

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: NZOO



Bc. PAVLA HANOUSKOVÁ

**Mikromorfologie sklovinového pláště
tribosfenické stoličky**

Diplomová práce

Školitel: prof. RNDr. IVAN HORÁČEK, CSc.

2014

Poděkování: Na tomto místě bych ráda poděkovala svému školiteli prof. RNDr IVANU HORÁČKOVÍ, Csc. za nedocenitelnou pomoc, podporu a konzultace, bez kterých by tato práce nemohla vzniknout. Dále bych chtěla poděkovat RNDr. MIROSLAVU HYLÍŠOVÍ, PhD. za nebývalou ochotu a trpělivost při pomoci s přípravou preparátů a obsluhou elektronového mikroskopu. Mgr. *et* Mgr. PETRU SOUKALOVÍ děkuji za pomoc s typografickým zpracováním textu a morální podporu.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze léta Páně 2014 dne 14. srpna

PAVLA HANOUSKOVÁ v. r.

Abstrakt: Tribosfenická stolička představuje ancestrální typ savčího zubu, fylogenetické stadium dentální evoluce této skupiny. Mikroarchitektura sklovinového pláště tohoto zubního typu byla však dosud studována jen ve velmi omezené míře, shrnující sdělení se omezují na předpoklad, že jde o souvislý pokryv tvořený jednoduchou prismatickou sklovinou radiálního uspořádání. Předložená práce testuje tento předpoklad podrobným srovnávacím studiem poměrů u osmi modelových druhů řádů Chiroptera, Afrosoricida, Eulipotyphla (Erinaceomorpha) a Eulipotyphla (Soricomorpha). Zvláštní pozornost byla věnována skupině Soricidae, představující nejodvozenější recentní skupinu s tribosfenickou organizací chrupu. Výchozí technikou srovnání je detailní elektronmikroskopická (SEM) analýza standardizovaných příčných řezů hlavními strukturními elementy tribosfenických molárů, u Soricidae doplněná o analogické analýzy poměrů spodního řezáku, který je nejodvozenějším zubem dentice.

Výsledky doložily přítomnost shodných úprav sklovinového pláště vázaných na tribosfenický rozvrh (heterotopie síly sklovinového pláště s alternací silné skloviny a úseků zcela bez skloviny na hranách skusných hřebenů, prismatická sklovina radiálního uspořádání jako výchozí produkt amelogenetické aktivity), proti očekávání však ukázaly značné rozpětí variability ve stavu většiny sledovaných proměnných sklovinové mikroarchitektury. Mezitaxonové srovnání prokázalo, že základním zdrojem proměnlivosti jsou taxonově-specifické úpravy jednotlivých proměnných, resp. postupu amelogeneze. Celkově lze konstatovat, že, proti očekávání, organizaci sklovinového pláště tribosfenických stoliček provází nečekaně rozmanité spektrum amelogenetických procesů a nelze tak vyloučit, že komplexní potenciál amelogenetické dynamiky, dosud předpokládaný pouze u skupin s vysoce odvozenými přestavbami dentice, je fakticky inherentní součástí komplexu dentálních apomorfí konstituujících vstupní rozvrh třídy Mammalia.

Klíčová slova: tribosfenická stolička, mikrostruktura skloviny, prismatická sklovina, amelogeneze, SEM

Abstract: The tribosphenic molar is an ancestral type of mammalian teeth and a phylotypic stage of the mammalian dental evolution. Yet, in contrast to derived teeth types, its enamel microarchitecture attracted only little attention and the information on that subject is often restricted to statements suggesting a simple homogenous arrangement of a primitive radial prismatic enamel. The present paper tests this prediction with aid of comparative study of eight model species representing the orders Chiroptera, Afrosoricida, Eulipotyphla (Erinaceomorpha) and Eulipotyphla (Soricomorpha). Special attention was paid to shrews (Soricidae), the group with most derived tribosphenic dentition among extant insectivores. The detailed electron microscopic (SEM) analysis of standardized cross sections over essential structural elements of tribosphenic molars (in shrews supplemented with sections of the lower incisor, the most derived tooth of the dentition) was a basic source of information.

The results demonstrated common arrangements related to tribosphenic design (heterotopy of enamel thickness, radial prismatic enamels as primary product of amelogenetic activity), yet, an unexpectedly broad span of variation in state of further variables was discovered at the same time. The taxon-specific arrangements and related modification in course of amelogenesis were found to be an essential source of that variation. In conclusion, the organization of the enamel cover of the tribosphenic molars includes unexpectedly large diversity of amelogenetic processes and it cannot be excluded that the complex potential of the amelogenetic dynamics, predicted exclusively for the most derived mammalian dental types until now, actually belongs, together with the tribosphenic molar design and prismatic enamel, into the set of dental apomorphies which long ago constituted the onset of Mammalia.

Keywords: tribosphenic molar, microstructure of enamel, prismatic enamel, amelogenesis, SEM

Obsah

1 Úvod a cíle	1
1.1 Savčí zuby	1
1.2 Zubní sklovina	4
1.2.1 Amelogeneze	4
1.2.2 Struktura sklovinového pláště	5
1.2.2.1 Elementární krystality	5
1.2.2.2 Úroveň prismatic	6
1.2.2.3 Typ skloviny	6
1.2.2.4 Schmelzmuster a dentice	9
1.3 Morfologie tribosfenické stoličky	15
1.4 Ontogeneze tribosfenické stoličky	19
1.5 Cíle a vstupní rozvrh projektu	22
2 Metodika	24
3 Výsledky	27
3.1 Stav jednotlivých proměnných	66
3.2 Mezitaxonové srovnání	68
3.2.1 Chiroptera	68
3.2.2 Afrosoricida	68
3.2.3 Eulipotyphla: Soricomorpha	69
3.2.4 Eulipotyphla: Erinaceomorpha	71

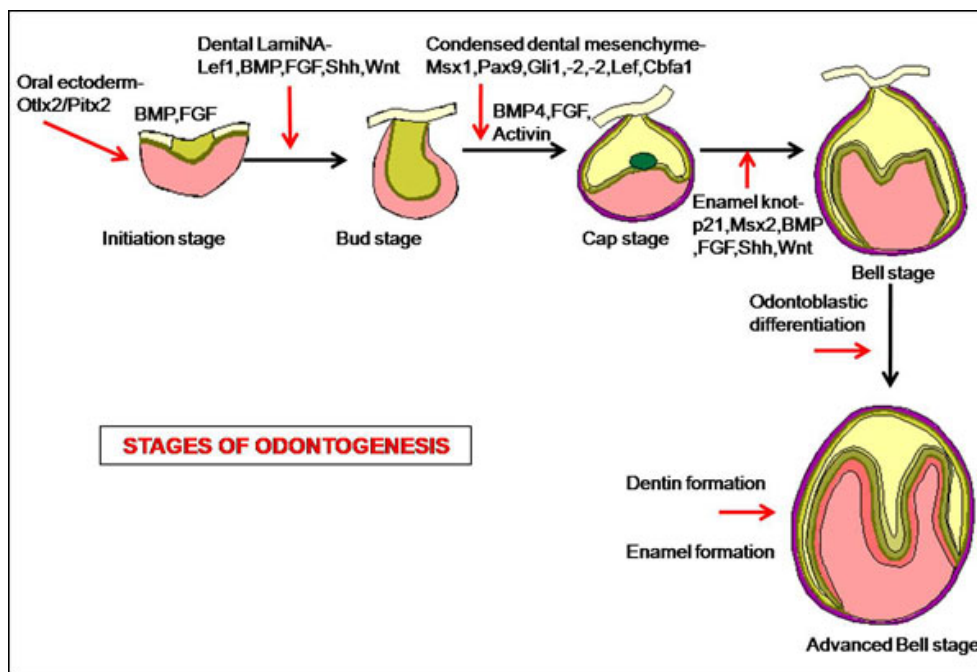
4 Diskuse	73
5 Závěry	77
Literatura	79

1.1 Savčí zuby

Značně rozrůzněná heterodontní difyodontní dentice s vícehrbolkatými monofyodontními stoličkami je jednou ze základních apomorfí savců (Mammalia) a pravděpodobně i klíčovým faktorem jejich evoluční úspěšnosti. Savčí zuby jsou alveolární a jsou tvarově plně přizpůsobeny potravní ekologii svých nositelů. Jejich organizace do funkční dentice umožňuje efektivní zpracování potravy a uspokojení vysokých energetických nároků savčího homoiotermního metabolismu (Ungar, 2010).

Morfologicky můžeme savčí alveolární zub rozlišit na korunku, krček a jeden nebo několik kořenů. Korunka je prominující část zubu, která je kryta sklovinovým pláštěm. Krček je přechodovou zónou zubu, která není kryta sklovinou, ale ční nad zubní alveolus. Zubní kořeny jsou kryty zubním cementem a umožňují uchycení zubu v čelisti. Uvnitř zubu je silně vaskularizovaná a inervovaná zubní dřeň (*pulpa dentis*). Zub je kompozitní struktura tvořená dentinem a na povrchu krytá sklovinovým pláštěm. Dentin je produkován odontoblasty, specializovanými buňkami, které jsou součástí mezenchymatické pulpy dentis (Ungar, 2010).

V rámci savčí dentice můžeme v původním stavu vymezit čtyři základní typy zubů. Obvykle jednokořenné a k ukusování soust potravy sloužící zuby lokalizované na praemaxille (pokud je přítomna) jsou řezáky (*dentes incisivi*). První zub na maxille (pokud je přítomna *praemaxilla*) je špičák (*dens caninus*). Ve většině případů je jednokořenný a obvykle monokuspidický. V chrupu pak následují mo-



Obrázek 1.1: Schématické zobrazení jednotlivých fází odontogeneze (Upadhyay & Rao, 2011).

lariformní distální zuby, zuby třenové (*dentes praemolares*) a stoličky (*dentes molares*). Zuby třenové jsou tvarově značně variabilní, mohou být monokuspidické i polykuspidické. Stoličky jsou obvykle polykuspidické a vícekořenné. Tvar jednotlivých zubních typů je v závislosti na typu přijímané potravy i taxonomické příslušnosti velmi proměnlivý. Incisivy mohou být například kaninizovány (např. Eulipotyphla), nebo přeměněny v hlodáky (např. Rodentia), či v kly (např. Proboscidea, Sirenia, Hyracoidea). Dochází ale také k jejich početním či velikostním redukcím. Špičáky bývají u herbivorních forem incisiformní, mohou být také velikostně (např. unicuspidy u Eulipotyphla) nebo plně redukované (např. Rodentia, Lagomorpha, Hyracoidea, Proboscidea). U mrože (*Odobenus*) jsou naopak přeměněny v kly. Třenové zuby mohou být přeměněny v unicuspidy (např. Eulipotyphla, Chiroptera), nebo jsou naopak molarizovány (např. Perissodactyla, Artiodactyla, Lagomorpha, Rodentia). Nejvíce tvarových typů najdeme u stoliček. Podle výšky korunky je můžeme rozlišit na nízké brachyodontní a vysoké (časté u herbivorů) hypsodontní. Pokud jsou hrbolky zubu oblé a zub je až bochánkovitý, označují se stoličky jako bunodontní (charakteristické pro všežravce, např. Haplorrhini, Ursi-

dae, Suidae, Muridae). Pokud jsou hrbolky a je spojující hřeben zorganizovány do ostrých střížných hran, je zub označován jako secodontní (např. Chiroptera, Eulipotyphla, Carnivora). U lofodontního uspořádání splývají hrbolky v příčné záhyby (např. Perissodactyla), u selenodontního pak v podélné lišty (např. Bovidae, Cervidae) (Hillson, 2005; Ungar, 2010).

Zub vzniká během embryonálního vývoje interakcí ektodermálního mezenchymu, odvozeného z buněk neurální lišty, s epitelem procesem zvaným odontogeneze. Zakládá se v podobě ektodermálního pupene na dentální liště (*lamina dentalis*). Na vrcholu zubního pupene vzniká primární sklovinový uzel, který je hlavním signalizačním centrem vznikajícího zubu (Butler, 1956; MacKenzie et al., 1992; Vaahtokari et al., 1996; Kumar, 2008). Zubní pupen pak vrůstá do okolního mezenchymu a dochází ke změně tvaru pupene na tvar pohárku a později zvonu, viz Obr. 1.1. U zubů s více hrbolky, dochází k zániku primárního sklovinového uzlu a vzniku sekundárních sklovinových uzlů v místě budoucích hrbolků (Jernvall & Thesleff, 2000). Ve stádiu zvonu jsou již plně diferencovány odontoblasty, které dávají vzniknout dentinu, i ameloblasty, produkující zubní sklovinu. Zralé zuby se pak postupně prořezávají gingivou vlivem růstu kořenů až do funkční pozice v chrupu (Teaford et al., 2000).

1.2 Zubní sklovina

Zubní sklovina je hypermineralizovaná hydroxyapatitová pleteň, pokrývající povrch korunky zubu. Jedná se o nejtvrďší tkáň, jakou umí tělo obratlovce vyprodukovat a je hlavním nositelem funkčnosti zubu. Je velmi odolná vůči mechanickému i chemickému působení a ačkoli přesně kopíruje dentino-sklovinové rozhraní (EDJ; *enamel-dentin junction*), svou mocností značně ovlivňuje i tvar zubní korunky. Z 95–98 % je tvořena anorganickými látkami (hlavně hydroxyapatitem $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$, ale i malým množstvím vody), na její stavbě se také podílí i proteiny a lipidy. Zastoupení jednotlivých složek je ovlivňováno řadou faktorů, např. složením potravy nebo věkem (Maas & Dumont, 1999).

1.2.1 Amelogeneze

Sklovinový plášť je produkován ameloblasty během procesu amelogeneze (Watson, 1960). Ameloblasty jsou specializované buňky, které vznikají transformací dentálních epiteliálních buněk (Lumsden, 1987; Graveson, 1993; Smith & Hall, 1993) a které během amelogeneze procházejí třemi životními fázemi: cytodiferenciací, sekreční fází a maturační fází.

Cytodiferenciace dentálních epiteliálních buněk probíhá ve dvou krocích. Nejprve dochází k terminaci mitotické aktivity epiteliálních buněk a vzniku preameloblastů a následně vzniku sekrečních ameloblastů. Během cytodiferenciace dochází k významným cytoplasmatickým změnám, prodlužování původních buněk a jejich polarizaci. Vzniklé sekreční ameloblasty jsou protáhlé sloupcovité buňky plné sekrečních organel připravené k produkci proteinů, které budou tvořit základní strukturu skloviny (Moss-Salentijn et al., 1997).

Během sekreční fáze amelogeneze nově diferencované sekreční ameloblasty syntetizují dva typy stavebních proteinů skloviny ESMP (*enamel specific matrix proteins*): enameliny a amelogeniny. Tyto proteiny jsou shromažďovány v Golgiho aparátu buňky a následně transportovány k apikální membráně buňky, kterou jsou sekretovány (Sasaki et al., 1990), a tvoří základ vznikající nezralé skloviny, napomáhají její postupné mineralizaci a kontrolují tvorbu a uspořádání vznikajících krystalitů hydroxyapatitu (Warshawsky et al., 1984; Doi et al., 1984; Fincham

et al., 2000; Veis, 2005). V nezralé sklovině jsou proteiny zastoupeny z 80–90 %. Na apikální straně sekrečních ameloblastů může krátce po zahájení sekrece proteinů docházet ke vzniku Tomesových výběžků, specifických struktur, které svými pohyby významně ovlivňují strukturu vznikající skloviny (Boyde, 1967).

Po ukončení sekrece stavebních proteinů skloviny přechází sekreční fáze amelogeneze ve fázi maturační. Během ní dochází k intenzivní mineralizaci skloviny, degradaci amelogeninů (enameliny jsou v maturované sklovině zastoupeny) a ztrátě Tomesových výběžků (Robinson et al., 1979, 1983; Smith & Nanci, 1989; Moss-Salentijn et al., 1997).

1.2.2 Struktura sklovinového pláště

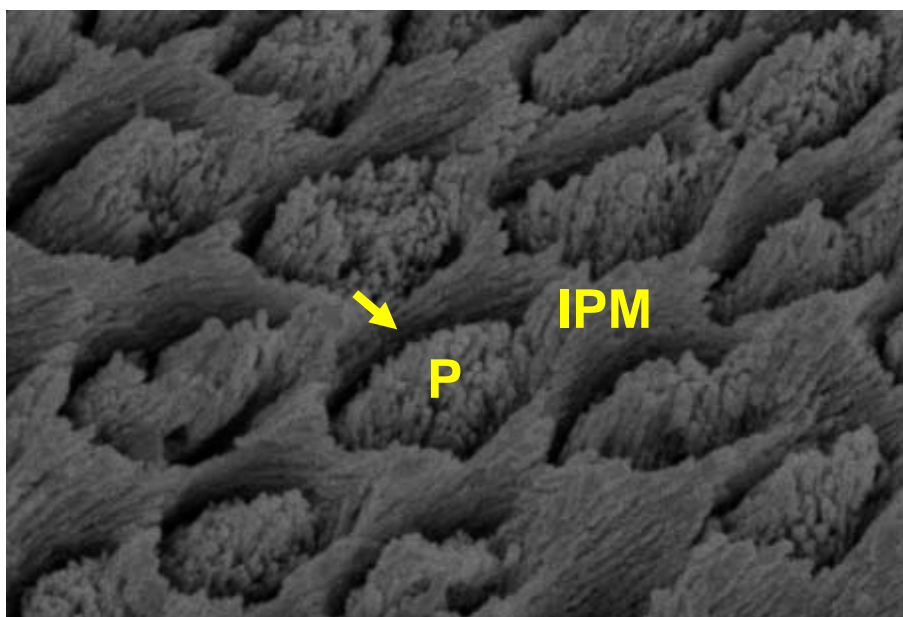
Vnitřní struktura sklovinového pláště je velmi komplikovaná a pro její popis i snažší orientaci v této problematice bylo stanoveno pět na sobě nezávislých stupňů komplexity: elementární krystality, úroveň prisma, typ skloviny, schmelzmuster a dentice (von Koenigswald & Clemens, 1992), které jsou obecně přijímány a usnadňují srovnání výsledků jednotlivých studií.

1.2.2.1 Elementární krystality

Elementární krystality jsou základní stavební jednotky skloviny rozlišitelné rastrovací elektronovou mikroskopií (Lowenstam & Weiner, 1989). Mají jehlicovitý tvar a orientovány jsou ve směru od dentino-sklovinového rozhraní (EDJ, *enamel-dentin surface*) k vnějšímu povrchu skloviny (OES, *outer enamel surface*) (Daculsi et al., 1984). Jejich uspořádání ve sklovinovém plášti je významné pro funkčnost skloviny (von Koenigswald & Sander, 1997b) a je ovlivněno strukturou stavebních proteinů skloviny (Mathur & Polly, 2000), přítomností Tomesových výběžků a pohyby ameloblastů během amelogeneze (Moss, 1969; Wakita & Shioi, 1984; Fortelius, 1984). Délka jednotlivých krystalitů se pohybuje v rozmezí 160–1000 nm a maximální šířka kolem 40 nm (Clemens, 1997). Detailní krystalografická analýza ale ukázala, že elementární krystality jsou ve skutečnosti agregáty nanokrystalů, jejichž struktura a organizace v rámci jednotlivých krystalitů může významně ovlivňovat vlastnosti a kvalitu skloviny (Špoutil et al., 2010).

1.2.2.2 Úroveň prismať

Na základě organizace hydroxyapatitových krystalitů je rozlišována organizační úroveň prismať. Prismata jsou nevětvené, sloupcovité svazky krystalitů vybíhající z EDJ směrem k OES, které jsou dobře ohraničeny pochvou prismať. Pochva prismať obsahuje větší podíl vody a organických látek, než okolní hmota. Krystality, které oddělují jednotlivá prismata, jsou souhrně označovány jako interprismaťická hmota (IPM, *interprismatic matrix*), viz Obr. 1.2.



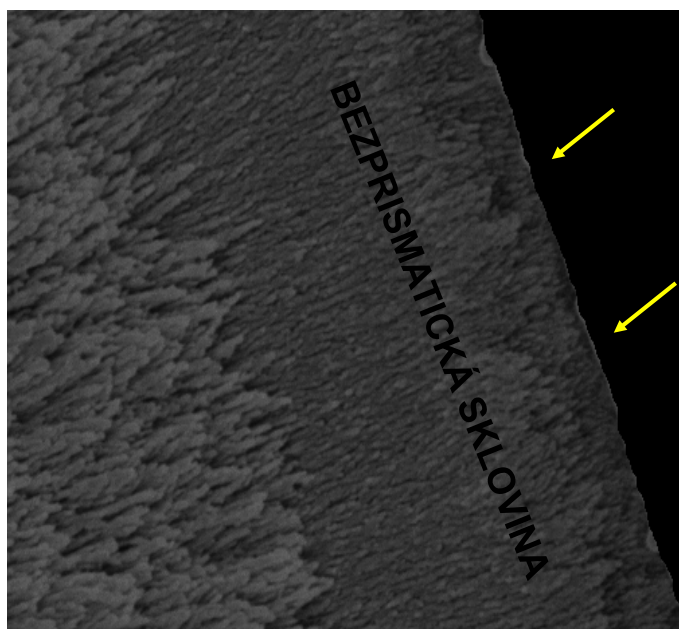
Obrázek 1.2: Příčný řez prismať radiální skloviny stoličky M1 krtka obecného (*Talpa europaea*). Šipka ukazuje pochvu prismať, P – prisma, IPM – interprismaťická hmota (IPM, *interprismatic matrix*). Foto autorky.

Podle tvaru prismať (a pochev prismať) na příčném řezu jsou rozlišovány tři základní typy prismať: typ 1, typ 2 a typ 3 (Boyde, 1964, 1976; Boyde & Martin, 1982, 1984; Carlson, 1990; von Koenigswald & Sander, 1997a).

1.2.2.3 Typ skloviny

Podle přítomnosti prismať ve sklovinovém plášťi rozlišujeme sklovinu prismaťickou a prismať prostou (tzv. *prismless*). Přítomnost prismaťické skloviny je jednou ze základních apomorfií savců (Grine et al., 1979). Termín *prismless* je

souhrnné označení všech typů skloviny s absencí prismat (von Koenigswald & Sander, 1997b) a zahrnuje termíny aprismatická sklovina (Lester & von Koenigswald, 1989), nonprismatická sklovina (Carlson, 1990), pseudoprismatická sklovina (Poole, 1956), preprismatická (Carlson, 1990) a protoprismatická sklovina (Smith & Nanci, 1989). Bezprismatická sklovina je produkována ameloblasty bez Tomesových výběžků (Moss, 1969; Martin et al., 1988; Lester & von Koenigswald, 1989). Charakteristická je pro ozubená nesavčí amniota (Weill, 1969; Cooper et al., 1970; Carlson & Bartels, 1986; Cooper & Poole, 1973; Sasaki et al., 1990; Sander, 1992, 1999) a obojživelníky (Zaki et al., 1970; Smith & Miles, 1971; Roux & Chibon, 1973; Sato et al., 1990; Davit-Béal et al., 2007), u savců může být přítomna v blízkosti EDJ (vznik před zformováním Tomesových výběžků) a v povrchové vrstvě skloviny (vznik po vymizení Tomesových výběžků) (Moss-Salentijn et al., 1997; Sander, 2000). Tvořena je vzájemně rovnoběžnými elementárními krystalitami, které jsou téměř kolmé vůči EDJ a v rámci sklovinového pláště radiálně uspořádané (von Koenigswald & Clemens, 1992; Clemens, 1997), viz Obr. 1.3.



Obrázek 1.3: Ukázka bezprismatické skloviny na příkladu povrchové vrstvy skloviny stoličky M1 kaloně egyptského (*Rousettus aegyptiacus*). Šipky ukazují vnější povrch skloviny (OES, *outer enamel surface*). Foto autorky.

V rámci sklovinového pláště savců můžeme vymezit několik dobře rozlišitelných vrstev odlišně uspořádané skloviny. Prismata i krystality interprismatické hmoty jsou v jednotlivých vrstvách uspořádány obdobně. Na základě této charakteristické organizace jsou definovány typy skloviny (von Koenigswald & Clemens, 1992). Prismata mohou být vůči sobě rovnoběžná (radiální, modifikovaná radiální a tangenciální sklovina), nebo pravidelně (pravidelná dekusace – HSB, *Hunter-Schreger bands*, viz dále) či nepravidelně překřížená (nepravidelná dekusace – IRE, *irregular enamel*). Přítomnost dekusace prismatic zesiluje biomechanické vlastnosti sklovinového pláště a je charakteristickým znakem odvozených typů skloviny (von Koenigswald & Pfretzschner, 1987; von Koenigswald & Sander, 1997b; von Koenigswald, 2000).

Za nejpůvodnější typ prismatické skloviny je považována radiální sklovina a předpokládá se, že ostatní typy skloviny jsou z ní odvozené (von Koenigswald & Sander, 1997b). Všechna prismata radiální skloviny vybíhají radiálně z dentino-sklovinového rozhraní a jsou obklopena interprismatickou hmotou, jejíž krystality jsou orientovány téměř rovnoběžně s podélnou osou prismatic (von Koenigswald & Clemens, 1992; von Koenigswald & Sander, 1997a; Clemens, 1997).

Podtypem radiálního typu skloviny je modifikovaná radiální sklovina (MRE, *modified radial enamel*) s radiálními prismaty organizovanými do řad a oddělenými mírně rozšířenými pláty interprismatické hmoty. Krystality interprismatické hmoty jsou orientovány kolmo na osu prismatic (von Koenigswald & Clemens, 1992; von Koenigswald & Sander, 1997a; Pfretzschner, 1993).

Dalším podtypem radiálního typu skloviny je tangenciální sklovina. Prismata tangenciální skloviny jsou vůči sobě rovnoběžná, na rozdíl od stavu u radiální skloviny nevybíhají radiálně z dentino-sklovinového rozhraní, ale se značnou odchylkou od tohoto směru (von Koenigswald & Clemens, 1992; von Koenigswald & Sander, 1997a; von Koenigswald, 2000).

