

## Embryonální původ orgánových soustav a tělních dutin

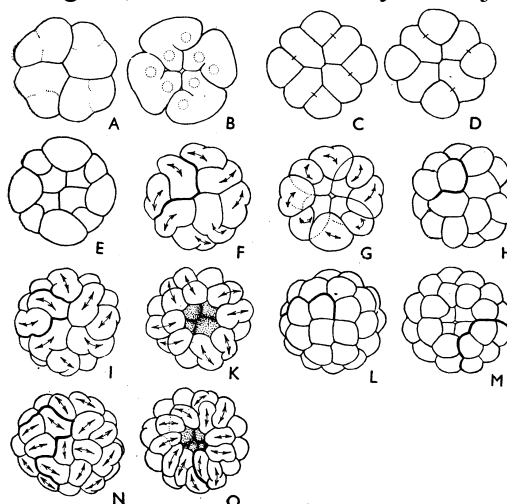
Embryogeneze, především období gastrulace a následné organogeneze, je důležitým klíčem pro porozumění výsledné morfologii a vnitřní stavbě těla živočichů. Umožňuje pochopit tvar a pozici jednotlivých orgánů a posoudit, zda jde o orgány homologické či analogické. Proto před hodnocením stavu u dospělých živočichů, ale také mezistavů dosažených larválními stadii, je nutné vzít v úvahu embryonální původ jednotlivých orgánových soustav a použít jej jako vodítko při sledování morfologických změn, které tyto orgány před dosažením své definitivní podoby prodělávají. Umožňuje to lépe porozumět nejen jejich struktuře, ale i jejich funkci a vzájemným vztahům. Netýká se to pouze jednotlivých orgánů, ale do značné míry i těla jako celku, i když zde se výrazně projevuje také vliv vnějšího prostředí.

Toto úvodní konstatování však platí jen ve velmi omezené míře při studiu jednobuněčných organismů, protože jejich tělo je představováno jedinou buňkou a speciální funkce vykonávají části této buňky. Tvorba kolonií u prvoků je naproti tomu významným vodítkem pro porozumění vzniku a struktury mnohobuněčných živočichů a pro pochopení jejich embryogeneze a larválního vývoje. Kolonie vznikají opakovaným dělením svých členů, a to binárním dělením probíhajícím nekoordinovaně u různých členů kolonie (monotomické kolonie) nebo dělením probíhajícím u všech členů kolonie naráz (palcintomické kolonie). Tímto způsobem mohou vzniknout kolonie morfologicky i fyziologicky rovnocenných jedinců, nebo kolonie, které se skládají z postupně se specializujících jedinců. Zakládání a růst kolonií specializujících se jedinců (např.

u rodu *Volvox*; obr. 3) jsou nápadně podobné způsobu rýhování vajíček mnohobuněčných živočichů. Rovněž další vývoj těchto kolonií je v podstatě stejný jako fáze blastuly v embryogenezi mnohobuněčných: tyto sférické kolonie si např. vytvářejí vnitřní dutinu podobnou embryonálnímu blastocoelu. Je tedy zřejmé, že koloniální prvoci představují stadium předcházející vzniku mnohobuněčných živočichů a že se toto stadium zachovalo i v raných stadiích embryogeneze mnohem pokročilejších forem. Koloniální stadium podobné blastule se však zachovalo u larev hub (viz kap. Morfologie larev) a u dospělců skupin shrnovaných pod název Pseudocoelomata, jejichž tělní dutina zůstává na úrovni blastocoelu (viz dále).

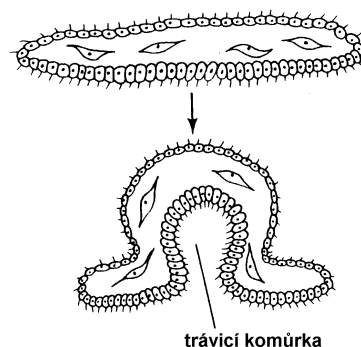
Mnohobuněčné organismy (Metazoa) mají s výjimkou evolučně primitivních forem (Mesozoa a Parazoa) vytvořeny specializované tkáně. Pokročilé mnohobuněčné organismy (Eumetazoa) procházejí během svého individuálního vývoje (ontogeneze) sekvencí dobře odlišitelných stadií, během nichž se vytvářejí **zárodečné listy**, které poskytují materiál pro další morfologickou diferenciaci živočicha.

Vzniku zárodečných listů předchází rýhování oplozeného vajíčka. Vajíčka (**ovum**, pl. **ova**) jsou jednobuněčné útvary, které obsahují genetickou informaci a materiál pro výživu vajíčko



koloniální prvoci a vznik mnohobuněčnosti

Obr. 3 Růst kolonie *Volvox globator*. A-E, G, K, M, O - pohledy na vegetativní pól, F, H, I, L, N - pohledy na animální pól. Jestliže jsou uvedeny oba pohledy, jedná se o ilustraci stejného vývojového stadia. Podle Oelsmana, ze Šmidta (1960).



Obr. 4 Příklad primitivního mnohobuněčného živočicha (*Trichoplax*), dokumentující možný způsob přechodu od jednobuněčných k mnohobuněčným. Nahoře klidové stadium, dole stav při přijímání potravy. Podle různých autorů, z Brusca a Brusca (1990).

embrya v raných obdobích svého vývoje. V souvislosti s tím je hmota ve vajíčku nestejně rozložena; genetická informace vázaná na ribosomy a mitochondrie je umístěna blíže animálního pólu vajíčka, zásobní látky (žloutek) poblíž vegetativního pólu. Obě složky však nejsou od sebe ostře odděleny, nýbrž jejich koncentrace se směrem k těmto pólům zvyšuje či snižuje. Tato skutečnost se označuje jako polarita vajíčka a měnící se koncentrace podél spojnice animálního a vegetativního pólu (animálně-vegetativní osy) jako stoupající či klesající gradient koncentrace. Morfologicky se polarita na samotném vajíčku rozeznává jen velmi obtížně (většinou podle koncentrace pigmentů), snadněji ji však lze dedukovat z dalšího vývoje vajíčka.

typy  
vajíček

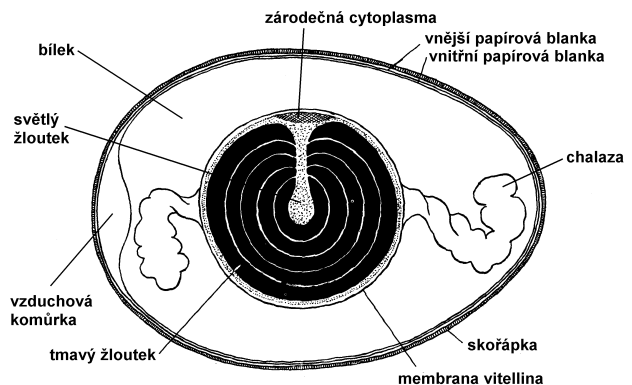
Zásobní látky (žloutek) jsou ve vajíčku uloženy různým způsobem a v různých koncentracích a množstvích, takže vajíčka lze rozlišit do určitých typů. Rozeznávají se vajíčka s velkým množstvím žloutku (**vajíčka polylecitální**), kde žloutek zaujímá většinu objemu vajíčka a většinou je od cytoplasmy vajíčka zřetelně oddělen. Vajíčka s malým množstvím žloutku se nazývají **oligolecitální**, vajíčka zcela bez žloutku (savci) **alecitální**, vajíčka se středním množstvím žloutku **mesolecitální**. Jestliže je žloutek v cytoplasmě rozptýlen rovnoměrně, nazývá se takový typ vajíčka **isolecitální**, jestliže je postupně koncentrován k vegetativnímu pólu (např. u obojživelníků), jedná se o vajíčko **heterolecitální**. Podle vzájemné pozice žloutku a cytoplasmy lze vajíčka, kde je žloutek dobře odlišen od cytoplasmy, rozlišit na **telolecitální**, u nichž je žloutek soustředěn poblíž vegetativního pólu, a **centrolecitální**, která mají žloutek uprostřed vajíčka a cytoplasma je jako obal na jeho povrchu (např. vajíčka hmyzu). Poměrné množství žloutku v telolecitálním a centrolecitálním typu může být však značně rozdílné. Množství žloutku má přímou souvislost s typem vývoje – polylecitální vajíčka jsou u živočichů s přímým vývojem, oligolecitální u živočichů s nepřímým vývojem.

vaječné  
obaly

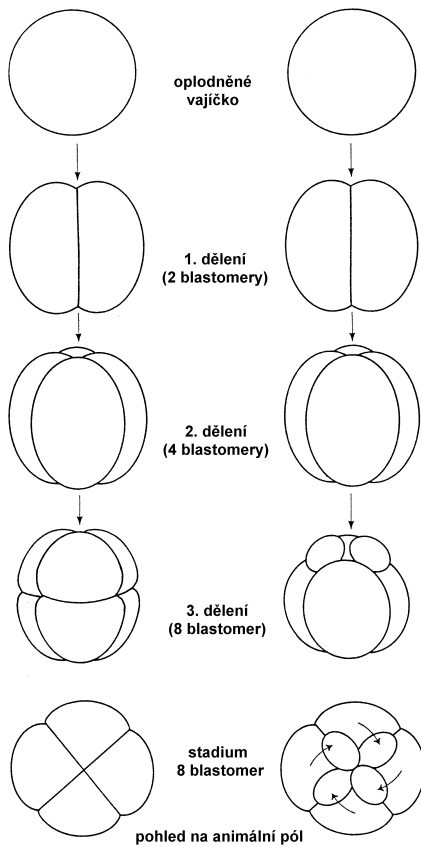
Jako všechny ostatní buňky jsou i vajíčka kryta buněčnou membránou. Kromě ní jsou však na vajíčku všech živočichů s výjimkou hub a některých žahavců i další obaly. Podle svého původu se dělí do dvou kategorií. Primární vaječné obaly vznikají v prostoru mezi oocytem a folikulem (vysvětlení těchto termínů viz speciální literatura týkající se oogeneze, např. Romanovský a kol. 1985: 540) a jsou produktem oocyty nebo folikulárních buněk. Označují se různými termíny, např. **membrana vitellina** (u hmyzu, měkkýšů, obojživelníků a ptáků), **chorion** (u pláštěnců a vodních obratlovců), **zona pellucida** (u savců). V pozdějších stádiích mohou být zpevněny vlákny či sklerotizovány, takže se stávají neprostupnou bariérou (např. u hmyzu). Jiným typem primárního obalu, označovaného rovněž názvem **chorion**, je další, silnější membrána, která se u vajíček hmyzu tvoří na povrchu vitelinní membrány. Primární vaječné obaly zpočátku většinou pevně nasedají na povrch oocyty, později se však může mezi nimi a cytoplasmou vytvořit perivitelinní prostor vyplněný tekutinou. Silné obaly jsou většinou porušeny jedním či několika otvory (**micropyle**), které umožňují, aby do vajíčka pronikly spermie a došlo tak k jeho oplodnění.

Sekundární vaječné obaly vznikají činností vejcovodů nebo dalších cest, kterými se vajíčko dostává z ovaria mimo tělo živočicha. Vajíčka obojživelníků mají na povrchu rosolovitou vrstvu, která má částečně ochrannou funkci, ale zároveň umožňuje i fixaci vajíček na předměty pod vodou, kumulaci do větších chomáčů, nadnášení ve vodě a výživu čerstvě vylíhlého plůdku. K sekundárním obalům patří také vnější obaly vajec žraloků, kožovité obaly plazů, a bílek a vně od něj ležící obaly a skořápky ptačího vejce. Ptačí vejce je největším jednobuněčným živočišným útvarem. Je kryto pěti obaly. Primární

ptačí vejce



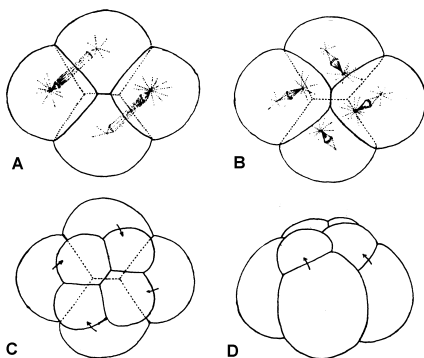
Obr. 5 Schema stavby ptačího vejce v podélném řezu. Žloutek je uspořádán v koncentrických vrstvách lišících se barvou. Od animálního pólu směrem do středu žloutkového vaku se táhne pruh světlého žloutku, zvaný latebra. Podle Lillie (1919), z Balinského (1975).



Obr. 6 Porovnání počátečních fází radiálního rýhování (vlevo) se spirálním rýhováním (vpravo). Podle Brusca a Brusca (1990).

nedochází k růstu. Výsledek rýhování se nazývá **morula** (protože poněkud připomíná moruši).

Rýhování začíná rozdělením vajíčka na dvě blastomery. Ty se opět každá rozdělí, takže z nich vzniknou 4, poté 8, dále 16, 32, atd. První série dělení probíhá ve všech blastomerách přibližně současně, pak se ale tato synchronizace postupně ztrácí a dělení blastomer probíhá na



Obr. 7 Spirální rýhování. A - stadium po druhém dělení (viz poloha dělicích vřetének). B - stejné stadium, ale v přípravě na třetí dělení (viz poloha vřetének). C - stadium po třetím dělení (8 blastomer) při pohledu na animální pól. D - stejné stadium při pohledu ze strany. Podle Korschelta (1936).

nímú pólu (tvoří tzv. animální hemisféru), zbývající čtyři k vegetativnímu pólu (vegetativní

buněčnou membránu reprezentuje tenká blanka na povrchu žloutku (**membrana vitellina**), k jejímuž povrchu se přikládá další, obdobně tenká blanka, vyloučená však již stěnou vejcovodu. Dalším obalem je **bílek**, který je tekutý (obsahuje 85% vody) a proto je žloutek v této vrstvě polohově fixován zahuštěnými provazci bílku, tzv. **chalazami (chalazae)**; bílek slouží především jako prostředí, ve kterém vajíčko nemůže podlehnout deformaci, a rovněž k výživě zárodku. Na povrchu bílku leží další dvě vrstvy (zvané **vnitřní a vnější papírová blána**), tvořené navzájem propojenými keratinovými vlákny. Pouze na jednom místě jsou obě tyto vrstvy odděleny, čímž vzniká omezený prostor vyplněný vzduchem. Na povrchu je **skořápka**, tvořená v převážné míře uhličitánem vápenatým ( $\text{CaCO}_3$ ). Skořápka je pórzní, avšak póry jsou vyplněny kolagenním materiálem.

Z jedné buňky oplozeného vajíčka se vytváří rychlým mnohonásobným dělením, které není doprovázeno růstem, základ mnohobuněčného živočicha. Vajíčko si zachovává během této úvodní fáze embryonálního vývoje přibližně stejnou velikost a dceřiné buňky (**blastomery**) vznikající dělením jsou postupně stále menší. Při povrchním pozorování se celý proces jeví tak, jakoby se vajíčko na povrchu pouze pokrylo rýhami. Proto se tento jev všeobecně (ne však zcela přesně) nazývá rýhování. Rýhování je tudíž proces, kterým se z jediné buňky oplozeného vajíčka stává v důsledku mitotického dělení mnohobuněčný útvar, přičemž velikost a tvar se přitom nemění, protože

rýhování

Avšak způsob, jakým se vajíčko určitých skupin živočichů rýhuje je velmi konstantní. Je rovněž nutné zdůraznit, že typ rýhování úzce souvisí s typem vajíčka (viz výše), zejména s množstvím a uložením žloutku.

