

Univerzita Karlova v Praze

Pedagogická fakulta

**Analýza učebního textu
Srovnávací anatomie obratlovců
(disertační práce)**

RNDr. Jan Řezníček

Vedoucí práce: Prof. RNDr. Lubomír Hanel, CSc.

Poděkování

Poděkování patří kolegům z Katedry biologie a ekologické výchovy Pedagogické fakulty UK v Praze doc. RNDr. Václavu Zieglerovi, CSc. a RNDr. Vasilisovi Teodoridisovi, Ph.D. za pomoc při vzniku těchto skript. Děkuji doc.RNDr. Zbyňkovi Ročkovi, DrSc. z Paleontologického ústavu ČAV za recenzi a také RNDr. Janě Nedomové z Paleontologického oddělení Národního muzea v Praze za recenzi, cenné odborné věcné připomínky a jazykovou úpravu. Pořízení všech fotografií, úpravu obrázků v textu a technickou přípravu do tisku provedl kameraman Martin Procházka. Jeho obětavost, nadšení a zájem o věc velmi přispěly k vytvoření tohoto učebního textu. Statistické hodnocení testu zadaného studentům gymnázií provedl RNDr. Tomáš Polák, Ph.D. I jemu patří velký dík. K technickému řešení konverze textů programů Mackintosh a Windows velkým dílem přispěl pan Miroslav Popov z Apple Center MacSource v Praze 5. Další dík patří také učitelům biologie Mgr. Miladě Jánské z gymnázia Nad alejí v Praze 6 a Mgr. Tomáši Kočímu Ph.D. z gymnázia Minerva v Praze 10. Text také přečetli a své připomínky poskytli studenti biologie Katedry biologie a ekologické výchovy Pedagogické fakulty UK v Praze František Kučera, Pavlína Kourková, Kateřina Vaněčková, Květa Černohlávková a Rebeka Vadasová. Jim patří dík i za posouzení srozumitelnosti textu z hlediska studenta. Příprava skript „Srovnávací anatomie obratlovců“ byla finančně podpořena grantem Fondu rozvoje vysokých škol – FRVŠ/F4a UK PedF 2007.

Obsah

1. Úvod	5
2. Problematika a analýza literatury	5
2.1. Analýza literatury	6
3. Historie	9
3.1. Podklady pro studium srovnávací anatomie	9
3.2. Syntéza Darwinovy teorie a moderních poznatků z genetiky	13
3.3. Současná doba a postdarwinismus	14
4. Metody a materiál studia srovnávací anatomie	15
4.1. Studium evoluční morfologie	15
4.1.1. Pojetí stavby těla	15
4.1.2. Parametry hodnotící stav a změny stavby těla	16
4.1.2.1. Symetrie	16
4.1.2.2. Segmentace	17
4.1.2.3. Velikost těla a ideální poměry délky, plochy a objemu	17
4.1.2.4. Principy adaptace a její zákonitosti v evoluční morfologii	18
4.1.2.5. Principy adaptace na sociální úrovni	19
4.2. Studium fylogeneze a fylogenetické systematiky	20
4.3. Studium fosilií	21
4.3.1. Historie	21
4.3.2. Fossilizace	22
4.3.3. Určování stáří fosilií	23
4.3.3.1. Určování relativního stáří, stratigrafie a paleontologie	23
4.3.3.2. Určování absolutního stáří pomocí radiometrie	23
4.4. Srovnávací embryologie	24
4.5. Některé technické údaje o přípravě učebního textu	25
4.6. Metodika konstrukce testu ověřujícího výsledky	25
5. Výsledky	27
5.1. Test s autorským řešením	27
5.2. Výsledky anonymního testu předloženého studentům gymnázia a studentům pedagogické fakulty	32
5.3. Statistické ověření výsledků	45
6. Diskuse	48
6.1. Hodnocení testu	48
6.2. Komentář k diskusi	49
7. Závěr	55
8. Použitá literatura	56
9. Přílohy	61
9.1. Příloha I. – Otázky ke zkoušce	61
9.2. Příloha II. – Skripta s vlastním číslováním (str. 1–93).....	66

Abstrakt

The textbook *The Comparative Anatomy of Vertebrates* gives an historic survey of the vertebrate body evolution in a brief form. The textbook is devoted to the Natural History students of the Charles University that are grammar school teachers of the future. The book consist of eleven chapters containing a comparative anatomy of vertebrates. The names of the single chapters are as follows: 1. Early development of vertebrates, 2. Skeleton, 3. Muscular system, 4. Digestive system, 5. Respiratory system, 6. Circulatory system, 7. Urogenital system, 8. Skin, 9. Nervous system, 10. Sense organs and 11. Endocrine organs. The topic of the textbook is focused on a new knowlege based on the recent research in evolutionary biology. The second part contains the feed back assessment of the knowlege based on the evaluation the tests written by students before the lessons of the comparative anatomy and after it. The main aim of the textbook was to inform the students about new findings in the comparative anatomy.

1. Úvod

Každý, kdo se zabývá přírodními vědami, má možnost pohledu na různorodost organismů a charakter jejich stavby. Srovnávací anatomie se zabývá studiem stavby těla a jeho přizpůsobení se vnějším podmínkám. Výzkumné metody všech vědních oborů zahrnují pozorování, kladení otázek, hypotéz a předpokladů, ověření hypotéz a sumarizaci výsledků. Ve srovnávací anatomii však není z hlediska historického vývoje a dostupnosti materiálu možné všechna úvodní pozorování provést současně. Srovnávací anatomie je jako věda typická komplexním přístupem k výzkumu. Ten spočívá v dokonalých znalostech fungování organismu a v použití souboru různých metod výzkumu z rozličných oborů a jejich aplikací. Výzkum ve srovnávací anatomii je založen na srovnávání stavby těla v klasické anatomii. Zároveň s ním však probíhá výzkum v oboru mnoha dalších vědních disciplín.

2. Problematika a analýza literatury

Učebnice „Srovnávací anatomie obratlovců“ vznikla na základě potřeby studentů Katedry biologie a ekologické výchovy Pedagogické fakulty UK v Praze. Výuka daného tématu zde dosud probíhala pouze v rámci přednášek systematické zoologie obratlovců a podle poměrně zastaralých učebnic. V těchto starších učebnicích se velmi často objevují výklady jevů oboru srovnávací anatomie obratlovců, které byly moderním výzkumem již velkou měrou revidovány, nebo již vůbec neplatí. Obor srovnávací anatomie totiž zejména v posledních letech otevřel nové pohledy na chápání stavby těla obratlovců. Do klasické srovnávací anatomie orgánů na základě morfologie a embryologie se začlenily i další obory, zejména genetika, molekulární biologie a etologie. Mnohá témata týkající se jednotlivých orgánových soustav jsou zmíněna podrobněji v této kapitole níže, v analýze literatury (2.1.). V textech učebnic, nejen zoologie, se velice často nacházejí pasáže, které jsou přebírány ze starších učebnic bez ohledu na zpětnou vazbu na studenty. Některá témata bývají nesrozumitelná a zůstávají nedostatečně vysvětlena. Mezi ta, již tradičně opomíjená nebo nedostatečně vysvětlovaná v oboru srovnávací anatomie obratlovců, patří célom, heterocélní obratle, parietální orgán, dýchání ptáků a jejich plicní vaky, význam míšení krve v komorách obojživelníků a plazů, vznik a ontogenetický vývoj vylučovací soustavy, vysvětlení původu a přírůstky rybích šupin, vývoj nervové soustavy u suchozemských obratlovců a jejich mozkové nervy, křížení zrakových nervů, vznik endokrinních žláz. Této práci nepřísluší

kritizovat jednotlivé konkrétní učební texty zoologie jak středoškolské, tak vysokoškolské, nicméně předkládaná učebnice se snaží vyhnout dlouhodobě prezentovaným a opakovaným nedostatkům a snaží se o podání srozumitelného výkladu problematických témat založeného nejčastěji na obrázcích. Prostřednictvím podrobně popsanych obrázků nabízí studentům větší efektivitu studia.

Výše kritizované body tradičně prezentovaných nedostatků učebnic zoologie tvoří body **hypotézy**. Jde o srovnání znalosti problematiky jednotlivých kapitol o orgánových soustavách obratlovců. Pro **přijetí nebo zamítnutí hypotézy** byly zájmové skupiny podrobeny testu. Test měl za úkol ověřit vstupní vědomosti před absolvováním kurzu „Srovnávací anatomie obratlovců“ a vědomosti po absolvování tohoto kurzu s klasifikovaným zápočtem. Třetí a závěrečný test byl proveden pro srovnání úrovně znalostí studentů pedagogické fakulty v roce kurzu a rok po jeho absolvování. Uvedené **testy umožňují kvalitativní i kvantitativní klasifikaci** předloženého učebního textu.

2.1. Analýza literatury

Velmi významné a důležité poznatky týkající se oboru Srovnávací anatomie obratlovců přináší úvodní historická část. Vznik a vývoj strunatců a obratlovců je zde diskutován v rámci příbuzenství ostatních živočišných kmenů, které strunatcům evolučně pravděpodobně předcházely. **Kapitola 1.** nazvaná „Vznik strunatců a základní rysy jejich anatomie“ je věnována embryonální stavbě orgánů a jejich ontogenezi, což přispívá v systematické zoologii k pochopení příbuznosti mezi jednotlivými taxony. Mezi novějšími poznatky z embryologie uvedenými v textu je nutno zmínit existenci **neurální lišty** (Northcutt 1999), jejíž embryonální tkáň je významným základem pro vývoj kranální části kostry, **žaberních oblouků** a některých žláz s vnitřní sekrecí (Hanken & Hall 1993). Kromě toho jsou v úvodu podrobně uvedeny rozdíly mezi bezobratlými a obratlovcy, a to z **nového pohledu na skelet** těchto organismů a vysvětlení rozdílnosti stavby částí těla obratlovců a bezobratlých (Roček 2002). První kapitola také vysvětluje funkci **célomu** a jeho postavení vůči vnitřním orgánům. Učebnice se většinou podrobně zabývají vývojem a stavbou celému, nevysvětlují však, proč vlastně existuje (Stach 1998; (<http://www.lander.edu/rsfox/112anim.html>).

Po úvodní kapitole pojednávají **kapitoly 2.–11.** o jednotlivých orgánech těla obratlovců. V těchto kapitolách je kladen důraz zejména na srovnání orgánů u adultních jedinců. Srovnání jednotlivých kmenů po stránce embryologické přesahuje obsahový rámec skript. Celou práci prolíná otázka **homologie**, homologických orgánů a jejich návaznosti

mezi jednotlivými taxony. **Kapitola 2.** se věnuje srovnání kostry mezi jednotlivými taxony obratlovců. Kostra prodělává během ontogeneze mineralizaci fosforečnými a vápenatými solemi, je tudíž schopná i fosilizace (Roček 2002). Tato kapitola je nejdůležitější a nejobsáhlejší kapitolou nejen proto, že kostra poskytuje poměrně velké množství studijního materiálu z paleontologických nálezů, ale i ve srovnání materiálu recentních taxonů. V této kapitole věnované kostře se mimo jiné opět objevuje pojem *neurální lišta* a její zásadní vztah ke stavbě lebky, žaberních oblouků a jejich derivátů u obratlovců. Objev neurální lišty a její význam byly formulovány již před několika desetiletími, ale bohužel o ni chybí zmínky i v novějších učebnicích zoologie. V našich vysokoškolských učebnicích o ní pojednává Roček (Roček 2002) nebo Gaisler (Gaisler & Zima 2007). Významné a rozsáhlejší publikace o její stavbě a funkci při vzniku lebky uvádí například Northcutt (Northcutt 1996). Vysvětlení povahy a funkce *heterocélních obratlů* je ve skriptech podáno na originálních fotografiích. Studenti se dříve většinou setkávali s konstatováním, že u ptáků existují pohyblivé heterocélní obratle. *Původ žeber z endochondrální* tkáně byl na základě embryologických výzkumů definitivně stanoven až v posledních letech (Ruijin & Schmidt 2000). Podobně se učební text Srovnávací anatomie obratlovců snaží vysvětlit původ a *funkci struny hřbetní* (Kent 2002). Na základě experimentálních prací v oboru embryologie bylo rovněž zjištěno, že *končetiny obratlovců vznikají z mezodermálních končetinových pupenů* po celé délce trupu a že jsou homologické ploutevním lemům nižších obratlovců (Balinsky 1981). *Parietální orgán* je v učebnicích již tradičně popisován jako „třetí oko“ v temenní části lebky hatérie novozélandské. Ve skriptech Srovnávací anatomie obratlovců je poukázáno na to, že se vyskytuje i u jiných taxonů mnoha obojživelníků a většiny ještěřů aspoň v juvenilním stavu. Je zde pořizena i originální fotografie parietálního otvoru v lebce leguána zeleného.

Kapitola 3. se zabývá srovnáním a vývojem svalové soustavy (Lauder 1980), která sice patří mezi měkké tkáně, jež se během fosilizace zachovávají jen v malé míře, ale jejich stavbu a funkci je možné často velmi dobře rekonstruovat z tvaru fosilních kostí, na které se připojovala. Topografická anatomie svalové soustavy vypovídá mnoho o původu příslušných kostí. To je zmíněno v souvislosti s některými částmi kostry, například žaberními oblouky (Roček 2002). Významnou novinkou pocházející z výzkumů posledních let je *stavba chordy jako pohybového orgánu*, včetně přítomnosti svalových vláken, a její součinnost s laterálními metamerními svaly kopinatce (Kent & Carr 2001).

Kapitola 4. se věnuje srovnání trávicí soustavy obratlovců a popisuje některé novější poznatky z oboru vertebratologie, například vysvětlení přechodu z filtračního způsobu přijímání potravy až *ke vzniku čelistí*.

Evoluce dýchací soustavy obratlovců je popsána v **kapitole 5.**, jež přináší některé novinky, například vysvětlení nefunkčnosti žaberního vaku kopinatce plžovitého (Stach 1998), nový pohled na *funkci plic a plicních vaků u ptáků* (en.wikipedia.org/wiki/Air_sac - 15k; Berthold 1996) a na dýchání želv nebo na preadaptace dýchacího mechanismu devonských ryb při přechodu na souš (Liem 1988).

Kapitola 6. je i s celou svou obrazovou dokumentací zaměřena na vysvětlení funkce srdce a na jeho zdokonalování během fylogeneze (Kent & Carr 2001). Obrázky rovněž popisují homologie stavby srdce ryb a jejich žaberních tepen a stavbu srdce a tepen suchozemských obratlovců. Je zde také zmíněn opomíjený, ale významný *podíl srdce na termoregulaci* v souvislosti s míšením krve v komorách (Galli, Taylor, Wang 2004). V této kapitole je dále vysvětlena homologie stavby srdce savců ve srovnání s ostatními obratlovci na modelu prenatalního srdce člověka (Moore 1993) a funkční paralely mezi srdcem savců a ostatních obratlovců.

Kapitola 7. se věnuje poměrně *obtížně pochopitelnému srovnávání vylučovací soustavy* obratlovců, hlavně poloze nefronů a vztahu céloemu a extracéloemu.

V **kapitole 8.** jsou všechny obrázky orientovány na tělní pokryv. Umožňují pochopit embryonální vznik, homologie kůže a původ kožních derivátů obratlovců.

Kapitola 9. přináší novinky ze studia vývoje nervové soustavy a vysvětlení opomíjených výkladů vzniku částí mozku typických pouze pro obratlovce procesem zvaným *rostrální prolongace* (Jarvik 1980) či původu mozkových nervů (Roček 2002). Kromě toho dává devátá kapitola přehled procesů změn polohy šedé hmoty mozkové během kmenového vývoje obratlovců (Kardong 1995).

Kapitola 10. vysvětluje méně známé procesy recepce málo diskutovaných smyslových orgánů, konkrétně některých kožních receptorů, a *principu binokulárního vidění*. U nás se touto problematikou zabývá například Koukolík (Koukolník 2002) nebo Pluháček (pitris.kofola.info/Blender/Tutorial_anaglyfie.html - 24k). Informace týkající se parietálního orgánu, zejména o nových pohledech na jeho fyziologii, přináší především články: Engbretson 1999; Ohshima, Hirai, Nishida, Hiramatsu 1999; Solessio & Engbretson 1993.

Závěrečná **kapitola 11.** přináší některé novinky týkající se embryonálního původu endokrinních žláz, například podílu neurální lišty na vzniku některých žláz s vnitřní sekrecí.

3. Historie

3.1. Podklady pro studium srovnávací anatomie

Problematika vývoje studia srovnávací anatomie z hlediska historie je v současné době považována za samozřejmost. Všechny orgány živočichů vznikly adaptací k různým typům prostředí a jejich stavba, která vždy odpovídá danému prostředí, se promítá do ohromné *diverzity organismů*. Jedním z prvních významných autorů – naturalistů, kteří naznačovali skloubení teorie stvoření s pozorováním rozmanitosti a účelnosti organismů byl duchovní **John Ray (1627–1705)**. Ve svém díle *The Wisdom of God Manifested in Works of the Creation* (1691) poukazuje na důmyslnost stavby živočišných organismů. Britský arciděkan **William Paley (1743–1805)** se ve své knize *Natural Theology* věnoval „božským atributům“ rozmanitosti přírody. Švýcarský exulant žijící v Americe **Loius Agassiz (1807–1873)**, kurátor a zakladatel Muzea srovnávací anatomie na Harvardské univerzitě, našel pochopení veřejnosti pro obrovské sbírky srovnávacího materiálu věnované živočichům seřazené na základě jejich příbuznosti. Jeho práce znamená mnoho pro taxonomii i přes to, že neuznával Darwinovu evoluční teorii. Výsledky jeho práce však nevedly k zamítání Darwinova učení. V tehdejší svetském prostředí byla teorie o neměnnosti druhů přijímána jako samozřejmá. Před odchodem ze Švýcarska do Ameriky sledoval tvorbu ledovců, jako první popsal tvorbu morén a bludných kamenů a je považován za zakladatele glaciologie a jednoho ze zakladatelů biogeografie (Lomolino 2005).

Lamarckovo vědecké myšlení se zvolna a chronologicky měnilo tak, že od přesvědčení o neměnnosti druhů došel **Jean B. Lamarck (1744–1829)** k teorii transformismu. Jako první přírodovědec prohlásil, že se organismy během času mění, že ty nejmenší vznikly z neživé hmoty, že se stále zvětšovaly a zdokonalovaly a tím, že se přizpůsobovaly prostředí. Předpokládal také, že vlastnosti získané během života jsou dědičné (inheritance of acquired characteristics), což bylo diskutováno až do nedávné doby a na základě příkladů, jako je níže uvedený, zamítnuto. Zvířata žijící v jeskyních nemají vyvinutý zrak. Původně bylo míněno, že zrak se ztratil neužíváním orgánu. I zde však platí, že somatické znaky nejsou dědičné. Zvíře ani po dlouhé době života mimo jeskyni zrak opět nezíská (Kardong 1995). Lamarck vyslovil rovněž domněnku, že změny prostředí vyžadují změny metabolismu těla a tím jeho přizpůsobení. Což souhlasí s faktem, že Lamarck nikdy netvrdil, že prostředí má přímý vliv na organismus. Lamarckovo učení bylo na tomto místě velmi často špatně prezentováno. Tvrdil ale, že prostředí má přímý vliv na chování

živočichů, například na změnu příjmu potravy. Výsledkem změny chování může nastat z hlediska nových poznatků genetická asimilace (Hall 2001), vzniklá kombinací drobných genetických rozdílů v rodičovské generaci, které se na základě fenotypu vzájemně spojují a realizují v nový genotyp. To souhlasí i s Baldwinovým efektem (Baldwin 1901), podle něhož se vlivem učení urychlují adaptivní změny v organismu. Tím se ukázalo, že Lamarckovy názory na evoluci chování nebyly chybné. Mnoho Lamarckových myšlenek bylo revidováno, přesto má jeho dílo obrovskou zásluhu spočívající v podpoře současně přijímané evoluční teorie. Lamarck jako první napadl církevní dogma o neměnnosti druhů. Jeho učení bylo později opraveno do této podoby:

- 1) evoluce probíhá variabilitou, což je genetický proces náhodných událostí a výběrem vlivem prostředí
- 2) individuální prospěch organismu není v evoluci brán v úvahu
- 3) získané vlastnosti nejsou dědičné
- 4) mutace nevznikají ve prospěch organismu
- 5) evoluce není ani náhodná ani řízená Bohem, je v podstatě řízena nahodilostí a neřízenou selekcí (Firenze 1997).

Přímý vliv prostředí na orgány živočichů studoval **Etien Geoffroy Saint Hillaire (1772–1884)** a přikláněl se k teorii působení prostředí během embryonálního vývoje.

Georges Cuvier (1769–1832) pracoval v pařížském přírodovědném muzeu (Museum d'Historie Naturelle), kde se věnoval geologii, paleontologii a morfologii. Jeho život je spjat s revolučními a napoleonskými událostmi. Napoleonské expanze mu přinesly možnost studia mumii ukradených v egyptských pyramidách. Výsledky jejich studií však nepřinesly žádné náznaky k přijetí evoluční teorie, naopak prohlašoval, že takto staré organismy jsou identické s recentními. Jeho přínosem jsou výsledky studia funkce a stavby těla organismů. Závěry jeho učení poukazují na to, že orgány v těle živočichů vytvářejí úzce závislý celek a že ze stavby jednoho orgánu je možno usuzovat jak vypadá celý organismus. Byl odpůrce Lamarckových evolučních myšlenek a tvrdil, že organismus zahyne, dostane-li se mimo své funkční limity.

Richard Owen (1804–1892) byl významným anglickým anatomem, který se zabýval popisnou anatomii. Podobně jako Cuvier se domníval, že organismy jsou neměnné, avšak na rozdíl od něho prohlašoval, že homologické orgány jednotlivých taxonů zasluží vysvětlení. Například proč mají ploutve sirén a křídla netopýrů stejné kostní elementy. Přestože dnes bývá Owen zapomínán, zůstává faktem, že on a Huxley položili základy srovnávací anatomii živočichů. R. Owen, jakožto zastávce protievolučních názorů, **založil teorii archetypů**,

které jsou jakousi stavební předlohou těla, na kterou pak navazují další nové struktury. Teorie byla vysvětlována na příkladu obratlů, kde obratle jsou matrice, které se podle funkce a místa mění. Obratle jsou všude vyvinuty tak, jak je jich potřeba, někde se měnily ve srůsty. Dokonce předpokládal, že i lebka obratlovců vznikla z obratlů soudě ze segmentace na occipitální části lebky. Tuto teorii, která byla převzata i jinými anatomy vyvrátil **Thomas H. Huxley (1825–1895)**, když vysvětlil, že obratel a báze lebky mají naprosto odlišné stavební elementy. Huxley rovněž popřel Owenovy archetypy, jejichž existence odporuje vývojové teorii. Po triumfu evoluční teorie byli Owen a Cuvier zapomenuti.

Karl Gegenbauer (1826–1903), profesor anatomie člověka a srovnávací anatomie obratlovců, působil v Heidelbergu. Svými díly věnovanými srovnávací anatomii obratlovců (Gegenbauer 1864 a Gegenbauer 1870) významným dílem přispěl zejména k poznání vývoje apendikulárního skeletu. Jeho teorie vzniku končetin obratlovců ze žaberních oblouků byla (na základě embryonálního výzkumu homologií příslušných svalů) vyvrácena až v posledních letech.

Karl Ernst Baer (1792–1876) byl německý embryolog, který objevil vajíčko savců, strunu hřbetní a založil odvětví srovnávací anatomie v embryologii. Baerovy zákony fylogenetického stadia obratlovců (1828) se staly podkladem pro teorii rekapitulace, jejíž principy později studoval i Ernst Haeckel:

- 1) obecné znaky velké skupiny živočichů se v embryu vyskytují dříve než znaky specializované
- 2) méně obecné znaky se vyvíjejí ze znaků obecnějších, přičemž znaky velmi speciální se tvoří až ke konci embryogeneze
- 3) embrya odlišných druhů se od sebe v průběhu individuálního vývoje stále více a více odlišují
- 4) časné embryo evolučně vyššího živočišného druhu není podobné dospělci nižšího živočicha nýbrž jeho časnému embryu (www.muni.cz/do/1499/evo_devo_vyskot 2006.pdf).

Alfred Russel Wallace (1823–1913) a přírodní výběr. Viktoriánská doba přinesla možnosti rozvoje ekonomiky a vědy. Mnoho vzdělaných, ale i pouze majetných lidí se začalo věnovat ve svém volném čase pozorování rostlin a živočichů. Jedním z prvních přírodovědců, kteří se snažili o formulaci zákonitostí přírodního výběru, byl Alfred Russel Wallace. I když se v současné době formulace přírodního výběru autorsky přisuzuje Charlesu Darwinovi, Alfred Russel Wallace ve stejné době nebo krátce před Charlesem Darwinem formuloval teorii o přírodním výběru. Své poznatky poslal k posouzení Darwinovi a ten

překvapen usoudil, že i on dospěl ke stejnému závěru. Jejich práce pak byly čteny současně na zasedání Linnéovské zoologické společnosti.

Jedním z předpokladů úspěšnosti Darwinových objevů byla cesta **Charlese Darwina (1809–1882)** kolem světa a zejména shromáždění velkého množství dokladového materiálu pro studia geologie, flory a fauny na Galapázkých ostrovech. Během této cesty shromažďoval komplexní materiály o místních živočiších, rostlinách, geologii, domorodcích a domestikaci jejich zvířat (Darwin 1868). Zaujala ho nejvíce rozmanitost druhů na poměrně malém území Galapág. To mu vnuklo myšlenku, že geografická izolace způsobuje dědičné změny v populacích a odlišnosti mezi nimi (Darwin 1845). Po návratu do Anglie s velkým množstvím dokladových materiálů stále přemýšlel o příčině bohatství druhů v Jižní Americe a zejména na Galapágách. Na základě zhodnocení velkého množství materiálů pak vytvořil svou teorii evoluce, jejímž hlavním mechanismem je přírodní výběr (Darwin 1858). Přírodním výběrem vznikaly a stále vznikají nové životní formy. To je i podklad studia srovnávací morfologie obratlovců.

Zakladatel vědy, která je předmětem předkládané práce ve srovnávací anatomii a morfologii živočichů je **Thomas H. Huxley (1825–1895)**. Byl horlivým zastáncem Darwinových přednášek, často mu svým vtipem napomáhal při nevhodných invektivách ze strany odpůrců. Prosazení Huxleyho myšlenek však nebylo lehké. V jeho době byly totiž zakořeněny a všeobecně přijímány výsledky výzkumů Huxleyho předchůdců, kteří byli velkými autoritami.

Německu se stal největším příznivcem Darwinovy teorie biolog a zoolog Ernst Haeckel. Jeho nadšení bylo tak veliké, že pro milované darwinovské učení formuloval důkazy, které ve skutečnosti nikdy neexistovaly. Jako příklad k tomuto tvrzení poslouží embryologická studie lidského zárodku. Ten v průběhu svého vývoje prochází stadii, ve kterých se postupně připomíná mnoho jiných organismů – ovšem vždy primitivnějších než je člověk. Na první pohled to opravdu vypadá, jako by se v tělesném vývoji každého z nás projevovalo opakování celé historie vývoje lidí. Tento princip se nazývá rekapitulace. Na to poprvé upozornil již německý embryolog **Karl Ernst von Baer (1792–1876)**, jenž v letech 1828 a 1837 vydal dvousvazkovou učebnici embryologie. V ní zdůraznil, že obratlovci, kteří se v dospělosti v mnoha směrech velice liší, mají v ranných vývojových stádiích velmi podobná embrya.

S tím plně souhlasil i **Ernst Haeckel (1834–1919)** a vytvořil poučku: „Ontogeneze zopakovává fylogenezi“. Tato věta se po dlouhá léta ozývala jako zásadní poučka uznávaná ve vědeckých ústavech zasvěcených biologii a přírodní historii. Teprve před pouhými

několika lety, roku 1997, britský embryolog Michal Richardson v odborném časopise *Anatomy and Embryology* popsal, jak se svými spolupracovníky provedl přímá srovnání 50 znaků embryí obratlovců s kresbami, které vytvořil Haeckel. S úžasem přitom zjistili, že Ernst Haeckel klamal. Jak? Některé znaky, které byly v rozporu s jeho teorií, v kresbách prostě vynechal a naopak přidal ty, které jeho tvrzení podporovaly.

Jako konkrétní příklad lze uvést žaberní oblouky savců. Ty během svého embryonálního vývoje postrádají žaberní lupínky a oblouky se rovnou mění v čelisti, kůstky sluchového a jazylkového aparátu a hrtanové chrupavky. V tomto případě Haeckel nesprávně poukazoval na přítomnost žaberních plátek. Jak se poté ukázalo, na totéž poukazovali již někteří jeho současníci. Odbýval je však tím, že kresby pořizoval z paměti. Zdá se však, že se podvodu nedopustil zcela vědomě, ale jen v pevné víře ve svou teorii. Zcela nepravdivé je tedy Haeckelovo tisíckrát opakované a mnoha jinými vědci přebírané tvrzení, že „vyšší živočichové za svého vývoje skutečně procházejí všemi stadii jako živočichové primitivnější“.

Haeckelovo biogenetické pravidlo je negováno *heterochronií*, což jsou evoluční změny v rychlosti nebo časování vývojových událostí dávající vznik novým adultním genotypům. Odlišné rychlosti růstu různých částí těla během vývoje organismu jsou podstatou *allometrických vztahů*. Geny určují způsob embryonálního růstu. Mutované geny mohou zrychlovat nebo zpomalovat růst embrya nebo jeho částí. Mohou tedy vznikat složitější struktury, ale i naopak, tyto mohou být prostřednictvím genů odebírány. Tím je zároveň popřeno i Lamarckovo pojetí evoluce, tedy že v každém případě během evoluce vznikají složitější struktury (evolution.berkeley.edu/evolibrary/article/_0/history_10-13k).

3.2. Syntéza Darwinovy teorie a moderních poznatků z genetiky

Nejen v současné době, ale již po celou druhou polovinu 20. století, je genetiky v popředí zájmu a výzkumů evoluční biologie. Tento trend začal počátkem 20. století, kdy někteří badatelé prováděli srovnávací biometriku a statistická hodnocení, jak se liší potomci od rodičů. Tím se přiblížili mendelistickým pokusům. Jedním z významných biologů byl **Ronald Aylmer Fisher (1890–1962)**, který prokázal a jako první v roce 1918 (Fisher 1918) publikoval, že výsledky biometrických pozorování a jejich srovnávání s mateřskými populacemi mohou být aplikovány na principy mendelistických pokusů (Ridley 1993). Ve Fisherově práci byl také do statistické pravděpodobnosti zaveden poprvé pojem variance.

Dalším krokem ve vývoji výzkumů vedoucích k syntetické teorii evoluce bylo prokázání, jak může být přirozený výběr aplikován na mendelistickou dědičnost. Teoretické

základy byly položeny téměř současně **R. A. Fisherem (1890–1962)**, **J. B. S. Haldanem (1892–1964)** a **S. Wrightem (1899–1988)**. Tak vznikly základy neodarwinismu neboli syntetické evoluční teorie. Ve 30. letech zveřejnili R. A. Fisher a J. B. H. Haldane svá díla o syntéze darwinismu a mendelismu (Ridley 1993). Od té doby bylo publikováno mnoho děl a provedeno mnoho pokusů ověřujících správnost syntézy. Genetika se stala vědou o dědičnosti a proměnlivosti a evoluční teorie se stala syntetickou teorií založenou na Darwinově učení a Mendelových zákonech.

3.3. Současná doba a postdarwinismus

Je velmi obtížné hodnotit myšlenkové a výzkumné proudy bez náležitého časového odstupu. Dvacáté století, zejména 20. a 30. léta znamenaly rozvoj neodarwinismu na principu syntézy evoluční teorie a genetiky. V současné době a počínaje již 60. léty 20. století, se začalo studium evoluce zaměřovat na geny a jejich prospěšnost. Tedy jak je zvýhodněn určitý genotyp proti ostatním a jaký prospěch přináší znak určité alele. **Teorie „sobeckého genu“** publikovaná i v populární knize „Sobecký gen“ (Dawkins 1976) poukazuje na to, že předmětem výběru může být pouze určitá alela. Důkazem její evoluční úspěšnosti je nárůst její frekvence ve srovnání s ostatními alelami (Flégr 2005). Kritériem a objektem evoluční zdatnosti není tedy jedinec, ale alela a její nárůst v populaci ve srovnání s ostatními alelami. V posledních letech se dostal do popředí výzkum nukleových kyselin a návaznost jejich stavby na proteosyntézu. To otevřelo zcela nový pohled na taxonomii všech živých organismů (Woese 1999).

Evolučně stabilní strategie (www.pbs.org/wgbh/evolution/library/06/2/1_062_03.htm)

Kritéria evoluční úspěšnosti jsou určována na základě úspěšnosti určitých vzorců chování. Jde o strategie, které jsou z hlediska své prospěšnosti schopné eliminovat kterékoliv jiné i zdánlivě úspěšné strategie. Tyto strategie mají v polymorfní populaci prioritu před zmnožováním alel (viz teorie matematických her). **Nespojitý charakter evoluce** spočívá ve změnách uvnitř druhů zejména po jejich vzniku. **Anageneze** (vznik větší komplexity druhů) většinou probíhá současně nebo i krátce po kladogenezi. Selektce tedy nastává hlavně v tomto období. Pak nastává **evoluční stáze**, doba neměnnosti.

4. Metody a materiál studia srovnávací anatomie

4.1. Studium evoluční morfologie

4.1.1. Pojetí stavby těla

Předmětem zájmu studia srovnávací anatomie je mnoho kritérií používaných k hodnocení a srovnávání taxonů. Jedním z významných znaků kmene strunatců je **bilaterální souměrnost**, která však není jen znakem strunatců, ale také vývojově pokročilejších bezstrunných (žaludovci, ostnokožci). Bilaterální souměrnost má souvislost s uspořádáním těla, cefalizací a vývojem smyslových orgánů v rostrální části těla.

Na bilaterální souměrnost úzce navazuje další sledovaný znak – **diferenciace těla na hlavu, trup a ocas**. Centrální nervový systém s koncentrací smyslových orgánů je uložen v hlavové části těla. Kaudálně od hlavy se u vodních obratlovců nachází žaberní aparát se žaberními oblouky. Na jejich místě se u suchozemských obratlovců nachází krk umožňující lepší změny pozice hlavy pro recepci smyslovými orgány. **Typ trupu s ukončením řiti před ocasní částí** je významným srovnávacím ukazatelem pro příslušnost k obratlovcům. **Členění trupu na hrudní, bederní a křížovou část** je ukazatelem pro příslušnost ke skupině amniota. **Studium stavby žaberních oblouků** v embryonálním vývoji i v dospělosti a studium jejich homologických orgánů je nejvýznamnějším znakem pro srovnávací anatomii. **Struna hřbetní** jako předmět srovnávací anatomie je také jeden z klíčových ukazatelů příslušnosti ke kmenu strunatci, přestože bývá její přítomnost často potlačena, nebo zůstává jen v podobě malých rudimentů v meziobratlových prostorech páteře. Dává název kmenu strunatců (*Chordata*), kam jsou řazeni pláštěnci (*Tunicata*), kopinatci (*Cephalochordata*) a jim příbuzní obratlovci (*Vertebrata*).

Nervová soustava s bilaterálně souměrným uspořádáním, jako hodnotící znak taxonu obratlovců, se vyskytuje i u mnoha skupin bezobratlých. Většinou má však ventrální polohu a není trubicovitá. Pro strunatce je typická dorzální poloha a **trubicovité uspořádání nervové soustavy**. Strunatce též charakterizuje mozek s mozkovými komorami a rostrální umístění **smyslových orgánů**. Nejdůležitější smyslové orgány obratlovců: čichový, zrakový, sluchový a rovnovážný se zakládají **jako párové**. Trávicí trubice obratlovců, jako organicky nejsložitějších mnohobuněčných, je typická svým členěním na ústa, hltan, jícen, žaludek střevo a **řiť** či **kloaku**, **končící vždy před ocasní částí těla**. Součástí trávicí soustavy jsou i přídatné žlázy, játra a pankreas.

K analýze stavby těla obratlovců je nutné znát funkci a evoluci tělních orgánů. Proto je v první řadě důležité srovnávání částí těla z hlediska symetrie a segmentace, což napoví mnoho o příbuznosti organismů a jejich vývojových návaznostech. Různé organismy mají totiž často funkčně a tvarově podobné orgány u nichž není možné odhadnout jejich původ.

Homologické orgány mají svůj společný historický původ, analogické orgány mají jen stejnou funkci, ale původ je různý. **Homoplazie** je pouze podobnost orgánů, která není založena na společném vývojovém základě. Příkladem homoplazie je podobnost křídel ptáků a netopýřů. Jde o strukturu, která se vyskytuje u mnoha druhů, ale ne u jejich společných předků. Vhodným příkladem je také oko živočichů, které se u mnoha druhů vyvinulo nezávisle. Někdy je tento jev nazýván konvergence (www.blackwellpublishing.com/ridley/a-z/homoplasies.asp-5k). V současné době je mnoho věcí týkajících se tvarových podobností vyřešeno. V době darwinovské a před ní však byly tyto stavební plány těla obratlovců zjednodušovány a brány jako jednotný plán těla. Náhled na stavbu, funkci a původ těla se v 19. století značně lišil. Morfologové viděli ve stavbě těla obratlovců společný stavební plán, například podle Owenovy teorie archetypu stavby těla se předpokládalo, že různé odchylky jsou odvozeny od jakéhosi základního typu stavby těla (Kardong 1995).

4.1.2. Parametry hodnotící stav a změny stavby těla

4.1.2.1. Symetrie

K posouzení vývojové vyspělosti těla se jako jeden z parametrů používá symetrie. Bilaterální souměrnost strunatců znamená, že sagitální rovina rozděluje tělo na dvě zrcadlovitě shodné části. V popisné anatomii těla se používají ustálené termíny určující jednotlivé směry na těle. U obratlovců, kromě **bipedních**, se používá ustálená terminologie na hlavě a trupu takto: směr k hlavě je směr **kraniální**, směr k ocasu je **kaudální**, směr ke hřbetu je **dorzální**, směr k břichu je **ventrální**. Směr od středu do stran je směr **laterální** a naopak do středu, směr **mediální**. Na končetinách je směr k prstům směr **distální** a směr k trupu směr **proximální**. Roviny procházející tělem mohou být – **sagitální**, rozdělující tělo na pravou a levou část, **frontální**, rozdělující tělo na přední a zadní část. V humánní anatomii existují vzhledem k bipednímu postavení těla terminologické odchylky. Například, směry uváděné na trupu kvadrupedních obratlovců jako **anterior** a **posterior** se uvádí u bipedních savců jako **superior** a **inferior**.

4.1.2.2. Segmentace

Tělo je vystavěno z článků, které se opakují nebo zdvojují. Jednotlivé články se nazývají segmenty či *metamery*. Proces, který vytváří opakované nebo zdvojené články se nazývá metamerie. Segmentace má význam ve sčítání funkcí jednotlivých článků, u některých bezobratlých živočichů (například u tasemnice) má i význam pro reprodukční schopnosti závislé na počtu článků.

U obratlovců je segmentace potlačena a týká se hlavně kostry páteře a trupu. Metamerie obratlovců je významným znakem pro studium embryonálních vztahů kostry a svalů. Svaly a kostra se totiž zakládají tak, že svalová soustava je posunuta do intersegmentů kostry páteře. Znamená to, že hluboké zádové svaly přecházejí z jednoho obratle na druhý. Článkování u obratlovců nikdy nevstupuje do útrobních orgánů a do *célomu*. Segmentace zpevňuje tělo a funkčně nahrazuje soudržnost těla, kterou u bezobratlých vodních živočichů zajišťují hydrostatické orgány.

4.1.2.3. Velikost těla a ideální poměry délky, plochy a objemu

Některá přizpůsobení určitým funkcím jsou na první pohled zřejmá (zuby dravců nebo býložravců, ptačí křídla, dlouhé nohy běžců či krátké nohy hrabavých). Zde platí zákony biomechaniky. Existují však i další tlaky, které vedou živočichy k různým adaptacím. Jedná se zejména o klima a teplotu. Každý živočišný druh si během své evoluce vytvořil optimální poměr povrchu a objemu v rámci daných podmínek. Zdánlivě žertovná definice evoluce, jako stálého hledání vhodného poměru mezi povrchem a objemem má hluboký význam (Haldane 1956). Čím větší poměr hmotnosti těla k jeho povrchu, tím méně tepla se ztrácí. Zvětšováním těla se totiž mění poměr povrchu a hmotnosti živočicha na základě faktu, že plocha roste s druhou mocninou a objem s třetí mocninou.

Uvedená zákonitost podporuje *Bergmanovo pravidlo*, které na tomto principu srovnává velikost těla některých druhů nebo poddruhů savců v severních a jižněji položených šířkách Země. Je však nutno poznamenat, že adaptace na chlad je někdy vedena opačným způsobem, tedy zmenšováním hmotnosti těla, a tím šetřením kalorických výdajů. Tento jev je popsán jako *Dehnelův jev* a je znám například u rejsků (*Soricidae*). Na principu poměru malé hmotnosti a relativně velkého povrchu těla existuje i jiná adaptace – pro malá a velmi lehká zvířata, například hmyz, není problém spadnout z výšky tisíckrát větší než je délka vlastního těla. Hmotnost těla hmyzu je totiž relativně k povrchu těla malá a pád se významně zpomaluje třením. Mouchy dokáží vlivem přilnavosti molekul lézt po svislém okně (Wigglesworth 1987), kobyolkám se zdaří skok stokrát delší než je délka jejich těla.

Tělo je přizpůsobeno své hmotnosti například uspořádáním kostní trámčiny a pevností kostí. Všeobecně platí, že větší zvířata ctí zákony gravitace a malá zvířata fyziku povrchů, například fyziku povrchového napětí kapaliny. Na hladině vody se dovedou pohybovat bruslařky (*Geridae*) nebo vodoměrky (*Hydrometridae*) z řádu ploštic (*Heteroptera*). Tito živočichové se nazývají *pleuston*.

4.1.2.4. Principy adaptace a její zákonitosti v evoluční morfologii

Studium evoluční morfologie bylo odedávna obtížné a v historii vývoje poznatků přinášelo mnoho těžkostí. V podstatě jde o zkoumání těla a změn v jeho stavbě. Různé části těla obratlovců slouží více účelům. Jde o funkci nebo více funkcí týkajících se organismu, například funkce kůže je mimo jiné vylučovací, krycí, dýchací nebo termoregulační. Na tomto základě se vyvinul jeden z nejdůležitějších jevů fylogeneze *preadaptace*. Znamená to, že organismus nese určité znaky před tím než jsou použity v nové biologické úloze. Jako příklad mohou sloužit plynové měchýře a jim podobné struktury dvojdyšných ryb. Jejich plynový měchýř původně sloužící jako hydrostatický orgán nebo orgán určený k přežívání období sucha byl *preadaptací* k trvalému dýchání vzdušného kyslíku. Existence plynového měchýře byl prospěšný znak, jehož frekvence v předávání do dalších generací byla větší než u ryb, u kterých se schopnost vzdušného dýchání teprve vyvíjela. Příkladem jiné preadaptace byla existence peří ptáků, které sloužilo původně k termoregulaci.

Evoluce a přestavba. Preadaptace je jedním z kroků evoluce. Po preadaptaci dochází ke změně orgánů, které se dokonale přizpůsobí nové funkci. Někdy původní orgány úplně zmizí, jindy po nich zůstávají rudimenty. Jako příklad může sloužit vývoj schopnosti letu od rozšíření blan mezi prsty až ke kožním vakům mezi předními a zadními končetinami umožňujícím plachtění nebo létání. Z časového hlediska vývojové posloupnosti může po preadaptaci následovat jev formulovaný „Červenou královnou“.

Hypotéza červené královny je inspirována knihou Lewise Carolla „Alenka v říši divů a za zrcadlem“ (Carroll 1970). Tam šachová královna prohlásila, že pokud chce zůstat na místě, musí stále rychle běžet. Myšlenka spočívá v tom, že se druhy musí stále vyvíjet, chtějí-li udržet krok s prostředím, které se neustále mění. Nemění se jen biotické faktory, ale i ostatní druhy, které bojují o zdroje potravy a výhodné biotické interakce. Druhy, které nejsou schopné změn, vyhynou, ostatní v té době dobře prosperují a vytvářejí nové formy (Lomolino & Riddle & Brown 2006).

Pokus a omyl (trial and error) funkčně souvisí s preadaptací. Pokud jsou preadaptační změny přijaty jako prospěšné, jsou předávány do dalšího vývoje

(příklad plynového měchýře ryb) a jedinci bez této preadaptace postupně zanikají. Na tomto základě spočívá přírodní výběr. **Přírodní výběr** má v populaci velkou působnost na evoluční změny. Nové fenotypy jsou založené na alelách, které v populaci po mnoho předchozích generací zvětšují svou frekvenci výskytu a tím možnost předání dalšímu potomstvu. Nová, mutovaná alela se projevuje fenotypem, který přichází do styku s prostředím a určuje její výhodnost. Jestliže je nová mutace výhodná, projeví se to rychlým předáváním příslušných alel, případně i alel, které jsou s nimi ve vazbě. To může spustit velkou diferenciaci v populacích, zejména v těch, které se množí nepohlavně (Cohan 2001).

Základem úspěchu Darwinovy teorie je vysvětlení proměnlivosti organismů na jiném principu než uvedl J. B. Lamarck. Ten soudil, že se organismy přizpůsobují svému prostředí tak, že jejich vlastnosti získané během života jsou dědičné. Teprve po mnoha letech, na začátku 20. století, díky vysvětlení Mendelových a Morganových zákonů, byla tato domněnka s konečnou platností vyvrácena. K definitivnímu potvrzení správnosti Darwinovy teorie byly tedy nutné poznatky z genetiky, vědy o dědičnosti a proměnlivosti. Právě tyto dva atributy genetiky – dědičnost a proměnlivost prokázaly, že se nedědí nově získané vnější znaky vzniklé užíváním orgánů a že Lamarckovo pojetí proměnlivosti je z hlediska genetiky pouhá modifikace. Proto, aby získané vlastnosti z Lamarckova pohledu byly dědičné mutace, muselo by dojít k reverzibilní replikaci DNA, tedy od mutovaného fenotypu do podoby alel. Dědí se tedy pouze vlohy (alely), tedy genotyp, nikoliv znaky vnější, fenotypové.

4.1.2.5. Principy adaptace na sociální úrovni

Další faktory ovlivňující předávání genů do následujících generací jsou **agresivita**, **kinship**, **inkluzivní** a **exkluzivní fitness**. Tyto jevy byly zkoumány a vysvětlovány od 60. let 20. století školou amerických sociobiologů. Došlo tím k rozvinutí klasické evropské etologie o poznatky z genetiky. **Agresivita** nastává často po styku dříve nespojených populací. Po styku dojde k toku alel, zvýšení heterozygotnosti, ale pak, vlivem nepříbuzenské netolerance dojde k agresivnímu chování a úbytku populace. **Kinship** je opakem, jde o příbuzenskou toleranci. Pokud se jedinec chová altruisticky a umožňuje předávání alel do dalších generací prostřednictvím svých příbuzných, jedná se o **inkluzivní fitness**. Má-li jedinec snahu o předávání pouze vlastních alel a chová se „sobecky“, probíhá adaptace zvaná **exkluzivní fitness**, tedy evoluční zdatnost týkající se pouze tohoto jedince.

V současné době jsou sledovány populace a jedinci v populaci komplexními metodami (laboratorní i terénní výzkumy založené na moderních metodách, jakou je

telemetrie, GPS nebo molekulární biologie). Jde o sledování a vysvětlování **chování pomocí různých strategií** směřujících k úspěšnému přežití (Vohralík 2007; přednášky PrF UK).

4.2. Studium fylogeneze a fylogenetické systematiky

V 18. století vyvinul **Karl Linné (1707–1778)** hierarchické schéma pro klasifikaci organismů. To je používáno dodnes. Systém je založen na faktu, že příbuzné druhy se liší stupněm vzájemné podobnosti. Nyní je známo, že všechny živé organismy vznikly komplexem historických typů větvení v rámci jednotlivých vývojových linií ze společných předků. Věda, která se zabývá klasifikací druhů a jejich příbuzností se nazývá **fylogenetická systematika**. Linného systematika prodělala mnoho změn a dospěla k současném systému klasifikace (<http://www.otion.edu/phvlocode/>). Ten je založen na základech linnéovské hierarchie a na moderních metodách rekonstrukce kmenového vývoje. Ve srovnávací anatomii je velmi důležité přesné zařazení organismu do systému. Pro to je vždy nutné vysvětlení, zvláště jedná-li se o **morfologické inovace**. Morfologické inovace jsou podle Gouda a Eldrege (Eldrege, Gould 1972) vysvětlovány střídáním vývojových fází kmenového vývoje. Střídají se dlouhá období beze změn a pak přichází náhlá změna. Tato náhlá změna je vždy provázena morfologickými inovacemi, expanzí v rámci biogeografických areálů a využíváním nových oblastí a nik. Podle této dnes všeobecně přijímané teorie dochází po dlouhé době rovnováhy k hromadnému vymírání. Tento proces pravděpodobně umožňuje odstraňování původních obyvatel nik, což poskytuje nový stimul k nové adaptivní radiaci. Celý proces byl modelově a zevrubně popsán na druhohorních mlžích (Raup 1994; Jablonski 2002).

Průběh fylogeneze jako tvorby kmene a tedy vzniku jednotlivých linií může být ve zjednodušeném schématu znázorňován stromem neboli dendrogramem. Původní Haeckelův dendrogram byl uveden jako rodokmen člověka, čímž mělo být naznačeno, že člověk stojí na vrcholu evolučních procesů. Tento názor, jistě ovlivněný i církví, přetrvával až do 20. století, kdy člověk začal být v rámci dendrogramu považován pouze za jeden z tisíců podobných vrcholů evoluce. Například taxon ryby, především kostnaté ryby obsadil ve srovnání s člověkem daleko větší areál, a to ve sladkých i slaných vodách.

V současném pojetí jsou fylogenetické stromy popisovány jako **kladogramy**, které se soustřeďují na vývojové novinky tzv. **apomorfie** (Flegr 2005). Většina kladogramů má snahu zjednodušovat a schematizovat, což sice přispívá k přehlednosti, ale často vede k nepřesnostem, protože druhy v kladogramech jsou pouze hypotetické a nereprezentují

skutečné návaznosti ve vývoji. Pokud však kladogramy zůstávají komplexní, stávají se nepřehlednými a vývojové stupně se často překrývají.

Kladogeneze a anageneze. Pro srovnávací anatomii se v rámci fylogeneze stává zásadním středem zájmu *anageneze*, tj. vývoj komplexních vlastností organismů v rámci jedné vývojové linie. Průběh kladogeneze je však možno zrekonstruovat na příkladu jednotlivých vlastností homologických orgánů. Srovnávání homologických struktur je základem předkládané práce, a proto se objevuje ve všech kapitolách týkajících se jednotlivých orgánů. Rekonstrukce homologií v kladogramu vyžaduje co nejmenší množství srovnávacích položek jednoho znaku (Henning 1966). Tím se rekonstrukce kladogramu značně zpřesňuje a dá se ověřit různými metodami, například pravidlem rekapitulace von Baerova prvního embryologického zákona (Flegr 2005). V současné době se však výzkumy kladogeneze zakládají zejména na analýze morfologických znaků pomocí molekulárních dat (Mayr 2008; Sereno 2007; Vogt 2008) a embryologických metod se používá jen k ověřování. Zcela nový pohled na kladogenezi otevřel (Voese 1997), který se svým velkým týmem spolupracovníků vytvořil v 80. a 90. letech 20. století nový systém rostlin a živočichů. To vše podložil příbuzností nukleových kyselin. Rozdělil živé soustavy do skupin. První skupinu představují *Archaea*, původně termofilní sirmé bakterie nebo jiné heterotrofní bakterie, které jsou živým dokladem toho, jak vznikaly a žily nejstarší organismy při získávání energie. Druhou skupinu tvoří *Eukarya*, kam patří většina rostlin včetně hub *Fungi* a živočichů a konečně třetí skupinu tvoří *Eubacteria*, kam se řadí například sinice, Gram-pozitivní bakterie, nebo purpurové bakterie (Zima 2007; přednášky PřF UK).

4.3. Studium fosilií

4.3.1. Historie

První známá zmínka o fosiliích v historii pochází od **Leonarda da Vinci (1452–1519)**, který tvrdil, že zkamenělé pozůstatky jsou zbytky živočichů, kteří kdysi žili na místech, kde se dnes nacházejí jejich schránky nebo kosti. Později se studiem fosilií zabýval **K. Gesner (1516–1565)**, který jako první mnoho živočichů vyobrazil a popsal, ale zřejmě vzhledem k době, ve které žil, nepublikoval jejich původ. Švýcar **J. Scheuzer (1672–1773)** našel zkamenělinu mloka a popsal ji jako člověka, který zahynul při potopě světa. Proto vznikl odborný název (*Homo diluvii testis*) = (člověk, svědek potopy). Scheuzer se domníval, že ostatní zkameněliny vznikly až po potopě světa. Tuto teorii opravil až **George Cuvier (1769–1832)**, který tvrdil, že se určité formy živočichů vyskytovaly do velkých katastrof.

při kterých byly zničeny, a pak byly stvořeny nové typy. Vzhledem k velké autoritě G. Cuviera, který je pokládán za zakladatele srovnávací anatomie obratlovců, se jeho názory udržely poměrně dlouhou dobu, až do dob Darwinových.

Ch. Darwin (1809–1882) ve svém díle „O vzniku druhů přírodním výběrem“ poukázal, že druhy nejsou neměnné, ale jsou předmětem přirozeného procesu a stále trvajících vývoje. Základy moderní paleontologie položili Darwinovi současníci **A. R. Russel (1823–1913)**, který prokázal vztahy mezi živočichy různých kontinentů a **V. O. Kovalevskij (1842–1883)**, jenž na studiích fosilních kopytníků na eurasijském a americkém kontinentu položil základy paleontologie savců (Špínar 1984).

4.3.2. Fosilizace

Pojem fosilie je většinou chápán jako zbytek nebo stopa po živých organismech, které žily na Zemi v minulosti. Na základě stavby nebo struktury je možno o organismu získat bližší informace. Přeměna odumřelého organismu nebo jeho částí ve fosilii se nazývá fosilizace. Měkké části těla, jakož i schránky, podléhají rozkladu. Rozklad pevných částí může zastavit uložení odumřelého organismu v sedimentech (Špínar 1984; Turek, Marek, Beneš 1997). Vznik fosilií ovlivňuje mnoho faktorů – vodní prostředí umožňuje snazší konzervaci, ale všeobecně platí, že naprostá většina uhynulých živočichů nefosilizuje, ale je dříve nalezena mrchožravými druhy nebo podlehne rychlé dekompozici vlivem jiných organismů, kteří jsou k tomu v potravních řetězcích určeni. Fosilie ovšem nejsou jen dlouhé kosti a zuby. Fosilizaci mohou prodělat i drobné kosti či skořápky vajec. Z polohy nálezů fosilie se dá usoudit mnoho dalších okolností, například jeho velikost, způsob života a dobu, ve které žil, příslušnost k určité třídě nebo řádu některého taxonu obratlovců, jestli to byl živočich vodní nebo na vodu vázaný, nebo jestli byl hibernující. Ze struktury kostí se dá usoudit, zda šlo o živočicha ektotermního nebo endotermního. Některé vzácné nálezy dokonce vypovídají o živorodosti nebo o vejcorodosti plazů a také o způsobu výchovy mláďat a péče o ně. Pevné části živočichů, které se nalézají v žaludcích fosilizovaných zvířat, mohou informovat nejen o způsobu zkoumané fosilie, ale přináší cenné informace také o samotných kosterních zbytcích či ulitách ze žaludků. Podle fosilizovaného trusu je možno usoudit mnoho o způsobu života, podle fosilizovaných stop je možno odhadnout, jak byl živočich velký a jakou rychlostí se pohyboval. Vlastní fosilizace probíhá rozkladem organických částí těla a jejich náhradou minerály, které se vyskytují v okolí. Jsou to hlavně rozpuštěné vápenaté a křemičité látky, které pronikají do mikropórů kostí nebo schránek, tam se ukládají a fosilizují. Samotnou fosilizaci narušuje rozklad vápenatých a fosforečných látek

vlivem huminových kyselin obsažených v půdě, rušivé účinky mají i proudy vody a písku, pohyb vln a šterku.

4.3.3. Určování stáří fosilií

4.3.3.1. Určování relativního stáří, stratigrafie a paleontologie

Určování relativního stáří – *stratigrafie* se provádí srovnáváním vrstev zemské kůry. Pro studium jsou zvláště důležité usazené horniny. Při určování relativního stáří hornin se postupuje podle několika zákonů nebo principů, které byly objeveny již počátkem 19. století. **Zákon superpozice** propracoval anglický geolog **W. Smith (1769–1839)**. Podle něho je vrstva spodní starší než následující vrstva svrchní, pokud ovšem nedojde k převrácení vrstev vlivem horotvorné činnosti. **Zákon stejných zkamenělin** pochází od stejného autora a říká, že vrstvy se stejnými zkamenělinami jsou stejného stáří. Určování stáří se provádí srovnáváním zkoumaných exemplářů s již vytvořeným *indexem fosilií* – seznamem fosilií, typických pro určité geologické období. **Zákon kataklyzmat** formuloval **G. Cuvier (1769–1832)**. Předpokládá, že na Zemi došlo k mnoha katastrofám (*kataklyzmatům*), které daly vždy vznik novým druhům. Vzhledem k autoritě Cuviera byl tento zákon široce uznáván, později byl však vyvrácen. Ve stejném období výzkumů formuloval anglický badatel **Ch. Lyell (1797–1875) princip aktualismu**, který v určitém omezení platí až dodnes společně se zákonem superpozice a zákonem stejných zkamenělin. Princip aktualismu předpokládá, že na Zemi v minulosti působily stejné fyzikální síly jako v dnešní době. Tim se popírá zákon kataklyzmat (Dvořák, Růžička 1966).

4.3.3.2. Určování absolutního stáří pomocí radiometrie

Tato metoda je velmi významná. Může totiž potvrdit nebo vyloučit příslušnost nálezu k určitému taxonu a tedy připustit, zda se jedná o nositele homologických znaků, nebo jde-li o konvergenci.

Při tvorbě hornin vznikají nejen stabilní prvky, ale do velké míry i prvky nestabilní – radioaktivní, které se postupně rozpadají. Například radioizotop uranu ^{235}U se rozkládá na olovo ^{207}Pb . Poločas rozpadu je 713 miliónů let. Je-li v nalezeném objektu převaha olova, znamená to, že jde o zkoumanou látku geologicky velmi starou. Stanovením poměru izotopu uranu a olova je pak možno vypočítat absolutní podíl z položky poloviny rozpadu 713 miliónů let. Absolutní stáří hornin se stanovuje také draslík-argonovou metodou. Radioizotop draslíku ^{40}K se rozpadá na argon ^{40}Ar . Poločas rozpadu je 1,3 miliardy let.

K určování stáří fosilií organického původu se nejčastěji používá tzv. radiouhlíková metoda. O co jde? V přírodě se kromě nejčastějšího izotopu uhlíku ^{12}C vyskytuje v menším množství i izotop ^{14}C . Izotop ^{14}C vzniká v atmosféře působením kosmického záření na dusík ($^{14}\text{N} + n \rightarrow ^{14}\text{C} + p$). Tento izotop uhlíku pak společně s dalšími látkami zabudovávají živé organismy do svého těla. Proto během života a v okamžiku smrti existuje v živém organismu určitý poměr mezi množstvím uhlíku ^{12}C a ^{14}C . Po smrti organismu přísun uhlíku do organismu prakticky ustane. Izotop uhlíku ^{12}C je velmi stabilní, izotop ^{14}C se rozpadá s poločasem rozpadu okolo 5730 let, díky čemuž se poměr množstvím uhlíku ^{12}C a ^{14}C v mrtvé tkáni s časem mění (uhlíku ^{14}C ubývá). Změříme-li tedy poměr množství ^{12}C a ^{14}C , můžeme ze známé doby poločasu rozpadu ^{14}C a ze známého poměru uhlíků ^{12}C a ^{14}C v atmosféře celkem spolehlivě odhadnout stáří dané organické látky s přesností na stovky let (fyzweb.cuni.cz/odpovedna/index.php).

4.4. Srovnávací embryologie

Části těla popisované ve srovnávací anatomii jsou ovlivňovány neustálým vývojem. Jako všude ve vývojové teorii i zde je jejich vývoj daný dvěma složkami. Složkou *genetickou* a složkou *epigenetickou*, tedy tou, která je řízena zákonitostmi vlivu prostředí. Embryologie umožňuje srovnávání mezi příbuznými organismy. Každá z taxonomických skupin obratlovců má v ontogenezi v určité podobě vyvinuté znaky charakteristické pro svůj taxon. V případě skupiny obratlovců jde o trubicovitou nervovou soustavu, *faryngotremii*, postanální umístění ocasu a *endostyl*. Podlé von Baerova pravidla platí, že se tyto znaky objevují v různých stádiích během ontogeneze. To znamená, že vývojově původnější i vývojově pokročilejší taxony zakládají tyto orgány již v době embryogeneze a že embrya příbuzných organismů si jsou velmi podobná. *Von Baerovo pravidlo* neplatí přesně, během fylogeneze se ontogenetický vývoj ubírá odlišnými směry. Za prvé, orgány se u různých příbuzných taxonů často zakládají v různém čase. Tento jev se nazývá *heterochronie*. Heterochronie je potenciálně velmi významným mechanismem vzniku evolučních změn. Poměrně těžko se však zachycuje a hodnotí. V poslední době byla vyvinuta metoda „event-pairing“, což je sledování frekvence výskytu určitých stejných jevů v sekvenci DNA (párování). To může ukázat přesně na frekvenci mutace související se stejným jevem v heterochronii, pokud je sledováno více generací (Jeffery, Richardson, Coates, Bininda-Emonds 2002). Heterochronie je popsána u mnoha taxonů obratlovců v různé expresivitě. V souvislosti s rychlostí vzniku orgánů v ontogenezi byla poprvé objevena na příkladu ocasatého obojživelníka axolotla mexického a byla popsána jako neotenie. Jedná se

o dospívání pohlavních orgánů dříve než ostatních tělních orgánů. Tento jev vzniklý mutací je vhodný pro studium srovnávací anatomie tím, že ukazuje možnosti snížení energetických investic do některých orgánů a jejich přesunu do reprodukce. Mezi obratlovci se vyskytuje velké množství typů *heterochronií*, dokonce byla popsána i u člověka v souvislosti s rychlejším rozvojem mozkovny v neprospěch obličejové části. Bývá dokonce považována i za jeden z možných prvků *sapientace* (Gould 1978).

4.5. Některé technické údaje o přípravě učebního textu

Kosterní materiál použitý k pořízení fotografií pochází ze sbírek Pedagogické fakulty UK v Praze, Přírodovědecké fakulty UK v Praze a Národního muzea v Praze. Fotografování objektů předcházela dlouhá příprava kosterních a ostatních materiálů do pozic vhodných pro fotografování, přičemž některé nedostatky částí exponátů byly po původním skenování rekonstruovány a opraveny v programu **Photoshop**.

Použité fotoaparáty byly **Nikon F 90**, **Nikon D 70s** s objektivy: Nikon 55/2,8 Micro, Nikon 85/1,8 a Nikon 135/2. Použitý fotomateriál: **Kodak ProFoto 100**.

Celý text včetně obrazové části byl původně psán na **Mac PowerPC G4 / 500 MHz** a **Mac PowerPC G5 / 4 x 2,5 GHz** v programu **Adobe InDesign**, úprava fotografií z přeskenovaných předloh byla zhotovena v software Adobe Photoshop a Adobe Illustrator. Ke korekturám byl program Mac Power převeden do programu Windows. Definitivní verze pro tisk po zalámání textu byla provedena opět v Mac Power PC/4x 2,5 GHz. Fotografie byly skenovány na filmovém skeneru – Nikon coolscan 4000 a plošném skeneru – Epson 3170 Photo.

Texty a obrázky skript byly postupně ověřovány během přednášek z obecné zoologie, které byly zaměřeny na srovnávací anatomii obratlovců.

4.6. Metodika konstrukce testu ověřujícího výsledky

Test je považován za nástroj systematického měření výsledků (Byčkovský 1984). V kapitole 5. – **Výsledky** byl zvolen otevřenou formou a slouží k zhodnocení předpokládaného vzdělávacího významu předkládaných skript. Jeho podstatnou částí je zjištění průběžného stavu znalostí před absolvováním kurzu morfologie obratlovců a po něm. Test byl předložen třem skupinám studentů gymnázia, v tabulkách označených skupina 1 (n=14), 2 (n=18) a 3 (n=26), kteří již absolvovali výuku systematické zoologie obratlovců, tedy zoologii bez zaměření na morfologii těla. Stejný test byl předložen dvěma skupinám studentů pedagogické fakulty. V tabulkách jsou označeny jako skupina 4 (n=15) a 5 (n=17).

Jedna skupina studentů (n=15) vyplnila test v roce absolvování zkoušky ze srovnávací anatomie a druhá skupina (n=17) vyplnila test jeden rok po zkoušce.

Formální členění testů bylo zvoleno tak, že otázky obsahovaly témata všech kapitol skript – viz obsah na straně 3. Test tedy tematicky obsahoval všechny skupiny orgánových soustav těla obratlovců. Jednotlivé otázky byly v dotazníku sestaveny tak, aby vždy jedna orgánová soustava, například pohybová, tvořila celek. Kromě toho, otázky týkající se jednotlivých orgánů na sebe navazovaly tak, jak to odpovídá logické stavbě těla. V případě zmíněné pohybové soustavy šlo o seřazení otázek tak, že po obecném a histologickém popisu navazovala axiální kostra a na ní teprve otázky týkající se lebky a končetin. Počet testových otázek proporcionálně odpovídal rozsahu látky, která je ve skriptech věnována jednotlivým orgánovým soustavám. Otázky byly voleny především se zaměřením na výsledky nových výzkumů, které jsou zmíněny ve skriptech. Mnohé otázky byly sestaveny takovou formou, aby je student byl schopen zodpovědět spekulativní metodou na základě dosavadních dílčích znalostí problému. Doba vyplňování testu byla stanovena na dvě vyučovací jednotky – 90 minut.

