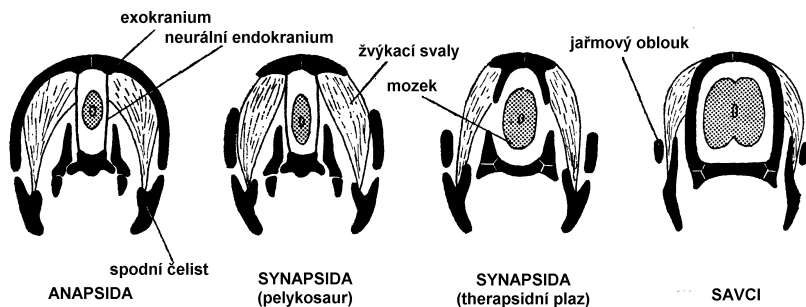


mální část zcela redukovala.

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

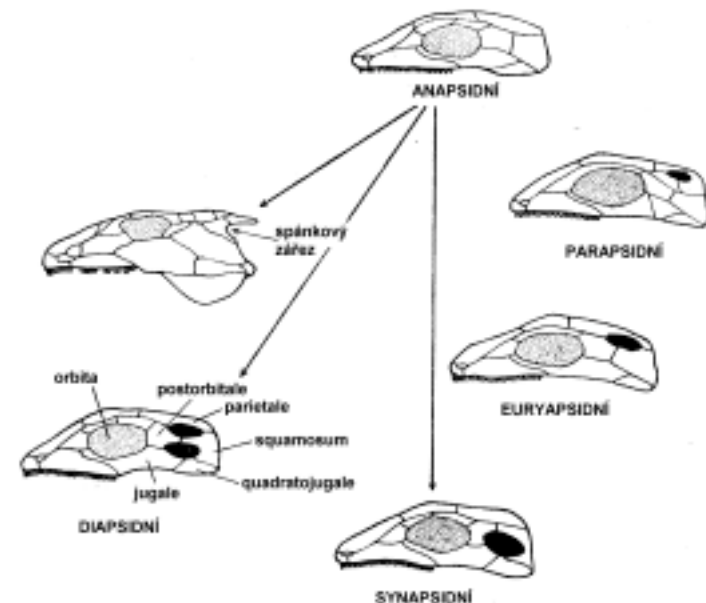


Obr. 128 Mechanismus vzniku spánkových jam u plazů znázorněn na schematizovaných příčných řezech lebky anapsidního plaza (např. zástupce skupiny *Cotylosauria*), primitivního zástupce skupiny Synapsida, pokročilého zástupce skupiny Synapsida a savce. Podle Grodzinského a kol. (1976).

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 žvýkací 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.

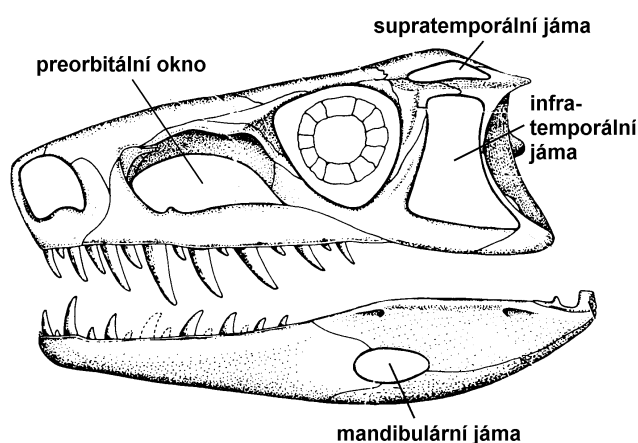
Umístění a počet spánkových jam jsou natolik charakteristické, že se jich dříve používalo jako jedno z hlavních kritérií pro vytvoření systému plazů. Výchozím typem je lebka **anapsidní**, která nemá žádnou spánkovou jámu, neboť žvýkací svaly jsou ještě vyvinuty slabě. Z tohoto typu se vyvinuly všechny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



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

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 žvýkací sval (*m. temporalis*) značnou část povrchu lebky a rozšiřování jeho úponové plochy mělo za následek u některých skupin sav-