První dělení probíhá vždy ve vertikální rovině (protínající povrch vajíčka v linii srovnatelné s poledníkem, proto se vertikální roviny dělení nazývají obecně roviny meridionální). Vertikální roviny protínají animální a vegetativní pól vajíčka. Rovina druhého dělení je rovněž vertikální, ale probíhá kolmo na první rovinu dělení. Výsledkem jsou čtyři blastomery, které na sebe nasedají svým bočním povrchem. Rovina třetího dělení probíhá, na rozdíl od předchozích dvou, kolmo na původní animálně-vegetativní osu vajíčka. Protože probíhá v polovině vzdálenosti mezi oběma původními póly vajíčka, označuje se někdy jako rovníková (ekvatoriální) rovina. Po tomto rýhování je osm blastomer uspořádáno tak, že čtyři se přimykají k původnímu animálnímu pólu (tvoří tzv. animální hemisféru), zbývající čtyři k vegetativnímu pólu (vegetativní

radiální rýhování

spirální  
rýhování

hemisféra). Jestliže blastomery animální hemisféry leží nad blastomery vegetativní hemisféry, nazývá se toto rýhování **radiální**. U řady skupin živočichů jsou však blastomery animální hemisféry vůči blastomerám vegetativní hemisféry poněkud posunuty, takže leží proti linii dotyku vegetativních blastomer (obě hemisféry jako celky jsou vůči sobě jakoby pootočený v úrovni horizontální roviny). Toto porušení symetrie může být dáno zvláštnostmi ve struktuře vajíčka (např. velikostí a pozicí žloutku). Podobný výsledek, avšak z jiných příčin, lze pozorovat při rýhování vajíček kroužkoveců, měkkýšů a některých dalších (např. Nemertini). Zde je posun způsoben nikoliv strukturou vajíčka, nýbrž šikmou polohou dělicích vřetének (obr. 7). Protože jsou tato vřeténka během třetího dělení vůči sobě postavena šikmo (ve spirále), nazývá se takové rýhování **spirální**. K posunu dochází proto, že rovina dělení je na osu vřetének vždy kolmá. Spirální rýhování může probíhat ve směru hodinových ručiček (**dextrální**) nebo v opačném směru (**sinistrální**). Počínaje třetím rýhovacím dělením se směr spirály v každém následujícím dělení mění, takže dextrální dělení se střídá se sinistrálním. Je zajímavé, že u plžů s pravotočivou nebo levotočivou ulitou se typ vinutí ulity shoduje s dextrálním či sinistrálním rýhováním.

další  
charakteristiky  
rýhování

Kromě základního rozlišování typu rýhování na radiální a spirální v důsledku orientace blastomer a jejich dělicích vřetének je nutné při charakteristice rýhování vzít v úvahu i velikost těchto dceřiných buněk. Ve stadiu čtyř blastomer spirálního rýhování je totiž jedna z nich většinou poněkud větší než ostatní tři. Pozorujeme-li takto rýhující se vajíčko při pohledu na animální pól, lze tři menší označit písmeny A, B, C ve směru hodinových ručiček a zmíněnou větší písmenem D. Při třetím rýhování se všechny čtyři rozdělí, ale blastomery vzniklé tímto dělením jsou menší (viz obr. 6 vpravo a obr. 7) a označují se malými písmeny. Větší blastomery se nazývají **makromery**, menší **mikromery**. Rýhování, kterým vznikají nestejně velké blastomery označujeme jako **nerovnoměrné (inekvální)**, při vzniku stejně velkých blastomer jej označujeme jako **stejněměrné (ekvální)**.

Bylo již naznačeno, že množství a umístění žloutku ve vajíčku má velký vliv na následný typ rýhování, protože žloutek se neúčastní rýhovacího dělení. Je-li žloutek nahromaděn blíže vegetativnímu pólu (telolecitální vajíčka), rýhování probíhá pouze na animálním pólu, dělicí

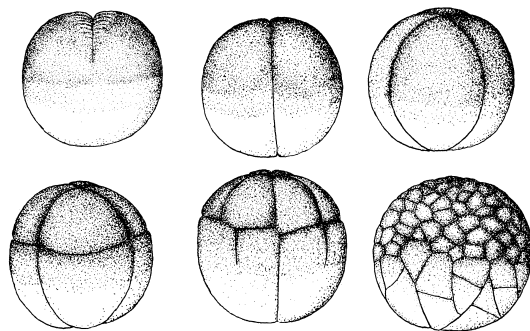
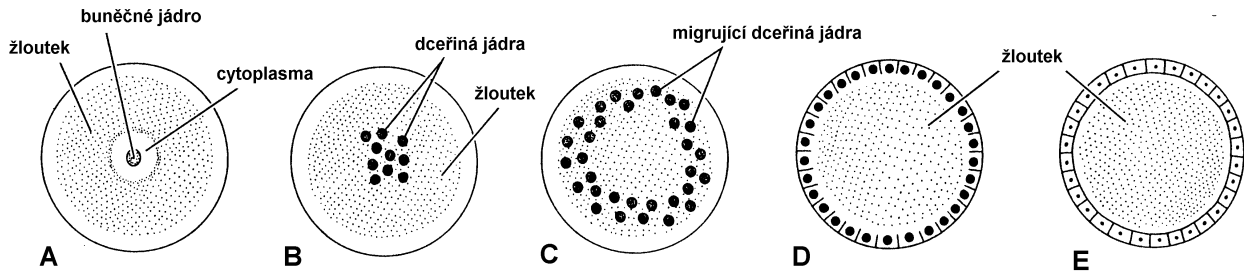


Fig. 8 Rýhování vajíčka žab. Vysvětlení v textu. Podle Balinského (1975).

roviny nezasahují do vegetativní části vajíčka, a blastomery nejsou tudíž zcela oddělené. Takové rýhování je neúplné, **meroblastické**. Opakem je rýhování vajíček s malým množstvím žloutku, který je ve vajíčku víceméně rovnoměrně rozložen (isolecitální vajíčka). Dělicí roviny v tomto případě procházejí celým vajíčkem a blastomery jsou tedy svými membránami zcela izolovány. Toto rýhování je úplné, **holoblastické**. Mezi oběma typy samozřejmě existuje řada přechodů, tak jako existuje řada přechodů mezi jednotlivými typy vajíček. Např. u žab (obr. 8) probíhá první dělení od animálního pólu a až postupem doby rozdělí vajíčko kompletně na dvě dceřiné blastomery. Stejně probíhá i druhé dělení. Při třetím dělení, které je na rozdíl od předchozích horizontální a probíhá blíže animálnímu pólu, je rozdělení rychlé a úplné. Také další dělení probíhají rychleji a kompletněji u animálního pólu než u vegetativního. V důsledku meroblastického rýhování se zárodek diferencuje na animálním pólu vajíčka, zatímco vegetativní pól se mění na nečleněný žloutkový vak, krytý na povrchu vrstvou zvanou **periblast**. Je to tenká vrstva tvořená soubuním, přes kterou rostoucí zárodek získává živiny. Podobný typ rýhování jako žáby mají Chondrichthyes, Osteichthyes, ostatní obojživelníci, ale i plazi a ptáci.

Zvláštní typ meroblastického rýhování probíhá u centrolecitálních vajíček (např. u členovců, zejména hmyzu). V tomto případě se na počátku rýhování buněčné jádro, které je umístěno uprostřed vajíčka a obklopeno malým množstvím cytoplasmu sice dělí, ale toto dělení

povrchové  
rýhování

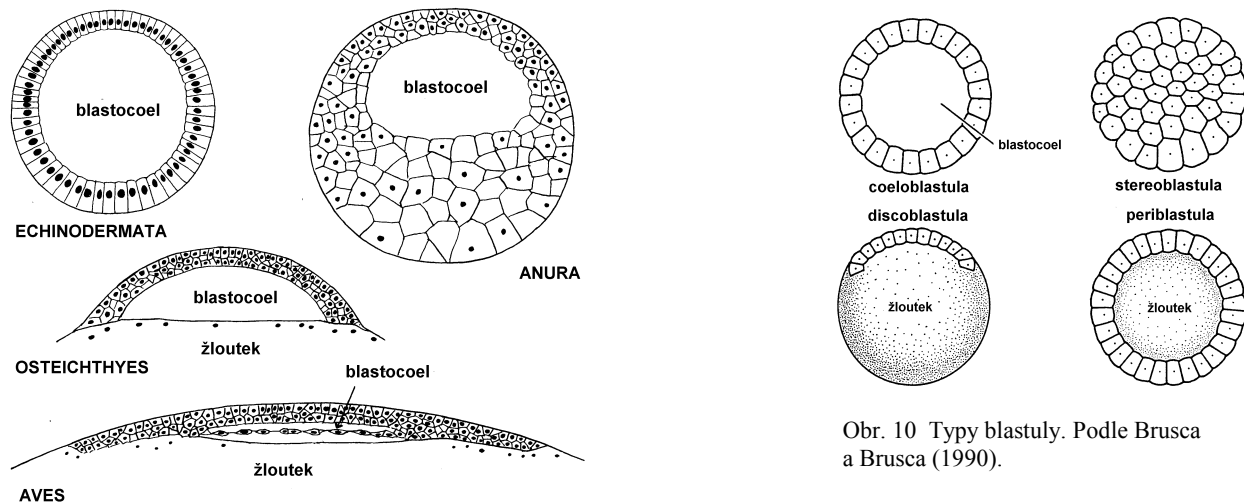


Obr. 9 Povrchové rýhování centrolecithálního vajíčka členovců. Podle Brusca a Brusca (1990).

není doprovázeno odpovídajícím rozdělením cytoplasmy. Vzniká tak větší množství jader v nerozdělené centrální cytoplasmě. Po několika rýhovacích děleních se dceřiná jádra – každé obklopené malým množstvím centrální cytoplasmy – přemístí pod povrch vajíčka. Výsledkem je, že v periferní vrstvě vajíčka je velké množství jader obklopených nerozdělenou cytoplasmou (přesune se sem veškerá původní centrální cytoplasmu, takže střed vajíčka nyní zaujímá pouze žloutek) Toto povrchové soubunění se posléze rozdělí přepážkami rostoucími centripetálně (od povrchu směrem ke středu vajíčka). Zprvu je toto členění neúplné, protože směrem do středu vajíčka se ještě nevytvářejí přepážky, které by blastomery oddělovaly od žloutkové hmoty. K tomu dochází až později, takže výsledkem je jedna vrstva povrchových buněk, obklopující uvnitř umístěnou žloutkovou masu. Toto je typický způsob, kterým vzniká periblastula (viz dále).

Během počátečních rýhovacích dělení mají dceřiné blastomery tendenci zaujímat kulový (sférický) tvar. Deformují se pouze ty části jejich stěn, které jsou ve vzájemném kontaktu. Dříve či později se ve většině případů uvnitř shluku blastomer vytváří dutina zvaná **blastocoel**, v důsledku čehož vzniká mnohobuněčný sférický útvar zvaný obecně **blastula**. Jestliže vzniká radiálním rýhováním, je výsledný dutý sférický útvar, u nějž jsou buňky soustředěny do jediné

blastula



Obr. 10 Typy blastuly. Podle Brusca a Brusca (1990).

Obr. 11 Schematické znázornění blastuly některých živočichů. Podle Balinského (1975).

vzniká spirálním rýhováním, nazývá se **stereoblastula**. Při meroblastickém rýhování se však blastomery dělí jen na omezeném okrsku povrchu vajíčka a zbytek vajíčka zůstane nerýhován v podobě amorfního žloutku. Tento typ blastuly se nazývá **discoblastula**. Jestliže rýhování zasáhne celý povrch vajíčka a žloutek je uzavřen uvnitř, nazývá se **periblastula**. Je významnou skutečností, že již ve stadiu blastuly (a v některých případech dokonce ve velmi raných stádiích rýhování vajíčka) mají jednotlivé buňky zakódován svůj další vývoj.

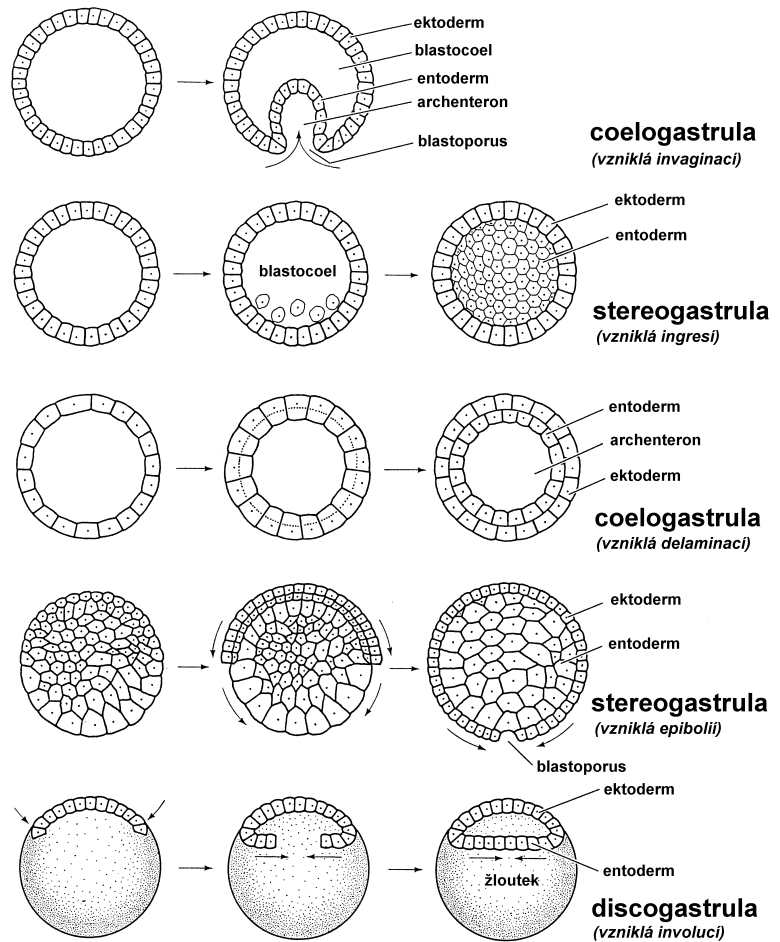
povrchové vrstvy (**blastodermu**) nazývan **coeloblastula**. Blastula může zůstat plná (tzn. celé těleso je vyplněno buňkami) a pokud

gastrula

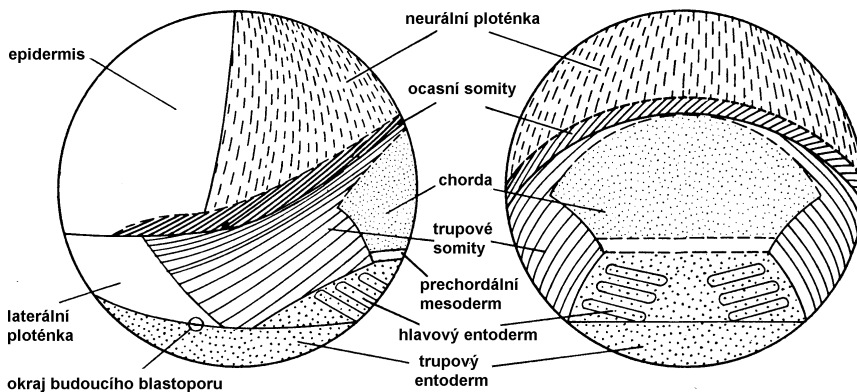
Blastocoel je primární tělní dutinou. Všechny výše popsané typy blastuly procházejí dalším embryonálním procesem, v důsledku něhož vzniká **gastrula**; proces jejího vzniku se nazývá **gastrulace**. Nejjednodušším a nejrozšířenějším případem gastrulace je **invaginace coeloblastuly**, tedy vchlípení části jejího povrchu do blastocoelu (lze to přirovnat k procesu, kterým se zdeformuje gumový míč, jestliže z něj vypustíme všechny vzduch). Uvnitř zárodku tak vzniká druhotná dutina označovaná jako **prvostřevo (archenteron)**, která je s vnějším prostředím spojena otvorem zvaným **prvoústá (blastoporus)**. Výsledkem je útvar, jehož stěny jsou tvořeny dvěma vrstvami, tzv. **coelogastrula**. Při tomto procesu se buňky obou vrstev zmnožují dělením, jehož rovina je kolmá k povrchu embrya; to umožňuje zvětšovat rozsah těchto vrstev, méně však již jejich mocnost. Gastrulu lze již poměrně dobře rozčlenit na oblasti, ze kterých v budoucím vývoji vzniknou konkrétní orgány či soustavy.

zárodečné listy (ektoderm, entoderm)

Gastrula je v nejjednodušším případě tvořena dvěma vrstvami, které představují dva zárodečné listy: vnější se nazývá **ektoderm**, vnitřní **entoderm**. V závislosti na nich se vyvíjí základní stavební schema živočicha a všechny jeho orgánové struktury. Gastrula odpovídá (i když ne do všech detailů; viz kap. Morfologie larev) základnímu stavebnímu plánu dospělých stadií živočišných hub a v embryogenezi reflektuje mezistadium vzniku mnohobuněčných živočichů. Protože vnější zárodečný list zároveň představuje povrch embrya, je logické, že se z něj vyvíjejí orgá-



Obr. 12 Typy gastrulace. Podle Brusca a Brusca (1990).



