Univerzita Pavla Jozefa Šafárika v Košiciach
Prírodovedecká fakulta
Ústav biologických a ekologických vied
Katedra zoológie

Úvod do porovnávacej morfológie živočíchov

Andrej Mock

Košice 2019

Úvod do porovnávacej morfológie živočíchov
Vysokoškolský učebný text

Autor:
RNDr. Andrej Mock, PhD.
Prírodovedecká fakulta UPJŠ v Košiciach

Vedecký redaktor:
doc. RNDr. Marcel Uhrin, PhD.

Recenzenti:
doc. RNDr. Ľubomír Panigaj, CSc.
prof. RNDr. Beňadik Šmajda, CSc.
doc. Ing. Vladimír Kubovčík, PhD.

© Univerzita Pavla Jozefa Šafárika v Košiciach

Všetky práva vyhradené. Toto dielo ani jeho žiadnu časť nemožno reprodukovať, ukladať do informačných systémov alebo inak rozširovať bez súhlasu majiteľov práv. Za odbornú a jazykovú stránku tejto vedeckej monografie zodpovedá autor. Rukopis neprešiel redakčnou ani jazykovou úpravou.

Umiestnenie: www.unibook.upjs.sk
Dostupné od: 17.12.2019

ISBN 978-80-8152-826-2 (e-publikácia)

Nerušte klopaním: vstúpte! (Úvodná reč, ktorá sa zvykne preskočiť)

Nesmierna rozmanitosť foriem v živočíšnej ríši vzbudzuje obdiv a zároveň otázku, či existuje možnosť obsiahnuť túto rôznorodosť a porozumieť jej, či možno nájsť neveľký počet stavebných princípov a adaptačných stratégií. Porovnávacia morfológia živočíchov (PMŽ) sa venuje práve tomuto aspektu: hľadá princípy stavby živočíšneho tela a ich fylogenetické pozadie. Prináša dôležité argumenty pre systematickú zoológiu (prirodzené triedenie živočíchov do príbuzenských skupín) a čerpá veľa z opisnej morfológie, funkčnej morfológie a fyziológie, vývinovej biológie aj ekológie (morfologické adaptácie sú výsledkom selekčného pôsobenia neživého aj živého prostredia, ako najúspešnejšie z existujúcich možností, pričom ponuka a selekcia vlastne nie je nikdy ukončená). V interpretačnej fáze sa táto klasická zoologická disciplína nemôže vyhnúť konfrontácii s disciplínami, ktoré rovnaký objekt – telo živočíchov – skúmajú na nižšej hierarchickej úrovni, aká je vlastná PMŽ (orgány a orgánové sústavy): histológiou, cytológiou a molekulovou biológiou a genetikou. Samozrejme, platí to aj obrátene.

Snaha nájsť základné princípy v hromadiacich sa poznatkoch v určitom odbore je prirodzenou fázou vývoja poznania všeobecne. Štúdium morfológie živočíchov ma dlhú históriu; už pravekí maliari dobre postrehli napr. rozdiely v telesných proporciách veľkých zvierat, ktoré znázorňovali na skalné steny v previsoch a jaskyniach. Okrem stáročného hromadenia poznatkov získaných voľným pozorovaním, pitvaním, porovnávaním, vždy prichádzajú nové impulzy, ktoré poukazujú na to, že ešte stále máme veľké rezervy v poznaní komplikovaných živočíšnych tiel: vynález mikroskopu, neskôr elektrónového mikroskopu, zhotovovania trojrozmerných modelov – presných kópií oporných sústav recentných i vyhynutých stavovcov a pod. sú len niektorými príkladmi. Ročne sú opisované tisíce nových druhov dnes žijúcich i vyhynutých druhov a ich životných foriem, zakaždým prekvapia niečím nečakaným.

Z pohľadu študenta môže byť PMŽ málo príťažlivým predmetom: zdanlivo nič nové alebo nič progresívne, veľa pojmov, sústav orgánov, ktoré sa treba naučiť a navyše treba rozlišovať to, čo je podobné (tvarovo a/alebo aj funkčne), ale má odlišný pôvod, skrátka veľa nudného hovorenia, triedenia a učenia. Chcel by som ale upriamiť pozornosť iným smerom. V rámci predmetu PMŽ sprostredkúvame len veľmi stručnú podobu dnešných poznatkov, ktorá tvorí dôležitý základ pre ďalšie disciplíny. Rovnako pojmový aparát je obmedzený na povinné minimum, ktoré je nutnou súčasťou gramotnosti biológa,(zoológa)a ekológa. To je pragmatický uhol pohľadu. Naučte sa to v stručnej podobe a pochopte základné kauzálne vzťahy, budete to potrebovať pri ďalšom štúdiu. Dôležité je uvedomiť si ale aj niečo iné: v živočíchoch spoznávame seba samých, svoju identitu, svoju dlhú evolučnú históriu. Je úplne úžasné sledovať cestu vzniku napr. našich zubov, čeľustí, štítnej žľazy, nervovej sústavy či zmyslových orgánov. To sú všetko veľmi staré „vynálezy“, neustále zlepšované či prispôsobované na nové podmienky a funkcie. Z mora na sucho, potom zas do sladkej vody, v klíme, ktorá sa mení od tropickej po arktickú, to je fascinujúci príbeh, plný pokusov, zlyhaní a nových začiatkov. Na konci stojíme dnes my (čo bude po nás?), inteligentní ľudia, striedavo znudení banálnosťou každodennosti či fascinovaní neuveriteľnosťou tej istej každodennosti, riešiaci malé (a predsa veľké) či veľké (a predsa len zdanlivo) problémy. Kurz PMŽ a aj tento text je zamýšľaný ako malý impulz k obzretiu sa za neuveriteľnou cestou, ktorú máme za sebou my a celá komunita živých (živočíšnych) organizmov.

Je to prvý učebný text, ktorý píšem. Robím to rád a v nádeji, že popri množstve nedostatkov (za ich pripomenutie budem po počiatočnej rozladenosti predsa nakoniec vďačný), podstatné poznatky a niektoré podnety tu vnímavý čitateľ nájde. Snažím sa tu zúročiť niekoľkoročné skúsenosti s výučbou tohto predmetu, to, čo som odpozoroval od dobrých znalcov a pedagógov a zo štúdia literatúry, starej aj novej či najnovšej, našej i zahraničnej. Zoznam použitej a odporúčanej literatúry zahŕňa tituly v PMŽ podstatné (najmä učebnice s veľmi dobrým ohlasom vo vedeckej a pedagogickej obci), teda tie najlepšie, aké sú k dispozícii v medzinárodnej ponuke a zároveň sú to tituly, ktoré sa nachádzajú vo fonde univerzitnej knižnice UPJŠ. Teším sa, že všetky dôležité tituly k PMŽ naozaj v knižnici už dnes máme, že čoraz viac dobrej literatúry je prístupnej vo virtuálnom prostredí. Zároveň rád propagujem a čerpám aj z vydarených prác našich a českých autorov, aj keď nemajú celosvetový ohlas.

Viac-menej vedome som sa vyhol častiam, ktoré by sa venovali samotnej disciplíne (história morfológie ako vedy, osobnosti, metodický aparát). Nemá to byť prejav ignorancie voči zásluhám našich predchodcov a potrebe rozvíjania historického povedomia s kultúrnymi dejinami, len snaha obmedzený rozsah tohto textu plne venovať objektu porovnávacej morfológie. Študenti PF UPJŠ sa s dejinami anatómie a morfológie a kľúčovými osobnosťami môžu oboznámiť na predmete Dejiny biológie Len v nevyhnutnom rozsahu sa venujem etymológii (pôvod pojmov, najčastejšie latinský a grécky), ale k slovenským pojmom pridávam častejšie anglickú podobu z praktických dôvodov: väčšina literatúry (vrátane on-line zdrojov) je v angličtine, kľúčové anglické pojmy sú dôležité pri vyhľadávaní v registroch učebníc a internetových vyhľadávačoch.

Tam, kde mi to nedá, kde cítim, že téma je zaujímavá a dôležitá aj v detailoch, sa snažím postrehnúť hlavnú obsahovú linku a ponúkam odkazy zdrojov, kde možno čítať ďalej, s pôžitkom a úžitkom. Učebný text odporúčam pri štúdiu dopĺňať obrazovým materiálom, v bohatej miere zastúpeným online, niektoré podnetné odkazy čitateľ nájde na konci kapitol. Častým a najrýchlejším zdrojom poznatkov sú virtuálne encyklopédie, v súčasnosti zrejme najviac Wikipedia. Vhodné je pracovať s jej anglickou verziou (https://en.wikipedia.org/wiki), kde je viac a bohatšie spracovaných hesiel ako v iných jazykových mutáciách. Precízne, hoci niekedy možno pristručne sú spracované heslá v rešpektovanej, pôvodne mnohozväzkovej edícii Enyclopaedia Britannica s mnohými aktualizovanými vydaniami, dnes už dostupnej v elektronickej podobe (www.britannica.com). Podobne kvalitne spracované heslá obsahuje naša Encyclopaedia Beliana, postupne vydávaná od r. 1999 v plánovaných 14 zväzkoch (v r. 2019 vychádza 9. zväzok), online je dostupná zatiaľ len v podobe niekoľkých hesiel (https://beliana.sav.sk/). Že vo virtuálnom prostredí je aj mnoho balastu (nekompletných, neoverených, zle preložených informácií a pod.) nechcem, ale musím pripomenúť.

Všetkým čitateľom prajem inšpiratívne čítanie.

P.S. Tento stručný text vzniká ako stručný sprievodca pre študentov k predmetu Porovnávacia morfológia živočíchov. Že obsahuje zastarané poznatky **a iné nedostatky, nejednoznačné tvrdenia a občas príliš zjednodušujúce** názory a že nie všetko

učivo je podané vyvážene, to autor vie či tuší a vopred sa čitateľom ospravedlňuje. Pripomienky privítam s prísľubom, že text budem aktualizovať dovtedy, pokiaľ budem môcť tento zaujímavý predmet učiť. Odporúčanie: časti textu písané drobným písmom čítajte maximálne raz!

Terminologická poznámka: odborné slovenské termíny sú použité všade tam, kde terminológia existuje. Česká terminológia je v mnohom podobná, ale má svoje špecifiká (napr. drápek a pazúrik evokujú podobnú štruktúru, ale kyčle a panva alebo děloha a maternica sú slová celkom odlišné). Pri dôležitých štruktúrach tela sú použité aj anglické ekvivalenty a latinský resp. grécky pôvod slova.

Poďakovanie
Za možnosť vyučovať predmet Porovnávacia morfológia živočíchov vďačím Ľubomírovi Panigajovi, ktorý ma najprv pribral k predmetu v rámci praktických cvičení, neskôr mi štafetu prednášania odovzdal celú. ĽP a Beňadik Šmajda skriptá oponovali. Oslovil som ich preto, lebo predmetu rozumejú v oveľa širších súvislostiach a detailnejšie ako ja. Veľmi textu pomohli pripomienkami a opravami a mne zhovievavosťou. Tretím oponentom bol zvolenský zoológ, Vladimír Kubovčík, ten sa do posudku pustil s entuziazmom a erudíciou jemu vlastnými, až som sa bál, že z textu nenechá „kameň na kameni“… Všetci traja posunuli predkladaný učebný text „na míle dopredu“. Cením si aj ich pedagogické postrehy. A veľa cenných postrehov vo finále písania pridal aj vedecký redaktor, erudovaný zoológ a editor, Marcel Uhrin. Rád vyjadrujem vďaku kolegom, vrátane doktorandov, ktorí mi s výučbou predmetu pomáhajú a študentom, ktorí – často síce nenápadne (priam taktne) vedia dať najavo svoju kritiku – a právom! Spolu na prednáškach a cvičeniach hľadáme atraktívne aspekty štúdia morfológie živočíchov, aby výučba a získanie kreditov bolo sprevádzané objavovaním a aj očarením príbehom, ktorého sme súčasťou.

Obsah

Príroda ako ateliér architekta: v čakárni 7
- Vymedzenie predmetu 7
- Morfológia v 21. storočí (apológia predmetu) 8
- Zoologický systém a príbuzné témy (len nutná dávka) 9

V predsieni u architekta 15
- Veľkosť tela 15
- Tvar, zväčšovanie a proporcie tela 17
- Súmernosť ako bytostný znak živočíchov 18
- Polarita: orientácia a usporiadanie tela pozdĺž osi symetrie 24
- Zárodočné listy ako stavebný materiál a telové dutiny ako malá záhada 25
- Váženie podobností a rozdielov 27

Obrana hraníc (integument) 29
- Bunky v pozore (pokožka, zamša a izolačná výplň) 29
- Fylogenéza integumentu 30
- Perie – výbuch pestrosti 34
- Srsť cicavcov – majstrovský minimalizmus 35
- Kožné žľazy stavovcov 37

Mať svoj dom... (schránky živočíchov) 39
- Čo sú schránky? 39
- Pôvod a história (fylogenéza) schránok 39

Pevné telo ako základ pre pohyb (oporná sústava) 45
- Voda ako opora tela (hydroskelet) 45
- Mäkké v tvrdom (ektoskelet, exoskelet) 48
- Chitínová kostra článkonožcov 49
- Hlava hmyzu 50
- Nohy článkonožcov 54
- Krídla hmyzu 58
- Vonkajšia kostra stavovcov 60
- Tvrdé v mäkkom (endoskelet) 60
  - Vnútorná kostra bezstavovcov 60
  - Vnútorná kostra chordátov 61
  - Lebka (cranium) 62
  - Kostra trupu 65
  - Kostra končatín 66
- Osobitosti opornej sústavy jednotlivých podkmeňov a tried chordátov (Chordata) 67

Morfológia pohybu 71
- Fylogenéza svalstva a pohybu 72

Mám chuť, ale.. (tráviace sústavy) 75
- Tráviaca dutina 76
- Tráviaci vak 77
- Tráviaca rúra 78
  - Fylogenetický prehľad anatómie tráviacich rúr 79
- Endostyl chordátov 83
- Stavba ústnych orgánov stavovcov 83
  - Chrup stavovcov 84

Morfológia dýchania 89

Dýchanie povrchom tela 90
Žiabre 90
Pľúcne vaky a pseudotracheálny orgán 93
Pľúca 93
Vzdušnice (tracheálny systém) 94
Z vody von: doplnkové spôsoby dýchania rýb 95
Návrat do vody: dýchanie „vzdušnicovcov“ 96
Fascinujúca logistika (obehový systém) **98**
Hm, “zero waste” to nebude… (anatómia vylučovania) **102**
Na nervy... (potiaže s nervovými systémami) **105**
Zmyslové orgány – stále málo známe **108**
Mechanoreceptory 109
Chemoreceptory 113
Rádioreceptory 114
Len neforemné zhluky buniek? (endokrinná sústava) **118**
Óda na pohlavné orgány **120**
Ontogenéza (morfogenéza) **124**
Bonusy (nebolo toho dosť?) **126**
Literatúra **131**
Abstrakt **136**
Abstract **136**

Motto:

"*Jody found a patch of Cherokee beans in the pine wood beynd the sink-hole. He gathered his pocket fool of the bright red seed. They were as hard as flint. He stole a large needle and a length of stout cotton thread… sat down in the warmth of the sun with his back against tree and strung them laboriously, a few each day, to make a necklace…*"

Marjorie Kinnan Rawlings "The Yearlings" chapter XXV

Príroda ako ateliér architekta: v čakárni

Vymedzenie predmetu

Krátkym úryvkom z detskej klasickej literatúry (v slovenčine ju poznáte ako „Dieťa divočiny") texty o morfológii živočíchov uvádzam. Chlapec Jody trpezlivo navlieka ozdobné červené semená bôbovitej „čirokézkej fazule" (*Erythrina herbacea*) na pevnú šnúru, deň za dňom, aby vytvoril náhrdelník, ktorým poteší svoju mamu. Pred nami je podobná úloha: z množstva nahromadených poznatkov poskladať logický a obdivuhodný celok.

Príbuzné pojmy **morfológia** živočíchov (z gr. morfa = tvar, logos = poznanie, anglicky morphology) a **anatómia** živočíchov (gr. ana = znova, temnein = rezať, angl. anatomy) označujú vedné disciplíny zamerané na štúdium stavby tela, štruktúry čoho?, fenotypu čoho?. Niekedy sa oba termíny používajú ako synonymá (napr. v anglickom jazykovom prostredí). Ak tomu tak nie je, pri morfológii sa kladie dôraz na vonkajšie (povrchové) štruktúry (vzhľad a pod.) a pod pojmom anatómia sa myslí skôr vnútorná stavba. V našom texte nebudeme oba pojmy významovo odlišovať. Prívlastok „**porovnávacia**" (angl. **comparative** z latinského comparativus) naznačuje základnú metódu porovnávacej morfológie: všeobecné princípy, modelová štruktúra a fylogenetické vzťahy sú získané analýzou dát, ktoré sa nahromadili porovnávaním (porovnávacím pozorovaním) rôznych štruktúr – častí tela i celých organizmov a následne ich radením do škál podobností.

Hierarchicky je morfológia (anatómia) živočíchov zvyčajne chápaná ako organológia živočíchov. Študuje živočíšne telo na úrovni orgánov a orgánových sústav, prípadne na úrovni celého organizmu. **Orgán** (gréc. organon, lat. organum, angl. organ, nemýliť si s organom, čo je hudobný nástroj) je funkčne a priestorovo definovaný súbor tkanív; z viacerých typov tkanív v orgáne má zvyčajne jeden hlavnú funkciu, ostatné prídavnú (ochrannú, podpornú, vyživovaciu). Súbor funkčne rovnocenných orgánov (aj keď s rôznou štruktúrou) tvorí **orgánovú sústavu**. Štruktúra organizmu na nižšej hierarchickej úrovni je predmetom molekulovej biológie, cytológie a histológie.

Porovnávacia morfológia prináša dôležité argumenty pre:

- pochopenie základných procesov vo fylogenéze živočíchov, ktoré podmienili štruktúru ich tiel;
- definovanie štruktúrnych znakov, ktoré možno využiť pri štúdiu systematického postavenia živočíchov a fylogenetických vzťahov medzi nimi (dôležité je pritom definovať históriu teda pôvod znakov, tie sa potom definujú ako starobylé (zdedené po predchodcoch), tzv. pleziomorfné (angl. plesiomorphic characters) a novozískané, odvodené znaky,, tzv. apomorfné (angl. apomorhic characters). Ak tieto znaky sú spoločné pre skupinu živočíchov, predradzujeme pred ne predponu „syn-„ (synapomorfné, synpleziomorfné);

- opis a interpretáciu štruktúrnych znakov tela živočíchov, ktorými potom možno definovať konkrétny druh živočícha (po zovšeobecnení znakov aj ďalšie taxóny, vyššie hierarchicky postavené v systéme), tie potom možno opakovane využívať pri rozlišovaní (determinácii) druhov.

Dôkladné poznanie funkčnej stránky morfológie sa stáva inšpiráciou pre technické či medicínske aplikácie, umeleckú tvorbu a pod.

Pre zaujímavosť, na svete je známych (teda platne opísaných a registrovaných) asi 1,5 milióna živočíšnych druhov, z toho stavovce (Vertebrata) prestavujú približne 3–5%. Ročne je nájdených a opísaných ďalších približne 10–15 000 druhov živočíchov, vrátane približne 500 druhov chordátov. Odhad konečného počtu dnes žijúcich druhov organizmov sa pohybuje od 3 do 30 miliónov (vyšších rastlín je napr. známych asi 250 tisíc druhov). Pritom dnes žijúce organizmy predstavujú pravdepodobne len 1% v histórii žijúcej bioty, 99% už vyhynulo. Čo druh, to iná stavba tela, jedinečná genetická informácia a kombinácia znakov, osobitá biológia. Poznávanie tejto úžasnej biodiverzity je dobrodružstvo poznávania úplne nového. Každý nový druh prinesie nové poznanie do impozantnej mozaiky. Toto štúdium je zároveň pretekmi s časom. Biodiverzita sveta sa výrazne redukuje. Existujú odhady, že v poslednom období ročne ubudne približne 1% počtu jedincov voľne žijúcich druhov a Edward O. Wilson vyslovil obavu, že podobným tempom budú zanikať aj druhy – na konci 21. storočia sa môže počet dnešných druhov znížiť až na polovicu. Z toho ľahko odvodíme, že mnoho foriem recentných organizmov nikdy nespoznáme, vyhynú skôr, ako sa o ich existencii dozvieme. Zdá sa byť nepochybným fakt, že sme svedkami a spolupáchateľmi ďalšieho dramatického vymierania druhov (angl. extinction, species loss).

Rýchle odkazy

http://www.etymonline.com/ (etymológia – pôvod slov)
http://www.biologicaldiversity.org/programs/biodiversity/elements_of_biodiversity/extinction_crisis/
http://wwf.panda.org/about_our_earth/biodiversity/biodiversity_and_you/index.cfm (obe stránky sa týkajú problému recentného vymierania druhov a rýchleho zániku biodiverzity)

Morfológia v 21. storočí (apológia predmetu)

Štúdium stavby živočíšnych tiel je disciplína veľmi stará, nahromadené poznatky obsiahnu tisícročia. Ukladanie živočíchov vedľa seba a za seba ako spôsob definovania tela (opisná morfológia), rôznorodosti (diverzity ako výsledku procesu divergencie), zbiehavej podobnosti (konvergencií), historických premien (fylogenézy) a odlišného fungovania rôznych tvarov (funkčná morfológia) je stará, osvedčená metóda. Je ale na mieste pýtať sa, či nebolo už povedané všetko. Prípadne, či nejde len o námet na záľubu pre zberateľov, či nespadá len do kategórie voľnočasových aktivít (hobby). Triedenie, archivovanie, estetické potešenie. Nanajvýš tak prikladanie nových strán do katalógu opísaných druhov... Po nástupe genetiky, molekulovej biológie a nanotechnológií je záujem o vzhľad, morfológiu, fenotyp nanajvýš podozrivý: nespočíva podstata úplne inde?
Možno je dobré nezabudnúť, že dlhá tradícia má svoje nevýhody – veľká časť nápadov už bola použitá a tie hŕby poznatkov treba archivovať v podobe, ktorá umožní rýchlu orientáciu. To je nevýhoda. Prednosťou je opačná strana tej istej mince: na základe veľkého množstva poznatkov o morfológii živočíchov už „čosi vieme“ a to môže znamenať „pevninu uprostred mora“ dynamických biologických disciplín, ktoré vznikli len nedávno, využívajú náročnú a sofistikovanú techniku a technológie a prinášajú poznatky: prevratné a/alebo veľmi nejasné. Vtedy sa hľadá „pevný bod“. Znalec morfológie bude vždy dôležitým partnerom do biologických i ekologických diskusií.

Nové technické možnosti otvorili nové možnosti štúdia a zobrazovania tela živých organizmov: prekvapivo nám tiež otvárajú nové horizonty. V prípade nášho predmetu si pozornosť zaslúži využitie digitálnych a elektrónových mikroskopov, ktoré majú ďaleko väčšie zväčšenie, hĺbku ostrosti, umožňujú detailné štúdium povrchov, čo do nedávna nebolo možné. A prepojením na pokročilú zobrazovaciu techniku umožňujú okamžité zobrazenie vo vysokej kvalite, presné a veľmi detailné aj nelineárne meranie a pod.
Veľké perspektívy ponúka využitie tzv. µCT scanner (Micro Computed Tomography – počítačová mikro-tomografia), ktorá prostredníctvom využitia ionizujúceho žiarenia a jeho snímania umožňuje neinvazívne (bez poškodenia) študovať vonkajšiu i vnútornú stavbu a priestorovo (3D-scanning) ju zobraziť – napr. aj pri fosíliách či jedinečnom materiáli (mnohé vzácne živočíchy máme doložené len v jednom exemplári).
A ešte možno pripomenúť dynamiku stavby tela živých organizmov v čase, nielen individuálnom (ontogenéza), ale i historickom (fylogenéza). Aj telo živočíchov sa mení. Napr. aktuálne rýchle klimatické zmeny na povrchu Zeme majú merateľný vplyv nielen na biodiverzitu, populácie a areály organizmov či ich správanie, ale mení sa i stavba tela: veľkosť, proporcie, charakter telesnej pokrývky, veľkosť a početnosť vajec a pod. Tieto anatomické = fenotypové zmeny (angl. phenotypic changes) sú umožnené fenotypovou premenlivosťou (angl. phenotypic plasticity) a spôsobujú merateľné zmeny anatómie (angl. anatomical variations). Vonkajšie podmienky pôsobia na expresiu genotypu (epigenetika): rovnaký genetický základ (genotyp) môže dať vznik jedincom s odlišnou stavbou tela (fenotypov). „Výhybku“ a selekčný tlak majú „v rukách“ podmienky prostredia organizmu.
Úžasné možnosti spracovania súborov s morfologickými znakmi ponúka biometrika a bioštatistika, interpretácia poznatkov je vďaka nim často prekvapivá a presnejšia. Presné zobrazovacie prístroje a softvéry analyzujúce obraz predstavujú nové horizonty. A znova a znova sa dokážeme inšpirovať telami živých organizmov, ktoré prešli testovaním počas tisícov i miliónov rokov – v móde, doprave, architektúre a pod. (bionika, biomimetika).

Rýchle odkazy
Ako funguje elektrónový mikroskop a mikrotomograf:
http://advanced-microscopy.utah.edu/education/electron-micro
https://www.microphotonics.com/how-does-a-microct-scanner-work
A pekné obrázky nájdete tu a na podobných stránkach:
http://www.topdesignmag.com/25-amazing-electron-microscope-images
...alebo v podobe videoprezentácie
https://www.youtube.com/watch?v=qZ6YlNC-dBM
Oteplenie a zmeny anatómie:
http://tandfonline.com/doi/full/10.4161/temp.29651
http://www.cell.com/trends/ecology-evolution/comments/S0169-5347(11)00075-9
http://link.springer.com/article/10.1007%2Fs00442-006-0499-8

Zoologický systém a príbuzné témy (len nutná dávka)

Absolvovanie predmetu porovnávacia morfológia živočíchov má byť dobrým základom pre pochopenie predmetov venujúcich sa systematickej zoológii. Najprv stavba tela a potom zaradenie živočícha do takmer nekonečného (aspoň zatiaľ zďaleka nie konečného a definitívne zoradeného) zoznamu živočíchov. Máš vnútornú kostru z kosteného tkaniva, si stavovec, máš termoreguláciu, na povrchu srsť a mláďatá kŕmiš materským mliekom, si cicavec atď.
To je pravda. Ale istú mieru porozumenia logiky a hlavných udalostí (skokov, evolučných stupňov, vetvenia pomyselného rodostromu) histórie (fylogenézy) potrebujeme aj pre náš predmet. Môj zámer je takýto: v rozsahu krátkej kapitoly zrozumiteľne vystihnúť dôležitú osnovu systému živočíšnej ríše. Vystihnúť niekoľko pravidiel, ktoré nás v systéme zorientujú a dajú nám kľúč k skladačke: stavbe komplikovaného živočíšneho tela. Pokúsim sa vychádzať

z najnovších poznatkov systematických zoológov. Upozorňujem, že pôjde o zjednodušenie v maximálnej možnej miere. Viac sa dočítate v učebnom texte Panigaja a Ľuptáčika (2015) a v ďalšej doporučenej literatúre. K pochopeniu prirodzeného systému živej prírody sa stále len blížime, netreba sa zľaknúť častých zmien, ktoré sú následkom nových objavov a reinterpretácie straších poznatkov. Stále presnejšej reinterpretácie, dúfajme.
Biologický systém to nie sú samoúčelné zoznamy druhov a memorovanie. Je to hľadanie prirodzeného poriadku v príbuzenskom usporiadaní organizmov.

Vzrušenú debatu o poriadku a pravidlách v úžasnej rozmanitosti biosféry vedú vedci dlho, postupne sa ku „klasickým" zoológom pridávajú sebavedomé prichádzajúce generácie modernistov: molekuloví biológovia, genetici, biochemici, biofyzici, matematici, paleoklimatológovia, evoluční psychológovia... Debata naberá na intenzite, žiaľ prebieha v loďke, ktorá má deravé dno. Zdá sa, že nezostáva veľa času. Sme svedkami, a v značnej miere aj príčinou, dramatických zmien v biosfére, druhy a formy sa rýchlo strácajú, aj celé spoločenstvá a ekosystémy a ničíme aj stopy po živote fosílnom. Kto má šťastie, prežije alebo zachová odkaz v múzejných zbierkach a publikáciách...

RÍŠA ŽIVOČÍCHY (REGNUM ANIMALIA = METAZOA)

Vývojový stupeň Parazoa – hubkovce (1 recentný kmeň: Porifera – hubky)
Vývojový stupeň Phagocytellozoa – plakulovce (1 kmeň: Placozoa – vločkovce)*
Vývojový stupeň Eumetazoa – pravé mnohobunkové živočíchy
- **Podskupina Radiata (Diploblastica) – pŕhlivce a rebrovky (nezávislé vetvy)**
- **Podskupina Bilateria = Bilateralia (Triploblastica) – dvojstranovce**
  - **Vývojová vetva Mesozoa – morulovce**
  - **Vývojová vetva Acoelomorpha - bezčrevovce**
  - **Vývojová vetva Gastroneuralia (Protostomia) – prvoústovce**
  - **Vývojová vetva Notoneuralia (Deuterostomia) – druhoústovce**

Recentný kmeň predstavuje prirodzenú vývojovú skupinu, ktorá má i dnes žijúcich zástupcov, hoci jeho história môže byť veľmi stará. Opakom je **fosílny kmeň** (resp. podkmeň a nižšie kategórie), ktorý predstavuje samostatnú vývojovú líniu, ktorej zástupcovia už dnes nežijú, nájdeme len ich fosílne zvyšky. Pod pojmom „prirodzený" chápeme priamy príbuzenský vzťah všetkých do kmeňa (podkmeňa atď.) zahrnutých taxónov (druhov, rodov atď.). Majú spoločného predka (to je monofyletická skupina). Časté zmeny v zoologickom systéme v posledných desaťročiach spôsobili objavy, ktoré dešifrovali to, že niektoré zaužívané kmene (atď.) na základe chybných pozorovaní zahŕňali nepríbuzné taxóny – nemajúce spoločného predka (polyfyletické skupiny) alebo z nich boli vylúčené príbuzné skupiny (vývojové línie), boli teda nekompletné (parafyletické). Ak definujeme plazy ako triedu a nezahrnieme do nej vtáky (čo sú endotermné plazy schopné aktívneho letu), potom sa jedná o parafyletickú, neúplnú skupinu. Za parafyletické skupiny sú dnes považované napr. máloštetinavce (Oligochaeta) a mnohoštetinavce (Polychaeta). Za polyfyletickú skupinu dnes považujeme mäkkýše (Mollusca), kde lastúrniky a zubovky zrejme predstavujú nepríbuznú vývojovú líniu k ulitníkom, hlavonožcom a pod. Nechcem zachádzať do podrobností, len poukazujem na to, že treba byť opatrný pri fylogenetickom radení, porovnanávaní a interpretácii morfologických štruktúr.
*Vývojový stupeň plakulovce je reprezentovaný len jedným druhom, ktorý radíme do kmeňa Placozoa (vločkovce). Predstavuje reprezentanta samostatnej veľmi primitívnej línie, ale niektorí autori vločkovce označujú za sesterskú skupinu pŕhlivcov (Cnidaria).
Vývojová podskupina Radiata zahrňuje dve pravdepodobne nepríbuzné vývojové línie (reprezentujú vývojovú úroveň lúčovito súmerného tela s 2 zárodočnými vrstvami buniek), pričom jedna z nich, pŕhlivce (Cnidaria) má zrejme spoločného predka s dvojstranne súmernými živočíchmi a predbežne dostala táto vývojová skupina pomenovanie ParaHoxozoa (= Planulozoa). Neustále pribúdajú cenné poznatky, ale zrejme stále trpíme nedočkavosťou fylogenézu definitívne vysvetliť a skĺzame do nesprávnych interpretačných rámcov.

Ak by sme si systém živočíchov predstavili ako strom, čo je najčastejšia vizuálna predstava, tak potom aký strom? Smrek, dub alebo čosi exotické...? Skúsme si kresliť jeho tvar podľa nasledujúceho textu.
Živočíšny „strom" (skôr si predstavme strom plný živočíchov) má spočiatku jeden hlavný kmeň (smer fylogenézy), ktorý sa vždy po istom úseku (sezóne) praslenovite rozkonáruje. Strom slúži ako analogický obraz fylogenézy (angl. tree of life, phylogeny tree) od čias Ernsta Haeckela (19. st.) a aj keď s výhradami, celkom didakticky účinne. Dole pri koreňoch je život zastúpený jednoduchými vodnými formami (korení teda vo vode), s malým počtom buniek, slabou koordináciou a architektúrou a obmedzenými pohybovými schopnosťami. Ilustrujú to dnešné **hubky**, akýsi bočný výhonok tejto úrovne, ktorý sa zachoval až do dnes. Žijú v mori, len

niekoľko zástupcov obýva sladké vody. Len o málo vyššie sú drobné, jednoduché morské živočíchy plakulovce. Vyššie je strom výrazne bohatší.
Pri nasledujúcom stupni nájdeme dôležité vetvenie – menej pestrá (tenšia) vetva: **radiálne súmerné** mechúrniky (Radiata = Coelenterata, dnes už rozlíšené na dva nepríbuzné kmene: príhlivce – Cnidaria a rebrovky – Ctenophora). Ešte stále vodné, niektoré tvoria prisadnuté asymetrické formy jedincov či kolónií, kolónie ale majú často druhovo špecifickú architektúru. Počas vývinu a v prípade medúzovej formy občas i v dospelosti sú už voľne pohyblivé a lúčovito súmerné (ako klobúčiky alebo čiapky), niekedy s náznakom dvojstranne usporiadaného tela. Väčšina druhov žije v mori, niekoľko z nich i v sladkých vodách. Telo je na priereze dosť jednoduché: len dve vrstvy buniek (ektoderm a endoderm = Diploblastica) a býva často priehľadné. Majú ale pozoruhodné lovné a obranné stratégie.
Podstatne mohutnejšia je vetva **dvojstranne súmerných živočíchov (Bilateria, Bilateralia)**. Sú pohyblivé, veľmi početné a rôznorodé a sú to šampióni – ovládli takmer všetky obývateľné prostredia (s výnimkou bezkyslíkatých zón), rozvinuli sa do pestrej škály foriem, dosiahli úctyhodné rozmery. Telo majú zložitejšie a majú k dispozícii materiál na komplexnejšiu (komplikovanejšiu) stavbu: teda 3 zárodočné listy. Tretí v poradí, stredný mezoderm dodá dostatok bunkového materiálu na stavbu dominantných častí tela veľkých živočíchov: svalov, kostí a roztiahne sa do priestoru, čím vzniknú robustné telá s dostatkom vnútorných komôr, v ktorých sa môže kadečo „ukuchtiť“ – metabolizmus dostáva zelenú. Rozšírené medzibunkové priestory v mezoderme môže tvoriť rozsiahle dutiny vyplnené tekutinou, označujeme ich ako coelóm. Mezoderm sa netvorí súvisle, ale pozdĺž celómu tvorí zhluky buniek, ktoré determinujú článkovaný charakter štruktúr, ktoré tu vzniknú, často je článkované aj celé telo. Tu priamy rast centrálneho kmeňa stromu končí a strom sa rozvíja vetvou bilaterálne súmerných živočíchov. Vlastne dvoma: jednou neprogresívnou (malé, vodné Xenacoelomorpha) a jednou mohutnou a neobyčajne pestrou a vynaliezavou (Nephrozoa), ktorá sa vzápätí rozdvojí na

a) vetvu, ktorú označujeme menej presne ako bezstavovce (presnejšie prvoústovce – Protostomia alebo brušnonervovce – Gastroneuralia). Táto vetva sa zas pestro vetví, je neuveriteľne bohatá na rôznorodé formy, množstvo druhov, ale skôr menších rozmerov (červovité živočíchy, mäkkýše, 3 kmene „nohatých“). Vrchol rozmachu dosahuje v kmeni **článkonožce** (Arthropoda), ktorý počtom druhov (milióny), životných foriem a jedincov udivuje. Je dobrým príkladom evolučnej úspešnosti a preto sa k článkonožcom budeme opakovane vracať, menej už k ostatným kmeňom bezstavcov, tam už len vtedy, keď stavbou tela reprezentujú nejaký evolučný skok alebo sú niečím unikátne.

V rámci dvojstranne súmerných prvoústovcov sa ešte vyčleňuje skupina špirálovcov (**Spiralia**), ktorú spája špirálovité brázdenie (delenie) oplodneného vajíčka. Ohraničenie špirálovcov (čo medzi ne patrí a čo už nie) podľa rôznych autorov nie je celkom jednoznačné, zvyčajne sa jedná o všetky „červovité“ organizmy vrátane mäkkýšov. Ach, ten komplikovaný systém! Dvostranná súmernosť sa vo fylogenéze objavuje veľmi skoro, už pred obdobím kambria sa vo fosíliách (tzv. ediakarská fauna) podarilo identifikovať asi 30 rôznych zástupcov jednoducho štruktúrované živočíchy dnes radené do vyhynutého kmeňa **Proarticulata** (pred-článkovce). Je zaujímavé, že telo malo členené na oddiely (tzv. izoméry), ktoré telo priečne delili len do polovice šírky tela (po stredovú líniu). Pravé a ľavé izoméry boli navzájom v pozdĺžnom smere posunuté o polovicu pozdĺžneho rozmeru izoméru. Táto modifikácia dvojstrannej symetrie sa označuje ako posunutý zrkadlový obraz (glide reflection, transflection), ktorá sa prirovnáva napr. k symetrii odtlačku pravej a ľavej nohy pri chôdzi.

b) vetvu druhoústovcov (Deuterostomia), alternatívne pomenovaných aj chrbtonervovce (Notoneuralia). Ak by sme ich označili ako „stavovce“, urobili by sme ešte väčšiu nepresnosť ako pri „bezstavovcoch“; stavovce sú len jedna podskupina (podkmeň), ktorá sem patrí. Celkovo platí, že je tu menej druhov, ale ich telá sú často obrovské a komplikované, dlhoveké, niekedy teplotne úplne nezávislé od okolia. Pre vlastnú spokojnosť (aby sme sa mali kde posadiť), skúsime ešte vetvu druhoústovcov rozkresliť podrobnejšie. Zamerajme sa len na dnes žijúce (recentné) formy:

Vývojová vetva Notoneuralia (Deuterostomia) - druhoústovce

Kmeň Enteropneusta (Hemichordata) - vnútrožiabrovce

Kmeň Echinodermata - ostnatokožce

Kmeň Chordata – chordáty (strunovce)

Chordáty sa rozvetvujú na tri podkmene, prvé dva obsahujú morské, pomerne drobné živočíchy s jednoduchou (niekedy v dospelosti zjednodušenou) stavbou tela a tretí ovládol všetky ekosystémy – nie počtom a druhovou pestrosťou, ale veľkými, komplikovanými a skvelo koordinovanými telami, značne autonomizovanými od vonkajšieho prostredia a so širokou škálou stratégií a sociálnej spolupráce (veľké mozgy). Vedia sa výborne pohybovať: došlo u nich k úžasnému rozvoju svalstva a vnútornej opory: pevnej kostry. V embryogenéze u nich dochádza k unikátnemu procesu. Nad chordou sa v osovej časti chrbta formuje pás buniek ektodermu do formy rúrkovitej centrálnej nervovej sústavy (neuroektoderm) a pozdĺž nej dva pásy buniek ektodermu (tzv. nervová lyšta, diskutuje sa o nej ako o štvrtom zárodočnom tkanive), ktoré sa začnú správať nezvyčajne: migrujú v tele, hlavne do hlavového konca a pod pokožku (vznikne ektomezenchým) a priamo alebo nepriamo – ovplyvnením susedných buniek (indukcia) sa podieľajú na tvorbe kostry hlavy, sústavy pigmentových buniek, časti integumentu a jeho derivátov, vrátane zubov, šupín, časti nervového systému a pod.

Podkmeň Tunicata - plášovce

Podkmeň Cephalochordata - kopijovce

Podkmeň Craniata (Vertebrata) – stavovce

Nápadné veľkosťou, komplexnými (štruktúrovanými) zmyslovými orgánmi a anatómiou sa aktívne stavovce výrazne odlišujú od zvyšných tzv. protochordát (=plášťovce+kopijovce). Príbuzenské vzťahy medzi 3 podkmeňmi strunovcov sú stále predmetom diskusií. Morfologicky najmenej pravdepodobná kombinácia, t.j. že plášťovce a stavovce majú bližší príbuzenský vzťah, je zvažovaná len relatívne nedávno, ale molekulové a histologické štúdie skutočne naznačujú, že by mohli mať spoločného predka a sú radené do vyššieho taxónu Olfactores. Irie a kol. (2018) prezentujú ako konsenzus morfologických a molekulových fylogentických štúdií iné riešenie: druhoústovce sa členia na dve samostatné línie (Ambulacraria – so samostatnými kmeňmi ostnatokožce a vnútrožiabrovce a Chordata – s 3 kmeňmi: kopijovce, plášťovce a stavovce). V tomto prípade sa jedná len o definovanie pozície vetvenia vývojových línií a spresňovaní definície kmeňa a iných systematických kategórií.

Ešte pár slov k fylogenéze stavovcov: kam patríme?

Táto otázka sem akoby ani nepatrí, ale je dôležitá pre poznanie kontextu, v akom vzniklo a môžeme pochopiť vlastné telo. **Stavovce** sú živočíchy, ktoré nekonkurujú bezstavovcom počtom druhom (hoci ostatným chordátom áno), ale ich veľké a komplikované telá, ktoré akoby často opakovali vynálezy bezstavovcov (v skutočnosti sa vyvíjajú vedľa seba a nezávisle), a predsa nanovo, z nového materiálu, inak. Rozsiahly genóm stavovcov dnes interpretujeme ako dôsledok dvojitej duplikácie vo fylogenéze vyhynutých predkov.

Pod vodou žijú formy, ktoré reprezentujú zvyšky bohatých línií, dnes zväčša fosílnych. Len v moriach nájdeme slizovky a v sladkých i slaných vodách mihule, hadovité živočíchy bez šupín a pootvorenou ústnou štrbinou bez čeľustí (**Agnatha** = bez-čeľustnatce). Nemajú párové končatiny a ani kostené tkanivo. Dokonalejšie sú čeľustnaté stavovce (**Gnathostomata**). Tie reprezentujú

a) starobylejšie morské drsnokožce (Chondrichthyes), teda raje, žraloky a chiméry – nemajú kostenú oporu, ale zuby a šupiny pokryté sklovinou už áno;
b) modernejšie kostnaté čeľustnatce (Osteichthyes alebo Osteognathostomata) – to sú **stavovce s kostenou kostrou**, ktoré žijú vo vodách ale i na suchu:
    a. lúčoplutvé **ryby** (Actinopterygii) – tie len a len vo vode (a pár minút mimo nej občas);
    b. **násadcoplutvé** alebo svaloplutvovce či lalokoplutvé ryby (Sarcopterygii) – niektoré vo vode od začiatku (dnes už len latimérie a dvojdyšníky), a potom tie, ktoré sa rozhodli pre súš a plutvy nahradili nohami zakončenými prstami (Tetrapoda):

i. niektoré uviazli na polceste z vody na súš (obojživelníky, dnes popri mnohých vyhynutých už len tie tzv. moderné, Lissamphibia);
ii. iné trvalo na suchu alebo po „come back“ opäť vo vode (ale dýchaním a rozmnožovaní viazané na svet nad hladinou (blanovce – Amniota).

Snáď nestrácame niť, ak áno, človek patrí medzi **Amniota** (blanovce, teda definitívne suchozemské štvornožce). A čo zostáva vymenovať? Plazy, vtáky, cicavce? Je to zaujímavejšie. Dnes žijúce jaštery, krokodíly, novozélandské hatérie, vtáky, cicavce sú zelené ratolesti na mohutných konároch, ktoré zväčša majú najväčšiu slávu za sebou. Za sebou majú slávnu históriu, mnoho predkov a príbuzných, ktorých už niet a medzi sebou nie celkom jasné príbuzenské vzťahy. Dve línie sa tu zjavne dajú odlíšiť a vyvíjali sa dlhodobo nezávisle: Synapsida (dnes zastúpené už len triedou cicavce – Mammalia) a Eureptilia (plazy), reprezentované dnes už len zvyškom druhov viacerých vývojových línií: šupináče (jaštery, hady a samostatná vetva hatérie), krokodíly a vtáky, korytnačky. Teda, korytnačky sa nevyvinuli zo šupináčov, ani vtáky z jašteríc a už vôbec nie cicavce z vtákov, ba ani dnešných plazov. Ak nechceme vtáky radiť medzi plazy, tak potom ani korytnačky a krokodíly. Pojem „ryby“ a „plazy“ označuje určitú etáž vo vývojovom strome stavovcov (v prvom prípade ešte ponorenú do vody), kde vedľa seba nájdeme podobné, ale nepríbuzné formy (napr. rybovitého tvaru tela) alebo aj naopak, nepodobné ale prekvapivo blízko príbuzné formy. Radšej pojem „ryba“ nahrádzame iným, presnejším pojmom, ak chceme poukázať na spoločné znaky, napr. primárne vodné stavovce („ryby“) dýchajú pod vodou žiabrami, suchozemské štvornožce („plazy“ a cicavce) dýchajú výlučne pľúcami a pod.

Ako pamäťovú skúšku sa môžete so zvýrazňovačom v ruke vrátiť od cicavcov cez hlavné vetvenia a príbuzenské línie až ku hlavnému vetveniu druhoústovcov.

Podrobnosti o zoologickom systéme sa dozviete na predmetoch Zoológia I. a Zoológia II. Kto sa do štúdia systému pustí s detskou zvedavosťou, urobí dobre a aj tie skúšky nebudú také hrozné. Kto si dobre namaľuje náš strom už teraz, má vyhrané. (Ba, môže sa stať aj to, že na chvíľu budete mať pocit, že zoologickému systému už konečne a nadobro rozumiete...)

Aký strom by mohol byť teda priliehavým obrazom „rodostromu“ živočíchov? Mne to vychádza na osobitý mangrovník: korene a spodná časť kmeňa (aj konárov) sú ponorené v morskom dne a morskej vode, koruna je nad hladinou, niektoré konáre zohnuté do kaluží sladkej či slanej vody. Vedieť, či má živočích domov (pôvod) v mori, na súši alebo v sladkej vode a odkiaľ sa sem dostal (napr. z mora na súš a odtiaľ do sladkej vody) je pre pochopenie logiky stavby tela živočíchov a jej histórie rozhodujúce.

Poznámka: Náš text chce byť stručný, odvolávať sa bude len na **modelové organizmy**: zástupcov významnejších (nápadnejších, úspešnejších...) kmeňov, ktoré dobre reprezentujú hlavné trendy a bude sledovať a komentovať najvýznamnejšie morfologické aspekty. Ak máme obmedzený priestor a počet slov, text musí byť presný. Skutočná pestrosť tieto limity presahuje. Ponechajme si zvedavosť i pochybnosť, či nám čosi dôležité neuniklo.

Aby sa nezabudlo... Nie je zlé pripomenúť si, **čo definuje živočícha**. Jednoduchá a stará definícia znie: živočích je eukaryotický mnohobunkový organizmus zložený z diploidných buniek, schopný aktívneho pohybu pomocou kontraktilných svalových buniek a ich súborov (svalov). Pomalé pohyby rastlín umožňuje zmena vnútorného tlaku pletív (turgor), nie kontrakcia myofilamentov v svalových bunkách, ako je to u živočíchov. Bunky živočíchov nie sú ohraničené pevnými bunkovými stenami a v tele sa zoskupujú do tkanív (telo nie je kolónia) a tie do funkčných častí – orgánov. Medzi bunkmi prebieha špecifická chemická signalizácia a bunky sú prepojené mimobunkovou sieťou obsahujúcou kolagénové vlákna; na stavbe mimobunkovej siete sa podieľajú glykoproteíny. Tkanivá sú v podstate dvojakého typu: spojivové a výstelkové (epitely). bunky sú primárne obrvené, monociliátne. Unikátna je stavba mitochondrie a mitochondriálneho genómu. Vznik haploidných buniek (meióza) je obmedzený len na vznik gamét. Unikátny je priebeh ontogenézy. Všetky pohyblivé formy a štádiá

živočíchov majú súmerné telá. Pohyb výrazne stimuluje rozvoj koordinácie funkcií v organizme (vrátane regulačných sústav) a zmyslových orgánov. Rýchla pohybová reakcia živočíchov na podnety je tiež bezkonkurenčná. A ak sú niekedy dospelé jedince druhotne nepohyblivé, zvyčajne prirastené (sesílne) a nepravidelne utvárané, schopnosť pohybu a symetriu majú aspoň ich vývinové štádiá. Telo živočíchov sa vekom mení, rastie, mení proporcie, bunky sa presúvajú na iné miesta v tele a pod.

Iné hľadisko je **získavanie potravy**: živočíchy sa prevažne živia inými organizmami, živými, uhynutými či zabitými prípadne i uvarenými (v hrnci alebo vstreknutím tráviacich enzýmov). Ale toto robia aj mnohé druhy rastlín a húb. Navyše sa zisťuje, že symbióza živočíchov s autotrofnými mikroorganizmami, či využitie farbív fotosyntézy, robí aj z niektorých živočíchov autotrofné organizmy. Alebo **rozmnožovanie**: prevažuje pohlavné, zvyčajne s 2 oddelenými pohlaviami, z oplodneného vajíčka sa jedinec vyvíja cez štádiu blastuly a gastruly, počas tejto ranej fázy sa formujú zárodočné 2 alebo 3 vrstvy, čo je východiskový materiál pre tkanivá a orgány a ustaľuje sa orientácia tela, zárodok sa vyvíja polarizovane. Lepšie definície ponúkne molekulová biológia prípadne evolučná vývinová biológia (evo-devo), ale v zásade aj tu platí paradox: odlíšiť živočícha od iných organizmov je na prvý pohľad zvyčajne bezproblémové, ale pri detailnejšom skúmaní sa jasné ohraničenie živočíchov a ďalších organizmov „rozostrí“.
Súbor hlavných spoločných stavebných princípov býva označený v angličtine ako „**body plan**“ (ground plan, alebo z nemčiny prevzaté Bauplan), často sa používa na morfologické definovanie spoločných vlastností živočíchov v rámci jedného kmeňa.
Rébusom zostáva klasifikácia niektorých veľmi starých fosílnych živočíchov, ktoré obývali moria v perióde kambria prípadne ešte skôr v tzv. proterozoiku v ediakarskom období (635-542 mil. rokov).

Lingvistická poznámka: na internete nájdeme podstatnú časť informácií v angličtine, preto treba pracovať s anglickými kľúčovými slovami. Tu ale treba používať termíny zaužívané v danej vednej oblasti a z toho, čo nám ponúkne slovník, vybrať ten správny význam. Angličtina má svoje vlastné slová a niekedy preberá termíny z latinčiny (napr. Kingdom: Animals = Ríša: Živočíchy). Napr. systematická kategória „kmeň“ sa ako slovo dá preložiť asi 30-timi anglickými ekvivalentami, ale len „phyllum“ (z latinského pôvodu) je v našom kontexte správny výraz. Používanie latinských pojmov a mien nie je zlomyseľnosť vyučujúcich (aspoň nie všetkých) alebo ich obmedzenosť (dúfam), je to pomôcka, ako si porozumieť v spleti jazykov (registrovaných je takmer 7000 rečí a tiež bývajú lingvistami klasifikované do „stromov“).

Rýchle odkazy
http://www.linguisticsociety.org/content/how-many-languages-are-there-world
(o jazykoch v lingvistickom kontexte)
https://www.livescience.com/27506-cambrian-creatures-primitive-sea-life-from-the-cambrian-era.html (ukážky bizarných kambrijských fosílií a ich rekonštrukcií)
https://ac.els-cdn.com/S0960982215009288/1-s2.0-S0960982215009288-main.pdf?_tid=f42dad20-fc34-11e7-8951-00000aacb35f&acdnat=1516269183_3e2436375c6244c292060607c5898e83 (jedna z najnovších podôb živočíšneho „stromu“ a zaujímavý text k tomu)
https://academic.oup.com/icb/article-lookup/doi/10.1093/icb/39.3.617 (článok o tom, kedy v dávnej histórii živočíchov sa oddelili základné morfologické typy)
https://cs.wikipedia.org/wiki (heslá Biologická klasifikace, Ediakarská fauna)
https://en.wikipedia.org/wiki (heslá Bilateria, Body plan, Gnathostomata, Mangrove#Etymology, Mollusca, Phylogenetic nomenclature, Reptile, Tetrapod, Timeline of the evolutionary history of life Vertebrate)
https://www.britannica.com (heslá: Animal, Embryonic induction)

V predsieni u architekta

Veľkosť tela

V tejto kapitole si vysvetlíme základné princípy konštrukcie živočíšneho tela, ktoré nám poskytnú prekvapivo jednoduchý kľúč na zorientovanie sa v takmer nekonečnej druhovej pestrosti a mnohotvárnosti živočíchov.
Prvá z vlastností tela, ktoré zaujímajú morfológov, je jeho **veľkosť** (dĺžka, šírka, výška, objem, biomasa). Veľkosť pritom súvisí s viacerými skutočnosťami:

- zväčšovanie tela prináša výhodu pre živočícha – limity tohto trendu spočívajú v dostupnosti zdrojov potravy a v stabilite prostredia: napr. v morskom prostredí sú dnešné planktónožravé veľryby asi najväčšie (najťažšie) živočíchy, aké kedy na zemi žili. Na suchej zemi ale najväčšie žijúce formy buď už vyhynuli (napr. veľké dinosaury koncom druhohôr) alebo sú dnes ohrozené (napr. slony, zubry, nosorožce, veľké šelmy). Neobstáli v konkurencii s evolučne dynamickejšími živočíchmi, alebo nezvládli rýchle a extrémne výkyvy podmienok prostredia, zánik biotopov, nedostatok potravných zdrojov a predačný a priestorový tlak človeka.
- zväčšovanie tela si vyžaduje rozvoj orgánových sústav, ktoré zabezpečia fungovanie veľkého tela, kontakt tkanív a pod. Napr. malé formy bezstavovcov majú telo výrazne jednoduchšie, ako ich veľkí príbuzní, často im chýbajú celé sústavy (napr. dýchacia, vylučovacia, cievna a pod.). Veľké telo si vyžaduje a zároveň umožňuje rozvoj komplikovanej anatómie, intenzívnejší metabolizmus, účinnejší pohyb a komplexnejšiu koordináciu.

Veľkosť tela má svoje **limity**. Nepoznáme živočícha dlhšieho ako 40 m. K tejto hranici sa blížia niektoré morské živočíchy, predovšetkým veľryby. Za **najdlhšieho živočícha** udávajú niektoré pramene medúzu *Cyanea capittata*. Jej klobúkovité telo presahuje v priemere 2 m a najdlhší známy jedinec presiahol dĺžku 36 m (dĺžka najdlhších ramien a klobúka). Dnešné veľryby ale bezpochybne predstavujú gigantickú formu živočíchov. Rekordné samice vráskavca ozrutného (*Balaenoptera musculus*) – sú väčšie ako samce – presiahli dĺžku 33 m pri hmotnosti až 136 ton, sú to **najťažšie živočíchy**. Obrovská lebka vráskavca dorastá do 6 m a ukrýva napr. jazyk vážiaci až 2,7 t. Ústna dutina dokáže uzavrieť až 90 ton vody s potravou, pre lepšiu predstavu sa jedná o objem bazéna so šírkou a hĺbkou 3 m a dĺžkou 10 m. Obrovské formy živočíchov nájdeme predovšetkým v mori. Okrem morských stavovcov sú nimi aj niektoré hlavonožce, ale i kolónie koralovcov (tie radíme medzi tzv. modulárne organizmy, kolóniu tvorí rôzne množstvo „jedincov“ – modulov). Suchozemské a vzdušné prostredie extrémne veľkým formám tela nepraje (gravitácia tu nie je zmiernená hydrostatickou silou, tak ako je to vo vode), tie najväčšie nám známe suchozemské živočíchy sa na súši objavili i zanikli už v druhohorách, na ďalšie doľahli intenzívne masové vymierania (opakujú sa zhruba každých 27 mil. rokov) a aj recentné veľké suchozemské živočíchy sú blízko k vyhynutiu. Z pohľadu študijného je často dôležitejším údajom ako celková veľkosť (môže byť individuálne značne variabilná) pomerná (relatívna) veľkosť tela a jeho častí, resp. vzájomný pomer veľkostí častí tela. Zaujímavý je napr. pomer hmotnosti mozgu a tela (angl. brain-to-body mass ratio, aj EQ = encephalization quotient), ktorý sa dáva do súvisu s fylogenézou inteligencie a pod.

Veľkosť tela (vnútrodruhové i medzidruhové rozdiely) je fenotypová vlastnosť, determinovaná genetickou informáciou a epigenetickými mechanizmai. Naviac tiež:

- **prostredím** - veľkosťou (väčšie živočíchy obývajú väčšie prostredie), typom prostredia (vo vodnom prostredí hmotnosť tela menej zaťažuje organizmus, preto vo vode nájdeme väčšie živočíchy ako na suchu) a potravnými zdrojmi a potravnými vzťahmi

(postavením v potravných sieťach) – zvlášť to platí pri živočíchoch, ktoré majú aj v po dosiahnutí dospelosti neukončený rast;

- **vlastnosťami živočícha** – napr. typ obehovej sústavy limituje veľkosť (väčšie živočíchy potrebujú uzavretý cievny systém), endotermné suchozemské živočíchy sú väčšie ako ektotermné, živočíchy s pevnou vnútornou kostrou z rúrkovitých komponentov (angl. tubullar endoskeleton) sú v priemere väčšie, ako živočíchy s vonkajšou kostrou alebo kostrou založenou na hydrostatickom tlaku;
- **fylogenetickým postavením** – zväčšovanie tela zaberie vo fylogenéze určitý čas, vyžaduje si nie len zväčšenie biomasy (počtu buniek a pod.), ale aj prestavbu opornej sústavy, pohybových orgánov, proporcií tela a pod. Zväčšovanie maximálnej veľkosti tela (angl. maximum body size) sa zdá byť pri niektorých taxónoch trendom (stavovce), v prípade iných takýto trend zistený nebol (najväčšie fosílne terestrické článkonožce boli väčšie ako tie dnešné). Napr. pri štúdiu fylogenézy suchozemských cicavcov na úrovni radov i potravných skupín sa zistilo, že veľkosť tela sa maximalizovala veľmi rýchlo po zániku dinosaurov, ktorých miesto cicavce v ekosystémoch zaujali, potom ale trend zväčšovania tela ustal a dnes už mnohé maga-formy cicavcov neexistujú.

Keď chceme príbeh veľkosti živých organizmov doplniť, musíme sa obzrieť aj po iných vývojových skupinách organizmov. Najväčšími individuálnymi organizmami sú niektoré druhy drevín (čo sú príslušníci ríše rastlín (Plantae)). Najvyššie jedince sekvojovca mamutieho (*Sequoiadendron giganteum*) dosahujú výšku asi 85 m. Stromy s výškou najdlhších živočíchov nájdeme aj v našich lesoch. Veľkosť organizmov sa zdá byť nepodstatným fenoménom, ale nie je to tak. Veľkosť do značnej miery súvisí s dlhovekosťou. Pri modulárnych organizmoch, ktoré sa množia nepohlavne bez oddelenia dcérskych jedincov od materských (vznikajú kolónie), ale i ťažko pozorovateľných dlhovekých podhubiach húb si môžeme uvedomiť, že skúmanie veľkosti a veku organizmov je metodicky zložitá disciplína. Je zaujímavé, že v súčasnosti drží rekord vo veľkosti (ploche) a aj dlhovekosti vodná stredomorská rastlina *Posidonia oceanica* (pripomína ponorenú trávu), jej najväčšia známa kolónia pri Ibize dosahuje v priemere asi 8 km a vek bol stanovený na minimálne 100 000 rokov. Za organizmus s najväčšou biomasou je považovaný samčí porast výhonkov – klonov amerického topoľa *Populus tremuloides* (pripomína náš topoľ osikový). Stromy zdieľajú spoločný koreňový systém. Biomasa je odhadnutá na 6 000 ton a vek na 80 000 rokov. A aby sme veľkostné kritérium nehodnotili jednosmerne, nazrime aj do sveta miniatúrnych organizmov. Dospelé ryby či žaby nedosahujúce 1 cm sú nie len kuriózne, ale nesmierne zaujímavé na štúdium. Ako sa tá komplikovaná stavba tela môže realizovať v takýchto trpasličích rozmeroch?

Trendy a ekogeografické (biologické) pravidlá, ktoré definujú zákonité zmeny tela.
Veľkosť a proporcie tela sa menia počas ontogenézy a fylogenézy. Ale variabilné sú aj v priestore (geografické odchýlky), v gradiente ekologických podmienok a aj sezónne. Tieto pravidlá zvyčajne označujeme menami ich objaviteľov a je ich celý rad. Vyberiem len jednu zaujímavosť: už v polovici 20. storočia si poľský biológ Augus Dehnel všimol, že piskory v priebehu zimovania stratia časť svojej hmotnosti, ktorá súvisí nie len s redukciou tukového tkaniva, ale i iných aktívnych tkanív a orgánov, napr. pečene, dokonca mozgu, a meraním zistil, že sa počas zimy zmenší aj skelet, napr. objem lebky, dĺžka chrbtice. Opakovanými presnými meraniami to nanovo verifikovali vedci len nedávno.
Predpokladá sa, že je to súčasť špecifickej stratégie zimovania drobných endotermných živočíchov, napr. hmyzožravcov a menších mäsožravcov. Dnes sa to označuje za tzv. Dehnelov fenomén. U niektorých z nich je známe, že v chladnejších častiach areálov vytvárajú menšie formy, ako v teplejšom prostredí, čo je zaujímavý kontrapunkt k Bergmannovmu pravidlu zväčšovania tela väčších teplokrvných živočíchov s klesajúcou priemernou ročnou teplotou protredia (vyššia frekvencia zistení platnosti Bergmanovho pravidla bola zistená pri vtákoch (asi 70 % študovaných druhov) ako pri cicavcoch, kde najmä taxóny vo váhovej kategórii do 0,5 kg predstavovali časté výnimky platnosti pravidla (Meiri, Dayan 2003). Bergmannovo pravidlo bolo študované a čiastočne potvrdené aj pri ektotermmných stavovcoch, napr. v prípade rýb, jašteríc či korytnačiek, naopak negatívne koreluje veľkosť a zemepisná šírka v prípade hadov. Veľkotelé formy živočíchov v chladných oblastiach sa vysvetľujú aj ako gigantotermia. Tento pojem označuje fakt, že veľké telá živočíchov ľahšie udržia vnútorné teplotu tela nezávislú od prostredia, ako malé. Vzťah medzi parametrami tela a geografickými či klimatickými podmienkami môže mať iný priebeh pri štúdiu vnútrodruhových rozdielov a medzidruhových rozdielov.

Rýchle odkazy

https://en.wikipedia.org/wiki (heslá: Largest organisms, Smallest organisms, Biological rules)
https://www.scientificamerican.com/article/small-minded-strategy-the-common-shrew-shrinks-its-head-to-survive-winter (o zmenšení tela ako stratégii zimovania)
https://www.thoughtco.com/reasons-animals-go-extinct-3889931

Tvar, zväčšovanie a proporcie tela

Tvar tela je výsledok dlhodobého selekčného tlaku prostredia na živočíchov. Predstavuje teda trojrozmený zápis evolučnej histórie. Tvar výrazne odráža spôsob pohybu, v rôznom prostredí je zvýhodnený iný (aerodynamický, hydrodynamický, pri živote v pôde valcovitý a pod.). Adaptácia na prostredie vedie často k tvarovým podobnostiam nepríbuzných živočíchov (tvarové konvergencie) alebo naopak, pri obsadzovaní nového, heterogénneho prostredia (tzv. adaptívna radiácia) dôjde k vzniku prekvapivo rôznorodých foriem blízko príbuzných živočíchov, dochádza k tvarovej divergencii. Príkladom konvergentného vývoja môže byť hydrodynamický tvar morských stavovcov. Keď porovnáme proporcie tela rýchlo sa pohybujúcich žralokov (drsnokožcov), lúčoplutvých rýb (napr. tuniak), tučniakov (vtáky) či delfínov (cicavce), zistíme, že pomer šírky tela k dĺžke tela osciluje len v malom intervale okolo hodnoty 0,25 (šírka predstavuje ¼ dĺžky tela).
Podobné konvergencie nájdeme napr. aj v sfarbení tela. Pruhované vzory živočíchov žijúcich v trávnatých biotopoch nájdeme opakovane u zástupcov rôznych systematických skupín. Príkladom na divergentný vývoj (adaptívnu radiáciu) tvaru tela môžu byť africké cichlidy, ktoré využili pestrú ponuku biotopov a potravy v jazerách Východoafrickej priekopovej prepadliny. Dodnes tu vzniklo asi 2000 druhov. Pestrosť tvarov (foriem) je jedným z aspektov hodnotenia biodiverzity (samozrejme, biodiverzita má aj menej zjavnú dimenziu, genetickú podstatu).
Typické tvarové črty živočíchov však najvýraznejšie ovplyvňuje pohyb, hlavne pohyb aktívny (hoci využitie možností pasívneho pohybu výrazne šetrí energiu – prečo to nevyužiť?). Ak pozorujeme stavbu tela lietavého vtáka, uvedomíme si, že celá stavba je prispôsobená (limitovaná i zlepšená) letu, prekonávaniu gravitácie, využitiu odporu vzduchu i odolávaniu náporu vzduchu, ktorý by mohol telo poškodiť, rovnako ako pristávaniu. Keď pozorujeme zväčšovanie tela a zmien pomeru veľkosti (plochy) krídel a veľkosti (hmotnosti) tela, uvedomíme si, že malé druhy vtákov majú obmedzenú možnosť zväčšovania plochy krídel – veľkými krídlami by ťažko mávali a nedokázali by regulovať telo pri silnom nápore vzduchu. Veľké vtáky naopak v hojnej miere využívajú plachtenie (pasívny let), krídla a chvost používajú skôr na regulovanie plachtenia s minimálnymi stratami energie.

Zväčšovanie tela. Telo sa zvyčajne zväčšuje vo fylogenéze (aj ontogenéze) procesmi, ktoré sledujú niekoľko krokov. Zjednodnodušene to prebieha takto: 1. fáza – **duplikácia či replikácia**: jednoduché znásobenie počtu rovnakých štruktúr (napr. článkov tela), 2. fáza – **špecializácia**: vzniknuté orgány sú použité na odlišné funkcie, postupne sa od seba odlíšia aj tvarovo (napr. pestrotvaré končatiny kôrovcov podľa polohy na tele poskytujú rôznorodé služby pre organizmus). Môže následne dôjsť k reorganizácii tela, spájaniu tých častí, ktoré navzájom spolupracujú, čo je finálna 3. fáza progresívneho rozvoja štruktúr – **integrácia**. Výsledkom je komplexnejší, efektívnejšie fungujúci organizmus. Zvyčajne aj väčší, ale niekedy paradoxne i menší, s menej komplikovanou stavbou tela. Pre predstavu si stačí porovnať napr. celkovú organizáciu tela hmyzu s článkonožcami s pôvodnejšou (evolučne primitívnejšou) stavbou tela (napr. mnohonôžky) alebo skelet hlavy lúčoplutvej ryby a obojživelníka. Replikácia a špecializácia sa dá pozorovať na rôznych úrovniach organizácie živých organizmov, od molekulovej cez bunkovú a orgánovú, až po celé organizmy, kolónie a populácie (napr. vznik hierarchických, polymorfných spoločenstiev sociálne fungujúcich živočíchov, napr. termitov, sociálnych blanokrídlovcov).

Replikovaný (článkovaný, segmentovaný, metamerizovaný) charakter má mnoho štruktúr v tele živočíchov (najlepšie sú pozorovateľné na častiach vonkajšej i vnútornej kostry). Prenieslo sa to aj do terminológie. Ak je telo rozdelené na články, rozlišujeme **antiméry**, sú to časti/články tela opakujúce sa v smere osí postavených priečne voči hlavnej osi tela, napr. ramená hviezdice, pravá a ľavá polovica tela. **Metaméry** označujú štruktúry lineárne zmnožené

v smere hlavnej osi či roviny súmernosti tela alebo jeho orgánu – napr. články tela a končatín článkonožcov, stavce v chrbtici stavovcov a miechové nervy, myoméry svalstva trupu rýb. Odvodenými pojmami sú napr. **polymerizácia (replikácia):** z morfologického hľadiska je to proces zmnoženia (zopakovania) nejakej štruktúry v smere jednej z osí (rovín) súmerností tela alebo jeho častí, napr. končatín; **oligomerizácia** je opačný proces: redukcia počtu článkov, najčastejšie tu dochádza k spájaniu susedných štruktúr a funkčnej **špecializácii** a **diferenciácii** skupín článkov (napr. tagmatizácia – vytvorenie hlavných častí tela hmyzu: hlavy, hrude a bruška). **Homonómne článkovanie** predstavuje stav, keď sú články rovnaké, rovnako organizované, rovnocenné a vnútorná organizácia článkov zodpovedá vonkajšiemu článkovaniu (napr. dážďovka). Tento stav pokladáme za vývojovo starší a primitívnejší ako **heteronómne článkovanie** – nepravidelné článkovanie (napr. striedanie menších a väčších článkov), resp. vonkajšie článkovanie tela nezodpovedá vnútornému (napr. pijavice, hmyz). Homonómne článkovanie umožnilo vytvoriť dlhé, hadovité telá schopné vlnivého pohybu, ktorý je užitočný najmä vo vode a v pôde. Trendom je ale preniesť pohyb tela na pohybové orgány, končatiny (plutvy, nohy, krídla). To si zroveň vyžaduje skrátenie a spevnenie tela, sprevádzané spájaním susedných článkov do kompaktných celkov. Veľa pekných príkladov na rôzne fázy tohto procesu nájdeme napr. medzi článkonožcami. Pravidelné (reťazovité) opakovanie telesných znakov pozdĺž hlavnej alebo vedľajších osí sa nazýva tiež **sériová homológia** (homotypia) a môžeme ju chápať aj ako súčasť procesov symetrizácie tela (napr. séria končatín, rebier a pod.). Článkovaný charakter je typický najmä pre stredné zárodočné tkanivo, mezoderm. Ten sa v prípade dvojstranne symetrických živočíchov formuje v podobe zhlukov (**somitov**), ktoré sa párovo vyvíjajú pozdĺž stredovej roviny tela, medzi pokožkou a črevom. Párový charakter má preto aj osová kostra stavovcov (stavce, rebrá) a kostrové svalstvo. A aj mezodermálna telová dutina – **celóm** (coelom). Opakujúce sa celky v tele s nápadne podobným zložením (v rámci jedinca, vývojovej vetvy alebo naprieč rôznymi vývojovými líniami) sa označujú ako **moduly**. Zvyčajne aj fungujú na rovnakých princípoch. Slovom modul znie v biologickom texte cudzo, dôležité je ale rozumieť, čo v našom kontexte označuje (Carroll 2010).

Zväčšovanie tela môže prebiehať bez zmien proporcií (rovnocenné zväčšovanie častí tela), to je **izometrický rast** (angl. isometric scaling) – takto napr. rastie telo väčšiny žiab po metamorfóze (premene zo žubrienok), alebo sa časti tela zväčšujú nerovnomerne, toto je **alometrický rast** (angl. allometric scaling). Oba typy zväčšovania tela možno pozorovať počas ontogenézy aj počas evolúcie druhu. V prípade živočíchov **proporcionalita tela** je výrazne ovplyvnená pohybovými schopnosťami. Oba typy zväčšovania tela boli študované na množstve prípadov, s využitím matematickým nástrojov (regresia). Nejedná sa o náhodné javy, objavené boli rôzne pravidlá (vo vzťahu ku geografii a klimatickým podmienkam sa proporcionalita mení, čo definujú niektoré z tzv. ekogeografických pravidiel – angl. ecogeographic rules) a konštanty.

Pomôcka: oba typy zväčšovania bežne používame pri digitálnej úprave obrázkov. Ak zachytíme kurzorom roh obrázku a ťaháme ho uhlopriečne, obrázok zväčšujeme (zmenšujeme) izometricky, objekty nie sú úpravou deformované. Ak veľkosť obrázku meníme „ťahaním“ jednej strany obrázku, obrázok deformujeme v smere jednej osi (alometricky).
Doc. Kubovčík dodáva, že ak sa povrch tela zväčší 2-krát, objem tela sa zväčší až 3-krát. To preto, lebo veľkosť plochy sa mení v dvoch rozmeroch (dvojrozmerný priestor), kým objem sa mení v trojrozmernom priestore. Má to významné ekologické dôsledky pre organizmy (napr. súvisiace s termoreguláciou).

Súmernosť ako bytostný znak živočíchov

Súmernosť, teda pravidelnosť, rovnovážnu kompozíciu tela je možné definovať ako priestorový rytmus, pravidelné opakovanie rovnakých tvarov alebo ich zrkadlového obrazu (odrazu),

harmonické usporiadanie častí (častíc) v priestore. Slovo gréckeho pôvodu „symmetria“ (angl. symmetry) znamená doslova spoločné meranie (syn-meter), prenesene zosúladenie viacerých častí. Symetria je dôležitá vlastnosť prevažnej väčšiny živočíchov a odráža architektonické (statické) princípy (limity) vystavania priestorovej štruktúry a zároveň potrebu rovnováhy pri pohybe. Symetria sa vo fyzike dokonca považuje za esenciálnu vlastnosť vesmíru a za princíp fungovania fyzikálnych zákonov.

Prof. Beňadik Šmajda autora na tomto mieste v recenzentskom posudku upozorňuje, že vznik hmotných telies po tzv. Veľkom tresku asi umožnila práve asymetria (hoci relatívne malá) v pôsobení fyzikálnych zákonov, resp. počiatočných hodnôt. Každopádne sa zdá, že balancovanie medzi symetriou a asymetriou môže predstavovať jeden z dôležitých aspektov fungavovanie sveta, ktorého sme súčasťou.

V tabuľke 1 sú zhrnuté morfologické typy (morfotypy) živočíchov, kritérium je typ symetrie.

Tabuľka 1. Symetria živočíšneho tela vo vzťahu k fylogenéze a ekológii

Súmernosť tela	**Osi súmernosti**	**Roviny súmernosti**	**Živočíšne skupiny**	**Prostredie, pohyb**
nesúmerné (asymetrické)	0	0	**Hubky** (Porifera), **vločkovce** (Placozoa), druhotne v rôznej miere aj prisadnuté a pomalé organizmy a ich kolónie	**Voda,** bez pohybu
guľovité (sférické)	∞	∞	vajíčka mnohobunkovcov	**Voda** -pasívny pohyb, **súš** - bez pohybu
lúčovité (radiálne)	1	∞ resp. n*	Živočíchy na vývojovej úrovni **Radiata**, reprezentovanej dvoma sesterskými kmeňmi (**pŕhlivce** a **rebrovky**), ale i **hubky** s pravidelne usporiadaným endoskeletom, málo diferencované **červovité organizmy**, prisadnuté mnohoštetinavce a sekundárne (dospelé formy) aj **ostnatokožce** (Echinodermata**) a **plášťovce** (Tunicata)	**Voda** – pomalý pasívny i aktívny pohyb unášanímvo vodných prúdoch alebo po dne, v prípade aktívneho plávania apikálnym koncom telo rotuje okolo osi
dvojstranne súmerné (bilaterálne)	0	1	Dvojstranovce (**Bilateria=Bilateralia**) fylogenetická úroveň a zároveň vývojová vetva – mnoho kmeňov prvoústovcov a druhoústovcov, rozvinutý oporný a pohybový systém (~99% všetkých živočíchov)	**Všetky prostredia**, rýchly aktívny usmernený pohyb

* Ak je telo poľguľovité (klobúkovité), osou súmernosti môžeme viesť nekonečne veľa rovín súmerností, keď má ale niekoľko výbežkov (ramien), počet rovín súmerností sa úmerne zníži – v prípade rovnocenných ramien bude počet rovín totožný

s počtom ramien, v prípade nerovnocenných ramien to môže byť len jedna rovina. ** Pri rebrovkách bola definovaná tzv. **biradiálna** (dvojitá lúčovitá) súmernosť (telo je súmerné okolo dvoch na seba kolmých osí symetrie), pri ostnatokožcoch dokonca **pentaradiálna symetria**, kde okolo hlavnej osi tela (orálno-aborálnej, ústno-análnej) je telo rozdelené do 5 symetrických celkov.
Tento prehľadzákladných stavebných plánov sa týka predovšetkým recentných skupín živočíchov. V minulých geologických dobách bola rozmanitosť telových plánov ešte oveľa väčšia. Už v období predkambria sa objavili ediakarské organizmy, ktorých morfológia zahŕňala široké spektrum telových plánov, vrátane takých, ktoré dnes nemajú analógie. V ediakarskej biote sa vyskytovali formy striedavo súmerné (biseriálne), diskovité, troj- (tri-), štvor- (tetra-), päť- (penta-) a osemstranne (oktoradiálne) súmerné. Pri niektorých telových plánoch sa uplatňuje princíp fraktálnej geometrie, pri ktorej štruktúra pozostáva z menších komponentov (fraktálov), ktoré sú v drobnom rekapituláciou celkovej stavby (ako príklady v anatómii sa udávajú napr. cievny systém, stava pľúcnych lalokov, ulity a pod.).