U nezodpovězených nebo špatně zodpovězených otázek byla provedena v příslušné kapitole analýza příčin. Ty byly hledány v malém důrazu na informaci, jež byla při probírání látky zmíněna, případně, že nebyla při výkladu zmíněna vůbec. **Sběr dat** a zařazení do databáze bylo provedeno na podkladě 58 odevzdaných dotazníků studentů gymnázia a 32 dotazníků studentů pedagogické fakulty. Šlo vlastně o ohodnocení 39 předložených otázek v každém dotazníku škálou 1–4 a jejich zařazení do kategorií. Při tvorbě databáze bylo použito tzv. **kombinační třídění**, tj. sestavení tabulky s numerickými a procentuálními výsledky. Zpracování utříděných dat proběhlo **primárním stadiem** tak, že byly zpracovány nejdříve jednotlivé skupiny dat (absolutní četnost, relativní četnost, průměry). Ve třídění druhého stupně se zjišťovalo zda jsou vazby mezi jednotlivými proměnnými případně skupinami (viz statistika).

5. Výsledky

5.1. Test s autorským řešením

Pro zjištění přínosu skript určených učitelům byl sestaven test předložený studentům gymnázia a studentům biologie Pedagogické fakulty UK v Praze. V části testu pro *studenty gymnázia (skupina 1–3)* jsou kladeny otázky z témat, která se během studia na gymnáziu samostatně neprobírají. Témata v předložených otázkách testu jsou součástí látky systematické zoologie probírané ve 3. ročníku gymnázia. Cílem testu bylo zjistit, do jaké míry se témata v testu z anatomie a fyziologie obratlovců na gymnáziu probírají ve schématech a vývojových souvislostech se systematickou zoologií. Dalším cílem bylo zjistit, zda se některé velmi důležité body na středních školách vůbec probírají. Učebnice, podle kterých se morfologie těla obratlovců probírá jsou zastaralé a nové vysokoškolské učebnice, ze kterých by studenti gymnázií a jejich učitelé mohli případně látku čerpat jsou rovněž buď zastaralé, nebo příliš obsáhlé. V další *části testu (skupina 4–5)* jsou předloženy stejné otázky *studentům biologie Pedagogické fakulty UK v Praze*. Skupinu 4 představují studenti po zkoušce ze srovnávací anatomie obratlovců. Skupina 5 je tvořena studenty, kteří zkoušku absolvovali v předchozím roce. Srovnání těchto dvou posledních skupin má ukázat trvalost poznatků ve srovnávací anatomii obratlovců.

1. *Proč mají i vodní obratlovci kostru, zatímco bezobratlí, kteří jsou mnohdy větší*

(krakatice, pásnice) kostru nemají?

Mezodermální tkáň obratlovců má schopnost ukládat vápenaté a fosforečné sloučeniny, které se do těla dostávaly z mořské vody. Původně se tedy jednalo o udržení osmotické hodnoty vnitřního prostředí.

2. *Které jsou typy přijímání potravy vodních obratlovců (strunatců) z hlediska efektivity?*

Filtrace, bentický život mihulovců, parazitismus kruhoústých, vznik čelistí.

3. *Které faktory napomohly přechodu vodních obratlovců na souš?*

Preadaptace v podobě vychlípenin střeva schopných přijímat kyslík (jako u bahníků), ztráta vodního prostředí, úbytek potravy v původním prostředí, zvýšená predace ve vodě, suchozemské rostliny a kyslík, rozvoj suchozemského hmyzu.

4. *Rozdíly mezi obratlovci a bezobratlými. Představte si třeba včelu jako zástupce bezobratlých a žraloka jako zástupce obratlovců a uveďte několik odlišných znaků ve*

stavbě jejich těla (nervová soustava, cévní soustava, dýchací a trávicí soustava, pozice řitního otvoru nebo kloaky vzhledem k ocasu).

Postavení nervové soustavy strunatců je na dorzální, srdce strunatců je na ventrální straně, trávicí soustava strunatců končí před ocasem.

5. Co je neurální lišta a co z ní vzniká?

Je to původně ektodermální tkáň formující se při vzniku neurální trubice. Část z ní migruje ventrolaterálně, mění se v mezoderm a dává vznik žebním obloukům a endokrinním žlázám na ně vázaným (štítná žláza, příštítná tělíska, brzlík).

6. Jsou uloženy orgány břišní dutiny v celomu nebo mimo něj? Vysvětlete.

Duplikatury pleury (mezenterium) obalují střeva a všechny vnitřní orgány. Céloom je břišní dutina, útroby však leží extracéloomálně obalené mezenteriem.

7. Ze kterého zárodečného listu vzniká struna hřbetní? Vysvětlete.

Podle nových poznatků je to mezodermální vrstva vznikající ze střeva a nazývá se chordamezoderm.

8. Co je to urostyl a z čeho vznikl?

Srostlé ocasní obratle bezocasých obojživelníků.

9. Z čeho vznikly párové končetiny suchozemských obratlovců?

Původně z ploutevnických lemů, jinak jsou homologické prsním a břišním ploutvím ryb.

10. Proč vznikly spánkové jámy obratlovců (jařmový oblouk)?

Kvůli rozvoji a úponům žvýkacích svalů.

11. Jakou funkci má u kopinatce struna hřbetní kromě funkce podpůrné?

U kopinatce i důležitou funkci pohybovou.

12. Jak dýchá kopinatec plžovitý?

Celým povrchem těla. Řasinky žaberního koše mají trávicí funkci, koš je proto ve stáiem kyslíkovém deficitu.

13. Ptáci mají poměrně malé plíce, které jsou přirostlé k dorzální stěně hrudní dutiny. Proč je přesto dýchání ptáků mnohem účinnější než u savců?

Mají plicní vaky a vzduch je proháněn plícemi nepřetržitě jedním směrem. Nedochází ke kolísání parciálního tlaku dýchacích plynů v plicích, tedy převod kyslíku do krve je větší, kromě toho má plicní tkáň ptáků lepší resorpční vlastnosti než u savců.

14. **Proč má srdce suchozemských obratlovců větší hnací schopnost krve ve srovnání se srdcem ryb? Uveďte aspoň dvě adaptace.**

Dochází k zakřivení osy srdce, předsíně se dostávají před komory. Tím je zamezeno zpětnému proudu. Vznikají též dokonalé chlopně. Srdeční sval je mohutnější.

15. **Komory obojživelníků a plazů nejsou rozdělené. Má to nějakou pozitivní a důležitou funkci pro život těchto taxonů?**

Smíšená krev obojživelníků i plazů může být z komory usměřována buď do plic, kde se ochlazuje, nebo do těla. Tento systém je použit při termoregulaci nebo při pobytu pod vodou. Pod vodou krev do plic proudí omezeně, koluje pouze tělním oběhem.

16. **U krokodýlů se vyskytuje po celou dobu ontogeneze otvor v přepážce mezi pravou a levou komorou zvaný foramen Panizzae. Vyskytuje se podobná (nikoliv homologická) adaptace i v embryonálním vývoji člověka? Jakou má funkci?**

V embryonálním vývoji, kdy je vyřazen plicní oběh existuje otvor v přepážce mezi předsíněmi. Nazývá se *foramen ovale*. Přetrvává do prvních dnů života novorozence.

17. **Které tepny savců vznikají ze čtyř tepen žaberních oblouků ryb?**

Krkavice, aorta, plicní tepna. Jeden pár žaberních tepen zaniká.

18. **Co znamená výraz faryngotremie a jaký má vliv na vývoj dýchací soustavy? Popište alespoň jeden příklad faryngotremie u kterékoliv třídy obratlovců.**

Je to proděravění hltanu, má souvislost se žaberními oblouky. Žaberní štěrby žraloka, mezery mezi žaberními oblouky ryb nebo středoušní dutina savců jsou příklady faryngotremie.

19. **Které jsou vývojové trendy v evoluci trávicí trubice z hlediska její efektivity?**

Získávání stále většího množství energie z potravy, vrcholí predací. Zvětšování vstřebávací plochy střeva, vznik žaludku.

20. **Jakou funkci plní druhotné patro a choany suchozemských obratlovců?**

Současné dýchání se žvýkáním typické pouze pro suchozemské obratlovce. Původní vodní obratlovci nežvýkají.

21. **Které funkce má vylučovací soustava obratlovců?**

Osmoregulace, vylučování zbytků metabolitů dusíkatých látek, částečně se podílí i na stavbě pohlavních orgánů.

22. **Znáte některé další orgány obratlovců, které plní funkci vylučovací soustavy?**

Dýchací soustava (i žábry ryb) a tělní pokryv.

23. **Proč se u suchozemských obratlovců vyvinuly pářící orgány?**

Chybí vodní prostředí pro oplození.

24. **Proč mají vývojově starší savci – vačnatci „dva penisy“ a „dvě vagíny“?**

V embryonálním vývoji jsou všechny orgány párové. U některých párovost přetrvává. Dobře patrná je párovost například na děloze savců.

25. **Proč má velká většina obratlovců (i ryb) močový měchýř? Jakou má funkci?**

Především šetření vodou, resorpce.

26. **Pouze jediný taxon strunatců má jednovrstevnou pokožku. Který?**

Bezlebeční.

27. **Jaký je evoluční trend ve stavbě šupin ryb? Srovnajte stavbu a funkci prvohorních a moderních ryb.**

U moderních ryb chybí šupinám sklovina a spongiózní hmota. Z původních šupin vymřelých ryb zůstává pouze spodní kompaktní hmota v podobě cykloidní nebo ktenoidní šupiny.

28. **Které funkce má tělní pokryv? Je jich mnoho. Uveďte alespoň tři.**

Ochrana, termoregulace, dýchání, vylučování, taktilní funkce, ochranné zbarvení.

29. **Kde se vyskytuje řídicí centrum vyšší nervové činnosti u plazů a ptáků? Jaká je vývojová tendence změny polohy šedé hmoty mozkové?**

Uvnitř hmoty koncového mozku jako šedá hmota *striatum*. Expanze šedé hmoty na povrch polokoulí koncového mozku. Zde je větší šance na zvětšování plochy.

30. **Jaké jsou vztahy a podobnosti míšních a mozkových nervů?**

Mají stejný původ, XI. nerv (*accessorius*) a XII. nerv (*hypoglossus*) suchozemských obratlovců jsou homologické s prvním párem míšních nervů ryb.

31. **Proč je trubicovitý tvar nervové soustavy strunatců vývojově perspektivní?**

Duté útvary mohou během vývoje lépe expandovat.

32. **Proč jsou u obratlovců nejdůležitější smyslové orgány uloženy na hlavě?**

Souvislost s aktivním získáváním potravy.

33. *Co je to rostrální prolongace ve fylogenezi mozku strunatců?*

Rostrální prolongace je evoluční vývoj koncového mozku. Týká se jen obratlovců. Koncový mozek začíná expandovat dopředu (*rostrálně*) před křížením zrakových nervů a starobylou částí mozku tzv. mozkovým kmenem.

34. *Uved'te smyslový orgán ryb, který má podobnou vnitřní stavu jako vnitřní ucho savců a je s ním homologický.*

Postranní čára.

35. *Vyskytuje se Jakobsonův orgán u savců? Jakou má funkci? Proč je velmi dobře vyvinut u plazů?*

Ano, vyskytuje se rudimentálně u některých savců, například u hmyzožravců je funkční. Má doplňující funkci čichovou. Vlhký jazyk dobře reaguje s prostředím a čichovými buňkami. Nahrazují vlhké prostředí.

36. *Proč se u hadů vyvinul jamkový termorecepční orgán?*

Lov ve tmě a špatný sluch hadů.

37. *Proč dochází u obratlovců ke křížení části zrakových nervů? U kterých obratlovců je jeho podíl největší?*

Binokulární vidění kvůli odhadu prostoru. Kromě toho mediální strana sítnice není schopna vnímat předměty na druhé odvrácené straně rostra (nosu). Primáti.

38. *Proč se endokrinní orgány v rámci taxonu obratlovců tolik tvarově liší?*

Vznikají na různých místech a postupně se spojují.

39. *Z čeho vznikají tyto žlázy s vnitřní sekrecí – štítná žláza, brzlík, příštítná tělíska?*

Žaberní oblouky, původně neurální lišta.

5.2. Výsledky anonymního testu předloženého studentům gymnázia a studentům pedagogické fakulty UK

Studentům gymnázií byl test zadán po absolvování tematického okruhu obratlovců (skupina 1, 2, 3), studentům PedF UK byl zadán ihned po zkoušce (skupina 4) a rok po zkoušce (skupina 5). Vysvětlení viz též kapitola 5.1. – Test s autorským řešením.

Použitá stupnice hodnocení:

- 1 – výborně
- 2 – velmi dobře
- 3 – dobře
- 4 – neprospěl

Tučně jsou uvedeny počty jednotlivých známek u jednotlivých skupin a výsledný průměr jednotlivých otázek u všech tří dotazovaných skupin gymnázia (skupina 1, 2 a 3) a dvou skupin pedagogické fakulty (skupiny 4 a 5).

1. Proč mají i vodní obratlovci kostru, zatímco bezobratlí, kteří jsou mnohdy větší (krakalice, pásnice) a kostru nemají?

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **3,93**; pedagogická fakulta UK **1,29**

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	–	–	–	12	15
2	–	–	1	1	2
3	–	–	3	–	–
4	14	18	22	2	–
Průměr hodnocení pro skupinu	4,0	4,0	3,80	1,46	1,12

2. Které jsou typy přijímání potravy vodních obratlovců (strunatců) z hlediska efektivity?

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **3,29**; pedagogická fakulta UK **1,42**

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	1	–	3	13	11
2	3	1	5	2	3
3	–	10	2	–	–
4	10	7	16	–	3
Průměr hodnocení pro skupinu	3,36	3,31	3,20	1,13	1,70

3. Které faktory napomohly přechodu vodních obratlovců na souš?

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **2,36**; pedagogická fakulta UK **1,52**

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	7	3	2	6	14
2	3	10	–	5	3
3	4	5	14	4	–
4	–	–	10	–	–
Průměr hodnocení pro skupinu	1,78	2,10	3,20	1,86	1,17

4. Rozdíly mezi obratlovcí a bezobratlými. Představte si třeba včelu jako zástupce bezobratlých a žraloka jako zástupce obratlovců a uveďte několik odlišných znaků ve stavbě jejich těla (nervová soustava, cévní soustava, dýchací a trávicí soustava, pozice řitního otvoru nebo kloaky vzhledem k ocasu).

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **2,50**; pedagogická fakulta UK **1,67**

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	4	2	4	6	10
2	4	3	8	4	7
3	6	9	8	5	–
4	–	4	6	–	–
Průměr hodnocení pro skupinu	2,10	2,80	2,61	1,93	1,40

5. Co je neurální lišta a co z ní vzniká?

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **3,93**; pedagogická fakulta UK **2,49**

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	1	–	–	6	2
2	–	–	–	4	2
3	–	–	–	–	13
4	13	18	26	5	–
Průměr hodnocení pro skupinu	3,78	4,0	4,0	2,33	2,64

6. Jsou uloženy orgány břišní dutiny v celomu nebo mimo něj? Vysvětlete.

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium 4,0; pedagogická fakulta UK 1,47

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	–	–	–	10	10
2	–	–	–	2	7
3	–	–	–	3	–
4	14	18	26	–	–
Průměr hodnocení pro skupinu	4,0	4,0	4,0	1,53	1,41

7. Ze kterého zárodečného listu vzniká struna hřbetní? Vysvětlete.

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium 3,67; pedagogická fakulta UK 1,47

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	–	–	–	10	10
2	–	–	–	2	7
3	–	–	26	3	–
4	14	18	–	–	–
Průměr hodnocení pro skupinu	4,0	4,0	3,0	1,53	1,41

8. Co je to urostyl a z čeho vznikl?

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium 3,60; pedagogická fakulta UK 1,61

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	3	2	–	12	12
2	–	3	–	2	–
3	–	2	–	–	–
4	11	11	–	1	5
Průměr hodnocení pro skupinu	3,36	3,22	4,0	1,33	1,88

9. Z čeho vznikly párové končetiny suchozemských obratlovců?

Výsledný průměr hodnocení gymnázium – 2,14; pedagogická fakulta UK 1,07

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	2	2	13	14	17
2	12	10	1	–	–
3	–	6	2	1	–
4	–	–	10	–	–
Průměr hodnocení pro skupinu	1,86	2,22	2,34	1,13	1,0

10. Proč vznikly spánkové jámy obratlovců (jařmový oblouk)?

Výsledný průměr hodnocení gymnázium – 3,96; pedagogická fakulta UK 1,46

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	–	–	1	3	15
2	–	–	–	12	2
3	–	–	–	–	–
4	14	18	25	–	–
Průměr hodnocení pro skupinu	4,0	4,0	3,88	1,80	1,11

11. Jakou funkci má u kopinatce struna hřbetní kromě funkce podpůrné?

Výsledný průměr hodnocení gymnázium – 3,50; pedagogická fakulta UK 2,26

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	–	–	–	6	2
2	–	–	–	6	9
3	10	14	–	1	8
4	4	4	26	2	–
Průměr hodnocení pro skupinu	3,28	3,22	4,0	1,93	2,58

12. Jak dýchá kopinatec plžovitý?

Výsledný průměr hodnocení gymnázium – 3,92; pedagogická fakulta UK 1,44

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	–	–	2	8	10
2	–	–	–	7	7
3	–	–	–	–	–
4	14	18	24	–	–
Průměr hodnocení pro skupinu	4,0	4,0	3,76	1,46	1,41

13. Ptáci mají poměrně malé plíce, které jsou přirostlé k dorzální stěně hrudní dutiny. Proč je přesto dýchání ptáků mnohem účinnější než u savců?

Výsledný průměr hodnocení gymnázium – 3,64; pedagogická fakulta UK 1,16

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	–	–	–	12	15
2	–	–	7	3	2
3	3	2	5	–	–
4	11	16	14	–	–
Průměr hodnocení pro skupinu	3,78	3,88	3,26	1,20	1,11

14. Proč má srdce suchozemských obratlovců větší hnací schopnost krve ve srovnání se srdcem ryb? Uveďte aspoň dvě adaptace.

Výsledný průměr hodnocení gymnázium – 3,82; pedagogická fakulta UK 2,21

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	–	–	–	–	–
2	–	–	–	15	10
3	–	–	14	–	7
4	14	18	12	–	–
Průměr hodnocení pro skupinu	4,0	4,0	3,46	2,0	2,41

15. Komory obojživelníků a plazů nejsou rozdělené. Má to nějakou pozitivní a důležitou funkci pro život těchto taxonů?

Výsledný průměr hodnocení gymnázium – 4,0; pedagogická fakulta UK 1,16

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	–	–	–	12	15
2	–	–	–	3	2
3	–	–	–	–	–
4	14	18	26	–	–
Průměr hodnocení pro skupinu	4,0	4,0	4,0	1,20	1,11

16. U krokodýlů se vyskytuje po celou dobu ontogeneze otvor v přepážce mezi pravou a levou komorou zvaný foramen Panizzae. Vyskytuje se podobná (nikoliv homologická) adaptace i v embryonálním vývoji člověka? Jakou má funkci?

Výsledný průměr hodnocení gymnázium – 3,07; pedagogická fakulta UK 1,33

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	–	–	2	10	17
2	2	4	3	1	–
3	12	12	2	3	–
4	–	2	19	1	–
Průměr hodnocení pro skupinu	2,86	2,88	3,46	1,66	1,0

17. Které tepny savců vznikají ze čtyř tepen žaberních oblouků ryb?

Výsledný průměr hodnocení gymnázium – 3,12; pedagogická fakulta UK 1,86

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	–	1	3	9	2
2	2	4	7	3	12
3	3	5	9	2	3
4	9	8	7	1	–
Průměr hodnocení pro skupinu	3,50	3,11	2,76	1,66	2,05

18. Co znamená výraz faryngotremie a jaký má vliv na vývoj dýchací soustavy? Popište aspoň jeden příklad faryngotremie u kterékoliv třídy obratlovců.

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium 2,52; pedagogická fakulta UK 2,28

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	–	8	–	2	4
2	7	8	2	3	4
3	5	2	15	2	–
4	2	–	9	3	9
Průměr hodnocení pro skupinu	2,64	1,66	3,26	1,73	2,82

19. Které jsou vývojové trendy v evoluci trávicí trubice z hlediska její efektivity?

Výsledný průměr hodnocení gymnázium – 2,90; pedagogická fakulta UK 1,55

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	–	8	–	7	13
2	1	8	2	3	4
3	1	2	15	5	–
4	12	–	9	–	–
Průměr hodnocení pro skupinu	3,78	1,66	3,26	1,86	1,23

20. Jakou funkci plní druhotné patro a choany suchozemských obratlovců?

Výsledný průměr hodnocení gymnázium – 4,0; pedagogická fakulta UK 1,07

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	–	–	–	13	17
2	–	–	–	2	–
3	–	–	–	–	–
4	14	18	26	–	–
Průměr hodnocení pro skupinu	4,0	4,0	4,0	1,13	1,0

21. Které funkce má vylučovací soustava obratlovců?

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium 2,59; pedagogická fakulta UK 1,39

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	–	–	5	9	15
2	4	8	11	2	2
3	10	5	9	4	–
4	–	5	1	–	–
Průměr hodnocení pro skupinu	2,71	2,83	2,23	1,66	1,11

22. Znáte některé další orgány obratlovců, které plní funkci vylučovací soustavy?

Výsledný průměr hodnocení gymnázium – 2,28; pedagogická fakulta UK 1,55

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	–	–	20	5	14
2	5	3	2	6	3
3	9	15	4	4	–
4	–	–	–	–	–
Průměr hodnocení pro skupinu	2,64	2,80	1,40	1,93	1,17

23. Proč se u suchozemských obratlovců vyvinuly pářící orgány?

Výsledný průměr hodnocení gymnázium – 1,73; pedagogická fakulta UK 1,22

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	10	9	6	12	13
2	2	7	13	3	4
3	2	2	4	–	–
4	–	–	3	–	–
Průměr hodnocení pro skupinu	1,42	1,61	2,15	1,20	1,23

24. Proč mají vývojově starší savci – vačnatci „dva penisy“ a „dvě vaginy“?

Výsledný průměr hodnocení gymnázium – 3,96; pedagogická fakulta UK 2,15

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	–	–	1	8	11
2	–	–	–	–	1
3	–	–	–	–	1
4	14	18	25	7	4
Průměr hodnocení pro skupinu	4,0	4,0	3,88	2,40	1,90

25. Proč má velká většina obratlovců (i ryb) močový měchýř? Jakou má funkci?

Výsledný průměr hodnocení gymnázium – 3,0; pedagogická fakulta UK 2,0

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	–	–	–	4	–
2	–	–	–	7	17
3	14	18	26	4	–
4	–	–	–	–	–
Průměr hodnocení pro skupinu	3,0	3,0	3,0	2,0	2,0

26. Pouze jediný taxon strunatců má jednovrstevnou pokožku. Který?

Výsledný průměr hodnocení gymnázium – 3,96; pedagogická fakulta UK 1,65

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	–	–	1	12	13
2	–	–	–	–	–
3	–	–	–	–	–
4	14	18	25	3	4
Průměr hodnocení pro skupinu	4,0	4,0	3,88	1,60	1,70

27. Jaký je evoluční trend ve stavbě šupin ryb? Srovnejte stavbu a funkci prvohorních a moderních ryb.

Výsledný průměr hodnocení gymnázium – 2,99; pedagogická fakulta UK 2,04

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	–	–	1	12	1
2	11	1	1	3	3
3	3	14	4	–	10
4	–	3	20	–	3
Průměr hodnocení pro skupinu	2,21	3,10	3,65	1,20	2,88

28. Které funkce má tělní pokryv? Je jich mnoho. Uveďte alespoň tři.

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium 2,01; pedagogická fakulta UK 1,12

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	3	11	15	14	14
2	6	–	–	1	3
3	5	4	8	–	–
4	–	3	3	–	–
Průměr hodnocení pro skupinu	2,14	1,94	1,96	1,06	1,17

29. Kde se vyskytuje řídicí centrum vyšší nervové činnosti u plazů a ptáků? Jaká je vývojová tendence změny polohy šedé hmoty mozkové?

Výsledný průměr hodnocení gymnázium – 3,93; pedagogická fakulta UK 2,06

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	–	–	–	6	–
2	1	–	–	3	15
3	1	–	–	6	2
4	12	18	26	–	–
Průměr hodnocení pro skupinu	3,78	4,0	4,0	2,0	2,11

30. Jaké jsou vztahy a podobnosti míšních a mozkových nervů?

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium 4,0; pedagogická fakulta UK 3,19

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	–	–	–	4	–
2	–	–	–	–	2
3	–	–	–	–	10
4	14	18	26	11	5
Průměr hodnocení pro skupinu	4,0	4,0	4,0	3,20	3,17

31. Proč je trubicovitý tvar nervové soustavy strunatců vývojově perspektivní?

Výsledný průměr hodnocení gymnázium – 4,0; pedagogická fakulta UK 3,53

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	–	–	–	4	–
2	–	–	–	1	–
3	–	–	–	–	–
4	14	18	26	10	17
Průměr hodnocení pro skupinu	4,0	4,0	4,0	3,06	4,0

32. Proč jsou u obratlovců nejdůležitější smyslové orgány uloženy na hlavě?

Výsledný průměr hodnocení gymnázium – 2,33; pedagogická fakulta UK 1,07

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	2	2	5	13	17
2	7	8	13	2	–
3	4	4	7	–	–
4	1	4	1	–	–
Průměr hodnocení pro skupinu	2,28	2,55	2,15	1,13	1,0

33. Co je to rostrální prolongace ve fylogenezi mozku strunatců?

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium 3,93; pedagogická fakulta UK 3,17

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	1	–	–	5	1
2	–	–	–	2	2
3	–	–	–	–	–
4	13	18	26	8	14
Průměr hodnocení pro skupinu	3,78	4,0	4,0	2,73	3,60

34. Uveďte smyslový orgán ryb, který má podobnou vnitřní stavbu jako vnitřní ucho savců a je s ním homologický.

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium 2,59; pedagogická fakulta UK 1,75

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	3	4	2	12	12
2	–	5	15	–	–
3	6	4	8	–	5
4	5	5	1	3	1,90
Průměr hodnocení pro skupinu	2,92	2,55	2,30	1,60	1,90

35. Vyskytuje se Jakobsonův orgán i u savců? Jakou má funkci? Proč je dobře vyvinut u plazů?

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium 3,20; pedagogická fakulta UK 1,75

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	–	3	2	10	10
2	–	5	3	3	3
3	3	6	9	–	–
4	11	4	12	2	4
Průměr hodnocení pro skupinu	3,78	2,61	3,20	1,60	1,90

36. Proč se u hadů vyvinul jamkový termorecepční orgán?

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium 2,33; pedagogická fakulta UK 1,62

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	8	5	7	12	12
2	2	6	6	–	2
3	–	3	2	–	–
4	4	4	11	3	3
Průměr hodnocení pro skupinu	2,0	2,33	2,65	1,60	1,64

37. Proč dochází u obratlovců ke křížení části zřakových nervů? U kterých obratlovců je jeho podíl největší?

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **3,32**; pedagogická fakulta UK **2,51**

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	–	–	–	–	6
2	–	5	3	9	5
3	8	8	6	2	–
4	6	5	17	4	6
Průměr hodnocení pro skupinu	3,42	3,0	3,53	2,66	2,35

38. Proč se endokrinní orgány v rámci taxonu obratlovců tolik tvarově liší?

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **4,0**; pedagogická fakulta UK **3,87**

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	–	–	–	–	–
2	–	–	–	2	–
3	–	–	–	–	–
4	14	18	26	13	17
Průměr hodnocení pro skupinu	4,0	4,0	4,0	3,73	4,0

39. Z čeho vznikají tyto žlázy s vnitřní sekrecí – štítná žláza, brzlík, příštítná tělíska?

Výsledný průměr hodnocení gymnázium – **4,0**; pedagogická fakulta UK **4,0**

Hodnocení	Skupina 1 (n=14)	Skupina 2 (n=18)	Skupina 3 (n=26)	Skupina 4 (n=15)	Skupina 5 (n=17)
1	–	–	–	–	–
2	–	–	–	–	–
3	–	–	–	–	–
4	14	18	26	15	17
Průměr hodnocení pro skupinu	4,0	4,0	4,0	4,0	4,0

1) V testu bylo hodnoceno celkem pět skupin studentů. Tři skupiny u různých učitelů gymnázia (skupina 1–3) a dvě skupiny studentů Pedagogické fakulty UK (skupina 4–5).

Výsledná hodnotící známka pro skupinu 1 (n=14) byla **3,29**, pro skupinu 2 (n= 18) **3,24** a pro skupinu 3 (n=26) **3,31**. Skupina 4 (n=15) studentů Pedagogické fakulty UK měla výslednou hodnotící známku **1,85** a skupina 5 (n=17) byla hodnocena známkou **1,91**.

2) V testu bylo položeno 39 otázek. Z tohoto počtu bylo ve skupině **studentů gymnázia** zodpovězeno 19 otázek (48,71%) nedostatečně, 12 otázek (30,76%) dobře, osm otázek (20,51%) velmi dobře a žádná výborně (0%). V testech obou skupin **studentů pedagogické fakulty UK** byly nedostatečně hodnoceny dvě otázky (5,12%), dobře čtyři otázky (10,2%), velmi dobře 18 otázek (46,15%) a výborně 15 otázek (38,5%). Skupiny studentů pedagogické fakulty UK byly hodnoceny zvlášť. U skupiny studentů, kteří psali test v roce zkoušky (skupina 4; n=15) byla jedna otázka hodnocena nedostatečně (2,56%), čtyři dobře (10,25%), 23 (59,9 %) velmi dobře a 11 výborně (28,2%). Ve skupině studentů, kteří psali test rok po vykonání zkoušky (skupina 5; n=17) bylo hodnoceno pět otázek nedostatečně (12,8%), čtyři otázky dobře (10,25%), 12 otázek velmi dobře (30,76%) a 18 otázek výborně (46,15%).

Průměry celkového hodnocení odpovědí na 39 otázek u studentů gymnázia a studentů PedF UK.

studenti gymnázia	3,282564	0,114203
studenti PedF UK	1,882820	0,122752

Průměry celkového hodnocení odpovědí na 39 otázek u studentů PedF UK v roce zkoušky a rok po ní.

studenti PedF UK – skupina 4	1,851795	0,113335
studenti PedF UK – skupina 5	1,907436	0,144738

Vstupní data pro statistické hodnocení odpovědí na 39 otázek (skupina 1–3 gymnázium a skupina 4–5 PedF UK)

Otázka	Skupina 1	Skupina 2	Skupina 3	Skupina 4	Skupina 5	Průměr Gym	Průměr PedF UK
1	4,00	4,00	3,80	1,46	1,12	3,93	1,29
2	3,36	3,31	3,20	1,13	1,70	3,29	1,42
3	1,78	2,10	3,20	1,86	1,17	2,36	1,52
4	2,10	2,80	2,61	1,93	1,40	2,50	1,67
5	3,78	4,00	4,00	2,33	2,64	3,93	2,49
6	4,00	4,00	4,00	1,53	1,41	4,00	1,47
7	4,00	4,00	3,00	1,53	1,41	3,67	1,47
8	3,57	3,22	4,00	1,33	1,88	3,60	1,61
9	1,86	2,22	2,34	1,13	1,00	2,14	1,07
10	4,00	4,00	3,88	1,80	1,11	3,96	1,46
11	3,28	3,22	4,00	1,93	2,58	3,50	2,26
12	4,00	4,00	3,76	1,46	1,41	3,92	1,44
13	3,78	3,88	3,26	1,20	1,11	3,64	1,16
14	4,00	4,00	3,46	2,00	2,41	3,82	2,21
15	4,00	4,00	4,00	1,20	1,11	4,00	1,16
16	2,86	2,88	3,46	1,66	1,00	3,07	1,33
17	3,50	3,11	2,76	1,66	2,05	3,12	1,86
18	2,64	1,66	3,26	1,73	2,82	2,52	2,28
19	3,78	1,66	3,26	1,86	1,23	2,90	1,55
20	4,00	4,00	4,00	1,13	1,00	4,00	1,07
21	2,71	2,83	2,23	1,66	1,11	2,59	1,39
22	2,64	2,80	1,40	1,93	1,17	2,28	1,55
23	1,42	1,61	2,15	1,20	1,23	1,73	1,22
24	4,00	4,00	3,88	2,40	1,9	3,96	2,15
25	3,00	3,00	3,00	2,00	2,00	3,00	2,00
26	4,00	4,00	3,88	1,60	1,70	3,96	1,65
27	2,21	3,10	3,65	1,20	2,88	2,99	2,04
28	2,14	1,94	1,96	1,06	1,17	2,01	1,12
29	3,78	4,00	4,00	2,00	2,11	3,93	2,06
30	4,00	4,00	4,00	3,20	3,17	4,00	3,19
31	4,00	4,00	4,00	3,06	4,00	4,00	3,53
32	2,28	2,55	2,15	1,13	1,00	2,33	1,07
33	3,78	4,00	4,00	2,73	3,60	3,93	3,17
34	2,92	2,55	2,30	1,60	1,90	2,59	1,75
35	3,78	2,61	3,20	1,60	1,90	3,20	1,75
36	2,00	2,33	2,65	1,60	1,64	2,33	1,62
37	3,42	3,00	3,53	2,66	2,35	3,32	2,51
38	4,00	4,00	4,00	3,73	4,00	4,00	3,87
39	4,00	4,00	4,00	4,00	4,00	4,00	4,00

5.3. Statistické ověření výsledků

Pro zjištění rozdílů mezi třemi skupinami testovaných studentů gymnázia (skupiny 1–

3) byla vyslovena nulová hypotéza a ověřena níže uvedeným testem:

Kruskal-Wallis One-Way ANOVA on Ranks

Hypotheses

H0: All medians are equal.

Ha: At least two medians are different.

Test Results

Chi-Square Method	DF	(H)	Prob Level	Decision (0,05)
Corrected for Ties	2		2,216782E-03	0,998892 Accept H0

Hodnota Prob Level říká, že Kruskal-Wallis test akceptuje nulovou hypotézu, tj., že můžeme říci, že na 95% hladině významnosti není žádný statisticky průkazný rozdíl v průměrných známkách, alespoň mezi dvěma skupinami. Kdyby byla Prob Level nižší než 0,05, pak by tam průkazný rozdíl byl.

Group Detail

Group	Count	Sum of Rank	Mean Rank	Z-Value	Median
1	39	2308,50	59,19	0,0434	3,78
2	39	2299,50	58,96	-0,0087	3,22
3	39	2295,00	58,85	-0,0347	3,46

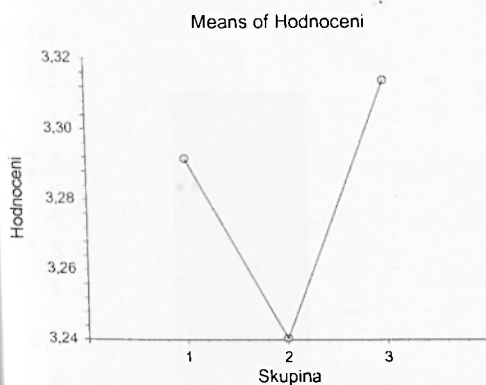
Průměr celkového hodnocení odpovědí na 39 otázek

studenti gymnázia (celkem)	3,282564
studenti PedF UK (celkem)	1,882820
studenti PedF UK v roce zkoušky	1,851795
studenti PedF UK rok po zkoušce	1,907436

Means and Effects Section

Term	Count	Mean	Standard Error	Effect
All	117	3,28188		3,28188
A: Skupina	1	3,291538	0,1251728	9,65812E-
	2	3,240513	0,1251728	-4,136752E-02
	3	3,31359	0,1251728	0,0317094

Plots of Means Section



Kruskal-Wallis Multiple-Comparison Z-Value Test

Hodnocení	1	2	3
1	0,0000	0,0308	0,0462
2	0,0308	0,0000	0,0154
3	0,0462	0,0154	0,0000

Regular Test: Medians significantly different if Z-value > 1,9600

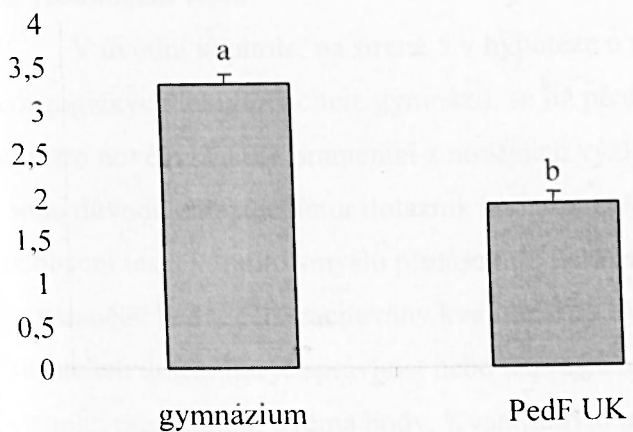
Bonferroni Test: Medians significantly different if Z-value > 2,3940

Kruskal-Wallisuv Z-test opět říká, že mezi skupinami žádný průkazný rozdíl není, neboť všechna čísla jsou $\leq 1,96$.

Pro stanovení rozdílů mezi studenty gymnázia a pedagogické fakulty UK byla opět použita nulová hypotéza, tedy že na gymnáziu a na pedagogické fakultě UK není statisticky průkazný rozdíl v průměrných známkách. Byla použita neparametrická varianta párového testu, tzv. Wilcoxonův znaménkový pořadový test. Rozhodnutí bylo provedeno na 95% hladině významnosti.

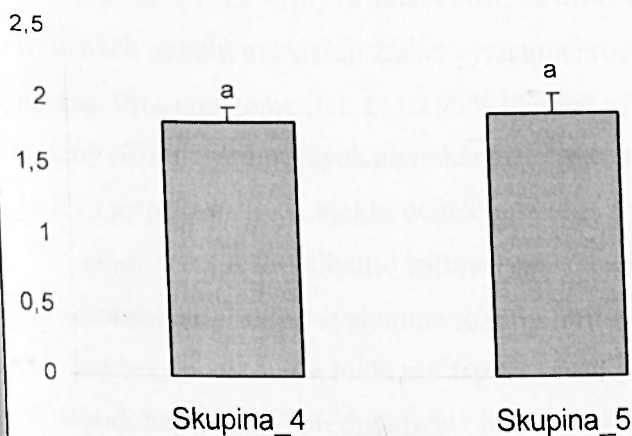
Průměrné známky a střední chyba průměru ze všech otázek jsou na gymnáziu $3,28 \pm 1,11$; na pedagogické fakultě UK $1,88 \pm 0,76$ (viz graf). Tento rozdíl byl na 95% hladině významnosti statisticky průkazný (dosažená hladina testu < 0,0001). Odlišná písmenka v grafu značí statisticky průkazný rozdíl.

Průměrné známky a střední chyba průměru



Dále byla Wilcoxonovým znaménkovým pořadovým testem otestována nulovou hypotéza, že mezi skupinami 4 a 5 není statisticky průkazný rozdíl. Průměrné známky a střední chyba průměru ve skupině 4 jsou $1,85 \pm 0,11$ a ve skupině 5 nabývají hodnot $1,91 \pm 0,14$ (viz graf). V tomto případě není žádný statisticky průkazný rozdíl v průměrných známkách obou skupin (dosažená hladina testu = 0,9001). Shodná písmenka v grafu značí, že nebyl nalezen statisticky průkazný rozdíl.

Průměrné známky a střední chyba průměru



6. Diskuse

6.1. Hodnocení testu

V úvodní kapitole, na straně 5 v hypotéze o přínosu skript pro studenty pedagogických fakult a učitele gymnázií, se již předpokládá, že některé části skript přináší naprosto nové poznatky pramenící z novějších výzkumů v oboru srovnávací anatomie. Z toho důvodu zařazuje autor dotazník hodnotící především kvalitativní prvky. Výsledky hodnocení testu v tomto smyslu přináší do jisté míry subjektivní interpretaci. Proto byly pro přesnější hodnocení zachovány kvalitativní i kvantitativní prvky. Kvalitativním ukazatelem dotazníku je správnost nebo naprostá nesprávnost odpovědí dotazníku a stupněm existující mezi těmito dvěma body. Kvantitativní ukazatele jsou počty správných odpovědí a škála úrovně jejich správnosti v rámci jednotlivých zkoumaných skupin. Kvalitativní údaje jsou i srovnání správnosti odpovědí jednotlivých skupin vyučovaných různými učiteli. Výsledky statistického hodnocení předloženého testu potvrzují rozdíl ve znalostech studentů gymnázia a pedagogické fakulty UK. Průměrná známka a střední chyba průměru v hodnocení všech otázek studentů gymnázia je $3,28 \pm 1,11$. V hodnocení testů předložených studentům pedagogické fakulty UK byla průměrná známka $1,88 \pm 0,76$. Rozdíl mezi oběma skupinami byl na 95% hladině významnosti statisticky průkazný. Tím se potvrzuje hypotéza vyslovená na straně 5 v kapitole 2. – Problematika a analýza literatury. V hypotéze se očekávaly rozdíly ve znalostech studentů gymnázia a studentů pedagogické fakulty UK. Jejich úroveň je znázorněna průměrem hodnocení na grafu na straně 46.

Z testu rovněž vyplývá skutečnost, že mezi třemi skupinami studentů gymnázia (1, 2, 3) u různých učitelů neexistují žádné významné rozdíly a že Wallis test akceptuje nulovou hypotézu. Proto můžeme říci, že na 95% hladině významnosti není žádný statisticky průkazný rozdíl v průměrných známkách alespoň mezi dvěma skupinami. Tím je také vyloučen případný vliv subjektu učitele v kvalitě vyučování.

Hodnocení testu odhalilo zajímavý poznatek a to, že ve výsledcích hodnocení skupin 4 a 5 se neobjevily žádné významné rozdíly. Přitom by se dalo očekávat, že skupina testovaná brzy po zkoušce bude mít lepší výsledky. V tomto případě hrají roli pravděpodobně studijní předpoklady obou srovnávaných skupin. Kromě toho skupina 5 navštěvovala v roce následujícím po zkoušce kurs Adaptace obratlovců, jehož náplň do jisté míry souvisí s problematikou srovnávací anatomie obratlovců.

6.2. Komentář k diskusi

U jednotlivých otázek je tučně uveden výsledný průměr diskutované známky u všech tří dotazovaných skupin gymnázia a pro srovnání je též uvedena výsledná známka testů studentů pedagogické fakulty UK.

Použitá hodnoticí škála:

- 1 – výborně
- 2 – velmi dobře
- 3 – dobře
- 4 – neprospěl

1. Proč mají i vodní obratlovci kostru, zatímco bezobratlí, kteří jsou mnohdy větší (krakatice, pásnice) a kostru nemají?

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **3,93**; pedagogická fakulta UK **1,29**.

Po zaokrouhlení je výsledný průměr uvedený v celkových výsledcích 4. Odpověď na položenou otázku je možno v současné době nalézt pouze v novějších vysokoškolských učebnicích. V učebnicích pro gymnázia není, proto se neprobírá.

2. Které jsou typy přijímání potravy vodních obratlovců (strunatců) z hlediska efektivity?

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **3,29**; pedagogická fakulta UK **1,42**.

Výsledný průměr 3 ukazuje na popisné výklady tématu trávicí soustavy, především anatomické a fyziologické. Výsledek ukazuje na nedostatek výkladu v souvislostech.

3. Které faktory napomohly přechodu vodních obratlovců na souš?

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **2,36**; pedagogická fakulta UK **1,52**.

V odpovědích se často objevují správné body, jako například změna klimatu, predace v původním prostředí, zvýšený obsah kyslíku a potravy na souši, ale vždy chybí jedno z nejdůležitějších hledisek, preadaptace.

4. Rozdíly mezi obratlovci. Představte si třeba včelu jako zástupce bezobratlých a žraloka jako zástupce obratlovců a uveďte několik odlišných znaků ve stavbě jejich těla (nervová soustava, cévní soustava, dýchací a trávicí soustava, pozice řitního otvoru nebo kloaky vzhledem k ocasu).

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **2,50**; pedagogická fakulta UK **1,67**.

Otázka byla hodnocena výsledným průměrem 2. Studenti byli schopni na základě svých znalostí anatomie zástupců bezobratlých a obratlovců syntetizovat odpověď.

5. *Co je neurální lišta a co z ní vzniká?*

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **3,93**; pedagogická fakulta UK **2,49**.

Tento útvar, který je velmi důležitý pro vývoj žaberních oblouků, dýchacích orgánů a některých endokrinních žláz se v zoologii neprobírá.

6. *Jsou uloženy orgány břišní dutiny v celomu nebo mimo něj? Vysvětlete.*

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **4,0**; pedagogická fakulta UK **1,47**.

Tělní dutiny a jejich rozdělení u jednotlivých taxonů vytváří osu srovnávací anatomie.

Studenti sice vědí, co je schizocél, pseudocél a celom, ale nemají představu, k čemu tyto dutiny slouží. Neznalost funkce a vývojových souvislostí vedla ke konečnému hodnocení 4.

7. *Ze kterého zárodečného listu vzniká struna hřbetní? Vysvětlete.*

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **3,67**; pedagogická fakulta UK **1,47**.

Mnoho studentů odpovídalo „entoderm“ podle informací z učebnic, které jsou zastaralé.

Novější poznatky však sdělují, že chorda vzniká z mezodermu.

8. *Co je to urostyl a z čeho vznikl?*

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **3,60**; pedagogická fakulta UK **1,61**.

Urostyl je ve výuce na středních školách zmiňován, často však chybí informace jeho vzniku.

9. *Z čeho vznikly párové končetiny suchozemských obratlovců?*

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **2,14**; pedagogická fakulta UK **1,07**.

Odpověď studentů byla vesměs správná, dá se logicky odvodit. Přetrvávají však odpovědi založené na informacích o žaberním původu z končetin.

10. *Proč vznikly spánkové jámy obratlovců (jařmový oblouk)?*

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **3,96**; pedagogická fakulta UK **1,46**.

Neznalost vzniku a funkce spánkových jam ukazuje na stále převažující popisné pojetí výuky anatomie obratlovců i na středních školách.

11. *Jakou funkci má u kopinatce struna hřbetní kromě funkce podpůrné?*

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **3,50**; pedagogická fakulta UK **2,26**.

Výsledky výzkumů prokazující i pohybovou funkci struny hřbetní kopinatce jsou poměrně nové.

12. *Jak dýchá kopinatec plžovitý?*

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **3,92**; pedagogická fakulta UK **1,44**.

Kyslíkový deficit žaberního koše vzhledem k převažující trávicí funkci je uváděn až v novějších publikacích v oboru srovnávací anatomie.

13. Ptáci mají poměrně malé plíce, které jsou přirostlé k dorzální stěně hrudní dutiny. Proč je přesto dýchání ptáků mnohem účinnější než u savců?

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium 3,64; pedagogická fakulta UK 1,16.

Správná funkce dýchací soustavy ptáků se již tradičně vyučuje podle zastaralých poznatků. Již dlouhou dobu je známo (Goslow 1990), že proudění vzduchu dýchací soustavou je více méně jednosměrné a nepřetržité. To má mnoho funkčních výhod zejména při výměně plynů v plicní tkáni. Přesto se i v nových učebnicích uvádí něco jiného.

14. Proč má srdce suchozemských obratlovců větší hnací schopnost krve ve srovnání se srdcem ryb? Uveďte aspoň dvě adaptace.

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium 3,82; pedagogická fakulta UK 2,21.

Ve výkladu vývoje cévní soustavy jsou různé typy srdce obratlovců uváděny pouze popisně a odděleně. Chybí vysvětlení vývojové tendence zakřivení osy a zdokonalení chlopní.

15. Komory obojživelníků a plazů nejsou rozdělené. Má to nějakou pozitivní a důležitou funkci pro život těchto taxonů?

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium 4,0; pedagogická fakulta UK 1,16.

Ve všech odpovědích bylo uvedeno pouze míšení krve, neuvádělo se proč a bez vysvětlení termoregulační a dýchací funkce.

16. U krokodýlů se vyskytuje po celou dobu ontogeneze otvor v přepážce mezi levou a pravou komorou zvaný foramen Panizzae. Vyskytuje se podobná (nikoliv homologická) adaptace i v embryonálním vývoji člověka? Jakou má funkci?

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium 3,07; pedagogická fakulta UK 1,33.

Mnoho studentů odpovědělo správně, že existuje foramen ovale v přepážce mezi predsíněmi. Chybělo však vysvětlení funkce.

17. Které tepny savců vznikají ze čtyř tepen žaberních oblouků?

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium 3,12; pedagogická fakulta UK 1,86.

Otázce homologií žaberních tepen a tepen suchozemských obratlovců se věnuje okrajový zájem. Téma je zřejmě pro středoškolskou látku příliš specifické.

18. Co znamená výraz faryngotremie a jaký má vliv na vývoj dýchací soustavy? Popište aspoň jeden příklad faryngotremie u kterékoliv třídy obratlovců.

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium 2,52; pedagogická fakulta UK 2,28.

První část otázky byla zpravidla zodpovězena, většinou chybělo vysvětlení vývojového významu hltanu.

19. *Které jsou vývojové trendy v evoluci trávicí trubice z hlediska její efektivity?*

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **2,90**; pedagogická fakulta UK **1,55**.

Studenti vcelku správně uváděli různé adaptace, jako spirální řasu a zvětšování vstřebávací plochy. Rozhodující je však způsob přijímání potravy.

20. *Jakou funkci plní druhotné patro a choany suchozemských obratlovců?*

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **4,0**; pedagogická fakulta UK **1,07**.

Učebnice zmiňují tvrdé patro krokodýlů a suchozemských živočichů, jeho funkci však buď nevysvětlují, nebo nezdůrazňují.

21. *Které funkce má vylučovací soustava obratlovců?*

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **2,59**; pedagogická fakulta UK **1,39**.

Odpovědi vyčerpávající všechny funkce ledvin nebyly zpravidla uvedeny. Nejčastěji chyběla zmínka o osmoregulaci.

22. *Znáte některé další orgány obratlovců, které plní funkci vylučovací soustavy?*

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **2,28**; pedagogická fakulta UK **1,55**.

Otázka byla zodpovězena velmi dobře zřejmě díky tomu, že se týká i fyziologie člověka.

23. *Proč se u suchozemských obratlovců vyvinuly pářicí orgány?*

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **1,73**; pedagogická fakulta UK **1,22**.

Studenti správně odvodili stav vodního a suchozemského života.

24. *Proč mají vývojově starší savci – vačnatci „dva penisy“ a „dvě vaginy“?*

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **3,96**; pedagogická fakulta UK **2,15**.

Pouze jeden student reagoval na otázku správně. Není to přitom otázka nijak obtížná. Dala by se snadno odvodit. Zřejmě zapůsobila příliš emotivně. Jinak žádná z odpovědí neobsahovala podstatný prvek správnosti, tedy párový původ všech orgánů obratlovců.

25. *Proč má velká většina obratlovců (i ryb) močový měchýř? Jakou má funkci?*

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **3,0**; pedagogická fakulta UK **2,0**.

Nebyla vysvětlena jedna z nejdůležitějších funkcí močového měchýře – resorpce vody.

26. *Pouze jediný taxon strunatců má jednovrstevnou pokožku. Který?*

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **3,96**; pedagogická fakulta UK **1,65**.

Výklad o jednovrstevné pokožce u strunatců v učebnicích chybí, studenti uváděli většinou obojživelníky.

27. *Jaký je evoluční trend ve stavbě šupin ryb? Srovnejte stavbu a funkci prvohorních a moderních ryb.*

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **2,99**; pedagogická fakulta UK **2,04**.

Mnoho studentů odpovědělo správně, že jde o zjednodušování stavby. Tím prokázali znalosti stavby šupin i u vývojově nižších obratlovců.

28. *Které funkce má tělní pokryv? Je jich mnoho. Uveďte alespoň tři.*

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **2,01**; pedagogická fakulta UK **1,12**.

Odpovědi byly správné. Téma tělní pokryv je dosti široké, zajímavé a oblíbené.

29. *Kde se vyskytuje řídicí centrum vyšší nervové soustavy u plazů a ptáků? Jaká je vývojová tendence změny polohy šedé hmoty mozkové?*

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **3,93**; pedagogická fakulta UK **2,06**.

Na gymnáziu není látka probírána a studenti PedF UK reagovali odpovídajícím způsobem.

30. *Jaké jsou vztahy a podobnosti míšních a mozkových nervů?*

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **4,0**; pedagogická fakulta UK **3,19**.

Nikdo ze studentů nezodpověděl správně otázku zániku žaber s přechodem na souš a vznik dvou nových hlavových nervů z míchy.

31. *Proč je trubicovitý tvar nervové soustavy strunatců vývojově perspektivní?*

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **4,0**; pedagogická fakulta UK **3,53**.

Nikdo ze studentů neuvedl možnost snadnější expanze mozku u trubicovité soustavy.

32. *Proč jsou u obratlovců nejdůležitější smyslové orgány uloženy na hlavě?*

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **2,33**; pedagogická fakulta UK **1,07**.

Otázka byla většinou zodpovězena správně s ohledem na to, že studenti věděli, že se obratlovcé pohybují aktivně při vyhledávání potravy.

33. *Co je to rostrální prolongace ve fylogenezi mozku strunatců?*

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **3,93**; pedagogická fakulta UK **3,17**.

Pouze jeden student znal problematiku rostrální prolongace. V hodinách biologie se vzhledem k látce, která patří k novějším poznatkům, neprobírá. Jde však o zásadní vývojový znak nervové trubice strunatců.

34. *Uveďte smyslový orgán ryb, který má podobnou vnitřní stavbu jako vnitřní ucho savců a je s ním homologický.*

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **2,59**; pedagogická fakulta UK **1,75**.

Překvapivě hodně studentů odpovědělo správně, zřejmě na základě znalostí podobnosti vnitřní stavby srovnávaných orgánů.

35. *Vyskytuje se Jakobsonův orgán i u savců? Jakou má funkci? Proč je dobře vyvinut u plazů?*

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **3,20**; pedagogická fakulta UK **1,75**.

Jakobsonův orgán je ve školách tradičně zmiňován v souvislosti s plazy. Proto byly odpovědi často nesprávné.

36. *Proč se u hadů vyvinul jamkový termorecepční orgán?*

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **2,33**; pedagogická fakulta UK **1,62**.

Mnozí studenti zaměňovali termoreceptci s termoregulací. Odpovědi však byly většinou správné.

37. *Proč dochází u obratlovců ke křížení části zrakových nervů? U kterých obratlovců je jeho podíl největší?*

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **3,32**; pedagogická fakulta UK **2,51**.

Křížení zrakových nervů je v učebnicích pouze zmiňováno, ale není vysvětlován důvod této adaptace.

38. *Proč se endokrinní orgány v rámci taxonu obratlovců tolik tvarově liší?*

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **4,0**; pedagogická fakulta UK **3,87**.

Nikdo ze studentů nevedl vývojové hledisko tvorby endokrinních orgánů a jejich postupné skládání z různých zárodečných listů.

39. *Z čeho vznikají tyto žlázy s vnitřní sekrecí – štítná žláza, brzlík, přístítná tělíska?*

Výsledný průměr hodnocení – gymnázium **4,0**; pedagogická fakulta UK **4,0**.

Vznik těchto orgánů je spojen s neurální lištou a žaberním košem. Téma není na gymnáziích probíráno.

7. Závěr

- 1) Učební text Srovnávací anatomie obratlovců zaplnil publikační mezeru v daném tématu obecné zoologie.
- 2) Skripta jsou určena studentům Pedagogických fakult, učitelům biologie středních škol a studentům Přírodovědeckých fakult jako repetitorium ke zkoušce ze srovnávací morfologie obratlovců.
- 3) Učební text je didakticky zaměřen na vývojové souvislosti, které ve starších učebnicích zoologie mnohde chybí. V učebnicích totiž často nejsou uváděny nové zásadní poznatky ani po mnoha letech od jejich objevení a publikace.
- 4) Přínosy učebního textu v jednotlivých kapitolách jsou uvedeny v úvodu. Jedná se zejména o nové poznatky z výzkumů v oboru srovnávací anatomie.
- 5) Na základě dotazníku studentům gymnázií bylo zjištěno, že výuka obecné zoologie není dostačující zejména proto, že je jí věnováno málo vyučovacích hodin – pouze jedno pololetí, a to ještě v rámci systematické zoologie.
- 6) Testem předloženým studentům gymnázia a pedagogické fakulty UK *byla potvrzena hypotéza* stanovená v kapitole 2. – Problematika a analýza literatury. Pro přijetí nebo zamítnutí hypotézy byly zájmové skupiny podrobeny testu. Test a statistické zhodnocení jeho výsledků potvrdil, že existuje *významný rozdíl mezi vstupními vědomostmi před absolvováním kurzu „Srovnávací anatomie obratlovců“ a vědomostmi po absolvování tohoto kurzu.*

8. Použitá literatura

- ADAMS, W. E. (1939): The cervical region of Lacertilia. *J. Anat.* 74: 57–71.
- AHLBERG, P. E. (1994): Origin and early diversification of tetrapods, *Nature* 368: 507.
- ALLIS, E. P., Jr. (1897): The cranial muscles and first spinal nerves in *Amia clava*. *J. Morphol.* 12: 487–808.
- ALLIS, E. P., Jr. (1923): The cranial anatomy of *Chlamydoselachus anguineus*. *Acta Zool.* 4: 123–221.
- AREY, L. B. (1974): *Developmental anatomy*. 7th ed. W. B. Saunders. Philadelphia.
- BALDWIN, F. J. (1902): *Development and evolution*. MacMillan & Co., New York.
- BALINSKY, B. I. (1975): *An introduction to embryology*. 5th ed. Baltimore, John Hopkins University Press.
- BARUŠ, V., OLIVA, O. a kol. (1995): *Fauna ČSSR: Mihulovci a ryby (I)*. Academia, Praha.
- BERTHOLD, P. (1996): *Control of Bird Migration*. Chapman & Hall. London.
- BLOOM, W., FAWCETT, D. (1975): *Textbook of histology*. 10th ed. W. B. Saunders. Philadelphia.
- BOCK, J. (1974): *Avian Biology IV*. Academic Press, New York. Company, Philadelphia.
- BYČKOVSKÝ, P. (1984): *Základy měření výsledků výuky (Tvorba didaktického textu)*. VÚIS CVUT, s. 9. Praha.
- CARROLL, L. (1970): *Alenka v kraji divů a za zrcadlem*. Albatros. Praha.
- COHAN, F.M. (2001): Bacterial species and speciation. *Systematic biology* 50: 513–524.
- CERNÝ, H. (2002): *Veterinární anatomie*. Noviko a.s., Brno.
- DARWIN, C. R. (1838): *Fossil Mammalia Part 1 No. 1 of The zoology of the voyage of H.M.S. Beagle*. By Richard Owen. Edited and superintended by Charles Darwin. London.
- DARWIN, C. R. (1845): *Journal of researches into the natural history and geology of the countries visited during the voyage of H.M.S. Beagle round the world, under the Command of Capt. Fitz Roy, R.N.* 2d edition. Murray. London.
- DARWIN, C. R. (1859): *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. 1st ed. Murray. London.
- DEAN, B. (1923): *A Bibliography of Fishes*. 3 vols. New York, American Museum of Natural History.
- DROŠNER, V. B. (1970): *Magie smyslů v říši zvířat*. Orbis, Praha.
- DVOŘÁK, J., RŮŽIČKA, B. (1966): *Geologická minulost Země*. SNTL. Praha.
- ELDRIDGE, N., GOULD, J. S. (1972): *Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism*. In: Schopf, T. J. M. (ed.), *Models in Paleontology*, 85–115 San Francisco: Freeman, Cooper and Co.
- ENGBRETSON, S. E. (1999): Electroretinogram of the parietal eye of lizards: photoreceptor, glial, and lens cell contributions. *Vis Neurosci*;16(5): 895–907.
- ENGELMANN, W., GEGENBAUER, C. (1864): *Grundzüge der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere I. Heft*. Leipzig.
- FEJER, Z., SZEL, A., ROHLICH, P., GORCS, T., MANZANO, SILVA, M. J, VIGH B. (1997): Immunoreactive pinopsin in pineal and retinal photoreceptors of various vertebrates. *Acta Biol Hung*; 48(4): 463–71.
- FELDHAMER, G. A., DRICKHAMER, L. C., VESSEY, S. H., MERITT, J. F. (1999): *Mammalogy: Adaptation, diversity and ecology*. Boston, McGraw- Hill.
- FERIANC, O. (1965): *Stavovce Slovenska IV. Cicavce*. SAV, Bratislava.
- FIRENZE, R. (1997): Lamarck vs Darwin: Dueling Theories, in *Reports of the National Center for Science Education*. 17: 9–11.
- FISHER, R. A. (1918): The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance" *Trans. Roy. Soc. Edinb.*, 52: 399–433.

- FUCHS, S., SOMMER, L. (2007): The Neural Crest: Understanding Stem Cell Function in Development and Disease. *Neurodegenerative*; 4: 6–12.
- GAISLER, J. (1983): *Zoologie obratlovců*. Academia, Praha.
- GALLI, G., TAYLOR, E. W., WANG, T. (2004): Cardiovascular response of the freshwater turtle (*Tachemys scripta*) to warming and cooling. *Journal of Experimental Biology* 207: 1471–1478.
- GEGENBAUER, C. (1870): Über das Skelet der Gliedmassen der Wirbeltiere und Hintergliedmassen der Selachier insbesondere; *Jenaische Z. Med. Naturwiss.* 5: 397–447.
- GOULD, S. J. (1978): Ontogeny and phylogeny. *Syst. Zool.* 27: 125–130.
- GOSLOW, G. E., DIAL, K. P. AND JENKINS, F. A. (1990): Bird flight. insight and complications. *BioScience*, 40, 108–115.
- GRASSE, P. (1954): *Traité de Zoologie*. XII. Paris.
- GREENE, E. G. (1935): Anatomy of rat. *Tr. Am. Philosophical Soc.* (n.s.) 27: 1–370. Reprint by Hapner, New York.
- HALDANE, J. R. S. (1956): *On being right size*. In: *The world of mathematics*, ed. by James R. Newman. New York: Simon and Schuster.
- HALL, B. K. (1984): Developmental process underlying heterochrony as an evolutionary mechanism *Can. J. Zool.* 62: 1–7.
- HALL, B. K. (2001): Organic selection: proximate environmental effects on the evolution of morphology and behaviour. *Biol. Philos.* 16: 215–237.
- HANÁK, V., HORÁČEK, I., GAISLER, J. (1989): *European Bat Research*. Charles University Press, Praha.
- HANKEN, J. AND HALL, B. K. (1993): *The Skull: Vol. 1, Development; Vol. 2, Patterns of Structura and Systematic Diversity; Vol. 3, Functional and Evolutionary Mechanisms*.
- HENNEMAN, R. V. (2001): *Světová žraloci a rejnoci*. Hamburg.
- HENNIG, W. (1966): *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press Urbana.
- HERÁŇ, I. (1982): *Díváme se na zvířata*. Panorama, Praha.
- HRABĚ, S., OLIVA, O., OPATRŇY, E. (1973): *Klíč našich ryb, obojživelníků a plazů*. SPN, Praha.
- HUDEK, K., ČERNÝ, W. (1972): *Fauna ČSSR 19: Ptáci – Aves. Díl I*. Academia, Praha.
- HUDEK, K., ČERNÝ, W. (1977): *Fauna ČSSR 21: Ptáci – Aves. Díl II*. Academia, Praha.
- HUDEK, K., ČERNÝ, W. (1983): *Fauna ČSSR 23–24: Ptáci – Aves. Díl III/1–2*. Academia, Praha.
- CHIAPPE, L. M. (1995): *A diversity of early birds, Nature history*. p. 52.
- IHLE, J. E. W., VAN KAMPEN, P. N., NIERSTRASZ, H. F. UND VERSLUYS, J. (1971): *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*. Springer Verlag, Berlin, Hamburg, Heidelberg, New York.
- JABLONSKI, D. (2002): Survival without recovery after mass extinctions. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 99: 8139–8144.
- JEFFERY, J. E., RICHARDSON, M. K., COATES M. I., BININDA-EMONDS O. R. P. (2002): Analyzing Developmental Sequences within a Phylogenetic Framework. *Systematic Biology* 51 (3): 478–491.
- KALCHEIM, CH., COHEN, T. B. (2005): Early stages of neural crest ontogeny: formation and regulation of cell delamination. *Int.J.Dev.Biol.* 49: 105–116.
- KARDONG, K. (1995): *Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution*. Washington State University.
- KARDONG, K. (2002): *Comparative Vertebrate Anatomy: Lab Dissection Guide*, 3.ed. Washington State University.
- KARDONG, K. AND ZALISKO, E. J. (2002): *Comparative Vertebrate Anatomy: Lab Dissection Guide*. Washington State University.