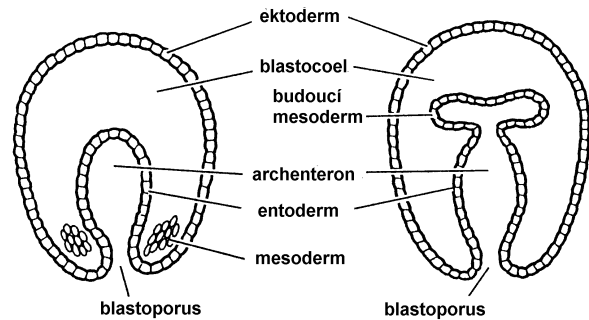
Obr. 13 Rozčlenění oblastí embryonálního materiálu budoucích orgánů v raném stadiu gastruly axolotla. Vlevo laterální pohled, vpravo dorzální pohled. Podle Pastella, z Balinského (1975).

nové soustavy, které jsou důležité pro interakci živočicha s vnějším prostředím (např. pokrývné, pohybové a smyslové orgány). Naproti tomu z

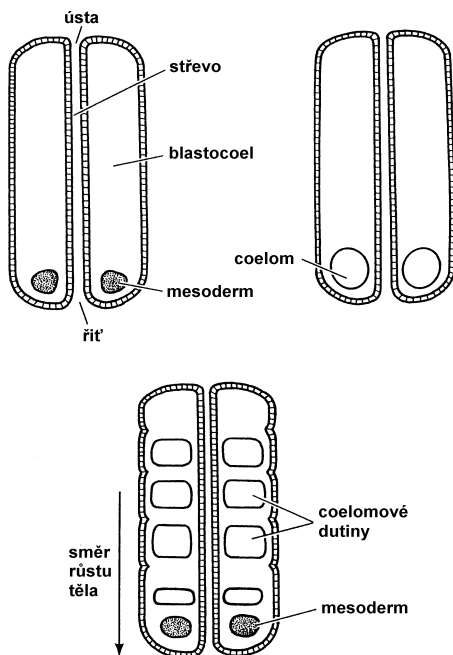
vnitřního zárodečného listu se vyvíjejí primárně orgány, kterými živočich zpracovává látky přijímané z vnějšího prostředí (např. trávicí a dýchací soustava).

Od coeloblastuly se způsobem gastrulace odlišuje stereoblastula. Protože u tohoto typu blastuly není vytvořen blastocoel a její vnitřek je zcela vyplněn buňkami, diferencuje se ektoderm rychlou proliferací buněk na animálním pólu a jejich následným přerůstáním v podobě povrchové vrstvy směrem k vegetačnímu pólu, přičemž z takto uzavřených vnitřních buněk vzniká entoderm. Tento typ gastrulace se nazývá **epibolie**. Archenteron přitom vzniká invaginací jako postupně se zakládající a zvětšující prostor uvnitř entodermu. Některé buňky se mohou uvolňovat z povrchové vrstvy a migrovat do blastocoelu. Takový typ gastrulace se nazývá **ingrese** a jeho výsledkem je, podobně jako v případě epibolie, **stereogastrula**. Od invaginace a ingrese se odlišuje **delaminace**. Tento způsob gastrulace spočívá v tom, že rovina dělení buněk je paralelní s povrchem blastuly, takže entoderm vzniká jako vrstva, která je růstovým produktem ektodermu. Jestliže množství vyprodukovaných buněk zcela zaplní původní blastocoel, je výsledkem rovněž stereogastrula. **Discoblastula** se vyvíjí do podoby gastruly procesem označovaným jako **involute**. Spočívá v tom, že okraj disku sice proliferuje, ale stáčí se dovnitř, takže se na povrchu žlutkového vaku vytváří dvouvrstevná gastrula, u níž je ektoderm na povrchu a entoderm pod povrchem.

typy gastrulace



Obr. 14 Způsob vzniku mesodermu u pokročilého stadia gastruly. Vlevo vzniká mesoderm jako derivát mesentoblastuly, vpravo odškrcením z prvostřeva. Podle Brusca a Brusca (1990).



Obr. 15 Vznik coelomu postupným vytvářením párových dutin po stranách prvostřeva během růstu jedince (schizocoelie). Podle Brusca a Brusca (1990).

(např. u polypovců).

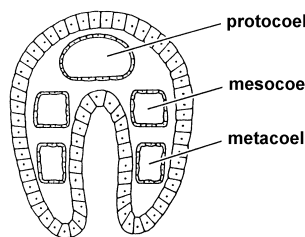
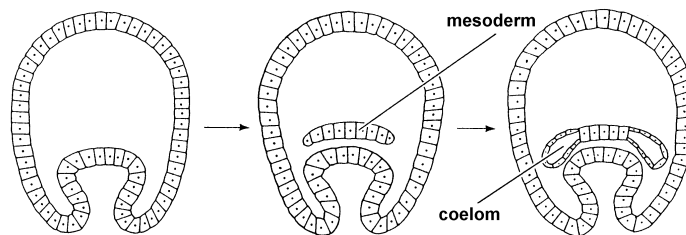
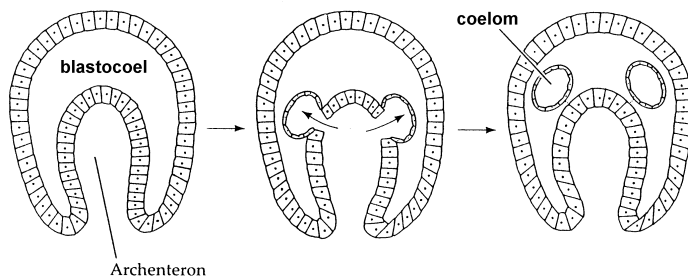
Mesoderm však nevyplňuje prostor mezi vnějším a vnitřním zárodečným listem úplně. U většiny mnohobuněčných je zde dutina nebo systém dutin, vyplněných tělními tekutinami. Tato

vznik mesodermu

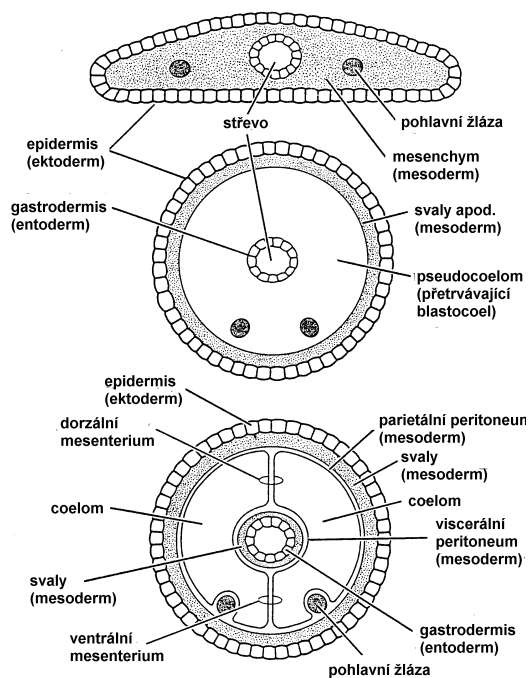
dutina je vyvinuta již ve stadiu, které předchází vznik mesodermu a její stěnu tak tvoří pouze ektoderm a entoderm (je to v podstatě zdeformovaný blastocoel). V dalším stadiu embryonálního vývoje se však na vzniku této dutiny podílí i mesoderm. Prostor vznikající za účasti mesodermu se nazývá **coelom**. V návaznosti na toto označení se tělní dutina, která v embryogenezi odpovídá blastocoelu nazývá **pseudocoelom** (termín napovídá, že s coelomem není shodná).

coelom

Bylo již řečeno, že mesoderm je derivátem buď ektodermu nebo entodermu, a že u velké většiny živočichů se entomesoderm vyskytuje. Ani v tomto druhém případě však není jeho vznik zcela uniformní. Během gastrulace může totiž entomesoderm vznikat jako izolovaný shluk buněk v prostoru mezi stěnou vznikajícího prvostřeva a povrchoým ektodermem, přičemž na jeho vývojovou souvislost s entodermem lze usuzovat podle toho, že vzniká proliferací z původně jediné buňky rýhujícího se vajíčka, tzv. mesentoblastu (resp. teloblastu). Tak je tomu např. u ploštěnců, kroužkovců, členovců a měkkýšů. Naproti tomu u jiných skupin, např. ostnokožců a strunatců, vzniká mesoderm přímo ze stěny prvostřeva.



Obr. 16 Vznik coelomu odškrcením mesodermu od prvostřeva (enterocoelie). Nahoře ve formě párových váčků, uprostřed proliferací nepárové mesodermální destičky a následným vznikem párových dutin. Dole je typické schéma členění coelomu u primitivních druhouústých. Podle Brusca a Brusca (1990).



Obr. 17 Schema tělesné stavby živočicha bez coelomu (nahore), uprostřed s pseudocoelomem, a dole s coelomem, ilustrované na příčných (frontálních) řezech. V závorce je uveden vztah k embryonálním zárodečným listům. Podle Brusca a Brusca (1990).

Tyto dva způsoby vzniku mesodermu ovlivňují i způsob vzniku coelomu. V prvním případě (kdy mesoderm vzniká proliferací z mesentoblastu) vzniká coelomová dutina tak, že se v mezibuněčných prostorech původně kompaktního shluku buněk (párového, protože na každé straně prvostřeva je po jednom) vytvoří dutina, která se postupně zvětšuje. Protože se v podstatě jedná o rozpad původně kompaktního shluku mesodermálních buněk, nazývá se tento proces **schizocoelie**. Jeho výsledkem je bilaterálně souměrná párová dutina, běžící po stranách prvostřeva po celé délce těla. Jestliže se jedná o živočichy se segmentovaným tělem (např. kroužkovce), je takto vzniklý coelom rovněž segmentován.

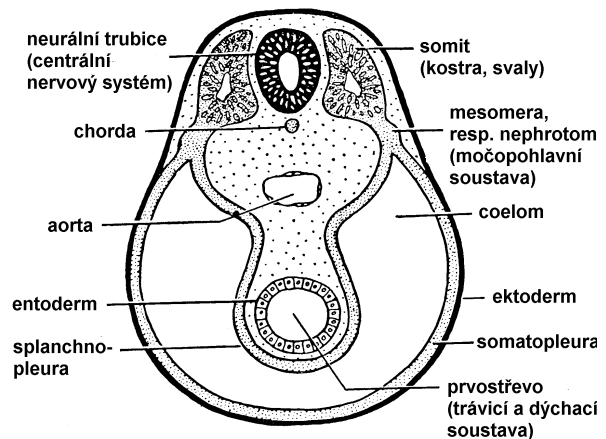
V případě, že mesoderm vzniká diferenciací z prvostřeva, vzniká coelom tak, že se z prvostřeva přímo odškrcují párové váčky, které se izolují a dávají vznik řadě izolovaných coelomových dutin. Tento způsob vzniku coelomu se označuje



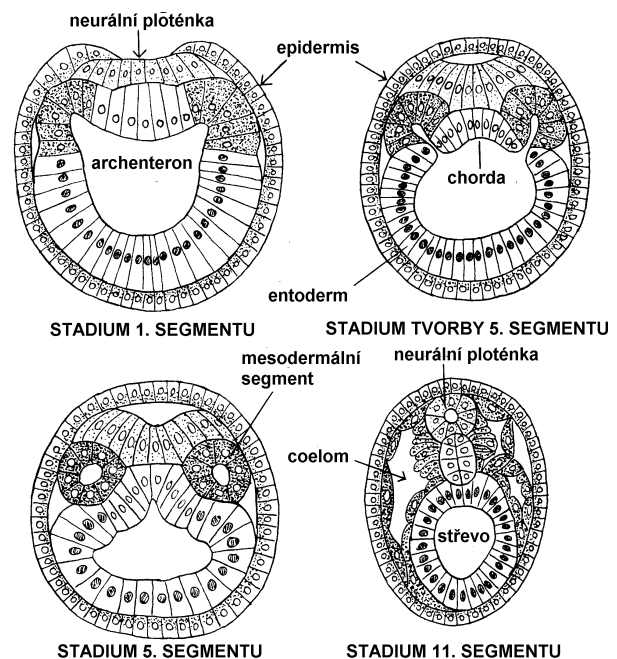
jako **enterocoelie**. Někdy se však zmíněné váčky neodškrcují od prvostřeva izolovaně, nýbrž jako v podobě protáhlé nepárové ploténky, která se nejprve od prvostřeva celá oddělí a teprve později se z ní stane dvouvrstevný párový útvar, který se podélně segmentuje. Tento proces může u druhoústých (např. ostnokožců) vyústit v rozdělení coelomové dutiny na dorzální a vpředu ležící nepárovou část (**protocoel**) a párový (po každé straně prvostřeva) **mesocoel** a **metacoel**.

Bylo již řečeno, že pseudocoelom (tedy blastocoel) v embryogenezi předchází pravý coelom. Nicméně u některých skupin bezobratlých (shrnovaných pod název Pseudocoelomata) může blastocoel persistovat až do dospělosti. Protože to je normální embryonální struktura, může být její přetrvávání do dospělosti považováno za důsledek pedomorfózy (tedy eliminace terminálních stadií ontogeneze v průběhu evoluce). Avšak tato dutina se nemusí vždy formovat jako tekutinou vyplněný prostor. V některých případech proniká do vznikajícího pseudocoelomu mesenchym, což se funkčně projevuje stejně, jakoby dutina nebyla vytvořena vůbec (Acoelomata; např. ploštěnci, pásnice). V takovém případě získává pseudocoelom funkci výztuhy, případně rezervoáru metabolických produktů, a ztrácí funkci oběhové soustavy a hydrostatického orgánu. Většina živočichů má však vytvořen pravý coelom (shrnují se pod název Eucoelomata), což umožnilo vytvoření podstatných částí důležitých orgánových soustav (např. dutiny břišní, oběhového systému, vylučovací soustavy apod.).

Pseudocoelom je dutina, kde střevo a jiné tělní orgány (např. gonády) jsou uloženy zcela volně v tělní tekutině, která jej vyplňuje. U coelomu je však celá dutina vystlána tenkou povrchovou vrstvičkou mesodermálního epithelu, která přechází na povrch všech orgánů, které leží mimo coelomovou dutinu. V embryonálním stavu se tato vrstvička označuje jako **pleura**, přičemž ta její část, která směřuje ke stěně těla se nazývá **somatopleura** (syn. **parietální peritoneum**) a naopak její část, která směřuje dovnitř těla **splanchnopleura** (syn. **viscerální peritoneum**). Vně somatopleury jsou uloženy deriváty mesodermu (např. ledviny obratlovců), splanchnopleura naopak přechází na povrch orgánů, které vznikly z entodermu (např. podstatná část trávicí soustavy). V dospělosti se tato mesodermální epitheliální vrstvička označuje jako **peritoneum** (i když uvedená synonyma se běžně používají i pro larvální stav). U obratlovců se podle toho, zda peritoneum vystylá břišní či hrudní dutinu, označuje jako pobřišnice a pohrudnice. Orgány, které leží mimo coelom mají tedy **extraperitoneální uložení**. Protože je coelom původně bilaterálně symetrická párová dutina, dostávají se tyto blanky v mediánní linii buď přímo do vzájemného kontaktu nebo se alespoň přibližují. Protože střevo (jako derivát

pseu-  
coelomstěny  
coelomu

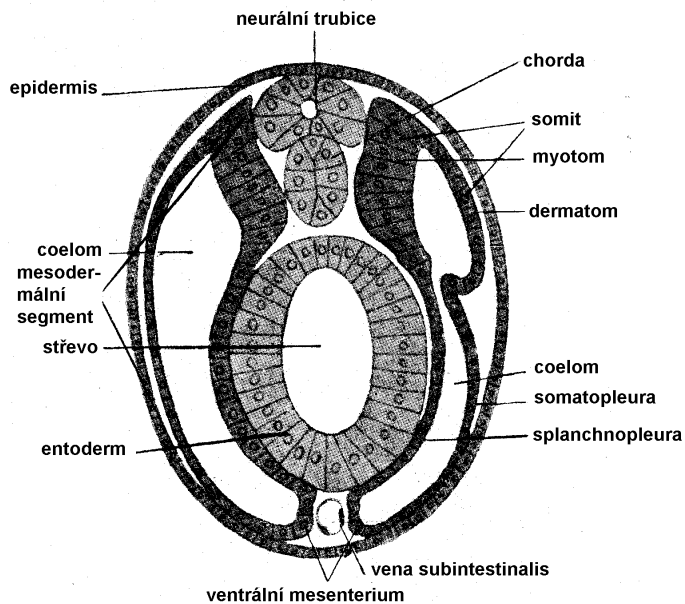
Obr. 18 Generalizovaný příčný (frontální) řez embryem savce, dokumentující diferenciaci mesodermu. Podle Areye, z Romera a Parsonse (1977).



Obr. 19 Příčné řezy různými embryonálními stadii kopinatce, ilustrující vývoj mesodermu. Asymetrie ve vývoji coelomových dutin je způsobena tím, že somity obou stran těla u kopinatce alternují. Podle Hatscheka (1881).

entodermu) je uloženo extraperitoneálně, přechází peritoneum coelomových dutin obou stran těla i na jeho povrch. Dorzálně i ventrálně od střeva tak vzniká peritoneální duplikatura označovaná jako dorzální a ventrální **mesenterium**, na které je střevo (a samozřejmě i všechny jeho deriváty, např. trávicí žlázy) zavěšeno.

