ve své šedé hmotě obsahují řadu důležitých mozkových jader. Tato část se nazývá **thalamus** (protože připomíná lože – což je lat. název pro thalamus – na kterém spočívají obě mozkové hemisféry). Střecha diencephala se nazývá **epithalamus** a jeho báze **hypothalamus**. Epithalamus je tenká vrstva, která není tvořena nervovými buňkami, ale z větší části do plochy rozestřená cévní pletěň, nazývaná **plexus chorioideus anterior**, resp. **tela chorioidea anterior**; slouží k výměně cerebrospinální tekutiny. Tato pletěň pokračuje dopředu až na strop telencephala. Střecha diencephala je výrazně zprohýbána vně i směrem dovnitř. Hranici mezi diencephalem a telencephalem tvoří vchlípení tely směrem dovnitř, tzv. **velum transversum**. Vně se tela vychlípíje třemi váčkovitými výběžky. Přední, nepárový se označuje jako **parafýza (paraphysis)** a protože je těsně před velum transversum, náleží topograficky již do oblasti telencephala. Za parafýzou následuje tzv. **neuroepifýza**, která má funkci fotoreceptoru a má po obou stranách evidentní vztah k dobře odlišitelnému jádru šedé hmoty, které se nazývá **nucleus habenulae**. Tímto jádrem procházejí čichové dráhy mezi hemisférami a mozkovým kmenem. Neuroepifýza je často rozdělena na dvě části (ne však vždy; např. u žraloků, chimér a dvojdyšných je nerozdělená), zvané **pineální** a **parapineální orgán**; v souvislosti se světločivnou funkcí se embryonálně zakládají – podobně jako oči – v podobě pohárkovitých útvarů, avšak liší se velikostí (pineální je větší) a zpravidla rovněž asymetrickou pozicí. V této souvislosti je nutné zdůraznit, že v tzv. pineálním otvoru (“třetí oko”) ve střeše lebeční může být umístěn buď pineální (Actinopterygii) nebo parapineální orgán (žaby, např. *Xenopus*, plazi).

Zesílená spodní část hypothalamu se u vodních čelistnatců manifestuje výrazně prominujícími **lobi inferiores**, u obojživelníků a plazů jako **lobi laterales**. Hypothalamus obsahuje rovněž čichová centra (jeho část prominující do nitra mozku, zvaná **tuber cinereum**) a u savců polokulovitá tělíska zvaná **corpora mammilaria**, která přiléhají zezadu přiléhají k bázi hypofýzy. Tato tělíska (a rovněž převážná část hypothalamu) je centrem autonomní inervace těla (je zde např. centrum regulace tělesné teploty u plazů, ptáků a savců). Na spodní části diencephala je vyvinut **podvěsek mozkový (hypofýza, resp. hypophysis cerebri)**, který je zčásti tvořen výběžkem báze diencephala, tzv. infundibulem, zčásti má jiný původ; protože se jedná o žlázu s vnitřní sekrecí; bude zmíněna v příslušné kapitole.



Obr. 321 Schema nervových drah v mozku primitivního obratlovce (*Lampetra*) při pohledu z levé strany. Podle Niewenhuise (1977), z Jefferiese (1986). Srovnej s následujícím obrázkem.

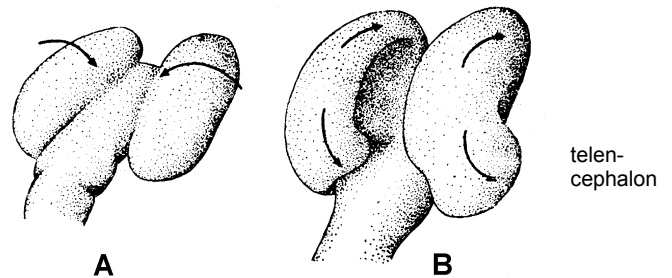


Obr. 322 Schema mozku při pohledu z dorzální strany s vyznačením čichových drah a křížení zrakových a kladkových nervů (n. trochlearis). Podle Kapperse a kol. (1960).

Vlastní thalamus (tedy laterální stěny diencephala) lze rozlišit na ventrální, motorickou část a dorzální, sensorickou část. Motorická část je koordinačním centrem drah vedoucích od bazálních ganglií hemisfér (viz níže) do mozkového kmene. Dorzální část je pokračováním sensorických oblastí uložených v dorzální stěně mesencephala (tzn. v tectu). Thalamus má u nižších obratlovců pouze malý význam, ale jeho úloha vzrůstá v souvislosti s rozvojem asociálních center mozkových hemisfér. Morfologicky se to projevuje vznikem převodních jader v dorzální části thalamu, který tak po dosažení úrovně savců přebírá dosavadní funkci tecta. Znamená to, že u savců všechny somatické podněty (s výjimkou čichových) přicházejí do mozkových hemisfér přes dorzální část thalamu. Významnou součástí thalamu savců je **corpus geniculatum laterale**, kde u této skupiny obratlovců končí tractus opticus; představuje tedy u savců primární zrakové centrum. **Corpus geniculatum mediale** je morfologicky podobné tělísko, kudy však pouze procházejí sluchové dráhy mezi sluchovým orgánem a hemisférami. Corpora geniculata se někdy souhrnně označují jako metathalamus. Kromě nich je však v thalamu tzv. **ventrální nucleus**, kterým procházejí sensitivní vlákna z těla do kůry hemisfér. Všechny vyjmenované struktury thalamu jsou samozřejmě vyvinuty po obou stranách diencephala, takže jsou párové. U savců je diencephalon zcela překrytý mozkovými hemisférami telencephala.

Druhá fáze rostrální prolongace se projevila na všech částech mozku, které leží před úrovní přední stěny embryonálního prosencephala; tato přední stěna se zachovává jako **lamina terminalis**. Telencephalon roste v ontogenezi směrem dopředu po obou stranách této laminy, čímž se vytvářejí dvě výdutě, které jsou dorzálně spojeny společným epitheliálním stropem zvaným tela chorioidea anterior, přicházejícím sem z oblasti diencephala. U většiny obratlovců se silné dorzální a boční stěny výdutí stáčíjí dovnitř a dolů (inverze), čímž se vytvářejí trubicovité útvary, zvané **hemisféry**. U Actinopterygii se naopak zesílené stěny vytáčejí vně a dolů (everze). V obou případech však telencephalon expanduje před úroveň lamina transversalis. Na přední straně telencephala se vychlipuje z každé hemisféry **bulbus olfactorius** (hemisféra a bulbus jsou přitom dobře odděleny), který se skládá převážně z mitrálních buněk. Lze jej tedy považovat za nejpřednější část telencephala a jeho relativní velikost indikuje význam čichu pro daného živočicha. Avšak u řady obratlovců je bulbus od telencephala oddělen silným pruhem obsahujícím neurity mitrálních buněk (sekundární čichová vlákna; viz obr. 321 a 322). Tato část se nazývá **tractus olfactorius**. Naopak mezi bulbus olfactorius a čichovým orgánem se táhnou neurity primárních smyslových buněk čichového epithelu (**fila olfactoria**). Jejich souhrn se nazývá **nervus olfactorius**. Příčinou, proč je u některých obratlovců vyvinut tractus olfactorius a u jiných pouze čichový nerv je pravděpodobně posun čichového orgánu do rostra, tedy do značné vzdálenosti před přední okraj mozkových hemisfér. Na nejjednodušší úrovni u vodních čelistnatic většina těchto čichových drah prochází ventrálně do viscerálních center hypothalamu a dorzálně do nuclei habenulae v epithalamu, případně dále do tecta; hemisféry nejsou tudíž funkčně ani strukturálně členěny. U obojživelníků však lze již rozeznat tři části, kam přicházejí podněty z čichového orgánu. Ventrálně je to oblast **bazálních ganglií** (z nichž u savců vzniká corpus striatum); tato část se v evoluci obratlovců postupně zanořuje do centra hemisfér. U obojživelníků je jejich hlavní funkcí přenášet čichové podněty do thalamu a tegmenta.

Šedá hmota (substantia grisea) všech částí hemisfér s výjimkou bazálních ganglií se postupně kumuluje na povrchu, čímž se vytváří **mozková kůra (cortex, resp. pallium)**. U obojživelníků je tento materiál ještě z větší části uvnitř hemisfér, avšak na povrchu prominuje v podobě vodorovného pruhu na jejich laterálních stěnách. Tento pruh kůry se nazývá **paleopallium** a ponechává si původní souvislost s čichem. V dorzální a mediální části hemisfér leží **archi-**

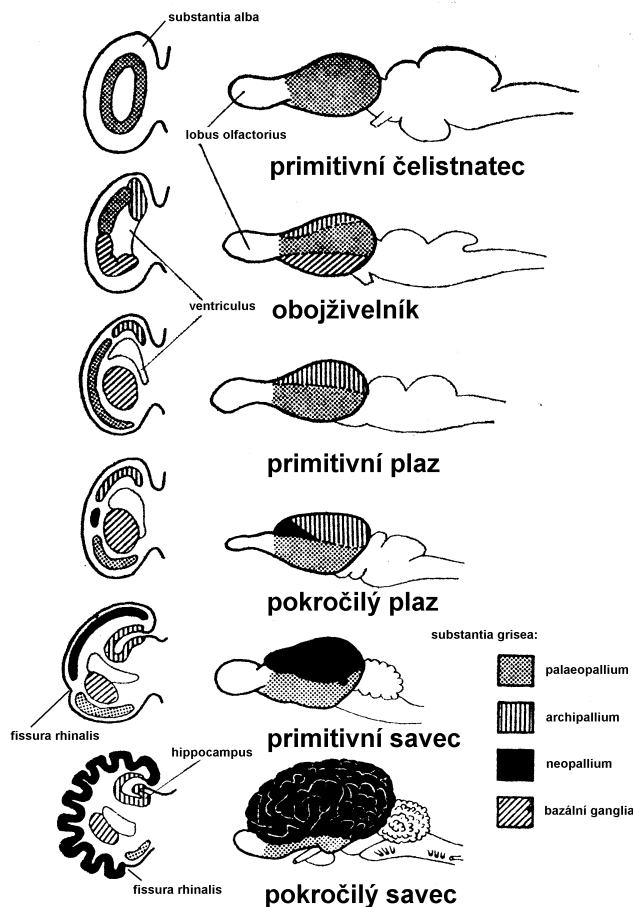


Obr. 323 Dvě stadia embryonálního rozvoje mozkových hemisfér u člověka. Šipky znázorňují směr růstu. Z Borovanského a kol. (1976).

thalamus

telen-
cephalon

pallium (z něhož u savců posléze vzniká tzv. hippocampus). U všech suchozemských tetrapodů je to místo, kudy procházejí čichové dráhy a kromě toho odtud vycházejí nervová vlákna do hypothalamu; u savců lze jejich svazek dobře morfologicky odlišit a označuje se jako **fornix cerebri**. U Actinopterygii, kde hemisféry vznikají everzí (viz výše) je situace poněkud odlišná a



Obr. 324 Evoluce struktury hemisfér telecephala. V levém sloupci jsou příčné řezy levými hemisférami, vpravo pohled na mozek z levé strany (telencephalon je zvýrazněn silnější čarou). Dobře je patrná expanze neopallia a jeho posun na povrch hemisfér. Podle Romera (1970) a McFarlanda a kol. (1979), z Ročka (1985).

je pak charakterizována postupně vzrůstajícím strukturálním i funkčním významem této části mozkové kůry, která tak zatlačovala paleopallium na bázi hemisfér (pod horizontální rýhu, zvanou fissura rhinalis; důvodem tohoto označení je, že odděluje část povrchu hemisfér souvisejících s čichem – tedy paleopallium – od části, která již s čichem nemá nic společného, tedy neopallia). Podobně na dorzální straně hemisfér je archipallium zvrásněno a postupně zatlačováno na vnitřní stranu, kde se zachovává jako tzv. **hippocampus** (protože svojí spirálovitou podobou poněkud připomíná mořského koníka). Archipallium (v podobě hippocampu) a paleopallium zůstávají nakonec zachovány jako poměrně malá část hemisfér, zvaná **lobus pyriformis**. Corpus striatum (původní bazální ganglia) zůstává zachováno a tvoří důležité převodní centrum, kterým procházejí mozkové dráhy. Vycházejí z nich hojná nervová vlákna do neopallia, ale s tím, jak neopallium postupně u savců převzalo nejdůležitější funkce, se vytvořily přímé dráhy mezi kůrou hemisfér a míchou, které se označují jako **pyramidové dráhy**. Neurony neopallia každé hemisféry jsou spojeny navzájem, ale kromě toho jejich neurity přecházejí do protilehlé hemisféry v tzv. přední komisuře (**commissura anterior**). Tato komisuura je vytvořena u všech obratlovců a není spojena s existencí neopallia; kromě ní se však u pla-

šedá hmota se dostává naopak dolů a dovnitř, takže je většinou kumulována na bázi hemisfér. Protože tato část obsahuje i bazální ganglia, nelze ji považovat za “čisté” pallium. Dorzální strana hemisfér je naproti tomu tvořena pouze tenkou vrstvou vaziva, které neobsahuje nervové buňky. U amniot pokračují trendy pozorované již u obojživelníků, tzn. kumulace šedé hmoty na povrchu hemisfér a přesun bazálních ganglií do jejich nitra (na dno mozkových komor). Ptáci zůstávají přibližně na úrovni primitivních plazů, tzn. je zde zachováno v omezené míře paleopallium a na jeho úkor poněkud expanduje archipallium. Výrazný rozvoj však prodělává oblast bazálních ganglií, která jsou makroskopicky odlišitelná jako tzv. **corpus striatum**, vyplňující většinu hemisfér. U ptáků je dorzálně od této masy buněk a vláken uloženo tzv. **hyperstriatum**, což je sídlo paměti a tím i schopnosti učit se (na rozdíl od savců, kde je za podobné schopnosti zodpovědná mozková kůra). Podobně zvětšená bazální ganglia jsou i u Teleostei (zde se nazývají **epistriatum**).

Již u některých pokročilých plazů lze mezi paleopalliem a archipalliem rozeznat na povrchu hemisfér malou oblast šedé kůry, která se označuje jako **neopallium** (resp. **neocortex**). Celá evoluce savců

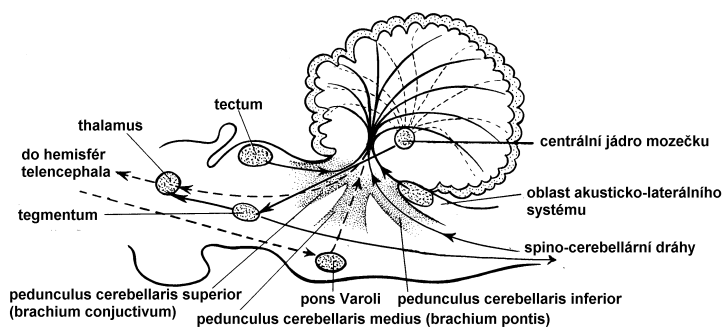
centálních savců vyvinula další komisura, označovaná jako **corpus callosum**. Expanze neopallia způsobila výrazné zvětšování hemisfér, které nakonec překrývají další části mozku. Kromě toho v omezeném prostoru mozkovny došlo ke zvrásnění (**gyrifikaci**) mozkové kůry, tzn. vzniku laloků (**lobi**) a brázd (**gyri**). Různé okrsky neopallia mají různou funkci, některé převážně motorickou, jiné spíše sensorickou. Je zřejmé, že mozkové hemisféry původně souvisely pouze s čichem, ale postupně se z nich stalo důležité asociační centrum.

Medulární část mozku zahrnuje ty části, které byly vyvinuty již u předků obratlovců. Patří sem střední mozek (mesencephalon), zadní mozek (metencephalon) a prodloužená mícha (myelencephalon, resp. medulla oblongata). Bylo již řečeno, že oba zrakové nervy se kříží v chiasma opticum, které leží na přední hranici mesencephala. V dorzální části tohoto úseku mozku je jeho strop výrazně zesílený a nazývá se **tectum**. Jsou zde uložena významná asociační centra (zejména u primitivních čelistnanců a obojživelníků), ale s rozvojem hemisfér během evoluce pokročilejších obratlovců se jejich význam zmenšoval a přesouval se do předních částí mozku (pallia). Po stranách jsou stěny mesencephala slabší a nazývají se **tegmentum**. V tektu všech obratlovců mimo savce jsou uložena zraková centra, která lze na povrchu odlišit jako výrazné **lobi optici**. Přicházejí sem rovněž dráhy z čichových orgánů (přes asociační centra v diencephalu), ze sluchových orgánů a orgánů postranní smyslové linie, a z celého těla. Původně (u primitivních vodních obratlovců) všechny tyto dráhy procházely ventrální částí tecta, avšak u obojživelníků a plazů se vyvinuly motorické dráhy, které vedou přímo z tecta k mozkovému kmeni a do míchy. U nižších obratlovců je tudíž tectum jednou z nejdůležitějších částí mozku, zodpovědnou za pohybovou aktivitu. U savců však velká část těchto funkcí byla přesunuta do mozkových hemisfér, včetně zrakových drah, které přecházejí pouze do thalamu (tedy součásti diencephala) a odtud dopředu do hemisfér. Jen nepatrná část vláken zrakového nervu zabíhá do tecta. U savců se proto tectum mění v rudimentární strukturu nazývanou vzhledem ke svému tvaru **čtverořbolí (corpora quadrigemina)**. Jejich přední pár (**colliculi superiores**) si ponechalo funkci centra zrakových reflexů a lze je považovat za zbytky lobi optici nižších obratlovců. U obojživelníků se kromě toho se vznikem schopnosti registrovat akustické podněty diferencoval ještě jeden pár podobných laloků, **colliculi inferiores**, které jsou evolučním novotvarem. Se zdokonalováním sluchu (např. u některých savců) tyto struktury značně zmožutněly a postupně se měnily na převodní centra sluchových drah, vedoucích do mozkových hemisfér.

Naproti tomu tegmentum reprezentuje oblast předního ukončení motorických drah z míchy. Přicházejí sem však rovněž vlákna z diencephala, tecta a dalších částí mozku, takže funguje jako koordinační centrum, odkud přecházejí impulsy do motorických jader mozkového kmene.

U savců jsou při bázi a po stranách mesencephala vyvinuta tzv. **crura cerebri**, což jsou svazky nervových vláken, které se makroskopicky jeví jako bílá hmota. Přicházejí od mozkových hemisfér (tedy od telencephala) a probíhají dále podél tegmenta, a dále přes prodlouženou míchu do hřbetní míchy. Tato vlákna reprezentují pyramidové dráhy (viz výše) a jsou druhotnou přístavbou, která se přikládá ke stěně mesencephala.

Za mesencephalem je další starobylá část mozku, zvaná **zadní mozek (metencephalon)**. U některých obratlovců se manifestuje výrazně prominující výduť, která se označuje jako **mozeček (cerebellum)**. Je to důležité koordinační a regulační centrum smyslových podnětů spojených s pohybovou aktivitou živočicha a vnímáním pozice těla v prostoru. Mozeček je zodpovědný za reflexivní



Obr. 325 Schema nervových spojení cerebella. Přerušovanou čarou jsou znázorněna spojení, která se vyvinula až u savců. Podle Romera a Parsonse (1977).

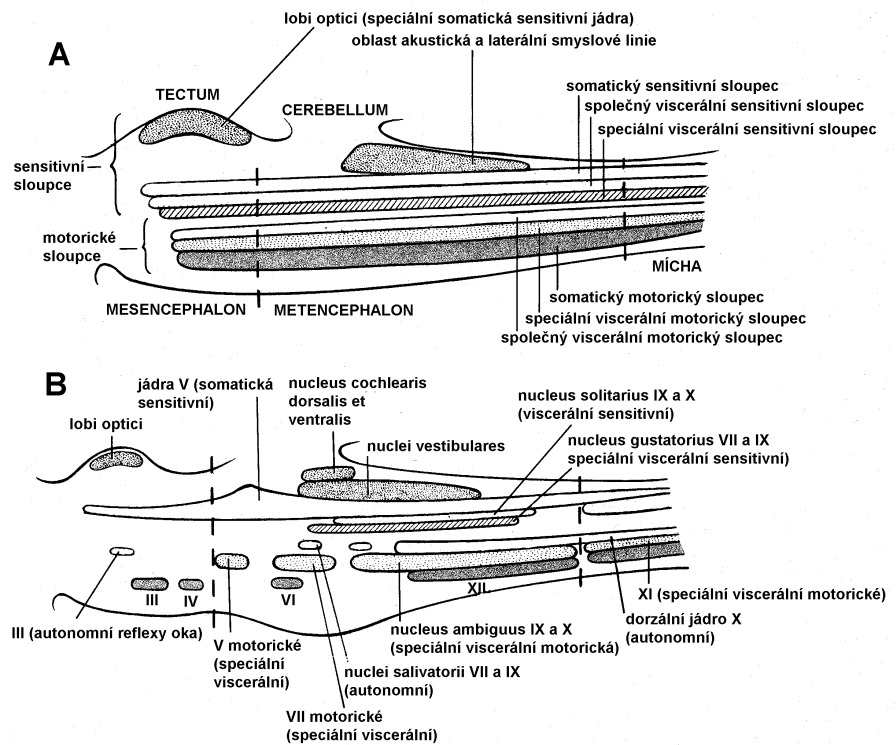
mesencephalon

metencephalon

udržování rovnováhy a navíc – zvláště u savců – je regulačním centrem svalové aktivity. Impulzy pro tuto aktivitu však u vyšších savců přicházejí z kůry mozkových hemisfér, u primitivnějších forem z tektu. Informace o pozici v prostoru se přijímají z tzv. akusticko-laterálního systému, který leží bezprostředně pod mozečkem, avšak již v prodloužené míše. Do tohoto systému přicházejí podněty ze sluchového orgánu uloženého ve vnitřním uchu a u vodních obratlovců ze soustavy neuromastů postranní smyslové linie. Mozeček se skládá ze dvou částí: hlavní je nepárové **corpus cerebelli** a pár tzv. “laterálních oušek”, **auriculae laterales**, resp. **flocculi**

(sing. **flocculus**). Tato “ouška“ vznikají v ontogenezi vždy dříve než tělo mozečku a jsou proto považována za evolučně starobylou část, zatímco tělo mozečku je evolučně novější formace. Tělo mozečku je u kruhoústých a obojživelníků vyvinuto pouze nepatrně, avšak u všech vodních čelistnatců má podobu váčku prominujícího nad dorzální povrch metencephala. Je zajímavé, že na podélném řezu se tento váček jeví svojí dutinou jako invaginace (u primitivních paprskoploutvých, např. *Polypterus*, *Acipenser*), zatímco u většiny moderních ryb a amniot nepochybně vznikl evaginací. V obou případech se však jeho báze výrazně vyklenuje ze stropu čtvrté mozkové komory (viz dále); přední stěna tohoto vyklenutí se nazývá **valvula cerebelli**. U savců je corpus cerebelli tvořeno z větší části zbytnělou kůrou, která je tvořena zčásti šedou hmotou obsahující mozečková jádra (na povrchu), zčásti bílou hmotou obsahující nervová vlákna (uvnitř), a morfologicky je uspořádána do podoby dvou hemisfér. Celek se tedy strukturálně poněkud podobá hemisférám telencephala. Kůra cerebella je stratifikována do několika vrstev, přičemž v jedné z vnějších vrstev jsou uloženy velké kapkovité buňky (**Purkyňovy buňky**), jejichž dendrity se bohatě větví směrem k povrchu cerebella, zatímco z báze buňky vychází neurit, který zasahuje k buňkám hlubších vrstev.

U těch obratlovců, kde je mozeček důležitým centrem a v souvislosti s tím i mohutně prominující (vzhledem k expanzi kůry a mozečkových jader) z dorzální strany metencephala, se v souvislosti s tím vyvinuly také svazky motorických vláken, která se makroskopicky jeví jako bílá hmota. Tak je tomu např. u savců, kde jsou tyto dráhy morfologicky uspořádány do podoby tří párů válcovitých struktur, označovaných jako **pedunculi cerebrales**. Prostřednictvím nich je mozeček spojen s prodlouženou míchou (**pedunculi cerebrales inferiores**), s Varolovým

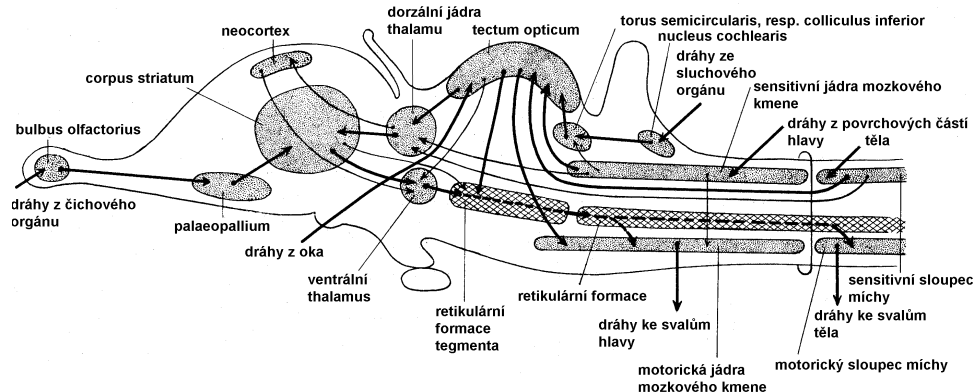


Obr. 326 Schema medulární části mozku při pohledu z levé strany s uvedením pozice sensitivních a motorických jader. A - Hypotetické výchozí stadium, kde centra byla ještě uspořádána v podobě souvislých sloupců (columnae), podobně jako je tomu v míše. I v tomto primitivním stavu však byla vyvinuta speciální somatická centra pro oko a sluchový orgán. Zvláštní viscerální motorický sloupec (druhý zdola) byl určen pro žaberní svaly. B - Schematické znázornění situace u savců, kde se souvislé sloupce – s výjimkou somatického sensitivního sloupce – rozpadly na jednotlivá jádra. Římskými číslicemi je vyjádřena souvislost s příslušným hlavovým nervem, v závorce je uveden charakter jádra. Srovnej s následujícími třemi obrázky. Podle Romera a Parsonse (1977).

