

UNIVERZITA KARLOVA  
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA  
KATEDRA ANTROPOLOGIE A GENETIKY ČLOVĚKA

Ústav Experimentální medicíny AV ČR

## Časný vývoj dentice u krokodýla

Diplomová práce

Barbora Nešporová

Školitel: MUDr. Miroslav Peterka, CSc.

Garant: Prof. RNDr. Zbyněk Šmahel, CSc.

Praha 2006

Úvodem bych ráda poděkovala všem, kteří přispěli ke vzniku této diplomové práce.

MUDr. Miroslavu Peterkovi, CSc., svému školiteli děkuji za profesionální vedení, humor a trpělivost, se kterou mě seznámil se základy vědecké práce.

MUDr. Renatě Peterkové CSc. děkuji, že ve mě svým přístupem vzbudila opravdový zájem o obor a díky tomu mě tato práce opravdu bavila. Všem ostatním na Oddělení teratologie děkuji za ochotu, se kterou reagovali na mé otázky a prosby. Zejména děkuji MUDr. Tomáši Boráňovi za pomoc profesionální i lidskou, Bronislavě Rokytové za pomoc při zpracování fotografického materiálu a paní laborantce Ivě Koppové za spolupráci při získávání histologického materiálu.

Jsem velmi vděčná své rodině a přátelům za jejich podporu během studia, ráda bych zde proto poděkovala i svým rodičům Mileně Nešporové a Evženu Nešporovi a své sestře Natálii Hrozinkové.

Podklady pro tuto práci vznikaly v letech 2005 – 2006 pod vedením MUDr. Miroslava Peterky, CSc s následující finanční podporou:

Grantová agentura ČR (granty č. 304/02/0448 a 304/05/2665), Ministerstvo školství mládeže a tělovýchovy ČR (projekt číslo COST B23.002), Akademie věd ČR (projekt číslo AV0Z 50390512).

Pracovní pobyty ve Štrasburku (Francie), kde byly zhotoveny 3D rekonstrukce, byly hrazeny v rámci dohody INSERM-AVČR.

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala sama na základě získaných dat s použitím citované literatury.

V Praze dne 28. 8. 2006



Barbora Nešporová

# Obsah

<b>1. Úvod.....</b>	<b>3</b>
<b>2. Literární přehled.....</b>	<b>4</b>
2. 1. Popis dentice savců a člověka.....	4
2. 1. 1. Popis savčí dentice.....	4
2. 1. 2. Obecná stavba savčího zubu.....	5
2. 1. 3. Popis lidské dentice.....	6
2. 1. 4. Embryonální vývoj dentice u člověka.....	7
2. 2. Plazí dentice.....	8
2.2.1. Stavba lebky.....	9
2. 2. 2. Typy a obecný popis plazí dentice.....	11
2. 2. 3. Popis dentice u krokodýla.....	12
2. 2. 4. Časný embryonální vývoj dentice u krokodýla.....	13
2. 3. Přehled teorií o vzniku savčí dentice z plazí.....	16
2. 3. 1. Diferenciační teorie.....	16
2. 3. 2. Konkrescenční teorie.....	17
2. 3. 3. Dimerní teorie.....	17
2. 4. Shrnutí potřebné pro formulaci cílů.....	18
<b>3. Cíle diplomové práce.....</b>	<b>20</b>
<b>4. Popis metody.....</b>	<b>21</b>
4. 1. Výběr embryí.....	21
4. 2. Histologie.....	22
4. 3. Počítačové rekonstrukce.....	22
4. 3. 1. Zhotovení nákresů.....	22
4. 3. 2. Příprava nákresů k digitalizaci.....	23
4. 3. 3. Digitalizace nákresů.....	24
4. 3. 4. Vyhodnocení výsledků.....	24
<b>5. Výsledky.....</b>	<b>26</b>
5. 1. Rekonstrukce maxilly embrya ED 18, E 91.....	27
5. 1. 1. Popis 3D rekonstrukce.....	27
5. 1. 2. Lokalita I.....	28
5. 1. 3. Lokalita II.....	30
5. 1. 4. Lokalita III.....	30
5. 1. 5. Lokalita IV.....	32
5. 1. 6. Lokalita V.....	32
5. 2. Rekonstrukce maxilly embrya ED 20, E 92.....	34
5. 2. 1. Popis 3D rekonstrukce.....	35
5. 2. 2. Lokalita I.....	37
5. 2. 3. Lokalita II.....	38
5. 2. 4. Lokalita III.....	39
5. 2. 5. Lokalita IV.....	40
5. 2. 6. Lokalita V.....	41
5. 2. 7. Lokalita VI.....	42

5. 3. Porovnání obou rekonstrukcí .....	42
5. 3. 1. Srovnání lokalit.....	43
<b>6. Diskuse.....</b>	<b>44</b>
6. 1. 3 D rekonstrukce .....	44
6. 2. Srovnání se savci.....	47
<b>7. Závěr .....</b>	<b>50</b>
8. Plány do budoucna.....	51
<b>9. Seznam literatury.....</b>	<b>52</b>

# 1. Úvod

Studium dentice patřilo vždy mezi stěžejní metody k poznání evolučního vývoje druhů a to z několika důvodů. Protože zuby patří mezi nejtvrďší a tím i nejdolnější struktury v těle, byly často to jediné, co se po vymřelých živočišných druzích dochovalo. Dále typ dentice vypovídá mnoho o složení potravy a tedy i o způsobu života a velikosti jednotlivých zvířat, mezi nimi i předků člověka.

Savčí dentice se během evoluce vyvinula z plazí dentice. Vzhledem k významné odlišnosti plazího a savčího chrupu zbývá stále mnoho nezodpovězených otázek, jak proces vývoje probíhal. Fosílie neposkytují úplné vysvětlení, jak probíhal evoluční vývoj savčí dentice (která obsahuje také mnohohrbolkové zuby) a k jakým změnám během něj docházelo. Bohužel nemáme k dispozici embrya fosilních savcovitých plazů z řádu Therapsida, kteří jsou považováni za evoluční přechod mezi savci a plazy. Díky známému vztahu mezi fylogenezí a ontogenezí (např. Gould, 1992; Hall, 1999) je zřejmé, že komparativní embryonální studie vývoje plazí a savčí dentice by mohly přinést nové poznatky do této problematiky.

Morphogenese savčí dentice a dentice člověka byla již předmětem mnoha vědeckých prací a byla podrobně zmapována (Scott a Symons, 1967). Množství poznatků je rovněž k dispozici o molekulární regulaci zubního vývoje, které byly získány na modelu odontogeneze u myši (Jernvall a Thesleff, 2000?; Tucker a Sharpe, 2004). Samotná morfogenese zubního vývoje u myši byla systematicky zmapována pomocí kombinované analýzy histologických řezů a počítačových 3D rekonstrukcí (Peterkova et al., 1993, 1995, 1996, 2000; Lesot et al., 1996, 1998; Viriot et al., 1997, 2001). Je tedy patrné, že údajů o vývoji savčí dentice je pro srovnávací studie dostatek. Vývoj plazího chrupu má mimořádnou důležitost v otázce původu savců z předků, podobných plazům (Röse, 1884). Pro pochopení evolučního procesu tedy zbývá zaměřit se na vývoj dentice plazí.

## 2. Literární přehled

### 2. 1. Popis dentice savců a člověka

#### 2. 1. 1. Popis savčí dentice

Savčí chrup je heterodontní, rozlišený na řezáky (*dentes incisivi*), špičáky (*dentes canini*), zuby třenové (premoláry) a stoličky (moláry). U různých druhů savců bývají často zuby značně specializované a liší se mezi jednotlivými druhy. Takto velké rozdíly v rámci jednoho typu dentice se nevyskytují u žádné jiné třídy.

Všechny druhy savců mají stálý počet zubů a jejich uspořádání je dané. Pro každý druh lze počet zubů a jejich uspořádání vyjádřit zubním vzorcem. Tento vzorec se vytváří podle umístění zubů v čelistním kvadrantu směrem od střední čáry. Pro označení zubů se používá počátečních písmen jejich názvu.

U třetihorních savců převažoval tento zubní vzorec :

I 3 C 1 P 4 M 3

I 3 C 1 P 4 M 3

Ze vzorce lze vyčíst celkový počet zubů, tedy 44. Tento vzorec je považován za vzorec úplného chrupu. U většiny savců se během evoluce počet zubů redukoval - mají tedy neúplný vzorec chrupu. Výjimky tvoří například někteří ozubení kytovci, kteří mají počet zubů výrazně vyšší. (Peyer, 1968).

Čelisti savců jsou pravo-levě symetrické, pravá strana je téměř shodná s levou. Naopak horní čelist s dolní čelistí nemusí vždy korespondovat.

Většina savců má, stejně jako člověk, diphyodontní dentici. To znamená, že se během života vystřídají dvě generace zubů. V některých případech může jedna z těchto generací být více či méně redukována, nedosáhne stádia plné funkce nebo je vstřebána ještě dříve, než se jedinec narodí (například celá dentice u koticovitých velryb).

Vývoj zubů je řízen recipročními interakcemi mezi orálním epitelem a přilehlým mesenchymem (např. Jernval a Thesleff, 2000; Tucker a Sharpe, 2004). Zubní epitel je odvozen z orálního ektodermu a v konečné fázi dává vznik zubní sklovině. Všechny ostatní tkáně se diferencují z okolního mesenchymu, který pochází z mezodermu a buněk neurální lišty – ektomesenchymu (Moore a Persaud, 2002).

## 2.1. 2. Obecná stavba savčího zubu

Na zubu popisujeme tři části, korunku, krček a kořen. Základní stavební součástí zubu je zubovina (*dentin*), která je v místě korunky kryta sklovinou a v místě kořene zubním cementem. Uvnitř zubu je dutina vyplněná zubní dřeví.

Korunka je specificky tvarovaná a představuje vlastní funkční část zubu. Je kryta sklovinou, vyčnívá nad dásně a v oblasti dásně přechází do krčku. Krček je obklopen měkkými tkáněmi dásně, s kterými vytváří gingivodentální uzávěr. Tento uzávěr brání bakteriím a částem potravy dostat se k zubnímu kořenu případně až do kořenového kanálku. Kořen zubu je uložen v kostěném lůžku čelisti – alveolu. Ke stěnám alveolu je připojen systémem pojivových vláken zvaný periodontium. Kořeny mohou být jednoduché, nebo vícečetné. Kořenem prochází kořenový kanálek, *canalis radialis*, který vede do dřevňové dutiny nervy a cévy. Pokud je kořen rozvětvený, každá jeho větev má svůj kanálek.

Dutina zubu (*cavitas dentis*), která je v korunce rozšířená, v úrovni krčku se zužuje a přechází do kořenového kanálku. Obsahuje pojivovou zubní dřev, pulpu, bohatou na cévy a nervy.

Kořenový kanálek zpravidla nekončí jedním vývodem, ale před výstupem z kořene se větví ve více nepravidelných chodbiček. Na zubu lze potom popsat vícečetný výstupní otvor, (*foramen apicis dentis*) (Čihák, 1984).

Zubovina, tedy dentin je hlavní stavební složkou zubů. Díky vysokému podílu anorganické hmoty (67 - 70%) je velmi tvrdý, ale do jisté míry si uchovává i pružnost. Vzniká činností odontoblastů, které se nacházejí na periférii dřevňové dutiny, v místě jejího kontaktu s vnitřní stěnou zubu. Odtud vysílají odontoblasty své cytoplasmatické výběžky (*Tomesova vlákna*) až k zevnímu okraji dentinu, tedy na korunce ke sklovině a na krčku k cementu.



Na příčném řezu zubem lze, hlavně v kořenové části, pozorovat soustředné kruhy. Tyto kruhy svědčí o apozičním způsobu tvorby dentinu. Po ukončení růstu zubu odontoblasty produkují sekundární dentin, jako reakci na vnější dráždění (například vznik zubního kazu).

Zubní sklovina je nejtvrďší hmotou v těle (obsahuje 96 – 97%) , tvoří povrch korunky zubu. Je složena ze sloupečků, prismat.

Prismata směřují kolmo k povrchu skloviny. Sousedící prismata do sebe zapadají. Povrch zubní skloviny kryje tenká blanka, cuticula enameli čili Nasmythova membrána, je to nezávratný povrch sklovinné hmoty (Čihák, 1984).

Zubní cement je tvořen cementoblasty a ukládán na zevní povrch dentinu krčku a kořene. Svým složením je zubní cement vlastně vláknitá kost chudá na kostní buňky. Je spojen s vazivem periodontia a účastní se tak připojení zubů k alveolu.

### 2. 1. 3. Popis lidské dentice

Lidská dentice je diphyodontní, zuby první generace se nazývají zuby dočasné nebo mléčné a zuby druhé generace, zuby stálé.

Mléčné zuby, dentes decidui se začínají prořezávat v šestém až osmém měsíci života. Oproti stálým zubům jsou menší, bílé, s průsvitnou sklovinou. Jejich dřevné dutiny jsou větší, korunky nižší a více zaoblené. Kořeny více divergují, protože pod nimi se již v čelisti vyvíjí základ stálého zubu. Je jich pouze 20. Vzorec mléčné dentice vypadá takto (dle Čiháka, 1984):

m<sub>2</sub> m<sub>1</sub> c i<sub>2</sub> i<sub>1</sub> - i<sub>1</sub> i<sub>2</sub> c m<sub>1</sub> m<sub>2</sub>

m<sub>2</sub> m<sub>1</sub> c i<sub>2</sub> i<sub>1</sub> - i<sub>1</sub> i<sub>2</sub> c m<sub>1</sub> m<sub>2</sub>

nebo zkráceně: 2m 1c 2i

2m 1c 2i

Stálý chrup obsahuje 32 zubů a je tedy neúplný. Jeho prořezávání začíná okolo šestého roku života. Zkrácený vzorec stálé dentice vypadá takto:

M 3 P 2 C I 2

M 3 P 2 C I 2

Řezáky, dentes incisivi, jsou zuby lopatovitého tvaru. Mají pouze jeden kořen a horní řezáky mají širší korunky než dolní.

Špičáky, dentes canini, mají také jen jeden kořen a jejich korunka vybíhá v jeden hrot.

Zuby třenové, dentes premolares, jsou dvouhrbolkové, bicuspidální zuby. Oba hrbolky jsou na horních zubech téměř stejné, na dolní čelisti je linguálně umístěný hrbolek výrazně menší. Premoláry mají pouze jeden kořen, který se však u horních premolárů velmi často rozděluje do dvou větví. Kořeny dolních premolárů se také mohou větvit, méně často než horní. Většinou jsou přítomny dva kořenové kanálky, a to i u nerozdvojených kořenů.

Stoličky, moláry, jsou vícekořenné zuby. Horní stoličky mají tři kořeny, dva z nich situované vestibulárně a jeden linguálně. Dolní stoličky mají kořeny dva, jeden leží mesiálně a druhý distálně. Moláry mají čtyři hrbolky, které jsou od sebe odděleny rýhou ve tvaru písmene H na horní čelisti a ve tvaru kříže na dolní čelisti. První horní a dolní stoličky jsou největší, dolní stolička nese v 95% případů ještě pátý hrbolek.