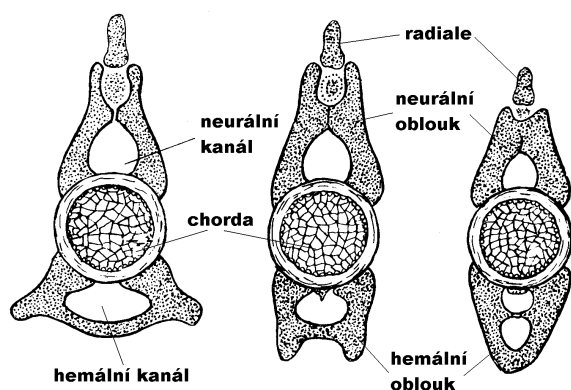
ců (např. u šelem) vznik sagitálního hřebene. U jiných skupin plazů mohly spánkové jámy vzniknout dvě: spodní na stejném místě jako u synapsidů, horní ohraničuje parietale, squamosum a postorbitale. Tento typ lebky se nazývá **diapsidní**. Další dva typy vznikly modifikacemi diapsidní lebky, přičemž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

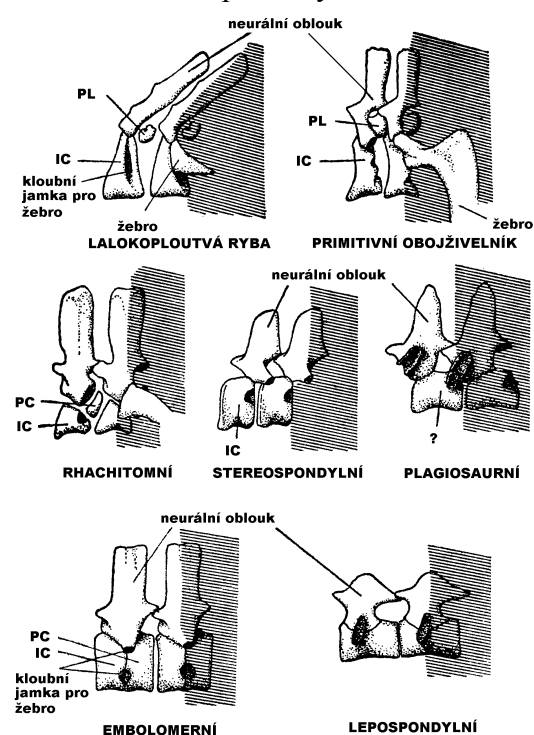
Opěrná soustava obratlovců byla původně tvořena výlučně strunou hřbetní (viz str. 59). Tento trubcovitý útvar embryonálně vzniká podélným odškrcením z dorzální stěny prvostřeva a je to tedy součást opěrné soustavy, která vzniká z tzv. chordamesodermu (viz str. 16, 17). U vodních obratlovců tento systém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

obratle

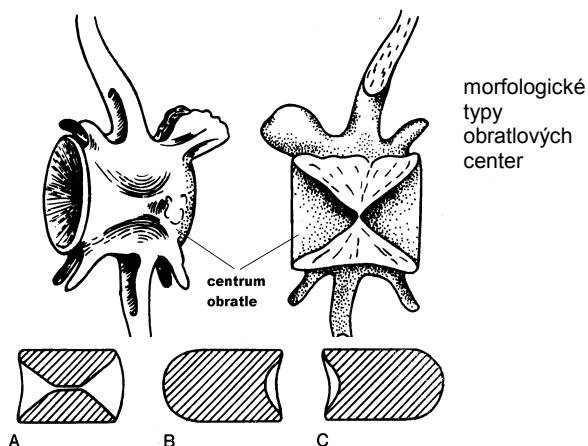
přerušila na řadu izolovaných krátkých částí uložených v meziobratlových prostorech (např. nucleus pulposus u savců).

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.



