

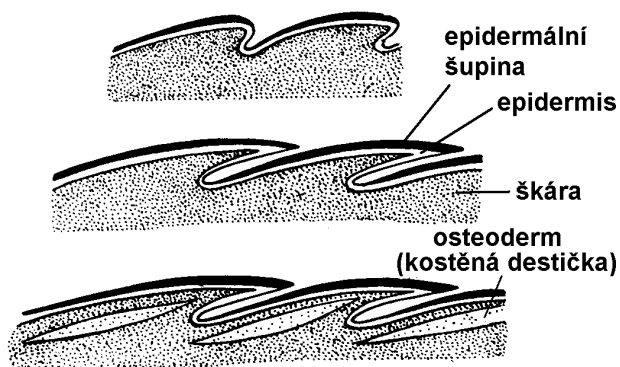
obsahuje keratohyalinová zrna (tzv. **stratum granulosum**). Škára je mnohem uniformnější než pokožka, protože není v bezprostředním kontaktu s vnějším prostředím a nemusí se mu tudíž přizpůsobovat. Jako zajímavost je možné uvést, že škára je ta část kůže, která zbývá po tzv. “vydělání” a používá se 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.

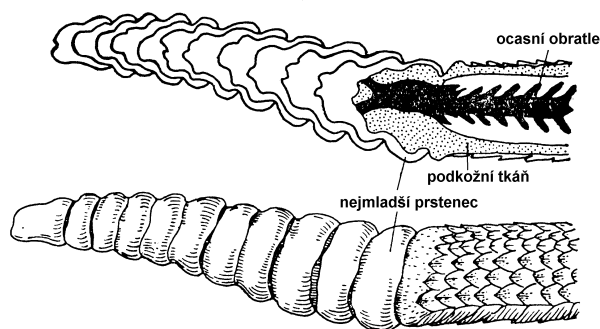
deriváty  
epidermis

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 hrbolky** (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).

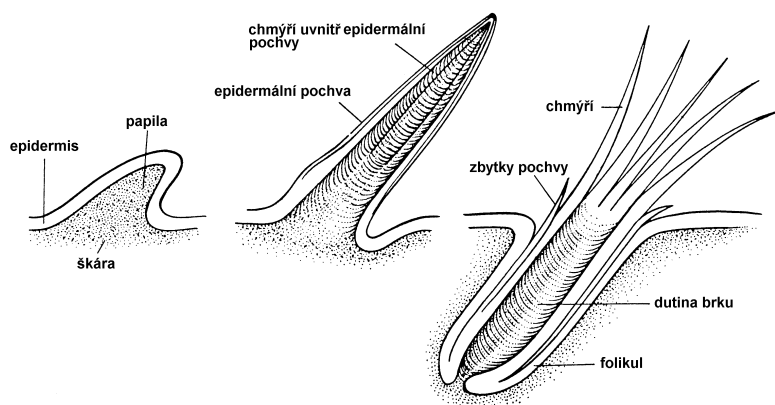


Obr. 106 Zbytky zrohovatělé kůže na ocase po svlékání u chřestýše (nahore mediální řez). Podle Czeremaka a Rietschela, z Grodzienského a kol. (1976).

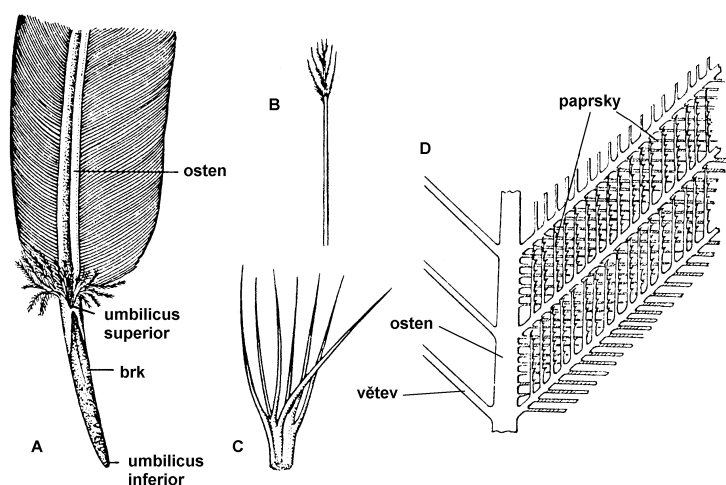
např. u želv povrch krunýře. U ptáků a savců se většinou zcela redukovaly, s výjimkou rohovitěho pokryvu zobáku (stejně je tomu u želv) a šupin na běháku ptáků a ocase některých drobných savců. Stejný původ mají **drápy**, **nehty** (které jsou rozšířenými drápy), **kopyta** suchozemských tetrapodů, 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 odvrhovávána (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).

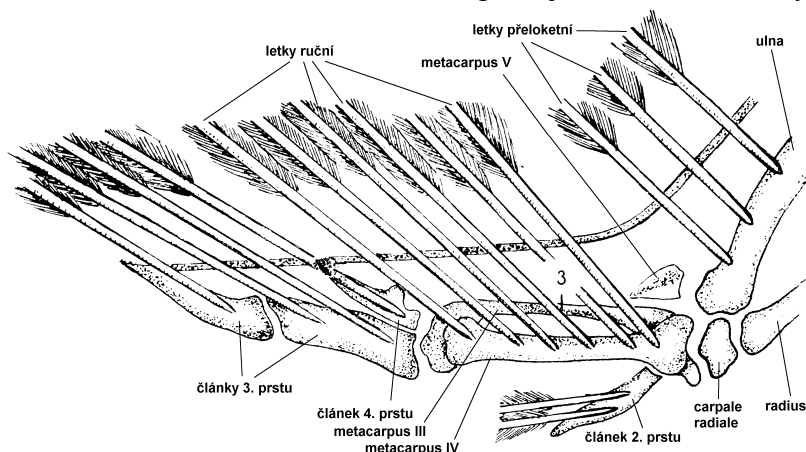


Obr. 108 Morfologie ptačího pera. A: proximální část obrysového pera. B: vlasové peří (filoplumae). C: prachové peří (plumae). D: schema struktury praporu. Podle Gadowa a Bütschliho, z Romera a Parsonse (1977).

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

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

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

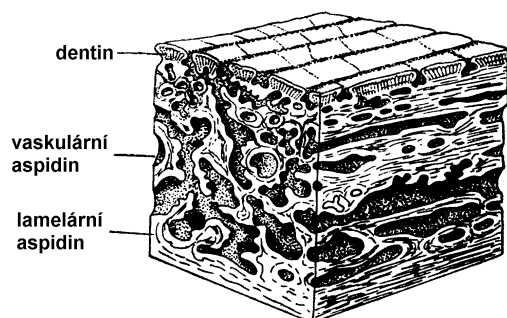


Obr. 109 Ukotvení letek na křídle. Podle Nejedlého (1965).

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)**.

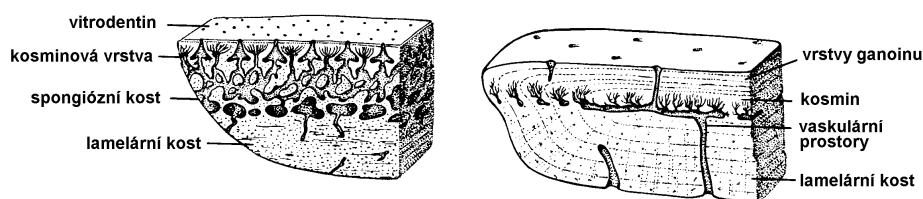
savčí chlup

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.

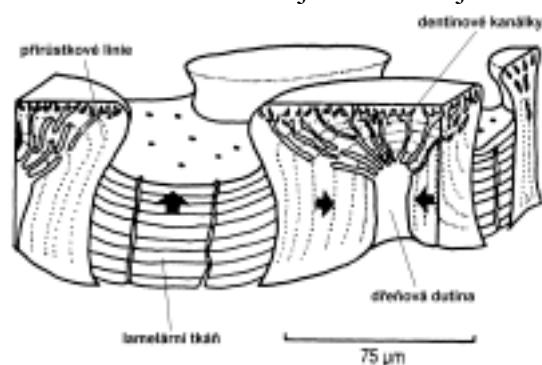


Obr. 112 Vlevo struktura kosmoidní šupiny primitivního zástupce lalokoploutvých, vpravo ganoidní šupina primitivní paprskoploutvé ryby. Podle Goodriche, z Romera a Parsonse (1977).