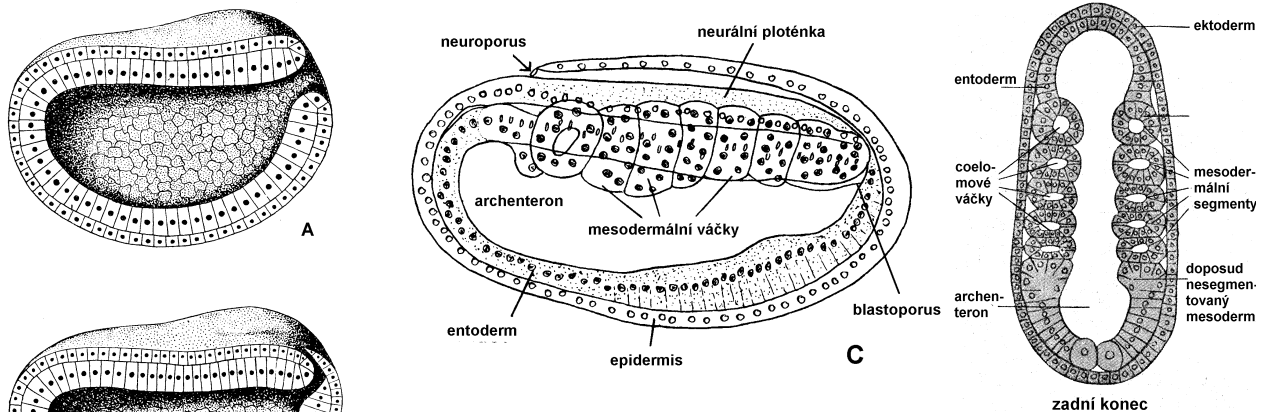
coelom  
bez-  
lebečných



Obr. 20 Příčný řez embryem kopinatce v pokročilém stadiu vývoje, ilustrující diferenciaci somitu a hypodermu. Podle Hatscheka, ze Srdínka (1911).

živočicha jich je přes 50. Po odškrcení od prvostřeva se mesodermální coelomové váčky zvětšují, takže záhy vyplní prostor mezi neurální trubicí (která vzniká současně s chordou) a expandují ventrolaterálně do prostoru mezi střevem a stěnou těla. Jednotlivé segmenty této ventrální části

U kopinatců vzniká coelom způsobem, který je znázorněn na obr. 16 uprostřed, tedy odštěpením mesodermu z dorzální stěny prvostřeva (stejně jako např. u ostnokožců). Dorzální a dorzolaterální stěna prvostřeva se odštěpuje od stěny prvostřeva, přičemž její mediální plochá část (**chordální mesoderm, chordamesoderm**) se během vývoje přetváří do podoby tyčkovitého útvaru, struny hřbetní. Dorzolaterální části stěny prvostřeva se vychlipují jako pár výdutí, které se od dutiny prvostřeva postupně izolují. Tento proces probíhá postupně odpředu dozadu, takže počet párů takto izolovaných coelomových váček (somitů) se množí a v důsledku toho se coelomový mesoderm segmentuje. Raná larva kopinatce má 15 párů somitů, u dospělého

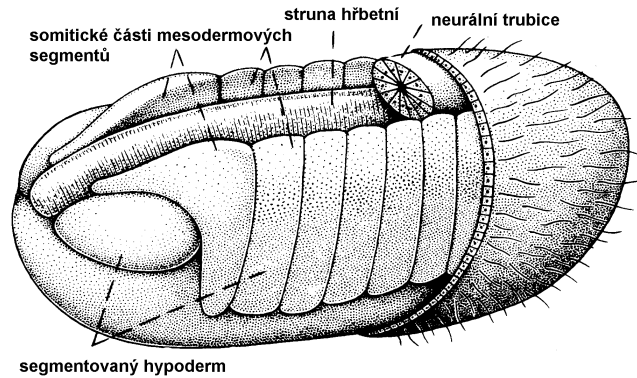


Obr. 21 Vývoj a segmentace mesodermu u kopinatce. Vlevo dvě po sobě následující raná stadia po ukončení gastrulace, uprostřed podélný mediální řez embryem ve stadiu založených prvních pěti segmentů, vpravo podélný horizontální řez téhož stadia. Vlevo podle Huettnera, ze Šmidta (1960), uprostřed a vpravo podle Hatscheka (1881).

(označované jako **hypoderm**) spolu v dalších fázích embryonálního vývoje navzájem splynou. Dorzální část však nadále zůstává dobře segmentovaná a její jednotlivé oddíly se nazývají **mesodermální somity**. U bezlebečných vznikají ze somitů převážně svaly a proto se u nich somity nazývají **myotomy**; příčná septa, která je navzájem oddělují se nazývají **myosepta**. Ventrální části mesodermu jsou před stadiem, kdy navzájem splynou stále ještě segmentované; nazývají se **splanchnotomy**. Na přechodu mezi myotomem a splanchnotomem se mesoderm ztenčuje a poměrně záhy se obě části zcela izolují. Z ventrolaterálního okraje každého somitu (z místa, kde se původně napojoval na splanchnotom) se vychlipuje výběžek (včetně části coe-

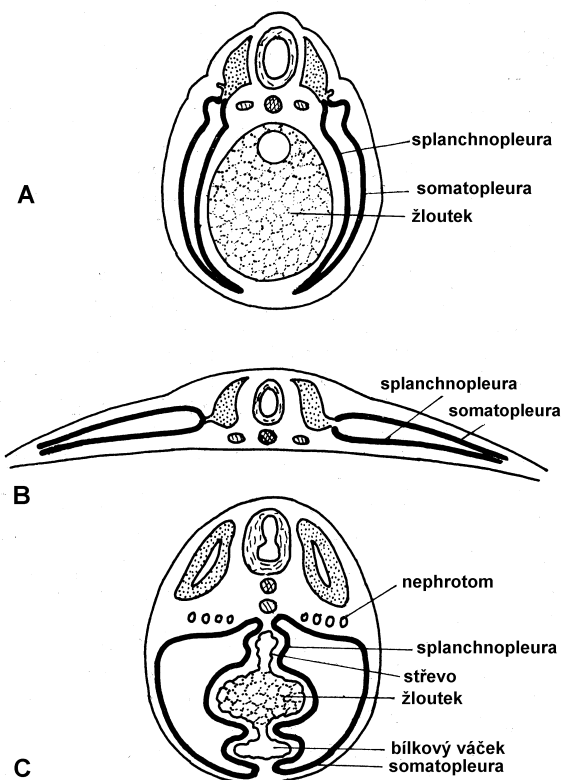
lomové dutiny), zvaný **gonotom**, který je základem pro vznik gonády. Bylo již řečeno, že z převážné části somitu vznikají svaly; proto se tato část nazývá **myotom**. Avšak tenká vrstva somitu při jeho povrchu dává vznik škáře a podkožním vazivovým tkáním a proto se nazývá **dermatom**. Od ventrolaterálního okraje somitu (v místě, kde se diferencoval gonotom) však expanduje dorzomediálně v podobě řasy ještě třetí typ somitických buněk, které tak vrůstají mezi již diferencovaný myotom na jedné straně (laterálně) a chordu a neurální trubici na druhé straně (mediálně). Nazývá se **sklerotom**. Z tohoto materiálu vzniká část chordy (pochvy), avšak plně se uplatňuje až u obratlovců, kde je základem pro osifikaci obratlů a části lebky.

Poněkud odlišným způsobem se vytváří mesoderm u obratlovců. Zpočátku se sice odštěpuje z dorzální stěny prvostřeva jako celistvý epitheliální pruh zvaný **chordamesoderm**, ten se však záhy rozdělí na dvě části: mediální, z níž vzniká nejprve trubicovitý, avšak po následném vyplnění tyčkovitý útvar (chorda dorsalis); po obou stranách se pak vytváří prozatím nesegmentovaný mesoderm a jako celistvý a podélně nedělený list vrůstá ventrolaterálním směrem mezi



Obr. 22 Hlavová část larvy kopinatce po odstranění ektodermu. Dobře je patrný kompletně segmentovaný mesoderm, zasahující (podobně jako chorda a neurální trubice) až na přední konec těla. Podle Bjerringa (1971).

coelom  
obratlovců

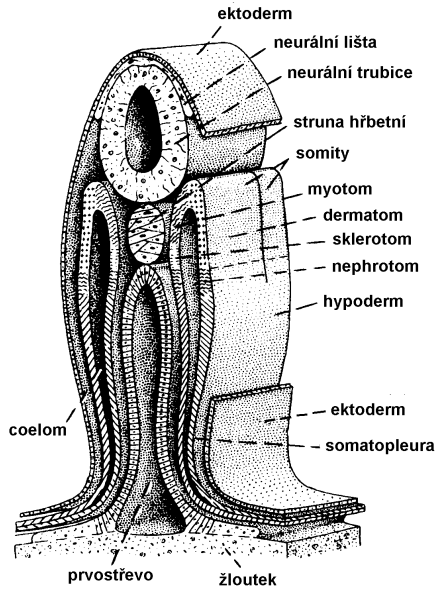


Obr. 23 Schematické znázornění pozice mesodermu u zárodků s oligolecitálním (nahore, plaz) a polyolecitálním (uprostřed, pták) vajíčkem. Dole ptačí zárodek v době líhnutí z vejce. Podle Pattena, z Grodzinského a kol. (1976).

ektoderm a entoderm. Na rozdíl od kopinatce však jeho laterální spodní část (**hypoderm**) není nikdy segmentována, nýbrž zůstává celistvá (proto se také nazývá **laterální ploténka**). Následné segmentaci v důsledku tvorby příčných brázd podléhá pouze dorzální část mesodermu, která se tím člení na jednotlivé somity. Porovnáme-li tedy vznik somitů u kopinatce a obratlovců, nejsou somity obratlovců plně homologické se somity kopinatce. Méně důležitá je vzájemná pozice obou mesodermálních listů (viz obr. 23), která je závislá od toho, zda vajíčka, z nichž se vyvíjí zárodek, jsou bohatá či chudá na žloutek (polylecitální resp. oligolecitální). Po spotřebování žloutku však tyto rozdíly zaniknou. Mezi dorzální a ventrální částí mesodermu, v místě, které se na příčném řezu jeví zprvu jako zaškrcení mesodermu, se vyvíjí materiál, ze kterého vznikne vylučovací soustava. Tato část se nazývá **nephrotom** (resp. **mesomera**).

Z mesodermu vzniká valná část těla obratlovce (viz tab. 1). Z ektodermu vzniká jen povrchová část kůže a centrální nervová soustava (viz dále), z entodermu stěna trávicí trubice (včetně jater a slinivky břišní) a dýchacích orgánů. Prakticky celý zbytek těla vzniká z mesodermu (svaly, pojiva, kostra, oběhová a močopohlavní soustava).

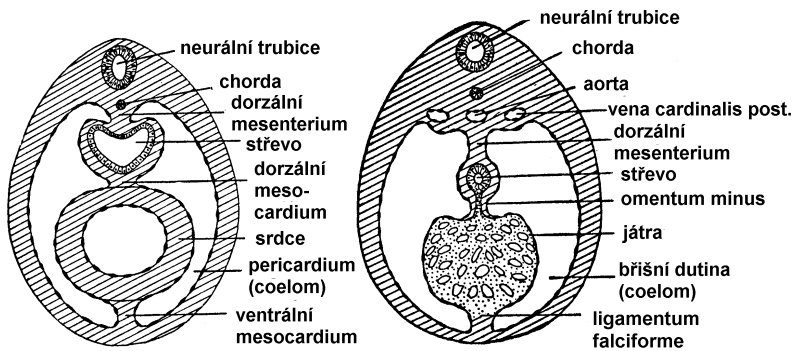
diferenciace  
coelomu



Obr. 24 Vztah mesodermu k ostatním embryonálním strukturám na modelu příčného řezu embryem žraloka. Podle Bjerringa (1977).

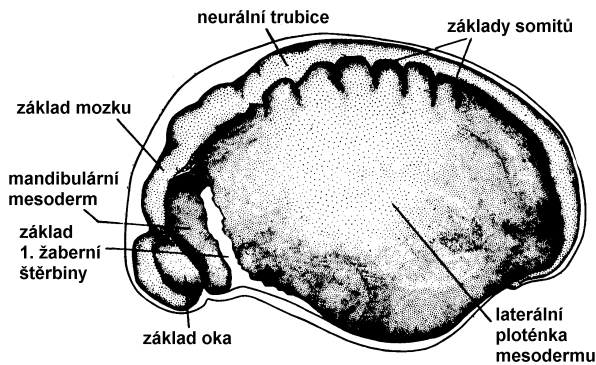
Předcházející popis vývoje mesodermu je nezbytný pro pochopení diferenciace coelomu jakožto dutiny, jejíž stěny tvoří výlučně tento zárodečný list. U kopinatce je coelomová dutina zprvu členěna na jednotlivé váčky (v každém tělním segmentu po jednom páru), které expandují spolu s mesodermem do prostoru mezi střevem a ektodermem (obr. 20 vlevo). Poté, co se jednotlivé segmenty začnou rozpadat na dorzální část (somit) a ventrální část (splanchnotom) (obr. 20 vpravo), rozdělí se i coelomová dutina na somitickou část (**myocoel**) a ventrální část (**splanchnocoel**). Po úplném rozdělení myocoel zaniká, avšak protože splanchnotomy navzájem splývají, splynou i jejich coelomové dutiny a na každé straně se tak vytvoří jednolitý splanchnocoel. U obratlovců je výsledný stav stejný, s tím rozdílem, že splanchnocoel nebyl nikdy segmentován.

Bez ohledu na to, zda se jedná o coelom u bezobratlých či obratlovců, lze rozlišit jeho stěnu na část, která směřuje k tělní stěně (somatopleura, v dospělosti parietální peritoneum) a část směřující dovnitř těla a obalující trávicí trubici (splanchnopleura, v dospělosti viscerální peritoneum).



Obr. 25 Schematický frontální řez embryem amniot v úrovni srdce (přední část coelomu) a jater (zadní část coelomu), s vyznačením diferenciace splanchnopleury. Podle Areye, z Romera a Parsonse (1977).

Tam, kde se obě splanchnopleury dostávají do přímého kontaktu vzniká duplikatura coelomové stěny, tzv. **mesenterium**. Označuje se jako dorzální a ventrální mesenterium podle toho, zda se jedná o část nad střevem či pod ním. Dorzální mesenterium má značný význam, protože v něm přicházejí k trávicí trubici důležité cévy a nervy. Ventrální mesenterium naproti tomu má jen fixační funkci a u dospělých obratlovců většinou zaniká (zachovává se např. u dvojdyšných a do určité míry také u ocatých obojživelníků). V důsledku toho obě coelomové dutiny ventrálně splývají.



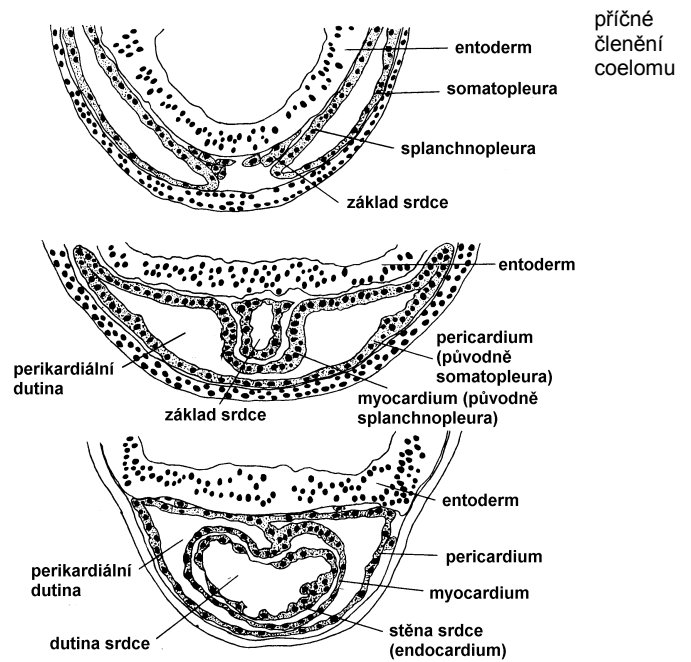
Obr. 26 Segmentace dorzálního mesodermu u axolotla. Pohled na embryo z levé strany. Podle Adelmanna (1932).

U obratlovců se coelomová stěna diferencuje podle toho, ke kterému orgánu přiléhá. V raných embryonálních stádiích je jejich trávicí trubice poměrně jednoduchá a peritoneum je diferencováno podle schématu popsaného v předchozím odstavci. Toto schéma se však poruší se vznikem žaberních štěrbin, protože štěrbiny perforují laterální ploténku a coelomová dutina zůstává zachována jen ve ventrální části krku. Kromě toho do coelomové dutiny expandují zvětšující se orgány, které náležejí trávicí soustavě (játra, slinivka břišní), ale i dalším soustavám (plíce, srdce, pohlavní žlázy, ledviny). Navíc při růstu a zvětšování některých orgánů dochází ke změnám jejich topografické pozice, což rovněž zastírá původní jednoduché schéma.