- KENT, G. C. AND CARR, R. K. (2001): *Comparative Anatomy of Vertebrates*. Louisiana State University.
- KOUKOLNÍK, F. (2002): *Lidský mozek: funkční systémy: normy a poruchy*. 2. aktual. a rozš. vyd. Praha. Portál.
- KOWALSKI, K. (1976): *Mammals. An outline of Theriology*. PWN, Warszawa.
- LAMARCK, J. B. (1809): *Philosophie Zoologique trans. by Hugh Elliot as Zoological Philosophy: An Exposition with Regard to the Natural History of Animals with introductory essays by David L. Hull and Richard W. Burkhardt Jr.*, Chicago, 1984.
- LANG, J. (1965): *Zoologie II*. SPN, Praha.
- LAUDER, G. V. (1980): On the relationship of the myotome to the axial skeleton in vertebrate evolution. *Paleobiology* 6:51, 1980.
- LIEM, K. (1988): Form and Function of Lungs: The Evolution of Air Breathing Mechanisms. *American Zoologist*. 28(2): 739–759.
- LIEM, K., BENIS, W., WALKER, W. F., GRANDE, L. (2000): *Functional anatomy of the Vertebrates: An Evolutionary Perspective*. 2nd ed. Brooks College. Harvard University.
- LILLIE, F. R. (1942): On the development of feathers. *Biol. Rev.* 17: 247–266.
- LOMBARD, R. E., AND SUMIDA, S. S. (1992): Recent progress in understanding early tetrapods, *American Zoologist* 32: 609.
- LOMOLINO, V. M., RIEDLE, R. B., BROWN, H. J. (2006): *Biogeography*. Sinauer Associates, Inc. Publisher Sunderland. Massachusetts.
- LONG, J. A. (1995): *The rise of fishes, 50 million years of evolution*. Johns Hopkins Univ. Press.
- MAYR, G. (2008): Avian higher-level phylogeny: well-supported clades and what we can learn from a phylogenetic analysis of 2954 morphological characters *Journal of Zoological Systematics and evolutionary research*. 46(1): 63–72.
- MADDERSON, P. F. A. (1987): *Developmental and evolutionary aspects of neural the crest*. John Wiley and Sons. New York.
- MANÁK, J. (2003): Problematika hodnocení v pedagogické praxi. In: Sociální a kulturní souvislosti výchovy a vzdělávání: 11 výroční mezinárodní konference ČAPV: Sborník referátů (CD-ROM). Brno: PdF MU, 2003.
- MAURER, F. (1898): Die Entwicklung der Rumpfmusculatur bei Reptilien. *Morphol. Jahrbuch* 26: 1–60.
- MOORE, K. L. (1993): The cardiovascular system. In: *The developing human: Clinically Oriented Embryology*, 5th ed. Saunders Company. Philadelphia.
- NIELSEN, C. (1995): *Animal evolution*. Oxford University Press. Oxford.
- NORTHCUTT, R. G. (1996): The origin of craniates: neural crest, neurogenic placodes, and homeobox genes. *Israel J. Zool.* 42: 273–313.
- NORTHCUTT, R. G. & GANS, C. (1983): The genesis of neural crest and epidermal placodes: A reinterpretation of vertebrate origins. *Quarterly Review of Biology* 58: 1–28.
- OHSHIMA, K., HIRAI, S., NISHIDA, A., HIRAMATSU, K. (1999): Ultrastructure and serotonin immunocytochemistry of the parietal-pineal complex in the Japanese grass lizard, *Tachydromus tachydromoides*. University, Nagano-ken, Japan. *Tissue Cell* 1999 Apr; 31(2): 126–137.
- PELIKÁN, J. (1998): *Základy empirických výzkumů pedagogických jevů*. Karolinum. Praha.
- PEYER, B. (1963): *Die Zahne. Ihr Ursprung, ihre Geschichte und ihre Aufgaben*. Springer Verlag, W. B. Saunders Company, Berlin.
- POUGH, F. H., JANIS, C. M. AND HEISSER, J. B. (2002): *Vertebrate life*. 6th ed. Prentice Hall, New Persey.
- RAUP, D. M. (1994): The role of extinction in evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 91 : 6758–6763.

- REICHHOLF, J. (1996): *Savci*. Ikar, Praha.
- REMANE, A., STORCH, V. UND WELSCH, U. (1976): *Systematische Zoologie*. G. Fischer Verlag, Jena.
- RIDLEY, M. (1993): *Evolution*. Blackwell Science, Atlanta.
- RICHARDS, P. (1991): *Ornithology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- ROČEK, Z. (2002): *Historie obratlovců*. Academia, Praha.
- ROMER, A. S. AND PARSONS, T. S. (1977): *The Vertebrate Body*. 5th ed. Saunders Company, Philadelphia.
- RUBEN, J. A. (1989): Activity Physiology and Evolution of the Vertebrate Skeleton. *Amer. Zool.* 1989; 29: 195–203.
- RUIJIN, H. Q. AND SCHMIDT, T. (2000): Sclerotomal origin of the ribs. *Development* 127: 527–532.
- RUSSEL, E. S. (1917): *Form and function: a contribution to the history of animal morphology*. John Murray. London.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. (2001): *Animal Physiology: Adaptation and Environment*. 5th Edition. Cambridge University Press.
- SIGMUND, L., BAJTLEROVÁ, P. (1980): *Pitevní a osteologické praktikum*. Univerzita Karlova, Praha.
- SIGMUND, L., HANÁK, V., PRAVDA, O. (1992): *Zoologie strunatců*. Univerzita Karlova, Praha.
- SINĚLNÍKOV, R. D. (1970): *Atlas anatomie člověka. I–III*. Avicenum, Praha.
- SOLESSIO E, ENGBRETSON S. E. (1993): Antagonistic chromatic mechanisms in photoreceptors of the parietal eye of lizards. *Nature* 1993; 29: 442–445.
- ŠENKÝŘOVÁ, R. (2002): *Základy latinské veterinární terminologie*. Veterinární a farmaceutická univerzita, Brno.
- ŠPINAR, Z. (1984): *Paleontologie obratlovců*. Academia, Praha.
- SERENO, P. C. (2007): Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics*. 23(6), 565–587.
- STACH, T. (1998): Coelomic cavities may function as a vascular systém in Amphioxus larva. *Biological Bulletin Dec. 1988*.
- TUREK, V., MAREK, J., BENEŠ, J. (1997): *Fossilien*. Avicenum, Praha.
- TURNER, C. D. AND BAGNARA, J. T. (1976): *General Endocrinology*. 6th ed. W.B. Saunders Company, Philadelphia.
- ULINSKI, P. (1984): Design features in vetrebrate sensory systems. *American Zoologist* 24: 717.
- VAN VALENT, L. (1973): A new evolutionary law. *Evolutionary Theory* 1: 1–33.
- VAN DER LEEUW, A. H. J. AND BOUT, R. G., ZWEERS, G. A. (2001): Control of the Cranio-Cervical System During Feeding in Birds. *American Zoologist* 41: 1352–1363.
- VESELOVSKÝ, Z. (2005): *Etologie*. Academia, Praha.
- VESELOVSKÝ, Z. (2001): *Obečná ornitologie*. Academia, Praha.
- VODRÁŽKA, Z. (2002): *Biochemie*. Academia, Praha.
- VOGT, L. (2008): The unfalsifiability of cladograms and its consequences. *Cladistics*; 24(1): 62–73.
- WIGGLESWORTH, V. B. (1987): Short communication how does a fly cling to the surface of a glass sheet? *J.exp.Biol* 129, 373–376.
- WOESE, C. R. at all. (1999): A new version of the RDP (Ribosomal Database Project). *Nucleic Acids Research*, 27(1): 171–173.
- YOUNSON, R. M. (2004): *Vědecké omyly, bludy a podvody*. Nakladatelství H+H. 2004.

Citace z internetu

(<http://www.otion.edu/phylocode/>)

(http://www.zoologie.upol.cz/osoby/Grim/Strunatci_01_teoreticky_uvod.pdf)

(<http://www.hmyz.info/pojmy.htm>)

(fyzweb.cuni.cz/odpovedna/index.php)

<http://www.lander.edu/rsfox/112anim.html>

(http://www.en.wikipedia.org/wiki/Air_sac - 15k)

(www.pbs.org/wgbh/evolution/library/06/2/1_062_03.htm)

(<http://www.botzool.sci.muni.cz/study/verteb/system1.pdf>)

(http://www.muni.cz/do/1499/evo_devo_vyskot_2006.pdf)

(pitris.kofola.info/Blender/Tutorial_anaglyfie.html - 24k)

9. Přílohy

9.1. Příloha I. – Otázky ke zkoušce

Kosti

- Rozdíly mezi krčními, hrudními a bederními obratli po změnách laterálního pohybu v pohyb dorzoventrální. Které útvary na obratli udržují stabilitu?
- Jaký je vztah obratlů a somitů, ze kterých obratle vznikají?
- Co jsou rachitomní obratle, čím jsou jim savčí obratle příbuzné?
- Která zařízení umožňují otočení hlavy?
- Uveďte dva příklady zpevnění páteře (kromě savců).
- Jaký je rozdíl mezi dvěma typy žeber – u ryb a u suchozemských obratlovců?
- Jaký je původ sternu suchozemských obratlovců?
- Ze kterých komponentů se skládá lebka obratlovců?
- Craniata je název pro strunatce s lebkou. Mají všichni dobře vyvinutou lebku? Pokud ne, které kroky se udály ve srovnání s původní kompletní lebkou?
- Která kritéria byste uvedli pro charakteristiku homologických kostí?
- Jaká je základní organizace lebečních kostí u obratlovců?
- Které typy osifikace můžete najít na lebce neurokrania.
- Jaké jsou příčiny vzniku temporálních jam, včetně původního stavu?
- Krokodýlí a savci mají na sobě vývojově nezávisle vyvinuto sekundární patro. K čemu slouží zadní choany?
- Jaký je původ spánkové kosti savců?
- Popište žaberní oblouk. Které homologie můžete nalézt v žaberním oblouku mandibulárním a hyoidním? Srovnajte čelisti žraloka a savce.
- Jaký je vývojový trend spodní čelisti synapsidů?
- Jaká je fylogeneze sluchových kůstek savců?
- Kdy asi vznikl pletenec ramenní u obratlovců?
- Srovnajte pletenec přední končetiny ryb a savců.
- Hypotéza vzniku párových ploutví.
- Srovnajte stavbu prsní ploutve žraloka, ryby a vodního savce.
- Jaká je funkce mediálně uložených ploutví?
- Které původní znaky mají karpální a tarzální kůstky? Vysvětlete příčiny jejich změn.

Znaky pletence přední a zadní končetiny.

Uved'te dva důvody pro redukci prstů u kurzoriálních končetin.

Znaky kurzoriální končetiny.

Svaly

Druhy svalů.

Embryonální původ viscerálních a somatických svalů.

Proč jsou žaberní a somatické svaly oddělovány?

Co by se stalo, kdyby docházelo ke kontrakcím epaxiálních a hypaxiálních svalů na obou stranách současně?

Znáte živočicha se střídavou aktivitou epaxiálních a hypaxiálních svalů?

Z jakého embryonálního základu vznikají svaly jazyka?

Ze kterých embryonálních základů vznikají svaly končetin?

Uved'te flexory a extenzory na ramenním a kyčelním kloubu.

Uved'te dva embryonální základy žaberních svalů.

Deriváty žaberních svalů na lebce, krku a šíji u člověka.

Cévní soustava

Uved'te hlavní části cévní soustavy.

Popište části velkého a malého tělního oběhu.

Krokodýlové si zachovávají spojení mezi pravou a levou komorou. K čemu to slouží?

Existuje během embryonálního vývoje něco podobného i u savců?

Uved'te podobné jevy vyskytující se u obojživelníků a dalších plazů.

U obratlovců dochází v různé míře k redukci tepen z původních čtyř žaberních; jaký je nejmenší počet těchto tepen u suchozemských obratlovců?

U kterých taxonů obratlovců je úplné oddělení okysličené a odkysličené krve.

Trávicí soustava

Které soustavy kromě trávicí jsou zapojeny do získávání a zpracování potravy?

Cím je u savců zabezpečena možnost současného dýchání a žvýkání?

U kterých taxonů se vyvinulo druhotné patro?

Srovnejte způsob získávání potravy u moderních ryb a suchozemských obratlovců.

Jaké jsou embryonální základy střeva obratlovců?

U kterých obratlovců se vyskytuje vole a jakou plní funkci?

Čím se liší organismy se žaludkem a bez žaludku pokud jde o přijímání potravy? Uveďte příklady.

Jaká adaptace v organizaci žaludku se vyskytuje u turovitých?

Které adaptace zvyšují ve střevě obratlovců vstřebávací plochu?

Dýchací soustava

Jak jsou spojeny dýchací soustava a cévní soustava?

Jak dýchají parazitičtí kruhoústí, když jsou přísáti na hostiteli?

Srovnajte žaberní štěrby chimér, žraloků a kostnatých ryb.

Jak se zbavují mořské ryby přebytku solí?

Které funkce má plynový měchýř ryb?

Proč nemají žraloci a některé ryby plynový měchýř?

Jakou funkci mají vzdušné vaky ptáků? Popište proudění vzduchu dýchací soustavou ptáků a savců.

Jak je u amniot zabezpečen záporný tlak v plicích umožňující vdech?

Popište hlasový aparát žab, ptáků a savců. Jakou funkci plní hlasové projevy obratlovců?

Vylučovací soustava a reprodukční orgány

Proč jsou morfologicky spojeny soustava vylučovací a pohlavní?

Které roztoky a rozpouštědla mají vliv na osmoregulaci a které struktury mají vliv na jejich udržení?

Uveďte různé formy dusíku v těle obratlovců.

Srovnajte holonefros, mezonefros, opistonefros a metanefros.

Z čeho se skládá nefron a jaké jsou funkce jeho jednotlivých částí.

Uveďte adaptační mechanismy k životu ve sladké a ve slané vodě.

Jaké funkce má pronelritický kanálek; jak se mění jeho funkce?

Proč mohou pouštní drobní savci přežívat pouze z vody získané z potravy?

Uveďte další osmoregulační orgány obratlovců kromě ledvin.

K čemu slouží močový měchýř; proč ho někteří obratlovci nemají?

Srovnajte morfologii vývodů samčích a samicích pohlavních buněk obratlovců.

Uveďte některé typy pářicích orgánů obratlovců.

Proč je pro savce mimoděložní těhotenství smrtelné?

Jak se nazývá kaudální srůst oviduktů?

Proč se u vačnatců vyskytuje rozdvojený penis a párová vagina?

Tělní pokryv

Srovnejte tělní pokryv bezobratlých a obratlovců.

Mléčné žlázy vznikly pravděpodobně z potních žláz; zdůvodněte tuto hypotézu.

Orgány a jejich části vznikaly jako adaptace k prostředí; jaký je původní význam ptačího peří?

Proč nejsou rohy žirafy pravými rohy?

Kde se u obratlovců vyskytují v kůži dermální kosti?

Popište evoluci šupin vodních obratlovců.

Proč mají zuby složitou stavbu jak z hlediska histologie, tak i vývoje?

Které funkce plní tělní pokryv?

Nervová soustava

Jak se liší buňky periferní a centrální nervové soustavy?

Říká se, že centrální nervová soustava expanduje od středu ven. Proč?

Jaké jsou typy senzoričkových buněk a jak se od sebe liší?

Jak se fylogeneticky měnil charakter pokryvu mozku?

Mozek má pět funkčních částí; jmenujte vždy aspoň jednu část z každého oddílu mozku.

Funkce spojené s cerebellem; co napovídají velikostní rozdíly jednotlivých taxonů?

Tektum je spojeno se senzoričkovými funkcemi; jak se tektum měnilo fylogeneticky?

Srovnejte stavbu a význam laterálního a parietálního oka.

Jak vznikly mozkové komory a jakou mají funkci?

Jakou má funkci neokortex savců?

Které mozkové nervy jsou spojeny se smyslovými orgány čichu, zraku a sluchu?

Které mozkové nervy jsou okohybné?

Které mozkové nervy inervují čelisti a tváře?

Které mozkové nervy inervují útroby?

Které dva páry mozkových nervů existují pouze u suchozemských obratlovců?

Smyslové orgány

Které informace smyslových orgánů jsou nutné pro přežití?

Párové smyslové orgány jsou původně vázány na hlavu. Mají ve fylogenezi párové smyslové orgány homologie? Uveďte příklady.

Uveďte rozdíly mezi smyslovými orgány vodních a suchozemských obratlovců.

Hadi mají většinu smyslových orgánů společných s ostatními obratlovci. Proč se u některých z nich vyvinul termorecepční orgán?

Uveďte všechny smyslové orgány obratlovců. U kterých se vyskytují neuromasty?

Proč se u člověka v ranné ontogenezi vyskytuje vomeronasální orgán?

Popište dva typy evolučních novinek spojených s přenosem zvuku z prostředí do sluchového epitelu vnitřního ucha.

Endokrinní žlázy

Srovnávací anatomie věnuje velkou pozornost velikosti a tvaru žláz s vnitřní sekrecí.

Vysvětlete, proč žlázy se stejnou nebo podobnou funkcí se často liší svým embryonálním základem, tvarem, velikostí i pozicí v těle.

Cílovými orgány hormonů mohou být buď žlázy s vnitřní sekrecí nebo i jiné tkáně. Uveďte příklady.

9.2. Příloha II. – Skripta s vlastním číslováním

Učební text Srovnávací anatomie obratlovců. Pracovní verze z roku 2006 bez doplnění textu Prof. RNDr. Zbyňkem Ročkem, DrSc

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE PEDAGOGICKÁ FAKULTA

SROVNÁVACÍ ANATOMIE OBRATLOVCŮ

(PRACOVNÍ VERZE Z ROKU 2006)

RNDR. JAN ŘEZNÍČEK

PRAHA 2006

Úvod

Skriptum obecné zoologie zaměřené na srovnávací anatomii obratlovců, především kosterních materiálů, je určeno studentům 3. ročníku biologie Pedf UK v Praze a je doplněním přednášek obecné zoologie. Evoluční příběh obratlovců je díky kosterním nálezům znám lépe než u kterékoliv jiné skupiny živočichů, proto umožňuje doložit historický vývoj celé skupiny a poukázat i na mnohé obecně platné biologické principy. Znalost orgánů obratlovců má praktický význam pro pracovníky v mnoha oborech zoologického výzkumu a medicíny. Proto lze skriptum doporučit i učitelům středních škol připravujících maturanty ke studiu na vysokých školách přírodovědného zaměření. Práce je převážně kompilační, materiál pochází z učebnic zoologie a je aktualizován mnohými novými poznatky z odborných časopisů a učebnic z oboru srovnávací anatomie a fyziologie obratlovců. Látka je doplněna vlastními studii a popisem některých kosterních i jiných preparátů pocházejících ze sbírek Národního muzea v Praze, Přírodovědecké fakulty UK a Pedagogické fakulty UK v Praze.

Obsah

1. Stavba těla strunatců a vznik zárodečných listů	str. 5
2. Kostra	9
3. Svaly	25
4. Trávicí soustava	27
5. Dýchací soustava	31
6. Cévní soustava	35
7. Vylučovací soustava a reprodukční orgány	41
8. Tělní pokryv	45
9. Nervová soustava	50
10. Smyslové orgány	56
11. Žlázy s vnitřní sekrecí	62
12. Otázky ke zkoušce	65
13. Přílohy	67
Příloha 1 - Hlava žraloka modrého (<i>Prionace glauca</i>)	
Příloha 2 - Kostra ryby, kapr obecný (<i>Cyprinus carpio</i>)	
Příloha 3 - Kostra lebky ryby, kapr obecný (<i>Cyprinus carpio</i>)	
Příloha 4 - Kostra obojživelníka, skokan zelený (<i>Rana esculenta</i>)	
Příloha 5 - Lebka hroznýše (<i>Boa constrictor</i>)	
Příloha 6 - Lebka leguána (<i>Iguana sp.</i>)	
Příloha 7 - Kostra ptáka, koroptev polní (<i>Perdix perdix</i>)	
Příloha 8 - Kostra ptačí lebky	
Příloha 9 - Kostra savce, myš domácí (<i>Mus musculus</i>)	
Příloha 10 - Lebka savce, jelen lesní (<i>Cervus elaphus</i>) laterální pohled	
Příloha 11 - Lebka savce, jelen lesní (<i>Cervus elaphus</i>) ventrální pohled	
Příloha 12 - Lebka savce, jelen lesní (<i>Cervus elaphus</i>) dorzální pohled	
Příloha 13 - Spodní čelist savce, jelen lesní (<i>Cervus elaphus</i>) laterální pohled	
14. Seznam literatury	75

1. Vznik obratlovců.

Ve spodním kambriu se v mořích objevilo velké množství nových taxonů obratlovců i bezobratlých.

K tomu došlo zřejmě po výrazném oteplení oceánů vlivem ústupu předchozího zalednění.

V mělkých mořích při pevninách po roztání ledovců probíhala zvýšená cirkulace vody, která přinášela z hlubin minerální látky, mimo jiné i fosfor.

Vznikaly tak podmínky pro zvýšený růst fytoplanktonu a tím zvýšení obsahu kyslíku v atmosféře. Kromě toho se vlivem zvýšené cirkulace vody zvýšil i obsah vápníku v mořích včetně litorálních zón. Zvýšený obsah vápníku ve vodě a v těle strunatců vedl k ukládání jeho přebytečného množství do měkkých mezodermálních tkání. To dalo u obratlovců předpoklad ke vzniku kostní tkáně, která je jedním z typických znaků známých pouze u tohoto podkmeny. Vznik obratlovců se tedy situuje do mořského prostředí. Vlivem popsaných změn v mořích však nevznikali jen

obratlovci, ale i mnoho do období 590 milónu let před naší dobou neznámých taxonů bezobratlých.

Předpokládá se, že strunatci vznikli z několika základů, mají tedy původ polyfyletický :

Evoluce vodních obratlovců probíhala současně se zvyšováním efektivity přijímání potravy, a dá se rozdělit do několika hlavních evolučních kroků. Tyto kroky lze demonstrovat na známých fosilních nebo recentních strunatcích. V současné době zatím neexistují přímé důkazy o návaznosti jednotlivých taxonů strunatců, takže je popis těchto kroků hypotetický.

1) **Filtrační způsob přijímání potravy** charakteristický pro pláštěnce (*Urochordata*) a kopinatce (*Cephalochordata*)

momentem pro přechod na souš. Ryby, ze kterých se vyvinuli obojživelníci byli dravé a ve vodě nacházely větší množství energeticky výhodnější potravy. Možnými přímými příčinami mohlo být vysychání vody v šelfových mořích (šelf je schodovitý stupeň spadající od mělkého pobřeží do hlubin), zvýšená potravní konkurence a hledání nových nik nebo zvýšená predace a únik před ní. V tomto případě byli zvýhodněni ti obratlovci, kteří měli k přechodu na souš preadaptace v podobě plynových měchýřů, které používali k dočasnému pobytu na souši. Při deficitu kyslíku ve vodě hledaly ryby alternativy jak přežít. Jednou z nich bylo přecházení sucha v bahně estivací a dýchání vzdušného kyslíku, jak to dělají recentní dvojdyšné ryby. Život obratlovců na souši tedy začal později, než vznikly plíce (Kardong 2002). Definitivní nezávislost na vodním prostředí získali obratlovci vznikem zárodečných obalů plazů.

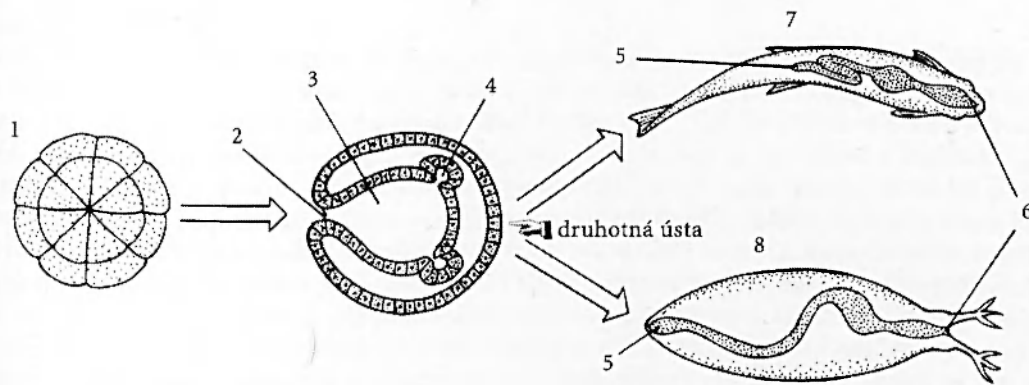
Příbuznost strunatců s bezstrunnými a jejich možné vývojové vztahy

Existuje několik znaků, které jsou pro vznik strunatců považovány za velmi důležité. Některé jsou typické pro skupinu bezstrunných i strunatců jiné jsou typické pouze pro strunatce a některé pouze pro obratlovce. Jde o tyto znaky, které mohou naznačovat souvislosti mezi bezstrunnými a strunatci:

(1) *coelomová dutina*, (2) *druhotná ústa*, (3) *článkování těla-metamerie*, (4) *struna hřbetní*, (5) *trubicovitá nervová soustava*, (6) *proděravělý hltan-faryngotremie*, (7) *vnitřní kostra*, (8) *bilaterální souměrnost*

Do kmene strunatců se řadí tři podkmene – **pláštěnci** (*Tunicata*), **kopinatci** (*Cephalochordata*) a **obratlovci** (*Vertebrata*). Tyto taxony mohou mít vývojové vztahy s kmenem **polostrunatců** (*Hemichordata*), kam patří žaludovci a křídložábří a dále s kmenem **ostnokožců** (*Echinodermata*), kam se řadí ježovky a hvězdice a sumýši.

U strunatců se vyskytuje druhotná tělní dutina (1) *coelom*. Živočichové, u kterých se vyskytuje druhotná tělní dutina coelom jsou zařazováni do pomocné taxonomické skupiny coelomata. První částí této skupiny jsou **prvoústí** (*Protostomia*), která zahrnuje měkkýše, kroužkovce a členovce. Druhou skupinou jsou (2) **druhoústí** (*Deuterostomia*), kam patří ostnokožci, polostrunatci a strunatci. Prvoústí a druhoústí se od sebe zásadně liší v jedné fázi embryonálního vývoje. Obě se rýhují do stádia gastruly, kdy vznikají prvotní ústa (**obr. 1-3**). U prvoústých zůstávají po celou dobu života. U druhoústých se prolamují ústa na opačném konci těla, což je zřejmě jev spojený s vývojem základů hlavy a centrální nervové soustavy. Článkování těla (3) *metamerie* existuje u členovců a kroužkovců. U obratlovců se však, na rozdíl od členovců a kroužkovců, jednotlivé tělní články diferencují ve *sklerotom*, *myotom* a *dermatom*. Kromě toho je i utváření ostatních orgánových základů strunatců a uvedených dvou taxonů naprosto odlišné, například vzájemné postavení nervové sou-



Obr. 1-3 Vznik druhotných úst u druhoústých (*Deuterostomia*):

1 – rýhování vajíčka, 2 – prvotní ústa (*blastoporus*), 3 – prvostřevo (*archenteron*), 4 – coelom, 5 – řiť (*anus*), 6 – druhotná ústa, 7 – průběh trávicí soustavy strunatců, 8 – průběh trávicí soustavy ostnokožců

(podle Kardonga 2002)

stavy a střeva. U kroužkovců a členovců je nervová soustava uložena na břišní straně a není trubicovitá. (4) **Struna hřbetní** se vyskytuje u strunatců, ovšem ze stejného základu, vychlípení střeva, vzniká i stomochord žaludovců, orgán podobný, případně i homologický se strunou hřbetní. Vnitřní stavba a do velké míry i funkce jsou ale odlišné. Nicméně struna hřbetní (**obr. 3-1**) není znakem vyskytujícím se pouze u strunatců. (5) **Trubicovitá nervová soustava** strunatců vzniká invaginací ektodermu. Podobný vznik nervové trubice lze pozorovat i u žaludovců z kmene polostrunatců. Homologie nervové soustavy žaludovců a strunatců je však nejistá. (6) **Faryngotremie** není výhradním znakem strunatců. Vyskytuje se i u žaludovců kde hltanové štěrby vznikají z entodermu jako u nižších obratlovců, má dýchací a filtrační funkci spojenou s přijímáním potravy. Embryonální vznik a z něho plynoucí návaznost na dýchací a cévní soustavu je však odlišná, vzhledem k odlišné poloze srdce. U žaludovců je uloženo nad trávicí trubicí. (7) **Kostra** obratlovců je založena na mineralizaci mezodermální tkáně. U ostnokožců je kostra tvořena krystaly uhličitanu vápenatého. V mezerách mezi krystaly kalcitu je organická tkáň mezodermálního původu. U ostatních bezobratlých vzniká kostra kalcifikací epidermis, tedy ektodermálně. (8) **Bilaterální souměrnost** není zvláštním znakem strunatců, ale je spojena s aktivním pohybem, koncentrací orgánů do hlavové části a cefalizací. Ostnokožci, kteří nesou některé společné znaky se strunatci mají sice paprscitou souměrnost, ale ta je bezpochyby druhotným jevem. Jejich larvy jsou totiž bilaterálně souměrné. Srovnávacími studii výše uvedených znaků u larev žaludovců, ostnokožců a strunatců byly nalezeny anatomické souvislosti, ze kterých lze usoudit, že strunatci pravděpodobně vznikli z forem příbuzných ostnokožcům.

Znaky typické pouze pro strunatce:

1. trubicovitá nervová soustava uložena nad strunou hřbetní (**obr. 1-2 a 1-5**)
 2. hlavní céva vedoucí okysličenou krev do těla je nad trávicí trubicí
 3. srdce, pokud je vyvinuto, je na ventrální straně těla
 4. u volně pohyblivých forem existence ocasní části těla (**obr. 1-2**)
- **struna hřbetní není uvedena jako výhradní znak strunatců, protože i u žaludovců se vyskytuje orgán s podobnou funkcí vzniklý rovněž z mezodermu

Znaky typické pouze pro obratlovce:

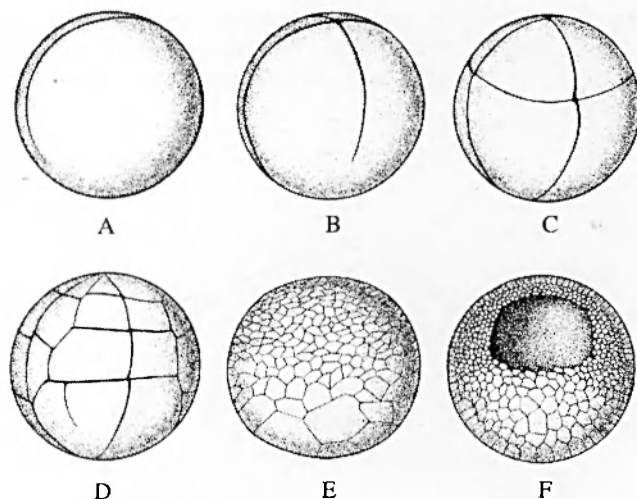
1. přítomnost kostní tkáně
2. vícevrstevná pokožka
3. neurální lišta (**viz kapitola 2. „Kostra“ obr. 2-2**)
4. postranní čára a statoakustické ústrojí
5. schopnost elektrorecepce (**viz kapitola 10. „Smyslové orgány**)
6. třídílný embryonální základ mozku
7. diferenciací somitu na sklerotom, myotom a dermatom (**viz kapitola 2. „Kostra“ obr. 2-1**)

Vznik zárodečných listů

Oplodněné vajíčko – zygota se dělí, rýhuje ve stále menší buňky a formuje se do zpravidla dutého útvaru *blastuly*. Dutina blastuly je prvotní tělní dutina nazývá se *blastocoel*. U vajíček s malým množstvím žloutku (*oligolecitální*) probíhá dělení pravidelně do stejně velkých buněk. Má-li vajíčko žloutek rozdělen pravidelně nazývá se též *izolecitální*. Tento typ dělení je u strunatců vzácný, vyskytuje se například u kopinatce (*Amphioxus*). U vajíček s větším množstvím žloutku zvaných *mesolecitální* se rýhování děje nepravidelně podle množství žloutku. Obecně platí, že žloutek zabraňuje dělení, proto se buňky dělí rychleji v místech, kde je žloutku málo. Na rýhovaném vajíčku tak vznikají dva póly. Pól, kde se utváří embryo se nazývá pól *animální*, opačný pól, kde je více žloutku se nazývá pól *vyživující (vegetativní)*. Takový způsob rýhování vajíčka se vyskytuje u obojživelníků (**obr. 1-4**). U vajíček obratlovců s velkým množstvím žloutku se na povrchu rozlišují dvě zřetelně odlišné zóny. Na jednom pólu vajíčka, v malé zóně v podobě čepičky se dělí buňky dávající vznik embryu, zatímco žloutek zaujímá zbytek vajíčka. Tento typ se vyskytuje u suchozemských obratlovců a nazývá se typ *polylecitální*. Pravidelné (*ekvální*) rýhování vajíčka a přehledný vznik zárodečných listů je možno doložit na individuálním vývoji kopinatce (*Amphioxus*). Ve stadiu blastuly se vchlipuje povrchová vrstva (*ektoderm*) a dostává se dovnitř koule do podoby vyfouknutého míče. Vzniklá dutina, která u strunatců existuje jen v embryonálním stavu se nazývá prvostřevo (*archenteron*) a otvor vzniklý po vchlípení prvoústá (*blastoporus*). U druhoústých (*Leuterostomia*), kam patří i kmen strunatci, se celý útvar uzavírá, v místě blastoporu se vytváří řiť a na

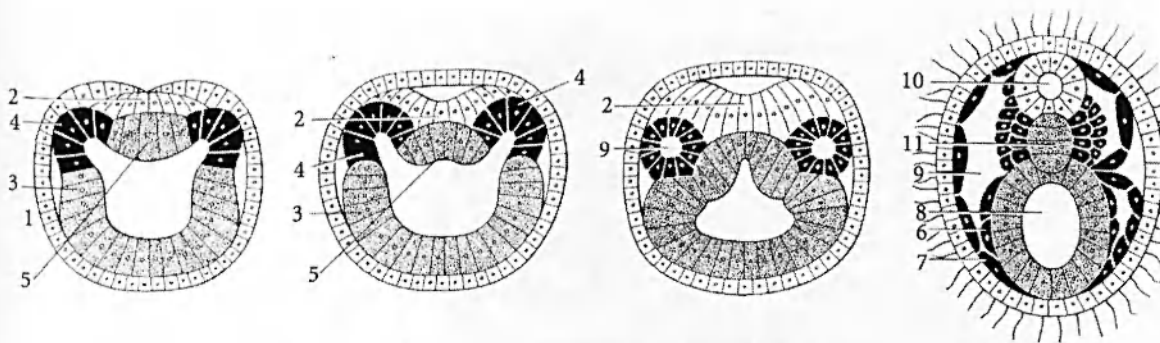
jeho opačném konci se druhotně prolamují ústa. Odtud je název druhoústí (obr. 1-3).

Na příčném řezu tělem kopinatce (obr. 1-5) je možno pozorovat vzájemné postavení zárodečných listů. Povrch je tvořen *ektodermem*, střevo tvořené *entodermem* vytváří v dorzální části vychlípeniny, které dávají vznik *mezodermu* a *coelomové dutině*. Ventrálně se mezoderm dotýká ektodermu a jako *somatopleura* se podílí na stavbě tělní stěny. Mediálně se dotýká vrstva mezodermu střeva a vytváří *splanchnopleuru*. *Splanchnopleura* a *somatopleura* vytvářejí duplikaturu zvanou *mezenterium*, které obaluje vnitřní orgány a vytváří pro ně závěsy. Vznik této duplikatury je zřejmý z obrázků (obr. 1-5 a 1-7). Vnitřní orgány se tedy nenacházejí uvnitř coelomové dutiny, ale mimo ní.

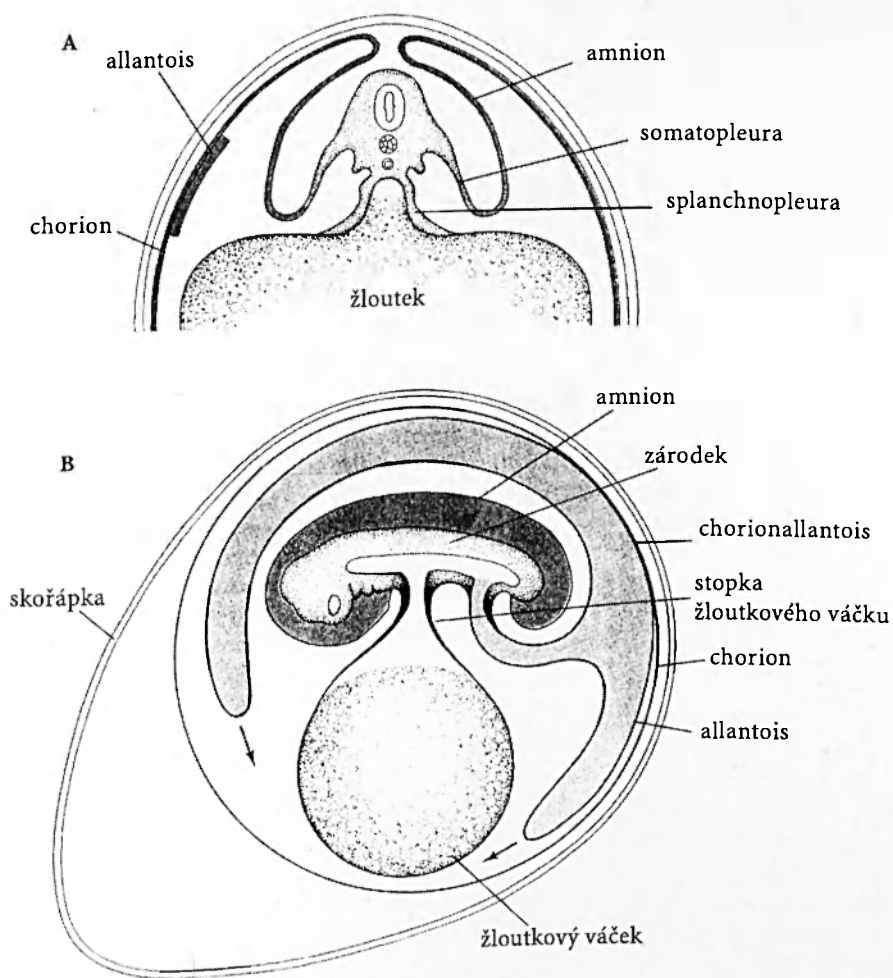


Obr. 1-4 Rýhování mezolecitálního vajíčka obojživelníků do stadia blastuly A-F. Spodní část rýhovaného vajíčka s větším obsahem žloutku tvoří vegetativní pól, horní část s výraznějším dělením buněk tvoří pól animální (podle Romera 1977)

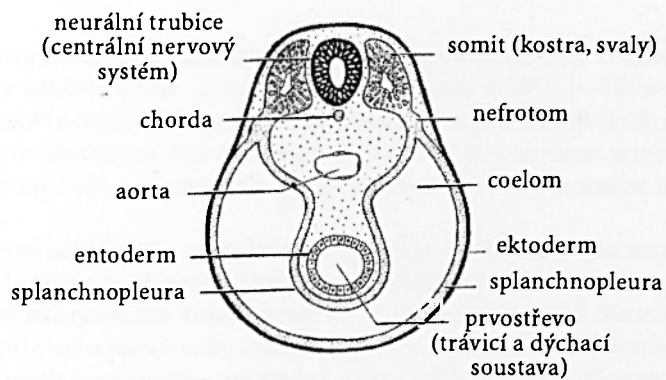
Nepravidelné rýhování vajíčka ryb, obojživelníků, plazů, ptáků a savců. U všech těchto tříd se vyvíjí zárodečné listy vzhledem k většímu množství žloutku jinak, než to bylo popsáno u kopinatce. Podstatný rozdíl v rýhování vajíčka začíná na úrovni blastuly. Zárodek je u živočichů s velkým množstvím žloutku uložen na povrchu vajíčka a je plochý. Výsledek vzájemného postavení zárodečných listů u embrya je u všech tříd strunatců stejný, jejich utváření se však neděje jednoduchým vchlipováním, jak to bylo popsáno u kopinatce, ale kombinací vchlipování a migrace buněk. Trvale suchozemští obratlovci (*Amniota*) na rozdíl od ryb, paryb a obojživelníků se vyvíjejí v zárodečných obalech. Ty poskytují mechanickou ochranu proti vyschnutí a zprostředkují látkovou výměnu a výměnu plynů. Tyto membrány se nazývají *amnion*, *chorion* a *allantois*. Vychlípenina střeva obrůstá žloutkovou hmotu a vytváří žloutkový váček. Mezoderm sleduje vchlipování žloutkového vaku vrstvou, která nese cévní zásobení. Spojení žloutkového vaku a embrya spočívá v tenké stopce. Další zárodečná vrstva, která je tvořena ektodermem a sledována vrstvou mezodermu vytváří plodový obal, který nahrazuje vodní prostředí. Tento obal se nazývá *amnion*. Stejná zárodečná vrstva tvořená ektodermem a mezodermem vytváří obal uzavírající celou soustavu vajíčka a embrya. Ten se nazývá *chorion*. Ze střeva se během vývoje zárodka vchlipuje ještě další entodermální váček sledovaný mezodermem obsahujícím cévní zásobení. Tento postupně se zvětšující váček soustřeďující metabolity se nazývá *allantois* (obr. 1-6).



Obr. 1-5 Vznik mezodermy dokumentovaný na příčných řezech vyvíjející se larvy kopinatce:
 1 - ektoderm, 2 - neurální ektoderm, 3 - entoderm, 4 - mezoderm, 5 - základ struny hřbetní,
 6 - splachnopleura, 7 - somatopleura, 8 - dutina střeva, 9 - coelom, 10 - neurální trubice,
 11 - struna hřbetní
 (podle Hatscheka z Langa 1965)



Obr. 1-6 Vývoj plodových obalů a zárodečných listů ptačího embrya:



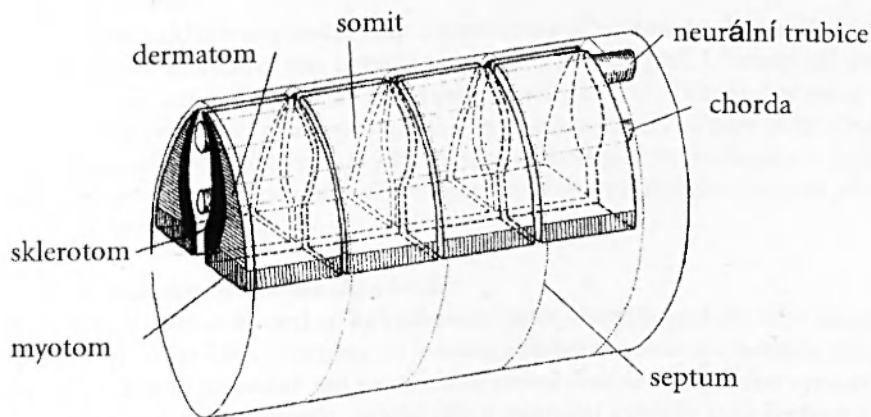
Obr. 1–7 Uložení orgánů vzhledem k coelomové dutině. Útroby se nenacházejí uvnitř coelomové dutiny, ale jsou do ní prostřednictvím *somatopleury* a *splanchnopleury* protlačovány. Z obrázku je zřejmé, že v místě šipek dochází ke zaškrvení splanchnopleury. Tím vzniká jako duplikatura splanchnopleury střevní závěs – *mezenterium*, ale i závěsy všech ostatních útrobních orgánů, například závěsy ovarií (podle Romera 1977 z Ročka 2002)

2. Kostra

Kostra obratlovců je tvořena soustavou kostí nebo chrupavek, které jsou vzájemně spojeny vazy, klouby, švy nebo srůsty. Jejich funkce spočívá v tom, že tvoří místa pro úpony svalů a podílí se tak na stavbě pohybového aparátu. Ploché kosti tvoří ochranu hlavy a vnitřních orgánů trupu. Kostní tkáň je fylogenetickým novotvarem typickým pouze pro obratlovce. Její významnou vlastností je schopnost mineralizace a tudíž i fosilizace. Stává se tak vhodným studijním materiálem, který podává svědectví o stavbě těla, ale i o způsobu života vymřelých obratlovců.

Chrupavka je tkáň, která se v kostře obratlovců vyskytuje přechodně nebo trvale. Je typická pro rostoucí organismy. Jejími přednostmi před kostní tkání jsou poddajnost, rychlejší růst a jednodušší vznik. Během dospívání jedince bývá nahrazována kostní hmotou. U některých taxonů obratlovců tvoří celou kostru po celou dobu života (například u paryb nebo kruhoústých), u většiny skupin obratlovců však bývá v dospělosti zachována jen v některých částech těla, například na styčných plochách kloubů. Je produkována *chondroblasty*, buňkami, které jsou schopné ukládat mukopolysacharidy (proteoglycidy) mezi kolagenní vlákna. Zmíněná síť kolagenních vláken tvoří tvarovou předlohu budoucí chrupavky. Mezi nimi pak vzniká mezibuněčná hmota chrupavky, která se během dospívání odbourává a nahrazuje kostní tkání.

Kostní tkáň je hlavní stavební hmotou kostry většiny obratlovců. Během růstu jedince vzniká vlivem činnosti osteoblastů. Tyto buňky mají schopnost ukládat fosforečnan vápenatý do sítě kolagenních vláken chrupavky. Tak se nahrazuje chrupavka kostní tkání. Kostí takto vzniklé se nazývají **endochondrální**. Na rozdíl od kostí endochondrálních, **dermální** kosti obratlovců vznikají v kůži kalcifikací v síti vazivových buněk škáry.



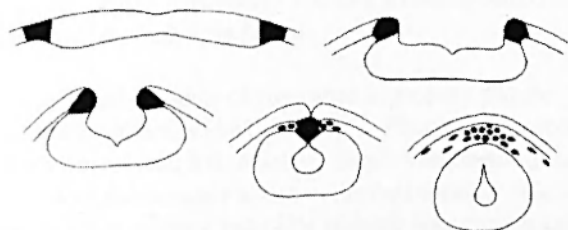
Obr. 2-1 Schéma somitu a jeho částí (*sklerotom, dermatom a myotom*), ze kterých vznikají orgány mesodermálního původu (z Ročka 2002)

Část kostry, která vzniká endochondrálně se nazývá **endoskelet**. Patří sem kosti vznikající ze somitů. Somity jsou embryonální mezodermální tělní segmenty uložené podél chordy (obr. 2-1). K této části kostry patří obratle, žebra, kosti části neurokrania a kosti končetin. Dále do skupiny kostí endoskeletu patří i kosti žaberních oblouků a kosti z nich odvozené, například čelisti a středoušní kůstky. Tato část endoskeletu však vzniká osifikací buněk neurální lišty (obr. 2-2). Buňky neurální lišty jsou sice ektodermálního původu, ale v prostředí mezodermálních somitů se transformují do skeletogenního materiálu. **Exoskelet** vzniká dermálně kalcifikací do vazivové sítě ve škáře.

Topograficky se kostra člení na tyto části:

a) struna hřbetní nebo páteř,

- b) žebra a hrudní kost
- c) kostra ploutví, končetin a jejich pletenců,
- d) kostra lebky



Obr. 2–2 Vznik neurální trubice vchlípením a následným uzavřením neurální ploténky u obojživelníků. Buňky neurální lišty jsou vyznačeny černě. (Podle Balinského 1975 z Ročka 2002)

a) struna hřbetní a páteř

Vznik a vývoj struny hřbetní a páteře. Struna hřbetní (*chorda dorsalis*) vzniká embryonálně z *chordamezodermy*, který je derivátem dorzální stěny střeva (obr. 1–5). U kopinatce je zachována po celý život (obr. 3–1). U obratlovců se zakládá embryonálně, ale během ontogeneze je více nebo méně potlačena kostrou páteře – kostní nebo chrupavčitou hmotou obratlů. U všech tříd obratlovců je vždy zachována i v dospělosti alespoň rudimentálně.

Tělo obratle se embryonálně zakládá ze *somitů*, tedy z *mezodermy*. Část somitu, která dává vznik obratlům se nazývá *sklerotom* (obr. 2–1). Obratlové tělo nevzniká u obratlovců jednotně. U tetrapodů vzniká ze dvou hlavních osifikačních základů, které se vytvořily okolo embryonální chordy. Dorzálně se založilo *pleurocentrum=centrum* = tělo obratle a ventrálně *intercentrum* (starší název *hypocentrum*) (obr. 2–5). Osifikační centra okolo chordy, ale i kalcifikace v celém těle vznikla původně pravděpodobně ve spojitosti s metabolismem solí. K ukládání vápenatých a fosforečných solí došlo vlivem jejich nadbytku v okolním vodním prostředí a jejich pronikání do těla (viz též úvodní kapitola).

Vznik a vývoj páteře je možno shrnout do několika bodů:

- 1) u vymřelých bezčelistných (*Ostracodermi*) se kalcifikované prvky obratlů vyskytovaly vzácně, *chorda převaládala*,
- 2) u recentních kruhoústých (*Cyclostomata*) je situace podobná, *struna hřbetní je zachovaná, nemá žádné náznaky vzniku těl obratlů* případně má na dorzální straně drobné chrupavčité výrůstky,
- 3) u recentních paryb (*Chondrichthyes*) má páteř obratle, jejichž tělo a neurální výběžky jsou tvořeny kalcifikovanou chrupavkou,
- 4) u vývojově primitivních čelistnáců (například *Acanthodii* nebo *Placodermi*) stále převažuje *struna hřbetní, nejsou vyvinuta těla obratlů, ale vytvářejí se neurální, někdy i hemální oblouky,*
- 5) vývojová tendence obratlů je *zatlačování struny hřbetní ve prospěch kostní tkáně obratlových těl a jejich výběžků apofýz,*
- 6) složitost obratle a jeho výběžků souvisí s rozvojem svalstva trupu

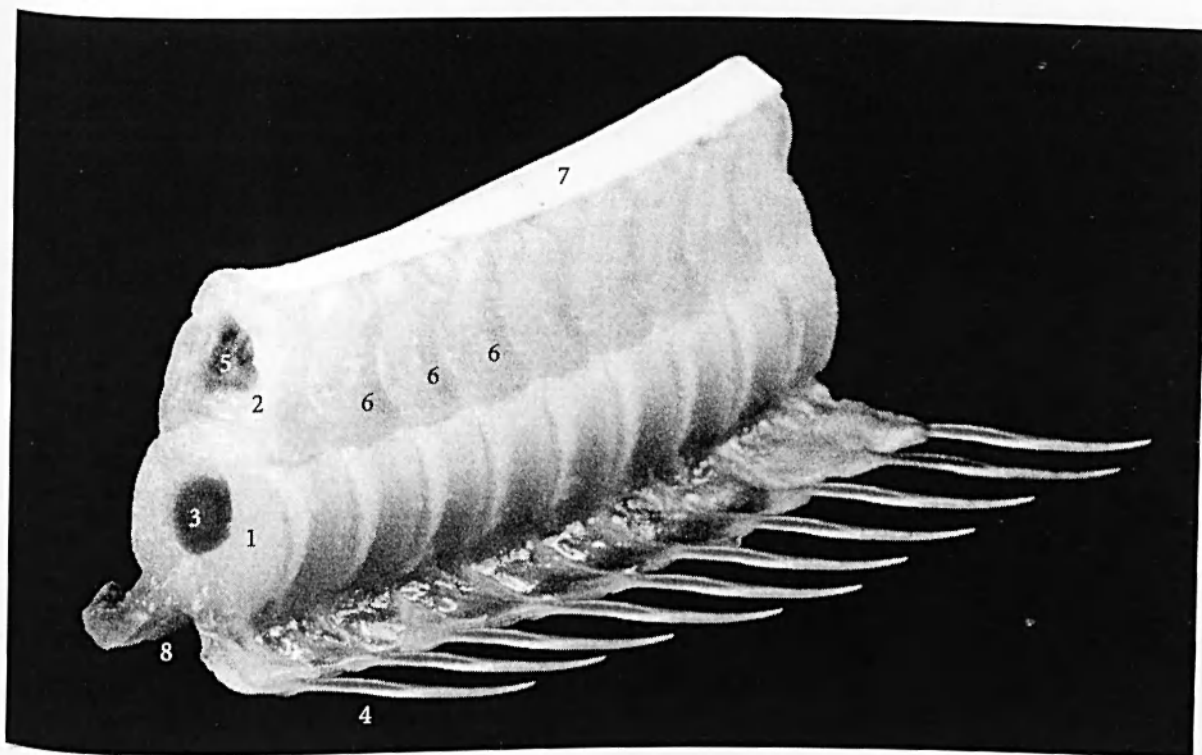
Struna hřbetní (*chorda dorsalis*). Hřbetní struna je z hlediska kmenového vývoje nejjednodušším útvarům tvořícím kostru. Je nesegmentovaná a je uložena pod neurální tubicí a nad trávicí soustavou. U kopinatce (*Cephalochordata*) je to orgán tvořený vazivovým obalem, uvnitř kterého se nacházejí svalová vlákna chemickým složením podobná bílkovině svalů bezobratlých. Tato vlákna jsou uložena v discích seřazených za sebou v podobě sloupce mincí. Kontrakce vláken zvyšují pevnost chordy. Mezi jednotlivými disky jsou prostory vyplněné vakuolizovanými buňkami s tekutinou. Vnitřní napětí těchto buněk dodává chordě pevnost. Svalová vlákna v discích jsou uspořádána příčně od středu k povrchu disku. Tato vlákna mají spojitost s pochvou chordy a také s motorickými neurony neurální trubice (obr. 3–1). Hřbetní struna kopinatce má tedy i významnou pohybovou funkci.

Páteř (*columna vertebralis*) je základem kostry obratlovců. Jde o segmentovanou část kostry složenou z obratlů. Obratle jsou tvořeny chrupavkou nebo kostní hmotou.

Původní funkcí páteře byla ochrana míchy a dorzální aorty (obr. 2–3). Postupně se obratle v páteři staly i významným místem pro úpony svalů trupu a ocasu. V té souvislosti se na nich vyvinuly výběžky (*apofýzy*). Ve vodním prostředí je páteř přizpůsobena hlavně k laterálním pohybům. Suchozemští obratlovci mají vlivem působení prostředí páteř více a všestranně pohyblivou. V té souvislosti docházelo u amniot k postupné morfologické diferenciaci obratlů. Došlo k rozlišení v krční, hrudní, bederní, křížovou a ocasní část páteře a k dalším adaptacím, jako jsou srůsty nebo zakřivení.

Obratel (*vertebra*). Obratle jsou kostěné nebo chrupavčité segmenty páteře. U recentních obratlovců počínaje parybami se obratle skládají z těla a výběžků, *apofýz*. Přítomnost nebo nepřítomnost těchto výběžků se v rámci jednotlivých taxonů obratlovců liší. Apofýzy mají významnou funkci jako místo pro úpony vazů a svalů. Ty udržují obratle v páteři dohromady a tím zabraňují torzi. Z těla obratle (*corpus vertebrae* neboli *centrum*) vychází dorzálním směrem párový neurální oblouk (*arcus vertebrae, neurapofýza*). Tento oblouk uzavírá páteřní kanál, (*canalis vertebralis*) a je zakončen trnovým výběžkem (*processus transversus, diapofýza*). Na něm a na obratlovém těle (obratlovém centru) jsou umístěny plochy pro kloubní spojení se žebry. Sousední obratle jsou navzájem kloubně spojeny svými centry. Z místa spojení obratlového centra a neurálních oblouků vycházejí kraniálně i kaudálně ještě párové výběžky. Ty zajišťují přídatná kloubní spojení mezi jednotlivými obratli. Kraniální se nazývají *prezygoapofýzy* a kaudální *postzygoapofýzy* (obr. 2–7 a 2–8). Tělo obratle vzniká z osifikačních center, která objímají chordu a rozrůstají se okolo ní, obratlové výběžky se zakládají rovněž z různých osifikačních center.

Obratle paryb. Vznik a tvar obratlů není v rámci celého taxonu jednotný. Žraloci mají kraniálně i kaudálně konkávní (*bikonkávní = amficoelni*) obratle s dobře zachovanou strunou hřbetní uprostřed (obr. 2–3). Obratle a jejich výběžky vznikají embryonálně z několika vazivových základů, které vstupují do obalů chordy

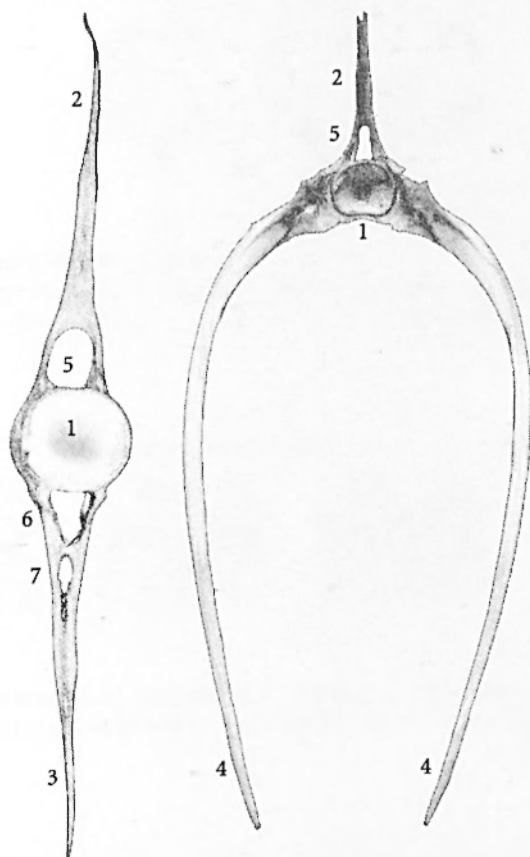


Obr. 2–3 Páteř žraloka: žralok modrý (*Prionace glauca*):

- 1 – tělo obratle (*corpus vertebrae*), 2 – neurální oblouky (*arcus vertebrae*), 3 – hřbetní struna (*chorda dorsalis*),
 4 – ventrální žebra, 5 – páteřní kanál, 6 – báze neurálních oblouků, 7 – vazivový pruh spojující neurální oblouky,
 8 – zářez pro úchyt dorzálního mezenteria, uložení hřbetní aorty (*aorta dorsalis*) a párových žil (*venae cardinales posteriores*) (orig.)

a kalcifikují. Obratlové tělo (centrum) se skládá ze dvou zárodečných částí, proto se podle svého vzniku nazývají obratle *diplospondylní*.

Obratle ryb. Většina taxonů třídy ryb má také amficoelní typ obratlů. Amficoelní obratel má ve své kraniální i kaudální části výduť. Uvnitř se nachází zbytek hřbetní struny. Sousední obratle se navzájem dotýkají svým vnějším obvodem, uvnitř konkávit je zachovaná chorda, která je kontinuální a prochází tzv. chordálním kanálem v těle obratle. V ocasní páteři ryb vybíhá z těla obratle ventrálně párový hemální oblouk (*arcus ventralis, haemapofýza*), který je homologický ventrálním žebřům (obr. 2–4). Pohyblivost páteře je malá. Ke vzniku a zpevnění obratlových těl dochází činností osifikačních center okolo chordy. Vzhledem k dlouhému fylogenetickému vývoji třídy ryb od paleozoika není schéma vývoje obratle jednotné. V podstatě jde ale všude o postupné vcestování *osteoblastů* (buněk dávajících základ kostní tkáni) do pochvy hřbetní struny. Tím dochází k postupnému potlačení hřbetní struny až na zbytek ve středu obratle (obr. 2–6A).

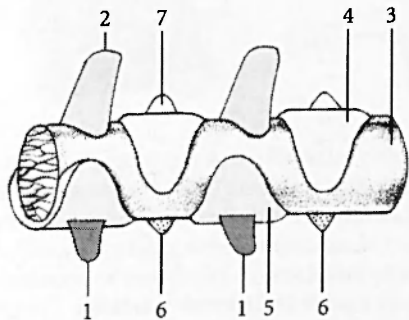


Obr. 2–4 Obratel ocasní páteře kapra obecného (*Cyprinus carpio*):
 1 – tělo obratle, 2 – trnový výběžek, 3 – hemapofýza, 4 – ventrální žebro,
 5 – neurální kanál, 6 – hemální kanál – pro průchod dorzální aorty,
 7 – hemální kanál pro průchod ocasní žíly (orig.)

Obratle obojživelníků a jejich vznik u ostatních suchozemských obratlovců. Obratle vývojově primitivních obojživelníků, ale i vyšších tetrapodů jsou typické tím, že se v každém zárodečném segmentu skládají z několika kostěných částí, které byly původně chrupavkou (*intercentrum, pleurocentrum, basidorsale, interdorsale, basiventrale, interventrale*) (obr. 2–5). *Intercentrum* je kostěná část ve tvaru „U“ objímající ze spodu hřbetní strunu, nebo vytvářející souvislý prstenec okolo ní. Další částí je *pleurocentrum* uložené dorzolaterálně od struny hřbetní a rovněž se podílí na stavbě těla obratle. *Neurální oblouk*, který vznikl po vzájemném srůstu párového *basidorsale* utvořil stříšku umístěnou dorzálně nad páteřním kanálem (obr. 2–5). Každý z dalších elementů na se v rámci popsané skupiny uplatňuje různě. Tyto kosti v daném segmentu

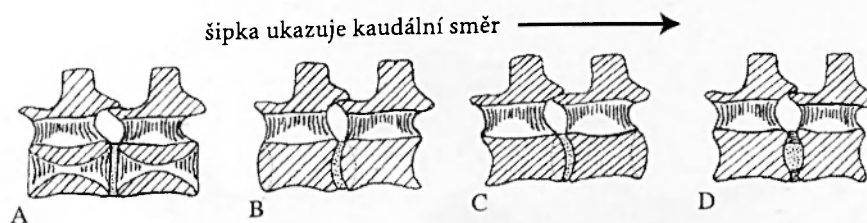
potlačily chordu podobně, jak to bylo popsáno u paryb. Uvedený typ vzniku obratlů se nazývá *rachitomní* (vzniklý z více osifikačních základů) a je až na malé výjimky, jako ocasatí obojživelníci (*Urodela*) a červovi (*Apoda*), základním schématem vzniku obratlů suchozemských obratlovců. Obratle se podle svých styčných ploch nazývají *amficoelní*, *procoelní*, *opistocoelní*, *heterocoelní* nebo *acoelní* (obr. 2–6). Amficoelní obratle se kromě ryb vyskytují u recentních ocasatých obojživelníků (*Urodela*), červorů (*Apoda*) nebo hatérií (*Sphenodon*). Zachovávají si na obou stranách konkávních ploch zbytky chordy.

Obratle recentních plazů. Jsou to vesměs *procoelní* obratle, což znamená, že konkávní plocha směřuje kraniálním směrem (k hlavě). Vytvořily se z těla obratle (*centra*) a z malé kaudálně uložené kůstky chondrálního



Obr. 2-5 Schéma vzniku obratle amniot:

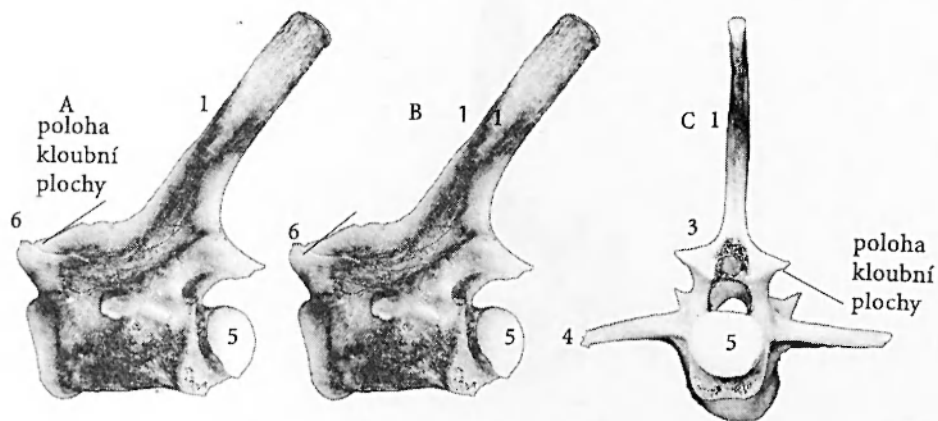
1 - basiventrale, 2 - basidorsale, 3 - chorda, 4 - pleurocentrum, 5 - hypocentrum = intercentrum,
6 - interventrale, 7 - interdorsale (podle Starcka 1965 a Sigmunda 1992)



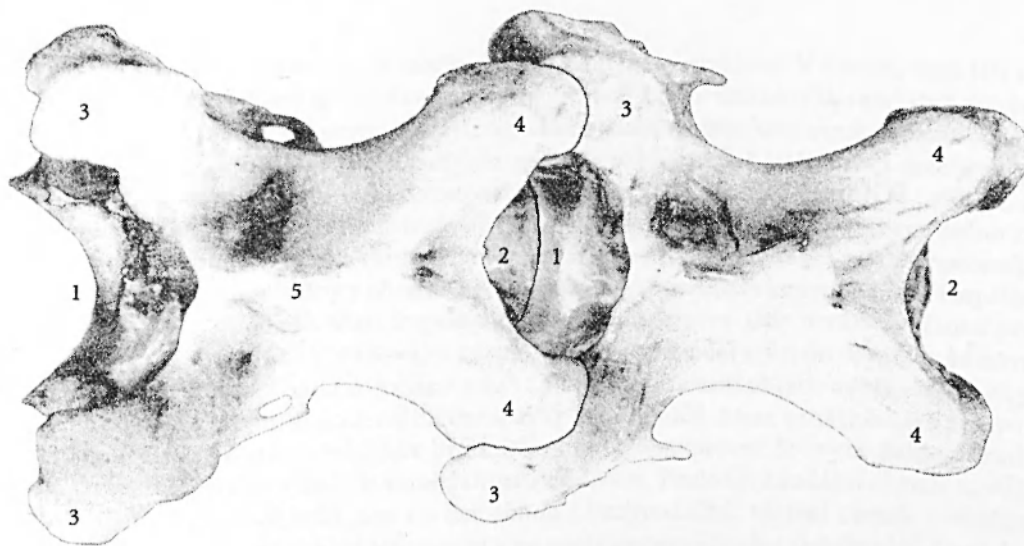
Obr. 2-6 Typy obratlů: A - amficoelní, B - opistocoelní, C - procoelní, D - acoelní, tenkou čarou naznačené oblouky u B a C ukazují vznik z intercentra (podle Romera 1977)

původu (*intercentra*=*hypocentra*). Vznik procoelního obratle se dá odvodit od amficoelního typu. Kaudální konkávnita obratle byla vyplněna intercentrem a konkávní plocha zůstala v kraniální části obratle (obr. 2-7). *Opistocoelní* obratle s konkávní plochou obratlového těla směřující kaudálně vznikají stejným způsobem, ale intercentrum srůstá s tělem obratle na jeho kraniální straně.

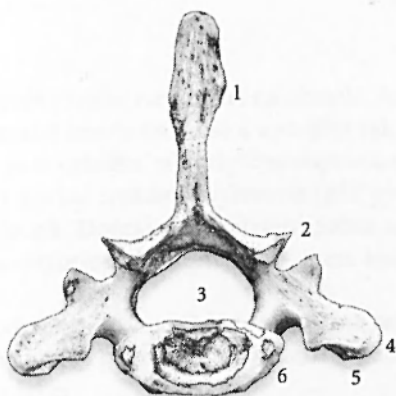
Heterocoelní obratle. Tyto obratle vytvářejí spojení umožňující velkou ohebnost páteře. Nacházejí se v krční páteři ptáků a želv. Název *heterocoelní* znamená, že obratle jsou vyduté ve dvou směrech. Jde o sedlovitý kloub, který umožňuje velkou pohyblivost krku ve smyslu laterálním, ale i pohyby dorzoventrální. Sedlovitý kloub spojující obratle vzniká ze dvou výběžků, které dávají vznik konkávní a konvexní ploše kloubu. Embryonálně vznikají endochondrální osifikací samostatné části sklerotomu. Párové styčné plochy na dorzálních a kraniálních výběžcích obratle *postzygopapofýzách* a *prezygoapofýzách* zamezují vzájemnému kroutivému pohybu mezi sousedními obratli a tím poškozují míchu (obr. 2-8). Pohyblivost krku je u ptáků velice důležitá kvůli sběru potravy, pohybům obratlů při polykání potravy a zejména při péči o peří.