**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,

primitivní  
dermální  
kost

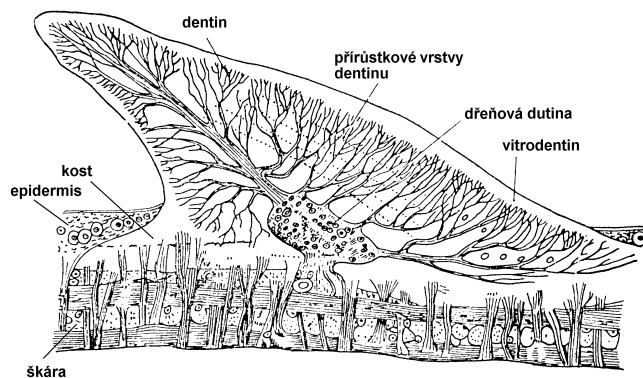
Derivátem škály jsou endesmálně vznikající kosti. V evolučně nejpůvodnější podobě se tato povrchová vrstva kostí vyskytovala v podobě kompaktních hlavohrudních krunyřů paleozoických bezčelistných ryb zvaných souhrnně Ostracodermi a starobylé skupiny čelistnatců shrnovaných do třídy Placodermi. Tyto kosti 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



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

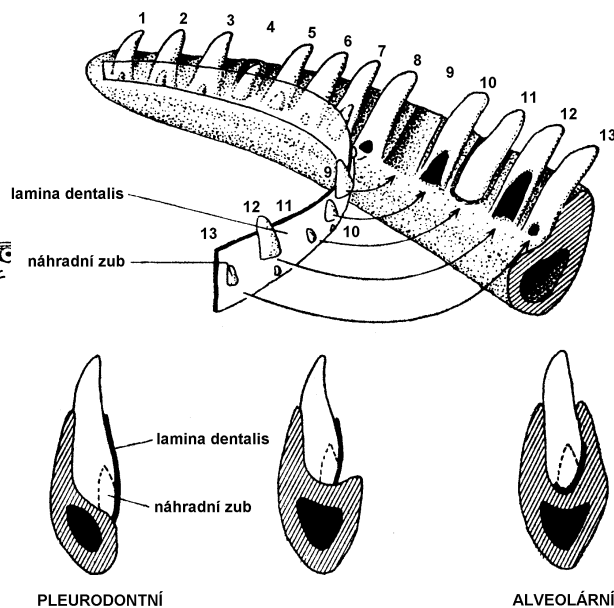
plakoidní  
šupina



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

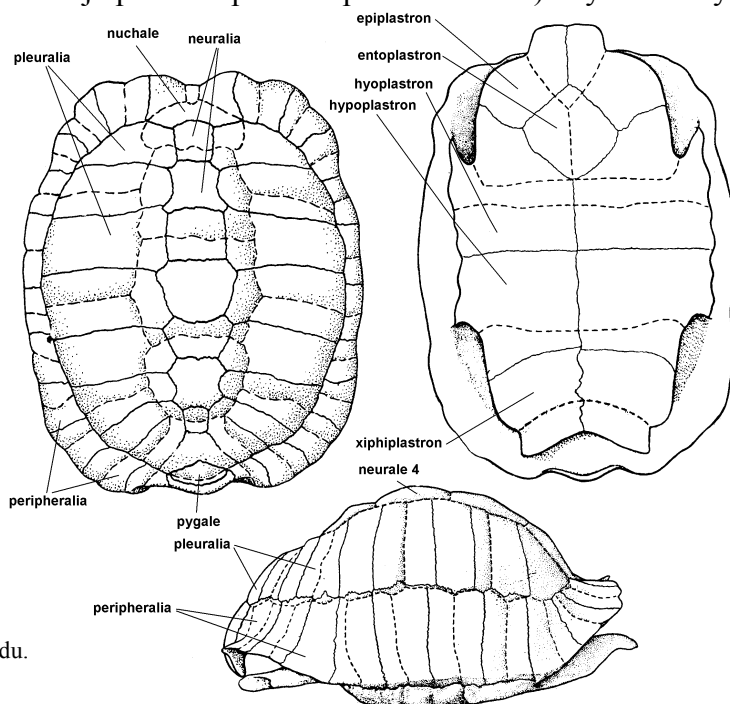
tzv. **vitrodentinu** (není však jasné, zda je homologní se sklovinou zubu, která vzniká diferenciací ektodermu), pod ním je vrstva **zuboviny (dentinu)**, která kryje vrstvu kosti, osifikující činností specializovaných kostních buněk zvaných **odontoblasty**. Vnitřek celého kužele tvoří dřevná dutina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

**Zuby (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 **akrodonťní** (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 Nahoře 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).

zuby



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 endesmálně 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).

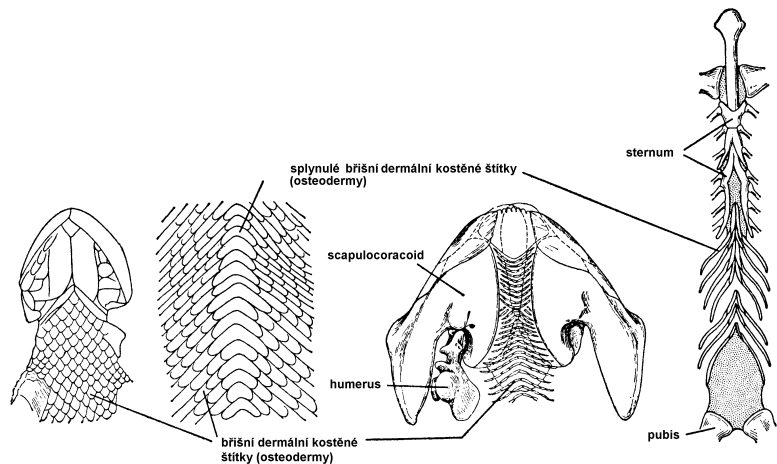
#### Břišní žebra (gastralia)

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 endesmálně 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**)

