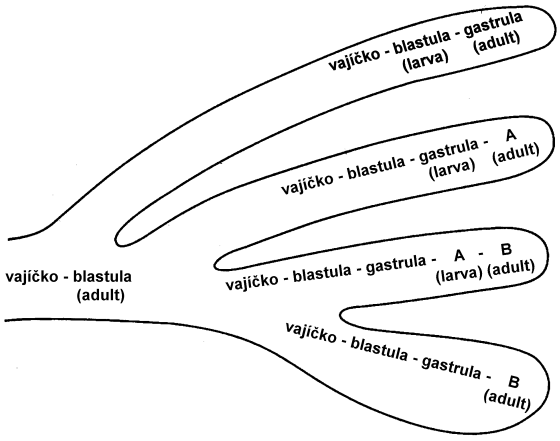
Morfologie larev

Larva se obecně definuje jako mezistadium ontogenetického vývoje, které je morfologicky i anatomicky zásadně odlišné od dospělce, po určitou dobu na tomto stadiu setrvává, a do dospělého stadia přechází procesem zvaným metamorfóza. Je-li v ontogenezi zařazena larva (či některé další stadium morfologicky odlišné od dospělce), nazývá se tento typ ontogeneze nepřímý vývoj (na rozdíl od přímého vývoje, kde ontogeneze není charakterizována výraznými morfologickými transformacemi).

Uvedená definice vyvolává představu, že vajíčko a dospělec – jakožto výchozí a terminální stadium somatogeneze – jsou dva primární póly individuálního vývoje, mezi něž se vkládá různý počet morfologicky odlišných mezistadií. Tato představa je však zavádějící. Je nutné vyjít ze skutečnosti, že evoluce živočichů je v podstatě evolucí ontogenezí. Jestliže se nějaká skupina živočichů přizpůsobila odlišnému prostředí, projevilo se to nezbytně i v tom, že terminální stadia ontogeneze reprezentuje forma morfologicky přizpůsobená novému prostředí. Jestliže např. nějaká skupina vodních živočichů přešla k životu na souši, projevilo se to jejich ontogenezi tím, že raná stadia jsou ještě vázána na vodní prostředí, terminální stadia se však přizpůsobila životu na souši. Terminální stadia jsou tedy jakýmsi dodatkem (adicí) na konci individuálního vývoje, která má umožnit dospělým stadiím život v novém prostředí. Je tedy zřejmé, že primárním faktorem v morfologickém rozrůznění ontogeneze je adaptabilita dospělých stadií.



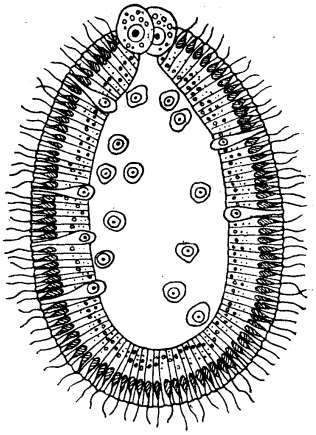
Obr. 344 Primární morfologické diferenciace ontogenetického vývoje a příklad možných sekundárních modifikací (dole). Částečně podle Northcutta (1996).

Ontogeneze je však limitována časem a proto z důvodu časové kompenzace jejího prodloužení o terminální stadia došlo ke zkrácení (abreviaci) jiných stadií, případně k jejich úplnému vypuštění. Tímto způsobem (modifikací ontogeneze je však mnohem více, přičemž i terminální stadia mohou být eliminována) dochází k chronologické diferenciaci ontogeneze, v důsledku čehož se některá morfologická stadia udržují v ontogenezi déle, jiná jen krátce, případně zcela chybí.

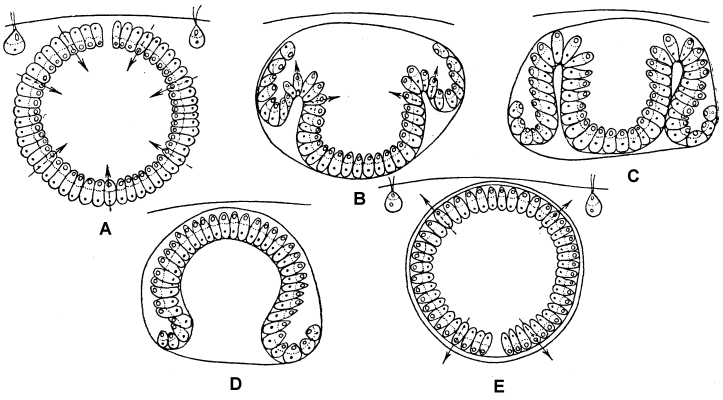
V detailech mohou být larvální stadia velmi různorodá, podobně jako dospělci. Nicméně i zde lze od těchto strukturálních specializací odhlédnout a definovat základní stavební plán, který je určitým larválním typům společný.

Při vzniku mnohobuněčných živočichů byla ontogeneze velmi jednoduchá a morfologická diferenciace terminálních stadií nepatrná. Opakovalo se zde sdružování prvoků do sférických a uvnitř dutých kolonií (viz obr. 3). V ontogenezi mnohobuněčných reprezentuje tyto kolonie blastula. U dospělců některých dnešních živočichů (Acoelomata, Pseudocoelomata) se toto stadium zachovává nikoliv primárně, nýbrž jako druhotný stav vzniklý eliminací terminálních stadií ontogeneze a tedy jejím zkrácením. Stadium obrvené blastuly se však zachovává jako larvální stadium u hub, přičemž dospělec zdánlivě reprezentuje přisedlou gastrulu (viz níže). Larvy mají podobu tří základních typů, přičemž morfologicky je nejblíže blastule **coeloblastula**. Blastula, u níž část buněk povrchové vrstvy imigruje do blastocoelu a po ztrátě bičíků jej vyplní, se nazývá **parenchymula**. Oba typy vznikají totálním a rovnoměrným rýhováním. Nerovnoměrným rýhováním (u vápenatých hub) vzniká blastula, která je charakteristic-

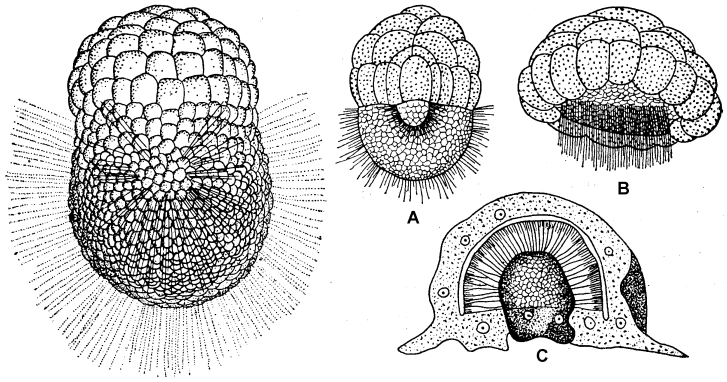
larvy typu blastula



Obr. 345 Larva vápenitých hub typu coeloblastula, vznikající totálním a téměř stejnoměrným rýhováním. Je naznačena multipolární imigrace (ingrese) buněk do blastocoelu, v důsledku čehož může vzniknout parenchymula. Ze Šmidta (1960).



Obr. 346 Způsob změny polarizace buněk exkurvací v kolonii prvoka *Janetosphaera*. Podobným pochod probíhá při přeměně stomoblastuly v amfiblastulu hub. Ze Šmidta (1960).



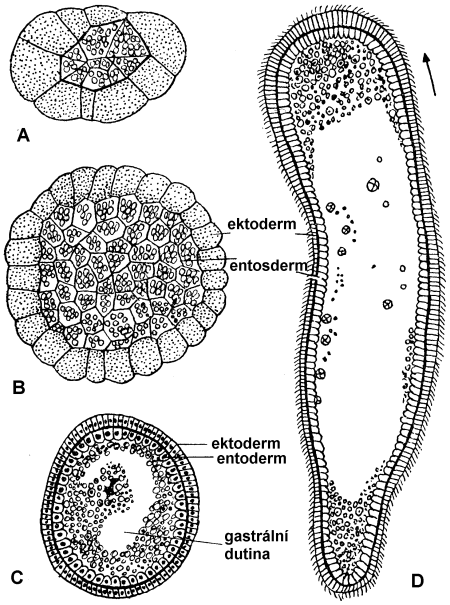
Obr. 347 Amfiblastula (vlevo) a její přisednutí k podkladu (A-C). Osculum se vytváří na animálním pólu, poté co se spongocoel ze strany vegetativního pólu uzavře. Podle Minchina a Schulze, ze Šmidta (1960).

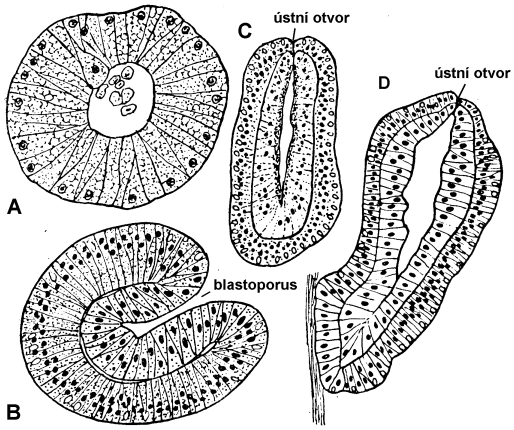
ká velkým množstvím mikromer na vegetativním pólu, na animálním pólu jen nevelkým počtem makromer. Nazývá se **stomoblastula**. Bičíky mikromer směřují do blastocoelu. Makromery nikdy nemají bičíky; uprostřed políčka makromer je otvor spojující blastocoel s vnějším prostředím. Tímto otvorem se vnitřek blastocoelu vychlípí, přičemž dojde k převrácení (exkurvaci) vrstvy buněk, takže u definitivní larvy (**amfiblastuly**) směřují bičíky mikromer vně. Tento proces připomíná pochody v koloniích některých jednobuněčných, kde ke změně polarizace buněk dochází rovněž exkurvací. U všech tří typů se vnitřní masa buněk posléze diferencuje na vnitřní entoderm a mesenchym. Larvy hub žijí volně jen poměrně krátkou dobu (asi 24 hod.), poté přisedají k podkladu. V místě přisednutí (u amfiblastuly vegetativním pólem, opatřeným řasinkami) se vytváří deprese (někdy nesprávně označovaná jako "blastoporus") ze které vzniká spongocoel (obr. 347C). Osculum se však proráží sekundárně na opačném pólu, takže dospělá houba nereprezentuje gastrulu.

Larva žahavců je pokročilejší, protože reprezentuje gastrulu, stejně jako dospělý živočich.

planula

Obecně se nazývá **planula**. Její tělní stěna se skládá ve většině případů pouze ze dvou vrstev. Většinou vzniká multipolární či unipolární imigrací povrchových buněk do blastocoelu (jako u parenchymuly hub), s následným odškrcením (delaminací) vnitřní vrstvy (entodermu, nazývaném v tomto případě podle své funkce rovněž fagocytoblast) od vnější vrstvy (ektodermu). Vytváří se

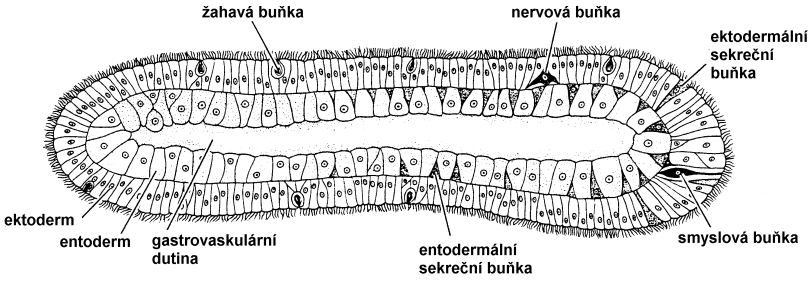




Obr. 348 (nahoře) Vznik planuly invaginací. A - coeloblastula, B - gastrula, C - volně plovoucí planula, D - přisedlá planula. Podle Heina, ze Šmidta (1960).

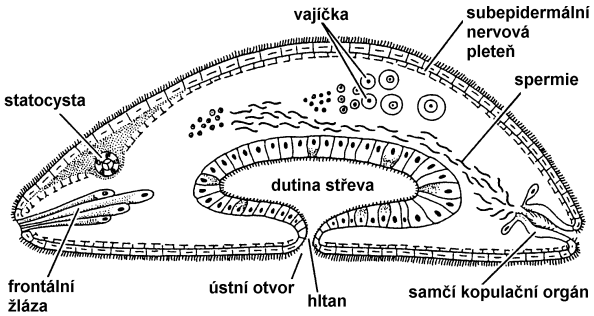
Obr. 349 (vlevo) Vznik planuly osmičetného korálnatce *Sympodium*. A, B - stereoblastula, C - vznik gastrální dutiny rozestupováním entodermu, D - planula. Podle Šmidta (1960).

tak stereogastrula. Její dutina (která je základem gastrovaskulární dutiny dospělce) se však rovněž může vytvořit prostým rozestoupením entodermálních buněk. Na povrchu je planula obrvená, může se volně pohybovat a její tělo je v důsledku toho mírně protažené. Pohyb je zajišťován nejen povrchovými brvami, nýbrž také svalovými vlákny, která se přimykají k vnitřnímu povrchu ektodermu. Takováto planula nemá ústní otvor a živí se pouze pohlcováním částic ektodermálními buňkami a osmoticky. Po určitém období volného života přisedá planula na dno a přichycuje se k substrátu. Na horním pólu se vchlípí ektoderm, čímž vznikne ektodermální jícen a záhy poté dno tohoto váčku perforuje do gastrální dutiny. Z vnitřního povrchu ektodermu se poté u některých korálnatců uvolňují buňky, které vytvoří ektodermální mesenchym a představují tudíž mesoderm. Méně často se vyvíjí planula invaginací blastuly (např. u sasanek), přičemž se blastoporus může sekundárně uzavřít a vzniká opět bezústá planula.



