



Kniha **Historie obratlovců** je přehledem současných znalostí o tom, jak se během více než půl miliardy let existence jedné z nejdůležitějších skupin živočichů postupně utvářela jejich dnešní podoba, především tělesná stavba, a jak děje probíhající v minulosti vedly k diverzitě dnešní fauny. Tento proces je zasazen do souvislosti s vývojem ostatních složek globálního ekosystému. Lze se například dovědět, jakou podobu měli nejstarší obratlovci a v jakém prostředí žili, kdy a z jakých příčin vystoupili na souš a jak se přetvářela rybí ploutev v končetinu suchozemského obratlovce nebo jak vypadali nejstarší savci a jejich předci.

Lze se rovněž dovědět, že obratlovci dýchali v minulosti vzduch zcela jiného složení než dnes nebo že nejstarší obojživelníci sice žili v tropickém podnebí rovníkového pásma, rovník však tehdy procházel územím dnešního Grónska.



Text doprovází 780 kreseb, které rekonstruují podobu vymřelých zvířat nebo zachycují stav, v jakém se zachovala. Tyto ilustrace zpřístupňují knihu i laickým čtenářům. Na druhé straně je u každé důležité informace uveden odkaz na původní literaturu, takže kniha může sloužit i jako referenční příručka pro vážné zájemce o paleobiologii obratlovců. Zvlášť jsou zdůrazněny paleontologické nálezy z České republiky, mimo jiné i proto, že právě zde se našla řada fosilií, které jsou významné pro porozumění vzniku a vývoji některých důležitých skupin (např. plazů).

Autor **Zbyněk Roček** pracuje v laboratoři paleobiologie a paleoekologie Geologického ústavu Akademie věd České republiky a na katedře zoologie Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v Praze. Zabývá se především morfologickou evolucí nižších obratlovců.

www.academia.cz
ISBN 80-200-0858-6
9 788020 008589

www.academia.cz

ISBN 80-200-0858-6



9 788020 008589

HISTORIE OBRATLOVCŮ

ZBYNĚK ROČEK



HISTORIE OBRATLOVCŮ

EVOLUCE,
FYLOGENEZE,
SYSTEM

ZBYNĚK ROČEK • Academia



AKADEMIE VĚD ČESKÉ REPUBLIKY

HISTORIE OBRATLOVCŮ

Evolution, fylogeneze, systém

AKADEMIE VĚD ČESKÉ REPUBLIKY

Recenzovali: doc. RNDr. Vladimír Hanák, CSc., Karlova univerzita
Univ.-Prof. Dr. Hynek Burda, Universität Essen

Kniha vyšla s finanční podporou Akademie věd České republiky

ZBYNĚK ROČEK

HISTORIE OBRATLOVCŮ

EVOLUCE, FYLOGENEZE, SYSTÉM

ACADEMIA

doc. RNDr. Zbyněk Roček, DrSc.

Geologický ústav
Akademie věd České republiky
laboratoř paleobiologie a paleoekologie
Rozvojová 135
165 00 Praha 6-Suchbát

Přírodovědecká fakulta UK
katedra zoologie
Viničná 7
128 44 Praha 2

© Zbyněk Roček, 2002

Photography © Jürgen Berger, Hans Epperlein, Miroslav Fridrich, Robert Hofrichter, Shigeru Kuratani, Armand de Ricqlès, Zbyněk Roček, Michail A. Šiškin, Miloš Vater, Larry Witmer, Forschungsinstitut u. Naturmuseum Senckenberg, 2002

ISBN 80-200-0858-6

OBSAH

Předmluva	9
Poděkování	10
Souvislost evoluce, fylogeneze a systému	11
Metody poznávání historie obratlovců	15
Morfologická evoluce a genetická informace	18
Evoluce globálního ekosystému 1: SVĚT PŘED VZNIKEM OBRATLOVCŮ	21
Evoluce globálního ekosystému 2: KAMBRICKÁ EXPLOZE	26
Systém: Strunatci	27
Evoluce strunatců 1: Základní rysy anatomie strunatců a jejich fylogenetický původ	27
Systém: Pláštěnci	43
Evoluce strunatců 2: Larvy pláštěnců - anatomický předstupeň obratlovců	43
Systém: Bezlebeční	45
Evoluce strunatců 3: Kopínatec a nejstarší paleontologické doklady strunatců	46
Systém: Obratlovci	51
Evoluce strunatců 4: Základní rysy stavby těla obratlovců	51
Orgány mesodermálního původu	51
Coelomová dutina a její deriváty	53
Chorda a somitický postkraniální skelet	55
Lebka	57
Škára, dermální osifikace a její deriváty	59
Končetiny	63
Svalstvo trupu	69
Hlavový mesoderm	72
Podkožní svaly, bránice a elektrické orgány svalového původu	77
Svalstvo vnitřních orgánů	78
Vylučovací orgány	78
Pohlavní orgány	82
Orgány ektodermálního původu	85
Pokožka	85
Epidermální plakody a jejich deriváty	86
Neurální lišta a její deriváty	86
Centrální nervový systém	89
Hlavové nervy	97
Periferní nervový systém	102
Smyslové orgány	102
Orgány entodermálního původu	110
Trávicí soustava	110
Dýchací orgány	113
Žlázy s vnitřní sekrecí	115

Oběhová soustava119
Evoluce strunatců 5: Evoluční pokrok obratlovců - kost, hlava, neurální lišta127
Evoluce strunatců 6: Nejstarší paleontologicky doložení obratlovců131
Systém: Kruhoústí132
Pteraspidomorphi135
Cephalaspidomorphi138
Thelodonti141
Evoluce strunatců 7: Vznik čelistí a párových končetin142
Evoluce globálního ekosystému 3: KOLONIZACE SOUŠE ROSTLINAMI	
A DEVONSKÁ RADIACE144
Systém: Čelistnatci144
Systém: Pancířnatí145
Primitivní Placodermi147
Arthrodira149
Antiarchi150
Systém: Trnoploutví151
Systém: Příčnoústí (paryby)156
Elasmobranchii160
Chiméry167
Systém: Ryby kostnaté169
Systém: Paprskoploutví171
Systém: Chondrostei171
Systém: Neopterygii178
Systém: Teleostei182
Systém: Dvojdyšní187
Systém: Lalokoploutví192
Rhipidistia196
Actinistia198
Onychodontida201
Evoluce globálního ekosystému 4: SVĚT PŘED VZNIKEM SUCHOZEMSKÝCH	
OBRATLOVCŮ202
Evoluce strunatců 8: Přechod obratlovců na souš204
Systém: Obojživelníci208
Primitivní obojživelníci209
Systém: Vráskozubí (labyrinthodonti)216
Ichthyostegalia218
Temnospondyli219
Anthracosauria225
Systém: Lepospondyli228
Microsauria229
Nectridea231
Lysorophia232
Adelospondyli232
Aïstopoda233
Evoluce strunatců 9: Pedomorfóza a vznik moderních obojživelníků234
Systém: Žáby234

Systém: Ocasatí	239
Systém: Červoři	240
Albanerpetontidae	241
Evoluce strunatců 10: Zárodečné obaly - Anamnia versus Amniota	242
Evoluce strunatců 11: Potrava a vznik spánkových jam	243
Systém: Amniota	244
Systém: Anapsida	246
Evoluce globálního ekosystému 5: KRIZE NA KONCI PERMU	251
Systém: Želvy	253
Systém: Diapsida	259
Systém: Squamata	263
Evoluce strunatců 12: Autotomie a její evoluční význam	269
Systém: Hadi	270
Systém: Sauropterygia	273
Systém: Archosauři	279
Jamkozubí (thekodonti)	282
Evoluce strunatců 13: Vznik druhotného ústního patra	287
Systém: Krokodýli	288
Evoluce strunatců 14: Thermoregulace a její evoluční význam	293
Systém: Ptakoještěři	295
Rhamphorhynchoidea	299
Pterodactyloidea	299
Systém: Dinosauři	300
Plazopánví	306
Staurikosauria	306
Theropoda	307
Sauropodomorpha	312
Plateosauria	312
Sauropoda	313
Ptakopánví	315
Pachycephalosauria	321
Stegosauria	322
Ankylosauria	323
Ceratopsia	324
Evoluce strunatců 15: Vznik aktivního letu	326
Systém: Ptáci	329
Jurští ptáci	334
Křídoví ptáci	335
Třetihorní radiace ptáků	340
Systém: Ryboještěři	343
Systém: Synapsida	346
Evoluce globálního ekosystému 6: VÝVOJ GLOBÁLNÍHO EKOSYSTÉMU	
V DRUHOHORÁCHA KRIZE NA HRANICI KŘÍDA/TERCIÉR	360
Evoluce strunatců 16: Vznik savčích znaků	364
Systém: Savci	366
Primitivní druhohorní savci	372

System: Multituberculata	375
Theria	379
Ptakořitní	381
System: Metatheria	383
System: Placentální savci	387
Hmyzožravci	390
Taeniodontia, Tillodontia, Pantodonta, Dinocerata	391
System: Letouni	393
System: Primáti	395
Hominidae	402
Creodonta	404
System: Šelmy	404
System: Zajícovci a hlodavci	408
Condylarthra	410
System: Sudokopytníci	412
System: Kytovci	414
System: Lichokopytníci	417
System: Chobotnatci	424
Sirény	426
Damani a hrabáči	427
Notoungulata, Litopterna, Astrapotheria	428
Pholidota a Xenarthra	430
Evoluce globálního ekosystému 7: PLEISTOCENNÍ ZALEDNĚNÍ	433
Doslov	436
Použitá literatura	437
Rejstřík taxonomických názvů	463
Věcný rejstřík	481

PŘEDMLUVA

Tato kniha by měla být podkladem, který čtenáři umožní vytvořit si představu o morfologicky doložitelných dějích, které probíhaly v minulosti (proto název historie) a vedly k diverzitě dnešní fauny obratlovců. Těžištěm je sledování evoluce a fylogeneze obratlovců v kontextu vývoje globálního ekosystému a interpretace obou těchto procesů v podobě zoologického systému. Z textu by tedy mělo vyplývat, že evoluce obratlovců je ve velké míře dána adaptacemi na změny ekosystému, jehož jsou součástí, že evoluční proměny jsou základem pro poznávání fylogenetických vztahů a že fylogeneze je nezbytným podkladem pro konstrukci přirozeného biologického systému.

Tomuto záměru je podřízena struktura textu, který je výkladem ve třech liniích. První je sledování hlavních etap ve vývoji globálního ekosystému. Prekambrické období (tzn. vznik Země, vznik života, vznik kyslíkaté atmosféry, vznik eukaryot a vznik mnohobuněčných živočichů) je shrnuto do jediné úvodní kapitoly, protože se jedná o události, které předcházely vzniku obratlovců. Kambrická exploze, kolonizace souše, krize na konci permu, vymírání na konci křídly, vývoj klimatu ve třetihorách a pleistocenní zalednění jsou samostatnými kapitolami; věnují se převážně paleogeografickým a z nich vyplývajícím paleoklimatickým změnám v globálním měřítku, tedy změnám v anorganickém i organickém prostředí, ve kterém se obratlovci vyvíjeli. Druhá linie výkladu je sledování hlavních událostí ve strukturální evoluci obratlovců (např. vznik kostní tkáň, vznik čelistí, přechod na souš a s ním spojené anatomické a fyziologické modifikace, vznik amniotního vajíčka, thermoregulace, vznik ptačího letu a další). Tato část zahrnuje i zevrubnou charakteristiku orgánových soustav obratlovců s ohledem na jejich embryonální původ. Účelem této obsáhlejší kapitoly je podat ucelený a zhuštěný výklad evoluce některých struktur, protože jejich pojednáním v rámci příslušných taxonů by se kontinuita tohoto výkladu přerušila. Uvedená terminologie navíc umožňuje, aby v dalších částech knihy se na příslušné pasáže této kapitoly pouze odkazovalo. Třetí linie je systematický výčet taxonů, které jsou z hlediska fylogeneze nějakým způsobem významné či klíčové. Jeho obsahem není výčet maximálního počtu forem (druhů nebo rodů), které se do nich zahrnují, ale především přehled těch, které v rámci těchto skupin dokumentují evoluci a fylogenezi.

Hlavním zdrojem informací o vývoji obratlovců v minulosti je paleontologický záznam, avšak evoluční a fylogenetický princip umožňuje využít rovněž poznatky ze srovnávací anatomie, vývojové biologie a dalších oborů, a to zvláště tam, kde je paleontologická dokumentace neúplná. Sledování problematiky vývoje globálního ekosystému jakožto rámce, ve kterém historie obratlovců probíhala, vyžaduje zahrnout údaje týkající se například paleobotaniky, paleogeografie a paleoklimatologie. Z toho vyplývá, že studium historie obratlovců vyžaduje multidisciplinární přístup, bez něhož by nebylo možné vytvořit si ucelený názor.

Knihy je určena jak pro poučeného laika (text je psán s ohledem na středoškolskou úroveň znalostí), tak i pro vysokoškolské studenty, kteří ji však budou používat jen jako výchozí bod pro získávání dalších informací. K tomu je určen i přehled nejdůležitější literatury na konci knihy, který obsahuje další literární odkazy. V mnoha případech se ve studiu historie obratlovců dospělo k různým a často protichůdným názorům. V rámci možností jsou proto uváděny (alespoň v podobě odkazů na příslušnou literaturu) i alternativní názory. Čtenář by si tak měl utvořit představu, ve kterých aspektech se došlo k názorové shodě a které jsou stále předmětem diskuse.

Pravopis odborných názvů se řídí obecnými ustanoveními Doporučení Českého komitétu pro biochemii a molekulární biologii a Českého komitétu pro chemii ze dne 12. března 1999 o pravopisu přejatých odborných termínů. Podle tohoto doporučení se úzce odborné názvy (v tomto případě anatomické názvy v latině) píší původním pravopisem a jen termíny a názvy zdomácnělé (např. dinosaur, archeopteryx, maxila) se píší podle zásad českého pravopisu. V případě možných dublet se dává přednost klasickému pravopisu.

PODĚKOVÁNÍ

Poděkování za pomoc při přípravě této knihy patří prof. RNDr. Jiřímu Gaislerovi, CSc, za připomínky ke kapitole o morfologii obratlovců, doc. RNDr. Vladimíru Hanákovi, CSc, (katedra zoologie Přírodovědecké fakulty UK v Praze) a prof. Hynku Burdovi (Universität Essen) za posouzení celé koncepce knihy a za věcné připomínky, doc. RNDr. Ivanu Horáčkovi, CSc, (katedra zoologie Přírodovědecké fakulty UK v Praze) za připomínky ke kapitole o netopýrech, prof. Zofii Kielan-Jaworowské (Instytut Paleobiologii, Polska Akademia Nauk, Varšava) za konzultace a doposud nepublikované podklady pro přípravu systému savců, prof. Wolfgangu Maierovi (Universität Tübingen) za poskytnutí doposud nepublikovaného obrázku (viz obr. 5), dr. Halszce Osmólské (Instytut Paleobiologii, Polska Akademia Nauk, Varšava) za konzultace týkající se systematiky dinosaurů, doc RNDr. Petru Pikálkovi, CSc, (katedra genetiky Přírodovědecké fakulty UK v Praze) za připomínky ke kapitole Morfologická evoluce a genetická informace, dr. Jean-Claude Rageovi (Laboratoire de Paléontologie, Muséum d'Histoire Naturelle, Paříž) za poskytnutí nepublikované verze systému hadů a za informace o doposud nepublikovaném výzkumu, prof. MUDr. RNDr. Jaroslavu Slípkovi, DrSc, (Ustav histologie a embryologie Fakulty všeobecného lékařství UK v Plzni) za kritické připomínky k embryologickým aspektům knihy, Mgr. Janu Trbuškovi (Palackého univerzita v Olomouci) především za jeho připomínky ke kapitolám o dinosaurích a parybách, RNDr. Jaroslavu Zajícovi, CSc, (Geologický ústav AV ČR) za kritické připomínky ke kapitole o trnoploutvých. Své fotografie nebo svolení k otištění fotografií pro barevnou přílohu poskytli dr. Hans Epperlein (Technische Universität Dresden), Mag. Dr. Robert Hofrichter (Universität Salzburg), prof. Shigeru Kuratani, Ph.D. (Okayama University), prof. Armand de Ricqlés (Université Paris VII a Collège de France), dr. Michail A. Šiškin (Paleontologický institut Ruské akademie věd v Moskvě), Mgr. Miloš Vater (Zoologický ústav SAV v Bratislavě), Dr. Larry Witmer, Ph.D. (Ohio University, Athens) a Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Abteilung Messelforschung (dr. Stephan Schaal). Za obětavou pomoc při přípravě rejstříků děkuji ing. Bronislave Vávrové z Geologického ústavu AVČR. Dík patří rovněž všem, kteří poskytli literaturu a další podklady. Příprava knihy byla podpořena grantem CEZ: Z3013912 (výzkumný záměr Geologického ústavu AV ČR), částečně i grantem MŠMT 170/21/313004 a v závěrečné fázi Sepkoski grantem pro rok 2001, který poskytla Paleontological Society. Její vydání umožnila finanční podpora Fondu Akademie věd České republiky pro vydávání vědecké literatury.

SOUVISLOST EVOLUCE, FYLOGENEZE A SYSTÉMU

V roce 1859 publikoval Darwin své dílo „O vzniku druhů přírodním výběrem“, v němž ukázal, že druhy nejsou neměnné, stvořené nějakou nadpřirozenou silou a jednou provždy dané (jak se domníval v druhé polovině 18. století Linné), ale že jsou výsledkem dlouhodobého vývojového procesu a během celé doby své existence mu neustále podléhají. Navzdory tomuto evolučnímu výkladu příčin různorodosti biologických objektů však linnéovský pohled na biologický systém jako na soustavu neměnných jednotek přežíval až do nedávné doby. Stačí připomenout období tzv. numerické taxonomie v šedesátých letech, která definovala taxony pomocí čísel a evolučního pohledu se programově vzdávala.

Na rozdíl od Linnéovy představy současná biologická systematika vychází z faktu, že soubory populací (tedy druhy) se během času z různých příčin vyvíjejí a transformují, jinými slovy podléhají evoluci. Nejsou tudíž chápány staticky, jako neměnné kategorie, nýbrž dynamicky, jako vývojové linie (protože je tvoří vzájemně příbuzní jedinci a populace, můžeme je označit jako fylogenetické linie). Tento obecný pohled na biologický systém jako na soustavu vývojových linií stojících vůči sobě v různých příbuzenských vztazích (daných jejich vztahem k předkům) je nepochybně mnohem bližší realitě, avšak nese s sebou obtíže praktického rázu.

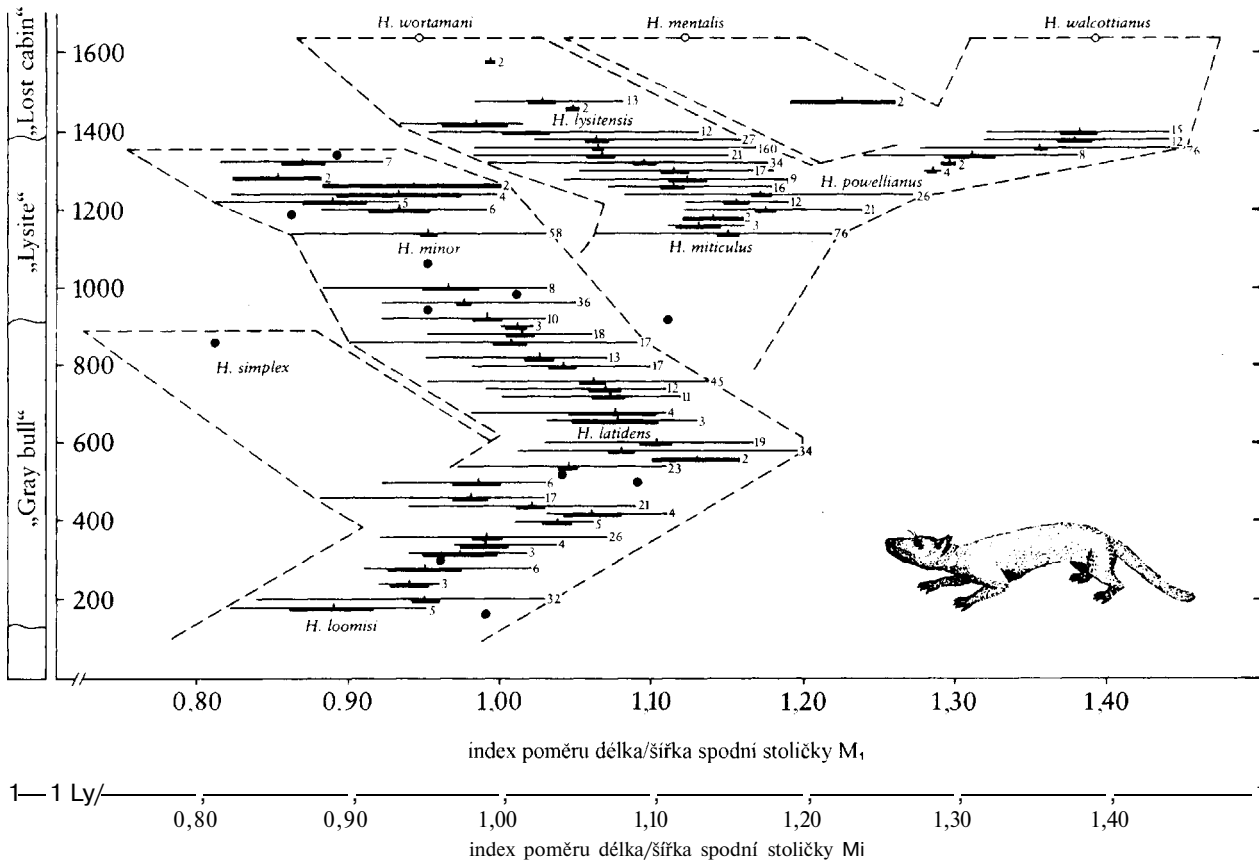
Především je ve srovnání s Darwinovou dobou fosilní záznam mnohem úplnější, takže některé fylogenetické linie reprezentující druhy lze sledovat během dlouhých časových úseků. Změny (morfologické a v menší míře i nemorfologické) se podle okolností (vnějších, majících svůj původ v měnících se ekologických podmínkách, nebo vnitřních, souvisejících např. s četností jedinců v populacích) manifestují s různou intenzitou a v různých časových intervalech. To znamená, že jediná fylogenetická linie může ve svých starších úsecích zahrnovat jedince, kteří se podstatně liší od jedinců z mladších úseků (v paleontologické praxi se většinou jedná o fosilní záznam z nepřerušené série geologických vrstev, což je však spíše výjimkou). Problém pak spočívá v tom, zda a jak určit hranici mezi odlišnými jedinci z těchto extrémních úseků fylogenetických linií.

Zmíněný problém neexistuje pouze na úrovni druhů. Vzhledem k tomu, že navzájem příbuzné druhy (přestože mají podobu fylogenetických linií probíhajících v čase) můžeme sdružovat do vyšších kategorií, toto kontinuum se prodlužuje hluboko do geologické minulosti. Existenci žab čeledi Discoglossidae lze např. sledovat až do období rané křídy (tedy do doby před přibližně 145 mil. let), lze je celkem dobře navázat na jurské žáby, ty na triasové pedomorfní obojživelníky ze skupiny Temnospondyli, kteří mají své typické zástupce již v karbonu, atd. Tímto způsobem bychom mohli postupovat stále proti proudu času, přičemž jedinou překážkou, která toto sledování může narušit, je přerušeny fosilní záznam.

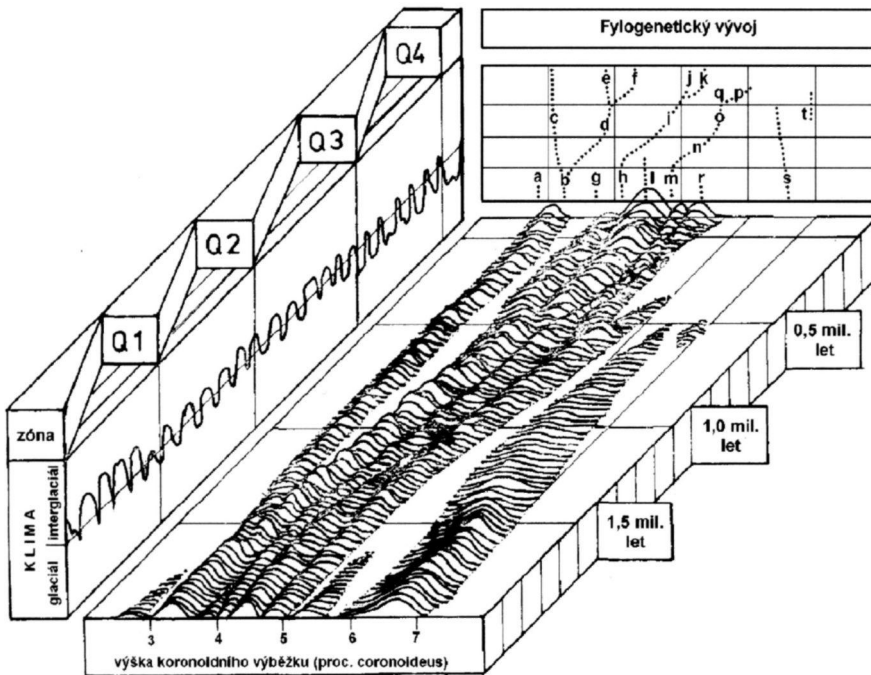
Z toho, co bylo řečeno, vyplývá, že je nezbytné fylogenetické linie nějakým způsobem rozčlenit na úseky, které by bylo možné pro praktické účely (aby bylo možné vytvořit přehledný biologický systém) charakterizovat. Protože se jedná o hranice oddělující úseky fylogenetických linií, je nutné najít objektivní kritérium, které by umožnilo toto místo na linii stanovit (v minulosti se často stanovovalo uměle, na úrovni diskontinuity fosilního záznamu, tedy na místo jeho přerušené posloupnosti). Za nejvíce objektivní kritérium se dnes většinou považuje úroveň, kdy se z dané linie odštěpila jiná. Přestože to není řešení plně uspokojivé (existují paleontologicky doložené fylogenetické linie, které nepodléhaly štěpení, i když výsledné stadium se od výchozího podstatně liší), v současné době neexistuje žádné lepší.

Předpokládané schéma souboru fylogenetických linií, tedy fylogeneze, je tudíž založeno na principu větvení, kdy geologicky starší, ancestrální linie se štěpí ve dvě nebo větší počet dalších (dceřiných). Frekvence štěpení je přitom závislá na vnějších i vnitřních faktorech (bylo již řečeno, že v určitých případech k němu nemusí dojít vůbec nebo fylogenetické linie mohou dokonce splývat, jak je tomu v případě vzniku druhů hybridogenezí). Nicméně je zřejmé, že fylogenetický vývoj, který proběhl v geologické minulosti, měl tuto obecnou podobu. Potíže nastávají s tím, jak jej poznat.

Především je nutné vyrovnat se s následujícími problémy: (1) Protože štěpení lze paleontologicky dokázat jen na početném materiálu a probíhalo rovněž v čase (je nutné mít k dispozici větší počet jedinců



Obr. 1 Paleontologický obraz fylogeneze rodu *Hypsodus* konstruovaný na podkladě morfometrických změn spodní stoličky M₁ v sedimentech spodního eocénu severozápadního Wyomingu. V 1500 m mocném vrstevním sledu říčních sedimentů odpovídajícím časově 3,5 milionům let je přibližně 500 m (viz vertikální stupnice vlevo, měrnou jednotkou je stopa) nepřerušeno fosilního záznamu dokládajícího evoluci ve fylogenetických liniích a jejich štěpení. Vzorky byly odebírány z vrstev přibližně 6 m vzdálených, každý je reprezentován standardní odchylkou (tlustá úsečka) a variační šíří (tenká úsečka). Čísla označují počet jedinců ve vzorku. Podle Gingeriche (1976).



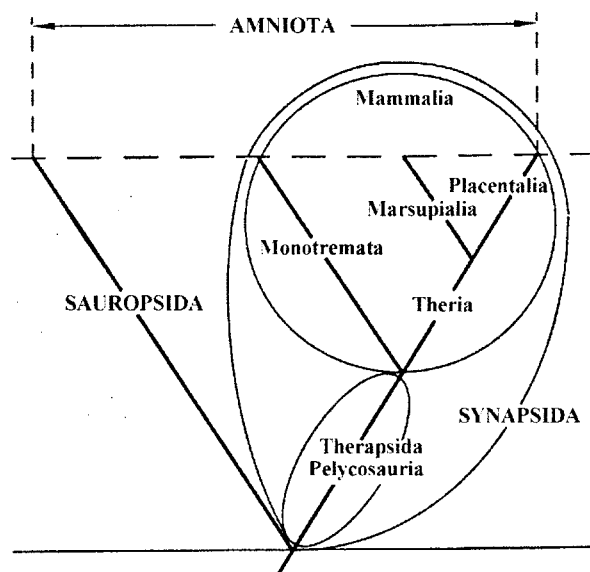
Obr. 2 Dedukce fylogeneze z paleontologického záznamu. Křivky na horizontální rovině znázorňují měnící se morfometrickou strukturu (dokumentovanou na příkladu výšky koronoidního výběžku spodní čelisti středoevropských populací některých druhů rejskovitých (Soricidae) v časovém rozmezí od -2 mil. let až do současné doby. Kонтинуální paleontologický záznam umožňuje rekonstruovat průběh a vzájemné vztahy fylogenetických linií (zadní svislá stěna grafu; písmena zde zastupují názvy taxonů). Graf zároveň ukazuje závislost fylogeneze na vnějších podmínkách (v tomto případě na fluktuaci klimatu). Podle Horáčka a Ložka (1988).

z několika následných stratigrafických úrovní, aby jejich charakteristiky bylo možné vynést do podoby navzájem se vzdalujících Gaussových křivek; viz obr. 2), používají se k rekonstrukci míst štěpení různých teoretické metody, které ne vždy vedou k objektivně správným výsledkům. Právě tyto metody jsou často objektem kontroverze, protože mohou podstatně ovlivnit výsledné schéma. (2) Mezi místy jednotlivých štěpení docházelo k evolučním proměnám, které je velmi obtížné v jednoduchém fylogenetickém schématu kvantitativně znázornit, a proto jsou tyto změny často záměrně přehlíženy a pozornost se věnuje pouze počtu štěpení.

V případě obratlovců, na rozdíl od řady bezobratlých, kteří mají kratší životní cyklus a bohatší a kontinuální fosilní záznam, lze štěpení fylogenetických linií paleontologicky doložit jen velmi vzácně (obr. 1,2) a je nutné je teoreticky rekonstruovat. Nejdůležitější jsou přitom srovnávací metody, kdy se obvykle porovnává míra podobnosti mezi jednotlivými skupinami. Použité metody a výběr porovnávaných znaků jsou důvodem, že publikovaná fylogenetická schémata se často podstatně liší. Při rekonstruování úrovní štěpení se nejvíce objektivní zdá předpoklad, že byla doprovázena vznikem nějakého výrazného nového znaku, kterým lze jedince původní linie odlišit.

S tím souvisí problém, že více či méně objektivně rekonstruované fylogenetické schéma je nutné převést do podoby biologického systému. Zde je opět nutné se vyrovnat s několika těžkostmi. Jedna z nich spočívá ve skutečnosti, že klasifikujeme nikoliv soubor jedinců, nýbrž fylogenetickou linii, která je definována svým původem (protože přirozený taxon není ten, kde jsou jedinci nejvíce vzájemně podobní, nýbrž ten, kde všichni jedinci mají společného předka) a mírou evolučních změn, které prodělala během doby své existence. Navíc se do konstrukce systému promítá i frekvence štěpení, která v některých liniích může být vysoká (během určité jednotky geologického času se linie rozštěpila mnohokrát), v jiných nízká. V tomto kontextu lze tedy druh považovat za terminální úsek linie fylogenetického schématu, jejíž spodní limit je dán úrovní posledního štěpení. Nejbližší nadřazený taxon v linnéovské hierarchii, tedy rod, je souborem takových terminálních linií, které mají společný původ (tedy vznikly rozštěpením původně jediné fylogenetické linie). Takto lze v hierarchii systematických jednotek pokračovat dále, až se zahrne celé fylogenetické schéma.

Klasická soustava Linnéových kategorií (v níž figuroval na nejvyšší úrovni kmen, na nejnižší pak druh) je však kvantitativně omezená, takže ve většině případů počet jejích taxonomických úrovní neodpovídá počtu štěpení fylogenetických linií ve fylogenetickém schématu. Je nutné vytvořit další taxony, které stojí na meziúrovních linnéovské soustavy, a tudíž s ní nekorespondují. Navíc je nutné tyto taxony v konkrétních případech pojmenovat. Kdyby se toto striktně provedlo, byl by výsledný biologický systém co do své hierarchické a nomenklatorické podoby zcela odlišný od toho, který se za uplynulá desetiletí vžil především u těch, kteří jej z titulu své profese používají, avšak sami do něj nezasahují. Otázka tedy zní, zda zachovat určitou stabilitu systému i za cenu toho, že nebude do detailu respektovat současnou úroveň poznání fylogenetického schématu, či zda jej od základů přebudovat. Řada současných



Obr. 3 Příklad dedukce biologického systému z fylogenetického schématu zjednodušeného na štěpení fylogenetických linií. V tomto pojetí jsou např. Synapsida skupinou vymezenou od ostatních amniot konfigurací spánkové oblasti lebky, savci od skupiny Therapsida odlišnou stavbou čelistního kloubu a vznikem tří sluchových kůstek, přičemž mezi oběma skupinami existují přechodné formy (podobně jako mezi skupinami Pelycosauria a Therapsida). Podle Carrolla (1995).

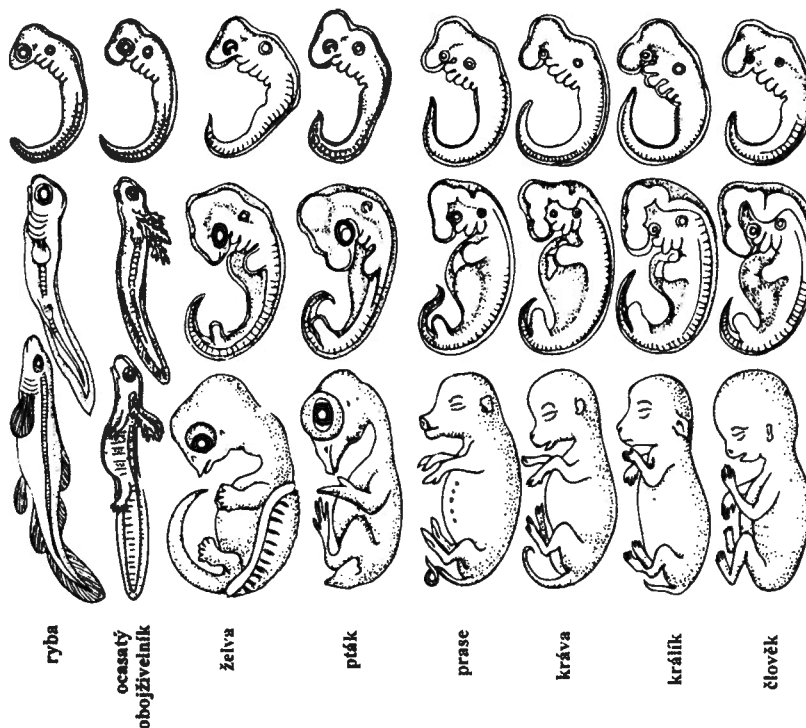
autorů řeší toto dilema tím, že předkládá výčet taxonů přibližně stejné taxonomické úrovně (např. řádů) a nepokouší se blíže specifikovat jejich pozici na nižších taxonomických úrovních, jiní respektují detailní hierarchii taxonů, ale neuvádějí jejich označení v linnéovské hierarchii (tedy zda se např. jedná o čeleď či řád).

Biologická systematika se tedy zabývá dvěma oddělenými aspekty: pokud možno co nejobektivněji zkonstruovat fylogenetické schéma a následně převést toto schéma do podoby hierarchického systému (obr. 3). Tento postup však do značné míry závisí na metodách, pomocí nichž se oba kroky realizují. Popis těchto metod je však již mimo hlavní téma této publikace a lze se o nich poučit jinde (např. Carroll 1995:145-166; Houša 1980,1992; Wiley 1981).

METODY POZNÁVÁNÍ HISTORIE OBRATLOVCŮ

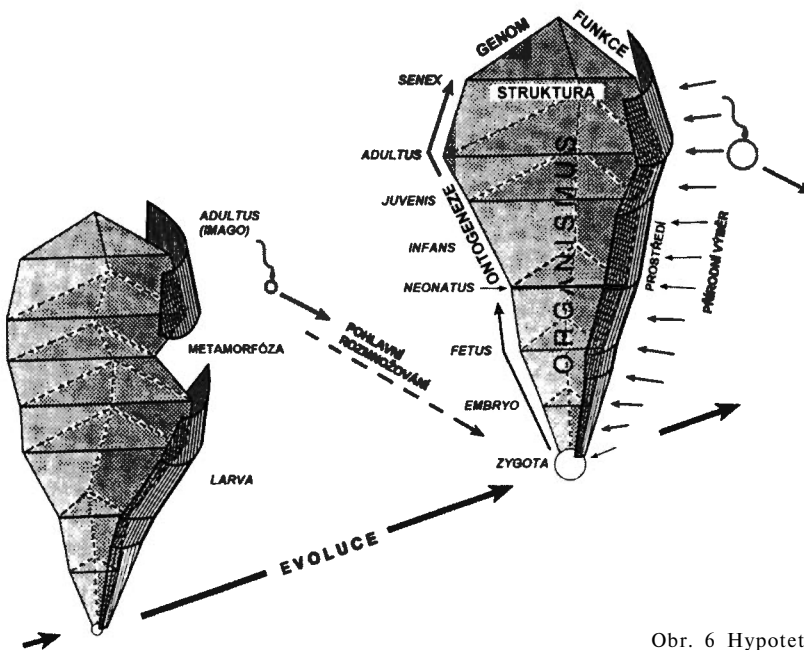
Podobně jako má věda zkoumající vývoj lidské společnosti k dispozici přímé doklady v podobě archeologických nálezů a archivních dokumentů, má i věda zkoumající evoluci organismů k dispozici přímé, hmatatelné doklady v podobě fosilií. Paleontologie je tedy metodou, která jako jediná tyto přímé doklady různých forem života existujících v geologické minulosti Země registruje a zkoumá. Její nevýhodou je, že fosilní záznam je fragmentární, a to jak co do úplnosti jedinců, tak i co do úplnosti evolučních sekvencí. První je závislé na přítomnosti odolných struktur, které se mohou zachovat (například zuby nebo kosti), a na geologických procesech, které v sedimentech s uloženými fosiliemi probíhaly, druhé na zachování postupně ukládaných vrstev těchto fosiliferních sedimentů. Na druhou stranu velmi důležitý a zoology často opomíjený fakt je, že paleontologická metoda umožňuje stratigraficky korelovat paleontologické doklady, a tím účinně zasahovat do úvah o fylogenezi. Například velmi lákavá představa o původu ptáků z opeřených křídlových dinosaurů (Ji *a kol.* 1998) je korigována skutečností, že formy evolučně bezprostředně předcházející ptákům (*Archaeopteryx*) jsou známy z doby o 20 milionů let starší a že první skuteční ptáci (např. *Confuciusornis*; viz dále příslušná kapitola) byli jejich současníci (Swischer **III** *a kol.* 1999).

Pokud je fosilní záznam neúplný, je nutné jej doplnit pomocí deduktivních metod. Metoda embryologická je založena na skutečnosti rozpoznané již v minulém století Ernstem Haeckelem, že minulé evoluční procesy a struktury se rekapitulují v ontogenezi živočichů (Gould 1977). Například u raných embryonálních stadií všech obratlovců se zakládají žaberní štěrbiny, které jsou dědictvím po nejstarších obratlovcích, žijících výlučně ve vodním prostředí. Raná embryonální stadia jsou proto uniformní, diverzifikují se až během ontogeneze (obr. 4). Nevýhodou však je, že čím vzdálenější minulost zkoumáme, tím zjednodušeněji se v ontogenezi projevuje. Je to způsobeno jednak tím, že složité a mnoho milionů let probíhající evoluční procesy byly komprimovány do průběhu ontogenezi, z nichž nejdelší lze počítat

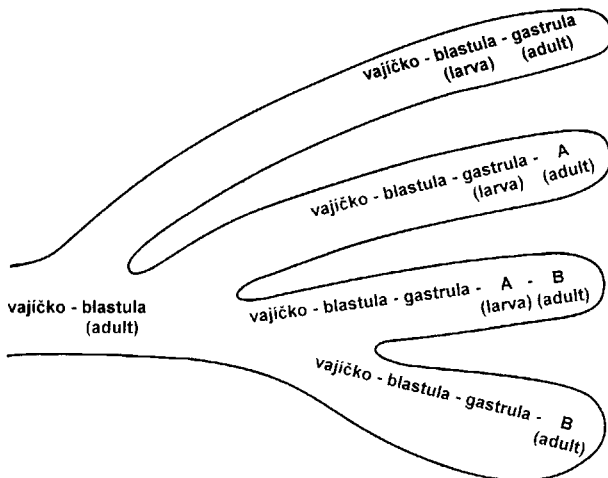


Obr. 4 Haeckelovo srovnání tří stadií ontogenetického vývoje zástupců různých skupin obratlovců. Nejmladší stadia jsou v horní řadě, pokročilejší stadia jsou ve střední a spodní řadě. Z tohoto srovnání je patrné, že nejmladší stadia jsou uniformní (všechna mají například založeny žaberní štěrbiny bez ohledu na to, zda se jedná o obratlovce v dospělosti vodní, či suchozemské; ocasní část se v raných embryonálních stadiích zakládá i u člověka) a diverzifikují se během ontogeneze. Horní řada je tedy důkazem, že všechny uvedené typy obratlovců jsou si navzájem příbuzné. Podle Haeckela (1873).

pouze na desítky let. Kromě toho ontogeneze jakožto základní proces konstituující evoluci (evoluce je posloupnost ontogenezi; viz obr. 5) sama podléhá různým modifikujícím vlivům. Některá její stadia proto mohou vymizet (např. při neotении zanikají terminální stadia somatogeneze a ontogeneze probíhá pouze do stadia larvy, která získává schopnost rozmnožování), jiná jsou podstatně zkrácena (obr. 6). Přes tyto výhrady lze však konstatovat, že z ontogeneze lze dedukovat řadu informací o evolučních událostech, které proběhly před mnoha miliony let a které se promítly do fylogeneze. Například ontogeneze některých triasových druhů temnospondylního obojživelníka rodu *Capitosaurus* naznačuje, jaký evoluční mechanismus se podílel na vzniku žab (viz str. 235). Podobně ontogenetický původ sluchové kůstky žab (která vzniká nejen z hyomandibulare, tedy elementu jazykového oblouku, nýbrž i z materiálu palatoquadrata, tedy čelistního oblouku) naznačuje evoluční událost, která proběhla koncem permu nebo na samém začátku triasu, výrazně zasáhla do fylogenetického vývoje obojživelníků a ve svém důsledku vylučuje žáby z příbuzenských vztahů ke všem ostatním suchozemským tetrapodům, u nichž se sluchová kůstka zakládá jiným způsobem.



Obr. 5 Znárodnění konceptu fylogeneze jako evoluce ontogenezi. Ontogeneze je přitom chápána jako kontinuum mezi vznikem a zánikem organismu, které je z praktických důvodů rozčleněno na úseky, resp. v tomto znázornění na úrovně (vpravo členění u savce, vlevo např. u obojživelníka). Každá úroveň je kompromisem mezi genetickou, strukturální a funkční stránkou organismu. Všechna stadia ontogeneze jsou vystavena působení vnějších a vnitřních faktorů (prostředí je pouze jedním z nich), a jsou proto specificky adaptována. Tyto adaptace se geneticky fixují a během reprodukce jsou předávány následným generacím. Evoluce je tedy posloupnost modifikovaných ontogenezi během dlouhých časových úseků. Podle Maiera, mírně pozměněno.



Obr. 6 Hypotetický příklad morfologické diferenciaci během ontogenetického vývoje, který ilustruje, jakými mechanismy se na evoluci a fylogenezi živočichů podílí ontogeneze. V tomto případě byla ontogeneze primitivní výchozí formy jednoduchá a skládala se pouze z vajíčka, které se vyvíjelo přímo v dospělce strukturálně odpovídajícího blastule. Z tohoto výchozího typu se vyvinula forma, jejíž ontogeneze se prodloužila o stadium gastruly a blastula se stala larvou, tedy mezistádiem ontogeneze (horní linie). Stejný mechanismus (tedy prodloužení ontogenetického vývoje) se postupně projevil i v dalších dvou liniích. K takovým případům dochází, jestliže terminální stadium ontogeneze (dospělá forma) pronikne do jiného prostředí než předcházející ontogenetické stadium (larva) a úspěšně se mu přizpůsobí. Proměna larvy v dospělé stadium, která je nutným předpokladem změny životního prostředí (např. přechod z vody na souš), se označuje jako metamorfóza. Jestliže se však živočich přizpůsobil celou svojí ontogenezi životu na souši (např. Amniota), stadium larvy vypadá (spodní řada) a ontogeneze se zkrátí. Podobných příkladů modifikací ontogenetického vývoje je mnohem více. V evoluci obratlovců se např. výrazně projevilo zkrácení ontogeneze (ať již jde o neotении, tedy zablokování somatogeneze na stadiu larvy při současně akceleraci vývoje pohlavní soustavy, nebo o pedomorfózu, která je rovněž zkrácením somatogeneze, ontogeneze však probíhá až do juvenilních stadií dospělé). Částečně podle Northcutta (1996).

Metoda porovnávání morfologických i nemorfologických znaků u dospělých stadií (např. srovnávací anatomie) se používá nejčastěji, skrývá však mnohá úskalí. Spočívají zejména v rozhodování, zda porovnáváme homologické znaky či zda porovnávané formy nejsou výsledkem paralelního nebo konvergentního vývoje. V případě paralelního vývoje fylogenetické linie, jejichž zástupce porovnáváme, mají sice společného předka, vyvíjejí se však na sobě nezávisle, v případě konvergentního vývoje mají dokonce předky naprosto odlišné. V obou případech na porovnávaných formách můžeme nalézt spoustu podobností, které však - jak bylo právě řečeno - nejsou náznakem bezprostředních příbuzenských vztahů, ale vznikly například v důsledku selekčního tlaku prostředí, v nichž uvedené formy žily nebo žijí. Kromě toho značným problémem je určit, která z porovnávaných forem je na nižší evoluční úrovni (tedy evolučně původnější) a která na vyšší (evolučně odvozenější). Používané postupy mají sice detailně vypracované normy, jejich výsledky jsou však často v přímém protikladu s mnohem průkaznějšími informacemi získanými z paleontologického záznamu či z embryogeneze. Nicméně komparativní metoda dedukující fylogenezi ze shod či rozdílů porovnávaných forem je poměrně jednoduchá, lze ji automatizovat, a proto v současné době převládá.

Příkladem může být metoda zjišťování fylogenetických (příbuzenských) vztahů mezi organismy, označovaná jako kladistická analýza. Jejím průkopníkem byl německý entomolog Willi Hennig, který ji zavedl jako posloupnost formálních kroků pro zjišťování shod mezi organismy. Tato metoda redukuje význam časové dimenze a příbuzenský vztah mezi organismy vyvozuje pouze z míry jejich podobností. Z této analýzy podobností je možné vytvořit schéma nazývané kladogram. Kladogram je konstruován na základě hodnocení znaků, které se vyskytují pouze u dvou srovnávaných organismů či jejich skupin (takzvané sdílené odvozené znaky, resp. synapomorfie). Má se za to, že posloupnost bodů větvení (nodů) na kladogramu odráží relativní posloupnost vzniku těchto synapomorfii. Odhalování posloupnosti vzniku sdílených odvozených znaků však může být užitečné, protože skupiny, které mají více či méně synapomorfii, se považují za více či méně příbuzné. Může tím být vysvětlena rovněž posloupnost získávání nějakých schopností nebo chování (například souvisejícího s tím, jak se u ptáků vyvíjely anatomické předpoklady schopnosti aktivního letu). Pro vyšší věrohodnost výsledků je však nutné porovnávat větší počet vzájemně nekorelovaných znaků a také větší počet organismů.

Fylogenetické schéma lze však vytvořit i z informací získaných studiem DNA. Schopnost analyzovat a popisovat genetický kód (DNA) vnesla do posuzování vzájemných vztahů organismů nový pohled, byť redukovaný pouze na molekulární úroveň a vztahující se v mnoha případech jen na hlavní skupiny. Molekulární fylogeneze, tedy hodnocení genetických vztahů mezi organismy, je založena na informacích obsažených v genetickém kódu. Měření podobností mezi organismy na této úrovni může být používáno jako metoda ověřující závěry klasifikace vytvářené na podkladě morfologických znaků (tedy založené na tvaru a struktuře jejich těl). Hodnocení genetické příbuznosti pomohlo vyřešit řadu otázek, například zda šimpanzi a člověk jsou v bližším příbuzenském vztahu než člověk a šimpanz vůči gorilám.

Je zřejmé, že každý ze zmíněných přístupů má své výhody i nevýhody, a s tímto vědomím je nutné ho používat. Nespornou výhodou současného použití všech tří je to, že správnost výsledků dosažených jednou metodou lze testovat ostatními metodami. V každém případě by bylo krátkozraké preferovat pouze jednu z nich, protože zavržení kterékoliv z těchto metod by znamenalo vzdát se cenného zdroje informací.

MORFOLOGICKÁ EVOLUCE A GENETICKÁ INFORMACE

Geologický kontext paleontologického záznamu (tedy stratigrafie a sedimentologický charakter hornin, ve kterých jsou fosilie zachovány) zřetelně naznačuje, že klíčové fáze evoluce obratlovců byly důsledkem změn globálního ekosystému. Ne vždy jsme však schopni tyto změny, které zanechaly své stopy v sedimentárních horninách, rozpoznat a správně interpretovat. Nicméně víme například, že samotný vznik obratlovců byl důsledkem změn v chemismu oceánských vod na konci prekambria (tzv. fosfogenní události; viz obr. 9), které byly příčinou vzniku jednoho z nejcharakterističtějších rysů obratlovců, kostní tkáň. Invazi obratlovců na souš zase předcházela aridizace klimatu a výrazné zvýšení obsahu kyslíku v atmosféře.

Nebyly to však vždy jen změny v anorganické složce ekosystému. Stačí vzít v úvahu změny v potravní nabídce - např. zmíněnému přechodu obratlovců na souš předcházela vznik suchozemských rostlin a bezobratlých, bez nichž by vznik obojživelníků nebyl možný. Položme si otázku, zda by lalokoploutvé ryby v devonu mohly nastálo opustit vodní prostředí, kdyby byla souš ještě stále nehostinnou kamenitou pustinou bez vegetace (a tím i bez půdního pokryvu) a bez potenciální potravní nabídky v podobě bezobratlých živočichů.

Je zřejmé, že evoluce obratlovců byla výsledkem neustálé interakce těchto živočichů s měnícím se prostředím a že prostředí bylo pro jejich evoluci určující. Proces neustálého se přizpůsobování změnám vnějšího prostředí se označuje jako „adaptace“. Kromě toho se však tento termín používá i pro označení výsledku tohoto procesu (živočich je lépe či hůře adaptován k určitým podmínkám vnějšího prostředí). Pro porozumění mechanismu morfologické evoluce je důležitý první význam, kdy se nejedná o popis výsledného stavu, nýbrž o porozumění historickému procesu.

Adaptace jako proces je založen na přírodním výběru jedinců s nevhodnější genotypovou kombinací (resp. nevhodnějšího mutačního rozrůznění genotypu) v daných podmínkách prostředí. Tento výběr (selektce) umožňuje přežít a úspěšně se rozmnožovat jen lépe přizpůsobeným (adaptovaným; zde je pojem adaptace použit ve svém druhém, alternativním významu) jedincům. Mechanismus procesu adaptace lze tudíž z hlediska genetiky označit jako diferenční přežívání genotypů, obecněji jako přírodní (resp. přirozený) výběr. Tento proces vede ke změnám v biodiverzitě - vznikají nové poddruhy i taxony vyšších kategorií.

Obecně platí, že nevhodnější fenotypová vlastnost (resp. morfologická struktura) vzniklá v důsledku výběru nevhodnější genotypové kombinace (pro změněný stav vnějšího prostředí) se šíří a etabluje tím rychleji, čím je v populaci menší počet jedinců. To je však statický pohled, uvažující o jednorázových nebo přinejmenším krátkodobých změnách. Nesmíme ale zapomínat, že jen zřídka proběhnou změny v prostředí náhle, nějakou okamžitou katastrofou, nýbrž že probíhají pozvolna, v dlouhých časových úsecích, měřitelných v tisících a milionech let. Adaptace na ně jsou proto rovněž pozvolná a z hlediska lidské empirické zkušenosti nepostřehnutelné (i když díky nedokonalosti fosilního záznamu se nám někdy mohou jevit jako „náhlé“) a mohou se šířit v globálním měřítku.

Informace o morfologii předků a o jejich změnách se kumulativně uchovávají jako genetická informace v jádru všech buněk v těle živočicha. Mechanismus, kterým se tato informace během ontogenetického vývoje jedince využívá, souvisí s tzv. genovou expresí, tedy mírou, do jaké mohou geny informaci, která je v nich obsažena, během ontogeneze jedince použít. Tím se vysvětluje, že navzdory tomu, že všechny somatické buňky v těle živočicha obsahují stejnou DNA a stejné geny, a tudíž i stejnou genetickou informaci, záhy se morfologicky a funkčně diferencují. Genová exprese je tedy příčinou ontogenetické diferenciaci živočicha, tzn. že se různé geny aktivují v různých, ale přesně určených periodách ve vývoji zárodku, a protože jejich aktivací vznikají topograficky odlišné struktury, tak i v přesně určených oblastech těla zárodku.

O tom, z jak hluboké geologické minulosti se u obratlovců zachovává genetická informace, svědčí tzv. homeoboxové geny, resp. *Hox-geny* (z angl. Homeobox-Gene)*, zodpovědné za vznik seriálně homolo-

* U člověka jsou značované zkratkou *HOX*, u myši *Hox*, u kuřete *Chox* a u drápatky *Xhox*.

gických struktur (např. končetin). Termínem „homeobox“ se označují vysoce konzervativní úseky 183 párů bází DNA, tedy takové, které existují beze změny v řadě vývojových linií, jejichž recentní zástupci jsou již fylogeneticky značně vzdálení, a tudíž morfologicky velmi odlišní. Existují např. homeoboxové geny, které ovlivňují vznik odpovídajících si (homologických) struktur u tak vzdálených skupin, jako jsou hmyz a savci. Zmíněných 183 párů bází homeoboxového genu kóduje určitou část molekuly bílkoviny, skládající se z 61 aminokyselin, která má tu zvláštní vlastnost, že se může specificky vázat na DNA, a tím ovlivňovat expresi jiných genů. Z toho je patrné, že homeoboxové geny hrají významnou roli při řízení (regulaci) individuálního vývoje jedince. Tato regulace navíc probíhá hierarchicky v několika úrovních, tzn. geny vyšší regulační úrovně spouštějí expresi homeoboxových genů na nižší regulační úrovni, ty dále na ještě nižší atd. Působení homeoboxových genů stejné regulační úrovně se může vzájemně kombinovat a v souhrnu zodpovídat za vznik určité struktury či orgánu.

Jinou skupinou genů kontrolujících individuální vývoj jsou tzv. *Pax-geny* (z angl. Paired-box-Gene), jejichž působením se diferencují mesodermální somity. Všechny tyto geny mají stejný úsek 384 párů bází, který se označuje jako Paired box.

Při genové expresi jsou součástí genetického řízení regulačních procesů tzv. signální molekuly*, které jsou produkty regulačních genů. Nenesou však k diferencující se buňce nějakou specifickou informaci týkající se jejího dalšího vývoje, nýbrž v cílové buňce je vyvolávána specifická odezva; cílová buňka tedy specificky reaguje na nespecifický podnět. Bylo zjištěno, že tato specifická odezva je vyvolána působením zvláštních receptorů na jejím povrchu (ty se mohou vytvářet díky tomu, že pro ně existuje odpovídající genetická informace), ke kterým se signální molekuly připojují a spouštějí signální kaskádu, která modifikuje genovou expresi uvnitř buňky.

Tímto způsobem bylo studováno působení signálních molekul tzv. růstových faktorů, např. fibroblastových růstových faktorů (z angl. fibroblast growth factors; FGFs) nebo kostních morfogenetických bílkovin (z angl. bone morphogenetic proteins; BMPs), na jejich receptory. Růstové faktory však neovlivňují jen růst buněk, jak by bylo možné soudit z jejich označení, ale i jejich migraci a výslednou diferenciaci. Zřejmě doprovázejí jev označovaný jako heterochronie, tedy takové změny ontogeneze, jakými jsou neotenie, pedomorfóza nebo třeba manifestaci ancestrálních morfologických struktur u extrémně dlouhověkých jedinců (bylo např. zjištěno, že u jedinců některých druhů žab, např. u drápatky *Xenopus*, které byly v laboratorních podmínkách chovány přes 30 let, se na lebce začaly vyvíjet dermální kosti obvyklé v normálním vývoji temnospondylních obojživelníků; u drápatek žijících v přírodě a dožívajících se věku okolo 5 let se tyto kosti nevyvíjejí).

Zjištění, že se určitý gen exprimuje v určité době a na určitém místě, však neznamená, že genetická informace je naprosto přesný program, podle kterého se daný jedinec bude vyvíjet. Jinými slovy, i kdybychom měli k dispozici přesnou kopii DNA nějakého druhu dinosaura a jeho genetický kód, stále nebudeme schopni takového dinosaura „vyrobit“ a dokonce ani určit, jak by ve skutečnosti vypadal. Buňky v těle zárodka se svojí genetickou informací se totiž nevyvíjejí nezávisle na sobě, nýbrž v interakci s prostředím, ve kterém se embryo vyvíjí, s ostatními buňkami embrya a s mezibuněčnou hmotou. Znamená to tedy, že vývoj a výsledný vzhled dospělého jedince je řízen nejen informací obsaženou v genech buněčného jádra, ale i signálními mechanismy přicházejícími od ostatních zmíněných složek, a řídicích tak genovou expresi zevnějšku (epigeneticky).

Jedním z nejznámějších příkladů je vzájemné ovlivňování vyvíjejícího se očního pohárku, který je výchlípkou laterální stěny mozku, a proti němu se konstituující oční čočky, která vzniká z epidermální plakody (viz obr. 147). Jestliže jsou obě vyvíjející se struktury neprodyšně izolovány, oko se nevyvine, přestože si jejich buňky určitou genetickou informaci ve svých jádrech nesou. Podobným příkladem jsou migrující buňky neurální lišty (str. 86): je velmi pravděpodobné, že jejich diferenciaci je závislá na impulsech, které na ně působí během jejich migrační cesty z okolního prostředí (mezibuněčné hmoty), nikoliv na informaci, kterou si s sebou samy nesou. Svědčí o tom pokusy, při kterých byly přenášeny úseky neurální lišty mezi hlavovou a trupovou částí embrya. Zatímco v hlavové části by z nich měly vzniknout kostěné elementy lebky (viscerokranium), po implantaci štěpu z hlavového úseku neurální lišty do trupové části se z nich vyvíjejí pigmentové buňky nebo periferní části nervové soustavy, tedy ty deriváty neurální lišty, které normálně vznikají pouze v jejím trupovém úseku.

* Někdy se termínem „signální molekuly“ označují nejrůznější faktory vnitřního prostředí organismu, které mohou interferovat s genetickými procesy. V dalším textu se uvádějí pod souhrnným označením „signální mechanismy“.

Signální mechanismy tudíž interferují s genetickými procesy (tedy s procesy genové exprese) a ovlivňují jejich průběh a výsledek. Ve svém důsledku tedy rovněž určují vývoj diferencujících se buněk. Lze mezi ně počítat teplotu, pH, koncentrace určitých látek či iontů apod.

Lze tedy shrnout, že ontogeneze jedince od raného embryonálního stavu až po dospělce je řízena nejen interní genetickou informací, ale i interními epigenetickými vlivy, které genetickou informaci podmiňují (protože ne vždycky se existující genetická informace exprimuje), modifikují či inhibují. Ontogeneze, a tedy i její řídicí mechanismy (regulace) podléhají v různé individuální míře vnějším i vnitřním vlivům. Výsledkem je individuální variabilita. Většinou si to však uvědomujeme jen u dospělců, tedy koncového stadia ontogeneze. Jestliže tyto vlivy působící na celou ontogenezi trvají dostatečně dlouhou dobu (měřitelnou jednotkami geologického času), pak dochází k evolučním změnám, jejichž projevy lze definovat jak morfologicky, tak i nemorfologicky (rozdíly v genetické informaci, projevující se např. také imunologicky). Protože evoluce působí díky selekčním mechanismům nikoliv na jedince, nýbrž na soubor jedinců v rámci celých populací, dochází k diverzifikaci fylogenetických linií, tedy ke vzniku rozdílů mezi příslušníky těchto linií. Ti si však stále v sobě nesou informaci zděděnou od svých předků, i s jejich evoluční zkušeností.

Svět před vznikem obratlovců

Všeobecně se soudí, že Země vznikla před 4560 miliony let kondenzací kosmického prachu i větších těles (Nisbet a Fowler 1996). Podle některých názorů mohl tento proces trvat jen 100 tisíc let. Pak se celé zemské těleso patrně roztavilo a pokud se na něm do té doby nějaké organické sloučeniny vyskytovaly, byly v důsledku toho zničeny. Při následném ochlazování se vytvořila pevná kůra. Až poté se mohly tvořit organické sloučeniny. Lze připustit možnost, že některé organické sloučeniny mohly být přineseny z meziplanetárního prostoru s prachem a meteority (k nim se však nemohou počítat relativně nestálé sloučeniny, jako jsou sacharidy a některé aminokyseliny). Většina organických sloučenin však zřejmě vznikla na Zemi.

Před 4200-4300 miliony let byl Měsíc bombardován velkými objekty, o čemž svědčí velký počet kráterů na jeho povrchu. Toto bombardování trvalo s menší intenzitou až do doby přibližně před 3800 mil. let (Sleep *a kol.* 1989). Soudí se, že Země prošla stejnou destruktivní událostí, i když se stopy po ní v důsledku nejrůznějších exogenních vlivů nezachovaly. Tím mohlo dojít k ohřátí oceánů nebo dokonce k jejich vypaření a následkem toho ke zničení prebiotických organických sloučenin, protože organické sloučeniny nesnášejí vysoké teploty. Život, který přetrvává dodnes, tedy nemohl vzniknout před tímto bombardováním.

Velké úsilí je věnováno rekonstrukci prostředí, ve kterém život na Zemi vznikl. Přestože se jedná o rekonstrukci časově nesmírně vzdálené události, lze využít mnoha nepřímých ukazatelů. Jedním z nich je skutečnost, že syntéza organických sloučenin může probíhat jen při relativně nízkých teplotách, při vyšších se tyto sloučeniny rozkládají. Nejrůznějšími úvahami se dospělo k závěru, že pro vznik biologické organizace bylo možné maximální rozpětí teplot 0-35 °C (Miller 1992). Jednalo se o vodný roztok organických sloučenin, jehož konsistence se přirovnává k řídké polévce (bujónu). Je však nutné poznamenat, že existují i alternativní názory, které předpokládají, že nejstarší organismy byly hypertermofilní, tzn. že žily při teplotách 80-110 °C, a mohly tak přežít - na rozdíl od jiných forem, adaptovaných na nižší teploty - v horkých vodách oceánů, zahřátých při zmíněném meteoritickém bombardování Země (Nisbet a Fowler 1996). Tato hypotéza by připouštěla datování vzniku života do doby mnohem starší, než je doloženo současným paleontologickým záznamem. Jako možný model těchto starobylých společenstev se uvádějí bohatě diverzifikovaná společenstva hlubokomořských černých komínů nebo v horkých pramenech (jaké jsou například v Yellowstonešském parku).

Velmi důležitou okolností je, že kyslík v tehdejší atmosféře zcela chyběl (redukční atmosféra). Důvodů bylo několik. Především jeho zdroje byly velmi omezené (vznikal pouze fotodisociací vodních par ve vyšších vrstvách atmosféry) a i toto nepatrné množství kyslíku bylo ihned spotřebováno při reakci s dvojmocným železem (Fe^{2+}). Vedle toho kyslík rychle reaguje s organickými sloučeninami (zejména za přítomnosti ultrafialového záření), a byl tedy neustále spotřebováván při reakcích s prebiotickými organickými sloučeninami. Je nutné si uvědomit, že v dnešním světě jsou organické sloučeniny neustále rozkládány oxidačními procesy a doplňovány produkcí organismů; zachovávat se mohou pouze v anaerobním, tedy bezkyslíkatém prostředí (např. podzemní ložiska ropy). Život tedy vznikl v bezkyslíkatém prostředí. Tehdejší atmosféra pravděpodobně obsahovala metan (CH_4), amoniak (NH_3), vodní páry a molekulární vodík (H_2).

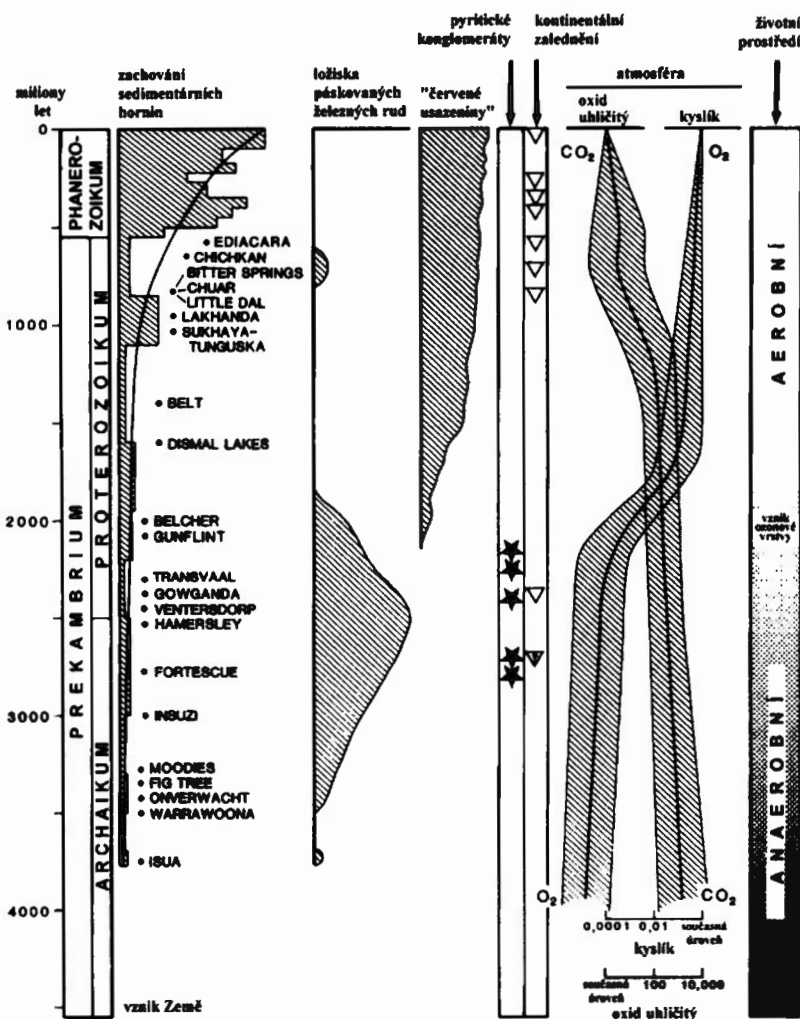
Dalším nezbytným předpokladem vzniku života byl dostatečný přísun energie. Té však byl na Zemi dostatek z mnoha různých zdrojů. Nejdůležitějším z nich bylo ultrafialové záření, které mělo nejvyšší podíl, dále sluneční záření, elektrické výboje v atmosféře, kosmické a radioaktivní záření, sopečná činnost a zemětřesení.

Toto je zhruba anorganické prostředí, ve kterém vznikala na Zemi život. Pokud se týče samotného procesu vzniku života, lze velice zjednodušeně říci, že jeho první fází nepochybně byla běžná syntéza prebiotických malých molekul zvaných monomery (aminokyseliny, puriny, pyrimidiny, sacharidy). Ty se dále řetězily do polymerů, například aminokyseliny v proteiny, nukleotidy v DNA a RNA. Život jako

takový však začal existovat až tehdy, když se tyto složité molekuly začaly autonomně množit, a získaly tak základní vlastnost živé hmoty - schopnost autoreprodukce.

V souvislosti se vznikem života se však rovněž hojně diskutuje o okolnosti, že organické sloučeniny jsou také v meteoritech, v atmosféře Jupiteru a Saturnu a v mezihvězdném prachu. Například meteorit Murchison, který dopadl 28. listopadu 1969 v Austrálii a byl analyzován ihned po dopadu (čímž se vyloučila možnost pozdější kontaminace ze vzduchu), obsahoval velké množství aminokyselin. Problém je však v tom, že koncentrace organických molekul, včetně těch, které jsou v prebiotické syntéze důležité (např. formaldehyd, acetaldehyd, kyanoacetylen), je v mezihvězdném prostoru malá (několik molekul v 1 cm^3), při průniku atmosférou na Zemi by nesmely shořet nebo být zničeny ultrafialovým zářením a i přes svůj extraterestrický původ by musely být posléze syntetizovány na Zemi do takového množství, které by vznik života umožňovalo. Nicméně přítomnost prebiotických organických sloučenin na Zemi z meziplanetárního prostoru za tehdejších podmínek nelze zcela vyloučit, avšak vznik vlastní živé hmoty by se bezpochyby i v tomto hypotetickém případě odehrál až na Zemi.

První paleontologicky doložené známky života jsou z doby před 3500 miliony let (Schopf 1992). Do jaké míry však nález fosilních známek života v těchto horninách koresponduje se skutečnou dobou vzniku života na Zemi, je sporné, protože zachování organických zbytků v podobě fosilií je závislé na jejich pohřbení v hornině, která vzniká usazováním (sedimentací) drobných horninových částic a jejich následným zpevněním (diagenézou). Nejstarší sedimentární horniny na Zemi byly nalezeny v jižní Africe (Svazijsko) a na severozápadě Austrálie. Jsou 3500–3300 milionů let staré. Vůbec nejstarší horniny na Zemi byly však nalezeny v severozápadním Grónsku. Jejich stáří bylo určeno na 3750 milionů let a exi-



Obr. 7 Výskyt potenciálně fosiliferých sedimentárních hornin (na histogramu vlevo jsou nejdůležitější souvrství uvedena svými geografickými názvy) v kontextu vývoje zemské atmosféry. Složení atmosféry v geologické minulosti Země lze dedukovat ze složení a výskytu některých hornin. Například výskyt ložisek páskovaných železných rud svědčí o tom, že tyto rudy byly ukládány v bezkyslíkatém prostředí, zatímco sedimenty červené barvy (pocházející od trojmocných sloučenin železa) naznačují, že byly již ukládány v prostředí bohatém na kyslík. Ze složení hornin lze rovněž usuzovat na klimatické události (např. kontinentální zalednění). Podle Schopfa (1992).

stují náznaky, že by mohly být sedimentárního původu (což by naznačovalo přítomnost tekuté vody v té době). Jsou však silně metamorfované (odhaduje se, že prošly teplotou asi 500 °C), což znamená, že jejich případný fosilní obsah byl zničen. Proto ačkoliv jsou zmíněné horniny z jižní Afriky a Austrálie nejstaršími horninami obsahujícími fosilie, neznámá to, že dokládají samotné počátky života na Zemi. Ty je nutné předpokládat v době ještě starší (Nisbet a Fowler 1996). Je nutné rovněž poznamenat, že zmíněné paleontologické doklady se značně zpožďují za odhady založenými na studiu sekvencí aminokyselin (Doolittle *a kol.* 1996).

Prvními fosilními doklady existence života jsou zvláštní bochníkovité útvary o průměru až několika metrů, které na výbrusu vykazují lamelární strukturu. Nazývají se stromatolity a nejsou vzácné ani u nás, v horninách prekambriického stáří západních Čech. V Austrálii a jižní Africe byly však nalezeny stromatolity 3400 a 3500 milionů let staré, a i když se v nich vlastní fosilie nenalezly, neboť byly pozměněny mineralizačními procesy, jejich podobnost s recentními stromatolity (které jsou velmi vzácné, např. v Shark Bay v západní Austrálii) je nápadná.

Každý stromatolit je drobným ekosystémem, který je složen z několika vrstev tvořených různými typy organismů. Bazální vrstva je tvořena anaerobními heterotrofními bakteriemi. Střední vrstvu tvoří fotosyntetické bakterie, které však neprodukují kyslík, a fakultativně aerobní bakterie. Na povrchu je pak fotoautotrofní růstová zóna, tvořená fotosyntetickými sinicemi a aerobními bakteriemi, které produkují kyslík. Do těchto vrstev je zachycován anorganický kal, který ve fosilních stromatolitech vytváří charakteristickou lamelární strukturu. Zajímavý je postřeh, že uvedené tři vrstvy vlastně odpovídají evoluci: na bázi jsou anaerobní heterotrofní organismy, uprostřed fakultativní a na povrchu obligátně aerobní a autotrofní. Všechny typy organismů ve stromatolitu jsou však Prokaryota (nemají buněčné jádro).

Kromě fosilních stromatolitu, které představují nepřímý důkaz o existenci života, neboť se v nich mikrofosilie nezachovaly, se však ve stejných horninách zachovaly skutečné mikrofosilie, jejichž biologická podstata byla dokázána izotopickými studiemi. Jsou to sinice a co je překvapivé, dají se snadno srovnávat s dnešními (žily ve stejném prostředí, jsou si morfologicky podobné, jejich buňky se dělily stejným způsobem jako dnešní).

Jedním z důležitých milníků ve vývoji života na Zemi je vznik fotosyntézy. Její existenci u sinic lze dedukovat z výskytů páskovaných železných rud (obr. 7), vznikajících oxidací dvojmocného železa (Fe^{2+}): železité minerály (např. hematit a magnetit) vznikaly tak, že železo produkované vulkanickou činností a rozpuštěné v mořské vodě bylo v povrchových vrstvách oceánů oxidováno, a protože tyto minerály jsou nerozpustné, klesaly ke dnu a hromadily se tam v různě bohatých vrstvách (odtud ono páskování). Ohromná ložiska železných rud jsou důkazem, že v té době již na Zemi docházelo ke značné produkci kyslíku a že tedy musely existovat organismy, které jej fotosyntézou produkovaly. Je zajímavé, že páskované železné rudy se vyskytují i ve zmíněných nejstarších horninách v severozápadním Grónsku, což by nepřímo posunovalo hranici pro dokázanou existenci fotosyntetizujících organismů do doby před 3750 miliony let.

Existence fotosyntézy však neznámá, že by procento kyslíku v atmosféře v té době nějak vzrostlo, tedy že by se prostředí anaerobní stalo aerobním, protože tento kyslík byl ihned spotřebováván při zmíněné oxidaci železa. Že na Zemi existovalo anaerobní prostředí až do doby před téměř 2000 miliony let, je dokázáno výskytem pyritických konkrecí ve starších geologických vrstvách, nikoliv však mladších. Tyto pyritické konkrece vznikají pouze v anoxickém prostředí, v přítomnosti kyslíku se rozkládají. Vznik kyslíkaté atmosféry a tím stabilního aerobního prostředí tedy lze přibližně datovat do doby před maximálně 2 miliardami let. V té době byly všechny zásoby dvojmocného železa na Zemi zoxidovány (vznik posledních ložisek železných rud je datován do doby před 1800-2000 miliony let).

Prokaryotní organismy jsou charakteristické tím, že jejich evoluce probíhala velmi pomalu (některé starobylé formy lze řadit k formám existujícím i dnes); z toho vyplývá jejich velmi malá taxonomická rozrůzněnost. Pomalé tempo evoluce je bezpochyby důsledkem jejich asexuálního rozmnožování a v důsledku toho omezené genetické variability, přičemž ke změnám docházelo jen mutacemi.

Eukaryotní organismy (obsahující buněčné jádro) jsou ve svém nejprimitivnějším stavu reprezentovány jednobuněčnými řasami. Je to vlastně mikroorganismus složený z původně samostatných prokaryotních organismů - např. mitochondrie je původně samostatná bakterie, chloroplast původně primitivní sinice. Eukaryotní buňka je tedy evoluční derivát několika primitivních prokaryotních předků. Rozlišit bakterie a sinice od jednobuněčných řas ve fosilním stavu je značně obtížné, a proto se vychází z velikostních poměrů, i když nejsou zcela spolehlivé: recentní bakterie a sinice dosahují velikosti zhruba

1-10 μm , zatímco jednobuněčné řasy 10-100 μm . Buněčné jádro ani další intracelulární organely se ve fosilním stavu totiž nezachovávají. Všechna Eukaryota jsou striktně aerobní, a proto jejich existenci můžeme předpokládat až od doby mladší, než je 1800-2000 milionů let.

V proterozoických sedimentech z této hraniční zóny se nachází velké množství drobných organických objektů, které se vesměs interpretují jako mikrořasy neznámého biologického postavení. Souhrnně se zařazují do umělé skupiny Acritarcha. Nicméně lze z nich dedukovat následující závěry o jejich evoluci: až do doby před 1200 miliony let se prakticky neměnily, protože neměly schopnost sexuální reprodukce; rozmnožování se dělo pouhým dělením (mitózou). Od doby před 1100 miliony let se však začaly nápadně diverzifikovat, což bylo bezpochyby v souvislosti se vznikem pohlavního rozmnožování. Při něm má potomek v různé míře vlastnosti obou rodičů, ale není jejich věrnou kopií. To je příčinou diverzifikace. Celý tento bouřlivý vývoj trval až do doby před 950-850 miliony let. Poté však následuje jejich postupný ústup, což je v korelaci se snižováním obsahu CO_2 v atmosféře a zvyšováním podílu O_2 .

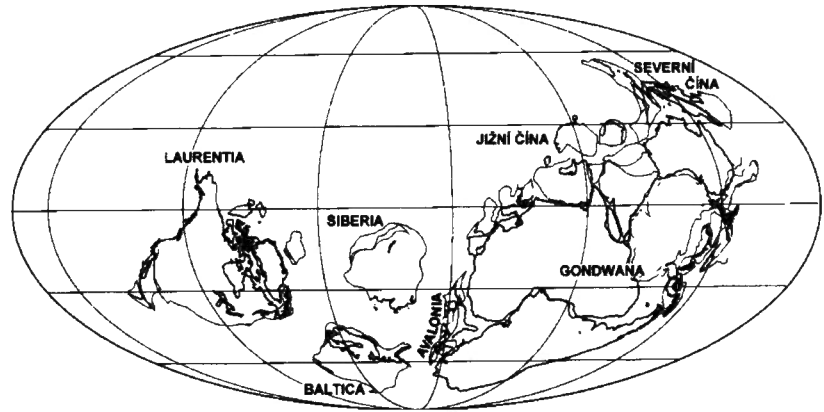
Dalším významným mezníkem v evoluci života na Zemi je vznik mnohobuněčných organismů. Může být kladen do doby před 1300 miliony let, což by dokazovala až půl metru dlouhá pentlicovitá fosilie *Grypania spiralis*. Neví se však, zda jde o řasu, houbu nebo živočicha, a ani se neví, zda jde skutečně o mnohobuněčný organismus nebo o soubuní či jen o velké jednobuněčné tělo. Prvním průkazným dokladem existence mnohobuněčných živočichů je nález sedimentem vyplněných trubíc, pravděpodobně stop po činnosti červů, z pánve Vindhya v Indii a podobných struktur v souvrství Allamoore v Texasu (Breyer a kol. 1995, Kerr 1999).

Přímým dokladem je však společenstvo, které se na Zemi objevilo v pozdním prekambriu po neobyčejně rozsáhlém kontinentálním zalednění. Poprvé bylo popsáno z naleziště Ediacara v pohoří Flinders Ranges v jižní Austrálii (Sprigg 1947), a proto se pro něj ujal název ediakarská (nebo také vendská) fauna (bar. prii. obr. 1; Pokorný 1992, Mikuláš 1997). Poté bylo společenstvo popsáno z Leistershire v Anglii, z Newfoundlandu, Ruska (pobřeží Bílého moře, Ural), Ukrajiny, Kalifornie, Nevady a k tomuto společenstvu byly taxonomicky přiřazeny i dřívější nálezy z počátku století z Namibie. Nejstarší zástupci této fauny pocházejí z doby před 590 miliony let (Glaessner 1971) a jejich náhlý nástup spojený se značným taxonomickým rozrůzněním a celosvětovým rozšířením je dáván do souvislosti se vzestupem koncentrace kyslíku v atmosféře, z pouhých 3-10 % až na 100 % dnešního stavu (Berkner a Marshall 1965, Runnegar 1982, 1991, 1992, Knoll 1992). Tento vzestup je doložen i významnou evoluční radiací mořských bakterií oxidujících sulfidy, tedy bakterií bez schopnosti fotosyntézy (Canfield a Teske 1996). Má se za to, že zvýšení koncentrace kyslíku v atmosféře bylo důležité nejen pro dýchání, ale i pro syntézu kolagenu, který se vyskytuje jen u mnohobuněčných (Towe 1970).

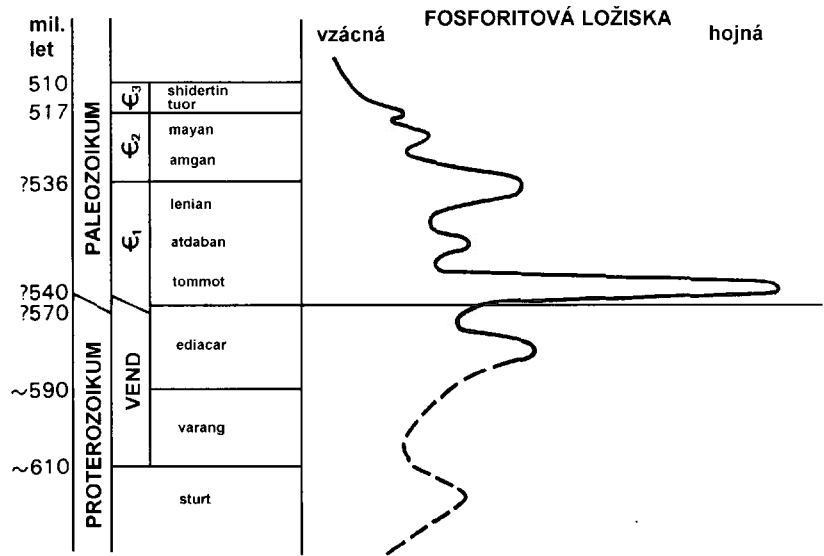
O taxonomické povaze ediakarských živočichů se doposud vedou spory, a to vzhledem k mnoha zvláštním znakům, které se dobře zachovaly, byť tito živočichové neměli žádnou vnitřní ani vnější kostru. Jedním z nej důležitějších je to, že postrádali trávicí trubici. Usuzuje se proto, že mohli potravu získávat chemosymbiózou. Mohli obsahovat jednobuněčné fotosyntetické řasy, podobně jako někteří dnešní koráli. Podobný způsob výživy má i hlubokomořský červ *Riftia pachyptila*, který dosahuje délky až 1,5 m. Nemá trávicí trubici a organické sloučeniny získává od bakterií, které v jeho těle oxidují sulfidy. Takové organismy můžeme označit za autotrofní živočichy a je z toho patrné, že hranice mezi autotrofií a heterotrofií se nekryje přesně s hranicí mezi rostlinami a živočichy. Je obtížné zhodnotit, jakou pozici ediakarská fauna zaujímal v evoluci života na Zemi. Někteří autoři soudí (např. Seilacher 1989), že s phanerozoickou faunou nemá žádnou souvislost a že to byl v evoluci mnohobuněčných živočichů slepě končící pokus (viz též Bergström 1989).

Ediakarská fauna poměrně náhle vymřela před přibližně 570 miliony let. Byla nahrazena na počátku kambria (přibližně před 540 mil. let) zcela jiným typem živočichů, kteří měli tělo pokryto vnější kostrou, což byl krunýř tvořený mineralizovanými sklerity. Mezi zánikem ediakarské fauny a vznikem nových živočišných společenstev v kambriu došlo k několika závažným událostem: jednak nastal rozpad velkého superkontinentu (obr. 8), doprovázený největším kontinentálním zaledněním v historii Země, během něhož i v tropickém pásmu zasahovaly ledovce až k mořskému pobřeží, jednak došlo k výrazné globální změně v chemismu oceánských vod, k takzvané fosfogenní události (obr. 9), která je dokumentována velkým nahromaděním fosforitových ložisek (viz např. Cook 1992). První událost měla za následek vymření ediakarské fauny, druhá pak nástup živočichů s mineralizovaným skeletem (biomineralizace; obr. 10). To vše korelovalo s náhlým vzestupem kyslíku v atmosféře; podle některých odhadů jeho úroveň stoupla až na 3-4 % dnešní koncentrace.

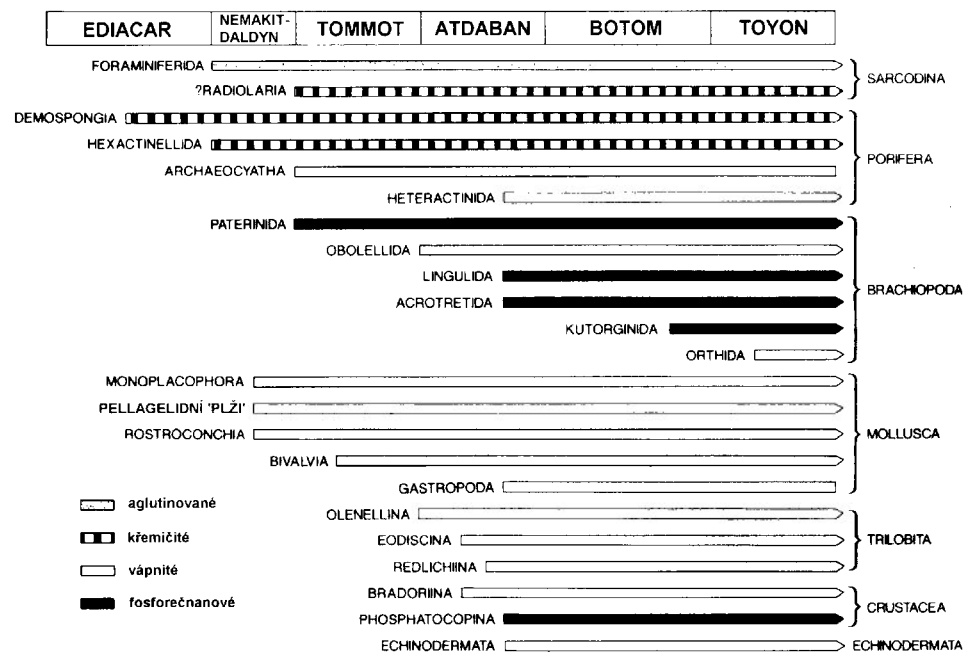
Obr. 8 Rozpad původního superkontinentu na menší celky v pozdním proterozoiku a raném kambriu a jejich pozice vůči rovníku a pólům přibližně před 570-540 mil. let. Podle McKerrowa a kol. (1992).



Obr. 9 Četnost vzniku fosforitových ložisek v období při hranici proterozoika s paleozoikem. Nápadný je prudký vzestup před přibližně 570-540 mil. let, který pravděpodobně umožnil biomineralizaci (tzn. vznik živočichů s mineralizovanou sšránkou či kostrou). Podle Cooka (1992).



Obr. 10 Fosilní záznam živočichů se sšránkami na počátku kambria. Hranice mezi proterozoikem a paleozoikem je zde totožná s hranicí ediacaru a nemakit-daldynu. Ve svrchním ediacaru již existovaly živočišné houby (Porifera) s křemičitými jehlicemi, ale první dírkonošci (Foraminifera) s aglutinovanými sšránkami (tvořenými slepenými anorganickými částicemi z okolního prostředí) a další skupiny křemičitých hub se objevili až na počátku kambria. Teprve později se objevili živočichové s vápnitými a fosforečnanovými sšránkami; předpokládá se, že v důsledku „fosfogenní události“ (viz obr. 9). Chronostratigrafické členění podle sibiřské stupnice. Podle Brasiera (1992).



Kambrická exploze

Obvykle se soudí, že poměrně náhlému objevení se řady různých forem na počátku kambria muselo předcházet dlouhé období jejich vývoje, které ve fosilním záznamu není dokumentováno, protože se jednalo o organismy bez pevných částí těla (koster nebo schránek). Tento názor je většinou založen na analýze bílkovin a nukleových kyselin recentních organismů, například na procentuálním vyjádření podobnosti či rozdílů sekvencí čtyř nukleotidů RNA. Předpokládá se, že tímto způsobem je možné vypočítat fylogenetickou vzdálenost taxonů a z ní extrapolovat dobu, kdy došlo k rozdělení původně společné fylogenetické linie. Uvedenou metodou se například došlo k závěru, že žahavci se odštěpili od hlavní linie vedoucí ke strunatcům přibližně před 800 až 900 miliony let (Runnegar 1992), přitom však obdobnou metodou měřený stupeň rozdílnosti mezi ostnokožci a strunatci byl chronologicky kalibrován nejstarším známým fosilním dokladem ostnokožců ze spodního kambria (Jefferies 1990).

Ať se však na náhlé objevení hlavních živočišných skupin v raném kambriu díváme jako na artefakt, který je důsledkem nedokonalosti fosilního záznamu živočichů bez pevných částí těla (proti čemuž mluví výborné zachování ediakarských živočichů, kteří pevné schránky neměli), nebo naopak považujeme paleontologický záznam za odraz reálných změn, je nesporné, že při hranici prekambria a kambria došlo k závažným změnám geochemických poměrů, které byly již výše zmíněny pod označením „fosfogenní událost“ (Kazmierczak *a kol.* 1985, Cook 1992) a které předcházely celosvětovému nástupu mnoha doposud neznámých živočišných skupin, z nichž většina (včetně jednobuněčných) je charakterizována mineralizovanou kostrou či schránkou (viz obr. 10). Předpokládá se, že předcházející globální zalednění výrazně zasáhlo do konfigurace oceánů a kontinentů. Ustup tohoto zalednění způsobil zvýšení hladiny moří a v důsledku toho zaplavení nížinných příbřežních oblastí kontinentů (došlo tedy ke vzniku mělkých epikontinentálních moří). Kromě toho celosvětové oteplení oživilo oceánskou cirkulaci, což mělo za následek transport vod bohatých na fosfor z hlubin na mělčiny, takže se vytvořily podmínky pro rozvoj fytoplanktonu. Fytoplankton svojí činností následně zvýšil obsah kyslíku v atmosféře.

Změna alkalinity spojená se změnou chemismu oceánských vod znamenala však také zvýšení obsahu vápníku ve vodě. Vápník je sice nezbytným prvkem pro metabolismus u velkého množství živočichů, ve zvýšených koncentracích však může působit toxicky. Z toho vychází domněnka, že obrannou reakcí organismu na tento přebytek vápníku je jeho deponování v ektodermálních či mesodermálních strukturách, tedy v podobě vnějších a vnitřních schránek či koster. Schránky a kostry kambrických živočichů tedy primárně nevznikly z ochranných důvodů, nýbrž jako vedlejší produkt metabolických procesů. Bylo však navrženo mnohem více vysvětlujících mechanismů; jedním z nich je např. již zmíněné zvýšení koncentrace kyslíku v atmosféře (Thomas 1997).

Náhlý nástup mnoha živočišných skupin ve středním kambriu se často označuje popularizujícím termínem „kambrická exploze“. Trvala poměrně krátkou dobu (tommot až atdaban, tedy 6-10 mil. let; Chen *a kol.* 1995) a vznikly během ní všechny dnešní kmeny živočichů kromě mechovek (Bryozoa), které jsou doloženy až z ordoviku (připouští se však, že se může jednat o nedokonalost fosilního záznamu). Označení „kambrická exploze“ tedy neznamená pouze eruptivní nástup živočichů se schránkami, ale především jejich rychlou taxonomickou diverzifikaci. Přitom nejde jen o diverzifikaci na úrovni kmenů. Náhlé bylo i druhové rozrůznění, dokumentované například středokambrickou (přibližně 525 milionů let starou) faunou burgesských břídlíc, v níž bylo zjištěno 167 druhů, z nichž 65 jsou členovci. Kromě trilobitů a korýšů je mezi nimi řada druhů, které nelze zařadit do žádné dnes žijící skupiny členovců a které tak ukazují na mnohem větší pestrost tohoto kmene v minulosti.

Podobně výrazně diverzifikované fauny byly zjištěny na více než 40 dalších lokalitách po celém světě (např. v Číně, Grónsku a v dalších oblastech). Jejich výraznou složkou byli i živočichové, jejichž fosilizační předpoklady jsou velmi malé a zachovali se pouze v podobě ichnofosilií (tedy stop po činnosti organismů). Během kambrické exploze se náhle objevila nejen řada nových taxonů živočichů se schránkami, ale také mnoho nových ichnotaxonů.

Vznik základní anatomické stavby těla mnohobuněčných lze studovat i podle jejich ontogenetického vývoje, přičemž závěry můžeme konfrontovat s paleontologickými doklady. Lze tím získat zcela nový úhel pohledu na základní anatomickou konstituci většiny kmenů do dnešní doby přežívajících živočichů (Valentine a kol. 1996).

Kambrická exploze naznačuje i další skutečnost. Náhlý vzestup a diverzifikace kambrické fauny zdánlivě svědčí o zaplňování biologicky nenasycených prostředí (nik cestou adaptivní radiace vývojových linií. Protože však tato prostředí byla poměrně uniformní (jednalo se vždy pouze o různé typy mořského prostředí, kde nejvíce diferencujícím parametrem byla hloubka), považují se za hlavní důvod této radiace doposud neustálené genetické mechanismy, které ještě nevytvářely mezi kambrickými organismy výrazné bariéry. Ty se pravděpodobně konstituovaly až později, během více než půl miliardy let trvající evoluce (Conway-Morris 1992).

Strunatci

Systém: Kmen: Chordata (strunatci) (sp. kambrium - recent)
 Podkmen: Urochordata (syn. Tunicata) (pláštěnci) (fossilní záznam chybí)
 Podkmen: Acrania (syn. Cephalochordata) (bezlebeční) (? sp. kambrium - recent)
 Podkmen: Vertebrata (syn. Craniota) (obratlovci) (? sp. kambrium, svrch, kambrium - recent)

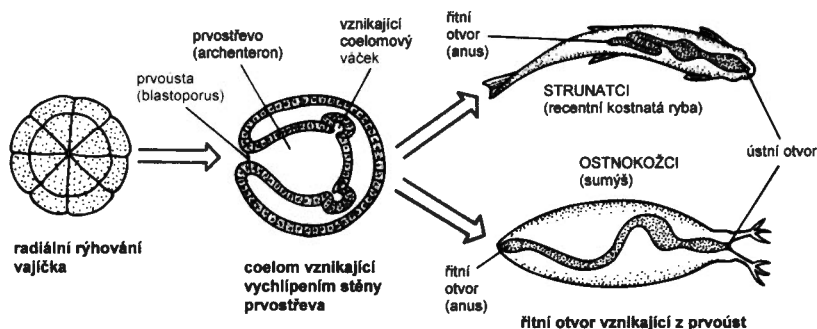
Diagnóza: Živočichové se strunou hřbetní, endostylem, segmentovaným svalstvem, centrální nervovou soustavou v podobě trubice a s charakteristickou vzájemnou pozicí hlavních orgánových soustav, která vyplývá z jejich embryonálního původu: dorzální pozice nervové trubice (protože vzniká z ektodermu), centrální pozice struny hřbetní (vzniká z chordamesodermu, který je původem z dorzální stěny prvostřeva) a srdce či jeho funkční ekvivalent na ventrální straně těla (pod žaberní oblastí, vhání kyslíčnou krev do zaber); charakteristická je rovněž postanální část těla (ocas).

Základní rysy anatomie strunatců a jejich fylogenetický původ

Strunatci mají s většinou mnohobuněčných živočichů společné některé rysy, které se projevují především v raných embryonálních stádiích. Při bližším prozkoumání však zjistíme, že tato shoda je jen povrchní a v důležitých detailech se i zde projevují rozdíly. Například průchozí trávicí trubice vzniká podobně jako u všech živočichů, kteří mají vyvinut ústní a řitní otvor, převážně z ektodermu prvostřeva a její počáteční a terminální část (stomodeum a proctodeum) vzniká vchlípením ektodermu. Trávicí trubice strunatců je tedy složeného původu a v tom se neliší od žádné skupiny bezobratlých s průchozí trávicí trubicí. Sledujeme-li však podrob-

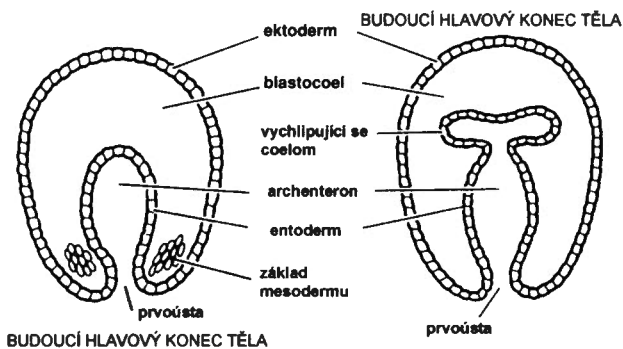
něji embryonální vývoj trávicí trubice strunatců, vidíme, že během raného vývoje (během gastrulace, tedy vchlípení či prorůstání vnější stěny blastuly do svého nitra, což lze v jednodušších případech připodobnit k vchlípení jedné stěny prokopnutého míče dovnitř) se sice její střední úsek zakládá z entodermu, ale blastoporus (tedy otvor, kterým je dutina prvostřeva stále spojena s vnějším prostředím; česky se nazývá prvoústa) se nemění na ústní otvor dospělce, nýbrž uzavírá se a nový, definitivní ústní otvor se proráží na protilehlém konci těla. Na místě zaniklých prvoúst či v jejich blízkosti se zakládá řitní otvor (obr. 11). Protože se u těchto živočichů vlast-

Obr. 11 Mezi charakteristické znaky druhoustých (Deuterostomia) patří radiální rýhování vajíčka (u prvoústých spirální rýhování), vznik coelomu vychlípáním ze stěny prvostřeva, tzv. enterocoelií (u prvoústých vzniká rozestoupením mesodermálních buněk, tzv. schizocoelií), a prorazením definitivního ústního otvoru na místě protilehlém původním prvoústům (u prvoústých vzniká definitivní ústní otvor z prvoúst). Podle Kardonga (1995).



ně zakládá první ústní otvor ve formě blastoporu a po jeho zániku se zakládá druhý ústní otvor, nazývají se tyto živočichové druhoústí (Deuterostomia). Naproti tomu prvoústí (Protostomia), ke kterým patří většina bezobratlých, mají ústní otvor na místě původního blastoporu či v jeho blízkosti a řitní otvor se proráží na protilehlém konci těla.

Typickým znakem většiny živočichů (s výjimkou primitivních, kteří nedosáhli příslušné evoluční úrovně, nebo těch, kteří naopak v důsledku přizpůsobení specifickým životním podmínkám, např. parazitismu, svoji tělní stavbu zjednodušili) je druhotná tělní dutina zvaná coelom. Jako druhotná se označuje pro odlišení od prvotní tělní dutiny, která vzniká seskupením buněk raného embryonálního stadia zvaného morula do povrchové vrstvy; vzniká tak dutina zvaná blastocoel (embryo v tomto stadiu vývoje se označuje jako blastula). Avšak pokud se - podobně jako v předcházejícím případě - podíváme na vznik coelomu druhoústých detailněji, uvidíme, že vzniká způsobem zcela odlišným od prvoústých (obr. 12).

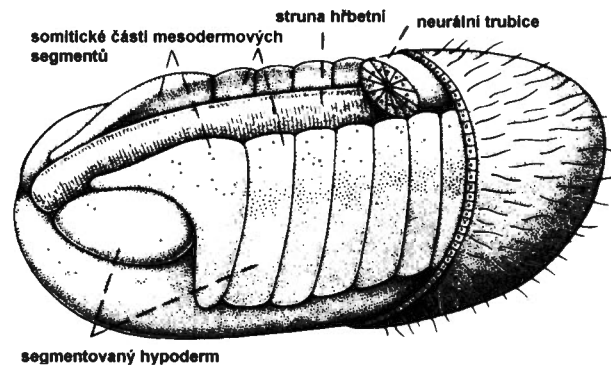


Obr. 12 Rozdíl ve způsobu vzniku coelomu u prvoústých (vlevo), kde vzniká rozestoupením buněk středního zárodečného listu (mesodermu) po stranách prvoúst, a druhoústých (vpravo), kde vzniká vychlípěním z dorzolaterální stěny prvostřeva.

Vzniká totiž vychlípěním ze stěny prvostřeva (celý proces začíná v oblasti budoucího hlavového konce živočicha, tedy v úseku, který je na opačném konci, než jsou prvoústá), zatímco u prvoústých vzniká rozestoupením buněk vznikajícího mesodermu (tedy třetího zárodečného listu, který se vkládá mezi vnější ektoderm a vnitřní entoderm) v blízkosti prvoúst. I když se i zde tedy zakládá v oblasti budoucího hlavového konce těla, je to ve skutečnosti opačný konec než u druhoústých.

Zatímco trávicí trubice se u všech druhoústých zakládá víceméně shodným způsobem, vznik coelomu se u různých skupin druhoústých poněkud liší. U strunatců se coelom vychlípí z dorzolaterální stěny prvostřeva v podobě páru protáhlých listů (které se zevnitř prvostřeva jeví jako rýhy), zakládají-

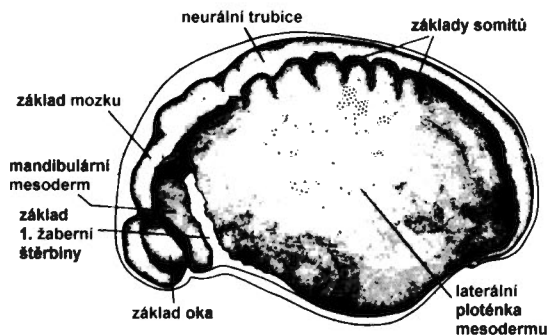
cích se směrem od budoucího hlavového konce k blastoporu (obr. 12 vpravo). U primitivních druhoústých (např. ostnokožců; viz obr. 33) se coelom při odškrcování od prvostřeva člení na vzájemně izolované váčky, z nichž přední (v hlavovém konci těla) je nepárový a nazývá se protocoele (syn. axocoel), další (střední) je párový, po obou stranách trávicí trubice, a nazývá se mesocoel (syn. hydrocoel), a podobně je tomu s párem váček v zadní části těla; tento oddíl coelomu se nazývá metacoel (syn. somatocoel). Obecně platí, že nejdříve se diferencuje protocoele, po něm mesocoel a nakonec metacoel. U pokročilejších druhoústých se coelom zakládá vždy v podobě párových váček, kterých může být v konečném stadiu značný počet. Při jejich odškrcování může mezi nimi zůstat pruh buněčného materiálu původem z dorzální stěny prvostřeva, který se označuje jako chordamesoderm (resp. chordální mesoderm). Vzniká z něj struna hřbetní (viz níže). Charakteristické je, že páry coelomových váček se zakládají ve směru od budoucího předního konce těla k zadnímu a stejnou vývojovou posloupnost mají i všechny orgány, které mají svůj původ v coelomu a v materiálu jeho stěn. Při pohledu z vnější strany se stěny coelomových váček jeví jako úplně (u kopinatců) nebo částečně (u obratlovců pouze v dorzální části) segmentovaný mesoderm. Svrchním částem jednotlivých segmentů se říká somity, spodním částem hypoderm (obr. 13). U obratlovců vzniká coelom podobně jako u kopinatců, podstatný rozdíl je však v tom, že ventrální část mesodermu (hypoderm) druhotně splývá, takže při pohledu na embryo ze strany se jeví jako jednodílná plocha (odtud název „laterální destička“; obr. 14). Splývájí i coelomové dutinky hypodermu, čímž se porušuje segmentace mesodermu a vytváří se jednodílná duti-



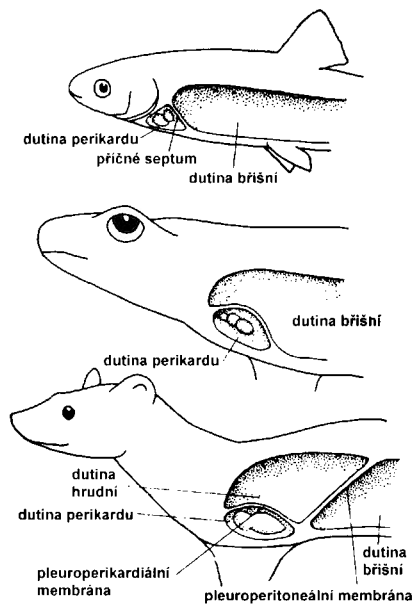
Obr. 13 Hlavová část larvy kopinatce po odstranění ektodermu. Dobře je patrný úplně segmentovaný mesoderm, uvnitř něj jsou coelomové dutinky. Mesoderm zasahuje (podobně jako chorda a neurální trubice) až na přední konec těla (srovnej bar. příl. obr. 2). Podle Bjerringa (1977).

na, která je primárně rozdělena pouze na dutinu břišní a dutinu perikardiální (v níž je uloženo srdce), u savců a některých archosaurů se navíc od dutiny břišní odděluje dutina hrudní (obr. 15).

Pro strunatce je charakteristický způsob embryonálního zakládání nervové soustavy, která vzniká z podélného pruhu ektodermu (neuroektodermu) uprostřed dorzální části těla. Tento zesílený pruh



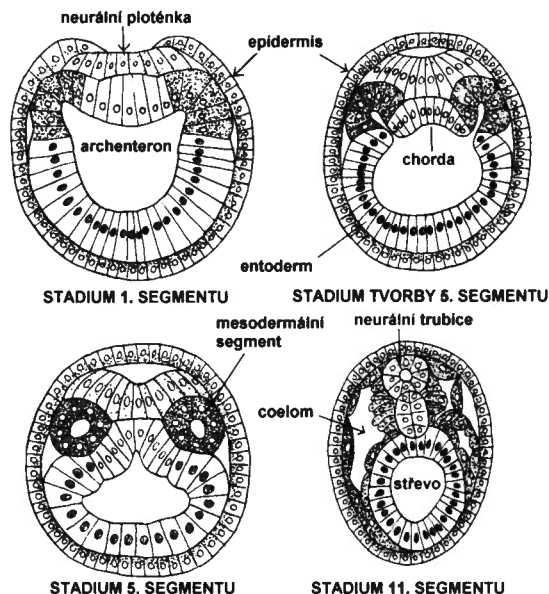
Obr. 14 Embryo axolotla při pohledu z levé strany. Dobře je patrná segmentace dorzální části mesodermu, zatímco ventrální část mesodermu (hypoderm) včetně coelomové dutiny je jednolitá, a označuje se proto jako laterální ploténka. Podle Adelmana (1932).



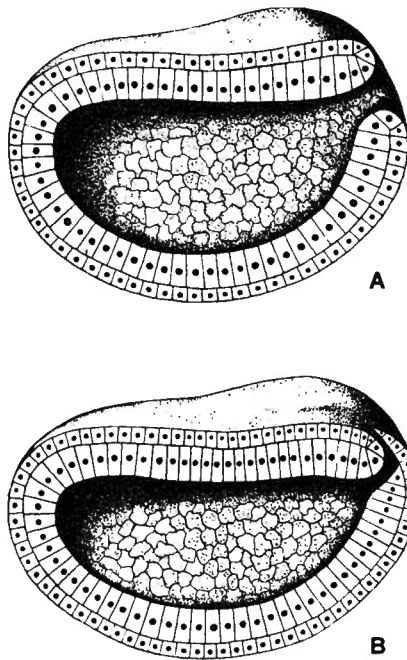
Obr. 15 Podélné členění coelomu u primitivních vodních čelistnatců (nahore), kde je od hlavní části coelomu oddělena příčným septem (septum transversum) dutina perikardu se srdcem, přičemž coelom zasahuje až pod žaberní oblast lebk. Podobné členění coelomu je i u obojživelníků (uprostřed), kde se však v důsledku zániku žaberní oblasti lebk a vzniku krčního oddílu těla odsunul coelom do trupu. U savců (dole) se navíc hlavní dutina coelomu rozdělila pleuroperitoneální membránou přiléhající k bránici na dutinu břišní a hrudní. Podle Grodzinského a kol. (1976).

(všeobecně označovaný jako neurální ploténka; obr. 16) se postupně zanořuje pod úroveň okolní epidermis, takže se vytváří podélná mediální rýha. Její epidermální okraje se nad rýhou uzavřou a neurální ploténka se svine do podoby trubice, která je však vpředu i vzadu otevřená. U kopinatců zároveň přes prvoústa začne přerůstat z ventrální strany na dorzální a poté ještě dopředu vrstva epidermis (obr. 17), a zadní konec trubice je proto ještě určitou dobu (do okamžiku, kdy zarostou prvoústa) spojen s dutinou prvostřeva tzv. neuroenterickým kanálkem. Vpředu však neurální trubice zůstává otevřená na povrch těla otvorem zvaným neuroporus nepoměrně déle. Podstatná část nervové soustavy strunatců tedy vzniká z ektodermu a tím se neliší od téměř všech ostatních živočichů. Není na tom nic divného, protože povrchové vrstvy těla embryonálně vznikající z ektodermu jsou první část těla, která přichází do kontaktu s vnějším prostředím a na kterou působí vnější podněty.

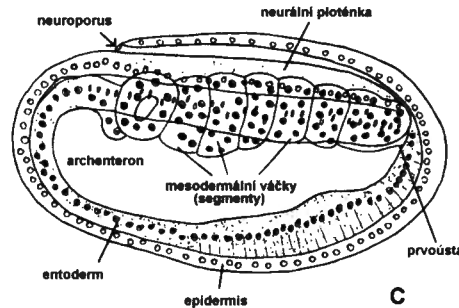
Struna hřbetní (chorda dorsalis, v anglosaské literatuře nazývaná notochord) se považuje za nejvýznamnější znak strunatců, který primárně funguje jako výztuha těla. Je tvořena centrálním tělesem složeným z velkých buněk vyplněných tekutinou a vakuolami, takže tato vnitřní část chordy je pod značným vnitřním napětím způsobeným vnitrobu-



Obr. 16 Příčný řez předním (hlavovým) segmentem těla kopinatce v různých stadiích embryonálního vývoje (od stadia, kdy je mesoderm rozčleněn pouze na jediný segment, až po stadium, kdy je celý mesodermální pruh rozčleněn na jedenáct segmentů). Asymetrie ve vývoji coelomových dutin je způsobena tím, že segmenty obou stran těla u kopinatce alternují. Podle Hatscheka (1881).

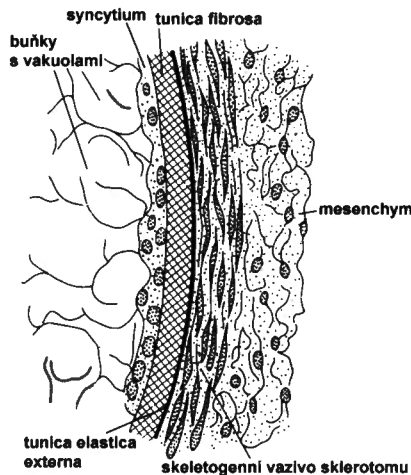


Obr. 17 Embryonální vývoj kopinatce. A a B dokumentují stadium po ukončení gastrulace, kdy přes prvoústa (otvor na pravé straně embrya) začne přerůstat dorzálním směrem epidermální vrstvička. Mezitím se vytvoří zahlabením neuroektodermu neurální trubice, která je po krátkou dobu ještě spojena v místě prvoúst s prvostřevem tzv. neuroenterickým kanálkem (na obr. C je již uzavřen), komunikuje otvorem zvaným neuroporus s vnějším prostředím. Neuroporus se posléze uzavírá a vzniká z něj smyslový orgán zvaný Kóllikerova jamka. Za povšimnutí na obr. C stojí postupná diferenciaci mesodermálních segmentů od budoucího hlavového konce (vlevo) k ocasnímu: vlevo je již vytvořen kompletní coelomový váček, vpravo se mesodermální pruh podél prvostřeva teprve segmentuje. A a B podle Huettnera, ze Šmidta (1960), C podle Hatscheka (1881).



něčným turgorem. Na povrchu je vícevrstevná pochva (obr. 18) tvořená různě uspořádanými kolagenními vlákny (vlákna většinou běží šikmo a kříží se v pravém úhlu podobně jako vlákna vyztužující stěnu zahradní hadice). Uvedená struktura chordy zajišťuje pružnost, ale zároveň dostatečnou rigiditu,

což obojí u bilaterálně souměrného a ve vodním prostředí žijícího živočicha dostatečně zajišťuje stálý tvar těla. Struna hřbetní se obvykle přirovnává k hydroskeletu živočichů bez pevné kostry, který funguje podobně. Princip je v tom, že kapalina je nestlačitelná a je schopna zaujímat jakýkoliv tvar. Tlak vyvíjený například svalovými kontrakcemi na kapalinu v dutině umožňuje, že tato kapalina přenáší tlak rovnoměrně na všechny stěny dutiny, a působí tedy jako antagonist svalů. Podstatný rozdíl hydroskeletu většiny živočichů oproti chordě je však v tom, že hydroskelet vzniká z coelomu, tedy přeměnou dutiny ve středním zárodečném listu (mesodermu), případně z jeho funkční náhražky, např. pseudocoelu, zatímco chorda vzniká embryonálně z chordamesodermu vychlípujícího se z dorzální stěny prvostřeva.



Obr. 18 Příčný řez stěnou chordy u pulce ropušky vejconosné (*Alytes obstetricans*). Vnější vrstva chordy se člení na vláknitou pochvu (tunica fibrosa), složenou z několika vrstev kolagenních vláken, která se navzájem kříží; to dodává stěnám chordy značnou mechanickou odolnost. Vně vláknité pochvy je tenká elastická pochva (tunica elastica). Středová část chordy je v levé části obrázku (viz velké vakuolizované buňky), vně pochev (vpravo) je materiál původem z mesodermálního somitu. Podle Bergfelda a Schauinslanda, z Grodzinského a kol. (1976).

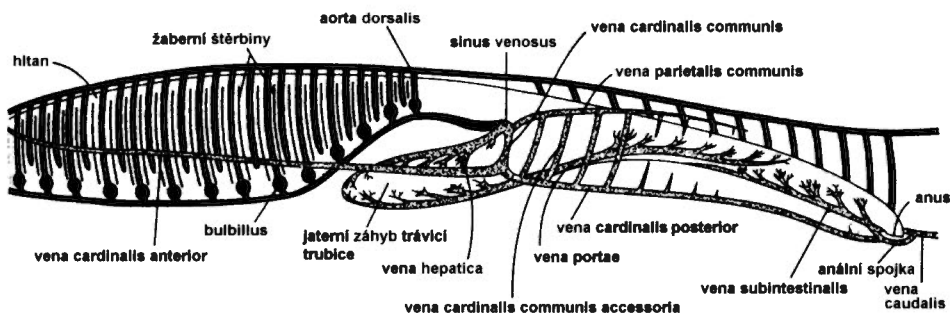
Chorda se zachovává během celé evoluce strunatců, i když je postupně funkčně i prostorově nahrazována skeletogenním vazivem původem z mesodermálního sklerotomu (tedy embryonálního materiálu, který v segmentované dorzální části mesodermu, tzv. somitu, přiléhá k chordě). Postupně se tak okolo chordy vytvářejí prstence osifikované tkáně, které mohutněji natolik, že se chorda zachovává pouze v meziobratlových prostorech a skrze tělo obratle prochází jen v tenkém kanálku. Postupně se i toto spojení přeruší a u většiny suchozemských obratlovců má chorda podobu izolovaných segmentů uložených v meziobratlových prostorech. Tímto způsobem se chorda zachovává i u dospělých savců, kde se tyto intervertebrální disky nazývají

vají nucleus pulposus. Tyto disky mohou osifikovat do podoby meziobratlových plotének.

Mezi charakteristické orgánové soustavy strunatců patří i oběhový systém, který je derivátem coelomu; dokazuje to hemocoel v periferních částech těla (u kopinatce např. v ocase) a s výjimkou obratlovců i v žábřích. Oběhovou soustavu lze obecně charakterizovat jejím topografickým a funkčním vztahem k žaberní soustavě (obr. 19). Odkysličená krev je v tomto systému přiváděna k žábřám cévami na ventrální straně těla a do zaber je tlačena buď činností kontraktilních úseků cév („srdíčka“, resp. bulbilli) při odstupu přívodných žaberních arterií z ventrální aorty, nebo činností srdce, které se však vyvinulo až u obratlovců na místě, kde se slévá veškerá odkysličená krev z těla (žilný splav, resp. sinus venosus). Okysličená krev je z zaber tlačena do celého těla hlavní arterií, která je umístěna v dorzální části trupu (dorzální aorta). I když obecný směr proudění krve je u strunatců stejný jako u většiny bezobratlých, kteří mají žábry umístěné v hlavové oblasti, je podstatným rozdílem to, že je u nich do zaber tlačena odkysličená krev (z ventrální strany), zatímco například u členovců je do srdce (které je na dorzální straně těla) ze zaber nasávána okysličená krev. Charakteristickou vlastností strunatců tedy je, že v primárním stavu (předtím, než se vyvinul plicní oběh) srdce obsahovalo výlučně krev odkysličenou, zatímco u ostatních skupin živočichů krev okysličenou.

Jiným charakteristickým znakem strunatců je segmentace jejich svalové soustavy do podoby bloků označovaných jako myomery (obr. 20, 21). Tyto bloky svalstva jsou navzájem odděleny vazivovými přepážkami zvanými myosepta. Segmentace svalstva je známá každému, kdo někdy jedl rybu, protože myomery lze na tepelně připravené rybě od sebe velmi lehce oddělit (což je důvodem, proč se k rybě nemusí servírovat obvyklý ostrý nůž). Segmentace má nepochybnou souvislost s původem svalstva z mesodermu; důkazem je totožná pozice embryonálních myotomů (tzn. těch částí somitů, ze kterých vzniká podstatná část svalů) a pozice myomer dospělých jedinců.

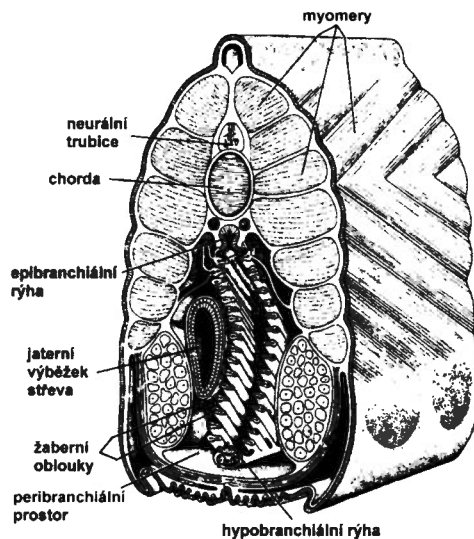
Mezi charakteristickými znaky strunatců se uvádí i endostyl (viz obr. 20). Je to systém obrvených rýh ve stěnách hltanu, jejichž stěny jsou bohatě prostoupeny žlázami produkujícími sliz. U primitivních strunatců (např. kopinatců) je tato rýha vytvořena na dně hltanu (hypobranchiální rýha) a kumulují se v ní potravní částice, které se v této části trávicí trubice oddělují od proudu vody směřujícího žaberními štěrbinami do peribranchiálního prostoru. Slizem slepené částice jsou hnány směrem k přednímu konci těla, v úrovni hranice mezi dutinou ústní a hltanem se však rýha rozděluje na dvě peribranchiální rýhy, které běží po stěnách hltanu do jeho dorzální části, kde se opět spojují v jedinou mediální epibranchiální rýhu. V té se slepené potravní částice posunují směrem dozadu do dalších úseků trávicí trubice. Je tedy



Obr. 19 Oběhová soustava kopinatce při pohledu z levé strany jako příklad výchozího schématu uspořádání oběhové soustavy strunatců. Odkysličená krev se sbírá z těla žilním systémem (znázorněno tečkované) do žilného splavu, odkud je dále nasávána břišní aortou pod soustavu zaber. Kontraktilní cévy (bulbilli) na místech odstupu přívodných žaberních arterií ženou odkysličenou krev do zaber (krev se zde ještě vylévá volně do hemocoelu), odkud se sbírá do dorzální aorty (v žaberní oblasti párové, zvané „kořeny aorty“, směrem dále dozadu nepárové), která je umístěna těsně pod chordou a vede okysličenou krev do těla. Během svého průběhu až do ocasu (i zde se krev ještě volně vylévá do hemocoelu) z ní odstupují pravidelně uspořádané (v souladu s tělní segmentací) arterie. Žilní systém, obsahující odkysličenou krev, se zakládá v ocasní oblasti v podobě ocasní žíly (vena caudalis), obchází terminální úsek střeva (anální spojka), kde se k němu přidává nepárová žíla přicházející od spodní strany střeva (vena subintestinalis). Z anální spojky dále dopředu vede odkysličenou krev pár venae cardinales posteriores (po obou stranách těla jedna). Obdobný pár žil vede (směrem dozadu) odkysličenou krev z hlavové části (venae cardinales anteriores). Přední i zadní kardinální žíly se stýkají v úrovni žilného splavu, do něhož vedou společně prostřednictvím venae cardinales communes (zvaných též ductus Cuvieri). Do žilného splavu ústí rovněž pár žil od jaterního záhybu trávicí trubice (venae hepaticae). Do tohoto záhybu přichází krev od svrchní části střeva; protože přivádí krev do budoucího vrátnicového oběhu jater, nazývá se jaterní vrátnicová žíla (vena portae hepatis). Do žilného splavu ústí ještě pár žil, který přivádí krev z jednotlivých segmentů stěn těla (venae parietales communes). Podle Smithe (1960).

patrné, že endostyl byl primárně součástí trávicí soustavy, a to nejen strukturálně a funkčně, nýbrž také fyziologicky, protože produkuje látky bohaté na jod. Takto fungující endostyl můžeme pozorovat nejen u kopinatců, ale i u pláštěnců (v larválním i dospělém stavu) a v mírně pozměněné podobě rovněž u larvy mihule (minohy). U dospělých kruhoústých a všech ostatních obratlovců se endostyl změnil z orgánu souvisejícího s trávicí soustavou ve štítnou žlázu, tedy žlázu s vnitřní sekrecí. Původní souvislost s trávicí soustavou se však uchovala například v tom, že hormony štítné žlázy (thyroglobulin, thyroxin a další) lze v klinické praxi podávat ústy, zatímco hormony všech ostatních žláz s vnitřní sekrecí jsou trávicími tekutinami rozkládány.

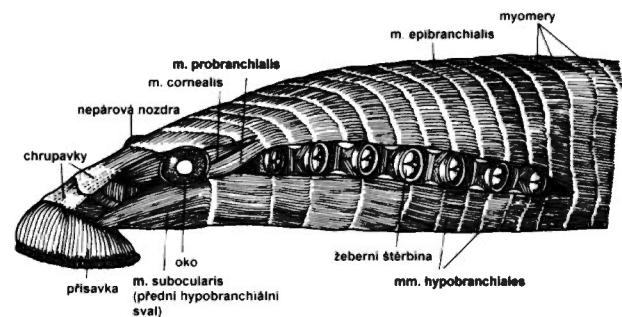
Žaberní štěrbiny ve stěně hltanu se rovněž často uvádějí mezi znaky, které charakterizují strunatce. Jsou to otvory, v jejichž stěně jsou umístěny dýchací orgány (žábry). Voda přinášející kyslík je do těla přiváděna ústním otvorem, přes ústní dutinu se dostává do hltanu a odtud je žaberními štěrbinami okolo zaber vypuzována do ožaberního (peribranchiálního) prostoru (viz obr. 20), který je u pláštěnců a kopinatců součástí coelomu, a odtud jediným otvorem (atrioporus, resp. gonoporus) mimo tělo.



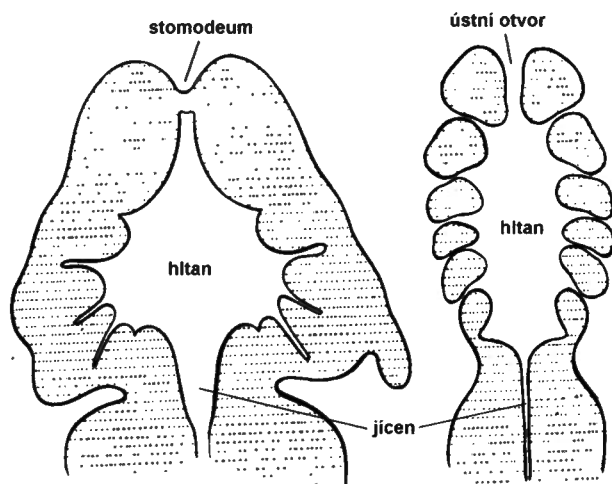
Obr. 20 Příčný řez hltanovou částí těla kopinatce. Za pozornost stojí asymetrická pozice hltanu, který je ze své mediální polohy vytlačen jaterním výběžkem střeva. Coelom v této úrovni zahrnuje jak peribranchiální prostor, tak i dutiny na bázi metapleur (ploutevnicích lemů na ventrolaterální straně těla). Dobře je patrná segmentace svalstva do podoby myomer ve tvaru ležícího písmene V. Endostyl se skládá z hypobranchiální rýhy, ženoucí spleené potravní částice dopředu, a epibranchiální rýhy která transportuje potravu dozadu, do dalších úseků trávicí trubice. Podle Kúenthala a Rennera (1978).

U obratlovců se stěna hltanu spojila s vnější svalovou stěnou těla, takže otevírání a uzavírání žaberních štěrbin obstarávají speciální svaly (viz obr. 21). Tento neustálý proud vody je vzbuzován střídavým otevíráním a zavíráním ústního otvoru, které se střídá s obdobným otevíráním a uzavíráním žaberních štěrbin. Takto popsané žaberní štěrbinu se zdají být definovány poměrně jednoznačně. Problém však vzniká, jestliže se na ně díváme z hlediska jejich embryonálního původu. U primitivních strunatců (pláštěnců a kopinatců) je situace zcela jednoznačná: protože se jedná o perforace stěny hltanu (pharyngotremie), přičemž hltan je součástí entodermálního úseku trávicí trubice, musejí být také žábry entodermálního původu. Žaberní štěrbinu vně komunikují do peribranchiálního prostoru, který vzniká z coelomu, a teprve ten komunikuje (např. gonoporem) na povrch těla. Jiná situace je u obratlovců, kde žaberní štěrbinu v evolučně původním stavu (kruhoústí, primitivní čelistnatci) komunikují až na povrch těla. Tam jsou stěny žaberních štěrbin embryonálně dvojího původu. Na vnitřní straně (tedy v části, která je původem z hltanu) je tato stěna tvořena entodermem, na vnější straně ektodermem. Dokládá to embryogeneze žaberních štěrbin (obr. 22), během níž se po obou stranách dutiny hltanu začne stěna vchlipovat do řady váčků, naproti nimž se z vnější strany těla o něco později začnou vchlipovat podobné váčky ektodermu. Po určité době dojde mezi nimi k perforaci.

Pokud se zabýváme pouze vznikem žaberních štěrbin, dojdeme na základě toho, co již bylo řečeno, k závěru, že u primitivních strunatců se zakládá-



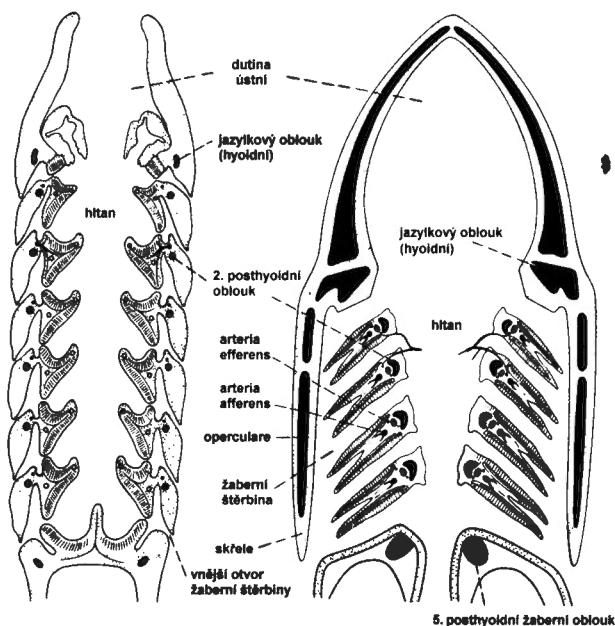
Obr. 21 Metamerne uspořádané svalstvo minohy (larva mihule) jako příklad výchozího a relativně neporušeného uspořádání svalstva obratlovců. V trupové oblasti jsou myomery pravidelné a nečleněné (souborně se nazývají svalstvo somatické), v hlavové oblasti je tato pravidelnost porušena soustavou žaberních štěrbin, ovládaných žaberním svalstvem. Somatické svalstvo se u obratlovců v úrovni žaberních štěrbin člení na část epibranchiální (umístěnou dorzálně) a na část hypobranchiální (umístěnou ventrálně). Relativně nejvíce je pravidelná segmentace porušena na přední části hlavy, a to v souvislosti se vznikem oka a ústní přísavky. Z Grodzinského a kol. (1976).



Obr. 22 Embryonální vývoj žaberních štěrbin obratlovců. Vlevo horizontální řez hlavovou částí embrya žáby (*Rana*) ve stadiu evaginace hltanu a doposud zachované přepážky (oropharyngeální membrána) mezi stomodeem a hltanem, vpravo horizontální řez hlavovou částí žraloka ve stadiu úplně proražených žaberních štěrbin, kdy evaginace hltanu se spojily s invaginacemi vnějších vrstev ektodermálního původu. Vzniká tak žaberní štěrbina, jejíž vnitřní část je tvořena deriváty entodermu, vnější deriváty ektodermu. Podle Romera a Parsonse (1977).

jí kompletně z entodermu, u obratlovců z entodermu a ektodermu, přičemž tento složitější stav lze vysvětlit perforací tělní stěny. Situace se však zkomplikuje, jestliže zároveň uvažujeme o embryonálním původu zaber u živočichů obecně. Obecně vzato jsou žábry specializovanou částí stěny těla, která tím, že je tenká (u kopinatců redukovaná pouze na jedinou vrstvu epitheliálních buněk), umožňuje výměnu plynů mezi tělními tekutinami a okolním vodním prostředím. Je však známo, že stejně mohou fungovat nejrůznější části povrchu těla, a nejsou vzácné případy, kdy živočichů převážně dýchá celým tělním povrchem. Z hlediska embryonálního původu se tedy jedná o struktury ektodermálního původu. Obdobně však je známo, že mnoho živočichů může dýchat prostřednictvím stěny trávicí trubice, nejen jejich derivátů, jako jsou např. plíce nebo různé druhy plovacích měchýřů, ale také například přímo sliznicí střeva. V obou případech (tedy dýchání jak přes povrch ektodermálního, tak entodermálního původu) mohly vzniknout principiálně velmi podobné struktury u nepříbuzných forem (např. střevní dýchání u sumýšů a některých paprskoploutvých ryb). U primitivních strunatců jsou žábry původu výlučně entodermálního, u obratlovců je však situace složitější, protože kruhouští mají žábry entodermálního původu, čelistnatci výlučně ektodermálního původu (obr. 23).

K těmto charakteristikám strunatců je možné připojit ještě okolnost, že potenciální schopnost tvorby mineralizovaného skeletu u nich má mesoderm, zatímco u většiny ostatních živočichů mají tuto schopnost struktury vzniklé z ektodermu (např. plášť měkkýšů vylučuje různé typy schránek, epidermis členovců různé typy kutikul a krunyřů). Pokud ektoderm strunatců produkuje nějaké pevné struktury (např. rohy, drápy, rohovité pokrývky šupin, povrchovou vrstvu ptačího pera), vznikají nikoliv mineralizací, nýbrž produkcí látek organického původu (např. keratinu v povrchových buňkách kůže). Jen v jediném případě materiál ektodermálního původu mineralizuje. Jedná se o dentin, který tvořil u paleozoických vodních obratlovců velkou část tělního krytu, během celé evoluce obratlovců se však postupně redukoval, takže u dnešních se uchovává pouze na povrchu zubů.

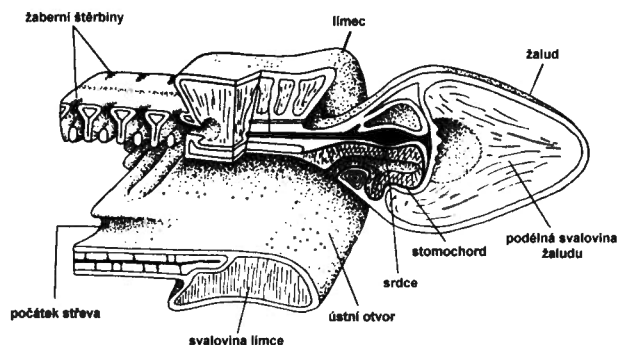


Obr. 23 Schéma znázorňující na horizontálním řezu hlavovou částí těla kruhoustých (vlevo) a čelistnatců (vpravo) rozdíl v pozici zaber v důsledku jejich embryonálního původu. Zatímco u kruhoustých jsou žábry v důsledku svého entodermálního původu (srv. situaci u kopinatců) na vnitřní straně žaberních oblouků, u čelistnatců je tomu naopak, protože žábry embryonálně vznikají z ektodermu. Podle Jarvika (1964).

Po tomto přehledu charakteristických rysů strunatců se nabízí otázka, zda se tyto struktury vyskytují také u jiných živočichů - fosilních či recentních - a na základě toho se pokusit určit skupinu, ze které se strunatci vyvinuli.

U dospělých žaludovců (Enteropneusta) existuje výztuha přední části těla (zvané žalud, resp. pro-

boscis), která je používána k rytí v mořském bahně (obr. 24). Embryonálně vzniká vychlípáním dorzální stěny prvostřeva v blízkosti ústního otvoru. Je nutné poznamenat, že u žaludvců dutina ústní nevzniká vchlípáním ektodermu, tedy ze stomodea (Jefferies 1986), a stomochord je tedy entodermálního původu. Dutina stomochordu si zachovává s trávicí trubicí tenké spojení i v dospělosti. Povrch stomochordu je v dospělosti vyztužen cévní pletení a jeho stěna je tvořena epitheliálními buňkami, které jsou podobné buňkám vystylajícím dutinu trávicí trubice.



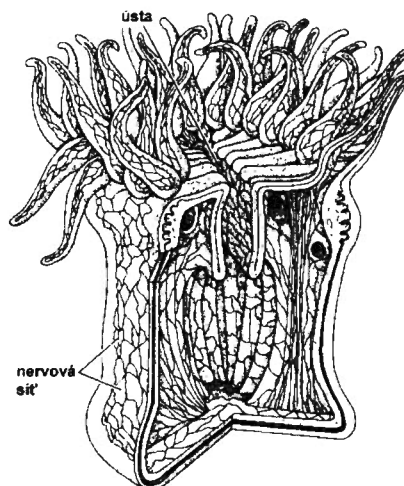
Obr. 24 Zjednodušená stavba přední části těla žaludovce. Stomochord embryonálně vzniká vychlípáním dorzální stěny předního úseku trávicí trubice a slouží jako vnitřní výztuha ryčícího orgánu. Žaberní štěrbiny ústí přímo na povrch těla a jsou zřetelně rozděleny na dvě části: vnější (ektodermální) a vnitřní (entodermální). Podle Riedla, z Remaneho, Storcha a Welsche (1976).

Podobně stavěné tělo jako žaludovci mají i křídložábří (Pterobranchia), včetně stomochordu. Jsou to však koloniální živočichové, jejichž navzájem propojená těla jsou uzavřena v systému spojených trubic tvořených fibrozním kolagenem. Přítomnost stomochordu u žaludvců a křídložábřích byla hlavním důvodem, proč se shrnují do společné skupiny polostrunatci (Hemichordata). K této skupině je nutné připočítat i fosilní graptolity (Kozłowski 1949, 1966), kteří se sice v drtivé většině zachovali pouze v podobě kolonií (zvaných rhabdosomy), ale právě na mikrostrukturu jejich stěn bylo dokázáno, že křídložábří a graptoliti je vylučovali naprosto stejným způsobem (Crowther 1981). V nedávné době byl tento úzký vztah potvrzen přímo, nálezem recentního zástupce *Cephalodiscus graptolitoides*, který je dokonce považován za recentního graptolita (Dilly 1993, Rigby 1993). Jeho vnitřní anatomie však doposud nebyla publikována (viz též Štorch 1999).

I když homologie stomochordu polostrunatců s chordou strunatců zůstává do značné míry pochybná, spojuje Hemichordata se strunatci skutečnost, že jejichž ústní otvor se zakládá na proti-

lehlém konci těla, než je embryonální blastoporus. Tento znak však sdílejí i další skupiny, např. ostnokožci (Echinodermata). Stejně platí o způsobu zakládání coelomové dutiny enterocoelií (viz výše, str. 28), což je druhým jednotčícím rysem druhoústých.

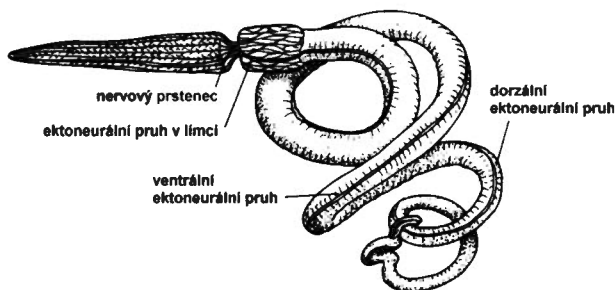
V rámci druhoústých je však zajímavé sledovat embryonální vývoj nervové soustavy. U polostrunatců a ostnokožců lze totiž nalézt systém vznikající v povrchové epidermis a vytvářející hustou subepidermální pletěň, která přechází i na vnitřní povrch dutiny ústní (která vzniká invaginací ektodermu). Tato pletěň se souhrnně nazývá ektoneurální systém a má převážně sensorickou funkci. Nervové buňky této pletěně jsou umístěny těsně pod bází povrchového epithelu a nejsou polarizovány; je to tedy v podstatě difuzní pletěň, která nese jen nepatrné náznaky centralizace. Tento typ nervové tkáně lze nalézt již u tak jednoduchých forem, jako jsou žahavci (obr. 25), kde je vnější nervová pletěň ektodermálního původu mezi epidermis a mesogleou.



Obr. 25 Difuzní nervová pletěň žahavců (reprezentovaných typem mořské sasanky *Anemone*), jejíž vnější vrstva embryonálně vzniká z ektodermu, a proto je uložena pod povrchovou vrstvou epidermis, vnitřní vrstva vzniká z entodermu a je uložena pod povrchem trávicího epithelu (gastrodermu) láčky. Obě vrstvy jsou navzájem propojeny po okrajích ústního otvoru. Z Brusca a Brusca (1990).

U polostrunatců a ostnokožců je však ektoneurální systém vyvinut v podobě podélných pruhů, přičemž u bilaterálně souměrných (např. žaludvců; obr. 26) jsou dva: dorzální a ventrální, vpředu (tedy v okolí ústního otvoru) navzájem spojené prstencovou komisurou. Tento systém se poměrně bohatě větví a výběžky nervových buněk mohou zasahovat dosti hluboko pod povrch těla, kde inervují například svaly. U některých druhů žaludvců se tento dorzální ektoneurální pruh v rozsahu límečku zanořuje pod

povrch těla a někdy zde vytváří i trubici. Límcová část ektoneurálního systému tedy embryonálně vzniká invaginací ektodermu, stejně jako u strunatců. Za zmínku stojí, že i tato trubice zůstává spojena s vnějším prostředím drobným otvorem podobným neuroporu kopinatce. U ostnokožců vznikají obdobné trubice tak, že se u nich uzavírají a od povrchu těla izolují ambulakrální rýhy (radiální rýhy, které jsou např. na spodní straně ramen hvězdic nebo radiálně běží po povrchu těla ježovek). Tyto rýhy jsou samozřejmě rovněž vystlány ektodermem.



Obr. 26 Nervová soustava žaludovce rodu *Saccoglossus*. Základ tvoří dorzální a ventrální ektoneurální pruhy, ze kterých vybíhají vlákna do hlubších částí těla. V límci se dorzální pruh u některých druhů embryonálně zakládá tak, že se povrchový ektoderm zanořuje a často se svinuje do podoby mediánní trubice. Podle Kardonga (1995).

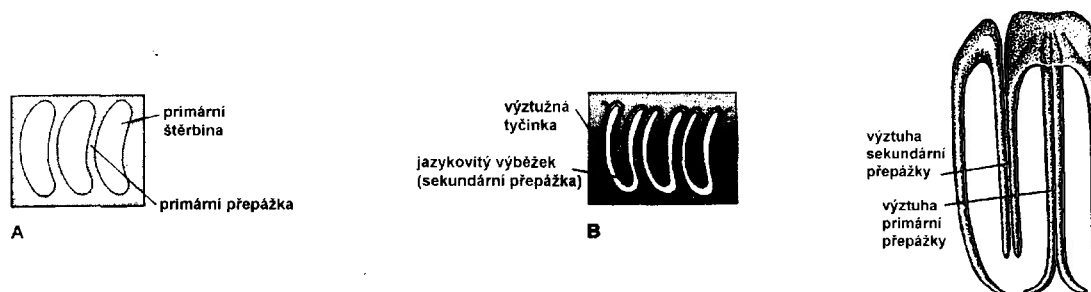
Kromě toho však mají polostrunatci a ostnokožci ještě další nervovou pleten, která se přikládá ke stěně střeva. Svoji strukturou se velmi podobá ektoneurálnímu systému, včetně toho, že je vyvinuta v podobě dorzálního a ventrálního pruhu. Tato část nervové soustavy se označuje jako entoneurální systém. I tato vrstva má svoji obdobu u žahavců, kde je uložena mezi mesenchymem a vrstvou trávicího epithelu (gastrodermu), a bezpochyby vzniká z entodermu. Obě pleteně jsou u žahavců navzájem spojeny na okrajích ústního otvoru, což je nepo-

chybně důsledkem vchlipování (invaginace) během gastrulace.

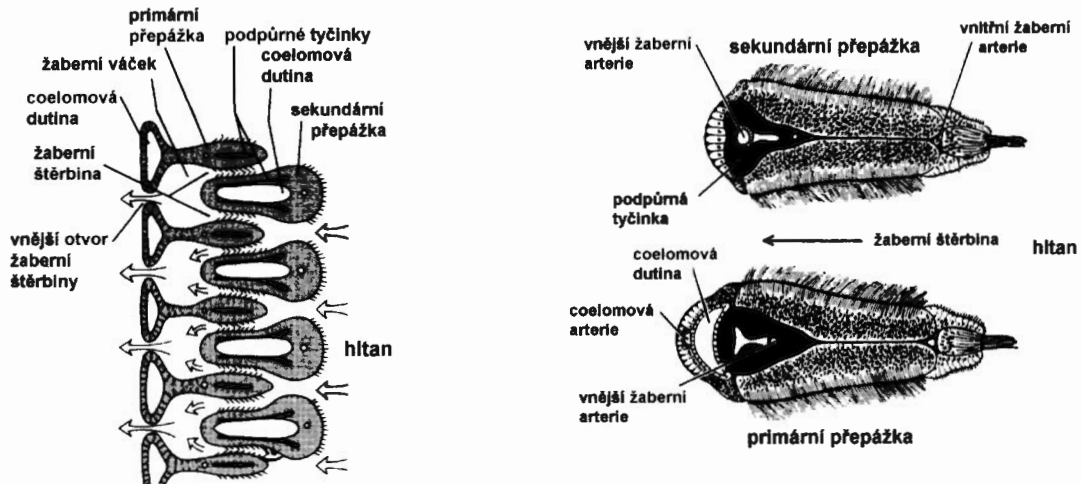
Mezi ektoneurálním a entoneurálním systémem polostrunatců a ostnokožců je ještě třetí nervová pleten, která se vkládá mezi oba listy mesenteria (což je duplikatura mesodermální výstelky coelomové dutiny pravé a levé strany těla; na této duplikatuře je zavěšena trávicí trubice). U ostnokožců se k jejímu označování používá název hyponeurální systém (Ubaghs 1967). Není jasné, jestli vzniká jako derivát mesodermu (tedy z epithelu stěn coelomu), nebo zda se jedná o nervové buňky, které se sem zanořily z povrchových vrstev podobným způsobem, jako je tomu např. u ploštěnců. Nicméně je zřejmé, že nervová soustava primitivních druhů má řadu rysů společných se strunatci, ale na druhé straně její základní strukturování lze nalézt již na velmi primitivních evolučních úrovních mnohobuněčných živočichů.

Hemichordata mají se strunatci společné žaberní štěrbiny (postrádají je však ostnokožci). U polostrunatců se zakládají prolomením stěny hltanu v podobě oválného otvoru (obr. 27), záhy však z dorzální stěny začne do tohoto otvoru prorůstat jazykovitý výběžek (velmi podobně se zakládají žaberní štěrbinu u kopinatce). Výsledná štěrbinu u dospělců má proto tvar písmene U. Jazykovité výběžky tvoří jakési neúplné, sekundární přepážky mezi žaberními štěrbinami. Jak v primárních přepážkách (tedy v těch, které se založily již mezi původními oválnými otvory), tak i ve zmíněných neúplných, sekundárních (tedy v jazykovitých výběžcích z dorzální stěny původního otvoru, který však nedorůstá až k jeho ventrální straně) se vytvářejí podpůrné tyčinky. Do primárních i sekundárních (neúplných) přepážek zasahují výběžky tělního coelomu (obr. 28).

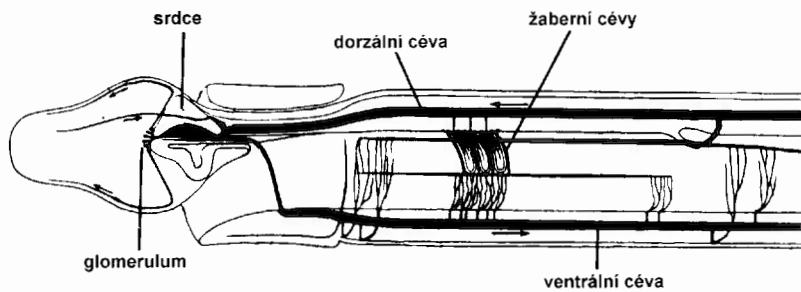
Nápadné podobnosti mezi žaludovci a strunatci v embryonálním vzniku stomochordu a chordy, ve způsobu zakládání nervové soustavy a její struktuře



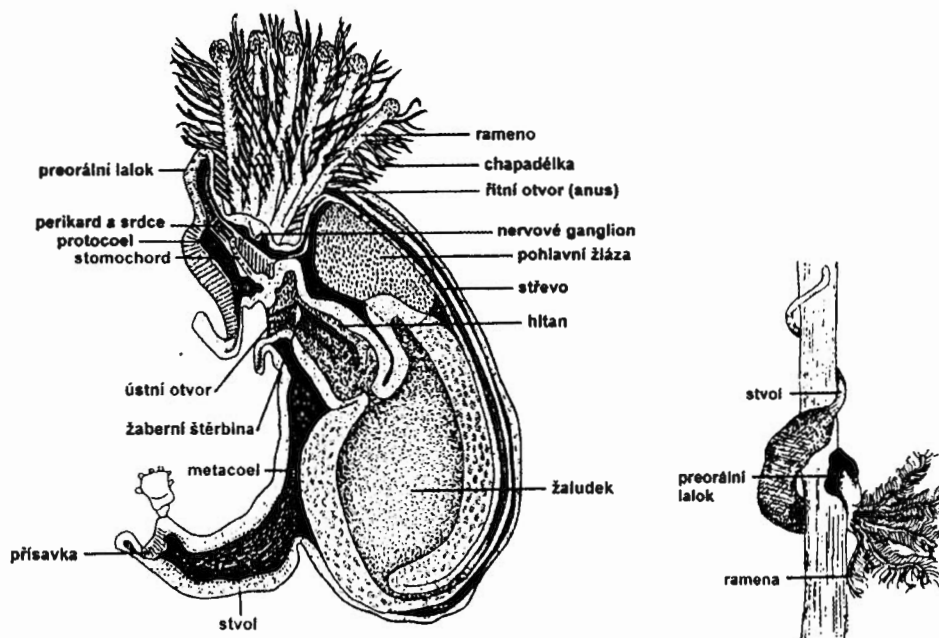
Obr. 27 Schematické znázornění vývoje žaberních štěrbin a přepážek v ontogenezi žaludovce v laterálním pohledu. Vlevo (A) rané stadium, kdy se zakládají jednoduché primární štěrbinu oddělené původními (primárními) přepážkami, a (B) stadium, kdy primární štěrbinu je rozdělena jazykovitým výběžkem (sekundární přepážkou) vyrůstajícím z dorzálního okraje štěrbinu a neúplně ji rozdělujícím. Vpravo systém podpůrných tyčinek vyztužujících v definitivním stavu žaberní štěrbinu. Vlevo schéma vytvořené podle Batesona (1886), vpravo podle Spengela (1893), z Hymana (1959).



Obr. 28 Horizontální řez žaberní oblasti polostrunatce (vlevo, schematizováno) a kopinatce (vpravo). Na obou obrázcích je dutina hltanu na pravé straně a vnější povrch těla směřuje vlevo. Šipky znázorňují směr proudění vody. Primární přepážky jsou ty, které se zakládají mezi embryonálně původními žaberními štěrbinami, sekundární prorůstají do žaberní štěrbin z jejího dorzálního okraje, nezasahují však až k jejímu ventrálnímu okraji, a druhotně tak štěrbinu rozdělují pouze neúplně. Vlevo podle Pardose (1988), z Kardonga (1995), vpravo podle Franze (1927), z Kükenthala a Rennera (1978).



Obr. 29 Oběhový systém v přední části generalizovaného těla žaludovce při pohledu z levé strany. Dosavadní informace naznačují, že u těchto živočichů krev (bezbarvá, s nepatrným množstvím krevních buněk) proudí ze zadní části těla v dorzální cévě k srdci, zatímco od srdce proudí zpět do těla ventrální cévou. Před srdečním sinem je v bázi žaludu husté klubko krevních kapilár (glomerulum), jejichž stěnou difunduje do předního oddílu coelomu tekutina (jakási „moč“), která se odtud dostává drobným pórem mimo tělo. Podle van der Horsta (1939).



Obr. 30 Podélný řez jediněm (zooidem) rodu *Cephalodiscus* s vyznačenými nejdůležitějšími tělními orgány. Vpravo zooid volně lezoucí po povrchu své théky, přičemž stvol a preorální lalok jsou používány jako lokomoční orgány. Vlevo podle Schepotieffa (1907), zBarringtona (1965), vpravo podle Anderssona (1907), zDawydoffa (1948).

a ve způsobu zakládání žaberních štěrbin jsou však v protikladu se schématem oběhového systému žaludovců (obr. 29) a strunatců (viz obr. 19), protože pulsální orgán („srdce“) je u žaludovců uloženo v přední části těla nad stomochordem (nikoliv na ventrální straně těla jako u strunatců). Tělem probíhají dvě cévy, dorzální a ventrální, přičemž se má za to, že dorzální vede krev z těla do velkého sinu vznikajícího z nepárového protocoelu (viz níže), v jehož dorzální části je umístěn svalový váček fungující jako srdce, zatímco ventrální céva vede krev opačným směrem. Sinus obsahující srdce je tedy funkční obdobou perikardu obratlovců, u nichž však perikard vzniká z párového coelomu. V žaberní oblasti žaludovce jsou vyvinuty žaberní arterie, ve kterých krev patrně proudí ventrálním směrem. S oběhovou soustavou žaludovce souvisí i způsob vylučování, které sice z větší části probíhá celým povrchem těla, částečně však také difúzí z klubka cév (glomerulum) uloženého v bázi žaludu do protocoelu a odtud pórem mimo tělo. Tento způsob tedy principiálně připomíná funkci nefronu u obratlovců, obě struktury se však pravděpodobně vyvinuly nezávisle. Larva žaludovců (tornaria) však má ještě typické metanefridie, kde je proximální část napojena na protocoel, distální je tvořena kanálkem, který ústí přímo na povrch těla.

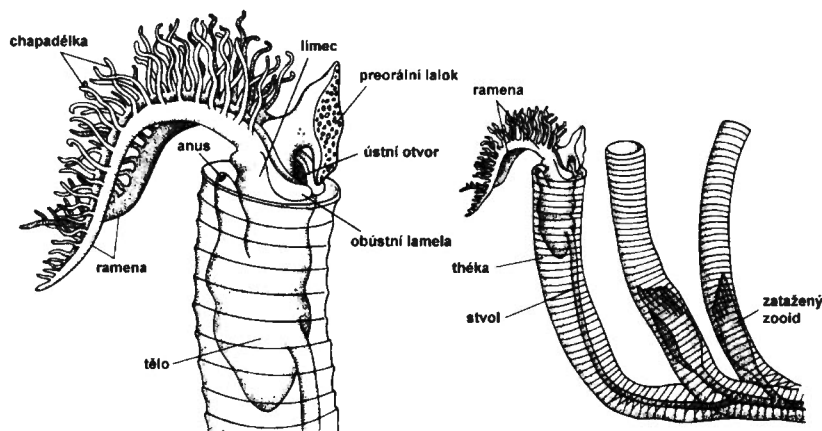
Coelom vzniká u žaludovců podobně jako u ostatních druhoústých enterocoelií a u polostrunatců se charakteristicky člení na nepárový protocoel a na párový mesocoel a metacoel. Toto členění se dává do souvislosti s členěním těla (žalud, límec a trup).

V anatomii žaludovců lze tedy rozpoznat řadu rysů velmi podobných strunatcům, i když celkovým vzhledem se od nich značně liší. Ještě více to platí o křídložábřích, jejichž morfologii značně ovlivnil koloniální (a tudíž jen omezeně pohyblivý) způsob života. Nacházejí-li se recentní formy volně pohyblivé (např. *Cephalodiscus*, který sice vylučuje trubi-

covité thény, ale může se v omezené míře pohybovat i mimo ně; viz obr. 30), mají stále rudiment stopky, kterou byli původně propojeni všichni jedinci v kolonii (z recentních forem to je např. *Rhabdopleura*; obr. 31). Všichni si také zachovávají trávicí trubici ve tvaru písmene U, protože v koloniálně uspořádaných thékách měl každý jedinec (zooid) kontakt s vnějším prostředím pouze na jedné straně, ústím thény. Nicméně způsob zakládání coelomu, žaberních štěrbin, v menší míře i stomochordu a organizace oběhového systému (včetně „srdce“ umístěného v perikardu, jenž je derivátem protocoelu) jsou podobné jako u žaludovců. Tyto a další shody ukazují, že žaludovci a křídložábří (a z důvodů uvedených výše i graptoliti, pokud graptoliti a křídložábří nejsou jedna a tatáž skupina) si jsou přes své vnější rozdíly velmi podobní a že je lze oprávněně shrnout do jediné skupiny s názvem polostrunatci.

Ostnokožci (Echinodermata) patří rovněž mezi druhoústé, ale jejich dospělci se na první pohled liší od polostrunatců nejen svým vnějším vzhledem, ale i tím, že nemají stomochord a žaberní štěrbin. Naopak jejich nervová soustava je tvořena stejně jako u polostrunatců, a to subepidermální pletení zvanou ektoneurální systém, entoneurálním systémem ležícím v okolí trávicí trubice a mezi nimi uloženým hyponeurálním systémem. Na rozdíl od polostrunatců však mají navíc něco, co je u bezobratlých výjimkou: jejich skelet se vytváří v mesodermu (u většiny bezobratlých je naproti tomu kostra produkována epidermis, což je derivát ektodermu). V tom se tedy nápadně podobají obratlovcům, jejichž kostra je rovněž mesodermálním derivátem.

Kostru ostnokožců tvoří pevné polygonální desky z uhlíčitanu vápenatého, které jsou navzájem pevně nebo pohyblivě spojeny (u sumýšů jsou zcela izolované, spojené pouze vazivem). Každá destička vzniká apozičním růstem původně jediného jehlico-

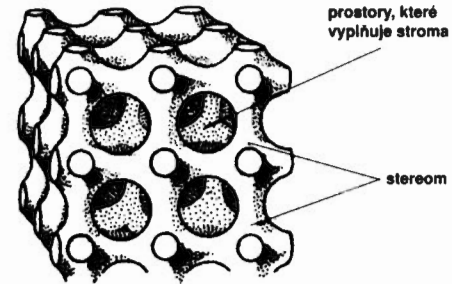


Obr. 31 Představitel koloniálních křídložábřích *Rhabdopleura*. Vlevo vnější vzhled těla zooidu, vpravo část kolonie se dvěma zataženými zooidy. Všichni zooidi v kolonii jsou navzájem spojeny stvolem. Přes tuto morfologickou rozdílnost lze v jejich anatomii nalézt blízké shody se žaludovci. Podle Kardonga (1995).

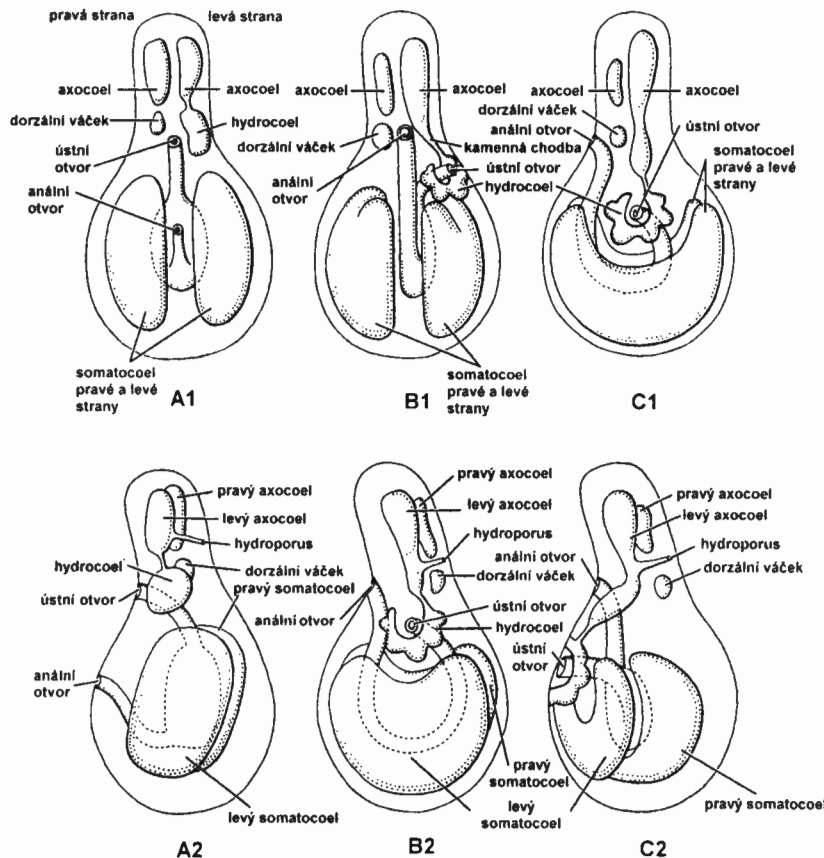
vitého krystalu kalcitu, který se později spojuje s podobnými sousedními krystaly a vytváří složitou strukturu (obr. 32) nazývanou mřížovina (stereom). Volné prostory uvnitř vápnité mřížoviny vyplňuje síťovina organického původu (stroma), rovněž původem z mesodermu. Tvoří ji soubuní (syncytium), probíhající kontinuálně celou tělní stěnou (stereom je naproti tomu diskontinuitní, tedy přerušovaný v místech švů mezi destičkami). Destičky mohou zůstat v původním stavu nebo mohou navzájem splývat.