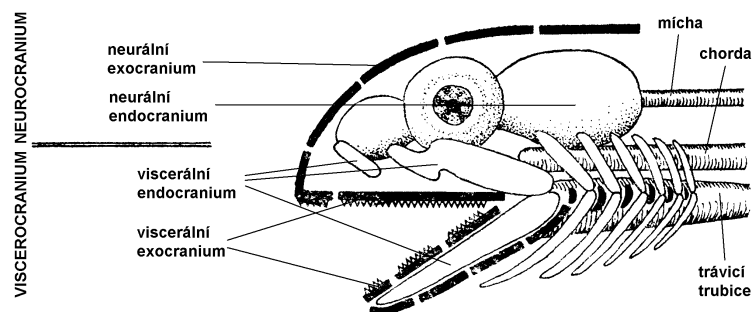
krunýř želv

gastralia



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

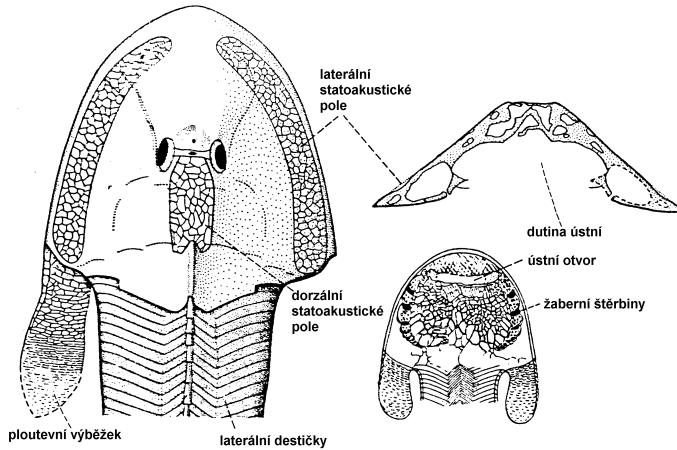
základní členění lebky



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

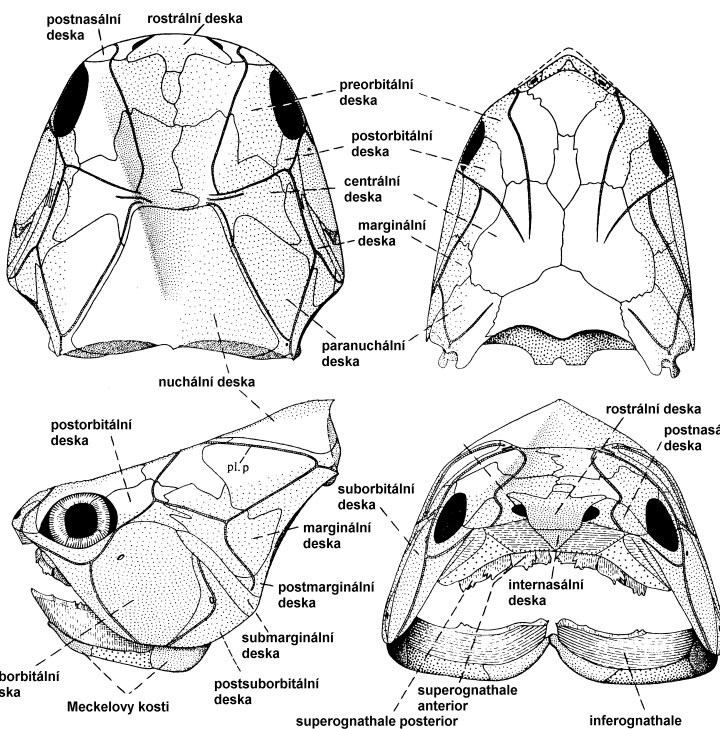
**nium**). Obě tyto části se skládají z dermálních i chondrálních kostí, a označujeme je proto jako **neurální exocranium** (vnější část schránky lebeční, která je tvořena dermálními kostmi) a **neurální endocranium** (vnitřní část schránky lebeční, tvořená kostmi enchondrálního původu). Podobně viscerocranium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

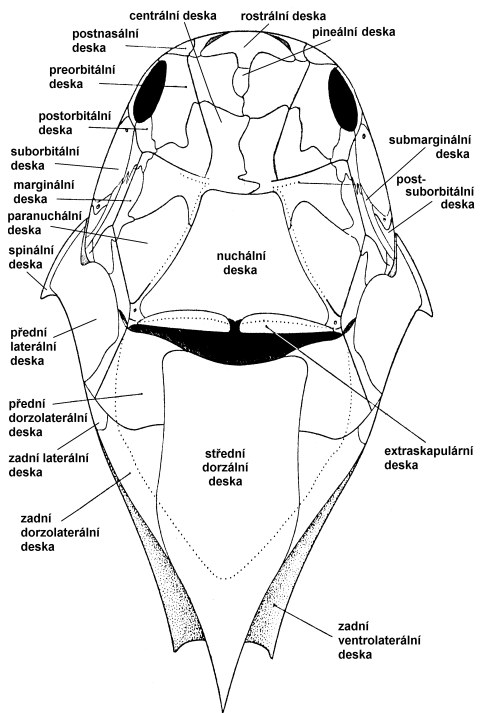


Obr. 118 Hlavohrudní štít a přední část trupu paleozoického kruhoústého obratlovce ze skupiny Cephalaspida v dorzálním pohledu (vlevo), ventrálním pohledu (vpravo dole) a na příčném řezu (vpravo nahoře). Podle Stensiö (1932) a Heintze (1939), z Jarvika (1980).

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



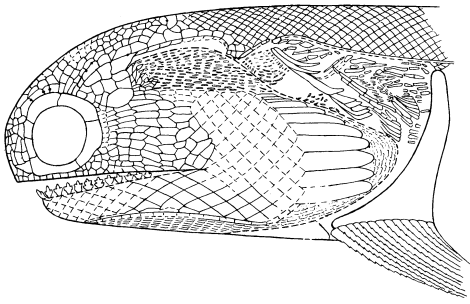
Obr. 119 Hlavový štít zástupce primitivních čelistnatců ze skupiny Placodermi (*Coccosteus*) v dorzálním (vlevo nahoře), laterálním (vlevo dole) a frontálním (vpravo dole) pohledu. Pro ilustraci meziodrové variability hlavohrudní štít zástupce rodu *Duncleosteus* (vpravo nahoře). Podle Milese a Westolla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

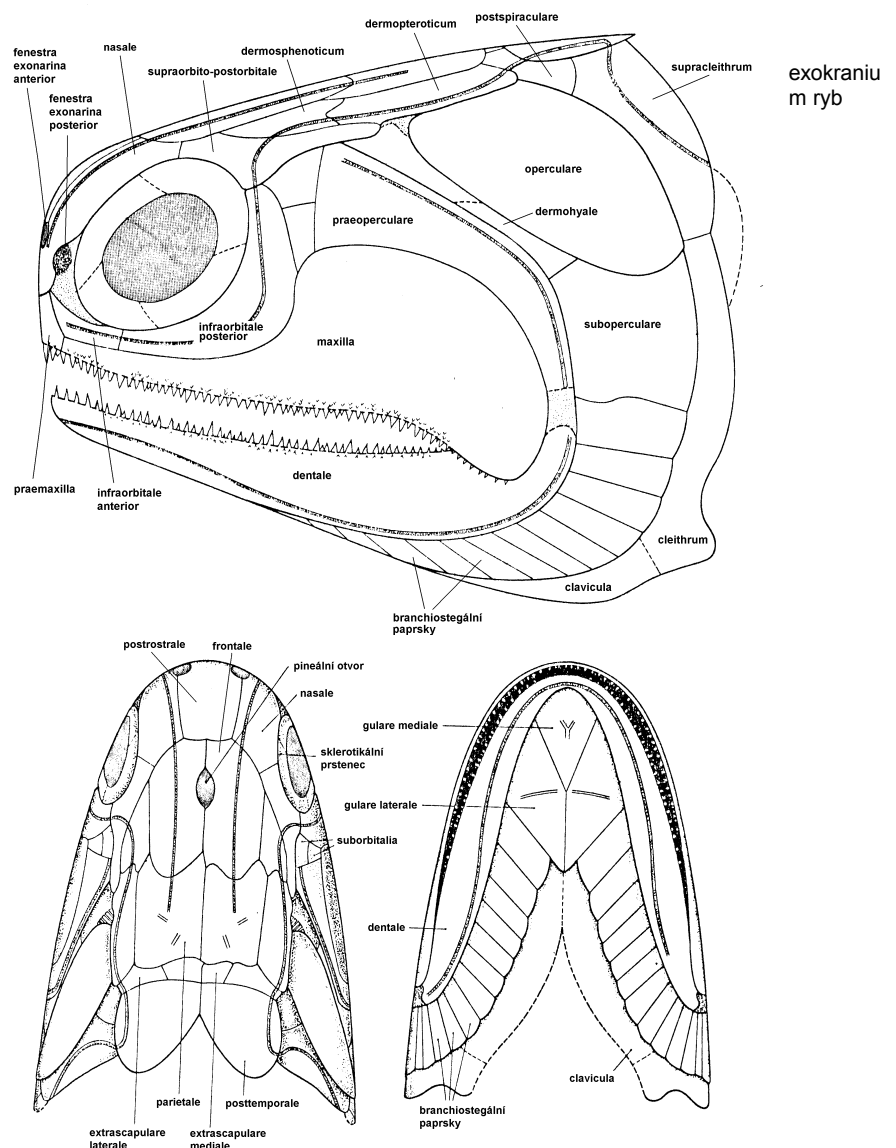




Obr. 121 Hlava primitivního čelistnatce ze skupiny Acanthodii. Podle Watsona (1937).