Obr. 2-7 Procoelní ocasní obratel leguána (*Iguana sp.*) A, B - laterální pohled na dva oddálené sousední obratle, C - dorzální pohled. 1 - trnový výběžek (*processus spinosus*), 2 - otvor obratlový (*foramen vertebrale*), 3 - kaudální výběžek kloubní - výběžek s ventrálně uloženou kloubní plochou pro spojení se sousedním obratlem (*postzygoapofýza*), 4 - příčný výběžek (*processus transversus*), 5 - konvexní kaudální část opistocelního obratle vzniklá z intercentra zapadající do konkávní plochy sousedního obratle, (obr. 2-6), 6 - kraniální výběžek kloubní - výběžek s dorzálně uloženou kloubní plochou pro spojení se sousedním obratlem (*praezygoapofýza*) (orig.)



Obr. 2-8 Dorzální pohled na heterocelní obratle ptáka ve funkční poloze:
1 - sedlový kloub, kraniální kloubní jamka, 2 - sedlový kloub, kaudální kloubní jamka, 3 - prezygoapofýza,
4 - postzygoapofýza, 5 - neurální oblouk s trnovým výběžkem (orig.)



Obr. 2-9 Hrudní obratel kuny skalní (*Martes foina*). Dorzální pohled. Tmavě zbarvené části jsou kloubní plochy. Jsou viditelné na postzygoapofýzách, na ventrálních plochách příčných výběžků a na těle obratle : 1 – trnový výběžek (*processus spinosus*), 2 – kaudální výběžek kloubní – výběžek pro spojení se sousedním obratlem (*processus articularis caudalis = postzygoapofýza*), 3 – otvor obratlový (*foramen vertebrale*), 4 – příčný výběžek (*processus transversus*), 5 – kloubní plocha pro spojení s hrbolkem žebra (*fovea costalis transversalis*), 6 – kloubní plocha pro spojení hlavičky žebra a těla obratle (*fovea costalis*), 7 – tělo obratle (*corpus vertebrae*) (orig.)

Acoelní obratle se vyskytují u savců. Na styčných obratlových plochách není patrná žádná konvexita nebo konkavita. Existují tam meziobratlové ploténky tvořené vazivovou chrupavkou, která na tomto místě vzniká jako zbytek embryonální chordy. Stavba acoelního obratle umožňuje rovněž velkou pohyblivost páteře, protože se kloubní plochy od sebe mohou oddalovat (obr. 2-9).

Diferenciace obratlů. U ryb jsou obratle morfologicky velmi málo rozlišené. V útrobní části těla se vyskytují obratle s ventrálními žebry, které spolu se svaly trupu vymezují břišní dutinu. Zbývající část páteře je tvořena ocasioními obratli, které jsou ve své ventrální části typické *hemálním* obloukem vzniklým srůstem ventrálních žebířek (obr. 2-4). Život na souši si vynutil pohyblivost lebky vzhledem k páteři. Proto se diferencovaly krční obratle. Hrudní obratle se vyvinuly v souvislosti s dýchacími pohyby suchozemských obratlovců, se vznikem žebířek a hrudního koše. Hrudní obratle tetrapodů mají dvě jamky pro spojení se žebířkem, jednu na příčném výběžku (*fovea costalis transversalis*) a druhou na těle obratle (*fovea costalis*). Váha těla suchozemských obratlovců se přenáší na přední končetiny z obratlů a žebířek pouze prostřednictvím svalů a kostí lopatkového pleťence (*scapula, clavícula, coracoid*). Mezi trupem a lopatkovým pásmem tedy neexistuje žádné pevné kostní nebo kloubní spojení (obr. 2-13). V pánevním pásmu došlo ke zpevnění srůstem obratlů v křížovou kost (*os sacrum*). K výrazným srůstům obratlů dochází u žab (*Anura*), kde ocasioní obratle tvoří *urostyl*. Nejde o srůst v pravém slova smyslu, ale o osifikaci larvální chrupavky ocasu pulců, která se zachovala i po metamorfóze. U ptáků někdy dochází ke srůstu několika hrudních obratlů v *notarium*. Srůstem dalších hrudních, dále u bederních a křížových obratlů s kostí kyčelní vzniká *synsacrum*. Poslední kaudální obratle u ptáků srůstají v *pygostyl*. Významné srůsty obratlů jsou i u lenochodů (*Bradypodidae*). Ocasní obratle u obojživelníků se ve vodním prostředí podílejí na funkci lokomoční a na souši zastávají funkci stabilizační. Ocas dvounohých ještěřů má funkci stabilizační a podpůrnou. Podobně je tomu i u klokanů. Ocas některých stromových obratlovců má funkci uchopovací (*prehensilní*), ale hlavně stabilizační, zabezpečuje totiž rovnováhu při pohybu na větvích. Ocas vodních savců má druhotně funkci pohybovou. U některých savců slouží jako orgán vizuálně signalizační (jelenovití) nebo pachově signalizační (rozmetání trusu hrocha).

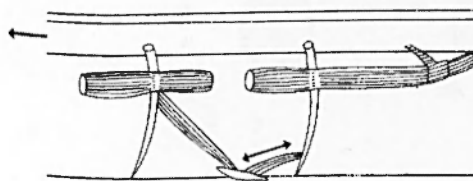
b) žebra a hrudní kost

Vznik a vývoj žeber a hrudní kosti

Žebra jsou párové pojivové nebo kostěné výztuhy navazující na obratle. Jsou s nimi spojeny kloubně, někdy srůstají. Jejich funkcí je podílet se na stavbě hrudního koše a vytvářet tak ochranu útrob a místa pro úpony dýchacích svalů. U mnoha taxonů ryb se v každém obratlovém segmentu vyskytují dva páry žeber, dorzální a ventrální. Dorzální žebra se formují v rovině *septum horizontale* (příčných výběžků obratlů) a jsou homology žebřím suchozemských obratlovců. Dorzální i ventrální žebra se embryonálně zakládají z pojiva v *myoseptech*, patří tedy k endoskeletu. *Myosepta* jsou přepážky mezi sousedními embryonálními základy svalů (*myotomy*) (obr. 2-1).

Hrudní kost je endochondrálního původu jako žebra, zakládá se z jedné nebo více chrupavek mezi sousedními segmenty embryonálních základů svalů. Její původní segmentace je patrná i u člověka. Hlavní její funkcí je vytvářet místa pro připojení pravých žeber.

Žebra vodních obratlovců. Kruhoustým (*Cyclostomata*) žebra chybí, u žraloků (*Chondrichthyes*) se vyskytují jen ventrální žebra podobně jako u většiny ryb (obr. 2-3). U některých ryb, například u bichira (*Brachipterygii*) a mnoha kostnatých ryb (*Teleostei*) jsou vyvinuta dvojí žebra. Dorzální žebra jsou v úrovni příčných výběžků obratlů. Ventrální žebra ryb vyskytující se například kaprovitých probíhají svalstvem trupu a tvoří s ním stěnu břišní dutiny. Ventrální žebra ryb srůstají v ocasní části v hemální oblouk (obr. 2-4). Žebra u ryb zesilují funkci *myosept*, přepážek a vazivových obalů segmentovaného svalstva trupu.



Obr. 2-10 Svaly ovládající břišní šupiny hadů
(podle Veselovského 1978)

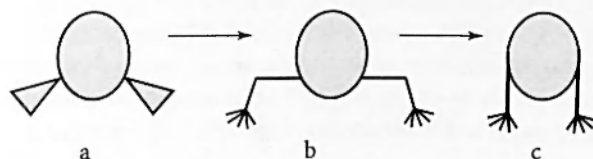
Žebra tetrapodů. Vývojově primitivní tetrapodi měli žebra na všech obratlích, včetně krční a ocasní páteře. Žebra se spolu s hrudní páteří a hrudní kostí podílejí na stavbě hrudního koše. Proto lze zaznamenat jejich největší rozvoj u suchozemských obratlovců zároveň s rozvojem dýchání. U žab jsou žebra krátká (příloha 4), nedosahují nikdy ke sternu. Vdechování vzduchu je zabezpečeno pohyby svalů dna spodiny ústní. Žebra ještěřky (*Draco volans*), která dokáže plachtit, jsou schopna rotace a odchlípení kožovité stěny od trupu. Naopak žebra želv jsou srostlá s dermálními plochými kostmi krunýře. Významnou roli mají žebra hadů. Slouží jako anatomické začátky svalů ovládající břišní šupiny při plazení (obr. 2-10). Žebra ptáků jsou plochá tenká a typická svým kaudálně vybiňajícím výběžkem (*processus uncinatus*), který se vždy opírá o kaudálně uložené žebro. Tato fixace napomáhá k celkové pevnosti ptačího hrudníku (příloha 7). Žebra v krční, bederní a ocasní páteři jsou u suchozemských obratlovců rudimentální a nefunkční. Embryonální původ žeber v jejich dorzální části je stejný jako původ obratlů, tedy chondrální, což znamená, že se zakládala jako chrupavka a postupně osifikovala. Zbytek žeber pochází z laterální části mezodermu trupu. Kostěná žebra jsou tedy chondrálního původu (Ruijin, 2000), ovšem abdominální žebra neboli *gastralía* krokodýlů (*Crocodylia*), ještěřů (*Sauria*) nebo hatérií (*Rhynchocephalia*) nejsou žebra v pravém slova smyslu, ale plochými kostmi dermálního původu. **Hrudní kost** (*sternum*). Sternum je kost typická pouze pro suchozemské obratlovce. Ve třídě obojživelníků se vyskytuje pouze u žab. Slouží zde jako místo pro anatomické začátky ventrální skupiny svalů pletence přední končetiny. U plazů je hrudní kost (na rozdíl od obojživelníků) spojena s ventrálními konci žeber. Sternum je nejmohutnější u létajících obratlovců. Je ploché a ventrálně z něho vystupuje hřeben (*crista sterni*) pro úpony létacích svalů. Bylo dobře vyvinuto i u pterosaurů (*Pterosauria*) mezi recentními obratlovci je typické pro ptáky (*Aves*) kromě nelétavých druhů a dále pro letouny (*Chiroptera*).

c) kostra ploutví, končetin a jejich pletenců

Hlavní body charakterizující přeměnu končetin obratlovců:

1) pohybovou funkci u bezčelistných zajišťovaly vlnivé pohyby trupu a nepárové ocasní ploutve v součinnosti s ploutevní lemy nebo výrůstky nevyztuženými kostrou, 2) u příčnoústých se vyvinuly párové ploutve k zajištění stabilizace při rychlém pohybu a byly vyztužené pojivovou kostrou, 3) ryby mají párové i nepárové ploutve vyztužené chrupavkou nebo kostí, 4) první suchozemští obratlovci se pohybovali vlnivými pohyby trupu a pomocí párových končetin, které postrádaly distální články končetin typické pro ostatní suchozemské obratlovce, 5) u suchozemských obratlovců došlo k velkým změnám ve stavbě končetí vlivem obsazování nik (létání, hrabání, šplhání, rychlý běh, druhotně aquatilní život), 6) uvedené změny poznamenaly zejména stavbu pletenců končetin a distálních článků

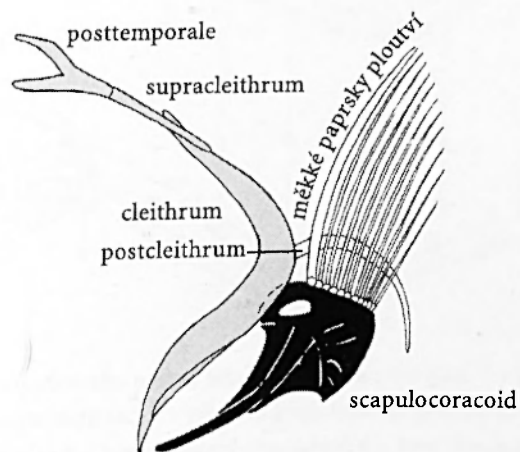
Vznik ploutví a párových končetin. Vymřelí bezčelistní (*Ostracodermi*) neměli vyvinuté párové ploutve. Souviselo to se způsobem života. Byli špatní plavci, obyvatelé dna živící se jako filtrátoři, měli těžké kostěné krunýře, postrádali plynové měchýře, jejich specifická váha byla tedy poměrně velká. Pro nepříteliš časté přemísťování ve volné vodě používali pouze ocasní ploutev. Pokud se vyskytovaly párové výrůstky na těle, nebyly vyztužené kostrou ploutví. Vznik párových ploutví souvisel až se zvyšováním aktivity při vyhledávání



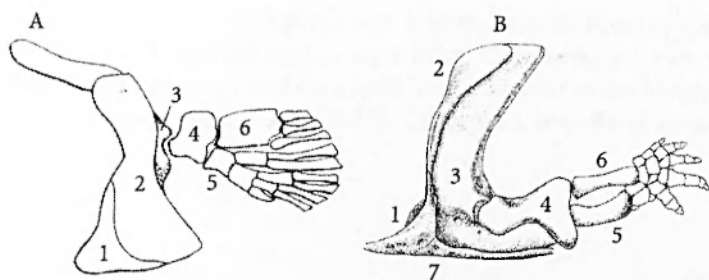
Obr. 2-11 Vývoj postavení předních končetin vzhledem k tělu:
a – ryby, b – obojživelníci a plazi, c – savci a dinosauři (orig.)

potravy nebo s přechodem ke dravému způsobu života.

Párové ploutve ryb jsou tvořeny kožními záhyby vyztuženými ohebnými ploutevními paprsky, které vybíhají z kostěných základů. U kostnatých ryb se měkké paprsky nazývají *lepidotrichia* a mají dermální základ (původem ze škáry) stejně jako šupiny. Paprsky ploutví paryb jsou tvořeny z kalcifikovaného pojiva, jsou tedy endochonrální. Nazývají se *ceratotrichia*. Párové ploutve mají funkci směrovou a stabilizační – zabráňují šroubovitému pohybu těla. Jejich pohybová funkce je omezená, jde spíše o udržování těla na místě nebo o změny polohy na krátkou vzdálenost. U ryb také zrychlují proudění vody za skřelemi. Hlavním pohybo-



Obr. 2-12 Pletenec lopatkového pásma kostnatých ryb (*Teleostei*) (podle Kenta 2002)



Obr. 2-13 Srovnání pletence přední končetiny:

A – laločoploutvé ryby (*Crossopterygii*), B – primitivního obojživelníka (*Amphibia*),

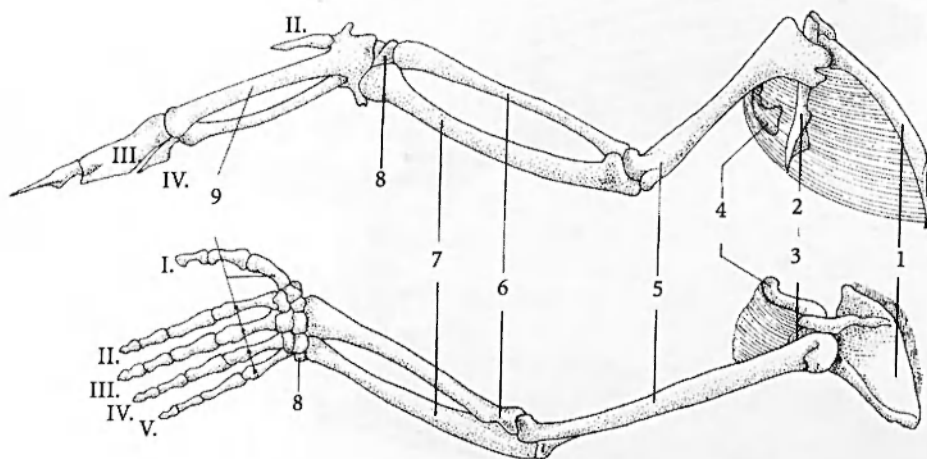
1 – *clavicula*, 2 – *cleithrum*, 3 – *scapula*, 4 – *humerus*,

5 – *ulna*, 6 – *radius*, 7 – *interclavicula*; kranální směr je vlevo

(podle Gregoryho 1923 z Romera 1977)

vým orgánem ryb je ocasní ploutev v součinnosti se svaly trupu. Ocasní, řitní a hřbetní ploutve vznikly rozpadem souvislého ploutevního lemu (*metapleury*), který známe například u kopinatce. Pro vývoj končetin tetrapodů jsou však podstatné pouze párové ploutve hrudní (prsni) a párové ploutve břišní. Dosud existovaly různé názory na původ ploutví a jejich vývojovou návaznost ke končetinám suchozemských obratlovců. V poslední době však bylo prokázáno několik faktů, které podporují pouze teorii *metapleurovou*. Ta se zakládá na předpokladu, že párové ploutve vznikly z původně souvislého ploutevního hřbetního a břišního lemu a kostěné základy se do nich vytvořily později. Důkazem pro ni jsou párové vmezežené trny u trno-ploutvých ryb (*Acanthodii*) a experimentální vyvolání růstu končetin v místě průběhu původní *metapleury* u embryí obojživelníků (Roček 2002).

Pletenec prsní ploutve a přední končetiny vytváří bázi pro připojení ploutví nebo přední končetiny tetrapodů k tělu. Je tvořen souborem kostí uvnitř tělní stěny za hlavou. *Cleithrum* je obloukovitá kost ryb umístěná za skřelovým otvorem ve svalstvu trupu a je spojena s týlní kostí lebky. Vzniká dermálně, není tedy stejného původu jako žaberní oblouky, i když je jim tvarově podobná (viz příloha 2). Původ této kosti lze



Obr. 2-14 Srovnání lopatkového pásma končetiny ptáka a člověka: 1 – lopatka (*scapula*),

2 – kost krkavčí (*os coracoideum*), 3 – výběžek kosti krkavčí (*processus coracoideus*),

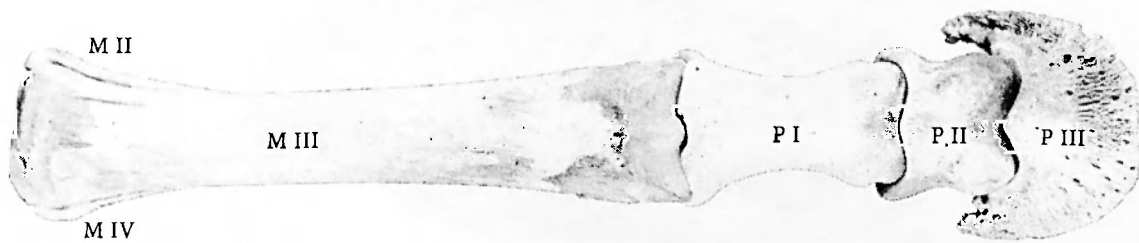
4 – kost klíční (*clavicula*), 5 – kost ramenní (*humerus*), 6 – kost vřetenní (*radius*),

7 – kost loketní (*ulna*), 8 – kosti zápěstní (*ossa carpalia*), 9 – kosti záprstní (*ossa*

metacarpalia), římské číslice udávají čísla prstů

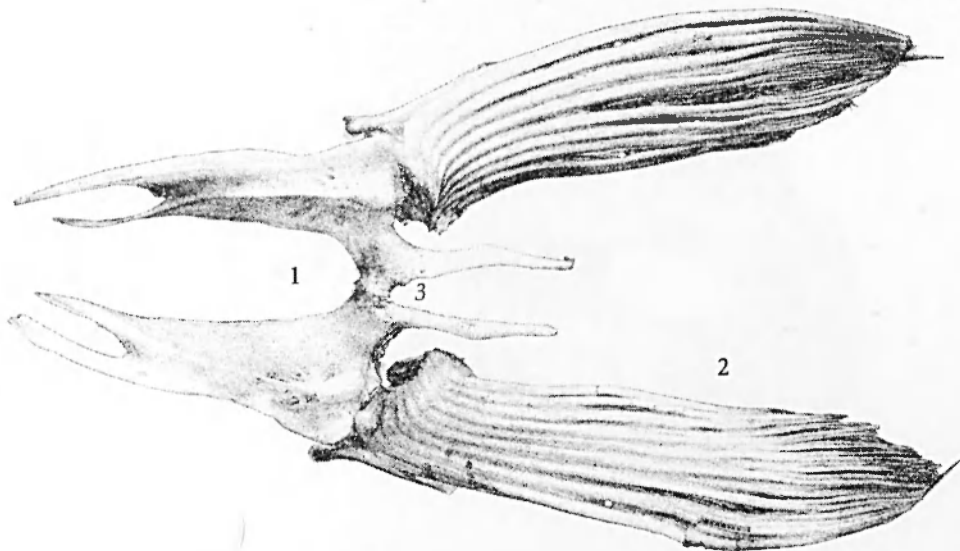
(podle Richardse 1991)

odvodit od části dermálních kostěných štítů prvohorních bezčelistných skupiny *Ostracodermi*. U této skupiny sloužily hlavové dermální štíty jako ochrana hlavy a srdce. U čelistnatých ryb vzniklo cleithrum tak, že se část těchto dermálních štítů zanořila hlouběji a spojila se s kostmi endochondrálního původu, lopatkou a kostí krkavčí (*scapula* a *coracoid*) (obr. 2-12 a 2-13). Coracoid a scapula se vyskytují i u paryb, kde však dermální kost cleithrum chybí.

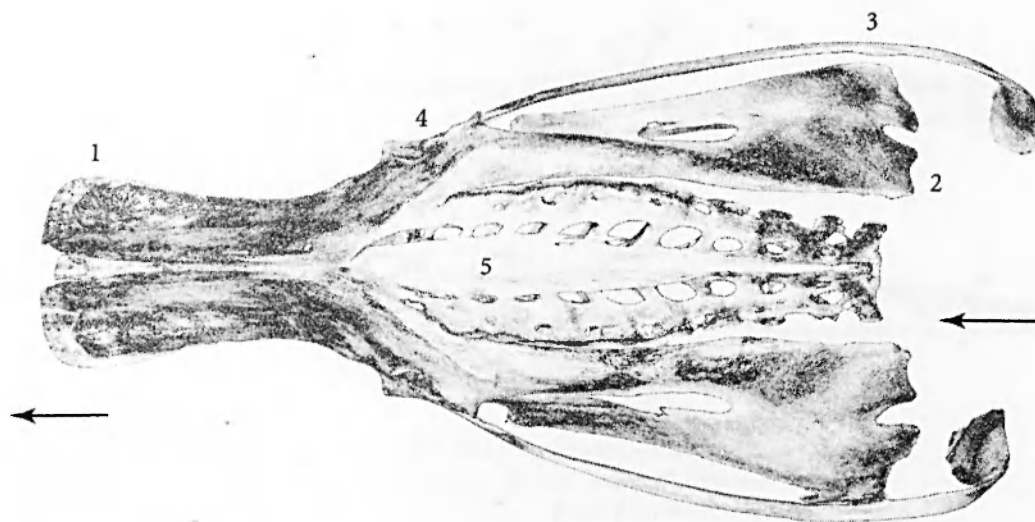


Obr. 2-15 Distální část přední kočety koně (*Equus caballus*), střední třetí prst:
M III – třetí *metacarpus*, po stranách jsou patrné zakrnělé metakarpy II a IV,
P I – první článek prstu, kost spěnková (*os compendale*),
P II – druhý článek prstu, kost korunová (*os coronale*),
P III – třetí článek prstu (*os ungulare*) (orig.)

U suchozemských obratlovců krkavčí kost (*os coracoideum*) a klíční kost (*clavicula*) spojují lopatku (*scapula*) s hrudní kostí (*sternum*). Tyto kosti jsou vyvinuty u obratlovců různou měrou. Cleithrum u tetrapodů v souvislosti se vznikem krku zaniklo. Zaniklo tím i spojení pletence ramenního a lebky. Fylogeneticky se však postupně více prosazuje jednodušší dermální klíční kost a kost krkavčí zůstává jako rudiment v podobě krkavčího výběžku na lopatce (*processus coracoideus*) pro úpony svalů přední končetiny. Klíční kost je u obratlovců vyvinuta tam, kde je vyžadován mnohostranný pohyb předních končetin (hrabání, létání, šplhání). Klíční kost je zakrnělá u psovitých a kočkovitých šelem. U kočkovitých šelem je tato adaptace výhodná, kvůli pružným dopadům při skocích z výšky. Zcela chybí u kopytníků. Ti ji vzhledem k pohybu končetin v jedné rovině nepotřebují. Kromě toho jim nepřítomnost klíční kosti zjednodušuje sklánění hlavy při pasení. Chybí rovněž kytovcům, u nichž je pohyb předních končetin srovnatelný s pohybem ploutví ryb. Lopatka (*scapula*)



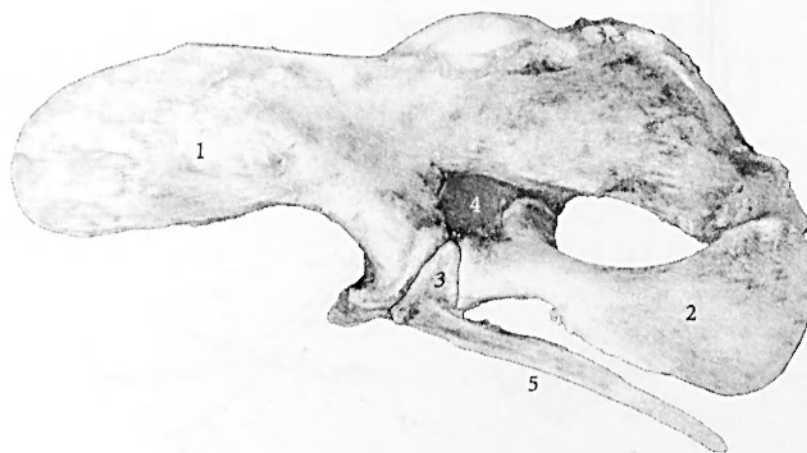
Obr. 2-16 Kostra pánevního pásma kostnatých ryb: kapr obecný (*Cyprinus carpio*):
1 – kosti pánevního pásma chondrálního původu, které jsou homologické pánevním kostem tetrapodů (*ischium* a *pubis*), 2 – paprsky břišních ploutví, 3 – symfýza párových kosti *pubis* (orig.)



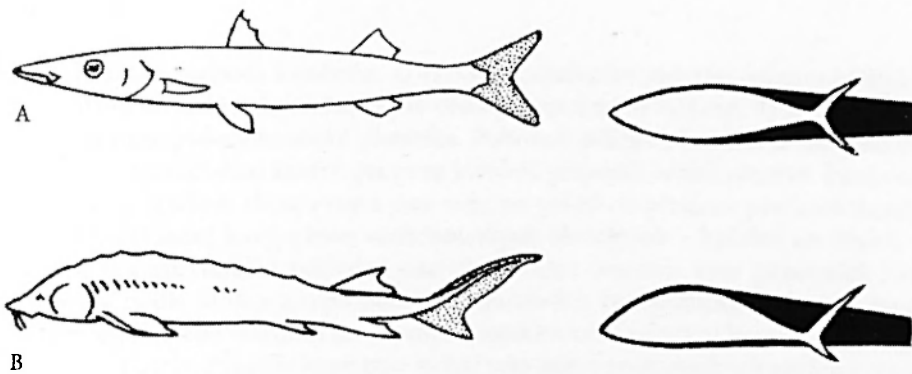
Obr. 2-17 Pánev ptáka: husa domácí (*Anser sp.*) dorzální pohled, šipkami je vyznačen kranální směr: 1 – kost kyčelní (*os ilium*), 2 – kost sedací (*os ischii*), 3 – výběžek stydké kosti (*parapubis*), 4 – kloubní jamka femuru (*acetabulum*), 5 – srůst křížových obratlů (*synsacrum*) (orig.)

je kost sloužící jako anatomický začátek svalů upínajících se na pažní kost (*humerus*). Žádná z kostí pletence ramenního, na rozdíl od pánevního pásma, není přímo připojena k obratlům. Spojení je zde zajištěno prostřednictvím lopatky, svalů a žeber.

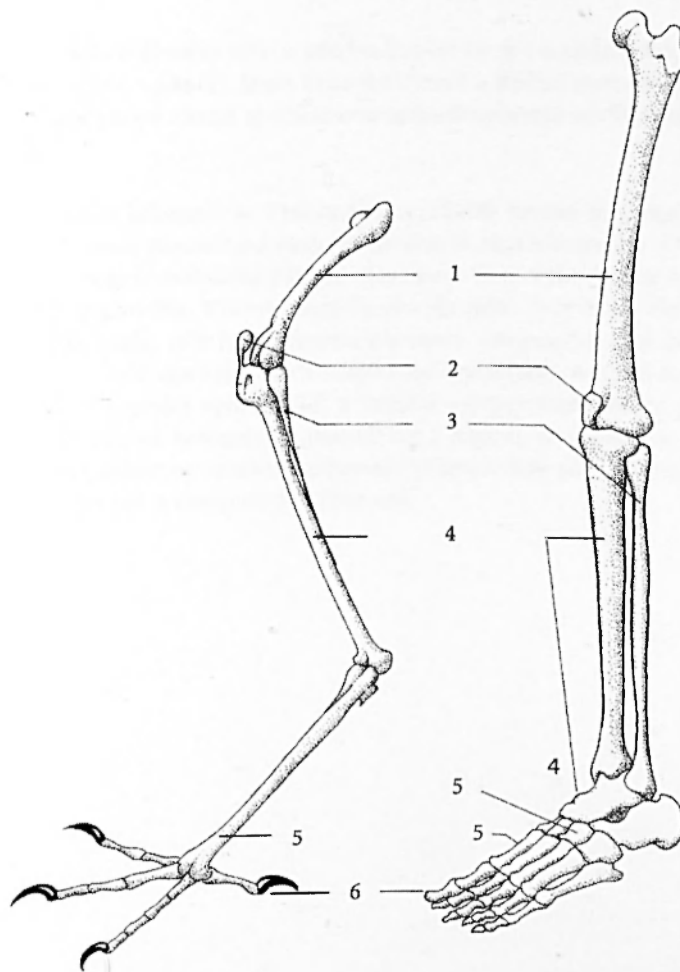
Kostra přední končetiny suchozemských obratlovců. Utváření končetin tetrapodů je závislé na způsobu života živočicha. Základní schéma končetiny obratlovců vzniklé z rybích ploutví byla pětiprstá přední či zadní končetina. Vlivem specializace k rychlému běhu, skákání, šplhání, hrabání, plachtění, letu, obraně nebo útoku dochází ke mnoha odchylkám. Základní typ přední končetiny suchozemského obratlovce má pět pásem. Ta v zásadě odpovídají paži (*humerus*), předloktí (*ulna, radius*), zápěstí (*carpus*), záprstí (*metacar-*



Obr. 2-18 Podíl pánevních kostí na tvorbě acetabula. Pět týdnů staré kuře kura domácího (*Gallus sp.*) před dokončením osifikace a srůstu kostí: 1 – kost kyčelní (*os ilium*), 2 – kost sedací (*os ischii*), 3 – kost stydká (*os pubis*), 4 – kyčelní kloubní jamka pro kloubní hlavici femuru (*acetabulum*), 5 – výběžek kosti stydké (*parapubis*) (orig.)



Obr. 2-19 A – homocerkní ploutev kostnaté ryby, cípala (*Mugil sp.*)
 B – heterocerkní ploutev jesetera (*Acipenser sp.*)
 (podle Alejeva 1976 a Heráně 1982)



Obr. 2-20 Srovnání kostí pánevní končetiny ptáků a savců:

1 – kost stehenní (*femur*), 2 – čéška (*patella*), 3 – kost lýtková (*fibula*), 4 – kost holenní (*tibia*)
 a proximální řada zánártních kostí (*tarsi*) člověka = *tibiotarsus* ptáka, 5 – distální řada zánártních kostí
 a nártní kosti (*tarsi a metatarsi*) = běhák ptáka (*tarsometatarsus*), 6 – prsty I-IV (V) (*digiti*)

(podle Richardse 1991)

pus) a článkům prstů (*phalangi*) (obr. 2-14). Na obrázcích lopatkového pletence devonské lalokoploutvé ryby rodu *Eustenopteron* (příbuzné latimerii) a primitivních suchozemských obratlovců je snadné najít příslušné homologie kostí (obr. 2-13).

Pletenec pánevní a stabilizace zadních končetin. U ryb se v pánevním pletenci (pásmu břišních ploutví) vyskytují jednoduché párové kostěné nebo chrupavčité destičky spojené symfýzou. Tyto se u ryb zakládají ze dvou elementů a nazývají se *puboischiadická* ploténka. Puboischiadická ploténka je uložena ve svalu trupu a nemá spojení s ostatními částmi kostry. Na ni se kloubně připojují břišní ploutve. Pánevní kosti během svého vzniku procházejí stadiem chrupavky a jsou tedy, na rozdíl od pletence předních končetin, vždy chondrálního původu. Tři základní kosti pánve suchozemských obratlovců – kyčelní (*os ilium*), sedací (*os ischii*) a stydká (*os pubis*) se embryonálně zakládají jako chondrální destičky. Tvar pánevních kostí suchozemských obratlovců se liší podle funkce a typu pohybu jednotlivých systematických skupin. Bipední savci mají ve srovnání se čtyřnohými nebo vodními savci proporcionálně větší pánevní kosti. Na kosti pánevního pásma se přenáší váha těla z páteře. Pánevní kosti také slouží jako místa anatomických začátků svalů zadních končetin a ocasu a jako mechanická ochrana pánevních orgánů. Kostí pánve se v kloubní jamce pro femur (*acetabulum*) stýkají švy. U ptáků nejsou výběžky párových stydkých kostí (*parabubes*) navzájem srostlé. Je to adaptace na průchod vajec pánví (obr. 2-17). V ptačí pánvi dochází naopak k mohutnému srůstu s bederní a křížovou páteří. Dochází tak ke zpevnění kostry pro úpony svalů určených k bipednímu pohybu. U bipedního savce – člověka jsou rovněž dobře vyvinuté pánevní kosti, zejména lopata kosti kyčelní, jako anatomický začátek hýžďových svalů, které umožňují stání na jedné noze a jednooporovou fázi chůze.

Kostra zadní končetiny. Podobné členění jako u přední končetiny je i u zadní, tedy z pěti úseků: stehenní kost (*femur*), holeň (*tibia* a *fibula*), kosti zánártní (*tarsi*) a nártní (*metatarsi*) a prsty (*digiti*). Největší rozdíly mezi jednotlivými pohybově různě specializovanými skupinami obratlovců jsou zejména v *distální* části končetiny (obr. 2-20).

Nepárové ploutve ryb (ocasní a hřbetní) se vyskytují v mediální rovině těla, mají za úkol udržovat směr pohybu a zabraňovat rotaci. Ocasní ploutev má však především funkci lokomoční. Ocasní ploutve rychle plovoucích ryb jsou uprostřed, v pokračování osy páteře, vykrojené. Toto vykrojení je adaptace snižující brzdivé účinky turbulence vody na povrchu těla. Vír totiž vzniká ve vykrojení, tedy až za tělem. U pomalu plovoucích ryb je vykrojení ocasní ploutve malé, někdy je dokonce ploutev v ose pokračování páteře nejdelší. Je-li ploutev asymetrická vně i uvnitř s delší dorzální částí (například u jesetera), nazývá se *heterocerkní* (obr. 2-19). Je-li vnější vykrojení měkkých paprsků symetrické, a vnitřní asymetrické tím, že poslední obratle směřují do horního laloku, ploutev se nazývá *homocerkní* (například u kapra). Je-li ploutev symetrická vně i uvnitř, nazývá se *difycerkní*. Difycerkní ploutev vznikla z původní heterocerkní přes homocerkní a získala symetrii vně i uvnitř. Vyskytuje se například u dvojdyšných (*Dipnoi*).

d) Kostra lebky

Hlavní změny, které lebka během fylogenetického vývoje od bezčelistných k savcům prodělala jsou tyto:

1) přeměna žaberních oblouků, vznik čelistí a sluchových kůstek, 2) expanze mozkovny rostrálním směrem, 3) rozvoj kostí ve spojitosti se žvýkacími svaly a vznik spánkových jam, 4) vznik druhotného patra, 5) vývoj ochranných pouzder okolo mozku a smyslových orgánů, 5) redukce počtu dermálních kostí

Původ jednotlivých kostí lebky je možno hledat v ve dvou topograficky odlišných základech – neurokraniu a viscerokraniu. Oba z těchto základů mají kosti chondrální i dermální.

Neurocranium

Neurální endocranium (*chondrocranium*)

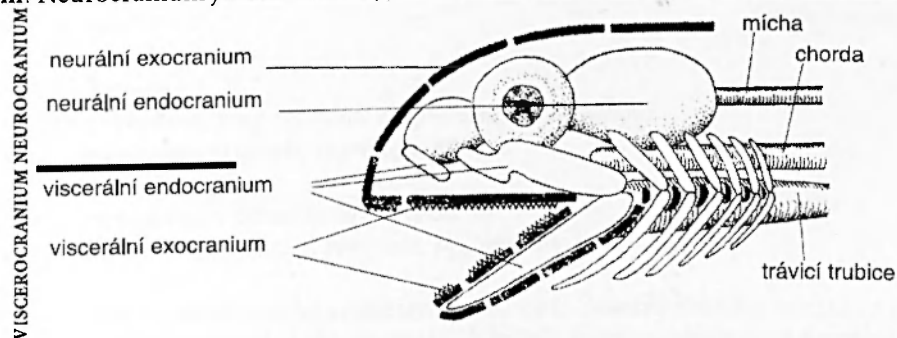
Neurální exocranium (*dermatocranium*)

Viscerocranium

Viscerální endocranium (*chondrocranium*)

Viscerální exocranium (*dermatocranium*)

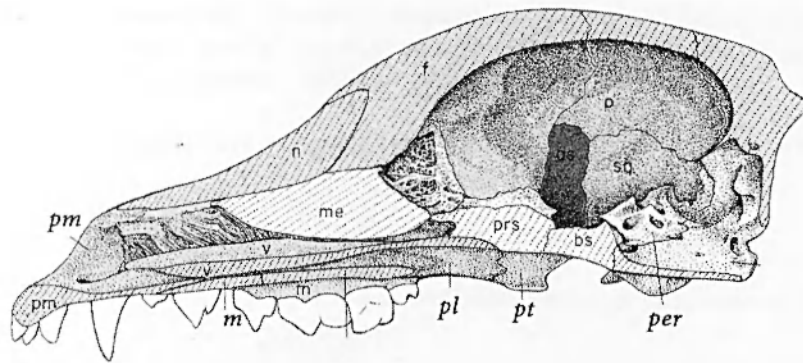
Neurokranium. Neurocranium je schránka kryjící mozek a párové smyslové orgány. Skládá se z kostí chon-



Obr. 2 – 21 Základní členění lebky obratlovce. Neurocranium chrání mozek, viscerocranium tvoří výztuhy žaberních štěrbin. Obě tyto části jsou tvořeny jednak vnitřními strukturami, vyvíjejícími se z vaziva přes chrupavku k terminálnímu stadiu, jímž je kost (nazývaná proto *chondrocranium* nebo podle své polohy *endocranium*), jednak vnějšími strukturami, vyvíjejícími se osifikací přímo z vaziva, tedy bez mezistadia chrupavky (*dermatocranium*, resp. *exocranium*). Viscerální endocranium vzniká kondenzací migrujících buněk neurální lišty, čichové a sluchové pouzdro invaginací epidermálních plakod, ostatní části lebky (včetně očního pouzdra) vznikají ze somitického mezodermu (*exocranium* je osifikace ve škáře, která je na lebce derivátem neurální lišty, týlní část lebky vzniká podobně jako obratle ze sklerotomu). Lebka je tedy funkčně, histologicky i embryonálně složitým útvarům (z Ročka 2002)

drálního původu (*endocranium*, *chondrocranium*) a z kostí dermálního původu (*exocranium*, *dermatocranium*). Neurální endocranium se u všech obratlovců embryonálně zakládá stejně. Vzniká z dvou párových chrupavek (*prechordální* a *parachordální*), jejichž názvy ukazují na jejich polohu vzhledem k rostrálnímu konci embryonální chordy. Laterálně vznikají tři chrupavčité kapsule, vpředu čichová, vzadu sluchová a mezi nimi zraková (obr. 2 – 21). Chrupavky se rozšiřují a splývají s čichovou kapsulí vpředu a se sluchovou kapsulí vzadu. Tím vzniká báze a stěny mozkovny. **Neurokranium bezčelistných** nemá tato chrupavčítá centra spojena, u **žraloků se chrupavčité neurokranium** sice zakládá stejně jako u všech ostatních obratlovců, ale je u nich tvořeno souvislou osifikací podle různých taxonů. Někde je chrupavka zachována po celý život (jeseter, bahník, kostlín). Kostí endokrania ryb jsou překryty dermálními kostmi. **Neurocranium u suchozemských obratlovců** je založeno na výše uvedených chondrálních základech a je doplněno mnoha krycími kostmi dermálního původu.

Základní komponenty neurokrania chondrálního původu



Obr. 2-22 Sagitální řez lebkou psa. Kostí znázorněné světle šedou barvou jsou kosti endochondrálního původu z neurokrania, tmavě šedá barva označuje kosti dermálního původu a černá (*as*) vzniká z *palatoquadrata*, je tedy viscerálního původu (viz též obr. 2-24).

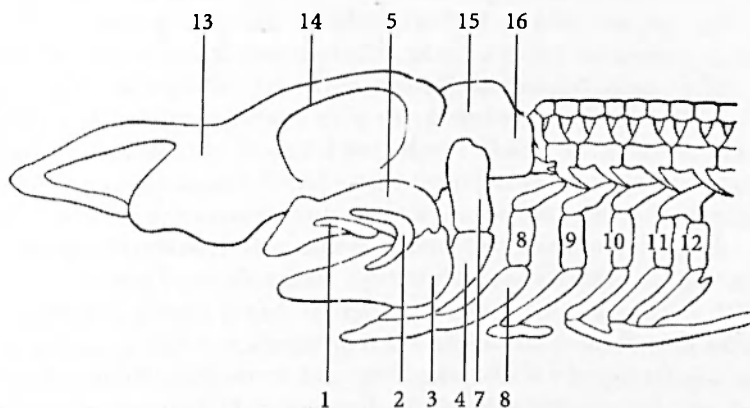
Zkratky: *as* – velké křídlo kosti klínové (*alisphenoid*), *bs* – kost klínová (*os basisphenoidale*), *f* – kost čelní (*os frontale*), *m* – horní čelist (*maxilla*), *me* – *os mesoethmoidale*, *n* – kost nosní (*os nasale*), *occ* – kost týlní (*os occipitale*), *p* – kost temenní (*os parietale*), *per* – *os perioticum* – u některých savců se podílí na stavbě kosti spánkové (*os temporale*), *pl* – kost patrová (*os palatinum*), *pm* – *praemaxilla*, *prs* – *os praesphenoidale*, *pt* – kost křídlová (*os pterygoideum*), *sq* – kost šupinová (*squamosum*) – tato kost u některých savců srůstá s několika okolními kostmi a vytváří kost spánkovou (*os temporale*), *v* – kost radličná (*vomer*) (podle Romera 1977)

1. čichová oblast – *os ethmoidale*
2. klínová oblast – *orbitosphenoid*, *praesphenoid*, *alisphenoid*, *basisphenoid*
3. oblast týlní – *basioccipitale*, *exooccipitale*, *supraoccipitale*

Základní komponenty neurokrania dermálního původu

1. kosti kryjící mozkovnu – *nasale*, *frontale*, *parietale*, *squamosum*

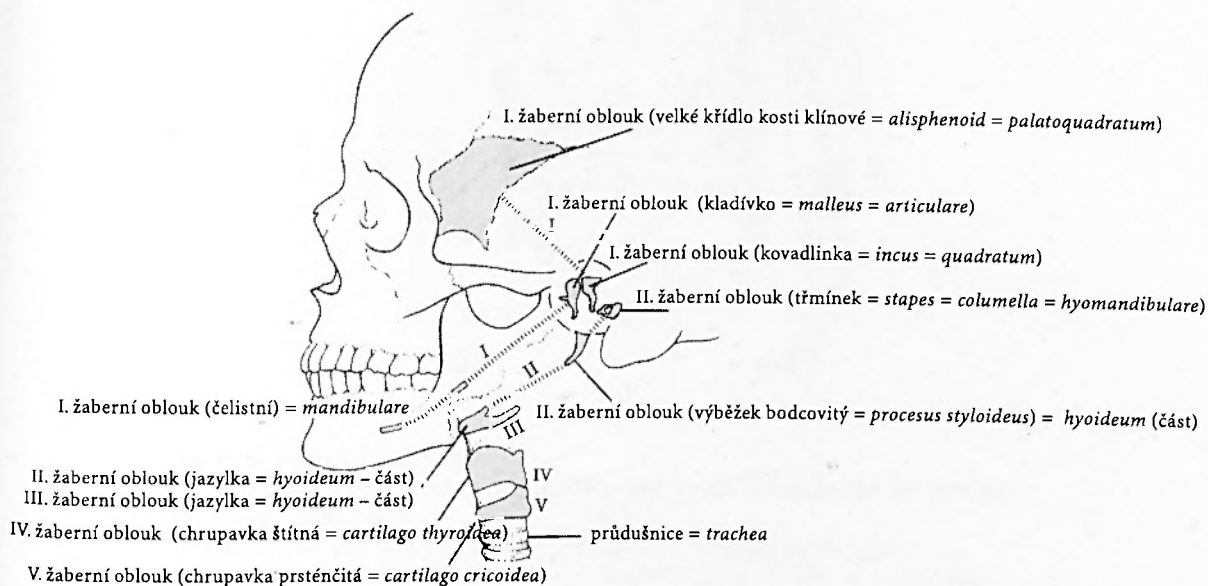
Viscerocranium (*splanchnocranium*) vzniká ze žaberních oblouků. Žaberní oblouky vznikají z neurální lišty (obr. 2-2). Neurální lišta je masa původně ektodermálních buněk, která se odděluje od neurální ploténky a v přední části embrya proudí ventrálním směrem. Přitom vytváří vazivové pruhy budoucího viscerálního skeletu – žaberních oblouků (Roček 87). Tato část viscerocrania vzniklá kalcifikací pojiva se nazývá **viscerální**



Obr. 2-23 Schéma lebky žraloka máčky (*Squalus sp.*): 1 a 2 – retní chrupavky, podpůrné chrupavky uložené před prvním (čelistním) obloukem, 3 – chrupavka dolní čelisti (*mandibulare*), 4 – *ceratohyale* = párový ventrálně uložený element druhého žaberního oblouku, 5 – patročtvercová chrupavka (*palatoquadratum*), dorzální párová chrupavka čelistního oblouku, 6 – první posthyoidní oblouk, 7 – *hyomandibulare*, 8, 9, 10, 11 a 12 – pět žaberních oblouků, 13 – čichová oblast lebky, 14 – očníce, 15 – sluchová oblast lebky, 16 – týlní oblast lebky (podle Klimova z Langa 1965)

endocranium (chondrocranium). Viscerocranium kopinatce je spojeno s filtrační funkcí při příjmu potravy. U obratlovců vyztužuje žaberní systém, upínají se na něj branchiální svaly, dává vznik čelistem, jazylkovému aparátu a dalším derivátům žaberních oblouků čelistnatců.

První žaberní oblouk (čelistní) dává vznik párové chrupavce, která dorzálně (ve své hřbetní části) vytváří

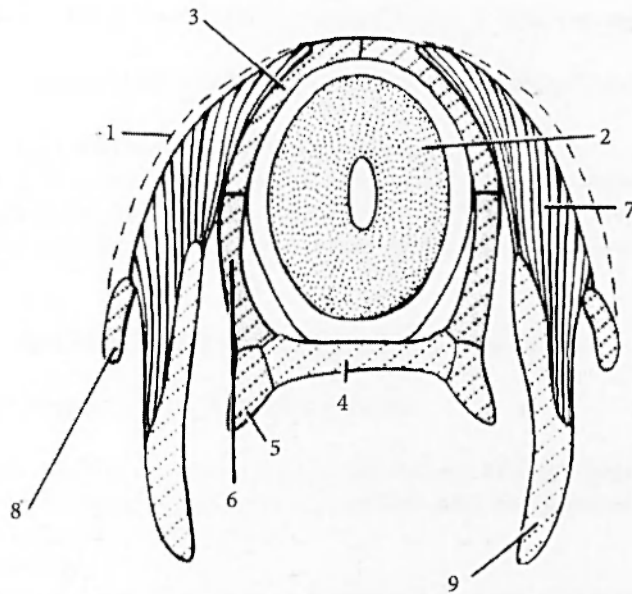


Obr. 2-24 Homologie žaberních oblouků na lidské lebce. Čísla žaberních oblouků jsou označena číslicemi I-V (podle Kenta 2001)

horní čelist. Tato chrupavka se nazývá *palatoquadratum*. Ventrální (břišní) část I. žaberního oblouku se přeměňuje v hlavní část spodní čelisti *mandibulare* (obr. 2-24). Horní čelist - *palatoquadratum*, vyskytující se mezi recentními obratlovců v dospělosti pouze u paryb (*Chondrichyes*), se během kmenového vývoje pevně nespojila s lebkou. Svou rostrální (přední) částí vytvořila u suchozemských obratlovců *epipterygoid*, jenž je součástí primárního patra savců. Příkladá se párově laterálně ke kosti klínové a nazývá se velká křídla kosti klínové (*alae majores*=*alisphenoid*). Kaudální (zadní) osifikovaná část *palatoquadrata* se nazývá kost čtvercová (*quadratum*). Ta slouží u obojživelníků, plazů a ptáků ke spojení dolní čelisti a lebky. Zvláštní význam má u hadů, u nichž je podlouhlá a umožňuje oddálení dolní čelisti od lebky a tím polykání relativně velké kořisti. Čtvercová kost (*quadratum*) se u savců změnila v druhou sluchovou kůstku - kovadlinku (*incus*). Tím pozbyla svou funkci ve spojení dolní čelisti s lebkou. Mezi tím došlo ke změně kůstky *articulare* v třetí sluchovou kůstku ve středoušní dutině - v kladívko (*malleus*). *Articulare* vznikla z dorzální části dolní čelisti. Zůstal po ní výběžek *processus articularis*, který je součástí čelistního kloubu.

Druhý žaberní oblouk (jazylkový). Dorzálně umístěná část jazylkového oblouku se nazývá *hyomandibulare*. U suchozemských živočichů se přeměnila v první sluchovou kůstku zvanou *columella*, která se funkčně vyskytuje u obojživelníků, plazů a ptáků. U savců se nazývá třmínek (*stapes*). Tato přeměna žaberních oblouků ve sluchové kůstky se zdá nepochopitelná, je však možno ji dobře zdůvodnit. Dorzální část druhého žaberního oblouku *hyomandibulare*, která dala vznik *columelle* je v bezprostřední blízkosti vnitřního ucha. U ryb a paryb se ve vodním prostředí přenášejí zvukové vlny do vnitřního ucha snadno kostmi lebky nebo Weberovým aparátem. U suchozemských obratlovců byla k tomuto přenosu „použita“ kost nejbližší vnitřnímu uchu - *hyomanibulare*. Ventrální část druhého žaberního oblouku - *ceratohyale*, má u ryb původní funkci - oporu žaber, u suchozemských obratlovců se podílí na stavbě části jazylkového aparátu.

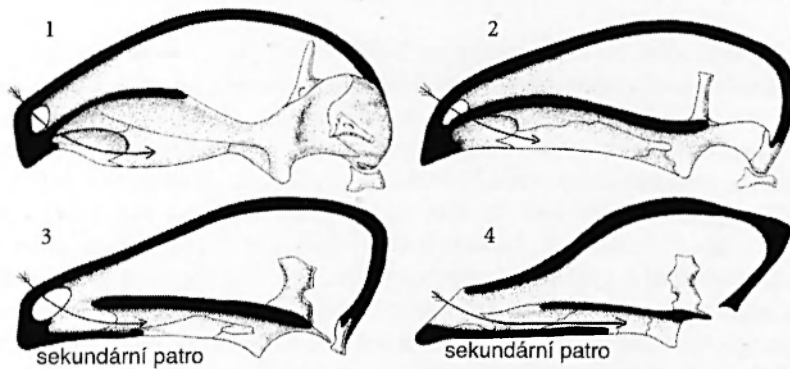
Třetí žaberní oblouk. Kostí tohoto oblouku jsou u suchozemských obratlovců rovněž podkladem pro stavbu jazylky (*hyoidea*). Na stavbě jazylky se tedy podílejí ventrální komponenty druhého a třetího žaberního oblouku. U ryb třetí žaberní oblouk podpírá žábry.



Obr. 2-25 Vznik spánkových jam:

Rozvoj žvýkacích svalů suchozemských obratlovců vedl ke vzniku spánkových jam; stav u recentních savců:

- 1 – průběh původní lebeční klenby, 2 – mozek, 3 – dermální kosti lebky,
 - 4 – *basisphenoid*, 5 – *pterygoid*, 6 – *alisphenoid*, 7 – spánkový sval *m. temporalis*,
 - 8 – jařmový oblouk, 9 – mandibula
- (podle Romera 1977)



Obr. 2-26 Vývoj sekundárního patra, sagitální řez lebkou:

- 1. primitivní plaz: choany ústí v rostrální části lebky, dýchací a trávicí cesty jsou spojeny;
- 2. therapsidní plaz (vývojová linie směřující k savcům);
- 3. vznik sekundárního patra u vývojově pokročilých plazů;
- 4. primární a sekundární patro savců, oddělení dýchacích a trávicích cest v lebce.

Šipka ukazuje směr proudění vdechovaného vzduchu

(podle Romera 1977)

Čtvrtý žaberní oblouk je u ryb rovněž funkční, nesoucí žábry. U savců se mění v chrupavku štítnou (*cartilago thyroidea*).

Pátý žaberní oblouk se u savců mění v hrtanovou chrupavku prstěnitou (*cartilago cricoidea*). Obr. 2–24.

Základní komponenty viscerokrania chondrálního původu:

1. kosti odvozené od prvního (čelistního oblouku): přední část *palatoquadrata* (*epipterygoid a alisphenoid*), zadní část *palatoquadrata* (*quadratum=incus=kovadlinka*), *mandibulare a z něho odvozené articulare*
2. kosti odvozené od druhého žaberního oblouku: *hyomandibulare=columella=třmínek*, *ceratohyale=jazyčka (část)*

Viscerální exocranium (dermatocranium) vzniká dermální osifikací škály.

Základní komponenty viscerokrania dermálního původu:

1. kosti primárního patra – radličná (*vomer*), patrová (*palatinum*), křídlová (*pterygoideum*)
2. dermální kosti horní čelisti – *praemaxilla*, horní čelist (*maxilla*), kost jařmová (*jugale*)
3. kosti kryjící žaberní prostor ryb – (*operkulum*)
4. kost spodní čelisti – (*dentale*)

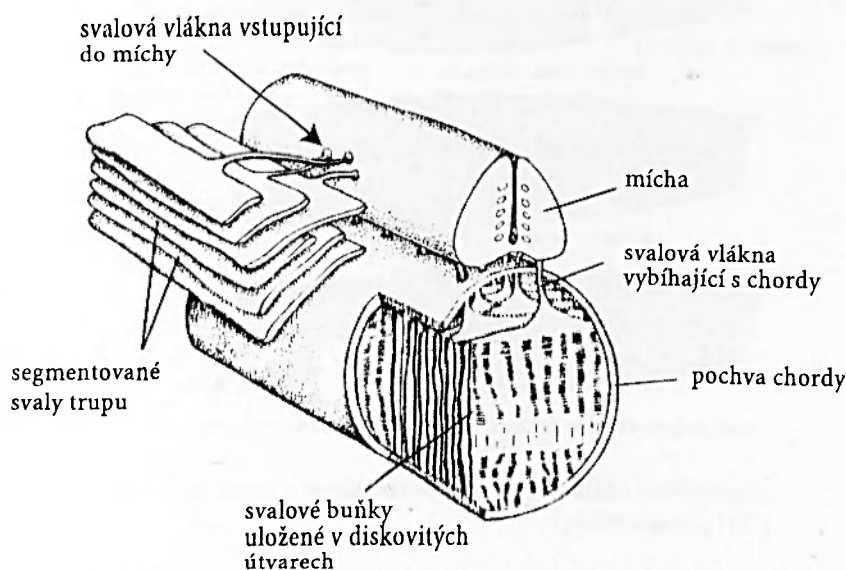
Dermatocranium. Pravděpodobný historický vznik dermatokrania (plochých lebečních kostí kožního – dermálního původu) lze odvodit od typu skupiny *Ostracodermi*. Zástupci této vymřelé skupiny bezčelistných měli ploché kosti vyvinuté v různé míře po celém těle. V hlavové části byly kostní štíty výrazně větší oproti drobným štítům na trupu. U recentních obratlovců se dermální kosti dermatokrania zakládají ze zárodečných mezenchymatických buněk uložených pod škálou, které postupně do škály vstupují.

Dermální lebeční kosti kryjí mozek a smyslové orgány tak, že v souvislém krytu zůstávají pouze otvory (nosní a oční) a u některých plazů otvor třetího oka (parietální orgán). Složitá stavba lebky tvořená z dermálních kostí, vyskytující se u vymřelých obojživelníků se u recentních obratlovců značně zjednodušila. U savců je zachována *praemaxilla*, *maxilla*, *nasale*, *frontale*, *parietale*, *jugale*, *squamosum a dentale*. V souvislosti se způsobem přijímání potravy u suchozemských obratlovců došlo ke zmohutnění žvýkacích svalů a vzniku místa pro jejich průběh a úpony. Například, mohutné svaly žvýkací *musculus masseter* a tzv. sval spánkový *m. temporalis* si vynutily ústup dermálních kostí na povrchu lebky. Tato skutečnost vedla u savců ke vzniku spánkové jámy a jařmového oblouku, pod kterým jsou tyto svaly uloženy. Uspořádání spánkových jam není u amniot jednotné a je významným kritériem pro systematické zařazení plazů a savců (obr. 2–25).

Významnou vývojovou změnou směřující od ryb k suchozemským obratlovcům je uspořádání patra ústní dutiny. Ryby nevedechují vodu nosem, ale ústním otvorem. Nosní jamky jsou vzhledem k ústní dutině slepé a slouží pouze jako čichový orgán. Kosti primárního patra tvoří strop hltanožaberní dutiny ryb a ústní dutiny nižších suchozemských obratlovců. U obojživelníků sice vstupují choany do ústní dutiny, ale hned v rostrální části lebky. Horní (primární) patro je u obratlovců kromě savců tvořeno několika nesrostlými kostmi dermálního původu. Jedinou kostí chondrálního původu na bázi lebky savců jsou křídla kosti klínové, což je jediný zbytek *palatoquadrata*, původní horní čelisti žraloků. U některých plazů existují náznaky sekundárního patra (želvy) a u krokodýlů se vyvinuly mezi kosti radličnou a maxillou dýchací otvory – choany ústící až v zadní části ústní dutiny. Tím vzniklo druhotné, kostěné patro stropu ústní dutiny. Je však typické až pro třídu savců (obr. 2–26). Druhotné patro a zadní vyústění choan do ústní dutiny se vyvinulo u suchozemských obratlovců v souvislosti s přijímáním potravy. Ta zůstává při žvýkání delší dobu v ústní dutině. Rostrální poloha choan by při žvýkání znemožňovala dýchání.

3.Svaly

Svalová tkáň obratlovců je tvořena morfologicky a histologicky odlišnými útvary. Z hlediska histologie a embryologie je možno svaly rozdělit na kosterní – příčně pruhované – vzniklé z *myotomů*, hladké – útrobní – vzniklé ze *splanchnopleury* a sval srdeční embryonálně založený jako svaly útrobní, tedy rovněž ze *splanchnopleury*. Z hlediska topografické anatomie se rozlišují svaly *axiální*, k nimž náleží kosterní svaly trupu, hlavy a ocasu. Svaly vodních strunatců se vyznačují zřetelným článkováním – *metamerií*, která se zakládá embryonálně. Metamerické uspořádání svalů umožňuje vlnivý pohyb trupu v součinnosti se strunou hřbetní nebo páteří. Metamerie přetrvává více nebo méně u všech tříd suchozemských obratlovců, hlavně v uspořádání hlubokých vrstev svalstva trupu. Původní metamerie trupu je přerušena v oblasti pletenců předních a zadních končetin a v oblasti žaber nebo krku (obr. 3–3). Druhou skupinou z hlediska topografické anatomie jsou svaly končetin – svaly *appendikulární*. Svaly vznikají ze stejného embryonálního základu jako kostra, tedy z mezodermy. V *somitech* (obr. 2–1) se mezoderm diferencuje na *myotom*, *sklerotom* a *dermatom*.

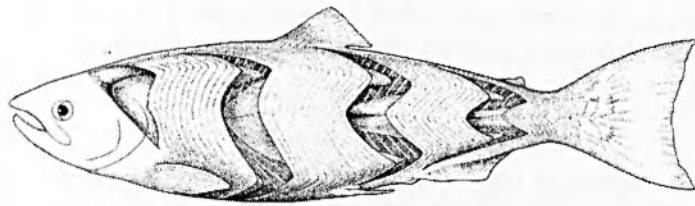


Obr. 3–1 Struna hřbetní kopinatce:

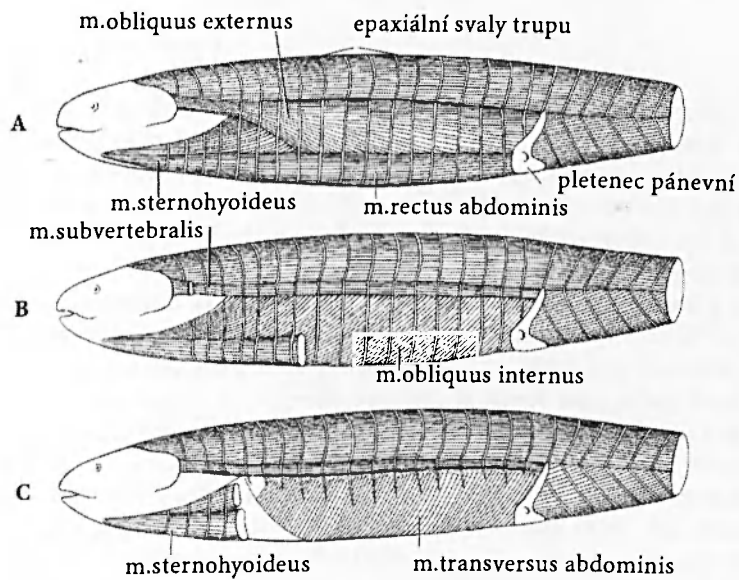
Ploténky pomalu stahujících se svalů jsou uzavřené v pochvě chordy. Jejich výběžky zasahují až do míchy. Segmentované svaly trupu kopinatce vysílají též svalová vlákna do míchy. Ke stimulaci svalů trupu a struny hřbetní dochází přímo podrážděním těchto vláken.
(podle Kardonga 2002)

Vývojové změny svalstva obratlovců:

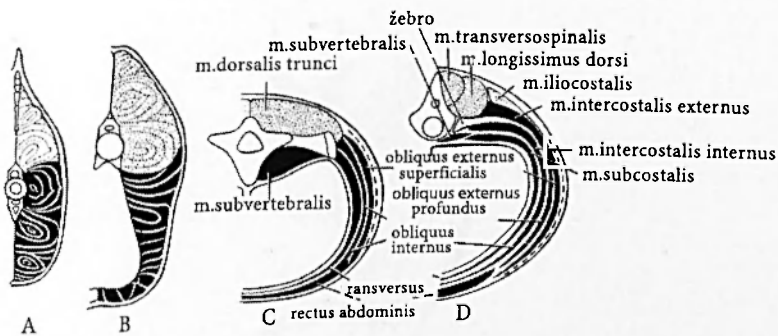
- (1) vznik epaxiálních a hypaxiálních svalů trupu a ocasu ryb, které u bezčelistných neexistují (obr. 3–2),
- (2) vznik svalů párových končetin, (3) redukce svalstva trupu ve prospěch končetin při přechodu na souš.
- (4) migrace orgánových základů (viz bránice), (5) fúze svalů – myotomů (například vznik přímého svalu břišního), (6) dělení svalů (například vznik žvýkacích svalů savců), (7) zvyšování počtu svalů a složitosti pohybu, (8) adaptace k létání, hrabání, skokům...



Obr. 3-2 Svaly trupu lososa uspořádané v myomerách
(podle Greena z Romera 1977)



Obr. 3-3 Laterální pohled na svaly trupu ocasatého obojživelníka
(podle Romera 1977)



Obr. 3-4 Srovnání frontálních řezů svalstvem některých obratlovců:
A - žralok trupová část těla, B - žralok ocasní část těla, C - ocasatý obojživelník,
D - ještěrka (podle Romera 1977)

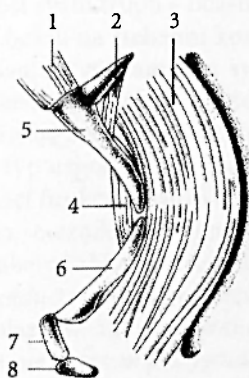
Pohyb těla kopinatce se děje vlněním těla, činností chordy a dorzálních svalů trupu. Ve struně hřbetní je uložena řada diskovitých útvarů obsahujících svalová vlákna podobné chemické povahy, jako je tomu u bezobratlých. Je to bílkovina *paramyosin*. Kontrakce těchto svalových vláken napomáhají zpevnění chordy během plavání a vlnění těla ovládaného svalstvem trupu. Svaly trupu jsou segmentované jako u ryb, ale nejsou členěné na dorzální a ventrální část (**obr. 3-1**).

Pohyb těla ryb.

Hlavní skupinou svalstva umožňující pohyb těla ryb je svalstvo trupu. Je tvořeno svalovými články – *myomerami*, které jsou od sebe navzájem odděleny *myosepty*. Myomery vytvářejí vzájemně navazující útvary v podobě dutých, do sebe zapadajících kuželů. Svalová vlákna v myomerech jsou na každé straně uspořádána v předozadním směru, což umožňuje střídavé kontrakce na obou stranách těla a tím vlnivý pohyb (**obr. 3-2**). Vlna impulzů z míšních nervů do svalů postupuje od hlavové části k ocasu, kde je pohyblivost největší, tedy ocasní část těla má hlavní hnací sílu. Párové ploutve ryb mají hlavně funkci stabilizační.

Pohyb těla suchozemských obratlovců.