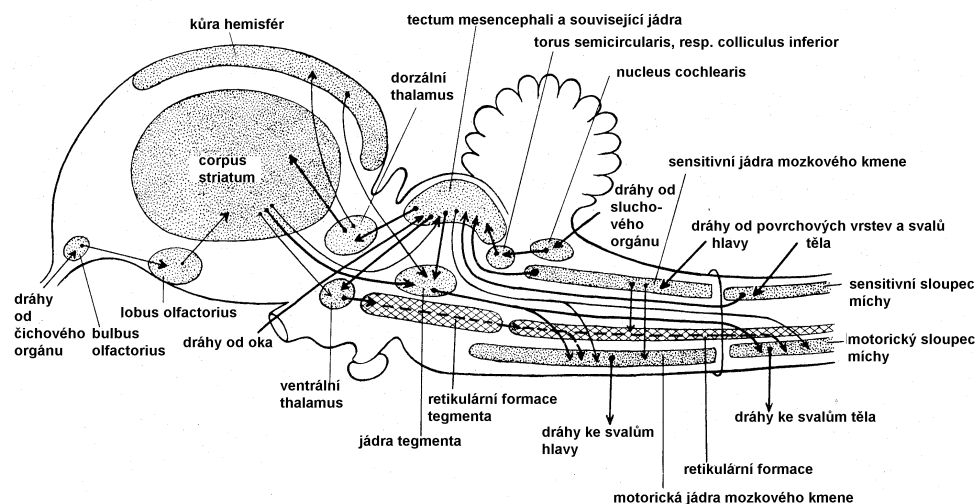
mostem (**pedunculi cerebrales medii**, resp. **brachia pontis**), a s mesencephalem prostřednictvím **pedunculi cerebrales superiores**, resp. **brachia conjunctiva**).

Přechodnou částí mezi mozkem a míchou je **prodloužená mícha** (**myelencephalon**, resp. **medulla oblongata**), která se stavebně již značně podobá hřbetní míše, ale na druhé straně sem přichází řada důležitých struktur z metencephala a dokonce z mesencephala. Celý tento úsek mozku (označený na obr. 319 jako medulární část) je tedy do začné míry jednoduším celkem, z něhož vybíhají hlavové nervy. Evolučně představuje nejstarobylší část mozku (výjimkou je však cerebellum, což je evoluční nadstavba, vzniklá později a související se způsobem života). Jsou zde uložena důležitá jádra, která v podobě sloupců šedé hmoty jsou uložena navzájem od-

děleně v laterálních stěnách. Tyto sloupce šedé hmoty přicházejí z hřbetní míchy a u primitivních obratlovců pokračují až na úroveň předního konce struny hřbetní (viz obr. 326). **Somatický motorický sloupec** (SM) probíhá ve ventrální části až k bázi infundibula (tzv. tuberculum posterius). **Somatický sensitivní sloupec** (SS), který je naopak uložen dorzálně, zasahuje přibližně na stejnou úroveň. Rovněž **viscerální motorický sloupec** (VM) a **viscerální sensitivní sloupec** (VS) mají přibližně stejný rozsah (k chiasma opticum). U pokročilejších obratlovců se tyto sloupce rozpadly na kratší úseky, zvané **jádra (nuclei)**. Důležitou skutečností je, že z medulární části mozku odstupují všechny hlavové nervy, které jsou homologické s míšními nervy (tedy s výjimkou prvního, zvaného čichový nerv, který je svazkem vláken čichového epithelu, a druhého, zrakového, který je výchlípkou diencephala). O hlavových nervech bude pojednáno níže. Z těchto jader vycházejí tedy všechny hlavové nervy z výjimkou zmíněných dvou. Tak např. u savců se somatický motorický sloupec rozpadl na několik drobných jader



Obr. 327 Zjednodušené schéma drah (viscerální centra a dráhy, stejně tak jako spojení cerebella nejsou zahrnuty) v mozku plazů, u nichž má dominantní úlohu střední mozek (mesencephalon). Významnou roli korelačního centra u nich hrají bazální ganglia (corpus striatum), zatímco neopallium (neocortex) nemá ještě takový význam, jako u pokročilejších obratlovců. Retikulární formace mozkového kmene (vyznačena kříženým šrafováním) je důležitá při přenosu motorických impulsů k jádrům mozkového kmene a míchy. Podle Romera a Parsonse (1977).



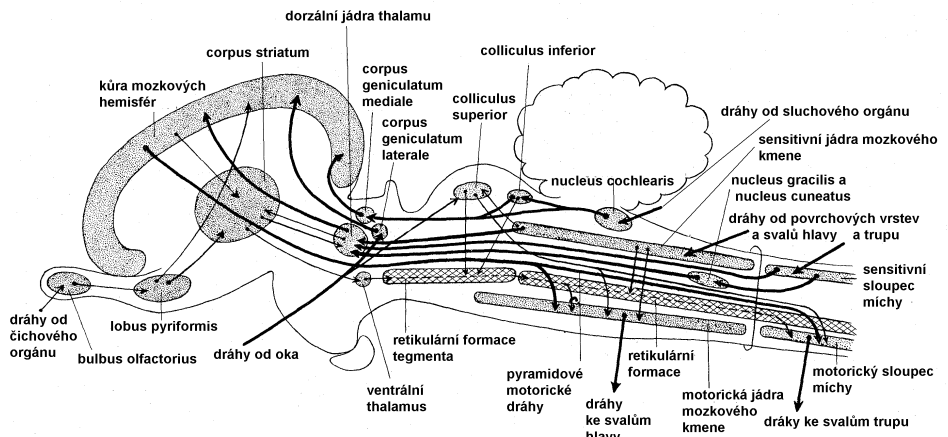
Obr. 328 Zjednodušené schéma mozkových drah u ptáků (srv. s předchozím obrázkem). Za pozornost stojí, že funkci dominantního centra převzalo od tecta středního mozku corpus striatum (bazální ganglia). Podle Romera a Parsonse (1977).

myelencephalon

uložených ve středním mozku a v přední části prodloužené míchy, odkud vybíhají nervy ovládající okohybné svaly (n. oculomotorius - III, a n. trochlearis - IV) a n. hypoglossus - XII. Svalstvo ovládající původně žaberní oblouky je inervováno z viscerálních motorických jader, která vznikla rozpadem viscerálního motorického sloupce. Jedná se o n. trigeminus - V, n. facialis - VII, n. glossopharyngeus - IX, a n. vagus - X; společné jádro pro nervus IX a X se nazývá **nucleus ambiguus**).

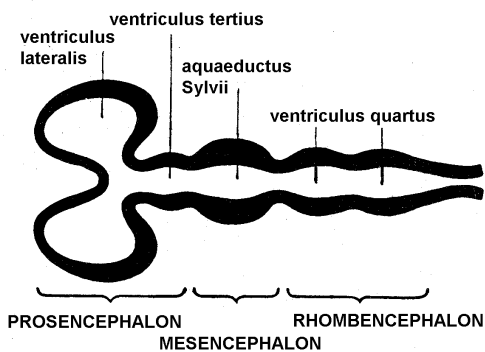
U primitivních vodních obratlovců je dorzálně od somatického senzitivního sloupce registrujícího podněty z různých částí těla vyvinut ještě zvláštní okřesek, tzv. **oblast akusticko-laterálního systému**. Jak jeho název napovídá, přivádí podněty od sluchového orgánu umístěného ve vnitřním uchu a od systému postranní smyslové linie. Podobný okřesek se vyvinul pro registraci podnětů z chuťových buněk. Není to však nic překvapivého, protože jak již bylo řečeno v předcházející kapitole, všechny tyto smyslové orgány se skládají ze strukturně velmi podobných prvků. Jsou to pohárkovité útvary složené ze smyslových a podpůrných buněk, vznikající embryonálně z epidermálních plakod (viz výše, kap. Smyslové orgány).

U savců se velké množství vláken spojující mozeček s ostatními částmi mozku při bázi prodloužené míchy kříží, což se projevuje jako výrazný útvar zvaný **Varolův most (pons Varoli)**. U nižších obratlovců je zde pouze více či méně zesílená vrstva bílé hmoty. Strop prodloužené míchy je u všech obratlovců tvořen komplikovanou pletením krevních kapilár uloženou v tenké vrstvě vaziva, zvanou **plexus chorioideus posterior**; tato část tedy není tvořena nervovou hmotou, vzniká z mesodermu, a její funkce je stejná jako v případě předního plexu, tedy produkce mozkomíšní tekutiny.



Obr. 329 Zjednodušené schema mozkových drah u savců (srv. s předchozími obrázky). Centrum ve středním mozku je redukováno na malé reflexní centrum a corpus striatum rovněž ztratilo význam. Hlavním centrem se stala kůra mozkových hemisfér, odkud vedou přímé dráhy (tzv. pyramidové dráhy) do motorických center mozkového kmene a míchy. Podle Romera a Parsonse (1977).

dutiny mozku



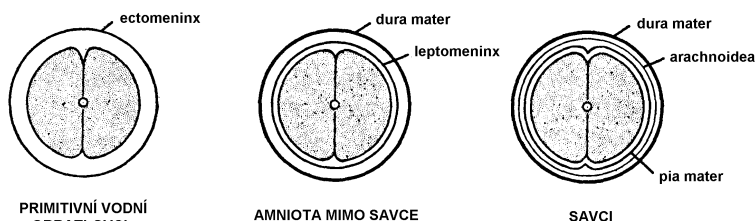
Obr. 330 Schema uspořádání dutin v mozku. Podle Gardnera, z Romera a Parsonse (1977).

vyvinutá komora i ve středním mozku, avšak u amniot je prostornější jen v rané embryogenezi, později se redukuje do podoby úzkého kanálku mezi třetí a čtvrtou komorou, zvaného **aquae-**

Protože mozek není nic jiného než zbytnělá přední část nervové trubice, je pochopitelné, že uvnitř je vytvořen systém dutin, zvaných **komory (ventriculi, sing. ventriculus)**. Tyto dutiny přirozeně navazují na míšní kanál a jsou vyplněny **mozkomíšním mokem (liquor cerebrospinalis)**, který – jak již bylo řečeno – je produkován v kapilárních pleteních, které tvoří strop některých částí mozku. V obou mozkových hemisférách je po jedné komoře (**ventriculus lateralis**); tyto dvě komory jsou spojeny se třetí komorou (**ventriculus tertius**) uvnitř diencephala. U nižších obratlovců je dobře

ductus Sylvii. Uvnitř prodloužené míchy je čtvrtá komora (**ventriculus quartus**). Tato komora se postupně zužuje a přechází v míšni kanál. Stěny komor jsou tvořeny nervovou tkání, s výjimkou střechy čtvrté komory a v oblasti spojení diencephala s hemisférami, kde jsou vytvořeny pouze kapilární pleteně v tenké vazivové vrstvě (tela chorioidea, resp. plexus chorioideus anterior et posterior), směrem do komory vystlané pouze tenkou epitheliální výstelkou, ependymem. U savců je čtvrtá komora spojena s subarachnoidálním prostorem (viz níže, obaly mozku) jedním či více otvory (mediální **foramen Magendii**, další mohou být po stranách). U savců cerebrospinalní mok v dutinách centrální nervové soustavy nepatrně cirkuluje.

Centrální nervový systém je na povrchu obklopen tenkými vrstvami pojiva, zvanými **pleny (meninges, sing. meninx)**. Embryonálně vznikají z mezodermu a nejsou tedy vývojově součástí nervové soustavy. U primitivních vodních obratlovců je vyvinuta pouze jediná vnější tenká plena (**ectomeninx**), avšak u obojživelníků, plazů a ptáků se z ní vytvořila vnější vrstva, tzv. **tvrdá plena mozková (dura mater)**, pod níž je však další vrstva (**leptomeningis**), která se u

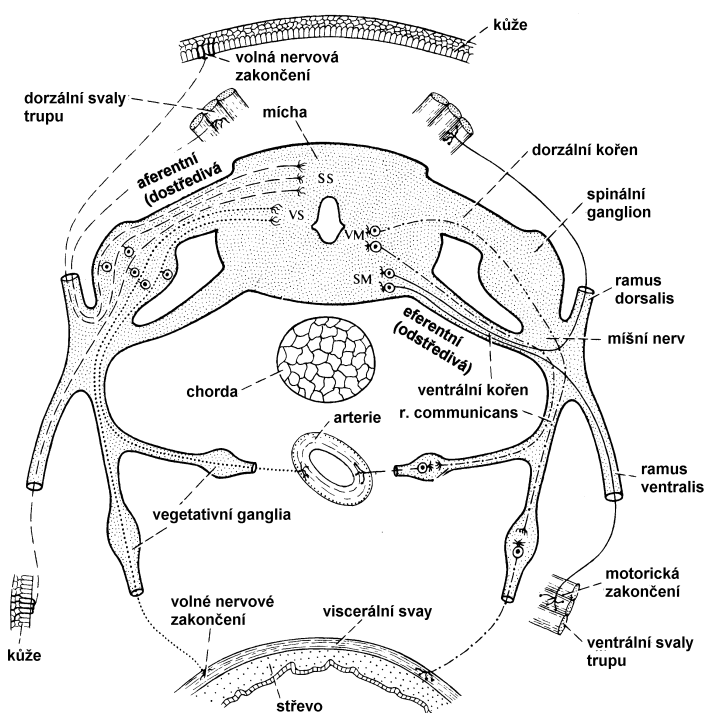


Obr. 331 Schematické znázornění obalů CNS u obratlovců. Podle Smithe (1960).

savců rozdělila na vnější list zvaný **pavučnice (arachnoidea)**, která má vzhled pavučiny (odtud název) a je prakticky bez cév, a na vnitřní list zvaný **pia mater**, která je prostoupena cévami a přiléhá těsně k mozku a míše. Zmíněné spojení čtvrté komory mozkové vede do prostoru mezi arachnoideou a pia mater, který se nazývá **cavum subarachnoideale**. Vznik několika vrstev mozkových plen se dává do souvislosti s přechodem obratlovců na souš.

S mozkem úzce souvisejí i hlavové nervy. S výjimkou prvních dvou (čichový a zrakový) jsou všechny ostatní svou strukturou, funkcí a částečně svým embryonálním původem odvozené od míšních nervů. Ganglia míšních nervů se však kompletně tvoří z buněk neurální lišty, zatímco ganglia hlavových nervů se tvoří jak z buněk neurální lišty, tak také z epidermálních plakod. U nižších obratlovců jsou tyto plakody uspořádány do dvou řad (viz obr. 40): horní řada se nazývá dorzolaterální a z plakod této řady vznikají ganglia V., VII., IX. a X. hlavového nervu, spodní řada se nazývá epibranchiální a vznikají z ní ganglia ostatních hlavových nervů.

Pro objasnění struktury a uspořádání hlavových nervů je nutné nejdříve znát strukturu míchy a míšních nervů, neboť z tohoto stavu hlavové nervy během evoluce obratlovců vznikly. Mícha (pro odlišení od prodloužené míchy se někdy označuje jako **hřbetní mícha, medulla spinalis**) je trubice uložená v neurálním kanálu obratlů, jejíž základní stavba je stejná jako u mozku (který z ní vznikl): uprostřed je tenký míšni kanál, okolo nějž je uložena šedá hmota (**substantia grisea** tvořená neurony), vně bílá hmota (**substantia alba** tvořená výběžky neuronů, tedy nervovými vlákny). Z míchy vycházejí



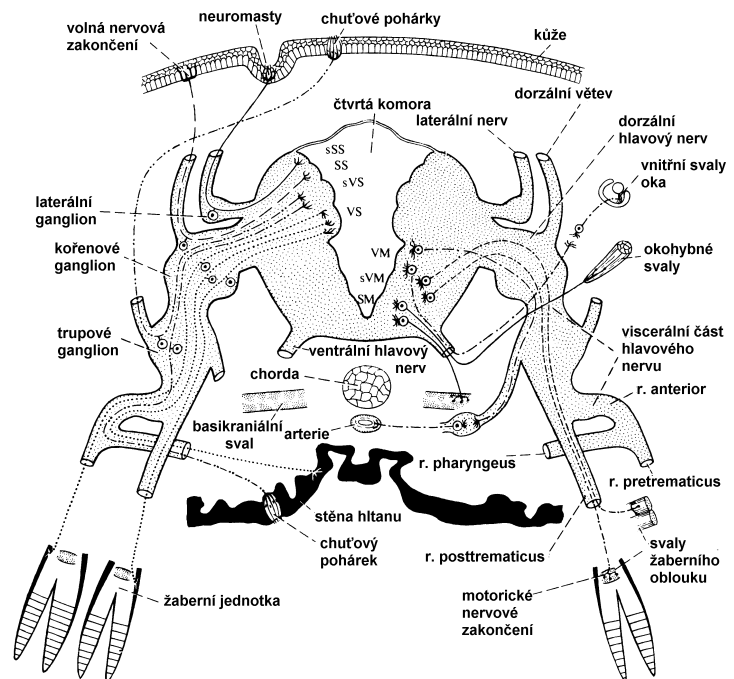
Obr. 332 Schema míšních nervů a jejich periferních zakončení. Podle Bjerringa (1977), z Jarvika (1980).

obaly centrálního nervového systému

embryonální původ ganglií hlavových a míšních nervů

hřbetní mícha a míšni nervy

míšní (spinální) nervy, v každé metamerě vždy jeden pár. Míšní nerv každé strany vychází z míchy dvěma kořeny, dorzálním a ventrálním (v anatomii člověka v souvislosti se vzpřímenou pozicí těla označované jako přední a zadní). Ventrální kořen (**radix ventralis**) opouští míchu na jejím ventrolaterálním povrchu a spojuje se v určité vzdálenosti s dorzálním kořenem. Dorzální kořen (**radix dorsalis**) však na rozdíl od ventrálního se před spojením obou kořenů rozšiřuje v nápadné **spinální ganglion**. U většiny obratlovců je toto ganglion uloženo v míšním kanálu páteře. Poté se míšní nerv štěpí do různého počtu větví (**rami**), z nichž nejdůležitější je mohutný **ramus dorsalis**, jehož vlákna běží k dorzální části axiálního svalstva a k povrchovým partiím dorzální části těla, a podobný **ramus ventralis**, který vede k hypaxiálnímu svalstvu trupu a k povrchovým partiím ventrální části těla. V původním stavu oba kořeny obsahovaly jak aferentní (dostředivá) tak eferentní (odstředivá) nervová vlákna, avšak během evoluce obratlovců postupně dorzální kořen získal převážně aferentní funkci a ventrální kořen převážně eferentní funkci. Toto pravidelné metamerní uspořádání je porušeno pouze v oblastech končetin, kde vznikají složitější propojení (**plexus brachialis** a **plexus lumbosacralis**), někdy spojené se zbytněním míchy v odpovídajícím úseku ("druhý mozek" u velkých dinosaurů). Jak aferentní tak eferentní nervy mohou být rozděleny do dvou druhů, označovaných jako somatické a viscerální. **Somatická vlákna** inervují svalstvo a povrchové části těla, **viscerální vlákna** inervují vnitřní orgány. Toto členění lze kombinovat, čímž se označení funkce nervu zpřesňuje. **Somatická aferentní** (resp. **sensitivní, dostředivá**) vlákna (SS na obr. 333) přivádějí podněty z kůže a smyslových zakončení ve svalech a šlachách (exteroceptivní a propioceptivní vlákna). **Viscerální aferentní** (resp. **sensitivní, dostředivá**) vlákna (VS na obr. 333) přivádějí podněty ze smyslových zakončení v trávicí trubici a v ostatních vnitřních orgánech (interoceptivní vlákna). Na druhé straně **somatická eferentní** (resp. **motorická, odstředivá**) vlákna (SM na obr. 333) vedou k příčně pruhovaným svalům trupu a končetin. **Viscerální eferentní** (resp. **motorická, odstředivá**) vlákna (VM na obr. 333) ovlivňují svaly trávicí trubice, žaberních oblouků (v hlavové části; viz dále) a hladké svalstvo (např. cév) a některých žláz. V každém míšním nervu jsou tyto čtyři druhy vláken: oba druhy aferentních v dorzálním kořeni a oba druhy eferentních ve ventrálním kořeni (viz obr. 332). Toto uspořádání je v té části míšního nervu, která je uložena v páteřním kanálu. Po výstupu z páteřního kanálu se však míšní nervy štěpí na **ramus dorsalis** (k dorzálním svalům trupu a ke kůži) a **ramus ventralis** (k ventrálním svalům trupu a ke kůži); obě větve obsahují somatická vlákna. Kromě toho však od nich ventrálně odstupuje **ramus communicans** s viscerálními vlákny, která jsou součástí vegetativního (autonomního) systému (viz níže). Popsané uspořádání založené na situaci u vyšších obratlovců se nepochybně vyvíjelo z primitivního stavu, který se zachoval u bezlebečných a některých kruhoústých. V obou těchto případech dorzální a ventrální kořen reprezentují zcela oddělené nervy, přičemž ventrální vede výlučně somatická eferentní vlákna, zatímco dorzální ostatní tři zbývající druhy.



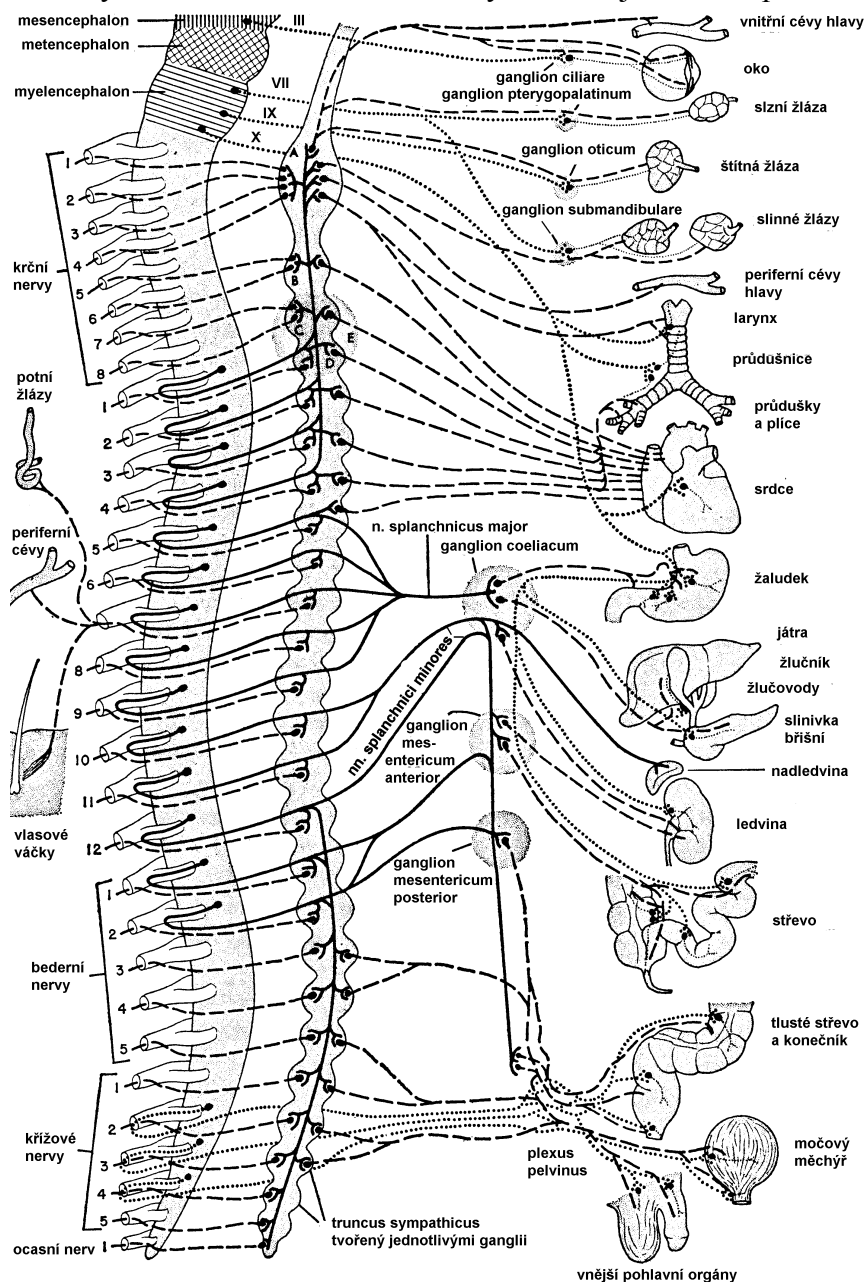
Obr. 333 Schema hlavových nervů a jejich periferních zakončení v úrovni střední části prodloužené míchy. Podle Bjerringa (1977), z Jarvika (1980).

SS na obr. 333) přivádějí podněty z kůže a smyslových zakončení ve svalech a šlachách (exteroceptivní a propioceptivní vlákna). **Viscerální aferentní** (resp. **sensitivní, dostředivá**) vlákna (VS na obr. 333) přivádějí podněty ze smyslových zakončení v trávicí trubici a v ostatních vnitřních orgánech (interoceptivní vlákna). Na druhé straně **somatická eferentní** (resp. **motorická, odstředivá**) vlákna (SM na obr. 333) vedou k příčně pruhovaným svalům trupu a končetin. **Viscerální eferentní** (resp. **motorická, odstředivá**) vlákna (VM na obr. 333) ovlivňují svaly trávicí trubice, žaberních oblouků (v hlavové části; viz dále) a hladké svalstvo (např. cév) a některých žláz. V každém míšním nervu jsou tyto čtyři druhy vláken: oba druhy aferentních v dorzálním kořeni a oba druhy eferentních ve ventrálním kořeni (viz obr. 332). Toto uspořádání je v té části míšního nervu, která je uložena v páteřním kanálu. Po výstupu z páteřního kanálu se však míšní nervy štěpí na **ramus dorsalis** (k dorzálním svalům trupu a ke kůži) a **ramus ventralis** (k ventrálním svalům trupu a ke kůži); obě větve obsahují somatická vlákna. Kromě toho však od nich ventrálně odstupuje **ramus communicans** s viscerálními vlákny, která jsou součástí vegetativního (autonomního) systému (viz níže). Popsané uspořádání založené na situaci u vyšších obratlovců se nepochybně vyvíjelo z primitivního stavu, který se zachoval u bezlebečných a některých kruhoústých. V obou těchto případech dorzální a ventrální kořen reprezentují zcela oddělené nervy, přičemž ventrální vede výlučně somatická eferentní vlákna, zatímco dorzální ostatní tři zbývající druhy.