## **2. 1. 4. Embryonální vývoj dentice u člověka**

V ontogenetickém vývoji člověka se tvoří dvě sady zubů, zuby mléčné a trvalé.

Vývoj lidských zubů prochází klasickými stádii. Tato stádia byla odvozena od tvaru epitelu na frontálních řezech. Vznik jednotlivých zubů je plynulý proces, který směřuje k diferenciaci výsledného tvaru zubního primordia, především basální membrány na rozhraní zubní epitel-papila. Její podoba předurčuje tvar budoucího zubu, v němž posléze vznikají mineralizované tkáně (dentin, sklovina a zubního cement).

:První známky vývoje se objeví u člověka na přelomu pátého a šestého týdne, kdy dojde ke ztluštění epitelu, z něhož vznikne zubní lišta.

Další je stádium zubního pupenu, kdy se v dentálních lištách objeví lokální ztluštění, v každé liště deset. Tyto pupeny jsou pro mléčné zuby, které později v dětství vypadají. Pupeny pro stálé zuby se začínají vytvářet okolo desátého týdne na linguální straně sklovinných orgánů hluboko v dentální liště. Základy druhých a

třetích permanentních molárů se vyvíjejí až po narození. Trvalé moláry nemají žádné deciduální předchůdce a vyvíjejí se v zadní části dentální lišty.

Díky invaginaci mesenchymu nabývá zubní pupen tvaru pohárku a proto se další stadium nazývá stadium pohárku. Ektodermová část zubního základu tvoří sklovinný orgán, z něhož se později diferencují ameloblasty tvořící sklovinu. Vnitřní část, zubní papila, se stává základem pulpy. Spolu se sklovinným orgánem tvoří zubní zárodek. Během vzniku zárodku se mesenchym okolo zárodku diferencuje v kapsulární strukturu, která je základem pro vznik zubního cementu.

S vývojem sklovinného orgánu zárodek nabývá zvonkovitého tvaru. Mesenchymové buňky přiléhající ke sklovinnému orgánu se diferencují v odontoblasty a začnou tvořit dentin. Buňky vnitřního sklovinného epitelu se diferencují v ameloblasty (Moore a Persaud, 2002).

Zubní kořen se začíná formovat až později, v pokročilém stadiu tvorby dentinu a skloviny.

Ontogenetický vývoj lidské a potažmo savčí dentice má mnoho společných znaků s ontogenetickým vývojem dentice plazí. Platí zde, že čím je embryo mladší, tím je tato podobnost zřetelnější (Gould, 1992).

## **2. 2. Plazí dentice**

Díky vzniku tvrdé skořápky vajec se plazi stali první skupinou živočichů zcela nezávislou na vodě. Mimo jiné díky této skutečnosti se během období druhohor, před 180ti až 60ti miliony let, plazi stali dominantní částí fauny na zemi (Roček, 1985). A to nejen suchozemské fauny. Mnoho druhů se adaptovalo na život v mořské i sladké vodě a známí jsou též létající plazi. Toto období se často právem označuje jako éra plazů. Současní plazi (želvy, hadi, krokodýli a ještěrky) nemohou poskytnout úplný obraz rozmanitosti druhohorních ještěrů.

Hlavními vlastnostmi plazů je homodontní dentice, tvořená podobnými zuby jednoduchého tvaru, nevyskytují se pro savce typické multituberkulární stoličky. Dentice je polyodontní (velké množství zubů) a polyphyodontní, neustále se obnovuje v mnoha generacích.

### 2.2.1. Stavba lebky

Vzhledem k úzkému vztahu dentice a stavby lebky, a protože stavba lebky hraje stěžejní roli při rozdělování plazů do skupin, je nutné zde uvést několik informací o vývoji a stavbě lebky.

V evoluci plazů hrál důležitou roli musculus temporalis. U primitivních plazů se upínal, v rámci ještě nerozlišených žvýkacích svalů, na vnější stěnu sluchového pouzdra neurálního endocrania a na vnitřní povrch exokraniálních kostí, které tuto oblast kryly (tzn. squamosum, postorbitale, jugale, quatrojugale a parietale). Toto uspořádání je ještě zachováno u primitivních obojživelníků. M. temporalis tak vyplňoval dutinu mezi těmito kostmi. Obojživelníci polykají potravu v celku a proto je pro ně toto uspořádání dostačující.

Tento stav přežíval i u primitivních plazů. Během fylogeneze se však začaly zvyšovat nároky na tuto oblast, a to především díky lovu větší a pohyblivější kořisti. Ta musela být často před polknutím usmrcena a rozporcována.

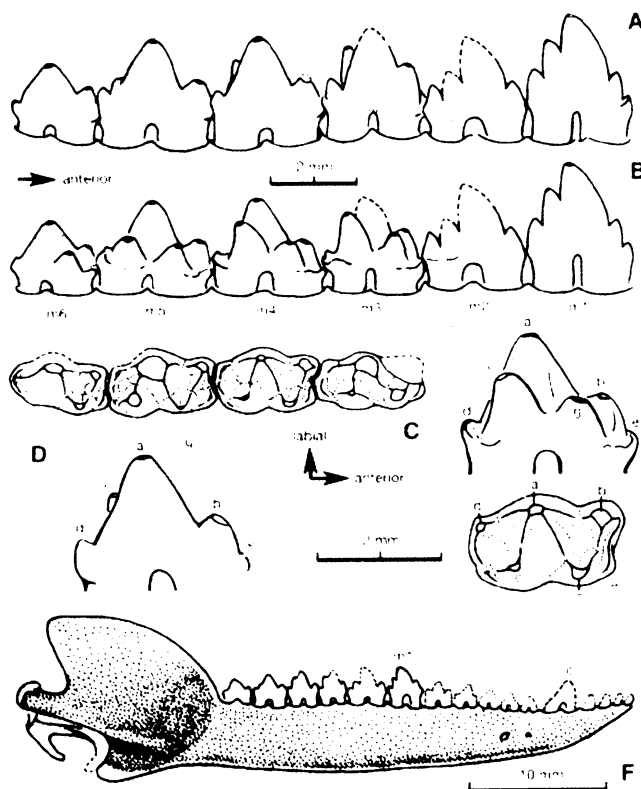
Následkem zvýšené námahy bylo mohutnění m. temporalis a vedlo k vzniku spánkových jam, díky kterým se m. temporalis vyklenul nad úroveň lebky. Tato skutečnost je považována za jeden z hlavních předpokladů vzniku dravých plazů, kteří zahajují linii vedoucí k savcům. Spánkové jámy vznikaly v místě nejmenší odolnosti exocrania, tedy v místě křížení švů (Roček, 1985).

Tímto způsobem vznikly různé druhy lebek. Lebka *synapsidní* se spánkovou jámou mezi postorbitale, jugale a squamosem, lebka *euryapsidní* se spánkovou jámou mezi postorbitale, parietale a squamosem nebo lebka *diapsidní*, kde se vyvinuly obě jámy najednou. *Euryapsidní* lebkou se vyznačovali Eurapsida, vyhynulí plazi mezoiku, například řád placodontia, araeoscelidia nebo mořští pleirosauři a jiné příbuzné druhy. Z linie Diapsida se vyvinuli druhohorní dinosauři, ale také většina současných plazů, hadi, ještěrky a krokodýli (Miles a Poole 1967).

Neznamená to, že evoluce všech plazů dospěla do stádia spánkových jam. Primitivní plazi, nebo ti, kteří nepotřebovali zesílený temporální sval, měli exokranium ve spánkové oblasti zcela uzavřené. Tento druh lebky se nazývá lebka *anapsidní* a ze současných druhů je typická pro želvy.

*Synapsidní* lebka byla charakteristická pro podtřídu Synapsida. Patřili sem velmi životaschopní plazi, žili téměř 100 milionů let a tvořili dominantní složku plazů

fauny. Jejich úspěch byl nepochybně zapříčiněn prvními náznaky termoregulace, již v ranném permu. Na tomto podkladě později vznikla endotermie u savcovitých plazů řádu Therapsida. Tento řád tvořil ve svrchním permu dokonce 84% veškerých plazů (Roček, 1985). Ne všechny linie savcovitých plazů byly takto úspěšné. Stěžejním faktorem bylo rozdělení na karnivorní a herbivorní formy. Karnivorní formy se ukázaly jako úspěšnější a v pozdním triasu se z nich vyvinuli savci.



**Obr. 2.-1.** Nákres dentice u *Castorocauda lutrasimilis*. **(A)** laterální pohled na moláry (m1 - m6) dolní čelisti. **(B)** mediální pohled na moláry (m1 - m6) dolní čelisti. **(C)** pohled na korunky molárů spodní čelisti m3 - m6. **(D)** popis hrbolků na moláru. **(F)** pohled na dolní čelist a dentici. c - špičák. (Upraveno podle Quiang et al, 2006).

Právě při diferenciaci na karnivorní a herbivorní formy byly stěžejním faktorem změny dentice. Redukoval se rozsah ozubených kostí na patře, které při polykání celé kořisti zabraňovaly jejímu vyklouznutí z ústní dutiny, ale neměly význam pro zabíjení a porcování větší kořisti. Zcela zanikl vnitřní zubní oblouk a v další evoluci obratlovců se zachoval pouze vnější zubní oblouk. Dále došlo k

morfologické a funkční diferenciaci jednotlivých zubů. U vyhynulých fosilních savcovitých plazů z řádu Therapsida, linie Theriodontia (jamkozubí) byl popsán heterodontní chrup s několika drobnými řezáky, jedním nápadně velikým špičákem a řadou moláru s několikahrbolkovými korunkami. Tento chrup se vyznačuje nápadnou podobností s chrupem dnešních psovitých šelem (Roček, 1985).

V únoru 2006 byl v Číně popsán *Castorocauda lutrasimilis* (obr. 2.-1.), zatím nejstarší savcovitý plaz, u kterého bylo již popsáno ochlupení. Nález byl datován do období střední jury, přibližně před 164 milióny let. U tohoto živočicha lze již rozlišit heterodontní dentici (Quiang et al, 2006).

## 2. 2. 2. Typy a obecný popis plazí dentice

Zuby plazů se vyznačují jednoduchým tvarem korunky. Lze je rozdělit do tří skupin, podle způsobu jejich přichycení na čelist. Toto spojení je ve většině případů zajištěno ankylozou – tj. zuby nemají kořeny ukotvené v zubním lůžku, ale jsou pevně připojeny přímo ke kosti čelisti.. Při *pleurodontním* spojení je zub připojen k linguální straně čelistní kosti. Toto spojení je typické pro hady a většinu ještěrek. Při *acrodontním* připojení je zub připojen ke hřebenu čelisti a tímto způsobem jsou připojeny zuby chameleonů a některých ještěrek (agamy).

Naproti tomu u dnes žijících krokodýlů a aligátorů není toto spojení zajištěno ankylozou, ale zuby mají kořeny, které jsou zapuštěny do jamek v čelisti. Toto spojení se nazývá *thecodontní*. Kořeny zubů jsou spojeny s jamkami vazivem, podobným způsobem, jako je tomu u savců (Miles a Poole 1967). Tyto jamky jsou v čelisti umístěny trvale a netvoří se pokaždé s novou generací zubů. Želvy, které jsou žijícími zástupci nejprimitivnějších plazů, linie Anapsida, nemají zuby. Jejich čelisti jsou pokryty zrohovatělou tkání, která nahrazuje funkčně zuby. Někdy mívá i pilovitý profil. Nejstarší vyhynulé druhy želv byly vybaveny zuby na patře ústní dutiny, které během evoluce vymizely.

Zástupci další evoluční linie, Diapsida se vyznačovali značnou rozmanitostí dentice. Carnivorní vyhynulé druhy, například *Tyrannosaurus*, byly vybaveny zuby popisovanými jako šavlovité špičáky. Herbivorní formy měly jen několik zubů v přední části čelisti.

Mezi dnešními plazi jsou v morfologii zubů také značné rozdíly.

Krokodýli a aligátoři, jak bude dále popsáno, mají ostré jednoduché zuby kónického tvaru. Vícehrbolkové zuby se u nich nevyskytují.

Zuby ještěrek jsou obecně kónického tvaru, klínovité a mírně zakřivené. U mnoha druhů ještěrek se u mladých jedinců vyskytují zuby s třemi hrbolky (tricuspidální). U dospělých jedinců (tj. u dalších zubních generací) tyto hrbolky většinou vymizí. Výměna generací, další typický znak plazí dentice zde probíhá v cyklech, jejichž časová vzdálenost se s věkem zvířete zvětšuje.

Mnoha ještěrkám zůstaly i zuby, rostoucí mimo čelisti z některých patrových kostí. Tato skutečnost bývá často spojována s větší pohyblivostí lebečních kostí. Například většina ještěrek může pohybovat horní čelistí vzhledem k zbytku lebky. Tato vlastnost se u savců nevyskytuje (Miles a Poole, 1967).

Hlavní funkcí hadích zubů je zakousnutí se do těla kořisti a její paralyzování pomocí jedu. U mnoha druhů se na jedovou funkci specializovaly jen dva přední zuby a zbylé zuby, výrazně menší, tuto schopnost nemají.

### **2. 2. 3. Popis dentice u krokodýla**

Jak již bylo řečeno výše, zuby krokodýlů jsou jednoduché, kónického tvaru. Jejich velikost se v dospělosti pohybuje mezi 1 až 2cm. Často je na nich však naznačeno zúžení mezi vrcholem korunky a jejím základem. Dentici lze charakterizovat jako homodontní, výše uvedené rozdíly mezi jednotlivými zuby jsou pouze ve velikosti, ne v tvaru.

V zubních obloucích jsou zuby rozmístěny do oblastí velkých zubů a přiléhajících oblastí zubů menších. U některých druhů krokodýlů přední pár zubů spodního oblouku přečnává a je viditelný i při skousnutých čelistech. Tyto zuby zapadají při skusu do prohlubně na horní čelisti. U aligátorů mají tuto vlastnost čtvrté páry zubů dolní čelisti. Zuby spodního oblouku při skusu leží mírně za zuby oblouku horního, slouží k zadržení kořisti a nejsou určeny ke kousání a žvýkání. Krokodýl nedokáže kořist rozporcovat pouze zuby. Proto kombinuje skus zubů s kroutivými pohyby hlavy a snaží se tímto způsobem ukrotit jednotlivé části těla kořisti. Tyto kusy potom polyká celé.

Zuby krokodýlů jsou uloženy v hlubokých jamkách, alveolech. Okraje alveolů často přesahují nad úroveň povrchu čelisti. Počet zubů ještě není konstantní a je mnohem větší (polydontie) nežli u savců (Peyer, 1968).