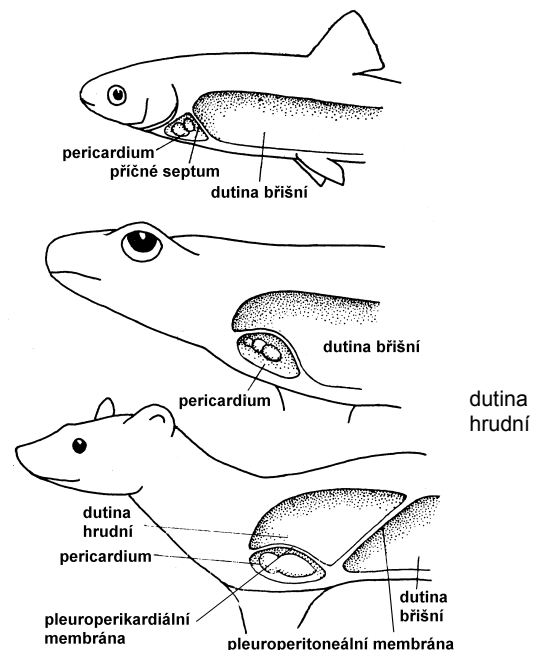
zachována jen ve ventrální části krku. Kromě toho do coelomové dutiny expandují zvětšující se orgány, které náležejí trávicí soustavě (játra, slinivka břišní), ale i dalším soustavám (plíce, srdce, pohlavní žlázy, ledviny). Navíc při růstu a zvětšování některých orgánů dochází ke změnám jejich topografické pozice, což rovněž zastírá původní jednoduché schéma.

Coelomová dutina se druhotně člení na menší oddíly. Anteroventrální část embryonálního coelomu (ventrálně od žaberních štěrbin) je prostor, ve kterém se primárně vyvíjí srdce. V raných embryonálních stádiích všech obratlovců je to pouze část jednolitého coelomu a základ srdce je zde fixován závěsy, které vznikají ze splachnopleury coelomových dutin obou polovin těla; protože je to obdoba mesenterii, nazývají se dorzální a ventrální **mesocardium** (obr. 25 vlevo). Ventrální mesocardium brzy zaniká. Později v embryogenezi se však tato přední část coelomu izoluje od hlavního prostoru coelomu sekundárně vzniklým **příčným septem (septum transversum)**; vzniká tak poměrně malá část coelomové dutiny, která je dorzálně omezena žaberním aparátem, vzadu pak zmíněným septem. Srdce je tak uzavřeno do coelomového váčku, který se zakládá z původní somatopleury, splachnopleury a příčného septa. Růst srdce způsobuje, že k němu stěny této dutiny v dospělém stavu těsně přiléhají; ze somatopleury a příčného septa pak vzniká tenká epitheliální blanka zvaná **osrdečník (pericardium)**, ze splachnopleury srdeční svalstvo zvané **myocardium**. U většiny dospělých obratlovců se dutina perikardu zcela odděluje od zbytku coelomu, u primitivních forem obratlovců (kruhoústí, paryby a primitivní paprskoploutví) se však až do dospělosti zachovává mezi oběma částmi coelomu malý otvor. Protože se příčné septum embryonálně vyvíjí v prostoru mezi základem srdce a jater nepřekvapí, že se zvětšující se játra fixují na zadní povrch tohoto septa. Tento stav se zachovává u dospělých primitivních skupin obratlovců (ale i u některých savců) jako tenký **koronární ligament**.

U suchozemských tetrapodů nastala důležitá změna v uspořádání coelomu, protože zanikly žábry a jako hlavní dýchací orgán vznikly plíce. Kromě toho byl rozsah coelomu ovlivněn také vznikem krční části těla, která coelomovou dutinu neobsahuje. Plíce sice vznikají jako výchlupka hltanové části trávicí trubice (viz dále kap. Dýchací soustava), ale jako objemný orgán byly zatlačeny (spolu se srdcem a dalšími doprovodnými strukturami coelomového původu) do prostornější přední části trupu. Tato část coelomové dutiny se nazývá **dutina hrudní** a v rané embryogenezi je rovněž vystlána splachnopleurou a somatopleurou. Od dutiny perikardu je tato část coelomu oddělena **pleuroperikardiální membránou**. Protože plíce se záhy v embryogenezi stávají párovým orgánem, jsou zatlačeny z krční oblasti do hrudní dutiny, kde získávají svojí definitivní polohu po stranách jícnu. Jícen, jakožto přední část trávicí trubice, je uložen v extracoelomovém prostoru mezi oběma splachnopleurami, v tzv. **mediastinu** (nom. **mediastinum**). Rovněž plíce si při svém růstu



Obr. 27 Vznik a vývoj perikardu a myokardu, dokumentovaný na příčných řezech zárodkem obojživelníka rodu *Triturus*. Podle Molliera, z Balinského (1975).



Obr. 28 Schematické znázornění postupného příčného členění coelomu obratlovců. Podle Grodzinského a kol. (1976).

zachovávají fixační závěsy, které jsou derivátem splanchnopleury a podobně jako mesenteria fixují plíce dorzálně a ventrálně. Tyto závěsy u pokročilejších skupin obratlovců atrofují (zůstávají však v různém stupni vyvinuté na pravé straně, což souvisí s evolucí a embryonálním vývojem vena cava posterior; viz dále kap. Oběhový systém). Plíce jsou však stále uzavřeny v epitheliální blance zvané **poplicnice**, která je derivátem splanchnopleury; vnější stěna této části coelomu se nazývá **pohrudnice**.

dutina  
břišní

U primitivních suchozemských tetrapodů je hrudní a břišní část coelomové dutiny spojena a pohrudnici nelze tudíž přesně odlišit od epitheliální výstelky břišní dutiny, tzv. **pobříšnice**. U plazů (krokodýlů, některých ještěřů a hadů) je coelom po obou stranách těla příčně rozdělen dalším septem zvaným **pleuroperitoneální membrána**, které embryonálně vzniká z příčného septa a postupně se rozšiřuje dorzálním směrem, takže oddělí hrudní část coelomu od břišní části. Tato membrána je u savců doplněna příčně pruhovaným svalem zvaným **bránice (diaphragma)**. Protože příčné septum (a z něj vznikající pleuroperitoneální membrána) se zakládá v rané embryogenezi v prostoru zadního okraje lebky (tedy v prostoru budoucí krční části těla), a protože rovněž plíce se zakládají jako výchlipka z přední části trávicí trubice (hltanu), nepřekvapuje, že bránice je inervována z krční části míchy (n. phrenicus), přestože je v dospělosti posunuta dozadu. Poněkud odlišný je však vývoj přepážek v coelomové dutině u ptáků, které vznikají nejen v důsledku zakládání a růstu plic, ale i diferenciací jednotlivých plicních vaků.

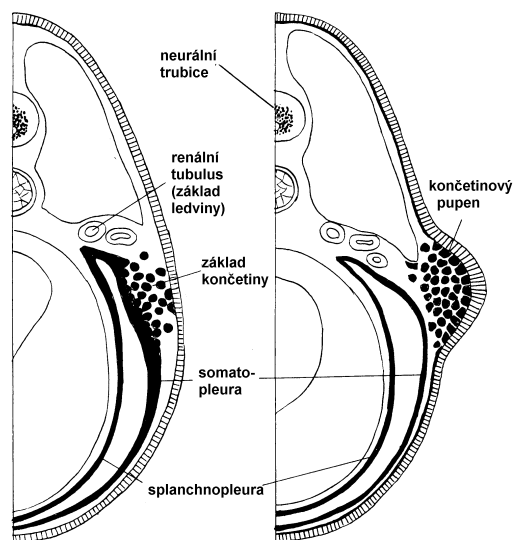
Avšak bez ohledu na to, zda jsou přepážky mezi jednotlivými částmi coelomu vyvinuty, přechází epitheliální výstelka coelomu na všechny vnitřní orgány. Z embryonálních mesenterii se vytvářejí závěsy těchto orgánů. O závěsech srdce a plic byla již zmínka. Dorzální mesenterium trávicí trubice je důležitou strukturou, která slouží nejen k fixaci, ale i k vedení cév a nervů k jejím jednotlivým částem. U savců je z hlediska fixace důležitá ta část dorzálního mesenteria, která nese žaludek; nazývá se **omentum majus**. V místech, kde se z trávicí trubice vychlípují trávicí žlázy (játra, slinivka břišní) jsou tyto orgány samozřejmě rovněž umístěny extra-peritoneálně, ve ventrálním mesenteriu, přičemž závěs mezi žaludkem a játry (dorzální závěs jater) se nazývá **omentum minus** a ventrální závěs jater **ligamentum falciforme**. Bylo již řečeno, že embryonální ventrální mesenterium se v dospělosti redukuje (zmíněná omenta a ligamentum falciforme jsou výjimkou), ale i dorzální mesenterium může u některých obratlovců částečně zaniknout (alespoň v některých úsecích, jako je tomu např. u obojživelníků). Trávicí trubice u dospělých čelistnaticů neprobíhá přímo středem těla, ale vychyluje se z této středové pozice v důsledku expanze různých orgánů do tělní dutiny. Dochází tak k celkové torzi, kdy žaludek včetně mesenterii se posunuje do levé coelomové dutiny. Tato skutečnost, spolu s tím, že trávicí trubice je zprohýbána způsobuje, že část pravého coelomu, přiléhající k žaludku, vytváří vakovitý záhyb zvaný **bursa omentalis**, který může být u různých skupin obratlovců v různé míře uzavřen (u nižších obratlovců je široce otevřený a nemá ještě podobu vaku).

Do coelomové dutiny prominují však i orgány, které se embryonálně zakládají mimo mediální rovinu a nejsou tudíž zavěšeny v dorzálním a ventrálním mesenteriu. Jsou to pohlavní žlázy, které jsou zavěšeny na speciálních mesenteriiích zvaných **mesorchium** (v případě samčí pohlavní žlázy) a **mesovarium** (v případě samičí). Na jiných mesenteriiích podobného charakteru (zvaných **mesosalpinx**, **mesotubarium**) jsou zavěšeny ledviny, přestože vznikají v úzké souvislosti (zvláště u samců) s pohlavními žlázami (viz kap. Močopohlavní soustava obratlovců).

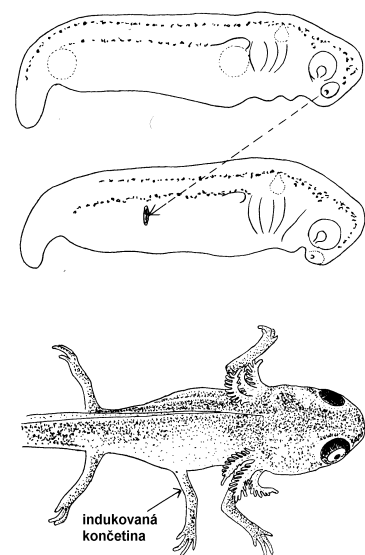
zakládání  
párových  
končetin

Z mesodermu se zakládají také párové končetiny, přestože jsou na povrchu kryty derivátem ektodermu (epidermis). Hlavní část se zakládá z vnějšího svrchního okraje laterální ploténky, která v těchto místech poněkud zesiluje. Z tohoto zesílení se začnou uvolňovat buňky, které ztrácejí kontakt s původním epithelem a začnou se přetvářet ve shluk mesenchymálních buněk. Ten se pevně napojí na vnitřní povrch epidermálního epithelu a vzniká tak **končetinový pupen**. U obojživelníků je tento proces lokalizován do míst budoucích párových končetin, ale u obratlovců s ploutvemi se tyto končetinové základy tvoří v rozsáhlejších úsecích, a u amniot se

zakládají podél celé délky těla v podobě horizontální lišty (**Wolffova lišta**). V pozdějších fázích vývoje tato lišta v místech budoucích párových končetin expanduje, v ostatních částech zaniká. Nicméně laterální ploténka si u všech obratlovců zachovává potenciální schopnost vytvářet končetiny, což bylo dokázáno umělou indukcí vzniku končetin vymezených do prostoru mezi předním a zadním párem normálně vznikajících končetin (obr. 31). Stojí za zmínku, že končetinové pupeny se diferencují dříve u předního páru, později u zadního páru; tato sekvence je obvyklá u mnoha dalších struktur mesodermálního původu a souvisí s postupnou diferenciací somitů v raných embryonálních fázích. V dalších fázích se končetinový základ přetváří do podoby končetiny: nejdříve se poněkud zploští a na konci rozšíří do plochy, jejíž vnější okraj je zprvu zaoblený, později pentagonální, protože z tohoto základu začínají prominovat základy prstů. V prostoru mezi základy prstů začne probíhat rozsáhlá apoptóza (naprogramovaná buněčná smrt), jejíž výsledkem jsou volné prsty. U amniot se všechny prsty vyvíjejí současně, u obojživelníků (a zejména u ocasatých) se první dva vyvíjejí dříve a po nich následují postupně 3., 4. a 5. prst. Na končetině v tomto vývojovém stadiu je strana budoucích flexorů (svalů ohýbajících končetinu) obrácena ventrálním směrem, strana budoucích extensorů (svalů napřimujících končetinu) dorzálním směrem. Poté se však celý končetinový základ otočí podél své podélné osy, takže flexorová strana směřuje dozadu. Preaxiální část končetiny (tedy přední část končetiny, bráno od podélné osy končetinového základu) se otočí ventrálním směrem.

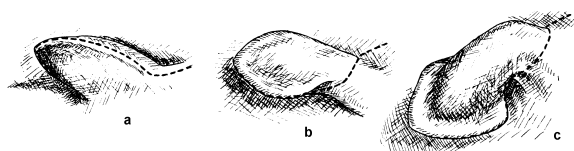


Obr. 29 Schematické znázornění vzniku končetinového pupenu u zárodka obojživelníka. Podle Balinského (1975).



Obr. 31 Indukce vzniku nadpočetných končetin v důsledku implantace cizorodých částí těla do oblasti dorzální části laterální ploténky. Podle Balinského (1975).

Obr. 30 (vpravo) Vývoj zadní končetiny (nohy) u zárodka kuřete. Části končetiny zanikající nekrotózou jsou tečkovány. Podle Saundersona a Fallona (1967). ⇒



Obr. 32 Rotace základu přední končetiny ještěrky. Podle Brause, z Hertwiga (1906).

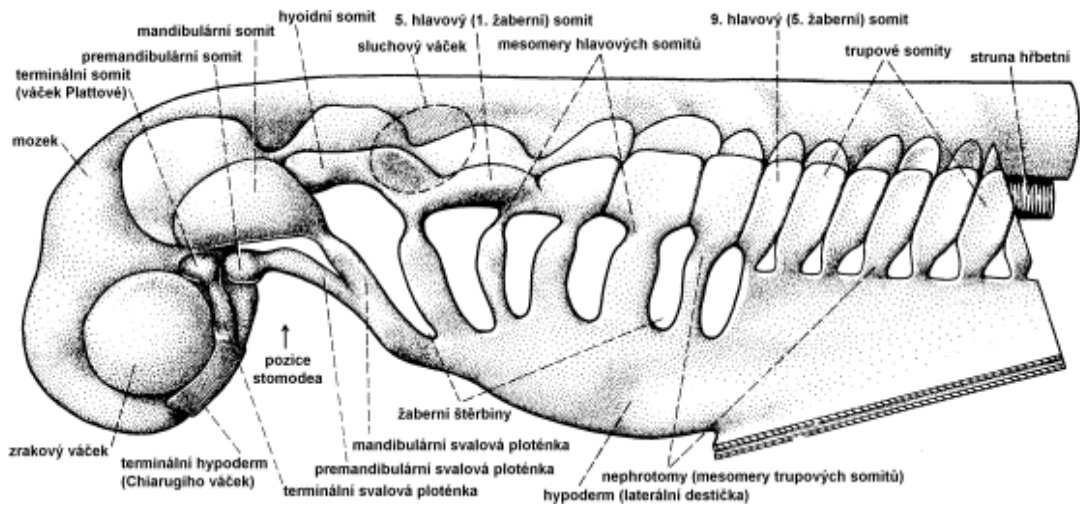


V poslední fázi vývoje se končetinové primordium rozčlení dvěma klouby (loketním a kolenním, resp. karpálním a tarsálním) na tři úseky: proximální **stylopodium** (kosterní výztuhou je zde humerus nebo femur), střední **zeugopodium** (ulna a radius, resp. tibia a fibula), a distální **autopodium** (distální částí kostry končetiny). Svaly končetin vznikají v končetinovém základu současně se skeletem (viz kap. Svalová soustava).