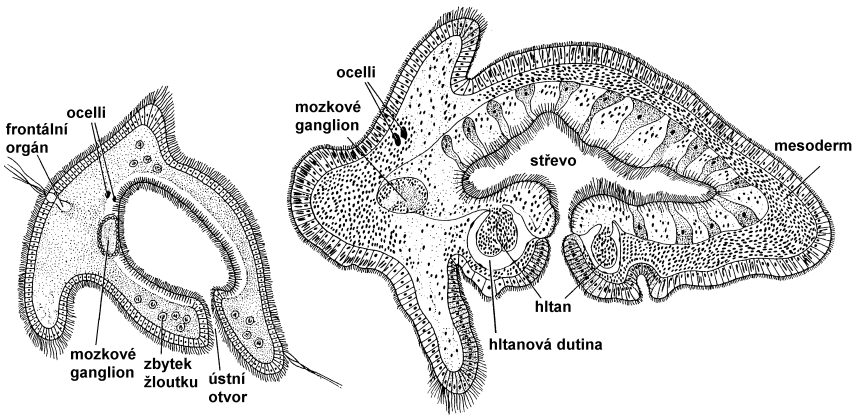
Obr. 350 Morfologie planuly. Podle Bayrea a Owreho (1968), z Brusca a Brusca (1990).

Larvy některých šestičetných korálnatců a žebernatek (cydipidová larva) již přítomností apikálního smyslového orgánu, ústního otvoru na spodní straně těla a paprsčitou souměrností připomínají trochoforu. Svědčí to o tom, že trochofora na planulu strukturálně navazuje.



Obr. 351 Hypotetická výchozí forma dospělého ploštěnce, zachovávající si základní znaky larvy v podobě gastruly. Podle Kirlinga (1974), z Brusca a Brusca (1990).

Všechny ostatní typy larev představují již typickou gastrulu s blastoporem (tedy ústním otvorem). Základním strukturálním typem je zvoncovitá larva, která vzniká z různých typů blastuly (u ploštěnců ze stereoblastuly), přičemž archenteron se zakládá rozestoupením buněk entodermu nebo invaginací. Blastoporus se zakládá na spodní straně a může se měnit na ústní otvor nebo se uzavírá a ústa vznikají sekundárně vchlípením ektodermu. Brvy na povrchu těla se mohou koncentrovat do podoby pruhů. Od planuly se tyto typy liší tím, že se na horní straně těla vytváří apikální orgán, pod nímž leží mozkové ganglion a poblíž něj i jednoduché světločivné orgány (ocelli).



Obr. 352 Dvě stadia vývoje Müllerovy larvy zobrazené v mediánním řezu. Dobře je patrný postupný vznik hlavové části (vlevo) a protažení těla a gastrální dutiny (střeva) směrem doprava. Ústní otvor zůstává na břišní části těla. Srovnej obr. 308A, B. Podle Bayera a Owreho (1968), z Brusca a Brusca (1990).

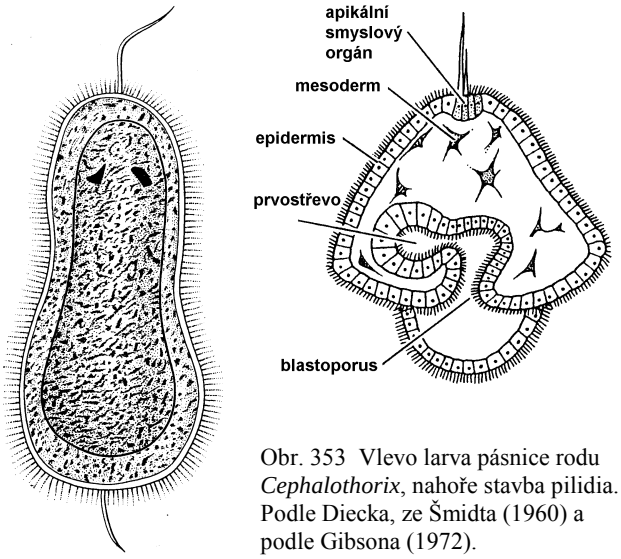
Od tohoto obecného stavebního plánu larev založených na principu gastruly se konkrétní typy odlišují například tím, že jejich povrch vybíhá do podoby laloků (**Müllerova** a **Götteho larva** ploštěnců). U parazitických forem se v souvislosti se

Müllerova larva

střídáním hostitelů vyvinula řada více či méně odlišných larev, z nichž některé se silně odchýlily od základního typu.

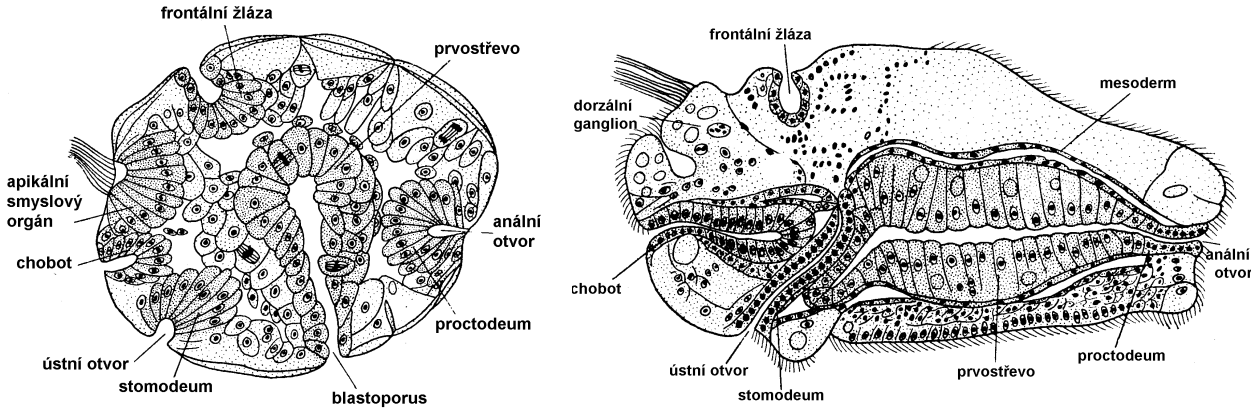
Přeměna larvy v dospělého živočicha může být velmi pozvolná a u ploštěnců spočívá v dorzoventrálním zploštění těla (takže ústní otvor zůstane na spodní, tedy břišní straně), v jeho protažení předozadním směrem a v následném přesunu mozkového ganglia a světločivných orgánů do hlavové části (viz rovněž obr. 308 A, B). Zkrácením ontogeneze o iniciální stadia paprsčitě souměrné larvy vznikají typy, které jsou již v raných stadiích mírně bilaterálně souměrné.

pilidium

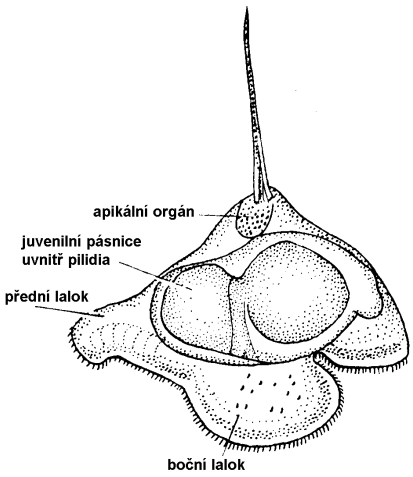


Obr. 353 Vlevo larva pásnice rodu *Cephalothorix*, nahoře stavba pilidia. Podle Diecka, ze Šmidta (1960) a podle Gibsona (1972).

Na stejném typu je založená larva pásnic zvaná **pilidium**. Představuje gastrulu, vzniklou invaginací ze stereoblastuly. Její střevo je slepý vak komunikující na povrch těla prvoústy (blastoporem). Je pozoruhodné, že se blastoporus záhy uzavírá a teprve poté se na jiném místě vytváří invaginací ektodermu ústní otvor (obr. 354). Současně se podobným způsobem vytváří proražením stěny prvostřeva na kaudálním konci těla anální otvor. Je nutné připomenout, že se u pásnic poprvé vytvořila průchozí trávicí soustava (viz str. 104). U primitivních pásnic se však v některých případech ještě vytváří larva, která sice vzniká invaginací coeloblastuly jako pilidium, ale blastoporus sekundárně zaniká, čímž vzniká larva podobná



Obr. 354 Dvě stadia vývoje pilidia pásnice *Drepanophorus*. Za povšimnutí stojí uzavření blastoporu a sekundární proražení ústního a análního otvoru na povrchu vchlípeného stomodea a proctodea. Podle Lebedinského, ze Šmidta (1960).



planule (obr. 353 vlevo). Stojí za zmínku, že u skupiny Heteronemertini vzniká metamorfovaný živočich uvnitř těla pilidia v podobě váčků vchlípeného ektodermu, které se později zcela odškrtí od povrchu a dají vznik metamorfovanému jedinci. Jeho střevo vzniká přeměnou prvostřeva pilidia. Juvenilní jedinec se uvolňuje protržením epidermis na povrchu larvy a značná část původního pilidia zaniká (nekrobiotická metamorfóza). Tento vývoj je považován za

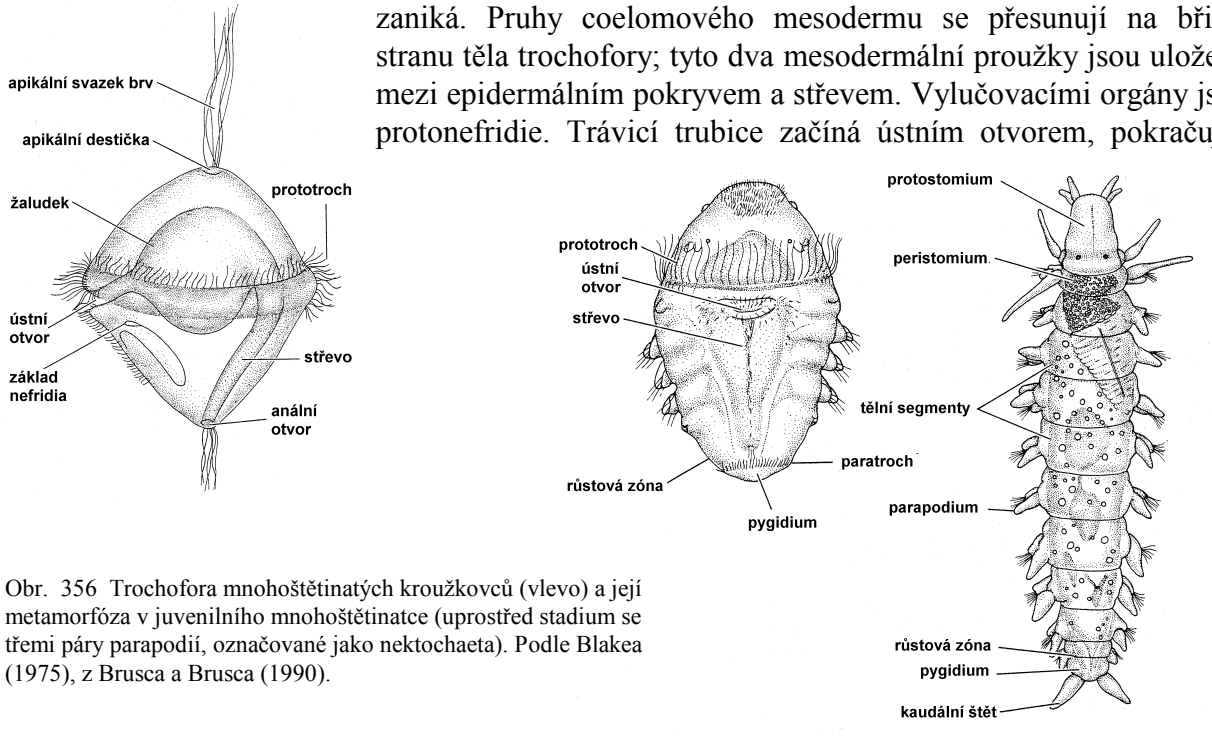
Obr. 355 Pilidium uvnitř s juvenilní pásnicí, jejíž celé tělo s výjimkou střeva vzniká vzchlípením drobných okrsků ektodermu larvy. Tento způsob vývoje vznikl až sekundárně, podobně jako potlačení larválního stadia v přímém vývoji. Podle Šmidta (1960).

sekundární odvození od vývoje s typickým pilidiem, stejně tak jako vývoj s encystovanou larvou nebo vývoj, kde je stadium volně žijící larvy zcela potlačeno (larva, nazývaná Desorova larva, se vyvíjí ve vaječných obalech).