Dentice je polyphyodontní: během života zvířete dochází k mnoha výměnám zubních generací. Zuby nové generace se tvoří v zubním vaku, který je uložený v alveolu linguálně vůči stávajícímu zubu. Ještě linguálněji je umístěno další primordium zubu, který nahradí náhradní zub (Peyer, 1968). Pro vyjádření těchto vztahů mezi zuby zavedl Bolk pojem 'zubní rodina' (Bolk, 1922). Tento pojem vyjadřuje stav, kdy zuby nových generací obsazují linguální stranu čelisti a tvoří longitudinální řady. S tímto pojmem pracují i Westergaard a Ferguson ve svých embryologických pracech (1986, 1987, 1990).

Při výměně se nový zub, při posunu směrem do ústní dutiny, dostává nejprve do dřevné dutiny stávajícího zubu, kde nový zub dosáhne plné velikosti a vytlačí svého předchůdce. Zuby se průběžně mění po jednom roce, pouze polovinu tohoto času však plně slouží své funkci (Edmund, 1960; 1962). Čím je zvíře starší, tím se cykly výměn zkracují a ztrácí pravidelnost. Přesto však k výměně generací dochází po celý život zvířete.

#### **2. 2. 4. Časný embryonální vývoj dentice u krokodýla**

V časném embryonálním vývoji je ústní epitel složen z několika vrstev buněk, které naléhají na basální membránu. Pod ní leží embryonální vazivo. Zuby všech obratlovců vznikají na rozhraní epitelu a přilehlého vaziva (Peyer, 1968). Jsou kožními deriváty, tedy jiného původu než kosti. Ve fylogenetickém vývoji se vyvinuly z plakoidních šupin, které pokrývají u žraloků celé tělo a kryjí i sliznici úst a hltanu (Čihák, 1984).

Plakoidní šupiny měly kuželovitý tvar a byly pokryty modifikací *dentinu*, takzvaným *vitrodentinem*. Není zcela jasné, zda je homologní se zubní sklovinou, která vzniká diferenciací ektodermu. Pod *vitrodentinem* se nacházela vrstva dentinu. Vnitřek celého kužele tvořila dřevná dutina (Roček, 2002). Zubní sklovina je produktem ameloblastů, které se diferencovaly z ústního epitelu ektodermového



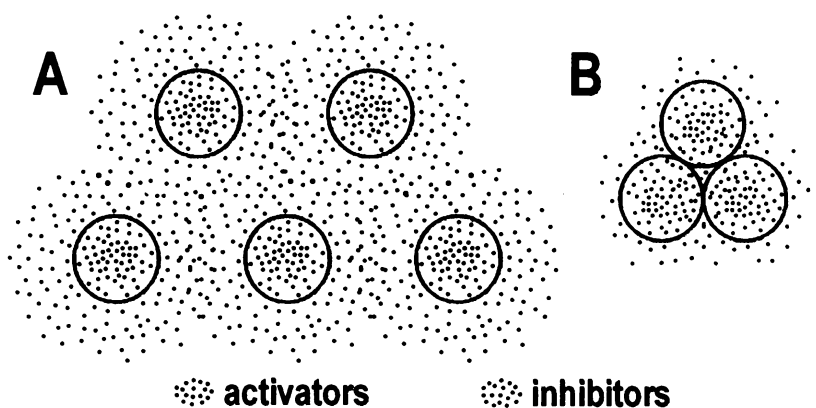
původu, dentin je produktem odontoblastů, které se diferencovaly z přilehlého mesenchymu (ektomezenchymu) zubní papily.

Nejdetailnější popis vývoje plazí dentice jsme našli v pracích autorů Westergaard a Ferguson (1986, 1987, 1990), kteří studovali embryonální vývoj dentice u řádu *Alligator Mississippiensis*. Protože detailní popis vývoje dentice u krokodýla není k dispozici, je zde demonstrován proces vývoje na tomto velmi úzce příbuzném řádu.

První známky vzniku zubu lze pozorovat elektronovým mikroskopem 16. embryonální den (dále ED). Před jejich vznikem (ED 14) se laterální a mediální nasální výběžky k sobě přiblíží a mediální nasální výběžky začínají srůstat s maxilárními výběžky. Mezi mediálním a laterálním nasálním výběžkem vzniká nosní jamka a později choana. Na obou mandibulárních výběžcích se nejprve (ED 14), objevují vyvýšeniny hřebenového charakteru, na každém výběžku dva. Mandibulární výběžky začínají srůstat v ED 19 (Westergaard a Ferguson, 1986, 1987).

Dle Westergaarda a Ferguson, (1986), existuje v časném vývoji zubů zřetelná pravidelnost a tento vzor se jen nevýznamně liší u různých jedinců ve stejném stádiu. Také rozdíly mezi pravou a levou stranou čelisti stejného jedince jsou zanedbatelné. Podle výzkumu zmíněných autorů se první zubní primordium neboli zubní determinant, tvoří v přední části dolní čelisti, ale v konečném výsledku není nejpředněji umístěným zubem. Z tohoto zubního determinantu se šíří iniciace růstu zubů, a to v obou směrech, tedy dopředu i dozadu. Mezi takto vzniklými prvními primordii se objeví druhá, intersticiální primordia. Tato primordia vyrůstají blíže k tomu z prvních primordií, které je vyvinutější a větší (Westergaard a Ferguson, 1986). Současně s tímto procesem se tvoří další (nová) primordia směrem dozadu na čelisti (Kulesa et al, 1995). To potvrzuje předchozí studii provedenou Osbornem (Osborn, 1978).

Skutečně, při časném vývoji epitelových derivátů dochází ke spolupůsobení tkáňových aktivátorů a inhibitorů (Hogan, 1999), (Obr. 2.-2. A). Na základě změny vzájemného poměru mezi aktivátory a inhibitory byla hypoteticky vysvětlena zubní konkrescence (Peterková et al, 2002), (Obr 2.-2. B).



**Obr. 2.-2.** Schématické zobrazení vlivu tkáňových aktivátorů a inhibitorů na rozmístění zubních primordií (Peterková et al. 2002).

Podle Westergaarda a Ferguson (1986), první známkou vyvíjejícího se zubního primordia je stádium plakody. Plakoda je lokalizované ztluštění orálního epitelu. Tento epitel obaluje papilu tvořenou stejnoměrně hustým vazivem, která vyčnívá do ústní dutiny. Na rozhraní vaziva a epitelu plakody vzniká první zub. Na tomto stádiu vývoje embrya se také objevuje základ Meckelovy chrupavky v podobě kondenzovaných mesenchymových buněk (chrupavkový blastém).

První zubní primordia jsou většinou rudimentální a zanikají. Až z později vzniklých se stanou funkční zuby. Tyto zuby jsou produkty zubní lišty zanořující se v blízkosti plakody (Westergaard a Ferguson, 1986, 1987). V časném embryonálním vývoji, při vzniku prvních a druhých zubů, se u aligátora nevytvoří plně diferencovaný sklovinný orgán. Zub je tvořen pouze dentinem, který je produktem odontoblastů. Jedním z důvodů může být neschopnost buněk ranného epitelu diferencovat se v ameloblasty. Tato skutečnost může být významná, zatím však nebyla experimentálně ověřena ani jedna z hypotéz, proč tomu tak je.

Další skutečností, která ještě není zcela objasněna, je způsob degenerace a zániku všech vzniklých odontoblastů, které jsou vstřebány mesenchymem (Westergaard a Ferguson, 1986; Kulesa et al, 1995) Ve dřeni prvních zubů jsou často zaznamenány velké mnohоядерné buňky. Mohlo by se jednat o makrofágy nebo odontoklasty (Kulesa et al, 1995).

Westergaard a Ferguson (1986, 1987) hodnotili rovněž počet zubů a jejich výměny. Zjistili, že počet zubních primordií se zvyšuje exponenciálně. Jejich teorie

zdůrazňuje úzký vztah růstu čelisti a vzniku zubních primordií. Růst čelisti vytváří prostor pro tvorbu nových primordií, která se zakládají s předozadní tendencí.

Vznik jednotlivých zubů je souborem procesů, které směřují k diferenciaci výsledného tvaru zubního primordia, především basální membrány na rozhraní zubní epitel-papila. Její podoba předurčuje tvar budoucího zubu, v němž posléze vznikají mineralizované tkáně.

## **2. 3. Přehled teorií o vzniku savčí dentice z plazí**

O vývoji savčí dentice z dentice plazí existuje již více než sto let několik teorií, které se snaží vysvětlit jak tento proces probíhal.

### **2. 3. 1. Diferenciační teorie**

Diferenciační teorie (např Cope, 1883; Osborn, 1888) předpokládá, že jakýkoliv savčí zub vznikl diferenciací z jednoho jednoduchého zubu plazího.

Tato teorie předpokládá redukci v celkovém počtu zubu během evoluce a vychází z paleontologických údajů, získaných z fosilních nálezů. Popisuje postupnou diferenciaci 'haplodontního' zubu v trituberkulární zub díky vzniku dvou postranních hrotů (paracone a metacone na horní čelisti, paraconid a metaconid na dolní čelisti). Původní hrot se nazývá protocone, protoconid.

Dalším vývojem tyto hroty vytvoří trojúhelník, rozdílně orientovaný na horní a dolní čelisti. Na horní čelisti se toto tvarové stádium nazývá trigon, na dolní čelisti trigonid. Vznik dalších hrbolků je zde popisován jako následek zdokonalování zubní okluze. K trigonu horní čelisti se lingválně připojuje talon, druhý lingvální hrbolík, také zvaný hypocon. Na dolní čelisti se dojde k připojení talonidu. Tímto postupným přidáváním hrbolků se trojúhelníkovitý tvar zubní korunky změnil na čtverhranný.

U mnoha savců nejsou nalezeny fosilní zuby ve trituberkulárním stádiu. Další faktorem, hovořícím proti této teorii je záhadný zánik ostatních zubů.

### **2. 3. 2. Konkrescenční teorie**

Konkrescenční teorie (např. Kükenthal, 1892; Röse, 1892) předpokládá vývoj několikahrbolkových zubů splynutím (konkrescencí) a společným vývojem několika zubních primordií jednoduchých plazích zubů. To by vysvětlovalo dramatické snížení počtu zubu během evoluce, bez zbytečného zániku již existujících struktur. Dle této teorie každý hrbolek na zubech současných savců reprezentuje původní samostatný zub.

Popsané jsou dvě možnosti tohoto splynutí: splynutí zubů náležejících ke stejné generaci v anterioposteriorních řadách a splynutí zubů různých generací ve směru labiolinguálním. V neprospěch této teorie hovoří fakt, že některé evolučně mladší formy savců mají menší počet hrbolků než starší formy. U ozubených kytovců se předpokládá vznik nyní trituberkulárních zubů sekundární redukcí hrbolků.

### **2. 3. 3. Dimerní teorie**

Dimerní teorie (Bolk, 1922) je jakýmsi kompromisem mezi oběma výše jmenovanými teoriemi.

Podle Bolka (Bolk, 1922) se splynutí zubů uskutečňuje pouze ve směru labiolingválním, tedy pouze u primordií tvořících příčné řady. Jedná se o funkční zub a několik zubů v různých stádiích vývoje, které později tento zub nahradí. Toto uskupení Bolk nazývá "tooth family", zubní rodina.

Podle této teorie se vícehrbolkový savčí zub vyvinul splynutím primordií zubů ze zubních rodin, tedy několika různých generací. Tato primordia však nebyla již základem pro vznik jednoduchého kónického zubu, ale podle Bolka se jednalo o základy trituberkulárních zubů. Předpokládá vytvoření prenatální junkce těchto po sobě rychle se tvořících zubních primordií. Tuto junkci podle Bolka dokládá existence tzv. sklovitého uzlíku a septa, které se přechodně nacházejí ve střední části zubních primordií u savců (Bolk, 1922).

## 2. 4.. Shrnutí potřebné pro formulaci cílů

Z dostupné literatury tedy vyplývá, že vývojem dentice u plazů se zabývala řada autorů. Většina z nich se však soustředila na problematiku zubní výměny u různých druhů plazů (například Edmund, 1960; Cooper, 1966; Westergaard a Ferguson, 1986, 1987, 1990). Mezi plazi je považována za velmi zajímavou skupina Archosauria. Tato skupina zahrnuje krokodýly, aligátory a vyhynulé dinosaury. Řád Crocodylia představuje evolučně velmi starou linii (trias – recent), (Peyer, 1968).

Vývoj dentice byl již v minulosti popsán u aligátora Westergaardem a Fergusonem (1986, 1987, 1990), avšak tito autoři se zaměřili především na problematiku trvalé obnovy zubů. Zdůrazňují také důležitost studia dentice pro pochopení vztahu mezi epitem a mesenchymem a pro paralelu s vývojem ostatních kožních derivátů, jako jsou vlasy (ochlupení), peří a šupiny. Detailní informace o časoprostorových změnách během časné morfogeneze dentice u plazů však nejsou k dispozici.

Školitelské pracoviště vlastní unikátní sbírku embryí krokodýla nilského (*Crocodylus nilensis*). Tato sbírka obsahuje embrya a fěty různého stáří, jejichž studiem lze získat komplexní materiál popisující růst a vývoj dentice od nejranějších stádií. Dostupnost tohoto materiálu a evoluční význam proto vedly k volbě krokodýla jako předmětu studia této diplomové práce.

Pro zobrazení a studium časoprostorových změn při časném vývoji dentice krokodýla bude použita metoda kombinované analýzy histologických řezů a počítačových 3D rekonstrukcí, která se již osvědčila při popisu morfogeneze dentice u myši (Peterková et al, 1995; 1996) i člověka (Hovořáková et al, 2005, 2006). Jedinou nevýhodou této metody je její pracnost a časová náročnost (viz Materiál a metody, str 21).

Zmíněná metoda 3D rekonstrukcí však nabízí velice detailní trojrozměrný pohled na zubní a přilehlý ústní epitel embrya po odstranění mesenchymu. To nám poskytne unikátní příležitost k pozorování časoprostorových změn při vývoji zubních

primordií u embryí různého stáří, a umožní získat představu, jak časná morfogeneze plazí dentice probíhá.