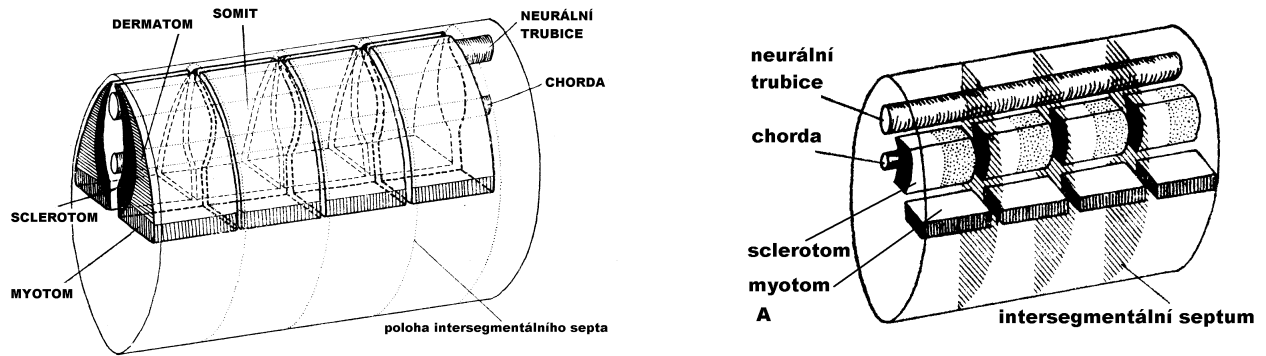
Obr. 133 Rozčlenění obratlového centra primitivních obratlovců na intercentrum a pleurocentrum a typy obratlových center, rozlišených podle vzájemného poměru pleurocentra a intercentra u primitivních obojživelníků. Poloha myosepta znázorněna šrafováním. Podle různých autorů, z Ročka (1985).



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

embryonální resegmentace sklerotomu

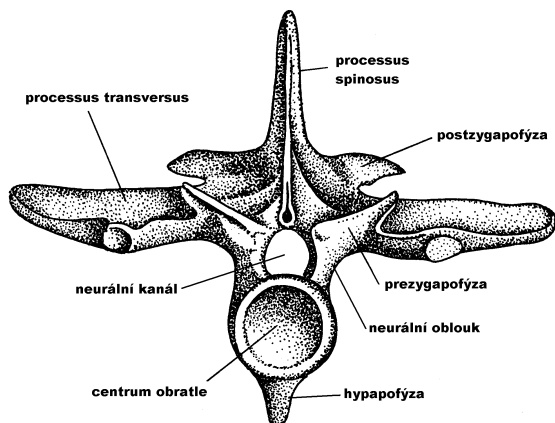
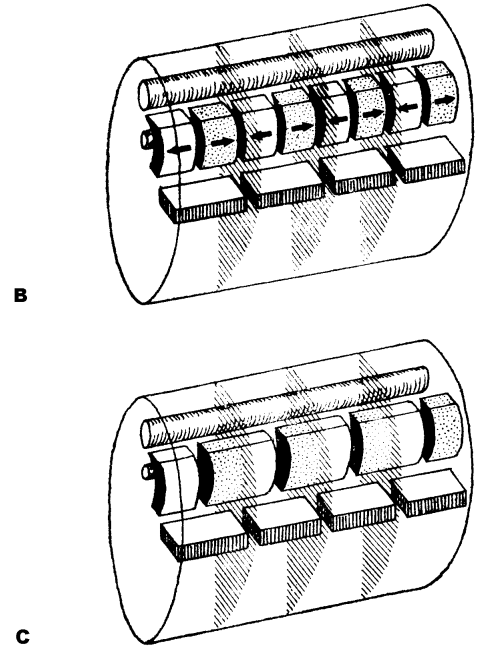
Výsledkem je tedy obratlové centrum (a rovněž další části obratle, např. neurální a hemální oblouky), které zaujímá intersegmentální pozici. Protože meziobratlové svaly, které vznikají z myotomu zůstávají naproti tomu v původní, tedy segmentární pozici, je důležitým výsledkem této resegmentace úpon svalů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

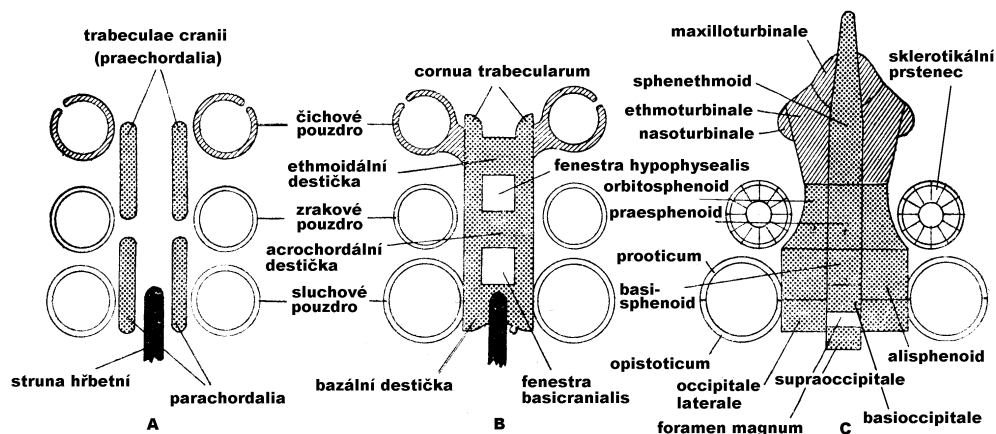


Obr. 135 Hlavní části obratle při pohledu na jeho přední stranu (na příkladu zadního trupového obratle krokodýla). Hypapofýza je rudiment hemálních oblouků. Podle Zittela, Z Grodzinského a kol. (1976).