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. Postkraniální 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 postkraniálního 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). Postkraniální 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

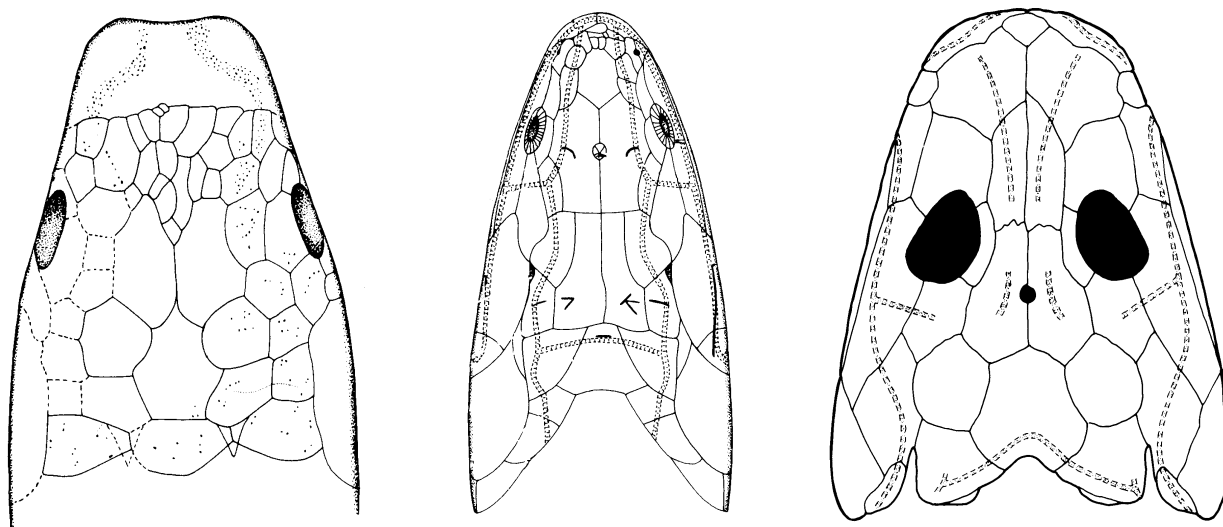


Obr. 122 Lebka primitivního zástupce paprskoploutvých ryb (*Moythomasia*) v laterálním (nahore), dorzálním (vlevo dole) a ventrálním (vpravo dole) pohledu. Podle Jessena (1966).



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-

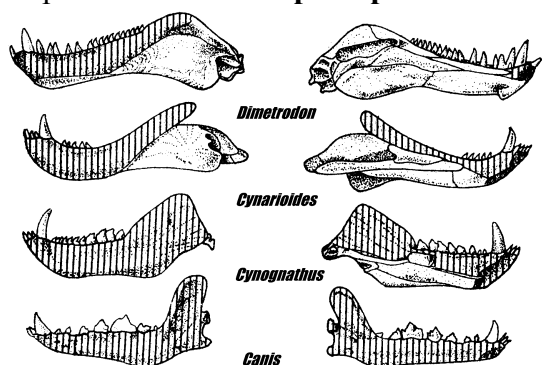


Obr. 123 Kostní schema střechy lebeční devonské dvojdyšné ryby *Dipterus* (vlevo), lalokoploutvé ryby *Eusthenopteron* (uprostřed) a primitivního obojživelníka *Ichthyostega* (vpravo). Z Jarvika (1980).

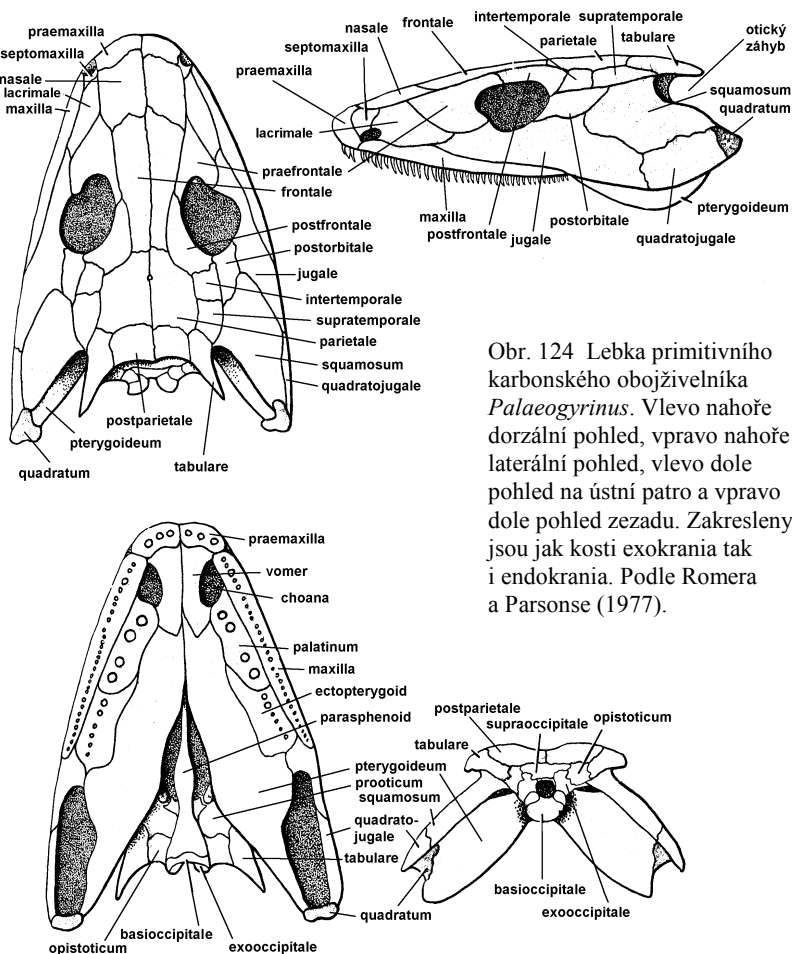
hyblivého obrysu trupu. Protože z nich vzniká (u suchozemských tetrapodů) dermální část pletence lopatkového, nazývá se toto pásmo *série pletence lopatkového*. Začíná na ventrální straně (v intermandibulárním prostoru) dlouhou **klíční kostí (clavicula)**; tyto kosti přicházející z obou

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**.

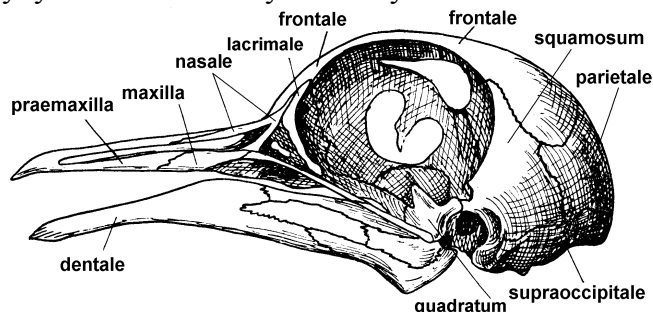
Avšak mezi toto pásmo a horní konec preoperkulární a operkulární série se vkládá řada drobnějších kostí, které je obtížné zařadit do jakékoliv série. Směrem k orbitě je to **dermosphenoticum** (resp. **intertemporale**), dále dozadu **dermopteroticum** (resp. **supratemporale**) a **tabulare**; zcela 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. 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. 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).