### **3. Cíle diplomové práce**

Cílem této diplomové práce bylo

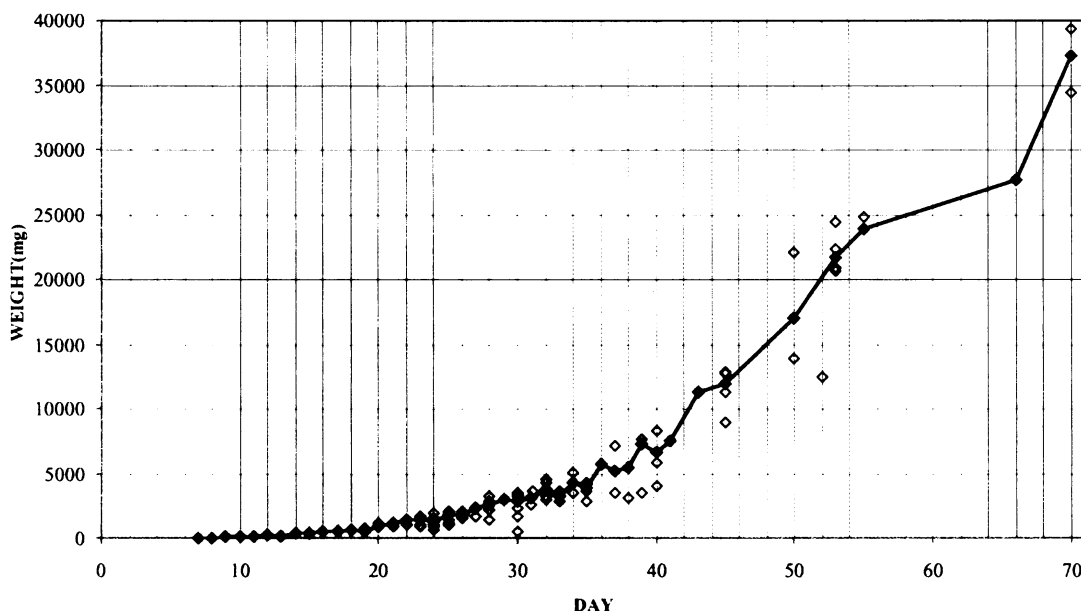
1. Vytvořit trojrozměrné rekonstrukce zubního epitelu horní čelisti během časného období odontogeneze u dvou embryí krokodýla nilského.
2. Popsat časnou morfogenezi horní dentice u krokodýla nilského pomocí korelace histologických řezů a počítačových 3D rekonstrukcí.
3. Porovnat získané výsledky s literárními údaji.
4. Vytvořit základ databáze pro budoucí srovnávací embryologické studie.

## 4. Popis metody

### 4. 1. Výběr embryí

Nejlépeším kritériem pro vyhodnocení zralosti embrya se díky zkušenosti na školitelském pracovišti ukázal počet embryonálních dní (chronologický věk) upřesněný hmotností zárodku (biologický věk), (Peterka et al, 2002).

U krokodýla je zralost embrya ve vajíčku ovlivněna mnoha faktory. Jedním z nich je například teplota. Proto i v tomto případě jsme brali v úvahu při stádiování zárodků jak jejich chronologický věk , tak i váhu. Celý soubor byl tedy uspořádán dle věku a hmotnosti (obr. 4.-1.). Podle těchto dvou kritérií byly vybrány dva zárodky, mezi kterými byl rozdíl dvou embryonálních dnů. Předpokládali jsme, že vytvořením rekonstrukcí jejich zubního epitelu bude možné sledovat jak na sebe vývojové morfologické změny navazují.



**Obr. 4.-1.** Graf znázorňuje zvyšování hmotnosti embryí během ontogenetického vývoje.. Nevyplněné kosočtverce znázorňují váhu jednotlivých embryí. Křivka spojuje hodnoty průměrné váhy zárodků. Peterka, nepublikovaná data



## 4. 2. Histologie

Hlavičky embryí byly fixovány v tekutině Bouin-Hollande. Po fixaci byly dekalcifikovány, zality do parafínu a nakrájeny na série frontálních řezů o síle 5 $\mu$ m u zárodku E 91 a 7 $\mu$ m u zárodku E 92. Řezy byly obarveny metodou AZAN (azokarmín, anilinová modř, oranž G). Obarvené řezy byly na sklíčkách očíslovány.

## 4. 3. Počítačové rekonstrukce

### 4. 3. 1. Zhotovení náskresů

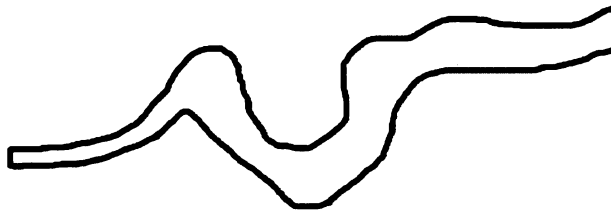
Z histologických řezů (obr. 4.-2.) byly nakresleny obrysy dentálního a přilehlého orálního epitelu pravého horního čelistního kvadrantu (obr. 4.-3.). Tyto obrysy byly vymezeny basální membránou, která odděluje epitel od mesenchymu, a orálním povrchem. Pro tento účel byl použit mikroskop s kreslícím zařízením, které umožňuje vidět zároveň preparát a výkres. Bylo použito zvětšení x250. Náskresy (obr. 4.-4.) byly pořízeny ze všech řezů obou sérií, na kterých bylo možno ještě vidět ztlustělý dentální epitel. Náskresy byly označeny čísly jednotlivých řezů.



**Obr. 4.-2.** Frontální histologický řez, embryo E 91.



**Obr. 4.-3.** Frontální histologický řez, embryo E 91, s vyznačeným obrysem basální membrány a okrajem orálního epitelu.



**Obr. 4.-4.** Obrys basální membrány a orálního povrchu.

#### **4. 3. 2. Příprava nákrešů k digitalizaci**

Nezbytnou podmínkou pro digitalizaci nákrešů byla jejich superpozice. Pro správné modelování struktury v prostoru je nutné vzít v úvahu její kolmou vzdálenost od střední čáry a sklon této struktury vzhledem ke střední čáře. Střední čára byla nakreslena na každém pátém výkresu, a v tomto intervalu byly měřeny i vzdálenosti referenčních bodů od střední čáry. Za tyto body byla zvolena výrazná místa na zubním epitelu.

Po tomto zpracování byly nákrešy pokládány na sebe. K tomuto účelu byl použit světelný panel, na kterém byly nákrešy superponovány. Superpozice byla provedena metodou “best fit” - na základě nejideálnější tvarové shody mezi sousedícími nákrešy. Postupným navrstvením jednotlivých nákrešů za sebou se

stanovila co nejpřesněji jejich poloha v 3D rekonstrukci. Poloha nákresu epitelu byla korigována pomocí střední čáry na histologickém řezu, která určovala sklon řezu ve frontální rovině a podle naměřené vzdálenosti referenčních bodů od střední čáry, která udávala kolmou vzdálenost studovaných struktur od střední čáry. Nákresy ve správné poloze byly označeny v rozích čtyřmi křížky, podle trvalé předlohy na prosvětlovacím panelu.

. Tyto křížky později určovaly také správnou polohu nákresů při digitalizaci do počítače.

### **4. 3. 3. Digitalizace nákresů**

Digitalizace nákresů, jejich počítačové zpracování a zhotovení 3D modelů (Lesot et al, 1996) proběhly na spolupracujícím pracovišti ve Francii (Strasburg, profesor Lesot).

Počítačový program, zobrazovací software Sun Voxel Sun Microsystems, umožňuje vizualizaci struktur z různých úhlů pohledu díky natočení rekonstrukce v prostoru. Pro prohlížení výsledných obrázků byl použit počítačový program Photoshop.

Metoda nabízí reálný a velice detailní pohled na mesenchymový povrch epitelu, bez jakýchkoliv dalších grafických úprav. Lze díky tomu detailně pozorovat vývoj dentice, zubního a orálního epitelu od nejmenších stádií až po ta starší a komplikovanější.

### **4. 3. 4. Vyhodnocení výsledků**

Při vyhodnocování výsledných 3D rekonstrukcí bylo nutné je zpětně korelovat s nákresy a histologickými řezy. Polohu jednotlivých nákresů bylo možné vypočítat.

Když jsme změřili v milimetrech délku struktury na obrázku 3D modelu a vydělili toto číslo počtem nákresů, použitých při digitalizaci, získáme číslo, které určuje šířku jednoho řezu na obrázku. Pokud vydělíme počet použitých nákresů délkou rekonstrukce v milimetrech, získáme číslo určující počet řezů na jeden milimetr zobrazené struktury. Poté naměříme na obrázku vzdálenost místa, které nás

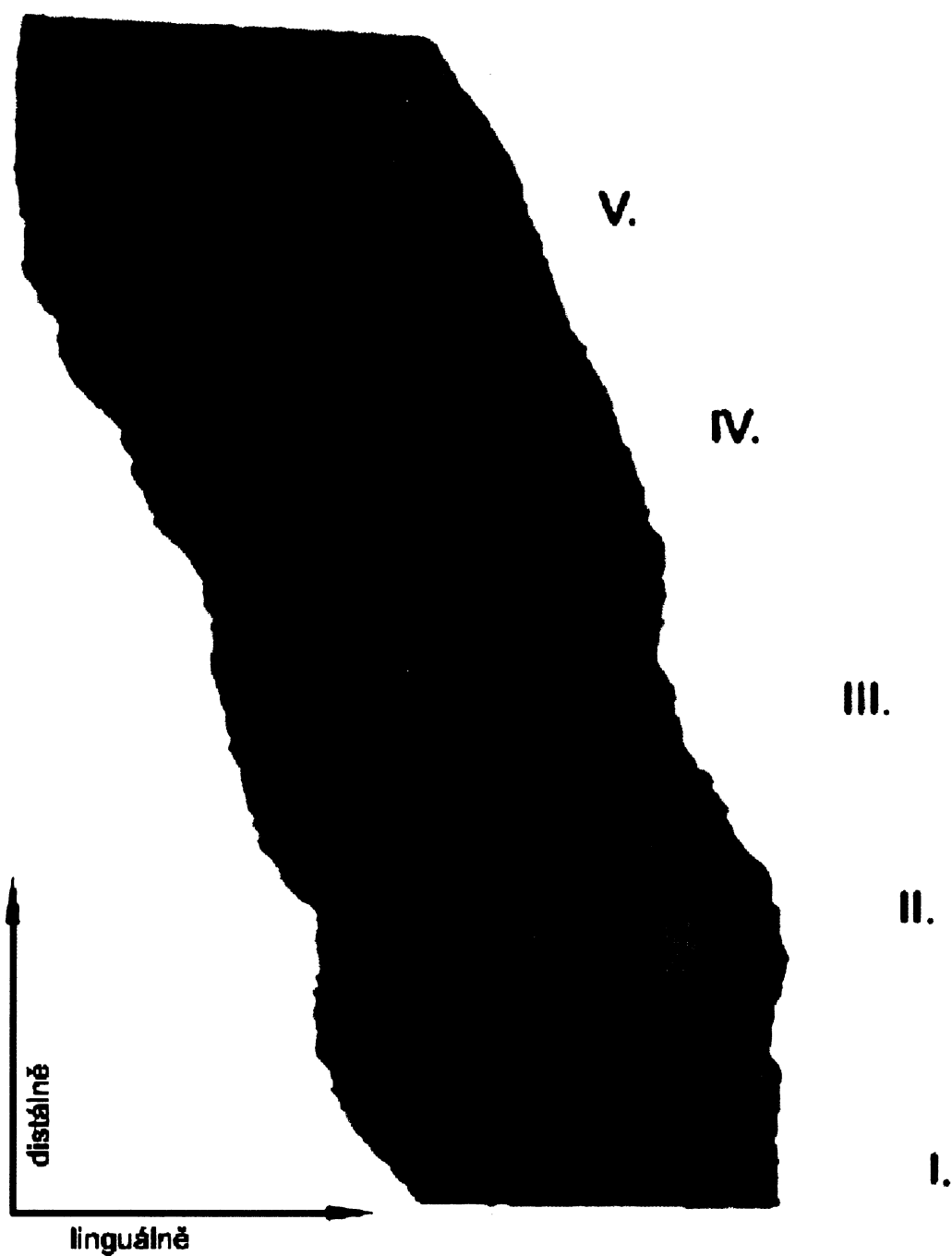
zajímá. Tuto vzdálenost vynásobíme počtem řezů na jeden milimetr a tím získáme pořadové číslo řezu, který hledáme.

Výpočty bylo možné použít pro zpracování obrázků při přímém pohledu ze strany mesenchymu. Pokud byl při zhotovení obrázku použit šikmý pohled, tato metoda nebyla tak přesná. Tento problém však byl vyřešen cíleným výběrem míst, která byla vyhledána. Vhodná byla nápadná místa, kde náhle končí nebo začíná určitá struktura. Díky určení řezů, odpovídajících těmto místům, získáme možnost určit, které nákresy odpovídají určité oblasti.

Pomocí změřených vzdáleností a určení specifických bodů bylo tedy možné určit velmi přesně, který „dvourozměrný“ histologický řez/nákres odpovídá určitému místu na 3D rekonstrukci. Díky této skutečnosti bylo možné získat představu, jak vypadá morfologie struktury v rekonstrukci i na řezu. Tato kombinace umožňuje lépe vyhodnotit například stádia vývoje jednotlivých zubů.

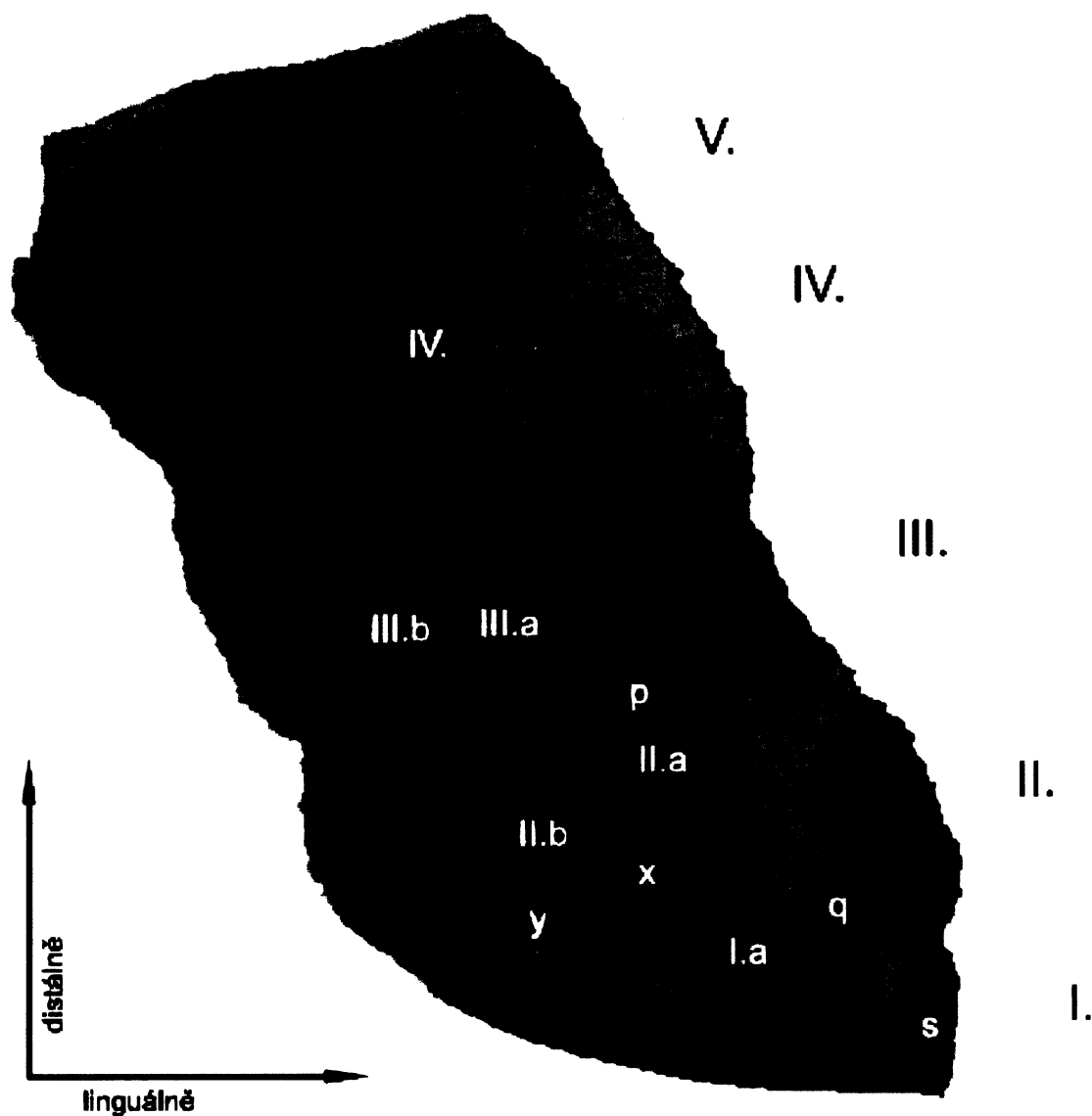
## 5. Výsledky

Při digitalizaci byly zhotoveny rekonstrukce pravého kvadrantu horní čelisti embrya ED 18, označeného E91 a embrya ED 20, označeného E 92 (obr. 5-1.). Zhotovené rekonstrukce nabízejí pohled na dentální epitel po odstranění mesenchymu. Byly popisovány přezadně.