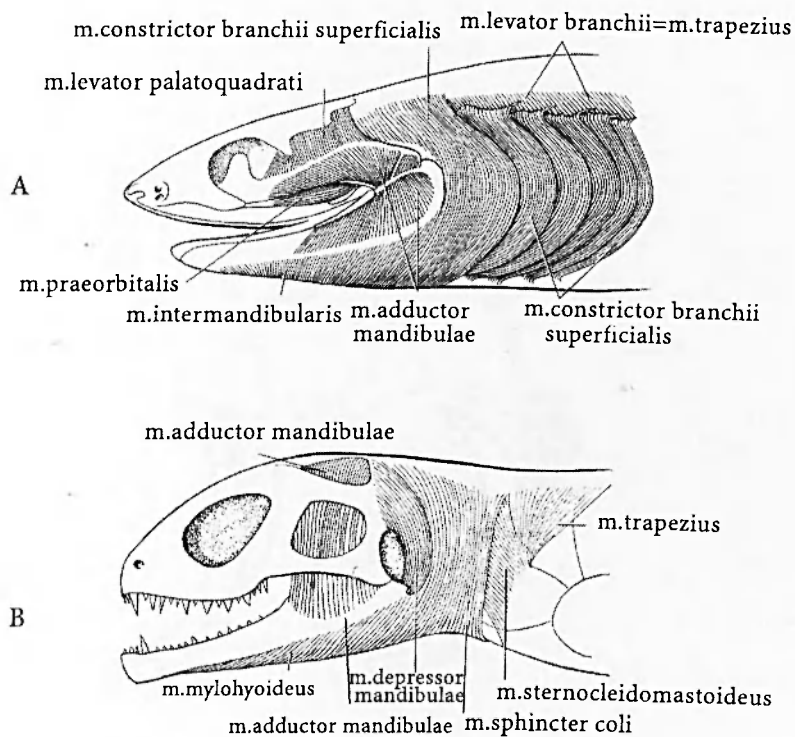
Svaly trupu. Svaly trupu jsou u tetrapodů vyvinuty v souladu se způsobem pohybu. Jejich mohutnost není relativně tak velká jako u ryb, protože jejich pohybovou funkci mají tendenci přebírat končetiny. Svaly trupu ocasatých obojživelníků zachovávají původní funkci při plazivém a vlnivém pohybu. Vývojovou novinkou u ocasatých obojživelníků je nová funkce *epaxiálních* svalů. Tyto svaly uložené nad rovinou příčných obratlových výběžků jsou u ocasatých obojživelníků (na rozdíl od ryb) schopné i dorzoventrálních pohybů páteře. Stavba epaxiálních svalů obojživelníků je velmi podobná stavbě u ryb včetně segmentace. Epaxiální svaly jsou tvořeny hlavně systémem krátkých svalů, které spojují sousední trnové a příčné výběžky obratlů a nazývají se *transversospinální systém*. Na hřbetní straně trupu podél páteře je po odstranění kůže a povrchové vrstvy svalů znatelná metamerie. *Hypaxiální* svaly (uložené pod rovinou příčných obratlových výběžků zvanou *septum horizontale* se u tetrapodů podílejí na stavbě tělní stěny, břicha a ocasu. U obojživelníků jsou spolu s degenerací žeber málo vyvinuty mezižební svaly. Jinak však ve svalech jejich trupu nacházíme mnoho homologií s ostatními suchozemskými obratlovcí (**obr. 3-3**). U plazů s výjimkou želv jsou mezižební svaly vyvinuty dobře v souvislosti s funkcí žeber. Vytvářejí samostatnou svalovou vrstvu hrudníku (**obr. 3-4**). Svaly trupu ptáků jsou kromě létacích svalů vyvinuty málo. Má to souvislost s dýchacími pohyby hrudníku, které jsou u ptáků omezené. Ventilaci plic napomáhají plicní vaky. Svaly trupu savců jsou vyvinuty velmi dobře, významně se totiž podílejí i na chůzi, běhu a skocích. Na břiše savců je možno často pozorovat původní svalovou metamerii. Například u kulturistů jsou na přímém břišním svalů zřetelné fúze myotomů a myosepta.



Obr. 3-5 Žaberní oblouk žraloka a činnost jeho svalstva:

1 – *m. levator*, 2 – *m. interarcualis*, 3 – *m. constrictor*, 4 – *m. adductor*, 5 – *epibranchii*, 6 – *ceratobranchiale*, 7 – *hypobranchiale*, 8 – *basibranchiale* (podle Romera 1977)

Bránice (*diaphragma*) pochází z embryonálního mezenchymu krční oblasti a slouží jako přepážka mezi hrudní a břišní dutinou. Vznikla pravděpodobně oddělením od přímého svalu břišního (*rectus abdominis*). Bránice je sval typický pouze pro savce, u ostatních obratlovců ve své typické podobě chybí. Nejde však jen o přepážku mezi hrudní a břišní dutinou, ale o významný dýchací sval. U vodních savců, kteří žijí stále ve vodě (kytovci, sirény) je bránice uložena v šikmé poloze. Proto tito savci nemohou na souši dýchat.



Obr. 3-6 Laterální pohled na branchiální svalsvo žraloka (A) a jejich deriváty u suchozemských obratlovců (B)

(podle Romera 1977)

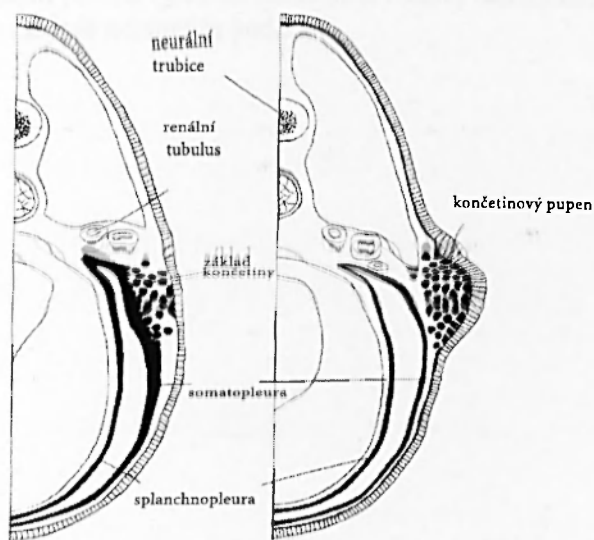
Svaly ocasu. U vodních obratlovců přecházejí svaly trupu beze změn až do ocasu s přerušením u kloaky nebo análního otvoru. Ocas vodních obratlovců slouží jako hlavní pohybový orgán. U suchozemských obratlovců je v oblasti pletence pánevního návaznost svalů trupu a ocasu přerušena, zejména ve ventrální části těla u svalů hypaxiálních. Sval přecházející z ocasu na stehenní kost *m. caudofemoralis* tvoří masitou část v okolí kloaky nebo análního otvoru. Tento sval je významným svalem podílejícím se na extenzi femuru, tedy pohybu stehenní kosti vzad. Patří však ke svalům zadní končetiny.

Svaly žaberních oblouků (branchiální svaly) a svaly od nich odvozené. Jejich topografické uspořádání je u různých taxonů velmi odlišné. Východí typ uspořádání se dá odvodit od typu žraloka. Jde o svaly žaberních oblouků a hlavy, které zabezpečují dýchací funkci a příjem a zpracování potravy. Tyto svaly patří do skupiny svalů příčně pruhovaných vzniklých z mezodermálních zárodečných základů (*myotomů*). U vodních čelistnatců ovládají tyto svaly čelisti a žaberní oblouky. Nejdůležitějším svalem žaberních oblouků z hlediska budoucího vývoje čelistních svalů je *m.adductor branchii*, který je možno vidět v původní podobě na obrázku (obr. 3-5) a v podobě žvýkacího svalu plazů *m.adductor mandibulae* na dalším obrázku (obr. 3-6). U savců se tento sval rozpadá na žvýkací svaly *m.masseter*, *m.pterygoideus* a *m.temporalis*. Jeho antagonistou je *m.depressor mandibulae*, který je modifikovaným svalem *m.interarcualis* žaberních oblouků (obr. 3-5). Jiným příkladem ztráty původní funkce ovládat žaberní oblouky jsou svaly ze skupiny zvedáčů žaberních oblouků (*m.levator branchii=m.trapezius*) (obr. 3-5) a (obr. 3-6).

Svaly hlavy jsou odvozeny především od svalů čelistního a jazylkového žaberního oblouku. Jde hlavně

o žvýkácké svaly a svaly mimické. Jejich homologie se svaly žaberních oblouků je prokázána na základě souhlasné inervace mozkovými nervy.

Svaly párových ploutví a končetin. Svaly párových ploutví a končetin vznikají z myotomů činností svalových pupenů (obr.3-7). Během přechodu k suchozemskému způsobu života prodělává svalstvo rozsáhlé adaptace. Jde o nejrozsáhlejší adaptace měkkých tkání v evoluci obratlovců. Adaptace spočívají ve zvyšování počtu svalů rozpadem jednotlivých funkčních skupin. Jde také o přibývání relativní hmotnosti svalů končetin a zdokonalování pohybových funkcí.

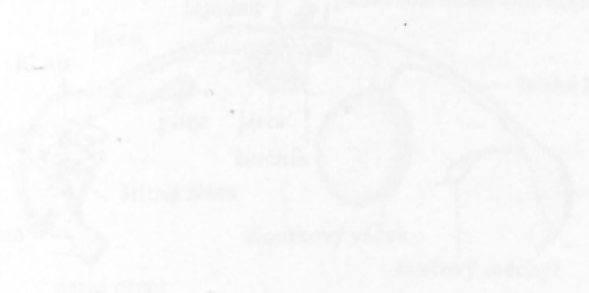


Obr. 3-7 Vznik končetinového pupenu na řezu zárodkem obojživelníka (podle Balinského 1975 z Ročka2002)

Svaly kůže. Jsou původem z dermatomu (obr.2-1), ale i z myotomů. Často na sebe navazují, takže bývá těžké říci, jaký je jejich původ. Ryby mají kůži srostlou se svaly. U tetrapodů je však kůže vůči svalům uloženým pod ní volná. U různých taxonů existují velice odlišné adaptace. Velmi významný podkožní sval sloužící pohybu u hadů je *m. costocutaneus*. Spojuje ventrální konce žeber s břišními šupinami. Stahem svalu se šupiny nadzvedají a při plazení umožňují lepší oporu k podložce. U savců se vyskytuje velký podkožní sval *m. cutaneus maximus* (též *panniculus carnosus*), který existuje v různých podobách a adaptacích. Tento podkožní sval je například u ježka nebo pásavců mohutný a umožňuje svinutí těla, u klokanů se podílí na stavbě břišního vaku. U různých řádů savců dochází k jeho redukci a modifikacím, jako jsou například podkožní svaly koňů. Svaly jako vzpřimovače ptačího peří nebo bodlin a chlupů jsou hladké svaly vznikající ve škáře a jsou inervované vegetativními nervy.

Elektrické orgány.

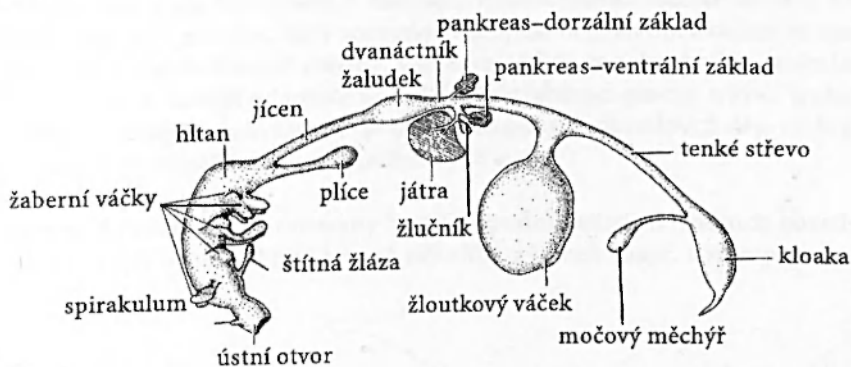
Činnost svalů je sama o sobě souborem elektrických a chemických jevů. Svaly některých zástupců přičnoustých a kostnatých ryb například parejnoka elektrického (*Torpedo marmorata*) a paúhoře elektrického (*Electrophorus electricus*) mají schopnost vytvářet a vydávat elektrické výboje. Elektrické orgány slouží nejen k omračování kořisti, ale i k orientaci pomocí elektrického pole v neprůhledné vodě. Elektrické orgány jsou mnohojaderná svalová vlákna, která tvoří diskovité útvary – *elektroplaxy*. Tyto články jsou mezi sebou odděleny rosolovitou hmotou a uzavřeny pojivovým pouzdem. Kladný a záporný pól se nachází na opačných pólech řady článků. Jde o stejný princip i podobu jakou mají Voltovy elektrické články. Uvolňování elektrické energie z článku se děje na základě nervových podnětů.



4. Trávicí soustava

Stavba trávicí soustavy jednotlivých taxonů odpovídá jejím funkcím: **příjmu a mechanickému zpracování potravy, trávení, vstřebávání a odvodu nepotřebných látek**. Potrava rozštěpená trávicími enzymy proniká v molekulární podobě výstelkou střeva do krve a do mízních cév. Jde o cukry, mastné kyseliny a aminokyseliny. Kromě toho se ze střeva vstřebávají i soli, voda a vitamíny. Konečné energetické zpracování a využití zpracované potravy - **zažívání** se děje v tělních buňkách mimo trávicí soustavu.

Trávicí soustava **vzniká z entodermu**. Vznik je zřejmý z popisu utváření druhotných úst typických pro skupinu *Deuterostomia* na obrázku (obr. 1-3) v 1. kapitole. Z něho vyplývá, že trávicí trubice je entodermální, ale její počáteční a koncová část pochází z ektodermu. Prvním oddílem trávicí soustavy jsou **ústa**, do kterých se u suchozemských obratlovců z horního patra otvírají **choany** sloužící k dýchání. Vlivem změn ve způsobu přijímání potravy se u savců vyvinulo **sekundární patro**, které v ústech odděluje trávicí a dýchací cesty. V dutině ústní je rovněž uložen **jazyk**, který je významný hlavně u suchozemských obratlovců a není homologický s jazykem vodních obratlovců. V dutině ústní se vyskytují **zuby**, jejichž funkce je zásadně odlišná u vodních a suchozemských obratlovců (uchofování - žvýkání). Dalším oddílem trávicí soustavy je **hltan**. Tato část trávicí trubice slouží k dýchací funkci, ale je i místem embryonálního vzniku několika dalších orgánů, například brzlíku nebo štítné žlázy. **Jícen** vytváří spojovací část mezi hltanem a žaludkem. **Žaludek** je typický pro živočichy, kteří nepřijímají potravu nepřetržitě. Probíhá v něm rozmělnění a částečně i trávení potravy. Chybí tedy hlavně u vodních obratlovců - filtrátorů. **Střevo** je hlavní částí trávicí trubice, vzniká z entodermu, ale na jeho stavbě se podílí i hladké svaly a pojivo. Probíhá zde trávení a vstřebávání. **Konečník** vzniká z ektodermu. Pokud se spojují vývody močové a pohlavní s vývody trávicí soustavy, nazývá se společný ektodermální vývod **kloaka**. Trávicí soustava má několik vývojově i funkčně spjatých přídatných orgánů zvětšujících vstřebávací plochu - **pylorické přívěsky a spirální řasu** a přídatné žlázy - **slinné žlázy, játra a slinivku břišní**.

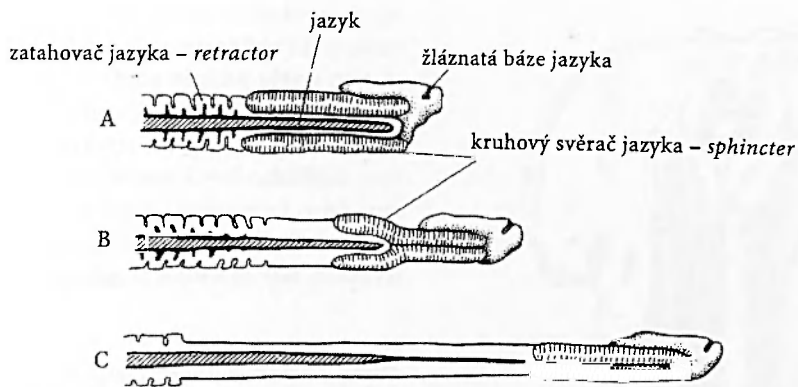


Obr. 4-1 Schéma trávicí soustavy a jejích derivátů u embrya amniot (podle Turnera 1976 z Romera 1977)

Hlavní vývojové změny, které prodělala trávicí soustava během kmenového vývoje :

(1) přechod od filtračního způsobu přijímání potravy, (2) zvětšování ústní dutiny, (3) zvětšování vstřebávací plochy střeva, (4) vznik čelistí, zubů a žaludku, (5) vznik a zdokonalování činnosti přídatných žláz v souvislosti s příjmem potravy (játra, slinivka břišní), (6) vznik choan spojených s ústní dutinou, (7) křížení dýchacích cest a trávicích cest, dýchací soustava se dostává na ventrální stranu těla, (8) vznik druhotného patra

Trávicí trubice kopinatce. U taxonů patřících mezi filtrátory (pláštěnci a kopinatci) hraje významnou roli Proděravělý hltan (*faryngotremie*). Hltanožaberní vak vypouští vodu do atriové dutiny a potrava se posunuje po ventrální straně hltanu do střeva. Pohyb potravy umožňuje *endostyl*. Je tvořen *hypobranchiální rýhou*, což



Obr. 4-2 Činnost jazyka chameleona závislá na kontrakci svěrače, který jazyk vytlačuje:

A - jazyk v klidové fázi

B - pozice na počátku vyvrstvení

C - jazyk při vyvrstvení

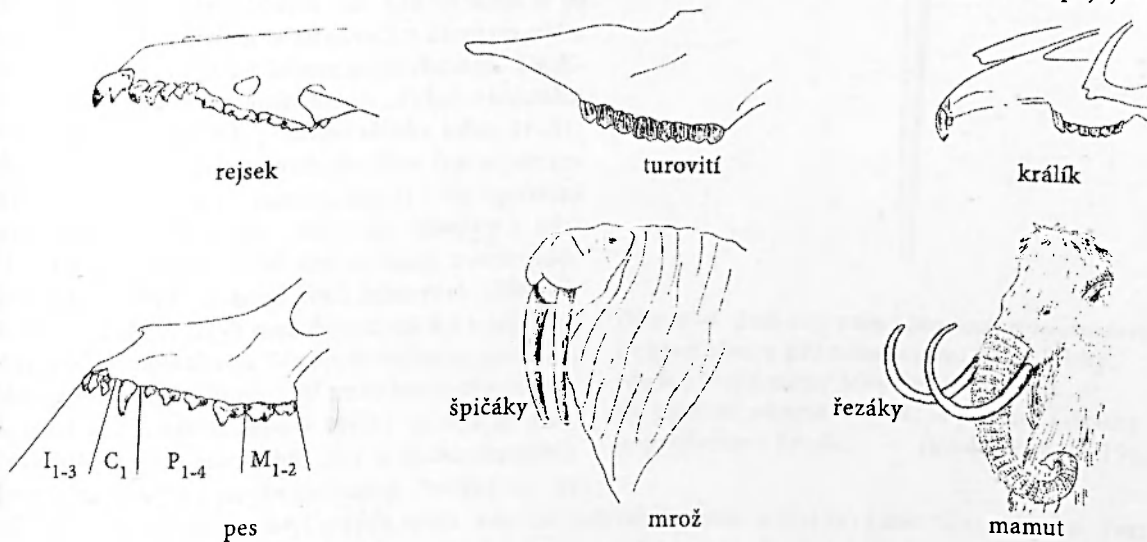
(podle Kardonga 2002)

je obrvená a žláznatá rýha na dně hltanu, která dopravuje částice spleené potravy obloukovitými rýhami z ventrální části hltanu do dorzálně uložené *epibranchiální rýhy* a dále do žaludku (obr. 1-2). Toto zařízení zajišťuje separaci vody určené k dýchání a potravy. Jednoduché střevo je tvořeno jednou vrstvou buněk.

Bezčelistní. (Mihulovci - mihule, sliznatky). Začátek jejich ústní dutiny je tvořen ozubeným přísavným kruhovitým terčem, který má chrupavčitý základ. Ústa mihulí jsou opatřena pístovitým jazykem, který vytváří podtlak nutný k přísátí na tělo hostitele. Jazyk bezčelistných není homologický s jazykem suchozemských živočichů. Střevo kruhoustých je jednoduché, vstřebávací plochu však zvětšuje spirální řasa.

Čelistnatí (*Gnathostomata*) mají sice společné základní členění trávicí trubice na ústa, hltan, jícn, žaludek, tenké střevo, tlusté střevo a řitní otvor, ale v souvislosti se způsobem života a celkovou stavbou těla můžeme pozorovat v rámci tohoto taxonu značné rozdíly. Všeobecně platí, že ryby mají ve srovnání se suchozemskými obratlovci kratší střevo a častější adaptace ke zvětšení vstřebávací plochy trávicí trubice, například pylorické přívěsky. Zvětšení prostoru pro trávení se u suchozemských obratlovců děje větší členitostí vnitřního povrchu trávicí trubice v podobě klků a prodloužením střeva.

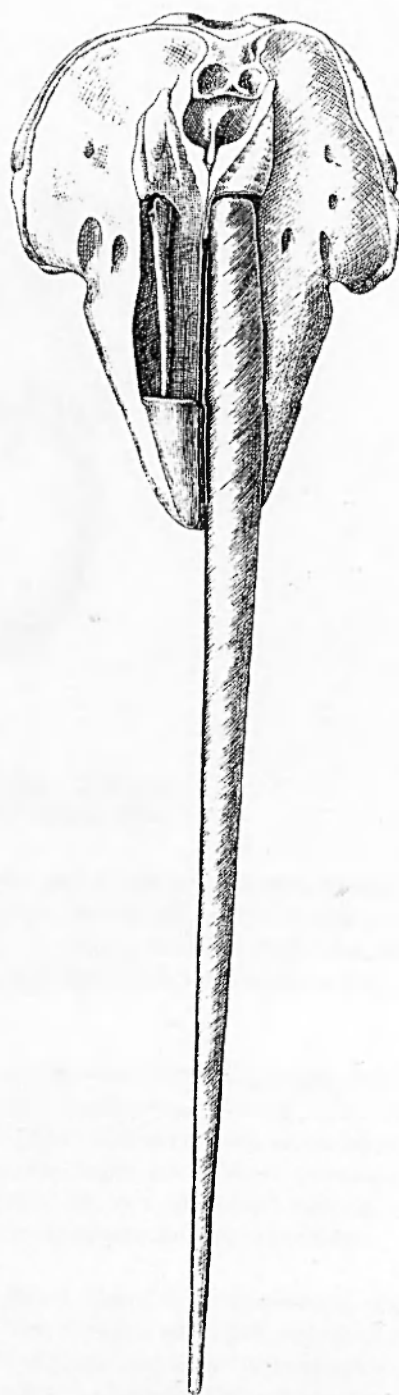
Ústa (*or*) čelistnatých obratlovců jsou omezeny horní a spodní čelistí. U vodních obratlovců se v rostrální části hlavy nacházejí vnější nozdry, které kromě několika výjimek (např. *Crossopterygii*) nespojují vnější



Obr. 4-3 Příklady adaptací zubů v souvislosti s potravní specializací (podle Kenta 2001)

prostředí s dutinou ústní. Slouží pouze k čichové funkci. U suchozemských obratlovců jsou nozdry již spojeny s ústní dutinou. U obojživelníků a většiny plazů ústí do dutiny ústní v rostrální části primárního patra v podobě tzv. choan. U suchozemských obratlovců se postupně vyvinulo kostěné sekundární patro, které odděluje nosní dutinu od dutiny a ústí do trávicí trubice až v hltanu. Tato adaptace je spojená se způsobem přijímání potravy. Umožňuje současně dýchat a rozmělnovat potravu žvýkáním (obr. 2–26).

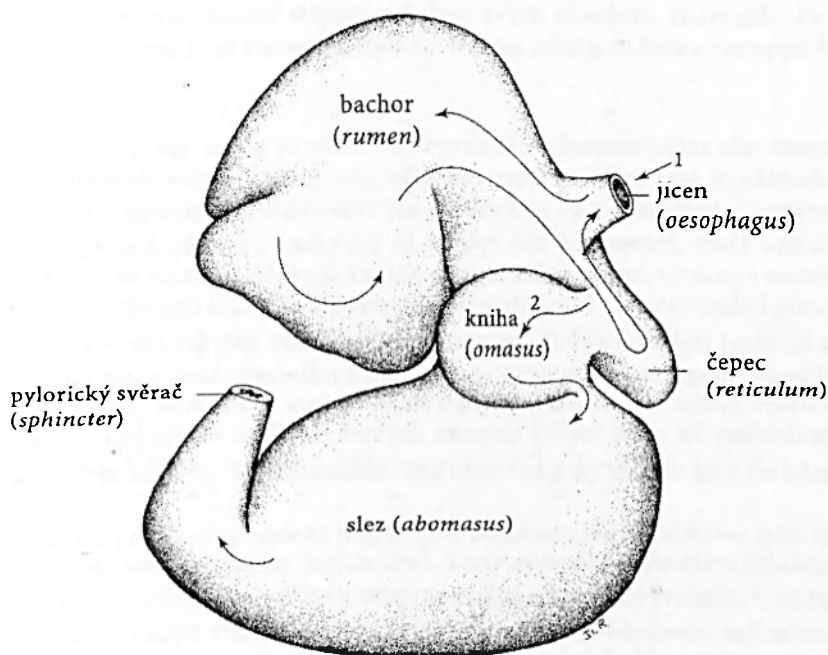
Zuby obratlovců jsou z hlediska vývoje homologické šupinám plakoidního typu, které se vyskytují u žraloků. Embryonální základ zubní hmoty dentinu je mezoderm, avšak základ skloviny je ektodermální. Zuby obratlovců patří mezi orgány, které prodělaly u všech skupin obratlovců mnoho změn a jsou na základě potravní specializace velmi různorodé. Zuby, které jsou k čelistem připojeny vazivem na vnitřní straně se nazývají *pleurodontní* (příloha 1), na jejich horní hraně (akrodonální). Typ zubů uložených v zubních jamkách se nazývá *alveolární* a je typický pro savce. Během vývoje různých potravních specializací, zejména u suchozemských obratlovců, se zuby rozlišily i tvarem a vznikl *heterodontní* chrup, u kterého se jednotlivé zuby nazývají řezáky (*incisivi*), špičáky (*canini*), třenové zuby (*praemolares*) a stoličky (*molares*) (obr. 4–3).



Obr. 4–4 Zub narvala (*Monodon monoceros*)
Pohled shora při odstranění části lebky.
Jde o přeměněný levý řezák samců.
Na opačné straně čelisti je patrný i druhý
neprořezaný řezák (podle Peyera 1963)

Hltan (pharynx) Hltan slouží u vodních i suchozemských obratlovců v dospělosti jako průchod dýchacích a trávicích cest. Z hlediska individuálního i kmenového vývoje je však velmi důležitý nejen pro trávicí soustavu. Mezi ústní dutinou a hltanem se nachází přechod mezi embryonálním ektodermálním stomodeem a entodermálním začátkem trávicí trubice. Je to v souvislosti s již uvedeným vznikem druhotných úst. Kromě toho se ve stěnách hltanu zakládají žaberní váčky, které po styku s ektodermem dávají vznik žaberním štěrbinám. Dalšími deriváty hltanu jsou spirakulum – základ středoušní dutiny, štítná žláza, brzlík, příštítná tělíska (obr. 11–3).

Jazyk (lingua). U mnoha vodních obratlovců se vyskytuje jazyk, který však není svalnatý. Slouží k zachycování potravy, někdy má dokonce i zubovité výběžky k udržení kořisti. Je uložen na dně dutiny ústní a jeho podkladem jsou chrupavky nebo kosti žaberních oblouků. Tento tzv. primární jazyk není homologický s jazykem suchozemských obratlovců. U ryb ve vodním prostředí má hlavně přidržovací funkci. U mihulovců slouží jako píst k přísání k hostiteli nebo k vrtání do těla hostitele či odumřelých těl živočichů. Ani u suchozemských obratlovců není vývoj jazyka jednotný. Podílejí se na něm složky branchiálních jazykových svalů odvozených od druhého a třetího žaberního oblouku. Tvar a přírůstok jazyka je u obratlovců velmi variabilní, má mnoho tvarů a funkcí: lepkavý a vymrštitelný jazyk obojživelníků nebo chameleóna (obr. 4–2), rozeklaný jazyk hadů (souvislost s Jakobsonovým orgánem), šípo-



Obr. 4-5 Žaludek přežvýkavců (tur domácí):
1 – cesta nenatrávené potravy, 2 – cesta přežvýkané tráveniny
(podle Kenta 2001)

vitý jazyk se zpětnými háčky u ptáků, vysouvací jazyk u datlovitých ptáků (získávání hmyzu hluboko v dřevě stromů), trubicovitý jazyk u kolibříků (sání nektaru), přirostlý jazyk u velryb (filtrace planktonu proti kostici v horní čelisti), lepkavý, 60 cm dlouhý jazyk mravenečníka (získávání potravy z dutin). Jazyk však velmi často slouží i k jiným účelům, které nesouvisí s trávicí funkcí: drsný jazyk kočkovitých šelem (pěče o srst), termoregulace psovitých šelem, řeč.

Jícen (oesophagus) vytváří spojení mezi hltanem a žaludkem. Je vystlán řasinkovým epitelem produkujícím sliz nutný pro posun potravy. Na konci jícnu ryb je svěrač zamezující vniknutí vody do žaludku. Stavba žaludku a jícnu u ryb je velmi podobná a přechod je neznatelný. V rámci tříd obratlovců se nacházejí mnohé odchylky, což platí především pro savce. U ptáků je součástí jícnu vole (*ingluvies*). Je dobře vyvinuté zejména u zrnožravých ptáků. Slouží k ukládání potravy a k přípravě k trávení tím, že v něm obsah bobtná, u měkkozobých (*Columbiformes*) se ve voleti z vnitřní výstelky vytváří kašovitá hmota ke krmení mláďat.

Žaludek (gaster) se vytváří u většiny obratlovců jako rozšíření střeva. Slouží k promíchávání, dočasnému uchování potravy a k jejímu částečnému chemickému štěpení. Není vyvinut u nižších obratlovců – filtrátorů, kde je příjem potravy časově souvislý a není nutné její skladování (například u kopinatce). Rovněž není vyvinut u kruhoústých, kde je potrava také přijímána souvisle a je již dostatečně zpracována v ústech. Chybí i u těch druhů ryb, které nepolykají velké kusy potravy. Pokud žaludek u obratlovců existuje, má ke svému zvětšení objemu většinou zakřivený tvar, například u ryb, nebo tvar doutníkovitý, například u plazů. Žláznatý žaludek sov nebo dravců zabezpečuje chemické štěpení bílkovin a rozklad kostí v potravě. U zrnožravých ptáků v něm bobtná potrava. Žvýkáci žaludek ptáků je vystlán rohovitou hmotou a jeho stěny jsou tvořeny mohutnou svalovinou. V něm je možno nalézt mnoho drobných kamének. Ty slouží k rozmělnění potravy a funkčně nahrazují zuby, které ptákům chybí. Tímto způsobem se potrava zpracovává blíže těžišti těla, což je vzhledem ke stavbě těla ptáků velmi důležité. Vysoce specializovaným typem žaludku je žaludek přežvýkavců (kráva, jelen, ovce). Vznikl pro příjem a postupné zpracování většího množství potravy. Pro příjem slouží nejobemnější část bachor (*rumen*), který je v jícnové části spojen s čepcem (*reticulum*). Vnitřní stěny čepce připomínají včelí buňky. Tam žijí celulolytické bakterie. Při průchodu potravy z jícnu do bacho-

ru dochází ke styku s těmito symbiotickými bakteriemi a jejich přenosu do bachoru. Celulolytické bakterie jsou pro přežvýkavce významné kromě štěpení celulózy svým obsahem vitamínů. Po vyvržení natrávené hmoty do úst a přežvýkání prochází trávenina dalšími dvěma oddíly žaludku zvanými kniha (*omasus*) a slez (*abomasus*) (obr. 4–5).

Tenké střevo (*intestinum tenue*) ryb a paryb se ve srovnání suchozemskými obratlovci liší. U paryb a některých ryb (např. u jeseterů nebo bichirů) se v něm vyvinula spirální řasa (*typhlosolis*). Útvary funkčně odpovídající spirální řase jsou *pylorické přívěsky* (za pylorickou částí žaludku). U některých ryb, například okounovitých, se pylorických přívěsků vyskytují až stovky. Jde o adaptaci, která umožňuje trávicím enzymům působit na větší ploše, než to poskytuje krátké střevo. Zároveň je zvětšena i vstřebávací plocha střeva bez jeho prodloužení. To, že spirální řasa a pylorické přívěsky plní stejnou funkci potvrzuje skutečnost, že se u paryb nebo ryb nikdy nevyskytují obě adaptace současně. Počáteční částí tenkého střeva je dvanáctník (*duodenum*), do kterého ústí vývody žlučníku a pankreatu. S výjimkou ocasatých obojživelníků a červorů je tenké střevo suchozemských obratlovců vinuté. Ještěři, ptáci a savci mají střevo vystláno drobnými prstovitými výběžky – klky a mikrokly (*villi*), do kterých vstupují krevní cévy, jež vstřebávají rozštěpené cukry a aminokyseliny a lymfatické cévy, které odvádějí neutrální tuky do větších žil a do jater.

Tlusté střevo (*intestinum crassum*) je typické pouze pro suchozemské obratlovce. Jeho funkcí je zkvašování zbytků potravy a resorpce vody, případně jiných látek, které se nevstřebaly dříve (glukóza). Je tvořeno menším počtem kliček než tenké střevo a vytváří vzestupný, příčný a sestupný tračník. V místě přechodu tenkého a tlustého střeva se nachází slepé střevo, které je typické pro ptáky, hlodavce, zajícovce, primáty a některé další savce. U některých herbivorních savců (např. koala nebo lenochod) probíhá v tlustém střevu kvašení celulózy na jednoduché cukry, které tam mohou být ještě vstřebány. Pro zkvašování má tedy podobnou funkci jako bachor přežvýkavců. U koaly a lenochoda probíhá vyprazdňování střeva ve větších intervalech (u lenochoda 1 x za týden), což napomáhá k jejich utajení před predátory.

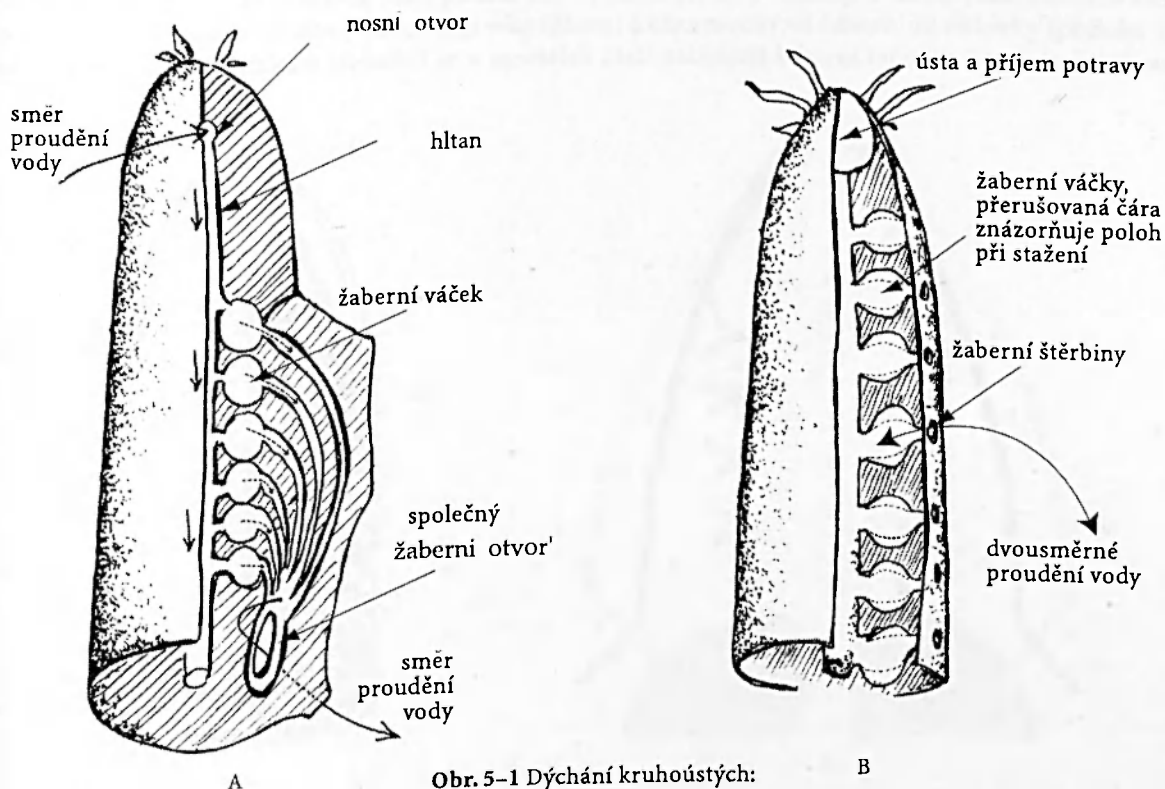
Konečník (*rectum*). Invaginací embryonálního ektodermu vzniká koncová část trávicí trubice zvaná *proctodeum*, která se podílí na stavbě konečníku a kloaky. U většiny ryb se vývody trávicí a močopohlavní vyskytují odděleně. Společný vývod – kloaka se zakládá pouze embryonálně, pak se oba vývody oddělují přepážkou. Kloaka se v dospělosti vyskytuje u paryb (*Elasmobranchii*), obojživelníků (*Amphibia*), plazů (*Reptilia*), ptáků (*Aves*) a vejcorodých savců (*Monotremata*).

5. Dýchací soustava

Dýchací soustava zajišťuje výměnu plynů mezi krví a vodním nebo vzdušným prostředím. Výměna plynů v žábrech, plicích nebo v kůži se nazývá **vnější dýchání**. **Vnitřní dýchání** je proces probíhající ve tkáních, jde o předávání kyslíku buňkám. Proto došlo k funkčnímu **spojení dýchací a cévní soustavy**. Výměna dýchacích plynů pouhou difúzí tkáněmi by byla velmi pomalá. Výměna kyslíku a oxidu uhličitého probíhá pomocí rozdílu **parciálních tlaků** v krvi a vnějším prostředí. Dýchací soustava má i funkci vylučovací. Dýcháním se odvádí oxid uhličitý. Mořské ryby mají v žábrech žlázy, které napomáhají udržovat **stálost vnitřního prostředí** tím, že zbavují tělo solí, jež do těla ryby jako hypotonického prostředí stále pronikají. Ryby vylučují žábry i produkty látkové přeměny bílkovin. Dýchacími orgány vodních obratlovců jsou **žábry** a na výměně plynů se podílí částečně i **kůže**, některé ryby mají další adaptace sloužící k dýchání z nichž nejvýznamější jsou **plicní vaky** dvojdyšných. **Žábry** vznikly jako řada váčků, vychlípených z prvostřeva. Na stavbě žaber se po prolovení žaberních štěrbin podílí i mezoderm a ektoderm. **Plice** vznikají jako ventrální vychlípenina střeva, jsou tedy entodermálního původu. Plice mají mnoho typů přídatných dýchacích orgánů.

Hlavní změny, které dýchací ústrojí prodělalo během kmenového vývoje:

(1) vznik prokrveného žaberního epitelu z entodermu proděravělého hltanu, (2) vznik součinnosti dýchací a cévní soustavy k urychlení výměny plynů, (3) zdokonalení dýchacích pohybů žaberního aparátu a zvýšení průtoku vody žábry, (4) zvětšování vstřebávací plochy žaber pro výměnu dýchacích plynů, (5) vznik pomocných dýchacích orgánů ryb, například plicních vaků dvojdyšných ryb k vyrovnávání kyslíkového deficitu, (6) vznik plicního dýchání a zvětšení podílu kožního dýchání u obojživelníků, (7) vznik přídatných dýchacích ústrojí suchozemských obratlovců (kožní dýchání, anální dýchání želv, vzdušné vaky ptáků), (8) adaptace ke zvětšování plochy pro výměnu plynů a užití kyslíku (zmnožení plicních kapilár nebo adaptace ke zvětšování plochy pro výměnu plynů a užití kyslíku)



Obr. 5-1 Dýchání kruhoustých:

A - sliznatka

B - mihule

(podle Deana, z Romera 1977, upraveno)

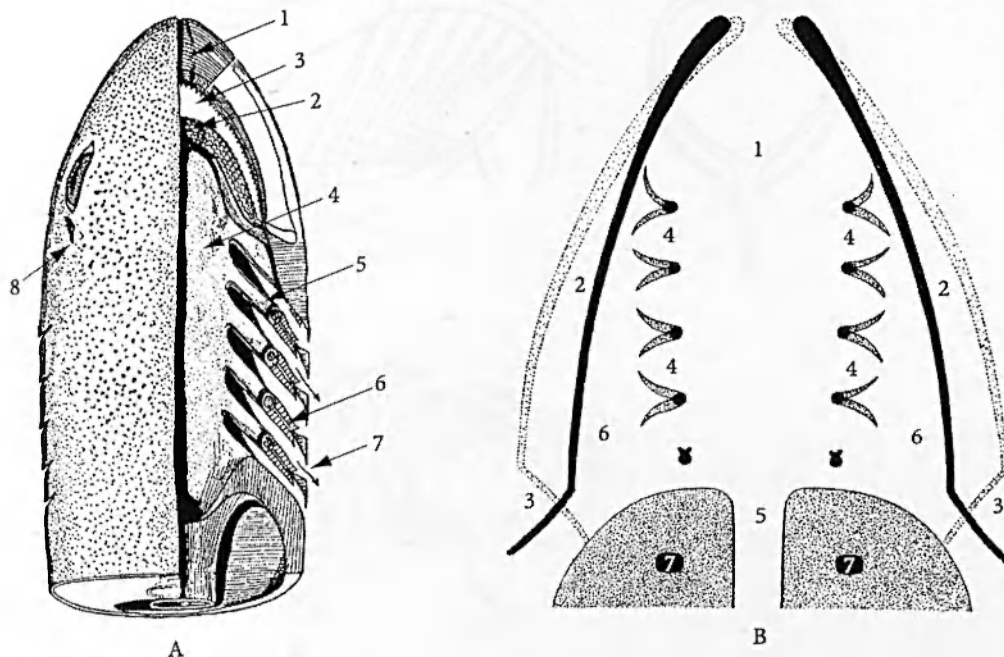
tace červených krvinek)

Bezlebeční. Dýchání kopinatce probíhá výhradně povrchem těla. Ústní nálevka a proděravělý žaberní koš mají sice cévní zásobení, ale vzhledem k převažující trávicí funkci této části těla tam dochází ke kyslíkovému deficitu. Příjem kyslíku z vody touto cestou je nemožný. Proto probíhá výměna dýchacích plynů na povrchu těla pouze na principu rozdílů parciálních tlaků dýchacích plynů v krvi a vnějším prostředí. Povrch těla kopinatce to dobře umožňuje. Ve způsobu dýchání kopinatce je možno hledat analogii s dýcháním suchozemských máloštětinatých kroužkoců.

Dýchání bezčelistných (obr. 5-1). Žábry bezčelistných leží v žaberních váčcích na vnitřní straně žaberních oblouků a jsou entodermálního původu. U *sliznatek (Myxini)* se voda k žaberním váčkům dostává nepárovým nosním otvorem a hltanem. Vhánění vody do žaberních váčků se děje jejich pulzací. Po předání kyslíku pokračuje voda odvodními kanálky do jediného společného žaberního otvoru, jenž se prolamuje ve větší vzdálenosti od ústního otvoru. Toto zařízení vzniklo jako adaptace na parazitický způsob života, kdy jsou ústa zavrtána do tkání hostitele.

Dýchání mihulí (*Petromyzones*) je odlišné. Nosní otvor této skupiny je nepárový (u larev párový), slepý do ústní dutiny neotevřený váček. Voda je k žaberním váčkům nasávána buď ústy, při přísátí na hostitele žaberními štěrbinami a těmi je opět vyvrhována. V žaberních štěrbinách jsou uloženy chlopně, které fungují jako dvojcestný ventil (Kent 2002). Stavba a funkční přizpůsobení dýchacího aparátu mihulí vznikly rovněž v souvislosti s parazitickým způsobem života.

Dýchání paryb je založeno na činnosti žaber, které jsou (na rozdíl od stavu u kruhoústých) uloženy vně žaberních oblouků mají relativně větší plochu pro výměnu plynů a vznikají z ektodermu. Žaberní štěrbiny jsou od sebe navzájem odděleny žaberními přepážkami a chrupavčitými žaberními oblouky (příloha 1). Na žaberních obloucích žraloků (*Selachii*) se v mediální části nacházejí žaberní tyčinky, které mají ochrannou



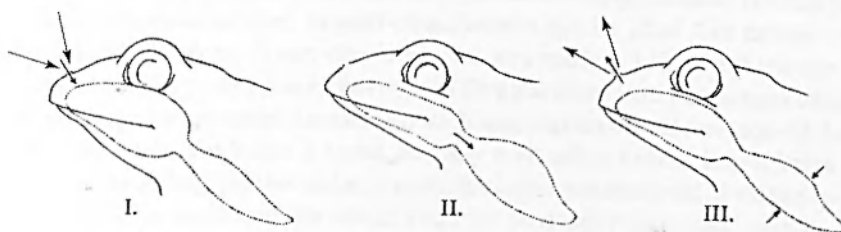
Obr. 5-2

A - dýchání paryb: 1 - horní čelist, 2 - dolní čelist, 3 - ústa, 4 - hltan, 5 - řez žaberním obloukem, 6 - žaberní septum a žábry, 7 - žaberní štěrbinu, 8 - spirakulum

B - dýchání ryb: 1 - ústní dutina, 2 - poloha skřelí při vypuzování vody, 3 - poloha skřelí při nasávání vody, 4 - žábry, 5 - střevo, 6 - ožaberní prostor, 7 - tělní dutina (coelom)

(podle Romera 1977 a Langa 1965)

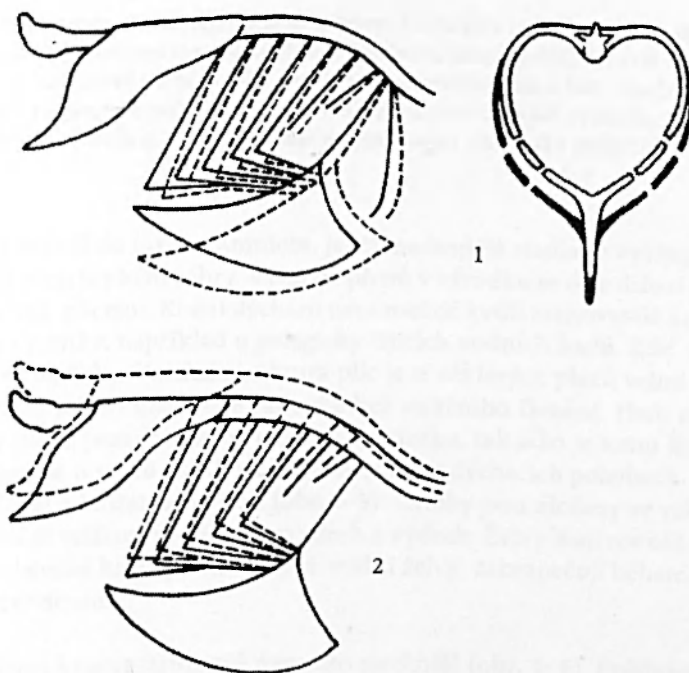
funkci. Z oblouků odstupují laterálně žaberní přepážky a na nich jsou uloženy žábry. Voda, která u žraloků a rejnoků (*Batoidei*) přichází ústním otvorem, vychází žaberními štěrbinami zpět do okolního prostředí. Žábry jsou tvořeny prokrveným a zřaseným epitelem, čímž je zvětšena plocha pro výměnu dýchacích plynů. Vlastní oksylichování se děje na principu rozdílu parciálního tlaku kyslíku v krvi a ve vodě. Odkysličená krev, která přichází do žaber má parciální tlak kyslíku podstatně nižší, proto může kyslík z vody snadno přecházet do krve. Proudění vody okolo žaber probíhá prostřednictvím činnosti svalů žaberních oblouků, které rozšiřují a zmenšují hltanový prostor a voda je nasávána ústy a spirakulem. Tvzení, že žraloci musí stále plavat, aby se voda dostala k žábrům je tedy zastaralé. Žraloci byli totiž mnohokrát pozorováni v klidu, v němž setrvali několik hodin (Hennemann 2001). Neustálý pohyb žraloků probíhá hlavně pro zabezpečení proudu vody do čichových jamek. Chiméry (*Holocephali*) mají jen 4 funkční oblouky (na rozdíl od většiny žraloků,



Obr. 5-3 Mechanismus dýchání žáby:

- I. vdech: ústní dutina je rozšířena, vzduch do ní vniká otevřenými nozdrami
- II. vhánění vzduchu do plic: nozdry se uzavřou, dno dutiny ústní s jazykem jsou zvednuté a tím je prostor v ústní dutině zmenšen
- III. výdech: stěny plic se smrští a vzduch vychází otevřenými nozdrami

(podle Langa 1965)



Obr. 5-4 Schéma dýchacích pohybů ptáků:

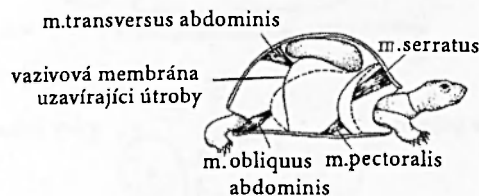
- 1 - při sezení na větvi probíhá vdech gravitací hrudní kosti a výdech činností mezižeberních svalů
- 2 - plovoucí pták zvedá hřbetní část hrudníku

(čárkovaně je vyznačen stav při vdechu)

(podle Veselovského 2002)

kde jich je 5) a jejich žaberní šterbiny jsou kryty kožní chlopní, která připomíná operkulum ryb.

Zásadní rozdíl v uspořádání **dýchací soustavy u ryb** a paryb spočívá v ožaberním prostoru. U ryb je krytý skřelemi. Skřelovým otvorem odtéká voda z těla ven (obr. 5-2). U ryb se vyskytují 4 funkční kostěné žaberní oblouky. Ryby mají mezi žaberními oblouky jen krátké přepážky. V teplém klimatu a hlavně ve stojatých vodách se ve vodě kyslík udržuje jen málo. Proto došlo k adaptacím, které můžeme pozorovat u některých recentních ryb, např. polykání vzduchu kaprovitých (*Cyprinidae*), vznik plicních vaků dvojdyšných (*Dipnoi*), či přídatné dýchací orgány v podobě prokrvených labyrintů v oblasti žaber lezounovitých (*Anabantidae*). Dýchání dvojdyšných ryb je popsáno v souvislosti s činností cévní soustavy. V rámci **třídy obojživelníků** jsou v dýchání velké rozdíly. Dýchání kůží a plicemi probíhá u bezocasých (*Anura*) a červorů (*Gymnophiona*). Úhoříkovití (*Amphiumidae*) mají plíce i vnitřní žábry, macarátovití (*Proteidae*) dýchají plicemi nebo vnějšími žabrami. Mločíkovití (*Plethodontidae*), ocasatí obojživelníci žijící v jižní Asii nemají vyvinuté ani plíce ani žábry a dýchají pouze kůží. Dýchací cesty obojživelníků jsou tvořeny krátkým hrtanem s hlasivkovými vazy. Dýchání larev obojživelníků probíhá keříčkovitými žabrami, které jsou po metamorfóze fagocytovány, mizí a jsou nahrazeny plicemi. Ve srovnání s ostatními suchozemskými obratlovci jsou dýchací pohyby obojživelníků odlišné, zejména u žab. Vzhledem k tomu, že žáby mají velmi krátká žebra, která nedosahují k hrudní kosti, dýchací pohyby probíhají zvětšováním a zmenšováním prostoru ústní dutiny pomocí svalů spodiny ústní a nasáváním vzduchu nozdrami. Po nasátí vzduchu se nozdry uzavírají a vzduch je natlačen do plic. U žab jsou tyto pohyby dobře pozorovatelné (obr. 5-3).

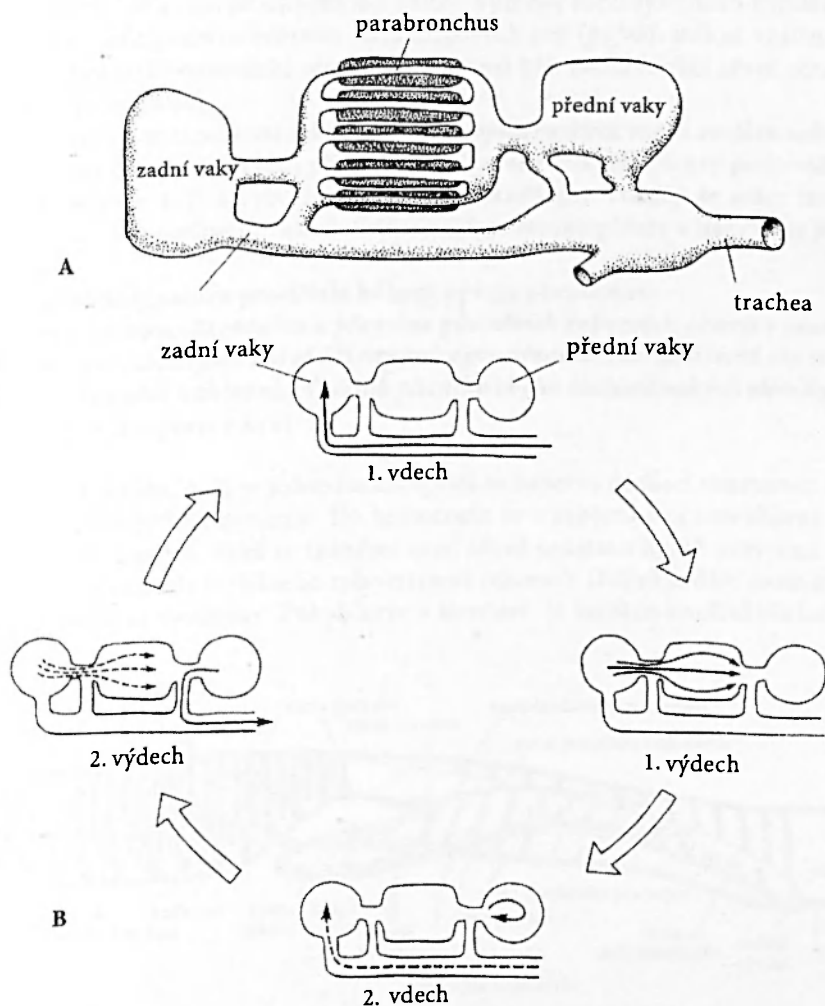


Obr. 5-5 Mechanismus dýchacích pohybů u želvy. Žebra želv jsou fixována k dermálnímu krunýři, takže pohyby hrudníku jsou nemožné. Rovněž bránice, jakožto dýchací sval chybí. Dýchací pohyby jsou zajištěny svaly, které mění polohu útrobu ve vazivovém vaku a tím i možnosti expanze plicní tl. Přerušovaná čára ukazuje polohu útrobu při vdechu a plná čára při výdechu. Rovněž pohyby nohou napomáhají plicní ventilaci. Při zatahování a vytahování z krunýře mění tlak v plicích

Dýchání plazů. Plazi se řadí do taxonu amniota. Jejich nedospělá stadia se vyvíjejí na souši ve vejcích, proto se u nich nikdy nevyskytují funkční žábry. Výměna plynů v zárodku se děje difúzí pomocí blány zvané allantois. Dospělí plazi dýchají plicemi. Kožní dýchání není možné kvůli zrohovatělé a pro plyny nepropustné pokožce. Přesto existují výjimky, například u pelagicky žijících vodních hadů. Zde tvoří podíl příjmu kyslíku kůží až 40 % z celkové potřeby. Vnitřní struktura plic je u některých plazů velmi jednoduchá, např. haderie (*Sphenodon*), ale i ostatní ještěři mají plíce vakovité bez vnitřního členění. Hadi mají jen jednu podlouhlou plíci. Dýchací pohyby plazů jsou závislé na exkurzi hrudníku, tak jako je tomu u savců. U plazů není vyvinuta bránice – sval, který se u savců podílí značnou měrou na dýchacích pohybech. Dýchání želv je vzhledem ke stavbě krunýře odlišné od ostatních plazů (obr. 5-5). Útroby jsou uloženy ve vaku, který je ovládán svaly. Změny polohy útrobu mění velikost prostoru pro vdech a výdech. Želvy mají rovněž významné přídatné dýchací ústrojí v podobě prokrvené kloaky. Hibernující vodní želvy zabezpečují během zimního spánku veškerou výměnu plynů tímto zařízením.

Dýchání ptáků je v rámci kmene strunatců naprosto ojedinelé (obr. 5-6). Průdušnicí, která je v krku uložena před trávicí soustavou se vzduch v místě větvení průdušnice ve dvě průdušky dostává k hlasovému ústrojí *syrinx* (*syrinx* je řecká pastýřská píšťala). Průduškami pak vzduch pokračuje do plic, které jsou uloženy v dorzální části hrudní dutiny mezi žebry a jsou z úsporných důvodů (snížení specifické váhy těla) relativně malé. Nejsou pohyblivé, ale proudění vzduchu je v systému dýchání zefektivněno činností vzdušných vaků. Ty zabezpečují velmi účinné proudění tak, že při prvním vdechu se vzduch dostává do zadních vaků a při cestě zpět okysličuje plíce. Vdych se sníženým obsahem kyslíku však neodchází z těla, ale je zatlačen do

předních vaků tím, že mezi tím dochází ke druhému vdechu čerstvého vzduchu. Toto zařízení má velkou přednost v tom, že do plic proudí jedním směrem okysličený vzduch a tím je rozdíl parciálního kyslíku v krvi a plicích výhodnější pro výměnu. Odkysličený vzduch, který zůstal v předních vacích je vypuzen až při druhém výdechu, ale vykonává jen krátkou cestu do průdušnice a nemísí se se vdechovaným vzduchem. Vzhledem k tomu, že se vzduch bohatý na kyslík nemísí se vzduchem vydýchaným, nevzniká mrtvý prostor, který je znám u savců. V tomto směru se zásobování kyslíkem podobá jednoproudovému přísunu kyslíku k žábrám ryb. Kromě toho mají ptáci v plicích takové větvení kapilár, že jejich difúzní plocha dýchacích plynů je relativně desetkrát větší než u savců. V klidu se pohybuje hrudní kost tak, že se střídavě oddaluje a přibližuje k páteři, a tím se nasává a vypuzuje vzduch do vzdušných vaků a do plic. Vdech probíhá za pomoci gravitační síly létacích svalů na prsní kosti a výdech stahem mezižeberních a břišních svalů (obr. 5-4). Během letu se většinou přizpůsobuje dechová frekvence frekvenci úderů křídel.



Obr. 5-6 Schematické znázornění plicní ventilace ptáků v součinnosti s plicními vaky. Při prvním vdechu se vzduch dostává do plicních vaků uložených za plícemi. Při výdechu procházejí parabronchy plic, kde dochází k výměně plynů tak, že vzduch prochází pouze jedním směrem. (Parabronchy jsou prostory, kde dochází k výměně plynů). Použitý vzduch však není vydechován, protože by směřoval proti proudu vzduchu při druhém vdechu. Přesunuje se do plicních vaků uložených před plícemi a pak krátkou cestou do trachey odchází zároveň se vzduchem ze druhého vdechu. Tím je umožněn jednoproudový a nepřetržitý přísun kyslíku do plic (podle Kardonga 1995)

6. Cévní soustava

Cévní soustava obratlovců je mezodermálního původu a tvoří ji systém uzavřených *cév* v nichž obíhá *krev* nebo *míza*. *Srdce* je tvořeno srdečním svalstvem původem ze splanchopleury. Krevní cévy vedoucí krev k srdci se nazývají *žilky*. Jsou tvořeny dvěma vrstvami – vnitřní endotelovou vrstvou (*tunica intima*) a vnější pojivovou vrstvou (*tunica adventitia*). Cévy vedoucí krev od srdce se nazývají *tepny* a od žil se liší ve stavbě tím, že mají ve své stěně ještě jednu střední vrstvu tvořenou hladkými svaly zvanou (*tunica media*). *Lymfatické cévy* mají stejnou stavbu jako krevní žíly a jsou přídatným systémem cévní soustavy. Zabezpečují vstřebávání tuků z trávicí soustavy a odvod některých látek ze tkání do krevního oběhu. Plyny, živiny, voda a ionty přicházejí ke tkáním stěnou *kapilár*, které jsou tvořené pouze jednou z uvedených vrstev cév a to vnitřní vrstvou endotelovou (*tunica intima*).

Krev a její složky *krvinky* a *plazma* zásobují tkáň kyslíkem, živinami, vitaminy hormony a protilátkami. Cévní soustava také odvádí nepotřebné látky z tkání. Uzavřený systém cév přivádějících a odvádějících látky ke tkáním má výhodu rychlé a energeticky málo ztrátové výměny mezi systémem kapilár a tkáněmi. Kromě toho zajišťuje cévní soustava, prostřednictvím nárazníkových solí (*pufrů*), stálost vnitřního prostředí tkání (*homeostázi*), což je velmi úzké osmotické rozmezí a rozmezí pH. Další funkcí cévní soustavy obratlovců je významný podíl na termoregulaci.

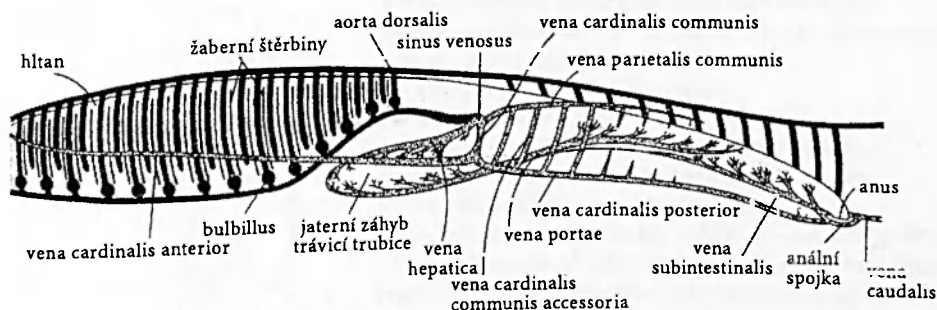
Embryonálně vzniká srdce z mezodermy tak, že *splanchnopleura* dává vznik svalům srdce – *myokardu*.

Z obou stran srdce uloženého pod střevem přiléhají duplikatury splanchnopleury podobně jako je tomu u střevního mezenteria (obr. 1–7) a vytváří se závěs mezokardium. Později se srdce izoluje do coelomové dutiny oddělené od ostatního coelomu. Tato dutina vzniká se somatopleury a nazývá se *perikard*.