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**.

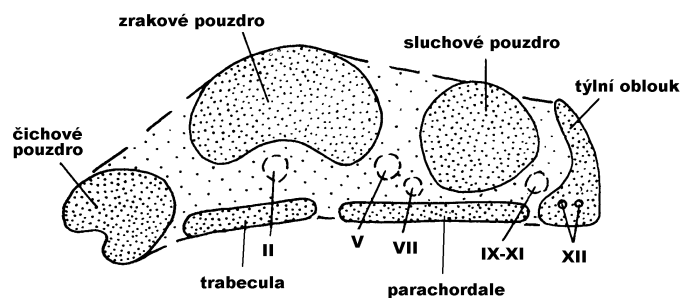
Všechny zmíněné komponenty obratle vznikají embryonálně z původně samostatných částí enchondrální osifikací (viz dále) z mesodermálního mesenchymu. Celek tvoří soustavu, kterou označujeme jako **páteř (columna vertebralis)**. Stejný původ jako páteř má i neurální endokranium (protože vzniká osifikací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



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

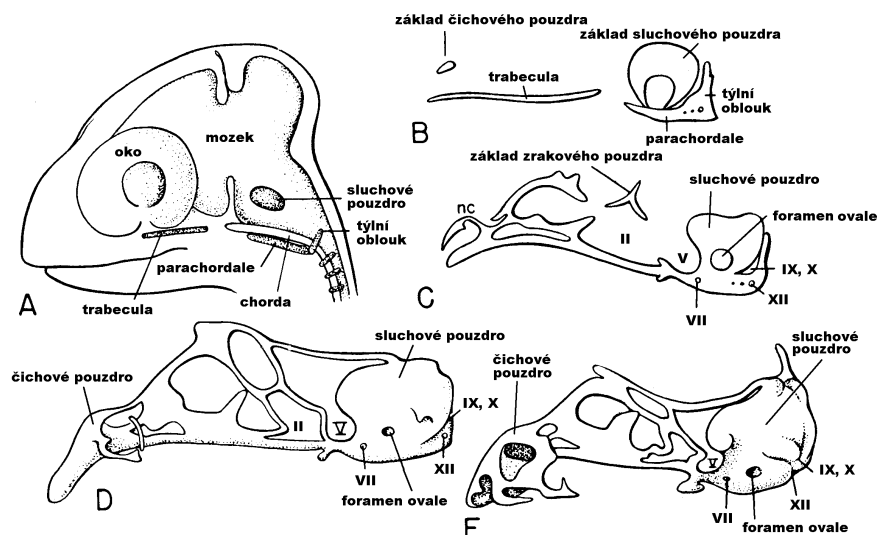
zadní část vznikla splynutím obratlů. Endokranium se embryonálně zakládá jako tři páry navzájem izolovaných pouzder po stranách dvou za sebou situovaných tyčinkovitých útvarů*, z nichž zadní se nazývají **parachordalia** (protože se přikládají k přednímu konci chordy), přední pár se nazývá **trabeculae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