Viscerální motorická vlákna vybíhají ventrální větví (zvanou na obr. 332 ramus communicans) do speciálních vegetativních ganglií (tato ganglia vznikají rovněž z buněk neurální lišty) a odtud ke stěně trávicí trubice a k dalším orgánům. Tento systém se nazývá **vegetativní** (resp. **autonomní**, protože je nezávislý na vůli). Je to ona část nervové soustavy, která vznikla z nervové pleteně vytvořené u polostrunatců a ostnokožců v okolí trávicí trubice a u žahavců v okolí láčky. I když se tento systém označuje za autonomní, není na centrální nervové soustavě úplně nezávislý, protože dostředivá i odstředivá spojení vegetativního systému zprostředkovává mícha a dokonce i mozek (resp. centra uložená v hypothalamu).

Jak je patrné z obr. 333, vedou z mozku (tedy v hlavové části) speciální odstředivé viscerální dráhy k příčně pruhovaným svalům žaberních oblouků v rámci hlavových nervů, o kterých bude řeč níže. V trupové části odstředivá viscerální vlákna inervují žlázy, hladké svaly (útroby, kůže a cévy) a svalstvo srdeční. Na rozdíl od hlavových a míšních nervů vedoucích motorické impulsy k příčně pruhovaným svalům se autonomní nervy neskládají ve svém průběhu z výběžku (axonu) jediné

nervové buňky, nýbrž minimálně ze dvou (u nižších obratlovců) či z řetězce více neuronů (u vyšších obratlovců), přičemž spojení je tvořeno návazností axonu předcházejícího neuronu přímo na další neuron v řetězci. Tyto neurony tvoří často shluky, označované jako **autonomní** či **vegetativní ganglia** (viz obr. 332). První neuron autonomních drah leží ještě v míše a označuje se jako **pregangliový**; ve svém průběhu je opatřen myelinovou pochvou a proto se tato vlákna jeví jako bílá. Končí kontaktním rozvětvením na nervových buňkách autonomních ganglií a teprve tyto buňky vysílají vlákna (postrádající myelinovou pochvu a jsou tudíž šedavá) k cílovému orgánu. Tato vlákna se označují jako **postgangliová**; v postgangliovém úseku může být vloženo větší množství neuronů. Bylo již zmíněno



Obr. 334 Schema vegetativního systému u člověka. Pregangliová sympatická vlákna znázorněna plnou čarou, postgangliová sympatická vlákna přerušovanou čarou, pregangliová parasympatická vlákna silnou tečkovanou čarou, postgangliová parasympatická vlákna tenkou tečkovanou čarou. Podle Nettera (1953).

výše, že autonomní ganglia a postgangliové neurony jsou původem z neurální lišty, podobně jako ganglia spinálních nervů.

U savců se vegetativní systém rozčlenil do dvou fyziologicky i anatomicky odlišných částí, zvaných **pars sympathica** (anatomické označení je **systém cervikothorakolumbální**) a **pars parasymphatica** (**systém kraniosakrální**). Do většiny orgánů přicházejí jak vlákna sympatická, tak i parasympatická, přičemž se funkčně uplatňují jako antagonisté. Např. impuls z pars sympathica způsobuje zrychlení činnosti srdce, cévního oběhu, a zpomalení trávení, z pars para-symphatica naopak činnost srdce a cévního zpomalují, trávení se naopak urychluje. Všeobecně vzato podněty ze sympatické části jakoby připravovaly organismus pro boj či obranu, naopak podněty z parasympatické části působí, když je živočich v klidu. Tyto obecné funkce vyplývají z toho, že sympatická vlákna produkují noradrenalin, v menší míře adrenalin, zatímco para-sympatická vlákna acetylcholin (blíže v přednáškách z fyziologie).

Anatomicky je pars sympathica tvořena vlákny, která vycházejí z míchy převážně ventrálními kořeny krčních, hrudních a předních bederních míšních nervů (viz alternativní název pro pars sympathica) a dále hlavním kmenem míšního nervu. Po vystoupení nervu z míšního kanálu však od něj ventrálně odstupuje krátká větev zvaná **ramus communicans**. Je evidentní, že tato část zahrnuje pregangliový segment a vstupuje do vegetativních ganglií. U pokročilých paprskoploutvých a všech suchozemských tetrapodů jsou tato ganglia podél páteře navzájem spojena v řetězec, zvaný **truncus sympathicus**. Jak již bylo uvedeno na předcházející straně, nacházejí se v těchto gangliích napojení na postgangliové neurony. Tyto dráhy vedou impulsy k hladkým svalům periferních krevních cév, kůže a kožních žláz. Obecně vzato u nižších obratlovců vedou postgangliová vlákna k příslušným orgánům samostatně (většinou podél cév), u savců se však navracejí do hlavního kmene míšního nervu. Některá sympatická vlákna však procházejí vegetativními ganglii bez přerušení a navracejí se zpět pod páteř, kde v určitých částech vytvářejí ganglia (např. ganglion ciliare) či pleteně (např. plexus coeliacus, plexus mesentericus). Teprve z těchto ganglií či pletení vybíhají postgangliová vlákna k cílovým orgánům.

Naproti tomu pars parasymphatica je soustředěna do přední (hlavové) a zadní (křížové) části těla. V hlavové části běží parasympatická vlákna většinou v rámci bloudivého nervu (n. vagus), jehož průběh sleduje trávicí trubici. V tomto systému nejsou vytvořena proximální ganglia (tedy ganglia soustředěná při páteři). Dlouhá pregangliová vlákna většinou zasahují přímo do příslušných orgánů nebo vytvářejí pleteně ve stěnách cílových orgánů.

Viscerální aferentní vlákna vedou impulsy od vnitřních orgánů, cév, atd. do míchy a mozku speciálními viscerálními nervy nebo jedním z hlavových nervů (n. vagus, který prochází až do zadní oblasti coelomu; viz dále).

Předcházející popis míšních nervů byl nezbytný pro pochopení struktury **hlavových (kranálních) nervů**. Obecně se označují římskými číslicemi. Bylo však již řečeno, že první z celé série, zvaný **čichový (I)**, resp. **nervus olfactorius**, je tvořen vlákny primárních smyslových buněk čichového epithelu, přicházejícími z čichového orgánu. Má tedy sensitivní funkci a embryonálně vzniká z epidermální plakody. Není to však nerv v pravém slova smyslu, protože zmíněná vlákna netvoří kompaktní svazek (mělo by se spíše mluvit o větším počtu čichových nervů). Druhý hlavový nerv, zvaný **zrakový (II)**, resp. **nervus opticus**, obsahuje eferentní vlákna gangliových buněk ze sítnice oka. Má tedy rovněž sensitivní funkci. Protože však sítnice je vyklenutá část stěny mozku, lze zrakový nerv považovat spíše za vnitrocerebrální trakt než za skutečný nerv. Oba nervy lze zahrnout (spolu s VIII. hlavovým nervem) do skupiny *specializovaných sensitivních hlavových nervů*.

Ostatní hlavové nervy (s výjimkou n. VIII) jsou modifikovanými míšními nervy, což je tím více zřejmé, čím více se postupuje dozadu. Přední jsou modifikovány nejvíce, protože se v této oblasti vytvořily čelisti a další orgány, které porušily původní stejnorodou segmentaci

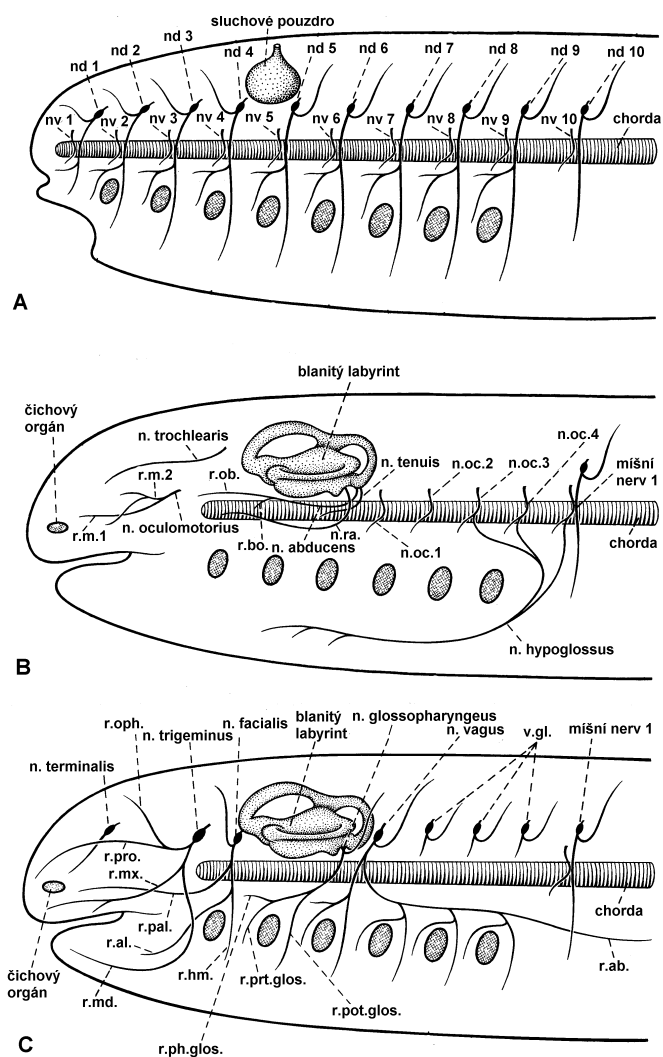
hlavy. Druhou významnou skutečností je, že počínaje třetím vycházejí všechny hlavové nervy z medulární části mozku, tedy starobylé části mozku, která byla až během evoluce obratlovců doplněna o části vzniklé rostrální prolongací (viz výše). Všechny tyto hlavové nervy mají v zásadě stejnou strukturu jako míšňní nervy – odstupují dvěma kořeny, vytvářejí ganglia, a po spojení v jediný kmen se znovu štěpí na dorzální a ventrální větev. Ventrální kořeny hlavových nervů (resp. ventrální hlavové nervy), pokud jsou zachovány (např. oculomotorius, trochlearis, abducens, hypoglossus), obsahují somatická motorická vlákna (srv. obr. 333) vedoucí ke svalům hlavy (původem z hlavových myotomů). Podobně jako ventrální kořeny míšňních nervů nemají ganglion. Shrnují se tedy do skupiny *ventrálních hlavových nervů*. Dorzální kořeny (resp. dorzální hlavové nervy) obsahují sensitivní vlákna (jak somatická tak viscerální), a rovněž viscerální motorická vlákna inervující oblast žaber (svaly vzniklé z parasomitického mesodermu, resp. mesodermu laterální destičky). Podobně jako dorzální kořeny míšňních nervů jsou zbytnělé v ganglion. Jejich motorické neurony vznikají jako deriváty neurální trubice, sensitivní neurony z buněk neurální lišty. Někdy se označují jako skupina *dorzálních*, resp. *žaberních (branchiálních) hlavových nervů*.

Třetí hlavový nerv se nazývá **okoohybný (III)**, resp. **nervus oculomotorius**, obsahující většinou somatická motorická vlákna inervující čtyři ze šesti okoohybných svalů (m. rectus superior, m. rectus anterior, m. rectus inferior, a m. obliquus inferior). Tento nerv vznikl splynutím ventrálních nervů první a druhé metamery (r.m.1 a r.m.2 na obr. 335B). Samozřejmě patří do skupiny ventrálních hlavových nervů.

Čtvrtý hlavový nerv se nazývá **kladkový (IV)**, resp. **nervus trochlearis**. Obsahuje rovněž somatická motorická vlákna, inervující jeden okoohybný sval (m. obliquus superior). Vznikl z ventrálního nervu původně inervujícího myotom třetí metamery. Má velmi neobvyklý průběh,

protože jeho vlákna se ještě uvnitř mesencephala kříží a vycházejí na opačné straně mozku (viz obr. 322). Patří rovněž do skupiny ventrálních hlavových nervů.

Pátý hlavový nerv se nazývá **trojklanný (V)**, resp. **nervus trigeminus**. U primitivních vodních čelistnatců existuje v podobě čtyř větví, které vyběhají ze společného ganglia (**ganglion Gasseri**). Dvě horní větve se nazývají **ramus profundus** (r.pro. na obr. 335C), uložený hlouběji,



Obr. 335 Schema uspořádání hlavových nervů v primitivním stadiu evoluce obratlovců (A), a z tohoto stavu vzniklé uspořádání ventrálních hlavových nervů (B) a dorzálních hlavových nervů (C). Pro orientaci jsou zakresleny žaberní štěrby a statoakustický orgán. Podle Bjerringa (1977).

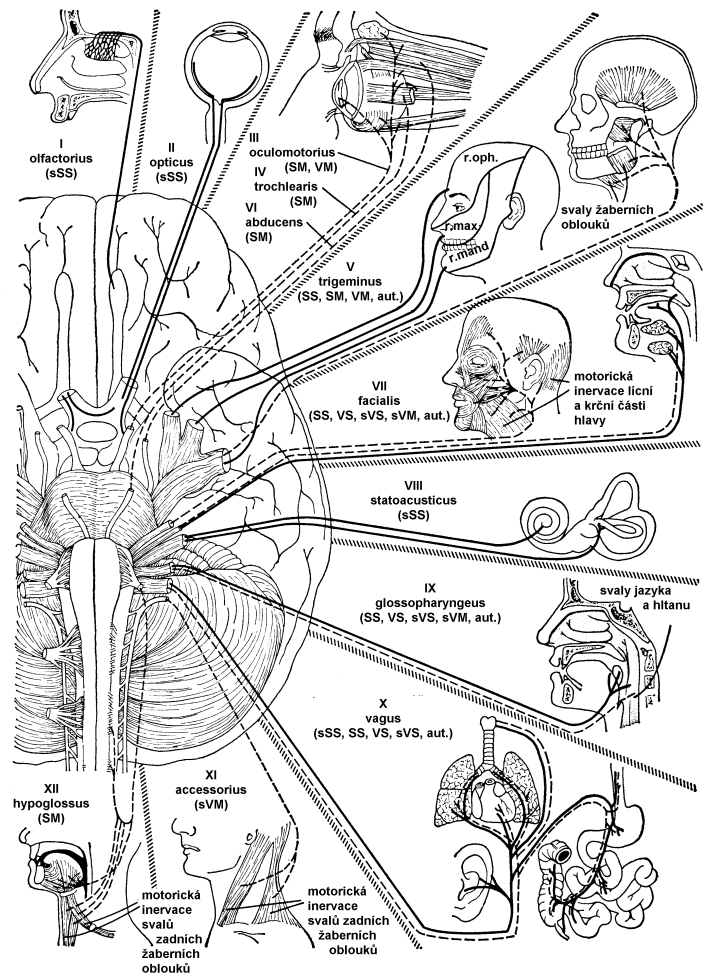
Zkratky: nd - dorzální kořeny; n.oc. - n. occipitalis; r.al. - ramus alveolaris n. faciali; n.ra. - n. rarus; nv - ventrální kořeny; r.ab. - ramus abdominalis n. vagi; r.bo. - ramus basioticus n. abducentis; r.hm. - ramus hyomandibularis n. faciali; r.m.1, r.m.2 - větve n. oculomotorii k okoohybným svalům první, resp. druhé metamery; r.md. - ramus mandibularis n. trigemini; r.mx. - ramus maxillaris n. trigemini; r.ob. - orbitální větev n. abducentis; r.oph. - ramus ophthalmicus n. trigemini; r.pal. - ramus palatinus n. faciali; r.ph.glos. - ramus pharyngeus n. glossopharyngei; r.pot.glos., r.prt.glos. - větve n. glossopharyngei; r.pro. - ramus profundus n. trigemini; v.gl. - rudimentární ganglia.

a **ramus ophthalmicus** (r.oph. na obr. 335C), uložený při povrchu. Obě tyto větve obsahují výlučně sensitivní vlákna a u savců splývají v jedinou, která nese označení **nervus ophthalmicus profundus**. Dvě spodní větve se nazývají **ramus maxillaris** (r.mx na obr. 335C), který obsahuje sensitivní vlákna a **ramus mandibularis** (r.md. na obr. 335C), obsahující jak sensitivní tak motorická vlákna, která inervují čelistní svaly. Trigeminus vznikl splnutím dorzálních nervů tří předních metamer. V této souvislosti je nutné zmínit drobný nerv, který se vyskytuje u všech obratlovců s výjimkou kruhoústých a ptáků; u člověka se vyskytuje jen v rané embryogenezi. Běží paralelně s čichovým nervem v přední části hlavy a proto se označuje jako **nervus terminalis**. Obsahuje sensitivní vlákna, ale nemá nic společného s čichem. Jde o rudiment dorzálního nervu první metamery. Trigeminus i terminalis patří do soustavy žaberních hlavových nervů.

Šestý hlavový nerv se nazývá **odtahovací** (VI), resp. **nervus abducens**. Obsahuje somatická motorická vlákna a inervuje m. rectus posterior, který je derivátem myotomu čtvrté metamery. Patří tudíž do skupiny ventrálních hlavových nervů.

Sedmý hlavový nerv se nazývá **liční** (VII), resp. **nervus facialis**. Jeho značnou část tvoří viscerální sensitivní vlákna přicházející od stěny dutiny ústní a hltanu, ale také motorická vlákna inervující žlázy a hladké svalstvo. Největší část jsou však motorická vlákna inervující svaly žaberních oblouků, které vznikají z laterální destičky mesodermu hlavové části. Je to dorzální nerv čtvrté metamery. Jeho zadní část (inervující oblast za spirakulem) inervuje větev nazývaná **n. hyomandibularis**, která běží ventrálním směrem podél hyomandibuly. Od něj se odštěpuje **r. hyoideus** (pokračující ventrálně podél elementů hyoidního oblouku) a **r. mandibularis**, který běží k čelistnímu kloubu a spodní čelisti. Vnitřní větev r. mandibularis se nazývá **chorda tympani** a prochází oblastí středního ucha. Přední větev obsahuje převážně viscerální sensitivní vlákna a nazývá se **n. palatinus**. Facialis patří do soustavy žaberních hlavových nervů.

Osmý hlavový nerv se nazývá **sluchový a rovnovážný** (VIII), resp. **nervus vestibulocochlearis** (statoacusticus). Přichází do mozku (dorzální části prodloužené míchy) z vnitřního ucha. U vyšších obratlovců jej tvoří dvě větve: **pars vestibularis**, která je tvořena vlákny přicházejícími od blanitého labyrintu a představuje rovnovážnou část nervu. Vedle toho existuje **pars cochlearis**, která vede vlákna od sluchových buněk Cortiho ústrojí a představuje sluchovou část nervu. Statoakustický nerv patří do stejné skupiny jako čichový a zrakový, tzn. do skupiny specializovaných sensitivních hlavových nervů. U primitivních vodních obratlovců je s tímto nervem ještě úzce spojena inervace neuromastů, tedy orgánů postranní smyslové linie. Tyto



Obr. 336 Schema struktury hlavových nervů u člověka s uvedením přibližných oblastí inervace. Sensitivní vlákna znázorněna plnou čarou, motorická přerušovanou čarou. Podle Nettera (1953).

Označení typů nervových vláken: aut. - autonomní eferentní; SM - somatická motorická; SS - somatická sensitivní; sSS - speciální somatická sensitivní; VS - viscerální sensitivní; sVM - speciální viscerální motorická; sVS - speciální viscerální sensitivní.

nervy běží v blízkosti statoakustického nervu a zabíhají rovněž do prodloužené míchy. Jsou obvykle vyvinuty ve dvou párech: přední přichází od rozvětvené postranní smyslové linie hlavy, zadní pár od postranní smyslové linie těla (jeho vlákna zde splývají s bloudivým nervem). Nervové buňky těchto nervů (statoakustického a laterální smyslové linie) vznikají z epidermálních plakod, nikoliv jako u většiny dalších hlavových nervů z volných buněk neurální lišty.

Devátý hlavový nerv se nazývá **jazykohltanový (IX)**, resp. **nervus glossopharyngeus**. Podobně jako facialis obsahuje pět typů vláken: somatická sensitivní (přivádějí podněty z kůže), viscerální sensitivní (podněty ze stěn hltanu), speciální aferentní vlákna od chuťových pohárků jazyka, viscerální eferentní vlákna (převádějící stimuly do žláz a hladkého svalstva), a motorická vlákna žaberních svalů původem z hlavového mesodermu. Inervuje tedy převážně zadní část ústní dutiny (u suchozemských tetrapodů zadní část jazyka) a hltan (odtud název). Vznikl z dorzálního nervu páté metamery. Patří do skupiny žaberních hlavových nervů.

Desátý hlavový nerv se nazývá **bloudivý (X)**, resp. **nervus vagus** (někdy také pneumogastricus). Topograficky zasahuje do velmi odlehklých částí těla (až do zadní části coelomové dutiny) a protože jeho břišní větev (**ramus abdominalis**) převážně zajišťuje viscerální inervaci (sliznici hltanu i všech dalších orgánů vzniklých z trávicí trubice, chuťové pohárky, žaberní svaly, svaly srdce), probíhá mezi nejrůznějšími orgány uvnitř těla (proto "bloudivý"). Vznikl nepochybně splynutím několika dorzálních nervů. Patří do skupiny žaberních hlavových nervů. Bylo již řečeno, že jsou na něj napojena sensitivní vlákna systému postranní smyslové linie a také vlákna parasymptiku.

U amniot jsou v týlní oblasti vyvinuty ještě další hlavové nervy. Je to tzv. **přídavný nerv (XI)**, resp. **n. accessorius**, který vede převážně motorická vlákna, která byla u primitivnějších obratlovců součástí bloudivého nervu. Všechny tyto okcipitální nervy jsou homologní s ventrálními kořeny míšních nervů a patří tedy do skupiny ventrálních hlavových nervů. Dva až tři tyto okcipitální nervy mohou navzájem splynout, takže u pokročilejších obratlovců je ještě jeden hlavový nerv, zvaný **podjazykový (XII)**, resp. **hypoglossus**, zajišťující motorickou inervaci svalů jazyka (původem z hypobranchiálních svalů; viz str. 92 a obr. 158).

Mozek a mícha (obojí je součástí nervové trubice, která je derivátem neuroektodermu) tedy tvoří **centrální nervový systém**. Zbývající část nervové soustavy se shrnuje pod název **periferní nervový systém**. Tento termín je čistě deskriptivní, založený na topografii. Pokud však sledujeme původ periferního systému z hlediska embryologie, dojdeme k závěru, že se skládá ze tří různých komponent. Do první kategorie patří ventrální kořeny míšních nervů a jejich ekvivalenty ve skupině hlavových nervů, které vznikají jako výběžky motorických neuronů míchy (připomeňme si, že vedou většinou somatická eferentní vlákna ke svalům trupu). Vznikají embryonálně z výběžků motorických neuronů uložených ve ventrálních sloupcích míchy a jsou tedy derivátem neuroektodermu, stejně jako centrální nervový systém.

Do druhé kategorie patří spinální ganglia na dorzálních kořenech míšních nervů a eferentní vlákna sensitivních neuroblastů, která vedou dorzálními kořeny do míchy (a samozřejmě jejich ekvivalenty v oblasti hlavových nervů). Tato část nervového systému se zakládá z volných buněk neurální lišty. U primitivních obratlovců (dospělí kruhouští a larvální stadia vodních čelistnatců) jsou však aferentní neurony ještě umístěny v dorzální části neurální trubice. Stejný původ (tedy z buněk neurální lišty) mají vegetativní ganglia, a samozřejmě všechny nervy, které z dorzálních a vegetativních ganglií vybíhají.

Do třetí kategorie patří vlákna periferních nervů vedoucích vzruchy ze smyslových orgánů, které vznikly z epidermálních plakod. Sem patří somatická aferentní vlákna, tedy čichový nerv, statoakustický nerv (včetně vláken přicházejících prostřednictvím n. vagus), a ganglia lícního a trojklanného nervu (v případě těchto posledních dvou to není náhoda, neboť i tyto nervy vedou vzruchy z oblastí, do kterých u primitivních vodních obratlovců zasahovala síť postranní smyslové čáry).

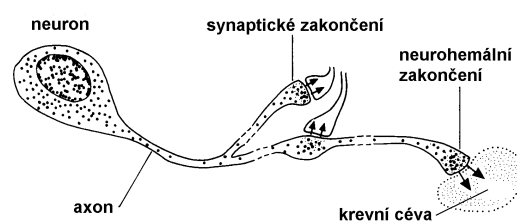
periferní
nervový
systém

Žlázy s vnitřní sekrecí

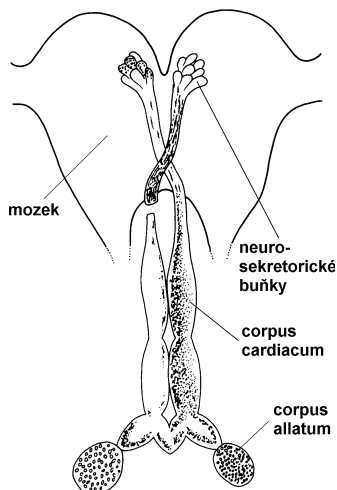
Jednotlivé funkce živočišného organismu jsou koordinovány nejen nervovou soustavou, kde vzruchy probíhají usměrněně v síti nervových vláken, ale také prostřednictvím chemických látek, které jsou produkovány uvnitř těla a volně se zde šíří (nejčastěji tekutinami oběhového systému). Obecně lze říci, že chemická komunikace je mnohem pomalejší než komunikace nervovou soustavou a je rovněž méně cílená. Chemický přenos vzruchů je patrně evolučně starobylejší, protože se s ním setkáváme již u hub, kde morfologicky diferencovaná nervová soustava ještě chybí (viz str. 170). Jestliže je však nervová soustava vyvinuta, pak se obě soustavy úzce doplňují a ovlivňují. To je patrné např. z toho, že produkovat chemické látky mohou i nervové buňky, které tak ovlivňují aktivitu jiných buněk (tyto chemické produkty neuronů se nazývají neurotransmittery). Jinou kategorií chemických látek produkováných uvnitř organismu za účelem přenosu informace jsou hormony. Mohou být produkovány speciálními buňkami nervové soustavy (i když ne vždy dobře odlišitelnými od běžných neuronů), tzv. **neurosekretořickými buňkami**, přičemž se označují jako neurohormony, nebo speciálními orgány, které se označují jako **žlázy s vnitřní sekrecí (endokrinní žlázy)**. Účinek hormonů závisí na specifických molekulách, které jsou jimi ovlivňovány. Např. chromatofory ovlivňující zbarvení jsou citlivé jen vůči určitým hormonům. Hormony však nejsou určeny pouze k okamžité reakci organismu, nýbrž ovlivňují především dlouhodobé procesy jako růst, svlékání, pohlavní dospívání, nástup sezónního období reprodukce, kladení vajec a dokonce i regeneraci ztracených částí.