**Obr. 5.-1.** 3 D rekonstrukce pravého kvadrantu horní čelisti embrya E 91 s očíslováním lokalit.

## 5. 1. Rekonstrukce maxilly embrya ED 18, E 91



**Obr. 5.-2.** 3D rekonstrukce pravého horního kvadrantu čelisti embrya E 91 s popsányi strukturami v jednotlivých lokalitách.

### 5. 1. 1. Popis 3D rekonstrukce

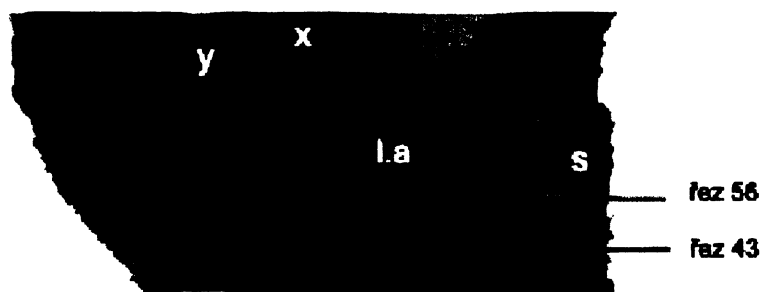
Hlavičky embryí byly nakrájeny na frontální řezy o síle 5  $\mu$ . Pro tuto rekonstrukci byly použity řezy číslo 35 – 330. Řezy byly číslovány směrem

předozadním, číslem jedna byl tedy označen nejfrontálnější řez. Pro účely zhotovení rekonstrukce dentální lišty stačilo použít řezy, na kterých bylo patrné ztlustění dentálního epitelu. Dále dozadu se již žádné ztlustění neobjevilo a dentální lišta tedy již dále nepokračovala.

Při pohledu na rekonstrukce 1a a 1b bylo na první pohled patrné ztlustění dentálního epitelu. Na něm bylo možné pozorovat několik lokalit, označených I-V (obr. 5.-1.). Příslušná místa byla korelována se sérií projekčních nákrešů a histologických řezů a byly na nich popsány jednotlivé struktury (obr. 5.-2.).

### 5. 1. 2. Lokalita I.

Lokalita označená I. byla vymezena řezy číslo 35 až 71. Hranici určoval počátek rekonstrukce a místo, kde končí zubní primordium, jak bude dále popsáno. Bylo vypočítáno, který řez tomuto místu odpovídá a výpočet se přesně shodoval s řezem, na kterém došlo k vymizení této struktury.



**Obr. 5.-3.** Umístění histologických řezů 43 a 56 na 3D obrázku lokality I.

Na řezech 35 až 42 se objevuje jedno ztlustění epitelu, které se na řezu 43 uprostřed ztenčilo (obr. 5.-3.), zatímco jeho ztlustělé okraje dále pokračují jako dva valy vedle sebe, které se zvětšují.





**Obr. 5.-4.** Histologický řez číslo 43 samostatný a s vyznačenou linií basální membrány a okraje orálního epitelu.

V místě řezu číslo 56 náhle splývají a tvoří plakodu (obr. 5.-5). Toto místo je označeno Ia.(obr. 5.-2. a 5.-3.) Od řezu číslo 56 se na následujících nákresech nalevo začalo objevovat ztluštění, které bylo na rekonstrukci patrné jako nově se tvořící paralelní podélná struktura, umístěná vlevo, označená val y.



**Obr. 5.-5.** Histologický řez číslo 56 samostatný a s vyznačenou linií basální membrány a okraje orálního epitelu.

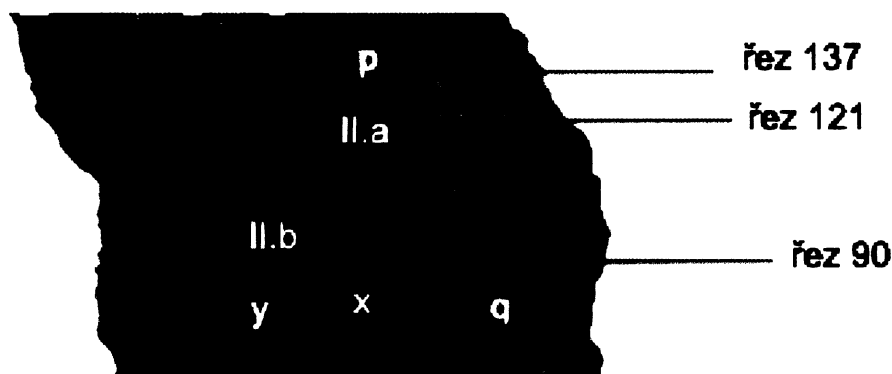
Plakoda dále během několika řezů přecházela v podélné ztluštění označené val x, které se však již dále nerozdvojilo a paralelně s ním pokračoval val y (obr. 5.-2. a 5.-4.). Vpravo od nich byl nápadný propad epitelové tkáně a vznikla prohlubeň, ohraničená dvěma příčnými valy, zde označenými p a q. Hrbolem, označeným s, prochází střední čára.



### 5. 1. 3. Lokalita II.

Struktura, nacházející se v lokalitě II., byla ohraničena řezy číslo číslo 90 až 121. Byly na ní patrné dva hrboly, označené II.a a II.b. Z nich byl hrbol II.a pokračováním valu x a hrbol II.b pokračováním valu y. Toto místo, při pohledu na rekonstrukci číslo 1b, nepůsobilo tak uzavřeně, jako struktura I. Hrboly vyvolávaly dojem, jako by se jednalo o dvě samostatná primordia, vznikající vedle sebe. (obr. 5.-6.). Na histologických řezech byl však hrbol II.b vyznačen jen jako postupně se zvětšující lokální ztlustění epitelu. Na za sebou jdoucích řezech, odpovídajících tomuto místu, nebyl zatím patrný náhlý vzestup a propad, který byl charakteristický pro plakodu. Ta byla vytvořena až po jeho splnutí s lištou x a tím vznikem hrbolu II a.

Nad strukturou II.a je patrný již zmíněný val p. Na řezu 137 se prudkým způsobem vyplnila prohlubeň na pravé straně. Tato prohlubeň začíná v úrovni místa II. a byla ohraničena valy p a q. Toto vyplnění byla tedy morfologická struktura valu p na histologickém řezu.



**Obr. 5.-6.** Lokalita II. s popisem struktur a vyznačenou polohou histologických řezů 90, 121 a 137.

### 5. 1. 4. Lokalita III.

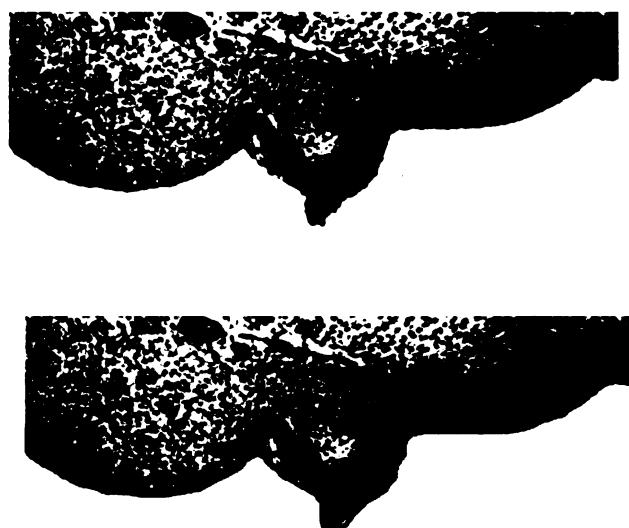
Struktura označená III.a se nacházela těsně nad strukturou číslo II. Byla patrná jako lokální ztlustění epitelu.

Již na řezu 121 je patrný počátek struktury III.b jako vyvýšení vlevo od hrbolu III.a. Její průběh je podobný jako v lokalitě I. Během několika řezů vzniklo ztluštění. Toto ztluštění zasahuje do orální dutiny a má charakter plakody.



**Obr. 5.-7.** Lokalita III. s popisem struktur a vyznačenou polohou řezů 129 a 151.

V místě řezu číslo 129 se ztluštění rozdělilo na dvě podélné vyvýšeniny, viditelné na histologických řezech jako dvě ztluštění, ležící vedle sebe. Ty se postupně zmenšovaly a plynule se opět spojily přibližně v místě řezu 151. Toto spojení bylo plynulejší než rozdělení, proto nebylo možné určit jeho přesné místo.



**Obr. 5.-8.** Histologický řez 129 samostatný a s vyznačenou linií basální membrány a okrajem orálního epitelu.

#### **5. 1. 5. Lokalita IV.**

Dentální lišta dále pokračovala bez výrazných struktur, na odpovídajících histologických řezech měla podobu lokálního ztlustění.

Struktura IV. měla podobný průběh, jako I. a III. Ležela na dentální liště, neměla ve svém okolí jiné struktury. Lze předpokládat, že se jednalo o stádium plakody a budoucí zubní pohárek.

Protože vznikla velmi plynule, nebylo možné lokalizovat přesně její začátek a konec. Bylo však možné vyhledat místa náhlého propadu a vzestupu, která na 3D rekonstrukci ohraničovala prohlubeň uprostřed této struktury. Touto hranicí mesiálně byl řez 208 (obr. 5.-9.). Distální hranici bylo obtížné určit přesně, protože pravá část struktury dále pokračovala dentální lištou a levá část postupně mizí.



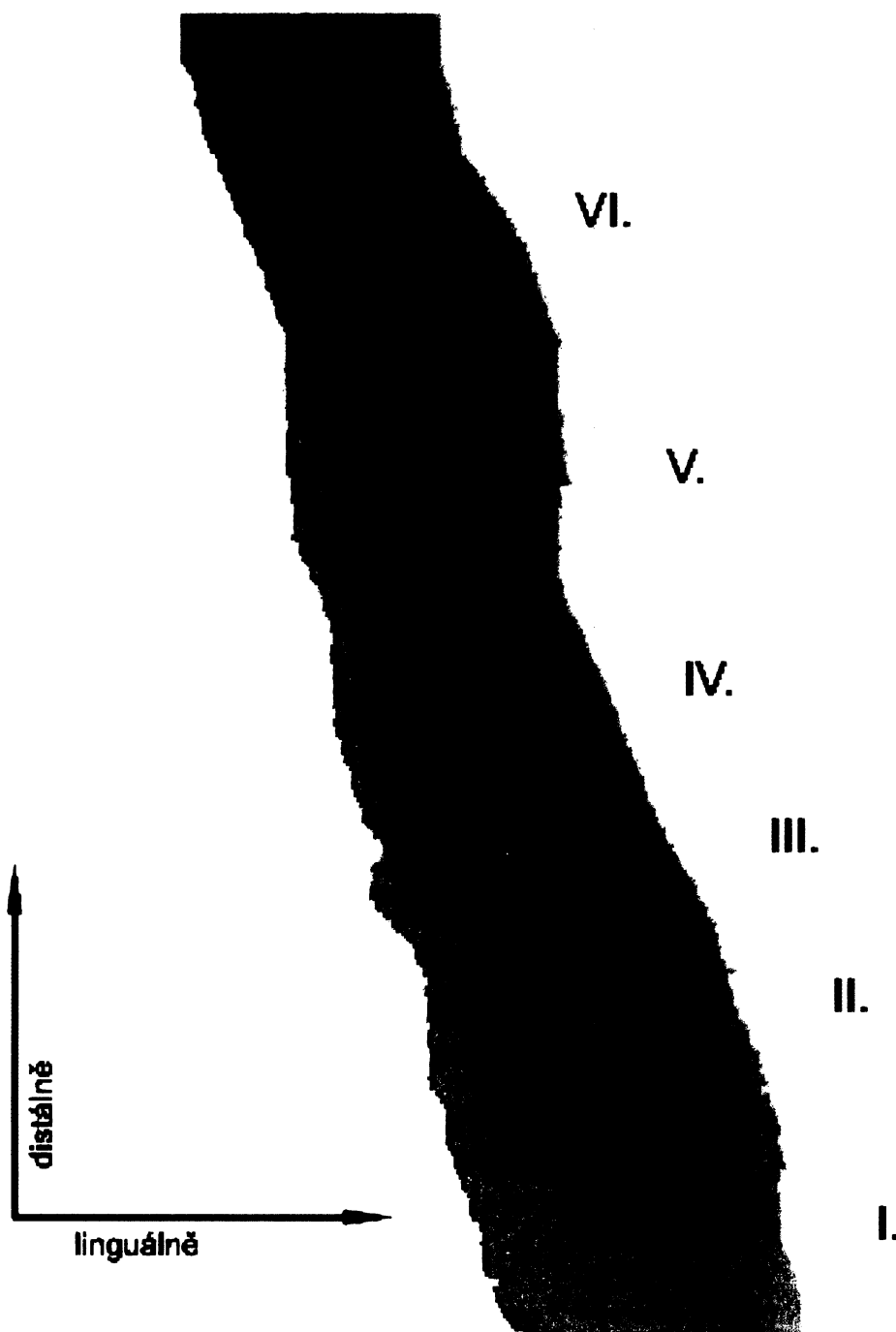
**Obr. 5.-9.** Lokalita IV. s vyznačenou polohou řezu 208.