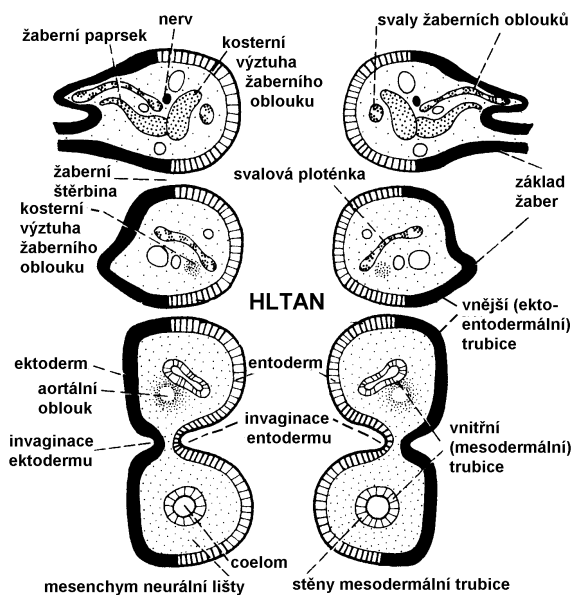


hlavový  
mesoderm

Na hlavě obratlovců mesoderm zasahuje až k úrovni, která je u dospělých jedinců vyznačena pozicí křížení zrakových drah (chiasma opticum; viz kap. Nervová soustava) nebo méně přesně výstupem zrakových nervů z lebky. Tato část těla je však porušena řadou žaberních štěrbin, které se prolamují v laterálních stěnách hltanu (pharyngotremie) a ve všech vrstvách, které leží nad nimi. Nicméně i zde se zachovává základní schema členění mesodermu z trupové části, tzn. dorzální části jsou navzájem kompletně oddělené septy a představují tedy **hlavové somity**, ventrální části (odpovídající hypodermu, resp. laterální ploténce) jsou jednoduté, ale vybíhají dorzálně ve výběžky, které oddělují jednotlivé žaberní štěrbin. Protože z těchto výběžků (které se při pohledu na embryo ze strany jeví jako vertikální proužky příp. ploténky) vznikají převážně svaly žaberních oblouků (tedy přepážek mezi jednotlivými žaberními štěrbinami), nazývají se obecně **svalové ploténky**. Ve skutečnosti to jsou ale trubice, jejichž



Obr. 33 Schema uspořádání mesodermu v hlavové části embrya žraloka (*Squalus*) při pohledu z levé strany. Stadium všech založených žaberních štěrbin. K neurální trubici (a ke struně hřbetní) se přimykají sklerotomy, vykazující rovněž somitickou segmentaci. Podle Jarvika (1980).



Obr. 34 Schema znázorňující horizontální řez vznikajícími žaberními oblouky (odpředu dozadu, na obrázku odshora dolů) včetně struktur, které jsou v nich uloženy. Podle Jarvika (1980).

kají zčásti svaly ovládající žaberní oblouky, aortální oblouky (obojí jako deriváty hlavového

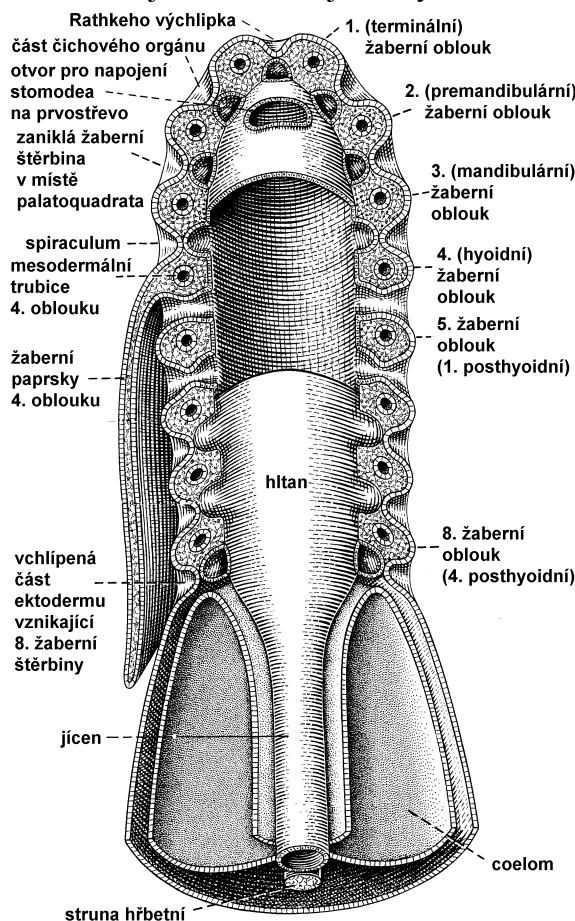
dutiny představují výběžky coelomu (obr. 34, 35). Později se však stěny těchto coelomových dutin přimykají k sobě a dutiny zanikají. Na dorzální straně svalových plotének (tedy na jejich přechodu v jednotlivé somity) jsou svalové ploténky poněkud zúženy. Tyto části odpovídají nephrotomům (resp. mesomerám) trupových somitů a mají tedy možnost produkovat nephrony (základní stavební jednotky vylučovací soustavy; viz kap. Močopohlavní soustava obratlovců). Protože svalové ploténky (z předchozího je patrné, že to jsou spíše duté sloupky) jsou tvořeny mesodermem, přiléhá k nim na povrchu těla ektoderm, směrem dovnitř entoderm trávicí trubice. Ve stěnách žaberních štěrbin se ektoderm a entoderm stýkají, čímž se vytváří druhá, vnější trubice, která mesodermální trubici obklopuje. Celá přepážka mezi žaberními štěrbinami je tedy tvořena dvěma soustřednými trubicemi. V prostoru mezi oběma trubicemi vznikají zčásti svaly ovládající žaberní oblouky, aortální oblouky (obojí jako deriváty hlavového



mesodermu), a migrují tudy rovněž buňky neurální lišty (viz dále), ze kterých vznikají jednotlivé elementy kosterní výztuhy žaberních oblouků.

Největší somit je nazýván **čelistní (mandibulární)**, protože z něj vzniká čelistní

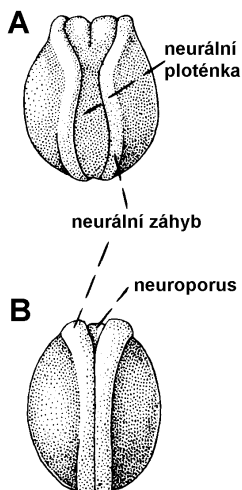
uspořádání  
hlavového  
mesodermu



Obr. 35 Schematizovaný ventrální pohled na hlavovou část embrya obratlovce (ventrální polovina žaberních oblouků, část hitanu a ventrální část trupového mesodermu odpreparována). Na jazylkovém (hyoidním) oblouku levé strany ponechány žaberní paprsky. Podle Bjerringa (1977).

svalstvo. K místu, kde na jeho bázi navazuje mandibulární svalová ploténka směřuje vchlípená část ektodermu, zvaná stomodeum (základ dutiny ústní; viz kap. Trávicí soustava). Za tímto somitem následuje šest dalších (**postmandibulárních**), které se podílejí na vymezení žaberních štěrbin. Všechny k nim příslušné svalové ploténky jsou navzájem ventrálně spojeny souvislým pruhem, který sem vybíhá z laterální ploténky. V premandibulární oblasti je mesoderm redukován v důsledku invaginace stomodea a expanze přední části mozku. **Premandibulární** somit a k němu náležející svalová ploténka se proto zachovává jen u primitivních vodních čelistnatců. I zde je svalová ploténka ventrálně napojena na laterální ploténku a v celém oblouku se nachází skeletogenní materiál neurální lišty. **Terminální** somit se zachovává pouze jako tzv. váček Plattové (obr. 33), který pokračuje ventrálně pod přední konec prvostřevo, kde se rozšiřuje do plochého útvaru, navazujícího na podobný útvar druhé strany hlavy. Tento ventrální plochý útvar je dočasně dutý (je to izolovaná část coelomu) a označuje se v této fázi svého vývoje jako tzv. Chiarugiho váček. Tyto komponenty terminálního oblouku jsou rovněž doprovázeny migrujícími buňkami neurální lišty. Protože stomodeum ústí do prvostřevo subterminálně, poněkud z ventrální strany (v důsledku ventrálního zahnutí přední části mozku, tzv. hlavové flexe), je terminální oblouk odsunut před stomodeum (a tedy před ústní otvor) k bázi čichové oblasti.

Modifikace žaberních oblouků v souvislosti s jejich přeměnou v části lebky a vznik obratlů bude popsána v kapitole o opěrných soustavách. Totéž platí o urogenitální soustavě obratlovců.



Vrátíme-li se nyní zpět do raných fází embryogeneze, ve kterých se začíná diferencovat mesoderm a zakládají se hlavní orgánové soustavy bezlebečných (tedy k pozdní gastrule) vidíme, že u kopinatce se na dorzální straně embrya začíná zřetelně diferencovat protáhlý pruh ektodermu, který se zanořuje pod úroveň okolního povrchu zárodku, z něhož se bude vyvíjet epidermis. Tento pruh se nazývá **neurální ploténka**. Neurální ploténka je po stranách lemována okraji epidermálního epithelu (obr. 19), který posléze ploténku překryje. Ploténka se pod povrchem svine do podoby trubice (označované jako **neurální trubice**), z níž u dospělého živočicha vznikne mícha. Proces formování neurální trubice se označuje jako **neurulace** a embryonální stadium, během něhož se zakládá neurální ploténka se nazývá

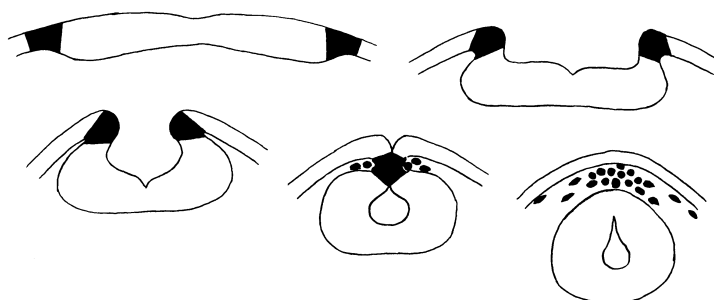
neurula  
kopinatce

Obr. 36 Neurula čolka při pohledu z dorzální strany. Hlavový konec směřuje nahoru. Podle Glaesnera (1925).

**neurula.** Neurální trubice zůstává na svém předním konci spojena s vnějším prostředím drobným otvorem zvaným **neuroporus**. Neurální ploténka nedosahuje až na zadní konec těla. Její zadní okraj zasahuje k dorzálnímu okraji blastoporu, který je mírně pootočený dorzálním směrem, takže ventrální okraj blastoporu poněkud prominuje. Epidermis z této ventrální strany přerůstá přes blastoporus (čímž jej izoluje od přímého spojení s vnějším prostředím) a expanduje směrem dopředu po povrchu neurální ploténky (svinující se mezitím do trubice). Protože přední i zadní konec neurální trubice jsou původně otevřené, napojuje se blastoporus na zadní konec neurální trubice **neurenterickým kanálkem** (obr. 21b, c); přední konec (neuroporus) se uzavírá až později, když epidermis dospěje až k hlavové části embrya. Neurenterický kanálek se poté rovněž uzavírá a tím se archenteron (z něhož se mezitím odškrtla chorda, takže se nyní označuje jako střevo) definitivně izoluje od míchy. V tomto stadiu se kopinatce již v zásadě shoduje s odpovídajícím embryonálním stadiem obratlovce.

neurula  
obratlovce

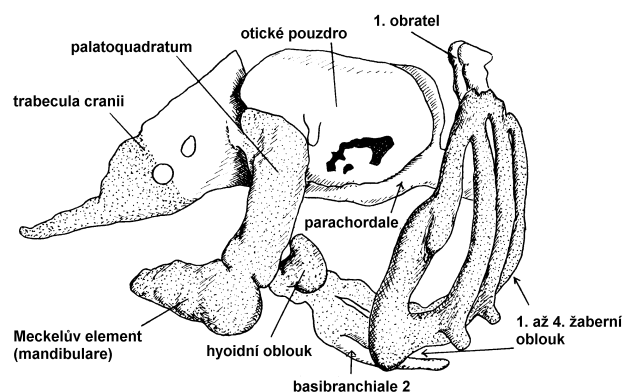
Raná neurula obratlovců se od bezlebečných v některých znacích liší. Především se neurální ploténka zakládá až po uzavření blastoporu, takže u obratlovců není (s některými výjimkami, např. rané stadium obojživelníka *Xenopus*) prvostřevo spojeno s neurální trubicí. Na dorzální straně embrya se diferencuje podélný pruh ektodermu (neurální ploténka, neuroektoderm) podobně jako u kopinatce, ale protože je výrazně zesílený, lze jej morfologicky odlišit již ve stadiu, kdy je ještě umístěn na povrchu těla. Teprve později klesá pod úroveň okolního ektodermu a okraje ektodermu nad ním po stranách vytvářejí podélné záhyby. Tyto záhyby rostou proti sobě, až se dostanou do vzájemného kontaktu a rýhu překryjí. Avšak i okraje neurální destičky rostou podobným způsobem proti sobě, čímž vzniká neurální trubice. Centrální dutina této trubice zůstává zachována (nejširší je vpředu, kde vznikne mozek, nejúžší je vzadu).



Obr. 37 Vznik neurální trubice z neurální ploténky u obojživelníků. Buňky neurální lišty jsou znázorněny černě. Podle Balinského (1975).

Poté, co se neurální trubice kompletně uzavře a co se nad ní uzavřou i obě epidermální řasy, se v prostoru mezi neurální trubicí a povrchovým ektodermálním epitelem nachází určité množství volných buněk, které mají původ v okrajích neurální ploténky, později v hraně uzavírajícího se neurálního záhybu. Tato buněčná masa se nazývá **neurální lišta**. Zprvu je to mediálně uložený a do stran nepravidelně vybiňující horizontální pruh, později se rozdělí na

neurální  
lišta



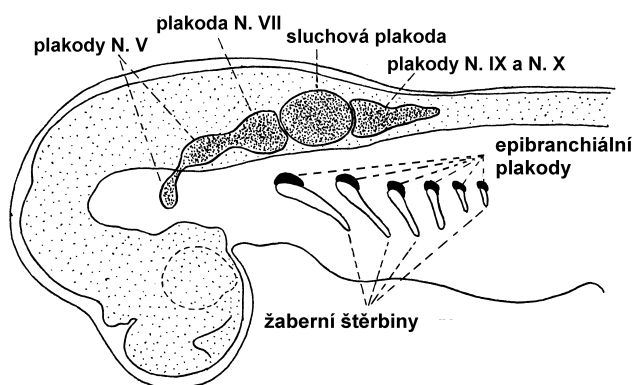
Obr. 38 Lebka larvy ocatého obojživelníka, s vyznačením částí, které vznikají z neurální lišty (tečkované) a z mesodermu (bíle). Podle Stona (1926).

levou a pravou část. Poté začnou buňky neurální lišty migrovat ventrálním směrem, přičemž vytvářejí dobře rozlišitelné proudy vyhýbající se orgánům, které jim stojí v cestě (základy smyslových orgánů, žaberní váčky). Tyto proudy jsou zvláště mohutné v hlavové oblasti, zatímco v trupové části embrya jsou méně vyvinuté. Některé z těchto proudů vrůstají do prostoru mezi epidermis a mesoderm, jiné pronikají do prostoru mezi neurální trubicí a mediální částí somitů (sklerotom) ventrálním směrem až na úroveň dorzální aorty a dále až na ventrální stranu těla. Avšak pouze část jich dospěje do této oblasti, značná

část jich zůstane podél této migrační cesty. Protože velký počet těchto buněk se přetváří v chromatofory, lze jejich migraci poměrně dobře sledovat podle pigmentových stop (proto u ryb a

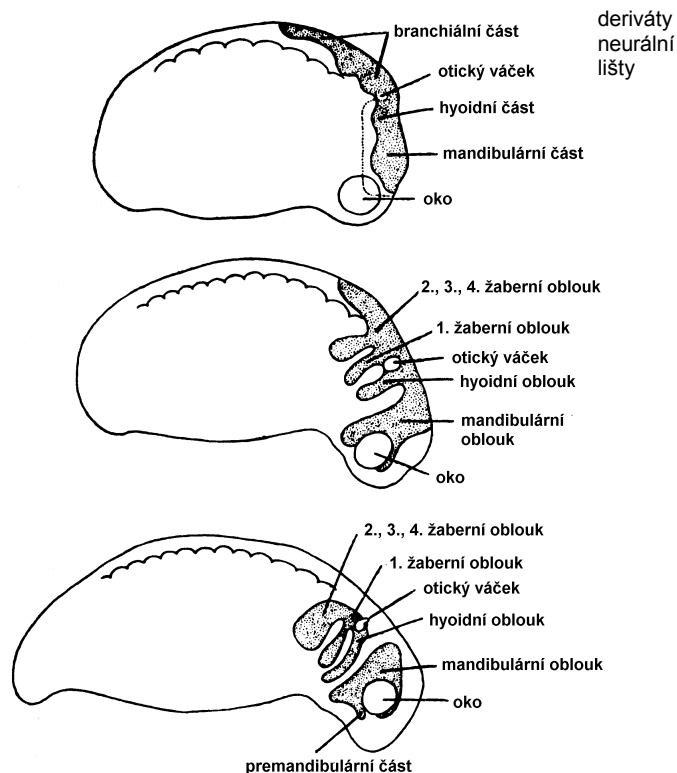
obojživelníků lze nalézt např. pigmentované peritoneum). Kromě pigmentových buněk se však buňky neurální lišty v přední části embrya (ve sloupcích mesodermu oddělujících vznikající žaberní štěrby) přetvářejí ve vazivové buňky primordia budoucího viscerálního endoskeletu lebky (tedy skeletu žaberních oblouků; viz kap. Opěrná a pohybová soustava). Proud buněk původem z neurální lišty těsně za okem dává vznik palatoquadratu a v distální části mandibulare, další proud se přetváří v hyoidní oblouk, atd. Je pozoruhodné, že tímto způsobem (tedy jako derivát neurální lišty) vznikají i lebeční trabekuly (trabeculae cranii; viz pasáž o lebce v kap. Opěrná a pohybová soustava), které tedy patří k viscerálnímu skeletu. Stejně tak stojí za zmínku, že určité elementy viscerálního skeletu (basibranchialia) jsou výjimkou; v rané embryogenezi se totiž zakládají jako basibranchiální svaly (viz kap. Svalová soustava), které jsou později nahrazeny chrupavkou. Neurální lišta se také podílí na vzniku embryonálních základů zubů (zubních papil) a alespoň částečně i na vzniku periferní nervové soustavy, autonomního systému, a v menší míře i některých dalších struktur. Buňky neurální lišty jsou jen částečně predeterminovány k určité (skeletogenní či jiné) vývojové funkci. Z valné části (nikoliv však zcela) je tato jejich funkce indukována okolním prostředím (např. předním úsekem trávicí trubice).