Neurosekretořické buňky se nejčastěji kumulují do morfologicky nevýrazných jader v různých částech centrální nervové soustavy (např. corpora allata u hmyzu). Axony těchto specializovaných

neuronů zasahují svými poněkud zbytnělými terminálními konci až do blízkosti prostorů vyplněných tělní tekutinou (coelom nebo cévy). Tyto terminální úseky spolu mohou ve větším počtu vytvářet tzv. **neurohemální orgán**, ve kterém se neurohormony produkované v těle neurosekretořické buňky a přiváděné jejím axonem kumulují. By-



Obr. 338 Morfologické schéma neurosekrece. Neurohormony jsou uvolňovány jak na synapsích, tak také z neurohemálních zakončení při stěnách cév. Podle Goldinga a Whittla (1977).



Obr. 337 Neurohemální orgány (corpus cardiacum a corpus allatum) neurosekretořických buněk v mozku švába rodu *Leucophaea*. Podle Scharraera (1952).

lo zjištěno, že neurohormony mohou být produkovány a uvolňovány na synapsích i běžnými neurony a i běžné neurony se mohou podílet na vytváření neurohemálních orgánů.

Naproti tomu endokrinní žlázy jsou zvláštní orgány určené pouze pro tvorbu hormonů. Oproti jiným typům žláz však nemají zvláštní vývody. Jsou umístěny v nejrůznějších částech těla (u koryšů např. v tykadlech nebo očních stopkách, kde reagují na světelné podráždění, u hmyzu jsou zvláštní endokrinní žlázy umístěny v předohrudí) a tím se vysvětluje, proč vznikají z velmi rozličného embryonálního materiálu. Příklad úzkého propojení neurální sekrece a vlastních endokrinních žláz u hmyzu je uveden na obr. 339.

Obdobně úzké propojení (nejen funkčně, ale i anatomicky) existuje rovněž u obratlovců. Typickým příkladem je **hypofýza**, resp. **podvěsek mozkový (hypophys cerebri)**. Ačkoliv je to morfologicky jednolitý orgán, vzniká ze dvou zcela odlišných částí, které mají rozdílné funkce. Zadní část zvaná **neurohypofýza** je výchlípkou báze diencephala (hypothalamu), těsně za chias-

orgány spojené s neurosekrecí

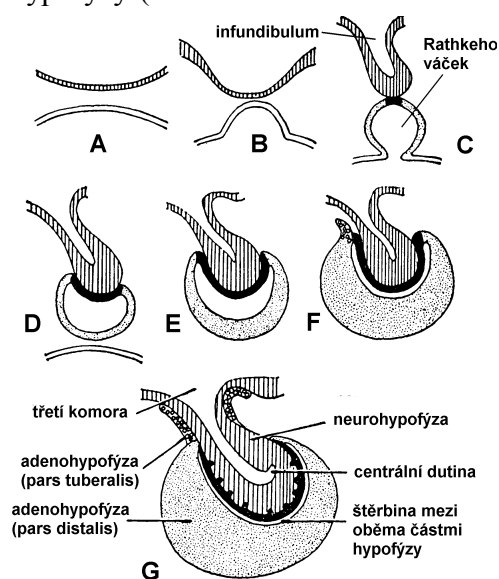
endokrinní žlázy bez-obratlých

hypofýza

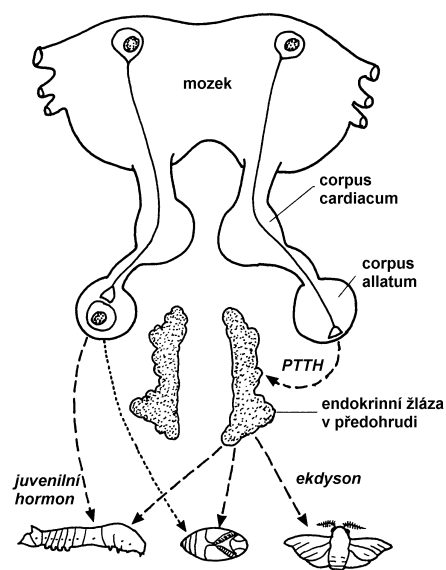
ma opticum, a je tedy součástí starobylé medulární části mozku (viz obr. 319, 320). Vlastní výchlipka stěny mozku (obsahující výběžek třetí mozkové komory) se nazývá infundibulum a její ventrální část obsahující neurohemální orgán se nazývá **lobus nervosus** (resp. **pars nervosa**). Někdy (v případě Elasmobranchii a Actinopterygii) se ze zadní stěny infundibula vychlipuje bohatě cévně zásobený **saccus vasculosus** (viz níže).

Přední část hypofýzy se nazývá **adenohypofýza** a je tvořena masou sekretorických buněk uložených v řídkém vazivu. Skládá se ze tří částí: ventrální **pars distalis**, ve stopce hypofýzy je **pars tuberalis**, a s neurohypofýzou sousedí **pars intermedia**. Embryonálně vzniká z tzv. **Rathkeho výchlípky** (srv. str. 108), která vzniká jako vchlípení ektodermu dorzální stěny stomodea. Spojení adenohypofýzy s ústní dutinou se u některých primitivních forem (např. bichři, lalokoploutvé ryby) zachovává až do dospělosti v podobě tzv. **hypofyzálního kanálku (ductus bucco-hypophysalis)**, který malým otvorem proráží parasphenoid. Protože základ neurohypofýzy u embryí žraloků je zřetelně párový a rovněž adenohypofýza se zakládá jako párový orgán, je pravděpodobné, že hypofýza jako celek byla původně párová.

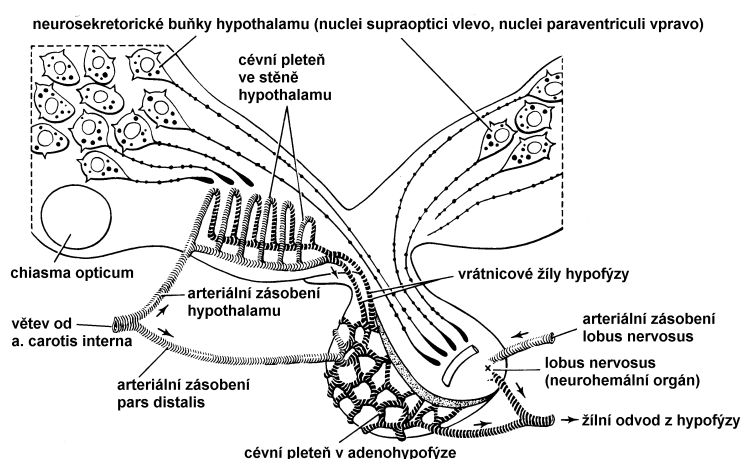
Neurohypofýza funguje způsobem, jehož schema je platné již u mnohem primitivnějších živočichů než jsou savci. Neurosekretorické buňky jsou uloženy v hypothalamu (neurohypofýza sama žádné hormony neprodukuje), kde tvoří pár dobře odlišitelných jader zvaných **nuclei supraoptici** (důvodem tohoto označení je, že jsou uložena nad chiasma opticum). Druhá oblast hypothalamu s jádry neurosekretorických buněk je za infundibulem; tato jádra se označují **nuclei paraventriculi**. Hormonální produkty těchto buněk jsou přiváděny do neurohypofýzy (konkrétně do lobus nervosus) axony, které končí v neurohemálních orgánech, odkud



Obr. 340 Schema embryonálního vývoje hypofýzy savce. Deriváty mozku znázorněny svislým šrafováním. Pars intermedia adenohypofýzy vyznačena černě. Podle Turnera a Bagnara (1976).



Obr. 339 Neuroendokrinní systém ovlivňující vývoj hmyzu (rod *Manduca*). Neurosekretorické buňky v mozku zasahují svými axony do neurohemálních orgánů corpus cardiacum a corpus allatum, kde vylučují hormon ovlivňující předohrudní žlázu (PTTH). Produktem této žlázy je ekdyson, který spolu s juvenilním hormonem (vylučovaným rovněž mozkovými neurosekretorickými buňkami) ovlivňuje posloupný vývoj larvy, kukly a dospělého. Podle Barnese a kol. (1993).



Obr. 341 Anatomické vztahy hypothalamu a hypofýzy. Neurohypofýza (resp. lobus nervosus) je zásobována z neurosekretorických buněk kumulovaných v nucleu supraoptici a paraventriculi; tyto neurohormony jsou odváděny žilným řečištěm, které se spojuje s žilným řečištěm, kterým jsou odváděny hormony z adenohypofýzy. Vrátnicový oběh adenohypofýzy se skládá ze dvou částí: jedna je na spodní straně hypothalamu (primární plexus), druhá v adenohypofýze (sekundární plexus). Přívod krve je z a. carotis interna. Podle Turnera a Bagnara (1976).

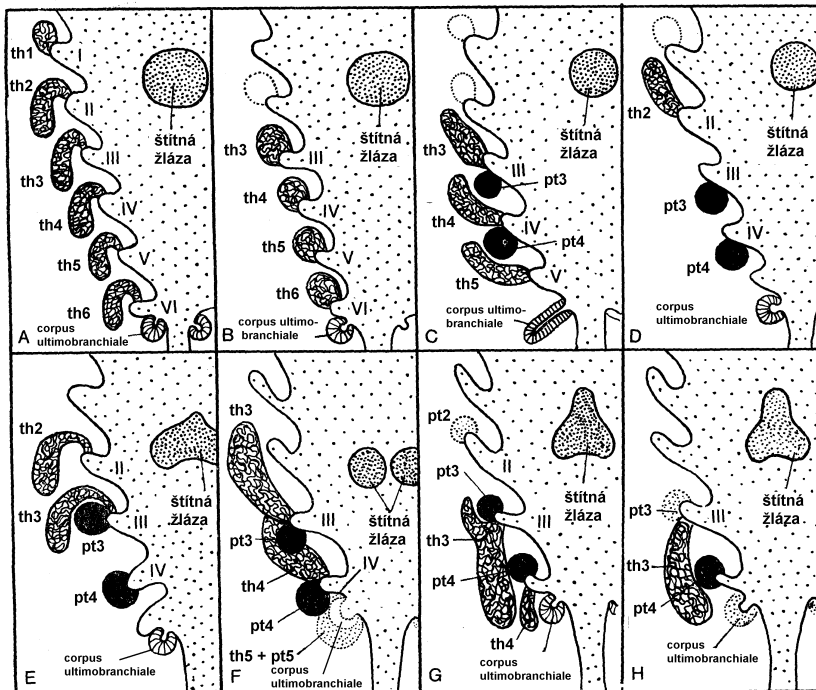
jsou hormony převáděny do krve. Činnost adenohipofýzy je kontrolována z mozku a celá hypofýza rovněž ostatními endokrinními žlázami, protože k ní zasahují větve a. carotis interna.

Popsaná stavba hypofýzy reprezentuje savce, tedy nejpokročilejší skupinu obratlovců, avšak u kruhoústých je ještě vyvinuta mnohem jednodušeji. Obě části jsou např. ještě zřetelně odděleny a neurohypofýza je na celém povrchu (tedy i v prostoru, kde se obě části k sobě přikládají) kryta mozkovými plenami a hustou cévní pletení (obdobou plexus chorioideus mozku). U řady primitivních čelistnaticů vyběhá tato pleteň do podoby saccus vasculosus, který je však postupně v evoluci obratlovců redukován, a s tím se ztrácí i pleteň, která původně obě části hypofýzy dělila. Tuto původní pleteň však nelze zaměňovat se zvláštním **vrátnicovým oběhem adenohipofýzy**. Některé arterie tohoto systému v prostoru před infundibulem procházejí bází diencephala, kde tvoří primární plexus a spolu se svazky axonů neurosekretorických buněk supraoptických jader podmiňují elevaci, která se vychlipuje z ventrální stěny mozku těsně před adenohipofýzou. Předpokládá se, že se zde do krve uvolňují neurotransmittery, které jsou pak krví odváděny k sekretorickým buňkám adenohipofýzy.

Evolučním předchůdcem hypofýzy je patrně tzv. **neurální žláza** dospělých pláštěnců, která komunikuje s dorzální stranou hltanového úseku trávicí trubice a leží poblíž jednoduchého nervového ganglia.

Žlázy s vnitřní sekrecí vznikají u obratlovců rovněž ze stěn váčků, které se vychlipují ve stěně embryonálního hltanu a které se později spojí s obdobnými invaginacemi z vnější strany, aby daly vznik žaberním štěrbinám (srv. obr. 200, 202). Avšak u suchozemských tetrapodů se žaberní štěrbiny na povrch těla neprolamují a ze stěn zmíněných váčků se odškrcením vytvářejí orgány, které s dýcháním nemají nic společného. Mezi jiným to jsou tzv. **příštítné žlázy (glandulae parathyreoideae)**, které vznikají ze třetího a čtvrtého žaberního váčku za čelistmi (tedy ve skutečnosti v oblasti 6. a 7. hlavové metamery; srv. obr. 35) u savců, u primitivních amniot je o jeden pár (rostrálním směrem) víc. Jejich hormonální produkty nemají nic společného se štítnou žlázou; název vznikl podle toho, že u člověka se obě příštítné žlázy ke štítné žláze ze stran těsně přimykají. Je logické, že u obratlovců dýchajících žabrami příštítné žlázy vyvinuty nejsou; tzv. Stanniova tělíska u ryb jsou derivátem nephrotomů přední části hlavového mesodermu a nemají endokrinní funkci. Možnou endokrinní funkci u vodních čelistnaticů a obojživelníků mohou mít tzv. **ultimobranchiální tělíska**, která vznikají ze stěn poslední žaberní štěrbiny způsobem, který se velmi podobá vzniku příštítných žláz. Produkují kalcitonin, který snižuje hladinu vápníku v krvi a podporuje jeho ukládání do kostí (bližší ve fyziologii).

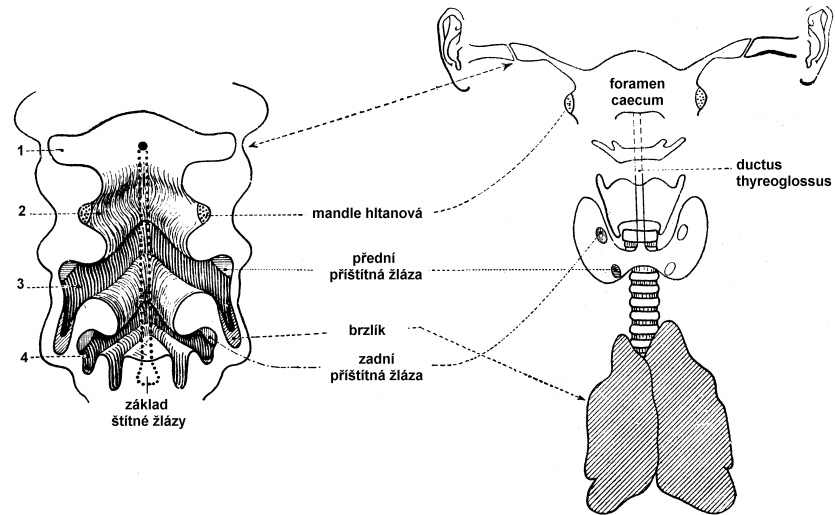
příštítné žlázy



Obr. 341 Schematické znázornění vývoje orgánů vznikajících ze stěn výchlipků na levé části hltanu (dutina hltanu je vytečkována). A - Chondrichthyes, B - Osteichthyes, C - Caudata, D - Anura, E - Lepidosauria, F - Aves, G - Carnivora, H - Insectivora. Zkratky: pt - příštítné žlázy, th - brzlík. Římské číslice označují pořadí žaberních oblouků za čelistmi. Pro orientaci zakreslena rovněž štítná žláza. Podle Maurera, z Grodzinského a kol. (1976).

Velmi podobným způsobem se ze stěny hltanu zakládá **štítná žláza (glandula thyroidea)**, na rozdíl od předchozích se však vyskytuje u všech obratlovců (včetně vodních) a vzniká jako nepárová výchlíпка z ventrální stěny hltanu. Následně se váček od hltanu odškrcuje a uzavírá; u vodních čelistnatců zůstává v úrovni hltanu, u suchozemských tetrapodů poněkud migruje dozadu, takže je nakonec umístěn ventrálně od průdušek. Žláza se skládá z početných váčků (folikulů), které jsou navzájem spojeny řídkým vazivem. Váčky jsou vyplněny koloidní tekutinou do níž se z epithelu v jeho stěnách vylučuje hormon thyroxin a trijodthyronin.

Evolučním předchůdcem štítné žlázy jsou obrvené rýhy na stěnách hltanu u pláštěnců a kopinatců, zvané endostyl (viz str. 109). Je to orgán sloužící k separaci potravních částic z proudu vody směřujícího k žaberním šterbinám a k následnému transportu do dalších úseků trávicí trubice. Pro usnadnění této funkce produkuje obrvený epithel hypobranchiální rýhy endostylu sekret, který potravní částice slepuje. Obsahuje rovněž jód a i když se chemické složení tohoto produktu od hormonů štítné žlázy liší, není pochyb o tom, že



Obr. 342 Ontogenetický vývoj štítné žlázy a dalších orgánů vznikajících z epithelu žaberních výchlípek u člověka. Vlevo horizontální řez hltanem embrya, vpravo situace u dospělého člověka. Číslice označují pořadí žaberních šterbin za čelistmi (první je spiraculum, které se v definitivním stavu mění u suchozemských tetrapodů na dutinu středního ucha a Eustachovu trubici). Podle Cunninghama, z Borovanského a kol. (1976).

oba orgány jsou homologické. Tento názor podporuje skutečnost, že u larev kruhouústých je hypobranchiální rýha utvářena podobně jako u kopinatců (viz obr. 188 vlevo nahoře), u dospělých se však v zadní části prohlubuje a vytváří váček, který značně prominuje z ventrální stěny hltanu. Na podporu homologie mezi endostylem a štítnou žlázou se uvádí rovněž skutečnost, že v klinické praxi je možné podávat hormony štítné žlázy ústně, zatímco hormony ostatních endokrinních žláz jsou v takovém případě rozkládány žaludečními šťávami.

Důležitou žlázou s vnitřní sekrecí je **slinivka břišní (pancreas)**, která je sice žlázou trávicího traktu (viz str. 112), ale obsahuje rovněž ostrůvky tkáně produkující hormon insulin. Tyto ostrůvky endokrinní tkáně se nazývají **Langerhansovy ostrůvky** a staly se součástí pankreatu až sekundárně, neboť u kruhouústých se endokrinní buňky pankreatu ještě vyskytují přímo ve stěně trávicí trubice a u některých vodních čelistnatců tvoří dokonce zvláštní orgán, který je ještě zcela od slinivky břišní oddělen.

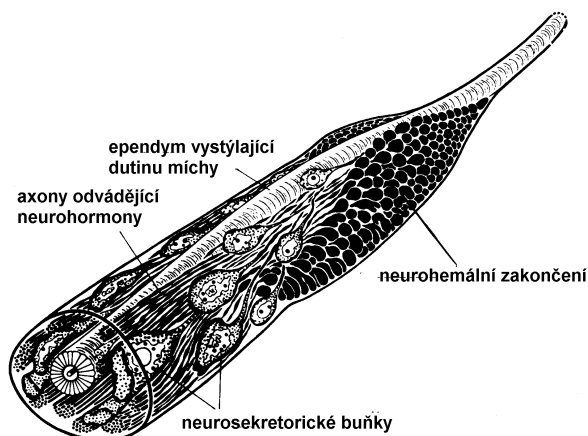
Na kranální pól ledvin nasedají tzv. **nadledviny (glandulae suprarenales)**. Tato endokrinní žláza je složena z kůry a dřeň, odlišujících se vývojově, funkčně i histologickou stavbou. Kůra se vyvíjí z coelomového epithelu a je tedy mesodermálního původu. Naproti tomu dřeň vzniká z buněk neurální lišty a její histogeneze úzce souvisí s vývojem autonomních ganglií. Podobně jako v případě Langerhansových ostrůvků jsou u primitivních obratlovců (např. žraloků) tyto části ještě zcela odděleny. U Osteichthyes kůra zcela chybí. V primitivním stavu byly tkáně nadledvin uspořádány ještě segmentárně (což nepochybně souvisí se způsobem zakládání ledviny), teprve u amniot došlo ke kumulaci při kranálním konci ledvin. Obě části mají endokrinní funkci – kůra (cortex) produkuje kortikoidy (název naznačuje jejich původ), které umožňují organismu vyrovnávat se s dlouhodobým stresem, dřeň (medulla) produkuje adrenalin a noradrenalin, které se uvolňují v relativně velkých množstvích a mobilizují tělo ke krátkodobým reakcím.

štítná
žláza

Langer-
hansovy
ostrůvky

nadledviny

urofýza

pohlavní
žlázy

Obr. 343 Zadní úsek míchy úhoře se zesílením tvořeným neurosekretorickými buňkami a jejich vývody, které v souhrnu tvoří urofýzu. Povrch míchy je znázorněn jakoby byl průhledný. Podle Enamiho, z Romera a Parsonse (1977).

U ryb (zvláště skupiny Teleostei) se vyvinul zvláštní orgán s vnitřní sekrecí při ocasní části míchy, tzv. **urofýza**. Je strukturální i funkční obdobou neurohypofýzy. V míše jsou totiž neurosekretorické buňky, jejichž axony vytvářejí při jejím ventrálním povrchu shluky váčkovitých neurohemálních orgánů. Soubor těchto váčků lze rozlišit pouhým okem jako mírné zduření míchy. Předpokládá se, že produkt těchto neurosekretorických buněk reguluje koncentraci solí v krvi.

Pohlavní žlázy jsou rovněž důležitými žlázami s vnitřní sekrecí, které kromě tvorby pohlavních buněk produkují také pohlavní hormony. Tyto hormony stimulují nejen vývoj pohlavních orgánů, ale také všech druhotných pohlavních znaků, včetně takových jako je

např. peří či srst. Kromě toho samičí pohlavní hormon savců relaxin také např. uvolňuje tkáň symfýzy obou stydkých kostí, čímž se usnadňuje kladení mláďat. Endokrinní buňky pohlavních žláz však nevytvářejí žádné dobře definovatelné části; jsou většinou rozmístěny jednotlivě. V případě samčích gonád se označují jako **vmezeřené**, resp. **intersticiální (Leydigovy) buňky**. Některé z nich se kumulují při povrchu semenotvorných kanálek a nazývají se **Sertoliho buňky**. Obdobné intersticiální buňky vaječníků se u savců soustřeďují poblíž stěny Graafových folikulů a nazývají se **luteinové (resp. folikulární) buňky**; společně tvoří žluté tělísko (**corpus luteum**), které produkuje progesteron, připravující epitel dělohy pro implantaci vajíčka. Žluté tělísko se však vytváří již u primitivních čelistnanců, např. žraloků či ryb, kde jeho produkt ještě nemá zmíněnou funkci. Intersticiální buňky obecně vznikají z mesodermálního epitelu na povrchu gonád.

neuro-
epifýza

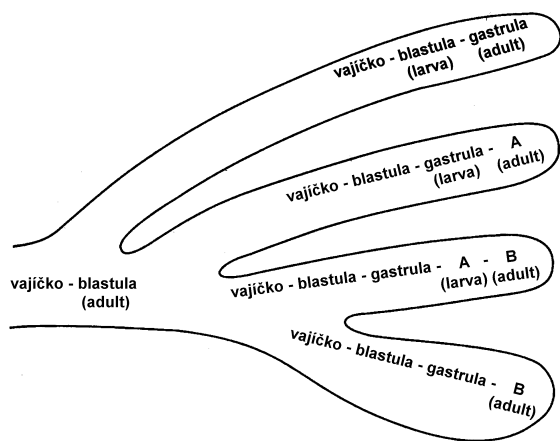
Speciální hormon melatonin je produkován **neuroepifýzou** (viz str. 180), a to zvláštními buňkami zvanými **pinealocyty**. Ovlivňuje barvoměnu.

Při povrchu tubulů nefronů se kumulují buňky, které produkují enzym (tedy nikoliv hormon) renin, který vyvolává chemické změny v bílkovinách krve.

Morfologie larev

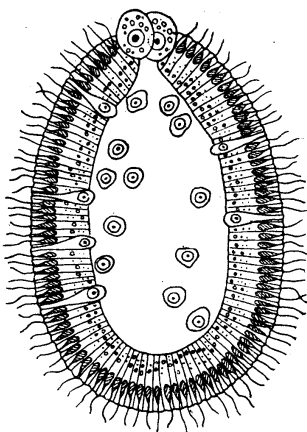
Larva se obecně definuje jako mezistadium ontogenetického vývoje, které je morfologicky i anatomicky zásadně odlišné od dospělého, po určitou dobu na tomto stadiu setrvává, a do dospělého stadia přechází procesem zvaným metamorfóza. Je-li v ontogenezi zařazena larva (či některé další stadium morfologicky odlišné od dospělého), nazývá se tento typ ontogeneze nepřímý vývoj (na rozdíl od přímého vývoje, kde ontogeneze není charakterizována výraznými morfologickými transformacemi).

Uvedená definice vyvolává představu, že vajíčko a dospělý – jakožto výchozí a terminální stadium somatogeneze – jsou dva primární póly individuálního vývoje, mezi něž se vkládá různý počet morfologicky odlišných mezistadií. Tato představa je však zavádějící. Je nutné vyjít ze skutečnosti, že evoluce živočichů je v podstatě evolucí ontogenezí. Jestliže se nějaká skupina živočichů přizpůsobila odlišnému prostředí, projevilo se to nezbytně i v tom, že terminální stadia ontogeneze reprezentuje forma morfologicky přizpůsobená novému prostředí. Jestliže např. nějaká skupina vodních živočichů přešla k životu na souši, projevilo se to jejich ontogenezi tím, že raná stadia jsou ještě vázána na vodní prostředí, terminální stadia se však přizpůsobila životu na souši. Terminální stadia jsou tedy jakýmsi dodatkem (adicí) na konci individuálního vývoje, která má umožnit dospělým stadiím život v novém prostředí. Je tedy zřejmé, že primárním faktorem v morfologickém rozrůznění ontogeneze je adaptabilita dospělých stadií.