#### **4. 1. 6. Lokalita V.**

Dentální lišta dále pokračovala, bylo možné na ní zaznamenat ještě jeden hrbol, bez prohlubně uprostřed. Tento hrbol je na histologických řezech patrný pouze

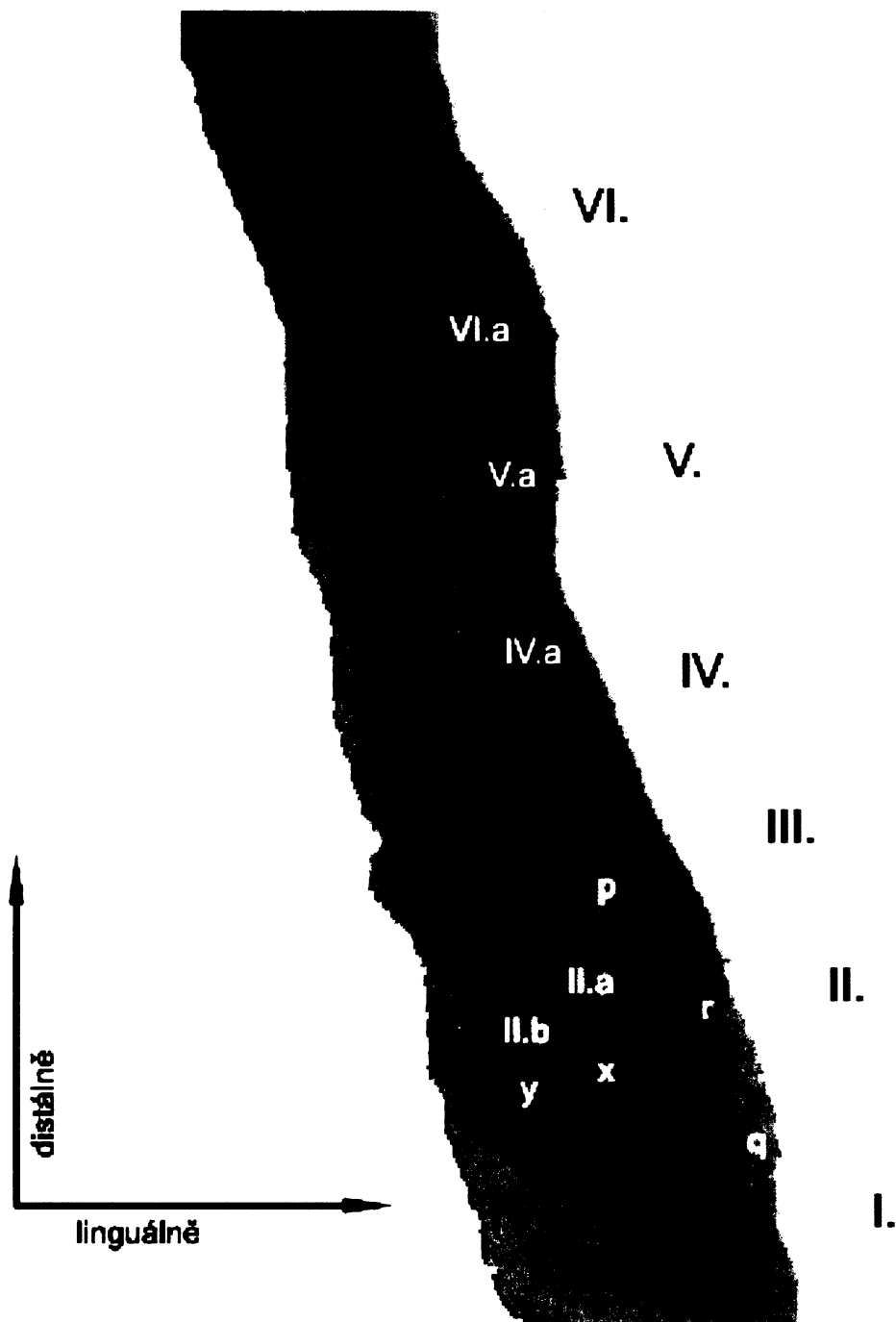
jako lokální stluštění, které nezasahuje do orální dutiny. Poté dentální lišta plynulým způsobem končí.

## 5. 2. Rekonstrukce maxilly embrya ED 20, E 92



Obr. 5.-10. 3D rekonstrukce pravého horního kvadrantu čelisti embrya E 92 s očíslováním lokalit

## 5. 2. 1. Popis 3D rekonstrukce

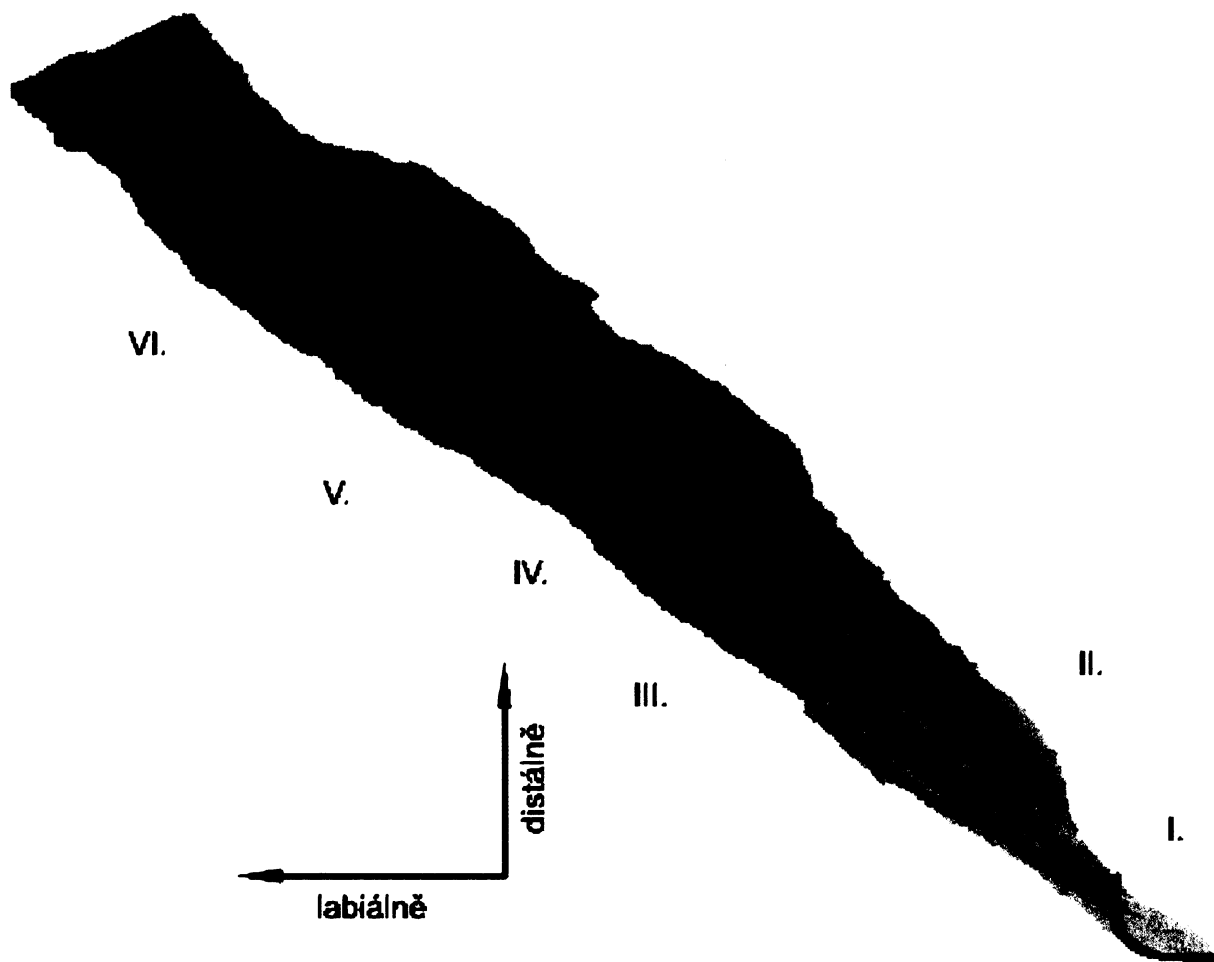


**Obr. 5.-11.** 3D rekonstrukce pravého horního kvadrantu čelisti embrya E 92 s očíslováním lokalit a popisem struktur.

Pro 3D rekonstrukci dentálního epitelu embrya ED 20, E 92, bylo použito řezy číslo 40 až 320, číslované stejným způsobem, jako u předchozí rekonstrukce. Na

rozdíl od předchozí série byly použity řezy o síle  $7\mu$ . Na této rekonstrukci byla dentální lišta viditelně delší a bylo na ní umístěno více primordií.

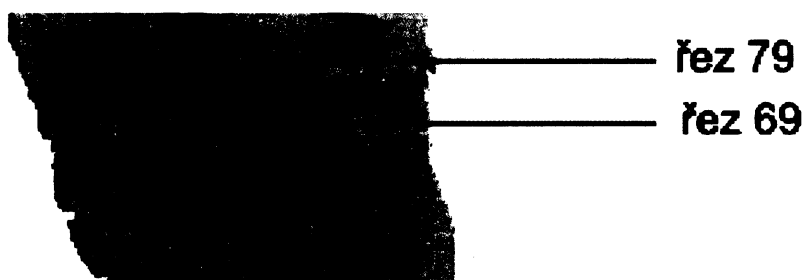
Místa, která byla považována za základy budoucích zubů, byla označena I. – VI (obr 5.-10). Jednotlivé struktury byly popsány (obr. 5.-11.). Při digitalizaci bylo zhotoveno šest různých obrázků. Tato skutečnost nám umožnila vidět popisovanou rekonstrukci z různých úhlů a díky tomu získat lepší představu, jak jednotlivé struktury vypadaly. Z našeho hlediska byl přínosný pohled labiální strany (obr. 5.-12.), protože při pohledu shora není u tohoto stádia jasné, jakého charakteru tyto struktury byly.



**Obr. 5.-12.** Labiální pohled na 3D rekonstrukci pravého horního kvadrantu čelisti embrya E 92 s označením lokalit.

### 5. 2. 2. Lokalita I.

Na tomto místě se nacházela struktura, jejíž počátek se na dvourozměrných řezech projevoval postupným ztluštěním epitelu, které začínalo být patrné od řezu číslo 52. Na následujících řezech se toto ztluštění rozdvojilo, mezi dvěma hrboly vznikla prohlubeň. Na řezu číslo 69 (obr. 5.-13.) se tato prohlubeň náhle vyplnila, čímž se na 3D rekonstrukci uzavřela prohlubeň uprostřed struktury. Struktura na orální straně zasahuje do orální dutiny. Val umístěný na struktuře distálně byl označen q (obr. 5.-11.).



**Obr.5.-13.** Lokalita I. s vyznačenou polohou histologických řezů 69 a 79.

Na řezech číslo 78 a 79 (obr. 5.-13. a 5.-14.) bylo možné pozorovat, jak ztluštění opět naráz vymizelo, což se na 3D rekonstrukci projevilo jako další prohlubeň, jejíž větší část leží již v lokalitě II. Tato prohlubeň, umístěná na obrázku vpravo, částečně vymezovala strukturu I. v distálním směru. Částečně struktura I. pokračovala distálním směrem v podélném ztluštění epitelu.

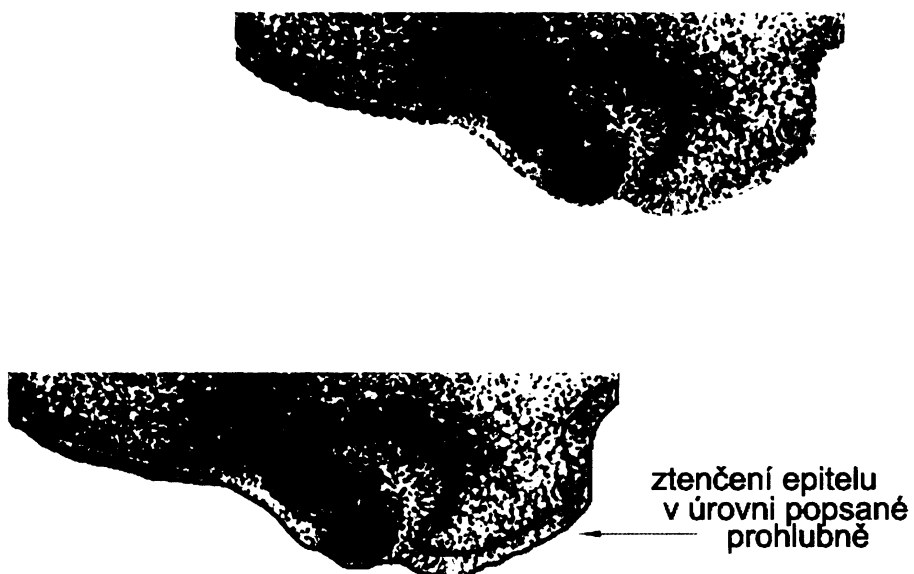




**Obr. 5.-14.** Histologický řez číslo 79 samostatný a s vyznačenou linií basální membrány a okraje orálního epitelu. Přerušovanou zelenou čarou je vyznačen průběh basální membrány na předchozím řezu, číslo 78.

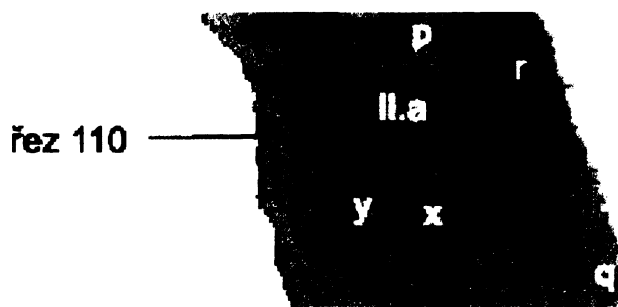
### 5. 2. 3. Lokalita II.

Struktura, ležící v lokalitě II. nebyla z mesiální strany zcela uzavřena, její počátek tvořily dva podélné valy. Podélné ztluštění, které bylo pokračováním struktury I. zde byl označen x, a nově vzniklý val, označený y. Tyto valy byly na histologických řezech patrné jako dvě ztluštění, ležící vedle sebe (obr. 5.-15.).



**Obr. 5.-15.** Histologický řez číslo 108 samostatný a s vyznačenou linií basální membrány a okraje orálního epitelu. Přerušovanou zelenou čarou je vyznačen průběh basální membrány na následujícím řezu číslo 110.

Na řezu číslo 110 došlo k jejich splnutí ve strukturu (obr. 5.-15.), která zasahovala do orální dutiny. Na obrázku byla tato struktura označena II.a (obr. 5.-16.). Po pravé straně byla umístěna výše popsaná prohlubeň. Distálně od popsané struktury se val x stočil doprava a postupně přecházel ve val p. Val y pokračoval distálně jako součást dentální lišty (obr. 5.-16.).