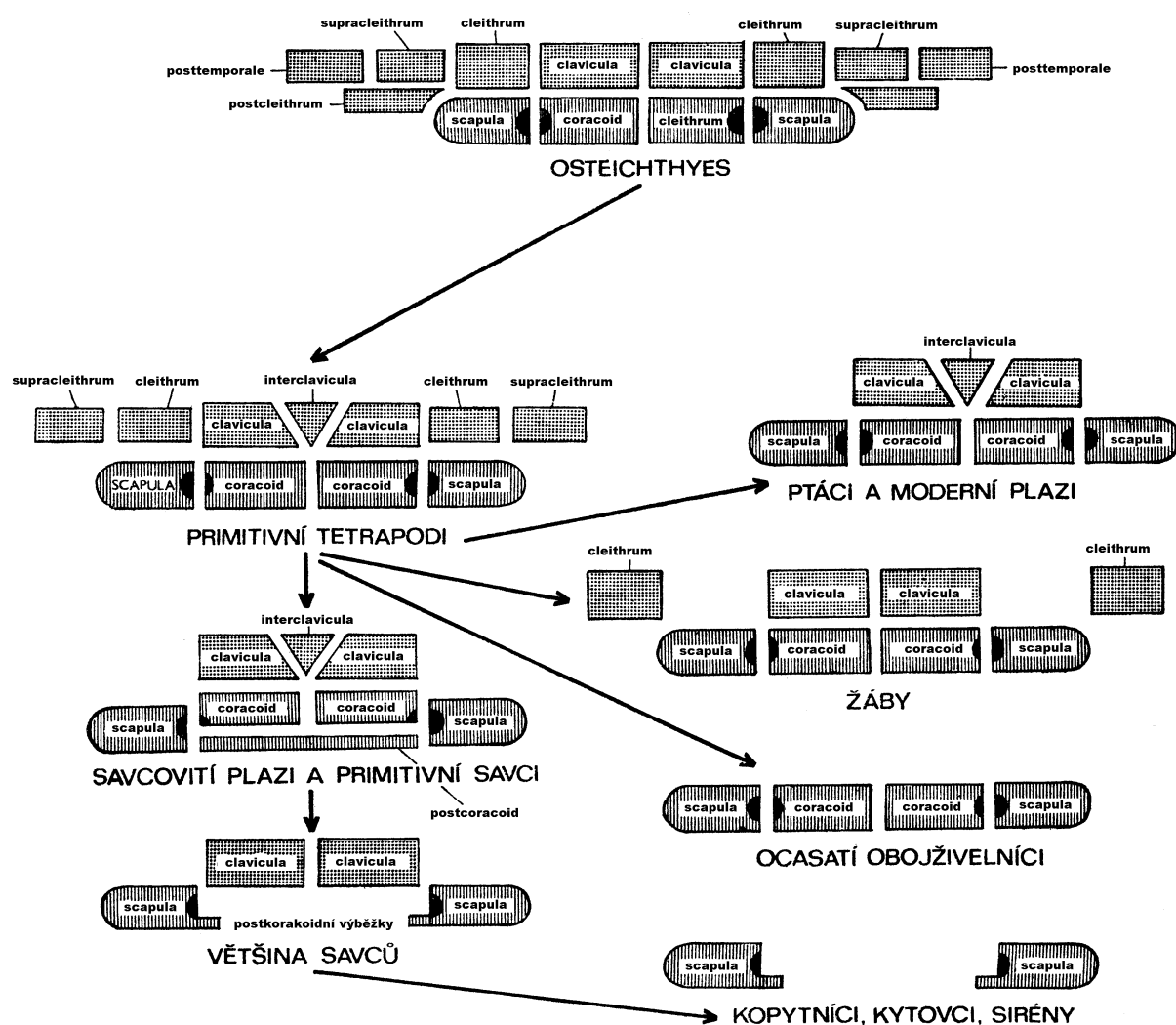


Obr. 126 Lebka mladého holuba v laterálním pohledu. Rohovité pokryvy čelistí odstraněny. Podle Grodzinského a kol. (1976).

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-

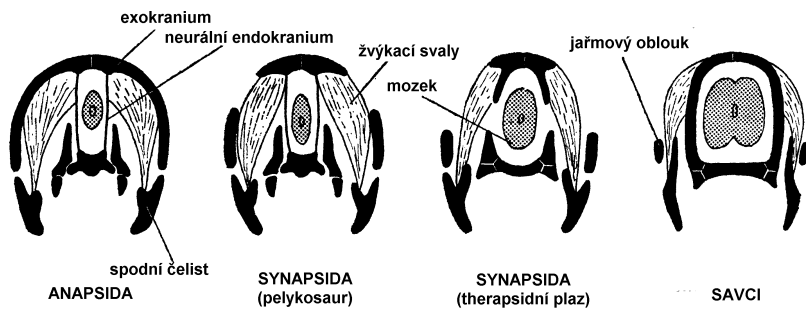
dermální  
část  
pletence  
lopatkového



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.

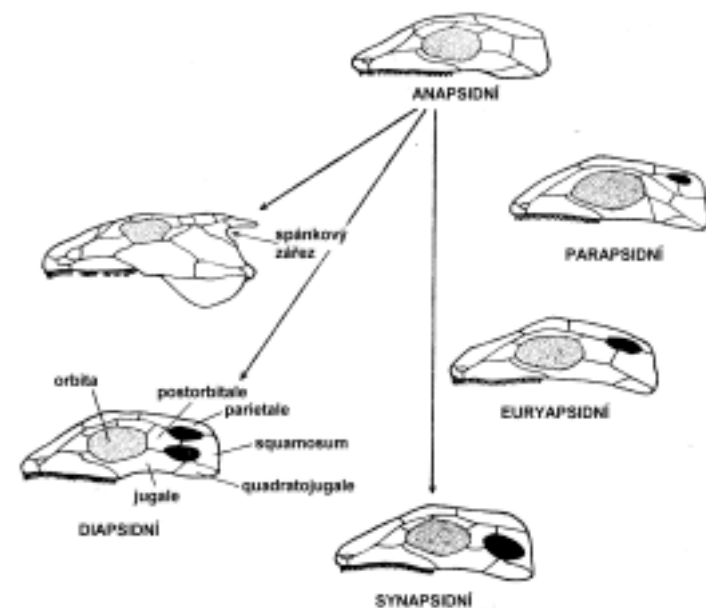
Kromě uvedených změn prodělalo exokranium závažné proměny i v souvislosti s rozvojem žvýkacích svalů. Tyto svaly vznikly z adduktoru žaberního oblouku (viz str. 98), který se upínal na epibranchiale a ceratobranchiale poblíž místa jejich vzájemného kloubení. Jeho hlavním úkolem bylo přitahovat tyto elementy 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



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

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 žvýkací svaly jsou ještě vyvinuty slabě. Z tohoto typu se vyvinuly všechny další. Jestliže se spánková jáma vyvinula na místě styku quadratojugale,



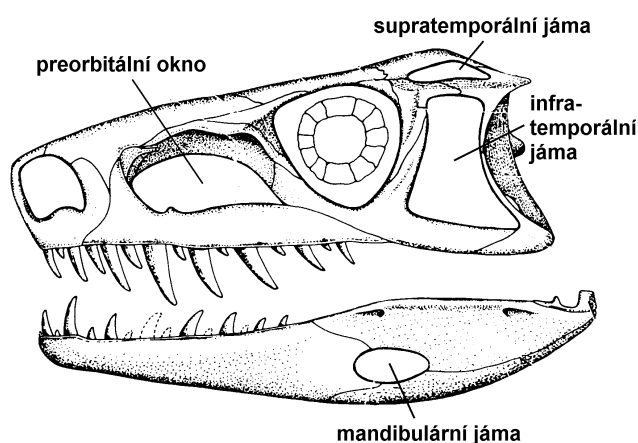
Obr. 129 Pozice a počet spánkových jam. Podle Romera, ze Smithe (1960).

spánkové  
jámy

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 žvýkací sval (u pokročilejších amniot již rozčleněný na několik hlav) vybíhal od čelisti nahoru do prostoru mezi

postorbitale a squamosa, nazývá se taková lebka **synapsidní**. Spodní ohraničení jámy je v tomto případě tvořené úzkým mostem zvaným jármový 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 žvýkací sval (*m. temporalis*) značnou část povrchu lebky a rozšiřování jeho úponové plochy mělo za následek u některých skupin sav-

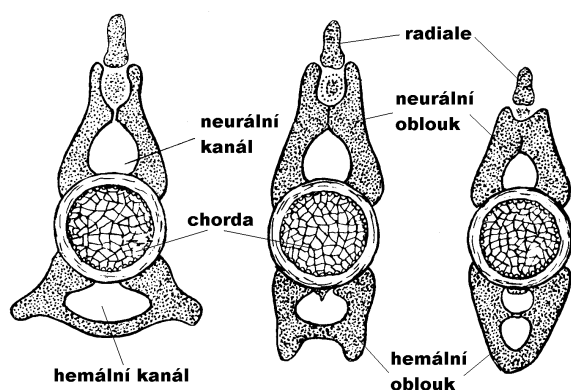
ců (např. u šelem) vznik sagitálního hřebene. U jiných skupin plazů mohly spánkové jámy vzniknout dvě: spodní na stejném místě jako u synapsidů, horní ohraničuje parietale, squamosum a postorbitale. Tento typ lebky se nazývá **diapsidní**. Další dva typy vznikly modifikacemi diapsidní lebky, přičemž se zachovala pouze horní jáma (lebka **euryapsidní**), nebo se horní jáma posunula ještě výše (mimo kontakt se squamosum 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.