Hunter-Schregerovy proužky¹ (HSB, *Hunter-Schreger bands*) jsou obecně typem skloviny s pravidelnou dekusací vrstev prismatic. V rámci vrstev dochází k bifurkacím, ale vždy pouze jen v jednom směru. Podélné osy prismatic jedné vrstvy jsou vzájemně rovnoběžné, ale téměř kolmé k podélné ose prismatic sousedních vrs-

¹Hunter-Schregerovy proužky byly původně popsány jako tmavé a světlé proužky na sklovině viditelné světelným mikroskopem (Hunter & Combe, 1778; Schreger, 1800).

tev. V původním stavu jsou HSB kolmé k dentino-sklovinovému rozhraní, u odvozených typů HSB roste jejich odchylka od tohoto směru (Pfretzschner, 1993; von Koenigswald & Sander, 1997a; von Koenigswald, 2000). Na základě síly jednotlivých vrstev prismatic a orientace krystalitů interprismatické hmoty můžeme rozlišit několik subtypů HSB (popsáno u Rodentia). Multiseriální HSB jsou složeny z vrstev o síle až 30 prismatic a úhel mezi krystality IPM a osou prismatic je ostrý až kolmý. Mezi jednotlivými proužky jsou dobře rozeznatelné přechodové zóny. Pauciseriální HSB jsou tvořeny vrstvami o síle několika prismatic a přechodové zóny mezi nimi nejsou patrné. Krystality IPM jsou orientovány rovnoběžně vůči podélné ose prismatic. Uniseriální HSB sestávají z vrstev o síle jednoho prismaticu a původní směr krystalitů IPM je rovnoběžný s podélnou osou prismatic (Wahlert, 1989; Martin, 1992, 1997; von Koenigswald & Sander, 1997a). U příčně orientovaných HSB šelem (Carnivora) a dalších masožravců (např. někteří Marsupialia) jsou rozlišovány subtypy na základě odlišných úhlů jejich zvlnění. *Undulating* (zvlněné) HSB svírají mezi vrcholem a bází vlny úhel větší než 140°. *Acute-angled* (ostroúhlé) HSB svírají mezi vrcholem a bází vlny úhel 70–140°. *Zigzag* HSB svírají mezi vrcholem a bází vlny úhel 50–70° (Stefen, 1994, 1997, 1999b,a, 2001). Dalším subtypem HSB popsáným u lichokopytníků (Perissodactyla) jsou vertikální HSB, svisle orientované vrstvy vzestupných a sestupných prismatic (Rensberger & von Koenigswald, 1980; Pfretzschner, 1993).

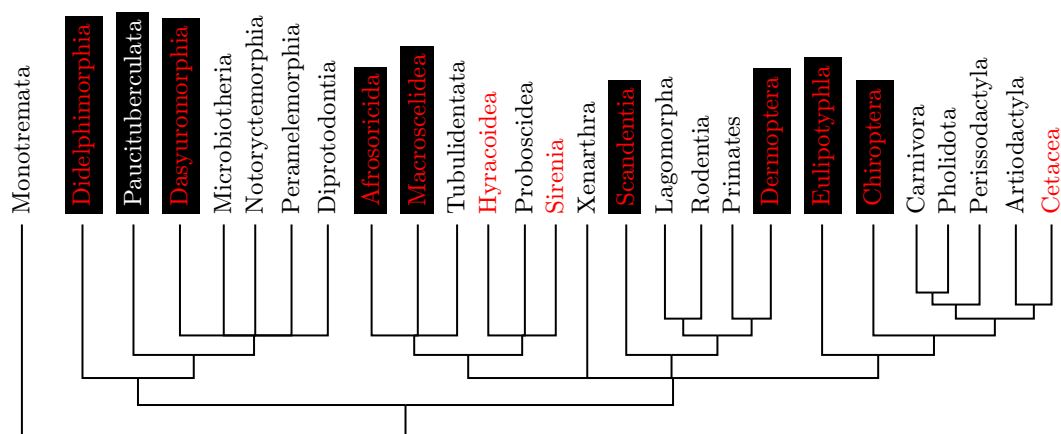
Nepravidelná dekusace prismatic v nepravidelných svazcích (i jednotlivých prismatic) nevytvářející na rozdíl od HSB pravidelné vrstvy je tzv. IRE (*irregular enamel*) (von Koenigswald, 2000). U placentálních savců je přítomna jen u několika málo skupin, např. u Lagomorpha, některých zástupců Rodentia (von Koenigswald & Clemens, 1992; von Koenigswald et al., 1994). Popsána byla také u Proboscidea jako tzv. 3-D sklovina (Pfretzschner, 1992, 1994). Nepravidelná dekusace byla popsána také u některých vačnatců (Marsupialia) (Young et al., 1990; von Koenigswald, 2000).

1.2.2.4 Schmelzmuster a dentice

Sklovinový plášť savčích zubů je obvykle složen z dvou a více typů skloviny, které jsou v rámci korunky zubu charakteristicky rozmístěné. Toto prostorové uspořádání více typů skloviny ve sklovinovém plášti jednoho zubu je rozlišováno

jako čtvrtý stupeň komplexity, schmelzmuster, viz Tab. 1.1 (von Koenigswald, 1977, 1980; von Koenigswald & Clemens, 1992).

Za nejpůvodnější typ schmelzmusteru je považována radiální sklovina často s povrchovou vrstvou skloviny aprismatické. Jedná se o nejjednodušší uspořádání sklovinového pláště savců, které je typické pro skupiny savců s hmyzožravou tribosfenickou denticí, např. Macroscelida (von Koenigswald, 1997a), Eulipotyphla (von Koenigswald & Clemens, 1992; von Koenigswald, 1997a; Kozawa et al., 1988b,a), Chiroptera (Lester & Hand, 1987; Lester & Boyde, 1987; Lester et al., 1988; von Koenigswald, 1997a; Špoutil et al., 2010; Horáček & Špoutil, 2012), Dermoptera (von Koenigswald, 1997a; Lester et al., 1988) a Scandentia (von Koenigswald, 1997a), setkáme se s ním ale i u několika skupin s odvozeným uspořádáním chrupu, např. u Sirenia, Hyracoidea a Odontoceti (von Koenigswald, 1997a), viz Obr. 1.4.



Obrázek 1.4: Fylogenetický strom savců (Campbell & Lapointe, 2011). Skupiny s tribosfenickou denticí jsou zvýrazněny černě, potvrzená přítomnost původního schmelzmusteru červeně.

Hlavní pozornost je ale věnována hlavně komplikovaným schmelzmusterům odvozených zubních typů hlodavců (Rodentia), primátů (Primates), zajícovců (Lagomorpha), lichokopytníků (Perissodactyla), sudokopytníků (Artiodactyla), šelem (Carnivora) a chobotnatců (Proboscidea).

Nejvíce studovanou skupinou jsou hlodavci (Rodentia) a popsána u nich byla

celá řada schmezmusterů. Velké rozdíly jsou i ve sklovinovém plášti řezáků a molariformních zubů jedné dentice. Řezáky mají obvykle dvouvrstevný sklovinový plášť. Vnitřní vrstva (*portio interna*) je tvořena HSB, které mohou být tři typů. Pauciseriální HSB charakteristické pro většinu primitivních hlodavců jsou složeny z proužků o síle 1–6 prismat a krystality IPM jsou rovnoběžné s podélnou osou prismat. Uniseriální HSB jsou tvořené z proužků o síle jednoho prismatu a původní směr krystalitů IPM je rovnoběžný (např. u Sciuromorpha nebo Anomaluridae) nebo až téměř kolmý s podélnou osou prismat (např. u Myomorpha). Multiseriální HSB jsou složeny z vrstev o síle více než 3 prismat a úhel mezi krystality a osou prismat je téměř kolmý a typické jsou pro sklovinu řezáků zástupců čeledi Pedetidae, Thryonomyidae, Bathyergidae, Hystricidae, Caviidae a Ctenodactylidae. Ve sklovinovém plášti brachyodontních molariformních zubů byly popsány tři různé typy schmelzmusterů: P-typ, C-typ a S-typ. P-typ je schmelzmuster tvořený pouze radiální sklovinou a přítomen je jen u několika rodů hlodavců, např. *Spalax* (Myomorpha), *Rhizomys* (Myomorpha) a *Anomalurus* (Anomaluromorpha). S-typ je schmelzmuster tvořený radiální sklovinou a bazálním kroužkem lamelární skloviny. Přítomen je např. u většiny zástupců čeledi Dipodidae, Muridae, Gliridae, Heteromyidae a Geomyidae. S-typ, který je běžný pro zástupce podřádů Sciuromorpha a Hystricomorpha, je tvořen silnou vrstvou HSB v celé ploše korunky, často překrytou povrchovou vrstvou radiální skloviny. U hypsodontních a hypselodontních stoliček dochází k modifikaci původních schmelzmusterů. Při modifikaci S-typu dochází ke kombinacím HSB s vrstvami radiální skloviny, HSB někdy ztrácí pravidelnost a mění se v IRE (např. u rodů *Cavia* a *Hydrochoerus*). Při modifikaci C-typu může docházet ke ztrátě bazálního kroužku lamelární skloviny (např. *Rhombomys*) nebo naopak jeho expanzi po celé výšce zubu (např. Arvicolinae). U některých rodů je bazální prstenec zachovaný a je doplněný silnou vrstvou HSB v horní části korunky (např. u zástupců čeledi Geomyidae) (Wahlert, 1968; Wahlert & von Koenigswald, 1985; Escala & Gállego, 1977; Boyde, 1978; Sahni, 1980; Flynn, 1982; Flynn et al., 1987; Martin, 1992, 1993, 1995, 1997, 1999a,b; von Koenigswald, 1997a, 2004a,b; Marcolini et al., 2011).

Velká pozornost je také věnována sklovině primátů (Primates) (Kawai, 1955; Shellis & Poole, 1977, 1979; Shellis, 1984; Gantt et al., 1977; Gantt, 1980; Boyde & Martin, 1982, 1984; Boyde et al., 1988; Nogami & Yoneda, 1983; Nogami & Natori,

1986; Dostal & Zapfe, 1986; Dostal, 1989; Martin et al., 1988; Maas, 1993, 1994; Dumont, 1995b; Maas, 1986; Maas & Dumont, 1999; von Koenigswald & Pfretzschner, 1987). U drobných primátů, např. z čeledí Lorisidae, Galagidae, Tarsiidae a rodů *Microcebus* (Cheirogaleidae), *Callicebus* (Atelidae), *Aotus* (Cebidae), *Saimiri* (Cebidae) a *Leontopithecus* (Cebidae), byl popsán jednoduchý schmelzmuster tvořený radiální sklovinou s povrchovou vrstvou aprismatické skloviny. Pro ostatní primáty je obvyklá přítomnost horizontálních HSB, často v kombinaci s vrstvou radiální skloviny a povrchovou vrstvou aprismatické skloviny (Maas & Dumont, 1999).

Molariformní zuby zajícovců (Lagomorpha) mají dvouvrstevný schmelzmuster. Vnitřní vrstva je tvořena radiální sklovinou a vnější vrstva sklovinou s nepravidel-nou dekusací (IRE). Sklovinový plášť řezáků se u jednotlivých čeledí liší. U čeledi Ochotonidae byl popsán dvouvrstevný schmelzmuster tvořený vnitřní vrstvou ra-diální skloviny a vnější vrstvou HSB a u čeledi Lepoleridae pouze silná vrstva HSB (von Koenigswald & Clemens, 1992; von Koenigswald, 1996; Mazza & Zafonte, 1987; Sahni, 1985; Martin, 2004).

Pro lichokopytníky (Perissodactyla) je typická přítomnost HSB a tenké po-vrchové vrstvy radiální skloviny. U zástupců s hypsodontními zuby je přítomna ještě vnitřní přídatná vrstva modifikované radiální skloviny. HSB jsou u čeledi Rhi-nocerotidae orientovány vertikálně a u Equidae horizontálně (Shobusawa, 1952; Kawai, 1955; Boyde, 1969; Rensberger & von Koenigswald, 1980; Fortelius, 1985; Pfretzschner, 1993; von Koenigswald, 1994, 1997a; von Koenigswald et al., 2011).

U sudokopytníků (Artiodactyla) byla popsána přítomnost vnitřní vrstvy modi-fikované radiální skloviny (typická pro hypsodontní formy) a silná vrstva horizon-tálních HSB (Pfretzschner, 1992, 1994; Grine et al., 1986, 1987; von Koenigswald & Pfretzschner, 1987; von Koenigswald, 1997a).

U šelem (Carnivora) jsou základním typem schmelzmusteru horizontálně orien-tované HSB (tři typy podle úhlu zvlnění: undulating HSB, acute-angled a zigzag) s povrchovou vrstvou radiální skloviny, která směrem OES přechází ve sklovinu aprismatickou (Zhao & Youheng, 1987; Lester & von Koenigswald, 1989; von Koenigswald, 1991; Rensberger, 1995; Rensberger & Stefen, 2006; Stefen, 1997; Stefen & Rensberger, 1999; Stefen, 1999a).

U chobotnatců (Proboscidea) byl popsán třívrstevný schmelzmuster, tvořený

vnitřní vrstvou 3D skloviny (nepravidelná dekusace – IRE), střední vrstvou HSB a povrchovou vrstvou radiální skloviny (Boyde, 1967, 1969; Kozawa, 1978; Fortelius, 1985; Pfretzschner, 1994; von Koenigswald, 1997a; Ferretti, 2003).

Mechanické nároky kladené při žvýkání na jednotlivé typy zubů v rámci chrupu jsou značně rozdílné a proto se často i schmelzmuster jednotlivých typů zubů liší. Variabilita schmelzmusterů jednotlivých zubních typů jednoho chrupu je proto popisována jako pátý stupeň komplexity (von Koenigswald & Clemens, 1992).

	AP	R	MR	TAN	HSB	IRE
Marsupialia		4		2	1	2
Afrosoricida	3	4				
Macroscelidea	3	4				
Hyracoidea		4				
Proboscidea		3			4	4
Sirenia		4				
Scandentia	3	4				
Lagomorpha		4			2	3
Rodentia		3		1	4	
Primates		4			2	
Dermoptera	3	4				
Eulipotyphla	3	4		1	1	
Chiroptera	3	4				
Carnivora	3	3			4	
Perissodactyla		3	2		4	
Artiodactyla			2		4	
Cetacea	3	4			1	

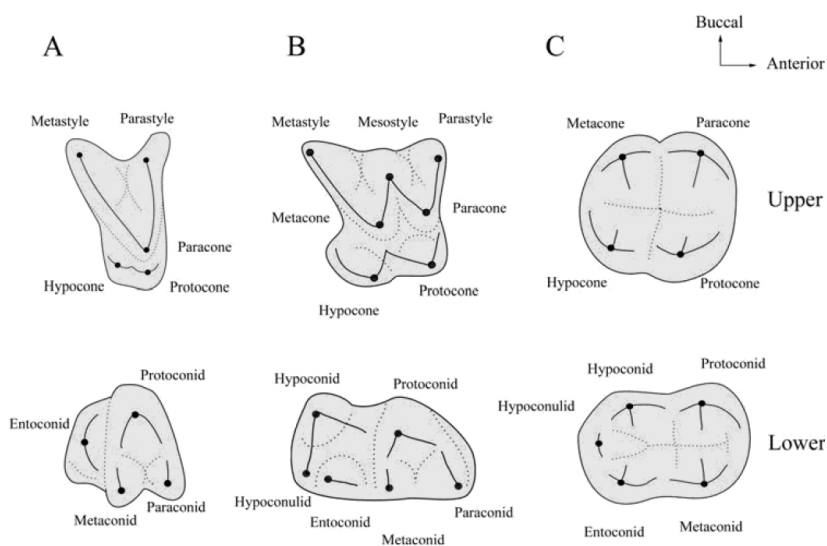
Tabulka 1.1: Typy skloviny u jednotlivých skupin savců.

1.3 Morfologie tribosfenické stoličky

Za původní typ uspořádání stoliček je považován tribosfenický molár (Cope, 1883; Osborn, 1888, 1893, 1897; Luo et al., 2001, 2007; Woodburne et al., 2003) a předpokládá se, že i jeho sklovinový plášť je primární (Lester & Boyde, 1987; Lester & Hand, 1987; Lester et al., 1988; Lester & von Koenigswald, 1989; Dumont, 1995a; Clemens, 1997; von Koenigswald & Sander, 1997b; Sander, 1997). Tribosfenické uspořádání molariformních zubů je charakteristické přítomností tří hlavních hrbolků zubu uspořádaných do trojúhelníku a spojených ostrými hřebeny. Korunka zubů horní čelisti má téměř trojúhelníkový tvar a vrcholy trojúhelníku tvoří hlavní hrbolky zubu. Samostatně stojící hlavní hrbolky na linguální straně zubu je označován jako *protoconus* a dva hrbolky na bukální straně *metaconus* a *paraconus*. *Metaconus* je lokalizován více distálně, *paraconus* více mesiálně. Toto uspořádání se nazývá *trigon*. U zubů dolní čelisti je trojúhelník orientován vrcholem bukálně a nazývá se *trigonid*. Samostatně stojící hlavní hrbolky na bukální straně zubu dolní čelisti je nazýván *protokonid* a dva hrbolky na linguální straně *metakonid* a *parakonid*. *Metakonid* je lokalizován více distálně, *parakonid* více mesiálně. Na hlavní trojúhelník pak navazuje distální rozšíření, *talon* (u zubů horní čelisti) či *talonid* (u zubů dolní čelisti). *Talonid* nese tři hrbolky: *hypoconid*, *hypoconulid* a *entoconid*. Na bázi korunky v oblasti krčku je obvykle přítomno *cingulum*. Jedná se o sklovinový val, který může nést na bukální straně horních zubů přídatné hrbolky: *parastyl* (lokalizován mesiálně vůči *paraconu*), *metastyl* (lokalizován distálně vůči *metaconu*) a *mesostyl* (lokalizován mezi *parastylem* a *metastylem*) (Hillson, 2005; Ungar, 2010). Detailní popis viz Obr. 1.5.

Přítomnost tribosfenického vzoru je charakteristická pro hmyzožravou dentici (Simpson, 1936). Okludující trojúhelníky horní a dolní čelisti, kdy *protoconus* zapadá do prohlubně *talonidu* spodního zubu a hřebeny spojující hlavní hrbolky vytváří efektivní střižné hrany, umožňují dokonalé a rychlé rozrušení kutikuly hmyzu a zároveň se vzájemně ostří (Lucas, 2004; Evans, 2005; Evans & Sanson, 2006; Horáček & Špoutil, 2012). S přechodem na jiný typ potravy se to uspořádání vytrácí (např. Pteropidae, Phyllostomidae, Erinaceidae), výjimku tvoří herbivorní letuchy (Dermoptera).

V rámci savců se tribosfenie vyvinula pravděpodobně nejméně dvakrát. Po-



Obrázek 1.6: Běžné typy tribosfenických molariformních zubů: A, zalambdodontní (*Solenodon*); B, dilambdodontní (*Crociodura*); C, euteromorfní (*Hylobates*). Převzato z Ungar (2010).

et al., 2001). U recentních skupin savců se tribosfenický vzor zachoval v podobě několika typů korunek: dilambdodontní, zalambdodontní a euteromorfní, viz Obr. 1.6.

Dilambdodontní uspořádání horních stoliček je typické spojením parastylu, paraconu, mesostylu, metaconu a metastylu vysokými a ostrými hranami ve tvaru písmene „W“. Hrbolky trigonidu a talonidu dolních stoliček jsou spojeny ostrými hranami do tvaru dvou písmen „V“, viz Obr. 1.6A. S tímto typem uspořádání se setkáváme např. u většiny zástupců z řádů Chiroptera, Eulipotyphla, Macroscelidea, Scandentia a Dermoptera. Zatímco u zalambdodontního typu tribosfenického moláru zlatokrtů (*Chrysochloridae*), bodlínů (*Tenrecidae*) a štětinatců (*Solenodon*) jsou ostrými hranami spojeny pouze parastyl, paraconus a metastyl do tvaru písmene „V“, viz Obr. 1.6B. Euteromorfní (syn. *quadritubercular*, *quadrate*) uspořádání horních stoliček je nejodvozenější modifikací tribosfenického vzoru. Je pro něj typické mohutné rozšíření linguálního cingula, přítomnost čtyř dobře vyvinutých hlavních hrbolků: paraconu, metaconu, protoconu a hypoconu a ztráta ostrých střižných hran, viz Obr. 1.6C (Lyon, 1913; Stafford & Szalay, 2000; Hillson, 2005;

Ungar, 2010).

Sklovinový plášť tribosfenických zubů je obecně považován za ancestrální a je popisován jako tenká a rovnoměrná vrstva prismatické radiální skloviny s pouze malou odchylkou inklinace² prismatic od povrchu skloviny (von Koenigswald, 1997a; Lucas et al., 2008). Detailní analýza tribosfenické dentice netopýra velkého (*Myotis myotis*) ale ukázala značnou heterotopii v síle sklovinového pláště na konvexních a konkávních stranách střižných hran stoliček, angularitě prismatic i v distribuci podtypů skloviny (Špoutil et al., 2010).

²Inklinace je úhlová odchylka prismatic od kolmice k EDJ ve vertikálním řezu sklovinou.

1.4 Ontogeneze tribosfenické stoličky

Tvarové a funkční vlastnosti jednotlivých zubů i všechna strukturní specifiky skloviny a jejich nesčetné adaptivní modifikace jsou produktem specifických přestaveb embryogeneze sklovinotvorného orgánu a s nimi souvisejících úprav jeho funkce. Vedle látkového aspektu krystalizačního prostředí (Moss-Salentijn et al., 1997; Teaford et al., 2000) se to v první řadě týká tvarových změn sklovinotvorného orgánu a morfogenetické, resp. histogenetické, ontogeneze jednotlivých ameloblastů a jejich vzájemných pohybů (Sasaki et al., 1990; Moss-Salentijn et al., 1997). Heterochronie a heterotopie těchto procesů v rámci sklovinotvorného orgánu jsou pak zdrojem strukturní členitosti sklovinového pláště, komplexní charakteristiky sklovinové mikroarchitektury příslušného taxonu, pro níž je užíván termín „schmelzmuster“ (von Koenigswald, 1980; von Koenigswald & Sander, 1997b).

S ohledem na klíčovou roli dentálních úprav v adaptivní dynamice savců mohou různé přestavby zubní embryogeneze představovat zásadní znaky jednotlivých vývojových linií jak ve funkčním, tak i fylogenetickém slova smyslu. Jejich přímá identifikace technikami embryologické analýzy je však mimořádně obtížná (Jernvall & Thesleff, 2000). Mnohé z těchto znaků lze ale identifikovat analýzou jejich výsledného produktu – mikrostruktury sklovinového pláště. Například přítomnost prismatické skloviny můžeme jednoznačně klást do souvislosti s diferenciací Tomesových výběžků ameloblastů a naopak absence prismat na počátku a v závěru amelogeneze naznačuje jejich nepřítomnost; diferenciace prismatické pochvy (ostrého rozhraní mezi prismaty a IPM) je korelována s úrovní funkční polarizace Tomesových výběžků (sekreční vs. asekreční hrana); změna sklonu prismat od kolmice k rovině EDJ (inklinace) odráží laterální pohyb příslušné části sklovinotvorného epitelu a změna tvaru a orientace prismat vůči mesio-distální ose zubu naznačuje změnu aktivity ameloblastů. Znaky sklovinové mikroarchitektury tedy poskytují informace o charakteru amelogeneze a ontogenetické historii změn amelogenetické aktivity a morfogeneze zubního primordia (von Koenigswald & Sander, 1997b; Teaford et al., 2000).

Horáček & Špoutil (2012) na základě takovéto analýzy mikroarchitektury sklovinového pláště stoliček netopýrů a souběžných embryologických sledování doklá-

dají, že klíčovou vlastností tribosfenické stoličky je její modulární struktura. Jednotlivé hlavní hrbolky a jejich skusné hřebeny mají charakter do značné míry autonomních strukturních modulů, jejichž definitivní uspořádání se ustavuje teprve v perierupční fázi, kdy dochází k výrazné prostorové expanzi zubního primordia. Perierupční zvětšení zubu a stabilizace funkčního uspořádání jednotlivých okcludujících elementů je možné díky specifické organizaci amelogeneze. Od časných fází po perierupční stadium je amelogeneze omezena na produkci prismatické skloviny s radiálním uspořádáním vzájemně nezpevněných prismat. Takto uspořádaný sklovinový plášť umožňuje rozsáhlé objemové a tvarové přestavby zubního primordia. K funkční fixaci a zpevnění sklovinového pláště dochází až v průběhu erupce, kdy se amelogeneze mění na produkci IPM a povrchové aprismatické skloviny. Dle uvedených autorů tak spojení tvarových invariant tribosfenické stoličky, strukturní modularity organizačních komponent, heterochronie amelogenetické aktivity se vstupní produkcí prismatické skloviny radiálního uspořádání je klíčovým zdrojem adaptivního potenciálu tohoto zubního typu a důvodem proč tento zubní typ provází historii savců od samého vzniku této skupiny a jen s nevelkými úpravami je zachován i u velké části dnešních forem. V tomto smyslu je uvedený komplex vývojových a strukturních charakteristik tribosfenické stoličky pokládán za jednu z nejzásadnějších apomorfí savčí organizace.

Přes tyto skutečnosti je však třeba konstatovat, že detailní srovnávací analýze sklovinového pláště tribosfenických stoliček bylo dosud věnováno až překvapivě málo pozornosti. Kromě netopýrů (Loher, 1929; Lester & Boyde, 1987; Lester & Hand, 1987; Lester et al., 1988; Lester & von Koenigswald, 1989; Špoutil et al., 2010) byly publikovány ještě orientační informace o některých zástupcích Eulipotyphla, např. krtka (von Koenigswald, 1997b), ježka (von Koenigswald, 1997a) a rejska (Kozawa et al., 1988b). Takřka úplně chybí podrobnější srovnání poměrů u různých skupin Eulipotyphla, informace o poměrech u Afrosoricida nejsou k dispozici vůbec. Souhrnné informace o struktuře skloviny tribosfenické stoličky se v těchto souvislostech omezují na konstatování, že sklovina je převážně primitivního typu, radiální bez výraznějších odlišností mezi jednotlivými zástupci (von Koenigswald & Sander, 1997b; Lucas et al., 2008).

Tato situace vymezuje záměr předložené práce: jejím úkolem je prověřit uvedený závěr podrobnou analýzou poměrů u vybraných zástupců několika odlišných

linií řádů Chiroptera, Eulipotyphla (Talpidae, Soricidae, Erinaceidae) a Afrosori-
cida (Tenrecidae).

1.5 Cíle a vstupní rozvrh projektu

Cílem práce je ověřit hypotézu o jednotné úpravě sklovinového pláště u různých skupin savců s tribosfenickými stoličkami, identifikovat společné znaky a charakter proměnlivosti jednotlivých proměnných dentální mikromorfologie (prostorové uspořádání sklovinového pláště, zastoupení jednotlivých sklovinových a prismatických typů, prostorové uspořádání prismat a změny jejich průběhu, podíl interprismatické hmoty, sekvence změn v průběhu amelogeneze atd.).

Vstupním krokem projektu je podrobná dokumentace poměrů u vybraných modelových druhů s využitím techniky seriálních výbrusů a skenovací elektronové mikroskopie a návazná srovnávací analýza. Výstupy budou interpretovány v pojmosloví úprav dynamiky amelogeneze. Výběr modelových druhů zahrnuje formy reprezentující odlišné vývojové linie řádů Chiroptera, Eulipotyphla a Afrosoricida a základní mezní varianty tribosfenického vzoru (dilambdodontní, euthenomorfní a zalambdodontní). Výběr modelových taxonů věnuje zvláštní pozornost čeledi Soricidae, představující, s řadou autapomorfí v organizaci dentice, nejmodernější větev řádu Eulipotyphla. Srovnáváme zástupce tří odlišných linií čeledi (Crocidae, Soricinae: Soricini a Blarinini), vedle poměrů stoličky analyzujeme i specifika sklovinového pláště extrémně zvětšených spodních řezáků, představujících největší zuby dentice a hlavní dentální apomorfii skupiny.

Vstupní hypotézou projektu je ve shodě s literárními údaji předpoklad shodného uspořádání sklovinového pláště s jednoduchou radiální prismatickou sklovinou bez výraznějších změn v průběhu amelogeneze. Výběr modelových objektů zahrnuje osm taxonů.