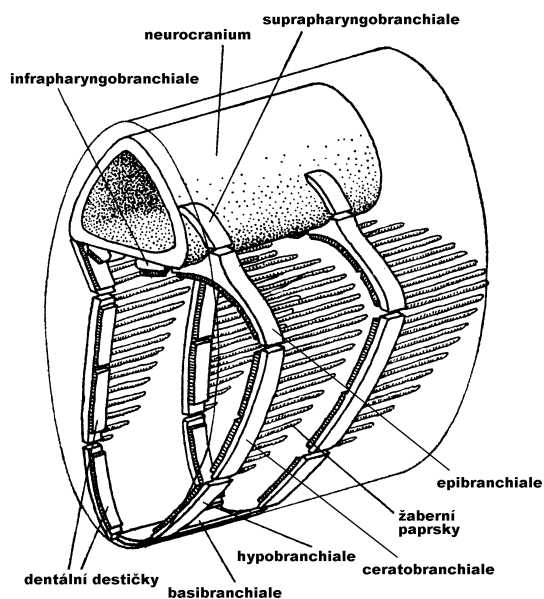
Obr. 137 Schema raného embryonálního stadia (odpovídající schematu A na obr. 136) neurálního endokrania v laterálním pohledu. Týlní část lebky si zachovává v rané embryogenezi podobu izolovaného obratlového neurálního oblouku (není vyznačen na obr. 136 A a B). Pozice kranálních nervů vyznačena římskými 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 mozkem a okem. A je nejranější stadium, E nejpokročilejší. Podle de Beera (1937)

kace označované jako **turbinalia** (**maxilloturbinale**, **ethmoturbinale**, **nasoturbinale**), 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.



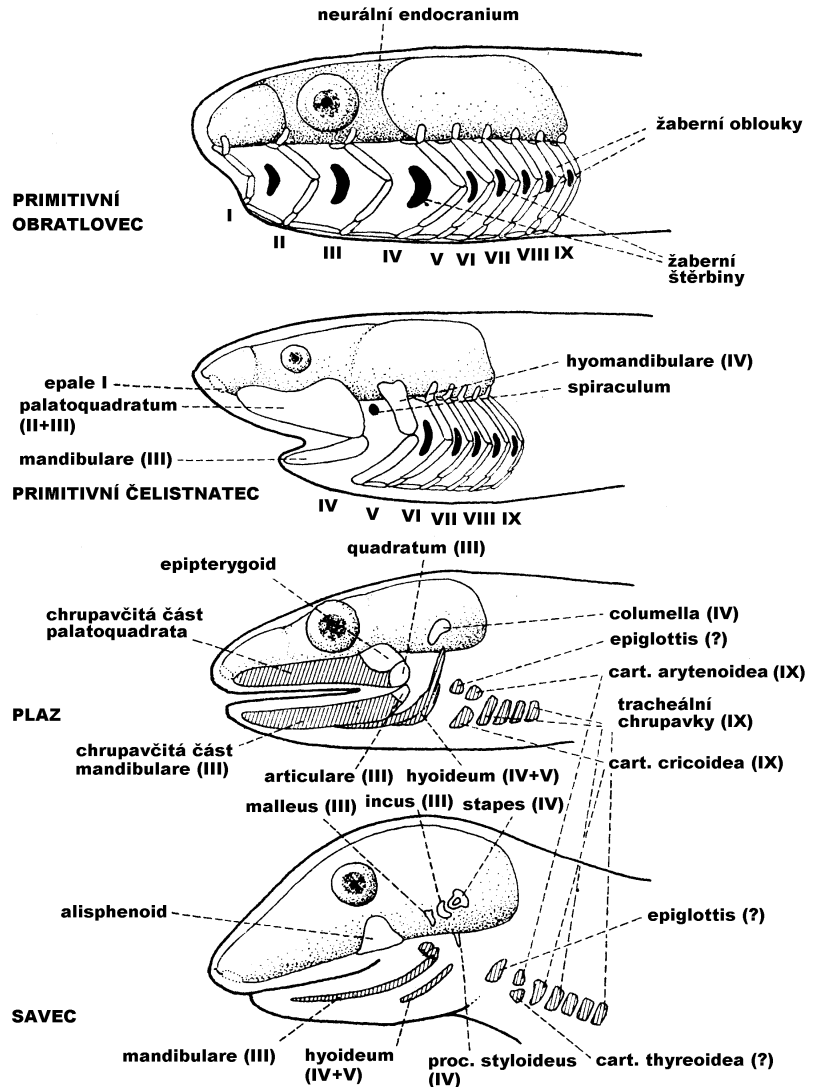
morfologie žaberního oblouku

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 trubící, 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.