Na pilidium vývojově navazuje planktonická larva zvaná **trochofora**, která je typická pro řadu skupin prvoústých (kroužkovci, měkkýši a řada dalších). Od pilidia se trochofora liší především tím, že se u ní zakládá průchozí trávicí soustava (u pilidia je toto stadium posunuto až na konec larválního období), a že v pozdějších stadiích vývoje je segmentována.

trochofora

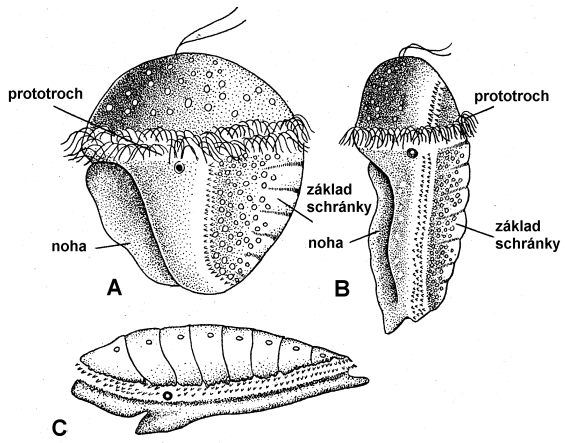
Trochofora vzniká z coeloblastuly, která se epibolií (přerůstáním ektodermu přes základ entodermu) a částečně také imigrací (entoderm vzniká zanořením některých buněk v oblasti vegetativního pólu) mění na gastrulu. Na vrcholu vzniká z ektodermu svazek brv, vyrůstající z tzv. apikální (resp. temenní) destičky. Pod destičkou se zakládá nervové ganglion (ze kterého se u dospělců vytváří nadjícnové mozkové ganglion; viz obr. 305). Z tzv. somatické ektodermální destičky, která zasahuje až na břišní stranu těla trochofory se tvoří dva zesílené podélné ektodermální pruhy – základy břišní nervové pásky. Z ostatních částí hřbetní destičky se tvoří pokožka. Trochofora má navíc ekvatoriální nervový prstenec, který však při metamorfóze zaniká. Pruhy coelomového mesodermu se přesunují na břišní stranu těla trochofory; tyto dva mesodermální proužky jsou uloženy mezi epidermálním pokryvem a střevem. Vylučovacími orgány jsou protonefridie. Trávicí trubice začíná ústním otvorem, pokračuje



Obr. 356 Trochofora mnohoštětinatých kroužkovců (vlevo) a její metamorfóza v juvenilního mnohoštětinatce (uprostřed stadium se třemi páry parapodií, označované jako nektochaeta). Podle Blakea (1975), z Brusca a Brusca (1990).

ektodermálním stomodeem do objemného entodermálního žaludku a vyúsťuje na konci ektodermálního proctodea análním otvorem. Na povrchu těla jsou řasinkové prstence zvané **trochy** (sing. **troch**). Okolo ústního otvoru probíhá řasinkový prstenec, který se nazývá prototroch a dělí tělo trochofory na svrchní část (episféru) a spodní část (hyposféru). V okolí análního otvoru se často vyvíjí podobný prstenec, zvaný paratroch.

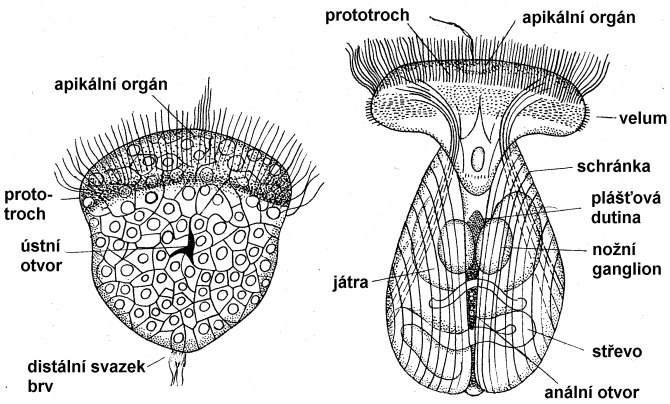
Metamorfóza spočívá v prodloužení spodní hemisféry, která tak nabývá červovité podoby. Tato část těla tedy vzniká růstem, resp. proliferací, přičemž v jednotlivých nově vzniklých segmentech proliferuje i mesoderm, čímž vzniká v každém segmentu pár coelomových váčků. Po tomto prodlužování (označovaném někdy jako teloblastický růst) následuje redukce svrchní hemisféry, ze které vzniká předústní část živočicha. Z uvedeného je zřejmé, že obě části larvy mají zcela odlišný osud a že zadní články juvenilního živočicha vznikají postupně. Typ metamorfózy, při kterém se larvální tkáně zachovávají a mění v orgány metamorfovaného živočicha se označuje jako progresivní metamorfóza. V řadě případů se vývoj modifikuje, takže trochofora se např. vyvíjí ve vaječných obalech, z nichž se líhne již metamorfovaný juvenilní živočich.



Obr. 357 Vývoj chroustnatky od volně plovoucí trochofory (A) přes metamorfující stadium (B) k juvenilní chroustnatce (C). Vše v pohledu z levé strany. Podle Heathe, ze Šmidta (1960).

veliger

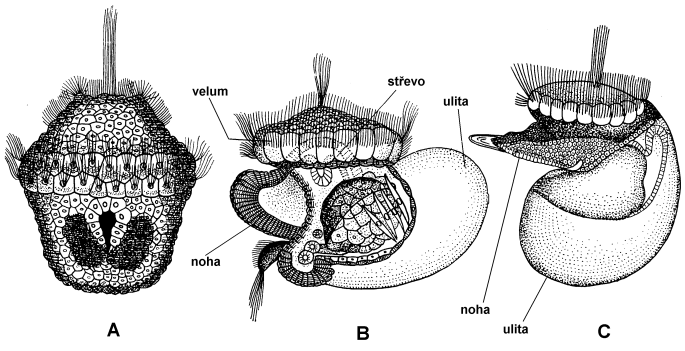
Naprosto stejné stavební schema jako ostatní prvoústí (a především kroužkovci) má trochofora měkkýšů. Vývoj od vajíčka přes trochoforu k juvenilnímu metamorfovanému stadiu se však zachoval jen u primitivních chroustnatek (viz obr. 357), nicméně zřetelně naznačuje původ měkkýšů. U mlžů a plžů se však trochofora mění ještě v další larvální stadium (tzv. "druhá larva"), zvané **veliger**. Tato planktonická larva má již vytvořené některé orgány dospělců, např. nohu, schránku apod. Typickým orgánem této larvy je velum, což je zařízení v podobě dvou velkých obrvených laloků vzniklých z prototrochu, určené k plavání a získávání potravy. K metamorfóze dochází až při přechodu k životu na dně a tato přeměna většinou spočívá ve vytvoření dalších orgánů, jako jsou oči a tykadla. Je zřejmé, že veligerová larva je stadium, které sice prochází již metamorfózou, avšak stále si uchovává volný pohyb. Trend spočívající v oddálení definitivního přisednutí k substrátu se projevuje u řady druhů měkkýšů, v nejjednodušším případě tím, že se vývoj zpomalí do doby, než je vhodný substrát nalezen.



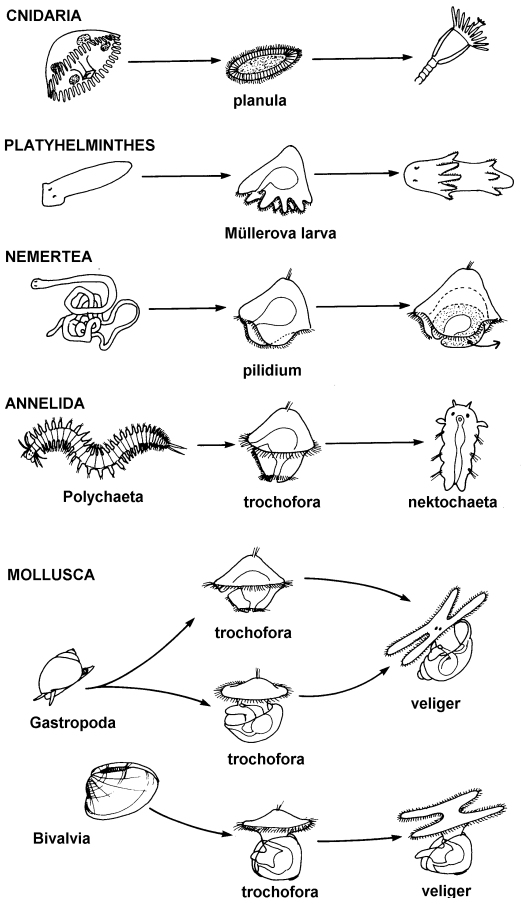
Obr. 358 Dvě stadia ontogenetického vývoje mořeského mlže přes trochoforu (vlevo) a veliger (vpravo). Podle Meisenheimera, ze Šmidta (1960).

glochidium

Tento vývoj může být opět různým způsobem modifikován. Například u sladkovodních mlžů se veliger změnil ve zvláštní parazitickou larvu zvanou **glochidium**. Obě lastury glochidia mají na okraji pár dočasných ostnů nebo háčků, které slouží k zachycení se na hostiteli (např. rybě). Glochidium vytvoří v kůži nebo v žábrech hostitele ranku, jejíž buňky glochidium opouzdří. Výživa takto fixovaného glochidia se děje prostřednictvím plášťového epithelu, jehož buňky mají schopnost intracelulárního trávení. U plžů původně vzniká z gastruly rovněž planktonická trochofora, která se mění na veliger se základem ulity. U mnoha plžů (např. Opisthobranchia) je stadium trochofory potlačeno (probíhá zkráceně ve vajíčku) a z vajíčka se líhne přímo veliger. Tento trend kulminoval u suchozemských plžů, kde volně plovoucí larvy samozřejmě nemohou existovat a proto se u nich původně kompletní ontogeneze zkrátila do vývoje uvnitř vajíčka, z něhož se poté líhnou přímo juvenilní jedinci. Tento vývoj již lze označit jako přímý. Stojí za zmínku, že torze ulity a tělních orgánů plžů (viz obr. 183) probíhá ve stadiu veligerové larvy.



Obr. 359 Hlavní stadia ontogenetického vývoje mořského plže *Patella*. Vlevo trochofora (A), uprostřed ranná veligerová larva (B), vpravo veliger v pokročilém stadiu metamorfózy. Podle Pattena, ze Šmidta (1960).



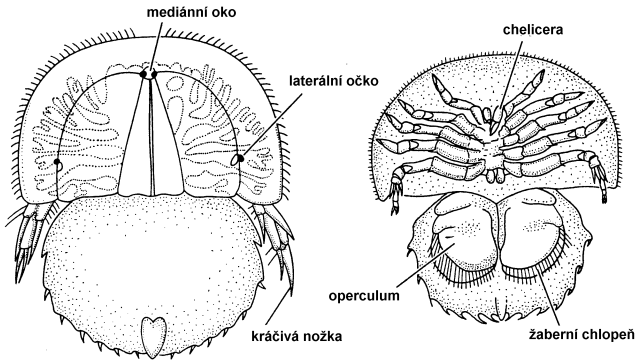
Obr. 360 Přehled larev hlavních skupin prvoústých (s výjimkou členovců, kteří navazují na kroužkovce). Je patrné, že počínaje ploštěnci je larvální stadium vyvíjející se z blastuly značně strukturálně i morfologicky uniformí a teprve pozdější ontogenetická stadia se morfologicky diverzifikují. Podle Barnese a kol. (1993).

Recentní hlavonožci prodělávají přímý vývoj, protože stadium volně plovoucí larvy bylo potlačeno nebo probíhá uvnitř vaječných obalů.

Je patrné, že v ranějších stadiích jsou larvy morfologicky značně uniformní a jen málo odlišné od strukturálního schematu gastruly (výjimku tvoří trávicí soustava, která je u Müllerovy larvy a pilidia slepá, u trochofory průchozí). Od tohoto výchozího stadia se morfologicky diverzifikují až pozdější ontogenetická stadia ("druhé larvy") a samozřejmě dospělci.

larvy členovců

U vodních členovců je raná fáze vývoje charakterizovaná trochoforovou larvou potlačena a z vajíčka se líhne poměrně pokročilá volně plovoucí larva. Vajíčko se rýhováním mění ve stereoblastulu se žloutkem umístěným uvnitř. Na povrchu se blastula diferencuje ve dvě zárodečná centra. U primitivních klepítkatců (ostrorepi) larva silně připomíná trilobity (srv. obr. 88, 89) a nazývá se **euproöpsová larva** (podle rodu *Euproöps*). Tato larva má již tělo rozlišené na přední čtyři segmenty (vznikající z jednoho zárodečného centra), které později splývají v prosoma, a zbytek těla, vznikající z druhého zárodečného centra. Segmentace této zadní části těla vzniká při opakovaném svlékání. Tyto dvě části těla se liší v mnoha aspektech, mezi jiným tím, jak se vyvíjejí končetiny: na předních čtyřech segmentech se nejprve objevuje distální část končetiny a potom část proximální, na ostatních segmentech je tomu naopak. Je pravděpodobné, že tyto dvě odlišné části larvy odpovídají dvěma částem juvenilních mnohoštětinatců (viz obr. 356), u nichž se však na rozdíl od členovců zachovala trochofora.

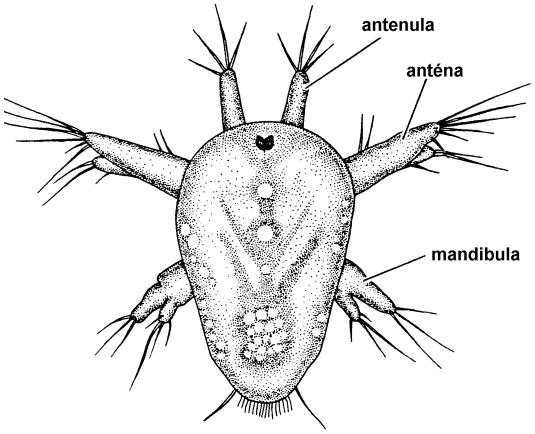


Obr. 361 Euproöpsová larva ostrorepů připomínající juvenilní trilobity. Trochoforové stadium je zde již zcela potlačeno. Vlevo pohled z dorzální strany, vpravo pohled z ventrální strany. Podle Kaestnera (1968) a dalších autorů, z Brusca a Brusca (1990).