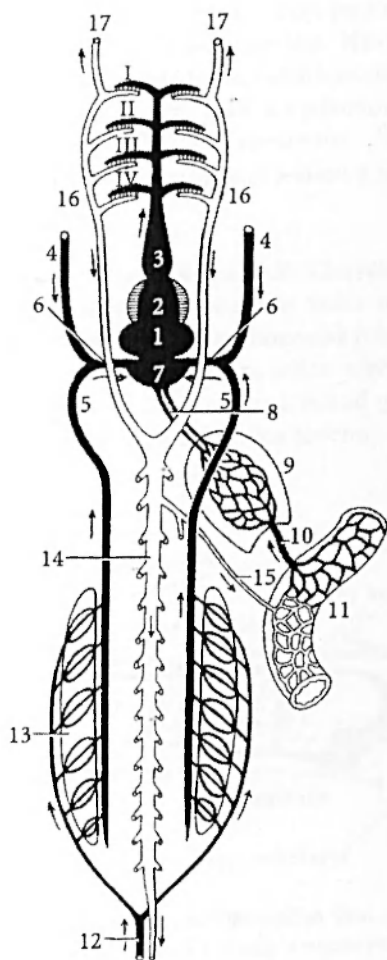
Hlavní změny, které cévní soustava prodělala během vývoje obratlovců:

(1) *utvoření uzavřené soustavy*, (2) *redukce a přeměna původních žaberních arterií v souvislosti s přeměnou čelistí a přechodem na souš*, (3) *zvyšování efektivity srdce prostřednictvím zakřivení osy srdce vodních obratlovců, vznik srdečních přepážek a chlopní*, (4) *vznik plicního oběhu suchozemských obratlovců*, (5) *zvyšování efektivity prostřednictvím adaptací v krvi*

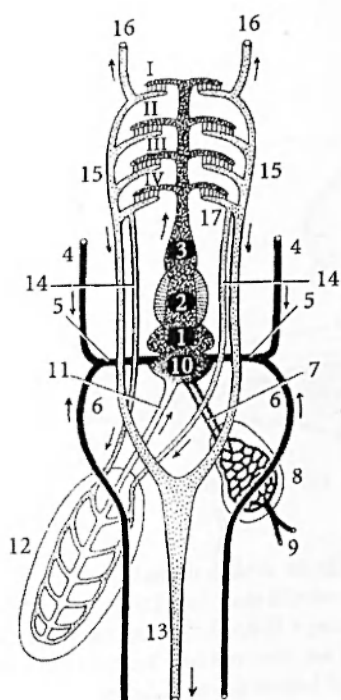
Cévní soustava kopinatce (obr. 6–1) je jednoduchá, spjatá se žaberní dýchací soustavou. Je charakteristická existencí hemocoelu, což je derivát coelomu. Do hemocoelu se v žaberní a ocasní oblasti vylévá krev mimo cévy. Tím, že se krev u kopinatce stýká se tkáněmi není cévní soustava úplně uzavřená. Odkysličená krev přichází z přední i zadní části těla do žilného splavu (*sinus venosus*). Odtud je dále nasávána břišní aortou k žábřám. Srdce kopinatce není vyvinuto. Pohyb krve v soustavě je zajištěn kontraktilními úseky cév ulože-



Obr. 6–1 Cévní soustava kopinatce jako výchozí stav uspořádání cévní soustavy strunatců. Odkysličená krev (na obrázku je znázorněna tečkovaně) přichází z těla do žilného splavu (*sinus venosus*) a odtud je nasávána břišní aortou do žaberní soustavy. Do žaberní soustavy se krev dostává činností kontraktilních cév *bulbilli*, které se někdy nazývají "žaberní srdíčka". Srdce u kopinatce není vyvinuto. V žaberním systému dochází jen k omezenému okysličování, perforovaný hltan slouží hlavně ke zpracování potravy (viz dýchací soustava). Cévní soustava kopinatce netvoří zcela uzavřený systém cév, ale krev se v celém systému částečně vylévá do hemocoelu. (podle Smithe 1960 z Ročka 2002)



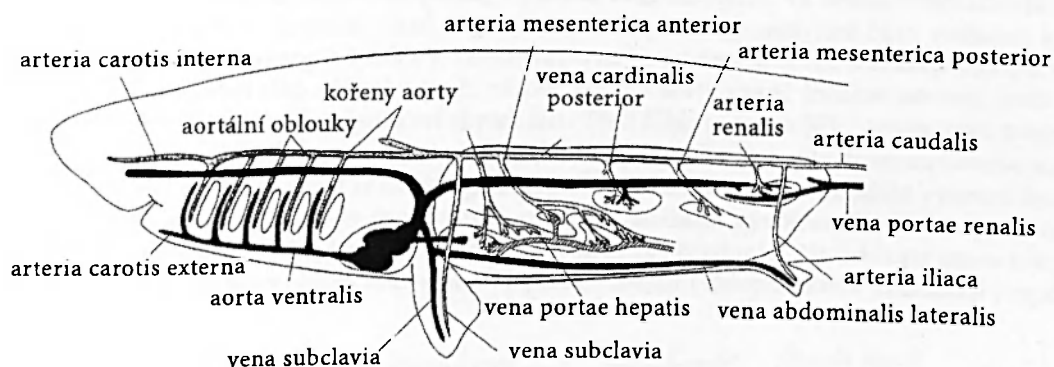
Obr. 6-2 Schéma krevního oběhu ryby, dorzální pohled: černě označená je krev odkysličená, bíle krev okysličená; šípky naznačují směr toku krve;
 1 - srdeční předsíň, 2 - srdeční komora, 3 - tepenný násadec (*truncus arteriosus*) arteriálních oblouků značených I, II, III, IV
 4 - přední kardinální žíla, 5 - zadní kardinální žíla
 6 - Cuvierův průchod (*ductus Cuvieri*), 7 - žilný splav (*sinus venosus*), 8 - žíla jaterní, 9 - játra, 10 - vrátnicová žíla jater, 11 - střevo, 12 - ocasní žíla, 13 - ledviny, 14 - *aorta dorsalis*, 15 - střevní tepna, 16 - kořeny aorty, 17 - vnitřní krkavice (vnější krkavice zde nejsou zobrazeny, jsou uloženy ventrálně a jejich postavení je zřejmé z (obr. 6-4)
 (podle Jakobse z Langa 1965)



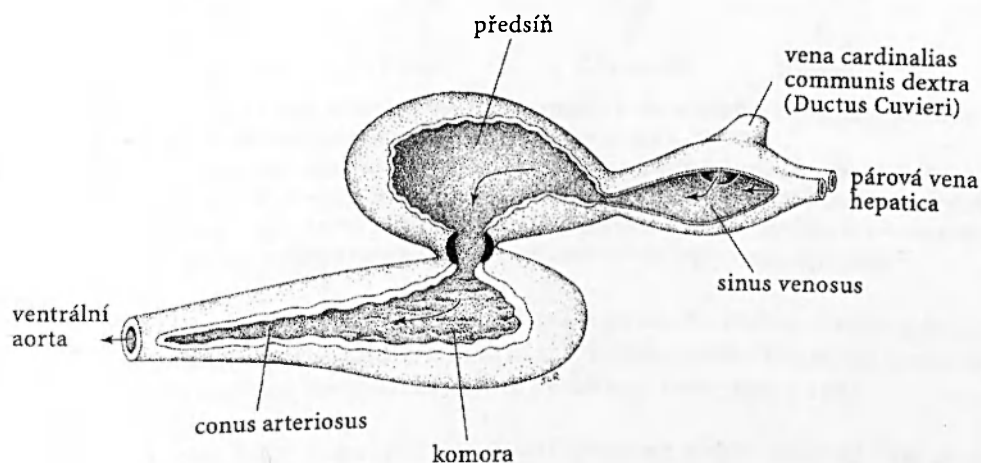
Obr. 6-3 Schéma krevního oběhu dvojdyšné ryby bahníka afrického (*Protopterus*): dorzální pohled, černě označená krev žilná, bíle tepenná, tečkovaně krev smíšená, I, II, III, IV arteriální oblouky, šípky označují směr toku krve;
 1 - srdeční předsíň, 2 - komora, 3 - tepenný násadec (*conus arteriosus*), 4 - přední kardinální žíla, 5 - Cuvierův průchod, 6 - zadní kardinální žíla, 7 - jaterní žíla, 8 - játra, 9 - vrátnicová žíla jater, 10 - žilný splav (*sinus venosus*), 11 - plicní žíla, 12 - plíce, 13 - *aorta dorsalis*, 14 - plicní tepna, 15 - kořeny aorty, 16 - vnitřní krkavice (vnější krkavice zde nejsou zobrazeny, jsou uloženy ventrálně a jejich postavení je zřejmé z obr. 6-4, 17 - *ductus arteriosus*, spojení plicní tepny a kořenů aorty, známé z prenatálního cévního oběhu člověka jako *ductus Botalli*, kde je vyloučen z funkce plicní oběh
 (podle Jakobse z Langa 1965)

nými před vstupem do žaber. Ty mají podobu váčků, proto se nazývají *bulbilli*. Ze žaber je krev vyháněna dorzální aortou (*aorta dorsalis*) do těla. Návrat krve k žábřům se děje ocasní žilou (*vena caudalis*), ke které se přidává podstřeční žíla (*vena subintestinalis*) a jako párová zadní kardinální (hlavní) žíla (*vena cardinalis posterior*) se stýká v žilném splavu s párovou přední kardinální žílou (*vena cardinalis anterior*). Tak vzniká společná kardinální žíla (*vena cardinalis communis*) zvaná též ductus Cuvieri. Spolu s žílou z tělních segmentů (*vena parietalis communis*) a žílou z jaterního záhybu (*vena hepatica*) přicházejí žíly z těla do žilního splavu (*sinus venosus*).

Cévní soustava ryb (obr. 6-2 a 6-3). Charakteristickým znakem cévní soustavy ryb (ale i kruhoústých a paryb) je jednoduché trubcovité srdce. Srdcem proudí krev pouze jednou směrem do žaber. Tím se srdce kruhoústých paryb a ryb liší od suchozemských obratlovců s plicním dýcháním. Vývojovou tendencí je přesun předsíní nad komory, čímž se osa srdce ohýbá. To zabraňuje zpětnému proudění krve. Odkysličená krev se sbírá v žilném splavu (*sinus venosus*), odtud pokračuje do předsíně (*atrium*) a dále do svalnaté komory. Z komory (*ventriculus*) je krev vyháněna tepenným násadcem (*truncus arteriosus*) do břišní aorty (*aorta ventralis*)



Obr. 6-4 Schéma cévního oběhu žraloka. Krev je ze srdce vháněna do ventrální aorty, odkud se dostává do vnějších krkavic a párovými oblouky aorty na dorzální stranu do kořenů aorty. Odtud pokračuje do těla nebo do vnitřních párových krkavic. Černě jsou vyznačeny cévy, které vedou odkysličenou krev (podle Kardonga 1995 a Ročka 2002, upraveno)



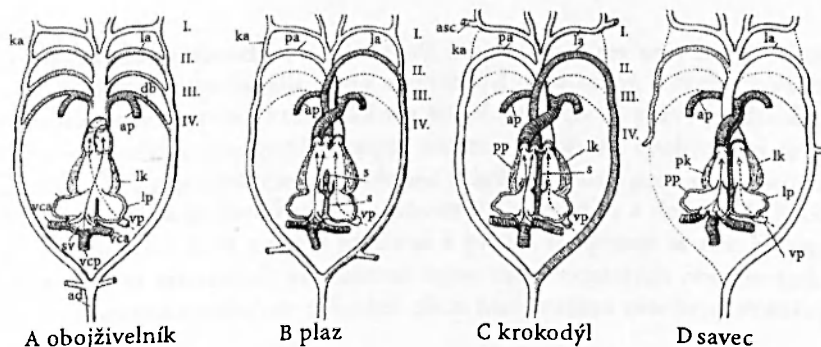
Obr. 6-5 Laterální pohled zleva na srdce žraloka. Srdce původních vodních obratlovců je tvořeno jednoduchou trubicí tvořenou žilným splavem, předsíní, komorou a tepenným násadcem. Tyto části srdce ležely původně téměř v jedné přísmce. Předsíň se během orgánového vývoje vodních obratlovců přesouvá nad komoru, ale žilný splav je stále uložen kaudálně. Během vývoje srdce u suchozemských obratlovců se nad komory přesouvá i žilný splav (podle Kenta 2002)

a dále do žaber. Okysličená krev vycházející ze žaber se sbírá dvěma kořeny aorty (*radices aortae*), které se v kaudálním směru spojují v *aortu dorsalis* a směrem do hlavy vystupují nad trávicí trubici jako párová vnitřní krkavice (*arteria carotis interna*). Vnější párová krkavice je uložena ventrálně pod trávicí trubici.

U dvojdyšných ryb, které jsou v taxonu výjimkou tvoří IV. párový arteriální oblouk základ párové plicní tepny (*arteria pulmonalis*) (obr. 6-3). To znamená, že u dvojdyšných ryb prochází v době plicního dýchání krev srdcem dvakrát, jako je tomu u suchozemských obratlovců. Spojení mezi plicní tepnou a kořeny aorty u dvojdyšných ryb (obr. 6-3) je velmi významné jako doklad společných znaků v embryonálním vývoji všech obratlovců. Je dobře známé i z prenatálního vývoje člověka, kdy umožňuje proudění krve z pravé komory přímo do aorty a vylučuje tak funkci plic. Toto spojení se nazývá ductus Botalli (= *ductus arteriosus*) a je rovněž popsáno v souvislosti s prenatálním vývojem srdce člověka (obr. 6-7).

Krevní barvivo ryb je hemoglobin, krvinky ryb jsou oválné a mají jádro. Jádro se vyskytuje rovněž v červených krvinkách obojživelníků, plazů a ptáků.

Cévní soustava obojživelníků (obr. 6-6). Zásadní změnou v cévní soustavě obojživelníků ve srovnání s rybami je vytvoření plicního oběhu. Ryby mají 4 funkční žaberní tepny a tento počet se zachoval i u ocasatých obojživelníků, ale u žab jsou zachovány pouze 3 párové žaberní tepny. Ve směru rostrokaudálním první tepna (I.) zásobuje hlavu v dorzální části vnitřními krkavicemi a ve ventrální části vnějšími krkavicemi. Postavení krkavic a jejich odstup od srdce je znázorněno na ve schématu cévní soustavy žraloka. (obr. 6-4). Tepnu druhého (II.) žaberního oblouku tvoří párové kořeny aorty zvané (*radices aortae*), které se spojují v jednu tepnu (*aorta dorsalis*) a zásobují krví zbytek těla. Třetí žaberní tepna (III.) je vyvinuta pouze u ocasatých obojživelníků, ne u žab. Čtvrtý tepenný oblouk (IV.) vytváří odbočku – plicní tepnu (*arteria pulmonalis*). Spojení plicní tepny a kořenů aorty se nazývá ductus Botalli (*ductus arteriosus*), jehož význam byl zmíněn v souvislosti se stavbou cévní soustavy dvojdyšných ryb a prenatálním vývojem člověka. Srdce obojživelníků se skládá ze dvou před síní a jedné komory. V komoře se krev částečně mísí. Na odstupu tepen z komory se u obojživelníků (ale i u plazů) vytvářejí významné adaptace – spirální chlopně, které usměrňují proud krve tak,



Obr. 6-6 Schéma srdce a arteriálních oblouků suchozemských obratlovců. Arteriální tepny I. až IV. jsou homologické čtyřem funkčním žaberním tepnám ryb (obr. 6-2 a 6-3).

Zkratky: ad – *aorta dorsalis*, ap – *arteria pulmonalis*, asc – *arteria subclavicularis*, db – *ductus Botalli = ductus arteriosus*, ka – *arteria carotis*, la – *levý oblouk aorty*, lk – *levá komora*, lp – *levá před síň*, pa – *pravý oblouk aorty*, pk – *pravá komora*, pp – *pravá před síň*, s – *srdceční septum*, sv – *sinus venosus*, vca – *vena cava anterior = vena cava superior*, vcp – *vena cava posterior = vena cava inferior*, vp – *vena pulmonalis*

aby se co nejvíce okysličené krve přicházející z plic dostávalo do tělního oběhu, nikoliv zpět do plic. Obojživelníci mají dobře vyvinuté kožní dýchání. Dýchání kůží je zajištěno odbočkou plicní tepny. Dýchání pulců se děje vnějšími žábrami, které jsou zásobeny krví I. až IV. žaberní tepny jako u ryb.

Cévní soustava plazů (obr. 6-6). Srdce plazů se skládá, podobně jako u obojživelníků, ze dvou před síní a jedné komory. Podstatnou změnou ve stavbě srdce plazů ve srovnání s obojživelníky je odstup oblouků aorty a plicní tepny přímo ze srdce. To usnadňuje usměrňování krve pomocí spirální řasy. V komoře na odstupu tepen ze srdce je vyvinuta řasa, která se při systole levé části komory přitiskne ke stěně tak, že do hlavy odchází krev okysličená a do plicní tepny krev odkysličená. Ve středu komory se krev částečně mísí a odchází do těla levým obloukem aorty, který se spojuje s pravým obloukem v dorzální aortu. Převažuje v ní

tedy okysličená krev. Velmi důmyslné zařízení se vyskytuje u krokodýlů. Ti mají v komoře úplně vyvinutou přepážku, ale na odstupu kmene aorty se nachází otvor (*foramen Panizzae*) spojující levou a pravou část srdce. Původně se předpokládalo, že jde jen o vývojovou řadu adaptací, které vedou k postupnému oddělování pravého a levého srdce. Nyní bylo zjištěno, že jde o přizpůsobení, které umožňuje krokodýlům snadnější pobyt pod vodou při úplném potopení. Krev, která by za běžného dýchání proudila z pravé komory do plic se dostává otvorem *foramen Panizzae* do aorty a průtok plicemi se snižuje. Podobná adaptace se vyskytuje i u ostatních plazů, ovšem za stavu neuzavřené přepážky v komoře. I v tomto případě se dostává krev do plic pokud živočich dýchá, ale při pobytu pod vodou (například u želv) se krev z komory dostává především do tělního oběhu a ne do plicní tepny. Zároveň působí tento mechanismus (spolu se snížením plicní ventilace) i jako termoregulace při snížené vnější teplotě.

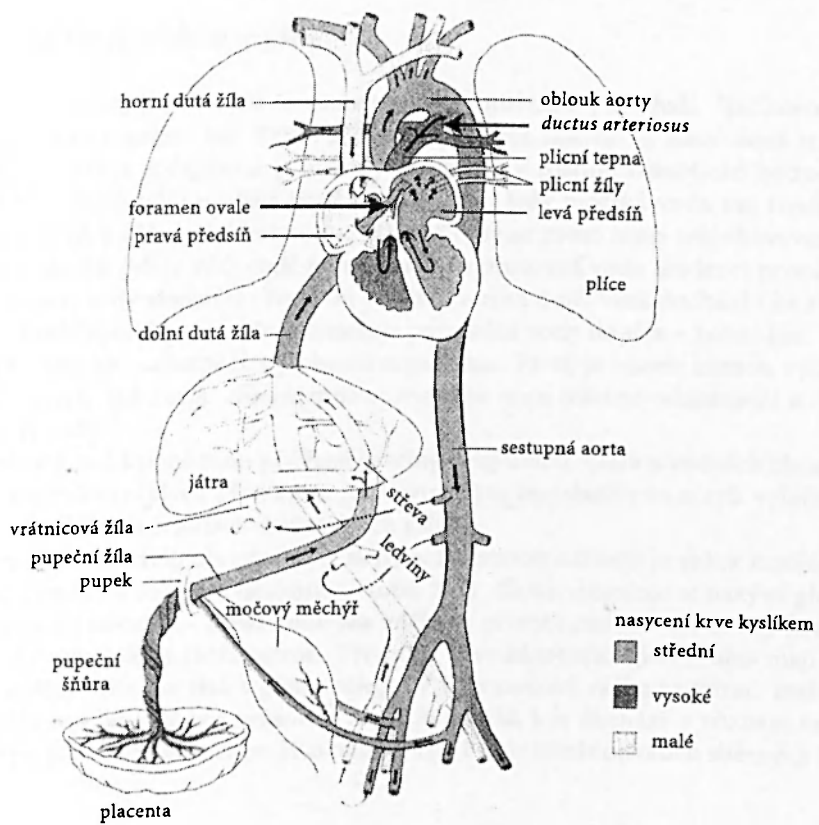
Cévní soustava ptáků. Vycházíme-li z homologií žaberních tepen odstupujících od srdce je možno vývojově odvodit srdce ptáků ze srdce plazů. I u ptáků je vyvinut dvojí oběh, plicní a tělní. Podstatným rozdílem mezi srdcem plaza a ptáka je dokonalost přepážky v komoře, a tím úplné oddělení okysličené a odkysličené krve. U ptáků se zachovává pouze pravý oblouk aorty. Je to proto, že se v ranném embryonálním vývoji vytvořily rozdíly v základech žaberních tepen. U ptáků je oblouk aorty odvozen od vnitřních krkavic, u savců je na místě tohoto oblouku kmen hlavopazní. Svalstvo srdce ptáků je velmi dobře vyvinuto, což souvisí s velkými nároky na rozvod krve a okysličování při letu.

Cévní soustava savců (obr. 6-6). Srdce savců podobně jako ptáků je čtyřdílné s úplně vyvinutou přepážkou mezi komorami. Homologie žaberních tepen a tepen odstupujících od srdce je stejná jako u předchozích tříd. Hlavní tepnou srdce savců je aorta (II. žaberní tepna u ryb) vycházející z levé komory srdce. U savců se zachoval pouze levý oblouk aorty (*arcus aortae*) (viz výchozí stav obou u ryb, obojživelníků a plazů). Z aorty odstupují tepny zásobující krev hlavu a přední končetiny a jsou homologické I. žaberní tepně ryb. Jejich usprávnění se v rámci třídy savců značně liší. Původní III. žaberní tepna je u savců nefunkční a ze IV. vzniká aorta pulmonalis.

Prenatální cévní soustava plodu obratlovců (obr. 6-7). Okysličená krev se u savců dostává z placenty pupeční šňůrou k plodu. Přírodní pupeční žíla (*vena umbilicalis*) obohacená o živiny z vrátnicové žíly z jater a zásobená kyslíkem z placenty se mísí s krví z dolní a horní duté žíly. Z pravé předsíně prochází část krve zkratkou rovnou do levé předsíně mezipředsíňovým otvorem (*foramen ovale*). Tím je částečně vyřazena z funkce plicní tepna. Otvor mezi předsíněmi má chlopně, které umožňují proud krve jedním směrem. Z levé předsíně je pak krev vypuzována do levé komory a do aorty. Do mozku a do paží tedy odchází okysličená krev. Plicní tepna přivádějící část krve z pravé předsíně k plicím se spojuje se sestupným obloukem aorty. Toto spojení se nazývá (*ductus arteriosus*), viz žaberní tepny ryb a ocasatých obojživelníků. Takto smíšená krev odchází do těla. Tato adaptace vylučuje z funkce plíce, které nejsou zásobeny vzdušným kyslíkem.

Po porodu, kdy se u savců dostává kyslík do plic (u kuřat den před vylíhnutím), začne proudit krev z pravé komory do plic a odtud zpět plicní žilou do levé předsíně. Prenatální spojení pravé a levé předsíně fungující jen jedním směrem, zamezuje zpětnému proudu okysličené krve z plic do té doby, než se mezisíňová přepážka uzavře. K tomu dochází během několika dní po narození a na místě zůstává pouze jizva v podobě prohlubně (*fossa ovalis*). Cévy z prorušeného pupečníku se přeměňují v jaterní vazy a cévní zásobení kyslíkem z placenty (nebo žloutkového vaku u ptáků a plazů) se mění v cévní zásobení závislé na kyslíku z plic. Spojení plicní tepny a levého oblouku aorty se přerušuje a obě tepny začnou pracovat samostatně.

Lymfatický cévní systém je přídatný systém cévního venózního systému. Vyskytuje se u všech čelistnatých obratlovců. Jeho úkolem je odvádět přebytečné tekutiny, metabolity a nečistoty ze tkání do venózního oběhu a vstřebávají mastné kyseliny ze střev do krve.



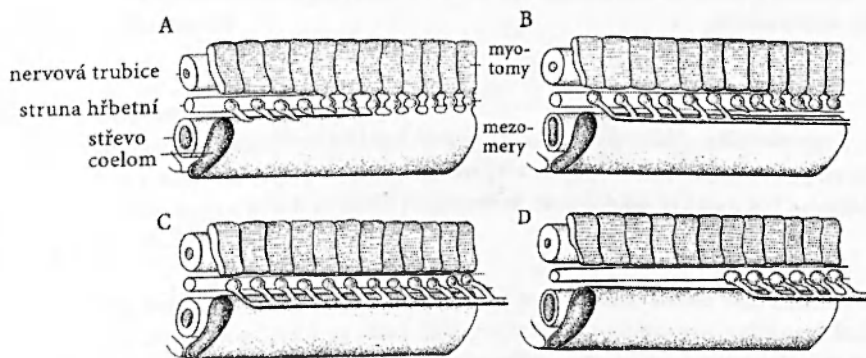
Obr. 6-7 Prenatální krevní oběh savců
(podle Moora 1993)

7. Vylučovací soustava a reprodukční orgány

Primárním úkolem vylučovacího ústrojí je *osmoregulace* vnitřního prostředí. Sladkovodní a mořští obratlovci se způsobem osmoregulace liší. Tělo vodního obratlovce žijícího ve slané vodě je vystaveno samovolnému odvodňování, což je způsobeno přirozeným spádem v rozdílu osmotické hodnoty těla živočicha a prostředí. Tělo ryby je totiž vůči mořské vodě *hypotonické*, tedy mořská voda má tendenci předávat své soli do těla ryby a zároveň z něho odebírat vodu. Mořské ryby se proto musí soli zbavovat. Naopak vnitřní prostředí těla sladkovodních ryb je vůči vodě *hypertonické* a proto má voda tendenci pronikat do těla. Proto se sladkovodní ryby musí vody zbavovat. Tvorbou a vylučováním moči však dochází i ke ztrátám solí z těla. U sladkovodních ryb existuje adaptace, která omezuje pronikání vody do těla – kožní sliz. Suchozemští obratlovci jsou vystaveni jinému nebezpečí, vyschnutí organismu. Proto je hlavní úlohou vylučovacího ústrojí suchozemských obratlovců udržovat osmotickou rovnováhu mezi tělními tekutinami a tkáněmi a přitom ztrácet malé množství vody.

U suchozemských obratlovců kromě toho přibírají ledviny další úlohu, která u vodních obratlovců neexistuje – zbavovat tělo metabolitů vzniklých přeměnou bílkovin. Tyto metabolity se u ryb vylučují žábry nebo kůží a jejich ledviny slouží jen k regulaci minerálních solí.

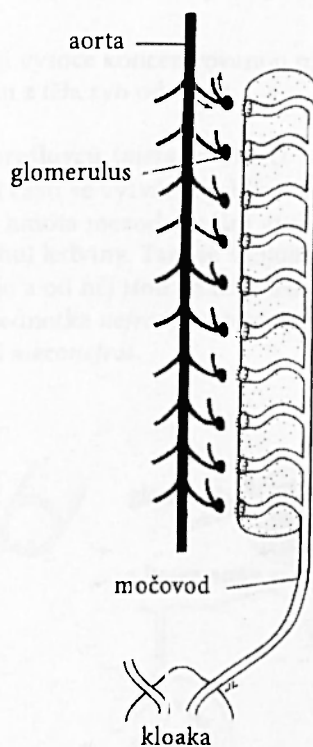
Základní filtrační jednotkou ledvin obratlovců je *nefron*. Podstatou nefronu je shluk kapilár, které jsou uloženy mimo dutinu coelomu a z coelomu nevznikají. (obr. 7–3) Shluk vlásečnic se nazývá *glomerulus* a spolu s obalem, vychlípeninou coelomu – *Bowmanovým váčkem*, přívodními a odvodními krevními cévami a odvodními kanálky filtrátu *tubuly* tvoří nefron. Přívodné cévy zásobující glomerulus mají větší průřez než cévy odvodné, což zajišťuje filtrační tlak v glomerulech. V Bowmanově váčku se sbírají metabolity vzniklé v glomerulech a odvádějí se v podobě tzv. *primární moči do tubulů*, kde dochází v různém rozsahu k *resorpci vody*. To závisí na typu prostředí, ve kterém živočichové žijí. Pak je filtrát odváděn sběrných kanálků a mimo tělo.



Obr. 7–1 Schéma kranální části embrya obratlovce a vznik primárního močového–Wolffovy chodby:

A–v kranální části se vytvářejí z mezomer=nefrotomů váčky nefronů, které mají tendenci se spojovat v primární močový (B). V bodu A je vidět, že glomeruly ještě zasahují do coelomu, což je původní stav existující u holonefro: Holonefros nejsou na tomto obrázku znázorněny (viz obr. 7–3). C–pronefros, D–redukce pronefros a vznik opistonefro: kde je zachována Wolffova chodba. Do přední části se začleňují testes. (podle Romera 1977)

Ledviny se ontogeneticky zakládají z mezodermy, ze dvou řad *nefrotomů* (obr. 7–1) na stranách těla. Z nefrotomů vznikají ledvinové jednotky *nefrony*. Využívají se od hlavového mezodermy až k ocasnímu. V tomto stádiu zvaném *holonefros* (obr. 7–2) se vyskytují pouze u larev kruhoústých, ale v embryonálním stavu touto podobou procházejí u všech obratlovců. *Pronefros* vznikají z kranální části holonefros. V dospělosti se do místa pronefros začleňují varlata a původní močový vývod (*Wolffova chodba*) se mění v chámovod. Zbývající část z původních holonefros je od pronefros uložena kaudálně a nazývá se *opistonefros*. Opistonefros, k jehož kranální části se připojují testes se nazývají *mezonefros*. Mezonefros je však jen název pro embryonální stav. Jsou významné proto, že fungují u plazů, ptáků i savců i po opuštění zárodečných obalů do té doby, než se utvoří definitivní ledviny. U většiny zástupců skupiny anamnia fungují v dospělosti jako ledviny *opistonefros*. U suchozemských obratlovců fungují jako vylučovací ústroje *metanefros*. Ledviny jsou u dospělých stadií obratlovců uloženy v dorzální části tělní dutiny.



Obr. 7-2 Stavba holonefros s jedním glomerulem a jednou nálevkou (*nephrostomem*) v každém segmentu těla. Vyskytují se u larev recentních mihulí a embryonálně u všech obratlovců (podle Kenta 2001)

Hlavní vývojové změny, které ledviny prodělaly:

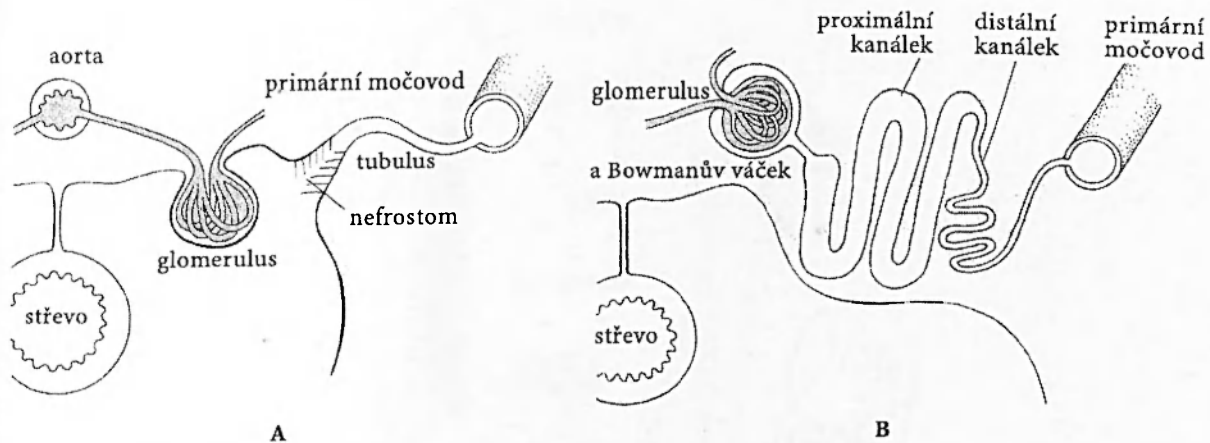
(1) vznik nefronů z nefrotomů a trojdílný základ ledvin (viz obr. tripartity z Kardonga), (2) vznik filtračních glomerulů, (3) definitivní oddělení nefronu od coelomu (viz obr z Kenta), (4) ztráta původní segmentace ledvin, (5) spojení vývodů ledvin a samčích vývodů pohlavních žláz (chámovodů), (6) adaptace nefronů k životu v mořské vodě, sladké vodě a na souši

Vylučovací soustava vodních obratlovců. Ledviny mají v podstatě stejné stavební a funkční schéma, u jednotlivých taxonů v rámci obratlovců se však liší počtem, umístěním a velikostí ledvinových jednotek (obr. 7-4). Původními ledvinami obratlovců jsou *holonefros*, kde je zachován původní počet nefronů odpovídající nefrotomům, ze kterých vznikly. Tento typ vylučovacího ústrojí se vyskytuje pouze v larválních stádiích kruhoústých (obr. 7-2). Glomerulus u typu *holonefros* vyčnívá do coelomové dutiny, ale je obalen peritoneem. Filtrační glomeruly jsou uloženy tedy extraperitoneálně a odtud jsou metabolity odváděny do sběrných kanálků. Primární moč *holonefros* je filtrována do coelomové dutiny, odkud je nasávána *nephrostomem* do odvodného kanálku. U ostatních typů ledvin se glomerulus plně odděluje od coelomu a primární moč je odváděna přímo do tubulů (obr. 7-3). Od *holonefros* se dají odvodit další typy ledvin. Z rostrální části *holonefros* vnikly *pronefros* (Pozor na záměnu s protonefridiemi – plaménkovými buňkami bezobratlých). *Pronefros* vznikají z hlavových nefrotomů a u recentních obratlovců (až na výjimky) vyskytují pouze v larválních stádiích. Sběrný kanálek ledvinových jednotek se nazývá primární močůvod (*Wolffův vývod*). *Wolffův vývod* slouží i jako vývod samčích pohlavních žláz vodních i suchozemských obratlovců, mění se tedy v chámovod. Je to proto, že se do proximální části původních *holonefros* vmezeřily testes. Funkce ledvinových glomerulů, kde začíná odvod vody z těla, je u mořských ryb omezena, někdy glomeruly i chybí. Jde o adaptaci k zadržování vody v těle. Rovněž tubuly (kanálky, kde z primární moči vzniká moč definitivní) jsou ve své distální části často zkrácené. Jedná se totiž o místo, kde by se soli mohly z primární moči dostávat zpět do organismu (*resorpce solí*). Mořské ryby se však soli musí hlavně zbavovat, což probíhá také žábry. Tato adaptace je velmi důležitá pro ryby žijící jak ve sladké, tak ve slané vodě (úhoři, lososi). Osmoregulace prostřednictvím žaber pravděpodobně umožňuje těmto druhům ryb přežít změny spojené se střídáním

mořské a sladké vody.

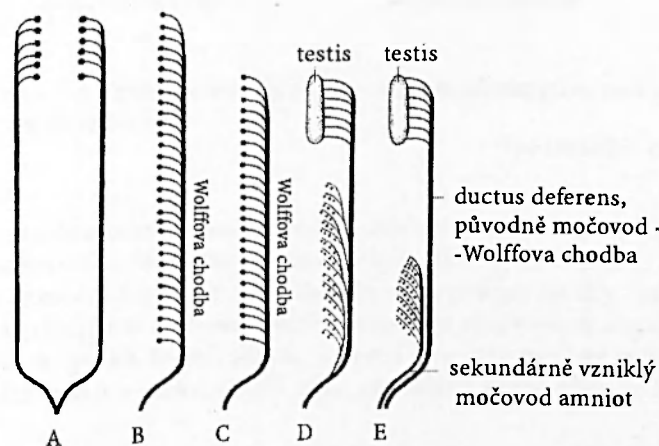
Ryby žijící trvale v mořské vodě produkují vysoce koncentrovanou moč proto, aby snížily výdaje vody. Prostředí mořské vody má totiž tendenci vodu z těla ryb odebírat.

Vylučovací soustava suchozemských obratlovců (*metanefros*). U suchozemských obratlovců se zakládají embryonální *mezonefros*. V jejich distální části se vytváří vychlípenina (obr. 7-5), jejíž dutina se přeměňuje v močovod a ledvinové pánvičky. Vlastní hmota mezodermální vychlípeniny dává vznik ledvinovým tubulům, které rostou směrem k okraji (povrchu) ledviny. Tam se spojují s cévními klubičky zvanými *glomeruly*. Ledvinové kanálky směřující ke glomerulu a od něj jsou na řezu ledvinou pozorovatelné jako žíhaná struktura zvaná *dřeň*. Tím se vytváří filtrační jednotka *nefron*. Do ukončení stavby během ontogeneze definitivní ledviny – *metanefros* fungují embryonální *mezonefros*.



Obr. 7-3 Vznik a vývoj nefronu u obratlovců: A- stav u larválních stádií kruhoústých. Tubuly vznikají vychlípěním mezodermu a metabolity jsou do nich odváděny z coelomové dutiny nefrostomem. V tomto stádiu je vznikající glomerulus vchlípen do coelomu. B-stav u ryb a obojživelníků. Nefron se zcela odděluje od coelomové dutiny a glomerulární filtrát přechází rovnou do tubulů

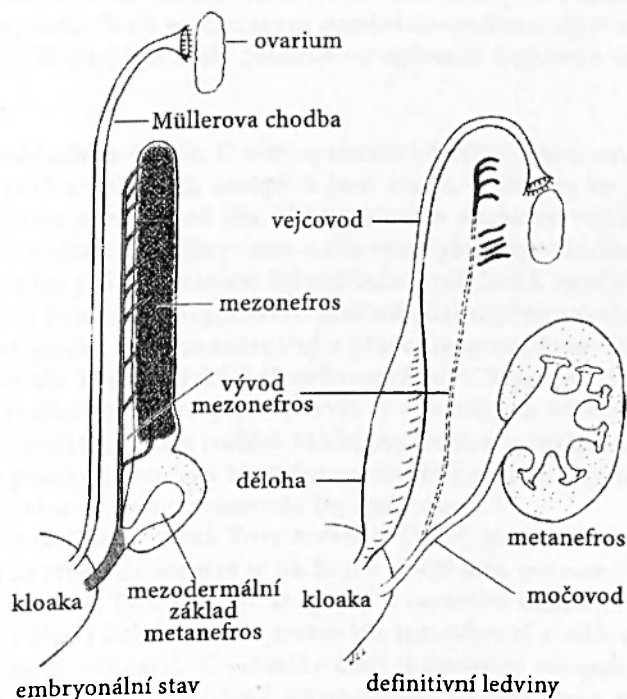
(podle Kenta 2002)



Obr. 7-4 Typy ledvin obratlovců: A - pronefros se vyskytuje pouze embryonálně, B- holonefros mají v každém tělním segmentu samostatný nefron, vyskytují se embryonálně u všech obratlovců, v dospělosti pouze u sliznatek a červorů, C-opisthonefros, vyskytují se u kruhoústých, D- opisthonefros s tendencí zmnožení nefronů v distální části a vrůstání testes do oblasti původních pronefros se vyskytují se u většiny anamniot, původní močovod je využíván současně jako chámovod, E-metanefros amniot vzniká v distální části opisthonefros jako samostatná vychlípenina mezodermu s vlastním druhotně vzniklým močovodem, původní močovod slouží jako chámovod (podle Romera 1977)

Přídavné orgány vylučovací soustavy obratlovců.

Mořské ryby mají na žábřácích žlázy vylučující chloridy, žraloci mají ke stejné funkci vyvinuté rektální žlázy. Mořské želvy a mořští hadi mají v blízkosti oka solné žlázy. Vývody těchto žláz u želv a hadů ústí do ústní dutiny. Leguáni, kteří žijí na suchu, ale požívají mořské rostliny, mají rovněž vyvinuty solné žlázy. Totéž platí i pro ptáky, kteří se živí mořskými rybami. Jejich solné žlázy ústí vedle nozder. Solné žlázy se vyskytují rovněž u některých ještěrek a hadů aridních oblastí. U všech těchto živočichů jsou rovněž vyvinuty velmi malé glomeruly, což zmenšuje tvorbu primární moči. Sliznatky a někteří úhoři žijící v mořích mají ledviny vyvinuté málo, jejich slizové žlázy zamezují vniknutí solí do organismu. Potní žlázy savců rovněž odvádějí soli z těla. Tento odvod solí však není kvantitativně regulován a je závislý na míře pocení.



Obr. 7-5 Vznik metanefros savců: v embryonálním stavu jsou zachovány všechny vývody

(podle Kenta 2001)

Močový měchýř jako zásobárna moči slouží podle potřeby ke vstřebávání vody zpět do těla. U ryb se zakládá jako vychlípenina kaudální části mezodermy, z níž vzniká i *opistonefros*. U suchozemských obratlovců počínaje obojživelníky se močový měchýř zakládá jako vychlípenina kloaky, není tedy s močovým měchýřem ryb homologický. Vyskytuje se u většiny ještěrů, u želv a u všech savců. Zanikl u některých ještěrů, u hadů, krokodýlů a všech ptáků kromě běžců. U savců se vyvíjí močový měchýř ze zárodečného obalu *allantois*, který ve vejcích plazů a ptáků slouží jako zásobárna metabolitů. Je vlastně také vychlípeninou kloaky.

Rozmnožovací soustava

Rozmnožovací soustava se skládá z těchto složek:

gonády a jejich hormony, pohlavní buňky, vývody pohlavních žláz, přídatné žlázy a kopulační orgány. Pohlavní hormony řídí sexuální a rodičovské chování, připravují pohlavní orgány k předání gamet, uhnízdění vajíčka a k zajištění vývoje embrya a plodu. Embryonální původ pohlavních žláz je mezoderální. Vznikají z pruhu z mezodermy, tzv. gonotomu, který se zakládá v blízkosti embryonálních základů ledvin. (viz obr gonotom Kent obr.14.18) Zárodečné buňky pohlavních buněk do pohlavních žláz migrují z entodermy.

Stavba samičích pohlavních orgánů – savci. Vaječník (*ovarium*) se skládá z vnější a vnitřní vrstvy (*cortex* a *medulla*). Vajíčka jsou uložena v kůře ve folikulárních buňkách pojivového původu. Vajíčko a folikulární buňky se nazývají *folikul*. Některé folikuly zůstávají rudimentální, jiné prodělávají ovulační zrání. Stěna splachnopleury a folikulu praská. Zralé vajíčko se tak dostává do coelomu, ale je zachycováno počáteční částí vejcovodu – *infundibulem* oviduktu, kde může proběhnout oplození. Oplozené vajíčko pokračuje v cestě do dělohy (*uterus*).

Pohlavní žlázy a vývody pohlavních buněk. U většiny taxonů obratlovců jsou ovaria párová. U kruhoústých, některých plazů, většiny ptáků a některých netopýřů jsou ovaria, vzhledem ke stavbě těla či kvůli snížení hmotnosti těla, vyvinuta jen na jedné straně těla. U kruhoústých odchází vajíčka z nepárového vaječníku volně do coeleomové dutiny a abdominálním pórem z těla ven. Ryby mají vzhledem k velké produkci vajíček odvod zabezpečen bez kontaktu s břišní dutinou. Infundibulum přirůstá k vaječníkům. Ovaria ryb jsou překryta řasou mezenteria, která kaudálně vytváří vývod abdominálním pórem ústícím mezi močovým a análním vývodem. Tento vývod vajíček není homologický s Müllerovou chodbou. U některých taxonomických skupin ryb se vyskytuje viviparie, kdy mateřská tkáň vyživuje embrya. Nejznámějším případem jsou paví očka (*Poecilia*), u nichž probíhá vnitřní oplození a plod se vyvíjí ve vaječníku. U tetrapodů jsou vaječníky většinou párové a duté. Jejich vývody tvoří Müllerova trubice. Müllerova trubice se zakládá z mezodermy a podílí se na stavbě vejcovodu, dělohy a pochvy. Je tvořena hladkým svalstvem a mukózní výstelkou. Vajíčka uvolněná do coelomu jsou ihned zachycována nálevkou vejcovodu (*infundibulum*).

Stavba samčích pohlavních orgánů – savci. Povrch varlete (*testis*) je tvořen vazivovým pouzdrem (*tunica albuginea*), ze kterého vybíhají septa. Uvnitř sept se nacházejí vinuté semenotvorné kanálky (*tubuli seminiferi*), ve kterých probíhá spermiogeneze. Tyto kanálky se spojují v centrální kanálky nazývané *rete testis*. Odtud pokračuje cesta spermií do eferentních kanálků a nadvarlete (*epididymis*) a dále do chámovodu (*ductus deferens*), což je původně primární močovod. Do distální části chámovodu vstupují přídatné žlázy – semenné včky (*vesiculae seminales*) produkující bílkovinný sekret bohatý na cukry jako nutriční látky pro spermie. Kromě toho tam ústí žláza prostaty, jejíž sekret je alkalický vůči reakci pH v pochvě a slouží tedy jako ochrana spermií.

Pohlavní žlázy samců a vývody pohlavních buněk. Pohlavní žlázy samců mají dvojí funkci. Jejich vmezežené (*intersticiální*) buňky produkují testosteron, který řídí rozvoj sekundárních pohlavních znaků včetně chování. U většiny samců obratlovců jsou pohlavní žlázy trvale uloženy v břišní dutině. U některých taxonů suchozemských obratlovců sestupují varlata trvale do výběžku coelomové dutiny a jsou uložena mimo tělo v šourku (*scrotum*). S coelomem jsou spojeny tříselným kanálem. Mezi suchozemskými obratlovci zůstávají varlata v břišní dutině u těchto skupin: ptakořitní (*Monotremata*) a někteří z řádu hmyzožravců (*Insectivora*), sirény (*Sirenia*), chobotnatci (*Proboscidea*), chudozubí (*Edentata*) a kytovci (*Cetacea*). Někdy sestupují testes do svalového včáku, který není homologický se *scrotem*, například u některých hlodavců (*Rodentia*) nebo hmyzožravců (*Insectivora*). U některých taxonů savců sestupují varlata do šourku pouze v době páření (*Sciuridae*), někteří netopýři (*Chiroptera*) a primáti (*Primates*). Ve všech případech sestupu varlat jde o adaptaci k teplotě nutné ke spermiogenezi. Proč tomu tak není u ostatních skupin, kde zůstávají pohlavní žlázy v břišní dutině není zatím známo.

U anamnií a amniot se liší spermiogeneze, tvorba i kvalita ejakulátu vzhledem k odlišnosti prostředí, ve kterém živočichové žijí. Pro samčí pohlavní buňky nejsou specifické vývody u kruhoústých (*Cyclostomata*). Spermie jsou uvolňovány do břišní dutiny a gonoporem odchází z těla. Pokud je vývod pohlavních buněk u ryb vyvinut, není homologický s Wolfovou chodbou a většinou se s ní v distální části ani nespojuje, ale ústí samostatně. Wolfova chodba (primitivní močovod, archinefritický kanálek) slouží původně jako vývodný kanálek ledvin vodních obratlovců. U obojživelníků (*Amphibia*) není organizace spojitosti Wolfovy chodby a semenných

kanálků jednotná. U všech žab (*Anura*) a některých ocasatých obojživelníků (*Caudata*) existuje spojení varlat a kraniální části ledvin drobným kanálkem. Vývody pohlavních žláz a ledvin u samců jsou stejné. U amniot funguje Wolfova chodba pouze jako chánovod a jeho proximální části se vyvinuly v nadvarle (*epididymis*). U všech taxonů, u nichž fungují definitivní ledviny (plazi, ptáci a savci) se vyvinuly nové vývodné cesty (tzv. sekundární močovody), které nejsou homologické s Wolfovými chodbami.

Kopulační orgány

U většiny vodních obratlovců probíhá oplození vnější (mimotělní) ve vodním prostředí. V případech, kdy se zárodek vyvíjí v děloze nebo ve vejci je nutné vnitřní oplození. Pro přenos spermií mezi jedinci se vyvíjejí kopulační orgány. U mnoha skupin obratlovců dochází k předání pohlavních buněk pouhým přiložením kloak. Pářící orgány se vyskytují i u některých vodních obratlovců (žraloci, rejnoci a chiméry). Pářící orgán těchto obratlovců, jenž je zaveden samici do kloaky, má na svém konci chrupavčitý výběžek, který se pomocí speciálního svalu staví do pozice umožňující vzájemné pevné držení. Sperma je do kloaky samice spláchnuto proudem vody ze speciálního váčku na stranách samčí kloaky. U některých kostnatých ryb se vyvinul z řitní ploutve pářící orgán (*gonopodium*) se žlábkem, jímž jsou předávány spermie do pohlavního otvoru samice. Oplození u obojživelníků je vnější, u čolků však existuje výjimka. Samice sbírá kloakou spermatofoxy vyprodukované samcem po složitém námluvním tanci. Dochází tak k vnitřnímu oplození a oplozená vajíčka jsou vypouštěna do vody. U samců hadů a některých ještěřů se k usnadnění páření existují laterálně párové vychlípeniny kloaky (*hemipenis*). Penis jako erektilní orgán, typický pro samce savců vyvinutý v mediální rovině těla, má své homologie již u želv (*Chelonia*), krokodýlů (*Crocodylia*) a některých ptáků, například pštrosů (*Struthioniformes*) či vrubozobých (*Anseriformes*). Nepárový penis stejně jako nepárová vagina jsou až sekundární jevy. Gonády i jejich vývody se embryonálně zakládají párově.

8. Tělní pokryv

Jedním z charakteristických znaků strunatců je přítomnost mnohvrstevné pokožky – *epidermis*, jako součásti tělního pokryvu (obr. 8–1 a 8–3). Výjimku tvoří pouze kopinatci (*Cephalochordata*), u kterých je pokožka jednovrstevná. Pod pokožkou se u strunatců, kromě kopinatce, nachází škára – *dermis*. Obě vrstvy dohromady nazývané kůže *cutis* jsou odlišného embryonálního původu. Epidermis je *ektodermálního* původu a škára vzniká z *mezodermu*. Mají i zásadně odlišné histologické znaky. Zatímco pokožka je tvořena souvislou tkání buněk, škára má buněk poměrně málo a prostor mezi nimi vyplňuje vláknité pojivo *keratin*, které je hlavní složkou vyčíněné kůže. Pod škárou se nachází podkožní vazivo – *tela subcutanea*, místo úponů podkožních svalů a ukládání zásobního tuku.

Kůže má mnoho významných funkcí. Hlavní je *funkce ochranná*. Deriváty pokožky chrání vnitřní orgány před poškozením a vyschnutím. Ochranné štíty, šupiny, rohy a kopyta jsou další adaptace vhodné k přežití. Další funkce kůže spočívá v přítomnosti kožních *receptorů a melanoforů*. To rovněž souvisí s ochrannou jedince.

Funkce dýchací. Významná je především u obojživelníků, živočichů s velkým podílem kožního dýchání. Ocasatí obojživelníci čeledi mločíkovití (*Plethodontidae*), nemají plíce ani žábry a výměna plynů se děje pouze kůží. **Funkce řízení tělesné teploty** souvisí s přítomností srsti, peří a s vasokonstrikcí a vasodilací, které mění průtok krve kůží, a tím i výdej a absorpci tepla. Míra pohlcování tepla z okolního prostředí kůží se mění u mnoha suchozemských obratlovců i změnou barvy kůže. Toho využívají obojživelníci a plazi při vyhřívání na slunci. **Vylučovací funkce** kůže spočívá ve výdeji oxidu uhličitého a zbytků metabolismu dusíku. **Udržování stálosti vnitřního prostředí.** Šupiny ryb jako kostní hmota slouží jako zásoba kalcia a fosforu, která může být v případě potřeby odbourána. V kůži mořských ryb se nacházejí žlázy vylučující chlorid sodný. Sladkovodní ryby produkují velké množství slizu, jenž zabraňuje pronikání hypotonické vody do jejich těla. Nesmáčivá pokožka suchozemských obratlovců zamezuje odpařování vody. **Výživa mláďat.** Mléčné žlázy savců jsou kožního původu. Rovněž u některých ryb bylo popsáno, že čerstvě vykulený plůdek se živí sekretem kůže matky.

V kůži jsou také uloženy *pachové žlázy* nutné pro vnitrodruhové kontakty mezi jedinci. **Světélkující orgány** se vyskytují u některých hlubinných ryb. Buňky – *fotofory* vznikají stejně jako kožní žlázy v epidermis, ale migrují do škáry. Princip vzniku světla je stejný jako u světlušek (*Lampyrus*). Je založen na enzymatickém rozkladu luciferinu, látky s aktivní složkou fosforu. I zde slouží světélkující orgány jako kontakt mezi příslušníky stejného druhu, u některých dravých ryb i jako návnada. Zbarvení kůže ryb, obojživelníků a plazů a případná schopnost barvoměny jsou zajištěny černými *melaniny* nebo barevnými *chromatofory*. Jsou to buňky, které se dají přirovnat ke dlanitému listu, který se uzavírá, otvírá nebo směřuje k povrchu těla či naopak. V podstatě jde ovšem o shlukování a rozptylování zrněk s barvivy uvnitř buňky. Shluknutí znamená zesvětlení, rozptýlení vede ke ztmavnutí kůže.

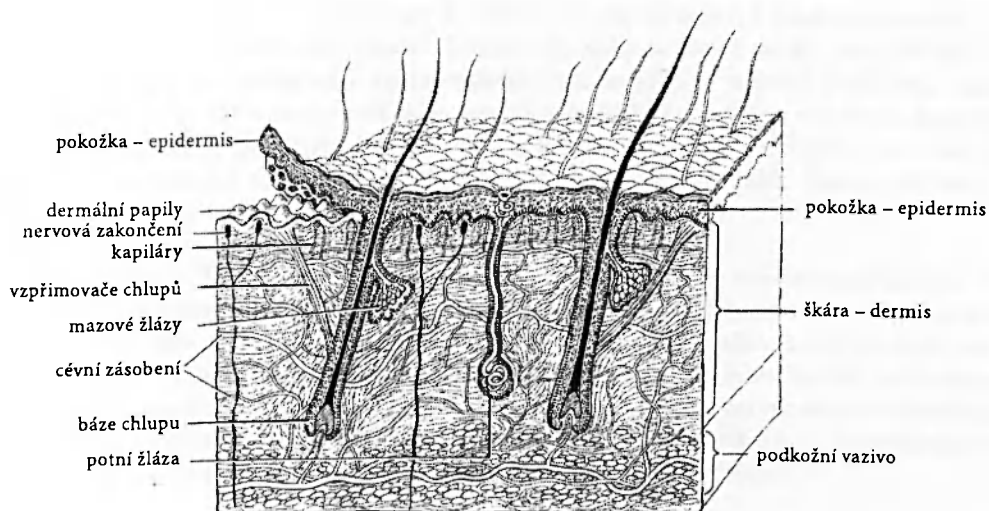
Hlavní vývojové změny, které tělní pokryv prodělal během fylogeneze obratlovců:

(1) vznik dermálních šupin s vrstvou skloviny, dentinu, spongiózní a kompaktní kostní hmoty, (2) redukce tloušťky šupin, (3) zachování kompaktní lamelární vrstvy šupiny, (4) ztráta kostěných šupin a vznik lysé a žláznaté kůže obojživelníků, (5) rohovatění – keratinizace pokožky a redukce kožních žláz plazů, (6) vznik šupin a peří založených převážně na ektodermu, (7) množství adaptací škáry i pokožky

Tělní pokryv kopinatce je tvořen jednou vrstvou buněk bez žláz. Každá z cylindrických buněk vrstvy pokožky je schopna sekrece slizu, což je typické pouze pro kopinatce. Vodní obratlovci mají pouze některé pokožkové buňky schopné vytvářet sliz a ty se soustřeďují do slizových žláz.

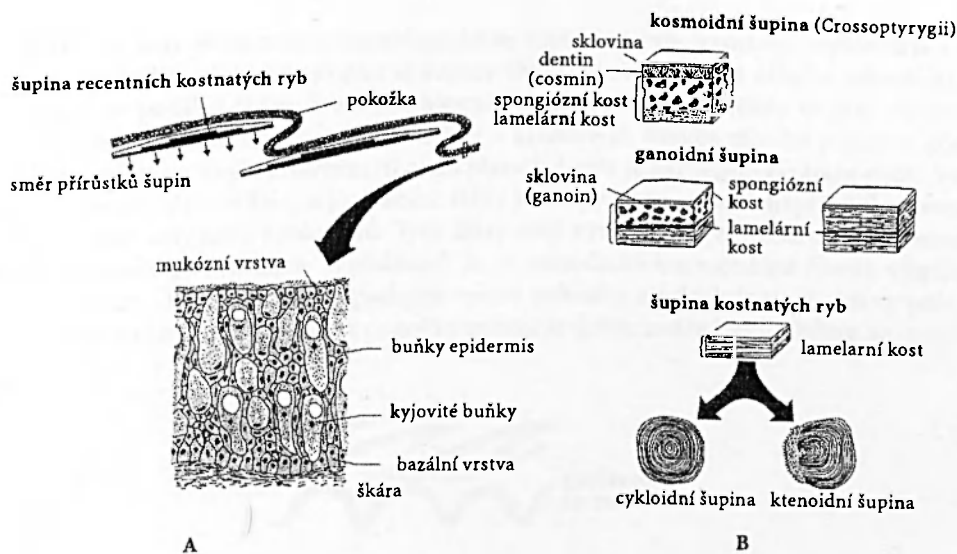
Tělní pokryv **recentních kruhoústých** je tvořen vícevrstevnou pokožkou. Povrch kůže kruhoústých není nikdy keratinizovaný (nedochází ke zrohovatění), jsou v něm drobné rýhy, které pravděpodobně umožňují udržení slizu na povrchu těla. Jedinou výjimkou keratinizace jsou rohovité zoubky na ústním terči. Pokožka kruhoústých je vícevrstevná se slizovými žlázami, pod ní se nachází dermis a dále podkožní vazivo, které přechází ve svalovou vrstvu. Vymřelá skupina kruhoústých (*Ostracodermi*) měla tělní pokryv tvořen kostěnými štíty vzniklými dermálně.

Paryby nemají dermální kosti, ale na povrchu kůže jsou *plakoidní šupiny*. Jsou tvořeny dentinem a na povr-



Obr. 8-1 Schematický řez kůže savce (podle Romera 1977)

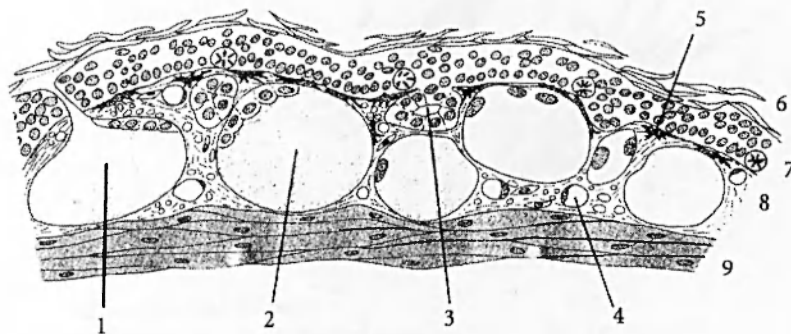
chu je sklovina a uvnitř dřev. Dentin a dřev jsou mezodermálního původu, sklovina je původně entodermální, ale silně mineralizovaná hmota. Stavba plakoidní šupiny paryb je identická se stavbou zubu. Plakoidní šupina vytváří drsný povrch těla, což působí příznivě na omezení turbulence a brzdivých účinků vody při plavání. Mezi plakoidními šupinami je vícevrstevná pokožka se slizovými žlázami a pod ní škára její pojivová vlákna jsou uspořádána do síťovité formy. To zabraňuje tvorbě záhybů na kůži během plavání. Tělní pokrýv ryb. Škára - dermis dává vznik kostěným šupinám mezodermálního původu. Podle stavby a vzhledu se rozeznávají tyto druhy šupin: *kosmoidní*, které jsou tvořeny několika vrstvami. Vrstvou *kosminu* s vrstvou skloviny na povrchu. Sklovina neboli *vitrodentin* vznikla z ektodermu a došlo u ní k velké mineralizaci. Kosmin je svým vzhledem poněkud odlišný od dentinu, ale z hlediska chemického složení jde o stejnou stavební hmotu. U *ganoidních* šupin je na povrchu lesklá vrstva *ganoinu*, což je modifikace skloviny. Ta přechází do vrstvy spongiózní kostní hmoty. Oba typy šupin se od sebe liší v síle vaskularizované spongiózní kostní hmoty (obr. 8-2B). Naopak, oba typy šupin mají společný znak - lamelární spodní vrstvy kostní hmoty, které jsou homologické materiálu, ze kterého jsou tvořeny *cykloidní* nebo *ktenoidní* šupiny



Obr.8-2 Šupiny ryb: Vlevo - A: je znázorněna vzájemná poloha kůže a šupin vznikajících ze škáry. Vpravo - B : kosmoidní šupiny a od nich odvozené šupiny ganoidní, cykloidní a ktenoidní (podle Kardonga 1995)

recentních ryb. Kosmoidní šupiny se vyskytovaly u vymřelých dvojdyšných a lalokoploutvých ryb. Název *kosmin* vznikl dříve, kdy se předpokládalo, že jde o hmotu chemicky odlišnou od dentinu, jde však jen o jeho modifikaci. Ganoidní šupiny se vyskytují u recentních bichirů, kostlínů a jeseterů. Podobně, název *ganoin* vznikl dříve, než se zjistilo, že jde o modifikaci skloviny. Na (obr.8-2A) je popsán růst šupin kostnatých ryb. Sezónní přírůstky rybích šupin jsou často přirovnávány k letokruhům stromů. Šupiny ryb však (na rozdíl od dřeva) rostou ve vodorovných vrstvách tak, jak je to znázorněno na obrázku. Šupiny ryb jsou překryty vrstvou epidermis, ve které jsou uloženy.

Tělní povrch obojživelníků. Tělní povrch prvních obojživelníků byl tvořen kostěnými šupinami, jako měly devonské ryby, ze kterých vznikli. U recentních obojživelníků je však kůže lysá s mnohovrstevnou pokožkou. V kůži jsou uloženy slizové žlázy, žlázy produkující baktericidní látky, někteří obojživelníci mají i kožní jedové žlázy. V povrchových vrstvách epidermis obojživelníků dochází k výměně buněk, což znamená, že i u této třídy v kůži existuje do jisté míry rohovatění (keratinizace). V kůži recentních obojživelníků se nachází síť kapilár, která umožňuje výměnu dýchacích plynů a doplňuje tak funkci plic. U některých obojživelníků nejsou vyvinuty plicě a dýchání je pouze kožní (mločíkovití *Plethodontidae*).

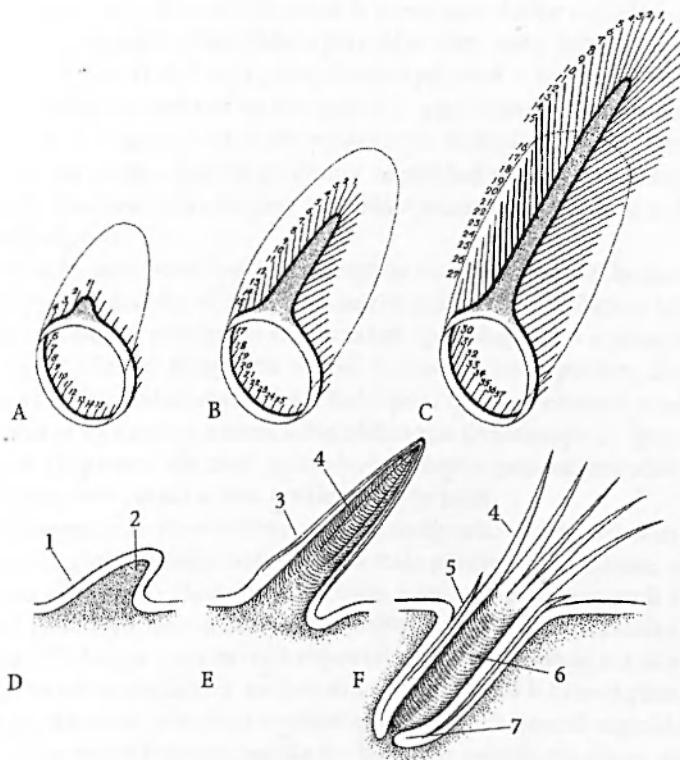


Obr. 8-3 Stavba kůže obojživelníka s mnohovrstevnou pokožkou:
 1 – slizová žláza, 2 – jedová nebo feromonální žláza, 3 – vyvíjející se žláza,
 4 – céva, 5 – melanofor, 6 – zrohovatělé buňky pokožky, 7 – pokožka,
 8 – škára, 9 – svaly (podle Kenta 2001)

Tělní povrch plazů. Šupiny plazů nejsou homologické se šupinami ryb. Vznikají z epidermis a na povrchu těla vytvářejí štítky (ještěři) nebo překrývající se šupiny (hadi) se ztenčenými záhyby (obr.8-4). Na vzniku epidermálních šupin se podílí i škára, která má hlavně funkci vyživující. Někdy se pod plazími šupinami vyskytují ploché dermální kosti dobře známé u želv a krokodýlů. Stavba tělního povrchu plazů ukazuje na úplnou vazbu na pobyt na souši. Hlavním úkolem plazích šupin je zamezení ztrátám vody. Ve srovnání s obojživelníky nemají plazi slizové žlázy a jiné kožní žlázy jsou vyvinuty vzácně, například stehenní póry ještěřek nebo pachové žlázy želv nebo krokodýlů. Tyto žlázy mají význam při vnitrodruhové komunikaci nebo při obraně. Pokožka plazů se vyměňuje "svlékáním". Je to periodická hormonálně řízená výměna pokožky umožněná činností mízy, která vniká do spodních vrstev pokožky a odděluje staré vrstvy pokožky od její zárodečné vrstvy. Mechanismus oddělování pokožky mízou je dobře známý všem lidem ze vzniku odřenin a puchýřů.



Obr. 8-4 Kůže plaza vytváří epidermální rohovitě štítky, hrbolky nebo šupiny. Mezi nimi se nacházejí ztenčená místa k usnadnění pohybu. Pod rohovitými deriváty pokožky je uložena škára, dermis (podle Kardonga 1995)



Obr. 8-5 Schéma vzniku ptačího pera:

A - B - C obrysově pero. D - E - F vlasové pero.

Mezodermální papila se zanořuje do kůže a její vnější vrstva dává vznik pochvě pera. Vnitřní vrstva se přeměňuje v brk a struktury od něho odvozené. Čísla označují posloupnost růstu paprsků obrysového pera; 1 - epidermis, 2 - dermální papila, 3 - pochva pera, 4 - prachové pero, 5 - prasklá pochva pera, 6 - dřeňová dutina pera, 7 - růstový folikul pera (podle Romera 1977)

Tělní pokryv ptáků. Ptačí peří je komplexní derivát kůže, tedy na stavbě se podílí jak pokožka tak i škára. Funkce ptačího peří spočívá v dokonalé tepelné izolaci a možnosti letu. Tyto dvě funkce byly nejdůležitější při vzniku peří u plazích předchůdců ptáků a vzniku endotermie. Mezi recentními obratlovci je peří typické pouze pro třídu ptáků. Při vzniku ptačího pera se na kůži se vytvoří papila, vychlípenina vrstvy pokožky a škára, která se postupně zanořuje do hlubších vrstev. Tím se dostává ke zdroji živin nutných k růstu pera. Jsou to krevní vlásečnice, které vstupují do spodní části pera zvaného brk (*calamus*), jenž je otevřen v místě zvaném pupek (*umbilicus*). Celé pero je před dokončením svého růstu kryto rohovitou pochvou. Ta se po dokončení růstu pera rozpadne a pero již dále neroste. Toto zařízení je nutné proti poškození peří ve vejci, u mláďat na hnízdě, ale i během výměny peří dospělých. Po dokončení růstu pera se vyživující škárová papila prorůstající do brku stáhne a krevní vlásečnice zaschnou. Obrysově pero, letka nebo rýdovací pero mají společnou základní stavbu. Spodní část brk (*calamus*) přechází v osten (*rhachis*), který tvoří osu plochy pera praporu (*vexillum*). Z ostnu vycházejí větve (*rhami*), které jsou navzájem spojeny paprsky (*radii*). Pro udržení celistvosti plochy pera jsou paprsky vzájemně propojené háčky (*hamuli*). Kromě uvedených typů pera se vyskytují na ptačím těle ještě pera prachová, která mají funkci termoregulační, hmatovou nebo čistící. Prachové peří (*plumae*) se vyskytuje u mláďat jako přechodný pokryv celého těla. Později je toto peří nahrazeno novou generací per definitivních. Štětinovitá pera se vyskytují u mnoha ptáků, například u sov jako součást hmatových receptorů v okolí zobáku. Prachová pera holubů, volavek a některých dalších druhů ptáků, kteří mají málo vyvinutou kostrční mazovou žlázu se neustále lámou v drobný pudr. Ten při čištění peří nebo při koupání vypadává zároveň s nečistotami. Nesmáčivý rohovitý pudr nahrazuje funkci sekretu mazové žlázy.

Ostatní deriváty pokožky obratlovců

Rohovina (*keratin*) se vyskytuje především u suchozemských obratlovců, u mchž *stratum corneum* zamezuje

vysychání kůže. Určité zrohovatění kůže je možno pozorovat všude v povrchových vrstvách **pokožky obojživelníků**. Prvními deriváty pokožky obojživelníků, které jsou dobře viditelné, jsou zduřeniny na kůži ropuch nebo na plochách podléhajících opotřebení (plantární část nohy žab). **Rohovité deriváty pokožky plazů**. Kromě plochých šupin nebo štítků se u plazů často vyskytují i šupiny v podobě výrůstků ve hřebeny nebo trny. U želv jde o rohovitý povrch na dermálních plochých kostech tvořících krunýř. **Šupiny u ptáků** jsou zachovány na nohou a někdy i na hlavě v okolí očí. Rohovitý povrch ptačího zobáku je rovněž homologický plazí šupině. U savců jsou šupiny vyvinuty například na holých ocasech některých hlodavců, hmyzožravců nebo vačnatců. Rudimentální šupiny je možno pozorovat i na kůži u člověka v podobě jejich náznaku na dorzální straně zápěstí.