Toto je podstatný rozdíl oproti polostrunatcům, kteří nemají skelet (pokud nepočítáme théky vylučované povrchovou epidermis). Poněkud odlišný je u ostnokožců rovněž způsob zakládání coelomu, neboť přední oddíl se nezakládá jako nepárový protocoel, ale je rovněž párový a nazývá se axocoel. Naproti tomu podobně jako u žaludovců se coelom zakládá evaginací (vychlípením) stěny prvostřeva. Záhy se rozdělí na symetrický pár váčků (po každé straně střeva jeden). Každý z těchto váčků se v podélném směru rozdělí na tři: přední axocoel, střední hydrocoel a zadní somatocoel (obr. 33). Levý axocoel zůstává obvykle spojen s levým hydrocoelem kamennou chodbou a s vnějším prostředím je spo-

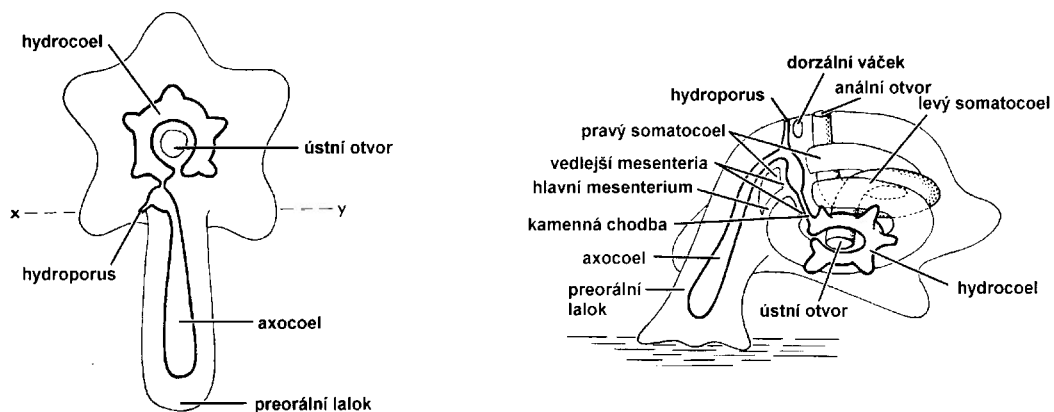
jen otvorem zvaným hydroporus. Levý hydrocoel se později přetváří v ambulakrální soustavu. Je nutné zdůraznit, že tato larvální symetrie v uspořádání coelomu se záhy porušuje (již během života larvy), larva si však navenek udržuje bilaterální symetrii. Blastoporus zůstává otevřený a mění se v řitní otvor, ústní otvor se prolamuje subterminálně na opačném konci těla. Tím se na vejčitém tvaru rané larvy určuje ventrální strana těla a záhy poté se na tento povrch přesunuje také původně terminálně umístěný řitní otvor. Ústní otvor poklesává do mělké



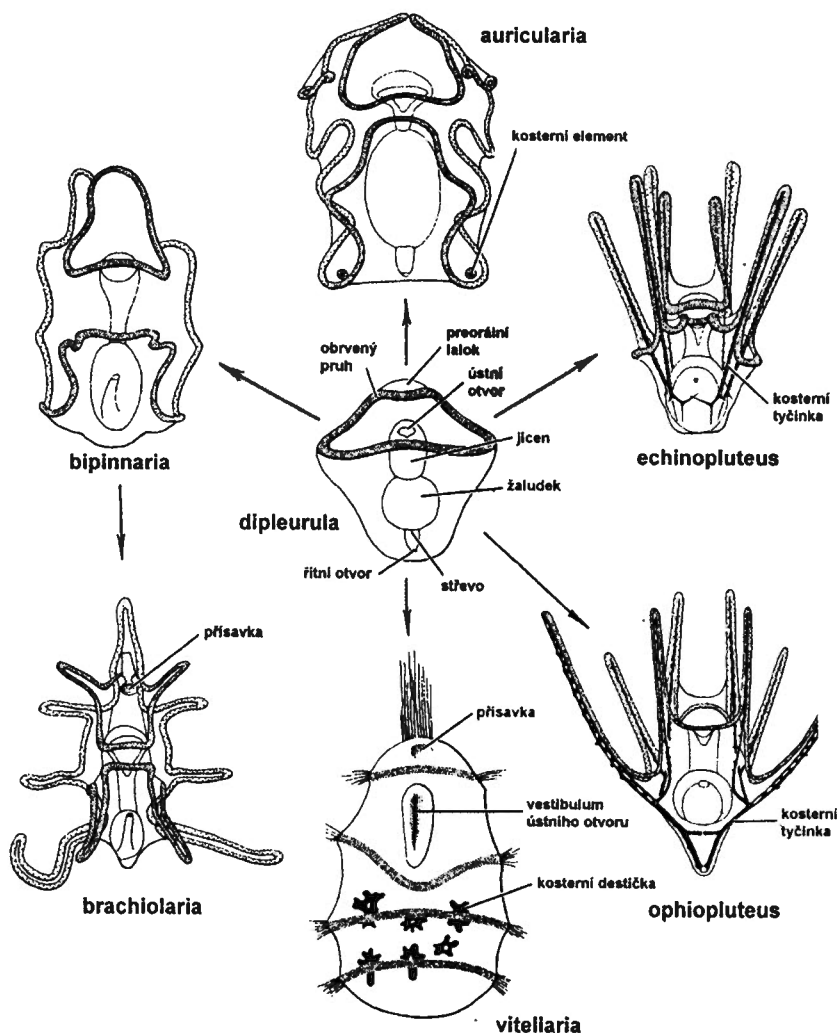
Obr. 32 Schematické znázornění struktury kalcitového stereomu ostnokožců, tvořícího anorganickou podstatu jejich kosterních destiček. Podle Carpentera, z Ubaghse (1967).



Obr. 33 Počáteční fáze metamorfózy generalizované larvy ostnokožce. Horní řada znázorňuje tři po sobě jdoucí stadia při pohledu z ventrální strany, spodní řada stejná stadia při pohledu z levé strany. A - počáteční symetrická fáze; B - asymetrická fáze; C - fáze druhotné symetrie. Podle Heidera (1922).

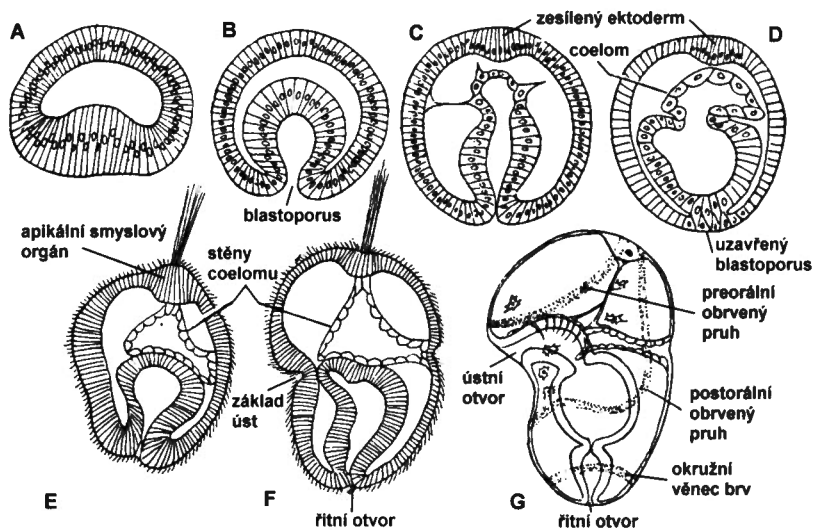


Obr. 34 Dvě po sobě následující pokročilá stadia metamorfózy hvězdičky. Vlevo je znázorněna osa (x-y), podle níž dochází k flexi těla. Oproti obr. 33 směřuje preorální lalok k podkladu (dolů). Podle Dawydoffa (1948).



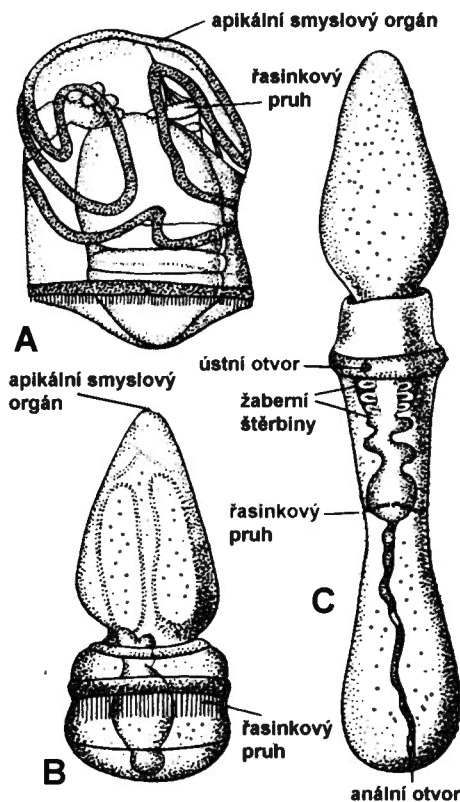
Obr. 35 Výchozí larvální typ ostnokožců dipleurula, který nese společné znaky jinak poměrně specializovaných larev recentních skupin ostnokožců. Tyto larvy jsou natolik vzájemně morfologicky odlišné, že byly původně považovány za samostatné druhy. Auricularia je larvou sumýšů (Holothuroidea), bipinnaria a brachiolaria je larvou hvězdic (Asteroidea), echinopluteus je larvou ježovek (Echinoidea) a ophiopluteus larvou hadic (Ophiuroidea). Vitellaria je typ larvy, který se vyskytuje u lilijic a některých sumýšů a hadic. Ze všech larev ostnokožců se nejvíce podobá výchozí dipleurule. Podle Ubaghse (1967).

Obr. 36 Ontogenetický vývoj žaludovce od počátku gastrulace ke stadiu tornarie. Apikální smyslový orgán vzniká z okrsku zesíleného ektodermu. Coelomová dutina vzniká vychlípěním z dutiny prvostřeva (D). Dobře je patrné rovněž uzavírání prvoúst (blastoporus) na obr. D a zakládání ústního a řitního otvoru na obr. F. Celý povrch larvy je kryt brvami, které se později soustřeďují do několika pruhů (preorální, postorální a pruh v okolí análního otvoru). Podle Heidera a Stassnyho, ze Šmidta (1960).



deprese obklopené obrveným pruhem. Část těla před ústním otvorem se považuje za homologní s preorálním lalokem žaludovců. Na jeho vrcholu se často vytváří ze zesíleného ektodermu apikální smyslový orgán, pod nímž je umístěno nervové ganglion. Metamorfóza volně se pohybující a bilaterálně souměrné larvy v dospělého, omezeně pohyblivého a pětipaprscitě souměrného dospělce je poměrně složitá a spočívá v několikanásobné torzi, jejímž výsledkem je stáčení střeva do kličky, migrace ústního a řitního otvoru a torze a disproportionální růst celého coelomového komplexu. Počáteční fáze jsou u všech skupin ostnokožců zhruba stejné, terminální fáze metamorfózy se však u každé skupiny liší (obr. 34). Dospělý ostnokožec je tedy morfologicky velmi vzdálený své larvě.

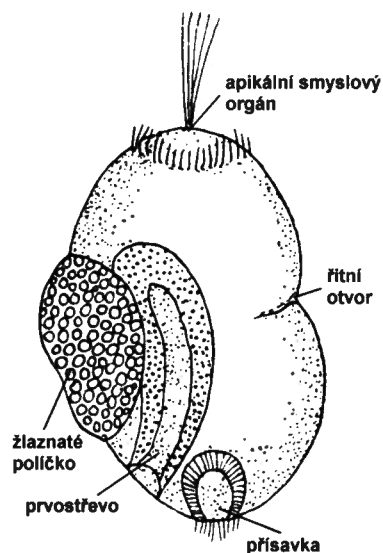
Rozdíly mezi ostnokožci a polostrunatci se podstatně zmenší, jestliže porovnáme dospělé polostrunatce s generalizovanou larvou ostnokožců zvanou dipleurula. Plně vyvinutá larvální stadia jednotlivých skupin ostnokožců jsou sice morfologicky značně diverzifikovaná (obr. 35), avšak larva zvaná vitellaria, která je oproti jiným neúplně vyvinutá, a proto se považuje za nejbližší výchozí dipleurule, je nápadně podobná larvě žaludovců (tornaria; obr. 36, 37) a larvě křídložábřích (obr. 38). Důležitou skutečností tedy je, že tornaria polostrunatců a dipleurula ostnokožců si v základních anatomických znacích odpovídají, avšak dospělá stadia těchto skupin jsou příliš specializovaná a odvozená od výchozího stavu, takže vzájemné fylogenetické souvislosti mezi nimi jsou z velké části zastřeny. Proto dnešní prakticky jednoznačně přijímaný názor, že žaludovci, křídložábří (dnes již včetně graptolitů) a ostnokožci jsou si příbuzensky velmi blízcí, se opírá převážně o shody v larválním vývoji, nikoliv o znaky dospělců (Nielsen 1995).



Obr. 37 Průběh metamorfózy larvy žaludovce (tornaria, A) v dospělého jedince (C). Tornaria je volně pohyblivá, během metamorfózy však přisedá ke dnu a její tělo se člení na dva oddíly, přední žalud (proboscis) a prozatím menší zbývající část těla. Toto stadium metamorfózy se označuje jako druhá tornaria (B). Z dorzální stěny předního konce trávicí trubice (tento úsek je entodermálního původu, protože se nevyvíjí ektodermální stomodeum) se vychlípí kapsovitý výrůstek, který tvoří základ stomochordu. Na povrchu zadní části těla se zakládá neurální ploténka a zanořuje se pod ektoderm. Alespoň v úseku límce se její boční okraje přitom ohýbají dorzálním směrem, a uzavírají tak neurální trubici. Ze Šmidta (1960).

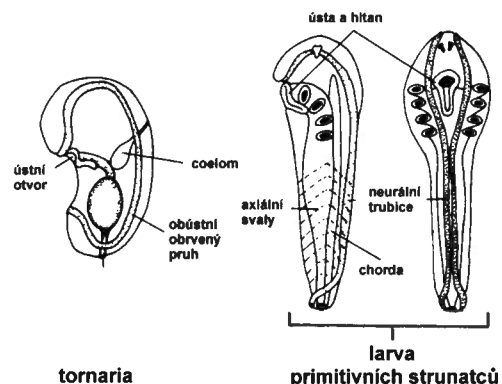
Velmi významnou skutečností při těchto úvahách je, že zmíněné larvy se navíc nápadně podobají larvám primitivních strunatců (obr. 39). Teorie o původu strunatců z larválních ostnokožců není nová a vyslovil ji již koncem minulého století Garstang (1894), který ji později dále rozpracovával (např. Garstang a Garstang 1926). Garstangova základní představa vycházela z toho, že nervová trubice strunatců vznikla zavinutím obou pruhů sensorického řasinkového epithelu, které jsou charakteristickým rysem jak tornarie, tak dipleuruly (obr. 40). Tyto obrvené pruhy jsou neurogenní, tzn. nervy kontrolující pohyb řasinek vznikají přímo z buněk těchto pruhů. Tato hypotéza se potvrzuje detailním srovnávacím studiem buněk uložených v dorzálních obrvených pružích dalších typů larev ostnokožců (obr. 41; viz též Lacalli 1996) a poskytuje uspokojivý rámec nejen pro úvahy o původu strunatců a jejich rané diverzifikaci, ale i o mechanismu vzniku neurální trubice.

Nelze předpokládat, že se strunatci vyvinuli z dospělých ostnokožců - ti již byli v kambriu, tedy v době vzniku strunatců, značně specializovaní. Přesto se v minulosti někteří autoři pokoušeli základní rysy tělesné stavby strunatců z dospělých ostnokožců odvodit. Například Gregory (1934, 1951) poukazyval na podobnosti mezi zástupci ostnokožců ze skupiny Stylophora a tělním krunýřem devonského reprezentanta kruhoústých rodu *Drepanaspis*. Podle

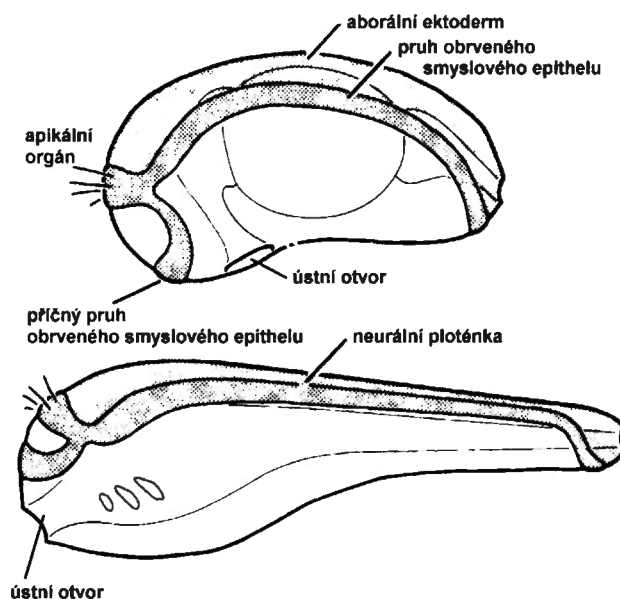


Obr. 38 Larva křídložábřehého živočicha rodu *Cephalodiscus*. Na svrchní straně těla je vyvinut apikální smyslový orgán se svazkem dlouhých brv. Trávicí trubice je slepá, nicméně na povrchu těla je náznak análního otvoru vznikajícího sekundárně na místě původního blastoporu. Některé znaky (např. žlaznaté políčko a přísavka) naznačují larvální specializace, velký nepárový coelom v hlavové části s otvorem zvaným hydroporus však potvrzuje blízkou souvislost s tornarií žaludovců a dipleurulou ostnokožců. Ze Šmidta (1960).

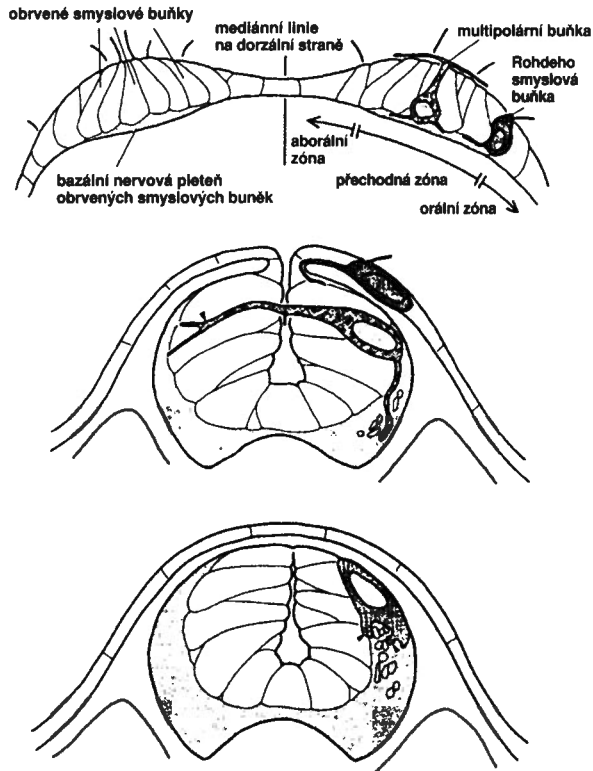
Gisléna (1930) se asymetrické uspořádání některých tělních struktur ostnokožců ze skupiny Carpoidea, například řady drobných otvůrků na dorzální straně jejich těla, dá srovnávat s asymetrickým uspořádáním žaberních šterbin larev kopinatců. Další autoři (např. Spencer 1938, Caster a Eaton 1956) srovnávali histologickou strukturu destiček



Obr. 39 Srovnání charakteristických rysů larvy žaludovců s generalizovanou larvou primitivních strunatců (pláštěnců a bezlebečných). Tato larva je zobrazena při pohledu z levé strany (stejně jako tornaria), úplně vpravo navíc při pohledu z dorzální strany, přičemž ústa na ventrální straně prosvitají. Znakem, který se vyskytuje pouze u strunatců, je segmentované svalstvo. Je to možným důsledkem toho, že larvy strunatců (a samozřejmě jejich dospělci také) se aktivně pohybují, zatímco larvy polostrunatců a ostnokožců se vznášejí ve vodě víceméně pasivně a jsou součástí planktonu. Podle Younga (1962).



Obr. 40 Garstangova představa o původu neurální trubice strunatců (dole) zavinutím a následným splnutím okrajů obou pruhů obrveného smyslového epithelu na dorzální části larvy ostnokožce typu dipleurula (nahofe). Z Lacalliho (1996).



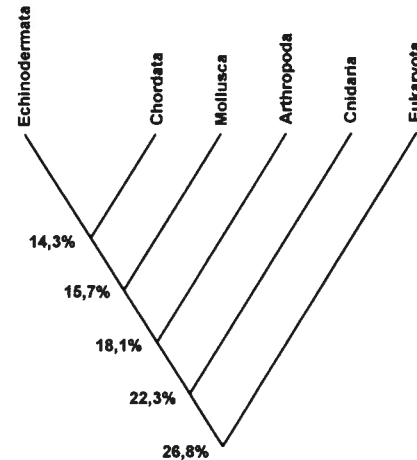
Obr. 41 Pravděpodobná evoluční přeměna dorzálního páru pruhů obvršeného smyslového epithelu larvy ostnokožce (zde reprezentované typem bipinnaria; viz obr. nahoře) v neurální trubici larvy kopinatce (uprostřed) a obratlovce (dole). Obrázek nahoře kumuluje situaci v aboralní, přechodné i orální zóně těla. Multipolární buňky, charakteristické pro přechodnou zónu, a Rohdeho buňky, charakteristické pro přední (orální) úsek těla (tento typ buněk u obratlovců chybí), slouží pro topografickou orientaci během procesu invaginace. Podle Laccaliho (1996).

ostnokožců a paleozoických kruhoústých. Podobně Jefferies (1986) odvozoval strunatce na základě nejruznějších znaků od ostnokožců ze skupiny Cornuta (existující od středního kambria do středního devonu) a jinou skupinu ostnokožců, Mitrata (ze spodního ordoviku), již zahrnoval mezi primitivní strunatce. Přestože se tyto pokusy mohou zdát poněkud přitažené za vlasy (skupiny ostnokožců, považované za předky strunatců, pocházejí z pozdější doby, než ze které je znám nejstarší fosilní záznam strunatců), není vyloučeno, že se alespoň v některých případech opírají o homologní znaky, které se mohly v obou skupinách vyvíjet shodně až do dospělého stadia.

V této souvislosti je důležité připomenout, že pětipaprscitá souměrnost dospělých ostnokožců je s největší pravděpodobností sekundární jev, přičemž výchozí evoluční stadium bylo patrně představováno živočichem s tělem protaženým do jediného ramene, tedy živočichem bilaterálně souměrným

(Stephenson 1974, Hotchkiss 1998). Tento evoluční proces je zafixován v metamorfóze larvy (viz výše).

Celkově lze shrnout, že ostnokožci se za současného stavu znalostí jeví jako skupina, která je strunatcům blízká nejen z hlediska srovnávací embryogeneze, nýbrž i na podkladě analýzy bílkovin a nukleových kyselin recentních zástupců (obr. 42).



Obr. 42 Schéma znázorňující míru odlišnosti při vzájemném srovnávání sekvencí 18S rRNA 19 druhů živočichů vyjádřenou v procentech. Eukaryota se liší od všech ostatních skupin ve schématu tím, že mají 26,8 % sekvencí odlišných, zahravci se liší od členovců, měkkýšů, ostnokožců a strunatců 22,3 % odlišných sekvencí, členovci od měkkýšů, ostnokožců a strunatců 18,1 % odlišných sekvencí atd. Nejmenší rozdíly byly zjištěny mezi ostnokožci a strunatci (14,3 %). Podle Fielda a kol. (1988).

V souvislosti s úvahami o vzniku strunatců zbývá zasadit tuto událost do stratigrafického kontextu. První ostnokožci (kteří však neměli žádnou souvislost se strunatci) jsou známi již od raného kambria (Barraclough Fell 1966, Jefferies 1990). Nejstarší graptoliti jsou známi ze středního kambria (např. Obut 1974). Tito živočichové měli kolonie přisedlé ke dnu, teprve pozdější typy měly volně plovoucí kolonie. Žaludovci vzhledem k tomu, že jim chybí pevná kostra či schránka, fosilní záznam nemají, ale vzhledem k anatomickým podobnostem s křídložábrymi (a graptolity) lze počátek jejich existence předpokládat rovněž ve spodním či středním kambriu. Je samozřejmě možné, že paleontologicky doloženému záznamu těchto skupin předcházelo období jejich existence, které sice není doloženo fosiliemi, během něhož však mohlo dojít k odštěpení fylogenetické linie strunatců. Není však možné předpokládat, že k této události došlo v prekambriu (Kumar a Hedges 1998), přinejmenším proto, že Země procházela před koncem tohoto období globálním zaledněním, o kterém bylo již pojednáno výše (str. 26).

Pláštěnci

Systém: Podkmen: Urochordata (syn. Tunicata) (pláštěnci) (fossilní záznam chybí)
 Třída: Ascidiacea (sumky)
 Třída: Thaliacea (salpy)
 Třída: Pyrosomida (syn. Larvacea, Appendicularia) (ohnivky)

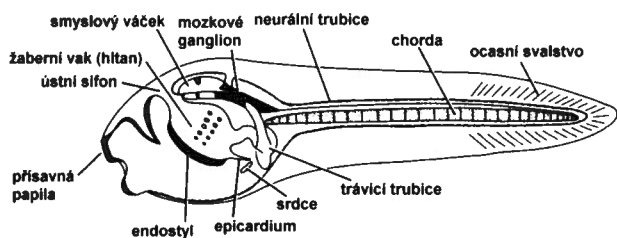
Diagnóza: Pláštěnci jsou strunatci (mají tedy všechny diagnostické znaky strunatců), u nichž je však chorda vyvinuta jen v ocasní části a pouze v larválním stadiu; v mesodermu se netvoří párové coelomové dutiny (je pouze jediná, reprezentovaná peribranchiální dutinou, resp. atriem), epidermis produkuje tuniku (tuhý rosolovitý plášť, který je tvořen polysacharidem tunicinem. blízkým rostlinné celulóze), cévní soustava je doposud otevřená (cévy ústí volně do hemocoelu) a srdce v některých případech mění směr pulsace (po několika stazích ženoucích krev dopředu následuje série stahů ženoucích krev dozadu).

Larvy pláštěnců - anatomický předstupeň obratlovců

Z hlediska evoluce strunatců jsou velmi důležité larvy pláštěnců, protože anatomicky přímo navazují na larvy polostrunatců a ostnokožců a mají navíc řadu znaků, které jsou spojeny s aktivním pohybem (soustředění neurální hmoty do hlavové části těla a segmentované ocasní svalstvo). Dospělá stadia však jsou - podobně jako v případě těchto ancestrálních skupin - velmi pozměněna specializací. Lze říci, že u všech pláštěnců je larva (pokud je ovšem vyvinuta, což není pravidlem) vždy pokročilejší než dospělec a právě anatomie larev umožnila zařadit pláštěnce mezi strunatce.

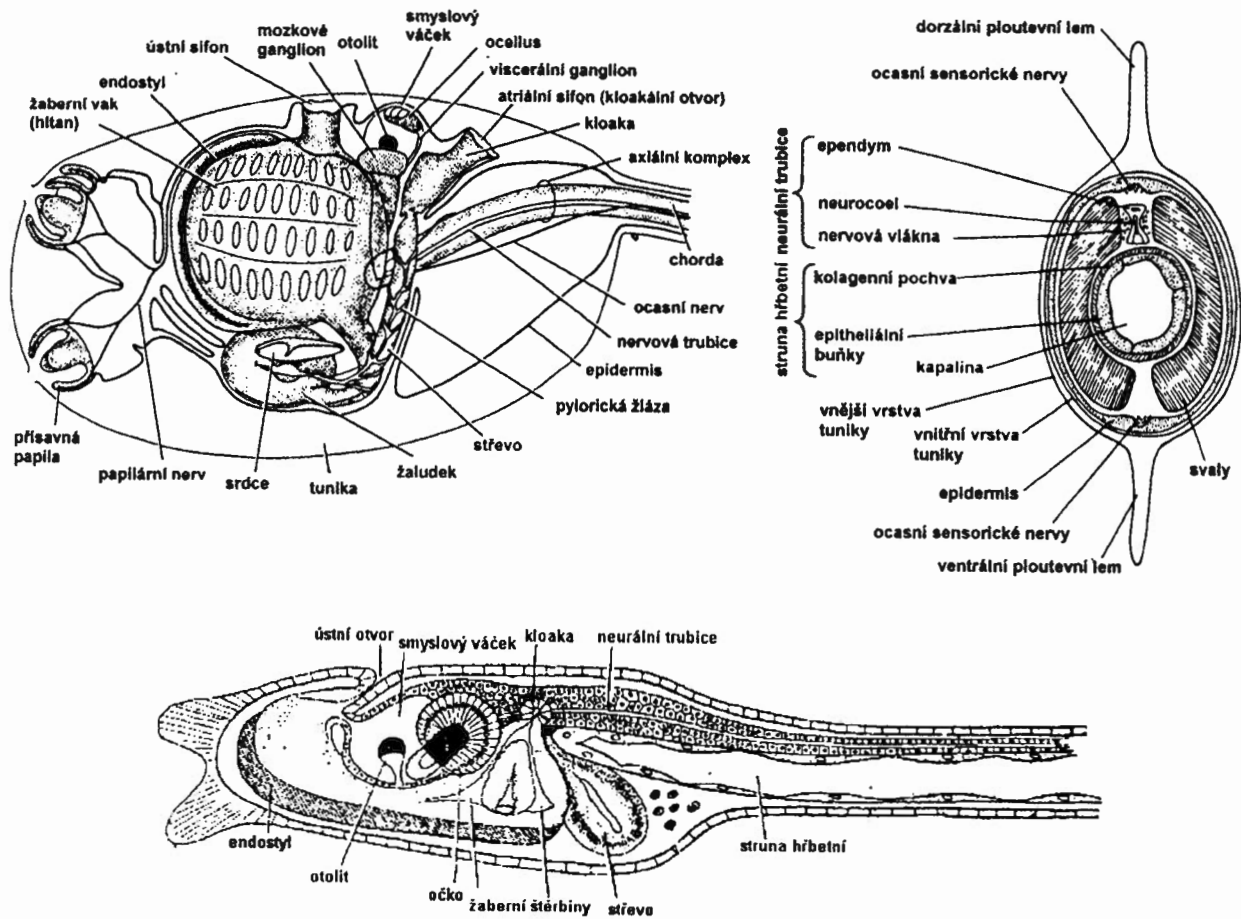
Vznik základních anatomických rysů strunatců lze nejlépe pozorovat u larev sumek (obr. 43, 44), přestože jejich metamorfóza je v souvislosti s přisedlým způsobem života dospělců silně regresivní a celou anatomii výrazně zjednodušuje. Při vývoji embrya se ze stěny prvostřeva po proliferaci odškrucují tři podélné pruhy mesodermu. Na dorzální straně se mediální pruh přetváří v chordu, která má - na rozdíl od kopinatců a obratlovců - podobu na obou stranách uzavřené trubice vyplněné tekutinou nebo rosolovitou hmotou (obr. 44 vpravo nahoře), nikoliv buněčným materiálem. Z laterálních pruhů mesodermu se tvoří mesenchym a příčně pruhované svalstvo, které je však jen nevýrazně segmentované. Uvnitř těchto mesodermálních pruhů není

žádná dutina. Na dorzální straně těla se v mediální linii diferencuje pruh ektodermu do podoby zesílené neurální ploténky, která se způsobem charakteristickým pro strunatce zanořuje pod povrch a vytváří neurální trubici. Přední část trávicí trubice se rozšiřuje v hltan, který je perforován větším množstvím drobných žaberních štěrbin. Na opačném konci ústí trávicí trubice do kloakální dutiny, zvané v tomto případě atriální sifon. Vzniká invaginací ektodermu (jako proctodeum) a je vyplněn vodou. Atriální sifon je napojen na prostor, kam přichází filtrovaná voda z hltanu a který se proto nazývá podle stavu u dospělých ožaberní (peribranchiální) dutina. Epidermis larvy produkuje tuniku, která na ocase vybíhá v dorzální a ventrální ploutevní lem. Larvy nepřijímají potravu (larvální stadium trvá jen několik dní); tráví pouze žloutek a střevo a filtrační aparát začínají fungovat až po ukončení metamorfózy (ta však probíhá ve velice krátké době: řitní otvor se např. prolamuje již 30 minut po přichycení larvy k podkladu). Přední část nervové trubice zasahuje na rozdíl od chordy až do přední, tedy trupové části těla a zesiluje v mozkové ganglion, v jehož blízkosti je malý smyslový váček, který funguje jako statocysta (obsahuje otolit) a jednoduché očko (viz dále a obr. 52). Na předním konci trupu je pár přísavných papil, do nichž vbíhají nervy.

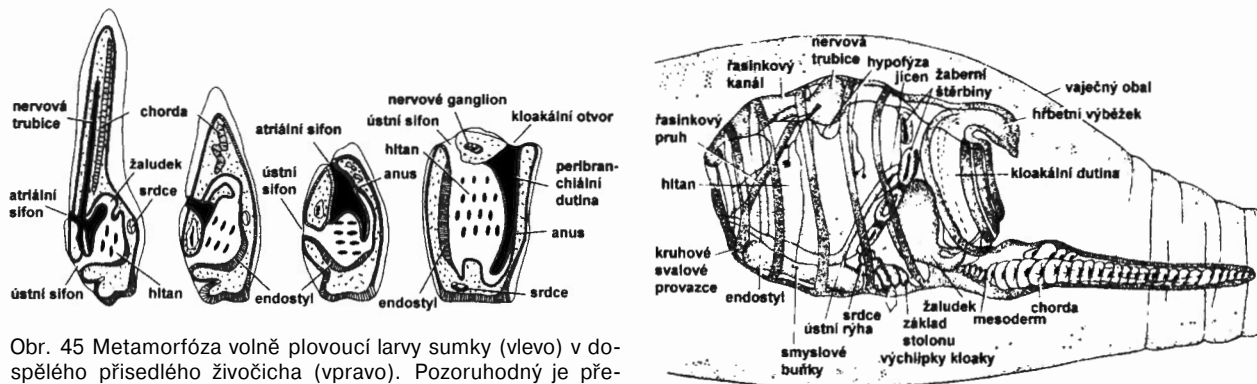


Obr. 43 Schematické znázornění nej důležitějších anatomických struktur larvy sumky. Podle Seeliger, z Brusca a Brusca (1990).

Během metamorfózy se larva přichycuje papilami k substrátu (obr. 45) a záhy poté (během několika minut) se kontrakcemi ocasní epidermis začne vtažovat ocas a v něm obsažené orgány do trupové části těla, kde se začne fagocytózou buněk mesenchymu resorbovat. Epithel chordy se přitom rozpadá na jednotlivé buňky, které jsou transportovány ze svého původního místa a poté začleněny do tkání dospělce. Larva přitom odvrhuje vnější vrstvu tuniky i s ocasním lemem, takže metamorfovaný živočich je kryt původní vnitřní vrstvou tuniky. Celá soustava vnitřních orgánů se přetáčí o 90°, takže ústní i kloa-



Obr. 44 Anatomie larev sumek. Vlevo nahoře trupová část těla u zástupce rodu *Distaplia* při pohledu z levé strany, vpravo nahoře příčný řez ocasní částí zástupce rodu *Diplosoma*, dole trupová část těla druhu *Phallusia mammilata* v mediáním řezu. Za povšimnutí stojí, že ploutevní lem je derivátem vnější vrstvy tuniky a že neurální trubice je po stranách lemována pruhy svalstva. Neurální trubice se skládá z centrální dutiny (neurocoel) vystlané ependymálními buňkami a zahrnuje i axony sensorických nervů. Struna hřbetní je tvořena dutinou, kterou vyplňuje tekutina; povrchová vrstva je tvořena epitelem a celý útvar je kryt zpevňující pochvou z kolagenních vláken. Podle Cloneye a Torrence (1982) a Cloneye, z Kardonga (1995).



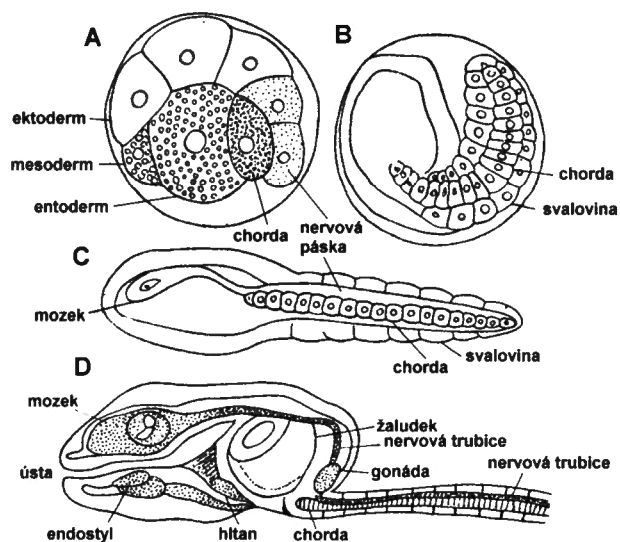
Obr. 45 Metamorfóza volně plovoucí larvy sumky (vlevo) v dospělého přisedlého živočicha (vpravo). Pozoruhodný je přesun ústního (inhalačního) a atriálního (exhalačního) sifonu na horní stranu těla a redukce nervové soustavy. Tato proměna je velmi rychlá, u některých druhů (např. rodu *Distaplia*) trvá přibližně 48 hodin. Podle Seeliger, z Brusca a Brusca (1990).

Obr. 46 Pokročilá larva salpy *Doliolumve* vaječném (resp. larválním) obalu. Svalové pruhy dospělé salpy se zakládají již v larválním stadiu a nemají nic společného se segmentovaným svalstvem ocasu. Podle Neumanna, ze Šmidta (1960).

kalní otvor nakonec směřují nahoru. Atriální sifon se přitom široce napojuje na peribranchiální dutinu, kam je filtrována voda z hltanu. Výrazně degeneruje nervová soustava a smyslové orgány, takže u dospělce persistuje jen nepatrné nervové ganglion. Míží rovněž segmentované svalstvo. Naopak se rozšiřuje hltan a zvětšuje se počet žaberních štěrbin.

U kruhosvalých salp (Cyclomyaria) jsou larvy ve svých základních anatomických rysech podobné larvám sumek. Vyuvíjejí se přes stadium coeloblastuly, gastrulace probíhá invaginací vnější stěny blastuly. Přestože je larva poměrně dlouho uzavřena ve vaječných obalech, má podobu pulce (obr. 46), stejně jako larva sumek. Již v raném zárodku lze rozeznat základy nervového systému, chordy, mesodermu a střeva. Základ chordy se silně protahuje do délky a dává základ ocasní části těla. Vchlípváním ektodermu vznikají v trupové části hltan a kloakální dutina. Mesoderm se diferencuje ve svalové buňky, které se přimykají k chordě. Tato larva se mění v jedince nepohlavní generace (salpy mají rodozměnu) tím, že se ocas redukuje a juvenilní salpa přitom opouští vaječný obal.

U vršenek se vyvíjí larva ze zárodka, který se poněkud protahuje do délky (obr. 47). Jeho přední část



Obr. 47 Vývoj larvy u vršenky *Oikopleura dioica*. A - počátek gastrulace, B a C - vývoj zárodka, D - larva při pohledu z levé strany. Podle Delsmana, ze Šmidta (1960).

je širší a vzniká z ní trup, zadní je užší a dává vznik ocasu. V ocasní části se zakládá chorda, po jejíchž stranách leží pruhy nevýrazně segmentované svaloviny. Pod chordou je pruh entodermálních buněk, ze kterých rozestupem (nikoliv invaginací) vzniká dutina prvostřeva. Nad chordou leží nervová trubice se silně redukovanou dutinou. Zatímco chorda je omezena pouze na ocasní část, nervová trubice zasahuje až do přední části, kde se rozšiřuje v mozkový váček s velkou dutinou. Larva ještě nemá vytvořen ústní ani řitní otvor, ty se prolamují až během metamorfózy. Naopak se během metamorfózy redukuje nervová soustava (např. dutina v neurální trubici zcela zaniká). Ocas se přetáčí o 90° okolo své podélné osy, takže jeho původní levá a pravá strana se stávají dorzální a ventrální. Nicméně protože je dospělec volně pohyblivý, stále si udržuje vzhled volně plovoucí larvy (proto se někdy vršenky nazývají Larvacea).

Anatomické stavbě larev pláštěnců se blíží larva kopinatců, která by sice měla být uvedena až v následující kapitole, ale právě pro svoji strukturální podobnost s larvou pláštěnců se vyplatí ji zmínit již nyní. Nápadná podobnost se mezi jiným týká i centrální nervové soustavy (viz obr. 52). Podobně jako neurální trubice v límcovém úseku těla žaludovců se zakládá na dorzální straně těla i neurální trubice larev pláštěnců a kopinatců. V souvislosti s aktivním pohybem však u nich přední část trubice v důsledku kumulace neurální hmoty poněkud zbytnuje, čímž se vytváří primitivní základ mozku (tzv. smyslový váček). Obsahuje fotoreceptor (světločivný orgán zvaný ocellus) a jednobuněčný otolit, což je orgán registrující směr gravitace a změny polohy těla. Avšak na rozdíl od kopinatců smyslový váček s přechodem k přisedlému způsobu života u dospělých sumek degeneruje a persistuje jen jako drobné ganglion, z něhož vycházejí větve k periferním orgánům.

Bylo již řečeno, že larvy pláštěnců a larvy kopinatců si jsou velmi blízké a mají řadu homologických orgánů. Protože však i metamorfovaný kopinotec je volně pohyblivý - stejně jako larva - není metamorfóza jeho vnějšího vzhledu natolik výrazná jako například u sumek. Avšak metamorfóza vnitřních orgánů u kopinatce způsobuje stejně výrazné změny jako u pláštěnců.

Bezlebeční

Systém:
(Podle Posse
a Boschunga 1996)

Podkmen: Acrania (syn. Cephalochordata) (bezlebeční) (? sp. kambrium - recent)

Čeleď: Branchiostomatidae

Rod: *Branchiostoma* Costa, 1834 (= *Amphioxus* Yarrell, 1836)

23 druhů

Rod: *Epigonichthys* Peters, 1877

7 druhů

Diagnóza: Larvy jsou asymetrické, neúplná bilaterální symetrie se získává až během metamorfózy; pohlavní orgány segmentované, protože embryonálně vznikají ze segmentovaného mesodermu; peribranchiální prostor vzniká jiným způsobem než u pláštěnců; cévní soustava téměř uzavřená (hemocoel zůstává zachován pouze v žábřácích a v ocasní části těla); srdce chybí a funkčně jej zastupují kontraktilní úseky přírodních žaberních arterií při jejich odstupu od aorta ventralis („srdíčka“, resp. bulbilli); v celém průběhu neurální trubice jsou v její dutině jednobuněčné fotoreceptory.

Nejstarší zmínku o kopinatci publikoval v roce 1774 Pallas, který jej považoval za měkkýše. Avšak již Costa (1834) a Muller (1841) navrhovali, že by tento živočich měl být řazen mezi primitivní obrat-

lovce. To vzbudilo ohromný zájem o tuto skupinu živočichů, takže nyní obsahuje bibliografie zabývající se kopinatcem okolo 2700 prací (Gans a Saiff 1996).

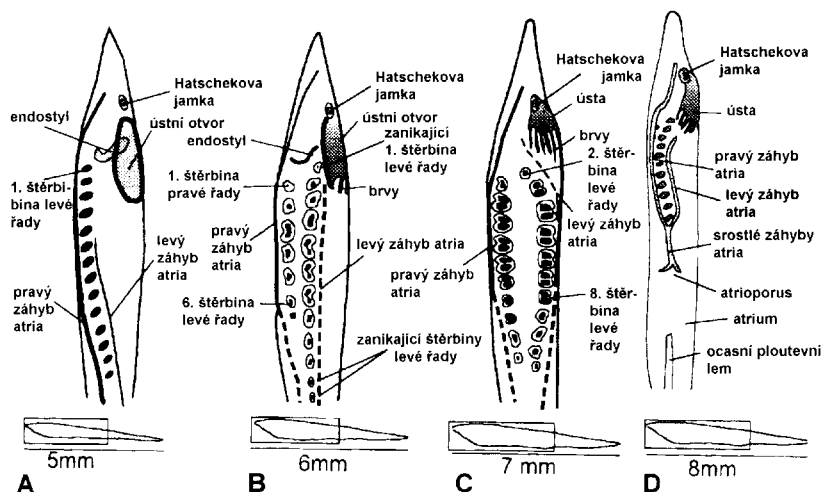
Kopinatce a nejstarší paleontologické doklady strunatců

Pro porozumění postupům při interpretaci nejstarších paleontologických dokladů strunatců je nutné poznat nejen stavbu dospělých bezlebečných, se kterými mají řadu předpokládané shodných znaků, ale i jejich ontogenetický vývoj, protože během něj se tyto znaky konstituují.

Larva kopinatce (o které byla stručná zmínka již v závěru předcházející kapitoly) opouštějí vaječné obaly má oproti dospělci ještě poměrně malý počet metamer (15) a nemá definitivně diferencované orgány. Navíc přední část těla je asymetrická, tzn. že ústní otvor a základ první žaberní štěrbin jsou posunuty na levou stranu a že myotomy pravé strany se neshodují s myotomy levé strany (obr. 48). Ektodermální buňky malého ocasního pupenu, který leží za řitním otvorem, se protahují do délky a vytvářejí dočasnou ocasní ploutvičku. Organogeneze se dokončuje až během růstu larvy. Stěny nervové trubice zesilují, a tím se zmenšuje její vnitřní průměr. Avšak vpředu trubice stále komunikuje s vnějším prostředím otvorem zvaným neuroporus (viz obr. 17C). Za jedinou žaberní štěrbinou, která se prolomuje na pravé straně těla, vznikají stejným způsobem další štěrbin, až se vytvoří řada, která se vza-

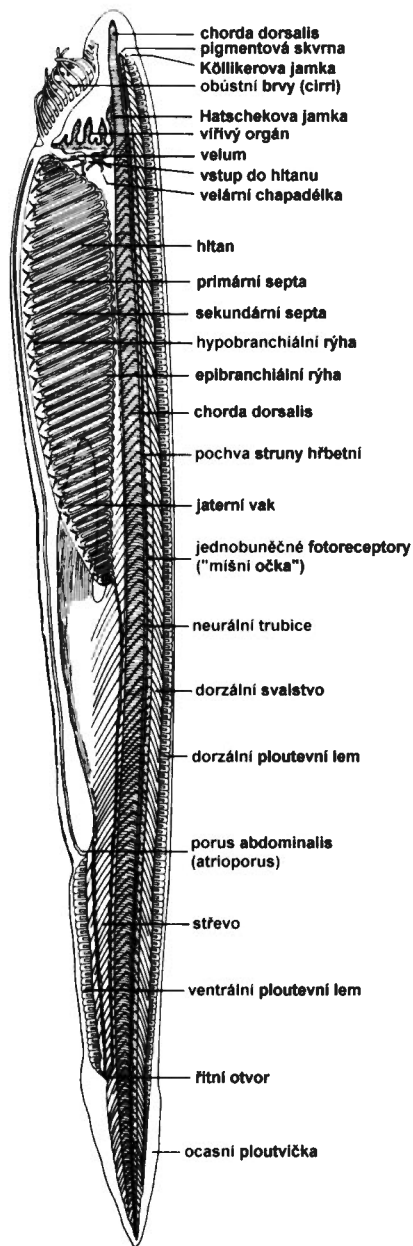
du otočí a přejde na levou polovinu těla. Obě řady štěrbin tvoří základ budoucího žaberního aparátu. Další štěrbin vznikají tak, že do původních štěrbin postupně rostou sekundární, neúplné přepážky (viz též obr. 28 vpravo), čímž se počet štěrbin zdvojnásobí. Poté se nejpřednější a nejzadnější uzavrou, takže jich na každé straně zbyde pouze osm. K nim však následně opět přibudou další, které se posunou dopředu, a naruší tak metamerní polohu štěrbin, které již byly založeny dříve. Nakonec se ektoderm ventrální strany těla zvrásní do podoby dvou paralelních ventrolaterálních metapleur, které lemují řady žaberních štěrbin. Obě metapleury později navzájem srostou a vytvoří peribranchiální dutinu, která komunikuje s vnějším prostředím na zadním konci těla jediným otvorem zvaným atrioporus.

Metamorfóza kopinatce spočívá především ve ztrátě asymetrie. Přitom zaujmou žaberní štěrbin definitivní pozici. Ústa se přesunou z levé strany těla na ventrální stranu a zúží se kožním záhybem, ze kterého vybíhají brvy (cirri). Vně věnce brv vznikne záhyb ektodermu (stomodeum). Endostyl, který ležel u larvy vpravo, se přesune do mediální roviny a roste k zadnímu konci hltanu. Růst chordy a ner-



Obr. 48 Přední část těla kopinatce ve ventrálním pohledu během larválního vývoje a metamorfózy. Podrobné vysvětlení v textu. Patrná je tendence k ustavení bilaterální symetrie z asymetrické struktury rané larvy a zánik nejpřednější a všech zadních žaberních štěrbin rotující levé řady. Postranní záhyby lemující řady žaberních štěrbin postupně odzadu srůstají, a vytvářejí tak peribranchiální prostor (zde nazývaný atrium), který komunikuje s vnějším prostředím jediným otvorem (atrioporus). V dolní řadě jsou uvedena měřítka jednotlivých ontogenetických stadií s vymezením částí, která je znázorněna ve ventrálním pohledu nahoře. Podle Willeye (1894), z Presleye a kol. (1996).

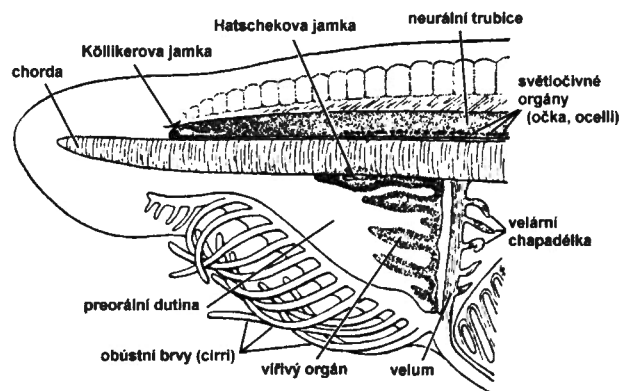
vové trubice probíhá v zadní části těla, v místě bývalého neuroenterického kanálku (viz obr. 17C), čímž vzrůstá počet tělních metamer. Dospělý jedinec jich má až šedesát. Období pohlavní dospělosti nastává s přeměnou gonotomů (vznikající z materiálu ventrolaterální části somitu) ve zralé gonády (pohlavní orgány). Protože je mesoderm segmento-



Obr. 49 Kopinatce *Branchiostoma lanceolatum*. Juvenilní jedinec (nejsou ještě vyvinuty segmentárně uspořádané pohlavní orgány) při pohledu z levé strany. Transparentní metamerní svalstvo ve skutečnosti překrývá hltan perforovaný žaberními štěrbinami a ostatní vnitřní struktury (srv. obr. 20). Podle Kükenthala a Rennera (1978).

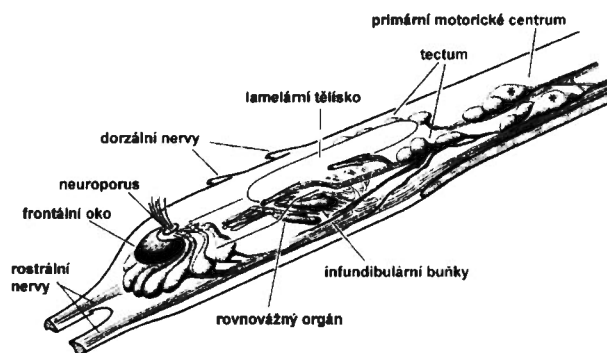
vaný do podoby somitů, jsou i jeho deriváty (včetně gonád) segmentované (viz obr. 17).

Metamorfovaný kopinatec (obr. 49, 50) je v řadě znaků shodný s primitivními obratlovci. Předně všechny orgány mesodermálního původu jsou segmentovány. Nejlépe to lze pozorovat na somatickém svalstvu, které je členěno do bloků v podobě ležícího písmene V. Tyto bloky se nazývají myomery a jsou odděleny myosepty. Na příčném řezu (viz obr. 20) lze proto zastihnout větší počet myomer. Avšak oproti obratlovcům nejsou myomery členěny horizontálním septem na epaxiální a hypaxiální část. Segmentovány jsou však i pohlavní a vylučovací orgány.

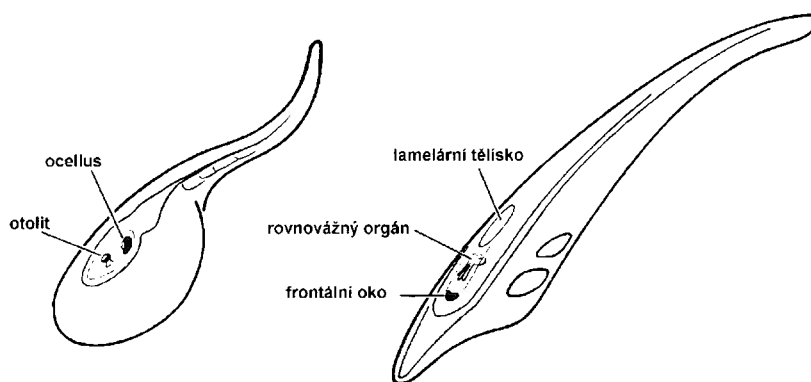


Obr. 50 Přední konec těla kopinatce *Branchiostoma lanceolatum* při pohledu z levé strany. Podle Kükenthala a Rennera (1978). Viz též bar. příl. obr. 4.

Podobně jako u dospělých pláštěnců je i u dospělých kopinatců centrální nervový systém poněkud zjednodušený degenerativními procesy, a proto je lépe jeho stavbu studovat u larvy. Především se při stěně trávicí trubice (a zejména jaterního vaku) zakládá pleteň, která na jedné straně odpovídá entoneurálnímu systému ostnokožců, na druhé straně vegetativní soustavě obratlovců. Centrální nervový



Obr. 51 Přední část nervové soustavy (mozkový váček) pokročilé larvy kopinatce *Branchiostoma*. Podle Lacallioho (1996).



Obr. 52 Srovnání orgánů ve smyslovém váčku larvy pláštěnce *Clona* (vlevo) s orgány v mozkovém váčku larvy kopinatce *Branchiostoma* (vpravo). Podle Lacallioho (1996).

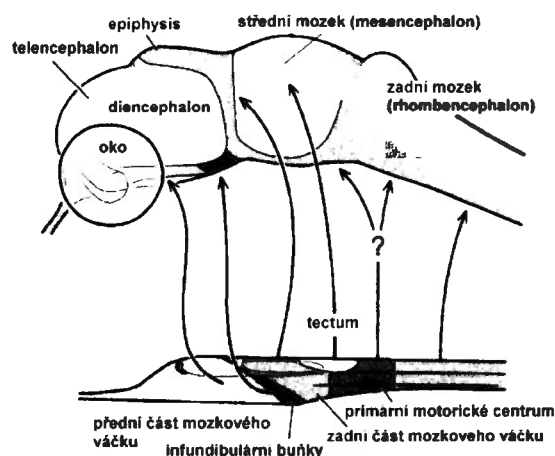
systém se skládá z nervové trubice, která je ve svém předním úseku poněkud zbytnělá, čímž se vytváří tzv. mozkový váček (obr. 51, 52). Mozkový váček je - stejně jako neurální trubice - dutý a vpředu se otevírá na povrch těla otvorem zvaným neuroporus (o embryonálním vzniku neuroporu viz str. 29 a obr. 17C). V postmetamorfním stavu se neuroporus uzavírá do podoby obrvené jamky (Köllikerova jamka). Před úroveň předního konce mozkového váčku vybíhá pár rostrálních nervů. Těsně pod neuroporem je váčková pigmentová skvrna, která je součástí frontálního oka, funkčně i strukturálně homologického s okem obratlovců. Bylo zjištěno, že může registrovat nejen světlo a stín, ale i směr přicházejícího světla.

Zadní část mozkového váčku se zřetelně odlišuje od přední části tím, že vnitřní kanál se na ventrální straně otevírá a obě stěny jsou navzájem oddělené tenkým horizontálním pruhem odlišného vaziva. Na dorzální straně této části zasahují multipolární buňky (viz obr. 41 uprostřed) na protější stranu, takže vytvářejí střechu neurálního kanálu. Pod mozkovým váčkem se nachází shluk sekretorických buněk, označovaných jako infundibulární buňky. Na dorzální straně zadní části váčku je vyvinuto tzv. lamelární tělísko, které je homologické s fotoreceptorem larev pláštěnců (zvaným očko, světločivný orgán, ocellus). Těsně pod infundibulárním shlukem buněk je jiný shluk buněk, opatřených brvami. Interpretují se jako orgán registrující gravitaci (rovnovážný orgán). Ve spině neurálního kanálu mozkového váčku jsou shluky dobře diferencovaných motoneuronů a interneuronů. Tato část se proto označuje jako primární motorické centrum a je bezpochyby hlavním centrem kontrolujícím lokomoci. Podobné centrum se vytváří v laterálních stěnách této části mozkového váčku, a protože jejich dendrity zasahují až k frontálnímu oku, má se za to, že je to prekursor později (u obratlovců) velmi významného spojení mezi očními bulvami a mozkem, které zahrnuje i tectum opticum (viz str. 91). Kromě toho

bylo prokázáno, že lamelární tělísko je homologické s pineálním orgánem obratlovců, infundibulární buňky se zadní částí infundibula a frontální oko s očima obratlovců (obr. 53).

Na ventrolaterální části těla jsou vyvinuty ploutevní lemy zvané metapleury. O nich se často tvrdí, že jejich rozpadem vznikly párové končetiny čelistnatých obratlovců. Na rozdíl od embryonálního stavu u obratlovců jsou však ventrolaterální metapleury kopinatců pozůstatkem uzavírání peribranchiálního prostoru (atria) u larvy (viz obr. 48) a v místě atrio-poru (abdominálního póru) splývají v jediný nepárový ventrální ploutevní lem. Trávicí trubice ústí na povrch těla řitním otvorem až mnohem dále, při bázi ocasní ploutvičky (viz obr. 49). U obratlovců (viz dále, str. 63) je embryonální situace odlišná, neboť materiál, ze kterého se zakládají končetiny, nenavazuje na materiál, ze kterého vznikají ventrální nepárové ploutve. Navíc řitní otvor je vždy těsně za břišním párem ploutví.

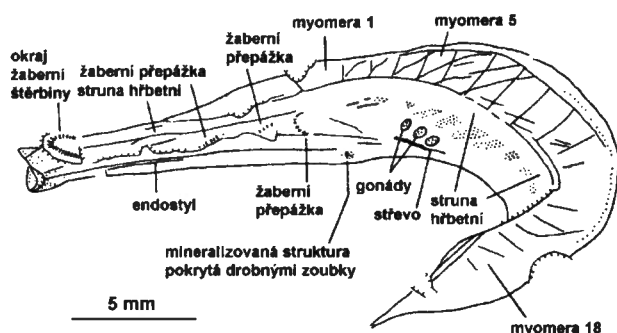
Zbývá problém, proč jsou larvy kopinatců asymetrické a bilaterální symetrii získávají až během me-



Obr. 53 Možná homologizace různých částí mozkového váčku larvy kopinatce (dole) s mozkem obratlovce (nahore). Pohled z levé strany. Podle Lacallioho (1996).

tamorfozy (neúplnou, protože např. v hlavové části jsou nervy uspořádány asymetricky i u dospělého; viz Franz 1927, nebo myomery při pohledu z dorzální strany alternují; viz Simonetta a Insom 1993: obr. 6), zatímco larvy pláštěnců a obratlovců jsou symetrické. Někteří autoři (např. Insom a kol. 1995) to považují za důkaz fylogenetické souvislosti kopinatců s prekambriky vendobionty (viz str. 24). Obecně však je nutné si uvědomit, že při srovnávání larv pláštěnců s larvou kopinatce porovnáváme recentní zástupce linií, které mají svůj původ v kambriu, tedy před více než půl miliardou let. Zatímco v některých fylogenetických liniích mohlo být stadium asymetrické larvy zcela potlačeno (např. v případě pláštěnců a obratlovců), u kopinatců se mohlo zachovat. Souvisí to s heterochronií (tedy nestejně rychlou evolucí různých anatomických znaků) a se zánikem či persistencí různých ontogenetických stadií (viz obr. 6). Protože jsou však k dispozici pouze terminální stadia fylogenetických linií, lze o tomto problému, který souvisí s vyjasněním fylogenetických vztahů v dávné minulosti, pouze spekulovat (viz též Conway-Morris 1997).

V poslední době byly publikovány práce o řadě fosilií, které se podobají dospělým kopinatcům. Za nejstarší paleontologický doklad existence strunatců tohoto typu může být považován *Yunnanozoon lividum* (obr. 54) ze spodního kambria (-525 mil. let) z lokality Čcheng-tiang, provincie Jun-nan v Číně (Chen a kol. 1995). V jeho anatomické struktuře jsou útvary interpretované jako typické orgány strunatců, tedy chorda (zasahující až do hlavové části těla), hlitan s endostylem, metamerně uspořádané



Obr. 54 *Yunnanozoon lividum*, možný primitivní strunatec z raného kambria Číny. Podle Chena a kol. (1995).

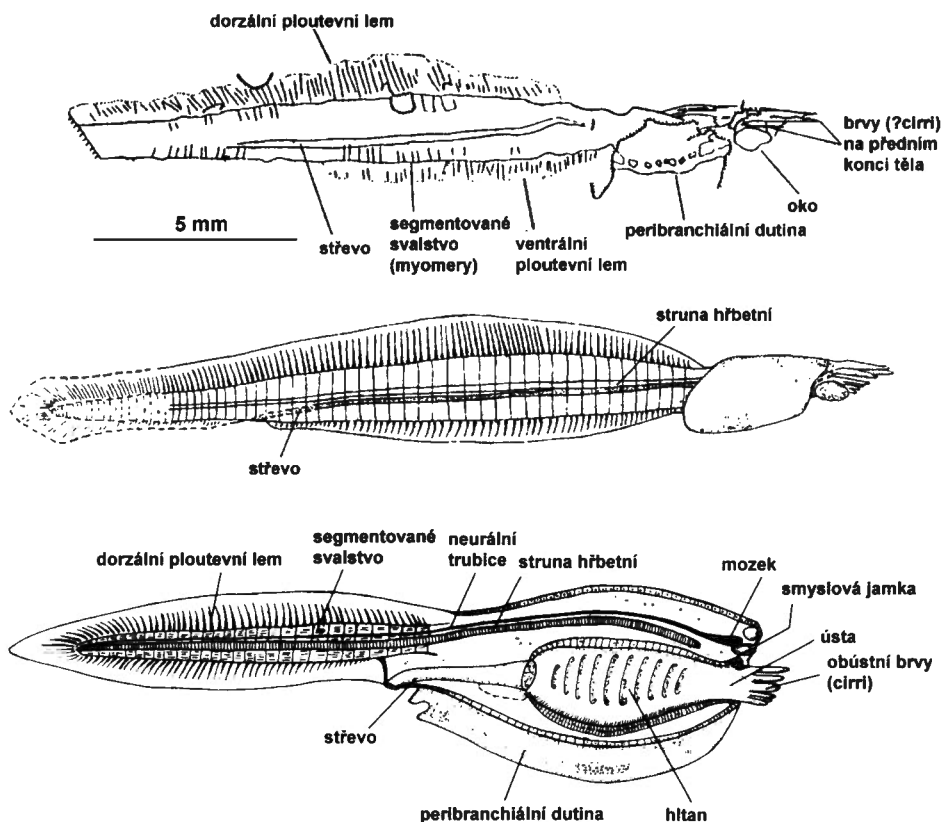
Obr. 55 Rekonstrukce možného primitivního strunatce *Pikala gracilens* z burgesských břidlic (střední kambrium, -525 mil. let). Pohled z pravé strany, přední konec těla směřuje vpravo. Podle Insoma a kol. (1995); srovnaj s rekonstrukcí v Simonettovi (1988).



žaberní oblouky, segmentované svalstvo a metamerně uspořádané gonády. Protože některé z těchto znaků charakterizují kopinatce, je možné, že hlavní štěpení strunatců na linie představující podkmeny proběhlo již v tomto období (tedy v raném kambriu), v rámci tzv. kambriické exploze. *Yunnanozoon*, kterého by bylo možné zařadit mezi kopinatce (i když novější interpretace jej dávají spíše do souvislosti s žaludovci, Enteropneusta; Shu a kol. 1996), je důkazem, že Chordata se rozčlenili do základních podkmenů již během tohoto relativně krátkého období (Gould 1995). Ze stejné lokality pochází *Cathaymyrus diadexus*, který je však doposud doložen pouze jediným exemplářem. Poněkud starší (-530 mil. let) je rod *Haikouella*, který je podle prvních publikovaných zpráv řazen mezi obratlovce (Chen a kol. 1999), a to především na základě přítomnosti srdce, dorzální a ventrální aorty a neurální trubice rozšiřující se vepředu v relativně mohutný mozek. I když je tento předpokládaný nejstarší obratlovec doložen více než 300 jedinci, je nutné přijímat interpretace zmíněných orgánů tvořených měkkými tkáněmi s opatrnou skepsí.

Pikala gracilens (obr. 55) je z burgesských břidlic středněkambriického stáří. Dříve byla považována za mnohoštětinatého červa (Polychaeta). Je známo asi 100 exemplářů a všechny mají v dorzální části vystupující tyčinkovitý útvar, který může být považován za chordu. Vedle tohoto základního znaku strunatců má *Pikala* svalstvo členěno do segmentů, které jsou podobné myomerám kopinatců a primitivních obratlovců. Ačkoliv se od kopinatce liší v některých důležitých aspektech (recentní kopinatci mají např. vyšší počet žaberních štěrbin a chorda zasahuje až do předního konce těla), zdá se pravděpodobné, že je to skutečně primitivní strunatec. Burgesská fauna, ke které *Pikala* patří, žila na bahnatém dně na úpatí mohutného korálového útesu v hloubkách okolo necelých 100 m, kde voda proudila jen nepatrně a byla bohatá na sirovodík a chudá na kyslík (Conway-Morris a Whittington 1979).

Z burgesských břidlic pochází i *Nectocahs pteryx* (obr. 56). Ačkoliv je znám jen podle jediného exempláře, je zřejmé, že jeho tělo bylo zřetelně rozděleno na dvě části: Přední část byla kryta krunýřem, spodněhož promínovaly oči (patrně umístěné na stopkách) a brvy či chapadélka. Zadní část byla protá-



Obr. 56 *Nectocaris pteryx*, možný primitivní strunatec z burgesských břidlic (střední kambrium, -525 mil. let). Ačkoliv přední část živočicha byla kryta krunýřem, což by naznačovalo souvislost s koryší, zadní část těla jeví stopy segmentovaného svalstva. Nahore interpretace podle Conway-Morrise (1976), dole rekonstrukce podle Simonetty (1988).

Obr. 57 Hypotetická rekonstrukce základních anatomických rysů primitivního strunatce, dedukovaná z embryologických a v menší míře z paleontologických dat. Podle Simonetty (1988).

hlá, opatřená dorzálním a ventrálním ploutevním lemem, vyztuženým jemnými paprsky. Zadní konec těla se nezachoval, a proto nelze říci, zda byl ukončen ploutvičkou. Na ocasní části jsou vidět jemné svislé linie, které se interpretují jako myosepta (Simonetta 1988, Insom a kol. 1995). Středem se podélně táhne pruh, který je považován za strunu hřbetní a střevo.

V souvislosti s paleontologickým záznamem nejstarších strunatců je nutné se zmínit o tzv. konodontech, což jsou drobné zoubkovité fosilie doposud nejistého systematického postavení, hojně zastoupené v sedimentech od kambria do svrchního triasu, a proto široce používané ve stratigrafii (korelování geologických vrstev). První popis živočicha, v jehož anatomické stavbě byli konodonti začleněni, byl publikován Briggsem a kol. (1983). Tito autoři také poprvé naznačili možnost, že by konodontové živočichové mohli mít nějakou fylogenetickou souvislost s obratlovci. Přestože mají řadu znaků společných s obratlovci (chordu, i když nepříliš dobře zachovanou, svalstvo členěné do myotomů v podobě ležícího písmene V, oči, v ocasní ploutvi radialia, mineralizovaný skelet a kostní buňky), hlavní námitka spočívá v tom, že materiál, kterým jsou zoubky tvořeny, nemá u obratlovců ani strunatců žádnou obdobu a že na fosilních dokladech tohoto

živočicha nebyly zjištěny žábry (Janvier 1995). Nicméně živočichů s konodontovými zoubky bylo zjištěno více a někteří z nich (Gabbott a kol. 1995) poskytují poměrně podrobné informace o tom, že svalovina byla již členěna nejen do myomer, ale jsou zachována (v podobě illitu a dalších jílových minerálů) i svalová vlákna. Přítomnost očí (dedukovaných podle zachovaných okohybných svalů) naznačuje pokročilý stupeň encefalizace, související s ekologickým posunem k aktivnímu pohybu spojenému s vyhledáváním potravy (Purnell 1995b). Drobné abrazní plošky na zoubcích jsou považovány za důkaz, že zoubky sloužily k drcení potravy, a nikoliv k filtraci detritu (Purnell 1995a, c); jinými slovy, jestliže jsou tyto živočichové skutečně v okruhu příbuzných nejstarších strunatců či dokonce obratlovců, pak by to mohl být důkaz, že nejstarší obratlovci byli makrofágní predátoři. Zmíněné abrazní plošky se však nenacházejí u všech jedinců, což vedlo k protichůdným interpretacím (viz Nicoll 1995), například že zoubky konodontových živočichů sloužily pouze k filtraci potravy. Zdá se, že nález dentinu u těchto primitivních živočichů (Šanson a kol. 1994) vztahy k obratlovcům potvrzuje, protože dentin je tkáň, která se doposud našla pouze u obratlovců. Zároveň se tím dokládá různorodost biomineralizace u různých typů primitivních obrat-

lovců. Naopak jiní autoři (např. Kemp a Nicoll 1995) na základě svých histologických a histochemických studií fylogenetické vztahy konodontů přímo k obratlovcům popírají, i když možné vztahy k protochordátům připouštějí. V současné době se zdá přiměřenější považovat tyto živočichy za možné primitivní strunatce, nikoliv přímo za obratlovce (viz

těž diskuse v Insom *a kol.* 1995; přehled této problematiky je uveden i v nejnovější práci Donoghueho *a kol.* 2000).

Přes uvedené pochybnosti a výhrady umožňují zmíněná embryologická a paleontologická data hypoteticky zrekonstruovat základní anatomické rysy primitivních strunatců (obr. 57).

Obratlovci

Systém: Podkmen: Vertebrata (syn. Craniota) (obratlovci) (?stf., svrch, kambrium - recent)
Nadtřída: Cyclostomata (syn. Agnatha) (kruhoústí, syn. bezčelistní) (?stf., svrch, kambrium - recent)
Nadtřída: Gnathostomata (čelistnatí) (svrch, ordovik - recent)

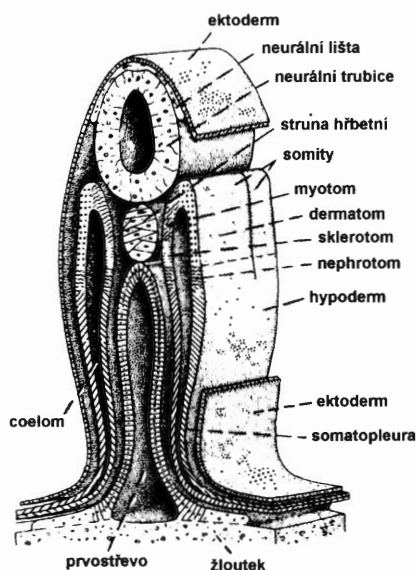
Diagnóza: Volně pohybliví, a tudíž bilaterálně souměrní strunatci s kostní tkání, neurální lištou diferencovanou z neuroektodermu, dobře odlišenou hlavovou částí těla, mozkem vzniklým částečně rostrální prodloužením a uloženým v lebce, kompletně uzavřeným oběhovým systémem; transport potravy trávicí trubicí se děje peristaltickými pohyby svalů stěn trubice (nikoliv činností řasinkového epithelu).

Základní rysy stavby těla obratlovců

Raná stadia embryogeneze všech strunatců jsou v základních rysech shodná. Rozdíly mezi zástupci jednotlivých podkmenů vznikají až při vzniku mesodermu, ale souvisejí i s diferenciací dalších dvou zárodečných listů. Z ektodermu vzniká u obratlovců povrchová část kůže, centrální i periferní nervová soustava, skelet žaberních oblouků a jeho deriváty a k němu přiléhající oblast škůry a její deriváty v podobě dermálních kostí. Z ektodermu (buď z neurální lišty, nebo z epidermálních plakod) se tedy zakládá podstatná část lebky; výjimkou jsou parachordalia a jejich přímé deriváty (basikraniální destička a okcipitální oblouky), basibranchialia atectum synoticum, které jsou mesodermálního původu. Z ektodermu se zakládají také zuby (s výjimkou adamantoblastů). Naproti tomu z entodermu se vyvíjí stěna trávicí trubice (včetně jater a slinivky břišní) a dýchací orgány (s výjimkou zaber čelistnatců, které jsou ektodermálního původu; viz obr 23). Prakticky celý, objemově převažující zbytek těla vzniká z mesodermu (svaly, pojiva, kostra, oběhová a močopohlavní soustava).

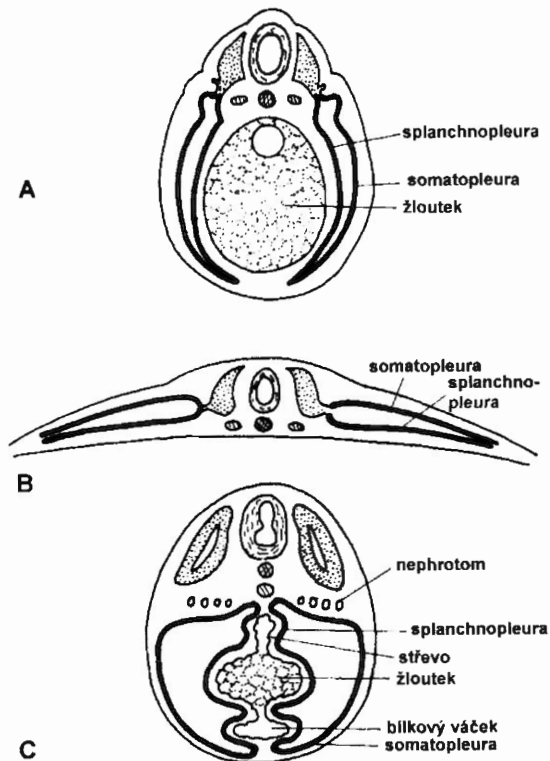
Orgány mesodermálního původu

Mesoderm se u obratlovců odštěpuje z dorzální stěny prvostřeva jako celistvý epitheliální pruh zvaný chordamesoderm, který se však záhy rozdělí na dvě části: mediální, z níž vzniká nejprve trubicovitý, avšak po následném vyplnění tyčkovitý útvar (chorda dorsalis), po obou stranách se pak vytváří proza-



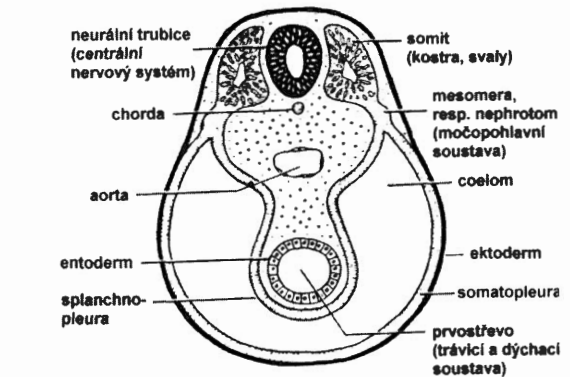
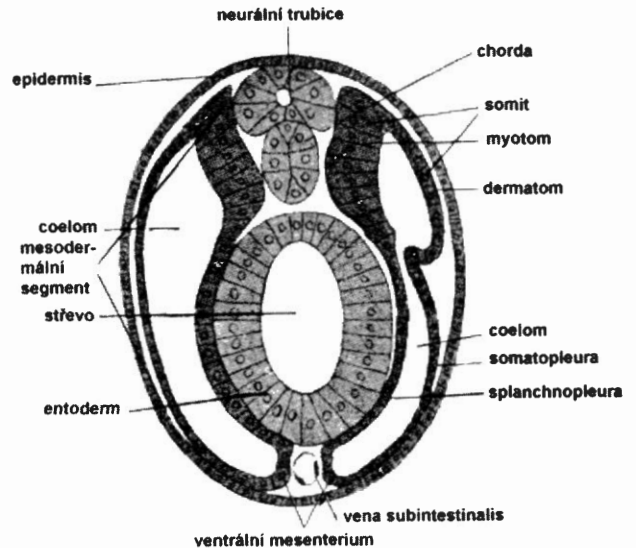
Obr. 58 Schematické znázornění vztahu mesodermu k ostatním embryonálním strukturám na příkladu embrya žraloka. Střední zárodečný list (mesoderm) je u obratlovců segmentován pouze v dorzální části (kde tvoří somity), ventrální část (hypoderm, resp. laterální ploténka) segmentována není. Na přechodu mezi oběma částmi je materiál (nephrotom, resp. mesomera), ze kterého vznikají vylučovací orgány. Mesoderm vytváří v raném stadiu dutinu (coelom), která má vnitřní stěnu přiléhající k vnitřním orgánům (splanchnopleura) a vnější stěnu přiléhající k stěně těla (somatopleura). Coelomová dutina v somitu později zaniká a zůstává zachována jen v hypodermu. Somit je ve své mediální části tvořen skeletogenním materiálem (sklerotom), materiálem, ze kterého vznikají svaly (myotom), a materiálem, který dává vznik škůře a jejím derivátům (dermatom). Podle Bjerringa (1977).

tím nesegmentovaný mesoderm a jako celistvý a podélně nedělený list vrůstá ventrolaterálním směrem mezi ektoderm a entoderm. Na rozdíl od kopinatce však jeho laterální spodní část (hypoderm) není nikdy segmentována (obr. 58; viz též obr. 14), nýbrž zůstává celistvá (z tohoto důvodu se rovněž nazývá laterální ploténka). Následné segmentaci v důsledku tvorby příčných brázd podléhá pouze dorzální část mesodermu, která se tím člení na jednotlivé oddíly zvané somity. Porovnáme-li tedy vznik somitů u kopinatce a obratlovců, nejsou somity obratlovců plně homologické se somity kopinatce. Méně důležitá je vzájemná pozice obou mesodermálních listů (obr. 59), která je závislá na tom, zda vajíčka, z nichž se vyvíjí zárodek, jsou bohatá, či chudá na žloutek (polylecitální, resp. oligolecitální). Po spotřebování žloutku tyto rozdíly zaniknou. Mezi somitem a hypodermem se v místě, které



Obr. 59 Schematické znázornění pozice mesodermu u zárodku s různým obsahem žloutku ve vajíčku. Nahoře je vajíčko s malým obsahem žloutku (oligolecitální, např. u plazů), uprostřed bohaté na žloutek (polylecitální, např. u ptáků). Vzhledem k velkému objemu žloutkového vaku je hypoderm s odpovídající částí coelomové dutiny rozprostřen po jeho povrchu, jakoby mimo vlastní embryo. Proto se tato část mesodermu (a coelomu) označuje jako extraembryonální. Dole je situace u ptačího zárodka v době líhnutí z vejce, což naznačuje, že po spotřebování žloutkového vaku se i u polylecitálních vajíček hypoderm vrací do pozice laterálně od střeva. Podle Pattena, z Grodzinského a kol. (1976).

se na příčném řezu jeví zprvu jako zaškrcení mesodermu, vyvíjí materiál, ze kterého vznikne vylučovací soustava. Tato část se nazývá nephrotom (resp. mesomera; obr. 60).



Obr. 60 Nahoře příčný řez embryem kopinatce v pokročilém stadiu vývoje, dole schematický příčný řez embryem savce. Coelom se v obou případech zakládá jako dutina uvnitř mesodermu, u kopinatce je však ještě segmentován ve své dorzální i ventrální části. Coelomové dutiny ventrálních částí spolu splývají až druhotně. Navíc u kopinatce segmenty obou stran alternují, a proto je jeho levý segment zastížen ještě ve stavu, kdy není rozlišený na dorzální a ventrální část (srovnej obr. 13), zatímco pravý segment je již rozlišen zaškrcením na dorzální somit a ventrální hypoderm. U obratlovců je již mesoderm uspořádán přísně bilaterálně symetricky. Coelom je od samého počátku vyvinut jako jednolitá dutina procházející nesegmentovaným hypodermem, zatímco v segmentovaných somitech coelomová dutina zaniká. Splanchnopleury obou stran se postupně přibližují, až vytvoří závěs (mesenterium), ve kterém je uloženo střevo, ale také dorzální aorta. U nižších obratlovců mesenterium obvykle pokračuje i pod střevem k ventrální stěně těla, u savců však ventrální mesenterium většinou zaniká. Nahoře podle Hatscheka, ze Srđinka (1911), dole podle Areye, z Romera a Parsonse (1977).

Coelomová dutina a její deriváty

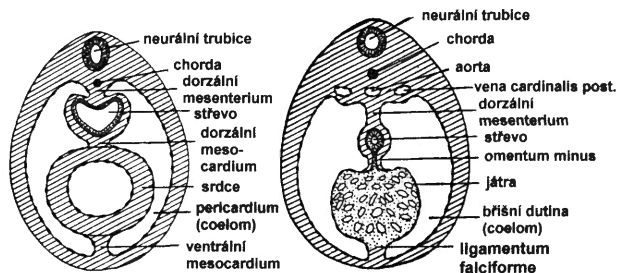
Tento popis základního vývoje mesodermu je nezbytný pro pochopení diferenciaci coelomu jakožto dutiny, jejíž stěny tvoří výlučně mesoderm. Pro porozumění změnám ve formování coelomu, ke kterým došlo během evoluce od prevertebrátní evoluční úrovně, je důležité uvést si situaci reprezentovanou kopinatci. U nich je coelomová dutina zprvu členěna na jednotlivé váčky (po obou stranách těla nejsou bilaterálně symetrické, nýbrž spolu alternují), které expandují spolu s mesodermem do prostoru mezi střevem a ektodermem (obr. 60 nahoře). Poté, co se jednotlivé segmenty začnou rozpadat na dorzální část (somit) a ventralní část (hypoderm, někdy nazývaný též splanchnotom; obr. 60, pravá strana horního obrázku), rozdělí se i coelomová dutina na somitickou část (myocoel) a ventralní část (splanchnocoel). Po úplném rozdělení myocoel zaniká, avšak protože splanchnotomy navzájem splývají, splynou i jejich coelomové dutiny a na každé straně se tak vytvoří jednolitý splanchnocoel. U obratlovců je výsledný stav stejný, s tím rozdílem, že splanchnocoel (tedy coelom v hypodermu) nebyl nikdy segmentován.

Bez ohledu na to, zda se jedná o coelom u bezobratlých či obratlovců, lze rozlišit jeho stěnu na tu část, která směřuje k tělní stěně (somatopleura, v dospělosti parietální peritoneum), a část, která směřuje dovnitř těla a obaluje trávicí trubici (splanchno-pleura, v dospělosti viscerální peritoneum). Tam, kde se obě splanchno-pleury dostávají do vzájemného kontaktu, vzniká duplikatura coelomové stěny, která slouží jako závěs trávicí trubice, tzv. mesenterium. Označuje se jako dorzální a ventralní mesenterium podle toho, zda se jedná o část nad střevem či pod ním. Dorzální mesenterium má značný význam, protože v něm přicházejí k trávicí trubici důležité cévy a nervy. Ventralní mesenterium naproti tomu má jen fixační funkci a u dospělých obratlovců většinou zaniká (zachovává se např. u dvojdyšných a do určité míry také u ocasatých obojživelníků). V důsledku toho obě coelomové dutiny ventrálně od střeva splývají (obr. 60 dole).

U obratlovců se coelomová stěna diferencuje podle toho, ke kterému orgánu přiléhá (obr. 61). V raných embryonálních stádiích je jejich trávicí trubice poměrně jednoduchá a peritoneum je diferencováno podle schématu popsaného v předchozím odstavci. Toto schéma se však poruší se vznikem žaberních štěrbin, protože štěrbinu perforují hypoderm a coelomová dutina zůstává zachována jen ve ventralní části krku. Kromě toho do coelomové dutiny expandují zvětšující se orgány, které náležejí trávicí

soustavě (játra, slinivka břišní), ale i dalším soustavám (plíce, srdce, pohlavní orgány, ledviny). Navíc při růstu a zvětšování některých orgánů dochází ke změnám jejich topografické pozice, což rovněž zastírá původní jednoduché schéma.

Coelomová dutina se v podélném směru druhotně člení na menší oddíly. Anteroventrální část embryonálního coelomu (ventrálně od žaberních štěrbin) je prostor, ve kterém se primárně vyvíjí srdce.

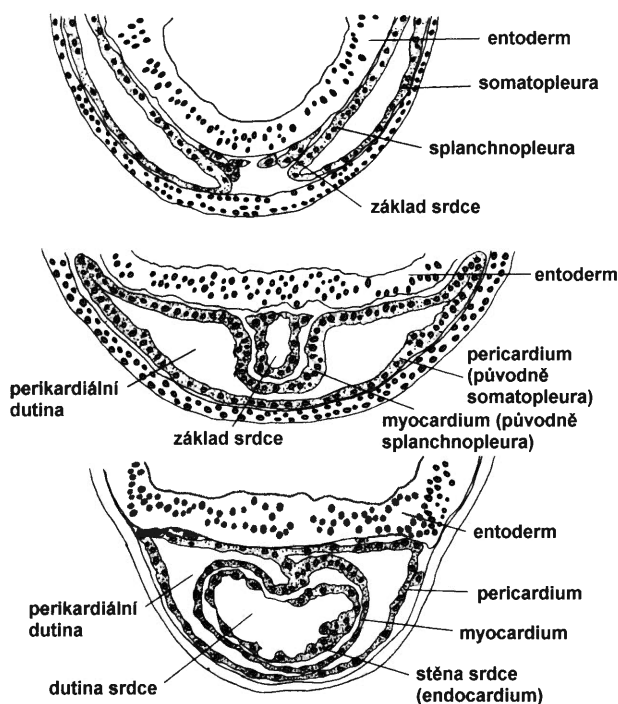


Obr. 61 Schematizovaný příčný řez zárodkem amniot v úrovni srdce (přední část coelomu; obrázek vlevo) a jater (zadní část coelomu; obrázek vpravo). Mesenterium (tedy k sobě přiložené splanchno-pleury obou stran) tvoří závěs různých tělních orgánů (např. srdce, jater) a podle toho jsou označovány (dorzální a ventralní mesocardium, dorzální závěs jater jako omentum minus, ventralní závěs jater jako ligamentum falciforme). Coelomová dutina, v níž je uloženo srdce, se nazývá perikardiální dutina. Podle Areye, z Romera a Parsonse (1977).

V raných embryonálních stádiích všech obratlovců je to pouze část jednolitého coelomu a základ srdce je zde fixován závěsy, které vznikají ze splanchno-pleury coelomových dutin obou polovin těla; protože je to obdoba mesenterii, nazývají se dorzální a ventralní mesocardium (obr. 61 vlevo). Ventralní mesocardium brzy zaniká. Později v embryogenezi se však tato přední část coelomu izoluje od hlavního prostoru coelomu sekundárně vzniklým příčným septem (septum transversum); vzniká tak poměrně malá část coelomové dutiny, která je dorzálně omezena žaberním aparátem, vzadu pak zmíněným septem. Srdce je tak uzavřeno do coelomové dutiny zvaného perikardiální dutina (obr. 62), který se zakládá z původní somatopleury, splanchno-pleury a příčného septa. Růst srdce způsobuje, že k němu stěny této dutiny v dospělém stavu těsně přiléhají; ze somatopleury a příčného septa pak vzniká tenká epitheliální blanka, která se nazývá pericardium, ze splanchno-pleury srdeční svalstvo zvané myocardium. U většiny dospělých obratlovců se dutina perikardu zcela odděluje od zbytku coelomu (viz obr. 15), u primitivních forem obratlovců (kruhoústí, paryby a primitivní paprskoploutví) se však až do dospělosti zachovává mezi oběma částmi coelo-

mu malý otvor. Protože se příčné septum embryonálně vyvíjí v prostoru mezi základem srdce a jater, nepřekvapí, že se zvětšující se játra fixují na zadní povrch tohoto septa. Tento stav se zachovává u dospělou primitivních skupin obratlovců (ale i u některých savců) jako tenký koronární ligament.

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



Obr. 62 Vznik a vývoj perikardu a myokardu dokumentovaný na příčných řezech zárodkem obojživelníka rodu *Triturus*. Perikardiální dutina vzniká k coelomu. Podle Molliera, z Balinského(1975).

fixační závěsy, které jsou derivátem splanchopleury a podobně jako mesenteria fixují plíce dorzálně a ventrálně. Tyto závěsy u pokročilejších skupin obratlovců atrofují (zůstávají však v různém stupni vyvinuté na pravé straně, což souvisí s evolucioní a embryonálním vývojem zadní duté žíly). Plíce jsou však stále uzavřeny v epitheliální blance zvané poplicnice, která je derivátem splanchopleury; vnější stěna této části coelomu se nazývá pohrudnice.

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

Avšak bez ohledu na to, zda jsou přepážky mezi jednotlivými částmi coelomu vyvinuty, přechází epitheliální výstelka coelomu na všechny vnitřní orgány. Z embryonálních mesenterii se vytvářejí závěsy těchto orgánů. O závěsech srdce a plic byla již zmínka. Dorzální mesenterium trávicí trubice je důležitou strukturou, která slouží nejen k fixaci, ale i k vedení cév a nervů k jejím jednotlivým částem. U savců je z hlediska fixace důležitá ta část dorzálního mesenteria, která nese žaludek; nazývá se omentum majus. V místech, kde se z trávicí trubice vychlípují trávicí žlázy (játra, slinivka břišní), jsou tyto orgány samozřejmě rovněž umístěny extraperitoneálně, ve ventrálním mesenteriu, přičemž závěs mezi žaludkem a játry (dorzální závěs jater) se nazývá omentum minus a ventrální závěs jater ligamentum falciforme. Bylo již řečeno, že embryonální ventrální mesenterium se v dospělosti redukuje (zmíněná omenta a ligamentum falciforme se zachovávají jako výjimka). U některých obratlovců však může částečně zaniknout i dorzální mesenterium (alespoň v některých úsecích, jako je tomu např.

u obojživelníků). Trávicí trubice u dospělých čelistnatců neprobíhá přímo středem těla, ale vychyluje se z této středové pozice v důsledku expanze různých orgánů do tělní dutiny. Dochází tak k celkové torzi, kdy žaludek včetně mesenterii se posunuje do levé coelomové dutiny. Tato skutečnost spolu s tím, že trávicí trubice je zprohýbána, způsobuje, že část pravého coelomu přiléhající k žaludku vytváří vakovitý záhyb zvaný bursa omentalis, který může být u různých skupin obratlovců v různé míře uzavřen (u nižších obratlovců je široce otevřený a nemá ještě podobu vaku).

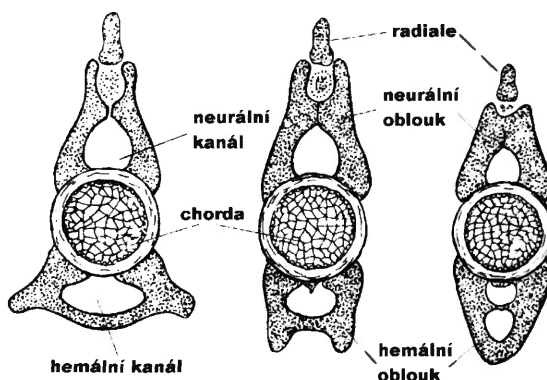
Do coelomové dutiny prominují však i orgány, které se embryonálně zakládají mimo mediální rovinu těla, a nejsou tudíž zavěšeny v dorzálním a ventrálním mesentehu. Jsou to pohlavní orgány, které jsou zavěšeny na speciálních mesenteriiích zvaných mesorchium (v případě samčí pohlavní žlázy) a mesovarium (v případě samičí). Na jiných mesenteriiích podobného charakteru (zvaných mesosalpinx, mesotubarium) jsou zavěšeny ledviny, přestože vznikají v úzké souvislosti (zvláště u samců) s pohlavními žlázami, jak ostatně vyplývá i z jejich názvů.

Chorda a somitický postkranální skelet

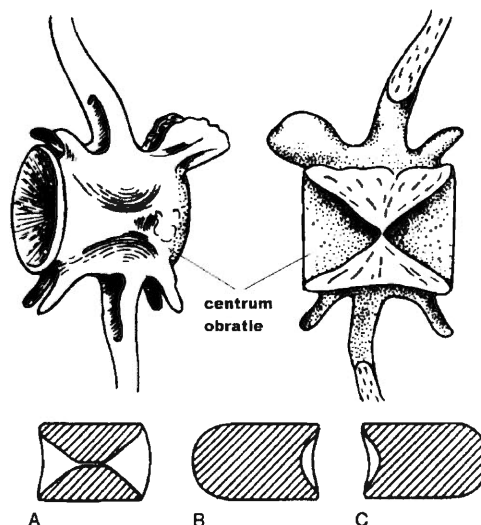
Ze somitické části mesodermu vzniká řada velmi důležitých orgánů. Mediální část somitu, tedy část přiléhající k chordě a neurální trubici (sklerotom) je skeletogenním materiálem, ze kterého enchondrální osifikací vznikají obratle. Již u starobyklých typů obratlovců se začala okolo chordy diferencovat skeletogenní tkáň mesodermálního původu, která vytvářela různé útvary, jež nakonec splynuly do podoby kompletních prstenců okolo chordy, neurální trubice a dorzální aorty (obr. 63). Protože primárním důvodem vzniku kostní tkáně není mechanická výztuha těla, nýbrž depozice přebytečného množství fosfokalcitových solí účastnících se metabolismu a jejich případná remobilizace, je zřejmé, že v tomto primitivním stavu vznik osifikované tkáně v okolí chordy působil spíše negativně, protože chorda byla ve své pružnosti postupně stále více omezována. Prstence osifikované tkáně navíc mohutněly do té míry, že začaly chordu zaškrcovat. Tento proces dospěl do takového stadia, že u moderních paprskoploutvých ryb je prstenec osifikované tkáně natolik silný, že chorda tímto úsekem probíhá jen v podobě tenkého provazce. Z těchto prstenců vznikají posléze obratlová centra. V meziobratlových prostorech si však chorda zachovává původní průměr. Výsledkem je, že chorda je v určitých pravidelných vzdálenostech zaškrvcena. Již v tomto stavu chorda přesta-

la mít funkci výztuhy a to se ještě dále umocnilo tím, že osifikovaná tkáň obratlových center chordu zcela přerušila na řadu izolovaných krátkých částí, uložených v meziobratlových prostorech (např. nucleus pulposus u savců).

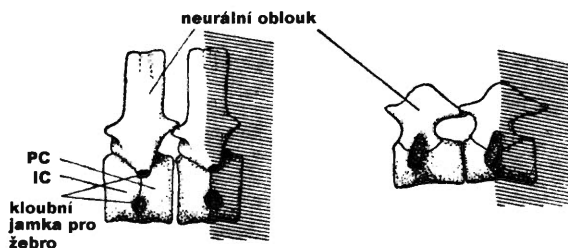
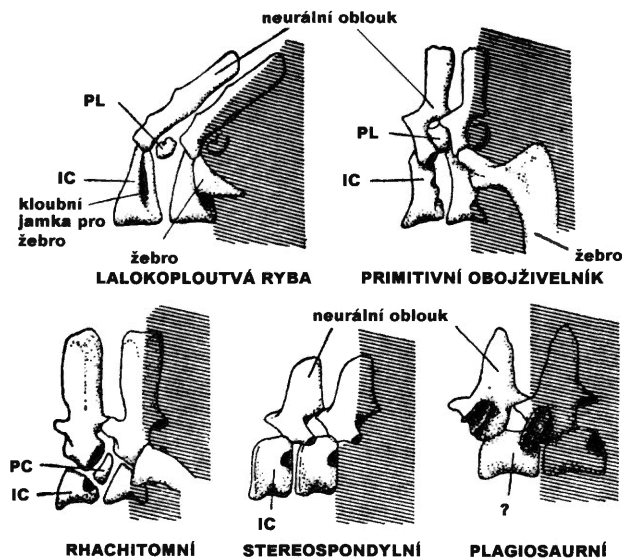
Z uvedeného je zřejmé, že proces redukce a výsledného rozpadu chordy probíhal v interakci s formujícím se obratlovým centrem. Protože se chorda zachovávala v meziobratlových prostorech, přičemž okraje center k sobě těsně přiléhaly, stala se následkem toho čela sousedních obratlových center



Obr. 63 Příčné řezy páteří jesetera, primitivního recentního zástupce paprskoploutvých ryb (Actinopterygii), v přední, střední a ocasní části páteře (odleva). Chorda je ještě plně vyvinuta, okolo neurální trubice a dorzální aorty (resp. ocasní arterie) jsou však již vyvinuty osifikované struktury původem ze sklerotomu, nazývané neurální, resp. hemální oblouky. Ty jsou v původním stavu párové, později navzájem splývají a vytvářejí neurální, resp. hemální kanál. Podle Grodzinského a kol. (1976).



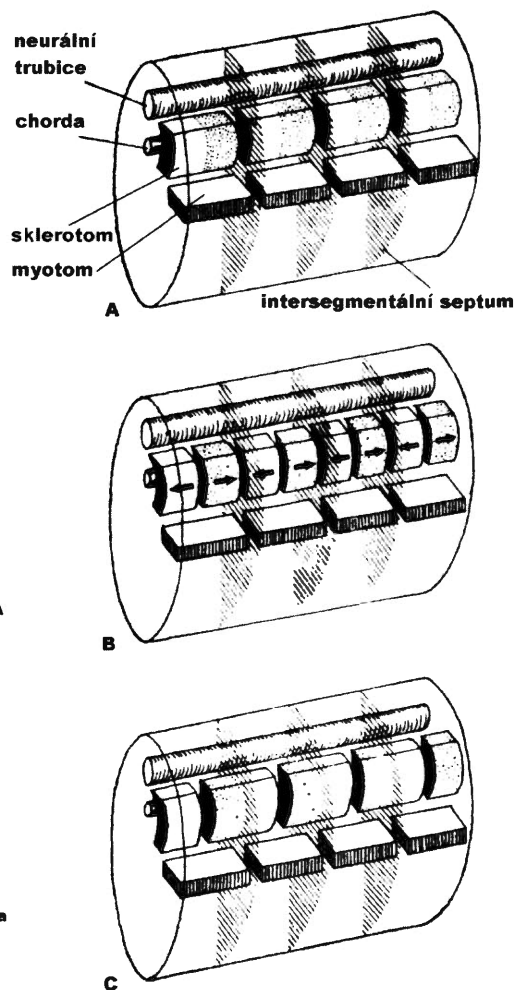
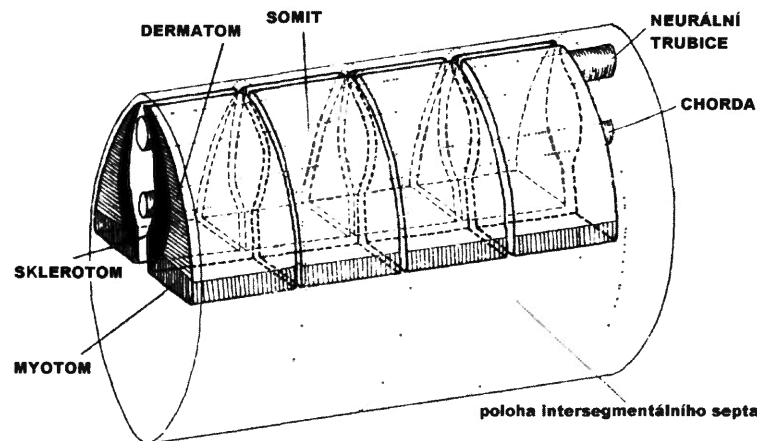
Obr. 64 Základní morfologické typy obratlových center. A - amficoelní, B - procoelní, C - opisthocoelní (kranální směr doprava). Nahoře amficoelní typ moderní paprskoploutvé ryby (celkově a na mediálním řezu). Podle Grodzinského a kol. (1976).



Obr. 65 Rozčlenění obratlového centra primitivních obratlovců na intercentrum (IC) a pleurocentrum (PC) a typy obratlových center rozlišených podle vzájemného poměru pleurocentra a intercentra u primitivních obojživelníků. Poloha myosepta je znázorněna šrafováním. Podle různých autorů, zRočka(1985a).

konkávní. Jestliže bylo takto formováno obratlové centrum na svém předním (kraniálním) i zadním (kaudálním) povrchu, označuje se takové bikonkávně utvářené centrum jako amficoelní (obr. 64). Jestliže je na své kaudální straně konkávní (a na kraniální konvexní), nazývá se opisthocoelní a opačné utváření se nazývá centrum procoelní. Jestliže je centrum vpředu i vzadu rovné, nazývá se platycoelní. Opisthocoelní a procoelní obratle vznikají kombinací dvou faktorů: jednak v důsledku biomechanického utváření morfologicky nediferencovaného primordia, jednak přirůstáním (a osifikací) meziobratlových úseků chordy k předcházejícímu či následujícímu obratlovému tělu.

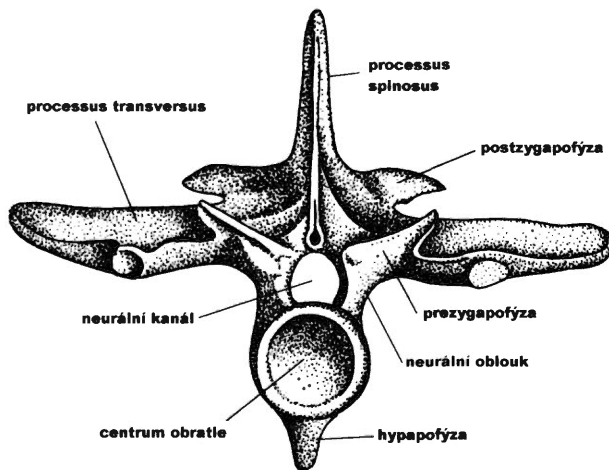
Tělo obratle je kompaktní až u pokročilých obratlovců. U primitivních lalokoplovatých ryb (obr. 65) bylo však rozčleněno na kraniální osifikovanou část zvanou intercentrum, které má v primárním stavu



Obr. 66 Schematické znázornění resegmentace sklerotomu během vzniku obratlového centra u amniot. Vlevo základní členění somitu, vpravo postup resegmentace. Pozornost zasluhuje stabilní pozice intersegmentálních sept a myotomu. Podle Romera (1970), zRočka (1985a).

podobu na dorzální straně neúplně uzavřeného prstence okolo chordy. Kaudálně je umístěno párové pleurocentrum v podobě dvou drobných osifikací na dorzolaterální straně chordy, které se však druhotně mohou rozšířit do podoby kompletního prstence. Všechny osifikované části byly původně navzájem spojeny chrupavkou. Tento stav se zachoval u primitivních obojživelníků. U dospělců pokročilejších obratlovců však intercentrum a pleurocentra splynula dohromady nebo jedno zatlačilo druhé, a vzniklo tak jediné kompaktní centrum. Původní rozčlenění na dvě části se však zachovává v rané embryogenezi jako výsledek resegmentace sklerotomu (obr. 66). Na začátku embryonálního vývoje pozice sklerotomu totiž odpovídá úrovni myotomu. V určité fázi se však sklerotom s přílehlou částí sousedního sklerotomu. Výsledkem je tedy obratlové centrum (a rovněž další části obratle, tzn. neurální a hemální oblouky), které zaujímá intersegmentální pozici. Protože meziobratlové svaly, které vznikají z myotomu, zůstávají naproti tomu v původní, tedy segmentální pozici, je důležitým výsledkem této resegmentace úpon svalů na sousední obratle. Jiným důležitým výsledkem tohoto procesu je skutečnost, že žebra, která se zakládají v myosepdech (tedy přepážkách mezi jednotlivými somity), se mohou kloubit k obratlovému centru, nikoliv do meziobratlového prostoru.

Hlavními strukturálními částmi obratle (obr. 67) jsou tedy centrum, jehož vznik a morfologie byly právě popsány, a obratlové oblouky, což jsou párové útvary přirůstající jednak svými proximálními konci dorzálně a ventrálně k obratlovému centru,



Obr. 67 Hlavní části obratle při pohledu na jeho přední stranu (na příkladu zadního trupového obratle krokodýla). Hypapofýza je rudiment hemálních oblouků. Podle Zittela, z Grodzinského/co/. (1976).

jednak navzájem srůstající svými distálními konci. Dorzální oblouky se nazývají neurální, protože se skládají nad neurální trubici a ve svém souhrnu vytvářejí páteřní kanál. Ventrální oblouky jsou v ocasní části těla zrcadlově podobné; protože chrání dorzální aortu a ve svém souhrnu vytvářejí hemální kanál, nazývají se hemální oblouky. Distální výběžek splynulých oblouků se v prvním případě nazývá trnový výběžek (processus spinosus), v druhém případě hemální výběžek. Hemální oblouky zůstávají v úrovni dutiny břišní nespojené a směřují jako krátké a tupé výběžky ventrolaterálně. Někdy se označují jako ventrální žebra. V místě připojení neurálních oblouků k centru vzniká na každé straně krátký horizontální výběžek zvaný příčný výběžek (processus transversus, resp. diapophysis). K němu se kloubí proximální hlavice žebra. Subterminální hlavice žebra se však může kloubit i k výběžku vznikajícímu na centru (parapophysis), takže v tomto případě se žebro kloubí dvěma hlavicemi na dva různé výběžky obratle.

U vodních obratlovců (včetně ryboještěřů) se obratle vzájemně kloubí okraji sousedních obratlových center. U suchozemských obratlovců se však vyvinula přídavná kloubení prostřednictvím výběžků, které se označují jako zygapofýzy a vybíhají z obratle na místě srůstu báze neurálních oblouků s centrem. Pár výběžků, které směřují dopředu a mají kloubní plochu na své dorzální straně, se označují jako prezygapofýzy; obdobně výběžky směřující dozadu se nazývají postzygapofýzy. Díky zygapofýzám, které vznikly při přechodu obratlovců na souš, se podstatně zvětšila vzájemná pohyblivost obratlů, a tím celé páteře. U hadů (a v dosti podobném utváření i u krčních obratlů ptáků) se vyvinul ještě další typ kloubení sousedních obratlů prostřednictvím výběžků směřujících z okraje páteřního oblouku na úrovni dorzálního okraje páteřního kanálu a zapadajících do konkavity na protilehlém povrchu sousedního obratle. Výběžky se nazývají zygosfény a konkavity zyganthra. Všechny zmíněné komponenty obratle embryonálně vznikají enchondrální osifikací z původně samostatných částí mesodermálního mesenchymu (sklerotomu). Celek pak tvoří soustavu, kterou označujeme jako páteř (columna vertebralis).

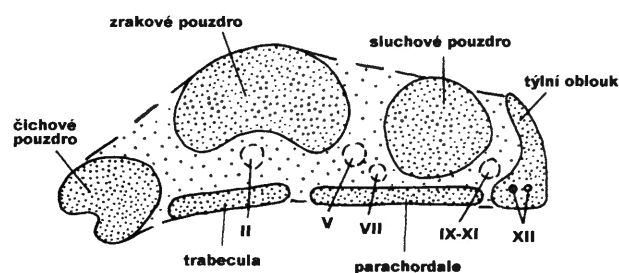
Lebka

Stejný původ jako páteř má i otcíká část mozkovny (zasahující na úroveň předního konce struny hřbetní), která vznikla splynutím obratlů. Celá chrupavčitá část neurokrania (té části lebky, která chrání mozek a po stranách obsahuje párové smyslové

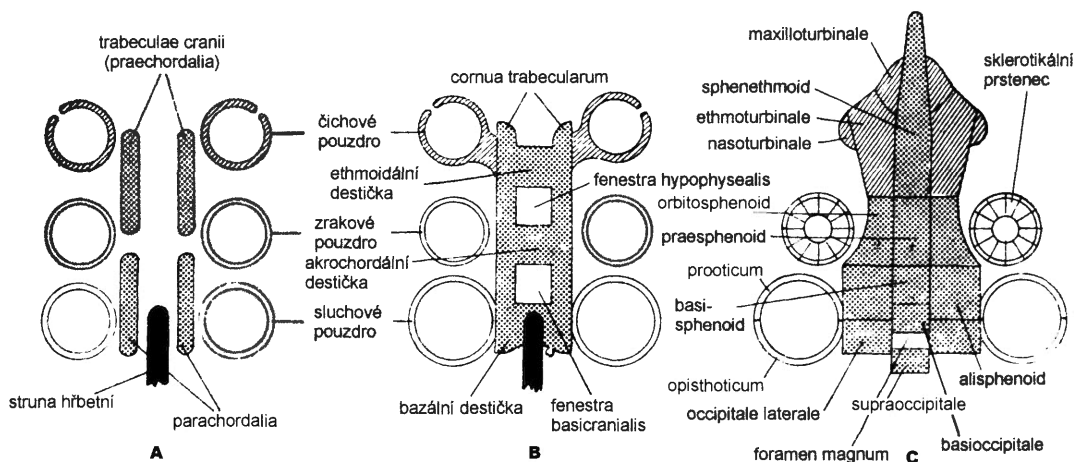
orgány, o nichž bude pojednáno v dalším odstavci) se embryonálně zakládá jako tři páry navzájem izolovaných pouzder (obr. 68, 69, 70) po stranách dvou za sebou situovaných tyčinkovitých útvarů, z nichž zadní se nazývají parachordalia (protože se přikládají k přednímu konci chordy), přední pár se nazývá trabeculae cranii (resp. praechordalia, protože k nim již chorda nezasahuje). Praechordalia mohou vyběhat u mladších ontogenetických stadií oboživelníků (tzn. u pulců), plazů a ptáků směrem dopředu jako tzv. cornua trabecularum (sing. cornu trabeculae). Dnes je prokázáno, že celá praechordalia vznikají jako součást viscerokrania z neurální lišty (viz dále), která se druhotně začlenila do neurokrania (Kurata-riakol. 1997).

Zmíněná pouzdra se vpředu nazývají čichová, resp. ethmoidální (protože obsahují párový čichový orgán), střední zraková, resp. optická, a zadní se nazývají sluchová, resp. otická (obsahují statoakustický orgán). Později v ontogenezi parachordalia a praechordalia navzájem srůstají a vytváří se tak lebeční báze, vpředu vybíhající zmíněnými trabekulárními rohy (cornua trabecularum). Tyčinky se rozšiřují do plochy a spojují se se svými protějšky protilehlé strany můstky; přední se nazývá ethmoidální destička, střední akrochordální destička a zadní se nazývá bazální destička. Okna, která zůstávají v bázi lebeční, se nazývají fenestra hypophysealis (přední, pod hypofýzou) a fenestra basicranialis (zadní, u předního konce chordy). Čichová a sluchová pouzdra posléze přirůstají k bázi lebeční; volná zůstávají pouze zraková pouzdra. Zmíněná okna

v bázi lebeční se nakonec rovněž uzavřou, a vznikne tak báze lebeční, tvořená společným elementem zvaným trabecula communis. Z tohoto základu vznikají izolované osifikace označované (odpředu dozadu) jako sphenethmoid (resp. ethmosphenoid), praesphenoid, basisphenoid a basioccipitale. Po stranách báze lebeční vznikají vpředu osifikace označované jako turbinalia (maxilloturbinale, ethmoturbinale, nasoturbinale), což jsou zčásti osifikované struktury čichového pouzdra. V úrovni zrakových pouzder vzniká po stranách báze lebeční orbitosphenoid, v úrovni sluchových kapsul přední alisphenoid a vzadu occipitale laterale (resp. exoccipitale). Zrakové pouzdro osifikuje v podobě drobných kostí sklerotikálního prstence vyztužujících pohyblivou oční bulvu. Sluchová pouzdra osifi-

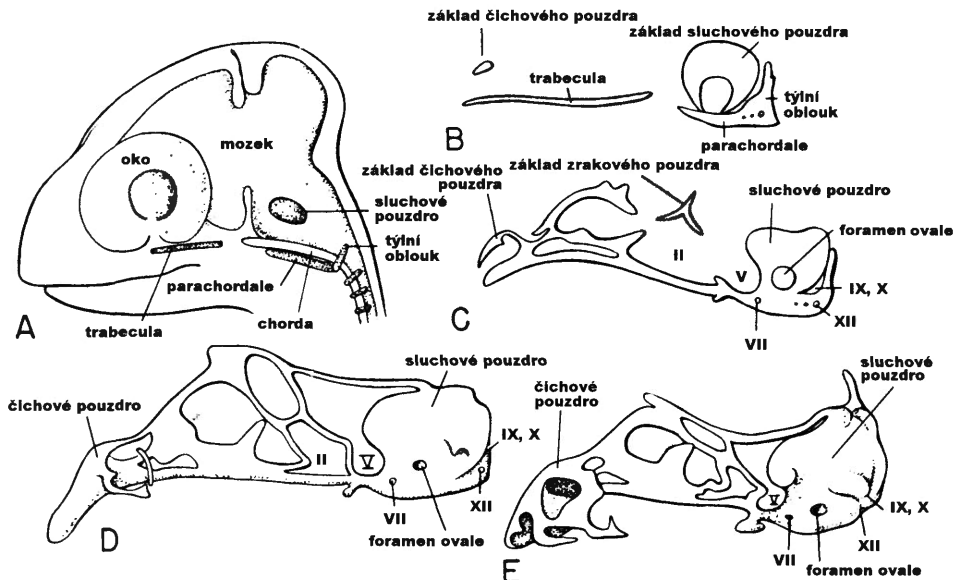


Obr. 69 Schéma raného embryonálního stadia (odpovídajícího schématu A na obr. 68) neurálního endokrania při pohledu z levé strany. Týlní část lebky si v rané embryogenezi zachovává podobu izolovaného obratlového neurálního oblouku (na obr. 68 A a B není vyznačen). Pozice kraniálních nervů je označena římskými číslicemi. Podle Romera a Parsonse (1977).



Obr. 68 Schéma embryonálního vývoje neurálního endokrania (A, B) a jeho hlavní osifikované části u dospělého zástupce amniot (C) při pohledu z dorzální strany. Přední konec lebky je orientován směrem nahoru. V raném stadiu je báze lebeční tvořena párem parachordalií, která později splynou a uzavřou chordu, a párem trabekul, které rovněž splynou a vytvoří dno přední části lebeční schránky. K této osní části vzadu přirůstají po stranách sluchová pouzdra a vpředu čichová pouzdra. Zraková pouzdra (původně osifikované v podobě sklerotikálního prstence vyztužujícího oční bulvu, později redukovaná na chrupavku či dokonce pouze vazivo - viz bělima, resp. sclera u savců) zůstávají volně pohyblivá. Na rozdíl od parachordalií jsou trabekuly původem z volně migrujících buněk neurální lišty, a tedy součástí viscerokrania. Podle Smithe (1960).

Obr. 70 Embryogeneze neurálního endokrania ještěrky při pohledu z levé strany. Na obr. A jsou uvedeny pro usnadnění orientace nejdůležitější embryonální části lebky v topografických souvislostech s mozkem a okem. A je nejranější stadium, E nejpokročilejší. Podle de Beera (1937).



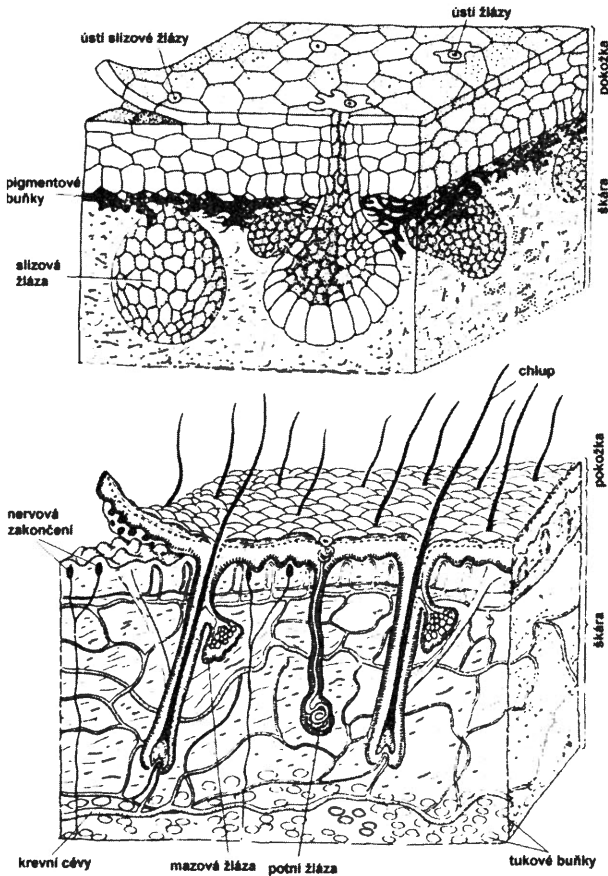
kují ze dvou částí, z nichž přední je označovaná jako prooticum, zadní jako opisthoticum. Velký týlní otvor (foramen magnum), kterým do neurokrania přichází mícha, je dorzálně dotvořen osifikací, která se označuje jako supraoccipitale. Báze lebeční spolu se stěnami sluchových a čichových pouzder a v úrovni zrakového pouzdra s oběma orbitosphenoidy vytváří vertikální stěny, které ohraničují prostor označovaný jako lebeční schránka (cavum, resp. cavitas cranii). Střechu této schránky tvoří příčná přemostění, tzv. tecta, která mezi sebou mohou ponechávat otvory nebo mohou navzájem splývat a vytvářet kompletní střechu. Mozkovna byla u předků suchozemských obratlovců na rozhraní optické a otké části rozdělena kloubem zvaným intrakraniální kloubní aparát na dvě části; toto rozdělení se zachovává u raných ontogenetických stadií obojživelníků (Roček 1986), u vyšších tetrapodů zaniká.

Je nutné se zmínit o tom, že primárně, např. u paleozoických kostnatých ryb, byla celá lebka osifikovaná, teprve později, po přechodu obratlovců na souš, zůstávají v důsledku evoluční blokády osifikačního procesu některé části na stadiu chrupavky (pak je oprávněný název chondrokranium, který se někdy používá) a osifikované jsou pouze rudimenty. Někdy však proces vytváření lebečních struktur nedospěje ani do stadia chrupavky a pak se tyto struktury označují odvozenými názvy. Například v případě sklerotikálního prstence zablokovaného na úrovni vaziva se používá název sklera, resp. bělima; podobně vazivové části lebky se obecně označují jako fontanelly (sing. fontanella; na rozdíl od větších otvorů nepřekrytých vazivem, které se označují názvem fenestra; menší otvory jako foramen).

Škára a její deriváty, dermální osifikace

Mesodermálního původu jsou však i osifikace, např. kostní destičky paleozoických ryb nebo vnitřní část krunýře želv, které vznikají v hluboké vrstvě kůže postkranální části těla. Na rozdíl od obratlů však neprocházejí stadiem chrupavky, nýbrž osifikují přímo z vaziva (dermální, resp. desmogenní osifikace). Jejich embryonálním základem je podpovrchová část somitu, tzv. dermatom.

U obratlovců je povrch těla tvořen kůží (lat. cutis, řec. derma), která se skládá ze dvou vrstev (obr. 71). Na povrchu je pokožka (epidermis), pod ní je škára (corium, resp. dermis). Obě tyto vrstvy jsou rozdílného embryonálního původu: pokožka vzniká z ektodermu, škára naproti tomu z embryonálního mesenchymu, který je z velké části derivátem mesodermu (na hlavě, v části přiléhající k viscerokraniálnímu elementům, však vzniká škára z ektodermu neurální lišty). Liší se rovněž svojí histologickou povahou: pokožka se skládá převážně z buněk, škára má primárně spíše vláknitou strukturu a buněk je zde relativně málo. Protože u vodních obratlovců je tělo většinou ponořeno ve vodním prostředí, je pokožka na povrchu kryta pouze vrstvou dlaždicového epithelu. Embryonální pokožka je jednovrstevná, během ontogeneze však vrstva cylindrických buněk na styku se škárou (stratum germinativum) produkuje další vrstvy, v důsledku čehož se stává mnohovrstevnou. Tento proces během života jedince neustává, takže stratum germinativum permanentně produkuje buňky pokožky, ty se postupně posouvají k povrchu a tam odumírají. Díky vrstvě buněk označovaných jako stratum germinativum je pora-

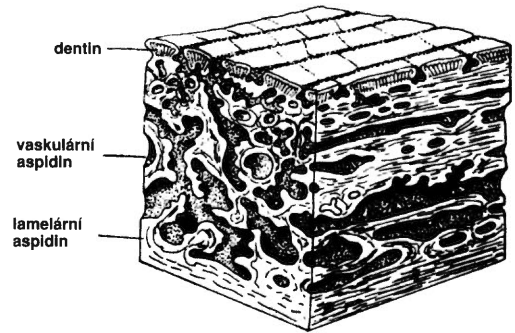


Obr. 71 Stavba kůže vodního (nahore) a suchozemského obratlovce (dole). Pokožka (epidermis) je původem z embryonálního ektodermu, škára (dermis) na zadní části hlavy a na těle je původem z mesodermu, na obličejové části hlavy však z buněk neurální lišty. Podle Dziurzynského a Romera, z Grodzinského a kol. (1976).

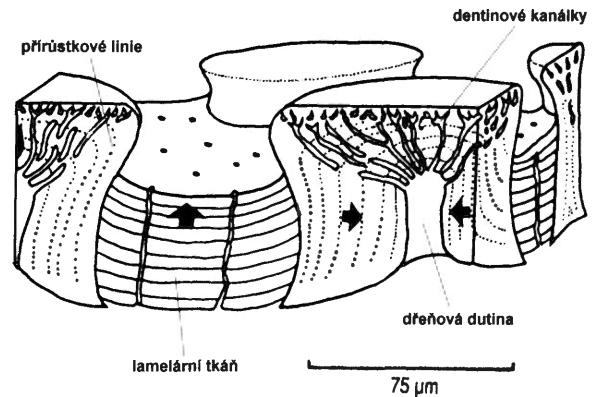
není pokožky lehce a kompletně reparovatelné; jestliže je však tato vrstva poškozena, je reparace obtížnější a vznikají tak jizvy. Povrchové vrstvy epidermis mohou rohovatět, resp. keratinizovat (buňky jsou prostoupeny vodostálou bílkovinou keratinem). Tím vzniká vrstva zploštělých, odumírajících buněk (nemají např. již jádro), tzv. stratům corneum, které je méně vyvinuto u vodních obratlovců, více u suchozemských. Hranice obou vrstev může být málo zřetelná nebo může být tvořena (u suchozemských obratlovců) tenkou, ale výraznou vrstvou buněk, jejichž cytoplasma obsahuje keratohyalinová zrna (tzv. stratům granulosum). Škára je mnohem uniformnější než pokožka, protože není v bezprostředním kontaktu s vnějším prostředím, a nemusí se mu tudíž přizpůsobovat. Jako zajímavost je možné uvést, že škára je ta část kůže, která zbývá po tzv. vydělení a používá se k různým komerčním účelům. Na své bázi většinou přechází bez jakékoliv výrazné

hranice do podkožního vaziva (těla subcutanea), které však již není součástí kůže. V některých případech (zejména tam, kde se neukládají tukové vrstvy) je však kůže zcela volná (např. na hřbetu ruky u člověka nebo na některých partiích těla obojživelníků).

Derivátem škáry, a to bez ohledu na to, zda škára vzniká z ektodermu či z mesodermu, jsou endesměrně vznikající kosti. V evolučně nejpůvodnější podobě se tato podpovrchová vrstva kostí vyskytovala v podobě kompaktních hlavohrudních krunýřů paleozoických bezčelistných ryb zvaných souhrnně Ostracodermi a starobylé skupiny čelistnatců shrnovaných do třídy Placodermi (viz str. 133, 145). Tato kost měla ještě acelulární strukturu (osifikace se neúčastnily kostní buňky), a označuje se jako aspidin (obr. 72). Na postkranální části těla byly větší či menší desky ze stejného materiálu. Byly navzájem pohyblivé a nejmenší byly na ocasní ploutvi, což je podmíněno skutečností, že ocasní ploutev je pružný pohybový orgán. Oproti dermálním kostem recentních obratlovců se lišily tím, že jejich povrch byl kryt vrstvou materiálu podobného dentinu (obr. 73), pod

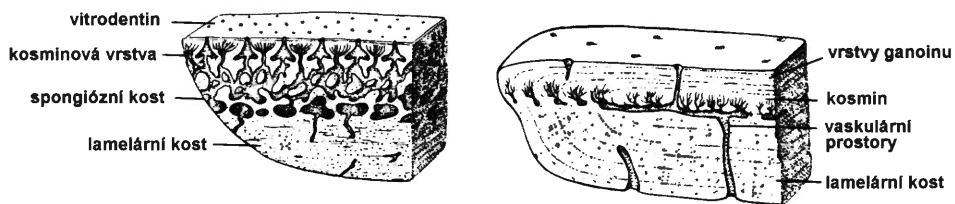


Obr. 72 Schéma struktury acelulárního dermálního štítu primitivních obratlovců. Podle [rviga a Kíiera, z Jarvika (1980).



Obr. 73 Detailní struktura dermální tkáňe u nejstaršího vodního obratlovce s pancířem *Anatolepis* (pozdní kambrium). Šipky znázorňují směr růstu, a tím i mechanismus zvětšování kostních štítů. Podle Smithe a kol. (1996).

Obr. 74 Vlevo struktura kosmoidní šupiny primitivního zástupce lalokoploutvých, vpravo ganoidní šupina primitivní paprskoploutvé ryby. Podle Goodriche, z Romera a Parsonse (1977).

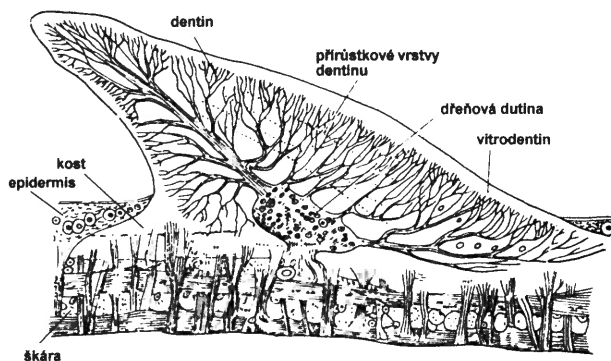


ním byla vrstva vaskulárního aspidinu (bohatě prostoupeného dutinkami, vyplněnými u živých jedinců tělní tekutinou se stejnou funkcí, jako má krev dnešních obratlovců) a na bázi byla vrstva lamelárního aspidinu (s vrstvami uspořádanými paralelně s povrchem těla). Toto základní schéma se zachovalo i u evolučně pokročilejších rybovitých obratlovců, a to v podobě silných šupin, jejichž názvy jsou odvozeny od modifikací dentinu (obr. 74); kosmoidní šupina je na povrchu kryta kosminem (Crossopterygii, nejstarší Dipnoi), ganoidní šupina je charakteristická tím, že nad vrstvou kosminu je na povrchu kryta ganoinem (primitivní Actinopterygii). Během evoluce těchto rybovitých obratlovců se stavba šupin zjednodušovala tím, že se přestala vytvářet povrchová vrstva tvořená modifikacemi dentinu (ganoidní šupiny se u recentních ryb vyskytují pouze u bichira, kostlínů a na horním laloku heteroceršní ploutve jeseterů, kosmoidní šupiny u recentních lalokoploutvých a dvojdyšných zanikly zcela). Výsledkem této redukce u Teleostei jsou cykloidní a ktenoidní šupiny, u nichž se zachovává pouze tenká, a tudíž elastická bazální vrstva kosti (proto se někdy pro tento typ šupin užívá název elasmoidní). Protože tyto šupiny přirůstají apozicí okolo osifikačního centra, lze podle počtu ročních přírůstkových vrstev určovat stáří jedince. Souvislost se šupinami mají paprskovité výtuky terminálních částí ploutví vodních obratlovců. V nejprimitivnější podobě jde o řady drobných šupin a nepochybně jejich splynutím

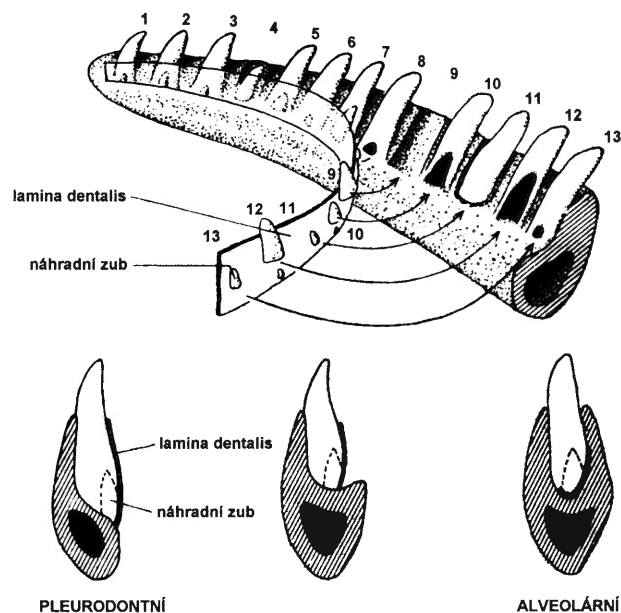
vznikla lepidotrichia. Tyto paprsky mohou být navíc na špičce doplněny rohovitými tyčinkami (actinotrichia). U žraloků se paprsky vyztužující ploutve označují jako ceratotrichia a jsou z keratinu.

Plakoidní šupina (u Chondrichthyes) si zachovává základní schéma popsané výše a je charakteristická tím, že vybíhá do podoby ukloněného kužele (obr. 75). Povrch je kryt modifikací dentinu, tzv. vitrodentinu (není však jasné, zda je homologní se sklovinou zubu, která vzniká diferenciací ektodermu), pod ním je vrstva zuboviny (dentinu), která kryje vrstvu kosti, osifikující činností specializovaných kostních buněk zvaných odontoblasty. Vnitřek celého kužele tvoří dřevná dutina vyplněná pojivovou tkání, do které zabíhají cévy a nervy.

Homologem plakoidních šupin jsou zuby (dentes, sing. dens; obr. 77), s tím rozdílem, že vitrodentin je u nich nahrazen sklovinou (email), histologicky zvláště dobře definovanou u savců. Sklovina obsahuje až 98 % anorganických solí (většinou fosforečnanu vápenatého, resp. hydroxyapatitu) a pouze 2 % organických látek; je tedy nejtvrďší tkání v těle

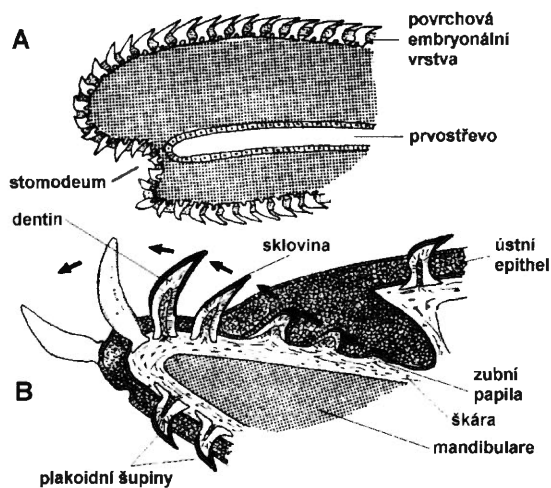


Obr. 75 Podélný řez plakoidní šupinou. Dentin a jeho povrchová vrstva vitrodentin jsou ektodermálního původu, vlastní dermální kost je osifikací ve škáře, a tedy mesodermálního původu. Plakoidní šupina je tedy složeného původu. Podle Grodzinského a kol. (1976).



Obr. 76 Nahoře přední část pravé čelisti s pleurodontní denticí a částečně odpreparovaným pruhem zárodečného zubního vaziva (lamina dentalis), dole pleurodontní a alveolární zuby na příčném řezu čelisti. Uprostřed přechodné stadium. Podle Edmunda (1969) a Ročka (1985a).

obratlovců. Na zubech lze rozlišit několik částí: prominující část krytá sklovinou se nazývá korunka, u alveolárních zubů je bazální část bez skloviny označována jako kořen (část zubu bez skloviny, která ční nad úroveň zubní alveoly, se nazývá krček). Podle typu fixace zubu k čelisti (obr. 76) lze rozlišit zuby pleurodontní (korunka je fixována pomocí specializované kostní tkáně částí svého vnějšího povrchu k vnitřní straně čelisti), alveolární (fixované v depresích zvaných alveola, resp. theca; proto ná-

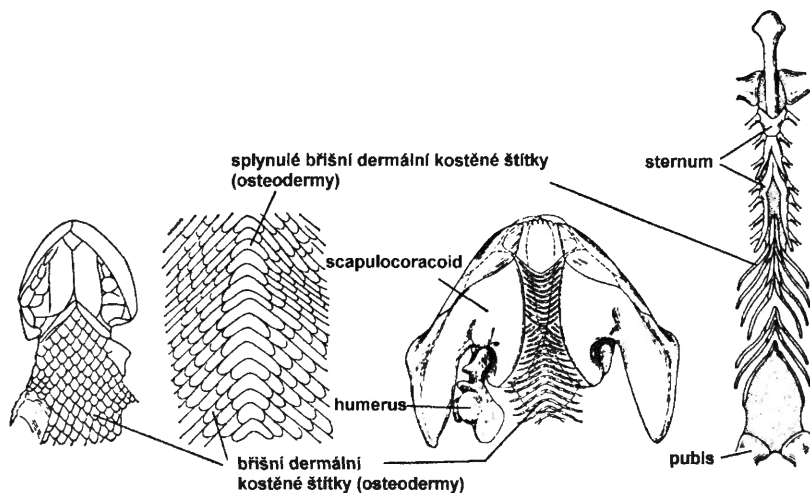


Obr. 77 Vznik zubů z plakoidních šupin. A - silně schematizovaná přední část embrya žraloka ve stadiu, kdy se zakládá vchlípením ektodermu ústní otvor s dutinou ústní. Povrchová vrstva je symbolicky doplněna plakoidními šupinami (které ve skutečnosti vznikají až v mnohem pozdějším období embryonálního vývoje). Přepážka mezi embryonálním prvostřevem a vchlípeným ektodermem (stomodeem) je později proražena a její polohu připomíná ostrá hranice mezi ektodermem a entodermem. Obrázek vysvětluje, proč se u primitivních obratlovců zakládají zuby na všech útvarech, které tvoří stěny dutiny ústní. B - podélný řez spodní čelistí žraloka, zachycující vývojovou řadu po sobě následujících generací zubů. Šipky znázorňují pohyb zubů po čelisti. A podle Peyera (1968), B podle Randa, z Romera (1970). Viz též bar. příl. obr. 8.

zev thekodontní dentice) a zuby akroodontní (korunka je přirostlá přímo k povrchu čelisti). Výchozím typem jsou zuby, které jsou fixovány pouze ve vazivové výstelce ústní dutiny, v níž se zakládají (tzv. lamina dentalis). Tento stav se u všech zmíněných odvozených typů zubů zachovává jen v raných ontogenetických stadiích. Soubor zubů na čelisti se označuje jako chrup (dentice). Jestliže jsou všechny zuby v dentici uniformní, označuje se tento typ jako homodontní. Jestliže jsou tvarově (a funkčně) rozlišené, jde o chrup heterodontní. V heterodontním chrupu therapsidních plazů a savců se výrazně odlišují špičáky (canini), které kořist uchopují a zabíjejí, u savců pak ještě přední dlátkovité zuby (řezáky, incisivi) s kousací funkcí a zadní zuby třenové (premoláry) a stoličky (moláry), které potravu drtí.

Z podobného evolučního základu vznikly i dermální kosti lebky. Embryonálně se zakládají přímou osifikací ze škáry, ale u primitivních paleozoických skupin (včetně např. paprskoploutvých) byly kryty dentinem. Dermální kosti na dorzální straně lebky se zakládají ze škáry mesodermálního původu, ale ty, které přiléhají k viscerokraniu (u suchozemských obratlovců k obličejové části lebky), mají původ ve škáře vznikající z buněk neurální lišty. Soubor dermálních kostí lebky se nazývá exokranium (viz obr. 171). Jeho základní vzorec je u primitivních kostnatých ryb velmi podobný (srv. obr. 275 a 336), vybočují z něj pouze dvojdyšné ryby (viz obr. 324). Je nutné rovněž zdůraznit, že u vodních čelistnatců je dermální část pletence lopatkového součástí lebky (pásma kostí na jejím zadním okraji), se zánikem skřelí při přechodu obratlovců na souš se tyto kosti od lebky izolovaly.

Společným derivátem epidermis a škáry je rovněž krunýř želv (viz str. 353). Kostěná vrstva plastronu, která se zakládá osifikací ve škáře (obr. 78), je homologická s břišními žebry (gastralii), vyskytující-



Obr. 78 Přechodné typy mezi kostěnými dermálními destičkami (osteoderm) na ventrální straně těla doložené u fosilních obojživelníků (vlevo) a břišními žebry (vpravo). Podle Smithe (1960).

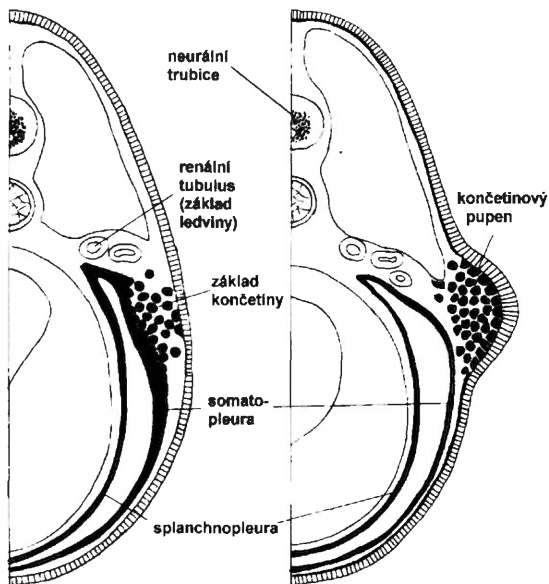
mi se u mnoha primitivních amniot. Vznikla splynutím řad osteodermu, kostěných destiček podkládajících rohovité epidermální šupiny. Vlastní žebra se od nich liší tím, že vznikají jako kosti enchondrálního původu osifikací v myoseptech. Naopak na povrchu těla kryjí gastralía řady epidermálních šupin, o kterých již byl pojednáno výše jako o derivátech epidermis. Do stejné kategorie jako gastralía patří i dermální kostní desky pásovců a krunýře řady fosilních savců.

Končetiny

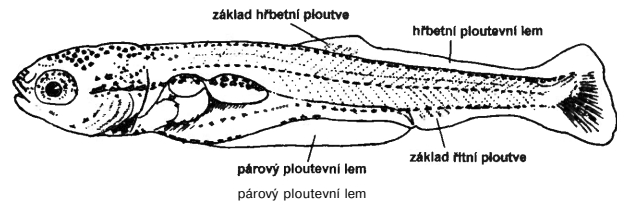
Z trupového mesodermu se zakládají také párové končetiny, přestože jsou na povrchu kryty derivátem ektodermu (epidermis). Hlavní část se zakládá z vnějšího svrchního okraje laterální ploténky, která v těchto místech poněkud zesiluje (obr. 79). Z tohoto zesílení se začnou uvolňovat buňky, které ztrácejí kontakt s původním epitelem a začnou se přetvářet ve shluk mesenchymálních buněk. Ten se pevně napojuje na vnitřní povrch epidermálního epithelu a vzniká tak končetinový pupen. U vodních obratlovců s ploutvemi se tyto končetinové základy tvoří v rozsáhlejších úsecích (obr. 80), u suchozemských tetrapodů se embryonálně zakládají podél celé délky těla v podobě horizontální lišty (Wolffova lišta). V pozdějších fázích vývoje tato lišta v místech budoucích párových končetin expanduje, v ostatních částech zaniká. Nicméně hypoderm si u všech obratlovců zachovává potenciální schopnost vytvá-

řet končetiny, což bylo dokázáno umělou indukcí vzniku končetin vmezežených do prostoru mezi předním a zadním párem normálně vznikajících končetin (obr. 81). Stojí za zmínku, že končetinové pupeny se diferencují dříve u předního páru, později u zadního páru; tato sekvence je obvyklá u mnoha dalších struktur mesodermálního původu a souvisí s postupnou diferenciací somitů v raných embryonálních fázích.

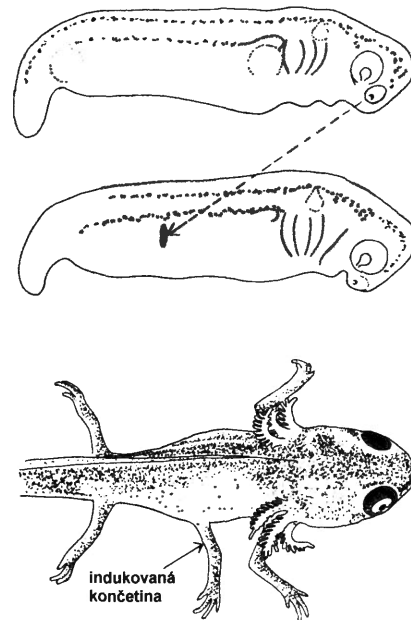
V dalších fázích se končetinový základ přetváří do podoby končetiny: nejdříve se poněkud zploští a na konci rozšíří do plochy, jejíž vnější okraj je zprvu zaoblený, později pentagonální, protože z tohoto základu začínají prominovat základy prstů. V prostoru mezi základy prstů začne probíhat rozsáhlá apoptóza (geneticky naprogramované odumírání buněk), jejímž výsledkem jsou volné prsty (obr. 82). Na končetině v tomto vývojovém stadiu je stra-



Obr. 79 Schematické znázornění vzniku končetinového pupenu na příčném řezu zárodkem obojživelníka. Podle Balinského (1975).



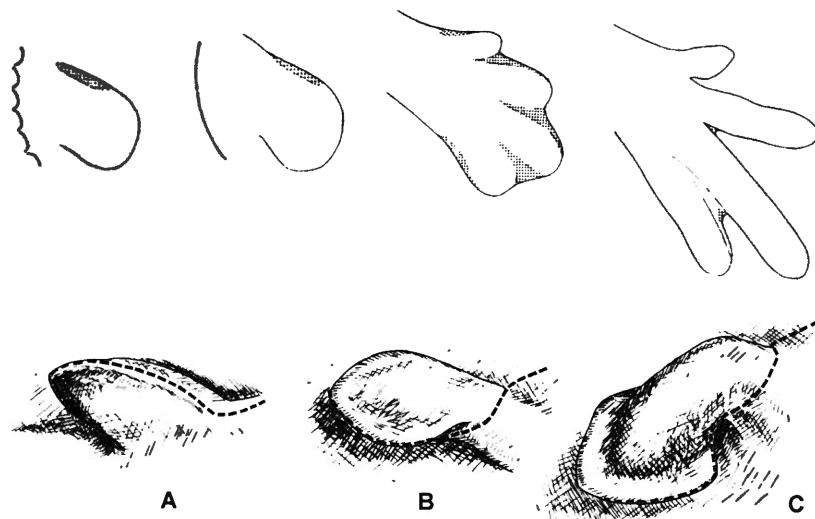
Obr. 80 Vývoj ploutví rozpadem souvislého ploutevního lemu u zástupce moderní paprskoploutvé ryby. Za povšimnutí stojí, že ventrální nepárový ploutevní lem, ze kterého vzniká řitní ploutev, nenavazuje na párový ventrolaterální lem, ze kterého vznikají párové ploutve. Podle Balinského (1948).



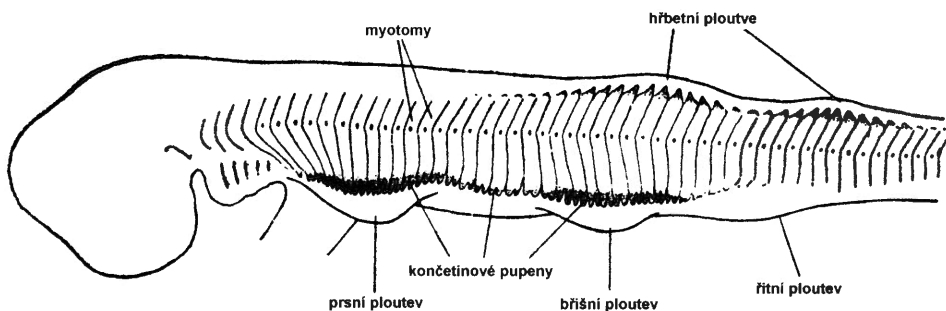
Obr. 81 Indukce vzniku nadpočetných končetin v důsledku implantace cizorodných částic těla (např. štěp z čichového pouzdra) do oblasti dorzální části hypodermu (laterální ploténky). Podle Balinského (1975).

na budoucích flexorů (svalů ohýbajících končetinu) obrácena ventrálním směrem (obr. 83), strana budoucích extensorů (svalů napřimujících končetinu) dorzálním směrem. Poté se však celý končetinový základ otočí podél své podélné osy, takže flexorová strana směřuje dozadu. Preaxiální část končetiny

(tedy přední část končetiny, brána od podélné osy končetinového základu) se otočí ventrálním směrem. V poslední fázi vývoje se končetinové primordium rozčlení dvěma klouby (loketním a kolenním, resp. karpálním a tarsálním) na tři úseky: proximální stylopodium (kosterní výztuhou je zde humerus

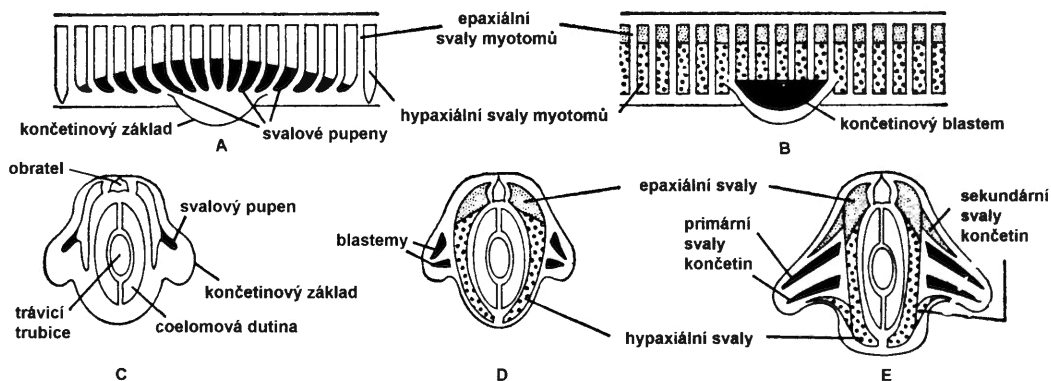


Obr. 82 Vývoj zadní nohy u zárodka kuřete. Části zanikající apoptózou jsou vytečkovány. Podle Saunders a Fallona (1967).



Obr. 83 Rotace základu přední končetiny ještěrky. Přerušovaná čára usnadňuje představu o změnách proporcí a polohy. Podle Brause, z Hertwiga (1906).

Obr. 84 Embryo žraloka (*Scyllium*) o celkové délce 19 mm. Základy ploutví se tvoří z končetinových pupenů zesíleného pruhu mesodermu (Wolffova lišta). Podle Goodriche (1958).



Obr. 85 Schéma znázorňující původ končetinových svalů. Nahoře je znázorněn stav u primitivních obratlovců se segmentovaným svalstvem, kde na obr. A je raný embryonální stav (srovnej s obr. 84) a na obr. B pozdější ontogenetické stadium s vyvinutým končetinovým základem. Dolní řada znázorňuje totéž na příčných řezech: na obr. C je stadium svalových pupenů, na obr. D pokročilejší stadium, kde se svalové základy oddělují od myotomů a rozdělují se na dorzální a ventrální část, a na obr. E je stadium, kdy se k těmto základům připojuje i původně somatické svalstvo (rovněž členěné na dorzální a ventrální část). Primární končetinové svaly a jejich embryonální základy jsou vyznačeny černě. Podle Smithe (1960).

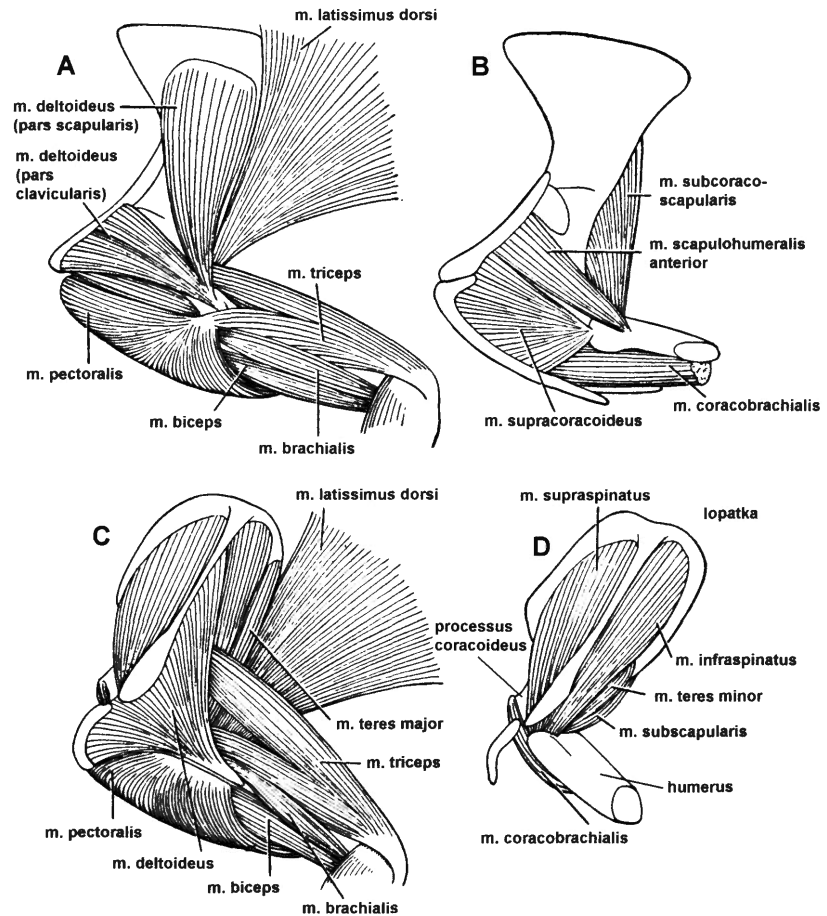
nebo femur), střední zeugopodium (ulna a rádius, resp. tibia a fibula) a distální autopodium (distální části kostry končetiny).

Svaly párových končetin (včetně ploutví) mají svůj původ v myotomech somitů i v odpovídajících částech mesodermální laterální destičky (hypodermu) a vznikají v končetinovém základu současně se skeletem. U suchozemských obratlovců s končetinami promínajícími mimo trup je původní svalová segmentace již tak porušena, že ji lze rekonstruovat jen podle inervace. Končetinové základy vznikají z končetinových pupenů několika sousedních metamer, což lze zvláště dobře demonstrovat u raných embryí primitivních vodních čelistnatců (obr. 84) a obojživelníků. Po oddělení se tyto základy končetin rozdělují na dorzální a ventrální kondenzace mesenchymu zvané blastemy (obr. 85). Ve svém souhrnu vytvářejí primární svaly končetin. Sekundární svaly končetin vznikají ze somatických svalů ležících původně v okolí báze končetin. Mohou vznikat z epaxiálních či hypaxiálních svalů a podle toho se také označují. Na přední končetině patří mezi epaxiální svaly např. *m. rhomboideus*, mezi hypaxiální *m. pectoralis*. Embryonální původ obou těchto sválo-

vých skupin lze dobře sledovat u primitivních obratlovců, u amniot je původ těchto svalů již velmi zastřený, což platí především pro dospělá stadia.

U vodních obratlovců jsou svaly ploutví velmi jednoduché. Tvoří je v podstatě skupina dorzálních svalů a skupina ventrálních svalů, obě se jedním koncem upínají na kosti pletence, druhým na ploutev samotnou. Umožňují abdukci a addukci, avšak části některých z nich umožňují i omezenou rotaci či cirkumflexi. U suchozemských obratlovců je situace mnohem složitější, což souvisí s jejich značným rozrůzněním. Je tedy velmi obtížné generalizovat, a proto nejlepší způsob je popis dvou evolučních stavů: prvním je situace u primitivních plazů (stav u obojživelníků je s nimi prakticky totožný, stav u ptáků je jejich morfologicko-funkční variantou) a druhým stav u primitivních savců.

Dorzální svaly přední končetiny většinou spojují pletenec lopatkový a přilehlou část páteře s proximální částí humeru (obr. 86) a zdvihají tak končetinu nad úroveň horizontály. Protože na trupu je úponová plocha rozsáhlejší, zatímco humerus poskytuje poměrně omezenou inzerční plochu, mají tyto svaly vějířovitou podobu. Patří sem *m. latissi-*

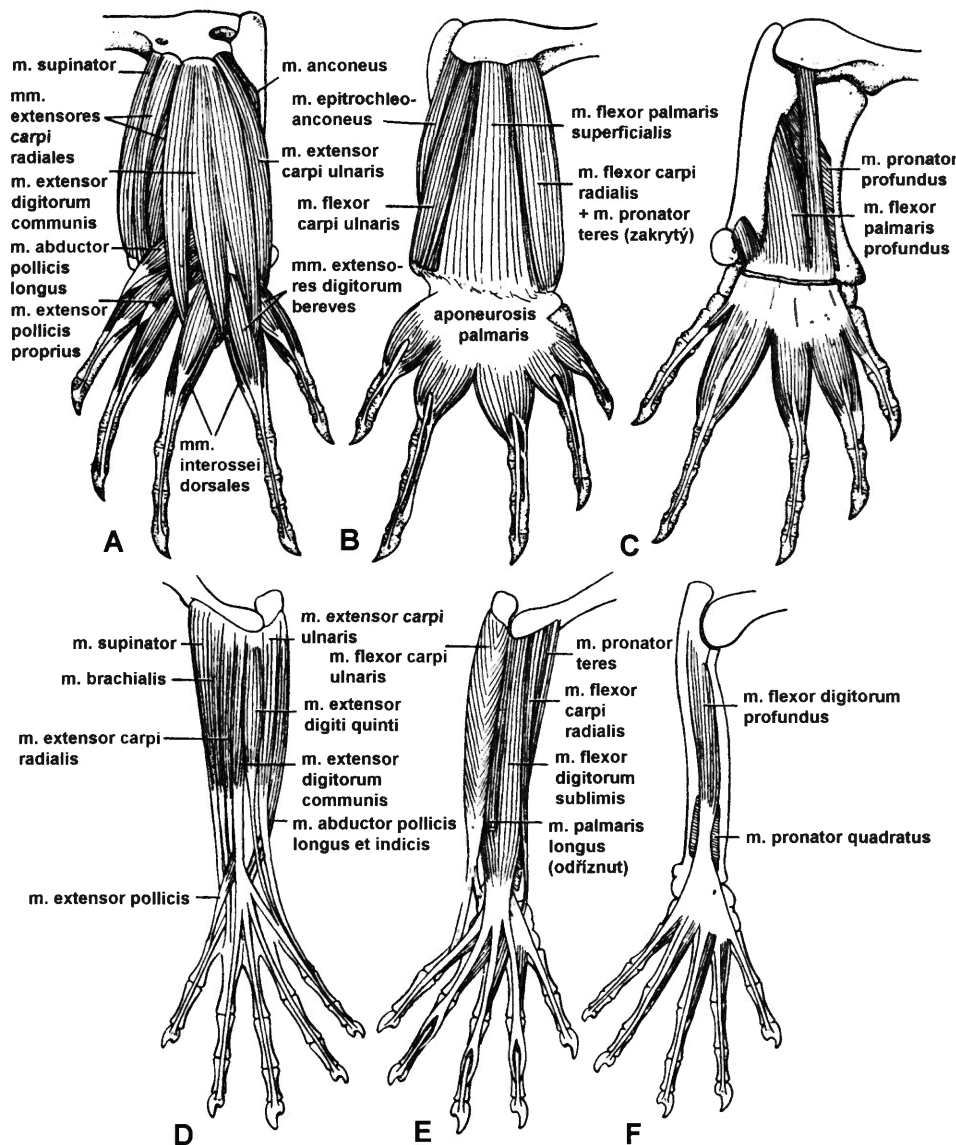


Obr. 86 Končetinové svaly upínající se na pletenec lopatkový a svaly proximálního konce přední končetiny u suchozemských obratlovců. Nahoře (A, B) je situace u plazů, dole (C, D) u primitivního savce (vačice). Na levých obrázcích je znázorněna povrchová vrstva, na pravých hluboká vrstva. Srovnej pozici *m. supracoracoideus* u primitivních amniot (plazů) a jeho výsledný stav (*m. supraspinatus* a *m. infraspinatus*) u savců. Podle Romera a Parsonse (1977).

mus dorsi (upínající se k páteři) a m. deltoideus (rozpadající se většinou na dvě části s úpony na lopatce a klíční kosti). Mezi oběma svaly však existují i přechody, např. část m. latissimus dorsi se přesunula na lopatku, a je proto odlišitelná jako m. teres major. Hluboká vrstva m. latissimus se upíná na spodní povrch lopatky (m. subcoracoscapularis u plazů, m. subscapularis u savců). Naopak na vnější povrch lopatky se upíná ještě další, i když poměrně málo rozsáhlý sval, který rovněž vznikl odštěpením z původního m. latissimus dorsi; nazývá se m. scapulohumeralis anterior (u plazů). U savců byl posunut na zadní okraj lopatky a označuje se jako m. teres minor. Podobně se u savců přesunula úponová plocha pro část m. deltoideus, a to v souvislosti s invází m. supraspinatus a infraspinatus (viz

dále). Dorzální plocha humeru je kryta trojhlavým svalem (m. triceps), který běží od úponové plochy na humeru a přilehlé části pletence lopatkového až k proximální části ulny (resp. jejímu výběžku zvanému olecranon); jeho hlavní funkcí je napřimovat končetinu. Na distálnějších úsecích končetiny má stejnou funkci skupina extensorů, které běží od loketního kloubu na dorzální stranu autopodia a distálně až na články prstů.