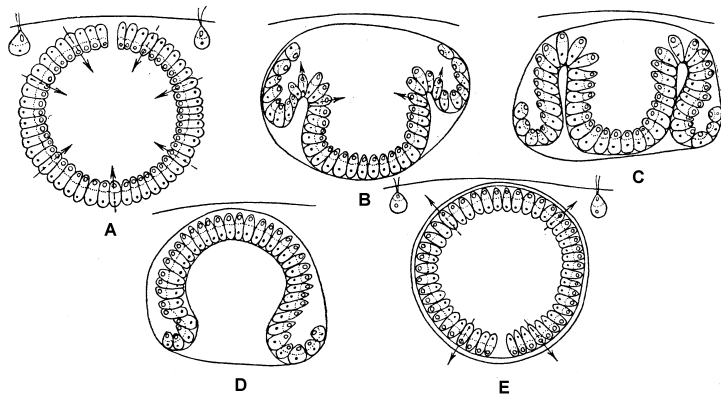
Obr. 344 Primární morfologické diferenciace ontogenetického vývoje a příklad možných sekundárních modifikací (dole). Částečně podle Northcutta (1996).

Při vzniku mnohobuněčných živočichů byla ontogeneze velmi jednoduchá a morfologická diferenciace terminálních stadií nepatrná. Opakovalo se zde sdružování prvků do sférických a uvnitř dutých kolonií (viz obr. 3). V ontogenezi mnohobuněčných reprezentuje tyto kolonie blastula. U dospělých některých dnešních živočichů (Acoelomata, Pseudocoelomata) se toto stadium zachovává nikoliv primárně, nýbrž jako druhotný stav vzniklý eliminací terminálních stadií ontogeneze a tedy jejím zkrácením. Stadium obrvené blastuly se však zachovává jako larvální stadium u hub, přičemž dospělý zdánlivě reprezentuje přisedlou gastrulu (viz níže). Larvy mají podobu tří základních typů, přičemž morfologicky je nejbližší blastule **coeloblastula**. Blastula, u níž část buněk povrchové vrstvy imigruje do blastocoelu a po ztrátě bičíků jej vyplní, se nazývá **parenchymula**. Oba typy vznikají totálním a rovnoměrným rýhováním. Nerovnoměrným rýhováním (u vápenatých hub) vzniká blastula, která je charakteristic-

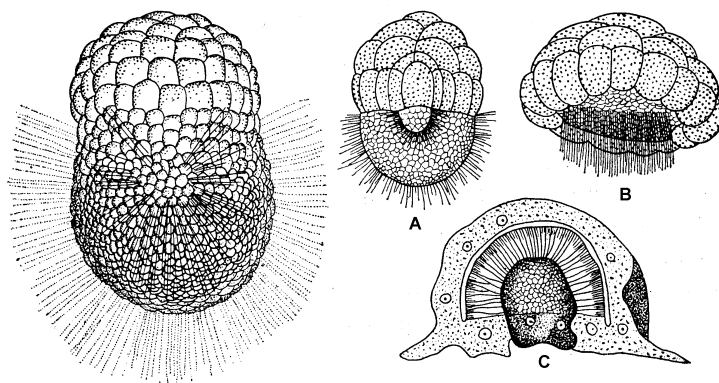


larvy typu blastula

Obr. 345 Larva vápenitých hub typu coeloblastula, vznikající totálním a téměř stejným rýhováním. Je naznačena multipolární imigrace (ingrese) buněk do blastocoelu, v důsledku čehož může vzniknout parenchymula. Ze Šmidta (1960).



Obr. 346 Způsob změny polarizace buněk exkurvaci v kolonii prvoka *Janetosphaera*. Podobným pochodem probíhá při přeměně stomoblastuly v amfiblastulu hub. Ze Šmidta (1960).

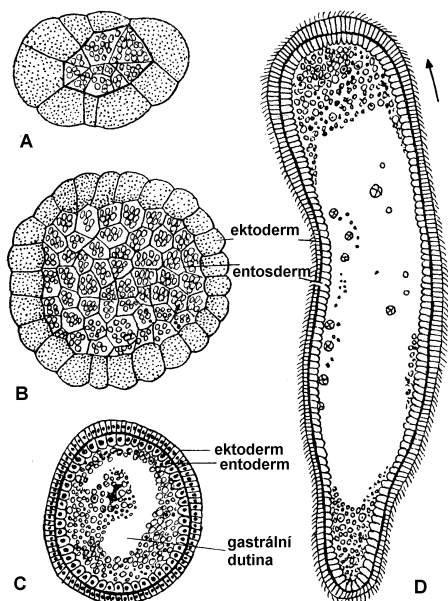


Obr. 347 Amfiblastula (vlevo) a její přisednutí k podkladu (A-C). Osculum se vytváří na animálním pólu, poté co se spongocoel ze strany vegetativního pólu uzavře. Podle Minchina a Schulze, ze Šmidta (1960).

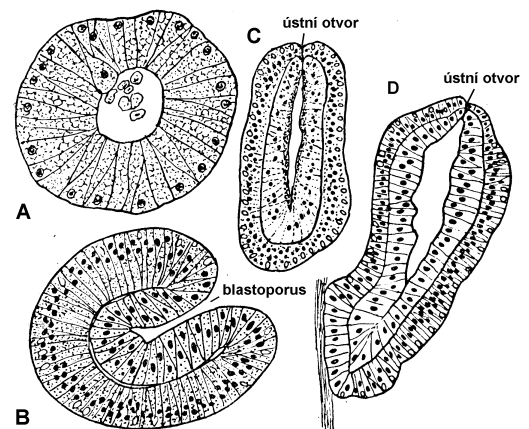
takže dospělá houba nereprezentuje gastrulu.

Larva žahavců je pokročilejší, protože reprezentuje gastrulu, stejně jako dospělý živočich. Obecně se nazývá **planula**. Její tělní stěna se skládá ve většině případů pouze ze dvou vrstev. Většinou vzniká multipolární či unipolární imigrací povrchových buněk do blastocoelu (jako u parenchymuly hub), s následným odškrcením (delaminací) vnitřní vrstvy (entodermu, nazývaném v tomto případě podle své funkce rovněž fagocytoblast) od vnější vrstvy (ektodermu). Vytváří se

planula



Obr. 348 (nahore) Vznik planuly invaginací. A - coeloblastula, B - gastrula, C - volně plovoucí planula, D - přisedlá planula. Podle Heina, ze Šmidta (1960).



Obr. 349 (vlevo) Vznik planuly osmičetného korálnatce *Symphodium*. A, B - stereoblastula, C - vznik gastrální dutiny rozestupováním entodermu, D - planula. Podle Šmidta (1960).

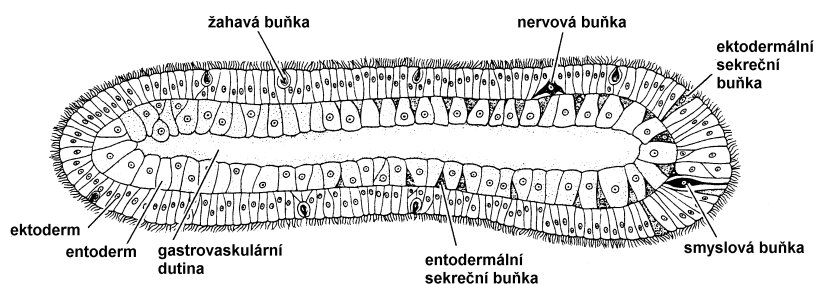
ká velkým množstvím mikromer na vegetativním pólu, na animálním pólu jen nevelkým počtem makromer. Nazývá se **stomoblastula**. Bičíky mikromer směřují do blastocoelu. Makromery nikdy nemají bičíky; uprostřed políčka makromer je otvor spojující blastocoel s vnějším prostředím. Tímto otvorem se vnitřek blastocoelu vychlípí, přičemž dojde k převrácení (exkurvaci) vrstvy buněk, takže u definitivní larvy (**amfiblastuly**) směřují bičíky mikromer vně. Tento proces připomíná pochody v koloniích některých jednobuněčných, kde ke změně polarizace buněk dochází rovněž exkurvaci. U všech tří typů se vnitřní masa buněk posléze diferencuje na vnitřní entoderm a mesenchym. Larvy hub žijí volně jen poměrně krátkou dobu (asi 24 hod.), poté přisedají k podkladu. V místě přisednutí (u amfiblastuly vegetativním pólem, opatřeným řasinkami) se vytváří deprese (někdy nesprávně označovaná jako "blastoporus") ze které vzniká spongocoel (obr. 347C). Osculum se však proráží sekundárně na opačném pólu,

tak stereogastrula. Její dutina (která je základem gastrovaskulární dutiny dospělého) se však rovněž může vytvořit prostým rozestoupením entodermálních buněk. Na povrchu je planula obrvená, může se volně pohybovat a její tělo je v důsledku toho mírně protažené. Pohyb je zajišťován nejen povrchovými brvami, nýbrž také svalovými vlákny, která se přimykají k vnitřnímu povrchu ektodermu. Takováto planula nemá ústní otvor a žije se pouze pohlcováním částic ektodermálními buňkami a osmoticky. Po určitém období volného života přisedá planula na dno a přichycuje se k substrátu. Na horním pólu se vchlípe ektoderm, čímž vznikne ektodermální jícen a záhy poté dno tohoto váčku perforuje do gastrální dutiny. Z vnitřního povrchu ektodermu se poté u některých korálnatců uvolňují buňky, které vytvoří ektodermální mesenchym a představují tudíž mesoderm. Méně často se vyvíjí planula invaginací blastuly (např. u sasanečků), přičemž se blastoporus může sekundárně uzavřít a vzniká opět bezústá planula.

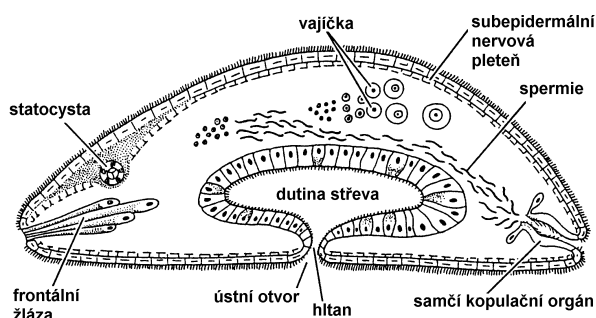
Larvy některých šestičetných korálnatců a žebernatků (cydipidová larva) již přítomností apikálního smyslového orgánu, ústního otvoru na spodní straně těla a paprscitou souměrností připomínají trochoforu. Svědčí to o tom, že trochofora na planulu strukturálně navazuje.

Všechny ostatní typy larev představují již typickou gastrulu s blastoporem (tedy ústním otvorem). Základním strukturálním typem je zvoncovitá larva, která vzniká z různých typů blastuly (u ploštěnců ze stereoblastuly), přičemž archenteron se zakládá rozestoupením buněk entodermu nebo invaginací. Blastoporus se zakládá na spodní straně a může se měnit na ústní otvor nebo se uzavírá a ústa vznikají sekundárně vchlípením ektodermu. Brvy na povrchu těla se mohou koncentrovat do podoby pruhů. Od planuly se tyto typy liší tím, že se na horní straně těla vytváří apikální orgán, pod nímž leží mozkové ganglion a poblíž něj i jednoduché světločivné orgány (ocelli).

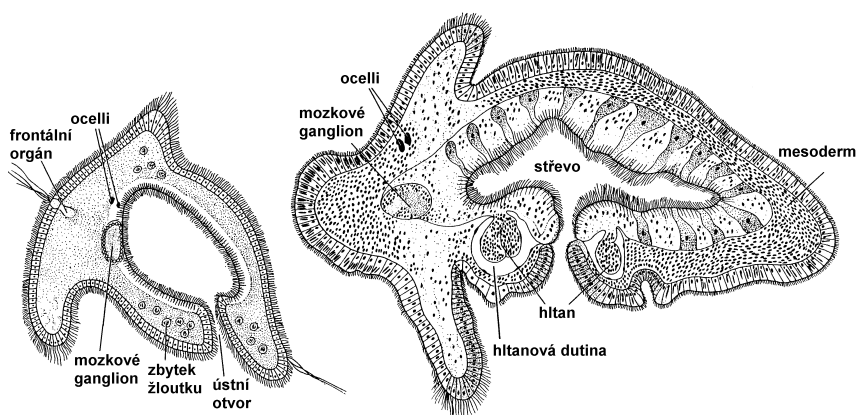
Od tohoto obecného stavebního plánu larev založených na principu gastruly se konkrétní typy odlišují například tím, že jejich povrch vyběhá do podoby laloků (**Müllerova a Göttheho larva** ploštěnců). U parazitických forem se v souvislosti se



Obr. 350 Morfologie planuly. Podle Bayrea a Owreho (1968), z Brusca a Brusca (1990).



Obr. 351 Hypotetická výchozí forma dospělého ploštěnce, zachovávající si základní znaky larvy v podobě gastruly. Podle Kirlinga (1974), z Brusca a Brusca (1990).

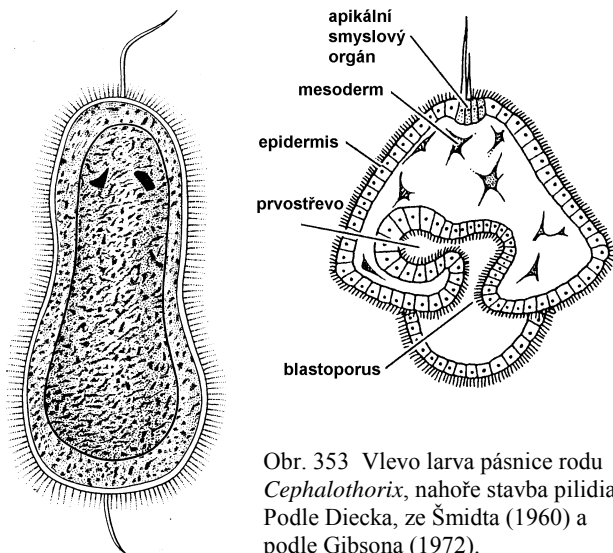


Obr. 352 Dvě stadia vývoje Müllerovy larvy zobrazené v mediáním řezu. Dobře je patrný postupný vznik hlavové části (vlevo) a protažení těla a gastrální dutiny (střeva) směrem doprava. Ústní otvor zůstává na břišní části těla. Srovnej obr. 308A, B. Podle Bayera a Owreho (1968), z Brusca a Brusca (1990).

střídáním hostitelů vyvinula řada více či méně odlišných larev, z nichž některé se silně odchýlily od základního typu.

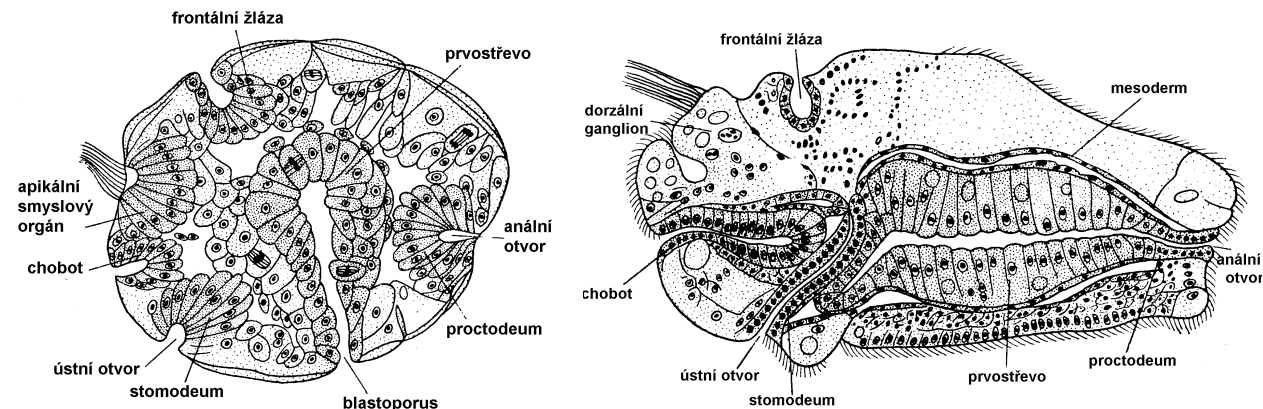
Přeměna larvy v dospělého živočicha může být velmi pozvolná a u ploštěnců spočívá v dorzoventrálním zploštění těla (takže ústní otvor zůstane na spodní, tedy břišní straně), v jeho protažení předozadním směrem a v následném přesunu mozkového ganglia a světločivných orgánů do hlavové části (viz rovněž obr. 308 A, B). Zkrácením ontogeneze o iniciální stadia pa-prscitě souměrné larvy vznikají typy, které jsou již v raných stádiích mírně bilaterálně souměrné.

pilidium

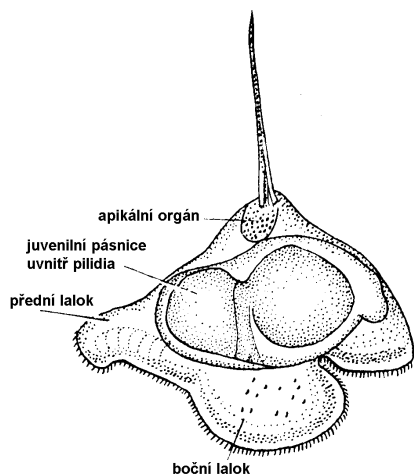


Obr. 353 Vlevo larva pásnice rodu *Cephalothorix*, nahoře stavba pilidia. Podle Diecka, ze Šmidta (1960) a podle Gibsona (1972).

Na stejném typu je založená larva pásnic zvaná **pilidium**. Představuje gastrulu, vzniklou invaginací ze stereoblastuly. Její střevo je slepý vak komunikující na povrch těla prvoústí (blastoporem). Je pozoruhodné, že se blastoporus záhy uzavírá a teprve poté se na jiném místě vytváří invaginací ektodermu ústní otvor (obr. 354). Současně se podobným způsobem vytváří proražením stěny prvostřeva na kaudálním konci těla anální otvor. Je nutné připomenout, že se u pásnic poprvé vytvořila průchozí trávicí soustava (viz str. 104). U primitivních pásnic se však v některých případech ještě vytváří larva, která sice vzniká invaginací coeloblastuly jako pilidium, ale blastoporus sekundárně zaniká, čímž vzniká larva podobná



Obr. 354 Dvě stadia vývoje pilidia pásnice *Drepanophorus*. Za povšimnutí stojí uzavření blastoporu a sekundární proražení ústního a análního otvoru na povrchu vchlípeného stomodea a proctodea. Podle Lebedinského, ze Šmidta (1960).



planule (obr. 353 vlevo). Stojí za zmínku, že u skupiny Heteronemertini vzniká metamorfovaný živočich uvnitř těla pilidia v podobě váčků vchlípeného ektodermu, které se později zcela odškrtí od povrchu a dají vznik metamorfovanému jedinci. Jeho střevo vzniká přeměnou prvostřeva pilidia. Juvenilní jedinec se uvolňuje protržením epidermis na povrchu larvy a značná část původního pilidia zaniká (nekrobiotická metamorfóza). Tento vývoj je považován za

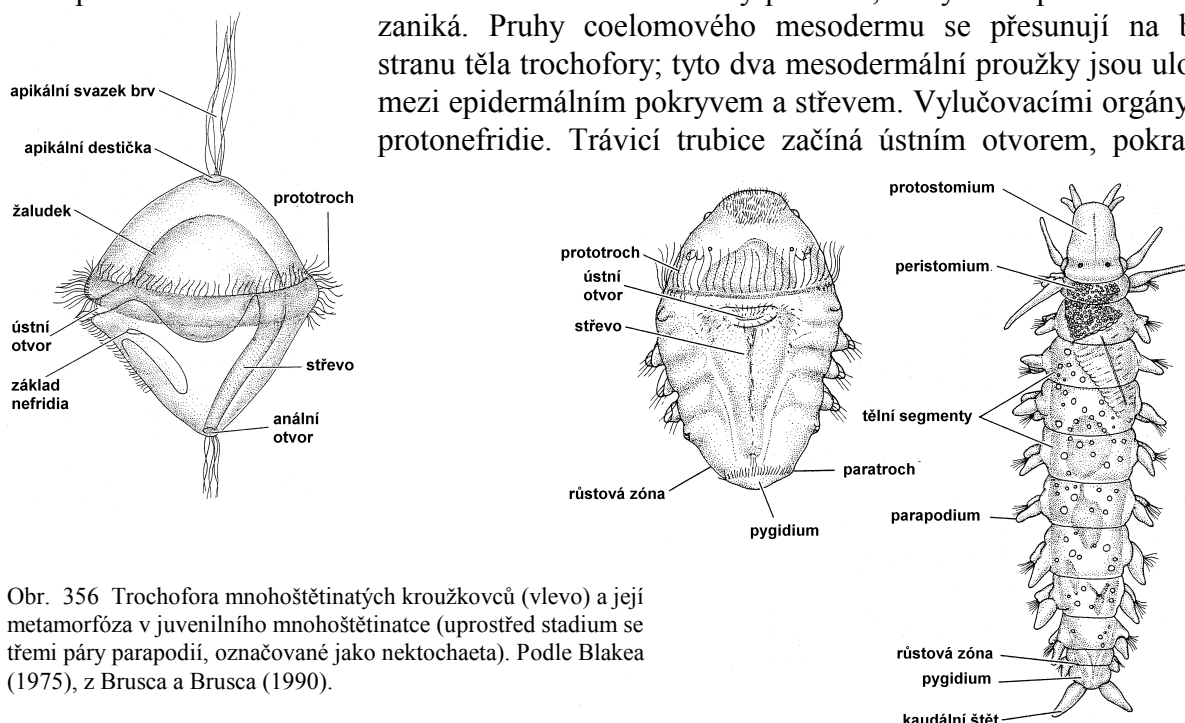
Obr. 355 Pilidium uvnitř s juvenilní pásnicí, jejíž celé tělo s výjimkou střeva vzniká vchlípením drobných okrsků ektodermu larvy. Tento způsob vývoje vznikl až sekundárně, podobně jako potlačení larválního stadia v přímém vývoji. Podle Šmidta (1960).

sekundární odvození od vývoje s typickým pilidiem, stejně tak jako vývoj s encystovanou larvou nebo vývoj, kde je stadium volně žijící larvy zcela potlačeno (larva, nazývaná Desorova larva, se vyvíjí ve vaječných obalech).

Na pilidium vývojově navazuje planktonická larva zvaná **trochofora**, která je typická pro řadu skupin prvoústých (kroužkovci, měkkýši a řada dalších). Od pilidia se trochofora liší především tím, že se u ní zakládá průchozí trávicí soustava (u pilidia je toto stadium posunuto až na konec larválního období), a že v pozdějších stádiích vývoje je segmentována.

Trochofora vzniká z coeloblastuly, která se epibolií (přerůstáním ektodermu přes základ entodermu) a částečně také imigrací (entoderm vzniká zanořením některých buněk v oblasti vegetativního pólu) mění na gastrulu. Na vrcholu vzniká z ektodermu svazek brv, vyrůstající z tzv. apikální (resp. temenní) destičky. Pod destičkou se zakládá nervové ganglion (ze kterého se u dospělců vytváří nadjícnové mozkové ganglion; viz obr. 305). Z tzv. somatické ektodermální destičky, která zasahuje až na břišní stranu těla trochofory se tvoří dva zesílené podélné ektodermální pruhy – základy břišní nervové pásky. Z ostatních částí hřbetní destičky se tvoří pokožka. Trochofora má navíc ekvatoriální nervový prstenec, který však při metamorfóze zaniká. Pruhy coelomového mesodermu se přesunují na břišní stranu těla trochofory; tyto dva mesodermální proužky jsou uloženy mezi epidermálním pokryvem a střevem. Vylučovacími orgány jsou protonefridie. Trávicí trubice začíná ústním otvorem, pokračuje

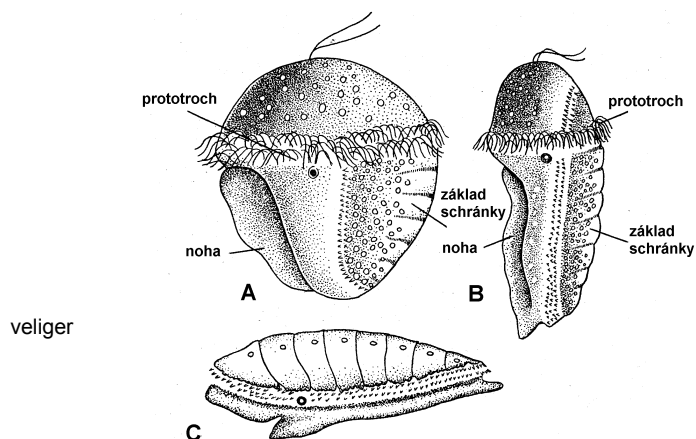
trochofora



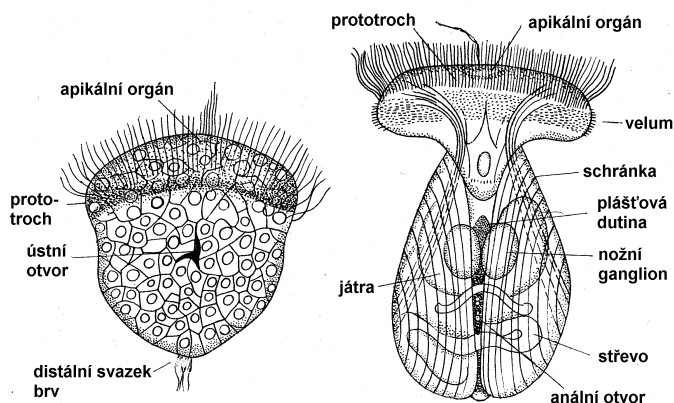
Obr. 356 Trochofora mnohoštětinatých kroužkovců (vlevo) a její metamorfóza v juvenilního mnohoštětinatce (uprostřed stadium se třemi páry parapodií, označované jako nektochaeta). Podle Blakea (1975), z Brusca a Brusca (1990).

ektodermálním stomodeem do objemného entodermálního žaludku a vyúsťuje na konci ektodermálního proctodea análním otvorem. Na povrchu těla jsou řasinkové prstence zvané **trochy** (sing. **troch**). Okolo ústního otvoru probíhá řasinkový prstenec, který se nazývá prototroch a dělí tělo trochofory na svrchní část (episféru) a spodní část (hyposféru). V okolí análního otvoru se často vyvíjí podobný prstenec, zvaný paratroch.