Symetria živočícha je dôležitým znakom jeho fylogenetického postavenia, adaptácie na prostredie, pohybových schopností a miery rozvoja oporného systému. Typy symetrie zoradiť do akéhosi progresívneho radu, podľa toho ako sa postupne objavovali v histórii živočíchov. Zmeny symetrie počas ontogenézy a fylogenézy ale nemusia nutne sledovať jedosmerne tento trend, niekedy dochádza aj k regresu (návratu k – v zmysle evolučnej dynamiky – archaickej forme, stavbe tela typickej pre taxóny stojace na nižšej úrovni vývoja) (tab. 1).

Telo živočíchov buď nejaví znaky súmernosti alebo ho môžeme definovať vlastnosťami sférickej, radiálnej alebo bilaterálnej symetrie. Krátko si tieto možnosti opíšeme.

A. **Nepravideľné telo (asymetrické, irregulárne, anaxónne):** bazálne skupiny vodných, priadnutých živočíchov.

Telo bez osi a roviny súmernosti, každý jedinec má iný tvar. Jedná sa o pôvodný, nezdokonalený tvar tela. Pri mnohobunkovcoch nepravidelné telo svedčí o jednoduchej organizácii tela, slabom rozlíšení tkanív, absencii opornej sústavy (kostra totiž býva budovaná z opakujúcich sa štruktúr, rešpektuje statické princípy a tým determinuje symetrickú stavbu celého tela) a najmä obmedzení alebo absencii pohybu (nepohyblivé, prisadnuté, sesílne vodné organizmy). Nepohyblivé štádium v ontogenéze môže byť aj druhotné, pričom larva je pohyblivá a symetrická).

Príkladom sú nepohyblivé, často v kolóniách rastúce ascídie (Ascidiacea) z podkmeňa plášťovce (Tunicata, syn. Urochordata), teda živočíchy pomerne blízko príbuzné stavovcom (spoločný pôvod a hlavné znaky ich ako osobitné podkmene spolu zaraďuje do kmeňa Chordata – chordáty). Takáta druhotná strata symetrie tela je charakteristická aj pre organizmy, ktoré si vytvárajú pevnú schránku (mäkkýše, prisadnuté formy mechúrnikov alebo mnohoštetinavcov). Telo a schránka tu nemá náhodný, individuálne špecifický tvar, ale nemožno ho zaradiť do symetrických modelov, ktoré si tu predstavujeme. Vysoká variabilita a druhová stálosť schránok umožňuje využívať schránky pri determinácii živočíchov, dnes žijúcich i vyhynutých. Schránky taktiež sú budované podľa zákonitostí priestorovej rovnováhy; jednotlivé časti sú usporiadané napr. okolo mysleného kužela (ľavotočivé-leiotropné alebo pravotočivé-dexiotropné schránky). Málo pohyblivé alebo nepohyblivé živočíchy zvyčajne žijú tam, kde je dostatok ľahko dostupnej potravy. Takéto živočíchy zvyčajne filtrujú vodu bohatú na živiny, prípadne lovia korisť, ktorú lákajú do svojej blízkosti alebo ju prinesie voda. Šírenie populácie zabezpečujú pohyblivé alebo voľne sa vznášajúce vývinové štádiá (vajíčka, larvy).

B. **Guľovité telo (sférické, homaxónne):** vajíčka, prisadnuté alebo málopohyblivé kolónie živočíchov. Natrvalo len zriedkavý tvar pri živočíchov, ale mnoho živočíchov má telo disponované zaujať guľovitý (schúlený, zvinutý) postoj tela v nepriaznivom období a pri obrane. To si tiež vyžaduje úpravy tela.

Nekonečný počet rovnako dlhých osí/rovín súmerností možno viesť stredom (bodom) takéhoto tela. Časti tela sú usporiadané sústredene okolo jedného bodu.

V staršej literatúre sa hypotetická skupina živočíchov s guľovitou symetriou označovala ako **tzv. Centrostigma(ta)** (= telo je pravidelne usporiadané okolo jedného bodu); netvorí ale prirodzený taxón (príbuzenskú skupinu) v systéme živočíchov.

Telo využíva prednosti guľovitého tvaru: minimálny povrch pri maximálnom objeme (dôležité pri regulácii straty vody, tepla, obrane voči predátorom) a dobré statické vlastnosti. Guľa (sféra, globus) je základný geometrický tvar. Nevýhody sférického tvaru: veľký odpor prostredia pri pohybe, obmedzený aktívny a hlavne usmernený pohyb, najmä na suchu (vo vode môžu byť

guľovité formy unášané vodou, nadnášané vzduchovými bublinkami a pod.) vysvetľujú, prečo sa guľovitý tvar selekčným tlakom vo fylogenéze takmer neuplatnil a nie je typický pre aktívne sa pohybujúce živočíchy.

Uveďme si niektoré príklady využitia predností guľovitého tvaru živočíchmi: guľaté vajíčka bezstavovcov a vodných stavovcov (aj ich zhluky). Dočasne tiež ochrana voči stratám tepla – schúlenie sa do „klbka“ (napr. hibernujúce cicavce, nocujúce vtáky), obrana voči predátorom napr. volvácia mnohonôžok z r. *Glomeris* alebo rovnakonôžok r. *Armadillidium*, nafúknutie objemu tela vzduchom alebo vodou (napr. ryby dvojzubce a štvrozubce či žaby). Zároveň sú do obrany zapojené ďalšie mechanizmy: pevný pancier, ostne, jedové žľazy, výstražné sfarbenie a pod. Guľovitý tvar môže byť využitý aj pri pasívnom pohybe kotúľaním napr. ako reakcia na útok predátora.

Veľký odpor prostredia a nestabilitu polohy guľovitého tvaru využívajú niektoré živočíchy (ale aj rastliny) na **pohyb kotúľaním** (gúľaním), napr. niektoré sasanky (príhlivce) stiahnu telo do guľky a nechajú sa gúľať prúdmi vody po morskom dne. Odgúľanie môžu ako spôsob efektívneho pasívneho pohybu (úteku pred predátorom) využívať živočíchy žijúce na strmých svahoch alebo skalách, schopné volvácie alebo so zavalitým telom. Pritiahnu končatiny k telu a pustia sa podkladu. Nárazuvzdorné telo je podmienkou prežitia pri takomto správaní. Vzácne odgúľanie ako útek pred predátorom používajú aj stavovce, napr. drobná venezuelská ropuchovitá žabka *Oreophrynella nigra* žijúca na stolových horách.
Pri vajciach suchozemských vajcorodých (oviparných) stavovcov je guľovitý tvar zvyčajne narušený v prospech predĺženého (v priemete na rovinu elipsovitého), alebo „vajcovitého“, kónického (pólová asymetria, jeden pól je špicatý, druhý široký, oválny, akoby zahrotený) tvaru. Pôvodné predstavy, že tvar vajca z pôvodne guľovitého (ktorý šetrí stavebným materiálom a má výrazné mechanické prednosti) k podlhovastým formám predstavuje adaptáciu na početnejšie znášky (lepšie využitie priestoru hniezda), jednoduchšie hniezda (ľahšie vykĺznutie vajíčka) alebo kladenie vajec na svahy mimo hniezda sa ukázali len čiastočne platné. Naopak, zistilo sa, že tvar vajec je adaptáciou na vnútorný tlak obsahu vajíčka a rastúceho zárodku a závisí od vlastností papierovitej membrány pod škrupinou. A výrazne koreluje s intenzitou lietania vtákov: druhy, ktoré intenzívne (rýchlo, dlho) lietajú, majú podlhovasté vajíčka (a úzku panvu), málo lietavé vtáky (behavé, ale i sovy) kladú vajcia takmer guľovité. Podlhovasté vajcia kladú aj rýchlo plávajúce tučniaky (Stoddard a kol. 2017). Podobné analógie v tvare vajec môžeme očakávať aj v prípade ďalších vajcorodých štvronožcov.

C. **Lúčovité telo (radiálne, jednoosé, monaxónne):** skupina živočíchov primárne na vývojovej úrovni lúčovito súmerných (v minulosti považovanej za prirodzený taxón Radiata), teda kmene príhlivce **(Cnidaria)** a rebrovky **(Ctenophora)**, sekundárne radiálne sú v dospelosti aj prisadnuté alebo málopohyblivé ostnatokožce – Echinodermata a niektoré mnohoštetinavce (Polychaeta) a plášťovce (Tunicata), ktoré majú pôvodný plán tela dvojstranne súmerný.

Organizácia tela: jedna hlavná os (angl. apicobasal axis) je orientovaná v smere gravitácie, a teoreticky nekonečný počet rovín súmernosti pretínajúcich zvisle hlavnú os. Počet rovín súmernosti je zvyčajne redukovaný prestavbou polguľovitého (zvonovitého či klobúkovitého) tvaru tela rozvojom ramien, čo naznačuje blízky vývojový vzťah k dvojstranne súmernému telu. Hlavná os prebieha stredom tela a telo je polarizované. Telo je kompaktné, krátke, zvonovité s možnosťou voľného pohybu vo vode (kombinácia vznášania a aktívneho pohybu), niekedy tanierovito rozšírené do bokov alebo v smere osi tela pretiahnuté, rúrkovité, spodným koncom prirastené či prichytené k podkladu alebo ležiace a pomaly sa pohybujúce po dne prostredníctvom pohyblivých povrchových štruktúr (panôžok). Lúčovitý tvar tela nájdeme výlučne pri vodných (najmä morských) živočíchoch. Často sprevádza živočíchy vo vodách s dostatkom ľahko dostupnej potravy. Nebývajú to rýchle živočíchy, ale majú výhodu v tom, že telo je rovnako disponujúce zmyslovými, pohybovými i lovnými orgánmi všetkými smermi. A môže neustále meniť smer pohybu bez pretáčania celého tela. Pri love potravy a obrane sú často využívané toxíny, lepivé sekréty či tvrdý pancier vybavený tŕnitými výbežkami.

Identifikácia pólov tu nie je triviálna, formy voľne pohyblivé majú inak orientované telo ako formy prisadnuté. Prisadnuté polypy majú predný, resp. horný (prostomiálny, orálny, abapikálny) a zadný, resp. spodný pól (aborálny); v prípade pohyblivých medúzových štádií a pri ostnatokožcoch (ktoré už patria k druhoústovcom) s diskovitým telom je poloha pólov opačná: orálny (abapikálny) pól smeruje ku dnu a apikálny (aborálny) je orientovaný hore. Voľne pohyblivá larva príhlivcov (planula) sa pri metamorfóze na polypa prichytáva ku dnu pôvodne predným (orálnym) koncom.

Rast živočícha v smere hlavnej osi je odlišný ako v iných smeroch; v smere osí kolmých na hlavnú os rastie rovnomerne, lúčovite. Vedľajšie osi, kolmé na hlavnú, prechádzajúce stredom rovín súmernosti, sú rovnako dlhé, rovnocenné, rovnakopólové.

V prípade holotúrií (trieda Holothuroidea), valcovitých ostnatokožcov, má telo vlastnosti radiálnej symetrie, prechádzajúcej do bilaterálnej symetrie, t.j. pravidelnosť okolo hlavnej osi je porušená. Fixuje sa poloha tela voči podkladu, bočné strany sú súmerné, ale brušná a chrbtová strane sa líšia farbou a inými vlastnosťami.

Vnútorné orgány sú usporiadané do tzv. **antimér**, t.j. pravidelne sa opakujúcich celkov, usporiadaných radiálne okolo osi súmernosti (kolmo na ňu).
Priečny prierez tela (teda kolmý na hlavnú os), resp. priemet na rovinu je kruh alebo hviezda prípadne tvary od nich odvodené.
Tento typ symetrie je **progresívny znak** pre vývojový stupeň pomerne jednoduchých mnohobunkových živočíchov (Cnidaria), predstavujúci prechod od máloorganizovaných nepohyblivých či pasívne pohyblivých mnohobunkovcov (hubky) k aktívne pohyblivým mnohobukovcom s dobre diferencovanými orgánmi a orgánovými sústavami. Stimulom pre ďalší rozvoj organizácie tela boli zjavne výrazné zmeny globálnych ekosystémov, potreba prekonávať väčšie vzdialenosti pri hľadaní optimálnych podmienok na život a rozmnožovanie, vyhľadávanie potravy, pohlavných partnerov a uspieť v konkurencii. Pomerne malá skupina morských druhoústych živočíchov sa k radiálnej súmernosti tela „vracia“ sekundárne, už na vysokom vývojom stupni. Tu sa jedná o **regresívny znak** sprevádzajúci výrazné obmedzenia v lokomócii.

Ostnatokožce (Echinodermata) sú v larválnom štádiu dvojstranne súmerné a voľne pohyblivé (plávajúce), v dospelosti (teda druhotne) sú už len pomaly pohybujúce sa po morskom dne, kde objavili bohatý zdroj málo pohyblivej či nepohyblivej živočíšnej potravy (koristi). Ostnatokožce patria do vývojovej skupiny druhoústovcov (Deuterostomia). Je to pekný príklad toho, ako pohyb výrazne korešponduje s tvarom a organizáciou tela živočíchov. A naopak, ako stály dostatok ľahko dostupnej potravy, partnera a bezpečie od predátorov nestimuluje rozvoj pohyblivosti tela, resp. druhotne vedie k zjednodušeniu tela a evolučnému regresu.
V staršej literatúre sa skupina lúčovite súmerných živočíchov označuje menom Monaxonia (Monoaxonia), teda jednoosé, prípadne Centraxonia (stredom tela je os), nie je to ale prirodzený taxón (teda nie je to skupina živočíchov so spoločným, monofyletickým, pôvodom).
Živočíchy s lúčovite usporiadaným telom často niekedy nie sú na prireze dokonale kruhovité a ich telo môže byť formované do **modifikovanej lúčovitej symetrie**. Podľa počtu symetrických častí, ktoré sa pravidelne striedajú, dostali pomenovanie biradiálne, tetraradiálne, hexaradiálne a pod. Považujeme ich za prechodnú fázu na ceste od radiálne k bilaterálne formovanému telu alebo naopak. Biradiálne lúčovité (teda na priečnom priereze nie kruhovité, ale skôr elipsovité telo) majú zástupcovia kmeňa rebrovky (Ctenophora).

Pri lúčovitej súmernosti tela môže byť **vnútorná organizácia tela dvojstranne súmerná**. A to aj pri nepohyblivých formách přhlivcov. To poukazuje na hypotetickú možnosť, že dvojstranná súmernosť mohla v histórii predbehnúť aktívny pohyb, ktorý sa považuje za určujúci faktor dvostrannosti tela a dokonca nie je vylúčené, že dvojstranná súmernosť je staršia (pôvodná) aj v evolučnej histórii přhlivcov, ako lúčovitá.

D. **Dvojstranne súmerné telo (bilaterálne symetrické):** hlavná vývojovová vetva živočíchov, Bilateria (syn. Bilateralia) (od najjednoduchších fosílnych prvočlánkovcov – predkambrijský kmeň Proarticulata a drobných prvoústovcov až po stavovce).

Telo je súmerné pozdĺž jednej roviny, pozostáva z dvoch, zrkadlovo usporiadaných polovíc (antimér). Takto stavané telo je pre živočíchy veľmi typické, má ho – s malými výnimkami – takmer každý zástupca ríše (podľa rôznych zdrojov takmer či viac ako 99% všetkých druhov živočíchov). Pri tejto informácii môžeme spozornieť. Čo je to za „boom“?
Teoreticky môžeme v tele rozlíšiť 3 osi: hlavná (angl. directive axis, v pozdĺžnom, horizontálnom smere) je rôznopólová, priečna (kolmá na hlavnú) je rovnakopólová (spája súmerné časti tela, pravý a ľavý bok), kolmo na priečnu os smeruje zvislá os tela, ktorá je rôznopólová, na konci v smere gravitácie sa rozvíja brušná (ventrálna) časť tela, na opačnom konci chrbtová (dorzálna). Chrbtová a brušná časť tela sa líšia napr. tvarom, farbou, pohybovými orgánmi (napr. krídla sú výlučne na dorzálnej strane tela a nohy na brušnej).
Polarita tela sa prejavuje v usporiadaní tela a v novej terminológii, vrátane terminológie topografickej (lokalizácia orgánov na tele). Predný koniec tela sa stáva hlavou (kraniálny koniec tela, z lat. cranium = lebka), okolo ústneho otvoru sa koncentrujú orgány príjmu potravy,

zmysly a nervové ústredie (proces cefalizácie). Hlava ako samostatný útvar tela sa viac alebo menej výrazne odlíši od zvyšku tela. Získava pohyblivosť voči telu a môže sa stať dokonca súčasťou pohybového aparátu živočícha (pozri napr. ako papagáje využívajú zobák pri preliezaní po konároch či pletive), môže byť využívaná ako súbor nástrojov na opracovanie predmetov či vytváranie stavieb, preberá dôležitú komunikačnú funkciu (mimika, vydávanie zvukov...) a podobne. Zadný koniec tela má prevažne pohybovú funkciu. Pri chordátoch (najmä stavovcoch) sa označuje ako chvostový (kaudálny, z lat. cauda = chvost). Za chvost považujeme zadnú časť tela, ktorá presahuje za oblasť vyústenia pohlavnej, tráviacej a vylučovacej sústavy (post-análny chvost). Chvost tvorí oporná sústava (chorda alebo chrbtica) a svalstvo a má prevažne pohybovú funkciu, pri cicavcoch a vtákoch aj komunikačnú. Druhotne môže chvost zaniknúť alebo existovať v rudimentárnej podobe (žaby, recentné vtáky, človek).
Po bokoch roviny symetrie rozlišujeme pravú a ľavú polovicu tela. Určíme ju tak, že živočícha si postavíme pred seba, jeho hlava smeruje od nás a mi sa pozeráme na jeho dorzálnu stranu tela. Nie vždy je jednoduché pravú a ľavú stranu určiť (napr. pri lastúrnikoch). Obe strany sú tvarovo, hmotnostne aj vnútornou organizáciou a funkciou rovnocenné, panuje medzi nimi rovnováha, ktorá je podmienkou efektívneho pohybu tela želateľným smerom vpred, teda usmerneným hľadním potravy a partnera (angl. directive foraging, progressive motion, creeping). Reálne ale zrkadlová zhoda nie je dokonalá, dochádza k menej či viac výraznej odchýlke, lateralite. Stačí si napr. porovnať fotografiu tváre človeka s jej ideálne symetrickým obrazom, ktorý získame skopírovaním a preklopením polovice tváre. Mieru symetrie (napr. tváre) podvedome spájame s krásou (symetria ako estetické kritérium), zdravím, nenarušeným genotypom, sexuálnou atraktivitou.

Starší pojem pre dvojstranne súmerné živočíchy (Bilateralia) je **Centroplana** (stred tela tvorí 1 rovina). Dnes sa nepoužíva, ale má význam si ho pripomenúť. Telo je rovnomerne (zrkadlovo) usporiadané v priestore pozdĺž roviny, nie osi. Pozdĺžnu os tu ale teoreticky môžeme definovať ako hlavné smerovanie tela a spojnicu medzi koncovými bodmi tela v predo-zadnom smere.
Pozn. Mená vývojových skupín a taxónov zvolené podľa symetrie sú umelé a účelové, možno sa s nimi stretnúť skôr v staršej literatúre (Bayer, 1948). Jedine dvojstranne súmerné živočíchy (Bilateria) dnes považujeme za spoločnú vývojovú skupinu. Primárna dvojstranná súmernosť sa často manifestuje len v embryonálnom štádiu (primárnych larvách) (pozri Mollusca, Echinodermata, Tunicata a pod.). Pojem Radiata sa dnes používa menej a v inom význame ako v minulosti. Pôvodne existovala prestava, že lúčovite súmerné živočíchy tvoria spoločnú vývojovú vetvu (kmeň). Dnes vieme, že sú tu nezávislé kmene. Ale základný plán tela a tvar majú podobný, preto hovoríme o vývojovej úrovni Radiata, ktorá mohla (ale nemusela) predchádzať dvojstranne súmernému usporiadaniu tela.
Bilaterálna symetria je v plnej miere využitá len v živočíšnej ríši a zjavne súvisí s rovnováhou pri jednosmernom tele. V rôznej miere sa súmernosť uplatňuje aj v ďalších ríšach živých organizmov.

Literatúra niekedy zabúda na pôvodne dvojstranné živočíchy, ktorých telo druhotne **rastie rotáciou**, buď pozdĺž krivky, ktorá sa otáča v rovine okolo jedného bodu (**špirálová symetria** – spiral symmetry) alebo rotuje okolo priamky priamky (**skrutkovicová symetria** – helical symmetry) v postupne a pravidelne sa zväčšujúcich závitoch. Telo je zvyčajne vedené v raste rotačne dorastajúcou schránkou. Ulitníky majú napr. tzv. rovnomernú logaritmickú skrutkovicovú schránku (angl. equiangular logaritmic helical shell). Poznanie zákonitostí vzniku a geometrických vlastností takejto schránky umožňuje nájsť a interpretovať aj menej nápadné medzidruhové a medzipopulačné rozdiely či abnormality spôsobené environmentálnym stresom.

Symetria a jej narušenia (**asymetrie**) patria k základným princípom organizácie celého vesmíru. Poskytujú tiež mnoho inšpirácií pri štúdiu funkčnej morfológie, patológie i ekológie. Napr. v prípade dvojstranne súmerných organizmov sa často vyskytnú menšie či väčšie asymetrie (odchýlky). Odchýlky menšieho rozsahu sa vždy vyskytujú v populácii v určitej frekvencii. Hovorí sa im **fluktuujúce asymetrie** (angl. fluctual asymmetry) (napr. nerovnaký počet šupín na pravej a ľavej strane trupu ryby a pod.). Môžu nepriamo odrážať stresujúci vplyv prostredia na organizmus, hybridizačnú zónu a pod. Takmer vo všetkom v prírode nájdeme nejakú formu symetrie, ale dokonalá symetria je len teoretická, nedosiahnuteľná. Zanedbateľné odchýlky nepredstavujú významný hendikep pre organizmus, hoci sa môžu podpísať pod mieru jeho úspešnosti. Súmernosť tváre človeka je dôležitým prvkom jej celkového vnímania iným

človekom. Súmerná tvár je považovaná za atraktívnejšiu v porovnaní s nesúmernou, je výrazným stimulom emočnej odpovede (často bez vedomej kontroly). Vo všeobecnosti sa vyššia miera súmernosti tela vníma ako znak lepšieho stavu (fitness) jej nositeľa (zdravotný stav, sexuálnej atraktívnosti, plodnosti a pod.).

Na záver treba dodať, že novšia literatúra upúšťa od rigidného prístupu k problému symetrie tela (klasifikácia symetrií, označovanie taxónov podľa symetrie a pod.), považuje ju za dynamickú vlastnosť tela, ktorá odráža fylogenézu len do istej miery, značne je modifikovaná životnými stratégiami a prostredím.

Polarita: orientácia a usporiadanie tela pozdĺž osi symetrie

Problematiky polarity, teda nerovnocenných koncov tela, sme sa zľahka dotkli pri definovaní bilaterálne usporiadaného tela. Polarita má ale všeobecnejší význam pri architektúre tela. Telo sa formuje v súradnicovom systéme úplne od počiatku. Živočíšna samčia pohlavná bunka (spermia) aj **samičia pohlavná bunka (vajíčko, oocyt) sú výrazne polarizované**. Jeden koniec vajíčka býva nápadne odlišný koncentráciou pigmentu. Toto je **animálny pól bunky** (angl. animal pole), správajúci sa ako pohyblivý živočích (odtiaľ etymológia slova). Po oplodnení sa správa veľmi dynamicky, vajíčko sa tu rýchlo delí (brázdi) na dcérske bunky. Tie sú pomerne malé a rýchlo sa z nich tvorí morula,
potom blastula a nakoniec gastrula. To sú viacbunkové štádiá vývinu jedinca, ktoré nemajú zatiaľ diferencované tkanivá a orgány, ale už sú priestorovo definované. Opačná strana vajíčka je **vegetatívny pól** (angl. vegetal pole). Ten je málo pigmentovaný (vyfarbený), po začatí brázdenia vajíčka reaguje oneskorene, pomaly tu vznikajú veľké bunky, bohaté na zásobné látky. Neskôr tieto bunky môžu byť základom pre vonkajšie obaly embrya. Teda odlišné póly sú definované hneď na začiatku. Postupne sa fixujú dva základné **smery usporiadania tela**: predo-zadný (**apikálno-kaudálny**) a chrbtovo-brušný (**dorzo-ventrálny**). Prvý zodpovedá orientácii tela voči pohybu a formuje sa v ňom hlavná os tela. Druhý predstavuje orientáciu tela v gravitačnom poli. V prípade nesúmerných a lúčovite súmerných živočíchov sú obe osi nerozlíšené a tvoria základnú súradnicu, okolo ktorej sa telo vyvíja. Ústny otvor je orientovaný zvyčajne ventrálne (pri pohyblivých organizmoch, napr. medúzach či ježovkách) alebo dorzálne (na vrchu tela) pri prisadnutých formách (hubky, polypy mechúrnikov, plášťovce...). Na formovanie polarity tela, toho ako bude telo v priestore „zostavené“, teda vplýva polarita vajíčka.
Dôležitým determinantom vývinu embrya je aj **miesto vniku spermie do vajíčka** pri oplodnení. Deje sa to vždy na animálnej pologuli vajíčka, ale nemusí to byť presne v póle. Miesto vniku spermie určí orientáciu dorzoventrálnej osi vo vyvíjajúcom sa zárodku, pričom miesto vniku definuje ventrálnu stranu embrya. Predozadnú os tela neskôr determinuje poloha prvého otvoru embrya – **blastopóru** (prvotných úst). Pre **prvoústovce** (**Protostomia**) – kam zaraďujeme väčšinu tzv. bezstavovcov – sa tu definuje miesto ústneho otvoru a neskoršieho formovania hlavového pólu tela. Na opačnej strane potom bude koncový pól.
Druhoústovce (**Deuterostomia**) – to je vývojová línia, kam patríme aj my, stavovce – sa ďalej vyvíjajú po tzv. **predo-zadnej inverzii, prepólovaní** tela. Geneticky majú zakódované predefinovanie priestorového usporiadania tela, v porovnaní s prvoústovcami opačné. Na pôvodne zadnom konci zárodku sa otvorí druhotný otvor (deutero-stomia), na tomto mieste sa formuje ústny otvor a budúci hlavový pól (hlava). Všetko je v porovnaní s prvoústovcami teda pri druhoústovcoch usporiadané opačne (zrkadlovo) z pohľadu hlavnej osi tela. Navyše dôjde k prevráteniu chrbtovo-brušnému (**dorzo-ventrálna inverzia**). Druhoústovca, vrátane topografie jeho orgánov, môžeme teda vidieť ako prvoústovca, prevráteného naopak v dvoch základných smeroch (súradniciach).

Na poriadok a poradie sa teda pri vývine tela živočícha dohliada (regulačné mechanizmy) veľmi pedantne, len veľmi zriedkavo vo fylogenéze dochádza k nejakej zmene. Tá – teda prevrátenie pólov – má potom logické a rozsiahle následky. Ale stačí drobná zmena v genetickej informácii resp. pri jej transkripcii a následky sú nedozierne.

Krátko si tu spomenieme úlohu tzv. **Hox génov** pri formovaní tela počas ontogenézy. Hox gény majú regulačnú funkciu (sú zodpovedné napr. za definovanie pólov tela a usporiadanie tela medzi pólmi). Patria do skupiny homeoboxových génov. Homeobox (homeo-box=rovnaká oblasť) je sekvencia DNA (asi 180 nukleových báz) na okraji niektorých génov. Zodpovedá za tvorbu tzv. homeodomény (to je štrukturálna časť proteínu). Bielkoviny s homeodoménou fungujú ako traskripčné faktory, majú veľký význam napr. pri regulácii ontogenetických procesov).

Táto krátka kapitolka chce priniesť poriadok do zmätku pri pohľade na variabilitu tiel živočíchov. Polarita túto veľkú množinu rozdelí len na dve: prvoúste a druhoúste (s takmer zanedbateľným zvyškom: hubkami, vločkovcami, ŕhlivcami a rebrovkami – ale tie tiež môžeme zaradiť medzi prvoúste, v širšom ponímaní). Zároveň je potrebné si uvedomiť, že orientácia tela a poloha orgánov nie sú náhodné, majú význam a vyvíjajú sa komplexne so svojím okolím. Ak teraz počujeme názvy ako chorda dorsalis (chrbtová struna = opora), kaudálna poloha obličiek, ventrálne plutvy a pod., už vnímame dôležitý priestorový kontext, význam topografie (polohy) v architektúre tela.

Poznámka: Skúsme popustiť uzdu fantázii: čo by sa stalo, keby sa náhle naša Zem prevrátila? Ocitli by sme sa na južnej pologuli, malo by to rôzne následky, napr. v ročnom biocykle. Táto analógia môže pomôcť pochopiť skutočnosť, že niekedy zdanlivo drobná zmena vo vývojovom programe (genóme, mechanizmoch regulujúcich expresiu génov) má zásadný význam pre ďalšie smerovanie morfogenézy.
Polarita vo vývine oplodneného vajíčka sa môže zdať úplne samozrejmá, kým si neuvedomíme, že zárodok má pomerne dlhé obdobie tekutú (polotekutú) konzistenciu. Presuny buniek sa vlastne realizujú prelievaním.

Zárodočné listy ako stavebný materiál a telové dutiny ako malá záhada

Pre pochopenie mnohotvárnej stavby živočíšneho tela musíme občas nazrieť aj do poznatkov embryológie a histológie: teda do zákonitostí formovania skupín buniek, zárodočných a definitívnych tkanív. Tkanivá, súbory buniek so spoločným pôvodom, zvyčajne rovnakého typu, zhromaždené na rovnakom mieste a koordinovane plniace rovnakú funkciu (súbor funkcií) sa formujú v skorých fázach zárodočného vývinu. **Zárodočné tkanivá** (z. vrstvy buniek, listy, angl. embryonic layers) ako mnohobunkovú „stavebnú hmotu“ (ak chcete „plastelínu“) dokážeme rozlíšiť v systéme živočíchov až od radiálne súmerných živočíchov vyššie. Na tejto úrovni (ŕhlivce, rebrovky) sa najprv rozlíšia dva zárodočné listy (tkanivá), **vonkajší (ektoderm)** a **vnútorný (endoderm)**. Preto tieto živočíchy spoločne označujeme ako **Diblastica** (alebo Diploblastica = telo z dvoch zárodočných vrstiev). Poradie a polohu vzniku zárodočných vrstiev je dobré si pamätať hneď od začiatku, majú ďalekosiahly dosah na formovanie orgánov a orgánových sústav.
Na vývojovej úrovni dvojstranne súmerných živočíchov sa postupne formuje tretia, stredná zárodočná vrstva (mezoderm). Najprv ako jednotlivé bunky alebo ich zhluky s veľkými medzibunkovými priestormi v tenučkej vrstve (**mezenchým**) – prezradí to úzke (vláskovité alebo listovité) telo takýchto živočíchov (napr. ploskavce (Platyhelminthes)). Neskôr – prezradí to zavalitejšie telo s komplikovanejšou vnútornou stavbou, množstvom svalov, výborným pohybom a často pevnou vnútornou kostrou – sa vyvinie tretia, **mohutná stredná vrstva (mezoderm)**. Trojvrstvové živočíchy dostali pomenovanie **Triblastica** (= z troch zárodočných vrstiev). Aj keď vzniká mezoderm ako posledný v poradí, pre väčšinu dvojstranne súmerných pohyblivých živočíchov je základom robustných štruktúr, ktoré zabezpečujú pohyb a oporu tela. Ak by sme jednotlivé zárodočné vrstvy vnímali ako stavebnú plastickú hmotu, je dobré odlíšiť ich farebne (čo robia autori farebných schém usporiadania tela s ohľadom na embryonálny pôvod tkanív a štruktúr). Tu by sa mal výpočet zárodočných tkanív skončiť, ale

najmä v poslednom desaťročí sa ukazuje potreba dodať ešte čosi. Tento dvoj- či trojvrstvový model tela sa dá uplatniť od prhlivcov po hmyz a donedávna sme si mysleli, že nič nové neobjavíme ani pri chordátoch a iných druhoústovcoch.

Pri chordátoch (a možno ďalších príbuzných skupinách druhoústych živočíchov) sa ale počas zárodočného vývinu deje ešte čosi špecifické. Jednak sa tu formuje prvá opora tela (tzv. chorda dorsalis, chrbtová struna) z buniek, ktoré pochádzajú zo steny čreva (endoderm), ale vyvíjajú sa posunuté viac k chrbtovej časti tela, obklopené mezodermom (hovorí sa o **endomezoderme**). A chrbtová strana tela je naozaj špecifická. V jej strede sa bunky ektodermu množia rýchlejšie ako v okolí, povrchová vrstva buniek sa začne prehýbať dovnútra a vznikne rúrka. A to nie hocijaká, ale nervová trubica, základ našej centrálnej nervovej sústavy. Je to pekný príklad aktívnych susedských vzťahov buniek, resp. tkanív (indukcia = regulačný proces, pri ktorom indukujúce bunky alebo tkanivá biochemicky usmerňujú vývin susedných, indukovaných tkanív). Nervovú trubicu by sme si zatiaľ príliš nevšímali, keby popri nej z oboch strán nevznikli tmavé pásy, akésy koľajničky (ektodermové bunky s pigmentom; dostali pomenovanie **nervová lišta**, angl. neural crest), ktoré sa začnú správať zváštne: presúvajú sa najmä k budúcej hlave a ponárajú sa pod vonkajšiu vrstvu buniek. Dostanú sa medzi bunky mezodermu a začnú tvoriť skupiny (**ektomezoderm**), ktoré majú „leví“ podiel na tvorbe skeletu (kostry) hlavy a zmyslových orgánov. Výrazne tiež ovplyvňujú svoje okolie (indukcia). Sú teda stavovce **Tetrablastica**? Môžeme hovoriť o **štvrtom, migrujúcom zárodočnom tkanive** (aký by mal mať názov)? O tom sa zatiaľ vedci sporia, každopádne sa jedná o unikát, ktorý nezapadá do predchádzajúcej scény „tri a dosť“.

Telové dutiny. V telách živočíchov nájdeme priestory, ktoré nevypĺňajú bunky resp. kompaktné tkanivo, ale sú vyplnené vodou alebo vnútrotelovou tekutinou (lymfou, hemolymfou a pod.). Pre živočíchy majú tieto dutiny dva hlavné významy: predstavujú prostredie, v ktorom prebiehajú dôležité metabolické reakcie (akýsi hrniec v tele) a mechanicky determinujú vývin tela (tkanivá ich skôr môžu obrastať ako pohltiť). Vo vyvíjajúcom sa zárodku mnohobunkovcov v štádiu blastuly sa uprostred bunky rozostúpia a jednou vrstvou buniek ohraničia priestor **prvotnej telovej dutiny**, tzv. blastocél (blastocoel, primary body cavity). Táto dutina bude mať vzťah k formovaniu tráviacej sústavy, ktorá u najprimitívnejších (=evolučne najstarších) skupín živočíchov bude s blastocélom totožná; neskôr s otvorením análneho otvoru a predĺžením tela sa zmení na rúrkovitý útvar. Pri formovaní tretej vrstvy zárodočného listu (mezodermu) v tejto čoraz robustnejšej mase buniek začnú vznikať voľné priestory medzi endodermom a mezodermom (**pseudocél**), alebo nepravideľne medzi bunkami mezodermu (**schizocél**) až po vyformovanie druhotnej telovej dutiny – **célomu,** resp. celómu (coelom). Ten potom sprevádza vývin mezodermu všetkých vyššie organizovaných skupín dvojstranne súmerných živočíchov. Podieľa sa na priečnej segmentácii mezodermu a celého tela a aj po čiastočnej následnej redukcii a vyplnení dôležitými orgánmi brušnej dutiny, osrdcovníka a pod., si zacháva obe dôležité funkcie aj pri najvyspelejších skupinách živočíchov.

V anatómii článkonožcov, pomaliek a pazúrikovcov sa používa pojem **mixocoel** (**hemocoel**). Druhotná telová dutina tu splynula s ventrálnou časťou cievneho systému, do dutiny sa vylieva hemolymfa. Mixocél je tu priamo súčasťou otvorenej obehovej sústavy.

Názvy zárodočných tkanív a dutín majú rovnakú podobu aj v latinčine a angličtine, akurát rešpektujú pravopis spojený s inými pravidlami výslovnosti spodobovaných spoluhlások a predlžovania samohlások, ako v slovenčine (célom = coelom, mezoderm = mesoderm a pod.).

V kapitole je prezentovaný klasický, statický model fungovania zárodočných tkanív a telových dutín. Dnešné poznatky smerujú k uvoľneniu striktných definícií a ohraničení. Problematika nervovej lišty je jedným z príkladov, ktorý sa vymyká klasickej predstave o trojvrstvovom modeli tela. Scenáre vzniku mezodermu sú zrejme rôzne a rôznymi spôsobmi vzniká aj druhotná telová dutina (célom). Z toho vyplýva, že u rôznych skupín živočíchov sa z najväčšou pravdepodobnosťou nejedná o útvary homologické, ale o niekoľkokrát nezávisle vzniknuté evolučné novinky.

Váženie podobností a rozdielov

Pri porovnávaní stavby tela živočíchov (rovnako iných objektov) nás môžu zaujať podobnosti aj **rozdiely**. Úlohy typu: nájdi 10 rozdielov medzi (zdanlivo) rovnakými obrázkami, nás učia rozdiely si všímať a následne hodnotiť ich závažnosť. Dva jedince živočíchov sa od seba vždy do istej miery líšia. Ak si zvolíme súbor znakov, ktoré si na nich všímame, môžeme očakávať rozdielnosť na škále 0–100% (100% rozdielnosť ale prakticky neexistuje). Čím viac rozdielov, tým sú si tieto živočíchy viac vzdialené, príbuzensky (fylogeneticky) alebo spôsobom života (ekológiou). Rozdielne znaky môžu mať ale rôznu evolučnú históriu a závažnosť, ktoré musíme starostlivo zvážiť, kým rozdielnosť interpretujeme. **Nápadné rozdiely** pritom môžu, ale nemusia, mať veľkú váhu. Ak napr. vidím v prírode drozda s bielym perím, môže sa jednať o druh veľmi príbuzensky vzdialený od bežného drozda čierneho alebo len farebnú aberáciu jedinca toho istého druhu (albinizmus). Iným, ešte názornejším príkladom sú nápadné rozdiely medzi samcami a samicami, larvami a dospelými jedincami toho istého druhu a pod. Naopak, niekedy **nenápadné rozdiely** v stavbe tela nemusia znamenať druhovú identitu. Dnes sa často rieši problematika tzv. **kryptických druhov** (angl. cryptic species, sibling species). Čoraz častejšie sa vďaka širokému používaniu metód molekulovej taxonómie zisťuje, že je mnoho prípadov dvojíc i celých skupín druhov rôznych živočíchov, ktoré sa na seba v takej miere podobajú, že ich často vizuálne nevieme odlíšiť. Pritom k reprodukčnej izolácii (osamostatneniu druhov, rozvetveniu fylogenetickej línie) môže dochádzať práve teraz (a morfologické rozdiely sa ešte nestihli vyvinúť) alebo k nej došlo už dávno, ale živočíchy žijú v dlhodobo nemennom (a rovnakom) prostredí, menia sa vzhľadom len málo, prípadne rovnakým sledom zmien (paralelne) alebo druhotne došlo vďaka súbežnej adaptácii k vytvoreniu takmer identickej stavby tela i menej príbuzných taxónov (konvergencia).

Jedným z príkladov recentnej speciácie (štiepenia druhu na dcérske) môže byť najväčšia mäsožravá veľryba, kosatka dravá. Je rozšírená v moriach a oceánoch po celej Zemi a dlho sa predpokladalo, že sa jedná o jeden druh. Jedince vylovené (či pozorované) v rôznych častiach sveta sa líšili len veľkosťou, odtieňom sfarbenia (sivomodré, hnedosivé) a dĺžkou kolmo stojacej chrbtovej pluvy. Tieto rozdiely sa pripisovali individuálnej variabilite. Podrobnejšie štúdium globálnej populácie ale ukázalo, že kosatky v rôznych častiach sveta sa síce málo líšia morfologicky, ale špecializujú sa na rôznu potravu (napr. výlučne ryby, výlučne tulene, vodné vtáctvo, ktoré musia loviť na hladine a nad ňou a pod.) a rôzne stratégie lovu. V genetických znakoch (markeroch) sa líšia podľa toho, ako rýchlo sa v evolúcii menia. Konzervatívny mitochondrálny gén cytochróm oxidáza COI nevykázal rozdiely na druhovej úrovni, ale evolučne premenlivejše jadrové gény ukázali, že jednotlivé populácie sa od seba recentne odštiepili a vzďaľujú sa od seba, prebieha tam proces speciácie, ktorý vyústi do vzniku samostatných druhov s morfologickými osobitosťami. V morskom prostredí pritom všeobecne došlo k rovnakým adaptáciám (konvergencii) rôznych cicavcov. Tento proces zmazáva morfologické rozdiely medzi druhmi i vyššími taxónmi (Foote a kol. 2015, 2016). (Za lokálpatriotickú poznámku stojí fakt, že oba fenomény nedávno nanovo študoval tím pod vedením Andrewa D. Footeho, na vyhodnotení výsledkov sa podieľal aj odborník zo Slovenska, Tomáš Vinař, ktorý sa zaoberá matematickým štúdiom genómu a bioinformatikou). Opačným príkladom môžu byť sladkovodné kôrovce – kriváky z rodov *Niphargus* a *Gammarus*, ktoré žijú aj u nás v podzemných vodách alebo v potokoch. Vysoká miera morfologickej podobnosti v rámci rodu umožňuje vizuálne (v mikroskope) rozlíšiť len niekoľko druhov, ale fylogenetické štúdie s využitím molekulovej taxonómie ukázali veľkú druhovú pestrosť (mikroendemizmus) a dávnovekosť izolovania fylogenetických línií (Fišer a kol. 2018).

A teraz o **podobnostiach**. Tie, podobne ako odlišnosti, vlastne riešime denne. Konštatujeme, ako sa dieťa podobá na rodiča, pripodobňujeme sa oblečením, účesmi, správaním komunite ľudí, do ktorej patríme a pod. Zaujímavým mentálnym cvičením je hľadanie podobností medzi dvoma živočíšnymi telami alebo časťami tela. Čím sú si menej podobné, tým je to zaujímavejšie. Tu hľadáme mieru podobnosti (napr. od 0 do 100%) a následnej ju interpretujeme. Aj tu môžeme všeobecne povedať, že miera podobosti dvoch organizmov (orgánov) zvyčajne znamená mieru ich príbuznosti; ale nemusí. A že dva živočíchy majú vždy niečo podobné. Čím je hľadanie podobností náročnejšie, tým viac pátrame po všeobecnejších znakoch, abstrahujeme a do istej miery smerujeme k podstatným, všeobecným znakom. Pritom podobnosť (alebo odlišnosť) môže odrážať fylogenetickú blízkosť, príbuznosť, spoločnú evolučnú históriu, spoločného predka (ak ide o druh či jedinca), pôvod v rovnakom embryonálnom tkanive (ak sa jedná o tkanivo alebo orgán). Takejto podstatovej podobnosti

hovoríme **homológia (**z gr. homos = jeden a ten istý, logos = pôvod, význam). Jednoducho by sme mohli povedať, že homologické štruktúry sú také, ktoré sú vo svojej podstate rovnaké, zdieľajú ich živočíchy, ktoré majú časť evolučnej histórie spoločnú. Platiť by to malo nie len na úrovni morfologickej (fenotyp), ale aj v genóme (tzv. hĺbková homológia, angl. deep homology). Ak ide o nezávislé morfologické súbehy, konvergencie, pripodobňovania, ktoré vznikli nezávisle (paralelne) a majú rôzny pôvod, to sú podobnosti s povahou **analógie (**gr. analogos = úmerný, proporcionálny; ana (lat.) = naprieč, cez + logos (gr.) = slovo s viacerými významami, tú znamená stav, charakteristika). Pojem analogický sa zaužíval, hoci rovnako by sme mohli použiť aj tvar heterologický. Táto dvojica pojmov patrí k základným v porovnávacej morfológii. Homologické orgány majú rovnaký evolučný pôvod: sú vytvorené z rovnakých zárodočných listov a spoločného pôvodného orgánu, hoci dnes môžu plniť rôznu funkciu a ich tvar sa mohol zmeniť (napr. párové plutvy rýb a končatiny suchozemských stavovcov, šupiny žralokov a čeľustné zuby stavovcov); analogické orgány vznikli z odlišných zárodočných listov alebo iných pôvodných orgánov či v inej časti tela, ale funkciu, tvar i polohu môžu mať zhodné (napr. chrbtová plutva lúčoplutvých rýb a veľrýb).

Pri podrobnejšom štúdiu problematiky podobností narazíme aj na pojmy ortológia (orthology) a paralógia (paralogy). Rozlišuje sa nimi porovnávanie štruktúr medzi taxónmi (ortológia) a v rámci druhu (paralógia).

Tlak prostredia selekčne pôsobí na rôznorodé organizmy a uprednostnené sú najlepšie adaptácie, obrazne povedané najúspešnejšie vynálezy, ich počet ale môže byť limitovaný a preto sa objavujú opakovane a často i nezávisle v rôznych obdobiach histórie života a pri rôznych skupinách živočíchov (napr. krídla motýľov a vtákov, telo rýb a veľrýb...).

Dvojicu analógie/homológie dopĺňa tretí pojem: **homoplázie** (sériová homológia). V literatúre nie je tento pojem celkom jednotne vysvetľovaný.

Homoplázia je definovaná dvoma spôsobmi:

a) obdobné morfologické „vynálezy“, ktoré vznikli z rovnakého pôvodu (materiálu, teda pôvodného orgánu či skupiny tkanív), ale nezávislou, opakovanou cestou, teda nie postupnými prechodnými formami (napr. krídlo vtáka a netopiera; za predpokladu, že okrídlené vtáky sa v evolúcii objavili skôr, krídla netopierov nevznikli modifikovaním krídla vtákov, ale nezávisle z predných kráčavých končatín v inej korunnej skupine v rámci definitívne suchozemských štvornožcov (Amniota) v rámci podkmeňa stavovce);
b) iná definícia homoplázií je, že sa jedná o štruktúry homologické (príbuzné) a zároveň rovnaké. V takomto kontexte sa pri homológiách a analógiách viac zdôrazňuje funkcia, ako tvar. Podobnosť (analógia) tvaru a teda i funkcie vzniká v dôsledku evolučnej konvergencie, sú to opakované adaptácie na podmienky prostredia.

Porovnávať môžeme aj výrazne odlišné štruktúry, za predpokladu, že sú porovnateľné (napr. spĺňajú podobnú funkciu, majú rovnakú polohu na tele). Miera odlišnosti sa dá interpretovať príbuzenskou vzdialenosťou a odlišnou adaptáciou na prostredie. V praxi je dobré porovnávané objekty študovať v kontexte ich podobnosti, ale všimnúť sa aj rozdiely. Drobný morfologický rozdiel napr. medzi dvomi živočíchmi môže upozorniť na skrytú druhovú odlišnosť (tzv. kryptické druhy, takmer neodlíšiteľné), čo možno overiť použitím metód molekulovej taxonómie (rozdiel v genotype môže byť výraznejší ako vo fenotype).

Stavba teda odráža buď príbuzenské vzťahy alebo odpoveď na tlak prostredia, zvyčajne jedno i druhé. Ak adaptačný tlak prestane pôsobiť, nepotrebné orgány „vystúpia“ z adaptačných procesov. Stanú sa z nich rudimentárne (zvyškové) orgány. Nesú informácie o kedysi funkčnej stavbe tela ich predkov, nezohľadňujú už ale spôsob života a prostredie, v ktorom organizmus žije teraz (napr. zvyšky končatín u hadov a pod.).
Situáciu komplikujú organizmy, ktoré počas vývinu prechádzajú metamorfózou a ich pohlavne dospelé štádiá sa výrazne odlišujú od larválnych štádií. Viac sa tejto problematike venujeme v kapitole venovanej ontogenéze (morfogenéze).

Rýchle odkazy

Ak vás zaujal princíp symetrie, nájdete k nemu veľa literatúry, súhrn nájdete v článku Klindenberga (2015).
K ďalším spomenutým témam si môžete pozriet tieto odkazy:
http://vis.sciencemag.org/eggs/ (veľmi pekná prezentácia s najnovšími poznatkami o tvare vtáčích vajec)
http://www.mdpi.com/2073-8994/7/2/843 (o fluktuujúcich asymetriách; všimnite si tiež názov časopisu, kde je článok publikovaný)
https://en.wikipedia.org/wiki/ (heslá: Anatomical_terms_of_location, Biological rules, Kunstformen der Natur, List of examples of convergent evolution, Metamerism (biology), Segmentation (biology)
https://twistedsifter.com/videos/timelapse-of-single-cell-becoming-an-organism/ (fascinujúce časozberné video, dokumentujúce vývin zárodku mloka vrchovského)
https://www.youtube.com/watch?v=e-189LIYa0Y (ešte raz o tvare vtáčích vajec)

Obrana hraníc (integument)

Telo je ohraničené vrstvou alebo vrstvami buniek a naviac často ešte nebunkovými obalmi. Tejto pokrývke hovoríme **integument** (= *tegmentum*, pojem z latinčiny, znamená oblek, pokryv) sa používa v zoológii i botanike, vrátane ďalších pojmov, ktoré s ním súvisia (napr. pokožka, epidermis, kutikula, vosková vrstva a pod.). Významovo podobná je téka (theca, pôvodne grécke slovo), čo je vo všeobecnosti obal. V zoológii sa používa napr. v spojení ootheca = spoločný obal (puzdro) pre znášku vajíčok. Pod pojem integument – pokryv tela je zahrnutá heterogénna zmes tkanív a štruktúr. Mnohé z nich majú analogický vzhľad pri rastlinách a aj pomenovanie, to ale automaticky neznamená príbuznosť (napr. kutikula).
V angličtine sa používa pojem integumentary system, synonymizovaný s pojmom kožná sústava (angl. cutaneous system). Ide o vlastný, organický povrch tela, tvorený bunkami (orgánmi) a ich produktami. Na povrchu tela živočícha môžeme pozorovať jednu alebo viacero vrstiev epitelových buniek, ktoré telo ohraničujú a plnia špecifické funkcie kontaktnej plochy medzi organizmom a prostredím. Agresívne pôsobenie vonkajšieho prostredia je veľmi často tlmené nebunkovým materiálom, štruktúrami, ktoré epitelové bunky tvoria a zhromažďujú v zóne medzi vlastným telom a prostredím. Telo si takto tvorí akýsi oblek, ktorý v širšom ponímaní zaraďujeme do komplexu integumentu. U prevažnej väčšiny živočíchov tento oblek označujeme pojmom kutikula (lat. *cuticula*, angl. cuticle), pevným a nápadným, druhovo špecifickým alebo elastickým, menej nápadným. Ak tento oblek je stále nedostatočnou ochranou, živočích môže tvoriť svoj vlastný, originálny, druhovo špecifický úkryt – schránku.

Bunky v pozore (pokožka, zamša a izolačná výplň)

Telo živočíchov ohraničuje vrstva (vrstvy) buniek, ktoré všeobecne nazývame **koža (***dermis,* skin**)**. Tento pojem sa v užšom význame používa pre integument stavovcov, kde vytvára viacvrstvový komplikovaný útvar ekto- a mezodermálneho pôvodu. Obe, pôvodom odlišné zložky kože sa potom podieľajú na tvorbe kožných derivárov, ktoré majú vďaka tomu tzv. kompozitový pôvod (angl. composite origin): na vrchu (alebo na konci) ektodermálny a vo vnútri mezodermálny. Vrchná, **ektodermálna vrstva** pokryvu tela stavovcov dostala pomenovanie **pokožka** (**epi-dermis**, t.j. ležiaca na vrchu kože, doslova koža – zamša je ňou potiahnutá). Ektodermálnu vrstvu – oveľa jednoduchšiu a bez mezodermálnej kože (zamše) – majú aj takmer všetky bezstavovce. Používame tu tiež označenie pokožka (epidermis), hoci hlbšia vrstva kože tu zvyčajne chýba. Hlbšia vrstva sa volá **zamša (dermis, cutis), má mezodermálny pôvod**, nájdeme ju najmä u stavovcov.

- **Pokožku** tvoria bunky epitelu, čo je tkanivo ektodermálne (epitel vo vnútorných orgánoch má ekto- alebo endodermálny pôvod), bunky sú nahusto pri sebe a sú polarizované. Vonkajšiu (apikálnu) stranu môžu mať obrvenú alebo riasinkovú. Pokožku tvorí krycí epitel (doštičkovité bunky), ale časť tela môže byť pokrytá aj inými typmi epitelu s pridanými funkciami (zmyslovou, pohybovou, kontraktilnou a pod.).
- Pod pokožkou je **bazálna mebrána** (lat. membrana basalis), ktorý ju oddeľuje od väzivového alebo svalového tkaniva. Je to nebunková vrstva proteínov produkovaná pokožkou na jej vnútornej strane.
- **Zamšu** tvorí väzivové tkanivo mezodermálneho pôvodu.

Význam tkanív v integumente sa ťažko dá zmestiť do jednej vety. Jednotlivé funkcie budeme sledovať pri fylogenetickom prehľade anatómie kože (v širšom ponímaní, t.j. v živom, tkanivovom obale tela živočíchov).

Všetky živočíchy majú telo obalené pokožkou, ktorá pochádza z najstaršieho zárodočného listu, ektodermu. Existuje zásadný rozdiel medzi kožou stavovcov a bezstavovcov? Áno, zjednodušene môžeme povedať, že:

1. **bezstavovce majú telo pokryté len jednovrstvovou pokožkou**. A všetko, čo je tu naviac, sú len nebunkové produkty (deriváty) pokožky: kutikula, zmyslové a ochranné chĺpky a tŕne a pod. Ale len pri jednoduchších bezstavovcoch pokožka nie je pokrytá vlastným nebunkovým obalom, kutikulou. Ak je pokožka ponorená pod **kutikulou**, býva označená ako **hypodermis** (doslova: koža pod niečím). Spresniť tu treba ohraničenie umelo vytvorenej, ale zaužívanej systematickej skupiny „bezstavovce“: Jednoduchú pokožku na tele majú všetky živočíšne kmene s jednoduchšou, ako bilaterálnou stavbou tela (hubky, mechúrniky, rebrovky...) a bilaterálne prvoústovce (vrátane hmyzu) a niektoré morské druhoústovce. Výnimku tvoria morské prvoúste štetinoústky – kmeň Chaetognatha, ktoré majú viacvrstvový integument.
2. **stavovce** (a ich príbuzné skupiny živočíchov z vetvy druhoústovcov: ostatné strunovce, ostnatokožce a hemichordáty) **majú integument komplikovanejší**: pod viacvrstvovou pokožkou je hrubá, mnohovrstvová **zamša** (corium, dermis, cutis), ktorá je v porovnaní s pokožkou desiatky raz hrubšia; oddelená je od pokožky bazálnou membránou. Súčasťou integumentu – najmä endotermných stavovcov – je zásobná a izolačná tuková vrstva. Prítomnosť zamše bola doložená aj v jednom kmeni prvoústovcov – nemertíny (Nemertea). Pod zamšou sa často nachádza **podkožné mezodermálne tkanivo** (tukové tkanivo, angl. subcutaneous tissue, fat tisue), ktoré slúži ako zásobáreň energie, termoizolačná vrstva alebo ochranná vrstva zárodkov v tele samice.

Koža dosahuje rôzne **hrúbky** na rôznych častiach tela (napr. v rámci ľudskej tváre dosahuje pokožka hrúbku 0,03–0,06 mm, zamša 0,7-1,9 mm, najhrubšia je koža na chodidlách, kde dosahuje asi 4 mm), výrazné rozdiely sú v hrúbke kože mužov a žien, hrúbka kože sa mení s vekom a rozdiely sú aj medzi jedincami a etnikami. Rastie výrazne allometricky, teda s rôzne veľkými prírastkami v rôznych častiach tela. Samozrejme, najvýraznejšie rozdiely v stavbe (a aj hrúbke) kože sú medzi druhmi, resp. evolučne viac od seba vzdialenými taxónmi. Maximálnu hrúbku kože nájdeme na tele veľkých morských stavovcov, kde dosahuje 15 (veľké žraloky) až 35 cm (veľryby). Plochu kože si môžeme približne vypočítať ako plochu najpodobnejšieho geometrického tvaru. Ľudské telo je pokryté kožou, ktorá meria asi 1,6-2,0 m^2. Hmotnosť kože predstavuje približne 16% hmotnosti celého tela, čo pri dospelom človeku je asi 9-15 kg.

Koža obsahuje zvyčajne aj osobité druhy buniek, ktoré integument obohacujú o rôzne funkcie a prejavia sa na jeho vzhľade (farba, členitý povrch). Významnejšie si spomenieme v ďalšej kapitole.

Fylogenéza integumentu

Zdalo by sa, že predošlý text o integumente vyčerpal problematiku štruktúry pokryvu tela. Nie je ale jednoduché zovšeobecniť najdôležitejšie príklady stavby živočíšneho integumentu; je lepšie si ich ilustrovať príkladmi živočíšnych skupín zoradených fylogeneticky. Téma je prakticky nevyčerpateľná, každoročne sú publikované desiatky nových štúdií integumentu, ktoré prinášajú prekvapivé poznatky. Pokúsime sa o stručný, ale aktuálny prehľad.

Komplexnosť pokryvu tela zodpovedá komplexnosti tela, väčšie a aktívne živočíchy majú integument komplikovanejší. Extrémne rozhranie medzi podmienkami prostredia a vo vnúri tela si u väčšiny živočíchov vyžiadalo produkciu ďalších ochranných vrstiev (obalov), ktoré oddeľujú živé bunky pokryvu a prostredie. Tie môžu mať podobu tkanivových štruktúr (napr. kostené šupiny rýb), ale často sa jedná o nebunkový produkt (vrstvené organické látky, môžu byť doplnené minerálnymi soľami), kutikulu (lat. cuticula, čo je zdrobnenina pojmu cutis = koža, angl. cuticle). Kutikule, ktorá označuje mnoho rôznych štruktúr produkovaných živočíšnou i rastlinnou pokožkou, sa budeme podrobnejšie venovať v ďalšej kapitole. Dramatickejší rozdiel medzi vnútorným a vonkajším prostredím je na súši, tu je preto aj tvorba

tzv. derivátov integumentu (bunkových či nebunkových druhotných štruktúr, produkovaných bunkami pokožky alebo spoločne bunkami pokožky aj zamše) bohatšia a pestrejšia.

- **hubky**: vrchná (ektodermálna) vrstva je pokožka označovaná ako pinakoderm; tvoria ju ploché bunky (**pinakocyty**) schopné pomalej kontrakcie, vďaka čomu sa telo môže postupne zvraštiť alebo uvoľniť. Okrem povrchu tela vystielajú aj prívodné kanáliky tráviaceho systému. Medzi pinakocytmi sú rôzne husto distribuované menšie bunky (**porocyty**) s otvormi (ostiami), ktorými prúdi voda do tela. Novšie štúdie poukazujú na to, že typológia buniek hubiek je podstatne bohatšia a jednotlivé typy buniek (aj formy pinakocytov) vytvárajú koordinované jednotky (vrátane funkcií analogických zmyslovým a nervovým tkanivám iných živočíchov). Sfarbenie hubiek spôsobuje pigment v pohyblivých bunkách s transportným významom (**amoebocyty,** archaeocyty), symbiotických riasach alebo v potrave (napr. baktériách);

Celé telo hubky funguje ako obrátené sito, potrava sa ale nezbiera na povrchu, ale vo vnútri tela a to prekvapivo cielene. Zdanlivo jednoduché telo prisadnutých hubiek ale môže byť druhotne zjednodušené po prisadnutí hypotetického pohyblivého predchodcu (proces druhotného zjednodušenia tela je konvergentným znakom všetkých nepohyblivých živočíchov). Hypotézu druhotného zjednodušenia tela hubiek podporujú genetické štúdie, v ktorých boli identifikované gény spojené s fungovaním, napr. zmyslových orgánov a nervovej sústavy fylogeneticky progresívnejších živočíchov. V integumente hubiek môžeme často pozorovať zrnká piesku, ktoré hubky zbierajú v okolí selektívne (preferujú určitú veľkosť, tvar a mineralogické zloženie) a využívajú ich na zaťaženie (stabilizáciu) spodnej časti tela, súčasť minerálnej výživy a oporného systému.

- **pŕhlivce** (mechúrniky) – telo týchto vodných dravcov má tiež len dve základné vrstvy; 1-vrstvová pokožka (zodpovedá ektodermu) okrem buniek krycieho epitelu obsahuje bunky žľazové, pigmentové, zmyslové, kontraktilné, obranné (pŕhlivé – odtiaľ meno kmeňa). Bunky pokožky produkujú slizovú vrstvu, vzácne aj rohovinovú rúrku pre prisadnuté štádium (polyp), resp. vápencové rúrkovité schránky (koraly) alebo sa obaľujú okolitým materiálom. Lov koristi umožňujú špeciálne explozívne pŕhlivé bunky (**knidoblasty**, knidocyty, nematocyty), sústredené najmä na ramenách v okolí ústneho otvoru. Knidocyty obsahujú paralyzujúci a toxický roztok, ktorý hrot vystreleného dutého vlákna bunky injektuje do tela koristi. Knidocyty sú v kontakte s podpornými (a zároveň zmyslovými) bunkami a nervovým systémom a sú zostavené do streleckých batérií, pri kontakte s korisťou reagujú celé oblasti pokožky jednotne vystrelením vláken. Vlákna ostanú spojené s telom pŕhlivca. Existujú 3 základné typy knidocytov: penetranty (vystrelené vlákna nabodávajú korisť, ako harpúna s jedom), glutinanty (lepia vlákna na povrch koristi) alebo volvolenty (obtáčajú korisť);
- **prvoústovce** – integument tvorí pokožka – **1-vrstvový epitel** (epidermis); ten je spočiatku na tele jednoduchších vodných foriem živočíchov pokrytý riasinkami, ktoré sa vo fylogenéze postupne stratia najprv na chrbtovej strane tela, potom ustúpia úplne (zostanú len planktonickým larvám v niektorých skupinách bezstavovcov); prechod na suchú zem si vyžiadal dokonalejšiu ochranu :
    - parazitické ploskavce majú v dospelosti obrvenú pokožku nahradenú zvláštnym integumentom, ktorý dostal pomenovanie **neodermis** (preto sú radené do nadradu Neodermata). Je to súbunie – syncýtium (zanikli cytoplazmatické mebrány oddeľujúce bunky od seba) mezodermálnych buniek, ktoré prerastajú cez bazálnu membránu, len časti buniek obsahujúcich jadrá ostávajú ponorené. Je to integument bez bičíkov, na povrchu vytvára záhyby (klky), ktoré výrazne zväčšujú povrch tela. Neodermis chráni telo pred obrannými mechanizmami hostiteľa a umožňuje výmenu látok medzi parazitom a hostiteľom, spracovanie a transport živín. Vzácne sa tento typ integumentu vyskytuje aj na tele voľne žijúcich ploskavcov;
    - niektoré bezstavovce tvoria **deriváty integumentu**, ktoré napomáhajú pri pohybe alebo ochrane tela (napr. štetinky obrúčkavcov, schránky živočíchov viacerých kmeňov, o nich ešte bude reč neskôr);
    - adaptácia integumentu u niektorých línií prvoústovcov smeruje k produkcii ochranného, nebunkového (netkanivového) obalu, **kutikuly** (angl. cuticula, cuticle). Celá skupina býva označovaná ako **zvliekavce** (Ecdysozoa), výmenu (zvliekanie, ekdysis)

kutikuly riadi hormón ekdyzón (zvliekanie je ekdýzia, zvlečená kutikula je exuvia). Kutikulu tvoria hlístovce (Nematoda) a chobotohlavce (Cephalorhyncha) a 3 kmene vo vývojovej skupine Panarthropoda, ktoré na pohyb používajú párové ventrálne končatiny: pomalky (Tardigrada), pazúrikavce (Onychophora) a článkonožce (Arthropoda);

- **kutikula je produkt pokožky**, ktorý je tenký, súvislý, spočiatku elastický, priehľadný, tvorený polysacharidmi, bielkovinami a niekedy aj minerálmi (tzv. inkrustácia kutikuly);
- kutikula článkonožcov je výnimočná: je pevná (tvorí vonkajšiu kostru) – z toho dôvodu musí byť rozčlenená na vzájomne pohyblivé doštičky (**sklerity**) a dobre chráni telo pred vysychaním. Umožňuje tiež konštrukciu unikátnych pohybových orgánov: dlhých článkovaných nôh a krídel a je stavebným materiálom vzdušníc suchozemských zástupcov. Na priereze v kutikule článkonožcov môžeme rozlíšiť farebne odlišné 3 hlavné vrstvy (exo-, epi- a endokutikulu), v skutočnosti ale má nesmierne zložitú štruktúru: je to jeden z fascinujúcich biokompozitových materiálov, ktorý tvoria vrstvy zosieťovaných molekúl polysacharidu chitínu, obklopené bielkovinami (podobne ako kovová výstuž zaliata betónom); hrotnáče, kôrovce a mnohonôžky do kutikuly ešte zakomponujú kryštalický vápenec, ktorý získavajú z morskej vody, resp. z potravy. Podrobnejšie je téma kutikuly rozpracovaná v rámci textu o opornej sústave;
- **pazúrikavce** (Onychophora, angl. velvet warms) sú zvláštne, výlučne suchozemské živočíchy z línie zvliekavcov, akoby prechod medzi červovitými živočíchmi a článkonožcami. Ich mäkké telo je pokryté pokožkou, ktorá vytvára husté, drobné papily zakončené hydrofóbnymi šupinkami (tie spôsobujú zamatový vzhľad živočícha). Zaujímavé je oplodnenie cez pokožku: samček nalepí proteínové vrecúško so spermiami (spermatofór) na pokožku samičky, na tomto mieste dôjde k rozleptaniu pokožky, spermie sa dostanú do telovej dutiny a tu oplodnia vajíčka;

- **druhoústovce** – integument je komlexnejší a hrubší, obsahuje ektodermovú aj mezodermovú časť (súvrstvia) ddelené bazálnou membránou. Zamša môže produkovať deriváty, ktoré prerastú a prekryjú pokožku (napr. šupiny rýb = tenké kostičky)
  - **ostnatokožce** – slovenské aj vedecké meno (Echino-dermata) dostali podľa zvyčajne ostnitého povrchu tela. Telo je spevnené vápnitými doštičkami, ktoré produkuje mezodermálna vrstva integumentu. Tie ostávajú voľné, vzdialené navzájom (mäkšie telo, umožňujúce pohyb) alebo zrastajú do celku. Tŕnitý povrch má druhovo špecifickú stavbu a podieľa sa na obrane jedinca, stabilizácii pri dne a ochrane pred tlakom vody a aj pri pohybe.
  - **chordáty**
    - **kopijovce** – priehľadný integument bez pigmentov nie je celkom jednoduchý: pod jednovrstvovou pokožkou s množstvom žliaz je bazálna membrána, pod ňou dve vrstvy želatínovitej zamše, pod ktorou je vrstva buniek spájajúca kožu so svalstvom. Koža nerohovatie. V zadnej časti chrbta koža tvorí plutvový lem a na brušnej strane dva záhyby;
    - **plášťovce** – pokožka je jednovrstvová, bunky majú sekretorické vlastnosti. Na povrchu tvorí priehľadný plášť (tuniku, lat. tunica), obsahujúci polysacharid tunicín. Zvlečená kutikula je odvrhnutá alebo ostane odlúpnutá, ale spojená s telom a je následne využitá ako zberný kôš (vrša) na zber planktónu (taxón vršovky). Mezodermálna vrstva kože je neúplne vyvinutá;
    - **stavovce** majú najkomplikovanejší integument: viacvrstvová pokožka je pokrytá zrohovatenou vrstvou odumretých buniek a derivátmi, ktoré majú pravdepodobne spoločný pôvod (vrátane zubov): vznikajú súčinnosťou mezodermálnej zamše a pokožky. Definitívny derivát je viac z materiálu pokožkového pôvodu (napr. perie chlpy a iné štruktúry z nebunkovej **rohoviny - keratínu**) alebo zamšového pôvodu (**kostené** šupiny vodných stavovcov, parohy...), často ide o kompozitovú štruktúru (vrstvy rôznych vlastností a pôvodu) – deriváty dosiahli úžasnú pestrosť, funkčné adaptácie a nesú fylogenetické významné znaky (napr.

typológia šupín odráža fylogenetické vzťahy primárne vodných stavovcov). Integument má dôležitý význam pri tvorbe plutiev rýb (vypĺňa obal a vnútorný priestor medzi oporným systémom plutvy);

- **bezčeľustnaté stavovce** – recentné formy majú holý, slizovitý integument; niektoré fosílne formy mali časť tela chránenú robustným pancierom tvoreným tzv. acelulárnou kosťou (mineralizovaný derivát zložením pripomínajúcim kosť, ale nešlo o kostené tkanivo);
- **drsnokožce** – koža je husto pokrytá ostrými, kopijovitými drobnými plakoidnými šupinami smerujúcimi dozadu (na dotyk je to ako brúsny papier); drobné šupiny sa nápadne podobajú na veľké zuby drsnokožcov, s ktorými ich môžeme homologizovať. Najmä v oblasti hlavy je v pokožke množstvo lineárne zoradených jamiek so zmyslovými orgánmi;
- **lúčoplutvé ryby** – koža má bohaté žľazy, produkujúce ochranný hlien; zvyčajne je pokrytá plochými kostenými šupinami, ktorých typológia odráža fylogenetické postavenie daného druhu ryby. Archaickým typom sú ganoidné šupiny, nájdeme ich na bichiroch či jeseteroch, moderné skupiny rýb majú jemné, lupienkovité, tzv. elasmoidné šupiny, ktoré rozlišujeme na cykloidné a od nich odvodené ktenoidné – otŕnené šupiny napr. u našich ostriežotvarých rýb. V koži je veľa rozptýlených zmyslových orgánov, najmä na hlave (spoločná vlastnosť všetkých primárne vodných stavovcov, vrátane lariev obojživelníkov);
- **násadcoplutvé ryby** – robustné kozmoidné kosoštvorcovité šupiny sa tvarom, vnútorným členením a chemickou stavbou líšia od šupín lúčoplutvých rýb: smerovanie k nahému telu dvojdyšníkov a obojživelníkov;

Šupiny primárne vodných živočíchov majú kompozitovú štruktúru, vnútorná časť má mezodermálny pôvod (zubovina, vaskulárna kosť), tá na vonkajšom povrchu alebo na hrote môže byť pokrytá exkrémne tvrdou mineralizovanou sklovinou (sklovina má tvrdosť 5 a zubovina-dentín 3-4 na 10-stupňovej škále tvrdosti minerálov). Archaický typ šupín majú drsnokožce: stavba plakoidnej šupiny (gr. pla, plax = rovný, hladký povrch) je v podstate identická so zubom: pod sklovinou je dentín (kostené tkanivo, od slova den = zub) a dreň, do ktorej stupujú cievy a nervy. Starobylý typ šupín prestavujú hrubé, ťažké kozmoidné šupiny (na priereze nájdeme sklovinu, kozmín = špecifická forma zuboviny a vaskulárnu kosť). Podobne na priereze vyzerajú ganoidné šupiny archaických lúčoplutvých rýb, sú pomerne veľké a hrubé, porch majú pokrytý ganoínom (osobitou sklovinou), pod ním je zubovina a vaskulárna kosť. Väčšina lúčoplutvých rýb má šupiny malé, ľahké, tenké (po vysušení sa stáčajú), vznikli zjednodušením (stenčením) ganoidných šupín. Sú zbavené vrstvy skloviny aj zuboviny. Tvarovo ich rozlišujeme na cykloidné (cycloid=okrúhly tvar) a od nich odvodené ktenoidné šupiny (gr. kteis = hrebeň), ktoré na zadnom okraji nesú drobné tŕne. Na tele lúčoplutvých rýb s ktenoidnými šupinami (napr. ostriežotvaré) nezriedka nájdeme aj menšie plochy porastené cykloidnými šupinami.

- **obojživelníky** – tenká, vlhká a dobre prekrvená koža je háklivý orgán obojživelníkov. Pomáha im preklenúť zánik žiaber a postupný (nedokonalý) vývoj pľúc pri prechode na súš a je teda často hlavným dýchacím orgánom. Je holá, plná žliaz, vrátane jedových, na ktoré upozorňuje často až výstražné (aposematické) sfarbenie. Na koži dospelých jedincov sa vyvíjajú larvy niektorých druhov žiab. Výrazne terestrické skupiny žiab (napr. ropuchy, hrabavky) môžu mať na chrbtovej strane tela hrbolčeky z rohoviny. Vo vode koža vytvára trvalé alebo dočasné (sezónne) plutvové záhyby, plávacie blany medzi prstami, ozdobné hrebene samcov mlokov;
- **plazy** – majú suchý, zrohovatený zvliekavý povrch integumentu (pokožku). V zamši sa často tvorí dermálny kostený ektoskelet, najvýraznejšie ho v v podobe panciera majú korytnačky. Kostený skelet je prekrytý kožou, prípadne aj vrstvou rohoviny (šupiny z rohoviny), ktorú produkuje pokožka. Kostený skelet rastie s vekom, zrohovatené štruktúry sa vymieňajú. Väčšina plazov má dobre vyvinutý kožný kostený skelet hlavy, druhovo špecifický. Šupiny na povrchu tela sú pokožkového pôvodu, predstavujú odumreté deriváty, ale majú

rôzne dôležité funkcie, napr. veľké, priečne šupiny na ventrálnej strane tela hadov vytvárajú pohybový komplex so svalmi, rebrami a chvostom, vďaka čomu sa hady úspešne šplhajú aj po hladkom či kolmom povrchu. Ich tvar, počet a poloha bývajú druhovo špeifické;

- **vtáky** – predstavujú skupinu plazov s vyvinutou endotermiou. Telo pokrýva perie ako vynikajúca evolučná novinka s neuveriteľnou pestrosťou tvarov, farieb a detailnou mikroštruktúrou (priestor medzi perím a pokožkou, dokonca samotné pero, ba i vnútro dutého brka slúžia ako mikroprostredie a potravný zdroj pre drobné živočíchy). Je to najkomlikovanejší derivát pokožky. Okrem termoizolácie tela pero umožnilo ovládnutie ovzdušia, čo znamená žiadne prekážky pri sťahovaní. Pokožka má i tu suchý, šupinovitý povrch. Je tenká, takmer bez žliaz (dôležitá je ale kostrčová žľaza, najlepšie vyvinutá pri vodných vtákoch, ktorá impregnuje perie). Bezzubé čeľuste (zobák) sú akoby zaliate do rohovinového obalu (rhamphotheca), ktorý chráni kostenú časť a vytvára ostré okraje (tomium). Beháky a chodidlá nôh sú pokryté šupinovou pokožkou (podotheca). Konce prstov nesú – podobne ako pri ostaných plazoch – rohovinové pazúry.

- **cicavce** – slovenské i vedecké meno (lat. Mamma-lia=majúce mliečnu žľazu) je odkazom na dôležitú vlastnosť integumentu: bohaté zastúpenie rôznych kožných žliaz. Mliečne žlazy (lat. mamma) sú odvodeným typom jednoduchších potných žliaz, slúžia na výživu mláďat. Iné žľazy majú funkciu termoregulačnú a vylučovaciu (potné), ochrannú (mazové, slzné), či komunikačnú (pachové). Integument je relatívne veľmi hrubý a pod ním môžu byť ešte hrubšie vrstvy podkožného tukového tkaniva. Na termoreguláciu sa tu využívajú aj iné mechanizmy, ako pri vtákoch. Kožným derivátom sú chlpy (srsť), na hlave môžu byť nepárové alebo párové rohy alebo kostené parohy, konce prstov chránia pazúry, nechty alebo kopytá. Vzácne môže byť telo pokryté rohovinovými šupinami. Pásavcom sa tvorí kožný pancier.

Perie – výbuch pestrosti

Perie – pero (obrysové pero: penna, angl. feather, páperie: plume, down feather) je fascinujúca štruktúra. Jemná, ľahká, rozvetvená rohovinová stavba vytvára takmer nekonečné množstvo foriem s mnohými funkciami. Asi 10 tisíc dnes žijúcich druhov vtákov má druhovo špecifickú stavbu každého pera. Podľa jedného pera dokážeme určiť druh vtáka a nielen to: i pozíciu pera na tele, vekovú štruktúru, často i pohlavie a funkciu pera. Podľa stavby krídlových letiek vieme posúdiť, či ide o letca a či dobrého alebo slabého letca. Tieto znalosti nám umožňujú rekonštruovať pohybové vlastnosti fosílií vtákov, ale aj operených dinosaurov. A pátrať po pôvode peria.