Ventrálním svalům přední končetiny dominuje prsní sval (m. pectoralis), který běží od prsní kosti a žeber k ventrální straně proximální části humeru. Má za úkol přitahovat končetinu pod tělo a částečně i dozadu (u ptáků stahovat křídlo ventrálním směrem). Podobný sval běží ke coracoidu (m. coracobrachialis). Antagonistou trojhlavého svalu je na

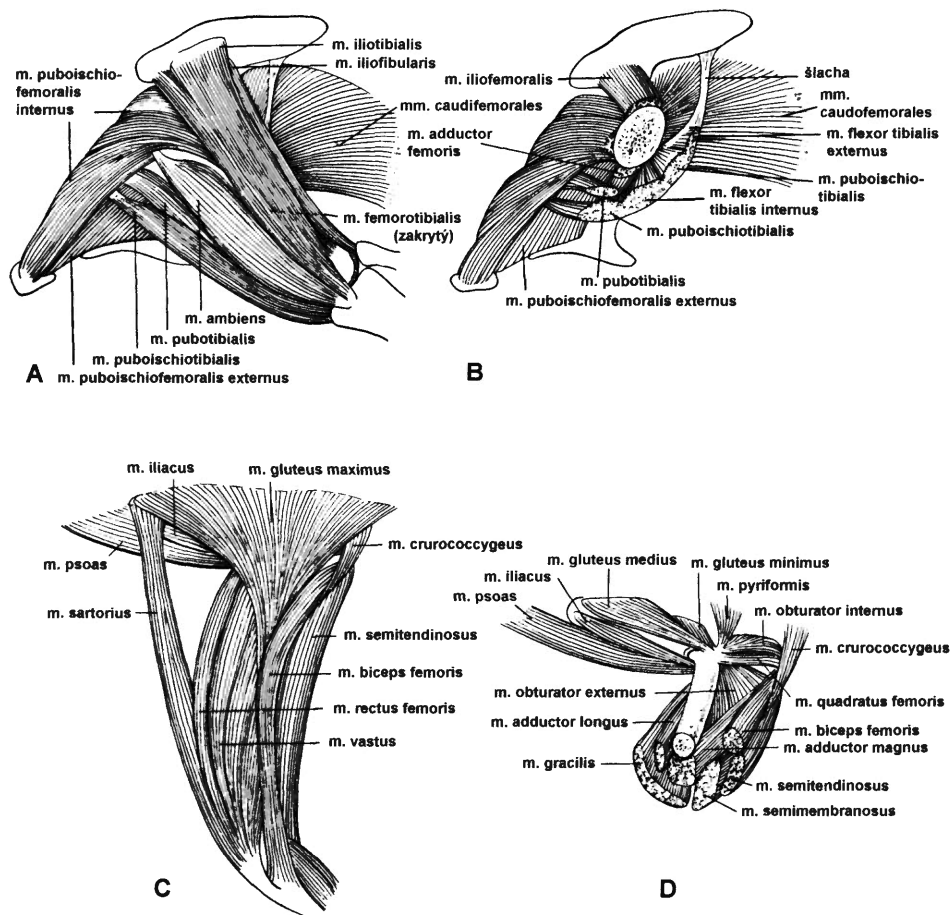


Obr. 87 Svaly distální části končetiny u primitivního amniotního obratlovce (plaza) (A-C) a primitivního savce (vačice; D-F). A a D znázorňují pohled na dorzální (extensorovou) stranu, ostatní pohled na ventrální (flexorovou) stranu končetiny, přičemž B a E jsou pohledy na povrchovou vrstvu, C a F na hlubokou vrstvu. Nejvýraznějším rozdílem na dorzální straně je redukce krátkých svalů autopodia a vznik společného extensorů prstů a speciálních svalů ovládajících palec a 5. prst. Na ventrální straně je široká dlaňová aponeuróza, ke které se upínají šlachy flexorů předloktí a svalů ovládajících prsty. Podle Romera a Parsonse (1977).

ventrální části končetiny m. brachialis a m. biceps; oba spojují humerus (popř. coracoid) s kostmi předloktí (ulna a radius) a umožňují končetinu ohýbat. Dalším svalem této skupiny je m. supracoracoideus, který spojuje humerus a coracoid. U ptáků se průběh jeho úponové šlachy k humeru zcela změnil díky výrůstku na coracoidu, který funguje jako kladka. Důsledkem byla změna jeho funkce: původně rovněž přitahoval končetinu pod tělo (jako prsní svaly a další z této skupiny), avšak ve výsledném stavu humerus (a tím celé křídlo) zdvihá. Tento sval u savců zcela změnil pozici a funkci, nepochybně v souvislosti s redukcí a následným zánikem coracoidu: jeho inzerční plocha se přesunula na lopatku, kde je přítomen v podobě dvou svalů (původně jediného, ale rozdělil jej hřeben na lopatce) zvaných m. infraspinatus a m. supraspinatus. To způsobilo, že lopatková část m. deltoideus se přesunula na akromiální část lopatky (původně zaujímal celý její přední okraj) a m. latissimus na její zadní okraj. V celém procesu hrála nepochybně důležitou úlohu také změna pozice končetiny, která se posunula do svislé polohy pod tělo. Distální část končetiny (obr. 87) je ovládána skupinou flexorů, které jsou antagonisty

extensorů na dorzální straně končetiny. Flexory běží již od distálního konce humeru (upínají se na jeho výrazné epikondyly po stranách loketního kloubu) k distálnímu konci předloktí. Protože na palmámi (dlaňové) ploše se opět rozšiřují, jsou jejich šlachy na ventrální straně navzájem spojeny tzv. palmární aponeurózou. Distálně opět přecházejí až na články prstů, podobně jako extensory.

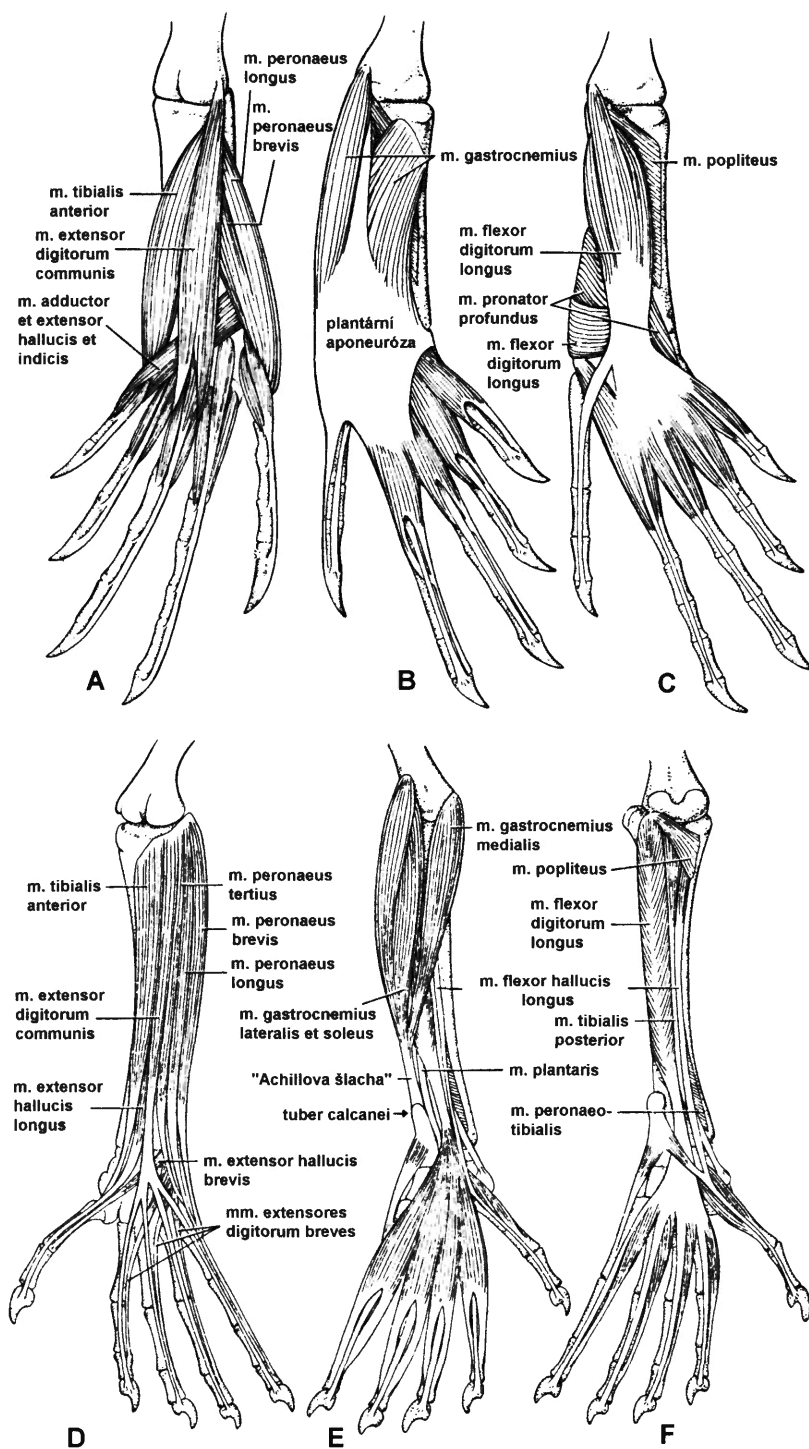
Rovněž na zadní končetině lze poměrně jednoduše oddělit skupinu dorzálních svalů (extensorů) a skupinu ventrálních svalů (flexorů), což opět odráží jejich embryonální vznik. Na proximální části končetiny (obr. 88) jsou to z dorzální skupiny předně svaly, které spojují pánev s proximální částí femuru. U plazů se hlavní z těchto svalů nazývá m. puboischiofemoralis internus (jeho název dává najevo místa úponu), u savců se rozpadl na část bederní (m. psoas) a kyčelní (m. iliacus; jeho malá část upínající se na kost stydkou se nazývá m. pectineus). Dále sem patří výrazná soustava extensorů, které běží od pánve přes femur až k proximálnímu konci tibie. Souborně se nazývá čtyřhlavý sval stehenní (m. quadriceps femoris) a k tibii se upíná mohutnou šlachou, v níž u savců vzniká sezamská kost zvaná



Obr. 88 Končetinové svaly pánve a stehna recentního ještěra (A, B) a primitivního savce (vačice; C, D). A a C zobrazují povrchovou vrstvu, B a D hlubokou vrstvu. Kraniální konec těla směřuje k levé straně. Podle Romera a Parsonse (1977).

česka (patella). Dobře odlišitelné části tohoto svalu se u savců nazývají *m. rectus femoris* (přichází od ilia) a *m. vastus* (který se již proximálně upíná na femur). U plazů jsou tyto dva svaly ještě zcela samostatné a nazývají se *m. iliobtibialis* a *m. femorotibialis*. Krejčovský sval (*m. sartorius*) patří rovněž ke skupi-

ně extensorů femuru. U plazů je na tomto místě *m. ambiens*. *M. iliiofemoralis* plazů běží od kosti kyčelní k dorzálnímu povrchu femuru a pohybuje tak končetinou nahoru (je nutné připomenout, že končetiny ještěřovitých plazů si zachovávají v proximální části vodorovnou polohu). U savců se končetiny dostaly



Obr. 89 Svaly bérce a nohy u recentního ještěře (A-C) a primitivního savce (vačice; D-F). A a D jsou pohled na dorzální (extensorovou) stranu, ostatní pohled na ventrální (flexorovou) stranu. B a E je povrchová vrstva, C a F hluboká vrstva. Hlavní rozdíl oproti přední končetině je zjednodušení flexorů na lýtku do podoby *m. gastrocnemius* a u savců způsob úponu na patu. Některé svaly prstů jsou vynechány. Podle Romera a Parsonse (1977).

do svislé polohy pod tělo, a proto tento sval běží od okraje ilia na zadní povrch femuru a pohybuje tedy končetinou dozadu. Nazývá se *m. gluteus*. U člověka se nazývá sval hýžděový a jednou z jeho hlavních funkcí je udržovat vzpřímenou pozici těla. U plazů je navíc v této oblasti ještě *m. iliofibularis*, jehož obdoba u savců chybí.

U plazů svaly ventrální strany končetiny nadzdvihují tělo. Ve stehenním úseku končetiny je lze rozdělit do tří skupin: První skupinu, tvořící hlubokou vrstvu, reprezentuje sval, který se upíná na pánev (vnější okraj pubis a ischia) a druhým koncem na spodní stranu femuru. U plazů se nazývá *m. puboischiofemorialis externus*, u savců se rozpadá na *m. obturator externus* a *m. quadratus femoris*. Další z této první skupiny je drobný sval běžící od ischia k hlavici femuru; u plazů se nazývá *m. ischiochantericus*, u savců *m. obturator internus*. Posledním svaem této první skupiny je *m. adductor femoris*, opět začínající na pubis a ischiu a běžící až na distální část femuru. Druhou skupinou jsou dlouhé svaly, které ohýbají kolenní kloub. Nejbliže k povrchu ležící je *m. puboischiotibialis* (u savců nazývaný *m. gracilis*). Hlouběji leží *m. flexor tibialis externus* a *m. flexor tibialis internus* (u savců označované jako *m. semimembranosus* a *m. semitendinosus*). Patří sem i *m. biceps femoris*. Nejhloběji leží u plazů *m. pubotibialis*. Třetí skupinou je skupina svalů, které běží z proximálního konce femuru ke spodnímu povrchu ocasu (k ventrální části kaudálních obratlů). U plazů jsou tyto svaly ještě dobře vyvinuty jako *mm. caudifemorales longus et brevis*; přitahují femur dozadu, a mají proto velký význam při lokomoci. U savců jsou však značně redukovány (jejich rudimentem je např. *m. pyriformis*) a u bipedních forem se účastní stavby dna pánevního.

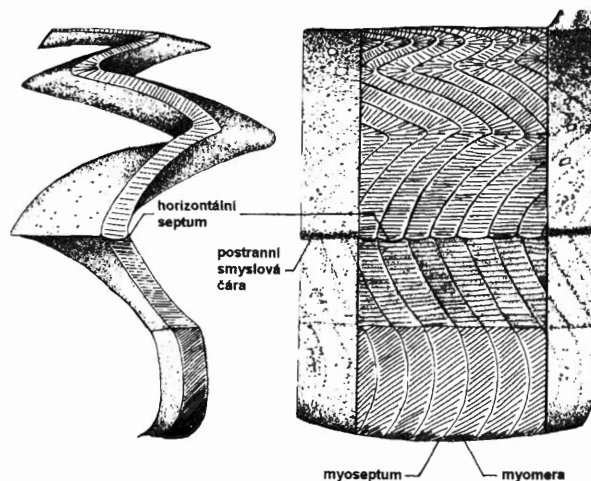
Distálně od kolenního kloubu (obr. 89) jsou již flexory a extensory od sebe velmi dobře odlišeny, podobně jako na přední končetině. Je to proto, že v kolenním kloubu (podobně jako v loketním) se ohyb děje pouze v jedné rovině (jsou to klouby kladkové). Z flexorů tibiálního úseku končetiny je nejdůležitější *m. gastrocnemius*, který se v anatomii člověka označuje jako velký lýtkový sval. Podobně jako na přední končetině se tyto svaly upínají do rozšířené aponeurózy na plantární (chodidlové) straně. U savců, kde se končetina vzpřímila z plantigrádní pozice (při níž se končetina dotýká podkladu celou ploškou nohy) až do digitigrádní (končetina je v kontaktu s podkladem pouze prostřednictvím prstů), se distální úpon tohoto svalu v podobě mohutné šlachy („Achillova šlacha“) přesunul na patní výběžek calcanea (*tuber calcanei*).

Svalstvo trupu

Přehled svalové soustavy končetin, navazující na jejich embryonální vznik, poněkud předběhl výklad trupových, tedy axiálních svalů. Ty tvoří nejobemnější část těla obratlovce a reprezentují přibližně třetinu až polovinu jeho celkové váhy. Trupové svaly jsou u vodních obratlovců z větší části uspořádány velmi jednoduše v podobě segmentů (*myomery*) oddělených septy (*myosepta*, *myocommata*). *Myomery* vznikají v přímé souvislosti s embryonálními myotomy a na rozdíl od sklerotomů nedochází k jejich resegmentaci. V rané embryogenezi se zakládají jako jednoduché vertikální bloky (viz obr. 21), které se však během pozdějšího vývoje lomí do podoby písmene V s vrcholem obráceným dopředu. Tato situace se zachovává u kruhoustých, u čelistnatých obratlovců se však vertikální průběh myomer ještě více komplikuje (obr. 90), takže jejich myome-



Obr. 90 Axiální somatické svalstvo vodního obratlovce uspořádané do podoby myomer, jejichž tvar se na povrchu (pod kůží) manifestuje lomeným průběhem myosept. Horizontální septum v tomto případě probíhá přibližně v polovině výšky těla. Myosepta (srovnej obr. 91) se nezanořují pod povrch těla kolmo, nýbrž šikmo dopředu (v případě lomu sousedícího s horizontálním septem) a šikmo dozadu (v případě lomu v epaxiální a hypaxiální části). Z Romera a Parsonse (1977).



Obr. 91 Uspořádání svalů na trupu u žraloka. Vlevo vypreparovaná myomera, vpravo uspořádání myomer a myosept při pohledu na trup z levé strany po částečném odpreparování kůže. Dobře je vidět, že myomery jsou prostorově složité útvary, které se vklíní jeden do druhého. Podle Colese, z Walkera (1970).

ry se lomí dvakrát, tj. do podoby ležícího písmene W (obr. 91). Svalová vlákna v každé myomeře probíhají v předozadním směru, což zajišťuje střídavé kontrakce pravé a levé poloviny těla, a tím vlnivý propulsivní pohyb. Axiální svalstvo je proto u vodních obratlovců hlavním lokomočním orgánem. V ocasní části jsou myomery ve vertikálním směru vyvinuty přibližně symetricky, to znamená, že dorzální a ventrální část je přibližně stejná. V oblasti břišní dutiny se však ventrální části obou stran rozestupují a tvoří stěny břišní dutiny, které mají při pohybu jen nevýznamnou funkci. Myomery nejsou přímo fixovány k páteři; ohyb páteře zajišťuje soustava žebér, která osifikují v myoseptech a připojují se svými proximálními konci k obratlovému centru, případně k obratlovým obloukům.

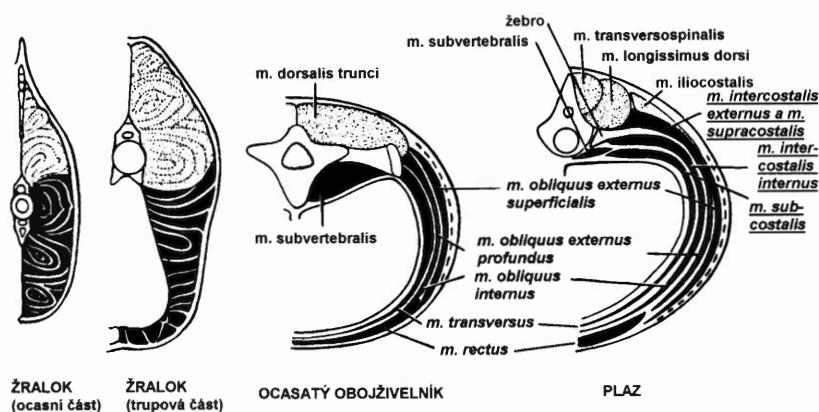
U primitivních obratlovců (kruhoústí) jsou myomery ve vertikálním směru nečleněné a rovněž průběh myosept není výrazně lomený (zvláště u larev; viz obr. 21). U čelistnatých obratlovců se však myomery člení horizontální vazivovou přepážkou (septum horizontále) na dorzální (epaxiální) a ventrální (hypaxiální) část. Horizontální septum tedy svíslá myosepta kříží a žebro vzniká podél linie, ve které se obě septa protínají. Soubor myomer nad horizontálním septem (a tudíž nad žebry) se nazývá epaxiální svalstvo a obdobný soubor pod septem se nazývá hypaxiální svalstvo.

Soubor epaxiálních myomer se u vodních čelistnatců nazývá *m. dorsalis trunci*. Na trupu suchozemských obratlovců se základní členění na epaxiální a hypaxiální svalstvo v podstatě zachovává, ale značná část svalstva se váže ke kostře končetin. Nicméně svalstvo trupu, byť v rozrůzněném stavu, si ještě u obojživelníků a některých plazů zachovává původní funkci, o čemž svědčí jeho střídavé kontrakce po obou stranách těla při lezení. Epaxiální svalstvo navíc získalo schopnost pohybovat páteří v dorzoventrálním směru, což u vodních obratlovců prakticky neexistuje. Je to způsobem

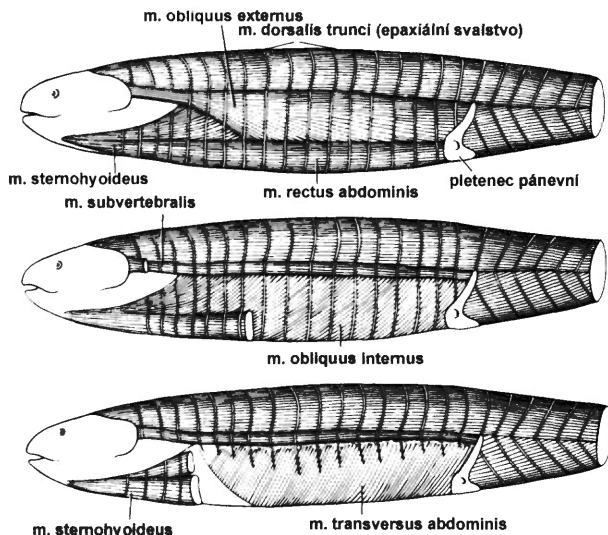
beno tím, že přestože u primitivních suchozemských obratlovců je epaxiální svalstvo v podstatě stále jednodílná soustava myomer běžících v prostoru mezi neurálními oblouky a příčnými výběžky obratlů, trnové výběžky obratlů již zesílily a jsou navzájem spojeny drobnými mm. transversospinales. U pokročilejších suchozemských obratlovců (plazů) zůstávají dorzální svaly trupu ještě stále segmentovány, přesto se však již částečně rozrůžňují. Hlavní část se stále zachovává jako sval podélně běžící v prostoru mezi neurálními oblouky a příčnými výběžky; nazývá se *m. longissimus dorsi*. Tento sval je velmi dobře vyvinut ještě u hadů, u nichž zastává původní propulsivní funkci, a naopak z logických důvodů je redukován u želv nebo ptáků. Nicméně dobře se zachoval i u savců, včetně člověka. U savců se však navíc, v souvislosti s permanentním zakřivením páteře, vyvinul sval *m. sacrospinalis*, který běží od trnových výběžků presakrální páteře k příčným výběžkům křížových obratlů. Mezi trnovými výběžky se samozřejmě zachovávají mm. transversospinales. Laterální část původního *m. dorsalis trunci* sbíhá šikmo posterolaterálním směrem a upíná se z vnější (tedy laterální) strany na žebra. Tento plochý sval se nazývá *m. iliocostalis*.

Hypaxiální svaly u vodních obratlovců tvoří spodní část ocasu a stěny břišní dutiny; na spodní straně těla zasahují až k mediální linii. Protože vznikají z myomer, zachovávají si segmentaci. U suchozemských obratlovců se však tato evolučně raná fáze v embryogenezi stírá a řada hypaxiálních svalů se diferencuje z mesenchymu tělní stěny, přičemž jsou často redukovány do podoby plochých a tenkých vrstev vymezujících břišní a hrudní dutinu. V oblasti hrudní dutiny (a v některých případech i břišní dutiny) jsou tyto vrstvy vyztuženy žebry.

Odhlédneme-li od těchto obecných rysů, lze hypaxiální svalstvo popsat následujícím způsobem (obr. 92, 93).



Obr. 92 Schematizované příčné řezy trupovým svalstvem obratlovců. Epaxiální svalstvo je znázorněno tečkované, hypaxiální černě. Na obrázcích zobrazujících obojživelníky a plazy jsou kurzívou vyznačeny hypaxiální svaly v úrovni břišní dutiny, hypaxiální svaly v oblasti vyztužené žebry (tedy v oblasti hrudního koše) jsou uvedeny podtrženou kurzívou. Podle Romera a Parsonse (1977).



Obr. 93 Svaly trupu primitivního suchozemského obratlovce (ocasatého obojživelníka) při pohledu z levé strany. Nahoře povrchová vrstva (pouze tenká vrstva *m. obliquus externus* byla odpreparována), uprostřed stav po odpreparování *m. obliquus externus* a *m. rectus* (je tedy vidět *m. obliquus internus* a *m. subvertebralis*), dole stav po odpreparování *m. obliquus internus* (je vidět *m. transversus*). Podle Romera a Parsonse (1977).

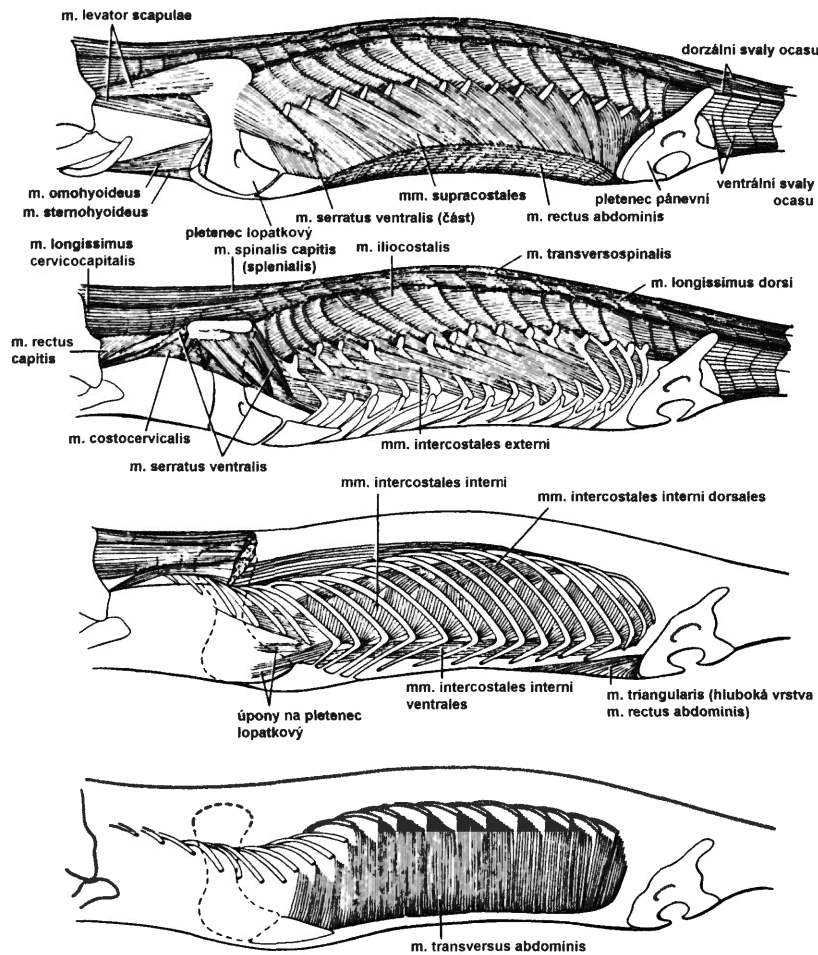
Těsně pod páteří se táhne pásmo meziobratlových svalů, které jsou u vodních obratlovců slabě vyvinuty, ale u suchozemských obratlovců je tato vrstva mohutnější a často spojená s nejhlubšími vrstvami bočních částí trupu. Svaly bočních částí trupu většinou začínají na úrovni příčných výběžků obratlů a běží k mediální linii na ventrální straně. Podobně jako epaxiální svaly byly i tyto svaly původně segmentovány, později se však slily do souvislých celků. Vnější z nich se nazývá *m. obliquus externus*, jehož průběh je mírně ukloněn posteroventrálně. Střední vrstva ležící pod ním se nazývá *m. obliquus internus* a její průběh je ukloněn posterodorzálně. Nejhlubší vrstva se nazývá *m. transversus*; má dorzoventrální (tedy vůči ose těla příčný) průběh. *M. obliquus externus* se u amniotních obratlovců člení na dvě další vrstvy; v hrudní oblasti (tedy v té části dutiny tělní, kde jsou vyvinuta žebra) totiž přechází vnější vrstva *m. obliquus externus* ve vrstvu vně žeberech (*mm. supracostales*) a jeho hlubší vrstva ve vnější vrstvu mezižeberech svalů (*mm. intercostales externi*). *M. obliquus internus* pokračuje v hrudní oblasti jako *mm. intercostales interni*. Nejhlubší sval, tedy *m. transversus*, je vyvinut v hrudní oblasti jako soubor označovaný jako *mm. subcostales*. Tyto celky nemusí být souvislé, ale mohou se rozpadat na drobnější.

Na ventrální straně trupu běží od úrovně pletence lopatkového až po úroveň pánve přímý břišní

sval, *m. rectus abdominis*. Jeho poloviny na obou stranách těla jsou často navzájem odděleny vazivovým pruhem bělavé barvy zvaným *linea alba*. Diferenciace tohoto svalu začíná již u některých ryb, ale výrazněji až u suchozemských obratlovců, kde jeho vnější vrstva je víceméně souvislá s *m. obliquus externus*; větší část svalu však navazuje na *m. obliquus internus* a *mm. intercostales*. U těch obratlovců, kde vzniklo sternum, je délka tohoto svalu omezena pouze na úroveň břišní dutiny. Sval je nápadný tím, že si zachovává pozůstatky původní segmentace v podobě příčného členění na oddíly; podílejí se na tom proužky vazivové tkáně nazývané *intersectiones tendinae*.

Víceméně pravidelné uspořádání svalů na trupu je porušeno v oblasti lopatkového a pánevního pletence, a to i u vodních obratlovců, kde jsou vytvořeny párové ploutve. Přesto však na dorzální straně přecházejí svaly téměř bez přerušení na krk a v opačném směru i na ocas (obr. 94) a podobně tomu je i na ventrální straně, kde série hypobranchiálních svalů (hypaxiální svaly pod žaberními oblouky) může pokračovat až do oblasti jazyky. V detailním uspořádání svalů obou pletenců jsou určité rozdíly, spočívající v tom, že pletenec lopatkový není napojen přímo na páteř, na rozdíl od pletence pánevního, který se prostřednictvím kyčelní kosti kloubně napojuje přímo na příčné výběžky křížových obratlů. Proto v případě pletence lopatkového musejí být obě lopatky fixovány k trupu svaly. Jsou to především deriváty *m. obliquus externus*; fixují se jedním koncem na spodní stranu lopatky, druhým koncem na hrudní nebo krční žebra nebo na příčné výběžky obratlů podle toho, zda přicházejí k lopatce od krku, hrudního koše nebo prostoru mezi nimi. Podle schodovitěho vzezření okrajů, připomínajícího pilu, se nazývají *m. serratus ventralis* a *m. serratus anterior*. Nejpřednější z těchto svalů se nazývá *m. levator scapulae*. U savců je navíc na povrchu ještě plochý sval zvaný *m. rhomboideus*, který běží od okraje lopatky k páteři. Jeho funkčním antagonistou je prsní sval, *m. pectoralis*, který běží od kosti hrudní kolmo k proximální části humeru (hlavní sval, který u ptáků stahuje křídlo pod úroveň horizontály).

V zadní části těla vodních obratlovců pokračuje axiální svalstvo téměř bez přerušení až na ocas. Nepravidelnosti vznikají pouze v okolí pletence pánevního (i když v menší míře než vpředu na pletenci lopatkovém) a v okolí kloakálního či řitního otvoru. Epaxiální svalstvo není vůbec porušeno a má stejný charakter jako svalstvo trupu. Uspořádání hypaxiálního svalstva je ovlivněno skutečností, že v ocasní části chybí tělní dutina; proto je tvořeno



Obr. 94 Poloschematické znázornění jednotlivých vrstev trupového svalstva primitivního ještěra (*Sphenodon*). Na horním obrázku je odpreparována pouze tenká povrchová vrstva, na obrázku pod ním jsou odpreparovány povrchové žeberní svaly (mm. supracostales), m. rectus abdominis, svaly spodní části krku a povrchové svaly inzerující na lopatku. Na druhém obrázku odspodu jsou v trupové části odstraněny epaxiální svaly, mezi žebry je vidět hluboká vrstva mezi žeberních svalů (mm. intercostales interni) a před pánví část m. rectus abdominis zvaná m. triangularis. Na nejspodnějším obrázku jsou odstraněna žebra, takže je vidět nejhlubší vrstvu břišní stěny (m. transversus). Podle Romera a Parsonse (1977).

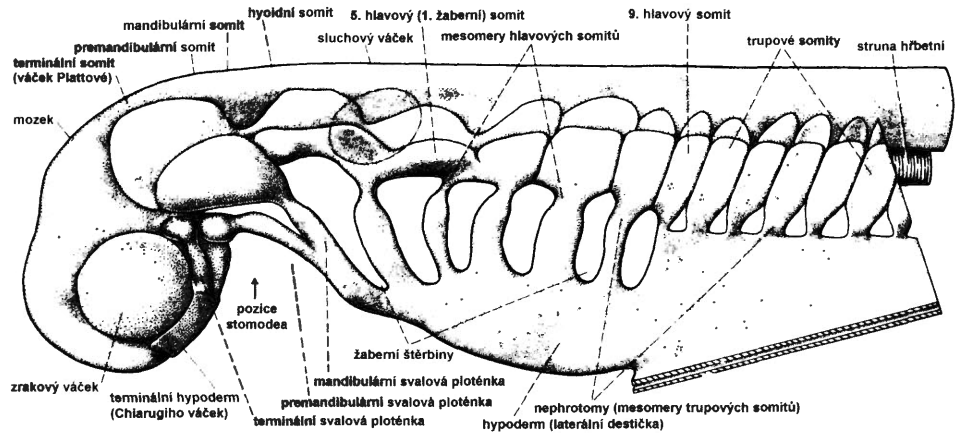
(podobně jako epaxiální svalstvo) kompaktními bloky, nikoliv tenkými povrchovými vrstvami jako na břišní stěně. Nicméně u suchozemských obratlovců jisté narušení vznikem končetin patrné je. U žab například se průběh těchto svalů pozměnil v důsledku prodloužení kostí kyčelních (ilií) směrem dozadu, čímž se celý ocas (v podobě obratlů splynulých do podoby urostylu) dostal mezi ně. U amniot pánve narušila kontinuitu svalů trupu a ocasu ještě více a zvláště to platí o hypaxiálních svalech. V proximální části ocasu se část svalů upíná anterodorzálně na ilium (u zmíněných žab je to např. m. iliococcygeus) a na ischium. Proximální svaly ventrální strany ocasu vybíhají až na femur a patří již do skupiny končetinových svalů axiálního původu (viz výše). U bipedních savců, kde se redukoval ocas (primáti), jsou proximální svaly ocasu modifikovány do podoby svalového dna pánve (odtud název „pánev“; pletenec zadní končetiny všech ostatních obratlovců se od představy pánve jakožto nádoby značně liší). Patří mezi ně například svěrače análního otvoru a jeho předchůdci, svěrače kloakálního otvoru.

Hlavový mesoderm

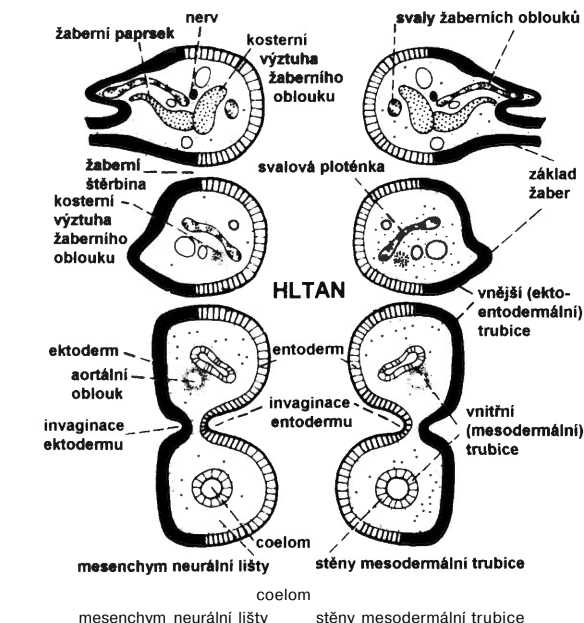
Po výčtu struktur, které vznikají v těle obratlovců ze somitického mesodermu (tedy sklerotomu a dermatomu), je zajímavé položit si otázku, jak daleko dopředu zasahuje mesoderm v hlavové části, protože rostrální prolongace hlavové části je evoluční novum, kterým se obratlovci liší od protovertebrát (tedy pláštěnců a kopinatců).

Na hlavě obratlovců mesoderm zasahuje až k úrovni, která je u dospělých jedinců vyznačena pozicí křížení zrakových drah (chiasma opticum) nebo méně přesně výstupem zrakových nervů z lebky. Tato část těla je však porušena řadou žaberních štěrbin, které se prolamují v laterálních stěnách hlitanu (pharyngotremie) a ve všech vrstvách, které leží mezi nimi a povrchem těla (obr. 95). Nicméně i zde se zachovává základní schéma členění mesodermu z trupové části, tzn. dorzální části jsou navzájem oddělené septy a představují tedy hlavové somity, ventrální části (odpovídající hypodermu, resp. laterální ploténce) jsou sice jednolitě, ale vybí-

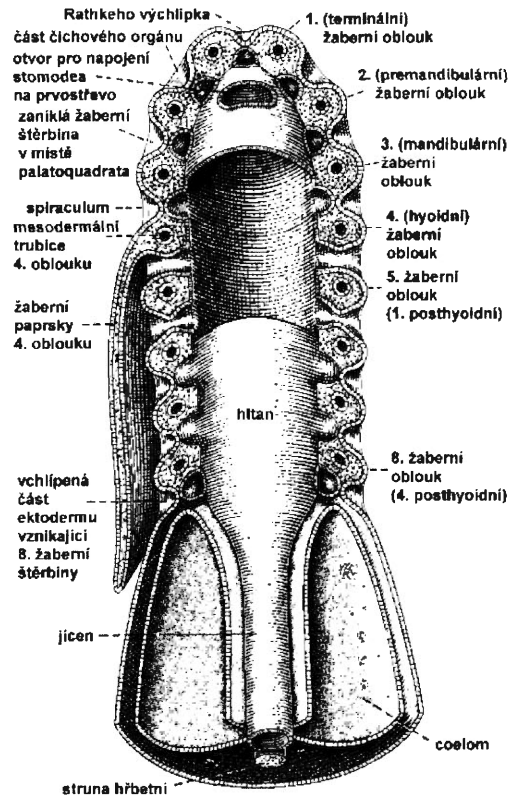
Obr. 95 Schéma uspořádání mesodermu v hlavové části zárodku žraloka (*Squalus*) ve stadiu všech založených žaberních štěrbin při pohledu z levé strany. K neurální trubici (a ke struně hřbetní) se přimykají sklerotomy vykazující somitickou segmentaci. Podle Bjerringa, z Jarvíka (1980). Viz též bar. příl. obr. 6.



hájí dorzálně ve výběžky, které jsou odděleny žaberními štěrbinami. Protože z těchto výběžků (které se při pohledu na embryo ze strany jeví jako vertikální proužky, popř. ploténky) vznikají převážně svaly žaberních oblouků (tedy svaly kosterních výztuh žaberních štěrbin), nazývají se obecně svalové ploténky. Ve skutečnosti to jsou ale trubice, jejichž dutiny představují výběžky coelomu (obr. 96, 97). Později se však stěny těchto coelomových dutin přimykají k sobě a dutiny zanikají. Na dorzální straně svalových plotének (tedy na jejich přechodu v jednotlivé somity) jsou svalové ploténky poněkud zúžené. Tyto části odpovídají nephrotomům (resp. mesomerám) trupových somitů, a mají tedy možnost produkovat nefrony (základní stavební jednotky vylučovací soustavy). Protože svalové ploténky



Obr. 96 Schéma znázorňující horizontální řez postupně vznikajícími přepážkami mezi žaberními štěrbinami (odpředu dozadu, na obrázku odshora dolů) včetně struktur, které jsou v nich uloženy. Podle Jarvíka (1980).



Obr. 97 Schematizovaný ventrální pohled na hlavovou část embrya obratlovce (ventrální polovina žaberních oblouků, část hltanu a ventrální část trupového mesodermu odpreparována). Na jazykovém (hyoidním) oblouku levé strany jsou ponechány žaberní paprsky. Podle Bjerringa (1977).

(z předchozího je patrné, že to jsou spíše duté sloupky) jsou tvořeny mesodermem, přiléhá k nim na povrchu těla ektoderm, směrem dovnitř entoderm trávicí trubice. Ve stěnách žaberních štěrbin se ektoderm a entoderm stýkají, čímž se vytváří druhá, vnější trubice, která mesodermální trubici obklopuje. Celá přepážka mezi žaberními štěrbinami je tedy tvořena dvěma soustřednými trubicemi.

V prostoru mezi oběma trubicemi vznikají zčásti svaly ovládající žaberní oblouky, aortální oblouky (obojí jako deriváty hlavového mesodermu) a migrují tudý rovněž buňky neurální lišty (viz dále), ze kterých vznikají jednotlivé elementy kosterní výztuhy žaberních oblouků.

Největší somit je nazván čelistní (mandibulární), protože z něj vzniká čelistní svalstvo. K místu, kde na jeho bázi navazuje mandibulární svalová ploténka, směřuje vchlípená část ektodermu zvaná stomodeum (základ dutiny ústní). Za tímto somitem následuje šest dalších (postmandibulárních), které se podílejí na vymezení žaberních štěrbin. Všechny k nim příslušné svalové ploténky jsou navzájem ventrálně spojeny souvislým pruhem, který sem vybíhá z laterální ploténky v oblasti trupu. V premandibulární oblasti je mesoderm redukován v důsledku invaginace stomodea a expanze přední části mozku. Premandibulární somit a k němu náležející svalová ploténka (bar. příl. obr. 2) se proto zachovává jen u primitivních vodních čelistnatců. I zde je svalová ploténka ventrálně napojena na laterální ploténku a v celém oblouku se nachází skeletogenní materiál neurální lišty. Někteří autoři se domnívají, že před stomodeem je ještě rudimentární terminální somit, který se zachovává jako tzv. váček Plattové (viz obr. 95). Váček pokračuje ventrálně pod přední konec prvostřeva, kde se rozšiřuje do plochého útvaru, navazujícího na podobný útvar druhé strany hlavy. Tento ventrální plochý útvar je dočasně dutý (je to izolovaná část coelomu) a označuje se v této fázi svého vývoje jako tzv. Chiarugiho váček. Oba váčky jako komponenty terminálního oblouku jsou doprovázeny migrujícími buňkami neurální lišty, podobně jako všechny ostatní elementy viscerokrania. Protože stomodeum ústí do prvostřeva subterminálně, z ventrální strany (v důsledku ventrálního zahnutí přední části mozku, tzv. hlavové flexe), je terminální oblouk odsunut před stomodeum (a tedy před ústní otvor) k bázi čichové oblasti.

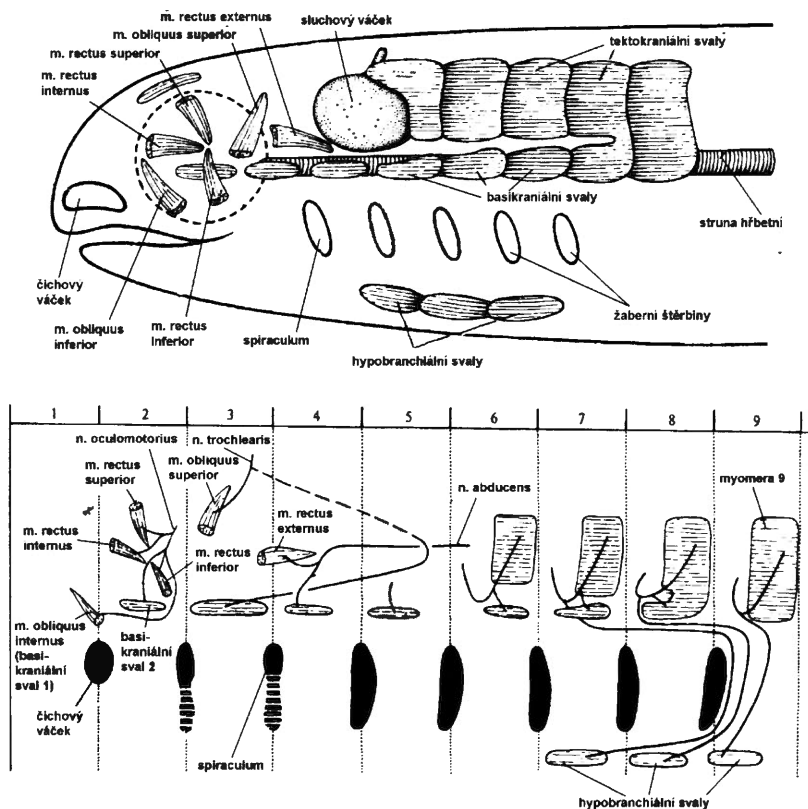
I na hlavě vznikají svaly z mesodermu somitů a z materiálu hypodermu (laterální ploténky). Původní jednoduchá a souvislá podoba hypodermu se však v hlavové části zkomplikovala v důsledku perforace hlitanu žaberními štěrbinami, které jej rozdělily na soustavu izolovaných vertikálních coelomových trubic (viz obr. 96). Uvnitř těchto izolovaných coelomových jednotek (ale částečně i z jejich stěn) vzniká v další embryogenezi svalstvo žaberních oblouků, a proto se označují jako svalové ploténky, v dospělosti jako branchiální svaly. Směrem dopředu jsou až k premandibulární metamere vždy ventrálně spojeny souvislým pruhem s mesodermem laterální ploténky, dorzálně jsou napojeny na pří-

slušné somity. Svalové ploténky mají tedy metamerní uspořádání a jejich označování je stejné jako v případě žaberních oblouků (např. mandibulární, hyoidní, branchiální ploténka). Avšak již v rané embryogenezi jsou dorzální konce svalových destiček od somitů odškrnceny a následně zcela odděleny, podobně jako je tomu v případě trupových metamer.

Na krku - stejně tak jako na trupu - je svalstvo členěno rovněž na epaxiální a hypaxiální část a toto členění zasahuje až na hlavu. Větší část hypaxiální série přechází na ventrální část krku. Jsou to svaly, které vznikly z původních zadních hypobranchiálních svalů, tedy svalů přimykajících se u vodních obratlovců ventrálně k soustavě žaberních oblouků. Z hypaxiálního svalstva zadních hlavových metamer (většinou tří, tedy VII, VIII a IX) se vyvinuly hypobranchiální svaly známé pod názvem m. geniobranchialis, resp. u suchozemských obratlovců m. geniohyoideus a m. rectus cervicis. U suchozemských obratlovců, u nichž se vyvinul jazyk, se z hypobranchiálních svalů diferencovaly ještě další dva, m. hyoglossus a m. genioglossus. Některé z hypobranchiálních svalů se přetvořily v mediální elementy viscerálního skeletu (sublinguální tyčinka, resp. basibranchiale 2, resp. urohyle). Obecně se hypobranchiálním svalům někdy souhrnně říká mm. coracoarcuales. Jsou to tedy svaly běžící od kosti hrudní a pletence lopatkového k jazylce a chrupavce štítné (m. sternohyoideus) a odtud k symfýze spodní čelisti (m. omohyoideus). Od pravých svalů žaberních oblouků se liší tím, že nevznikají z přepážek mezi žaberními štěrbinami (svalových plotének), nýbrž z myomer.

Epaxiální série pokračuje směrem dopředu až k lebce a svaly lze určit podle jejich úponů jedním koncem k lebce, druhým koncem ke krčním obratlům. Na rozdíl od hypaxiálního svalstva je epaxiální svalstvo hlavových myomer zachováno v prvních osmi metamerach, a to v podobě basikraniálních a tektokraniálních svalů (obr. 98). Basikraniální svaly se vyskytují v podobě protáhlých párových struktur při bázi mozkovny. Některé z nich existují v embryogenezi pouze krátkou dobu a jsou záhy osifikovány, takže v dospělosti tvoří součást lebky. Na předních metamerach je pravidelnost uspořádání epaxiálních myomer porušena nejvíce. Nicméně je dokázáno podle inervace, že jeden z okohybných svalů, m. obliquus inferior (inervovaný větví n. oculomotorius), je basikraniálním svalem náležejícím první metamere. Basikraniální sval druhé metamery se zakládá pouze v rané embryogenezi některých primitivních paprskoploutvých ryb (např. *Amia*) nebo u žraloků a je inervován z n. oculomotorius. Basikraniální sval třetí metamery je poměrně mohutný

Obr. 98 Obecné schéma svalů hlavové a krční oblasti, dole s vyznačením příslušných metamer a zdrojů inervace. Poznornost zasluží především okohybné svaly, které jsou derivátem epaxiálních svalů. Podle Bjerringa (1977).



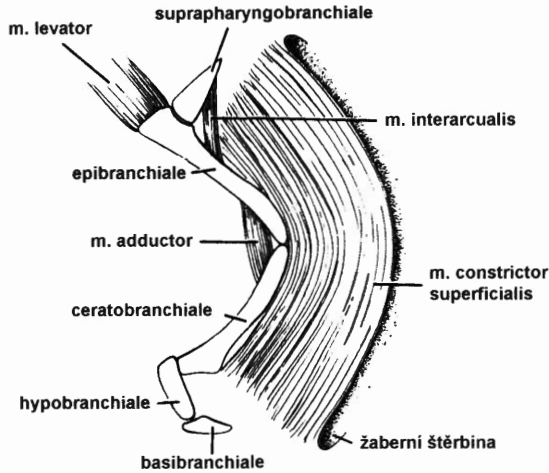
a zachovává se např. u *Latimerie*; je inervován z n. rarus. U primitivních suchozemských tetrapodů a jejich osteolepiformních předků je tento sval nahrazen tzv. polární chrupavkou, která během přechodu obratlovců na souš přispěla k zániku intrakraniálního kloubního aparátu. Basikraniální sval čtvrté metamery (inervace z r. basioticus n. abducentis) a páté metamery (inervace z n. tenuis) se zachovává pouze v rané embryogenezi recentních mihulí, žab a ocasatých obojživelníků; záhy však splývají schrupavkou báze lebeční. Basikraniální sval šesté metamery (inervace z n. occipitalis) je v embryogenezi rovněž rozlišitelný pouze dočasně, lze jej však pravidelně najít u všech vodních čelistnadců a obojživelníků. U některých primitivních forem paprskoploutvých ryb (např. *Polypterus*) se zachovává až do dospělosti jako sval táhnoucí se při bázi otické oblasti lebky a upínající se (alespoň částečně) na parasfenoid. Basikraniální svaly sedmé a osmé metamery se zachovávají u dospělých ryb a u recentních obojživelníků se alespoň jeden z nich zachovává jako m. opercularis (který se upíná na operculum fenestrae ovalis, jednoho z elementů soustavy středního ucha).

Tektokraniální svaly jsou od basikraniálních izolovány, jejich segmentace je rovněž porušena a některé zcela zanikly. Patří k nim však většina okohybných svalů.

Například m. rectus externus (inervace z n. abducens) patří ke čtvrté metamere a m. obliquus superior (inervace n. trochlearis) ke třetí metamere. Tektokraniální sval druhé metamery se rozpadl na tři svaly (m. rectus internus, superior a inferior), které jsou všechny inervovány z n. oculomotorius. Inervace těchto svalů je velmi důležitá, protože umožňuje rekonstruovat původní metamerní uspořádání. U suchozemských obratlovců se některé okohybné svaly mohly modifikovat ve svaly se speciální funkcí; např. u většiny amniot lze nalézt m. levator palpebrae superior, který umožňuje pohyb svrchního víčka, nebo m. retractor bulbi (chybí u ptáků a primátů), který umožňuje zatahovat oční bulvu hlouběji do orbity.

Kromě doposud uvedeného somatického svalstva je však významná část svalstva obratlovců tvořena svaly žaberních oblouků (tzv. branchiální svaly), které vznikají z přepážek mezi žaberními štěrbinami*. Ačkoliv tyto svaly vznikly v souvislosti se žaberními oblouky (obr. 99) a jejich původní funkcí bylo otevírat a zavírat žaberní štěrbiny (jen na okraj lze poznamenat, že u kopinatců se proudění

* Tyto svaly nelze tedy zaměňovat např. s hypobranchiálními svaly, přestože i ty se v různé míře upínají na elementy žaberních oblouků (viz např. svaly jazyka, str. 74).



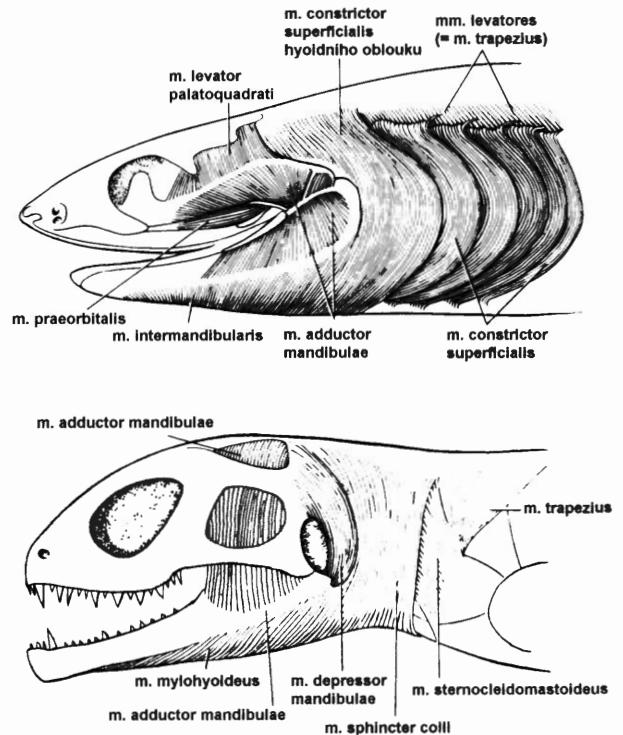
Obr. 99 Základní uspořádání svalů žaberního oblouku u žraloka. Rostrální konec těla je vlevo. Podle Romera a Parsonse (1977).

vody žaberními štěrbinami vzbuzuje činností obrveného epithelu), zachovaly se spolu s deriváty žaberních oblouků v modifikované podobě i u všech suchozemských obratlovců a i zde jsou na ně funkčně vázány. V původním stavu (který můžeme zjistit např. u žraloků, i když žraloci zdaleka nejsou nejprimitivnější čelistnatci) je dominantním svalem každého oblouku *m. constrictor superficialis*, což je široký, ale tenký sval běžící paralelně s obloukem v kožním záhybu, překrývajícím vlastní žábry (obr. 100). Dorzálně i ventrálně se upíná ve fasciích, a nikoliv přímo na kostře oblouku. K těm se upínají hlouběji ležící svaly této povrchové vrstvy, které se nazývají *mm. interbranchiales*. Přimo na kostru oblouků se upíná až zcela vnitřní vrstva svalů. Od epibranchiale k ceratobranchiale běží adduktor, který tak oba elementy navzájem ohybá. Epibranchiale je naopak dorzálním směrem spojeno s pharyngobranchialními svalem, který se označuje jako *m. interarcualis*. Vlastní pohyb žaberního oblouku zajišťuje *m. levator*, který běží od dorzální části oblouku šikmo nad předcházející oblouk. Z těchto dorzálních částí se patrně vyvinul u suchozemských obratlovců souvislý dorzální sval krku zvaný *m. trapezius* (u žraloků se souboru levatorů, tedy ekvivalentu trapezového svalu říká *m. cucullaris*), který nabyl na velikosti s posunem pletence lopatkového kaudálním směrem.

Toto pravidelné uspořádání se u všech čelistnatců porušilo redukcí či modifikací prvního až třetího žaberního oblouku (zejména vznikem čelistí), u kostnatých ryb navíc soustředěním žaberních oblouků pod skříele, takže se svalové přepážky mezi jednotlivými štěrbinami redukovaly, až zcela zanikly (viz obr. 97). Ještě výrazněji bylo toto svalstvo pozměněno u suchozemských obratlovců, avšak sle-

dujeme-li jeho postupný vývoj v ontogenezi, lze je stále rozeznat. Důležitým rozpoznávacím znakem jsou úponová místa a inervace. Mezi rudimenty těchto svalů můžeme například počítat (kromě těch, které vznikly z hypobranchiálních svalů somatického původu) drobné svaly upínající se na jazyku, chrupavku štítnou a svaly ovládající ligamenta hlasového aparátu. Dorzálně tyto svaly souvisejí se zmíněným *m. trapezius*, ventrálně pak s *m. sternomastoideus*, *m. cleidomastoideus* a dalšími svaly hypobranchiální série (vzniklé však z mesodermálního hypodermu), které se upínají na elementy pletence lopatkového (je nutné připomenout, že vysvětlení topografické souvislosti mezi svaly žaberních oblouků a pletencem lopatkovým spočívá v oddělení kostí tohoto pletence od zadního okraje lebky při přechodu obratlovců na souš).

Mezi pravé svaly žaberních oblouků můžeme počítat i svaly čelistí. Jsou většinou inervovány z trojklaného nervu (*n. trigeminus*). V primitivním stavu jsou některé z těchto svalů určeny k autonomnímu pohybu palatoquadrata vůči neurokraniu. Je to především *m. levator palatoquadrati*, což je sehální ho-



Obr. 100 Svaly žaberních oblouků žraloka jakožto nejprimitivnějšího recentního čelistnatce (nahore) s porušením pravidelné segmentace v oblasti čelistí. Dole situace u diapsidního ještěra haterie (*Sphenodon*), kde jsou svaly čelistí překryty temporální částí neurálního exokraniu a vystupují na povrch jen ve spánkových jámách. Podle Romera a Parsonse (1977).

mologon levatorů postmandibulárních žaberních oblouků. Zachoval se u těch forem, kde je palatoquadratum fixováno k neurokraniu syndesmoticky, a zachovává si tudíž omezenou pohyblivost. U synchondroticky (prostřednictvím chrupavky) a synototicky (návaznost kostní tkáně) fixovaného palatoquadrata tyto svaly ztratily svoji funkci, a proto došlo k jejich redukci. Nejdůležitějším svalem čelistí je však m. adductor mandibulae, který umožňuje kousací pohyby (přitahuje spodní čelist k horní). Je to opět seriální homologon adduktorů žaberních oblouků, které ohýbají kloub mezi epibranchiálií a ceratobranchiálií. Se vznikem suchozemských tetrapodů došlo k rozštěpení tohoto svalu na tři větve, z nichž jedna směřuje dopředu (a umožňuje předozadní pohyb čelisti), druhá zůstává v původní funkci a třetí se stáčí dozadu (tyto tři větve jsou navzájem odděleny větvemi n. trigeminus, takže je lze anatomicky dobře odlišit). Horní úpon těchto svalů zabíhá do prostoru mezi vnitřním povrchem kostí exokrania a vnějším povrchem neurálního endokrania. U amniotních obratlovců se v důsledku toho exokranium porušilo otvory (tzv. spánkovými jámami), přičemž u synapsidů se spánková jáma natolik zvětšila, že je střední část tohoto svalu exponována na povrch lebky, a je tudíž hmatná. Nazývá se m. temporalis (protože pokrývá spánkovou oblast lebky). Přední hlava zvaná m. masseter (která je při úponu na spodní čelist uložena těsně pod povrchem, takže je v blízkosti čelistního kloubu rovněž dobře hmatná) umožňuje zmíněné předozadní pohyby čelistí (a je proto dobře vyvinutá zvláště u hlodavců). Zadní (a zároveň nejhlubší) část svalu se nazývá m. pterygoideus (protože se většinou druhotně upíná na pterygoidy). Posledním svalem čelistí je sval, který se spolu se svaly hypobranchiální série (a z nich vzniklých svalů jazyka) podílí na vzniku spodiny dutiny ústní; nazývá se m. intermandibularis.

Avšak i svaly jazykového oblouku prodělaly výrazné změny. Lze je však stále dobře identifikovat vzhledem k jejich inervaci z lícního nervu (n. facialis). Nejdůležitějším z těchto svalů je rudiment povrchového m. constrictor. U kostnatých ryb (Osteichthyes) ovládá tento sval pohyb skřelí (a je posledním ze série konstriktoru, protože - jak již bylo poznamenáno výše - posthyoidní konstriktory vymizely). U suchozemských obratlovců se z tohoto svalu stala tenká vrstva označovaná jako m. sphincter colli, který dorzálně navazuje na m. trapezius, anteroventrálně však běží až na lícní část lebky, kde se zachovává v podobě různě diferencovaných lícních svalů, soustředěných především v oblasti orbit, otvoru do středního ucha, ústního otvoru, čenichu apod. Protože je tento

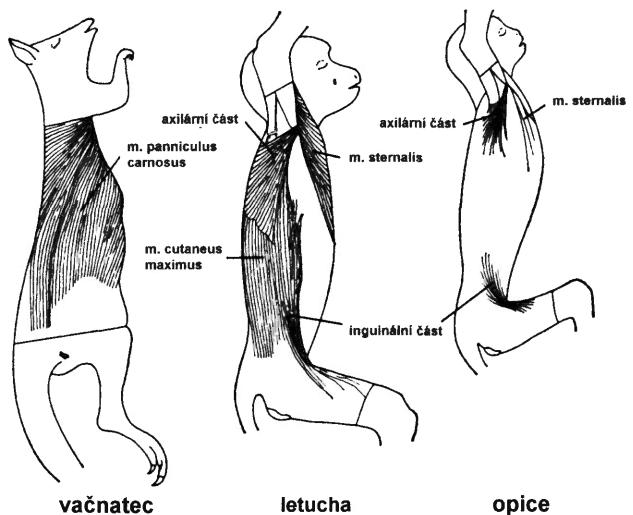
sval v podkoží, umožňuje např. pohyb ušních boltců, mimiku obličejového svalstva atd. Přední část hyoidního konstriktoru se zachovala jako m. depressor mandibulae u těch skupin obratlovců, kde se na spodní čelisti vyvinul retroartikulární výběžek (část mandibuly, která zasahuje dozadu za úroveň čelistního kloubu). U savců tomu tak není, a proto zanikl i depressor mandibulae a mechaniku otevírání ústního otvoru u nich převzal m. digastricus (viz str. 370).

Podkožní svaly, bránice a elektrické orgány svalového původu

Kromě somatického svalstva a svalstva žaberních oblouků jsou však na četných místech podkoží drobné svalové snopce, které umožňují lokální pohyby kůže. Embryonální původ těchto svalů není zcela jasný, není však vyloučeno, že část z nich vzniká z hlouběji uloženého somatického svalstva. Tyto drobné svaly mohou být navzájem izolovány a u ptáků např. mohou „čepýřit“ peří, u savců „ježit“ chlupy (mm. arrectores pilorum). U primitivních savců (např. vejcorodí, vačnatci) tyto svaly tvoří souvislou podpovrchovou vrstvu, která se nazývá m. panniculus carnosus (obr. 101). U různých pokročilejších skupin savců se může zachovávat v rudimentárním stavu (např. jako platysma na ventrální straně krku primátů).

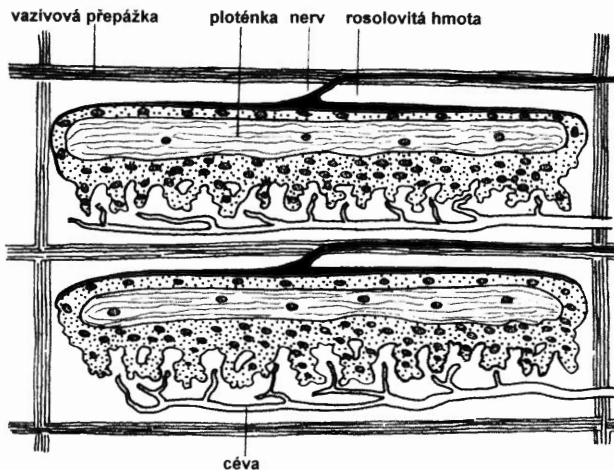
Bránice je sval, který odděluje dutinu hrudní od dutiny břišní. Vzniká konvergentní evolucí v náznačích u archosaurních plazů (krokodýli) a v definitivní podobě u všech savců (viz str. 370).

Pro úplnost je nutné se zmínit, že u vodních obratlovců (Chondrichthyes, Actinopterygii) se v řa-



Obr. 101 Postupná redukce m. panniculus carnosus u savců. Podle Wildera, ze Smithe (1960).

dě případů ve svalecth vyvinuly modifikaci příčné pruhovaných svalových vláken elektrické orgány (obr. 102). Strukturálně jsou si značně podobné: jsou tvořeny jednosměrně orientovanými ploténkovými vícejadernými buňkami (elektrické destičky), ponořenými do rosolovité extracelulární hmoty; celek je členěn vazivovými přepážkami do podoby článků. Do každého článku přichází nerv a céva, přičemž nervy se větví směrem ke každé elektrické buňce, zatímco krevní kapiláry vytvářejí v rosolovité hmotě pleteň. Celek funguje jako baterie elektrických článků. Je zřejmé, že buňky (které jsou podobně jako svalová vlákna vícejaderné) jsou přeměněnými vlákny příčně pruhovaných svalů. Pokud se týče umístění, jsou elektrické orgány deriváty žaberních svalů, okohybných svalů nebo v různém rozsahu epaxiálních svalů trupu a ocasu. Mohou produkovat elektrický proud o napětí několika voltů až několika set voltů (u paúhořů rodu *Gymnotus* až 600 V, u pářež noků rodu *Torpédo* až 2000 V).



Obr. 102 Schéma stavby elektrických plotének, jejichž soubor tvoří elektrický orgán vodních obratlovců. Podle Versluyse, z Grodzinského a kol. (1976).

Svalstvo vnitřních orgánů

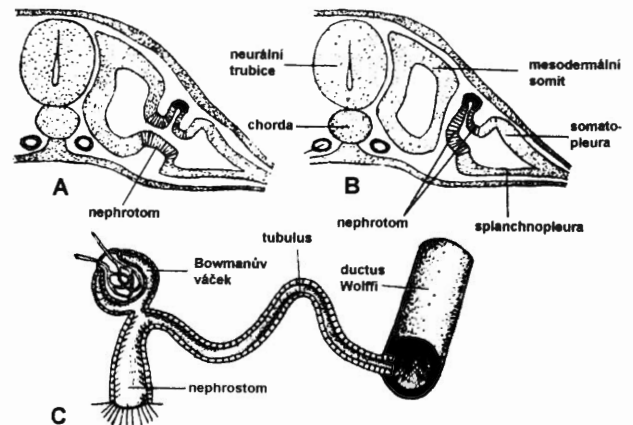
Kromě těchto částí svalové soustavy, tvořené příčně pruhovaným svalstvem, je v těle obratlovce i hladké svalstvo, které vzniká ze splanchopleury. Je především součástí trávicího traktu a s ním souvisejících struktur, např. stěn vývodů trávicích žláz, stěn močového měchýře a stěn dýchacích trubic. Kromě toho však tvoří i stěny orgánů, které vznikly diferenciací stěn coelomové dutiny. Jsou to např. stěny cév a pohlavních vývodů. Kromě toho je hladké svalstvo i v pojivových tkáních kůže a podkoží, kde může být rozptýleno mezi jinými tkáněmi, a ne-

tvoří tudíž dobře odlišitelné celky. To platí pro hladké svalstvo obecně.

Srdeční svalstvo (myocardium) vzniká rovněž ve splanchopleuře. Morfologická diferenciacie srdce bude popsána v rámci oběhové soustavy. Protože tyto svaly jsou permanentně aktivní po celou dobu existence živočicha (často desítky let), mají svoji inervaci zcela nezávislou na inervaci ostatních částí svalové soustavy.

Vylučovací orgány

Mesodermálního původu jsou i vylučovací orgány. Základní strukturální a funkční jednotkou vylučovací soustavy obratlovců je nefron (obr. 103C). Obecné stavební schéma nefronu zahrnuje proximální ledvinové tělísko a tubulus. Ledvinové tělísko (corpusculum renis, resp. Malpighiho tělísko) má kulovitý tvar a skládá se z anastomozující sítě krevních vlásečnic tvaru klubička (tento soubor vlásečnic se nazývá glomerulum). Krev do periferních vrstev tohoto klubička vlásečnic přivádí drobná arteriola afferens a naopak ji z centrálních klíček klubička sbírá arteriola efferens. Glomerulum je obalené dvouvrstevnou pochvou zvanou Bowmanův váček. Vnitřní vrstva



C mw

Obr. 103 Embryonální původ nefronu ze zúžené části mesodermu mezi somitem a hypodermem nazývané nephrotom, resp. mesomera (A). Po oddělení somitu od hypodermu (B) se od coelomové dutiny hypodermu oddělí nefrony, základní funkční jednotky vylučovací soustavy, jejichž počet odpovídá počtu somitů. Mají zprvu podobu prosté trubice (vyznačeno šrafováním), která si po určitou dobu uchovává spojení s coelomovou dutinou hypodermu otvorem zvaným nephrostom. Opačné (dorzolaterální) konce této výchlípyk navzájem splývají do podoby souvislého vývodu, běžícího paralelně s povrchem těla (ductus Wolffii). Do stěny výchlípyk se protlačuje klubičko cév (glomerulum), čímž se vytváří pohárkovitý Bowmanův váček, čímž se vytváří pohárkovitý Bowmanův váček. Tak vzniká základní funkční jednotka vylučovací soustavy obratlovců zvaná nefron (C). U obratlovců se tedy již nefiltruje coelomová tekutina, nýbrž krev oběhového systému. Podle Felixe, z Grodzinského a kol. (1976).

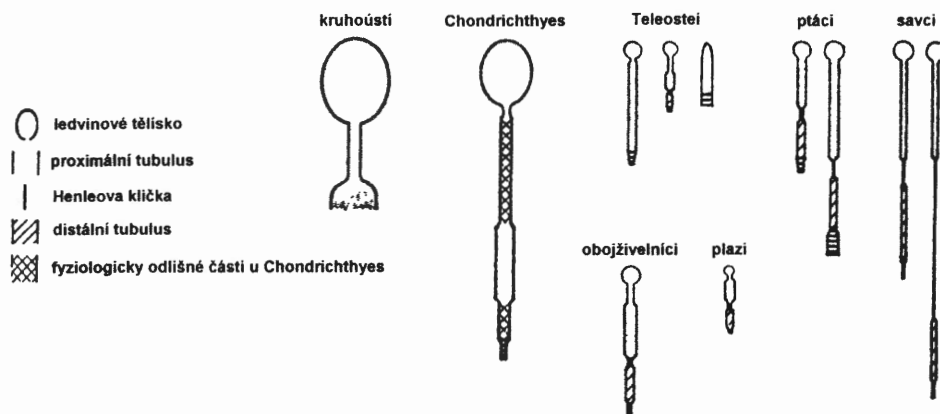
váčku přiléhá těsně ke stěnám vnějších krevních vlásečnic glomerulu, takže krev je od štěrbinovitého prostoru mezi oběma vrstvami Bowmanova váčku oddělena jen velmi tenkou epithelovou stěnou. Do tohoto prostoru je z krve filtrována primární, tzv. glomerulární moč (filtrát krevní plasmy). Štěrbinovina uvnitř Bowmanova pouzdra ústí do poměrně dlouhé a různě stočené trubice zvané tubulus, která ve většině případů může být morfologicky rozlišena na proximální a distální úsek a jejíž stěny jsou rovněž opleteny sítí krevních vlásečnic. Morfologické rozdíly mezi proximálním a distálním tubulem jsou dány rozdílnou fyziologickou funkcí těchto úseků. Hlavní úlohou tubulu je resorbovat vodu z glomerulární moči zpět do krve tak, aby nedošlo k dehydrataci organismu. Podobně se zde resorbuje glukóza (v proximální části tubulu) a soli (v distálním úseku). Výsledné složení moči je tedy značně odlišné od primární glomerulární tekutiny. Distální konec tubulu je napojen na cesty ústící na povrch těla.

Toto obecné schéma nefronu se u příslušníků různých skupin obratlovců může do různé míry lišit (obr. 104). U sladkovodních ryb a obojživelníků je ledvinové tělísko relativně velké, a tudíž i výdej vody je poměrně značný. Je to z toho důvodu, že sladkovodní prostředí je hypotonické (tj. o nižším osmotickém tlaku, než mají tělní tekutiny). V takovém prostředí má okolní voda tendenci osmoticky pronikat do organismu celým povrchem těla a ten je nucen ji v odpovídajícím množství vylučovat (protože se tím vylučuje i značné množství solí, mají některé druhy ryb schopnost nahrazovat jejich úbytek příjmem prostřednictvím zaber). U mořských ryb je naopak ledvinové tělísko malé nebo zcela chybí a podobně může chybět také celý distální úsek tubulu. To koresponduje s tím, že výdej vody je u těchto živočichů poměrně nepatrný. Je to logické, protože mořská voda představuje vůči tělním tekutinám mořských ryb hypertonické prostředí, do kterého voda z těla samovolně difunduje, a tělo vylučuje vodu

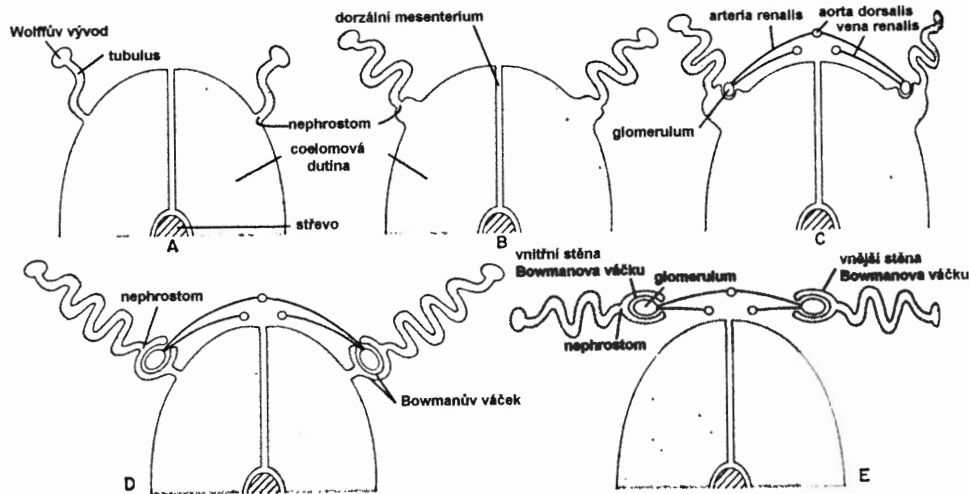
jen v nezbytné míře. Problém s odvodem odpadních produktů metabolismu je v takových případech řešen exkrecí přebytečných solí žábami. Pozoruhodnou výjimkou jsou žraloci, kteří přestože žijí většinou v marinním (tedy hypertonickém) prostředí, mají relativně velké ledvinové tělísko a dlouhý tubulus. U nich je však osmoticky tlak tělních tekutin vyšší nebo alespoň obdobný jako u mořské vody, což je způsobeno jejich unikátní schopností snášet bez problémů vysoké procento močoviny v krvi. Malé ledvinové tělísko a zkrácený tubulus je i u plazů, zde však jako adaptace k životu v aridním prostředí; voda se u nich z těla ztrácí odparem, a proto jako dodatečné zařízení k resorpci vody z moči slouží stěny kloaky. U savců a do určité míry i u ptáků přechází proximální úsek tubulu v distální část poměrně dlouhou a tenkou kličkou zvanou Henleova klička, ve které dochází k resorpci vody a sodíku (u některých pouštních savců se zde resorbuje veškerá voda z moči, takže tito živočichové mohou žít pouze z vody získávané metabolickým štěpením organických látek, bez nutnosti pít).

Nefron vzniká embryonálně tak, že s výjimkou glomerulu je celý přímým derivátem coelomu (obr. 105). V raném stadiu embryonálního vývoje je základ glomerulu v kontaktu se stěnou coelomu. Tato stěna se postupně vyklenuje a glomerulum obklopí, čímž vznikne Bowmanův váček. V konečné fázi se tubulus odštěpí od coelomové dutiny, a vznikne tak definitivní nefron. Popsaný embryonální vývoj pravděpodobně rekapituluje evoluční vznik nefronu.

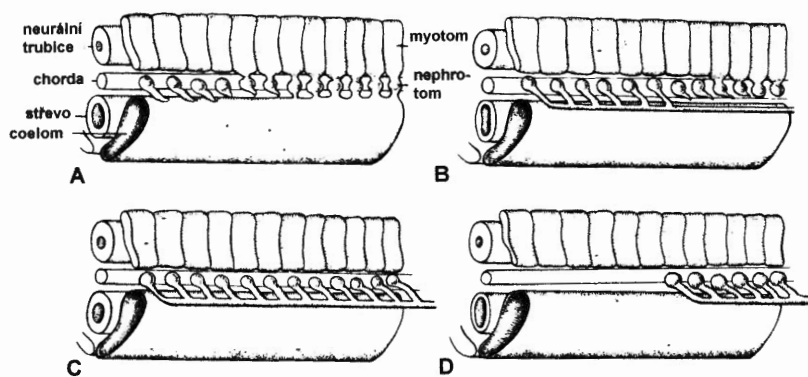
Nefrony jakožto základní strukturální a funkční jednotky mikroskopických velikostí jsou uspořádány do podoby makroskopických orgánů, ledvin. Ledvina obratlovců (lat. ren, řec. nephros) je párová tubulózni žláza s exkreční funkcí, umístěná v tělní dutině (i když extraperitoneálně) a fixovaná na její dorzální stěnu. Embryonálně se zakládá v podobě série drobných mesodermálních bloků zvaných mesomer (resp. nephrotomy), situovaných mezi somity



Obr. 104 Schematické znázornění variability v poměrné velikosti ledvinového tělíska a tubulu u různých skupin obratlovců. Podle Marshalla a Kamptona, ze Smithe(1960).



Obr. 105 Embryonální vznik nefronu a jeho postupné odškrcení od coelomové dutiny. Podle Smithe (1960).



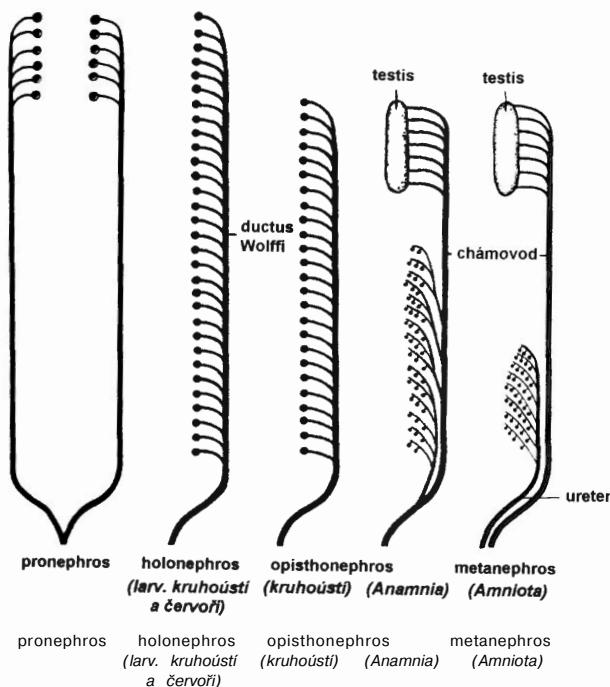
Obr. 106 Postupné zakládání nefronů od hlavového konce zárodka k ocasnímu a vznik Wolffova vývodu. Na obrázku D je znázorněna redukce pronephros (série předních nefronů). Podle Romera a Parsonse (1977).

a laterální destičkou, která tvořila stěny coelomové dutiny. Předpokládá se, že v primitivním prevertebrálním stadiu vznikl z každého nephrotomu jeden nefron podle schématu popsaného v předchozím odstavci. Na každé straně těla tak vznikla série nefronů, tvořících dohromady ledvinu. Protože morfologická diferenciací nephrotomu v embryonálním vývoji probíhá odpředu dozadu (v souladu s diferenciací somitů), zakládají se nejdříve přední nefrony a nejpозději nefrony zadní (obr. 106). Nephrotomy jsou umístěny na každé straně těla dorzálně od coelomové dutiny a z toho vyplývá i jejich fixace k dorzální stěně tělní dutiny, vně peritonea. Raný embryonální vývoj naznačuje, že u primitivních forem byl možná ještě tubulus spojen s coelomovou dutinou. Hypoteticky lze rovněž připustit, že u primitivních forem ústil každý nefron individuálně na povrch těla (podobně jako u metanefridií). Protože však svalstvo bočních částí těla, které je derivátem myotomů, expandovalo ventrálním směrem a izolovalo tak nefrony od povrchu těla, došlo ke spojení ústí tubulů jednotlivých nefronů v jediný podélný vývod zvaný Wolffův vývod (ductus Wolffii), který se

před vyústěním z těla spojoval s obdobným vývodem nefronů druhé strany těla v jediný. Toto spojení se nachází buď v kloace, nebo v její bezprostřední blízkosti.

Během embryonálního vývoje se tento typ ledvin zakládá tak, že se nefrony začínají diferencovat na předním konci série nephrotomu a s postupným přidáváním dalších nefronů ústí jejich tubulů spolu postupně splývají ve Wolffův vývod (proto tento primitivní močovod směřuje dozadu). Takto utvářený typ ledvin se nazývá holonephros (protože se zde zachovává úplný počet nefronů) a vyskytuje se u raných stadií kruhoústých a kupodivu i u červorů (obr. 107).

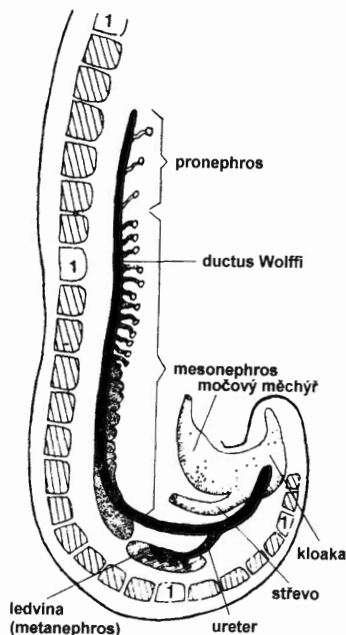
Z tohoto primitivního typu ledvin postupně vznikaly typy odvozené. V první fázi přední nefrony, tvořící dohromady tzv. pronephros, začaly degenerovat; to se projevuje již u dospělých kruhoústých. Zbývající úsek se jako celek nazývá opisthonephros (protože zahrnuje soubor nefronů, které tvořily zadní část holonephros). Opisthonephros již postrádá segmentální uspořádání nefronů (výjimkou jsou kruhoústí, kde se ještě uchovalo). Všichni čelistnatci



Obr. 107 Schematické znázornění různých typů ledvin obratlovců při pohledu z dorzální strany, hlavový konec těla směřuje nahoru. S výjimkou pronephros jsou všechny ostatní typy znázorněny jen pravou polovinou (srovnej obr. 106 a 108). Podle Romera a Parsonse (1977).

mají opisthonephros tvořeno velkým množstvím nefronů (mnohem větším, než byl původní počet nephrotomů). Protože přední část opisthonephros byla u samců nahrazena varlaty, která se do něj začlenila (viz dále), stal se z původního Wolffova vývodu chámovod (trubice odvádějící z varlat pohlavní buňky) a močovod pro odvod moče z opisthonephros se konstituoval druhotně. Nicméně opisthonephros si u vodních čelistnatců ještě zachovává protáhlý tvar. U obojživelníků jsou však již ledviny vyvinuty v kompaktnější podobě a produkce moči se koncentruje do té části, která je homologická se zadními segmenty původního holonephros. Je však nutné podotknout, že u larválních stadií ryb (*Osteichthyes*) a obojživelníků pronephros persistuje poměrně dlouho jako tzv. hlavová ledvina; až do dospělosti se však zachovává u některých *Teleostei*. Vysvětlení existence hlavové ledviny spočívá v tom, že nephrotomy se zakládají i v hlavovém mesodermu (viz str. 73 a obr. 95) a nejvíce dopředu ležící nephrotomy s vylučovací funkcí (a tvořící součást pronephros) patří 8. a 9. hlavovému somitu. Ještě více vpředu ležící nephrotomy (tedy nephrotomy předních hlavových somitů) mají úzký vztah k brzlíku (thymus), tedy orgánu s lymfocytopoetickou funkcí (viz též str. 117), jehož větší část vzniká z entodermu 3.-6. žaberní štěrbině a který si (alespoň v embryogenezi) zachovává rovněž segmentární uspořádání.

U amniot tyto trendy dosáhly maxima a lze je dobře sledovat v embryonálním vývoji. I u nich se v raných stadiích zakládá těsně za hlavou (v budoucím krčním úseku) krátká řada rudimentárních nephrotomů (rudimentární povaha spočívá např. v tom, že nejsou vyvinuty glomeruly), které odpovídají pronephros. Zakládá se i rudimentární Wolffův kanál. Toto je však jen velmi pomíjivá epizoda v embryogenezi ledvin amniot, protože přední nefrony začínají mizet již v době, kdy zadní nefrony této rudimentární série pronephros nejsou ještě vyvinuty. Nicméně nefrony postupně vznikají i směrem dozadu od úrovně záhy degenerující pronephros a jejich soubor funguje jako ledviny po značnou dobu embryonálního vývoje jak u plazů a ptáků (mohou persistovat až do doby různě dlouho po opuštění vaječných obalů), tak i u savců. Tyto embryonální ledviny se nazývají mesonephros. Mají ještě segmentální uspořádání (zpočátku na každý tělní segment připadá jeden nefron; obr. 108) a u savců zasahují až do lumbální části těla. Teprve později se počet nefronů zvyšuje.



Obr. 108 Rané embryonální stadium vývoje ledviny u člověka ilustrované na podélném řezu zárodkem celkové délky 5-6 mm. Podle Brause, z Grodzinského a kol. (1976).

Poté co se diferencovaly zadní nefrony mesonephros, dochází k postupné degeneraci předních nefronů mesonephros. Již v prenatálních stadiích se na ně u samců začínají napojovat varlata (viz dále). Tubuli a Wolffův kanál se však zachovávají, i když získávají jinou funkci. Zadní část embryonální nefrogenní tkáně již není segmentována a postupně

vytváří sférický kompaktní orgán, který slouží u dospělých amniot jako definitivní ledvina, metanephros. K odvodu moči se vytváří zcela nová trubice, tzv. močovod (ureter). Je zajímavé, že močovod se zakládá jako výchlipka Wolffova kanálu, roste směrem dopředu a teprve sekundárně se spojuje s ústím tubulů. Močovod se uvnitř ledviny savců rozšiřuje do tzv. ledvinové pánvičky (pelvis renalis), která může být členěna na ledvinové kalichy (calices renales). V těchto prostorách se shromažďuje moč. Ledvinu savců lze makroskopicky rozlišit na povrchovou kůru (cortex), která obsahuje nefrony včetně proximálních tubulů, a dřev (medulla), která je paprscitě žíhaná (do podoby tzv. dřevných pyramid), protože v ní centripetálně probíhají vývodné močové cesty.

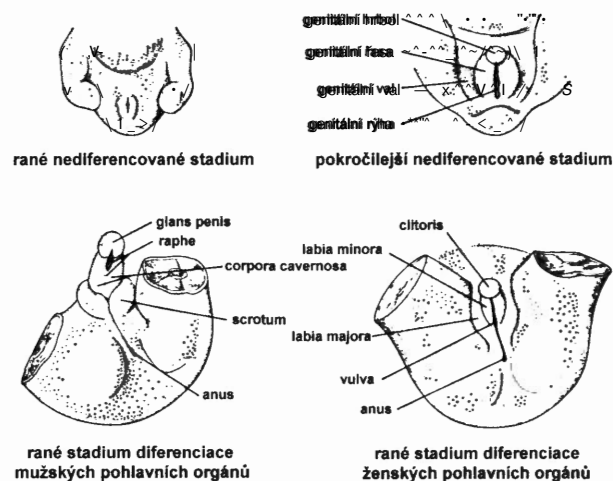
Vývodné močové cesty jsou v nejjednodušším případě reprezentovány Wolffovým vývodem. U těch obratlovců, kde se přední část opisthonephros podílí na formování samčího pohlavního orgánu, je moč z ledviny (tzn. zadní části opisthonephros) odváděna zvláštní trubici, paralelní s původním Wolffovým vývodem. Avšak u některých dvojdyšných a primitivních paprskoploutvých (ale také u některých obojživelníků) je Wolffův vývod jediným, který odvádí jak moč, tak i pohlavní buňky. Postupně (u amniot) se však diferencoval oddělený močovod (viz výše), čímž se močové a pohlavní vývodné cesty oddělily. Močovod se před svým ústím většinou rozšiřuje do podoby močového měchýře (vesica urinaria), kde se moč před vyloučením mimo tělo akumuluje; to umožňuje periodické vyměšování moči a rovněž resorpci vody. U primitivních paprskoploutvých ryb je vyvinuto podobné zařízení před ústím splynulých Wolffových vývodů. U pokročilých Actinopterygii (Teleostei) však močový měchýř vzniká jako výchlipka kloaky a stejně tak tomu je u suchozemských tetrapodů s výjimkou savců, u nichž je kloaka značně redukována (viz dále str. 84) a měchýř je opětovně součástí vnějších močových vývodů. U řady plazů a téměř u všech ptáků močový měchýř zanikl a moč se shromažďuje v kloace (kde se mísí s produkty trávicí soustavy; odtud její kašovitá konzistence).

Z předchozího výkladu je zřejmé, že pronephros, mesonephros a metanephros jsou evolučně i ontogeneticky postupně vznikajícími (případně zanikajícími) částmi původní ledviny zvané holonephros, které lze odlišit podle jejich funkce, a není to tedy vývojová sekvence zcela různých orgánů. Důležité rovněž je, že ledvina ryb a obojživelníků není homologon mesonephros amniot, nýbrž homologon opisthonephros, i když se někdy (např. u obojživelníků) mohou sekundárně vyvinout močovody nezávisle na původním Wolffově vývodu.

Pohlavní orgány

Obratlovci jsou s výjimkou několika málo partenogenetických druhů plazů a anomálních jedinců (funkční hermafroditismus; viz dále) gonochoristé, tzn. lze u nich odlišit samčí a samičí pohlaví nejen co se týče pohlavních orgánů, ale často také podle řady dalších morfologických znaků. Rozmnožovací orgány (gonády) produkují samčí a samičí pohlavní buňky. V raném embryonálním vývoji se samčí gonády (varlata, testes) i samičí gonády (vaječníky, ovaria) zakládají z morfologicky indiferentního základu a stejné platí i o jejich vývodech. V průběhu embryogeneze se však tyto základy u obou pohlaví morfologicky diferencují, přičemž se všechny struktury zakládají i u opačného pohlaví (obr. 109), ale zůstávají zde v rudimentárním stavu. Indiferentní stadium sexuálního vývoje může někdy přetrvávat až do dospělosti a projevuje se v tom, že odlišné okrsky jediné gonády produkují jak samčí, tak i samičí pohlavní buňky, což se označuje jako funkční hermafroditismus (juvenilní kruhoustí, některé ryby, vzácně obojživelníci). Diferenciace gonád nastává v normálně probíhající ontogenezi až v době, kdy coelomové dutiny jsou dobře vyvinuty a ostatní orgánové soustavy jsou již založeny. Gonády vznikají z páru pohlavních lišt, které probíhají podélně při dorzální stěně coelomové dutiny laterálně od úponu mesenteria a mediálně od základů ledvin (obr. 110). Základem gonád je zárodečný epitel těchto lišt a mesodermální výstelka coelomu.

Vaječníky (ovaria) jsou párové struktury nejčastěji oválného tvaru, které periodicky mění svoji funkci a tím i morfologii (např. velikost). U kruhoustých a některých ryb mohou splývat v jediný nepárový or-



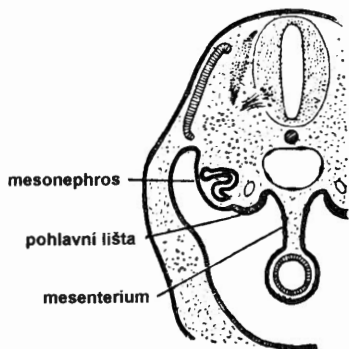
Obr. 109 Postupná morfologická diferenciace vnějších pohlavních orgánů člověka. Podle Wildera, ze Smithe (1960).

gán. Uvolňují se z něj vajíčka, která se dostávají do coelomové dutiny a u kruhoustých se dostávají genitálním pórem (gonoporus) mimo tělo. Tento systém se v zásadě zachovává i u čelistnatců (také zde se vajíčka uvolňují z vaječníků do coelomové dutiny; výjimkou jsou ryby, kde v důsledku velkého množství produkovaných vajíček by hrozilo nebezpečí, že budou masově unikat do coelomové dutiny, a proto jsou vaječníky přímo napojeny na vejcovody), zde jsou ale vajíčka zachycována nálevkou (infundibulum) do primitivního vejcovodu (oviductus, resp. Mullerova trubice). Tento vejcovod embryonálně vzniká z dorzolaterální stěny coelomu a může být k němu fixován speciálním závěsem (mesovarium), který je rovněž derivátem coelomové stěny. Běží paralelně s Wolffovým vývodem. U žraloků a ocasatých obojživelníků vzniká Mullerova trubice podélným rozštěpením Wolffova vývodu a stejný embryonální původ Mullerovy trubice lze předpokládat také u dalších skupin primitivních čelistnatců, kde je reprezentována postranní větví Wolffova vývodu. Naproti tomu u většiny suchozemských te-

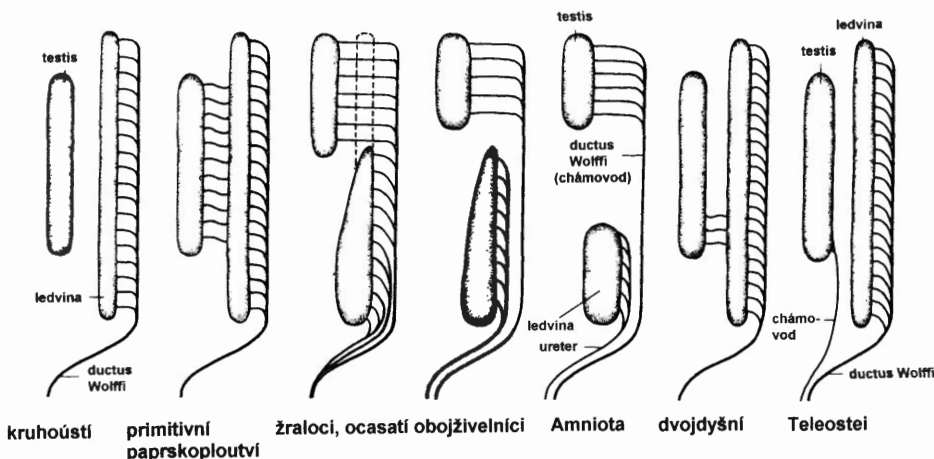
trapodů vzniká vejcovod odlišně, jako záhyb coelomového epithelu, nicméně jeho embryonální návaznost na Wolffův vývod se dá předpokládat, i když je v embryogenezi již značně zastřena.

U některých obratlovců se vejcovod může diferencovat v různě specializované úseky, ve kterých se např. zadržují vajíčka v případě ovoviviparie nebo kde se vylučují přídatné ochranné vaječné obaly. U amniot se tak rozlišuje vlastní vejcovod (tuba uterina), kterým sestupuje vajíčko, od specializované svalnaté části, která se nazývá děloha (uterus). U primitivních amniot a dokonce některých savců (viz obr. 650) je děloha vyvinuta na každém vejcovodu (uterus duplex), u pokročilejších však dělohy obou stran spolu navzájem splývají (uterus simplex). Zde se shromažďují vejce před vykladením a u živorodých plazů (např. u vymřelých ichthyosaurů) a savců se zde vyvíjela či vyvíjejí embrya. Distální část původní Mullerovy chodby se nazývá pochva (vagina); může být buď párová, nebo jednolitá a vyústuje buď do kloaky, nebo přímo na povrch těla (u savců, kde je kloaka rudimentární a zachovaná jen v podobě tzv. urogenitálního sinu). Je to orgán sloužící pro příjem penisu, a má tak význam při vnitřním oplození. Mullerova chodba se zakládá v indiferentním stadiu pohlavního vývoje i u samců, v dospělosti se však u nich zachovává jen výjimečně (např. u některých obojživelníků nebo dvojdyšných). Náhodné uvolnění oplozeného vajíčka mimo infundibulum (tedy do coelomu břišní dutiny; jedná se v podstatě o poruchu implantace) může způsobit jev označovaný u člověka jako mimoděložní těhotenství.

Varlata (lat. testes, sing. testis; řec. sing. orchis) jsou rovněž párové orgány oválného tvaru. U kruhoustých splývají v nepárový mediální orgán zcela izolovaný od ledvin (obr. 111) a pohlavní buňky jsou podobně jako u samic uvolňovány do coelomové



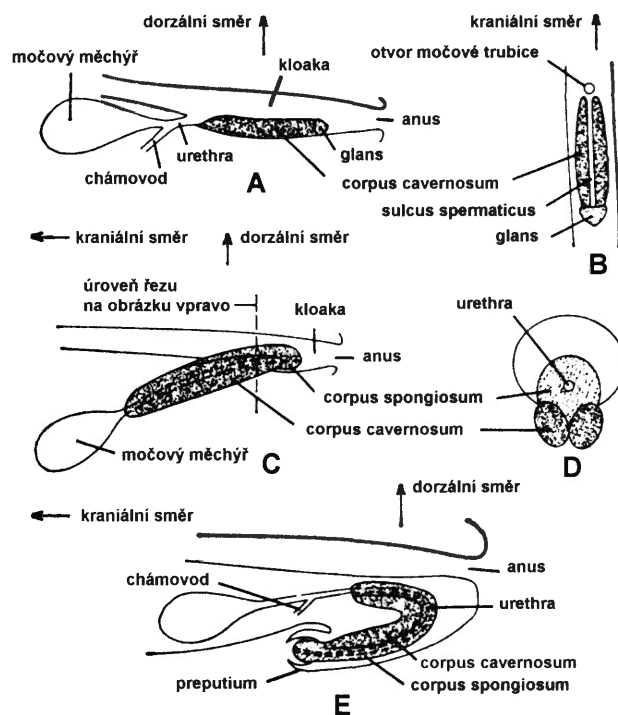
Obr. 110 Příčný řez lidským zárodkem celkové délky 7 mm. Je patrné, že základ ledviny a mediálně od ní umístěné gonády je na zadní (tedy původně dorzální) stěně coelomové dutiny. Podle Arreye, z Romera a Parsonse (1977).



Obr. 111 Schematické znázornění vztahu vylučovací a pohlavní soustavy u různých skupin obratlovců. Znárodněna je pouze pravá strana (srovnej obr. 107). Podle Romera a Parsonse (1977).

dutiny, odkud se dostávají na povrch těla genitálním pórem. Varlata u většiny obratlovců si i v dospělosti zachovávají původní umístění na dorzální straně coelomové dutiny, u většiny savců však klesají na ventrální stranu coelomové dutiny (v menší míře to platí i o vaječnicích) a mohou být definitivně umístěna v mimotělní výchlípce břišní dutiny, v tzv. šourku (scrotum). Tento proces (viz obr. 653) se označuje jako sestup varlat (descensus testicularum) a postupuje po trase vymezené záhybem mesenteria (gubernaculum). U mnoha druhů savců zůstává i v dospělosti spojení mezi břišní dutinou a dutinou šourku otevřené (tzv. inguinální kanál) a tímto kanálkem mohou být varlata v periodách inaktivity zahahována do břišní dutiny (k tomu slouží m. cremaster). Cesty pro odvod samčích pohlavních buněk jsou však vždy uzavřené, a tudíž od coelomové dutiny oddělené. Bylo již řečeno v souvislosti s vylučovací soustavou, že tyto cesty vznikají modifikací primitivního močovodu, tedy Wolffova vývodu. Embryonální základ varlat je lokalizován mediálně od předního konce opisthonephros a po degeneraci nefronů této části ledviny byly semenotvorné kanálky varlete (tubuli seminiferi) napojeny na reziduální tubuly a jejich prostřednictvím na Wolffův vývod. Semenotvorné kanálky se však ještě předtím spojují v jediný centrální kanálek nebo (u ptáků a savců) v pletěň kanálků označovanou jako rete testis (rete Halleri). Odtud však přecházejí množstvím paralelních tubulů zvaných ductuli efferentes do Wolffova vývodu. Tento vývod slouží tedy u amniot jako chámovod (ductus deferens). Proximální úsek Wolffova vývodu je však u paryb a savců stočen do mnoha klíčků, které ve svém souhrnu vytvářejí těleso zvané nadvarle (epididymis), příkládající se k povrchu varlete. Do distální části chámovodu ústí u savců přídatné žlázy, které se podílejí na vzniku spermatu: semenné váčky (vesiculae seminales), prostata a Cowperovy žlázy. Chámovod ústí do močové trubice (urethra) a prostřednictvím ní na povrch těla; u ryb je toto vyústění na tzv. papilla urogenitalis, u obratlovců s vnitřním oplozením na kopulačním orgánu.

Samčí kopulační orgány mohou být různého původu: u paryb (Chondrichthyes) a vyhynulých pancířnatých (Placodermi) to jsou výběžky břišních ploutví, které jsou zpevněny do podoby páru tyčinek, na jejichž povrchu je vytvořen kožní záhyb, kterým je sperma dopravováno do kloaky samice. Podobný orgán může být u některých paprskoploutvých ryb, kde vzniká modifikací řitní ploutve (gonopodium). U plazů (obr. 112) slouží jako kopulační orgán párový hemipenis, což jsou kapsovitě záhyby stěny kloaky, které mohou být v důsledku kaveros-



Obr. 112 Samčí kopulační orgán u plazů (želva, A - řez v mediální rovině, B - pohled z ventrální strany), primitivních savců (C - mediální řez, D - příčný řez) a placentálních savců (E - mediální řez). Podle Smithe (1960).

ního překrvení vychlípeny mimo tělo. Podobně funguje penis savců; u samic se vyvíjí jeho rudimentární homologon v podobě erektilního útvaru zvaného clitoris.

Bylo již několikrát zmíněno, že urogenitální cesty (a rovněž trávicí trakt) v řadě případů nevycházejí na povrch těla přímo a samostatně, nýbrž ústí nejprve do společné dutiny zvané kloaka (cloaca znamená lat. stoka) a teprve tato dutina se otevírá jediným otvorem (tedy společným otvorem pro všechny tři zmíněné soustavy) na povrch těla. Embryonálně se zakládá jako výchlípka trávicí trubice (tedy entodermu), proti níž se zevnějšku vchlipuje ektoderm v podobě proctodea, přičemž po určitou dobu mezi oběma částmi existuje oddělující membrána (obdoba oropharyngeální membrány, která odděluje stomodeum od entodermálního střeva; viz str. 111). Kloaka je tudíž dvojího původu, entodermálního a ektodermálního. U obratlovců je samozřejmě umístěna v prostoru těsně za pletencem pánevním, v oblasti vyústění střeva.

Je pozoruhodné, že u primitivních vodních čelistnatců není přítomnost dobře vyvinuté kloaky pravidlem. Například z recentních kruhoústých je dobře vyvinuta u sliznatek, kde všechny tři systémy ústí na povrch těla jejím prostřednictvím, zatímco u mihulí

je ústí střeva samostatné a vývody vylučovací soustavy a gonoporus jsou na urogenitální papile, která je od análního otvoru oddělená. U žraloků, kteří reprezentují nejprimitivnější recentní čelistnatce, je kloaka dokonce opatřena svalovým svěračem; kromě střeva se do ní otevírají párové močovody, u samců párové chámovody a u samic párové vejcovody. Naproti tomu u chimér (které jsou se žraloky řazeny do stejné skupiny) kloaka chybí a příslušné systémy ústí na povrch těla odděleně. U vodních čelistnatců je kloaka dobře vyvinuta u dvojdysných, ale chybí u paprskoploutvých. Pozoruhodná situace je u latimerie, kde samci mají dobře vyvinutou kloaku, u samic je však společný vývod jen pro urogenitální soustavu (urogenitální sinus, někdy považovaný za rudimentární kloaku; viz též situace u embryonálních stadií savců, popsána na str. 368), zatímco střevo vyústuje odděleně. Je otázkou, jaká byla situace u devonských lalokoploutvých ze skupiny Rhipidistia, kteří jsou považováni za ancestrální linii, ze které vznikly všechny skupiny recentních tetrapodů. U recentních obojživelníků a plazů (a všech amniot) je totiž kloaka dobře vyvinuta (viz obr. 651), navíc doplněna o močový měchýř. U obojživelníků je močový měchýř embryonálně derivátem stěny kloaky, u plazů a savců je pozůstatkem allantois (viz str. 242 a níže). U ptáků močový měchýř (s výjimkou pštrosů) chybí a nahrazuje jej bursa Fabricii.

Orgány ektodermálního původu

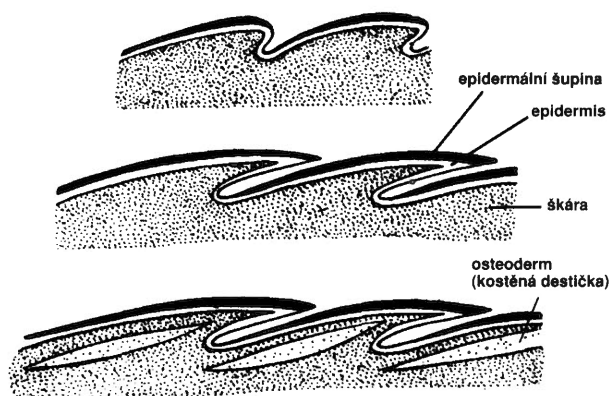
Pokožka

Mezi orgány ektodermálního původu patří u obratlovců (ale i všech ostatních mnohobuněčných živočichů) především pokožka (epidermis). V jejích buňkách je pigment melanin, jehož různé koncentrace způsobují zbarvení v různých odstínech šedi a hnědi. Mnohem různorodější zbarvení kůže je však dáno speciálními buňkami uloženými ve škáře a bylo zjištěno, že i buňky s melaninem v epidermis mají svůj původ ve škáře.

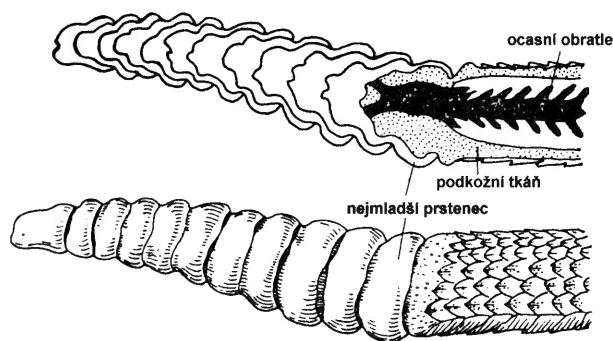
Protože během neustálého procesu výměny buněk v epidermis mohou některé buňky získat sekretorickou funkci, lze mezi její deriváty počítat celou řadu typů jednobuněčných žláz kruhoustých, ryb a larev obojživelníků, většinou produkujících sliz, chránící kůži před macerací a vyschnutím. Některé jednobuněčné žlázy ryb se modifikovaly do podoby světelných orgánů, produkujících světlo. U některých typů se na tomto procesu podílejí fosforescentní bakterie, žijící v těchto žlázách symbioticky, u jiných jde o složitý chemický proces, na kterém se podílí sekret žlázy. Je zajímavé, že u některých ryb

se jako přídatné zařízení vyvinulo jakési tmavé pozadí, které produkované světlo odráží, a proti němu průhledná vrstva, která jako čočka světlo koncentruje a tím zesiluje. U obojživelníků tvoří sekretorické buňky vícebuněčné žlázy tvaru hruškovité alveoly s tenkým kanálovým vývodem. Produkt těchto žláz je většinou sliz poskytující mechanickou ochranu, u obojživelníků může být však navíc produkt žláz jedovatý, čímž získává obrannou funkci (např. parotidální žlázy ropuchovitých nebo některých salamandridů). Žlázy se sekretorickou funkcí se zachovaly i u suchozemských obratlovců. U ještěřů jsou to např. žlázy na spodní straně stehen nebo u aligátoru při spodní čelisti. U ptáků lze do této kategorie zařadit uropygiální žlázu, umístěnou na dorzální straně pygostylu, u savců tzv. mazové žlázy (glandulae sebaceae) při kořincích chlupů, potní žlázy (glandulae sudoriparae), podílející se na thermoregulaci, a mléčné žlázy (glandulae mammae), které vznikly přeměnou potních žláz; mléčné žlázy však mohou mít poměrně odlišnou strukturu (srv. např. ptakořitní, vačnatci, placentálové).

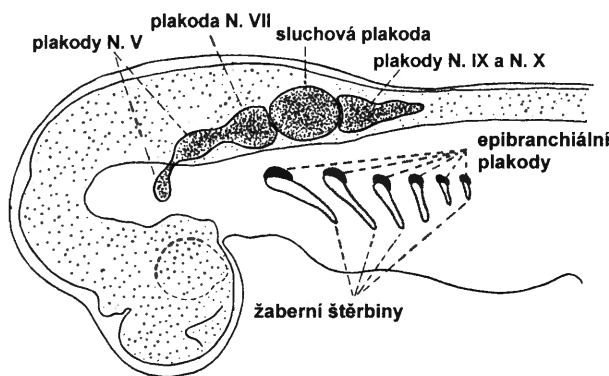
Deriváty keratinové vrstvy epidermis jsou velmi různorodé. Nejjednodušší jsou lokální zesílení této vrstvy, čímž vznikají různé rohovitě hrbolky (např. na kůži ropuchy, kuňky). Na první pohled podobné jsou různé mozoly, ty však zahrnují i podkladovou vrstvu škáry. U plazů vznikají z kompaktní rohovité vrstvy šupiny nebo destičky (které nelze zaměňovat s produkty endesmální osifikace, k níž dochází ve škáře). Protože se v češtině i v jiných jazycích tyto termíny (šupiny, destičky) používají i pro deriváty škáry, označují se zmíněné deriváty epidermis jako epidermální šupiny (obr. 113). U plazů pokrývají celé tělo (obr. 114) včetně lebky nebo např. u želv povrch krunýře. U ptáků a savců se většinou zcela re-



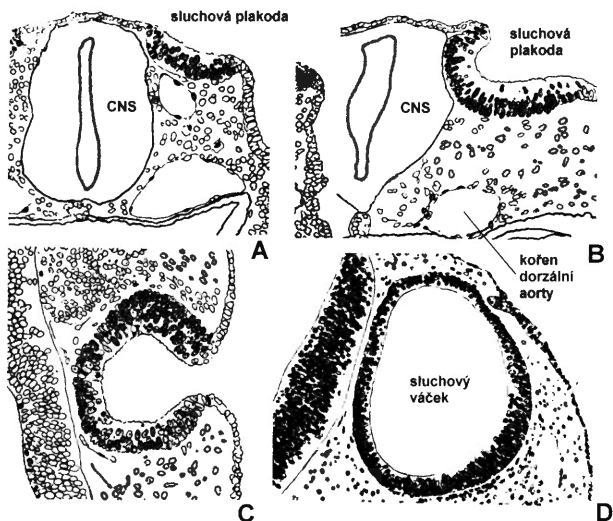
Obr. 113 Různé druhy epidermálních šupin plazů. Dole epidermální šupina doplněná podložní kostěnou destičkou, vznikající endesmální osifikací ve škáře. Podle Boase, z Romera a Parsonse (1977).



Obr. 114 Zbytky zrohovatělé kůže na ocase po opakovaném svlékání u chřestýše (nahore mediální řez). Podle Czermaka a Rietschela, z Grodzinského a kol. (1976).



Obr. 115 Zjednodušené znázornění polohy dorzolaterálních plakod (neuroplakod) a epibranchiálních plakod u embrya primitivního vodního obratlovce. Z neuroplakod vznikají např. smyslové orgány hlavy (nebo alespoň jejich části, např. čočka oka) a ganglia hlavových nervů. Podle Balinského (1975).



Obr. 116 Čtyři stadia vývoje vnitřního ucha vchlípením epidermální sluchové plakody dokumentovaná na lidském zárodku. Podle Streetera (1942, 1945).

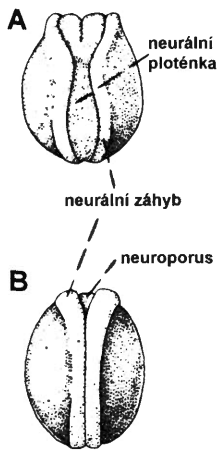
dukovaly, s výjimkou rohovitěho pokryvu zobáku (stejně je tomu u želv) a šupin na běháků ptáků a na ocase některých drobných savců. Stejný původ mají drápy, nehty (které jsou rozšířenými drápy), kopyta suchozemských tetrapodů a rohovitý povrch výběžků kosti čelní (zvaných os cornu) u sudokopytníků; tento rohovitý povrch se nazývá roh a není nikdy odvrhován ani se nevětví. Naproti tomu paroh je kost (je tedy mesodermálního původu), která je periodicky odvrhována (díky vrstvě kostních buněk zvaných osteoklasty) a pouze v raných stadiích vývoje parohu je kryta modifikovanou kůží (líčím). „Roh“ nosorožců je sice derivátem epidermis, na rozdíl od pravého rohu sudokopytníků je vytvořen splnutím dlouze chlupovitých epidermálních papil. Derivátem epidermis je rovněž část ptačího pera (viz str. 327).

Epidermální plakody a jejich deriváty

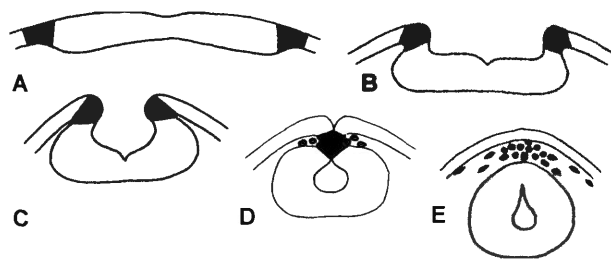
Z embryonálního ektodermu však vznikají mnohem důležitější orgány než jen svrchní část kůže. Především to jsou zvláštní destičkovitá zesílení povrchového epithelu, tzv. epidermální plakody (obr. 115). Z nich se zakládají ganglia hlavových nervů (proto se označují též jako neuroplakody), oční čočky, vpředu na hlavě čichové váčky, v zadním úseku hlavové části sluchové váčky (obr. 116). Části epidermis přiléhající ke sluchovým váčkům rovněž zesilují a z těchto plakod se vytvářejí orgány postranní smyslové čáry. U vodních obratlovců (včetně larev obojživelníků a dokonce také u dospělých obojživelníků permanentně žijících ve vodě, např. *Xenopus*) jsou tyto orgány uspořádané v liniích na povrchu dermálních kostí lebky, na postkranální části těla běží v podobě jediné linie na bocích až k ocasní ploutvi. Všechny orgány tohoto laterálního sensorického systému mají bez ohledu na svoji definitivní pozici (např. na kořeni ocasu) embryonální původ z neuroplakod přiléhajících ke sluchové plakodě (plakodě sluchového váčku) a od té pak migrují do míst svého definitivního umístění.

Neurální lišta a její deriváty

Poté co se během embryonálního stadia neuruly kompletně uzavře neurální trubice a co se nad ní uzavřou i obě epidermální řasy (obr. 117), se v prostoru mezi neurální trubicí a povrchoým ektodermálním epithelem nachází určité množství volných buněk, které mají původ v okrajích neurální ploténky, později v hraně uzavírajícího se neurálního záhybu (obr. 118). Tato buněčná masa se nazývá neurální lišta. Zprvu je to mediálně uložený a do stran nepravidelně vyběhající horizontální pruh, později se

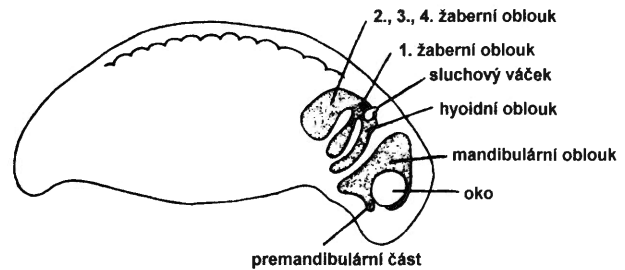
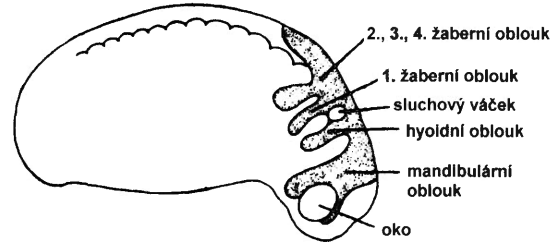
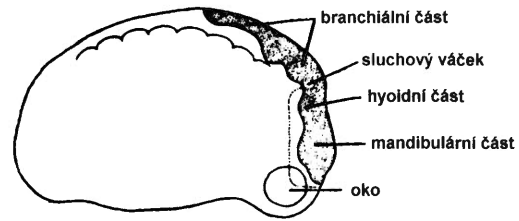


Obr. 117 Neurula čolka při pohledu z dorzální strany. Hlavový konec směřuje nahoru. Podle Glaesnera (1925).

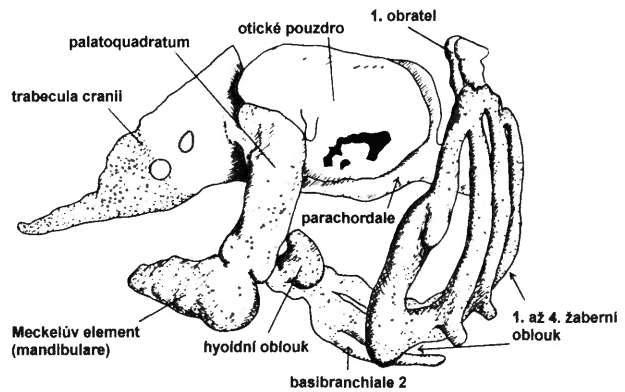


Obr. 118 Vznik neurální trubice vchlípením a následným uzavřením neurální ploténky u obojživelníků. Buňky neurální lišty jsou vyznačeny černě. Podle Balinského (1975).

rozdělí na levou a pravou část. Poté začnou buňky neurální lišty migrovat ventrálním směrem, přičemž vytvářejí dobře rozlišitelné proudy (obr. 119, bar. příl. obr. 3), vyhýbající se základům smyslových orgánů, žaberním váčkům apod. Tyto proudy jsou zvláště mohutné v hlavové oblasti, zatímco v trupové části embrya jsou méně vyvinuté. Některé z těchto proudů vrůstají do prostoru mezi epidermis a mesoderm, jiné pronikají do prostoru mezi neurální trubicí a mediální částí somitů (sklerotom) ventrálním směrem až na úroveň dorzální aorty a dále až na ventrální stranu těla. Avšak pouze část jich dospěje do této oblasti, značné množství jich zůstane podél této migrační cesty. Protože velký počet těchto buněk se přetváří v chromatofory, lze jejich migraci poměrně dobře sledovat podle pigmentových stop (proto u ryb a obojživelníků lze nalézt např. pigmentované peritoneum). Kromě pigmentových buněk se však buňky neurální lišty v přední části embrya (ve sloupcích mesodermu oddělujících vznikající žaberní štěrbiny) přetvářejí ve vazivové buňky primordia budoucího viscerálního endoskeletu lebky (tedy skeletu žaberních oblouků; obr. 120).



Obr. 119 Migrace buněk neurální lišty s vyznačením struktur, které z nich vzniknou v hlavové části dospělého živočicha. Pohled na embryo ocasatého obojživelníka při pohledu z pravé strany (hlavový konec směřuje vpravo). Podle Stonea (1926).

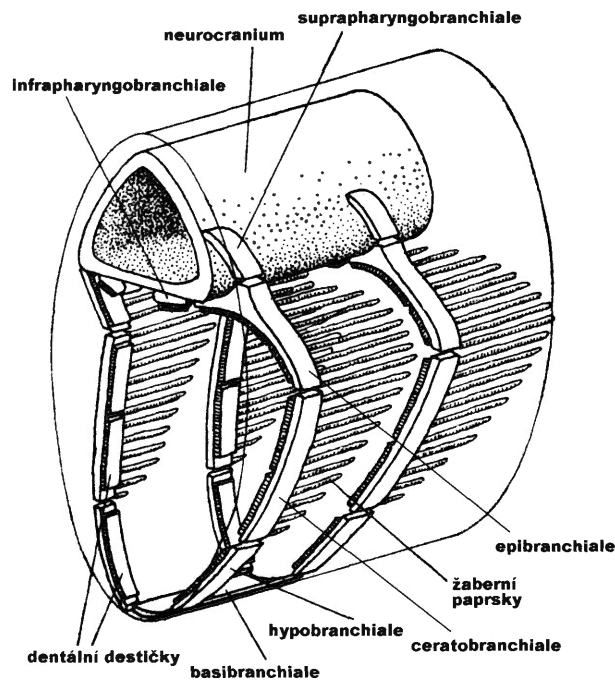


Obr. 120 Lebka lary ocasatého obojživelníka s vyznačením částí, které vznikají z neurální lišty (tečkované) a ze somitického mesodermu (bílé). Podle Stonea (1926).

Proud buněk původem z neurální lišty těsně za okem dává vznik palatoquadratu a v distální části mandibulare, další proud se přetváří v hyoidní oblouk atd. Je pozoruhodné, že tímto způsobem (tedy jako derivát neurální lišty) vznikají i praechordalia (trabeculae cranii), která tedy patří vývojově k visce-

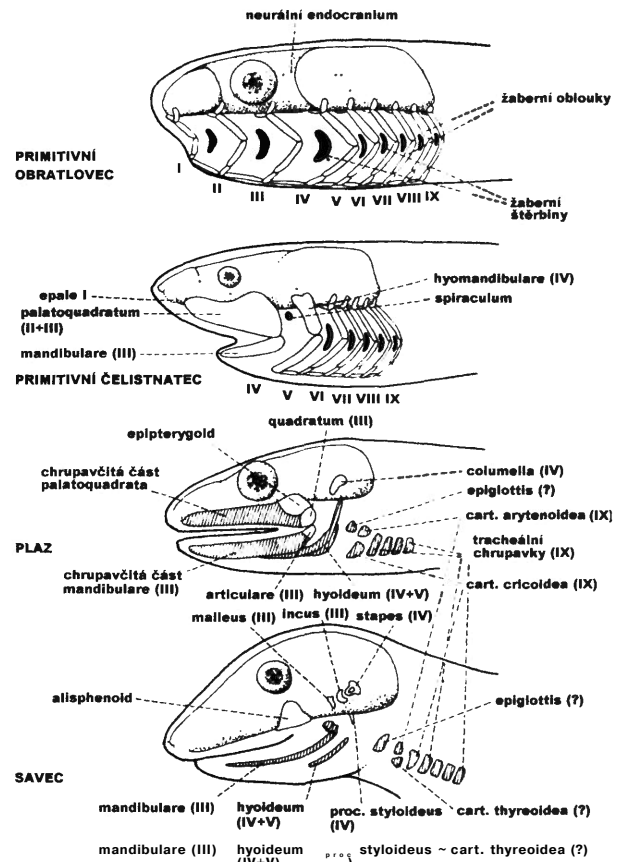
rálnímu skeletu, i když jsou funkčně začleněna do mozkovny (tedy neurokrania; Kuratani *a kol.* 1997). Kromě viscerokrania se však neurální lišta také podílí na vzniku embryonálních základů zubů (odontoblastů), škáry (a tudíž i jejich derivátů v podobě dermálních kostí) v lící části hlavy, části ganglií V., VII., IX. a X. hlavového nervu a ganglií dorzálních kořenů míšních nervů, částečně i na vzniku periferní nervové soustavy, mozkových plen a v menší míře i některých dalších struktur (např. dřene nadledvin). Buňky neurální lišty jsou jen částečně predeterminovány k určité (skeletogenní či jiné) vývojové funkci. Z valné části (nikoliv však zcela) je tato jejich funkce indukována okolním prostředím (např. předním úsekem trávicí trubice).

Viscerální endokranium (bar. příl. obr. 5) se zakládá z původně nediferencovaných žaberních oblouků (arcus branchiales), z nichž každý je primárně složen ze samostatných elementů zvaných branchialia (obr. 121). Dorzální pár slouží k fixaci oblouku na neurální endokranium, a protože je tento pár nad úrovní trávicí trubice, nazývají se tyto elementy pharyngobranchialia. To, které směřuje podle stěny neurokrania dorzálně, se nazývá suprapharyngobranchiale, druhé, opírající se o ventrální stranu neurokrania, se označuje jako infrapharyngobranchiale. Obě navazují svými ventrálními konci na epibranchiale, to dále na ceratobranchiale a hypobranchiale,



Obr. 121 Základní členění žaberního oblouku a topografický vztah žaberního oblouku vůči neurálnímu endokraniu. Pozměněno podle Bjerringa (1977), z Ročka (1985a).

chiale; poslední z nich se na ventrální straně kloube se stejnojmenným elementem protější strany. Zatímco dorzálně je vzájemný odstup žaberních oblouků (a tedy velikost žaberní štěrbin) udržován místem jejich fixace na neurokranium, slouží ventrálně ke stejnému účelu tyčinka postavená mezi sousední žaberní oblouky v mediální rovině. Označuje se jako basibranchiale*; basibranchialia sama jsou však mesodermálního původu. Celý oblouk není stavěn vertikálně ve frontální rovině, nýbrž epibranchialia jsou ukloněna mírně posteroventrálně a naopak ceratobranchialia (a tím i hypobranchialia) od místa svého kloubení s epibranchialii jsou uklo-



Obr. 122 Schéma znázorňující modifikace viscerokrania během evoluce obratlovců. Šrafovane jsou znázorněny deriváty žaberních oblouků, které zůstaly ve stadiu chrupavky. Částečně podle Remaneho, Storcha a Welsche (1976).

* Tato terminologie se používá rovněž ve své zjednodušené podobě, kdy místo celého slovního základu „branchiale“ se používá jen přípony „-ale“ (tedy pharyngeale, epale, ceratale, hypale, basale). Tím, že se do těchto názvů zahrne jako základ navíc označení příslušného oblouku (tedy terminální, premandibulární, hyoidní atd.), lze označení stručnou formou ještě zpřesnit: např. epibranchiale mandibulárního oblouku je epimandibulare, ceratobranchiale hyoidního oblouku ceratohyale.

něna mírně anteroventrálně. Epibranchialia a ceratobranchialia se tedy při bočním pohledu stýkají pod určitým úhlem, což byla důležitá predispozice pro vznik čelistního kloubu.

Původní hypotetická forma měla žaberní oblouky v plném počtu (odpovídajícím devíti metamerám; viz též obr. 95, 97) a stavěné podle uvedeného schématu (obr. 122). Tento stav se jen s mírnými obměnami zachoval u kruhoústých (nejen recentních, ale i paleozoických), u nichž se vytvořilo ústní ústrojí na zcela jiném funkčním principu než u čelistnatých obratlovců. Vznik čelistí (viz též str. 142) byl podmíněn rozsáhlou přestavbou viscerokrania v oblasti předních tří oblouků. První oblouk (zvaný terminální, protože se nachází na předním konci hlavy) částečně (svrchními elementy) přirostl k bázi čichového pouzdra, z větší části zcela zmizel. Epibranchialia druhého (premandibulárního) a třetího (mandibulárního) oblouku srostla prostřednictvím tenké kostěné laminy zvané vinculum do podoby útvaru zvaného palatoquadratum. Obě epibranchialia se na palatoquadratu primitivních lalokoploutvých i paprskoploutvých ryb zachovávají jako zesílené části zvané pars autopalatina (epibranchiale druhého oblouku) a pars pterygoquadrata (epibranchiale třetího oblouku). Spodní část druhého oblouku zanikla, ze spodní části třetího oblouku se zachovalo ceratobranchiale, které je označováno jako mandibulare, resp. Meckelova chrupavka (u suchozemských tetrapodu; u ryb je tento element ještě osifikován, a proto není vhodné jej označovat jako chrupavku). Hypobranchiale čelistního oblouku se někdy - např. u larev obojživelníků - zachovává jako izolovaná osifikace na distálním konci mandibulare a označuje se jako mentomandibulare.

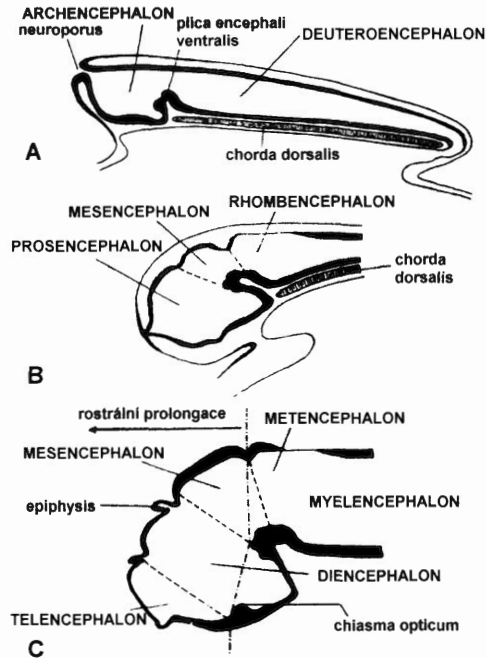
Palatoquadratum a mandibulare se u všech obratlovců s výjimkou savců účastní na stavbě čelistního kloubu, a proto z důvodů funkčně mechanických zůstávají kloubní části těchto elementů osifikované i u obojživelníků a vyšších tetrapodu. Osifikovaná část palatoquadrata se nazývá quadratum, osifikovaná část mandibulare se označuje jako articulare. U savců se z těchto dvou drobných osifikací stávají pravděpodobně sluchové kůstky; z articulare kladívko (malleus), z quadrata kovádlínka (incus); tento názor však není přijímán jednoznačně (viz též kap. Vznik savčích znaků, str. 364). Palatoquadratum se fixuje k neurokraniu několika způsoby: toto spojení může být pouze pomocí elastických vazů a pak se nazývá streptostylie. Často se však připojuje i prostřednictvím horní části následujícího, tedy hyoidního oblouku a toto spojení se nazývá hyostylní. Jestliže se palatoquadratum připojuje k neurokraniu přímo (vpředu) i prostřednictvím hyoidního

oblouku (vzadu), nazývá se toto spojení amfistylie. Někteří obratlovci (např. chiméry) mají palatoquadratum pevně srostlé s neurokraniem a toto spojení se označuje jako holostylie (viz str. 158).

U primárně vodních obratlovců zůstává za čelistním obloukem řada funkčních žaberních oblouků, které však u suchozemských tetrapodu mohou být v souvislosti s přechodem k plicnímu dýchání různým způsobem pozměněny. U obojživelníků (s výjimkou žab, u nichž se na vzniku sluchové kůstky podílí i zadní část palatoquadrata) se epibranchiale hyoidního oblouku (označované jako hyomandibulare) přetváří na sluchovou kůstku (columella auhs), která je někdy označována jako stapes, protože je s touto sluchovou kůstkou savců homologická. Spodní část hyoidního oblouku, celý další oblouk a basibranchiale mezi nimi se u suchozemských tetrapodu přetvořilo v jazylku (hyoideum), přičemž basibranchiale tvoří centrální část zvanou tělo jazylky (corpus hyoidei), zbytek hyoidního a celý první posthyoidní oblouk se mění na přední a zadní rohy jazylky (cornua anteriores, cornua posteriores). Další posthyoidní oblouky se silně redukují a dávají vznik dalším strukturám (vzniká z nich např. processus styloideus savců). Ještě nedávno v literatuře tradovaná informace, že zadní branchiální oblouky daly vznik hrtanovým chrupavkám (cartilago arytenoidea, cartilago cricoidea a u savců chrupavce štítné, cartilago thyreoidea) a že tyto struktury tedy patří vývojově k viscerokraniu, patrně není správná, protože se zjistilo, že všechny vznikají z mesodermu (Kuratani a kol. 1997).

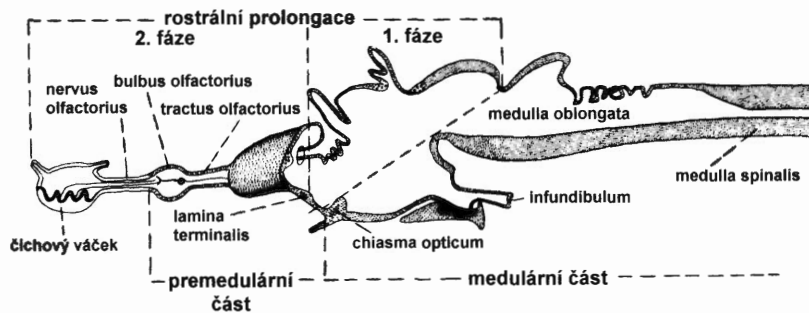
Centrální nervový systém

Z embryonálního neuroektodermu vzniká u obratlovců (ale také u larválních pláštěnců a v náznaku i u polostrunatců, jak to bylo uvedeno výše) také podstatná část centrální nervové soustavy. U obratlovců její hlavová část zbytnuje v důsledku kumulace neuralní hmoty ve směru převládajícího pohybu do podoby mozku. U dospělých lze mozek rozdělit do pěti částí (obr. 123C): vpředu je telencephalon (tzn. koncový mozek nebo také druhotný přední mozek, protože název „přední mozek“ je rezervován pro embryonální strukturu; viz dále), za ním dien-cephalon (mezimozek), mesencephalon (střední mozek), metencephalon (zadní mozek) a na přechodu mozku a míchy je myelencephalon (resp. medulla oblongata, prodloužená mícha). Toto členění je však do značné míry umělé, protože některé části navzájem strukturálně i funkčně splývají. V rané embryogenezi se tyto části zakládají ze dvou celků (obr. 123A). Přední se nazývá archencepha-

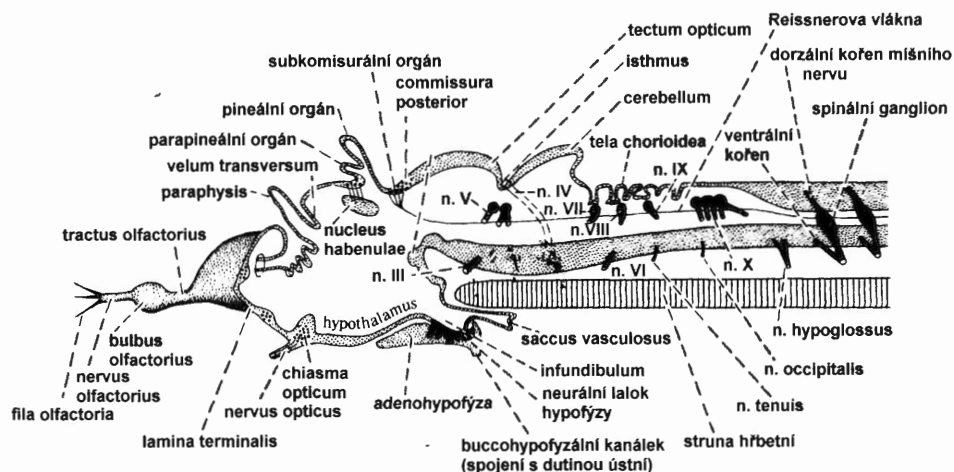


Obr. 123 Hlavní stadia vývoje mozku obratlovců. A - stadium dvou oddílů. B - stadium tří oddílů. C - stadium dospělé (pět oddílů). Na obr. C je čerchovanou čarou oddělena část vzniklá expanzí směrem dopředu před úroveň chiasma opticum (rostrální prolongace mozku). Podle Jarvika (1980).

lon a vzniká před úrovní předního konce chordy, zadní se nazývá deuterencephalon a zakládá se nad předním úsekem chordy; oba jsou navzájem odděleny hlubokým ventrálním záhybem zvaným plica encephali ventralis. U pokročilejšího embrya lze již rozeznat tři části (obr. 123B): prosencephalon (přední mozek), vznikající z přední části, mesencephalon a rhombencephalon, vznikající ze zadní části. Protože chorda během ontogeneze zaniká a rovněž zmíněný záhyb (plica encephali) mění v důsledku disproportionálního růstu mozku svoji polohu, je vhodnější užívat pro identifikaci původních embryonálních částí mozku polohu křížení zrakových drah, tzv. chiasma opticum. Jeho poloha označuje u raného embrya přední konec neurální ploténky a až k tomu křížení zasahuje archenteron a chorda. Jinými slovy, chiasma opticum podává informaci o původním (jak v embryonálním, tak i evolučním smyslu slova) předním konci embrya. Proto lze část mozku, která odtud zasahuje směrem dozadu, považovat za derivát původní neurální trubice (označuje se jako medulární část, podle názvu míchy - medulla, a část směřující dopředu (vzniklou během evoluce z úrovně bezlebečných k obratlovcům) jako premedulární část (obr. 124). Proces, kterým vznikla tato přední část, se označuje jako rostrální prolongace.

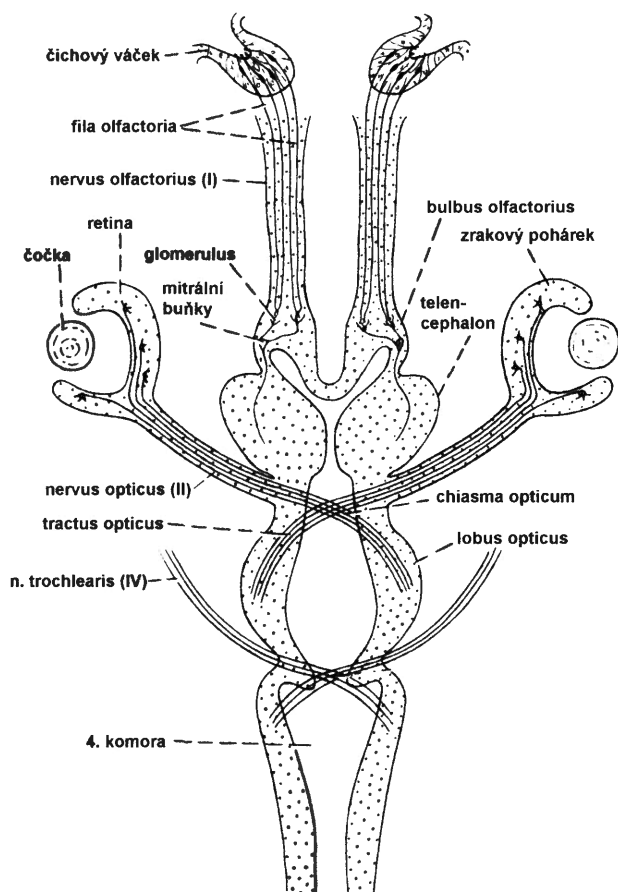


Obr. 124 Schematické členění mozku obratlovců na premedulární a medulární část, s vyznačením rostrální prolongace (úsek, o který se prodloužil mozek během evoluce z prevertebrální úrovně na úroveň obratlovců). Medulární část mozku odpovídá svým rozsahem přednímu úseku neurální trubice bezlebečných. Podle Jarvika (1980).



Obr. 125 Schéma mozku obratlovců na mediáním řezu. Podle Bütschliho (1921) a Platea (1922), z Jarvika (1980).

Premedulární část mozku tedy zahrnuje ty části, které se vyvinuly až při přechodu z prevertebrální úrovně k obratlovcům, a jsou tudíž vyvinuty jen u obratlovců. Patří sem část mozku se zrakovými centry, která se vyvinula v první fázi rostrální prolongace, a část s čichovými centry. Zrakové orgány vznikají částečně jako výchlípka laterální stěny diencephala; tato část zahrnuje zrakový pohárek, ze kterého se vyvíjí retina (sítnice), nervus opticus (zrakový nerv, II. hlavový nerv) a tractus opticus (je to úsek zrakového nervu, který je zanořen do stěny mozku). U všech obratlovců s výjimkou savců však vlákna nekončí v diencephalu, ale po křížení na bázi mozku v chiasma opticum pokračují směrem nahoru a dozadu do primárních zrakových center, umístěných v dorzální části mesencephala, v části zvané tectum opticum (obr. 125). Na povrchu mozku se tato zraková centra manifestují jako pár zrakových laloků (lobi optici; obr. 126); zvláště dobře jsou tyto laloky z pochopitelných důvodů vyvinuty u ptáků, ale také u primitivních vodních čelistnatců



Obr. 126 Schéma mozku při pohledu z dorzální strany s vyznačením čichových drah a křížení zrakových a kladkových (n. trochlearis) nervů. Podle Kapperse a kol. (1960).

(např. žraloků). Do tekta však přicházejí rovněž nervové dráhy z míchy, z čichového orgánu (via diencephalon), z cerebella a dalších. Tektum je tedy u primitivních obratlovců důležitým centrem, kam přicházejí smyslové podněty z nejrůznějších částí těla a je na ně odtud vydávána motorická odpověď. U vyšších obratlovců je tato funkce tekta nahrazena vývojem center v mozkových hemisférách (viz dále).

Kromě vyústění zrakových nervů lze v diencephalu odlišit jeho zesílené laterální stěny, které ve své šedé hmotě obsahují řadu důležitých mozkových jader. Tato část se nazývá thalamus (protože připomíná lože - což je lat. název pro thalamus - na kterém spočívají obě mozkové hemisféry). Střecha diencephala se nazývá epithalamus a jeho báze hypothalamus. Epithalamus je tenká vrstva, která není tvořena nervovými buňkami, ale z větší části do plochy rozestřenou cévní pletení nazývanou plexus chorioideus anterior, resp. těla chorioidea anterior; slouží k výměně cerebrospinnální tekutiny. Tato pleteně pokračuje dopředu až na strop telencephala. Střecha diencephala je výrazně zprohýbána vně i směrem dovnitř. Hranici mezi diencephalem a telencephalem tvoří vchlípení těla směrem dovnitř, tzv. velum transversum. Vně se těla vychlípne třemi váčkovitými výběžky. Přední, nepárový se označuje jako parafýza (paraphysis), a protože je těsně před velum transversum, náleží topograficky již do oblasti telencephala. Za parafýzou následuje tzv. neuroepifýza, která má funkci fotoreceptoru a má po obou stranách evidentní vztah k dobře odlišitelnému jádru šedé hmoty, které se nazývá nucleus habenulae. Toto tělísko tvoří shluk ganglií, kterými procházejí čichové dráhy mezi hemisférami a mozkovým kmenem. Neuroepifýza je často rozdělena na dvě části (ne však vždy; např. u žraloků, chimér a dvojdyšných je nerozdělená) zvané pineální a parapineální orgán; v souvislosti se světločivnou funkcí se embryonálně zakládají (podobně jako oči) v podobě pohárkovitých útvarů, avšak liší se velikostí (pineální je větší) a zpravidla rovněž asymetrickou pozicí. V této souvislosti je nutné zdůraznit, že v tzv. pineálním otvoru - „třetí oko“ - ve střeše lebeční může být umístěn buď pineální (Actinopterygii), nebo parapineální orgán (žáby, např. *Xenopus*, plazi).

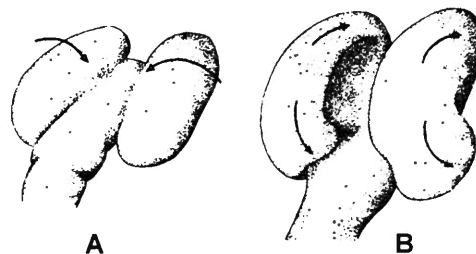
Zesílená spodní část hypothalamu se u vodních čelistnatců manifestuje výrazně prominujícími lobi inferiores, u obojživelníků a plazů jako lobi laterales. Hypothalamus obsahuje rovněž čichová centra (jeho část prominující do nitra mozku zvaná tuber cinereum) a u savců polokulovitá tělíska zvaná corpora mammilaria, která přiléhají zezadu k bázi hypofýzy. Tato tělíska (a rovněž převážná část hypothalamu) je centrem autonomní inervace těla (je zde např.

centrum regulace tělesné teploty u plazů, ptáků a savců). Na spodní části diencephala je vyvinut podvěsek mozkový (hypofýza, resp. hypophysis cerebri), který je zčásti tvořen výběžkem báze diencephala, tzv. infundibulem, zčásti má jiný původ; jedná se o žlázu s vnitřní sekrecí.

Vlastní thalamus (tedy laterální stěny diencephala) lze rozlišit na ventrální, motorickou část a dorzální, sensorickou část. Motorická část je koordinačním centrem drah vedoucích od bazálních ganglií hemisfér (viz níže) do mozkového kmene. Dorzální část je pokračováním sensorických oblastí uložených v dorzální stěně mesencephala (tzn. v tekту). Thalamus má u nižších obratlovců pouze malý význam, ale jeho úloha vzrůstá v souvislosti s rozvojem asociačních center mozkových hemisfér. Morfologicky se to projevuje vznikem převodních jader v dorzální části thalamu, který tak po dosažení úrovně savců přebírá dosavadní funkci tekta. Znamená to, že u savců všechny somatické podněty (s výjimkou čichových) přicházejí do mozkových hemisfér přes dorzální část thalamu. Významnou součástí thalamu savců je corpus geniculatum laterale, kde u této skupiny obratlovců končí tractus opticus; u savců tedy představuje primární zrakové centrum. Corpus geniculatum mediale je morfologicky podobné tělísku, kudy však pouze procházejí sluchové dráhy mezi sluchovým orgánem a hemisférami. Corpora geniculata se někdy souhrnně označují jako metathalamus. Kromě nich je však v thalamu tzv. ventrální nucleus, kterým procházejí citlivá vlákna z těla do kůry hemisfér. Všechny vyjmenované struktury thalamu jsou samozřejmě vyvinuty po obou stranách diencephala, takže jsou párové. U savců je diencephalon zcela překrytý mozkovými hemisférami telencephala.

Druhá fáze rostrální prolongace se projevila ve všech částech mozku, které leží před úrovní přední stěny embryonálního prosencephala; tato přední stěna se zachovává jako lamina terminalis. Telencephalon roste v ontogenezi směrem dopředu po obou stranách této laminy, čímž se vytvářejí dvě výdutě, které jsou dorzálně spojeny společným epitheliálním stropem zvaným těla chorioidea anterior, přicházejícím sem z oblasti diencephala. U většiny obratlovců se silné dorzální a boční stěny výdutí stáčíjí dovnitř a dolů (inverze), čímž se vytvářejí trubčovitě útvary zvané hemisféry (obr. 127). U Actinopterygii se naopak zesílené stěny vytáčíjí vně a dolů (everze). V obou případech však telencephalon expanduje před úroveň lamina terminalis. Na přední straně telencephala se vychlípne u každé hemisféry bulbus olfactorius (hemisféra a bulbus jsou přitom dobře odděleny), který se skládá z mit-

rálních buněk. Lze jej tedy považovat za nejpřednější část telencephala a jeho relativní velikost indikuje význam čichu pro daného živočicha. Avšak u řady obratlovců je bulbus od telencephala oddělen silným pruhem obsahujícím neurity mitrálních buněk (sekundární čichová vlákna; viz obr. 126). Tato část se nazývá tractus olfactorius. Naopak mezi bulbus olfactorius a čichovým orgánem se táhnou neurity primárních smyslových buněk čichového epithelu (fila olfactoria). Jejich souhrn se nazývá nervus olfactorius. Příčinou, proč je u některých obratlovců vyvinut tractus olfactorius a u jiných pouze čichový nerv, je pravděpodobně posun čichového orgánu do rostra, tedy do značné vzdálenosti před přední okraj mozkových hemisfér. Na nejjednodušší úrovni u vodních čelistnatců většina těchto čichových drah prochází ventrálně do viscerálních center hypothalamu a dorzálně do nucleí habenulae v epithalamu, případně dále do tekta; hemisféry nejsou tudíž funkčně ani strukturálně členěny. U obojživelníků však lze již rozeznat tři části, kam přicházejí podněty z čichového orgánu. Ventrálně je to oblast bazálních ganglií (z nichž u savců vzniká corpus striatum); tato část se v evoluci obratlovců postupně zanořuje do centra hemisfér. U obojživelníků je jejich hlavní funkcí přenášet čichové podněty do thalamu a tegmenta.



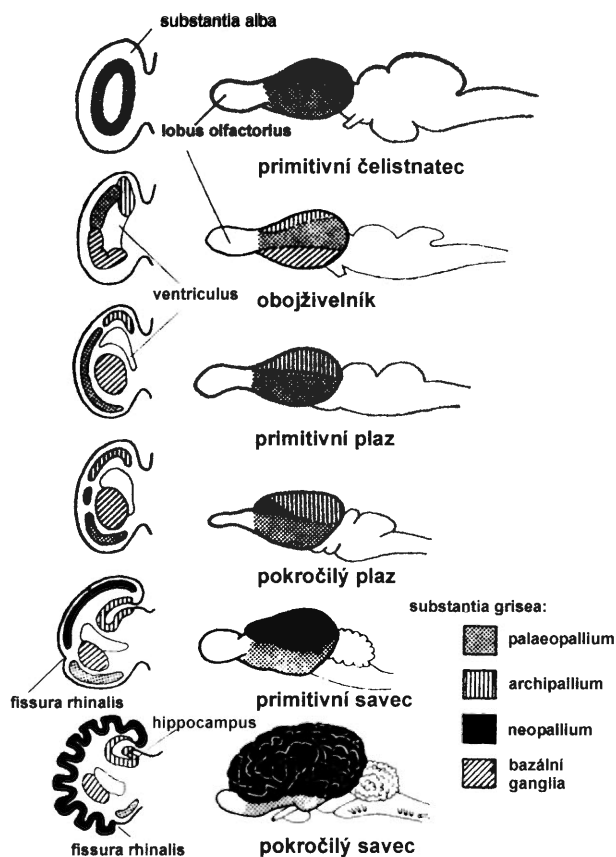
Obr. 127 Dvě stadia embryonálního vývoje mozkových hemisfér u člověka. Šipky znázorňují směr růstu. Z Borovanského a kol. (1976).

Šedá hmota (substantia grisea) všech částí hemisfér s výjimkou bazálních ganglií se postupně kumuluje na povrchu (obr. 128), čímž se vytváří mozková kůra (cortex, resp. pallium). U obojživelníků je tento materiál ještě z větší části uvnitř hemisfér, avšak na povrchu prominuje v podobě vodorovného pruhu na jejich laterálních stěnách. Tento pruh kůry se nazývá palaeopallium a ponechává si původní souvislost s čichem. V dorzální a mediální části hemisfér leží archipallium (z něhož u savců posléze vzniká tzv. hippocampus). U všech suchozemských tetrapodů je to místo, kudy procházejí čichové dráhy a kromě toho odtud vycházejí nervová vlákna do hypothalamu; u savců lze jejich svazek dobře mor-

fologicky odlišit a označuje se jako fornix cerebri. U Actinopterygii, kde hemisféry vznikají everzí (viz výše), je situace poněkud odlišná a šedá hmota se dostává naopak dolů a dovnitř, takže je většinou kumulována na bázi hemisfer. Protože tato část obsahuje i bazální ganglia, nelze ji považovat za „čisté“ pallium. Dorzální strana hemisfer je naproti tomu tvořena pouze tenkou vrstvou vaziva, které neobsahuje nervové buňky. U amniot pokračují trendy pozorované již u obojživelníků, tzn. kumulace šedé hmoty na povrchu hemisfer a přesun bazálních ganglií do jejich nitra (na dno mozkových komor). Ptáci zůstávají přibližně na úrovni primitivních plazů, tzn. je zde zachováno v omezené míře palaeopallium a na jeho úkor poněkud expanduje archipallium. Výrazný rozvoj však prodělává oblast bazálních ganglií, která jsou makroskopicky odlišitelná jako tzv. corpus striatum, vyplňující většinu hemisfer. U ptáků je dorzálně od této masy buněk a vláken uloženo tzv. hyperstriatum, což je sídlo paměti,

a tím i schopnosti učit se (na rozdíl od savců, kde je za podobné schopnosti zodpovědná mozková kůra). Podobně zvětšená bazální ganglia jsou i u Teleostei (zde se nazývají epistriatum).

Již u některých pokročilých plazů lze mezi palaeopalliem a archipalliem rozeznat na povrchu hemisfer malou oblast šedé kůry, která se označuje jako neopallium (resp. neocortex). Celá evoluce savců je pak charakterizována postupně vzrůstajícím strukturálním i funkčním významem této části mozkové kůry, která tak zatlačovala palaeopallium na bázi hemisfer (pod horizontální rýhu zvanou fissura rhinalis; důvodem tohoto označení je, že odděluje část povrchu hemisfer souvisejících s čichem - tedy palaeopallium - od části, která již s čichem nemá nic společného, tedy neopallia). Podobně na dorzální straně hemisfer je archipallium zvrásněno a postupně zatlačováno na vnitřní stranu, kde se zachovává jako tzv. hippocampus (protože svojí spirálovitou podobou poněkud připomíná mořského koníka). Archipallium (v podobě hippocampu) a palaeopallium zůstávají nakonec zachovány jako poměrně malá část hemisfer zvaná lobus pyriformis. Corpus striatum (původní bazální ganglia) zůstává zachováno a tvoří důležité převodní centrum, kterým procházejí mozkové dráhy. Vycházejí z nich hojná nervová vlákna do neopallia, ale s tím, jak neopallium postupně u savců převzalo nejdůležitější funkce, se vytvořily přímé dráhy mezi kůrou hemisfer a mozkovým kmenem, které se označují jako pyramidové dráhy. Neurony neopallia každé hemisféry jsou spojeny navzájem, ale kromě toho jejich neurity přecházejí do protilehlé hemisféry v tzv. přední komisurě (commissura anterior). Tato komisura je vytvořena u všech obratlovců a není spojena s existencí neopallia; kromě ní se však u placentálních savců vyvinula další komisura označovaná jako corpus callosum. Expanze neopallia způsobila výrazné zvětšování hemisfer, které nakonec překrývají ostatní části mozku. Kromě toho v omezeném prostoru mozkovny došlo ke zvrásnění (gyrifikaci) mozkové kůry, tzn. vzniku laloků (lobi) a brázd (gyri). Různé okrsky neopallia mají různou funkci, některé převážně motorickou, jiné spíše sensorickou. Je zřejmé, že mozkové hemisféry původně souvisely pouze s čichem, ale postupně se z nich stalo důležité asociační centrum.



Obr. 128 Evoluce struktury hemisfer telencephala. V levém sloupci jsou příčné řezy levými hemisférami, vpravo pohled na mozek z levé strany (telencephalon je zvýrazněn silnější čarou). Dobře je patrná expanze neopallia a jeho posun na povrch hemisfer. Podle Romera (1970) a McFarlanda a kol. (1979), z Ročka (1985a).

Medulární část mozku zahrnuje ty části, které byly vyvinuty již u předků obratlovců, anatomicky odpovídajících bezlebečným (bez ohledu na to, zda máme na mysli larvální, či adultní stadium). U obratlovců se sem počítá střední mozek (mesencephalon), zadní mozek (metencephalon) a prodloužená mícha (myelencephalon, resp. medulla oblongata). Bylo již řečeno, že oba zrakové nervy se kříží v chi-

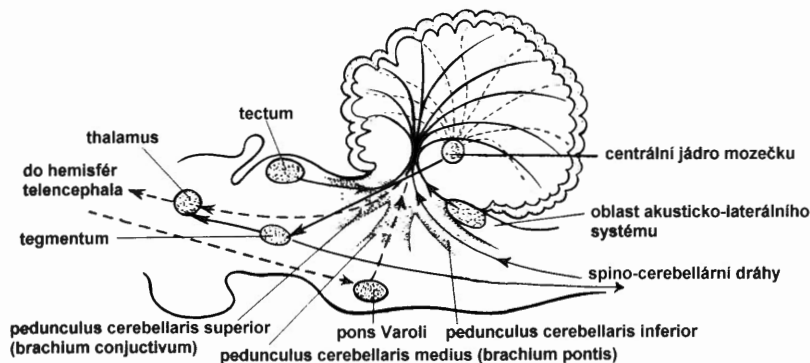
asma opticum, které leží na přední hranici mesencephala. V dorzální části tohoto úseku mozku je jeho strop výrazně zesílený a nazývá se tectum. Jsou zde uložena významná asociační centra (zejména u primitivních čelistnaticů a obojživelníků), ale s rozvojem hemisfér během evoluce pokročilejších obratlovců se jejich význam zmenšoval a přesouval se do předních částí mozku (pallia). Po stranách jsou stěny mesencephala slabší a nazývají se tegmentum. V tektu všech obratlovců mimo savce jsou uložena zraková centra, která lze na povrchu odlišit jako výrazné lobi optici. Přicházejí sem rovněž dráhy z čichových orgánů (přes asociační centra v diencephalu), ze sluchových orgánů a orgánů postranní smyslové linie a z celého těla. Původně (u primitivních vodních obratlovců) všechny tyto dráhy procházely ventrální částí tektu, avšak u obojživelníků a plazů se vyvinuly motorické dráhy, které vedou přímo z tektu k zadní části mozku a do míchy. U nižších obratlovců je tudíž tektum jednou z nejdůležitějších částí mozku, zodpovědnou za pohybovou aktivitu. U savců však byla velká část těchto funkcí přesunuta do mozkových hemisfér, včetně zrakových drah, které přecházejí pouze do thalamu (tedy součásti diencephala) a odtud dopředu do hemisfér. Jen nepatrná část vláken zrakového nervu zabíhá do tektu. U savců se proto tektum mění v rudimentární strukturu nazývanou vzhledem ke svému tvaru čtverohrbol (corpora quadrigemina). Jejich přední pár (colliculi superiores) si ponechal funkci centra zrakových reflexů a lze jej považovat za zbytky lobi optici nižších obratlovců. U obojživelníků se kromě toho se vznikem schopnosti registrovat akustické podněty diferencoval ještě jeden pár podobných laloků, colliculi inferiores, které jsou evolučním novotvarem. Se zdokonalováním sluchu (např. u některých savců) tyto struktury značně zmohutněly a postupně se měnily na převodní centra sluchových drah, vedoucích do mozkových hemisfér.