Myotis myotis (Chiroptera, Vespertilionidae): hmyzožravý netopýr s generalizovanou denticí, typickými tribosfenickými moláry a kompletní sadou unicuspidálních zubů. Mikroarchitektura sklovinového pláště byla podrobně zkoumána (Špoutil et al., 2010), získané poznatky byly široce diskutovány v kontextu obecných charakteristik tribosfenického moláru (Horáček & Špoutil, 2012). Schmelzmuster konstatovaný u tohoto druhu lze použít jako výchozí srovnávací platformu charakterizující základní sklovinové charakteristiky tribosfenického moláru.

Talpa europaea (Eulipotyphla, Talpidae): zástupce bazální skupiny recentních hmyzožravců, kompletní dentice s typickými tribosfenickými moláry. Základní

charakteristiky sklovinového pláště jsou referovány (von Koenigswald, 1997b).

Erinaceus concolor (Eulipotyphla, Erinaceomorpha, Erinaceidae): zástupce odvozené skupiny recentních hmyzožravců s výraznou euthenomorfizací stoliček, tendencí k bunodontizaci hrbolků a redukcí skusných hřebenů. Základní charakteristiky sklovinového pláště jsou referovány von Koenigswald (1997a).

Echinops telfairi (Afrosoricida, Tenrecidae): ekologický ekvivalent ježkovitých ve skupině s typickými zalambdodontními moláry. Informace o mikromorfologii sklovinového pláště této skupiny zcela chybí.

Rousettus aegyptiacus (Chiroptera, Pteropodidae): zástupce kaloňů, jediné skupiny letounů, jejíž stoličky zcela postrádají stopy tribosfenického rozvrhu. Mikromorfologie skloviny nebyla podrobně zhodnocena.

Soricidae, nejodvozenější skupina Eulipotyphla, s dvojitým čelistním kloubem a radikální přestavbou dentice (prostorné tribosfenické stoličky s hypoconem, extrémně zvětšené klešťovité první řezáky) je reprezentována zástupci tří odlišných linií.

Crocidura leucodon (Eulipotyphla, Soricomorpha, Soricidae, Crocidurinae): zástupce bělozubkovitých, skupiny s hákovitými řezáky, bez zubní pigmentace, s řadou odvozených znaků metabolické a reprodukční biologie. Mikromorfologie skloviny nebyla studována.

Sorex araneus (Eulipotyphla, Soricomorpha, Soricidae, Soricinae, Soricini): nominotypický představitel skupiny s generalizovanou denticí, disponovanou k širokospektré predaci včetně drobných bezobratlých (prodloužená unicuspidová řada, zmnožené hroty na střižné hraně spodního řezáku). Špičky zubů s intenzivní červenou pigmentací implementací Fe^{3+} do zubní skloviny (Kozawa et al., 1988b; Wen & Paine, 2013)

Beremendia fissidens (Eulipotyphla, Soricomorpha, Soricidae, Soricinae: Blariniini): robustní fosilní forma reprezentující rejsky specializované na predaci velké a silně chitinizované kořisti. Masivní zuby s intenzivní temně rudou pigmentací hrotů, hákovité řezáky s hlubokým mediálním kanálkem odvádějícím exkret jedové slinné žlázy (Cuenca-Bescós & Rofes, 2007; Rofes & Cuenca-Bescós, 2009; Furió et al., 2010; Ligabue-Braun et al., 2012). Mikrostruktura skloviny nebyla studována.

Pro výzkum struktury skloviny byl použit materiál ze sbírek katedry zoologie Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy. U zvolených taxonů byly zkoumány stoličky M1 a řezáky il.

Zuby byly vyjmuty z čelistí, očištěny a zdokumentovány na stereolupě Olympus SZX 12. Dále byly odvodněny vzestupnou ethanolovou řadou (60 %, 70 % a 96 %), odmaštěny v acetonu a umístěny do pryskyřičných bločků. Použita byla vícesložková pryskyřice „Spurr“ firmy SPI CHEM™. Její výsledné složení viz Tab. 2.1. Polymerizace pryskyřice probíhala 48 hodin při 80 °C. Testována byla také komerční křišťálová pryskyřice (Gedeo), ale její vlastnosti nebyly pro elektronovou mikroskopii vhodné. Při jejím použití se nedosahovalo dostatečné ostroty obrazu.

Stoličky byly broušeny v buko-linguální rovině, tak aby výbrus protínal hlavní hrbolky zubu (vždy dvojice: paraconus – protoconus a metaconus – hypoconus). Výbrusy byly prováděny ručně na brusném smirkovém papíru několika stupňů hrubosti. Pro odbroušení přebytečného materiálu papír typu 300 a pro jemné dobroušení na požadovanou pozici a vyleštění povrchu výbrusu papír typu 2500. Pro leštění výbrusu byla testována také technika využití sklokeramické desky a karborundového prachu (SiC), ale docházelo k přílišnému zanášení broušené plochy zrníčky prachu. Obroušené bločky byly opět zdokumentovány na stereolupě Olympus SZX 12.

Vyleštěné výbrusy byly očištěny, omyty ethanolem (96%) a acetonem a leptány 3% kyselinou chlorovodíkovou (HCl) po dobu 5–14 s (v závislosti na zkoumaném taxonu).

zkratka	chemický název	množství
ERL 4206	dioxid 4-vynilcyklohexenu	3,33 g
DER 736	dipropylenglykol + epichlorohydrin	2,33 g
NSA	nonenylsukcinanhydrid	8,66 g
DMAE	dimethylaminoethanol	0,13 g

Tabulka 2.1: Celkové množství a složení epoxidové vícesložková pryskyřice „Spurr“ firmy SPI CHEMTM použité pro zalévání zubů. Návody a další informace viz http://www.2spi.com/catalog/chem/instructions_spurr_kits.html.

Takto připravené preparáty byly vysušeny a pozlaceny v Laboratoři elektronové mikroskopie Přírodovědecké fakulty UK podle standardního protokolu a dále zpracovávány na rastrovacím elektronovém mikroskopu JEOL JSM-6380LV (SEM) tohoto pracoviště. Jednotlivé výbrusy byly plně dokumentovány při zvětšení 250× nebo 500× (10–40 snímků na jeden výbrus), detaily struktury skloviny byly pořizovány při zvětšení 2000× v podobě sloupců skloviny na předem určených pozicích, obvykle na bázi, středu a vrcholu hrbolku (1–11 snímků na jeden sloupec skloviny).

Pořízená obrazová dokumentace byla dále zpracovávána (skládána a ořezávána) v programu Adobe Photoshop CS5.

Na jednotlivých řezech byly deskriptivně a metricky zohledňovány následující charakteristiky: (a) sklovinový typ (aprismatická, prismatická, sloupcovitá, laminární), (b) tvar prizmat a prismatický typ (kategorie 1, 2, 3 *sensu* Boyde (1976); von Koenigswald & Sander (1997b)), (c) prostorové uspořádání prizmat a jejich orientace (radiální, tangenciální apod.), (d) relativní podíl IPM a (e) charakter jejího uspořádání, (f) změny mikrostruktury skloviny v průběhu amelogeneze (ve směru EDJ-OES) a (g) prostorová distribuce příslušných charakteristik v rámci zubu.

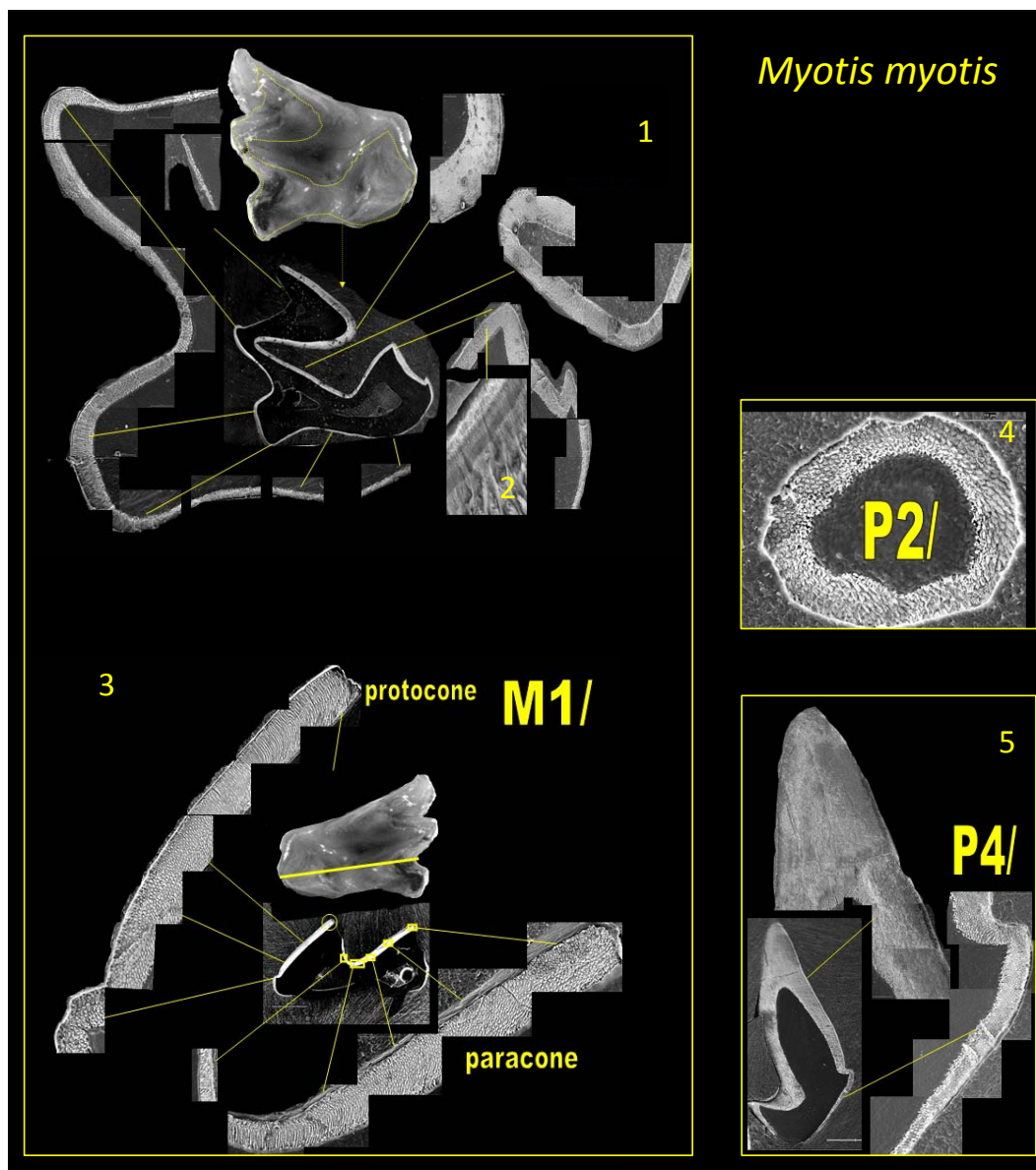
Pro charakteristiku směrových odchylek průběhu prizmat od základních rovin jsou používány pojmy inklinace a deklinace: inklinací je míněn odklon v rovině příčného řezu od roviny kolmé k EDJ – spojnice EDJ-OES (o pozitivní inklinaci hovoříme při odklonu směrem k hrotu, resp. skusnému hřebenu, o negativní při

odklonu směrem opačným), deklinací pak odklon od roviny EDJ kolmé na rovinu příčného řezu.

Všechny sledované proměnné byly měřeny za pomoci volně šiřitelného programu `tpsDig2` (<http://life.bio.sunysb.edu/morph>) na snímcích z elektronového mikroskopu při zvětšení 2000×.

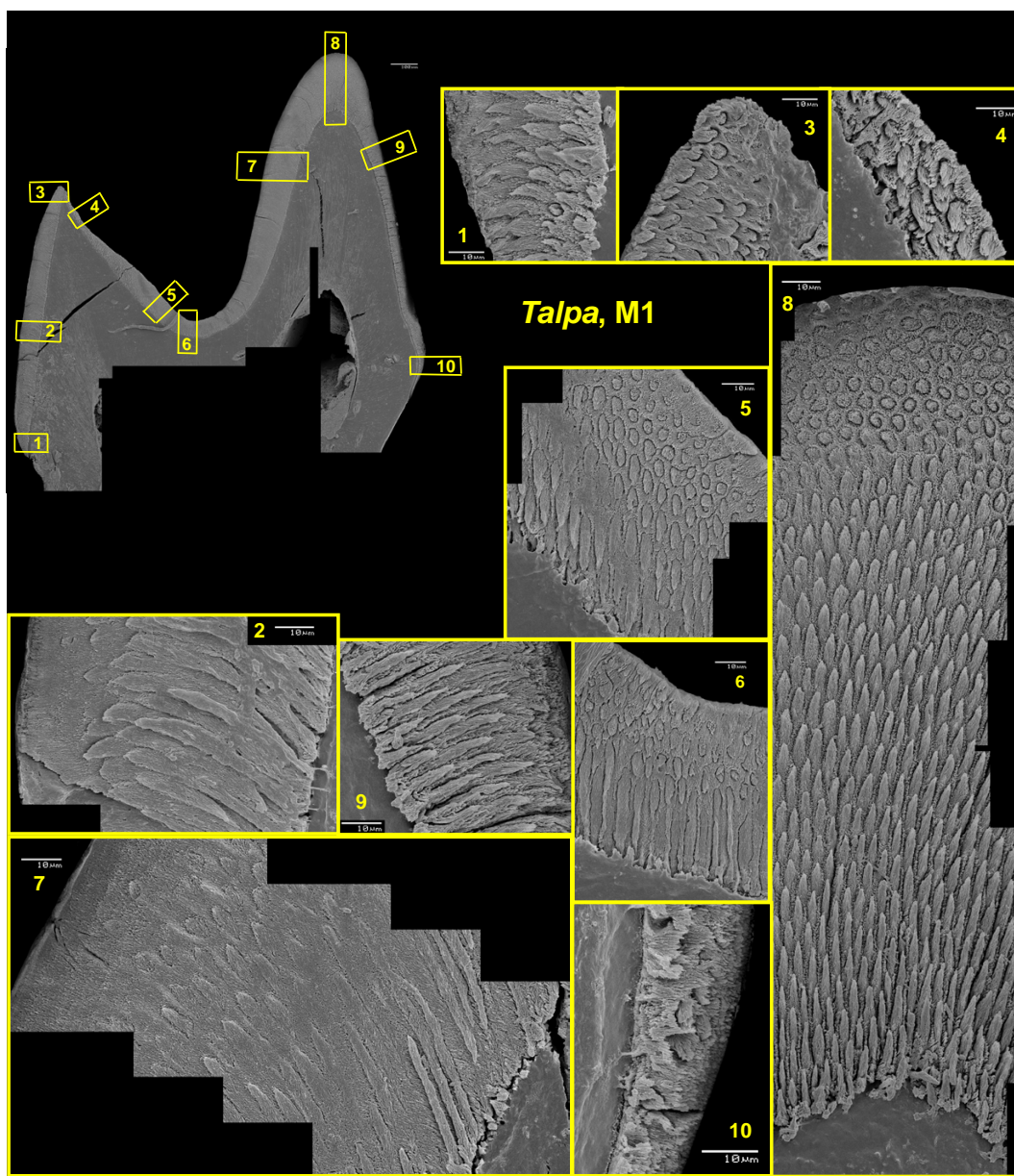
Výsledky

Deskriptivní charakteristiky sklovinového pláště jednotlivých modelových druhů jsou shrnuty v doprovodných textech Tabulí I–XVIII, které pro všechny jednotlivé modelové druhy poskytují synoptickou obrazovou ilustraci poměrů na standardizovaných příčných řezech zkoumaných zubů. Výběr řezů demonstruje poměry na hlavních strukturních elementech tribosfenického zubu (paraconus – paracrista, protoconus – protocrista, metaconus – metacrista a hypoconus – talonová oblast). Poměry v dalších částech zubu (dno fossy, stylární oblast atd.) a charakteristiky prostorových změn sklovinového pláště mimo roviny standardizovaných řezů jsou komentovány v navazujících textových blocích této kapitoly.



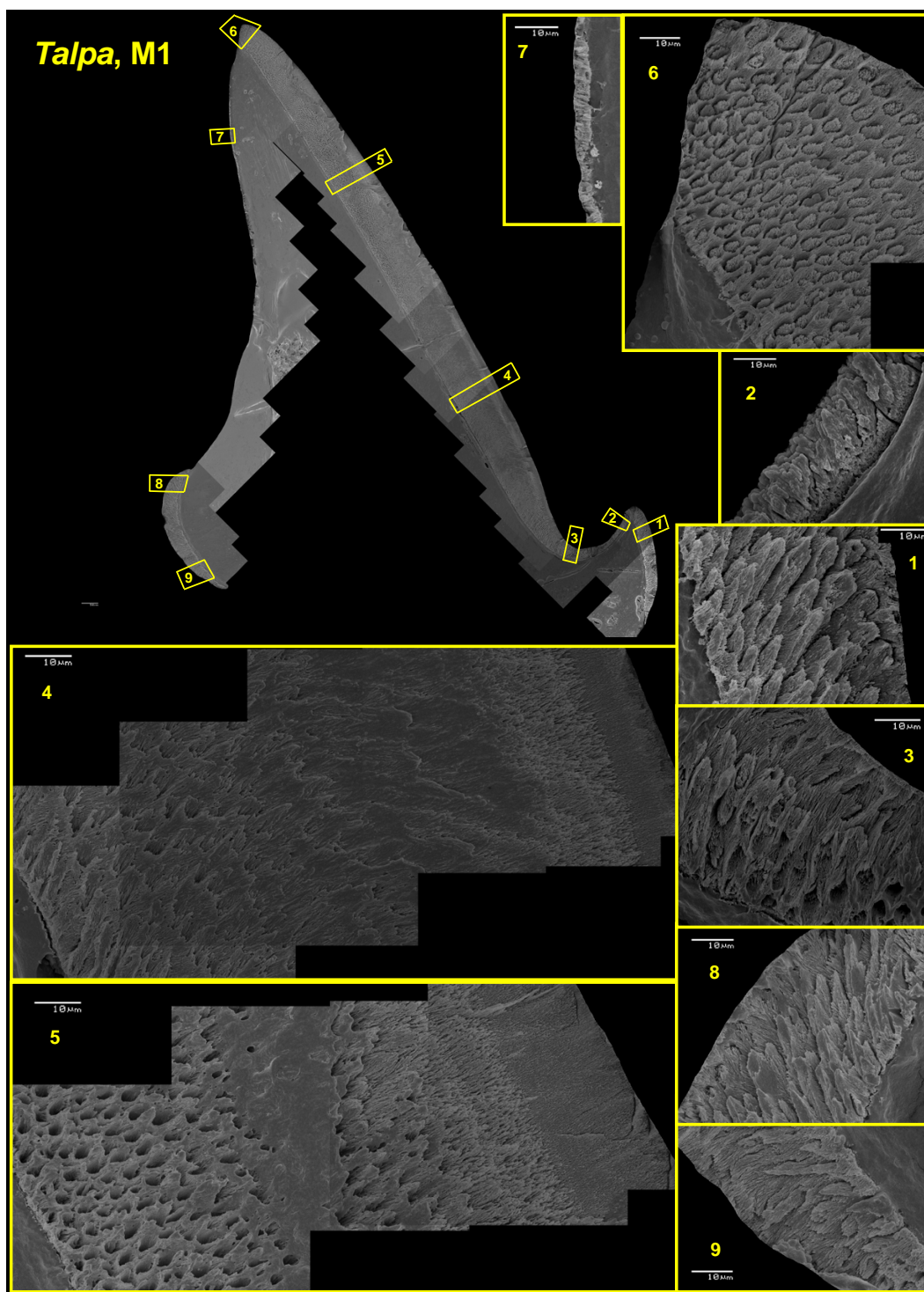
Tabule I: Struktura sklovinového pláště zubů netopýra velkého (*Myotis myotis*). Převzato z nepublikovaných materiálů k Horáček & Špoutil (2012).

TABULE I: **Sklovinový plášť zubů netopýra velkého (*Myotis myotis*), M1, P2 a P4.** (1) – okluzní řez M1: zřetelná heterotopie v síle sklovinového pláště s charakteristickým zesílením v konvexních stěnách hlavních hřebenů a masivní radiální sklovinou v oblasti stylárního ektoflexu. Přes tuto heterotopii je sklovina v celém zubu jednotná co do prismatického typu i prismatického vzoru – jde o důsledně radiální prismata typu 3 *sensu* von Koenigswald & Sander (1997b). V silné sklovině konvexních stěn hřebenů je zřejmý poměrně vysoký podíl IPM a silná vrstva aprismatické skloviny s výraznou laminární vrstevnatostí na povrchu pláště (2). (3) – příčný řez na spojnici paraconus – protoconus: konvexní stěny obou hřebenů nesou shodně velmi silnou radiální sklovinu, avšak výrazně se odlišují sklonem prismatic naznačující odlišnou poziční historii obou hrotů a výrazný laterální pohyb paraconu v závěru amelogeneze. (4) – okluzní řez unicuspidem P2 a (5) příčný řez molarizovaným unicuspidem P4 ukazují shodně silnou radiální sklovinu s nízkým podílem IPM a výraznou pozitivní inklinací vychylující sklon prismatic směrem k hrotu zubu, na P4 pak rovněž zřetelný rozvoj cingulárních výběžků se změnou inklinace prismatic.



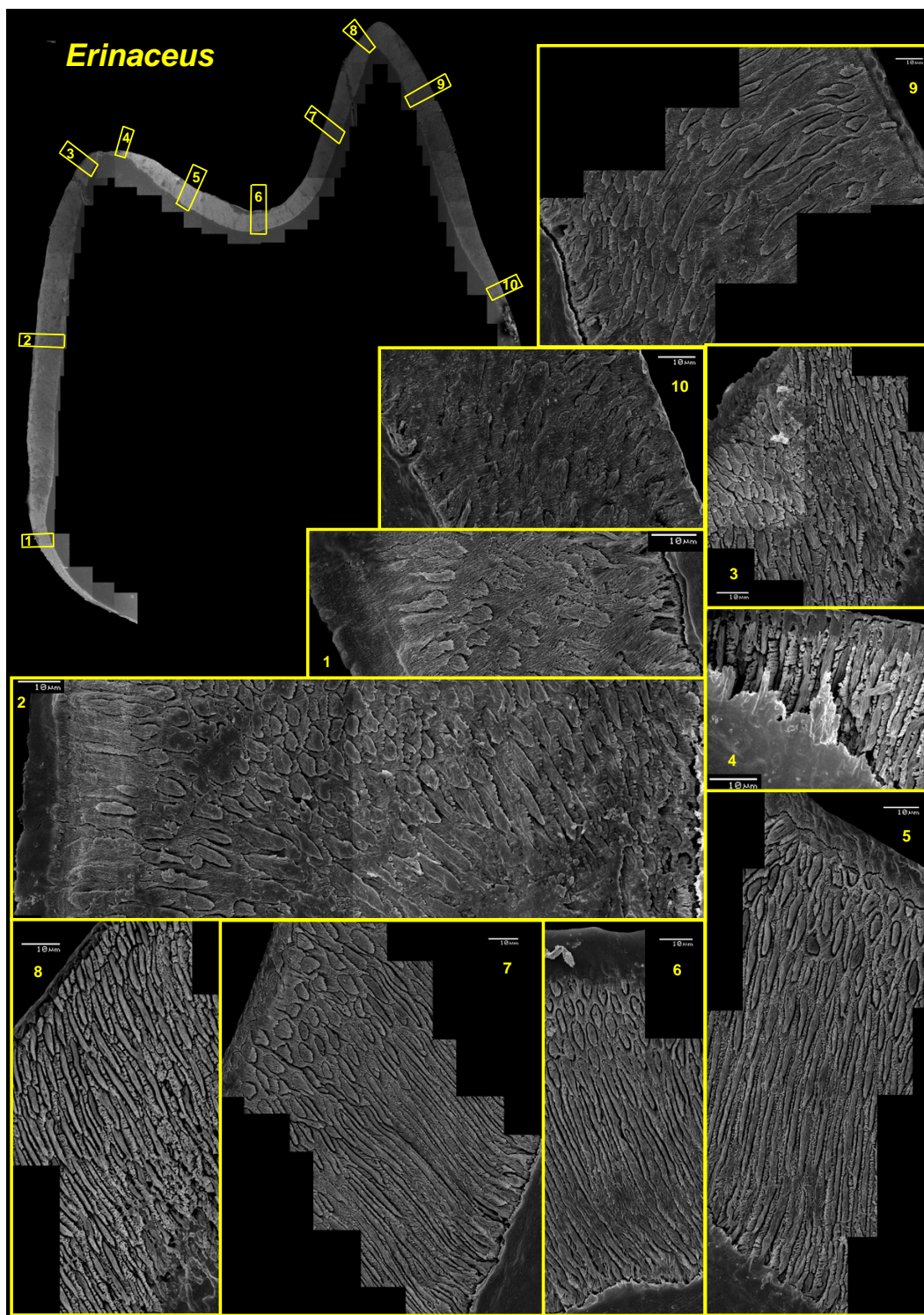
Tabule II: Struktura sklovinového pláště na příčném řezu zubem M1 krtka obecného (*Talpa europaea*) na úrovni parastyl (preparacrista) – protoconus.

TABULE II: Sklovinový plášť M1 krtka (*Talpa europaea*), příčný řez na úrovni parastyl (preparacrista) – protoconus. Shodně s modelovým vzorem je zřejmé zesílení pláště na konvexních (2, 7) a zeslabení na konkávních stěnách (4, 9) až po absenci skloviny na konkávní hraně preprotocristy (3). S výjimkou cingulární oblasti je sklovina důsledně radiální s prismaticy typu 2 (*sensu* Boyde (1976); von Koenigswald & Sander (1997b)) s velmi nízkým podílem IPM a poměrně silnou vrstvou povrchové aprismatické skloviny v centrálních částech konvexních stěn obou hřebenů (2, 7). Nápadně silná je sklovina v apikální části preparacristy (8) s výraznou změnou deklinace prismaticy v závěru amelogeneze zřejmou v celé oblasti paraconálního komplexu (5–8), tj. včetně prostoru fossy (5, 6) naznačující vyšší intenzitu amelogeneze a distální posun v jejím závěru. V cingulární oblasti (10) je patrný nediferencovaný vývoj se sloupcovitou aprismatickou sklovinou odpovídající ancestrálnímu typu synapsidní skloviny (SCE *sensu* Clemens (1997)).