Potlačení raných vývojových stadií je ještě výraznější u suchozemských štírů a pavoukovců, kde vajíčka jsou kladena na souš a líhnou se z nich přímo juvenilní jedinci. U některých forem se dokonce vyvinula ovoviviparie nebo viviparie (tzn. že vajíčka jsou kladena v okamžiku líhnutí juvenilních forem nebo se juvenilní jedinci líhnou již ve vaječnících). Takto pozměněná ontogeneze vznikla bezpochyby v souvislosti s adaptací k životu na souši a nelze v ní samozřejmě vystopovat ancestrální larvální stadia, nicméně raná organogeneze si některé z těchto rysů ještě podržuje (viz obr. 362).

nauplius

U korýšů, kteří ve většině případů zůstali ve vodním prostředí je rané trochoforové stadium rovněž potlačeno a z vaječných obalů se líhne sice volně plovoucí larva (zvaná **nauplius**), ale ta je již mnohem pokročilejší než trochofora (především pokud se týče segmentace těla). Nic-

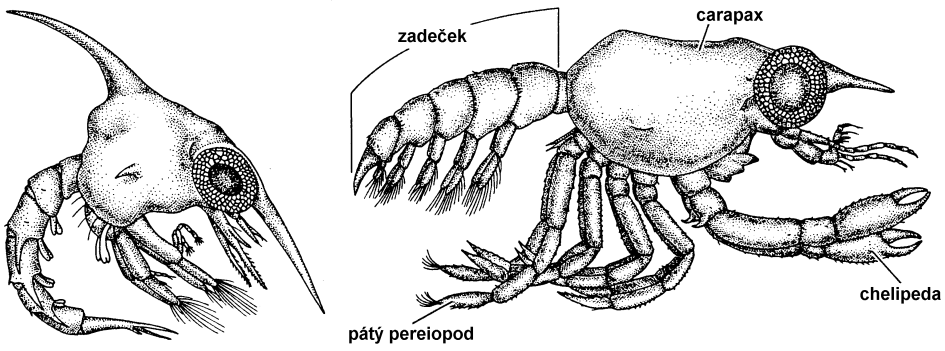


Obr. 362 Nauplius svijonožce. Podle Greena (1961), z Brusca a Brusca (1990).

méně určité znaky trochofory se na naupliové larvě dají rozeznat. Například nepárové naupliové oko odpovídá apikální destičce, což lze dokázat tím, že pod ní leží nadjícnové nervové ganglion, stejně jako u trochofory. U právě vylíhlého nauplia dokonce ještě chybí anální otvor a jeho trávicí soustava tedy ještě odpovídá pilidiu. Obecně je nauplius homologizován s nektochaetou, což je larva mnohoštětinatců se třemi páry parapodií opatřených brvami (viz obr. 356 a 360); u nauplia jsou těmito končetinovými přívěsky tykadélka (antenuly), tykadla (antény) a mandibuly. U některých korýšů je stadium volného nauplia potlačeno, avšak jeho rudimentární podobu lze rozeznat například v tom, že se na zárodečném terči vytvářejí tři páry naupliových končetin.

další larvální formy korýšů

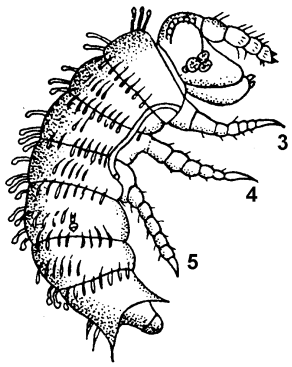
Nauplius přechází v další larvální formu, která se označuje jako **metanauplius**. Tato larva je charakteristická tím, že se začíná segmentovat mesoderm a má větší počet končetin. Metanauplius svijonožců (Cirripedia) se nazývá cyprisová larva, protože se její dorzální štítek mění na dvě postranní lasturky podobající se lasturnatkám rodu *Cypris*. U pokročilejších korýšů se metanauplius ještě dále mění na **protozoeu**, která má segmentovaný hrudní oddíl a nesegmentovaný zadeček, a ta po několika svlékáních v **zoeu**, kde je zadeček již segmentován, ale postrádá ještě končetinové přívěsky. U nejpokročilejších korýšů mohou všechna dosud uvedená stadia chybět a v zárodku, který se vyvíjí uvnitř vaječných blan, se rekapitulují jen ojedinělé znaky časných larev. Pokračující segmentace hrudi a vznik osmi párů hrudních nožek vede k tomu, že se ze zoey vyvíjí ještě další larva zvaná **mysidní larva** (podle podoby s dospělým korýšem rodu *Mysis*), která se vyznačuje tím, že má již rozeklané nožky, nebo **metazoeu**, která se liší od mysidní larvy tím, že hrudní končetiny mají tvar váčkovitých přívěsků. U krabů se metazoea mění ještě v další larvu zvanou **megalopa**. I v těchto případech se však velká část vývoje může zkráceně odehrávat ve vaječných obalech a proto např. u humra se z vajíčka líhne přímo mysidní larva. Uvedené formy larev jsou nejtypičtějšími případy ontogenetických stadií korýšů, ve skutečnosti bylo těchto forem popsáno pod různými názvy mnohem více. Je zřejmé, že ontogeneze korýšů od raného stadia po dospělce zahrnuje řadu morfologicky odlišných forem, které však reprezentují pouze do delšího období rozloženou metamorfózu ancestrálních forem. Vlastní trochoforová larva (a někdy i některá či dokonce všechna stadia metamorfózy) je potlačena.



Obr. 363 Zoea (vlevo) a megalopa (vpravo) kraba *Callinectes*. Podle Camerona (1985). Z Brusca a Brusca (1990).

Stonožky a hmyz kladou vajíčka na souši a následkem toho u nich stadium vodní larvy chybí. Stonožky nemají larvální stadium a z vajíčka se líhne juvenilní jedinec, který má stejný počet končetin jako dospělá stonožka. U mnohonožek se však v kutikulárním obalu vyvíjí larva, která se liší od dospělce neúplným počtem noh (má pouze tři páry). První pár končetin odpovídá prvému, druhý pár třetímu a třetí pár odpovídá čtvrtému trupovému segmentu. Druhý segment

nemá končetiny. Zadní konec těla je u larvy velmi krátký a skládá se z několika (3-4) segmentů, rovněž bez končetin. Hlavové končetiny jsou výrazně pozměněny: tykadla a mandibuly odpovídají stejným přívěskům u dospělé mnohonožky, kdežto maxily a části postmaxilárního segmentu vytvářejí tzv. gnathochilarium. Další průběh postembryonálního vývoje je charakterizován především přibýváním počtu segmentů, a to podobným způsobem jako u kroužkovců (viz str. 203).

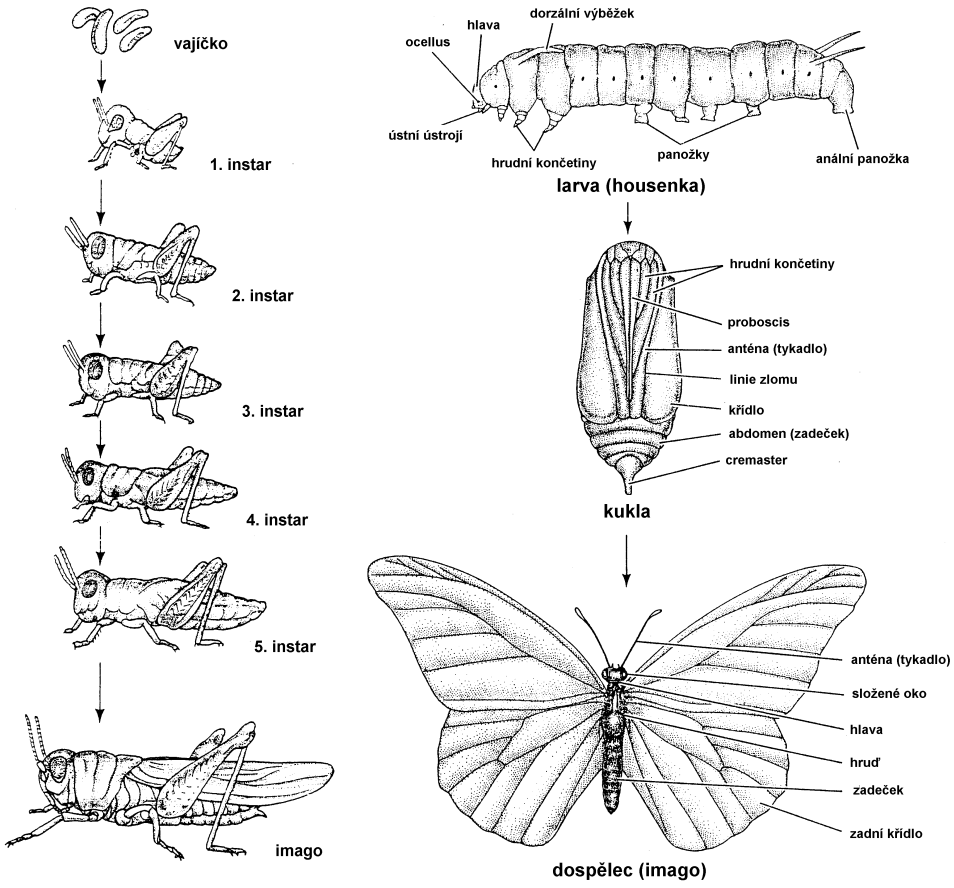


Obr. 364 Larva mnohonožky *Strongylosoma*. Od dospělce se liší především menším počtem abdominálních segmentů. Podle Mečnikova, ze Šmidta (1960).

larvy hmyzu

U většiny hmyzu se líhne z vajíčka juvenilní jedinec s definitivním počtem tělních segmentů. Avšak pouze u primitivních nelétavých forem se juvenilní jedinci podobají dospělci (označovanému v tomto případě jako **imago**). U létavého hmyzu prochází ontogenetický vývoj před dosažením stadia dospělce řadou morfologických změn (metamorfóz). Tyto změny mohou být postupné, drobné a nenápadné (takový vývoj se označuje jako hemimetabolický). Mladí jedinci z této ontogenetické série mají podobně jako dospělci složené oči, tykadla, ústní ústrojí a nohy, chybějí jim však křídla a pohlavní ústrojí. Jestliže jsou přizpůsobeni životu na souši, nazývají se **nymfy**, pokud se vyvíjejí ve vodě, označují se jako **najády**.

Vedle toho však u některých skupin hmyzu mohou být změny během ontogeneze výrazné (holometabolický vývoj) a raná stadia se výrazně liší od dospělých. Z vajíčka se většinou líhne červovitá larva (někdy se označuje speciálním názvem, např. larva motýlů se nazývá housenka), která na rozdíl od nymf a najád nemá složené oči a tykadla (má jen jednoduchá očka, ocelli), a také její ústní ústrojí se od imaga zcela odlišuje. V mnoha případech je larvální fáze nejdelším úsekem ontogeneze a může se skládat ze série morfologicky odlišných larválních typů (instarů). Tento jev se někdy označuje jako hypermetamorfóza. Larvy mohou dosáhnout mnohem větších velikostí než je imago. Larvální fáze je zakončena stadiem kukly, která nepřijímá potravu a nepohybuje se samostatně (kromě výjimek, např. komáří larvy aktivně plavou). V tomto stadiu probíhá metamorfóza v dospělce. Tato metamorfóza spočívá v různém poměru přeměny dosavadních orgánů v orgány imaga a nekrobiotických procesech, během nichž se vytvářejí nové



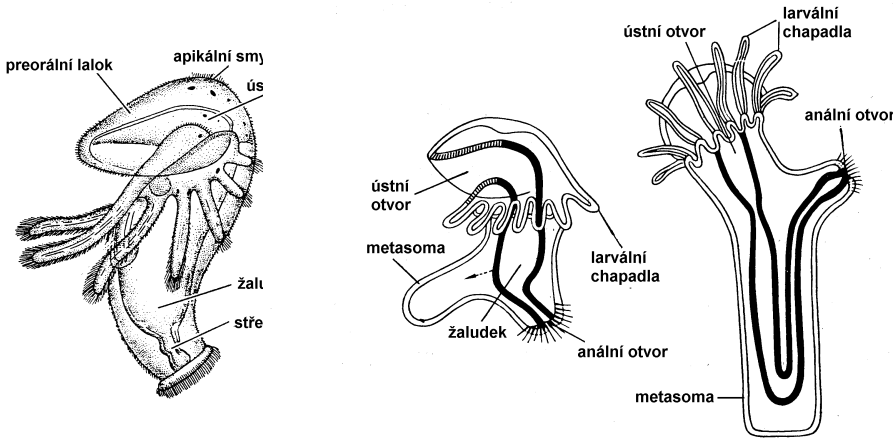
Obr. 365 Larvální stadia hemimetabolického vývoje (vlevo) a holometabolického vývoje (vpravo) hmyzu. Podle Chapmana (1971) a Brusca a Brusca (1990).

orgány (např. křídla). Rozsáhlá nekrobióza probíhá např. při metamorfóze much, kdy se většina larválních orgánů v kukle rozruší tukovou degenerací a mění v polotekutou hmotu. Tomuto histolytickému procesu nepodléhá nervový systém, pohlavní žláza (u larev je vytvořená, ale nemá ještě vývody) a srdce. Stejně tak se metamorfóza nedotýká zvláštních larválních útvarů, ze kterých se vyvíjejí orgány dospělců a které se nazývají **imaginální terčíky**. Mohou mít různou stavbu, ale většinou mají tvar váčku spojeného s povrchem larvy různě dlouhou stopkou, nebo tvar ektodermální ploténky, na střevě podobu entodermálního kroužku apod. Metamorfóza hmyzu neznamená však vždy jen zdokonalení, často je doprovázena zjednodušením (např. ústního ústrojí, nevyvíjejí se křídla apod.). Takový typ metamorfózy se nazývá metamorfóza regresivní.