Naproti tomu tegmentum reprezentuje oblast předního ukončení motorických drah z míchy. Při-

cházejí sem však rovněž vlákna z diencephala, tektu a dalších částí mozku, takže funguje jako koordinační centrum, odkud přecházejí impulsy do motorických jader zadní části mozku.

U savců jsou při bázi a po stranách mesencephala vyvinuta tzv. crura cerebri, což jsou svazky nervových vláken, které se makroskopicky jeví jako bílá hmota. Přicházejí od mozkových hemisfér (tedy od telencephala) a probíhají podél tegmenta a dále přes prodlouženou míchu do hřbetní míchy. Tato vlákna reprezentují pyramidové dráhy (viz výše) a jsou druhotnou přístavbou, která se přikládá ke stěně mesencephala.

Za mesencephalem je další starobylá část mozku zvaná zadní mozek (metencephalon). U některých obratlovců se manifestuje výrazně prominující výdutí, která se označuje jako mozeček (cerebellum; obr. 129). Je to důležité koordinační a regulační centrum smyslových podnětů spojených s pohybovou aktivitou živočicha a vnímáním pozice těla v prostoru. Mozeček je zodpovědný za reflexivní udržování rovnováhy a navíc - zvláště u savců - je regulačním centrem svalové aktivity. Impulsy pro tuto aktivitu však u vyšších savců přicházejí z kůry mozkových hemisfér, u primitivnějších forem z tektu. Informace o pozici v prostoru se přijímají z tzv. akusticko-laterálního systému, který leží bezprostředně pod mozečkem, avšak již v prodloužené míše. Do tohoto systému přicházejí podněty ze sluchového orgánu uloženého ve vnitřním uchu a u vodních obratlovců ze soustavy neuromastů postranní smyslové linie. Mozeček se skládá ze dvou částí: hlavní je nepárové corpus cerebelli a pár tzv. laterálních oušek, auhculae laterales, resp. flocculi (sing. flocculus). Tato „ouška“ vznikají v ontogenezi vždy dříve než tělo mozečku, a jsou proto považována za evolučně starobylou část, zatímco tělo mozečku je evolučně novější formace. Tělo mozečku je u kruhoústých a obojživelníků vyvinuto pouze nepatrně, avšak u všech vodních čelistnaticů má podobu váčku prominujícího nad dorzální povrch metencephala. Je zajímavé, že na podélném řezu se tento



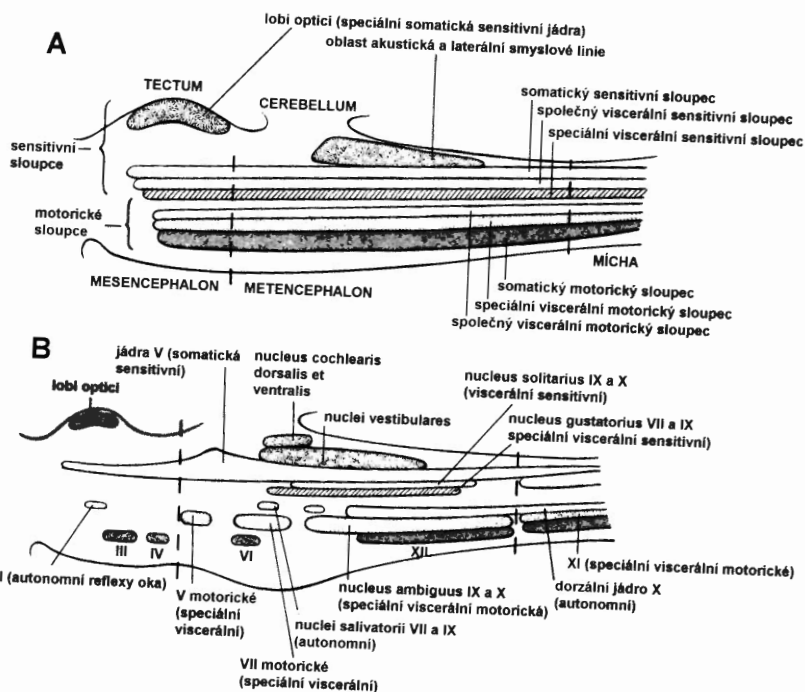
Obr. 129 Schéma nervových spojení cerebella. Přerušovanou čarou jsou znázorněna spojení, která se vyvinula až u savců. Podle Romera a Parsonse (1977).

váček jeví svojí dutinou jako invaginace (u primitivních paprskoploutvých, např. *Polypterus*, *Acipenser*), zatímco u většiny moderních ryb a amniot nepochybně vznikl evaginací. V obou případech se však jeho báze výrazně vyklenuje ze stropu čtvrté mozkové komory (viz dále); přední stěna tohoto vyklenutí se nazývá valvula cerebelli. U savců je corpus cerebelli tvořen z větší části zbytnělou kůrou, která je tvořena zčásti šedou hmotou, obsahující mozečková jádra (na povrchu), zčásti bílou hmotou, obsahující nervová vlákna (uvnitř), a morfologicky je uspořádána do podoby dvou hemisfér. Celek se tedy strukturálně poněkud podobá hemisférám telencephala. Kůra cerebella je stratifikována do několika vrstev, přičemž ve vnější vrstvě jsou uloženy velké kapkovité buňky (Purkyňovy buňky), jejichž dendrity se bohatě větví směrem k povrchu cerebella, zatímco z báze buňky vychází neurit, který zasahuje k buňkám hlubších vrstev.

U těch obratlovců, kde je mozeček důležitým centrem a mohutně prominuje (vzhledem k expanzi kůry s mozečkovými jádry) z dorzální strany metencephala, se v souvislosti s tím vyvinuly také svazky motorických vláken, která se makroskopicky jeví jako bílá hmota. Tak je tomu např. u savců, kde jsou tyto dráhy morfologicky uspořádány do podoby tří párů válcovitých struktur označovaných jako pedunculi cerebellares. Prostřednictvím nich je mozeček spojen s prodlouženou míchou (pedunculi cerebellares inferiores), s Varolovým mostem (pedunculi cerebellares medii, resp. brachia pontis) a s mesen-

cephalem prostřednictvím pedunculi cerebellares superiores (resp. brachia conjunctiva).

Přechodnou částí mezi mozkem a míchou je prodloužená mícha (myelencephalon, resp. medulla oblongata), která se stavebně již značně podobá hřbetní míše, ale na druhé straně sem přichází řada důležitých struktur z metencephala a dokonce z mesencephala. Celý tento úsek mozku (označený na obr. 124 jako medulární část) je tedy do značné míry jednolitým celkem, z něhož vybíhají hlavové nervy. Evolučně představuje nejstarobylejší část mozku (výjimkou je však cerebellum, což je evoluční nadstavba vzniklá později a související se způsobem života). Jsou zde uložena důležitá jádra, která jsou v podobě sloupců šedé hmoty uložena navzájem odděleně v laterálních stěnách. Tyto sloupce šedé hmoty přicházejí z hřbetní míchy a u primitivních obratlovců pokračují až na úroveň předního konce struny hřbetní (obr. 130). Somatický motorický sloupec (SM) probíhá ve ventrální části až k bázi infundibula (tzv. tuberculum posterius). Somatický citlivý sloupec (SS), který je naopak uložen dorzálně, zasahuje přibližně na stejnou úroveň. Rovněž viscerální motorický sloupec (VM) a viscerální citlivý sloupec (VS) mají přibližně stejný rozsah (k chiasma opticum). U pokročilejších obratlovců se tyto sloupce rozpadly na kratší úseky zvané jádra (nuclei). Důležitou skutečností je, že z medulární části mozku odstupují všechny hlavové nervy, které jsou homologické s míšními nervy (tedy s výjimkou prvního, zvaného čichový nerv, který je svazkem



Obr. 130 Schéma medulární části mozku při pohledu z levé strany s uvedením pozice citlivých a motorických jader. A - Hypotetické výchozí stadium, kde centra byla ještě uspořádána v podobě souvislých sloupců (columnae), podobně jako je tomu v míše. I v tomto primitivním stavu však byla vyvinuta speciální somatická centra pro oko a sluchový orgán. Zvláštní viscerální motorický sloupec (druhý zdola) byl určen pro svalstvo trávicí trubice. B - Schematické znázornění situace u savců, kde se souvislé sloupce - s výjimkou somatického citlivého sloupce - rozpadly na jednotlivá jádra. Římskými číslicemi je vyjádřena souvislost s příslušným hlavovým nervem, v závorce je uveden charakter jádra. Podle Romera a Parsonse (1977).

vláken čichového epithelu, a druhého, zrakového, který je výchlípkou diencephala). O hlavových nervech bude pojednáno níže. Z těchto jader vycházejí tedy všechny hlavové nervy z výjimkou zmíněných dvou. Tak například u savců se somatický motorický sloupec rozpadl na několik drobných jader uložených ve středním mozku a v přední části prodloužené míchy, odkud vybíhají nervy ovládající okohybné svaly (n. oculomotorius - III a n. trochlearis - IV) a n. hypoglossus - XII. Svalstvo ovládající původně žaberní oblouky je inervováno z viscerálních motorických jader, která vznikla rozpadem viscerálního motorického sloupce. Jedná se o n. trigeminus - V, n. facialis - VII, n. glossopharyngeus - IX a n. vagus - X; jádro posledně uvedeného nervu se nazývá nucleus ambiguus.

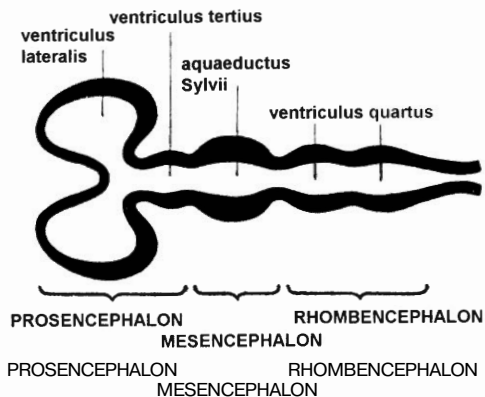
U primitivních vodních obratlovců je dorzálně od somatického sensitivního sloupce registrujícího podněty z různých částí těla vyvinut ještě zvláštní okrsek, tzv. oblast akusticko-laterálního systému. Jak jeho název napovídá, přivádí podněty od sluchového orgánu umístěného ve vnitřním uchu a od systému postranní smyslové linie. Podobný okrsek se vyvinul pro registraci podnětů z chuťových buněk. Není to však nic překvapivého, protože všechny tyto smyslové orgány se skládají ze strukturně velmi podobných prvků. Jsou to pohárkovité útvary složené ze smyslových a podpůrných buněk, vznikající embryonálně z epidermálních plakod.

U savců se velké množství vláken spojujících mozeček s ostatními částmi mozku při bázi prodlou-

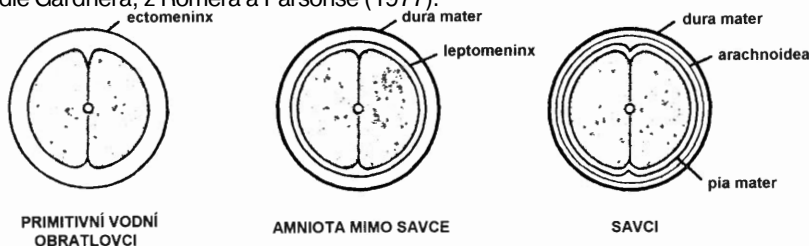
žené míchy kříží, což se projevuje jako výrazný útvar zvaný Varolův most (pons Varoli). U nižších obratlovců je zde pouze více či méně zesílená vrstva bílé hmoty. Strop prodloužené míchy je u všech obratlovců tvořen komplikovanou pletením krevních kapilár, uloženou v tenké vrstvě vaziva, která se nazývá plexus chorioideus postehor; tato část tedy není tvořena nervovou hmotou, vzniká z mesodermu a její funkce je stejná jako v případě předního plexu, tedy produkce mozkomíšní tekutiny.

Protože mozek není nic jiného než zbytnělá přední část nervové trubice, je pochopitelné, že uvnitř je vytvořen systém dutin zvaných komory (ventriculi, sing. ventriculus). Tyto dutiny přirozeně navazují na míšňí kanál (obr. 131) a jsou vyplněny mozkomíšním mokem (liquor cerebrospinalis), který - jak již bylo řečeno - je produkován v kapilárních pleteních, jež tvoří strop některých částí mozku. V obou mozkových hemisférách je po jedné komoře (ventriculus lateralis); tyto dvě komory jsou spojeny se třetí komorou (ventriculus tertius) uvnitř diencephala. U nižších obratlovců je dobře vyvinutá komora i ve středním mozku, avšak u amniot je prostornější jen v rané embryogenezi, později se redukuje do podoby úzkého kanálku mezi třetí a čtvrtou komorou zvaného aquaeductus Sylvii. Uvnitř prodloužené míchy je čtvrtá komora (ventriculus quartus). Tato komora se postupně zužuje a přechází v míšňí kanál. Stěny komor jsou tvořeny nervovou tkání; výjimkou je střecha čtvrté komory a oblast spojení diencephala s hemisférami, kde jsou vytvořeny pouze kapilární pleteně v tenké vazivové vrstvě (těla chorioidea, resp. plexus chorioideus anterior et posterior), směrem do komory vystlané pouze tenkou epitheliální výstelkou, ependymem. U savců je čtvrtá komora spojena se subarachnoidálním prostorem (viz níže, obaly mozku) jedním či více otvory (mediánní foramen Magendii, další mohou být po stranách). U savců cerebrospinalní mok v dutinách centrální nervové soustavy nepatrně cirkuluje.

Centrální nervový systém je na povrchu obklopen tenkými vrstvami pojiva zvanými pleny (meninges, sing. meninx; obr. 132). Embryonálně vznikají z mesodermu, a nejsou tedy vývojově součástí nervové soustavy. U primitivních vodních obratlovců je



Obr. 131 Schéma uspořádání dutin v mozku obratlovce. Podle Gardnera, z Romera a Parsonse (1977).



Obr. 132 Schematické znázornění obalů centrální nervové soustavy u obratlovců. Podle Smithe (1960).

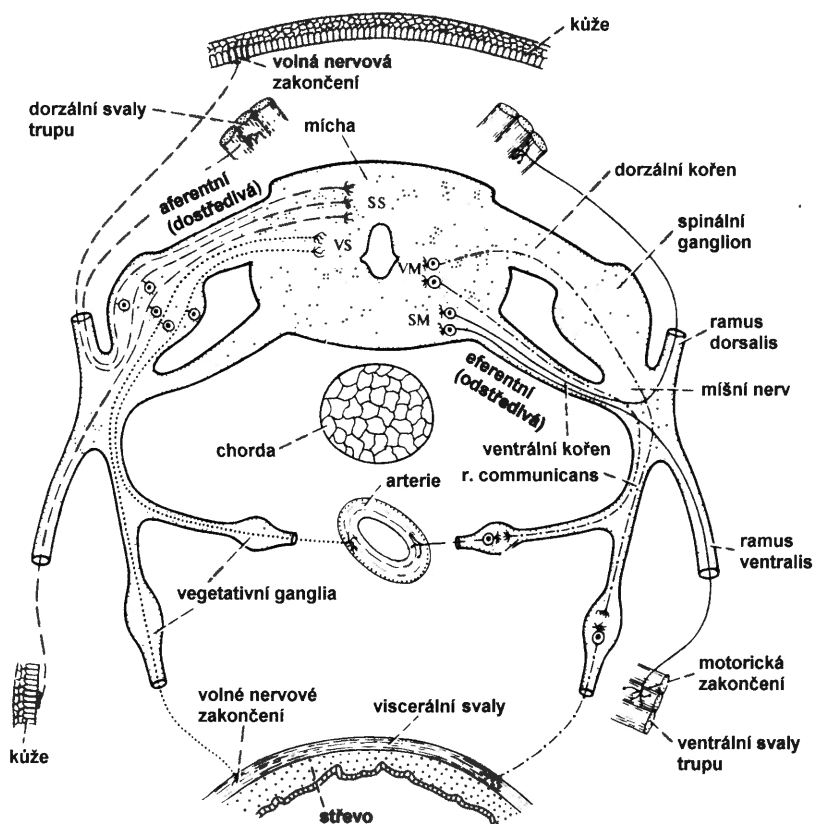
vyvinuta pouze jediná vnější tenká plena (ectomeninx), avšak u obojživelníků, plazů a ptáků se z ní vytvořila vnější vrstva, tzv. tvrdá plena mozková (dura mater), pod níž je však další vrstva (leptomeninx), která se u savců rozdělila na vnější list zvaný pavučnice (arachnoidea), který má vzhled pavučiny (odtud název) a je prakticky bez cév, a na vnitřní list zvaný pia mater, který je prostoupen cévami a přiléhá těsně k mozku a míše. Zmíněné spojení čtvrté komory mozkové vede do prostoru mezi arachnoideou a pia mater, který se nazývá cavum subarachnoideale. Vznik několika vrstev mozkových plen se dává do souvislosti s přechodem obratlovců na souš.

Hlavové nervy

Z mozku vycházejí hlavové nervy. S výjimkou prvních dvou (čichový a zrakový) jsou všechny ostatní svou strukturou, funkcí a částečně svým embryonálním původem odvozené od míšních nervů. Ganglia míšních nervů se však kompletně tvoří z buněk neurální lišty, zatímco ganglia hlavových nervů se tvoří jak z buněk neurální lišty, tak také z epidermálních plakod. U nižších obratlovců jsou tyto plakody uspořádány do dvou řad (viz obr. 115): horní řada se nazývá dorzolaterální (neuroplakody) a z plakod této

řady vznikají ganglia V., VII., IX. a X. hlavového nervu, spodní řada se nazývá epibranchiální a vznikají z ní ganglia ostatních hlavových nervů.

Pro objasnění struktury a uspořádání hlavových nervů je nutné nejdříve znát strukturu míchy a míšních nervů, neboť z tohoto stavu hlavové nervy během evoluce obratlovců vznikly. Mícha (pro odlišení od prodloužené míchy se někdy označuje jako hřbetní mícha, medulla spinalis) je trubice uložená v páteřním kanálu obratlů, jejíž základní stavba je stejná jako u mozku (který z ní vznikl): uprostřed je tenký míšňák, okolo nějž je uložena šedá hmota (substantia grisea, tvořená neurony), vně bílá hmota (substantia alba, tvořená výběžky neuronů, tedy nervovými vlákny). Z míchy (obr. 133) vycházejí míšňáci (spinální) nervy, v každé metamerě vždy jeden pár. Míšňák každé strany vychází z míchy dvěma kořeny, dorzálním a ventrálním (v anatomii člověka v souvislosti se vzpřímenou pozicí těla označované jako přední a zadní). Ventrální kořen (radix ventralis) opouští míchu na jejím ventrolaterálním povrchu a spojuje se v určité vzdálenosti s dorzálním kořenem. Dorzální kořen (radix dorsalis) však na rozdíl od ventrálního se před spojením obou kořenů rozšiřuje v nápadné spinální ganglion. U většiny obratlovců je toto ganglion uloženo v neurálním kanálu páteře. Poté se míšňák štěpí do

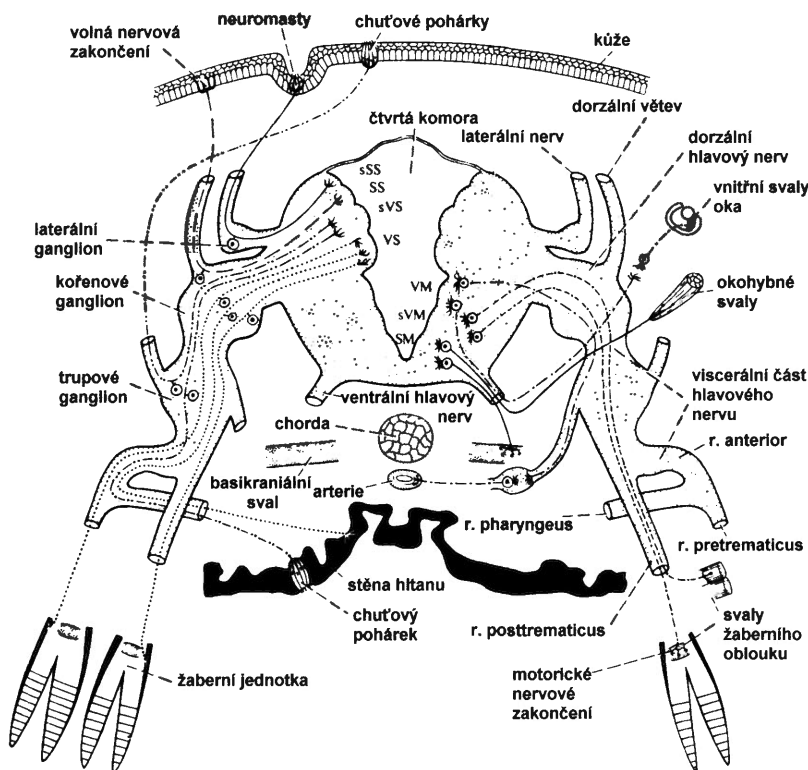


Obr. 133 Schéma míšňáků a jejich periferních zakončení. Detailnější vysvětlení v textu. Podle Bjerringa (1977), zJarvika(1980).

různého počtu větví (rami), z nichž nejdůležitější je mohutný rámus dorsalis, jehož vlákna běží k dorzální části axiálního svalstva a k povrchovým partiím dorzální části těla, a podobný rámus ventralis, který vede k hypaxiálnímu svalstvu trupu a k povrchovým partiím ventrální části těla. V původním stavu obě větve obsahovaly jak aferentní (dostředivá), tak eferentní (odstředivá) nervová vlákna, avšak během evoluce obratlovců postupně dorzální větev získala převážně aferentní funkci a ventrální větev převážně eferentní funkci. Toto pravidelné metamerní uspořádání je porušeno pouze v oblastech končetin, kde vznikají složitější propojení (plexus brachialis a plexus lumbosacralis), někdy spojené se zbytněním míchy v odpovídajícím úseku („druhý mozek“ u velkých dinosaurů). Jak aferentní, tak eferentní nervy mohou být rozděleny do dvou druhů, označovaných jako somatické a viscerální. Somatická vlákna inervují svalstvo a povrchové části těla, viscerální vlákna inervují vnitřní orgány. Toto členění lze kombinovat, čímž se označení funkce nervu zpřesňuje. Somatická aferentní (resp. sensitivní, dostředivá) vlákna (SS na obr. 134) přivádějí podněty z kůže a smyslových zakončení ve svalech a šlachách (exteroceptivní a proprioceptivní vlákna). Viscerální aferentní (resp. sensitivní, dostředivá) vlákna (VS na obr. 134) přivádějí podněty ze smyslových zakončení v trávicí trubici a v ostatních vnitřních orgá-

nech (interoceptivní vlákna). Na druhé straně somatická eferentní (resp. motorická, odstředivá) vlákna (SM na obr. 134) vedou k příčně pruhovaným svalům trupu a končetin. Viscerální eferentní (resp. motorická, odstředivá) vlákna (VM na obr. 134) ovlivňují svaly trávicí trubice, žaberních oblouků (v hlavové části; viz dále) a hladké svalstvo (např. cév a některých žláz). V každém míšním nervu jsou tyto čtyři druhy vláken: oba druhy aferentních v dorzálním kořeni a oba druhy eferentních ve ventrálním kořeni (viz obr. 133). Toto uspořádání je v té části míšního nervu, která je uložena v páteřním kanálu. Po výstupu z páteřního kanálu se však míšní nervy štěpí na ramus dorsalis (k dorzálním svalům trupu a ke kůži) a ramus ventralis (k ventrálním svalům trupu a ke kůži); obě větve obsahují somatická vlákna. Kromě toho však od nich ventrálně odstupuje ramus communicans s viscerálními vlákny, která jsou součástí vegetativního (autonomního) systému (viz níže). Popsané uspořádání založené na situaci u vyšších obratlovců se nepochybně vyvíjelo z primitivního stavu, který se zachoval u bezlebečných a kruhoústých. V obou těchto případech dorzální a ventrální větev reprezentují zcela oddělené nervy, přičemž ventrální vede výlučně somatická eferentní vlákna, zatímco dorzální ostatní tři zbývající druhy.

Viscerální motorická vlákna vybíhají ventrální větví (zvanou na obr. 133 ramus communicans) do



Obr. 134 Schéma hlavových nervů v úrovni střední části prodloužené míchy a jejich periferních zakončení. Detailnější vysvětlení v textu. Podle Bjerringa (1977), z Jarvika (1980).

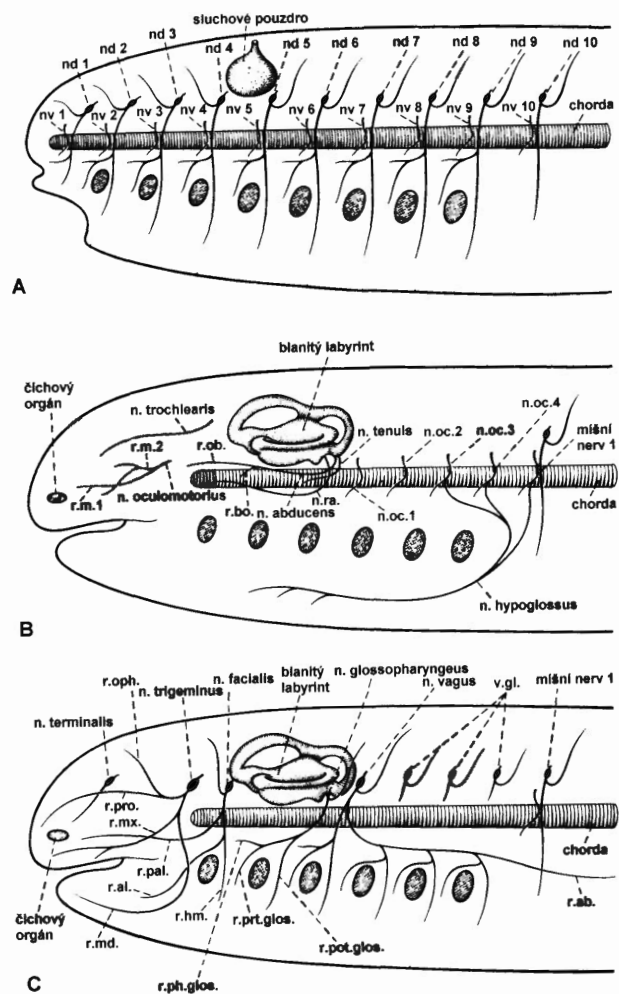
speciálních vegetativních ganglií (tato ganglia vznikají z buněk neurální lišty) a odtud ke stěně trávicí trubice a k dalším orgánům. Tento systém se nazývá vegetativní (resp. autonomní, protože je nezávislý na vůli). Je to patrně ona část nervové soustavy, která vznikla z nervové pleteně vytvořené u polostrunatců a ostnokožců v okolí trávicí trubice a u žahavců v okolí láčky. I když se tento systém označuje za autonomní, není na centrální nervové soustavě úplně nezávislý, protože dostředivá i odstředivá spojení vegetativního systému zprostředkovává mícha a dokonce i mozek (resp. centra uložená v hypothalamu).

Jak je patrné z obr. 134, vedou z mozku (tedy v hlavové části) v rámci hlavových nervů, o kterých bude pojednáno níže, speciální odstředivé viscerální dráhy k příčně pruhovaným svalům žaberních oblouků. V trupové části odstředivá viscerální vlákna inervují žlázy, hladké svaly (útroby, kůže a cévy) a svalstvo srdeční. Na rozdíl od hlavových a míšních nervů vedoucích motorické impulsy k příčně pruhovaným svalům se autonomní nervy neskládají ve svém průběhu z výběžku (axonu) jediné nervové buňky, nýbrž minimálně ze dvou (u nižších obratlovců) či z řetězce více neuronů (u vyšších obratlovců), přičemž spojení je tvořeno návazností axonu předcházejícího neuronu přímo na další neuron v řetězci. Tyto neurony tvoří často shluky označované jako autonomní či vegetativní ganglia (viz obr. 133). První neuron autonomních drah leží ještě v míše a označuje se jako pregangliový; ve svém průběhu je opatřen myelinovou pochvou, a proto se tato vlákna jeví jako bílá. Končí kontaktním rozvětvením na nervových buňkách autonomních ganglií a teprve tyto buňky vysílají vlákna (postrádající myelinovou pochvu, a jsou tudíž šedavá) k cílovému orgánu. Tato vlákna se označují jako postgangliová; v postgangliovém úseku může být vloženo větší množství neuronů. Bylo již zmíněno výše, že autonomní ganglia a postgangliové neurony jsou původem z neurální lišty, podobně jako ganglia spinálních nervů.

Viscerální aferentní vlákna vedou impulsy od vnitřních orgánů, cév atd. do míchy a mozku speciálními viscerálními nervy nebo jedním z hlavových nervů (n. vagus, který prochází až do zadní oblasti coelomu; viz dále).

Předcházející popis míšních nervů byl nezbytný pro pochopení struktury hlavových (kraniálních) nervů (obr. 135). Obecně se označují římskými či arabskými číslicemi. Bylo však již řečeno, že první z celé série, zvaný čichový (I, resp. nervus olfactorius, je tvořen vlákny primárních smyslových buněk čichového epithelu, přicházejícími z čichového or-

gánu. Má tedy sensitivní funkci a embryonálně vzniká z epidermální plakody. Není to však nerv v pravém slova smyslu, protože zmíněná vlákna tvoří kompaktní svazek (mělo by se spíše mluvit o větším počtu čichových nervů). Druhý hlavový nerv, zvaný zrakový (II, resp. nervus opticus, obsahuje eferentní



Obr. 135 Schéma uspořádání hlavových nervů v primitivním stadiu evoluce obratlovců (A) a z tohoto stavu vzniklé uspořádání ventrálních hlavových nervů (B) a dorzálních hlavových nervů (C). Pro orientaci jsou zakresleny žaberní šterbiny a statoakustický orgán. Podle Bjerringa (1977). **Zkratky:** nd - dorzální kořeny; n. oc. - n. occipitalis; r. al. - r. alveolaris n. facialis; n. ra. - n. rarus; nv - ventrální kořeny; r. ab. - r. abducentis n. vagi; r. bo. - r. basiotiticus n. abducentis; r. hm. - r. hyomandibularis n. facialis; r. m. 1, r. m. 2 - větve n. oculomotorii k okoohybným svalům první, resp. druhé metamery; r. md. - r. mandibularis n. trigemini; r. mx. - r. maxillaris n. trigemini; r. ob. - orbitální větve n. abducentis; r. oph. - r. ophthalmicus n. trigemini; r. pal. - r. palatinus n. facialis; r. ph. glos. - r. pharyngeus n. glossopharyngei; r. pot. glos. - r. pharyngeus n. glossopharyngei; r. pro. - r. profundus n. trigemini; v. gl. - rudimentární ganglia.

vlákna gangliových buněk ze sítnice oka. Má tedy rovněž sensitivní funkci. Protože však sítnice je vyklenutá část stěny mozku, lze zrakový nerv považovat spíše za vnitrocerebrální trakt než za skutečný nerv. Oba nervy lze zahrnout (spolu s VIII. hlavovým nervem) do skupiny specializovaných smyslových hlavových nervů.

Ostatní hlavové nervy (s výjimkou zmíněného n. VIII) jsou modifikovanými míšními nervy, což je tím více zřejmé, čím více se postupuje dozadu. Přední jsou modifikovány nejvíce, protože se v této oblasti vytvořily čelisti a další orgány, které porušily původní stejnorodou segmentaci hlavy. Druhou významnou skutečností je, že počínaje třetím vycházejí všechny hlavové nervy z medulární části mozku, tedy starobylé části mozku, která byla až během evoluce obratlovců doplněna o části vzniklé rostrální prolongací (viz výše). Všechny tyto hlavové nervy mají v zásadě stejnou strukturu jako míšní nervy - odstupují dvěma kořeny, vytvářejí ganglia a po spojení v jediný kmen se znovu štěpí na dorzální a ventrální větve. Ventrální kořeny hlavových nervů (resp. ventrální hlavové nervy), pokud jsou zachovány (např. oculomotorius, trochlearis, abducens, hypoglossus), obsahují somatická motorická vlákna (srv. obr. 134) vedoucí ke svalům hlavy (původem z hlavových myotomů). Podobně jako ventrální kořeny míšních nervů nemají ganglion. Shrnují se tedy do skupiny ventrálních hlavových nervů. Dorzální kořeny (resp. dorzální hlavové nervy) obsahují sensitivní vlákna (jak somatická, tak viscerální) a rovněž viscerální motorická vlákna inervující oblast zaber (svaly vzniklé z hypodermu, resp. mesodermu laterální destičky). Podobně jako dorzální kořeny míšních nervů jsou zbytnělé v ganglion. Jejich motorické neurony vznikají jako deriváty neurální trubice, sensitivní neurony z buněk neurální lišty. Někdy se označují jako skupina dorzálních, resp. žaberních (branchiálních) hlavových nervů.

Třetí hlavový nerv se nazývá okohybný (III), resp. nervus oculomotorius. Obsahuje většinou somatická motorická vlákna inervující čtyři ze šesti okohybných svalů (m. rectus superior, m. rectus antehor, m. rectus inferior a m. obliquus inferior). Tento nerv vznikl splnutím ventrálních nervů první a druhé metamery (r. m. 1 a r. m. 2 na obr. 135B). Samozřejmě patří do skupiny ventrálních hlavových nervů.

Čtvrtý hlavový nerv se nazývá kladkový (IV), resp. nervus trochlearis. Obsahuje rovněž somatická motorická vlákna inervující jeden okohybný sval (m. obliquus superior). Vznikl z ventrálního nervu původně inervujícího myotom třetí metamery. Má velmi neobvyklý průběh, protože jeho vlákna se ještě uvnitř mesencephala kříží a vycházejí na opačné

straně mozku (viz obr. 126). Patří rovněž do skupiny ventrálních hlavových nervů.

Pátý hlavový nerv se nazývá trojklaný (V), resp. nervus trigeminus. U primitivních vodních čelistnatců existuje v podobě čtyř větví, které vyběhají ze společného ganglia (ganglion Gasseri). Dvě horní větve se nazývají r. profundus (r. pro. na obr. 135C), uložený hlouběji, a r. ophthalmicus (r. oph. na obr. 135C), uložený při povrchu. Obě tyto větve obsahují výlučně sensitivní vlákna a u savců splývají v jedinou větev, která nese označení nervus ophthalmicus profundus. Dvě spodní větve se nazývají r. maxillaris (r. mx. na obr. 135C), který obsahuje sensitivní vlákna, a r. mandibularis (r. md. na obr. 135C), obsahující jak sensitivní, tak motorická vlákna, která inervují čelistní svaly. Trigeminus vznikl splnutím dorzálních nervů tří předních metamery.

V této souvislosti je třeba se zmínit i nenápadným n. terminalis (označovaném také jako 0. nerv), který se nazývá podle své polohy, protože podobně jako čichový nerv běží od epithelu čichového orgánu paralelně s čichovým nervem (I) do diencephala. Nemá však s čichem a s čichovým nervem vůbec nic společného (bylo totiž prokázáno, že vzniká z buněk neurální lišty, zatímco olfactorius je původem z čichové plakody); pouze přenáší z čichového epithelu podněty jiné než chemoreceptorické povahy (má tudíž sensorickou funkci) a částečně i aferentní impulsy z cév. Vyskytuje se u všech obratlovců s výjimkou kruhoústých a ptáků; u člověka se vyskytuje jen v rané embryogenezi. Je pravděpodobně původem z dorzálního nervu první metamery, jehož další části byly vzaty do trojklaného nervu. Jinými slovy, terminalis a trigeminus mají pravděpodobně společný původ a patří do soustavy žaberních hlavových nervů.

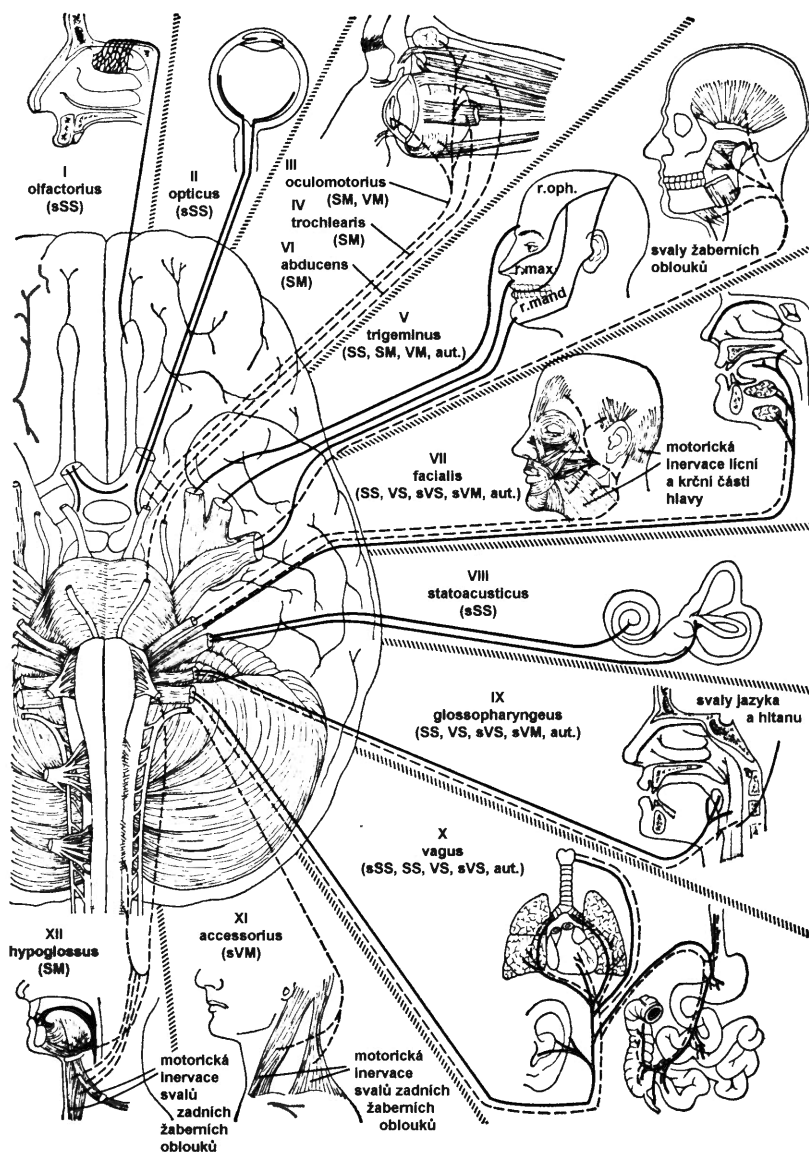
Šestý hlavový nerv se nazývá odtahovací (VI), resp. nervus abducens. Obsahuje somatická motorická vlákna a inervuje m. rectus posterior, který je derivátem myotomu čtvrté metamery. Patří tudíž do skupiny ventrálních hlavových nervů.

Sedmý hlavový nerv se nazývá lící (VII), resp. nervus facialis. Jeho značnou část tvoří viscerální sensitivní vlákna přicházející od stěny dutiny ústní a hltanu, ale také motorická vlákna inervující žlázy a hladké svalstvo. Největší část jsou však motorická vlákna inervující svaly žaberních oblouků, které vznikají z laterální destičky mesodermu hlavové části. Je to dorzální nerv čtvrté metamery. Jeho zadní část (inervující oblast za spiraculem) inervuje větve nazývané r. hyomandibularis, která běží ventrálním směrem podél hyomandibuly. Od něj se odštěpuje r. hyoideus (pokračující ventrálně podél ele-

mentu hyoidního oblouku) a r. mandibularis, který běží k čelistnímu kloubu a ke spodní čelisti. Vnitřní větve r. mandibularis se nazývá chorda tympani a prochází oblastí středního ucha. Přední větve obsahuje převážně viscerální senzitivní vlákna a nazývá se r. palatinus. Facialis patří do soustavy žaberních hlavových nervů.

Osmý hlavový nerv se nazývá sluchový a rovnovážný (VIII), resp. nervus vestibulocochlearis (statoacusticus). Přichází do mozku (dorzální části prodloužené míchy) z vnitřního ucha. U vyšších obratlovců jej tvoří dvě větve: pars vestibularis, která je tvořena vlákny přicházejícími od blanitého labyrintu a představuje rovnovážnou část nervu, a pars cochlearis, která vede vlákna od sluchových buněk Cortiho ústrojí a představuje slucho-

vou část nervu. Statoakustický nerv patří do stejné skupiny jako čichový a zrakový, tzn. do skupiny specializovaných smyslových hlavových nervů. U primitivních vodních obratlovců je s tímto nervem ještě úzce spojena inervace neuromastů, tedy orgánů postranní smyslové linie. Tyto nervy běží v blízkosti statoakustického nervu a zabíhají rovněž do prodloužené míchy. Jsou obvykle vyvinuty ve dvou párech: přední přichází od rozvětvené postranní smyslové linie hlavy, zadní pár od postranní smyslové linie těla (jeho vlákna zde splývají s bloudivým nervem). Nervové buňky těchto nervů (statoakustického a laterální smyslové linie) vznikají z epidermálních plakod, nikoliv jako u většiny dalších hlavových nervů z volných buněk neurální lišty.



Obr. 136 Schéma struktury hlavových nervů u člověka s uvedením přibližných oblastí inervace. Sensitivní vlákna znázorněna plnou čarou, motorická přerušovanou čarou. Podle Nettera (1953).

Označení typů nervových vláken: aut. - autonomní eferentní; SM - somatická motorická; SS - somatická senzitivní; sSS - speciální somatická senzitivní; VS - viscerální senzitivní; sVM - speciální viscerální motorická; sVS - speciální viscerální senzitivní.

Devátý hlavový nerv se nazývá jazykohltanový (IX), resp. nervus glossopharyngeus. Podobně jako facialis obsahuje pět typů vláken: somatická sensitivní (přivádějí podněty z kůže), viscerální sensitivní (podněty ze stěn hltanu), speciální aferentní vlákna od chuťových pohárků jazyka, viscerální eferentní vlákna (převádějící stimuly do žláz a hladkého svalstva) a motorická vlákna branchiálních svalů původem z hlavového mesodermu. Inervuje tedy převážně zadní část ústní dutiny (u suchozemských tetrapodů zadní část jazyka) a hltan (odtud název). Vznikl z dorzálního nervu páte metamery. Patří do skupiny žaberních hlavových nervů.

Desátý hlavový nerv se nazývá bloudivý (X), resp. nervus vagus (někdy také pneumogastricus). Topograficky zasahuje do velmi odlehých částí těla (až do zadní části coelomové dutiny), a protože jeho břišní větve (rámus abdominalis) převážně zajišťuje viscerální inervaci (sliznice hltanu i všech dalších orgánů vzniklých z trávicí trubice, chuťových pohárků, žaberních svalů, svalů srdce), probíhá mezi nejrůznějšími orgány uvnitř těla (proto „bloudivý“). Vznikl nepochybně splnutím několika dorzálních nervů. Patří do skupiny žaberních hlavových nervů. Bylo již řečeno, že jsou na něj napojena sensitivní vlákna systému postranní smyslové linie a také vlákna parasympatiku.

U amniot (obr. 136) jsou v týlní oblasti vyvinuty ještě další hlavové nervy. Je to tzv. přídatný nerv (XI), resp. n. accessorius, který vede převážně motorická vlákna, jež byla u primitivnějších obratlovců součástí bloudivého nervu. Všechny tyto okcipitální nervy jsou homologní s ventrálními kořeny míšních nervů a patří tedy do skupiny ventrálních hlavových nervů. Dva až tři tyto okcipitální nervy mohou navzájem splynout, čímž u pokročilejších obratlovců vzniká ještě jeden hlavový nerv, zvaný podjazykový (XII), resp. hypoglossus, zajišťující motorickou inervaci svalů jazyka (původem z hypobranchiálních svalů).

Periferní nervový systém

Mozek a mícha (obojí je součástí nervové trubice, která je derivátem neuroektodermu) tvoří centrální nervový systém. Zbývající část nervové soustavy se shrnuje pod název periferní nervový systém. Tento termín je čistě deskriptivní, založený na topografii. Pokud však sledujeme původ periferního systému z hlediska embryologie, dojdeme k závěru, že se skládá ze tří různých komponent. Do první kategorie patří ventrální kořeny míšních nervů a jejich ekvivalenty ve skupině hlavových nervů, které vznikají jako výběžky motorických neuronů míchy (připomeňme si, že vedou většinou somatická eferentní

vlákna ke svalům trupu). Vznikají embryonálně z výběžků motorických neuronů uložených ve ventrálních sloupcích míchy, a jsou tedy derivátem neuroektodermu, stejně jako centrální nervový systém.

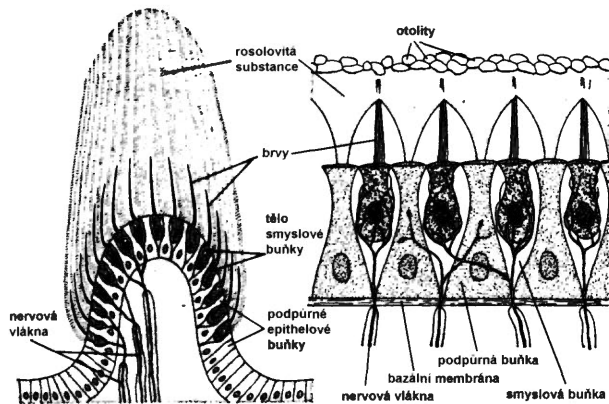
Do druhé kategorie patří spinální ganglia na dorzálních kořenech míšních nervů a eferentní vlákna sensitivních neuroblastů, která vedou dorzálními kořeny do míchy (a samozřejmě jejich ekvivalenty v oblasti hlavových nervů). Tato část nervového systému se zakládá z volných buněk neurální lišty. U primitivních obratlovců (dospělí kruhoústí a larvální stadia vodních čelistnatců) jsou však aferentní neurony ještě umístěny v dorzální části neurální trubice. Stejný původ (tedy z buněk neurální lišty) mají vegetativní ganglia a samozřejmě všechny nervy, které z dorzálních a vegetativních ganglií vybíhají.

Do třetí kategorie patří vlákna periferních nervů vedoucích vzruchy ze smyslových orgánů, které vznikly z epidermálních plakod. Sem patří somatická aferentní vlákna, tedy čichový nerv, statoakustický nerv (včetně vláken přicházejících prostřednictvím n. vagus) a ganglia lícního a trojklaného nervu (v případě těchto posledních dvou to není náhoda, neboť i tyto nervy vedou vzruchy z oblastí, do kterých u primitivních vodních obratlovců zasahovala síť postranní smyslové čáry).

Smyslové orgány

S nervovou soustavou úzce souvisejí jak funkčně, tak vývojově smyslové orgány. Protože většina podnětů přichází z vnějšího prostředí, jsou smyslové buňky a smyslové orgány většinou derivátem vnějšího zárodečného listu (ektodermu). Výjimkou jsou proprioreceptory, které registrují podněty z vnitřních orgánů. Od receptorů vedou podněty k dalšímu zpracování v nervové soustavě sensitivní (dostředivá, aferentní) nervová vlákna. Řada jednoduchých receptorů se zachovala rovněž u evolučně pokročilých obratlovců. Jsou to např. jednoduché georeceptory (smyslové orgány, kterými živočich vnímá svoji polohu).

U obratlovců jsou georeceptory vyvinuty jako pár orgánů (na každé straně těla jeden) v podobě blانيتého labyrintu, umístěného v sluchovém pouzdru lebky. Není tvořen jednoduchou statocystou, nýbrž - jak název napovídá - složitější soustavou kanálů a váčků, tvořících pospolu uzavřenou dutinu vyplněnou tekutinou, která se v tomto případě označuje jako endolymfa. U čelistnatců je blanitý labyrint tvořen dvěma váčky zvanými utriculus a sacculus, z nichž vybíhá tenká trubice zvaná ductus endolymphaticus až do schránky lebeční, kde se rozšiřuje po obou stranách neurální trubice (pod dura mater) v různě



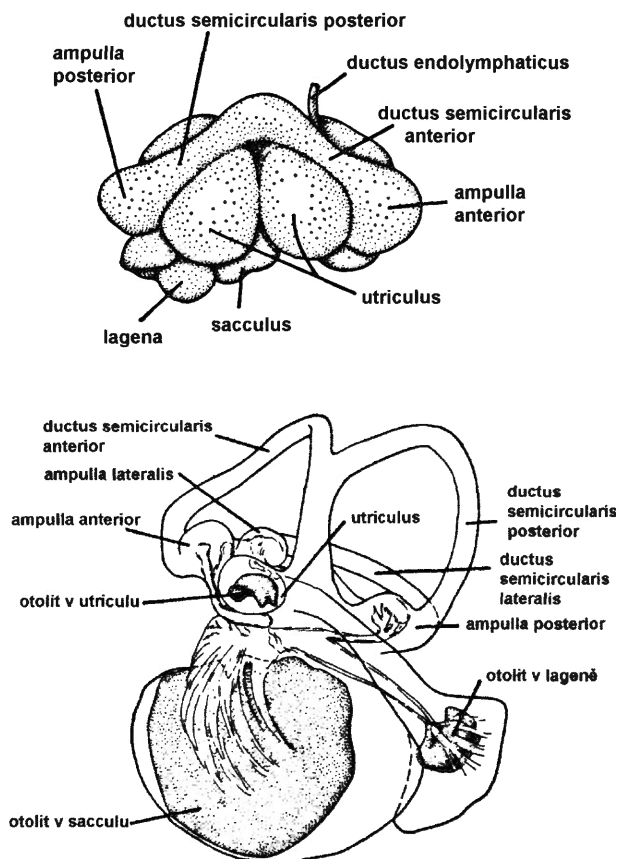
Obr. 137 Schéma stavby obrveného hřebene zvaného crista ampullaris, reagujícího na pohyb tekutiny v polokruhových kanálcích blanitého labyrintu savce (vlevo), a stavby smyslového epithelu v makulách váčků blanitého labyrintu savce (vpravo). Podle Nettera (1953).

objemný Saccus endolymphaticus. V každém váčku je rozsáhlý okrsek obrveného smyslového epithelu (obr. 137), který vzniká z epidermálních plakod, stejně jako neuromasty postranní smyslové čáry (viz dále), a je tudíž ektodermálního původu. Z báze tohoto epithelu vybíhají speciální sensitivní vlákna VIII. hlavového nervu (n. vestibulocochlearis). Tyto okrsky smyslového epithelu se nazývají macula utriculi (je na bázi váčku) a macula sacculi (která se nachází na svislé mediální stěně váčku). Z báze sacculu vybíhá třetí váček zvaný lagena, na jehož vnitřní stěně je vytvořena macula lagenae. V prvních dvou váčcích a často také v lageně jsou vytvořeny statolity v podobě kongrecí uhličitánu vápenatého. Nazývají se otolity (resp. statoconia) a fungují stejně jako statolity u bezobratlých. U paprskoploutvých ryb vyplňuje otolit prakticky celou dutinu sacculu a jeho tvar je charakteristický nejen pro rody, ale i pro druhy, takže se často používá v systematice ryb. Utriculus, sacculus a v menší míře i lagena informují živočicha o jeho poloze, podobně jako statocysty bezobratlých. K registraci pohybu a jeho změn (co se týče směru a zrychlení) slouží však polokruhové kanálky (ductus semicirculares). U čelistnatců jsou tři (obr. 138 dole) a vybíhají dorzálně z utriculu, s nímž jsou na obou svých koncích spojeny. Každý z těchto kanálků běží v rovině, která je vůči ostatním dvěma kolmá. Označují se jako přední vertikální (ductus semicircularis anterior), zadní vertikální (ductus semicircularis posterior) a laterální horizontální (ductus semicircularis lateralis). Každý z těchto kanálků je na jednom konci mírně rozšířen. Toto rozšíření se nazývá ampulla a uvnitř má na stěně prominující hřeben obrveného smyslového epithelu zvaného crista ampul-

laris. Konce brv tohoto epithelu jsou navzájem slepeny vrstvou gelu, takže se pohybují jako jeden celek. Z pozice jednotlivých kanálků je zřejmé, že registrují změny pohybu těla živočicha ve všech směrech. V kanálcích nejsou vyvinuty otolity, protože dráždění smyslového epithelu způsobuje již sám pohyb endolymfy.

Je nutné zdůraznit, že u mihulí a jejich vymřelých příbuzných Osteostraci jsou vyvinuty pouze dva polokruhové kanálky (obr. 138 nahoře), vybíhající dorzálně ze zvláštního systému uvnitř obrvených váčků, a u sliznatek je tento kanál dokonce pouze jeden. Zřejmě je to primitivní stav, protože u paryb (Chondrichthyes) jsou utriculus a sacculus vytvořeny pouze v náznacích, jako výchlipky doposud spoletné dutiny.

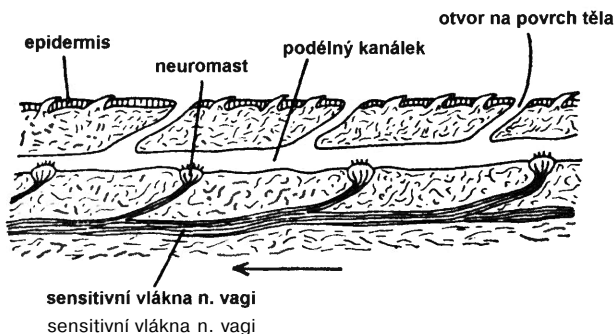
Funkce endolymfatického vaku nebyla ještě plně objasněna. U žraloků se otevírá na dorzální straně hlavy, a má tak spojení s vnějším prostředím. U mnoha forem Osteichthyes a zvláště u obojživelníků dokonce obsahuje vápnitou substanci a oba vaky zasahují podél míchy v páteřním kanálu až do sakrální oblasti.



Obr. 138 Blanitý labyrint mihule (nahoře) a zástupce Teleostei (dole). Podle Weichert, Adamse a Eddyho, ze Smithe (1960).

Od principu obrveného smyslového epithelu registrujícího podněty z vnějšího prostředí je odvozen i systém postranní smyslové čáry vodních obratlovců (včetně larev obojživelníků). Jako receptory zde slouží opět shluky obrvených buněk, podobných těm, které jsou na crista ampullaris (viz obr. 137). Nazývají se neuromasty. Mohou být roztroušeny izolovaně po povrchu těla, ale především jsou soustředěny do kanálků či žlábků na povrchu hlavy a trupu (u recentních kruhoústých však nejsou umístěny v kanálkách, nýbrž v řadách izolovaných jamek). Hlavní složkou tohoto systému je postranní smyslová linie („postranní čára“), která běží horizontálně po stranách trupu, na hlavě se složitě větví. Hlavové větve se označují podle své topografické pozice (infraorbitální, supraorbitální, mandibulární apod.). Protože se v jejich blízkosti zakládají osifikační centra dermálních kostí, jsou tyto větve důležitým vodičkem při homologizaci kostí lebky. Kanálky jsou většinou zanořeny pod povrch kostí či šupin (obr. 139) a na povrch těla ústí pouze izolovanými otvory (proto se v anglicky psané literatuře nazývají „lateral line organs“ nebo „pit-lines“, v české literatuře se někdy označují jako „proudový orgán“). Neuromasty vznikají z epidermálních plakod; v hlavové oblasti se tak zakládají neuromasty a jejich citlivní inervace náležející V. a VII. hlavovému nervu. Rovněž v trupové části se neuromasty zakládají z plakod, stejně tak jako citlivní vlákna zahrnutá do X. hlavového nervu.

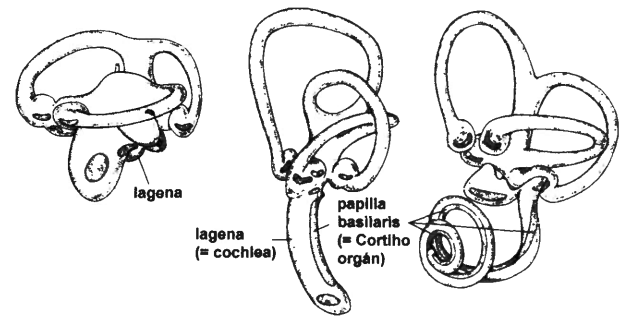
Postranní smyslová linie zastupovala u primárně vodních obratlovců sluch (někteří z nich nepochybně mohou tímto systémem registrovat i zvukové kmity přicházející prostřednictvím vodního prostředí, takže mohou „slyšet“, přestože speciální sluchový orgán ještě nemají). Při přechodu obratlovců na souš se však sluchový orgán vyvinul poměrně jednoduše expanzí lageny. U suchozemských obratlovců funguje rovněž na principu mechanoreceptoru a má také stejný embryonální původ (viz obr. 116) a inervaci.



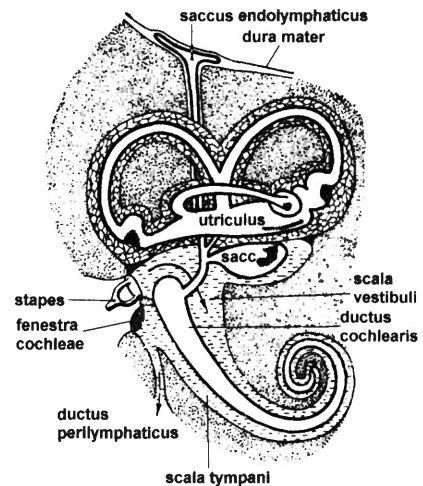
Obr. 139 Schéma postranní smyslové čáry v podélném řezu. Šipka označuje hlavový konec těla. Podle Goodriche, z Smithe (1960).

Protože samozřejmě i rovnovážný orgán vznikl z mechanoreceptoru, mají sluchový a rovnovážný orgán velmi úzkou topografickou souvislost. Statoakustický orgán jako celek lze považovat za část postranní smyslové linie zanořené hluboko pod povrch těla.

U suchozemských obratlovců se lagena postupně prodlužovala (obr. 140) a uvnitř se (vedle rudimentární macula lagenae) vytvořilo políčko obrveného smyslového epithelu označované jako papilla basilaris. Je to receptor vibrací přenášených z vnějšího prostředí do vnitřního ucha prostřednictvím orgánů středního ucha (viz níže). U plazů a ptáků se lagena postupně natolik prodloužila, že se z ní stala tenká a dlouhá trubice (vyplněná samozřejmě endolymfou), která se u savců hlemýžďovitě stočila, a proto se nazývá blanitý hlemýžď (ductus cochlearis, resp. scala media). Papilla basilaris je u savců vytvořena v podobě zesíleného pruhu obrveného smyslového epithelu, probíhajícího po



Obr. 140 Blanitý labyrint žáby (vlevo), ptáka (uprostřed) a savce (vpravo). Je patrná postupná expanze lageny během evoluce od úrovně obojživelníků k savcům. Z Romera a Parsonse (1977).



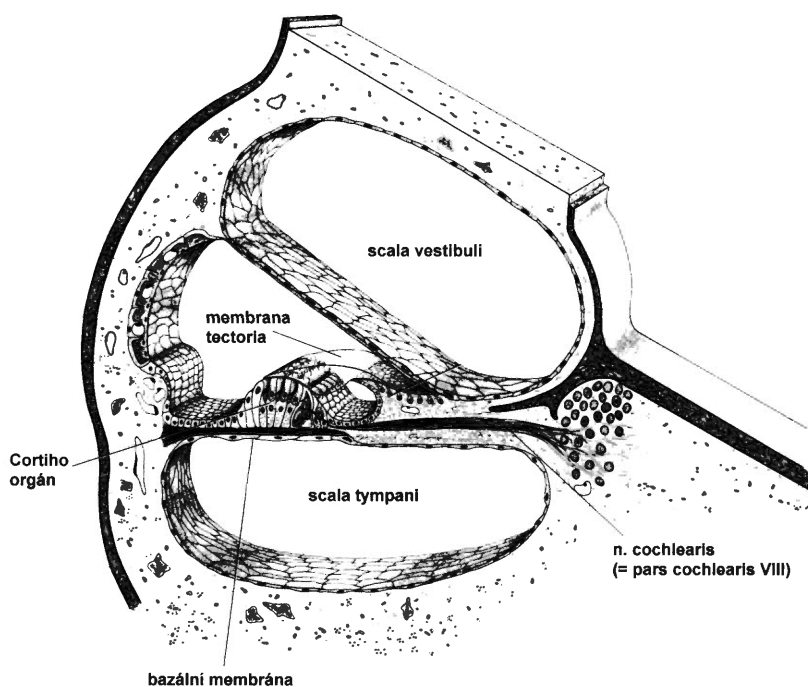
Obr. 141 Uložení statoakustického orgánu savce ve sluchovém pouzdru lebky a schéma perilymfatického prostoru. Podle de Burleta, z Borovanského a kol. (1976).

celé délce hlemýždě. Nazývá se Cortiho orgán a dorzálně jej překrývá rosolovitá membrána (obdobná jako v případě mechanoreceptorů v utriculu a sacculu; viz obr. 137) zvaná membrána tectoria. Blanitý hlemýžď jako celek nepřiléhá těsně ke kostní stěně sluchového pouzdra, nýbrž je uložen v dutině, která je vyplněna tekutinou zvanou perilymfou (obr. 141). Zmíněná dutina (perilymfatická dutina) zhruba odpovídá tvaru hlemýždě, avšak proximálně (tedy v prostoru báze původní lageny) vybíhá do prostornější dutiny. Protože tato část komunikuje otvorem zvaným foramen ovale s prostorem mimo sluchové pouzdro lebky (se středoušní dutinou), označuje se jako vestibulum. Vibrace jsou přenášeny sluchovou kůstkou do foramen ovale a odtud do perilymfatického prostoru, a tedy do perilymfy, která jej vyplňuje. Z perilymfy se přenášejí na smyslový epithel Cortiho orgánu přes jeho tenkou bazální membránu a rozkmitají jeho obrvené buňky. Perilymfatický prostor u obojživelníků vybíhá na opačné straně od vestibula (tedy při vrcholu lageny) mimo sluchové pouzdro otvorem zvaným foramen perilymphaticum do mozkovny, kde se vytváří saccus perilymphaticus. Blanitý hlemýžď rozděluje okolní perilymfatický prostor na dvě etáže: svrchní se nazývá scala vestibuli, protože zasahuje až k foramen ovale, spodní se nazývá scala tympani a vyúsťuje mimo sluchové pouzdro (obr. 142).

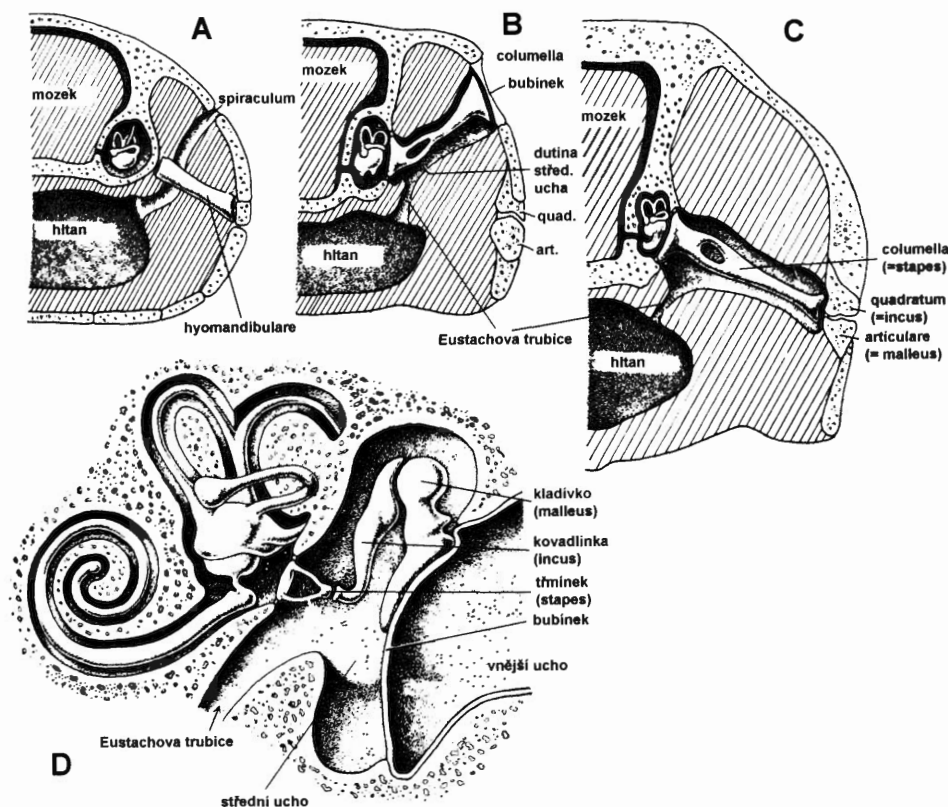
Sluchové pouzdro - a tedy ani foramen ovale - nezasahuje přímo na povrch lebky, nýbrž je od tohoto povrchu odděleno prostorem, ve kterém jsou

uloženy žaberní oblouky a na povrchu je vrstva kosti dermálního exokrania. Je zřejmé, že se při přechodu obratlovců na souš musel vytvořit systém, který by převáděl vibrace z vnějšího prostředí přes tyto periferní vrstvy do vnitřního ucha. Tento systém vznikl modifikací elementů kosterní výztuhy žaberních oblouků (branchialíí) a jejich přesunem do rudimentární žaberní štěrbině mezi čelistním a hyoidním obloukem a pravděpodobně také modifikací dermální kosti, která ležela nad touto oblastí na povrchu lebky. Vzniklo tak střední ucho (obr. 143).

Bylo již naznačeno v souvislosti s evolucí viscerokrania, že epibranchiale hyoidního oblouku (hyomandibulare) bylo u rybovitých obratlovců mohutným elementem, který se svým proximálním koncem opíral o foramen ovale, distálně byl v kontaktu s palatoquadratem. Směrem k povrchu lebky vybíhala hyomandibula v nevýrazný výběžek (processus opercularis), který zespolu podpíral dermální kost operculare. Tento výběžek postupně promínoval, zatímco distální část hyomandibuly, která byla původně v kontaktu s ventrálními elementy hyoidního oblouku, se redukovala. Hyomandibula tak zcela změnila své proporce a zároveň získala polohu kolmou k povrchu těla. Vznikla tak sluchová kůstka (columella auris). Je pozoruhodné, že u žab se na stavbě sluchové kůstky podílí i vnější chrupavčitá část (pars externa plectri), která vzniká z palatoquadrata (tedy mandibulárního oblouku), stejně jako chrupavčitý prsteneček, uvnitř něhož je napnut sluchový bubínek (membrána tympani). U žab



Obr. 142 Příčný řez blanitým hlemýžďem a perilymfatickými dutinami u savců. Podle Blooma a Fawcetta, z Romera a Parsonse (1977).



Obr. 143 Základní rozdíly ve stavbě středního ucha ilustrované na příčných řezech oblastí sluchového pouzdra na pravé straně těla při pohledu zezadu. A - primitivní vodní čelistnatec, B - obojživelník, C - primitivní plaz, D - savců. Podle Romera(1970).

(a pravděpodobně i u některých primitivních paleozoických obojživelníků) je tedy sluchová kůstka složeného původu. Naproti tomu u ocasatých obojživelníků sluchový bubínek zcela chybí a columella je rudimentární. Vibrace z vnějšího prostředí se přivádějí do vnitřního ucha prostřednictvím drobného svalu m. opercularis, který se jedním koncem upíná do těsného okolí foramen ovale, druhým koncem na lopatku. Podněty z vnějšího prostředí se tudíž registrují prostřednictvím přední končetiny, pletence lopatkového a zmíněného svalu. K těmto dvěma příkladům je nutné dodat, že u plazů se sluchová kůstka vytvořila rovněž zcela zvláštním způsobem, takže je zřejmé, že i když je columella v zásadě vytvořena na bázi hyomandibuly, nejsou to zcela homologické struktury.

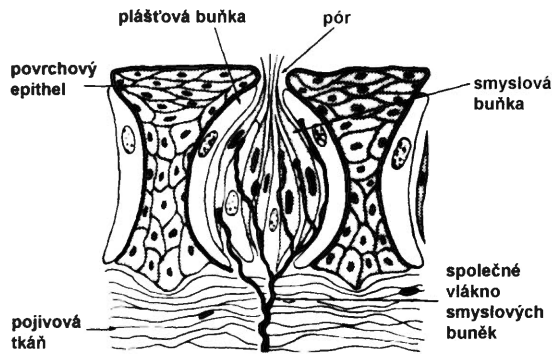
Bylo již také řečeno, že columella je uložena v bývalé dutině rudimentární žaberní štěrbině mezi mandibulárním a hyoidním obloukem a že tato štěrbinina se tudíž změnila na dutinu středního ucha. Směrem k povrchu hlavy je většinou uzavřena bubínkem, směrem do hltanu však zůstává komunikace v podobě Eustachovy trubice (tuba Eustachii) zachována.

U savců se k původní sluchové kústce (columella, stapes, resp. tříměnek) přidružily ještě dvě další, zvané kladívko (malleus) a kovadlinka (incus). Tří-

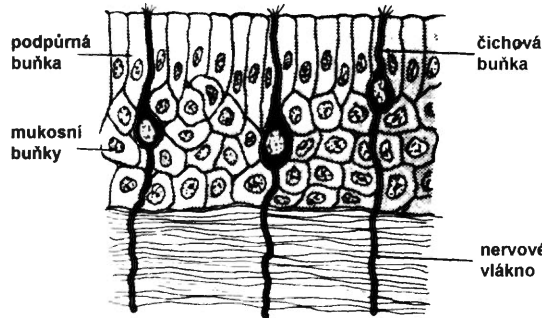
nek si podržel svoji původní pozici kůstky přiléhající k foramen ovale, kladívko naopak přiléhá ke sluchovému bubínku a kovadlinka se vkládá mezi ně. Obvykle se tyto dvě sluchové kůstky odvozují (viz též str. 89) z articulare (malleus) a quadrata (incus). U savců se vytvořila ještě další struktura spojená s příjmem vibrací z vnějšího prostředí, tzv. vnější ucho, které se skládá z vnějšího zvukovodu (meatus acusticus externus) a různě prominujícího a pohyblivého boltce, který umožňuje zjistit směr zvukového zdroje.

Chuťové receptory u obratlovců se označují jako chuťové pohárky. Jsou zanořeny pod povrch ektodermálního epithelu, podobně jako všechny chemoreceptory (obr. 144). Teprve u suchozemských obratlovců se chuťové pohárky soustředily do ústní dutiny (jejíž výstelka je rovněž derivátem ektodermu). Pokud se chuťové pohárky soustředily do určitých morfologicky vymezených okrsků (např. na jazyku), označují se tato políčka jako chuťové papily.

Na podobném principu, i když ne v podobě ostře izolovaných souborů smyslových buněk, je stavěn čichový epithel obratlovců. Jsou to v podstatě opět chemoreceptory v podobě bipolárních smyslových buněk (obr. 145), umístěných různě hustě v podpůrném epithelu (a v případě suchozemských obratlovců prostoupeném i mukosními buňkami). Tyto buň-



Obr. 144 Stavba chutového pohárku obratlovců. Podle různých autorů.



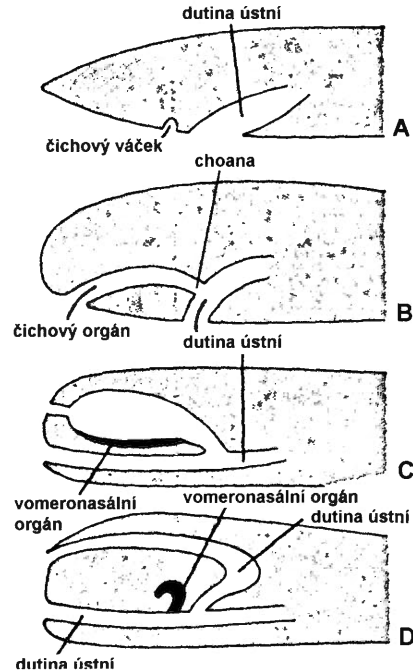
Obr. 145 Stavba čichového epithelu suchozemského obratlovce. Mukosní buňky produkují sekret zvlhčující čichové sliznice. Podle různých autorů.

ky jsou na vnějším konci opatřeny chomáčkem brv (čichové vlásky). Smyslové buňky čichového epithelu se výrazně liší od smyslových buněk všech ostatních smyslových orgánů obratlovců tím, že jejich vlákna vedou (via bulbus olfactorius) přímo do mozku (u bezobratlých to však není nijak neobvyklé). U vodních obratlovců přijímá čichový epithel chemické podněty z vody, u suchozemských ze vzduchu. V obou případech je ale zanořen pod povrch těla (s výjimkou obojživelníků ze skupiny Gymnophiona, kde je umístěn na tykadlovitých výběžcích), takže kryje stěny váčků či kanálků. Čichový orgán obratlovců embryonálně vzniká podobně jako sluchový orgán, tedy vchlípením epidermální plaky. U většiny vodních čelistnatců je to pár slepých váčků umístěných na předním konci hlavy (u žraloků na spodní straně rostra; obr. 146). Původně měl každý váček jediný otvor na povrch (nozdra, resp. naris externa), postupně se však tento otvor rozdělil kožní řasou (u žraloků) nebo i dalšími strukturami, jako např. svaly a dokonce i kosti (u Osteichthyes), na inhalační a exhalační (pár předních a zadních nozder). Toto uspořádání umožňuje trvalé proudění vody okolo chemoreceptoru. Podobně jako u zaber a plic je i čichový epithel zvrásněn do četných záhy-

bů, které zvětšují jeho účinnou plochu. Je nutné poznamenat, že dospělí kruhoústí mají pouze jediný mediálně umístěný váček (u sliznatek má sekundárně vytvořenou komunikaci s hltanem, pravděpodobně v souvislosti s parazitickým způsobem života), který se však embryonálně zakládá jako párový.

U devonských lalokoploutvých ryb skupiny Rhipidistia se však jako u jediné skupiny vodních čelistnatců vytvořila komunikace čichového váčku s ústní dutinou, která se nazývá choana („vnitřní nozdra“). Obvykle se vznik choany vykládá jako důsledek přesunu zadní nozdry přes okraj čelisti na ústní patro (čemuž by napovídalo, že je umístěna vždy v těsném sousedství švu mezi premaxilou a maxilou; viz obr. 336), avšak je to pouze hypotéza bez paleontologických a embryonálních důkazů. Naopak skutečnost, že u některých zástupců těchto devonských ryb byly kromě choan zjištěny i oba páry vnějších nozder, naznačuje, že choany by mohly být považovány za zbytky žaberní štěrbin (podobně jako Eustachova trubice v případě postmandibulární štěrbin). Choana je tedy u suchozemských obratlovců exhalačním otvorem čichového orgánu, nozdra inhalačním.

Choana byla důležitou predispozicí pro přechod obratlovců na souš, a proto se tento systém pocho-



Obr. 146 Schéma stavby a pozice čichového orgánu. A - stadium u žraloků (a v principu u všech primitivních vodních obratlovců s výjimkou lalokoploutvých ryb skupiny Rhipidistia), B - stadium u lalokoploutvých ryb skupiny Rhipidistia, C - stadium u obojživelníků, D - stadium u ještěřů a hadů. Podle Neala a Randa, ze Smithe (1960).

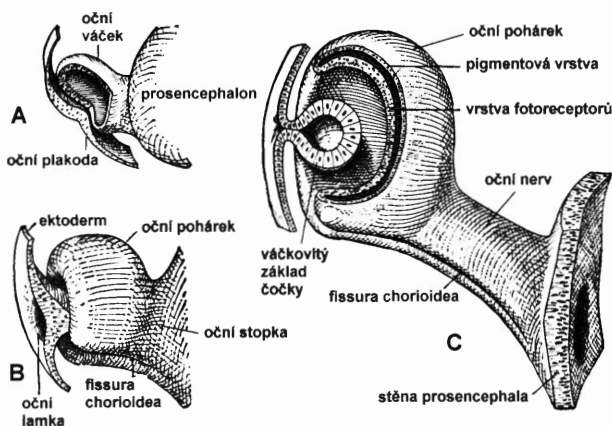
pitelně zachoval i u suchozemských obratlovců. I zde je však čichový epitel v různé míře zvrácen, přičemž záhyby mohou být vyztuženy různými výběžky a lištami vybihajícími ze stěn čichového pouzdra lebky (tyto části kostí nesou názvy jako konchy, turbinalia apod.). Následkem toho se v kanálu mezi vnější nozdrou a choanou vytvořila řada záhybů a výklenků, kam vdechovaný proud vzduchu přímo nezasahuje, a kde je tudíž čichový epitel redukován. V jednom z laterálních záhybů se však zachoval epitel s chemoreceptory a tento záhyb se posléze (u ještěřů a hadů) zcela odškrtil od hlavního kanálu, ponechal si však komunikaci s ústní dutinou. Tato dutina s chemoreceptorickým epitelem se nazývá vomeronasální (resp. Jacobsonův) orgán. U jiných skupin plazů (např. želv, krokodýlů) však zůstává na stadiu pouhého výklenku ve stěně kanálu mezi nozdrou a choanou. Jeho hlavní funkcí je příjem chemických podnětů z dutiny ústní (tedy nikoliv od vnější nozdry), a to buď přímo, nebo prostřednictvím jazyka; u hadů se totiž rozeklaná špička jazyka vkládá při jeho zatažení do těsného sousedství otvorů vomeronasálního orgánu. Vomeronasální orgán by tedy bylo možné považovat za orgán chuti, avšak jeho původ je v čichovém epithelu. Svědčí to o tom, jak si jsou chuťové a čichové chemoreceptory strukturně i původem blízké.

V souvislosti s mozkem již byla zmínka o vzniku oka, které se tvoří v převážné části z neuroektodermu, částečně z epidermálních plakod. Ve stavbě oka se však výrazně uplatňuje rovněž mesenchym mesodermálního původu. Prvním náznakem vyvíjejícího se oka je laterální výchlupka na každé straně prosencephala, která na konci zbytnuje v oční váček (obr. 147). Celý tento útvar roste proti stěně hlavy, až dosáhne ektodermu; přitom však stále zůstává spojen s mozkem dutou stopkou. Záhy se však

vnější stěna váčku začne vchlipovat do jeho nitra, čímž vzniká oční pohárek, jehož stěny jsou zdvojené. Na ventrální straně pohárku i stopky zůstává po určité dobu štěrbinata zvaná fissura chorioidea, kterou přicházejí do vyvíjejícího se oka krevní cévy. Je to embryonální útvar, který v určitém stadiu vývoje oka zaniká (zachovává se však u dospělých ryb). Vnitřní vrstva pohárku se přetváří ve vrstvu fotoreceptorů a podpůrných buněk zvanou sítnice (retina), vnější list se mění v pigmentovou reflexní vrstvu sítnice, tzv. tapetum nigrum. Okrsek ektodermu v úrovni vyvíjejícího se pohárku zesiluje do podoby epidermální plakody, která se začne do očního pohárku vchlipovat. Vzniká tak základ čočky (lens), který se záhy zcela odškrtil od povrchového ektodermu a zanořil se do váčku. Na povrchu oční bulvy se posléze diferencují pochvy z mesodermálního mesenchymu; je to cévnatka (chorioidea) a rovněž část duhovky. Zcela na povrchu je oční bulva kryta bělimou (sciera), která je rovněž mesodermálního původu.

Sciera je u primitivních vodních čelistnaticů a suchozemských tetrapodů s výjimkou savců a moderních skupin obojživelníků tvořena kostí (jsou to drobné ploché kosti skládající sklerotikální prstenec; tyto kosti vznikají z chrupavky a jsou homologní s čichovým a sluchovým pouzdem lebky; viz str. 58 a obr. 68). U recentních kruhoústých a savců se však osifikační proces zablokoval (podobně jako na jiných částech lebky), takže oční pouzdro je tvořeno pouze vazivem. U všech dospělých obratlovců sciera přirůstá v podpovrchových částech ke kůži a přechodný pruh tenké kůže se nazývá spojivka (conjunctivae). Vpředu je sciera průhledná (její refrakční index je stejný jako u vody) a nazývá se rohovka (cornea).

Vnitřní z obou mesodermálních vrstev oka se nazývá cévnatka (chorioidea), protože obsahuje hustou pletěň krevních kapilár. Navíc je pigmentována, takže absorbuje dopadající světlo. U mnoha nejruznějších typů obratlovců se při povrchu této vrstvy vyvinula další, zvaná tapetum lucidum, která světlo odráží (běžně se vyskytuje u šelem). Je založena na fyzikálních vlastnostech pojivových vláken nebo vláknitých krystalů guaninu; obojí odráží světelné paprsky. Vpředu chorioidea přechází na hranu původního očního pohárku a vytvářejí spolu duhovku (iris). Duhovka tvoří okraj otvoru, kterým do oka přichází světlo; tento otvor se nazývá zornice (pupilla). Duhovka je výrazně pigmentována a obsahuje tzv. vnitřní svaly oka. Tyto svaly jsou buď příčně pruhované (plazi, ptáci), nebo hladké (obojživelníci, savci), nebo jsou přítomny oba typy (např. u krokodýlů). Slouží k tomu, aby zvětšovaly či zmenšovaly průměr zornice, a tím regulovaly množství přicházející



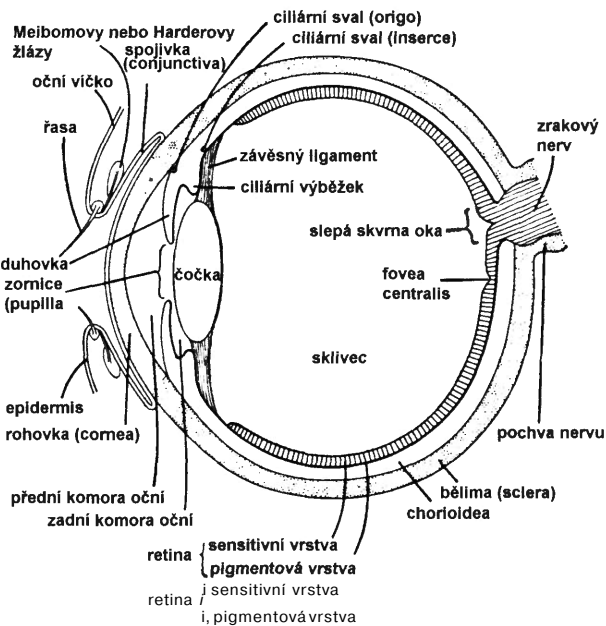
Obr. 147 Embryonální vývoj oka obratlovců. Podle Areye, z Romera (1970).

ho světla do oka. U nočních obratlovců je zornice v podobě svislé štěrbiny.

Vlastní světločivná vrstva oka je sítnice (retina), která vzniká z embryonálního očního pohárku. Původní dvě vrstvy však u dospělého živočicha splývají dohromady, přičemž vnější je rudimentární a obsahuje pouze pigmenty, smyslovou funkci má pouze vnitřní list (pars optica retinae). Jeho vnější část, těsně pod zmíněnou pigmentovou vrstvou, se skládá z tyčinek a čípků, které představují vlastní fotoreceptory. To je případ typického oka u savců; u jiných obratlovců však nejsou oba typy fotoreceptorů takto dobře rozlišitelné. Sensitivní dendrity těchto buněk směřují vně, tedy k cévnatce (a tudíž i k vnější pigmentové vrstvě sítnice). Pod touto vrstvou je zóna, ve které jsou uložena buněčná jádra fotoreceptorů. Pod ní lze odlišit ještě jednu podobnou vrstvu, což je vrstva jader bipolárních buněk, a pod ní vrstvu gangliových buněk; všechny tyto vrstvy přenášejí vzruchy od fotoreceptorů k vláknům zrakového nervu. Z uvedeného je patrné, že fotoreceptory směřují k periferní pigmentové vrstvě a že jde tedy o případ inverzní sítnice.

V oku savců mají tyčinky a čípky rozdílnou funkci: obecně vzato čípky zajišťují ostré vidění a vnímání barev, zatímco tyčinky pouze rozmazané a nezřetelné vidění a vnímání pouze černobílých kontrastů. Protože čípky jsou kumulovány do centrální oblasti sítnice a tyčinky spíše na periférii, je centrální oblast (area centralis, resp. u člověka macula lutea*) oblastí nejostřejšího vidění. Uprostřed této skvrny může být prohlubeň (fovea centralis). U ptáků a rovněž u některých plazů jsou přítomny dvě takové oblasti ostrého vidění; jedna směřuje v ose vidění do strany, druhá v ose vidění dopředu, což u ptáků zdokonaluje vidění při letu. Nervová vlákna gangliových buněk se sbíhají po vnitřním povrchu sítnice do poměrně malého okrsku, v němž se zanořují a jako jednotný svazek prorážejí sítnici na vnější stranu oka, kde pokračují jako zrakový nerv (obr. 148). V místě, kde je sítnice takto porušena, samozřejmě chybějí fotoreceptory, a proto zde vzniká tzv. slepá skvrna.

Z ektodermu epidermální plakody vzniká čočka (lens), jejímž účelem je lom světelných paprsků přicházejících do oka, a tím zaostřování obrazu vznikajícího na sítnici. Mezi čočkou a rohovkou je přední komora oční, mezi čočkou a duhovkou je malá zadní komora oční. Obě jsou vyplněny čirou tekutinou



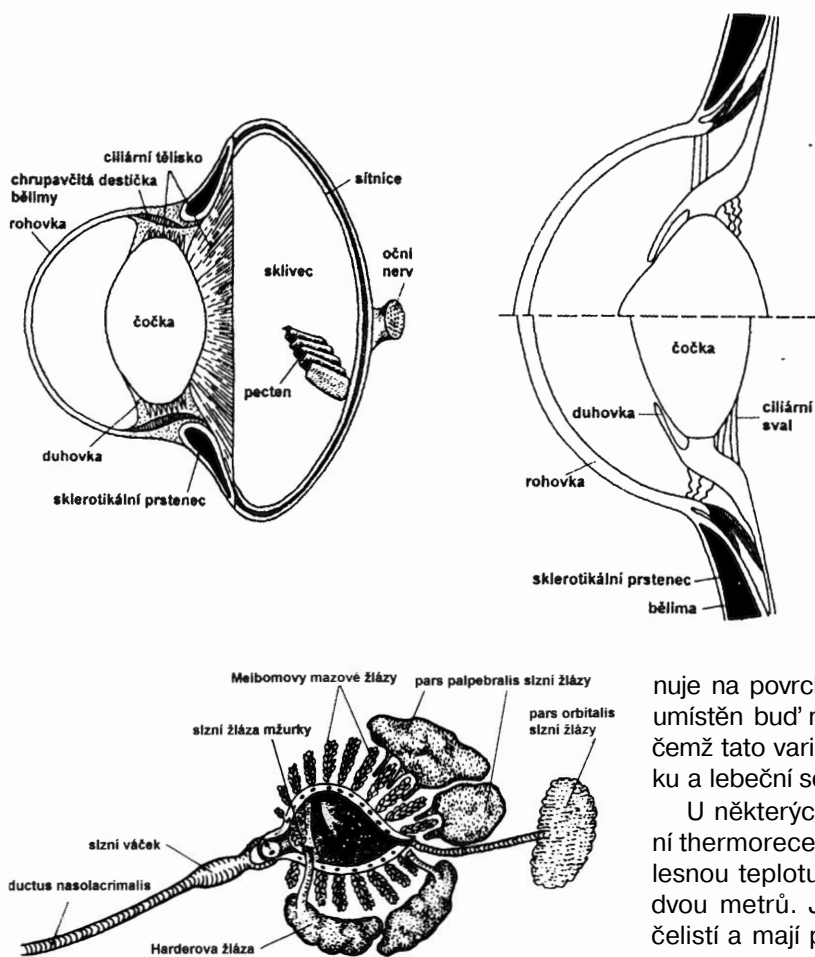
Obr. 148 Obecná stavba oka obratlovce. Podle Smithe (1960).

odlišnou od sklivce; uvnitř oka je pak dutina vyplněná sklivcem. Zaostřování (akomodace) oka se děje změnou vzdálenosti čočky od sítnice a změnou jejího tvaru (obr. 149); obojí mění ohniskovou vzdálenost. U suchozemských obratlovců doplňuje funkci čočky rohovka, a proto je čočka poměrně plochá. U vodních obratlovců je však čočka jedinou součástí oka, která zajišťuje akomodaci, a proto je kulovitá a navíc umístěna poměrně daleko před sítnicí. U kruhoústých není fixována k ostatním částem oka a akomodace se děje pouhými změnami tlaku v přední a zadní komoře oka, přičemž tvar čočky se nemění. U čelistnatců je však čočka zavěšena na prstenci radiálně uspořádaných svalových vláken, tzv. ciliárním tělisku (resp. ciliárním svalu, který je ektodermálního původu, neboť vzniká z buněk neurální lišty), které k čočce přichází od spojeného předního okraje sítnice a cévnatky. Akomodace se však stále děje posouváním čočky směrem do přední komory oční, nikoliv změnou jejího tvaru (čočka je rigidní, tuhý útvar). U amniot se naproti tomu akomodace děje především změnou tvaru čočky, přičemž hlavní úlohu zde má ciliární sval.

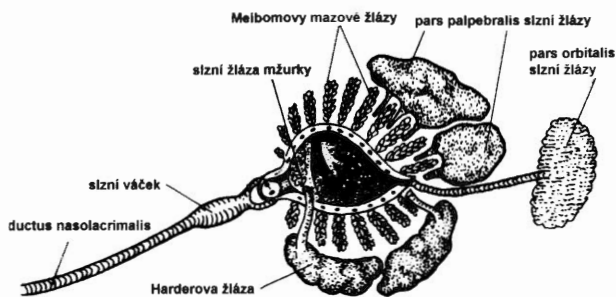
Do komory oka mohou prominovat různé útvary, které mají význam při výživě oka, možná však také pro zvýšení ostroty vidění. Je to např. processus falciformis u ryb skupiny Teleostei a papilární kužel u plazů (u ptáků modifikovaný v tzv. hřebínek, resp. pecten; obr. 149 vlevo).

K vnějšímu povrchu oka se připojují přídatné orgány oka. Jsou to okohybné svaly (viz str. 75 a obr. 98) a u suchozemských obratlovců oční víčka (zá-

* Český ekvivalent názvu macula lutea je „žlutá skvrna“; žlutou se však jeví pouze u mrtvol, za živa je naopak o něco černější než okolí.



Obr. 149 Svislý řez okem sovy (vlevo) a mechanismus akomodace oka u ptáků (vpravo). Dolní polovina pravého obrázku znázorňuje klidové stadium, horní polovina stav při akomodaci (viz smrštěný ciliární sval). Podle Grodzinského a kol. (1976).



Obr. 150 Přídavné žlázy savčího oka a ductus nasolacrimalis. Z Grodzinského a kol. (1976).

hyby kůže chrání oko před mechanickým poškozením a vyschnutím). U ptáků a mnoha plazů (ne však např. u krokodýlů) je vyvinuta ještě tenká duplikatura průhledné kůže zvaná mžurka (resp. membrána nicticans); je fixována k přednímu (resp. mediálnímu) koutku oka. Někteří plazi mají oční víčka srostlá a průhledná. Vlhkost oka suchozemských obratlovců zajišťují slzní žlázy (resp. glandulae lacrimales; obr. 150). Slzy zároveň pohybem víček povrch oka omývají. Poněkud odlišná je Harderova žláza, která produkuje olejovitou substanci. V této souvislosti je nutné se zmínit o kanálku, který spojuje oko s nosní dutinou. Nazývá se slzovod (ductus nasolacrimalis) a odvádí přebytečné slzy.

Fotosensitivními orgány obratlovců mohou být i různé váčkovité vychlípeniny z dorzální strany dienkephala, konkrétně z její části označované jako epithalamus. Základem je neuroepifýza. Obvykle se člení se dvě části, parapineální a pineální. Nejsou umístěny v mediální rovině a jen jedna z nich promi-

nuje na povrch lebky v tzv. pineálním otvoru. Ten je umístěn buď mezi frontalii, nebo mezi parietalii, přičemž tato variabilita souvisí s odlišnou velikostí mozku a lebeční schránky u různých skupin obratlovců.

U některých hadů (chřestýši) se vyvinuly speciální thermoreceptory, kterými jsou schopni vnímat tělesnou teplotu své kořisti na vzdálenost jednoho až dvou metrů. Jsou umístěny v jamkách nad svrchní čelistí a mají podobu váčků vystlaných bohatě prokrvenou tkání s početnými nervovými zakončeními. Tato zakončení registrují podněty z jemné blanky, která se teplem rozpíná.

Orgány entodermálního původu

Trávicí soustava

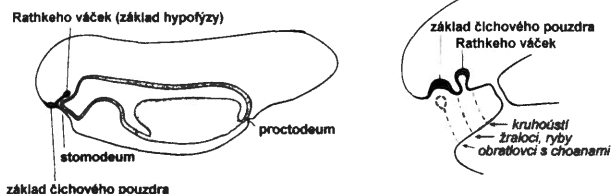
Po přehledu orgánů mesodermálního a ektodermálního původu zbývají orgány, které vznikají z embryonálního prvostřeva, a jsou tedy entodermálního původu. Patří k nim větší část trávicí trubice, která vzniká v raných stádiích embryogeneze vchlípením ektodermu (gastrulaci), ale takto vzniklá dutina ústí stále na povrch těla otvorem zvaným prvoústá (blastoporus). Podobně jako u většiny ostatních druhů ústých se blastoporus brzy uzavírá a střevo se na tomto konci prolamuje navenek novým otvorem, který začne fungovat jako anus. U některých ocasitých obojživelníků se však anus vyvíjí přímo z blastoporus. Na protilehlém konci prvostřeva (u obratlovců subterminálně, na jeho ventrální straně; viz obr. 95, 97) se prolamuje jiný otvor, kterým je přijí-

mana potrava, a proto se všeobecně nazývá otvor ústní (proto druhoústí, Deuterostomia). Přesněji řečeno, jedná se o prolomení přepážky mezi předním koncem prvostřeva a proti němu se vchlípující části ektodermu, z něhož vzniká stomodeum, tedy o vznik spojení mezi prvostřevem a stomodeem. Vlastní ústní otvor je pak vyústěním stomodea na povrch těla. Vznik ústního otvoru proražením přepážky (oropharyngeale membrána) mezi stomodeem a prvostřevem je dáván do souvislosti se vznikem hlavy (kumulace neurální hmoty do podoby mozku, vznik smyslových orgánů souvisejících s orientací a pohybem) v důsledku jednosměrného aktivního pohybu.

U obratlovců je dutina ústní pouhým rozšířením prostorem, který bez morfologicky výrazné hranice přechází v hltan (pharynx). Tato hranice je však markantní z embryologického hlediska, protože ústní dutina vzniká (podobně jako v případě velké většiny bezobratlých) vchlípením ektodermu (stomodeum), zatímco hltan již vzniká z přední části embryonálního střeva (archenteron), a je tedy entodermálního původu. Obě struktury směřují proti sobě, i když se poměrně dlouho mezi nimi udržuje přepážka v podobě zmíněné oropharyngeale membrány. Membrána později perforuje a ústní dutina získává spojení se

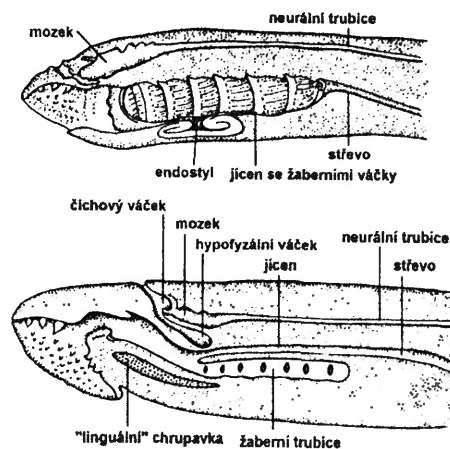
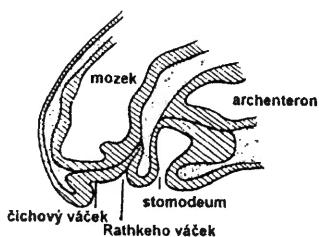
střevem. Tento proces je korelován s dosaženým stupněm trávení žloutkového vaku. Epitheliální výstelku obou částí nelze histologicky rozlišit, přestože je v prvním případě derivátem ektodermu a v druhém derivátem entodermu.

Zatímco zadní hranice ústní dutiny je konstantní a odpovídá hranici mezi embryonálním ektodermem a entodermem, přední hranice je značně variabilní, což souvisí s tím, že sliznice dutiny ústní kontinuálně přechází v epidermis kůže. Podle embryonálních struktur, které topograficky souvisejí s ústní dutinou, lze doložit, že ústní dutina se v evoluci obratlovců zvětšovala (obr. 151). Jednou z těchto topograficky důležitých struktur jsou dvě vedle sebe ležící epidermální plakody, které jsou umístěny pod embryonálním předním mozkiem (prosencephalon) a které se mohou zanořit do okolního stropu stomodea, takže tvoří zesílené dno jamek. Je to základ čichových pouzder. Dále dovnitř se na stropu stomodea vytváří další váčkovitý záhyb, tzv. Rathkeho váček, který se později uzavírá a izoluje od stomodea. Epithel uzavřený uvnitř tohoto váčku dává později vznik části hypofýzy. U dospělých žraloků a paprskoploutvých ryb leží čichová pouzdra, která mají dva otvory (inhalační a exhalační), vně dutiny ústní, zatímco Rathkeho váček leží uvnitř. Obě struktury jsou tedy od sebe odděleny vznikající horní čelistí, kterou lze považovat za vnější hranici ústní dutiny. U lalokoploutvých ryb a suchozemských tetrapodů se dutina ústní zvětšila, v důsledku čehož jsou čichová pouzdra nad přední částí dutiny ústní a oblouk svrchní čelisti probíhá pod nimi. Druhý pár otvorů (exhalační) se posunul do přední části dutiny ústní a vytvořil choany, zatímco inhalační pár zůstal vně. Naproti tomu u kruhoústých má ústní dutina menší rozsah. Larva mihule má základy čichového orgánu a Rathkeho váček také na ventrální straně hlavy, avšak vně stomodea (obr. 152). Během ontogeneze



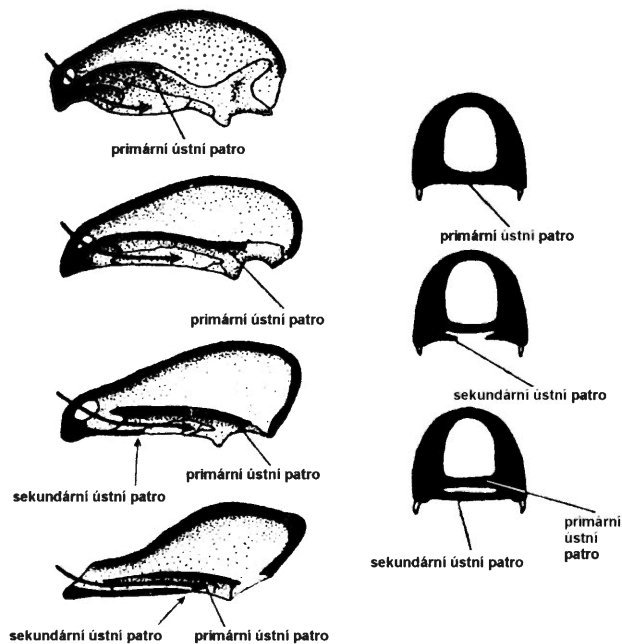
Obr. 151 Vlevo schéma embrya obojživelníka s vyznačením pozice budoucího čichového pouzdra a Rathkeho váčku vůči stomodeu. Vpravo schéma ústní dutiny s vyznačením jejího rozsahu u různých skupin obratlovců. Podle Romera a Parsonse (1977).

Obr. 152 Vlevo podélný řez přední částí těla raného stadia larvy mihule, vpravo nahore hlavová část larvy mihule v mírně pokročilejším stadiu, vpravo dole hlavová část dospělé mihule. Za pozornost stojí posun základů čichového orgánu a hypofýzy z těsného sousedství embryonálního stomodea na dorzální stranu hlavy. Podle Goodriche, z Romera a Parsonse (1977).



se obě struktury posunují dopředu na rostrální konec hlavy a posléze až na její dorzální stranu, tzn. do značné vzdálenosti od ústní dutiny.

Strop dutiny ústní se nazývá ústní patro. Protože jeho podstatou jsou dermální kosti, je tato struktura součástí lebky (exokrania). Jelikož u pokročilých obratlovců je však ústní patro dotvořeno slizniční řasou, která s ním tvoří jednotný funkční celek, musí být zmíněno i v souvislosti s ústní dutinou. U primitivních obratlovců je kostěné ústní patro (palatum durum) tvořeno bází neurokrania. Označuje se jako primární ústní patro a je buď kompletní, nebo (u lalokoploutvých ryb a primitivních tetrapodů) perforováno choanami. Takto utvářená dutina ústní je tedy u obratlovců s choanami nejen součástí trávicí soustavy, ale rovněž součástí cest dýchacích, protože slouží k přijímání potravy i k dýchání. Je evidentní, že zejména u suchozemských obratlovců je tento stav z funkčního hlediska nevyhovující. Proto se v ústní dutině vytvořila ještě jedna kostěná přepážka, která odděluje dutinu ústní od dýchacích cest. Označuje se jako sekundární ústní patro (obr. 153). Vzniká z horizontálních lišt na premaxilách, maxilách a palatinech (viz též kap. Vznik druhotného ústního patra) a tento výčet odpovídá rovněž evoluční posloupnosti, protože sekundární ústní patro expandovalo v ústní dutině odpředu dozadu. Zároveň



Obr. 153 Různé stupně vývoje sekundárního ústního patra u savcovitých plazů a savců (vlevo dole). Šipky znázorňují průběh dýchacích cest. Vpravo různé stupně vývoje sekundárního ústního patra na schematických frontálních řezech lebky obojživelníka (nahore), plaza (uprostřed) a savce (dole). Podle Romera (1970) a Smithe (1960), z Ročka (1985a).

se však rozšiřovalo od stran směrem k mediální linii. Tento stav se u savců rekapituluje v patologických případech jako různé formy rozštěpu ústního patra. Zadní okraj kostěného patra doplňuje pohyblivá slizniční duplikatura zvaná měkké ústní patro (palatum molle), která uzavírá dýchací cesty vůči nosohltanu.

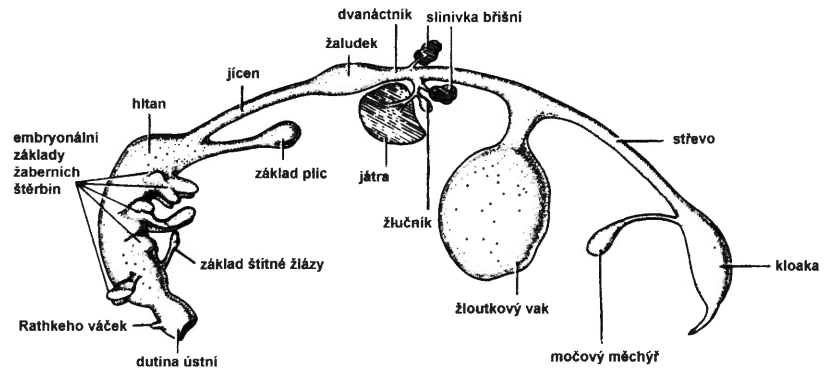
Jazyk (lingua) je důležitým orgánem ústní dutiny, který vznikl při přechodu obratlovců na souš ze svallů báze dutiny ústní (viz str. 74). Slouží převážně k transportu potravy dutinou ústní; u vodních obratlovců je tento transport mnohem jednodušší, protože potrava je nadnášena vodním prostředím. Svaly jazyka se upínají převážně na skelet jazyky a na spodní čelist.

Dalším důležitým orgánem ústní dutiny je chrup (dentic), který u rybovitých obratlovců slouží k fixaci, paralyzování, případně k jednoduchému porcování potravy, u obratlovců s diferencovanou denticí k porcování a mělnění potravy. Byla již o něm zmínka výše.

Ústní dutinou potrava buď pouze nezměněna prochází (v případě polykání celé potravy), nebo je v ní mělněna (u obratlovců s diferencovaným chrupem). V tomto druhém případě je potrava zároveň promíchána se sekretem slinných žláz, které se některými svými složkami (např. enzymem Ptyalinem) podílejí na iniciálních fázích trávení. U nižších tetrapodů slouží výměšky slinných žláz pouze k usnadnění transportu potravy trávicí trubici do žaludku. O tom, že tomu tak skutečně je, svědčí skutečnost, že např. u vodních ptáků a u savců, kteří se vrátili k vodnímu způsobu života, se slinné žlázy značně zredukovaly. U některých obojživelníků a plazů se slinné žlázy mohly modifikovat v tom smyslu, že produkují jed, který kořist paralyzuje.

Za ústní dutinou následuje úsek trávicí trubice (obr. 154) nazývaný hltan (pharynx), který je u primárně vodních obratlovců perforován žaberními šterbinami, a slouží tudíž nejen k transportu potravy, ale i k dýchání. V důsledku této dvojí funkce se v něm vytvořily různé výrůstky, které u forem živících se planktonem slouží k separaci potravních částic od proudu vody určeného k dýchání. Mezi takové separační mechanismy můžeme počítat i endostyl primitivních strunatců, který se ve své původní funkci zachoval u larev mihulí. Součástí hltanu je nosohltan (nasopharynx), zbytek společného průběhu trávicí soustavy a dýchacích cest zachovaný u suchozemských tetrapodů s druhotným ústním patrem. Obě soustavy se zde kříží (dýchací cesty jsou uloženy nad dutinou ústní, ale ventrálně od jicnu), což představuje evoluční limit pro další expanzi sekundárního ústního patra.

Obr. 154 Schéma embryonální trávicí soustavy suchozemského obratlovce v konečném stadiu trávení žloutkového vaku. Z Romera a Parsonse (1977).



Jícen (Oesophagus) je svalová trubice, skládající se z vnitřní vrstvy sliznice a z vnější vrstvy svalů. Potrava většinou jícnem jen prochází, pouze výjimečně se jícnem podílí na shromažďování nebo předtrávení potravy (např. vole u ptáků).

Žaludek (lat. ventriculus, řec. gaster) je rozšířená část trávicí trubice, která se vyvinula v souvislosti s periodicitou v přijímání potravy. Chybí totiž u těch strunatců (např. kopinatců, kruhoustých), kteří přijímají potravu neustále, a naopak dobře je vyvinutý tam, kde je potravu přijímána ve větších množstvích a periodicky (např. u dravých forem). Topograficky a funkčně jej lze členit na tři části: část přiléhající k ústí jícnu, tzv. česlo (cardia), hlavní rozšířenou část (fundus) a oblast vyústění do střeva, tzv. vrátník (pylorus). V žaludku probíhá trávení chemické (v důsledku sekrece pepsinu, který štěpí bílkoviny, a kyseliny chlorovodíkové, která vytváří kyselé prostředí příznivé pro činnost pepsinu) a trávení mechanické (peristaltickými pohyby, jejichž efektivnost je často zvyšována spolykanými anorganickými předměty, tzv. gastrolity). Jednotlivé části žaludku mohou být v souvislosti s typem potravy různým způsobem potlačeny nebo naopak zvýrazněny, obecně lze však říci, že specializace na rostlinnou potravu (obsahující hůře stravitelnou celulózu) měla za následek prodloužení trávicí trubice a zvýraznění funkční specializace (a tím i morfologické diferenciace) jejich jednotlivých úseků. Platí to pro všechny typy obratlovců, jak vodní, tak i suchozemské. Mezi nejvýraznější příklady funkčního a morfologického členění žaludku lze uvést žaludek přežvýkavců (viz str. 413-414).

Střevo (intestinum) je částí trávicí trubice, kde jsou vstřebávány živiny, avšak i zde ještě probíhá trávení. Absorpce živin je usnadněna zvrátněním sliznice střeva tzv. střevními klky (villi). Ke stejnému účelu slouží spirální řasa (např. ve střevě žraloka) a koneckonců i prosté prodloužení střeva, které často mnohonásobně přesahuje délku dutiny břišní (např. u pulců žab). Střevo může často vybíhat ve

slepé výběžky („slepá střeva“), které rovněž slouží ke zvětšení absorpční plochy střeva. Konečný oddíl střeva, který embryonálně vzniká vchlípením ektodermu (proctodeum) - podobně jako dutina ústní (stomodeum) - se nazývá konečník (rectum). Do jeho distální části mohou ústit vývody močopohlavních orgánů a pak se tato část nazývá kloaka. Vývod trávicí trubice na povrch těla se nazývá řiť (anus).

S trávicím traktem funkčně i embryologicky souvisejí dva orgány, játra (hepar) a slinivka břišní (pancreas). Oba vznikají vchlípením a následným odškracením z entodermu embryonální trávicí trubice; játra z její ventrální části, slinivka břišní z dorzální části. Evolučně primární funkcí jater je sekrece. Produkt sekretorických buněk jater (žluč) se odvádí do zásobního vaku zvaného žlučník (vesica fellea) a odtud do střeva. Sekundární funkcí jater však je depozice látek získaných při trávení a jejich uvolňování do krevního oběhu v případě metabolické potřeby. Játra Chondrichthyes obsahují enormní množství tuku, takže mohou sloužit jako hydrostatický orgán. Protože játra získávají, zpracovávají a uvolňují látky do metabolismu, musejí mít úzké napojení na cévní oběh. Metabolická funkce jater se u savců morfologicky manifestuje v podobě mikroskopických jaterních lalůčků, což jsou hranolovité útvary složené z jaterního parenchymu; ve stěnách hranolů probíhají interlobulární arterie, středem hranolu centrální vena.

Slinivka břišní je žláza produkující enzymy, které se podílejí na trávení; kromě toho však ve žláзовém parenchymu exokrinní tkáně jsou rozptýleny ostrůvky endokrinní tkáně zvané Langerhansovy ostrůvky. Slinivka je obvykle morfologicky dobře odlišitelná; u ryb se však skládá z difuzní a morfologicky blíže nedefinovatelné tkáně.

Dýchací orgány

Hltanová část trávicí trubice slouží u vodních obratlovců k dýchání. Voda je nasávána do ústní dutiny střídavým otíráním a zavíráním ústního otvoru

a žaberních štěrbin (případně skřelového otvoru, jestliže jsou žaberní oblouky v suboperkulárním prostoru a kryty skřelemi), v důsledku čehož vzniká v dutině ústní a hltanu střídavě podtlak (při nasávání) a přetlak (při vypuzování). Voda je z hltanu vypuzována žaberními štěrbinami, které (jak již bylo uvedeno, str. 33) ústí buď jednotlivě přímo na povrch těla, nebo do ožaberního prostoru pod operkulární sérií dermálních kostí. Některým rybám však stačí proud vody, který vzniká při lokomoci.

Vlastní výměna plynů probíhá v žábrách (branchiae), což jsou bohatě cévně zásobené okrsky tenkostěnné povrchové sliznice, lokalizované původně na stěně žaberních štěrbin nebo na povrchu elementů vyztužujících stěny žaberních štěrbin. Přepážky oddělující žaberní štěrbinu jsou vyztuženy žaberními oblouky (arcus branchiales; viz obr. 121). Žaberní štěrbinu vznikají embryonálně jako řada váčků, které se vychlipují z laterální stěny prvostřeva v úseku budoucího hltanu; tato část je tedy entodermálního původu. Zvětšují se a během svého růstu směrem k povrchu těla prorážejí mesoderm. Proti nim rostou obdobné invaginace povrchového ektodermu, s nimiž následně splynou. Povrch žaberní štěrbin je tedy derivátem entodermu a ektodermu. Žaberní oblouky (tvořené primárně enchondrální kostí a skládající se z řady elementů) jsou derivátem neurální lišty. Do přepážek mezi jednotlivými žaberními oblouky zasahují u embrya výběžky coelomu, které sice v dospělosti zanikají, ale z jejichž stěn vzniká žaberní svalstvo. Probíhají zde rovněž cévy (aa. branchiales afferentes a aa. branchiales efferentes), které k žábrám přivádějí odkysličenou krev a odvádějí okysličenou, a nervy. Vlastní žábry se u čelistnatců vytvářejí z ektodermální části stěn žaberních štěrbin, avšak u kruhoústých vznikají z entodermu (viz str. 33 a obr. 23).

Kosterní výztuha zaber se skládá z elementů žaberních oblouků, na ně nasedajících a do dutiny ústní směřujících žaberních tyčinek a žaberních paprsků směřujících laterálně. Tenkostěnný žaberní epithel je bohatě zvrásněn do podoby paralelních lamel. Jestliže jsou žábry umístěny jak na rostrálním, tak i na kaudálním povrchu žaberní přepážky, označují se jako holobranchiae. Jestliže jsou žábry jen na jednom povrchu (rostrálním nebo kaudálním), označují se jako hemibranchiae.

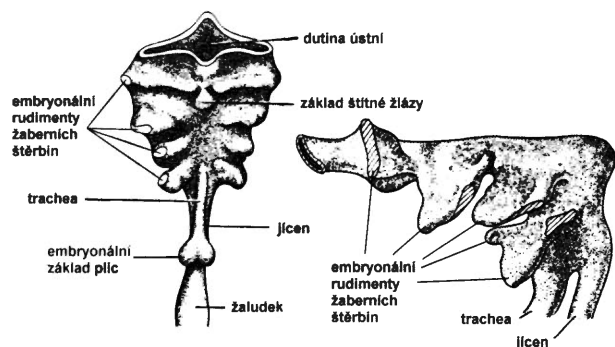
U kruhoústých a Chondrichthyes komunikují žaberní štěrbinu s vnějším prostředím jednotlivě. U čelistnatců je žaberní štěrbinu mezi čelistním a jazylkovým obloukem často redukována, nenese žábry a nazývá se spiraculum. Zachovává si však původní cévní a nervové zásobení a u některých žraloků se zde mohou sekundárně vytvořit žábry, které jsou

však novotvarem; nazývají se pseudobranchiae. U Osteichthyes se vytváří pohyblivý kryt z dermálních kostí (skřele), který jednak chrání žábry, jednak se svými pohyby podílí na vzbuzování proudu vody při dýchání.

Vnější žábry larev dvojdyšných a násadcoploutvých ryb (*Polypterus*) a larev obojživelníků se zakládají na výbězcích některého z elementů žaberního oblouku nebo na rudimentech některého z nich (bar. příl. obr. 5). Protože u pulců žab slouží žábry i jako filtrační zařízení pro získávání potravy, mohou být žábry různým způsobem morfologicky uzpůsobeny. U neotenických obojživelníků jsou žábry na rudimentech žaberních oblouků, které se nemetamorfovaly v jazylku (tzv. hyobranchiální aparát).

U suchozemských obratlovců je vzduch určený k dýchání nasáván vnějšími nozdrami (sing, naris externa), které jsou homologické s předním párem vnějších nozder u ryb (viz obr. 275). U lalokoploutvých ryb a suchozemských tetrapodů jsou ve stropu přední části ústní dutiny vytvořeny vnitřní nozdry (sing, naris interna, resp. choana), kterými se dostává do ústní dutiny voda (u lalokoploutvých ryb) nebo vzduch (u suchozemských tetrapodů) i při uzavřeném ústním otvoru. V dalším průběhu jsou u obratlovců, kteří nemají vytvořené sekundární ústní patro, dýchací cesty totožné s průběhem trávicí trubice. U obratlovců se sekundárním ústním patrem se tato společná část zredukovala na úsek nosohlтанu, kde se průběh dýchacích cest kříží s průběhem trávicí trubice (v rozsahu ústní dutiny jsou dýchací cesty umístěny dorzálně, za nosohlтанem ventrálně). Směrem dopředu je tato část uzavíratelná pohyblivou slizniční řasou zvanou měkké patro (viz výše), směrem dozadu (do dýchací trubice zvané průdušnice, resp. trachea) uzavíratelným otvorem zvaným glottis (záklopka se nazývá epiglottis). V těsném sousedství glottis se dýchací trubice poněkud rozšiřuje a u savců je zde umístěn hlasový orgán, tvořený soustavou svalů a chrupavek, zvaný larynx. Průdušnice se štěpí na prudušky (bronchi) a ty dále na průdušinky (bronchioli), které jsou již uvnitř plic. Hlasový orgán ptáků (syrinx) je umístěn v bifurkaci průdušnice, nemá tedy stejnou lokalizaci jako larynx savců.

Skutečnost, že průdušnice je umístěna ventrálně od hltanu, je způsobena tím, že plíce lalokoploutvých ryb a suchozemských tetrapodů vznikají embryonálně jako ventrální vychlipka hltanu (obr. 155). Podobná struktura vzniká u paprskoploutvých ryb v podobě plynového měchyře, který se však vychlipuje z dorzální strany trávicí trubice a navíc postrádá jakoukoliv funkci související s dýcháním, protože slouží výlučně jako hydrostatický orgán.



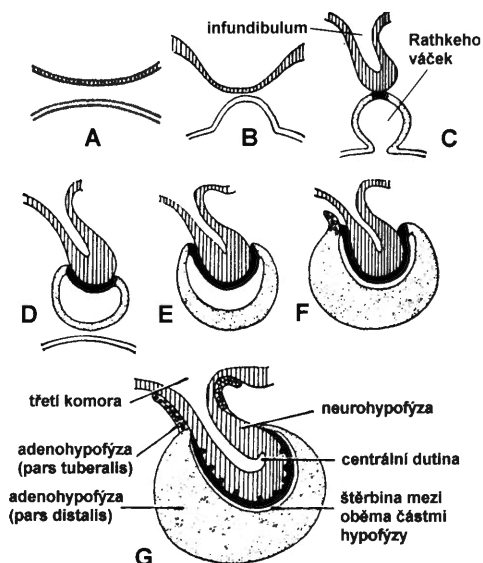
Obr. 155 Pohled na přední část trávicí trubice embrya savce (člověk) z ventrální (vlevo) a laterální strany (vpravo) se základem plic a žaberních štěrbin. Podle Areye, z Romera a Parsonse (1977).

Plíce (pulmo) jsou vakovité, primárně párový orgán (jediná plíce je např. u hadů), jehož vnitřní prostor je členěn septy do podoby komůrek (alveoli). Septa zvětšují povrch, přes který dochází k výměně plynů. U různých skupin obratlovců je tato vnitřní stavba různě komplikovaná (např. u obojživelníků je poměrně jednoduchá, protože část plic je vyplněna jednolitou a nečleněnou dutinou, u savců je naopak v podobě drobných a hustých houbových alveol). Nasávání a vypuzování vzduchu z plic nastává působením pohybů spodiny dutiny ústní, rozšiřováním a zužováním žeberního koše, případně u savců činností svalu označovaného jako bránice (diaphragma). U ptáků jsou plíce relativně malé, avšak efektivnost dýchání je zvyšována tzv. plicními vaky (viz str. 331).

Žlázy s vnitřní sekrecí

Morfologickou charakteristiku obratlovců je nutné ještě doplnit zmínkou o žlázách s vnitřní sekrecí, které jsou ve většině případů složené původu. Obecně lze říci, že jednotlivé funkce živočišného organismu jsou koordinovány nejen nervovou soustavou, kde vzruchy probíhají usměrněně v síti nervových vláken, ale také prostřednictvím chemických látek, které jsou produkovány uvnitř těla a volně se zde šíří (nejčastěji tekutinami oběhového systému). Chemická komunikace je mnohem pomalejší než komunikace nervovou soustavou a je rovněž méně cílená. Chemický přenos vzruchů je patrně evolučně starobylější, protože se s ním setkáváme již u hub, kde morfologicky diferencovaná nervová soustava ještě chybí. Jestliže je však nervová soustava vyvinuta, pak se obě soustavy úzce doplňují a ovlivňují. To je patrné např. z toho, že produkovat chemické látky mohou i nervové buňky, které tak

ovlivňují aktivitu jiných buněk (tyto chemické produkty neuronů se nazývají neurotransmitery). Jinou kategorií chemických látek produkovaných uvnitř organismu za účelem přenosu informace jsou hormony. Mohou být produkovány speciálními buňkami nervové soustavy (i když ne vždy dobře odlišitelnými od běžných neuronů), tzv. neurosekretorickými buňkami, přičemž se označují jako neurohormony, nebo speciálními orgány, které se označují jako žlázy s vnitřní sekrecí (endokrinní žlázy). Účinek hormonů závisí na specifických molekulách, které jsou jimi ovlivňovány. Například chromatofory, ovlivňující zbarvení, jsou citlivé jen vůči určitým hormonům. Hormony však nejsou určeny pouze k okamžité reakci organismu, nýbrž ovlivňují především dlouhodobé procesy, jako růst, pohlavní dospívání, nástup sezónního období reprodukce, kladení vajec a dokonce i regeneraci ztracených částí.



Obr. 156 Schéma embryonálního vývoje hypofýzy savce. Deriváty mozku jsou znázorněny svíslým šrafováním. Pars intermedia adenohipofýzy je vyznačena černě. Podle Turnéra a Bagnara (1976).

Obdobně úzké propojení nervové soustavy a endokrinních žláz (nejen funkčně, ale i anatomicky) existuje rovněž u obratlovců. Typickým příkladem je hypofýza (obr. 156), resp. podvěsek mozkový (hypophysis cerebri). Ačkoliv je to morfologicky jednolitý orgán, vzniká ze dvou zcela odlišných částí, které mají rozdílné funkce. Zadní část zvaná neurohypofýza je výchlípkou báze diencephala (hypothalamu), těsně za chiasma opticum, a je tedy součástí starobylé medulární části mozku (viz obr. 124). Vlastní výchlípkou stěny mozku (obsahující výběžek třetí mozkové komory) se nazývá infundibulum a její

ventrální část, obsahující neurohemální orgán, se nazývá lobus nervosus (resp. pars nervosa). Někdy (v případě Elasmobranchii a Actinopterygii) se ze zadní stěny infundibula vychlipuje bohatě cévně zásobený Saccus vasculosus (viz níže).

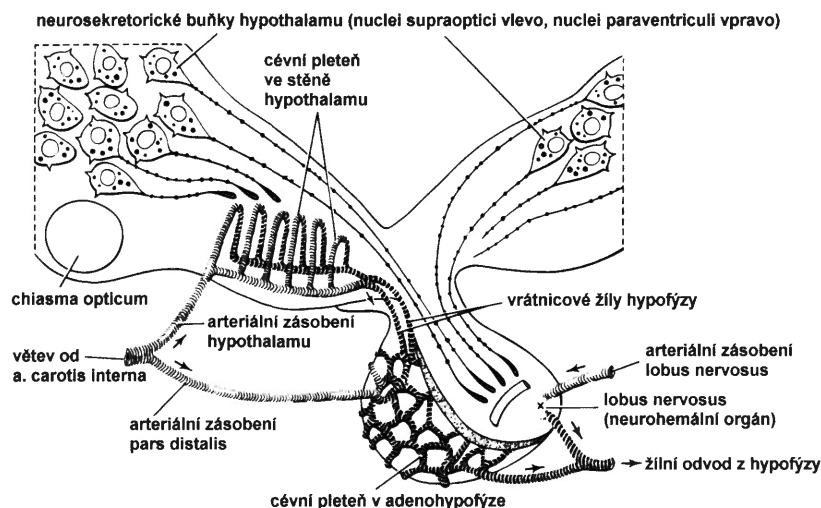
Přední část hypofýzy se nazývá adenohypofýza a je tvořena masou sekretorických buněk, uložených v řídkém vazivu. Skládá se ze tří částí: ventrální pars distalis, ve stopce hypofýzy je pars tuberalis a s neurohypofýzou sousedí pars intermedia. Embryonálně vzniká z tzv. Rathkeho vřáčku (srv. str. 111), který se tvoří vchlípením ektodermu dorzální stěny stomodea. Spojení adenohypofýzy s ústní dutinou se u některých primitivních forem (např. bichři, lalokoploutvé ryby) zachovává až do dospělosti v podobě tzv. hypofýzálního kanálku (ductus buccohypophysialis), který malým otvorem proráží parasphenoid. Protože základ neurohypofýzy u embryí žraloků je zřetelně párový a rovněž adenohypofýza se zakládá jako párový orgán, je pravděpodobné, že hypofýza jako celek byla původně párová.

Neurohypofýza funguje u tetrapodů následujícím způsobem. Neurosekretorické buňky jsou uloženy v hypothalamu (neurohypofýza sama žádné hormony neprodukuje), kde tvoří pár dobře odlišitelných jader zvaných nucleí supraoptici (důvodem tohoto označení je, že jsou uložena nad chiasma opticum). Druhá oblast hypothalamu s jádry neurosekretorických buněk je za infundibulem; tato jádra se označují jako nucleí paraventriculi. Hormonální produkty těchto buněk jsou přiváděny do neurohypofýzy (konkrétně do lobus nervosus) axony, které končí v neurohemálních orgánech, odkud jsou hormony převáděny do krve. Činnost adenohypofýzy je kontrolována z mozku a celá hypofýza rovněž ostatními endokrinními žlázami, protože k ní zasahují větve a. carotis interna (obr. 157).

Popsaná stavba hypofýzy reprezentuje savce, tedy nejpokročilejší skupinu obratlovců, avšak u kruhoústých je ještě vyvinuta mnohem jednodušeji. Obě části jsou např. ještě zřetelně odděleny a neurohypofýza je na celém povrchu (tedy i v prostoru, kde se obě části k sobě přikládají) kryta mozkovými plenami a hustou cévní pletení (obdobou plexus chorioideus mozku). U řady primitivních čelistnatců vyběhá tato pleteň do podoby saccus vasculosus, který je však postupně v evoluci obratlovců redukován, a s ním se ztrácí i pleteň, která původně obě části hypofýzy dělila. Tuto původní pleteň však nelze zaměřovat se zvláštním vrátnicovým oběhem adenohypofýzy. Některé arterie tohoto systému v prostoru před infundibulem procházejí bází diencephala, kde tvoří primární plexus, a spolu se svazky axonů neurosekretorických buněk supraoptických jader podmiňují elevaci, která se vychlipuje z ventrální stěny mozku těsně před adenohypofýzou. Předpokládá se, že se zde do krve uvolňují neurotransmitery, které jsou pak krví odváděny k sekretorickým buňkám adenohypofýzy.

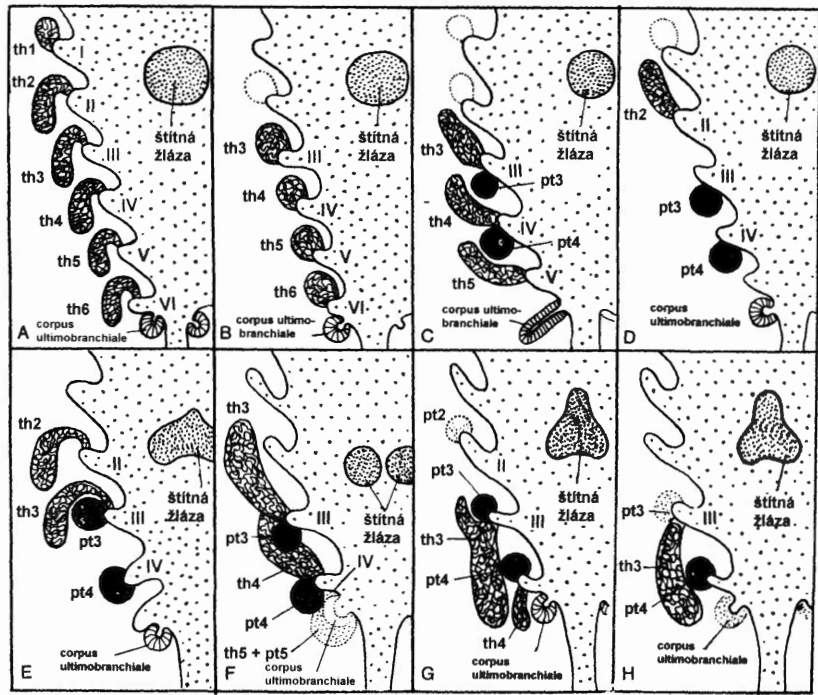
Evolučním předchůdcem hypofýzy je patrně tzv. neurální žláza dospělých pláštěnců, která komunikuje s dorzální stranou hltanového úseku trávicí trubice a leží poblíž jednoduchého nervového ganglia.

Žlázy s vnitřní sekrecí vznikají u obratlovců rovněž ze stěn váčků, které se vchlípují do stěny embryonálního hltanu a které se později spojují s obdobnými invaginacemi z vnější strany, aby daly vznik žaberním štěrbinám (srv. obr. 22). Avšak u suchozemských tetrapodů se žaberní štěrbiny v dospělosti na povrch těla neprolamují a ze stěn zmíněných váčků se odškrcením vytvářejí orgány, které s dýcháním nemají nic společného (obr. 158). Mezi jiným to jsou tzv. příštítné žlázy (glandulae parathyreoideae), které vznikají ze třetího a čtvrtého žaberního váčku za čelistmi (tedy ve skutečnosti v oblasti



Obr. 157 Anatomické vztahy hypothalamu a hypofýzy. Neurohypofýza (resp. lobus nervosus) je zásobována z neurosekretorických buněk kumulovaných v nucleí supraoptici a paraventriculi; tyto neurohormony jsou odváděny žilným řečištěm, které se spojuje s žilným řečištěm, jímž jsou odváděny hormony z adenohypofýzy. Vrátnicový oběh adenohypofýzy se skládá ze dvou částí: jedna je na spodní straně hypothalamu (primární plexus), druhá v adenohypofýze (sekundární plexus). Přívod krve je z a. carotis interna. Podle Turnéra a Bagnara (1976).

Obr. 158 Schematické znázornění vývoje orgánů vznikajících ze stěn výchlipek na levé části hlitanu (dutina hlitanu je vytečkována). A - Chondrichthyes, B - Osteichthyes, C - Caudata, D - Anura, E - Lepidosauria, F - Aves, G - Carnivora, H - Insectivora. Zkratky: pt - příštitné žlázy, th - brzlík. Římské číslice označují pořadí žaberních oblouků za čelistmi. Pro orientaci zakreslena rovněž štítná žláza. Podle Maurera, z Grodzinského a kol. (1976).

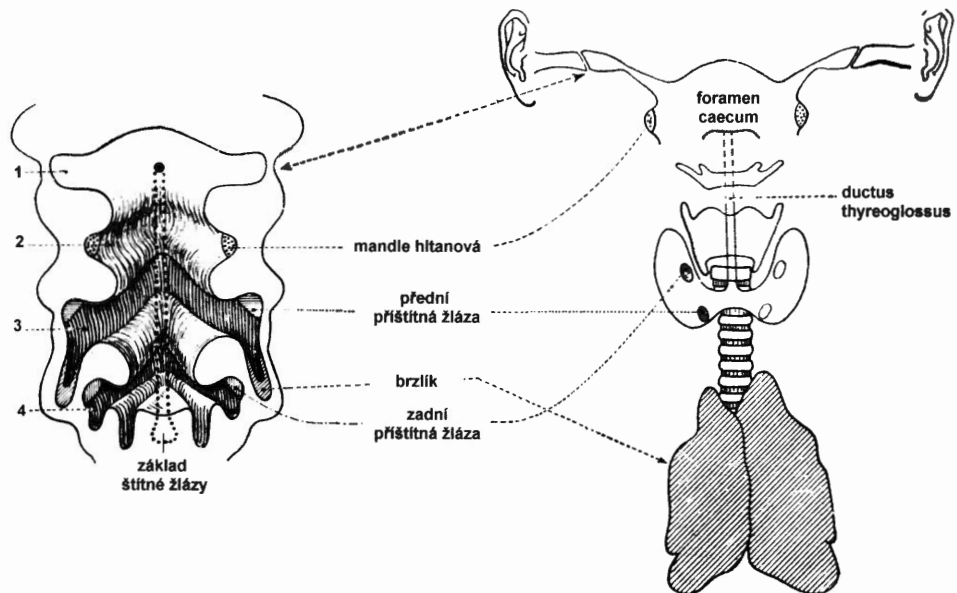


6. a 7. hlavové metamery; srovnej obr. 95, 97) u savců, u primitivních amniot je o jeden pár (rostrálním směrem) víc. Jejich hormonální produkty nemají nic společného se štítnou žlázou; název vznikl podle toho, že u člověka se obě příštitné žlázy ke štítné žláze ze stran těsně přimykají. Je logické, že u obratlovců dýchajících žábami příštitné žlázy vyvinuty nejsou; tzv. Stanniova tělíska u ryb jsou derivátem nephrotomů přední části hlavového mesodermu a nemají endokrinní funkci. Možnou endo-

krinní funkci u vodních čelistnatců a obojživelníků mohou mít tzv. ultimobranchiální tělíska, která vznikají ze stěn poslední žaberní štěrbin způsobem, který se velmi podobá vzniku příštitných žláz. Produkují kalcitonin, který snižuje hladinu vápníku v krvi a podporuje jeho ukládání do kostí.

Velmi podobným způsobem se ze stěny hlitanu zakládá štítná žláza (glandula thyreoidea), na rozdíl od předchozích se však vyskytuje u všech obratlovců (včetně vodních) a vzniká jako nepárová výchlip-

Obr. 159 Ontogenetický vývoj štítné žlázy a dalších orgánů vznikajících z epithelu žaberních výchlipek u člověka. Vlevo horizontální řez hlitanem embrya, vpravo situace u dospělého člověka. Číslice označují pořadí žaberních štěrbin za čelistmi (první je spiraculum, které se v definitivním stavu mění u suchozemských tetrapodů na dutinu středního ucha a Eustachovu trubici). Podle Cunninghama, z Borovan-ského a kol. (1976).



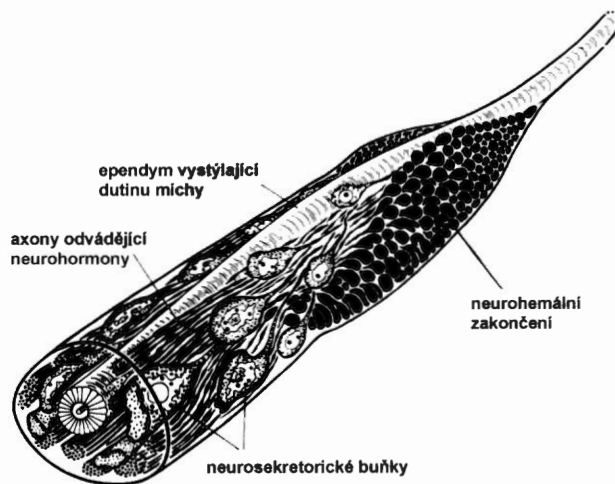
ka z ventrální stěny hltanu (obr. 159). Následně se váček od hltanu odškrcuje a uzavírá; u vodních čelistnatců zůstává v úrovni hltanu, u suchozemských tetrapodů poněkud migruje dozadu, takže je nakonec umístěn ventrálně od průdušek. Žláza se skládá z početných váčků (folikulů), které jsou navzájem spojeny řídkým vazivem. Váčky jsou vyplněny kolooidní tekutinou, do níž se z epithelu v jeho stěnách vylučuje hormon thyroxin a trijodthyronin. Evolučním předchůdcem štítné žlázy jsou obrvené rýhy na stěnách hltanu u pláštěnců a kopinatců zvané endostyl (viz str. 31). Je to orgán sloužící k separaci potravních částic z proudu vody směřujícího k žaberním štěrbinám a k následnému transportu do dalších úseků trávicí trubice. Pro usnadnění této funkce produkuje obrvený epithel hypobranchiální rýhy endostylu sekret, který potravní částice slepuje. Obsahuje rovněž jod, a i když se chemické složení tohoto produktu od hormonů štítné žlázy liší, není pochyb o tom, že oba orgány jsou homologické. Tento názor podporuje skutečnost, že u larev kruhoustých je hypobranchiální rýha utvářena podobně jako u kopinatců (viz obr. 152 vpravo nahore), u dospělých se však v zadní části prohlubuje a vytváří váček, který značně prominuje z ventrální stěny hltanu. Na podporu homologie mezi endostylem a štítnou žlázou se uvádí rovněž skutečnost, že v klinické praxi je možné podávat hormony štítné žlázy ústně, zatímco hormony ostatních endokrinních žláz jsou v takovém případě rozkládány žaludečnými šťávami.

Důležitou žlázou s vnitřní sekrecí je slinivka břišní (pancréas), která je sice žlázou trávicího traktu (viz str. 113), ale obsahuje rovněž ostrůvky tkáně produkující hormony insulin a glukagon. Tyto ostrůvky endokrinní tkáně se nazývají Langerhansovy ostrůvky a staly se součástí pankreatu až sekundárně, neboť u kruhoustých se endokrinní buňky pankreatu ještě vyskytují přímo ve stěně trávicí trubice a u některých vodních čelistnatců tvoří dokonce zvláštní orgán, který je ještě zcela od slinivky břišní oddělen.

Na kraniální pól ledvin nasedají tzv. nadledviny (glandulae suprarenales). Tato endokrinní žláza je složena z kůry a dřeň, odlišujících se vývojově, funkčně i histologickou stavbou. Kůra se vyvíjí z coelomového epithelu, a je tedy mesodermálního původu. Naproti tomu dřeň vzniká z buněk neurální lišty a její histogeneze úzce souvisí s vývojem autonómních ganglií. Podobně jako v případě Langerhansových ostrůvků jsou u primitivních obratlovců (např. žraloků) tyto části ještě zcela odděleny. U Osteichthyes kůra zcela chybí. V primitivním stavu byly tkáně nadledvin uspořádány ještě segmentárně

(což nepochybně souvisí se způsobem zakládání ledviny), teprve u amniot došlo ke kumulaci při kraniálním konci ledvin. Obě části mají endokrinní funkci: kůra (cortex) produkuje kortikoidy (název naznačuje jejich původ), které umožňují organismu vyrovnávat se s dlouhodobým stresem, dřeň (medulla) produkuje adrenalin a noradrenalin, které se uvolňují v relativně velkých množstvích a mobilizují tělo ke krátkodobým reakcím.

U ryb (zvláště skupiny Teleostei) se vyvinul zvláštní orgán s vnitřní sekrecí při ocasní části míchy, tzv. urofýza (obr. 160). Je strukturální i funkční obdobou neurohypofýzy. V míše jsou totiž neurosekretorické buňky, jejichž axony vytvářejí při jejím ventrálním povrchu shluky váčkovitých neurohemálních orgánů. Soubor těchto váčků lze rozlišit pouhým okem jako mírné zduření míchy. Předpokládá se, že produkt těchto neurosekretorických buněk reguluje koncentraci solí v krvi.



Obr. 160 Zadní úsek míchy úhoře se zesílením tvořeným neurosekretorickými buňkami a jejich vývody, které v souhru tvoří urofýzu. Povrch míchy je znázorněn, jako by byl průhledný. Podle Enamiho, z Romera a Parsonse (1977).

Pohlavní žlázy jsou rovněž důležitými žlázami s vnitřní sekrecí, které kromě tvorby pohlavních buněk produkují také rozmnožovací hormony. Tyto hormony stimulují nejen vývoj pohlavních orgánů, ale také všech druhotných pohlavních znaků, včetně takových, jako je např. perí či srst. Kromě toho samičí rozmnožovací hormon savců relaxin také např. uvolňuje tkáň symfýzy obou stydkých kostí, čímž se usnadňuje porod mláďat. Je pozoruhodné, že nedávno byl identifikován rovněž u tak primitivních strunatců, jakými jsou pláštěnci.

Speciální hormon melatonin je produkován neuroepifýzou (viz str. 91), a to zvláštními buňkami zvanými pinealocyty. Ovlivňuje barvoměnu.

Oběhová soustava

Oběhový systém obratlovců je poslední významnou orgánovou soustavou, kterou je nutné uvést při charakteristice obratlovců. Je to systém dutin a trubic vzniklých přeměnou coelomu, a je tedy de facto mesodermálního původu. Ačkoliv se samozřejmě na paleontologickém materiálu nezachovává, má velkou výpovědní hodnotu pro studium evoluce, neboť se v jeho ontogenetickém vývoji detailně rekapituluje uplynulá stadia (nejlépe je to vidět na vývoji arteriálních oblouků nebo na konstituci žilního systému savců). Na rozdíl od bezobratlých a kopinatců, kdy se alespoň část soustavy volně otevírá do coelomu, je oběhový systém obratlovců vždy uzavřený a od zbytku coelomové dutiny izolovaný. V takové soustavě krev nikdy nepřichází do přímého kontaktu s tkáněmi. Obratlovci mají oběhovou soustavu tvořenou svalovou pumpou zvanou srdce (*cor*), z něhož je krev tlačena systémem cév označovaných jako tepny (*arteriae*) až do terminálních kapilár, kde látky difundují z krve přes jejich stěny do intersticiální tkáňové tekutiny (nebo naopak), a krev se opět vrací k srdci systémem cév, které se nazývají žíly (*venae*). Z toho je patrné, že žíly většinou vedou krev odkysličenou, tepny většinou krev okysličenou (výjimkou jsou přírodně a odvodně cévy plic). Tento jednoduchý oběh je komplikován orgány (např. játra, slinivka břišní), přes které se krev vrací do srdce a v nichž se cévy štěpí do drobných větviček a opět spojují do centrálního řečiště; vytváří se tak vrátnicový oběh. Uzavřený cévní oběh však ještě není vyvinut u primitivních strunatců; např. u kopinatce jsou sice vyvinuty v centru oběhového systému tepny i žíly, avšak na periferii těla se krev dostává do přímého kontaktu s tkáněmi a rovněž v žaberních přepážkách proudí krev volně v hemocoelu.

Oběhový systém obratlovců je v zásadě totožný se systémem bezlebečných (viz obr. 19), který lze považovat za výchozí obecné schéma platné u všech strunatců, s tím rozdílem, že u kopinatců se ještě částečně zachovává hemocoel a že nemají centrální srdce. Tento systém je v podstatě tvořen jednoduchým tepenným rozvodem okysličené krve ze zaber do trupu a do hlavy, zatímco odkysličená krev se shromažďuje složitějším systémem, který sestává (1) z předních a zadních kardinálních žil (spojujících se ve *venae cardinales communes*), (2) ze žil jaterního vrátnicového oběhu. Oba tyto systé-

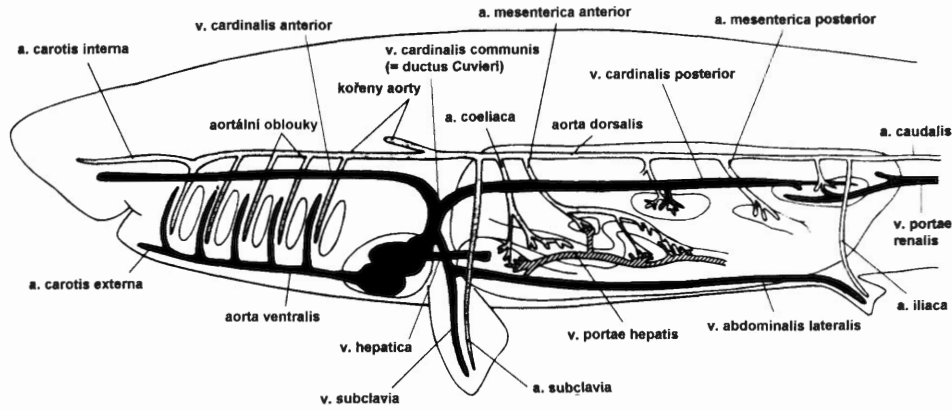
my ústí do žilního splavu, odkud je krev vedena jedinou cévou (*aorta ventralis*) opět do zaber. Systém kardinálních žil se v evoluci obratlovců podstatně modifikoval, ale zakládá se v embryogenezi všech vyšších obratlovců, včetně savců (viz níže).

U rybovitých obratlovců, dýchajících žabrami (obr. 161), je krev vytlačována ze srdce, které je tvořeno sinusovitě zakřivenou trubicí, rozdělenou na předsíň (*atrium*) a komoru (*ventriculus*). Na komoru navazuje svalnatý *conus arteriosus*, na nějž ještě může navazovat tenkostěnný *bulbus arteriosus*. Komora a *conus* mají stěny tvořené relativně mohutnou svalovinou, jejíž kontrakce pumpují krev do ventrální aorty. Aby se při těchto kontrakcích krev nevracela do předsíně, je mezi oběma uvnitř pohyblivá chlopeč a navíc srdce je esovitě zakřivené (předsíň se dorzálně nasunula nad komoru). Z ventrální aorty odstupují po stranách *arteriae afferentes*, které vedou krev do zaber; v každém žaberním oblouku je jediná. V zábrách se větví do sítě vlásečnic, kde se krev okysličuje. Vlasečnice s okysličenou krví se opět sdružují do mohutnějších řečišť zvaných *arteriae efferentes*, které se však sbírají ze dvou sousedních žaberních oblouků a až poté splývají v jedinou arterii, která dorzálně ústí do podélně probíhajících dvou kořenů dorzální aorty (*aorta dorsalis*). *A. afferens* a *a. efferens* spolu tvoří jeden arteriální oblouk. U vodních čelistnatců se z předposlední odvodně arterie zaber odštěpuje ještě *a. hypobranchialis*, která běží dozadu a zásobuje okysličenou krví oblast srdce. *A. carotis externa*, vznikající embryonálně z přední části *aorta ventralis*, se posunula dorzálně, takže u ryb odstupuje od odvodných žaberních arterii (což je nezbytné, protože má vést okysličenou krev), štěpí se na dvě větve a zásobuje oblast spodní čelisti.

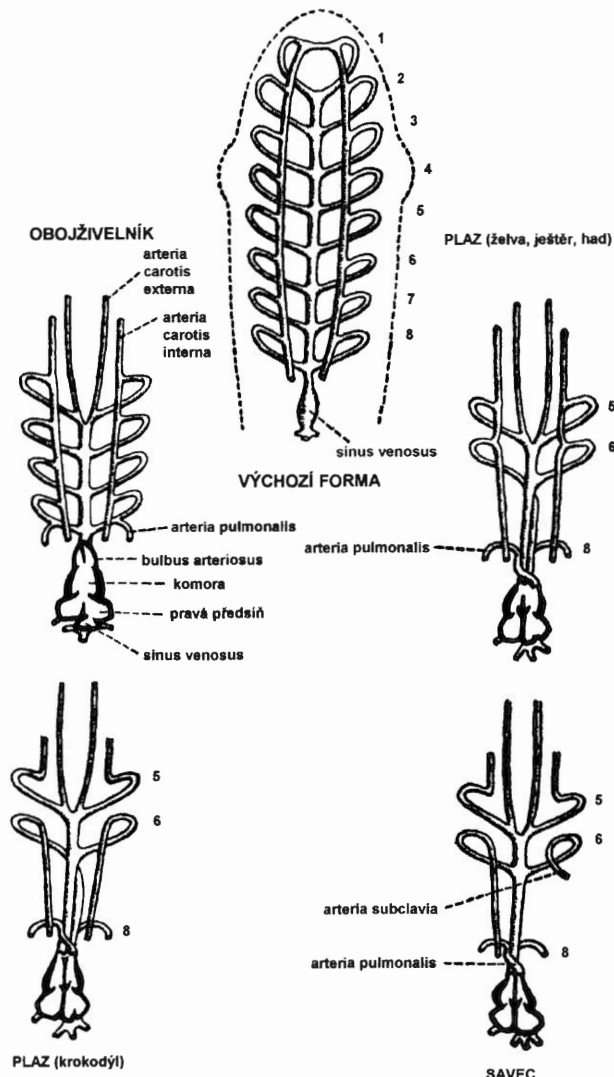
Bylo již řečeno v souvislosti s vývojem viscerokrania (viz výše, str. 89), že u obratlovců bez čelistí (obr. 162, 163) byl původní počet žaberních oblouků relativně vysoký (osm, popř. devět). Se vznikem čelistí se přední žaberní oblouky silně modifikovaly a jejich arteriální složka zanikla. Proto u vodních čelistnatců je maximálně šest arteriálních oblouků (např. u žraloků), ale první z těchto zachovaných (postmandibulárních) oblouků je rudimentární a rudimentární je rovněž žaberní štěrbina (*spiraculum*), která leží za tímto arthálním obloukem. U paprskoploutvých ryb došlo k redukci *spiracula* a v souvislosti s tím i k redukci zmíněného rudimentárního *prespiraculárního* arteriálního oblouku.

Zajímavá situace nastala poté, co někteří obratlovci začali dýchat atmosférický kyslík plicemi nebo modifikovaným plynovým měchýřem (obr. 164, 165). U dvojdyšných vede do tohoto plynového měchýře,

* Název vznikl z řec. *aer* = vzduch a *térein* = obsahovati, protože při pitvě jsou tepny prázdné a zachovávají si svůj tvar; středověcí anatomové se proto domnívali, že rozvádějí po těle vzduch.



Obr. 161 Základní schéma oběhového systému primitivního čelistnatce (žralok). Černě jsou vyznačeny cévy, které vedou odkysličenou krev. Srovnej situaci u kopynatce na obr. 19. Podle Kardonga(1995).

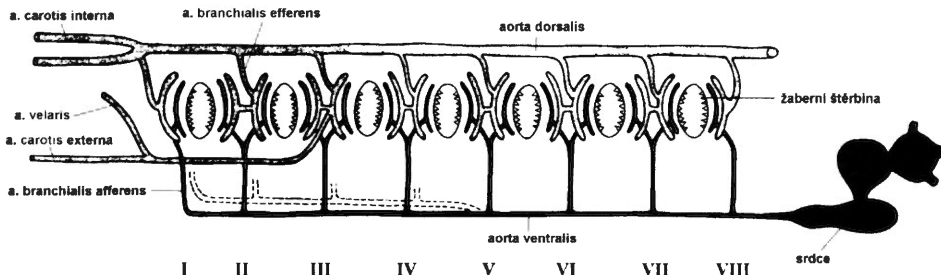


Obr. 162 Schematické znázornění redukce žaberních tepen a změn ve stavbě srdce během evoluce obratlovců (dorzální pohled). Číslice označují pořadí arteriálních oblouků. Podle Bjerringa (1977) a Goodriche (1958), z Ročka (1985a).

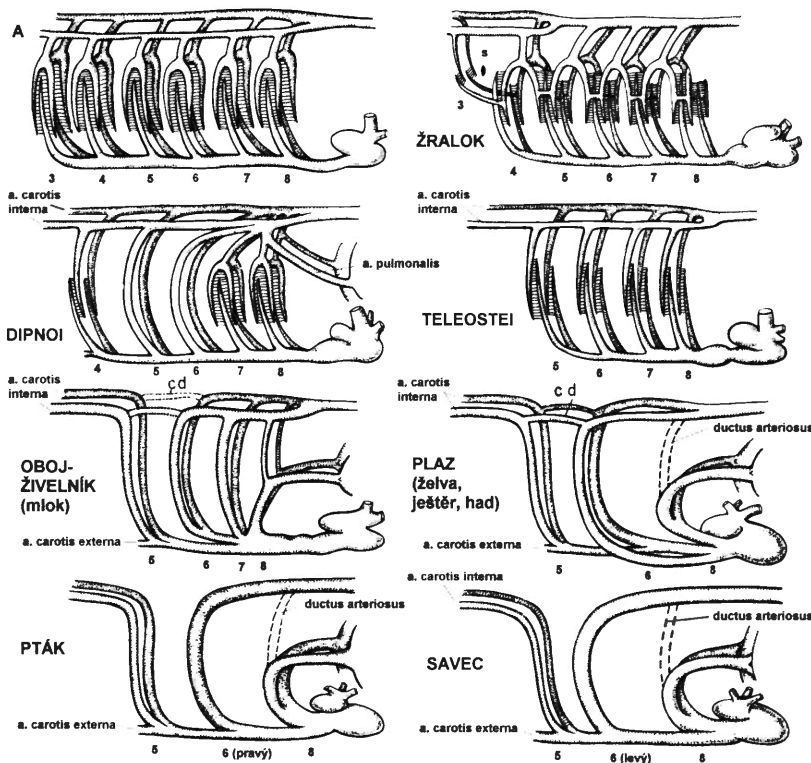
fungujícího jako doplňkový dýchací orgán (vedle zaber), odbočka z odvodné arterie (a. efferens) posledního, tedy osmého arteriálního oblouku. Jinými slovy, krev vedoucí do plic je již okysličená, protože prošla žábry, a plicní dýchání tuto krev jen dodatečně obohacuje kyslíkem. Primární důležitost zaber při dýchání u rodu *Protopterus* je zdůrazněna skutečností, že je zachováno pět arteriálních oblouků, avšak dva z nich procházejí žábry bez toho, že by se větvy do sítě žaberních kapilár. U rodu *Neoceratodus* se však zachovaly jen čtyři poslední arteriální oblouky, podobně jako u pokročilých Teleostei. Tato variabilita v utváření arteriálních oblouků Dipnoi potvrzuje skutečnost, že „plicní“ dýchání u nich vzniklo poměrně nedávno, až ve třetihorách.

Naproti tomu u obojživelníků je redukce arteriálních oblouků konstantní a cévní zásobení plic je odlišné od dvojdyšných. Přední arteriální oblouky se zakládají jen u raných stadií larev a u dospělých mizí. Zachovává se jen dopředu běžící a. carotis externa, která má svůj původ v přední části aorta ventralis. U dospělých ocasatých obojživelníků jsou čtyři arteriální oblouky, které jsou nevětvené, protože u nich už žábry zanikly. U larev a notenických forem jsou vnější žábry cévně zásobovány periferní žaberní pletením, která vzniká jen částečně z hlavních kmenů arteriálních oblouků. U dospělých žab zanikl i v pořadí poslední arteriální oblouk a zachovává se jen jeho báze (tedy část odstupující od aorta ventralis). Redukce arteriálních oblouků v souvislosti s přechodem k dýchání atmosférického kyslíku se projevila i na redukcii některých úseků kořenů dorzální aorty (mezi 5. a 6. obloukem; tento úsek se nazývá ductus caroticus). Příčinou byla bezpochyby potřeba zásobovat krví oblast hlavy, a tak došlo k tomu, že kořeny dorzální aorty vedou krev pouze do těla, zatímco 5. arteriální oblouk se stal přívodným kmenem pro a. carotis interna. Část ventrální aorty, která vede krev do a. carotis externa a a. carotis in-

Obr. 163 Schéma aortálních oblouků a cévního zásobení předního konce hlavy u kruhoustých (mihule). Pořadí žaberních oblouků je vyjádřeno římskými číslicemi. Přední konec hlavy směřuje vlevo. Podle Kardonga(1995).



Obr. 164 Schematické znázornění utváření arteriálních žaberních oblouků u různých skupin obratlovců při pohledu z levé strany. A reprezentuje výchozí stadium. Cd = ductus caroticus. Podle Romera a Parsonse (1977), modifikováno.

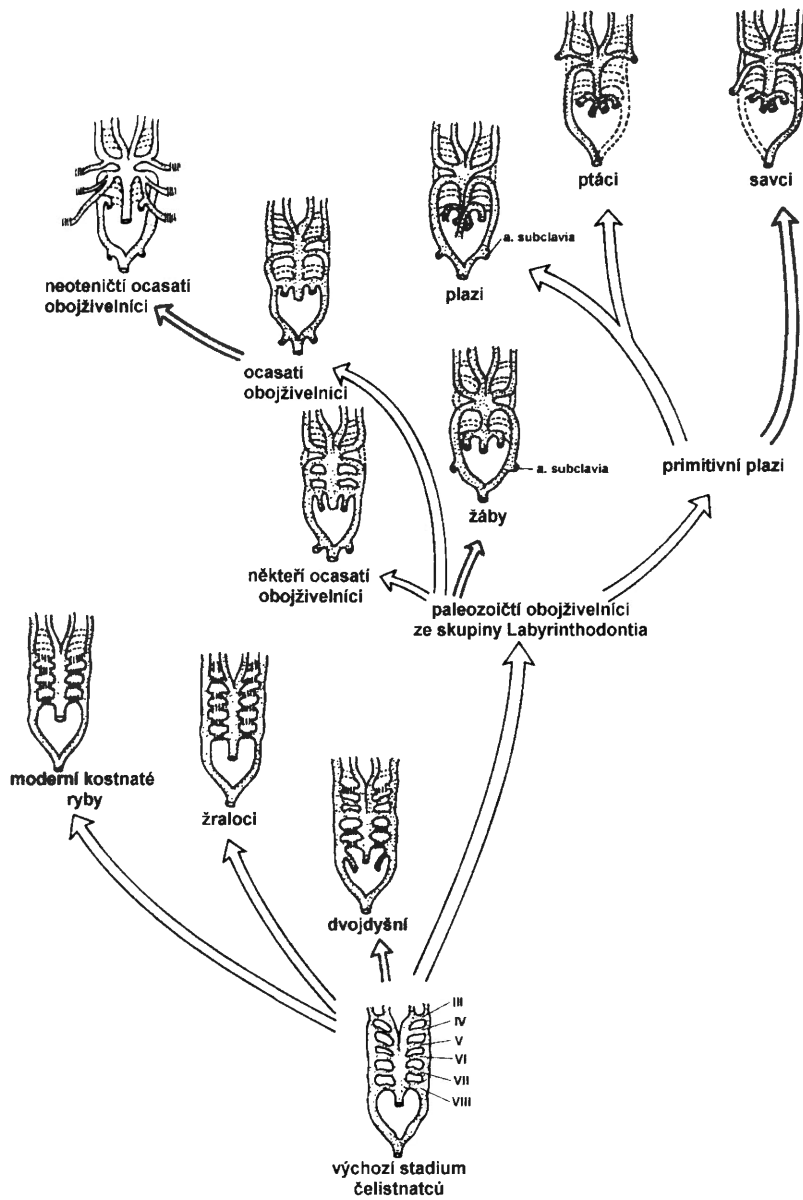


terna, se ještě před odštěpením 5. arteriálního oblouku nazývá a. carotis communis. Je nutné připomenout, že tyto deriváty původní ventrální aorty a 5. arteriálního oblouku vedou již okysličenou krev, přestože původně (u obratlovců dýchajících žábami) vedly krev odkysličenou. Ductus caroticus se v dospělosti zachovává výjimečně u některých ocasatých obojživelníků, pravidelně však u červorů a dokonce u některých plazů (želvy, ještěrky, hadi).

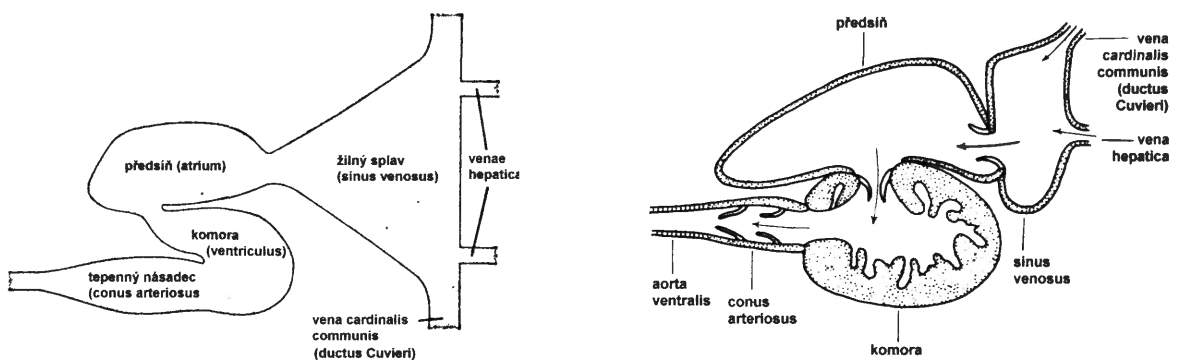
U všech dospělých zástupců amniot sedmý arteriální oblouk zanikl (v jejich embryonálním vývoji se však zakládá), a v důsledku toho úlohu hlavní tepny, vedoucí okysličenou krev do těla, převzal šestý oblouk. Báze osmého oblouku se u dospělých jedinců zachovává jako kořen a. pulmonalis. Jelikož jsou však plíce v embryonálním stavu nefunkční, proudí krev z báze osmého oblouku přímo ke kořeni dor-

zální aorty drobnou arterií, která se nazývá ductus arteriosus (resp. Botallio spojka, ductus Botalli). Je to rudiment zbývající části osmého arteriálního oblouku; jako funkční se zachovává u dospělých ocasatých obojživelníků a červorů, u haterie a u některých želv, v ostatních případech se uzavírá při prvním nadechnutí vzduchem plicemi, protože jinak by se mísila krev odkysličená s okysličenou. Poslední výrazná redukce postihla nakonec i šestý arteriální oblouk, takže u ptáků se zachovává jen jeho pravá větev, zatímco u savců (kteří vznikli ze zcela jiné fylogenetické linie amniot) se zachovává levá větev (viz obr. 165).