Najdôležitejšia funkcia peria pre väčšinu druhov vtákov je vytváranie termoizolačnej vrstvy. Tá je niekedy nežiadúca, napr. pri inkubácii – zahrievaní vajíčok, preto si vtáky vytŕhajú perie na bruchu pri hniezdení. Perie chráni telo pred zmáčaním, žiarením, nárazmi, poskytuje aj ochranu pred predátormi – v prípade núdze sa perie zachytené predátorom môže uvoľniť – a pred parazitmi. No môže sa stať aj malým ekosystémom, ktorý obývajú drobné živočíchy, najmä drobné článkonožce (niektoré roztoče a švoly). Vláknité perie okolo zobáka má zmyslovú funkciu. A napokon, perie umožnilo pohyb vo vzduchu, let. Preto musí byť často udržiavané (česané, mazané, púdrované), vymieňané a musí rásť symetricky (bez výraznej laterality).

Perie vyrastá zo zamšových papiliek, vyživovaných počas rastu zo zamše. Zamšová papilka je inervovaná a pohyblivá vďaka hladkým svalom. Spočiatku sa perie vyvíja v dvojitej pošve, ktorú neskôr prerastie. Perie nerastie po celom tele. Časť kože – pernice (perové polia pterylae) produkuje perie, časť povrchu tela ale perie neprodukuje – nažiny (lysiny či holiny, apterylae). Tie ostanú buď nahé alebo ich prekryje perie zo susedných perníc. Plocha perníc a hustota vyrastajúceho peria je rôzna podľa prostredia a spôsobu života a aj na tele sa mení podľa polohy integumentu. Perie vytvára dve vrstvy: spodnú – páperie a vrchnú (obrysové perie). Odlišné funkcie oboch typov sa premietajú aj do morfológie. Páperie (lat. plumae) predstavuje chumáčik len jemne sfarbených rozvetvených, jemných, poohýbaných vlákien, ktoré vyrastajú z krátkeho brka alebo kostrnky. Funkciou páperia je zachytiť vzduch a izolovať telo pred chladom. Obrysové perie (kontúrové, lat. pennae) je výrazne sfarbené a má charakteristickú, plochú distálnu časť: zástavicu. Stažeň pera tvorí duté brko (lat. calamus, angl. quill, hollow shaft), pokračujúce stenčujúcou sa, plnou kostrnkou (lat. rhachis, angl. shaft). Tá je na priereze z vonkajšej strany rovná alebo vypuklá, na vnútornej strane ňou prechádza žliabok. Krycie perie (tectrices) pokrýva trup, krk, hlavu a časť nôh. Na krídlach sa formujú osobité, dlhé obrysové perá, letky (remiges) niekoľkých druhov (podľa polohy). Zoradené sú do mierne rotovaného vejára. Perá majú asymetrickú zástavicu, preto pri mávaní krídla rotujú okolo svojej osi, čo umožňuje stláčať alebo prepúšťať vzduch. Predná časť zástavice je užšia (kratšie perútky) a pevnejšia, ako zadná. Na chvoste sú tiež dlhé perá (kormidlové, rectrices), majú jemnejšiu stavbu, rovný priebeh a viac-menej symetrickú zástavicu. Zástavicu (lat. vexillum, angl. vane) tvoria bočné konáriky (perútky), ich postranné výbežky (lúče, radii, barbs), ktoré môžu tvoriť predné a zadné vetvenie (anterior, posterio barbs) a tie nesú háčiky (lat. hamulae, angl. hamuli), ktoré sú spojivom pri vytváraní súvislej plochy zástavice. Háčiky chýbajú v perí nelietavých vtákov. Telo vtáka je pokryté niekoľkými tisícmi obrysových pier.

Spevavce majú 1500-3000 obrysových pier, vodné vtáky až 10× viac. Detailná štúdia peria tučniakov cisárskych, ktoré žijú v klimaticky najdrsnejšom prostredí na svete – v Antarktíde – ukázala, že na tele majú viac ako 20 typov pier (pritom sú to nelietavé vtáky), obrysových pier majú asi 25-30 tisíc, páperia asi 4-5x viac. Na 1 cm^2 vyrastá 6-13 pier, ktoré sú pravidelne rozostavené. Okolo obrysového pera vždy rastie niekoľko páperí.

Pôvod peria sa zvykol dávať do súvisu so vznikom lietania. Dnes na základe štúdia fosílií, vývinu peria na mláďatách, aj génov kódujúcich tvorbu peria z **epidermálnych plakod** (ostrovčekov v koži, ktoré pri plazoch produkujú epidermálne šupiny) vieme, že perie sa objavuje už v druhohorách na tele mnohých druhoch dinosaurov, neskôr predchodcov moderných vtákov. Nálezy peria v rôznych vývojových líniách dinosaurov a nález génovej výbavy pre tvorbu peria u aligátorov ukazujú, že perie sa vyvinulo už spoločnému archosaurnému predkovi vtákov, dinosaurov a krokodílov. Perie malo pôvodne podobu dutých, vláknitých štruktúr, ktoré na rozdiel od šupín vyrastajú kolmo voči integumentu. Koncentrovalo sa na hrudi, na krku alebo na chvoste. Pôvodný význam sa zrejme týkal vizuálnej komunikácie operencov, resp. operencov a ich predátorov (signálna funkcia, zistila sa pritomnosť vrecúšok nesúcich farbivo, teda aj perie dinosaurov a pravekých vtákov bolo farebné a vzorované) a termoregulácie. Jemné perie na zakrpatených predných končatinách zrejme slúžilo na zakrývanie mláďat v hniezde, pri úteku po strmom svahu alebo kmeni stromov, na tlmenie a udržiavanie rovnováhy pri skokoch či pádoch. Z tejto preadaptácie (predispozície) sa neskôr vyvinul aktívny let.

Srsť cicavcov – majstrovský minimalizmus

Telo cicavcov je pokryté osobitým derivátom, srsťou (lat. rheno, angl. fur). Základnou štruktúrou srsti je nerozvetvený, vláknitý chlp či vlas (lat. pillus, capillus, angl. hair). Vznikol nezávisle na perí vtákov ako evolučná novinka cicavcov. Medzi oboma derivátmi sprevádzajúcimi endotermiu vtákov a cicavcov nájdeme niekoľko funkčných analógií

a obdobný stavebný princíp: chlp rovnako ako perie sa zakladá v zamši, ktorá ho vyživuje, inervuje, pohybuje ním, no materiál (rohovinu) tvorí pokožka. V oboch prípadoch má integument dôležitú termoizolačnú vrstvu a vytvára dve morfologicky a funkčne odlišné vrstvy: pri srsti je to vonkajšia vrstva dlhších, hrubších, priamych **pesíkov** (angl. guard hair, top coat) a kratšia, jemnejšia, hustejšia **podsada** z tenších, zvlnených chlpov (angl. underfur, undercoat, down hair, ground hair). Existuje ešte prechodný typ dlhých chlpov, tzv. vlnovlas (angl. awn hair), ktoré sú na báze termoizolačné, jemné, zvlnené, ale koncová časť pripomína pesíky. Izolačnú vrstvu môže v prípade cicavcov prevziať tukové podkožné tkanivo (pri robustných, najmä vodných formách cicavcov). V takom prípade srsť zaniká úplne (veľryby, slony), prípadne sa zachová len na hlave v podobe zmyslových chlpov (lamantíny). Alebo pesíky plnia funkciu oboch vrstiev a sú veľmi husté (vydry, bobry a iné semiakvatické hlodavce a cicavce z iných radov).

Zaujímavá je otázka straty srsti n koži človeka, ktorý je v tom medzi primátmi výnimkou. Zrejme k tejto mutácii (mutáciám) došlo už veľmi dávno (odhaduje sa, že k nej došlo asi pred 240 tisíc rokov), následne zrejme došlo k mutáciám spôsobujúcim stmavnutie pokožky, aby chránila telo pred žiarením. Strata osrstenia predstavovala evolučnú výhodu. Nahý integument umožňuje zvýšený výdaj tepla, resp. efektívnejšie ochladzovanie potením, čo je významné napr. počas behu a pri pobyte v prostredí s vysokou teplotou (africké savany). Ďalšia možná výhoda nahého tela je ľahšie zbavovanie sa kožných parazitov (ktoré sú zároveň prenášače patogénov) a tým lepší zdravotný stav. Poznáme vzácne prípady vývinových porúch, pri ktorých sa človeku narastie ochlpenie človeka na miestach a v rozsahu, ktorý nie je bežný (tzv. hirsutizmus), ako prejav atavizmu. Teda gény na ochlpenie v rozsahu našich evolučných živočíšnych predkov stále máme v našej genetickej výbave.

Štruktúra srsti nedosahuje takú tvarovú rozmanitosť ako štruktúra peria. Typológia srsti sa dá zoradiť do škály od jemných, ohybných vláken po tvrdé ostne a vo veľkostnej škále od niekoľkých milimetrov po niekoľko desiatok centimetrov (ostne dikobraza). Mikroštruktúra srsti ale nesie dostatok znakov na rozlíšenie druhových špecifík. Znaky sú menej nápadné, ale napr. pri mikroskopickej analýze potravy v truse alebo vývržkoch dravcov nám srsť prezradí druh koristi. Z nápadných znakov je typickým sfarbenie srsti, striedanie chlpov rôznej farby vytvára pestré sfarbenie a farebné obrazce na srsti cicavcov. V porovnaní s vtákmi ale sfarbenie značne zaostáva, nenájdeme tu príklady takých hýrivých farieb a vzorov. Je to podmienené súmračnou a nočnou aktivitou väčšiny cicavcov, slabším zrakom a dominantnou pachovou komunikáciou (signalizáciou). Ochlpenie chráni aj zmyslové orgány, napr. oči (mihalnice), vonkajší zvukovod, nosné otvory...

Štúdium cicavcov obývajúcich biotopy s extrémnymi klimatickými podmienkami sa zistilo, že povrch tela je vystavený teplotám, ktoré živé tkanivo nezvládne (teploty pod -50 a nad +50 °C). Ale keratínový povrch srsti s vrstvou vzduchu vytvorí ochrannú zónu, pod ktorou je pokožka vystavená teplotám v podstatne menšom rozmedzí a nedôjde k poškodeniu živých buniek. Cicavce kompenzujú izoláciu srsťou tukovou podkožnou vrstvou a potením, nie vždy však sú takéto mechanizmy možné. Napr. vydrám sa vo fylogenéze nevyvinulo dostatočné množstvo podkožného tuku, majú ale extrémne hustú, krátku srsť (až 140 tisíc chlpov vyrastá na 1 cm^2 pokožky vydry morskej, vydra európska ich má „len“ 80 tisíc!)! Ťavy znesú teploty až +70 °C, ich pokožka je chránená srsťou a teplota na jej povrchu nepresiahne +40 °C. Hustá srsť (podsada) sa dosahuje hustými folikulmi alebo zoskupením chlpov do spoločných folikulov, napr. vysokohorská činčila má až 50 chlpov v jednom folikule. Srsť – podobne ako perie – musia živočíchy udržiavať (prečesávať, mazať) a vymieňať (**pĺznutie srsti**), prípadne sa srsť obnovuje neustálym dorastaním a rozpadom koncových častí (vlasy na hlave, hriva a pod.). Takáto srsť môže dosiahnuť úctyhodné dĺžky, napr. srsť pižmoňov presahuje dĺžku 1 m, vlasy človeka môžu dorásť aj do 5 a viac metrov.

Chlpy dosahujú rôzne rozmery (v dĺžke zrejme súťažia pižmone s 90 cm dlhou srsťou s človekom s nepristrihnutými vlasmi, ktoré môžu prerásť dĺžku tela dokonca viacnásobne). Majú zväčša valcovitý tvar (na priereze kruhový), priemer ľudského vlasu je približne 0,02 až 0,2 mm. Na priereze pripomínajú štruktúru rastlinnej stonky. Rozlíšiť tu možno niekoľko štruktúrne odlišných vrstiev. Hlavné sú dreň chlpu (lat. medulla), kôra (lat. cortex) – to sú zväzky keratínových vlákien a vonkajší obal (cuticula) – ten tvoria vrstvy škridlicovite uložených plochých odumretých buniek. Na báze je chlp rozšírený do cibuľky, ktorá je ponorená do vlasového vrecúška.

Pôvod srsti je veľmi starý a okrem cicavcov (Mammalia) mali časti tela zrejme ochlpené aj synapsidné (therapsidné) stavovce (=skupina pravekých „plazov“ vývojovo príbuzných

predkom dnešných cicavcov). Pôvod srsti by tak siahal až do druhohôr. Paleontologické nálezy srsti sú vzácne, organické deriváty aj celý integument sa len zriedka fosilizuje. Skôr je na fosílnych lebkách možné nájsť jamky, kde mohli kotviť svaly pohybujúce (zmyslovými) chlpmi, prípadne žľazy impregnujúce srsť. Zdá sa, že chlpy vznikli pôvodne ako riedky zmyslový aparát najmä na hlave, kompletný kožuch sa vyvinul až oveľa neskôr.

Kožné žľazy stavovcov

Kožný epitel stavovcov produkuje na povrch rôzne sekréty prostredníctvom kožných žliaz (lat. glandulae cutis, angl. skin glands), ktoré sú súčasťou exokrinného systému. Okrem ochrany integumentu pred agresívnym vodným prostredím a vysúšaním na súši (napr. mazové žľazy, slizové žľazy), patogénmi a predátormi (jedové žľazy) plnia rôzne iné funkcie. Ich množstvo, umiestnenie a typológia má fylogenetický kontext a je súčasťou adaptácií na rôzne typy prostredia. Integument primárne vodných stavovcov a obojživelníkov je bohatý na žľazy permanentne produkujúce sliz (obsahuje najmä vodu, polysacharidy a obranné látky). Niektoré suchozemské stavovce (plazy a vtáky) majú kožné žľazy výrazne redukované, obranu tela zabezpečuje zrohovatený povrch a celé telo sa bráni stratám vody z povrchu. Kožné žľazy tu nájdeme napr. v podobe série pórov na zadných stehnách samcov jašterov (tzv. stehenné póry), produkujúcich feromóny. Ich veľkosť, počet a rozmiestnenie môžu predstavovať dôležitý znak pri druhovej determinácii. Vtáky majú nepárovú, veľkú kostrčovú žľazu (glandula uropygi), ktorá tvorí mazový sekrét alebo prachový produkt, v oboch prípadoch dôležitý na ošetrovanie peria a pokožky. Cicavce majú integument bohatý na žlazy (je to dedičstvo po vyhynutých predchodcoch cicavcov z vývojovej skupiny Synapsida). Okrem udržiavania pokožky a srsti (**mazové žľazy**) a termoregulácie spojenej s vylučovaním vody a solí (**potné žľazy**) sa vyvinuli aj **apokrinné (pachové) žľazy**, ktoré produkujú druhovo špecifický komunikačný sekrét (feromón) a ústia v rôznych častiach tela. Nie sú morfologicky nápadné, ale ich prítomnosť možno zistiť pozorovaním cicavcov: feromóny zvyknú otierať o vegetáciu, kamene a pod. Primátom a človeku tieto žľazy ústia v podpazuší, okolo pohlavného a análneho otvoru.
V tzv. mliečnom páse, medzi pazuchami ramenných (predných) končatín a slabinami panvových (zadných) končatín sa párovo zoskupujú **mliečne žľazy** (lat. mammae, angl. mammaliar glands), čo sú zrejme modifikované potné žľazy produkujúce mlieko – sekrét bohatý na tuky, proteíny, obranné látky – ktoré slúži na výživu mláďat po narodení. Mliečny produkt je druhovo špecifický a do začnej miery aj individuálne jedinečný (napr. obsah protilátok) a jeho obsah sa po narodení priebežne mení. Mliečne žľazy u živorodých cicavcov vytvárajú zhluky, ktoré ústia do mliečnej bradavky v dvorci prsníkov, čo sú párové laloky kože na brušnej strane tela, obsahujúce tukové bunky, aj iné typy tkanív. U samcov majú rudimentárnu podobu. Počet prsných bradaviek alebo strukov je rôzny, druhovo stály, súvisí s fylogenézou i počtom mláďat, ktoré samica naraz porodí. Majú polohu výlučne prednú (hrudnú – anterior, thoracic) – napr. človek (prsné žľazy), strednú (brušnú – intermediate, abdominal) a/alebo aj zadnú (posterior, inguinal) – napr. tur domáci. Celkový počet bradaviek môže presiahnuť desiatku, napr. ošípaná (sviňa) má 16 až 18 bradaviek pozdĺž celého rozsahu 2 paralelných mliečnych pásov. Chobotnatce a primáty majú len jeden pár predných mliečnych žliaz. Vzácne môže byť celkový počet bradaviek nepárny (vačica). Vajcorodé cicavce nemajú mliečne bradavky, po stimulácii dotykom mláďat produkujú mliečny sekrét priamo na kožu na brušnej strane tela. Niektoré kopytníky majú párový alebo nepárový cisternovitý útvar, tzv. vemeno s párovými mliečnymi strukmi. Produkcia mlieka samcami (angl. paternal lactation) je známa len v prípade juhoázijského kaloňa *Dyacopterus spadiceus*.
Drsnokožce, niektoré plazy, vrátane morských vtákov majú **soľné žľazy** (angl. salt glands). Zvyčajne ústia na hlave v okolí očí a nozdier (žralokom v konečníku). Sú dôležité pri zbavovaní sa prebytku solí v tele. **Slzné žľazy** (angl. lacrimal glands) spolu s ďalšími prídavnými žľazami

tvoria komplex žliaz (angl. ocular glands), ktoré zvlhčujú a chránia povrch oka vytváraním jemného, vrstveného filmu na jeho povrchu.

Rýchle odkazy

https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0152759 (článok o multimediálnej komunikácii páva pri dvorení, článok má aj video prílohy)
https://en.wikipedia.org/wiki (heslá: Feather, Fish scale, Fur, Hair, Lactacion, Mammary gland, Plumage, Scale (anatomy))
https://en.wikipedia.org/wiki/Tianyulong (pred desiatimi rokmi našli v Číne túto fosíliu asi 70 cm dlhého zástupcu neskoro-jurských dinosaurov (158,5 mil.rokov). Nález priniesol dôležité argumenty do diskusie o pôvode peria)
https://www.fws.gov/lab/featheratlas/browse.php (atlas peria s fototabuľami s naskenovaným perím rôzych vtákov. Všimnite si napr. zvláštne vykrajované letky výrov – rozkliknete si výberom radu Strigiformes, čeľade Strigidae, rod *Bubo*, letky „primaries“)
https://www.nationalgeographic.com/magazine/2011/02/feather-evolution/ (o pôvode peria, s nádhernými ukážkami fosílnych operencov a detailov vtáčích pier)

Mať svoj dom... (schránky živočíchov)

Čo sú schránky?

Osobitnou formou integumentu s výrazne ochranným významom sú schránky (angl. shell, case, niekedy nepresne zahŕňajúce aj pojem pancier – angl. armour, crust, čo je ale súčasť neoddeliteľná od tela). Pestrú typológiu schránok spájajú tieto vlastnosti: nachádzajú sa zvyčajne na povrchu tela, sú produkované krycím epitelom, výrazný podiel na ich tvorbe majú anorganické soli, ktoré sú kontrolovane ukladané organizmom do prostredia (matrix) organických látok, ktoré epitel produkuje (tzv. **biomineralizácia**) alebo vzniká len z úlomkov rôzneho material zozbieraného v okolí a zlepeného organickými látkami (proteíny, polysacharidy). Schránky nepredstavujú tkanivo, sú teda neživou časťou organizmu. Formované do podoby misiek alebo rúrok, niekedy širálovite stočených (plochých, tzv. planispirálnej ako majú napr. kotúľky, *Planorbarius*, alebo skrutkovitých – závitnicových, tzv. helikoidných schránok, ako má napr. slimák záhradný, *Helix pomatia*). Poskytujú úkryt pre celé telo, prípadne pre jeho zraniteľné časti. Mineralizované schránky pôvodne vznikli ako spôsob zbavovania sa prebytočných solí z tela resp. z buniek (ako tzv. mimobunková matrix). Dnes majú význam v ochrane pred pred predátormi a nepriaznivými podmienkami prostredia (tlak vody a pôdy, vysychanie, požiar…). Živočíchy využívajú schránku po celý život a schránka rastie s nimi alebo ju využívajú len dočasne, počas vývinu (napr. larvy potočníkov). Schránky majú nezanedbateľný význam pri pohybe (ako opora svalov). Sú dôležitým študijným materiálom, ktorý sa ľahko uchováva v zbierkach a pretrváva v prírode a poskytuje mnoho dôležitých informácií, vrátane druhovo špecifických znakov. Sú vynikajúcim dokladom pre paleobiológov a stratigrafov (hodnotenie veku geologických vrstiev a rekonštrukcie historických podmienok). Plne rozvinuté schránky zakrývajú celé telo živočícha. Nájdeme ale i mnoho príkladov druhotne redukovanej (rudimentárnej). Napr. medzi slimákmi (Stylommatophora) nájdeme zástupcov nielen s ulitou prekrývajúcou telé telo ale i životné formy, ktoré tvoria v pomere k telu len drobnú schránku (napr. aj u nás slimáky – poloslizniaky rodu *Daudebardia*), prípadne schánka zostane len v podobe šupinky prekratej kožou (naše slizniaky čeľaď Limacidae). Zaujímavá je štruktúrna podobnosť týchto rudimentov ulity s rybími šupinami.

Podnájomníci schránok. Pevné schránky neslúžia len živočíchom, ktoré ich vyprodukovali (analógia napr. s dutinami, ktoré v kmeňoch stromov vytvoria ďatlotvaré a iné vtáky – dutiny majú následne celú škálu potenciálnych obyvateľov). Pravidelne si prázdne schránky ulitníkov požičiavajú napr. kraby z nadčeľade Paguroidea – pustovnícke kraby, (angl. hermit crabs), ktoré do schránky ukryjú zadnú časť tela s jemnou kutikulou a počas rastu postupne vymieňajú ulity za väčšie. Zadná časť tela je tenká a špirálovite stočená, schopná pevného úchopu o nosný stĺpik ulity. Ale aj ulity našich slimákov pretrvajú v prírode dlho po uhynutí „majiteľa" a poskytujú tak dočasný úkryt množstvu ďalších živočíchov – napr. mravcom, pavúkom ale i menším ulitníkom. Na miestach s akumulovanými schránkami môže ísť o dôležitý fenomén, ktorý výrazne zvyšuje ponuku pestrosti úkrytov a podmienok prostredia.

Vedecké skúmanie živočíšnych schránok i zberateľské nadšenie sa nazýva **konchológia** (angl. conchology z gréc. concha = schránka, mušľa; v germánskych jazykoch je ekvivalentom rôzna podoba anglického shell, mimochodom, ide o starobylé slovo indoeurópskeho pôvodu, v angličtine má ale široký význam).

K **biomineralizácii** sa viaže mnoho zaujímavostí. Nanoštruktúra produktov biomineralizácie je dnes skúmaná pre veľké perspektívy v technickom a medicínskom využití. Biominerály predstavujú tiež jednu z dôležitých stôp prípadného života vo vesmíre, venuje sa im teda zvýšená pozornosť v astrobiológii a výskume vesmíru.

Pôvod a história (fylogenéza) schránok

To, že ulity tvoria prevažne vodné organizmy a z nich prevažne morské (výnimkou sú sladkovodné a suchozemské mäkkýše, ale tie majú tiež morský pôvod) nás môže naviesť k zaujímavému scenáru. V mori je dostatok až prebytok rozpustených solí. Živý organizmus ich

teda z prijatej vody alebo potravy musí aktívne odstraňovať. Buď ich vylučuje von z tela alebo ich môže hromadiť v tele. Dokáže ich využiť, recyklovať? Schránky môžu byť príkladom toho, že áno. Prebytočný material je možné využiť ako stavebný material a tým si zlepšiť šance na prežitie: stať sa nedostupným pre zuby predátora, nerozbitným pri nárazoch vĺn o breh alebo prežiť veľký tlak vody v hlbšom prostredí. Zakomponovanie anorganických solí do metabolizmu a tvorba schránok a pevnej opory mohli predstavovať podstatný prvok pri tzv. kambrijskej explózii, rýchlej diverzifikácii (rozrôznení) živočíšnych kmeňov v perióde kambriu (asi pred 541 mil. rokov). Schopnosť biomineralizácie majú viaceré kmene živočíchov prevažne morského pôvodu, vrátane stavovcov.

Schránky po uhynutí ich nositeľa odolávajú rozkladným činiteľom a preto sa ľahko stávajú fosíliami. Ich hromadenie predstavuje významný geologický fenomén, vznikajú z nich často hrubé vrstvy (najmä vápenatých) usadením, ktoré sa v geologickom čase menia na usadené horniny, často veľmi masívne. Takto vznikli nielen koralové útesy (či menšie útesy zo schránok mnohoštetinavcov), ale celé masívy a vápencové pohoria. Ak živočích zmení evolučne spôsob života alebo sa menia podmienky, v ktorých žije, schránka prechádza degeneračnou fázou, ktorá vedie k jej postupnému zániku. Podobné – pre nás podnetné – príklady na využitie prebytočných či dokonca škodlivých látok živými organizmami nájdeme v prírode veľa (napr. sústredenie toxických látok zo živných rastlín húsenicami za účelom vlastnej chemickej obrany alebo sústredenie solí do tkanív mezodermálneho pôvodu a vznik mineralizovanej kostry stavovcov).

Materiál, ktorý produkuje integument na stavbu schránok obsahuje ako hlavný stavebný komponent najmä chitín, uhličitan vápenatý ($CaCO_3$) alebo oxid kremičitý (SiO_2). Okrem schránok podobný tvar a pôvod môžu mať aj ochranné spoločné obaly vajíčok (napr. chitínové ootéky švábov).

Schránky môžeme klasifikovať podľa viacerých kritérií, napr. jednodielne – nepárové (ulita) a dvojdielne – párové (lastúra), jedno-komôrkové (monotalamné, napr. ulita slimáka) a viac-komôrkové (polytalamné, napr. ulita fosílnych hlavonožcov i recentnej čeľade lodienok – Nautilidae so 6 známymi druhmi v rodoch *Allonautilus* a *Nautilus*) a pod.

Stručný prehľad taxónov, ktorých zástupcovia tvoria schránky:

- **„Protozoa“** (jednobunkové organizmy) – niektoré morské taxóny tvoria jedno- i viackomôrkové schránky (napr. dierkavce), často prekvapivo členité a druhovo špecifické vo vnútri i na vonkajšej strane, so zložitou stavbou. Niektoré dierkavce natoľko pripomínajú lodienky (*Nautilus*), že Linné viacero z nich omylom zaradil do do tohto rodu hlavonožcov, preto si ich tu aj spomíname.
  Poznámka: jednobunkové organizmy sa dnes zvyčajne chápu ako úplne samostatná “supervetva” eukarotických organizmov mimo živočíšnej ríše (slovo “super” tu značí, že morfologicky sú do nej radené organizmy, ktoré v skutočnosti patria do viacerých samostatných vetiev, teda je to akési súvetvie eukaryotov organizované na úrovni samostatných buniek).
- **Cnidaria: Anthozoa** (koralovce) – rúrkovité alebo veľmi zložité guľovité či vejárovité, stromovité schránky tvoria prisadnuté formy morských mechúrnikov, ktoré vytvárajú kolónie, schránky jedincov sa dajú dobre odlíšiť alebo zrastajú do komplexného útvaru, akejsi hyperschránky, ktorá má druhovo špecifický tvar a vlastnosti, často aj úctyhodné rozmery. Súbory schránok koralovcov môžu vytvoriť celé útesy. Stavebným materiálom je vápnik (vápenec) a organické látky produkované pokožkou.
- **Mollusca** (mäkkýše) – zvyčajne vápenatú schránku produkuje špecifický dorzálny záhyb pokožky, tzv. **plášť** (lat. pallium, angl. mantle). Schránky sú tvorené 3 základnými vrstvami:

1. **periostracum** – tenká, vonkajšia, organická vrstva, obsahuje konchiolín a pigment (ľahko podlieha rozpadu, často už za života starších jedincov),
2. **ostracum** – stredná vrstva, kryštalický vápenec (aragonit) tu tvorí stĺpcové formácie,
3. **hypostracum** – vnútorná vrstva, obsahuje vápenec v kryštalickej podobe (aragonit) uložený po vrstvách. Je biela alebo perleťová, len zriedkavo inak sfarbená (morský ulitník *Stramonita haemastoma*).

Organické látky (proteíny, polysacharidy – napr. chitín) tvoria základnú hmotu schránky, v ktorej dochádza ku mineralizácii a kryštalizácii aragonitu. Schránky morských druhov sú často robustné, hrubostenné a môžu dosahovať pozoruhodnú veľkosť. Naopak, suchozemské slimáky adaptované na veľmi kyslé prostredie (nedostatok vápnika) môžu mať schránku tvorenú len konchiolínom, vtedy je táto tenká, pružná, priehľadná. Mnoho druhov obaľuje hypostrakum **perleťovými vrstvami** (perleť angl. nacre), čo je kompozit aragonitu a organických látok, ukladaný vo vrstvách, ktoré tvoria šesťuholníkové doštičky. Perleť je pevná, chemicky odolná a má opaleskujúci vzhľad (hrá dúhovými farbami). Ak sa pozrieme na prierez steny schránky pod elektrónovým mikroskopom, vrstvičky vyzerajú ako geologické vrstvy bridlíc alebo navŕšené kúpelňové kachličky. Vrstvy sú spojené organickými látkami. Ulitníky tiež často kladú vajíčka obalené vápnitou (kalcitovou) škrupinou.

- **Gastropoda** (ulitníky) – ulita, slabo prirastená svalmi (väzivom) k plášťu; na ulite vidno prírastkové zóny, ulita je buď jednoduchá, krátka, čiapočkovitá, ale zväčša predĺžená, zatočená okolo osi – stĺpika (columella), môže byť pravo- alebo ľavotočivá (tá prevláda). Smer stáčania ľahko určíme pri pohľade na vrchol ulity, resp. pri bočnom pohľade, keď vrchol smeruje od hore, podľa odchýlenia otvoru (ústia) od osi ulity. Čiapočková schránka reprezentuje jednoduchší typ (niekedy druhotne), ktorý sa neskôr rozvinul do plochej, neskôr rozvinutej závitnice.
- **Lamellibranchiata = Bivalvia** (lastúrniky) – 2-chlopňová lastúra, ktorá má pravú a ľavú časť (viečko, angl. valve) spojenú na dorzálnej strane väzom (ligamentum). Chlopne sú zatvárané 2 svalmi – sťahovačmi a niekedy aj zámkom (cardo); obe polovice môžu byť symetrické alebo je medzi nimi viac či menej výrazná asymetria. Tam, kde sú lastúry spojené sa nachádza chrbtová časť organizmu. Pohyblivá nepárová noha smeruje ventrálne. Latúrniky sa vedia k podkladu prilepiť pomocou žľazy produkujúcej konchiolínové (tzv. byssové, byssusové) vlákna, ktoré vo vode tuhnú. V zadnej časti sú medzi lastúrami dva otvory na výmenu vody medzi vnútrom lastúry a okolím. Druhy, ktoré žijú zanorené do sedimentu (tzv. infauna) majú tieto otvory formované do rúrok (sifóny).
- **Cephalopoda** (hlavonožce) majú tenkostennú viackomôrková schránku, živočích je prirastený rúrkou – sifónom k najmenšej komôrke cez otvory v prepážke (*Nautilus*), schránka prerastená plášťom (*Spirula*) alebo tu nájdeme len zvyšok schránky prekrytý epitelom (kalmary, *Sepia*). Pri hlavonožcoch možno pozorovať výrazný ústup schránok vo fylogenéze, prípadne ich modifikáciu na osový endoskelet.
- **Ďalšie triedy mäkkýšov** žijú v moriach a môžu mať schránku zloženú z jednej alebo viacerých častí, druhotne často chýba (napr. v triede Aplacophora ju majú len vývojovo staré formy). V línii Aculifera nájdeme pevné štruktúry produkované plášťom v podobe tŕňov, ihlíc či šupín (sklerity) alebo ako rad doštičiek na chrbte chitónov. Tieto štruktúry nie sú pravdepodobne homologické so schránkou vyššie spomenutých mäkkýšov (spolu radených do línie Conchifera = doslova: z gréc. nesúcich schránky), i keď sú produktami buniek homologického útvaru, plášťa.

Poznámka. Mäkkýše tvoria rozsiahly kmeň, mnoho zástupcov poznáme v podobe fosilizovaných schránok a ich odtlačkov; schránky majú niekedy podstatný podiel na stavbe vápenatých hornín. Pevné schránky tvoria zástupcovia jednej z dvoch bazálnych vývojových línií: schránkovce (Conchifera). Téma typológie a tvorby schránok mäkkýšov nie je atraktívna len kvôli neuveriteľnej pestrosti schránok, ale je veľmi dôležitá pre porozumenie procesu biomineralizácie, ktorá sa nás (organizmov s mineralizovanou kostrou) tak bytostne týka. Proces tvorby schránky začína už v závere gastrulácie, kedy sa zmnoží časť ektodermu a zahĺbi sa do blastocélu, vznikne tak schránkotvorná žľaza. Na povrchu sa manifestuje ako tzv. schránkové políčko (angl. shell-field). Viac o fenoméne schránok mäkkýšov nájdete napr. v štúdiách Kocota et al. (2016) a McDougall a Degnan (2018).

- **Annelida (obrúčkavce)**
    - **„Polychaeta“** („mnohoštetinavé červy“) – vápenaté, často stáčajúce sa rúrky produkujú usadnuté formy mnohoštetinavcov z párových žliaz na golieriku a brušnej strane na prednom konci tela, prípadne lepia zrniečka piesku. Vytvárajú tak stromčekové (palmovité) formy, pri početnom a druhovo pestrom výskyte niekedy i celé útesy, prípadne sú súčasťou útesov spolu s koralovcami. Ich schránky i telá vynikajú neobyčajnou pestrosťou farieb i tvarov. Poskrúcané vápenaté rúrky, ktoré nájdeme na morskom brehu, sú fragmentami schránok mnohoštetinavcov.
    - Sladkovodné a pôdne druhy mnohoštetinavcov (drobné formy nájdeme aj u nás) a máloštetinavcov **(Oligochaeta)** schránku netvoria.
    - Podľa najnovších názorov medzi mnohoštetinavce zaraďujeme aj pogonofóry **(Pogonophora**, angl. giant tube worms), predtým vyčleňované ako samostatný kmeň, zaraďovaný dokonca k druhoústovcom. Tvoria rúrky z polysacharidu, zložením blízkeho tunicínu plášťovcov, čo je vývojovo vzdialená skupina živočíchov.
- **Arthropoda (článkonožce)**

  Telo majú chránené pevnou kutikulou, tvorba schránok je tu pomerne obmedzená a netypická. Ochranu tela schránkami si vyžadujú organizmy s veľmi tenkou (jemnou kutikulou), vrátane lariev. Prečkávanie nepriaznivých období vo vajíčkach viedlo k adaptáciám v podobe pevných obalov (ochrana pred vysušením, mechanickým a chemickým poškodením).
    - Crustacea (kôrovce)
        - **Ostracoda** (lastúrničky) – 2-chlopňová schránka (s $CaCO_3$), spojená väzom, uzatváraná svalom; vzniká vydutím chrbtovej strany hlavových článkov
        - **Cirripedia** (fúzonôžky) – majú chitínové, neskôr vápencom prestúpené (inkrustované) doštičky (tergum a scutum).
    - Hexapoda (hmyz)
        - **Trichoptera** (potočníky) – vodné larvy majú rúrkovité schránky, tvoria ich lepením z rôznorodého dostupného material (kamienky, ihličie, drievka a pod.), často sú druhovo špecifické alebo variabilné; material lepia a spájajú pomocou hodvábnych vlákien produkovaných zo snovacích žliaz na spodnej pere ústneho aparátu. Schránky tvorené spájaní (zliepaním) okolitého materiálu sa nazývajú aglutinované.
        - **Lepidoptera** (motýľe) – v čeľadi Psychidae (vreckovcovité) sa húsenice obaľujú konárikmi, steblami trávy či úlomkami listov a ihličím, ktoré spájajú hodvábnymi vláknami. Toto puzdro (vrecko) zväčšujú počas rastu, u exotických druhov môže dosiahnuť ať 30 cm dĺžku. Z kukiel sa liahnu pohyblivé lietavé samce a samice prevažne nelietavé, niekedy bez krídel a nôh – v takom prípade v schránke čakajú na oplodnenie samčekom. Niekoľko desiatok druhov – prevažne drobných – žije aj u nás.

Zaujímavé schránky nájdeme u morských zástupcov v rôznych kmeňoch prvo- i druhoústovcov

- **Brachiopoda** (ramenonožce) – telo kryje 2-chlopňová schránka s otvorom, tvoria ju nerovnaké časti, vrchná časť (viečko) je menšia a menej zaoblená ako spodná (brušná) časť. Stavebným materiálom je chitín a vápenec, schránka tejto archaickej skupiny morských živočíchov nápadne pripomína lastúry mäkkýšov.
- **Phoronidea** (chytadlovky) – schránkou je rúrka z výlučkov a nalepeného piesku, z nej trčí predná časť tenkého tela s dvojitým vencom chytadiel. Tým pripomínajú mnohoštetinavé červy alebo koralovce.

Ide pravdepodobne o navzájom príbuzné skupiny organizmov, spoločne zahŕňané do vývojovej skupiny Brachiozoa, ktoré sú považované za sesterskú skupinu mäkkýšov.

Deuterostomia (druhoústovce)

- **Echinodermata** (ostnatokožce) – vápenaté sklerity (osikuly) pod pokožkou môžu zrastať do kompaktného a pevného útvaru, ktorý sa zachová aj po uhynutí živočícha alebo ostávajú voľne v tele, telo je potom na dotyk mäkké (holotúrie); pohyb celého tela je znemožnený alebo len veľmi obmedzený, pomalé presúvanie po dne zabezpečia panôžky, ktoré pracujú hydraulicky, napĺňa ich morská voda vpustená do obehovej (ambulakrálnej) sústavy; pevné telo je chránené pred pohybujúcimi sa kameňmi, nárazmi vody a útokmi predátorov. Povrch tela môže byť hrboľatý alebo ostnitý (trnité sklerity). Máme tu teda ďalší príklad morských živočíchov, ktoré prebytok solí využívajú v procese biomineralizácie na pevnú architektúru tela. Nejednoznačná je klasifikácia tejto pevnej architektúry: je to pancier, schránka, vonkajšia kostra (prekrytá pokožkou) alebo vnútorná kostra?
- **Enteropneusta** (vnútrožiabrovce), známe aj pod synonymom (neplatným menom) Balanoglossa (žaluďovce) sú druhoústovce – golierik produkuje hlien, ktorý zliepa bahno a piesok do rúrok.
- **Chordata: Tunicata** (plášťovce) – rôsolovitý, odolný obal z tunicínu a mezodermálnych buniek.
    - Ascidiacea (ascídie) – žijú prisadnuto, niektoré majú plášť spevnený vápenatými ihlicami
    - **Appendicularia** (vršovky) – sú drobné a voľne pohyblivé, v prednej časti tela sú špecifické bunky (oikoblasty) produkujúce schránku, ktorá chráni telo a filtruje planktón; medzi telom a schránkou je medzera, v schránke sú 3 otvory: 2 prijímacie s jemným filtrom, 1 vyvrhovací.
- **Vertebrata** (stavovce) – schránky v zmysle použitej definície stavovce nemajú (pokiaľ nemáme na mysli vápenaté škrupiny vajec), nájdeme tu ale mnoho príkladov produkcie pevných štruktúr kožou (exoskelet) v podobe šupín, pancierov, kožných kostí a pod.

Zaujímavý je **vzťah stavovcov a schránok**. Schránky bohaté na vápnik (napr. schránky mäkkýšov) bývajú často požierané stavovcami, ktoré vápnik potrebujú vo zvýšenej miere najmä počas rastu (mineralizácia tkanív) a počas tvorby vajíčok s vápnitou škrupinou. Potravným reťazcom sa tak material pôvodnej schránky mení na materiál inej „schránky" – pevnej škrupiny vajec (ang. egg shell) alebo na kosti, ktoré môžu schánku pripomínať a mať podobnú funkciu (napr. pancier korytnačiek). Väčšie schránky môžu stavovce využívať ako svoj úkryt (drobné ryby, gekóny a pod.) alebo za bezpečné kladisko vajec. Toto zaujímavo ilustruje rozmnožovanie drobnej ryby, prítomnej aj v našich vodách, lopatky dúhovej (*Rhodeus amarus*). Ikry vypustené / nakladené do priestoru žiaber sladkovodných lastúrnikov sú oplodnené samčekom lopatky cez vdychovací otvor lastúrnika. Mladé rybky po niekoľko dní využívajú ochranu „pestúnskeho" lastúrnika pred vyplávaní do voľnej vody. (Lastúrniky v larválnom štádiu sa zas paraziticky prichytávajú na niektoré ryby a pomocou nich sa šíria na väčšie vzdialenosti.) Je dobré pripomenúť, že stavovce vykazujú nebývalú pestrosť a plasticitu pri tvorbe a využívaní úkrytov (hniezd, nor, hniezdnych dutín, trvalých obydlí), so zakomponovaním najrôznorodejšieho materiálu z prostredia, často upraveného, recyklovaného a pod. Viac v poslednej kapitole tohto učebného textu.

Poznámka: Výpočet systematických skupín živočíchov (vyšších taxónov) je asi únavný a môže spôsobiť zmätok, ale dajte si tú námahu a kliknite si na obrázky predstaviteľov spomínaných skupín živočíchov a obdivujte pestrosť, bizarnosť, presnosť schránok!

Rýchle odkazy

https://academic.oup.com/icb/article/50/2/237/613580/Ephemeral-Bio-engineers-or-Reef-building - niečo o útesoch, ktoré vznikajú činnosťou mnohoštetinavých červov a ich vplyve na formovanie spoločenstva organizmov na dne pri morskom pobreží.
https://cejka.blog.sme.sk/c/167356/Kde-sa-vzali-muslicky-na-goralskych-klobukoch.html - ulity majú rôzne kultúrne využitie, okrem výroby ozdôb a hudobných nástrojov sa používali aj ako platidlo. Ako sa dostali do populárnych goralských klobúkov?
https://en.wikipedia.org/wiki (heslá: Biomineralization, Bivalve shell, Neodermis, Seashell)
https://www.livescience.com (napr. heslo: how-much-does-skin-weigh = koľko váži koža)

Pevné telo ako základ pre pohyb (oporná sústava)

Oporná sústava má v tomto predmete osobitné postavenie. Jednak je to principiálna súčasť pohybovo-oporného systému, ktorý podmieňuje **schopnosť pohybu** vo všetkých jeho prejavoch, ale i veľkosť a možnosti komplexného rozvoja tela, jeho adaptácie na rôzne prostredia, vytvára štruktúry, ktoré umožňujú získavať aj mechanicky ťažko dostupnú potravu, zmocňovať sa koristi alebo naopak, účinne unikať či brániť sa dravcom. Pre prírodovedcov predstavuje **mimoriadny materiál na štúdium**, verne odrážajúci funkčné adaptácie i evolučné vzťahy a premeny. Veľmi presne sa dá merať a ľahko uskladniť ako dokladový materiál, bez toho, aby podliehal následným zmenám a deformáciám. Je to materiál veľmi členitý, pestrotvarý a predsa odolný voči náhodným odchýlkam, konzervatívny a pritom nesmierne presný (akoby presne „vybrúsený"). Vo fosílnych záznamoch si dnes už vieme zrekonštruovať v podstate celé telo vyhynutého živočícha len na základe oporných štruktúr, často zachovaných len v podobe fragmentov (kostí, šupín, zubov atď.). Až natoľko sú pevné štruktúry kostry presne podmienené stavbou a funkciou celého tela.

Opornú sústavu tvoria väčšinou pevné štruktúry (tkanivá, extracelulárne produkty), ale vo fylogenéze živočíchov poznáme aj jednoduchší princíp spevnenia tela a opory, ktorý má síce obmedzené možnosti na suchej zemi a pri väčších a rýchlejších živočíchoch, ale i tu ho nájdeme, minimálne v embryonálnom štádiu. Na vytvorenie pevných tkanív je potrebný čas (vo fylogenéze i ontogenéze), komplikovaný metabolizmus a dostatok minerálnych látok či prekurzorov proteínov alebo polysacharidov. A ak by sme kostru dnešných stavovcov považovali za najdokonalejší oporný systém, vedzme, že vznikol vo fylogenéze ako posledný, čo platí aj o embryogenéze. (Pestrosť a funkčná presnosť oporných štruktúr je, mimochodom, fascinujúca.)

V živočíšnej ríši je opora (pohybovo-oporný systém) kľúčový vynález. Oporná sústava alternuje medzi 2 základnými princípmi: pevné tkanivá (alebo ich deriváty) alebo pružné tkanivá (alebo ich deriváty) natlakované kvapalinou. Rozlíšiť môžeme tieto kombinácie:

1. Hydrostatická oporná sústava (hydroskelet, HyS)
2. Kostra z pevných tkanív alebo ich produktov
    a. Pevná kostra na povrchu tela (vonkajšia kostra, ektoskelet = exoskelet, EkS)
    b. Pevná kostra vo vnútri tela (vnútorná kostra, endoskelet, EnS)
3. Kombinácia oporných princípov (EkS+EnS, EkS+EnS+HyS, atď.)

Toto delenie je užitočné, ale umelé; oporné systémy sa často striedajú počas ontogenézy, vo väčších, komplikovanejších živočíchoch sa uplatní kombinácia viacerých typov opory, ale zvyčajne jeden typ je dominantný, charakteristický.

Voda ako opora tela (hydroskelet)

Medzi bezstavovcami i príbuznými stavovcov – plášťovcami a kopijovca nájdeme vo vode či v pôde mnoho zástupcov, ktoré majú telo len z mäkkých tkanív, dutiniek a vody a predsa sa vedia pohybovať a udržať si tvar tela, dokonca odolať tlaku média, v ktorom sa pohybujú. Je to spôsobené uzavretím určitého objemu vody v medzibunkovom priestore, prípade v telesných

dutinách alebo i v bunkách s veľkými vakuolami. Využíva sa tu fyzikálny princíp nestlačiteľnosti vody (kvapaliny). Reguláciou tlaku vody na okolité tkanivá možno telo spevniť (natlakovať) alebo uvoľniť. Tieto princípy možno využiť pri pohybe vo vode i na suchu (peristaltický pohyb), pri prenikaní do substrátov s vysokou hustotou a pod.

Pravý hydroskelet (hydrostatickú oporu) nájdeme pri bezstavovcoch, ktoré majú pomerne robustné telo, s dobre rozvinutým mezodermom a druhotnou telovou dutinou (**coelom – célom**), avšak bez vyvinutej pevnej opory. Sú to najmä obrúčkavce a mäkkýše. Mäkkýše sú veľmi rôznorodá skupina, porovnajme len napr. pomerne málo organizované telo lastúrnikov či chitónov s hlavonožcami. Tu musíme byť opatrní v generalizácii. Mäkkýše sú totiž schopné produkovať mineralizované schránky, ktorých rudimenty môžu byť súčasťou anatómie a do istej miery i opornej sústavy. (V oboch kmeňoch tiež nájdeme silné, tvrdé ústne orgány.)

Hydroskelet poznáme v dvoch základných podobách: buď ide o telo v pevnom kožno-svalovom vaku, kde pozdĺžne, okružné a šikmé svaly vykonávajú antagonistické pohyby a telo sa vo vlnách zužuje a rozťahuje, vykonáva vlnivý pohyb (napr. dážďovky alebo plávajúce pijavice) alebo svalstvo naťahuje a uvoľňuje pružnú osovú oporu tela – chrbtovú strunu. Pevnosť a pružnosť a ich zmeny sú pritom vo významnej miere regulované hydrostaticky (tlakom kvapalín medzi bunkami alebo v bunkách).

Hydroskelet nájdeme na rôznom stupni „dokonalosti" naprieč celou ríšou živočíchov, zvlášť tam, kde ide o telá bez pevných štruktúr (teda v prípade článkonožcov a stavovcov je hydroskelet prítomný, ale len v podradnej, či dočasnej funkcii).

- **Chrbtová struna (chorda dorsalis, notochord) – ešte veľa nejasností**

Princíp hydroskeletu sa ale prekvapivo uplatňuje aj v kmeni chordátov (Chordata). Tie majú spoločnú primárnu opornú štruktúru, chrbtovú strunu (lat. chorda dorsalis). Je prítomná predovšetkým vo včasných vývinových štádiách (niekedy len v larvách). Trvale je prítomná skôr pri menších, vodných, voľne pohyblivých formách s podlhovastým (úhorovitým) telom a vlnivým (undulačným) pohybom (kopijovce, kruhoústovce a sliznatky) ale aj pri robustných drsnokožcoch. Vo všeobecnosti ale veľké, vodné i suchozemské formy s pevným endoskeletom, kde pohyb zabezpečujú prevažne končatiny chordu postupne nahrádzajú (topograficky aj funkčne) za chrbticu. Vodné prisadnuté formy (plášťovce) ju strácajú bez náhrady za pevnejšiu oporu. Telo v takom prípade spevňuje jemná kutikula, robustný hltan (žiabrový kôš) a regulovanie objemu vody v tele.

O chorde by bolo vhodné hovoriť skôr pri vnútornej kostre chordátov, ale môžeme si ju predstaviť už teraz. Počas embryogenézy chordátov sa na vrchnej strane čreva začne formovať pozdĺž celej dĺžky alebo len v časti podlhovastá štruktúra – pás buniek (1 alebo viac radov), ktorú tvoria bunky endodermu (používa sa aj pojem gastroderm) obsahujúce veľké vakuoly, prípadne riedko zoradené uzatvárajúce veľké medzibunkové priestory. Bunky sú postupne obklopené bunkami iného pôvodu (mezodermálneho). Sú ponorené v mezoderme, hoci majú enodermálny pôvod, sú **endomezodermálne** (**mezendodermálne**). Niektorí autori zvýrazňujú endodermálny pôvod (zo steny prvočreva), iní hovoria o mezodermálnom pôvode (migrácia buniek z oblasti prvoúst).

Mezendoderm (angl. mesendoderm) je definovaný ako spoločný základ enodermu a mezodermu alebo mezenchým prevažne endodermálneho pôvodu, prípadne vnútorná vrstva blastuly (blastodermu), ešte nediferencovaná na endoderm a mezoderm. Zdá sa, že sme našli „šalamúnske" riešenie sporu: endoderm alebo mezoderm? Alebo sa odhaľuje zjdenodušujúca povaha krátkych definícií. Didaktika s nárokmi na jednoduché a jednoznačné definície je niekedy viac „zbožné" prianie, ako návod na správny opis skutočnosti. Chýba nám trpezlivosť.

Chorda má tvar tyčinky, je elastická, ale trvale pod tlakom, nestlačiteľná. Umožňuje pohyb do bokov. Priečne pruhované svalstvo trupu ju ohýba do strán a chorda pruží naspäť, takto vzniká typický pohyb tela v podobe laterálneho (horizontálneho) vlnenia, zlepšený laterálne splošteným telom a plutvami. Bunky chordy obsahujú laterálne (vpravo-vľavo) smerujúce kontraktilné vlákna. Bunky chordy majú spoločný dvojitý tenký obal (tkanivo) a robustnejšiu pošvu. Každý z (pod)kmeňov chordát má iný typ chordy.

1. Kopijovce (Cephalochordata = Acrania) majú vedecké meno podľa chordy prítomnej permanentne počas života živočícha, ktorá je dlhá, na hlavovom konci presahuje koniec nervovej trubice (cerebrálny vačok, mozok). Na preparátoch sa javí ako „**stĺpec mincí**" (angl. stack of coins), diskovité veľké bunky sú zoradené ako mince v pozdĺžnom (ležiacom) rade, striedajú sa tu bunky s kontraktilnými do bokov smerujúcimi vláknami (myofilamenty). Medzi nimi sú gliové tzv. Müllerove bunky bez známej funkcie (sú známe aj ako podporné bunky v sietnici oka). Chorda je v pošve, ktorá obsahuje pozdĺžne a kruhové kolagénové vlákna. Existuje priamy kontakt s ústrednou nervovou sústavou (CNS) prostredníctvom siete výbežkov chordy.

2. Plášťovce (Urochordata = Tunicata) majú chordu kratšiu a často nie permanentne počas života živočícha: zvyčajne len v larválnom štádiu, prípadne voľne pohyblivé formy aj v dospelosti, v zadnej časti tela. Chorda je spočiatku podobná chorde kopijovcov (bunky naskladané ako mince); postupne sa bunky rozostúpia okolo kanálika, na priereze je potom rúrkovitá. Bunky neobsahujú kontraktilné vlákna. **Vnútro tvorí kanálik** (niekedy laterálne stlačený), ktorý vznikol pospájaním medzibunkových priestorov. Bez priameho kontaktu s CNS.

3. Stavovce (Craniata = Vertebrata) majú chordu trvalo len v prípade nedostatočnej osifikácie (mineralizácie) opornej sústavy. Nájdeme ju trvalo len v prípade starobylých skupín primárne vodných zástupcov (plne je po celý život vyvinutá len v kruhústovcoch) a pri larvách obojživelníkov. Postupne je vytláčaná mezodermálnymi štruktúrami – stavcami chrbtice. Pri štvornožcoch (Tetrapoda) ju nájdeme zvyčajne len v priebehu embryonálneho vývinu. Tvoria ju **bunky s veľkými vakuolami**, ktoré udržujú v bunkách tlak. Bunky nemajú kontraktilné vlákna. Sú spolu obalené epitelovou vrstvou a pošvou, ktorá (podobne ako u kopijovcov) obsahuje pozdĺžne a kruhovito usporiadané elastické vlákna kolagénu. Priamy kontakt s CNS.

Vznikajúci útvar, bazálna opora chordát, vrátane nás, stavovcov, je teda pružná „tyčinka", napumpovaná vodou. Hydroskelet, ale bez možnosti vykonávať vlnivé pohyby a meniť vnútorný tlak. Akoby červ uprostred veľkého, komplikovaného tela, ohýbateľný do strán. Bunky v spoločnej väzivovej pošve. Nie všetky chordáty majú histologicky totožnú chordu, napriekt tomu ju považujeme za homologickú štruktúru a kmeň Chordata za monofyletický taxón (prirodzený, so spoločným pôvodom). Pri komplexnejších a väčších chordátoch s vývinu a taktiež významná indukčná štruktúra, ktorá ovplyvňuje ďalšie dianie vo svojom okolí, najmä vznik nervovej trubice a nervovej lišty, ako aj ďalší rozvoj okolitého mezodermu.

Prostredie, fylogenetická úroveň a veľkosť tela a samozrejme pohyblivosť, to sú hlavné determinanty opornej sústavy. Je zrejmé, že vo vodnom prostredí sú úplne iné nároky na oporu tela ako na suchu. Vo vode často stačia aj elastické tkanivá. Na suchu je to iné. Voda je tu vzácna, na reguláciu vnútorného tlaku jej často nie je dosť a telu ani nepomáha hydrostatická vztlaková sila vody (nadnášanie). Suchozemské živočíchy majú teda kostru zdokonalenú vďaka mineralizovaným (pevným) tkanivám (najmä stavovce, ale i mäkkýše, ostrnatokožce…) alebo produktom pokožky (najmä línia zvliekavcov – Ecdysozoa, kam patria tie druhovo najpočetnejšie bezstavovce, článkonožce).

Teraz k problematickým a nejasným skutočnostiam. Tie vyplynú aj z čítania učebnicových textov, ktoré zvyčajne problematiku chordy riešia len stručne ako ťažko uchopiteľnú alebo naopak uzavretú, jednoduchú a nie príliš perspektívnu. Annona a kol. (2015) na tieto nejasnosti či slabiny jednoznačných formulácií upozorňujú:

a) nie je všeobecný konsenzus o pôvode buniek chordy, ktoré vznikajú na nejasnom rozhraní endo- a mezodermu,

b) nepanuje všeobecná zhoda o principiálnej identite (homológii) notochordu v prípade podkmeňov chordátov; cytologické (histologické) rozdiely v typológii chord homológiu problematizujú,

c) existuje viacero scenárov pôvodu chordy – od predstavy, že ide o originálny (apomorfný) znak výlučne kmeňa Chordata a prvýkrát sa objavil až u fosílnych predchodcov dnešných strunovcov – až po predstavu, že chordu možno v rôznej podobe a ontogenetickej fáze nájsť aj u iných bezchordátov, vrátane prvoústovcov.

Autori konštatujú, že po masívnej diskusii teoretických, molekulových biológov a morfológov je predbežný výsledok takýto: chorda má mezendodermálny pôvod a chordu v rámci chordátov možno navzájom homologizovať. S tretím okruhom problémov: *„Chorda aj mimo kmeňa Chordata?“* sa nedá tak rýchlo vysporiadať.

Chordu objavil Karl Ernst von Baer, významný estónsky embryológ a prírodovedec, pri štúdiu embrya kury domácej (1828). Zaujímavé objavy prišli pri štúdiu kopijovcov a plášťovcov (A. Kowalevsky zo St.Peterburgu a spolupracovníci ich publikovali rozpätí rokov 1865–1877). Zistili prítomnosť chordy, v prvom prípade spevnenej elastickými vláknami, pri plášťovcoch zas chorda pripomínala célomovú štruktúru. To inšpirovalo ďalších bádateľov, aby hľadali podobné štruktúry aj u bezchordátov (za predpokladu, že chorda nie je výlučne štruktúra chordátov, deliaca čiara a pomenovania strácajú opodstatnenie): v opačnom dorzoventrálnom postavení (dorzo-ventrálna inverzia). Perspektívnymi sa zdali (zdajú) obrúčkavce (Annelida), ale aj mnohé iné prvoústovce s dvojitým pásom svalových buniek mediálne pod črevom, tzv. **axochord** (podobnosť s chordou kopijovcov) a páskovce – nemertíny (Nemertea), ktoré zasúvajú dlhý chobot (proboscis) do pošvy (**rhynchocoel**), ktorá javí podobnosť s chordou plášťovcov. (*Začína to byť napínavé, nie? Pátranie po predkoch sa presúva k „červíkom" a morským páskovcom.)* Ak sa pozrieme do kmeňa Hemichordata, čo sú morské druhoústovce, sesterská skupina ostnatokožcov, už meno nás upozorní, že tu čosi ako „chordu" nájdeme. Počas embryogenézy z prvočreva smerom dopredu (pred hltan) vyrastie tyčinkovitý výbežok (**stomochord**), ktorý pretrvá aj do dospelosti ako opora pre srdce a vylučovacie orgány vysunuté dopredu do chobotovitého výbežku. Spôsob a miesto vzniku nápadne pripomína chordu, histologická a genetická analýza ale homológiu nepotvrdila, teda aj meno Hemichordata (= polostrunovce) možno chápať len analogicky (niekto sa unáhlil pri pomenovaní). Ďalšia nápadne podobná štruktúra vzniká u niektorých zástupcov Hemichordata: tyčinkovitý útvar pod strednou časťou čreva (**pygochord**). Keď si jedno z týchto slov so základom „chord" zadáte do internetového vyhľadávača, možno vás prekvapí množstvo nových článkov v renomovaných časopisoch. Napriek úpornej snahe vyriešiť záhadu vzniku a evolúcie notochordu, ešte zjavne nepadlo posledné slovo. Ale už teraz je to napínavý príbeh.

Rýchle odkazy

https://en.wikipedia.org/wiki (heslo: Hemichordate, s obrázkom stomochordu)
https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4595329/ (pôvod chrbtovej struny)

Mäkké v tvrdom (ektoskelet, exoskelet)

Kostra z pevných tkanív alebo ich produktov. Pevné oporné štruktúry tvoria živočíchy z autochtónneho materiálu produkovaním špecifických organických látok (polysacharidy, bielkoviny) alebo tzv. **biomineralizáciou** tkanív (vychytávaním prvkov alebo zlúčením z vonkajšieho prostredia – napr. vápnika, resp. vápenca).
Vonkajšia kostra živočíchov (ang. exoskeleton, ectoskeleton), ktorú zjednodušene môžeme definovať ako oporný system na povrchu tela, na ktorý sa svalstvo upína zvnútra. Zdá sa, že špecifický ektoskelet článkonožcov je jeden z ich hlavných evolučných tromfov – dnes ich nájdeme všade v biosfére vo veľkom počte druhov, foriem, stratégií a aj jedincov. Aj preto sa v stručných textoch pri vonkajšej kostre referuje o článkonožcov, prípadne sa spomenú aj korytnačky. Ale nie je to – našťastie – take jednoduché.

Všeobecne môžeme povedať, že umiestnenie kostry do pohraničia medzi organizmus a prostredie znamená mnoho možností, ale aj limitov. Vonkajšia kostra je multifunkčná. Okrem opory svalstva a závesu pre vnútorné orgány funguje ako ochranná štruktúra (chráni zraniteľné

časti tela), bráni nežiadúcemu úniku vody, môžu sa tu sústreďovať a občas uvoľňovať prebytočné a toxické látky, ektoskelet má často funkcie zmyslové, ektoskelet v okolí ústnych orgánoch zlepšuje možnosti príjmu (odchytu) a spracovania potravy.

Chitínová kostra článkonožcov

Telo je obalené doštičkami (skleritmi) kutikuly z veľmi odolnej látky, chitínu, až po končeky nôh a tykadiel, čo je typický znak článkonožcov. Kutikula je nebunková viacvrstvová štruktúra produkovaná pokožkou. Môže mať v sebe zakomponované aj minerálne soli a predstavuje biokompozit – čo je charakteristické pre všetky oporné a ochranné štruktúry živočíchov.

Varovanie: kutikulou článkonožcov sa otvára komplikovaný „svet" organizácie tela článkonožcov. Pripravte si papier a ceruzku, treba si to kresliť, počítať, porovnávať. Dobrou správou je to, že základné princípy sa opakujú, že existujúca variabilita (v počte článkov tela, končatín a pod.) vznikla už veľmi dávno a nesie dôležité posolstvo o pôvode a evolučnej histórii, že to všetko obdivuhodne funguje, a – že žiadny entomológ sa v tom úplne suverénne neorientuje. Platí tiež fakt, že vývojovo konzervatívnejšie článkonožce (tie, ktoré akoby ustrnuli vo vývoji) majú telo členitejšie a počty telových článkov a príveskov variabilnejšie ako hmyz (teda najprogresívnejšia vývojová vetva článkonožcov). Inak povedané, morfológia hmyzu je pomerne jednotná a pomerne jednoduchá (problémom môže byť obrovské množtsvo druhov, každý druh má morfologické zvláštnosti – nie však podstatného charakteru). Naučme sa stavbu tela hmyzu a potom sa pozrime na iné článkonožce a nájdeme odpovede na otázky ako to bolo v minulosti a aké alternatívy k telu hmyzu boli v evolučnej histórii vyskúšané a osvedčili sa menej alebo vôbec nie…

Chitín je acetylovaný polysacharid (polysacharid z N-acetyl glukozamínových zvyškov), v kutikule sú jednotlivé reťazce spletené do povrázkov (nanofibríl) obalených (ako kábliky v bužírke) proteínmi. Nanofibrily sú spojené do plochých sietí, ktoré sú na sebe vrstvené ako kovová výstuž (kari-sieť) v železobetóne. Výsledok je tenučká, ale neuveriteľne pevná, ľahká, vode nepriepustná štruktúra, nenáročná na špecifické komponenty. Uhlík, dusík, vodík a kyslík, malá továreň v podobe metabolizmu pokožkových buniek a je to. Povrch kutikuly (epikutikula) ešte môže obsahovať tzv. kutikulínovú vrstvu (polymerizované lipidy), tzv. cementovú vrstvu a voskovú vrstvu (kutikula je takto odolná voči zmáčaniu). Mikroskopické skúmanie povrchu kutikuly odhalí neuveriteľnú pestrosť štruktúr, zvlnené povrchy, šupinky a drobné trňe a pod.

Dôležitou časťou štruktúry chitínovej kostry sú tzv. **apodémy** (angl. apodemes, endosclerites). Sú to tenké výbežky, závesy či trámy, ktoré vyrastajú z kutikuly smerom dovnútra tela (angl. cuticular endoskeleot). Sú tenké, ale mimoriadne pevné (v porovnaní s rovnako veľkými kosťami či šľachami stavovcov ich v pevnosti a odolnosti niekoľkonásobne prevyšujú). Ektoskelet tu teda priamo prechádza do endoskeletu, systému vnútorných štruktúr, na ktoré sa upínajú svaly. Časť endoskeletu článkonožcov má iný pôvod, vznikli premenou väziva svalov (angl. connective endoskeleton). Zložitý je najmä endoskelet hlavy, ktorý sa nazýva tentorium a umožňuje ústnym orgánom vykonávať roznorodé pohyby a spracovať aj veľkú a pevnú potravu.

Pevnú kutikulu článkonožcov považujeme za pravú kostru – oporu pre svalstvo. Pevnosť kutikuly je zabezpečená textúrou pozostávajúcou z „armatúry" (analógia so železnou výstužou železobetónových konštrukcií) polysacharidu chitínu, výplň tvoria bielkoviny (artropodín, resp. po stuhnutí kutikuly – sklerotizácii je to sklerotín). V prípade kôrovcov a mnohonôžok je kutikula mineralizovaná uhličitanom vápenatým.

Nejde o jednoliatu štrúktúru. V častiach tela, ktoré sa vyvíjali samostatne ako články tela alebo končatín vytvára **sklerity** – pevné doštičky alebo rúrky, navzájom pohyblivo zrastené (kĺbové spojenie alebo záhybom tenkej flexibilnej kutikuly).

Sklerity susedných článkov druhotne pri reorganizácii tela môžu zrastať do kompaktných celkov (telových oddielov, tagiem) – napr. hlava, hlavohruď, hruď. Pôvodné sklerity sú navzájom ohraničené švami – to je analógia s kosťami ektoskeletu lebky cicavcov.

Sklerity pokrývajúce telo sú topograficky rozlišované na **tergity (chrbtové)**, **pleurity (bočné)** a **sternity (brušné)**. Prípady zrastov v pozdĺžnom smere sú označené pojmom s príponou „-um" (tergum, pleurum, sternum) alebo zloženým slovom, ak sa jedná o zrasty v inom smere napr. pleurotergit, coxosternit. Drutohotne na tele zrastajú do kompaktných prstencov. Na končatinách (nohy, tykadlá) má každý článok končatiny jeden rúrkovitý sklerit, ktorý má osobitnú svalovinu.

Sklerit chodidla je často druhotne rozčlenený na nepravé články, tarsalia (tarsomery) (majú spoločné svaly prípadne je pohyb zabezpečený hydraulicky, tlakom haemolymfy). Pohyblivosť spojov medzi takýmito článkami zabezpečujú záhyby elastickej tenkej kutikuly. Počet a tvar článkov chodidla sa môže meniť počas vývinu jedinca.

Špecializácia tela (tagmatizácia) vedie k zrastom a zakrytiu prvotného článkovania, výsledne na tele (napr. hmyzu) už pozorujeme druhotné článkovanie.

Článkonožce sú vďaka kutikule mimoriadne odolné voči poveternostným vplyvom, kutikulu používajú aj ako ochranný pancier, ale vďaka pohyblivým spojom, výbornej opore a mohutnému rozvoju priečne pruhovaného svalstva dokážu vyvinúť veľmi rýchly pohyb, medzi bezstavovcami bezkonkurenčný. Kutikula poskytuje tiež materiál pre stavbu krídel, vzdušníc (tie zároveň výrazne spevňujú krídla a umožnia im vystretie po liahnutí alebo zvliekaní či skladaní počas odpočinku) a vzdušnicových žiaber.

Hlava hmyzu

Každá trieda článkožcov má v stavbe predného konca tela osobitosti, zapája sa do nej iný počet článkov a párov príveskov (končatín). Hmyz má telo spomedzi článkonožcov asi najviac „sofistikované", žiadna štruktúra navyše, aj napriek malým rozmerom je telo veľmi účelne adaptované. Hlava hmyzu (lat. caput, angl. insect head) predstavuje jedinečný príklad zakomponovania skleritov do jednej perfektne fungujúcej štruktúry.

Čo to je hlava článkonožca a prečo pri používaní rovnakých pojmov v morfológii stavovcov (čeľusť, zuby, temeno a pod.) ide vždy o analógiu (vonkajšiu podobnosť štruktúry, ale rozdielneho evolučného pôvodu) si uvedomíme pri pohľade na predný koniec tela napr. dážďovky a muchy, resp. ešte lepšie pri pohľade na premenu hlavy larvy muchy na jej dospelú formu. Tu hlava vzniká spájaním predných článkov tela a spájaním vonkajšieho skeletu.

Hlava hmyzu vznikla premenou akronu a prvých 6 článkov tela a má dve časti:

- prednú (zmyslovú) (prvé 3 články);
- zadnú, prispôsobenú na príjem a prvotné spracovanie potravy (4.-6. článok).

Predná časť hlavy

Vznikla pôvodne z 3 telových segmentov:

1. **hlavový článok** (protocefalon), obsahuje nervovú uzlinu protocerebrum;
2. **článok (tykadlový)** – nesie tykadlá a ďalšiu uzlinu deutocerebrum;
3. **článok** – je tu tretia mozgová uzlina (tritocerebrum) a nenesie prívesky.

V obdobnej polohe nájdeme v prípade klepietkavcov chelicery a u kôrovcov druhý pár tykadiel, homologizácia stavby hlavy medzi hlavnými vývojovými línia článkonožcov však stále nie je celkom vyjasnená.

Nervové uzliny (gangliá) prednej časti hlavy druhotne navzájom anatomicky splývajú a vytvárajú podhltanový nervový uzol (mozog).

Zadná časť hlavy

4. **článok – hryzadlový** (nesie hryzadlá – mandibuly);
5. **článok – čeľusťový** (nesie čeľuste – maxilly)

Kôrovce majú maxillipedy, u mnohonôžok čeľuste (Diplopoda) zrastajú do doštičky – gnathochilarium.

6. **článok – spodnoperový** (nesie spodnú peru – labium, vznikla zrastom 2. páru čeľustí.

Stonôžky a kôrovce majú druhý pár voľných šeľustí.

Hlavová kapsula hmyzu (angl. head capsule) je druhotne jednoliata schránka hlavy, vznikla splynutím 6-tich hlavových článkov; chráni ústne orgány a hlavové gangliá, na spodnej strane má záhlavový otvor, ktorými sa spája s vnútornými orgánmi hrude; švy na povrchu kapsuly vo vnútri vytvárajú lišty a rozdeľujú vnútorný priestor hlavy do niekoľkých menších častí. Tvorí oporu pre svalstvo tykadiel a ústnych končatín. Kutikula pokrýva aj zmyslové orgány.

Zmyslové končatiny (prívesky) hlavy

- **klepietkavce** (Chelicerata) tykadlá nemajú, funkciu zmyslových príveskov môže preberať 2. pár končatín (tzv. hmatadlá – pedipalpy, napr. u pavúkov), výnimočne 3. pár (šťúrovky).
- **kôrovce** (Crustacea) majú **2 páry pôvodne dvojvetvových tykadiel** (alternatívne pomenovanie kôrovcov je Biramia = dvojvetvovce): 1. pár (antennula alebo antenna 1) a 2. pár (antenna 2). 1. pár je zvyčajne kratší (výnimku nájdeme napr. pri veslonôžkach) a druhotne (napr. adaptáciou na suchozemské prostredie) môže byť redukovaný na krátky rudiment.
- **viacnôžky** (Myriapoda) a **šesťnôžky** (Hexapoda) majú len jeden pár tykadiel, pôvodne boli zaraďované do spoločnej vývojovej skupiny Antennata – tykadlovce alebo Uniramia – jednoramenné, resp. Tracheata – vzdušnicovce. Tieto spoločné znaky sú ale zrejme príkladom konvergentnej stavby tela v dôsledku adaptácie na súš a nemajú fylogenetický význam. Štruktúra, počet článkov a tvar tykadiel sú veľmi variabilné (medzi druhmi). Často nesú znaky pohlavného dimorfizmu. Pri využívaní chemickej komunikácie (feromónmi), ktoré produkujú samičky, majú samčeky robustnejšie tykadlá, s bohatými čuchovými organmi.

Tykadlá hmyzu (antennae) charakterizuje tykadlová jamka (fovea antennalis), tykadlový šev a články skapus (scapus), pedicel (pedicellus), bičík (flagellum). Bičík môže mať rôzny počet a tvar článkov, vrátane lupeňovitých a pílkovitých výbežkov

Počas embryonálneho vývinu je poloha tykadiel ventrálna; v postembronálnej fáze vývinu sa tykadlá presúvajú do dorzálnej pozície. Pri hmyze, presnejšie šesťnôžkach (Hexapoda), rozlišujeme 2 základné typy tykadiel:

- článkované: majú ich zástupcovia vývojovo starobylých bezkrídlych, pôdnych šesťnôžok (Hexapoda), napr. chvostoskoky (Collembola): každý článok má osobitné svaly a pedicel chýba (v tomto prípade sa jedná o „článkované" v špecifickom význame slova, inak všeobecne sú článkované všetky pohyblivé telové prívesky článkonožcov)
- bičíkaté: svaly sú len v bazálnom článku, je tu tzv. pedicelový zmyslový orgán a bičík má rôzny počet a tvar článkov. Tu ešte rozlišujeme 2 formy:
    - rovnakočlánkové tykadlá (antennae aequales);
    - rôznočlánkové tykadlá (a. inaequales).

Tykadlá nesú zmyslové orgány, najmä čuchové (koncové články) a hmatové. Môžu slúžiť aj na zachytávanie zvukov, zmien v elektromagnetickom poli, vlhkostnom gradiente. Môžu slúžiť pri kopulácii ako stimulujúci orgán (napr. pri tzv. dlhotykadlových včelách rodu *Eucera*) či zachytávací orgán (napr. klieštikovité tykadlá samcov žiabronôžok) alebo aj ako nástroj na chytanie koristi (napr. larvy komárov čeľade Chaoboridae). Pri lietaní pomáhajú s rovnováhou tela a môžu registrovať zmeny v prúdení vzduchu. Tykadlá bývajú premenené na pohybové orgány (drobné pelagické druhy kôrovcov). Larvy článkonožcov majú tykadlá funkčne aj morfologicky odlišné od dospelcov. Stavba tykadiel môže mať druhovo špecifický charakter.

Hmatadlá a tykadlá nočných a jaskynných článkonožcov bývajú nápadne predĺžené. Naopak, k výraznej redukcii hlavových výrastkov došlo vo vodnom prostredí (napr. vodné chrobáky, bzdochy), pri rýchlo lietajúcom hmyze (napr. vážky, muchy) a pri živote v pôde (mnohonôžky). Jednoduchšie a kratšie tykadlá majú larvy hmyzu. Zadný koniec tela môže niesť článkované prívesky, ktoré majú analogickú stavbu a funkciu ako tykadlá (napr. cerky lariev hmyzu, vlečné nohy stonôžok, uropody kôrovcov a pod.). Niektoré systematické skupiny (taxóny) článkonožcov charakterizujú nápadne dlhé tykadlá (napr. šváby, kobylky, fuzáčovité chrobáky), naopak nájdeme príklady výzazne skrátených tykadiel (napr. vodný hmyz). Tykadlá môžu úplne chýbať v larválnom štádiu (napr. larvy múch), druhotne bez tykadiel sú zástupcovia radu Protura (šutky = pôvodne ľudový názov pre bezrohý dobytok), čo je skupina drobného bezkrídleho hmyzu žijúceho v pôde.

Ústne orgány článkonožcov

- **klepietkavce (Chelicerata)** – napr. pavúky, roztoče, škorpióny, hrotnáče - majú premenené prvé 2 páry končatín:
  a. **klepietka** (chelicery) – 2-3 článkované, zvyčajne zakončené klepietkom, popr. hrotom (pavúky) alebo majú rôzny tvar (roztoče), do chelicer môžu ústiť jedové žľazy a tráviace enzýmy (pavúky);
  b. **hmatadlá** (pedipalpy) – 6 článkov (roztoče majú často redukovaný počet), tiež môžu byť zakončené klepietkom (šťúry, šťúriky) alebo majú character kráčavej nohy, predĺženého hmatadla, môžu predstavovať aj samčí kopulačný a komunikačný orgán (pavúky); v pedipalpách môže byť prítomný jedový aparát (šťúriky), môžu slúžiť na obranu alebo podávanie potravy do ústneho otvoru alebo ako súčasť zložitého ústneho aparátu (roztoče);
- **hryzadlovce** (Mandibulata) = tie článkonožce, ktoré majú 1. pár priústnych končatín premenených na hryzadlo **(mandibula**-ta) a 1-3 ďalšie páry nasledujúcich končatín sa prestavali na čeľustné nôžky (maxilly, maxillipedy) – končatiny 3 článkov zadnej časti hlavy. Ide o párové končatiny, predstavíme si ich v predo-zadnom poradí v jednotnom čísle.
  I. **hryzadlo (mandibula)** – krátka, robustná končatina, často ozubená, slúži na prichytenie a mechanické spracovanie potravy (pôvodný, hryzavý typ), prípadne súčasť bodavých a cicavých rúrkovitých orgánov (hmyz). Pri hmyze (Insecta) nesie hryzadlo fylogeneticky dôležitý znak, na základe ktorého rozlišujeme 2 skupiny:
    - Monocondylia: hryzadlá sa upínajú k hlave jedným kĺbom (mono-kondylné spojenie) (nelietavé Archaeognatha). Monokondylné

pripojenie čeľustí nájdeme aj v prípade viacnôžok a kôrovcov, ktoré ale patria do iných vývojových línií článkonožcov;

- Dicondylia: hryzadlá majú dva kĺby (švehlovky - Zygentoma a okrídlený (lietajúci) hmyz - Pterygota). Označujú sa aj ako Ectognatha (majúce vonkajšie čeľuste).