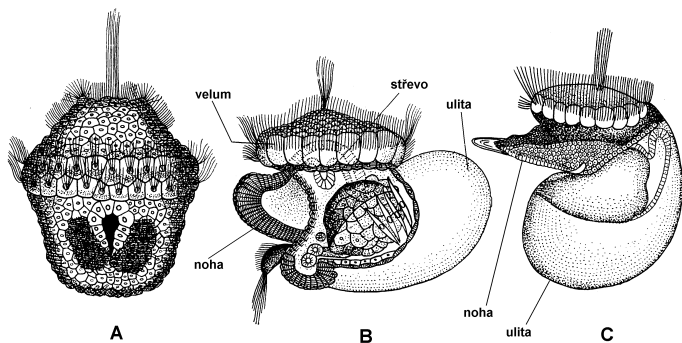
Metamorfóza spočívá v prodloužení spodní hemisféry, která tak nabývá červovité podoby. Tato část těla tedy vzniká růstem, resp. proliferací, přičemž v jednotlivých nově vzniklých segmentech proliferuje i mesoderm, čímž vzniká v každém segmentu pár coelomových váček. Po tomto prodlužování (označovaném někdy jako teloblastický růst) následuje redukce svrchní hemisféry, ze které vzniká předústní část živočicha. Z uvedeného je zřejmé, že obě části larvy mají zcela odlišný osud a že zadní články juvenilního živočicha vznikají postupně. Typ metamorfózy, při kterém se larvální tkáň zachovávají a mění v orgány metamorfovaného živočicha se označuje jako progresivní metamorfóza. V řadě případů se vývoj modifikuje, takže trochofora se např. vyvíjí ve vaječných obalech, z nichž se líhne již metamorfovaný juvenilní živočich.



Obr. 357 Vývoj chroustnatky od volně plovoucí trochofory (A) přes metamorfující stadium (B) k juvenilní chroustnatce (C). Vše v pohledu z levé strany. Podle Heathe, ze Šmidta (1960).



Obr. 358 Dvě stadia ontogenetického vývoje mořského mlže přes trochoforu (vlevo) a veliger (vpravo). Podle Meisenheimera, ze Šmidta (1960).



Obr. 359 Hlavní stadia ontogenetického vývoje mořského plže *Patella*. Vlevo trochofory (A), uprostřed ranná veligerová larva (B), vpravo veliger v pokročilém stadiu metamorfózy. Podle Pattena, ze Šmidta (1960).

Naprostu stejné stavební schema jako ostatní prvoústí (a především kroužkovci) má trochofora měkkýšů. Vývoj od vajíčka přes trochoforu k juvenilnímu metamorfovanému stadiu se však zachoval jen u primitivních chroustnatek (viz obr. 357), nicméně zřetelně naznačuje původ měkkýšů. U mlžů a plžů se však trochofora mění ještě v další larvální stadium (tzv. “druhá larva”), zvané **veliger**. Tato planktonická larva má již vytvořené některé orgány dospělců, např. nohu, schránku apod. Typickým orgánem této larvy je velum, což je zařízení v podobě dvou velkých obrvených laloků vzniklých z proto-trochu, určené k plavání a získávání potravy. K metamorfóze dochází až při přechodu k životu na dně a tato přeměna většinou spočívá ve vytvoření dal-

ších orgánů, jako jsou oči a tykadla. Je zřejmé, že veligerová larva je stadium, které sice prochází již metamorfózou, avšak stále si uchovává volný pohyb. Trend spočívající v oddálení definitivního přisednutí k substrátu se projevuje u řady druhů měkkýšů, v nejjednodušším případě tím, že se vývoj zpomalí do doby, než je vhodný substrát nalezen.

Tento vývoj může být opět různým způsobem modifikován. Například u sladkovodních mlžů se veliger změnil ve zvláštní parazitickou larvu zvanou **glochidium**. Obě lastury glochidia mají na okraji pár dočasných ostnů nebo háčků, které slouží k zachycení se na hostiteli (např. rybě). Glochidium vytvoří v kůži nebo v žábrech hostitele ranku, jejíž buňky glochidium opouzdří. Výživa takto fixovaného glochidia se děje prostřednictvím plášťového epithelu, jehož buňky mají schopnost intracelulárního trávení. U plžů původně vzniká z gastruly rovněž planktonická trochofora, která se mění na veliger se základem ulity. U mnoha plžů (např. Opisthobranchia) je stadium trochofory potlačeno (probíhá zkráceně ve vajíčku) a z vajíčka se líhne přímo veliger. Tento trend kulminoval u suchozemských plžů, kde volně plovoucí larvy samozřejmě

nemohou existovat a proto se u nich původně kompletní ontogeneze zkrátila do vývoje uvnitř vajíčka, z něhož se poté líhnou přímo juvenilní jedinci. Tento vývoj již lze označit jako přímý. Stojí za zmínku, že torze ulity a tělních orgánů plžů (viz obr. 183) probíhá ve stadiu veligerové larvy.

Obr. 360 Přehled larev hlavních skupin prvoústých (s výjimkou členovců, kteří navazují na kroužkovce). Je patrné, že počínaje ploštěnci je larvální stadium vyvíjející se z blastuly značně strukturálně i morfologicky uniformní a teprve pozdější ontogenetická stadia se morfologicky diverzifikují. Podle Barnese a kol. (1993).

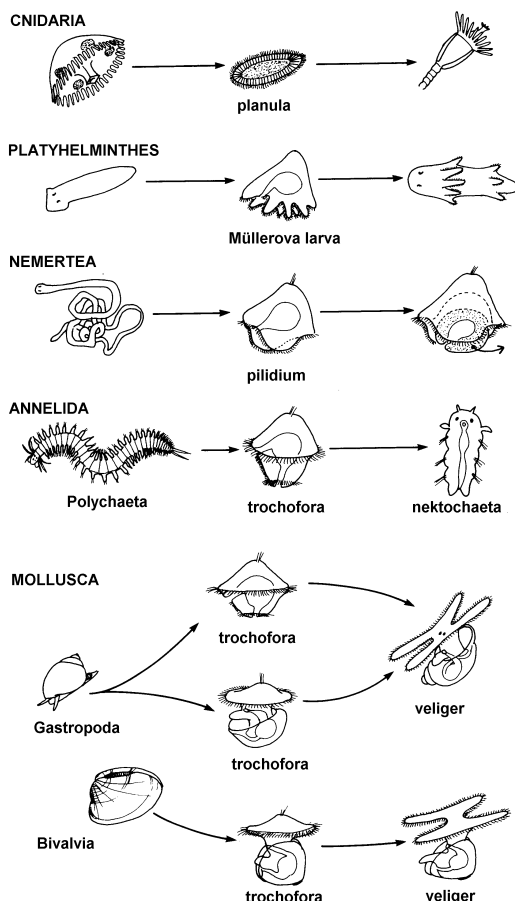
Recentní hlavonožci prodělávají přímý vývoj, protože stadium volně plovoucí larvy bylo potlačeno nebo probíhá uvnitř vaječných obalů.

Je patrné, že v ranějších stádiích jsou larvy morfologicky značně uniformní a jen málo odlišné od strukturálního schematu gastruly (výjimku tvoří trávicí soustava, která je u Müllerovy larvy a pilidia slepá, u trochofory průchozí). Od tohoto výchozího stadia se morfologicky diverzifikují až pozdější ontogenetická stadia ("druhé larvy") a samozřejmě dospělci.

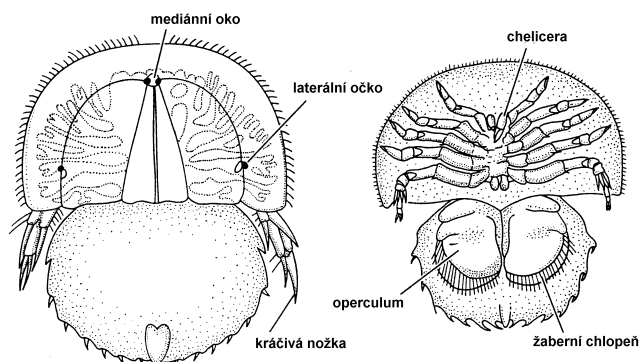
U vodních členovců je raná fáze vývoje charakterizovaná trochoforovou larvou potlačena a z vajíčka se líhne poměrně pokročilá volně plovoucí larva. Vajíčko se rýhováním mění ve stereoblastulu se žloutkem umístěným uvnitř. Na povrchu se blastula diferencuje ve dvě zárodečná centra. U primitivních klepítkačů (ostrorepi) larva silně připomíná trilobity (srv. obr. 88, 89) a nazývá se **euproöpsová larva** (podle rodu *Euproöps*). Tato larva má již tělo rozlišené na přední čtyři segmenty (vznikající z jednoho zárodečného centra), které později splývají v prosoma, a zbytek těla, vznikající z druhého zárodečného centra. Segmentace této zadní části těla vzniká při opakovaném svlékání. Tyto dvě části těla se liší v mnoha aspektech, mezi jiným tím, jak se vyvíjejí končetiny: na předních čtyřech segmentech se nejprve objevuje distální část končetiny a potom část proximální, na ostatních segmentech je tomu naopak. Je pravděpodobné, že tyto dvě odlišné části larvy odpovídají dvěma částem juvenilních mnohoštětináčů (viz obr. 356), u nichž se však na rozdíl od členovců zachovala trochofora.

Potlačení raných vývojových stadií je ještě výraznější u suchozemských štírů a pavoukoců, kde vajíčka jsou kladena na souš a líhnou se z nich přímo juvenilní jedinci. U některých forem se dokonce vyvinula ooviviparie nebo viviparie (tzn. že vajíčka jsou kladena v okamžiku líhnutí juvenilních forem nebo se juvenilní jedinci líhnou již ve vaječnicích). Takto pozměněná ontogeneze vznikla bezpochyby v souvislosti s adaptací k životu na souši a nelze v ní samozřejmě vystopovat ancestrální larvální stadia, nicméně raná organogeneze si některé z těchto rysů ještě podržuje (viz obr. 362).

U koryšů, kteří ve většině případů zůstali ve vodním prostředí je rané trochoforové stadium rovněž potlačeno a z vaječných obalů se líhne sice volně plovoucí larva (zvaná **nauplius**), ale ta je již mnohem pokročilejší než trochofora (především pokud se týče segmentace těla). Nic-

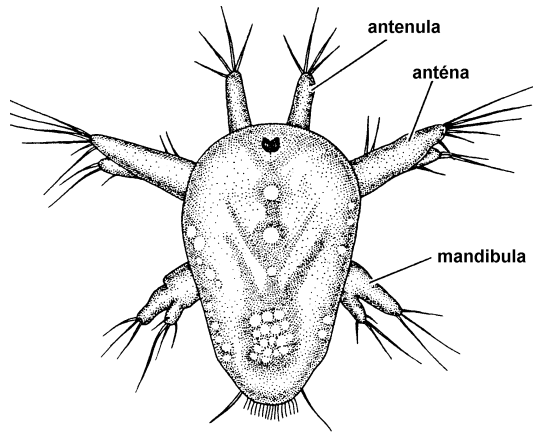


larvy
členovců



Obr. 361 Euproöpsová larva ostrorepi připomínající juvenilní trilobity. Trochoforové stadium je zde již zcela potlačeno. Vlevo pohled z dorzální strany, vpravo pohled z ventrální strany. Podle Kaestnera (1968) a dalších autorů, z Brusca a Brusca (1990).

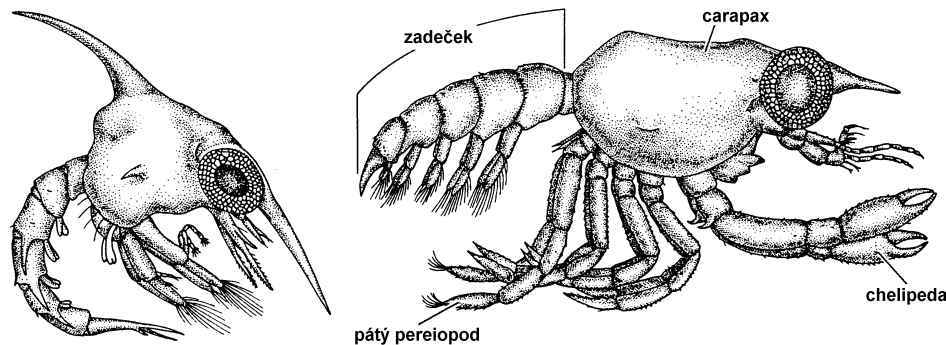
nauplius



Obr. 362 Nauplius svijonožce. Podle Greena (1961), z Brusca a Brusca (1990).

další
larvální
formy
korýšů

Nauplius přechází v další larvální formu, která se označuje jako **metanauplius**. Tato larva je charakteristická tím, že se začíná segmentovat mesoderm a má větší počet končetin. Metanauplius svijonožců (Cirripedia) se nazývá cyprisová larva, protože se její dorzální štítek mění na dvě postranní lasturky podobající se lasturnatkám rodu *Cypris*. U pokročilejších korýšů se metanauplius ještě dále mění na **protozoeu**, která má segmentovaný hrudní oddíl a nesegmentovaný zadeček, a ta po několika svlékáních v **zoeu**, kde je zadeček již segmentován, ale postrádá ještě končetinové přívěsky. U nejpokročilejších korýšů mohou



Obr. 363 Zoea (vlevo) a megalopa (vpravo) kraba *Callinectes*. Podle Camerona (1985). Z Brusca a Brusca (1990).

všechna dosud uvedená stadia chybět a v zárodku, který se vyvíjí uvnitř vaječných blan, se rekapitulují jen ojedinělé znaky časných larev. Pokračující segmentace hrudi a vznik osmi párů hrudních nožek vede k tomu, že se ze zoey vyvíjí ještě další larva zvaná **mysidní larva** (podle podoby s dospělým korýšem rodu *Mysis*), která se vyznačuje tím, že má již rozeklané nožky, nebo **metazoeu**, která se liší od mysidní larvy tím, že hrudní končetiny mají tvar váčkovitých přívěsků. U krabů se metazoea mění ještě v další larvu zvanou **megalopa**. I v těchto případech se však velká část vývoje může zkráceně odehrávat ve vaječných obalech a proto např. u humra se z vajíčka líhne přímo mysidní larva. Uvedené formy larev jsou nejtypičtějšími případy ontogenetických stadií korýšů, ve skutečnosti bylo těchto forem popsáno pod různými názvy mnohem více. Je zřejmé, že ontogeneze korýšů od raného stadia po dospělé zahrnuje řadu morfologicky odlišných forem, které však reprezentují pouze do delšího období rozloženou metamorfózu ancestrálních forem. Vlastní trochoforová larva (a někdy i některá či dokonce všechna stadia metamorfózy) je potlačena.

Stonožky a hmyz kladou vajíčka na souši a následkem toho u nich stádium vodní larvy chybí. Stonožky nemají larvální stádium a z vajíčka se líhne juvenilní jedinec, který má stejný počet končetin jako dospělá stonožka. U mnohonožek se však v kutikulárním obalu vyvíjí larva, která se liší od dospělé neúplným počtem noh (má pouze tři páry). První pár končetin odpovídá prvému, druhý pár třetímu a třetí pár odpovídá čtvrtému trupovému segmentu. Druhý segment

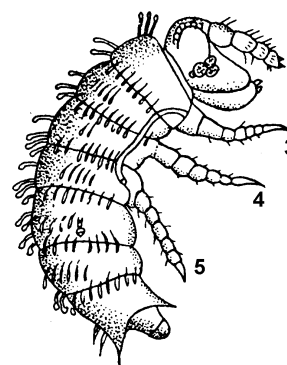
méně určité znaky trochofory se na naupliové larvě dají rozeznat. Například nepárové naupliové oko odpovídá apikální destičce, což lze dokázat tím, že pod ní leží nadjícnové nervové ganglion, stejně jako u trochofory. U právě vylíhlého nauplia dokonce ještě chybí anální otvor a jeho trávicí soustava tedy ještě odpovídá pilidiu. Obecně je nauplius homologizován s nektochaetou, což je larva mnohoštětinatců se třemi páry parapodií opatřených brvami (viz obr. 356 a 360); u nauplia jsou těmito končetinovými přívěsky tykadélka (antenuly), tykadla (antény) a mandibuly. U některých korýšů je stádium volného nauplia potlačeno, avšak jeho rudimentární podobu lze rozeznat například v tom, že se na zárodečném terči vytvářejí tři páry naupliových končetin.

U pokročilejších korýšů se metanauplius ještě dále mění na protozoeu, která má segmentovaný hrudní oddíl a nesegmentovaný zadeček, a ta po několika svlékáních v zoeu, kde je zadeček již segmentován, ale postrádá ještě končetinové přívěsky. U nejpokročilejších korýšů mohou všechna dosud uvedená stadia chybět a v zárodku, který se vyvíjí uvnitř vaječných blan, se rekapitulují jen ojedinělé znaky časných larev. Pokračující segmentace hrudi a vznik osmi párů hrudních nožek vede k tomu, že se ze zoey vyvíjí ještě další larva zvaná **mysidní larva** (podle podoby

nemá končetiny. Zadní konec těla je u larvy velmi krátký a skládá se z několika (3-4) segmentů, rovněž bez končetin. Hlavové končetiny jsou výrazně pozměněny: tykadla a mandibuly odpovídají stejným přívěskům u dospělé mnohonožky, kdežto maxily a části postmaxilárního segmentu vytvářejí tzv. gnathochilarium. Další průběh postembryonálního vývoje je charakterizován především přibýváním počtu segmentů, a to podobným způsobem jako u kroužkoců (viz str. 203).

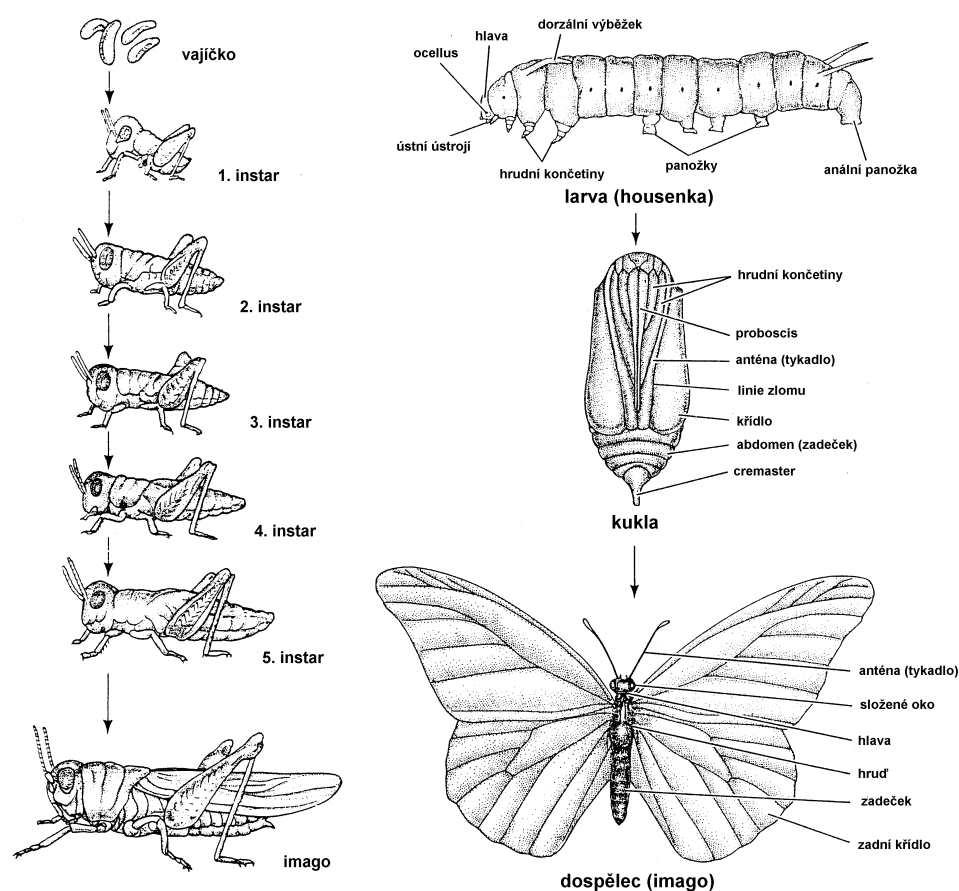
U většiny hmyzu se líhne z vajíčka juvenilní jedinec s definitivním počtem tělních segmentů. Avšak pouze u primitivních nelétavých forem se juvenilní jedinci podobají dospělci (označovanému v tomto případě jako **imago**). U létavého hmyzu prochází ontogenetický vývoj před dosažením stadia dospělého řadou morfologických změn (metamorfóza). Tyto změny mohou být postupné, drobné a nenápadné (takový vývoj se označuje jako hemimetabolický). Mladí jedinci z této ontogenetické série mají podobně jako dospělci složené oči, tykadla, ústní ústrojí a nohy, chybějí jim však křídla a pohlavní ústrojí. Jestliže jsou přizpůsobeni životu na souši, nazývají se **nymfy**, pokud se vyvíjejí ve vodě, označují se jako **najády**.

Vedle toho však u některých skupin hmyzu mohou být změny během ontogeneze výrazné (holometabolický vývoj) a raná stadia se výrazně liší od dospělých. Z vajíčka se většinou líhne červovitá larva (někdy se označuje speciálním názvem, např. larva motýlů se nazývá housenka), která na rozdíl od nymf a najád nemá složené oči a tykadla (má jen jednoduchá očka,



Obr. 364 Larva mnohonožky *Strongylosoma*. Od dospělé se liší především menším počtem abdominálních segmentů. Podle Mečnikova, ze Šmidta (1960).

larvy
hmyzu



Obr. 365 Larvální stadia hemimetabolického vývoje (vlevo) a holometabolického vývoje (vpravo) hmyzu. Podle Chapmana (1971) a Brusca a Brusca (1990).

ocelli), a také její ústní ústrojí se od imaga zcela odlišuje. V mnoha případech je larvální fáze nejdelším úsekem ontogeneze a může se skládat ze série morfologicky odlišných larválních typů (instarů). Tento jev se někdy označuje jako hypermetamorfóza. Larvy mohou dosáhnout mnohem větších velikostí než je imago. Larvální fáze je zakončena stadiem kukly, která nepřijímá potravu a nepohybuje se samostatně (kromě výjimek, např. komáří larvy aktivně plavou). V tomto sta-

diu probíhá metamorfóza v dospělé. Tato metamorfóza spočívá v různém poměru přeměny dosavadních orgánů v orgány imaga a nekrobiotických procesech, během nichž se vytvářejí nové

orgány (např. křídla). Rozsáhlá nekrobióza probíhá např. při metamorfóze much, kdy se většina larválních orgánů v kukle rozruší tukovou degenerací a mění v polotekutou hmotu. Tomuto histolytickému procesu nepodléhá nervový systém, pohlavní žláza (u larev je vytvořená, ale nemá ještě vývody) a srdce. Stejně tak se metamorfóza nedotýká zvláštních larválních útvarů, ze kterých se vyvíjejí orgány dospělců a které se nazývají **imaginální terčičky**. Mohou mít různou stavbu, ale většinou mají tvar váčku spojeného s povrchem larvy různě dlouhou stopkou, nebo tvar ektodermální ploténky, na střevě podobu entodermálního kroužku apod. Metamorfóza hmyzu neznámá však vždy jen zdokonalení, často je doprovázena zjednodušením (např. ústního ústrojí, nevyvíjejí se křídla apod.). Takový typ metamorfózy se nazývá metamorfóza regresivní.

Nejprimitivnější skupiny druhoústých (Phoronida, Ectoprocta, Brachiopoda) mají volně plovoucí planktonické larvy, které nesou různá označení (např. u chapadelovek je to actinotrocha, u mechovek cyphonautes).

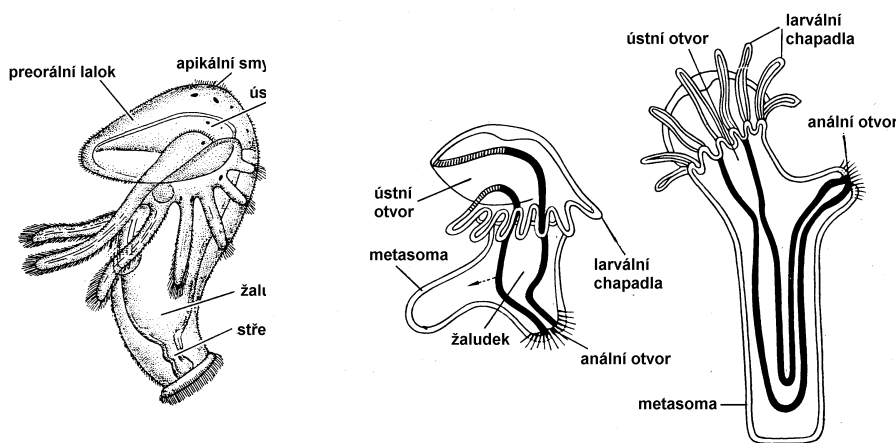
Actinotrocha se vyvíjí z gastruly, která vzniká invaginací coeloblastuly. Ústní otvor se sice ještě vyvíjí z blastoporu podobně jako u prvoústých, ale coelom se rozdělí do tří oddílů (viz obr. 16 dole), což je typické pro druhoústé. Na těle aktinotrochy lze rozlišit předústní lalok, jehož otevřená strana je obrácena ventrálně, postorální část s chapadly, a válcovitou anální část. Ve středu předústního laloku je zesílený ektoderm vytvářející temenní (apikální) destičku a nervovým gangliem a z něj vybíhajícími nervy. Trávicí trubice je průchozí. Při metamorfóze volně plovoucí larvy v přisedlého živočicha se na ventrální straně vychlíplí ektoderm do podoby dlouhého výrůstku zvaného metasoma. Při jeho prodlužování se do něj vchlípí střevo, takže vzniká dlouhá klička a anální otvor se dostane do sousedství ústního, od kterého je však oddělen věncem chapadel lofoforu. Tyto larvy mají některé znaky shodné s trochoforou (např. apikální ploténku, předústní věnec brv a průchozí trávicí soustavu).