Nejprimitivnější skupiny druhoústých (Phoronida, Ectoprocta, Brachiopoda) mají volně plovoucí planktonické larvy, které nesou různá označení (např. u chapadlovek je to actinotrocha, u mechovek cyphonautes).

actinotrocha

Actinotrocha se vyvíjí z gastruly, která vzniká invaginací coeloblastuly. Ústní otvor se sice ještě vyvíjí z blastoporu podobně jako u prvoústých, ale coelom se rozdělen do tří oddílů (viz obr. 16 dole), což je typické pro druhoústé. Na těle aktinotrochy lze rozlišit předústní lalok, jehož otevřená strana je obrácena ventrálně, postorální část s chapadly, a válcovitou análií část. Ve středu předústního laloku je zesílený ektoderm vytvářející temenní (apikální) destičku a nervovým gangliem a z něj vybíhajícími nervy. Trávicí trubice je průchozí. Při metamorfóze volně plovoucí larvy v přisedlého živočicha se na ventrální straně vychlípí ektoderm do podoby dlouhého výrůstku zvaného metasoma. Při jeho prodlužování se do něj vchlípí střevo, takže vzniká dlouhá klička a análií otvor se dostane do sousedství ústního, od kterého je však oddělen věncem chapadel lofoforu. Tyto larvy mají některé znaky shodné s trochoforou (např. apikální ploténku, předústní věnec brv a průchozí trávicí soustavu).

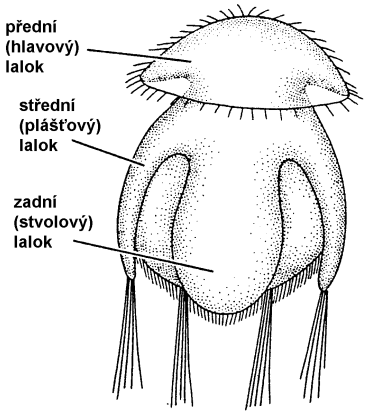


Obr. 366 Larva chapadlovek actinotrocha, vpravo schema metamorfózy v dospělého přisedlého živočicha. Podle Hymana (1959) a Mečnikova, z Brusca a Brusca (1990) a Šmidta (1960).

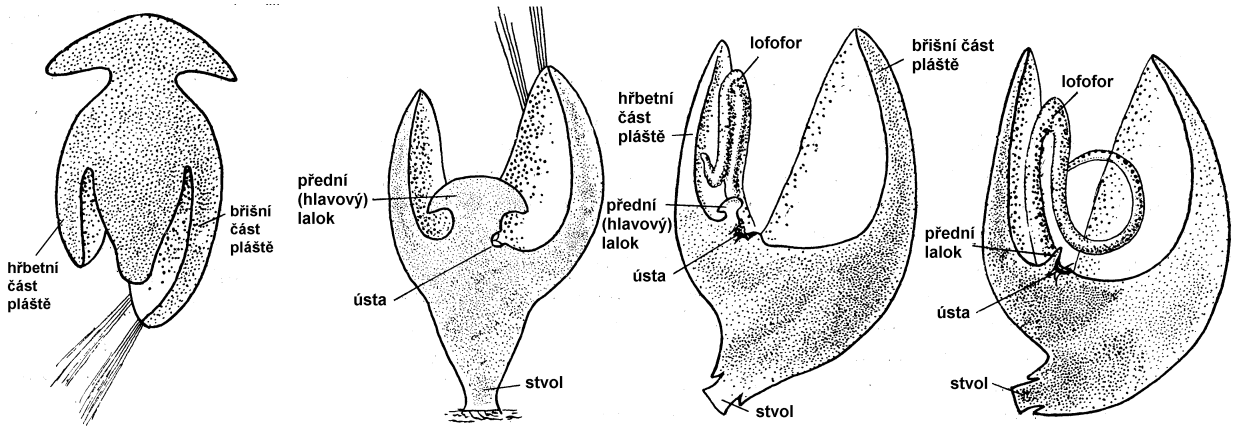
cyphonautes

Cyphonautes má tvar zploštěného trojúhelníka s přísavným váčkem, ale především se od aktinotrochy liší tím, že jeho blastoporus zarůstá a na jeho místě ektoderm zesiluje v ústní terč, jehož střed se vchlípí pod povrch. Tento vchlípený váček se spojí s prvostřevem a vzniká tak definitivní ústní otvor do zprvu slepé trávicí soustavy, později se obdobným způsobem vchlípí ektoderm na opačném konci střeva (vyúsťující mimo věnec chapadélek, odtud název Ectoprocta), čímž vznikne průchozí trávicí trubice. U této skupiny existují i živorodé typy (Gymnolaemata), jejichž larvy nemají střevo.

Rovněž ramenonožci mají volně plovoucí larvu, která je členěna na tři oddíly připomínající laloky. Přední a zadní je krytý řasinkami, na prostředním řasinky chybějí. Přední lalok se nazývá hlavový, a během metamorfózy nabývá tvaru deštníku lemovaného pruhem dlouhých řasinek; na vrcholu je apikální smyslový



Obr. 367 Larva artikulátního ramenonožce *Argyrotheca*. Podle Hymana (1959).



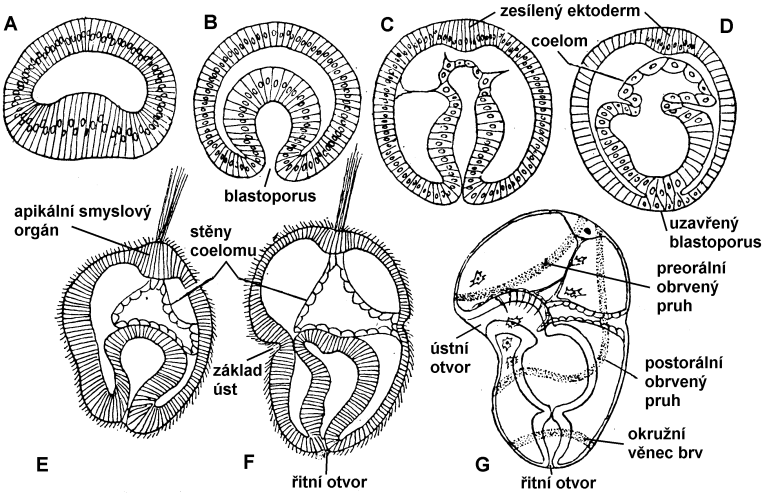
Obr. 368 Průběh metamorfózy artikulátního ramenonožce rodu *Argiope*. Vlevo larva (srovnej s obr. 367), vpravo metamorfovaný jedinec. Ze Šmidta (1960).

orgán s nervovým gangliem. Střední lalok se nazývá trupový nebo plášťový, protože po obvodu vybíhá v tenký a dolů obrácený záhyb, který je základem pláště. Tento záhyb zprvu zakrývá nejen celý trupový lalok, ale i část ocasního. Později se rozdělí na břišní a hřbetní část a obě se přetočí dopředu přes hlavový lalok, takže původně vnitřní povrch je nyní obrácen vně a začne vytvářet lastury. Zadní lalok se nazývá ocasní a při metamorfóze se mění na stvol. Hlavový lalok ztrácí tvar deštníku a redukuje se. Lofofor se vytváří až během metamorfózy jako podkovovité zesílení vnitřního povrchu (který je však ektodermálního původu) hřbetní části pláště.

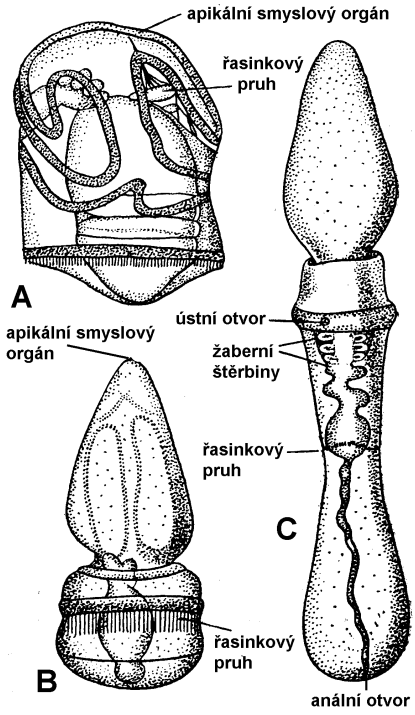
Společným rysem předchozích typů druhoústých je, že larva je volně plovoucí planktonický živočich, zatímco dospělci žijí přisedle na dně. Totéž platí o některých skupinách shrnovaných do kmene Hemichordata (křídložábří; vymřelí graptoliti tvořili volně plovoucí kolonie). Naproti tomu ploutvenky (Chaetognatha) jsou i v dospělém stavu pelagičtí živočichové s bilaterálně souměrným tělem, přičemž některé orgánové systémy chybějí (dýchací, cévní, vylučovací). Jejich vývoj je přímý, takže dospělý jedinec vzniká přímo z vajíčka. Jako u všech druhoústých se blastoporus uzavírá a definitivní ústní otvor se zakládá vchlipováním ektodermu na protilehlém konci zárodku. Rovněž análný otvor se proráží až dodatečně. Protože pohlavní orgány a nervová soustava se vyvíjejí až po odvržení vaječných obalů je pravděpodobné, že dospělé ploutvenky představují bilaterálně souměrnou larvu, u níž se vyvinuly gonády.

tornaria

U žaludovců (s výjimkou forem, které mají druhotně přímý vývoj) se z vajíčka vyvíjí larva zvaná **tornaria**. Blastoporus se brzy uzavírá a ústní otvor vzniká na protilehlém konci těla. Análný otvor se prolamuje později na místě původního blastoporu. Ze zesíleného ektodermu na horní straně těla se vytváří apikální smyslový orgán se svazkem dlouhých brv. Celý povrch je kryt brvami, které se později soustřeďují do několika pruhů (preorální, postorální a pruh v okolí análního otvoru). Během metamorfózy se boční stěny trávicí trubice vychlipují do podoby párových kapes, které se posléze prolomí navenek a vytvoří žaberní štěrbiny. Poté tornaria přisedá na dno a její tělo se člení na dva oddí-



Obr. 369 Ontogenetický vývoj žaludovce *Balanoglossus* od počátku gastrulace ke stadiu tornarie. Podle Heidera a Stasnyho, ze Šmidta (1960).



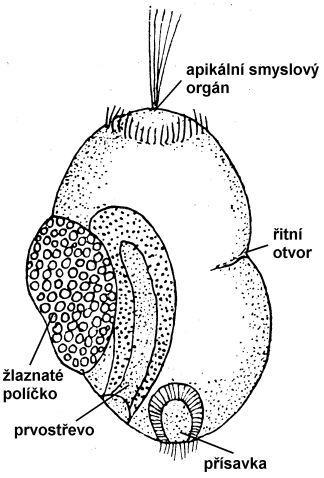
Obr. 370 Tornaria žaludovce (A), a průběh metamorfózy v dospělého jedince. B znázorňuje stadium druhé larvy. Ze Šmidta (1960).

larva křídlo-žábrých

ly, žalud a prozatím menší zbývající část těla. Toto stadium metamorfózy se označuje jako druhá tornaria. Od hřbetní strany předního konce entodermálního úseku trávicí trubice se vychlipuje kapsovitý výrůstek, který tvoří základ stomochordu. Na povrchu zadní části těla se zakládá neurální ploténka a zanořuje se pod ektoderm. Její boční okraje se přitom ohýbají dorzálním směrem a uzavírají tak neurální trubici.

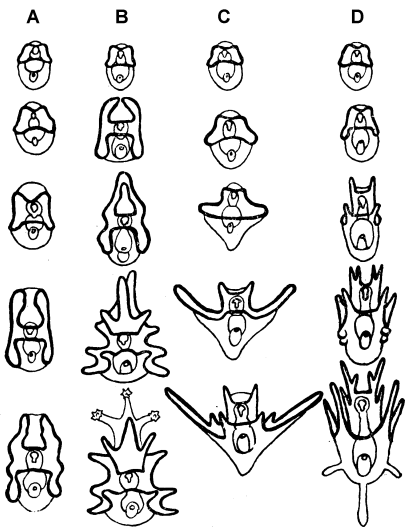
Křídložábří mají larvu velmi podobnou tornarii, ale rovněž larvě mechovek (Ectoprocta, resp. Bryozoa). Na svrchní straně těla je vyvinut apikální smyslový orgán se svazkem dlouhých brv, trávicí trubice je slepá, nicméně na povrchu těla je náznak análního otvoru vznikajícího sekundárně na místě původního blastoporu. Některé znaky (např. žlázové políčko a přísavka) naznačují larvální specializace, avšak velký nepárový coelom v hlavové části (hydrocoel), který komunikuje navenek otvorem zvaným hydroporus, potvrzuje blízkou souvislost s tornarií žaludovců a dipleurulou ostnokožců.

dipleurula



Obr. 371 Larva křídložábrého živočicha rodu *Cephalodiscus*. Ze Šmidta (1960).