II. **čeľusť (maxilla)** – slúžia pôvodne na jemné rozdrvenie a spracovanie potravy, nesú aj zmyslové orgány. Majú 4 časti:
- **čap** (cardo)
- **kmeň** (stipes): vlastný kmeň (eustipes), distálny palpifer + 1–7 článkové čeľustné hmatadlo (palpus maxillaris)
- **lacinia**: bazálne čeľusťové zúbky (praemaxillare) a koncový čeľusťový výbežok (digitus)
- **galea**

III. **spodná pera** (labium): v embryonálnom štádiu vývinu je to 3. párová končatina, postupne zrastá. Na vnútornej strane vyrastá rozčlenený jazýček (hypopharynx).

Spodnoperový priečny šev ju rozdeľuje na **postmentum** ≈ čapy čeľustí (→ podbradok-submentum, bradamentum) – predstavujú časť pery, ktorou sa pripája k telu hmyzu) a koncové **praementum** ≈ kmeň čeľustí; obsahuje lalôčik (palpiger) a na ňom 1- až 3- článkové spodperové hmatadlo (palpus labialis), stredné glosy a bočné paraglosy.

Ústnu dutinu spredu ohraničuje **horná pera (labrum)**. Jedná sa o špecificky adaptovaný okraj hlavovej kapsuly, nie končatiny. **Vzorec ústnych orgánov hmyzu** teda je: labrum+1 pár hryzadiel+1 pár maxíl+spodná pera (pôvodne 1 pár končatín) a hypopharynx. Poloha ústnych orgánov voči hlavovej schránke sa využíva ako rozlišovací znak. Predsunuté dopredu orientované ústne orgány: prognátna hlava; nadol orientované ústne orgány: ortognátna hlava; dozadu ventrálne orientované ústne orgány: hypognátna hlava (analógia s polohou úst napr. rýb).

V stavbe ústnych orgánov viacnôžok (Myriapoda) a kôrovcov (Crustacea) nájdeme homologické časti, ale definitívna stavba tu môže ponúknuť rôzne varianty, líšiace sa tvarom aj počtom zapojených končatín (maxillipedy). Končatiny v blízkosti ústneho aparátu môžu byť použité ako jedový orgán, napr. 1. pár nôh stonôžok. Nedávno bol po prvýkrát doložený jedový aparát kôrovcov – má ho slepý zástupca triedy Remipedia žijúci v jaskyniach pod hladinou morí a ústi do maxiliped (ústnych nôžok). Kôrovce majú systém ústnych a priústnych končatín často mnohonásobný a komplikovaný. Za párom hryzadiel nasleduje jeden alebo viac párov čeľustných nôžok (maxillipedy).

Umiestnenie ústnych orgánov v hlavovej kapsule môže byť skryté, ponorené dovnútra (Entoghantha = chvostostoskoky, vidličiarky a hmyz) alebo sú zjavné, umiestnené na povrchu hlavy (Ectognatha = Insceta, hmyz).

Tvar (stavba) ústneho aparátu článkonožcov jednoznačne vypovedá o potravnej adaptácii (podobne ako pri stavovcoch):

Pri hmyze je stavba ústnych orgánov často veľmi špecializovaná a morfologicky výrazne adaptovaná. Nie sú tu ale pridané nejaké špeciálne nové štruktúry, ide o funkčnú prestavbu vyššie spomenutého aparátu. Rozlišujeme tu 4 základné typy ústnych orgánov:

1. **hryzavé** (sú pôvodné, má ich napr. ortopteroidný hmyz – kobylky, koníky, švábyy, mnohé chrobáky, mravce, termity)
2. **hryzavo-lízavé** (napr. včely – Apoidea)
3. **lízavo-cicavé** (napr. motýle – Lepidoptera)
4. **bodavo-cicavé** (typické pre hmyz, ktorý cicia telové tekutiny z rastlín alebo živočíchov, napr. bzdochy-Heteroptera).

Pri hmyze s úplnou premenou (Holometabola) dochádza v štádiu kukly aj k prestavbe ústnych orgánov (napr. motýle). Veľmi často má larva pôvodný (hryzavý) typ a dospelý jedinec odvodený typ ústnych orgánov (napr. lízavo-cicavý). Alebo má dospelé štádium (adult) degenerované ústne orgány, neprijíma potravu, čerpá zo zásob z lárválneho obdobia.

Rýchle odkazy:

https://allyouneedisbiology.wordpress.com/tag/types-of-mouthparts-insects (zložité, a predsa úžasné, sofistikovane usporiadané ústne orgány hmyzu)
https://en.wikipedia.org/wiki (heslá: Arthropod_head_problem =ako vznikla hlava jednotlivých vývojových línií článkonožcov; Antenna (biology))

Nohy článkonožcov

Článkonožce disponujú nápadným znakom: súborom párových, dlhých, zjavne viac-článkových telových príveskov (angl. appendages, protrusions) - kráčavých končatín – nôh (arthro-poda = majúce končatiny, arthropodie, s dielmi pospájaných kĺbmi resp. končatiny k telu pripojené kĺbom). Členenie nôh sa nazýva anulácia (angl. annulation) a je to nevyhnutný kompromis medzi nárokmi na pevnosť (vonkajšej kostry) a pohyblivosť. Pojem končatina (telesný prívesok, článkovaný výbežok) pritom chápeme širšie ako pojem noha.

Ektoskelet nôh pozostáva z rúrkovitých skeritov – poditov. Pri kôrovcoch je slovo „podit" súčasťou pomenovania vetvy alebo článku končatiny, v ostatných skupinách článkonožcov sa v názve nožného segmentu vynecháva (napr. coxopodit versus coxa).

Predpokladaná sa, že pôvod článkovaných nôh – kráčavých a iných končatín (arthro-podiá) a iných párových článkovaných príveskov je v modifikovaných príveskoch – parapódiách, aké dnes nájdeme na mnohoštetinavých červoch („Polychaeta"). Predchodca článkonožcov s takýmito príveskami nie je známy, ale panôžky nájdeme na tele zástupcov vývojovovej skupiny Panarthropoda (všetky sa pohybujú pomocou viacerých párových viacdielnych končatín, teda pan – arthro - poda), kam okrem článkonožcov patria aj kmene pazúrikavce (Onychophora) a pomalky (Tardigrada).

Významná britská zoologička Sidnie M. Mantonová vnímala dva odlišné typy končatín článkonožcov, preto ich delí na dve skupiny: Biramia (majú zdvojené, rozvetvené, dvojramenné či schizoramné (doslova rozštiepené) končatiny) a Uniramia (nesú jednoramenné končatiny, zaradené sem boli viacnôžky a hmyz). Dnes obe skupiny považujeme za spoločnú vývojovú líniu článkonožcov (Pancrustacea) a prítomnosť dvojramennej končatiny sprevádza primárne vodné článkonožce, jednoramenný model končatiny predstavuje príklad konvergencie v nepríbuzných skupinách článkonožcov adaptovaných na život na súši. Z morfologického hľadiska je toto delenie ale poučné. Môžeme hovoriť o stave (dvojramennom, jednoramennom) ako výsledku série adaptačných zmien.

Stav ***Biramia*** – zahŕňa formy tela s dvojvetvovými končatiny, pričom dvojvetvový model končatiny sa zachoval prevažne na vodných zástupcoch. Suchozemské formy (vývojové línie) majú jednoramennú končatinu.

- **Trilobitomorpha (trilobity)** – fosílne morské trilobity dnes študujeme len v podobe horninových odtlačkov. Tie sú ale veľmi detailné a preto vieme, že mali **2-vetvové**, funkčne nediferencované nohy; vonkajšia vetva (exopodit) niesla žiabre, vnútorná vetva (endopodit) slúžila na pohyb po morskom dne. Zaujímavosťou boli nerozvetvené tykadlá.
- **Euchelicerata (klepietkavce)** – dvojvetvové končatiny nájdeme len na tele morských hrotnáčov (Xiphosura), ostatné línie dnešných klepietkavcov – pavúkovcov (Arachnida) majú končatiny druhotne zjednodušené, jednovetvové. Na tele nájdeme **6 párov končatín**, prvé dva páry (chelicery a pedipalpy) asistujú pri príjme potravy, nesú zmyslové orgány a môžu slúžiť ako kopulačné orgány. Ďalšie **4 páry zvyčajne slúžia ako nohy**, umožňujú kráčanie, beh, skákanie. Využívané sú aj pri obrane (uvoľňovanie

chĺpkov na nohách, ktoré sa zabodnú do tela predátora) a spriadaní vlákien a sietí z výlučkov snovacích bradavíc na konci bruška.

- **Crustacea (kôrovce)** – pestrá skupina pôvodne morských článkonožcov, ktorá na rozdiel od ostatných línií v tomto kmeni je stále v moriach bohato zastúpená. Majú **2-vetvové končatiny**; protopodit (coxopodit + basipodit) s výbežkami na dýchanie (epipoditmi) a zúbkami (endity), sa ďalej vetví na exopodit (vetvu smerujúcu von z tela) a endopodit (vnútornú vetvu).

Kôrovce majú dva páry tykadiel, ktoré sa tiež môžu rozvetvovať, rad ústonôžky (Stomatopoda) môže mať prvý pár tykadiel aj 3-vetvový. Podľa niektorých autorov 3-vetvový model predchádzal vo fylogenéze odvodenú 2-vetvovú končatinu kôrovcov). Končatiny v prednej časti hrude môžu asistovať pri príjme potravy, majú potom adaptované endopodity v podobe rôznych výrastkov, hrebienkov a pod. Takéto končatiny boli pomenované maxillipedy, ak je ich viac párov, sú rozlíšené číselne v poradí od hlavy dozadu.Vďaka tomu je stavba ústnych orgánov kôrovcov značne komplikovaná.
Výnimku tvoria suchozemské línie kôrovcov z radu Isopoda - rovnakonôžky (podrad Oniscidea), čo sú kôrovce s niektorými konvergentnými znakmi s hmyzom. Majú **7** párov jednovetvových kráčavých hrudných končatín – pereiopodov (zodpovedajú endopoditom), tie sú **7**-článkové: coxopodit, basipodit, ischiopodit, meropodit, carpopodit, protopodit, daktylit s pazúrikmi; 6. a 7. pár pereiopodov môže vo vlhkom prostredí spolu tvoriť dočasnú nedokonalú rúrku – **kapilárna pumpa** – na vysávanie vody z pôdnych kapilár a zvlhčovanie žiaber. Končatiny v zadnej časti tela (pleon) nemajú na suchu pohybový význam, slúžia na kopuláciu a dýchanie atmosférického kyslíka. Pleopody majú zachovanú dvojvetvovú štruktúru, podobne aj posledný pár nôh (uropody). Vzácne príklady suchozemských foriem nájdeme aj v radoch Amphipoda (čeľaď Talitridae) a Decapoda.

Stav ***Uniramia*** je charakterizovaný jednovetvovými končatinami. Dá sa odvodiť od funkčnej prestavby dvojvetvových končatín po opustení vodného prostredia, pričom zaniká vonkajšia vetva nesúca žiabre (dýchacia funkcia) a ďalej sa vyvíja len vnútorná vetva (endopodit). Hypotetický predchodca je teda zrejme dvojvetvová (alebo trojvetvová) forma končatiny. Jednoramenné končatiny majú suchozemské klepietkavce, suchozemské kôrovce (končatiny v hrudnej oblasti; na brušku sú modifikované nohy dvojrammennej štruktúry), viacnôžky a šesťnôžky (hmyz v širšom ponímaní).

Ak chceme porozumieť odlišnosti v stavbe končatín článkonožcov, môžeme začať od konca (v zmysle vývoja), od hmyzu resp. šesťnôžok (Hexapoda). Tam je noha relatívne málo členená (s výnimkou druhotne rozčleneného chodidla). Ďalšie skupiny majú tento model nohy obohatený o ďalšie články. Primárne bezkrídle Hexapoda (Entognatha – chvostoskoky a pod.) majú jednoduchšiu koncovú časť nohy. Nohy sa líšia len tvarom (funkčná morfológia) a veľkosťou; naopak, v prípade kôrovcov existuje značná variabilita v počte aj v rozčlenení nôh. Hmyzu podobné končatiny majú pavúkovce a viacnôžky, čo sú nepríbuzné suchozemské skupiny článkonožcov.
Články nohy – **podoméry (pody)** - sú sklerity (súbory skleritov! s vlastnou svalovinou. Navzájom sú pohyblivo spojené kĺbmi. Nohu tvoria 2 hlavné časti (dva celky článkov):

- bazálna časť nohy (protopodit alebo coxopodit) je reprezentovaná len 1 čánkom, **panvičkou** (coxa);
- koncový odiel nohy (telopodit), ktorý pozostáva väčšinou z 5 článkov.

Dospelé štádiá zástupcov hmyzu majú 5-dielny telopodit: **chocholček** (trochanter), **stehno** (femur), **holeň** (tibia), **chodidlo** (tarsus) a **pretarzus** (praetarsus) s 2 koncovými pazúrikmi.

Články nohy sa líšia polohou, ale i veľkosťou a funkciou (rovnako ako celé končatiny). Panvička je často plochá alebo oválna, pomerne krátka. Chocholček je drobný, bez výrazných štruktúr na povrchu. Stehno je najmohutnejšie, ukrýva najväčší objem svaloviny. Holeň je najdlhšia, rúrkovitá a na zadnej strane často nesie ostrohy – pevné, ostré výrastky, ktoré slúžia na obranu, pri hrabaní, lov koristi a pod. Chodidlo má rôznu dĺžku, je tenké, pohyblivé, druhotne rozčlenené na 3-5 chodidlových článov (tarzoméry, tarsomeri). Tie nemajú vlastnú

svalovinu, pospájané sú šľachou s posledným, drobným (zasunutým) článkom nohy, pretarzom. Veľmi zaujímavé adaptácie na kontakt s rôznorodým povrchom nájdeme na spodnej strane chodidla. Sú tu priľnavé podložky bez chĺpkov (lat. emplantulae) a ochlpené laloky (angl. plantar lobes), ktoré zvyšujú adhézne schopnosti chodidla. Pretazrus je drobný článok, ale má unikátne štruktúry, s veľkou morfologickou a funkčnou pestrosťou. Zvyčajne nesie dva zahnuté, navzájom sa vzďaľujúce pazúriky (angl. claw, lat. jedn. unguis – množ. ungues). Medzi nimi môžu byť špecializované výrastky: nepárový blanitý prichytávací orgán pokrytý žľazovými štetinami na vnútornej strane pretarzu (arolium), koncový výbežok skleritu v podobe tŕňa, tyčinky alebo laloka na vonkajšej strane (empodium) alebo priľnavý nepárový či párový vankúčik (pulvillus) medzi pazúrikmi alebo na ich úpätí.

V pestrej morfológii šesťnôžok (teda hmyzu v širšom ponímaní) nájdeme pomerne málo výnimiek z takéhoto usporiadania končatiny. Jednoduchý, bezkrídly hmyz (Entognatha) má koncovú časť nohy často jednoduchšiu, chodidlo zrastá s holeňou (tibiotarsus) a je zakončené jedným pazúrikom. Ale niektoré vidličiarky a švehly majú 3 pazúriky na konci chodidla (tretí, stredný, je kratší). Vážky majú chocholček 2-dielny, naopak riasavce (Strepsiptera) ho majú zrastený so stehnom (trochantofemur).

Larvy hmyzu s úplnou (holometabolnou) premenou (napr. húsenice, pandravy) majú telopodit 1-článkový (trochantofemur). Noha lariev je krátka a umožňuje len pomerne pomalý, jednoduchý pohyb a pridržiavanie sa na podklade. Beznohé (apódne) formy hmyzu nájdeme len v larválnom štádiu (napr. apódne larvy dvojkrídlovcov a endoparazitické larvy blanokrídlovcov). Beznohé larvy a dospelé samičky majú mnohé riasavce (rad Stepsiptera), ktoré žijú ako vnútorné parazity (parazitoidy) iného hmyzu. Je to príklad exktrémnej premeny tela endoparazitov a zároveň príklad na neoténiu samičiek, rovnako i na extrémny pohlavný dimorfizmus (samičky sú červovité, pôvodné členenie tela je ťažko rozlíšiteľné; samčeky opúšťajú kuklu ako lietavé formy s členením tela typickým pre hmyzň. Sú to ale vzácna výnimky (na rozdiel od aptérie, druhotnej straty krídel, ktorá je pomerne častá).

Porovnanie stavby končatín hlavných vývojových vetiev článkonožcov nám ukáže drobné rozdiely (tab 2). Niektoré článkonožce majú chodidlo – tarzálny článok – druhotne rozčlenený na množstvo nepravých segmentov (angl. tarsal annulations), vytvára sa tzv. flagellum (bičík), ktoré umožňuje ovinúť lovenú korisť. Je to známe napr. pri stonôžkách alebo koscoch, ktoré sa prispôsobili na život na skalách. Stonôžky z radu Scutigeromorpha môžu mať na konci kočatiny až 500 tarzálnych nepravých článkov. Ovíjavé chodidlo môžu kosce využívať aj pri prichytávaní sa o steblá trávy.

Tabuľka 2. Porovnanie stavby nôh suchozemských taxónov článkonožcov na základe prítomnosti / neprítomnosti jednotlivých článov nôh (podomérov). Pomenovanie článkov v tabuľke (v zátvorke latinský názov): **cx** = panvička (coxa), **tch** = chocholček (trochanter), **prfm** = predstehno (praefemur), **fm** = stehno (femur), **pa** = koleno (patella), **pofm** = zadné stehno (postfemur), **ti** = holeň (tibia), **meta** = priehlavok (metatarsus), **ta** = chodidlo (tarsus), **prta** = pretarzus (praetarsus) (alebo taII = 2. chodidlo) – zvyčajne s pohyblivým pazúrikom. Pri kôrovcoch (Crustacea) sú zaužívané iné názyvy: cx = coxopodit, bs = basipodit, ic = ischyopodit, me = meropodit, ca = carpopodit, pr = propodit, da = dactylopodit. Z dnešného pohľadu je to anachronizmus, pretože Crustacea a Hexapoda radíme do spoločnej vývojovej línie Pancrustacea a stavbu tela Hexapoda odvodzujeme od tela larválneho štádia kôrovcov (6-nohý metanauplius), je teda treba vyriešiť homologizáciu končatinových článkov a zjednotiť názvy.

Taxón	Články nohy počnúc panvičkou									
	cx	**tch**	**prfm**	**fm**	**pa (pofm)**	**ti**	**meta**	**ta**	**prta (taII)**	**spolu (max)**
Arachnida	+	+	-	+	+	+	+	+	+	8
Myriapoda	+	+	(+)	+	(+)	+	-	+	(+)	5-8
Hexapoda	+	+	-	+	-	+	-	+	+	6
	cx	**bs**	**is**	**me**		**ca**		**pr**	**da**	
Crustacea	+	+	+	+	-	+	-	+	+	7

Pri používaní názvov článkov nôh (podomérov) musíme mať na pamäti, že koncová časť – chodidlo (tarsus), býva druhotne rozdelené na podčlánky (tarsoméry) nazývané tarsalia, takže otázka homologizácie článkov medzi jednotlivými vývojovými líniami článkonožcov nie je jednozačná a že názvy článkov sú analogické ako v prípade končatín stavovcov.
Je zaujímavé, že články nôh majú svoju vlastnú svalovinu, s výnimkou chodidla s pazúrikmi – túto časť nohy spája a pohybuje šľacha, ktorá sa upína na koniec stehna. Suchozemské kôrovce (Isopoda: Oniscidea) majú stavbu končatiny podobnú nohe hmyzu, navyše majú pridaný jeden proximálny článok za panvičkou. Pre nejednoznačnú homologizáciu článkov so stavbou nohy ostatných článkonožcov sa zaviedla osobitná nomenklatúra pre stavbu nohy kôrovcov. Stavba končatín lariev býva často jednoduchšia (kratšie, menší počet článkov, často úplne chýbajú) v porovnaní s pohlavne dospelými jedincami.
Nie celkom jednoznačný názor jestvuje pri pretarze, koncovom segmente končatín, ktorý často nesie 1–3 pazúriky. Je to „pravý" článok, alebo nie? Aj preto sa niekde uvádza stavba končatiny napríklad hmyzu 5-článková, inde 6-článková.

Koľko nôh majú článkonožce?

Teoreticky toľko, koľko článkov tela, minimálne trupu, majú. Vývojové línie sa líšia počtom článkov trupu (hrude + bruška), teda aj počtom párov nôh. Navyše, druhotne, sú niektoré články tela bez párových príveskov (nôh).

- 6 nôh (3 páry): hmyz (Hexapoda: hexa = 6, pedes = nohy) má 3-článkovú hruď s 3 pármi nôh – na každom hrudnom článku je jeden pár (bruško je bez nôh);
- 8 nôh (4 páry): pavúkovce (Arachnida) – dospelé formy majú 4 páry nôh na hrudi, bruško je bez nôh (u roztočov (Acarina) prvé postembryonálne štádium môže byť 6-nohé);
- 10 nôh (5 párov): hrotnáče (Xiphosura (morská sesterská skupina pavúkovcov v podkmeni klepietkavcov) majú 5 párov kráčavých nôh;
- rôzny počet nôh majú kôrovce. Napr. naše suchozemské rovnakonôžky majú 7 párov kráčavých nôh a za nimi je 5 párov končatín premenených na orgány dýchania a rozmnožovania a dozadu otočené uropody, ktoré nesú zmyslové orgány a pod. Raky patria do radu desaťnožce (Decapoda: deca = 10, pedes = nohy), majú 5-párov kráčavých nôh. Zadnú časť tela (pleon) majú kôrovce zvyčajne odlišne stavanú, končatiny majú lupienkovitý charakter alebo chýbajú. Zrejme najviac párov končatín na trupe má reliktná skupina remipédie (Remipedia), u ktorých dlhý trup nesie dvojvetvové končatiny po celej dĺžke (smerom dozadu sa skracujú); maximálne je to asi 40 párov nôh;
- rôzny počet nôh a často aj veľa: viacnôžky (Myriapoda: myrioi = desaťtisíc, , , pes = nohy) zahŕňajú 4 triedy s odlišne stavaným telom. Spoločným znakom je predĺžený trup (nediferencuje sa im hruď a bruško) a takmer všetky články trupu nesú končatiny. Larvy môžu byť 6-nohé a po každom zvliekaní články trupu a páry nôh pribúdajú (anamorfóza) alebo sa rodia s plnou výbavou článkov a už sa len fyzicky zväčšujú (epimorfóza). Počet párov nôh je od 8 do 375 párov. Najnohatejší živočích, mnohonôžka *Illacme plenipes* (dĺžka do 4,5 cm, výsky: juhozápad USA) musí teda zvládnuť koordináciu až 750 nôh!

Keď pozorujeme stavbu končatín odpredu dozadu živočícha, nájdeme rozdely vo veľkosti, tvare, dĺžke, počte článkov, orientácii. Najvýraznejšie sa obyčajne odlišujú končatiny na začiatku a konci trupu a nohy premenené na kopulačné orgány (gonopódy) alebo pomocný kopulačný aparát.

Na tomto mieste je vhodné upozorniť na to, že komplikovaná a ťažko zapamätateľná štruktúra tela článkonožcov je fascinujúca a jej štúdium nie je samoúčelné. Počty článkov, končatín a pod. sú presne definované a prísne strážené regulačnými mechanizmami. Pozoruhodné je to o

to viac, že článkonožce sa vyvíjajú zložitým a často aj veľmi dlhým sledom zvliekaní kutikuly, niekedy i metamorfózy. Každý chovateľ krabov, pavúkov, pakobyliek a pod. vie, akým dramatickým procesom zvliekanie je, koľko úhynov a poškodení pri zvliekaní vznikne, koľko hendikepovaných jedincov sa objaví po zvliekaní v suboptimálnych podmienkach.

Krídla hmyzu

Krídla (lat. alae, angl. wings) sú párové dorzálne duplikatúry (zdvojené záhyby) derivátu integumentu – kutikuly a nie sú homologické s končatinami. Sú bez svalov a článkovania, prenikajú do nich ale vzdušnice, ktoré umožnia rozprestrenie polotekutých krídel vo faze tuhnutia kutikuly po zvlečení, resp. opustení schránky kukly, v ktorej boli telové výbežky pritisnuté tesne k telu, resp. poskladané.

Krídlatá skupina šesťnôžok (Hexapoda) bola pomenovaná **Pterygota** (ptery-gota = krídla-nesúca). Všetci recentní zástupcovia tu majú primárne dva páry krídel, teda po jednom páre na stredohrudi a zadohrudi (niektoré fosílne formy hmyzu niesli bočné krídlovité výrastky aj na predohrudi). Ak jeden či oba páry krídel sú letu neschopné (zakrpatené, tzv. brachypterné formy hmyzu) alebo chýbajú (apterné formy hmyzu), jedná sa druhotnú regresnú adaptáciu (nelietavé formy hmyzu). Rozlišujeme teda systematickú skupinu (taxón), ktorú označujeme ako lietavý hmyz (Pterygota), v rámci ktorej môžu byť druhotne aj nelietavé formy (z bežných druhov je to napr. cifruša bezkrídla – väčšina jedincov cifruše nevie lietať, bezkrídlych je mnoho druhov vošiek, červcov, múch, chrobákov a pod.). Definitívne stratili schopnosť lietania aj celé rady hmyzu v súvislosti s ektoparazitickým spôsobom života (blchy a celý rad Phthiraptera, kam patria vši a švoly). Strata krídel sprevádza adaptácie hmyzu na prostredie, kde krídla nenašli využitie (napr. v pôde, v podzemí). Strata schopnosti lietania sa prejaví v redukcii zadného páru krídel, predný pár má často ochrannú funkciu, preto zaniknúť nemusí (ochranné krídla – krovky – majú napr. aj niektoré nelietavé chrobáky). Výnimkou sú dvojkrídlovce (Diptera), tu došlo k redukcii zadného páru krídel na drobné doštičkovité alebo kyjačikovité (špendlíkovité) kyvadielka (haltery), no dvojkrídlovce, najmä podrad muchy (Brachycera) patria k najlepším letcom! Dvojkrídly let je efektívnejší a rýchlejší ako štvorkrídly, preto si mnoho zástupcov hmyzu so zachovanými 4 krídlami dočasne spája predné a zadné krídlo do súvislej plochy (angl. wing coupling) – sú teda funkčne dvojkrídle (napr. mnoho skupín potočníkov, blaokrídlovcov a motýľov). Spojenie krídel umožňujú štruktúry na priĺahlých okrajoch krídel (háčiky, chĺpky a pod.). Niekedy zrastajú navzájom aj pravá a ľavá krovka, teda spevnený prvý pár krídel a vzniká jednoliaty štít (napr. niektorým chrobákom – múčiarom, nosáčikom a pod.).

Zaujímavú modifikáciu krídel majú riasavce (Strepsiptera). Je to rad drobného hmyzu, výrazne prispôsobeného na endoparazitický spôsob života. Larvy a bezkrídle samice (ktoré larvy pripomínajú, sú neotenické) napádajú iný hmyz. Dospelé samce majú predné krídla rudimentárne (tiež haltery) a zadné sú plne vyvinuté, ale bez žilnatiny. Diptérny stav riasavcov je nie je len analógia k dvojkrídlovcom, aj na základe molekulovej taxonómie oba rady dnes považujeme za blízko príbuzné.

Predné (angl. forewings) a **zadné krídla** (angl. hindwings) sa líšia morfologicky a často aj funkčne. Pri nepriehľadných krídlach (pokrytých šupinkami alebo chĺpkami) sa líši lícna a rubová strana krídla. Výrazný rozdiel býva vo farbe, niekedy v ochlpení a pod. Súvisí to s odlišnou funkciou oboch strán v stratégii obrany pred predátorom, ochrany pred slnečným žiarením a dažďom či chladom a to najmä pri striedaní aktívnej fázy (let) a odpočinku počas dňa a sezóny.

Na základe poznatkov fylogenézy a ontogenézy krídel sa krídlatý hmyz delí na dve skupiny: archaické Palaeoptera (sem z dnešného hymzu patria len podenky a vážky – ich príbuznosť ale nie je uspokojivo dokázaná) a modernejšie Neoptera. Paleopterný hmyz nedokáže v kľudovej faze zložiť krídla vodorovne nad bruško. Druhá z menovaných skupín, Neoptera, sa rozdelila na a) hmyz, ktorému sa krídla zakladajú už v larválnom štádiu (Exopterygota = Heterometabola) a b) odvodenejšiu skupinu, tzv. hmyz s úplnou (dokonalou) premenou, ktorá v larválnom štádiu krídla nemá ani zakrpatené (Endopterygota = Holometabola).

Dvoma pármi krídel sa okrídlený hmyz (Pterygota) nápadne líši od pôdnych bezkrídlych šesťnôžok, označených ako Apterygota (primárne bezkrídly hmyz, napr. chvostoskoky). Prítomnosť či neprítomnosť krídel je tu fylogenetickým znakom, spoločným pre celý taxón (prirodzenú vývojovú skupinu). Osobitý charakter krídel – často nápadný – bol využitý pri stanovení mien radov hmyzu (napr. Trichoptera – potočníky majú na krídlach jemné chĺpky, lat. triché, Lepidoptera – motýle – majú krídla škridlicovite pokryté drobnými šupinkami, lat. lepidos a pod.). Mnoho zástupcov krídlatého hmyzu má ale krídla druhotne redukované – sú skrátené (brachypterné formy), neúplné (hemipterné) alebo úplne bezkrídle (apterné), prípadne došlo k redukcii jedného páru krídel (dipterné). Predný pár krídel môže byť premenený na robustné ochranné lupene, tzv. krovky (jedn. č. elytron, množ. elytra, elytrae) alebo je takto pozmenená len proximálna (bližšia) časť predných krídel, ktoré takto tvoria polokrovky (hemielytrae) a jedince patria do radu Hemiptera (podrad Heteroptera, bzdochy).

V tomto menovaní rôznych modifikácií krídel a ich uplatnenia v menosloví taxónov by sme mohli pokračovať, to by nás ale odviedlo od zámeru tohto textu. Prechádzajúci odstavec berte ako ukážku toho, ako sa pracuje so znakmi v systematike a taxonómii (v tomto prípade hmyzu) a aké cenné je, keď pochopíme logiku veľkej pestrosti niektorej štruktúry, napr. krídel hmyzu.

Krídla sú plne vyvinuté a funkčné len na dospelých jedincoch. Sú teda dôležitým znakom pohlavnej dospelosti a často aj pohlavia. Niekedy strata alebo modifikácia krídel postihuje len jedno z pohlaví. Krídlaté bývajú v takých prípadoch samčeky, ktoré aktívne vyhľadávajú samičky a krídla často používajú ako zvukotvorné nástroje. Pohyb krídel má často komunikačný význam (mávanie, vztyčovanie, prezentovanie farebných plôch a obrazcov). Hmyz môže nimi lákať i odstrašovať, podobne ako vták roztiahnutým perím či ryby plutvami.

Dva základné **záhyby** delia plochu krídla na **3 polia**: remígiové, vanálne a jugálne pole.

Číselný prehľad žiliek (rebier) na krídlach bol vypracovaný najmä pre ich význam pri determinácii hmyzu, ich stavba odzrkadľuje druhovú identitu a sleduje fylogenetické trendy.

Pôvod krídel hmyzu je predmetom štúdia a diskusií od 19. storočia. Táto otázka nie je doposiaľ uspokojivo zodpovedaná a v súčasnosti prevažujú 2 skupiny názorov na vznik krídel hmyzu:

a. **prestavbou už existujúcich štruktúr** (angl. pre-existing structure hypothesis) na hrudi – do úvahy prichádzajú vonkajšie lupienkovité žiabre alebo žiabre na vonkajšej vetve hrudných končatín (angl. epicoxal hypothesis, resp. exite-skimming hypothesis), prípadne doskovité laterálne výbežky kutikuly z chrbtových alebo bočných skleritov (bočné výrastky tergitov = paranoty sa niekedy mimochodom analogicky označujú ako „krídelká“; angl. tergal alebo paranotal hypothesis), alebo
b. **duálne** – spojením dvoch pôvodne samostatných, nezávislých štruktúr (tkanív) – výbežku hrudných článkov, ktoré mali tracheálny systém a boli pohyblivo pripojené k telu a bočných výrastkov z bazálnej časti nôh. Najnovšie štúdie favorizujú túto hypotézu ako správnu.

Pokiaľ krídla vznikli vo fylogenéze hmyzu len raz, platiť by mala duálna predstava. Ďalší názor na pôvod krídel ako originálnej štruktúry bez medzikrokov (nanovo, bez prechodných štruktúr) sa dnes pokladá za neopodstatnený.

Rýchle odkazy:

http://rsos.royalsocietypublishing.org/content/3/8/160347
http://www.pnas.org/content/early/2018/01/08/1711128115
https://en.wikipedia.org/wiki (heslá: Arthrood leg, Flying_and_gliding_animals, Isect flight, Insect wing)
https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9024659
https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2214574515001947

Vonkajšia kostra stavovcov

Aj keď stavovce všeobecne vnímame ako živočíchy, ktoré sú mäkké na dotyk a investovali skôr do vnútornej opory tela (endoskeletu), nájdeme aj tu veľa príkladov spevňovania tela alebo jeho častí povrchovými štruktúrami (ektoskelet = dermálny skelet). Pokožka alebo zamša (často aj súčinne) produkujú tkanivá a deriváty tkanív, ktoré sú výrazne mineralizované alebo obsahujú rohovinu a dajú sa ľahko zakomponovať do ektoskeletu. Vo fylogenéze sa často objavujú formy morské i suchozemské, ktoré sú pokryté robustným pancierom, ten neskôr môže byť redukovaný do ektoskeletu hlavy alebo jednotlivých šupín a pod.

Ektoskelet tu tvoria principiálne buď ploché kosti, ktoré produkuje mezoderm zamše alebo migrujúce bunky nervovej lišty (ektomezoderm), pôvodne z ektodermu chrbtovej oblasti. Pokožka ešte prispieva tvorbou rohovinových štruktúr v tvare šupín, chlpov, tŕňov alebo jednoliatych povrchov z rohoviny.

Zaradiť sem možno niektoré kosti lebky (vznikli ako produkt kože, pokrývajú ústnu a hltanovú oblasť, sú fylogeneticky mladšie ako zvyšok lebky) a lopatkového pásma, panciere a rohovinové štítky. Príkladmi môžu byť:

- kosmoidné, ganoidné a pravé kostené šupiny rýb;
- pancier korytnačiek: tvoria ho dve kostené korýtka (dorzálne karapax a ventrálne plastron), ktoré vznikli spojením kostených doštičiek dermálneho pôvodu, sú pokryté rohovinovými štítkami; pancier zrastá s chrbticou (v oblasti stredného radu doštičiek, neurálií), rebrami (v oblasti dvoch radov kostálií) a časťou pletencov;
- telo krokodílov je spevnené na chrbte rohovinovými štítkami a na bruchu kostenými doštičkami (gastralia);
- kostený a rohovinový kožný pancier pásovcov (juhoamerických cicavcov).

Za pozornosť stojí úsilie vedcov, špecialistov na IT-technológie a robotiku a konštruktérov zhotoviť pohyblivý ektoskelet (s vlastným pohybom) ako pomôcku pre ľudí, ktorí trpia v dôsledku plne nefunkčného pohybovo-oporného systému prípadne disfunkciou nervovej koordinácie opory tela a pohybu. V angličtine je táto pomôcka – zatiaľ ešte v štádiu technologického vývoja označované ako **powered exoskeleton** (alebo „hard suit“). Jedná sa o novú generáciu korzetov a iných ortopedických pomôcok, prípadne stredovekého brnenia. Inšpirácia ektoskeletom živočíchov, najmä hmyzu je zrejmá: hľadajú sa materiály ľahké, tenké a pritom pevné (samonosné) a pre telo prijateľné, a zároveň spôsoby napojenia na nervový systém pacienta, prípadne oeračný systém, aby pacient plne ektoskelet ovládal. Zároveň sa rieši otázka ohyblivosti jednotlivých dielikov „skleritov“, odolnosti voči opotrebovaniu ale aj nežiadúcim účinkom elektromagnetického poľa a pod.

Tvrdé v mäkkom (endoskelet)

Vnútorná kostra bezstavovcov

Fylogenetický prehľad endoskeletov významnejších kmeňov bezchordátov

- ✓ **hubky** – endoskelet v podobe ihlíc, tzv. spikúl (kremitých alebo vápenatých) alebo spongínových vlákien, tie sú produkované osobitnými bunkami – skleroblastami (analogické spikuly tvoria aj niektoré koralovce); spikuly sú viacvrcholové ihlicovité útvary, ktoré vytvárajú druhovo špecifickú architektúru a podmieňujú pravidelné usporiadanie tela; hubky s dobre vyvinutou kostrou majú radiálnu symetriu;
- ✓ **mäkkýše** – ulitníky (Gastropoda): radula a subradulára chrupka, hlavonožce (Cephalopoda): chrupkovité puzdro mozgu a prstenec okolo očí; povahu endoskeletu má aj vápenatý

rudiment schránok, ktorý nájdeme pri bezulitných slimákoch v podobe šupinky pod kožou na dorzálnej strane tela (zrejme už nefunkčná štruktúra) alebo v podobe tzv. sépiovej kosti pri hlavonožcoch z čeľade sépiovité – tu sa uplatňuje ako osová opora tela a zároveň plavák, takéto formy hlavonožcov sa pohybujú vysokou rýchlosťou (porovnatelnou s rýchlosťou rýchlych druhov rýb) a zdržiavajú sa skôr v plytkých vodách.

Sépiová kosť (angl. cuttlebone) sa bežne predáva v chovateľských predajniach ako ľahko dostupný zdroj vápnika, napr. pre vtáky. Tento útvar má tvar symetrickej plávacej dosky (surfu). Dorzálna strana má pevnú, lesklú vrstvu. Pod ňou sú šikmo uložené tenké vápenaté pláty, husto pospájané drobnými piliermi. Celá doštička je veľmi ľahká, zadržiava veľa vzduchu. Je mäkkšia, ako kosť alebo ulita.

✓ **ostnatokožce** – skelet tvoria vápencové ostrovčeky (sklerity), tvoriace doštičky, tŕne a ihlice, produkované bunkami mezodermu. Sklerity niekedy vytvárajú kompaktný celok – pancier (ježovce) alebo sú medzi nimi medzery (hviezdovky), prípadne sú sklerity mikroskopické a vytvárajú jemnú priestorovú sieť (tzv. stereom holotúrií). Mikroštruktúra skleritov pozostáva z jednotlivých kryštálikov uhličitanu vápenatého.

Sklerity spomenutých skupín bezstavovcov môžu tvoriť súčasť fosílnych morských sedimentov, vápencových masívov. Druhovo špecifická stavba skleritov umožňuje ich využitie pri taxonómii, mnoho vyhynutých druhov – aj z nášho územia – bolo detekovaných alebo i novo opísaných len na základe skleritov. Možnosť druhovej determinácie prináša zaujímavé možnosti využitia pre geologické datovanie sedimentov a paleoekológiu – rekonštrukciu prehistorických ekosystémov.

Vnútorná kostra chordátov

Vnútornú oporu chordátov tvoria 3 hlavné spojivové tkanivá s odlišnou histológiou:

- **chrupka** (lat. chondrium, cartilago, angl. cartilaginous tissue): pozostáva z buniek a základnej hmoty, nemá cievy, obal – perichordium obsahuje cievy a nervy, má sklovitý vzhľad, tvorí skelet v embryonálnom štádiu, postupne je takmer celá nahradená kostným tkanivom (ostáva napr. ako obal kĺbových hlavíc), kruhoústovce, drsnokožce a jesetery majú kostru z chrupky v priebehu celej ontogenézy, vzniká z mezodermu;
- **kostné tkanivo, kosť** (lat. os, angl. bone/bony/osseous tissue): patrí k najtvrdším tkanivám; vo fylogenéze aj ontogenéze postupne nahrádza chrupku (endochondrálna a perichordálna osifikácia) alebo sa vyvíja bez chrupky ako medzistupňa (vždy sú to ale samostatné tkanivá), takto je to najmä v prípade kostenej vonkajšej kostry, ktorá vzniká v mezoderme kože, uplatňuje sa aj v integumente (ganoidné šupiny, doštičky v koži krokodílov), na rozdiel od chrupvky sú kolagénové vlákna mineralizované fosforečnanom vápenatým, ktorý sa ukladá v medzibunkových priestoroch kostného tkaniva; s vekom jedinca pribúda obsah anorganických látok na úkor organických. Kostné tkanivo je materiálom pre štruktúrnu jednotku kostry – kosť (lat. os, množ. ossa). Tvoria ho bunky:
    - osteoblasty – mladé, hmotu produkujúce bunky na povrchu kosti;
    - osteocyty – sú už ponorené do základnej hmoty;
    - osteoklasty – mnohojadrové bunky, plnia funcie pri rozrušení a resorpcii kostného tkaniva).

  Priestor mimo buniek vypĺňa vlánitá alebo lamelárna základná hmota (matrix = organické kolagénové vlákna – osseín mineralizované fosforečnanom vápenatým).

  Kosť vzniká postupným odbúravaním chrupky a jej nahradením (endochondrálna osifikácia) alebo je produkovaná kožou (dermálna alebo dezmogénna osifikácia). Vznik kostného tkaniva evolučne pravdepodobne súvisí so zvýšením koncentrácie solí v oceánoch a potrebou zbavovať sa ho dočasným ukladaním (spočiatku najmä

v integumente, preto vznik dermálnych kostí môže byť fylogeneticky starší ako chrupky, resp. nezávislý na chrupke ako medzistupni).

Odlišná štruktúra kostného tkaniva ektotermných a endotermných stavovcov umožňuje štúdium vzniku endotermie aj v prípade fosílnych stavovcov (popri analýze izolačných vlastností integumentu, ten sa ale na fosíliách zachoval len vzácne). Vznik endotermie pri dinosauroch a pravekých vtákoch študuje aj slovenský vedec Martin Kundrát.

- **väzivo** (lat. textus conexivus, angl. connective tissue) tvorí okrem výplne priestorov medzi orgánmi a obalov orgánov či súčastí kože aj dôležité, na ťah veľmi odolné štruktúry, ktorú voláme **šľachy** (lat. tendine, angl. tendon, sinew) a **väzy** (lat. ligamentum, angl. ligaments). Šľachy predstavujú pevné spoje medzi kostrovým svalstvom a kosťami a väzy spájajú navzájom kosti (napr. v kĺboch). Vytvárajú ich uväzky kolagénových vlákien, medzi ktorými sú bunky (fibrocyty). Vlákna (angl. fibril) sú uporiadané do primárnych zväzkov (angl. fiber, obalené väzivom endotendiom), niekoľko zväzkov tvorí spolu sekundárny zväzok (ang. fascicle, obalený peritendiom) niekoľko sekundárnych zväzkov tvorí terciárnu štruktúru v hierarchickej stavbe šľachy (obalenú opitendiom). Štruktúra šľachy je obdobná ako štruktúra svalu alebo kosti. Šľacha je ohybná, ale na ťah veľmi pevná štruktúra zvyčajne tyčinkovitého alebo vareškovitého tvaru. V nohách vtákov majú šľachy osobitú stavbu, zúbkovité výbežky na šľache zapadnú do zárezov v obale (pošve) a umožnia pevný stisk prstov pri sedení na konári aj počas spánku. Šľachy vytvárajú z kostry a svalov jeden pohybovo-oporný aparát. Nápadne silné šľachy môžeme pozorovať napr. pri kuchynskom spracovaní nôh moriek. Nedajú sa konzumovať, pred prípravou jedla sa musia zo svaloviny odstrániť.

Rýchle odkazy:

https://www.britannica.com/science/tendon
https://en.wikipedia.org/wiki (heslá: Cartilage, Cuttlebone, Bone, Tendon)

Topografické členenie kostry stavovcov

Kostru (skelet, lat. sceletus, angl. skeleton) stavovcov definujeme ako opornú konštrukciu tela tvorenú kosťami (prípadne štruktúrami tvorenými chrupkou alebo kombináciou chrupky a kosti).

Kostru môžeme rozdeliť na nápadne odlišné časti: kostru hlavy (lebka, lat. cranium, ang. skull, cranium), kostru trupu (osová kostra, lat. ossa trunci), kostra končatín (lat. ossa membri, angl. appendicular skeleton).

Lebka (cranium)

Vznik lebky

Lebka (kostra hlavy) je veľmi (!) zložitý útvar, zložený z viacerých celkov (súborov kostí), ktoré majú odlišnú genézu. Nasledujúci text je pokusom o krátky zhrnutie najdoležitejších faktov.

Zdá sa, že máme pred sebou kľúčovú tému porovnávacej morfológie stavovcov, ale aj experimentálnej embryológie, ktorá môže priniesť zásadné argumenty pre pochopenie fylogenézy stavovcov a perspektívou využitia napr. v liečbe vývinových porúch človeka. Keď sa začítame do častí, ktoré venujú tejto téme autori renomovaných vertebratologických učebníc (napr. Roček 2002, Kardong 2015, Gaisler a Zima 2018), môžeme si uvedomiť, že najmä vznik tvárovej časti lebky nie je jednozančne vyriešený. Rozchádzajú sa názory na východiskový stavebný materiál: zhoda panuje v tom, že základom tvoovej časti lebky je oporný systém žiaber, tzv. žiabrové oblúky. Nie je ale celkom jasné, koľko párov týchto oblúkov sa objavilo v evolúcii stavovcov a koľko z nich sa zabudovalo do lebky recentných čeľustnatcov, či to bol proces postupný, alebo sa zopakoval viackrát (samostatne pri stavbe orálnej-ústnej časti hlavy bezčeľustnatcov, chrupkovitej kostry čeľustí drsnokožcov a nanovo

u kostnatých čeľustnatcov). Hypoteticky sa predpokladá existencia 9 párov žiabrových oblúkov (chýba doklad), z ktorých prvé 2 páry recentným stavovcom zanikli úplne (alebo sa podieľajú na stavbe neurokránia) a ďalšie potom počítame znova od čísla 1. Ak by sa potom chrupky (kosti) žiabrových oblúkov ďalej modifikovali do podoby iných kostí lebky, bolo by to ešte pomerne jednoduché, ale niektoré sa rodelili (napr. čeľustný oblúk), iné sa vzájomne spojili (kompozitový pôvod niektorých kostí) a to viackrát alebo zanikli. Okrem čeľustného aparátu sa tu formuje pružné, kĺbové či pevné spojenie dvoch samostatných celkov lebky, opora jazyka a sluchové kostičky. Okreme žiabrových oblúkov, ktoré vznikli z buniek pochádzajúcich z nervovej lišty (ektomezenchým) na stavbe lebky podieľajú aj bunky pochádzajúce z mezodermu. Takže, priestorová komplikovaná skladačka z rôzneho materiálu, zostavená zrejme viackrát a vždy podľa viac či menej odlišného projektu. Lebka človeka má 22 kostí (okrem sluchových kostičiek), je to však druhotne zjednodušený model pôvodne členitejšej štruktúry fylogeneticky nižších stavovcov. Dnes problematiku pôvodu kostí lebky študujú špičkové tímy s využitím molekulových metód, experimentálne embryológie a riadenej expresie génov ale i pokročilými metódami štúdia fosílneho materiálu.

Rozlišujeme dve hlavné časti lebky:

- **mozgová časť (neurocranium) –** vznikla osifikáciou väziva v dorzálnej strane ako **lebečná klenba** (angl. skull roof) a postupnou premenou kraniálnych chrupiek (lat. chondrocranium) na ventrálnej strane, ako tzv. **lebečná spodina** (angl. base of skull). V embryogenéze sa chondrocranium zakladá na prednom konci chordy v podobe dvoch párov tyčieniek vedľa chordy (parachordalia) a pred chordou (praechordalia) a paralelne (pozdĺž) nich vznikajú 3 páry zmyslových pozdier: od zadu sú to sluchové, zrakové a čuchové púzdra. Tieto komponenty sa postupne rozrastajú a navzájom zrastajú. Neurokránium chráni mozog a zmyslové orgány na hlave. Chrupkovité neurokránium majú v rôznej miere vyvinuté aj bezčeľustnaté stavovce, k osifikácii (skostnateniu) dochádza až pri čeľustnatcoch;
- **tvárová časť** čeľustnatcov **(viscerocranium = splanchnocranium) –** vznikla premenou pôvodne žiabrových oblúkov 7 (hypoteticky ich je až 9, obklopovali 8 žiabrových štrbín; nasledujúci výpočet je číslovaný spredu dozadu hlavy, prvý oblúk zodpovedá opore prvej žiabrovej štrbiny recentných bezčeľustnatcov, hypotetické 1-2 žiabrové oblúky mohli existovať v prednej časti hlavy, nebývajú započítané do poradia):
  - prvé dva (alebo len jeden) hypotetické oblúky (terminálne) nemáme doložené fosílnym materiálom. Materiál z opory predných oblúkov mohol sčasti úplne vo fylogenéze stavovcov zaniknúť a čiastočne môže byť zakomponovaný do neurokránia;
  - <u>1. žiabrový oblúk (čeľustný)</u> poskytuje materiál na stavbu hornej a spodnej čeľuste, ktoré sa pôvodne formujú ako chrupkové palatoquadratum a primárna čeľusť (Meckelova chrupka), neskôr nanovo ako kostená horná a dolná čeľusť (lat. maxilla, mandibula), čo sprevádza zásadný evolučný prechod od bezčelustnatcov k čelustnatým stavovocom; z tohto oblúka sú tiež odvodené sluchové kostičky incus a malleus;
  - <u>2. žiabrový oblúk (jazylkový)</u> rozdeľuje sa na dve štruktúry na každej strane hlavy, horná (hyomandibulare) zabezpečuje pripojenie čeľustí k neurokraniu (tzv. hyostylia, primárne vodné stavovce), vznik sluchovej kostičky (columella obojživelníkov, plazov a vtákov resp. stapes cicavcov), z dolnej časti vzniká jazylka jazylka (lat. hyoideum, nepárová kosť s rohovitými výbežkami pod jazykom) alebo jej časti;
  - <u>3.-7. žiabrový oblúk:</u> v lebke drsnokožcov a rýb podopiera predstavuje oporu žiabrového aparátu (majú 5 párov funkčných žiaber, vývojovo

starobylé drsnokožce aj 6 párov, pri kostnatých rybách často dochádza k redukcii na 4 páry žiaber, pričom 7. žiabrový oblúk potom predstavujú podkovovité kosti v pažeráku, ktoré môžu niesť tzv. pažerákové zuby), u štvornožcov sa materiál z pôvodnej opory zadných žiabrových oblúkov zachováva vo zvyškoch: v jazylke, možno i v chrupkách hrtanu a priedušnice resp. zanikajú úplne.

Opora žiaber – žiabrový oblúk sa skladá zo symetrickej ľavej a pravej časti. V dorzoventrálnom smere žiabrový oblúk pozostáva z 5 tyčinkovitých komponentov (lat. pharyngobranchiale, epibranchiale, ceratobranchiale, hypobranchiale a basibranchiale) - stredné tri z nich sú párové a pharybranchiale a basibranchiale sú nepáro, spoločné pre ľavú a pravú stranu žiaber - ktoré síce vytvárajú funkčný celok, ale majú odlišnú fylogenézu, poskytujú materiál na stavbu rôznych častí lebky čeľustnatcov. Časť slova „branchial“ sa v oblasti neskoršej jazylky (hyoidná kosť, os hyideum) nahrádza slovom „hyale“ (napr. ceratohyale).

Zložitá kompozícia lebky a komplikovaný fázovitý vznik je príčinou častých zmien interperetácií pôvodu a ciest vzniku jednotlivých častí lebky, ktorú si môžeme všimnúť v literatúry. Autor tohto učebného textu môže potvrdiť, že názory na vznik lebky sa výrazne dopĺňajú a reinterpretujú aj v poslednej dekáde rokov. Som vďační recenzentom, že ma upozornili na viaceré neaktuálne informácie, ktoré v rukopisnej podobe učebného textu nachádzali.

Pri oboch častiach lebky ešte rozlišujeme **vonkajšiu časť** (**exocranium**, napr. viscerálne) a **vnútornú časť** (**endocranium**), vo fylogenéze a ontogenéze často vznikajú nezávislými cestami, napr. kosti exocrania sa vyvíjajú bez štádia chrupky.

Vývoj a vývin tvárovej časti lebky stavovcov je zaujímavý aj tým, že sa na ňom výrazne podieľajú migrujúce bunky nervovej lišty, ktoré tvoria nielen stavebný materiál, ale aj výrazne regulujú vývinové procesy v okolitých tkanivách.

Štúdium tohto procesu je aktuálne študované kombináciou molekulovo-genetických, embryologických, komparatívnych prístupov a paleontológie (tzv. evo-devo prístup = evolutionary developmental biology) a stále prináša nové, prekvapivé poznatky. Podieľa sa na ňom aj mladý slovenský biológ David Jandzík. Modelovými živočíchmi sú najmä kopijovce a bezčeľustnaté mihule. K pochopeniu formovania lebky primitívnych štvornožcov výrazne prispel slovenský paleontológ prof. Jozef Klembara. Zaujímavým poznatkom štúdia embryológie archaických recentných rýb (jesetery, šťukovce, bichiry) je objav, resp. znovupotvrdenie zabudnutej predstavy o tzv. predústnom čreve, ktoré zrejme v dávnej histórii stavovcov vytvorilo prvotný (t.j. endodermálny) skelet hlavy. Tento zaujímavý fenomén študujú českí aj slovenskí biológovia pod vedením českého ichtyológa Roberta Černého. Podrobným štúdiom histológie a expresie génov vedúcej k tvorbe chrupky v embryogenéze bezčeľustnatcov a primitívnych rýb títo vedci spresnili pôvod unikátnej celulárnej chrupky stavovcov (iné druhoústovce a prvoústovce tvoria nebunkovú chrupku, napr. mäkkýše alebo hrotnáče), objavili, že v evolučnej histórii stavovcov sa objavilo niekoľko typov chrupky, aby nakoniec typ chrupky dnešných čeľustnatcov prevládol a že dnešné bezčeľustnatce majú 2 typy chrupky. Oba vznikajú expresiou iných génov, ako chrupka čeľustnatcov, teda nie sú homologické.

Zložitý útvar lebky ešte dopĺňajú ďalšie útvary, ktoré majú mezodermálny (somitový) pôvod (napr. chrupavky hrtanu).

Pri štúdiu literatúry o lebke stavovcov môžeme natrafiť na **typológiu lebiek podľa spôsobu pripojenia tvárovej a mozgovej časti lebk**y (resp. podnebia ústnej dutiny, lat. quadratum k spodine lebečnej, angl. jaw suspension), neplatí totiž jednotný model pripojenia najmä pohyblivých častí viscerokránia k neurokrániu (jednotlivé typy spojení môžu alternovať aj v rámci jednej vývojovej línie stavovcov, napr. pri drsnokožcoch nájdeme lebky až so 4 typmi spojení). Rozlišujeme tieto hlavné typy spojov (lebiek):

- paleostylia: oporný systém žiaber je úplne oddelený od nerurokránia, netvoria kompaktný celok (bezčeľustnatce);
- streptostylia (streptostylné pripojenie, streptostylná lebka): spoj tvoria elastické väzivá (šupináče – umožňuje im to prehĺtať veľkú potravu);
- hyostylia: spojenie zabezpečuje hyoidný (teda 4. v poradí) žiabrový oblúk (hyomandibula) (napr. žraloky, jeseterotvaré ryby, fosílne obojživelníky radu Temnospondyli), v rámci tohto typu spojenia sa ešte hyostylia s fixáciu prednej časti podnebia pomocou väzív a euhyostylia (pravá hyostylia) s voľným predným koncom podnebia;

- amfistylia (lat. amphistylia): priame napojenie prednej časti podnebia a neuroránium a zároveň aj pomocou hyoidného oblúka;
- holostylia: pevné spojenie celého podnebia k neurokrániu (podtrieda drsnokožcov chiméry lat. Holocephali);
- autostylia: podnebie prirastá k neurokrániu pomocou niekoľkých kostených spojov a bez pomoci hyostylie (dvojdyšníky, štvornožce). Pri cicavcoch sa niekedy spojenie oboch častí lebky nazýva kraniostylia, horná čeľusť je tu plne zakomponovaná do celku s neurokrániom a spodná čeľusť má pohyblivé pripojenie cez osobitú šupinovú kosť (lat. os squamosum).

Kostra trupu

1. **chrbtica** (lat. columna vertebralis, angl. vertebral column, back bone, spine) – osová (axiálna) opora tela a ochrana miechy, tvoria ju pohyblivo uložené **stavce** (lat. vertebra, mn, vertebrae, rovnako anglicky); pri plne osifikovanej chrbtici sú stavce z kostného tkaniva, susedné stavce sú oddelené väzivovými diskovitými **medzistavcovým platničkami** (lat. discus intervertebralis), ktoré chránia stavce pri nárazoch – tie u človeka tvoria asi 20% dĺžky chrbtice; stavce sú obalené pozdĺžnymi i priečnymi väzivami (ligamentami), ktoré zo stavcov vytvárajú pohyblivý a zároveň pevný komplex chrbtice (chrbtica je flexibilná v pozdĺžnom smere, umožňuje ohýbanie tela i rotáciu). Hlava je k chrbtici pripojená kĺbovým spojom, spojenie je v rôznej miere pohyblivé, trendom je zvyšovanie pohyblivosti hlavy (napr. výrazný rozdiel medzi pohyblivosťou hlavy obojživelníkov a plazov, hoci celkové usporiadanie tela je obdobné (laici si ich bežne zamieňajú a mloky považujú za jašterice a naopak);
    - **stavba stavca**: telo (corpus vertebrae), oblúk (arcus vertebralis) a výbežky (processi vertebrae): tŕňovitý, bočný (priečny), kĺbový;
    - stavec vzniká komplikovanou cestou zo segmentovaného mezodermu pozdĺž chordy (sklerotom), v tesnom kontakte s pošvou chordy (osifikačné centrá), ale nezávisle na nej a rozvíja sa na jej úkor; v pozdĺžnom smere každý stavec vzniká z dvoch častí, každá z iného, susedného sklerotómu (ako dvojdielna skladačka), výsledná poloha stavca je teda o pol článku embryonálneho mezodermu posunutá (stavec sa dostáva do intersegmentálnej polohy);
    - časti chrbtice (skupiny stavcov): každý stavec má viac alebo menej osobitú morfológiu; morfologicky podobné susediace skupiny stavcov tvoria funkčné celky (čo je zjavné najmä pri štvornožcoch, teda v pokročilom štádiu fylogenézy stavcov), ktoré podľa polohy nazývame **krčné** (lat. cervical), **hrudné** (thoracic), **driekové** (lumbal), **krížové** (sacral) a **chvostové** (caudal).

Jednotlivé stavce sa označujú začiatočným písmenom latinského pomenovania časti chrbtice a poradím, napr. C1 – prvý krčný (cervikálny) stavec. Druhotne stavce môžu zrastať navzájom alebo i s niektorými inými kosťami, výrazné zrasty môžeme pozorovať napr. pri vtákoch a žabách, kde došlo k skráteniu tela a spevneniu chrbtice – adaptácii na náročný pohyb (let, pristávanie, skákanie). V pozdĺžnom smere sa mení aj dĺžka a robustnosť stavcov v rámci jedného živočícha. Morfológia stavcov zodpovedá fylogenéze a mení sa aj počet stavcov. V prípade vtákov a cicavcov je počet stavcov v niektorých úsekoch chrbtice stabilný (napr. počet krčných stavcov vtákov je 26, cicavcov 7 – tu sú výnimkou leňochy (6, 8–9) a lamantíny (6)). Variabilný je počet hrudných a najmä chvostových stavcov (tie môžu pri redukcii chvosta zaniknúť alebo mať rudimentárny charakter, prípadne zrastať do jednej kostičky, ako je pygostyl vtákov a urostyl žiab). Stavce primárne vodných stavovcov, chvostnatých obojživelníkov a plazov sú menej morfologicky variabilné a ich celkový počet výrazne výrazne varíruje, do značnej miery súvisí so zväčšovaním tela jednotlivých druhov (tzv. pleomerizmus = zväčšovanie tela je sprevádzané zvýšeným množstvom stavcov a párov rebier), ale odráža to aj fylogenetické postavenie a adaptácie na špecifický spôsob života.. Človek má 33 stavcov (7+12+5+5+4). Veľryby majú stavce za hrudnou oblasťou morfologicky navzájom málo odlšné (označujú sa spolu ako post-torakálne).

    - fylogenetické typy stavcov: vo fylogenéze stavce menia svoj základný tvar v dôsledku postupného nahrádzania chrbtovej struny, spevňovania osi tela

a zmien v spôsobe pohybu. Tu je ich prehľad od lúčoplutvých rýb po cicavce (kruhústovce ešte nemajú stavce kompletne vyvinuté, chrbtica drsnokožcov je vytvorená z čiastočne mineralizovanej chrupavky, ich stavce nebývajú zaraďované do nasledujúcej typológie) (podľa morfológie prednej a zadnej plochy tela stavca) – v ikonografickom zápise šípka označuje polohu hlavy, štvorec telo stavca:

- amficélne – obe plochy majú konkávny, jamkovitý tvar ←)■( )■(- lúčoplutvé ryby, niektoré mloky a hatérie, chorda je pozaškrcovaná telami stavcov);
- procélne – jamka (konkávny tvar) je na kraniálnej ploche tela stavca, kaudálna plocha je rovná ←)■|)■| – žaby a moderné plazy;
- opistocélne – kraniálna strana je konvexná (vypuklá) a kaudálna strana je konkávna (jamkovitá) (je to opak procélneho stavca) ←| ■(| ■(- suchozemské mloky a archaické ryby-šťukovce;
- platycélne (acélne) – kontaktné plochy tela stavcov sú ploché (zarovnané) ←|■|■| - cicavce;
- heterocélne – kontaktné plochy tela stavcov sú poprehýbané, výbežky a jamky priľahlých stavcov do seba navzájom zapadajú, chrbtica je menej pohyblivá; majú ich vtáky – vtáky.

2. **rebrá** (lat. costae, angl. ribs) – párové tyčinkovité alebo polkružnicové kosti, ktoré vznikajú nezávisle na stavcoch medzi článkami svaloviny trupu (v myoseptách), majú kĺbové spojenie na telo alebo bočné výbežky stavcov; môžu vznikať nad stredovou prepážkou svalstva trupu (chrbtové rebrá) alebo aj pod ňou (brušné rebrá); sekundárne môžu rebrá zrastať v brušnej oblasti a aj s chrbticou (pri korytnačkách aj s dermálnymi kosťami panciera). Rebrá vytvárajú akúsi ochrannú klietku (kôš). Chránia srdce, dýchacie orgány a ďalšie dôležité orgány. Pri hadoch predstavujú dôležitú súčasť pohybovo-oporného aparátu. Rebrá vtákov a hatérií majú na zadnej strane hákovité výrastky (processus uncinati), ktoré hrudný kôš spevňujú;
3. **hrudná kosť** (lat. os sternum, angl. breastbone) – plochá kosť na brušnej strane trupu, zakladá sa nezávisle na rebrách (ako súčasť ramenného pletenca obojživelníkov), sekundárne môže zrastať s distálnymi koncami niektorých rebier a vytvoriť hrudný kôš; najlepšie vyvinutá u aktívne lietajúcich stavovcoch (vtáky, netopiere) – tu má výrazný kýl – hrebeň (lat. carina sterni, carina sterni, angl. keel, carina).

Kostra končatín

Trendom v pohybe stavovcov, a výrazne po prechode na suchú zem, je obmedzenie pohybu (lokomócie) do oblasti telových výrastkov (príveskov) – končatín. Tie sa formujú ako:

- **nepárové plutvy** – nachádzajú sa v oblasti chrbta (chrbtová plutva = pinna dorsalis, ak je ich viac – pinnae dorsales, angl. dorsal finn(s)), na brušnej strane chvosta (análna plutva = pinna analis) a na konci tela (chvostová plutva = pinna caudalis) – oporu tvorí proximálna chrupka alebo kosť, z ktorej vybieha plochá chrupka po celej dĺžke kosti (takto tvorí plutva málo pohyblivé kormidlo na chrbte drsnokožcov) alebo chrupkovité alebo kostené lúče (ryby). Lúče (radii) umožňujú plutvu vejárovite rozťahovať alebo skladať. S výnimkou chostovej plutvy tu nie priamy kontakt kostry plutvy s osovou kostrou živočícha (chrbticou).
- **párové plutvy (ichthyopterygium) alebo nohy zakončené prstami (chiropterygium)** – objavujú sa vo fylogenéze aj ontogenéze neskôr, majú komplikovanejší skelet a trendom je proximálnu časť oporného systému plutiev fixovať ku chrbtici. Najprv sa vytvára pletenec (lat. cingulum) prednej kočatiny (angl. pectoral resp. shoulder girdle), spočiatku ako oblúkovitá kosť voľne uložená v svalovine pri báze plutiev, ktoré sú tiež voľne zakotvené; neskôr vniká pletenec zadnej končatiny (angl. pelvic girdle). Končatiny najprv vznikajú v podobe párových plutiev najprv predných (prsných, lat.

pinae pectorales), neskôr zadných (brušných, lat. pinnae ventrales). Vo fylogenéze prešli predné i zadné kočatiny postupnými premenami, ale nevznikali opakovane (nanovo), preto ich považujeme za homologické a to platí aj o ich opornej časti (pletencoch).

Ako upozorňuje kanadský paleontológ N. Shubin (2009), formovanie kostry párových končatín smeruje k ustálenému vzorcu: na báze je stylopodium = 1 dlhá kosť (ramenná alebo stehnová v prípade štvornožcov), nasleduje zeugopodium = 2 tenšie dlhé kosti (lakťová a vretenná resp. holenná a píšťala štvornožcov) a nakoniec autopodium = niekoľko krátkych kostičiek (zápästných a záprstných resp. predpriehlavkových a priehlavkových štvornožcov) a vejárovite sa rozbiehajúcich prstov – súborov niekoľkých kratších kostičiek – článkov prstov).

Osobitosti opornej sústavy jednotlivých podkmeňov a tried chordátov (Chordata)

- **plášťovce (Tunicata = Urochordata)**: **chorda** je prítomná len v krátkom larválnom, voľne pohyblivom štádiu a vyvíja sa len v strednom a zadnom úseku tela (alternatívne meno podkmeňa tento znak využíva: Urochordata, oura = chvost); v dospelom štádiu sú jedince trvalo prisadnuté alebo sa vznášajú vo vodnom stĺpci. Telo je jemné, bez pevnej opory a masívnejších svalov (akási obdoba mechúrnikov bez schránky);
- **kopijovce (Cephaholochordata = Acrania)**: **chorda** začína už v oblasti rypáka (rostra) (odtiaľ jedno z pomenovaní podkmeňa cephalo-chordata), telo pevnejšie, spevnené svalmi a tlakom vody v tele na steny tela, dĺžka tela len 5-7 cm, v kľudovej fáze akoby meravo napnuté a ležiace na dne, ale schopné zahrabávania sa do piesku i rýchly pohyb vlnením celého tela do strán;
- **stavovce (Vertebrata)** – recentná fauna stavovcov zahŕňa zástupcov rôznych vývojových línií ale i vývojových úrovní fylogenézy stavovcov; prítomnosť stavcov tvoriacich chrbticua lebky – aspoň v náznakoch – sú spoločnými znakmi; máme tu formy s trvalou chordou a takmer bez endoskeletu z mineralizovaných tkanív (majú len jednoduché chrupkové časti) a bez uzatvárania ústnej dutiny čeľusťami (bezčeľustnatce) a potom čeľustnaté formy s pevným ektoskeletom (známym aj v prípade fosílnych bezčeľustnatých foriem) a neskôr endoskeletom (tu zväčša najprv chrupkovitým, až sekundárne kosteným); stavovce – podobne ako zvyšné dva podkmene chordát sa vyvíjali primárne v mori (vysokomineralizovaná morská voda je bohatým zdrojom prvkov pre mineralizované tkanivá, ktoré sú pre stavovce typické):
    - **nadtrieda bezčeľustnatce (Agnatha)**, zastúpená recentne len kruhoštnicami (Cyclostomata), ktoré sa delia na 2 triedy: mihule (Cyclostomata) a sliznatky (Myxini). Oporu tela po celý život tvorí úplne vyvinutá chorda dorsalis, mozog, zmyslové orgány a žiabre chránia chrupkovité neuro- a viscerokranium, ústny prísavný disk je tiež vystužený chrupkou; chrbtica sa vyvíja len v náznakoch v podobe málo výrazných zhlukov (horné oblúky stavcov) chrupky pozdĺž dorzálnej strany chordy;
    - **nadtrieda čeľustnatce (Gnathostoma),** triedy:
        - ✓ **drsnokožce (Chondrichthyes)**: vnútorná kostra je chrupkovitá a málo početná, chorda ostáva zachovaná po celý život, ale je výrazne zaškrcovaná amficélnymi stavcami tvoriacimi chrbticu, povrch tela je pokrytý ostrými plakoidnými šupinami, čeľuste ozubené radmi pravých zubov (ktoré nie sú nič iné, len zväčšené plakoidné šupiny, ktorá sa presunuli do ústnej dutiny);
        - ✓ **lúčoplutvé ryby (Actinopterygii)**: niektoré z nich majú ešte zachovanú chordu (napr. jesetery, kde druhotne došlo k redukcii kosteného skeletu a chrbticu tvoria len horné a dolné oblúky tzv. aspondylných stavcov), ale

väčšina má plne vyvinutú chrbticu, chrupka je v plnej miere nahrádzaná kostným tkanivom. Kostnaté ryby (Teleostei) majú stavce tvaru presýpacích hodín (amficélne). Hlava je s trupom nepohyblivo spojená. Bohato je vyvinutý ektoskelet: šupiny starobylých skupín rýb (najmä fosílnych) sú spočiatku robustné – ganoidné (obsahujú ganoín), neskôr tenké, priehľadné – elasmoidné, tvarovo rozlíšené na cykloidné (napr. kaprotvaré ryby) a od nich odvodené ktenoidné šupiny (napr. ostriežotvaré ryby). Hlava je pokrytá doskovitými kosťami, žiabre pohyblivým kosteným viečkom (operculum). Čeľuste sú často ozubené, chrup slúži na uchopenie koristi. Zubovité výrastky môžu byť párovo aj na poslednom (5.) žiabrovom oblúku (tzv. pažerákové zuby). Plutvy sú spevnené kostenými lúčmi. Lúče môžu zrastať do pevných tŕňov, prípadne sa modifikujú na lovné zariadenia alebo kopulačný orgán samcov. Párové plutvy (prsné a brušné) sú homologické s nohami štvornožcov;

- ✓ **násadcoplutvovce (Sarcopterygii)**: je to sesterská skupina lúčoplutvých rýb. Telo má rybovitý tvar, v mnohých aspektoch nesie spoločné (pleziomorfné) znaky s rybami, prípadne sa jedná o konvergenciu. Majú iný typ šupín (kosmoidné). Predlžuje sa proximálna časť kostry párových plutiev, obalených vlastnou svalovinou. Tie umožňujú pohyb nad dnom („kráčanie po dne"), pri pozorovaní (napr. v akváriu) pripomína jednoduchú chôdzu štvornožcov. Telo je pokryté robustným vonkajším skeletom (latimérie, bahník austrálsky) alebo je vonkajší skelet výrazne redukovaný (africké bahníky a juhoamerický bahník). Potlačenie vonkajšieho skeletu považujeme za trend vo vývoji kostry štvornožcov, najprogresívnejšej vetvy dnešných násadcoplutvovcov;

Tetrapoda (štvornožce) – triedy:

- ✓ **obojživelníky (Amphibia)**: kostra nesie znaky starobylé (pleziomorfné), ktoré sprevádzajú prechod štvornožcov na súš: sploštená hlava, očné otvory (oči) presunuté na temeno, krátke laterálne zakĺbené končatiny dvíhajú telo nad podklad len čiastočne, málo pohyblivý krk, neúplný hrudný kôš, málo rozlíšené stavce. Spojenie hlavy s trupom je dvojkĺbové (bikondylné), čo znemožňuje výraznejšie pootočenie hlavy. Trup a chvost sú pohyblivé, v larválnom štádiu rozšírené o nepárové plutvové záhyby. Tvar stavcov sa ale zmenil, sú procélneho typu (kraniálna strana konkávna, kaudálna konvexná). Párové končatiny – nohy (chiropterygium) – sú zakončené prstami a umožňujú lezenie po podklade, hrabanie v substráte, pri žabách aj skákanie, lezenie na kolmé povrchy, dokonca i plachtenie. Druhotne sa v niektorých prípadoch redukuje počet prstov (oligodaktýlia), čiastočne zanikajú predné a úplne zadné končatiny (vodné sirény, Sirenidae) alebo sú druhotne beznohé (červovité pôdne červone, Gymnophiona). Prsty sú zakončené mäkko, zriedka pazúrmi, pri stromových druhoch nesú konce prstov prísavky (u nás rosnička zelená, *Hyla arborea*). Pri hrabaní miesto pazúrov zvyčajne využívajú tvrdé výrastky (hrboly) na dlaniach končatín. Unikátna je schopnosť regenerácie poškodených častí ale i celých amputovaných končatín. Najvýraznejšími zmenami prešla kostra žiab (Anura). Je skrátená, má redukovaný chvost a

rudimentárne stavce chvosta zrástli do tyčinkovitého urostylu. Mohutný rozvoj zadných končatín sa prejavil v predĺžení kostí a v zrastení ihlice a píšťaly. Predpriehlavkové kosti zrastajú do dvoch pevných tyčiniek. Analogické zmeny nájdeme v kostre vtákov; telo (vrátane kostry) obojživelníkov si zachovalo vysokú regeneračnú schopnosť;

- ✓ **plazy (Reptilia)** – dnešné plazy reprezentujú skupinu ektotermných amniotov (blanatých štvornožcov= evolučne vyšších stavovcov) s odlišnou históriou a endotermné vtáky. Súborne možno konštatovať, že v porovnaní s obojživelníkmi, kostra poskytuje lepšiu oporu, telo sa zodvihlo na dlhších a rýchlejších nohách (zakĺbených mediánne) nad podklad, často aj nad bylinnú vegetáciu, noha rotovala, prstami smeruje dopredu. Hlava je veľmi pohyblivá vďaka jedinému kĺbu na prvom krčnom stavci (monokondylná). Dĺžka krku (počet krčných stavcov) je premenlivá, predĺžený krk majú korytnačky, dinosaury a ich recentní príbuzní – vtáky; hrudný kôš na bruchu spája hrudná kosť; typ stavcov je opistocélny (kraniálna plocha je konvexná a kaudálna je konkávna). Nohy môžu byť redukované a pohyb zabezpečuje ohybný trup a chvost (hady, beznohé či krátkonohé jaštery). Kostra hadov zabezpečuje špecifický pohyb, kde voľne uložené rebrá vytvárajú barlovitý pohyb a spolu pásové vlny pohybujúce brušné široké šupiny. Rebrá vypĺňajú celý trup až po kloaku. **Korytnačky** majú vyvinutý dvojdielny pancier. Chrbtová časť je vypuklá (lat. carapax) a zrastá natrvalo so stavcami a rebrami – trup je nepohyblivý. Brušná časť panciera (lat. plastron) je plochá a zrastá s hrudnou kosťou. Brušná časť môže byť výnimočne dvojdielna, pričom predná časť uzatvorí štrbinu po zatiahnutí hlavy a krku pod pancier. Pancier pozostáva z plochých dermálnych kostí (skleritov), ktoré sú pospájané švami. Tie sú prekryté šupinami alebo kožou a predstavujú dôležitý diagnostický znak. Kožné kosti nájdeme aj v integumente krokodílov, jašteríc aj hadov, najmä v kraniálnej oblasti. Ich počet a tvar sú dôležitými determinačnými znakmi;
- ✓ **vtáky (Aves)** – vtáky majú kostru odvodenú od modelu kostry ostatných plazov, ktorá ale odráža dve špecifické vlastnosti (apomorfné znaky) vtákov: sú endotermné a vedia aktívne lietať. Ťažisko opornej sústavy je v trupe, ktorý je skrátený a kompaktný: stavce do seba esovite zapadajú (heterocélne stavce). Rebrá sa skladajú z dvoch častí: chrbticovej (angl. vertebral ribs), kde sa vzájomne zapájajú vďaka hákovitým výbežkov (lat. processus uncinati, angl. uncinated process) na zadnej strane oblúka. Brušné stavce zrastajú s mohutnou hrudnou kosťou (os sternum). Tá je pri nelietavých vtákoch plochá a široká a pri lietavých je rozšírená do brušného kýlovitého výbežku – hrebeňa hrudnej kosti (kýl je námornícky výraz, znamená predĺženú pozdĺžnu hranu na dne lode, ktorá stabilizuje loď v bočnom balancovaní). Zrastajú krížové stavce a bedrová kosť (synsacrum) a kratučký chvost je zakončený zrasteným rudimentom stavcov chvosta (pygostyl); chvost bol plne vyvinutý u fosílnych zástupcov. Lonová a sedacia kosť sú dlhé, pomerne úzke. Krk je dlhý, dobre pohyblivý. Bezzubá lebka má veľké očné otvory. Výrazné zmeny pozorujeme na končatinách. Predné končatiny (krídla, lat. ala) slúžia na

let, letové perie sa upína na kožu pokrývajúcu dlhé kosti ramena, predlaktia a prstov. Prstvy sú len 3 (2., 3., 4. prst, keď to počítame od palca ako prvého prsta; dinosaury majú na prednej končatine 1., 2. a 3. prst, čo problematizuje predstavu o priamom vývojovom vzťahu medzi dinosaurami a vtákmi). Zadná končatina (noha) je mohutnejšia a často aj dlhšia ako predná (výnimku tvoria vtáky, ktoré obmedzili pohyb po zemi alebo ho nie sú schopné, napr. dážďovníky). Dlhá časť nohy je trojdielna (preto ten komerčný názov pri hydine v obchodoch: horné a dolné stehno): za stehennou kosťou je kolenný kĺb a nasleduje ihlica s rudimentárnou (tenkou) píšťalou. Za pätovým kĺbom pokračuje dlhá kosť (behák, tarsometatarsus), ktorá vznikla zrastom predpriehlavkových a priehlavkových kostičiek. Táto časť nohy je dobre viditeľná, holá alebo operená, pod kožou už nie je svalstvo, kosti obopínajú len šľachy. Končatina je zakončená 2–4 prstami. Najčastajšie sú prítomné 4 prsty (tetradaktylná noha), pričom zvyčajne – ak použijeme pomenovania z anatómie človeka (primátov) - palec smeruje dozadu a ostatné prsty dopredu (anizodaktylná noha) alebo palec a štvrtý prst (u človeka by to bol prstenník) smerujú dozadu (zygodaktylná noha). Pri tridaktylnej nohe zaniká aj 1. prst (palec) a 2., 3. a 4. prst sa zachoval (napr. emu). Pri didaktylnej nohe za zachovali len 2 prostredné prsty (3. a 4., pričom 4. prst je nápadne menší a bez pazúra) (pštros). Obdobnú redukciu prstov od vonkajšieho okraja do stredu nájdeme pri cicavcoch adaptovaných na rýchly beh po pevnom podklade. Celá kostra vtákov je pneumatizovaná (dutá), no je veľmi pevná a v dospelosti plne kostená;

- ✓ **cicavce (Mammalia)**: kosti majú – podobne ako v prípade vtákov – mikroštruktúru typickú pre endotermné stavovce: kosť nehrubne prikladaním koncentrických prírastkov (tak to majú ektotermné stavovce) ale vytvára mozaiku tzv. Haversových systémov - osteónov (kanáliky s cievami obklopené kostným tkanivom). Kostra dospelých jedincov býva plne osifikovaná. Základný typ kostry zodpovedá kostre plazov. Odlišný je typ stavcov s oboma plochami plochými (platycélne). Stavce sú výrazne morfologicky diferencované v jednotlivých častiach chrbtice (krčná, hrudná, drieková, krížová a chvostová). Druhotne môže byť chvostová časť, prípadne končatiny zjednodušené a skrátené alebo chýbajú. Kostra je výrazne modifikovaná v prípadoch, kde došlo k adaptáciám na špecifické prostredie a pohyb (lietanie, plávanie, hrabavý život pod zemou). Lebka je bikondylná a na chrbticu sa pripája pomocou dvojice stavcov (nosič = lat. atlas, čapovec = lat. axis). Len výnimočne sa vyskytuje kožný skelet (s výnimkou lebky).