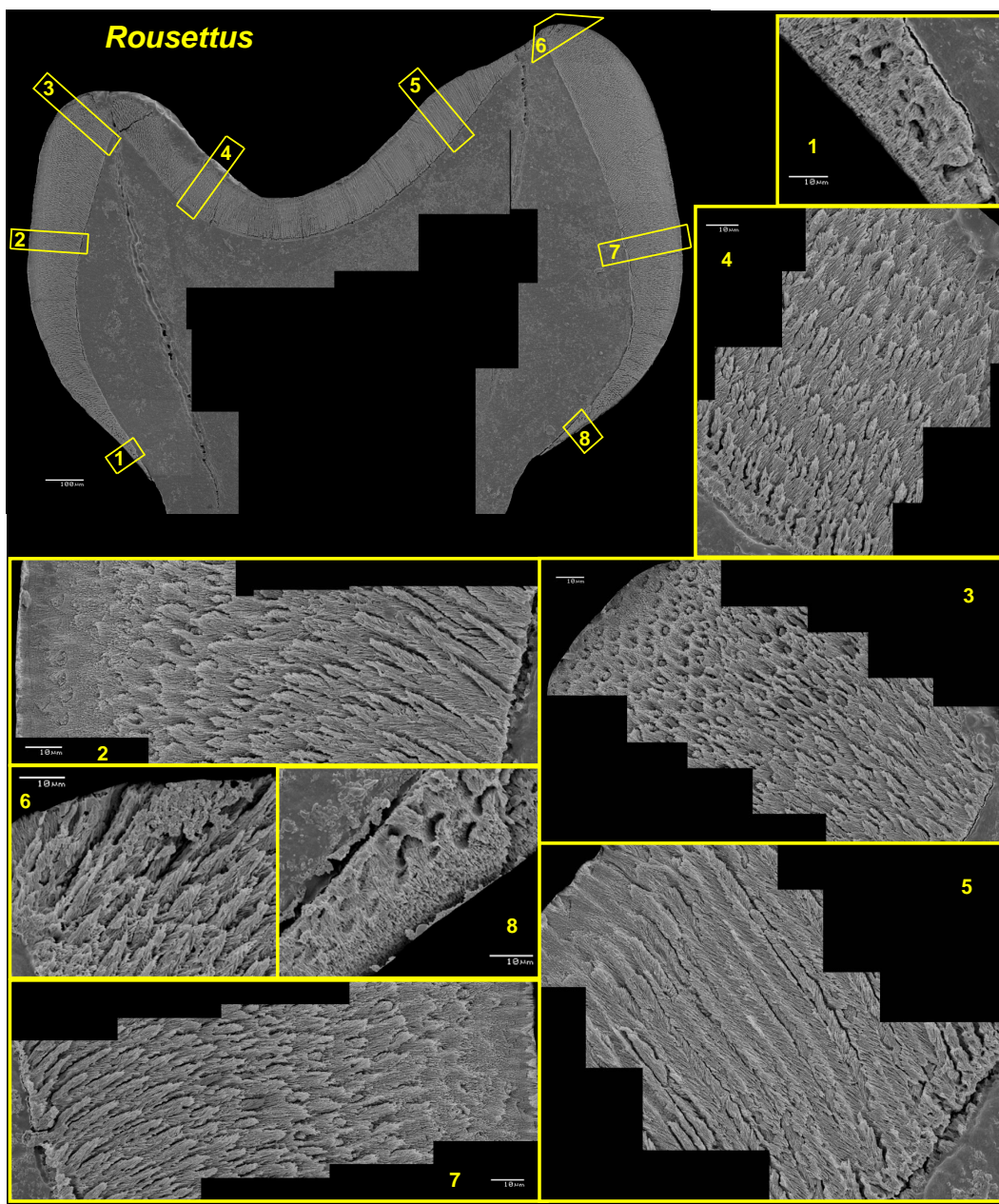
Tabule III: Struktura sklovinového pláště na příčném řezu zubem M1 krčka obecného (*Talpa europaea*) na úrovni metaconus – postprotocrista.

TABULE III: Sklovinový plášť M1 krtka (*Talpa europaea*), příčný řez na úrovni metaconus – postprotocrista. Heterotopie síly pláště v oblasti metaconu dosahuje extrémní úrovně – konvexní stěna nese sklovinu s mocností přes 140 μm (4, 5), konkávní stěna (metaconální fovea) je kryta sloupcovitou aprismatickou sklovinou, strukturně odpovídající SCE dosahující mocnosti pouhých 3 μm (7). Shodně s paraconálním komplexem jde o důsledně radiální sklovinu prismatického typu 2 s výrazně diferencovanými pochvami, podíl IPM je však výrazně vyšší, zejména v apikální části stěny (5, 6). Výraznější je i rozpad prismatické struktury a povrchová vrstva aprismatické skloviny v centrální části stěny (5). Poměrně silná sklovina je i v oblasti metastylu (8, 9), prismata jsou ovšem jen nekompletně diferencována, v bazální části (9) odpovídá sklovina spíše SCE vzoru. Patrná je rovněž výrazná změna inklinace (srovnej 8 a 9). Zřetelně odlišné je uspořádání skloviny v oblasti protoconu (1–3): prismata jsou výrazně silnější (4,5 μm vs. 2,8 μm v metaconálním komplexu) a odpovídají spíše typu 3 *sensu* Boyde (1976); von Koenigswald & Sander (1997b), rovněž podíl IPM je zde zřetelně nižší.



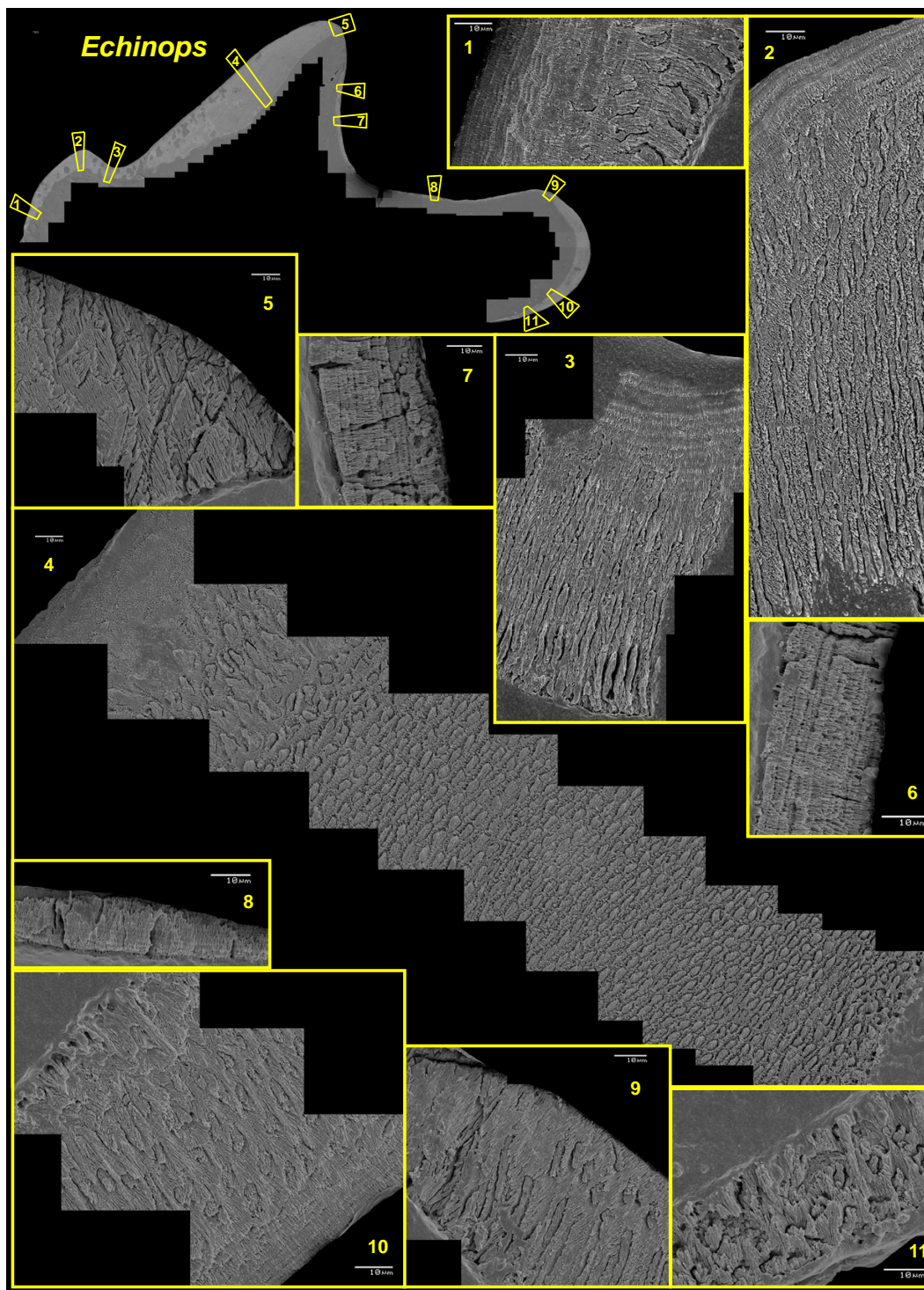
Tabule IV: Struktura sklovinového pláště na příčném řezu zubem M1 ježka východního (*Erinaceus concolor*) na úrovni postparacrista – postprotocrista.

TABULE IV: Sklovinový plášť M1 ježka (*Erinaceus concolor*), příčný řez na úrovni postparacrista – postprotocrista. Euthenomorfni modifikace tribosfenického vzoru s výrazně omezenou heterotopií sklovinového pláště. Zeslabení skloviny na konkávních stěnách hřebenů je patrné pouze v apikální oblasti protocristy (4). Konkávní stěna paracristy (paraconální fovea) je naopak kryta v celé ploše velmi silnou sklovinou (9, 10). Ta má stejně jako sklovina konvexní stěny protoconu (2, 3) charakter kompaktní prismatické skloviny typu 3 s plochým tvarem prismet a poměrně velký podílem IPM, patrná je přítomnost multiseriálních HSB (9). Na rozdíl od protoconální stěny, kde je patrná silná pozitivní inklinace (2, 3), nasvědčující výraznému apikálnímu růstu primordia v této oblasti, inklinace v oblasti fovey je spíše negativní (9) – embryonální diferenciace v této oblasti je zjevně soustředěna spíše do souběžného zesilování sklovinového pláště. Zcela odlišný a vysoce specifický je charakter sklovinového pláště oblasti konvexní stěny paraconu a fossy (5–8). Nápadné je zde především velmi kompaktní organizace radiálních prismet (typu 2) s uniseriálními interprismatickými pochvami a zřetelnými anastomózami v závěru amelogeneze, především v apikální oblasti paraconu (8). Ve dně fossy je závěr amelogeneze charakterizován výraznou změnou deklinace (laterální posun indikující rozšiřování primordia v této oblasti) i změnou charakteru prismet (typ 3) a zvýšením podílu IPM. Povrchová vrstva aprismatické skloviny je obecně jen velmi slabá (2–3 μm), poněkud silnější je pouze v oblasti fossy (7–15 μm) – (5–7).



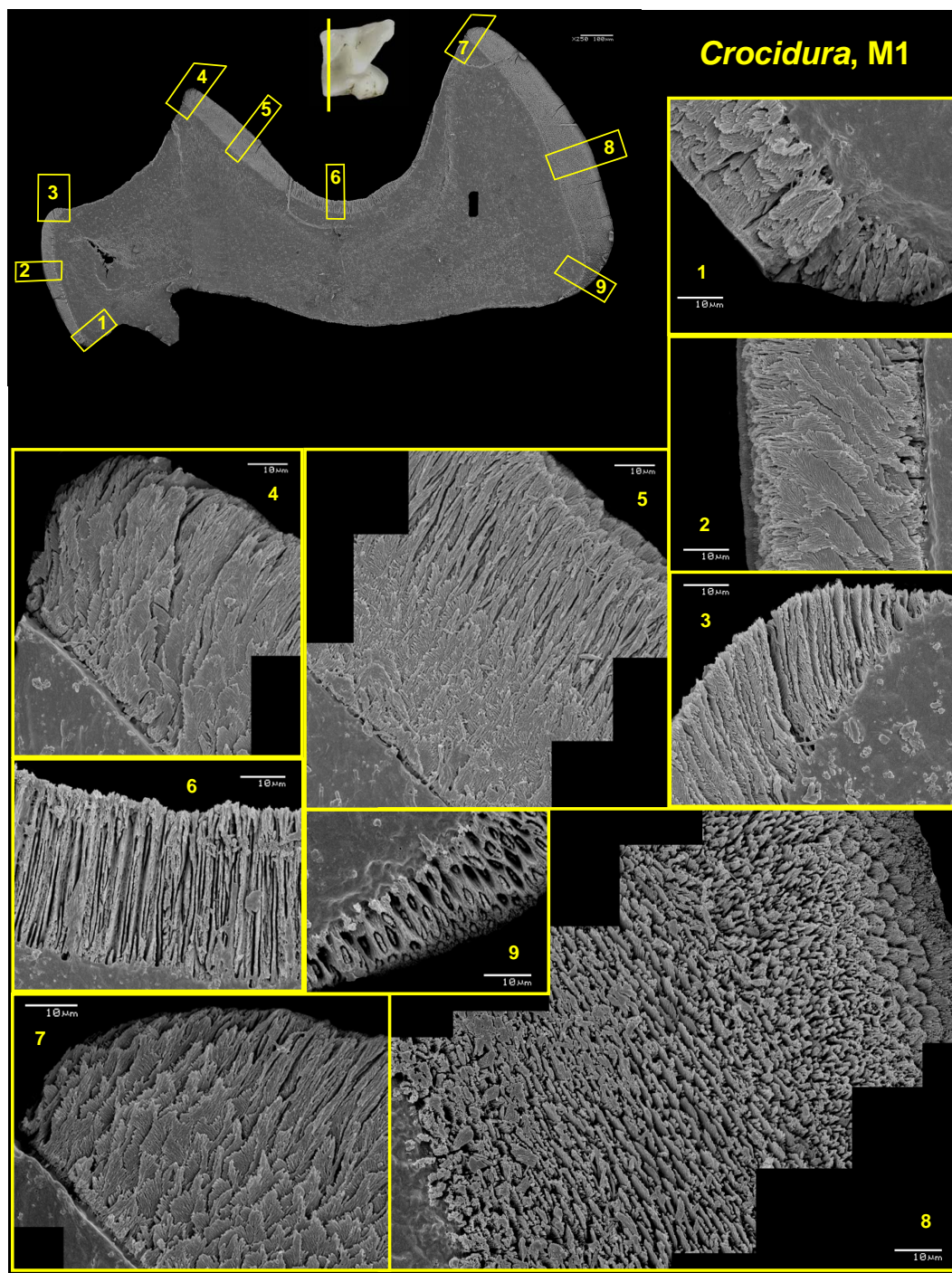
Tabule V: Struktura sklovinového pláště na příčném řezu zubem M1 kaloně egyptského (*Roussetus aegyptiacus*) na úrovni paraconus – protoconus.

TABULE V: Sklovinový plášť M1 kaloně (*Rousettus aegyptiacus*), příčný řez na úrovni paraconus – protoconus. Vnější morfologie stoličky kaloně je zcela odlišná od tribosfenického vzoru, představuje miskovitý útvar s okrajovými hranami na bukální a palatální stěně korunky, homologizace jednotlivých struktur s topografickými jednotkami tribosfenického vzoru je obecně velmi nejistá. Dokumentovaný řez, vedený v mesiální třetině zubu, ukazuje masivní zesílení skloviny laterálních stěn jak v bukální (paraconální?) oblasti (2, 3), tak v palatální (protoconální) části korunky (7), dosahující zde mocnosti 180–200 μm . V celém plášti jde však striktně o radiální sklovinu prismatického typu 3 s poměrně vysokým podílem IPM, histologicky odpovídajícím poměrům u netopýrů s tribosfenickými stoličkami (srv. TABULE I). V centrální části stěn je patrná i povrchová vrstva aprismatické skloviny (2, 4, 7). V oblasti protoconální hrany je dobře patrné i zeslabení, resp. absence, skloviny na vnitřním okraji hrany odpovídající konkávní stěně protocristy (6). Poněkud odlišná je stavba skloviny v oblasti fossy (4, 5) s kompaktním uspořádáním prismať a redukcí IPM.

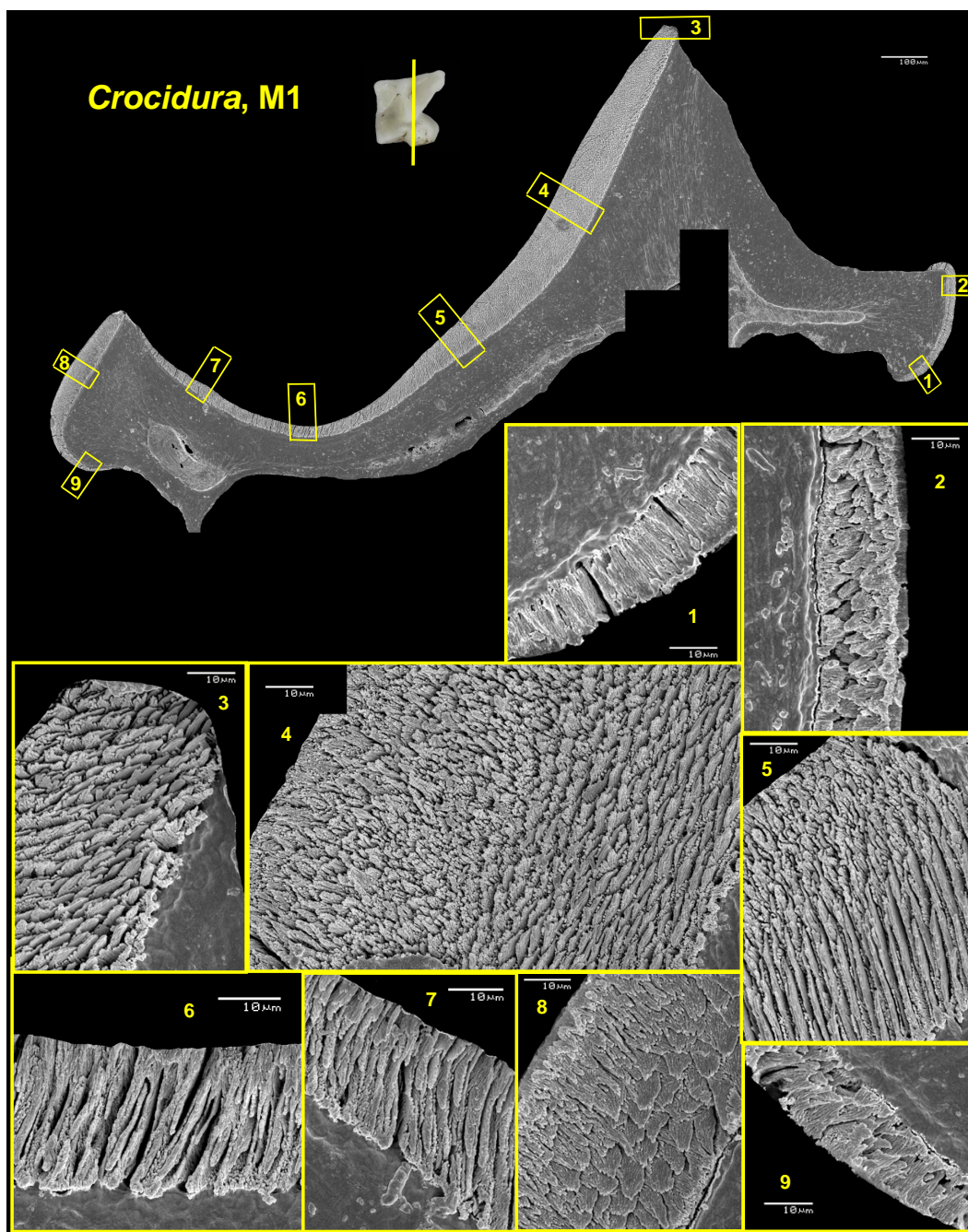


Tabule VI: Struktura sklovinového pláště na příčném řezu zubem M1 bodlína Telfairova (*Echinops telfairi*) na úrovni paraconus – protoconus.

TABULE VI: Sklovinový plášť M1 tenreka (*Echinops telfairi*), příčný řez na úrovni paraconus – protoconus. Přes značné odlišnosti v topografické stavbě zubu (absence metaconálního komplexu, nízká diferenciacce protoconu) vykazuje zalambdodontní stolička tenreka v uspořádání sklovinového pláště jisté shody s poměry u forem s dilambdodontním tribosfenickým vzorem. V první řadě je zřejmé masivní zesílení skloviny na konvexní stěně paracristy dosahující zde mocnosti až 360 μm (4). Paraconální fovea, představující podstatnou část okluzního povrchu zubu, je kryta jen slabou vrstvou aprismatické skloviny mocnosti 8–15 μm (8), přecházející ve strmé konkávní stěně paracristy do nápadně laminované série s mocností 30–35 μm (6, 7). Výrazná laminace je patrna i v poměrně silně vrstvě povrchové aprismatické skloviny v prostoru protoconálního komplexu a fossy (2, 3) a ve stylární oblasti (10). Stavba aprismatické skloviny ve dně fovey (8) a na bázi korunky (1, 11) je sloupcovitá, rámcově odpovídající SCE. S těmito výjimkami tvoří sklovinový plášť typicky prismatická radiální sklovina, jejíž histologická stavba vykazuje však mimořádně výraznou heterotopii. Stylární oblast kryje sklovina s prismatickým typem 3 a vysokým obsahem IPM bez výraznějších známek amelogenetických pohybů (9, 10). Protoconální komplex včetně fossy nese velmi kompaktní radiální sklovinu prismatického typu 2 s lamelárními interprismatickými pochvami zcela bez známek inklinace a laterálních pohybů (2, 3). Konvexní stěna paracristy (4) vykazuje ovšem velmi členitou a komplexní stavbu: (a) zhruba tři čtvrtiny mocnosti tvoří bazální komplex kompaktní prismatické skloviny typu 2 s lamelární IPM, histologicky odpovídající sklovině protoconálního komplexu, zde ovšem s důsledně tangenciálním průběhem prismatické stěny. Tato situace naznačuje excesivní palatální expanzi paraconálního komplexu v průběhu podstatné části zubní morfogeneze. (b) Závěrečnou fází amelogeneze však charakterizuje produkce radiální prismatické skloviny typu 3 plynule přecházející do (c) sekrece kompaktní povrchové aprismatické skloviny, zde bez lamelární struktury.

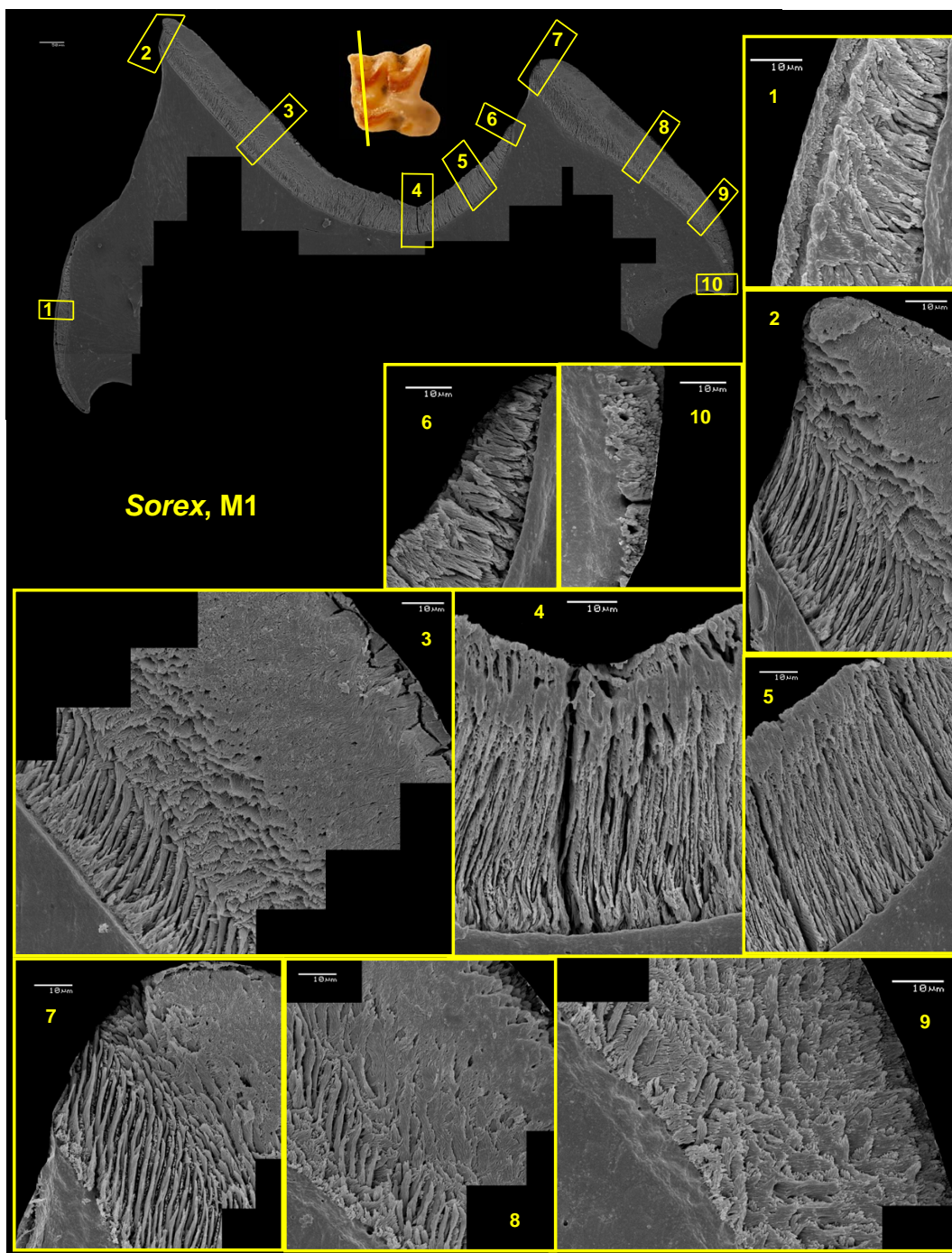


Tabule VII: Struktura sklovinového pláště na příčném řezu zubem M1 bělozubky bělobřiché (*Crocidura leucodon*) na úrovni paraconus – protoconus.