Kopyta, drápy a nehty jsou vzájemně homologickými orgány vznikajícími přechodem vrstev kůže na distální článek prstu a zrohovatěním epidermis. U kopyt dochází k přímému přerůstání kůže přes distální článek prstu a k zrohovatění, u drápů a nehtů se vytváří kožní záhyb (podobně jako u plazích šupin), který vytváří lůžko, z něhož vyrůstá rohovitý útvar. Rohy jsou rovněž homologické kopytům, drápům a nehtům. Jejich kostěným podkladem jsou však dermální kosti lebky. Rohy jsou duté, nevětvené a založené na zrohovatěné epidermis. Zvláštní typ rohů je vyvinut u amerického vidloroha (*Antilocapra*). Ty jsou rohovité s kostním podkladem jako u turovitých (*Bovidae*), ale mají jednu boční větev a jsou každoročně shazovány. Rohy žiraf jsou tvořeny kostními výrůstky čelní kosti a jsou trvale pokryty kůží.

Roh nosorožce vznikl jako adaptace na život v křovinatých biotopech. Vznikl srůstem a zrohovatěním chlupů, které tvoří ochranu nosu a očí. (Původ rohu nosorožce je stále předmětem diskuse, v poslední době je opět přijímána původně zavrhaná teorie o chlupovém původu rohu). **Šupiny pásovců** (*Edentata*) jsou epidermální rohovité šupiny, které (podobně jako u želv a krokodýlů) kopírují tvar dermálního kostěného krunýře pod nimi. **Šupiny luskounů** (*Pholidota*) jsou rovněž rohovité a pravděpodobně vznikly jako shluky chlupů.

Rohovité kostice velryb (*Cetacea*) se nacházejí na horním patře a slouží k filtraci planktonu. Jsou derivátem ústního epitelu horního patra, který se přeměnil v rohovité destičky vzájemně uspořádané tak, že jsou proti jazyku vyduté. Filtrovaná voda po přitisknutí jazyka ke kosticím odtéká po obou stranách z ústní dutiny ven a potrava zůstává na jazyku. Hlavní směr uložení kostic je tedy jejich plochou ve frontální rovině. Ve své spodní části jsou tyto kostice trásnitě a měkké a právě těmito trásněmi přisedají při filtraci k jazyku. Délka bloků kostic vyčnívajících svými trásnitými konci proti jazyku je od několika decimetrů až do 3 metrů. **Chlupy savců** mají především funkci izolační, k čemuž slouží hlavně krátké chlupy zvané podsada. Ty nejsou na zvířatech patrné, protože jsou překryté delšími chlupy – pesíky. Kromě těchto dvou základních typů chlupů se u savců vyskytují mnohé modifikace chlupů. **Vibrisy** či hmatové „vousy“ se nacházejí na nose savců a slouží jako hmatový orgán, zejména pro odhadování velikosti dutin a předmětů. Chlupy vytvářejí mnoho derivátů, na kterých je na první pohled vidět jejich původ, například **bodliny** ježka nebo dikobraza. Jsou ztlustlými chlupy podobně jako **štětiny** nebo **žíně**. Chlup savců vyrůstá z chlupového váčku podobným způsobem jako ptačí pero nebo plazí šupina, není však homologický se šupinami plazů nebo peřím ptáků. Dokazuje to fakt, že u některých savců se současně vyskytují **šupiny** a chlupy (například u pásovců). Chlupy zde vyrůstají mimo šupiny jako novotvary. Vznik různých typů derivátů pokožky však závisí na jejich indukci dermatomem během embryonálního vývoje. Ten má určující vliv na to zda z ektodermálního základu vznikne vlas, chlup nebo hmatový chlup. Například nad škárkou horního rtu savců vznikají vibrisy nebo krátké chlupy, jinde pesíky atp. Chlup vyrůstá z epidermálního chlupového váčku, který je zanořen do škáry, v níž nachází zdroje živin a kyslíku pro svůj růst. Je uložen v pochvě, do které ústí mazová žláza. V blízkosti chlupového váčku se nacházejí volná nervová zakončení, hmatová tělíska, krevní vlasečnice, svaly – vzpřimovače chlupů a potní žlázy. Struktura chlupu je u všech savců podobná, avšak každý druh má své zvláštnosti. Proto jsou chlupy u jedinců téhož druhu stejné. Chlup má na svém průřezu vně kutikulu, pod ní kůru a uvnitř dřev. **Deriváty škáry**. Kostní destičky krunýřů prvohorních ryb, nebo kostěné základy krunýřů želv jsou mezodermálního kožního původu. Vznikají ze škáry a neprocházejí stádiem chrupavky jako kosti endochondrální. Tyto ploché kosti vznikají z mezodermálního základu (*dermatomu*) určenému původně kůži. Prvohorní vodní obratlovci měli šupiny na vrchní straně kryté kompaktním dentinem, ale převážně byly tvořeny spongiózní hmotou s mnoha dutinkami vyplněnými tekutinou, která měla stejnou funkci jako krev dnešních obratlovců. Ve spodní části šupiny se vyskytovaly kostní lamelární vrstvy. Z těchto kostěných destiček se později vyvinuly šupiny recentních ryb. Původní stavba šupin se do velké míry zachovala u šupin **ganoiních**, dnes existujících u primitivních paprskoploutvých ryb například u jesetera. Výsledkem vývoje zjednodušené stavby šupin ryb je typ **cykloidní** (kapr) nebo **ktenoidní** (okoun), v nichž se zachovává pouze jedna vrstvička kostní hmoty, která vzniká z jednoho osifikačního centra v soustředných kruzích (ročních

9. Nervová soustava

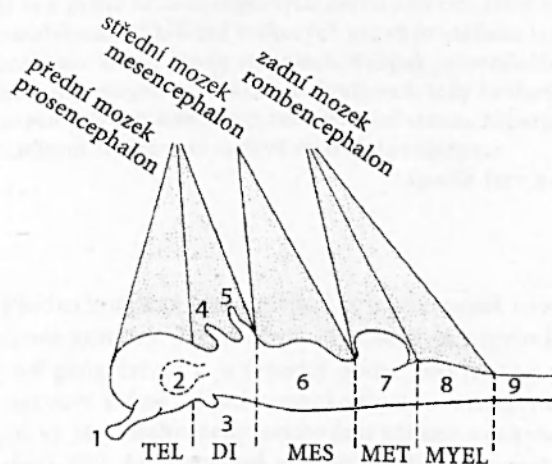
Základním společným znakem centrální nervové soustavy všech strunatců je její **trubicovitě** uspořádání. Tím se liší od předchozích typů nervové soustavy bezobratlých.

Nervová soustava se skládá ze složky **centrální** – CNS – mozek a mícha a **periferní**, kam patří nervová tkáň uložená mimo centrální nervový systém – mozkové a míšní nervy. **Mozek** obratlovců je mohutným shlukem nervové tkáně koncentrované v přední části těla. Toto uložení odpovídá aktivitě obratlovců, jejich bilaterální souměrnosti a polaritě. Hlavová část těla totiž přichází prostřednictvím receptorů do styku s podněty vnějšího prostředí většinou jako první. **Mícha** jakožto součást centrálního nervového systému je uložena v dorzální části těla a má dvě funkce: řídicí na úrovni **míšních reflexů** a vodivou. Periferní nervová soustava je tvořena **míšními nervy** – nervy, které přicházejí nebo vystupují z míchy a **mozkovými nervy**, které vstupují nebo vystupují z mozku. Vnější prostředí představuje pro živočicha mnoho podnětů, které jsou pro něj výhodné nebo nevýhodné. Úkolem nervové soustavy je sledovat tyto podněty, analyzovat a vybírat vhodné odpovědi. Nervová činnost je zajišťována nervy, míchou a mozkiem v součinnosti se smyslovými orgány a výkonnými orgány, což jsou hlavně svaly a žlázy s vnitřní sekrecí.

Nervová tkáň. Stavebními jednotkami nervové soustavy jsou v podstatě dva typy buněk – **neurogliové buňky a neurony**.

Neurogliové buňky nepřenášejí vzruchy, ale mají za úkol buď přinášet živiny z krve do nervové tkáně nebo mají funkci podpůrnou a ochrannou (astrocyty, buňky Schwannovy pochvy nebo výstelka dutin a kanálků centrální nervové soustavy).

Neurony jsou stavební funkční jednotky nervové soustavy, které mají za úkol přenášet vzruchy. Zvláštními specializovanými neurony jsou neurosekreční buňky, které uvolňují neurosekrety do krve a podílejí se na stavbě endokrinních žláz.

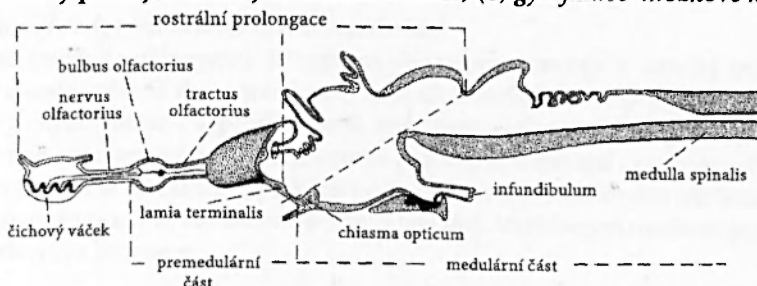


Obr. 9-1 Diferenciace mozku do tří částí ve stádiu pokročilého embrya obratlovců na přední, střední a zadní mozek a pozdější diferenciace mozku amniot do pěti dílů: koncový mozek, mezimozek, střední mozek, zadní mozek s mozečkem a prodloužená mícha: 1-čichový lalok koncového mozku, 2-místo budoucího zrakového váčku, 3-výběžek hypofýzy, 4-parietální=parapineální orgán, 5-šišinka=pineální orgán, 6-lobbi optici =corpora bigemina, 7-mozeček, 8-prodloužená mícha, 9-postkranální nervová trubice (podle Kenta 2002)

Embryonální vývoj mozku. Nervová trubice obratlovců je dutá, což je výsledek spojení dvou záhybů po *invaginaci ektodermu* (obr. 2-2). Mozek se u všech obratlovců embryonálně zakládá podle stejného schématu – z kranální části nervové trubice ze tří zárodečných váčků (*prosencephalon*, *mesencephalon*, *rhombencephalon*), ze kterých vzniká přední, střední a zadní mozek. Tyto tři části se u amniot nakonec diferencují do pěti částí mozku typických pro suchozemské obratlovce – **koncový mozek a mezimozek** z předního mozku, **střední mozek** z původního středního mozku a **prodloužená mícha a mozeček** ze zadního mozku. Varolův

most, který patří k zadnímu mozku se vyskytuje pouze u savců. Uvedná diference mozku se děje spolu se změnami polohy mozkových řídicích center a jejich spojení. Významným mezníkem z hlediska vývoje mozku je místo křížení zrakových nervů. V tomto místě, kam až zasahuje v embryonálním stavu chorda totiž existuje přechod mezi centrální nervovou soustavou vzniklou v prevertebrálním stavu a během vývoje obratlovců. Vývoj části mezimozku a koncového mozku směrem dopředu se nazývá **rostrální prolongace** (obr. 9 - 2).

Hlavní vývojové změny, které nervová soustava prodělala během fylogeneze obratlovců: (1) rostrální prolongace mozku od místa křížení zrakových nervů (viz odstavec mezimozek), (2) vznik XI. a XII. mozkového nervu v souvislosti s přechodem na souš a začlenění spinální míchy do mozku, (3) rozvoj šedé hmoty mozkové v souvislosti s přechodem na souš, (4) rozvoj koncového mozku a přesun šedé hmoty mozkové z nítra hemisfér na jejich povrch, (5) změny polohy mozkových řídicích center, (6) gyrifikace mozkové kůry



Obr. 9-2 Schematické členění mozku odpovídající časné embryonálnímu stavu u strunatců. V časné embryogenezi se v místě křížení zrakových nervů dělí centrální nervová soustava na dvě části. Směrem kaudálním od křížení zrakových nervů je uložena **medulární část** mozku. Ta odpovídá prevertebrálnímu stavu vývoje strunatců. Naopak **premedulární část** mozku se začala vyvíjet až během organogeneze mozku u obratlovců, tedy kruhoústých. Místo křížení zrakových nervů je zároveň místem, kde končí embryonální struna hřbetní. Vývojová expanze mozku obratlovců rostrálním směrem se nazývá **rostrální prolongace** (podle Jarvika 1980 z Ročka 2002)

Nervová soustava kopinatce. Přední koncová část mozku kopinatce nemá náznaky členění, ale je dutá a má dokonce formu rozšířené mozkové komory. Tento znak - trubicovitá nervová soustava - je v rámci kmene strunatců považován za vývojově progresivní a je typický pouze pro tento podkmen. Trubicovitá nervová soustava umožňuje snazší růst nervové tkáně. Míšní nervy kopinatce existují pouze jako nervy dorzální (*sensitivní*), ventrální (*motorické*) nervy jsou nahrazeny svalovými vlákny vycházejícími ze svalových jednotek (*myomer*). Tím se dá zjednodušeně říci, že si svalové vlákno přichází do centra (míchy) pro příkazy (Kent 2001) (obr. 3-1). V hlavové části kopinatce, především na brvách ústního otvoru se vyskytují receptory, které pravděpodobně slouží jako *chemoreceptory* a receptory vnímající proudění vody. Světločivné buňky (*Hessovy buňky*), které jsou nejen v rostrální části těla, ale i po celé délce nervové trubice, jsou schopné směrového vnímání světla. Z rostrální části nervové trubice vychází 7 párů nervů, které se dají považovat za předchůdce mozkových nervů.

Mícha obratlovců (*medulla spinalis*). Z přední části nervové trubice vzniká mozek a z její zbývající, kaudálně uložené části mícha. Z míchy amniot vycházejí míšní kořeny, které se spojují v míšní nervy. Do dorzální části míchy přicházejí dostředivé *hřbetní kořeny míšní* a z ventrální části míchy vycházejí motorické *břišní kořeny míšní*. Míšní nervy mnoha ryb a obojživelníků vykazují přechody mezi míšními a mozkovými nervy (*occipitospinální nervy*), které nemají dostředivé dráhy a jejich funkcí je inervace žaberních svalů. Mícha vychází z mozku do páteřního kanálu v oblasti velkého otvoru týlního (*foramen magnum*) týlní kosti. Šedá hmota mozková je uspořádána v mozkovém kmeni (spodní část mozku bez hemisfér koncového mozku a mozečku) v podobě mozkových jader a shluků. Do míchy pokračuje v podobě předních a zadních rohů. Bílá hmota míšní je tvořená nervovými vodivými dráhami tvořenými nervovými vlákny s myelinovou pochvou. Mícha obratlovců zasahuje až do ocasu. U obratlovců, kde se ocas redukoval vycházejí míšní nervy inervující

končetiny již v bederní páteři svazkem nervů, který se nazývá koňský ocas (*cauda equina*). U člověka končí mícha u druhého bederního obratle. Živočiškové, u kterých jsou kladeny velké nároky na zadní končetiny (žáby), mají míchu, která zasahuje až do urostylu, což jsou srostlé ocasní obratle. Mícha má v oblastech končetin zduřeniny, které vznikají zmnožením buněk a nervových vláken podílejících se na inervaci končetin. U živočichů s výrazně mohutnými končetinami bývají tato ganglia obzvláště zřetelná. Míšň ganglium (shluk nervových buněk) v oblasti zadních končetin dinosaurů bylo často větší než mozek. Naopak mícha želv je velmi tenká, protože svaly trupu jsou vzhledem k existenci krunýře velmi málo vyvinuty. U ptáků jsou dobře vyvinuté zduřeniny míchy v oblasti inervace svalstva končetin. Mícha u ptáků zasahuje až do posledních ocasních obratlů. U kočky nebo králíka zasahuje mícha do středu křížových obratlů.

Mozek obratlovců je tvořen ze tří embryonálních částí a tento stav přetrvává u ryb a obojživelníků, v dospělosti u amniot je pětídílný.

Zadní mozek a jeho části (prodloužená mícha, mozeček)

Prodloužená mícha (*medulla oblongata*). Je typická pouze pro amniota a vzniká začleněním části spinální míchy do zadního mozku včetně dvou párů nervů. Z těch vznikají dva poslední mozkové nervy (XI. – *n. accessorius* a XII. – *n. hypoglossus*). V prodloužené míše jsou uložena centra pro vegetativní funkce – řízení změn tepové frekvence, dýchací a sací reflexy, centra pro kašláni, dávení zvracení a řízení peristaltiky střev. **Varolův most** (*pons Varoli*) je útvaru typickým pouze pro savce. Jsou v něm uložena jádra některých mozkových nervů (V. – *trigeminus*, VI. – *abducens* a VII. – *facialis*). Varolovým mostem procházejí nervové dráhy mezi míchou a mozkovým kmenem.

Mozeček (*cerebellum*). Vznikl vychlípěním a zesílením dorzální části zadního mozku. Jeho funkcí je řízení rovnováhy na základě informací z blanitého labyrintu rovnovážného ústrojí, řízení cílených pohybů, činnosti kosterních svalů, u ryb koordinace kosterních svalů na základě podnětů z postranní čáry. Konečná diferenciací mozečku však existuje až u amniot. Koordinace pohybů ryb a obojživelníků je řízena i z tekta středního mozku. Nejvyvinutější mozeček je u ptáků a savců, u kterých koordinuje pohyby hlavy, trupu a končetin a udržuje rovnováhu při šplhání a skocích. V mozečku se vyskytují shluky šedé hmoty (jádra), jejichž uložení se na povrchu projevuje jako zduřeniny. Jsou to nervové dráhy tvořené bílou hmotou, které tato centra tvořená šedou hmotou obcházejí.

Střední mozek (*mesencephalon*). Dorzální část středního mozku se nazývá strop (*tectum*). Tato část mozku obratlovců původně sloužila jako zrakové a centrálně řídicí centrum. Zrakové laloky středního mozku jsou nápadné zejména na ptačím mozku (obr. 9–6). V optických lalocích (*lobi optici = corpora bigemina*) středního mozku jsou nervové buňky uspořádány v několika vrstvách a jsou velmi podobné těm, které jsou v mozkové kůře savců. U ryb a obojživelníků je tato část mozku – *tectum*, kromě zrakového centra a centra zrakové koordinace hlavním řídicím centrem mozku, což platí do velké míry i pro plazy a ptáky. Savci mají kromě páru hrbolků (*corpora bigemina*) ve stropu středního mozku ještě jeden pár uložený kaudálně od zrakových laloků, celkem tedy čtyři hrbolky nazývané *corpora quadrigemina*. V kaudálně uložených hrbolcích čtverořbolí se nachází primární sluchové centrum. U obratlovců hrálo *tectum* významnou řídicí roli až do stadia savců, kde tuto funkci převzala šedá hmota koncového mozku. Bazální část středního mozku je tvořena svazky bílé hmoty (*pedunculi*), kterými probíhá spojení mozkové kůry s podkorovými centry. Tam lze najít i roztroušené buňky a vlákna šedé hmoty (*retikulární formace*), které měly u obratlovců původně významnou motorickou koordinační funkci – spojovaly mozek s míchou. U člověka se jejich funkce zachovala pouze rudimentálně. Uměle vyvolané podráždění retikulární formace savců může aktivizovat korová centra a vyvolat například kýčání nebo kašel. Osou středního mozku prochází kanálek navazující na III. mozkovou komoru v mezimozku.

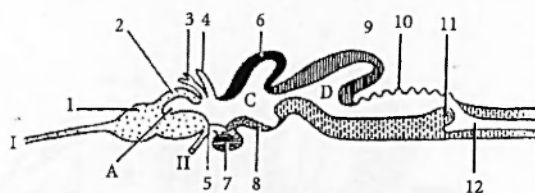
Mezimozek (*diencephalon*). Mezimozek se skládá z dorzálně uloženého talamu tvořícího strop III. mozkové komory a ventrálně uloženého hypotalamu. V dorzální části mezimozku se vyskytují vychlípěninny (*parietální orgán* a *pineální orgán*). U mihulovců funguje pineální orgán jako fotoreceptor. U čelistnatých obratlovců funguje pineální orgán jako žláza s vnitřní sekrecí (*epifyza*), která je spojena se sítnicí oka prostřednictvím nervových drah, a tak je ovlivňována světlem. O pineálním orgánu je pojednáno v kapitole „Žlázy s vnitřní sekrecí“. Rostrálně od pineálního orgánu se nachází parietální či parapineální orgán, někdy vyvinutý jako

temenní oko, viz kapitola „Smyslové orgány“. V horní části talamu se vyskytují shluky šedé hmoty – jádra, spojená s čichovými laloky koncového mozku. U mnoha obratlovců mají velký význam pro čichovou funkci. Tato jádra jsou velmi dobře vyvinuta u živočichů, jejichž primárním orientačním smyslem je čich, například u žraloků nebo loveckých stopovacích psů. Naopak u ptáků a vodních savců, kteří nevyhledávají potravu čichem, jsou tato jádra nepatrná. V bazální části mezimozku, která tvoří zároveň dno a stěny III. mozkové komory, jsou umístěny i hypofýza a hypotalamus. Hypofýza je nejdůležitější žláza s vnitřní sekrecí obratlovců. Hypotalamus je u všech obratlovců důležitým nervovým centrem řídícím stálost vnitřního prostředí (kontroluje koncentraci solí a glukózy v krvi). Hypotalamická jádra (shluky šedé hmoty) řídí vegetativní systém organismu, termoregulaci, bdělost, spánek, ale i hibernaci.

Na bazální straně mezimozku se nachází křížení mozkových nervů (*chiasma opticum*). Chiasma opticum znamená křížení zrakových nervů (II. mozkový nerv *nervus opticus*) na cestě z oka do mozku. Je to adaptace, která vznikla pro vytváření komplexního obrazu v mozku na základě počítků přicházejících z obou očí. Vytváří se tak prostorový obraz pozorovaného předmětu (obr. 10–4). Chiasma opticum je také významným místem z hlediska evoluční anatomie mozku. Rostrálně od chiasma opticum dochází během fylogeneze obratlovců k expanzi mozku, typickou pouze pro obratlovce. To znamená, že část mozku před křížením zrakových nervů se u bezlebečných nevyskytuje (obr. 9–2). Zrak hrál ve fylogenezi nižších obratlovců velmi důležitou roli. Zrakový nerv a sítnice se embryonálně zakládají z mezimozku. Na bázi mezimozku kaudálně od hypofýzy je uložen pro ryby specifický váčkovitý orgán (*sacus vasculosus*) obsahující neuromasty. Jeho funkce není známá. Existují teorie o tom, že jde o receptor vnímající vnitřní tlaky tekutin. Je totiž nejlépe vyvinut u hlubinných ryb.

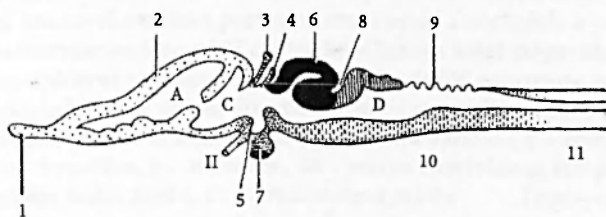
Koncový mozek (*telencephalon*). Koncový mozek se u obratlovců skládá z polokoulí (*hemisféry*) a čichových laloků (*bulbi olfactorii*). Název koncový mozek má souvislost s dokončováním růstu mozku u obratlovců, tj. nárůstem hmoty nervových buněk a rozvojem šedé hmoty. Během orgánového vývoje mozku ve fylogenezi obratlovců to bylo zejména po přechodu na souš a v nutnosti koordinace rychlého pohybu končetin. Zvětšování hemisfér během vývoje je obrazem života a složitosti chování suchozemských obratlovců. V polokoulič koncového mozku ryb, obojživelníků, plazů a ptáků se vedle bílé hmoty vyskytují v různých formách shluky šedé hmoty, které se s bílou hmotou střídají v podobě žíhání, a proto se nazývají žíhané těleso (*corpus striatum*). Tato šedá hmota s řídicí funkcí se nevyskytuje na povrchu polokoulí, ale uvnitř. U ptáků má hlavní řídicí význam včetně složek analyzační nervové činnosti, kterou u savců zajišťuje mozková kůra. *Corpus striatum* je řídicím centrem pro velmi složité chování ptáků, například během stavby hnízda, inkubace vajec a péče o potomstvo a pravděpodobně i řídicím centrem pro chování během migrace. *Corpus striatum* savců slouží jako komunikační složka mezi mozkovou kůrou a ostatními částmi mozku a míchy. Vývojovým trendem koncového mozku obratlovců je rozvoj šedé hmoty. Ta se dostává postupně z centra polokoulí na jejich povrch, kde jsou větší možnosti jejího rozšiřování. Tím se přesouvá řídicí složka z bazálně uložených řídicích center tvořených šedou hmotou (*corpus striatum*) do pláště koncového mozku (*pallium*), což je předchůdce mozkové kůry (obr. 9–8). Stupeň vývoje palia plazů a ptáků je zhruba stejný. U savců je *corpus striatum* zachováno v koncovém mozku laterálně od mozkových komor v podobě několika útvarů (*nucleus striatus*, *nucleus amygdalae*, *putamen*) a nazývá se *bazální ganglia*. Tato ganglia jsou součástí již zmíněných sestupných motorických nervových drah nutných pro rychlou koordinaci končetin. Chorobné změny bazálních ganglií se u člověka projevují motorickými poruchami, jako je například rytmický třes končetin (*paralysis agitans*) – Parkinsonova nemoc.

Mozková kůra (*cortex*). Palium savců se rozšířilo po celé ploše mozku a kromě ptakořitných savců se u všech řádů vyskytuje zbrázdění povrchu polokoulí (*gyrifikace*). Gyrfikace dále zvětšuje povrch mozkové kůry. Šedá kůra mozková je tvořena několika vrstvami neuronů, u savců o celkové tloušťce až 5 mm. Mozková kůra savců má mnoho funkcí. Řídí veškerou činnost těla, je centrem paměti, centrem analyzačním a centrem volní motoriky.



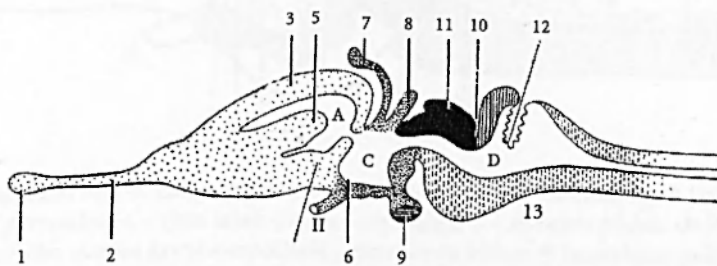
Obr. 9-3 Mozek kostnaté ryby, sagittální řez:

A - párová (první a druhá) komora koncového mozku, C - třetí mozková komora, D - čtvrtá mozková komora, I - čichový nerv, II - zrakový nerv, 1 - *bulbus olphactorius*, 2 - koncový mozek (*pallium*), 3 - parapineální orgán, 4 - pineální orgán, 5 - křížení zrakových nervů, 6 - *tectum*, 7 - hypofýza, 8 - *saccus vasculosus* (párový váček související s hypofýzou a obsahující neuromasty, jeho funkce však není známá), 9 - zadní mozek s výduť mozečku, vlastní diferenciace mozečku však u ryb ještě není, 10 - *plexus chorioideus* (místo, kde se doplňuje mozkomíšní mok ze *subarachnoidálního* prostoru), 11 - prodloužená mícha se jako část zadního mozku diferencuje až u amniot včetně dvou posledních mozkových nervů, které vodních obratlovců patří k míšním nervům, 12 - mícha (podle Langa 1965)



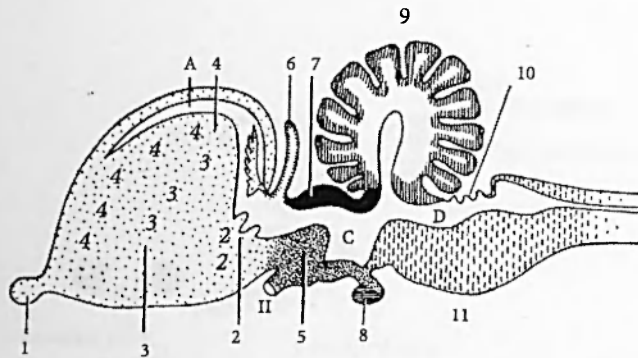
Obr. 9-4 Mozek žáby, sagittální řez:

A - párová komora koncového mozku, C - třetí mozková komora, D - čtvrtá mozková komora, II - zrakový nerv, 1 - *bulbus olphactorius*, 2 - *pallium* (počáteční stádium mozkové kůry koncového mozku), 3 - parapineální orgán=parietální orgán, který má souvislost se zrakovou funkcí "třetího oka", 4 - pineální orgán=epifýza, 5 - křížení zrakových nervů, místo rostrální prolongace - rozvoje mezimozku a koncového mozku, 6 - *tektum*, dorzální část středního mozku - centrum zrakové (*corpora bigemina*) a centrum asociální, jehož funkci přebírá u amniot mozková kůra, 7 - hypofýza, 8 - mozeček, výduť zadního mozku, 9 - *plexus chorioideus* (místo výměny mozkomíšního moku), 10 - prodloužená mícha se jako součást mozku diferencuje až u amniot, vzniká z páteřní míchy (podle Langa 1965)



Obr. 9-5 Mozek ještěrky, sagittální řez:

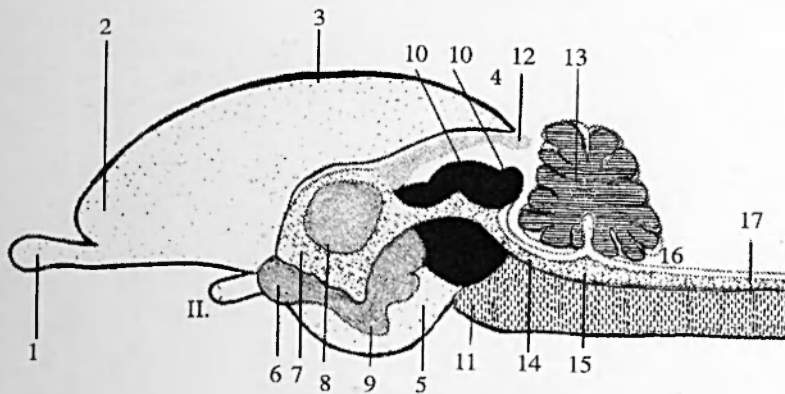
A - párová komora koncového mozku, C - třetí mozková komora, D - čtvrtá mozková komora, II - zrakový nerv, 1 - *bulbus olphactorius*, 2 - *tractus olphactorius*, 3 - *pallium* (plášť koncového mozku, který je původně spojen s čichovou funkcí), 4 - *archistriatum* (koordinuje základní pohybové funkce), 5 - *neostriatum* (koordinuje složité jednání a zastupuje funkci mozkové kůry savců), 6 - křížení zrakových nervů, 7 - parapineální = parietální orgán, 8 - pineální orgán - epifýza, 9 - hypofýza, 10 - mozeček, 11 - *tektum* středního mozku, 12 - *plexus chorioideus*, systém membrán a vaziva, který spojuje *subarachnoidální* prostor s mozkovými komorami, kde dochází k výměně mozkomíšního moku, 13 - prodloužená mícha (podle Langa 1965)



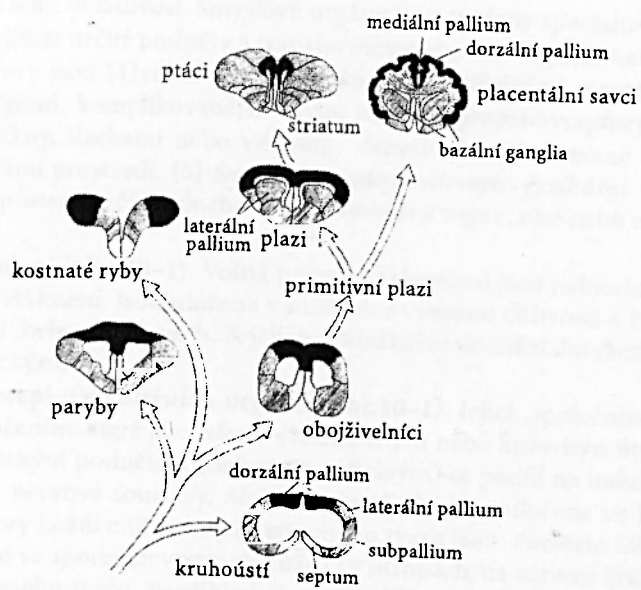
Obr. 9-6 Mozek ptáka:

A - párová komora koncového mozku, C - třetí mozková komora, D - čtvrtá mozková komora
 II - zrakový nerv, 1 - *bulbus olfactorius*, 2 - *archistriatum*, 3 - *paleostriatum*, 4 - *neostriatum*,
 Šedá hmota koncového mozku se u ptáků vyvíjela v podobě žíhaných útvarů (*striatum*), které se
 současně s expanzí koncového mozku postupně rozšiřovaly a dostávaly k povrchu (2,3,4).

Archistriatum a *paleostriatum* jsou malá centra šedé hmoty, která odpovídají za kontrolu pohybu,
 příjem potravy a instinktivní chování během rozmnožování. V *neostriatu* jsou uložena analyzační
 centra vyhodnocující informace ze smyslových orgánů a centra koordinující pohyb a učení. Mají
 tedy stejnou funkci jako mozková kůra savců. 5 - *chiasma opticum*, 6 - epifýza, 7 - tektum, strop
 středního mozku, 8 - hypofýza, 9 - mozeček, 10 - *plexus chorioideus*, strop prodloužené míchy,
 místo výměny mozkomíšního moku, 11 - prodloužená mícha (upraveno podle Langa 1965)



Obr. 9-7 Mozek savce, sagittální řez: 1 - čichový lalok (*bulbus olfactorius*), 2 - čelní lalok (*lobus frontalis*),
 3 - temenní lalok (*lobus parietalis*), 4 - týlní lalok (*lobus occipitalis*), 5 - spánkový lalok (*lobus temporalis*),
 2, 3, 4, 5 jsou laloky koncového mozku kryté *neopalliem* - mozkovou kůrou. V laterálním pohledu není možno
 tento vývoj zobrazit. Rozdělení a rozvoj pláště (*pallia*) koncového mozku u jednotlivých tříd obratlovců
 je znázorněno na frontálním řezu na (obr. 9-10). 6 - křížení zrakových nervů (*chiasma opticum*) a II. zrakový
 nerv (*nervus opticus*), 7 - třetí mozková komora mezimozku (párová komora koncového mozku není
 zobrazena), 8 - spojení talamu (*adhesio interthalamica*), 9 - hypothalamus a hypofýza, 10 - čtverořhlolí
 středního mozku (*corpora quadrigemina*) je typické pouze pro savce a souvisí se změnami průběhu nervových
 drah a uložením center šedé hmoty v mozku, 11 - Varolův most (*pons Varoli*) typický pouze pro savce, důležitý
 pro spojení mozkového kmene a spinální míchy, 12 - šišinka, epifýza, 13 - mozeček (*cerebellum*), 14 - *Sylviův*
kanálek, 15 - čtvrtá mozková komora prodloužené míchy, prodloužená mícha (*medulla oblongata*) typická pouze
 pro suchozemské obratlovce, původně byla součástí spinální míchy včetně dvou posledních mozkových nervů
 (XI. *n. accessorius* a XII. *n. hypoglossus*), 16 - *plexus chorioideus*, místo výměny mozkomíšního moku,
 17 - míšní kanál (upraveno podle Langa 1965)



Obr. 9-8 Vývoj mozkových hemisfér obratlovců (podle Kardonga 1995)

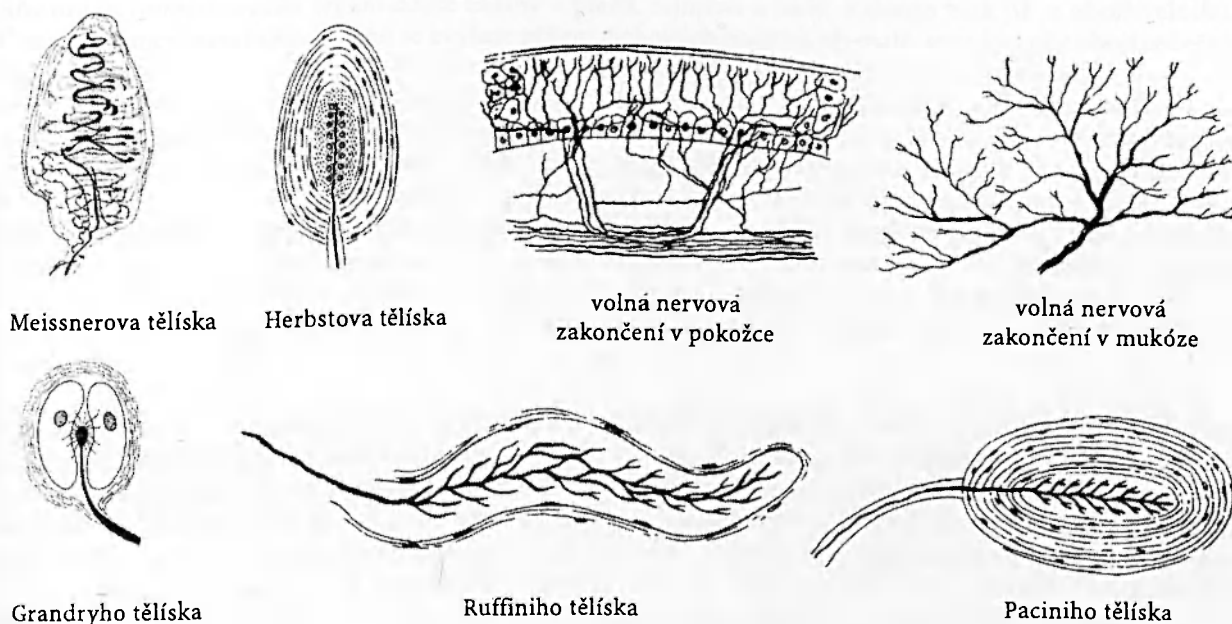
10. Smyslové orgány

Všechny buňky těla vykazují dráždivost. Smyslové orgány jsou tvořeny specializovanými buňkami, které jsou schopny rozlišovat a přijímat určité podněty a transformovat jejich energii do nervových dostředivých vláken. Nejjednoduššími receptory jsou (1) *volná nervová zakončení*, složitějšími receptory jsou (2) *kožní receptory a receptory vnitřních orgánů*, komplikovanější stavbu mají (3) *proprioceptory* jejichž nervová zakončení souvisí se svalovými vlákny, šlachami nebo vazivem. Smyslové orgány zvané (4) *chemoreceptory* vnímají chemickou kvalitu vnějšího prostředí. (5) *Smyslové orgány vnímající fyzikální vlnění* se většinou vyvinuly ve složité útvary jako je postranní čára, sluchový a rovnovážný orgán, oko nebo elektroreceptory.

(1) **Volná nervová zakončení (obr. 10-1).** Volná nervová zakončení jsou jednoduché receptory končící volně rozvětveným nervovým vláknem. Jsou uložena v místech s vysokou citlivostí k bolesti. Je to v kůži, rohovce, ústní dutině, zubní dřeni nebo ve střevech. K jejich podráždění dochází dotykem či jakýmkoliv jiným podnětem (tepelným, chemickým).

(2) **Kožní receptory a receptory vnitřních orgánů (obr.10-1).** Jejich společnou vlastností je stavba. Jsou tvořeny nervovým zakončením, které je obaleno vřetenovitým nebo kulovitým tvarem okolních buněk. Deformace těchto buněk nějakým podnětem (tlakovým, tepelným) se podílí na indukci elektrického potenciálu, který se šíří do centrální nervové soustavy. *Meissnerova tělíska* jsou uložena ve škáře, těsně pod povrchem epidermis. Jsou to receptory kožní citlivosti. Vřetenovitého tvaru jsou *Paciniho tělíska*, která slouží k vnímání tlaku ve tkáních, například ve spodních vrstvách kůže či v útrobach, na větvení krkavic a oblouku aorty savců. Mnohá jiná tělíska podobného tvaru, například *Krauseho tělíska* vnímají chlad nebo *Ruffiniho tělíska* teplo. *Grandryho* a *Herbstova* tělíska se vyskytují jako taktilní tělíska v zobáčích a na jazyku některých vodních ptáků (obr.10-1).

(3) **Proprioceptory.** Některé smyslové orgány si vytvořily během svého orgánového vývoje přídatná zařízení, jiné zůstaly ve své jednoduché buněčné podobě. Proprioceptory jsou poměrně jednoduchá tělíska uložena mezi vlákna příčně pruhovaných svalů a ve šlachách. Nazývají se šlachová a svalová vřetenka. Jsou to nervová vlákna obalující několik svalových vláken a jsou uzavřena ve vazivové pochvě. Mají většinou vřetenovitý nebo kulovitý tvar. Předávají informace do sensorických center míchy a sensorických jader mozkového kmene. Informace o svalovém napětí uvědomují mozek a umožňují tak odpověď v podobě svalového stahu,



Obr. 10-1 Kožní smyslové orgány (podle Kenta 2001)

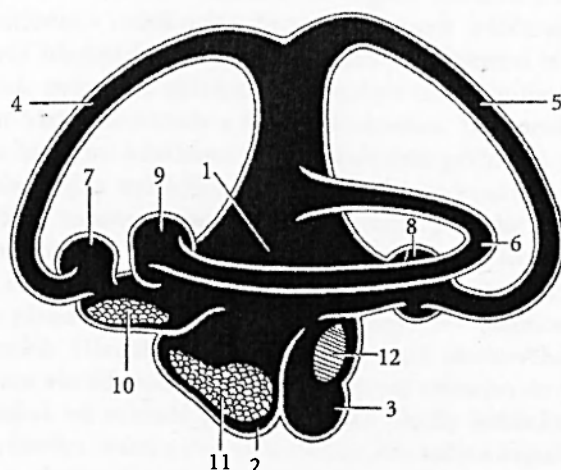
například při útěkových reakcích. Proprioreceptory v popsané podobě jsou typické pouze pro suchozemské obratlovce, především pro ptáky a savce. U ryb nebyla svalová vřeténka popsána, ale vyskytují se ve formě volných nervových zakončení v myoseptech mihule. Centrum kinestetického citění nemůže však být v tomto případě v mozkové kůře. Reflexní oblouk se uzavírá buď v mozečku nebo některém podkorovém centru. U savců se vyskytují taktilní tělíška, jejichž nervová zakončení spirálovitě obalují báze taktilních chlupů zvaných vibrisy. Svou stavbou odpovídají svalovým vřeténkům.

(4) **Chemoreceptory.** Chuťové receptory patří mezi vnitřní receptory, které se podílejí na kontrole udržování rovnováhy vnitřního prostředí. Jejich nadřazenými centry v centrální nervové soustavě jsou senzorycká jádra mozkového kmene. Chuťové receptory jsou u obratlovců uloženy v dutině ústní a hltanu, u savců především na jazyku. U nižších obratlovců je často sporné, zda jde u chuťové nebo čichové receptory. I u člověka se mohou chuťové a čichové počítky doplňovat. Při rýmě a ucpaném nosu se snižuje vnímání chuti. Chuťové receptory mají stavbu pohárkovitých útvarů zanořených do sliznice. V těchto pohárkovitých útvarech jsou uloženy shluky vlasovitých buněk, které se spojují v jeden nerv.

Čichové receptory mají centrální řídicí centra v čichovém laloku koncového mozku. Dráha I. mozkového nervu (*n. olfactorius*) je velmi krátká. Jeho délka odpovídá většinou délce jednoho neuronu. Čichové buňky vysílají výběžky, které tvoří čichový nerv. Kruhoústí mají jednu nepárovou čichovou jamku, která není spojena s ústní dutinou, ale čichový nerv je párový. To je důkaz o tom, že nepárová čichová jamka vznikla u kruhoústých druhotně. Zajímavá je adaptace čichového otvoru u sliznatek. Je položen kaudálně daleko od ústního otvoru. Tato adaptace se vyvinula bezpochyby v souvislosti se způsobem získávání potravy – zavrtávání rostra do těla kořisti nebo uhynulých živočichů. Čichový orgán je velmi dobře vyvinut u ryb a žraloků (příloha 1). Jejich párové čichové jamky jsou slepé a nesouvisejí s ústní dutinou. Na jejich dně se nachází cylindrický epitel a v něm jsou vmezeřené čichové buňky. Čichové buňky vodních obratlovců přicházejí do stálého styku s vodou, proto chemické reakce probíhají v čichových buňkách snadno. U suchozemských obratlovců je sliznice nosu zvlhčována žlázami pocházejícími ze slzného kanálku a stálý přívod nových počítků je zabezpečen proudem vdechovaného vzduchu. Tento proud může být zintenzivněn čicháním. Čichání umožňuje rychlejší výměnu vzduchu v čichovém epitelu. Spojení choan a ústní dutiny existuje až u suchozemských obratlovců (**kapitola "kostra" obr. 2–26**). Ptáci, primáti a vodní savci mají čich vyvinut velmi málo. Tyto skupiny obratlovců se řídí především zrakem. Přidatným čichovým orgánem je **Jakobsonův orgán (vomeronasální orgán)** dobře známý u plazů, zejména u hadů. Existuje však již u obojživelníků. Činností vomeronasálního orgánu se zvyšuje příjem čichových počítků při malé ventilaci plic obojživelníků a plazů. Počítky vnímané Jakobsonovým orgánem jsou na rozdíl od běžných čichových počítků orientovány i na oblast sociálního chování a vnímání feromonů. Jakobsonův orgán neexistuje u vodních obratlovců. U obojživelníků se vyskytuje v podobě žlábků otevřených do nosní dutiny (ocasatí) nebo v podobě slepých váčků nespojených s nosní dutinou (žáby). Chybí u želv, krokodýlů, ptáků a mnoha savců. V principu jde o dvě jamky v horním patře, které jsou vloženy do párového otvoru kosti radličné (*foramen incisivum*). Tyto jamky jsou vystlány vlhkým epitelem čichových buněk. Rozeklaným a vlhkým jazykem přenášejí plazi molekuly vzduchu s různými látkami do jamek vomeronasálního orgánu. Odtud jsou předávány informace vedlejší větví I. mozkového nervu (*n. olfactorius*) do čichového laloku koncového mozku. Jakobsonův orgán je znám u mnoha savců (*Marsupialia, Insectivora, Rodentia*). Jinak se u savců vyskytuje většinou rudimentálně nad tvrdým horním patrem.

Chuťové ústrojí a chuťové ústrojí jsou si vývojově velmi blízké a u vodních obratlovců ani nelze najít přechod mezi nimi. Například u ryb jsou chuťové receptory i vně úst. Není tomu tak u žraloků, kteří ochutnávají až v ústní dutině ukousnutím a případným následným vyplivnutím. Vývoj směřoval k diferenciaci obou receptorů tak, že čichové buňky nemají tolik vyhraněnou funkci jako buňky chuťové. Čichové i chuťové receptory jsou tvořeny válcovitými nebo tyčinkovitými buňkami epitelu, na něž navazují nervová senzitivní vlákna. Chuťové receptory jsou spojeny s mozkovým nervem VII., IX. nebo X. podle svého uložení v ústní dutině (VII. – *n. facialis* na tvářích, IX. – *n. glossopharyngeus* na jazyku nebo X. – *n. vagus* dále v hltanu).

(5) **Receptory vnímající fyzikální vlnění.**



Obr. 10-2 Vnitřní ucho žáby:

- 1 - vejčitý váček (*utricleus*), 2 - kulovitý váček (*sacculus*),
 3 - základ hlemýždě (*lagena*), 4, 5, 6 - polokruhové chodbičky s ampulemi (7, 8, 9),
 10 - *macula utriculi*, 11 - *macula sacculi*, 12 - *papilla basilaris* (Cortiho orgán)
 (podle Jakobse z Langa 1965)

jsou čidla, která vnímají vlnění ve vodě, zachycují zvukové vlny ze vzduchu a zajišťují rovnováhu jsou založeny na činnosti buněk zvaných *neuromasty*, které jsou schopny přeměňovat slabé mechanické podněty v elektrickou energii, která se neurony šíří do centrálního nervového systému.

Postranní čára vodních obratlovců (*linea lateralis*) je orgánem, který funguje na stejném principu jako sluchový orgán. Smyslové buňky postranní čáry totiž vnímají kmity vody a překážky, které se v blízkosti jejich těla vyskytují. Proto se ryby mohou pomocí postranní čáry orientovat i v kalné vodě a jinak nepříznivých podmínkách. Na principu funkce postranní čáry je založena i činnost některých orgánů bezčelistných obratlovců nebo obojživelníků. Obojživelníci mají orgán postranní čáry vyvinut v podobě smyslových buněk uspořádaných v liniích a zanořených v kůži. Z nálezů fosilních šupin vyhynulých pancířnatých ryb (*Placodermi*) a trnoploutvých ryb (*Acanthodii*) bylo zjištěno, že se kanálky odpovídající postranní čáře vyskytovaly po celém těle. U larev mloků se během jejich vodního života postranní čára vyskytuje rovněž, s přechodem na souš se však zanořuje do kůže. Při rozmnožování a opětném pobytu ve vodě se opět vynořuje z hlubších vrstev kůže. Orgán postranní čáry vnímá nejen proudění vody, ale pravděpodobně i hydrostatický tlak. Kanálek postranní čáry se u ryb rozvětňuje několika drobnými kanálky i do hlavové části. Postranní čára prochází otvorem v řadě kostěných šupin. Tímto otvorem vstupuje do kanálku postranní čáry X. mozkový nerv (*n. vagus*). Vlastními receptory postranní čáry jsou shluky obrvených buněk krytých rosolovitou hmotou (*neuromasty*). Na principu funkce neuromastů jsou činné i některé další receptory, například Lorenziniho ampule u žraloků. Jsou to neuromasty uložené v jamkách vyplněných rosolovitou hmotou. Jamky jsou s vnějším prostředím spojeny otvorem.

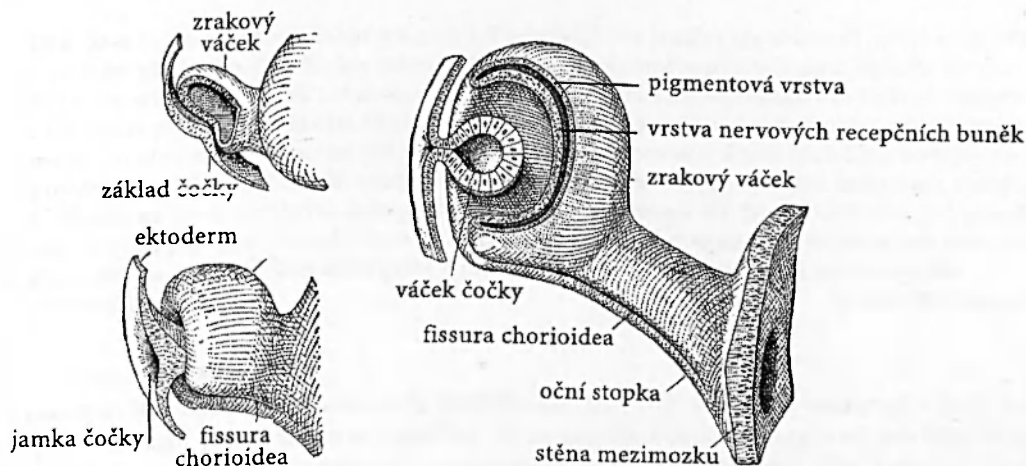
Ústrojí rovnováhy obratlovců. U čelistnatců se v týlní části lebky v otických pouzdrech nachází párové rovnovážné ústrojí blanitého labyrintu vyplněného tekutinou (*endolymfou*). Dorzálně se nachází váček zvaný *utricleus*. Z utrikulu vycházejí ve třech na sebe kolmých rovinách polokruhové chodby vyplněné *endolymfou* a smyslovými buňkami. Uvnitř rovnovážného ústrojí se nacházejí ostrůvky smyslových buněk spojených se sluchově rovnovážným nervem (VIII. - *n. vestibulocochlearis*). Tyto ostrůvky smyslových buněk (*neuromasty*) mohou prostřednictvím pohybu *endolymfy* registrovat setrvačnost a gravitaci lymfy (statický orgán). V polokruhovitých kanálcích, vzhledem k jejich trojrozměrnému uložení, dochází k registraci změny polohy hlavy (*kinetický orgán*). Ten odvádí počítky IV. mozkovým nervem (*n. trochlearis*) do mozkových jader (obr. 10-2).

Sluchový orgán. U obratlovců se sluchový orgán nachází uvnitř blanitého labyrintu, který je uložen ventrálně

od polokruhových chodeb (obr. 10–2). Stavba sluchového orgánu vodních a suchozemských obratlovců se zásadně liší. U ryb neexistuje střední a vnější ucho. Ze *saculu* se u ryb odškrucuje drobná vychlípenina zvaná *lagena*, ze které se nakonec vyvíjí hlemýžď savců (*cochlea*). Tato vychlípenina je u ryb nepatrná a její sluchová funkce není patřičně prokázána. Bylo však zjištěno, že smyslové brvité buňky ve sluchcích (*maculy*) reagují na podélná (*sinusoidní*) vlnění nízké amplitudy a vysoké frekvence. U kaprovitých ryb (*Cypriniiformes*) se zvuk přenáší do vnitřního ucha třemi kůstkami – přeměněnými příčnými výběžky prvních tří obratlů. Tyto kůstky jsou spojeny s plynovým měchýřem, který zachycuje zvukové vlny podobně jako bubínek suchozemských obratlovců. Název tohoto ústrojí-Weberův aparát je podle německého badatele z počátku 20. století, který se původně domníval, že tyto tři kůstky přenášející zvuk jsou homologické třem sluchovým kůstkám savců (*malleus, incus, stapes*). U některých ryb byla popsána zařízení k přenosu vlnění do vnitřního ucha přímo pomocí výběžků plynového měchýře. Vývoj hlemýžďe – sluchového orgánu suchozemských obratlovců začíná u obojživelníků. Hlavním problémem adaptace sluchového orgánu k suchozemskému způsobu života byla transformace vln šířených v řídkém prostředí vzduchu do vodního prostředí vnitřního ucha. Tato transformace je možná na základě poměrně velké plochy bubínku, kde jsou vlny ze vzduchu přijímány do malého otvoru oválného okénka (*fenestra ovalis*), kde začíná kapalné prostředí vnitřního ucha. U obojživelníků, plazů a ptáků se sluchový orgán nazývá *lagena* a sluchová kůstka mezi bubínkem a vstupem do vestibula (předsín do sluchového orgánu) *columella = hyomandibulare*. U některých obojživelníků se přenosy vlnění uskutečňují prostřednictvím chrupavky zvané *operculum*, která přenáší vlny do vnitřního ucha z otřesů půdy přes přední končetinu. Pozor na záměnu s kostí *operculare*, která se vyskytuje u ryb a kryje skřele. Většina hadů postrádá bubínek, ale i u mnoha ještěřů se šíří seismické vlny do vnitřního ucha pouze prostřednictvím kostí čelistí. U savců je základem sluchové části vnitřního ucha *lagena*, která se protahuje ve vinutou chodbu zvanou hlemýžď (*cochlea*).

Zrakový orgán

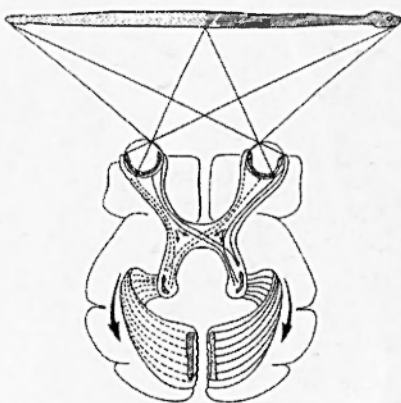
Párový zrakový orgán obratlovců je založen na činnosti epitelu schopného vnímat světlo. Chemofyzikální princip vnímání světla spočívá v činnosti sítnice. Ta je hlavním fotorecepčním orgánem, uloženým na zadní vnitřní ploše oční koule. Sítnice vznikla vchlípením nervových buněk mezimozku (obr. 10–3) Některé z



Obr. 10–3 Embryonální vývoj oka obratlovce (podle Areye 1974 z Romera 1977)

nich se diferencovaly v tyčinky a jiné v čípky, další slouží jako neurony ke spojení se zrakovým mozgovým centrem. Celá oční koule je tvořena několika vrstvami. Vnější mezodermální bělma (*sclera*) přechází vpředu do průhledné rohovky (*cornea*). V této vrstvě je uložena i čočka (*lens*), duhovka (*iris*) a závěsný aparát čočky. Zrakové recepční buňky – tyčinky nejsou citlivé na barvy, protože jejich barvivo absorbuje celé viditelné spektrum světla. Vnímají pouze černobílé počítky a jsou velmi citlivé i při malých intenzitách světla (ve stínu, v noci). Princip vidění je založen na *rhodopsinu*, látce tvořené bílkovinou a látkách příbuzných vitamínu A. Světlo rhodopsin rozkládá, a tím dochází k podráždění zrakových buněk. Ve tmě se rhodopsin resyntetizuje. Čípky – buňky umožňující barevné vidění, mají na svých koncích barviva, která se rozkládají

světlem různých vlnových délek a podobně jako u tyčinek tím dochází ke stimulaci buněk. Spektrum vidění člověka je v rozmezí vlnových délek od 380 nm (fialová) do 760 nm (červená). Zdá se, že většina obratlovců vnímá pouze tři barvy (červenou, zelenou a fialovou) a že se jejich kombinace promítají do mozku, kde se barevný obraz definitivně „namíchá“. U některých ptáků byly na koncích čípků zjištěny olejovité kapky různých barev, které zřejmě filtrují světlo různých vlnových délek přicházející k čípkům a umožňují větší kontrast barevného vidění. Podobné zařízení bylo zjištěno i u želv. Schopnost vnímat barvy se u různých skupin obratlovců liší. Například u kostnatých ryb a obojživelníků bylo barevné vidění prokázáno. Vidění ve tmě je u některých obratlovců umožněno díky krystalům guaninu, který je ve vrstvě uložen za sítnicí. Guanin odráží světlo a umožňuje jeho dvojitě využití. Na tomto principu je založeno noční vidění šelem nebo turovitých, ale i některých ryb a hlavně žraloků. Tito živočichové však mají omezené barevné vidění. Noční vidění u sov je umožněno díky relativně velké ploše rohovky a světelnosti oka. Tím i velmi malá intenzita světla stačí k podráždění sítnice. Sovy v naprosté tmě nevidí. Křížení zrakových nervů a binokulární vidění existuje již u vodních obratlovců. Dokonalé prostorové vidění a překrývající se zorná pole jsou však vyvinuty



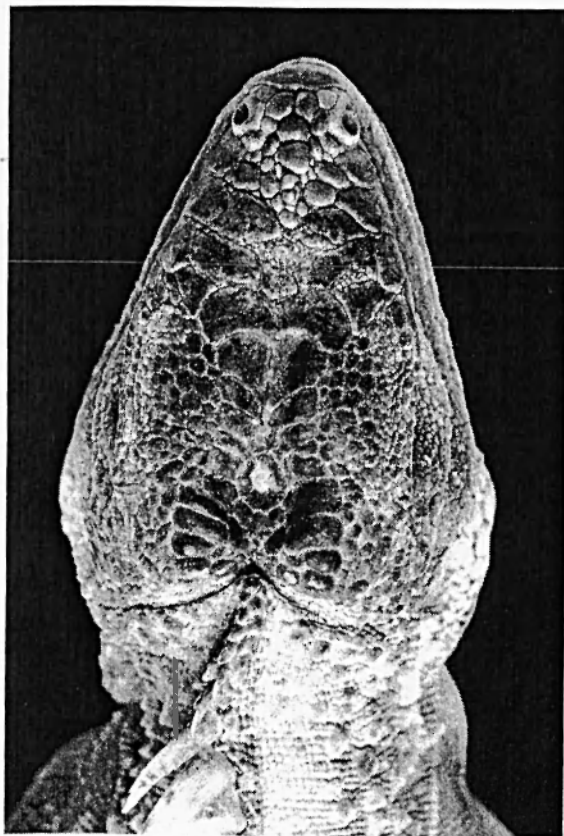
Obr. 10-4 Princip křížení zrakových nervů. Překrývající se zorná pole obou očí získávají informace o stejném předmětu. Část těchto informací o stejném předmětu přichází do zrakového centra křížením zrakových nervů, zatímco jiná část informací přichází do mozku bez křížení. Sledujeme-li nyní pouze pravou, tmavší část těla hada, zjistíme, že je z pravého oka do mozku promítána pomocí nervů, které se kříží (viz pouze přerušované čáry), ale informace o této části hada z levého oka probíhají bez křížení. Tím přicházejí do stejného zrakového centra v mozku informace o stejném předmětu ze dvou rozdílných míst představujících pozici obou očí. Srovnávání obrazu z pravého a levého oka pak dává v mozku možnost vzniku prostorového vnímání předmětu. Informace o levé polovině těla hada vznikají analogicky a promítají se do zrakového centra znázorněného plnými čarami
(podla Kardonga 1995)

zejména u savců (obr. 10-4).

Čidla vnímající infrazářeni. U některých hadů (zmije, chřestýš, krajta) se vyskytují v kůži mezi nozdrami a okem párové, často pouhým okem viditelné termorecepční orgány nazývané *jamkový orgán*. Smyslové buňky jsou uloženy v jamkách překrytých membránou nebo jsou uloženy v kůži. Leží nad silně prokrvenou tkání, ve které jsou uložena volná nervová zakončení. Orgán je schopný vnímat na vzdálenost asi jednoho metru nepatrná kvanta (tisíciny stupňů Celsia) infračerveného záření, což umožňuje hadům lokalizaci kořisti – teplokrevných zvířat a vzhledem k párovému uložení přesný výpad proti kořisti.

Třetí oko (parietální neboli parapineální orgán). Orgán je součástí pineálního komplexu (*epifýzy, šišinky*). V tomto komplexu se v historickém vývoji obratlovců nacházejí dvě více nebo méně vyvinuté vychlípeniny mezimozku. Rostrálně uložený výrůstek zvaný parietální (*parapineální*) orgán a dorzálně od něj je uložena šišinka (*epifýza* neboli *pineální orgán*). U vyšších suchozemských obratlovců obě části srůstají. V učebnicích bývá parietální orgán často popisován jen v souvislosti se svým výskytem u hatérie novozélandské (*Sphenodon punctatus*). Je však vyvinut i u mnoha jiných taxonů obratlovců, jako u kruhoústých, ryb, obojživelníků a mnoha ještěřů. Obecně platí, že u nižších obratlovců převažuje v pineálním komplexu funkce fotorecepční a u suchozemských obratlovců funkce endokrinního orgánu. Jeho fotorecepční funkce byla nejvýznamnější

pro první suchozemské obratlovce (vertikální dopad záření). Nikdy se jako funkční fotorecepční orgán nevy-
skytuje u savců a ptáků, u nich je pineální komplex překryt lebečními kostmi. Pokud je u obratlovců vyvinut
ve funkční podobě fotorecepčního orgánu, je v oblasti týlní kosti (*parietální*) vidět zřetelná rohovka a pod
ní průhledná čočka (**obr. 10-5 a příloha 6**). Parietální oko je tvořeno pouze čočkou, která je srostlá s okolní
kůží, je nepohyblivá a nemá žádná pomocná zařízení k akomodaci nebo směřovému vidění. Jeho základ
v mezimozku je oddělen od pineálního orgánu. U ptáků a savců je pineální komplex srostlý v jediný výrůstek
– epifýzu. Fotorecepce pro řízení biorytmů pineálním komplexem se u těchto tříd děje prostřednictvím pá-
rového zrakového orgánu. Vnímání světla tam má význam pro řízení denních biorytmů, sezónního chování
a vnímání slunečního tepla pro řízení termoregulace.



Obr. 10-5 Parietální orgán leguána, „třetí oko“ (*Iguana sp.*)
(orig.)

Echolokace. Smyslový orgán, jehož součástí je výdej, příjem a vyhodnocování zvuků se nazývá *echolokační*. Vyvinul se u mnoha taxonů obratlovců, u kterých je ztížená schopnost orientace – hmyzožravci (*Insectivora*) pod zemí, letouni (*Chiroptera*) ve tmě, kytovci (*Cetacea*) pod vodou. Ne všichni letouni vyhledávají potravu echolokací. Některé plodožravé druhy kaloňů echolokační smysl nemají a potravu (ovoce) v úplné tmě vyhledávají hmatem. Naopak, vrápenci a netopýři jsou schopni vydávat zvuky, měnit jejich frekvenci a opět je odražené vnímat. Tato zařízení a laterální poloha uší informuje živočichy o vzdálenosti a velikosti předmětů, ke kterým se blíží. Jejich schopnosti jsou rovněž závislé na dokonalosti vnitřního ucha a na vývoji středního mozku, jako mozkového centra sluchu.

Elektroreceptory. Některé ryby mají elektroreceptory, které jsou uloženy většinou v hlavové části těla. Jde o modifikované neuromasty uložené na dně jamkových útvarů. Elektrorecepční orgány se vyskytovaly již

u některých vymřelých kruhoustých (*Ostracodermi*) nebo vymřelých čelistnatých (*Acanthodii*). Mezi recentními vodními obratlovci se elektroreceptory často vyskytují u paryb, jeseterovitých, některých zástupců kostnatých ryb a u bahníka (*Protopterus*). Ve sladkých vodách umožňují elektroreceptory lokalizaci kořisti, protože soli uložené v jejím těle obsahují soli a ty jako vodiče působí zakřivení siločar. U mořských obratlovců, kteří mají elektroreceptory probíhá lokalizace na základě vnímání elektrických potenciálů, které vznikají svalovým stahem kořisti. Elektroreceptory se vyskytují i u těch druhů, které nemají vlastní elektrické orgány. Pomocí elektroreceptorů je možná orientace v kalné vodě, ve tmě často slouží i k vnitrodruhové komunikaci.

Funkce a mechanismus elektroreceptorů

Struktura a funkce

Elektroreceptory jsou specializované nervové zakončení, které jsou schopny detekovat změny elektrického potenciálu v okolí těla. V mořských rybích skupinách jsou tyto receptory často součástí tzv. ampullových orgánů, které jsou schopny detekovat změny elektrického potenciálu v okolí těla. V sladkých vodách jsou tyto receptory často součástí tzv. mormyridních orgánů, které jsou schopny detekovat změny elektrického potenciálu v okolí těla. V některých případech jsou tyto receptory schopny detekovat změny elektrického potenciálu v okolí těla i v případě, že jsou tyto receptory součástí tzv. ampullových orgánů, které jsou schopny detekovat změny elektrického potenciálu v okolí těla.