Současně s redukcí a modifikací arteriálních oblouků v důsledku přechodu od žaberního dýchání k dýchání plicemi se měnila i stavba srdce. U vodních obratlovců to je pouhá zalomená trubice (obr.



Obr. 165 Změny v počtu a uspořádání aortálních oblouků během fylogeneze čelistnatců (ve stejném pohledu jako na obr. 162). Římské číslice označují původní pořadí žaberních oblouků před vznikem čelistí (srovnej obr. 163). Podle Kardonga (1995).

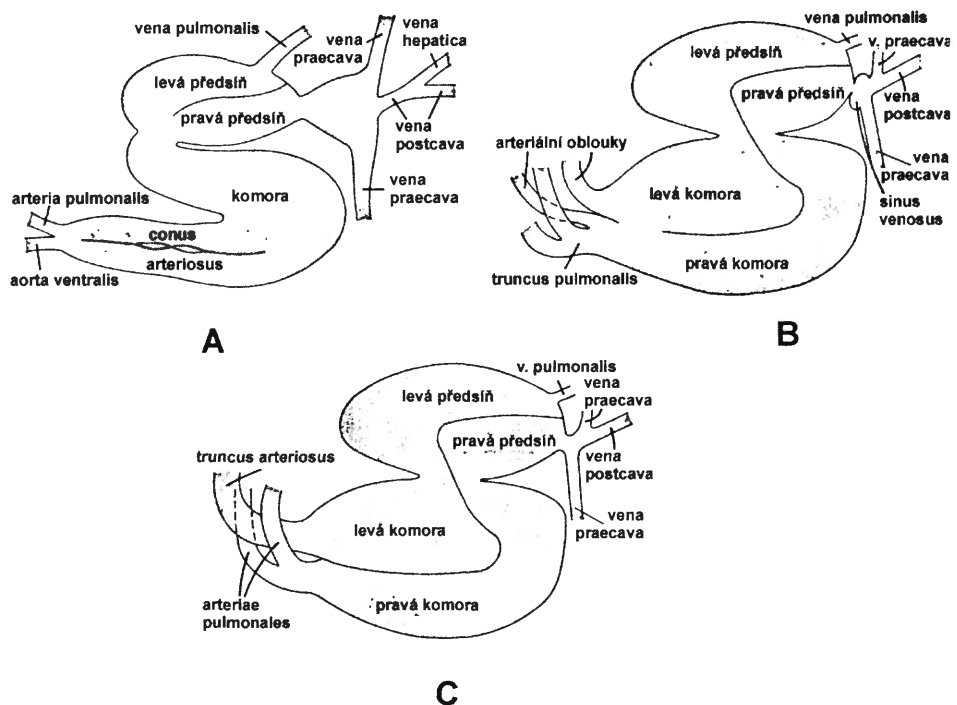


Obr. 166 Vlevo schéma srdce vodních obratlovců, vpravo mediální řez srdcem žraloka. Na levém schématu je žilný splav otočen z původně horizontální do vertikální polohy, takže se jeví jako při pohledu shora. Podle Smithe (1960) a Grodzinského a kol. (1976).

166), která přijímá prostřednictvím žilného splavu odkysličenou krev z celého těla, včetně hlavové části. Krev přichází do předsíně, která je (podobně jako žilný splav a celý žilný systém) tenkostěnná, aby byl krvi pítékající pouze díky podtlaku v srdci kladen co nejmenší odpor. Komora a conus arteriosus mají naproti tomu stěny tvořené mohutnými svaly, jejichž kontrakcemi je odkysličená krev pumpována do ventrální aorty a zaber. U primitivních obratlovců existovalo srdce v podobě přímé trubice, ale postupně se tato trubice ve svislé rovině esovitě zakřivila, takže předsíň se dostala značně dopředu a nad komoru. Došlo k tomu proto, aby se zaškrcením průchodu mezi předsíň a komorou zamezilo zpětnému toku krve. U ryb jsou sice ve stěnách předsíně chlopněvité výběžky (sinaurikulární chlopně mezi žilným splavem a předsíň a atrioventrikulární chlopně mezi předsíň a komorou), které usměřují tok krve směrem do komory, a celé srdce se stahuje peristaltickými kontrakcemi (tzn. že stah začíná na jednom konci a v podobě vlny přechází na protilehlý konec), ale obojí bylo zřejmě nedostatečné.

U obratlovců dýchajících plicemi došlo k zásadní změně tohoto schématu (obr. 167), protože vedle odkysličené krve se do srdce dostává z plic i krev okysličená. Je přiváděna plicními žilami (venae pulmonales) do předsíně. Aby se předešlo míšení odkysličené krve (přiváděné přes žilný splav) a okysličené krve (přiváděné plicními žilami), začal se vnitřní prostor srdce členit přepážkami. Tyto přepáž-

ky se nejprve začaly vytvářet v předsíni, která se rozdělila na pravou předsíň (atrium dextrum, kam přichází z těla odkysličená krev) a levou předsíň (atrium sinistrum, kam přichází z plic krev okysličená). K tomu došlo u obojživelníků; u recentních obojživelníků je tato přepážka vyvinuta jen částečně, u žab (a samozřejmě u všech plazů, ptáků a savců) je předsíň rozdělena kompletně. Je zřejmé, že u obojživelníků ještě dochází k míšení krve v komoře, a proto je jejich dýchání málo efektivní (této skutečnosti se připisuje i jejich pomalý pohyb). V tomto ohledu je dýchání a oběhový systém obojživelníků méně dokonalý než u ryb, protože u vodních obratlovců je do těla (a do hlavy) hnána výlučně okysličená krev, která se nikde nemísí s odkysličenou. Nicméně v srdci primitivních tetrapodu došlo ještě k jedné úpravě, k rozdělení conus arteriosus podélnou přepážkou. Zřejmě se nejedná o zařízení k oddělení okysličené a odkysličené krve (ta se již promíchala v komoře), ale spíše o nasměrování krve do a. pulmonalis na jedné straně a do ventrální aorty na straně druhé. Celý tento proces vyústil do stadia, kdy kořeny těchto cév byly bezprostředně a navzájem samostatně napojeny na rozdělený conus arteriosus a ten se později rozdělil i navenek (v truncus pulmonalis a truncus arteriosus). A. pulmonalis se tak zcela oddělila od zbytku ventrální aorty. Lze předpokládat, že kořeny a. pulmonalis a ventrální aorty u plazů, ptáků a savců jsou homologní s conus arteriosus u ryb a obojživelníků. Pokud se týče žil-



Obr. 167 Schéma stavby srdce suchozemských obratlovců, znázorňující postupné oddělování okysličené a odkysličené krve po vzniku plicního oběhu. Vlevo nahore (A) obojživelník, vpravo nahore (B) plaz, dole (C) endothermní obratlovec (pták, savec). Stejný pohled jako na obr. 166. Podle Smithe (1960).

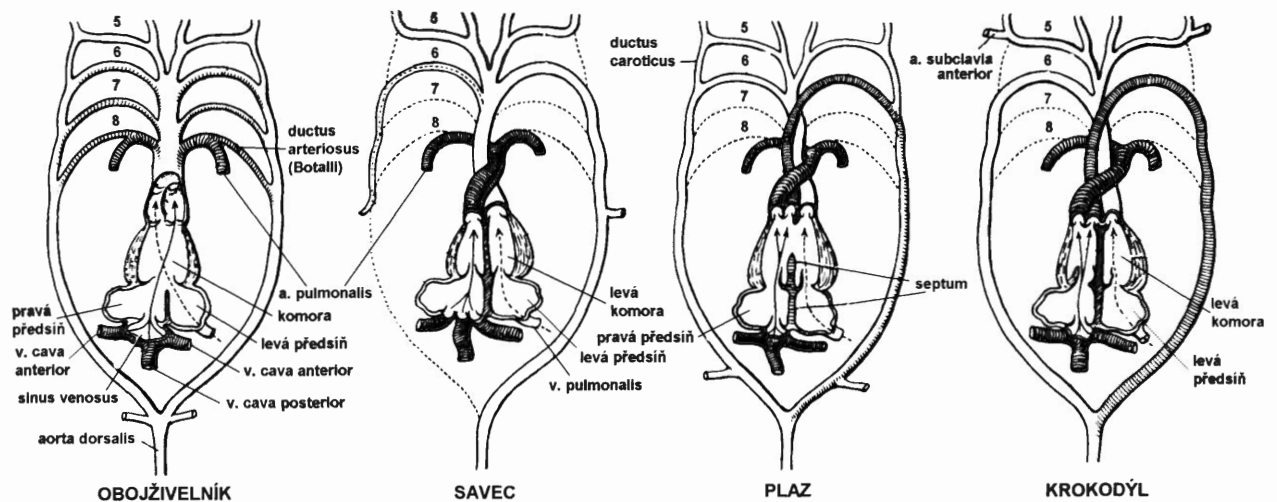
ného splavu, zachovává si ještě svůj původní význam prostoru, kde se před vstupem do srdce shromažďuje odkysličená krev, nicméně oproti žilnému splavu u ryb již ztratil na velikosti. Lze spekulovat o jeho významu při kompenzaci tlaku okolního vodního prostředí, protože se výrazně zmenšil u suchozemských obratlovců; tuto hypotézu podporuje existence drobné cévní pleteně zvané rete mirabilis u vodních savců, což je soustava přímých spojek mezi velkými arteriemi a vénami kompenzující tlak okolní vody při rychlém potápění. Sinus venosus má však kromě své mechanické funkce shromažďování krve před vstupem do srdce i význam při iniciaci srdečních kontrakcí. Tuto funkci si u ptáků a savců podržela část stěny pravé předsíně, takže se lze domnívat, že se jedná o rudimentární homologon žilného splavu.

U amniot se srdce dále zdokonalilo ve směrech, které byly naznačeny již u obojživelníků. Sinus venosus se dále redukoval, takže u plazů je reprezentován jen drobnou komůrkou před vstupem do pravé předsíně. Významným znakem je pokročilá separace komory na pravou a levou část, i když přepážka ještě není úplná. Pouze u krokodýlů je septum kompletní. Kořen ventrální aorty je rozdělen na dvě části, přičemž jak truncus pulmonalis, tak levý aortální oblouk navazují na pravou komoru (aby se předešlo tomu, že by do levého oblouku a tím do těla proudila odkysličená krev z pravé komory, je u krokodýlů vyvinut systém chlopní, který komunikaci s pravou komorou blokuje a otevírá se jen při stresových situacích; krev se do levého oblouku přivádí zvláštním otvorem zvaným foramen Panizzae z kořene pravého aortálního oblouku, v místě jejich

křížení, které je již mimo srdce). Plicní arterie si naproti tomu zachovávají společný kořen (truncus pulmonalis), který navazuje na pravou komoru (obr. 168).

U ptáků a savců došlo oproti plazům jen k relativně malým změnám a všechny jsou v podstatě vyvrcholením trendů, které probíhaly již u nižších tetrapodů. Nejvýznamnější z nich je kompletní oddělení levé a pravé komory, čímž se zcela oddělil oběh odkysličené a okysličené krve. Další změny souvisejí s jednostrannou redukcí 6. arteriálního oblouku. U ptáků se redukoval na levé straně, a proto truncus arteriosus přechází pouze v jediný (pravý) aortální oblouk. Protože je u nich zachován truncus pulmonalis, společný kořen obou plicních arterií, opouštějí obě komory pouze dvě trubice. U savců je situace obdobná, odlišuje se pouze zrcadlovým uspořádáním aortálního oblouku (zachovává se levý).

Cévní zásobení hlavy vyplývá z modifikace předních arteriálních oblouků a předních částí kořenů dorzální aorty. U vodních obratlovců, kteří dýchají žabrami, běží kořeny dorzální aorty dopředu podél laterálních stěn mozkovny; ventrálně k nim přicházejí od zaber aa. efferentes. U obratlovců, kteří dýchají plicemi, se přední úsek této cévy nazývá a. carotis interna. U ryb z ní směrem k lící oblasti a horní čelisti odstupuje a. orbitalis a vzápětí nato (před úrovní hypofýzy) prostupuje bází lebky do mozkovny, kde představuje hlavní cévní zásobení mozku. Uvnitř mozkovny z ní ještě odstupuje arterie zásobující oko. A. carotis externa se u ryb odštěpuje od a. efferens nejpřednějšího zachovaného arteriálního oblouku a směřuje ke spodní čelisti (proto se u ryb nazývá rovněž a. lingualis). U suchozem-

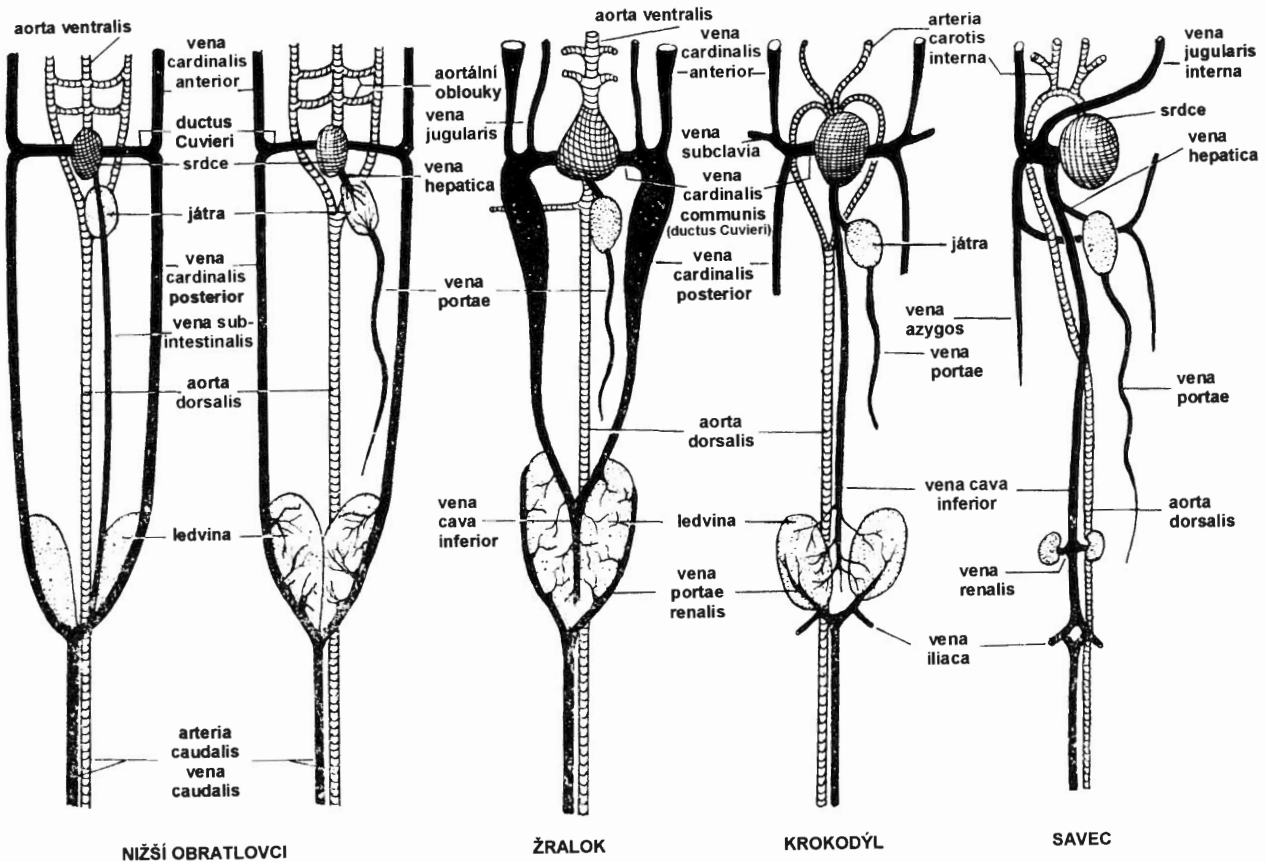


Obr. 168 Schéma průběhu odkysličené krve (plná čára) a krve okysličené (přerušovaná čára) srdcem. Pohled z ventrální strany. Podle Goodriche (1919), z Romera a Parsonse (1977).

ských tetrapodu jsou krkavice v zásadě zachovány jako u ryb, přičemž a. carotis interna běží dorzálně a dopředu k oblasti středního ucha a vzápětí nato vstupuje do mozkovny; předtím však z ní odstupuje velká a. stapedialis, která zásobuje vnější části hlavy a svrchní čelisti. Je homologická s a. orbitalis u ryb. U savců se tato situace ještě mírně modifikovala, protože a. carotis externa expandovala do oblasti původně zásobované a. stapedialis; dochází k tomu v důsledku redukce a následně nedostatečnosti a. stapedialis, a a. carotis externa proto převzala její funkci. A. carotis externa zásobuje jazyk a krční oblast.

Cévní zásobení těla (obr. 169) je zajišťováno dorzální aortou (aorta dorsalis), která vpředu vzniká z párových kořenů, záhy se však spojuje v jediný kmen, který běží pod páteří (nebo pod chordou, jestliže obratlová centra nejsou vyvinuta) až k ocasu, kde pokračuje jako arteria caudalis. Dorzální aorta vydává ventrálním směrem (1) nepárové mediální větve: a. coeliaca, zásobující oblast žaludku a jater, přičemž u primitivních obratlovců jich je vět-

ší počet, a a. mesenterica, která zásobuje stěny střeva, (2) párové ventrolaterální větve k urogenitálnímu systému a (3) párové laterální větve do vnějších částí těla (svalů, kůže a mychy) a do končetin. Tyto posledně uvedené somatické arterie mají u primitivních obratlovců segmentální uspořádání (odstupují od dorzální aorty v myoseptech), ale postupně se navzájem propojily podélnými spojkami, případně lokálně redukovaly, takže se jejich segmentální uspořádání porušilo. Pokud se týče cévního zásobení končetin, je derivátem segmentálních somatických arterií odstupujících od dorzální aorty. Se vznikem končetin (ploutví a končetin suchozemských tetrapodu) jedna z těchto původně seriálně uniformních arterií zmožutnala, a získala tak funkci hlavního kmene vedoucího krev do končetiny. V případě přední končetiny je to a. subclavia, která odstupuje na každé straně od nepárové části dorzální aorty (u ocasatých obojživelníků), od párových kořenů dorzální aorty (žáby), od zachované pravé větve 6. arteriálního oblouku (ptáci) nebo u savců od zachované levé větve 6. arteriálního oblouku, při-



Obr. 169 Schéma průběhu hlavních cév tělního oběhu při pohledu z dorzální strany. Tepny jsou vyznačeny šrafovane, žíly černě. Je patrné, jak se pravidelné uspořádání kardinálních žil u nižších obratlovců přerušilo v důsledku vzniku vrátnicového oběhu ledvin a dolní duté žíly. Podle Grodzinského a kol. (1976).

čemž pravá a. subclavia odstupuje od rudimentu pravé větve tohoto oblouku. U krokodýlů a. subclavia odstupuje ještě více vpředu, takže má společnou bázi s a. carotis interna (viz obr. 168). V dalším průběhu (při vstupu do končetiny) se a. subclavia nazývá a. axillaris (zásobuje proximální část končetiny) a dále a. brachialis (zásobující distální část končetiny). V zadní končetině je podobné uspořádání: proximální úsek se nazývá u savců a. iliaca, vybihající mimo pletenec pánevní před kostí kyčelní; u primitivních obratlovců však vybihá až za iliem, a nazývá se proto a. ischiadica. V dalším průběhu se u suchozemských tetrapodů nazývá a. femoralis (oblast stehna), a. poplitea (oblast kolena) a a. peronea.

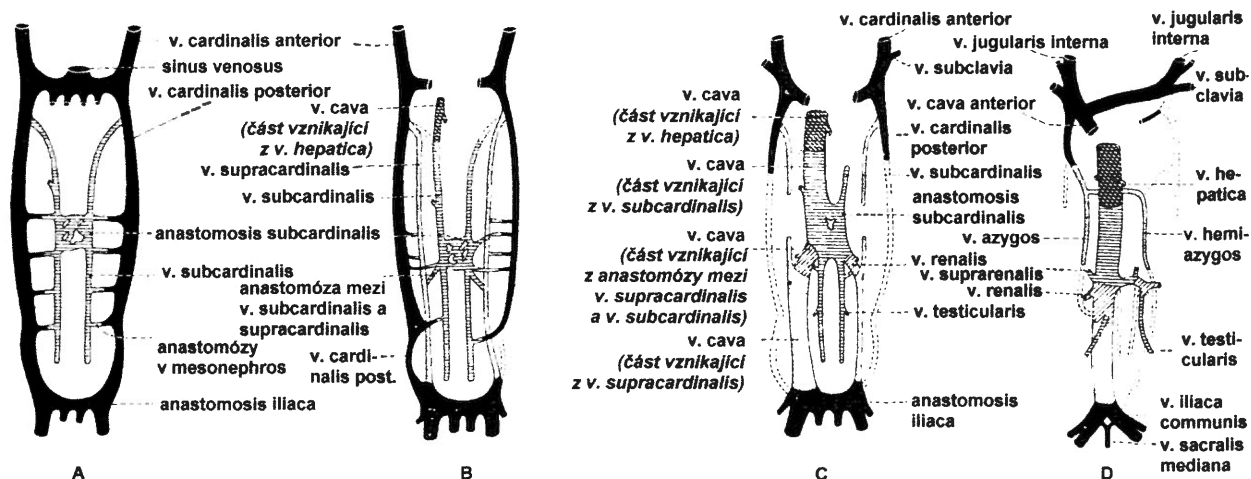
Žilní soustava odvádí ze všech uvedených oblastí odkysličenou krev do srdce (jedinou výjimkou je plicní žíla, která přivádí krev okysličenou). Lze ji rozdělit na několik částí: (1) jaterní systém, (2) systém vzniklý z primitivních venae cardinales a (3) plicní systém.

Jaterní oběh má u všech obratlovců (a rovněž bezlebečných) stejné základní schéma. Skládá se z žil, které sbírají krev ze sliznice a stěny střeva a odvádějí ji k metabolickému zpracování do jater. Krev je v této části obohacena živinami vstřebanými střevní sliznicí. Hlavní žíla, která přináší tuto krev do jater, se nazývá vratnice (véna portae). Ta se v játrech člení na drobné venae interlobulares a ty se rozpadají na četné jaterní sinusoidy, probíhající mezi trámci jaterních buněk. Z těch se krev sbírá do véna centralis, která probíhá v ose jaterního lalůčku. Postupným spojováním vnitrojaterního žilného systému vznikají venae hepaticae, které odvádějí krev k srdci, do něhož vstupují buď přes duc-

tus Cuvieri (= venae cardinales communes) a žilný splav (u nižších obratlovců), nebo přes proximální úsek véna cava posterior.

Hlavní objem odkysličené krve z těla (mimo vnitřní orgány) a z hlavy se sbírá do systému venae cardinales, které se u evolučně pokročilejších obratlovců modifikují do systému přední a zadní duté žíly (i když i u nich se v embryonálním vývoji venae cardinales zakládají; obr. 170). Již u bezlebečných (viz obr. 19) běží ze zadní části těla po stranách dorzální aorty (tedy v prostoru nad coelomovou dutinou, těsně pod chordou) pár mohutných žil zvaných venae cardinales posteriores. Vznikají z prstence okolo análního otvoru (tzv. commissura iliaca), kam přichází véna caudalis z ocasní části těla a véna subintestinalis od střeva. Směrem dopředu zasahují na úroveň sinus venosus. Od hlavové části přichází pár podobných žil zvaných venae cardinales anteriores; u bezlebečných vznikají dorzálně od hlitanu perforovaného žaberními štěrbinami, u embryí obratlovců laterálně od vznikajícího neurokrania. V úrovni srdce se spojují s w. cardinales posteriores a v místě tohoto spojení vzniká krátká párová céva, která z obou stran přivádí krev do žilného splavu. Tato spojka se nazývá v. cardinalis communis (resp. ductus Cuvieri). U kruhoustých je vyvinuta pouze na pravé straně, levá vyvinuta není. Toto schéma (nepočítáme-li vznik vratnicového oběhu ledvin; viz níže) lze pozorovat u bezlebečných, pařb a u paprskoploutvých ryb. U vyšších obratlovců včetně člověka se zakládá pouze v raných embryonálních stádiích, v dospělosti se modifikuje.

U vyšších obratlovců (s výjimkou savců) se v. cardinalis anterior zakládá hluboko v orbitě v krevním sinu, který sbírá odkysličenou krev z celé přední



Obr. 170 Schéma znázorňující vývoj zadní duté žíly ze zadních kardinálních žil během embryogeneze u člověka. Homologické úseky jsou znázorněny stejným typem šrafování. Vv. cardinales posteriores a jejich deriváty jsou znázorněny černě. Podle McClura a Butlera, z Borovanského a kol. (1976).

části hlavy. Poté probíhá směrem dozadu podél neurokrania až k jeho otické oblasti a dále dozadu, kde se vlévá do ductus Cuvieri. Protože ductus Cuvieri je zahrnut do přírodního kmene v. cardinalis anterior a v důsledku toho probíhá v předozadním směru, ústí do v. cardinalis anterior i v. subclavia, která přivádí krev z přední končetiny. U savců (a do určité míry i u ptáků a krokodýlů) zanikl sběrný systém v orbitě a vytvořil se jiný, v mozkovně. V důsledku toho zanikl i přední úsek v. cardinalis anterior. V mozkovně se krev sbírá do v. jugularis interna, která se v krční oblasti spojuje s v. jugularis externa, která sbírá krev z vnějších partií hlavy. Po vzájemném spojení se tato žíla nazývá v. jugularis communis. K ní se připojuje v. subclavia a od tohoto ústí až po ústí do srdce se tento mohutný žilný tok nazývá v. cava anterior. U savců jsou tedy všechny jmenované žíly po výstupu z mozkovny homologické s w. cardinales anteriores, s výjimkou jejich přední části, která zanikla a byla nahrazena intrakraniálním žilním systémem. Avšak u většiny savců (ale také u ptáků) terminální část tohoto systému byla před vstupem do srdce modifikována tím, že mezi oběma žilními kmeny vznikla anastomóza, která odvádí všechnu krev z levé kardinální vény do pravé, a levá vena v tomto úseku zanikla. Proto je u dospělého člověka vyvinuta pouze jediná vena cava superior.

U kruhoústých je systém v. cardinalis posterior identický se schématem popsaným u bezlebečných. U primitivních čelistnatců je v principu rovněž totožný, komplikovaný pouze vznikem vrátnicového oběhu ledvin. Krev z ocasu a zadní části trupu se totiž nevrací přímo do srdce, ale w. cardinales posteriores se v blízkosti ledvin větví do sítě kapilár, které se po prostupu ledvinou sbírají do cévy, která se opět napojuje na původní v. cardinalis posterior; tou je posléze odvedena do ductus Cuvieri a do srdce. U obojživelníků se vytváří z jedné větve odbočující z v. hepatica a zasahující až k pravé v. cardinalis posterior spojka mezi oběma cévami, takže krev nyní může proudit z pravé v. cardinalis posterior touto

spojkou do v. hepatica a dále do srdce. Protože vedle toho probíhal ještě další proces, totiž vzájemné spojení obou cév odvádějících krev z ledvin, může krev z levé strany přecházet na pravou a zmíněnou spojku přes v. hepatica se také dostávat přímo do srdce. U ocasatých obojživelníků se krev dostává do srdce ještě prostřednictvím w. cardinales posteriores na obou stranách, u žab a všech vyšších obratlovců se toto spojení již přerušilo a krev proudí do srdce výhradně novou cestou, která se nazývá v. cava posterior. Zbytky v. cardinalis posterior se zachovávají jako velmi variabilní rudimenty zvané v. azygos (v případě, že se zachovávají na obou stranách, což je např. u člověka, nazývá se druhá v. hemiazygos). V embryogenezi pokročilých obratlovců se rekapituluje všechny významné etapy vzniku zadní duté žíly (viz obr. 170).

V souvislosti se vznikem ledvin se objevily další dvě žíly, které persistují od stadia primitivních obratlovců (Chondrichthyes) až k savcům, kde se však zakládají jen v rané embryogenezi: jsou to w. subcardinales, odvádějící krev z vrátnicového systému ledvin, a w. supracardinales, které vytvářejí spojku mezi v. portae renalis a v. cardinalis posterior, čímž postupně vylučují ledviny z vrátnicového oběhu. Výsledkem je, že vrátnicový oběh ledvin zaniká, takže se u savců zachovává pouze v. renalis; v. portae renalis zanikla. Ze zbytků v. suprarenalis pravé strany vznikl nejdálší segment zadní duté žíly.

Venae pulmonales vedou okysličenou krev z plic do srdce. Chybějí samozřejmě u primitivních vodních obratlovců. U ryb dýchajících pomocí plovacího měchýře (např. bichir) se tyto žíly napojují na w. hepaticae a okysličená krev, kterou přivádějí, se tak mísí s odkysličenou, která přichází z jater. U dvojdýchých a všech tetrapodů se však okysličená krev, kterou plicní žíly přivádějí, vlévá přímo do levé srdeční předsíně a mísí se odkysličenou (pokud není vytvořeno kompletní septum) až v srdci. Definitivní rozdělení srdce u ptáků a savců pak kompletně oddělilo plicní oběh od somatického oběhu.

Evoluční pokrok obratlovců - kost, hlava, neurální lišta

Z předcházející charakteristiky vyplývá, že obratlovci se od všech protovertebrálních forem liší přítomností kostní tkáně, která vzniká z různých základů, a to jak embryologicky (mesoderm i ektoderm), tak histologicky (vazivo, chrupavka, svalovina). Teprve v návaznosti na existenci kostní tkáně se objevil další charakteristický rys obratlovců, lebka (viz obr. 171), jejíž vznik je spojen s rostrální prolongací, ke

ktéře došlo během evoluce z protovertebrální úrovně. Během evoluce z protovertebrální úrovně také došlo ke vzniku neurální lišty a k definitivnímu uzavření oběhového systému do cév. Vznik obratle (podle kterého mají obratlovci své jméno) je naproti tomu znakem, který je v pořadí důležitosti až na méně důležitém místě, neboť vznikl až během existence obratlovců. Obratel však osifikuje ze sklerotomu

(skeletogenní části somitického mesodermu), který je rovněž vyvinut pouze u obratlovců.

Kostní tkáň patří mezi charakteristické znaky obratlovců a její vznik doprovázel a charakterizoval jednu z největších makroevolučních změn ve vývoji živočišné říše. U recentních obratlovců probíhá osifikace dvojnásobným způsobem: 1. Osifikace z vaziva (endesmální, desmogenní), kterou vznikají krycí kosti lebky (desmocranium, dermatocranium) a některé kosti pletence lopatkového suchozemských obratlovců, které jsou jejich deriváty. 2. Osifikace z chrupavky (enchondrální, chondrogenní), kterou vznikají vnitřní části lebky (chondrocranium) a všechny kosti postkranálního skeletu, s výjimkou zmíněných kostí pletence lopatkového. Oba tyto způsoby jsou závislé na činnosti kostních buněk (osteoblastů, osteocytů a osteoklastů). U nejstarších obratlovců však kost tyto buňky ještě postrádala (v základní hmotě kostní se nezachovaly charakteristické dutinky, tzv. lakuny), a proto se tento typ nazývá kost acelulární. Kromě toho však osifikace probíhá v nejrůznějších měkkých tkáních, např. ve šlachách (ptáci), svalech (os marsupii vačnatců apod.). Os penis (baculum netopýrů) je navzdory svému názvu kalcifikované vazivo.

Kostní tkáň je výlučným znakem obratlovců, ale vyskytuje se u nich v celé řadě různých modifikací, které jsou často v rozporu s předpokládanou funkcí a potvrzují spíše předpoklad, že se jedná o strukturu úzce navazující na metabolismus (viz např. rozdíly v histologické struktuře kosti ektothermních a endothermních obratlovců). Navíc se u raných obratlovců nevyskytuje ve své definitivní podobě, nýbrž jako kost acelulární, bez účasti kostních buněk (viz obr. 72, 73). Exoskelet (tedy kostra, která embryonálně vzniká v subepidermálním vazivu) těchto raných obratlovců se značně podobá exoskeletu ostnokožců, který je rovněž mesodermálního původu. Podobně jako u obratlovců se skládá ze dvou složek, organické (stroma) a anorganické (stereom). Z hlediska morfologie je exoskelet retikulární struktura, která vzniká tak, že již v počátečním stadiu jeho vývoje se v jeho buňkách (sklerocytech) zakládá jeden krystal uhličitane vápenatého (kalcitu), který roste a brzy vyplní celý buněčný prostor (s výjimkou jádra). Jádro se rozdělí a obě dceřiná jádra se rozeštoupí; protože však krystal se jako neživá hmota dělit nemůže, nedojde ani k rozdělení buňky, a tím vzniká soubuní (syncytium). Krystal se rozrůstá výběžky do podoby komplikované retikulární struktury nebo může tuto strukturu vytvářet v důsledku spojení s výběžky krystalu sousedního soubuní. Organickou složkou pronikají tekutiny obsahující výživné látky a organická složka může rovněž aktivně půso-

bit při reparaci poškozené kostry. I když se tato struktura vzdáleně morfologicky podobá struktuře houbovitě kosti (spongiosa), zásadní rozdíl je v chemickém složení: zatímco u ostnokožců je výlučným materiálem uhličitane vápenatý, u obratlovců je to fosforečnan vápenatý v podobě hydroxyapatitu. Skelet ostnokožců přirůstá apozicí na povrchu jednotlivých elementů, ale některé buňky skeletu mají schopnost kalcitové krystaly rozpouštět a skelet tak částečně remodelovat. Pozoruhodnou okolností je i to, že struktura skeletu ostnokožců se může přizpůsobovat směru převládajících sil, což má za následek vznik izostatických linií, podobně jako ve spongióze kosti savců.

Jestliže se nyní podíváme na strukturu acelulární kosti nejstarších obratlovců, vynikne na první pohled podobnost mezi retikulární strukturou stereomu a vaskulárním aspidinem (viz obr. 72). Dutiny vyplňovala organická složka obsahující tělní tekutiny, které rozvádějí po těle živiny a kyslík. Je všeobecně známo, že pravá kost je vázána na cévní systém bez ohledu na to, zda se jedná o kost enchondrální, nebo endesmální (Haversovy systémy se zakládají okolo kapilár, osifikační centra dermálních kostí kondenzují rovněž v okolí cév). Kostní buňky a krevní buňky proto pravděpodobně vznikly z volných buněk pojivových tkání; společnou vlastností řady z nich je morfologická a fyziologická mnohotvárnost a schopnost měnit se na jiné typy buněk (osteoblasty → osteocyty → osteoklasty; rovněž leukocyty a fibroblasty se mohou měnit na jiné typy buněk). Ke spoluúčasti kostních buněk na osifikaci došlo však až v ordoviku či siluru.

Se vznikem kosti možná souvisejí i další skutečnosti, například že osifikační centra dermálních kostí vodních obratlovců se vždy zakládají v bezprostřední blízkosti postranní smyslové linie. Larvy většiny druhoústých jsou obrveny a brvy mají zřetelně sensorickou (smyslovou) a motorickou (pohybovou) funkci. V této souvislosti je důležité, že smyslové receptory většiny obratlovců jsou modifikovanými obrvenými buňkami. Tomuto původnímu stavu se nejvíce blíží mechanoreceptory postranní smyslové linie. Avšak recentní kruhoústí, paryby a primitivní Osteichthyes mají v systému postranní linie ještě další typ modifikovaných obrvených receptorů, tzv. elektroreceptory, které jsou schopny registrovat slabá elektrická pole. Soudě podle jejich výskytu u dnešních obratlovců, museli s největší pravděpodobností mít tento typ buněk i nejstarší obratlovci. Vnitřní povrch kanálků postranní linie byl pokryt materiálem blízkým sklovině (hydroxyapatit vylučovaný na síti kolagenních vláken) a tento materiál pravděpodobně usnadňoval elektroreceptci. Souvislost s mecha-

noreceptory může mít i původ chrupavky, která se liší od kosti tím, že do systému kolagenních vláken se vylučují proteoglycidy, nikoliv hydroxyapatit. Tyto látky umožňující pružnost jsou histochemicky podobné materiálu, který navzájem spojuje mechanoreceptivní neuromasty. Je tudíž možné, že jedna ze základních stavebních látek chrupavky měla původně funkci mechanorecepce.

Obratlovci se liší od všech ostatních strunatců a potenciálních předků z okruhu druhoústých tím, že to jsou pohybliví predátoři. V souvislosti s aktivním pohybem vznikla proto u nich bilaterální souměrnost těla, musela se zvýšit intenzita metabolismu a vznikla rovněž nová strukturní jednotka těla obratlovce, hlava. V hlavě se kumulovaly velmi důležité funkce, spojené s vyhledáváním, přijímáním a zpracováním potravy. Proto zde jsou umístěny smyslové orgány (čich, zrak, sluch, rozvětvený systém sensorických linií), nejdůležitější část CNS (mozek), ústní otvor, čelisti. Se zvýšením efektivity metabolismu souvisejí specializace týkající se výměny plynů a jejich rozvodu v těle. Proto je v hlavové části primárně umístěn také žaberní aparát a srdce. Některé z těchto orgánů již nepochybně existovaly u předků obratlovců, při vzniku obratlovců se však zdokonalily či zmohutněly, případně pozměnily. Většina z nich však vznikla jako zcela nové struktury. Například smyslové orgány na úrovních, které jsou primitivnější než obratlovci, nejsou nikdy párové a jsou pouze jednoduše stavěné, hltanový skelet je tvořen pouze kolagenem nebo chitinem, proud vody je vzbuzován činností brv, nikoliv svalů, žábry jsou tvořeny celým povrchem a pod ním proudí krev v hemocoelu, zatímco u obratlovců je to uzavřený oběh v síti kapilár, arteriální oblouky jsou bez svalů, vyztužené pouze kolagenními vlákny, transport potravy v trávicí trubici se děje brvami, nikoliv svalovými stahy apod.

Podíváme-li se na přední část těla kopinatců jakožto nejbližších příbuzných obratlovců, vidíme, že se navzdory povrchním podobnostem (nervová trubice, segmentované svalstvo v nesegmentovaném trupu, struna hřbetní, perforovaný hltan) liší v několika významných znacích, z nichž některé byly právě zmíněny: (1) žaberní štěrbiny jsou u obratlovců vyztuženy kostí či chrupavkou, u kopinatců pouze kolagenním vazivem; (2) proud vody se vzbuzuje činností žaberního svalstva, u kopinatců brvami; (3) diferencované žábry jsou zásobovány arteriálními oblouky (aferentní a eferentní arterie), což obojí u kopinatců v této podobě chybí a krev proudí otevřeným hemocoelem; (4) myotomy axiálního svalstva jsou uspořádány v symetrických párech, u kopinatců stranově alternují; (5) chorda zasahuje

u obratlovců pouze k chiasma opticum a nedosahuje k přednímu konci hlavy, zatímco u kopinatců zasahuje jak chorda, tak i neurální trubice až do předního konce těla; (6) rostrální část embrya je zahnutá ventrálně, u kopinatce přímá; (7) obratlovci mají neurální lištu, kopinatci nikoliv.

Vznik hlavy lze dobře sledovat embryologicky a rovněž na paleontologickém materiálu. Při sledování těchto procesů lze vyjít již od raného embryonálního stadia ve stadiu neuruly. Z ektodermu (resp. jeho části zvané neurektoderm) se v tomto stadiu embryogeneze vyvíjí centrální nervová soustava (mozek, mícha) a neurální lišta (a její deriváty), i když původ neurální lišty je stále diskutován (ektoderm, neurektoderm, obojí?). Migrující buňky neurální lišty a plakod se nazývají ektomesenchym, s příslušnými upřesňujícími adjektivy (pro úplnost je však nutné uvést, že existují rovněž migrující buňky původem z mesodermu, které se nazývají mesomesenchym, a podobně migrující buňky původem z entodermu se nazývají endomesenchym). Mesoderm kopinatců a obratlovců vzniká ze stejného základu (odštěpením ze stěny prvostřeva), avšak v detailech odlišným způsobem (viz str. 28). Výsledkem je struna hřbetní (z embryonálního chordamesodermu) a orgány vznikající z coelomu a jeho stěn (původem z parachordálního mesodermu, resp. hypodermu). Vpředu dosahuje chordamesoderm až k přednímu konci těla. Způsob vzniku mesodermu je považován za jeden z rozdílů mezi kopinatci a obratlovci (zatímco u kopinatců se odškrucuje přímo od střeva v podobě kontinuálního záhybu, který se později segmentuje do podoby izolovaných váčků, které spolu stranově alternují, u obratlovců dochází nejprve k odškrvení chordamesodermu od střeva a teprve následně k oddělení parachordálního mesodermu, což zajišťuje přísnou symetrii). Chorda dosahuje u obratlovců k chiasma opticum; tam, kam chorda již nezasahuje, je vyvinuta „prechordální destička“, jakýsi rudiment meso- a entodermální tkáně, což je podle některých autorů v důsledku hlavové flexury atrofovaná (rudimentární) přední část chordy.

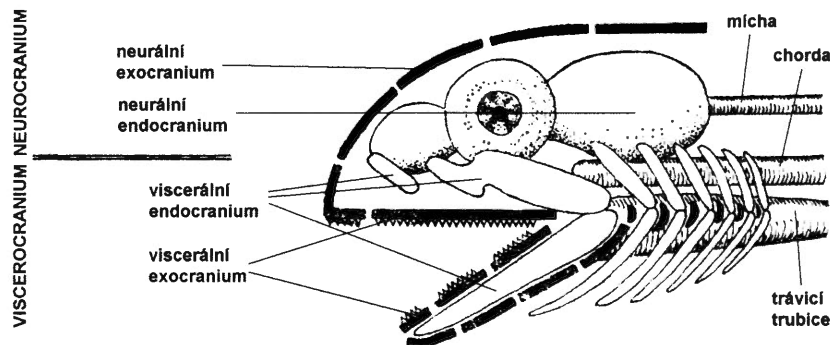
Ve prospěch názoru, že chorda původně (u primitivních obratlovců) zasahovala na přední konec těla jako u kopinatců, mluví následující fakta: (1) u žraloků embryonální chorda v podobě chordamesodermu pokračuje před hypofýzu a podobně je tomu u larválních ocasatých obojživelníků a mihulí; (2) kultivací části „prechordální destičky“ lze vyvolat stejné procesy, které formují chordu; (3) chordamesoderm má schopnost indukovat vznik neurální trubice; stejnou schopnost má prechordální destička, která indukuje vznik archencephala.

Proti názoru, že hlava obratlovců vznikla z přední části těla kopinatců tím, že se přední část struny hřbetní redukovala do podoby prechordální ploténky, byl vysloven protichůdný názor, který interpretuje všechny části hlavy, které jsou před úrovní předního konce chordy a jejichž kosterní výztuha vzniká z buněk neurální lišty, jako novou část lebky, která vznikla až u obratlovců. Opírá se o skutečnost, že rozdíl ve struktuře hlavy obratlovců a kopinatců se většinou týká útvarů, které vznikají ze tří embryonálních tkáňových struktur: (a) hypodermu (tzn. laterální destičky, tedy ventrální, nesegmentované části mesodermu), (b) z neurální lišty a (c) z epidermálních plakod. Je vhodné zdůraznit, že všechny tyto útvary se podílejí na dýchání a příjmu potravy, tedy funkcích, které byly zmíněny výše v souvislosti s příčinami vzniku hlavy.

Z epidermálních plakod (tedy ze segmentálně uspořádaných zesílení ektodermu v hlavové části těla) se vyvíjejí smyslové orgány. Plakody se zakládají ve dvou sériích po každé straně hlavy, dorzolaterální a ventrolaterální. Dorzolaterální je velmi blízko neurální lišty (a rovněž velmi blízko neuroektodermu neurální ploténky) a z těchto plakod se tvoří speciální smyslové orgány a možná rovněž adenohypofýza (viz však níže). Ventrální série plakod je umístěna těsně při žaberních váčcích a vznikají z nich sensorická ganglia hlavových nervů, která inervují chuťové orgány. Neurální lišta je výlučným znakem obratlovců a podílí se rovněž na vzniku některých smyslových orgánů, ale kromě toho také na vzniku žaberního skeletu a dalších struktur. Po určité části embryonálního vývoje je součástí vznikající neurální trubice, poté se však její buňky separují

a migrují do prostoru těsně pod ektodermem a odtud do nejrůznějších, avšak přesně určených částí těla. Neurální lišta primárně vzniká po celé délce těla (včetně ocasu), zatímco plakody primárně jen v jeho hlavové části. Plakody a neurální lišta jsou si topograficky a pravděpodobně i evolučně velmi blízké. Obojí je primárně derivátem ektodermu, obojí může migrovat, tvořit sensorické neurony a speciální smyslové orgány. Navíc obojí produkuje nebo indukuje produkci mimobuněčných polysacharidů. Liší se jen v tom, že pouze plakody tvoří smyslové receptory a pouze neurální lišta tvoří motorické neurony.

Tyto shody a rozdíly naznačují, že by obě embryonální tkáně (plakody a neurální lišta) mohly být paralelními deriváty společného předchůdce, ze kterého u předků obratlovců vznikaly sensorické, integrační a motorické tkáně. Podle Ganse a Northcutta (1983) tuto roli má epidermální nervová pleteň, která se i u bezobratlých kondenzuje v střední dorzální linii, má tendenci se vchlipovat a kumulovat v hlavové části (pouze u pláštěnců je tato centralizace možná druhotně redukována nebo se vůbec nevyvinula). Je nutné ovšem připomenout (str. 34), že u ostatních druhoústých není vyvinuta pouze jediná epidermální nervová pleteň, nýbrž také periviscerální pleteň, která je evolučně starší (vyskytuje se již u primitivních metazoi, např. žahavců; obr. 25); na druhou stranu se však připouští, že i zde mohou být neurony výlučně ektodermálního původu a že tedy musely v rané embryogenezi do stěny střeva migrovat. Schopnost migrace je tedy vlastnost, kterou můžeme pozorovat nejen u buněk neurální lišty a u plakod, ale v rané embryogenezi bezobratlých i u buněk nervové soustavy.



Obr. 171 Základní členění lebky obratlovce. Neurocranium chrání mozek, viscerocranium tvoří výztuhu žaberních štěrbin. Obě tyto části jsou tvořeny jednak vnitřními strukturami, vyvíjejícími se z vaziva přes chrupavku k terminálnímu stadiu, jimž je kost (nazývané proto chondrocranium nebo podle své polohy endocranium), jednak vnějšími strukturami, vyvíjejícími se osifikací přímo z vaziva, tedy bez mezistadia chrupavky (dermatocranium, resp. exocranium). Viscerální endocranium vzniká kondenzací migrujících buněk neurální lišty, čichové a sluchové pouzdro invaginací epidermálních plakod, ostatní části lebky (včetně očního pouzdra) vznikají ze somitického mesodermu (exocranium je osifikace ve škáře, která je na lebce derivátem neurální lišty, týlní část lebky vzniká podobně jako obratle ze sklerotomu). Lebka je tedy funkčně, histologicky i embryonálně složitým útvarem. Podle Ročka (1985a).

Výrazným rozdílem mezi obratlovci a jejich předky (nebo recentními přežilci těchto ancestrálních stadií) je hlavová kostra, tedy lebka (obr. 171). Je tvořena chrupavkou a kalcifikovanými tkáněmi (enchondrální a endesmální kostí, dentinem a sklovinou). Bylo již uvedeno, že chorda u obratlovců nezasahuje až do předního konce těla, ale pouze do úrovně fenestra basicranialis (= fenestra hypophyseos), resp. chiasma opticum. Lebka vzniká embryonálně z žaberních oblouků (tedy derivátů neurální lišty), z pokryvných elementů (kostí vznikajících osifikací ve škáře, která je v částech lebky přiléhajících k viscerokraniálním elementům rovněž derivátem neurální lišty, v ostatních částech lebky derivátem dermatomu, tedy somitického mesodermu), splynutím obratlů (tedy ze sklerotomu, rovněž somitického mesodermu) a z pouzder smyslových orgánů (chondrifikovaných či osifikovaných; o jejich embryonálním původu se stále vedou diskuse). Je nutné zvláště zdůraznit, že preotická část lebky (až po chiasma opticum) je včetně endesmálních elementů derivátem neurální lišty (Kuratani *a kol.* 1997). Zde tedy neurální lišta převzala funkci mesodermu. Přední část hlavy je tedy možné chápat jako jakýsi „doplňek“ těla kopinatců.

Segmentace hlavového mesodermu je vyvinuta stejně jako na postkraniální části těla a její rekonstrukce v zadní části lebky nečiní potíže již proto, že se zde zachovávají (ať v dospělosti nebo v embryogenezi) žaberní oblouky. Přední část lebky, která je tvořena výlučně pozměněnými elementy viscerokrania, má však segmentaci značně porušenou. Zdá se, že mesodermální části zděděné po prevertebrátech zůstaly segmentovány, ale premandibulární část viscerokrania a zejména přidané části (např.

deriváty plakod, smyslové orgány a následně i kapsuly) segmentovány již tak přísně nejsou. Čichové a zrakové pouzdro jsou „vystrčeny“ před původní segmentovanou část lebky (viz bar. příl. obr. 2, 3).

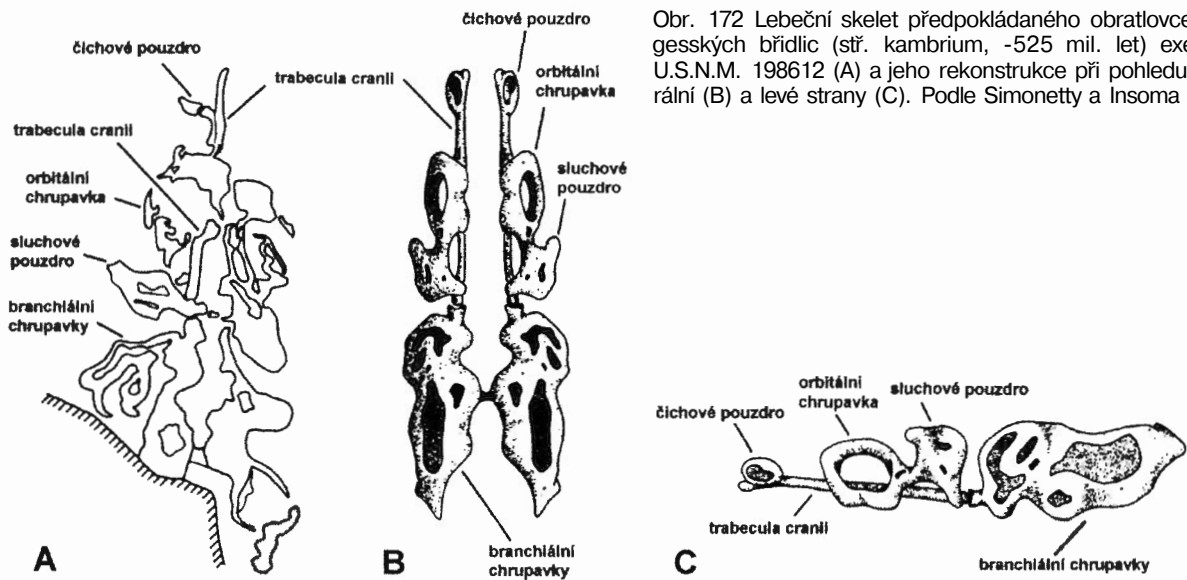
Pro určení rozsahu a struktury nové části lebky je vhodné použít nervovou soustavu, která je evolučně velmi konzervativní. Mozek vyšších obratlovců je sice v dospělém stavu tvořen pěti částmi (telencephalon, diencephalon, mesencephalon, metencephalon a myelencephalon, resp. medulla oblongata), ale bylo již uvedeno (str. 89), že toto členění je do značné míry umělé. Přirozenější je dělit mozek s ohledem na jeho evoluční původ na dvě části: kaudální, mišni a přední, premedulární. Obě jsou navzájem odděleny křížením zrakových nervů (chiasma opticum), embryonálně vznikajícím na předním konci neurální destičky, která dosahuje až na přední konec těla embrya, podobně jako archenteron, chordamesoderm a somitický mesoderm. Chiasma opticum je tedy důležitý topografický ukazatel naznačující pozici předního konce těla u protovertebrálních stadií. Po obou stranách rostrálního konce chordamesodermu se vytvářejí dva nejpřednější somity (předpokládaný terminální a premandibulární) a jejich sklerotomy vytvářejí nejvíce vpředu ležící mesodermální části. Odtud směrem dopředu je centrální část lebky tvořena buňkami neurální lišty. Z toho vyplývá, že prodloužení mozku (ale i dalších souvisejících struktur, jako neurokrania, hyobranchiálního skeletu) před tuto úroveň (tzv. rostrální prolongace) je nadstavba, ke které došlo při vzniku obratlovců nebo během jejich rané evoluce. V rámci této rostrální prolongace vznikly zrakové orgány (oči a komplex neuroepifyzy), telencephalon a čichové orgány.

Nejstarší paleontologicky doložení obratlovců

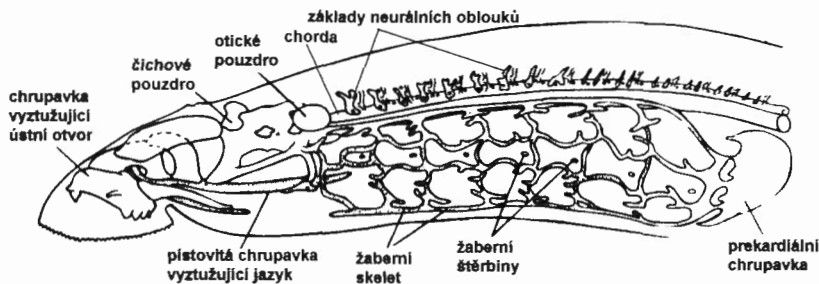
Nálezy interpretované jako nejstarší fosilní doklady strunatců jsou reprezentovány živočichy podobnými kopinatcům. Pocházejí z burgesských břidlic (střední kambrium, -525 mil. let), odkud rovněž pochází živočich považovaný za nejstaršího obratlovce; nebyl doposud formálně popsán a v literatuře je proto označován katalogovým číslem U.S.N.M. 198612. Měl štíhlé, úhořovité tělo délky 6,5 cm a v hlavové části složitou tyčinkovitou strukturu, připomínající lebeční skelet larvy mihule (minohy) v raných stadiích metamorfózy (obr. 172, 173). Ačkoliv rekonstrukce této struktury se nepochybně opírala o lebeční skelet kruhoústých, lze bez větších pochyb rozeznat například sluchové pouzdro (Simonetta

a Insom 1993, Insom *a kol.* 1995). Postkraniální část těla je zřetelně segmentovaná, přičemž segmenty pravé a levé strany spolu alternují (exemplář je zachován v dorzoventrální poloze), podobně jako je tomu u kopinatce. Na zadním konci lze rovněž rozeznat řadu paprsků vyztužujících ploutevní lem nebo ocasní ploutvičku. Zadním úsekem těla probíhá podélná struktura, kterou lze považovat za výplň střeva. Chorda ani segmentovaný skelet nebyly rozpoznány.

Vedle toho však byla nedávno publikována předběžná zpráva o nálezů dvou různých typů kruhoústých ze spodního kambria lokality Čcheng-tiang v jižní Číně (Shu *a kol.* 1999), která stratigrafické



Obr. 172 Lebeční skelet předpokládaného obratlovce z bur-gesských břidlic (stř. kambrium, -525 mil. let) exempláře U.S.N.M. 198612 (A) a jeho rekonstrukce při pohledu z vent-rální (B) a levé strany (C). Podle Simonetty a Insoma (1993).



Obr. 173 Hlavový skelet mihule. Neuro-kranium je omezeno jen na přední část hlavy, zatímco žaberní skelet zasahuje daleko dozadu. Podle Kardonga (1995).

rozpětí obratlovců poněkud posouvá. Jedna forma se podobá mihuli, druhá upomíná spíše na sliznatky.

Celkově se tedy zdá, že by tyto drobné úhořovité formy opravdu mohly přímo navazovat na larvální strunatce, ze kterých se na jedné straně mohli vyvi-

nout kopinatci a přežít jako „živoucí fosilie“ až do dnešní doby, na druhé straně postupnou osifikací i živočichové s masivním krunyřem tvořeným acelu-lární kostí. Tyto formy jsou však doloženy až z pozd-ního kambria (Repetski 1978).

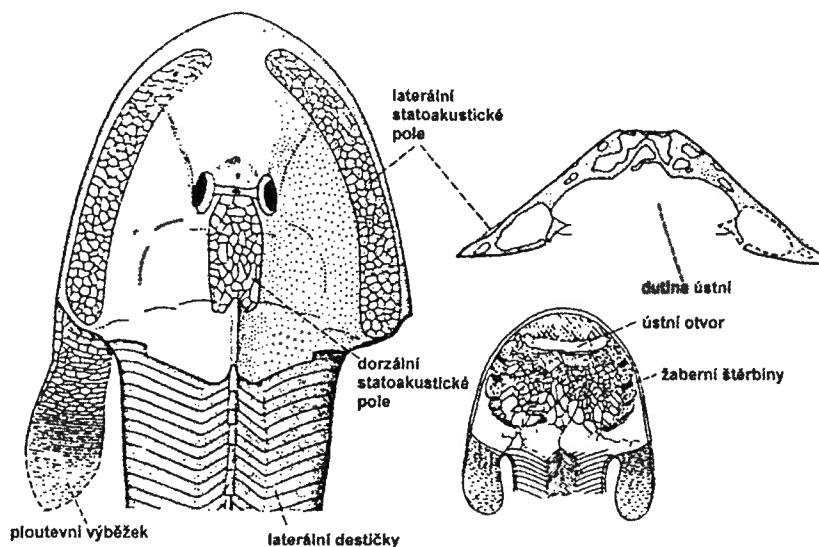
Kruhoústí

- Systém:** (podle Stensioho 1958)
- Nadtřída: Kruhoústí, syn. bezčelistní (Cyclostomata, syn. Agnatha) (svrch, kambrium - récent)
 - Třída: Pteraspidomorphi (svrch, kambrium - récent)
 - Podtřída: Heterostraci (svrch, kambrium - svrch, devon)
 - Řád: Arandaspida (svrch, kambrium - stř. ordovik)
 - Řád: Astraspida (stř. ordovik)
 - Řád: Eriptychiida (stř. ordovik)
 - Řád: Cyathaspida (svrch, silur - sp. devon)
 - Řád: Pteraspida (svrch, silur - sp. devon)
 - Řád: Drepanaspida (syn. Psammosteida) (svrch, silur - svrch, devon)
 - Řád: Cardipeltida (sp. devon)
 - Řád: Amphiaspida (sp. devon)
 - Podtřída: Myxinoidea (sliznatky) (?svrch. karbon - récent)
 - Třída: Cephalaspidomorphi (sp. silur - récent)
 - Podtřída: Osteostraci (svrch, silur - svrch, devon)
 - Řád: Anaspida (stř. silur - svrch, devon)
 - Řád: Cephalaspida (svrch, silur - svrch, devon)
 - Řád: Galeaspida (sp. silur - sp. devon)
 - Podtřída: Petromyzontida (mihule) (sp. karbon - récent)
 - Incertae sedis: Thelodonti (sp. silur - stř. devon)

Diagnóza: Obratlovci bez párových ploutví, které by byly homologické s ploutvemi čelistnatců; recentní kruhoústí mají v erythrocytech místo hemoglobinu erythrocrurin (Insom *a kol.* 1995); žábry se vyvíjejí z entodermu a jsou umístěny na vnitřní straně žaberních oblouků; neurokranium vzniká z epidermálních plakod, branchiální skelet z neurální lišty (přestože někteří autoři vyslovili názor, že neurální lišta kruhoústých neprodukuje skeletogenní materiál; např. Newth 1951, Insom *a kol.* 1995; srv. však Langille a Hall 1988, Horigome *a kol.* 1999); čichový orgán se zakládá v embryogenezi jako párový, teprve později splývá v jediný nepárový, ale čichové nervy a bulbus olfactorius zůstávají párové; vývod čichového orgánu splývá se základem hypofýzy (embryonálním Rathkeho váčkem) v jediný nasohypofýzální kanálek, resp. otvor („vnější nozdra“); chybí plynový měchýř; ve vnitřním uchu jsou jen dva polokruhové kanálky.

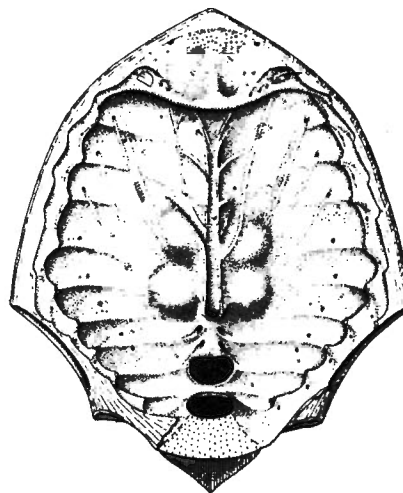
Poznámka: Systém kruhoústých je velmi neustálý; alternativou k uvedenému systému podle Stensióho (1958) může být např. systém podle Novické (1983), který bere v úvahu i materiál ze siluru a devonu Ruska a umožňuje porovnat, v kterých skupinách zůstává systém relativně stabilní a v kterých naopak nebylo dosaženo jednotného názoru.

Obr. 174 Vlevo přední část těla *Hemicyclopsis munchisoni* ze spodního devonu Velké Británie při pohledu z dorzální strany, vpravo dole pohled z ventrální strany na stejnou část těla u druhu *Hirella (Micraspis) gracios*, vpravo nahoře příčný řez hlavovým krunýřem u *Mimetaspis holi* ze spodního devonu Špicberk. Podle Stensióho (1927, 1932) a Heintze (1939).



Skutečnosti, že se u kruhoústých - na rozdíl od čelistnatců - vyvíjejí žábry z entodermu, přikládá velký význam Bjerring (1984). Domnívá se, že k oddělení linie vedoucí ke vzniku bezlebečných a entobranchiálních (mají žábry původem z entodermu, a umístěné proto na vnitřní straně žaberních oblouků) kruhoústých od linie směřující k ektobranchiálním čelistnatcům (mají žábry ektodermálního původu, a umístěné proto na vnější straně žaberních oblouků) došlo již na rané prechordátní úrovni. Kruhoústí (= bezčelistní) a čelistnatci by tedy neměli být považováni za sukcesivní stadia jediné vývojové linie. K tomuto problému se vyjádřila řada autorů, z nichž někteří (Mallatt 1984) považují u obou skupin za homologické naopak žábry a za analogické považují žaberní oblouky. Jiní (např. Herigome *a kol.* 1999) považují za skupinu, která se vyvíjela nezávisle na čelistnatcích, alespoň sliznatky, i když k tomuto závěru došli studiem jiných struktur.

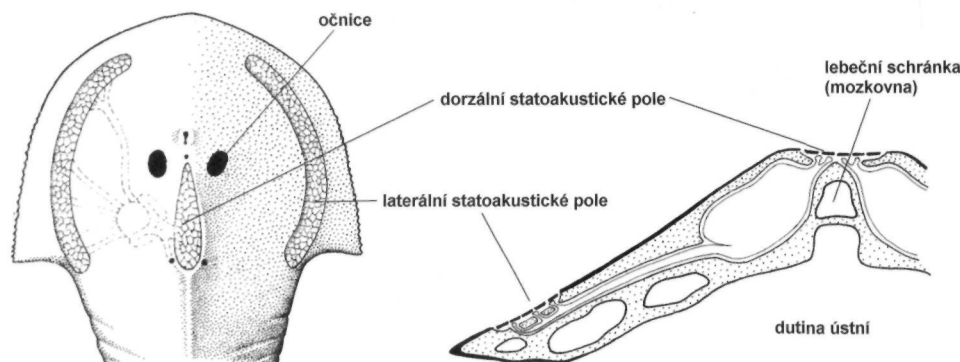
Nejstarší paleozoičtí kruhoústí měli tělo kryto hlavohrudním krunýřem (proto se v minulosti shrnovali pod společný název Ostracodermi), který byl buď kompaktní (obr. 174), nebo tvořený několika většími deskami, nebo byli pokryti včetně hlavy



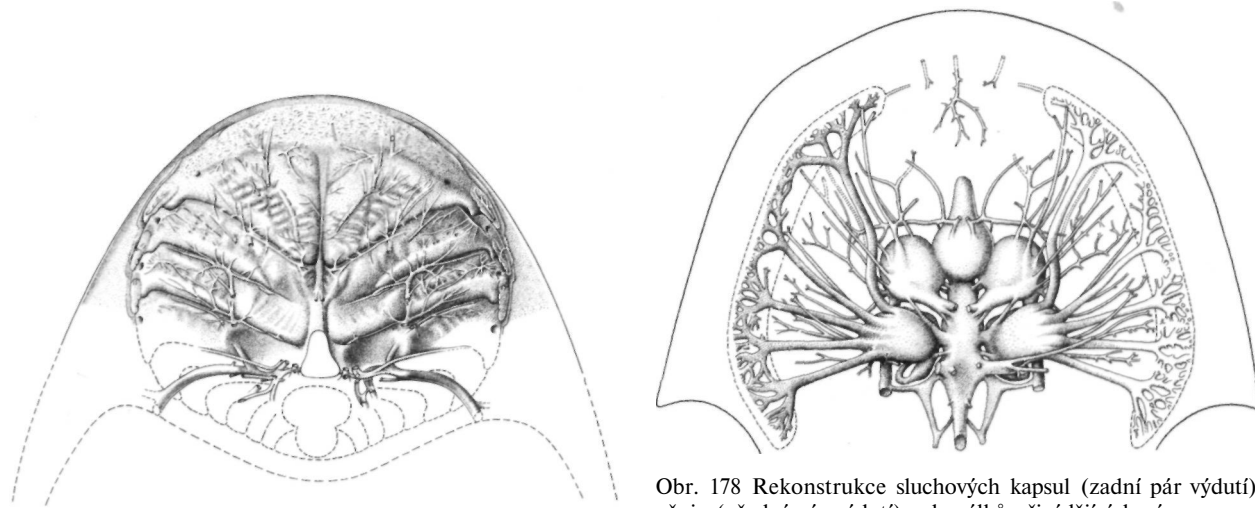
Obr. 175 Strop orobranchiální dutiny u *Nectaspis areolata* ze spodního devonu Špicberk. Ústní dutina je pouze malá část vpředu před tzv. příčnou velární lištou (srovnej situaci u kopinatce; obr. 50). Dobře jsou patrné příčné lišty vedoucí proud vody k žaberním štěrbinám (jejich spodní okraj je odpreparován spolu se dnem dutiny ústní; srovnej obr. 174 vpravo dole). Přední pár prominujících polokoulí odpovídá orbitám, zadní pár jsou sluchová pouzdra. Otvory v zadní části sloužily k prostupu jícnu a dorzální aorty. Podle Stensióho (1964).

drobnými šupinkami (např. Arandaspida, Thelodonti). Postkraniální část těla byla kryta kosočtverými šupinami nebo protáhlými deskami ze stejného materiálu jako krunýř. Ocasní ploutev byla buď hypocerkní (vedle ichthyosaurů jediný další případ u obratlovců), nebo souměrná a zastávala funkci hlavního pohybového orgánu. Stabilitu těla zajišťovaly lateroventrální hrany nebo výrůstky, které však byly jen lokálním zmožutněním těchto hran, nikoliv homologické s párovými ploutvemi čelistnatců. Formy, které filtrovaly potravu z detritu na mořském dně, měly hlavohrudní štít dorzoventrálně zploštělý a ústní otvor na spodní straně hlavy; otvor ústil do ústní dutiny (obr. 175), která komunikovala s vnějším prostředím žaberními štěrbinami. V ústní dutině byly potravní částice separovány zvláštním zařízením podobným endostylu kopinatce a směřovány do trávicí trubice. Proud vody byl vypuzován z ústní dutiny zdvihem jejího

dna při uzavřeném ústním otvoru skrze žaberní štěrbinu, což zajišťovalo okysličování krve. Volně plovoucí formy měly ústní otvor umístěn terminálně či subterminálně. U některých rodů, například *Cephalaspis* (Osteostraci), je známa i vnitřní struktura lebky (obr. 177). Uprostřed byla centrální dutina tvořená předním a zadním párovým oddílem (obr. 175, 178). K přednímu párovému oddílu vedly kanálky z orbit, takže zde byla nepochybně umístěna část mozku se zrakovými centry. Zadní párový oddíl byl spojen postupně se větvící sítí drobných kanálků s povrchem krunýře v okřících, kde nebyl kompaktní, nýbrž kryt destičkami navzájem spojenými měkkou tkání. Tento elastický systém povrchových destiček byl schopen registrovat záchvěvy vodního prostředí a předávat je prostřednictvím nervů do zadní párové části mozku, kde bylo umístěno centrum statoakustického vnímání.



Obr. 176 Hlavový štít *Kiaeraspis auchenaspidooides* ze spodního devonu Špicberk při pohledu z dorzální strany (vlevo) a na příčném řezu (vpravo). Statoakustická pole byla kryta mozaikou drobných kostěných destiček zavěšených ve vazivu, takže celek mohl registrovat kmity vodního prostředí; ze sluchového pouzdra k nim vedly bohatě větvené kanálky pro cévy a nervy (srovnej obr. 178). Z Jarvíka (1965).



Obr. 177 Výlitek orobranchiální dutiny u *Cephalaspis signata* reprezentující negativní otisk stropu dutiny ústní a kanálky, kterými prostupovaly cévy a nervy. Podle Stensiöho (1964).

Obr. 178 Rekonstrukce sluchových kapsul (zadní pár výdutí), očí (přední pár výdutí) a kanálků přivádějících cévy a nervy ke statoakustickým polím na povrchu hlavového štítu z výlittku lebečních dutin u *Kiaeraspis auchenaspidooides* (spodní devon Špicberk). Podle Stensiöho (1927, 1964).

Funkce krunýře je doposud nejasná. Dermální acelulární kost, která krunýř tvoří, není kompaktní tkáň, nýbrž je bohatě prostoupena dutinami a dokonce vykazuje náznaky remodelace. Byla to proto evidentně živá tkáň, účastníci se metabolismu. Axiální skelet byl jen nepatrně osifikován, což dokazuje nezaškrcená struna hřbetní.

Protože recentní kruhoústí (mihule a sliznatky) nemají plovací měchýř (stejně tak jako Chond-

richthyes), lze předpokládat, že chyběl i u paleozoických kruhoústých.

Zda kruhoústí s krunýřem byli převážně sladkovodní či mořští živočichové, je doposud předmětem diskuse. Nejlépe zachované typy (Pteraspidomorphi) pocházejí z marinních sedimentů lokalit v arktické Kanadě. Na sladkovodní prostředí se většinou usuzuje v případech, kde nebylo možné prokázat marinní původ sedimentů.

Pteraspidomorphi

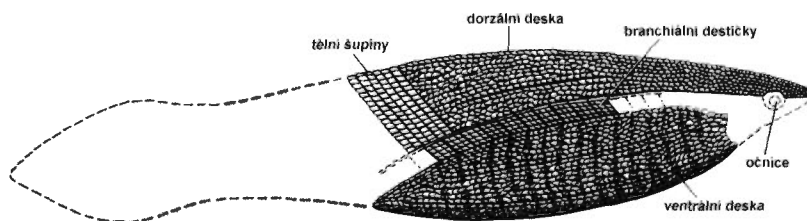
Heterostraci jsou skupinou, jejíž zástupci měli hlavu a trup uzavřené v kostěném pancíři, který však nebyl kompaktní jako u skupiny Osteostraci, nýbrž členěn do menších celků. Na rozdíl od skupiny Osteostraci byly jednotlivé žaberní otvory skryty uvnitř pancíře a ústily do peribranchiálního prostoru, který se otevíral vně společným otvorem (na každé straně těla jedním). Endoskelet (tedy ta část, která vzniká z chrupavky) není zachován. Ústní otvor byl umístěn subterminálně (bylo-li vytvořeno krátké rostrum) nebo terminálně a ventrolaterálně byl lemován orálními destičkami. Samotné hrany ústního otvoru byly pokryty jemnými zoubkovitými útvary. Oči byly umístěny po stranách hlavy. Pozice ústního otvoru a očí spolu s torpédovitým tvarem hlavohrudního krunýře naznačují, že to byly formy aktivně plovoucí (nektonické). Na vnější straně pancíře nebyly nalezeny žádné stopy po vnějších nozdrách (i když dutiny v přední části pancíře naznačují, že čichový orgán byl párový), takže se předpokládá, že ústily do ústní dutiny. Na dorzální straně pancíře byl mediální pineální otvor. Mozek byl stavěn velmi jednoduše, s dlouhou medulární částí a bez odlišeného telencephala. Kostěný labyrint naznačuje, že byly vyvinuty pouze dva polokruhové kanálky (viz str. 103). Postranní smyslová čára byla velmi dobře vyvinuta jako systém kanálků ve střední, vaskulární vrstvě pancíře.

Zadní část trupu a ocas byly kryty šupinami či deskami, které na dorzální straně a na spodní straně ocasu vybíhaly do podoby kýlu, a podobné kýly

byly také na ventrolaterální straně trupu. Hlavním lokomočním orgánem byla ocasní ploutev (kryta vždy jen drobnými šupinami, aby byla dostatečně elastická), párové ploutve chyběly a stabilitu udržovaly pouze zmíněné ventrolaterální kýly. Ocasní ploutev u některých forem vyvolává dojem, že byla hypoceršní (např. *Pteraspis*), není však důkaz o tom, že chorda směřovala do spodního laloku. Celé zachované kostry obvykle nepřesahují délku 30 cm (jsou však známy druhy dosahující až 1,5 m; Moy-Thomas a Miles 1971).

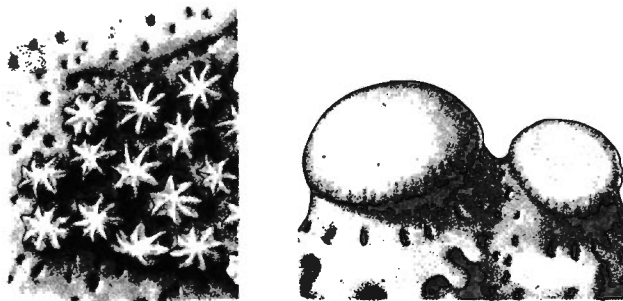
Kostní pancíř byl tvořen kostí, jejíž povrchová vrstva obsahovala tubulární dentin na povrchu vybíhající v různě tvarované hrbolky (např. *Astraspsis*; viz obr. 180) nebo lišty. Pod ní byla vrstva acelulární kosti protkaná systémem vakuol, která se nazývá vaskulární aspidin, a na vnitřní straně vrstva ze stejného materiálu, avšak v podobě kompaktních lamel (lamelární aspidin). Ve vakuolách patrně proudila tekutina, která podobně jako krev pozdějších obratlovců kost vyživovala (zde je zřejmě evoluční počátek úzkého topografického vztahu mezi pozicí cév a osifikačními centry krycích kostí a možná i vysvětlení krvetvorné funkce kostní tkáně nebo jejích derivátů). U některých forem byla na povrchu nesouvislá vrstva tubulárního dentinu v podobě izolovaných hrbolků; mezi nimi byla vrstva zvláštního lamelárního a vysoce mineralizovaného materiálu zvaného hyaloin, který nebyl překryt dentinem (viz obr. 73). Tato zvláštní stavba exoskeletu by mohla přinést vysvětlení, jak se krunýře těchto živočichů mohly zvětšovat

Obr. 179 Částečná rekonstrukce těla *Arandaspis* ze spodního ordoviku Austrálie na základě otisků šupin. Jde o zástupce skupiny Arandaspida, do které je řazen i rod *Anatolepis*, nejstarší nepochybný obratlovec. Podle Ritchieho a Gilbert-Tomlisona (1977), z Carrolla (1993).



(Smith *a kol.* 1996). U některých forem řádu Drepanaspida byly v aspidinu zjištěny dutinky interpretované jako kostní lakuny, a považované tedy za důkaz, že pancíř byl tvořen - alespoň částečně - pravou kostí s kostními buňkami. Jiní paleontologové (Orvig 1967) však interpretují tyto dutinky jako kanálky, v nichž probíhala kolagenní vlákna. Je vhodné připomenout, že aspidin se většinou považuje za evoluční předstupeň pravé kosti.

Řád Arandaspida zahrnuje nejstaršího nepochybného obratlovce (Repetski 1978; viz též Roček 1985a, prii. obr. 2). Drobné úlomky (0,05-2 mm) pokryvného krunýře, které mají histologickou stavbu krunýře stejnou jako v celistvosti zachované exempláře popsané jako *Anatolepis* z ordoviku Špicberk, byly nalezeny v sedimentech svrchního kambria (formace Deadwood z Wyomingu v USA). Do skupiny Arandaspida patří také rod *Arandaspis* (obr. 179), který byl nalezen ve středněordovických sedimentech severní Austrálie, a rod *Sacabambaspis* z pozdního ordoviku Bolívie, který je zachován v podobě artikulovaných jedinců (Gagnier *a kol.* 1986).



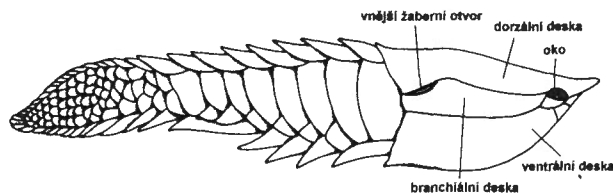
Obr. 180 Nahoře *Astraspis desiderata* ze středního ordoviku Severní Ameriky při pohledu na hlavovou část z dorzální strany. Celková délka štítu (až k předpokládanému ústnímu otvoru) přibližně 10 cm. Vlevo dole detailní pohled na dentinové hrbolky *Astraspis desiderata*, vpravo dentinové hrbolky *Pycnaspis splendens* (střední ordovik, Severní Amerika). Nahoře podle Tarloa, z Moy-Thomase a Milese (1971), dole podle Orviga (1958, 1967).

Kromě nálezu *Anatolepis* ve svrchním kambriu USA jsou však všichni ostatní Heterostraci známi až od nejspodnějšího středního ordoviku (Austrálie, Špicberky). To naznačuje, že nejstarší obratlovci se vyvíjeli jen velmi pomalu (stratigrafické rozpětí rodu *Anatolepis* je asi 40 mil. let) a měli bezpochyby kosmopolitní rozšíření.

Astraspida (jediný rod *Astraspis*; obr. 180) a Eriptychiida (jediný rod *Eriptychius*) jsou známi jen podle izolovaných destiček (které se výrazně histologicky liší, proto jsou tyto rody klasifikovány do oddělených skupin). Obě skupiny jsou doloženy pouze ze středního ordoviku (nepočítáme-li pochybný rod *Tesseraspis* ze spodního devonu).

Poté je paleontologický záznam Heterostraci přerušen až do nejspodnějšího svrchního siluru. Nálezy ze svrchního siluru a devonu pocházejí z USA, Kanady, Špicberk, Velké Británie, Německa, Polska a Pobaltí. Cyathaspida jsou prvními z těchto postordovických Heterostraci. Jejich charakteristickým rysem je, že pancíř je tvořen pouze malým počtem desek (většinou nepárovou dorzální a ventrální, které po stranách spojují branchiální). Rozrůznili se do řady typů, které se liší nejen celkovým vzhledem, ale i strukturou povrchové vrstvy pancíře. Typickými zástupci jsou např. *Anglaspis* (obr. 181) a *Torpedaspis* (obr. 182). Do této skupiny patří rovněž *Athanaegis* ze svrchního siluru Kanady, který je nejstarším zástupcem Heterostraci zachovaným v podobě kompletního skeletu (Soehn a Wilson 1990).

Pteraspida jsou známi pouze ze spodního devonu, s výjimkou jediného rodu *Psephaspis*, který přežil do středního devonu. Od příslušníků skupiny Cyathaspida se liší tím, že se desky jejich pancí-

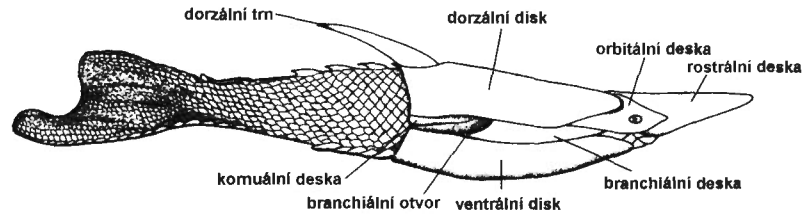


Obr. 181 *Anglaspis heintzi* (Pteraspidomorphi, Heterostraci, Cyathaspida) ze spodního devonu Špicberk. Celková délka přibližně 6 cm. Podle Kiaera (1932).



Obr. 182 *Torpedaspis elongata* (Pteraspidomorphi, Heterostraci, Cyathaspida) ze svrchního siluru Kanady. Podle Broada a Dineleye (1973).

Obr. 183 *Pteraspis rostrata* (Pteraspidomorphi, Heterostraci, Pteraspida) ze spodního devonu Velké Británie. Celková délka přibližně 23 cm. Podle Whitea (1935).

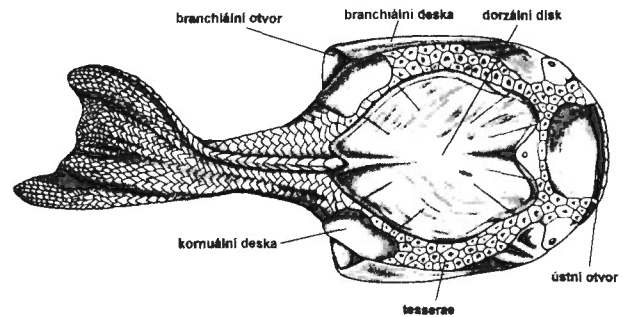


ře zvětšovaly apozičním růstem v dobře odlišitelných okrajových přírůstkových zónách, a větším počtem desek (jedna z nich např. tvoří rostrum; rovněž laterální branchiální deska je doplněna další, tzv. kornuální deskou, která může vybíhat do strany jako horizontální kýl). Dorzální deska (v kolmém pohledu má podobu disku) vybíhala v mohutný trn. Branchiální otvor (rovněž vždy jediný po každé straně pancíře) směřuje dozadu, takže proud vody z něj vypuzovaný mohl pomáhat při dopředném pohybu. Trupová část těla je kryta drobnými šupinami. Nejznámějším představitelem je značně tvarově variabilní *Pteraspis* (obr. 183) a *Doryaspis* (obr. 184).

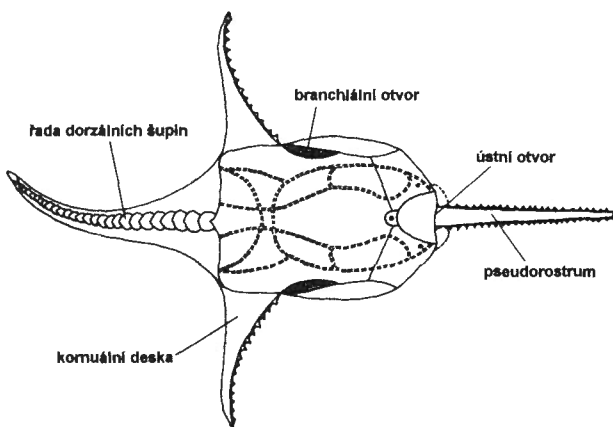
Obecným trendem v evoluci skupiny Heterostraci byl evidentně rozpad pancíře, původně složeného z malého počtu poměrně velkých desek. U zástupců skupiny Drepanaspida tento trend vrcholí, což je patrné z toho, že počet desek sice zůstává stejný jako u evolučně původnější skupiny Pteraspida, desky jsou však relativně malé a navzájem odděleny poli drobných polygonálních šupin zvaných tesserae. U některých druhů rodu *Psammolepis* a *Psammosteus* se tyto šupiny nacházejí i uvnitř hranic dorzálního a ventrálního disku, což dokazuje, jak se tyto velké desky při okrajích rozpadaly na drobné šupiny. Drepanaspida přežili až do konce pozdního devonu, pak však z fosilního záznamu ná-

hle mizejí. Jsou tudíž posledními známými zástupci skupiny Heterostraci. Nejznámějšími drepanaspidy je nominátní rod *Drepanaspis* ze spodního devonu (obr. 185), který má ústní otvor směřující dorzálně a patrně sbíral potravu z hladiny.

Ke skupině Heterostraci však patří rod *Cardipeltis* (Cardipeltida) ze spodního devonu USA, charakteristický velkým dorzálním diskem, do něhož je na každé straně hluboce zaklíněn branchiální otvor shora překrytý drobnými destičkami. Je to natolik aberantní forma, že pro ni byl vytvořen zvláštní řád. Podobně zvláštní skupinou jsou Amphiaspida, kam jsou řazeny formy popsány ze spodního a středního devonu Sibíře. Jejich společným znakem je, že pancíř je s výjimkou několika drobných destiček jednoduší, dorzoventrálně zploštělý a žaberní otvory jsou na jeho dorzální straně. Kromě toho však mají před orbitami ještě zvláštní otvory, o jejichž funkci zatím panují pouze dohady.



Obr. 185 *Drepanaspis gemuendensis* (Pteraspidomorphi, Heterostraci, Drepanaspida) ze spodního devonu Německa. Celková délka přibližně 28 cm. Podle Grosse (1963).



Obr. 184 *Doryaspis* sp. (Pteraspidomorphi, Heterostraci, Pteraspida) ze spodního devonu Spicberk. Celková délka téměř 17 cm. Podle Heintze, z Moy-Thomase a Milese (1971).

O původu recentních sliznatek ze skupiny Heterostraci se diskutuje již od roku 1927, kdy Stensiö poprvé poukázal na výrazné rozdíly mezi oběma skupinami recentních kruhoústých (tedy sliznatkami a mihulemi) na jedné straně a podobnostmi těchto recentních skupin s paleozoickými Heterostraci, resp. Osteostraci na straně druhé. Shod mezi mihulemi a Osteostraci je celá řada a v poslední době byly nalezeny mihule ve spodním karbonu, které nesou ještě nepochybné znaky Osteostraci (např. zbytky ploutevnických paprsků; viz níže). Shod mezi

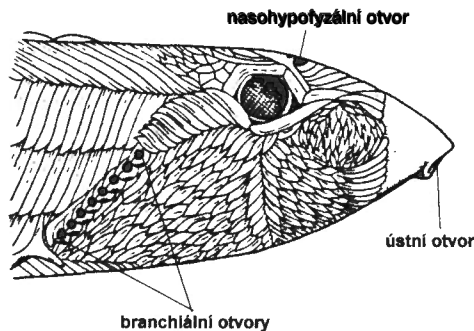
sliznatkami a Heterostraci je méně, ale rovněž dokazují fylogenetickou návaznost těchto skupin. Shody lze spatřovat například v jediném žaberním otvoru na každé straně těla, v preanálním nepárovém ploutevním lemu (chybí u mihulí), ve stavbě blanitého labyrintu, ve vyústění nasohypofyzálního kanálku na ventrální straně lebky apod.

Nálezy fosilních sliznatek jsou vzácné a ne zcela jednoznačné. Jde např. o *Myxinikela široka* ze svrchního karbonu Mazon Creek (Bardack 1991).

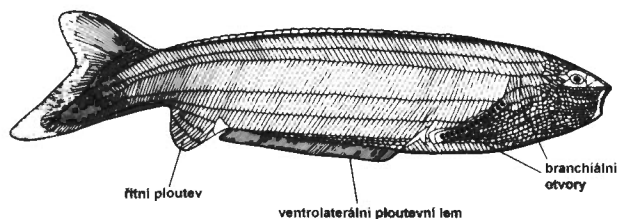
Pro úplnost zde budiž připomenuto, že i kono-dontové zoubky (viz výše) jsou někdy interpretovány jako doklady existence sliznatek (Krejsa a kol. 1990, Aldridge a Donoghue 1998).

Cephalaspidomorphi

Cephalaspidomorphi se objevují ve fosilním záznamu později než Pteraspidomorphi, až ve spodním siluru. Některé z těchto forem jsou anatomicky prostudovány velmi podrobně (např. *Hemicyclospis*). Přesto však fylogenetické vztahy v rámci této třídy (zejména vztah mezi řády Anaspida a Cephalaspida) jsou značně nevyjasněné. Obecně lze příslušníky této třídy charakterizovat jedinou vnější nepárovou nozdrou, která je podobně jako u dospělých mihulí umístěna na dorzální straně hlavy, a řadou branchiálních otvorů po obou stranách těla, které komunikují s vnějším prostředím každý zvlášť (není tedy vytvořena peribranchiální dutina). Společným znakem je rovněž to, že vnější vývod čichového orgánu má spojení s hypofýzou (proto se nazývá nasohypofyzální kanál) a ústí na dorzální povrch lebky společně zmíněnou nozdrou.

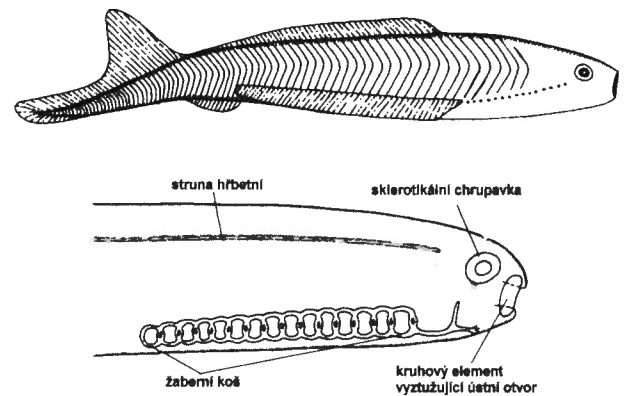


Obr. 186 *Birkenia elegans* (Cephalaspidomorphi, Osteostraci, Anaspida) ze svrchního siluru Skotska. Hlavový konec těla. Podle Heintze (1958), z Jarvika (1980).

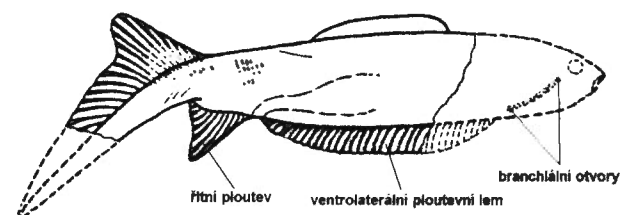


Obr. 187 *Pharyngolepis oblongus* (Cephalaspidomorphi, Osteostraci, Anaspida) ze svrchního siluru Norska. Celková délka těla přibližně 22 cm. Podle Ritchieho (1964).

Řád Anaspida zahrnuje jak formy s dobře vyvinutým pancířem, tak i formy, kterým pancíř chyběl. *Birkenia* (obr. 186) ze svrchního siluru Skotska a podobný *Pharyngolepis* (obr. 187) měli tělo pokryté různě velkými šupinami a destičkami. Za pozornost stojí, že *Pharyngolepis* měl v oblasti ústní dutiny zvláštní kost tvaru písmene T, která se někdy interpretuje jako element vyztužující jazyk. Naproti tomu rody *Jamoytius* (obr. 188), *Lasanius* a *Endeiolepis* (obr. 189) a nejnověji nalezený střednědevonský rod *Cornovichthys* (Newman a Trewin 2001) očividně neměly dermální exoskelet a jejich tělo bylo bez pancíře nebo kryté pouze drobnými

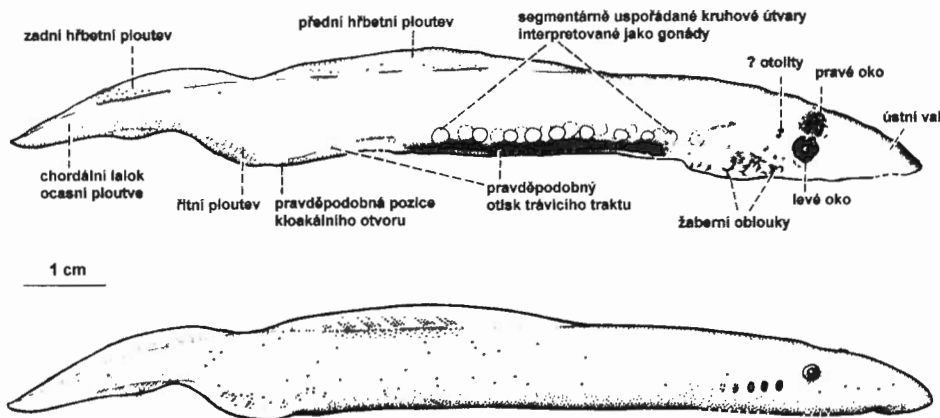


Obr. 188 *Jamoytius kerwoodi* (Cephalaspidomorphi, Osteostraci, Anaspida) ze svrchního siluru Skotska. Nahoře celková rekonstrukce těla, dole rekonstruované vnitřní části lebky a branchiálního aparátu. Celková délka těla přibližně 18 cm. Podle Ritchieho (1968).



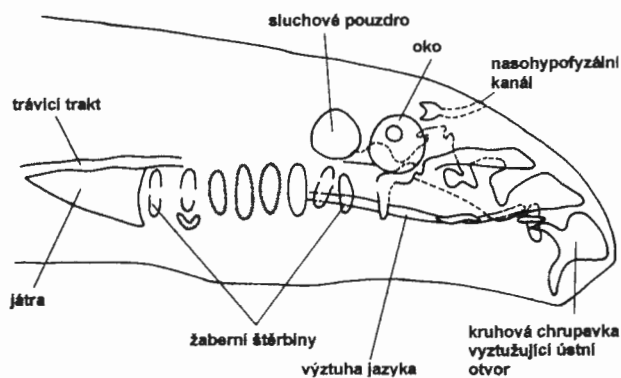
Obr. 189 *Endeiolepis aneri* (Cephalaspidomorphi, Osteostraci, Anaspida) z nejspodnějšího svrchního devonu Kanady. Podle Stensiého (1964).

Obr. 190 *Hardistiella montanensis* ze spodního karbonu Montany, USA, nejstarší paleontologický doklad mihulí, zachovaný jako otisk v jemnozrnném sedimentu (protože je to negativní otisk do plochy zdeformovaného živočicha, je lépe zachováno levé oko, méně zřetelně pravé oko). Podle Janvier a Lunda (1983).



šupinami. Tyto formy lze bez problémů navázat na spodnokarbonské mihule. Nejstarší fosilní záznam mihulí (Petromyzontida) je *Hardistiella montanensis* (obr. 190) ze spodního karbonu lokality Bear Gulch v Montaně, USA (Janvier a Lund 1983). Měla ještě zřetelnou hypoceršní ocasní ploutev a důležité je, že řitní ploutev ještě byla vyztužena rudimentárním endoskeletem z ploutevnických paprsků, což je u mihulí ojedinělý případ, protože u všech ostatních se jedná o ploutevní lem vytvořený pouze kožní duplikaturou. Ve srovnání s recentními mihulemi je branchiální oblast velmi krátká. Je možné, že druhý z obou exemplářů nalezených na stejné lokalitě (Lund a Janvier 1986) je larva.

Jediný další nálezy fosilní mihule je *Mayomyzon pieckoensis* (obr. 191). Je o něco mladší (svrchní karbon známé lokality Mazon Creek v Illinois, USA) (Bardack a Zangerl 1968, 1971). Celková délka této mihule dosahovala asi 6,5 cm a byli nalezeni jak dospělí, tak i subadultní jedinci. Tělo bylo úhořovité, s nepřerušným dorzálním a ventrálním ploutevním lemem (dorzální byl však oddělen od ocasní ploutve hlubokým zářezem). Podobně



Obr. 191 *Mayomyzon pieckoensis* (Cephalaspidomorpha, Petromyzontida) ze svrchního karbonu USA. Délka zobrazeného úseku těla přibližně 17 mm. Podle Bardacka a Zangerla (1968).

jako u recentních mihulí chyběly párové ploutve a jakékoliv šupiny a dermální skelet. Je zajímavé, že ani u tohoto, ani u předešlého rodu (*Hardistiella*) se nezachovala žádná stopa po ústní přísavce, a je tudíž možné, že ústní ústrojí bylo vyvinuto v podobě jednoduchého kruhového záhybu, tak jak je tomu u metamorfující minohy. Dobře se však zachovala kruhovitá (anulární) chrupavka vyztužující ústní otvor. Před úrovní očí je na dorzální straně lebky jediná mediální nozdra (vývod nasohypofyzálního kanálku).

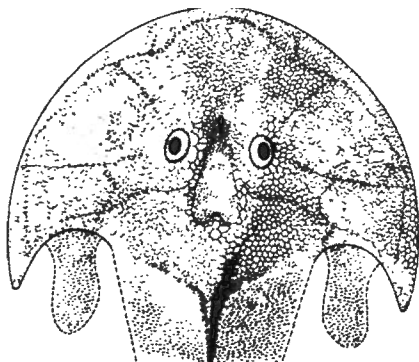
Do pozdněkarbonské fauny z Mazon Creek patří i *Gilpichthys* a *Pipiscius zangerli* (Bardack a Richardson 1977). Taxonomická příslušnost obou forem je dosti nejistá. U posledně jmenovaného se však zachovala ústní přísavka.

Problém vyvstává s rodem *Birkenia*, *Ctenopleuron*, *Pharyngolepis* a některými dalšími, které jsou sdružovány do čeledi Birkeniidae (Elliott in Carroll 1993). U řady forem lze nalézt zřetelné stopy zachovaného endoskeletu (resp. endokrania). Ocasní ploutev byla hypoceršní, u silurských a devonských forem vyztužená ploutevními paprsky. Horní lalok ocasní ploutve byl vždy lépe vyvinut než spodní lalok, do kterého směřovala chorda.

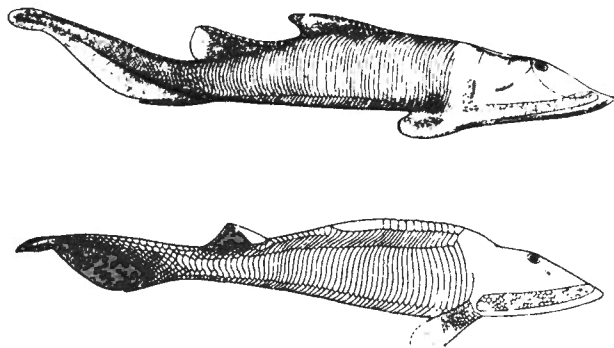
Cephalaspida jsou zřetelně odlišná v tom, že jejich přední část těla byla kryta kompaktním kruhovým (u *Cephalaspis gigas* dosahuje přes 30 cm délky), který obsahoval struktury endoskeletu. K zadnímu okraji hlavohrudního štítu se klouobil pár pohyblivých ploutevnických výběžků, které však nejsou homologní s prsními ploutvemi čelistnatců, i když se tak někdy označují. Na dorzálním povrchu štítu (viz obr. 174 vlevo) byly orbity, ve kterých je často zachován sklerotikální prstenec. Mezi nimi je pineální otvor, který je často umístěn na zvláštní destičce, spojující obě orbity (pineální destička). Před pineálním otvorem je vyústění nasohypofyzálního kanálku („vnější nozdra“). Za pine-

álním otvorem je dorzální statoakustické pole, kryté polygonálními destičkami. Podobná pole lemují laterální okraje štítu (laterální statoakustické pole), nemusí to však být pravidlem u všech zástupců (obr. 192). Po povrchu štítu probíhají sensorické linie. Ventrální část štítu je tvořena orobranchiální dutinou (viz obr. 174 vpravo nahoře, 175). Tato dutina byla celá překryta pohyblivou spodinou dutiny ústní, tvořenou dermálními destičkami zavěšenými ve vazivu (viz obr. 174 vpravo dole). Na stropě této dutiny byly vyvinuty příčné lišty směřující k žaberním otvorům; podle jejich polohy rozlišoval Stensiö podskupiny Orthobranchiata, Oligobranchiata a Nectaspiiformes. Zadní část trupu je kryta kostěnými deskami nebo drobnými šupinami. Ve všech ostatních rysech se Cephalaspida shodují s Anaspida.

Cephalaspida jsou taxonomicky velmi diverzifikovanou skupinou (např. u rodu *Cephalaspis* je známo přes 90 druhů, 50 z nich bylo nalezeno na Špicberkách; Janvier 1977). Typickými představi-

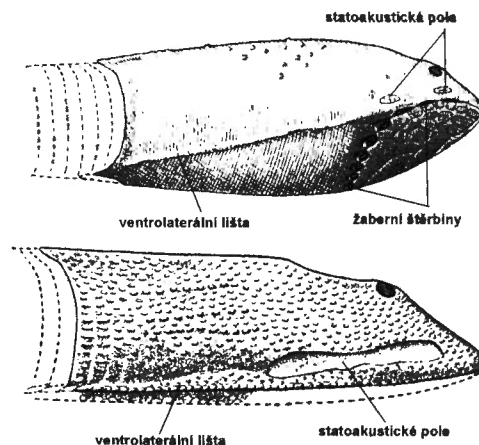


Obr. 192 *Alapis macrotuberculata* (Cephalaspidomorpha, Osteostraci, Cephalaspida) ze svrchního devonu východní Kanady. Podle Örviga, z Jarvika (1980).

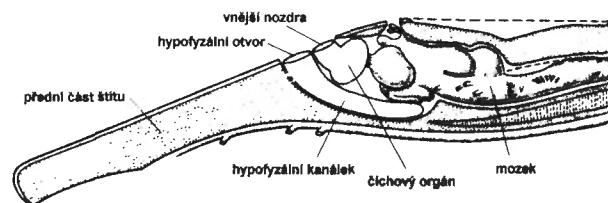
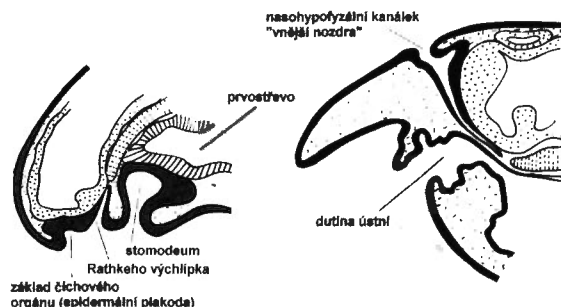


Obr. 193 Dva blízké příbuzní zástupci skupiny Osteostraci. Nahoře *Hirella* (= *Aceraspis*) *robusta* ze spodního devonu Norska; celková délka těla přibližně 17 cm. Dole *Hemicydaspis murchisoni* ze spodního devonu Velké Británie; celková délka těla přibližně 22 cm. Podle Heintze (1939) a Stensiöho (1964).

teli jsou např. rody *Cephalaspis*, *Hemicydaspis* (obr. 193 dole) a *Aceraspis* (obr. 193 nahoře). O způsobu života těchto vodních obratlovců se živě diskutuje, zejména v souvislosti s posterolaterálními výběžky hlavového štítu a ploutevními výběžky. Protože geologicky starší formy měly štít s výběžky a ploutevní přívěsky se objevily až



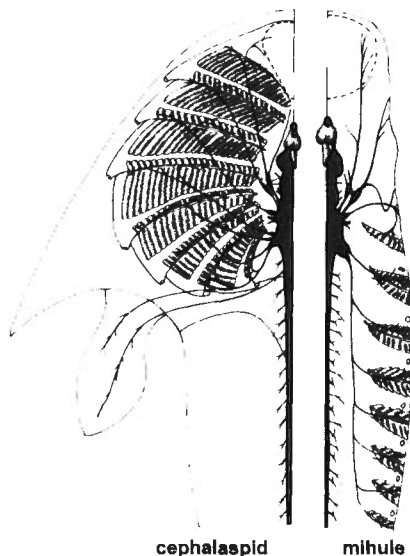
Obr. 194 Srovnání hlavohrudních štítů dvou primitivních zástupců skupiny Osteostraci. Nahoře *Tremataspis* sp., dole *Dartmuthia*, oba ze svrchního siluru Špicberk. Dorzoventrálně zploštělý štít se zřejmě vyvinul z torpédovitého tvaru se žaberními štěrbinami po stranách. Podle Stensiöho (1964).



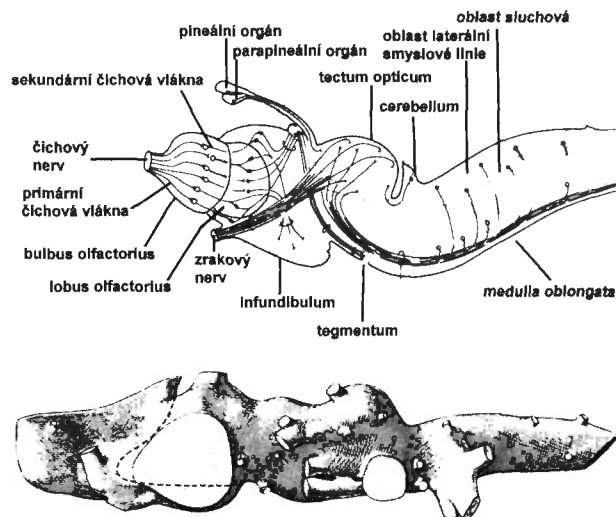
Obr. 195 Nahoře dvě stadia vývoje larvy recentní mihule (*Petromyzon*) dokumentující přesun „vnější nozdry“ (komunikace do čichového orgánu) a hypofyzálního kanálku (původem z Rathkeho výchlípku v dorzální stěně stomodea) na dorzální stranu hlavy a splnutí jejich vývodů do jednoho otvoru (proto je název vnější nozdra v uvozovkách). Dole podélný řez hlavohrudním štítem devonského cephalaspida, kde oba orgány jsou uloženy v jediném otvoru, i když jsou předpokládány ještě samostatně. Základní topografické vztahy recentních mihulí a devonských Cephalaspidomorpha jsou však stejné. Podle Stensiöho (1964) a Jarvika (1980).

u geologicky mladších forem, soudí se, že štít se během evoluce těchto kruhoústých redukoval a jeho zadní rigidní výběžky byly postupně nahrazeny pohyblivými přívěsky. Vznik dorzoventrálně zploštělého štítu a přesun žaberních štěrbin na jeho ventrální povrch lze dedukovat ze srovnání rodů *Tremataspis* a *Dartmouthia* (obr. 194). Nejstarší zástupci jsou známi ze svrchního siluru, poslední z nejspodnějšího svrchního devonu Kanady (*Escuminaspis*).

Nasohypofyzální komplex (obr. 195) je jedním z důležitých znaků, které spojují Cephalaspidomorphi (nejen pouze Anaspida) s mihulemi. V rané embryogenezi mihulí se zvlášť zakládá nepárový Rathkeho váček (z dorzální stěny stomodea, proti bázi mozku) a odděleně od něj z párové čichové plakody umístěné před stomodeem se zakládá čichový orgán. Během ontogeneze však vývody obou struktur částečně splývají, párový čichový orgán se stává nepárovým a zmíněný vývod („vnější nozdra“) se přesunuje na dorzální povrch hlavy. U všech Cephalaspidomorphi (na rozdíl od Pteraspidomorphi) je vývod nasohypofyzálního kanálku umístěn rovněž na dorzální straně lebky, před úrovní orbit.



Obr. 196 Srovnání inervace zaber (vyznačeno černě) u devonského cephalaspida (vlevo) a recentní mihule (vpravo). Podle Janvier, z Jarvika (1980).



Obr. 197 Nahoře základní stavba mozku mihule (*Lampetra*) s vyznačením hlavních drah. Dole (pro srovnání ve stejné poměrné velikosti) výlitek mozkovny zástupce rodu *Mimetaspis* (Cephalaspidomorphi, Osteostraci, Cephalaspida) ze spodního devonu Spicberk. Podle Nieuwenhuise (1977) a Stensiöho (1927).

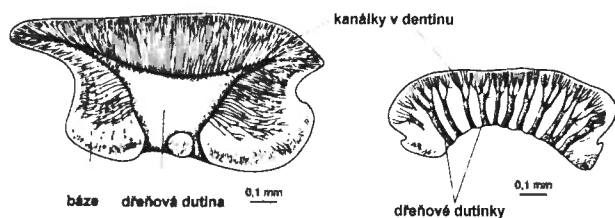
Rovněž nervová soustava vykazuje řadu shodných znaků (řada paleozoických forem je detailně prostudována, včetně vnitřních struktur; obr. 196, 197).

Poněkud aberantní skupinou jsou Galeaspida, kteří se podobají skupině Osteostraci tím, že měli masivní hlavohrudní pancíř a dobře osifikovaný lebeční endoskelet. Měli však i v dospělosti párový čichový orgán (který byl jako u ostatních kruhoústých spojen s nepárovým hypofyzálním kanálkem). Ventrální strana pancíře byla stavěna stejně jako u Osteostraci (tzn. měla spodinu dutiny ústní tvořenou mozaikou drobných dermálních destiček). Na dorzálním povrchu byl jeden velký nepárový otvor neznámé funkce, který byl dříve chybně považován za ústní. Skutečný ústní otvor však byl vždy umístěn na spodní straně krunýře. Charakteristickým rysem rovněž je, že chyběl pineální otvor. Ocasní ploutev byla na rozdíl od Osteostraci hypoceršní. Představiteli skupiny jsou rody *Polybranchiaspis* a *Galeaspis*. Někteří autoři považují tuto skupinu za podobně nejistého systematického postavení, jako jsou Thelodonti.

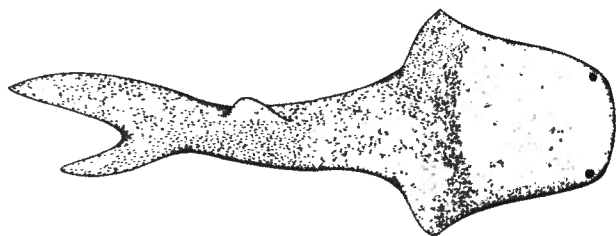
Thelodonti

Bezčelistní vodní obratlovci ze skupiny Thelodonti (syn. Coelolepida) jsou známi ze spodního siluru až středního devonu především na základě charakteristických šupin, které jsou na povrchu kryty

dentinem, pod nímž je kostní část s velkou dutinou (obr. 198). Bazální část šupiny byla tvořena aculárními kosti. Vzácnější jsou nálezy celých jedinců (např. rody *Logania*, obr. 199; *Thelodus*, *Lanarkia*,

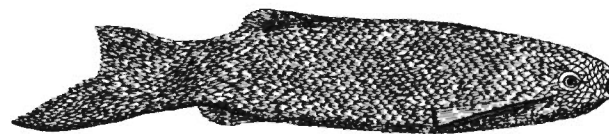


Obr. 198 Podélný řez šupinami dvou zástupců skupiny Thelodonti. Vlevo *Thelodus parvidens*, vpravo *Katoporus rhizoides*. Povrch je tvořen tubulárním dentinem, báze acelulárním aspidinem. Dentinové kanálky zasahují do dřevěné dutiny, která je buď jednodílná (vlevo), nebo mnohočetná (vpravo). Podle Grosse, z Moy-Thomase a Milese (1971).



Obr. 199 *Logania scotica* (= *Thelodus scoticus*) (Thelodonti) ze svrchního siluru Skotska. Otisk těla v dorzálním pohledu. Podle nových nálezů (Wilson a Caldwell 1993) měli tyto živočichové tělo vysoké a ocasní ploutev hluboce vystřiženou. Celková délka těla přibližně 15 cm. Podle Traquaira (1905).

Phlebolepis, obr. 200; a *Turinid*). Vnější vzhledem si byli velmi podobní a podle těchto nálezů je zřejmé, že celé tělo bylo poněkud dorzoventrálně zploštělé (zvláště přední část), kryto zmíněnými drobnými šupinami a že měli hypoceršní ploutev, protáhlý ventrolaterální lem a řadu izolovaných



Obr. 200 *Phlebolepis elegans* (Thelodonti) ze svrchního siluru Špicberk. Celková délka přibližně 8 cm. Podle Ritchieho (1968).

branchiálních otvorů. Ústní otvor byl umístěn terminálně. Protože thelodonty nelze dobře zařadit ani pod Cephalapsidomorphi, ani pod Pteraspido-morphi, řadí se provizorně jako zvláštní skupina nejistého postavení.

Wilson a Caldwell (1993) objevili v siluru a ve spodním devonu Kanady zvláštní rybovitě obratlovce bez čelistí a párových ploutví, se symetrickou, vidlicovitě tvarovanou ocasní ploutví a s tělem krytým thelodontními šupinami. Ačkoliv se všeobecně předpokládá, že bezčelistní obratlovci nemají vyvinut žaludek (protože svoji potravu filtrují a protože ze stejného důvodu chybí i mihulím a sliznatkám), tato skupina živočichů měla žaludek zřetelně odlišen od ostatních částí trávicí trubice. Diferenciace žaludku tedy očividně předcházela vzniku čelistí a naznačuje, že tyto rybovití obratlovci mohli být dravci. Titíž autoři ustavili později pro tyto bezčelistnaté obratlovce s thelodontními šupinami zvláštní taxon na úrovni řádu (Furcacaudiformes), který považují za sesterskou skupinu všech čelistnatců (Wilson a Caldwell 1998); přesnější by však bylo konstatování, že je to skupina s největším počtem morfologických podobností s čelistnatci.

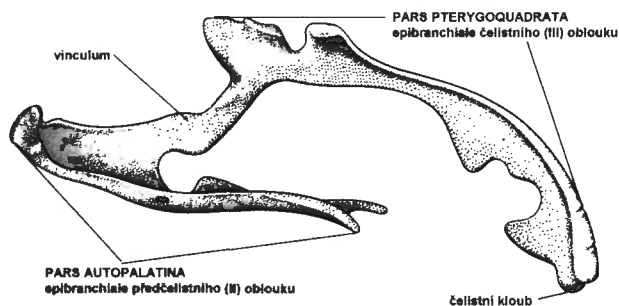
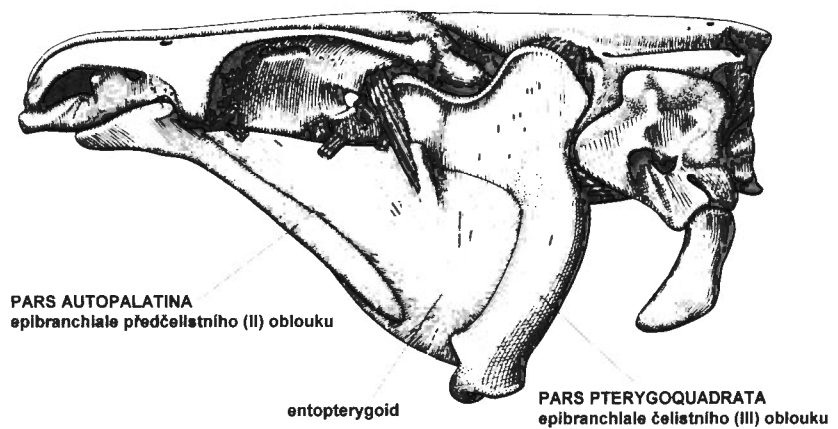
Vznik čelistí a párových končetin

Z paleontologického záznamu lze vyvozovat, že nejstarší obratlovci neměli čelisti a potravu patrně filtrovali ať už z detritu na dně, nebo ve vodě volně plovoucí (plankton či nekton), nebo - jak lze soudit z polohy ústního otvoru u některých z nich - dokonce z hladiny. Jejich ústní ústrojí nebylo jednoduché; byl to nejspíše systém chrupavek či kostí, které umožňovaly nasávání potravy (mohla k tomu sloužit podélně uložená „pístovitá“ chrupavka, podobně jako u recentních mihulí), a systém vyztužující ústní otvor a umožňující jej uzavírat (u recentních mihulí k tomu slouží kruhovitá, tzv. anulární chrupavka). Tento stav panoval poměrně dlouhou dobu, až do raného siluru (tedy přibližně 130 mil. let), kdy se objevili první obratlovci s čelistním aparátem.

Ze srovnávací anatomie vyplývá, že endokraniální výztuha čelistí (tedy palatoquadratum svrchní če-

listi a mandibulare, resp. Meckelův element spodní čelisti) je tvořena modifikovanými částmi žaberních oblouků (viz obr. 121). Důkazem je embryonální původ z materiálu pocházejícího z neuroektodermu neurální lišty, tedy stejný původ jako u všech žaberních oblouků (viz obr. 120). Hlavní část čelistí pochází ze žaberního oblouku, který je v pořadí třetí a nazývá se čelistní, resp. mandibulární (alternativní názor z poslední doby viz Mallatt 1996). Nicméně paleontologická i embryologická data dokládají, že svrchní část, tedy palatoquadratum, vzniká nejen z epibranchiale čelistního (tedy třetího) oblouku, ale také z epibranchiale předčelistního (tedy druhého) oblouku. Lze to ilustrovat situací u devonských čelistnatců, např. *Nesides schmidti* (obr. 201) a *Eusthenopteron foordi* (obr. 202), kde jsou oba elementy buď ještě zcela izolované, nebo v různé míře sply-

Obr. 201 Endokraniální elementy vyztužující svrchní čelist u devonské lalokploutvé ryby *Nesides schmidti* (Coelacanthiformes). Epibranchialia druhého a třetího žaberního oblouku byla ještě zcela oddělená, netvořila palatoquadratum a ze strany ústní dutiny byla vyztužená pouze dermální kostí (entopterygoid). Kloubní připojení mandibulare (tzn. čelistní kloub) bylo na ventrálním konci pars pterygoquadrata (tedy na místě původního kloubem' mezi epimandibulare aceratomandibulare). U suchozemských tetrapodů to bude jediný zachovaný osifikovaný okrsek palatoquadrata, nazývaný kost čtvercová (quadratum). Podle Bjerringa (1977).



Obr. 202 Palatoquadratum juvenilního jedince devonské lalokploutvé ryby *Eusthenopteron foordi* (Osteolepiformes). Obě části palatoquadrata jsou ještě dobře odlišitelné, spojuje je nepravidelný pruh tenké kosti zvaný vinculum. U dospělých jedinců vinculum zcela vyplňuje prostor mezi oběma částmi palatoquadrata. Podle Bjerringa (1977).

nuly do jediného útvaru zvaného palatoquadratum (Roček 1993). U primitivních suchozemských tetrapodů nelze evoluci palatoquadrata sledovat na paleontologickém materiálu vzhledem k tomu, že s výjimkou quadrata zůstává celé palatoquadratum ve stadiu chrupavky. Nicméně je zřejmé, že např. u dospělých žab je pars pterygoquadrata zachována v původní pozici pod sluchovým pouzdrém, zatímco vlastní výztuhu svrchní čelisti tvoří pars autopalatina, která je dlouhou a štíhlou výztuhou při laterálním okraji orbity (viz obr. 413).

Spodní čelist se embryonálně zakládá méně komplikovaným způsobem. Tvoří ji ceratobranchiale čelistního oblouku, které se u vodních čelistnatců (kde je zachováno v osifikovaném stavu) nazývá mandibulare, u suchozemských obratlovců se však osifikační proces zastavuje ve stadiu chrupavky (s výjimkou okrsku přiléhajícího k čelistnímu kloubu, který z funkčních důvodů stále osifikuje a nazývá se articulare), a proto se označuje názvem Meckelova

chrupavka. U primitivních tetrapodů (obojživelníků) se na jejím ventrálním konci zachovává ještě hypobranchiale v podobě zvláštního elementu zvaného mentomandibulare, který však může splývat s okolními dermálními kostmi (většinou s dentale).

Vznik čelistí byl tedy velmi důležitým evolučním krokem, který umožnil přechod k dravému způsobu života. Dokumentuje to celá řada primitivních čelistnatců, ať již jsou to Placodermi, Acanthodii, Chondrichthyes nebo Osteichthyes. Čelisti se vyvíjely současně se zuby, které byly fixovány buď na dermálních kostech exokrania (maxila, premaxila, dentale, coronoidy), nebo - a to v případě Chondrichthyes, kde dermální osifikace zanikla - přímo na palatoquadratu a mandibulare, které byly inkrustovány anorganickými solemi (histologicky se tento materiál označuje jako kalcifikovaná chrupavka).

Zároveň s čelistmi vznikly i párové končetiny. V minulosti bylo formulováno několik teorií o vzniku párových končetin. Dnes se všeobecně přijímá názor, že párové ploutve vznikly rozpadem původně celistvého ploutevního lemu na ventrolaterální straně těla (metapleury, proto „metapleurová“ teorie). U trnoploutvých jsou vymezené páry trnů pozůstatkem původní celistvé metapleury a v tomto ohledu jsou trnoploutví primitivnější než kterákoliv jiná skupina paleozoických čelistnatců. Metapleurovou teorii podporují nejen paleontologické důkazy v podobě trnoploutvých, ale i embryologické záznamy, kterými lze například u larev obojživelníků uměle vyvolat vznik vymezených párů končetin na místech původní metapleury (viz obr. 81). Rovněž embryonální Wolffova lišta (viz obr. 84) je důkazem původu párových končetin z kontinuálního ploutevního lemu. Široká báze prsních ploutví Chondrichthyes (uniseriálního archipterygia) metapleurovou teorii rovněž potvrzuje.

Kolonizace souše rostlinami a devonská radiace

Je známo, že v pozdním ordoviku postihlo Zemi rozsáhlé zalednění, což se nepochybně muselo projevit i na rozšíření prvních obratlovců, přestože to byli patrně z valné většiny mořští živočichové. V raném devonu se však globálně značně oteplilo a klima - alespoň v některých oblastech - se změnilo na tropické. Časový rozdíl mezi uvedeným zaledněním a oteplením do úrovně tropického klimatu byl relativně krátký - přibližně 30 milionů let.

Paleontologický záznam dokládá, že v pozdním siluru a v raném devonu se poprvé objevily na souši rostliny. Nejdříve to byly zřejmě drobné formy podobné mechorestům, později - když se vyvinula podpůrná a vodivá pletiva - i rostliny větších rozměrů. První cévnaté rostliny jsou doloženy z doby před 420 mil. let a řadí se do skupiny Rhyniophyta (Psilophyta). Nejprimitivnější byl rod *Cooksonia* z počátku svrchního siluru (Edwards a Feehan 1980) s charakteristickými dichotomickými větvemi a terminálními sporangii. Podobnou primitivní suchozemskou rostlinou je *Aglaephyton major* z raného devonu. Během relativně velmi krátké doby se z těchto primitivních rostlin vyvinula celá řada dalších, rovněž patřících do skupiny Rhyniophyta, které dominovaly na souši během celého raného devonu.

Podle analýzy sedimentů vznikly cévnaté rostliny v podmínkách tropického klimatu, které se měnilo od značně humidního až po aridní. K tomuto procesu došlo v litorálu (příbřežním pásmu) šelfových moří, jejichž hloubka poté v raném devonu silně kolísala (místy docházelo k úplnému vysychání), což byl nepochybně důvod rychlé diverzifikace do rostlinných forem s různými ekologickými nároky. V zóně zasahované přílivem a odlivem byly psilofyty natolik hojné, že se z nich dokonce vytvářela uhelná ložiska. Psilofyty vystupovaly i dále od vody na souš, ale protože měly jen slabě vyvinutý kořenový systém, vyskytovaly se patrně jen na vlhkých místech. Rychlá evoluce psilofyt v raném devonu byla náhle ukončena ve středním devonu, kdy je nahradily Lycophyta, kapradbrosty a primitivní nahosemenné rostliny. Poprvé se objevila stromová vegetace a souvislý vegetační pokryv.

Silur a devon nebyly odděleny nějakou výraznou klimatickou událostí, což dokumentuje alespoň jeden druh suchozemské rostliny (tehdy ještě velmi vzácných) a některé další, dokumentované sporami, které tuto hranici bez přerušení přešly. Přesto však řada suchozemských rostlin na konci siluru mizí, což lze dedukovat z výskytu jejich spor.

Výstup rostlin na souš byl doprovázen vývojem roztočů, štírů a bezkřídlého hmyzu. Vytvořila se tak potenciální potravní nabídka pro suchozemské obratlovce.

Pokud se týče složení atmosféry, obsahovala v siluru a devonu mnohem nižší procento kyslíku než dnes (Berkner a Marshall 1965; je nutné však podotknout, že se odhady různých autorů značně liší a většinou se pohybují mezi 20 a 50 % dnešního stavu), a ozónová vrstva byla tudíž méně účinná při odstínování ultrafialového záření, než je tomu dnes.

Suchozemské rostliny, suchozemští bezobratlí a dostatečně účinná ozónová vrstva byli zřejmě důležitými předpoklady pro přechod obratlovců na souš. Koncem siluru a počátkem devonu se však objevily i zcela nové typy mořských obratlovců (pancířnatí, paprskoploutví, dvojdyšní, lalokoploutví), kterých se změna podmínek na souši zdánlivě nedotýkala. Hlavním impulsem pro devonskou radiaci byly tedy pravděpodobně klimatické změny, vyvolané nově se utvářející paleogeografickou konstelací. Situace na souši byla však důležitým předpokladem pro to, aby někteří anatomicky predisponovaní vodní obratlovci - ať již z jakéhokoliv důvodu - vodu natrvalo opustili a přizpůsobili se tomuto pro ně novému prostředí.

Celistnatci

Systém:

Nadtřída: Gnathostomata (celistnatci) (sp. silur - récent)

Třída: Placodermi (pancířnatí) (sp. devon - svrch, devon, ? sp. karbon)

Třída: Acanthodii (trnoploutví) (sp. silur - sp. perm)

- Třída: Chondrichthyes, syn. Plagiostomi (příčnoústí, syn. paryby) (sp. silur - récent)
- Třída: Osteichthyes, syn. Teleostomi (koncoústí, syn. ryby kostnaté) (svrch, silur - récent)
- Třída: Tetrapoda (svrch, devon - récent)
 - Podtřída: Amphibia (obojživelníci) (svrch, devon - récent)
 - Podtřída: Amniota (svrch, karbon - récent)

Diagnóza: Obratlovci s vytvořenými čelistmi, lebkou dobře rozlišenou na neurokranium a viscerokranium, třemi polokruhovými kanálky ve vnitřním uchu, párovými končetinami a žábry (pokud jsou vyvinuty) ektodermálního původu, umístěnými z tohoto důvodu na vnější straně žaberních oblouků.

Poznámka: V dosavadních systémech se čelistnatci dělili na třídy Placodermi, Acanthodii, Chondrichthyes, Osteichthyes, Amphibia, Reptilia, Aves a Mammalia. Ukazuje se však, že všechny skupiny vodních čelistnatic (tedy první čtyři jmenované třídy) byly s největší pravděpodobností na sobě nezávislé fylogenetické linie. Pouze poslední z nich (Osteichthyes) zahrnovala formy, ze kterých se v devonu vyvinuli suchozemští obratlovci (Tetrapoda). Ti existovali po určitou dobu pouze jako obojživelníci (Amphibia), což je s největší pravděpodobností polyfyletická skupina zahrnující fylogenetické linie, které se od sebe diferencovaly již na úrovni lalokoploutvých předků (svědčí o tom přítomnost alespoň dvou odlišných fylogenetických linií, Labyrinthontia a Lepospondyli, již ve spodním karbonu, přičemž Lepospondyli nelze navázat na žádnou ze známých skupin lalokoploutvých ryb). Relativně krátkou dobu poté se během karbonu od obojživelníků oddělili amniotní obratlovci. Amniota zahrnují nejen plazy, ale i ptáky a savce, a proto je všechny tyto skupiny nutné klasifikovat na úrovni, která je v taxonomické hierarchii nižší, než na které jsou uvedeni Amniota.

Pancířnatí

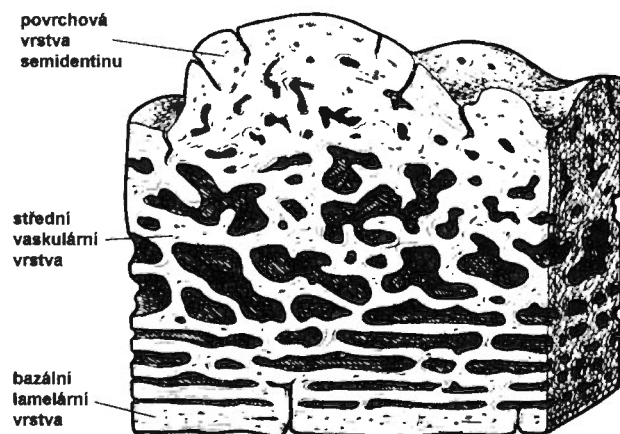
- Systém:** Třída: Placodermi (pancířnatí) (sp. devon - svrch, devon, ? sp. karbon)
- (Podle Denisona 1978)
- Řád: Stensioellida (sp. devon)
 - Řád: Pseudopetalichthyida (sp. devon)
 - Řád: Rhenanida (sp. devon - svrch, devon)
 - Řád: Ptyctodontida (stř. devon - svrch, devon, ? sp. karbon)
 - Řád: Acanthothoraci (sp. devon)
 - Řád: Petalichthyida (sp. devon - svrch, devon)
 - Řád: Phyllolepida (stř. devon - svrch, devon)
 - Podřád: Antarctaspina (stř. nebo svrch, devon)
 - Podřád: Phyllolepina (svrch, devon)
 - Řád: Arthrodira (sp. devon - svrch, devon)
 - Podřád: Actinolepina (sp. devon - stř. devon)
 - Podřád: Wuttagoonaspina (stř. devon)
 - Podřád: Phlyctaeniina (sp. devon - svrch, devon)
 - Podřád: Heterosteina (stř. devon)
 - Podřád: Coccosteina (sp. devon - svrch, devon)
 - Podřád: Pachyosteina (svrch, devon)
 - Řád: Antiarchi (stř. devon - svrch, devon)

Diagnóza: Vodní čelistnatci s přední částí těla krytou hlavohrudním, většinou dorzoventrálně zploštělým pancířem; pancíř byl rozdělen na přední a zadní část kloubem, který byl vytvořen v úrovni připojení endokrania k páteři a umožňoval vertikální ohyb; pancíř byl tvořen kostěnými deskami, u nichž lze rozlišit marginální přírůstkové zóny; z histologického hlediska jde o pravou (celulární) kost se zachovanými lakunami; endoskelet je částečně tvořen kalcifikovanou chrupavkou; nikdy nebyly nalezeny pravé zuby (Gross 1967); chybějí rovněž kosti vnějšího zubního oblouku (premaxila, maxila, dentale); žaberní oblouky byly kryty kostěnými skřelemi (operculum) nebo svalovým záhybem; řitní ploutev chyběla.

Placodermi jsou jedinou třídou obratlovců, o níž můžeme s jistotou říci, že kompletně vymřela (u trnoploutvých není vyloučeno, že mají vztahy k parybám, Chondrichthyes). Jsou známi od raného devonu a většina druhů je omezena pouze na devon. Jen několik málo zástupců je známo z bazálních vrstev karbonu. Byly to většinou typy žijící při dně, jen některé byly nektonické, jak lze soudit z jejich torpédovitého tvaru těla. Většinou dosahovaly délky jen několika desítek centimetrů, ale jsou mezi nimi u druhu (např. *Dunkleosteus*), u nichž se odhaduje délka na 6 m.

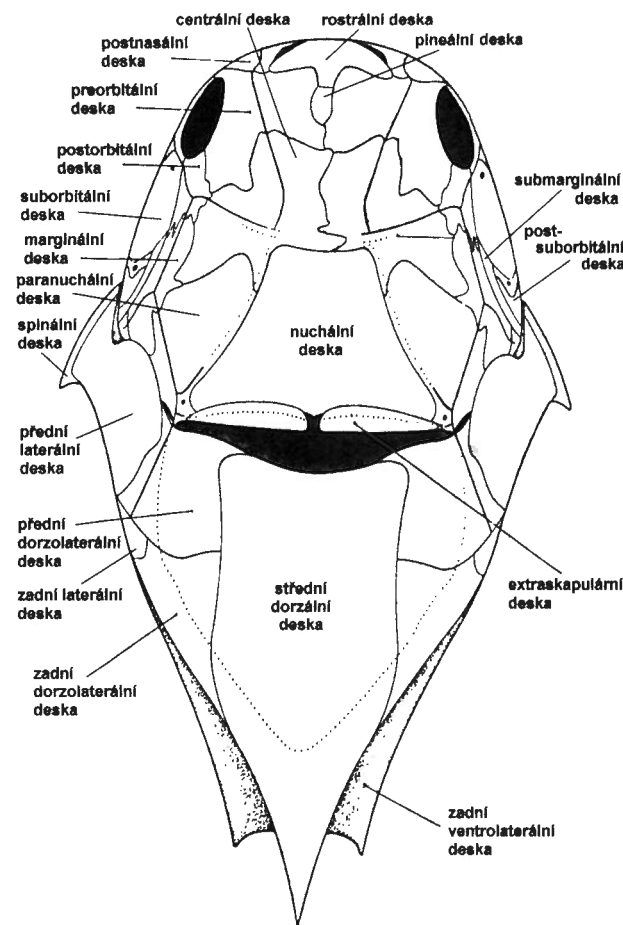
Většina pancířnatých byly formy žijící při dně a pravděpodobně stenofágní (specializované na určitý druh potravy). Jen spodnosedonští Arthrodira byli patrně nesespecializovaní sběrači (scavengers) potravy z mořského dna. Později (jako např. střednědevonský *Dinichthys*) se z nich stali aktivní nektoničtí dravci vystupující až pod hladinu, *Brachydeiris* se zřejmě živil měkkýši s tvrdými schránkami, o čemž svědčí adaptace na čelistech a kloubu, stejně tak jako silně dorzoventrálně zploštělý představitel třetí skupiny, *Phyllolepis*. Nejvíce specializovaní byli Antiarchi, kteří přešli do sladkých vod.

Jak jméno napovídá, přední část jejich těla byla kryta pancířem, tvořeným třemi vrstvami: bazální laminární kostí, střední vaskulární, s labyrintem drobných dutinek, a povrchovou laminární vrstvou, která vytvářela hrbolkovitou skulpturu (obr. 203). U primitivních forem byla tato vrstva dotvořena modifikací dentinu, v němž lze rozeznat dutinky po kostních buňkách (lakuny). V této vrstvě probíhají žláby se sensorickými orgány. Krunýř začínal osifikovat již u velmi drobných (tedy předpokládané mladých) jedinců, později se kosti zvětšovaly apozicním růstem v koncentrických vrstvičkách. Na zadní části těla většinou jakýkoliv dermální povrch (šupiny) chyběl, i když u některých primitivních forem byly popsány rudimenty drobných kosočtverečných šupin. Ocasní ploutev většiny druhů byla difyceršní nebo mírně heteroceršní. Nejkompletnější pancíř měli zástupci řádu Arthrodira (více než 70 % všech Placodermi), v rámci něhož byly desky uspořádány poměrně konstantním způsobem (obr. 204). Skládal se z hlavové a hrudní části, navzájem pohyblivě spojených kloubem (odtud název), který byl umístěn na úrovni zadního okraje neurokrania (resp. kraniovertebrálního spojení). Tento kloub byl nepochybně důležitý při pohybu čelistí (Miles 1967, 1969). Skládal se z kloubních hrbolů na hrudním štítu a jamek na hlavovém. Na hlavové části byly orbity posunuty značně dopředu a oko bylo vyztuženo čtyřmi sklerotikálními destičkami. Čelisti byly vybaveny kostními deskami zvanými supragathalia a infragnathalia, jejichž ostré hrany mohly uchvacovat kořist.



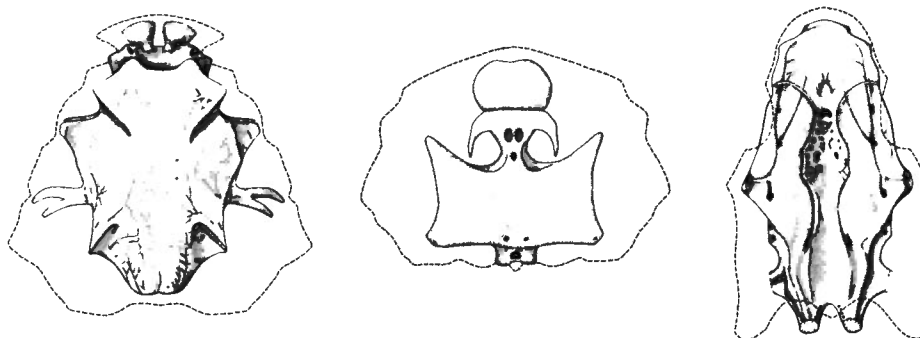
Obr. 203 Struktura dermálního pancíře zástupce Placodermi (*Arctaspis hoeli*). Chybí povrchová sklovina a vnější vrstva je tvořena modifikací dentinu (tzv. semidentin), který je charakteristický výskytem unipolárních buněk, jejichž výběžky se směrem k povrchu kosti větví (odontocyty *sensu* Orvig). Spodní dvě vrstvy jsou tvořeny celulární kostí s typickými lakunami po osteocytech. Podle Heintze (1929).

Neurální endokranium (obr. 205) bylo u primitivních forem tvořeno jediným kostním celkem, u pokročilejších však bylo rozděleno na několik částí navzájem spojených chrupavkou. U zástupců řádů Phyllolepidia a Antiarchi se nezachovalo a je zřejmé, že bylo kompletně tvořeno chrupavkou. Na bázi otické části neurokrania byl široký chordální kanál, který zasahoval směrem dopředu na úroveň hypofýzy, jak vyplývá z rekonstrukce dutin mozkové schránky, kterou provedl Stensiö (1963a, b, 1969). Vedle pineálního orgánu byl vyvinut i parapineální orgán (podobně jako u recentních mihulí). V otické oblasti byly vyvinuty tři polokruhové chodby, avšak nikdy se zde nenašly statolity (místo nich byla v sacculu nalezena statoconia, podobná statoconiím příčnoústých). Palatoquadratum obvykle zahrnuje dva osifikované celky, z nichž přední je možné považovat za autopalatinum (resp. pars autopalatina palatoquadrati) a zadní za pterygoquadratum (resp. pars pterygoquadrata), které



Obr. 204 *Coccosteus cuspidatus* (Placodermi, Arthrodira) ze středního devonu Skotska. Hlavohrudní štít z dorzální strany. Dobře je patrný příčný kloub, který odděloval hlavovou část od hrudní. Podle Milese a Westolla (1968).

Obr. 205 Endokrania různých zástupců Placodermi v dorzálním pohledu. Vlevo *Kujdanowiaspis* (Arthrodira), uprostřed *Bothriolepis* (Antiarchi), vpravo *Radotina* (Acanthothoraci). Obrys dermálního pancíře je vyznačen přerušovanou čarou. Podle Stensioho (1969) a Grosse (1959).



splynulo s jednou z dermálních kostí (postsuborbitalní deska), což lze interpretovat jako autostylii. Ventrální část pterygoquadrata se kloube se spodní čelistí. Meckelův element je osifikovaný a vpředu doplněn osifikovaným mentomandibulare. Kousací orgán je vyvinut v podobě dvou párů desek na svrchní čelisti (supragnathalia) a jednoho páru na spodní čelisti (infragnathale). Tyto desky jsou tvořeny dermálními kostmi a zubovité výběžky jsou pouhými protuberancemi na kostech, nikoliv pravými zuby; z toho důvodu jsou u starších jedinců nápadně obroušeny.

Jediný žaberní otvor byl umístěn na bocích v kloubu mezi hlavovým a hrudním krunýřem. Po stranách krunýře bylo po jednom otvoru, kterým se k osifikovanému scapulocoracoidu kloubila prsní ploutev. Břišní pár ploutví byl těsně za zad-

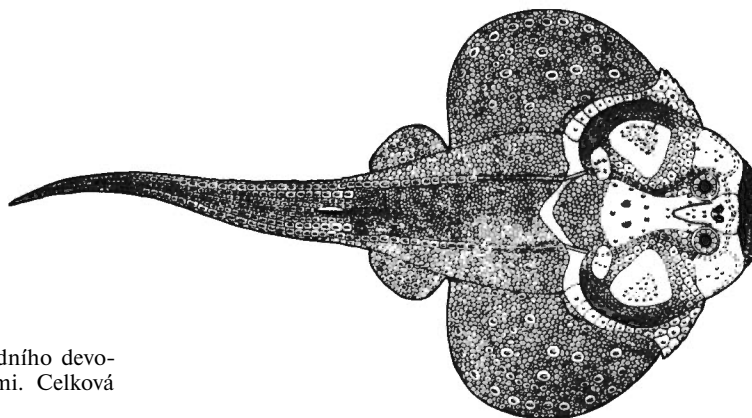
ním okrajem hrudního krunýře; kloube se s pletemcem pánevním, skládajícím se ze dvou částí, které byly ventrálně ve vzájemném kontaktu. Dorzální ploutev byla podporována dvěma řadami osifikovaných tyčinek. Řitní ploutev zřejmě chyběla. Ocasní ploutev byla difycerní až heterocerní. Chorda nebyla zaškrcena, protože páteř se skládala pouze z osifikovaných neurálních a hemálních oblouků, které vybíhaly v dlouhé výběžky. V úseku pod hrudním štítem však byly okolo chordy vytvořeny kompletní osifikované prstence. Žebra nebyla zjištěna.

Placodermi tedy prodělali celou svou radiaci během devonu; do raného karbonu přežily pouze 1-2 druhy a celá skupina v této době vymřela bez potomků. V pozdním devonu byli vystřídáni příčnoustými (Chondrichthyes).

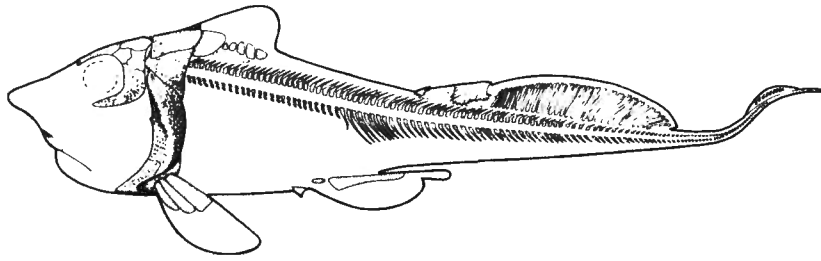
Primitivní Placodermi

Za primitivní pancířnaté se považuje rod *Stensioella heintzi* ze spodního devonu Německa, který se vyznačoval protáhlou hlavou a štíhlým tělem. Podobní zástupci, rovněž ze spodního devonu Německa, jsou shrnováni do řádu Pseudopetalichthyida, liší se však od rodu *Stensioella* dorzální polohou orbit, což naznačuje přechod k životu při dně.

Oproti těmto dvěma poměrně málo známým řádům je řád Rhenanida reprezentován dobře známým zástupcem *Gemuendina stuertzi* (obr. 206), rovněž ze spodního devonu Německa. Další zástupci (*Asterosteus* a *Ohioaspis*) však rozšiřují stratigrafický záznam tohoto řádu až do svrchního devonu. Rovněž geografické rozšíření je široké,



Obr. 206 *Gemuendina stuertzi* (Rhenanida) ze spodního devonu Německa, představitel primitivních Placodermi. Celková délka těla přibližně 14 cm. Podle Grosse (1963).



Obr. 207 *Ctenurella gladbachensis* (Ptyctodontida) ze svrchního devonu Německa se poněkud podobá chimérám (Holocephali). Celková délka těla přibližně 18 cm. Podle Orviga (1960).

protože nálezy pocházejí nejen z Evropy, ale i ze Severní Ameriky a Austrálie. Charakteristické pro tento řád je, že zahrnuje formy s tělem dorzoventrálně zploštělým, na něž navazoval pár široce zablených prsních ploutví, a celé tělo bylo kryto velkým množstvím drobných destiček a šupin (tesserae). Byli to výlučně mořští živočichové, kteří se způsobem života podobali rejnokům.

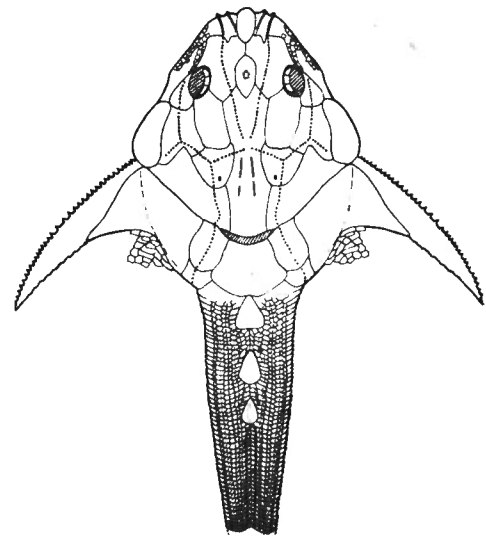
Ptyctodontida byli druhově mnohem početnější. Objevuje se u nich krunýř skládající se z větších kostních desek, ale trupová část pancíře byla ještě tvořena jen krátkým prstencem kostí. Postkranial-

ní část těla byla lysá, zakončená difycerní ocasní ploutví. Byli to většinou mořští živočichové, ale někteří zřejmě pronikli do sladkých vod, na což lze usuzovat jak z asociace se sladkovodními rybami, tak i z typu sedimentů. Jako zajímavost lze uvést, že pro některé paleontology je řada strukturálních podobností zástupců této skupiny s chimérami (např. rodem *Ctenurella*, obr. 207, který je však některými autory, např. Stensiö 1969, řazen spolu s celou skupinou Ptyctodontida mezi Arthrodira) dokladem jejich přibuzenských vztahů (viz str. 169), jiní je považují za doklad paralelní evoluce. U některých byly zjištěny vnější samčí pohlavní orgány, stejně jako u příčnoústých.

Další skupina Placodermi - Acanthothoraci - si zaslouží zvláštní pozornost, protože dva rody do ní řazené byly popsány ze spodního devonu České republiky a jeden z nich byl popsán (i když chybně zařazen) již Barrandem. Jedná se především o rod *Radotina* (byly popsány tři druhy, *R. kosorensis*, obr. 208, *R. prima* a *R. tessellata*) a *Kosoraspis* (*K. peckai*). V obou případech se jedná o střechu lebeční, která byla kryta dermálními deskami, více či méně oddělenými drobnými tesserae, ale u *Ko-*



Obr. 208 Nahoře *Radotina kosorensis* (Acanthothoraci) ze spodního devonu České republiky. Přední část střechy lebeční v dorzálním pohledu. Dole *Kosoraspis peckai* (Acanthothoraci) ze spodního devonu České republiky. Zadní část střechy lebeční v dorzálním pohledu. Podle Grosse (1958,1959).



Obr. 209 *Lunaspis broili* (Petalichthyida) ze spodního devonu Německa v dorzálním pohledu. Celková délka těla až 30 cm. Podle Grosse (1961).

soraspis je známo i 10 cm dlouhé neurální endokranium, z něhož lze usuzovat na velikost tohoto živočicha. Pozoruhodné jsou široce otevřené žláby postranní smyslové linie, které u některých zástupců mohou být zanořené do kosti, takže smyslová linie probíhala v systému kanálek uzavřených pod povrchem kostí. Zmíněné tři druhy rodu *Radotina* se liší právě průběhem a polohou těchto kanálek. Acanthothoraci reprezentují stratigraficky nejstarší Placodermi, kteří vyhynuli již na počátku středního devonu. Byli to výlučně mořští živočichové.

Petalichthyida mají značné stratigrafické rozpětí: objevili se ve spodním devonu, ale přežili až do svrchního devonu a někteří patrně vymřeli až na samém začátku karbonu. Jediným relativně

kompletně zachovaným zástupcem je rod *Lunaspis* (obr. 209) ze spodního devonu Německa. Jeho trupový štít vybíhal po stranách v charakteristické trny, které byly navíc pokryté drobnými špičatými zoubky. Jeho celková délka těla je odhadována až na 30 cm. Izolované boční trny se nacházejí poměrně často (např. u rodu *Acanthaspis*).

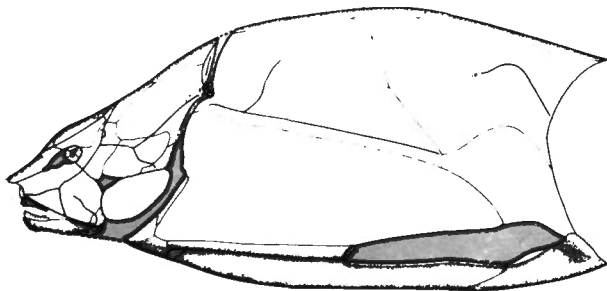
Poslední skupinou primitivních Placodermi s krunýřem rozděleným příčným kloubem je řád Phyllolepidi. Nominálním rodem je *Phyllolepis*, který byl poměrně hojný a na konci devonu kosmopolitně rozšířený. Někteří doposud málo probádaní zástupci jsou známi ze středního až svrchního devonu Antarktidy a do řádu Phyllolepidi jsou řazeni s určitými pochybnostmi.

Arthrodira

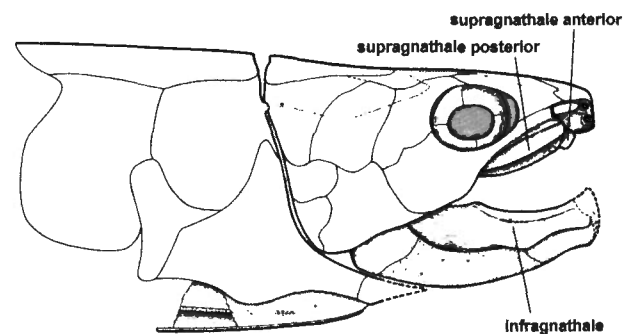
Byli to většinou drobní, někdy však také značně velcí Placodermi, jejichž krunýř byl stavěn výlučně z kostních desek (nikdy v něm nebyly nalezeny drobné šupiny tesserae, oddělující jednotlivé kostní desky). Měli dvě supragathalia (viz obr. 211), přední a zadní (všichni ostatní Placodermi měli pouze jediné). Jiným charakteristickým rysem je, že ocasní ploutev u nich byla vždy heterocerní. Zahrnují 72 % všech známých rodů Placodermi a jsou zdaleka nejlépe probádaní, zejména díky detailním studiím švédského paleontologa Erika Stensiöho (souhrnně viz Stensiö 1969). Pozoruhodné jsou především jeho rekonstrukce vnitřních struktur lebky rodu *Kujdanowiaspis* (viz obr. 205 vlevo) ze spodního devonu Podolí na Ukrajině. U tohoto rodu je dokonce známa stavba mozku a průběh kranial-

ních nervů, alespoň pokud na ně lze usuzovat z rekonstrukce vnitřních dutin neurokrania.

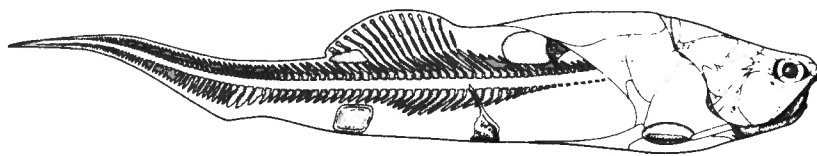
V rámci této skupiny došlo ke značné biologické a morfologické radiaci. Jsou známy typy (např. *Holonema*; obr. 210), které se nepochybně pohybovaly jen velmi nemotorně, protože přední část trupu byla uzavřena do trupové části krunýře, zatímco hlava byla relativně velmi malá. Krunýř byl navíc na spodní straně zploštělý, což naznačuje, že většinu času tyto živočichové asi leželi nehybně na dně. Byli to patrně sběrači organických zbytků, přestože měli vyvinuté čelisti. O jejich malé pohybové aktivitě svědčí i malé oči. U obdobně málo pohyblivých typů recentních příčnoústých (Chondrichthyes) se vyvinulo spojení mezi čichovými váčky a dutinou ústní, což zajišťuje, aby čichový epithel byl neustále v kontaktu s proudící vodou (Bell 1993); podobné uspořádání se možná vyvinulo i u těchto živočichů. Na druhé straně však



Obr. 210 *Holonema westolli* (Arthrodira) ze středního až svrchního devonu, s kosmopolitním rozšířením. Charakteristickým rysem je zkrácení hlavy a zvětšení trupové části krunýře. Zploštělá spodní část krunýře naznačuje, že se tento živočich pohyboval obtížně a pravděpodobně spíše většinu času ležel na mořském dně, kde se živil organickými zbytky. Nasvědčuje tomu i poměrně malý ústní otvor. Po stranách trupové části krunýře byl protáhlý otvor (vyznačeno šrafovaně). Podle Milese (1971).



Obr. 211 *Leptosteus bickensis* (Arthrodira) ze svrchního devonu Německa. Hlavohrudní krunýř při pohledu z pravé strany. Celková délka přibližně 14 cm. Podle Stensiöho (1963a).



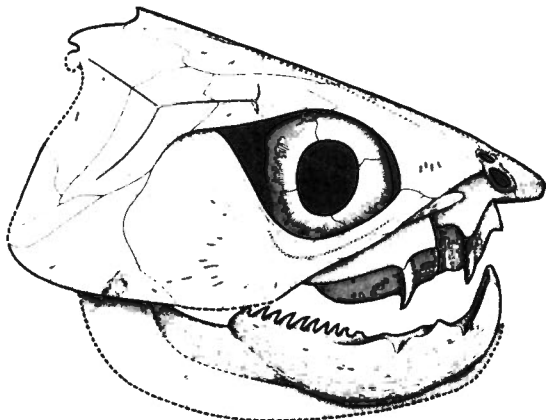
Obr. 212 *Coccoosteus cuspidatus* (Arthrodira) ze středního devonu Skotska. Celková délka těla dosahovala přibližně 40 cm. Podle Milese a Westolla (1968).

existovaly typy, jejichž hlavohrudní krunýř byl vysoký, úzký a oči (vždy poměrně velké) byly umístěny po stranách hlavy, jak je to obvyklé u nektonických, aktivně plovoucích ryb. Spodní čelist byla stejně mohutná jako svrchní nebo dokonce mohutnější (např. u rodu *Leptosteus* ze svrchního devonu Německa; obr. 211). Jakousi zmenšeninou těchto dravých forem je nominální rod *Coccoosteus* (obr. 204,212), další z velmi dobře prostudovaných zástupců Arthrodira. Navzdory tomu je druhová variabilita ještě poměrně vágní; bylo popsáno téměř 50 druhů, avšak řada z nich byla buď přeřazena k jiným rodům (Denison 1978), nebo s odvoláním na vnitrodruhovou variabilitu sdružena do menšího počtu druhů. Nicméně bez ohledu na tyto taxonomické pochybnosti je zřejmé, že z forem blízkých rodu *Coccoosteus* vznikly koncem devonu dravé formy (např. *Hadrosteus*; obr. 213), jejichž gnathalia vybíhala do výrazně prominujících zubovitých výběžků. Někteří zástupci této skupiny navíc dosahovali značných velikostí. Například *Dinichthys* ze svrchního devonu USA měl infra-

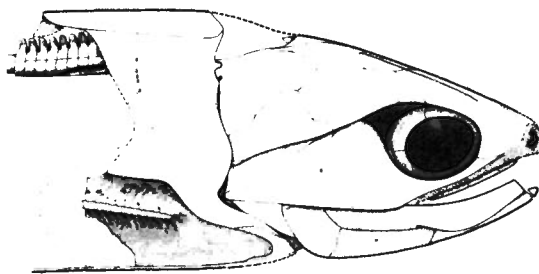
gnathale, tedy pouze část spodní čelisti (viz obr. 213), dlouhé 60 cm. Podobný byl rod *Dunkleosteus*, jehož celková délka těla je odhadována na 6 m.

Z rodu *Coccoosteus* se však ve svrchním devonu vyvinuly rovněž formy, jejichž čelisti byly patrně užívány k lovu drobných bezobratlých (*Erromenosteus*; obr. 214). Tento evoluční trend samozřejmě nebyl doprovázen zvětšováním velikosti těla, a jednalo se tudíž o drobné nebo středně velké ryby.

Z tohoto přehledu je patrné, že nejstarší Placodermi měli malé a nepatrně vyvinuté prsní ploutve a ty se zvětšovaly dvěma způsoby: buď z nich vznikly elastické útvary, které fungovaly jako pravé ploutve, nebo dlouhé rigidní podpory těla (evoluční směr k Antiarchi). Evoluce skupiny Arthrodira je charakterizována redukcí pancíře a přechodem k nektonickému způsobu života. Redukce hrudního pancíře naznačuje zvýšenou schopnost aktivního plavání, pro kterou je oproštění od rigidní vnější kostry nezbytné. Neurální endokranium bylo u primitivních forem (např. *Kujdanowiaspis* z raného devonu) tvořeno jediným kostním celkem, u pokročilejších (např. *Pholidosteus*, *Tapinosteus*, *Leiosteus* z pozdního devonu) se však rozpadlo na několik částí spojených navzájem chrupavkou.



Obr. 213 *Hadrosteus rapax* (Arthrodira) ze svrchního devonu Německa. Hlavová část krunýře z pravé strany. Délka přibližně 16 cm. Podle Stensiöho (1963a).



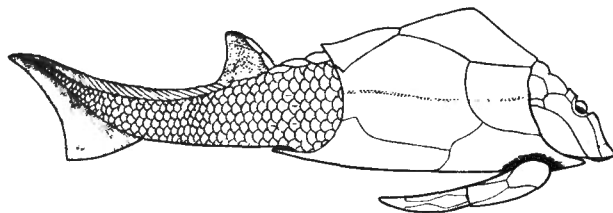
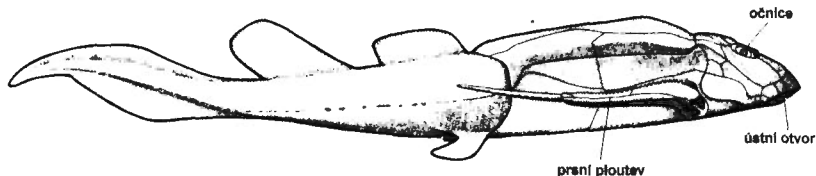
Obr. 214 *Erromenosteus concavus* (Arthrodira) ze svrchního devonu Německa. Zachovala se přední část páteře a endokraniální část pletence lopatkového (scapulocoracoid). Délka lebky (tzn. přední části hravohrudního krunýře) 7-13 cm. Podle Stensiöho (1959).