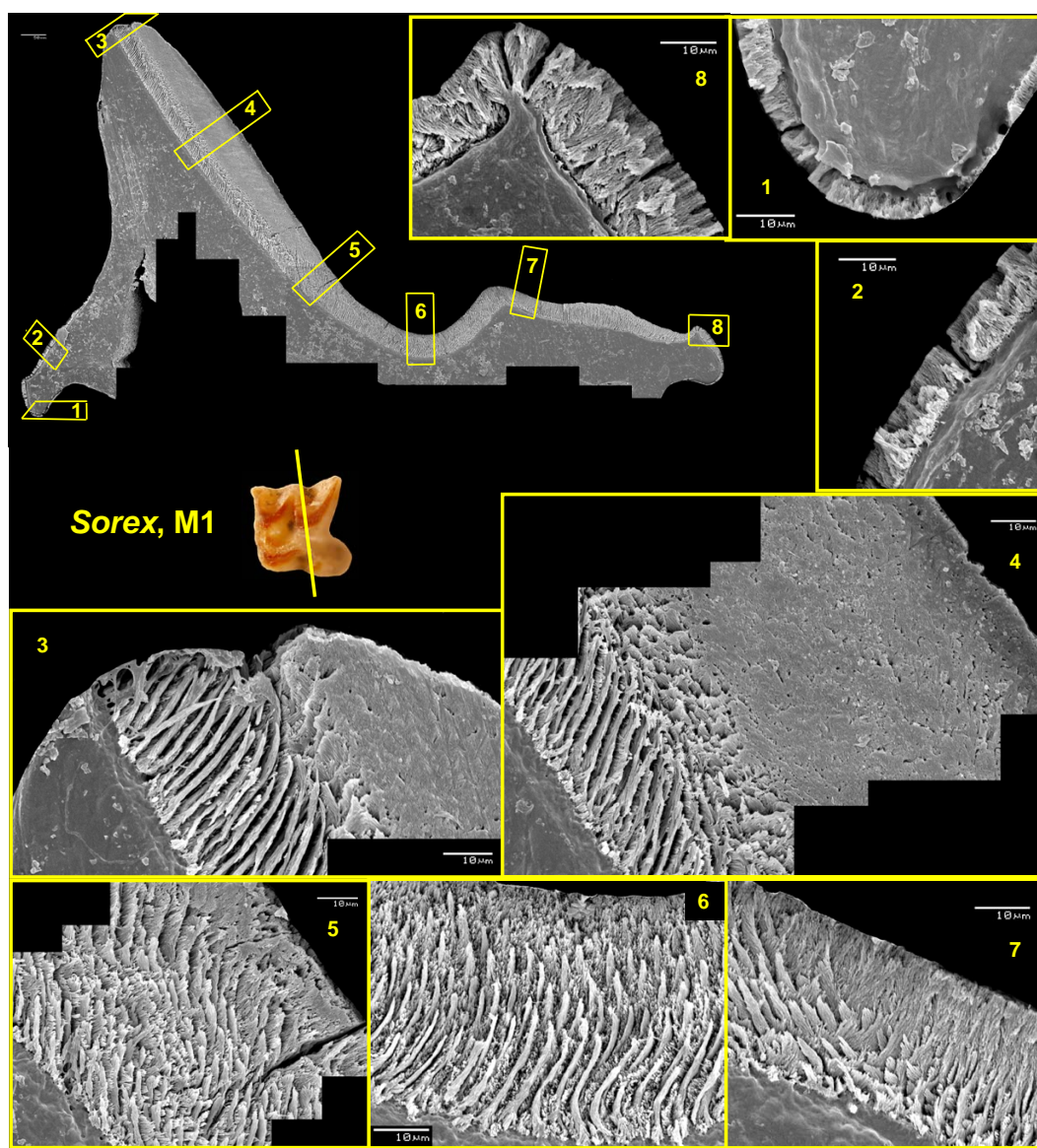
Tabule VIII: Struktura sklovinového pláště na příčném řezu zubem M1 běložubky bělobříché (*Crocidura leucodon*) na úrovni metaconus – hypoconus.

TABULE VIII: Sklovinový plášť M1 bělozubky (*Crocidura leucodon*), příčný řez na úrovni metaconus – hypoconus. Stěna a hrana metaconálního komplexu (3, 4), největší struktury zubu, vykazují uspořádání skloviny rámcově odpovídající poměrům na protoconu (srv. TABULE VII): kompaktní tangenciální sklovina prismatického typu 1 jako výchozí typ (jediný na hraně hřebene – 3), ve stěně (4) doplněný o navazující přechodovou vrstvou s rozpadem lamelární struktury a následně ukládanou radiální sklovinu s vysokým podílem IPM v závěru amelogeneze. Analogicky, směrem k bázi stěny (5) přechází přechodová vrstva do husté radiální skloviny, souvisle pokrývající dno talonu (6, 7). Podobná sekvence je zřejmé i v pokryvu konvexní stěny hypoconu (8): bazální tangenciální sklovina přechází v závěru amelogeneze do anastomózujících radiálních prismatických překrytých slabou (ca 2 μm) vrstvou povrchové aprismatické skloviny. Metaconální fovea je bez sklovinového krytu, stěnu metastylu (1, 2) pokrývá slabá (ca 15 μm) vrstva prismatické skloviny typu 3.



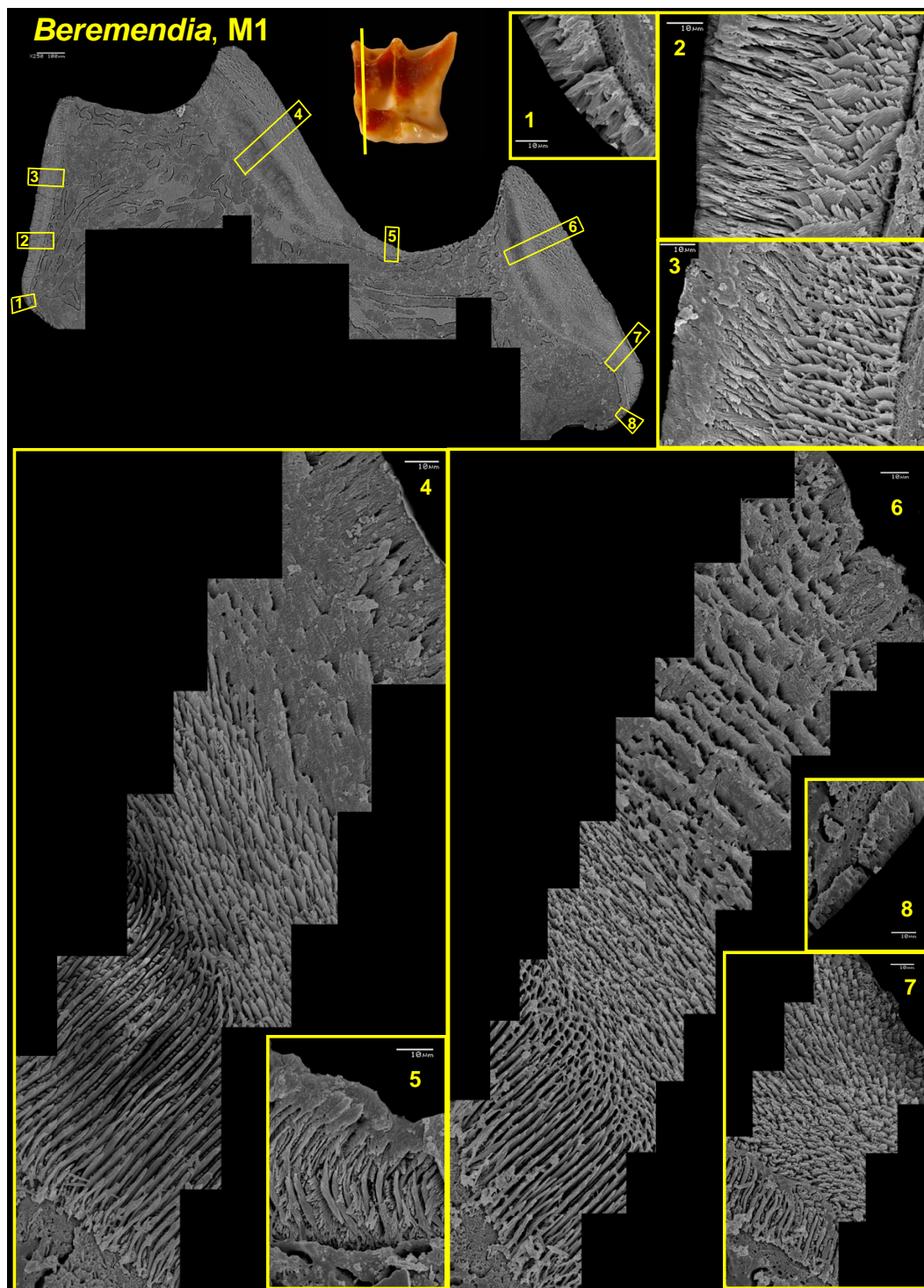
Tabule IX: Struktura sklovinového pláště na příčném řezu zubem M1 rejska obecného (*Sorex araneus*) na úrovni paraconus – protoconus.

TABULE IX: Sklovinový plášť M1 rejska (*Sorex araneus*), příčný řez na úrovni paraconus – protoconus. Heterotopie síly skloviny plně rozvinuta, konvexní stěny se silnou sklovinou, konkávní hrany bez skloviny. Ve shodě s poměry u *Crociodura leucodon* je úprava skloviny v rámci celého zubu jednotná, převládá prismatický typ 1 s výraznou lamelární strukturací, takřka bez IPM. V orientaci prismatické a postupem amelogeneze se ovšem poměry obou druhů radikálně odlišují. Výchozí uspořádání, která nacházíme v bazální části sklovinového pláště nad EDJ, je u *Sorex araneus* hustá radiální sklovina, která kryje v poměrně značné mocnosti (ca 50 μm) rovněž dno fossy – zde s velmi úzkými uniseriálními prismaty (šířka ca 1 mikrometr) a s četnými anastomózami (4, 5). Ve stěnách i hranách konvexních stěn (2, 3, 7, 8) tvoří tato bazální vrstva zhruba třetinu mocnosti a plynule přechází do středové polohy tangenciální skloviny s nevýraznou deklinací na protoconu (8) vzrůstající apikálním směrem (7), resp. silnou deklinací nasvědčující laterálnímu pohybu na paraconu (2, 3). Uvedená středová poloha přechází plynule do vrstvy kompaktní sklovinové hmoty bez prismatické struktury charakterizované železitou mineralizací, jež propůjčuje příslušným částem zubu typické červené zbarvení (2, 3, 7, 8). Báze korunky (stěna parastyly a báze protoconálního komplexu) je kryta lamelární sklovinou tangenciální orientace s nevýraznou deklinací a zřetelnou vrstvou povrchové aprismatické skloviny (1, 9).



Tabule X: Struktura sklovinného pláště na příčném řezu zubem M1 rejska obecného (*Sorex araneus*) na úrovni metaconus – hypoconus.

TABULE X: Sklovinový plášť M1 rejska (*Sorex araneus*), příčný řez na úrovni metaconus – hypoconus. Silný sklovinový plášť konvexní stěny metaconidového komplexu (100 μm), metaconální fovea bez skloviny, v cingulární bázi s nediferencovanou sloupcovitou sklovinou (typu SCE) mocnosti 10 μm (1, 2). Shodně s poměry paraconu (TABULE IX) apikálním směrem přechodová poloha s rozpadem lamelární struktury prismatických hran metacristy (3) charakterizuje ostré rozhraní bazální radiální skloviny a aprismatické kompaktní skloviny s železitou mineralizací. V centrální části stěny (4) dosahuje tato povrchová vrstva více než poloviny celkové mocnosti sklovinového pláště. Směrem k bázi stěny (5) mizí, dno talonu (6) je kryto radiální sklovinou s rozptýlenou IPM, s inklinací prismatických hran k hřebenu hypoconu, analogicky jako na jeho palatální stěně (7), kde bazální radiální sklovina je překryta povrchovou vrstvou sloupcovité aprismatické skloviny, která pokrývá i palatální cingulární okraj hypoconálního komplexu (8).

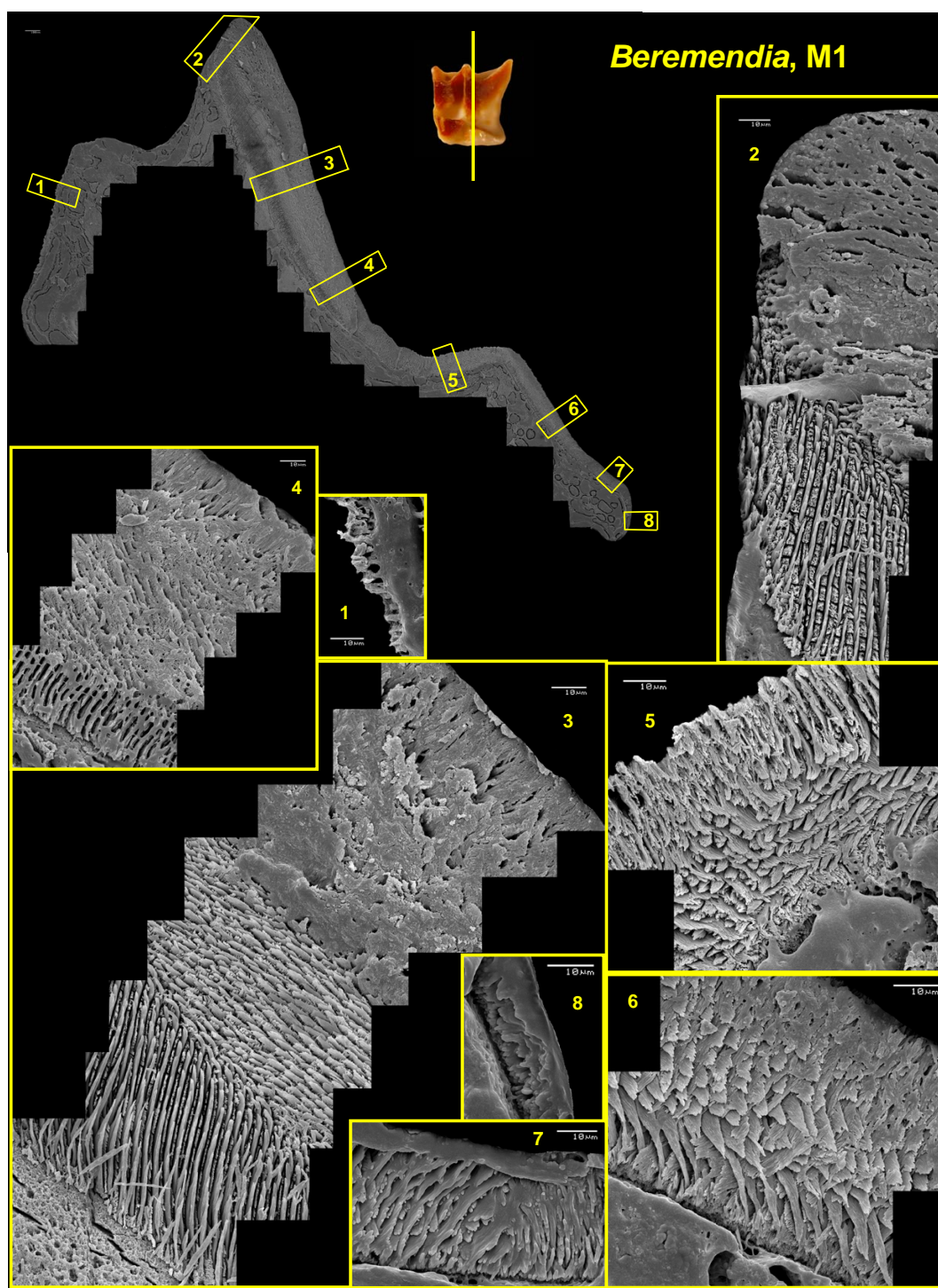


Tabule XI: Struktura sklovinového pláště na příčném řezu zubem M1 druhu *Beremendia fissidens* na úrovni paraconus – protoconus.

TABULE XI: Sklovinový plášť M1 rejska (*Beremendia fissidens*), příčný řez na úrovni paraconus – protoconus. Heterotopie síly skloviny plně rozvinuta, konvexní stěny se silnou sklovinou, konkávní hrany bez skloviny. Sklovinový plášť konvexních stěn dosahuje značné mocnosti (paraconus 280 μm , protoconus 350 μm), v základních rysech odpovídá poměrům u *Sorex araneus* (srv. TABULE X), včetně převládajícího prismatického typu 1, diferenciací jednotlivých histologických typů skloviny i komplexitou jejich prostorového uspořádání však poměry jiných srovnávaných forem výrazně překračuje. Prismata bazální radiální skloviny jsou důsledně oddělena, bez anastomóz, změna jejich orientace na rozhraní přechodové zóny (deklinací stočení 90°) je velmi ostrá, nicméně bez přerušování kontinuity jednotlivých prismatic (4). Změna orientace prismatic bazální vrstvy je patrná i ve sklovinovém plášti bukální stěny parastyly (2, 3). Oproti paraconu i protoconu jsou zde však výrazně širší mezery mezi jednotlivými prismaty, jejich výplň má tu charakter nikoliv rozptýlené uniseriální IPM (jako v případě paraconu a protoconu – 4, 6, 7), ale lamelárních prismatic tangenciálního průběhu. Strukturně odpovídá toho uspořádání základnímu dekusačnímu vzoru uniseriální HSB *sensu* von Koenigswald & Sander (1997a); Martin (1997). Tendence k tomuto uspořádání bazální radiální skloviny jsou zřejmé i v zeslabeném sklovinovém krytu mesiálního okraje fossy (5).

Přechodová vrstva kompaktní tangenciální skloviny ve středové poloze stěn paraconu a protoconu (4, 6) je charakterizována ostře oddělenými prismaty typu 1 téměř kruhového průřezu (průměr 2–3 μm), takřka bez IPM, na protoconu s četnými laterálními anastomózami (6). Na tuto polohu nasedá poměrně ostře komplex rozvolněných lamelárních prismatic tangenciálního průběhu (výrazně protáhlého průřezu: 2–3 $\mu\text{m} \times 10$ –50 μm) s četnými vícesměrnými anastomózami, tvořící svrchní třetinu sklovinového pláště konvexních stěn. Desintegrace pravidelné prismatické struktury v této zóně souvisí patrně s masivní železitou mineralizací, která je zdrojem velmi intenzivní pigmentace konvexních stěn zubu. Na nepigmentovaných spodních úsecích stěn tato poloha zcela chybí (7), zatímco v úrovni hran příslušných hřebenů mizí přechodová střední poloha. Sklon prismatických lamel na protoconu se nápadně liší od poměrů paraconu extrémní deklinací naznačující výrazný laterální pohyb primordia protoconu v průběhu amelogeneze této polohy. Nevýrazná poloha povrchové aprismatické skloviny je patrná ve stěně

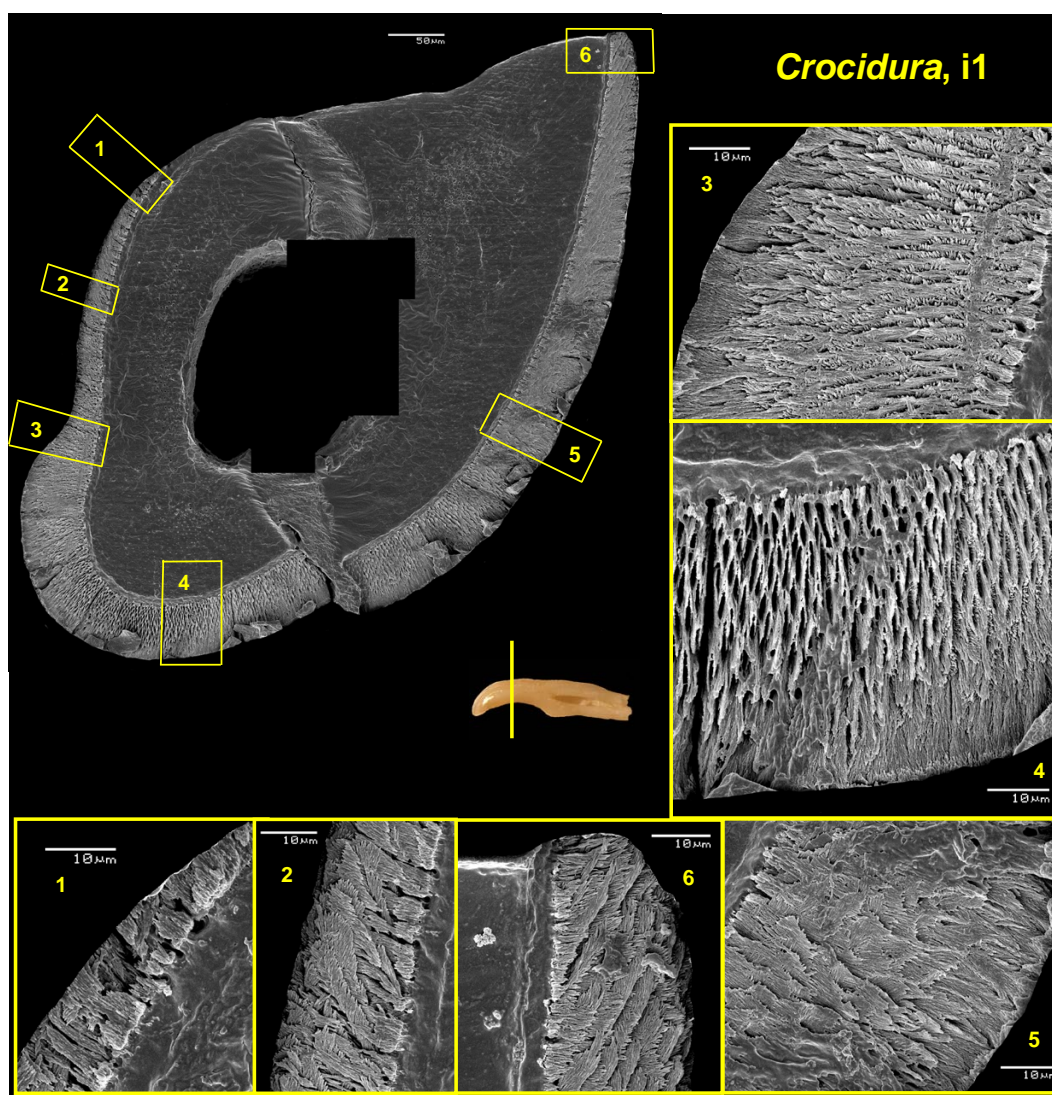
paraconu (4) a v oblasti hrany parastyly (3), ve stěně protoconu chybí. Cingulární báze zubu (1, 8) nese nediferencovanou sloupcovitou sklovinu plynule přecházející do bazální radiální skloviny stěny protoconu, resp. parastyly (2, 7).



Tabule XII: Struktura sklovinového pláště na příčném řezu zubem M1 druhu *Beremendia fissidens* na úrovni metaconus – hypoconus.

TABULE XII: Sklovinový plášť M1 rejska, *Beremendia fissidens*, příčný řez na úrovni metaconus – hypoconus.

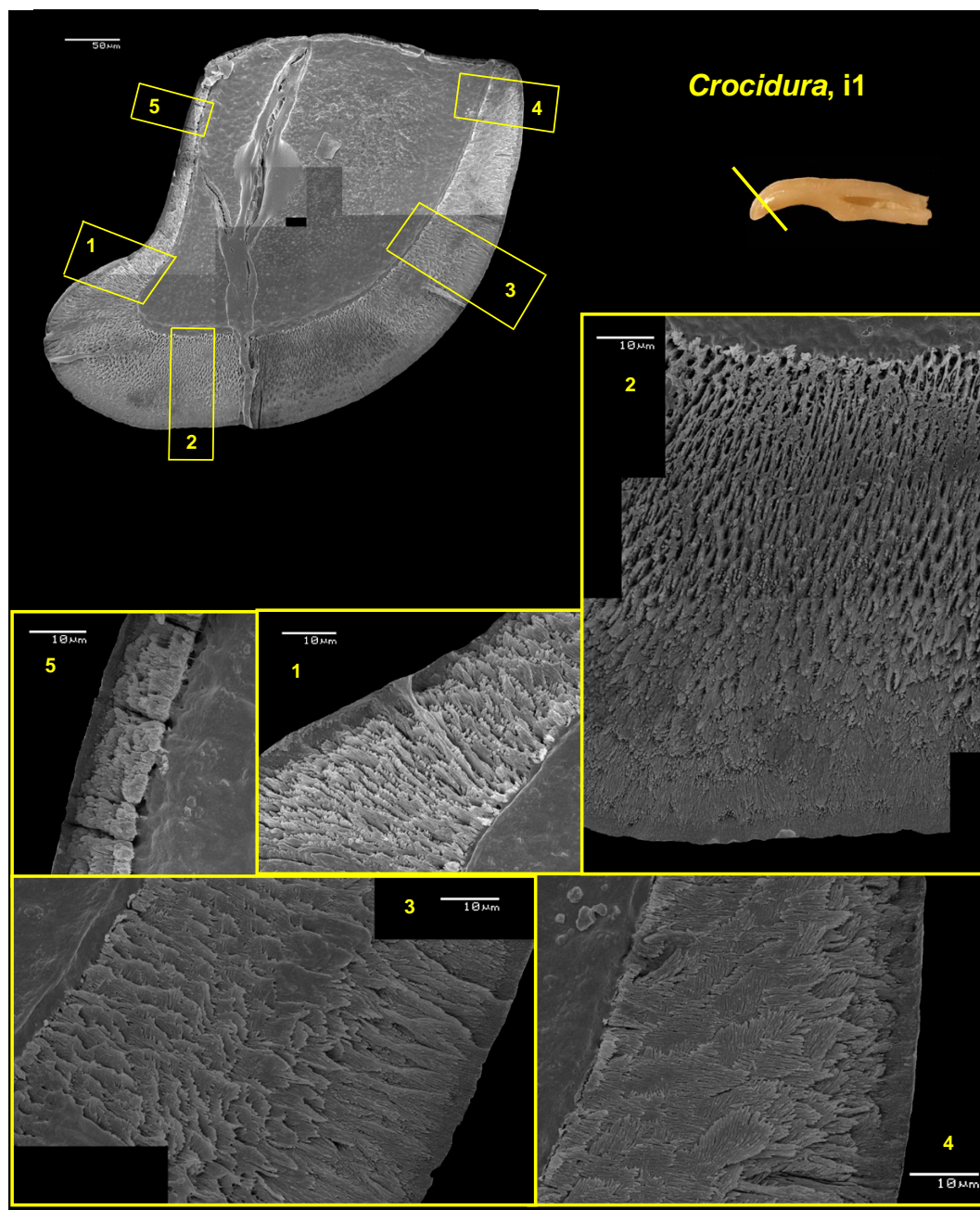
Uspořádání sklovinového pláště metaconu odpovídá situaci popsané výše (TABULE XI) u paraconu, metaconální fovea je bez sklovinového krytu. Ve spodním úseku konvexní stěny (4) takřka chybí přechodová poloha tangenciálních prismatic, povrchová vrstva aprismatické skloviny vykazuje histologické charakteristiky SCE. Velmi specifickou architekturu vykazuje poměrně silný (60 μm) sklovinový plášť mesiálního okraje talonu (5): bazální radiální prismata s dramaticky se měnící inklinací přecházejí do polohy složitě zprohýbaného komplexu uniseriálních HSB s dokonalou diferenciací jednotlivých prismatic a pravidelnou dekusací alternujících prismatických jednotek. V úrovni svrchní třetiny pláště nasedá na tuto polohu poměrně ostře agregace úzkých radiálních prismatic s četnými anastomózami a zvýšeným podílem rozptýlené IPM.



Tabule XIII: Struktura sklovinového pláště na příčném řezu zubem i1 bělozubky bělobří-
ché (*Crocidura leucodon*) v úrovni centrální části korunky.