Rýchle odkazy

https://www.britannica.com/science (heslo: Connective tissue, Skeleton)
https://en.wikipedia.org/wiki (heslá: Powered exoskeleton, Vertebral_column)
https://evodevojournal.biomedcentral.com/articles/10.1186/2041-9139-2-11#Fig1

Morfológia pohybu

Pohyb v texte o morfológii? Zachytila azda stavba tela – morfológia – pohyb? Ovplyvňuje pohyb a pohyblivosť výrazne morfológiu? Alebo skôr naopak? Toto sú zaujímavé otázky, v nasledujúcom texte sa pokúsime načrtnúť základné východiská k zdanlivo protirečivému pojmu, ktorý tvorí nadpis kapitolky.

Pohyb (lokomócia) výrazne odlišuje živočíchy od ostatných živých organizmov. Stavba tela so schopnosťou pohybu úzko súvisí, zvýhodnené sú zvyčajne také architektonické prvky a vlastnosti materiálu, ktoré pohybové vlastnosti zlepšujú. Ak študujeme dnes žijúce živočíchy, máme pred sebou potomkov dlhých vývojových línií, mnohých generácií, ktoré sa usilovali o prežitie a úspech v tom najširšom význame slova a prežili tí najlepší (v zmysle adaptácií). Pohyb takmer vždy rozhodoval, pred našimi očami máme telá organizmov týmto súťažením výrazne modelované.

Pre široký záber problematiky odkazujeme na ňu v rôznej miere na iných miestach textu, v tejto kapitolke sa zameriame na pohybové tkanivá a pohybové orgány.

Pohybová sústava (angl. locomotory system) je širší pojem, ktorý presahuje definíciu sústavy orgánov. Živočíchy dávajú telo do pohybu pomocou mnohých mechanizmov: zmena turgoru tekutiny (napr. ambulakrálne panôžky ostnatokožcov), zmena špecifickej hmotnosti (napr. pomocou plynového mechúra rýb), pohyb pomocou prichytávacích zariadení (napr. prísavky pijavíc), zmršťovanie zvonovitého tvaru tela a následné vypudzovanie vody (napr. medúzy), vznášanie vo vzduchu a plávanie vode pomocou výrastkov (plutvy, štetiny...), vymršťovanie dopredu prudkým vypudením vody z tela (chobotnice, larvy vážok podradu Anisoptera), pohyb pomocou končatín, ohýbanie tela pomocou svalových vlákien, pohyb pomocou vylučovaného sekrétu (napr. sliz, pavučina pavúkov).

Funkčne je za pohyb zodpovedné najmä svalové kontraktilné tkanivo, v jednoduchšom prípade jednotlivé alebo zosieťované svalové bunky, v prípade komplexnejších živočíchov.

Ako súčasť pohybovo-oporného systému má rozvoj svalstva tesný súvis s integumentom a opornou sústavou. Ale funkčne výrazne súvisí s metabolickou aktivitou a rozvojom nervovej a zmyslovej sústavy, efektívnym dýchaním a cievnou sústavou. Veľkosť, proporcie tela, prostredie a iné premenné limitujú rýchlosť a ďalšie vlastnosti pohybu. Obmedzený pohyb môže organizmus kompenzovať lepšími zmyslami, životnými stratégiami, vytváraním societ, či posilnením obranných mechanizmov. Ak napr. porovnáme bežecké schopnosti leva (vrcholového predátora) a gazely Thompsonovej (jeho častej koristi), zistíme, že oba druhy majú rovnakú akceleračnú schopnosť, dosiahnu rýchlosť 10 $m.s^{-1}$ asi za 4 s, rýchlosť gazely ešte následne stúpa, lev zvyšovať rýchlosť už výrazne nedokáže. Využije teda stratégiu: rýchle spoločné útoky na krátku vzdialenosť. Tie si vyžadujú výborné maskovanie, citlivé zmysly, schopnosť koordinovať lovnú skupinu, všetko jednotlivo alebo sumárne v miere prevyšujúcej schopnosti koristi (gazelu v rýchlosti predčí len gepard, štartovaciu akceleráciu má približne 2-násobnú v porovnaní s gazelou a dosahuje vyššiu maximálnu rýchlosť, gepard 120 versus 70 km za hodinu gazela – voči takémuto predátorovi musí naopak gazela využiť súbor únikových stratégií). Dotýkame sa tu veľmi zaujímavej oblasti biomechaniky, pohľadom fyzika na funkčnú anatómiu organizmov; viac podnetov nájdete v odporučenej literatúre.

Zjednodušená schéma fylogenézy svalstva v živočíšnej ríši vyzerá nasledovne:

1. svalové bunky rozptýlené v okolitom tkanive (v ektoderme a endoderme prhlivcov a rebroviek) ;
2. podkožný svalový vak (vnútorne morfologicky a funkčne málo diferencovaný) – tzv. nižšie (bazálne), najmä vodné Bilateria bez pevnej opornej sústavy (napr. taxóny s nespevneným, červovitým telom, napr. obrúčkavce a aj mäkkýše);

3. zložitá, diferencovaná svalová sústava – kmene Bilateria na vyšších vývojových úrovniach (napr. článkonožce, strunovce), charakterizované pevným skeletom, aktívnym pohybom celým telom, končatinami i plutvami a krídlami rôzneho pôvodu, vo vode, na suchu aj v povetrí.

Fylogenéza svalstva a pohybu

- príhlivce a rebrovky – difúzna svalovina, svalové bunky neoddelené od epitelových, u dokonalejších diferenciácia difúzneho kožno-svalového vaku;
- „okrúhlovce“ (Nematoida=Nematoda+Nematomorpha) – kožno-svalový vak s veľkými svalovými bunkami, usporiadanými do štyroch pozdĺžnych pásov;
- obrúčkavce (Annelida) - kožno-svalový vak s okružnými (telo rozširujú a zužujú), pozdĺžnymi (telo naťahujú a skracujú) a priečnymi svalmi (telo splošťujú), (podobne aj u štruktúrne jednoduchších ploskulíc z kmeňa ploskavcov); šikmé svaly pohybujú parapódiami (=krátke párové pohybové orgány na brušnej strane tela) a štetinkami; tendencia k segmentovaniu svalstva (okružné svaly zodpovedajú segmentom);
    - pijavice (Hirudinea) – osobitá skupina relatívne rýchlych dravých obrúčkavcov, ktorá má okrem svalového vaku aj chrbtovo-brušné svaly, ktoré pracujú antagonisticky a umožňujú piadivkovitý pohyb po pevnom podklade (zachytením sa prísavkami) a vlnivé plávanie.

Prísavky motolíc, pásomníc a pijavíce majú osobité svalstvo: prísavka tvorí klobúčik, zväzky svalov kolmých na prísavky klobúčik zväčšujú, čím vzniká podtlak v prísavke; uvoľnenie svalstva vedie k zmenšeniu a uvoľneniu prísavky.

- mäkkýše (Mollusca) – svalstvo najlepšie vyvinuté na pohybovom orgáne (svalnatej nohe), na spodnej strane nohy šírenie kontrakcií svalov odzadu dopredu; špeciálne svaly: stĺpikový sval ulitníkov (m. collumelaris) slúži na zaťahovanie nohy do ulity, podobné svaly majú aj lastúrniky a hlavonožce (pohyb nohy, resp. ramien), zatváracie svaly lastúr lastúrnikov; chitóny majú segmentované chrbtové svaly v súlade s doštičkami schránky; **priečne pruhované svalstvo** (popr. šikmo pruhované), ktoré sa u bezstavovcov vyskytuje len vzácne, sa u mäkkýšov nachádza vo svaloch so zvýšenou námahou (napr. svaly zatvárajúce lastúry, ústna svalovina ulitníkov).

Tzv. odvodené vývojové skupiny vývoja živočíchov (stojace „vyššie“ vo fylogenéze, „dokonalejšie“) , ktoré dokonale kolonizovali súš - článkonožce a stavovce – majú pevný skelet a najdokonalejšie svalstvo a pohybový aparát, vrátane končatín. Svaly pri nich rozlišujeme na dve hlavné skupiny: kostrové (skeletové, somatické) a útrobné (viscerálne).

- **Článkonožce (Arthropoda)**
    - trend: dlhé, homonómne článkované telo ►oligomerizácia (tagmatizácia = zoskupenie susedných článkov do funkčných celkov (hlava-trup, hlavohruď-trup, hlava-hruď-bruško a pod.), skrátenie tela ►heteronómne článkovanie integumentu, t.j. aj svalstva;
    - na rozdiel od ostatných bezstavovcov s prevahou hladkého svalstva (vrátane prechodnej skupiny pazúrikovcov – Onychophora), u článkonožcov **prevláda priečne pruhované svalstvo** (súvis s oveľa dokonalejším, rýchlejším pohybom);
    - pôvodný kožno-svalový vak sa rozpadá na jednotlivé svaly, okružné svalstvo chýba (vďaka pevnej kutikule zužovanie tela nie je možné); pozdĺžne svaly vytvárajú 2 brušné a 2 chrbtové zväzky;

- prítomné je dorzoventrálne svalstvo a zložité svalstvo článkovaných končatín (článkovanie svalstva zodpovedá článkovaniu kutikuly);
- **kostrové svaly**: vznik z parietálnej vrstvy célomu, tvoria ich dlhé vlákna, ktoré spájajú rôzne časti ektoskeletu (sklerotizovanej kutikuly), kostra v miestach pripojenia svalu slúži ako pevný alebo pohyblivý bod; spojenie svalového vlákna a pokožky, resp. kutikuly, je veľmi pevné,
- pokožka a svalové vlákno majú na kontaktných plochách prstovité výbežky, ktoré do seba navzájom zapadajú (invaginácia, interdigitálne spojenia) a sú spevnené rúrkovitými mikrotubulami, popr. šľachami (tendónmi), ktoré pripájajú sval na pokožku (epidermové), bazálnu membránu (subepidermové) alebo kutikulu (kutikulárne).

- **Chordata (chordáty)**
  - podkmeň: Tunicata (plášťovce)
    - dobre vyvinutá pozdĺžna a okružná svalovina pri voľne pohyblivých formách v podkmeni Appendicularia (vršovky). Pohyb živočícha je spôobený prudkým vytlačením vody z tela cez kloaku;
  - podkmeň: Cephalochordata (Acrania, kopijovce)
    - myoméry v tvare V obráteného hrotom dopredu, oddelené myoseptami, uložené laterálne, obe strany sú vzájomne uložené asymetricky (myomére na jednej strane zodpovedá myosepta na druhej strane), priečne pruhovaná svalovina, myoméry sú najmohutnejšie v strede a kaudálnom konci tela (pohyb). Majú tiež zväzok pozdĺžnych svalov;
  - **podkmeň: Vertebrata (stavovce)**
    - somatické svalstvo stavocov (angl. vertebrate musculature) obopína oporu tela a vyvýja sa spočiatku ako osové (axiálne) svalstvo na trupe a chvoste v článkovanej podobe – myoseptách (tvar na bok povaleného písmena M resp. W). Následne sa vyvíja svalstvo končatín (nápadne od násadcoplutvovcov a štvornožcov) a hlavy, najmä tvárovej resp. čeľustnej časti. Zväčša ide o veľké, rýchle a komplikovane sa pohybujúce živočíchy. Tomu zodpovedá dobre vyvinuté svalstvo. Pozornosť mu venujeme v ďalšom texte.
- Funkcie svalov v tele stavovcov (analogicky a do istej miery aj v tele iných živočíchov):
  - **pohyb** tela a jeho častí;
  - **stabilizácia tela** (zabezpečuje to kostra a tzv. antigravitačné svaly);
  - **termoregulácia** (tvorba tepla, svalový tras);
  - *iné*: útrobné svaly ovplyvňujú **priemer ciev**, **pohyb potravy** v tráviacej rúre a cirkuláciu telových tekutín (**rytmické sťahy srdca**); modifikované svaly – **elektrické orgány** (získavanie koristi, orientácia, obrana).

- Histologické rozdelenie svaloviny: hladká, priečne pruhovaná a priečne pruhovaná srdcová svalovina.

- Rozdelenie svaloviny podľa pôvodu:

  - **somatická** – vzniká z metamérne usporiadaných úsekov mezodermu (myotómov somitov) – takúto genézu má hlavný pohybový aparát tela (priečne pruhované svaly, kostrové svalstvo)

- **bazálne** (vývojovo „primitívnejšie“) stavovce majú toto svalstvo metamérne usporiadané po oboch stranách chrbtice; myoméry (ohraničené segmenty svaloviny) vznikajú z embryonálnych myotómov a sú navzájom oddelené myoseptami (priečnymi prepážkami); od drsnokožcov sú myoseptá rozdelené horizontálnou väzivovou prepážkou (septum horizontale) na epaxonické (horná časť trupu) a hypaxonické (viac brušná poloha);
- z **epaxonickej svaloviny** sa neskôr vyvíja chrbtová svalovina štvornohých stavovcov, počnúc obojživelníkmi až po cicavce (Tetrapoda),;
- z **hypaxonického** svalového tkaniva sa vyvíja svalstvo laterálnej a ventrálnej strany tela, svalstvo končatín a bránica cicavcov;
- obe skupiny svalov sú aj rozdielne inervované: epaxonické svaly sú inervovanédorzálnymi vetvami miechových nervov a hypaxonické svaly sú inervované ventrálnymi vetvami somatomotorických miechových nervov;

- **viscerálna** – vzniká z mezenchýmu, t. j. nesegmentovaného mezodermu v oblasti splanchnopleury
  - **v oblasti lebky (viscerocrania):** priečne pruhované branchiálne (žiabrové) svaly drsnokožcov a rýb zabezpezčujú ventiláciu žiaber; pri vyšších stavovcoch sa menia na čeľustné (žuvacie) svalstvo, svalstvo jazylky a svalstvo mimické (cicavce), ktoré má dôležitý význam pri komunikácii
  - **v trupe:** hladké útrobné svaly (v stenách ciev – svaly v cievach nájdeme aj v končatinách a lebke – a tráviacej rúry) a priečne pruhovaný srdcový sval.

Trendy vo fylogenéze pohybu môžeme v oboch hlavných líniách dvojstranne súmerných živočíchov (prvo- a druhoústovcov):
1/ pasívne unášanie vo vode;
2/ pohyb pomocou riasinkového epitelu vo vode a vodnom filme na suchu;
3/ vlnivý pohyb celého tela (dlhé, tenké telo) vo vode, pôde, na súši (plávanie, plazenie, vŕtanie v pôde a sedimente vo vodách);
4/ piadivkovitý pohyb (pripomínajúci pohyb húseníc motýľov z čeľade piadivkovité) vo vody a na suchu, dlhé telo je zdokonalené prichytávacími zariadeniam na oboch koncoch (opieranie o podklad koncovými časťami tela)(názov odvodený od piadivkovitých = čeľaď motýľov, kde sa húsenice takto pohybujú);
4/ pohyb pomocou končatín (plutvy, nohy) vo vode, na súši (plávanie, chôdza, beh, skok);
5/ aktívne lietanie.
Telo živočíchov je rôzne adaptované na **„pasívny” pohyb**: unášanie médiom, v ktorom žijú (voda, vzduch), prípadne na tele iných živočíchov. A mnohé adaptácie slúžia ako obrana pred nežiadúcim pohybom: strhávaním prúdom vody a vetra a pod. (napr. prísavky niektorých lariev dvojkrídlovcov alebo rýb v rýchloprúdiacich vodách, ťažká kostra, dorzoventrálne sploštené telo).

Rýchly odkaz:

https://www.britannica.com/science/muscle/Tetrapod-musculature#ref524392

Mám chuť, ale.. (tráviace sústavy)

Telo živočícha predstavuje otvorený system, ktorý si neustále vymieňa látky s prostredím, ktoré ho obklopuje. Výmena je prísne regulovaná, selektuje sa čo a v akom množstve (skupenstve, chemickom zložení...) prijať a čo si ponechať, vylúčiť a v akej miere. Výmenu a potrebné podporné funkcie zabzpečuje viacero sústav. Sú často fylogeneticky príbuzné a disponované (sčasti) zastúpiť inú sústavu. Napr. dýchať možno aj tráviacim systémom, vylučovať dýchaním a pod. Viacero sústav môže využívať spoločne časť „potrubí" (napr. kloaka fylogeneticky nižšie postavených tetrapodov a vtákov alebo zadná časť čreva hmyzu).

Tráviaca, dýchacia, obehová a vylučovacia sústava = sú sústavy zabezpečujúce výmenu a premenu látok (metabolizmus).

Začneme tráviacou sústavou (angl. digestive system, gastro-intestinal tract), s dôrazom na architektúru trávenia. Ako a čím získať živiny a metabolicky účinné látky a vodu a ako sa zbaviť nestrávených zvyškov potravy? Procesy súvisiace s trávením: príjem, mechanické a chemické (enzymatické) spracovanie potravy a jej zapojenie sa do metabolizmu živočícha a nakoniec jej zabudovanie do tela živočícha. Toto všetko vyžaduje účelnú stavbu orgánov.

Pestrá morfológia súvisí s veľmi rozmanitým spôsobom získavania potravy, s vlastnosťami získanej potravy (veľkosť, dostupnosť živín, dostupnosť vody, potreba neutralizácie jedov a pod.).

Môžeme si pripomenúť, kde prebieha štiepenie potravy (trávenie) na ľahko dostupné živiny:

- vnútrobunkové (hubky);
- mimobunkové (vo vnútornom priestore tráviacich orgánov);
- zmiešané (napr. ulitníky).

Pre väčšinu živočíchov je typické vnútrotelové spracovanie potravy. Poznáme ale aj príklady mimotelového spracovania potravy (pavúky, čiastočne iné živočíchy, loviace pomocou jedového aparátu a aj človek – potravu upravujeme tepelne, aby bola mäkšia, stráviteľnejšia, netoxická…). Tažšie tráviteľnú potravu môžu živočíchy natráviť, vyvrhnúť a opakovanie konzumovať (napr. zajacotvaré cicavce).

Venujeme sa živočíchom, mnohobunkovým organizmom. Nezaškodí ale pozrieť sa na trávenie jednobunkových organizmov. V malom ukazujú, ako to zvláda tráviaci epitel veľkých čoho? (navyše – úspešne trávime najmä vďaka nezastupiteľnej pomoci drobných organizmov, tzv. črevnej flóry – spolupráca s ňou sa tiež premietne do anatómie tráviaceho systému. Niektoré časti tráviaceho traktu môžeme teda študovať aj ako kontajnery plné baktérií.).
Jednobunkové organizmy dokážu prjímať väčšiu pevnú potravu - fagocytóza, alebo určitý objem vody s potravou - pinocytóza, alebo živiny rozpustené vo vode – osmóza.
Príjem potravy prebieha na ľubovoľnom mieste bunkovej membrány, alebo na špecifickom mieste pri báze bičíka obklopeným golierikom; potrava je priháňaná bičíkom alebo sa lepí na golierik (bičíkovce).
Na príjem väčšej potravy potravy môžu jednobunkové organizmy využívať panôžky (napr. meňavky) a spracovanie potravy prebieha v špecializovaných tráviacich organelách: potravná vakuola (fagozóm) splýva s lyzozómom a ich spojením vzniká fagolyzozóm (tráviaca vakuola), ktorý sa v bunke cyklicky presúva (cyklóza). Vysokoorganizovaným nálevníkom príjem potravy zabezpečia tzv. bunkové ústa (cytostoma) s priústnym aparátom (peristom), cez bunkový hltan (cytopharynx) za ktorými sa tvorí potravná vakuola (fagozóm), nestrávené čiastočky vylučuje cez bunkový konečník (cytopyge) (nálevníky). To sú všetko zaujímavé analógie (a analogické trendy) k anatómii orgánov príjmu a spracovania potravy živočíchov.

Porozumieť **fylogenéze tráviacej sústavy mnohobunkovcov** pomôže jednoduchá typológia:

- tráviaca dutina (hubky – Porifera);
- tráviaci vak – mechúrik (přhlivce – Cnidaria a rebrovky – Ctenophora);
- tráviaca rúra – vzniká predĺžením vakovitého prvočreva a následne otvorením druhého (druhotného, análneho) otvoru (slepo uzavretý tráviaci systém sa predpokadá u predchodcu dnešných dvostranne súmerných živočíchov (Urbilateralia) a doložený je aj recentnej vývojovej skupiny Xenacoelomorpha).

Štruktúru tráviacej sústavy výrazne ovplyvňuje aj **veľkosť prijímanej potravy**.

- **Mikrofágia** predstavuje príjem drobnej potravy voľne unášanej vodou, usadenej na dne vôd alebo v podobe drobných organizmov vo vode sa aktívne pohybujúcich. Takýto spôsob zberu potravy vyžaduje prídavné zariadenia zabezpečujúce príjem veľkého objemu vody a filter rôzneho druhu (niekedy s lepivým, pohyblivým povrchom). Mikrofágia je častá pri zástupcoch bazálnych taxónov vodných živočíchoch, ale ponechali si ju alebo sa k nej v evolúcii vrátili aj mnohé veľké a vysokoorganizované živočíchy (napr. plášťovce, kopijovce, larvy kruhoústovcov, žraloky, veľryby).
- **Makrofágia** predstavuje príjem objemnej (väčšej) potravy, živej alebo mŕtvej. Tu si potravná špecializácia vyžiadala mnohé štrukturálne adaptácie (lovné zariadenia vrátane jedových aparátov, ostré zuby, zásobné časti tráviaceho systému, „kontajnery" na kultivovanie symbiotických organizmov, ktoré napomáhajú s trávením ťažko tráviteľnej potravy a pod.). Získavanie potravy predstavuje faktor výrazne modelujúci tvar tela, rozvoj pohybových orgánov, špeciálne úpravy predných končatín a pod.

Tráviaca dutina

Hubky (Porifera) nemajú vytvorené tkanivá v pravom slova zmysle, teda ani orgány a orgánové sústavy, to je častá veta v jednoduchších zoologických príručkách. Ako by mohli mať tráviaci systém?

Prisadnuté, rastliny alebo huby pripomínajúce hubky, majú ale prekvapivo efektívne fungujúci a koordinovaný komplex štruktúr špecializovaný na mikrofiltráciu baktérií a organického detritu z vody (pozrime sa na ich nenápadnú, ale dlhú a úspešnú koexistenciu s ostatnými organizmami vo vodnom prostredí). Tento komplex nazývame tráviaca dutina (lat. spongocoel, angl. channel-network system, paragastric cavity; anglický ekvivalent názvu upozorňuje na sieť kanálikov). Jednoduché steny tela s nedostatočne vyvinutými zárodočnými vrstvami obklopujú voľný, vodou vyplnený fľaškovitý alebo vázovitý priestor vo vnútri (spongocoel). Nejde o statický (pasívny) potravný systém: voda s potravou poháňaná bičíkmi buniek neustále vstupuje cez otvory (ostie) v stene tela do tejto paragastrálnej dutiny a obmýva choanocyty – špeciálne golierikové bičíkaté bunky, ktoré tvoria samotný tráviaci súbor buniek (epitel?) a cez centrálny otvor (osculum) prefiltrovaná voda opúšťa telo hubky. Pohyb bičíkov v bunkách reguluje rýchlosť a objem filtrovanej vody. Samozrejme, ide o mikrofágiu (príjem drobnej potravy z vody). Neustály prietok vody si vyžaduje vnútrobunkové trávenie, ktoré bolo zistené aj v amébovitých bunkách v tele hubky (tzv. thesocyty, ich úlohou je aj transport živín v tele).

Podľa umiestnenia choanocytov existujú 3 morfotypy (životné formy) hubiek. Zoradiť ich môžeme fylogeneticky, od starších a jednoduchších, po novšie a efektívnejšie:

- askón (ascon, choanocyty sú na stenách v paragastrálnej dutine) – v dnešných hubkách je zastúpený vzácne;
- sykón (sycon, choanocyty vystieľajú kanáliky, ktoré spájajú ostie s paragastrálnou dutinou);
- leukón (leucon, choanocyty sú v komôrkach v stene hubky).

Trendom je zväčšiť tráviaci povrch a tiež spomaľovať prietok vody s potravou a postupne presunúť trávenie do extracelulárneho priestoru.

Tráviaci vak

Vak a dutina, pojmy, ktoré môžeme asociovať s podobnou predstavou: krátky, bublinovitý, slepo ukončený priestor. V čom je rozdiel? Jednoduchou pomôckou môže byť predstava vrecúška na telocvičné pomôcky z detských, školských čias. Vak z ohybného či elastického materiálu so šnúrkou umožňujúcou rýchle a pevné zatiahnutie, uzavretie otvoru vrecka. To je vak. Dutina – ten jednoduchší typ, je čosi ako kvetináč, na pohľad sa dutý predmet (telo hubky) takmer nemení, ale pri zväčšenom a pozornom pohľade možno vidieť, že pórmi (otvormi, ostiami) do „nádoby" prúdi voda a voda uniká cez hlavný otvor (okulum) hore. Zdanlivo pasívna štruktúra a predsa to žije a rastie (ako rastlina v kvetináči, zalievaná odspodu cez misku).

Tráviaci vak (lat. coelenteron, angl. gastrovascular cavity, saccular system) majú primitívnejšie ṕrhlivce a rebrovky. Na obrázkoch v učebniciach sa javí len málo odlišne od tráviacej dutiny hubiek. Prisadnuté, takmer nepohyblivé formy, žiadna hlava, žiadna veľká akcia (zdanlivo). Pozorovateľ môže mať neistý pocit, či vôbec ide o živočícha. S prekvapením zístíme, že ide dokonca o efektívneho predátora, ktorý má všetko, čo je pre predátora typické: veľký ústny otvor, zásobná tráviaca sústava, zbrane na úspešný lov a k tomu bonusy: vhodné sfarbenie (nenápadné alebo atraktívne), pokročilú zmyslovú a nervovú výbavu a na krátku vzdialenosť aj rýchle pohyby. Tráviaci vak predstavuje dramatickú zmenu príjmu potravy z mikrofágie (filtrovania jemnej potravy z vody) na makrofágiu (príjem relatívne veľkej potravy, vrátanie stratégií na ulovenie a usmrtenie koristi).
Tráviaci vak tvorí prvočrevo (archenteron) vystlané riasinkovým epitelom, vyplnené vodou. Potrava ochromená toxínmi alebo vláknami, prípadne nalepená na ramená umiestnené okolo ústneho otvoru je vsúvaná do vaku. Muníciu tvoria knidocyty, špecializované sekretorické bunky ektodermu umiestnené najmä na ramenách (chápadlách, angl. tentacles) okolo vstupného otvoru do vaku. Knidocyty sú plnené jednorazovo (slúžia na jedno použitie). Vak sa po prijatí potravy uzavrie a korisť, pokiaľ je ešte živá, je uväznená. A nastáva trávenie, čiastočne vnútrobunkové a čiastočne už mimobunkové.
Voľne pohyblivé medúzovce, ktoré považujem za fylogeneticky vyššie postavené ṕrhlivce (lúčovce) majú vak rozvetvený. Ide už o **gastrovaskulárnu sústavu**, tekuté prostredie v nej tvorí morská voda. Okrem príjmu a spracovania potravy zabezpečuje výmenu látok a plynov v tele (obehový system).

Štvorhranné ústa s lalokmi ústia sú na spodnej strane tela (dochádza tu k obratu, vertikálnej inverzii – prevráteniu tela v porovnaní s postavením tela nepohyblivého polypa voči gravitačnému poľu, aj chápadlá potom smerujú dole, resp. pri vodorovnom plávaní dozadu). Štúdium voľne pohyblivých lariev pritom ukazuje, že prisadajú apikálnym koncom tela a ich blastoporus sa mení na ústny otvor. Počet chápadiel môže dosiahnuť až stovky a výnimočne aj dĺžku niekoľkých desiatok metrov. Prijímaná potrava (živočíšna) pokračuje do ektodermálneho hltana a žalúdka. Žalúdok má vetvenie v podobe radiálne smerujúcich 4 kanálikov a vetvičiek gastro-vaskulárnej sústavy.

Rebrovky, sesterská vývojová vetva ṕrhlivcov, majú tráviaci vak pretiahnutý do tvaru skúmavky, na konci je otvorená drobným análnym pórom z tela von. Malá časť zvyškov potravy je odvádzaná týmto otvorom, podstatná časť je vyvrhovaná ústnym otvorom, ako pri

přhlivcoch. Je to zaujímavý príklad postupného prechodu vakovitého čreva do rúrkovitého stavu, typického pre Bilateria (rebrovky nie sú zrejme príbuzné dvojstranne súmerným živočíchom, ale ilustrujú fylogenetickú úroveň s prechodnými charakteristikami medzi radiálne a bilaterálne súmernými živočíchmi).

Tráviaca rúra

Priechodný potravný kanál ((lat. tractus digestorius, canalis alimentarius, c. gastrointestinales, angl. gut system, tubular s., alimentary canal, gastrointestinal tract,through-gut) – črevo s prijímacím (ústnym) a vyvrhovacím (análnym) otvorom je typickou tráviacou sústavou dvojstranne súmerných živočíchov. Bilaterálna symetria je charakteristická najmä pre prednú časť anatómie tráviacej rúry, druhotne je ale často porušená skladaním predlžujúceho sa čreva do priestorovo obmedzenej telovej dutiny, redukovaním jednej strany pôvodne párových častí systému a pod. Výhody tráviacej rúry sú nesporné: získaná potrava je posúvaná úzkym dlhým kanálom od prijímacieho po vylučovací otvor. To umožňuje potravu v pomerne malom objeme presúvať úsekmi rúry, ktoré sa môžu špecializovať.

Vzácne môže byť tráviaca rúra aj slepo zakončená. Endoparazitickým živočíchom môže tráviaca rúra druhotne chýbať úplne a príjem potravy zabezpečuje integument. Niektoré živočíchy majú tráviacu rúru rozvetvenú slepými výbežkami, čo výrazne zväčšuje objem tráviaceho systému a umožňuje príjem väčšieho množstva potravy (napr. pijavice).

Základnými časťami tráviacej sústavy (generalizvaný model) vyzerá nasledovne:

a/ samotná tráviaca rúra, tvorí ju: ústna dutina, hltan, pažerák, žalúdok, tenké a hrubé črevo, konečník alebo kloaka a análny otvor (resp. otvor kloaky);

b/ podporné orgány, ktoré pomáhajú potravu spracovať mechanicky (zachytením, usmrtením živej potravy, drvením, delením, miešaním, posúvaním potravy...): zuby (ozubené čeľuste resp. rôzne iné priústne orgány) a jazyk (stavovce) a orgány produkujúce vodu a iné chemikálie, ktoré potravu zvlhčujú a mechanicky štiepia: slinné žľazy; pečeň a podžalúdková žľaza stavocov a hepatopankreas niektorých bezstavovcov.

Stále – a tu zvlášť – majme na pamäti, že Bilateria sú tvorené dvoma sesterskými vývojovými vetvami – prvoústovcami a druhoústovcami. Nezávisle na sebe dospeli k mnohým podobnostiam (analógiám). Tie sú hojne používané aj v pojmosloví, ale nemusí ísť o „to isté". Poloha oproti základnej orientácii tela (embryo), pôvod v zárodočných vrstvách a prechodných orgánoch môžu byť úplne odlišné.

Tráviaca rúra vzniká fylogeneticky a, aj v individuálnom vývine (ontogeneticky) predĺžením vakovitého prvočreva pozdĺž hlavnej (predo-zadnej) osi (roviny) tela a otvorením druhého otvoru (ústia) smerom na povrch tela.

- **Protostomia** (doslova: tie, čo majú prvotné ústa, lat. proto-stoma): prvoústa gastruly (blastoporus) sú miestom, kde sa formuje ústny otvor; análny otvor vzniká druhotne na opačnom konci tela.
- **Deuterostomia** (tie, ktorým ústa vznikli druhotne): blastoporus sa mení na análny otvor a ústny otvor vzniká nanovo (telo má potom predo-zadnú orientáciu opačnú, hlava a ústa vzniknú na pôvodne aborálnom konci tela). Chordáty nemajú análny otvor

situovaný na konci tela, ale ústi na brušnej strane pri začiatku chvosta (pohybového konca tela, definuje sa aj ako postanálny chvost). Pri praktickom pozorovaní (meraní a pod.) poloha análneho otvoru vymedzuje hranicu medzi trupom a chvostom.

Tráviaca rúra vzniká z troch samostatných oddielov (úsekov), v smere od hlavy je to:

- **stomodeum** (predné črevo, príjímacia časť, z ektodermu)
- **mesenteron** (stredné črevo, z endodermu).
- **proctodeum** (zadné črevo, vyvrhovacia časť, z ektodermu).

Aj keď hranice medzi nimi nie sú zjavné, ďalší rozvoj a funkcia jednotlivých úsekov a z nich odvodených orgánov sú často výrazne odlišné. Úseky majú rôzny podiel na stavbe celkovej tráviacej rúry. Mesenteron je u prvoústovcov krátky, u druhoústovcov ale zaberá takmer celú rúru okrem krátkych koncových častí (ústnej dutiny a hltanu a análneho otvoru).

Časti tráviaceho systému môžu byť druhotne zjednodušené, výrazne napr. v prípade endoparazitických organizmov (pásomnice, ploskulice, hlístovce...), kde úplne zaniká.

Fylogenetický prehľad anatómie tráviacich rúr

- **Protostomia**
  - bezčrevovky (Acoela) – nemajú vyvinuté črevo, trávenie prebieha v tráviacom parenchýme telovej dutiny.
  - ploskulice („Turbellaria“) – majú vychlípený hltan a črevo; to môže byť jednoduché, rovné (vakočrevovky, veľkoústky), alebo rozvetvené na mnoho slepých výbežkov;
  - hlístovce (Nematoda) – hltan je svalnatý, cicavý, uzatvárateľný chlopňou, tráviaca rúra (črevo) rúrovitá, celkovo priechodná;
  - mäkkýše (Mollusca) – ústa – hltan – pažerák – žalúdok s párovou pečeňou (hepatopankreas) – črevo, ústiace do plášťovej dutiny; v ústach je radula (struháčik) – slúži na zoškrabovanie a mechanické spracovanie potravy (ulitníky, hlavonožce) a slinné žľazy; slepý výbežok čreva (typhlosolis) zväčšuje povrch čreva; hlavonožce môžu do koristi vpúšťať jed, potrava sa trávi v slepom čreve, kde ústia tráviace žľazy;
  - máloštetinavce (Oligochaeta) – priama priechodná tráviaca rúra: ústa – hltan – hrvoľ (napr. dážďoviek) – črevo so závesom (typhlosolis) – análny otvor; v hltane dážďoviek ústia žľazy neutralizujúce pôdne kyseliny; pijavice (Hirudinea) majú zásobný rozvetvený žalúdok (postupné trávenie), črevo má dva vreckovité prívesky so symbiotickými baktériami;
  - článkonožce (Arthropoda):
    - **hryzadlovce** (Mandibulata – teda hmyz, kôrovce, viacnôžky) majú 3 základné časti tráviacej sústavy:
      - **predná časť – predné črevo** (lat. stomodeum, angl. foregut) pozostáva z predústnej dutiny, ústnej dutiny (angl. buccal cavity), rozdelenej blanitým hypo- a epipharynxom na dve časti: cibarium a salivarium (slinovník); v salivariu sa potrava premieša so slinami. Nasleduje svalnatý hltan a pažerák vzadu rozšírený na zásobný hrvoľ (u medonosného hmyzu tu dochádza k premene nektáru na med);

- **stredná časť – stredné črevo** (lat. mesenteron, angl. midgut): puchorček (mechanické spracovanie potravy pomocou záhybov, zubov a líšt), stredné črevo (žalúdok) so slepými výbežkami (caeca) so symbiotickými mikroorganizmami, v stenách črevа sú podlhovasté epitelové bunky s vláskovitými výbežkami (rabdorium), potrava je od rabdoria oddelená peritrofickou blanou, cez ktorú prebieha osmóza;
- **zadné časť – zadné črevo** (lat. proctodeum, angl. hindgut) má 3 časti: tenké, hrubé črevo a konečník oddelený chlopničkou. Suma sumárum: na to, o aké drobné živočíchy zväčša ide, je tráviaca rúra pozoruhodne členitá a funkčne rôznorodá. A to si ešte predstavme neuveriteľné množstvo potravných stratégií sprevádzaných modifikáciami ústnych orgánov…

▪ **pavúky** a **parazitické roztoče** majú cicavé ústne orgány a žalúdok a rozkonárené zásobné črevo, prijímajú tekutú potravu, ktorú z koristi/hostiteľa vysávajú.

- **Deuterostomia**
  - **ostnatokožce** (Echinodermata): už vieme, že telo je druhotne radiálne súmerné (5-početné), ústny otvor majú orientovaný ventrálne a análny otvor je na chrbte. Cez dierkovanú tzv. cedidlovú doštičku (madreporit) na chrbte prijímajú vodu do kruhovej chodby okolo hltana a ambulakrálnej sústavy, ktorá – popri iných funkciách - pomocou drobných vysúvateľných panôžok zabezpečuje pohyb jedinca. Hviezdovky majú vakovitý žalúdok, ktorý je vychlípiteľný. Ježovce majú okolo ústneho otvoru tzv. Aristotelovu lampu – žuvací orgán so zubami uloženými do tvaru prevrátenej pyramídy, ktorý slúži na zoškrabovanie rias a drvenie živočíšnej koristi (durofágia). Holotúrie – sympatické a prazvláštne ostnatokožce – majú zväčša mäkké telo, ktoré je predĺžené a leží na boku. Pohyb zabezpečujú ambulakrálne panôžky, ktoré sa sústreďujú aj okolo ústneho otvoru ako veniec; prehĺtajú usadeninu na dne mora a pomocou črevného mikrobiómu (symbiotických mikroorganizmov v creve) získavajú živiny z nestrávených zvyškov tiel organizmov. Okolo pažeráka majú vápenaté doštičky. Črevo ústi do kloaky, ktorá slúži aj na dýchanie;
  - **chordáty** (Chordata)
    - **plášťovce** (Tunicata) – majú veľký hltanovožiabrový vak (zaberá takmer celý objem tela), perforovaný (prederavený) žiabrovými štrbinami (angl. gill slits). Voda s potravou do vaku vniká cez apikálne () umiestnený ústny otvor (angl. oral siphon) orientovaný nahor. Pred vstupom do vaku je ešte voda filtrovaná prstovitými výbežkami (angl. velar tentacles). Vo vaku sa okysličuje krv (cievy sú v stenách vaku) a zachytáva sa potrava. Voda cez otvory (stigmy) vo vaku preteká do tzv. peribranchiálneho priestoru a subapikálne ústiacim kloakálnym sifónom (ang. atrial siphon) z tela vychádza von. Potrava sa posúva prostredníctvo tzv. endostylu odchytáva z vody a po stenách tráviacej rúry saposúvado žalúdka a creva, po spracovaní jej zvyšky ústia do peribranchiálneho priestoru (átria kloaky) (rovnako aj produkty gonád).

- **kopijovce** (Cephalochordata) – za ústnym otvorom s vencom brv nasleduje veľký hltan perforovaný žiabrovými štrbinami, okolo hltanu sa vytvára kožný záhyb a vzniká peribranchiálny (okoložiabrový) priestor. Prefiltrovaná voda odchádza z tela otvorom (atrium), ktorý je umiestnený pred anusom, potrava pokračuje do pažeráka a čreva, ktoré má v prednej časti slepý, tzv. pečeňový vak, análny otvor je umiestnený asymetricky na ľavej strane plutvového lemu.
- **stavovce (Vertebrata)**:
  - **ústny otvor** (lat. stoma, angl. mouth) má charakter štrbiny ohraničenej pevným, ozubeným prísavným terčom či vencom brv alebo kožnými záhybmi (Cyclostomata), ale väčšina recentných stavovcov má ústny otvor lemovaný uzatvárateľnými čeľusťami (Gnathostoma), ktoré môžu pokrývať zuby alebo sú potiahnuté rohovinou vytvárajúcou ostrú hranu. Čeľuste sú často obalené mäkkými pyskami;
  - **ústna dutina** (lat. cavitas oris, angl. buccal cavity) – začína ústnou predsieňou (priestor medzi perami a zubami) a pokračuje vlastnou dutinou. Tá je ohraničená lícami, tvrdým a mäkkým podnebím, sú tu zuby a jazyk. Ústna dutina má mnohoraké funkcie: okrem príjmu, mechanického spracovania, oddelenia škodlivých častí prítomných v potrave, miešania so slinami je to senzorická funkcia a stimulovanie ďalších fáz trávenia. Okrem toho má význam pri komunikácii (tvorba zvukov, mimika), dýchaní, obrane organizmu, prenášaní a ochrane mláďat a pod. Výrazne zväčšená ústna dutina niektorých rýb slúži ako priestor na inkubáciu ikier a mladých rybiek. Je tu vytvorený dôležitý mikrobióm (priestor obývaný mikroorganizmami, ktoré majú význam prei obrane organizmu voči patogénom a pri trávení potravy);
  - **jazyk** (lat. lingua, angl. tongue) – svalnatý útvar, premiešava potravu so slinami, nesie aj chuťové bunky, môže byť rôzne adaptovaný na chytanie koristi (dlhý, lepkavý, vystreľovací, rúrkovitý, na konci s pevným hrotom, prirastený spredu a vyklápateľný, pokrytý lamelami na filtrovanie vody...); ryby svalnatý a senzorický ho nemajú, namiesto neho je málopohyblivá kosť (lat. glossohyale), ktorá môže niesť zúbky; obojživelníky majú jazyk prirastený po celej dĺžke alebo len vpredu; u plazov je rozdvojený a súvisí so zmyslovým Jacobsonovým orgánom;
  - **hltan** (lat.aj angl. pharynx) - u rýb vyliačením na chrbtovej strane hltana vzniká hydrostatický orgán – plynový mechúr (lat. vesica natatoria, angl. swimbladder, airbladder), u časti rýb zostáva spojený s tráviacou rúrou pomocou kanálika (lat. ductus pneumaticus) alebo spojenie zaniká; u suchozemských stavovcov vyliačením ventrálnej strany hltana vznikajú pľúca;
  - **pažerák** (lat. aj angl. oesophagus, angl. gullet) – pružné, svalnaté steny má u živočíchov, ktoré prehĺtajú potravu vcelku; dolná časť môže byť rozšírená na hrvoľ (ukladanie potravy, zmäkčovanie,

potrava pre mláďatá, „materská kašička“ – odlupujúce sa steny hrvoľa a sekréty vyvrhované mláďatám (niektoré kŕmivé vtáky));

- **žalúdok** (lat. ventriculus, angl. stomach) – tzv. nižšie stavovce (Anamnia) ho majú vakovitý, u vtákov má najmenej dva oddiely: žľaznatý (proventriculus) a svalnatý (ventriculus, gaster); svalnatý žalúdok je chránený zrohovatelým povlakom a obsahuje gastrolity (=kamienky, slúžia na drvenie potravy); žalúdok cicavcov je oblúkovite prehnutý a uložený naprieč tela, pomocou kyseliny chlorovodíkovej a tráviacich enzýmov sa tu začína tráviť potrava; morfologické časti žalúdka: žalúdkový vchod (cardia), klenba (fundus), vrátnik (pylorus). Prežúvavce (Ruminantia, podrad párnokopytníkov, Artiodactyla) majú 4-dielny žalúdok, čo je vlastne výkonná fermentačná sústava, ktorou „útočia” na celulózu a iné ťažko tráviteľné zložky rastlinnej potravy. Potrava je presúvaná z ústnej dutiny cez hltan do žalúdka a tu najprv do bachora (rumen), následne do druhej časti, čepca (reticulum). Odtiaľ sa vracia do ústnej dutiny (prežúvanie, ruminácia) a následne do 3. a 4. časti žalúdka: kniha (omasum) a 4. slez (abomasum). Až potom putuje cez tenké a hrubé črevo do konečníka. Prvé dva oddiely žalúdka sa masívne rozvíjajú až s prechodom mladého prežúvavca z mliečnej výživy na príjem pevnej potravy;
- **črevo** (lat. intestinum, angl. intestine) – medzi žalúdkom a análnym otvorom; ryby majú črevo nerozlíšené, povrch zväčšujú slepé, tzv. pylorické výbežky; drsnokožce, ryby a obojživelníky majú črevo nerozlíšené, vytvára klky; drsnokožce majú vstrebávaciu plochu zväčšenú prítomnosťou špirálnej riasy (lat. typhlosolis); plazy, vtáky cicavce majú črevo diferencovaný na:
    i. **tenké črevo** (lat. intestinum tenue, angl. small intestine) má vnútorný povrch zväčšený klkmi, prebieha tu vlastné trávenie a vstrebávanie potravy; úseky tenkého čreva cicavcov:
        - **dvanástnik** (lat. duodenum) – ústi sem žlčovod, privádza žlč zo žlčníka (žlč je produktom pečene, niektoré Anamnia žlčník nemajú) a podžalúdková žľaza (pankreas);
        - **lačník** (lat. jejunum) – predstavuje klkovite poprehýbaný úsek, uložený je v ľavej časti brucha;
        - **bedrovník** (lat. ileum) – podobne klkovite tvarovaný úsek, v pravej časti brucha;
    ii. **slepé črevo** (lat. caecum) – je úsek čreva v mieste napojenia hrubého čreva na tenké črevo, u plazov má charakter rudimentárneho zvyšku (lat. caecum), u vtákov sú tu slepé výbežky (lat. caeca), u civcavcov je to rozšírená vakovitá časť hrubého čreva, vlastné slepé črevo (lat. intestinum caecum) s červovitým výbežkom (lat.appendix);
    iii. **hrubé črevo** (lat. intestinum crassum, colon, angl. large intestine) sa podieľa na hromadení zvyškov potravy, príjme vody a vstrebávaní vitamínov, obalené je pobrušnicou;

iv. **konečník** (lat. rectum) – posledný úsek hrubého čreva s vyústením do kloaky (spoločnej „stoky“), v prípade lúčoplutvých rýb a živorodých cicavcov (a lúčoplutvých rýb) má konečník samostatný vývod – **análny otvor** (lat. anus);

- **kloaka** (lat. cloaca) – spoločný vývod tráviacej, vylučovacej a pohlavej sústavy, majú ho dvojdyšníky, obojživelníky, plazy a vajcorodé cicavce (pojem kloaka sa analogicky používa aj pri niektorých bezstavovcoch napr. vírnikoch).

Endostyl chordátov

Predný (ektodermálny) koniec tráviacej rúry je pri chordátoch špecifický: rúra v oblasti hltana sa rozširuje, nápadne zmohutnie (pri pláštovcoch zaberá veľkú časť vnútra tela) a po bokoch sa otvárajú otvory alebo zvislé štrbiny. Vzniká tzv. hltanový kôš, ktorý je postupne spevný opornou sústavou, chrupkami a kosťami tzv. hltaných oblúkov (angl. pharyngeal arches). Bunky na vnútornom povrchu hltana produkujú slizový sekrét, ktorý steká po stenách do brázdy (tzv. hypobranchiálna brázda) na dno, kde zliepa čiastočky potravy, ktoré bunky riasinkového epitelu posúvajú ako pás ďalej do čreva (žalúdka). Tento jedinečný spôsob filtrovania vody za účelom získania potravy sa pri stavovcoch uplatní len počas larválneho vývinu (aj pri obojživelníkoch), dospelé jedince ale prechádzajú na získavanie rôznorodej potravy. Perforovaný (prederavený) lepivý hltan s funkčne upraveným interiérom dostal pomenovanie **endostyl** (angl. endostyle) alebo aj **hypobranchiálna ryha** (brázda) t.j. pozdĺžny zárez v spodnej strane hltanu. V tráviacej rúre primárne vodných stavovcov sa deravý hltan mení na systém žiaber, prepážky medzi otvormi spevnejú (podopreté systémom žiabrových oblúkov). Filtračný aparát sa mení na dýchací orgán, niekedy znova i na pomocný filtračný orgán (planktónožravé ryby), časť oporného systému žiaber poskytne materiál na vytvorenie čeľustí a ďalších kostí a chrupiek lebky a oblasti hrdla. Mezoderm žiabrového koša sa vo fyligenéze uplatní ako základ niektorých svalov v tejto oblasti tela. Sekretorické bunky, produkujúce sliz, sa zachovajú ako súčasť endokrinnej sústavy (štítna žľaza). Endostyl je pôvodná a charakteristická štruktúra chordátov podobne ako chorda.

Črevný ekosystém, trávenie u parazitov a lariev

Trávenie mnohých živočíchov uľahčujú mikroorganizmy kolonizujúce črevný trakt; u bezstavovcov bývajú sústredené v špecifickom útvare – mycetóme, ktorý sa nachádza v tukovom telese (napr. u hmyzu), sú nevyhnutnou podmienkou napr. trávenia celulózy; s potrebou ich neustálej rekultivácie súvisí napr. častá koprofágia (požieranie trusu bohato kolonizovaného mikrobiotou). Potreba kultivácie mikroorganizmov sa premieta aj do stavby tráviacej sústavy.

Ešte treba spomenúť, že **parazitické organizmy** majú tráviacu sústavu modifkovanú, najmä pri endoparazitoch môže dôjsť k redukcii až po úplný zánik a príjem potravy povrchom tela, nenájdeme u nich tráviaci systém, ktorý by zodpovedal stavbe, ktorá je typická pre príbuzné, voľne žijúce živočíchy.

A tiež platí, že potravné spektrum, intenzita a spôsob získavania potravy sa počas vývinu jedinca zvyčajne mení. Najmä **larválne štádiá** sa živia inou potravou, ako dospelce, v takom prípade majú inú stavbu ústnych orgánov a časti tráviacej sústavy; v niektorých prípadoch dospelce už potravu neprijímajú, pri metamorfóze dochádza k úplnej redukcii tráviacej sústavy (napr. Ephemeroptera – podenky, niektoré mihule).

Stavba ústnych orgánov stavovcov

Vo fylogenéze stavovcov rozlišujeme dva vývojové stupne, oba zastúpené aj v recentnej (dnes žijúcej) faune:

Agnatha (bezčeľustnatce). Pôvodne bohatá skupina morských stavovcov rôznej veľkosti, s rybovitým (žralokovitým) či hadovitým telom, ústna dutina je bez čeľustí, v podobe okrúhleho otvoru so spevneným okrajom alebo štrbiny medzi nepohyblivými záhybmi kože, telo často z veľkej časti pokryté pancierom. Dnes sú zastúpené dvomi na druhy chudobnými skupinami: a/ kruhoústovcami (Cyclostomata) s nahým úhorovitým telo, ktoré majú v dospelosti okolo úst kruhový prísavný disk s rohovinovitými zúbkami. Nimi rozrušia kožu a svalové tkanivo rýb, na ktorých parazitujú; larvy filtrujú detrit z vody resp. sedimentu. Dospelé formy niektorých druhov majú zaoblené zúbky a neprijímajú potravu (počas metamorfózy dochádza u nich k redukcii tráviacej rúry). Larválny vývin je pomerne dlhý, viacročný. Sú prevažne sladkovodné alebo anadrómne = tiahnu z mora do riek klásť ikry. b/ slizovky (Myxini), morské, s podobným vzhľadom, bez terča okolo úst, so zvláštnymi vysúvacími ozubenými stenami ústnej dutiny, ktorými driapu svalovinu z uhynutých rýb, často i z tých, ktoré sú zaživa uväznené v rybárskych sieťach. Pokožka, bohatá na žľazy, vylučuje veľa slizu.

Gnathostomata (čeľustnatce). Ústny otvor je lemovaný čeľusťami; v nich sú často zuby (dentes) alebo sú potiahnuté tvrdou rohovitou látkou (korytnačky, vtáky). Čeľuste vznikli pri redukcii a prestavbe prednej časti žiabrových oblúkov (angl. branchial arch, gill arch). Predstavujú výraznú morfologickú adaptáciu na príjem pevnej, makroskopickej potravy. Pôvodný príjem potravy filtrovaním planktónu a detritu z vody vo fylogenéze ustupuje do úzadia, endostyl a žiabre postupne uvoľňujú miesto mohutnej svalovine obsluhujúcej čeľuste. Dôležitou štruktúrou sú zuby. Základ zubov vzniká v podobe papily v zamši, má charakter kosti (dentín) s cievami a nervovými zakončeniami. Obal zuba (sklovina, enamel) je produkovaný ektodermom ústnej dutiny. Priehľadná či sfarbená sklovina, výrazne mineralizované tkanivo (až 95% masy tvorený apatitom, teda fosforečnanmi), je najtvrdšie tkanivo a materiál produkovaný stavovcami (snáď i v celej živočíšnej ríši), dosahuje v stupnici tvrdosti stupeň 5 (vápenec a teda i kosti majú tvrdosť len 3).

Chrup stavovcov

Chrup (súbor zubov, ozubenie, dentícia, angl. **dentition**, set of teeth z lat. dentitio) je súbor zubov stavovcov. Zuby predstavujú drobné, mimoriadne pevné a odolné a mimoriadne zaujímavé štruktúry. Prečo? Dôvodov je mnoho, tie dôležité si tu môžeme zhrnúť: keď študujeme fylogenézu, evolučnú históriu stavovcov, vrátane človeka, nezaobídeme sa bez fosílnych dokladov. Aj tie zdanlivo odolné štruktúry, ako napr. srsť, perie, kosť po uhynutí živočícha – niekedy už počas starnutia – sa veľmi rýchlo rozložia a nezanechajú fosilizovanú podobu. Na ich rozklade a degradácii sa podieľajú iné organizmy, ktoré hľadajú zdroj potravy i abiotické faktory (dážď, mráz, mechanický nápor prostredia, chemizmus prostredia a pod.). Fosílne zvyšky sa preto zachovajú len veľmi vzácne a aj to len dočasu, poskytujú často nekompletné, náhodné poznatky – len úlomky do zložitej mozaiky. Zuby ale predstavujú výnimku – sú mimoriadne odolné a navyše veľmi úzko súvisia s fylogenézou i životnou stratégiou stavovcov. Zo zubov dokážeme dosť presne zrekonštruovať nie len stavbu tvárovej časti stavovca, ale získame často takmer kompletný obraz o tom, ako vyzeral, aký bol veľký, čím sa živil. Chrup sa opotrebuváva a regeneruje (obmieňa) počas života, vieme z neho stanoviť vek organizmu i pohlavie, zdravotný stav a pod.

Zuby majú podobnú stavbu ako plakoidné šupiny, s veľkou pravdepodobnosťou ich pôvod súvisí s týmto typom šupín. Predpokladá sa, že plakoidné šupiny sa vyformovali skôr, ako jemnejšia forma ektoskeletu či obranných štruktúr v integumente prvohorných morských

stavovcov a šupiny v ústnej dutine sa modifikovali na funkcie spojené s príjmom potravy. Otázka priority šupín či zubov je otvorená, zistilo sa napr. že vyhynuté bezčeľustné stavovce – tzv. konodonty (Conodonta) mali komplikovaný zubný aparát, hoci inak v tele neboli žiadne pevné tkanivá či deriváty. Známe sú z prvo- a druhohorných sedimentov.

Zuby sú produktom integumentu – výstelky prednej časti tráviacej rúry. Majú kompozitovú stavbu, podieľa sa na ich stavbe ektoderm aj mezoderm. Ektoderm produkuje veľmi tvrdé a odolné tkanivo – **sklovinu** (angl. enamel), ktorá obaľuje koncovú časť zuba (korunku, angl. crown) a chráni zub pred mechanickým opotrebovaní a účinkami agresívnych chemikálií. Pod ním je mezodermálna **zubovina** (angl. dentin) a riedke mezodermáne tkanivo **zubná dreň** (angl. pulp, pulp dentis). Bazálna časť zuba sa označuje ako **koreň**, často má zub viac koreňov. Ním je zub zakotvený v opornom tkanive (chrupka alebo kosť). Kanálikmi v koreňoch zasahujú do zubnej drene cievy, ktoré zub vyživujú a nervy, vďaka ktorým je zub citlivý na tlak a zmeny teploty. Stavebný materiál dodáva vrstva epitelu v zubnom lôžku, ozubnica (peridontium). Koreňová časť zuba býva obalená tzv. cementovou vrstvou. Niektoré typy zubov nemajú korene, napr. permanentne rastúce rezáky (hryzáky) hlodavcov a zajacotvarých.

Zuby sa môžu vymieňať viackrát za život, vtedy má chrup vysokú regeneračnú schopnosť a označujeme ho ako **polyfyodontný**. Je typický pre evolučne nižšie stavovce, ale takýto charakter majú aj žuvacie zuby chobotnáčov (nahrádzajú sa 6× počas života). Ak je výmena len jedna a mliečny chrup sa vymieňa za trvalý, jedná sa o **difyodontný chrup**, s čím sa stretávame u väčšiny placentálnych cicavcov. Výmena prebieha postupne, od rezákov (hryzákov) smerom k stoličkám, niekedy sa uzavrie až po rokoch. Chrup mláďat sa zvyčajne tvarom, veľkosťou i počtom zubov líši od chrupu dospelých jedincov, často sú rozdiely aj medzi pohlaviami. Chrup, ktorý sa neobmieňa, je **monofyodontný**. Pre cicavce je charakteristický difyodontný chrup, ale nie je to celkom uniformné. Niektoré cicavce majú len jednu generáciu zubov (zubaté veľryby), niektoré vymieňajú len jednu stoličku (vačkovce) a aj v chrupe človeka majú stoličky len jednu generáciu (sú len v trvalom chrupe).

V litertaúre nájdeme nejednoznačné informácie o stavbe milečneho chrupu človeka. Chrup dieťaťa má 20 zubov. Alternujú dva názory, ktoré definujú zubný vzorec 2-1-0-2/2-1-0-2 resp. 2-1-2-0/2-1-2-0. Fylogeneticky korektný je druhý názor. Zuby v praemaxile (os incisivum) sú incisivi, prvé zuby v maxile sú canini a za nimi nasledujú tzv. dentes postcanini, teda praemolares a molares. Praemolares (črenové zuby, predstoličky) sú tie zuby za očnými zubami, ktoré majú predchodcu v mliečnom chrupe a stoličky (molares) sa objavujú až v trvalom chrupe. Predponu prae- (pred-) možno chápať teda aj chronologicky, označujú tie zuby, ktoré vyrastajú skôr. Trvalý chrup človeka má vzorec 2-1-2-3/2-1-2-3 (=32 zubov). (Gaisler, Zima 2018). Aj za tento postreh ďakujem jednému z recenzentov (VK).

Ak zuby nie sú výrazne tvarovo a funkčne rozlíšené, jedná sa o **chrup homodontný** (izodontný, nediferencovaný). Zuby sú tu zvyčajne jednovrcholové, kuželovité (haplodontné). Je to archaický znak, typický pre Anamnia a väčšinu plazov. Poznáme prípady sekundárneho zjednodušenia chrupu v dôsledku adaptácie na monotónnu potravu (napr. chrup leňochodov, delfínov je takmer homodontný, hoci ich predkovia mali chrup rozlíšený), prípadne sú čeľuste úplne bez zubov, ak stratili význam (mravačiare). Chrup tvarovo i funkčne rozlíšený označujeme za **heterodontný** (rozlíšený). Je to chrup odvodený, sprevádzajúci komplexný rozvoj tvárovej časti lebky, umožňujúci príjem rôznej potravy a rôznymi spôsobmi. Zuby najmä v zadnej časti čeľuste majú členitý povrch a viacero vrcholov (plexodontné zuby). Je typický pre cicavce, ale náznaky špecializácie niektorých zubov nájdeme aj v prípade lúčoplutvých rýb (napr. zubáč) či plazov s. l. (napr. krokodíly alebo jedovaté hady).

Chrup cicavcov prináša dôležité diagnostické znaky, ktoré umožňujú determinovať druh, pohlavie, vek jedinca. Medzi druhmi a vyššími taxónmi sú rozdiely v počte zubov a ich tvare.

Kompletný (**úplný chrup**) majú dospelé jedince, druhotne ale môže byť výrazne modifikovaný, niektoré zuby či skupiny zubov môžu chýbať (**neúplný chrup**) alebo, naopak, môže dôjsť k sekundárnemu zmnoženiu zubov (napr. delfíny). Úplný a tvarovo diferencovaný chrup majú hmyzožravce (považuje sa modelový, pôvodný stav chrupu cicavcov), mäsožravce či primáty. Ak chýba niektorý zub alebo typ zuba, medzera sa nazýva **diastema**.

Chrup sa dá vyjadriť numericky a predstavuje dôležitý kvantitatívny znak, ktorý sa využíva pri určovaní cicavcov. V **zubnom vzorci** (angl. dental formula) sú vyjadrené počty zubov odpredu dozadu na jednej polovici čeľuste: hryzáky (rezáky, angl. incisors, cutting teeth) – dentes incisivi (i), očné zuby (angl. canines) – dentes canini (c), črenové zuby (predstoličky, angl. premolars, bicuspid teeth) – dentes premolares a stoličky (molars) – dentes molares. V čitateli sú uvedené zuby v hornom rade (polovice čeľuste) a v menovateli zuby v dolnom rade (polovici čeľuste). Chrup nedospelých jedincov (dočasný, mliečny chrup, lat. dentes decidui, deciduous teeth) obsahuje zvyčajne menej zubov ako chrup trvalý (lat. dentes permanentes, permament teeth), zuby mláďat sú menšie a menej diferencované.

Ak je chrup asymetrický, môžeme to vyjadriť číselne (pri horno-dolnej asymetrii to vidno už v základnom vzorci, pri pravo-ľavej aymetrii v počte zubov treba rozpísať do vzorca celý chrup), prípadne vzorec doplniť slovným opisom. Asymetrie vo veľkosti zubov sú pomerne bežné a podobne ako iné fluktuujúce asymetrie môže byť študovaná ich kazuistika, často spojená s mierou stresujúcich faktorov prostredia, genetickým pozadím a pod.. Nerovnaký počet zubov v pravej a ľavej časti chrupu sa vyskytuje ako pomerne vzácna abnormalita, pravideľne sa vyskytuje napr. v chrupe drobných severoamerických kaprovitých rybiek rodu *Chrosomus*. Pomer rybiek s atypickou a asymetrickou stavbou chrupu k normálnym jedincom je pomerne stabilný, ale výrazne narastá napr. pri medzidruhovom krížení (v prípade lúčoplutvých rýb pomerne bežnom). V prípade veľryby narvala (*Monodon monoceros*, doslova jednozubec jednorohý) majú samce nepárový, dopredu vybiehajúci skrutkovitý kel, ktorý vznikol premenou ľavého horného očného zuba – vzácne majú kly dva, kel dosahuje dĺžku až 3 m).

Ani zuby cicavcov druhotne nemusia byť tvarovo rozlíšené, zubný vzorec potom predstavuje zlomok, s počtom zubov (polovicou) v hornej a dolnej čeľusti, napr. chrup pásavca je 8/8. V chrupe nájdeme mnoho ďalších zvláštností, napr. pigment a permanentný rast hlodavých rezákov hlodavcov a zajacov. Očné zuby (napr. mrožov, prasiat, damanov), alebo rezáky (chobotnáče) môžu byť premenené na kly (angl. tusk). Kly rôznych cicavcov rastú po celý život, prezrádzajú teda vek, veľkosť a postavenie jedinca v hierarchii spoločenstva. Samice majú kly menšie alebo im kly chýbajú.

Pôvod zubov vysvetľujú 2 alternatívne teórie:

- zuby vznikli premenou ekto-mezodermálnych kostených doštičiek (šupín) na okraji čeľustí; z dnes žijúcich živočíchov si to možno najľahšie demonštrovať u drsnokožcov, kde plakoidné šupiny dosahujú až po kraj čeľustí a tvarovo aj stavbou sú zhodné; zuby by teda mohli predstavovať zväčšené a funkčne upravené plakoidné šupiny drsnokožcov;
- zuby vznikli skôr ako šupiny, v podobe predústnych kostených lamiel alebo hrebienkov buď ešte ešte pred vznikom čeľustí (takýto výklad ponúkajú zúbkovité štruktúry nájdené na fosílnych skeletoch konodontov, Conodonta) alebo v evolúci raných čeľustnatcov (opancierované dravé plakodermy, Placodermi), kedy bol integument ešte nahý (bez šupín) alebo chránený viacdielnym pancierom z acelulárnej kosti.

Niektoré stavovce majú aj tzv. **nepravé zuby** (angl. horny teeth, horny ridges, palatine teeth), čo sú zúbkovité výrastky z rohoviny, majú teda odlišný pôvod a stavbu ako zuby. Sú to deriváty pokožky, resp. ektodermálnej sliznice ústnej dutiny. Môžu byť v ústach uložené pohyblivo.

Nepravé zuby (angl. horny teeth) nájdeme na prísavných terčoch dospelých štádií **kruhoústovcov – mihulí** (ostré zúbky prezrádzajú, že daný druh kruhoústovca sa vyživuje aj v dospelosti a to ektoparaziticky i nekrofágne, narušením epitelu iného vodného stavovca; u nás je takým druhom napr. *Eudontomyzon danfordi* – mihuľa karpatská; tupé zúbky sprevádzajú dospelé štádium druhu, ktorý nedokáže v dospelosti prijímať potravu, napr. *Lampetra planeri* – mihuľa potočná). Nepravé zúbky (angl. horny ridges) sú tiež **súčasťou ústneho disku žubrienok** – lariev obojživelníkov. V prípade mihúľ i žubrienok nepravé zúbky

prezrádzajú ich potravnú ekológiu a ich špecifický tvar, počet a rozmiestnenie predstavujú významné znaky pri určovaní druhov. Iná skupina bezčeľustnatých stavovcov (Agnatha), morské **slizovky** (Myxini) sa živia dravo i nekrofágne, pri napadnutí koristi pasovitým pohybom vysúvajú 2+2 rady ostrých zúbkov (angl. palatine teeth) umiestnených v podnebí na chrupkovej doštičke po oboch stranách ústneho otvoru. Bizarné, mohutné, husto vyrastajúce, ostré nepravé zuby (tŕne či papily) vyrastajú na podnebí a v hltane najväčšej morskej korytnačky, **kožnatky veľkej** (*Dermochelys coriacea*). Pri prehĺtaní medúz bránia ich vykĺznutiu. Rohovinový vonkajší zúbok nazývaný vaječný zub (angl. egg tooth) majú **embryá plazov** (vrátane **vtákov**); umožňuje im prebiť škrupinu vajca pri liahnutí.

Fylogenetický prehľad hlavných znakov chrupu stavovcov

- **drsnokožce** a „**ryby**" (= primárne vodné čeľustnaté stavovce s kostenou kostrou): majú kužeľovité zuby (ihlanovité až ihlicovité) často vo veľkom počte a mnohých radoch – v čeľustiach, na čeriesle, podnebných kostiach, vonkajších krídlových kostiach, jazylkových kostiach a na kostiach žiabrových oblúkov; kostené alebo chrupkové žiabrové paličky (angl. gill raker) môžu nahrádzať jednoduchú funkciu zubov v hltane: zachytávajú ulovenú korisť a zároveň chránia jemný epitel dýchací žiaber, ku ktorým prúdi prehltnutá voda. Zaujímavé sú tzv. pažerákové zuby (angl. pharyngeal teeth), t.j. zubovité výrastky (zuby?) na poslednom (5.) žiabrovom oblúku kaprotvarých rýb (ktoré sú inak bezzubé) a niektorých zástupcov iných exotických radov rýb. Tento oblúk už nenesie dýchacie orgány; je to pár spevnených kosákovitých kostí, ktorý na vnútornej strane nesie 1–3 rady zúbkov. Ich počet, veľkosť a tvar sú dôležitými informáciami o druhu, veku, nepriamo i veľkosti ryby.

- **obojživelníky**: zuby vyrastajú na podnebí a čeľustiach; sú tenké, kužeľovité, ohnuté dozadu; slúžia len na prichytenie koristi pri prehĺtaní.

- **plazy** (v širokom ponímaní): zuby na čeľustiach alebo podnebí, okrem korytnačiek (majú zobákovité, ostré čeľuste pokryté rohovinou); výmena zubov je polyfyodontná (staršia) aj difyodontná (podobne ako u cicavcov). Podľa nasadania na čeľusť rozlišujeme zuby plazov takto:
    - pleurodontné: nasadajú na vnútornú stranu čeľustí (jašterice)
    - akrodontné: nasadajú na hrebeň čelustí (chameleóny)
    - tekodontné (alveolárne) – nachádzajú sa v dutinkách čeľuste (krokodíly)

Jedový aparát hadov využíva predĺžené zuby (angl. fangs) umiestnené v zadnej časti chrupu (opistognátny) alebo vpredu (proteroglyfný, solenoglyfný chrup); jedové zuby hadov sú vybavené dutinkou alebo brázdičkou a jedovou žľazou (jedové zuby sú umiestnené vpredu, čo má výhodu pri love väčšej a obratnej koristi). Jedové žľazy majú v ústnej dutine aj niektoré jaštery. Ak jedový aparát chýba, chrup sa označuje ako aglyfný.

- **vtáky** a **korytnačky** sú sekundárne bezzubé (edentulizmus) a majú predĺžené, ostro zakončené čeľuste (zobák, angl. bill, beak), ktoré pokrýva rohovina(rhamphoteca = rhinotheca na hornej čeľusti + gnathoteca na dolnej čeľusti), ktorá vytvára ostrý, nožnicovitý okraj (tzv. tomium) a koncový tŕň. Tomium môže byť rozčlenené na „zúbky", resp hrebienky na vnútornej strane zobáka, tie slúžia na získavanie potravy z vody jej cedením (rad „zúbkozobce", dnes husotvaré, Anseriformes). Ešte unikátnejšie husté lamely (= zoradené kostené doštičky) na vnútornej strane čeľustí majú plameniaky (rad Phoenicopteriformes), slúžia na filtrovanie potravy z vody bohatej na planktón.

Čeľuste vtákov často vybiehajú do pozdĺžneho vonkajšieho hrebeňa (culmys na hornej čeľusti, gonys na spodnej).

- **cicavce**: majú tekodontné zuby (nasadené v alveolách), funkčne a anatomicky rozlíšené do 4 skupín: 1. hryzáky, rezáky (**i**ncisivi), očné zuby (**c**anini), črenové zuby (**p**raemolares) a stoličky (**m**olares). Takýto chrup nazývame diferencovaný (heterodontný). Zastúpenie zubov môžeme vyjadriť zubným vzorcom, ktorý sa zvyčajne stanovuje pre (ľavú či pravú) polovicu chrupu. V zlomku sú počty zubov jednotlivých skupín v prirodzenom poradí odpredu dozadu (i-c-p-m), v čitateli je počet jednotlivých zubov v polovici hornej čeľuste, v menovateli sú zuby v polovici dolnej čeľuste. Celkový počet zubov je potom dvojnásobok hodnoty zaznamenanej v zubnom vzorci (teda súčet horného a dolného chrupu). Napr. pes má vzorec 3-1-4-2/3-1-4-3 = 21; počet zubov spolu bude 21.2 = 42.

Počas života sa chrup cicavcov zvyčajne len raz obmieňa, je to tzv. difyodontný chrup (dve generácie zubov; monofyodontný chrup sa neobmieňa, polyfyodontný sa obmieňa viackrát za život). Najprv je tzv. mliečny chrup (lat. dentes decidui, angl. deciduous teeth, primary dentition, baby teeth, temporary teeth, milk teeth), zuby sú slabšie a zvyčajne v menšom počte; počas vývinu je postupne nahradený trvalým chrupom (lat. dentes permanentes, angl. secondary dentition). Psovité šelmy majú okrem očných zubov v oboch čeľustiach nápadný trhák (dens sectorius, sectorial tooth) – jedná sa o zväčšený, ostrý posledný horný črenový zub a oproti nemu stojacu prvú dolnú stoličku, nimi porcujú svoju korisť.

Rýchle odkazy

http://jysire.free.fr/PDF/PDF%201996-2000/1998ReviewSkeletalEJOS.pdf
http://www.adaptt.org/Mills%20The%20Comparative%20Anatomy%20of%20Eating1.pdf
https://en.wikipedia.org/wiki (heslá Beak, Dentition, Filter feeder, Lancelet, Leatherback sea turtle, Pharyngeal arch, Tentacle, Tooth, Tunicata)
https://www.britannica.com/science/invertebrate-digestive-system-anatomy (prehľad trávenia bezstavovcov)
https://www.fraser-lab.net/uploads/2/2/1/9/22192810/fraser_smith_oro.pdf
http://www.savci.upol.cz/teorie/zubni_vzorce.htm

Morfológia dýchania

Takýto nadpis treba hneď vysvetliť, samotné dýchanie je proces a nie štruktúra. V tejto kapitole sa zameriame na stavbu štruktúr tela (orgánov), ktoré zabezpečujú najmä výmenu dýchacích plynov medzi organizmom a prostredím (ventilácia).