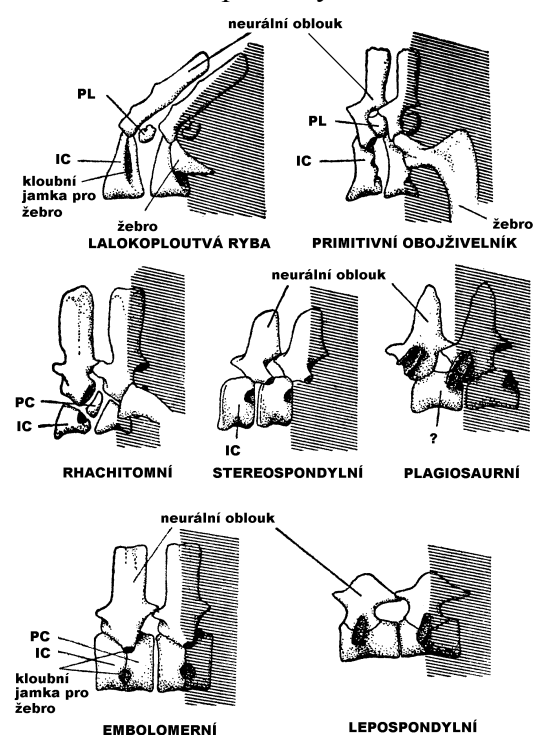
Opěrná soustava obratlovců byla původně tvořena výlučně strunou hřbetní (viz str. 59). Tento trubcovitý útvar embryonálně vzniká podélným odškrcením z dorzální stěny prvostřeva a je to tedy součást opěrné soustavy, která vzniká z tzv. chordamesodermu (viz str. 16, 17). U vodních obratlovců tento systém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

obratle

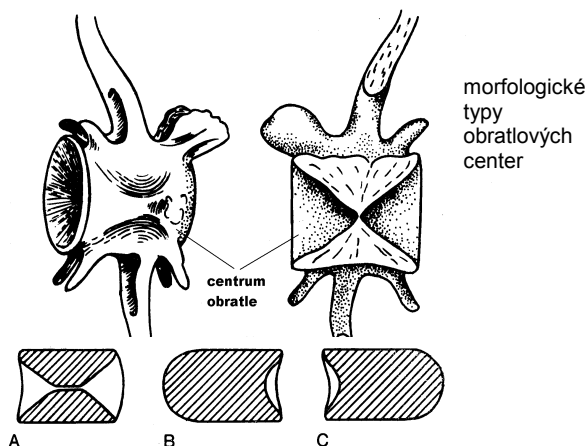
přerušila na řadu izolovaných krátkých částí uložených v meziobratlových prostorech (např. nucleus pulposus u savců).

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. Původní rozčlenění na dvě části se však zachovává v rané embryogenezi jako výsledek resegmentace sklerotomu.



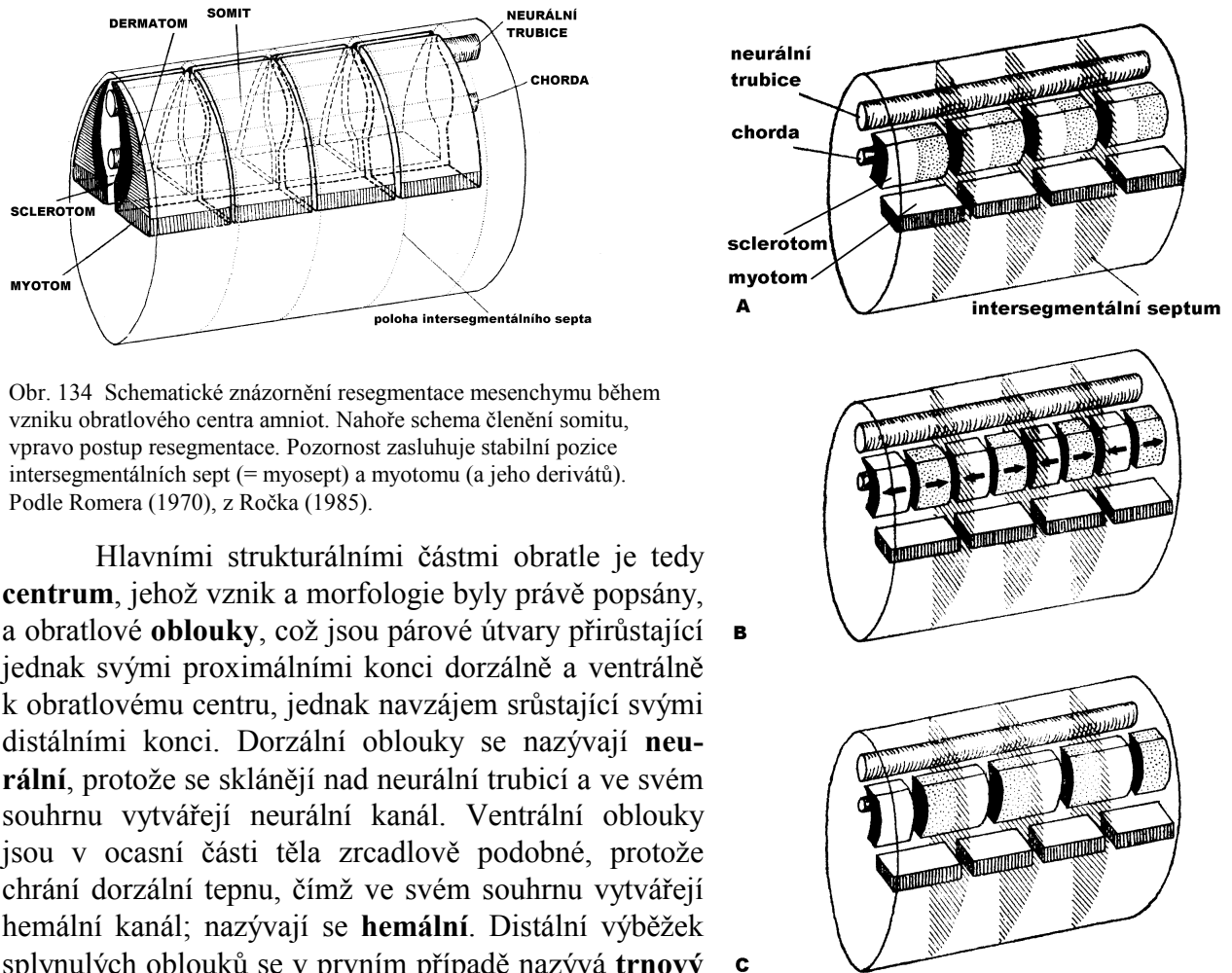
Obr. 133 Rozčlenění obratlového centra primitivních obratlovců na intercentrum a pleurocentrum a typy obratlových center, rozlišených podle vzájemného poměru pleurocentra a intercentra u primitivních obojživelníků. Poloha myosepta znázorněna šrafováním. Podle různých autorů, z Ročka (1985).



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

embryonální resegmentace sklerotomu

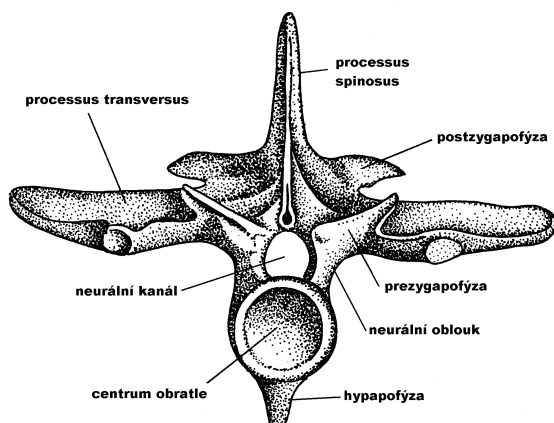
Výsledkem je tedy obratlové centrum (a rovněž další části obratle, např. neurální a hemální oblouky), které zaujímá intersegmentální pozici. Protože meziobratlové svaly, které vznikají z myotomu zůstávají naproti tomu v původní, tedy segmentární pozici, je důležitým výsledkem této resegmentace úpon svalů 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.



Obr. 134 Schematické znázornění resegmentace mesenchymu během vzniku obratlového centra amniot. Nahře 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).