Antiarchi

Antiarchi jsou nejvíce specializovanou skupinou Placodermi, jejíž zástupci se od ostatních řádů výrazně liší. Většinou nepřesahovali 30 cm (jen u některých krunýř dosahoval délky až 50 cm a celková délka těla až 120 cm), měli hlavovou část

a přední část trupu na povrchu tvořenou překrývajícími se kostěnými deskami (kostní tkáň byla celulární), které vytvářely konstantní schéma; zadní část trupu pak byla kryta cykloidními šupinami (*Pterichthyodes*; obr. 216) nebo byla lysá (*Bothrio-*

Obr. 215 *Bothriolepis canadensis* (Antiarchi) ze svrchního devonu Kanady. Délka těla přibližně 45 cm. Prsní ploutve byly vyvinuty v podobě ostnu krytých dermálními destičkami a byly kloubně připojeny k trupové části krunyře. Živočich se jimi pravděpodobně opíral o dno. Podle Stensiöho (1963a).



Obr. 216 *Pterichthyodes milleri* (Antiarchi) ze středního devonu Skotska. Postkranální část těla byla kryta cykloidními, mírně se překrývajícími šupinami. Heteroceršní ocasní ploutve byla vyztužena bifurkujícími paprsky (fulcra) složenými z řad drobných šupinek. Celková délka těla do 20 cm. Podle Traquair (1914).

lepis; obr. 215). Hlavový štít byl vždy menší než hrudní a na hranici mezi oběma bylo kloubní spojení, ve kterém byla ukotvena dlouhá prsní ploutev, krytá relativně velkými kostěnými deskami. Kloubní spojení se skládalo z kloubních hrbolů na hlavovém štítu a jamek na hradním štítu (tedy jinak než u Arthrodira) a soudí se, že tento kloub se

vyvinul u skupin Antiarchi a Arthrodira nezávisle. Orbits na hlavě byly vždy blízko u sebe a oddělovala je pouze malá a volná pineální destička s pineálním otvorem. Neurokranium u zástupců skupiny Antiarchi není známo a s největší pravděpodobností bylo celé chrupavčité. Ústní otvor byl na spodní straně, což svědčí o benthickém způsobu života. Břišní ploutve byly popsány pouze u rodu *Bothriolepis* a jsou reprezentovány pouhým záhybem kůže těsně za zadním okrajem hradního štítu. Anální ploutev vždy chyběla. Nejsou žádné informace o osním skeletu.

Antiarchi (např. *Bothriolepis* a *Remigolepis*) byli filtrátoři potravy ze dna sladkovodních nádrží a řek. Jen málo z nich bylo adaptováno k životu v mořích. Bylo dokázáno (na podkladě různých druhů sedimentů uvnitř tělní dutiny; Denison 1941), že *Bothriolepis* nasával bahno a že střevo mělo spirální řasu, podobně jako u příčnoústých. Dlouhé rigidní prsní výběžky (ploutve) pravděpodobně sloužily k podpírání těla o dno.

Trnoploutví

Systém:

(podle Zídka 1993 a Zajíce 1998a)

Třída: Acanthodii (trnoploutví) (sp. silur - sp. perm)

Řád: Ischnacanthiformes (svrch, silur - svrch, karbon)

Čeleď: Ischnacanthidae (svrch, silur - svrch, karbon)

Řád: Climaatiiformes (sp. silur - svrch, karbon)

Podřád: Climaatioidei (sp. silur - stř. devon)

Čeleď: Climaatiidae (sp. silur - stř. devon)

Čeleď: Euthacanthidae (sp. devon)

Podřád: Diplacanthoidei (sp. devon - svrch, karbon)

Čeleď: Diplacanthidae (sp. devon - svrch, devon)

Čeleď: Culmacanthidae (svrch, devon)

Čeleď: Gyracanthidae (sp. devon - svrch, karbon)

Řád: Acanthodiformes (sp. devon - sp. perm)

Čeleď: Mesacanthidae (sp. devon - svrch, devon)

Čeleď: Cheiracanthidae (sp. devon - sp. karbon)

Čeleď: Howittacanthidae (svrch, devon)

Čeleď: Acanthodidae (? sp. devon, sp. karbon - sp. perm)

Acanthodopsis inc. sedis (svrch, karbon)

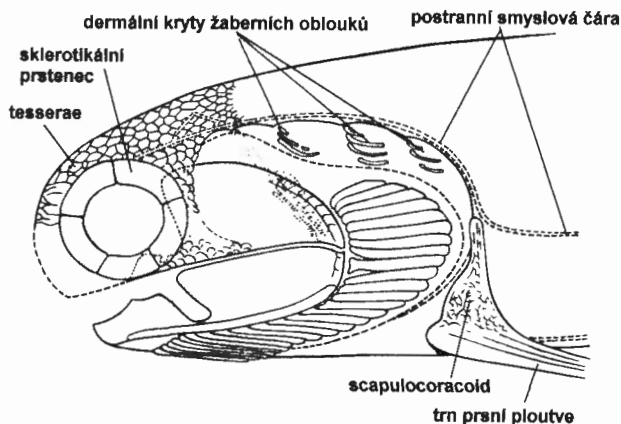
Diagnóza: Všechny ploutve s výjimkou ocasní byly na náběhové straně vyztuženy trny, které jsou tvořeny orthodentinem nebo mesodentinem (obě tkáně jsou odlišné od trabekulárního dentinu a celulární kosti); mezi prsním a břišním párem ploutví byla řada vmezených (intersticiálních) trnů (bez vlastní ploutve) ze stejného materiálu; lebka byla kryta šupinami nebo drobnými teseracae (jen výjimečně byly vyvinuty větší kostní desky); endokraniální část pletence lopatkového (scapulocoracoid) však mohla být v některých případech doplněna dermální kostí.

Trnoploutví jsou patrně nejstarší skupinou čelistnatých obratlovců. Jsou dokumentováni již ze

spodního siluru, tedy dříve než Placodermi, v jejich tělesné stavbě je však již řada pokročilých

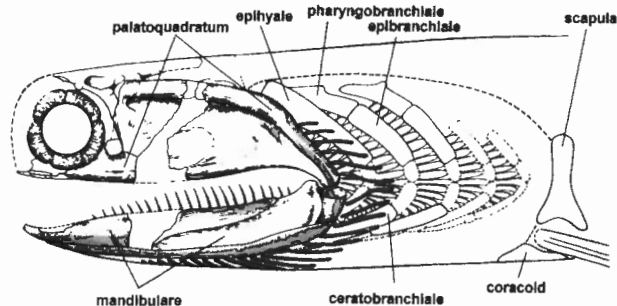
znaků nebo znaků, které naznačují výrazné specializace. Silurské formy jsou známy většinou pouze podle izolovaných trnů, šupin nebo čelistních kostí. Artikulované exempláře jsou známy ze spodního devonu až spodního permu. Již v raném devonu dosáhli trnoploutví vrcholu své evoluce (tedy dříve než jakákoliv jiná skupina tehdejších čelistnatců). Vymřeli v raném permu. Jedním z posledních paleontologicky doložených zástupců je *Acanthodes bronni* ze spodního permu lokality Lebach v Německu. Akantodi jsou považováni za samostatnou vymřelou skupinu, snad příbuznou s přičnoustými.

Většina spodnopermských forem nepřesahovala 20 cm (i když již v této době existovaly formy, u nichž se odhaduje délka přes 2,5 m). Hlava byla kryta malými dermálními kostmi podobnými šupinám na těle (obr. 217), některé z nich však mohly být relativně velké (např. v operkulární oblasti). Na hlavě byl jediný pár nozder a není známo, zda jde o první (inhalační), nebo druhý (exhalační) pár. Miles (1966) se domnívá, že druhý pár nozder byl umístěn v orbitě, podobně jako tomu bylo u raných paprskoploutvých. Orbitsy byly posunuty blízko k přednímu konci lebky a oko bylo využito sklerotikálním prstencem, skládajícím se ve většině případů z pěti destiček. Otická část neurokrania obsahovala tři polokruhové chodby; nacházejí se zde velké otolity (statolity). Palatoquadratum a mandibulare (obr. 218) byly buď kompletně osifikovány (např. *Climatius*), nebo bylo palatoquadratum tvořeno třemi osifikovanými částmi a Meckelův element dvěma (*Acanthodes*).

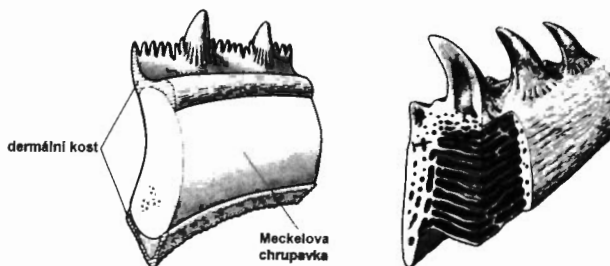


Obr. 217 Dermální kryt hlavy *Mesacanthus mitchelli* (Acanthodiformes, Acanthodidae) ze spodního devonu Skotska. Je dobře patrné, že svrchní část jednotlivých posthyoidních žaberních oblouků měla ještě oddělené dermální kryty. Pletenec lopatkový byl tvořen pouze enchondrálním scapulocoracoidem. Podle Watsona(1937).

Zuby byly monokuspidní nebo multikuspidní, přirostlé přímo k palatoquadratu a Meckelovu elementu (obr. 219). Kromě toho byly u některých forem (např. *Ischnacanthus*) zjištěny drobné zoubky fixované pouze do epithelu ústní dutiny. Někteří zástupci řádů Climatiformes a Acanthodiformes byli však zcela bezzubí. Za čelistmi byl hyoidní oblouk a pět jen mírně modifikovaných posthyoidních žaberních oblouků; na vnitřním povrchu některých z nich byly drobné dentinové zoubky (např. u rodů *Ischnacanthus*, *Parexus*). U primitivních forem byla každá žaberní štěrba kryta vlastním žaberním krytem, u pokročilejších jedinou rozsáhlou skřelí, která byla fixována na hyoidním oblouku.



Obr. 218 Viscerokranium u zástupce rodu *Acanthodes* (*Acanthodes* sp. z lokality Lebach, Německo). Scapula a coracoid jsou odděleny. Podle Watsona (1937).



Obr. 219 Ozubené kosti u trnoploutvých z čeledi Ischnacanthidae. Vlevo řez spodní čelistí u *Xylacanthus grandis* ze spodního devonu Špicberk. Dermální kost je acelulární. Vpravo řez spodní čelistí u *Atopacanthus* sp., rovněž ze spodního devonu Špicberk. Podle Örviga (1957a, 1967).

Pletenec lopatkový byl ve všech případech tvořen enchondrálním scapulocoracoidem, který u raných forem byl tvořen jediným elementem, u pozdějších se rozpadl na několik drobnějších částí, takže u rodu *Acanthodes* lze rozlišit suprascapulare, scapulare a procoracoid. Ke scapulocoracoidu se kloubí trny prvního páru ploutví. Osa těla byla tvořena nezaškrcenou chordou, někdy s přilehlými osifikovanými neurálními a hemálními oblouky. Nikdy nebyla nalezena žebra.

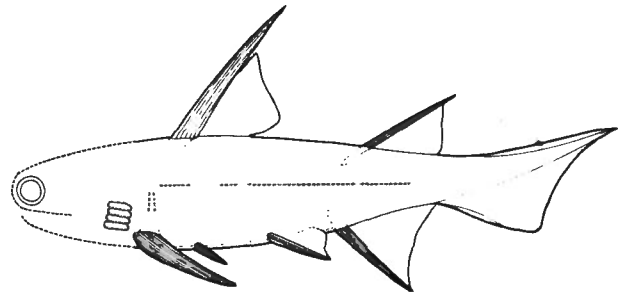
Všechny ploutve s výjimkou ocasní byly na náběhové straně vyztuženy trnem krytým na povrchu dentinem. U některých forem (např. *Climatius*) byly trny na bázi velmi široké a uvnitř měly dutinu, která se navenek otvírala směrem k ploutvi. Pokročilé formy (např. *Acanthodes*) měly trny delší a jejich dutina se otvírala proximálně do těla mezi myotomy (Miles 1966). Vlastní elastická ploutev byla kryta drobnými šupinkami uspořádanými v řadách paralelně s osou trnu. Některé šupiny navzájem splynuly, čímž vznikl útvar podobný lepidotrichiu. Není známo, zda tato krytá část ploutve byla ještě doplněna lysým ploutevním lemem. Rovněž vnitřní kostra ploutve je známa pouze částečně; byla tvořena třemi vedle sebe umístěnými elementy (basalia), které proximálně artikulovaly s enchondrální částí zadního okraje lebky, distálně podporovaly těsně vedle sebe ležící nečleněné a nevětvené ploutevní paprsky. Mezi párem prsních a břišních ploutví bylo až šest vmezeřených trnů. Ocasní ploutev byla heterocerní. Celé tělo bylo kryto drobnými a téměř nepřekrývajícími se šupinami, které neměly dřevňovou dutinu. Na povrchu byly kryty dentinem; u rodu *No-stolepis* měla dentinová korunka na bázi destičku celulární kosti, u rodu *Acanthodes* byla však tato báze tvořená acelulární kostí. Šupiny přirůstaly v koncentrických vrstvách okolo středu. Šupinový povrch těla vznikl až během růstu jedince a postupně se rozšiřoval od ocasní ploutve směrem k hlavě.

Pokud se týče biologie, je zřejmé, že ve sladkých vodách žily převážně drobné, někdy i bezzubé mikrofágní formy, jako např. *Climatius* (10-30 cm), v mořích však žily dravé formy, až 2 m dlouhé, které se vzhledem i způsobem života podobaly žralokům (Orvig 1967). Soudě podle terminálně umístěného ústního otvoru to byly převážně volně plovoucí formy (na rozdíl od převážně benthických Placodermi). Acanthodiformes byli kompletně bezzubí a vzhledem k tomu, že historii trnoploutvých uzavírají, svědčí to o jejich obecném trendu k mikrofagii (i když i u těchto bezzubých forem je znám případ, že v tělní dutině druhu

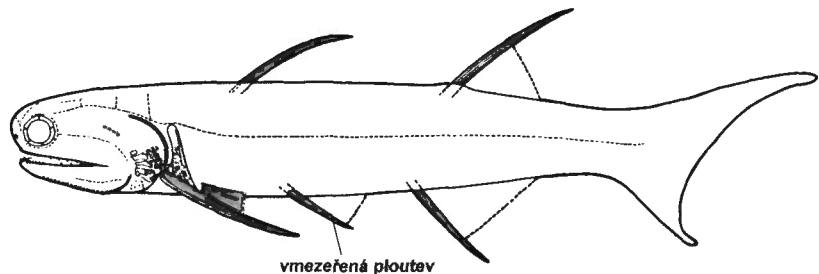
Acanthodes sulcatus byla nalezena paleoniscidní ryba; Moy-Thomas a Miles 1971). Drobnější formy mohly sloužit jako potrava paprskoploutvých ryb, o čemž svědčí nález kompletní kostry zástupce rodu *Acanthodes* v tělní dutině paleoniscidní ryby (Traquair 1879). Trny tedy zřejmě neměly výrazný obranný účinek.

V systematice trnoploutvých lze celkem dobře rozlišit tři základní skupiny, hodnocené jako řády. Ischnacanthiformes měli mohutné čelisti (byli to tedy dravci) kryté ozubenými dermálními kostmi (viz obr. 219), často ještě tvořené acelulární kostí. Lebka byla kryta velkým množstvím drobných šupin a dermální část pletence lopatkového ještě chyběla. Řada druhů byla popsána pouze na podkladě izolovaných čelistí, ale i z takto omezených nálezů je možné soudit, že jejich celková velikost dosahovala až 2,5 m (např. *Xylacanthus*). Nominální rod *Ischnacanthus* (obr. 220) a *Uraniacanthus* (obr. 221) jsou však známy z kompletních otisků, ze kterých lze dokonce vyčíst, že ploutevní lem u některých jejich ploutví nedosahoval až k úrovni špičky trnů. Jejich paleontologický záznam je od svrchního siluru až do svrchního karbonu.

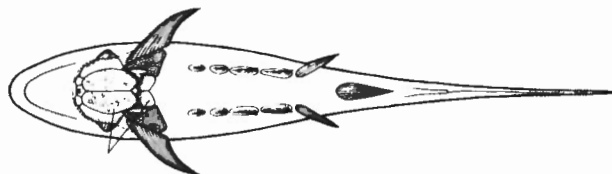
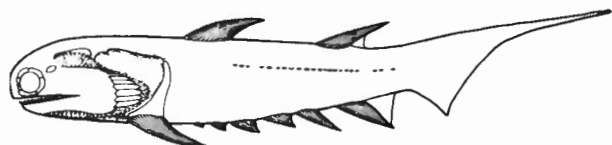
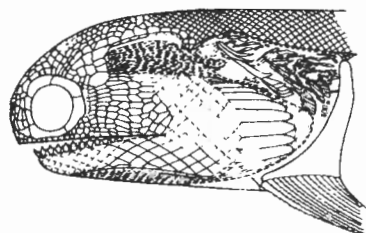
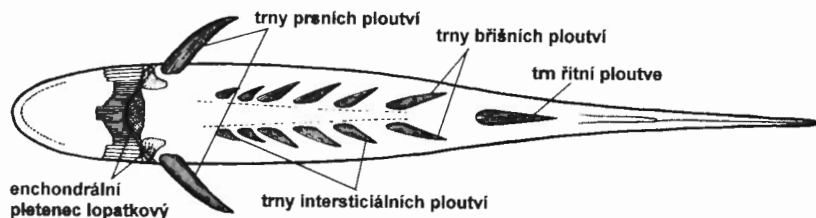
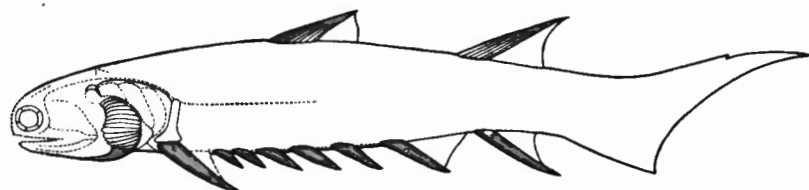
Climatiiformes byli většinou drobní, ale jejich dermální kryt na lebce zahrnoval již větší kostní desky. Rovněž pletenec lopatkový se skládal z endokraniální části, doplněné dermálními (exokraniálními) kostmi. Na rozdíl od ischnacanthidů jim chyběly zuby. Nejprimitivnějším kompletně za-



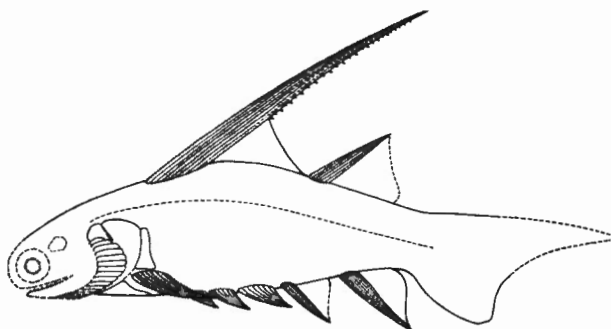
Obr. 221 *Uraniacanthus spinosus* (Ischnacanthiformes, Ischnacanthidae) ze spodního devonu Anglie. Přední pár intersticiálních trnů byl umístěn daleko vpředu, blízko k pektorálním trnům. Celková délka těla přibližně 15 cm. Podle Milese (1973).



Obr. 220 *Ischnacanthus gracilis* (Ischnacanthiformes, Ischnacanthidae) ze spodního devonu Skotska. Celková délka přibližně 16 cm. Podle Watsona (1937).



Obr. 223 *Climatius reticulatus* (Climatiiformes, Climatiidae) ze spodního devonu Skotska. Na lebce (včetně pletence lopatkového) je patrný větší rozsah dermální osifikace. Celková délka těla přibližně 20 cm. Podle Watsona (1937).



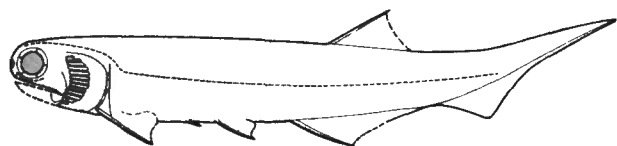
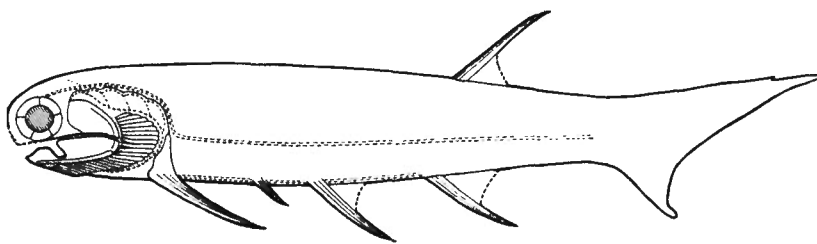
Obr. 224 *Parexus recurvus* (Climatiiformes, Climatiidae) ze spodního devonu Skotska. Charakteristický je dlouhý trn přední dorzální ploutve, jehož větší část byla volná a pokrytá zoubkovitou skulpturou. Celková délka těla přibližně 16 cm. Podle Watsona (1937).

Obr. 222 *Euthacanthus macnicoli* (Climatiiformes, Climatiidae) ze spodního devonu Skotska. Je to primitivní zástupce čeledi, který měl ještě velký počet vmezeřených ploutviček a nízký stupeň dermální osifikace. Dole pohled z břišní strany. Celková délka těla přibližně 18 cm. Podle Watsona (1937).

chovaným zástupcem skupiny je spodnodevonský *Euthacanthus* (obr. 222), který měl ještě velký počet vmezeřených ploutviček a dermální část pletence v podstatě chyběla. Nominátním rodem je *Climatius* (obr. 223), který se předchozímu velmi podobá, liší se však větším rozvojem dermální osifikace na lebce, která se projevila rovněž ve stavbě pletence lopatkového. Nejstarší nálezy reprezentantů tohoto řádu pocházejí již ze spodního siluru, poslední jsou ze středního devonu. V rámci této skupiny jsou známy i rody (např. *Parexus* ze spodního devonu; obr. 224) s krátkým a vysokým tělem, opatřeným velmi dlouhým předním dorzálním trnem.

Acanthodiformes jsou nejpokročilejší trnoploutví, kteří se od předcházejících dvou skupin lišili redukcí ploutví; zachovala se jim pouze jedna (zadní) hřbetní ploutev a redukoval se i počet vmezeřených ploutviček na jedinou, která však u nejpokročilejších forem z karbonu a permu také zmizela. U čeledi Acanthodidae chybí párové trny břišních ploutví a na jejich místě je většinou nepárový ventrální trn. Značně se zredukovala i dermální osifikace, takže tyto nejpokročilejší zástupci neměli vyvinutou dermální část pletence ani dermální pokryv lebky (s výjimkou dermálních šupin, ve kterých probíhala postranní smyslová čára a většinou se zachovaly i drobné šupiny tesserae). Nejstarší zástupci této fylogenetické linie jsou známi již ze spodního devonu (např. *Mesacanthus*; obr. 225), poslední (ze spodního permu, autun) jsou zároveň posledními akantody vůbec. Postupnou redukcí vmezeřených ploutviček lze dokumentovat na rodu *Triazeugacanthus* (obr. 226), kde již byla tato ploutvička redukována do podoby nepatrného rudimentu. Rody *Carycinacanthus* (obr. 227), *Cheiracanthus* (obr. 228) a *Acanthodes* (obr. 229) dokumentují stadium, kdy vmezeřené ploutvičky již zcela chyběly. U posledních zástup-

Obr. 225 *Mesacanthus mitchelli* (Acanthodiformes, Acanthodidae) ze spodního devonu Anglie a Skotska. Primitivní zástupce skupiny, který měl ještě zachovávající vymezenou ploutvičku a palatoquadrum a mandibulare byly složeny ze dvou osifikovaných částí. Celková délka těla do 6,5 cm. Podle Watsona (1937). Viz též obr. 217.



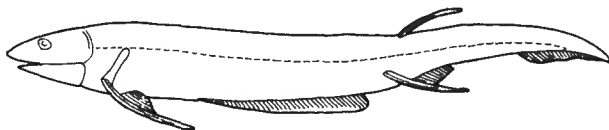
Obr. 226 *Triazegacanthus affinis* (Acanthodiformes, Acanthodidae) ze spodního devonu východní Kanady. Vymezená ploutvička je zachována jen jako nepatrný rudiment. Celková délka těla asi 4 cm. Podle Milese (1966).



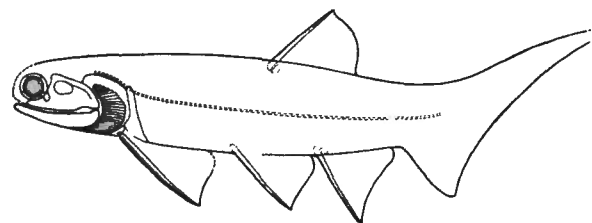
Obr. 230 *Traquairichthys pygmaeus* (Acanthodiformes, Acanthodidae) ze svrchního karbonu České republiky (plzeňská pánev). Tito pozdní akantodi se značně lišili od typických zástupců z devonu především svým relativně dlouhým úhořovitým tělem, které postrádalo břišní pár ploutví a bylo zcela lysé, bez šupin. Celková délka těla dosahovala přibližně 9 cm. Podle Fricce (Fritsch) (1895).



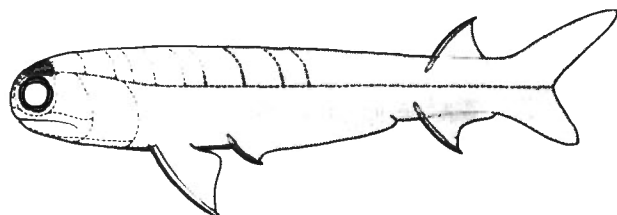
Obr. 227 *Carycinacanthus lopatini* (Acanthodiformes, Acanthodidae) ze spodního karbonu okolí Tuvy, Rusko. Vymezené ploutvičky zcela chybějí a ocasní ploutev nabývá více symetrického tvaru (je však stále heterocerkní). Celková délka těla je přibližně 11 cm. Podle Novické a Obručeva (1964).



Obr. 231 *Pseudacanthodes pinnatus* (Acanthodiformes, Acanthodidae) ze svrchního karbonu České republiky (Plzeňská pánev). Podobně jako *Traquairichthys* měl i *Pseudacanthodes* protažené tělo; jeho ocasní ploutev byla vyvinuta jen jako nevýrazný ventrální ploutevní lem. Celková délka těla byla pouze do 6 cm. Podle Fricce (Fritsch) (1895).



Obr. 228 *Cheiracanthus latus* (Acanthodiformes, Cheiracanthidae) ze středního devonu Skotska. Tělní šupiny jsou charakteristické skulpturou tvořenou dvěma nízkými paralelními horizontálními lištami. Celková délka těla přibližně 19 cm. Podle Watsona (1937).



Obr. 229 *Acanthodes bridgei* (Acanthodiformes, Acanthodidae) ze spodního karbonu Severní Ameriky. Za povšimnutí stojí břišní pár ploutví, který expandoval do podoby ploutevního lemu. Podobné typy (např. *A. bronni*, nalezený rovněž v České republice) patřily mezi poslední zástupce trnoploutvých před jejich definitivním vyhynutím. Podle Zídka (1976).

ců akantodů, jako jsou např. *Traquairichthys* (obr. 230) a *Pseudacanthodes* (obr. 231), se dokonce redukoval i břišní pár ploutví, a to buď zcela, nebo do podoby ploutevního lemu. Podobně jako ostatní skupiny trnoploutvých měli i Acanthodiformes kosmopolitní rozšíření.

Na území České republiky byli trnoploutví zjištěni Geinitzem (1861) z nejspodnějšího spodního permu u Rudníku v Podkrkonoší (*Acanthodes gracilis*) a Fricem (1875) v plzeňské pánvi (*Traquairichthys pygmaeus*). Později byli trnoploutví nalezeni i na dalších permokarbonských lokalitách, např. v Boskovické brázdě, na Slánsku a Broumovsku, avšak vesměs jen v podobě izolovaných trnů a šupin. Podrobnější přehled o nálezích v České republice lze nalézt v práci Zajíce (1998a).

Z uvedeného přehledu vyplývá, že primitivní formy (od raného siluru do karbonu) měly silné šupiny, ploutevní trny jen měly ukotvené v kůži a maximální počet (6) vymezených trnů. U pozd-

nich forem (Acanthodiformes) z karbonu a spodního permu se počet vymezených trnů redukoval až na jeden (např. *Triazeugacanthus*) nebo mohly zcela vymizet a trny byly hluboce zakotveny v tělní svalovině. Všeobecným trendem pokročilých akantodů je redukce dermálního exoskeletu (supiny se stávají tenčími a nepokrývají celé tělo). Na

hlavě vznikají větší destičky (hlavně v oblasti krytu hyoidního oblouku), které jsou navzájem izolovány lými partiemi. Silurští zástupci řádů *Climatiiformes* a *Ischnacanthiformes* měli drobné multikuspidní zoubky a byli to nepochybně mikrofágové. Pozdější zástupci řádu *Ischnacanthiformes* však měli mohutné zuby a byli dravci.

Příčnoústí (paryby)

Systém:	Třída: Chondrichthyes (příčnoústí, syn. paryby) (sp. silur* - récent)
(Podle Zangerla 1981 a Capetty 1987, zjednodušeno)	Podtřída: Elasmobranchii (sp. devon - récent)
	Nadřád: Palaeoselachii (sp. devon - svrch, trias)
	Řád: Cladoselachida (svrch, devon)
	Řád: Symmoriida (sp. devon - svrch, karbon)
	Řád: Edestida (svrch, karbon - sp. trias)
	Řád: Helicoprionida (sp. karbon - sp. perm)
	Řád: Orodontida (sp. karbon - svrch, karbon)
	Řád: Petalodontida (sp. karbon - svrch, perm)
	Řád: Squatinactida (sp. karbon)
	Řád: Xenacanthida (svrch, devon - svrch, trias)
	Nadřád: Euselachii (stř. devon - svrch, křída, ? sp. paleocén)
	Řád: Hybodontida (stř. devon - svrch, křída, ? sp. paleocén)
	Řád: Ctenacanthida (svrch, devon - trias)
	Nadřád: Neoselachii (svrch, trias - récent)
	Řád: Selachii (žraloci) (svrch, jura - récent)
	Podřád: Hexanchoidei (svrch, křída - récent)
	Podřád: Squaloidei (svrch, jura - récent)
	Podřád: Pristiophoroidei (svrch, křída - récent)
	Podřád: Squatinoidei (svrch, jura - récent)
	Podřád: Galeoidei (svrch, trias - récent)
	Řád: Batoidei (rejnoci) (sp. křída - récent)
	Podřád: Rajiformes (sp. křída - récent)
	Podřád: Torpediniformes (paleocén - récent)
	Podřád: Myliobatiformes (? sp. křída, svrch, křída - récent)
	Podtřída: Holocephali (chiméry) (sp. karbon - récent)
	Řád: Iniopterygia (sp. karbon)
	Řád: Helodontida (svrch, devon - sp. perm)
	Řád: Chimaeriformes (sp. jura - récent)
	Podřád: Squalorajoidei (sp. jura)
	Podřád: Myriacanthoidei (sp. jura - svrch, jura)
	Podřád: Chimaeroidei (sp. jura - récent)

Diagnóza: Vodní čelistnatci, kteří nemají dermální exoskelet (s výjimkou báze plakoidní šupiny) a u kterých byl osifikační proces chrupavčitého endoskeletu nahrazen kalcifikací chrupavky (tzn. impregnací anorganickými solemi) nebo tento skelet zůstal ve stadiu chrupavky; ploutevní ostny (pokud jsou přítomny) jsou tvořeny trabekulárním dentínem (syn. Osteodentin; histologicky je odlišný od orthodontinu a mesodontinu akantodů), na povrchu není vytvořena sklovina; ploutevní paprsky jsou ceratotrichia, která nenesou známky členění (tedy náznaky svého vzniku splynutím řady šupin); žaberní štěrby (5-7) se u příslušníků podtříd Elasmobranchii otevírají navenek samostatně, u chimér jsou naopak kryty operkulem; hyoidní štěrbina je redukována v drobné spirakulum nebo zcela zanikla; hyomandibula se podílí na fixaci palatoquadrate k neurokranium (hyostylie); lebka vybíhá v rost-rum, takže ústa se otevírají na ventrální stranu; statoakustické ústrojí obsahuje statokonia (místo kompaktních statolitů); je vyvinut pohlavní dimorfismus (pářící orgán) a v souvislosti s tím vnitřní oplození; jako hydrostatický orgán slouží játra, plynový měchýř není vyvinut; na povrchu těla jsou plakoidní šupiny vyběhající v dentínem pokrytý výběžek, uvnitř s dutinou, do níž zabíhají nervy a cévy; část šupiny tvořená dentínem je ektodermálního původu, bazální část tvořená kostí je mesodermálního původu (dermatom); stejnou strukturu mají i zuby žraloků, které se zakládají hluboko v dutině ústní (protože tato dutina embryonálně vzniká vchlípením ektodermu) a zvolna se posouvají k hraně čelisti, kde vypadávají (viz obr. 77).

Chondrichthyes jsou velmi úspěšnou skupinou obratlovců, kteří patrně vznikli dříve než pancířnati a trnoploutvi (soude alespoň podle stratigrafického záznamu), a celkem dobře je lze již od

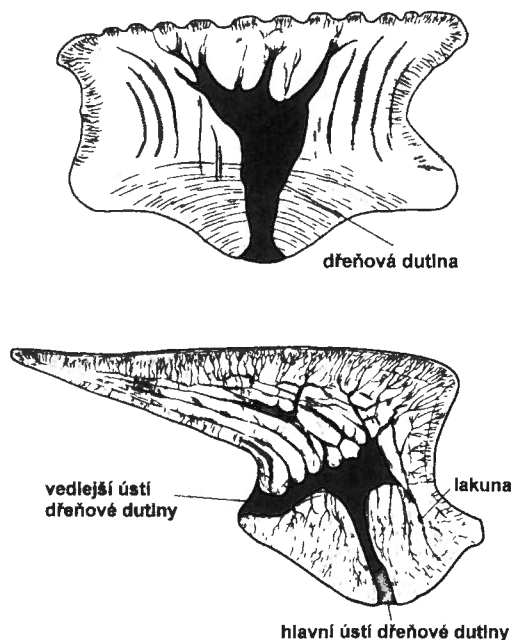
TZ~ ZTi ,,

* Ostny žraloku nejistého systematického postavení jsou známé ze spodního siluru, i koidní šupiny ze svrchního siluru (viz text).

konce devonu odlišit na dvě základní skupiny: Elasmobranchii a Holocephali. Obě skupiny se již v paleozoiku rozrůznily do řady fylogenetických linií, které však většinou před koncem paleozoika zanikly. Po této první radiační fázi však Elasmobranchii prodělali během jury a křídly druhou, z níž naopak většina fylogenetických linií přežila dodnes. Holocephali mají od konce paleozoika do rané jury fosilní záznam přerušovaný a terciární a recentní formy naznačují, že do dnešní doby přežívá jen zlomek jejich původního počtu.

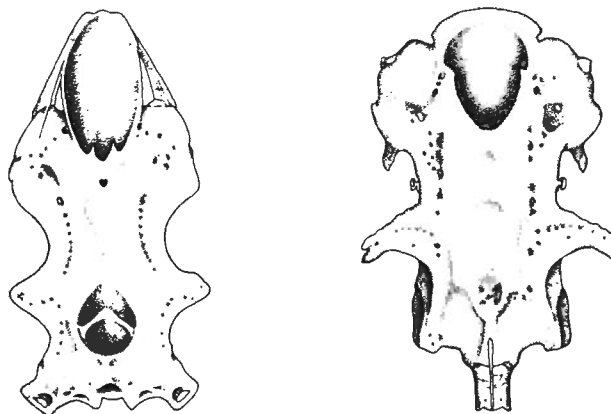
Nejstarší známý zub žraloka pochází ze spodního devonu (lochkov, gedin), avšak nejstarší plakoidní šupina, již v této rané fázi existence Chondrichthyes tvořená orthodontinem krytým na povrchu vitrodentinem (obr. 232), je známa už ze spodních vrstev svrchního siluru lokality Tuva v Rusku (Karatajuté-Talimaa 1973). Nejstarší známé ostny žraloků jsou dokonce známy již ze spodního siluru Číny (Min 1998). Tato stratigrafická disproporce v paleontologických nálezích zubů, šupin a ostnů je interpretována jako skutečnost, že Chondrichthyes měli během prvních 10 milionů let své existence jen drobné zoubky podobné plakoidním šupinám ukotveným ve sliznici dutiny ústní, tedy nikoliv pravé zuby, které by bylo možné od těchto šupin odlišit (Gross 1973).

Jak jméno napovídá, je celá vnitřní kostra u Chondrichthyes tvořena chrupavkou, která mů-

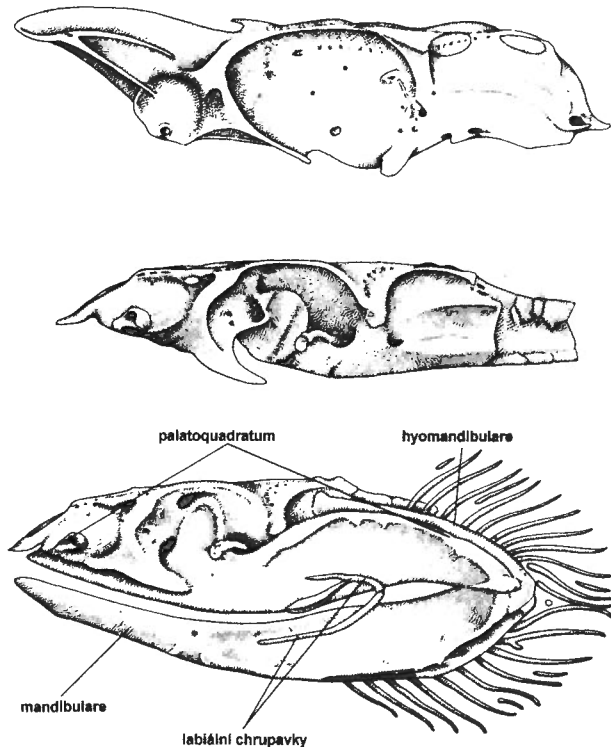


Obr. 232 Struktura primitivních plakoidních šupin ze svrchního siluru tvořených mesodontinem. Nahoře tvarová varianta. Podle Kára taj uté-Talimay (1973).

že v různém stupni kalcifikovat. Že kalcifikovaná chrupavka příčnoústých není primárním stavem, který by se u této skupiny vyvinul nezávisle na kosti jiných skupin obratlovců, bylo dokázáno nálezem rudimentárních zbytků osifikované tkáně v obratlech recentních žraloků (Peignoux-Deville a kol. 1985). To naznačuje - spolu se skutečností,



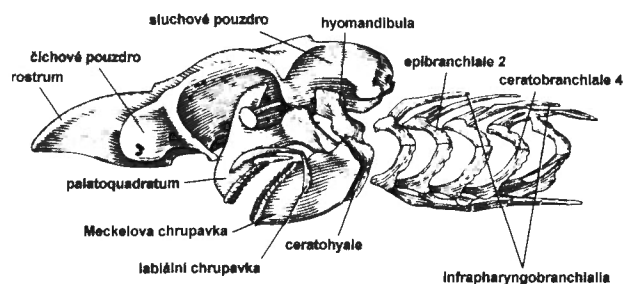
Obr. 233 Neurokrania recentních žraloků *Squalus acanthias* (vlevo) a *Chlamydoselachus anguineus* (vpravo) při pohledu z dorzální strany. Podle Wellse (1917) a Allise (1923).



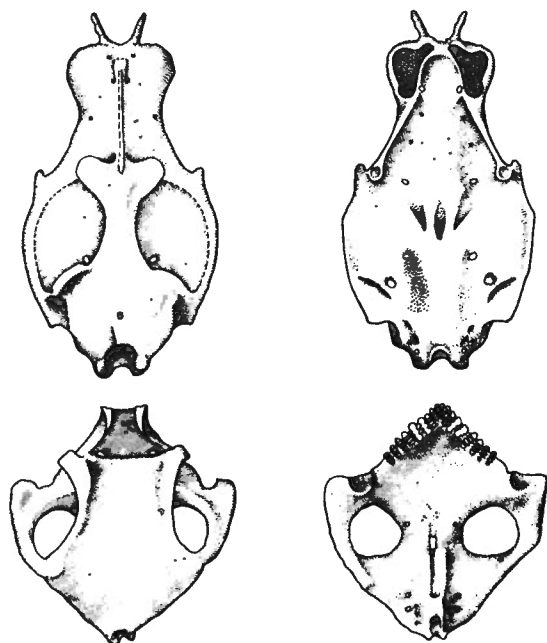
Obr. 234 Nahoře neurokranium recentního žraloka *Squalus acanthias* při pohledu z levé strany, uprostřed v témže pohledu neurokranium *Chlamydoselachus anguineus*, dole doplněno o elementy čelistního a hyoidního oblouku. Podle Wellse (1917) a Allise (1923).

že báze plakoidní šupiny nebo zubu u některých paleozoických Chondrichthyes (např. rod *Ornithoprion*) obsahovala pravou kostní tkáň - že tyto obratlovci si uchovávají potenciální schopnost osifikace (Zangerl 1981).

Neurokranium (obr. 233,234) je charakteristické zřetelným členěním na čichovou, zrakovou a sluchovou oblast, přičemž čichová pouzdra se otevírají na bázi (tedy na ventrální straně) a jsou široce oddělena dutinou zvanou *cavum praecerebrale*, jejíž přední okraj podpírá rostrum. Zrakovou a sluchovou oblast oddělují více či méně prominující postorbitální výběžky. Všechny tyto struktury lze dobře rozeznat již u paleozoických Elasmobranchii.



Obr. 235 Kompletní hlavový skelet recentního žraloka *Squalus acanthias* při pohledu z levé strany. Podle Marinelliho a Stengeru (1959).



Obr. 236 Lebka dvou zástupců skupiny Holocephali při pohledu z dorzální (vlevo) a ventrální (vpravo) strany. Nahoře *Chimaera coliei*, dole *Helodus simplex*. Palatoquadratum (dole vpravo jsou při jeho okraji vidět zuby) je kompletně přirostlé k neurokraniu. Podle Moy-Thomase (1936).

branchii. Palatoquadratum se připojuje k neurokraniu většinou prostřednictvím hyomandibuly (hyostylie; viz obr. 234 dole a 235), u primitivních forem je palatoquadratum fixováno vazy běžícími z předních a zadních výběžků (amfistylie), hyomandibula zde ještě nehraje významnou roli. Holocephali (včetně paleozoických forem) mají však palatoquadratum k neurokraniu pevně přirostlé (holostylie; obr. 236).

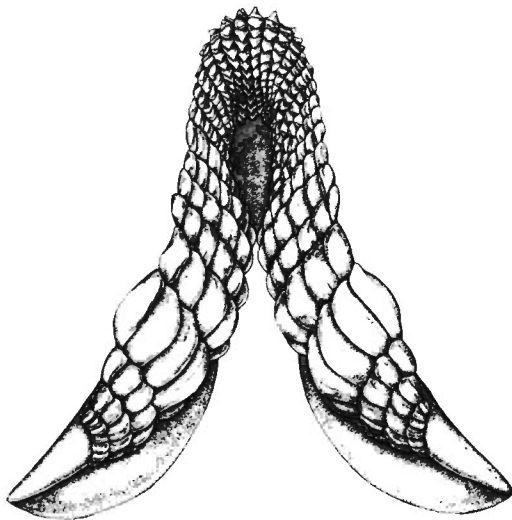
U paleozoických forem byla chorda plně zachována, a obratlová centra tudíž chyběla. Byly však vyvinuty neurální oblouky, které mohly v úseku těsně za neurokraniem splývat v rigidní útvar zvaný synarcuale. U chimér může synarcuale zahrnovat i kalcifikované základy obratlových center. Již u některých paleozoických forem se vedle hemálních oblouků vyskytovala krátká kalcifikovaná žebra, ale u většiny ještě žebra chyběla.

Pletenec prsních ploutví se skládá pouze z jediného páru chrupavek zvaných scapulocoracoidy, které se v mediální linii stýkají a u dospělců moderních žraloků srůstají (avšak nikdy u paleozoických forem). U některých moderních žraloků se v pletenci lopatkovém navíc vyskytují tzv. sternální chrupavky, které se vkládají mezi korakoidní části pletence. Prsní ploutev se u moderních žraloků skládá z proximální části pozůstávající ze tří basalií (zvaných propterygium, mesopterygium a metapterygium) a distálních radialií. Toto schéma (často nazývané uniseriální archipterygium) se vyskytovalo již u nejstarších Chondrichthyes a v evoluci mu nepředcházelo biseriální archipterygium, jak si to mylně představoval Gegenbaur (1872). Pletenec pánevní je u moderních forem tvořen příčnou chrupavkou (*cartilago puboischia-dica*), která pouze u chimér mírně prominuje laterálním směrem. Samci většiny Chondrichthyes mají vyvinuté kopulační orgány (pterygopodia), což jsou prodloužené a do trubice stočené mediální části břišních ploutví, jejichž kosterní výztuha se označuje jako mixipterygium. Tento pohlavní dimorfismus byl vyvinut již u paleozoických forem. Distální část všech ploutví je vyztužena ceratotrichii. Příslušníci řádu Cladoselachida měli ocasní ploutev ještě homocerkní (navenek souměrnou, ale chorda zabíhala do horního laloku), teprve u pozdějších forem se vyvinula v heterocerkní, kde spodní lalok téměř zakrněl. Příslušníci řádu Xenacanthida (např. *Xenacanthus*) měli souměrnou difycerkní ploutev, která byla spíše ploutevním lemem, s nápadným trnem na zadním konci lebky. U většiny paleozoických žraloků chyběla anální ploutev, u příslušníků skupiny Xenacanthida je však naopak zmnožená do páru.

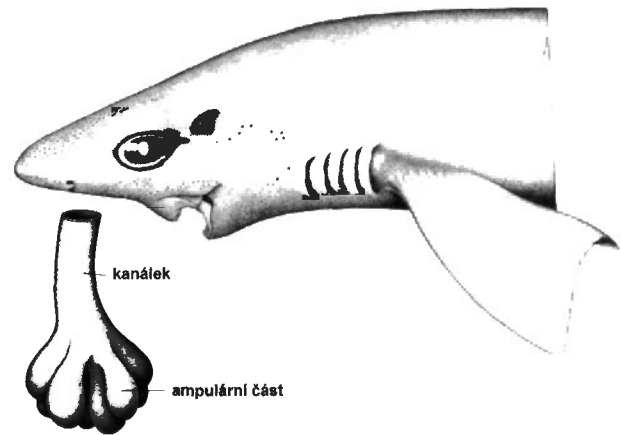
Dermální skelet (pakliže se to tak dá říci) je vyvinut v podobě plakoidních šupin (viz obr. 75), které jsou derivátem ektodermu a mesodermu, podobně jako zuby. Paleozoičtí příčnouští měli šupiny ještě odlišné od typické plakoidní šupiny recentních zástupců; rozdíly spočívají hlavně ve větším počtu zoubků a ve skutečnosti, že typické plakoidní šupiny dnešních žraloků nerostou (jejich báze je tvořena acelulární kostí). U některých forem jsou morfologicky odlišné i podle toho, na které části těla jsou umístěny. Je zajímavé, že šupiny paleozoických příčnouštých rostly koncentrickým přidáváním vrstviček okolo výchozího růstového centra, protože ještě obsahovaly celulární kost (Moy-Thomas a Miles 1971).

Stejnou strukturu mají i zuby Chondrichthyes. Protože dermální kosti chybějí, jsou u nich zuby fixovány vazivem přímo na palatoquadratum a mandibulare. Zuby byly v nejjednodušším případě tvaru kužele s dřevnou dutinou, přičemž kužel byl mírně ukloněn. Od tohoto jednoduchého tvaru existuje celá řada přechodů až k zubu složitějšímu, tvořenému několika vrcholy, nebo s jediným vrcholem, avšak s protáhlou bází a pilovitým ostřím. Zuby se liší nejen podle taxonomické pří-

slušnosti, ale i podle pozice na čelisti (např. u recentního rodu *Heterodontus*; obr. 237). Variabilita ve tvaru zubů i u jediného druhu (např. rodu *Cladodus*; obecně to platí pro primitivní paleozoické formy) může být značně vysoká, takže taxonomická determinace výlučně na podkladě zubů není u těchto forem spolehlivá. Naproti tomu však existují specializované formy (většinou moderní typy), u nichž je tvar zubů velmi charakteristický. Zuby u Chondrichthyes se neustále vyměňují (obr. 77), tzn. jejich dentice je polyphyodontní. V přední části zubní série je výměna rychlejší než v zadní. Podobně platí, že u mladších jedinců je výměna rychlejší (řádově pouze o několik dnů) než u starších.



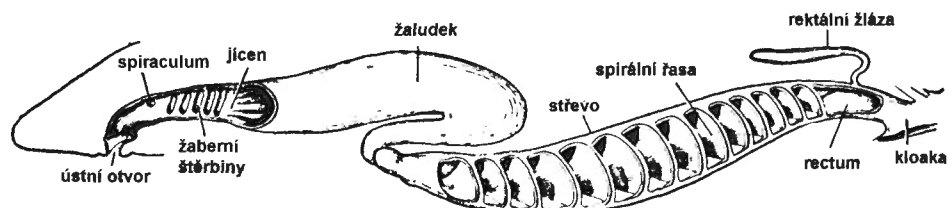
Obr. 237 Pohled na spodní čelist recentního žraloka *Heterodontus* (Galeomorpha) s heterodontní denticí. Podle Carrolla (1993).



Obr. 238 Hlava recentního žraloka *Squalus acanthias* s vyznačením pórů, kterými se na povrch těla otevírají Lorenziniho ampuly. Vlevo dole je znázorněna ve velkém zvětšení jedna z nich. Vzadu za okem je spiraculum, na spodní straně rostra jsou umístěny nozdry. Podle Bjerringa (1986a).

Sensorické orgány typické pro recentní příčnouště jsou Lorenziniho ampuly (obr. 238), které se patrně vyvinuly z orgánů postranní smyslové čáry (neuromastů). Jsou to drobné tubulózní útvary vyplněné slizem a otevírající se na povrch těla drobným otvorem. V rozšířené bazální části jsou umístěny smyslové buňky, které pravděpodobně registrují změny hydrostatického tlaku. Bylo však zjištěno, že některé z nich mohou registrovat i teplotu nebo dokonce elektrické výboje.

Obr. 239 Schéma trávicí soustavy žraloka s částečně odkrytou stěnou střeva, aby byla vidět spirální řasa. Podle Romera a Parsonse (1977).



Většina paleozoických příčnoústých žila v mořích, ale někteří se přizpůsobili životu ve sladkovodním prostředí (permokarbonští *Xenacanthida*). Zdá se, že xenakanti žili podobně jako recentní dvojdyšní, na což ukazuje jejich tvar těla a difycerní ploutev.

Žraloci jsou a vždy byli převážně dravci, na což lze usuzovat z rozboru jejich fosilizovaných exkrementů (tzv. koprolitů) charakteristického tvaru, který byl dán přítomností spirální řasy ve střevě (obr. 239).

Elasmobranchii

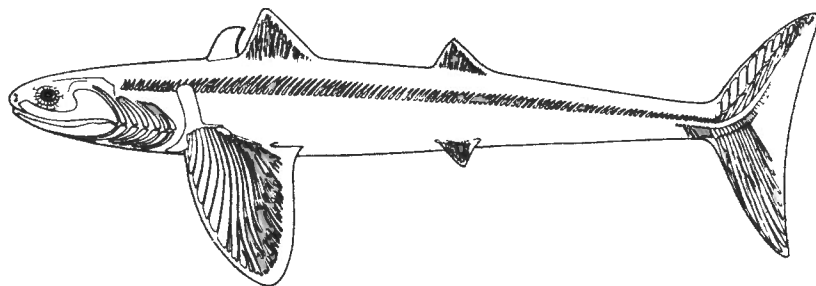
Elasmobranchii lze od chimér odlišit mikroskopickou stavbou zubů (na povrchu je tenká vrstva skloviny, pod ní vrstva orthodontinu a pod ní vrstva osteodontinu), způsobem fixace palatoquadrata k neurokraniu (amfistylie nebo hyostylie) a absencí operkula. Série žaberních oblouků expandovala daleko za úroveň neurokrania (viz obr. 235) a žaberní štěrby se otevírají na povrch těla samostatně. Elasmobranchii špatně vidí (malé oči), ale mají velmi dobrý čich (velké čichové kapsuly). Všechny ploutve s výjimkou ocasní měly trojúhelníkovitý tvar, v případě párových jsou vyztuženy řadou basalií, k nimž se distálně pojí řada radialií, sahajících až k okraji ploutve; basalia se kloubí ke scapulocoracoidu. Primitivní zástupci měli dvě dorzální ploutve, před nimiž v určité vzdálenosti (nikoliv v náběhové hraně ploutve) byly nízké a tupé trny nekryté sklovinou, ukotvené pouze v kůži, a nikoliv hluboko ve svalovině mezi myotomy. Osa těla byla tvořena nezaškrcenou chordou, obratlová centra chyběla, neurální oblouky byly kalcifikované, hemální oblouky byly zachovány jako řada tyčinek.

Zástupci skupiny *Cladoselachida* se vyznačovali lebkou bez rostra, dvěma dorzálními ploutvemi a homocerní ocasní ploutví. Dutina ústní byla vystlána pouze drobnými zoubky podobnými plakoídním šupinám, pravé funkční zuby ještě chyběly. Zcela ještě chyběla žebra, pouze v ocasní ploutvi byly krátké hemapofýzy. Radialia v párových ploutvích zasahovala až téměř k jejich okraji a distálně byla dichotomicky rozštěpená. Navazovala na ně krátká ceratotrichia. Primitivní *Cladoselachida* se způsobem života nelišili od dravých forem moder-

ních žraloků. V jejich střevě byly nalezeny šupiny kostnatých ryb a žraloci zuby. Na rozdíl od recentních žraloků patrně polykali svoji kořist celou. Příslušníci řádu *Cladoselachida* (např. rod *Cladoselache*, dorůstající až 2 m, s téměř lysým tělem a téměř symetrickou ocasní ploutví, která je však uvnitř heterocerní; obr. 240) patří mezi nejstarší zástupce příčnoústých, kteří byli hojnější ve středním devonu. Měli patrně dvě dorzální ploutve vyztužené masivním krátkým trnem z trabekulárního dentinu. Rod *Cladoselache* se diverzifikoval do velkého množství druhů.

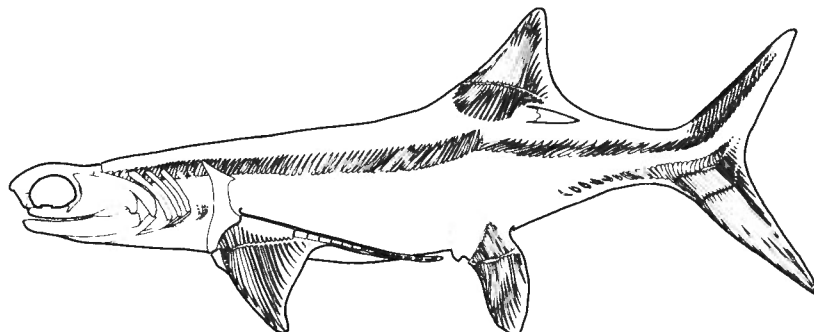
Symmoriida jsou nejlépe prostudovaní paleozoičtí žraloci. Jejich kůže byla ještě lysá, ocasní ploutev homocerní jako u rodu *Cladoselache*, chyběla žebra. Samci však již měli dobře vyvinutá pterygopodia. Charakteristickým znakem příslušníků této skupiny byla protažená báze prsní ploutve (metapterygium) a jediná dorzální ploutev posunutá na úroveň břišních ploutví. Dosahovali značných velikostí (např. rod *Cobelodus* až 2 m, obr. 241; *Symmorium* až 3 m). Rod *Danaea* ze spodního až svrchního karbonu byl menší, dosahoval pouze 40-50 cm. Velmi zajímavý je *Stethacanthus* (obr. 242) nebo *Falcatus* (Lund 1985); dospělí samci měli na dorzální straně hlavy a za trnem v úrovni prsních ploutví zvláštní políčka pokrytá dentinovými zoubky. Je pravděpodobné, že je tento zvláštní rys spojen s pohlavním dimorfismem, protože u samic jsou tato políčka vždy mohutnější.

Edestida a *Helicoprionida* byli dříve považováni za chiméry (Moy-Thomas a Miles 1971), nověji jsou řazeni do podtřídy Elasmobranchii (Zangerl 1981) a shrnováni do jediného řádu Eugeneodon-

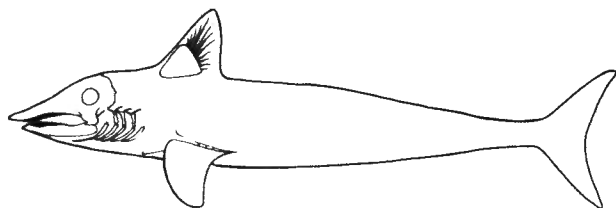
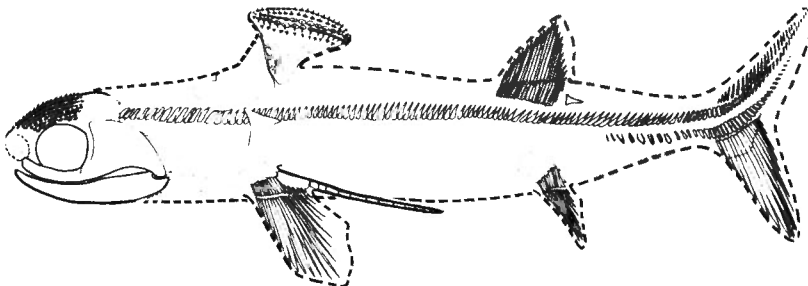


Obr. 240 *Cladoselache fyleyi* (Elasmobranchii, *Cladoselachida*) ze svrchního devonu Severní Ameriky. Dorzální trn byl patrně součástí ploutve a s největší pravděpodobností i zadní dorzální ploutev byla vyztužena podobným trnem. Celková délka těla dosahovala necelých 60 cm. Podle Bendix-Almgreena (1975).

Obr. 241 *Cobelodus aculeatus* (Elasmobranchii, Symmoriida) ze svrchního karbonu Severní Ameriky. Všichni zástupci této skupiny měli protaženou bázi prsní ploutve (metapterygium). Celková délka těla dosahovala přibližně 90 cm. Podle Zangerla a Case (1976).

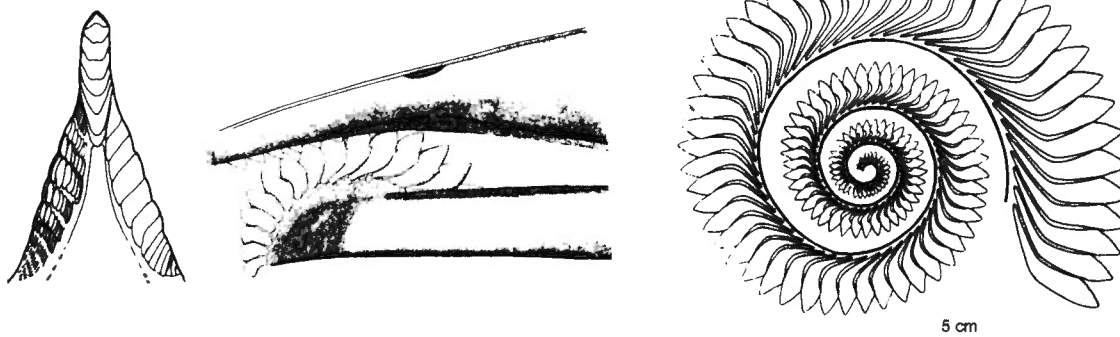


Obr. 242 *Stethacanthus altonensis* (Elasmobranchii, Symmoriida) ze svrchního devonu až svrchního karbonu Severní Ameriky. Rekonstrukce kostry samice. Za hlavou byl mohutný trn, za nímž se zachoval podivný chomáč tenkých vláken, na jejichž konci bylo políčko pokryté drobnými dermálními zoubky. Nejdelší zoubky jsou při krajích, nejkratší uvnitř. Rovněž na dorzální straně hlavy bylo podobné políčko dermálních zoubků. U samců byla tato políčka lépe vyvinuta než u samic. Ostatní části těla byly lysé. Podle Zangerla (1981).



Obr. 243 *Fadenia crenulata* (Elasmobranchii, Edestida) ze svrchního permu Grónska. Specializovaný žraloci, jejichž palatoquadratum bylo redukováno pouze na část artikulující se spodní čelistí. Na symfýze spodní čelisti byla vyvinuta spirála symfyzálních zubů. Břišní ploutve a zadní nepárové ploutve chyběly. Podle Zangerla (1981).

tida (viz též Carroll 1993). Tato názorová nejednotnost vznikla proto, že někteří autoři tvrdili, že palatoquadratum je přirostlé k neurokraniu, jiní, že bylo redukováno a u permských zástupců zcela zmizelo. Patří sem bizarní typy se zobákovitě protaženými čelistmi (např. *Ornithoprion* a *Fadenia*, obr. 243) ze svrchního karbonu Severní Ameriky, u nichž se zachoval jen prsní pár ploutví a jediná dorzální ploutev. Jejich spodní čelist byla na celé vnitřní straně pokryta zuby, na symfýze byly zuby od ostatní dentice odděleny a tvořily jakousi souvislou spirálu (viz např. rod *Helicoprion*; obr. 244).



Obr. 244 Symfyzální zubní spirála specializovaných permských žraloků (Edestida, *Helicoprionida*). Vlevo dorzální pohled na spodní čelist u *Fadenia crenulata* (stejný pohled jako na obr. 237); symfyzální spirála prominuje před úroveň srůstu obou čelistí. Uprostřed pohled na přední část lebky u *Sarcoprion edax* z levé strany. Vpravo izolovaná symfyzální spirála *Helicoprion bessonovi* ze spodního permu Ruska (měřítko se vztahuje pouze k tomuto obrázku). Počet zubů ve spirále může dosahovat až 180. Podle Zangerla (1981) a Nielssena (1952).

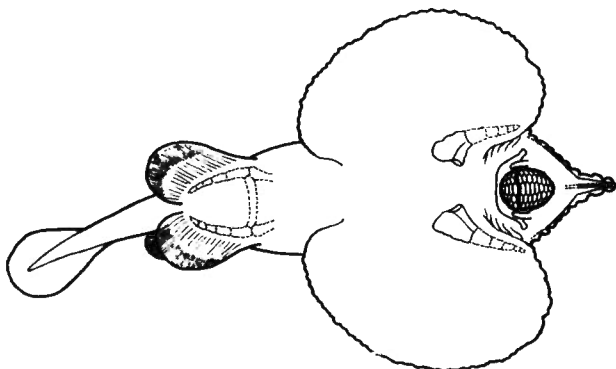
První zuby (tedy nejstarší, vytvořené již u mladého jedince) jsou v centru spirály. Celá spirála je uložena ve speciální dutině, do které se během růstu jedince zasouvaly starší zuby spirály.

Orodontida jsou karbonští žraloci bez ostnů s protaženým, téměř úhořovitým tělem a relativně malými ploutvemi. Kompletní jedinci jsou vzácní, většina informací o této skupině je založena na detailní morfologii zubů. Charakteristickým rodem je *Orodus* (obr. 245) ze spodního až svrchního karbonu Severní Ameriky a Evropy (Anglie). Někteří jedinci dosahovali pozoruhodných velikostí, na což lze usuzovat z toho, že báze jejich zubů (např. u druhu *O. ramosus*) přesahovala v předozadním směru 11 cm.



Obr. 245 *Orodus micropterygius* (Elasmobranchii, Orodontida) ze svrchního karbonu Severní Ameriky. Vyznačoval se charakteristickým tvarem zubů a drobnými ploutvemi. Celková délka těla přibližně 1,1 m. Podle Zangerla (1981).

Početně zastoupeným a mnohem více diverzifikovaným řádem pozdněpaleozoických žraloků jsou Petalodontida. Někteří z nich - jako např. *Janassa* (obr. 246) - měli vějířovitě rozšířené prsní ploutve a podobali se tak rejnokům. Měli dlouhé rostrum a ústa se tím dostala na spodní stranu hlavy. Ocas byl protažený a zakončený oválnou ocasní ploutví. Výborně zachované nálezy exemplářů *Janassa* ze svrchnopermských bituminózních břidlic Německa podávají informace i o složení jejich potravy: v trávicí trubici byly nalezeny zbytky ramenonožců, ostnokožců, foraminifer a krabů.



Obr. 246 *Janassa bituminosa* (Elasmobranchii, Petalodontida) ze svrchního permu Německa. Pohled z ventrální strany. Specializovaní žraloci, jejichž zvětšené ploutve a malé rostrum poněkud navozuje představu rejnoka. Podle Schaumberga (1979).

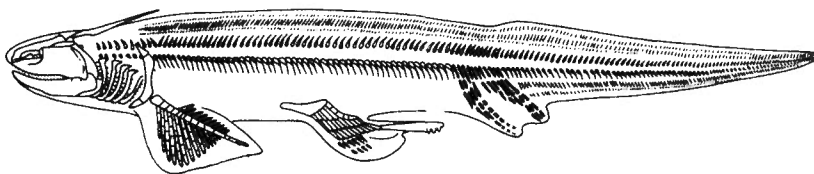
Zvláštní skupinou drobných paleozoických žraloků, kteří svým vzhledem poněkud upomínali na rejnoky, byli Squatinactida. Jsou zastoupeni jediným rodem *Squatinactis* (obr. 247). Kromě vzhledu měli velmi charakteristické multikuspidní (vícevrcholové) zuby s vysokými a ostrými špicemi.



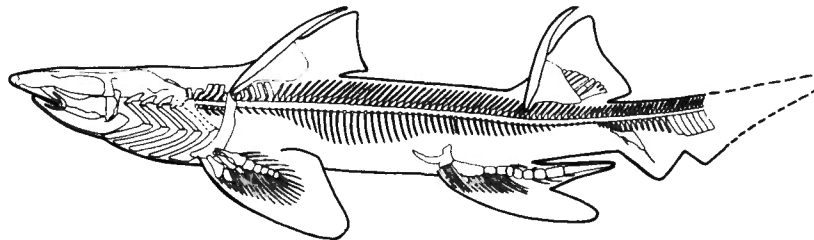
Obr. 247 *Squatinactis caudispinatus* (Elasmobranchii, Squatinactida) ze spodního karbonu Severní Ameriky. Celková délka těla je odhadována na přibližně 20 cm. Podle Lunda a Zangerla (1974).

Xenacanthida (někdy také nazývaní Pleuracanthida) byli sladkovodní žraloci, kteří měli za hlavou jeden výrazný trn, původně začleněný do náběhové strany dorzální ploutve, u pokročilejších rodů (např. *Orthacanthus*) se od této ploutve izoloval a druhotně se napojil na pletenec lopatkový nebo přímo na neurokranium. Rod *Xenacanthus* měl stejně jako všichni příslušníci této skupiny zuby s laterálními zoubky převyšujícími centrální (diagnostický znak xenakantů). Dlouhé báze ploutví primitivních forem naznačují, že ploutve byly využívány jako stabilizátory, a nikoliv při lokomoci. První zástupci jsou známi ze svrchního devonu, v Severní Americe vymřeli koncem permu, v Austrálii (a s určitými pochybnostmi i v Evropě) přežili až do pozdního triasu. Měli lysou kůži, prsní ploutev v podobě biseriálního archipterygia, dorzální ploutev velmi dlouhou, ocasní ploutev

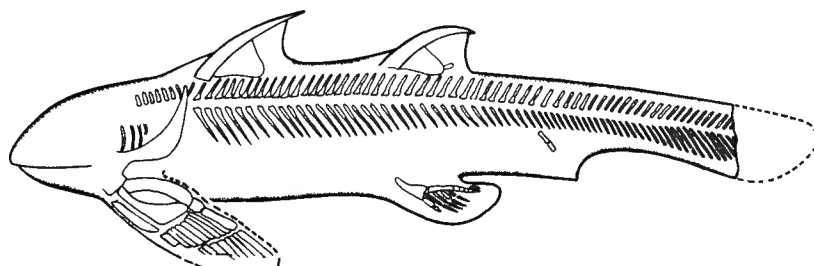
Obr. 248 *Xenacanthus* (= *Triodus*) *sessilis* (Elasmobranchii, Xenacanthida) ze spodního permu Německa. Délka těla přibližně 70 cm. Podobné formy se vyskytovaly i v jezerech raného permu v České republice. Podle Jaekela (1906).



Obr. 249 *Tristychius arquatus* (Elasmobranchii, Hybodontida) ze spodního karbonu Skotska. Kostra samce (viz mohutná mixipterygia na břišních ploutvích). Za pozornost rovněž stojí kostra prsních ploutví (biseriální archipterygium se zmnoženými basalií). Celková délka přibližně 55 cm. Podle Dicka (1978).

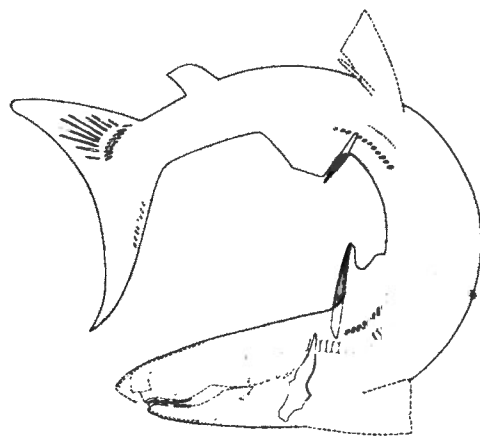


Obr. 250 *Onychoselache traquairi* (Elasmobranchii, Hybodontida) ze spodního karbonu Skotska. Celková délka přibližně 13 cm. Podle Zangerla (1981).



byla difycerní. Řada kompletních jedinců pochází ze spodního permu České republiky (např. z Broumovska) a byla popsána Fricem (1889, 1895) jako rody *Xenacanthus* (= *Triodus*; obr. 248), *Pleuracanthus* a *Orthacanthus*. Vztah těchto tří rodů je doposud nejasný. Kromě toho Fric (1889) popsal na podkladě trnů ze svrchního karbonu Podkrkonoší (Kounov) rod *Platyacanthus*.

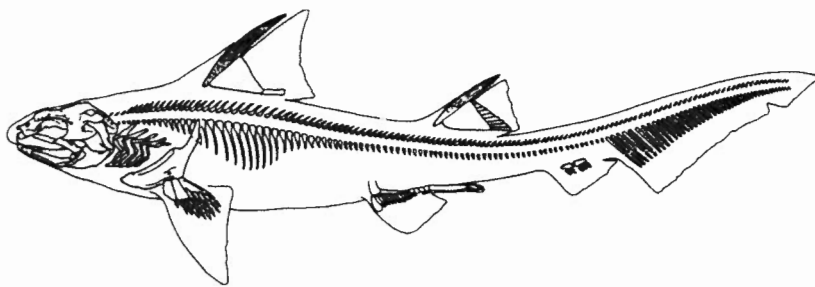
Hybodontida žili od středního devonu až do pozdní křídy, s určitými pochybnostmi až do raného paleocénu (přibližně 300 mil. let), takže je lze považovat za neúspěšnější skupinu Elasmobranchii. Mezi jejich hlavní diagnostické znaky patří struktura výztužného trnu a morfologie zubů, avšak jejich vnější morfologie se značně rozrůžnila. Durofágní dentice mesozoických hybodontidů naznačuje potravní posun k bezobratlým s pevnými schránkami. Z paleozoických forem se k nim řadí středně velký (do 60 cm) *Tristychius* (obr. 249) s mírně zahnutým trnem a prsními ploutvemi v podobě biseriálního archipterygia. Samci měli mohutné mixipterygium. Podobný byl drobný *Onychoselache* (obr. 250) se zuby v podobě zaoblených knoflíků a s nezvykle stavěnou proximální sérií elementů prsní ploutve (basalia). U rodu *Wodnika* (obr. 251) byla kostra jen málo kalcifikovaná, ale vnější tvar těla se v bituminózních břidlicích zachoval velmi dobře. U mesozoických zá-



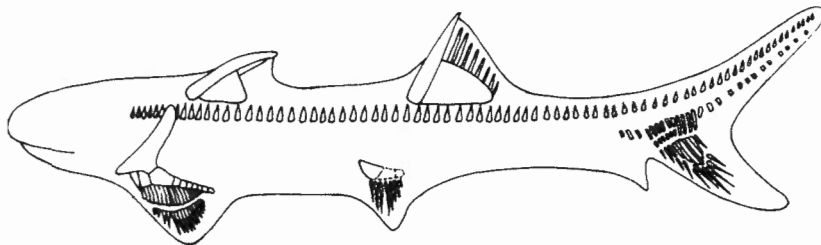
Obr. 251 *Wodnika striatula* (Elasmobranchii, Hybodontida) ze svrchního permu Německa. Celková délka přibližně 80 cm. Podle Schaumberga (1977).

stupu (např. *Hybodus*; obr. 252) byla již vyvinuta krátká žebra. Mezi poslední zástupce (hojně i u nás, např. lokalita Březina u Moravské Třebové; Trbušek 1999, ústní sdělení) patří - kromě zmíněného rodu *Hybodus* - rody *Ptychodus* a *Acrodus* z pozdní křídy (*Acrodus* je však znám již z pozdního triasu a jury).

Ctenacanthida jsou skupinou, která má řadu znaků společných s ostatními paleozoickými žraloky (chyběla jim např. žebra, náběhová strana ne-



Obr. 252 Rekonstrukce kostry žraloka *Hybodus* sp. (Elasmobranchii, Hybodontida). Tento rod je znám od středního triasu až do konce křídly. Podle Maiseye (1983).



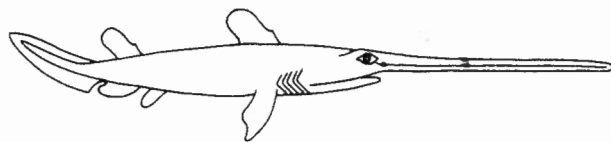
Obr. 253 *Ctenacanthus costellatus* (Elasmobranchii, Ctenacanthida) ze spodního karbonu Skotska. Celková délka těla přibližně 90 cm. Podle Moy-Thomase (1936).

párových ploutví byla vyztužena trnem), měli však vyvinutou řitní ploutev a dvě dorzální ploutve a jejich nejpokročilejší zástupci přežili až do triasu. Nominální rod *Ctenacanthus* (obr. 253) ze svrchního devonu byl zpočátku znám jen na podkladě velmi charakteristických trnů, teprve později byly nalezeny kompletní nebo téměř kompletní kostry. K primitivnějším zástupcům této skupiny lze řadit i drobné jedince rodu *Bandringa* (obr. 254) s nezvykle prodlouženým rostem a s trnem zadní dorzální ploutve delším, než byl trn přední ploutve. Jejich ocasní ploutev se považuje za heterocerkní. Ve středním triasu žil drobný žralok *Acronemus* (obr. 255), jeden z posledních zástupců tohoto řádu.

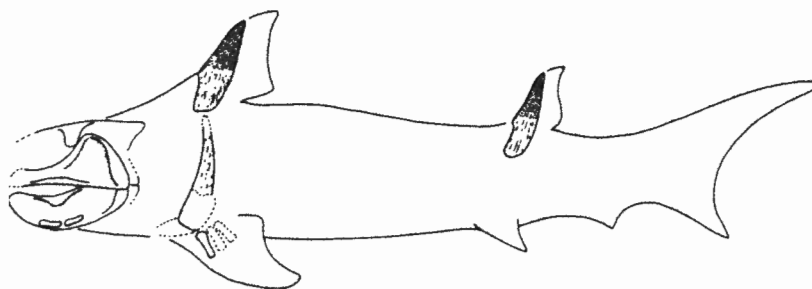
Rády Desmiodontida a Coronodontida jsou taxony založené pouze na charakteru dentice a kompletní jedinci nejsou známi.

Moderní žraloci a rejnoci jsou shrnováni pod společný název Neoselachii. Radiace paleozoických žraloků přetrvala výrazněji do mesozoika pouze skupinou Hybodontida. Avšak jejich trny jsou natolik odlišné nejen od všech ktenakantů, ale i Neoselachii, že to hybodontidy z okruhu možných předků moderních žraloků a rejnoků vylučuje. Určité podobnosti ve struktuře dorzálních trnů

lze však nalézt mezi Neoselachii a zástupci skupiny Ctenacanthida (Maisey 1975), takže původ všech moderních žraloků a rejnoků - a tedy kořeny mesozoické radiace Elasmobranchii - je možné hledat v této skupině patrně během triasu. Nejstarší Neoselachii jsou známi ze spodní jury. Lze je charakterizovat ploutvemi, v nichž radialia nikdy nezasahují až k okraji, obě poloviny pletence lopatkového (scapulocoracoidy obou stran) a pánevního jsou navzájem ventrálně spojeny (scapulocoracoidy se dotýkají, v pánvi je jediná puboischiadická destička), okolo chordy jsou vyvinuta kalcifikovaná centra obratlů. Rozdíly oproti pa-



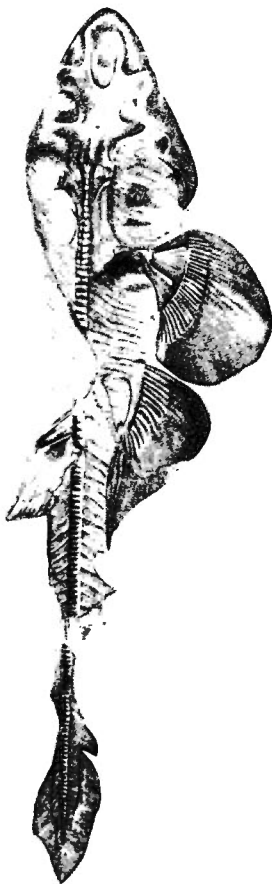
Obr. 254 *Bandringa rayi* (Elasmobranchii, Ctenacanthida) ze svrchního karbonu Severní Ameriky. Rostrum bylo přibližně stejně dlouhé jako tělo (bez ocasní ploutve). Většinou jsou známi jedinci okolo 11 cm, o kterých se předpokládá, že byli juvenilní. Byli euryhalinní (nálezy pocházejí ze sladkovodních i marných sedimentů). Celková délka zobrazeného exempláře přibližně 17 cm. Podle Bairda (1978).



Obr. 255 *Acronemus tuberculatus* (Elasmobranchii, Ctenacanthida) ze středního triasu Evropy. Jeden z posledních zástupců skupiny Ctenacanthida. Celková délka těla do 35 cm. Podle Rieppela (1982).

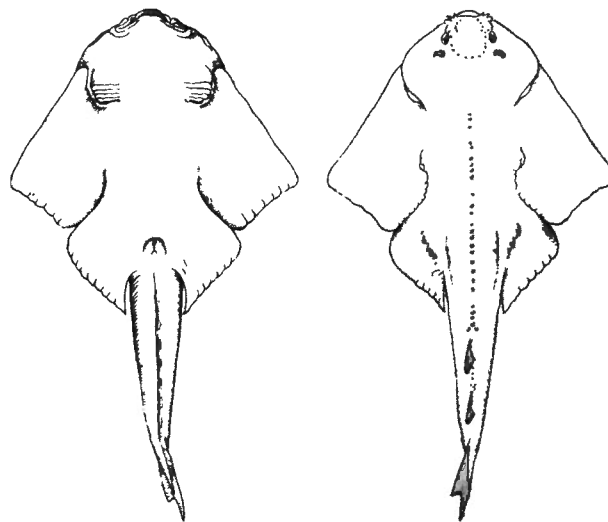
leozoickým žralokům byly nalezeny i v histologické struktuře zubní skloviny. Oproti paleozoickým zástupcům jsou mesozoičtí a kenozoičtí zástupci dokumentováni z valné většiny fosilními zuby, kompletní kostry se nacházejí jen vzácně.

Žraloky (Selachii) lze rozlišit do několika podskupin, jejichž zástupci přežili vesměs až do dnešní doby. Hexanchoidei - jak jejich jméno napovídá - mají šest až sedm žaberních štěrbin a pouze jedinou dorzální a dozadu posunutou ploutev, která navíc není vyztužena trnem. Jejich rostrum je krátké a široké. Patří sem např. recentní rod *Chlamydoselachus* (viz obr. 234), známý ve fosilním záznamu od svrchní křídly, a *Hexanchus* od svrchní jury. Radí se sem i fosilní rod *Sphenodus* ze svrchní jury (Bavorsko; Solnhofen) až spodního paleocénu. Squaloidei jsou naproti tomu charakterizováni dvěma dorzálními ploutvemi, pěti žaberními štěrbinami, krátkými čelistmi (takže ústní otvor je na spodní straně lebky a rostrum je dobře vyvinuto)



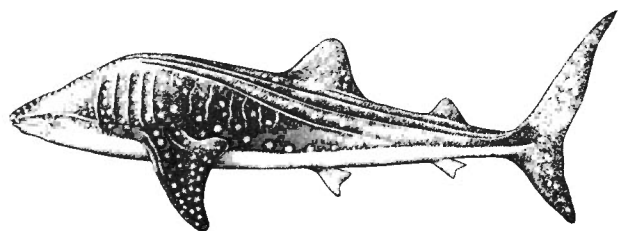
Obr. 256 *Protospinax annectans* (Elasmobranchii, Selachii) ze svrchní jury Bavorska. Dobře je patrný tvar neurokrania (pohled z dorzální strany). Celková délka těla přibližně 1,5 m. Podle Blota (1969).

a dobře kalcifikovanými obratlovými centry. Patří sem např. nominátní rod *Squalus* (viz obr. 238), známý od svrchní křídly až do recentu (také z oligocénu České republiky; viz Brzobohatý a Kalabis 1970). Do blízkosti této skupiny je taxonomicky kladen (i když s mnoha pochybnostmi) rod *Protospinax* (obr. 256) ze svrchní jury (Solnhofen); je to benthická forma se zuby schopnými drtit tvrdou potravu. Pristiophoroidei jsou skupinou žraloků, kteří se vyznačují dorzoventrálně zploštělým rostem, které nese po stranách zuby (nejsou fixovány v jamkách), a párem dlouhých vousovitých výběžků vyrůstajících ze spodní strany proximální části rostra. Recentní rod *Pristiophorus* je znám podle kompletních koster již ze svrchní křídly (Libanon).

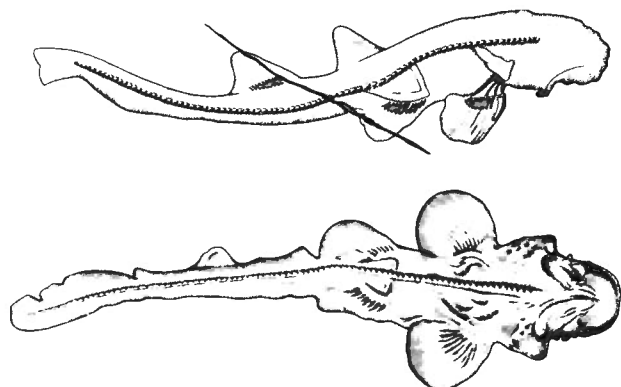


Obr. 257 *Squatina dumerili* (Elasmobranchii, Squatinoidei), récent. Samice, vlevo pohled z ventrální strany, vpravo z dorzální strany. Délka těla 3,8 m. Podle Bigelowa a Schroedera (1948).

Squatinoidei jsou monotypickou skupinou vytvořenou pro jediný rod *Squatina* (obr. 257), který je znám od svrchní jury až po récent. Dorzoventrálně zploštělé tělo se široce rozšířenými prsními ploutvemi připomíná rejnoky, ale ústa jsou terminální a rostrum je jen velmi krátké. Do skupiny Galeoidei patří benthičtí žraloci čeledi Heterodontidae s heterodontní denticí vyvinutou pouze na spodní čelisti (viz obr. 237). Rod *Heterodontus* je znám již od spodní křídly. Patří sem např. i recentní rody *Lamna* (jediný zástupce Neoselachii, který má ocasní ploutev vně symetrickou a vyvinutou v podobě pŕlměsíce), dále *Carcharias*, *Carcharodon* (známý od spodního miocénu až po récent a patřící mezi největší recentní dravce; jeho fosilní zuby dosahují výšky korunky až 15 cm), velký planktonofágní *Rhincodon* (známý od středního miocénu;



Obr. 258 *Rhincodon typus* (Elasmobranchii, Galeoidei), recentní planktonofágní žralok. Samice, délka těla 5,3 m. Někteří jedinci však mohou dosahovat velikosti až 18 m, čímž se řadí mezi největší recentní obratlovce. Podle Bigelowa a Schroedera (1948).



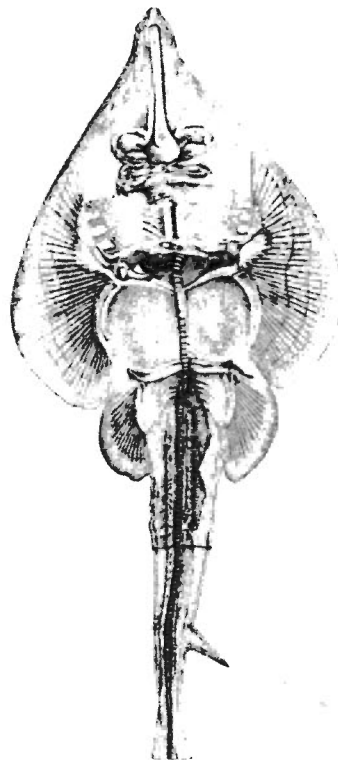
Obr. 259 *Phorcynis catulina* (Elasmobranchii, Galeoidei) ze svrchní jury Francie. Drobný žralok (celková délka nepřesahuje 40 cm), jehož dobře zachované exempláře se nacházejí rovněž ve svrchní juře okolí Solnhofenu. Podle Blota (1969).

obr. 258) a *Scyliorhinus*, ale také poněkud zvláštní drobný žralok *Phorcynis* ze svrchní jury (obr. 259), jehož taxonomická pozice v rámci skupiny je nejasná.

Z hlediska výskytu fosilních zástupců Elasmobranchii u nás je vhodné zmínit, že hojně doklady žraloků a rejnoků, představované především izolovanými zuby a obratlovými centry, se nacházejí v české svrchní křídě. Jedná se nejen o zástupce Neoselachii (rody *Hexanchus*, *Heterodontus*, *Scapanorhynchus*, *Cretodus*, *Cretoxyrhina*, *Cretolamna*, *Parano moto don*, *Squalicorax*, *Ptychotrygon*), ale také skupiny Hybodontida (*Hybodus*, *Ptychodus*); viz Trbušek (1999). V jihomoravském terciéru bylo doposud zjištěno 10 druhů žraloků, náležejících rodům *Chlamydoselachus*, *Heptranchias*, *Squalus*, *Echinorhinus*, *Isurus*, *Carcharias*, *Alopias*, *Mitsukurina* a *Cetorhinus* (Gregorová 1999, ústní sdělení).

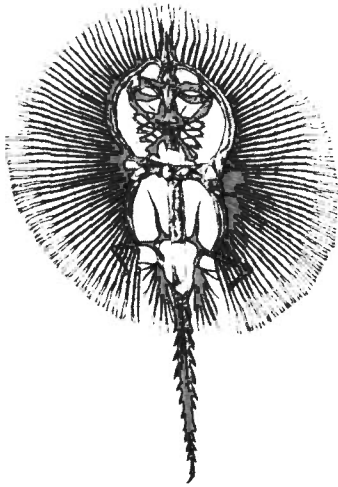
Na mnoha předcházejících formách je patrné (a platí to i o paleozoických Elasmobranchii), že přechod k benthickému způsobu života měl i u zcela nepříbuzných skupin za následek dorzo-

ventrální zploštění těla a rozšíření báze ploutví, takže tyto formy získávaly bližší či vzdálenější podobu rejnoků. Vlastní rejnoci (Batoidei) mají však vždy rostrum a naopak vždy jim chybí řitní ploutev. Přední obratle splývají do podoby jednolitého útvaru zvaného synarcuale a pletenec lopatkový se - kromě primitivních forem - pevně fixuje k páteři. Mezi primitivní rejnoky patří drobný *Spathobatis* (obr. 260) ze svrchní jury Evropy (Cérin, Francie), který ještě nemá vyvinuto synarcuale a tělní disk (tzn. trup a prsní ploutve) je ještě poměrně dlouhý.

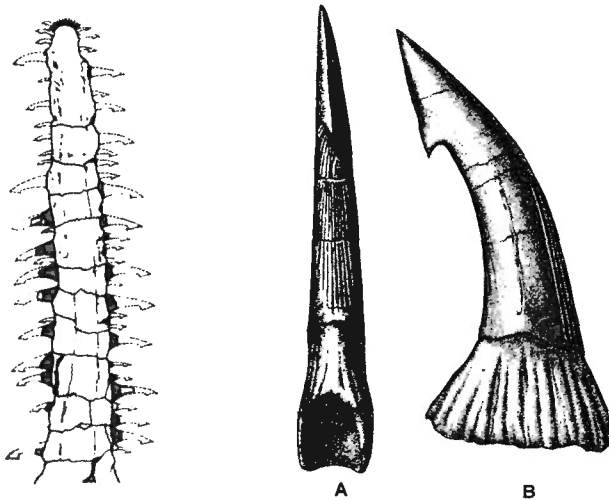


Obr. 260 *Spathobatis bugesiacus* (Elasmobranchii, Rajiformes), primitivní rejnok ze svrchní jury Francie (Cérin). Juvenilní jedinec, pohled z ventrální strany. Délka těla přibližně 50 cm. Podle Blota (1969). Viz též bar. příl. obr. 9.

Praví rejnoci (čeleď Rajidae) však existují až od rané křídě; vyznačují se příčně rozšířeným diskem a zcela jim chybí ocasní ploutev. Příkladem je *Cyclobatis* (obr. 261) ze svrchní křídě Libanonu. U některých druhů rejnoků (např. recentní *Raja dávala*) je znám pohlavní dimorfismus ve tvaru zubů: zatímco samci mají zuby opatřené špicemi, u samic jsou korunky zaoblené. Zuby rodu *Raja* byly nalezeny i v oligocenních sedimentech na jižní Moravě (Brzobohatý a Kalabis 1970). K rejnokům patří i typy, které jsou ve fosilním záznamu velmi hojně zastoupeny zvláštními hákovitými zuby, jež byly fi-



Obr. 261 *Cyclobatis longicaudatus* (Elasmobranchii, Batoidei) ze svrchní křídý Libanonu. Pohled z dorzální strany. Celková délka 18 cm. Podle Blota (1969).



Obr. 262 *Onchopristis numidus* (Elasmobranchii, Batoidei) ze svrchní křídý (cenoman) Egypta. Vlevo rostrum, vpravo rostrální zub při pohledu zezadu (A) a ze strany (B). Podle Blota (1969).

xovány po stranách dlouhého rostra. Jedním z nich je *Onchopristis* (obr. 262) se zuby dlouhými až 7 cm; jeho fosilní záznam je z křídý (apt-cenoman). Recentní pilouni (*Pristis*) mají zuby na rostru špičaté a mírně ohnuté dozadu.

Zvláštními rejnoky jsou příslušníci skupiny Torpediniformes, kterým rostrum buď chybí, nebo je naopak velmi široké. Jsou známi od spodního paleocénu do recentu. Podobní jsou příslušníci skupiny Myliobatiformes, kteří mají disk rovněž široký, ale ploutve vybíhají do špičky, takže tělo má podobu kosočtverce (u některých druhů dosahujícího šířky až 5 m) ukončeného vzadu bičovitým ocasem bez ocasní ploutve. Tato skupina existuje od svrchní křídý. Známé jsou recentní rody *Manta* (od spodního miocénu) a *Mobula* (od spodního oligocénu; obr. 263).



Obr. 263 *Mobula hypostoma* (Elasmobranchii, Myliobatiformes), récent. Na lebce chybí rostrum a po stranách ústního otvoru jsou kožní řasy, které při lovu vytvářejí před ústním otvorem jakousi nálevku. Pohled z dorzální strany. Celková délka přibližně 1 m. Podle Blota (1969).

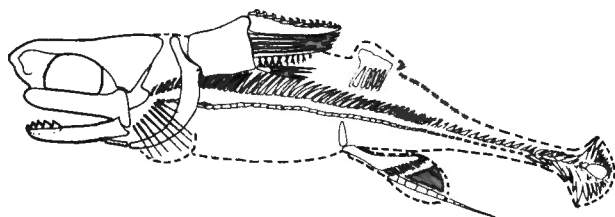
Chiméry

Holocephali mají krátkou a úzkou preorbitální část neurokrania, která se náhle rozšiřuje do orbitotemporální části (viz obr. 236). Čelisti jsou krátké a široké, palatoquadratum kompletně přirostlo k neurokraniu (holostylie; odtud název skupiny). Všechny žaberní oblouky jsou posunuty na ventrální stranu neurokrania a jsou kryty jediným velkým operkulárním elementem. U dospělých recentních chimér je spiraculum uzavřeno (v ontogenezi se

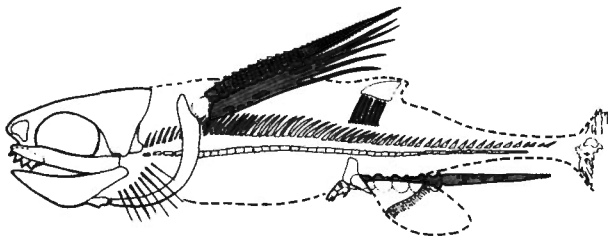
však zakládá), avšak hyoidní oblouk se neliší od ostatních funkčních posthyoidních oblouků. Zuby jsou buď morfologicky podobné zubům žraloků (i když se histologicky od většiny zubů žraloků - ne však od všech - liší tím, že nemají ski ovinu, ale naopak zvláštní, tzv. tubulární dentin, a proto má u starších jedinců jejich povrch typickou porézní strukturu: trubice dentinu jsou separátní jednotky zvané dentiony a jsou navzájem odděleny vrstva-

mi tvrdé hypermineralizované substance), nebo splynuly do větších dentálních desek, používaných k drcení potravy. Tyto desky se však během života jedince vyměňují, podobně jako zuby. Tubulární dentin byl také nalezen u některých postpaleozoických žraloků. Postpaleozoičtí zástupci Holocephali měli bázi zubů tvořenou silnou vrstvou acelulární kosti.

Páteř je tvořena kalcifikovanými oblouky a perichordálně kalcifikovanými centry. Přední splynuly do jediného elementu zvaného synarcuale, k němuž může být fixován více či méně mohutný dorzální trn. Pletenec lopatkový je tvořen jediným elementem (tzn. obě poloviny ventrálně srostly). U samců jsou vyvinuta mohutná pterygopodia. Ocasní ploutev všech Holocephali je difycerkní.



Obr. 264 *Iinopteryx rushloui* (Holocephali, Iinopterygia) ze svrchního karbonu Severní Ameriky. Primitivní zástupce chimér s doposud volným palatoquadratem. Za pozornost rovněž stojí charakteristicky velký pletenec lopatkový (scapulocoracoid). Celková délka těla přibližně 26 cm. Podle Zangerla (1981).

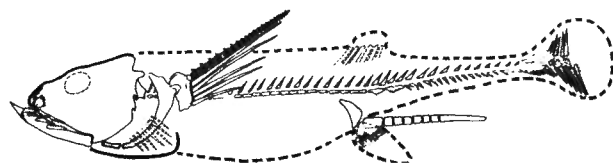


Obr. 265 *Promexyele peyeri* (Holocephali, Iinopterygia) ze svrchního karbonu Severní Ameriky. Další ze zástupců primitivních Holocephali, s prsními ploutvemi umístěnými vysoko nad úroveň páteře. Celková délka těla přibližně 27 cm. Podle Zangerla (1981).

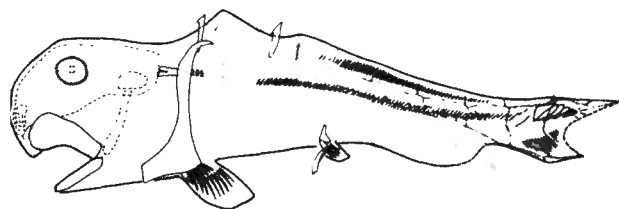
Holocephali jsou druhou hlavní linií příčnoústých. Nejprimitivnější zástupci z pozdního karbonu jsou rody *Iinopteryx* (obr. 264) a *Promexyele* (obr. 265), shrnovaní do řádu Iinopterygia. Mají ještě volné palatoquadratum, ale někteří zástupci tohoto řádu (rod *Sibyryhynchus*; obr. 266) mají již palatoquadratum zcela přirostlé k neurokranium. Jiným primitivním znakem je, že povrch jejich žaberních oblouků byl pokryt velkým množstvím drobných dentinových zoubků. Prsní ploutve jsou ukotveny nezvykle vysoko, až nad úroveň páteře,

a ocasní ploutvička je polokruhovitě zaoblená. Do okruhu těchto primitivních chimér se klade i zvláštní rod *Polysentor* (obr. 267), který měl rovněž ještě volné palatoquadratum a veliký scapulocoracoid. Všechny tyto formy byly poměrně drobné (25 až 30 cm) a jejich samci měli břišní ploutve vyztuženy mohutnými pterygopodii.

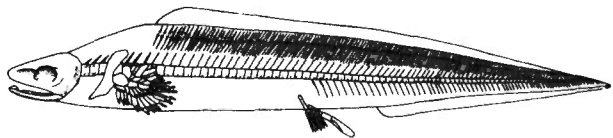
V raném karbonu žily ještě další formy podobné chimérám. Je to např. *Chondrenchelys* (obr. 268), u něhož jsou na obou čelistech místo zubů velké zubní desky doplněné menšími destičkami. Lebka je holostylní, tzn. že palatoquadratum splynulo s neurokranium, ale jiné znaky upomínají na žraloky ze skupiny Xenacanthida. *Chondrenchelys* tedy kombinuje ve své anatomii znaky obou hlavních skupin Chondrichthyes a je možné, že to je forma přežívající z doby, kdy se obě skupiny od sebe oddělily.



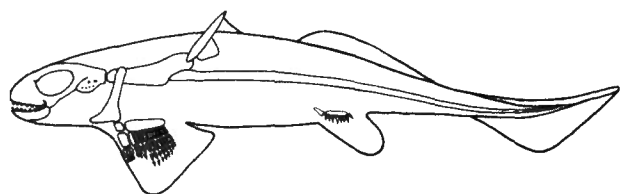
Obr. 266 *Sibyryhynchus denisoni* (Holocephali, Iinopterygia) ze svrchního karbonu Severní Ameriky. Primitivní chiméry, které mají již palatoquadratum přirostlé k neurokranium, ale v dalších znacích se ještě shodují s ostatními příslušníky primitivního řádu Iinopterygia. Celková délka těla přibližně 32 cm. Podle Zangerla (1981).



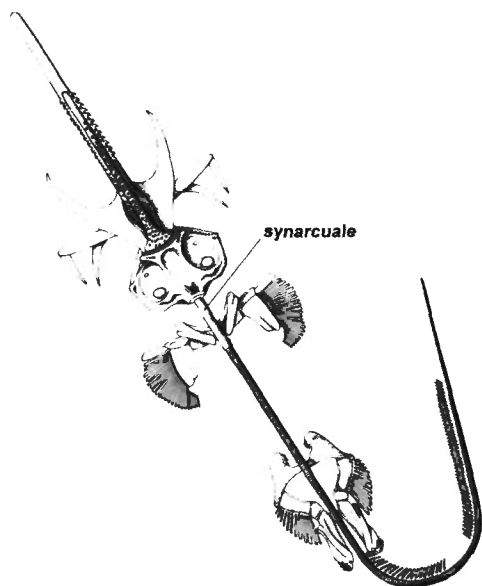
Obr. 267 *Polysentor gorbairdi* (Holocephali inc. sedis) ze svrchního karbonu Severní Ameriky. Drobný zástupce primitivních paleozoických chimér nejistého systematického postavení, s doposud volným palatoquadratem. Celková délka těla 8,5 cm. Podle Zangerla (1981).



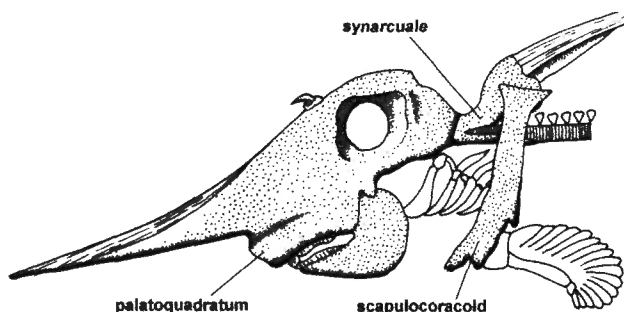
Obr. 268 *Chondrenchelys problematica* (?Holocephali inc. sedis) ze spodního karbonu Skotska. Vnější vzhledem se podobal žralokům ze skupiny Xenacanthida, ale lebka měla kompletně přirostlé palatoquadratum jako u typických Holocephali. Podle směsice znaků Elasmobranchii a Holocephali se zdá, že by mohl reprezentovat anatomické stadium, které předcházelo štěpení obou linií. Celková délka přibližně 22 cm. Podle Moy-Thomase a Milese (1971).



Obr. 269 *Helodus simplex* (Holocephali, Helodontida) ze svrchního karbonu Evropy. Sladkovodní chiméra o celkové velikosti v průměru 30 cm (zobrazený jedinec je však přibližně 45 cm dlouhý). Podle Moy-Thomase a Milese (1971).



Obr. 270 *Squaloraja polyspondylus* (Holocephali, Chimaeriformes) ze spodní jury Anglie. Celková délka těla přibližně 70 cm. Podle Pattersona (1965).

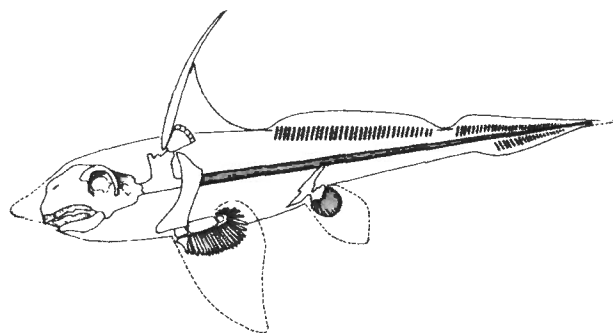


Obr. 271 *Acanthorhina jaekeli* (Holocephali, Chimaeriformes) ze spodní jury Evropy. Délka lebky přibližně 35 cm. Podle Fraase (1910), z Pattersona (1965).

Rod *Helodus* (obr. 269; viz též obr. 236 dole) je znám ze sladkovodních sedimentů pozdního karbonu. Pravým chimérám (Chimaeriformes) se podobá především holostylií a přítomností synarcuale. Naproti tomu obě poloviny pletence lopatkového nejsou ještě srostlé. Výrazný rozdíl oproti recentním chimérám je však v ozubení: místo velkých zubních desek je na každé polovině čelisti větší počet (přibližně 10) zoubkovitých útvarů. Tělo bylo kryto plakoidními šupinami.

Poté je fosilní záznam chimér přerušen až do rané jury, odkud jsou známy formy popsány jako rod *Squaloraja* (obr. 270) a *Myriacanthus* a *Acanthorhina* (obr. 271).

Celá skupina přežila do recentu šesti rody. Rod *Chimaera* je znám již od spodního eocénu, ale zástupce čeledi Chimaeridae (rod *Ischyodus*; obr. 272) naznačuje, že tato skupina existovala již ve střední juře.



Obr. 272 *Ischyodus schuebleri* (Holocephali, Chimaeriformes). Nálezy pocházejí ze střední jury až pliocénu Evropy a z křídových sedimentů Nového Zélandu, což svědčí o kosmopolitním rozšíření. Délka těla do 40 cm. Podle Heimberga (1949), z Pattersona (1965).

Je nutné připomenout, že podle Stensiöho a Orviga je možné hledat původ chimér u pancířnatých ze skupiny Arthrodira (viz obr. 207), ale většina paleontologů považuje za pravděpodobnější, že Holocephali mají společný původ s Elasmobranchii, i když se obě skupiny (zejména jejich recentní zástupci) navzájem výrazně anatomicky odlišují. Za hlavní sjednocující znak se považuje skelet tvořený kalcifikovanou chrupavkou.

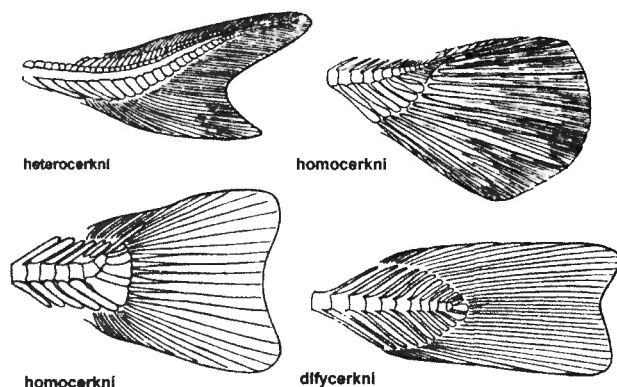
Ryby kostnaté

System:

- Třída: Osteichthyes (syn. Teleostomi) (ryby kostnaté, syn. koncoústí) (svrch, silur - récent)
- Podtřída: Actinopterygii (paprsokoploutví) (svrch, silur - récent)
- Podtřída: Dipnoi (dvojdyšní) (sp. devon - récent)
- Podtřída: Crossopterygii (lalokoploutví) (sp. devon - récent)

Diagnóza: Vodní čelistnatci s kostrou tvořenou pravou kostní tkání; neurální endokranium je u primitivních forem osifikováno a rozděleno na přední a zadní část intrakraniálním kloubním aparátem, umístěným však na různých úrovních neurokrania; hydrostatický orgán je vyvinut v podobě plynového měchýře; k páteři se poji pleurální žebra (vznikají osifikací v myoseptech) a podobné osifikace (jehlicovité kosti) vznikají i ve všech dalších septech; ploutevní paprsky (lepidotrichia) jsou ektodermálního původu.

U kostnatých ryb se poprvé objevuje endochondrální osifikace (ukládání kostěné tkáně uvnitř chrupavky, nikoliv jen na jejím povrchu, jak je tomu v případě primitivnější perichondrální osifikace). Endochondrální část pletence lopatkového a celý pletenec pánevní a skelet ploutví (nikoliv však lepidotrichia) vzniká osifikací mesodermálního mesenchymu přes stadium chrupavky, tedy stejně jako neurální endokranium. Nepárové ploutve mají v primitivním stavu distální část kostry tvořenou řadou kostěných tyčinek zvaných radialia, která se proximálně kloubně připojují k destičkovitým útvarům zvaným basalia (naopak distálně se k nim poji lepidotrichia). Ocasní ploutve Osteichthyes mají charakteristický vnější tvar (obr. 273), který vznikl odvozením z původní heterocerkní ploutve přes ploutev homocerkní až k ploutvi difycerkní.

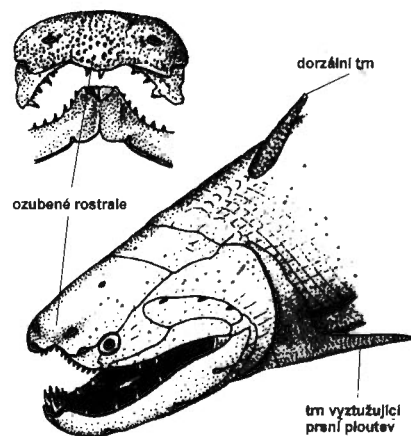


Obr. 273 Typy ocasních ploutví u kostnatých ryb (Osteichthyes). Podle Grodzinského a kol. (1976).

Tato skupina zahrnuje všechny recentní rybovitě obratlovce s výjimkou kruhoústých a příčnoústých. Prvními paleontologickými doklady Osteichthyes jsou jednak izolované, a tudíž taxonomicky obtížně určitelné šupiny ze svrchního siluru (Gross 1968, 1969), jednak rod *Psarolepis* ze svrchního siluru Číny a Vietnamu (Yu 1998, Zhu a Schultze 1997). *Psarolepis* (obr. 274) je znám podle disartikulovaných elementů, které neumožňují určit celkový vzhled, ale podle dochovaných znaků je zřejmé, že ve stavbě lebky a pletence lopatkového kombinoval znaky všech -tří hlavních skupin Osteichthyes (Zhu a kol. 1999). Je to například ozubené rostrale mediale vkládající se mezi premaxily,

což je znak primitivních paprskoploutvých, kosti jsou však kryty vrstvou porézního kosminu, což je znak dvojdyšných a lalokoploutvých. Na pletenci lopatkovém byl vyvinut mohutný trn, který upomíná na Placodermi a Acanthodii. Na dorzální straně těla byly pravděpodobně rovněž trny, tak jako u akantodů a paleozoických žraloků. *Psarolepis* tudíž zahrnuje ve své tělesné stavbě i některé charakteristické rysy jiných skupin, než jsou Osteichthyes, a může tak naznačovat jejich fylogenetický původ.

Kompletnější fosilní záznam Osteichthyes je však až ze spodního devonu. Nejstarší zástupci pocházejí z marinních sedimentů, ale brzy se rozšířili i do brakických a sladkých vod. Jejich plynový měchýř vzniká vychlípáním ze stěny trávicí trubice a jeho stěny jsou bohatě protkány krevními vlásečnicemi. Byl tedy predisponován k tomu, aby při výstupu lalokoploutvých ryb na souš začal fungovat jako plíce. Přestože kosti exokrania jsou uspořádány podle jednotného schématu, není toto schéma ještě stabilizováno natolik, aby se v něm neprojevovala značná mezidruhová (a dokonce i vnitrodruhová) variabilita (např. v počtu infraorbitalií). Části neurokrania rozdělené intrakraniálním kloubním aparátem zhruba odpovídají embryonálním úsekům tvořeným parachordalii



Obr. 274 *Psarolepis romeri* ze svrchního siluru a spodního devonu Číny. Primitivní zástupce Osteichthyes, který ještě kombinuje anatomické znaky paprskoploutvých, dvojdyšných a lalokoploutvých, takže dokumentuje stadium předcházející oddělení těchto skupin. Další znaky (např. trny vyztužující první a dorzální ploutve) upomínají na Placodermi a Acanthodii. Rekonstrukce vytvořená na podkladě izolovaných kosterních elementů. Podle Zhua a kol. (1999).

a trabekulami (trabeculae cranii, resp. praechordalia). Zdá se, že tento kloubní aparát není u všech Osteichthyes na stejném místě (Bjerring 1978); u dospělců fylogeneticky pokročilých skupin Osteichthyes (ale i u řady devonských dvojdyšných

zaniká. Crossopterygii a Dipnoi jsou často shrnováni do jediné skupiny Sarcopterygii (název se vztahuje ke svalovým bázím ploutví), avšak anatomické rozdíly mezi lalokoploutvými a dvojdyšnými naznačují, že to není přirozená skupina.

Paprskoploutví

System:

Podtřída: Actinopterygii (paprskoploutví) (svrch, silur - récent)
Nadřád: Chondrostei (sp. devon - récent) (systém viz níže)
Nadřád: Neopterygii (svrch, perm - récent) (systém viz níže)

Diagnóza: Kosti exokrania jsou uspořádány podle jednotného schématu daného charakteristickým průběhem větví postranní smyslové čáry na lebce, přičemž v tomto schématu může být vyvinuto dermohyale, ale naopak chybět squamosum; charakteristická je vnitřní kostra ploutví, sestávající z izolovaných tyčinkovitých radialií (tedy paprsků; odtud název), nikdy z destičkovitých basalií (výjimkou jsou bichři, Polypteriformes, o jejichž fylogenetických vztazích se vedou diskuse); šupiny jsou původně ganoidní (výjimečně kosmoidní; kosmin byl zjištěn pouze u primitivních lalokoploutvých ze skupiny Rhipidistia a u primitivních dvojdyšných), přirůstající původně jak na bázi, tak i na povrchu, později během evoluce jsou redukovány v elasmoidní (cykloidní nebo ktenoidní); mají primárně dva páry vnějších nozder, přední a zadní; chybí jim vnitřní nozdry (choany).

V dnešní době jsou paprskoploutví velmi diverzifikovanou skupinou, která má téměř 400 milionů let dlouhou historii, a proto její recentní zástupci postrádají řadu znaků typických pro primitivní zástupce. Dříve se rozlišovaly tři nadřády, Chondrostei, Holostei a Teleostei, které byly definovány na podkladě recentních zástupců (odtud vysvětlení těchto poněkud nevístižných názvů). Chondrostei a Holostei odrážejí dobře definovatelné stupně morfologické evoluce, avšak je sporné, do jaké míry reprezentují oddělené fylogenetické linie a do jaké míry je tudíž lze považovat za samostatné taxony. Názorovou nejednotnost vůči tomuto problému může osvětlit situace v polovině minulého století, kdy se mělo za to (Traquair 1877), že výchozím stadiem jsou Holostei (s plně osifikovanou kostrou), reprezentovaní kostlínem (*Lepisosteus*) a bichřem (*Polypterus*), a že Chondrostei (s neúplně osifikovanou kostrou), reprezentovaní jesetery, jsou odvozenou skupinou. Teprve později byly tyto taxony doplňovány o fosilní formy a tím se zjistilo, že primitivnější stav reprezentují Chondrostei s plně osifikovanými kostrami a Holostei na ně navazují. Proto dnes většina autorů řadí pozdněpaleozoické, mesozoické až recentní formy do skupiny Neopterygii, která není svojí

náplní totožná se skupinou Holostei, a Holostei zcela pomíjejí. Teleostei jsou považováni za pokročilé linie Neopterygii.

Je zajímavé, že během devonu, kdy došlo k radiacím řady dalších skupin vodních obratlovců, zůstali paprskoploutví jen málo diverzifikovanou skupinou a k jejich první radiaci došlo až v karbonu. Nápadným evolučním trendem je zmenšování počtu dermálních kostí, ať již jejich splýváním se sousedními nebo úplným zánikem. U primitivních zástupců je vždy jen jedna dorzální ploutev, až později se jejich počet zvětšoval. Ocasní ploutev paleozoických zástupců je heterocerní a postrádá epaxiální lalok (nad strunou hřbetní). Párové ploutve jsou vyztuženy lepidotrichii (vzniklými splýnutím řad drobných šupin; Jarvik 1959). Prsní ploutve slouží výlučně pro vertikální stabilizaci těla, nikoliv k lokomoci. Systém postranní linie je tvořen sensorickými kanálky pod povrchem dermálních kostí, v pravidelných vzdálenostech se otevírající na povrch drobnými otvory. Již dlouhou dobu je známo, že sensorické linie a poloha dermálních kostí jsou ve vzájemném vztahu (osifikační centra vznikají na linii), a lze je tedy používat pro homologizaci tvarově i pozicičně se odlišujících kostí vodních obratlovců.

Chondrostei

System:

Nadřád: Chondrostei (sp. devon - récent)
(podle různých autorů, zjednodušeno)
Rád: Palaeonisciformes (paleoniskové) (sp. devon - sp. křída)
Podřád: Palaeoniscoidei (stř. devon - sp. jura) (celkem okolo 20 čeledí)
Čeď: Stegotrachelidae (stř. devon - svrch, devon)
Čeď: Cheirolepididae (stř. devon - svrch, devon)
Čeď: Tegeolepididae (svrch, devon)

- Čeď: Pygopteridae (sp. karbon - sp. trias)
- Čeď: Palaeoniscidae (sp. perm - sp. jura)
- Čeď: Cosmoptychiidae (sp. karbon - svrch, karbon)
- Čeď: Acrolepididae (sp. karbon - svrch, trias)
- Čeď: Birgeriidae (sp. trias - sp. jura)
- Podřád: Platysomoidei (sp. karbon - stř. trias)
 - Čeď: Amphicentridae (sp. karbon - sp. perm, ? stř. trias)
 - Čeď: Platysomidae (sp. karbon - stř. trias)
 - Čeď: Bobastraniidae (svrch, perm - sp. trias)
- Inc. sedis: *Schizolepis manzanitaensis* (svrch, karbon)
- Inc. sedis: *Tanyrhynchichthys mcallisteri* (svrch, karbon)
- Řád: Paramblypteriformes (stř. karbon - svrch, perm)
 - Čeď: Paramblypteridae (sp. perm)
 - Čeď: Amblypteridae (sp. perm - svrch, perm, ? stř. trias)
 - Čeď: Trissolepididae (stř. karbon - svrch, karbon)
- Řád: Aeduliiformes (svrch, karbon - sp. perm)
 - Čeď: Aeduliidae (svrch, karbon - sp. perm)
- Řád: Haplolepipiformes (svrch, karbon)
 - Čeď: Haplolepididae (svrch, karbon)
- Řád: Dorypteriformes (sp. perm - svrch, perm)
- Řád: Tarrasiiformes (sp. karbon)
- Řád: Pholidopleuriformes (sp. trias - svrch, trias)
- Řád: Luganoiiformes (? sp. trias, stř. trias - svrch, trias)
- Řád: Redfieldiiformes (sp. trias - sp. jura)
- Řád: Perleidiiformes (sp. trias - sp. jura)
- Řád: Peltopleuriformes (stř. trias - svrch, trias)
- Řád: Phanerorhynchiformes (svrch, karbon)
- Řád: Saurichthyiformes (sp. trias - sp. jura)
- Řád: Acipenseriformes (jeseteři) (sp. trias - récent)
 - Podřád: Chondrosteoidei (sp. trias - sp. křída)
 - Čeď: Errolichthyidae (sp. trias)
 - Čeď: Chondrosteidae (sp. jura - sp. křída)
 - Podřád: Acipenseroidei (svrch, křída - récent)
 - Čeď: Acipenseridae (svrch, křída - récent)
 - Podřád: Polyodontoidei (svrch, křída - récent)
 - Čeď: Polyodontidae (svrch, křída - récent)
- Řád: Polypteriformes (bichři) (récent) (viz však Jarvik 1980)

Diagnóza: Chybí interoperculare; praemaxilla a maxilla jsou pevně připojené k ectopterygoidu a dermopalatinu; spiraculum je většinou zachováno; šupiny ganoidní (vnější vrstva tvořená ganoinem), zvětšovaly se apozičním růstem; jsou vytvořeny dva páry vnějších nozder (obr. 275).

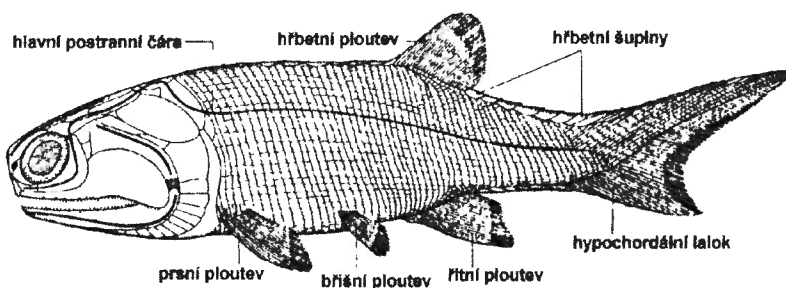
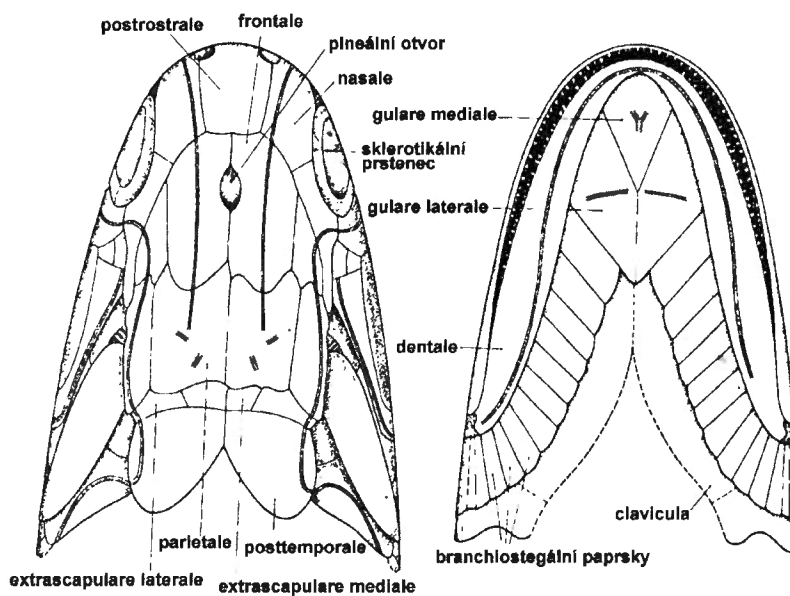
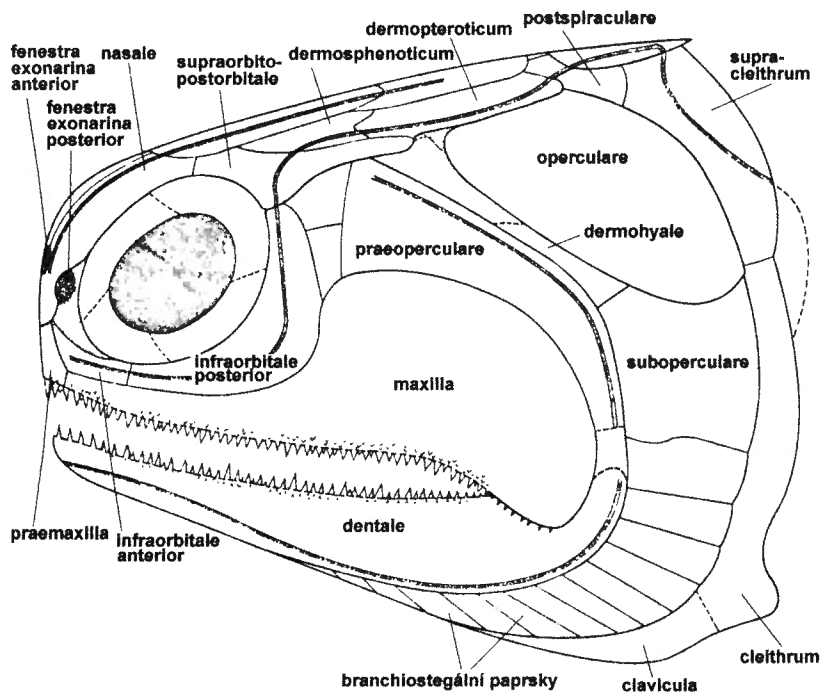
Chondrostei navzdory svému názvu měli v dospělosti kostru plně osifikovanou, lebka měla původní uspořádání dermálních kostí (tzn. kostí po stranách lebky byly uspořádány v obloucích odpovídajících pod nimi ležícím žaberním obloukům) a jejich počet byl poměrně vysoký (obr. 275); pouze na rostrální části exokrania je kostní schéma značně variabilní („rostrální komplex“). U primitivních forem byly ještě všechny kosti ústního patra pokryty drobnými zoubky (obr. 276).

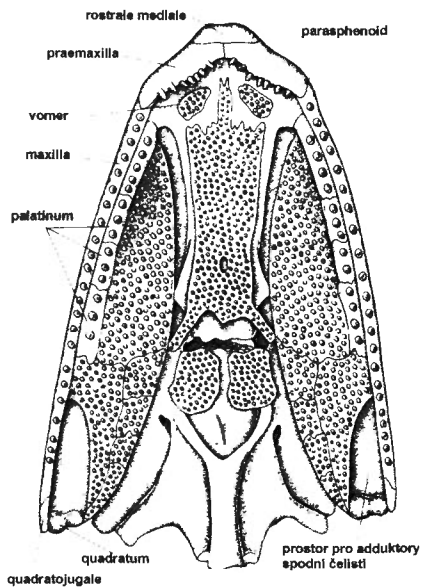
Neurální endokranium (obr. 277) je charakteristické velkými orbitami, které byly navzájem odděleny pouze tenkým kostěným septem (tropibazická lebka); toto septum však v některých případech bylo nahrazeno chrupavkou (viz *Kansasiella*). Na bázi (v úrovni, která odpovídá embryonální hranici mezi parachordálním a trabekulárním úsekem) byl příčný předěl zvaný ventrální fissura. V otickém pouzdru byl otvor zvaný fenestra ovalis a v jeho

blízkosti se fixoval horní konec hyomandibulare. Palatoquadrum se připojovalo k lebce prostřednictvím hyomandibulare (hyostylie); svým bazálním výběžkem na processus basipterygoideus neurokrania a vpředu jedním nebo několika výběžky k čichovému pouzdru.

Šupiny byly tlusté a tvořené jak kostní tkání, tak i povrchovým dentinem (obr. 278); na povrchu byla vrstva podobná sklovině, pod ní silná vrstva dentinu bohatě prostoupeného systémem kanálků a vakuol (sklovina a vaskularizovaný dentin vytvářely transparentní vrstvu označovanou jako ganoin; odtud označení „ganoidní šupina“), na bázi vrstva lamelami kosti zvané isopedin. Spodnovonské šupiny jsou poněkud odlišné, a proto je pravděpodobné, že vrstva ganoinu se vytvořila až sekundárně. Šupiny byly na obrysu kosočtverečné a překrývaly se; jen ve vzácných případech byly šupiny na obrysu cykloidní. Probíhaly v dorzovent-

Obr. 275 *Moithomasia nitida* (Actinopterygii, Chondrostei, Palaeonisciformes) ze svrchního devonu Německa. Primitivní zástupce paprskoploutvých ryb. Nahoře pohled na lebku z levé strany, uprostřed dorzální a ventrální pohled, dole celkový vzhled. Na lebce je zakreslen i průběh větvení postranní smyslové čáry. Celková délka těla 7,5 cm. Podle Jessena (1968).



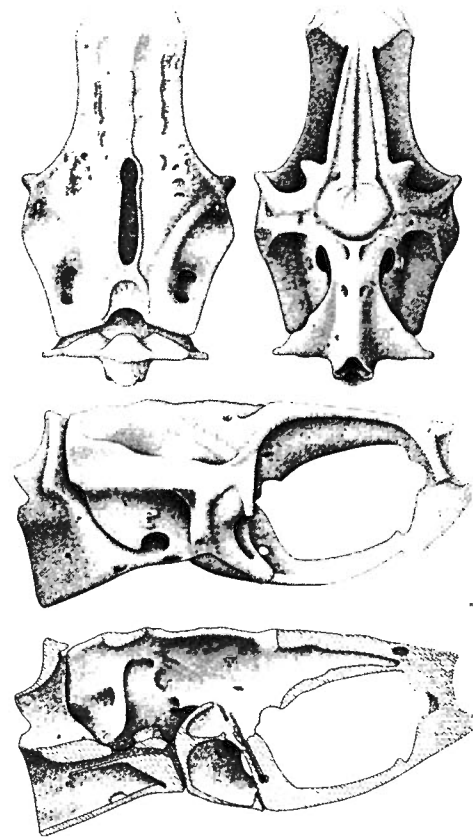


Obr. 276 Ústní patro primitivní paprskoploutvé ryby *Mimia* sp. (Actinopterygii, Chondrostei, Palaeonisciformes) ze svrchního devonu. Kromě vnějšího a vnitřního zubního oblouku na premaxile, maxile a palatinu byly i všechny další dermální kosti pokryty drobnými zoubky. Oblast pletence lopatkového (tzn. zadní okraj lebky) není zakreslena. Podle Gardinera, z Carrolla (1993).

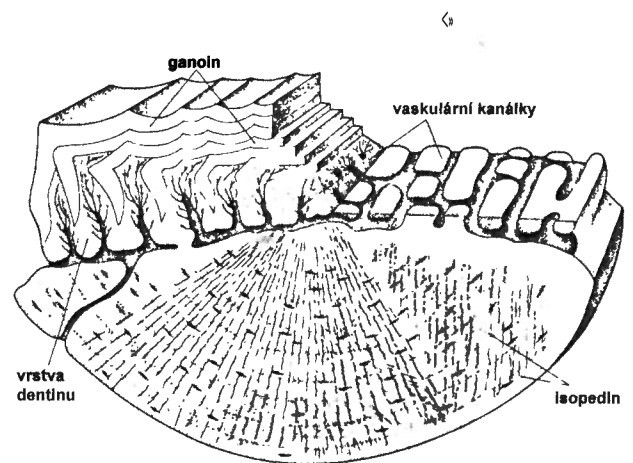
rálních řadách, které byly na trupu ukloněny dopředu, na ocase dozadu; mezi oběma těmito částmi je ostrá hranice.

Pletenec lopatkový (obr. 279) byl tvořen enchondrálním scapulocoracoidem, který přirůstal k vnitřnímu povrchu dermálního cleithra. Kromě této dermální kosti se na stavbě exokraniální části pletence lopatkového podílela ještě clavicula a supracleithrum. Prsní ploutve měly dlouhou bázi, protože se scapulocoracoidem artikulovala všechna radialia. Kostra ploutve se skládala pouze z radiálu, basalia nebyla vyvinuta. Na radialia nasedala distálně lepidotrichia, která měla stejnou stavbu jako šupiny. Pletenec pánevní byl tvořen párem drobných trojúhelníkovitých destiček. Původní tvar ocasní ploutve byl heteroceršní, teprve později se měnil na homoceršní a difyceršní.

Nejstarší Chondrostei jsou doloženi paleoniskoidními šupinami ze svrchního siluru (Gross 1968) a spodního devonu (Schultze 1968). Paleoniskové měli orbity posunuté výrazně na přední konec lebky (není to však znak typický pro všechny Chondrostei). Dále měli jedinou hřbetní ploutev a jednu řitní ploutev, přičemž obě byly typicky trojúhelníkovitého tvaru. Jejich ocasní ploutev byla heteroceršní, bez dorzálního laloku. Vnitřní kostra ploutví se skládala z radialií, která mohla svým počtem přesahovat počet neurálních či he-

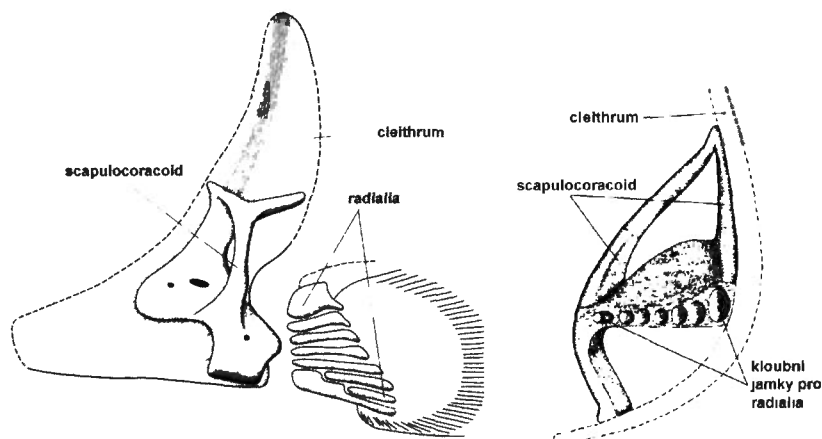


Obr. 277 Neurální endokranium primitivní paprskoploutvé ryby *Kansasiella eatoni* (Actinopterygii, Chondrostei, Palaeonisciformes, Palaeoniscidae) ze svrchního karbonu Severní Ameriky. V horní řadě pohled z dorzální strany (vlevo) a z ventrální strany (vpravo), uprostřed pohled z pravé strany, dole na mediálním řezu. Přepážka mezi orbitami nebyla osifikována. Podle Poplinové (1974).



Obr. 278 Schéma stavby ganoidní šupiny primitivních paprskoploutvých ryb (*Cheirolepis* sp.). Během téměř 400 mil. let trvající evoluce paprskoploutvých se postupně odbourávaly povrchové vrstvy, až u moderních Teleostei zbyla jen tenká bazální vrstva kosti (isopedinu) v podobě cykloidní šupiny. Podle Örviga (1957b).

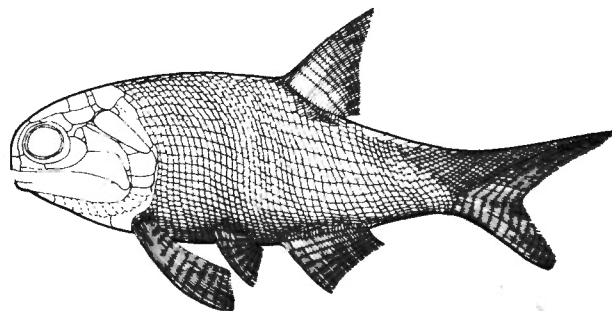
Obr. 279 Pletenec lopatkový u primitivních paprskoploutvých ryb. Vlevo *Palaeoniscus* sp., pohled z vnitřní strany, ploutev oddělená. Vpravo *Moythomasia* cf. *striata*, pohled na pletenec lopatkový zezadu. Ploutev byla napojena řadou kloubních spojení k enchondrální části pletence (tedy ke scapulocoracoidu), což umožňovalo pohyb pouze v dorzoventrálním směru. Cleithrum je endesmální část pletence (součást exokrania). Podle Jessena (1972).



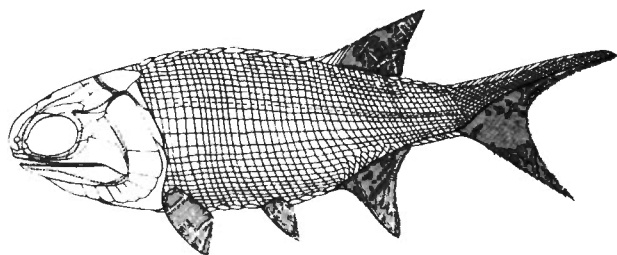
málních trnů, nikdy však nesplyvala v destičky; lepidotrichia vždy převyšovala počet radialií. Prsní ploutve byly kloubně ukotveny do scapulocoracoidu (podobného jako u jeseterů), přirůstajícího k vnitřní straně cleithra. Pletenec pánevní byl reprezentován drobnými trojúhelníkovitými osifikacemi, volně uloženými ve svalovině na levé a pravé straně těla, které však spolu navzájem nesrostly. Diagnostickým znakem paleonisků jsou zvětšené kýlovité šupiny na hřbetě před ocasní, případně hřbetní ploutví, někdy i před nepárovými ploutvemi na břišní straně (tzv. fulkra; lat. sing. fulcrum). Paleoniscidi mohli dosahovat délky až 1 m, normální velikost však byla mnohem menší.

Z devonských forem jsou nejkompletněji známy rody *Moythomasia* (viz obr. 275) a *Stegotrachelus* (obr. 280); proto se uvádějí spolu s dalším rodem *Mimia* (svrchní devon), řazeným rovněž do čeledi Stegotrachelidae, jako výchozí stadium evoluce Chondrostei, a tedy všech paprskoploutvých ryb. Ačkoliv paprskoploutvé ryby nepochybně vznikly v mořském prostředí (stejně jako Dipnoi a Crossopterygii), paleoniskové rodu *Cheirolepis* a *Palaeoniscus* ze středního až svrchního devonu již žili ve sladkých vodách. Tolerance vůči slané vodě se však patrně zachovala i u sladkovodních fo-

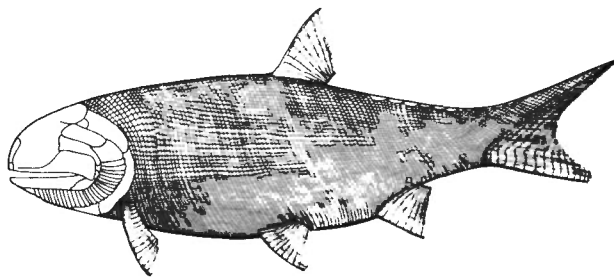
rem, čímž jedině lze vysvětlit jejich kosmopolitní rozšíření. Zástupci skupiny Palaeonisciformes jsou častými fosiliemi v permokarbonských sedimentech i u nás. Lze uvést např. *Watsonichthys* (čeleď Cosmoptychiidae; obr. 281), *Progyrolepis* a *Zaborichthys* (čeleď Pygopteridae), *Acrolepis* (čeleď Acrolepididae; obr. 282) a další z plzeňské pánve, Kladenská a Rakovnická, Podkrkonoší, okolí Broumova a Boskovické brázdy; podrobněj-



Obr. 281 *Watsonichthys sphaerosideritarum* (Actinopterygii, Chondrostei, Palaeonisciformes, Cosmoptychiidae) ze svrchního karbonu České republiky (plzeňská pánev). Celková délka těla přibližně 15 cm. Podle Stamberg (1994).



Obr. 280 *Stegotrachelus finlayi* (Actinopterygii, Chondrostei, Palaeonisciformes, Stegotrachelidae) ze středního devonu Skotska. Celková délka těla přibližně do 8 cm. Podle Lehmana (1966).

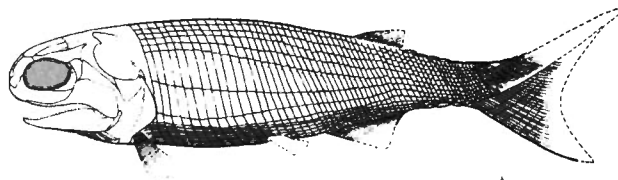


Obr. 282 *Acrolepis gigas* (Actinopterygii, Chondrostei, Palaeonisciformes, Acrolepididae) ze svrchního karbonu České republiky (plzeňská pánev). Celková délka těla největších exemplářů dosahovala 125 cm. Podle Stamberg (1994).

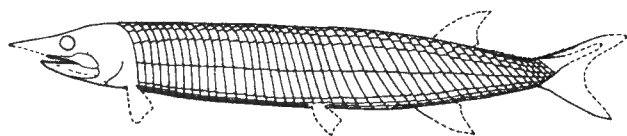
ší výčet viz Zajíc a Štamberg 1985 a Štamberg 1994. Poslední paleoniskové žili v rané křídě.

Paleoniskové existovali téměř 300 milionů let, ale jejich hlavní vývojová linie zůstala po celou tuto dobu relativně konzervativní, což vyplývá ze srovnání devonských forem (např. *Moythomasia*) se spodnokřídovými (*Coccolepis*). Soudě podle osteologických charakteristik patří do rámce či blízkosti řádu Palaeonisciformes i různé formy z pozdního karbonu, které se svým vnějším vzhledem od typických paleoniscidů v různé míře liší a patrně naznačují evoluční směry, kterými Chondrostei v následujícím období prošli. Jsou to např. rody *Schizolepis* (obr. 283) s dorzoventrálně protaženými šupinami, připomínajícími situaci u jeseterů, nebo v tomto směru ještě více pokročilý *Tanyrhynchichthys* (obr. 284).

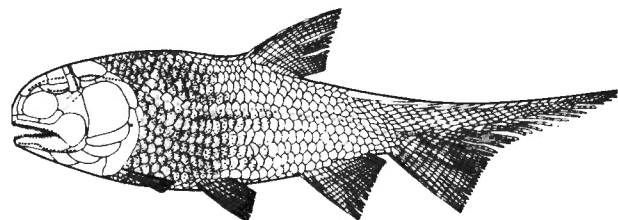
Z řádu Paramblypteriformes (čeleď Trissolepididae) byly ze svrchního karbonu České republiky popsány Fricem rody *Sphaerolepis* (obr. 285) a *Sceletophorus* (obr. 286).



Obr. 283 *Schizolepis manzanitaensis* (Actinopterygii, Chondrostei, Palaeonisciformes inc. sedis) ze svrchního karbonu Severní Ameriky. Celková délka těla přibližně 11 cm. Podle Gottfrieda (1992).



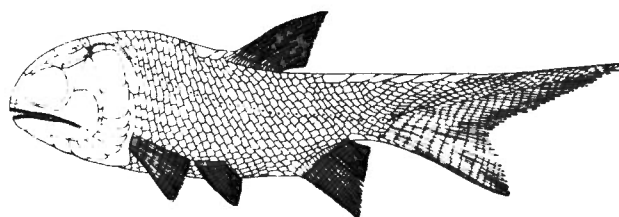
Obr. 284 *Tanyrhynchichthys mcallisteri* (Actinopterygii, Chondrostei, Palaeonisciformes inc. sedis) ze svrchního karbonu Severní Ameriky. Celková délka přibližně 18 cm. Podle Gottfrieda (1987).



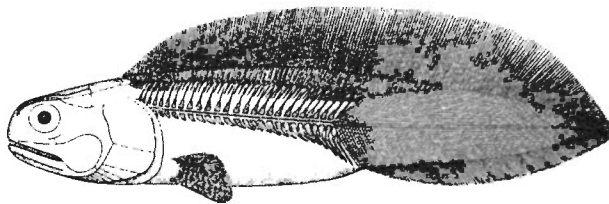
Obr. 285 *Sphaerolepis kounoviensis* (Actinopterygii, Chondrostei, Palaeonisciformes, Trissolepididae) ze svrchního karbonu České republiky (rakovnická pánev: Kounov). Celková délka přibližně 12 cm. Podle Štamberga (1994).

Vedle paleonisků existovala v paleozoiku řada méně dominantních skupin. Řád Haplolepiformes ze svrchního karbonu byl reprezentován nominátním rodem *Haplolepis* a rodem *Pyritocephalus* (*P. sculptus* ze svrchního karbonu Nýran). Řád Aeduliiformes je reprezentován rodem *Aeduella*, *Bourbonella*, *Platysella* a u nás rodem *Spinarachthys* (*S. dispersus* ze svrchního karbonu rakovnické pánve).

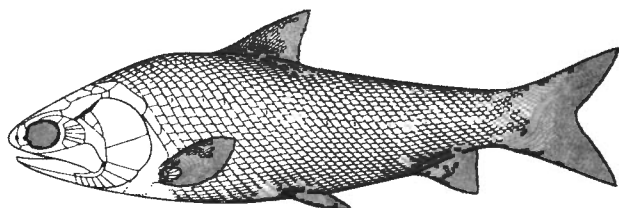
Z výchozího strukturálního schématu se již v raném karbonu výrazně odlišil např. rod *Tarrasius* (obr. 287) a *Paratarsius*, kde lebka sice zůstala v rámci stavebního schématu nižších Chondrostei, ale tělo bylo opatřeno souvislým ploutevním lemem a bylo téměř lysé. Avšak i v rámci samotných paleonisků docházelo k modifikacím, z nichž nej-



Obr. 286 *Sceletophorus* (= *Phanerosteon*) *biserialis* (Actinopterygii, Chondrostei, Palaeonisciformes) ze svrchního karbonu České republiky (plzeňská pánev: Třemošná). Celková délka těla zobrazeného jedince přibližně 6 cm. Pro tuto malou velikost považují někteří autoři tuto rybu za juvenilní stadium rodu *Phanerosteon*. Podle Štamberga (1994).

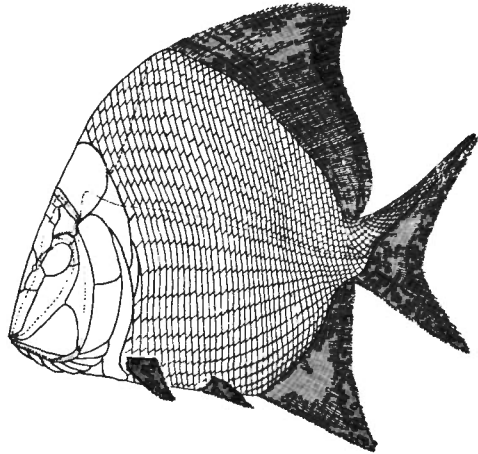
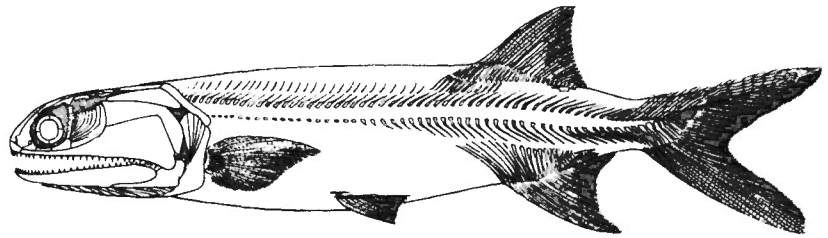


Obr. 287 *Tarrasius problematicus* (Actinopterygii, Chondrostei, Tarrasiiformes) ze spodního karbonu Skotska dokumentuje rané stadium Chondrostei, u něhož si lebka zachovává typicky paleoniscidní strukturu, ale tělo se již výrazně od výchozího stavu odlišilo. Celková délka těla přibližně 10 cm. Podle Jesse- na (1973).

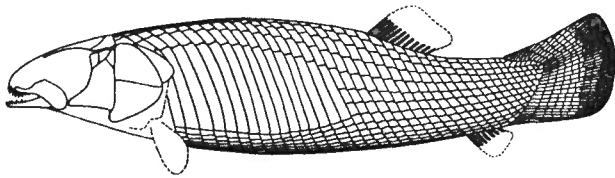


Obr. 288 *Boreosomus gillioti* (Actinopterygii, Chondrostei, Palaeonisciformes, Acrolepididae) ze spodního triasu Madagaskaru. Pokročilejší zástupce skupiny Palaeonisciformes s homocerní ocasní ploutví. Délka těla přibližně 12 cm. Podle Lehmana (1966).

Obr. 289 *Birgeria groenlandica* (Actinopterygii, Chondrostei, Palaeonisciformes, Birgeriidae) ze spodního triasu Grónska. Dravá forma, na což lze usuzovat nejen z mohutné dentice, ale i podle velké ocasní ploutve, jejíž účinek znásobovaly daleko dozadu posazené nepárové ploutve. Celková délka těla přibližně 60 cm. Podle Nielsena, z Lehmana (1966).

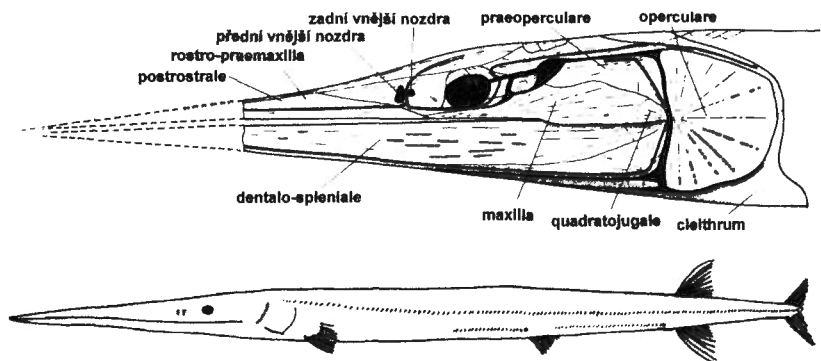


Obr. 290 *Platysomus suberbus* (Actinopterygii, Chondrostei, Palaeonisciformes, Platysomidae) ze spodního karbonu Skotska. Přes značně pozměněný vzhled těla jsou zachovány všechny charakteristické rysy paleonisků. Délka těla (ke konci horního laloku ocasní ploutve) přibližně 12 cm. Podle Moy-Thomase a Bradley Dynea, z Lehmana (1966).



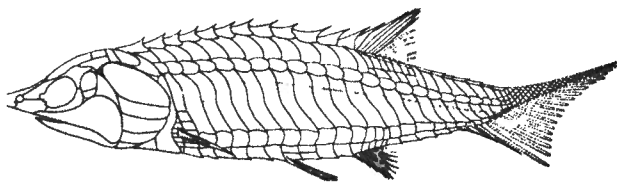
Obr. 291 *Luganoia lepidosteoides* (Actinopterygii, Chondrostei, Luganoiiformes) ze středního triasu Itálie. Charakteristický je pozměněný tvar ocasní ploutve (přechod mezi homocerkním a difycerkním typem) a dorzoventrální protažení bočních šupin přední části trupu. Celková délka těla přibližně 6 cm. Podle Brougha, z Lehmana (1966).

Obr. 292 *Saurichthys ornatus* (Actinopterygii, Chondrostei, Saurichthyiformes) ze spodního triasu Špicberk. Silně modifikovaný zástupce primitivních paprskoploutvých ryb. Celková délka těla přibližně 1 m. Podle Stensiöho, z Lehmana (1966); dole podle Rieppela (1985).



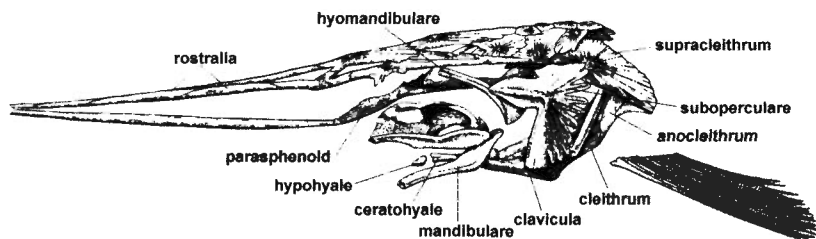
výraznější byla přeměna ocasní ploutve z heterocerkní na homocerkní (např. rod *Boreosomus*; obr. 288 a *Birgeria*; obr. 289). Pomalu se pohybující formy se již v karbonu laterálně zplošťovaly, což bylo zároveň doprovázeno zvětšováním výšky (např. rod *Platysomus*, obr. 290). Odlišný tvar těla získali i příslušníci jiných řádů, byť poněkud později. Například Luganoiiformes v triasu téměř ztratili homocerkní charakter ocasní ploutve a znaky Chondrostei se v nevýrazné míře zachovaly pouze na lebce (obr. 291). Podobně aberantní byli i Saurichthyiformes (obr. 292), kteří již v některých znacích připomínají jesetery. Znaky jeseterů (např. rostrum a dorzoventrálně protažené šupiny) však měli již Phanerorhynchiiformes ve svrchním karbonu (obr. 293), takže není jasné, zda vývoj těchto znaků neprobíhal v různých fylogenetických liniích paralelně.

Má se za to, že do dnešní doby přežívají Chondrostei jesetery a formami, které jsou s nimi příbuzné (Acipenseriformes). Nejstarší zástupce je rod *Errolichthys* ze spodního triasu Madagaskaru, který však ještě svým vzhledem připomínal jesetery jen vzdáleně. Nicméně redukce některých kostí (např. praeoperculare, maxila a některé další) naznačuje trendy, které byly již dobře vyvinuty u pozdějších zástupců řádu (např. *Palaeopsephurus*, obr. 294), shrnovaných do podřádu Polyodontoidei. *Polyodon* je znám od raného paleocénu do recentu. Acipenseroidei a Polyodontoidei jsou dnes považováni za dvě odlišné skupiny, které byly dobře odděleny již v rané křídě (Grande a Bemis 1991).



Obr. 293 *Phanerorhynchus armatus* (Actinopterygii, Chondrostei, Phanerorhynchiformes) ze svrchního karbonu Anglie. Charakteristické je v náznavu vyvinuté rostrum a dorzoventrálně protažené šupiny. Celková délka těla přibližně 4,5 cm. Podle Gardinera (1967a).

Naproti tomu návaznost afrických rodů *Polypterus* a *Erpetoichthys* (shrnovaných do řádu Polypteryformes) na Chondrostei je přijímána s určitými pochybnostmi, pramenícími jednak z anatomických a ontogenetických rozdílů (Jarvik 1980), jednak z toho, že nejstarší fosilní záznam této skupiny pochází až z eocénu (časový hiát bez záznamu by tedy byl přes 160 milionů let, přestože se jedná o vodní obratlovce s velmi dobrými fosilizačními předpoklady).



Obr. 294 Primitivní zástupce jeseterů *Palaeopsephurus wilsoni* (Actinopterygii, Chondrostei, Acipenseriformes) ze svrchní křídly Severní Ameriky. Lebka si zachovává ještě řadu kostí, které byly typické pro primitivní zástupce Chondrostei (viz např. plný počet dermálních kostí pletence lopatkového: clavícula, cleithrum, anocleithrum, supracleithrum), ale mnoho kostí se zachovalo jen v podobě malých rudimentů, což svědčí o redukci osifikace. Podle Mac Alpina (1947).

Neopterygii

Systém:

(podle Carrolla 1993)

Nadřád: Neopterygii (svrch, perm - récent)

Řád: Semionotiformes (svrch, perm - svrch, křída)

Čeď: Semionotidae (svrch, perm - svrch, křída)

Řád: Amiiiformes (sp. trias - récent)

Čeď: Parasemionotidae (sp. trias - svrch, trias)

Čeď: Caturidae (stř. trias - svrch, křída)

Čeď: Amiidae (svrch, jura - récent)

Řád: Pycnodontiformes (svrch, trias - eocén)

Čeď: Pycnodontidae (svrch, trias - eocén)

Řád: Macrosemiiformes (svrch, trias - svrch, křída)

Čeď: Macrosemiidae (svrch, trias - svrch, křída)

Čeď: Uarbyichthyidae (jura)

Řád: Pachycormiformes (svrch, trias - svrch, křída)

Čeď: Pachycormidae (svrch, trias - svrch, křída)

Řád: Aspidorhynchiformes (stř. jura - svrch, křída)

Čeď: Aspidorhynchidae (stř. jura - svrch, křída)

Řád: Lepisosteiformes (? sp. křída, svrch, křída - récent)

Čeď: Lepisosteidae (? sp. křída, svrch, křída - récent)

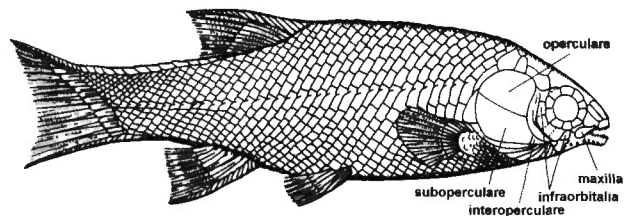
Teleostei (stř. trias - récent) (systém viz níže)

Diagnóza: Ploutevní paprsky jsou redukovány do stejného počtu jako jejich kosterní výztuha (radialia); maxila je uvolněná z pevného spojení s ostatními kostmi neurálního exokrania; jsou vyvinuty supramaxily a interoperculare; v hyoidním oblouku je samostatné symplecticum; quadratojugale splynulo s pars quadrata palatoquadrati v jediný element; ocasní ploutev je homocerní.

Poznámka: Poté co se ukázalo, že Holostei jsou umělou skupinou, vyvstala otázka, jak klasifikovat mesozoické zástupce, kteří se již odlišili od Chondrostei. Rozlišující znaky se našly (viz uvedená diagnóza Neopterygii), ale problém vznikl tím, že se vztahovaly také na Teleostei. Proto se diskuse soustředila na to, jak v rámci Neopterygii vymezit a nomenklatoricky označit různé fylogenetické linie mesozoických paprskoploutvých na jedné straně a Teleostei na straně druhé. Za tím účelem byla definována různá „oddělení“ (division) a „pododdělení“ a Teleostei byli k této soustavě přidáváni jako jedno z těchto „pododdělení“ (Nelson 1984). Zdá se, že názor zahrnující Teleostei do Neopterygii je opodstatněný, neboť je to jedna z linií, která se (vedle dalších, např. Semionotiformes, Amiiiformes) konstituovala již počátkem mesozoika. Pochybnosti spíše vyvolává souhrnné nomenklatorické označování většiny mesozoických řádů (výjimkou jsou Lepisosteiformes) jako Halecomorphi (definovaného pouze na základě funkce symplektika v čelistním kloubu), a proto se zde taxon Halecomorphi neuvádí.

Neopterygii se odštěpili od Chondrostei během permu, v době, kdy Chondrostei byli ještě na vrcholu svého rozvoje. Hlavní změny, které se udaly při přechodu k Neopterygii, se týkaly rozpadu neurálního endokrania na menší osifikované celky, změny pozice hyomandibuly (ze šikmé do vertikální), uvolnění maxily z pevného spojení s ostatními kostmi laterální stěny neurálního exokrania, v operkulární sérii a v lícní oblasti lebky se objevily další kosti (interoperculare, supramaxila), čelistní adduktory se posunuly z bezprostřední blízkosti čelistního kloubu na koronoidní výběžek a tvar ocasní ploutve se změnil z heterocerkního na homocerkní. Vznik interoperculare patrně souvisel se vznikem symplektika v jazylkovém oblouku; tento samostatný element spojuje hyomandibulare s pars quadrata palatoquadrati. Během celé evoluce Neopterygii se postupně redukovaly šupiny (střední vrstva vaskularizovaného dentinu zmizela, takže na povrchu zbyla jen vrstva skloviny nasadající přímo na bazální vrstvu isopedinu). Pouze recentní Lepisosteidae si ještě zachovali původní typ šupin, ale Teleostei mají již jen tenkou bazální vrstvu. Nicméně redukce šupin je obecný znak evoluce Osteichthyes a již u paleozoických Chondrostei lze nalézt zcela lysé formy. Tvar šupiny se změnil z původní kosočtverečné na cykloidní, která umožňuje volnější pohyb těla. Rovněž počet lepidotrichií se redukoval, takže u Neopterygii odpovídá počtu radialií.

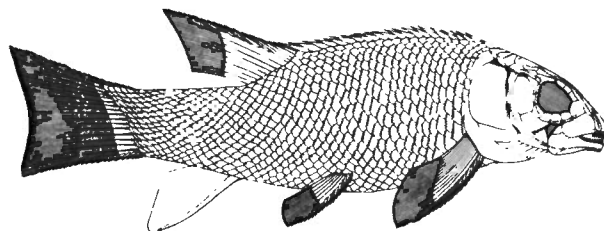
Nejstarší Neopterygii jsou reprezentováni rodem *Acentrophorus* (Semionotidae, obr. 295) ze svrchního permu. Již u tohoto nejstaršího zástupce lze pozorovat typické znaky Neopterygii, jako je interoperculare a vzadu uvolněná maxila. Jiné znaky jsou vytvořeny teprve v náznačích - např. ganoidní šupiny začínají mít cykloidní tvar, i když většinou jsou ještě kosočtverečné; počet lepidotrichií odpovídá počtu radialií. Chybí však ještě supramaxila. Stejnými trendy pokračují i další zástupci skupiny, např. *Semionotus* (obr. 296), který měl během triasu kosmopolitní rozšíření. Do křídly



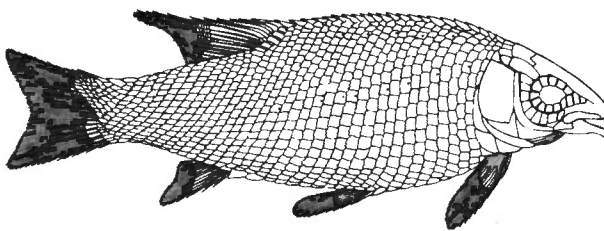
Obr. 295 *Acentrophorus varians* (Actinopterygii, Neopterygii, Semionotidae) ze svrchního permu Anglie. Nejstarší zástupce Neopterygii. Celková délka těla přibližně 7 cm. Podle Gilla, z Moy-Thomase a Milese (1971).

přežili Semionotidae diverzifikovaným rodem *Lepidotes* (obr. 297), jehož některé druhy mohly dosahovat značných velikostí (např. *L. roxoi* až 1,5 m). Kostí exokrania mohou být asymetrické (např. levé parietale je u mnoha druhů větší než pravé). U nás se v křídových sedimentech často nacházejí izolované šupiny patřící zástupcům tohoto rodu.