Z ektodermu vzniká ve fázi neuruly kromě neurální trubice a neurální lišty samozřejmě i epidermis, vnější pokravná vrstva těla (viz kap. Pokryv těla a opěrná soustava). Z ektodermální epidermis se však vyvíjejí další struktury, nejen např. jednobuněčné a vícebuněčné kožní žlázy, ale i zvláštní destičkovitá zesílení epithelu, tzv. **plakody**. Tímto způsobem se zakládají ganglia

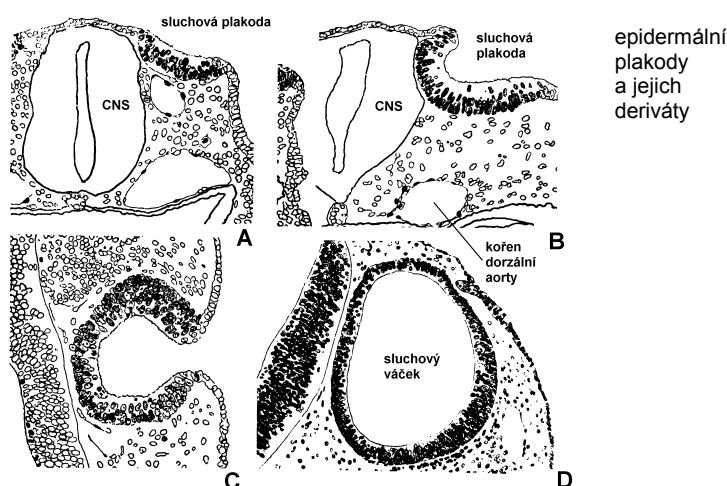


Obr. 40 Zjednodušené znázornění polohy dorzolaterálních a epibranchiálních plakod u embrya primitivního vodního obratlovce. Podle Balinského (1975).

hlavových nervů (proto se označují též jako neuroplakody), oční čočky, vpředu na hlavě čichové váčky, v zadním úseku hlavové části sluchové váčky. Části epidermis přiléhající ke sluchovým váčkům rovněž zesilují a z těchto plakod se vytvářejí orgány postranní čáry. U vodních



Obr. 41 Čtyři stadia vývoje vnitřního ucha ze sluchové plakody, dokumentovaná na lidském zárodku. Podle Streetera (1942, 1945).



Obr. 39 Migrace buněk neurální lišty s vyznačením struktur, které z nich vzniknou. Podle Stonea (1926).

obratlovců (včetně larev obojživelníků a dokonce také u dospělých obojživelníků permanentně žijících ve vodě – např. *Xenopus*) jsou tyto orgány uspořádané v liniích na povrchu dermálních kostí lebky, na postkranální části těla běží v podobě jediné linie na bocích až k ocasní ploutvi. Všechny orgány tohoto laterálního sensorického systému mají bez ohledu na svoji definitivní pozici (např. na kořeni ocasu) embryonální původ z neuroplakod přiléhajících ke sluchové plakodě (plakodě sluchového váčku) a od té pak migrují do míst svého definitivního umístění.

druhotný  
ústní otvor

U většiny druhoústých se blastoporus uzavírá a střevo se na tomto konci prolamuje navenek novým otvorem, který začne fungovat jako anus. U některých ocasatých obojživelníků se však anus vyvíjí přímo z blastoporu. Na protilehlém konci prvostřeva (avšak u obratlovců subterminálně, na jeho ventrální straně; viz obr. 33a, 35) se prolamuje jiný otvor, kterým je přijímána potrava a proto se všeobecně nazývá ústní (proto druhoústí, Deuterostomia). Toto označení je však nepřesné, protože u řady živočichů jde o prolomení přepážky mezi předním koncem prvostřeva a proti němu se vchlipující části ektodermu, z něhož vzniká stomodeum. Jedná se tedy o vznik spojení mezi prvostřevem a stomodeem. Vlastní ústní otvor je vyústění stomodea (u obratlovců vyústění dutiny ústní; viz str. 108-109) na povrch těla. Vznik ústního otvoru prořazením přepážky mezi stomodeem a prvostřevem (**oropharyngeální membrána**) je dáván do souvislosti se vznikem hlavy (kumulace neurální hmoty do podoby mozku, vznik smyslových orgánů souvisejících s orientací a pohybem) v důsledku jednosměrného aktivního pohybu.

zárodečné  
obaly

Až doposud jsme se zmiňovali o struktuře vlastního zárodku, případně o jeho vztahu ke žloutkovému vaku, tedy k té části vyvíjejícího se vajíčka, která poskytuje rostoucímu a diferencujícímu se zárodku výživu. Vyvíjející se embryo a žloutkový vak jsou však v suchozemském prostředí náchylné k vysychání a proto jsou až do určitého stadia vývoje, kdy ochrannou funkci zárodku je schopna převzít povrchová vrstva jeho těla, na povrchu kryty obaly. Zárodečné obaly jsou extraembryonální struktury, tedy takové části vajíčka, které se strukturálně nepodílejí na vzniku žádné části těla dospělého organismu. Tyto obaly však nemohou zárodek izolovat od ostatního prostředí hermeticky, nýbrž musí umožňovat především výměnu plynů a v různé míře i dalších látek účastnících se jeho metabolismu.

Protože zárodečné obaly vznikají primárně jako ochrana před vyschnutím je logické, že u vodních živočichů se nevyvíjejí, nebo se vyvíjejí v souvislosti s jinou než ochrannou funkcí (např. hydrostatická funkce vnějších rosolovitých obalů vajíček žab, které však zároveň slouží jako zdroj živin). Ochranu embrya před vyschnutím zajišťuje okolní vodní prostředí a zárodek se

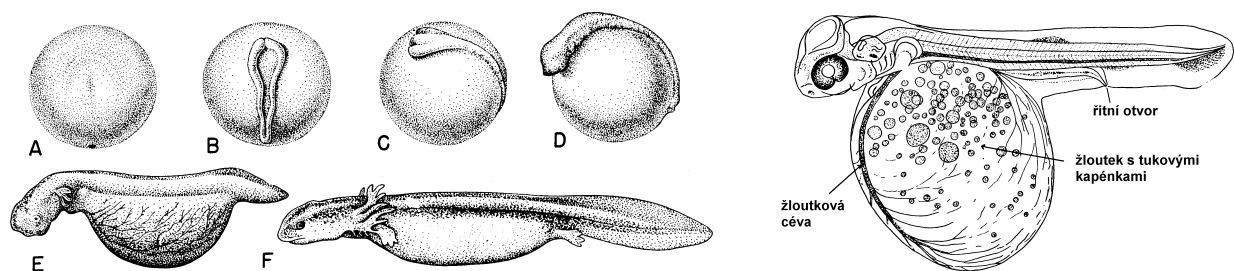
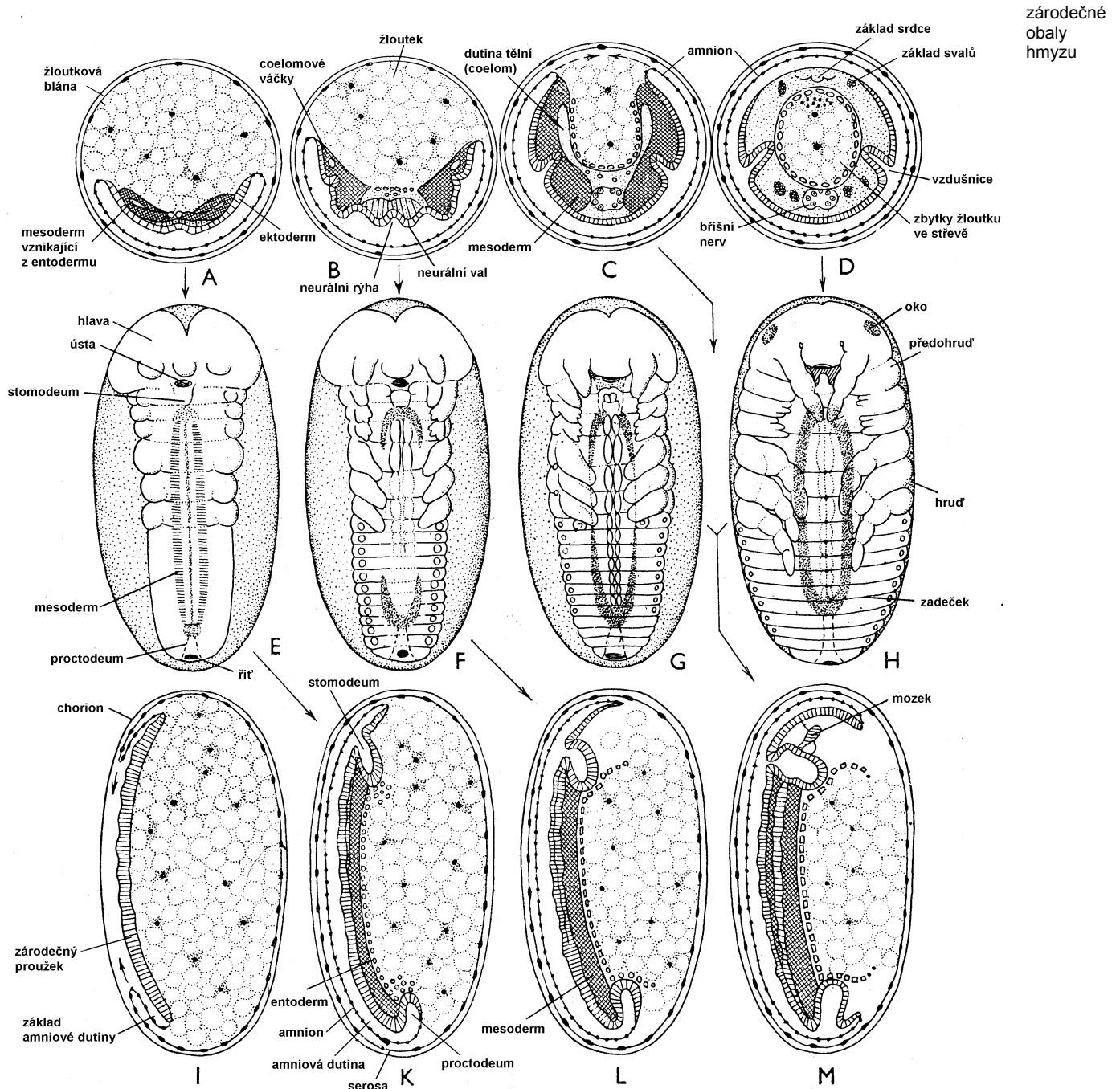


Fig. 42 Vlevo vývoj zárodka ocasatého obojživelníka (*Necturus*) ze stadia pokročilé gastruly (A; pohled z dorzální strany, kranální konec nahore), přes stadium poklesávající neurální ploténky (B), uzavřené neurální trubice (C; pohled z levé strany, kranální konec vlevo), a postupně se vyvíjejícího embrya na povrchu žloutkového vaku (D-F). Vpravo embryo pstruha. Podle Romera a Parsonse (1977) a Balinského (1975).

vyvíjí v podobě larvální blastuly a gastruly podle obecného schematu uvedeného výše (např. ostnokožci; u kopinatce je toto schema doplněné o neurulu), nebo (zvláště v případech zárodků vyvíjejících se z polylecitálních telolecitálních vajíček) přímo na povrchu žloutkového vaku. Bylo již řečeno v souvislosti se způsobem rýhování telolecitálních vajíček (str. 10), že žloutková část se nerýhuje a zárodek se diferencuje dělením buněk při animálním pólu vajíčka. V dalším vývoji se uvnitř tenké vrstvy cytoplasmu na povrchu žloutku dělí pouze jádra, avšak toto dělení není doprovázeno odpovídajícím dělením cytoplasmu. Vzniká tím tenká vrstvička soubuní

(syncytia) nazývaná **periblast**. Periblast (oddělující embryo od masy žloutku) a v něm uzavřený žloutek se nazývají žloutkový vak. Zárodek se vyvíjí přímo na jeho povrchu (obr. 42). S postupným růstem a diferenciací zárodka (doprovázené vznikem základů tělních orgánů) se mezi žloutkovým vakem a tělem zárodka vytváří tenká žloutková stopka (jako výběžek žloutkového vaku; nemusí však být vždy vytvořena, viz obr. 42E), kterou procházejí **žloutkové cévy (venae vitellinae, resp. venae omphalomesentericae)**. Tyto cévy jsou přímo napojeny na cévní systém embrya. Žloutkový vak se zmenšuje úměrně s tím, jak jsou živiny spotřebovávány. Líhnutí ("rozplavání plůdku") nastává v době, kdy se proráží druhotný ústní otvor a larva díky tomu začne přijímat potravu z vnějšího prostředí. Žloutkový vak poté zcela zaniká jako postupně se zmenšující výduť na ventrálním povrchu těla larvy.



Obr. 43 Vývoj zárodka hmyzu a tvorba zárodečných obalů dokumentované na příčných řezech vajíčkem (horní řada), při pohledu na vajíčko z ventrální strany (střední řada, hlavový konec směrem nahoru) a na mediálním řezu (dolní řada, hlavový konec směrem nahoru). Šipky spojují přibližně stejná stadia vývoje. Je patrné, že žloutek je během vývoje uzavřen ve střevě zárodka. Ze Šmidta (1960).

U živočichů kladoucích vajíčka mimo vodní prostředí jsou však ochranné vrstvy zárodku nezbytné. Například u hmyzu, kde po řadě rýhovacích dělení vzniká periblastula (viz str. 11), probíhá gastrulace tak, že se na jedné straně periblastuly začne diferencovat políčko sloupkovitých buněk prominujících do centrálního žlutku. Tyto buňky se označují jako zárodečný proužek a jsou základem embrya. Uprostřed proužku se začne pruh buněk vchlipovat pod povrchový blastoderm (vrstva povrchových buněk periblastuly) a rozrůstat se pod zárodečným proužkem; vzniká tak entoderm. Zbylá část proužku, která zůstala na povrchu entodermální vrstvičku překryje a tím se vytváří ektoderm. Oba takto vzniklé zárodečné listy mají stále podobu proužků. Střední část entodermu se diferencuje po stranách na symetrické proužky mesodermu (obr. 43B). Přední a zadní část entodermu expanduje do plochy, obrůstá žlutkovou masu, a vytváří tak entodermální část střeva. Při tomto procesu se začnou vytvářet v amorfní žlutkové mase coelomové dutinky vystlané vrstvou mesodermálních buněk. Zárodečné obaly se začnou tvořit z kruhové ektodermální řasy, která obklopuje zanořující se zárodečný proužek. Okraje řasy spolu srostou a zárodek je tedy zakryt dvěma obaly: vnitřní se nazývá **amnion**, vnější **serosa**. Amnion je přímé pokračování původního blastodermu. Mezi ním a zárodkem je **amniová dutina** vyplněná **amniovou tekutinou**. Amnion a serosa mohou k sobě těsně přiléhat nebo mezi ně může pronikat různě silná vrstva žlutku. U jiných suchozemských bezobratlých se však tyto obaly netvoří a jako ochrana se vytváří různé typy **kutikulárních blan** (např. stonožky, korýši, pavoukovci).