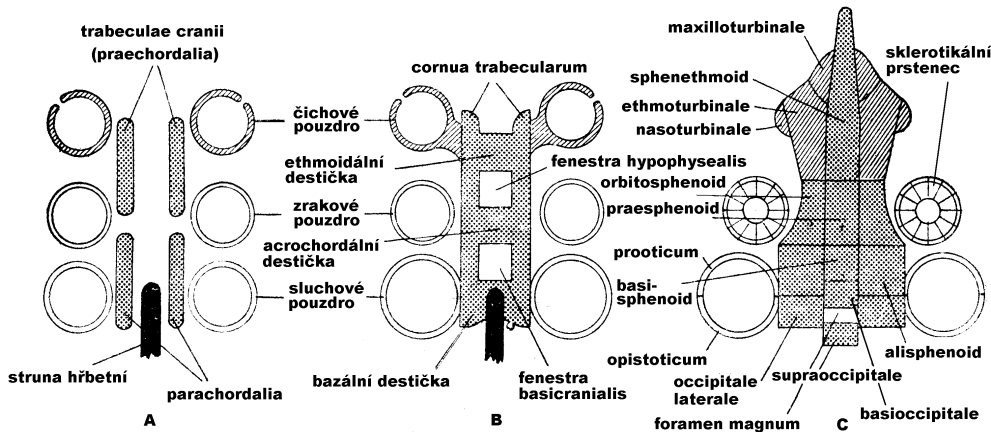
U vodních obratlovců (včetně ryboještěřů) se obratle vzájemně kloubí sousedními okraji obratlových center. U suchozemských obratlovců se však vyvinula přídavná kloubení prostřednictvím výběžků, které se označují jako **zygapofýzy** a vybíhají z obratle na místě srůstu báze neurálních oblouků s centrem. 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

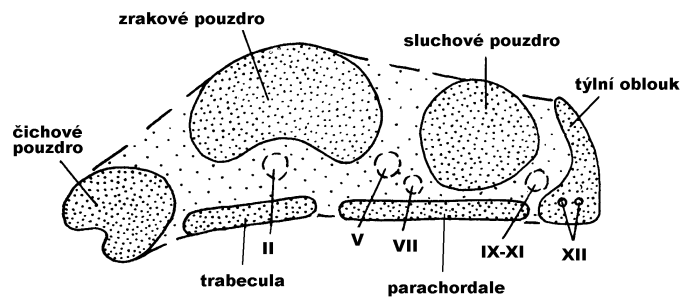
neurální  
endo-  
kranium



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

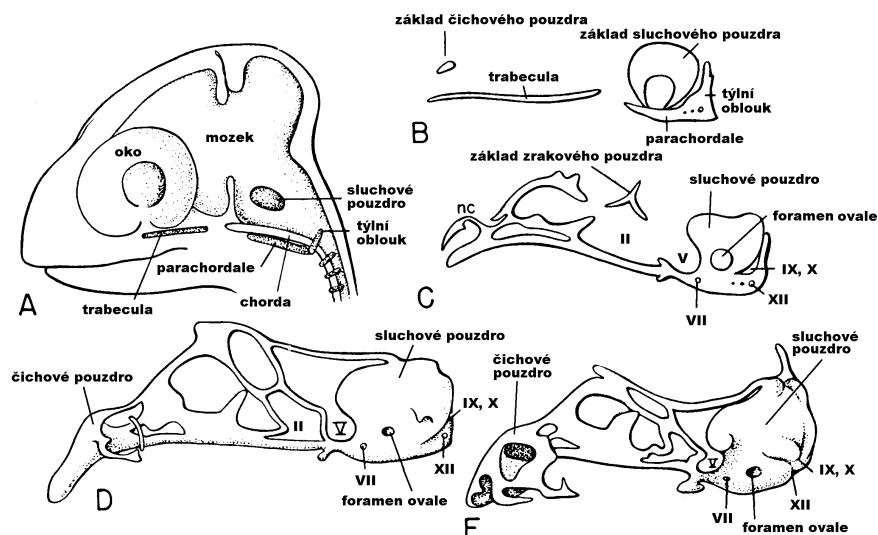
zadní část vznikla splynutím obratlů. Endokranium se embryonálně zakládá jako tři páry navzájem izolovaných pouzder po stranách dvou za sebou situovaných tyčinkovitých útvarů\*, z nichž zadní se nazývají **parachordalia** (protože se přikládají k přednímu konci chordy), přední pár se nazývá **trabeculae 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**).

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-



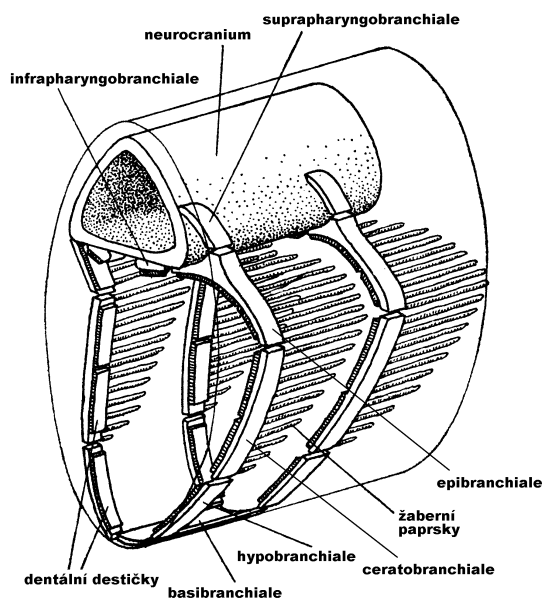
Obr. 137 Schema raného embryonálního stadia (odpovídající schematu A na obr. 136) neurálního endokrania v laterálním pohledu. Týlní část lebky si zachovává v rané embryogenezi podobu izolovaného obratlového neurálního oblouku (není vyznačen na obr. 136 A a B). Pozice kranálních nervů vyznačena římskými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

\* 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.



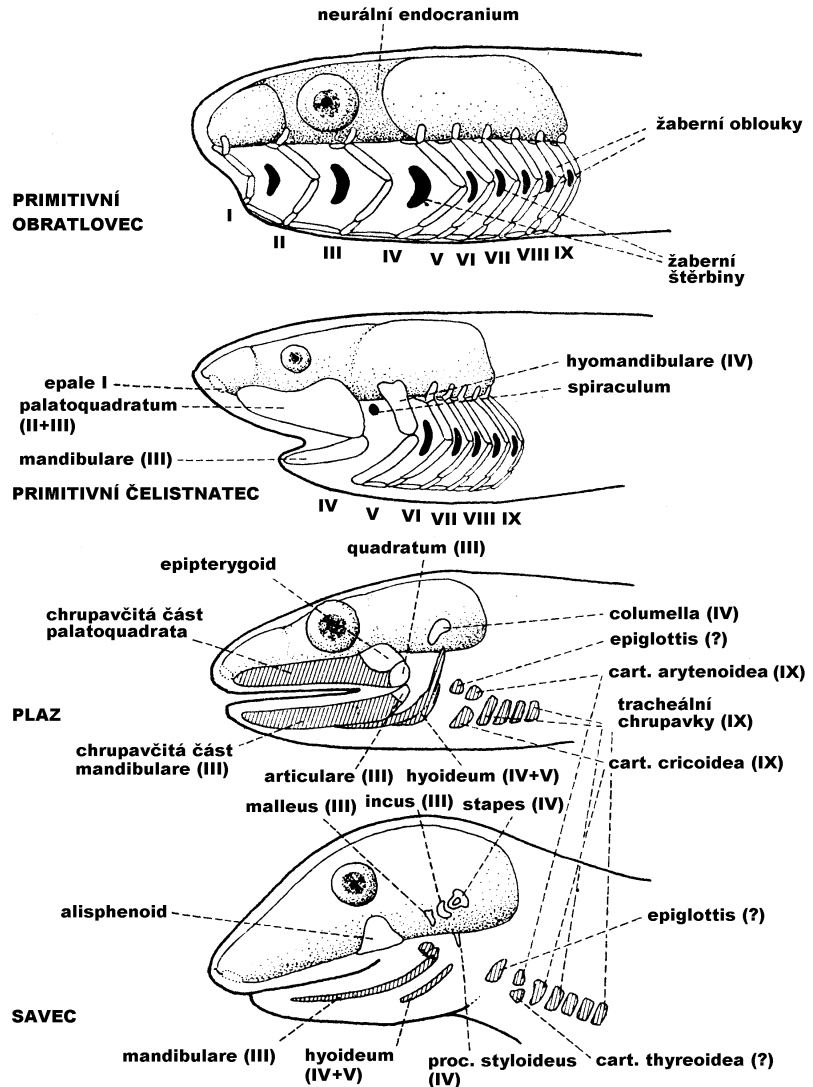
morfologie žaberního oblouku

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.



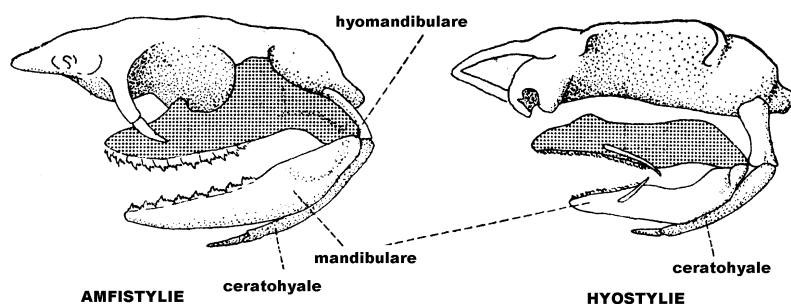
Obr. 140 Schema znázorňující modifikace viscerokrania během evoluce obratlovců. Šrafovaně jsou znázorněny deriváty žaberních oblouků, které zůstaly na stadiu chrupavky. Částečně podle Remaneho, Storcha a Welsche (1976).