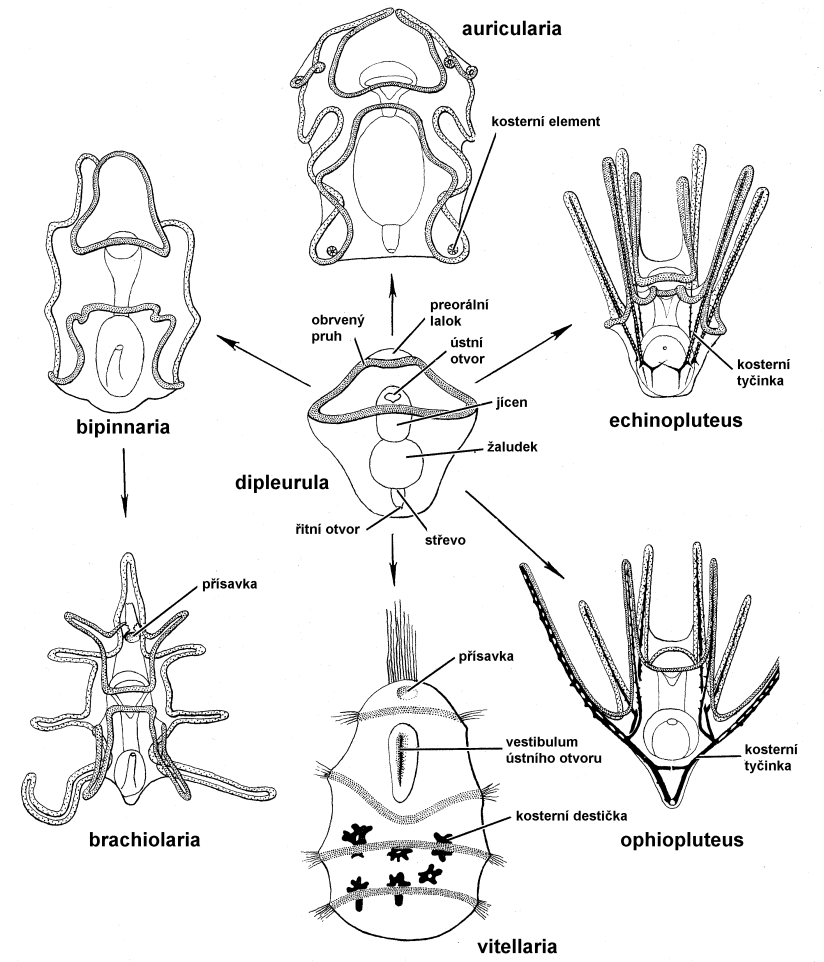
Larvy ostnokožců jsou navzájem morfologicky velmi odlišné, často značně bizarní (výběžky slouží ke vznášení ve vodě a tím k šíření, protože dospělci jsou přisedlí a často zcela nepohybliví). Označují se speciálními názvy (**auricularia** u sumýšů, **bipinnaria** a **brachiolaria** u hvězdic, **echinopluteus** u ježovek, **ophiopluteus** u hadic). Od těchto pohyblivých typů lze odvodit soudečkovitou a jen omezeně pohyblivou larvu označovanou jako **vitellaria** (která dokonce nemůže přijímat potravu). Všechny však lze odvodit z jednoduchého základního typu zvaného **dipleurula**. Podobně jako u tornarie se coelom zakládá evaginací (vychlípením) stěny prvostřeva. Záhy se rozdělí na symetrický pár váčků (po každé straně střeva jeden). Každý z těchto váčků se v podélném směru rozdělí na tři: přední axocoel, střední hydrocoel a zadní somatocoel. Levý axocoel zůstává obvykle spojen s levým hydrocoelem kamennou chodbou a s vnějším prostředím je spojen otvorem zvaným hydroporus. Levý hydrocoel se později přetváří v ambulakrální soustavu. Je nutné zdůraznit, že tato larvální symetrie v uspořádání coelomu se záhy porušuje (již během života larvy); larva si však navenek podržuje bilaterální symetrii. Blastoporus zůstává otevřený a mění se na řitní otvor, ústní otvor se prolamuje subterminálně na opačném konci těla. Tím se na vejčitém tvaru rané dipleuruly určuje ventrální povrch těla a záhy poté se na tento povrch přesunuje také původně terminálně umístěný anální otvor. Ústní otvor poklesává do mělké deprese obklopené obrveným pruhem. Část těla před ústním otvorem se označuje jako preorální lalok. Na jeho vrcholu se často vytváří ze zesíle-



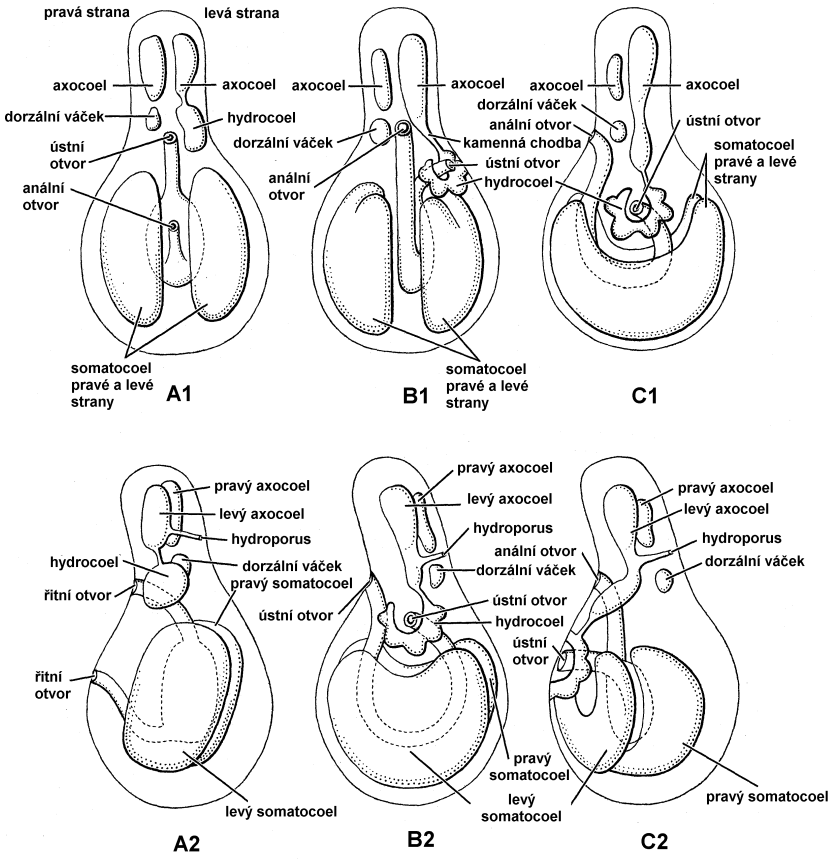
Obr. 372 Odvození larev ostnokožců z dipleuruly. A - auricularia sumýšů; B - bipinnaria a brachiolaria hvězdic; C - ophiopluteus hadic; D - echinopluteus ježovek. Srovnej s obr. 373. Podle Müllera a Mortensena, ze Šmidta (1960).

ného ektodermu apikální smyslový orgán, pod nímž je umístěno nervové ganglion. Chybějí jakékoliv vylučovací orgány, ale charakteristickým rysem dipleuruly je obrvený pruh okolo ústního otvoru.

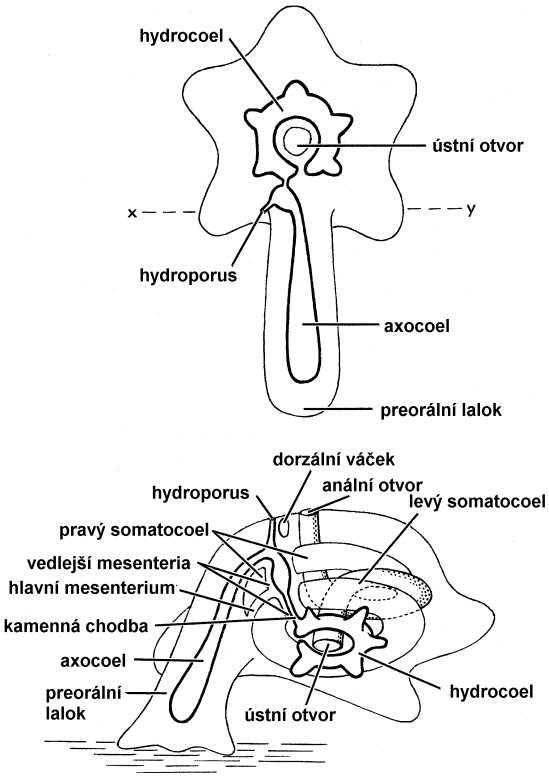
Metamorfóza probíhá tak, že se larva fixuje k podkladu a poté se přetváří v dospělce, nebo začne probíhat ještě během volného způsobu života. Bilaterální symetrie se začíná přetvářet v paprsčitou souměrnost. Tento proces probíhá v několika fázích, z nichž první se označuje jako fáze asymetrie, tzn. opouští se bilaterální symetrie, avšak ještě není dosaženo paprsčité symetrie. Projevuje se to tím (viz obr. 374), že ústa se přesouvají na levou stranu těla (až o 90°) nebo se dokonce larvální ústa a jícen uzavírají a oba tyto orgány se vytvářejí zcela nově na novém místě. Naopak anální otvor se přesunuje napravo. V důsledku toho se střevo stáčí do kličky. Levý hydrocoel se stáčí okolo ústního otvoru do poloměsíčitého tvaru. Následná fáze se označuje jako fáze symetrie; nejde ovšem o původní symetrii, ale o dokončení migrace ústního otvoru na ventrální stranu těla do své původní polohy jako u dipleuruly, střevo je však stočeno do kličky. V podstatě se jedná o torzi celého viscerálního komplexu o 180° okolo původní larvální osy. V dalším vývoji se však již projevují rozdíly mezi jednotlivými skupinami ostnokožců. U hvězdic (obr. 375),



Obr. 373 Morfologické vztahy mezi výchozím larválním typem dipleurula a ostatními larvami ostnokožců. Podle Ubaghse (1953).



Obr. 374 Schema prvních fází metamorfózy ostnokožců. Horní řada znázorňuje larvy při pohledu z ventrální strany, spodní řada při pohledu z levé strany. A - počáteční symetrická fáze; B - asymetrická fáze; C - fáze druhotné symetrie. Podle Heidera (1922).

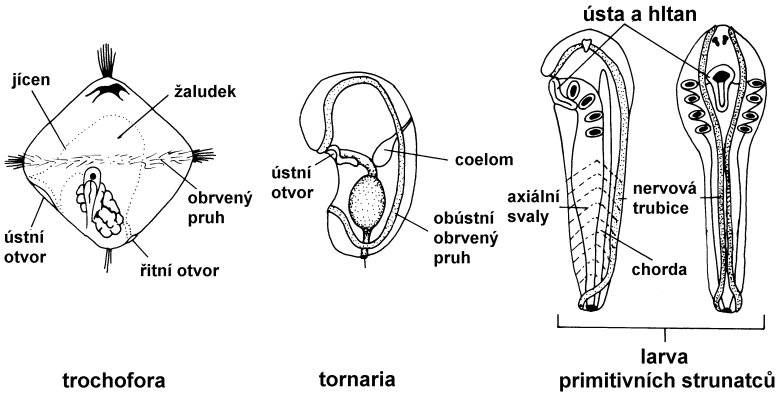


Obr. 375 Dvě po sobě následující stadia metamorfózy hvězdice. Na horním obrázku je znázorněna osa, podle níž dochází k flexi těla. Oproti předcházejícím obrázkům směřuje preorální lalok dolů (směr k podkladu). Podle Davydoffa (1948).

které je možno uvést jako typický příklad, se larva dočasně přichycuje k podkladu svým preorálním lalokem a ohýbá se podél horizontální osy. Tím dojde k tomu, že ústní otvor směřuje k podkladu, řitní nahoru. Při poslední fázi se dosahuje pěti-paprsčitá symetrie. Je nutné zdůraznit, že vápnitý endoskelet (viz str. 55) se zakládá již před metamorfózou.

Larvy ostnokožců jsou příkladem extrémní variability ontogenetických stadií v rámci jediné skupiny. Nicméně shody ve stavbě aurikularie s tornarií žaludovců naznačují zřetelné fylogenetické souvislosti, které jsou u dospělců zastřeny. Podobně vznik coelomu odškrcením od prvostřeva (enterocoelie) patří mezi nejvýraznější rysy, na jejichž základě jsou ostnokožci považováni za příbuzné se strunatci.

Larvy strunatců se od předcházejících typů výrazně liší tím, že se pohybují aktivně (nejsou to tedy planktonické formy vznášející se ve vodě víceméně pasivně). V důsledku toho je tělo opatřeno laterálně zploštělou ocasní částí, která slouží jako pohybový orgán. Ocas je mechanicky vyztužen chordou (podobné stavby a podobného embryonálního původu jako je stomochord, výztuha rycího orgánu žaludovců). Zbývající část těla je stavěna podle přibližně stejného schematu, který je u dipleuruly ostnokožců a tornarie žaludovců, a ty jsou opět odvoditelné od primitivní tornarie. Celek má tedy podobu pulce. Není tomu však u všech strunatců, dokonce již u pláštěnců může larvální vývoj částečně probíhat v kloace, kterou opouštějí až plně vzrostlé larvy, nebo mohou být larvální stadia zcela potlačena a vývoj je přímý. Dospělá stadia pláštěnců zůstávají buď volně plovoucí a pak se velmi podobají larvám, nebo jsou koloniální a jejich vzhled ovlivňuje úloha, kterou v kolonii hrají. Mohou být také přisedlí a pak jejich tělo ztrácí bilaterální souměrnost a mění se na vakovité, podobně jako u všech ostatních přisedlých živočichů. Larvy si jsou však u všech těchto skupin velmi podobné a objevují se u nich všechny základní rysy strunatců, i když v dospělosti tyto znaky zanikají.