Čo je dýchanie? Aktívny proces výmeny plynov medzi prostredím a organizmom, transport kyslíka, prípadne aj vytváranie krátkodobých zásob kyslíka v tele (napr. pri ponáraní suchozemských živočíchov pod hladinu vody alebo pri lietaní) a zbavovanie tela oxidu uhličitého. Zabezpečujú to bunky, tkanivá a orgány nešpecializované (napr. integument a časti tráviacej rúry) alebo špecializované (dýchací epitel, dýchacie orgány, sústava dýchacích orgánov, angl. respriratory system) na dýchanie. Prídavnou funkciou (niekedy aj evolučne pôvodnou) dýchacích orgánov je spolupráca pri príjme potravy (napr. filtrovanie planktónu žiabrami rýb) alebo aj vylučovanie (napr. prebytočnej vody, solí). Dýchací epitel u suchozemských živočíchov musí byť stale vlhký, je náchylný na rýchle poškodenie vysychaním a pre organizmus niekedy predstavuje miesto nežiadúceho odparu vodnej pary a straty vody. Epitel stráca funkčnosť aj pri zanesení nečistotami (prach) a je náchylný na infekcie patogénnymi mikroorganizmami. Preto existujú rôzne stratégie ochrany: uzatváranie vstupov do dýchacieho orgánu v nepriaznivých podmienkach, filtrovanie vzduchu a vody na vstupe do dýchacej sústavy, pohyb brv epitelu a tvorba hlienovytých sekrétov na zbavovanie sa patogénov a produkcia antibakteriálnych a toxických látok…).

Transport kyslíka k bunkám v tele sa môže realizovať dvoma spôsobmi*:

a/ nepriamo – prostredníctvom obehovej sústavy a krvi, resp. telovej tekutiny.

●○ *celý povrch tela*

●○ *výstelka tráviacej sústavy* (*koncové časti: ústna dutina, hltan, konečník*, ale aj *endodermálna časť tráviacej rúry*)

● *vonkajšie žiabre*

● *vnútorné žiabre*

○ *pľúcne vaky (pavúkovce)*

○ *pseudotracheálne orgány (suchozemské kôrovce)*

○ pľúca (svaloplutvé a štvornohé stavovce)

b/ priamo – privádzanie kyslíka vo vode alebo vzduchu priamo k tkanivám a bunkám

○ *vzdušnice*

● vzdušnicové (tracheálne) žiabre

(*Legenda k prehľadu respiračných orgánov: ● – získavanie kyslíka rozpusteného vo vode, ○ – získavanie kyslíka zo vzduchu; *kurzívou – dýchacia sústava je ektodermáleho pôvodu*, normálnym rezom písma – endodermálneho pôvodu.)

Dýchacie orgány nájdeme na povrchu tela (priamy kontakt s prostredím), ale veľmi často sú kvôli ochrane pred mechanickým poškodením alebo vysychaním (na súši) uložené na brušnej strane tela alebo vtiahnuté dovnútra tela. Rozvoj dýchacej sústavy súvisí s veľkosťou živočícha, jeho fylogenetickým postavení, pohybovou aktivitou a prostredí, resp. i stavbou integumentu.

Dýchanie povrchom tela

Je typické pre živočíchy, ktorých povrch tela je relatívne veľký v porovnaní s objemom tela. Zvyčajne ide o drobné živočíchy. Integument musí byť nahý, bez ochranných vrstiev, bez ektoskeletu, prípadne len s veľmi jemnou kutikulou. Integument býva zvlhčovaný namáčaním alebo vylučovaním vody kožnými žľažami. Takéto živočíchy sú viazané na vodné prostredie alebo miesta so stabilnou a vysokou vzdušnou vlhkosťou (breh vody, pôda, vlhké lesy, mach, jaskyne, vnútro tela hostiteľa pri parazitických formách) alebo obmedzujú aktivitu na nočnú periódu, kedy je vzduch vlhký a teplota nižšia ako cez deň. Dýchanie povrchom tela je archaický, prvotný spôsob dýchania, ale môže spevádzať druhotné zjednodušenie tela (drobné živočíchy v trvalo vlhkom prostredí) či prechod z vody na súš sprevádzaný neukončenou prestavbou pôvodného dýchacieho aparátu na nový (obojživelníky).

Bunky pokožky tvoria dýchací epitel, pod ňou je hustá sieť ciev (kapilár), kde sa kyslík difúziou dostáva do telovej tekutiny a transportuje do celého tela.

Pre mnoho živočíchov je to doplnkový spôsob dýchania počas vývinu či dočasnej zmeny prostredia. Medzi stavovcami sú typickou triedou, kde zástupcovia intenzívne zapájajú do dýchania svoj povrch tela, obojživelníky, najmä fylogeneticky staršie formy, zvyčajne aj viac viazané výlučne na veľmi vlhké biotopy (u nás napr. mloky). Význam kožného dýchania tu ustupuje do úzadia s rozvojom pľúc s dostatočne veľkým respiračným povrchom.

Žiabre

Žiabre (lat. branchiae, angl. gills) prekrvené výrastky rôzneho tvaru s dostatočne veľkým povrchom (nitky, kríčky, lupienky). V rôznej podobe a polohe na tele ich používajú zástupcovia **primárne vodných skupín živočíchov** (pri druhotnom návrate – adaptácii na vodné prostredie sa nevytvárajú, vodné plazy, vtáky a cicavce ich nemajú; dospelé jedince – imága vodného hmyzu žiabre nemajú, v prípade vodných lariev hmyzu nájdeme štruktúry pripomínajúce žiabre (tzv. tracheálne žiabre), otázku raritnej existencie žiaber v larvách hmyzu diskutujem na inom mieste). Sú teda dôležitým znakom pôvodne (primárne) vodných živočíchov. V rôznych taxónoch vznikli nezávisle, jedná sa teda o súbor analogických orgánov.

Niektoré vyššie taxóny živočíchov dostali do vedeckého mena ako typický znak práve prítomnosť žiaber. Zároveň nás to upozorňuje, že tento znak chýba alebo nie je vždy prítomný v sesterských skupinách. Napr. Branchiata sú kôrovce. Tie patria medzi článkonožce. Dýchanie žiabrami pri ostatných recentných článkonožcoch sa vyskytuje len veľmi vzácne (napr. hrotnáče, Xiphosura). Alebo Lamellibranchia (lastúrniky). Patria medzi mäkkýše (Mollusca). Iné skupiny mäkkýšov nemajú žiabre alebo ich nemajú v podobe naskladaných lamiel. Ulitníky už nie sú triedou mäkkýšov, kde by bol prítomný jednotný dýchací orgán, preto nebol použitý v ich mene (Gastropoda). Ale medzi nimi je fylogenetická vetva s prednou polohou žiaber (Prosobranchia = Prosobranchiata) a iná vetva so zadnou polohou žiaber (Opisthobranchia = Opisthobranchiata). S jednoduchými základmi latinčiny si takéto mená dokážeme preložiť a porozumieť im, čo veľmi odporúčam.

Žiabrami výnimočne dýchajú aj živočíchy dočasne alebo trvalo osídľujúce vlhké suchozemské (semiakvatické) prostredie. V takom prípade sa zásobujú vodou a žiabre si neustále zvlhčujú

(napr. mnohé litorálne – pobrežné - kraby vyliezajú na breh za potravou a unikajú z lovného areálu vodným predátarom, i žižiavky – suchozemské kôrovce z radu Isopoda – osídlili súš a vlhkomilným druhom sa nevyvinul žiadny alternatívny dýchací systém, nájdeme ich napr. na vlhkých skalách na morskom pobreží (rod *Ligia*) aj v podmáčanom a periodicky zaplavovanom okolí zalesnených vodných tokov (u nás rod *Ligidium*) alebo v podzemných priestoroch (napr. rod *Mesoniscus*).

Stavba žiabier zohľadňuje fylogenetické trendy, ale i adaptačné stratégie druhov a populácií. Druhy adaptované na vody s nedostatkom kyslíka majú – okrem fyziologických adaptácií – žiabre s bohatšie členeným (väčším) povrchom a hustejšou sieťou kapilár.

Fylogenetický prehľad hlavných živočíšnych skupín, ktoré dýchajú žiabrami

- mnohonštetinavce („Polychaeta“) – žiabre na chrbtovej strane párových bočných pohybových výrastkov (parapódií) na každom telovom segmente, aj na hlave a trupe;
- mäkkýše (Mollusca) – tzv. ktenídie; primárne vodné ulitníky majú nitkovité žiabre v plášťovej dutine alebo pri análnom otvore, lastúrniky ich majú nitkovité (tzv. filibranchie) alebo lístkovité (eulamelibranchiae) a môžu vytvárať lamely a tiež sú v plášťovej dutine (vo vnútri lastúry);
- článkonožce (Arthropoda) – z recentných skupín žiabre majú morské **hrotnáče** (Xiphosura) a **kôrovce** (Crustacea, syn. Branchiata) a nachádzajú sa na končatinách (najčastejšie na končatinách opistosomy, resp. bruška, teda v oblasti, kde končatiny stratili primárne pohybovú funkciu); vznikli priamo premenou končatín; niektoré suchozemské rovnakonôžky (Isopoda) majú vodurozvádzací systém – pomocou hrudných nôžok spojených do tzv. kapilárnej pumpy nasajú kondenzovanú vodu z prostredia a systémom trubičiek ju rozvádzajú k žiabram – premeneným končatinám bruška, ktoré stále zvlhčujú;
- zástupcovia **hmyzu** (Insecta alebo Hexapoda) „pravé“ žiabre nemajú, niektoré larvy ale pod hladinou vody dokážu dýchať. Okrem využitia vzdušníc pod vodou (tzv. tracheálne žiabre) poznáme tzv. hemolymfatické žiabre, majú ich vodné larvy dvojkrídlovcov (napr. pakomárov);
- ostnatokožce (Echinodermata) – žiabre predstavujú krátke, tenkostenné výrastky tela, do ktorých vybieha telová dutina (coelom), naplnený priehľadnou tekutinou a meňavkovitými bunkami, do ktorej sa difúziou dostáva kyslík z morskej vody;
- **chordáty (Chordata)**
    - plášťovce (Urochordata) majú žiabrový kôš a kopijovce (Cephalochordata) dýchajú žiabrami endodermálneho pôvodu;
    - **stavovce (Vertebrata) môžu mať žiabre:**

A. vnútorné žiabre – (angl. internal gills) sú ukryté v žiabrových komôrkach (vreckách) v tele a s prostredím komunikujú prostredníctvom ústneho otvoru a samostatnými žiabrovými otvormi. V prípade primárne vodných chordátov (vrátane stavovcov) sa pravdepodobne vyvinuli pôvodne ako orgán na filtrovanie potravy z vody, sú súčasťou tráviacej rúry, od ktorej sú odvodené. Takáto genéza dýchacích žiaber z filtra na zber potravy je zrejme analogická aj v mnohých ďalších systematických skupinách vodných živočíchov. Oporná sústava žiaber sa nazýva žiabrový kôš alebo žiabrové oblúky;

B. vonkajšie žiabre (angl. external gills) – sú po bokoch hlavy a sú párové. V podobe rozvetvených „stromčekov” prekrveného epitelu sa zakladajú (1–3 páry) na

žiabrových oblúkoch. Majú ich larvy niektorých lúčoplutvých rýb (bichir), dvojdyšníkov a obojživelníkov (u nás žubrienky mlokov).

Fylogenetický prehľad žiaber stavovcov

- **kruhoústovce (Cyclostomata)**
  - mihule (Petromyzontes) majú žiabre v oblasti hltana v podobe párovej výstelky vreckovitých žiaber (angl. pouch gills), v 5-15 za sebou nasledujúcich navzájom oddelených komôrkach (žiabrové vrecká), ktoré ústia neuzatvárateľnými 7 samostatnými otvormi (popr. jedným spoločným) po bokoch tela za hlavou. Žiabrové otvory majú oporný systém v podobe chrupavkového koša;
  - sliznatky (Myxini) – žiabre majú v šošovkovitých vreckách, počet varíruje (5–16 párov), na povrch ústia samostatnými pórmi, ktoré sa môžu sčasti spájať; počet pórov je dôležitý taxonomický znak. Oporný system žiabier predstavujú jednoduché chrupkovité doštičky, na ktoré sa žiabre upínajú zvnútra (mediánne); predpokladá sa aj kožné dýchanie – integument je bohato prekrvený a sliznatky úspešne prežívajú anoxiu v kale na morskom dne;
- **drsnokožce** (Chondrichthyes) – **žraloky** a **raje**: dýchací epitel (žiabrové lupienky, angl. gill filaments) pokrývajú obe steny (prepážky) 5 párových komôrok (lat. holobranchiae, ang. septal gills), v poslednej komôrke je epitel len na prednej stene; na povrch tela ústia samostatnými štrbinami s bočnou polohou (žraloky) alebo brušnej strane tela (raje), voda je vháňaná otvorenými ústami pohybujúceho sa jedinca do žiabier a otvormi telo opúšťa, žiabre sú spevnené chrupkovitými žiabrovými oblúkmi. **Chiméry** (podtrieda Holocephali) sú osobitná vývojová skupina drsnokožcov s unikátnou morfológiou; žiabre majú uložené v dvoch komorách prekrytých kožou a chrupkovitým viečkom, obtekajúca voda zo žiaber ústi jedným otvorom na každej strane hlavy;
- **lúčoplutvé ryby** (Actinopterygii) – párové lupeňovité žiabre majú v oblasti pažeráka na žiabrových oblúkoch, spevnených žiabrovými oblúkmi, 2 páry lupeňov (filamentov) nie sú vzájomne oddelené prepážkou; 1. až 4. žiabrový oblúk nesie žiabre, 5. oblúk už nemá dýchaciu funkciu. Žiabre sa nachádzajú sa v spoločnej žiabrovej dutine, ktorá je zvonka chránená pohyblivým viečkom, skrelou (screla, operculum); pohyb viečka zabezpečuje prevažne jednosmerný pohyb vody (cez ústa do žiaber a odtiaľ štrbinou von z tela), aj keď sa ryba nehýbe; z vnútornej strany žiabrového oblúka sú žiabrové tyčinky, ktoré mechanicky chránia žiabre a filtrujú potravu a po vonkajšom obvode sú dva rady žiabrových lupienkov (lístky), ktoré predstavujú samotný dýchací orgán; výrazne modifikované žiabre majú morské koníky a ihly (žiabrové laloky sú usporiadané do chumáča a voda k nim prúdi malým otvorom v hltane po nasatí ústami);
- **násadcoplutvovce** (Sarcopterygii) – tento taxón zahŕňa 3 recentné sesterské línie: štvornožce (Tetrapoda, pozri ďalší bod prehľadu), dvojdyšníky (Dipnoi) a lalokoplutvovce (Actinistia; latimérie); dvojdyšníky majú vnútorné žiabre v dospelosti silne redukované, dýcha nimi len jediný austrálsky druh (*Neoceratodus forsteri*), je tu výrazný prechod k dýchaniu atmosférického vzduchu pľúcami;
- **obojživelníky** (Lissamphibia) – žiabrami dýchajú larvy (larvy mlokov majú vonkajšie, kríčkovité žiabre, žubrienky žiab majú žiabre zatiahnuté do žiabrovej dutiny) a u vodných druhov aj dospelce (tu často nedôjde k metamorfóze a dospelá forma je larva produkujúca pohlavné bunky; tomuto javu hovoríme **neoténia**).

Rýchle odkazy:

https://en.wikipedia.org/wiki (heslá: External gills, Gill)
https://www.shapeoflife.org/video/arthropod-animation-scorpion-book-gills (krátka videoanimácia, ukážka listovitých premenených žiaber škorpióna)

Pľúcne vaky a pseudotracheálny orgán

Hoci pojem pľúcne vaky nájdeme aj vo vertebratologickej literatúre (označenie jednoduchých vakovitých pľúcach primárne vodných stavovcov napr. bahníkov), tu ale máme na mysli špecificky modifikované vnútorné žiabre bezstavovcov. Listovite naskladaný parenchým sa premietol do anglického pomenovania (angl. book lungs).

Vznikli premenou žiaber a ich zatiahnutím do tela ako súčasť adaptácií pri prechode z vody na suchú zem.

Systematický prehľad orgánov, ktoré vznikli premenou žiaber pri prechode vodných živočíchov na súš:

- mäkkýše – žiabre počas fylogenézy podtriedy **pľúcnaté ulitníky** (Gastropoda: Pulmonata) zanikli a zástupcovia recentných taxónov dýchajú pláštovou dutinou, ktorá má uzatvárateľný otvor a steny s hustou sieťou ciev (tzv. pľúca, pľúcne vaky);
- **pavúkovce** – zvyčajne párové vaky vznikli premenou žiabier bruškových nôh, ktoré sa vtiahli dovnútra tela a prispôsobili na príjem vzdušného kyslíka, sú vpredu na spodnej strane bruška (opisthosoma), na povrch ústia otvorom – stigmou (spirákulom), dýchací epitel je usporiadaný do systému rovnobežných prepážok – lamiel, v ktorých prúdi hemolymfa, ventilácia sa dosahuje sťahovaním a rozťahovaním vreciek, ktorých počet je rôzny (1–4);

Pavúkovce dýchajú aj celým povrchom tela a nerozvetvenými vzdušnicami. Podľa prítomnosti pľúcnych vakov ich delíme na dve skupiny, tzv. pulmonátne – majú vzdušné vaky (pavúky, škorpióny, Thelyphonida, Amblypygi, Schitomida) a apulmonátne – nemajú vaky (roztoče, kosce, solifúgy, šťúriky a pod.).

- **kôrovce** – táto vývojová skupina článkonožcov zostala takmer výlučne akvatická, len malá časť bentickej fauny, obývajúcej litorál dokáže dočasne prežiť mimo vody (dýchajú žiabrami, ktoré sú zvlhčované vodou, ktorú si musia nosiť) – vodu dočasne opúšťajú hlavne v noci. Malá časť zástupcov ale pevninu osídlila natrvalo: suchozemské rovnakonôžky (Isopoda: Oniscidea) dýchajú pomocou tzv. **pseudotracheálneho systému**.

Vlhkomilné druhy suchozemských rovnakonôžok (nájdeme ich napr. v brehových lesných porastoch alebo jaskyniach) dýchajú žiabrami a povrchom tela. Sú pomerne malé, majú tenkú kutikulu. Mnohé druhy ale prenikli do suchšieho prostredia. Na končatinách bruška (pleon) – na ich vonkajšej vetve (exopodit) – sa im vyvinul párový dýchací orgán: kutikulou neprekrytý dýchací epitel, ktorý má fylogenetický trend zanárať sa hlbšie pod kutikulu a rozvetvovať sa do systému kanálikov vystlaných dýchacím epitelom. Kontakt s ovzduším potom zabezpečuje 1 alebo viac stigiem (otvorov). Dýchací orgán je pozorovateľný na živých jedincoch ako biele plôšky so zvlnenou kutikulou a vyvíjajú sa na 1.–2., 1.–3. alebo na 1.–5. páre pleopodov. Zároveň hrubne kutikula, ktorá potom bráni nežiadúcim stratám vody. Rozvod kyslíka po tele – na rozdiel od pravých vzdušníc – zabezpečuje obehový systém.

Pľúca

Pľúca (lat. pulmo, angl. lungs) vznikajú ako párové brušné (ventrálne) vyliačeniny (vaky) tráviacej rúry v oblasti hltana. Slúžia na príjem kyslíka z ovzdušia (výmenu dýchacích plynov). Vnútorné steny pľúc sú pokryté dýchacím epitelom a bohato popretkávané cievami.

Vo fylogenéze dochádza k zväčšovaniu respiračného povrchu vytváraním priehradiek a komôrok – pľúcnych mechúrikov (alveol, lat. alveolae pulmonis). Sú typické pre stavovce – líniu Sarcopterygii – a majú endodermálny pôvod.

Dýchaciu sústavu vyšších stavovcov (Amniota) tvoria: **horné** (nos ► hltan) a **dolné dýchacie cesty**: hrtan (larynx) ► priedušnica (trachea) ► hlavné priedušky (bronchus dexter et sinister) ► priedušničky (bronchioli) ► pľúcne mechúriky (alevolae pulmonis).

Fylogenetický prehľad pľúc

- **lúčoplutvé ryby** (Actinopterygii) – pľúca ako prídavný dýchací orgán nájdeme v niektorých radoch rýb (africké bichiry, ázijské hadohlavce), adaptovaných na sladké vody s častým nedostatkom kyslíka rozpusteného vo vode. Pôvod týchto dýchacích orgánov a homologizácia s pľúcami ďaších stavovcov, resp. plynovým mechúrom, sú stále neuspokojivo vyriešené;
- **násadcoplutvovce** (Sarcopterygii) – latimérie majú tzv. tukové pľúca, nepárový lalok vyplnený tukom je zrejme homologický s plynovým mechúrom a má skôr hydrostatickú funkciu. Funkčné vakovité pľúca majú dvojdyšníky (Dipnoi);
- **obojživelníky** (Lissamphibia) – vakovité pľúca sú vo vnútri hladké (mloky) alebo zriasnené (žaby), prívod vzduchu cez nozdry do ústnej dutiny a následné prehĺtanie vzduchu zabezpečuje pohyb hrdla (rebrá a bránica chýbajú). Červone, obývajúce pôdu a vodu v trópoch, majú zväčša redukovaný pravý lalok pľúc; pľúca sú tu z dôvodu nedostatku miesta v tele silne asymetrické (analogická anatomická črta s hadmi). Asi 5% obojživelníkov v dospelosti pľúca nemá (1 druh žaby, 2 druhy červoňov a zvyšok predstavujú všetky druhy mlokov z čeľade Plethodontidae);
- **plazy** (Reptilia) – vakovité pľúca s priehradkami a mechúrikmi, z priedušiek vedie kanál do vzdušných vakov, ktoré slúžia ako rezervoár vzduchu pri príjme potravy; hady majú pľúca asymetrické, ľavá strana je redukovaná, pľúca na rozdiel od obojživelníkov už plne zásobujú telo kyslíkom;
- **vtáky** (Aves) – veľké pľúca i vzdušné vaky (5 párov), v mieste rozdelenia priedušnice sa často nachádza zvukotvorný hlasový orgán – syrinx; pľúca sú trubicovité, vklinené medzi rebrá, pri dýchaní takmer nemenia tvar a veľkosť;
- **cicavce** (Mammalia) – vakovité pľúca sú asymetricky uložené v hrudnom koši, pokryté sú popľúcnicou (pleura) zvonka, zvnútra vystlané pohrudnicou. Na ventilácii (výmene vzduchu) sa podieľajú pohyby hrudného koša a **bránice** (diaphragma). V hrtane hneď za hrtanovou príchlopkou je štrbina ohraničená hlasivkami (hlasivkovými riasami), na tomto mieste pri vydychovaní vzniká hlas (fonácia), ktorý cicavce využívajú pri komunikácii.

Vzdušnice (tracheálny systém)

Vzdušnicami (lat. tracheae) nazývame bilaterálne usporiadanú sústavu rúrok, buď nerozvetvených, slepých (u pavúkovcov) alebo vytvárajúcich hustú sieť (u hmyzu); vyskytujú sa aj u viacnôžok (Myriapoda) – tie spolu s hmyzom tvoria skupinu vzdušnicovcov (Tracheata).

Vo vnútri sú vzdušnice vystlané chitínovou intimou (kutikulou), ktorá tu vytvára špirálovite stočené pevné oporné vlákno na stenách vzdušníc (tenidium) a chráni vzdušnice pred stlačením

(pavúkovce to nemajú). Takáto anatómia je analogická stavbe priedušnice suchozemských stavovcov.

Vzduch prechádza týmito časťami vzdušníc: otvor (spiraculum, stigma) ► vzdušnica (trachea) ► rozvetvené vzdušničky (tracheoly) ► cieľová bunka (priamo napojená na trachaeolu). V opačnom poradí vzduch opúšťa telo.

Stigmy sú párové, u hmyzu zvyčajne 10 párov (2 hrudné, 8 bruškových), larvy môžu mať zmenšený počet; ventilácia je jednosmerná, pasívna alebo rozťahovaním a sťahovaním bruška. Predné stigmy slúžia na nadychovanie, zadné na vydychovanie. Stavba stigmy (rovnako ako počet a poloha sú druhovo špecifické): otvor, okolo neho prstencovitý sklerit, za otvorom sú 1–2 predsiene (v nich môžu byť rôzne chlpové filtre vzduchu), okolo otvoru bývajú zmyslové orgány (chemoreceptory), vstup do trachey býva uzatvárateľný (zabezpečujú to v oblasti predsiene otváracie a zatváracie svaly).

Z vody von: doplnkové spôsoby dýchania rýb

Mnoho zástupcov lúčoplutvých aj násadcoplutvých rýb (najmä sladkovodných) má schopnosť dýchať aj vzdušný kyslík. Nadychovanie prebieha „lapaním" vzduchu cez ústny otvor a jeho prehĺtaním. Kompenzuje sa takto príjem kyslíka v nedostatočne prekysličených vodách alebo je to spôsob dýchania pri pobyte mimo vody (migácia na krátke vzdialenosti, vyliezanie na breh, prežívanie vo vysychajúcich vodách…). Niektoré adaptácie nájdeme aj v prípade stredoeurópskych zástupcov, v bohatšej miere sa ale vyvinuli druhom v subtropickom a tropickom podnebí. Súvisia vo všeobecnosti s tráviacou sústavou – časť výstelky má respiračnú funkciu – alebo vznikajú špecifické slepé výbežky – párové i nepárové, v koncových častiach (ektodermálnych) alebo aj hlbších, endodermálnych úsekoch. Sme len na krok od vzniku pľúc.

Príklady prídavného dýchania a anatomických adaptácií:

- prekrvenou a zvrásnenou sliznicou ústnej a žiabrových dutín, prípadne len prekrveným epitelom, ktorý je po okraji žiabrových viečok (obojživelné hlaváčovité ryby lezce – podčeľaď Oxedurcinae);
- prehĺtanie vzduchu a absorbcia kyslíka sliznicou čreva (napr. čík európsky *Missgurnus fossilis*, pĺže *Sabanejewia* spp.);
- stenami plynového mechúra, ktorý je kanálikom spojený s chrbtovou stranou hltana (blatniak tmavý *Umbra krameri*);
- stenami vakovitého mechúra vytvoreného za žiabrovou dutinou dorzálne pozdĺž čreva (tropické sumčeky rodu *Heteropneustes*);
- listovite zvrásneným epitelom párových kanálikov či komôrok (tzv. **labyrint**, nadžiabrový – suprabranchiálny orgán) v hltane nad žiabrovými dutinami, vytvára sa až niekoľko týždňov po vyliahnutí rybky (napr. tzv. labyrintky, čo sú ostriežotvaré ryby podradu Anabantoidei, rozšírené v teplých vodách juhovýchodnej Ázie a Afriky – napr. v akváriách chované bojovnice, rajovce, guramy; niektoré tropické sumce);
- **jednoduché pľúca**, vznikajú ako párové alebo nepárové brušné vychlípeniny tráviacej rúry v oblasti hltana;

Väčšina rýb (u nás takmer všetky druhy) sa po opustení vody začne po krátkom čase dusiť. Jedná sa o tie druhy, ktoré majú telo kompletne pokryté šupinami (tie znemožňujú kožné dýchanie) a príjem takmer 100% objemu kyslíka do tela zabezpečujú žiabre. Tie nie sú schopné pracovať ako respiračný orgán, akonáhle ich povrch začne zosychať a stane sa

osmoticky nefunkčný. Naopak, aj dlhší čas na suchu prežijú ryby s holou kožou bez ľupín a/alebo s prídavným dýchacím orgánom. Ryby aktívne migrujúce cez súš (napr. úhor) na migráciu využívajú noc a daždivé počasie, keď je výdaj vody je minimálny (vlhkosť prostredia je vysoká), teplota poklesne a kožna nie je vystavená ultrafialovému žiareniu a prehriatiu).

Africké bichiry (rad Polypteriformes) majú ojedinelý spôsob nadychovania: väčšina vzduchu do pľúc vstupuje do tela cez štrbinovité párové **spirákuly** vzadu na temene hlavy – ryba nad hladinu vystrkuje len túto časť tela – náhle nasatie vzduchu vyvolá aj špecifický zvuk; vzduch je potom z pľúc vytláčaný cez žiabrové dutiny von z tela. (Spirákuly ako rudimenty po prvej žiabrovej štrbine majú z rýb jeseterotvaré a majú ich tiež drsnokožce. Sú pomocným vdychovacím orgánom – prúdi nimi voda, ktorá vďaka brušnej polohe úst a často bentickému spôsobu života cez ústny otvor vstupuje v obmedzenej miere.)

- kožné dýchanie (napr. úhor európsky *Anguilla anguilla*).

Návrat do vody: dýchanie „vzdušnicovcov“

Dýchanie vzdušnicami je znakom úplnej adaptácie článkonožcov na suchozemské prostredie. Mnoho zástupcov – najmä hmyzu, vzácnejšie aj pavúkovcov a viacnôžok – ale druhotne vodné prostredie využíva počas vývinu alebo aj po celý život, aktívne plávajú, potápajú sa a pod. Čo so vzdušnicami pod vodou? Prvou adaptáciou na kontakt s vodou (napr. pri silných dažďoch alebo záplavách) je dočasné príklopkovité uzatváranie vstupných otvorov (stigiem) vzdušníc. Na dýchanie pod vodou sa vyvinuli dve hlavné adaptácie tracheálneho systému: otvorený systém (je závislý na atmosférickom kyslíku) a uzavretý tracheálny systém – prekrytý kutikulou, ktorá je veľmi tenká, perforovaná a nebráni výmene plynov medzi telom a vodou. Len vzácne sa na dýchaní podieľajú pigmenty v hemolymfe (napr. niektoré larvy pakomárov – tzv. „blood worms“, čeľaď Chironomidae a larvy muškovitých, čeľaď Simulidae).

Ďalšie adaptácie pripomínajú výbavu potápačov: plávanie po hladine, ponorenie na „nádych”, ponáranie tesne pod hladinu a dýchanie alebo nadychovanie pomocou rúrky (ľudovo „šnorchel”, sifón) a ponáranie sa so zásobami vzduchu.

Mnohé článkonožce sa pohybujú výlučne po hladine alebo len v plytkých vodách. V takom prípade získavajú vzduch sponad hladiny vody pomocou kratšieho a pevného (napr. larvy komárov, niektoré vodné bzdochy) alebo dlhého vysúvacieho sifónu (napr. larvy pestríc, ktoré nevedia plávať a žijú na dne mlák). Sifón je lokalizovaný na konci bruška, preto pripomína chvost. Je to predĺženy dýchací pór (spiraculum) s veľmi špecifickým štruktúrami pri vyústení. Hroty na konci sifóna slúžia na „prebodnutie“ vodnej hladiny, resp. nabodnutie pletív rastlín so zásobami kyslíka (aerenchým).

Zásoby vzduchu zbiera hmyz zadnou časťou tela a v podobe bublinky si ich uchováva medzi chĺpkami na spodnej strane bruška alebo takmer celom tele (tzv. **plastron**, majú to niektoré vodné chrobáky a tzv. pravé vodné bzdochy, ktoré vo vode žijú po celý život), alebo pod krovkami (potápnik, *Dytiscus*). Plastron má neuveriteľne členený povrch, na ploche 1 mm^2 môže byť až niekoľko miliónov (!) chĺpkov. Tie po vynorení zachytia vzduch v tenkej vrstve na tele. Nie je to len jednorazová zásoba vzduchu, ale medzi vzduchom pod chĺpkami a vodou prebieha výmena dýchacích plynov; táto adaptácia sa nazýva fyzikálne pľúca, resp. žiabre. Plastron môže slúžiť na permanentné dýchanie pod vodou bez potreby naberať atmosférický kyslík.

Larvy hmyzu žijúce v chladných, dobre prekysličených tečúcich vodách (prípadne jarnom aspekte stojatých vôd) majú ešte lepšie adaptované telo, ktoré môže byť po celý vývin ponorené

vo vode bez kontaktu s hladinou. Majú vejárovité alebo tyčinkovité tzv. tracheálne žiabre. Tie nápadne pripomínajú žiabre (funkčne aj vzhľadom), hoci ich nepovažujeme za homologické so žiabrami vodných predchodcov „vzdušnicovcov“ a pavúkovcov:

- **hemolymfatické žiabre**: larvy dvojkrídlovcov čeľade Simuliidae, ktoré žijú prisadnuto na dne rýchlo prúdiacich horských bystrín a prameňov – je to vzácny príklad hmyzu, kde došlo k zapojeniu obehovej sústavy do dýchania;
- **tracheálne žiabre** (ang. tracheal gills): majú ich vodné larvy hmyzu (podenky, pošvatky, vážky, potočníky, vodnárky, vodné larvy dvojkrídlovcov a niektorých chrobákov, rovnako aj kukly). Vznikajú ako výbežky telovej steny, vo vnútri sú popretkávané vzdušnicami. Majú rôzny tvar (vláknité, lupienkovité, kríčkovité) a polohu na brušku alebo hrudi. Sú vonkajšie (napr. pošvatky) alebo vnútorné (v stene zadného čreva, resp. konečníka, do ktorého pumpujú vodu, napr. u lariev šidiel) – vnútorné tracheálne žiabre získavajú kyslík z vody nasatej do konečníka.

Vo väčšine prípadov je tracheálny systém v “žiabrach” odvodený od miesta vyústenia na povrch (spirákulum), z toho je odvodený aj alternatívny názov (**spiracular gills**). Osobitú štruktúru majú tracheálne žiabre podeniek, tu bývajú žiabre označené ako **tergálie** (lat. tergalius, mn. č. tergalii). Tvoria ich lístky s rozvetveným kmeňom vzdušníc, tie boli ale vytvorené nanovo z podĺžneho kmeňa, nie sú teda odovedné od spirákuly).

Rýchle odkazy

http://cronodon.com/BioTech/insect_respiration.html (detailná a názorná stavba tracheálneho systému)
http://jeb.biologists.org/content/jexbio/216/2/164.full.pdf (ako sú zostavené a ako fungujú tzv. fyzikálne žiabre článkonožcov, druhotne adaptovaných na vodu)
http://www.insecta.bio.spbu.ru/z/antidictionary/tergalii&gills.htm (dva odlišné - analogické typy tracheálnych žiaber hmyzu)
http://www.notesonzoology.com/phylum-chordata/fishes/accessory-respiratory-organs-of-fishes-with-diagram-chordata-zoology/8057 (prídavné dýchanie primárne vodných stavovcov)
https://en.wikipedia.org/wiki (heslá: Aquatic respiration, Book lung, /Respiratory_system)
https://www.nature.com/articles/ncomms4022.pdf (ojedinelý ale fylogeneticky veľmi zaujímavý spôsob nadychovania a dýchania vzdušného kyslíka bichirmi)

Fascinujúca logistika (obehový systém)

Cievny, resp. vaskulárny (po vytvorení srdca kardio-vaskulárny) systém (lat. systema cardio-vasculare, angl. vascular/cardiovascular system, circulatory system) zabezpečuje spojenie a transport telových tekutín medzi rôznymi časťami tela.

Väčšie a komplikované telá potrebujú transportný system na rýchly a presný presun látok bohatých na energiu, stavebných a regulačných látok, dýchacích plynov, látok a buniek zodpovedných za imunitu, ale i prebytočných látok (vrátane vody), metabolitov, všetko rozpustených v špecifickej tekutine, resp. dočasne viazaných na špecifické bunky. Pri endotermných živočíchoch je obeh telových tekutín zapojený do termoregulácie. Morfologicky je to súbor komôrok a rúrok rozvádzajúcich (cirkulujúcich) či zadržiavajúcich telové tekutiny (krv, lymfu alebo hemolymfu) do cieľových tkanív Dôležitý je kontakt obehovej sústavy s tráviacou, dýchacou a vylučovacou sústavou, rovnako so žľazami produkujúcimi hormóny a imunitným systémom.

Funkcie obehového systému čoraz častejšie využívame terapeuticky: dočasným prepojením obehovej sústavy napr. s kardiostimulátorom, infúznymi a tranfúznymi zdrojmi. Mnoho látok s liečivým účinkom injektujeme priamo do krvného riečišťa, naopak externou reguláciou môžeme spomaliť napr. prietok krvi pri intoxikácii organizmu, pri poškodení tepnovej časti ciev a pod. V krvi zisťujeme prítomnosť patogénov (protilátok proti nim) v tele, metabilické poruchy a pod.

Fylogenický náčrt obehových sústav

1. **gastrovaskulárna sústava** – rozvetvená tráviaca sústava rozvádza živiny priamo do celého tela, archaický (napr. medúzovce, ploskule) typ obehu najmä živín v tele;
2. **cievna sústava (angl. blood vessels, vascular system)** – rozvod prostredníctvom telových tekutín v telových dutinách alebo v špecifických rúrkach (cievach):
   A. otvorená cievna sústava – prúdi krátkymi cievami do telových dutín, kde sa vylieva, preniká medzi tkanivá, mieša sa s lymfou; výmena látok nastáva difuziou v tkanivovom moku v medzibunkovom priestore, srdce je tzv. tepnové, je to vlastne pulzujúca chrbtová cieva umiestnená najčastejšie za dýchacími orgánmi. Zdalo by sa, že takýto typ obehového aparátu je málo efektívny, nedokonalý, primitívny. Vo fylogenéze prvoústovcov ho ale nájdeme aj pri komplexnejších organizmoch, kde mu predchádzal uzatvorený typ transportnej sústavy;
   - **mäkkýše** (Mollusca) – srdce má viac predsení, súvisia s počtom žiaber a nefrídií, hemolymfa prúdi do dýchacieho orgánu, vracia sa späť a vylieva sa do celého tela, obsahuje hemoglobín alebo hemocyanin; **hlavonožce** majú aj navyše 2 „žiabrové srdcia“ – tu je veľká časť sústavy uzavretá a pulzujú aj cievy, je medzi mäkkýšmi najdokonalejšia;
   - článkonožce (Arthropoda):
     - pavúkovce (Arachnida): funkciu srdca plní pulzujúca chrbtová cieva, je článkovaná, v každom článku má pár otvorov (ostium) s chlopničkami; hemolymfa prúdi dopredu do prednej tepny – -srdcovnice ► brušného splavu ► k nervovým gangliám a končatinám; z brušnej tepny prúdi k tkanivám a orgánom v zadnej časti tela;

- hmyz (Hexapoda): srdce predstavuje chrbtová cieva, vzadu uzavretá; časť ležiaca v brušku je vlastné srdce, predná časť v hrudnej oblasi je srdcovnica (aorta); steny srdca majú tri vrstvy (vonkajší, väzivový obal; stredný obal s okružnou svalovinou a svalovinovitý vnútorný obal); srdce otvormi priamo komunikuje s telovou dutinou – mixocélom; krídlové svaly rozťahujú cievu, pôsobia antagonisticky voči svalovine srdca; pulzovať môžu aj tzv. banky (hlavová a chrbtová). Funkcia obehovej sústavy je obmedzená redukovaním segmentácie tela a samostatným transportom dýchacích plynom systémom vzdušníc;

- **ostnatokožce** (Echinodermata): majú tzv. **ambulakrálnu sústavu**, ktorá rozvádza po tele morskú vodu; je to sústava ciev napojená na póry v telovej pokrývke, cez ktoré preniká morská voda; hviezdice môžu mať aj pseudohemálnu cievnu sústavu a tzv. osový (axiálny) orgán, ktorý vzniká z celómu, zasahuje do ramien a obsahuje celómovú tekutinu;
- **plášťovce** (Tunicata) – srdce je v osrdcovníku na brušnej strane, v predu má žiabrovú cievu, vzadu črevnú, krv prúdi striedavo dopredu/dozadu. Aj tu majme na pamäti, že plášťovce sú chordáty s druhotne extrémne zjednodušeným telom.

B. uzatvorená (ohraničená) cievna sústava – srdce a uzavretý systém ciev:

- **obrúčkavce** (Annelida) – chrbtová, brušná a bočné cievy, v chrbtovej prúdi krv dopredu, v brušnej dozadu tela; chrbtová cieva pulzuje odzadu dopredu, pulzovať môžu aj bočné cievy, krvné farbivo: hemoglobín v krvnej plazme;
- **kopijovce** (Cephalochordata) – jednoduchšia podoba obehového systému stavovcov bez diferencovaného srdca a bez krviniek;
- **stavovce** (Vertebrata) – morfologický odlíšené srdce vzniká z brušnej cievy (aorty), poháňa krv v cievach, u starobylých rýb je ešte trubicovité, neskôr sa ohýba a esovite stáča; prúdenie krvi je opačné ako u bezstavovcov: po chrbtovej strane krv prúdi dozadu a po brušnej dopredu.

Srdce a obeh stavovcov

Stavovce majú uzavretý cievny systém (krvé riečište) a samostatný drenážny systém s cievami (lymfatický systém), ktorý je súčasťou obranných mechanizmov tela. Vo fylogenéze cievnej sústavy dochádza k dramatickej prestavbe ciev a srdca pri prechode z vody na súš. To je spojené s postupným vyradením žiabier a vznikom pľúc. Srdce potom pumpuje krv nadvakrát: najprv do pľúc, potom okysličenú do tela. Zjednodušene povedané: pôvodne takmer lineárne usporiadané 2-dielne srdce (predsieň + komora) sa mení na srdce zdvojené (2 predsiene + 2 komory).

V prípade **primárne vodných stavovcov** dýchajúcich žiabrami (teda až po larvy obojživelníkov, ktoré drámu prechodu z vody na súš opakujú zakaždým v ontogenéze), má **srdce 4 časti** nasledujúce za sebou v smere prúdenia krvi takto:

a. žilový splav (lat. sinus venosus) – zadná časť srdca, má hladkú svalovinu, ústia žily, začínajú tu kontrakcie srdca, ktoré sa šíria smerom dopredu,
b. predsieň (lat. atrium cordis),
c. komora (lat. ventriculus cordis) – má najsilnejšiu stenu, najviac sa kontrahuje,

d. srdcový násadec (lat. conus arteriosus) – z neho vychádza aorta, ktorej predná časť sa nazýva tepnový kmeň (lat. truncus arteriosus), u rýb a kruoústovcov je miesto neho tepnový násadec (lat. bulbus arteriosus).

Tepny (lat. jedn. arteria, množ. arteriae, angl. jedn. artery, množ. arteries) predstavujú časť ciev, ktoré vedú krv zo srdca– v prípade primárne vodných stavovcov ju cestou preženú cez žiabre, kde dôjde k výmene dýchacích plynov. Hrubé svalovinové steny umožňujú regulovať prietok a tlak krvi a zároveň ich chránia pred poškodením pri zvýšenom tlaku krvi.

Tepny stavovcov vznikli **premenou 6 žiabrových tepien** (oblúkov aorty) kopijovcov (Cephalochordata):

- tepny 1. a 2. oblúka pri zakomponovaní oblúkov do kostry hlavy (čeľustnatce) zanikajú;
- tepna 3. páru žiaber ostáva u vodných stavovcov ako žiabrová, pri suchozemských stavovcoch sa premieňa na **krčnicu;**
- tepna 4. páru žiaber sa mení na ľavú a pravú srdcovnicu – aortu (obojživelníky, plazy), pri vtákoch na pravú a v prípade cicavcov na ľavú aortu;
- tepna 5. páru žiaber pri suchozemských stavovcoch je rudimentom alebo celkom zaniká;
- tepna 6. páru žiaber sa mení na pľúcnicu (pľúcnu tepnu).

Žily (lat. pl. venae, angl. veins) sú časťou cievneho systému, ktorou sa krv vlieva do srdca.

Vlásočnice (kapiláry, lat. pl. capillaris, angl. pl. capillaries) predstavujú koncové vetvenie drobných ciev v cieľových orgánoch, cez ich steny sa transportovaný materiál dostáva do cieľových tkanív a buniek.

Fylogenetický prehľad obehového systému chordátov

- **plášťovce (Tunicata):** obehový system majú (zrejme druhotne) zjednodušený a otvorený; srdce sa nachádza v tesnej blízkosti žalúdka, hemolymfa sa striedavo pohybuje oboma smermi srdcom a vylieva sa do celómovej dutiny;
- **kopijovce (Cephalochordata)**: cievny system je uzavretý, chýba diferencované srdce, ventrálna cieva sa rozširuje do žilového splavu; je oddelený systém ciev s okysličenou a odkysličenou krvou. Základom sú 2 pozdĺžne cievy (chrbtová a brušná), ktoré sa rozvetvujú okolo žiabrového koša, v pečeňovom laloku a v chvostovej časti tela. Fukciu pumpy preberá pulzujúca brušná aorta (umiestnená pod hltanom) a žiabrové tepny. Krv sa zlieva z tela do brušnej aorty, počas transportu je v kontakte so stenou hrubého čreva, ktoré funkčne nahrádza pečeň. Z brušnej aorty krv prúdi do rozvetvených ciev žiaber. Časť krvi sa potom obohatí o živiny v kapilárach v stene tenkého čreva a posúva sa do zvyšku tela.
- **bezčeľustnatce (Agnatha)** majú niektoré osobitosti v stavbe obehového systému v porovnaní so zvyšnými stavovcami: predsieň a komora srdca sú usporiadané vedľa seba (nie za sebou), aorta sa rozvetvuje do väčšieho počtu ventrálnych žiabrových tepien, srdce nemá vlastné zásobovanie kyslíkom, cievny system slizoviek (Myxini) má aj prídavné srdcia a pod. V hrubých rysoch ale máme pred sebou jednoduchšiu podobu CS čeľustnatcov;
- **kostnaté vodné čeľustnatce (drsnokožce a ryby)**: <u>obeh:</u> srdce - 4 základné časti (žilový splav, predsieň, komora, srdcový násadec); ►odkysličená krv ► srdcovnica

(aorta ventralis) ► žiabrové tepny ►výmena plynov ► okysličená krv ► zostupujúca dvojramenná zostupujúca srdcovnica (aorta dorsalis) ► a/ do hlavy, b/ do tela;

- **obojživelníky (Amphibia)**: srdce – 2 predsiene a 1 komora; obeh – odkysličená krv ► horné duté žily + zadná dutá žila ► pravá predsieň ► komora ► brušná aorta ► pľúcne tepny a krčnice ► hlava... ► korene aorty ► chvostová časť tela...;
- **plazy (Reptilia)**: srdce – 3 časti, komora už je čiastočne rozdelená (len čiastočné miešanie odkysličenej a okysličenej krvi), krokodíly majú úplnú priehradku s drobným otvorom (Foramen Panizzae);
- **vtáky a cicavce (Aves a Mammalia)**: srdce – 2 predsiene, 2 komory; stena srdca má niekoľko vrstiev; vtáky majú najväčšie srdce v pomere k telu; obeh – odkysličená krv ► horná a dolná dutá žila ► pravá predsieň ► pravá komora ► pľúcnica (arteria pulmonalis) ► pľúca ► pľúcne žily ► ľavá predsieň ► ľavá komora ► aorta ► tepny ► telo; malý (pľúcny) a veľký (telový) obeh; obe hlavné tepny sú uzatvárateľné chlopňami proti spätnému prúdeniu krvi.

Rýchly odkaz

https://www.britannica.com/science/circulatory-system/The-vertebrate-circulatory-system

Hm, “zero waste” to nebude… (anatómia vylučovania)

Vylučovanie (angl. excretion) je dôležitá fáza výmeny látok medzi telom a prostredí. Zabezpečuje ho sústava nešpecifických a špecifických orgánov (angl. excretory system, excretion, urinaly system, renal system).

Rovnováha v bilancii vody a solí v tele, to je výsledok komplexného pôsobenia viacerých orgánových sústav v tele. Príjem a transport už vcelku ovládame. Čo ale s prebytočnými látkami: vodou, odpadom zo živín, minerálmi, organickými látkami či preexpirovanými hormónmi? Každá minúta naviac, počas ktorej zostávajú v tele, viac a viac telo znefunkční a poškodzuje. Tu vstupuje do hry sústava vylučovacích orgánov (niekedy dokonca viac typov naraz) zabezpečujúca:

- odstraňovanie odpadových (škodlivých, prebytočných, nepotrebných) látok z tela;
- reguláciu množstva vody v tele (osmotické pomery).

Prvý (najstarší) a veľmi dôležitý orgán vylučovania je integument (pokožka). Potením strácame vodu, ale aj soli. Kožné žľazy z tela uvoľnujú rôzne látky. Toxíny získané v potrave môžu byť sústredené do integumentu a využité na obranu. Do kožných derivátov sa môžu ukladať anorganické, organické zlúčeniny, aj napr. kovy. Dôležitými vylučovacími orgánmi sú dýchacie orgány (žiabre aj pľúca, sliznice dýchacích ciest a pod.). A, samozrejme, tráviaca sústava. Ale zamerajme pozornosť na **špeciálne vylučovacie orgány**.

Podobne ako pri cievnej sústave môžeme očakávať rúrkovitú stavbu. Táto sústava má ale dva dôležité a výrazne odlišné konce. Začiatočný musí obsahovať filtračné zariadenie, telová kanalizácia nielen pasívne zbiera (zlieva) „pokazené” roztoky, ale ich aj do značnej miery recykluje. Filtračným aparátom je plamienková bunka (cyrtocyt), obrvený lievik nefrídií alebo kompaktný súbor tzv. Bowmanových vačkov – oblička. Transportná časť sústredí exkrečnú tekutinu do dočasných „kanistier” (napr. močový mechúr) alebo ju priebežne vylieva z tela von: samostatnými otvormi (jedným, viacerými, párovými a pod.), alebo súčasne s tráviacou sústavou cez kloaku, alebo do čreva a pod. Ešte pripomeňme, že do vylučovania sa zapája aj integument (niekedy veľmi výrazne a špecificky – prostredníctvom kožných žliaz alebo periodicky sa odlupujúcich odumretých vrstiev pokožky alebo kutikuly), tráviaca a dýchacia sústava (vo vodnom prostredí sú žiabre doležité pri vylučovaní solí).

Podľa chemického zloženia katabolického produktu bielkovín (dusíkatých látok) a množstva vylučovanej vody môžeme živočíchy rozdeliť do 3 skupín. Deliaca čiara nie je definovaná len fylogenézou, ale aj primárnym životným prostredí, teda ekológiou živočíchov:

- **živočíchy amonotelné**: vylučujú dusík v podobe čpavku (NH_4OH), čo je vodný roztok amoniaku (NH_3). Je toxický a agresívny, preto ho organizmus riedi a vylučovaním stráca veľa vody. Vo vodnom – najmä sladkovodnom prostredí je ľahko dostupnej vody permanentne dosť, čpavok teda vylučujú vodné bezstavovce, ryby, vodné štádiá a druhy obojživelníkov, vodné korytnačky;
- **živočíchy urikotelné**: dusík odchádza z tela v podobe vo vode nerozpustnej kyseliny močovej ($C_5H_4N_4O_3$), s vodou sa tu vôbec neplytvá a s takoutou výbavou možno osídliť aj veľmi suchú súš (suchozemské článkonožce, plazy, vtáky);

- **živočíchy ureotelné**: dusík v podobe močoviny (CON_2H_4), rozpustnej vo vode; tá je menej toxická, ale predsa sa jej treba zbaviť. Ak dostanete otázku, čo majú spoločné mäkkýše, kôrovce, ostnatokožce a cicavce, tak odpoveď je tu.

Fylogenetický prehľad vylučovacích orgánov:

- morské a parazitické živočíchy majú osmotický tlak v telových tekutinách zhodný s prostredím, často preto nemajú špecifickú vylučovaciu sústavu;
- ploskavce (Platyhelminthes) – ploskulice, motolice, pásomnice majú **protonefrídie**, vznikajú z pokožky (ektodermálny pôvod), tvorí ich plamienková bunka (cyrtocyt) s bičíkmi, ktorá zbiera vodu z primárnej telovej dutiny (blastocélu) a odvádza ju osobitným spoločným kanálikom jedným alebo viacerými otvormi z tela von;
- hlístovce (Nematoda) – tieto oblé, nečlánkované červy majú zvláštne tzv. ventrálne (brušné) žľazy v tvare písmen H alebo U; exkrečné bunky (protonefrídie) ústia do týchto rúrok;
- obrúčkavce (Annelida) – časť morských zástupcov (mnohoštetinavce) má **pozmenené protonefrídie**: niekoľko bičíkatých buniek (solenocytov) ústi do kanálika, väčší počet kanálikov sa spája do spoločného kanálika ► močový mechúrik ► von z tela. Ostatné obrúčkavce majú **metanefrídie** (tzv. **pravé nefrídie**). Tie už vznikajú z mezodermu, resp. z celómu: zberný lievik (nefrostóm) – zbiera a odvádza tekutinu z célomovej dutiny článku, stočeným kanálikom cez septum prechádza do susedného článku, tu môže tvoriť močový mechúr a otvorom ústi na povrch tela. Spojenie metanefrídií a pohlavnej sústavy pri mnohoštetinavcoch (uro-genitálny system) vytvára zaujímavú paralelu (analógiu) k obdobnému prepojeniu sústav pri cicavcoch. Okrem toho vylučujú metabolity aj cez **chloragogénne bunky** – tie sú v celóme a odchytávajú katabolické produkty a odovzdávajú ich do nefrostómu nefrídie;
- mäkkýše (Mollusca) – pozmenené metanefrídie (**Bojanove žľazy**) – párové, začínajú v osrdcovníku, kanálik je rozšírený a má priehradky, ústi do čreva a plášťovej dutiny; lastúrniky majú **perikardiálne žľazy** (tzv. Keberov orgán), ktorý funguje ako ultrafiltračný orgán v osrdcovníku;
- článkonožce (Arthropoda) – klepietkavce majú **koxálne žľazy** (nefrídie, namiesto lievika je zberné vrecko, ústia na báze panvičiek /coxa/ nôh):
    - kôrovce – **tykadlové** a **čeľustné žľazy** (pozmenené nefrídie), čpavok ukladajú aj do kutikuly, pri zvliekaní sa ho zbavujú;
    - hmyz, viacnôžky a niektoré pavúkovce – teda tie, ktoré sú už na súši doma – majú **Malpighiho rúrky**: slepé výbežky zadného čreva, sem odvádzajú exkréty z hemolymfy, majú ektodermálny pôvod; spätné vstrebávanie vody je v M. rúrkach, zadnom čreve alebo konečníkových žľazách; **čeľustné žľazy** (nefrídie) – na čeľustnom článku tela.

- **Stavovce** (Vertebrata) majú niekoľko typov obličiek (lat. nephros), ktoré sa líšia polohou (z polohy tesne za hlavou sa vo fylogenéze posúvajú po strope brušnej dutiny smerom k análnemu koncu trupu), tvarom (podlhovastý, málo kompaktný orgán – tkanivo prilepené na strope brušnej dutiny pod stavcami a rebrami sa mení na dobre odlíšené obličky šošovkovitého alebo fazuľovitého tvaru). Obličky vznikajú z párových somitov (nefrotómov) obličkového zárodočného mezodermu. Zberné kanáliky sú spočiatku segmetované, vo fylogenéze aj ontogenéze dochádza k postupnému zániku

predných častí. Latinské pomenovanie obličiek je tu viacvýznamové. Kombinuje fylogenetickú pozíciu a zároveň polohu v brušnej dutine:

- **holonefros** (lat. **holonephros**) predstavuje prvotný stav vývoja a vývinu obličiek, sú dlhé (ozdĺž celého tela), segmentované a po celej dĺžke funkčné, v recentných zástupcoch ich nájdeme len v zárodkoch bezčeľustnatcov a červoňov;
- **predobličky** (lat. **pronephros**): sú segmentované, vznikli z prednej časti holonefrosu, uložené sú v prednej časti trupu tesne za žiabrami a srdcom, nájdeme ich u zárodkov rýb a obojživelníkov, v prevažne rudimentárnej podobe aj pri recentných bezčeľustnatcoch: klbko kapilár je spočiatku pred lievikom (glomerulus externus), ktorý sústreďuje exkréty do spoločného primárneho močovodu (ductus Wolffii), ten ústi do kloaky;
- **prvoobličky** (lat. **mesonephros**) – sú ďalej od hlavy, vznikli zo stredného úseku holonefrosu; vylučujú nimi primárne vodné bezčeľustnaté a čeľustnaté stavovce až po obojživelníky a dočasne zárodky ostatných vyšších stavovcov; predná časť prvoobličiek je v dospelosti nefunkčná (rudimentárna);
- **zadoobličky** (lat. **opisthonephros**) vznikajú zo zadnej časti pôvodného holonefrosu, resp. presunutím prvoobličiek do zadu. Klbko kapilár je už ponorené do lievika (glomerulus internus), primárny močovod funguje ako definitívny močovod, do primárneho močovodu ústia aj samčie gonády (=močovopohlavná sústava);
- **pravé obličky** (lat. **metanephros**) sú v zadnej časti stropu brušnej dutiny u fylogeneticky najvyspelejších stavovcov, suchozemských štvornožcov (Amniota). Sformujú sa až v neskorej fáze ontogenézy, nezávisle od zadoobličiek. Majú kompaktný (fazuľovitý) tvar. Funkčnou jednotkou je nefrón: Bowmanov vačok s glomerulom (klbkom kapilár), stočený kanálik 1. úrovne, zostupné a vzostupné rameno Henleho kľučky, stočený kanálik 2. úrovne. Nefrón v kôre obličky sa označuje ako kortikálny nefrón, ten, ktorý je v dreni pod kôrou obličky je juxtamedulárny nefrón. Moč je ďalej transportovaný zberným kanálikom, močovodom do močového mechúra a močovej rúry a odtiaľ von z tela; cicavce majú urogenitálnu sústava (vznik z urogenitálnej lišty, spoločný vývod).

Pojmom močovopohlavný (urogenitálny) system označujeme sitáciu, kedy časť oboch sústav (vylučovacej a pohlavnej) funguje spoločne. Nezávisle na sebe nájdeme príklady urogenitálneho systému pri niektorých skupinách bezstavovcov (obrúčkavce, mäkkýše) a stavovcov.

Na nervy... (potiaže s nervovými systémami)

Zmyslové a nervové orgány (angl. nervous system) zabezpečujú bezprecedentne rýchlu a adekvátnu reakciu živočíchov na podnety a rýchlu, presnú, zložitú koordináciu procesov v tele.

Histológia a funkcia: jednotlivé nervové bunky (neuróny) a ich zhluky (gangliá) sa podieľajú na získavaní informácii z prostredia (často v spolupráci so zmyslovými orgánmi), ich spracovaní, stimulovaní reakcie organizmu na ne a na koordinovaní funkcií organizmu.

Pôvod: ektodermálny (prvý a fylogeneticky najstarší zárodočný materiál). Súbor nervových buniek v endoderme mechúrnikov naznačuje, že v ojedinelých prípadoch sa tieto dráždivé bunky môžu vyvinúť aj z endodermu.

- **Fylogenetický prehľad:**
    - **Hubky** sú jednoducho organizované mnohobunkové organizmy (zároveň ale pomerne veľké), bez aktívnej lokomócie a diferenciácie tkanív. **Nemajú vyvinuté nervové bunky**. Telo napriek tomu reaguje na podnety, nájdeme tu príklady koordinovaných aktivít. Regulácia procesov a reakcia na podnety zvonka je pomalšia, realizuje sa chemickou cestou a bunky epitelu si zachovali schopnosť menej efektívneho (pomalšieho a neusmerneného) vedenia vzruchu.
- **Živočíchy s vyvinutými tkanivami** majú 2 základné typy nervového systému (NS):

A. **rozptýlená (difúzna)** – typická pre příhlivce (prisadnuté polypové štádia) a rebrovky; hviezdicovité nervové bunky sú rozptýlené v ekto- a endoderme, ich výbežky sa navzájom dotýkajú a vytvárajú sieť. Medúzy (voľne pohyblivé štádiá) majú nervové bunky sústredené do zhlukov na okraji zvona, to naznačuje dôležitý trend: koncentrovanie nervových buniek.

B. **sústredená (gangliová)** – bunky sa ponárajú hlbšie do tela živočícha, telá buniek vytvárajú zhluky (uzly, gangliá), tie sa v procese cefalizácie – diferenciácie hlavy – sústredia v prednej časti tela, kde vzniká cerebrálne hlavové ganglium, z neho potom mozog; proces súvisí s aktívnym pohybom a so vznikom bilaterálne súmerného tela; z ganglia, resp. mozgu, vybiehajú do tela nervové pásy, resp. nervy:

    a. na brušnej strane (prvoúste živočíchy, Protostomia = Gastroneuralia, t. j. s nervami na brušnej strane tela, napr. obrúčkavce, článkonožce) alebo

    b. na chrbtovej strane (druhoúste živočíchy, Deuterostomia = Notoneuralia, teda tie s nervami sústredenými v chrbtovej časť tela, napr. stavovce).

Okrem odlišnej polohy má nervový systém prvoústovcov inú genézu ako pri druhoústovcoch, preto na označenie oboch typov sústredenej nervovej sústavy používame inú terminológiu.

- **Gastroneuralia** (doslova: brušnonervovce) majú **gangliovú nervovú sústavu**. Alternatívne pomenovanie je rebríčková nervová sústava, pre charakteristický vzhľad: dva pozdĺžne brušné pásy nervov, v každom telovom segmente prechádzajúce páromganglií navzájom spojených priečnymi spojkami. Existuje ale veľa tvarových

odchýlok nervovej sústavy prvoústovcov, na ktoré sa označenie rebríčková sústava nehodí.

- **obrúčkavce – rebríčková** NS – na brušnej strane (brušný nervový pás), nadhltanové a podhltanové ganglium, v každom článku je pár ganglí, spojených priečnymi spojkami (komisúrami) a pozdĺž tela nervovými vláknami; súvisí s homonómnou segmentáciou tela;
- **mäkkýše – gangliová** NS – zväčša 6 párov funkčne špecializovaných ganglí (napr. mozgové, podhltanové, nožné, ...) – riadi samostatne činnosť nejakého orgánu alebo časti tela; u hlavonožcov gangliá splývajú do centrálneho mozgu, chráneného neúplným chrupkovým púzdrom (analógia skorých fáz formovania lebky stavovcov);
- **článkonožce – modifikovaná rebríčková** nervová sústava, silne pozmenená zmenšovaním počtu článkov tela (oligomerizácia) a ich funkčnou diferenciáciou (tagmatizácia) na hlavu (alebo hlavohruď), hruď (alebo trup) a bruško, tu sa vytvárajú gangliá, čoraz viac hierarchicky podriadené mozgovým gangliám;

Vznik centrálnej nervovej sústavy hmyzu: v hlave sa formuje **mozog (mozgové ganglium),** spočiatku ako párová štruktúra (pravá a ľavá), prstencovite obopínajúca tráviacu rúru, neskôr sa morfologicky i funkčne pozdĺžne diferencuje do troch častí:

1. predný mozog (protocerebrum) – inervuje oči
2. stredný mozog (deutocerebrum) – inervuje tykadlá
3. zadný mozog (tritocerebrum) – inervuje spodnú peru (u kôrovcov 2. pár tykadiel).

Nájdeme tu výraznú analógiu mozgu článkonožcov s trendom formovania mozgu stavovcov. A fáza rozvoja mozgu v oboch prípadoch významne napovedá, aké štádium historickej morfogenézy v oboch hlavných vývojových líniách dvojstranne súmerných živočíchov skúmaný živočích predstavuje.

Gangliá v trupe (hrudi a brušku) u článkonožcov? - nadhltanové, podhltanové, hryzadlové, čeľusťové, spodnoperové, hrudné, brušné - spolu vytvárajú brušný nervový pás (dvojpás).

Ďalšie časti nervového systému prvoústovcov:

- *obvodová nervová sústava hmyzu* – tvoria ju výbežky nervových buniek (dendrity a neurity) – inervuje zmyslové kutikulárne útvary a svalstvo;
- *sympatická nervová sústava* – inervuje tráviacu a pohlavnú sústavu.

Nervový systém druhoústovcov (Notoneuralia):

- **ostnatokožce (Echinodermata)** – radiálna súmernosť tela podmieňuje aj vnútornú stavbu, vrátane NS: tvorí ju okoloústna obrúčka a 5 radiálnych nervov.
- **chordáty (Chordata)**
  - **trubicová centrálna nervová sústava** formujúca sa v stredovej línii chrbtovej časti tela: pozdĺžne orientovaný pás ektodermálnych buniek

(situovaný nad chrbtovou strunou) sa množí laterálne, čím sa od stredu ku koncom tela začne uzatvárať nervová rúra s centrálnym kanálikom, ktorá sa zanára hlbšie pod povrch do mezodermu. Postupne sa diferencuje na prednú, rozšírenú, neskôr ventrálne sa stáčajúcu, dominantnú časť – hlavový mozog (lat. cephalon, angl. brain) a rúrkovitú časť v postkraniálnej časti tela, zasahujúcu po kaudálny koniec tela – miechu (lat. medulla spinalis, angl. spinal cord):

- **obvodová (periférna)** NS – má vlastnú genézu a je funkčne značne nezávislá na mozgu a mieche.

Mozog (lat. cerebrum, cephalon, angl. brain) – vzniká v podobe vakovitého, bilaterálne symetrického rozšírenia miechy na jej prednom konci (v hlave) počas embryogenézy. Jednoduchý vak sa postupne anatomicky aj funkčne pozdĺžne rozlíši na niekoľko častí. Výsledkom diferenciácie mozgu sú najprv 2 časti:

A/ **predný mozog** (lat. prosencephalon, angl. forebrain)

Ten sa pozdĺžne diferencuje na tieto časti:

1. koncový mozog (lat. telencephalon) – centrum vyššej mozgovej činnosti, má párové hemisféry (v nich sú 2 mozgové komory), okolo nich sa vytvára kôra (plášť, cortex, pallium), vo fylogenéze postupne archipalium (archeocortex), palaeopallium (palleocortex) a v prípade suchozemských štvornožcov (Amniota) aj neopallium (neocortex);

2. medzimozog (lat. diencephalon) – patria k nemu: nadlôžko (epithalamus), podlôžko (hypothalamus) a lôžko (thalamus) a podmozgová žľaza (hypofýza); na chrbtovej strane sa tu nachádza parietálny a pineálny orgán (tzv. temenné oko). Súčasťou hypotalamo-hypofýzového komplexu je aj endokrinná žľaza, hypofýza.

B/ **zadný mozog** (lat. rhombencephalon, angl. hindbrain), sa postupne rozčlení na:

3. mozoček (lat. cerebellum) a **Varoliov most** (lat. pons) tvoria metencephalon, majú význam napr. pri regulácii pohybov, rovnováhy a stability tela (mozoček);

4. predĺžená miecha (lat. medulla oblongata) je ústredím autonómnych procesov a funkčne prepája mozog a miechu**.**

Medzi predným a zadným mozgom je **stredný mozog** (lat. mesencephalon, angl. midbrain), riadia sa tu napr. okohybné svaly ale i pohyby a držanie tela.

Z mozgu vychádza 10, 12 alebo 13 párov mozgových nervov.

Miecha (lat. medulla spinalis, angl. spinal cord) si zachová podlhovastý, valcovitý tvar a postupne je pri fylogenéze endoskeletu obklopená stavcami, tvorenými chrupkou alebo kosteným tkanivom (produktom sklerotomov mezodermálych somitov) v chrbticovom kanáli.

Vegetatívna nervová sústava inervuje vnútorné orgány, funguje viac-menej autonómne, je kontrolovaná hypofýzou a hormónmi; funguje ako dva antagonistické systémy – sympatikus (lat. sympaticus, pars sympaticus) a parasympatikus (lat. sympaticus, pars parasimpaticus). Stimulujú alebo inhibujú rôzne dôležité funkcie nezávislé na vôli, napr. rýchlosť činnosti srdca, regulácia krvného tlaku, peristaltiky čreva, teploty tela, sekrécie a všeobecne metabolizmu a pod.

Zmyslové orgány – stále málo známe

Zmyslové orgány (lat. organa sensuum, angl. sensory nervous system, receptors)_sú bunky, súbory buniek alebo sústavy orgánov, zachytávajúce vzruchy z vonkajšieho alebo vnútorného prostrediaa odovzdávajúce ich do nervovej sústavy.

Majú takmer výlučne ektodermálny pôvod, podobne ako nervová sústava. Obe predstavujú jedinečnú výbavu živočíchov. Recepciu podnetov a reakciu na ne nájdeme u všetkých organizmov, ale rýchlosť a komplexnosť nervovo-zmyslovej spolupráce v tele živočíchov je jedinečná. Objavujú sa vo fylogenéze v jednoduchej podobe veľmi skoro, aj preto pochádzajú z najstaršej vrstvy buniek, ektodermu. Navyše ektoderm – povrchová vrstva buniek – je kontaktnou zónou živočícha s prostredím, má to teda aj topografické opodstatnenie. Pokožka je miesto koncentrácie zmyslových orgánov, najmä pokožka na prednom konci tela (na hlave a v jej okolí). Ďalšou dôležitou oblasťou lokalizácie zmyslov je epitel tráviacej sústavy (tzv. gastrodermis). Sekundárne niektoré zmyslové orgány zostupjú hlbšie do tela. Zmyslové orgány – najmä statokinetický a zrakový – sú po gonádach prvé kompletné orgány, ktoré sa vyformovali vo fylogenéze mnohobunkových živočíchov.

Vo väčšine prípadov, najmä u komplikovanejších živočíchov, obsahujú zmyslové orgány okrem citlivých (senzorických, receptorových) buniek a príslušných senzorických nervov aj bunky či orgány podporného charakteru (napr. optický a svalový aparát komorového oka a pod.) a zvyčajne reagujú na jeden typ podnetov (unimodálne). Len výnimočne zachytávajú viac podnetov, teda sú multimodálne (napr. tzv. temporálny – Tömösváryho orgán článkonožcov, ktorý spracúva chemické, teplotné a vlhkostné podnety). Podnet je spracúvaný v centrálnom nervovom systéme (vytvára sa mentálny „obraz" skutočnosti), následne – v porovnaní s inými organizami extrémne rýchlo – kontaktné miesto alebo celý organizmus na podnet reaguje (napr. stiahnutie končatiny, útek, útok a pod.). Hlavné vlastnosti podnetu, ktoré zachytáva zmyslový orgán, sú intenzita a smer.

Základná klasifikácia zmyslových orgánov rozlišuje **všeobecné zmysly** (senzorické nervové bunky) a **špeciálne zmyslové orgány**. Špeciálne zmysly podľa citlivosti na druhy podnetov možno rozdeliť na **mechanoreceptory, chemoreceptory** a **rádioreceptory** (fotoreceptory a termoreceptory). Súbor orgánov, ktoré zachytávajú podnety vzdialené od tela sa zvykne označovať ako telereceptory. Skôr ale, ako skĺzneme k výpočtu hlavných typov zmyslových orgánov, ešte malý komentár. Úroveň rozvoja zmyslových orgánov a ich koevolúcia v spoločenstve rôznych organizmov má ďalekosiahle dôsledky na vzhľad živočíchov (napr. či sú pestré a nápadné), na rozvoj ich komunikácie a rôzne prejavy správania, dokonca ovplyvňuje aj vzhľad a „správanie" iných organizmov v ekosystéme (napr. rastlín, ktoré lákajú alebo odpudzujú živočíchy a pod.). Druhá poznámka: zmyslové orgány fungujú komplexne a sú dôležitým prvkom pri morfologických adaptáciách častí tela. Zahľadme sa napr. na dlaň našej ruky a definujme si jej funkcie. Koľko z toho je podmienené prítomnosťou zmyslov?

Vyššie uvedené „klasické" delenie receptorov má jednu nevýhodu. Triedi ich logicky, ale bez vzájomnej súvislosti. Je možné použiť aj iné delenie, ktoré by poodhalilo spoločný pôvod zmyslových orgánov, hlavne ich senzorických buniek? Ako to bolo na začiatku?

Asi takto: najprv sa uplatnili (a stale ešte fungujú) **primárne zmyslové bunky**, čo sú nervové bunky (ich koncové časti) so zmyslovou funkciou. Niektoré mechano-, elektro- a

chemoreceptory vznikli ako **sekundárne zmyslové bunky z obrveného embryonálneho epitelu** (pokryvu), ktorý poznáme na povrchu primárnych vodných lariev. Časť takýchto buniek si zachovala obrvený povrch, zachytávajú podnety a posielajú ich dostredivými vláknami do nervového ustredia; dostredivé vlákna sú tvorené neuritmi – výbežkami nervových buniek. Zmysly s obrvenými epitelovými bunkami: prúdový zmysel (bočná čiara), sluchový, statokinetický orgán a elektroreceptory primárne vodných stavovcov. V prípade stavovcov (prípadne všetkých chordát) tvorbe väčšiny zmyslových orgánov predchádza v embryogenéze vznik unikátnych tzv. **epidermálnych neurogénnych plakód** (angl. epidermal neurogenic placodes; to sú doštičkovité párové zhrubnutia pokožky v hlavovej časti, ktoré vznikajú v kontaktnej zone neuroektodermu a mezodermu). Trendom je zoskupovanie jednotlivých obrvených buniek do zhlukov, najskôr plošných, neskôr priestorových a formovanie vrecúškovitých či komôrkovitých orgánov.

Mechanoreceptory

Prostredníctvom priameho dotyku (kontaktu) iného organizmu či predmetu, zachytávaním pohybu média, v ktorom je živočích ponorený (voda, vzduch, substrát) a vnímaním pohybu teliesok alebo tekutiny či bubliniek vzduchu v tele spôsobeného gravitáciou, slúžia na orientáciu v priestore, vnímanie polohy a pohybu, analýzu predmetov (povrch, hmotnosť, tvrdosť, pohyblivosť), zmeny prostredia (otrasy pevného podkladu, prúdenie vody), vnímanie bolesti a tlaku, analýzu sluchových podnetov. Bunky majú na citlivej strane jednu brvu alebo súbor štetiniek, niekedy spojených do dlhšej senzily (citlivej „antény").

- **Rovnovážne (statokinetické, gravitačné) orgány** (angl. gravity receptors, bodily balance organs, maintance of bodily equilibrium) – pozostávajú z jednej, dvoch či celej sústavy dutiniek alebo vrecúšok (**statocysta, otocysta**), v ktorých sa pohybuje tekutina (morská vody či lymfa) alebo bublina vzduchu v tekutine či pevné teliesko (**statolit** – doslova gr. stato-lithos = stabilizačná skalka, cudzorodý materiál, napr. zrnká piesku alebo vlastný produkt organizmu, napr. mineralizovaný **otolit** (lat. otolith) rýb, angl. ear stone), v smere či proti smeru (bublinka) pôsobenia zemskej gravitácie. Statocysty majú tvar dutej gule alebo podlhovastého vrecúška, prípadne sústavy spojených uzavretých rúrok (labyrinth) spojených v špecifickom uhle. Obrvené zmyslové bunky vystieľajú vnútorné povrchy statocysty. Pri pohybe tela statolit alebo médium v statocyste naráža na steny (prelieva sa) v súlade s gravitáciou i zrýchlením; bunky zachytávajú zmenu polohy tela. Statokinetický orgán sa formuje samostatne alebo ako súčasť statokineticko-akustického orgánu stavovcov, t.j. ucha. Informácia o narušení rovnováhy vedie ku kompenzačným reakciám tela a jeho častí.
    - Rovnováhe napomáha symetrické usporiadanie tela a balansovanie pomocou končatín a krídel, napr. v prípade článkonožcov sú to nohy a tykadlá, pri hmyze počas letu samotné krídla alebo rudiment zadných krídel adaptovaný na rovnovážne štruktúry, kyvadielka – haltery (dvojkrídly hmyz). Stavovce využívajú na udržanie rovnováhy končatiny (párové plutvy, nohy a krídla) a chvost a vzájomné koordinovanie častí tela (presúvanie ťažiska), niekedy je tento účinok posilnený vzájomnou pomocou viacerých jedincov.
    - Rovnováhu komplikuje bohato členený tvar tela s veľkou plochou povrchu, ťažiskom posunutým vysoko nad podklad alebo do strany a pod. Napr. ryby s vysokým, laterálne sploštenym tvarom tela v prúdiacej vode či pri malej výške

hladiny vody, kde časť tela z vody vyčnieva, musia investovať veľa energie do udržania rovnováhy. Pri spúšťaní chovného rybníka v plytkej vode a veternom počasí dochádza k zvýšenému úhynu rýb s vysokým telom (napr. vysokotelových foriem kaprov a tolstolobikov) v porovnaní s formami s telom valcovitým.

Živočíchy majú zväčša hlavnú os tela v horizontálnej polohe a rovnováhu udržiavajú voči tejto ose. Človek patrí k výnimkám a podobne aj iné vzpriamené cicavce, vtáky, ktoré sa pohybujú po dvoch nohách (bipádne) či radiálne súmerné živočíchy. Informácie potrebné k udržiavaniu rovnováhy zbierajú aj iné zmysly (napr. zrak) a na rovnováhe sa podieľa aktívne rad reflexných aj vedomých pohybov.