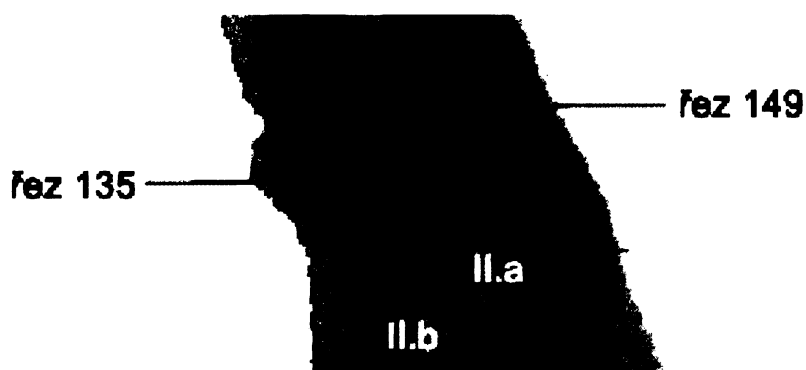
**Obr 5.-16.** Lokalita II. s vyznačenou polohou řezu 110.

Valy označené p, q a r, spolu se strukturou I., vymezovaly prohlubeň, umístěnou napravo od struktury II. a. Tato prohlubeň byla vymezena řezy číslo 79 a pokračovala až k řezu 130. Na řezu 110 bylo označeno jí odpovídající ztenčení epitelu (obr. 5.-15.).

#### **5. 2. 4. Lokalita III.**

Struktura, ležící v lokalitě III. byla umístěna nad strukturou II.b (obr. 5.-11.). Na odpovídajících histologických řezech se tato struktura projevila nejprve jako lokální ztlustění epitelu, které se postupně zvětšovalo v rozmezí řezů číslo 135-140 (obr. 5.-17.). Toto ztlustění zasahovalo do orální dutiny. Dále v rozmezí histologických řezů 140-149 (obr. 5.-17.), bylo toto místo vyznačeno jako prohlubeň, ležící mezi dvěma ztlustělými místy. Tato ztlustění se postupně zmenšovala, což

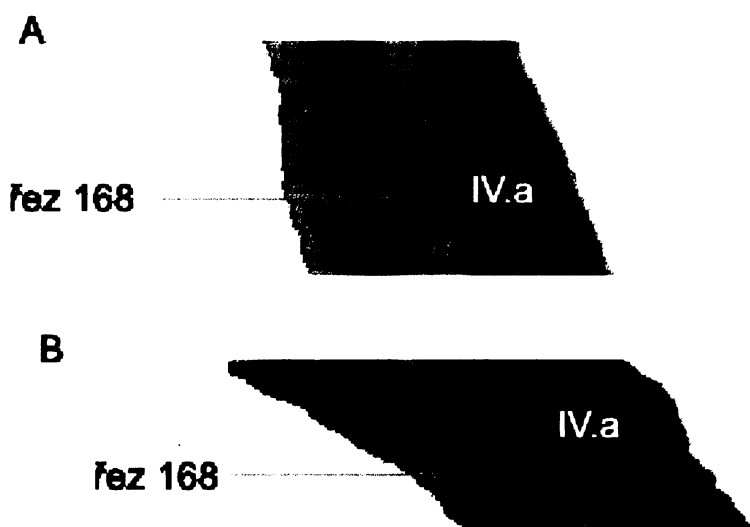
vedlo k postupnému vymizení struktury. Dentální lišta dále pokračovala v podobě ztlustění epitelu.



Obr. 5.-17. Lokalita III. s vyznačenou polohou řezů 135 a 149.

#### 5. 2. 5. Lokalita IV.

Pro popis lokality IV. bylo důležité otáčet model tak, aby bylo možné pozorovat tuto strukturu z různých úhlů pohledu. Při pohledu ze strany mesenchymu tato struktura působila jako hrbol (obr. 5.-11. a 5.-18.). Při pohledu z laterální strany bylo však možné zaznamenat prohlubeň uprostřed tohoto hrbolu (obr. 5.-12. a 5.-18.).



**Obr. 5.-18. A:** Lokalita IV. s vyznačenou polohou řezu 168, pohled ze strany mesenchymu. **B:** Lokalita IV. s vyznačenou polohou řezu 168, pohled z linguální strany.

Na odpovídajících histologických řezech se tato struktura projevila jako lokální ztlustění, které téměř nezasahovalo do ústní dutiny. Na řezu číslo 168 se toto ztlustění začalo rozdělovat ve dvě (obr. 5.-18.). Menší z nich leželo laterálně a na řezu číslo 175 se začalo zmenšovat, až došlo k jeho splnutí s mediálně ležícím ztlustěním, na řezu 185. Toto ztlustění dále pokračovalo jako dentální lišta.

Mediálně od struktury byl na 3D rekonstrukci patrný hrbol, označený IV.a (obr. 5.-18.). Epitel v místě tohoto řezu byl pouze minimálně ztlustělý a mírně se vyklenoval směrem do mesenchymu.

### 5. 2. 6. Lokalita V.

Struktura, ležící v lokalitě V., byla podobně jako předchozí struktura orientovaná laterálně. Z pohledu ze strany mesenchymu nebyla patrná prohlubeň,

ležící uprostřed této struktury. Na histologických řezech tato struktura začínala jako výrazné ztlustění epitelu, zasahující do ústní dutiny. Na řezu číslo 208 došlo k náhlému rozdělení tohoto ztlustění a tím k vytvoření prohlubně uprostřed struktury. Val, ležící laterálně od této prohlubně má na histologickém řezu podobu menšího ztlustění, které postupně zanikalo a na řezu číslo 224 zcela zmizelo. Mediálně ležící val byl vyznačen na histologických řezech jako výrazné ztlustění, které se postupně mírně snížilo a stalo se pokračováním dentální lišty. Prohlubeň, ležící uprostřed struktury nebyla tedy z posteriorní strany ohraničená žádnou strukturou.

Také v této lokalitě se na mediální straně nachází hrbol označený V.a (obr. 5.-11.). Na histologických řezech byl vyznačen jako mírně ztlustělý epitel, který se vyklenoval do mesenchymu.

### **5. 2. 7. Lokalita VI.**

Struktura v lokalitě VI. byla na 3D rekonstrukci patrná jako hrbol, ležící na dentální liště (obr. 5.-11.). Laterálně od tohoto hrbolu bylo možné rozeznat krátký paralelní val, označený VI.a. Na odpovídajících histologických řezech bylo nejprve patrné postupné ztlušťování epitelu dentální lišty, začalo řezem 260. Toto ztlustění vedlo k vytvoření hrbolu na 3D rekonstrukci. Laterálně od tohoto hrbolu se objevilo na řezu číslo 160 další ztlustění epitelu, které postupně opět vymizelo a končilo řezem číslo 280. Toto ztlustění odpovídalo valu VI.a, na histologických řezech nezasahovalo do ústní dutiny.

Dále se struktura postupně zmenšovala, až došlo k jejímu vymizení. Dentální lišta dále pokračovala v podobě ztlušťelého epitelu.

### **5. 3. Porovnání obou rekonstrukcí**

3 D rekonstrukce embrya E 91 (dále jen rekonstrukce E91) představovala podobu dentální lišty u embrya v 18tém embryonální dni. Toto stádium bylo na školitelském pracovišti vyhodnoceno jako nejranější stádium, u kterého lze úspěšně zhotovit 3D rekonstrukci čelisti. Na dentální liště bylo patrné pět míst, která mohou být pokládána za základy zubů.

Na 3D rekonstrukcích embrya číslo E 92 (dále jen rekonstrukce E 92) bylo patrné celkem šest těchto významných míst.

### **5. 3. 1. Srovnání lokalit**

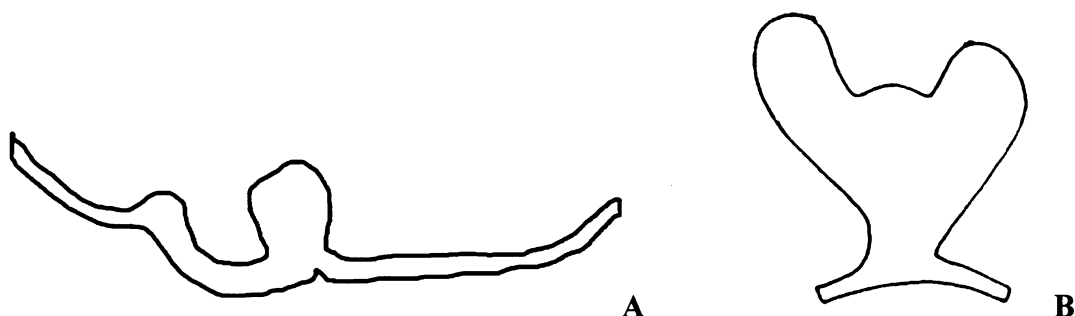
Lokalita I. se příliš nezměnila, na obou rekonstrukcích měla přibližně stejný průběh. Na rekonstrukci E 92 bylo možné pozorovat již výraznější vyvýšení epitelové tkáně a struktura působila výrazněji. Byl na ní také více patrný hrbol s, který ležel v úrovni střední čáry.

V lokalitě II. se nedošlo ke splynutí valů x a y. Struktura zůstala také téměř nezměněna. Prohlubeň, ležící mediálně byla u staršího stádia výrazněji ohraničená. Struktury lokalit III. a IV. byly u staršího stádia rozdílně orientovány, prohlubeň uprostřed struktur byla obrácena laterálním směrem. U stádia ED 91 se mediálně podél těchto struktur objevuje nevýrazné zvlnění epitelové tkáně, u stádia ED 92 se toto zvlnění již markantněji prezentuje v podobě hrbolů, ležících mediálně podél struktur IV. – VI.

## 6. Diskuse

### 6. 1. 3 D rekonstrukce

Na zhotovených 3D rekonstrukcích je zobrazen soubor struktur zubního epitelu (obr. 5.-2. a 5.-11.). Některé z nich mají uprostřed jamku a působí dojmem, jakoby se jednalo o zubní pohárky. Po jejich analyzování pomocí histologických řezů jsme však zjistili, že se o zubní pohárky ještě nejedná. Jak lze pozorovat na frontálních nákresech histologických řezů, tyto jamky jsou formacemi povrchového epitelu, zatímco u zubního pohárku celá část struktury vystupuje nad povrch epitelu do mesenchymu (obr. 6.-1.). Na řezu je tedy patrné, že zde nebyl ještě vytvořen zubní pohárek, ale pouze dvě paralelní podélná ztlustění epitelu.



**Obr. 6.-1.** Zobrazení obrysu dentálního epitelu ve stádiu plakody (A) a ve stádiu zubního pohárku (B). Upraveno podle Peterková 2000.

Na základě analýzy našich histologických řezů a jejich porovnání s literárními údaji, se nám podařilo určit stádia vývoje zobrazených struktur. Jedná se o zubní plakody. Westergaard a Ferguson definují stadium plakody jako lokalizované ztlustění dentálního epitelu, které zasahuje do ústní dutiny (1986). Ne všechna zubní primordia na zhotovených rekonstrukcích jsou dle této definice ve stádiu plakody, protože struktura v lokalitě V. na rekonstrukci E 91 a struktura ležící v lokalitě VI. na rekonstrukci E 92, ještě nezasahují do orální dutiny. Tento jev potvrzuje teorii

přidávání nových primordií předozadním směrem (Westergaard a Ferguson, 1987). Uvnitř plakod je mesenchymová papila, kterou popsal již Woerdeman (1919).

Avšak zatím nikdo zubní plakody nedokumentoval v trojrozměrném prostoru. Pomocí 3D rekonstrukcí jsme zjistili, že stadium plakody není pouze lokální ztluštění epitelu zasahující do ústní dutiny. Dva valy, které na frontálním řezu mesenchymovou papilu ohraničují ze stran, jsou ve skutečnosti součástí epitelového prstence, který papilu obkružuje. Díky tomu má zubní základ na stádiu plakody v 3D rekonstrukcích podobu misky, široce nasedající na orální epitel z mesenchymové strany. Při pohledu z ústní dutiny papila prominuje (obr. 6.-2.).



**Obr. 6.-2.** Plakoda na 3D rekonstrukci, pohled z orální dutiny. Archiv školitelského pracoviště.

Woerdeman (1919) popsal rozdíly zubních stádií u jednotlivých embryí a srovnával je mezi sebou. Tvrdil, že méně vyvinuté zubní základy se nacházejí linguálně a vyvinutější primordia leží labiálně. Tvrdí, že tyto polohy jsou primární, mladší zubní primordia tedy nebyla vytlačena do své pozice na linguální straně čelisti, ale již se tam založila, jako další zubní generace. Tuto skutečnost použil k formulaci teorie dvou zubních řad - *odontostichií*. Naše výsledky nálezy Woerdemana (1919) potvrzují za předpokladu, že hrboly (epitelová ztluštění) ležící



na rekonstrukci 92 v lokalitách IV. a V. linguálně jsou budoucí zubní primordia. To bude ověřeno v dalších studiích.

Lze také předpokládat, že struktury (valy x a y) v lokalitě II. se v pozdějších stádiích diferencují v zubní základy, ležící ve dvou paralelních zubních řadách. Val y, ležící laterálně, je však menší a tedy méně vyvinutý, než val x. Avšak podle literárních údajů (Woerdeman, 1921; Westergaard a Ferguson, 1986, 1987) jsou zubní základy, ležící laterálně vývojově pokročilejší, a tedy i větší. Valy x a y tedy do této představy nezapadají. Je možné, že val y se v dalších stádiích vývoje splývá s valem x v jednu strukturu, nebo se jedná o základ dentice, který již je v tomto stádiu rudimentární. Val r leží linguálně a je na něm naznačen hrbol. Na řezech má v námi popisovaných stádiích podobu pouze mírně ztlustělého epitelu (obr. 6.-3.), který je prohnut směrem nahoru. Další studie by měly ověřit, zdali se zde také jedná o zubní základ.



**Obr. 6.-3.** Obrys dentálního epitelu u histologického řezu číslo 108 embrya E 92 s vyznačením struktury odpovídající valu r.

Valy p a q s sebou přinášejí mnoho otázek. Vzhledem k tomu, že leží na přední části čelisti, je možné, že se jedná o vznikající zubní rodinu, jak ji popisuje Bolk (1922) a jednalo by se tedy již o základy zubů dalších generací. Další možností je, že tato struktura není základem vyvíjející se dentice, ale má vztah k čelisti jako takové.

Díky detailnímu prozkoumání obou rekonstrukcí je možné bezpečně říci, že lokality I. – IV. na rekonstrukci 91 odpovídají lokalitám I - IV na rekonstrukci 92.

Tato skutečnost ukazuje, že v těchto lokalitách zatím nedocházelo k vmezeřování nových primordií.

O lokalitě V. nebylo možné bezpečně říci, zda se jedná o stejnou strukturu na obou rekonstrukcích. Na rekonstrukci číslo E 91 měla tato struktura podobu jako pouhé výraznější ztlustění epitelu bez výrazných útvarů v okolí. Nebylo tedy zcela zřejmé, zda se tato struktura na rekonstrukci E 92 stala strukturou v lokalitě V., nebo byla struktura v lokalitě V. vmezeřena a z původní struktury v lokalitě V. se stala strukturou v lokalitě VI.