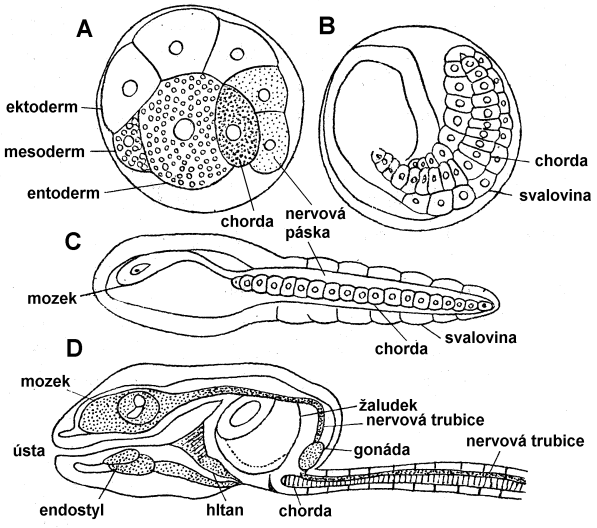


Obr. 376 Srovnání trochofory a tornarie s generalizovanou larvou protochordát (pláštěnců a bezlebečných). Podle Younga (1962).

larva vršenek

U vršenek se vyvíjí larva ze zárodku, který se poněkud protahuje do délky. Jeho přední část je širší a vzniká z ní trup, zadní je užší a dává vznik ocasu. V ocasní části se zakládá chorda, po jejích stranách leží pruhy svaloviny. Pod chordou je pruh entodermálních buněk, ze kterých rozestupem vzniká dutina prvostřeva. Nad chordou leží nervová trubice se silně redukovanou du-

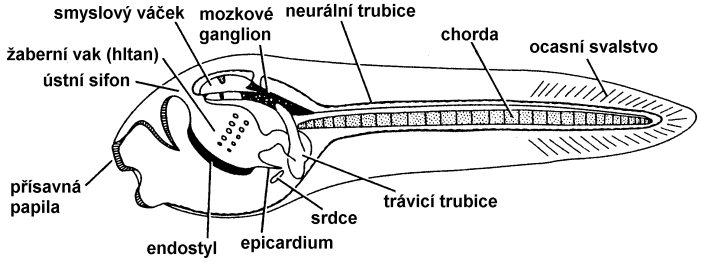
tinou. Zatímco chorda je omezena pouze na ocasní část, nervová trubice zasahuje až do přední části, kde se rozšiřuje v mozkový váček s velkou dutinou. Larva ještě nemá vytvořen ústní ani řitní otvor, ty se prolamují až během metamorfózy. Naopak se během metamorfózy redukuje nervová soustava (např. dutina v neurální trubici zcela zaniká). Ocas se přetáčí o 90° okolo své podélné osy, takže původní levá a pravá strana se stávají dorzální a ventrální. Nicméně dospělec si stále podržuje vzhled volně plovoucí larvy.



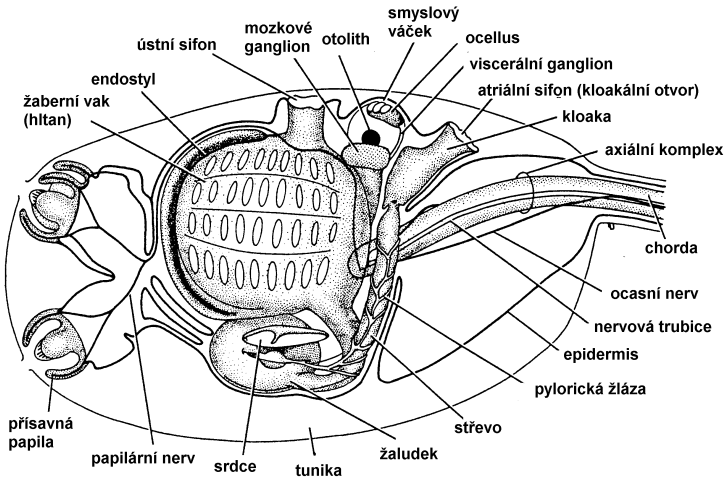
Obr. 377 Vývoj vršenky *Oikopleura dioica.* A - počátek gastrulace, B,C - vývoj zárodku, D - larva při pohledu z levé strany. Podle Delsmana, ze Šmidta (1960).

larva sumky

Vznik základních anatomických rysů strunatců lze však nejlépe pozorovat u larev sumek, přestože jejich metamorfóza je v souvislosti s přisedlým způsobem života dospělců silně regresivní a celou anatomii výrazně zjednodušuje. Při vývoji embrya se ze stěny prvostřeva po proliferaci odškrcují tři podélné pruhy mesodermu; na dorzální straně se mediánní pruh přetváří v chordu, z laterálních pruhů se tvoří mesenchym a segmentovaná svalovina. Na rozdíl od bezlebečných a obratlovců (viz obr. 19 a 24) nevzniká uvnitř těchto pruhů žádná dutina a tudíž chybí coelom. Na dorzální straně těla se v mediánní linii diferencuje pruh ektodermu do podoby zesílené neurální ploténky, která se způsobem charakteristickým pro stru-natce (obr. 37) zanořuje pod povrch a vytváří neurální trubici. Přední část trávicí trubice se rozšiřuje v hltan, který je perforován větším množstvím drobných žaberních štěrbin. Na opačném konci trávicí trubice se vytváří kloakální dutina, zvaná v tomto případě atriální sifon. Vzniká invaginací ektodermu (jako proctodeum) a je vyplněna vodou. Protože do tohoto prostoru přichází filtrovaná voda z hltanu, nazývá se tento prostor podle stavu u dospělých rovněž ožaberní (peribranchiální) dutina. Epidermis larvy produkuje tuniku, která na ocase vybíhá v dorzální a ventrální ploutevní lem. Larvy nepřijímají potravu; tráví pouze žloutek, a střevo a filtrační aparát začínají fungovat až po metamorfóze. Přední část nervové trubice zasahuje na rozdíl od chordy až do trupové části těla (chorda je pouze v ocasní části) a zesiluje v mozkové

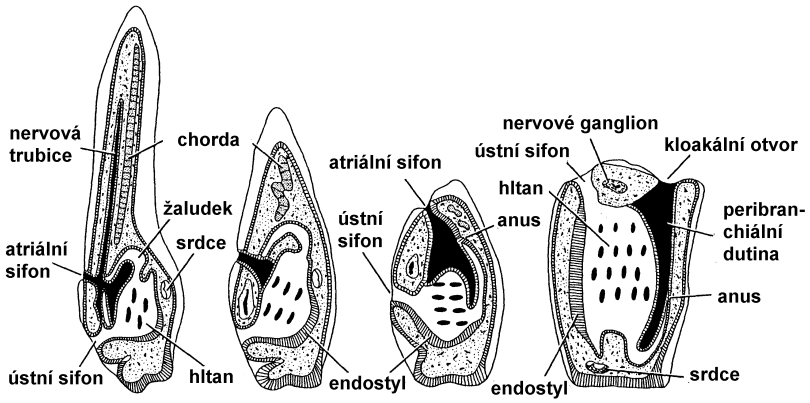


Obr. 378 Anatomie larvy sumky. Srovnej obr. 313. Podle Seeligera, z Brusca a Brusca (1990).



Obr. 379 Trupová část těla sumky Distaplia. Podle Cloneye a Torrence (1982), z Brusca a Brusca (1990).

ganglion, v jehož blízkosti je malý smyslový váček, který funguje jako statocysta (obsahuje otolith) a jednoduché očko. Na předním konci trupu je pár přísavných papil, do nichž vbíhají nervy.

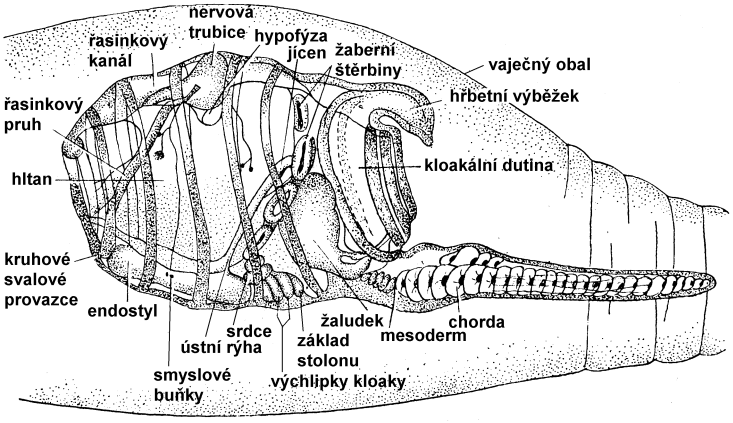


Obr. 380 Metamorfóza volně plovoucí larvy sumky v dospělého přisedlého živočicha. Pozoruhodný je přesun ústního (inhalačního) a atriálního (exhalačního) sifonu na horní stranu těla a redukce nervové soustavy. Podle Seeligera, z Brusca a Brusca (1990).

Během metamorfózy se larva přichycuje papilami k substrátu a záhy poté (během několika minut) se začne resorbovat (fagocytosou buněk mesenchymu) ocas a v něm obsažené orgány. Přitom vnější tunika (i s ploutevním lemem) je odvrhována. Celá soustava vnitřních orgánů se přetáčí o 90°, takže ústní i kloakální otvor nakonec směřují nahoru. Atriální sifon se přitom mění v ožaberní dutinu, kam je filtrována voda z hltanu. Výrazně degeneruje nervová soustava a smyslové orgány, takže u dospělce persistuje jen nepatrné nervové ganglion. Mizí rovněž chorda a segmentované svalstvo.

larva salpy

U kruhosvalých salp (Cyclomyaria) se larvy vyvíjejí přes coeloblastulu, gastrulace probíhá invaginací. Přestože je larva poměrně dlouhou dobu uzavřena ve vaječných obalech, má podobu pulce, stejně jako larva sumek. Již v raném zárodku lze rozeznat základy nervového systému, chordy, mesodermu a střeva. Základ chordy se silně protahuje do délky a vytváří základ ocasu. Vchlipováním ektodermu vznikají v trupové části hltan a kloakální dutina. Mesoderm se diferencuje ve svalové buňky, které se přimykají k chordě. Tato larva se mění v jedince nepohlavní generace (salpy mají rodozměnu) tím, že se ocas redukuje a juvenilní salpa přitom opouští vaječný obal.



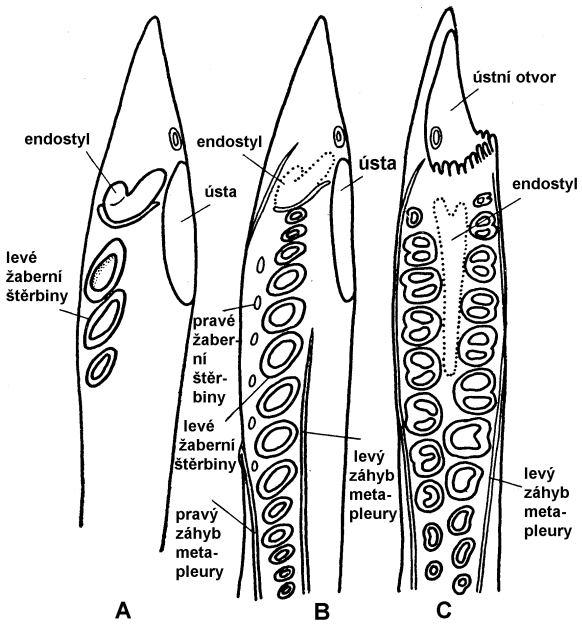
larva kopinatce

Obr. 381 Pokročilá larva salpy *Doliolum* ve vaječném (resp. larválním) obalu. Podle Neumanna, ze Šmidta (1960).

U všech pláštěnců je larva (pokud je vyvinuta, což není pravidlem) pokročilejší než dospělec a právě anatomie larev umožnila zařadit pláštěnce mezi strunatce.

Larva kopinatce opouštějící vaječné obaly má oproti dospělci ještě poměrně malý počet metamer (15) a nemá definitivně diferencované orgány. Navíc přední část těla je asymetrická, tzn. že ústní otvor a základ žaberní štěrbiny jsou posunuty na levou stranu a že myotomy pravé strany se topograficky neshodují s myotomy levé strany. Tato asymetrie se vysvětluje tím, že předkové kopinatce byli patrně přizpůsobeni přisedlému způsobu života na dně. Ektodermální buňky malého ocasního pupenu, který leží za řitním otvorem, se protahují do délky a vytvářejí dočasnou ocasní ploutvičku. Během růstu larvy se dokončuje organogeneze. Stěny nervové trubice zesilují a tím se zmenšuje její světlost. Avšak vepředu trubice stále komunikuje s vnějším prostředím otvorem (neuroporus; viz obr. 21). Za jedinou žaberní štěrbinou, která se prolamuje na pravé straně těla, vznikají stejným způsobem další štěrbiny, takže se vytváří řada, která se vzadu ohýbá a přechází tak na levou stranu těla. Tato levá řada tvoří základ budoucího žaberního aparátu. Další štěrbiny vznikají tak, že se mezi

prvotními štěrbinami prolamují další, čímž se jejich počet zdvojnásobuje. Poté se nejpřednější a nejzadnější uzavírají, takže na každé straně zbývá pouze osm. K nim však poté přibývají ještě další, které se posunují směrem vpřed a tak narušují metamerní polohu štěrbin, které již byly založeny dříve. Nakonec se ektoderm ventrální strany těla zvrásní do podoby dvou paralelních ventrolaterálních metapleur, které lemují řady žaberních štěrbin. Obě metapleury později navzájem srostou a vytvoří peribranchiální dutinu, která komunikuje na zadním konci těla s vnějškem jediným otvorem.