Statocysty používajú mnohé skupiny živočíchov, počnúc prhlivcami a rebrovkami. Zvyčajne sú súčasťou komplexných zmyslových orgánov (napr. rhopalia na okraji klobúkovitých tiel medúz prhlivcov, obsahujú statocystu a niekoľko typov očí). V anatómii primitívnejších morských živočíchov predstavujú polootvorené alebo sekundárne uzavreté mechúriky s morskou vodou a zrnkami piesku. Pri komplexnejších živočíchoch produkujú statolymfu a statolity steny statocysty. Stavovce majú **rovnovážno-polohový orgán uložený v kostenom labyrinte vnútorného ucha**: bezčeľustnaté stavovce majú dve a čeľustnatce tri polkruhové blanité chodby vo vzájomne kolmej polohe a centrálna dutina (vestibulum), ktorá vybieha do dvoch poľguľovitých výdutín (lat. sacculus a utriculus). Vnútri sa prelieva endolymfa, ktorá dráždi zmyslové bunky husto pokryté nepohyblivými brvami, rozmiestnené v stenách kanálikov. Článkonožce (kôrovce) majú statocysty v integumente a po zvliekaní kutikuly si ich obnovujú.

Otolity a význam ich štúdia

Otolity rýb (ušné kamienky, lat. statoconium, otoconium, statolithi) sú mineralizované telieska okrúhleho tvaru, ktoré sa s vekom a rastom živočícha koncentricky po obvodoch zväčšujú a sú umiestnené vo vestibule vnútorného ucha. Ich počet a tvar nesie aj druhové špecifiká. Otolity predstavujú štruktúry, ktoré možno využiť pri stanovení veku rýb odčítaním prírastkov. Stanovenie veku a prírastkov (rastovej histórie) rýb možno realizovať na základe hodnotenia týchto znakov: veľkosť tela, veľkosť a štruktúra otolitov, dĺžka plutvových lúčov, morfológia šupín, stavba pažerákových zubov, skeletu hlavy, stavcov, vývinu pohlavných orgánov.

- **Hmatové senzily** – na tykadlách, hmatadlách, nohách (najmä článkonožcov) alebo na celom tele; sú jedno- alebo mnohobunkové „chĺpky" či pohyblivé „hroty"; majú tvar štetiniek umiestnených v lôžku alebo sú to rozvetvené trichobotrie, zakotvené v jamkách; funkciu hmatových senzíl môžu mať akékoľvek deriváty integumentu, pohyblivo uložené v koži, na báze v tesnom kontakte so zmyslovými bunkami: napr. kutikulové chĺpky, zmyslové pierka vtákov, zmyslové chlpy cicavcov (vibrisi); nepriamo môžu byť súčasťou hmatového aparátu aj hodvábne vlákna bezstavovcov či okolitá vegetácia (napr. steblá trávy), ktoré sú regulérnymi alebo náhodnými externými súčasťami (súčiastkami) komplexu zmyslových orgánov.
- **Bočná čiara** (lat. linea lateralis, angl. lateral line) – súbory zmyslových buniek (neuromastov) sú prekryté rôsolovitou čiapočkou; reagujú na prúdenie vody (tzv. prúdový zmysel, reorecepcia) a otrasy vody, sú voľne v jamkách v koži alebo sú sústredené v ryhe či kanáliku na boku tela a hlavne na hlave, kde sú rozvetvené (vetvenie je druhovo špecifické a predstavuje dôležitý fylogenetický znak). Odbočkami kanáliky ústia na povrch tela (pri šupinatých zástupcov otvormi v šupinách), cez otvory sa naberá voda a pohybom dráždi zmyslové bunky. Bočnú čiaru majú všetky pôvodne (primárne)

vodné stavovce, vrátane lariev obojživelníkov. Amniota tento organ s pôvodnou funkciou stratili, ale pravdepodobne je časť zmyslových buniek (neuromastov) homologická so sluchovými bunkami umiestnenými vo vnútornom uchu.

Mnoho živočíchov vníma a využíva aktívne (generuje) alebo pasívne (len vníma) elektrické pole vo svojom okolí, čo využíva pri love koristi alebo vnútrodruhovej komunikácii. Prítomnosť **elektroreceptorov** je typická najmä pre primárne vodné stavovce (vrátane mlokov a červoňov), vzácne bola potvrdená aj u suchozemských živočíchov (ježura, vtákopysk) a veľrýb. Tie môžu mať viac typov elektroreceptorov; najlepšie sú prebádané tzv. **Lorenziniho ampuly**, ktorých zmyslové bunky sú uložené v jamkách tvoriacich rôzne komponovanú sieť najmä na spodnej strane hlavy. Predátory (napr. drsnokožce) ich používajú ako radar pri vyhľadávaní koristi aj v tme, kalnej vode či pod vrstvou substrátu na dne (každý živočích okolo seba produkuje elektromagnetické pole, ktoré možno detekovať). Elektroreceptory sa vyvinuli z neuromastov orgánu bočnej čiary (podobne aj sluchové bunky stavovcov), preto ich spomíname na tomto mieste, hoci funkčne patria skôr medzi rádioreceptory.

Akustické mechanoreceptory (sluchové orgány, angl. audiatory system) – zachytávajú frekvenciu, intenzitu a smer šírenia zvukových vĺn, šíriacich sa vzduchom alebo vodou; **tympanálne** a **skolopáriové orgány:** základom sú viacbunkové senzily (skolopídie), buď prichytené na oboch koncoch a napnuté ako struna medzi kutikulárnymi stenami (amfinematické skolopídie, chordotonálne orgány, napr. pedicelový orgán na tykadle chrobákov) alebo zachytené len na jednom konci a prekryté zvonka bubienkom (mononematické skolopídie, tympanálne = bubienkové orgány, na hrudi, nohách a prednej časti bruška dospelých jedincov, bubienok rozochveje vzdušnicu a tá skolopídiá, napr. kobylky, cikády). Ďalší sluchový orgán môže byť súčasťou tracheálneho systému (príjem zvuku v niektorých radoch hmyzu zabezpečuje komplex orgánov).

Ucho stavovcov

Tento komplexný mechanoreceptor sakladá sa z troch častí, ktoré vo fylogenéze vznikajú v tomto poradí:

- <u>vnútorné</u>: tvorí ho kostený labyrint v spánkovej kosti, v ktorom v pláva blanitý labyrint, oba labyrinty sú vyplnené lymfou; u rýb môže byť blanitý labyrint spojený s plynovým mechúrom (nahrádza bubienok), sluchová oblasť so zmyslovými bunkami (tzv. Cortiho orgán, lat. papilla basilaris) je v slepom výbežku pod polkruhovými chodbičkami vnútorného ucha, výbežok má tvar vrecúška (ryby a obojživelníky), slepého priameho výbežku (lagena; časť obojživelníkov, plazy a vtáky), ktorý sa u cicavcov špirálovite stáča do slimáka (lat. cochlea);
- <u>stredné</u>: sústava vzduchových dutiniek v spánkovej kosti a sluchové kostičky (angl. ossicles), Eustachovou trubicou sa spája s hltanom alebo ústnou dutinou;
- <u>vonkajšie</u>: vonkajší zvukovod a bubienok (angl. eardrum) prenášajú zvuk z prostredia do stredného ucha, bubienok pritom vznikol zrejem niekoľkokrát nezávisle v evolúcii stavovcov; väčšina cicavcov má vyvinuté ušnice (angl. ear lobes), tie koncentrujú zvukové vlny do zvukovodu, zlepšujú akustickú orientáciu v priestore, môžu slúžiť aj na termoreguláciu a vnútrodruhovú komunikáciu; vtáky nemajú ušnice, výnimkou sú sovy ako jediné vtáky, ktoré

majú pomerne úzky kožný lalok okolo sluchového otvoru, ktorý výrazne zlepšuje sluch.

Fylogenéza ucha stavovcov

Sluchový a rovnovážny orgán stavovcov sa utvára v tesnom kontakte a zo spoločného základu, odvodeného od zmyslovej časti orgánu bočnej čiary. Stručná fylogenéza sluchového orgánu sa dá zhrnúť nasledovne:

- **primárne vodné stavovce** majú po bokoch záhlavia vestibulárny rovnovážny orgán, ktorý predstavuje **základ vnútorného ucha**. Do istej miery dokáže zachytávať zvukové vlny. Úlohu rezonátora a zosilovača môžu plniť steny plynového mechúra, ktoré rozkmitajú kostičky, ktoré vznikli z prvých štyroch stavcov chrbtice (tzv. Weberov orgán), ktoré sú v kontakte s vnútorným uchom – takýto prenos zvuku je známy v nadrade lúčoplutvých rýb Ostariophysi, kam patria aj u nás žijúce kaprotvaré a sumcotvaré ryby);
- **obojživelníky** majú už vyvinuté aj **stredné ucho** počnúc bubienkom (je homologické so spirákulom – dýchacím otvorom bezčeľustnatých a primárne vodných čeľustnatcov), za ktorým nasleduje bubienková dutina stredného ucha s prenosovými štruktúrami (kostička columella a chrupkovitá extrastapes), Eustachova trubica tento priestor spája s ústnou dutinou. Dutina stredného ucha často nie je vytvorená a žabám v strednom uchu funguje a, druhá kostička (lat. operculum). Stredné ucho s bubienkom sa nevyskytuje u všetkých obojživelníkom, napr. chvostnaté obojživelníky ho nemajú. Stredné ucho sa formuje z prvej žiabrovej štrbiny a kostičky (ossicles) z oblúkov, ktoré štrbinu ohraničujú spredu, prípadne i zozadu (kompozitový pôvod kostičky v uchu žiab);
- **plazom** sa vyvíja vonkajšia časť ucha (vonkajší zvukovod), prevodový a zosilňovací systém stredného ucha tvorí len jedna kostička (lat. extracolumella)
- **vtákom** sa lagena so zmyslovými bunkami predlžuje do tvaru dlhej trubičky, stredné ucho stále disponuje len s jednou kostičkou (columella), vonkajšie ucho má krátky zvukovod bez ušnice (s výnimkou sov), ich funkciu môžu plniť tzv. pierkové ušnice: vztýčené perie okolo sluchového otvoru zachytáva zvuky, ruší vybrácie sposobené mávaním krídel a chráni sluchovod mechanicky. V prípade sov má špeciálne uloženie pier okolo očí funkciu smerového mikrofónu;
- **cicavcom** sa zdokonalilo vnútorné ucho (predĺženie zmyslového epitelu Cortiho orgánu v predĺženej a do plochej špirály – slimáka – stáčajúcej sa lageny). 3 kostičky: maleus (kladivko), incus (nákovka) z prvého žiabrového oblúka a stapes (strmienok) z druhého oblúka. Cicavcom a vzácne niektorým vtákom sa formuje ušnica, lievikovitý vstup do vonkajšieho zvukovodu. Ušnica má rôzne sluchové funkcie (zosilnenie a „zaostrenie" zvukov, zachytenie smeru zdroja zvukov). Tvarom a veľkosťou je ušnica veľmi rôznorodá, je obľúbeným objektom porovnávacej a funkčnej morfológie (pekným príkladom sú ušnice rôznych plemien psov). Môže plniť dôležitú úlohu v termoregulácii.

Zvukotvorné orgány a stratégie živočíchov

S recepciou akustických signálov úzko súvisí schopnosť vydávať zvuky a komunikovať prostredníctvom nich. Živočíchy tvoria zvuky trením (stridulácíou), alebo udieraním na ozvučný orgán či rozochvievavím membrán, prudkým vypúšťaním stlačeného vzduchu z tela von alebo aj pomocou externých predmetov (hudobných nástrojov). Stručný prehľad orgánov akustickej komunikácie:

- **stridulačné orgány bezstavovcov** – zvuk vzniká mechanicky, trením priliehajúcich plôšok kutikuly s drsným povrchom: A/ krídlový (na báze krídel) – kobylky, svrčky, B/ stehnovokrídlový – väčšina koníkov, C/ bruškovo-stehnový – niektoré koníky; stridulácíu vzácne nájdeme aj u zástupcov ďalších radov hmyzu (niekedy aj v vode, napr. pri chrbtoplávkach rodu *Corixa*), niektorých pavúkov, suchozemských kôrovcov (*Armadillo officinalis*), mnohonôžok a stonôžok – význam spočíva vo vnútrodruhovej komunikácii alebo odstrašení predátora;
- stridulácíu vzácne využívajú aj **hady**, **vtáky** (sonation) a **cicavce**, trecie plôšky sú pokryté nešpecifickými alebo modifikovanými šupinami, perím, chlpmi. Ryby tiež dokážu stridulovať: škrípu zubami (zvuk môže byť zosilnený alebo modifikovaný plynovým mechúrom) alebo otierajú modifikované lúče plutiev o ich kostené pletence;
- stavovce a vzácne aj niektoré bezstavovce (motýle, švábyby) vydávajú zvuky prostredníctvom vzduchu v dýchacej trubici, prípadne tráviacej trubici. Výraznú vokalizáciu nájdeme pri žabách, vtákoch a cicavcoch.
- prevažná časť zvukov vtákov vzniká v mieste rozvetvenia priedušnice, kde je súbor chrupavkových prstencov a membrán, fungujúcich ako zvukotvorný komplexný orgán, **syrinx**. Niektoré vtáky produkujú dva hlasy naraz (oboma prieduškami nezávisle).
- cicavce majú **hlasivky** (lat. **plicae vocales**, angl. voice box). Je to súbor chrupiek, svalov, väzivových štruktúr a hlasivkových rias i epitelu, hneď za príklopkou z hltanu do hrtanu. Hlasivky majú význam pri dýchaní a ochrane hrtanu pred preniknutím potravy. Pri vydychovaní môžu vytvoriť pružnú bariéru pre vzduch, ten ich rozochveje a vznikne súvislý alebo prerušovaný zvuk v rôznej tónine. Vtáky aj ciavce majú viacero spôsobov vydávania zvukov (stačí si uvedomiť, kde vytvárame hlas pri speve a kde pri pískaní – tu je vdychovaný alebo vydychovaný zvuk regulovaný perami a zubami).

Chemoreceptory

Chemoreceptory (angl. olfactory organs, odorant receptors) analyzujú charakter chemických látok prítomných vo vzduchu a vo vode, resp. rozpustných v tekutinách ústnej dutiny a na jazyku, na výstelke horných dýchacích ciest a nozdier; primárne vodné stavovce majú chemoreceptory aj v koži na povrchu tela. Bezstavovce ich majú umiestnené v integumente, prípadne na končatinách (tykadlách, nohách). Zaujímavé rúrkovité alebo tanierikovité výbežky majú niektoré morské mäkkýše. Tieto tzv. rinofóry (rhinophore) slúžia na diaľkovú detekciu chemických podnetov a analýzu prúdenia vody (tzv. reorecepcia), majú teda zmiešanú funkciu.

Mikrošturuktúra chemoreceptorov je podobná pri rôznych živočíchoch: súbor zmyslových buniek ústi do pohárikovitej jamky v epitele obrveným koncom, opačným koncom sa dotýkajú senzorických nervových vlákien. Vodné živočíchy majú zvyčajne jeden typ čucových orgánov. Suchozemské živočíchy majú často odlíšené 2 typy chemoreceptorov:

- **čuchové orgány** (angl. orthonasal olfaction, orthonasal smell, distance chemoreception) – sú roztrúsené po celom tele alebo sústredené; obrúčkavce, hlavonožce, primárne vodné stavovce – čuchová jamka, mäkkýše – orgán osfradium, článkonožce majú čuchové senzily na tarzálnych článkoch nôh (roztoče), tykadielkach (kôrovce) a tykadlách (vzdušnicovce), senzily v podobe zmyslových štetín vyčnievajú nad kutikulu alebo sú ponorené v nej; suchozemské stavovce majú čuchové bunky v nosovej sliznici, v horných dýchacích cestách; podľa citlivosti na čuchové podnety môžeme cicavce (stavovce a vlastne všetky živočíchy) rozdeliť na anosmatické (anosmické) – nemajú čuch (napr. delfíny), mikrosmatické – čuch majú málo citlivý (napr. primáty), a makrosmatické (napr. psovité šelmy); Jacobsonov orgán (vomeronazálny orgán) je párový prídavný chemoreceptor v ústnej dutine (podnebí) hadov a jašterov, vznikol vyliačením z nosovej dutiny, zachoval sa aj viacerým cicavcom (napr. psovité šelmy) a človek ho má rudimentárny;
- **chuťové orgány** (angl. gustatory senses, retronasal olfaction=smell) súvisia najmä s analýzou potravy, zvyčajne sa sústreďujú okolo úst (vodné stavovce), prípadne aj v koži na hlave a trupe, na fúzoch bentických lúčoplutvých rýb alebo v ústnej dutine a v hltane; hlavonožce ich majú na ramenách, článkonožce na tykadlách, hmatadlách, ústnych orgánoch, nohách, v ústnej dutine; podlhovasté zmyslové a podporné bunky sa zhlukujú do jamiek (pohárikov) okolitého epitelu alebo na chuťové papily (pupene); cicavce majú chuťové orgány špecializované na rôzne chute, čo determinuje aj ich topografiu (rozmiestnenie) na jazyku. Samotné chuťové orgány nedosahujú veľké rozmery a voľným okom ich štruktúra nie je rozlíšiteľná (papily na jazyku človeka majú desiatky až stovky mikrometrov). Ale pestrá štruktúra papíl si zaslúži aspoň krátky pohľad do mikroskopu alebo prekreslených schém. Povrch jazyka sa potom javí ako koralový útes a papily ako rôzne prisadnuté živočíchy (sasanky, hubky, koraly).

Rádioreceptory

Zachytávajú žiarenie (svetelné podnety aj mimo oblasti viditeľného svetla, elektromagnetické vlnneie) a menia ich na elektrické vzruchy pre nervové vlákna. Analýza podnetov je podporená rozvojom pamäťových schopností mozgu. Vo všeobecnosti najvýznamnejšími rádioreceptromi sú fotoreceptory (zrakové orgány), preto im tu venujeme najvac pozornosti. Počet zrakových orgánov a rozmiestnenie súvisí so symetriou tela; v prípade bilaterálnych živočíchov bývajú najčastejšie párové (jeden alebo viac párov) a sústreďujú sa na hlave. Receptorové a podporné bunky sa spájajú do komplexných orgánov – očí. Postranná poloha očí neumožňuje priestrové videnie, ale žiočích zachytáva podnety vo väčšom zornom poli. Rýchle živočíchy a najmä predátory majú oči umiestnené vpredu na hlave, prípadne na chrbtovej stranu hlavy alebo sa vysúvajú na telové prívesky. Prekryv zorného poľa oboch očí umožňuje priestorové videnie a presný odhad vzdialenosti pozorovaného predmetu. Topografia očí prezrádza aj smer, odkiaľ živočích očakáva útok predátora alebo v ktorom smere voči telu sa nachádza potrava (napr. vrchné či spodné uloženie očí rýb, podľa toho, či potravu zbierajú z hadiny i nad hladinou resp. pri dne vôd). Môžu byť samostatné, pohyblivé alebo ich nasmerovanie na podnet zabezpečuje

pohyb hlavy. Veľkosť a rozvoj očí prezrádza, či ide o živočícha denného alebo nočného (nočné živočíchy majú často výrazne väčšie oči ako denné, ale len za predpokladu, že nie sú kompenzované inými orgánmi – napr. sumce alebo netopiere majú oči drobné, ale vynikajúci čuch, elektroreceptory alebo sluch). Dravé živočíchy majú zrak dokonalejší, ako príbuzné nedravé formy. Život v trvalej tme (dno oceánov, jaskyne, pôda) vedie k redukcii alebo úplnej strate očí. V prostredí bez dostatočného výhľadu (hustá vegetácia, skalnaté prostredie) alebo v málo priehľadnom médiu (napr. kalná voda, miesta s častými hmlami a dažďami) tiež bývajú nevýhody zrakového vnímania kompenzované rozvojom iných orgánov.

Úroveň videnia sa mení počas ontogenézy. Ak je prítomné larválne štádium, často má odlišný (zvyčajne jednoduchší a fylogeneticky starší) typ očí, ako dospelá forma.

Oko tvorí fotoreceptorová časť a pomocné orgány (vrátane krycích). Fotoreceptorovú časť tvoria samotné receptorové bunky a pigmentové bunky.

Poznáme mnoho typov očí, ktoré môžeme zoraďovať fylogeneticky od štruktúrne a funkčne najjednoduchších po najdokonalejšie. Odborníci na vývoj oka sa ale zhodujú, že jednotlivé typy očí sa vo fylogenéze žvočíchov objavili viackrát, nezávisle na sebe, netvoria teda jeden súvislý rad postupne sa zdokonalujúcich zmyslov. Štúdium genetického pozadia a biofyziky zrakových orgánov naopak naznačuje scenár tzv. hlbokej homológie zrakových orgánov, minimálne niektorých typov očí. Týka sa to najmä bielkoviny opsínu, ktorá v zrakovom orgáne absorbuje svetlo a je základom fungovania fotoreceptora. Naopak, pomocné štruktúry v rôznych vývojových líniách živočíchov majú rôzny embryonálny pôvod a vznikli na sebe nezávisle konvergentným vývojom, považujeme ich za analogické.

Zásadné rozdiely v stavbe oka zistíme pri štúdiu fotoreceptorových buniek. Tie vznikli z obrveného embryonálneho ektodermu, ale samotnú recepčnú schopnosť môžu mať odlišné časti povrchu bunky. Tu rozlišujeme dva typy:

- ciliárne fotoreceptory (angl. ciliary photoreceptors) – recepcia žiarenia je na membráne brvy (cílie);
- rabdomické fotoreceptory (angl. rhabdomic photoreceptors) – recepcia žiarenia prebieha na drobných záhyboch membrány bunky (tzv. mikrovily, angl. microvilli).

Nejde pravdepodobne o homologické štruktúry. Vznikli v hlavných líniách živočíchov opakovane. Niektoré obrúčkavce môžu mať naraz oba typy fotoreceptorových buniek.

Fotoreceptorické bunky môžu mať odlišnú polohu voči pigmentovým bunkám a orientáciu k prichádzajúcemu svetlu. Tieto rozdiely definujú 2 principiálne typy očí:

- everzné (priame) oči – citlivá časť fotoreceptorových buniek smeruje von z tela smerom k prichádzajúcemu svetlu a receptorové bunky sú obstúpené pigmentovými bunkami;
- inverzné (nepriame) oči – senzibilná časť membrán fotoreceptorových buniek je otočená smerom dovnútra tela, sú odvrátené od smeru, odkiaľ prichádza svetlo, zachytávajú ho odrazené od vrstvy pigmentových buniek. Fotoreceptorové bunky a pigmentové bunky sú navzájom oddelené do samostatných vrstiev.

Fylogenetický prehľad typov očí (fotoreceptorov)

A. **Jednoduché oči** (angl. non-compound eyes) – je to skupina fotoreceptorov, ktorá vznikla u rôznych skupín živočíchov viackrát nezávislou evolúciou (analogické orgány). Ich spoločným znakom je jeden optický systém (jedna šošovka). Nejedná sa pritom o sekundárne zjednodušený model pôvodne zložených očí, jednoduché aj

zložené oči majú majú nezávislý vývoj a jeden živočích môže mať aj viac typov očí (vrátane takých jednoduchých organizmov, ako sú medúzové stadia přhlivcov):

- svetlocitlivé bunky po tele sú najčastejšie tesne pod pokožkou, po celom tele, poskytujú informáciu o svetle/tme, pomáhajú živočíchom vyhýbať sa svetlu alebo vnímať zatienenie približujúcim sa predátorom (napr. dážďovky);
- vreckové (everzné) oko majú medúzy (je to jeden z 3 typov očí medúz); uzavreté vrecko je prekryté zrohovatenou pokožkou, ktorá tú funguje ako rohovka, zmyslové bunky smerujú výbežkami do vnútra vrecka (čo je funkčne šošovka), k zdroju svetlu;
- jamkové (inverzné) oko – napr. ploskavce; bunky sú v stenách jamky, orientované výbežkami od svetla, svetlo najprv prechádza telom bunky až potom výbežkom;
- pohárikové oko (ulitníky);
- očká (ocelli) – pavúkovce, kôrovce, viacnôžky – jeden alebo viac párov, môžu byť zoradené do jedného alebo viacerých radov, ktoré pribúdajú po každom zvliekaní; počet očiek má taxonomický význam, majú ich aj larvy hmyzu (na hlave dospelého hmyzu sú zvyčajne 3 jednoduché oči a pár zložených očí);

- **komorové oči** (angl. camera-type eye) – hlavonožce a stavovce – sú párové, uložené v hlavovom puzdre alebo v lebke; skladajú sa z očnej gule a pomocných orgánov, umožňujú ostré, farebné, priestorové videnie. Oči oboch spomenutých skupín vznikli nezávisle (a anatomických konvergencií medzi nimi nájdeme viac), hoci sú na prvý pohľad veľmi podobné (skúste sa pozrieť sepii do očí, hneď zažijete pocit „inteligentného pohľadu" evokujúceho pohľad stavovca) a zásadné podobnosti nájdeme aj pri podrobnejšom štúdiu optického zariadenia oboch typov očí. V niektorých znakoch sa líšia.
    - **Oko hlavonožca** nemá rohovku, zaostruje pohybom šošovky v osi oka, chýba mu tzv. slepá škvrna, pretože očný nerv nepreniká do vnútra očnej gule, ale na sietnicu sa nervové vlákna upínajú zo zadnej steny sietnice. Na rozdiel od stavovcov sú svetlocitlivé bunky vystavené priamo svetlu (tvoria prvú vrstvu sietnice). Patria teda medzi everzné oči.
    - **Oko stavovca** má rohovku a disponuje pružnou šošovkou so schopnosťou akomodácie, sietnica je prerušená v mieste vstupu optického nervu (tzv. slepá škvrna) a nervové zakončenia dosahujú k receptorovým bunkám z vnútorného povrchu sietnice. Sú to inverzné oči. Oči stavovcov so súmračnou či nočnou aktivitou majú za zmyslovými bunkami reflexnú vrstvu buniek, tzv. tapetum lucidum (funguje analogicky k odrazovému sklíčku), táto vrstva zachytí a odrazí nezachytené fotóny späť k senzorickým bunkám, umožňuje teda používať zrak aj pri minimálnom svetle. Oči stavovcov sa líšia veľkosťou a tvarom. **Najdokonalejší zrak** majú vtáky, ktoré majú v oku výrazne viac svetlocitlivých buniek na jedntku plochy ako cicavce, rozsiahlejšie sú i miesta s najostrejším videním (tzv. žlté škvrny), ktoré majú vtáky i cicavce v podobe plochých jamiek, ale pri dravých vtákoch a iných výborných letcov tvoria hlboké krátery v svetlocitlivej vrstve. V mieste slepej škvrny vyrastá zo sietnice do sklovca zvláštny útvar, tzv. hrebeň (pecten) – v sietnici je fixovaný „rúčkou" hrebeňa a koncová časť smeruje do sklovca. Má rôzny tvar podmienený fylogenetickým postavení vtáka i zrakovými schopnosťami. Okrem výživy oka (cievy v hrebienku) a regulácie vnútroočného tlaku zrejme funguje ako zameriavací systém (mriežka) v oku a zrejem aj bráni krátkej slepote pri zábleskoch svetla.

B. **Zložené (facetové) oči** (lat. oculi compositi, angl. compound eyes) majú niektoré kôrovce, stonôžky radu Scutigeromorpha, hmyz; charakteristickou časťou sú veľké bunky tvoriace kužeľ (conus); skladajú sa z optickej a receptorickej časti. Denné druhy majú apozičné oči, jednotlivé omatídiá (lat. ommatidium, základná štruktúrna časť optického aparátu zloženého oka) sú tu navzájom oddelené pigmentom a na citlivú vrstvu preniká svetlo svietiace viac-menej len v osi omatídia. Nočné druhy majú

superpozičné oči: jednotlivé omatídiá nie sú oddelené pigmentom, oko zachytáva svetelné lúče rôznych smerov; za okom môžu mať odrazovú vrstvu (tapetum).

Štúdium očí je v posledných desaťročiach veľmi dynamické a vedie často k revízii poznatkov a názorov, vrátanie klasifikácie a homologizácie fotoreceptorických orgánov v živočíšnej ríši.

Rádioreceptory citlivé na zmeny teploty (termoreceptory)

Predstavujú súbor zmyslových buniek alebo nervových zakončení roztrúsených v epiteloch, reagujú na zmeny v teplote vonkajšieho alebo vnútorného prostredia. Zachytávanie infračerveného žiarenia (angl. infrared senses) umožňuje orientáciu v prostredí a vyhľadávanie teplokrvnej koristi. Pri endotermných živočíchoch majú význam v termoregulačných procesoch (podobne ako používame sensory s termostatom vo vykurovacom systéme, keď teplota v interiéri alebo exteriéri napr. poklesne, vykurovacie teleso dostane pokyn zvýšiť výkon) a sú distribuované po celom tele. Pri poikilotermných živočíchoch termoreceptory umožňujú voľbu teplotne optimálneho prostredia a ochranu pred zamrznutím.

Teplotné receptory majú rôznu citlivosť. Pri niektorých hadoch a článkonožcoch živiacich sa krvou endotermných živočíchov sa termoreceptory koncentrujú na hlave (jamky blízko nozdier, na perách čeľustí hadov – tieto sú pozorovateľné voľným okom, na tykadlách či predných končatinách hmyzu) a rozlišujú rozdiely v teplote s citlivosťou na stotiny °C. Termoreceptory bývajú často súčasťou komplexných zmyslových orgánov (napr. Hallerov orgán na predných končatinách kliešťov). Termereceptory živočíchom, ktoré lovia alebo cicajú krv endotermných živočíchov, umožňujú vyhľadanie koristi v tme a aj správnu identifikáciu koristi. Jedovatým hadom slúžia tiež na kontrolu koristi po injekcii jedu, požierajú často až chladnúcu, mŕtvu korisť. Hady majú termoreceptory sústredené 2 alebo viacerých párových jamiek na hlave pod nozdrami (nazývajú sa aj jamkovými orgánmi (angl. pit organs, frontal pits). Veľhadovité (nejedovaté škrtiče) a zmijovité (jedovaté) hady majú odlišný typ jamkových termoreceptorov, ktoré majú nezávislú evolúciu.

Telo živočíchov (najmä stavovcov) obsahuje aj ďaľšie receptory, ktoré zachytávajú stav vnútorného porstredia (proprioreceptory) resp. majú polymodálnu vnímavosť na signály sprevádzajúce poškodzovanie tela prostredníctvom vnímania bolesti (nociceptory)

Rýchle odkazy

https://dosits.org/animals/sound-production/how-do-fish-produce-sounds/ (vrátane audio-ukážok)
https://en.wikipedia.org/wiki (heslá napr.: Electroreception, Estimating the age of fish, Evolution of mammalian auditory ossicles, Eye, Larynx, Lingula papillae, Otolith, Sonation, Stridulation, Syrinx)
http://www.bbc.com/earth/story/20150219-the-worlds-most-sensitive-eyes
https://www.britannica.com/sciencemechanoreception/Reception-of-internal-mechanical-stimuli#ref530732
https://www.britannica.com/science/thermoreception#ref1022221
https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3698489/

Len neforemné zhluky buniek? (endokrinná sústava)

Anatomicky málo nápadná je sústava žliaz (nejde celkom o sústavu v zmysle spoločného pôvodu, tvaru či polohy) s vnútornou sekréciou produkujúca chemické látky s regulačnou funkciou spoločne nazývané hormóny. Spolu s nervovou sústavou predstavuje veľmi úzko prepojený riadiaci systém v organizme (tzv. neuro-humorálna regulácia). Sekretorické bunky endokrinného systému môžu byť súčasťou rôznych orgánov, kde nie sú morfologicky odlíšené. Tieto malé a morfologicky nevýrazné orgány paradoxne v podstatnej miere regulujú robustné znaky tela a orgánov: veľkosť, proporcie, sexuálny dimorfizmus, rozvoj larválnych (juvenilných) znakov, metamorfózu a pod. Nemôžeme ju teda ani v našom kontexte celkom ignorovať.

Ak porovnáme anatómiu endokrinných žliaz s exokrinnými (ktoré ústia na povrch tela alebo do tráviaceho traktu), nájdeme tieto rozdiely: endokrinné žľazy sú bohato prekrvené (vaskularizované), nevytvárajú kanáliky ani zásobné komôrky. Pre exokrinné žľazy platí opak.

Endokrinné žľazy vytvárajú funkčné celky (functional network), pôsobia stimulačne na seba v určitom smere, hierarchickom poradí (napr. hypothalamus–hypofýza–dreň nadobličiek = hypothalamic–pituitary–adrenal axis). Sú zaujímavým príkladom koevolúcie štruktúr rozličného pôvodu do jedného funkčného celku.

Fylogenéza. Endokrinné žľazy (angl. endocrine glands) majú úzky vzťah k nervovým bunkám (sústave) a podliehajú vo funkčnej hierarchii pokynom z CNS. Endokrinné žľazy produkujú hormóny do obehovej sústavy, ktorá distribuuje hormóny do cieľových orgánov a tkanív.

- <u>bezstavovce</u> majú systém žliaz produkujúcich regulačné sekréty; tento systém je menej známy, modelovo bol študovaný hlavne endokrinný systém hmyzu: tvorba hormónov súvisí s reguláciou niektorých dôležitých dejov: metamorfóza lariev a jej oddialenie v čase, zvliekanie kutikuly, vývin primárnych a sekundárnych pohlavných znakov, sfarbenie, nástup a trvanie diapauzy (neaktívnej fázy);
    - niekoľko príkladov endokrinných žliaz prvoústovcov a ich účinok:
        - semenníky obrúčkavcov endokrinne podnecujú vznik opasku (produkuje slizový spoj pri kopulácii a obal znášky vajíčok) a zásobného vačku na spermie;
        - mozog pijavíc ► zvliekanie;
        - podhltanové ganglium hmyzu ► nástup diapauzy;
- <u>stavovce</u> – endokrinný system sa sústreďuje v blízkosti mozgu, tráviacej sústavy, obličiek a pohlavných žliaz, ich topografia sa príliš nevzďaľuje od hlavnej osi tela:
    - v mozgu alebo tesnom kontakte s mozgom nájdeme **hypofýzu** (angl. pituary gland), situovanú na spodnej strane mozgu ako malé zavesené vrecúško. Skladá sa z predného laloka (adenohypofýzy), ktorá vzniká v ektoderme ústnej dutiny a zo zadného laloka (neurohypofýza), ktorá vzniká z medzimozgu. **Hypothalamus** (podlôžko) je spodná časť medzimozgu, ktorá okrem nervovej regulácie (vegetatívny nervový systém: autonómne riadenie – parasympaticus a sympaticus) má aj sekretorickú fukciu, produkuje oxytocín a vazopresín, ktoré transportuje dočasne do neurohypofýzy. Hypothalamus tiež chemicky reguluje činnosť adenohypofýzy. Šiškovité teliesko (**a**ngl. pineal gland) sa nachádza v

blízkosti tecta („strechy”) stredného mozgu a je miestom syntézy hormónu melatonínu;

- v oblasti hltanu má endokrinnú funkciu nepárová dvojlaločná **štítna žľaza** v kontakte s drobnými párovými prištítnymi telieskami a nepárový, podlhovastý brzlík - **týmus** (thymus), ktorý v dospelosti atrofuje (zaniká);
- v podžalúdkovej žľaze sa nachádzajú morfologicky neohraničené zhluky sekretorických buniek (**Langherhansove ostrovčeky**);
- na vrchnej strane obličiek sú „prilepené” endokrinné **nadobličky**, ktoré majú na priereze tzv. kôru a dreň (podobne ako obličky), obe vrstvy produkujú odlišné hormóny;
- tkanivo **pohlavných žliaz** má tiež sekretorickú funkciu, nevytvára tu ale morfologicky odlíšené endokrinné orgány.

Rýchly odkaz

https://www.britannica.com/science/endocrine-system

Óda na pohlavné orgány

Rozmnožovanie je súbor dejov v materskej generácii vedúcich k vzniku novej (dcérskej) generácie. Tak nejako znie všeobecná definícia, korektná ku rôznym osobitostiam. Ako táto téma súvisí s morfológiou? Zaujímať nás môžu **rozmnožovacie orgány** (angl. reproductive system), ktoré sa uplatňujú pri pohlavnom i nepohlavnom rozmnožovaní, **špecifické podporné orgány** a sekundárne znaky dospelých jedincov – gonochoristov viazané na pohlavie (**pohlavný dimorfizmus**), ktoré sú regulované pohlavnými hormónmi.
Primárne aj sekundárne pohlavné znaky nesúce dôležité informácie umožňujúce druhovú determináciu živočícha, vek jedinca, jeho postavenie v hierarchii society, období plodnosti a pod. Nadmerný rozvoj sekundárnych pohlavných znakov sa paradoxne môže stať hendikepom a viesť k vyhynutiu (populácie, druhu... napr. robustné parohy vyhynutého jeleňa obrovského mu znemožnili adaptovať sa na postupne zalesňujúcu krajinu po ústupe poslednej ľadovej doby).

Pre živočíchy je typické pohlavné rozmnožovanie, ale nie všetky živočíchy sa rozmnožujú pohlavne alebo výlučne pohlavne, môžu striedať spôsoby rozmnožovania, rovnako ako pohlavie. Spôsob rozmnožovania súvisí so stavbou pohlavných orgánov (s prítomnosťou pohlavných znakov) a druhotnými znakmi samíc a samcov, ovplyvňuje výrazne stavbu celého tela, najmä v období pohlavného dospievania a rozmnožovania (sprievodné morfologické znaky sa môžu meniť cyklicky počas roka alebo reprodukčných cyklov). V tejto kapitole budeme venovať pozornosť opäť najmä morfologickým aspektom.

A/ **Nepohlavné rozmnožovanie** (asexuálne, monogónia) – vznik nových, geneticky identických jedincov zo somatických buniek živočícha. Tento spôsob rozmnožovania – bežný v prípade jednobunkovcov a rastlín – nie je typický ale ani zriedkavý pri živočíchoch. Rozšírené u jednobunkovcov. V prípade mnohobunkových živočíchov hlavne vo fylogeneticky nižšie postavených systematických skupinách (najmä vodných) alebo v skorých vývinových štádiách s pomerne málo diferencovaných telom a dobrou regeneračnou schopnosťou. Ide o dej náhodný (dôsledok poškodenia napr. pri napadnutí predátorom), bez osobitých morfologických útvarov (štádií) alebo dej pravidelný, kedy sa môžu tvoriť morfologické novotvary.
Príklady:

- delenie (architómia a paratómia) – ploskulice;
- strobilácia – přhlivce (polypové štádium, vznikajú medúzy);
- schizogenéza – viacnásobné delenie (ploskulice, mnohoštetinavce);
- metamerická disociácia – rozpad tela na súbory článkov, ktoré dorastú – skompletizujú sa (Annelida);
- reprodukčná autotómia – odvrhnutie ramien (hniezdice, hadovice);
- pučanie (gemiparia) – vonkajšie (polypy přhlivcov), vnútorné (hubky, machovky) – púčiky (gemmulae) môžu slúžiť na prežitie počas zimného obdobia;
- **partenogenéza** – vznik nového jedinca z neoplodneného vajíčka. Takéto rozmnožovanie môžeme radiť medzi pohlavné (nový jedinec vzniká z pohlavnej bunky samice) alebo nepohlavné (dcérsky jedinec je genticky identický s materským). Partenogenéza je najvýznamnejší spôsob nepohlavného rozmnožovania článkonožcov a stavovcov. Novú generáciu predstavujú buď len samičky (tzv. telytokia), len samčeky (arrhenotokia) alebo obe pohlavia (amfitokia) – vajíčko ale niekedy musí byť stimulované spermiou iného druhu (tzv. oogonia), čo vedie k zvádzaniu samčekov iného druhu a sexuálnemu parazitizmu (u nás karas striebristý - *Carassius gibelio*). Partenogenéza je častá napr. v mnohých skupinách článkonožcov, ale doložená bola aj pri stavovcoch až po plazy;

- **polyembryónia** – vznik viacerých embryí z jednej zygoty (machovky, blanokrídlovce, cicavce: pásavec - pravidelne, človek – nepravidelne: rodia sa jednovaječní súrodenci, navzájom geneticky identickí). Polyembryóniu môžeme chápať aj ako osobitý typ pohlavného rozmnožovania (dcérske jedince sa geneticky líšia od materského). Alebo ako nepohlavné rozmnoženie dcérskeho jedinca (zygota sa delí nepohlavne na jednovaječných súrodencov).

B/ **Pohlavné rozmnožovanie** (sexuálne, amfigónia) – nové, od rodičov geneticky odlišné jedince – potomkovia – vznikajú zo špecifických pohlavných buniek (haploidných), zvyčajne po splynutí 2 rôznych pohlavných buniek (samčej a samičej).

Pohlavné rozmnožovanie je charakteristické pre všetky eukaryotické organizmy, vrátane jednobunkových. U živočíchov sa pohlavné bunky vyvíjajú v pohlavných žľazách: vaječníkoch (ovarium) a semeníkoch (testis). Nepohyblivé veľké samičie vajíčko oplodňuje pohyblivá malá samčia spermia. Prostredie oplodnenia a vývinu embrya (vnútrotelové alebo vonkajšie) súvisí s množstvom ďalších morfologických adaptácií.
Z morfologického hľadiska je zaujímavá štruktúra a pôvod pohlavných orgánov (pohlavných znakov) ako i sekundárnych zmien v stavbe celého tela determinovaných pohlavím.

Pohlavné žľazy (gonády)
Sú to vakovité orgány, obsahujú zárodočný epitel, z ktorého vznikajú pohlavné bunky (gaméty). V ontogenéze stavovocov vznikajú z mezodermu, u bezstavovcov z ektodermu alebo výnimočne z endodermu.
Pohlavné žľazy vznikajú ako samčie semenníky (testes), samičie vaječníky (ovaria) v jedincoch **oddeleného pohlavia** (gonochorizmus) alebo v jednom, **hermafroditickom** (obojpohlavnom) jedincovi (oddelene majú pohlavné žľazy napr. mnohé ploskavce alebo obrúčkavce, spoločnú obojpohlavnú žľazu = ovotestis majú napr. niektoré ulitníky). Pri hermafrodických živočíchoch začiatok produkcie buniek znamená dosiahnutie pohlavnej dospelosti, ktorá sa prejaví prítomnosťou adultných znakov (napr. opasku na tele dážďoviek a iných opaskovcov); separácia pohlaví a pohlavný dimorfizmus tu logicky chýbajú. Dozrievanie a uvoľňovanie pohlavných buniek môže byť súčasné (simultánne = simultánny hermafroditizmus) alebo postupné (sukcedánne, sekvenčné = sekvenčný hermafroditizmus, zmena pohlavia, angl. gender change) ako proterandria (protandria = jedinec „funguje“ najpr ako samec, neskôr ako samica) alebo proterogynia (protogynia = jedince „funguje“ najskôr ako samica, neskôr ako samec). Pri stavovcoch sa hermafroditizmus vyskytuje vzácne, zvyčajne sa tu uplatňuje sekvenčný typ hermafroditizmu (poznáme ho vo viacerých vývojových vetvách rýb, vzácne ho nájdeme u skokanov a pod.). Hermafroditizmus sa vzácne patologicky vyskytuje aj u ľudí, je sprevádzaný rôznou funkčnou anatómiou pohlavných žliaz.

Zmenu pohlavia (typ protogynia) môžeme zaznamenať napr. pri akváriovom chove bežných tzv. živorodých rýb mečoviek (*Xiphophorus hellerii*) či „gupiek“ – živorodiek dúhových (*Poecilia reticulata*). Obe pochádzajú zo Strednej a Južnej Ameriky. Majú výrazný pohlavný dimorfizmus. Niektoré samičky sa postupne „metamorfujú“ na funkčných samčekov, najmä pri absencii samčekov v populácii (aj napr. v akváriu). Keďže samičky vajcoživorodých rýb sú väčšie ako samčeky, tento znak zostane aj „metamorfovaným“ samčekom, ktoré sú postatne väčšie ako samčeky, ktoré nemenili pohlavie. Protandria bola pozorovaná napr. pri koralovej rybke *Amphiprion ocellaris* (hrdina nemenovaného animovaného filmu). Hermafroditizmus umožňuje schopnosť gonád tvoriť oba typy pohlavných buniek (súčasne i striedavo) alebo redukciou jedného typu gonád a rozvojom gonád druhého pohlavia. Tie potom hormonálne regulujú pohlavný dimorfizmus. Asi cítime, že je to veľmi zaujímavá oblasť na ďalšie štúdium...

Gonochorizmus je jav, kedy populácia pozostáva z jedincov oddeleného pohlavia: samíc a samcov.

Pohlavné orgány pozostávajú z pohlavných žliaz semenníkov/vaječníkov a zvyčajne aj ďalších orgánov: pohlavných ciest (semenovodov/vajcovodov), zásobných častí (semenné vrecúško), vyústenia (penis/pošva alebo kloaka), prídavných žliaz (napr. prostata). Sú lokalizované a ústia v rôznych častiach tela, najčastejšie ale na konci bruška (hmyz), brušnej zadnej časti hrude (prosomy), pri stavovcoch v závere brušnej dutiny.

Druhotné pohlavné znaky (sexuálny dimorfizmus)
Prítomnosť pohlavných žliaz (= primárne pohlavné znaky) podmieňuje prítomnosť prídavných pohlavných orgánov a anatomické (morfologické) zmeny v rôznych častiach tela, t.j. druhotné pohlavné znaky a pohlavnú dvojtvárnosť.
Vývin druhotných pohlavných znakov je podmienený priamo geneticky (článkonožce) alebo je regulovaný prostredníctvom hormónov (stavovce).
Ich výskyt a význam možno zhrnúť nasledovne:

- naplno sú rozvinuté u dospelých jedincov a sú stále alebo sa objavujú periodicky v období rozmnožovania (napr. sfarbenie a neresové vyrážky samcov rýb, hrebene samcov mlokov, parohy u párnokopytníkov);
- ovplyvňujú pohlavný výber v prírode (zvyčajne samička si volí vhodného samčeka podľa miery rozvinutia druhotných pohlavných znakov);
- vytvárajú bariéru medzidruhového kríženia; majú špecifický charakter, možno ich využiť pri určovaní pohlavia i druhu;
- sexuálny dimorfizmus sa vyvíja úmerne odlišnosti rolí pohlaví a aj v príbuzných taxónoch sa preto môže manifestovať veľmi rozdielne a s rozdielnou intenzitou;
- morfologické znaky pohlavného dimorfizmu súvisia s rôznymi fázami reprodukčného správania:
    - dvorenie (sfarbenie, veľkosť plutiev rýb, ...),
    - párenie (prichytávacie zariadenia – napr. hákovité nôžky samčekov článkonožcov – mnohonôžky, potápniky, premenené tykadlá žiabronôžok; rozdielna veľkosť a tvar pohlavných orgánov),
    - nosenie a kladenie vajíčok (samice: brušné vaky – marsupia; kladielka),
    - starostlivosť o potomstvo (napr. nenápadné sfarbenie samíc, mliečne bradavky...),
    - obrana teritória, samice a potomstva.

Kopulačné orgány
Je to pestrá skupina orgánov s rôznym pôvodom a polohou na tele, ktorá slúži na transport spermií do tela samice pri živočíchoch s vnútorným (vnútrotelovým) oplodnením a ktorá predstavuje dôležitú adaptáciu na suchozemské prostredie. Zvyčajne sa označujú ako **gonopódy** (gonopodes), čo sú doslova kopulačné nohy (premenené končatiny) alebo **penis** (nepárový orgán samca pri vyústení semenovodu). Kopulačné orgány majú aj samice (komplementárne k samčím): vnútorná **pošva** (vagina) alebo vonkajšia epigyna. Gonopódmi sa niekedy označujú aj orgány, ktoré vznikli premenou končatín a majú úlohu pri ukladaní **spermatofóru** do pohlavných ciest samice a kladení vajec, hoci ku priamej kopulácii tu nedôjde (napr. gonopódy samíc stonôžok).
Oplodneniu predchádza kopulácia (tesný kontakt samca a samice a zasunutie kopulačných orgánov samca do pohlavného otvoru samičky).
K oplodneniu môže dochádzať aj bez priamej kopulácie – pomocou špeciálneho vrecúška so spermiami (**spermatofor**), ktoré samček umiestni vo voľnom prostredí a samička si ho nájde a umiestni do pohlavného otvoru (využívajú to napr. roztoče a mloky). Spermatofor má druhovo špecifický tvar (jednoduchý v podobe kvapôčky na stopke alebo aj veľmi zložitý) a často i navigačný systém (pavučinové vlákna, pachové stopy). Spermatofor ale môže samček

ponúknuť samici aj priamo (vrátane prenosu kopuláciou). Medzi voľným ponechaním spermatoforu v prostredí a kopuláciou existuje celá škála prechodov, ktoré sprevádzajú aj morfologické adaptácie. Umiestňovanie spermatoforu do vonkajšieho prostredia sa považuje za evolučný prechod od mimotelového k vnútrotelovému oplodnenie a súvisí s prechodom z vody na suchú zem
K oplodneniu dochádza hneď po kopulácii alebo môžu byť spermie na čas uložené v zásobnom vrecku samičiek (**receptaculum seminis**) a na oplodnenie vajíčok môžu byť použité neskôr.

Kopulačné orgány samcov vznikajú:

- premenou koncových častí pohlavných (prípadne močovopohlavných) ciest. Je to penis a hemipenis samcov a pošva alebo vulva samíc stavovcov. Samčie orgány presahujú okraj tela. **Penis** je nepárový kopulačný orgán samcov v mieste vyústenia pohlavných žliaz. Nájdeme ho napr. u hmyzu a terestrických stavovcov (korytnačky, cicavce). Pojem **hemipenis** označuje párové výrastky samcov šupináčov (hady, jaštery, obrúčkovce = vývojová skupina (klad) Amphisbaenia beznohých jašterov podobných drobným hadom), ktorými (zvyčajne len jedným) sa samček zachytí o kloaku samičky, nie sú ale injekčným orgánom na prenos spermií, alebo
- vznikajú premenou končatín (nôh, plutiev) v rôznych častiach tela, aj vzdialených od ústia pohlavných orgánov, ako napr.
    - **gonopódy** sú premenené končatiny samcov článkonožcov (napr. koncová časť 2. páru končatín - pedipálp samcov pavúkov sa premenila na kopulačný orgán, bulbus; nohy na 7. telovom článku samcov mnohonôžok sú v dospelosti modifikované na gonopódy a pod.)
    - premenené brušné plutvy (párové **pterygopódy**) žralokov a predĺžená análna plutva (nepárové gonopódium) vajcoživorodých rýb;
    - **hektokotylové rameno** hlavonožcov, ktoré sa oddeľuje od tela samca a kopuluje so samičkou a pod.

Kopulačné orgány zabezpečujú efektívnejší prenos spermií do tela samičky. Keď chýbajú, k prenosu spermií dochádza po priložení koncových častí pohlavných ciest (napr. párenie vtákov priblížením a pritlačením kloák).

Rýchly odkaz

https://en.wikipedia.org/wiki (heslo: Sequential_hermaphroditism)

Ontogenéza (morfogenéza)

Oplodnené (vzácne aj neoplodnené vajíčko) sa začne brázdiť (množiť) a vzniká séria morfologicky veľmi zaujímavých útvarov a postupné formovanie či transformovanie orgánov a útvarov. Detailné štúdium morfologických zmien počas embryogenézy i v ďalších fázach ontogenézy je pre pochopenie stavby tela živočíchov bezprecedentne dôležité. A niektoré základné fakty si potrebujeme oživiť aj v tomto texte.

Morfologické zmeny sa odohrávajú počas celého individuálneho vývinu jedinca od oplodneného vajíčka po smrť, hoci nie v rovnakej intenzite a rýchlosti. Jednotlivé fázy môžeme definovať a zoradiť takto: zygóta ► brázdenie oplodneného vajíčka ► morula ► blastula ► gastrula ► organogenéza ►embryogenéza ► postembryonálny vývin.

V štádiu gastruly sa diferencujú zárodočné vrstvy (listy). Táto diferenciácia je pre ďalší rozvoj tela (organogenézu) určujúca. Následné formovanie orgánov (organogenéza) a charakteristického tvaru tela prebieha v tele samice, v obaloch vajíčka (voľne alebo tiež v tele samičky, ojedinele aj samca) alebo voľne vo vodnom prostredí (primárne larvy živočíchov). V raných fázach embryogenézy vedci definovali tzv. **fylotypickú periódu** = obdobie, v ktorom majú všetky druhy rovnakého kmeňa súbor spoločných znakov (gréc. phyllum = kmeň, typica = typické). Tento poznatok pre kmeň spoločnej (rovnakej) expresie génov v určitej faze embryogenézy sa využíva ako jeden z významných znakov (markerov) pri hodnotení kmeňov ako prirodzených vývojových skupín živočíchov.

Postembryonálny vývin

Po opustení vajíčka (pri vajcorodých, oviparia) alebo tela matky (živorodé, viviparia), prípadne vajíčka, ktoré sa vyvíjali v tele samice po vnútrotelovom oplodnení (vajcoživorodé, ovoviviparia) sa jedinec vyvíja:

- priamo – mladý jedinec sa od dospelca líši len veľkosťou, nevyvinutými pohlavnými orgánmi a absenciou väčšiny prejavov pohlavného dimorfizmu – počas vývinu dorastá, pohlavne dospieva;
- nepriamo – cez larválne štádium. Larva (sensu lato) je morfologicky výrazne odlišná forma, ktorá má zvyčajne aj iné pohybové orgány a potravnú stratégiu (tiež stavbu ústnych orgánov). Prechod do dospelého štádia si vyžaduje metamorfózu, t j. kompetné prebudovanie tela.

Larvy sensu lato (latinsky aj anglicky larva/larvae).

Ak sa v postembryonálnom vývine živočícha vyskytne dočasná fáza výraznej nepodobnosti vyvíjajúceho sa jedinca a adultnej formy (týka sa to morfológie, spôsobu života a obývaného prostredia), po ktorej sa jedinec náhle alebo postupne zmení (metamorfuje) na dospelú formu, hovoríme o larválnom štádiu vývinu. Naprieč systémom živočíchov môžeme opakovane nachádzať principiálne odlišné 2 typy lariev:

a/ **primárne larvy** (pravé larvy, sensu stricto) existujú výlučne vo vodnom prostredí, najmä v moriach. Predstavujú stratégiu, pomocou ktorej sa prisadnuté, či pomaly po dne sa pohybujúce organizmy šíria na väčšie vzdialenosti (napr. hubky, príhlivce, lastúrniky). Jedinec opustí vajíčko na skorom stupni morfogenézy (v štádiu blastuly alebo gastruly) – týka sa to vajíčok

chudobných na zásobné látky. Larvy sa na dospelce nepodobajú (napr. trochofóra, veliger); ich typológia zodpovedá fylogenetickej úrovni. Počas väčšinou veľmi krátkeho larválneho obdobia populácia expanduje do širšieho okolia. Larvy preto majú telo, ktoré umožňuje voľné vznášanie v prúde vody alebo sa zachytávajú o väčšie, aktívne plávajúce organizmy;

b/ **sekundárne larvy** (presnejšie juvenilné štádiá) sa vyvíjajú vo vode aj na suchu, z vajíčok bohatých na zásobné látky. Z vajíčka sa liahnu v neskorom štádiu embryogenézy, sú viac podobné na dospelce, na rozdiel od priameho vývinu nesú špecifické larválne (cenogenetické = novo získané) znaky (napr. larvy hmyzu, obojživelníkov). Larvy často nesú dôležité fylogenetické znaky, ktoré sa v metamorfóze môžu stratiť, najmä v dôsledku výraznej adaptácie na nezvyčajné prostredie a spôsob života. Larvy môžu maťevolučne pôvodnú, jednoduchú stavbu určitého orgánu (napr. typ oka, ústnych orgánov), ktorá je v dospelosti nahradená zlepšenou, odvodenou formou alebo pri výraznej zmene spôsobu života v dospelosti dôjde k sekundárnej deformácii pôvodnej stavby (napr. adaptácia na endoparazitický život, vodné prisadnuté dospelé formy a pod.).

Existuje viacero klasifikácií lariev hmyzu. Pri larvách holometabolného hmyzu zaviedol taliansky zoológ Antonio Berlese (1913) toto rozdelenie:

- apódne larvy – nemajú vyvinuté končatiny, telo je súdočkovité alebo červovité, sú typické pre niektoré čeľade dvojkrídlovcov a chrobákov. Tu sa ešte môžu rozlišovať larvy:
    - eucefálne: hlavová kapsula je pevná a dobre vyvinutá (nápadná);
    - hemicefálne: hlavová kapsula je redukovaná a hlava sa zaťahuje do hrude;
    - acefálne: bez hlavovej kapsuly;
- protopódne larvy – končatiny sú len rudimentárne a bruško nie je článkované (endoparazitické a parazitoidné larvy)
- oligopódne larvy – končatiny sú len na hrudi
- polypódne larvy – končatiny (napr. panôžky) sú aj na brušku.

Existencia sekundárnych lariev sa javí ako výstrelok fylogenézy živočíchov a zaslúži si pozornosť. Napr. Williamson (1992 a novšie práce) predstavil hypotézu, že larvy prezentujú fenotyp, ktorý prezrádza časť genómu hybridného pôvodu (dostala sa do genómu hypoteticky historickou hybridizáciou medzi odlišnými vývojovými líniami).

Rýchly odkaz

http://scaa.usask.ea/gallery/lacalli (fotografie primárnych lariev niektorých morských živočíchov)

Bonusy (nebolo toho dosť?)

B1 Využitie kvalitatívnych znakov pri praktickej anatomickej štúdii

Pri praktickom pozorovaní orgánov a orgánových sústav narazíme často na problém identifikácie jednotlivých orgánov. Správne určenie si vyžaduje skúsenosť a aj vhodnú literatúru. Tu sú niektoré znaky, ktoré vedome či podvedome používame pri identifikácii orgánov:

- **Poloha**

Každý orgán má v tele viac alebo menej fixnú polohu. Myslí sa tým postavenie voči zvyšku tela, najmä okolitým orgánom. Ak povieme, že obličky stavovcov majú dorzálnu polohu, myslí sa tým fakt, že v rámci orgánov brušnej dutiny sú umiestnené výrazne k chrbtovej strane v dorzo-ventrálnom smere. Pri štúdiu sa snažíme orgán identifikovať, kým je na pôvodnom mieste. Pri anatomickej preparácii je to dôležitý krok. Pred ďalšou preparáciou je vhodné si zapísať či nakresliť identifikačné znaky študovaného orgánu. Na definovanie správnej polohy orgánu je dôležité telo živočícha pozorovať v prirodzenej polohe s definovanou orientáciou (čo nemusí byť vždy jednoduché, napr. určenie pravej a ľavej strany lastúrnika).

- **Farba**

Farba orgánu je dôležitým a nápadným znakom pri identifikácii orgánu. Súvisí s prítomnosťou pigmentov, množstvom krvných kapilár, farbou obsahu orgánu i stavebnými látkami. Ak nájdeme v prírode kosť stavovca, je zvyčajne biela (stavebná látka je uhličitan vápenatý), ale až po istom čase vo vonkajšom prostredí. Inak býva kosť ružová až červenkastá, vďaka prítomnosti krvných kapilár a krviniek alebo žltkastá, vďaka prítomnosti tukov. Tukové tkanivo býva žlté alebo žltobiele. Pohlavná žľaza samcov rýb býva sivo-biela alebo ružovo-biela. Vaječníky samíc bývajú žlté, oranžové (i čierne) podľa farby ikier (vajíčok). Tmavo-červené sú výrazne prekrvené orgány: žiabre, pečeň, obličky. Ružové až červenkasté bývajú pľúca. Žlčník je žltý alebo zelený, a pod. Treba mať ale na pamäti, že farba tela a orgánov sa rýchlo mení. Farba v živých tkanivách nie je fixná, ale rýchlo sa mení počas života a aj po usmrtení (prípadne konzervovaní). Intenzita farby v takom prípade sa znižuje, červená sa mení na hnedú a pod. Dôležitosť farby pri určovaní orgánov využívajú farebné anatomické atlasy i determinačné kľúče. Pre lepšie odlíšenie orgánov sa používa aj sekundárne farbenie – preparátov, fotografií, snímkov z elektrónových mikroskopov. Pozrite si napr. farebný atlas anatómie človeka (Rohen et al. 2011), voľne dostupný online.

- **Tvar**

Tvar orgánu je dôležitý znak. Mimoriadnu pozonosť priťahujú orgány z pevného tkaniva alebo derivátov, ktoré majú často druhovo špecifický tvar s množstvom zaujímavých detailov. Orgány z mäkkých tkanív majú tvar menej stabilný a niekedy sa rýchlo pri preparácii meniaci. Platí to aj pri orgánoch konzervovaných v rôznych médiách. Aj preto je pri takýchto jemných štruktúrach potrebné dbať na správny postup pri konzervovaní. Príliš rýchle, drastické konzervovavanie spôsobí prudké stiahnutie kontraktilných tkanív a zdeformovanie orgánov. Týka sa to aj celého tela živočíchov, najmä mnohých bezstavovcov, ktoré majú jemný integument a telo spevnené len hydroskeletom (napr. ploskavce, obrúčkavce, mäkkýše). Naopak, článkonožce majú kutikulu veľmi odolnú, preto je možné konzervovať ich v rôznych fixačných roztokoch, prípadne ukladať ich do zbierky v podobe suchých preparátov. Neplatí to ale všeobecne, napr. evolučne nižšie Hexapoda (vidličiarky, chvostoskoky a pod.) a larvy hmyzu majú integument slabší a ak po konzervovaní vyschnú, ich telo sa skrčí (scvrkne).

- **Veľkosť (pomerná)**

Veľkosť (z praktických dôvodov skôr pomer veľkostí dvoch či viacerých pozorovaných orgánov) je dôležitý znak, ktorý prináša informáciu o intenzite využitia (funkčnosti) daného orgánu. Týka sa to aj celého tela. Výrazný rozdiel vo veľkosti tela medzi jedincami môže byť sprievodným znakom pohlavného dimorfizmu, polyploídie, kryptických druhov a pod. Keď študujeme chrup stavovcov, veľkosť zubov v pomere k veľkosti hlavy nám prezrádza druh potravy, vzájomná veľkosť zubov v čeľusti upozorňuje na mieru ich používania. Vo všeobecnosti orgány s narastajúcim významom majú tendenciu sa zväčšiť, pri útlme činnosti sa zmenšujú až k úplnemu zániku alebo zachovaniu v podobe zakrpatených zvyškov (rudimentov).

B3 Anatómia ako umelecká inšpirácia

K tejto téme toho sám veľa neviem, okrem niekoľkých školských výkresov so zvieratkami, terénnych náčrtov a malého množstva perokresieb, ktoré som použil na zvýraznenie diagnostických znakov niekoľkých vzácnych druhov mnohonôžok som zatiaľ nič nevytvoril – najmä nie s umeleckým presahom. Opakovane som mal možnosť skúmať štruktúry na kutikule článkonožcov pomoocou skenovacieho elektrónového mikroskopu. So zatajeným dychom sme vkladali vzorky drobného materiálu pokrytého jemnou vrstvičkou vzácneho kovu (zlata) do vákuovej komory mikroskopu a čakali sme, aký obraz (tvar) odhalia elektróny odrážajúce sa od povrchu. Zakaždým sa nám na obrazovke ukázala málo známa či neznáma „krajina“ bohatá na neuveriteľné detaily, pritom často symetrické, poukladané v špecifickom vzore... Chcel by som motivovať študentov, ktorí majú umelecké cítenie a zručnosti alebo si ich chcú rozvíjať, aby sa toho nebáli. A aj na takýchto predmetoch dali o sebe vedieť. Ak sami potrebujú inšpiráciu, odporúčam kliknúť si obrazovú záložku v internetovom vyhľadávači po zadaní kľúčových slov: guide to drawing animals, artist’s guide to anatomy, anatomy for artists. A či to stojí za námahu? Pozrite si napr. knihu o prírode ako umení Kunstformen der Natur (1900) od Ernsta F. Haeckela (1861-1949). Ako dopĺňa jeden z recenzentov týchto skrípt (VK), Haeckelova kniha inšpirovala secesný architektonický štýl. Alebo si pozrite vydarené ilustrácie Aristida Mošanského (1928-2000), maľujúceho zoológa, v knihe Cicavce okolo nás, či obdivuhodné ilustrácie českého zoológa a maliara Jana Dungela (nar. 1951). Alebo... Čo taký Michelangelo Buonarotti (1475-1564) a jeho postavy v skicách alebo mramore?! Poznáte príbeh jeho života a priam posadnutosť detailným štúdiom anatómie človeka? Peknú knihu na našu tému vydal aj známy americký spisovateľ dobrodružnej literatúry a zakladateľ hnutia lesnej múdrosti, Ernst Thompson Seton (1860-1846), *Studies in the Art Anatomy of Animals,* 1896, neskôr v reedíciách ako Art Anatomy of Animals. Nehovoriac o fascinácii Lenarda da Vinci (1452-1519) anatómiou, ktorá ho inšpirovala k mnohým umeleckým a vedeckým dielam. Nie je tu teda toho veľa, ale snáď dosť pre tých, ktorí potrebovali impulz na naštartovanie. Kreslenie je to len voľnočasová zábava ale i cesta k detailnému štúdiu a zaujímavým objavom. Alebo k úžasu, ktorý je dôležitým motorom záujmu o predmet.

<u>Rýchly odkaz</u>

http://caliban.mpiz-koeln.mpg.de/haeckel/kunstformen/.

B3 Živočíchy ako architekti

Mnohé druhy živočíchov sa prejavujú ako zruční stavitelia pozoruhodných diel (konštrukcií). Pojem architekt sa v biológii používa v rôznych významoch:

- ✓ ekologickom – ekosystémový architekt (inžinier) je živočích, ktorý svoje prostredie výrazne pretvára, zvyčajne vo svoj prospech, prípadne nezámerne, vždy je to ale činnosť podstatne a nápadne ovplyvňujúca okolitý ekosystém a nad rámec pôsobenia ostatných organizmov v spoločenstve Klasickými príkladmi môžu byť dážďovky a mravce v pôde, bobor v riečnej krajine;
- ✓ morfologickom – keď študujeme pozoruhodnú štruktúru častí tela živočíchov (najmä ektoskeletu a schránok) z architektonického pohľadu;
- ✓ staviteľskom (angl. building biology, biology of animal architecture, construction behaviour) – ak živočíchy tvoria architektonicky pozoruhodné materiálne diela (zvyčajne svoje obydlia) v procese tzv. stavebného správania (ang. construction behaviour). V tejto kapitolke stručne načrtneme práve túto problematiku podľa knihy Hansella (2004).

Schopnosť tvoriť zložité a funkčné stavby je výsledkom dlhej histórie a pokladáme ju za výrazne zlepšenú adaptačnú schopnosť živočíchov naprieč celým zoologickým systémom. Staviteľská činnosť živočíchov je zameraná na:

a. stavbu príbytkov (hniezda, nory) – chránia živočíchy pred nepriaznivými abiotickými aj biotickými vlyvmi (bezpečné úkryty, bývanie, miesto nerušeného rozmnožovania a vývinu a pod.);
b. stavbu lovných zariadení – pascí (slizové siete „mnohoštetinavcov“, dvoj- alebo trojrozmerné siete pavúkov, hodvábne vlákna produkované dravými larvami hmyzu, vrše zo zvlečeného plášťa voľne pohyblivých foriem vršoviek, lovné jamky lariev mravcolevov a pod.);
c. stavbu prvkov vnútrodruhovej komunikácie (napr. stavba „slávobrán” samcami austrálskych vtákov – šiatorníkmi, obdoba napr. nášho stavania májov).

Na stavebné práce živočíchy využívajú rôzny materiál, ktorý:

- nazbierajú vo svojom okolí (angl. collected material), prípadne stavbu hĺbia priamo v dostupnom materiáli (napr. nory v pôde, komôrky v dreve…), alebo
- sami produkujú špecifický materiál (angl. secreted material), napr. pavučinové vlákna, včelí vosk, papier.

V oboch prípadoch živočích ešte môže materiál ďalej upravovať.

Prítomnosť orgánov produkujúcich stavebný materiál, prípadne spojovací materiál pri využití nazbieraných častíc, ktoré ďalej aranžuje a spevňuje (napr. schránky lariev potočníkov alebo motýľov) či adaptované končatiny, zberné zariadenia a pod. sú štruktúry inšpiratívne pre porovnávaciu morfológiu. Navyše, obydlia i lovné zariadenia determinujú často telo a vytvárajú dôležitý kontext na pochopenie stavby tela. Napr. živočíchy obývajúce vlastné či prenajaté nory v zemi alebo dutiny v stromoch či skalách majú telo výrazne adaptované na tvar a veľkosť týchto príbytkov a úkrytov.

Pri terénnom zoologickom výskume sa stavby živočíchov považujú za významné pobytové znaky, sú často druhovo špecifické – svedčia teda o prítomnosti a aktivite konkrétneho druhu, rozsah a miera starnutia použitého materiálu zas predstavujú dôležité informácie o veľkosti kolónie, dĺžke pôsobenia živočíchov na tomto mieste, čase prítomnosti a pod. Študujú sa teda podobne ako samotné telá živočíchov.

Stavby netvoria všetky živočíchy, z článkonožcov sú to najmä pavúky, termity, blanokrídlovce, medzi stavovcami najmä niektoré kostnaté ryby, vtáky a cicavce, vrátane človeka. Zvyčajne sú stavby druhovo špecifické, niekedy variabilné podľa miestnych podmienok (napr. v ihličnatom lese vyzerá mravenisko inak, ako stavba toho istého druhu mravca v listnatom lese).

Rýchly odkaz

Malú, ale graficky výpravnú prehliadku umenia živočíchov si pozrite tu: https://www.naturepl.com/pictures/pdfs/NPL_Architecture.pdf

B4 Anatómia v kuchyni

V menšej miere, ako v minulosti, sa stretáme aj dnes pri príprave jedla s telami živočíchov alebo ich časťami. Príprava jedla si vyžaduje skúsenosti (ktoré mäso je na aké jedlo vhodné, akú tepelnú úpravu zvoliť), rovnako ako skladovanie (čo a ako zmraziť, ako dlho mäso vydrží v chladničke) alebo nákup (ktoré mäso je čerstvé, ako sa nepomýliť pri druhu mäsa, ako sa nedať dobehnúť predajachtivým predavačom) či lov.
Základná príprava mäsitého pokrmu je vlastne pitva či anatomická štúdia (preparácia). Čo zaujímavé si môžeme pri príprave všimnúť? Aby sme to celkom nezovšeobecnili, krátko si charakterizujme hlavné druhy mäsa, ktoré spracúvame. Mimochodom, potravinársky pojem „mäso“ (angl. flesh, meat) označuje svalové tkanivo (prevažne priečne pruhované) a časť tukového tkaniva, oddeleného spolu so svalmi od kostí. V rôznej miere tu môžeme nájsť tiež cievy a šľachy (najmä v mäse z končatín).

- **Bezstavovce** v kuchyni (mäkkýše, hlavonožce, kôrovce (rak, homár, krab, langusta, kreveta...), larvy chrobákov (múčiarov) sa stávajú čoraz bežnejšou zložkou potravy, minimálne na slávnostných hostinách aj u nás (podľa nariadenia Európskeho parlamentu a Rady (EÚ) č. 2015/2283 z 25. novembra 2015 je hmyz zaradený medzi nové potraviny bez udania konkrétneho druhu, v ponuke sú prevažne sušené alebo pražené larvy chrobákov-múčiarov a svrčky, všetko z registrovaných chovov), v niektorých kultúrach sú bežnou súčasťou jedálnička rôzne bezstavovce. Ich príprava predstavuje jedinečnú možnosť pozorovania vonkajšieho a vnútorného skeletu, zmyslových orgánov, prísaviek na ramenách hlavonožcov a pod., časť orgánov, ktoré sú bezcenné z kulinárskeho hľadiska si možno odložiť a konzervovať a opakovane študovať s pomocou mikroskopu. Aj na našom území sa donedávna lovili a konzumovali raky (stačí sa spýtať starých ľudí v regiónoch s bohatými populáciami rakov).
- **Ryby** (presnejšie primárne vodné stavovce, vrátane drsnokožcov, prípadne bezčeľustnatcov) umožňujú pozorovanie veľmi farebných vzorov, pestrého ektoskeletu hlavy a trupu, polohy a tvaru úst, stavby plutiev a ich pevných predných lúčov, zubov, zmyslových orgánov – očí, nozdier, bočnej čiary, zmyslových fúzov okolo ústneho otvoru a anatómie brušnej dutiny (často sa ako špeciality preparuje pečeň, pohlavné orgány, ikry). Niektoré ryby majú telo pokryté (napr. ostriežotvaré, ropušnicovité) tŕňmi. Pri príprave tradičnej a výbornej maďarskej rybacej polievky (halászlé) sa rozvára aj hlava, ktorá sa rozpadne: oddelí sa ektoskelet hlavy, môžeme si pozrieť

stavbu žiabrového viečka a žiabrových oblúkov, vrátane pažerákových zubov (kaprovité ryby) a mozgovne (neurokránia). Z praktických dôvodov je dôležité rozlíšiť čerstvé ryby, len také sú chutné a nezávadné (pomôcť nám môže napr. krvavočervená farba žiaber pri opakovanom rozmrazení a zmrazení, či chemickej kozervácii rýchlo menia farbu, blednú či zhnednú).

- **Obojživelníky** a **plazy**. Ich odchyt za účelom konzumácie je na Slovensku a v celej Európskej únii zakázaný a spoločnosťou dnes málo tolerovaný (hoci aj v niektorých našich regiónoch celkom nezanikla konzumácia mäsa z tzv. žabích stehienok), ale najmä v Oriente ich nájdeme v jedálničku bežne. Komerčný chov skokanov je povolený vo viacerých krajinách, Francúzsko a Belgicko patria k najväčším producentom žabích produktov na svete. Na našom území sa v minulosti konzumovali zadné končatiny skokanov, získavali sa najmä skoro na jar pri jarnej reprodukčnej hromadnej migrácii skokanov do vôd. Ešte pred polstoročím sa aj na košickom trhu bežne predávali žabie stehienka.
- **Vtáky** (hydina) – väčšinou máme k dispozícii polotovar, telo zbavené peria, kože, hlavy, krku, vnútorností, koncových častí zadných končatín. I tie sú ale zaujímavým objektom. Obrovské lietacie svaly predstavujú najväčšiu mäsitú časť tela. Pri vykostení si môžeme všimnúť stavbu hrudnej kosti, beháku zadnej nohy, tvar a veľkosť kostrčovej žľazy, pevné a dlhé šľachy v zadných nohách (výrazné napr. pri morkách). Príprava hydinovej polievky z vnútorností nám umožňuje všimnúť si stavbu a konzistenciu srdca, viaclaločnej pečeňe či dvojdielneho svalnatého žalúdka.
- **Cicavce** (sviňa domáca = bravčové mäso, tur domáci (krava) = hovädzie a teľacie mäso, ovca a koza domáca = baranie, jahňacie, kozie mäso, kôň a divina (srnčia zver, diviak, jeleň a príbuzné kopytníky), králik, zajac a niektoré hlodavce...) – tvoria v našich podmienkach asi najčastejšie konzumované živočíchy. Na pracovnej doske (v ponuke predajní) máme najčastejšie len malé výseky mäsa zbaveného kostí, ale často konzumujeme aj slaninu (údený a nasolený výsek kože, podkožného tuku a svaloviny) a vnútornosti (pečeň, srdce, jazyk, pľúca). Majitelia psa často kupujú rôzne kosti, najmä bravčové (lopatky, dlhé kosti končatín, bedrové kosti)... Okrem posúdenia čerstvosti (časť mäsa sa skladuje v mrazenom, chladenom alebo chemicky konzervovanom stave rôzne dlhú dobu), kde je prirodzená farba – rôzna podľa typu mäsa na škále červenej a červenohnedej – a to aj na reze dobrým indikátorom – nám poskytuje príprava pokrmu z tela cicavcov mnoho inšpirácií pre štúdium. Zaujímavých aj tým, že sa jedná o živočíchy nám fylogeneticky blízke a anatomicky veľmi podobné. Mimochodom, viete akou časťou sú obľúbené hovädzie držky (ktoré sa dnes vracajú do jedálych lístkov ako strava chudobná na kalórie ale pomerne bohatá na minerály a vitamín B12) a kam odkazuje zvláštne pejoratívne „držka nevymytá“ resp. nespisovne „nevymáchaná“?

Literatúra

Pre scriptum: z množstva existujúcej literatúry som sa snažil vybrať ***tituly, ktoré majú výborné referencie*** v odbornej komunite, ***sú pútavo spracované*** a nadovšetko: ***sú dostupné*** v digitálnej podobe (online), alebo v knižniciach, prípadne priamo u vyučujúceho v priebehu semestra. Ale, ako ktosi trefne poznamenal: „zázraky sa dejú za hranicou konformity". Trocha námahy bude potrebné… Kto knihu otvorí, začíta sa, pomôže si slovníkom, vypíše si poznámky, vykročil na dobrodružnú cestu poznania. Výber článkov z časopisov a online zdrojov je značne subjektívny, je ich naozaj mnoho.