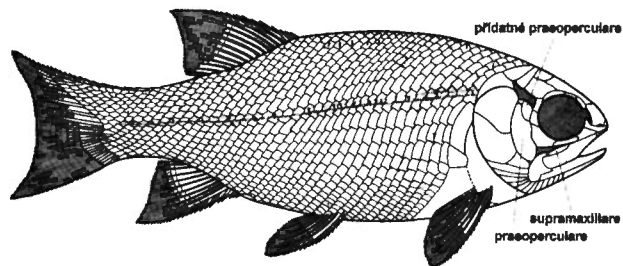
Již v raném triasu se Neopterygii začali rozrůžňovat do řady fylogenetických linií. Jednou z prvních byli Amiiformes, kteří ještě měli neurální endokranium kompaktní jako u Chondrostei, ale ostatní znaky Neopterygii již přítomné, včetně samostatného symplektika, které se podílelo na stavbě čelistního kloubu. Nejstarší zástupce je spodnotriasový rod *Parasemionotus* (obr. 298) s charak-



Obr. 296 *Semionotus capensis* (Actinopterygii, Neopterygii, Semionotidae) ze spodního triasu jižní Afriky. Celková délka těla přibližně 70 cm. Podle Gardinera, z Lehmana (1966).



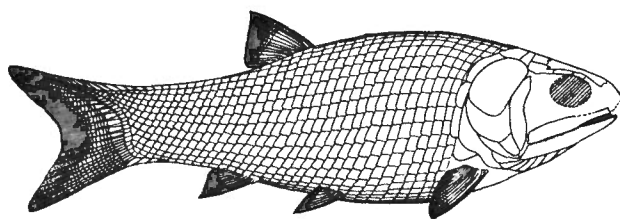
Obr. 297 *Lepidotes minor* (Actinopterygii, Neopterygii, Semionotidae) ze spodní křídly jižní Afriky. Jeden z posledních zástupců fylogenetické linie, která se odštěpila ve svrchním permu od primitivních Chondrostei a existovala až do konce křídly, tedy téměř 200 mil. let. Celková délka přibližně 40 cm. Podle Woodwarda, z Lehmana (1966).



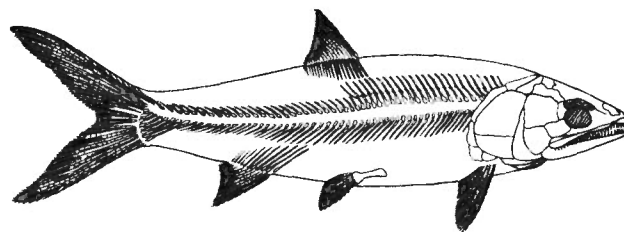
Obr. 298 *Parasemionotus labordei* (Actinopterygii, Neopterygii, Amiiformes) ze spodního triasu Madagaskaru. Primitivní zástupce fylogenetické linie, na níž navazují Amiidae, kteří přežili až do dnešní doby. Délka těla přibližně 11 cm. Podle Lehmana (1966).

teristickým fazolovitým tvarem praeoperculare, které je na okraji doplněno ještě jedním či několika dalšími. Nad maxilou je již vyvinutá supramaxila. Je to zástupce čeledi Parasemionotidae, z níž se již ve středním triasu odštěpili Caturidae (viz např. rod *Eoeugnathus*; obr. 299 a *Caturus*; obr. 300) a z nich pak koncem jury Amiidae. Caturidae, charakterističtí tenkou tyčkovitou maxilou, tedy tvoří anatomický přechod mezi čeleděmi Parasemionotidae a Amiidae. Mezi nejstarší zástupce čeledi Amiidae patří rod *Amiopsis* (obr. 301) ze svrchní jury až spodní křídly Evropy. Jeho dorzální ploutev byla ještě velmi krátká a ocasní ploutev byla homocerní (vně téměř symetrická, uvnitř však stále heterocerní). Nominátní rod *Amia*

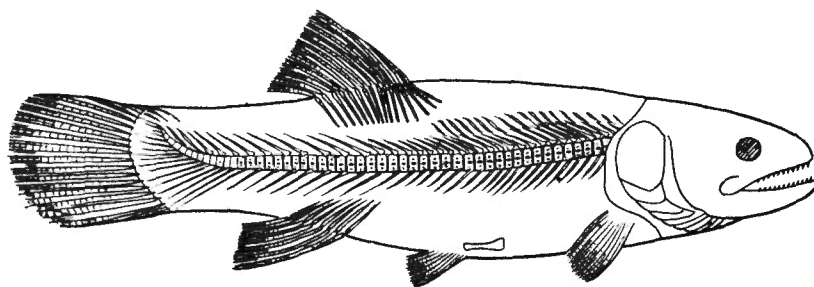
(obr. 302) přežil až do dnešní doby ve sladkovodním prostředí východních částí Spojených států a Kanady. Protože nejstarší fosilní záznam příslušníků tohoto rodu je ze spodní křídly Jižní Ameriky (Gardiner *a kol.* 1996) a ze svrchní křídly Severní Ameriky (existuje tedy více než 100 milionů let), je již dlouhou dobu intenzivně studován (viz např. práce Allise 1889, 1897a,b, Bjerringa 1977, Jarvika 1980 a dalších) a na jeho podkladě se interpretují vymřelé taxony Osteichthyes. O tom, že v minulosti byli Amiidae mnohem více rozšířeni než dnes, svědčí i to, že se od pozdní jury do oligocénu vyskytovali i v Evropě, od pozdní křídly do eocénu v západní Africe a v paleogénu také ve střední a východní Asii (Patterson 1994).



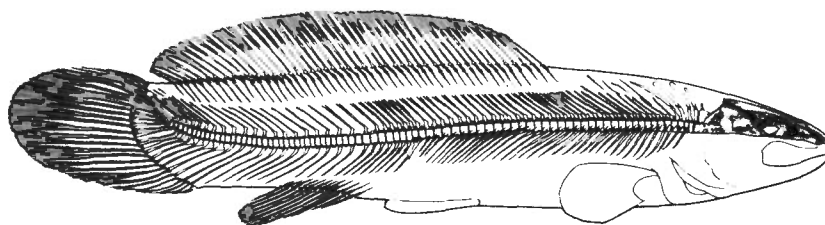
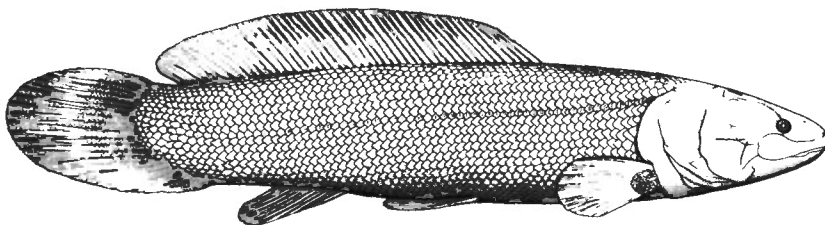
Obr. 299 *Eoeugnathus megalepis* (Actinopterygii, Neopterygii, Amiiiformes) ze středního triasu severní Itálie. Nejstarší zástupce čeledi Caturidae. Charakteristickým znakem je maxila, která se téměř dotýkala praeoperculare. Celková délka těla přibližně 10 cm. Podle Brougha, z Lehmana (1966).



Obr. 300 *Caturus furcatus* (Actinopterygii, Neopterygii, Amiiiformes, Caturidae) ze svrchní jury Bavorska. Zástupce skupiny, ze které se na přelomu jury a křídly odštěpila čeleď Amiidae přezívající rodem *Amia* až do dnešní doby. Celková délka těla přibližně 20 cm. Podle Woodwarda, z Lehmana (1966).

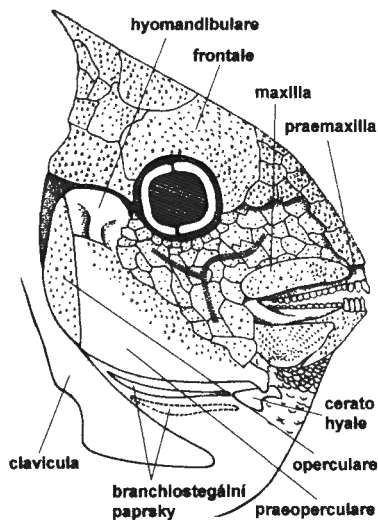


Obr. 301 *Amiopsis dolloi* (Actinopterygii, Neopterygii, Amiiiformes) ze spodní křídly Belgie. Primitivní zástupce čeledi Amiidae. Ve srovnání s rodem *Amia* byla dorzální ploutev ještě krátká. Celková délka těla přibližně 21 cm. Podle Woodwarda, z Lehmana (1966).

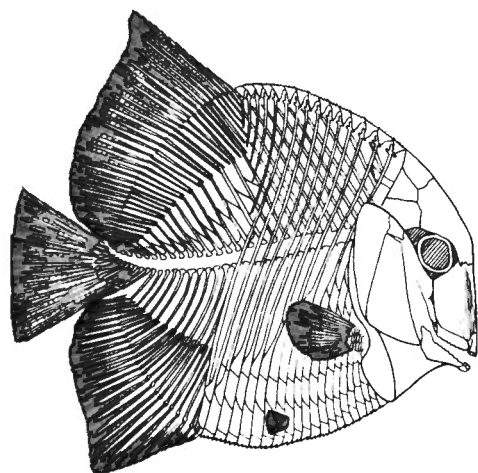


Obr. 302 *Amia calva* (Actinopterygii, Neopterygii, Amiiiformes). Recentní představitel čeledi Amiidae, která se konstitovala již na přelomu jury a křídly (přibližně před 135 mil. let). Nahoře celkový pohled, dole neurokranium a vnitřní kostra se zachovanou asymetrií ocasní ploutve. Supiny jsou už téměř pravidelně cykloidní. Podle Jarvika (1980).

Pycnodontiformes se objevili již ve svrchním triasu (*Mesturus*, obr. 303), ale přežili až do konce eocénu (rod *Pycnodus*). Byla to velmi svérázná skupina ryb s vysokým tělem a velmi zkrácenou hlavou (obr. 304). Na lebce se sice zachovaly některé typické kosti exokrania (premaxila, maxila, kosti operkulární série), jinak je ale lebka tvořena mozaikou drobných kostí. Není vytvořeno ani suboperculare, ani interoperculare. Velmi charakteristické jsou rovněž knoflíkovitě zaoblené zuby. Je to natolik aberantní skupina, že i v minulosti byla řazena do Holostei jen s velkými pochybnostmi. Jsou považováni za skupinu, ze které se vyvinuli Teleostei (Gardiner a kol. 1996).

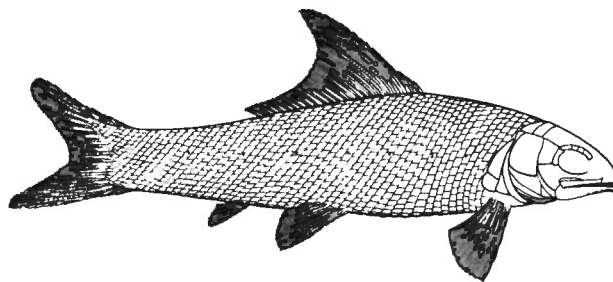


Obr. 303 Stavba lebky u *Mesturus verrucosus* (Actinopterygii, Neopterygii, Pycnodontiformes), svrchnojurského zástupce čeledi Pycnodontidae. Podle Lehmana (1966).

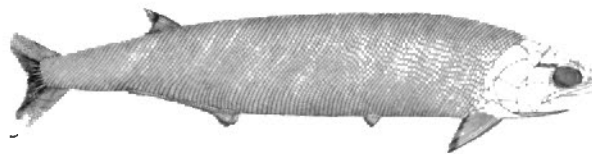


Obr. 304 *Macromesodon macropterus* (Actinopterygii, Neopterygii, Pycnodontidae) ze svrchní jury Bavorska. Charakteristické je vysoké a laterálně zploštělé tělo se zkrácenou hlavou a knoflíkovitými zuby. Podle Woodwarda (1916).

Rovněž Macrosemiiformes se odlišují od ostatních Neopterygii, i když ne v takové míře jako pycnodonti. Charakteristické je však to, že zmnožená infraorbitalia jsou za očnicí vytlačena z jejího bezprostředního okraje. Jinak je však např. interoperculare normálně vyvinuto, takže se bezesporu jedná o příslušníky Neopterygii. U většiny zástupců této skupiny však chybí supramaxila, což naznačuje primitivní charakter této skupiny. U jurského rodu *Ophiopsis* (obr. 305) je však již vyvinuta.



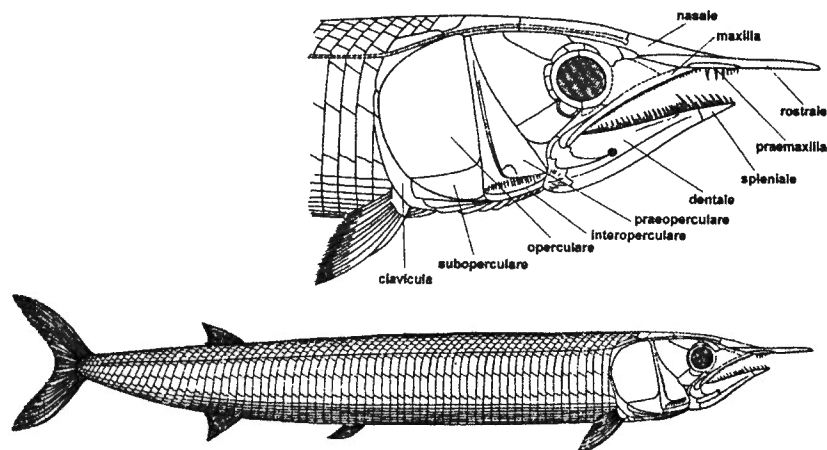
Obr. 305 *Ophiopsis procera* (Actinopterygii, Neopterygii, Macrosemiiformes) ze svrchní jury Bavorska. Celková délka těla přibližně 23 cm. Podle Woodwarda, z Lehmana (1966).



Obr. 306 *Euthynotus incognitus* (Actinopterygii, Neopterygii, Pachycormiformes) ze spodní jury Německa. Jako u všech ostatních zástupců tohoto řádu i zde jsou břišní ploutve značně redukovány. Celková velikost přibližně 40 cm. Podle Weinzové, z Lehmana (1966).

Zbývající tři řády jsou od základního strukturního schématu Neopterygii značně odvozené. Například u Pachycormiformes se z nějakých příčin částečně redukoval či úplně ztratil břišní pár ploutví, i když tělo je většinou značně robustní (viz např. *Euthynotus*, obr. 306). U zbývajících dvou řádů se ve větší či menší míře protáhly obě čelisti (např. rod *Belonostomus* ze svrchní jury Francie) nebo alespoň se protažením svrchní čelisti vytvořilo rostrum (např. *Aspidorhynchus*, obr. 307). I když tyto ryby nemají fylogeneticky nic společného s Teleostei (kteří se konstituovali již v pozdním triasu), přesto s nimi mají některé znaky společné, např. stavbu ocasní ploutve. V souvislosti s vývojem rostra je charakteristické, že vnější nozdry se posunuly těsně před orbity.

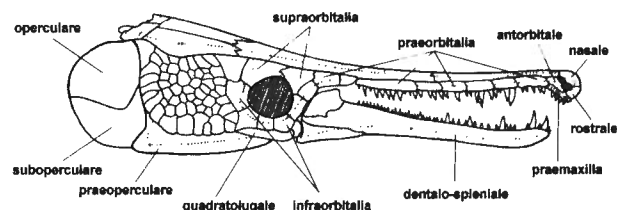
V křídě se objevili první zástupci řádu Lepisosteiformes, přičemž recentní rod kostlín, *Lepisosteus*



Obr. 307 *Aspidorhynchus acutirostris* (Actinopterygii, Neopterygii, Aspidorhynchidae) ze svrchní jury Bavorska. Celková délka těla přibližně 60 cm. Podle Assmanna (1906) a Berga (1955).

teus (obr. 308), je znám již od svrchní křída. O původu této skupiny se stále vedou diskuse, ale byla vyslovena hypotéza o jejich fylogenetické návaznosti na Pachycormiformes (Berg) nebo na čeleď Semionotidae (Gardiner 1967b). Od Aspidorhynchiformes se liší polohou vnějších nozder (až na konci protažené horní čelisti) a velkým množstvím drobných destiček mezi orbitou a operculare. Chybí interoperculare, ale na druhou stranu se u nich zachovaly kosočtverečné šupiny ganoidního typu, heterocerní ocasní ploutev a ploutve vyztužené rozvětvenými paprsky. Pokročilým znakem jsou plně osifikovaná obratlová centra opisthocelního typu. Je důležité podotknout, že ačkoliv *Lepisosteus* je morfologicky odlišný od rodu *Amia* a oba tyto recentní rody jsou v důsledku toho řazeny do

zvláštních skupin, podle molekulárních dat jsou naopak oba rody blízce příbuzné (Gardiner *a kol.* 1996).



Obr. 308 *Lepisosteus tristoechus* (Actinopterygii, Neopterygii, Lepisosteiformes), récent. Některá praeorbitalia jsou původem z maxily a lacrimale. Vnější nozdra je umístěna až na konci svrchní čelisti. Chybí interoperculare, ale tělo je ještě pokryto kosočtverečnými šupinami. Podle Goodriche (1930), z Berga (1955).

Teleostei

System:

(pouze úroveň řádů;
podle Nelsona 1994)

Teleostei (stř. trias - récent)

- Řád: Pholidophoriformes (stř. trias - sp. jura)
- Řád: Leptolepiformes (sp. jura - svrch, křída)
- Řád: Ichthyodectiformes (stř. jura - svrch, křída)
- Řád: Osteoglossiformes (svrch, jura - miocén)
- Řád: Elopiformes (svrch, jura - eocén)
- Řád: Albuliformes (? stř. jura, svrch, jura - miocén)
- Řád: Anguilliformes (svrch, křída - récent)
- Řád: Saccopharyngiformes (récent)
- Řád: Clupeiformes (svrch, jura - récent)
- Řád: Gonorhynchiformes (sp. křída - récent)
- Řád: Cypriniformes (sp. eocén - récent)
- Řád: Characiformes (sp. eocén - récent)
- Řád: Siluriformes (svrch, křída - récent)
- Řád: Gymnotiformes (svrch, miocén - récent)
- Řád: Esociformes (paleocén - récent)
- Řád: Salmoniformes (svrch, křída - récent)
- Řád: Stomiiformes (svrch, křída - récent)
- Řád: Aulopiformes (svrch, křída - récent)
- Řád: Myctophiformes (svrch, křída - récent)
- Řád: Lampridiformes (svrch, paleocén - récent)

- Řád: Polymixiiformes (svrch, křída - récent)
 Řád: Percopsiiformes (svrch, křída - récent)
 Řád: Ophidiiformes (? paleocén, stř. eocén - récent)
 Řád: Gadiformes (svrch, křída - récent)
 Řád: Batrachoidiformes (miocén - récent)
 Řád: Lophiiformes (eocén - récent)
 Řád: Mugiliformes (eocén - récent)
 Řád: Atheriniformes (svrch, křída - récent)
 Řád: Beloniformes (svrch, křída - récent)
 Řád: Cyprinodontiformes (sp. oligocén - récent)
 Řád: Stephanoberyciformes (svrch, miocén - récent)
 Řád: Beryciformes (svrch, křída - récent)
 Řád: Zeiformes (svrch, křída - récent)
 Řád: Gasterosteiformes (svrch, miocén - récent)
 Řád: Syngnathiformes (svrch, křída - récent)
 Řád: Synbranchiformes (récent)
 Řád: Scorpaeniformes (sp. eocén - récent)
 Řád: Perciformes (? svrch, křída, paleocén - récent)
 Řád: Pleuronectiformes (stř. eocén - récent)
 Řád: Tetraodontiformes (stř. eocén - récent)

Diagnóza: Dvě či větší počet supramaxil; šupiny tvoří pouze bazální vrstva isopedinu; quadratojugaie splynulé s quadratem; dvě osifikovaná hypohyalia; oba vomery splynuly v nepárovou kost; praemaxilla nezávislá na okolních kostech (pohyblivá); na spodní čelisti nejsou koronoidy (ossa coronoidea) a supraangulare; v sérii pletence lopatkového jsou postcleithra v počtu dvě a více; ocasní ploutev difycerní (tzn. neurální oblouky obratlů zabíhající do ocasní ploutve jsou prodlouženy do podoby uroneuralií). Je nutné však poznamenat, že různí autoři definují taxonomický obsah Teleostei různě a následkem toho se různí i diagnóza (de Pinna 1996).

Poznámka: V tomto systému je skupina Teleostei brána na úrovni ostatních řádů Neopterygii (viz výše). Aby si však tento systém zachoval kompatibilitu s běžně užívanými systémy recentních Teleostei, je zde tato skupina považována za nadřád a uvedeno je členění na úrovni řádů. Systém Teleostei je však v neustálém pohybu a je velmi obtížné najít jeho ustálenou podobu. Proto i zde uvedený systém je nutné brát jako provizorní a počkat, až se stabilizuje metodika, pomocí níž je vytvářen.

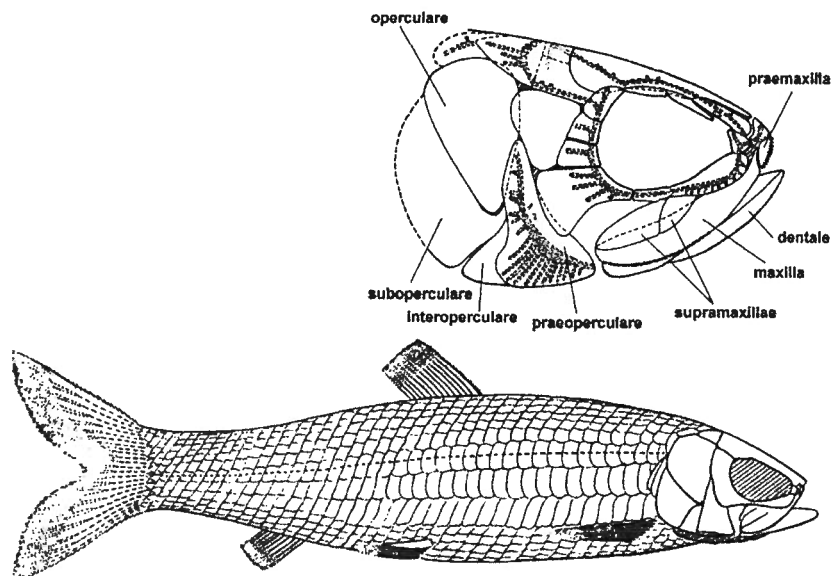
Teleostei dnes zahrnují 23 637 recentních druhů (což je asi polovina všech známých druhů obratlovců žijících v dnešní době), a jsou tak zdaleka největší skupinou obratlovců (Nelson 1994*). Do dnešní doby bylo popsáno téměř 500 čeledí, z toho 69 vymřelých (Patterson 1993). Ze zbývajících 425 čeledí 181 nemá žádný fosilní záznam a dalších 58 čeledí je paleontologicky doloženo pouze na základě otolitů.

Teleostei jsou oproti výchozím devonským typům paprskoploutvých ryb nejvíce pozměnění - například šupiny ztratily i vrstvu skloviny (tedy kompletní vrstvy tvořící ganoin) a šupina se skládá jen z bazální kosti, isopedinu. Kostí na jejich lebce ztratily své původní pravidelné uspořádání, redukovaly se a někdy i ztratily kontakt s okolními kostmi, a jsou tudíž volně pohyblivé (viz např. premaxila, maxila a dentale u kapra). Homocerní ploutev se přeměnila v difycerní, kde páteř směřuje doprostřed mezi oba laloky, a je tudíž vně i uvnitř symetrická. Paprskoploutvé ryby se bě-

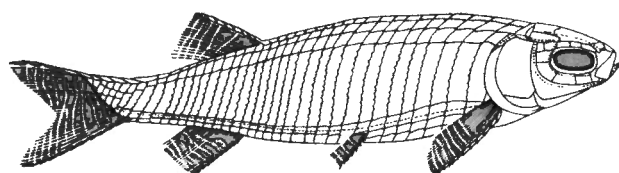
hem více než 400 milionů let své existence rozrůznily do mnoha typů, tyto rozdíly však převážně spočívají ve vnitřní anatomické stavbě; vnější uniformní vzhled je dán fyzikálními vlastnostmi vodního prostředí.

Předpokládá se (Saint-Seine 1949, Gardiner 1967b), že Teleostei vznikli (společně s kap rouny, Amiidae) ze skupiny Parasemionotidae. Nejstarší Teleostei byli popsáni ze středního triasu až spodní jury (Pholidophoriformes). Mají již dvě supramaxily, ale šupiny ještě kryté ganoinem a ocasní ploutev homocerní. Pro tuto směs pokročilých a primitivních rysů byli zástupci tohoto řádu dříve řazeni do zvláštního taxonu na úrovni Teleostomi (Halecostomi) a považováni za přechod mezi Holostei a Teleostei. Nyní se však téměř všeobecně považují za nejstarší příslušníky Teleostei. Je sem řazena kromě nejznámějšího rodu *Pholidophorus* (obr. 309) s fosilním záznamem od středního triasu až do svrchní jury i *Oreochima* ze spodní jury Antarktidy (Schaeffer 1972). Pholidophoriformes se patrně počátkem triasu odštěpili od fylogenetické linie Parasemionotiformes (Neopterygii). Jinou skupinou primitivních Teleostei (řazenou rovněž do řádu Pholidophoriformes) jsou zástupci čeledi Pleuropholidae (obr. 310). I oni mají ještě řadu

* Problém je, že někteří autoři, např. Nelson (1994), pracují s termínem „fish“, pod který zahrnují všechny obratlovce, kteří dýchají žábry, tedy např. i Ostracodermi, Placodermi, žraloky a další. S tímto vědomím je nutné brát jejich statistické údaje.



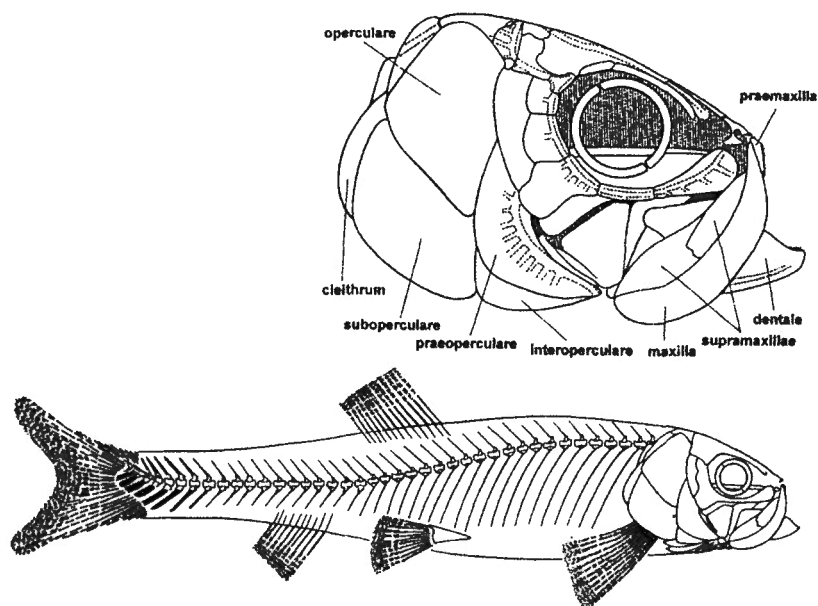
Obr. 309 *Pholidophorus bechei* (Actinopterygii, Teleostei, Pholidophoriformes) ze spodní jury Anglie. Představitel rodu, který je známý již od středního triasu, a patří tudíž mezi nejstarší Teleostei. Celková délka těla přibližně 17 cm. Nahore podle Nybelina (1966), dole podle Raynera, z Lehmana (1966).



Obr. 310 *Pleuropholis jamotti* (Actinopterygii, Teleostei, Pholidophoriformes) ze svrchní jury Konga. Primitivní zástupce Teleostei (viz např. heteroceršní ocasní ploutev), avšak ústa - soudě podle polohy maxily - byla již vysunovatelná. Praeperculare bylo výrazně protaženo dopředu. Celková délka těla přibližně 7 cm. Podle Saint-Seina, z Lehmana (1966).

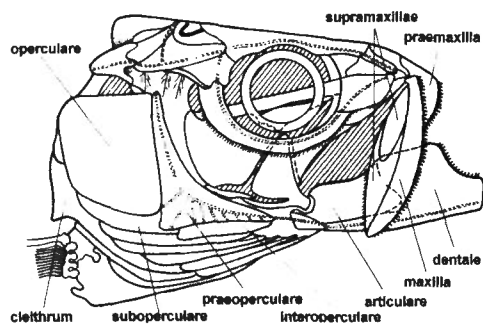
primitivních znaků (např. šupiny kryté ganoinem, heteroceršní ocasní ploutev a na všech ploutvích fulkra), ale zároveň již některé pokročilé znaky, naznačující příslušnost k Teleostei (pohyblivou maxilu, takže ústa byla vysunovatelná, a obratlová centra byla osifikovaná a srostlá s neurálními i hemálními oblouky).

Raná diverzifikace Teleostei je dokumentována řády Leptolepiformes (obr. 311) a Ichthyodectiformes (obr. 312). U obou těchto skupin byla již poměrně značně osifikovaná obratlová centra a tělo bylo kryto cykloidními šupinami. Charakteristickým způsobem jsou stavěny čelisti: maxila a obě supramaxily tvoří jediný, ale ve své zadní po-



Obr. 311 *Leptolepis coryphaenoides* (Actinopterygii, Teleostei, Leptolepiformes) ze spodní jury Anglie a Normandie. Primitivní zástupce Teleostei (viz homoceršní ocasní ploutev), ale s pokročilou stavbou ústního ústrojí (horní čelist volně pohyblivá a vysunovatelná). Celková délka těla přibližně 35 cm. Podle Raynera, z Lehmana (1966).

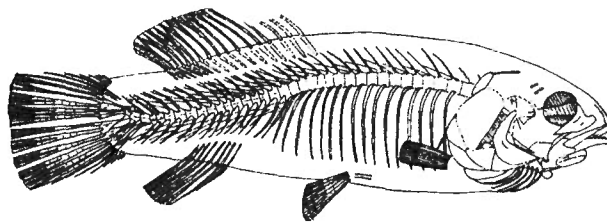
lovině volně pohyblivý, vysunovatelný celek, zatímco dentale (a samozřejmě další elementy spodní čelisti) jsou kloubeny ke quadratu. *Leptolepis* a jemu podobné formy tedy reprezentují jakýsi výchozí evoluční stav a z okruhu těchto jurských a křídových forem Teleostei vznikly patrně všechny řády, které přežily až do dnešní doby.



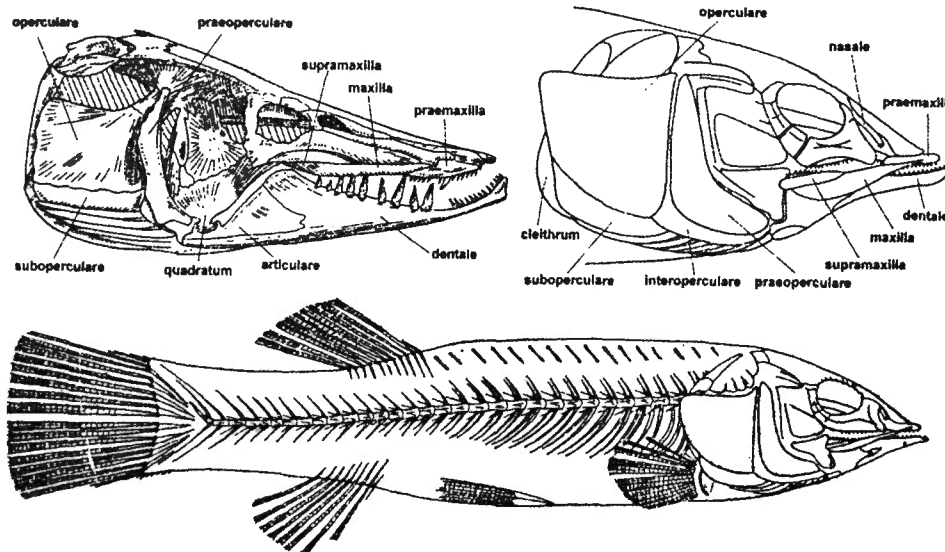
Obr. 312 *Thrissops formosus* (Actinopterygii, Teleostei, Ichthyodectiformes) ze svrchní jury Francie. Dobře je patrné rozvolnění lebky, zejména změněné upevnění maxilárního komplexu. Podle Saint-Seina, z Lehmana (1966).

Někteří autoři spatřují výchozí anatomické stadium pro evoluci Teleostei ve skupině Elopiformes, která je známa od svrchní jury. Je blíže příbuzná např. řádu Anguilliformes, jehož zástupci již přežili až do dnešní doby. Fylogeneze mesozoických skupin Teleostei zůstává tedy ještě dosti nejasná. V křídě (většinou pozdní) se konstituovala většina recentních řádů, ale jejich vzájemné příbuzenské vztahy jsou rovněž předmětem mnoha diskusí, prozatím bez obecně uspokojivého závěru (viz poznámka v souvislosti se systémem Teleostei).

Anguilliformes, kam patří z recentních zástupců např. murény a úhoři, mají nejstarší paleontologický záznam ze svrchní křídý Asie a Evropy (rody *Anguillavus* a *Echelurus*); vlastní rod *Muraena* je znám až z pliocénu severní Afriky. Clupeiformes jsou známi od svrchní jury (rody *Domeykos* a *Protoclupea* ve svrchní juře Severní Ameriky). Salmoniformes (lososovití) je početná skupina, která však má rovněž své kořeny v mesozoiku, protože rod *Cyclolepis* (čeleď Salmonidae) je znám již ze svrchní jury. Čeleď Gymnotiformes je doložena jedinou fosilní formou *Ellisella* ze svrchního miocénu Bolívie, která podobně jako ostatní příslušníci tohoto řádu měla schopnost regenerovat ocasní část těla. Štika (*Esox*, obr. 313), která je dnes řazena do zvláštního řádu Esociformes, je v Severní Americe známa od raného paleocénu, v Evropě od oligocénu. Celá čeleď Esocidae se však konstituovala v křídě (rod *Oldmanesox* z pozdní křídý Kanady; viz Grande 1999). Blíže příbuzný je rod *Umbra* (obr. 314), který je znám z oligocénu (Bechlejovice) a několika spodnomiocenních lokalit České republiky (Obrhelová 1978).



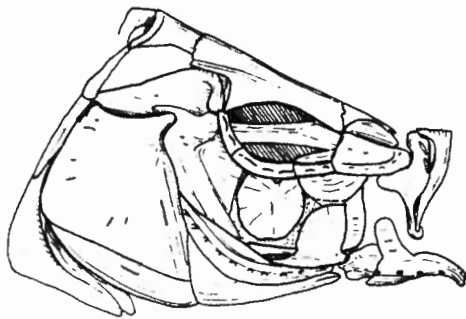
Obr. 314 *Umbra prochazkai* (Actinopterygii, Teleostei, Esociformes) ze svrchního oligocénu České republiky (Bechlejovice). Celková délka těla přibližně 13 cm. Podle Obrhelové (1978).



Obr. 313 *Palaeoesox fritzschei* (Actinopterygii, Teleostei, Esociformes) ze spodního eocénu Německa (Geiseltal). Celková délka těla přibližně 10 cm. Vpravo nahoře hlavová část, vlevo nahoře pro srovnání lebka *Esox masquinongy*. Podle Voigta (1934), vlevo nahoře podle Gregoryho (1933).

V terciárních sedimentech Západních Karpat bylo nalezeno celkem 30 druhů Teleostei. Jsou to jednak ryby volného moře, jako např. sledbvití (*Clupea*, *Alosa*), treskovití a makrelovití (velmi hojný je druh *Lepidopus glarisanus*), jednak hlubokomořské ryby se světelnými orgány z řádu Stomiiformes. V moravském terciéru jsou to především zástupci čeledi Gonostomatidae (*Scopeloides glarisanus*, *Kotlarcczyia bathybia*), zástupce čeledi Photichthyidae (*Vinciguerria obscura*) a zástupce čeledi Sternoptychidae (*Argyropelecus cosmovicii*). Podobný je řád hlubokomořských světélkujících ryb Myctophiformes, zastoupený v jihomoravském terciéru rodem *Diaphus* (čeleď Myctophiidae). Za zmínku stojí, že řády Stomiiformes a Myctophiformes jsou ve fosilním stavu známy pouze z oblasti dřívějších moří Tethys a Paratethys (v dnešní době vyvrátněných do podoby Alp, Karpat a Himalájí) (Gregorová 1999, ústní sdělení).

Zajímavé je sledovat paleontologický záznam kaprovitých (Cypriniformes) - rod *Rutilus* je doložen již od eocénu, *Barbus*, *Leuciscus* a *Tinea* jsou paleontologicky doloženy od oligocénu, *Abramis*, *Alburnus*, *Gobio* a kapr (*Cyprinus*) od miocénu, karas (*Carassius*) od pliocénu. Kromě těchto rodů, které přežily až do dnešní doby, však během terciéru žila celá řada dalších, takže to byla skupina v minulosti dosti diverzifikovaná. Rod *Tinea* a několik



Obr. 315 *Palaeotinca egeriana* (Actinopterygii, Teleostei, Cypriniformes) ze spodního miocénu České republiky (Sokolovská a Chebská pánev). Většina příslušníků řádu Cypriniformes má vysunovatelnou svrchní čelist a mezi dorzálními výběžky premaxil je nepárová kost zvaná kinethmoideum. Podle Obrhelové (1970).



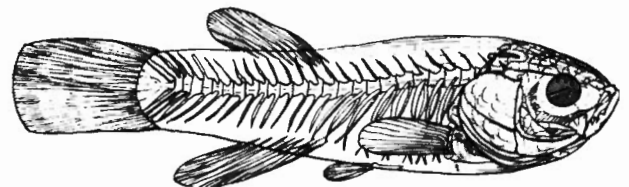
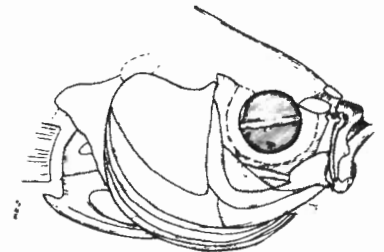
Obr. 316 *Varhostichthys brevis* (Actinopterygii, Teleostei, Cypriniformes) ze spodního miocénu České republiky (Doupovské vrchy, České středohoří). Velikost kolísá mezi 33 až 120 mm. Podle Obrhelové (1970).

příbuzných forem (*Palaeotinca*; obr. 315 a *Varhostichthys*; obr. 316) byly zjištěny i na řadě miocenních lokalit České republiky (Obrhelová 1970).

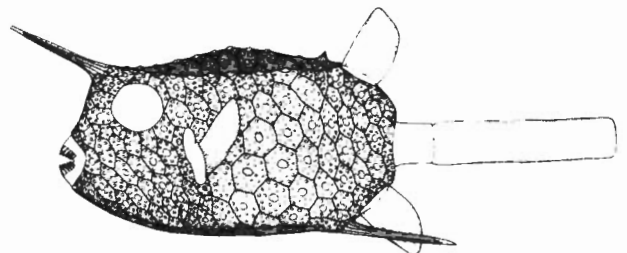
Nejstarší zástupci Siluriformes jsou známi z křídly až spodního paleocénu Jižní Ameriky, ze svrchní křídly Severní Ameriky a z hraničních oblastí křída-terciér Španělska. Z toho je patrné, že již od počátku své paleontologicky doložené existence měli značné geografické rozšíření (Pěna a Soler-Gijón 1996). Sumec (*Silurus*) je doložen z eocénu.

Gadiformes jsou známi několika rody (*Petalolepis*, *Rankinian*) již od svrchní křídly. Rod *Gadus* má nepřerušovaný záznam od paleocénu až do recentu. Řád Cyprinodontiformes je v České republice doložen dvěma druhy rodu *Prolebias* (obr. 317) ze spodního miocénu Chebské pánve (Obrhelová 1985).

Rod *Gobius* z řádu Perciformes je doložen (byť s určitými pochybnostmi) ze středního eocénu.



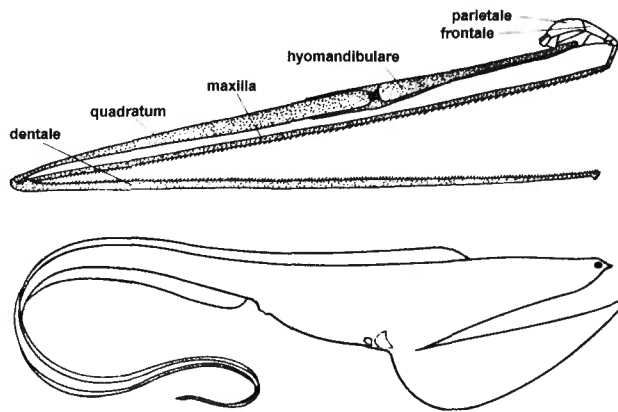
Obr. 317 *Prolebias chebianus* (Actinopterygii, Teleostei, Cyprinodontiformes) ze spodního miocénu České republiky (Chebská pánev). Celková délka těla necelé 4 cm. Podle Obrhelové (1985).



Obr. 318 Havýš *Oligolactoria bubiki* (Teleostei, Tetraodontiformes, Ostraciidae) ze středního oligocénu severovýchodní Moravy. Maximální délka těla 5,5 cm. Podle Tylera a Gregorové (1991).

Řád Syngnathiformes (do něhož patří např. i mořský koník *Hippocampus*, který je však znám pouze jako recentní forma) je doložen rody *Centriscus* a *Syngnathus* také z paleogénu Moravy (Kalabis 1957). Z řádu Tetraodontiformes se v jihomoravském terciéru (střední oligocén) našel havýš *Oligolactoria bubiki* (Tyler a Gregorová 1991, obr. 318).

Z uvedeného přehledu je zřejmé, že se většina dnešních řádů konstituovala již v pozdní křídě, jen málo z nich až během terciéru. Morfologická diferenciace mohla doběhnout až do zdánlivě absurdních stadií, jak naznačují zástupci čeledi Saccopharyngiformes (obr. 319), kteří mají neobyčejně zvětšené čelisti, ale zbývající část lebky značně zjednodušenou.



Obr. 319 *Eurypharynx pelecanoioides* (Actinopterygii, Teleostei, Saccopharyngiformes), récent. Nahoře lebka, dole celkový pohled. Podle Bertina (1934).

Dvojdyšní

Systém:
(částečně podle
Schultze 1993)

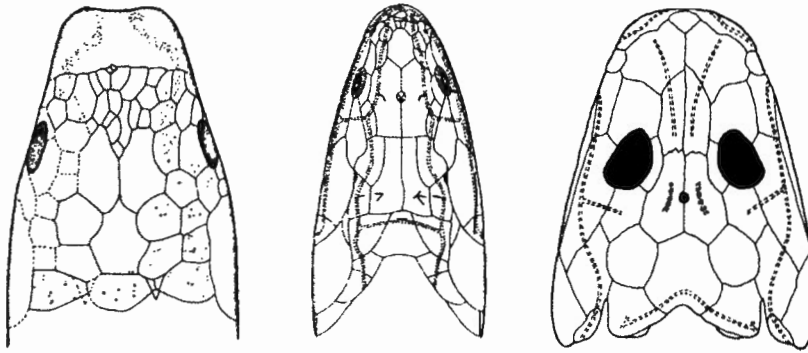
Podtřída: Dipnoi (dvojdyšní) (sp. devon - récent)
Čeď: Diabolichthyidae (sp. devon)
Čeď: Uranolophidae (sp. devon)
Čeď: Dipteridae (sp. devon - ? stf. devon)
Čeď: Phaneropleuridae (svrch, devon)
Čeď: Rhinchodipteridae (svrch, devon)
Čeď: Conchopomatidae (svrch, karbon - sp. perm)
Čeď: Uronemidae (sp. karbon - svrch, karbon)
Čeď: Ctenodontidae (sp. karbon - svrch, karbon)
Čeď: Sagenodontidae (svrch, devon - sp. perm)
Čeď: Gnathorhizidae (svrch, karbon - sp. trias)
Čeď: Ceratodontidae (sp. trias - stf. eocén)
Čeď: Neoceratodontidae (sp. trias - récent)
Čeď: Lepidosirenidae (svrch, křída - récent)

Diagnóza: Některé kosti exokrania zcela chybějí (premaxila, maxila, dentale), jiné jsou značně odlišné (např. nesymetrické uspořádání kostí střechy lebeční); u většiny zástupců jsou místo zubů tzv. zubní desky; palatoquadratum pevně přirůstá k neurokraniu (autostylie); je vyvinut jen jeden pár vnějších nozder (zadní pár se posunul na ústní patro, ale tyto otvory nejsou homologické s choanami lalokoploutvých a tetrapodů; Jarvik 1942, 1968); na povrchu šupin devonských zástupců byl kosmin (kosmoidní šupina), později se tato vrstva redukovala a šupina recentních zástupců je tenká, cykloidní.

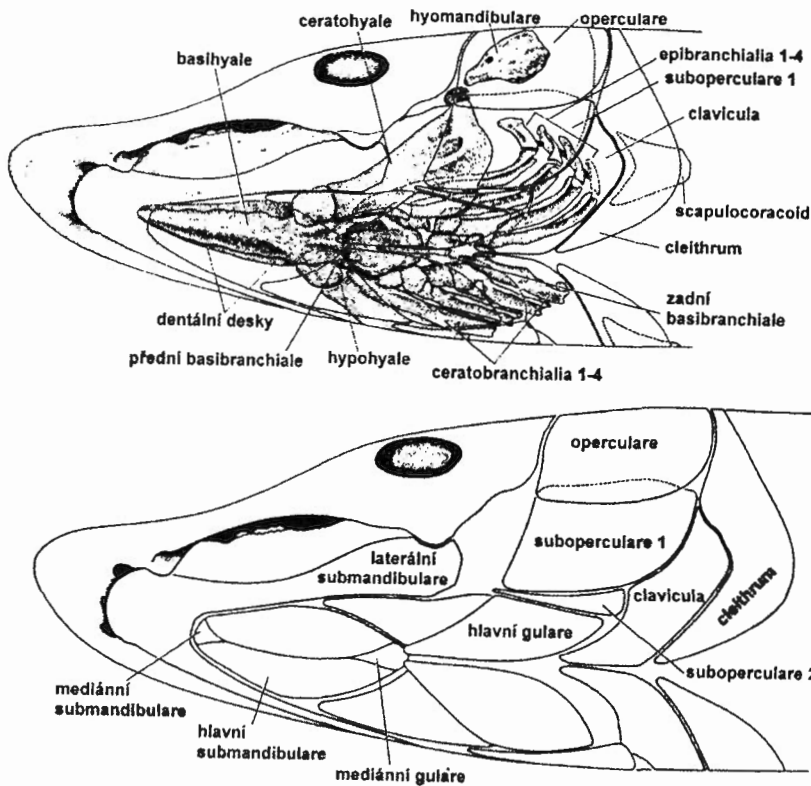
Poznámka: Dipnoi jsou někdy shrnováni s lalokoploutvými a suchozemskými tetrapody pod společný název Sarcopterygii. Zahrnování dvojdyšných a lalokoploutvých do společného taxonu je však založeno na chybných anatomických interpretacích (např. Rosen a kol. 1981). Pro příslušníky všech tří skupin se podařilo najít jen několik společných znaků, které však nemají podstatný taxonomický význam (např. přítomnost skloviny na povrchu zubu; Changová 1991). Vlastní systém Dipnoi je značně neustálený, zejména vzhledem k protichůdným názorům na fylogenezi skupiny (Cloutier a Ahlberg 1996).

Osteologické znaky uvedené v diagnóze - ale i další, např. kosti střechy lebeční (obr. 320) - odlišují dvojdyšné od suchozemských obratlovců, takže před objevem recentních zástupců *Lepidosiren* a *Protopterus* koncem třicátých let 19. stol. (jejich fosilní pozůstatky byly poprvé popsány již roku 1811) nikoho nenapadlo je dávat do souvislosti s obojživelníky. Teprve poznání biologie recentních zástupců Dipnoi, zejména objev jejich schopnosti dýchat vzdušný kyslík, je mylně zařadil mezi možné předky suchozemských obratlovců. Schop-

nost dýchat vzdušný kyslík se však vyvinula i v různých liniích paprskoploutvých ryb, často v nezvyklých podobách (např. dýchání střevní sliznicí). Dvojdyšní se dnes z okruhu možných předků suchozemských obratlovců vylučují, a to zejména pro anatomické rozdíly a také kvůli skutečnosti, že devonští dvojdyšní (devon je období, kdy vznikli první obojživelníci; viz dále) byli typickými rybami s plným počtem žaberních oblouků (obr. 321) a schopnost dýchat vzdušný kyslík se u nich objevila až mnohem později.



Obr. 320 Schéma kostí střechy lebeční devonské dvojdyšné ryby *Dipterus* (vlevo), lalokoploutvé ryby *Eusthenopteron* (uprostřed) a primitivního obojživelníka *Ichthyostega* (vpravo). Z Jarvika (1980).



Obr. 321 Nahoře ventrolaterální pohled na zrekonstruovaný hyobranchiální aparát dvojdyšné ryby *Griphognathus whitei* ze svrchního devonu. Dole rekonstrukce kostí exokrania. Je patrné, že tento i všichni další zástupci paleozoických Dipnoi byli plně závislí na žaberním dýchání. Podle Campbella a Barwicka (1987).

Nejstarší Dipnoi jsou doloženi ze spodního devonu (prag) a přežili až do recentu. Zahrnují přibližně 280 druhů řazených do 64 rodů, avšak přibližně 125 druhů bylo popsáno pouze na podkladě zubních desek. Nejvyššího stupně svého rozvoje dosáhli již v devonu (85 druhů) a v triasu (přes 45 druhů).

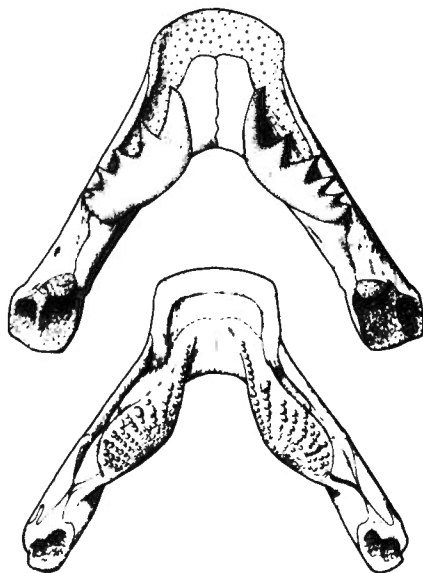
Analýza sedimentů a paleoekologické rozborů naznačují, že raná evoluce dvojdyšných probíhala v příbřežních zónách ranědevonských moří. Všichni devonští zástupci měli dobře vyvinuté žaberní oblouky (viz obr. 321), které byly všechny plně funkční, takže jejich dýchání bylo žabrami. Dobře bylo také vyvinuto operculare, což svědčí rovněž o žaberním dýchání (jestliže žaberní oblouky zani-

kají v důsledku přechodu na jiný než žaberní způsob dýchání, redukuje se i operculare jako jejich krycí element).

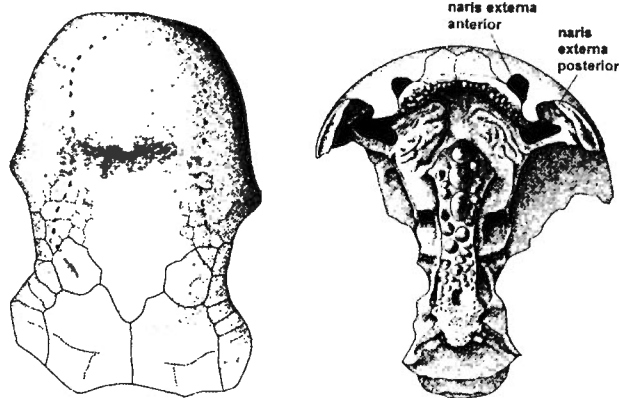
Primitivní devonské formy (např. *Dipterus*) měly ocasní ploutev heterocerkní, pouze s malým epichordálním lalokem a nepárové ploutve byly navzájem i vůči ocasní ploutvi izolované. Dermální kosti a šupiny byly silné, šupiny byly cykloidní (avšak někdy, např. u rodu *Uranolophus*, měly na povrchu exponovanou část šupiny ve tvaru kosočtverce) a zahrnovaly vrstvu kosminu; postranní sensorická linie byla uzavřena v kanálku uvnitř kosti. Dermální kosti byly oproti paprskoploutvým a lalokoploutvým početnější a nepravidelně uspořádané; premaxila, maxila a dentale u dvoj-

dyšných vždy chybějí. Gularia byla početná a dobře vyvinutá. Kostní schéma exokrania je natolik odlišné, že někteří autoři rezignovali na snahy homologizovat tyto kosti se stavem u ostatních Osteichthyes a používají pouze označování čísly a písmeny (viz obr. 324). Jedinou dobře identifi-

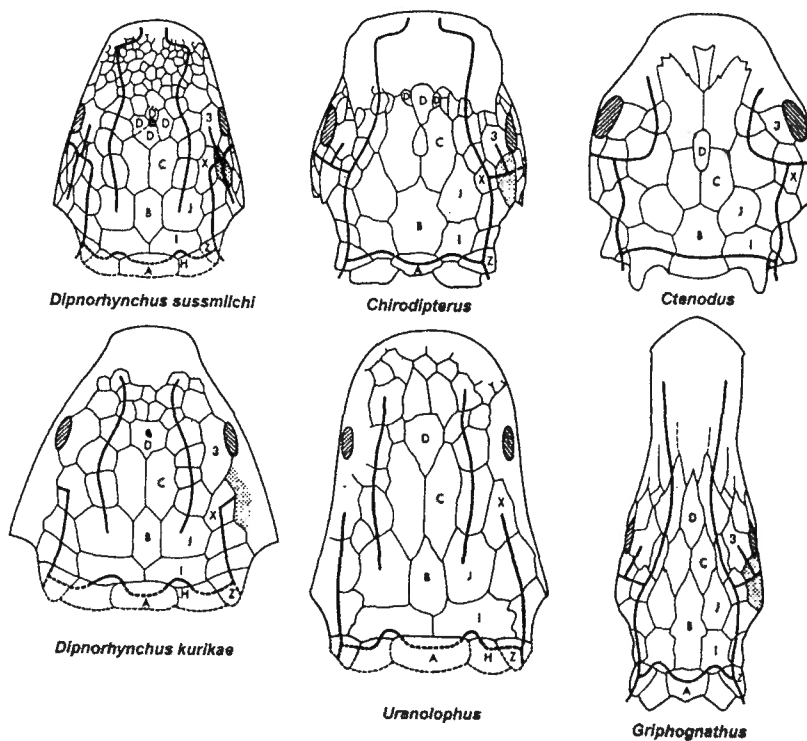
kovatelnou kostí je operculare. Neurální endokranium bylo osifikováno jako jediný celek bez náznaku intrakraniálního kloubního aparátu. Palatoquadratum pevně přirostlo k neurokraniu (autostylie). Typické zuby, které lze nalézt u ostatních Osteichthyes, chybějí (obr. 322), jen u rodu *Urano-lophus* z raného devonu lze na kostech ústního patra pozorovat drobné dentinové zoubky, které na elementech okraje ústní dutiny splývají do po-



Obr. 322 Spodní čelist recentního zástupce Dipnoi *Neoceratodus* (nahore) a *Dipterus* z pozdního devonu (dole). Dobře je patrné, že dentale a zuby chybějí a jsou nahrazeny charakteristickými dentálními deskami. Podle Jarvika (1967).



Obr. 323 *Diabolichthys speratus* (Dipnoi) ze spodního devonu Číny, považovaný za nejstaršího zástupce se zřetelnými vztahy k dvojdyšným. Vlevo pohled na přední část lebky z dorzální strany, vpravo pohled na přední část ústního patra. Je patrné, že zadní vnější nozdra částečně zasahovala na ústní patro, což může naznačovat evoluční mechanismus vzniku choany. Podle Changové a Yua (1984).

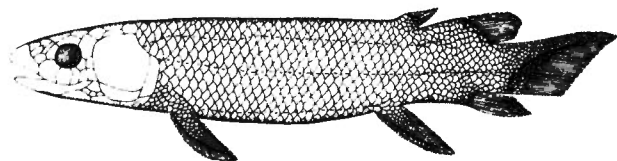


Obr. 324 Kostí střechy lebeční u devonských zástupců a jednoho karbonského zástupce (*Ctenodus*) Dipnoi. Tlustá čára znázorňuje větvení postranní smyslové linie, písmena a číslice homologické dermální kosti. Podle Campbella a Barwicka (1986).

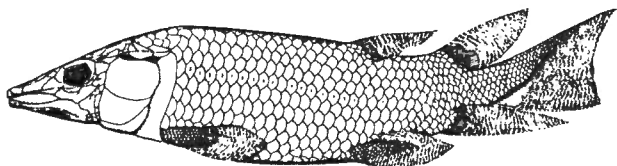
doby nízkých lišt, navíc vyztužených hypermineralizovanou tkání, což se poněkud podobá tubulárnímu dentinu chimér (viz str. 167). Avšak *Dipterus* a další formy ze středního devonu již mají typické dentální desky. Ploutve jsou vyztuženy lepidotrichii. Chorda byla dobře vyvinuta v celém svém průběhu a doprovázely ji osifikované neurální a hemální oblouky; u některých forem, např. *Rhynodipterus*, byla osifikována i prstencovitá centra, avšak oblouky zůstaly oddělené. Žebra byla dlouhá a plně osifikovaná.

Geologicky nejstarší zástupce, který má určité vztahy k dvojdyšným, je *Diabolichthys* (obr. 323) ze spodního devonu Číny (Changová a Yu 1984). Je to velmi primitivní forma například tím, že zadní pár vnějších nozder se částečně posunul na ústní patro, což může naznačovat možný evoluční mechanismus vzniku choany (i když dvojdyšní pravou choanu nemají). Pozoruhodné je rovněž výrazné ozubení parasphenoidu. Tyto a další znaky jsou natolik aberantní, že někteří autoři považují tuto formu za primitivnější než všechny Dipnoi a nezahrnují ji do této skupiny (Campbell a Barwick 1995). Avšak studie zabývající se histologií zoubků a jejich růstem naopak příslušnost k dvojdyšným potvrzují (Smith a Changová 1990).

Nejstarší zástupce nepochybných dvojdyšných je rod *Uranolophus* ze spodního devonu Severní Ameriky, který je však zachován jen v podobě přední části střechy lebeční. Avšak i v takto primitivní podobě již nese typické znaky Dipnoi (obr. 324). Dalšími známými spodnodevonskými dvojdyšnými jsou pouze rody *Speonesydrion* a *Dipnorhynchus* z Austrálie, *Sorbitorhynchus* z Číny a s určitými pochybnostmi také *Mégalognathus*. Další

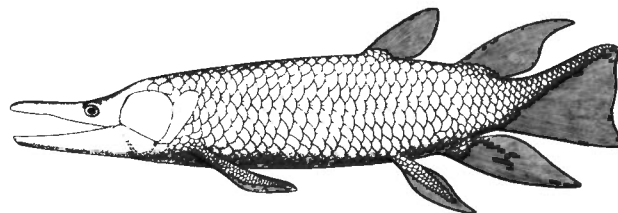


Obr. 325 *Dipterus valenciennesi* (Dipnoi) ze svrchního devonu. Délka těla 23 cm. Podle Forster-Coopera, z Moy-Thomase a Milese (1971).

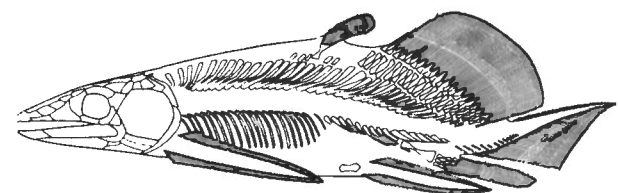


Obr. 326 *Griphognathus sculpta* (Dipnoi) ze svrchního devonu. Celková délka těla 22 cm. Podle Schultze, z Moy-Thomase a Milese (1971).

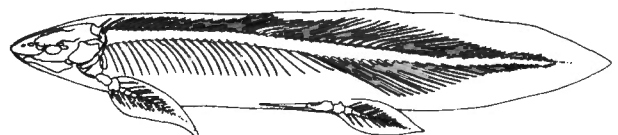
rody se objevily ve středním devonu (např. *Dipterus*; obr. 325, *Griphognathus*; obr. 321, 326) a téměř všechny persistovaly do pozdního devonu. Typickým rodem pro svrchní devon je *Rhynchodipterus* (obr. 327) a *Fleurantia* (obr. 328); u posledně jmenované formy lze již sledovat tendence ke splývání dorzální ploutve s ocasní, což posléze vyústilo ve vznik difyceršní ploutve. Celkem je známo 25 devonských rodů, v karbonu se jejich počet snížil na méně než polovinu a z permu jsou již známy pouze rody *Sagenodus*, *Megapleuron*, *Gnathorhiza* a *Conchopoma*. Vrcholu své evoluce dosáhli tedy dvojdyšní v pozdním devonu a v karbonu. Do raných druhohor (triasu) přežil pouze rod *Gnathorhiza*. Čeleď Ceratodontidae se konstitovala počátkem triasu (rod *Paraceratodus*) a rodem *Ceratodus* přežila až do středního eocénu. Podobně je známa již od spodního triasu čeleď Neoceratodontidae (rod *Epiceratodus* ze spodního triasu Ruska), která přežila až do dnešní doby rodem *Neoceratodus* (obr. 329). Naproti tomu čeleď Lepidosirenidae je doložena rodem *Protopterus* až ze



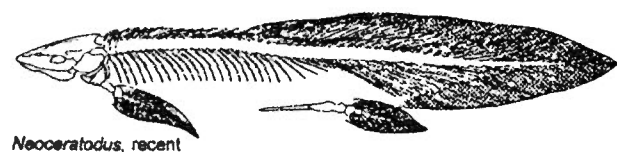
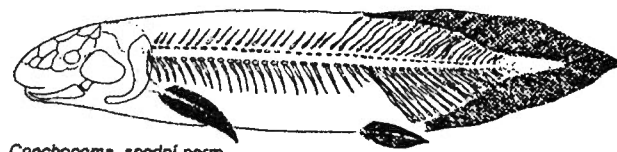
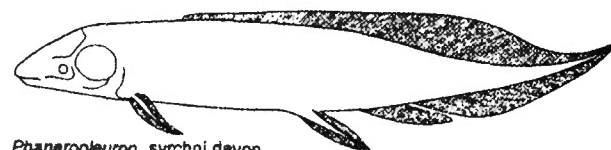
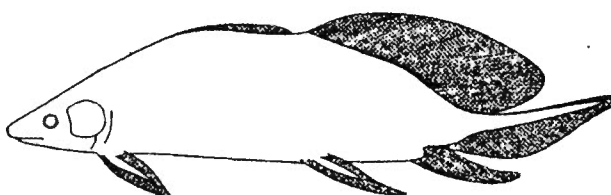
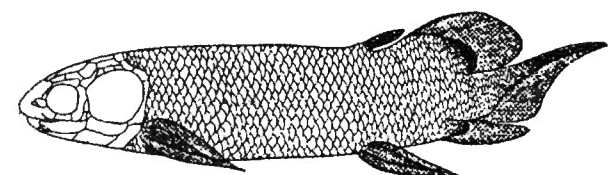
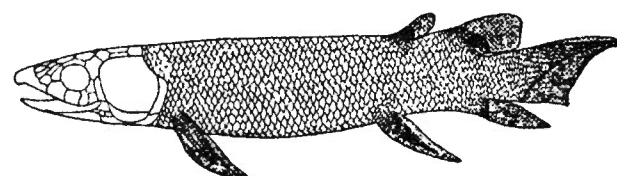
Obr. 327 *Rhynchodipterus elginensis* (Dipnoi) ze svrchního devonu Skotska. Celková délka přibližně 50 cm. Podle Säve-Söderbergha (1937).



Obr. 328 *Fleurantia denticulata* (Dipnoi) ze svrchního devonu Kanady. Dobře je patrné, že nebyla ještě vytvořena obratlová centra a chorda byla tedy plně vyvinutá a že dorzální ploutev se posunula do těsné blízkosti ocasní, z čehož je zřejmý mechanismus, kterým se vytvořila difyceršní ploutev. Celková délka těla přibližně 22 cm. Podle Graham-Smithe a Westolla (1937).



Obr. 329 *Neoceratodus forsten* (Dipnoi), récent. Podle Thomsona (1969).

*Neoceratodus*, recent*Conchopoma*, spodní perm*Uronemus*, spodní karbon*Phaneropleuron*, svrchní devon*Scaumenacia*, svrchní devon*Pentlandia*, střední - svrchní devon*Dipterus*, střední - svrchní devon

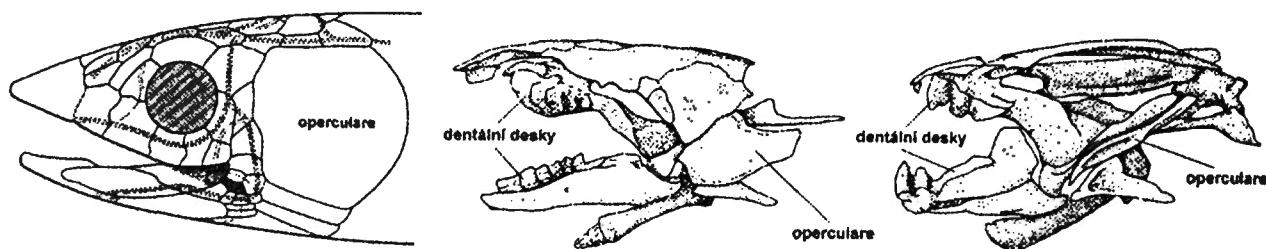
Obr. 330 Změny celkové morfologie dvojdyšných od devonu do recentu. Zatímco např. v anatomii lebky a párových ploutví zůstali tito živočichové na úrovni svých devonských zástupců (viz rovněž obr. 329), nejvýraznější morfologická změna se projevila v tom, že s přechodem do sladkovodního prostředí se heteroceršní ploutev změnila na difyceršní. Podle Säve-Söderbergha, z Lehmana (1966).

svrchní křídly. Avšak v obou případech jsou z uloženin raných třetihor Afriky a Jižní Ameriky známy formy, které se již výrazně neodlišují od recentních rodů *Protopterus* a *Lepidosiren*.

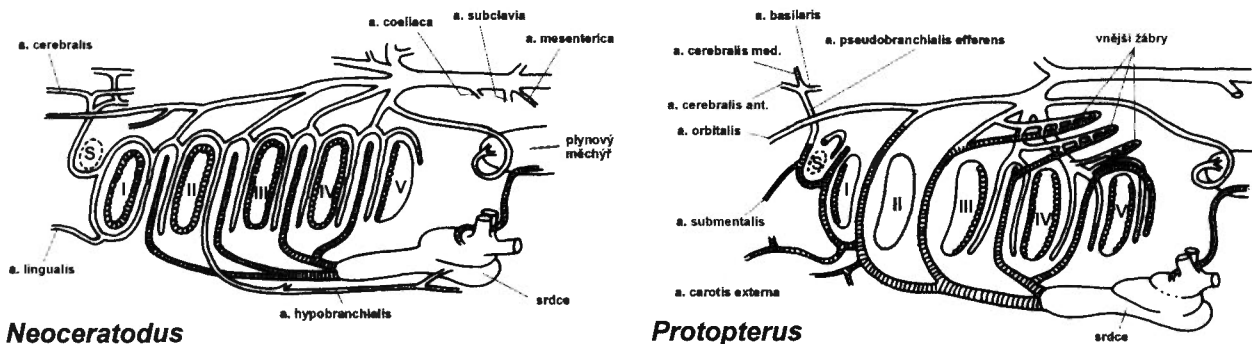
Heteroceršní ocasní ploutev paleozoických forem svědčí o jejich životě v mořském prostředí. Ze spodního a středního devonu je znám jen jediný rod (z devíti doposud popsaných), který byl vázán na sladkovodní prostředí (jak lze dedukovat ze sedimentologie), ve svrchním devonu to je již sedm. Znamená to, že již v pozdním devonu začali dvojdyšní pronikat do sladkovodního prostředí a tento přechod lze pozorovat i podle postupné přeměny heteroceršní ploutve v difyceršní (obr. 330). Ale teprve mnohem později se částečně adaptovali k dýchání vzdušného kyslíku.

Velký počet dermálních kostí je považován za primitivní rys dvojdyšných. Obecným evolučním trendem od devonu až do současné doby je redukce osifikace (srovnej např. spodnodevonský rod *Uranolophus* s recentním *Neoceratodus*; kosti a šupiny se zde zredukovaly v tenké útvary, kde sensorická linie probíhá ve vazivu nad povrchem rudimentární kosti) a postupný návrat ke kontinuálnímu nepárovému ploutevnímu lemu, což se interpretuje jako tendence k pedomorfóze (Moy-Thomas a Miles 1971). Některé formy (např. *Phaneropleuron* ze svrchního devonu, který se vyznačoval difyceršní ocasní ploutví plynule přecházející do hřbetního lemu, nápadnou redukcí kostí na přední straně lebky a ztrátou kosminové vrstvy na šupinách a kostech) svědčí o tom, že tyto trendy mohly probíhat velmi rychle a záhy. Spodnodevonské rody *Uranolophus* a *Speonesydrion* jsou považovány za představitele dvou již v této době odlišných linií (Campbell a Barwick 1987), jejichž základní rozdíly spočívají v ústním ústrojí (drobné zoubkovité útvary vhodné k oškrabávání povrchů v prvním případě, větší dentinové výrůstky na zubních deskách v druhém). Během druhohor ztratili dvojdyšní na významu, avšak ti jejich zástupci, kteří se dokázali přizpůsobit měnícím se klimatickým podmínkám a sladkovodnímu prostředí (tento proces byl mimo jiné doprovázen přeměnou heteroceršní ploutve v difyceršní a nepochybně i vznikem doprovodného dýchání vzdušného kyslíku), přežili.

Neoceratodus je nejprimitivnějším recentním zástupcem dvojdyšných (Moy-Thomas a Miles 1971). Má na lebce pouze několik větších dermálních kostí (obr. 331), které jsou tak tenké, že sensorická linie probíhá mimo jejich povrch; zcela chybějí gularia. Šupiny jsou tenké a jsou zanořeny v kůži. Ocasní ploutev je difyceršní, spojená s dor-



Obr. 331 Lebka pozdnědevonského zástupce *Dipterus valenciennesi* (vlevo) ve srovnání s lebkami recentních zástupců *Neoceratodus forsteri* (uprostřed) a *Protopterus aethiopicus* (vpravo). Pro orientaci je zakresleno operculare. Podle Westolla (1937) a Bemise (1986).



Obr. 332 Schéma centrální části oběhového systému dvou zástupců recentních bahníků. Aorta ventralis je redukována a na conus arteriosus navazují přímo přírodně žaberní arterie (aa. branchiales afferentes). V obou případech jsou žábry hlavním dýchacím orgánem. A. pulmonalis (vedoucí krev do plynového měchýře, fungujícího jako plíce) se odštěpuje od odvodně žaberní arterie 4. postthyoidního arteriálního oblouku. Vzhledem k doplňkovému plicnímu dýchání obsahuje srdce zčásti okysličenou krev, která díky vnitřnímu uspořádání srdce je u rodu *Protopterus* (kde se 1. a 2. arteriální oblouk nevětví do žaber) hnána přímo do dorzální aorty. Podle Burggrenna a Johansena (1986).

zální a řitní ploutví. Ploutevní paprsky jsou tvořené degradovanou kostní substancí a nazývají se camptotrichia.

Dipnoi dostali své jméno podle toho, že mohou dýchat i vzdušný kyslík. V této souvislosti je zajímavé, že recentní rody *Neoceratodus* a *Protopterus* mají oběhový systém (obr. 332) odlišný od oběhového systému obojživelníků, protože do plynového měchýře přichází krev, která prošla zábranu (ať vnitřními či vnějšími), a je tudíž okysličená. U afrických bahníků (rod *Protopterus*) se 1. a 2. postthyoidní arteriální oblouk nevětví do žaberních

kapilár (žábry na nich buď zcela, nebo zčásti zanikly) a okysličená krev z plynového měchýře proudí díky uspořádání vnitřních řas v conus arteriosus těmito oblouky přímo do dorzální aorty. Potřeba doplňkového dýchání u afrických bahníků je patrná i z toho, že (alespoň u některých druhů, jako např. u *Protopterus aethiopicus*) se zachovávají vnější žábry až do poměrně pokročilých stadií ontogeneze (velikosti těla přibližně 60 cm). Rod *Neoceratodus* má jedinou plíci (druhá je zachována jako nepatrný rudiment), rody *Lepidosiren* a *Protopterus* mají plíce párové.

Lalokoploutví

Systém:
(částečně podle
Schultze 1993)

Podtřída: Crossopterygii (lalokoploutví) (sp. devon - récent)
Nadřád: Rhipidistia (sp. devon - sp. perm)
Řád: Youngolepiformes (sp. devon)
Čeleď: Youngolepididae (sp. devon)
Řád: Porolepiformes (sp. devon - sp. karbon)
Čeleď: Porolepididae (sp. devon - stř. devon)
Čeleď: Holoptychiidae (stř. devon - sp. karbon)
Řád: Rhizodontida (svrch, devon - stř. karbon)
Čeleď: Rhizodontidae (svrch, devon - stř. karbon)

- Řád: Osteolepiformes (stř. devon - sp. perm)
 Čeleď: Osteolepididae (stř. devon - sp. perm)
 Čeleď: Canowindridae (svrch, devon)
 Čeleď: Eusthenopterididae (stř. - svrch, devon)
 Čeleď: Rhizodopsidae (stř. karbon - sp. perm)
 Řád: Elpistostegalia (syn. Panderichthyida) (stř. devon - svrch, devon)
 Čeleď: Panderichthyidae (stř. devon - svrch, devon)
 Nadřád: Actinistia (stř. devon - récent)
 Řád: Diplocercidoidei (svrch, devon - sp. karbon)
 Čeleď: Miguashaiidae (svrch, devon)
 Čeleď: Diplocercidae (svrch, devon - sp. karbon)
 Řád: Hadronectoroidei (stř. devon - stř., ? svrch, karbon)
 Čeleď: Hadronectoridae (stř. devon - stř. karbon)
 Čeleď: Rhandodermatidae (sp. karbon - stř., ? svrch, karbon)
 Řád: Coelacanthoidei (karbon - récent)
 Čeleď: Laugiidae (karbon - svrch, jura)
 Čeleď: Whiteiidae (sp. trias)
 Čeleď: Coelacanthidae (svrch, perm - svrch, jura)
 Čeleď: Mawsoniidae (stř. trias - svrch, křída)
 Čeleď: Latimeriidae (svrch, jura - récent)
 Nadřád: Onychodontida (syn. Struniiformes) (devon)
 Čeleď: Onychodontidae (sp. devon - svrch, devon)

Diagnóza: Supiny paleozoických zástupců kosmoidní; neurální endokranium rozčleněno intrakraniálním kloubním aparátem na přední a zadní část; obratlové centrum původně rozdělené na přední nepárové intercentrum a zadní párová pleurocentra.

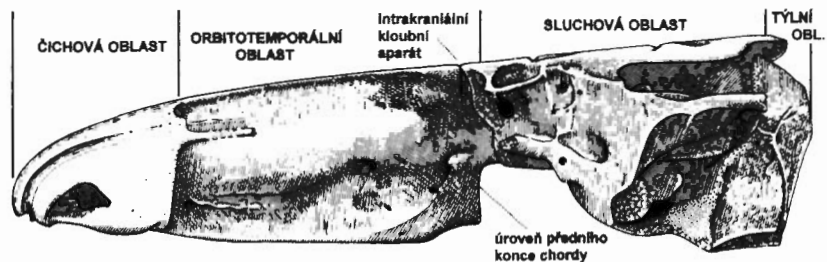
Již nejstarší zástupci lalokoploutvých ze spodního devonu byli výrazně odlišni od paprskoploutvých. Jsou to vodní čelistnatci, jejichž neurální endokranium je rozděleno na dvě části tzv. intrakraniálním kloubním aparátem, který je situován v úrovni předního konce struny hřbetní (obr. 333, 334) na hranici mezi parachordální a trabekulární částí lebky. Přestože u fosilních zástupců nebyl povrch tohoto předělu kryt periostem a lze tudíž usuzovat, že jej kryla chrupavka, jako je tomu u funkčních kloubů, nebyl to kloub pohyblivý. Svědčí o tom skutečnost, že mohutné palatoquadratum se připojovalo jak k přednímu, tak i k zadnímu oddílu (obr. 335) a fungovalo jako výztuha zamezující ohybu lebky. Mimoto byl povrch lebky krytý mozaikou dermálních kostí exokrania, přičemž na střeše lebeční nebyl žádný odpovídající šev, ve kterém by byl příčný ohyb možný. Proto se tento kloubní aparát interpretuje jako nefunkční rudiment, který zbyl po původním kloubním spojení obratlů, jejichž splynutím vznikla zadní část lebky.

Intrakraniální kloubní aparát



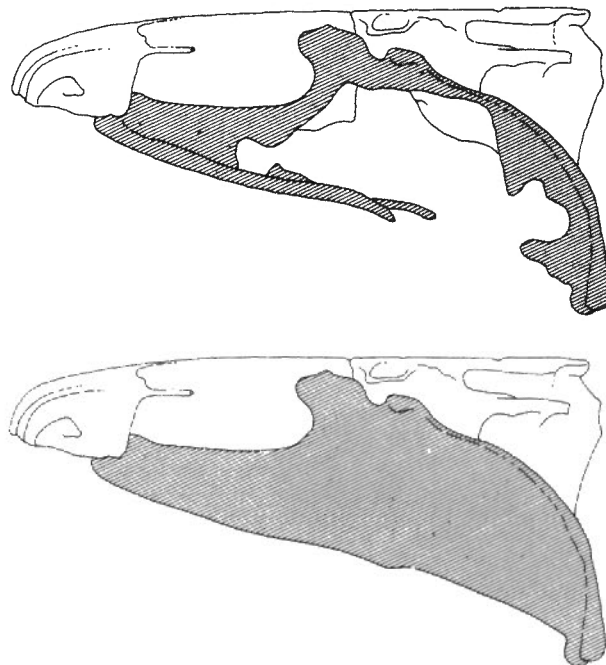
Obr. 334 Neurální endokranium devonské lalokoploutvé ryby *Nesides schmidtii*. Dole totéž na mediálním řezu, kde je dobře vidět, že chorda zasahovala pouze k intrakraniálnímu kloubnímu aparátu. Podle Bjerringa (1986a).

Obr. 333 Neurální endokranium devonské lalokoploutvé ryby *Eusthenopteron foordi* (viz též bar. příl. obr. 12). V úrovni, kam zasahuje chorda, je rozděleno nepohyblivým kloubním aparátem na přední a zadní část. Na bocích čichových pouzder je jediná vnější nozdra, orbitotemporální oblast je úzká (v tomto úseku byly umístěny oči a masa okohybných svalů). Lebka se opět rozšiřuje ve sluchové oblasti, neboť po stranách mozkovny jsou umístěna sluchová pouzdra. Podle Jarvika (1980).

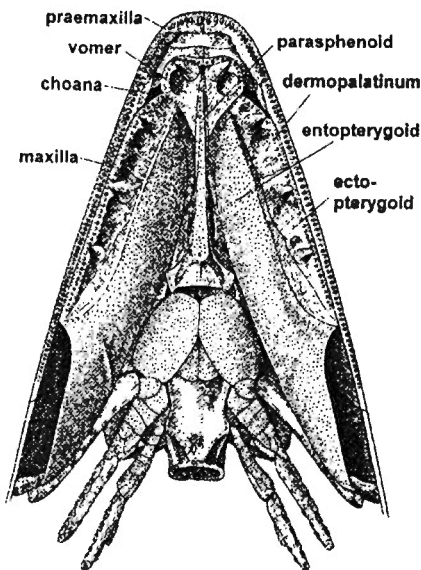
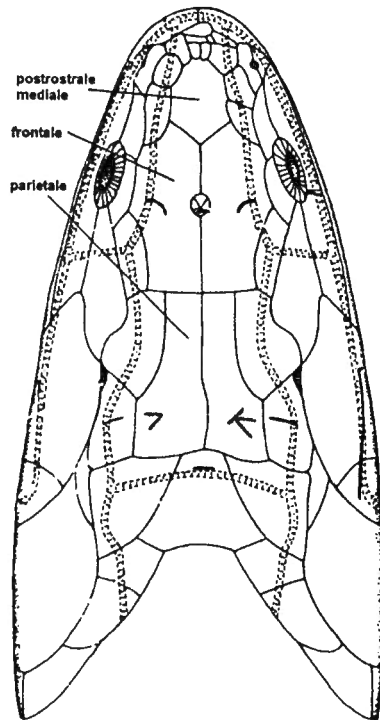
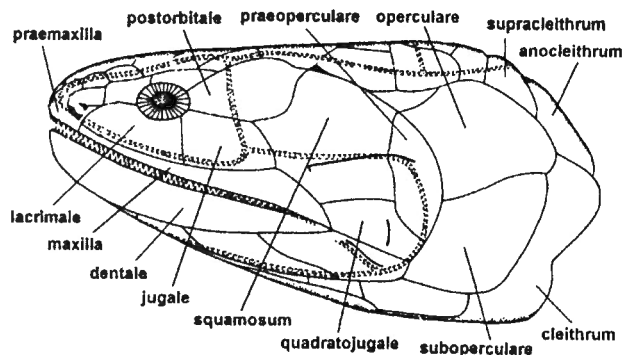


Kosti exokrania - pomineme-li ty, které kryjí žaberní oblouky - vykazují nápadné shody s primitivními obojživelníky (obr. 336). Zadní okraj lebky tvořilo pásmo kostí pletence lopatkového, protože k enchondrálně vznikajícímu scapulocoracoidu, který byl jako u paprskoploutvých ryb přirostlý zevnitř na cleithrum, se kloubila prsní ploutev (obr. 337).

Primitivní lalokoploutví měli vždy dvě hřbetní ploutve a jednu řitní ploutev. Vnitřní kostra nepárových ploutví byla tvořena bazální destičkou, se kterou artikulovala řada radialií. Párové ploutve měly komplikovanější kostru, ale s pletencem se vždy kloubu pouze jediný proximální element. Ocasní ploutev byla buď heterocerní, nebo difycerní. Chorda byla plně vyvinuta, i když na ní u některých rodů již osifikovaly základy centra v podobě předního intercentra a dvou malých dor-

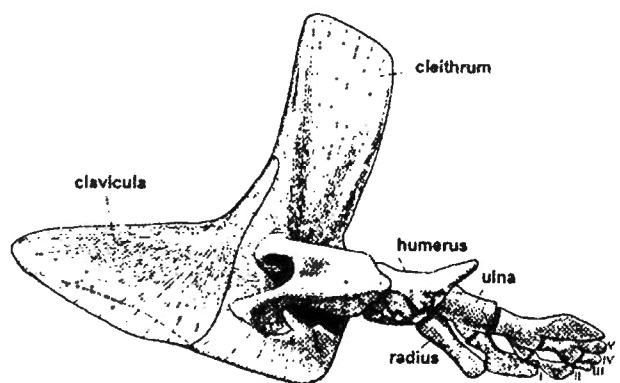
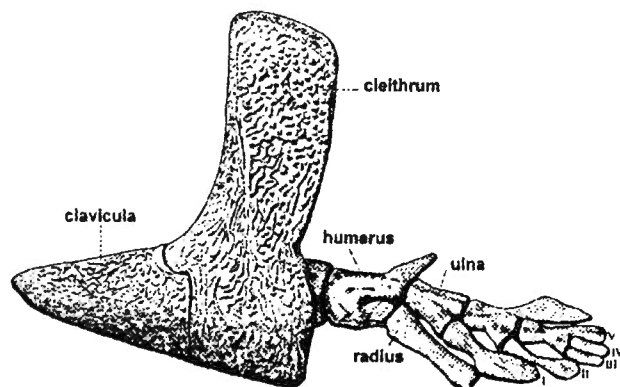


Obr. 335 Schematické znázornění úponu palatoquadrate k neurálnímu endokraniu u devonské lalokoploutvé ryby *Eusthenopteron*. Nahoře mladší jedinec, kde velká část palatoquadrate byla ještě tvořena chrupavkou, dole plně vyvinutý jedinec. Osifikovaná část palatoquadrate je šrafována. Podle Jarvika a Bjerringa, z Ročka (1993). Viz též bar. prii. obr. 12.



Obr. 336 Dermalní exokranium devonské lalokoploutvé ryby *Eusthenopteron* při pohledu z levé strany (nahore), z dorzální strany (dole vlevo) a při pohledu na ústní patro (dole vpravo; při zadním okraji lebky jsou vynechány kosti pletence lopatkového). Podle Jarvika (1980).

zilaterálních pleurocenter (obr. 338). Zuby se vyměňovaly ve vlnách zasahujících odděleně liché a sudé zubní pozice, podobně jako u suchozemských tetrapodů (Roček 1985b). U lalokoploutvých ze skupiny Rhipidistia byl povrch zubů kryt zvrásněným dentinem (obr. 339); labyrinthodontní zuby jsou vyvinuty ve třech typech, lišících se stupněm zvrásnění orthodontinu a výplní dutiny zubu

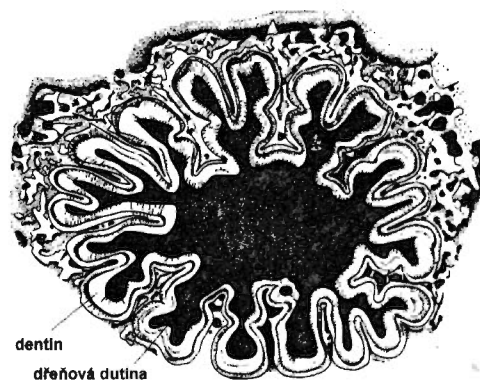


Obr. 337 Pletenec lopatkový devonské lalokoploutvé ryby *Eusthenopteron* po odpreparování od lebky při pohledu z vnější strany (nahore) a z vnitřní strany (dole). Podle Jarvika (1980).

osteodentinem, avšak u příslušníků řádu Coelacanthoidei a nadřádu Onychodontida (Struniiformes) labyrinthodontní zuby vyvinuty nejsou (Schultze 1970). Podobně jsou choany vyvinuty pouze u příslušníků skupiny Rhipidistia, nikoliv u dalších skupin.

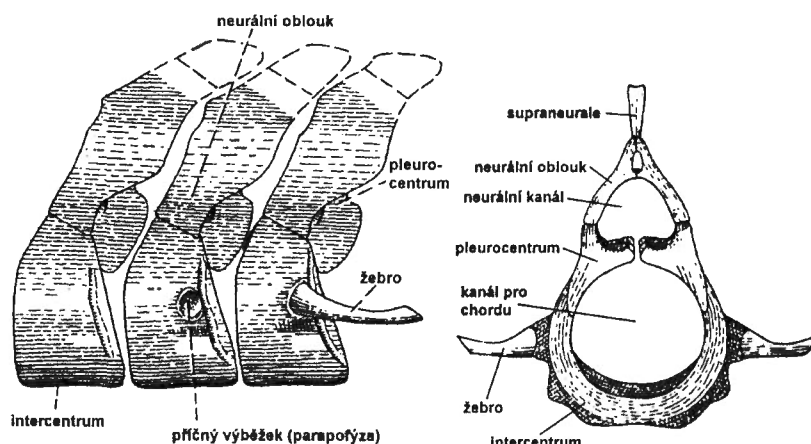
Šupiny paleozoických zástupců se označují jako kosmoidní, protože byly kryty kosminem, pod nímž byla vrstva kosti prostoupená vakuolami a kanálky, a na bázi byl lamelami isopedin. Kosmin je tkáň tvořená dentinem, který může přecházet bez přerušování na sousední kosti či šupiny; vnější vrstva kosminu má podobu skloviny, kterou se na povrch otvírají kanálky rozvětvených sensorických linií, takže má poněkud porézní vzhled. Protože kosminová vrstva nemohla růst, byla periodicky resorbována, přičemž v tomto mezidobí intenzivně přirůstal bazální isopedin; poté byla kosminová vrstva znovu vytvořena a růst kosti či šupiny se na nějaký čas zastavil.

V rámci lalokoploutvých lze rozlišit dvě hlavní fylogenetické linie, které jsou v uvedeném systému vyjádřeny taxonomickou úrovní nadřádů. Obě



Obr. 339 Horizontální řez zubem devonské lalokoploutvé ryby *Eusthenopteron*. Dobře je vidět silně zvrásněná dentinová vrstva. Podle Schultze (1970). Viz též bar. příl. obr. 18.

Obr. 338 Obratle devonské lalokoploutvé ryby *Eusthenopteron* při pohledu z levé strany (vlevo) a zepředu (vpravo). Podle Jarvika (1975).



jsou známy již z devonu, přičemž skupina Rhipidistia může být nejlépe charakterizovaná rodem *Eusthenopteron* z řádu Osteolepiformes, skupina Actinistia rodem *Nesides* a zvláště do recentu přežívajícím rodem *Latimeria*. *Nesides* a *Latimeria*

jsou často uváděny jako ilustrace velmi pomalého tempa morfologické evoluce, neboť přestože je mezi nimi časový rozdíl téměř 350 milionů let, shodují se například ve stavbě lebky do překvapivých detailů (viz obr. 352).

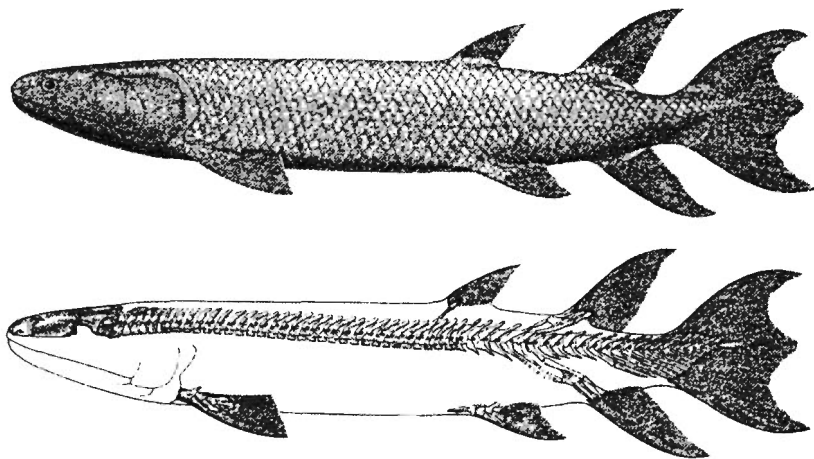
Rhipidistia

Od skupiny Actinistia se lišili choanami, uspořádáním a počtem dermálních kostí na lebce (zejména přítomností maxily a quadratojugale), na povrchu zubů zvrásněným dentinem (ne však u všech rodů; zvrásnění chybělo např. u *Osteolepis*), což připomíná stav u labyrinthodontních obojživelníků (bar. příl. obr. 18), a tím, že měli rozvětvená lepidotrichia a že počet lepidotrichií přesahoval počet radiálí. Ocasní ploutev měli heterocerní, avšak epichordální lalok se mohl zvětšit natolik, že vznikla ploutev difycerní (např. u rodu *Gyroptychius*).

Rhipidistia dosahovali až 4 m délky. Příslušníci řádu Porolepiformes byli v průměru zavalitější, prsní ploutve byly uchyceny značně vysoko, protože cleithrum zasahovalo dorzálně a v některých případech bylo dokonce tvořené dvěma osifikacemi (Jarvik 1950). Chyběl jim pineální otvor a vyznačovali se velmi malými očnicemi. Na exokraniu byly pozoruhodné rozdíly v tom, že squamosum bylo zdvojeno a namísto jednoho quadratojugale bylo několik drobných kůstek. Porolepiformes měli také přední a zadní pár vnějších nozder, podobně jako Actinopterygii (Jarvik 1942, 1964, 1966) (dva páry nozder měl však také rod *Panderichthys*). Ocas byl vždy heterocerní. Naproti tomu příslušníci řádu Osteolepiformes se vyznačovali štíhlým tělem, silnými kosočtverečnými šupinami a v některých případech osifikovanými centry obratle. Heterocerní ocasní ploutev se vy-

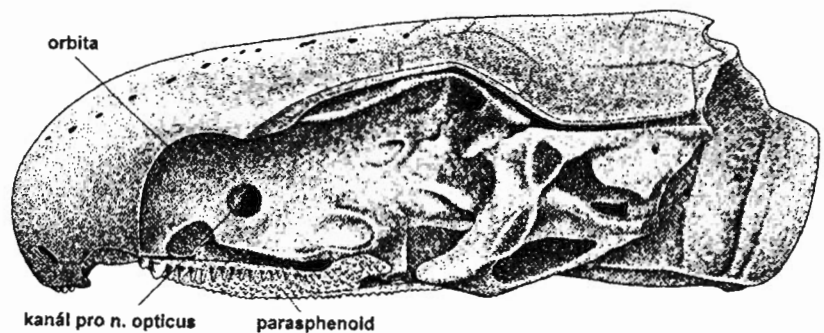
skytovala jen u nejstarších forem (např. u *Osteolepis* a *Thursius*). *Eusthenopteron* (obr. 340) měl ploutev téměř symetrickou (označovanou jako heterodifycerní), avšak doplněnou prominujícím axiálním lalokem; podobnou ploutev (heterodifycerní) měl i karbonský *Megalichthys*. Difycerní ocasní ploutev měl devonský *Gyroptychius* a *Glyptomus*. Pineální otvor se zachoval jen u nejstarších Osteolepiformes, u pokročilejších (*Megalichthys*, *Ectosteorhachis*) chyběl.

Rhipidistia se tedy rozpadají na dvě přirozené fylogenetické linie, které jsou označovány jako Porolepiformes a Osteolepiformes (Jarvik 1942, 1966, 1968) nebo Holoptychiida a Osteolepidida (Moy-Thomas a Miles 1971). V předchozím odstavci bylo naznačeno, že se obě skupiny v některých aspektech překvapivě liší (viz též Stensiö 1963b). Hlavním evolučním trendem byla redukce vnějších vrstev kosmoidní šupiny a dermálních kostí a změna tvaru šupin z kosočtverečných na cykloidní. *Porolepis* měl ještě silné, kosočtverečné kosmoidní šupiny, *Glyptolepis* ze středního devonu již tenké, cykloidní šupiny bez kosminové vrstvy a *Holoptychius* z pozdního devonu měl cykloidní šupiny s náznaky pokračující redukce. Také *Eusthenopteron* měl šupiny tvořené pouze kostní tkání (isopedinem), avšak další zástupci Osteolepiformes si kosminovou vrstvu podrželi a to je dááno do souvislosti s enormně dlouhou dobou je-

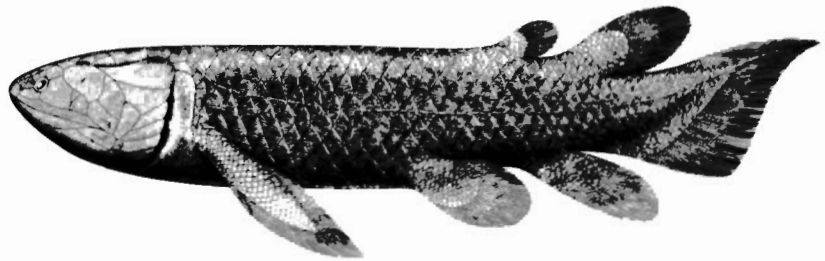


Obr. 340 *Eusthenopteron foordi* (Crossopterygii, Rhipidistia, Osteolepididae) ze svrchního devonu severní polokoule. Dole zakresleno neurální endokranium a postkraniální skelet. Celková délka těla přibližně 1 m. Podle Jarvika (1980).

Obr. 341 Neurální endokranium ranědevonské lalokoploutvé ryby *Youngolepis praecursor*. Ačkoliv intrakraniální kloubní aparát ještě nebyl vyvinut, řada jiných znaků naznačuje vztahy k lalokoploutvým rybám ze skupiny Porolepiformes. Podle Changové (1982).



Obr. 342 *Holoptychius* sp. (Crossopterygii, Rhipidistia, Holoptychiidae), rekonstrukce exempláře ze svrchního devonu východní Kanady. Celková délka těla je 46 cm. Podle Jarvika (1980).

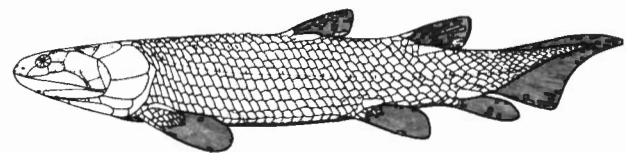


jich existence. Dalším obecným trendem byla modifikace heteroceršní ocasní ploutve na souměrnou difyceršní a obliterace pineálního otvoru. Všechny tyto trendy probíhaly paralelně také u Actinopterygii.

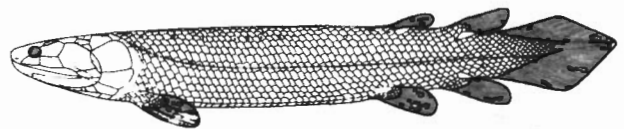
Paleontologický záznam skupiny Rhipidistia je od spodního devonu do raného permu. Nejstarším zástupcem je rod *Youngolepis* ze spodního devonu jižní Číny. Je to velmi primitivní forma, která ještě neměla choanu (místo toho však zadní pár vnějších nozder) a neurální endokranium ještě nebylo rozděleno intrakraniálním kloubním aparátem (obr. 341, Changová 1982). Anatomii lebky se velmi podobala jinému spodnosedevonskému rodu *Powichthys* z arktické Kanady, který vykazuje řadu znaků společných všem primitivním Osteichthyes, ale který je již zároveň blízký zástupcům čeledi Porolepididae (Changová a Smith 1992). Oba rody jsou společně řazeny do čeledi Youngolepididae.

Porolepiformes se ve fosilním záznamu objevili také velmi záhy; jsou reprezentováni rodem *Porolepis* (svým výskytem ve spodním devonu Německa a Spicberk reprezentuje nejstarší doklad Porolepiformes) a rodem *Holoptychius* (obr. 342), který je znám ze svrchního devonu Ruska a východního Grónska. Jejich existence se omezuje pouze na devon.

Osteolepiformes se objevili o něco později a také doba jejich posledního výskytu je pozdější. Paleontologický jsou doloženi od raného středního devonu (rod *Thursius*) až do raného permu (rod *Ectosteorhachis*). Typickým nesespecializovaným zástupcem skupiny Osteolepiformes byl rod *Osteolepis* (obr. 343) a poněkud odvozenější (pokud se

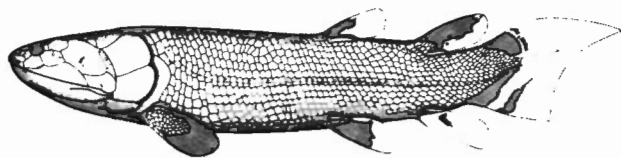


Obr. 343 *Osteolepis macrolepidota* (Crossopterygii, Rhipidistia, Osteolepiformes), nesespecializovaný zástupce Osteolepiformes ze středního devonu Skotska. Celková délka těla přibližně 20 cm. Podle Jarvika (1948).

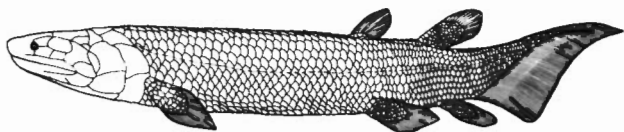


Obr. 344 *Gyroptychius agassizi* (Crossopterygii, Rhipidistia, Osteolepiformes), pokročilý zástupce Osteolepiformes ze středního devonu Skotska. Celková délka těla přibližně 40 cm. Podle Jarvika (1948).

týče např. difyceršní ocasní ploutve) *Gyroptychius* (obr. 344), oba ze středního devonu (Skotsko). Osteolepiformes byli ve středním a pozdním devonu velmi hojní a geograficky značně rozšíření; svědčí o tom např. nálezy rodu *Eusthenopteron* z Kanady, Grónska, Skotska a Pobaltí. Ve svrchním devonu střední Evropy lze nalézt např. rod *Latvius* (obr. 345), náležející rovněž do čeledi Osteolepididae. Geograficky vzdálený výskyt, ač rovněž ze svrchního devonu, má čeleď Canowindridae, reprezentovaná prozatím jediným rodem *Canowindra* z Austrálie (obr. 346).



Obr. 345 *Lativius niger* (Crossopterygii, Rhipidistia, Osteolepiformes) ze svrchního devonu Německa. Celková délka těla přibližně 27 cm. Podle Jessena (1973).



Obr. 346 *Canowindra grossi* (Crossopterygii, Rhipidistia, Canowindridae) ze svrchního devonu Austrálie. Celková délka těla 58 cm. Podle Thomsona (1973).

Panderichthys rhombolepis (bar. příl. obr. 13) je lalokoploutvá ryba s lebkou připomínající vnějším vzhledem tetrapody, avšak vnitřní stavba nese ještě původní znaky lalokoploutvých (např. intrakraniální kloubní aparát, typická hyomandibula) (Ahlberg a kol. 1996). *Panderichthys* (spodní frasn) je oproti předchozím skupinám Rhipidistia pokročilejší v tom, že dorzální a anální ploutve již chybějí, patrně v souvislosti s životem ve velmi mělké vodě (Carroll 1995). Avšak párové končetiny *Panderichthys* jsou ještě typickými ploutvemi ryb bez jakýchkoliv náznaků podobnosti s končetinami obojživelníků. *Panderichthys* se sdružuje s rodem *Elpistostege* ze svrchního devonu východní Kanady do společného řádu Elpistostegalia (Schultze 1993).

Rody *Rhizodus* a *Rhizodopsis* z pozdního devonu a karbonu dosahovaly značných velikostí, soudě podle spodní čelisti rodu *Rhizodus*, která dosahovala až 1 m délky a nesla zuby až 20 cm velké.

Rhipidistia jsou velmi důležité pro porozumění anatomickým změnám, které se udaly při přechodu obratlovců na souš (viz níže), a to díky velmi podrobně prostudovanému zástupci *Eusthenopte-*

ron. Dosahoval velikosti asi 1 m, žil ve sladkých vodách a jeho dentice, velikost ocasní ploutve a nepárové ploutve posunutě k zadnímu konci těla naznačují, že šlo o dravce, který lovil kořist náhlým výpadem, podobně jako dnešní štika. Tím se vysvětluje přítomnost choan, jedné z důležitých predispozic pro přechod na souš. Ostatní Osteichthyes té doby měli totiž dva páry nozder, přední a zadní, navzájem spojené kanálky vystlanými chemoreceptory pro vnímání kvality vody. Aby voda v těchto kanálcích proudila, musí se ryba ve vodě pohybovat, neboť samotné řasinky smyslového epithelu na vyvolání tohoto proudu nestačí. Ryby lovicí náhlým výpadem jsou však v nevyhově, protože na kořist číhají nehybně ve skrytu. Proto se u lalokoploutvých ryb skupiny Rhipidistia vyvinuly choany, nejspíše přesunem zadního páru nozder do ústní dutiny. Proud vody kolem chemoreceptorů se pak vzbuzuje sáním působeným snižováním dna dutiny ústní při zavřených žaberních otvorech a ústním otvorem. U skupiny Actinistia choany zjištěny nebyly a jejich způsob života, jak je možné soudit podle pozice ploutví, byl patrně zcela odlišný. Kromě choan byl důležitou predispozicí pro přechod na souš i plynový měchýř, který se však vyskytuje u všech Osteichthyes. Zda hrála při přechodu na souš nějakou významnou úlohu vnitřní kostra ploutví, není známo. Je však pozoruhodné, že v proximální části končetin příslušníků skupiny Rhipidistia lze již bez problémů rozeznat humérus a fémur a k nim se kloubící paralelní elementy ulna - radius a tibia - fibula (viz obr. 337). Distální část ploutví byla ještě mnohčetná a zakončená ploutevními paprsky, což u permanentně vodního obratlovce není překvapující, stejně jako postmandibulární žaberní oblouky, podržující si stále svoji původní funkci výztuhy žaberních štěrbín. Nicméně lze konstatovat, že lalokoploutvé ryby skupiny Rhipidistia byly tou skupinou vodních obratlovců, která byla anatomicky nejlépe připravena pro přechod na souš.

Actinistia

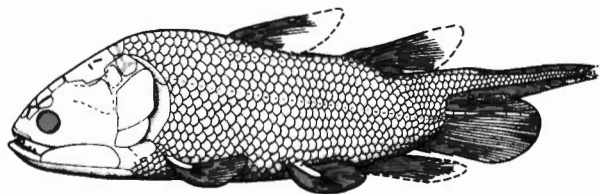
Příslušníkům nadřádu Actinistia chyběly maxily a branchiostegální paprsky (radii branchiostegi) a tito živočichové neměli ani choany. Měli dva páry vnějších nozder a jejich zuby neměly zvrásněnou dentinovou vrstvu. Byly u nich sice vyvinuty dvě dorzální ploutve, ale přední byla umístěna daleko před ocasní částí těla. Ocasní ploutev byla vždy difyceršní a tvořena třemi laloky (prostředním, dorzálním a ventrálním). Plynový měchýř byl kalcifiko-

váný. Patří sem přibližně 125 druhů, řazených do 50 rodů.

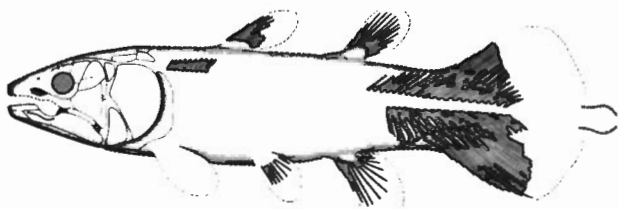
Pouze zadní dorzální ploutev měla lalokovitý násadec, přední se připojovala k tělu destičkovitým elementem. U paleozoických forem není skelet ploutví znám, u triasového rodu *Laugia* byla radialia koncentrována do podoby osního elementu, podobně jako u recentního rodu *Latimeria*. Pletenec pánevní byl tvořen dvěma destičkami, které se

navzájem v mediánní rovině kloubily. Plynový měchýř měl kalcifikované stěny, takže se na fosilních zachovává (Tíma 1986). Supiny jsou tenké a cykloidní, postrádají kosminovou vrstvu, ale tenká vrstvička dentinu zůstává a vytváří hrboalkovitou skulpturu. Devonské rody měly neurokranium zřetelně členěné na přední a zadní část.

Paleontologicky jsou Actinistia doloženi od středního devonu až do dnešní doby, přičemž vrcholu svého rozvoje dosáhli v raném triasu. Nejstarší zástupce je *Euporosteus* ze středního devonu Německa (Stensiö 1937). Ze svrchního devonu východní Kanady byl popsán primitivní rod *Miguashaia* (obr. 347), který měl ještě heterocerkní ocasní ploutev, která má ještě primitivní heterocerkní tvar. Celková délka těla 7,5 cm. Podle Schultzze (1973).

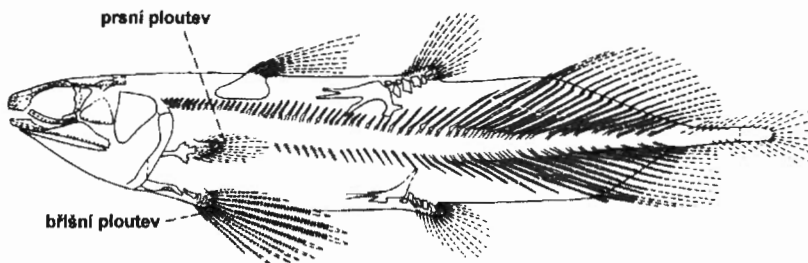


Obr. 347 *Miguashaia bureaui* (Crossopterygii, Actinistia, Miguashaiaidae) ze svrchního devonu východní Kanady. Pozoruhodná je ocasní ploutev, která má ještě primitivní heterocerkní tvar. Celková délka těla 7,5 cm. Podle Schultzze (1973).



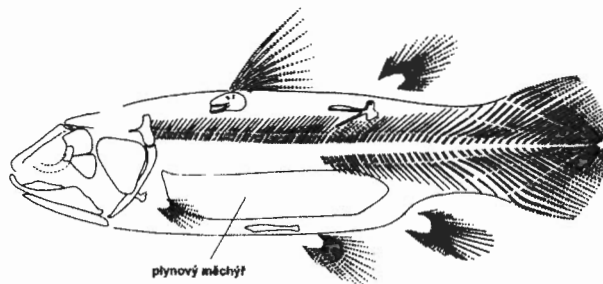
Obr. 348 *Nesides heiligenstockiensis* (Crossopterygii, Actinistia, Coelacanthidae) ze svrchního devonu Německa. Délka těla přibližně 15 cm. Podle Jessena (1973).

Obr. 349 *Laugia groenlandica* (Crossopterygii, Actinistia, Laugiidae) ze spodního triasu východního Grónska. Pozoruhodné je posunutí břišního páru ploutví do těsného sousedství lebky, před úroveň prsních ploutví. Celková délka těla přibližně 25 cm. Podle Stensiöho (1932).

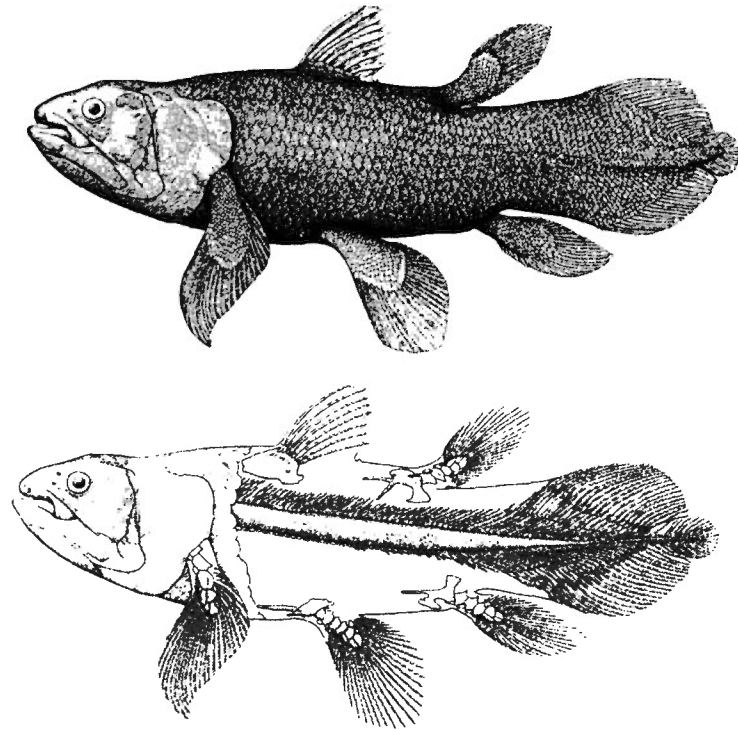


Je to skupina evolučně velmi konzervativní (viz obr. 352), protože její nejstarší zástupci se liší od recentních pouze stupněm osifikace lebky (Jarvik 1964). Stejně záhy se konstituoval vnější vzhled, který posléze zůstal přes 300 milionů let bez výrazných změn, o čemž svědčí pozdnědevonský rod *Nesides* (obr. 348), ranětriasový rod *Laugia* (obr. 349) a jeden z posledních mesozoických zástupců *Macropoma* (obr. 350), který je poměrně dobře doložen i z mořských sedimentů křídového stáří ve středních a východních Čechách. Postdevonské formy mají stejný počet lepidotrichií jako radialií, takže každé lepidotrichium artikuluje s jedním radiale, pozdnědevonské rody (*Diplocercides*, *Chagrinia*) mají ještě větší počet lepidotrichií (i když ne v takové míře, jako je tomu u rhipidistií).

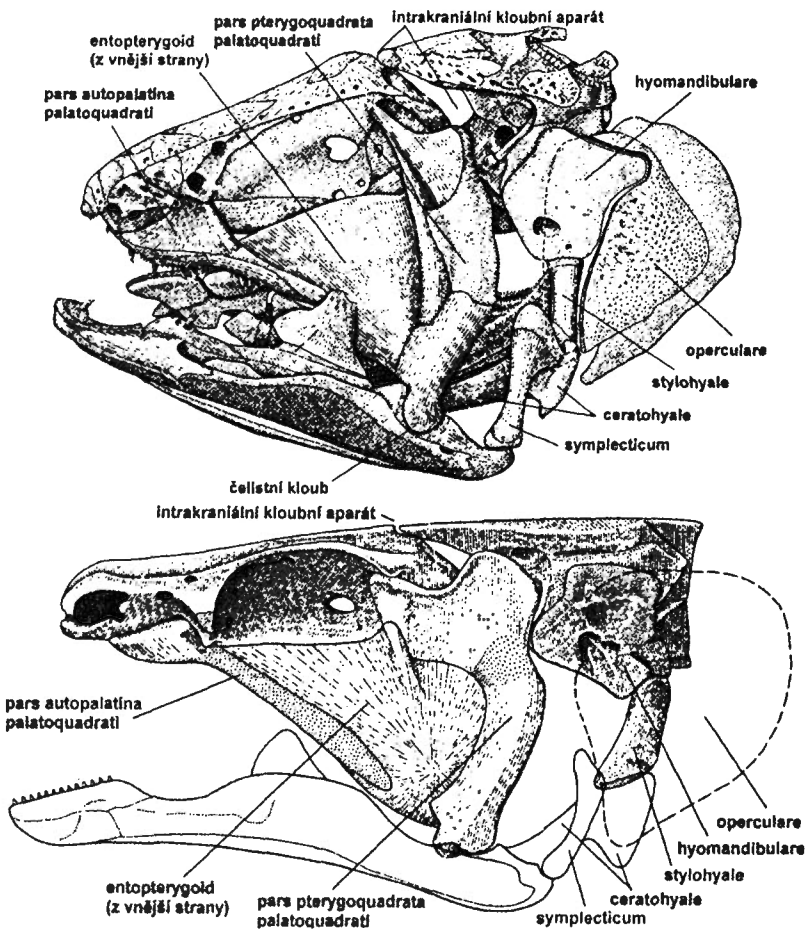
Recentní zástupce *Latimeria chalumnae* (obr. 351, 352 nahoře) se liší od vymřelých zástupců tím, že mozek je posunut do zadní části mozkovny a zabírá méně než 1/100 jejího objemu. Do dnešní doby bylo zaznamenáno okolo 200 odchytů či pozorování v oblasti Komorských ostrovů a Mosambiku, v roce 1998 se tato oblast výskytu rozšířila o geograficky značně vzdálený (více než 10 000 km) záznam z Indonésie (nedávno popsán jako odlišný druh *L. menadoensis*; Pouyaud a kol. 1999). Analýza mitochondriálního genomu naznačuje, že se oba recentní druhy navzájem oddělily před 1,8-11 mil. lety (Fricke a kol. 2000).



Obr. 350 *Macropoma speciosum* (Crossopterygii, Actinistia, Coelacanthidae) ze svrchní křídly (turon) České republiky (oblast české křídly). Jeden z posledních zástupců lalokoploutvých ryb v mesozoiku. U žádného ze známých exemplářů se nedochovala střední ploutvička mezi horním a dolním lalokem ocasní ploutve. Celková délka těla 52 cm. Podle Tímy (1986).



Obr. 351 *Latimeria chalumnae* (Crossopterygii, Actinistia, Latimeriidae), récent (Indický oceán). Na spodním obrázku částečně vypreparovaná kostra. Celková velikost těla přibližně 1 m. Podle Bjerringa (1986a).

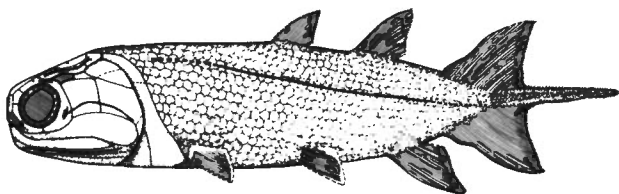


Obr. 352 Nahoře *Latimeria chalumnae*, částečně preparovaná lebka, dole pro srovnání lebka *Nesides schmidti*, pozdně-devonského zástupce Coelacanthiformes. Časový odstup mezi oběma je více než 300 milionů let. Podle Millota a kol. (1978) a Jarvika (1980).

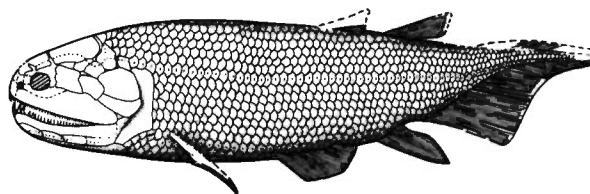
Onychodontida

Tato skupina se podle svého nejznámějšího zástupce *Strunius* (obr. 353) nazývá rovněž Strunioformes. Patří sem čtyři rody podivných ryb ze spodního až svrchního devonu - kromě zmíněného rodu *Strunius* je to ještě *Onychodus*, *Grossius* a *Quebecius* (obr. 354). Nejstarší záznam je ze spodního devonu Číny (Zhu a Janvier 1994). Byly to drobné typy, rozšířené po celém světě jak v mořích, tak i ve sladkých vodách. O jejich systematickém zařazení se již dlouho vedou diskuse - zprvu

byly považovány za akantody, později za lalokoploutvé ryby ze skupiny Osteolepiformes. Nyní jsou všeobecně považovány za zvláštní skupinu lalokoploutvých, zejména proto, že dermální kosti střechy lebeční jasně naznačují, že pod nimi je intrakraniální kloubní aparát, dělicí neurální endokranium na dvě části. Rovněž heteroceršní ocasní ploutev u rodu *Quebecius* a difyceršní u rodu *Strunius* patrně naznačují stejné evoluční trendy jako u skupiny Actinistia.



Obr. 353 *Strunius walteri* (Crossopterygii, Onychodontida) ze svrchního devonu Německa. Celková délka těla přibližně 6 cm. Podle Jessena (1966).



Obr. 354 *Quebecius* sp. (Crossopterygii, Onychodontida) ze svrchního devonu Kanady. Podle Schultze (1973).

Svět před vznikem suchozemských obratlovců

Posuzujeme-li záznam existence obratlovců pouze z paleontologických dokladů, překvapí poměrně náhlá taxonomická diverzifikace, která nastala v pozdním siluru a v plné míře se projevila počátkem devonu. Z kambria a ordoviku přežívali kruhoústí, během siluru a počátkem devonu však vznikli pancířnatí, trnoploutví, paryby, paprskoploutví, dvojdyšní a lalokoploutví. Příčiny vzniku a taxonomického rozrůznění těchto skupin lze jen obtížně definovat, protože se ve všech případech jednalo o mořské živočichy. Bezprostřední impuls k těmto událostem ve fylogenezi vodních obratlovců nelze vidět ve vzniku suchozemské vegetace a v přechodu bezobratlých na souš. Nicméně není pochybností o tom, že v celosvětovém (globálním) ekosystému došlo k nějaké změně, která výrazně a bezprostředně ovlivnila také fylogenetickou diferenciaci obratlovců. Touto změnou mohla být změna ve složení atmosféry a rovněž změna v celosvětovém rozložení kontinentů, která se promítla do klimatických změn. Navíc je nutné si připomenout, že až do středního siluru byly všechny pevniny na Zemi, bez ohledu na zeměpisnou šířku a klimatické poměry, jen nehostinnou pustinou, kde skalní podklad byl kryt výlučně povlakem sinic a řas.

V pozdním siluru a raném devonu jsou však už doloženy první suchozemské rostliny. Jejich existence na souši je doložena podle přítomnosti vodivých a podpůrných pletiv a hlavně podle přítomnosti kutikuly, která zamezuje odparu. Primitivní suchozemské rostliny ještě neměly listy ani pravé kořeny, ale nepochybně asimulovaly a tato činnost měla za následek produkci kyslíku. Geochemická data naznačují, že během devonu nastal podstatný vzestup procentuálního zastoupení kyslíku v atmosféře, až na 35 % (Graham *a kol.* 1995). Existence suchozemských rostlin měla rovněž za následek vznik humusové vrstvy, která umožnila výstup bezobratlých na souš. Ten se odehrál patrně v úzké časové návaznosti, jak svědčí paleontologické doklady štírovitých typů *Palaeophonus* a *Proscorpius* a stonožek *Archidesmus* a *Kampecaris* v devonu Skotska. V devonu se rovněž objevili první zástupci hmyzu, zatím ještě bez křídel (např. rod *Rhyniella*). Je možné předpokládat, že potravní nabídka v podobě suchozemských bezobratlých byla pro obratlovce jedním z impulsů pro přechod na souš, i když nejstarší tetrapodi byli ještě bezpochyby piscivorní (tedy dravci živící se rybami).

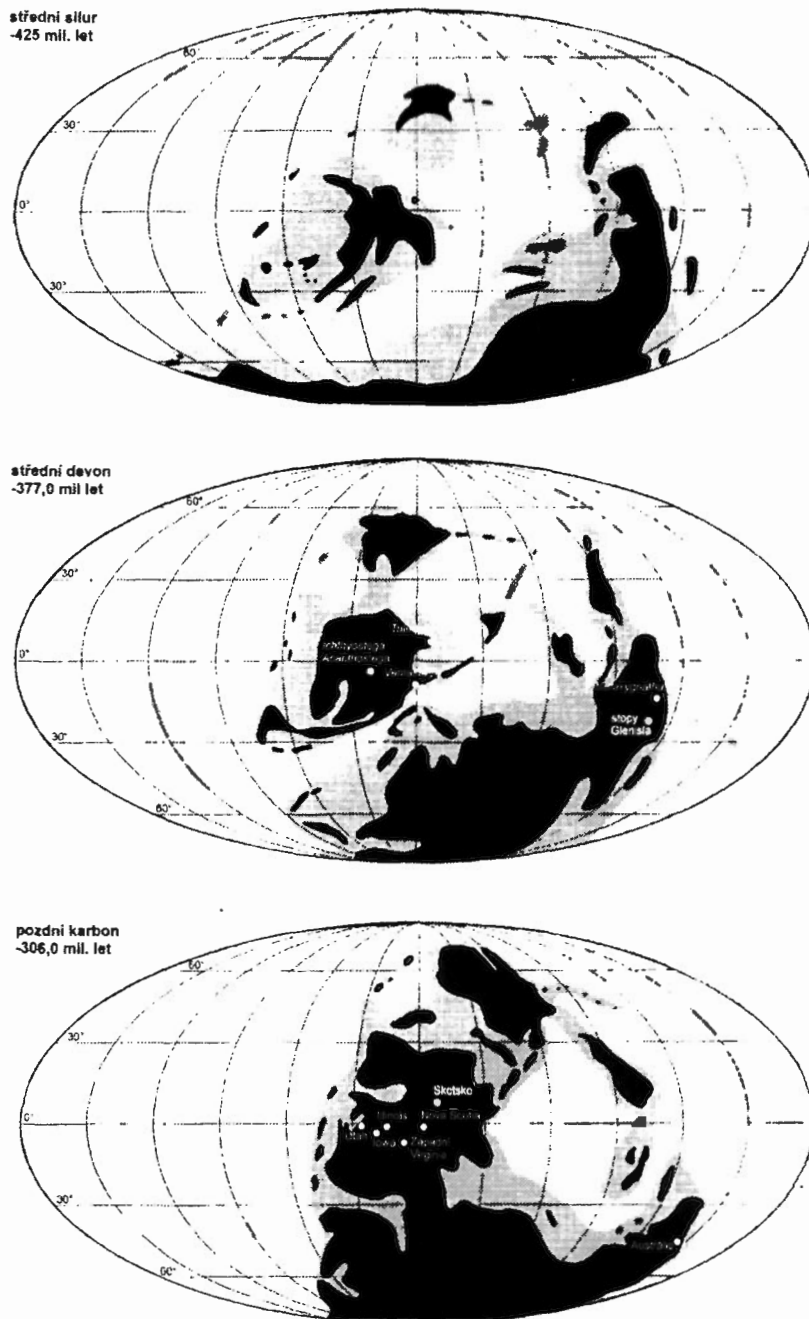
Procentuální vzestup kyslíku v atmosféře se dává do kauzální souvislosti s poměrně náhlým vznikem mnoha skupin živočichů, včetně obojživelníků. Během permu procentuální zastoupení kyslíku v atmosféře pokleslo na 15 %, což by vysvětlovalo, že 75 % fylogenetických linií tetrapodů, které během pozdního paleozoika vznikly, koncem permu vymřelo.

Chceme-li však dobře porozumět situaci, ve které obratlovci pronikali na souš, musíme vzít v úvahu i paleogeografii v pozdním siluru a devonu (obr. 355), která měla vliv nejen na klimatické podmínky, ale ovlivňovala přímo i jejich fylogenetický vývoj. V siluru byl na zeměkouli jeden velký kontinent zvaný Gondwana, který zahrnoval hlavně dnešní kontinenty jižní polokoule (Jižní Ameriku, Afriku, Austrálii a Antarktisu). Jeho větší část ležela v polárních oblastech a jen oblast odpovídající dnešní Austrálii zasahovala do rovníkového pásma. Mimo tento kontinent pouze malá část dnešní Evropy a Severní Ameriky tvořila relativně drobný kontinent zvaný Euroamerika, který ležel přímo na rovníku. Dnešní Sibiř, jediný další kontinent té doby na severní polokouli, byla od něj oddělena poměrně širokým pásem oceánu. Toto tedy byla scéna, na které se odehrál vznik suchozemských rostlin, a téměř ve stejné paleogeografické situaci proběhla i invaze bezobratlých na souš.

Pro úvahy o vzniku suchozemských obratlovců je důležité, že tato situace, tzn. izolace dnešních kontinentů severní a jižní polokoule, přetrvávala v principu až do pozdního devonu, i když ve středním a pozdním devonu byly oba celky odděleny pouze pásem šelfových moří.

Nálezy klíčových forem devonských lalokoploutvých ryb (*Eusthenopteron*, *Pandēr ichthys*) a přechodných forem mezi rybami a obojživelníky, tak jak byly nacházeny až do počátku sedmdesátých let (*Ichthyostega*, *Acanthostega*), a koneckonců i nálezy obojživelníků z raného karbonu (viz dále) byly dlouhou dobu brány jako důkaz, že obojživelníci vznikli na geograficky omezeném prostoru Euroame-

riky, a tato skutečnost spolu s údaji ze srovnávací anatomie se vysvětlovala tím, že přechod mezi rybami a obojživelníky se udal v rámci jediné fylogenetické linie. Tato představa však byla vážně narušena objevy stop obojživelníků ze středního a svrchního devonu v Austrálii (která byla v té době součástí jižního superkontinentu Gondwany) a ještě více nedávným objevem překvapivě diverzifikované fauny obojživelníků ze spodního karbonu Austrálie (Thulborn *a kol.* 1996). Ukazuje se proto, že proces anatomického vzniku obojživelníků probíhal na obrovské geografické ploše celého tehdejšího tropického pásma, které se od dnešního lišilo tím, že probíhalo od oblasti dnešního Grónska přes východ dnešní Evropy do jihovýchodní Asie a Austrálie a odtud zpět na severní polokouli. Průběh tehdejšího tropického pásma lze odvodit z pozice tehdejších magnetických pólů geofyzikálními metodami a překvapivě se shoduje s paleontologickými nálezy primitivních obojživelníků a jejich předchůdců.



Obr. 355 Paleogeografická situace v době vzniku a rané evoluce obojživelníků. První obojživelníci jsou doloženi ze středního až pozdního devonu a jejich výskyty korespondují s tehdejším pásmem tropického podnebí. Pozoruhodné je, že doklady nejstarších obojživelníků (jak v podobě fosilií, tak i stop) pocházejí rovněž z Austrálie, která byla v siluru a raném devonu od severních kontinentů oddělena. Paleogeografická situace tedy podporuje představu nezávislého vzniku obojživelníků na severní a jižní polokouli. Na spodní mapě je znázorněna paleogeografická situace v pozdním karbonu, kdy již byly severní a jižní kontinenty navzájem spojeny, zanešené lokality však reprezentují fauny obojživelníků raného karbonu. Souš je znázorněna černě, šelfové okraje kontinentů šedě. Paleogeografie podle Scotese a Golonky (1993).

Přechod obratlovců na souš

Co vše se muselo v anatomické struktuře těla ryby změnit, aby se z ní stal obojživelník? Řadu těchto evolučních změn můžeme vyvodit teoreticky ze srovnávací anatomie (např. změnu způsobu dýchání a s tím související změny v cirkulaci krve), jiné jsou doloženy na paleontologickém materiálu. Dnes lze již poměrně detailně zrekonstruovat, co vše se v anatomii a morfologii těla při přeměně ryby v obojživelníka změnilo a jak se tyto změny promítly do fyziologie a chování. Přitom je zajímavé, že tak jako v mnoha jiných případech i zde se setkáváme s takzvanou mozaikovou evolucí, kdy výsledného strukturálního schématu (v tomto případě obojživelníka) se nedosahuje rovnoměrnou evolucí všech znaků, nýbrž každý znak se vyvíjí jinou rychlostí.

Přechod obratlovců na souš je po vzniku čelistí druhým zásadním evolučním předělem v jejich historii a zároveň příkladem komplexních makroevolučních změn týkajících se struktury těla, fyziologie a způsobu života. U vodních obratlovců voda tělo nadnášela a usnadňovala tak pohyb, poskytovala kyslík k dýchání a poskytovala rovněž potravu. To vše se při výstupu na souš muselo změnit. Dnes je tento přechod již dobře paleontologicky doložen, takže jej můžeme poměrně detailně sledovat.

Na první pohled by se zdálo, že se anatomie těla obratlovců musela změnit od základů. Avšak porovnáme-li anatomickou stavbu lalokoploutvých ryb skupiny Rhipidistia a nejstarších obojživelníků ze skupiny Ichthyostegalia, zjistíme, že všechny nezbytné úvodní predispozice pro přežití na souši (tedy plynový měchýř, resp. plíce a choany) tyto lalokoploutvé ryby již měly.

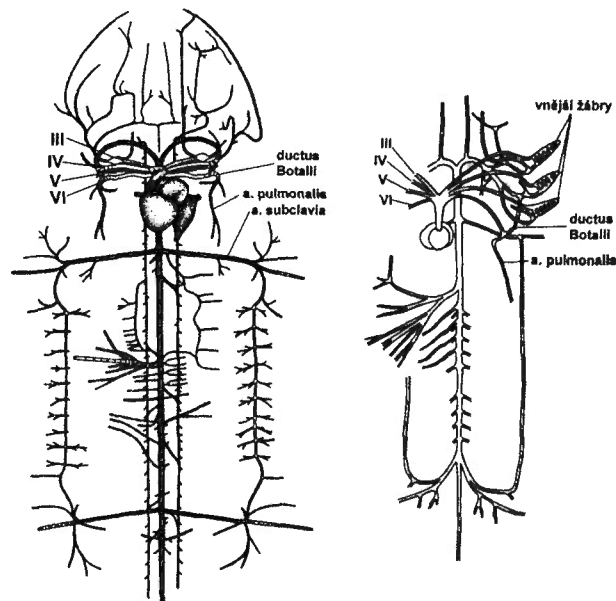
Výchozí stadium tohoto přechodu může reprezentovat *Eusthenopteron* ze středního až pozdního devonu, podrobně popsany Jarvikem (1980). *Panderichthys* je stále ještě lalokoploutvou rybou (stejněho geologického stáří), ve stavbě své lebky má však již řadu typických znaků obojživelníků. *Ichthyostega* a *Acanthostega* z pozdního devonu byli již strukturálními obojživelníky, i když ještě vázání výrazně na vodní prostředí.

Primární byla změna způsobu dýchání. Jistě to nebyla náhlá změna, nýbrž postupná náhrada žaberního dýchání dýcháním plicním. Plíce vznikly z plynového měchýře, který měl původně hydrostatickou funkci; protože však byly jeho stěny bohatě zásobeny krevními vlásečnicemi a protože krev byla od polykaného vzduchu oddělena pouze tenkou vrstvou buněk, mohl kyslík skrze tuto stěnu prostupovat a krev okysličovat. Vzduch byl v těchto raných

fázích vlastně polykán (dostával se do přední části trávicí trubice a odtud embryonální spojkou do plynového měchýře). Doposud není jasné, zda plíce suchozemských tetrapodů jsou plně homologní s plynovým měchýřem všech Osteichthyes, ale zdá se, že u většiny paprskoploutvých je jejich embryonální vznik poněkud odlišný, neboť se vychlipují z dorzální strany trávicí trubice (s výjimkou bichira *Polypterus*, kde se vychlipuje z ventrální strany), zatímco u suchozemských tetrapodů z ventrální (obr. 356; viz rovněž obr. 154, 155). U Dipnoi se síce plynový měchýř zakládá rovněž z ventrální strany trávicí trubice, avšak pouze na jedné straně. V souvislosti s plicním dýcháním došlo k postupnému oddělování tělního a plicního oběhu (obr. 357) a k rozdělení vnitřních prostor srdce.



Obr. 356 Embryonální vznik plic suchozemských tetrapodů vychlipením z ventrální strany trávicí trubice. Vlevo příčný řez, vpravo pohled z levé strany. Podle Deana, z Romera a Parsonse (1977).



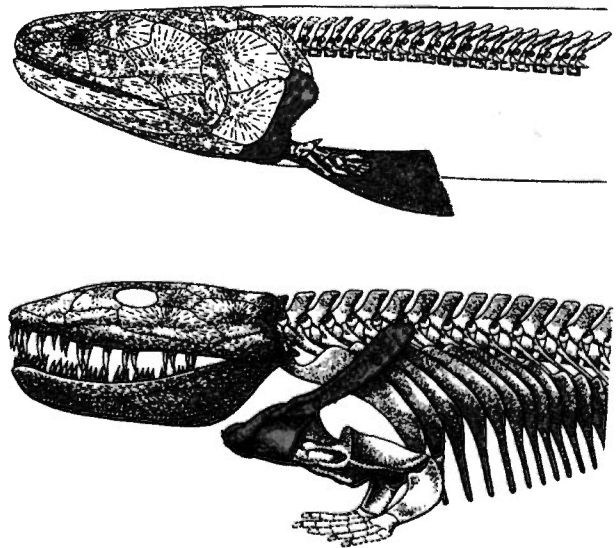
Obr. 357 Schéma arteriálního systému metamorfovaného ocasatého obojživelníka (*Salamandra salamandra*; vlevo) a neotenického obojživelníka (*Ambystoma tigrinum*; vpravo). Dobře zachované a stále ještě segmentárně uspořádané arteriální oblouky jsou označeny římskými číslicemi. Podle Francisové (1934) a Matvejeva a Gurtova (1978).

Změněný způsob dýchání umožňoval pobyt na souši. Podle zachovaného ocasního lemu u ichthyostegy a akanthostegy lze však soudit, že vodní prostředí hrálo u těchto přechodných forem ještě dominantní roli. Tomu rovněž nasvědčuje stavba končetin, kde chyběly karpální a tarzální elementy. Znamená to, že se terminální části končetin ještě nemohly ohýbat a že končetiny nemohly tělo nadnášet, nýbrž sloužily pouze k neohrabanému posouvání těla po podkladu, podobně jako je tomu u velkých mořských želv. O tom svědčí rovněž robustní hrudní koš u ichthyostegy, sestávající z rozšířených a navzájem se podpírajících žebry (viz obr. 362). U ryb, kde tlak vody působí na tělo rovnoměrně ze všech stran, jsou vnitřní orgány těla chráněny pouze subtilními jehlicovitými žebry, ale robustní žebra ichthyostegy naznačují, jak důležitá byla ochrana orgánů břišní dutiny při pohybu na souši. Diferenciace zápěstí a zánártí proběhla až později, kdy vznikla skutečná kráčivá končetina.

Končetiny těchto přechodných forem jsou velmi ilustrativním dokladem graduální evoluce. Tyto pozvolné proměny lze sledovat v posloupnosti forem popsaných jako *Elginerpeton* (Ahlberg 1995) ze sedimentů 368 milionů let starých, kde byla ještě končetina velmi primitivně stavěná, *Hynerpeton* z doby před 366 miliony let s pokročilejší stavbou končetiny a pozdnědevonských obojživelníků (Coates a Clacová 1995; Daeschler a kol. 1-994; Lebedev a Coates 1995). Původní rybí ploutev lze považovat za polydaktilní končetinu, u níž se počet paprsků postupně snižoval. Rod *Ichthyostega* měl na zadní končetině ještě sedm prstů, rod *Tulerpeton* šest a teprve definitivní obojživelníci měli typickou pětiprstou končetinu (která se v případě přední končetiny žab ještě dále zredukovala na čtyřprstou). Jestliže tyto nálezy hodnotíme v kontextu času, pak lze konstatovat, že přeměna ploutve ryby v končetinu suchozemského tetrapoda proběhla během přibližně 9 milionů let (Carroll 1996). Je zajímavé, že končetiny se vyvíjely i u permanentně vodních forem (*Acanthostega*), což by znamenalo, že impulsem k jejich vzniku nebyl výstup na souš. Pak by ale bylo obtížné vysvětlit, proč se zároveň s nimi vytvářela mohutná, ze tří elementů složená pánev, napojená na osový skelet, a proč se u některých (*Ichthyostega*) vyvinula mohutná žebra. Pohybová a podpůrná funkce končetin byla umožněna jejich napojením na osový skelet (tedy páteř), což se však udalo na předních a zadních končetinách diametrálně odlišným způsobem.

Přední končetiny byly totiž u lalokoploutvých ryb napojeny přímo na lebku, konkrétně na dermální kosti jejího zadního okraje (viz obr. 337). Kloubní

spojení bylo vytvořeno na kosti zvané cleithrum, k níž z vnitřní strany přirůstal kostní útvar zvaný scapulocoracoid, vznikající enchondrální osifikací. Na jeho zadní straně byla vytvořena kloubní jamka, do které zapadal krátký a robustní humerus. Prsní ploutev tedy vyčnívala jako u všech ostatních ryb zpod zadního okraje lebky. Při pohybu na souši by však připojení končetin přímo k lebce bylo z funkčního hlediska nevýhodné a zároveň na souši bylo nutné zvýšit pohyblivost hlavy. Z obou těchto důvodů došlo k oddělení celého pásma zadních okrajových dermálních kostí lebky, tvořeného od ventrální strany k dorzální kostmi označovanými jako interclavicula, clavicula, cleithrum, anocleithrum, supracleithrum a posttemporale, včetně předních končetin, od její hlavní části (obr. 358). V tomto posunu tkví vysvětlení, proč se pletenec lopatkový skládá jak z kostí vznikajících endesmální osifikací, tak i z kostí vznikajících enchondrálně, zatímco pletenec pánevní pouze z kostí enchondrálních. Vznikla tak pohyblivá krční část páteře, ale zároveň jen velmi volné spojení s páteří, protože dorzální z vyjmenovaných kostí zanikly. První etapa postupného přizpůsobování životu na souši byla doprovázena ztrátou supracleithra, jak dokládají rody *Ichthyostega* a *Acanthostega*; u obou jsou však ještě zachována anocleithra. Proto je základ dermální části pletence lopatkového u obojživelníků tvořen pouze claviculou a cleithrem a proto je tento pletenec jen volně ukotven ve svalstvu a nemá přímé kloubní spojení s pá-



Obr. 358 Vznik pletence lopatkového u suchozemských obratlovců oddělením zadního pásma dermálních kostí lebky (clavicula, cleithrum) spolu s enchondrálně vznikajícím scapulocoracoidem, přirostlým k vnitřnímu povrchu cleithra. Nahoře *Eusthenopteron*, dole *Ichthyostega*. Podle Jarvika (1980, 1996), zRočka(1998).

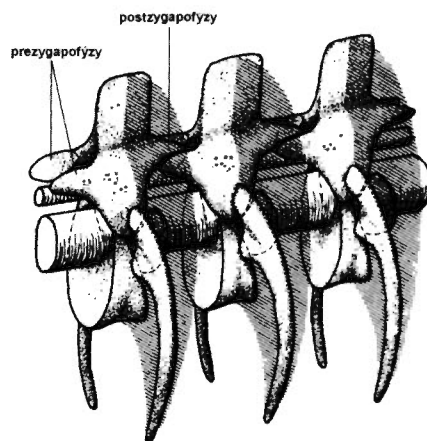
teří, k níž se u pokročilejších tetrapodů kloubí poměrně složitě prostřednictvím klíčních kostí, hrudní kosti a žeber.

Zadní pár ploutví je u všech ryb ukotven pouze drobným pletencem pánevním, který není připojen k osovému skeletu. Dobře je to doloženo u eustheopteronu. Avšak již u ichthyostegy je vyvinuta pánev trojúhelníkovitého tvaru, která má uprostřed kloubní jamku zvanou acetabulum, do níž se kloubně připojuje femur (viz obr. 362). Dorzálně je tento útvar syndesmoticky napojen na příčné výběžky křížových (sakrálních) obratlů. U obojživelníků se rozčlenil na tři elementy stýkající se v acetabulu: kost kyčelní (ilium) zajišťuje fixaci k páteři, kost sedací (ischium) směřuje dozadu a kost stydká (pubis) dopředu; posledně jmenovaná kost je napojena švem (symfýzou) na svůj protějšek z druhé strany těla a dotváří tak prstenec, ke kterému se pojí zadní končetiny. Pánev se tedy modifikovala do podoby horizontálního válce, jehož horní část tvoří sakrální obratle, a z původního volného ukotvení ve svalech se dostala do pevného kontaktu s páteří. Proč je však na každé straně rozčleněna do tří kostí a proč je acetabulum umístěno právě v místě jejich dotyku, zůstává nezodpovězenou otázkou.

Původně se předpokládalo, že končetiny suchozemských tetrapodů mají stejnou vnitřní strukturu jako párové ploutve lalokoploutvých ryb skupiny Osteolepiformes a že zápěstí (na zadní končetině zánártí), záprstí a články prstů vznikly segmentací distální části těchto ploutví. Při studiu genetické podstaty transformace rybí ploutve v končetinu suchozemského tetrapoda však vyšlo najevo, že prsty nevznikly redukcí původních ploutevnických paprsků, nýbrž jsou novotvarem (Sordino a kol. 1995), a že tedy nemohou být homologizovány s distální částí ploutví osteolepiformních předků (Shubin a Alberch 1986).

K výrazné změně došlo v utváření obratlů. U ryb je totiž meziobratlové kloubem' velice jednoduché, neboť se u nich obratlová centra navzájem dotýkají svými čely. Toto spojení je samozřejmě jen omezeně pohyblivé, ale postačuje, protože rybám stačí omezená flexibilita těla. U obojživelníků je však zejména krční a ocasní část těla velmi pohyblivá, a to díky přídatnému meziobratlovému kloubem' mezi párem výběžků směřujících dopředu a majících kloubní plochy otočeny nahoru (tzv. prezygapofýzy) a obdobným párem výběžků směřujících dozadu, jejichž kloubní plochy jsou otočeny dolů (tzv. postzygapofýzy). Artikulace mezi prezygapofýzami a postzygapofýzami (obr. 359) se stala dominantní a je vyvinuta u všech suchozemských obratlovců.

Zánik zaber byl doprovázen přeměnou či zánikem žaberních oblouků a to se projevilo výrazným zjednodušením povrchové mozaiky dermálních kostí lebky. Je totiž logické, že kosti kryjící žaberní oblouky (tedy kosti, které se podílejí na stavbě skřelí, jako např. operculare a k němu přiléhající praeoperculare a suboperculare) ztratily svoji funkci a zanikly. U ichthyostegy jsou ještě dobře zachovány rudimenty praeoperculare a suboperculare, rod *Acanthostega* však již postrádá i tyto zbytky. S výjimkou oblasti skřelí a již zmíněného pletence lopatkového však zbývající část vnějšího povrchu lebky zůstala v principu nezměněna.



Obr. 359 Schéma kloubem' obratlů u suchozemských tetrapodů prostřednictvím prezygapofýz a postzygapofýz. Příčná septa oddělující původní embryonální somity jsou znázorněna šrafovane. Podle Ročka (1985a).

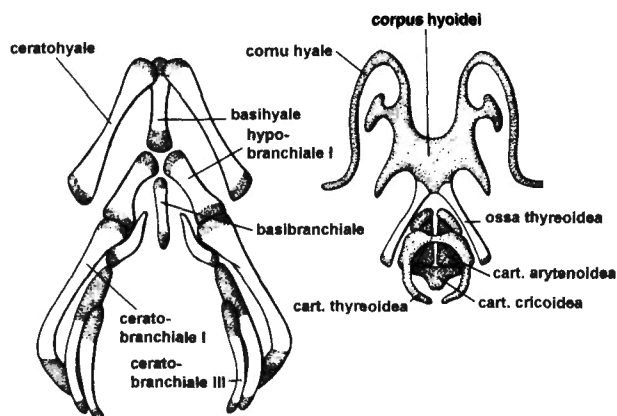
Došlo však k nějakým zásadním změnám uvnitř lebky, tedy v té její části, která se zakládá osifikací z chrupavky? Bylo již naznačeno - a je to zcela logické - že došlo k redukcí žaberních oblouků (viz obr. 122). U ryb jsou žaberní oblouky strukturou skládající se z tyčinkovitých útvarů, která se svým vidlicovitým horním koncem fixuje k neurokraniu a svým spodním koncem se kloubí s odpovídající strukturou na protilehlé straně těla (viz obr. 121). Na ventrální straně těla v střední linii jsou pak krátké tyčinky zvané basibranchialia, které zajišťují vzájemný styk spodních částí sousedních oblouků. Při pohledu ze strany vyběhají oblouky přibližně v polovině své výšky směrem dozadu do špice, která je tvořena kloubním spojením dvou dominantních tyčinek zvaných epibranchiale (svrchní) a ceratobranchiale (spodní). Pokud se tyče ostatních tyčinkovitých elementů, mohou se u různých oblouků v různé míře a počtu redukovat.

První žaberní oblouk za čelistmi se u lalokoploutvých ryb skládal z mohutné svrchní části, epibranchiale, a ze stejně mohutné spodní části, cerato-

branchiale. Horní konec epibranchiale (u většiny ryb nazývaného hyomandibula) směřoval u lalokoploutvých ryb směrem k otvoru v otickém pouzdru neurokrania, kde se nachází statoakustický orgán. Tento otvor se nazývá foramen ovale (syn. fenestra ovalis). Hyomandibula ztratila kloubní kontakt se spodním elementem (s ceratobranchiale) a svým spodním koncem se poněkud vytočila proti vnějšímu povrchu těla. U ichthystegy a dalších přechodných forem (a dokonce ještě u primitivních karbonických obojživelníků) měla ještě původní velikost, postupně se však zmenšovala a stala se subtilní tyčinkou, schopnou přenášet kmity vnějšího prostředí do sluchového pouzdra. Přeměnila se tak na sluchovou kůstku (viz obr. 143). Došlo k tomu již u akantostegy, ale primitivní paleozoičtí obojživelníci ještě většinou vnímali kmitání vnějšího prostředí pouze prostřednictvím orgánů postranní čáry, tak jak je tomu u typických ryb. Je nutné podotknout, že u žab se sluchová kůstka vyvinula poněkud jiným způsobem (viz níže) a u ocasatých obojživelníků se hyomandibula zcela redukovala.

Co se stalo se spodní částí zmíněného oblouku a s dalšími oblouky? Ceratobranchiale prvního oblouku za čelisti se poté, co ztratilo kontakt s hyomandibulou, přeměnilo na přední rohy jazyky a celý další oblouk se přeměnil na zadní rohy jazyky. Basibranchiale, které leželo mezi oběma oblouky, se rozšířilo do plochy a vytvořilo tělo jazyky. Osud ostatních žaberních oblouků není zcela jasný; buď se redukovaly na drobné chrupavky přilehlé k dýchacím orgánům, nebo zcela zanikly.

Jazyka (obr. 360) je tedy částečně osifikovaná část skeletu, která vznikla při přechodu obratlovců na souš splynutím elementů dvou žaberních oblouků. Důvodem jejího vzniku byla diferenciace jazyka



Obr. 360 Neúplně metamorfovaný hyobranchiální aparát neotenickeho obojživelníka (macarát, *Proteus*; vlevo) a kompletně metamorfovaný do podoby jazyky u žáby (*Leptodactylus*; vpravo). Podle Romera a Parsonse (1977). Viz též bar. příl. obr. 5.

ze svalů spodiny dutiny ústní. Jazyk je orgán, který u ryb zcela chyběl a vytvořil se až u suchozemských obratlovců, původně bezpochyby pro usnadnění transportu potravy ústní dutinou. U ryb je totiž potrava nadnášena vodním prostředím a do ústní dutiny je nasávána proudem vody vznikajícím střídavým otevíráním a uzavíráním ústního otvoru a skřelí (např. u kapra) nebo prudkými dopřednými pohyby spojenými s krátkodobým uvolňováním čelistí (např. při polykání kořisti štikou). U suchozemských obratlovců však potrava leží v důsledku gravitace na dně dutiny ústní a musí být nějakým orgánem posunuta dále do hltanu. Tuto činnost obstarává jazyk, který je pohyblivou soustavou svalů upínající se především na jazylku, v menší míře pak na vnitřní povrch spodní čelisti. Ač si to málokdo uvědomuje, je jazylka jedním z orgánů, které vznikly při přechodu obratlovců z vodního prostředí na souš.

Ještě k jedné výrazné, i když vnějšímu pohledu skryté změně došlo při anatomické transformaci ryb v obojživelníky. Byl to jev, který se nazývá blokáda osifikačního procesu. Lze jej velmi jednoduše zjistit, když porovnáme lebku ryby a obojživelníka. Vnitřní části lebky, které vznikají u ryb osifikačním procesem postupujícím od vaziva přes chrupavku až po výslednou kost, se u obojživelníků z velké části zastavil ve stadiu chrupavky. Osifikují tudíž jen určité okruhy v přední část endokrania (např. sphenethmoid) a v jeho zadní části (např. prooticum, occipitale). Ostatní struktury (např. palatoquadratum, ale i velká část lebeční schránky) zůstávají ve stadiu chrupavky. Výjimku tvoří jen takové struktury, které jsou mechanicky namáhány. Jsou to např. sluchová kůstka, o které bylo pojednáno výše, kloubní část palatoquadrata (tzv. quadratum) a kloubní část endokraniální výztuhy spodní čelisti, tedy Meckelovy chrupavky (tzv. articulare). O příčinách, proč k tomu došlo, se můžeme pouze dohadovat, avšak v každém případě to má nepříznivé důsledky pro studium paleontologického materiálu obojživelníků, protože důležité anatomické struktury tvořené chrupavkou se na fosilním materiálu nezachovaly.

Mezi anatomické změny související s přechodem na souš je nutno započítat i postupnou redukci vnitřního zubního oblouku. Lalokoploutvé ryby totiž měly dva paralelní zubní oblouky: vnější, sestávající z mnoha drobných zoubků, byl umístěn na premaxile, maxile a dentale, vnitřní byl tvořen mnohem menším počtem velkých tesáků a byl umístěn na ectopterygoidech, dermopalatinech a vomerech. V procesu přeměny ryby v obojživelníka se vnitřní zubní oblouk zprvu redukoval co do velikosti zubů (u ichthystegy je již vnitřní oblouk tvořen drobnějšími zoubky než vnější; viz obr. 362) a během další evoluce

obojživelníků v některých místech zcela zanikl, zatímco vnější zubní oblouk se stal dominantním. U dnešních obojživelníků se rudimenty zubů vnitřního oblouku zachovávají pouze na vomerech.

Jestliže jsme uvedli nejdůležitější anatomické a morfologické změny, ke kterým došlo při devonském výstupu obratlovců na souš, položme si nyní otázku, co zůstalo nezměněno. Jde pouze o několik málo rysů, jsou však velmi důležité.

V první řadě je to základní stavba obratlového těla, které u devonských lalokoploutvých ryb i primitivních obojživelníků (zdá se však, že pouze u skupiny Labyrinthodontia) prstencovitě obklopuje dobře vyvinutou chordu. Bez ohledu na vznik prezygapofýz a postzygapofýz, o kterých již bylo pojednáno výše, zůstalo tělo obratle u primitivních obojživelníků rozčleněno na dvě části: přední intercentrum, které zůstává dorzálně neuzavřené, takže má rohličkovitou podobu, a zadní menší část tvořenou párem útvarů zvaných pleurocentra, přiléhajících k dorzolaterálnímu povrchu chordy (viz obr. 338, 359). Samozřejmě že tyto osifikované útvary byly spojeny chrupavkou v jediný válcovitý útvar obratlového centra. Popsaný stav se během přechodu od ryb k obojživelníkům nezměnil a vzájemné velikostní proporce intercentra a pleurocentra se začaly měnit až během fylogenetického vývoje obojživelníků.

Vnitřní část lebeční schránky, tzv. neurální endokranium, byla u lalokoploutvých ryb rozčleněna intrakraniálním kloubním aparátem (viz obr. 333, 334) na přední a zadní část. Tento předěl se u fosilních lalokoploutvých ryb dobře zachovává, protože obě části neurálního endokrania jsou osifikované a vlastní předěl je na fosiliích obvykle vyplněn sedimentem. U rodu *Panderichthys* je stále ještě endokranium rozdělené intrakraniálním kloubním aparátem a hyomandibula nedoznala ještě žádných změn (Ahlberg *a kol.* 1996). Protože u obojživelníků je endokranium osifikované jen v omezené míře, panovala domněnka, že tento předěl při transformaci ryb v obojživelníky zanikl. Zdánlivě to podporuje skutečnost, že již u nejstarších obojživelníků rodu *Acan-*

thostega nebyl zjištěn (Clacková 1994). Ukázalo se však, že se zachovává, ale pouze v raných ontogenetických stádiích recentních obojživelníků, u dospělých se uzavírá (Roček 1986). Je to tedy jeden z těch znaků, který se v průběhu fylogenetického vývoje posunuje do ranějších období individuálního vývoje, avšak nelze o něm říci, že zanikl.

Nezměněn zůstal rovněž způsob rozmnožování. Stejně jako ryby musejí i obojživelníci klást vajíčka do vodního nebo alespoň vlhkého prostředí, a to proto, že vajíčka postrádají ochranné obaly a zárodek se vyvíjí přímo na jejich povrchu. Rosolovité obaly na povrchu vajíček obojživelníků mají pouze hydrostatickou funkci (jen v omezené míře slouží jako potravní zdroj pro rané larvy), která umožňuje jejich vznášení ve vodě, a zároveň udržují vajíčka pohromadě v chuchvalcích.

Posuzujeme-li uvedené anatomické změny v kontextu prostředí, ve kterém probíhaly, lze přijmout jako velmi pravděpodobný jednoduchý scénář amerického paleontologa Romera, podle kterého impulsem pro přechod na souš byla dočasná období sucha, která nutila lalokoploutvé ryby opouštět vysychající vodní nádrže a vyhledávat jiné. Podle něj tak došlo k určitému evolučnímu paradoxu, protože lalokoploutvé ryby by se přizpůsobily životu na souši ve snaze udržet se ve vodním prostředí. Tento výklad vychází z aktuopaleontologických pozorování způsobů přežití období such u dnešních ryb (nejen dvojdyšných) a ze skutečnosti, že v devonu skutečně docházelo k periodické aridizaci klimatu. Není nutné si přitom násilně představovat, jak téměř 1 m dlouhé dospělé lalokoploutvé ryby neohrabané vylézají na souš. Mnohem přirozenější je představa, že na souš vylézali jako první mladší a adaptabilnější jedinci. Princip neotenie (zkrácení somatogeneze na úroveň larvy při současném plném vývoji pohlavních orgánů) a pedomorfózy (obdobné zkrácení ontogeneze, ale pouze do juvenilních postmetamorfických stadií) zde mohl hrát stejně důležitou roli jako později při vzniku moderních skupin obojživelníků.

Obojživelníci

Systém:

Podtřída: Amphibia (obojživelníci) (sp. devon - récent)

Infratřída: Labyrinthodontia (vráskozubí) (sp. devon - sp. křída) (systém viz níže)

Infratřída: Lepospondyli (sp. karbon - svrch, perm) (systém viz níže)

Infratřída: Salientia, syn. Ecaudata (žáby, syn. bezocasí) (sp. trias - récent) (systém viz níže)

Infratřída: Urodela, syn. Caudata (ocasatí) (stř. jura - récent) (systém viz níže)

Infratřída: Apoda (červoiři) (sp. jura - récent) (systém viz níže)

Amphibia incertae sedis

Čeď: Albanerpetontidae (stř. jura - sp. miocén)

Diagnóza: Suchozemští tetrapodi, jejichž končetiny jsou primárně členěny na zápěstí (carpus), resp. zánártí (tarsus) a v distální části na jednotlivé prsty, bez ohledu na jejich počet (tato definice stanovuje hranici mezi ancestrálním rybovitým obratlovcem a tetrapodem); vajíčka jsou však jako u ancestrálních vodních obratlovců bez ochranných obalů, a musejí být proto kladena do vody nebo jiného prostředí s obdobně ochrannou funkcí; ve vodě žijící larva prodělává metamorfózu, během níž se mění v dospělého živočicha žijícího na souši a do vody se vrací jen (ne vždy) jen v době kladení vajíček. Při potlačení larválního vývoje k metamorfóze však nedochází.

Jak je patrné již z diagnózy, skupinu obratlovců konvenčně označovanou jako obojživelníci lze jen stěží definovat na podkladě anatomických znaků. Výrazné rozdíly mezi nejstaršími suchozemskými tetrapody spolu s informacemi o paleogeografii v době vzniku prvních suchozemských tetrapodů (viz výše) naznačují, že diskuse o problému monofyletického či difyletického původu obojživelníků, a tím o původu všech suchozemských tetrapodů stále ještě není rozhodnuta. Nejednoznačnost situace naznačuje i fosilní záznam devonských tetrapodů (obr. 361).

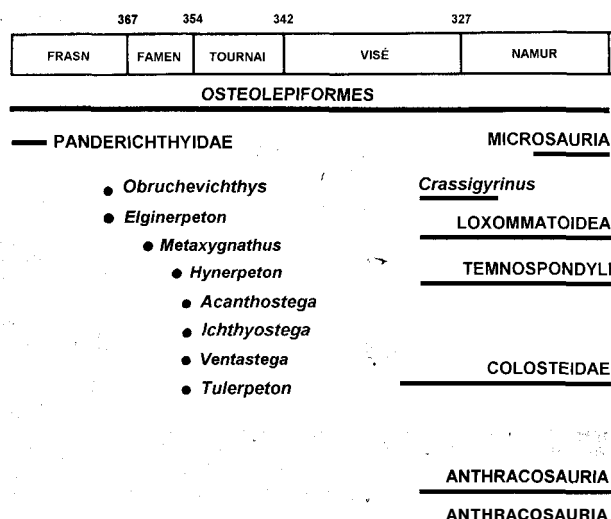
V současné době je známo 4735 druhů recentních obojživelníků, tedy více, než je počet dnes žijících druhů savců (Salientia: 4161, Urodela: 410, Apoda: 164; Glaw a Köhler 1997). Pokud se týče jejich biologie, je pozoruhodné, že někteří obojživelníci (ale také ryby a plazi) mají schopnost přezimovat v prostředí s teplotami pod bodem mrazu. To je umožněno jednak tím, že se zamezí zmrznutí tělních tekutin, v některých případech však i tolerancí k mrazu, kdy tělní tekutiny přejdou do krystalického stavu. Týká se to především těch druhů, které zasahují svým rozšířením až k polárnímu kruhu a které hibernují na souši, nikoliv pod vodou. Experimentálně bylo zjištěno, že mohou přežít několikadenní období s teplotami až $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Costanzo a Lee 1994, Costanzo a kol. 1993).