Cyphonautes má tvar zploštěného trojúhelníka s přísavným váčkem, ale především se od aktinotrochy liší tím, že jeho blastoporus zarůstá a na jeho místě ektoderm zesiluje v ústní terč, jehož střed se vchlípí pod povrch. Tento vchlípený váček se spojí s prvostřevem a vzniká tak definitivní ústní otvor do zprvu slepé trávicí soustavy, později se obdobným způsobem vchlípí ektoderm na opačném konci střeva (vyústující mimo věnec chapadelé, odtud název Ectoprocta), čímž vznikne průchozí trávicí trubice. U této skupiny existují i živorodé typy (Gymnolaemata), jejichž larvy nemají střevo.

Rovněž ramenonožci mají volně plovoucí larvu, která je členěna na tři oddíly připomínající laloky. Přední a zadní je krytý řasinkami, na prostředním řasinky chybějí. Přední lalok se nazývá hlavový, a během metamorfózy nabývá tvaru deštníku lemovaného pruhem dlouhých řasinek; na vrcholu je apikální smyslový

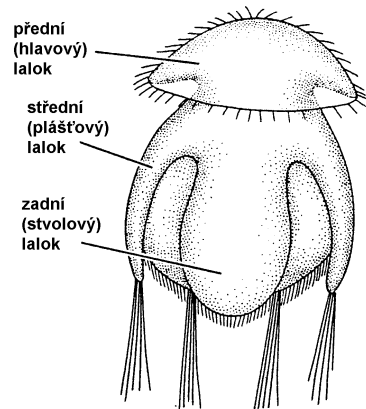
Obr. 367 Larva artikulátního ramenonožce *Argyrotheca*. Podle Hymana (1959).

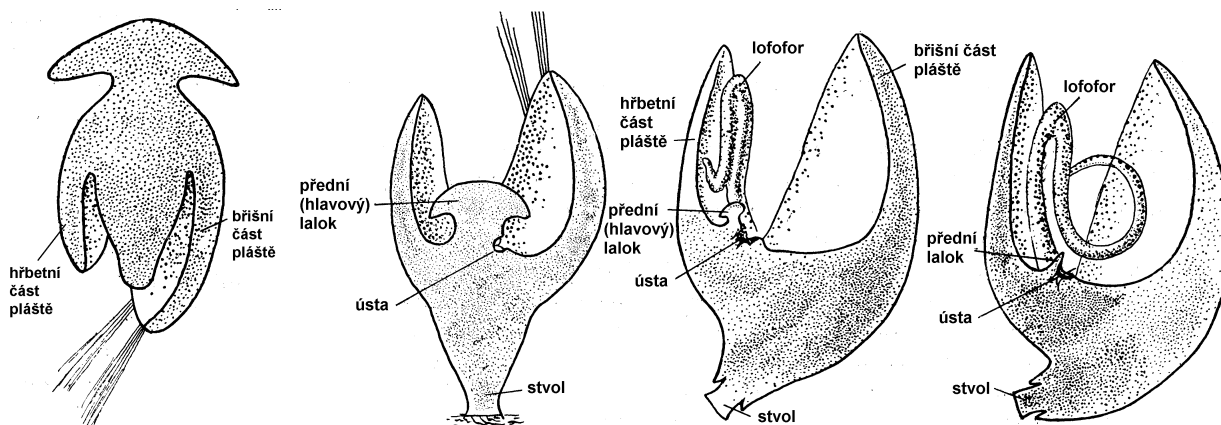
actinotrocha



Obr. 366 Larva chapadelovek actinotrocha, vpravo schema metamorfózy v dospělého přisedlého živočicha. Podle Hymana (1959) a Mečnikova, z Brusca a Brusca (1990) a Šmidta (1960).

cyphonautes





Obr. 368 Průběh metamorfózy artikulatního ramenonožce rodu *Argiope*. Vlevo larva (srovnej s obr. 367), vpravo metamorfovaný jedinec. Ze Šmidta (1960).

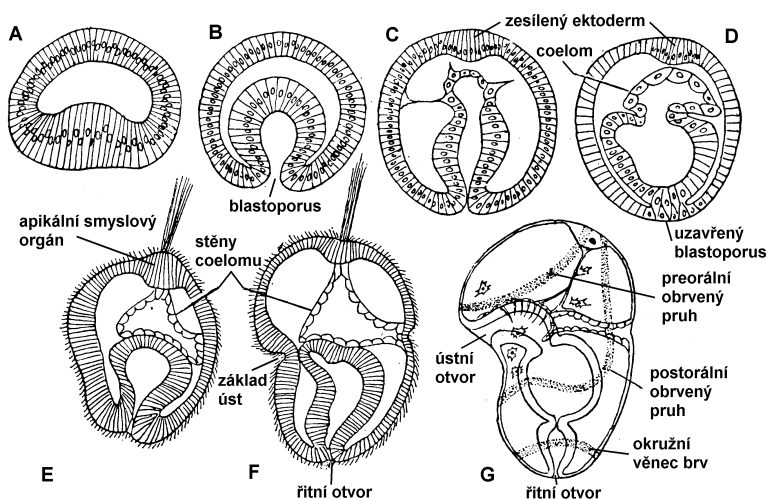
orgán s nervovým gangliem. Střední lalok se nazývá trupový nebo plášťový, protože po obvodu vybíhá v tenký a dolů obrácený záhyb, který je základem pláště. Tento záhyb zprvu zakrývá nejen celý trupový lalok, ale i část ocasního. Později se rozdělí na břišní a hřbetní část a obě se přetočí dopředu přes hlavový lalok, takže původně vnitřní povrch je nyní obrácen vně a začne vytvářet lastury. Zadní lalok se nazývá ocasní a při metamorfóze se mění na stvol. Hlavový lalok ztrácí tvar deštníku a redukuje se. Lofofor se vytváří až během metamorfózy jako podkovovité zesílení vnitřního povrchu (který je však ektodermálního původu) hřbetní části pláště.

Společným rysem předchozích typů druhoústých je, že larva je volně plovoucí planktonický živočich, zatímco dospělci žijí přisedle na dně. Totéž platí o některých skupinách shrnovaných do kmene Hemichordata (křídložábří; vymřelí graptoliti tvořili volně plovoucí kolonie). Naproti tomu ploutvenky (*Chaetognatha*) jsou i v dospělém stavu pelagické živočichové s bilaterálně souměrným tělem, přičemž některé orgánové systémy chybějí (dýchací, cévní, vylučovací). Jejich vývoj je přímý, takže dospělý jedinec vzniká přímo z vajíčka. Jako u všech druhoústých se blastoporus uzavírá a definitivní ústní otvor se zakládá vchlipováním ektodermu na protilehlém konci zárodku. Rovněž anální otvor se proráží až dodatečně. Protože pohlavní orgány a nervová soustava se vyvíjejí až po odvržení vaječných obalů je pravděpodobné, že dospělé ploutvenky představují bilaterálně souměrnou larvu, u níž se vyvinuly gonády.

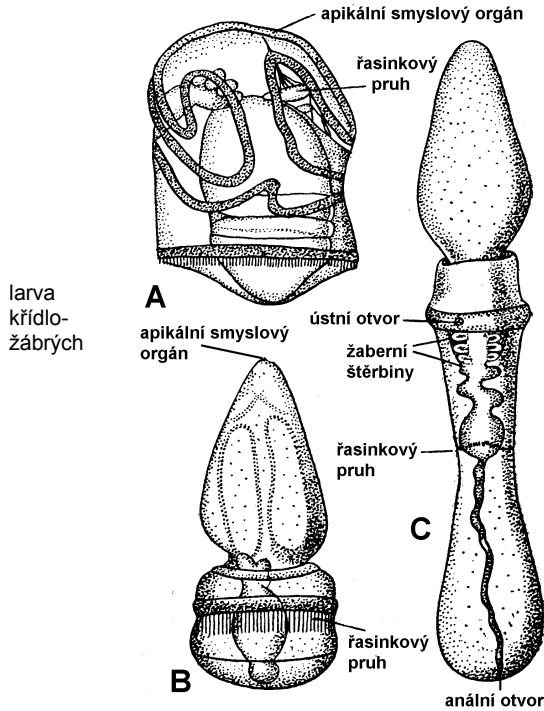
U žaludovců (s výjimkou forem, které mají druhotně přímý vývoj) se z vajíčka vyvíjí larva zvaná **tornaria**. Blastoporus se brzy uzavírá a ústní otvor vzniká na protilehlém konci těla.

tornaria

Anální otvor se prolamuje později na místě původního blastoporu. Ze zesíleného ektodermu na horní straně těla se vytváří apikální smyslový orgán se svazkem dlouhých brv. Celý povrch je kryt brvami, které se později soustředí do několika pruhů (preorální, postorální a pruh v okolí análního otvoru). Během metamorfózy se boční stěny trávicí trubice vychlípují do podoby párových kapes, které se posléze prolomí navenek a vytvoří žaberní šterbiny. Poté tornaria přisedá na dno a její tělo se člení na dva oddí-



Obr. 369 Ontogenetický vývoj žaludovce *Balanoglossus* od počátku gastrulace ke stadiu tornarie. Podle Heidera a Stasnyho, ze Šmidta (1960).

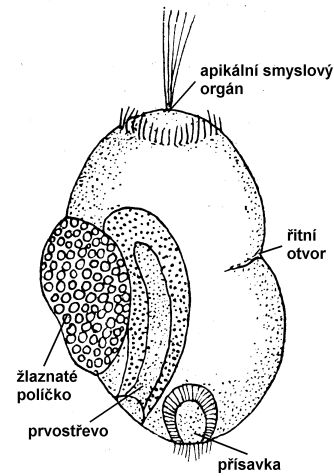


Obr. 370 Tornaria žaludovce (A), a průběh metamorfózy v dospělého jedince. B znázorňuje stadium druhé larvy. Ze Šmidta (1960).

ly, žalud a prozatím menší zbývající část těla. Toto stadium metamorfózy se označuje jako druhá tornaria. Od hřbetní strany předního konce entodermálního úseku trávicí trubice se vychlipuje kapsovitý výrůstek, který tvoří základ stomochordu. Na povrchu zadní části těla se zakládá neurální ploténka a zanořuje se pod ektoderm. Její boční okraje se přitom ohýbají dorzálním směrem a uzavírají tak neurální trubici.

larva křídlo-žábřích

dipleurula

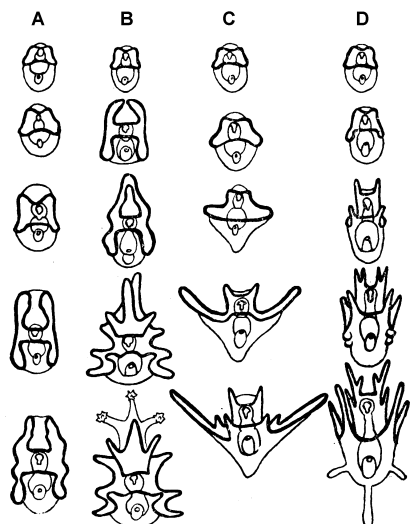


Obr. 371 Larva křídložábřého živočicha rodu *Cephalodiscus*. Ze Šmidta (1960).

Křídložábří mají larvu velmi podobnou tornarii, ale rovněž larvě mechovek (*Ectoprocta*, resp. *Bryozoa*). Na svrchní straně těla je vyvinut apikální smyslový orgán se svazkem dlouhých brv, trávicí trubice je slepá, nicméně na povrchu těla je náznak análního otvoru vznikajícího sekundárně na místě původního blastoporu. Některé znaky (např. žlázové políčko a přísavka) naznačují larvální specializace, avšak velký nepárový coelom v hlavové části (hydrocoel), který komunikuje navenek otvorem zvaným hydroporus, potvrzuje blízkou souvislost s tornarií žaludovců a dipleurulou ostnokožců.

Larvy ostnokožců jsou navzájem morfologicky velmi odlišné, často značně bizarní (výběžky slouží ke vznášení ve vodě a tím k šíření, protože dospělci jsou přisedlí a často zcela nepohybliví). Označují se speciálními názvy (**auricularia** u sumýšů, **bipinnaria** a **brachiolaria** u hvězdic, **echinopluteus** u ježovek, **ophiopluteus** u hadic). Od těchto pohyblivých typů lze odvodit soudečkovitou a jen omezeně pohyblivou larvu označovanou jako **vitellaria** (která dokonce nemůže přijímat potravu). Všechny však lze odvodit z jednoduchého základního typu zvaného **dipleurula**. Podobně jako u tornarie se coelom zakládá evaginací (vychlípěním) stěny prvostřeva. Záhy se rozdělí na symetrický pár váčků (po každé straně střeva jeden). Každý z těchto váčků se v podélném směru rozdělí na tři: přední axocoel, střední hydrocoel a zadní somatocoel. Levý axocoel zůstává obvykle spojen s levým hydrocoelem kamennou chodbou a s vnějším prostředím je spojen otvorem zvaným hydroporus. Levý hydrocoel se později přetváří v ambulakrální soustavu. Je nutné zdů-

raznit, že tato larvální symetrie v uspořádání coelomu se záhy porušuje (již během života larvy); larva si však navenek podržuje bilaterální symetrii. Blastoporus zůstává otevřený a mění se na řitní otvor, ústní otvor se prolamuje subterminálně na opačném konci těla. Tím se na vejčitém tvaru rané dipleuruly určuje ventrální povrch těla a záhy poté se na tento povrch přesunuje také původně terminálně umístěný anální otvor. Ústní otvor poklesává do mělké deprese obklopené obrveným pruhem. Část těla před ústním otvorem se označuje jako preorální lalok. Na jeho vrcholu se často vytváří ze zesíle-

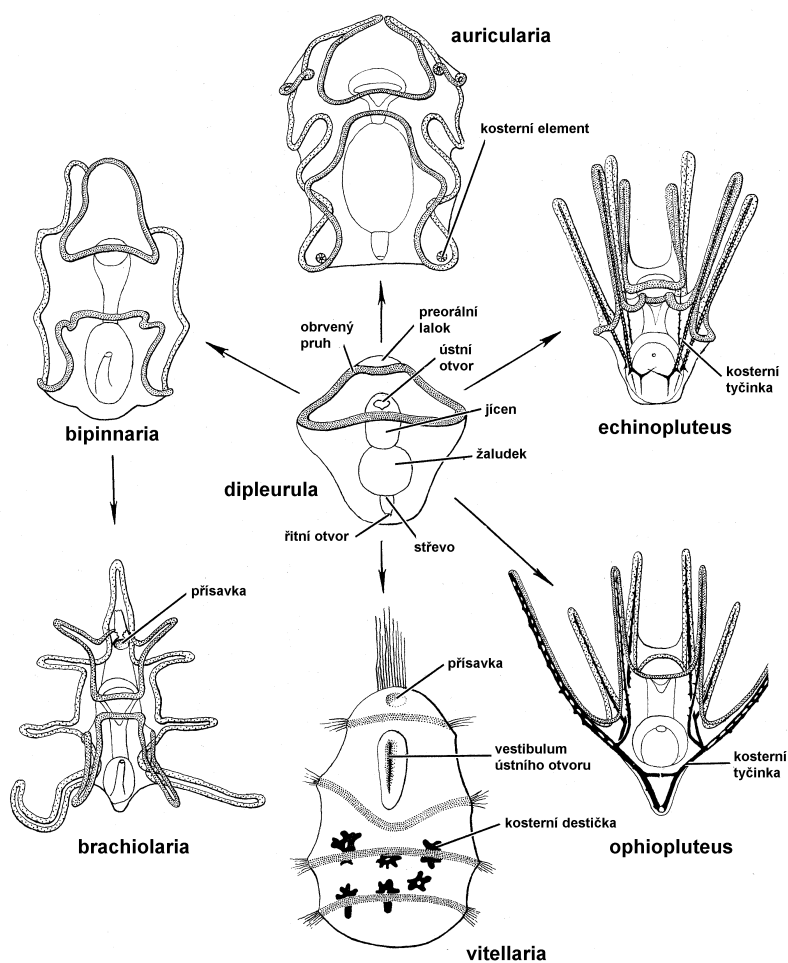


Obr. 372 Odvození larev ostnokožců z dipleuruly. A - auricularia sumýšů; B - bipinnaria a brachiolaria hvězdic; C - ophiopluteus hadic; D - echinopluteus ježovek. Srovnej s obr. 373. Podle Müllera a Mortensena, ze Šmidta (1960).

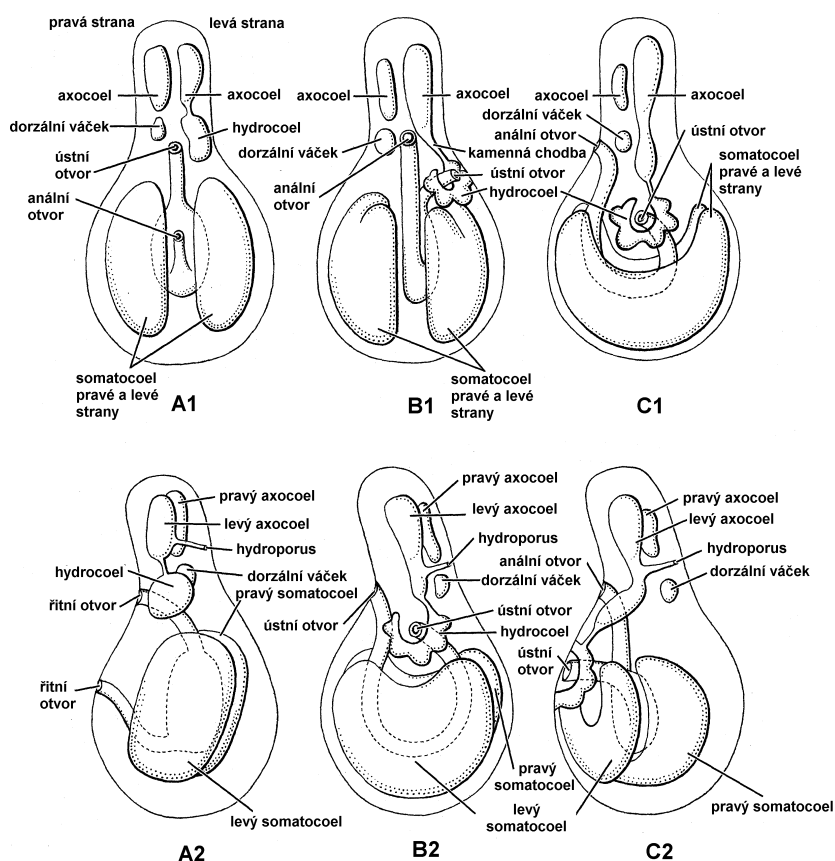
ného ektodermu apikální smyslový orgán, pod nímž je umístěno nervové ganglion. Chybějí jakékoliv vylučovací orgány, ale charakteristickým rysem dipleuruly je obrvený pruh okolo ústního otvoru.

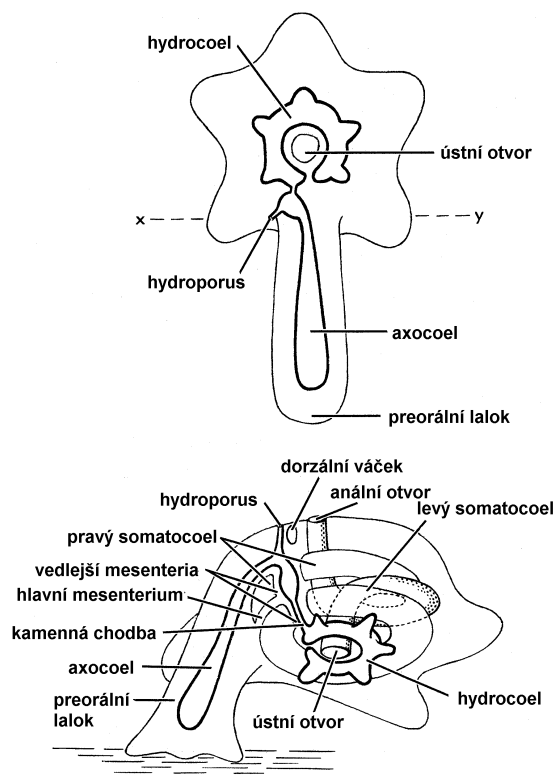
Metamorfóza probíhá tak, že se larva fixuje k podkladu a poté se přetváří v dospělého, nebo začne probíhat ještě během volného způsobu života. Bilaterální symetrie se začíná přetvářet v paprscitou souměrnost. Tento proces probíhá v několika fázích, z nichž první se označuje jako fáze asymetrie, tzn. opouští se bilaterální symetrie, avšak ještě není dosaženo paprscité symetrie. Projevuje se to tím (viz obr. 374), že ústa se přesouvají na levou stranu těla (až o 90°) nebo se dokonce larvální ústa a jícen uzavírají a oba tyto orgány se vytvářejí zcela nově na novém místě. Naopak anální otvor se přesouvuje napravo. V důsledku toho se střeva stáčí do kličky. Levý hydrocoel se stáčí okolo ústního otvoru do poloměsíčitého tvaru. Následná fáze se označuje jako fáze symetrie; nejde ovšem o původní symetrii, ale o dokončení migrace ústního otvoru na ventrální stranu těla do své původní polohy jako u dipleuruly, střeva je však stočeno do kličky. V podstatě se jedná o torzi celého viscerálního komplexu o 180° okolo původní larvální osy. V dalším vývoji se však již projevují rozdíly mezi jednotlivými skupinami ostnokožců. U hvězdic (obr. 375),

Obr. 374 Schema prvních fází metamorfózy ostnokožců. Horní řada znázorňuje larvy při pohledu z ventrální strany, spodní řada při pohledu z levé strany. A - počáteční symetrická fáze; B - asymetrická fáze; C - fáze druhotné symetrie. Podle Heidera (1922).



Obr. 373 Morfologické vztahy mezi výchozím larválním typem dipleurula a ostatními larvami ostnokožců. Podle Ubaghse (1953).



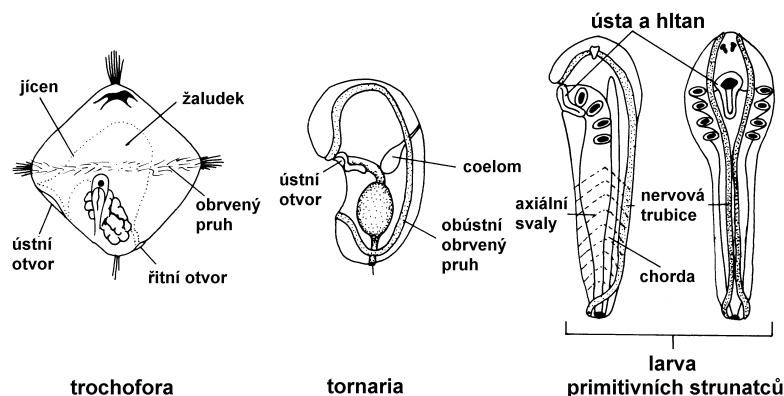


Obr. 375 Dvě po sobě následující stadia metamorfózy hvězdice. Na horním obrázku je znázorněna osa, podle níž dochází k flexi těla. Oproti předcházejícím obrázkům směřuje preorální lalok dolů (směr k podkladu). Podle Davydoffa (1948).

kteří je možno uvést jako typický příklad, se larva dočasně přichycuje k podkladu svým preorálním lalokem a ohýbá se podél horizontální osy. Tím dojde k tomu, že ústní otvor směřuje k podkladu, řitní nahoru. Při poslední fázi se dosahuje pěti-paprskovitá symetrie. Je nutné zdůraznit, že vápnitý endoskelet (viz str. 55) se zakládá již před metamorfózou.

Larvy ostnokožců jsou příkladem extrémní variability ontogenetických stadií v rámci jediné skupiny. Nicméně shody ve stavbě aurikularie s tornarií žaludovců naznačují zřetelné fylogenetické souvislosti, které jsou u dospělců zastřeny. Podobně vznik coelomu odškrčením od prvostřeva (enterocoelie) patří mezi nejvýraznější rysy, na jejichž základě jsou ostnokožci považováni za příbuzné se strunatci.

Larvy strunatců se od předcházejících typů výrazně liší tím, že se pohybují aktivně (nejsou to tedy planktonické formy vznášející se ve vodě víceméně pasivně). V důsledku toho je tělo opatřeno laterálně zploštělou ocasní částí, která slouží jako pohybový orgán. Ocas je mechanicky vyztužen chordou (podobné stavby a podobného embryonálního původu jako je stomochord, výztuha rycího orgánu žaludovců). Zbývající část těla je stavěna podle přibližně stejného schematu, který je u dipleuruly ostnokožců a tornarie žaludovců, a ty jsou opět odvoditelné od primitivní tornarie. Celek má tedy podobu



Obr. 376 Srovnání trochofory a tornarie s generalizovanou larvou protochordát (pláštěnců a bezlebečných). Podle Younga (1962).

pulce. Není tomu však u všech strunatců, dokonce již u pláštěnců může larvální vývoj částečně probíhat v kloace, kterou opouštějí až plně vzrostlé larvy, nebo mohou být larvální stadia zcela potlačena a vývoj je přímý. Dospělá stadia pláštěnců zůstávají buď volně plovoucí a pak se velmi podobají larvám, nebo jsou koloniální a jejich vzhled ovlivňuje úloha, kterou v kolonii hrají. Mohou být také přisedlí a pak jejich tělo ztrácí bilaterální souměrnost a mění se na vakovité, podobně jako

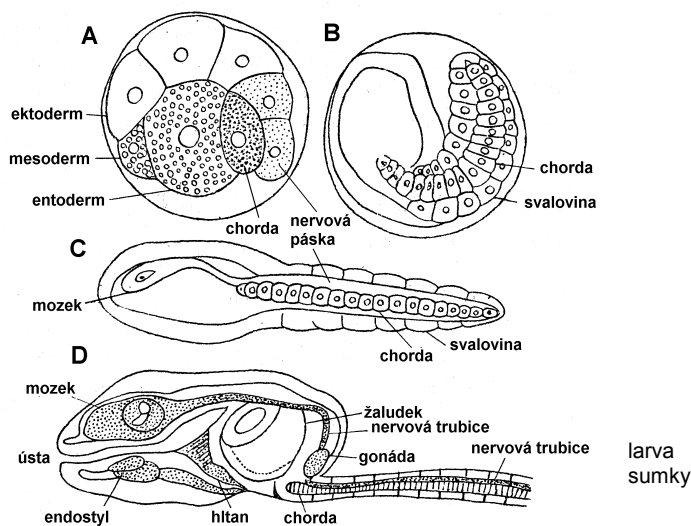
u všech ostatních přisedlých živočichů. Larvy si jsou však u všech těchto skupin velmi podobné a objevují se u nich všechny základní rysy strunatců, i když v dospělosti tyto znaky zanikají.