Učebnice a monografie

Gaisler, J., Zima, J. (2018) Zoologie obratlovců. 3. prepracované vydanie. Academia, Praha, 696 s.

Holecová, M., Schlarmannová, J., Országhová, Z., Matejovičová, B. (2016) Anatómia a morfológia živočíchov. Univerzita Komenského v Bratislave, 418 s.

Kardong, K. V. (2015) Vertebrates. Comparative anatomy, function, evolution. 7. vydanie, Mc-Graw-Hill, New York, 816 s. (náhľad do 6. vydania: https://archive.org/details/KardongVertebratesComparativeAnatomyFunctionEvolution6thTxtbk/page/n549)

Liem, K. F., Bemis, W. E., Walker, W.F., Grande, L. (2001) Functional Anatomy of the Vertebrates. An Evolutionary Perspective. 3. vydanie. Harcourt College Publishers, 703 s.

Roček, Z. (1998) Obecná morfologie živočichů. UK Praha, skriptá na internete, 217 s. (dostupné online: http://rocek.gli.cas.cz/Courses/courses.htm)

Roček, Z. (2002) Historie obratlovců. Evoluce, fylogeneze, systém. Academia, Praha, 512 s.

Trnka, A. (2017) Všeobecná zoológia II. Organológia. Pedagogická fakulta Trnavskej university, Trnava, 84 s. (dostupné online: pdf.truni.sk/download?e-skripta/trnka-vseobecna-zoologia-organologia-2017.pdf)

Literatúra k praktickým cvičeniam

Buchar, J. (1995) Stručný přehled soustavy bezobratlých. Obrazová část. Peres, Praha, 192 s.

De Iuliis, G., Pulera, D. (2010) The Dissection of Vertebrates: A laboratory Manual. 2. vydanie. Academic Press/Elsevier, 352 s.

Fishbeck, D.W., Sebastiani, D.W. (2015) Comparative Anatomy. Manual of Vertebrate Dissection. 2. vydanie. Morton Publishing Company, Englewood, 576 s.

Freeman, W.H., Bracegirdle, B. (1971) An Atlas of Invertebrate Structure. Heinemann Educational Books, London, 125 s.

Kardong, K.V., Zalisko, E.J. (2014) Comparative Vertebrate Anatomy – A laboratory dissection guide. 7th Edition, Mc-Graw-Hill, New York, 215 s.

Kunst, M., Landa, V., Oliva, O., Skuhravý, V., Veselovský, Z. (1954) Zoologické praktikum. Nakl. ČSAV, Praha, 376 s.

Popesko, P. (2009) Atlas topografickej anatómie hospodárskych zvierat. Príroda, Bratislava. 5. vydanie. I.-III. diel, 416 s.

Sigmund, L., Bajtlerová, P. (1978) Pitevní a osteologické praktikum obratlovců. Univerzita Karlova, Praha, 120 s.

Steiner, G. (1977) Zoomorphologie im Umrissen. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart-N. York, 134 s.

Wischnitzer, S., Wischnitzer, E. (2007) Atlas and Dissection Guide for Comparative Anatomy. 6. vydanie. W. H. Freeman & Company, N. York, 331 s.

Čosi naviac (novšie)

Alexander, R.M. (2006) Principles of Animal Locomotion. Princetown University Press, 384 pp. O knihe, vrátane ukážok: https://press.princeton.edu/titles/7435.html

Berkovitz, B., Shellis, P. (2017) The Teeth of Non-Mammalian Vertebrates. Elsevier, Amsterdam, 354 s.

Berkovitz, B., Shellis, P. (2018) The Teeth of Non-Mammalian Vertebrates. Elsevier, Amsterdam, 346 s.

Brusca, R. C., & Brusca, G. J. (2003) Invertebrates (2nd ed.). Sunderland, Mass., Sinauer Associates, 875 s.

Hansell, M. (2004) Animal Architecture. Oxford University Press, 322 s.

Kent, G.C., Carr, R.K. (2001) Comparative anatomy of the vertebrates. 9. vydanie. McGraw Hill, Dubuque, Iowa, 524 s.

Knudson, D. (2007) Fundamentals of Biomechanics. Springer Science+Business Media, 319 s. http://www.profedf.ufpr.br/rodackibiomecanica_arquivos/Books/Duane%20Knudson-%20Fundamentals%20of%20Biomechanics%202ed.pdf

Lancaster, J., Downes, B.J. (2013) Aquatic Entomology. Oxford University Press, 285 s.

Maggenti, M.A., Maggenti, A.R., Gardner, S.L. (2005) Online Dictionary of Invertebrate Zoology: Complete work. University of Nebraska, Lincoln, 970 s. https://digitalcommons.unl.edu/cgi/viewcontent.cgi?referer=https://www.google.sk/&httpsredir=1&article=1001&context=onlinedictinvertzoology

Panigaj, Ľ., Ľuptáčik, P. (2015) Systém bezchordátov (Náčrt systému a fylogenézy). Vysokoškolské učebné texty. Univerzita P. J. Šafárika v Košiciach, 126 s.

Pough, F. H., Janis, Ch. M., Heiser, J. B. (2008) Vertebrate Life. 8. vydanie. Prentice Hall, Inc., 752 s.

Országhová, Z., Schlarmanová, J. a kol. (2010) Slovník zoologických termínov a taxónov. Univerzita Komenského v Bratislave, 344 s.
https://fns.uniba.sk/fileadmin/prif/biol/kzo/Predmety/Slovniky_Orszaghova/Slovnik_zool_term_a_tax..pdf

Ruppert, E. E., Fox, R. S., & Barnes, R. D. (2004) Invertebrate zoology: a functional evolutionary approach. 7. vydanie. Brooks/Cole Cengage learning, 963 s.+index.

Rohen, J.W., Yokochi, C., Lütjen-Drecoll, E. (2011) Color Atlas of Anatomy. A Photographic Study of the Human Body. 7. vydanie. Schattauer GmbH, Stuttgart, 532 s. https://anatomiaartistica.files.wordpress.com/2014/09/color-atlas-of-anatomy-a-photog-study-of-the-human-body-7th-ed-j-rohen-et-al-lippincott-2011.pdf

Schaller, O. (2007) Illustrated Veterinary Anatomical Nomenclature. 2. vydanie. Enke Verlag, Stuttgart, 628 s.

Schatten H, Constantinescu GM. (2007) Comparative Reproductive Biology. Blackwell Publishing, Ames, 402 s.

Schlarmannová, J., Jančová, A., Szekeres, L., Barteková, A. (2005) Organológia živočíchov. FPB UKF, Nitra, 209 s.

Schmidt-Rhaesa, A. (2007) The Evolution of Organ Systems. Oxford University Press, Oxford, 385 s.

Tirjaková, E., Vďačný, P., Kocian, Ľ. (2015) Systém eukaryotických jednobunkovcov a živočíchov. Katedra zoológie, Prírodovedecká fakulta Univerzity Komenského, Bratislava, 35 s. https://fns.uniba.sk/fileadmin/prif/biol/kzo/Profily/Tirjakova_Eva/System_Eucaryota_1vydanie.pdf

Vogel, V. (2013) Comparative Biomechanics Life's Physical World. 2nd Edition. Princetown University Press, 640 s. https://press.princeton.edu/titles/10046.html

Wallace, A. (1997) Animal Body Plans. Cambridge University Press, Cambridge, 360 s.

Wanniger, A. ed. (2015-2016) Evolutionary developmental biology of invertebrates. Vol. 1-6. Springer-Verlag, Wien, 1363 s.

Čosi naviac (overené časom)

Bayer, E. (1948) Zoologie všeobecná a přehled živočišné soustavy. Publikace ministerstva zemědelství RČS, sv. 116. Brno, 524 s.

Beklemišev, V.N. (1952) Osnovy sravnitelnoj anatomii bespozvonočnych. Sovetskaja nauka, Moskva, 699 s.

Beláková, A. (1997) Organológia živočíchov. PF UK Bratislava, skriptá, 239 s. Pozn. dostupné online: https://fns.uniba.sk/fileadmin/prif/biol/kzo/Predmety/Morfologia_zivocichov/Literatura/Belakova-Organologia-zivocichov-1-111.pdf;

Bereiter-Hahn, J., Matoltsy, A. G., Richards, K. S. (1984) Biology of Integument1. Invertebrates. Springer Verlag, Belin_Heidelberg, 844 s.
Engel, F.M., 1974: Pohyb a ríša zvierat. Smena, Bratislava, 160 s.
Fretter, V., Graham, A., 1976: A Functional Anatomy of Invertebrates. Academic Press, London, New York, San Francisco, 589 s.
Jasič, J. a kol. 1984: Entomologický náučný slovník. Príroda, Bratislava, 680 s.
Knoz, J., 1984: Obecná zoologie, I. Taxonomie, látkové složení, cytologie a histologie. II. Organologie, rozmnožování, vývoj živočichů a základy biologie. Skripta Pf. UJEP v Brně, 3. Vyd., 340 s.
Manton, S. M. 1977: The Arthropoda: Habits, Functional Morphology, and Evolution. Oxford Clarendon Press; Oxford. 1977. 527 s.
Novikov, M. (1936) Základy srovnávavací morfologie bezobratlých. Nakl. české akademie věd a umění, Praha, 256 s.
Sigmund, L., Bajtlerová P. (1978) Pitevní a osteologické praktikum obratlovců. Universita Karlova, Praha, 120 s.
Sigmund, L., Hanák, V., Pravda, O. (1992) Zoologie strunatců. Vyd. UK, Praha, 501 s.
Sládeček, F. (1958) Rozmnožování a vývoj živočichů. Nakl. ČSAV, Praha.

Morfológia ako príbeh

Carroll, S. B. (2010) Nekonečné, nesmírně obdivuhodné a překrásné. Academia, Praha, 350 s. [orig. Endless forms most beautiful. The new science of Evo Devo and the making of the Animal Kingdom, 2005, W.W. Norton & company, New York]
Lisický, M. (1980) Živá symetria. Mladé letá, Bratislava, 127 s.
Markoš, A. (1997) Povstávání živého tvaru. Nakl. Vesmír, Praha, 312 s.
Shubin, N. (2009) Ryba v nás. Cesta tři a půl miliardy let dlouhou historií lidského těla. (Orig. Your Inner Fish. Preklad: Z. Roček). Paseka, Praha, 294 s.

Články

Bitsch, C., Bitsch, J. (2002) The endoskeletal structures in arthropods: cytology, morphology and evolution. Arthropod Structure & Development 30: 159-177. https://doi.org/10.1016/S1467-8039(01)00032-9
Brown, F.D., Prendergast, A., Swalla, B.J. (2008) Man is but a Worm: Chordate Origins. Genesis 46: 605-613. http://www.sdbonline.org/sites/2012Course/Brown_etal.2008.pdf
Cattell, M., Lai, S., Cerny, R., Medeiros, D.M. (2011) A New Mechanistic Scenario for the Origin and Evolution of Vertebrate Cartilage. PLoS One. 2011; 6(7): e22474. Published online 2011 Jul 22. https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3142159/
Černý, R. (2010) Čtvrtá vrstva. Evoluce obratlovců optikou evolučne-vývojové biologie. Vesmír 89: 478-481. https://vesmir.cz/cz/casopis/archiv-casopisu/2010/cislo-7/ctvrta-vrstva.html
Erwin, D. H. (1999). "The Origin of Bodyplans". Integrative and Comparative Biology. 39 (3): 617–629. doi:10.1093/icb/39.3.617
Gellon, G., McGinnis, W. (1998) Shaping animal body plans in development and evolution by modulation of Hox expression patterns. BioEssays 20: 116-125. https://pdfs.semanticscholar.org/473f/ee9c02b2e4881cf9c8509aa4a0c7e24e5120.pdf
Graham, J.H., Özener, B. (2016) Fluctuating Asymmetry of Human Populations:A Review. Symmetry2016,8, 154; doi:10.3390/sym8120154. https://pdfs.semanticscholar.org/c7f1/ed676ed9d7440fa3c1cad3ebb37589f39d57.pdf
Finnerty (2005) Did internal transport, rather than directed locomotion, favour the evolution of bilateral symmetry in animals? BioEssays 27:1174–11 80. https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1002/bies.20299
Fišer, C., Robinson, Ch.T., Malard, F. (2018) Cryptic species as a window into the paradigm shift of the species concept. Molecular Ecology 27: 613–635. https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/mec.14486
Foote A.D. et al. (2015) Convergent evolution of the genomes of marine mammals. Nature genetics 47 (3), 272-275. https://www.nature.com/articles/ng.3198.pdf?origin=ppub
Foote A.D. et al. (2016) Genome-culture coevolution promotes rapid divergence of killer whale ecotypes. Nature, Article number: 11693 https://www.nature.com/articles/ncomms11693
Hirasawa, T., Kuratani, S. (2015) Evolution of the vertebrate skeleton: morphology, embryology, and development. Zoological Letters (2015) 1:2, 1-17. https://zoologicalletters.biomedcentral.com/articles/10.1186/s40851-014-0007-7
Irie, N., Satoh, N., Kuratani, S. (2018) The phylum Vertebrata: a case for zoological recognition. Zoological Letters 4: 32 (1-20). https://zoologicalletters.biomedcentral.com/articles/10.1186/s40851-018-0114-y

Jandzik D., Garnett A.T., Square, T.A., Cattell, M.V., Yu, J.-K., Medeiros, D.M. (2015) Evolution of the new vertebrate head by co-option of an ancient chordate skeletal tissue. Nature, 518 (7540): 534-537.

Janvier, P. (2011) Comparative Anatomy: All Vertebrates Do Have Vertebrae. Current Biology 21/17: 661-663. https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0960982211007834

Jernvall, J., Thesleff, I. (2012) Tooth shape formation and tooth renewal: evolving with the same signals. Development, 139: 3487-3497. https://dev.biologists.org/content/139/19/3487

Kaucka, M., Adameyko, I. (2019) Evolution and development of the cartilaginous skull: From a lancelet towards a human face. Seminars in Cell & Developmental Biology 91: 2–1. https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2017.12.007

Kocot, K.M., Aguilera, F., McDougall, C., Jackson, D.J., Degnan, B.M. (2016) Sea shell diversity and rapidly evolving secretomes: insights into the evolution of biomineralization. Frontiers in Zoology, 13:23. doi:10.1186/s12983-016-0155-z. https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4897951/

Levin, M. et al. (2016) The mid-developmental transition and the evolution of animal body plans. Nature, Article number: 16994. https://www.nature.com/articles/nature16994

Marková, K. (2009) O původu očí. Živa 5: 219-222. http://ziva.avcr.cz/2009-5/o-puvodu-oci.html

Martindale, M.Q., Henry, J.Q. (1998) The Development of Radial and Biradial Symmetry:The Evolution of Bilaterality. American Zoologist 38: 672-684. https://academic.oup.com/icb/article/38/4/672/161513

Matheson, T. (2002) Invertebrate Nervous Systems. In. Encyclopedia of life sciences. Macmillan Publishers Ltd, Nature Publishing Group, s. 1-6. https://pdfs.semanticscholar.org/098e/c8214c08ca39098d8033932e1749c8fa2284.pdf

McDougall, C., Degnan, D.M. (2018) The evolution of mollusc shells. Wiley Interdiscip Rev Dev Biol. 2018 May;7(3):e313. doi: 10.1002/wdev.313. Epub 2018 Feb 22. https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1002/wdev.313

Meiri, S., Dayan, T. (2003) On the validity of Bergmann's rule. Journal of Biogeography, 30: 331–351. https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1046/j.1365-2699.2003.00837.x

Nakamura, T., Gerhke, A.R., Lemberg, J., Szymaszek, J., Shubin, N.H. (2016) Digits and fin rays share common developmental histories. Nature. 2016 Aug 17. V popularizovanej verzii tiež: Zimmer, C. (2016) From Fins Into Hands: Scientists Discover a Deep Evolutionary Link. New York Times, August 17. https://www.nytimes.com/2016/08/18/science/from-fins-into-hands-scientists-discover-a-deep-evolutionary-link.html

Narita, Y., Kuratani, S. (2005) Evolution of the vertebral formulae in mammals: a perspective on developmental constraints. Journal of experimental zoology (MOL DEV EVOL), 304B:91–106. http://www.cdb.riken.jp/emo/pub/pdf/Narita_050119.pdf

Pieretti, J., Gehrke, A.R., Schneide,r I., Adachi, N., Nakamura, T., Shubin, N.H. (2015) Organogenesis in deep time: A problem in genomics, development, and paleontology. Proc Natl Acad Sci U S A. 2015 Apr 21; 112(16):4871-6. doi: 10.1073/pnas.1403665112. http://www.pnas.org/content/112/16/4871.full.pdf

Prokop, J., Pecharová, M., Nel, A., Hörnschemeyr, Krzemińska, E., Krzemiński, W., Engel, M.S. (2017) Paleozoic Nymphal Wing Pads Support Dual Model of Insect Wing Origins. Current Biology 27, 263–269. https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S096098221631346X

Raabe, D., Suchs, C., Romano, P. (2005) The crustacean exoskeleton is an example of a structurally and mechanically graded biological nanocomposite. Acta Materialia, 53: 4281–4292. https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1359645405003265

Ross, A. (2017) Insect Evolution: The Origin of Wings. Current Biology 27 (3): 113-115. https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0960982216315032

Satoh, N., Rokhsar, D., Nishikawa, T. (2014) Chordate evolution and the three-phylum system. Proceedings of the Royal Society B 281: 20141729. http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2014.1729

Shimada, A., Kawanishi, T., Kaneko, T., Yoshihara, H., Yano, T., Inohaya, K., Kinoshita, M., Kamei, Y., Tamura, K., Takeda, H. (2013) Trunk exoskeleton in teleosts is mesodermal in origin. Nature Communications, 4:1639 https://www.nature.com/articles/ncomms2643.pdf

Smith, F.A et al. (2010) The Evolution of Maximum Body Size of Terrestrial Mammals. Science 330: 1216-1219. https://www.researchgate.net/publication/49637714_The_Evolution_of_Maximum_Body_Size_of_Terres-trial_Mammals

Stoddard, M.C., Yong, E.H., Akkaynak, D., Sheard, C., Tobias, J.A., Mahadevan, L. (2017) Avian egg shape: Form, function, and evolution. Science 356, Issue 6344: 1249-1254. http://science.sciencemag.org/content/356/6344/1249

Tattersall, G.J., Arnaout, B., Symonds, B.R.E. (2017) The evolution of the avian bill as a thermoregulatory organ. Biological Reviews, 92, 1630 – 1656. https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/brv.12299

Williams, C.L., Hagelin, J.C., Kooyman, G.L. (2015) Hidden keys to survival: the type, density, pattern and functional role of emperor penguin body feathers. Proceedings of the Royal Society B, 282: 20152033. https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2015.2033

Williamson, D.I. (2012) The Origins of Chordate Larvae. Cell and Developmental Biology, 1: 1 https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4211455/

Filmy

Paterson, N. (2001) Walking with Beasts (česky Putování s pravěkými zvířaty). BBC (6-dielny seriál)

Paterson, N. (2011) Planet Dinosaur (česky Planeta dinosaurů). BBC (6-dielny seriál)

Shubin, N. (2014) Ryba v nás. 3-dielny dokument: 1. Your inner fish 55:25, 2. Your inner reptile 54:36, 3. Your inner monkey 54:43 (https://www.pbs.org/show/your-inner-fish, voľne dostupný v originálnej aj českej mutácii)

Ďalšie internetové zdroje

Hodge, S.D. (2011) The Integumentary System And Its Derivatives http://proedgroup.com/wp-content/uploads/2013/10/Hodge-January-2011.pdf

Millen, S. (2004) The integument and its derivates. http://www.zoology.ubc.ca/courses/bio2004/integument.htm

Ptáček, V, Žaludová, R. (2007) Obecná zoologie. Organologie. http://www.sci.muni.cz/ptacek/ORGANOLOGIE-a.htm

Encyclopaedia Britannica https://www.britannica.com/

Wikipedia https://www.en.wikipedia/wiki

Odporúčané vedecké časopisy

JOURNAL OF ANATOMY. https://onlinelibrary.wiley.com/journal/14697580

JOURNAL OF STRUCTURAL BIOLOGY. https://www.journals.elsevier.com/journal-of-structural-biology

PLOS ONE: Anatomy. https://journals.plos.org/plosone/browse/animal_anatomy

THE ANATOMICAL RECORD. https://onlinelibrary.wiley.com/journal/19328494

ZOOMORPHOLOGY. Vyd. Springer-Verlag. https://link.springer.com/journal/435

Abstrakt

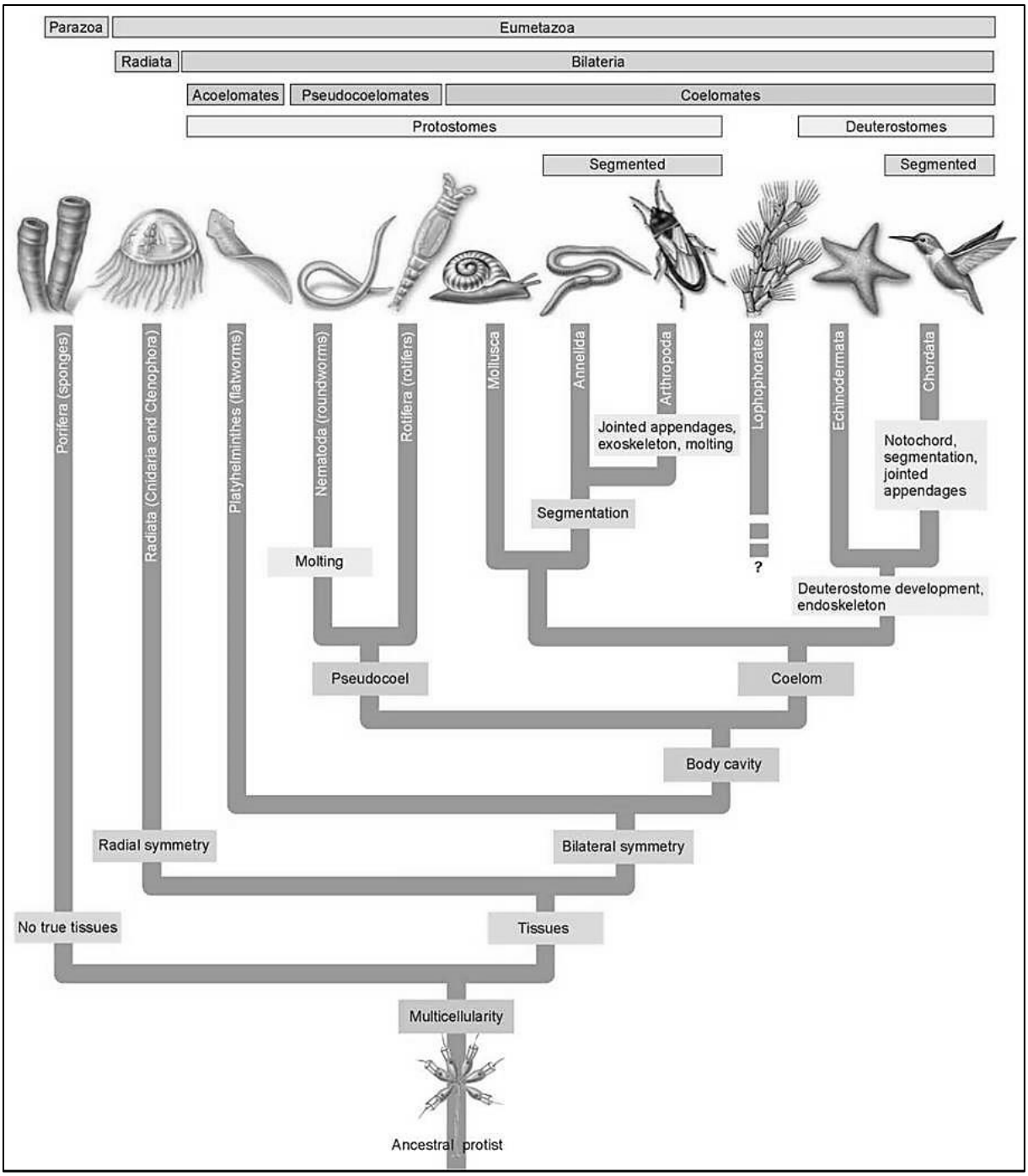
Predložený učebný text má neskromnú ambíciu vo veľmi skrátenej a zjednodušenej podobe prezentovať poznatky o stavbe tela živočíchov na hierarchickej úrovni orgánov a zároveň naznačiť skutočnosť, aký prudký rozvoj poznatkov v nedávnej dobe priniesol komplexný pohľad na túto problematiku, koľko prekvapivých obajovov a reinterpetácií dávno známych poznatkov napĺňa stránky vedeckých časopisov a monografií; subjektívny výber z nich čitateľ nájde v závere textu. Text obsahuje len minimum obrazových príloh. Autor si uvedomuje tento hendikep. Na druhej strane bohatstvo dostupných obrazových zdrojov (niektoré sú ponúknuté v závere každej kapitoly) umožňuje čitateľovi po pripojení na internet čerpať z obrazového materiálu a detailných poznatkov, ktoré výrazne prevyšujú rozsah a možnosti takéhoto textu. Text je určený študentom biologických odborov. Snáď v ňom ale nájdu inšpiráciu aj záujemci o pôvod anatomických štruktúr človeka a živú prírodu vôbec.

Abstract

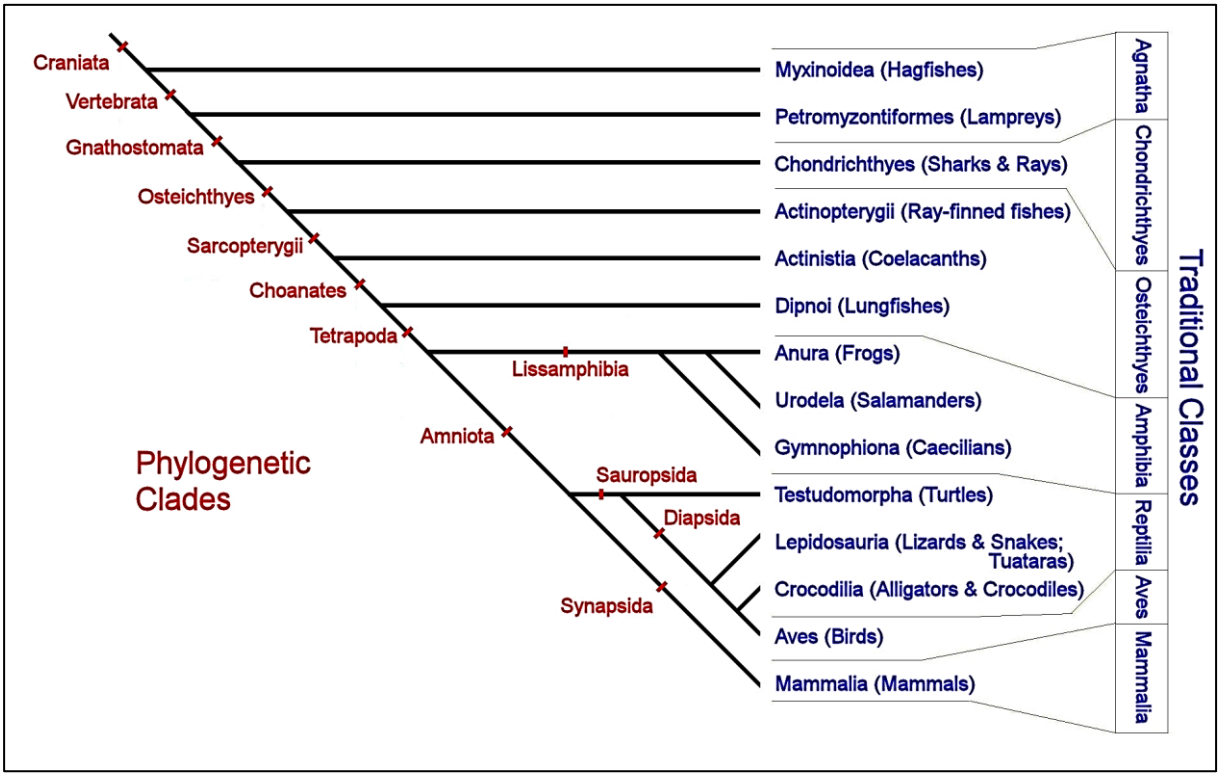
Introduction to the comparative animal morphology

The presented teaching text has an ambition to present knowledge about the structure of animal body at the hierarchical level of organs in a very brief and simplified form. At the same time the authore wanted to determine the fact the rapid development of knowledge has recently brought by comprehensive view of the problem. It completes the pages of scientific journals and monographs. Subjective selection of such publications finds the reader at the end of the text. The text contains only the minimum of figures and tables. The author is keenly aware of this handicap. On the other hand, the wealth of available pictures and video resources (some of which are offered at the end of each chapter) allows the reader, after connecting to the Internet, to draw on visual material and detailed knowledge that significantly outweighs the scope and possibilities of such text. The text is intended for students of biological disciplines, but perhaps even those people who are interested in the anatomy of man in the context of the Animal Kingdom and the living nature at all find inspiration.

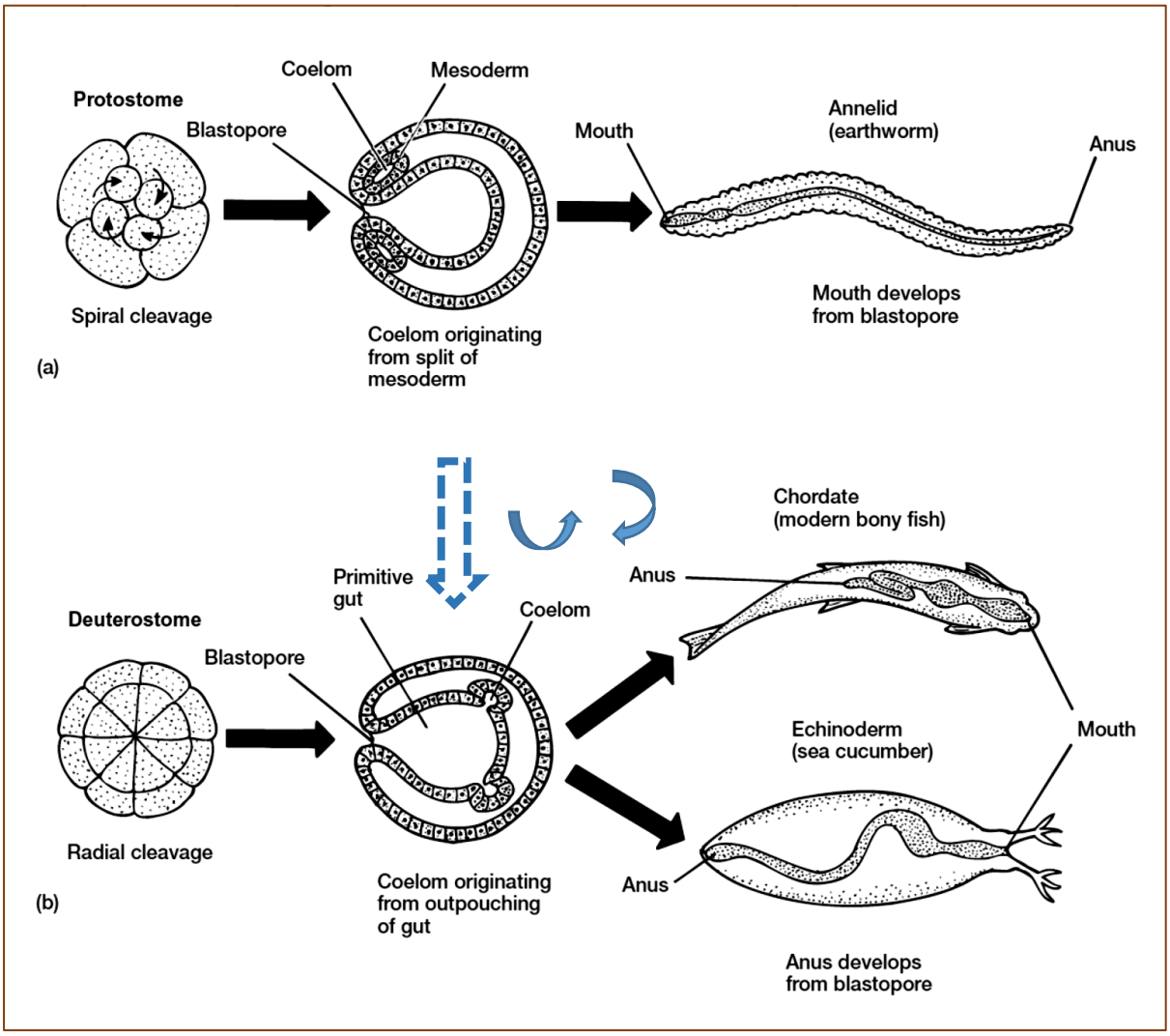
Obrazové prílohy



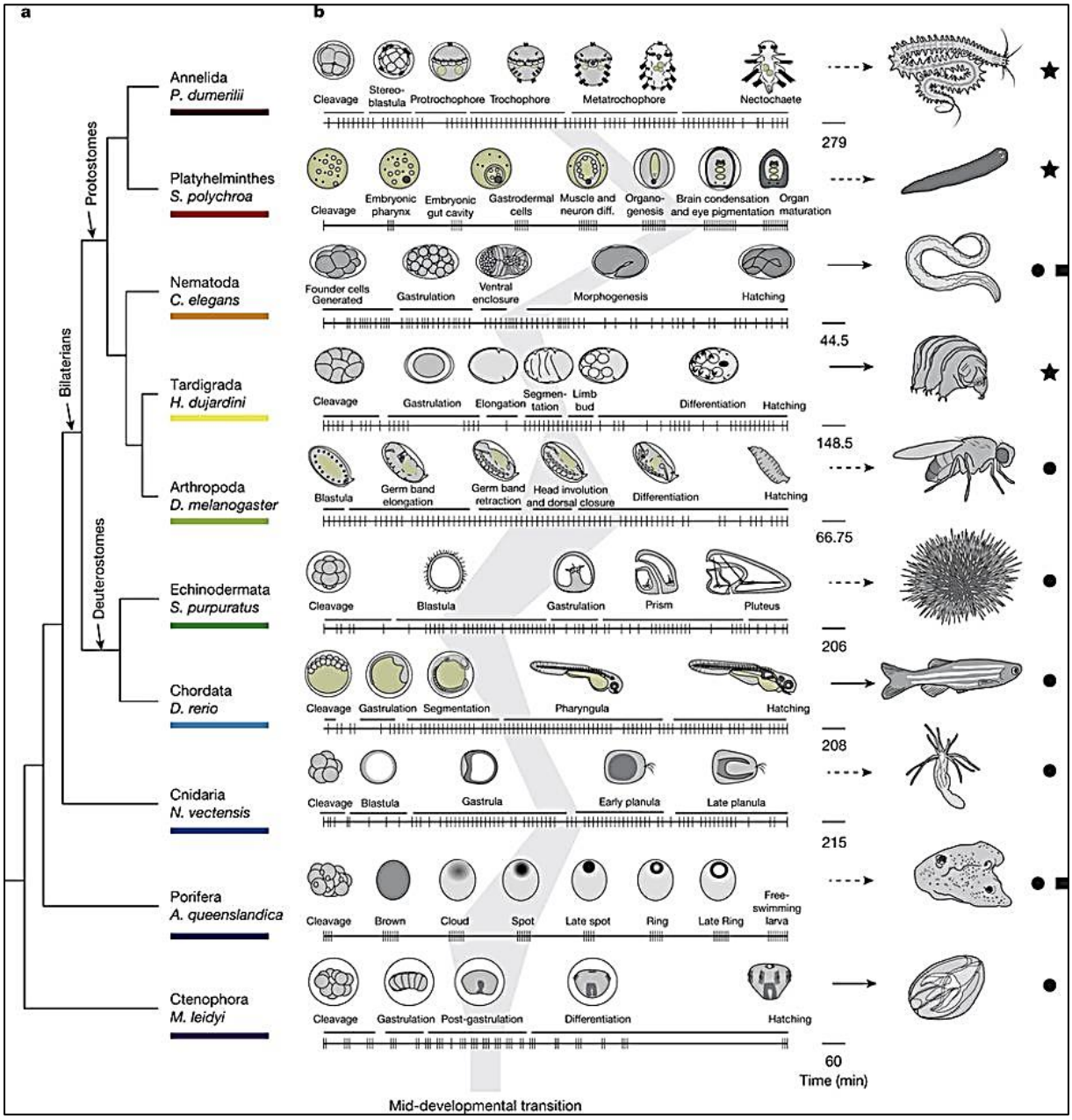
Obrázok 1. Jeden zo scenárov fylogenézy živočíchov (ríša Animalia) využívajúci morfologické znaky (tzv. body plans). Je príkladom využitia malého množstva pomerne jednoducho pozorovateľných morfologických znakov na odlíšenie hlavných vývojových línií. V schéme je použitých 6 znakov: rozvoj tkanív, symetria, telové dutiny, zvliekanie kutikuly, segmentované telo a poloha ústneho otvoru voči blastoporu (Proto-/Deuterostomia). Ako doplňujúce rozlišovacie znaky sú vymenované ešte tieto: článkované končatiny (článkonožce a stavovce) a pevný ekto/endoskelet (opäť tieto dva taxóny). Schéma nesúhlasí v niektorých detailoch s najnovšími poznatkami o príbuzenských vzťahoch medzi vývojovými líniami (napr. Radiata považujeme za vývojovú úroveň reprezentovanú dvoma nezávislými vývojovými líniami – kmeňmi). (Zdroj: https://schoolbag.info/biology/living/155.html)



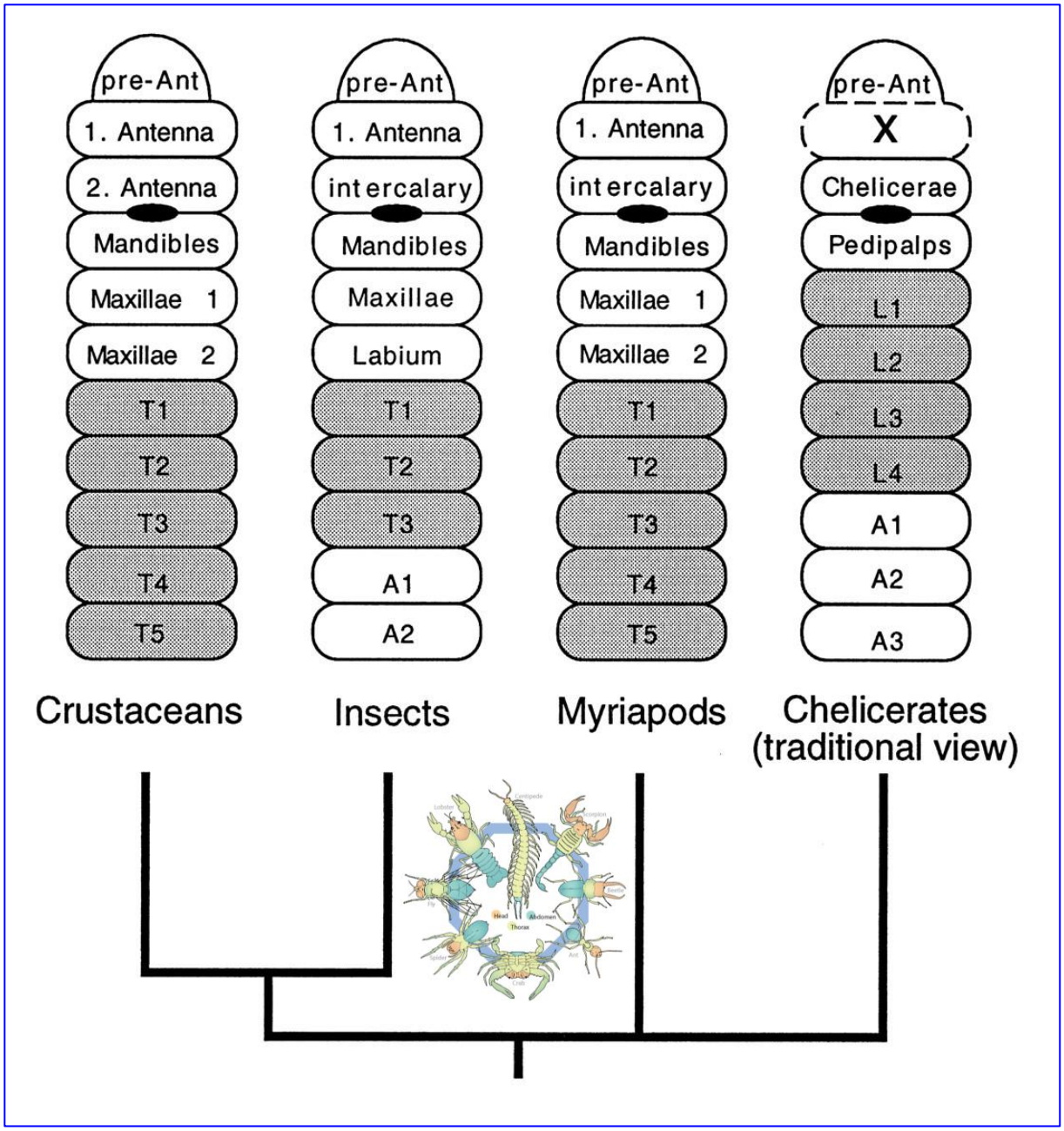
Obrázok 2. Klasifikácia podkmeňa stavovce (Craniata=Vertebrata): kladistický (evolučný) versus tradičný (morfologický) prístup. Kladistika (angl. cladistics, z gréckeho klados = vetva) využíva objektivizované metódy pri klasifikácii živých organizmov, najmä kvantitatívne údaje a podobnosť štruktúru nukleových kyselín pri študovaných taxónoch. Mená vývojových skupín sú písané vodorovne, triedy pri tradičnom členení sa nachádzajú vpravo a sú písané zvysle. Sledovanie príbuzenských vzťahov len čiastočne korešponduje s morfotypom (stavebným plánom), využitým pri tradičnej kasifikácii. Pri fylogenetickom vetvení platí, že čím je značené viac vľavo, tým sú príbuzenské vzťahy vzdialenejšie. V tejto verzii pojmy Craniata a Vertebrata nie sú celkom identické, Craniata (majú už základy pevného obalu mozgu, lebky) je nadradená úroveň. To je polemické, dnes vieme, že aj slizovky (Myxinoidea = Myxini) majú základy stavcov, takže skôr platí, že Craniata = Vertebrata. Zdroj: Carr (2003, http://www.mun.ca/biology/scarr/Vertebrate_phylogeny.html).



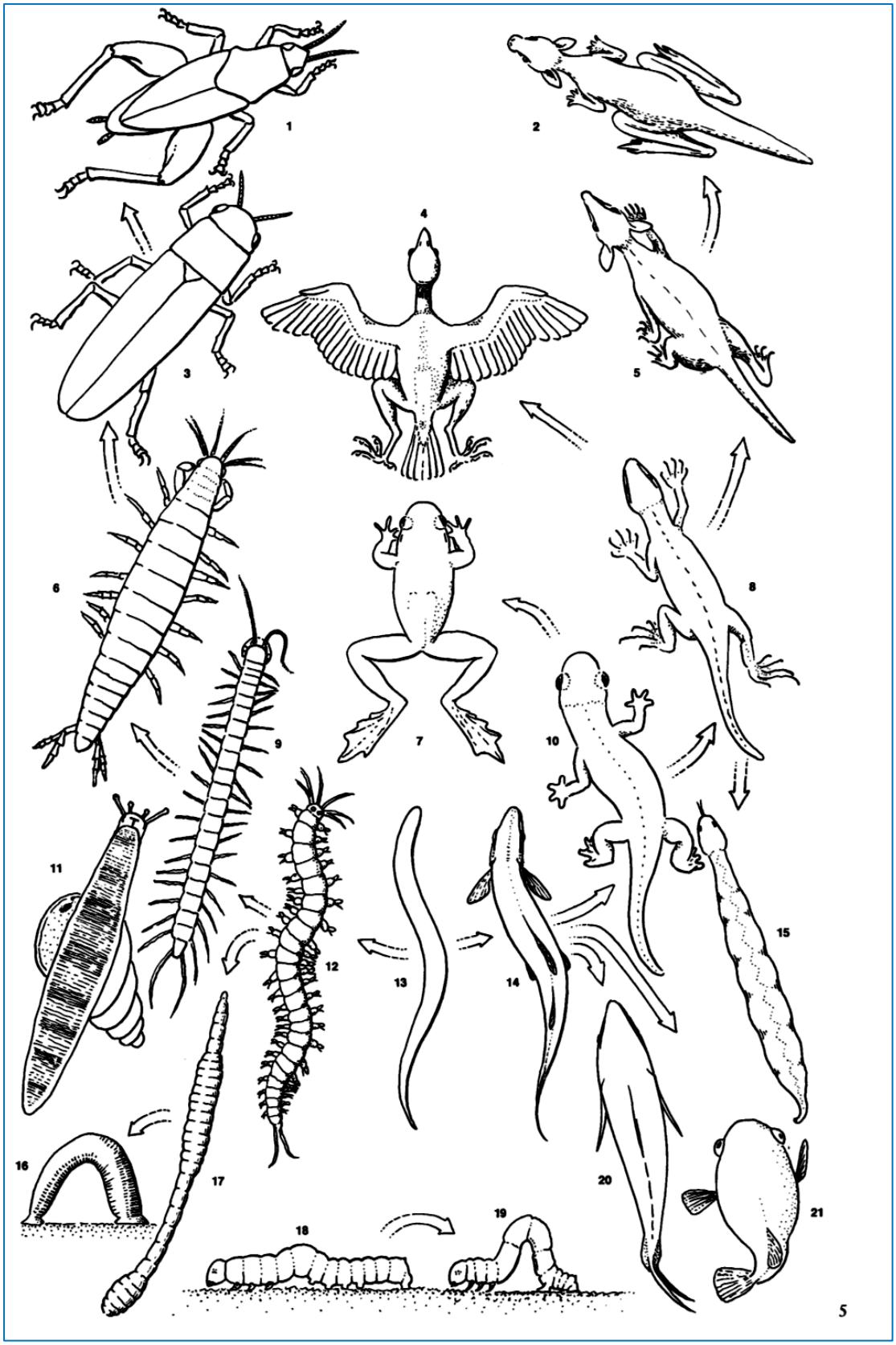
Obrázok 3. Hlavné rozdiely medzi dvoma vetvami dvostranne súmerných živočíchov. Pri porovnávaní stavby tela živočíchov naprieč celou ríšou treba mať napamäti, že popri mnohých podobnostiach a rozdieloch, musíme rešpektovať celkové usporiadanie tela (polaritu), ktorá je v týchto dvoch vetvách opačná, dokonca je prevrátená dvakrát. Ústny otvor na mieste pôvodného zárodočného blastoporu majú prvoústovce (a). Druhoústovce (b) majú sekundárne utvorený ústny otvor (teda aj hlavu a celé smerovanie tela) na opačnom konci tela, prípadne ak majú chvost, tak je análny otvor posunutý o niečo viac k hlave. Druhý „obrat“ je v smere dorzoventrálnom, druhoústovce majú v tomto smere hlavné sústavy orgánov uložené opačne ako prvoústovce. Všimnime si aj iný typ brázdenia vajíčka po oplodnení (špirálovité verus radiálne) (zdroj: Kardong 2015, upravené).



Obrázok 4. Fylotypická perióda vývinu predstaviteľov hlavných vývojových skupín stavovcov. Porovnanie vývinu zárodku naprieč systémom živočíchov ukazuje zaujímavý fakt, že počas embryogenézy je možné pozorovať štádium, ktoré sa nachádza v strednej fáze vývinu - organogenéze (sivý pás), kedy dôjde k zníženiu diverzity základných telových plánov na akési prototypy spoločné v rámci veľkých vývojových línií na úrovni kmeňa (tzv. fylotypická perióda vývinu, phyllum = kmeň, typicus = typické, vlastnosťami zodpovedajúce určitému typu). Tento poznatok je dôležitý pre fylogenetické štúdium vyšších taxónov. Keďže počiatočná aj konečná morfologická pestrosť je podstatne väčšia ako počas fylotypickej fázy, dostal takýto model vývinu pomenovanie model presýpacích hodín (angl. hourglass model). Vľavo je zaradenie študovaných živočíchov do systému podľa súčasných prestáv, v strede sú zoradené morfologicky odlišné skoré vývinové štádiá. Časová škála je v minútach, hviezdička označujú druhy, kde bola časová škála študovaná v tejto práci, krúžok označuje časovanie získané z už publikovaných genetických informácií a štvorček označuje druhy, kde bola časová škála publikovaná už v minulosti. Šípky označujú smer vývinu – nepriameho (cez larvu, prerušovaná čiara šípky) alebo priameho (plná šípka). Viacerí autori tento fenomén potvrdili, ale niektorí polemizujú s tvrdením, že je možné jednoznačne identifikovať kmeň na základe podobnosti embrya, podobnosť sa zmenšuje plynulo na príbuzenskom gradiente študovaných živočíchov. Zdroj: Levin et al. (2016).

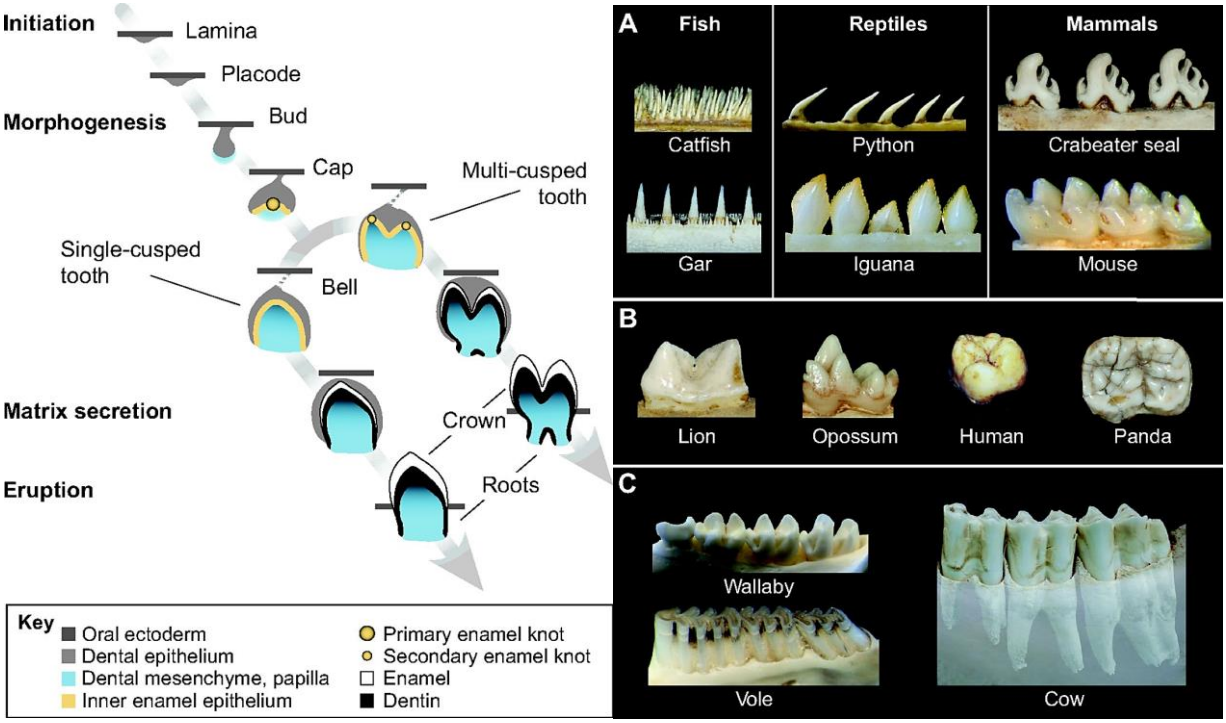


Obrázok 5. Schematická stavba hlavy hlavných vývojových skupín recentných článkonožcov, zoradených podľa predpokladaných fylogenetických vzťahov. Prázdne segmenty v prednej časti tela tvoria hlavu (hlavovú kapsulu). Na prednom konci (vrchole) sa nachádza výbežok bez končatín, acron. Články tela vyplnené sivou farbou nesú nohy (T=thorax, hruď alebo trup, L=leg 1-4), zadné nevyfarbené články (A=abdomen) sú beznohé. Poloha ústneho otvoru je označená čiernym oválom. Interkalárny článok hmyzu a myriapod zodpovedá polohou článku s druhým párom tykadiel kôrovcov, pri hmyze a myriapodach je ale bez príveskov. Farebná kresba vpavo dole ukazuje hlavné morfotypy recentných článkonožcov, farebne je vyznačená homologizácia častí tela (tagiem). (Zdroj: Damen et al. (1998) A conserved mode of head segmentation in arthropods revealed by the expression pattern of Hox genes in a spider. PNAS, 95: 1065-1070 a https://www.ck12.org/book/CK-12-Biology-Advanced-Concepts/section/15.30/)

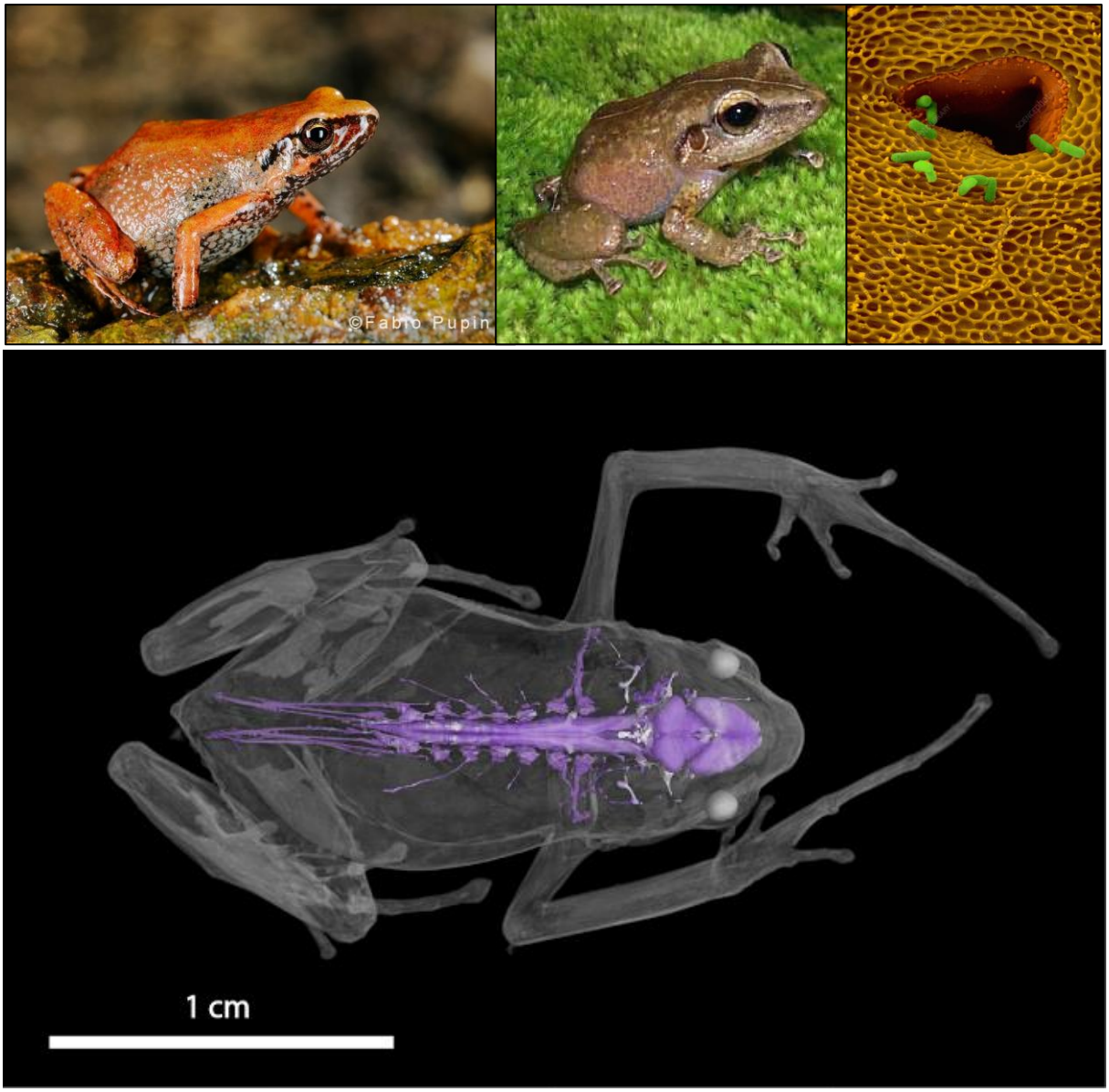


Obrázok 6. Pohyb a stavba tela. Vývoj tela dvojstranne súmerných živočíchov súvisí s akceleráciou lokomočných schopností a ukazuje mnoho analógií. Spočiatku predĺžené, ohybné telo sa skracuje, spevňuje a pohyb preberajú končatiny (nohy, plutvy, krídla). Vľavo je línia prvoústovcov, vpravo sú stavovce (druhoústovce), v strede (č. 13) je hypotetický spoločný predchodca dvojstranne súmerných živočíchov. Morfotypy foriem, kde došlo k regresii pohybu a prestavbe tela tu zastúpené nie sú. Zdroj: Steiner (1977).

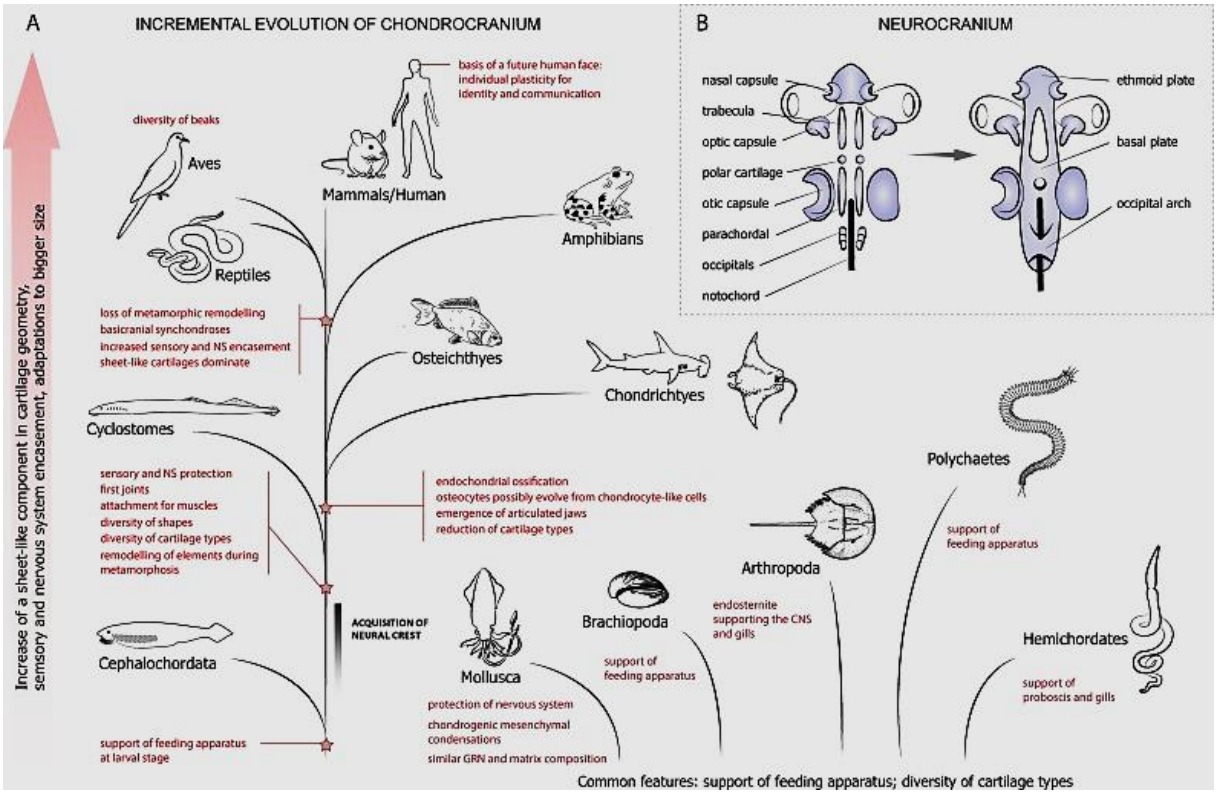
Obrázok 7. Tvarová pestrosť vtáčich zobákov je obľúbeným príkladom adaptívnej radiácie, nepretržitého procesu premien stavby tela, funkčnej morfológie (spôsob získavania potravy). Len v nedávnej dobe vedci zistili termoregulačný význam zobáka: bohato prekrvené zobáky slúžia efektívny chladiaci orgán. Na kresbe, ktorá už niečo pamätá (Encyklopédia Larousse, 1928) si môžete pocvičiť pozornosť a nájsť obrázky, ktoré nezobrazujú vtáky, alebo si oprášiť vedomosti a nájsť hlavu kondora veľkého (*Vultur gryphus*), člnozobca ráľovského (*Balaeniceps rex*) alebo vyhynutého dronta nelietavého (*Raphus cucullatus*) (zdroj: Tattersall et al. 2017).



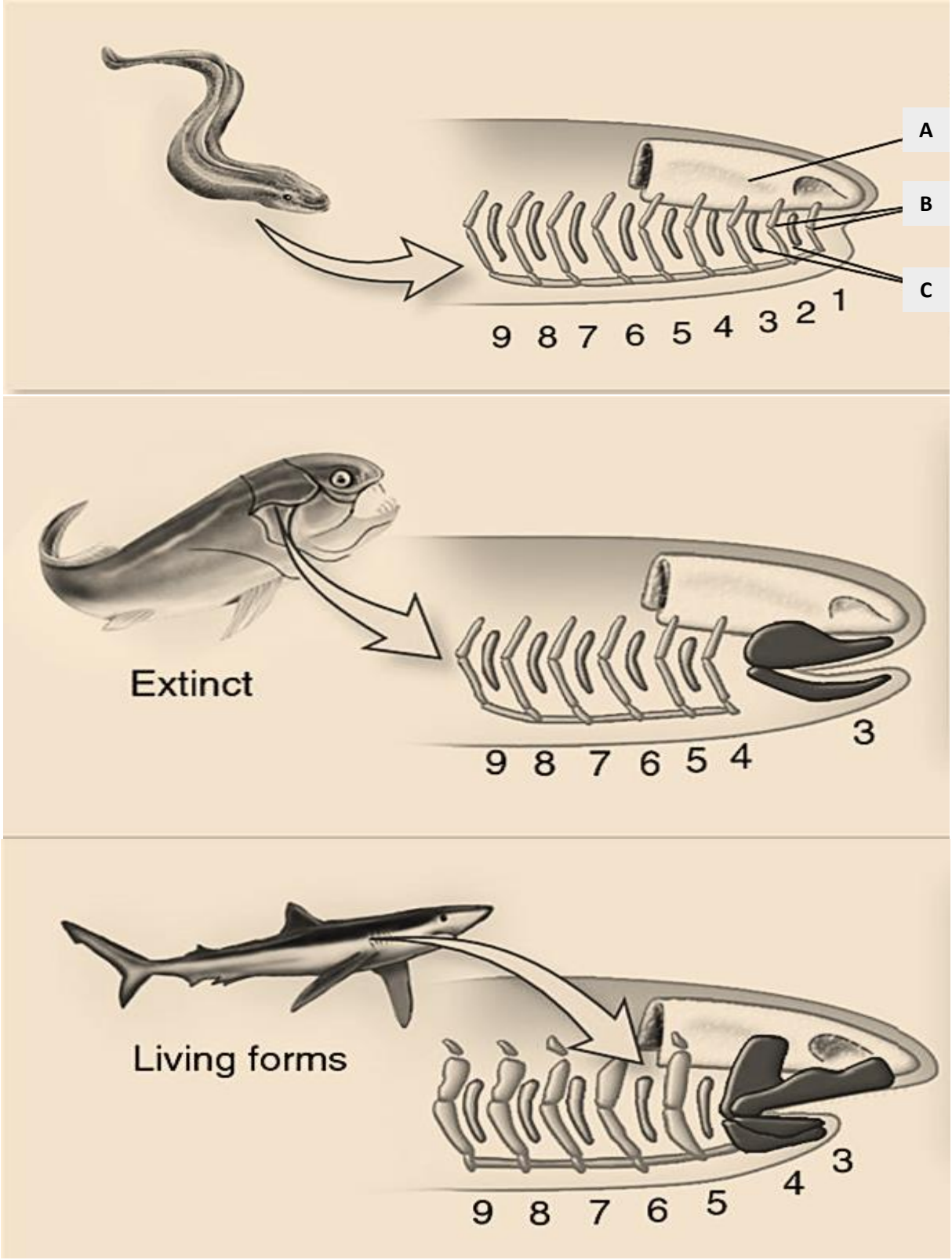
Obrázok 8. Zuby stavovcov. Model vývinu zuba s jedným či viacerými vrcholmi na korunke doplnený o ukážku pestrosti zubov stavovcov. Viac k obrázkom v zdrojovom článku (zdroj: Jernvall a Thesleff 2012).



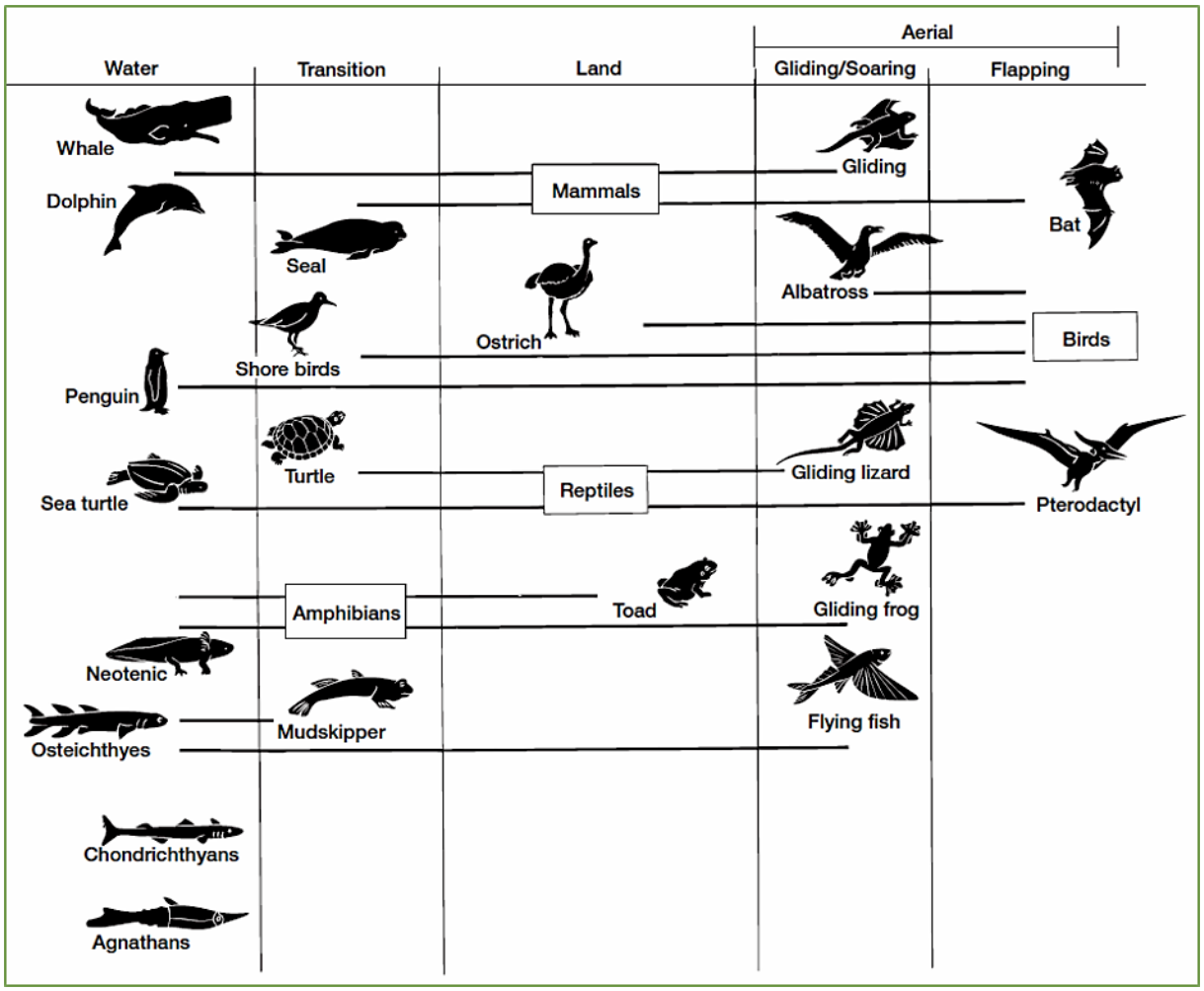
Obrázok 9. Možnosti zobrazovacej techniky pri štúdiu anatómie živočíchov. Na obrázkoch sú zachytené dva druhy žiab 3 rôznymi technikami: A, D - *Arthroleptis schubotzi* (Burundi), B, C *Eleutherodactylus coqui* (Portoriko). Digitálne fotografie (A, B) zachytávajú vzhľad živých jedincov v prirodzenom prostredí. Detail kože druhu *E. coqui* bol získaný po usmrtení a fixácii jedinca použitím skenovacieho elektrónového mikroskopu, použitím grafického softvéru su farebne odlíšené baktérie na povrchu (zelenou) a lem okolo otvoru do spirákuly. Kombináciou tomografie a výpočtovej techniky je možné zobrazovať a študovať anatómiu, napr. štruktúru centrálneho nervového systému (D, druh *A. schubotzi*). Pri tejto metóde nedôjde k zničeniu študovaného materiálu, ktorý môže byť jedinečný, a obrazový materiál je možné získať aj zo živého (narkotizovaného) jedinca. Nervový systém je transparentný vďaka injektovaniu jódu do jedinca. Zdroje: A – Fabio Pupin, B – United States Department of Agriculture, C – Science Photo Library, London, D – David Blackborn, The Field Museum.



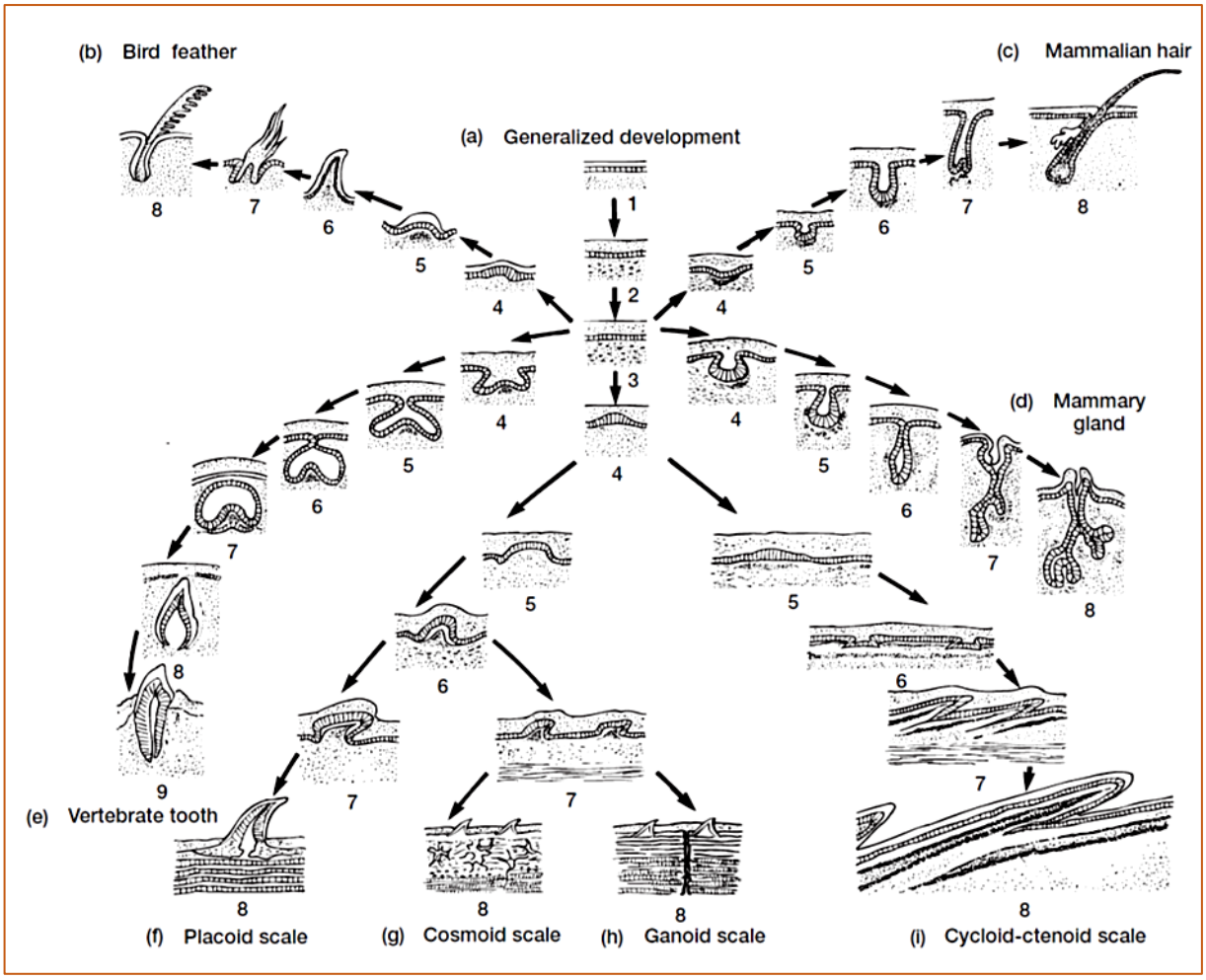
Obrázok 10. Vývoj chrupkovitej opory hlavy (chondrocranium). Vo fylogenéze chordát (A) je rozvoj chondrokránia je stimulovaný zväčšovaním tela, vznikom čeľustí, zväčšovaním zmyslových orgánov a nervového ústredua. Dôležité udalosti vo vývoji lebky opisuje text pri „rodostrome“ chordát. Vpravo hore (B) je naznačený vznik pôvodne chrupavkovitého neurokránia stavovcov. Časť obrázku vpravo (C) dole poukazuje na iné vývojové skupiny živočíchov, ktoré majú chrupku v časti tela, ktorá funkčne zodpovedá hlave chordát. Zdroj: Kaucka a Adameyko (2019).



Obrázok 11. Zjednodušená schéma vzniku čeľustí stavovcov. Čeľuste a ich záves vznikajú premenou predných žiabrových oblúkov (hora dole hypotetický bezčeľustnatec, vyhnutá panciernatá praryba a drsnokožec). Čeľuste (palatoquadratum a Meckelova chrupka) sú u predstavovaných skupín stavovcov ešte primárne, chrupkovité. V ďalšej fylogenéze stavovcov (resp. aj v prípade ostatných recentných čeľustnatcov) vytvorené sekundárne, kostené čeľuste. A = neurokránium, B = žiabrové oblúky, C = žiabrové štrbiny (zdroj: https://biology-forums.com)



Obrázok 12. Konvergencia tvaru tela stavovcov. Adaptácia tela na špecifické prostredie a pohyb v ňom viedla ku vzniku konvergentných tvarov aj v evolučne vzdialených líniach stavovcov. Mnoho podobností typu analógií či homoplázií nájdeme aj pri detailnejšom štúdiu tela stavovcov v určitom prostredí (zdroj: Kardong 2015).



Obrázok 13. Deriváty integumentu stavovcov. Schéma ukazuje možný scenár vzniku kožných derivátov. Sú založené na spolupôsobení (interakcii) pokožky a zamše. Kožný derivát je zvyčajne zakotvený v zamši, ktorá ho vyživuje bunky pokožky, ktoré tvoria materiál derivátu (rohovinu). Alebo je derivát zložený z tkaniva odvodeného od zamše a a tkaniva pokožkového pôvodu či netkanivého derivátu produkty (materiál) oboch tkanív To je tzv. kompozitová stavba kožného derivátu, napr. zub, plakoidná šupina. Veľká pestrosť foriem derivátov kopíruje fylogenetické vzťahy a sekundárne vzniká mnoho funkčných adaptácií derivátov (a – vznik základov kožného derivátu – kožnej papily - s pokračovaním v podobe vzniku peria vtákov (b), srsti (c) a mliečnej a iných kožných žľazách cicavcov (d); V histórii stavovcov ale najprv vznikli zuby (e) a rôzne fylogenetické typy šupín (f-i).. Obrázok pekne dokumentuje výsledok dlhodobého štúdia porovnávacích morfológov, histológov a vedcov z rôznych ďaších disciplín (zdroj: Kardong 2015).

Úvod do porovnávacej morfológie živočíchov
Vysokoškolský učebný text

Autor: RNDr. Andrej Mock, PhD.

Vydavateľ: Univerzita Pavla Jozefa Šafárika v Košiciach
Vydavateľstvo ŠafárikPress

Rok vydania: 2019
Počet strán: 149
Rozsah: 13,2 AH
Vydanie: prvé

ISBN 978-80-8152-794-4 (e-publikácia)