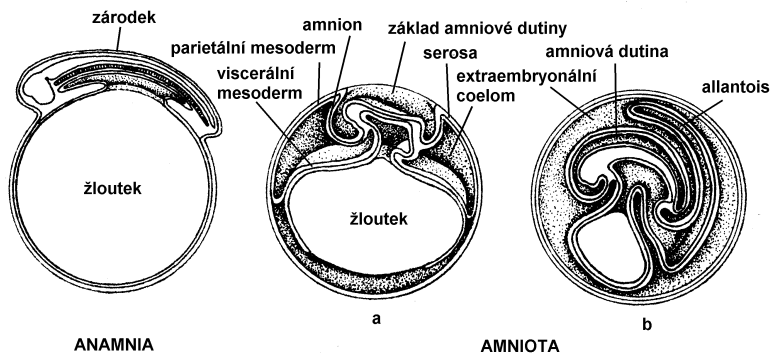
U obratlovců shrnovaných pod název Amniota vznikají extraembryonální obaly částečně z obalů vajíčka (viz str. 8), které se vytvářejí po jeho oplodnění sekrecí stěn vejcovodů na povrchu vyvíjejícího se zárodka a žlutkového vaku. Kromě toho se však vytvářejí vlastní zárodečné obaly, a to způsobem velmi podobným jako u hmyzu. Zpočátku se – stejně jako u vodních obratlovců – vytváří mezi embryem a žlutkovým vakem tenká blanka označovaná jako periblast. Z ventrální stěny zárodka prorůstají do žlutkového vaku žlutkové cévy. Okolo

celého žlutkového vaku pak expanduje mesoderm, přičemž se člení na dvě vrstvy: vnitřní, směrem k žlutkovému vaku (**viscerální mesoderm**) a vnější, směřující ke stěně vajíčka (**parietální mesoderm**). Obě vrstvy mezi sebou uzavírají dutinu, která je výběžkem tělního coelomu. Protože tento coelom vybíhá daleko od vlastního embrya, nazývá se **extraembryonální coelom**. Vyvíjející se zárodek se zanořuje do nitra vajíčka, přičemž je

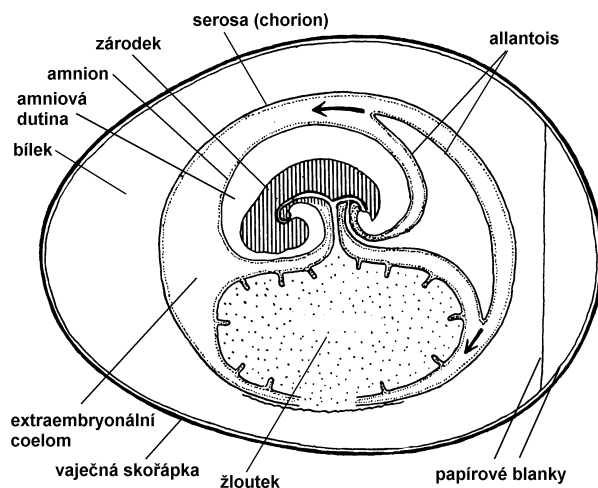
přerůstán okrajovou řasou parietálního mesodermu, jejíž protilehlé okraje se posléze spojí. Vzniká tak dutina (**amniová dutina**), která je dorzálně překryta dvouvrstevnou stěnou: vnitřní vrstva se nazývá **amnion**, vnější vrstva **serosa (chorion)**. Amniová dutina je vyplněna **amniovou tekutinou**, takže zárodek se stále vyvíjí v ochranném prostředí kapaliny.

Obr. 45 Pokročilé stadium vývoje ptačího vejce. Šipkami je znázorněn směr prorůstání allantois do extra-embryonálního coelomu. Podle Balinského (1975).

vajíčko  
amniot



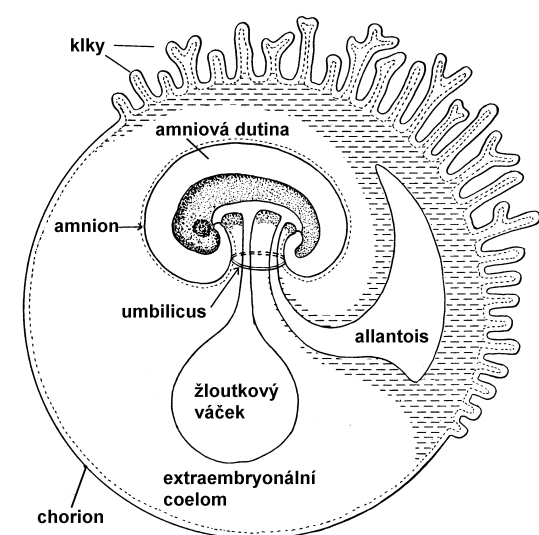
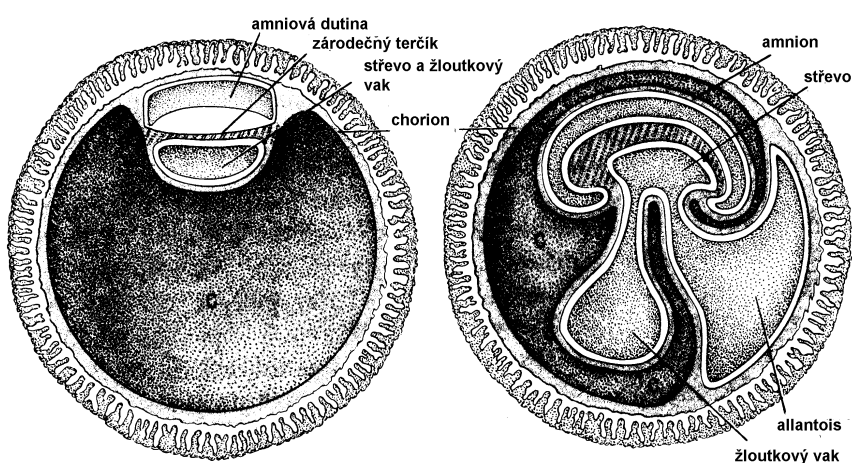
Obr. 44 Porovnání vajíčka vodních obratlovců a vajíčka primitivních amniot (plazi, ptáci). U amniot je vlevo (a) rané embryonální stadium, vpravo (b) stadium pokročilého zárodka. Podle Romera (1970).



V tomto uzavřeném celku však vzniká problém s odvodem produktů metabolismu. Exkreční funkci plní vychlipka zadní části prvostřeva, malý váček zvaný **allantois**, ve kterém se jako odpadní produkt metabolismu hromadí v podobě nerozpustných krystalů kyselina močová. Allantois je tedy – zjednodušeně řečeno – embryonální močový měchýř. Je logické, že se během vývoje zárodka zvětšuje úměrně se zvyšujícím se množstvím metabolického odpadu a expanduje do extraembryonálního coelomu. Protože se však zároveň žloutkový vak zmenšuje, dochází k prostorové kompenzaci. Postupně allantois expanduje po značné části povrchu žloutkového vaku, takže tvoří další, i když neúplně uzavřený embryonální obal, navíc tvořený dvěma vrstvami. Vnější vrstva postupně získává funkci dýchacího orgánu, protože jí prorůstá pletěň krevních kapilár původem z dorzální aorty (viz dále kap. Oběhová soustava). Přes tuto vrstvu dochází k příjmu kyslíku a výdeji kysličníku uhličitého.

U většiny savců probíhá celý embryonální vývoj v těle samice, takže se zárodečné obaly zdají být zbytečné. Protože však savci vznikli z plazů je pochopitelné, že základní stavba jejich vajíčka včetně vaječných obalů je stejná, v jednotlivých proporcích se však jejich vajíčko od

vývoj  
vajíčka  
savců



Obr. 46 Embryo placentálního savce uzavřené v zárodečných obalech. Podle Balinského (1975).

plaziho liší. U vejco-rodyých se vajíčko ještě vyvíjí mimo tělo samice, obsahuje značné množství žloutku a jeho vývoj je v podstatě stejný jako u plazů. U vačnatců je vyvíjející se embryo již vyživováno matkou a proto i když se žloutkový vak rudimentárně zakládá, není nikdy využit. Podobná situace je též u pokročilých savců (Placentalia).

Záhy poté, co se oplozené vajíčko dostane do uteru, dochází k jeho implantaci ke stěně uteru a k zanoření vajíčka do jeho epithelu, odkud získává vyvíjející se zárodek výživu difúzí z kapilární krve mateřského organismu. Toto funkční a topografické spojení se nazývá **placentace**. Zárodek se zanořuje pod povrch vajíčka buď způsobem, který se vyskytuje u plazů a ptáků, nebo tak, že se ještě před gastrulací vytvoří nad a pod embryonálním terčíkem dutinky, které jsou srovnatelné s amnióvou dutinou a žloutkovým vakem jiných amniot. Výsledek je však velmi podobný. Na povrchu vajíčka se chorion\* (obvykle v té části, kam přiléhá stěna allantois; vzpomeňme na její úlohu při výměně plynů) zvrásní do podoby klků, které navazují na obdobné klky stěny uteru. Vzniká tak orgán tvořený kombinací tkání vyvíjejícího se vajíčka a mateřského organismu, nazývaný **placenta**.

\* Zatímco u nižších amniot se termíny serosa a chorion používají víceméně jako synonyma, u savců se používá výhradně termín chorion.

Tab. 1 Embryonální původ orgánových soustav obratlovců

Zárodečný list, dutina mezi nimi	Embryonální původ	Orgánová soustava	Orgán či struktura	Poznámka
Ektoderm	Epiderm (periderm)	Pokryvná soustava	Epidermis (a jeho rohovité deriváty)	
		Pohybová soustava	Ploutevní lem larválních stadií ryb a obojživelníků	V dospělosti se rozpadá nebo zcela zaniká; nevznikají z něj párové ploutve
		Trávicí soustava	Dutina ústní	
			Zubní sklovina	
			Rectum	
		Dýchací soustava	Žaberní epitel čelistnaticů	
	Žlázy s vnitřní sekrecí	Adenohypofýza (z Rathkeho výchlípků)		
	Epidermální plakody	Smyslové orgány	Čichový orgán	
			Oční čočka	
			Statoakustický orgán	
			Mechanoreceptory postranní smyslové čáry	
			Elektroreceptory postranní smyslové čáry	
			Chuťové orgány (část)	
		Nervová soustava	Některá ganglia kraniálních nervů	
	Neuroektoderm (nervová ploténka)	Nervová soustava	Mozek (s výjimkou části vzniklé rostrální prolongací)	
			Mícha	
	Neurální lišta	Část lebky	Přední část neurálního endokrania (tzn. trabeculae cranii)	K úrovni chiasma opticum
			Viscerální endokranium (s výjimkou basibranchiálí)	Soustava žaberních oblouků
			Mesenchym zubních papil	
		Nervová soustava	Některé kraniální nervy (s výjimkou II) a jejich ganglia	
			Míšňní nervy, spinální ganglia	
			Větší část periferních nervů a Schwannovy buňky	
			Nervy autonomního systému	
			Pigmentové buňky	
			Retina a oční nerv	
		Smyslové orgány	Chuťové orgány (část)	
	Žlázy s vnitřní sekrecí		Dřeň nadledvin	
Mesoderm	Oběhový systém	Svaly stěn aortálních oblouků		
		Výstelka tělních dutin a pokryv některých orgánů (pobřišnice, pohrudnice, poplicnice, mesenteria, pericardium, mesorchium, mesovarium a další)		
	Sklerotom	Axiální skelet	Obratlová centra a oblouky	
			Pleurální žebra (osifikace v myoseptech)	
		Lebka (část)	Zadní část trabeculae cranii (od chiasma opticum), parachordalia, sluchové pouzdro, možná pouzdro oční bulvy a sklerotikální prstenec	K osifikaci dochází přes stadium chrupavky
	Okcipitální část neurálního endokrania			
	Myotom	Pohybová soustava	Kosterní svalstvo	



Coelom	Dermatom	Pokryvná soustava	Část svalstva končetin	K osifikaci dochází přímo z vaziva
			Škára (a její deriváty, např. část ptačího pera, osifikace ve škáře, apod.)	
		Část příčně pruhovaného svalstva při povrchu těla		
	Nephrotom (mesomera)	Vylučovací soustava	Nephrony a jejich soustavy, stěny Wolffovy chodby a jejich derivátů (např. vejcovodů)	
		Pohlavní soustava		
	Hypoderm (laterální destička)	Pohybová soustava	Část svalstva končetin (původem z Wolffovy lišty)	
		Lebka	Basibranchiale 2 (urohyale)	Osifikace v basibranchiálním svalu
		Pohlavní soustava	Gonády	
		Původně dýchací, později trávicí soustava	Svaly žaberních oblouků (a jejich deriváty)	
		Trávicí soustava	Hladké svalstvo střeva	
		Oběhový systém	Srdeční svalstvo	
			Stěny cév (mimo stěn aortálních oblouků)	
			Dutina břišní	
			Dutina hrudní	
			Nephrocoel jednotlivých nephronů, tubuli a Wolffova chodba	
Dutina perikardu				
Výstelka trávicí trubice (v rozsahu prvostřeva)				
Kloaka				
Entoderm	Archenteron (gastrocoel)	Trávicí soustava	Játra	
			Slinivka břišní (částečně)	
			Žaberní epithel kruhoustých	
			Plovací měchýř (plíce)	
		Dýchací soustava	Štítná žláza	
			Příštítná tělíska	
			Brzlík	
	Chorda-mesoderm	Opěrná soustava	Bursa Fabricii ptáků	
			Slinivka břišní (částečně)	
			Struna hřbetní	

Tab. 2 Embryonální původ orgánových soustav bezobratlých

Zárodečný list, dutina mezi nimi	Embryonální původ	Orgánová soustava	Orgán či struktura	Poznámka		
Ektoderm		Pokryv těla a opěrná soustava	Epidermis a jeho deriváty (např. kutikula členovců, schránky měkkýšů)	hmyz		
			Plášť měkkýšů a ramenonožců			
			Křídla, krovky			
		Trávicí soustava		Stomodeum a jeho deriváty (ústní dutina, hltan)		
				Radula plžů, Aristotelova lucerna ostnokožců		
				Septa		korálnatci
				Proctodeum a jeho deriváty		
		Svalová soustava		Myoepithel (částečně)	žahavci	
				Svaly (pokud jsou vytvořeny)	Pseudocoelomata	
		Dýchací soustava		Žábry		
				Plicní vaky	pavoukovci, terestriční plži	
				Výstelka trachejí	hmyz	
				Výstelka pseudotrachejí		
		Vylučovací soustava		Nefridie		
		Rozmnožovací soustava		Gonády dospělých medúz, distální část coelomoduktu		
		Smyslové orgány		Mechanoreceptory		
				Sensily	hmyz	
			Neuroektoderm		Fotoreceptory, sítnice komorového oka, čočka	
	Nervová soustava				Nervová soustava prvoústých	
	Mesoderm			Ektoneurální systém druhoústých		
Opěrná soustava				Kosterní destičky včetně desek kamenné chodby	ostnokožci	
Svalová soustava				Svalstvo	většina bezobratlých	
Rozmnožovací soustava				Zárodečný epithel pohlavních žláz	s výjimkou žahavců a žebernatek	
		Nervová soustava	Hyponeurální systém druhoústých	předpokládá se, není však dokázáno		
Coelom			Ambulakrální soustava	ostnokožci		
			Oběhová soustava	Hemocoel a cévy		
				Pseudohemální soustava		
			Rozmnožovací soustava	Proximální část coelomoduktu		
		Opěrná soustava	Hydroskelet			
Entoderm	Archenteron		Trávicí soustava	Střední oddíl trávicí trubice		
				Gastrodermis	houby	
				Gastrovaskulární soustava (s výjimkou jícnu)	žahavci, žebernatky	
			Opěrná soustava	Stomochord	žaludovci, křídložábří	
			Svalová soustava	Myoepithel (částečně)	žahavci	
				Svaly chapadel	žebernatky	
			Rozmnožovací soustava	Gonády některých medúz (efyry) a žebernatek		
			Nervová soustava	Vnitřní část difúzní soustavy žahavců		
				Entoneurální systém druhoústých		