U vršenek se vyvíjí larva ze zárodku, který se poněkud protahuje do délky. Jeho přední část je širší a vzniká z ní trup, zadní je užší a dává vznik ocasu. V ocasní části se zakládá chorda, po jejích stranách leží pruhy svaloviny. Pod chordou je pruh entodermálních buněk, ze kterých rozestupem vzniká dutina prvostřeva. Nad chordou leží nervová trubice se silně redukovanou du-

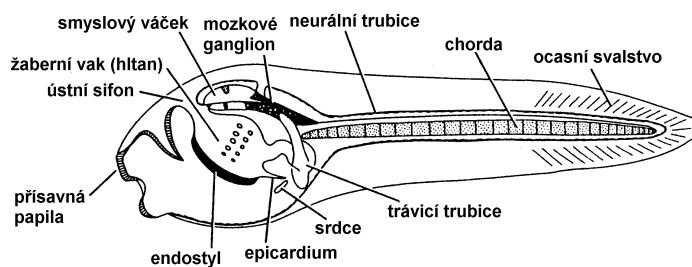
larva
vršenek

tinou. Zatímco chorda je omezena pouze na ocasní část, nervová trubice zasahuje až do přední části, kde se rozšiřuje v mozkový váček s velkou dutinou. Larva ještě nemá vytvořen ústní ani řitní otvor, ty se prolamují až během metamorfózy. Naopak se během metamorfózy redukuje nervová soustava (např. dutina v neurální trubici zcela zaniká). Ocas se přetáčí o 90° okolo své podélné osy, takže původní levá a pravá strana se stávají dorzální a ventrální. Nicméně dospělec si stále podržuje vzhled volně plovoucí larvy.

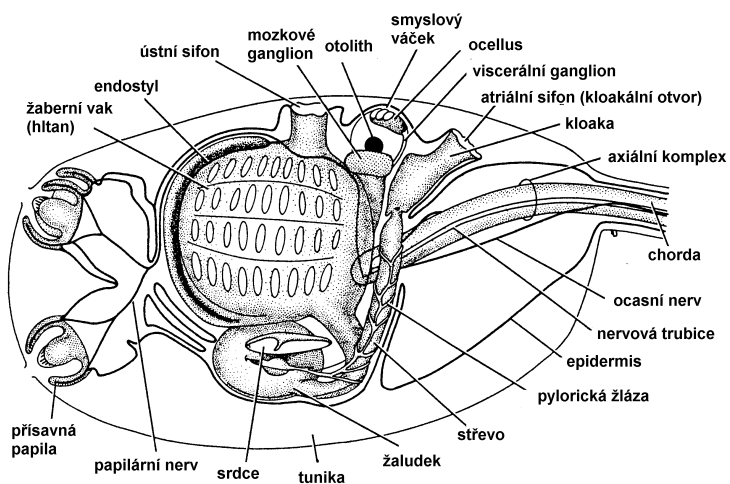
Vznik základních anatomických rysů strunatců lze však nejlépe pozorovat u larev sumek, přestože jejich metamorfóza je v souvislosti s přisedlým způsobem života dospělců silně regresivní a celou anatomii výrazně zjednodušuje. Při vývoji embrya se ze stěny prvostřeva po proliferaci odškrcují tři podélné pruhy mesodermu; na dorzální straně se mediánní pruh přetváří v chordu, z laterálních pruhů se tvoří mesenchym a segmentovaná svalovina. Na rozdíl od bezlebečných a obratlovců (viz obr. 19 a 24) nevzniká uvnitř těchto pruhů žádná dutina a tudíž chybí coelom. Na dorzální straně těla se v mediánní linii diferencuje pruh ektodermu do podoby zesílené neurální ploténky, která se způsobem charakteristickým pro strunatce (obr. 37) zanořuje pod povrch a vytváří neurální trubici. Přední část trávicí trubice se rozšiřuje v hltan, který je perforován větším množstvím drobných žaberních štěrbin. Na opačném konci trávicí trubice se vytváří kloakální dutina, zvaná v tomto případě atriální sifon. Vzniká invaginací ektodermu (jako proctodeum) a je vyplněna vodou. Protože do tohoto prostoru přichází filtrovaná voda z hltanu, nazývá se tento prostor podle stavu u dospělých rovněž ožaberní (peribranchiální) dutina. Epidermis larvy produkuje tuniku, která na ocase vybíhá v dorzální a ventrální ploutevní lem. Larvy nepřijímají potravu; tráví pouze žlutek, a střevo a filtrační aparát začínají fungovat až po metamorfóze. Přední část nervové trubice zasahuje na rozdíl od chordy až do trupové části těla (chorda je pouze v ocasní části) a zesiluje v mozkový



Obr. 377 Vývoj vršenky *Oikopleura dioica*. A - počátek gastrulace, B,C - vývoj zárodka, D - larva při pohledu z levé strany. Podle Delsmana, ze Šmidta (1960).

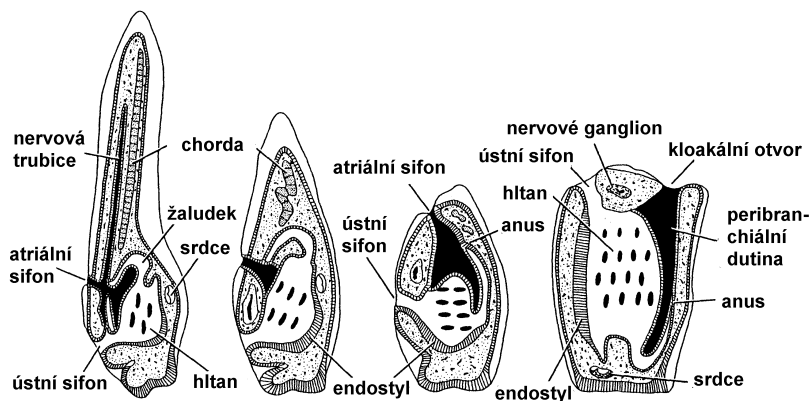


Obr. 378 Anatomie larvy sumky. Srovnej obr. 313. Podle Seeliger, z Brusca a Brusca (1990).



Obr. 379 Trupová část těla sumky *Distaplia*. Podle Cloneye a Torrence (1982), z Brusca a Brusca (1990).

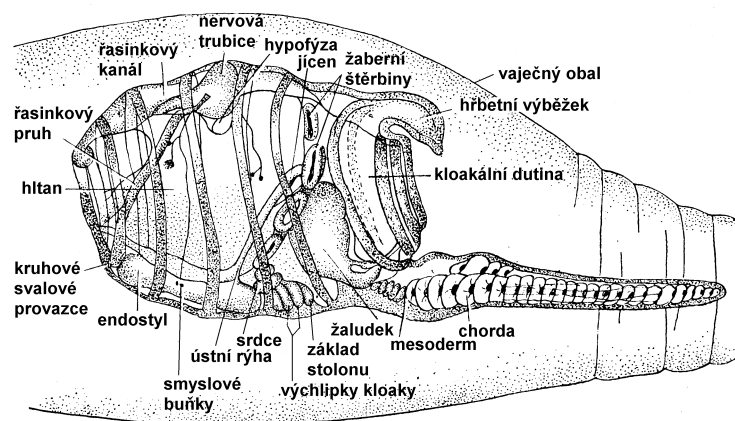
ganglion, v jehož blízkosti je malý smyslový váček, který funguje jako statocysta (obsahuje otolith) a jednoduché očko. Na předním konci trupu je pár přísavných papil, do nichž vbíhají nervy.



Obr. 380 Metamorfóza volně plovoucí larvy sumky v dospělého přisedlého živočicha. Pozoruhodný je přesun ústního (inhalačního) a atriálního (exhalačního) sifonu na horní stranu těla a redukce nervové soustavy. Podle Seeliger, z Brusca a Brusca (1990).

soustava a smyslové orgány, takže u dospělého persistuje jen nepatrné nervové ganglion. Mizí rovněž chorda a segmentované svalstvo.

U kruhosvalých salp (Cyclomyaria) se larvy vyvíjejí přes coeloblastulu, gastrulace probíhá invaginací. Přestože je larva poměrně dlouhou dobu uzavřena ve vaječných obalech, má podobu pulce, stejně jako larva sumek. Již v raném zárodku lze rozeznat základy nervového systému, chordy, mesodermu a střeva. Základ chordy se silně protahuje do délky a vytváří základ ocasu. Vchlípnutím ektodermu vznikají v trupové části hltan a kloakální dutina. Mesoderm se



Obr. 381 Pokročilá larva salpy *Doliolum* ve vaječném (resp. larválním) obalu. Podle Neumanna, ze Šmidta (1960).

differentuje ve svalové buňky, které se přimykají k chordě. Tato larva se mění v jedince nepohlavní generace (salpy mají rodozměnu) tím, že se ocas redukuje a juvenilní salpa přitom opouští vaječný obal. U všech pláštěnců je larva (pokud je vyvinutá, což není pravidlem) pokročilejší než dospělce a právě anatomie larev umožnila zařadit pláštěnce mezi strunatce. Larva kopinatce opouštějící vaječné obaly má oproti dospělci ještě poměrně malý počet metamer (15) a nemá definitivně diferencované orgány. Navíc přední část těla je asymetrická, tzn. že ústní otvor a základ žaberní štěrbin jsou posunuty na levou stranu a že myotomy pravé strany se topograficky neshodují s myotomy levé strany. Tato asymetrie se vysvětluje tím, že předkové kopinatce byli patrně přizpůsobeni přisedlému způsobu života na dně. Ektodermální buňky malého ocasního pupenu, který leží za řitním otvorem, se protahují do délky a vytvářejí dočasnou ocasní ploutvičku. Během růstu larvy se dokončuje organogeneze. Stěny nervové trubice zesilují a tím se zmenšuje její světlost. Avšak vepředu trubice stále komunikuje s vnějším prostředím otvorem (neuroporus; viz obr. 21). Za jedinou žaberní štěrbinou, která se prolamuje na pravé straně těla, vznikají stejným způsobem další štěrbin, takže se vytváří řada, která se vzadu ohýbá a přechází tak na levou stranu těla. Tato levá řada tvoří základ budoucího žaberního aparátu. Další štěrbin vznikají tak, že se mezi

Během metamorfózy se larva přichycuje papilami k substrátu a záhy poté (během několika minut) se začne resorbovat (fagocytosou buněk mesenchymu) ocas a v něm obsažené orgány. Přitom vnější tunika (i s ploutevním lemem) je odvrhovávána. Celá soustava vnitřních orgánů se přetáčí o 90°, takže ústní i kloakální otvor nakonec směřují nahoru. Atriální sifon se přitom mění v ožaberní dutinu, kam je filtrována voda z hltanu. Výrazně degeneruje nervová

diferencuje ve svalové buňky, které se přimykají k chordě. Tato larva se mění v jedince nepohlavní generace (salpy mají rodozměnu) tím, že se ocas redukuje a juvenilní salpa přitom opouští vaječný obal.

U všech pláštěnců je larva (pokud je vyvinutá, což není pravidlem) pokročilejší než dospělce a právě anatomie larev umožnila zařadit pláštěnce mezi strunatce.

Larva kopinatce opouštějící vaječné obaly má oproti dospělci ještě poměrně malý počet metamer (15) a nemá definitivně diferencované orgány.

larva
salpy

larva
kopinatce

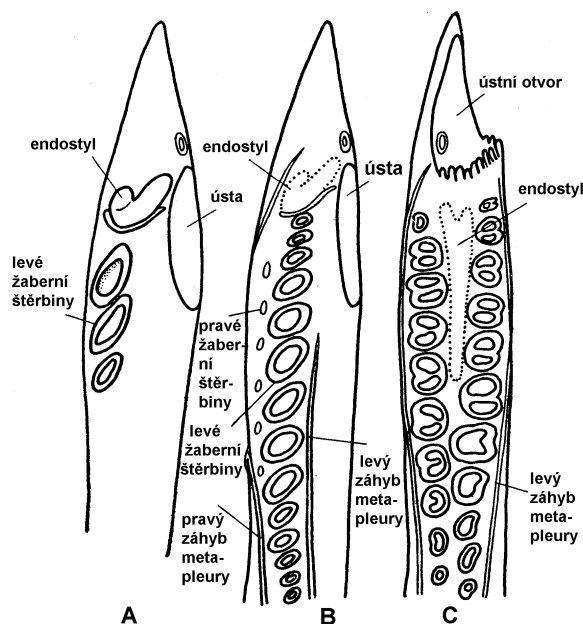
prvotními štěrbinami prolamují další, čímž se jejich počet zdvojnásobuje. Poté se nejpřednější a nejzadnější uzavírají, takže na každé straně zůstává pouze osm. K nim však poté přibývají ještě další, které se posunují směrem vpřed a tak narušují metamerní polohu štěrbin, které již byly založeny dříve. Nakonec se ektoderm ventrální strany těla zvrásní do podoby dvou paralelních ventrolaterálních metapleur, které lemují řady žaberních štěrbin. Obě metapleury později navzájem srostou a vytvoří peribranchiální dutinu, která komunikuje na zadním konci těla s vnějším jediným otvorem.

Metamorfóza kopinatce spočívá především ve ztrátě asymetrie. Žaberní štěrbinu přitom zaujmou definitivní pozici. Ústa se přesunou z levé strany těla na ventrální stranu a zúží se kožním záhybem, ze kterého vybíhají brvy (cirry). Vně věnce brv vzniká záhyb ektodermu (stomodeum). Endostyl, který ležel u larvy vpravo, se přesunuje do mediální roviny a roste k zadnímu konci hltanu. Růst chordy a nervové trubice probíhá v zadní části těla, v místě neuroenterického kanálku, čímž vzrůstá počet tělních somitů. Dospělý kopinavec má kolem 60 metamer. Období pohlavní dospělosti nastává s přeměnou gonotomů (viz str. 17) ve zralé gonády.

U kruhoústých obratlovců se zárodek po opuštění vaječných blan ještě značně liší od dospělé formy a vzniká tak larva, která se nazývá **minoha**. Zpočátku nemá ještě prolomení ústního otvoru a její entodermální střevo je spojeno se zbytkem žlutkového vaku. Během larválního vývoje se prolamují žaberní štěrbinu, přičemž žábry se vyvíjejí z entodermu hltanových výchlípek, a vnější ústní otvor. Oči nejsou ještě plně vyvinuty a jejich základy jsou skryty pod kůží. Minoha žije 3 až 4 roky. Metamorfóza nastává v době, kdy se základ štítné žlázy odděluje od střeva a začíná fungovat jako žláza s vnitřní sekrecí. Přední konec hlavy se zvětšuje a ústa se vzdalují od vnější nozdry a očí (viz obr. 188). Entodermální úsek střeva se rozděluje podélnými žlábkami na dorzální a ventrální část. Z dorzální části vzniká trubicovitý jícen, z ventrální váčkovitý žaberní oddíl.

Sliznatky (na rozdíl od mihulí) nemají larvální vývoj a zárodek se mění v juvenilního jedince v okamžiku spotřebování žlutkového vaku. Totéž platí o žralocích, avšak na žaberních obloucích některých paryb (např. rejnoka rodu *Torpedo*) vznikají nitkovité vnější žábry, což lze vykládat jako pozůstatek po původní larvě.

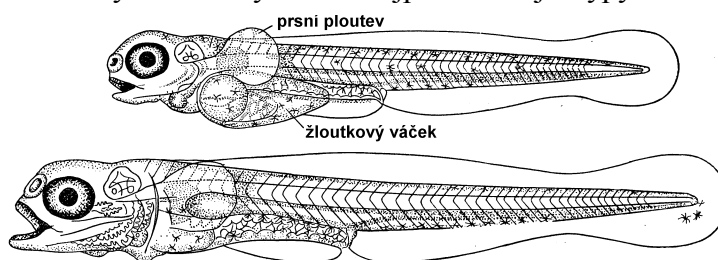
U ryb skupiny Osteichthyes se však larvy zachovaly. Mezi nejprimitivnější typy recentních paprskoploutvých patří např. kaproun (*Amia*), jehož rané larvy mají ještě zbytky žlutkového vaku. Hlava má na předním konci několik přísavek, které tvoří přichycovací orgán. V dalším vývoji se tělo larvy zvětšuje, diferencují se různé orgány, zvětšuje se hlava, a objevují se oči a čichové jamky. Metamorfóza je vel-



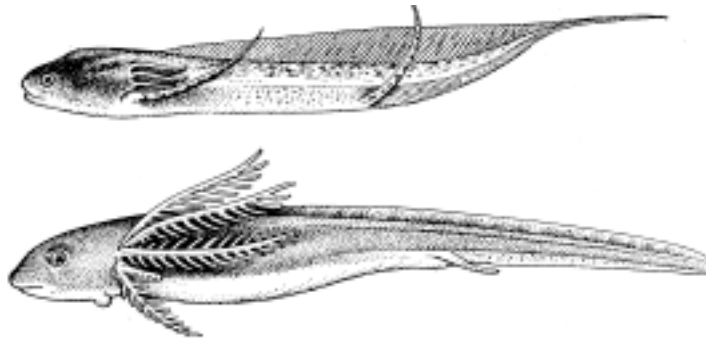
Obr. 382 Vývoj přední části těla larvy kopinatce při pohledu z ventrální strany. Dobře je patrný tělní asymetrie (ústa na levé straně těla, první štěrbinu se zakládají na levé straně těla) a vznik metapleur, které se přemění ve stěny peribranchiálního prostoru. Podle Delagea, ze Šmidta (1960).

minoha

larvy
ryb



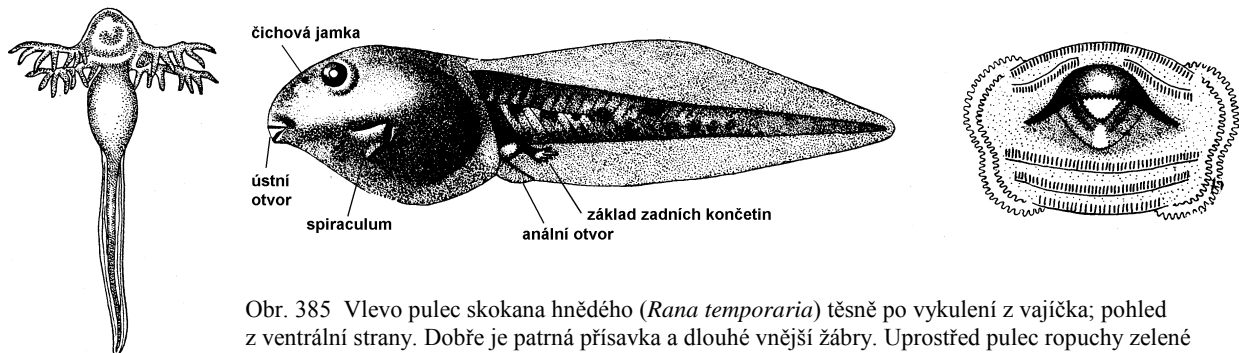
Obr. 383 Rané stadium okouna těsně po vykulení z vaječných blan (nahore) a v době samostatného přijímání potravy (dole). Ze Šmidta (1960).



larvy
oobjivitel-
níků

Obr. 384 Larvy dvojdyšných ryb. Nahoře *Protopterus annectens*, dole *Lepidosiren paradoxa*. Podle Nikolského.

vyvinuté čichové jamky, sluchové váčky a oči se základy sítnice a čočky). V době líhnutí se ukončuje stavba larválního krevního oběhu včetně srdce a začínají fungovat vnější žábry. U pulce má srdce dva oddíly a oběhový systém je jako u kruhoústých a ryb: od ventrálního kmene (aorta ventralis) odstupují čtyři páry arterií, které se v žábřích štěpí na kapilární pleteň. Z vnitřních i vnějších žaber se pak kapilární pleteň sbíhá do dvou kořenů dorzální aorty, které se spojují v jedinou aortu dorsalis. Žilní oběh se skládá z předního a zadního páru kardinálních žil, které jsou napojeny na žilní splav prostřednictvím venae cardinales communes (ductus Cuvieri). Žíly přinášející živiny ze žloutkového vaku se rovněž vlévají do žilného splavu.



Obr. 385 Vlevo pulce skokana hnědého (*Rana temporaria*) těsně po vykulení z vajíčka; pohled z ventrální strany. Dobře je patrná přísavka a dlouhé vnější žábry. Uprostřed pulce ropuchy zelené (*Bufo viridis*) při pohledu z levé strany, vpravo pohled na ústní pole se svrchní a spodní rohovitou čelistí a řadami rohovitých zoubků, které jsou důležitým určovacím znakem. Podle Delyho (1967).

Žaberní štěrby vznikají ještě na konci zárodečného vývoje způsobem, který byl popsán na str. 115, a na jejich zadním povrchu vznikají z ektodermu vnitřní žábry. Vnější žábry vznikají z malých hrbolů ektodermu druhého a třetího postmandibulárního žaberního oblouku. U pulců jsou zpočátku vnější žábry dlouhé a rozvětvené, později degenerují a jejich rudimenty jsou zakryty kožní řasou, která všechny žaberní štěrby překryje. Tento záhyb na jedné straně zcela srůstá s kůží, na opačné straně je však srůst neúplný, takže zůstává otvor (spiraculum; nezaměňovat s označením rudimentu žaberní štěrby mezi čelistním a jazylkovým obloukem). Plíce se zakládají krátce po opuštění vaječných obalů jako nepárová ventrální výchlipka hltanu. Raná larva má na úrovni dorzálního konce žaberních štěrbin rudimenty pronefros, které mají tři vývodné kanálky, spojující se v jediný Wolffův vývod. Během pozdějšího růstu pulce se však z nephrotomu sedmého až dvanáctého segmentu tvoří mesonefros. Pronefros zcela zaniká ve druhé polovině larválního vývoje.

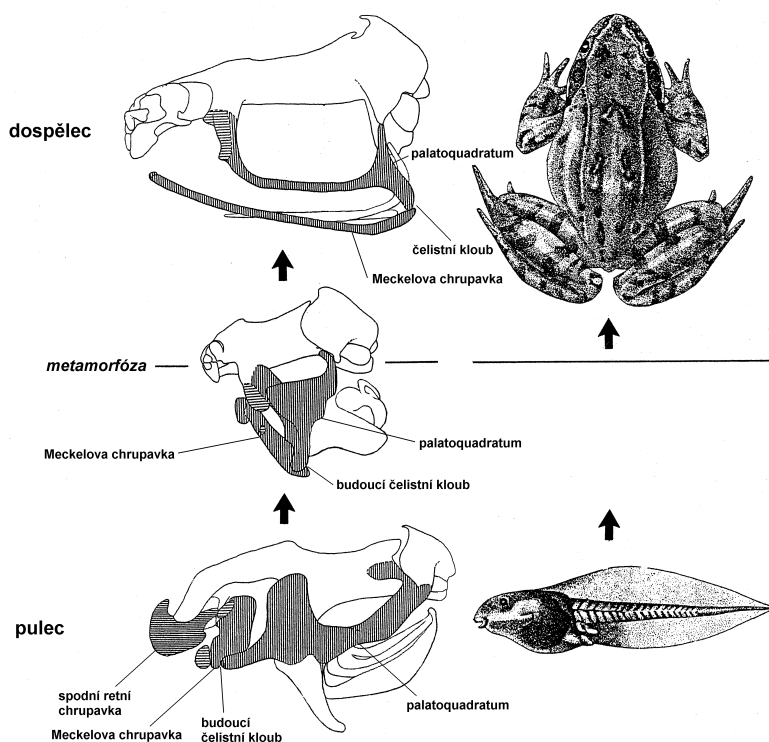
*) Je nutné upozornit, že raná vývojová stadia pokročilých Teleostei neprodělávají výraznou metamorfózu a nelze je proto považovat za skutečné larvy.

Lebka se zakládá z parachordalií a trabekul (obr. 136, 137), ke kterým po stranách přirůstají čichová a sluchová pouzdra. S výjimkou žab skupiny Aglossa je přední část viscerocrania tvořena dvěma páry retních chrupavek (*cartilagine labiales superiores a inferiores*), které vyztužují larvální čelisti. Tyto chrupavky jsou, podobně jako Meckelova chrupavka, napojeny přímo či prostřednictvím jiných chrupavek na palatoquadratum, které je v téměř vodorovné pozici. Teprve během metamorfózy palatoquadratum rotuje do své definitivní pozice pod sluchovými pouzdry a v důsledku toho se rovněž prodlužuje Meckelova chrupavka. Tato zvláštní rotace palatoquadrata chybí u larev ocasatých obojživelníků.

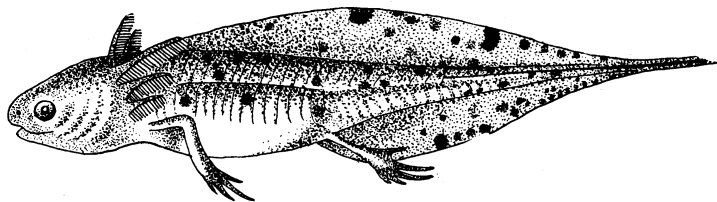
V raných fázích vývoje má pulec většiny druhů žab kromě vnějších žaber na spodní straně hlavy také přísavku, kterou se po vylíhnutí z vajíčka přichycuje k substrátu pod vodou. Po přechodu k aktivnímu způsobu života přísavka mizí, přibližně ve stejnou dobu, kdy zanikají vnější žábry.

U žab s tzv. přímým vývojem jsou stadia larválního vývoje před metamorfózou potlačena, takže se z vajíčka líhne přímo metamorfující jedinec.

U amniot bylo larvální stadium v souvislosti s kladením vajec mimo vodu zcela potlačeno.



Obr. 386 Vývoj lebky žab při pohledu z levé strany. Za pozornost stojí horizontální poloha palatoquadrata u pulce (dole), a jeho rotace do vertikální polohy. S tím je spojeno prodloužení Meckelovy chrupavky (endokraniální výtuhy spodní čelisti) a změna pozice čelistního kloubu. Podle Ročka (1981).



Obr. 387 Larva ocasatého obojživelníka *Triturus cristatus*. Podle Delyho (1967).