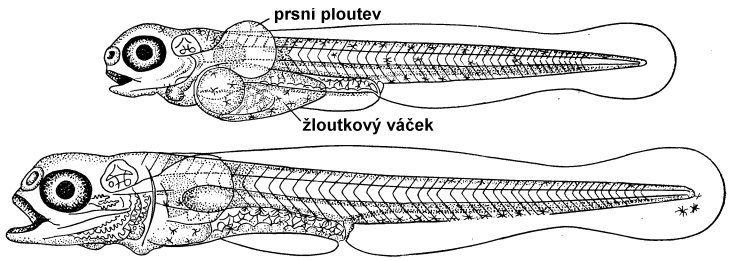
Obr. 382 Vývoj přední části těla larvy kopinatce při pohledu z ventrální strany. Dobře je patrný tělní asymetrie (ústa na levé straně těla, první štěrbiny se zakládají na levé straně těla) a vznik metapleur, které se přemění ve stěny peribranchiálního prostoru. Podle Delagea, ze Šmidta (1960).

Metamorfóza kopinatce spočívá především ve ztrátě asymetrie. Žaberní štěrbiny přitom zaujmou definitivní pozici. Ústa se přesunou z levé strany těla na ventrální stranu a zúží se kožním záhybem, ze kterého vybíhají brvy (cirry). Vně věnce brv vzniká záhyb ektodermu (stomodeum). Endostyl, který ležel u larvy vpravo, se přesunuje do mediánní roviny a roste k zadnímu konci hltanu. Růst chordy a nervové trubice probíhá v zadní části těla, v místě neuroenterického kanálku, čímž vzrůstá počet tělních somitů. Dospělý kopinatec má kolem 60 metamer. Období pohlavní dospělosti nastává s přeměnou gonotomů (viz str. 17) ve zralé gonády.

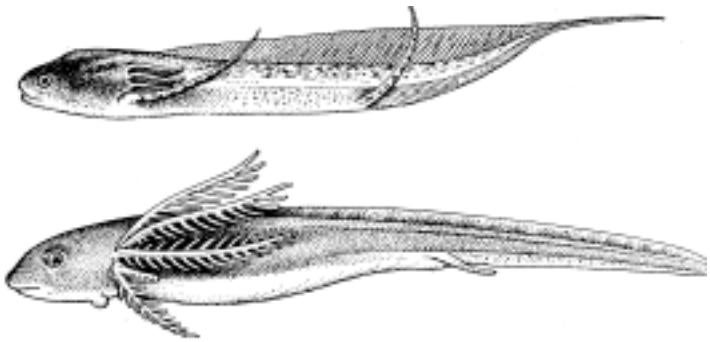
U kruhoústých obratlovců se zárodek po opuštění vaječných blan ještě značně liší od dospělé formy a vzniká tak larva, která se nazývá **minoha**. Zpočátku nemá ještě prolomen ústní otvor a její entodermální střevo je spojeno se zbytkem žloutkového vaku. Během larválního vývoje se prolamují žaberní štěrbiny, přičemž žábry se vyvíjejí z entodermu hltanových výchlipek, a vnější ústní otvor. Oči nejsou ještě plně vyvinuty a jejich základy jsou skryty pod kůží. Minoha žije 3 až 4 roky. Metamorfóza nastává v době, kdy se základ štítné žlázy odděluje od střeva a za-číná fungovat jako žláza s vnitřní sekrecí. Přední konec hlavy se zvětšuje a ústa se vzdalují od vnější nozdry a očí (viz obr. 188). Entodermální úsek střeva se rozděluje podélnými žlábky na dorzální a ventrální část. Z dorzální části vzniká trubicovitý jícen, z ventrální váčkovitý žaberní oddíl. minoha

Sliznatky (na rozdíl od mihulí) nemají larvální vývoj a zárodek se mění v juvenilního jedince v okamžiku spotřebování žloutkového vaku. Totéž platí o žralocích, avšak na žaberních oblucích některých paryb (např. rejnoka rodu *Torpedo*) vznikají nitkovité vnější žábry, což lze vykládat jako pozůstatek po původní larvě.

U ryb skupiny Osteichthyes se však larvy zachovaly. Mezi nejprimitivnější typy recentních paprskoploutvých patří např. kaproun (*Amia*), jehož rané larvy mají ještě zbytky žloutkového vaku. Hlava má na předním konci několik přísavek, které tvoři přichycovací orgán. V dalším vývoji se tělo larvy zvětšuje, diferencují se různé orgány, zvětšuje se hlava, a objevují se oči a čichové jamky. Metamorfóza je vel- larvy ryb



Obr. 383 Rané stadium okouna těsně po vykulení z vaječných blan (nahoře) a v době samostatného přijímání potravy (dole). Ze Šmidta (1960).

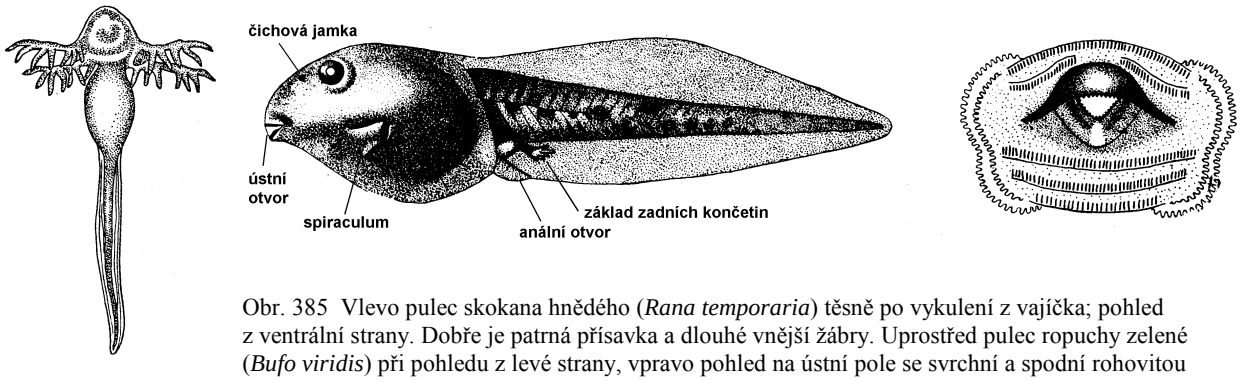


Obr. 384 Larvy dvojdyšných ryb. Nahoře *Protopterus annectens*, dole *Lepidosiren paradoxa*. Podle Nikolského.

larvy obojživelníků

mi pozvolná a spočívá v postupném vývoji všech orgánů dospělce. Podobný vývoj mají i pokročilejší typy ryb. Výjimkou jsou dvojdyšní, jejichž larva má dobře vyvinuty vnější žábry, takže se podobá larvě ocasatých obojživelníků. Tento vzhled však vznikl konvergentním vývojem, o čemž svědčí výrazné rozdíly v organogenezi[*)] .

Larvy obojživelníků se líhnou v poměrně raném stadiu vývoje, ale některé orgány jsou již značně vyvinuty (např. právě vylíhlý pulec má již dobře vyvinuté čichové jamky, sluchové váčky a oči se základy sítnice a čočky). V době líhnutí se ukončuje stavba larválního krevního oběhu včetně srdce a začínají fungovat vnější žábry. U pulce má srdce dva oddíly a oběhový systém je jako u kruhoústých a ryb: od ventrálního kmene (aorta ventralis) odstupují čtyři páry arterií, které se v žábrách štěpí na kapilární pleteň. Z vnitřních i vnějších žaber se pak kapilární pleteň sbíhá do dvou kořenů dorzální aorty, které se spojují v jedinou aortu dorsalis. Žilní oběh se skládá z předního a zadního páru kardinálních žil, které jsou napojeny na žilní splav prostřednictvím venae cardinales communes (ductus Cuvieri). Žíly přinášející živiny ze žloutkového vaku se rovněž vlévají do žilného splavu.



Obr. 385 Vlevo pulec skokana hnědého (*Rana temporaria*) těsně po vykulení z vajíčka; pohled z ventrální strany. Dobře je patrná přísavka a dlouhé vnější žábry. Uprostřed pulec ropuchy zelené (*Bufo viridis*) při pohledu z levé strany, vpravo pohled na ústní pole se svrchní a spodní rohovitou čelistí a řadami rohovitých zoubků, které jsou důležitým určovacím znakem. Podle Delyho (1967).

Žaberní štěrbiny vznikají ještě na konci zárodečného vývoje způsobem, který byl popsán na str. 115, a na jejich zadním povrchu vznikají z ektodermu vnitřní žábry. Vnější žábry vznikají z malých hrbolů ektodermu druhého a třetího postmandibularního žaberního oblouku. U pulců jsou zpočátku vnější žábry dlouhé a rozvětvené, později degenerují a jejich rudimenty jsou zakryty kožní řasou, která všechny žaberní štěrbiny překryje. Tento záhyb na jedné straně zcela srůstá s kůží, na opačné straně je však srůst neúplný, takže zůstává otvor (spiraculum; nezaměňovat s označením rudimentu žaberní štěrbiny mezi čelistním a jazylkovým obloukem). Plíce se zakládají krátce po opuštění vaječných obalů jako nepárová ventrální výchlipka hltanu. Raná larva má na úrovni dorzálního konce žaberních štěrbin rudimenty pronefros, které mají tři vývodné kanálky, spojující se v jediný Wolffův vývod. Během pozdějšího růstu pulce se však z nephrotomu sedmého až dvanáctého segmentu tvoří mesonefros. Pronefros zcela zaniká ve druhé polovině larválního vývoje.

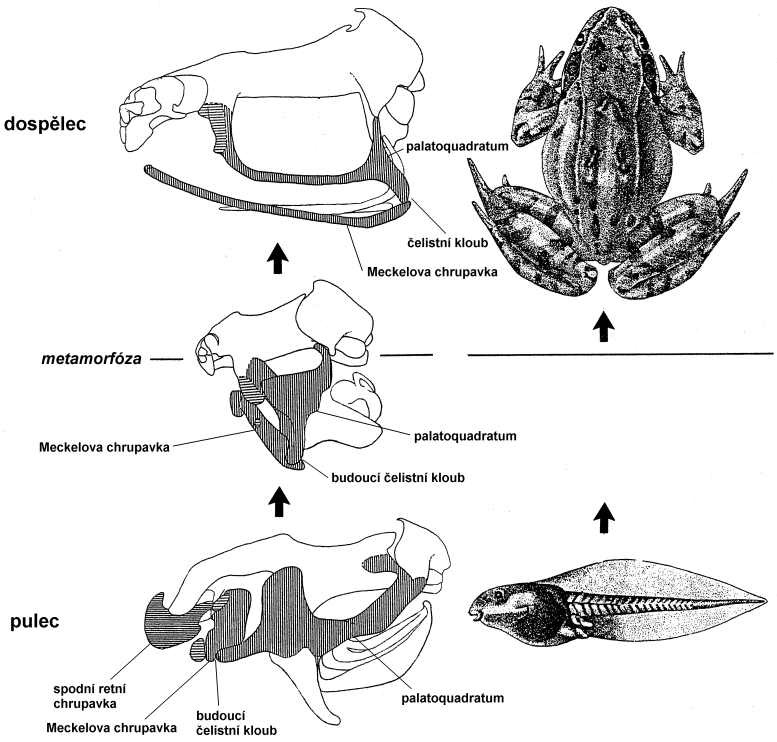
[*)] Je nutné upozornit, že raná vývojová stadia pokročilých Teleostei neprodělávají výraznou metamorfózu a nelze je proto považovat za skutečné larvy.

Lebka se zakládá z parachordalií a trabekul (obr. 136, 137), ke kterým po stranách přirůstají čichová a sluchová pouzdra. S výjimkou žab skupiny Aglossa je přední část viscerokrania tvořena dvěma páry retních chrupavek (cartilagines labiales superiores a inferiores), které vyztužují larvální čelisti. Tyto chrupavky jsou, podobně jako Meckelova chrupavka, napojeny přímo či prostřednictvím jiných chrupavek na palatoquadratum, které je v téměř vodorovné pozici. Teprve během metamorfózy palatoquadratum rotuje do své definitivní pozice pod sluchovými pouzdry a v důsledku toho se rovněž prodlužuje Meckelova chrupavka. Tato zvláštní rotace palatoquadrata chybí u larev ocasatých obojživelníků.

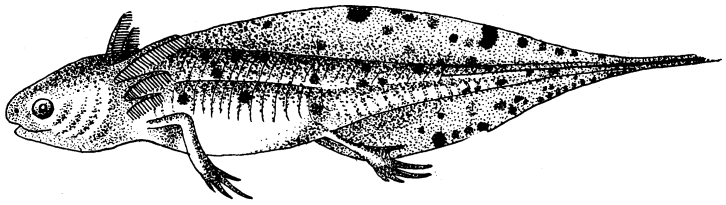
V raných fázích vývoje má pulec většiny druhů žab kromě vnějších žaber na spodní straně hlavy také přísavku, kterou se po vylíhnutí z vajíčka přichycuje k substrátu pod vodou. Po přechodu k aktivnímu způsobu života přísavka mizí, přibližně ve stejnou dobu, kdy zanikají vnější žábry.

U žab s tzv. přímým vývojem jsou stadia larválního vývoje před metamorfózou potlačena, takže se z vajíčka líhne přímo metamorfující jedinec.

U amniot bylo larvální stadium v souvislosti s kladením vajec mimo vodu zcela potlačeno.



Obr. 386 Vývoj lebky žab při pohledu z levé strany. Za pozornost stojí horizontální poloha palatoquadrata u pulce (dole), a jeho rotace do vertikální polohy. S tím je spojeno prodloužení Meckelovy chrupavky (endokraniální výztuhy spodní čelisti) a změna pozice čelistního kloubu. Podle Ročka (1981).



Obr. 387 Larva ocasatého obojživelníka *Triturus cristatus*. Podle Delyho (1967).