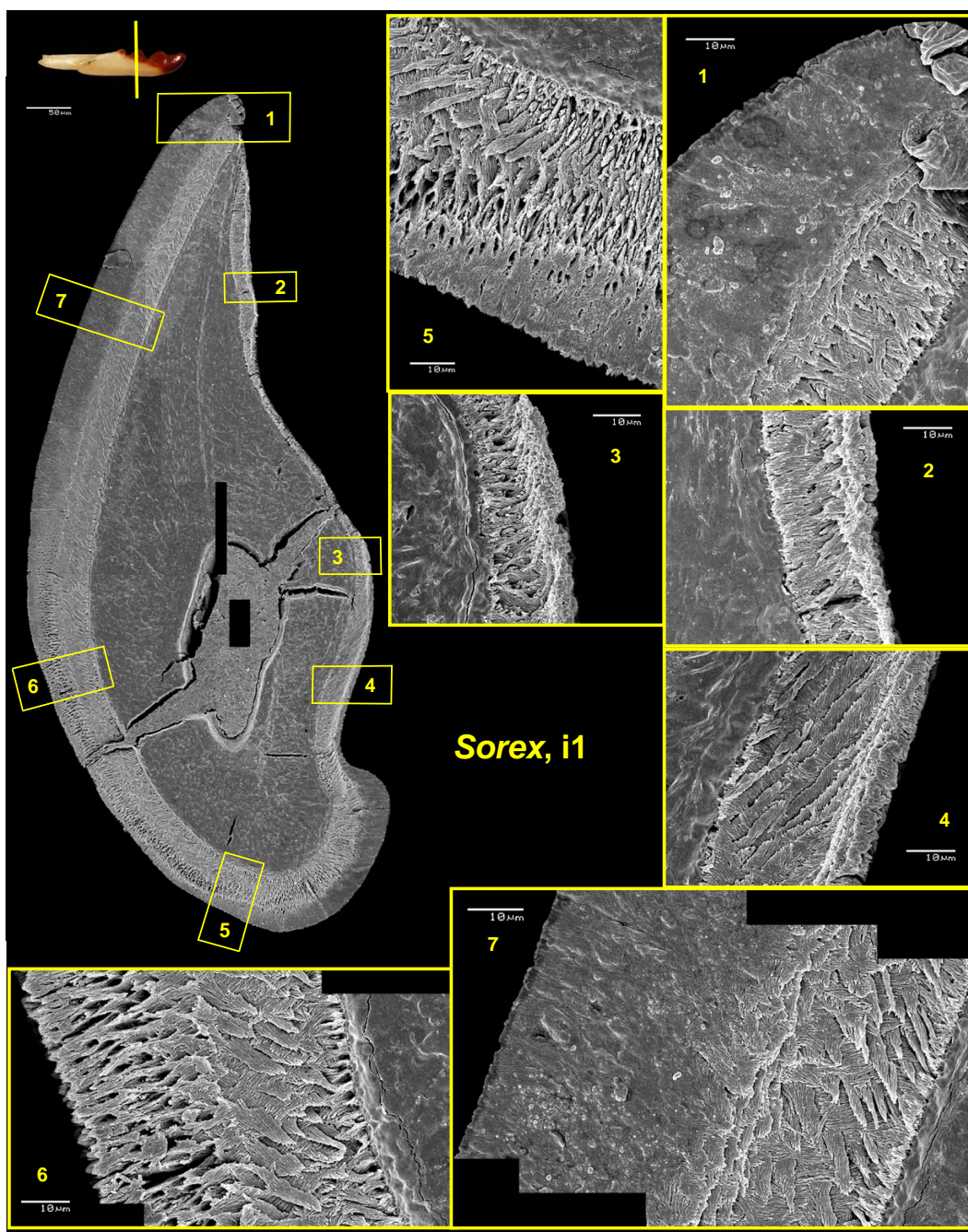
TABULE XIII: Sklovinový plášť i1 bělozubky, *Crocidura leucodon*, příčný řez v úrovni centrální části korunky. Hákovitý zub široce rhomboidního průřezu se silnou sklovinou na ventrální a labiální stěně (45–60 μm) na ventrolinguální hraně korunky přecházející ostrým zúžením (3) do slabé skloviny linguální stěny. Linguální stěna (4) je kryta tenkou vrstvou skloviny (8–25 μm), plynule se zeslabující směrem k široké okluzní facii zubu (1, 6), kde je sklovinový kryt omezen na nezřetelný film aprismatické skloviny (ca 2–3 μm). Střížná okluzní hrana zubu je tak charakterizována silnou sklovinou na labiální stěně a funkční absencí skloviny na linguální facii hrany (6). Sklovina je prismatická, poměrně hustá, prismatického typu 1, s dosti vysokým podílem IPM, jejíž krystality jsou orientovány příčně k průběhu prismat (3) seskupených na linguální stěně do souvislých lamelárních prismat tangenciální orientace (2). V oblasti záhybu a na ventrální straně zubu (3, 4) vykazují prismata jednoznačně radiální průběh, na labiální stěně převládá tangenciální orientace (5) s výrazným nárůstem inklinace směrem ke střížné hraně zubu (6).

Na ventrální straně zubu je v povrchové třetině pláště patrný přechod od prismatické organizace k sloupcovitému aprismatickému uspořádání (4), přecházejícímu v oblasti záhybu (3) do souvislé povrchové polohy kompaktní aprismatické skloviny (5–10 μm).



Tabule XIV: Struktura sklovinného pláště na příčném řezu zubem i1 bělozubky bělobříché (*Crocidura leucodon*) v úrovni špičky zubu.

TABULE XIV: Sklovinový plášť i1 bělozubky, *Crocidura leucodon*, příčný řez v úrovni špičky zubu. Špička zubu je široce rhomboidního průřezu, oproti střední části je sklovina na ventrální a labiomesiální stěně výrazně zesílena (50–80 μm). Naopak na linguální a okluzním povrchu zubu je sklovina oproti centrální části zubu zřetelně zeslabena (8–15 μm). Histologicky je sklovina zesílené části pláště oproti centrální části zubu charakterizována nižším podílem IPM a celkem jednotnou stavbou, jde o hustě uspořádaná lamelární prismata typu 1, směrem k povrchu široce anastomózující a překrytá povrchovou vrstvou kompaktní aprismatické skloviny (5–8 μm). Na příčném průřezu je směr prismatic radiální v oblasti ventrolinguálního záhybu a na ventrální části labiální stěny, v rámci ní se však směrem ke střižné hraně zubu směr prismatic mění na tangenciální, bez výraznějšího nárůstu inklinace či deklinace. Toto uspořádání naznačuje průběžný labiomesiální pohyb primordia v průběhu celé amelogeneze a zesílení amelogenetické aktivity směrem k hrotu zubu.



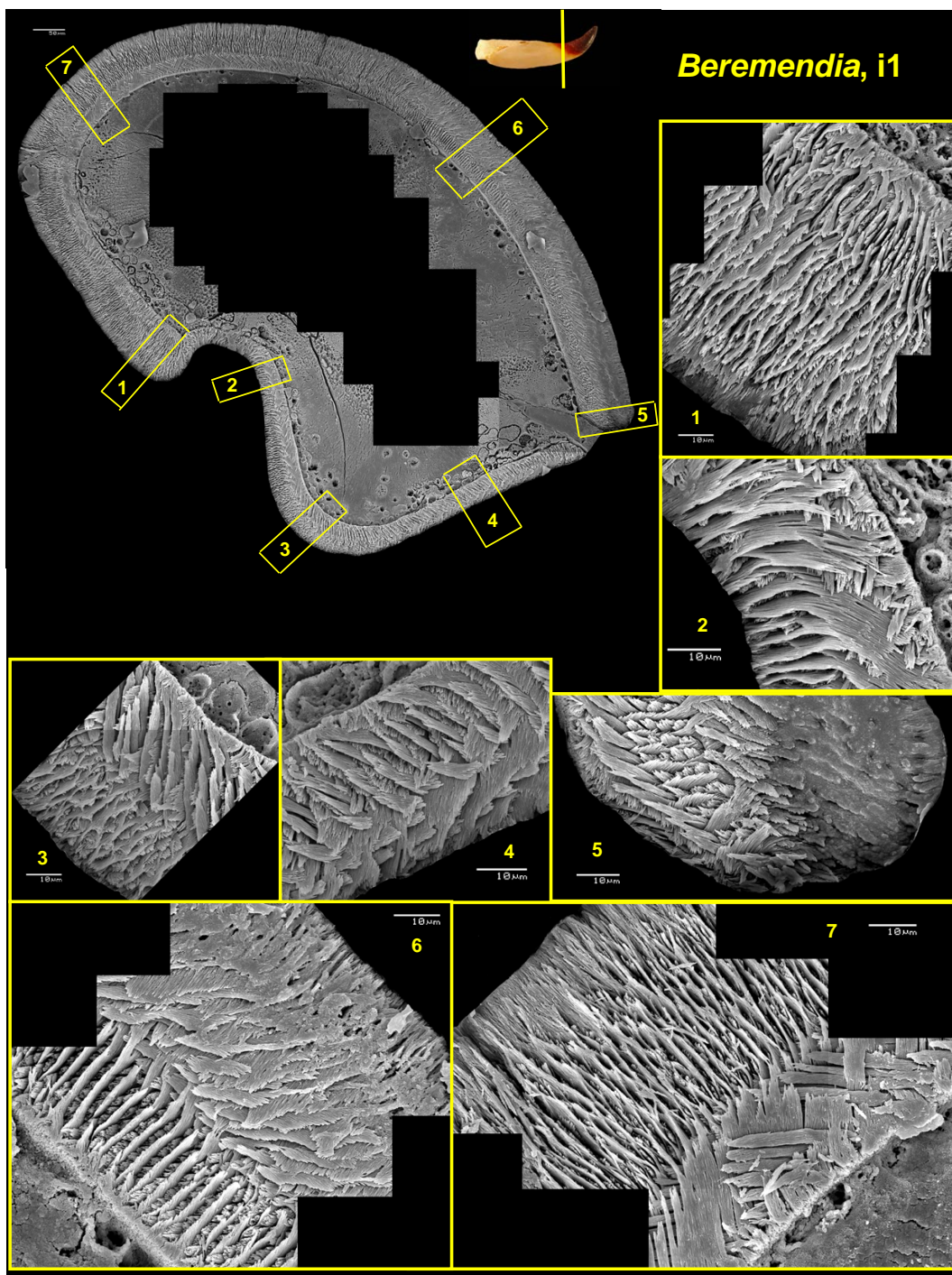
Tabule XV: Struktura sklovinového pláště na příčném řezu zubem i1 rejska obecného (*Sorex araneus*) v úrovni centrální části korunky.

TABULE XV: Sklovinový plášť i1 rejska, *Sorex araneus*, příčný řez v úrovni centrální části korunky. Na příčném průřezu vykazuje zub výrazné nožovité uspořádání s ostrou střížnou hranou v okluzním prostoru, plynulým rozšířením k axiální oblasti zubu na jejíž ventrolingvální bázi je patrné mírné prohnutí zubního povrchu s výrazným sklovinovým záhybem. Ventrální (od sklovinového záhybu) a labiální stěna zubu (5–7) je kryta velmi silným sklovinovým pláštěm (60–80 μm), sklovina na lingvální stěně korunky (2, 3, 4) je výrazně slabší (10–30 μm) je však v celém průběhu souvislá, s výjimkou liguálního okraje střížné hrany (1), kde sklovina chybí přestože bezprostředně pod tímto úsekem je patrné překvapivé zesílení sklovinového krytu (2). Prismatická organizace skloviny je na lingvální stěně jen neúplně naznačena, patrná je poměrně silná (6–9 μm) vrstva povrchové aprismatické skloviny (2, 3, 4). Silný sklovinový plášť opačné části zubu (5, 6, 7, 1) má naopak velmi komplikovanou stavbu. Amelogeneze začíná produkcí radiální skloviny typu 2 (tato bazální vrstva odstupující od EDJ dosahuje ovšem mocnosti pouze ca 3–5 μm), záhy přechází však do formace lamelární skloviny, tangenciálně uspořádané, která ve ventrální části korunky (5, 6) vykazuje typický dekusační vzor odpovídající uniseriálním HSB. Lamelární prismata středová polohy poměrně plynule přechází do volné radiální skloviny s četnými anastomózami, která ve ventrální části labiální stěny zubu tvoří povrchovou třetinu pláště (6). Na ventrální straně korunky je v této poloze směrem k povrchu patrný výrazně se zesilující anastomózní efekt IPM a radiální prismatické uspořádání přechází do silné povrchové vrstvy kompaktní sklovinové hmoty s velmi nezřetelně naznačenou lamelární stavbou (5). Apikálním směrem dochází však v labiální stěně k vymizení radiální skloviny a bazální poloha lamelární skloviny tangenciálního průběhu průběžně přechází do kompaktní sklovinové hmoty bez patrné prismatické struktury (7, 1). Tato poloha spojená se železitou mineralizací tvoří zde více než polovinu celkové mocnosti pláště.



Tabule XVI: Struktura sklovinového pláště na příčném řezu zubem i1 rejska obecného (*Sorex araneus*) v úrovni špičky zubu.

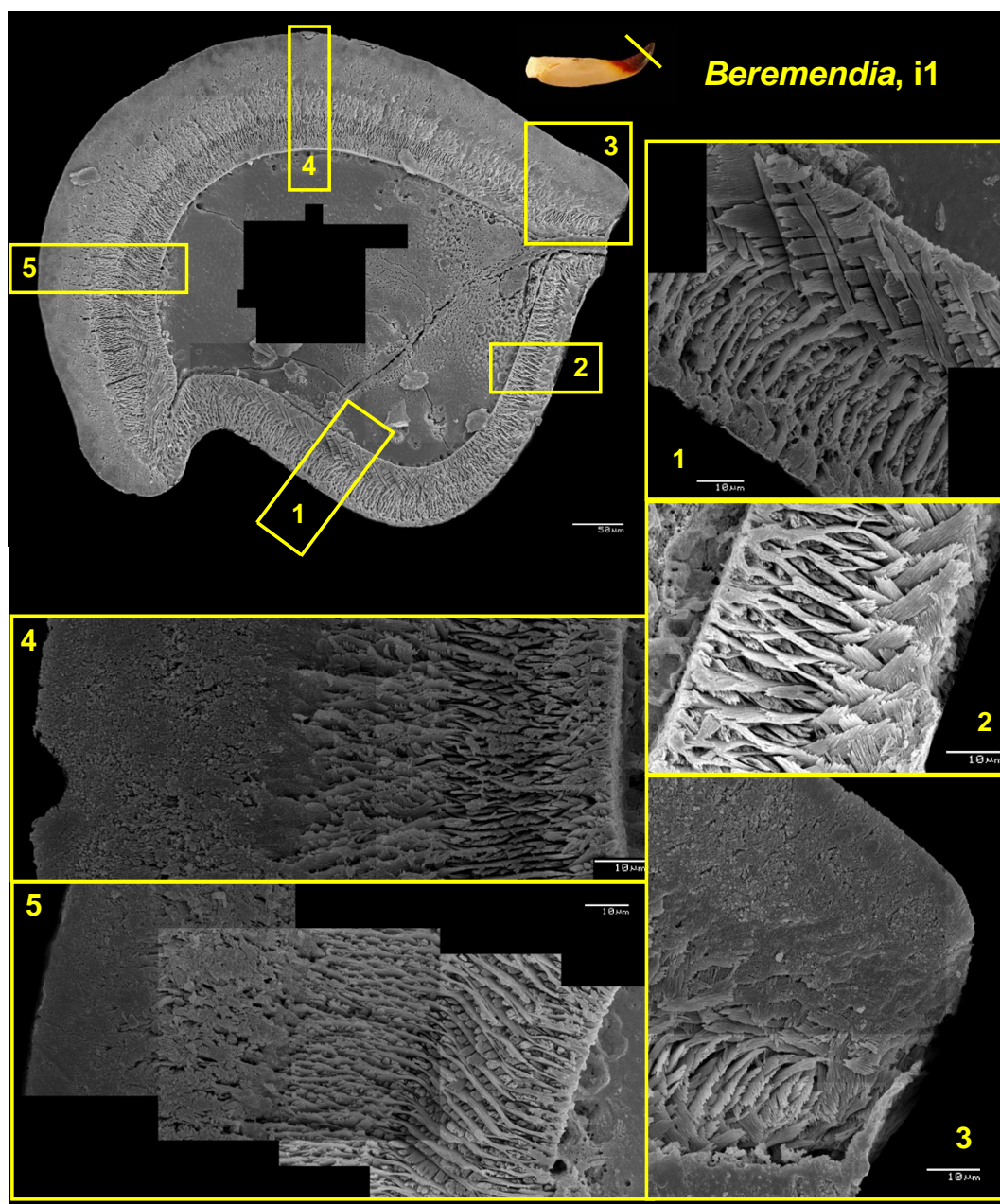
TABULE XVI: Sklovinový plášť i1 rejska, *Sorex araneus*, příčný řez v úrovni špičky zubu. Oproti středové části vykazuje hrot zubu výrazně robustnější stavbu – na průřezu je masivnější, výraznější je středové vyklenutí linguální stěny i bazální sklovinový záhyb. Rovněž sklovina je zesílena, na ventrálním okraji korunky dosahuje mocnosti 100 μm . V této oblasti (2) tvoří bázi sklovinového pláště uniseriální HSB, tvořené pravidelně alternujícími řadami radiálních a tangenciálních prismat typu 1, navazující středovou polohu charakterizuje pak vymizení tangenciálních prismat a plynulá přeměna radiálních prismat na lamelární typ s anastomózami. Poměrně ostrým přechodem v polovině mocnosti pláště přechází tato poloha do polohy kompaktní skloviny s reziduální radiální strukturací, krytou zřetelnou vrstvou povrchové aprismatické skloviny (4–6 μm). V apikální části labiální stěny korunky (1, 5) mají prismata bazální dekusační polohy spíše tangenciální průběh, středová poloha je pak zúžena na přechodovou zónu s výraznou změnou deklinace na níž nasedá masivní kompaktní sklovina se železitou mineralizací s reziduální radiální strukturací bez povrchové aprismatické vrstvy. Podobné poměry vykazuje i poněkud slabší (25–40 μm) sklovinový plášť ve ventrální části linguální stěny zubu (3), který nese též temně rudou pigmentaci.



Tabule XVII: Struktura sklovinového pláště na příčném řezu zubem i1 druhu *Beremendia fissidens*) v úrovni centrální části korunky.

TABULE XVII: Sklovinový plášť i1 rejska, *Beremendia fissidens*, příčný řez v úrovni centrální části korunky. Řezák rodu *Beremendia* vykazuje v různých ohledech zřejmé shody jak s poměry u rodu *Crocidura*, tak *Sorex*. S prvním rodem jej spojuje celkový tvar zubu a tvarové charakteristiky jeho průřezu, s druhým rodem pak rámcově shodné uspořádání sklovinového pláště a výrazně podobný schmelzmuster *sensu* Clemens (1997); von Koenigswald & Sander (1997a). Zřetelným rozdílem je tu však důslednější odlišení jednotlivých sklovinových typů dosahující úrovně nejodvozenějších uspořádání v řezácích hlodavců. Jinou odlišností je skutečnost, že s výjimkou ostře ohraničeného 10 μm širokého úseku s absencí skloviny na linguální straně střížné hrany, je sklovinový plášť velmi silný a rovnoměrný nejen na labiální a ventrální stěně (1, 5–7: 75–85 μm), ale i na linguální stěně (2, 3, 4: 40–50 μm). Na linguální stěně se uplatňuje výrazně lamelární prismatická sklovina tangenciálního uspořádání, zhruba v polovině výšky pláště se však její charakteristiky mění: (a) v prostoru mediálního kanálku plynule přechází do radiálních prismatických typů 2 (2), (b) v oblasti konvexního ohybu linguální stěny (3) se vynořují hustá radiální prismata s četnými anastomózami, (c) v okluzní facii linguální stěny (4) se jako dominující složka vynořují lamelární prismata kolmá na lamely bazální vrstvy s pozitivní inklinací, kde vystupují v podobě ne zcela integrované lamelární IPM. Masivní sklovina ventrální a labiální stěny zubu vykazuje přes konstantní mocnost sklovinového pláště v jednotlivých úsecích nemalé strukturní odlišnosti: (a) Na ventrálním okraji mediálního kanálku (1) je tvořena celkem homogenní masou husté prismatické skloviny s mírnou lamelací ve středním úseku a četnými anastomózami v úseku svrchním, patrná je zde rovněž zřetelná vrstva povrchové aprismatické skloviny. (b) Schmelzmuster ventrální hrany zubu charakterizuje následující sekvence: výrazná linie kompaktní aprismatické skloviny na EDJ (ca 2 μm) – uniseriální HSB lamelárních prismatických tangenciálního průběhu s dokonalou dekusací (25 μm) – ostře přecházející do husté série lamelárních prismatických radiálního uspořádání (40 μm) s anastomózními vyústěními do kompaktní sloupcovité aprismatické skloviny typu SCE (10–15 μm), překryté vrstvou homogenní aprismatické skloviny (ca 3 μm). (c) Sklovinový plášť středové části labiální stěny (6) vykazuje takřka identický schmelzmuster, s tím, že bazální vrstva uniseriálních HSB má jasně radiální uspořádání, zatímco navazující poloha lamelárních prismatických radiálního průběhu je zde organizována v tangenciál-

ním směru. Uvedená změna směru prismat i bazálního komplexu HSB nasvědčuje posunu skovnotvorného orgánu apikálním směrem v průběhu amelogeneze. (d) Tomu odpovídá i výrazná pozitivní inklinace bazálních poloh skloviny v oblasti střižného hřebene (5) – v plném rozsahu je tomu tak v případě radiálních prismat odstupujících od EDJ, organizace uniseriálních HSB a lamelárních prismat, jimiž ve středu mocnosti pláště tato série přechází do kompaktní aprismatické skloviny s nezřetelnou lamelární strukturací, jejíž železitá mineralizace nese intenzivní pigmentaci této části zubu.



Tabule XVIII: Struktura sklovinového pláště na příčném řezu zubem i1 druhu *Beremendia fissidens* v úrovni špičky zubu.

TABULE XVIII: Sklovinový plášť i1 rejska, *Beremendia fissidens*, příčný řez v úrovni špičky zubu. Špička zubu představuje velmi masivní strukturu takřka kruhového průřezu s výrazným mediálním zářezem na linguální stěně. Nápadné je výrazné zesílení sklovinového pláště jak ve ventrálním a labiálním úseku (3–5: zde dosahuje mocnosti 115 μm), tak v linguální stěně zubu (1, 2: 45–55 μm). V obou částech je zachován schmelzmuster popsany na středové části zubu (TABULE XVII), s tím, že v labiální stěně přechází středová poloha anastomozující radiální skloviny bezprostředně do mohutné polohy kompaktní aprismatické skloviny s nezřetelnou radiální strukturací (a železitou mineralizací), která u apikálního okraje (3) zaujímá takřka tři čtvrtiny mocnosti pláště. Na linguálním okraji střížné hrany (3) je zachován úsek bez sklovinového krytu o šířce redukované zde na pouhé 3 μm . Výrazná pozitivní inklinace radiálně uspořádaných HSB bazální části pláště ventrálního okraje zubu (5) nasvědčuje amelegenetickým pohybům labiálním směrem v první polovině amelogeneze, tj. rozšiřování primordia směrem k mediálnímu zářezu.

3.1 Stav jednotlivých proměnných

U všech zkoumaných forem s tribosfenickým uspořádáním stoliček je zřetelná výrazná heterotopie v síle sklovinového pláště. Charakteristické je zesílení na konvexních stěnách hlavních hřebenů a zeslabení (*Talpa*, *Echinops*) nebo úplná absence (*Crocidura*, *Sorex*, *Beremendia*) na konkávních stěnách.

Toto uspořádání se se ztrátou tribosfenického vzoru vytrácí. Heterotopie sklovinového pláště euthenomorfních stoliček ježka (*Erinaceus*) je výrazně omezena. Zeslabení skloviny na konkávních stěnách hrbolků je patrné pouze v apikální oblasti protocristy, jinak je síla skloviny srovnatelná se stavem na konvexních stěnách. U miskovitých stoliček kaloně (*Rousettus*) jsou mírně zesílené vnější stěny v palatální i bukální oblasti, vnitřní stěny a oblast fossy je ale také kryta relativně silnou sklovinou.

Sklovinový plášť řezáků zkoumaných forem je výrazně zesílen na labiální a ventrální stěně. Linguální stěna je kryta tenkou vrstvou skloviny, která se směrem k okluzní facii plynule ztenčuje.

Ve sklovinovém plášti všech zkoumaných forem se uplatňuje přítomnost rozvinuté prismatické skloviny, která je často doprovázena sklovinou aprismatickou obvykle vznikající v závěru amelogeneze. Aprismatická sklovina je u stoliček přítomna nejčastěji na bázi korunky, cingulární oblasti (*Rousettus*, *Talpa*, *Echinops*, *Sorex*, *Beremendia*), ale i v oblastech konkávního zeslabení (*Echinops*, *Talpa*) a u některých taxonů má sloupcovitý charakter, rámcově odpovídající ancestrálnímu typu synapsidní skloviny (*Talpa*, *Echinops*, *Sorex*). Aprismatická sklovina je také přítomna v povrchové vrstvě sklovinového pláště (silně zastoupena u krtka *Talpa*, obecně ale přítomna u všech zkoumaných taxonů). Největší mocnosti často dosahuje v centrálních částech konvexních stran hrbolků (*Myotis*, *Sorex*).

Prismatická sklovina zastoupená ve sklovinovém plášti všech zkoumaných taxonů je v základním stavu radiální (*Rousettus*, *Talpa*). Nejčastěji má sloupcovitý charakter (*Myotis*, *Rousettus*, *Talpa*), ale ve sklovině bělozubky (*Crocidura*) je silně lamelární. Lamelárně uspořádaná sklovina je v menší míře zastoupena i ve sklovinovém plášti dalších taxonů (*Sorex*, *Beremendia*, *Echinops*). Kromě radiálního typu skloviny je u zkoumaných taxonů zastoupena také tangenciální sklovina (*Crocidura*, *Beremendia*, *Sorex*, *Echinops*), uniseriální HSB (*Sorex*, *Beremendia*)

a multiseriální HSB (*Erinaceus*).

Ve sklovině zkoumaných taxonů jsou zastoupeny všechny tři typy prismat. U taxonů *Myotis*, *Rousettus* a *Erinaceus* jsou přítomna velká symetrická prismata kruhového průřezu typu 3. Prismata radiální skloviny krtka (*Talpa*) jsou drobnější, nodulární a odpovídají typu 2. Pro zástupce čeledi Soricidae je charakteristická přítomnost prismat typu 1.

Relativní zastoupení i orientace IPM ve sklovinovém plášti zkoumaných taxonů liší (relativně vysoký podíl u rodů *Rousettus*, *Echinops* a *Erinaceus* vs. minimální podíl u rodů *Sorex*, *Crocidura*, *Talpa* a *Beremendia*).

3.2 Mezitaxonové srovnání

3.2.1 Chiroptera

Přes extrémní odlišnosti v morfologii korunky zohledněných zástupců (*Myotis myotis*, Vespertilionidae vs. *Rousettus aegyptiacus*, Pteropodidae) vykazuje stavba skloviny překvapivě velmi podobné charakteristiky: jde o radiální prismatickou sklovinu se širokými nodulárními prismaty typu 3, poměrně velkým obsahem IPM a výraznou povrchovou vrstvou kompaktní aprismatické skloviny. V tribosfenickém moláru *Myotis myotis* je velmi výrazně patrna (a) organizační heterotopie síly sklovinového pláště s absencí skloviny na konkávních hranách hřebenů, v oblasti fossy a fovey paraconu a metaconu, resp. se slabou vrstvou aprismatické skloviny, naznačující produkci skloviny v těchto oblastech pouze v závěrečném, perierupčním úseku amelogeneze, (b) výrazné rozdíly mezi jednotlivými hřebeny, resp. strukturními moduly, tribosfenického rozvrhu ve sklonu prismat, naznačující jejich odlišnou poziční historii v průběhu amelogeneze. U *Rousettus aegyptiacus* je naopak patrná prostorová homogenita vstupního uspořádání. Celá korunka je kryta takřka souvislou vrstvou velmi silné prismatické skloviny s výrazným podílem IPM, která v celém průřezu zubu vykazuje radiální uspořádání bez patrnějších změn inklinace či deklinace. Heterotopie síly sklovinového pláště je omezena pouze na oblast mediální hrany paraconu, kde v nevýrazném pruhu o šířce ca 10 μm sklovina chybí. Odvozené typy skloviny charakterizující stoličky podobné morfologie u jiných skupin (Rodentia) zde chybí.