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 kruhoústých (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

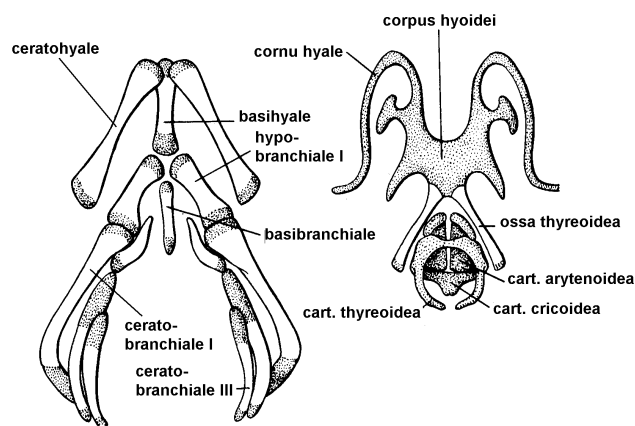
\* Tato terminologie se používá rovněž ve své zjednodušené podobě, kdy místo celého slovního základu "branchiale" se používá jen přípony "-ale" (tedy pharyngeale, epale, ceratale, hypale, basale). Tím, že se do těchto názvů zahrne jako základ navíc označení příslušného oblouku (tedy terminální, premandibulární, 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).

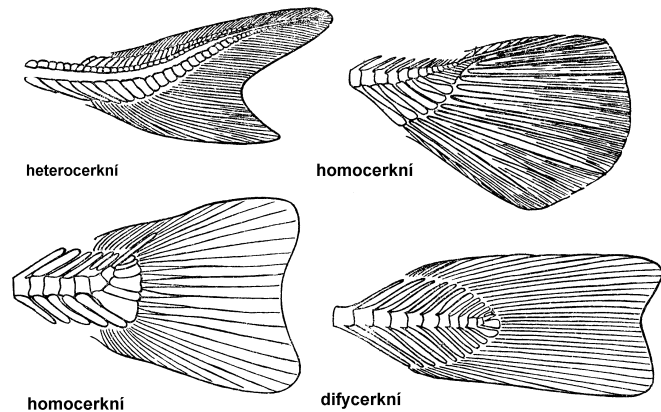
U primárně vodních obratlovců zůstává za čelistním obloukem řada funkčních žaberních oblouků, které však mohou být různým způsobem pozměněny. U obojživelníků (s výjimkou žab, u nichž se na vzniku sluchové kůstky podílí i zadní část palatoquadrata) se epibranchiale hyoidního oblouku (označované jako **hyomandibulare**) 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).

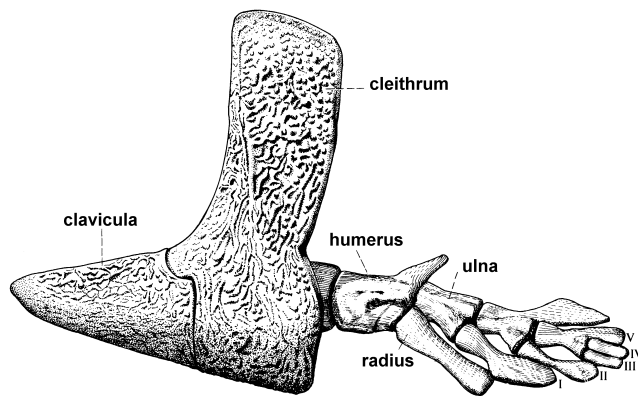
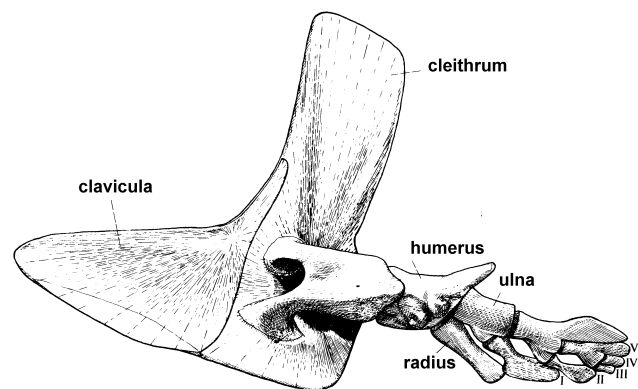
Enchondrální část pletence lopatkového a celý pletenec pánevní a skelet ploutví a končetin tetrapodů vzniká osifikací mesodermálního mesenchymu přes stadium chrupavky, tedy stejně jako neurální endokranium. Nepárové ploutve mají v primitivním stavu distální část kostry tvořenou řadou kostěných tyčinek 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

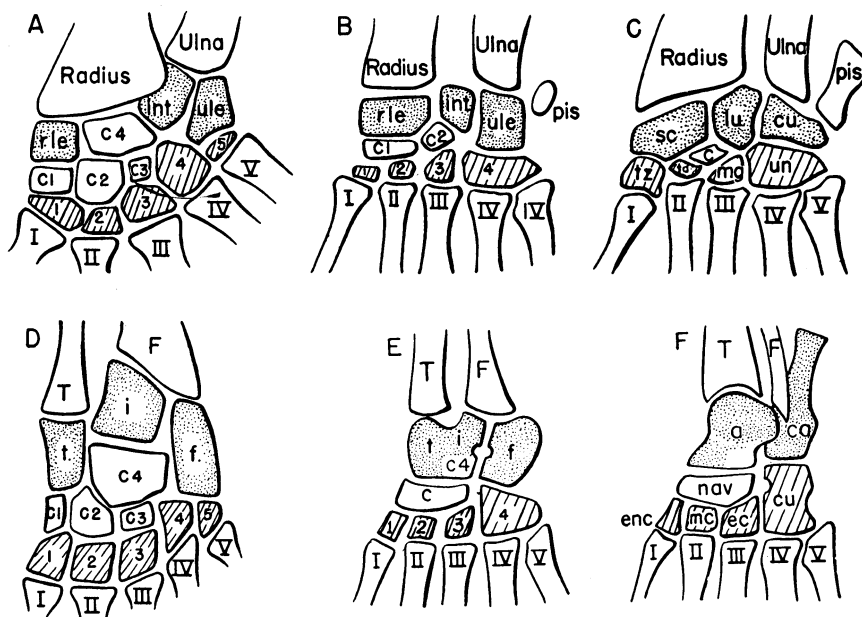
Obr. 144 Spodní část pletence lopatkového a kostra přední párové končetiny primitivní lalokoploutvé ryby. Nahoře laterální pohled, dole mediální pohled. Podle Jarvika (1980).

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 karpu 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 tečkovaním, distální série šrafovaná. Distální carpalia a tarsalia jsou vyznačena arabskými číslicemi, prsty římskými číslicemi. a - astragalus; c, c<sup>1</sup> až c<sup>4</sup> - 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 pleťence 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.

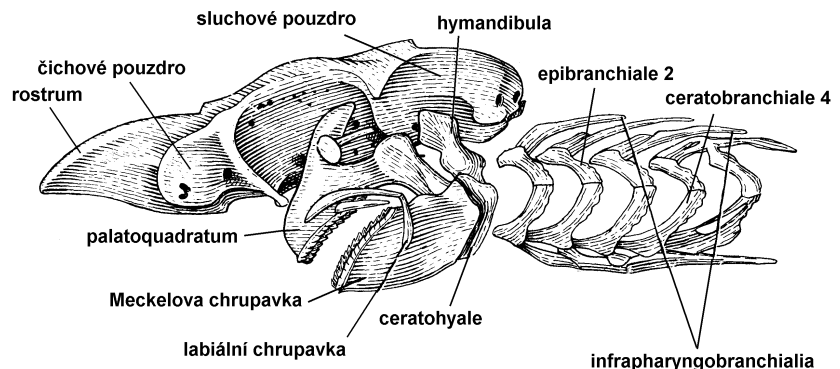
Obecná terminologie	Anatomie savců	Anatomie člověka
radiale	scaphoideum	scaphoideum (resp. naviculare)
intermedium	lunare (resp. semilunare)	lunatum
ulnare	cuneiforme	triquetrum
pisiforme	pisiforme	pisiforme
centrale	centrale	chybí
carpale distale 1	trapezium	trapezium
carpale distale 2	trapezoideum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