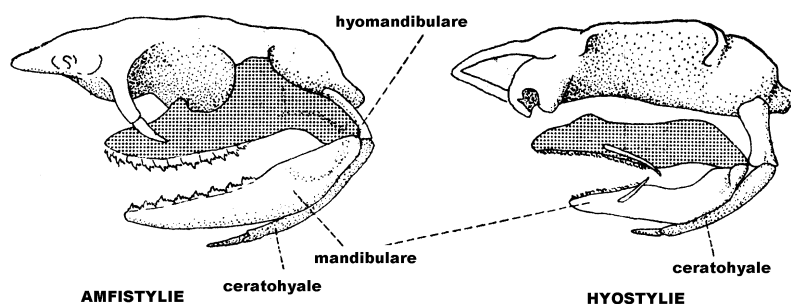
Obr. 140 Schema znázorňující modifikace viscerokrania během evoluce obratlovců. Šrafovaně jsou znázorněny deriváty žaberních oblouků, které zůstaly na stadiu chrupavky. Částečně podle Remaneho, Storcha a Welsche (1976).

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

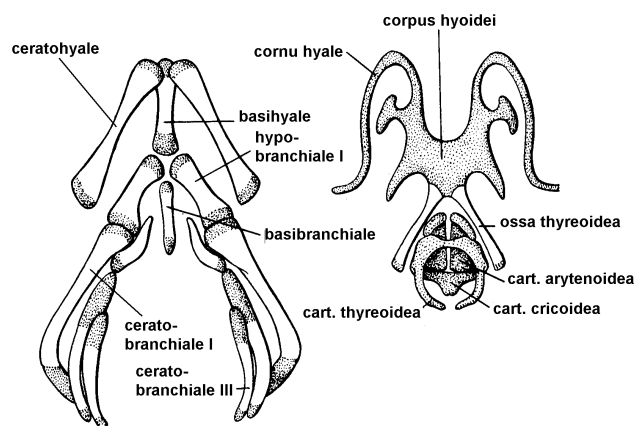
* Tato terminologie se používá rovněž ve své zjednodušené podobě, kdy místo celého slovního základu "branchiale" se používá jen přípony "-ale" (tedy pharyngeale, epale, ceratale, hypale, basale). Tím, že se do těchto názvů zahrne jako základ navíc označení příslušného oblouku (tedy terminální, premandibulární,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

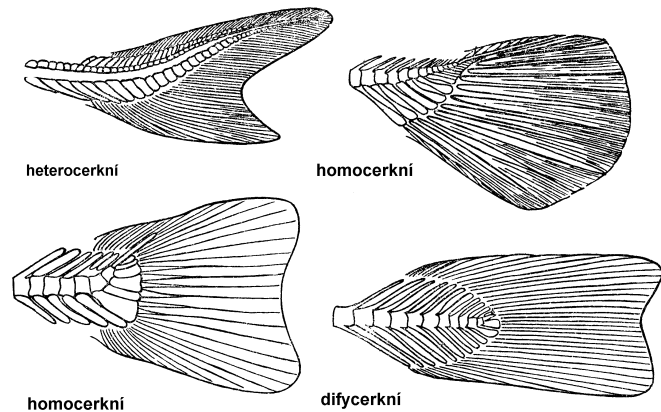
se zachovalo ceratobranchiale, které je označováno jako **mandibulare**, resp. **Meckelova chrupavka** (u suchozemských tetrapodů; u ryb je tento element ještě osifikován a proto jej není vhodné označovat jako chrupavku). Hypobranchiale čelistního oblouku se někdy zachovává jako izolovaná osifikace na distálním konci mandibulare a označuje se jako **mentomandibulare**.

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**

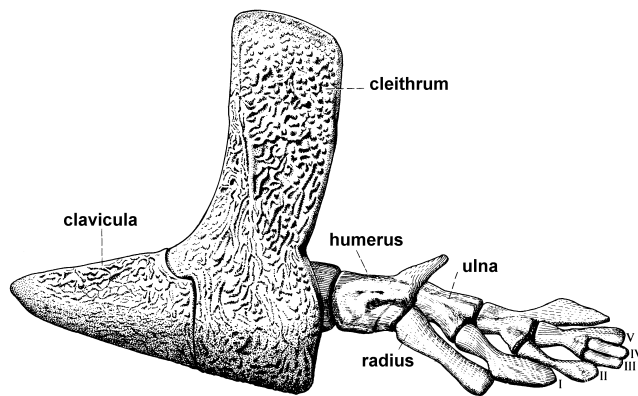
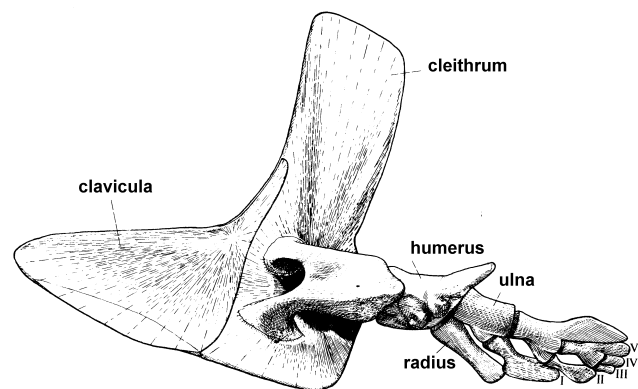
Enchondrální část pletence lopatkového a celý pletenec pánevní a skelet ploutví a končetin tetrapodů vzniká osifikací mesodermálního mesenchymu přes stadium chrupavky, tedy stejně jako neurální endokranium. Nepárové ploutve mají v primitivním stavu distální část kostry tvořenou řadou kostěných tyčinek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