3.2.2 Afrosoricida

Ve více ohledech se zde setkáváme s extrémním stavem znaků charakterizujících uspořádání sklovinového pláště tribosfenického moláru. Expanse paraconu, zatlačující ostatní elementy korunky, je zde provázena extrémním zesílením konvexní stěny a absencí sklovinového pláště na podstatné části povrchu korunky v oblasti zvětšené paraconální fovey. Povrchová vrstva, charakterizující závěr amelogeneze je však na celé palatální polovině zubu, v oblasti hřebene paracristy je zcela kompaktní, v nižších úsecích včetně konkávních stěn paracristy velmi silná, a na protoconu vykazuje nápadnou laminaci. S touto výjimkou je sklovina kon-

vevní stěny paracrity a protoconálního komplexu prismatická, prismatického typu 2. Odlišnou stavbu jeví pouze stylární oblast a subterminální úsek pláště paracrity, kde radiální sklovina vykazuje charakteristiky prismatického typu 3 s vysokým podílem IPM. Tento typ skloviny je patrný rovněž pod vrstvou povrchové aprismatické skloviny na konvexní stěně paraconu, kde ostrou hranicí nasedá na hlavní masu sklovinového pláště. Tu tvoří velmi silná kompaktní vrstva prismatické skloviny typu 2 s důsledně tangenciálním průběhem prismat. Její značná mocnost, kompaktnost prismatického uspořádání a nápadně ostré rozhraní na jejím povrchu s navazující radiální sklovinou typu 3 vytváří schmelzmuster, který v našem souboru nemá obdoby. Jistou podobnost s tímto uspořádáním nacházíme pouze v paraconálním komplexu krtka.

3.2.3 Eulipotyphla: Soricomorpha

V rámci této skupiny lze konstatovat na jedné straně relativní homogenitu a shodu s obecnými znaky tribosfenického uspořádání v tvarových charakteristikách stoliček a prostorových charakteristikách síly sklovinového pláště – ty sdílí stoličky všech zastoupených druhů obou srovnávaných čeledí. Co do vnitřní architektury sklovinového pláště, zastoupení prismatických a sklovinových typů, resp. komplexity sklovinových vzorů (schmelzmuster), se však obě čeledi, Talpidae a Soricidae, velmi výrazně liší. V tomto ohledu tak skupina vykazuje extrémní diverzifikaci.

Talpa europaea (Talpidae) vykazuje velmi rovnoměrnou radiální sklovinu prismatického typu 2, bez výraznějších změn sklonu prismat. Od tohoto jednotného vzoru se odlišuje situace konvexní stěny paraconálního komplexu: ve svrchní čtvrtině sklovinového pláště nasedá na vrstvu radiální skloviny poloha s tangenciálním průběhem prismat a zřetelně vyšším podílem IPM. Radikální změna průběhu prismat v závěru amelogeneze tak poněkud připomíná poměry v paraconálním komplexu tenreka.

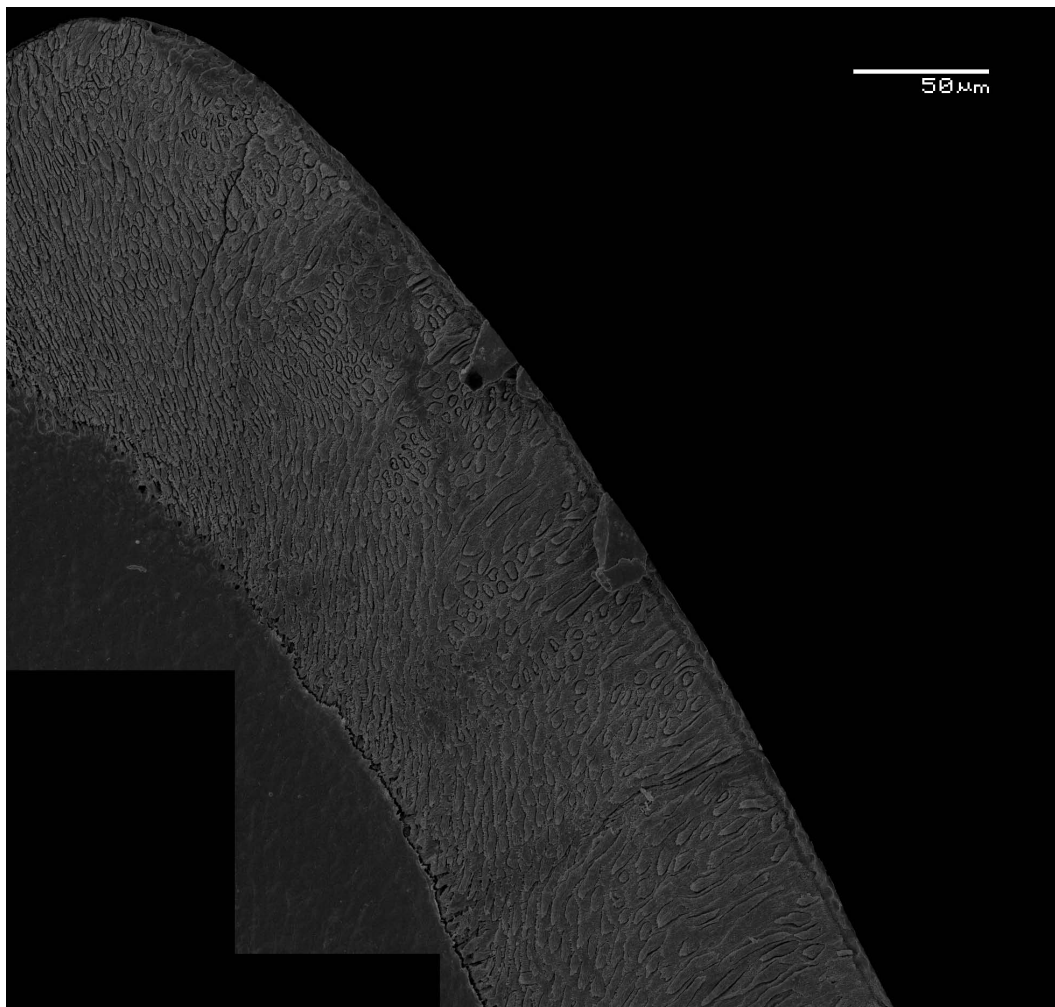
Všechny tři modelové druhy čeledi Soricidae vykazují shodu v základním typu sklovinových prismat – jde o úzká uniseriální prismata typu 1 výrazně lamelárního tvaru. U *Crocidura leucodon* (Crocidurinae) je výchozí orientace prismat tangenciální, u obou zástupců podčeledi Soricinae je výchozí orientace prismat radiální.

U všech forem je patrná radikální změna orientace prismat v druhé polovině amelogeneze, tangenciální prismata *Crocidurinae* se mění na radiální, radiální prismata *Soricinae* na tangenciální, změna je provázena četnými anastomózami jednotlivých prismat. U *Soricinae* navazuje na tuto změnu dalekosáhlé potlačení prismatické struktury a vytvoření kompaktní lamelární sklovinové hmoty nesoucí Fe^{3+} mineralizaci konvexních stěn korunky. U rodu *Beremendia* je tento vzor dále rozšířen o přestavbu IPM bazální radiální sklovinu na uniseriální prismata tangenciálního průběhu dotvářející dekusační vzor odpovídající uniseriálním HSB, která v oblasti talonu, fylogeneticky nejodvozenější části stoličky, vytvářejí složitě zvlněnou zónu s dramatickými změnami inklinace.

Komplexita a mezitaxonové odlišnosti sklovinového vzoru jednotlivých zástupců čeledi *Soricidae* doznávají vrcholu ve sklovinovém plášti spodních řezáku, představujících nejvýznamnější apomorfii dentálních znaků čeledi. U všech zástupců je zřejmá (a) absence sklovinu na linguální straně okluzní střižné hrany zubu, (b) zesílení sklovinu labiální stěny, (c) pokračování zesílené sklovinu na ventrální bázi linguální stěny, kde náhlé zeslabení sklovinu vytváří charakteristický mediální záhyb zubu, (d) alternace vstupní orientace prismat a sklovinového vzoru labiální a linguální stěny, (e) analogická změna orientace prismat mezi centrální částí a špičkou zubu. U rodu *Crocidura* je v centrální části na labiální stěně sklovina radiální, na ventrální a linguální tangenciální, u špičky je orientace opačná. U obou zástupců *Soricinae* je situace inverzní, přinejmenším pokud se týká bazální části sklovinového pláště. Zatímco v řezáku rodu *Crocidura* je v celém sloupci pláště zachován vcelku jednotný vzor, u obou zástupců *Soricinae* je patrná výrazná proměna orientace prismat v středním úseku sklovinového pláště a kompaktní lamelární sklovina v závěru amelogeneze. Bazální prismatická sklovina má charakter uniseriálních HSB (u *Sorex araneus* na ventrální části labiální stěny, u *Beremendia fissidens*, kde je dekusační vzor mimořádně výrazný, v celém sklovinovém plášti).

Úsek bez prismatického sklovinového krytu je u rodu *Crocidura* rozšířen na větší část linguální stěny řezáku, u zástupců *Soricinae* je naopak omezen na úzký přibližně 5 μm široký pruh vymezený silnou sklovinou labiální stěny střižné hrany a zesílenou sklovinou linguální stěny. U rodu *Beremendia* je celý sklovinový plášť rovnoměrně zesílen a organizován členitým shora popsaným sklovinovým vzorem.

V tomto smyslu jde o nejodvozenější schmelzmuster v našem souboru, který svou komplexitou dosahuje úrovně nejodvozenějších typů u jiných savčích řádů.



Obrázek 3.1: Multiseriální HSB ve sklovině konkávní stěny paracristy u ježka (*Erinaceus*). Foto autorky.

3.2.4 Eulipotyphla: Erinaceomorpha

Morfologie molárů ježka s výraznou euthenomorfizací představuje přechodovou variantu tribosfenického vzoru k bunodontnímu typu stoliček. Tomu odpovídají také charakteristiky sklovinového pláště s četnými tendencemi k opuštění vstupního uspořádání tribosfenického rozvrhu. Heterotopie síly pláště je zacho-

vána pouze na konkávní hraně protoconu, jinak je celý povrch korunky kryt rovnoměrně silnou sklovinovou vrstvou. Lamelární sklovina s radiálním průběhem prisma typu 1 na bázi pláště se průběžně mění na prismatický typ 3 s vysokým podílem IPM, jehož prismata vykazují jak v konvexní, tak zesílené konkávní stěně paraconu tangenciální průběh a seskupují se do nepravidelných domén alternujících s prismatickými bloky radiálního průběhu, viz Obr. 3.1. V tomto smyslu se ve vnější části sklovinového pláště setkáváme s dekusačním uspořádáním odpovídajícím multiseriálním HSB, které u žádného z ostatních v rámci této práce srovnávaných taxonů nebylo zaznamenáno.

Tribosfenické uspořádání stoliček je obecně považováno za výchozí typ savčích stoliček, fylotypické stádium stojící v pozadí neobyčejně členité dentální evoluce této skupiny (Cope, 1883; Osborn, 1888, 1893, 1897; Luo et al., 2001, 2007; Woodburne et al., 2003). Jejich sklovinový plášť je obecně (Lester & Boyde, 1887; Lester & Hand, 1987; Lester et al., 1988; Lester & von Koenigswald, 1989; Dumont, 1995a; Clemens, 1997; von Koenigswald & Sander, 1997b; Sander, 1997) popisován jako relativně tenká rovnoměrná vrstva (Lucas et al., 2008) jednoduše organizované radiální prismatické skloviny, často s povrchovou vrstvou skloviny aprismatické von Koenigswald (1997a). Detailní analýza sklovinového pláště netopýra velkého (*Myotis myotis*) ukázala jako charakteristickou vlastnost tohoto uspořádání značnou heterotopii v síle skloviny konvexních (silná) a konkávních (slabá) stěn hlavních hřebenů, funkčně spjatou se specifickou ontogenetickou dynamikou tohoto typu stoliček (Špoutil et al., 2010). Analýza souboru modelových forem reprezentujících širší taxonomické spektrum v této práci potvrdila předpoklad, že uvedená heterotopie v síle skloviny je obecnou vlastností stoliček tribosfenického uspořádání napříč taxonomickým spektrem (Chiroptera; Eulipotyphla: Soricidae, Talpidae; Afrosoricida). Její pozůstatky nacházíme i u forem, jejichž stoličky se od původního tribosfenického uspořádání významně liší (*Erinaceus*, *Rousettus*). Na konvexních stranách je obecně přítomna relativně velmi silná sklovina, jejíž mocnost se směrem k bázi hrbolku plynule snižuje. Na konkávních stranách je naopak sklovina značně slabá, bez prismatické strukturace (*Echinops*, *Talpa*), nebo dokonce úplně chybí (konkávní stěna paraconu a metaconu u rodů *Crociodura*, *Sorex* a *Beremendia*). Nerovnoměrná distribuce skloviny na střižných hranách společně

s charakteristickou morfologií korunky představuje efektivní mechanismus udržování ostrosti střížných hran zubů, nezbytné pro efektivní desintegraci chitinózní kutikuly kořisti (Evans, 2005; Špoutil et al., 2010). Toto charakteristické uspořádání se s euthenomorfizací (*Erinaceus*) i bunodontizací (*Rousettus*) a tedy ztrátou tribosfenického vzoru s přechodem na jiný typ potravy vytrácí, i když i zde je přinejmenším na některých hrbolcích reziduálně zachován jako drobný pruh dentinu bez sklovinového krytu. Popis skloviny skupin s původní tribosfenickou denticí se často omezuje jen na konstatování přítomnosti jednoduše uspořádané radiální skloviny se zřetelným úhlem mezi IPM a osou prisma, zatímco přítomnost odvozených typů skloviny a schmelzmusterů je obecně dávána do souvislosti s odvozenými typy zubů, např. šelem, kopytníků, primátů a hlodavců (von Koenigswald & Sander, 1997b). Naše šetření však ukázalo, že oproti obecným předpokladům je nejen spektrum sklovinových typů přítomných v plášti tribosfenických stoliček, ale i počet komplexních amelogenetických transformací – schmelzmusterů, s nimiž se zde setkáváme, nečekaně vysoký. Radiální sklovina je výchozím typem skloviny u všech námi zkoumaných forem, v průběhu amelogeneze dochází ale k různým změnám jejího uspořádání. Typ a sled těchto změn je, jak ukázalo mezitaxonové srovnání, v mnohých ohledech taxonově specifický a velmi pravděpodobně odráží taxonově specifické úpravy amelogenetické dynamiky. Ilustrativním příkladem této skutečnosti je např. zjištění, že u kaloně s vysoce odvozenou morfologií stoliček bez zjevných souvislostí s tribosfenickou úpravou a se ztrátou heterotopie síly sklovinového pláště, je mikrostruktura sklovinového pláště ve všech sledovaných parametrech (přítomné sklovinové typy, prismatický typ, prostorová orientace prisma a charakter změn v průběhu amelogeneze) takřka identická s poměry typickými pro letouny s tribosfenickými stoličkami (Lester & Boyde, 1987; Lester et al., 1988; Špoutil et al., 2010; Horáček & Špoutil, 2012). Zatímco u skupiny Chiroptera charakterizují sklovinový vzor (schmelzmuster) jednotlivých strukturních elementů korunky víceméně plynulé změny orientace prisma, související s odlišnou pohybovou dynamikou jednotlivých lokusů zubního primordia (Špoutil et al., 2010; Horáček & Špoutil, 2012), u Eulipotyphla či Afrosoricida se setkáváme zhruba v polovině amelogeneze s náhlou změnou orientace prisma a tedy radikální transformací amelogenetické dynamiky. U Talpidae a Afrosoricida dochází v této fázi i k výrazné změně prismatického typu (nodulární typ 3 s vyso-

kým podílem IPM). Amelogeneze u skupiny Soricidae, charakterizovaná vstupní produkcí husté lamelární skloviny prismatického typu 1, (tangenciální u Crocidurinae, radiální u Soricinae) vede v této fázi k ostrému přetočení orientace prisma, přičemž se vstupní prismatická stavba postupně rozrušuje četnými anastomózami. U zkoumaných rodů podčeledi Soricinae dochází v této fázi k železité mineralizaci skloviny a radikální ztrátě její prismatické struktury. Možná právě tato skutečnost stimulovala v uvedené skupině prismatickou strukturu IPM v bazální vrstvě radiální skloviny a vznik uniseriálních HSB, u rodu *Beremendia* vytvářející svébytnou organizaci s dokonalou dekusací zúčastněných lamelárních prisma. V každém případě je zřejmé, že poměry uspořádání sklovinového pláště rejskovitých vykazují přes řadu společných taxonově specifických rysů rozmanitost, která značně překračuje výměr jednoduchého schmelzmusteru, který poměry této skupiny charakterizuje (von Koenigswald, 1997a). Zvláštní úroveň komplexity vykazuje pak při zachování rodově specifických sklovinových vzorů plášť spodních řezáků, představujících nejodvozenější zuby dentice této skupiny. Charakteristická je zde stranová inverze orientace výchozích prisma a změna jejich sklonu v apikální oblasti naznačující pohyb primordia a zvýšení amelogenetické aktivity jako nezanedbatelný faktor prolongace primordia zubu a morfogeneze jeho hrotu.

V této souvislosti zasluhují přinejmenším stručné interpretační zmínky rovněž specifika úpravy zalambdodontní stoličky *Echinops telfairi* (Afrosoricida). Extrémní zvětšení paraconového komplexu na úkor ostatních strukturních elementů, které charakterizuje zalambdodontní variantu tribosfenické morfologie, zjevně souvisí s neobvyklým uspořádáním sklovinového pláště a průběhem amelogeneze resp. s interakcí morfogenetických pohybů zubního primordia a amelogenetické dynamiky. Z charakteru sklovinového pláště je zřejmá extrémní heterotopie amelogenetické aktivity s tím, že (a) po většinu vývoje zubního primordia je amelogeneze omezena na produkci prismatické skloviny typu 2 na konvexní stěně korunky. Souběžná palatální expanse paraconálního primordia mění pak sklon prisma v bazální sklovinové vrstvě paraconu do tangenciální roviny. Tento proces je vystřídán změnou amelogeneze a (b) produkcí radiální skloviny prismatického typu 3 s velkým podílem IPM, implementované na sklovinový plášť paraconu a protoconu, stěnu stylární hrany korunky a cingulární bázi protoconu, do této doby dosud bez sklovinového pláště. (c) V závěru této fáze dochází k výraznému rozšiřování

plochy fovey expanzí mesenchymatického jádra primordia, erupci hrotu paraconu, souběžné impletenci IPM do povrchové radiální skloviny a stabilizaci tvaru zubu s následnou sukcesivní depozicí laminární povrchové APM v perierupční fázi.

I když bez detailních embryogenetických sledování zůstávají podobné interpretace v poloze pouhých pracovních hypotéz, komplexita sklovinových vzorů a členitost jejich prostorového uspořádání dokládá velmi jednoznačně, že amelogenetická dynamika úzce souvisí se specifickými morfogenezi příslušného zubního primordia, nese zcela jednoznačně taxonově specifické charakteristiky a ve většině dokumentovaných případů daleko přesahuje předpoklad jednoduché homogenní struktury naznačovaný standardní přehledovou literaturou (Lucas et al., 2008). Přítomnost takřka všech typů odvozené skloviny a sklovinových vzorů, doložená zde u spektra taxonů s tribosfenickým uspořádáním, proti obecnému mínění naznačuje, že odvozená uspořádání charakterizující extrémní varianty savčí odontogeneze (dekusace prisma, HSB, multipatternové schmelzmustery) jsou očividně součástí amelogenetického potenciálu provázejícího výchozí typ savčích stoliček. Nelze vyloučit, že tento potenciál představuje spolu s obecným rozvrhem tribosfenické organizace a přítomností prismatické skloviny vstupní komponentu komplexu dentálních apomorfí stojících u zrodu třídy Mammalia.

Srovnávací studium mikroarchitektury sklovinového pláště vybraných reprezentantů skupin s ancestrálním typem savčích stoliček (Chiroptera, Eulipotyphla, Soricomorpha, Erinaceomorpha, Afrosoricida) přineslo o úpravě sklovinového pláště tribosfenických stoliček následující poznatky:

- Potvrdilo předpoklad o shodných úpravách sklovinového pláště vázaných na tribosfenický rozvrh (heterotopie síly sklovinového pláště s alternací silné skloviny a bezsklovinných úseků na hranách skusných hřebenů, prismatická sklovina radiálního uspořádání jako výchozí produkt amelogenetické aktivity).
- Proti očekávání ukázalo značné rozpětí variability ve stavu většiny sledovaných proměnných (prismatický typ, zastoupení jednotlivých sklovinových typů, jejich ontogenetické a prostorové transformace, orientace prismatic a její změny v průběhu amelogeneze, změny podílu a organizace interprismatické hmoty, prismatická strukturace IPM, dekusační uspořádání prismatic a přítomnost zón uniseriálních a multiseriálních HSB ve sklovinovém plášti, železitá mineralisace a rozpad prismatické strukturace atd.).
- Naznačilo, že základním zdrojem proměnlivosti jsou taxonově specifické úpravy jednotlivých proměnných, resp. postupu amelogeneze. Některé z nich patrně představují klíčové komponenty dentálních apomorfii příslušných taxonů (srv. hierarchicky diferencované úpravy v rámci čeledi Soricidae).

- Předpokladu jednotné organizace sklovinového pláště tribosfenických stoliček jsou nejbližší poměry u Chiroptera, znaky charakterizující příslušníky tohoto řádu s tribosfenickou denticí byly takřka v plném rozsahu nalezeny i u kaloně, jehož stoličky se od tribosfenického vzoru radikálně liší.
- Naopak u Erinaceidae s euthenomorfni úpravou tribosfenické morfologie je úprava sklovinového pláště značně změněna, včetně vzniku domén s nepravidelně uspořádanými multiseriálními HSB.
- Specifická úprava sklovinového pláště zalambdodontních stoliček Afrosoricida naznačuje přes řadu shodných rysů s poměry u bazálních skupin s dilambdodontními moláry (Talpidae) řadu extrémních specifíků, jak v morfogenezi zubního primordia, tak v časovém a prostorovém uspořádání amelogenetické dynamiky.
- Celkově lze konstatovat, že, proti očekávání, organizaci sklovinového pláště tribosfenických stoliček provází nečekaně rozmanité spektrum amelogenetických procesů a nelze tak vyloučit, že komplexní potenciál amelogenetické dynamiky, dosud předpokládaný pouze u skupin s vysoce odvozenými přestavbami dentice, je fakticky inherentní součástí komplexu dentálních apomorfí konstituujících vstupní rozvrh třídy Mammalia.

Literatura

- Boyde A., 1964. *The Structure and Development of Mammalian Enamel*. Ph.D. thesis, Queen Mary, University of London, London.
- Boyde A., 1967. The Development of Enamel Structure. *Proceedings of the Royal Society of Medicine* **60**(9):923–928.
- Boyde A., 1969. Electron Microscopic Observations Relating to the Nature and Development of Prism Decussation in Mammalian Dental Enamel. *Bulletin Du Groupement International Pour La Recherche Scientifique En Stomatologie* **12**(2):151–207.
- Boyde A., 1976. Amelogenesis and the Structure of Enamel. In B. Cohen & I. R. H. Kramer (eds.), *Scientific Foundations of Dentistry*, pp. 335–352. William Heinemann Medical Books, London.
- Boyde A., 1978. Development of the Structure of the Enamel of the Incisor Teeth in the Three Classical Subordinate Groups of the Rodentia. In K. A. Butler, Percy Milton and Joysey (ed.), *Structure, Function and Evolution of Teeth*, pp. 43–58. Academic Press, London.
- Boyde A., Fortelius M., Lester K. S., & Martin L. B., 1988. Basis of the Structure and Development of Mammalian Enamel as Seen by Scanning Electron Microscopy. *Scanning Microscopy* **2**(3):1479–1490.
- Boyde A. & Martin L. B., 1982. Enamel Microstructure Determination in Hominoid and Cercopithecoid Primates. *Anatomy and Embryology* **165**(2):193–212.
- Boyde A. & Martin L. B., 1984. The Microstructure of Primate Dental Enamel. In D. J. Chivers, B. A. Wood, & A. Bilsborough (eds.), *Food Acquisition and Processing in Primates*, pp. 341–367. Plenum Press, New York.
- Butler P. M., 1956. The Ontogeny of Molar Pattern. *Biological Reviews* **31**(1):30–69.
- Campbell V. & Lapointe F.-J., 2011. Retrieving a Mitogenomic Mammal Tree Using Composite Taxa. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **58**(2):149–156.
- Carlson S. J., 1990. Vertebrate Dental Structures. In J. G. Carter (ed.), *Skeletal Biomineralization: Pattern, Processes, and Evolutionary Trends*, Short Courses in Geology, pp. 235–260. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Carlson S. J. & Bartels W., 1986. Ultrastructural Complexity in Reptilian Tooth Enamel. *The Geological Society of Australia Abstracts with Programm* **18**:558.