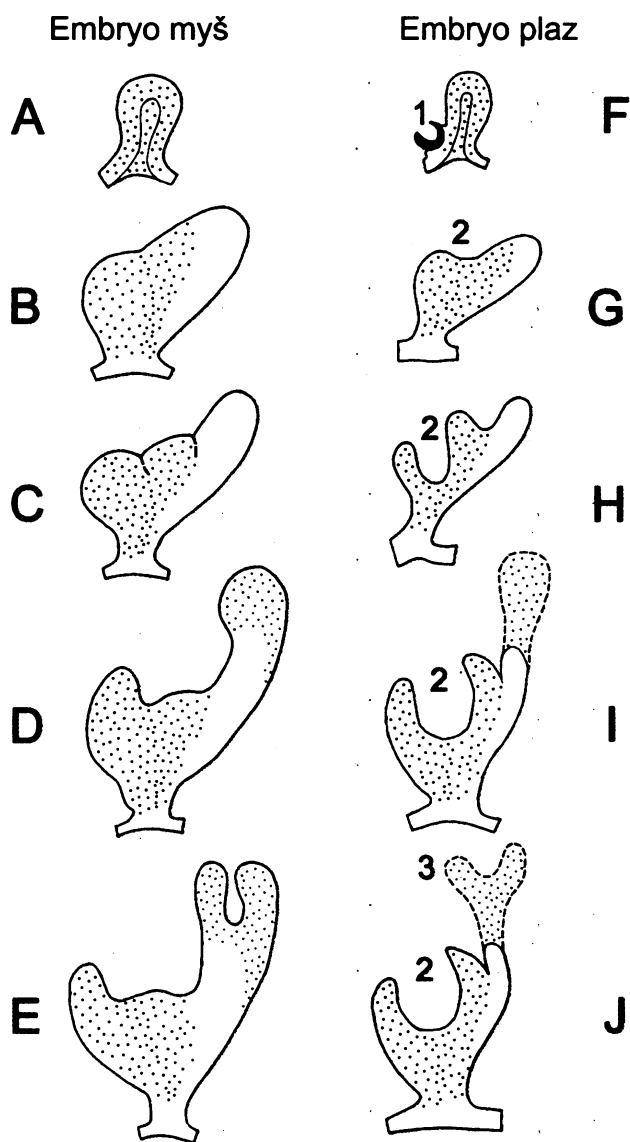
## 6. 2. Srovnání se savci

Zuby první generace plazí dentice jsou velmi zajímavé. V literatuře (Röse, 1894; Woerdeman, 1921; Westergaard a Ferguson, 1986) jsou považovány za rudimenty, které během ontogeneze zanikají. Proto se tyto zuby byly nazývají abortivní a vyskytují se u všech ozubených plazů. V současné době jsou považovány za normální vývojový jev u plazů, kteří mají zuby. U želv nebyly základy abortivního chrupu nalezeny, což potvrzuje domněnku, že tito živočichové nikdy ve fylogenetickém vývoji nebyli ozubení. Jedním ze způsobů rozlišení abortivního chrupu od chrupu definitivního je rozdílná zubní sklovina, kterou začínají produkovat epitelové ameloblasty. Byla popsána jako velmi tenká vrstva, která láme poněkud silněji světlo (Woerderman, 1921). U námi popisovaných raných stádií se zatím sklovina vůbec nevyskytuje, není tedy možné vyjádřit se k tomuto údaji.

Abortivní chrup byl popsán i u savců (viz literární přehled v práci Peterková et al, 2006). U mnoha druhů, včetně člověka, se v embryonálním vývoji vyskytují epitelové struktury, které se objevují na místech, kde došlo během evoluce ke ztrátě zubů předků. U současně žijících živočichů existují rudimenty orgánů potlačených během evolučního vývoje. Ty jsou velmi důležité pro získání informací o evoluci.

Na modelu myši byl srovnán abortivní chrup s funkčním chrupem dospělých jedinců (Peterková et al, 2002). Ve srovnání s ostatními savci je zubní vzorec dospělé myši silně redukován, obsahuje pouze jeden řezák a tři moláry. Mezi řezákem a moláry leží dlouhý úsek neozubené čelisti, *diastema*. Zubní vzorec myších embryí je

však velmi odlišný díky výskytu rudimentálních zubních primordií. Tato primordia nemají od počátku vzhled atrofovaného orgánu, ale těsně po svém vzniku vypadají jako plnohodnotné zubní zárodky. Morfogeneze budoucích funkčních zubů je ve srovnání s abortivním chrupem opožděuje. To odpovídá dějům, popsáným při vývoji plazí dentice (Westergaard a Ferguson, 1986).



Obr. 6.-4. A – E: Obrisy dentálního epitelu na frontálních řezech myším embryem ukazují vývoj myšího moláru M1. F – J: Vývoj zubního zárodku u plazů, jak byl popsán v literatuře (Röse, 1884; Woerdeman, 1919; Westergaard a Ferguson, 1986). Upraveno podle Peterkové (2000).

Z této skutečnosti lze vyvodit, že námi popisované a zobrazené struktury dentice embrya krokodýla nilského nejsou všechny určeny k vývoji ve funkční zub. Lze předpokládat, že námi zobrazená primordia většinou zaniknou a budou nahrazena novými.

Morfologie vyvíjejících se základů funkčních zubů (molárů) u myši na časných stádiích připomíná vývoj plazí dentice.

U člověka se rudimentální abortivní primordia projevují jako nepravidelně se vyskytující epitelové invaginace, malé pupeny nebo tenké a často rozdvojené vyvýšeniny (viz literární přehled v práci Peterková et al, 2006). V literatuře byly nazývány pojmem prelakteální dentice (Röse, 1895; Schour, 1929). Tuto rudimentární dentici člověk zdědil po svých plazích předcích. Nejen prelakteální dentice, ale i soubor struktur vestibulárního epitelu (Hovořáková et al., 2005) by mohl mít vztah k prvním (abortivním) zubním generacím u plazů (Peterková et al., 2006) (obr. 6.-4.).

Výskyt abortivní dentice je tedy jev, společný savcům, včetně člověka, a plazům a je základem pro další studie evolučního vývoje dentice.

## 7. Závěr

1. Byly zhotoveny trojrozměrné rekonstrukce zubního epitelu horní čelisti během časného období odontogeneze u dvou embryí krokodýla nilského: ED 18 a ED 20.

2. Díky těmto rekonstrukcím byl popsán vývoj horní dentice u krokodýla nilského pomocí korelace histologických řezů a počítačových 3D rekonstrukcí.

- Identifikovali jsme zubní primordia.
- Určili jsme vývojové stádium zubních primordií – plakoda.
- Dokumentovali jsme a popsali trojrozměrnou strukturu zubního primordia na stádiu plakody, což dosud nebylo známo.
- Počet zubních primordií byl u zárodku ED 20 vyšší (6 primordií), nežli u ED 18 (4 primordia).
- Nová zubní primordia se tvořila v zadní části čelisti.
- Nepozorovali jsme známky regrese zubních primordií.

3. Získané výsledky byly porovnány s literárními údaji.

- Plakoda bývá popisována jako ztlustění orálního epitelu, proti němuž se vyklenuje mesenchymová papila. V 3D rekonstrukci měl zubní epitel na tomto stádiu podobu misky, široce nasedající na orální epitel.
- Vmezeřování nově vznikajících primordií mezi primordia starší, uváděné v literatuře, jsme na studovaných stádiích ještě nepozorovali.

4. Vytvořili jsme základ databáze pro budoucí srovnávací embryologické studie.

## **8. Plány do budoucna**

Studium morfogeneze dentice u krokodýla rozšířit o pozdější vývojová stádia s cílem popsat vznik a vývoj dalších zubních generací.

Provést srovnávací embryologické studie vývoje dentice u krokodýla a u myši, případně člověka.

## 9. Seznam literatury

- Bolk L: Odontological essays. On the relation between reptilian and mammalian teeth. *J Anat* 56:107-136, 1922
- Cooper JS: Tooth Replacement in the Slow worm (*Anguis fragilis*), *J Zool*, London, 150:235-248, 1966.
- Cope ED> Note on the trituberculate type of superior molar and origin of the quadrituberculate. *Am Naturalist* 17: 407-408, 1883.
- Čihák R: Anatomie II. Druhé, upravené vydání. 30-60. Grada Publishing, spol. s.r.o., 2001.
- Edmund AG: Tooth replacement phenomena in the lower vertebrates. *R Ont Mus Life Sci* 52:1-190, 1960.
- Edmund AG: Sequence and rate of tooth replacement in the Crocrodilia. *Life Sci. Div. R. Ont. Mus.* 56:1-42, 1962.
- Gould SJ: Ontogeny and phylogeny – revisited and reunited. *BioEssays* 14:275-279, 1992.
- Hall BK (Ed): Evolution and Development: Terms and concepts in Evolutionary Developmental Biology, 3-15. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London 1999.
- Hogan B, Morphogenesis, *Cell.* 96:225-33, 1999.
- Hovořáková M, Lesot H, Peterková R, Peterka M: Origin of the Deciduous Upper Lateral Incisor and its Clinical Aspects. *J dent Res* 85 /2/: 167-171, 2006.
- Hovořáková M, Lesot H, Peterková R, Peterka M: The developmental relationship between the deciduous dentition and oral vestibule in human embryos. *Anat Embryol* 209:303-313, 2005.
- Jernvall J, Thesleff I: Reiterative Signaling and patterning during mammalian tooth morphogenesis. *Mech Dev* 92:19-29, 2000.
- Kulesa PM: On Model Mechanism for the Spatial Patterning of Teeth Primordia in the Alligator. *J theor. Biol.* 180: 287-296, 1995.
- Kükenthal W: Über den ursprung und die entwicklung der sägertiezähne. *Jenaer Z Naturwiss* 26:469-489, 1892.

- Lesot H, Vonesch JL, Peterka M, Turečková J, Peterková R, Ruch JV: Mouse molar morphogenesis revisited by 3D reconstruction. II. Spatial distribution of mitoses and apoptosis in cap to bell staged first and second upper molar teeth. *Int J Dev Biol* 40: 1017-1031, 1996.
- Lesot H, Peterková R, Viriot L, Vonesch JL, Turečková J, Peterka M, Ruch JV: Early stages of tooth morphogenesis in mouse analysed by 3D reconstructions. *Eur J Oral Sci*: 106: 64-70, 1998.
- Miles AEW, Poole DGF: The history and general organisation of dentition. *Structural and chemical organisation of teeth*. New York, London Academic Press: 3-44, 1967.
- Moore KL, Persaud TVN: Zrození člověka. Embryologie s klinickým zaměřením, 522-529. Praha, ISV Nakladatelství, 2002.
- Osborn JW: The evolution of chewing: a dentist's view of paleontology. *J Dent*. 5: 269-287, 1987.
- Osborn JW: Relationship between growth and pattern of tooth initiation in alligator embryos. *J Dent. Res*. 1730-1738, 1998.
- Osborn HF: The evolution of mammalian molars to and from the tritubercular type. *Am Naturalist* 22:1067-1079, 1888.
- Peterková R, Peterka M, Vonesch JL, Ruch JV: Multiple developmental origin of the upper incisor in mouse: histological and computer assisted 3D reconstruction studies. *Int J dev Biol*. 37(4):581-588, 1993.
- Peterková R, Peterka M, Ruch JV: Morphometric analysis of potential maxillary diastemal dental anlagen in three strains of mice. *J Craniofac Genet Dev Biol*. 13:213-222, 1993.
- Peterková R, Peterka M, Vonesch JL, Ruch JV: Contribution of computer 3D reconstructions to the study of the initial steps of mouse odontogenesis. *Int J Dev Biol* 39:239-247, 1995.
- Peterková R, Lesot H, Vonesch JL, Peterka M, Ruch JV: Mouse molar morphogenesis revisited by 3D reconstructions. I. Analysis of initial stages of the first upper molar development revealed two transient buds. *Int J Dev Biol* 40: 1009-1016, 1996.
- Peterková R, Peterka M, Viriot L, Lesot H: Dentition development and budding morphogenesis. *J Craniofac Genet Dev Biol*, 20:158-172, 2000.



- Peterková R, Peterka M, Viriot L, Lesot H: Development of the Vestigial Tooth Primordia as Part of Mouse Odontogenesis, *Connective Tissue Research*, 43: 120-128, 2002.
- Peterková R, Lesot H, Peterka M: Phylogenetic memory of developing mammalian dentition. *Journal of experimental zoology, Mol Dev Evol*, 306 B: 2-17, 2006.
- Peyer B: *Teeth and Dentition in the Different Groups of Vertebrates in Comparative Odontology*, 26-91, The University of Chicago Press, Chicago and London, 1968.
- Quiang J, Zhe-Xi L, Chong-Xi Y, Tabrum AR: A Swimming Mammaliaform from the Middle Jurassic and Ecomorphological Diversification of Early Mammals. *Science*, Vol 311:1123-1126, 2006.
- Roček Z: *Evoluce obratlovců*. 109-140. Academia nakladatelství ČSAV, Praha, 1985.
- Röse C: Über die Zahnentwicklung der Crocodile. *Morph Arbeit* 3 “ 195-228, 1884.
- Schour I: Early tooth development with special reference to relationship between the dental lamina and the lip-furrow band. *J Dent Res* 9:699-711, 1929.
- Scott JH, Symons NBB: *Introduction to Dental Anatomy*, Edinburgh, Livingstone, 344-380, 1967.
- Tucker A, Sharpe P: The cutting-edge of mammalian development; How the embryo makes teeth. *Nature Reviews Genetics* 5: 499-5008, 2004.
- Viriot L, Peterková R, Vonesch JL, Peterka M, Ruch JV, Lesot H: Mouse molar morphogenesis revisited by 3D reconstruction. III. Spatial distribution of mitoses and apoptoses up to bell-stages first lower molar teeth. *Int J Dev Biol* 41:679-690, 1997.
- Viriot L, Lesot H , Vonesch JL, Ruch JV, Peterková R, Peterka M: The presence of rudimentary odontogenic structures in the mouse embryonic mandible requires reinterpretation of developmental control of first lower molar histomorphogenesis. *Int J Dev Biol* 44:233-240, 2001.
- Westergaard B, Ferguson MWJ: Development of the dentition in *Alligator mississippiensis*. Early development of lower jaw. *L. Zool.*, London 210:575-597, 1986.

Westergaard B, Ferguson MWJ: Development of the dentition in Alligator mississippiensis. Later Development in the Lower Jaws of Embryos, Hatchlings and Young Juveniles. J. Zool., London 212:191-222, 1987.

Westergaard B, Ferguson MWJ: Development of the dentition in Alligator mississippiensis. Upper jaw Dental and Craniofacial Development in Embryos, Hatchlings and Young Juveniles, With a Comparison to Lower Jaw Development. The American journal of anatomy 187:393-421, 1990.

Woerdeman MW: Beitrage zur Entwicklungsgeschichte von Zahnen und Gebiss der Reptilien. Mikroskopische Anatomie 92:104-245, 1919.

Woerdeman MW: Beitrage zur Entwicklungsgeschichte von Zahnen und Gebiss der Reptilien. Über die Anlage und Entwicklung der Zähne. Mikroskopische Anatomie 95:265-395, 1921.