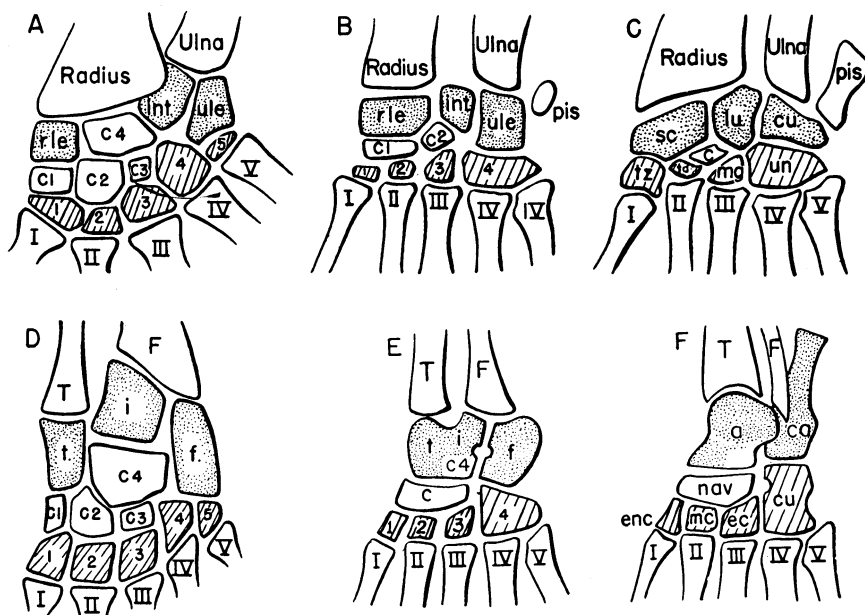
Obr. 144 Spodní část pletence lopatkového a kostra přední párové končetiny primitivní lalokoploutvé ryby. Nahoře laterální pohled, dole mediální pohled. Podle Jarvika (1980).

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 tečkováním, distální série šrafovaná. 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 škůry (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;

skelet
párových
končetin

druhy
osifikace

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.

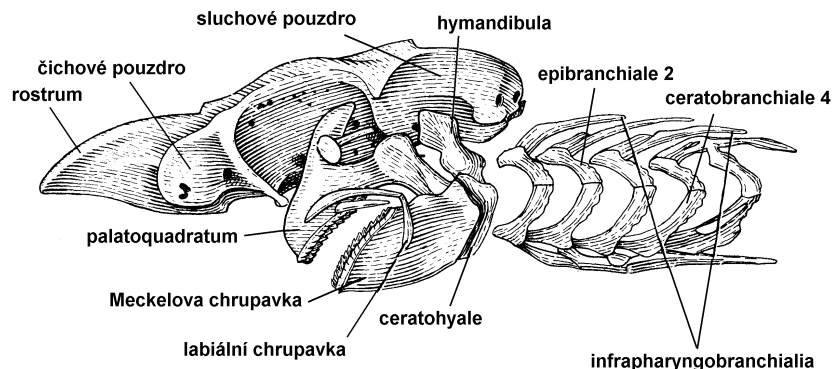
Obecná terminologie	Anatomie savců	Anatomie člověka
radiale	scaphoideum	scaphoideum (resp. naviculare)
intermedium	lunare (resp. semilunare)	lunatum
ulnare	cuneiforme	triquetrum
pisiforme	pisiforme	pisiforme
centrale	centrale	chybí
carpale distale 1	trapezium	trapezium
carpale distale 2	trapezoideum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