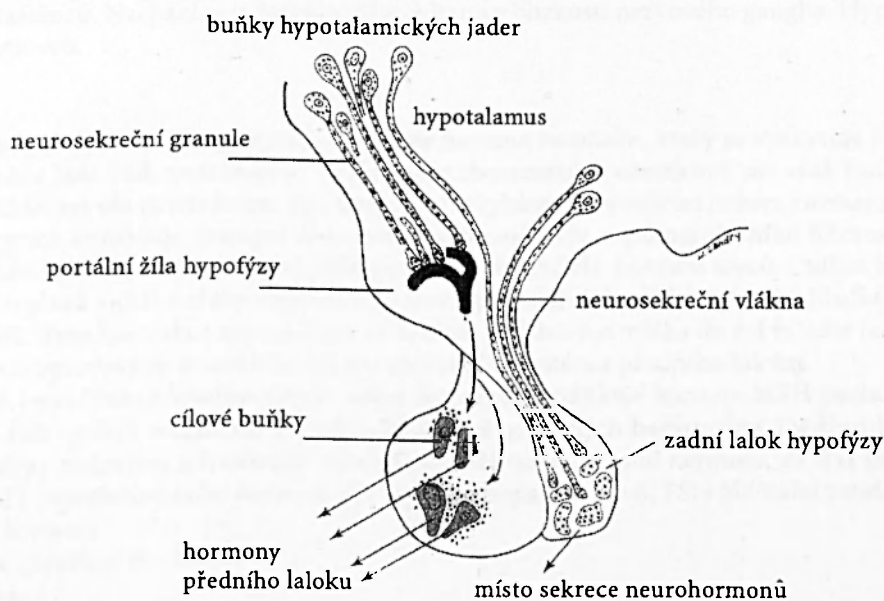
11. Žlázy s vnitřní sekrecí

Činnost žláz s vnitřní sekrecí spočívá v produkci **hormonů**, které umožňují živočichům reagovat na okamžité i sezónní změny vnějšího prostředí a udržovat optimální činnost organismu. Impulzem pro činnost žláz s vnitřní sekrecí jsou signály z mozku, které se transformují do příkazů v podobě chemických látek. Tyto prvotní informace přicházejí z hypotalamu a hypofýzy prostřednictvím **neurosekrečních buněk** produkujících **neurohormony**. Neurohormony jsou chemické látky, které jsou produkovány do krve a jsou určeny cílovým orgánům. Mezi činností nervové soustavy a endokrinními žlázami tedy existuje úzké spojení. Důkazem toho je i vznik centrální žlázy s vnitřní sekrecí – **hypofýzy**, která vzniká částečně z mozku. Vlastní hormonální řízení organismu se děje prostřednictvím **hormonů** produkovaných do krve specializovanými žlázami s vnitřní sekrecí zvanými **endokrinní žlázy**. Hormony působí specificky na cílové orgány – receptory přijímající hormony prostřednictvím specializovaných míst v buněčné membráně. Endokrinní žlázy a jejich hormony odpovídají požadavkům cílových orgánů. Odpovídají za rozmnožování, metabolismus, osmoregulaci, embryonální vývoj, růst, metamorfózy a trávení.

Podvěsek mozkový (hypofýza)

Stavba a funkce

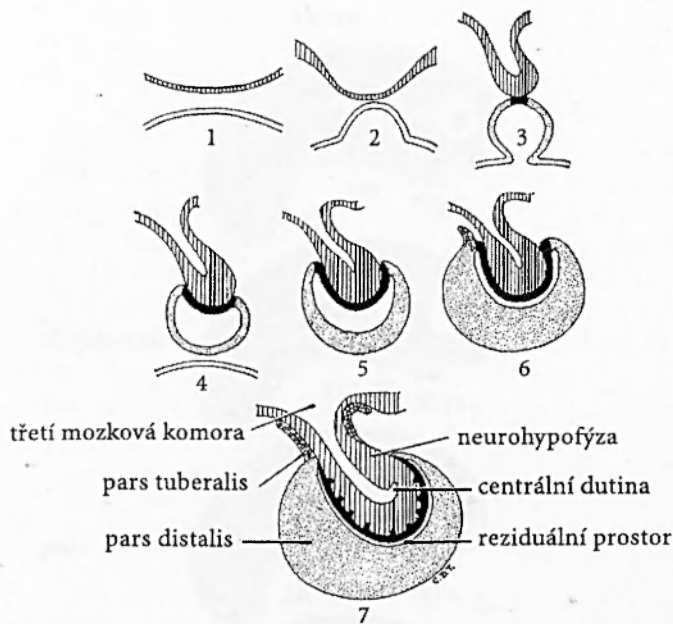
Neurosekreční buňky hypofýzy jsou součástí hypotalamických jader mezimozku. Látky vytvářené tělem nervové buňky se šíří po nervovém vláknu, až dosáhnou k systému krevních vlásečnic. Tento systém nervové-látkového řízení funguje v hypofýze mezi hypotalamickými jádry a laloky hypofýzy. Většina látek uvolňovaných hypotalamickými jádry mozku se dostává do krve a do předního laloku hypofýzy. Tyto látky stimulují nebo inhibují uvolňování hormonů předního laloku hypofýzy. Do krve je takto uvolňován například **thyreotropní hormon (TH)** nebo **hormon růstový (SH)**. Informace z cílových orgánů v součinnosti s vlivy vnějšího prostředí (délka dne, sezónní změny teplot, chemická povaha prostředí) regulují množství uvolňovaných hormonů. To se děje prostřednictvím receptorů, sensorických nervy, analyzační funkcí nervové soustavy a informacemi přivedenými do hypotalamu. Následuje odpověď formou sekrece řízené z hypotalamu. Tento řetěz reakcí se nazývá **neurosekreční reflex**.



Obr. 11-1 Hypofýza: Přední lalok – *adenohypofýza*, zadní lalok – *neurohypofýza*

Buňky hypotalamických jader syntetizují neurosekrety (černé tečky), které se pohybují podél neurosekrečních vláken a jsou uvolňovány buď do portální žíly hypofýzy nebo do sinů zadního laloku hypofýzy. Neurosekrety uvolňované do krevního oběhu předního laloku ovlivňují produkci hormonů předního laloku hypofýzy.

Neurosekrety uvolňované do zadního laloku hypofýzy se dostávají venózní krví do krevního oběhu a k cílovým orgánům mimo hypofýzu. (podle Kenta 2001)



Obr. 11–2 Schéma embryonálního vývoje hypofýzy savce. *Neurohypofýza* vzniklá z mozkové tkáně je značena šrafovane. Ostatní části tvoří *adenohypofýzu* a vznikají z epitelu ústní dutiny Rathkeho váčku. Pars intermedia je součástí adenohypofýzy a je značena černě (podle Turnera 1976 z Romera 1977)

Vznik a vývoj hypofýzy

Přední lalok hypofýzy (*adenohypofýza*) vzniká jako vychlípenina dorzální části počátku ústní dutiny. Je známá jako *Rathkeho váček* a je ektodermálního původu. Zadní lalok hypofýzy vzniká z nervové tkáně, ze spodní části mezimozku jako vychlípenina hypotalamu na dně III. mozkové komory. Obě části se spojují a vytvářejí funkční jednotku (obr. 11–2). Za vývojového předchůdce hypofýzy je považována neurální žláza dospělých pláštěnců. Nachází se v dorzální části hlavy v blízkosti nervového ganglia. Hypofýza se vyskytuje u všech obratlovců.

Zadní lalok hypofýzy (*neurohypofýza*). Uvolňuje hormon *vasotocin*, který se vyskytuje již u bezčelistných a ryb, jeho funkce tam však není známá. U mnoha suchozemských obratlovců má však funkci osmoregulační. Například některým obojživelníkům, ale i dvojdyšným rybám přebývajícím během *estivace* (letního spánku) ve vlhkých úkrytech umožňuje resorpci vody z močového měchýře, z glomerulárního filtrátu nebo příjem vody z půdy do kůže. Má tedy stejnou funkci jako *antidiuretický* (ADH) hormon savců. Dalším hormonem je *oxitocin*. Ten řídí u plazů a ptáků stahy vejcovodů, u savců porodní stahy dělohy a stahy hladkého svalstva v okolí mléčných žláz. Tyto kontrakce napomáhají aktivnímu vstřikování mléka do úst mláďat (zejména u kytovců). Hormony jsou vpravovány ze zadního laloku do cévního systému předního laloku.

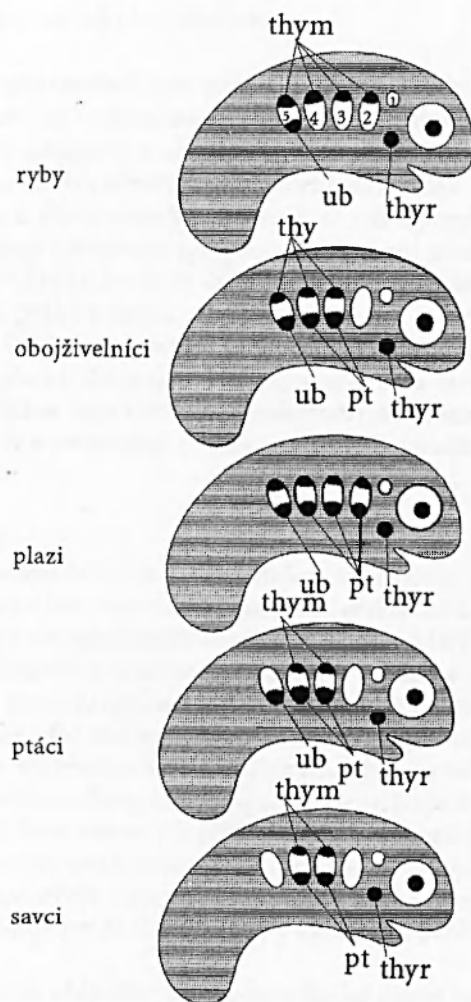
Přední lalok hypofýzy (*adenohypofýza*). Adenohypofýza produkuje hormon MSH (*melanin stimulační hormon*), který řídí pohyb melanoforů v kůži obratlovců schopných barvoměny. Dalšími hormony předního laloku hypofýzy známými z fyziologie člověka jsou SH (*somatotropní hormon*), ACTH (*adrenokortikotropní hormon*), TSH (*thyreostimulační hormon*), GH (*gonadotropní hormon*), FSH (*folikulostimulační hormon*), LTH (*luteotropní hormon*).

Štítná žláza (*glandula thyroidea*).

Stavba a funkce

Štítná žláza savců je párový kompaktní útvar složený z váčků (*folikulů*) a je uložena po stranách hrtanových chrupavek pod úroveň štítné chrupavky. U vodních obratlovců existuje v podobě roztroušených váčků ve faryngeální oblasti. Ve váčcích je uložena koloidní látka s obsahem hormonu štítné žlázy. Štítná žláza produkuje, skladuje a uvolňuje hormon *thyroxin*, který ovlivňuje stupeň metabolismu, růst, rozmnožování, metamorfózu, svlékání kůže, výměnu srsti a peří.

Vznik a vývoj. Endostyl larev kopinatce produkuje látku s obsahem jódu do trávicí trubice, po metamorfóze



Obr. 11-3 Embryonální základy žláz ze žaberních váčků: (pt) – příštítná tělíska, (thyr) – štítná žláza, (thym) – brzlík, (ub) – ultimobranchiální tělíska (podle Kardonga 1995)

se však endostyl mění ve žlázu, která produkuje hormony do krevního oběhu. Má tedy funkci jako štítná žláza. Štítná žláza vzniká u všech obratlovců jako vychlípenina ze dna hltanu (obr.11-3).

Šišinka, pineální orgán (*epiphysis cerebri*). Pineální orgán vznikl jako nepárová vychlípenina dorzální části mezimozku (obr. 9-3-4-5-6-7). Produkuje hormon *melatonin*, který u obratlovců řídí činnost kožních *melanoforů* a barvoměnu. Shlukuje zrnka barviv v buňce do jednoho místa, a tím kůže bledne. Tento hormon byl objeven v roce 1927, když extrakt ze šišinky byl přidán do vody akvária, kde byli žabí pulci. Jejich kůže poté zbledla. Je antagonistou *intermedinu*, hormonu předního laloku hypofýzy, který zajišťuje rozptylování zrněk melanoforů, a tím tmavnutí kůže. Činnost pineálního orgánu je řízena střídáním tmy a světla. *Melatonin* se obnovuje za tmy. Vzniká ze *serotoninu*, který je mu chemicky velmi blízký. Ten naopak vzniká během dne. Působení světla na pineální orgán je u některých obratlovců přímý, a to průsvitnou kůží nebo parietálním orgánem na temeni lebky. U vyšších obratlovců je pineální orgán řízen cestou zrakového nervu, *hypotalamu*, vegetativních ganglií podél krční páteře a nervových drah vedoucích zpět k epifýze. Epifýza zřejmě ovlivňuje i řízení reprodukčních cyklů obratlovců.

Vznik a vývoj epifýzy. Epifýza se zakládá z dorzální části mezimozku z výběžku nazývaného *neuroepifýza*. Tento výběžek je u nižších obratlovců často dvojitý, přičemž rostrální část se nazývá orgán *parapineální* či *parietální*, známý jako „třetí oko“. U ptáků a savců tvoří *neuroepifýza* vždy jen jeden výběžek – *epifýzu*.

U těchto dvou tříd se nikdy nevyskytuje třetí oko.

Nadledviny (*glandulae suprarenales*) jsou párovou žlázou s vnitřní sekrecí, která pouze u savců vytváří kompaktní žlázu a je skutečně uložena nad ledvinami. Je tvořena dvěma odlišnými vrstvami. Vnitřní část, tkáň produkující hormony *adrenalin* a *noradrenalin*, se nazývá dřeň nadledvin (*medulla*). Vnější část, která produkuje steroidy – *mineralokortikoidy* a *glukokortikoidy*, tvoří kůru (*cortex*). Vzájemná poloha dřeně a kůry nadledvin však není u všech obratlovců stejná. U ryb a paryb jsou obě tkáně oddělené a roztroušené v dorzální části břišní dutiny v blízkosti sympatických ganglií nebo v blízkosti ledvin. U žab je již sice tkáň dřeně nadledvin uložena v kraniální části ledvin, ale je rozptýlená. Název dřeň a kůra nadledvin je proto příznačný pouze pro třídu ptáků a savců.

Vznik a vývoj nadledvin. Vzhledem k tomu, že se nadledviny skládají ze dvou odlišných částí, mají i různý embryonální a vývojový původ. Kůra se vyvíjí z mezodermu a dřeň z neurální lišty, což je embryonální ekto-dermální tkáň nacházející se laterálně od neuroektodermu (**obr. neurální lišta**). Původně oddělená dřeň a kůra se postupně sjednotily v souvislosti se sjednocováním krevního zásobení a lepší synchronizací činnosti obou částí.

Slinivka břišní (*pancreas*)

Pankreas, podobně jako nadledviny, je tvořen dvěma odlišnými částmi. Za prvé buňkami, jež syntetizují pankreatickou šťávu s trávicími enzymy (nepatří do endokrinní soustavy) a za druhé *Langerhansovými ostrůvky* produkujícími dva antagonistické hormony. *Inzulín*, který snižuje hladinu cukru v krvi (umožňuje jeho využití buňkami), přispívá k syntéze glykogenu v játrech a je hlavním hormonem řídícím přeměnu cukrů v tuky – *lipogenezi*. Jeho antagonistou je *glukagon*, jenž v játrech štěpí glykogen na glukózu.

Vznik a vývoj slinivky břišní. Obě složky slinivky břišní vznikají embryonálně jako vychlípenina střeva, která se vmezeřuje do okolního mezenchymu. U suchozemských obratlovců jsou obě části slinivky spojené. U nižších obratlovců jsou však tyto žlázy odděleny a vzdáleny. Například u kruhoústých je *inzulín* produkován *submukózou* v proximální části střeva a buňky trávicích enzymů jsou roztroušeny po celé délce střeva. U některých druhů ryb je možno pozorovat přechodná stadia vývoje slinivky, tedy oddělené i spojené části. V *submukóze* střeva jsou viditelné shluky tkáně homologické *Langerhansovým ostrůvkům* a ve stejné vrstvě jsou uloženy roztroušené buňky produkující pankreatickou šťávu.

Žlázy posledního žaberního oblouku (*ultimobranchiální žlázy*) jsou drobná tělíška známá u všech obratlovců kromě bezčelistných a ryb. Embryonálně se zakládají na posledním, pátém žaberním oblouku, odtud jejich název. U savců jsou umístěny v těsné blízkosti štítné žlázy, v dospělosti zanikají. Produkují *calcitonin*, který řídí ukládání vápníku do kostí a je antagonistou *parathormonu*, hormonu příštítných tělísek.

Vznik a vývoj ultimobranchiální žlázy. Embryonálním zdrojem buněk žlázy posledního žaberního oblouku jsou buňky neurální lišty, které migrují ventrálně z oblasti neurální trubice do embryonálních žaberních váčků.

Příštítná tělíška (*glandula parathyroidea*)

Hormon příštítných tělísek *parathormon* řídí uvolňování vápníku z kostí. Je důležitým hormonem, který aktivuje *osteoklasty* (buňky odbourávající kostní tkáň) a tím zvyšuje hladinu vápníku v krvi. Zabezpečuje také zvýšené vstřebávání vápníku z tráveniny do krve, když koncentrace jeho iontů klesne pod kritickou hodnotu. Příštítná tělíška se vyskytují jen u obratlovců, kteří nedýchají žábry. Žaberní váčky vodních obratlovců totiž plní svou dýchací funkci. Kritický nedostatek vápníku v krvi může nastat například při produkci skořápek ptačích vajec, při růstu nových parohů jelenovitých, nebo při zvýšené svalové námaze.

Fabriciova bursa (*bursa Fabricii*) se vyskytuje se pouze u ptáků. Je to výrůstek kloaky do dorzální části břišní dutiny. Je uložena nad kloakou pod synsakrem a má stejnou strukturu jako brzlík. V dospělosti rovněž zaniká.

12. Obecná zoologie

Syllabus přednášek a otázky ke KZ. Modul K19, 26 hodin/semestr 2/2 týdně

Témata:

(2 hodiny) Rýhování vajíčka, vznik zárodečných listů a obalů. Stavba vejce a zárodečných obalů plazů a ptáků, homologie se zárodečnými obaly člověka. Funkce zárodečných obalů.
Coelom, proč existuje a proč existují zárodečné listy, kde se vyskytuje u jednotlivých tříd obratlovců, jeho vývoj v návaznosti na bezobratlé a jeho funkce.

(4 hodiny) Kostra. Chorda, materiál, embryonální základ, kde se u strunatců nachází celá a kde v rudimentech, postavení chordy, neurální trubice, srdce a trávicí soustavy.

Obratel, typy obratlů z hlediska tvaru a funkce (acoelní, amficoelní, procoelní, opistocoelní, heterocoelní), jejich ontogenetický vývoj, jejich zvláštnosti u jednotlivých tříd obratlovců, stavba obratle u savců, anatomie obratlů člověka.

Páteř, její vývoj a odlišnosti v rámci kmene strunatců.

Nepárové ploutve ryb a jejich typy (heterocerní, homocerní, difycerní)

Pásmo předních končetin, přehled stavby u jednotlivých tříd obratlovců (cleithrum, coracoid, scapulocoracoid, clavicula, scapula).

Pánevní pásmo a přehled jeho stavby u jednotlivých tříd obratlovců.

Končetina lopatkového pásma a její adaptace v rámci tříd obratlovců.

Končetina pánevního pásma a její adaptace v rámci tříd obratlovců.

Ocas obratlovců, popis a zvláštnosti jeho obratlů, význam a funkce.

Žebra a hrudní koš obratlovců, typy žeber a jejich funkce u vodních a suchozemských obratlovců.

Adaptace končetin k suchozemskému způsobu života.

Stavba lebky a přeměny žaberních oblouků v rámci tříd obratlovců.

Chondrální a dermální kosti lebky.

(2 hodiny) Svaly. Embryonální původ, klasifikace svalů obratlovců, topografické členění, funkce svalů krku, žvýkací svaly a spánkové jámy, svaly trupu, končetin a ocasu u jednotlivých tříd obratlovců, metamerie, bránice, podkožní svaly, elektrické orgány.

(2 hodiny) Trávicí soustava. Příjem a zpracování potravy filtrátorů a ostatních vodních strunatců, vodní obratlovci a suchozemští obratlovci, rozdíly v příjmu a zpracování potravy.

Zárodečný vývoj trávicí soustavy a zárodečné listy podílející se na fixaci trávicí trubice v coelomu.

Adaptace trávicí trubice u ryb (požerákové zuby, jícen, žaludek, spirální řasa, pylorické přívěsky).

Jícen a žaludek a jejich adaptace u suchozemských obratlovců (plazi, ptáci, savci, přežvýkavci).

Náhrady zubů u obratlovců rozměňování a příjem potravy ryby, obojživelníci, hadi, ptáci).

Zuby, základní typy z hlediska fylogeneze a připojení k čelisti. Změny počtu zubů v závislosti na potravní specializaci (počty zubů a zubní vzorce primátů, zuby mrože, slona a jejich homologie se zuby základního vzorce, diastéma).

(2 hodiny) Dýchací soustava. Princip dýchání, vnější a vnitřní dýchání, popis stavby a funkce dýchání u jednotlivých tříd obratlovců, typy proudění vody a vzduchu dýchacími orgány, kožní dýchání, larvální dýchání obojživelníků.

Výměna plynů ve vejci suchozemských obratlovců, dýchací cesty, vnitřní a vnější nozdry, vývoj sekundárního patra, plynový měchýř ryb, plicní vaky ptáků a další přídatné orgány dýchací soustavy, vylučovací funkce dýchací soustavy, bránice a dýchací pohyby savců.

(2 hodiny) Cévní soustava. Hlavní rozdíl mezi cévní soustavou ryb a suchozemských obratlovců, stavba srdce ryb, obojživelníků, dvojdyšných ryb, plazů, ptáků, savců, význam chlopní, embryonální vývoj lidského srdce a přechod k funkčnímu dýchání po narození, *foramen ovale*, (*ductus arteriosus=ductus Botalli*), *foramen Panizzae*,

(2 hodiny) Vylučovací soustava. Ledvinová jednotka a princip osmoregulace, typy ledvin u obratlovců: holonefros, opistonefros, mezonefros, metanefros, vývody vylučovacích orgánů a funkce Wolfovy chodby, typy ledvin v závislosti na prostředí, vliv vodního a aridního prostředí, vylučování vody a vylučování solí, solné žlázy, močový měchýř a jeho funkce a původ.

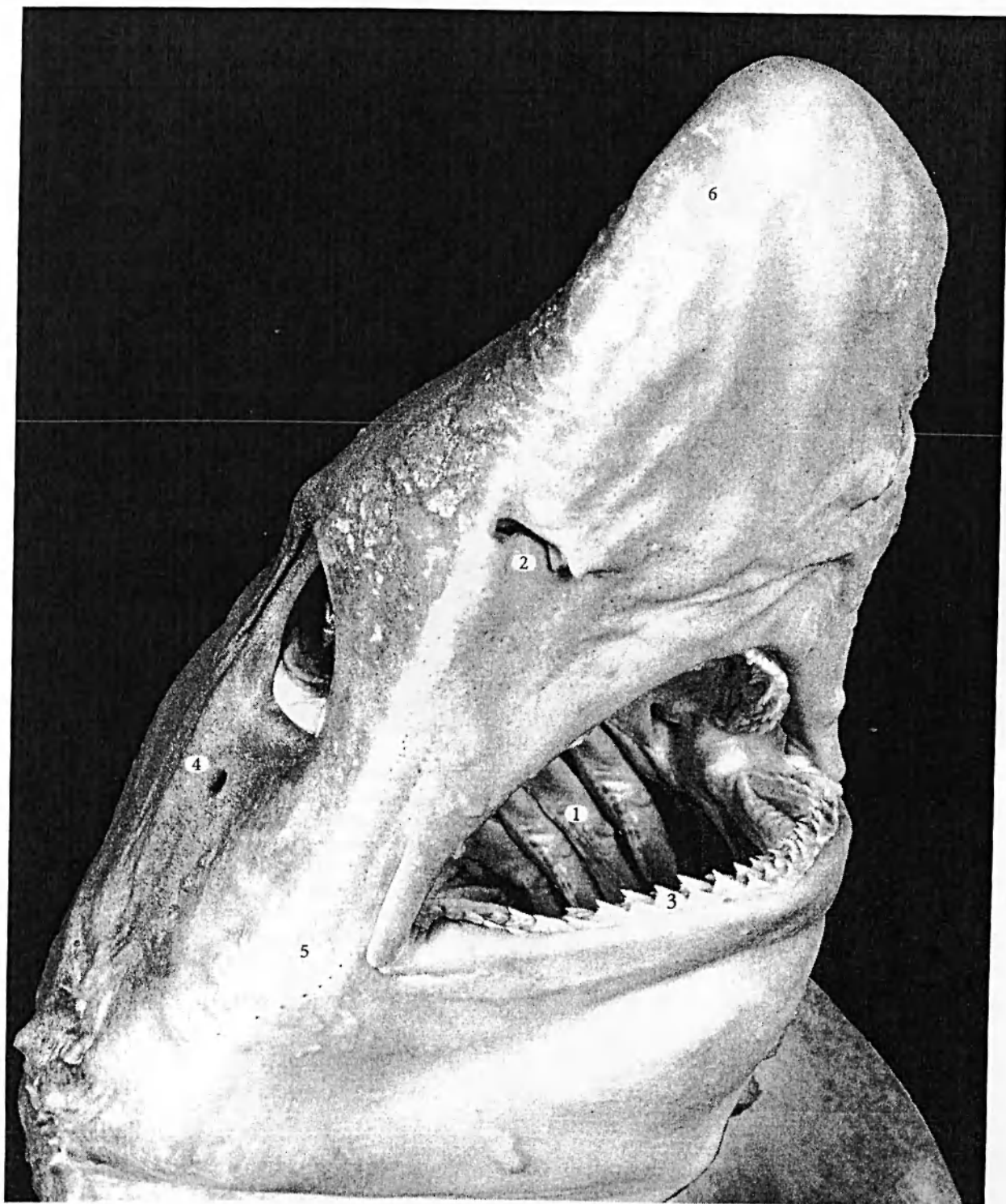
(2 hodiny) Tělní pokryv kopinatce a jednotlivých tříd obratlovců. Embryonální původ kůže, funkce kůže, stavba kůže savců, rohovité deriváty pokožky, šupiny, peří, chlupy a jejich přeměny, deriváty škáry, tělní pokryv ryb, druhy šupin podle tvaru a vnitřní stavby.

(4 hodiny) Nervová soustava. Odlišnosti nervové soustavy strunatců a bezobratlých, charakteristika jednotlivých částí mozku strunatců u jednotlivých tříd obratlovců, charakteristika nervové soustavy strunatců z hlediska vzniku a v souvislosti se způsobem života, vývoj šedé hmoty mozkové a její řídicí činnost u jednotlivých tříd obratlovců, (striatum a bazální ganglia, archipalium, neopalium), mozkové nervy u vodních a suchozemských obratlovců.

(2 hodiny) Smyslové orgány. Proprioreceptory, jejich výskyt a funkční předchůdci u obratlovců, Kožní receptory, typy funkce a výskyt u obratlovců, chemoreceptory (čichové a chuťové), receptory vodních obratlovců, čichové a chuťové receptory u suchozemských obratlovců, Jakobsonův orgán, postranní čára a její homologie u suchozemských obratlovců, statoakustické ústrojí ryb, obojživelníků, plazů a ptáků, jeho souvislost s přeměnou žaberních oblouků, zvláštnosti zrakového ústrojí ryb, obojživelníků, plazů ptáků a savců, princip nočního vidění sov a savců, parietální orgán, vznik, funkce a výskyt, echolokace.

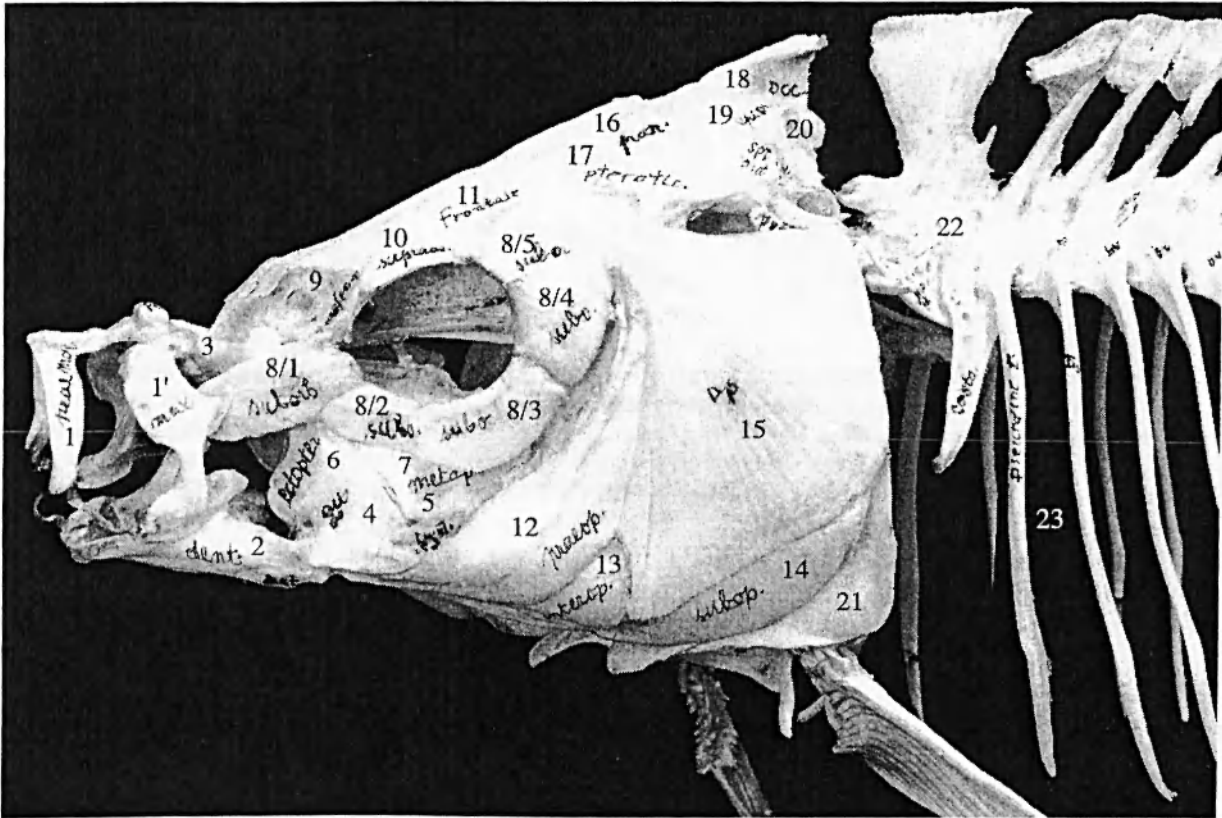
(2 hodiny) Žlázy s vnitřní sekrecí. Vznik hypofýzy, adenohipofýza a neurohipofýza, hormony zadního a předního laloku, urofýza, brzlík a jeho funkce u vodních obratlovců, obojživelníků a plazů, Fabriciova burza, šišinka (pineální orgán), vývoj nadledvin u obratlovců, vývoj slinivky břišní u obratlovců, ultimobranchiální žlázy, příštítná tělíska u suchozemských a vodních obratlovců.

13. Přílohy:



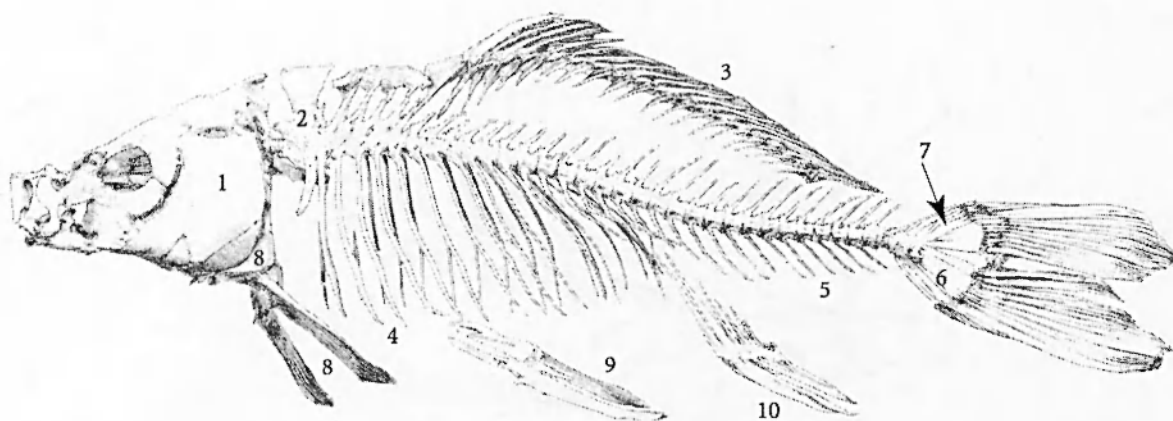
Příloha 1 Hlava žraloka modrého (*Prionace glauca*):

1 - žaberní oblouky, 2 - slepá čichová jamka s přijímacím a vyvrhovacím otvorem, 3 - zuby v řadách, 4 - spirakulum. otvor mezi čelistním a jazykovým obloukem homologický zvukovodu (*meatus acusticus*) u savců, 5 - cefalická část postranní čáry (otvory uspořádané v pravidelných intervalech), 6 - Lorenzovy ampule - receptory vlnění, proudění vody a elektrického pole (nepravidelně uspořádané smyslové jamky) (orig.)



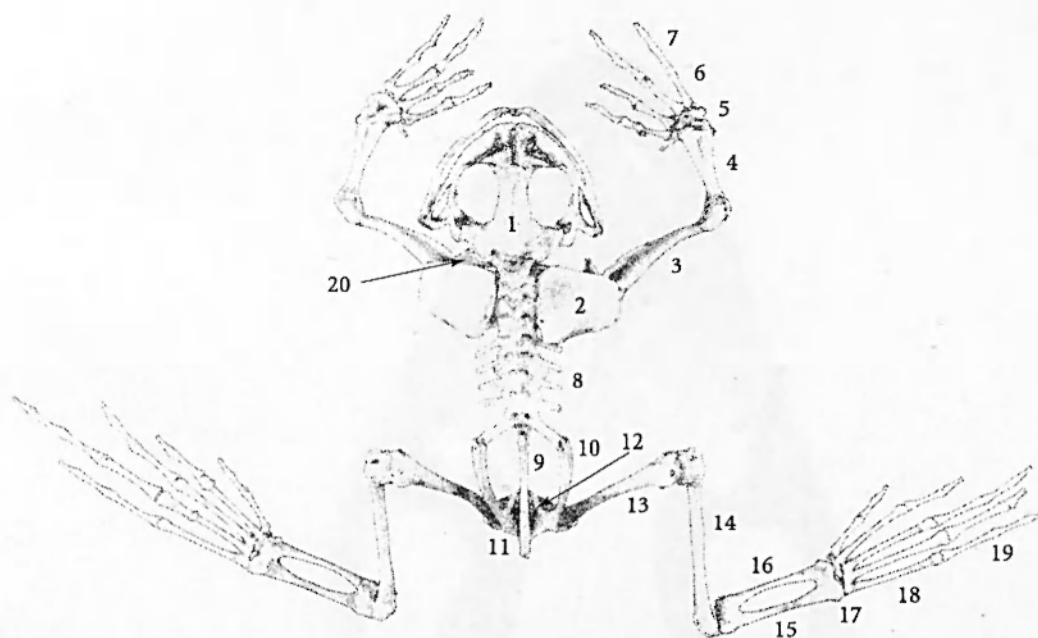
Příloha 2 Lebka ryby – kapr obecný (*Cyprinus carpio*):

- 1 – praemaxilla, 1' – horní čelist (*maxilla*), 2 – dolní čelist (*os dentale*), 3 – kost patrová (*os palatinum*), 4 – kost čtvercová (*os quadratum*), 5 – kost křídlová (*os pterygoideum*), 6 – *os ectopterygoideum*, 7 – *os metapterygoideum*, 8 – řada kostí očnice (*suborbitale*), 9 – *os praefrontale*, 10 – *os supraorbitale*, 11 – kost čelní (*os frontale*), 12 – *os praeoperculare*, 13 – *os interoperculare*, 14 – *os suboperculare*, 15 – skřelová kost (*os operculare*), 16 – kost temenní (*os parietale*), 17 – *os pteroticum*, 18 – kost týlní (*os occipitale*), 19 – *os epioticum*, 20 – sluchová oblast (*pars otica*), 21 – pásmo pletence prsní ploutve (*cleithrum*), 22 – Weberovy kůstky, 23 – ventrální žebra (orig.)



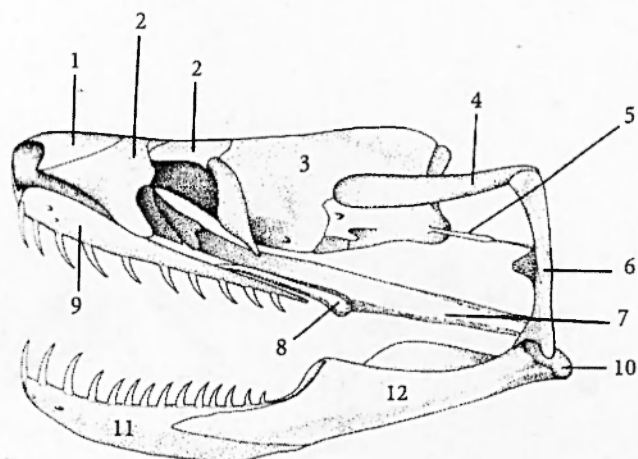
Příloha 3 Kostra ryby – kapr obecný (*Cyprinus carpio*):

1 – kosti lebky jsou popsány na samostatném obrázku, 2 – Weberův orgán, obratle modifikované jako součást sluchového ústrojí, 3 – hřbetní ploutev, 4 – ventrální žebra vymežující břišní dutinu 5 – ocasní část páteře začínající za řitní ploutví je typická hemálními oblouky, 6 – ploché kostěné paprsky ocasní ploutve jsou modifikované ocasní obratle uložené pod osou páteře (*hypuralia*), 7 – zakončení osy páteře, 8 – kost pletence prsní ploutve (*cleithrum*) a paprsky prsních (hrudních) ploutví, 9 – pánevní (břišní) ploutve, 10 – řitní ploutev (orig.)



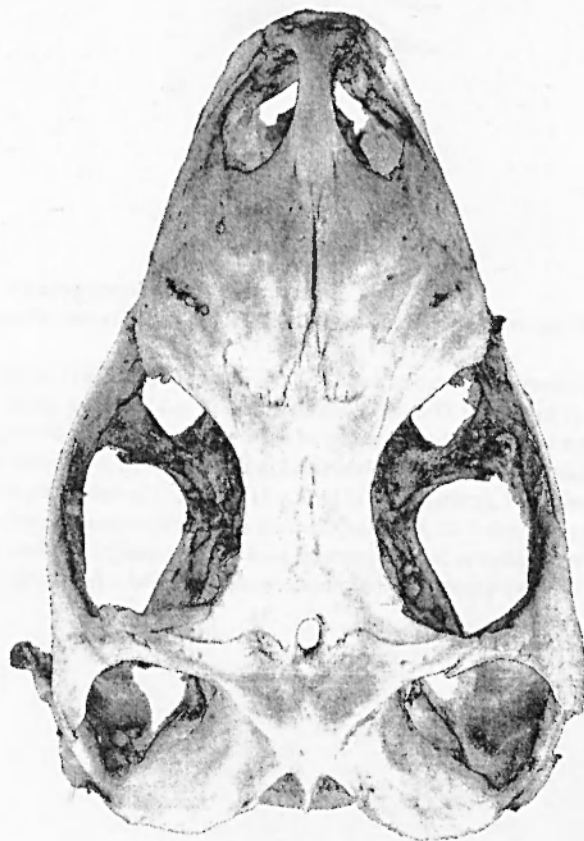
Příloha 4 Kostra žáby – skokan zelený (*Rana esculenta*) – dorzální pohled:

1 – lebka (*cranium*), 2 – lopatka (*scapula*), 3 – kost ramenní (*humerus*), 4 – kost předloketní vzniklá srůstem ulny a radia (*os antebrachii*), 5 – kůstky zápěstní (*ossa carpi*), 6 – záprstní kůstky (*ossa metacarpi*), 7 – články prstů přední končetiny (*phalangi*), 8 – páteř (*columna vertebralis*), 9 – srostlé ocasní obratle (*urostyl*), 10 – kost kyčelní (*os ilium*), 11 – kost sedací (*os ischii*), 12 – kost stydká (*os pubis*), 13 – kost stehenní (*femur*), 14 – kost bércová vzniklá srůstem tibie a fibuly (*os cruris*), 15 – kost patní (*calcaneus*), 16 – kost hlezenní (*astragalus*), 17 – kůstky zanártní (*ossa tarsi*), 18 – kůstky nártu (*ossa metatarsi*), 19 – články prstů zadní končetiny (*phalangi*), 20 – klíční kost (*clavicula*) (orig.)

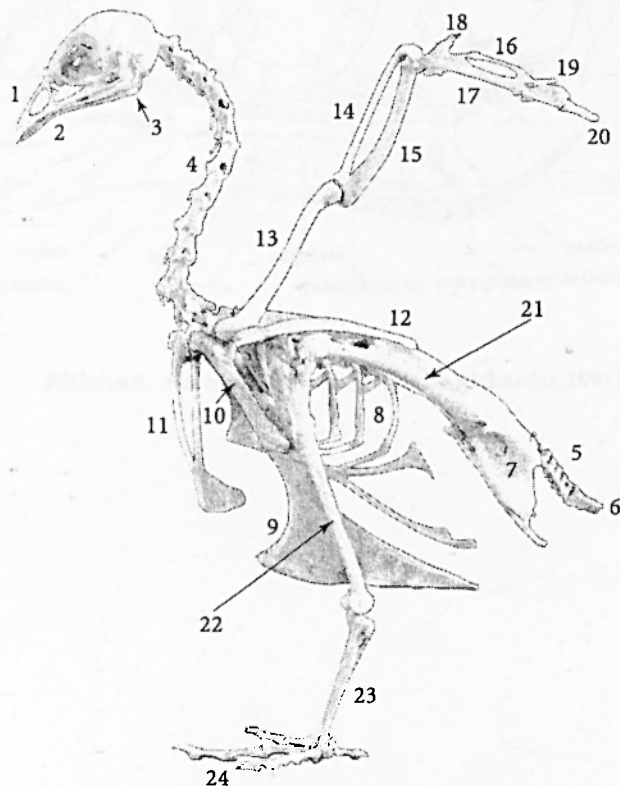


Příloha 5 Kostí lebky plaza – hroznýš (*Boa*):

1 – kost nosní (*os nasale*), 2 – kosti čelní (*os praefrontale* a *os frontale*), 3 – kost temenní (*os parietale*), 4 – část kosti spánkové (*os squamosum*), 5 – sluchová kůstka (*columella = hyomandibulare*)
 6 – čtvercová kost (*os quadratum*) z *palatoquadrata*, 7 – kost křídlová (*os pterygoideum*), 8 – kost příčná (*ectopterygoid*) z *palatoquadrata*, 9 – horní čelist (*maxilla*), 10 – *articulare* vzniklá z *mandibulare*,
 11 – spodní čelist (*dentale*), 12 – *angulare* (*ectopterygoid*, *quadratum*, *columella*, *articulare* jsou kosti endochondrální, ostatní kosti dermální) (podle Kenta 1987)

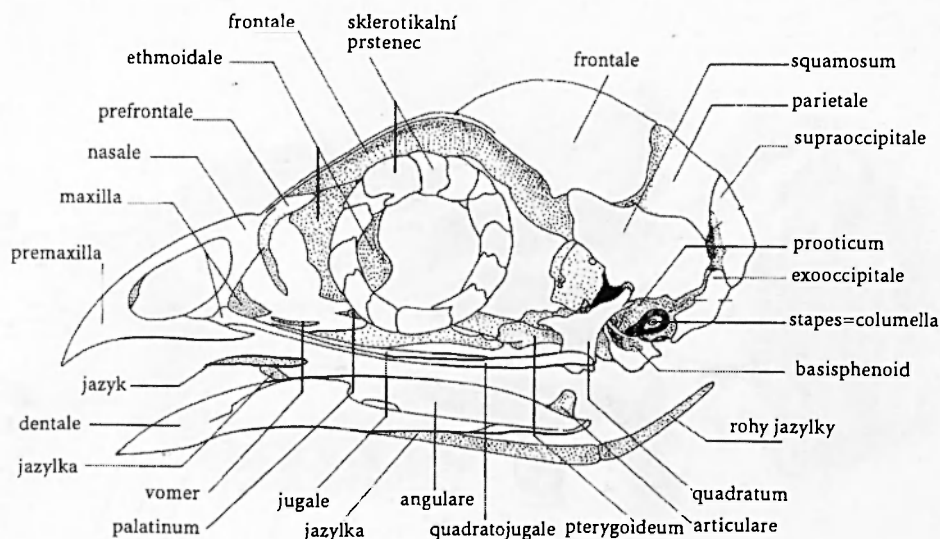


Příloha 6 Lebka leguána s parietálním otvorem (orig.)

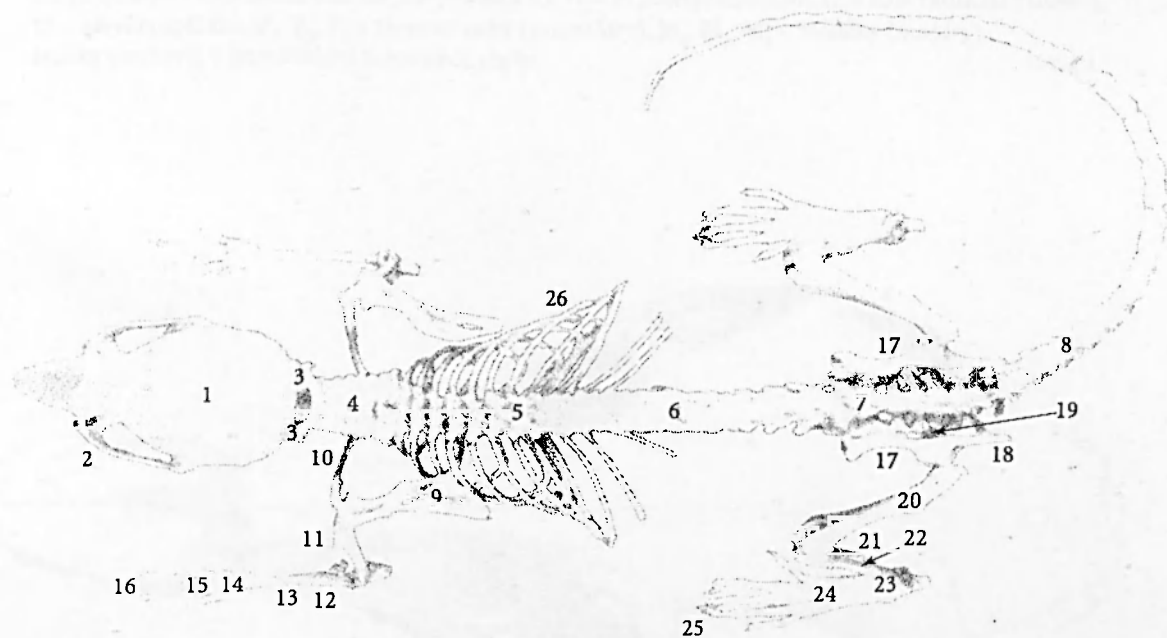


Příloha 7 Kostra ptáka – koroptev polní (*Perdix perdix*):

- 1 – horní zobák (*praemaxilla, maxilla a nasale*), 2 – dolní zobák, 3 – čtvercová kost (*os quadratum*),
 4 – heterocoelní krční obratle (*vertebrae cervicales*), 5 – obratle ocasní (*vertebrae caudales*),
 6 – kostrč (*pygostyl*), 7 – kosti pánevní (*os ilium, os pubis, os ischii*), 8 – žebra (*costae*) s výběžky (*processus uncinati*), 9 – kost hrudní (*sternum*) a hřeben kosti hrudní (*carina* neboli *crista sterni*),
 10 – kost krkavčí (*os coracoideum*), 11 – kost klíční (*clavicula*), 12 – lopatka (*scapula*), 13 – kost ramenní (*humerus*), 14 – kost vřetenní (*radius*), 15 – kost loketní (*ulna*), 16 – třetí kost záprstní (*os metacarpale III*), 17 – čtvrtá kost záprstní (*os metacarpale IV*), 18 – druhý prst, 19 – třetí prst, 20 – čtvrtý prst, 21 – kost stehenní (*femur*), 22 – kost holenní (*tibia*) srostlá s proximální řadou kůstek zanártních v *tibiotarsus*, 23 – běhák (*tarsometatarsus*), 24 – prsty (*digiti*) (orig.)

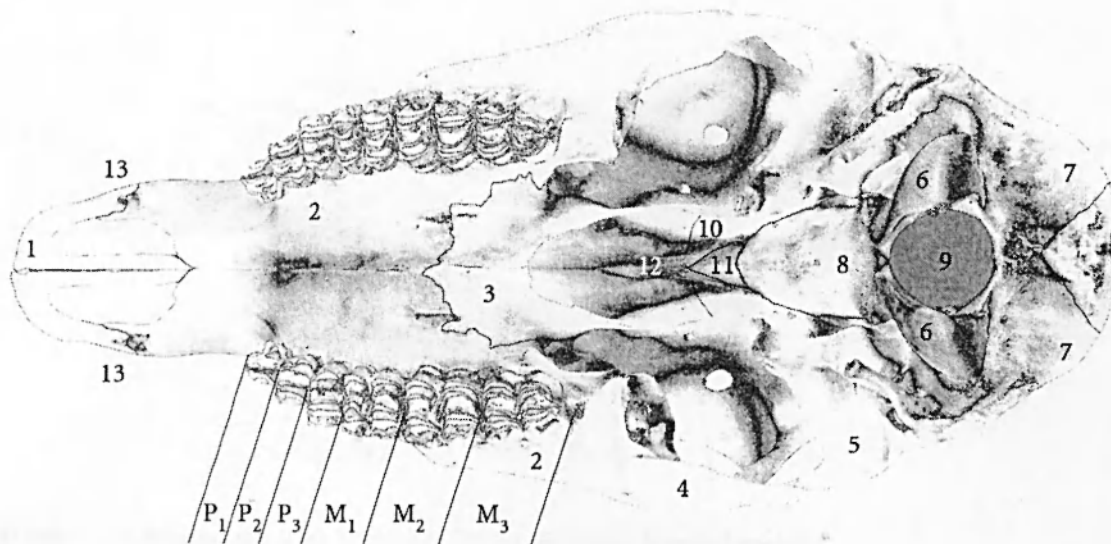


Příloha 8 Kostra lebky ptáka (podle Richardse 1991).



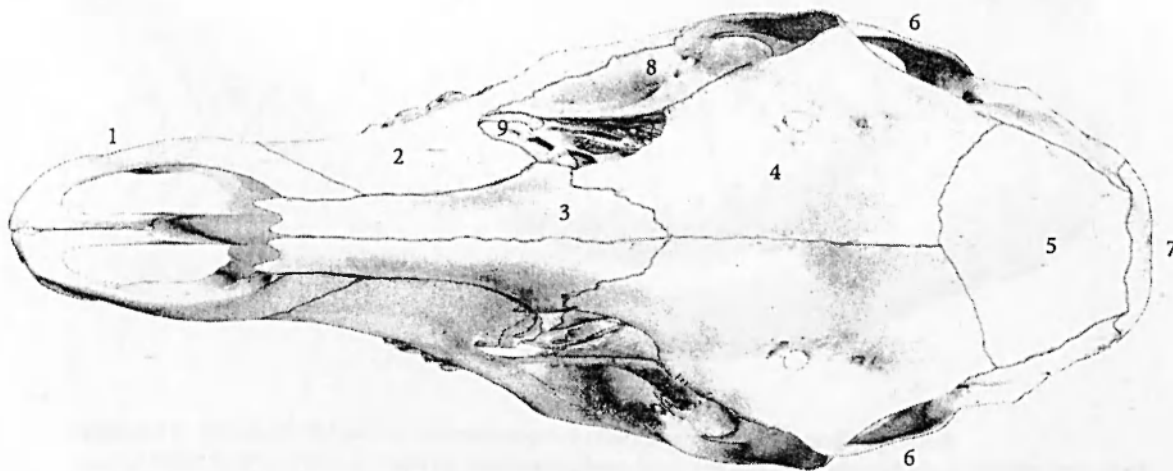
Příloha 9 Kostra savce – myš domácí (*Mus musculus*) – dorzální pohled:

- 1 – lebka (*cranium*), 2 – jařmový oblouk (*arcus zygomaticus*), 3 – dikondylní spojení lebky a páteře, 4 – obratle krční (*vertebrae cervicales*), 5 – obratle hrudní (*vertebrae thoracicae*), 6 – obratle bederní (*vertebrae lumbales*), 7 – obratle křížové (*vertebrae sacrales*), 8 – obratle ocasní (*vertebrae caudales*), 9 – lopatka (*scapula*), 10 – klíční kost (*clavicula*), 11 – kost ramenní (*humerus*), 12 – kost loketní (*ulna*), 13 – kost vřetenní (*radius*), 14 – kůstky zápěstní (*ossa carpi*), 15 – kůstky záprstní (*ossa metacarpi*), 16 – prsty (*digiti*), 17 – kost kyčelní (*os ilium*), 18 – kost sedací (*os ischii*), 19 – kost stydká (*os pubis*), 20 – kost stehenní (*femur*), 21 – kost lýtková (*fibula*), 22 – kost holenní (*tibia*), 23 – zanártí (*tarsus*), 24 – nárt (*metatarsus*), 25 – prsty (*digiti*), 26 – žebra (*costae*) (orig.)



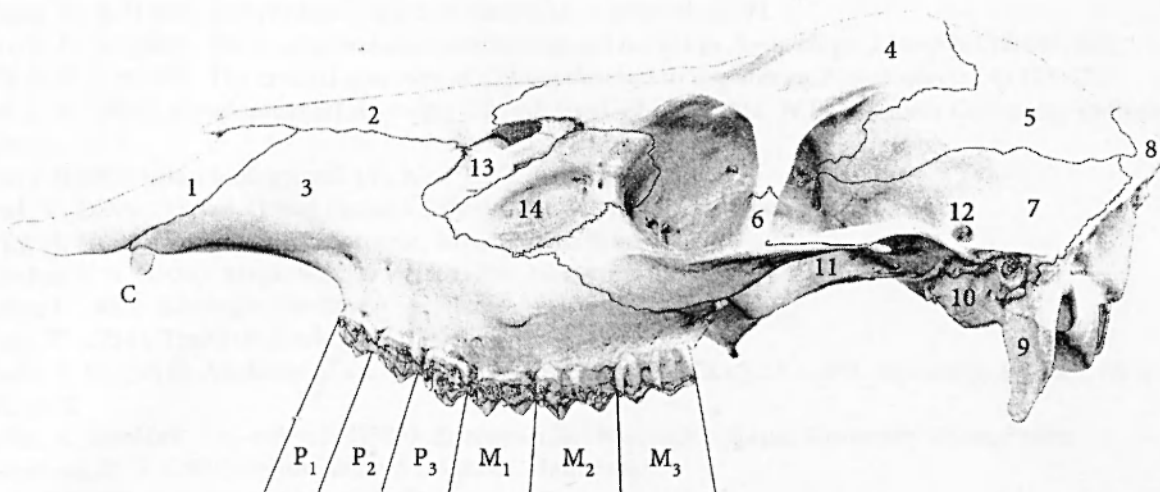
Příloha 10 Lebka savce – jelen evropský (*Cervus elaphus*) – bazální pohled:

1 – kost řezáková (*os incisivum*), 2 – horní čelist (*maxilla*), 3 – kost patrová (*os palatinum*), 4 – kost jařmová (*os zygomaticum*), 5 – kost spánková (*os temporale*), 6 – týlní hrbol (*condylus occipitalis*), 7 – kost týlní (*os basioccipitale*), 8 – kost klínová (*os basisphenoidale*), 9 – velký otvor týlní (*foramen magnum*), 10 – kost křídlovitá (*os pterygoideum*), 11 – *os praesphenoidale*, 12 – kost radličná (*vomer*), 13 – alveola špičáku, P₁, P₂, P₃ – třenové zuby (*premoláry*), M₁, M₂, M₃ – stoličky (*moláry*), řezáky (*incisivi*) v horní čelisti turovitých chybí (orig.)



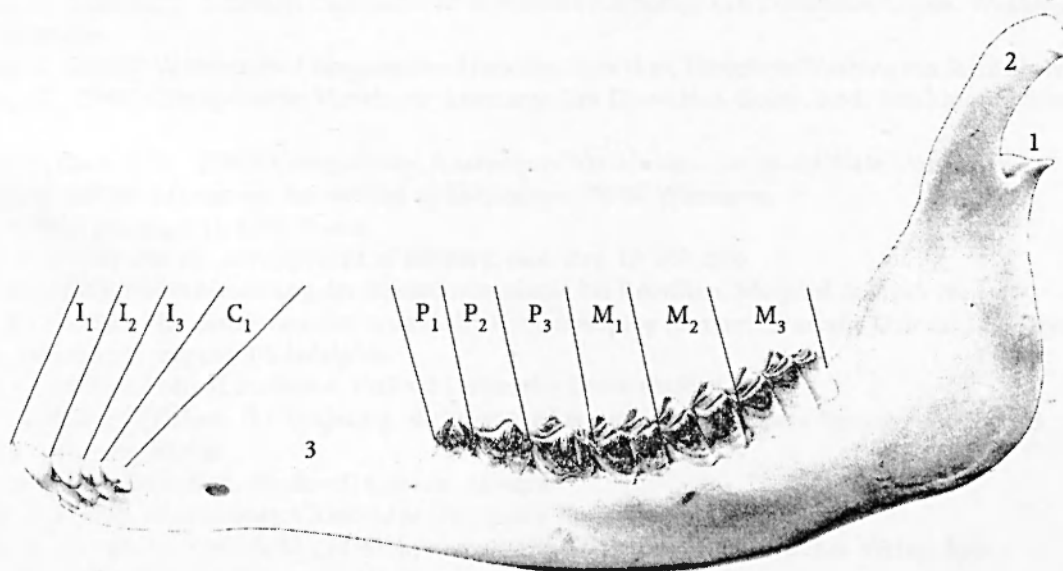
Příloha 11 Lebka savce – jelen evropský (*Cervus elaphus*) – dorzální pohled:

1 – kost řezáková (*os incisivum*), 2 – horní čelist (*maxilla*), 3 – kost nosní (*os nasale*), 4 – kost čelní (*os frontale*), 5 – kost temenní (*os parietale*), 6 – kost spánková, část jařmového oblouku (*processus zygomaticus*), 7 – kost týlní (*os occipitale*), 8 – kost slzná (*os lacrimale*), 9 – kost čichová (*os ethmoidale*) (orig.)



Příloha 12 Lebka savce – jelen evropský (*Cervus elaphus*) – laterální pohled:

1 – kost řezáková (*os incisivum*), 2 – kost nosní (*os nasale*), 3 – horní čelist (*maxilla*), 4 – kost čelní (*os frontale*), 5 – kost temenní (*os parietale*), 6 – kost jařmová (*os zygomaticum*), 7 – kost spánková (*os temporale*), 8 – kost týlní (*os occipitale*), 9 – bradavkový výběžek (*processus mastoideus*), P₁, P₂, P₃ – třenové zuby (*premoláry*), M₁, M₂, M₃ – stoličky (*moláry*), C – jeden špičák (*caninus*) v horní čelisti, 10 – bubínková výduť spánkové kosti (*bulla tympanica*), 11 – kost křídlová (*os ptergoideum*), 12 – zevní zvukovod ve spánkové kosti (*meatus acusticus*), 13 – kost čichová (*os ethmoidale*), 14 – kost slzná (*os lacrimale*) (orig.)



Příloha 13 Spodní čelist savce – jelen evropský (*Cervus elaphus*) – laterální pohled:

Spodní čelist (*mandibula*) je u savců tvořena jedinou kostí (*os dentale*), mandibula osifikuje dermálně – jako krycí kost kopíruje zevní okraj mandibulare. Mandibula se skládá z vlastního těla a ramene, na němž jsou vyvinuty dva výběžky – výběžek kloubový (*processus condylaris*) a výběžek korunkový (*processus coronoideus*) 1 – kloubní spojení s lebkou, kloubní výběžek (*processus condylaris*), 2 – korunkový výběžek (*processus coronoideus*), 3 – diastema, I₁, I₂, I₃ – řezáky (*incisivi*), C – špičák (*caninus*), P₁, P₂, P₃ – třenové zuby (*premoláry*), M₁, M₂, M₃ – stoličky (*moláry*) (orig.)

Seznam literatury:

- Adams, W. E. (1939): The cervical region of *Lacertilia*. *J. Anat.* 74: 57-71
- Allis, E. P., Jr. (1897): The cranial muscles and first spinal nerves in *Amia clava*. *J. Morphol.* 12: 487-808
- Allis, E. P., Jr. (1923): The cranial anatomy of *Chlamydoselachus anguineus*. *Acta zoologica* 4: 123-221
- Arey, L. B. (1974): Developmental Anatomy 7th. ed. (rev). Philadelphia, W.B. Saunders Company. Entirely Human
- Bock, J. (1974): Avian biology, vol. IV., New York: Academic Press.
- Baruš, V., Oliva, O a kol. (1995) Fauna ČSSR: Mihulovci a ryby (1). Academia Praha.
- Černý, H. (2002): Vetrerinární anatomie. Noviko, a.s., Brno.
- Droscher, V. B. (1970): Magie smyslů v říši zvířat. Orbis, Praha.
- Gaisler, J. (1983): Zoologie obratlovců. Academia, Praha.
- Grassé, P. (1954): Traité de Zoologie. XII. Paris
- Greene, E. G. (1935): Anatomy of rat. Tr. Am. Philosophical Soc.(n.s.) 27: 1-370. Reprint by Hapner, New York, 1971
- Hanák, V., Horáček, I., Gaisler, J., (1989): European Bat Research. Charles University Press, Praha.
- Henneman, R. V. (2001): Světová žraloci a rejnoci. Hamburg.
- Heráň, I. (1982): Díváme se na zvířata. Panorama, Praha.
- Hickman/Roberts/Larson/ (2001): Laboratory Studies in Integrated Principles of Zoology, 10. ed.
- Hickman (2003): Animal Diversity, 3th ed.
- Hickman/Kats/2003: Laboratory Studies in Animal Diversity. ISBN 0 072518839
- Hrabě, S., Oliva, O., Opatrný, E. (1973): Klíč našich ryb, obojživelníků a plazů. SPN, Praha.
- Hudec, K., Černý, W. (1972): Fauna ČSSR. Sv. 19: Ptáci-Aves. Díl I. Academia, Praha.
- Hudec, K., Černý, W. (1977): Fauna ČSSR. Sv. 21: Ptáci-Aves. Díl II. Academia, Praha.
- Hudec, K., Černý, W. (1983): Fauna ČSSR. Sv. 23-24: Ptáci-Aves. Díl III/1-2. Academia, Praha.
- Ihle, J. E. W., Van Kampen, P. N., Nierstrasz, H. F. a Versluys, J. (1971): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Springer Verlag, Berlin, Hamburg, Heidelberg, New York.
- Kardong, K., Zalisko, E. J. (2002): Comparative Vertebrate Anatomy: Lab Dissection Guide. Washington State University.
- Kardong, K. (2002): Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution. Washington State University.
- Kardong, K., (2002): Comparative Vertebrate Anatomy: Lab Dissection Guide, 3.ed. Washington State University
- Kent, G. C., Carr, R. K. (2001): Comparative Anatomy of Vertebrates. Louisiana State University.
- Kowalski, K. (1976): Mammals. An outline of Theriology. PWN, Warszawa.
- Lang, J. (1965): Zoologie II. SPN, Praha.
- Lillie, F. R. (1942): On the development of feathers. *Biol. Rev.* 17: 247-266
- Maurer, F. (1898): Die Entwicklung der Rumpfmusculatur bei Reptilien. *Morphol. Jahrbuch* 26: 1-60
- Moore, K.L. (1993): The cardiovascular system. In The developing human: Clinically Oriented Embryology, 5th edn. Saunders Company. Philadelphia.
- Nielsen, C. (1995) : Animal evolution. Oxford University Press. Oxford.
- Peyer, B. (1963): Die Zahne. Ihr Ursprung, ihre Geschichte und ihre Aufgaben. Springer Verlag W.B. Saunders Company. Berlin.
- Ridley, M. (1993): Evolution. Blackwell Science. Atlanta.
- Richards, P. (1991): Ornithology. Cambridge University Press. Cambridge.
- Remane, A., Storch, V., Welsch, U. (1976): Systematische Zoologie. VEB G. Fischer Verlag, Jena.
- Ferianc, O. (1965): Stavovce Slovenska IV. Cicavce. SAV Bratislava.
- Romer, A. S. (1977): The Vertebrate Body, 5th ed. Saunders Company, Philadelphia.
- Reichholf, J. (1996): Savci. Ikar Praha ISBN 80-85944-37-5
- Sigmund, L., Hanák, V., Pravda, O. (1992): Zoologie strunatců. Univerzita Karlova. Praha.
- Sinělnikov, R., D. (1970): Atlas anatomie člověka. I-III. Avicenum, Praha.
- Turner, C. D., Bagnara, J. T. (1976): General Endocrinology, 6th ed. W.B. Saunders Company Philadelphia.
- Ulinski, P. (1984): Design features in vertebrate sensory systems, *American Zoologist* 24: 717.
- Černý, H., (2002): Vetrerinární anatomie. Noviko, a.s., Brno.
- Roček, Z. (2002): Historie obratlovců. Academia, Praha.
- Ruijin, H. Q., Schmidt, T. (2000): Sclerotomal origin of the ribs. *Development* 127: 527-532.

- Sigmund, L., Bajtlerová, P. (1980): Pitevní a osteologické praktikum. (Skripta). Univerzita Karlova, Praha.
- Šenkýřová, R. (2002): Základy latinské veterinární terminologie. (Skripta). Veterinární a farmaceutická univerzita Brno.
- Van der Leeuw, A. H. J., a Bout, R. G., a Zweers, G. A. (2001): Control of the Cranio-Cervical System During Feeding in Birds: *American Zoologist*. 41: 1352-1363.
- Veselovský, Z. (1992): Chováme se jako zvířata? Academia, Praha.
- Veselovský, Z. (2001): Obecná ornitologie. Academia, Praha.
- Vodrážka, Z. (2002): Biochemie, Academia, Praha.