- Clemens W. A., 1997. Characterization of Enamel Microstructure Terminology and Applications in Systematic Analyses. In W. von Koenigswald & P. M. Sander (eds.), *Tooth Enamel Microstructure*, pp. 85–112. A. A. Balkema, Rotterdam.
- Cooper J. S. & Poole D. F. G., 1973. The Dentition and Dental Tissues of the Agamid Lizard, *Uromastyx*. *Journal of Zoology* **169**(1):85–100.
- Cooper J. S., Poole D. F. G., & Lawson R., 1970. The Dentition of Agamid Lizards with Special Reference to Tooth Replacement. *Journal of Zoology* **162**(1):85–98.
- Cope E., 1883. On the Trituberculate Type of Molar Tooth in the Mammalia. *Proceedings of the American Philosophical Society* **21**(114):324–326.
- Cuenca-Bescós G. & Rofes J., 2007. First Evidence of Poisonous Shrews with an Envenomation Apparatus. *Die Naturwissenschaften* **94**(2):113–116.
- Daculsi G., Menanteau J., Kerebel L. M., & Mitre D., 1984. Length and Shape of Enamel Crystals. *Calcified Tissue International* **36**(5):550–555.
- Davit-Béal T., Chisaka H., Delgado S., & Sire J.-Y., 2007. Amphibian Teeth: Current Knowledge, Unanswered Questions, and Some Directions for Future Research. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **82**(1):49–81.
- Doi Y., Eanes E., Shimokawa H., & Termine J., 1984. Inhibition of Seeded Growth of Enamel Apatite Crystals by Amelogenin and Enamelin Proteins *in vitro*. *Journal of Dental Research* **63**(2):98–105.
- Dostal A., 1989. Dental Enamel Prism Patterns in Old World Monkeys and Man. *Fortschritte der Zoologie* **35**:251–255.
- Dostal A. & Zapfe H., 1986. Dental Enamel Prisms of *Mesopithecus pentelicus* Wagner, 1839, Compared with Recent Cercopithecids (Primates: Cercopithecidae). *Folia Primatologica* **46**(4):235–251.
- Dumont E. R., 1995a. Enamel Thickness and Dietary Adaptation among Extant Primates and Chiropterans. *Journal of Mammalogy* **76**(4):1127–1136.
- Dumont E. R., 1995b. Mammalian Enamel Prism Patterns and Enamel Deposition Rates. *Scanning Microscopy* **9**(2):429–441.
- Escala M. C. & Gállego L., 1977. Systematic Usefulness of Lower Incisor Enamel in Muridae (Rodentia). *Journal of Mammalogy* **58**(1):25–31.
- Evans A. R., 2005. Connecting Morphology, Function and Tooth Wear in Microchiropterans. *Biological Journal of the Linnean Society* **85**(1):81–96.
- Evans A. R. & Sanson G., 2006. Spatial and Functional Modeling of Carnivore and Insectivore Molariform Teeth. *Journal of Morphology* **267**(6):649–662.
- Ferretti M. P., 2003. Structure and Evolution of Mammoth Molar Enamel. *Acta Palaeontologica Polonica* **48**(3):383–396.
- Fincham A. G., Luo W., & Moradian-Oldak J., 2000. Enamel Biomineralization: The Assembly and Disassembly of the Protein Extracellular Organic Matrix. In M. F. Teaford, M. M. Smith, & M. W. J. Ferguson (eds.), *Development, Function and Evolution of Teeth*, pp. 37–62. Cambridge University Press, Cambridge.
- Flynn L. J., 1982. Variability of Incisor Enamel Microstructure within *Gerbillus*. *Journal of Mammalogy* **63**(1):162–165.

- Flynn L. J., Nevo E., & Heth G., 1987. Incisor Enamel Microstructure in Blind Mole Rats: Adaptive and Phylogenetic Significance. *Journal of Mammalogy* **68**(3):500–507.
- Fortelius M., 1984. Vertical Decussation of Enamel Prisms in Lophodont Ungulates. In R. Fearhead & S. Suga (eds.), *Tooth Enamel IV*, pp. 427–431. Elsevier Science Publishers, Amsterdam.
- Fortelius M., 1985. Ungulate Cheek Teeth: Developmental, Functional, and Evolutionary Interrelations. *Acta Zoologica Fennica* **180**:1–76.
- Furió M., Agustí J., Mouskhelishvili A., Sanisidro O., & Santos-Cubedo A., 2010. The Paleobiology of the Extinct Venomous Shrew *Beremendia* (Soricidae, Insectivora, Mammalia) in Relation to the Geology and Paleoenvironment of Dmanisi (Early Pleistocene, Georgia). *Journal of Vertebrate Paleontology* **30**(3):928–942.
- Gantt D. G., 1980. Implications of Enamel Prism Patterns for the Origin of the New World Monkeys. In R. L. Ciochon & A. B. Chiarelli (eds.), *Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental Drift*, Advances in Primatology, pp. 201–217. Springer US, Boston, MA.
- Gantt D. G., Pilbeam D., & Steward G. P., 1977. Hominoid Enamel Prism Patterns. *Science* **198**(4322):1155–1157.
- Graveson A. C., 1993. Neural Crest Contributions to the Development of the Vertebrate Head. *Integrative and Comparative Biology* **33**(4):424–433.
- Grine F. E., Fosse G., Krause D. W., & Jungers W. L., 1986. Analysis of Enamel Ultrastructure in Archaeology: The Identification of *Ovis aries* and *Capra hircus* Dental Remains. *Journal of Archaeological Science* **13**(6):579–595.
- Grine F. E., Krause D. W., Fosse G., & Jungers W. L., 1987. Analysis of Individual, Intraspecific and Interspecific Variability in Quantitative Parameters of Caprine Tooth Enamel Structure. *Acta Odontologica Scandinavica* **45**(1):1–23.
- Grine F. E., Vrba E. S., & Cruickshank A. R. I., 1979. Enamel Prisms and Diphyodonty: Linked Apomorphies of Mammalia. *South African Journal of Science* **75**:114–120.
- Hillson S., 2005. *Teeth*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Horáček I. & Špoutil F., 2012. Why Tribosphenic? On Variation and Constraint in Developmental Dynamics of Chiropteran Molars. In G. F. Gunnell & N. B. Simmons (eds.), *Evolutionary History of Bats: Fossils, Molecules and Morphology*, pp. 410–455. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hunter J. & Combe W., 1778. *The Natural History of the Human Teeth: Explaining Their Structure, Use, Formation, Growth and Diseases*. J. Johnson, London, 2. edn.
- Jernvall J. & Thesleff I., 2000. Return of Lost Structure in the Developmental Control of Tooth Shape. In M. F. Teaford, M. M. Smith, & M. W. J. Ferguson (eds.), *Development, Function and Evolution of Teeth*, pp. 13–21. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kawai N., 1955. Comparative Anatomy of the Bands of Schreger. *Okajimas Folia Anatomica Japonica* **27**(2-3):115–131.
- von Koenigswald W., 1977. *Miomys cf. reidi* aus der villafranchischen Spaltenfüllung Schambach bei Treuchtlingen. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Palaontologie und historische Geologie* **17**:197–212.
- von Koenigswald W., 1980. Schmelzstruktur und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia). *Abhandlungen der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft* **539**:1–129.

- von Koenigswald W., 1991. Tooth Enamel of the Cave Bear (*Ursus spelaeus*) and The Relationship between Diet and Enamel Structures. *Annales Zoologici Fennici* **28**(3-4):217–227.
- von Koenigswald W., 1994. Differenzierungen im Zahnschmelz der Marsupialia im Vergleich zu den Verhältnissen bei den Placentalia (Mammalia). *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen Festschrift Bernard Krebs* **E13**:45–81.
- von Koenigswald W., 1996. Die Zahl der Schmelzschichten in den Inzisiven bei den Lagomorpha und ihre systematische Bedeutung. *Bonner zoologische Beiträge* **46**:33–57.
- von Koenigswald W., 1997a. Brief Survey of Enamel Diversity at the Schmelzmuster Level in Cenozoic Placental Mammals. In W. von Koenigswald & P. M. Sander (eds.), *Tooth Enamel Microstructure*, pp. 137–161. A. A. Balkema, Rotterdam.
- von Koenigswald W., 1997b. Evolutionary Trends in the Differentiation of Mammalian Enamel Ultrastructure. In W. von Koenigswald & P. M. Sander (eds.), *Tooth Enamel Microstructure*, pp. 203–236. A. A. Balkema, Rotterdam.
- von Koenigswald W., 2000. Two Different Strategies in Enamel Differentiation: Marsupialia versus Eutheria. In M. F. Teaford, M. M. Smith, & M. W. J. Ferguson (eds.), *Development, Function and Evolution of Teeth*, pp. 107–118. Cambridge University Press.
- von Koenigswald W., 2004a. Enamel Microstructure of Rodent Molars, Classification, and Parallelisms, with a Note on the Systematic Affiliation of the Enigmatic Eocene Rodent *Protoptychus*. *Journal of Mammalian Evolution* **11**(2):127–142.
- von Koenigswald W., 2004b. The Three Basic Types of Schmelzmuster in Fossil and Extant Rodent Molars and Their Distribution among Rodent Clades. *Palaeontographica Abteilung A* **270**:95–131.
- von Koenigswald W. & Clemens W. A., 1992. Levels of Complexity in the Microstructure of Mammalian Enamel and their Application in Studies of Systematics. *Scanning Microscopy* **6**(1):195–217.
- von Koenigswald W., Holbrook L. T., & Rose K. D., 2011. Diversity and Evolution of Hunter-Schreger Band Configuration in Tooth Enamel of Perissodactyl Mammals. *Acta Palaeontologica Polonica* **56**(1):11–32.
- von Koenigswald W. & Pfretzschner H. U., 1987. Hunter-Schreger-Bänder im Zahnschmelz von Säugetieren (Mammalia). Anordnung und Prismenverlauf. *Zoomorphology* **106**:329–338.
- von Koenigswald W. & Sander P. M., 1997a. Glossary of Terms Used for Enamel Microstructures. In W. von Koenigswald & P. M. Sander (eds.), *Tooth Enamel Microstructure*, pp. 267–280. A. A. Balkema, Rotterdam.
- von Koenigswald W. & Sander P. M., 1997b. *Tooth Enamel Microstructure*. A.A. Balkema, Rotterdam.
- von Koenigswald W., Sander P. M., Leite M. B., Mörs T., & Santel W., 1994. Functional Symmetries in the Schmelzmuster and Morphology of Rootless Rodent Molars. *Zoological Journal of the Linnean Society* **110**(2):141–179.
- Kozawa Y., 1978. Comparative Histology of Proboscidean Molar Enamel. *The Journal of the Stomatological Society Japan* **45**(4):585–606.
- Kozawa Y., Mishima H., & Sakae T., 1988a. Structure of *Sorex* (Insectivora) Enamel. *The Journal of Nihon University School of Dentistry* **30**(2):120–127.
- Kozawa Y., Sakae T., Mishima H., Barckhaus R. H., Krefting E. R., Schmidt P. F., & Höhling H. J., 1988b. Electron-microscopic and Microprobe Analyses on the Pigmented and Unpigmented Enamel of *Sorex* (Insectivora). *Histochemie* **90**(1):61–65.

- Kumar G. S., 2008. *Orban's Oral Histology & Embryology*. Elsevier, 12 edn.
- Lester K. S. & Boyde A., 1987. Relating Developing Surface to Adult Ultrastructure in Chiropteran Enamel by SEM. *Advances in Dental Research* **1**(2):181–190.
- Lester K. S. & Hand S. J., 1987. Chiropteran Enamel Structure. *Scanning Microscopy* **1**(1):421–436.
- Lester K. S., Hand S. J., & Vincent F., 1988. Adult Phyllostomid (Bat) Enamel by Scanning Electron Microscopy – with a Note on Dermopteran Enamel. *Scanning Microscopy* **2**(1):371–383.
- Lester K. S. & von Koenigswald W., 1989. Crystallite Orientation Discontinuities and the Evolution of Mammalian Enamel – or, when is a Prism? *Scanning Microscopy* **3**(2):645–662.
- Ligabue-Braun R., Verli H., & Carlini C. R., 2012. Venomous Mammals: A Review. *Toxicon* **59**(7-8):680–695.
- Loher R., 1929. Beitrag zum größeren und feineren (submikroskopischen) Bau des Zahnschmelzes und der Dentinfortsätze von *Myotis myotis*. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie* **10**(1):1–37.
- Lowenstam H. A. & Weiner S., 1989. *On Biomineralization*. Oxford University Press, New York.
- Lucas P. W., 2004. *Dental Functional Morphology: How Teeth Work*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lucas P. W., Constantino P., Wood B., & Lawn B., 2008. Dental Enamel as a Dietary Indicator in Mammals. *BioEssays* **30**(4):374–385.
- Lumsden A. G. S., 1987. The Neural Crest Contribution to Tooth Development in the Mammalian Embryo. In P. F. A. Maderson (ed.), *Developmental and Evolutionary Aspects of the Neural Crest*, pp. 261–300. John Wiley & Sons, New York.
- Luo Z., Cifelli R., & Kielan-Jaworowska Z., 2001. Dual Origin of Tribosphenic Mammals. *Nature* **409**(6816):53–57.
- Luo Z., Ji Q., & Yuan C., 2007. Convergent Dental Adaptations in Pseudotribosphenic and Tribosphenic Mammals. *Nature* **450**(7166):93–97.
- Lyon M. W., 1913. *Treeshrews: An Account of the Mammalian Family Tupaiidae*. No. 1976. US Government Printing Office, Washington.
- Maas M. C., 1986. Function and Variation of Enamel Prism Decussation in Ceboid Primates. *American Journal of Physical Anthropology* **69**(2):233–234.
- Maas M. C., 1993. Enamel Microstructure and Molar Wear in the Greater Galago, *Otolemur crassicaudatus* (Mammalia, Primates). *American Journal of Physical Anthropology* **92**(2):217–233.
- Maas M. C., 1994. Enamel Microstructure in Lemuridae (Mammalia, Primates): Assessment of Variability. *American Journal of Physical Anthropology* **95**(2):221–241.
- Maas M. C. & Dumont E. R., 1999. Built to Last: The Structure, Function, and Evolution of Primate Dental Enamel. *Evolutionary Anthropology: Issues, News and Reviews* **8**(4):133–152.
- MacKenzie A., Ferguson M., & Sharpe P., 1992. Expression Patterns of the Homeobox Gene, Hox-8, in the Mouse Embryo Suggest a Role in Specifying Tooth Initiation and Shape. *Development* **115**(2):403–420.

- Marcolini F., Piras P., Kotsakis T., Claude J., Michaux J., Ventura J., & Cubo J., 2011. Phylogenetic Signal and Functional Significance of Incisor Enamel Microstructure in *Arvicola* (Rodentia, Arvicolinae). *Comptes Rendus Palevol* **10**(5-6):479–487.
- Martin L. B., Boyde A., & Grine F. E., 1988. Enamel Structure in Primates: a Review of Scanning Electron Microscope Studies. *Scanning Microscopy* **2**(3):1503–1526.
- Martin T., 1992. Schmelzmikrostruktur in den Inzisiven alt-und neuweltlicher hystricognather Nagetiere. *Journal of Mammalogy* **77**(4):1141–1143.
- Martin T., 1993. Early Rodent Incisor Enamel Evolution: Phylogenetic Implications. *Journal of Mammalian Evolution* **1**(4):227–254.
- Martin T., 1995. Incisor Enamel Microstructure and Phylogenetic Interrelationships of Pedetidae and Ctenodactyloidea (Rodentia). *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen Reihe E Palaeobiologie* **162**:693–707.
- Martin T., 1997. Incisor Enamel Microstructure and Systematics in Rodents. In W. von Koenigswald & M. Sander (eds.), *Tooth Enamel Microstructure*, pp. 163–175. A. A. Balkema, Rotterdam.
- Martin T., 1999a. Evolution of Incisor Enamel Microstructure in Theridomyidae (Rodentia). *Journal of Vertebrate Paleontology* **19**(3):550–565.
- Martin T., 1999b. Phylogenetic Implications of Glires (Eurymylidae, Mimotonidae, Rodentia, Lagomorpha) Incisor Enamel Microstructure. *Zoosystematics and Evolution* **75**(2):257–273.
- Martin T., 2004. Evolution of Incisor Enamel Microstructure in Lagomorpha. *Journal of Vertebrate Paleontology* **24**(2):411–426.
- Mathur A. K. & Polly P. D., 2000. The Evolution of Enamel Microstructure: How Important is Amelogenin? *Journal of Mammalian Evolution* **7**(1):23–42.
- Mazza P. & Zafonte F., 1987. Phyletic and Ecologic Considerations on the Gargano (Southern Italy) *Prolagus* (Ochotonidae, Lagomorpha, Mammalia). *Bollettino Della Societa Paleontologica Italiana* **26**:221–232.
- Moss M. L., 1969. Evolution of Mammalian Dental Enamel. *American Museum Novitates* **2360**(2360):1–39.
- Moss-Salentijn L., Moss M. L., & Yuan M., 1997. The Ontogeny of Mammalian Enamel. In W. von Koenigswald & P. M. Sander (eds.), *Tooth Enamel Microstructure*, pp. 5–30. A. A. Balkema, Rotterdam.
- Nogami Y. & Natori M., 1986. Fine Structure of the Dental Enamel in the Family Callitrichidae (Ceboidea, Primates). *Primates* **27**(2):245–258.
- Nogami Y. & Yoneda M., 1983. Structural Patterns of Enamel in the Superfamily Ceboidea. *Primates* **24**(4):567–575.
- Osborn H. F., 1888. The Evolution of Mammalian Molars to and from the Tritubercular Type. *The American Naturalist* **22**(264):1067–1079.
- Osborn H. F., 1893. Recent Researches upon the Succession of the Teeth in Mammals. *The American Naturalist* **27**(318):493–508.
- Osborn H. F., 1897. Trituberculy: A Review Dedicated to the Late Professor Cope. *The American Naturalist* **31**(372):993–1016.

- Pfretzschner H. U., 1992. Enamel Microstructure and Hypsodonty in Large Mammals. In P. Smith & E. Tchernov (eds.), *Structure, Function and Evolution of Teeth*, pp. 147–162. Freund Publishing House Ltd., Bonn.
- Pfretzschner H. U., 1993. Enamel Microstructure in the Phylogeny of the Equidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* **13**(3):342–349.
- Pfretzschner H. U., 1994. Biomechanik der Schmelzmikrostruktur in den Backenzähnen von Großsäugern. *Palaeontographica Abteilung A* pp. 1–88.
- Poole D. F. G., 1956. The Structure of the Teeth of some Mammal-like Reptiles. *Quarterly Journal of Microscopical Science* **3**(38):303.
- Rensberger J. M., 1995. Determination of Stresses in Mammalian Dental Enamel and Their Relevance to the Interpretation of Feeding Behaviors in Extinct Taxa. In J. J. Thomason (ed.), *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology*, pp. 151–172. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rensberger J. M. & von Koenigswald W., 1980. Functional and Phylogenetic Interpretation of Enamel Microstructure in Rhinoceroses. *Paleobiology* **6**(4):477–495.
- Rensberger J. M. & Stefen C., 2006. Functional Differentiation of the Microstructure in the Upper Carnassial Enamel of the Spotted Hyena. *Paleontographica Abteilung A Palaeozoologie Stratigraphie* **278**:149–162.
- Robinson C., Briggs H. D., Atkinson P. J., & Weatherell J. A., 1979. Matrix and Mineral Changes in Developing Enamel. *Journal of Dental Research* **58**(2):871–882.
- Robinson C., Briggs H. D., Kirkham J., & Atkinson P. J., 1983. Changes in the Protein Components of Rat Incisor Enamel during Tooth Development. *Archives of Oral Biology* **28**(11):993–1000.
- Rofes J. & Cuenca-Bescós G., 2009. First Record of *Beremendia fissidens* (Mammalia, Soricidae) in the Pleistocene of the Iberian Peninsula, with a Review of the Biostratigraphy, Biogeography and Palaeoecology of the Species. *Comptes Rendus Palevol* **8**(1):21–37.
- Roux J. & Chibon P., 1973. Étude ultrastructurale de l'amélogenèse chez la larve du triton *Pleurodeles waltlii* (Amphibien Urodèle). *Journal de Biologie Buccale* **1**:33–44.
- Sahni A., 1980. SEM Studies of Eocene and Siwalik Rodent Enamels. *Geoscience Journal* **1**(2):21–30.
- Sahni A., 1985. Enamel Structure of Early Mammals and Its Role in Evaluating Relationships among Rodents. In W. P. Luckett & J.-L. Hartenberger (eds.), *Evolutionary Relationships among Rodents*, pp. 133–150. Springer US, Boston, MA.
- Sander P. M., 1992. The Ultrastructure of Reptilian and Non-mammalian Synapsid Tooth Enamel: New Descriptive Concepts. *Journal of Vertebrate Paleontology* **13**:50A–51A.
- Sander P. M., 1997. Non-mammalian Synapsid Enamel and the Origin of Mammalian Enamel Prisms: The Bottom-up Perspective. In W. von Koenigswald & P. M. Sander (eds.), *Tooth Enamel Microstructure*, pp. 41–62. A. A. Balkema, Rotterdam.
- Sander P. M., 1999. *The Microstructure of Reptilian Tooth Enamel: Terminology, Function, and Phylogeny*. F. Pfeil, München.
- Sander P. M., 2000. Prismless Enamel in Amniotes: Terminology, Function, and Evolution. In M. F. Teaford, M. M. Smith, & M. W. J. Ferguson (eds.), *Development, Function and Evolution of Teeth*, pp. 92–106. Cambridge University Press, Cambridge.

- Sasaki T., Goldberg M., Takuma S., & Garant P. R., 1990. Cell Biology of Tooth Enamel Formation. Functional Electron Microscopic Monographs. *Monographs in Oral Science* **14**:1–199.
- Sato I., Shimada K., Sato T., & Kitagawa T., 1990. Fine Structure and Histochemistry of the Teeth of the Tree Frog (*Hyla japonica*). *Okajimas Folia Anatomica Japonica* **67**(1):11–20.
- Schreger D., 1800. Beitrage zur Geschichte der Zähne. *Beitrage für die Zergliederkunst* **1**:1–7.
- Shellis R. P., 1984. Inter-relationships between Growth and Structure of Enamel. In R. Fearhead & S. Suga (eds.), *Tooth Enamel IV*, pp. 467–471. Elsevier Science Publishers, Amsterdam.
- Shellis R. P. & Poole D. F. G., 1977. The Calcified Dental Tissues of Primates. In C. L. B. Lavelle, R. P. Shellis, & D. F. G. Poole (eds.), *Evolutionary Changes to the Primate Skull and Dentition*, pp. 197–279. Charles C. Thomas Publisher, Springfield, Il.
- Shellis R. P. & Poole D. F. G., 1979. The Arrangement of Prisms in the Enamel of the Anterior Teeth of the Aye-aye. *Scanning Electron Microscopy* (2):497–506.
- Shobusawa M., 1952. Comparative Studies on Shape of Enamel Rods in Mammals. *Okajimas Folia Anatomica Japonica* **24**(5-6):371–392.
- Simpson G. G., 1936. Studies of the Earliest Mammalian Dentitions. *The Dental Cosmos* **78**(8,9):791–800, 940–953.
- Smith C. E. & Nanci A., 1989. Secretory Activity as a Function of the Development and Maturation of Ameloblasts. *Connective Tissue Research* **22**(1-4):147–156.
- Smith M. M. & Hall B. K., 1993. A Developmental Model for Evolution of the Vertebrate Exoskeleton and Teeth. *Evolutionary Biology* **27**:387–448.
- Smith M. M. & Miles A. E. W., 1971. The Ultrastructure of Odontogenesis in Larval and Adult Urodeles; Differentiation of the Dental Epithelial Cells. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie* **121**(4):470–498.
- Špoutil F., Vlček V., & Horáček I., 2010. Enamel Microarchitecture of a Tribosphenic Molar. *Journal of Morphology* **271**(10):1204–1218.
- Stafford B. J. & Szalay F. S., 2000. Craniodental Functional Morphology and Taxonomy of Dermopterans. *Journal of Mammalogy* **81**(2):360–385.
- Stefen C., 1994. *Zahnschmelzdifferenzierungen bei Raubtieren: Carnivora im Vergleich zu Vertretern der Creodonta, Arctocyoniidae, Mesonychiidae, Entelodontidae (Placentalia), Thylacoleonidae, Dasyuridae und Thylaciniidae (Marsupialia)*. Ph.D. thesis, University of Bonn, Bonn.
- Stefen C., 1997. Differentiations in Hunter-Schreger Bands of Carnivores. In W. von Koenigswald & M. Sander (eds.), *Tooth Enamel Microstructure*, pp. 123–136. A. A. Balkema, Rotterdam.
- Stefen C., 1999a. Enamel Microstructure of Recent and Fossil Canidae (Carnivora: Mammalia). *Journal of Vertebrate Paleontology* **19**(3):576–587.
- Stefen C., 1999b. Tooth Enamel Structure of Some Australian Carnivorous Marsupials. *Alcheringa an Australasian Journal of Palaeontology* **23**(2):111–132.
- Stefen C., 2001. Enamel Structure of Arctoid Carnivora: Amphicyoniidae, Ursidae, Procyoniidae, and Mustelidae. *Journal of Mammalogy* **82**(2):450–462.
- Stefen C. & Rensberger J. M., 1999. The Specialized Structure of Hyaenid Enamel: Description and Development within the Lineage – Including Percrocutids. *Scanning Microscopy* **13**(2):363–380.

- Teaford M. F., Smith M. M., & Ferguson M. W. J., 2000. *Development, Function and Evolution of Teeth*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ungar P. S., 2010. *Mammal Teeth: Origin, Evolution, and Diversity*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Upadhyay J. V. & Rao N. N., 2011. Odontogenic Tumors – A Saga of its Genesis. *International Poster Journal of Dentistry and Oral Medicine* **13**(1).
- Vaahokari A., Å berg T., Jernvall J., Keränen S., & Thesleff I., 1996. The Enamel Knot as a Signaling Center in the Developing Mouse Tooth. *Mechanisms of Development* **54**(1):39–43.
- Weis A., 2005. A Window on Biomineralization. *Science* **307**(5714):1419–1420.
- Wahlert J. H., 1968. Variability of Rodent Incisor Enamel as Viewed in Thin Section, and the Microstructure of the Enamel in Fossil and Recent Rodent Groups. *Breviora* **309**:1–18.
- Wahlert J. H., 1989. The Three Types of Incisor Enamel in Rodents. In C. C. Black & M. R. Dawson (eds.), *Papers on Fossil Rodents in Honor of Albert Elmer Wood*, pp. 7–16. Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles.
- Wahlert J. H. & von Koenigswald W., 1985. Specialized Enamel in Incisors of Eomyid Rodents. *American Museum Novitates* **2832**:1–12.
- Wakita M. & Shioi T., 1984. Three-dimensional Correlation between Enamel Crystallite Arrangement and Tomes' Processes: Computerized Representation. In R. Fearnhead & S. Suga (eds.), *Tooth Enamel IV*, pp. 478–482. Elsevier Science Publishers, Amsterdam.
- Warszawsky H., Bai P., Nanci A., & Josephsen K., 1984. Morphological Visualization of Two Categories of Enamel Proteins in Relation to the Crystals of Rat Incisor Enamel. In R. Fearnhead & S. Suga (eds.), *Tooth Enamel IV*, pp. 177–182. Elsevier Science Publishers, Amsterdam.
- Watson M. L., 1960. The Extracellular Nature of Enamel in the Rat. *The Journal of Biophysical and Biochemical Cytology* **7**(3):489–492.
- Weill R., 1969. The Young Transitory Enamel in Various Reptiles. *Journal of Dental Research* **48**(6):1138.
- Wen X. & Paine M. L., 2013. Iron Deposition and Ferritin Heavy Chain (Fth) Localization in Rodent Teeth. *BMC Research Notes* **6**(1):1.
- Woodburne M. O., Rich T., & Springer M., 2003. The Evolution of Tribospheny and the Antiquity of Mammalian Clades. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **28**(2):360–385.
- Young W. G., Brennan C., & Marshall R., 1990. Occlusal Movements of the Brushtail Possum, *Trichosurus vulpecula*, from Microwear on the Teeth. *Australian Journal of Zoology* **38**(1):41.
- Zaki A. E., Yaeger J. A., & Gillette R., 1970. Fine Structure of the Epithelial Dental Organ in the Frog during Early Odontogenesis. *The Anatomical Record* **168**(1):79–91.
- Zhao Z. & Youheng L., 1987. The Ultrastructure of the Enamel in the Giant Panda of Pleistocene. *Vertebrata Palasiatica* **25**(4):297–305.