Primitivní obojživelníci

Nejstarší stopy předpokládaných tetrapodů byly nalezeny v horninách spodního devonu pocházejících z pohoří Grampiany v jižní Austrálii (Warrenová a kol. 1986; viz též bar. příl. obr. 14). Věrohodnější stopy jsou známy z lokality Genoa River, rovněž v Austrálii (Warrenová a Wakefield 1972). Z pozdního devonu pocházejí rovněž stopy z jihozápadního Irska (Stössel 1995).

Avšak nejstarším suchozemským tetrapodem, kterým byl popsán na podkladě kosterního materiálu (zbytků spodní čelisti a zubů), je *Obruchevichthys* ze svrchnodevonské lokality Velna-Ala (svrch, frasn) v Litvě (a možná i z okolí Novgorodu v Rusku), původně řazený k lalokoploutvým rybám čeledi Panderichthyidae (Vorobyeva 1977).

Pro primitivní obojživelníky se často používá název krytolebci (Stegocephali). Je nutné však zdůraznit, že označuje umělou skupinu shrnující paleozoické a mesozoické obojživelníky s původním, neredukovaným exokranium.



Obr. 361 Stratigrafický výskyt lalokoploutvých ryb s fylogenetickými vztahy k suchozemským tetrapodům (Osteolepiformes, Panderichthyidae), nejstarších suchozemských tetrapodů (znázorněno body) a diverzita raněkARBONSKÝCH tetrapodů. Za pozornost stojí hiát v paleontologickém záznamu ve svrchním devonu (tournai a spodní visé), který odděluje devonské tetrapody od karbonických. Podle Ahlberga a Milnera (1994) pozměněno a doplněno.

Nález je však reprezentován pouze dvěma fragmentárními spodními čelistmi, což se nepovažuje za příliš průkazné.

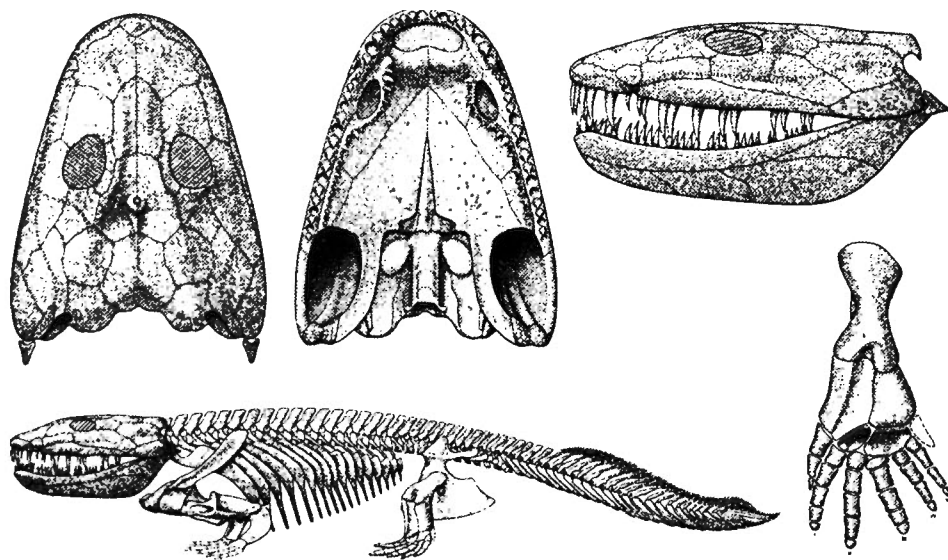
Stejněho stáří (viz obr. 361) je i *Elginerpeton* z lokality Scat Craig ve Skotsku, který byl popsán na podkladě neurokrania a spodní čelisti (Ahlberg 1991, 1995). Podle tohoto kosterního materiálu je zřejmé, že lebka dosahovala délky asi 40 cm, takže se jednalo o poměrně velké živočichy. *Elginerpeton* měl ještě řadu primitivních znaků, např. vnitřní zubní oblouk na spodní čelisti (tvořený drobnějšími zoubky, než byly zuby vnějšího zubního oblouku), což naznačuje, že toto přechodné stadium nedosahovalo ještě evoluční úroveň ichthyostegy. Kostí přední končetiny, které lze tomuto ro-

du připsat, vykazují určité znaky tetrapodů, ale přesto nelze s jistotou rozhodnout, zda *Élginerpeton* měl ještě ploutve, nebo již končetinu s prsty (Carroll 1995). Nicméně podle kloubních ploch na intermediu a tibiale se usuzuje, že již byl dobře vyvinut tarsus a že se tedy jednalo o typickou kráčívou končetinu suchozemského tetrapoda (Ahlberg a Milner 1994). Spolu s rodem *Obruchevichthys* je považován za postranní fylogenetickou linii, paralelní s linií vedoucí k ostatním tetrapodům (Ahlberg 1995).

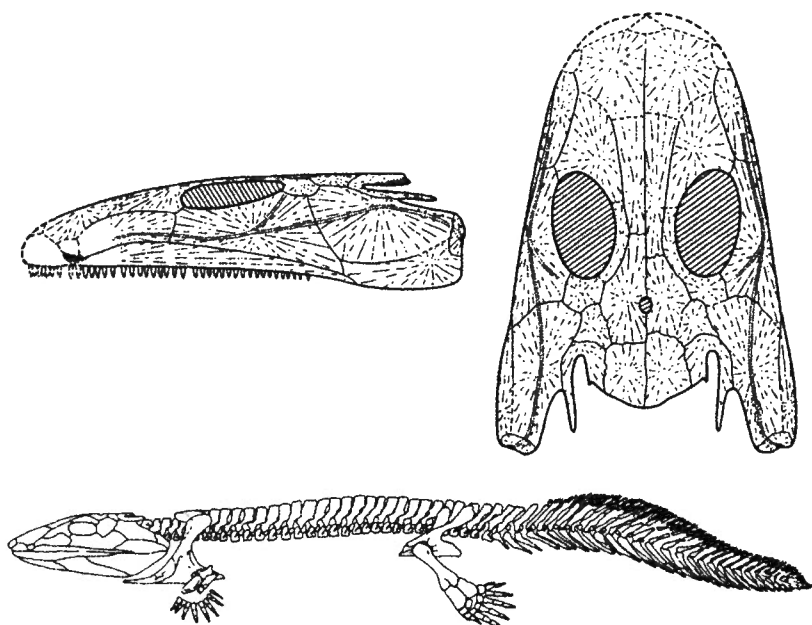
Z uloženin spodního famenu v jižní Austrálii pochází jediná spodní čelist popsaná jako rod *Metaxygnathus* (Campbell a Bell 1977). Podobně jako

v případě *Obruchevichthys* je jeho přiřazení k tetrapodům na základě omezeného paleontologického materiálu problematické.

Z nejspodnějšího svrchního devonu (famen; -363 mil. let) východního Grónska pochází *Ichthyostega* (obr. 362; bar. příl. obr. 15) a *Acanthostega* (obr. 363; bar. příl. obr. 16). Oba tyto tetrapodi byli ještě vázání na vodu, i když jejich končetina již byla opatřena prsty (u *Acanthostegy* osm na přední noze, sedm na zadní, v tomto posledním případě stejně jako u *Ichthyostegy*). *Ichthyostega* byla objevena již v roce 1932 (Säve-Söderbergh 1932); asi ze 200 různě zachovaných kosterních zbytků lze zrekonstruovat celou kostru mimo přední končetinu



Obr. 362 *Ichthyostega stenioi* (Ichthyostegalia) z nejspodnějšího svrchního devonu východního Grónska, nejstarší téměř kompletně zachovaný tetrapod. Pozornost zasluhují mohutná, do plochy rozšířená žebra, ocasní lem vyztužený ploutevními paprsky, na lebce pak rudimenty skřetových kostí (suboperculare a praeoperculare), dobře patrné zvláště při dorzálním a laterálním pohledu na lebku. Celý živočich dosahoval délky přibližně 1 m. Podle Jarvika (1996).



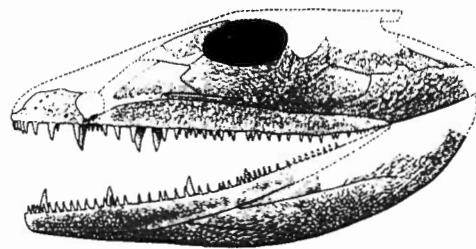
Obr. 363 *Acanthostega gunnari* (Ichthyostegalia, Acanthostegidae) z nejspodnějšího svrchního devonu východního Grónska. Podle Jarvika (1980) a Clackové a Coatse, z Carrolla (1996).

ny (Jarvik 1996). Protože značná část neurálního endokrania byla již chrupavčitá, nelze jej detailně rekonstruovat.

Také příslušníci rodu *Acanthostega* (z vrstev stejného stáří) měli ještě řadu primitivních znaků, např. funkční žaberní aparát a praeoperculum, sensorické linie uzavřené v kanálcích, zachované anocleithrum, v ocasním lemu lepidotrichia nasedající na radialia (Jarvik 1952, Coates a Clacková 1991, Clacková a Coates 1995). Postrádali však prezygapofýzy a postzygapofýzy a rovněž žebra byla krátká a slabá; to však mohlo být spojeno s druhotně akvatickým způsobem života. Je zvláště, že neurální endokranium, které se podařilo alespoň v hlavních rysech rekonstruovat (Clacková 1998), nebylo rozděleno intrakraniálním kloubním aparátem. *Acanthostega* již byla tetrapodem dýchajícím převážně vzdušný kyslík, avšak permanentně žijícím a lovícím ve vodě (způsobem života se pravděpodobně blížila dnešním bahníkům). Nicméně nález rudimentů branchiálního skeletu (ceratohyalii) s otisky žaberních arterií naznačuje, že dýchání žábry hrálo stále ještě významnou roli (Coates a Clacková 1991). Je otázkou, zda přizpůsobení vodnímu prostředí bylo pozůstatkem po předcích, nebo zda se jedná o druhotně přizpůsobení převážně vodnímu životu. První možnost je podporována stavbou končetin, které mají ještě výrazně primitivní stavbu a nezdá se, že prošly mezistádiem přizpůsobení terestrickému pohybu a teprve pozdější opětovné adaptaci k životu ve vodě. S těmito výrazně primitivními znaky spojenými s životem ve vodě je však v rozporu mohutná pánev, snad dokonce členěná na typické tři části (ilium, ischium, pubis), i když ještě patrně nebyla spojena s páteří; je obtížné si představit, že by vznikla z jiného důvodu než jako adaptace pro život na souši.

Další dva pozdnědevonští obojživelníci, *Hynierpeton* (střední nebo svrchní famen, Pensylvánie, USA; Daeschler a kol. 1994) a *Tulerpeton* (svrchní famen Ruska; Lebedev 1984, Lebedev a Clacková 1993, Lebedev a Coates 1995) jsou ještě pokročilejší a v některých znacích již připomínají karbonské obojživelníky. *Tulerpeton* (bar. prii. obr. 17) dorůstal přibližně 0,5 m a měl dobře vyvinuté končetiny. Na přední bylo šest prstů. Tyto fosilie naznačují sekvenci převážně akvatických, semiakvatických a semiterestrických forem u stadií, které lze již bezpečně přiřadit k obojživelníkům. Naznačuje to možnost, že základní znaky končetiny terestrického tetrapoda se vyvinuly již u převážně akvatické *Acanthostegy*. Všechny tyto formy se navzájem značně liší, což svědčí o stupni diverzifikace těchto

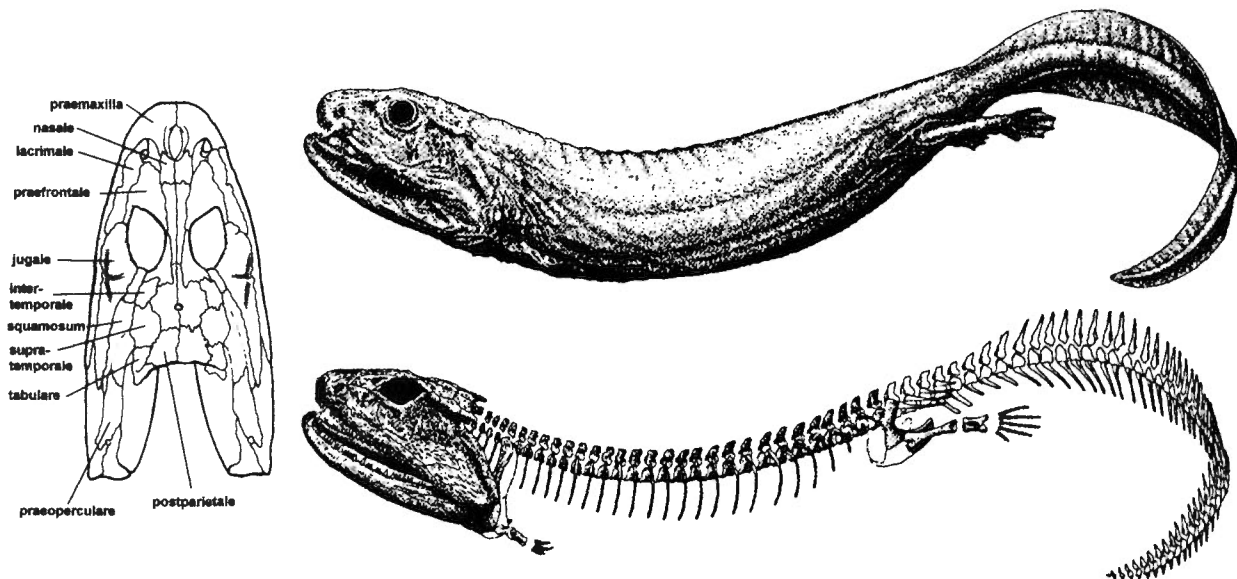
nejstarších obojživelníků, ale na druhé straně všechny mají ještě řadu primitivních znaků, zejména polydaktylii. Analýza primitivních a pokročilých znaků těchto nejstarších obojživelníků také naznačuje, že se tyto znaky mohly vyvinout v různých liniích nezávisle. Podle Carrolla (1995) lze přechod od osteolepiformních předků k převážně terestrickým obojživelníkům odhadnout přibližně na 15 mil. let. Ve stejné starých vrstvách Litvy byl objeven obojživelník *Ventastega* (Ahlberg a kol. 1994), z něhož se zachovaly části lebky, pletence lopatkového a pletence pánevního (obr. 364).



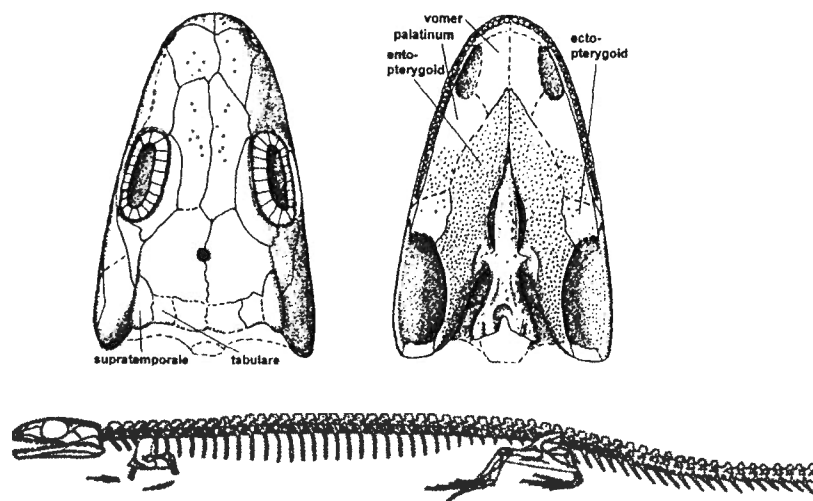
Obr. 364 *Ventastega curonica*, primitivní tetrapod ze svrchního devonu Litvy. Celková délka lebky 18 cm. Podle Ahlberga a kol. (1994), z Ahlberga a Milnera (1994).

Na konci devonu tedy obojživelníci již existovali alespoň 7 milionů let a byli značně morfologicky a taxonomicky rozrůznění. Na hranici devon-karbon je však jejich fosilní záznam náhle na přibližně 25 mil. let přerušen (tournai a část visé, -362 až cca -340 mil. let). Poté se však v raném karbonu (stř. visé a namur) jejich paleontologický záznam obnovuje a dokládá překvapivou diverzifikaci (viz obr. 361).

Raněkarbonské fauny obojživelníků jsou v současné době známy ze středního visé až spodního namuru Skotska (East Kirkton Quarry), východní Kanady (Nové Skotsko), USA (Západní Virginie, Iowa, Illinois a Utah) a Austrálie (Ahlberg a Milner 1994, Thulborn a kol. 1996). Někteří reprezentanti těchto společenstev jsou velmi primitivní. Například *Crassigyrinus* (obr. 365) ze spodního karbonu Skotska měl úhořovité tělo délky až 130 cm s nepatrnými končetinami; dentice se skládala z labyrinthodontních drobnějších zubů a převyšujících je tesáků a bylo zachováno praeoperculare (Panchen 1970, 1973, 1985). Preorbitální část lebky byla velmi krátká, což dodávalo hlavě poněkud rybí vzhled. Z těchto znaků je zřejmé, že to byl piscivorní predátor, žijící permanentně ve vodě. O jeho evoluční pozici se vedou stále diskuse. Jedni říkají, že jde o pokročilou formu obojživelníka, který se druhotně vrátil k vodnímu způsobu života, jiní jej považují za primitivní formu, která ještě nedosá-



Obr. 365 *Crassigyrinus scoticus*, primitivní oboživelník nejistého systematického postavení ze spodního karbonu Skotska. Celková délka těla přibližně 130 cm. Vlevo lebka v dorzálním pohledu. Podle Panchena (1985) a Panchena a Smithsona (1990).



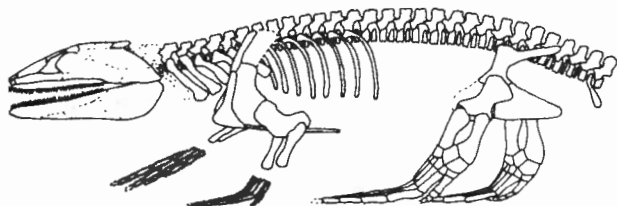
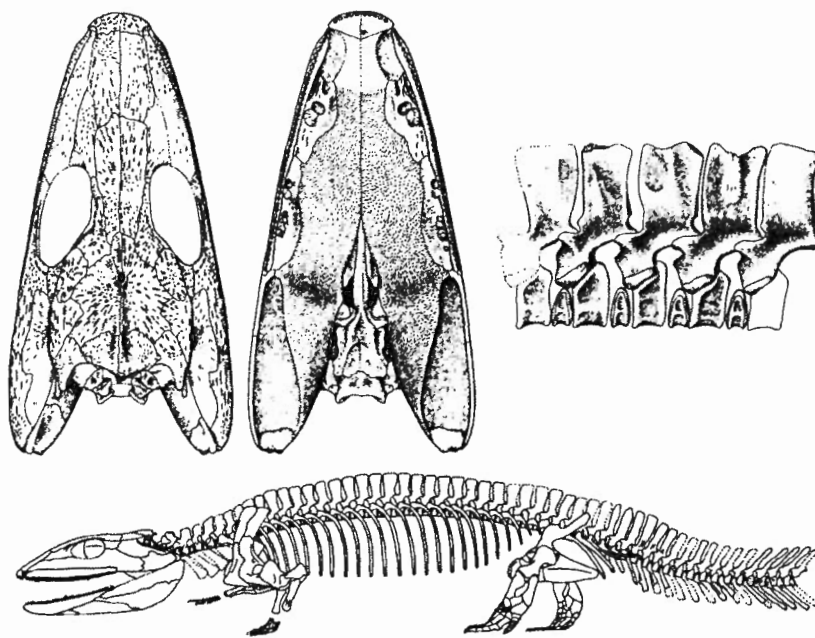
Obr. 366 *Westlothiana lizziae*, primitivní oboživelník nejistého systematického postavení ze spodního karbonu Skotska. Za pozornost stojí absence intertemporale, vnitřního zubního oblouku a labyrinthodontního zvrásnění dentinu na zubech. Délka lebky přibližně 2 cm. Podle Smithsona a kol. (1994).

hla plně adaptace k terestrickému životu. Pokud se týče jeho fylogenetických vztahů k ostatním oboživelníkům, často se považuje za slepou vývojovou linii, která v raném karbonu zanikla.

Rod *Westlothiana* (obr. 366) ze spodního karbonu Skotska byl dokonce zprvu považován za nejstaršího plaza (Smithson 1989), nyní - ačkoliv jeho systematické postavení je nejisté (Smithson a Ian Rolfé 1990) - spíše za pojitko mezi anthrakosaury a amnioty. Pozoruhodnými rysy jeho lebeční stavby je absence intertemporale (tedy znaku, který se jinak vyskytuje až u primitivních amniot), chybění vnitřního zubního oblouku a skutečnost, že zubní dentin nebyl zvrásněn. Rovněž stavba obratlového centra nese řadu amniotních rysů. To dokládá, že

fylogenetická linie vedoucí k amniotním obratlovcům se konstituovala velmi záhy po invazi na souš. Je to koneckonců doloženo i rodem *Proterogyrinus* (obr. 367), který lze považovat již za typického zástupce skupiny Anthracosauria. Jeho obratle mají charakteristickou embolomerní stavbu, tzn. dominuje pleurocentrum, jehož původní párová podoba je však ještě naznačena i u dospělých exemplářů dorzálním švem (Holmes 1984). Ve spodním karbonu Skotska byl objeven ještě další anthrakosaur *Eldeceon* (obr. 368), který je pozoruhodný tím, že měl žebra vyvinuta pouze na předním úseku presakrální části páteře. Zcela nedávno byla rovněž ve spodním karbonu Skotska nalezena další kostra, jejíž končetiny (např. gracilní stav-

Obr. 367 *Proterogyrinus scheelei* (Labyrinthodontia, Anthracosauria) ze spodního karbonu Severní Ameriky. Vpravo nahoře část trupové páteře s obratli, v nichž dominuje pleurocentrum. Délka lebky přibližně 22 cm. Podle Holmese (1984).



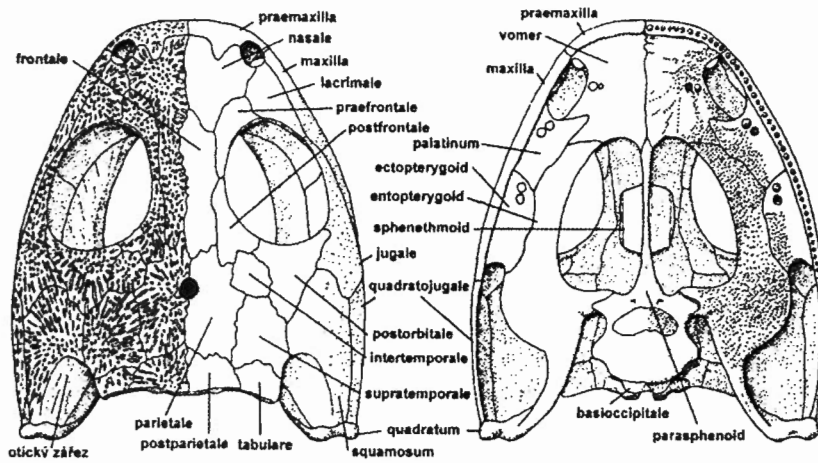
Obr. 368 *Eldeceon rolfei* (Labyrinthodontia, Anthracosauria) ze spodního karbonu Skotska. Žebra byla vyvinuta pouze na prvních 14-16 obratlích z celkového počtu 24-26 presakrálních obratlů. Celková délka těla je odhadována na 35 cm. Podle Smithsona (1994).

ba humeru) naznačují trendy vedoucí ke vzniku amniot (Paton a kol. 1999). Z těchto forem je vidět, že Anthracosauria byli již ve spodním karbonu konstituováni nejen jako výrazně odlišná skupina obojživelníků, ale i v samotném rámci této skupiny byli již poměrně značně diverzifikováni.

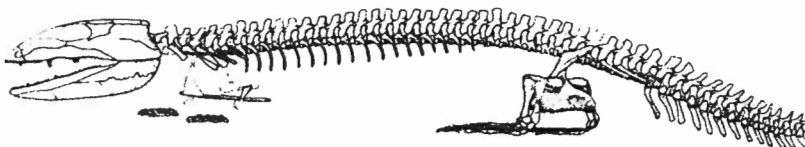
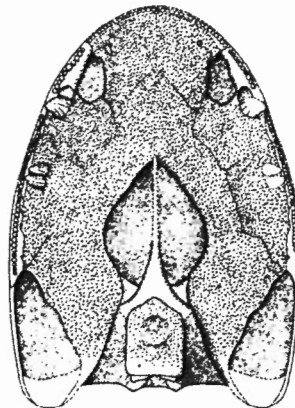
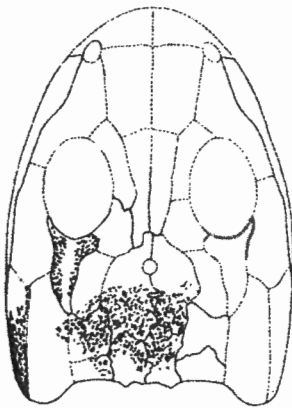
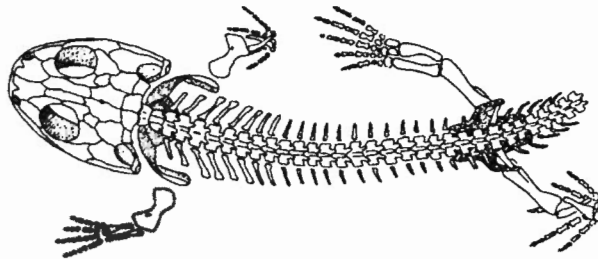
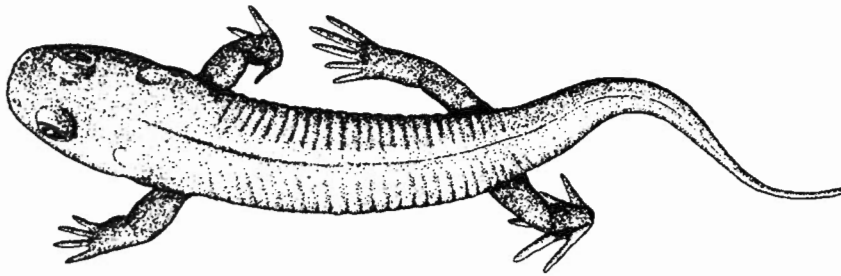
Vedle obojživelníků skupiny Anthracosauria lze mezi labyrinthodonty již v raném karbonu dobře odlišit rovněž skupinu Temnospondyli, reprezentovanou na území dnešní Evropy rody *Balanerpeton*, *Caerorhachis* a *Pholidogaster*, v Severní Americe pak rodem *Greerpeton*. *Balanerpeton* (obr. 369) ze spodního karbonu Skotska je jedním z nejstarších temnospondylů. Významné je, že jeho ústní patro bylo již porušeno poměrně velkými okny po stranách parasphenoidu, což je znak, který se začal v evoluci temnospondylních obojživelníků postupně prosazovat a vrcholu dosáhl v raném mesozoiku; tento stav podědily i moderní skupiny obojživelníků. Hyomandibulare bylo již reduko-

váno do podoby tyčkovité sluchové kůstky. Jiným temnospondylem z konce raného karbonu je *Caerorhachis* (obr. 370), i když jeho systematická pozice v rámci této skupiny je doposud nejasná. Byl již plně přizpůsoben životu na souši, o čemž svědčí redukce kanálů postranní smyslové linie a dobře vyvinuté končetiny. Poněkud překvapivé je, že v obratlovém centru velikostně dominují pleurocentra, což ostře kontrastuje se situací u ancestrálních skupin lalokoploutvých ryb. *Pholidogaster* podobně jako *Greerpeton* (obr. 371) měl nápadně protažené tělo až se 40 presakrálními obratli a s krátkými končetinami. U obou forem chyběl otický zářez (hluboký zářez na zadním okraji lebky mezi tabulare a squamosem, kde byla napnuta bubínková blána; viz např. obr. 369 a 375), což nepochybně znamená, že střední ucho nebylo dostatečně vyvinuto, a na kostech byly otevřené rýhy pro postranní smyslovou linii. Toto vše naznačuje, že to byli ještě převážně vodní živočichové. Jedná se však zřejmě o druhotnou adaptaci, jak lze usuzovat z anatomie končetin.

Vedle obojživelníků ze skupin Anthracosauria a Temnospondyli však v raném karbonu existovali také labyrinthodonti, kteří měli orbitu směrem dopředu nápadně rozšířenou, takže celek připomíná tvar klíčové dírky (obr. 372, 373); předpokládá se, že v tomto rozšíření orbity mohl být umístěn elektrický orgán (Bjerring 1986b). Shrnují se do čeledi Loxommatidae a jejich představitelem v raném karbonu byl především rod *Loxomma*. Je vhodné podotknout, že Loxommatoidea žili v pozdním



Obr. 369 *Balanerpeton woodi* (Labyrinthodontia, Temnospondyli) ze spodního karbonu Skotska. Celková délka těla přibližně 50 cm. Podle Milnera a Sequeirové (1994).

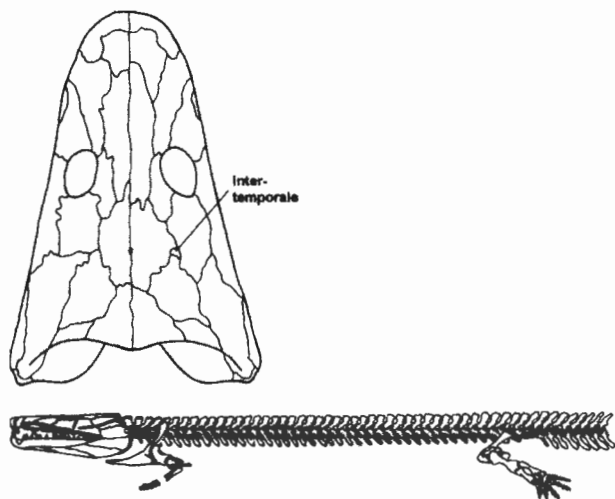


Obr. 370 *Caerorhachis bairdi* (Labyrinthodontia, Temnospondyli) ze spodního karbonu Skotska. Vlevo nahoře rekonstrukce střechy lebeční, vpravo nahoře ústní patro. Délka lebky přibližně 5,5 cm. Podle Holmese a Carrolla (1977).

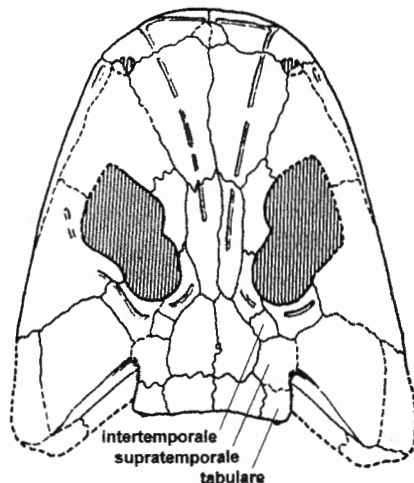
karbonu i v České republice, jak o tom svědčí nálezy *Baphetes bohemicus* z Nýřan na Plzeňsku (viz obr. 373).

Z paleontologické dokumentace nejstarších tetrapodů z devonu a raného karbonu je tedy patrné, že již nejstarší obojživelníci měli kosmopolitní rozšíření, a je málo pravděpodobné, že by se přechod na souš udal na nějakém geograficky omezeném prostoru. Z nálezů v Grónsku (rody *Acanthostega* a *Ichthyostega*) je rovněž zřejmé, že i na jednom místě byli nejstarší obojživelníci již značně diverzifikováni. Ze všech nálezů nejstarších tetrapodů vyplývá, že obojživelníci postupně vznikali v různých oblastech tehdejšího tropického pásma. Protože výchozím stadiem jejich evoluce byly sladkovodní lalokoploutvé ryby, u nichž nelze předpokládat, že by byly na celém tomto obrovském geografickém prostoru taxonomicky identické, nabízí se představa, že přechod mezi ry-

bami a obojživelníky se udal ve větším množství paralelních a geograficky rozrůzněných fylogenetických linií, které na výchozí anatomické úrovni lalokoploutvých ryb lze taxonomicky shrnout pod název Rhipidistia, na výsledné úrovni pak pod název obojživelníci (Amphibia). Jelikož hranice mezi rybou a obojživelníkem je velmi vágní (protože závisí na tom, jaké znaky se pro jejich definici použijí, a bylo již naznačeno v souvislosti se zmínkou o mozaikové evoluci, že různé znaky se vyvíjejí různou rychlostí), lze velmi obtížně stanovit, zda např. rod *Ichthyostega* byl již „více“ obojživelníkem než ve stejné době žijící rod *Acanthostega*. Je tedy pravděpodobné, že taxonomické rozrůznění nejstarších obojživelníků a dokonce přechodných forem mohlo mít původ již v taxonomickém rozrůznění jejich předků a že tedy fylogenetická diverzifikace obojživelníků mohla předcházet procesu a době jejich vzniku.

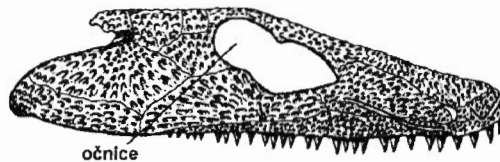
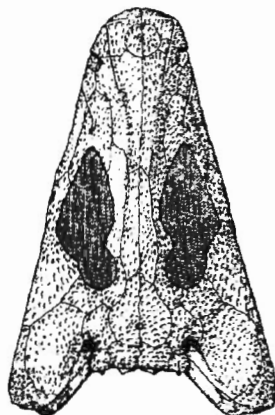


Obr. 371 *Greerpeton burkenmorani* (Labyrinthodontia, Antracosauria) ze spodního karbonu Severní Ameriky. Celková délka těla je odhadována na 1,5 m. Podle Godfreye (1986) a Smithsona (1982).



Obr. 373 *Baphetes bohemicus* (Labyrinthodontia, Loxommatoidea) ze svrchního karbonu plzeňské pánve (Nýřany). Délka lebky v mediální linii 18 cm. Podle Beaumonta (1977).

Obr. 372 Zástupci skupiny Loxommatoidea ze spodního až svrchního karbonu. Vlevo *Megalocephalus pachycephalus* v dorzálním pohledu, vpravo *Baphetes kirkbyi* při pohledu z pravé strany (spodní čelist není zakreslena). Oko bylo uloženo v zadní oválné části otvoru ve střeše lebniční, větší přední část mohla sloužit jako prostor pro elektrický orgán. Podle Beaumonta (1977).



Většina dosavadních fosilních nálezů nejstarších tetrapodů pochází z lokalit na severní polokouli (Severní Amerika, Evropa), což se až donedávna bralo jako důkaz, že raná evoluce obojživelníků se odehrávala výlučně zde. Avšak již jsme se zmínili o tom, že nedávno objevené společenstvo ze spodního karbonu severovýchodní Austrálie, tvořené temnospondylními obojživelníky čeledi Colosteidae a zástupci skupiny Anthracosauria, naznačuje, že stejně diverzifikovaná společenstva existovala i v geograficky vzdálených oblastech jižní polokoule. Tento objev má nesmírně důležitý význam, protože dokládá, že obojživelníci se buď museli během velmi krátké doby rozšířit ze severní polokoule do geograficky vzdálených oblastí na jižní polokouli, což je málo pravděpodobné, nebo museli vzniknout simultánně z různých ancestrálních skupin, které již samy měly kosmopolitní rozšíření. Navíc tito austrálští raněkarbonští obojživelníci představují nejstarší zástupce alespoň dvou hlavních vývojových linií (Temnospondyli a Anthracosauria), které poté existovaly v podobě moderních obojživelníků a amniot (včetně později vzniklých savců a ptáků) až do dnešní doby.

Z předchozího také vyplývá, že na základě informací, které poskytuje paleontologický materiál po-

cházející z devonu, není tak snadné stanovit hranici mezi rybou a obojživelníkem. Rozhodnutí, zda *Ichthyostega*, *Acanthostega* či *Tulerpeton* (a ještě více to platí o dalších zmíněných formách, které jsou doloženy pouze fragmentárními zbytky) byli ještě rybami, nebo už obojživelníky, závisí na souboru znaků, které máme k dispozici, a také na výběru znaků, které pro definici hranice mezi rybou a obojživelníkem použijeme. Tato hranice bude tedy nutně do značné míry umělá, administrativní. Jinak je tomu ovšem v případě, že budeme s lalokoploutvými předky srovnávat obojživelníky z karbonu. Ti měli již většinou dobře vyvinuty všechny anatomické znaky spojené s životem na souši a byli již výrazně morfologicky a geograficky diverzifikováni. Pozoruhodné (ale nijak překvapující, protože se jednalo o doposud málo specializované formy) je, že mezi tyto rané obojživelníky patřili i ti, z nichž se později vyvinuli Amniota. Poněkud nepřijemnou okolností je, že paleontologický záznam mezi devonskými přechodnými formami a ranými karbonskými obojživelníky je přerušen na poměrně dlouhou dobu. Vznikl tak hiát, na jehož konci se objevují obojživelníci prakticky na tom evolučním stupni, na kterém potom existovali minimálně do rané křídy, tedy dlouhých 200 milionů let.

Vráskozubí (labyrinthodonti)

System:

(podle Carrolla
1993, doplněno)

Infratřída: Labyrinthodontia (vráskozubí) (sp. devon - sp. křída)

Rád: Ichthyostegalia (svrch, devon)

Čeď: Acanthostegidae (svrch, devon)

Čeď: Ichthyostegidae (svrch, devon)

Čeď: Elginerpetontidae (svrch, devon)

Řád incertae sedis

Rod: *Crassigyrinus* (sp. karbon)

Nadčeď: Loxommatoidea (sp. - svrch, karbon)

Čeď: Loxommatidae (sp. - svrch, karbon)

Řád: Temnospondyli (sp. karbon - sp. křída)

Nadčeď: Colosteoidea (sp. karbon - svrch, karbon)

Čeď: Colosteidae (sp. karbon - svrch, karbon)

Nadčeď: Trimerorhachoidea (sp. karbon - svrch, perm)

Čeď: Saurerpetontidae (svrch, karbon - sp. perm)

Čeď: Trimerorhachidae (sp. karbon - svrch, perm)

Nadčeď incertae sedis

Čeď: Caerorhachidae (sp. karbon)

Čeď: Dendrerpetontidae (svrch, karbon)

Nadčeď: Edopoidea (svrch, karbon - sp. perm)

Čeď: Cochleosauridae (svrch, karbon - sp. perm)

Čeď: Edopidae (sp. perm)

Nadčeď: Eryopoidea (svrch, karbon - svrch, perm)

Čeď: Eryopidae (svrch, karbon - svrch, perm)

Čeď: Dissorophidae (svrch, karbon - svrch, perm)

Čeď: Branchiosauridae (svrch, karbon - sp. perm)

Čeď: Micromelerpetontidae (svrch, karbon - sp. perm)

Čeď: Doleserpetontidae (sp. perm)

Čeď: Trematopsidae (svrch, karbon - sp. perm)

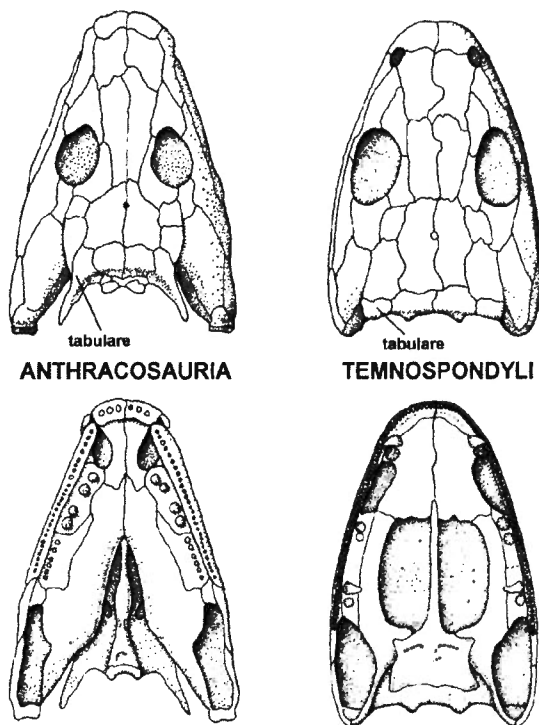
- Čeleď: Parioxyidae (sp. perm)
- Čeleď: Zatrachyidae (svrch, karbon - sp. perm)
- Čeleď: Archegosauridae (sp. perm - svrch, perm)
- Čeleď: Melosauridae (svrch, perm)
- Nadčeleď: Rhinesuchoidea (svrch, perm - sp. trias)
 - Čeleď: Rhinesuchidae (svrch, perm - sp. trias)
 - Čeleď: Lydekkerinidae (sp. trias)
 - Čeleď: Sclerothoracidae (sp. trias)
 - Čeleď: Peltobatrachidae (svrch, perm)
- Nadčeleď: Capitosauroida (sp. trias - svrch, trias)
 - Čeleď: Benthosuchidae (sp. trias)
 - Čeleď: Capitosauridae (sp. trias - svrch, trias)
 - Čeleď: Mastodonsauridae (stř. trias - svrch, trias)
- Nadčeleď: Rhytidosteoidea (sp. trias)
 - Čeleď: Rhytidosteidae (sp. trias)
 - Čeleď: Indobrachyopidae (sp. trias)
- Nadčeleď: Trematosauroida (sp. trias - ? svrch, trias)
 - Čeleď: Trematosauridae (sp. trias - ? svrch, trias)
- Nadčeleď: Brachyopoidea (perm - stř. jura)
 - Čeleď: Kourerpetontidae (perm)
 - Čeleď: Dvinosauridae (svrch, perm)
 - Čeleď: Brachyopidae (svrch, perm - stř. jura)
 - Čeleď: Chigutisauridae (*Keratobrachyops*) (sp. trias)
 - Čeleď incertae sedis: *Koolasuchus cleelandi* (sp. křída)
- Nadčeleď: Metoposauroida (svrch, trias)
 - Čeleď: Metoposauridae (svrch, trias)
- Nadčeleď: Almasauroida (svrch, trias)
 - Čeleď: Almasauridae (svrch, trias)
- Nadčeleď: Plagiosauroida (sp. trias - svrch, trias)
 - Čeleď: Plagiosauridae (sp. trias - svrch, trias)
- Incertae sedis: *Balanerpeton woodi* (sp. karbon)
- Řád: Anthracosauria (syn. Batrachosauria) (svrch, devon - svrch, perm)
 - Nadčeleď: Embolomeri (svrch, devon - sp. perm)
 - Čeleď: Eoherpetontidae (sp. karbon)
 - Čeleď: Proterogyrinidae (svrch, devon - sp. karbon)
 - Čeleď: Eogyrinidae (svrch, karbon - sp. perm)
 - Čeleď: Archeriidae (svrch, karbon - sp. perm)
 - Nadčeleď: Gephyrostegida (sp. karbon - svrch, karbon)
 - Čeleď: Gephyrostegidae (sp. karbon - svrch, karbon)
 - Nadčeleď: Seymouriamorpha (sp. perm - svrch, perm)
 - Čeleď: Discosauriscidae (sp. perm)
 - Čeleď: Kotlassiidae (svrch, perm)
 - Čeleď: Seymouriidae (sp. perm - svrch, perm)
 - Nadčeleď incertae sedis
 - Čeleď: Lanthanosuchidae (svrch, perm)
 - Čeleď: Chroniosuchidae (svrch, perm)
 - Čeleď: Limnoscelidae (svrch, karbon - sp. perm)
 - Čeleď: Solenodonsauridae (svrch, karbon)
 - Čeleď: Tseajaiidae (sp. perm)
 - Čeleď: Tokosauridae (svrch, perm)
 - Čeleď: Nycteroleteridae (svrch, perm)
- Řád incertae sedis
 - Čeleď: Diadectidae (svrch, karbon - sp. perm)

Diagnóza: Obojživelníci, jejichž dentin na povrchu zubů je zvrásněn vertikálními záhyby, což se na horizontálním řezu jeví jako složitý labyrint (bar. příl. obr. 18); zuby se vyměňovaly odděleně v sériích, zahrnujících sudé a liché zubní pozice. Centra obratlů jsou tvořena předním nepárovým intercentrem a zadními párovými pleurocentry (viz obr. 338,359). Oba diagnostické znaky se tedy shodují se znaky, které částečně charakterizují lalokoploutvé ryby skupiny Rhipidistia. Velikostní proporce intercentra a pleurocenter se u různých forem liší, ale protože k těmto rozdílům došlo paralelně v různých vývojových liniích, nelze je považovat za taxonomicky příliš důležité. Na zadním okraji lebky většiny zástupců je výrazný otický zářez, ve kterém byl napnut bubínek. Atlas a axis jsou morfologicky odlišeny od ostatních obratlů.

Nejbližší výchozí skupinou pro vznik labyrinthodontních obojživelníků jsou Rhipidistia, pravděpodobně čeleď Panderichthyidae, kam patří i rod *Elpistostege*, který byl svého času považován za obojživelníka (Westoll 1938). Na rozdíl od zástupců skupiny Osteolepididae (např. *Eusthenopteron*) se Panderichthyidae podobají obojživelníkům i svým vnějším vzhledem, i když měli ještě ploutve: např. u rodu *Panderichthys* je lebka dorzoventrálně zploštěná s orbitami umístěnými na svrchní straně, ocasní ploutev byla štíhlá a hřbetní a řitní ploutev chyběla. To pravděpodobně souviselo s adaptací k dravému způsobu života v mělkých vodách. Orbyty na vyvýšených místech dorzální strany lebky naznačují, že tyto ryby měly oči umístěny nad vodní hladinou, podobně jako je tomu u některých dnešních Teleostei (např. rody *Periophthalmus*, *Anableps*) žijících v mělkých vodách. Po předcích ze skupiny Rhipidistia převzali labyrinthodonti řadu rybích znaků (zvrásněný dentin, stavbu obratlového centra); oproti rybám však mají diferencovanou krční páteř včetně morfologicky odlišného a složitějšího komplexu atlas-axis. Labyrinthodontní zuby se zachovaly u nejstarších labyrinthodontních obojživelníků ze skupiny Ichthyostegaha a Loxommatoidea, v menší míře i u skupin Anthracosauria a Seymouriamorpha.

Vráskozubé lze rozlišit na tři hlavní vývojové linie: Ichthyostegaha, Temnospondyli a Anthracosauria. U prvních dvou dominuje intercentrum, u řádu Anthracosauria párové pleurocentrum. Rozdíly mezi skupinami Temnospondyli a Anthracosauria spočívaly převážně v lokomoci (která má svůj výraz ve stavbě kostry distální části končetin). Další rozdíly lze pozorovat ve stavbě lebky (obr. 374).

Ichthyostegaha a Anthracosauria se konstitovali již ve svrchním devonu, Temnospondyli počátkem karbonu. Zřetelné fylogenetické vztahy jsou mezi skupinami Ichthyostegaha (s jasnou návazností na Osteolepiformes) a Temnospondyli, původ skupiny Anthracosauria není jasný (viz obr. 361).



Obr. 374 Porovnání stavby lebky u dvou hlavních skupin labyrinthodontních obojživelníků, Anthracosauria a Temnospondyli. Nahoře lebky v dorzálním pohledu, dole při pohledu na ústní patro. Podle Panchena (1964) a Carroll (1967).

Ichthyostegalia

Řád Ichthyostegaha se od temnospondylů a anthracosaurů liší nejen řadou znaků dokumentujících přechod mezi rybami a obojživelníky, ale také např. chordou persistující i v dospělosti v celém rozsahu otické části lebky a parasphenoidem, který naopak byl omezen pouze na prechordální část lebky (tzn. trabekulární úsek), chybením intertemporale a splynutím postparietalí mezi sebou vzájemně a také s extrascapulare mediale. Zahrnují se sem nejstarší formy obojživelníků, které ještě v mnoha znacích upomínají na rybí předky. Například příslušníci rodu *Ichthyostega* (viz obr. 362) ze svrchního devonu východního Grónska (délka těla přibližně 1 metr) měli ještě rudimenty skřetových kostí (praeoperculare, suboperculare), počet

prstů vyšší než pět (na zadní končetině sedm) a jejich ocas byl ještě lemován ploutevním lemem, který vzhledem ke kosterní výztuze a ploutevním paprskům lze označit jako difyceršní ploutev. Není však pochyb o tom, že se pohybovali na souši, protože spodní okraj ocasní ploutve je mechanicky obroušen a hrudní koš je tvořen mohutnými žebry, tvořícími kompaktní pancíř. Protože carpus a tarsus chybějí (tedy ty části, které umožňují ohyb v distální části končetin), pohyboval se tento obojživelník na souši pouze tak, že neohebné končetiny posouvaly tělo po podkladu; tomu by nasvědčoval i odolný hrudní koš. Vedle ichthyostegy se však na stejné lokalitě a v sedimentech stejného stáří našel i zcela odlišný typ obojživelníka, *Acan-*

thostega (viz obr. 363). Byl menší než *Ichthyostega* a vzhledem připomínal spíše velkou larvu ocasatých obojživelníků, neboť ocasní ploutev zasahovala po zádech až téměř k hlavě. To spolu s denticí tvořenou množstvím drobných zoubků naznačuje, že žil permanentně ve vodě, i když končetiny mohou naznačovat, že tento vodní způsob života je sekundární. Strukturální rozdíly jsou natolik velké, že se obě formy řadí do oddělených čeledí.

Je ovšem nutné ještě podotknout, že vedle rodu *Ichthyostega* byl ze svrchního devonu východního Grónska popsán také rod *Ichthyostegopsis*; ačkoliv je poněkud odlišný od rodu *Ichthyostega*, o jeho taxonomické nezávislosti není ještě rozhodnuto (viz

též Jarvik 1996), zejména s ohledem na to, že je založen pouze na jediném exempláři, a může proto představovat aberantního jedince *ichthyostegy*.

Bylo již řečeno, že do základního členění labyrinthodontních obojživelníků je velmi obtížné zařadit rod *Crassigrinus* ze spodního karbonu Skotska (obr. 365; Panchen 1985), který ve stavbě své kostry kombinuje diagnostické znaky Temnospondyli a Anthracosauria. Lze jej snad považovat za zvláštní vývojovou linii, která však záhy (již ve spodním karbonu) zanikla. Rovněž *Loxomatidae*, kteří byli již zmíněni v souvislosti s existencí obojživelníků v raném karbonu a přežili pouze do pozdního karbonu, mají nejasné fylogenetické postavení.

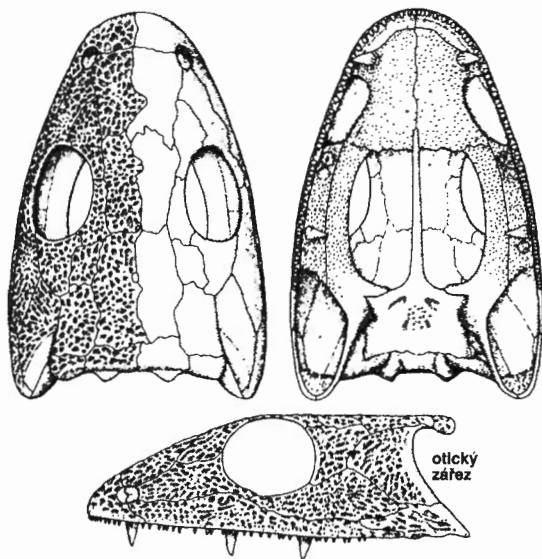
Temnospondyli

Tito obojživelníci mohou být charakterizováni kromě dominantního intercentra i tím, že jejich tabulare je malé a oddělené od parietale kostí zvanou supratemporale (viz obr. 374). Na ústním patře dominují oba pterygoidy, které zasahují výrazně mediálním směrem. Na přední končetině jsou 4 prsty (2-3-3-3), na zadní 5 (2-3-3-3-3).

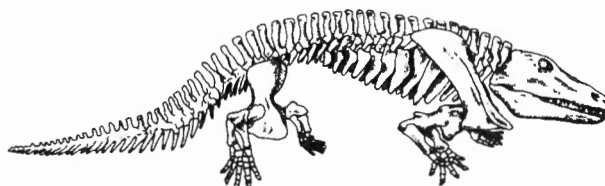
Temnospondyli jsou dobře doloženi již z raného karbonu. *Pholidogaster* a *Greerpeton* byli již zmíněni výše; spolu s rodem *Colosteus* ze svrchního karbonu jsou shrnováni do čeledi Colosteidae, která byla dobře konstituovanou linií Temnospondyli již počátkem karbonu, v pozdním karbonu

však vymřela. Příslušníci těchto rodů měli protáhlé tělo (až 40 presakrálních obratlů) a poměrně krátké končetiny. Neměli ještě otický zárez, ale naopak mají na lebečních kostech dobře rozlišitelné sensorické linie; obojí naznačuje převážně vodní způsob života (sekundární návrat, protože v ostatních znacích se již od ryb výrazně liší). *Greerpeton* měl ještě masivní columellu, prostřednictvím níž se palatoquadratum fixovalo na neurokranium (hyostylie). Nominální rod *Colosteus* je znám až ze svrchního karbonu (Hook 1983).

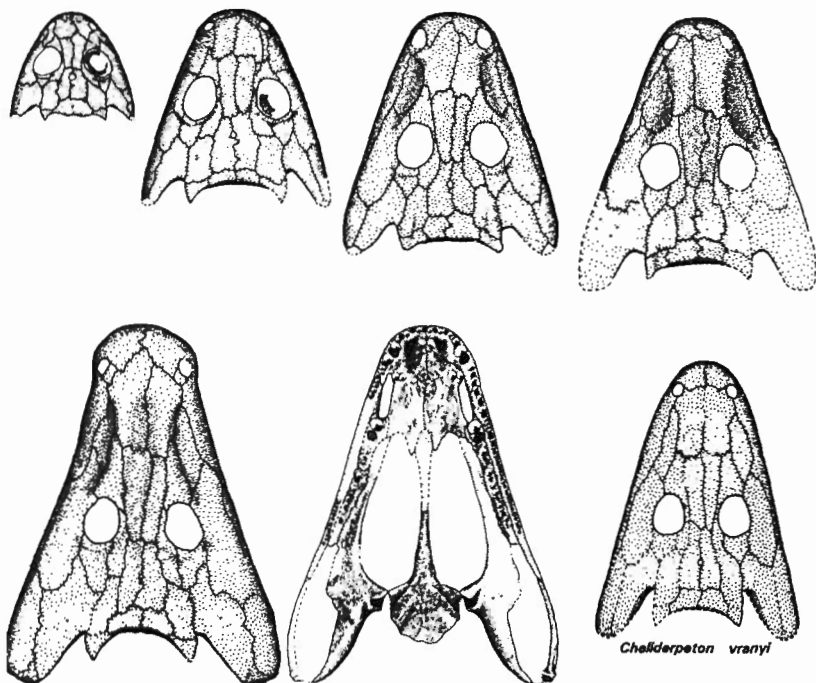
V pozdním karbonu a permu došlo k první výrazné radiaci temnospondylů. Výchozím strukturálním typem byly patrně formy podobné rodu *Dendrerpeton* (obr. 375) ze svrchního karbonu Severní Ameriky. Skupiny reprezentované rody *Edops* a *Eryops* (Edopidae, Eryopidae) zahrnovaly primitivní temnospondylní obojživelníky, z nichž někteří dosahovali značných velikostí (např. *Eryops* až 150 cm; obr. 376). *Eryops* byl v raném permu jedním z nejhojnějších obojživelníků. O tom, že se jednalo skutečně o primitivní formy, svědčí například mohutná columella, která ještě svou velikostí odpovídala původnímu elementu žaberního oblouku (epibranchiale) a vzhledem ke své



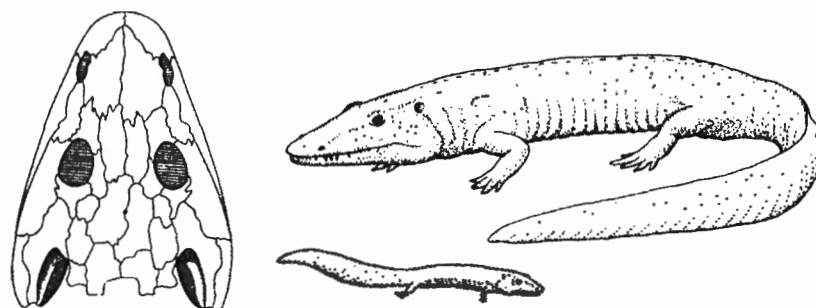
Obr. 375 Temnospondylní obojživelník *Dendrerpeton acadianum* ze svrchního karbonu východní Kanady (Nové Skotsko). Nahoře dorzální pohled (vlevo) a pohled na ústní patro (vpravo), dole pohled na lebku z levé strany. Podle Holmese a kol. (1998).



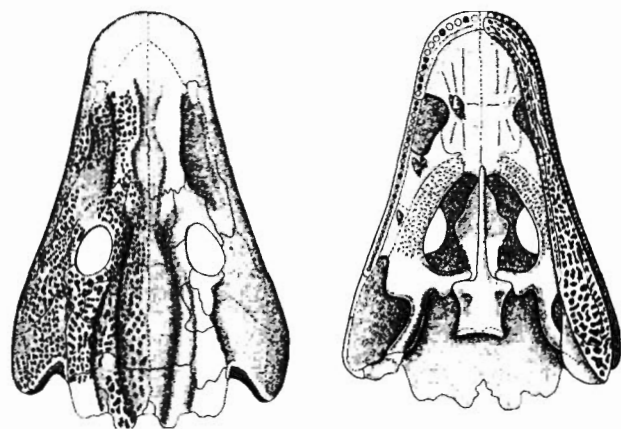
Obr. 376 *Eryops megacephalus* (Labyrinthodontia, Temnospondyli, Eryopidae) ze svrchního karbonu až permu Severní Ameriky. Celková délka těla téměř 2 m. Podle Gregoryho (1951).



Obr. 377 *Cheliderpeton latirostre* (Labyrinthodontia, Temnospondyli, Eryopidae) ze spodního permu Německa. V horní řadě vlevo nejmladší (larvální) stadium, poté směrem doprava stadium metamorfózy a dvě různá juvenilní stadia. Dole dospělé stadium v dorzálním pohledu a při pohledu na ústní patro. Poměr velikostí pouze přibližný - délka lebky nejmladšího stadia je ve skutečnosti obsažena v mediánní délce dospělého stadia přibližně 7,5krát. Vpravo dole pro srovnání provizorní rekonstrukce lebky adultního exempláře *Cheliderpeton vranyi* ze spodního permu České republiky (Broumovsko). Podle Boye (1993).



Obr. 378 *Cochleosaurus bohemicus* (Labyrinthodontia, Temnospondyli, Cochleosauridae) ze svrchního karbonu České republiky (plzeňská pánev, Nýřany). Vlevo lebka v dorzálním pohledu, vpravo rekonstrukce dospělého a juvenilního živočicha. Délka lebky dospělého živočicha 20 cm. Podle Steenové (1938) a Milnera (1980).



Obr. 379 *Cochleosaurus florensis* (Labyrinthodontia, Cochleosauridae) ze svrchního karbonu Severní Ameriky (Nové Skotsko). Délka lebky v mediánní linii 15 cm. Podle Rieppela (1980).

hmotnosti nebyla schopna přenášet kmity z vnějšího prostředí do vnitřního ucha. Do čeledi Eryopidae patří i *Cheliderpeton* (obr. 377). Ze spodního permu České republiky (Broumovsko) byl popsán *Ch. vranyi* (obr. 377) (viz Roček 1988a).

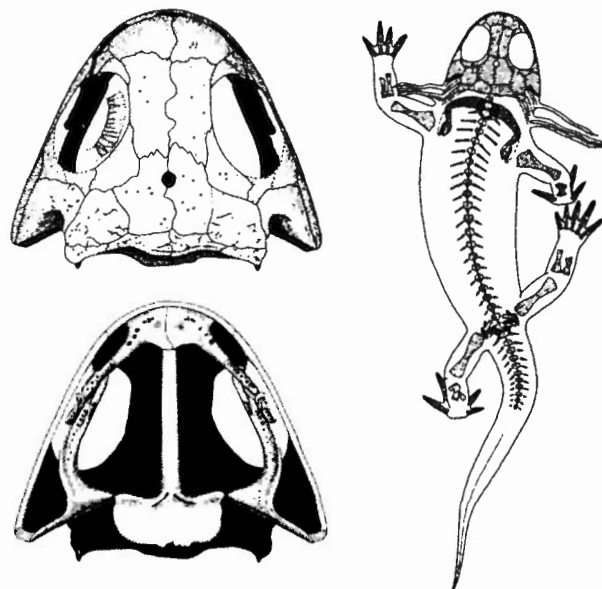
Do okruhu těchto skupin patří i *Cochleosaurus* (obr. 378, 379), který je doložen v podobě řady ontogenetických stadií rovněž ze svrchního karbonu České republiky (Nýřany). Většina nýřanských exemplářů jsou juvenilní jedinci s délkou lebky v rozmezí 25-120 mm, dospělí jedinci měli však lebku až 20 cm dlouhou a tělo krokodylovitého vzhledu s krátkými končetinami. Protože rýhy pro systém postranní linie na kostech lebky nejsou vyvinuty, jednalo se patrně o živočicha převážně vázaného na souš. Ve svrchním karbonu Nýřan byly zjištěny i rody *Gaudrya* a *Capetus* (obr. 380), zahrnované rovněž do čeledě Cochleosauridae. Je však

nutné zdůraznit, že v poslední době byla platnost rodu *Gaudrya* zpochybněna zjištěním, že jeho holotyp je ve skutečnosti fragment většího exempláře náležejícího rodu *Cochleosaurus* (Sequeirová a Milner 1993).

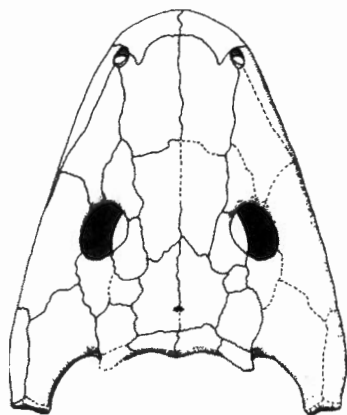
Zvláštními obojživelníky, evidentně rovněž přizpůsobenými životu v suchozemském prostředí, byli Dissorophidae. Jejich nejznámějšími představiteli jsou rody *Cacops* a *Amphibamus*. *Cacops* (obr. 381) ze spodního permu Texasu měl masivní lebku a krátký, pahýlovitý ocas. Otický zářez na jeho lebce byl vzadu uzavřen pruhem dermální kosti a sekundární dermální osifikace rovněž přirůstala na špice trnových výběžků obratlů. Tato hyperosifikace způsobila, že švy mezi jednotlivými kostmi lebky zcela srostly a nelze je na dospělých exemplářích rozlišit. *Cacops* dosahoval délky pouze 40 cm. Ze svrchního karbonu České republiky (Nýřany, Třemošná) byl popsán *Amphibamus laticeps* a z Nýřan navíc blíže příbuzná (nebo dokonce totožná) forma *Mordex calliprepes*.

O taxonomickém statutu čeledi Branchiosauridae se stále živě diskutuje. Někteří paleontologové

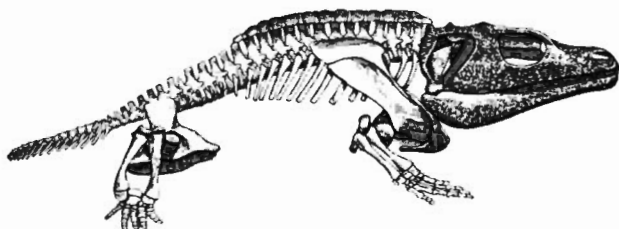
se domnívají, že rody *Branchiosaurus* (obr. 382) a *Apateon* jsou ve skutečnosti pouze larválními stadii dissorophidních obojživelníků. Jiní však argumentují tím, že vysoký stupeň osifikace těchto forem spíše naznačuje, že se jedná o neotenické



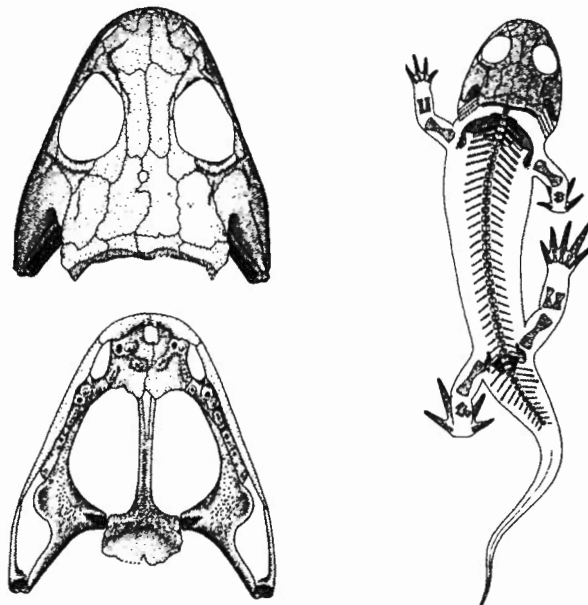
Obr. 382 Larvální obojživelníci čeledi Branchiosauridae. Vlevo lebka *Branchiosaurus caducus* ze spodního permu Německa (hyobranchiální skelet není zakreslen; mediální délka lebky 14 mm), vpravo celková rekonstrukce těla *Branchiosaurus* cf. *petrolei*, rovněž ze spodního permu Německa; délka těla přibližně 8,5 cm. Podle Boye (1971, 1978).



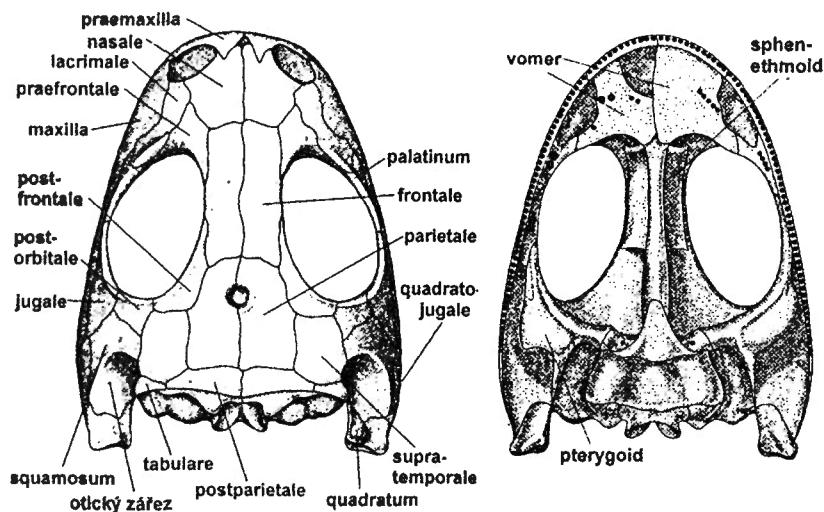
Obr. 380 *Capetus palustris* (Labyrinthodontia, Temnospondyli) byl jedním z největších a také nejhojnějších zástupců pozdně-karbonského společenstva obojživelníků Nýřan. Jeho systematické postavení v rámci skupiny Edopoidea je nejasné. Délka lebky v mediální linii téměř 18 cm. Podle Sequeirové a Milnera (1993).



Obr. 381 *Cacops aspidephorus* (Labyrinthodontia, Temnospondyli, Dissorophidae) ze spodního permu Texasu. Celková délka těla přibližně 40 cm. Podle Willistona (1910).



Obr. 383 *Micromelerpeton credneri* (Labyrinthodontia, Temnospondyli, Micromelerpetontidae) ze spodního permu Německa. Délka lebky v mediální linii přibližně 3 cm. Podle Boye (1971, 1995).



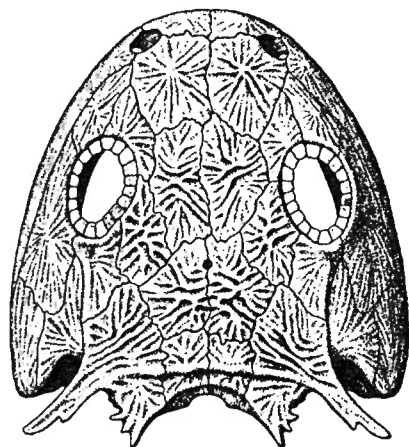
Obr. 384 Neoteničtí obojživelníci čeledi Doleserpetontidae. Vlevo dorzální pohled na lebku *Doleserpeton annectens* ze spodního permu Severní Ameriky, vpravo rekonstrukce ústního patra - levá část *Doleserpeton annectens*, pravá část *Tersomius texensis* ze stejné čeledi. Za pozornost stojí výrazná redukce ústního patra. Délka lebky je přibližně 14 mm. Podle Bolta (1977).

obojživelníky, tedy takové, kteří získali schopnost rozmnožování v larválním stadiu. V každém případě se jednalo o permanentně ve vodě žijící obojživelníky. Na vodu byli úzce vázáni také příslušníci čeledi Micromelerpetontidae, představovaní rody *Micromelerpeton* (obr. 383), *Brachierpeton* a *Limnogyrinus*. Dva druhy rodu *Limnogyrinus* (*L. elegans* a *L. laticeps*) byly zjištěny rovněž ve svrchním karbonu České republiky (plzeňská pánev: Nýřany).

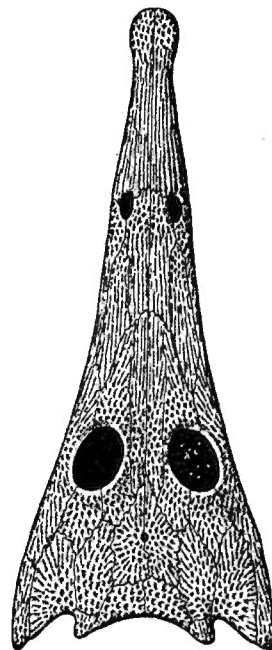
Z hlediska fylogeneze obojživelníků je velmi důležitou skupinou čeleď Doleserpetontidae, reprezentovaná nominátním rodem *Doleserpeton* a rodem *Tersomius* (obr. 384). Podobně jako brachiosauři a příslušníci čeledi Micromelerpetontidae byli i oni nejspíše neoteničtými obojživelníky. Příslušníci těchto skupin si zachovali všechny kosti střechy lebeční, jejich orbity však byly relativně velké, preorbitální a postorbitální části leb-

ky relativně krátké a ústní patro výrazně redukováné, takže oční bulvy promínovaly do dutiny ústní. Všechny tyto anatomické znaky naznačují trendy, které se počátkem triasu uplatnily při vzniku žab.

Ve spodním permu došlo k výrazné radiaci temnospondylních obojživelníků (je vhodné připomenout, že ve stejné době naopak vymřeli Lepospondyli; viz níže). Jejich radiaci je možné sledovat i na vzniku hyperosifikovaných typů, např. rodů *Stegops* (obr. 385) a *Zatrachys* z čeledi Zatrachyidae. Archegosauridae byli naproti tomu velké kroko-



Obr. 385 *Stegops divaricata* (Labyrinthodontia, Temnospondyli, Zatrachyidae) ze svrchního karbonu Ruska. Podle Bystrowa (1933).

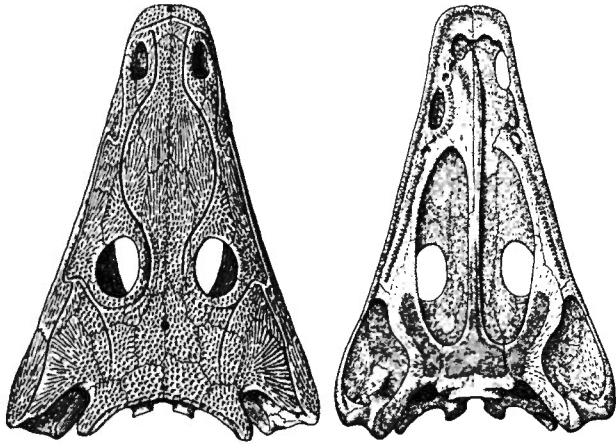


Obr. 386 *Platyps watsoni* (Labyrinthodontia, Temnospondyli, Archegosauridae) z permu Ruska, jeden z krokodýlovitých typů labyrinthodontních obojživelníků. Podle Bystrowa (1933).

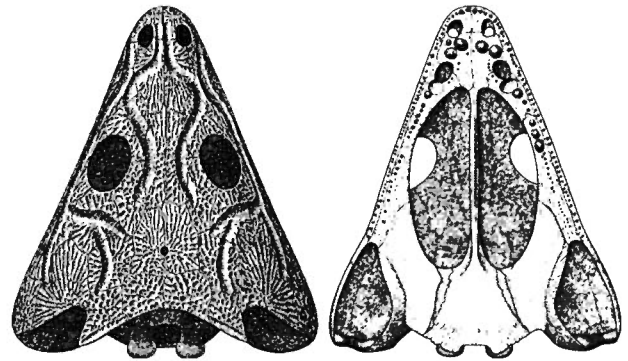
dýlovité typy dosahující délky těla (např. rod *Archegosaurus*, mimochodem popsáný jako jeden z prvních paleozoických obojživelníků) až 1,5 m. Tito krokodýlovití obojživelníci měli výrazně protažené rostrum (např. *Platyops*; obr. 386), nozdry však zůstaly na původní úrovni. Mnozí z nich se přizpůsobili životu v mořích, jak lze soudit podle sedimentů, ve kterých se zachovali (Gubin 1991, 1997). Ze spodního permu České republiky (podkrkonošská pánev: Košťálov) je znám *Archegosaurus dyscriton* (Steenová 1938).

Všechny doposud uvedené skupiny existovaly od pozdního karbonu (jen výjimečně od raného karbonu), ale koncem permu, během globální krize (viz níže) spojené s masovým vymíráním zanikly. Jednou ze dvou skupin, které mají zřetelný paleontologický záznam přes hranici perm-trias, je čeleď Rhinesuchidae, geograficky však omezená na jižní Afriku. Soudí se, že je jednou z mála fylogenetických linií, na kterých je založená radiace mesozoických a koneckonců i dnešních obojživelníků. V raném triasu z ní totiž bezpochyby vznikly všechny skupiny shrnované do nadčeledi Capitosauroidea a jejich prostřednictvím moderní obojživelníci - žáby, ocasatí a červoři.

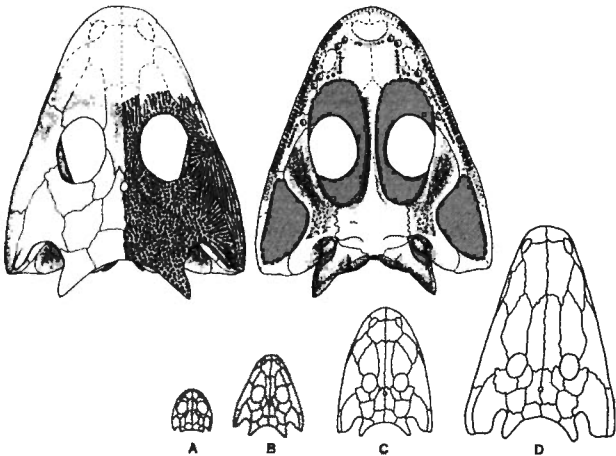
Je to především spodnotriasový rod *Benthosuchus* (obr. 387) a zvláště velmi početná čeleď Capitosauridae a jí blízké příbuzní Mastodontosauridae



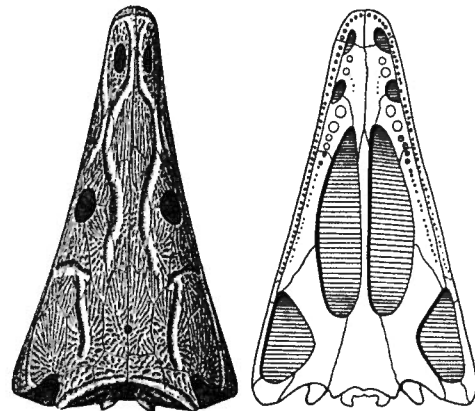
Obr. 387 *Benthosuchus sushkini* (Labyrinthodontia, Temnospondyli, Benthosuchidae) ze spodního triasu Ruska. Délka lebky přibližně 17 cm. Podle Bystrowa (1933) a Bjerringa (1997).



Obr. 389 *Lyrocephalus euri* (Labyrinthodontia, Temnospondyli, Trematosauridae) ze spodního triasu Špicberk. Dobře jsou patrné rýhy, ve kterých byly uloženy orgány postranní smyslové linie (podle jejich tvaru dostal tento obojživelník rodové jméno). Délka lebky přibližně 5 cm. Podle Säve-Söderbergha (1936) a Bjerringa (1997).



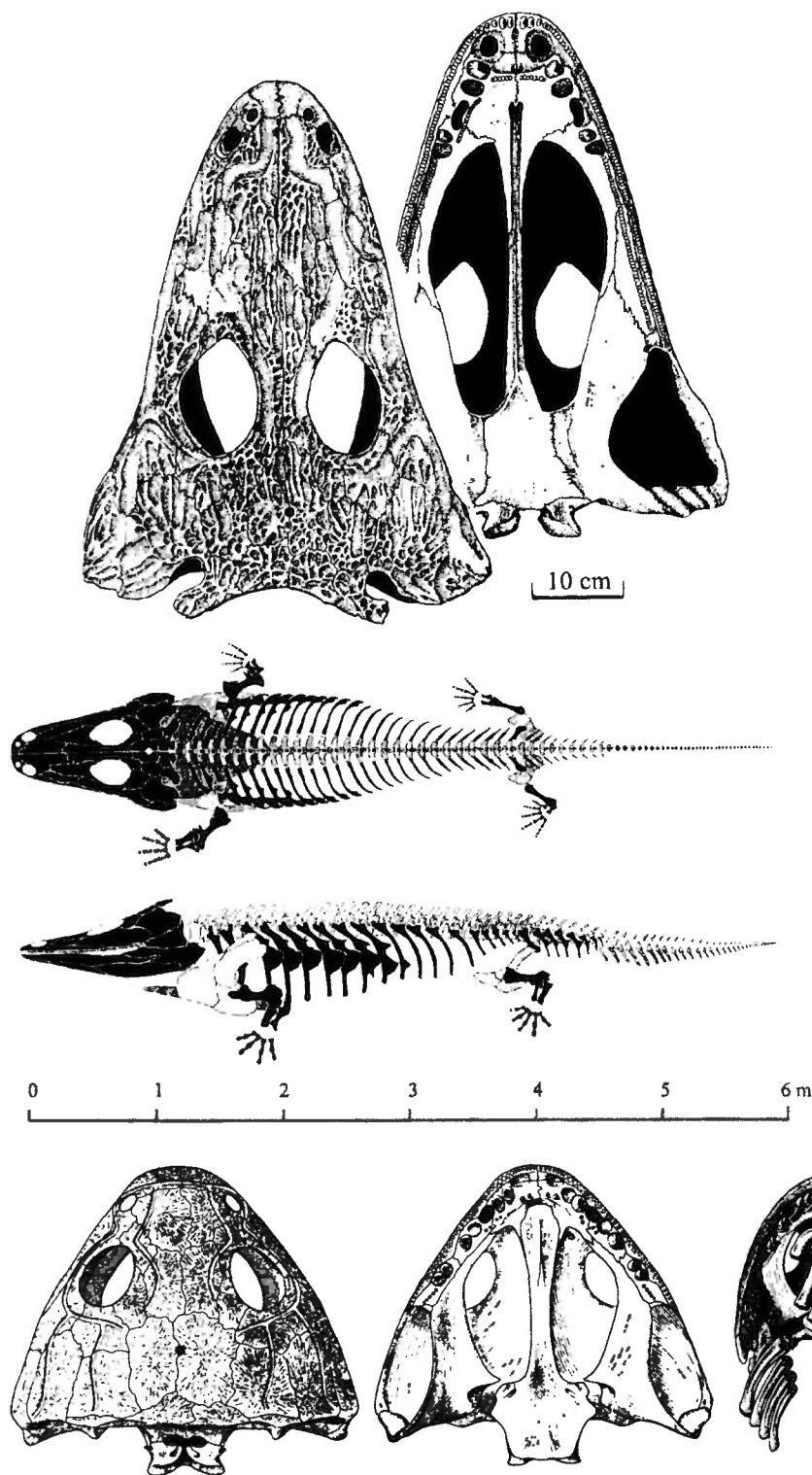
Obr. 388 *Parotosuchus aliciae* (Labyrinthodontia, Temnospondyli, Capitosauridae) ze spodního triasu Austrálie (Queensland). Nahoře lebka dospělého jedince (délka v mediánní linii 33 mm), dole ontogenetická řada od raného osifikovaného stadia (A) po dospělce (D). Dobře je patrné protahování preorbitální části lebky a výběžků na tabulare. Úsečky reprezentují 1 cm. Podle Warrenové a Hutchinsona (1988), ontogeneze z Ročka (1995). Viz též bar. prii. obr. 22.



Obr. 390 *Trematosaurus brauni* (Labyrinthodontia, Temnospondyli, Trematosauridae) ze spodního triasu Německa. Délka lebky přibližně 28,5 cm. Podle Säve-Söderbergha (1936), částečně z Romera (1947).

(obě posledně jmenované čeledi jsou někdy shrnovány do jediné). U všech těchto forem se v ontogenezi projevují stejné trendy jako u mnohem dřívějších permokarbonských temnospondylních obojživelníků čeledí Branchiosauridae, Microme-

lerpetontidae a Doleserpetontidae, zejména výrazná redukce ústního patra. U některých forem, jako např. u rodu *Parotosuchus* (Capitosauridae), je detailně známa celá ontogenetická řada od prvních osifikovaných stadií až po dospělé (obr. 388). Po-



Obr. 391 *Mastodonsaurus giganteus* (Temnospondyli, Mastodonsauridae) ze spodního triasu Německa patří mezi největší obojživelníky, kteří kdy na Zemi žili. Charakteristickým rysem jsou otvory ve svrchní čelisti před nozdrami, jimiž na každé straně procházel výrazný tesák upevněný na dentale spodní čelisti. Podle Schocha (1999).

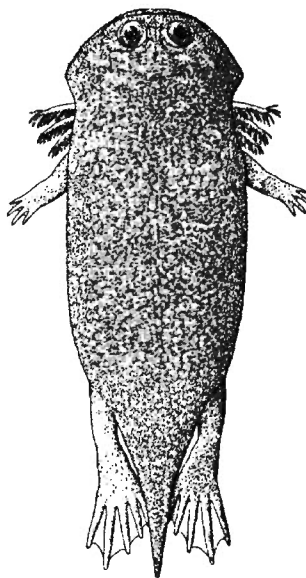
Obr. 392 *Dvinosaurus primus* (Labyrinthodontia, Temnospondyli, Dvinosauridae), pedomorfický obojživelník ze svrchního permu Ruska. Délka lebky 19 cm. Vpravo lebka (*Dvinosaurus* sp.) se zakresleným osifikovaným hyobranchiálním skeletem (délka neurokrania přibližně 15 cm). Podle Siškina (1973) a Bystrowa (1938).

dobné trendy - i když v menší míře - se však projevovaly i u zástupců čeledi Trematosauridae (např. rody *Lyrocephalus*; obr. 389, a *Trematosaurus*; obr. 390), která je zajímavá tím, že zahrnovala mořské obojživelníky (jsou nacházeni výlučně v marinních sedimentech). Stojí rovněž za zmínku, že rod *Mastodonsaurus* (obr. 391) patří mezi největší obojživelníky všech dob (největší lebka je 125 cm dlouhá, odhadovaná délka celého těla dosahuje 6 m; Schoch 1999).

Druhou fylogenetickou linií, která přešla hranici perm-trias, jsou Brachyopoidea, kteří jsou dobře doloženi ze svrchního permu Ruska a kteří přežili až do rané křídy (Warrenová a kol. 1991), takže existovali přibližně 100 mil. let. Je to nejdéle existující skupina primitivních obojživelníků. Dobře prostudovaný je rod *Dvinosaurus* (obr. 392), který jevil výrazné sklony k neotennii a pedomorfóze (Bystrow 1938, Šiškin 1973).

Také triasoví Temnospondyli se výrazně specializovali, přičemž šlo o výrazně akvatické formy. Svědčí o tom široká lebka, k jejíž posterolaterálním koncům směřovaly ventrální elementy hyobranchiálního skeletu, podporující vnější žábry. Známý je zejména bizarní rod *Gerrothorax* (obr. 393), který kromě široké lebky, vnějších zaber a pahýlovitého ocasu měl rigidní krunýř z dermál-

ních šupin, spojených na břišní straně do podoby ventrálních žeber (gastralí). Plagiosauria jsou zcela zvláštní skupinou triasových obojživelníků, jejichž obratle se embryonálně vyvíjely odlišně od ostatních labyrinthodontů (Šiškin 1986).



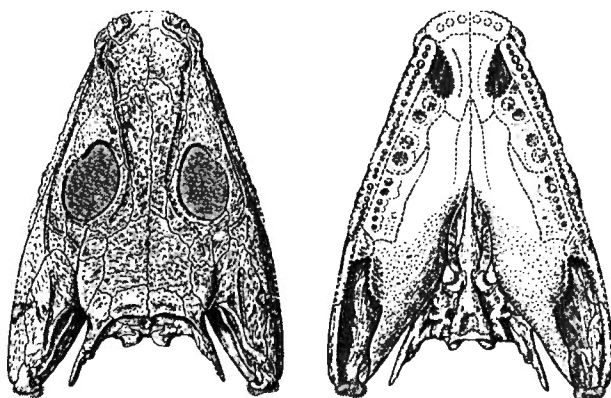
Obr. 393 *Gerrothorax rhaeticus* (Labyrinthodontia, Temnospondyli, Plagiosauridae) ze svrchního triasu jižního Švédska. Délka těla přibližně 90 cm. Podle Nilssona (1937).

Anthracosauria

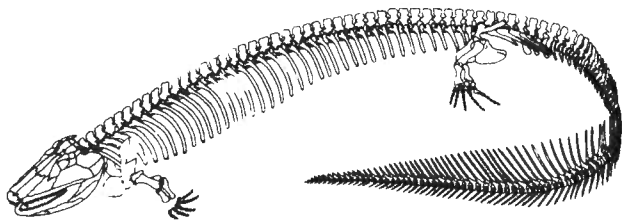
Vedle temnospondylních obojživelníků se již v raném karbonu prosazovali Anthracosauria, ze kterých se před koncem karbonu odštěpila linie vedoucí k amniotním obratlovcům. U anthrakosaurních obojživelníků je tabulare velké a je v kontaktu s parietale. Na ústním patře je zřejmá redukce pterygoidů, a tím redukce celé plochy ústního patra. Na přední končetině i zadní končetině mají 5 prstů (2-3-4-5-3, v případě zadní končetiny 2-3-4-5-4 nebo v případě 5. prstu i více).

Jednou z nejvíce dominantních skupin v rámci anthrakosaurních obojživelníků byli Embolomeri, kteří měli intercentrum v podobě kompletního prstence okolo chordy a do podoby prstence splynula i obě pleurocentra. Byly to převážně dravé vodní formy. Jednou z nejlépe prostudovaných je *Proterogyrinus* (viz obr. 367) ze spodního karbonu Severní Ameriky (další raněkarbonští anthrakosauři byli zmíněni v souvislosti s ranou evolucí obojživelníků). Jeho lebku je možné brát jako výchozí stav evoluce terestrických anthrakosaurů. Přizpůsobení se suchozemskému prostředí se patrně z nějakých biomechanických důvodů projevi-

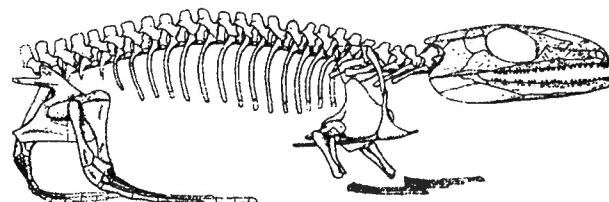
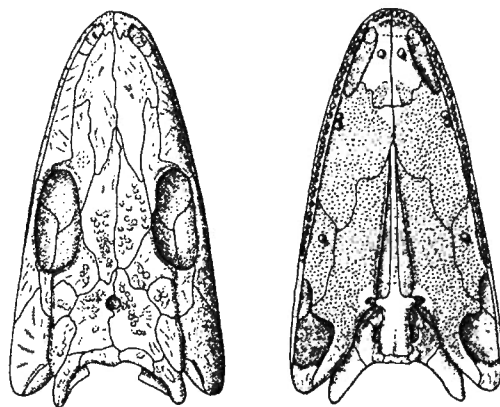
lo zejména na struktuře obratloвого centra, kde dominuje pleurocentrum. Velmi podobný je *Palaeogyrinus* (obr. 394) ze svrchního karbonu Anglie (Panchen 1964).



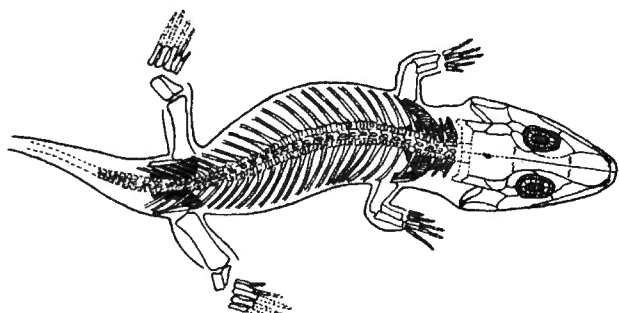
Obr. 394 *Palaeogyrinus decorus* (Labyrinthodontia, Anthracosauria, Proterogyrinidae) ze svrchního karbonu Anglie. Jeden z výchozích nespécializovaných typů anthrakosaurních obojživelníků. Délka lebky v mediánní linii přibližně 15 cm. Podle Panchena (1964).



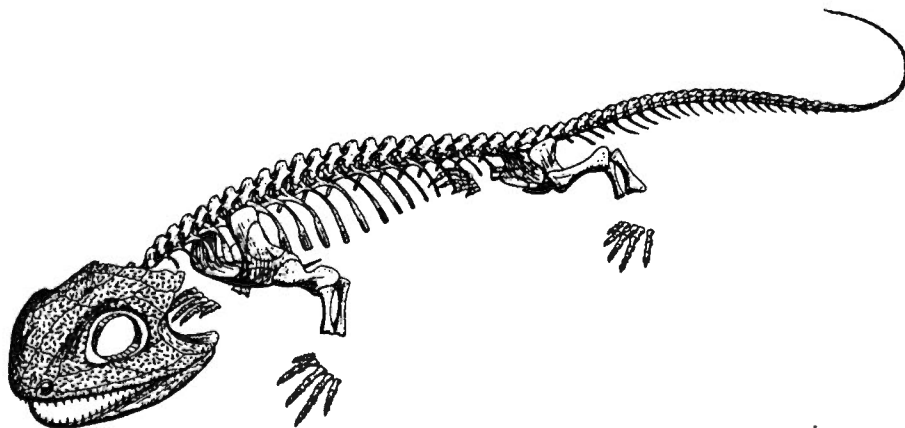
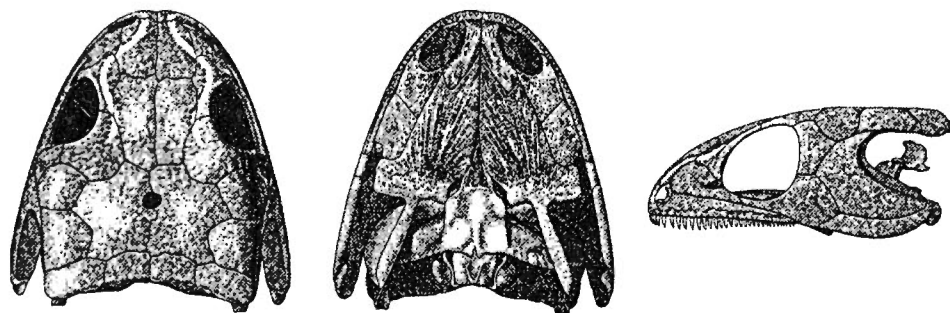
Obr. 395 *Eogyrinus attheyi* (Labyrinthodontia, Anthracosauria, Eogyrinidae) ze svrchního karbonu Anglie, jeden z anthracosaurů přizpůsobených převážně vodnímu způsobu života. Odhadovaná velikost přibližně 2 m. Postkraniální skelet částečně rekonstruován na podkladě raněpermského rodu *Archeria*. Podle Panchena (1972).



Obr. 397 *Gephyrostegus bohemicus* (Labyrinthodontia, Anthracosauria, Gephyrostegidae) ze svrchního karbonu České republiky (plzeňská pánev, Nýřany). Terestrický obojživelník, který je již strukturálně velmi blízko primitivním plazům. Délka lebky přibližně 7 cm. Podle Carrolla (1970).



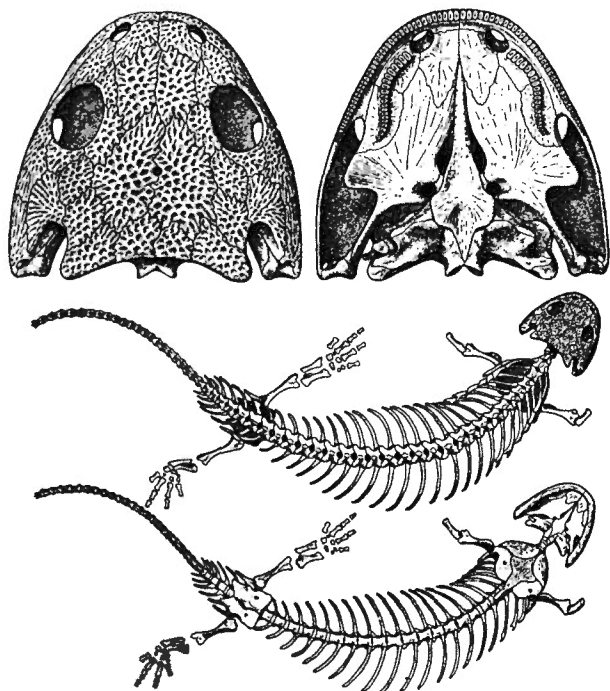
Obr. 396 *Diplovertebron punctatum* (Labyrinthodontia, Anthracosauria, Eogyrinidae) ze svrchního karbonu plzeňské pánve (Nýřany). Délka lebky přibližně 25 mm. Podle Watsona (1918), z Lehmana (1955).



Obr. 398 *Discosauriscus* (Labyrinthodontia, Anthracosauria, Discosauriscidae) ze spodního permu České republiky (Boskovická brázda). Nahoře rekonstrukce lebky juvenilního jedince *Discosauriscus austriacus* (délka lebky v mediánní linii 45 mm), dole rekonstrukce kostry *D. pulcherrimus* (délka lebky v mediánní linii do 55 mm). Podle Klembarý (1997) a Špinara (1952). Viz též bar. prii. obr. 19.

Čeď Eogyrinidae je zastoupena nominátním rodem *Eogyrinus* (obr. 395) a zahrnuje formy anthrakosaurů, které naopak inklinovaly k vodnímu způsobu života. Svědčí o tom velký počet presakrálních obratlů a dlouhý ocas vybavený vysokými podpurnými trny. Patří sem i rod *Diplovertebron* (obr. 396) ze svrchního karbonu plzeňské pánve (Nýřany).

Převážná většina anthrakosaurů však byli obojživelníci s výrazně terestrickými adaptacemi. Platí to především o ještěrkovitých typech řazených do čeledi Gephyrostegidae. Nominátní rod *Gephyrostegus* byl zjištěn i ve svrchním karbonu České republiky (obr. 397) a je jednou z forem, která je anatomicky velmi blízko primitivním amniotům (Carroll 1970). Seymouriamorpha jsou rovněž pokročilí labyrinthodonti, jejichž kostra již natolik připomíná plazy, že byli dlouho za primitivní plazy považováni. Teprve nález jejich larev s vnějšími žábry je definitivně zařadil k obojživelníkům (Špinar 1952). V České republice a i jinde ve spodnopermských limnických pánvích střední Evropy jsou na mnoha lokalitách poměrně hojný zástupci čeledi Discosauriscidae, zejména rody *Discosauriscus* (obr. 398) a *Melanerpeton*. Přes svůj celkový vzhled suchozemských tetrapodů, opatřených relativně mohutnými končetinami

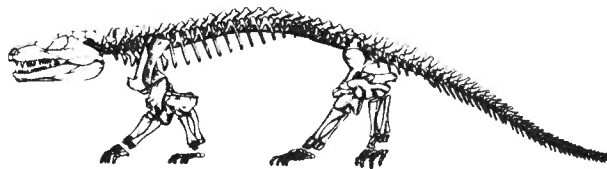


Obr. 399 *Kotlassia prima* (Labyrinthodontia, Anthracosauria, Kotlassiidae) ze svrchního permu Ruska. Dole celková rekonstrukce kostry v dorzálním a ventrálním pohledu. Délka lebky přibližně 10,5 cm. Podle Bystrowa (1944).

a štíhlým ocasem, se zdá, že to byli permanentně vodní živočichové, jak o tom svědčí zachovaná pleteň kanálů pro postranní smyslovou linii (Klembara 1996).

Z pozdního permu Ruska pochází *Kotlassia* (obr. 399), velký specializovaný obojživelník, který druhotně přešel zpět k akvatickému způsobu života. Nicméně představitelé čeledi Seymouriidae (obr. 400) nebo Limnoscelidae (obr. 401) a dalších dávají svojí anatomickou stavbou jasně najevo, že se jedná převážně o terestrické typy, vázané na vodu pouze v době rozmnožování.

Labyrinthodontní obojživelníci přežili vymírání na konci permu, které bylo doprovázeno výrazným ochlazením a aridizací klimatu, a v triasu prodělali druhou úspěšnou radiaci. Od té doby však byli na neustálém ústupu. Nicméně přežili krizi na hranici trias-jura a jsou hlášeni z jižní Afriky (Kitching a Raath 1984), kde jsou reprezentováni brachyopoidními temnospondyly. Z rané jury Queenslandu (Austrálie) byl popsán Warrenovou a Hutchinsonem (1983) druh *Siderops kehli*. Krátce poté byl popsán *Sinobrachyops placenticephalus*, temnospondylní obojživelník ze střední jury provincie S'-čchuan v Číně (Dong 1985), a rovněž ze střední jury Číny (provincie Sin-ťiang) *Superstogyrinus ultimus*, kterého popsal Ishing (1987). Jurského stáří (kelloway) jsou i nálezy ze střední Asie, které byly popsány Nessovem (1988, 1990) jako *Ferganobatrachus riabinini*; krátce nato Siškin (1991) popsal druh *Gobiops desertus* z pozdní jury pouště Gobi. Avšak náznaky toho, že labyrinthodonti přežili konec triasu, byly publikovány již mnohem dříve: Sun (1962) popsal malé rhachiotomní obratle ze spodnojurských sedimentů provincie Jún-nan v Číně a Longman (1941) popsal úlomek mandibuly ze spodní jury Queenslandu v severovýchodní Austrálii jako doklad obojživelníka čeledi Capitosauridae. Kaznyshkin (1990) našel stereospondylní intercentrum jurského stáří (kelloway) ve Ferganě (Uzbekistán). Poněkud neprůkazný je nález jediného zubu ze spodní křídly (apt-alb), rovněž z Uzbekistánu (Nessov 1990). Později však

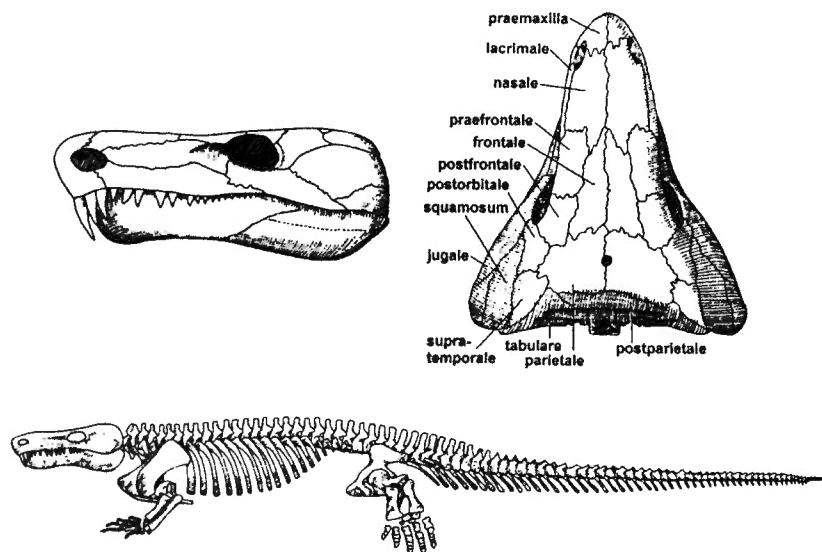


Obr. 400 *Seymouria baylorensis* (Labyrinthodontia, Anthracosauria, Seymouriidae) ze spodního permu Texasu, typický suchozemský anthrakosaur. Celková délka přibližně 55 cm. Podle Whitea (1939).

bylo potvrzeno, že labyrinthodonti opravdu přežili až dlouho do mesozoika (křída), jak o tom svědčí nález lebky a postkraniálních elementů ze spodnokřídových sedimentů (apt) jihovýchodní Austrálie (viz Warrenová *a kol.* 1991, 1997 a Jupp a Warrenová 1986). Tito poslední přeživci (*Koolasuchus cleelandi* z temnospondylní nadčeledi Brachyopidea; bar. příl. obr. 20) byli kupodivu ještě dosti velké typy (spodní čelist měří několik desítek cen-

timetrů). Stručný přehled mesozoických labyrinthodontů uvádí rovněž Milner (1989).

Hodnotíme-li se tedy celkově labyrinthodontní obojživelníky, vidíme, že byli velmi úspěšní: žili od pozdního devonu (pokud k nim počítáme i přechodné formy, jako *Ichthyostega* a *Acanthostega*) až přinejmenším do rané křída (nálezy z jižní Austrálie), tedy přibližně 230 milionů let, a dali vznik plazům a dnes žijícím obojživelníkům.



Obr. 401 *Limnoscelis palustris* (Labyrinthodontia, Anthracosauria, Limnoscelidae) ze spodního permu Severní Ameriky, původně považovaný za primitivního plaza. Podle Romera (1946) a Willistona (1912).

Lepospondyli

Systém:

(podle Carrolla
a kol. 1998)

Infratřída: Lepospondyli (sp. karbon - svrch, perm)

Řád: Microsauria (sp. karbon - sp. perm)

Incertae sedis: *Utaherpeton* (sp. karbon)

Podřád: Tuditanomorpha (svrch, karbon - sp. perm)

Čeleď: Tuditanidae (svrch, karbon)

Čeleď: Hapsidopareiodontidae (sp. perm)

Čeleď: Pantylidae (svrch, karbon - sp. perm)

Čeleď: Gymnarthridae (svrch, karbon - sp. perm)

Čeleď: Ostodolepidae (sp. perm)

Čeleď: Trihecatontidae (svrch, karbon)

Čeleď: Goniorynchidae (sp. perm)

Podřád: Microbrachomorpha (svrch, karbon - sp. perm)

Čeleď: Microbrachidae (svrch, karbon)

Čeleď: Hylopleosodontidae (svrch, karbon)

Čeleď: Brachystelechidae (sp. perm)

Čeleď: Odonterpetontidae (svrch, karbon)

Řád: Nectridea (svrch, karbon - svrch, perm)

Čeleď: Urocordylidae (svrch, karbon - sp. perm)

Čeleď: Diplocaulidae (svrch, karbon - svrch, perm)

Čeleď: Scincosauridae (svrch, karbon - sp. perm)

Řád: Lysorophia (svrch, karbon - sp. perm)

Čeleď: Cocytinidae (svrch, karbon - sp. perm)

Řád: Adelospondyli (sp. karbon)

Čeleď: Adelogyrinidae (sp. karbon)

Řád: Aistopoda (sp. karbon - sp. perm)

Čeleď: Lethiscidae (sp. karbon)

Čeď: Ophiderpetontidae (svrch, karbon)

Čeď: Phlegethontiidae (svrch, karbon - sp. perm)

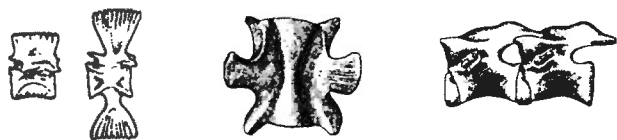
Řád incertae sedis

Čeď: Acherontiscidae (sp. karbon)

Diagnóza: Obratlové centrum většinou (ne vždy) v podobě kompaktního válce nerozděleného na intercentrum a pleurocentra (obr. 402); na zubech chybí zvrásnění dentinu; nejsou vyvinuty zuby vnitřního zubního oblouku; otický zářez není vyvinut (chybějí tudíž struktury středního ucha, i když u některých primitivních forem, např. *Phlegethontia* viz obr. 412, se izolovaný element přiléhající k otickému pouzdru za sluchovou kůstku považuje). Vyskytovali se pouze na kontinentech severní polokoule (jedinou výjimku tvoří Nectridea, kteří byli zjištěni i v oblastech dnešní severní Afriky).

Lepospondyli (charakterizovaní již u nejstarších spodnokarbonských zástupců kompaktním centrem obratle, tedy evolučním novotvarem, který se na ancestrální úrovni nevyskytoval) byli bizarní obojživelníci, o nichž dokonce někteří autoři pochybují, že měli jakýkoliv fylogenetický vztah k lalokoploutvým rybám skupiny Rhipidistia. Ve skupině Microsauria (známé až od svrchního karbonu) se však vyskytují formy (např. rod *Eryodus*; obr. 402 vpravo), u nichž se v meziobratlovém prostoru vyskytuje element interpretovaný jako intercentrum (Carroll a Gaskillová 1978). Obratlové centrum je amficoelní a neurální oblouky jsou k němu buď zcela přirostlé, nebo jsou k němu připevněny (opět u některých příslušníků řádu Microsauria) švem. Je otázkou, zda je tento vložený element homologní s intercentrem devonských lalokoploutvých ryb, nebo zda to je novotvar vzniklý pouze u některých mikrosaurů.

Řada forem měla extrémně dlouhé hadovité tělo (až 230 obratlů) s rudimentárními končetinami



Obr. 402 Obratle lepospondylních obojživelníků. Vlevo trupový a ocasní obratel příslušníka rodu *Sauropleura* (Nectridea, Urocordylidae) při pohledu z levé strany, uprostřed *Ophiderpeton granulosum* (Aistopoda, Ophiderpetontidae) z ventrální strany, vpravo dva artikulované obratle *Eryodus dalyae* (Microsauria, Gymnarthridae) z levé strany se zachovanými meziobratlovými elementy, které se interpretují jako možná intercentra. Podle Bossyho (1976), Frice (1883) a Carrolla a Gaskillové (1978).

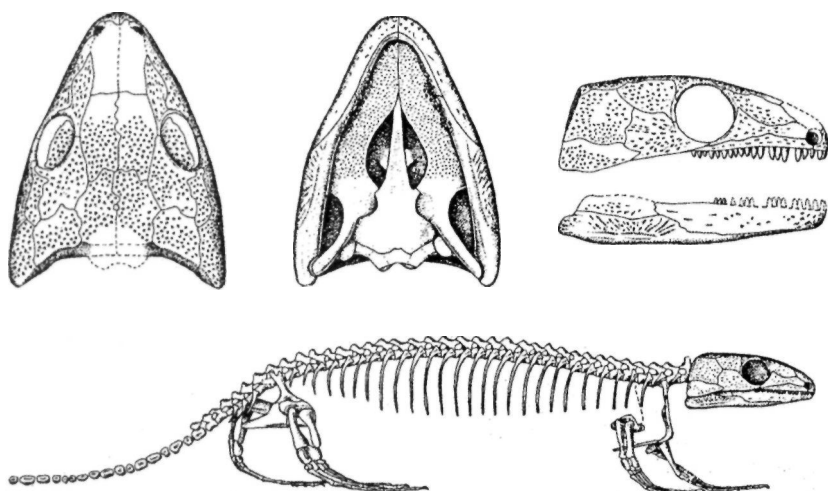
nebo zcela končetiny postrádající. Podle mnoha náznaků se zdá, že to byli obojživelníci permanentně žijící ve vodě, o čemž svědčí i zachované elementy žaberních oblouků nebo přímo vnější žábry (viz obr. 409). Svědčí o tom i lebka, která u některých forem (např. *Diploceraspis* a *Diplocaulus* ze skupiny Nectridea) vybíhá ve dva výrazné posterolaterální rohy, které svou délkou mohou délku vlastní lebky převyšovat (viz obr. 408). V menší míře jsou tyto rohy vyvinuty u zástupců rodu *Keraterpeton*. Je možné, že tyto rohy z dorzální strany kryly permanentně vyvinuté žaberní oblouky a že se tedy jednalo o neotenické formy, podobně jako tomu bylo v případě labyrinthodontních obojživelníků *Gerrothorax* a *Plagiosuchus* z čeledi Plagiosauridae, kteří měli - rovněž v souvislosti s persistujícími žaberními oblouky - zadní část lebky výrazně rozšířenou. Dokládá to i zachování vnějších zaber u některých plně vzrostlých jedinců. U některých permanentně vodních forem (např. *Microbrachis*) se zachovaly na lebečních kostech žlábký pro orgány postranní smyslové linie. Některé formy (zvláště Microsauria, např. Tuditnidae) byly naproti tomu terestrické, s dobře vyvinutými končetinami.

Někteří paleoherpetologové se domnívají, že Lepospondyli přežili až do dnešní doby v podobě recentních tropických obojživelníků shrnovaných do skupiny červoří (Apoda; Carroll a Currie 1975). Tento názor však vychází pouze z anatomických podobností; mezi raným permem a spodní Jurou, odkud je nejstarší paleontologický doklad červorů, je dlouhý časový hiát bez jakéhokoliv fosilního záznamu, který by tuto fylogenetickou souvislost potvrdil.

Microsauria

Microsauria byli drobní až středně velcí obojživelníci, kteří byli oproti příslušníkům dalších řádů lepospondylních obojživelníků relativně nejvíce přizpůsobeni životu na souši (byly však mezi nimi i neotenické formy permanentně žijící ve vodě).

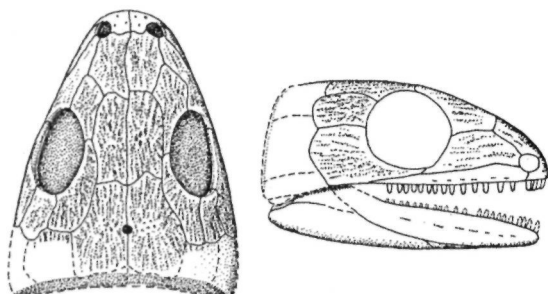
Možná i díky této okolnosti jsou morfologicky mnohem více diverzifikovaní - dnes se rozlišuje dvanáct čeledí (Carroll a kol. 1998). Společným znakem všech je však pouze jediná kost temporální série (tabulare). Bylo již uvedeno, že některé ro-



Obr. 403 *Tuditanus punctulatus* (Lepospondyli, Microsauria, Tuditanidae) ze svrchního karbonu Severní Ameriky. Představitel terestrických lepospondylních obojživelníků. Celková délka živočicha na obrázku 14 cm. Podle Carrolla a Gaskillové (1978).

dy měly mezi amficoelními obratlovými centry vložený element, o kterém se Carroll a Gaskillová (1978) domnívají, že by mohl být homologní s intercentrem labyrinthodontů. Nejstarším zástupcem celého řádu je *Utaherpeton* ze spodního až středního karbonu (hranice namur-westfal) Severní Ameriky (Carroll a kol. 1991, Carroll a kol.

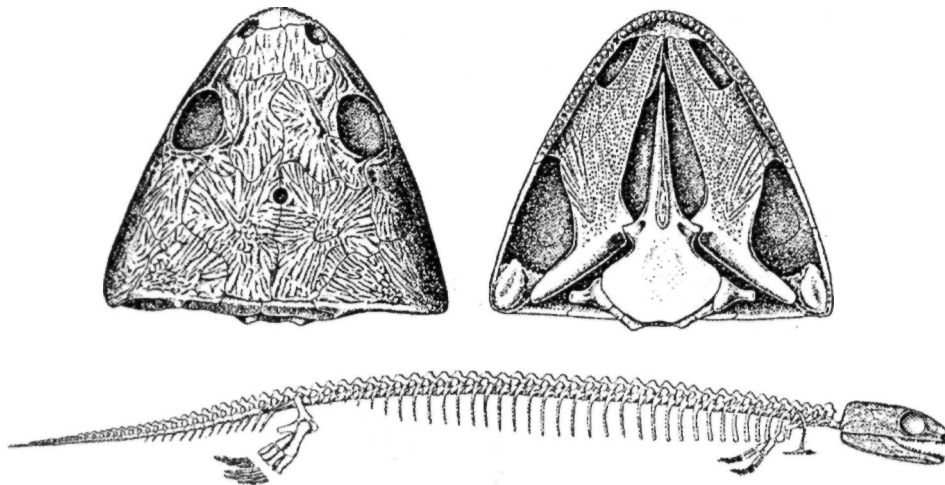
1998). Čeleď Tuditanidae (obr. 403, 404) zahrnuje ještěrkovité typy s poměrně silnými končetinami fixovanými k dobře vyvinutým pletencům a s ocasem bez výrazných trnových (neurálních) a hemálních výběžků. Na přední končetině měli pouze čtyři prsty. U příslušníků čeledi Microbrachidae dospěla tato redukce k počtu maximálně tří, na čemž měla nepochybně podíl adaptace pro vodní způsob života. Typickým představitelem a zároveň prvním dobře prostudovaným druhem čeledi Microbrachidae je drobný, permanentně vodní *Microbrachis pelikáni* (obr. 405) ze svrchního karbonu lokality Nýřany. U některých exemplářů se zachovaly i otisky vnějších zaber. Většina mikrosaurů měla tělo kryto překrývajícími se šupinami.



.W*.i.....

Obr. 404 *Bovi crassidens* (Lepospondyli, Microsauria, Tuditanidae) ze svrchního karbonu České republiky (plzeňská pánev: Nýřany), poslední známý zástupce čeledi Tuditanidae. Délka lebky přibližně 22 mm. Podle Carrolla a Gaskillové (1978).

Microsauria existovali pouze relativně krátkou dobu - jsou známi jen z lokalit na severní polokouli (Evropa a Severní Amerika) a pouze od svrchního karbonu do spodního permu (pouze *Utaherpeton* je z hranice spodního a středního karbonu). Řada z nich byla objevena i na území České repub-



Obr. 405 *Microbrachis pelikáni* (Lepospondyli, Microsauria, Microbrachidae) ze svrchního karbonu České republiky (plzeňská pánev: Nýřany). Celková délka přibližně 14 cm. Podle Carrolla a Gaskillové (1978).

liky; kromě jmenovaných např. i *Sparodus* (nově revidoval Carroll 1988). Výrazná diferenciací různých znaků (např. konfigurace týlních hrboľů a prvních dvou obratlů - komplex atlas-epistropheus) naznačuje, že přes určité podobnosti ve stavbě obratlového centra a střechy lebeční nejsou sou-

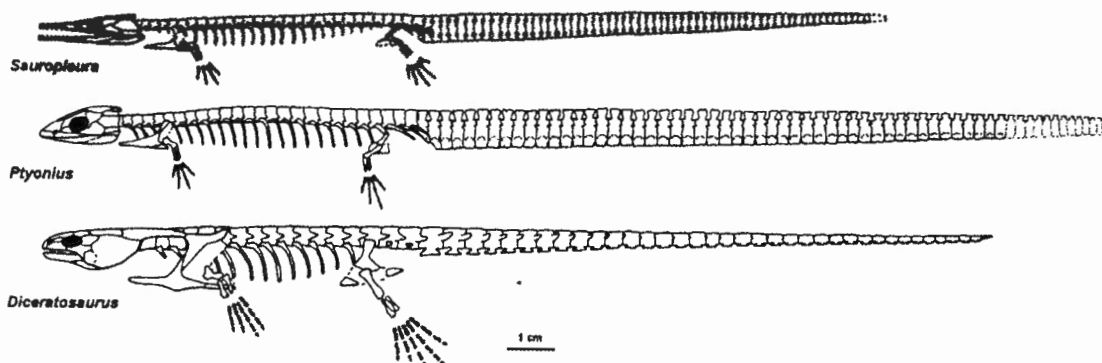
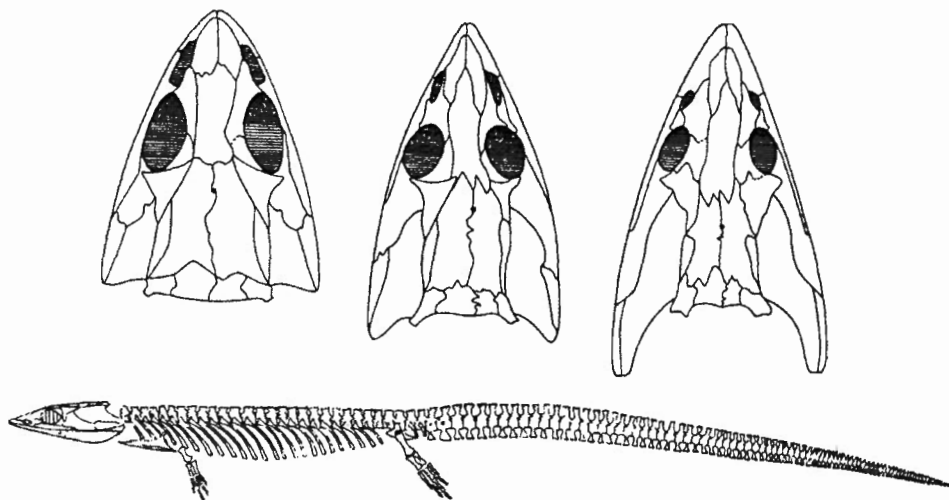
částí fylogenetické linie vedoucí k plazům. Carroll a Currie (1975) spíše upozorňují na anatomické podobnosti mezi zástupci čeledi Goniiorhynchidae a recentními červory. Podobně nápadné shody (např. ve stavbě středního ucha) se našly v anatomii mikrosaurů a ocasatých obojživelníků.

Nectridea

Nectridea (např. rod *Urocordylus* nebo *Sauropleura*; obr. 406) se vyznačují vějířovitě rozšířeným neurálním a hemálním obloukem ocasních obratlů (obr. 407), což patrně sloužilo jako výztuha ploutevního lemu. Neurální a hemální oblouky byly navíc kloubeny přídatnými výběžky (dorzální nadzygapofýzami). Toto přídatné kloubení bylo vyvinuto alespoň na části páteře. Ocas byl dlouhý a ze stran zploštělý, takže tito obojživelníci měli vzhled podobný dnešním čolkům. Svědčí to - podobně ja-

ko v případě aístopodů - o permanentně vodním způsobu života. Existovali především v pozdním karbonu dnešní Evropy, Severní Ameriky a severní Afriky (kam se však rozšířili až před koncem své existence) a jen vzácně přežili do raného permu. Tyto spodnopermské formy jsou však extrémně specializované - jako příklad je možné uvést např. rod *Diplocaulus* nebo *Diploceraspis* (obr. 408), u nichž se tabularia a squamosa protáhla do podoby dlouhých posterolaterálních rohů (názna-

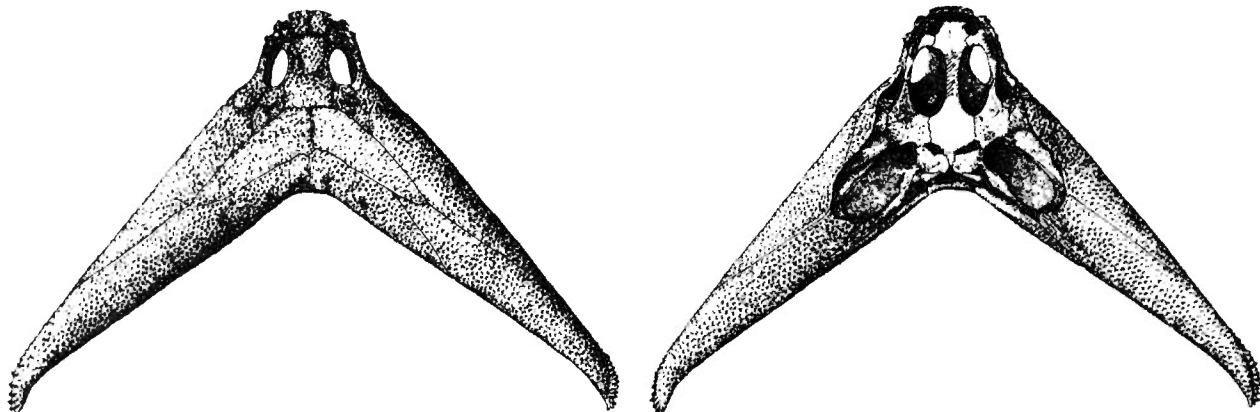
Obr. 406 *Sauropleura Scolaris* (Lepospondyli, Nectridea, Urocordylidae) ze svrchního karbonu České republiky (plzeňská pánev: Nýřany). Nahoře tři různá ontogenetická stadia lebky v dorzálním pohledu, dole celková rekonstrukce. Délka těla přibližně 38 cm. Podle Steenová (1938).



Obr. 407 Rekonstrukce tří charakteristických rodů skupiny Nectridea (Amphibia, Lepospondyli) ze svrchního karbonu lokality Linton (Ohio). Taxonomickým složením se tato fauna podobá fauně Nýřan (rody *Sauropleura* a *Ptyonius* se vyskytují na obou lokalitách). Tato podobnost je dána skutečností, že v pozdním karbonu se obě lokality nacházely na stejném kontinentu a ve vzdálenosti pouhých několika set kilometrů od sebe. Podle Bossyho (1976) a Milnera (1980), z Hooka a Bairda (1986).

ky jsou již u rodu *Sauropleurá*). Trup a ocas byly naopak poměrně krátké a je velmi obtížné si představit, jak tito obojživelníci plavali nebo jak se dokonce pohybovali na souši (Milnerová 1980).

V rámci této skupiny však existovaly i terestrické formy (např. *Scincosaurus*). Z Nýřan byly popsány druhy *Sauropleurá scalaris* (původně řazený k rodu *Urocordylus*) a *Scincosaurus crassus*.



Obr. 408 Lebka *Diploceraspis burkei* (Lepospondyli, Nectridea, Diplocaulidae) ze spodního permu Severní Ameriky (Ohio); vlevo pohled z dorzální strany, vpravo z ventrální strany. Vzdálenost rohů přibližně 14 cm. Podle Beerbowera (1963), z Carrolla a kol. (1998).

Lysorophia

Lysorophia jsou zastoupeni např. rody *Lysorophus* a *Cocytinus* (obr. 409) ze svrchního karbonu a spodního permu. Zvláště rod *Lysorophus* byl hojný ve spodnopermských sladkovodních faunách Severní Ameriky (Bolt 1975). Rovněž u nich se projevila výrazná redukce končetin nejen co do velikosti, ale i co do počtu prstů. Výjimečně však Lysorophia dosahovali délky až 1,5 m, proi-

tože počet presakrálních obratlů se mnohdy blížil až 100. Z toho je možné usuzovat, že nebyli schopni pohybu na souši. Celá skupina je velmi dobře definovaná, ale zahrnuje jen málo rodů (kromě jmenovaných např. již jen *Molgophis*, *Pleuroptyx* a *Brachydectes*). Všechny jsou známy ze Severní Ameriky (jedinou výjimkou je pochybný nález z Irsku).



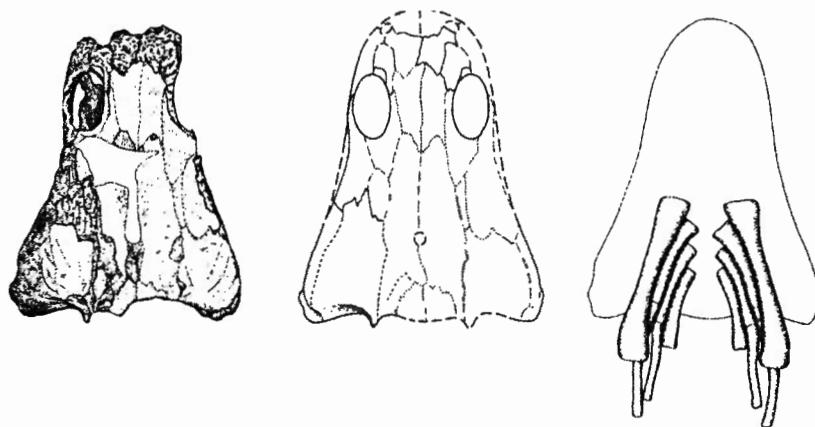
Obr. 409 Zástupce rodu *Cocytinus* (Lepospondyli, Lysorophia) ze svrchního karbonu Severní Ameriky (Ohio). Hadovité tělo (72 presakrálních obratlů) a redukované končetiny (na přední končetině se zachovaly pouze tři prsty) naznačují adaptace k permanentně vodnímu způsobu života. Celková délka zobrazeného jedince je přibližně 12 cm. Podle Carrolla a Gaskillové (1978).

Adelospodyli

Kromě uvedených skupin byli ve spodním karbonu Skotska zjištěni lepospondylní obojživelníci řádu Adelospodyli, kteří se vyznačují jedinou kostí na místě, kde u ostatních obojživelníků třetí doby bylo tabulare a squamosum; tato kost vybíhá v krátký roh. Jejich postorbitale je izolováno od okraje orbity výběžkem jugale. Tyto lepospondyly lze celkem dobře definovat jako skupinu, ale jejich fylogenetické vztahy k ostatním řá-

dům jsou nejisté, i když se zástupci skupiny Aistopoda mají společné to, že končetiny i enchondrální část pletence lopatkového nebyly osifikované (Andrewsová a Carroll 1991), a v poslední době se dokonce předpokládá, že nebyly vyvinuty vůbec (Carroll a Andrewsová in Carroll a kol. 1998). Typickým představitelem je *Adelogyrinus* (obr. 410), *Palaeomolgophis* a *Dolichopareias*.

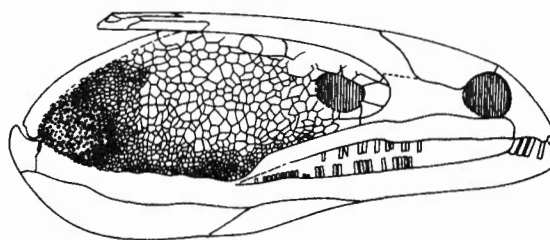
Obr. 410 *Adelogyrinus simorhynchicus* (Lepospondyli, Adelospondyli, Adelogyrinidae) ze svrchního karbonu Skotska. Vlevo stav zachování, uprostřed rekonstrukce střechy lebeční, vpravo rekonstrukce hyobranchiálního aparátu při pohledu z ventrální strany. Délka lebky v mediánní linii přibližně 4,5 cm. Podle Andrewsové a Carrolla (1991).



Aístopoda

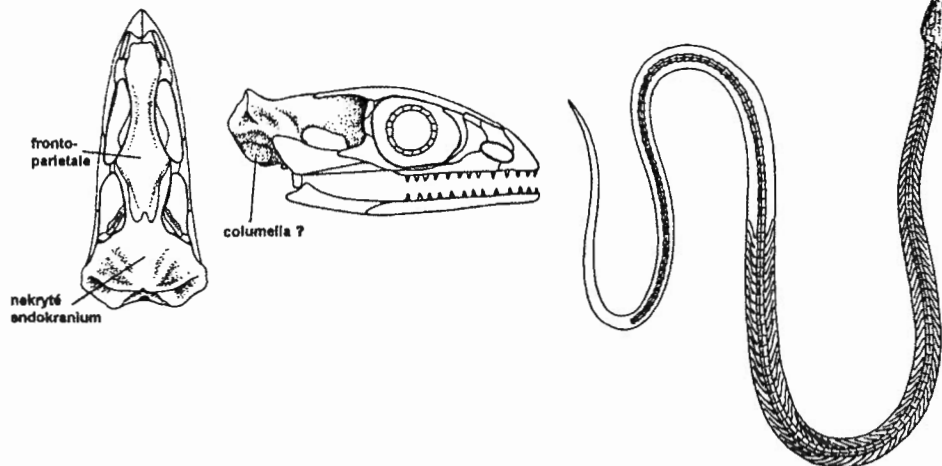
Zdá se, že tato skupina byla ze všech lepospondylů nejvíce specializovaná; zahrnuje totiž hadovité typy s malou hlavou a tělem bez jakýchkoliv končetin a pletenců, přičemž počet obratlů mohl dosahovat až 230. Obratle byly, stejně jako u ostatních lepospondylů, tvořeny kompaktním obratlovým centrem s pevně přirostlými oblouky. Na ně nasedala poměrně dlouhá žebra. U rodu *Ophiderpeton* (obr. 411), jednoho z nejstarších známých obojživelníků, bylo celé tělo kryto drobnými skulpturovanými šupinami. Dva druhy tohoto rodu (*O. granulatum* a *O. vicinum*) byly popsány ze svrchního karbonu plzeňské pánve (Nýřany). Odtud pochází i *Phlegethontia longissima* (původně *Dolichosoma*) (obr. 412); u tohoto rodu však šupinový pokryv nebyl nikdy zjištěn. Za zmínku stojí skutečnost, že u této formy došlo ke splynutí frontalií a parietalií do podoby kompaktní střechy lebeční (Gregory 1948); bylo dokonce zjištěno, že spodní a horní čelist se mohly otevírat stejně jako u hadů, takže tato forma mohla polykat kořist, která byla větší než průměr lebky (Lund 1978).

Všeobecně se předpokládá, že to byli obojživelníci žijící permanentně ve vodě, i když v minulosti byl vysloven i názor, že mohli žít podobně jako dnešní červoři. Tato aberantní skupina obojživelníků je někdy považována za zcela izolovanou skupinu nejistého systematického postavení, stojící mimo Amphibia (Milner 1993).



Obr. 411 Lebka *Ophiderpeton amphiuminus* (Lepospondyli, Aístopoda, Ophiderpetontidae) ze svrchního karbonu Severní Ameriky; pohled z pravé strany. Celková délka přibližně 35 mm. Novější studie (např. Bossy 1976, ex Carroll 1993) upřesňují, že *Ophiderpeton* měl sice rozsáhlé temporální okno (na tomto obrázku oblast krytá drobnými šupinami), bylo však zřetelně odděleno od orbity. Podle Steenové (1931).

Obr. 412 Vlevo lebka zástupce rodu *Phlegethontia* (Lepospondyli, Aístopoda, Phlegethontiidae) ze svrchního karbonu Severní Ameriky (Illinois). Pozoruhodné je vylehčení lebky a splynutí frontalií a parietalií do jediného elementu. Vpravo *P. longissima* ze svrchního karbonu České republiky (plzeňská pánve; Nýřany). Celková délka těla téměř 1 m. Podle Frice (1883), z Dechaseauxové (1955).



Pedomorfóza a vznik moderních obojživelníků

Na konci permu došlo v celosvětovém měřítku k výrazné změně klimatu, v jejímž důsledku vymřelo 75 % doposud existujících čeledí obojživelníků a 80 % čeledí plazů. Tyto klimatické změny zahrnovaly současně dva aspekty, které výrazně ovlivňují biologii především ektothermních živočichů: došlo k výraznému ochlazení doprovázenému aridizací. Toto bylo nepochybně hlavním impulsem pro vznik žab, a nikoliv skákání jako způsob lokomoce, jak se někteří mylně domnívají. Zhoršení klimatu mělo nepochybně za následek zvýšení rozdílů mezi ročními obdobími, což se v případě obojživelníků projevovalo především ve zkracování doby aktivity a prodloužení doby hibernace. Zkracování doby klimaticky příznivé však ovlivňovalo také vývoj larev, protože pokles teplot (doprovázený případně nástupem období sucha) před dosažením metamorfózy měl nutně za následek přezimování v larválním stavu, a tím podstatné prodloužení doby, která byla nutná pro dosažení pohlavní dospělosti. Jestliže tato klimatická změna byla dlouhodobá, bylo možné této nevýhodě čelit pouze tím, že se urychlil vývoj gonád a pohlavní dospělosti bylo dosaženo v larválním stavu, přičemž terminální stadia normální ontogeneze zanikla. Tento jev, který se nazývá neotenie, je celkem běžnou evoluční strategií, a to nejen u obojživelníků. Častá je rovněž pedomorfóza, při níž se schopnost rozmnožování posune nikoliv až do stadia larvy, nýbrž pouze do juvenilních stadií následujících po metamorfoze. Tyto mechanismy zřejmě hrály stěžejní úlohu při vzniku moderních obojživelníků. Jako nepřímý důkaz toho, že prvotním impulsem bylo zhoršení klimatu, je skutečnost, že ve stejné době vznikla u anatomicky pokročilých plazů ze skupiny Therapsida (tzv. savcovití plazi) metabolická thermoregulace (endothermie).

Pro mechanismus vzniku žab zkrácením somatogeneze v důsledku pedomorfózy hovoří i jejich prosté anatomické srovnání s larválními labyrinthodonty (bar. příl. obr. 22). Mezi typické znaky žab

i dalších moderních obojživelníků totiž patří to, že mají výrazně redukovaný skelet (redukce ústního patra, střechy lebeční, žebra rudimentární či srostlá s příčnými výběžky obratlů). To jsou všechno znaky, které můžeme pozorovat na kostře larválních obojživelníků ze skupiny Temnospondyli. Mechanismus transformace lebky larvy temnospondylního labyrinthodonta v lebku žáby si můžeme celkem lehko představit, protože existuje řada fosilních nálezů, které tento proces paleontologicky dokládají (i když se s velkou pravděpodobností nejedná o dokumentaci přímé fylogenetické posloupnosti).

Argumenty ve prospěch monofyletického původu recentních obojživelníků (tento koncept vyjadřuje pojmenování Lissamphibia, které shrnuje všechny moderní obojživelníky do jediného taxonu) se spatřují především ve stavbě zubů, které se člení na bazální pedicel a distální korunku (tzv. pedicelátní zub; Parsons a Williams 1963). Jen několik forem recentních obojživelníků toto rozdělení postrádá (*Discoglossus*, *Ceratophrys*, *Necturus*, *Proteus*), přičemž tato zjednodušená stavba je považována za sekundární jev (Schultze 1970). Protože pedicelátní zuby mají larvální Temnospondyli, je tento rys považován za další, který dokládá neotenický, resp. pedomorfický vznik moderních skupin obojživelníků.

Na druhé straně však byly konstatovány výrazné rozdíly mezi hlavními skupinami moderních obojživelníků, a to jak anatomické, tak i zoogeografické. To by naznačovalo, že moderní skupiny obojživelníků vznikly z různých skupin paleozoických obojživelníků: žáby (*Anura*) z temnospondylů z okruhu čeledi *Doleserpetontidae* nebo *Capitosauridae*, ocasatí (*Caudata*) z blíže neurčené skupiny Temnospondyli (jiné než žáby, jak o tom svědčí jejich absence na kontinentech původní Gondwany). Červoři (*Apoda*), kteří jsou od těchto dvou skupin recentních obojživelníků ještě mnohem odchylnější, se dokonce odvozují od mikrosaurů (Carroll a Currie 1975).

Žáby

Systém:

(podle Sanchíze 1998 a různých autorů)

Infratřída: Salientia, syn. Ecaudata (žáby, syn. bezocasí) (sp. trias - récent)

Rád: Proanura (sp. trias)

Čeď: Triadobatrachidae (sp. trias)

Řád: Anura (sp. jura - récent)

Podřád: Discoglossoidi (? stf. jura, svrch, jura - récent)

Čeď: Leiopelmatidae (? stf. jura, svrch, jura - récent)

Čeď: Discoglossidae (svrch, jura - récent)

Podřád: Mesobatrachia (sp. křída - récent)

- Nadčeleď: Pipoidea (sp. křída - récent)
 - Čeleď: Palaeobatrachidae (svrch, křída - sp. pleistocén)
 - Čeleď: Pipidae (sp. křída - récent)
 - Čeleď: Rhinophrynididae (svrch, paleocén - récent)
- Nadčeleď: Pelobatoidea (eocén - récent)
 - Čeleď: Pelobatidae (eocén - récent)
 - Čeleď: Scaphiopodidae (sp. eocén - récent)
 - Čeleď: Pelodytidae (svrch, oligocén - récent)
- Podřád: Neobatrachia (svrch, křída - récent)
 - Nadčeleď: Hyloidea (svrch, křída - récent)
 - Čeleď: Leptodactylidae (svrch, křída - récent)
 - Čeleď: Rheobatrachidae (récent)
 - Čeleď: Myobatrachidae (sp. eocén - récent)
 - Čeleď: Sooglossidae (récent)
 - Čeleď: Dendrobatidae (récent)
 - Čeleď: Bufonidae (stř. paleocén - récent)
 - Čeleď: Brachycephalidae (récent)
 - Čeleď: Hylidae (paleocén - récent)
 - Čeleď: Rhinodermatidae (récent)
 - Čeleď: Pseudidae (récent)
 - Čeleď: Centrolenidae (récent)
 - Čeleď: Pelodryadidae (svrch, pliocén - récent)
 - Nadčeleď: Microhyloidea (sp. miocén - récent)
 - Čeleď: Microhylidae (eocén - récent)
 - Nadčeleď: Ranoidea (eocén - récent)
 - Čeleď: Ranidae (sp. miocén - récent)
 - Čeleď: Rhacophoridae (eocén - récent)
 - Čeleď: Anthroleptidae (récent)
 - Čeleď: Hyperoliidae (récent)
 - Čeleď: Hemisidae (récent)
- Anura incertae sedis
 - Prosalirus bitis* (sp. jura)

Diagnóza: Obojživelníci, jejichž frontalia a parietalia splynula v jediný element frontoparietale; skelet výrazně redukovaný (redukce ústního patra, střechy lebeční, snížený počet presakrálních obratlů, ocasní obratle v dospělosti srostlé v kompaktní urostyl, žebra rudimentární či srostlá s příčnými výběžky obratlů, kosti předloktí a bérce splývají v jediný element); pokud je vyvinuta sluchová kůstka (columella), je složeným derivátem čelistního oblouku (pars externa plectri) a jazylkového oblouku (pars interna plectri); larvální čelisti jsou kryty rohovitou vrstvou a jsou strukturálně odlišné od čelistního aparátu dospělců.

Na tom, že žáby fylogeneticky navazují na skupinu Temnospondyli, se v poslední době shoduje většina paleontologů. Shodují se rovněž v tom, že v tomto fylogenetickém procesu se významně uplatnila progeneze, tedy evoluční mechanismus, při kterém byla odbourána konečná stadia ontogeneze předků (Boy 1992, Roček 1995, Roček a Rage 2000a).

Kostra žab je v mnoha ohledech odlišná od obecného schématu primitivních tetrapodů. Na lebce splynulo frontale a parietale do podoby složené kosti frontoparietale; u mnoha forem (např. u rodu *Pelobates*) tato původně párová složená kost splývá dokonce do podoby jediné nepárové (Roček 1988b). Primární ústní patro je extrémně redukované, takže oční bulvy prominují do dutiny ústní. Ilium je u žab výrazně protaženo směrem k lebce a k jeho přednímu konci se upínají příčné výběžky sakrálního obratle. Při povrchním pohledu by se mohlo zdát, že ilium expandovalo od místa kloubem zadní končetiny směrem dopředu, ale ve skutečnosti se ilia prodlužovala současně se

zkracováním páteře (tedy snižováním počtu presakrálních obratlů) směrem dozadu, čímž se zkrácení páteře kompenzovalo a udržela se tak určitá minimální vzdálenost mezi předními a zadními končetinami. Tento proces je dokumentován jednak průběhem svalů, které se u žab upínají jedním koncem na boky těla a druhým na okolí kloubní jamky (acetabula), a jsou tedy odkloněny směrem dozadu, a jednak samotným faktem, že urostyl, který vzniká splynutím ocasních obratlů, se dostal až před úroveň acetabula. Je zřejmé, že z nějakého biomechanického důvodu bylo důležité, aby se vzdálenost mezi předními a zadními končetinami dále nezmenšovala.

Výrazné změny proběhly i v raných ontogenetických stádiích (tedy u pulců). Týkají se především čelistního aparátu. Ve velmi raných stádiích se čelistní oblouk (tedy palatoquadratum a mandibulare, resp. Meckelova chrupavka) zakládá jako jediná vertikálně postavená struktura. Později během larválního vývoje se však otáčí směrem dopředu, takže zaujímá horizontální polohu a přední

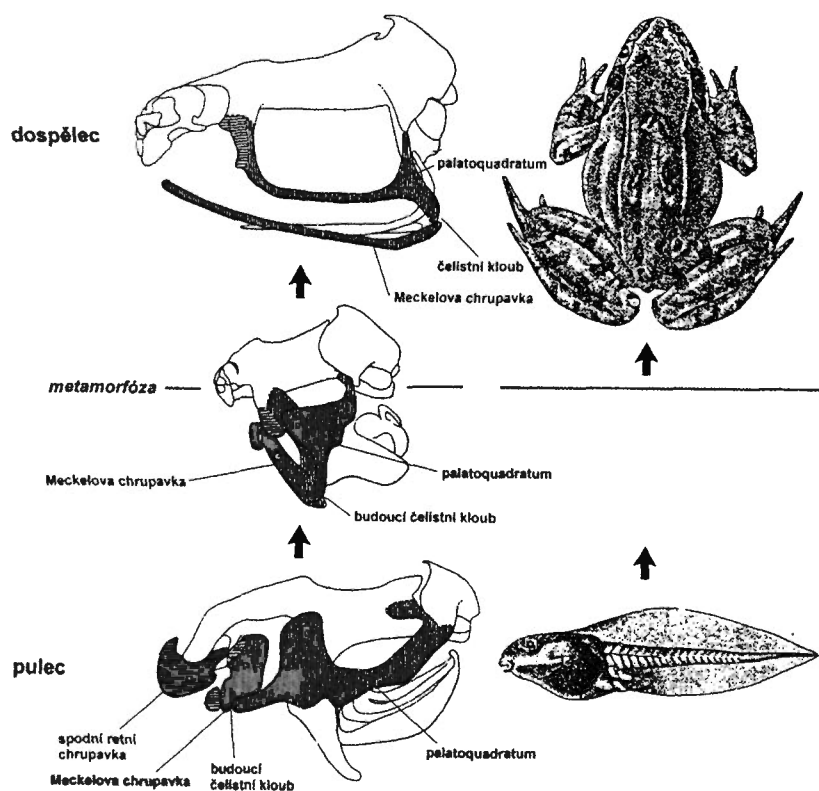
konec (dříve spodní) podporuje prostřednictvím mandibulare spodní labiální chrupavky, které spolu s horními labiálními chrupavkami tvoří ústní ústrojí pulců. Během metamorfózy palatoquadratum znovu rotuje do své původní vertikální polohy (obr. 413), labiální chrupavky zanikají, mandibulare se protahuje, a tím vzniká ústní aparát dospělé, který se strukturálně shoduje s ústním aparátem ostatních obojživelníků. Tato dočasná larvální specializace se nejspíše vyvinula v souvislosti se specifickým způsobem získávání potravy (oškrabávání pomocí rohovitých čelistí upevněných na labiálních chrupavkách).

Všechny trendy pozorovatelné na dospělci byly naznačeny již u rodu *Triadobatrachus* ze spodního triasu Madagaskaru (obr. 414; bar. příl. obr. 23), nejstaršího obojživelníka, který má přímé vztahy k žábám. Jeho lebka je již k nerozeznání od žabi, avšak postkranální skelet (počet obratlů, zachované ocasní obratle, stejné proporce předních a zadních končetin, doposud izolované kosti předloktí a bérce, krátké ilium) ještě upomíná na temnospondylní předky. Z celkové stavby těla je patrné, že *Triadobatrachus* nebyl ještě schopen skákání a že se pohyboval lezením (Roček a Rage 2000b). To naznačuje, že impulsem k evoluci žab nebyl skákavý pohyb, nýbrž neotenie, protože lebka triadobatracha připomíná svou stavbou lebku

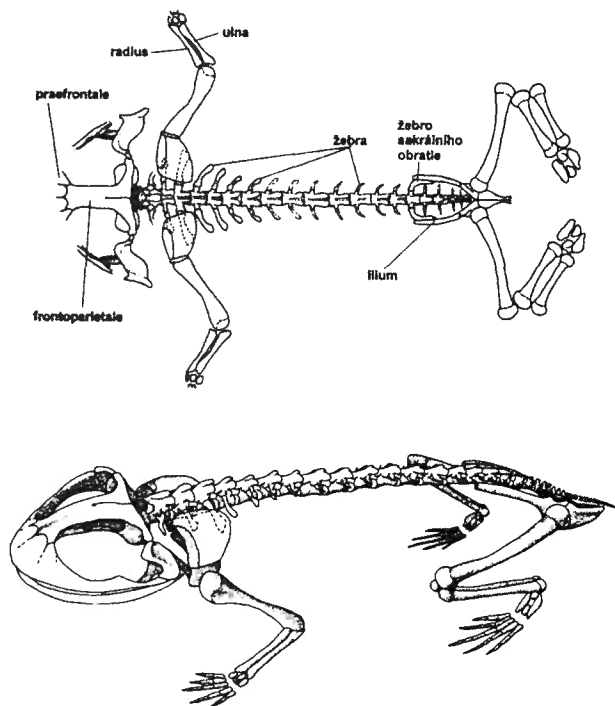
některých larválních labyrinthodontů (Rage a Roček 1989). Z hlediska paleogeografie je pozoruhodné, že ve spodnotriasových uloženinách jižního Polska byly nalezeny izolované kosti (např. ilia), které se velmi podobají iliím triadobatracha (Evansová a Borsuk-Biatynicka 1998); nález byl popsán pod názvem *Czatkobatrachus* (viz též Roček a Rage 2000b). Svědčí to o tom, že přechod mezi temnospondylními obojživelníky a žábami se mohl odehrát ve značně rozsáhlém geografickém prostoru.

Poté následuje časový hiát více než 30 milionů let, ze kterého chybějí jakékoliv doklady další evoluce žab. Pro její poznání je to však klíčová doba, protože se během ní žáby anatomicky konstituovaly do definitivní podoby a rovněž se rozšířily do geograficky natolik vzdálených oblastí, jako je dnešní Severní Amerika a Jižní Amerika. Nejstarší známý zástupce skutečných žab (Anura) je *Prosalirus bitis* (obr. 415) ze spodní jury (pliensbach) Severní Ameriky (lokalita Gold Spring, Arizona). Struktura pánve a řada ostatních kosterních elementů, z nichž některé byly zachovány v původním spojení, naznačují, že tyto žáby již byly schopné skákavého pohybu (Shubin a Jenkins 1995).

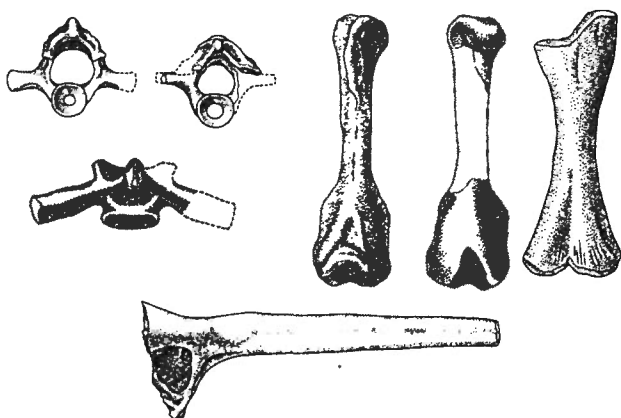
Ostatní zástupce žab z rané jury (viz též Roček 2000) lze bez problémů zařadit k čeledím Leiopelmatidae (*Vieraella*, *Notobatrachus*; obr. 416) a Dis-



Obr. 413 Změny čelistního aparátu během metamorfózy u žab (Anura) při pohledu na endokranium z levé strany. U pulců je čelistní aparát tvořen spodní a svrchní retní chrupavkou. Během metamorfózy tyto chrupavky zanikají nebo splývají s jinými strukturami a funkci čelistního aparátu přejímají palatoquadratum a Meckelova chrupavka (= mandibulare), doplněná u některých žab (např. Pipidae) rudimentem svrchní retní chrupavky (mentomandibulare). Meckelova chrupavka je ceratobranchiale čelistního oblouku, mentomandibulare (tzn. svrchní retní chrupavka, cartilago labialis superior) je hypobranchiale čelistního oblouku. U dospělých žab je pars pterygoquadrata umístěna pod sluchovým pouzdrům a spolu vytváří čelistní kloub, pars autopalatina je štíhlá výztuha při okraji orbity, která se u pulců nazývá commissura quadratocranialis anterior. Podle Ročka (1981).

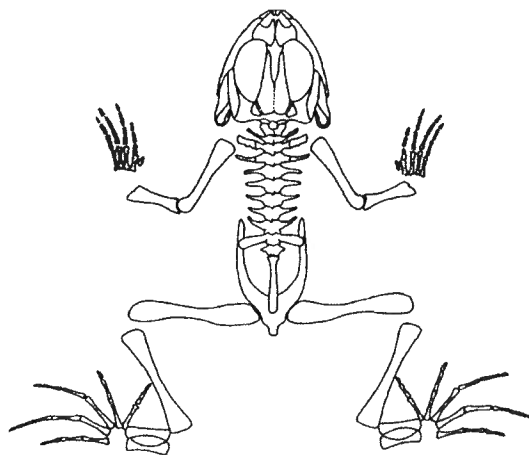


Obr. 414 *Triadobatrachus massinoti* (Amphibia, Ecaudata, Proanura) ze spodního triasu Madagaskaru. S výjimkou některých detailů (přítomnost praefrontale) byla lebka již totožná s lebku moderních žab (frontoparietaha byla již částečně srostlá v jediný nepárový element), ale postkranální skelet byl ještě vyvinut podobně jako u temnospondylních obojživelníků (větší počet presakrálních obratlů, krátký ocas, přední a zadní končetiny přibližně stejně dlouhé, kosti předloktí a tibia a fibula doposud nesrostlé). Ilium však již expandovalo směrem dozadu, čímž se kyčelní kloub dostal na úroveň ocasu. Celková délka živočicha mírně přesahovala 10 cm. Podle Ragea a Ročka (1989). Viz též bar. příl. obr. 23.



Obr. 415 *Prosalirus bitis* ze spodní jury Severní Ameriky, nejstarší paleontologicky doložená žába. Vlevo nahoře presakrální obrátle při pohledu ze zadní strany, pod nimi sakrální obrátel v dorzálním pohledu. Vpravo humérus při pohledu zepředu a zezadu, úplně vpravo radioulna. Dole pravé ilium. Délka ilia přibližně 12 mm. Podle Jenkinse a Shubina (1998).

coglossidae (*Eodiscoglossus*), přežívajícím až do recentu. Pipidae jsou rovněž primitivní skupinou, její zástupci (*Pipa*, *Xenopus*) jsou však značně pozměněni zkrácením ontogenetického vývoje (pedomorfózou). Zvláštní pipid se silně osifikovanou kostrou a fylogenetickým vztahem k recentnímu rodu *Hymenochirus* byl popsán pod názvem *Pachybatrachus taqueti* ze svrchní křídy střední Afriky (Báezová a Rage 1998).

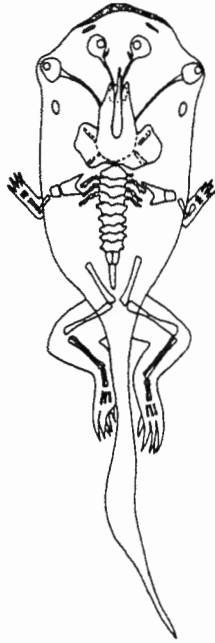


Obr. 416 *Notobatrachus degiustoi* (Amphibia, Anura, Leiopelmatidae) ze spodní jury Argentiny (Patagonie). Je patrné, že již počátkem jury dosáhly žáby definitivního strukturálního schématu, které se pak téměř 200 milionů let nezměnilo a přetrvalo dodnes. Délka těla největších exemplářů 14 cm. (Orig.)

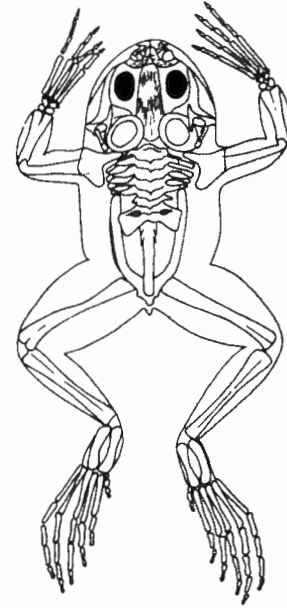
Podíváme-li se na celkový obraz evoluce žab, je na první pohled nápadné, že přes svoji konzervativní povahu to byli velmi úspěšní obojživelníci. Můžeme tak soudit například podle toho, že definitivní strukturální schéma žab se konstitovalo již před nejméně 210 miliony let (tedy v době, kdy se objevili první dinosauři) a že přestože jsou žáby a zejména jejich larvami stadia (pulci) málo rezistentní vůči změnám životních prostředí, přežily bez problémů (dokonce na úrovni čeledí) vymírání na konci křídy. Pulci žab se zachovali již z rané křídy (obr. 417). Jedinou skupinou žab, která vymřela (v raném pleistocénu), jsou Palaeobatrachidae (obr. 418; viz též bar. příl. obr. 24), patrně v důsledku svého permanentně vodního způsobu života s omezenou možností migrace. Přestože žáby přežily vymírání na konci křídy, změny na konci eocénu výrazně zasáhly do jejich rozšíření; v Evropě např. vymřel rod *Thaumastosaurus* (obr. 419) z čeledi Leptodactylidae, tedy žába, která sem pronikla z kontinentů jižní polokoule a jejíž nejbližší příbuzní (např. rohatka *Ceratophrys*) dnes přežívají v Jižní Americe.

Uniformní struktura žab je patrně dána způsobem jejich života v období jejich vzniku, takže evoluční rozrůznění této skupiny se projevuje v jiných než anatomických rysech, např. ve způsobu

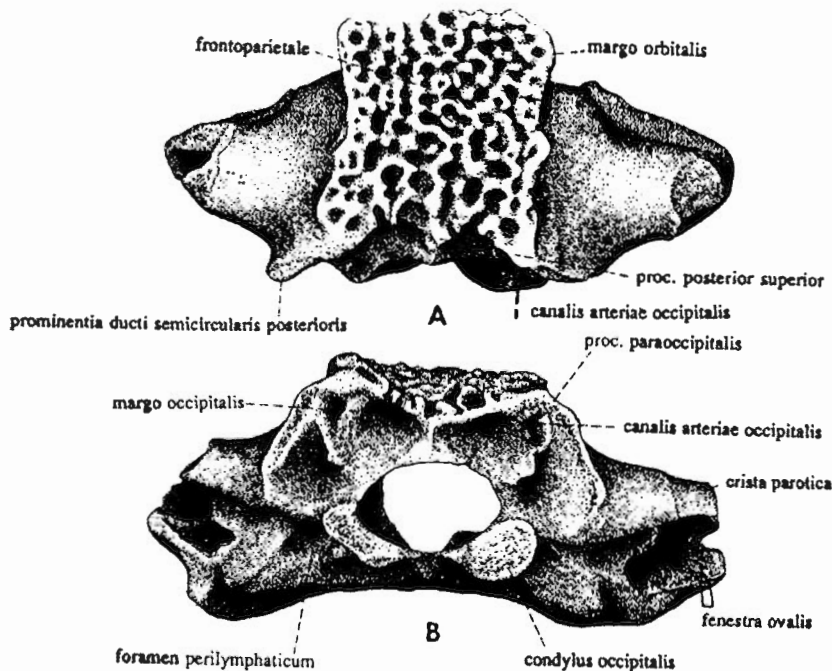
péče o pulce (extrémním případem je recentní australský *Rheobatrachus*, jehož pulci se vyvíjejí v žaludku samic; jde o jediný případ v celé živočišné říši).



Obr. 417 *Shomronella jordania* (Amphibia, Anura, Pipidae) ze spodní křídy Izraele. Metamorfující pulec. Celková délka těla necelých 6 cm. Podle Estese a kol. (1978).



Obr. 418 *Palaeobatrachus grandipes* (Amphibia, Anura, Palaeobatrachidae) z oligocénu střední Evropy (Česká republika, Bechlejovice). Představitel jediné vymřelé čeledi žab. Délka těla přibližně 4 cm. Podle Špinara (1972). Viz též bar. prii. obr. 24.



Obr. 419 Zadní část lebky žáby *Thaumatosauros bottii* (Anura, Leptodactylidae) ze svrchního eocénu Francie (Quercy). A - pohled z dorzální strany, B - pohled zezadu. Je to důkaz, že v období, kdy v Evropě bylo tropické klima (křída-eocén), se žáby mohly rozšířit z kontinentů jižní polokoule přes eurasijský kontinent do Evropy, kde pak v důsledku klimatických změn na konci eocénu („grande coupure“) vymřely. Podle Ročka a Lamauda (1995).

Ocasatí

Systém:
(Podle Estese
1981, doplněno)

- Infratrída: Caudata, syn. Urodela (ocasatí) (stř. jura - récent)
Caudata inc. sedis
- Rod: *Marmorerpeton* (stř. jura)
Rod: *Comonecturoides* (svrch, jura)
Rod: *Hylaeobatrachus* (sp. křída)
- Řád: Karauroidea (svrch, jura)
Čeď: Karauridae (svrch, jura)
- Řád: Cryptobranchoidea (svrch, paleocén - récent)
Čeď: Cryptobranchidae (svrch, paleocén - récent)
Čeď: Hynobiidae (récent)
- Řád: Prosirenoidea (sp. křída)
Čeď: Prosirenidae (sp. křída)
- Řád: Proteoidea (svrch, paleocén - récent)
Čeď: Proteidae (svrch, paleocén - récent)
Čeď: Batrachosauroididae (svrch, křída - sp. pliocén)
- Řád: Amphiumoidea (svrch, křída - récent)
Čeď: Amphiumidae (svrch, křída - récent)
- Řád: Ambystomatoidea (svrch, křída - récent)
Čeď: Dicamptodontidae (paleocén - récent)
Čeď: Scapherpetontidae (svrch, křída - svrch, paleocén)
Čeď: Ambystomatidae (sp. oligocén - récent)
- Řád: Plethodontoidea (sp. miocén - récent)
Čeď: Plethodontidae (sp. miocén - récent)
- Řád: Salamandroidea (svrch, křída - récent)
Čeď: Salamandridae (paleocén - récent)
Čeď: Sirenidae (svrch, křída - récent)

Diagnóza: Obojživelníci, jejichž frontale a parietale zůstaly zachovány jako samostatné kosti; columella zanikla a na registraci zvukových kmitů se podílí pletenec lopatkový a m. opercularis; ocas je zachován; na rozdíl od pulců žab mají larvy ocasatých pravé zuby; v ontogenezi larev se nezakládají retní chrupavky (čelistní aparát se během celé ontogeneze skládá z palatoquadrata a mandibulare).

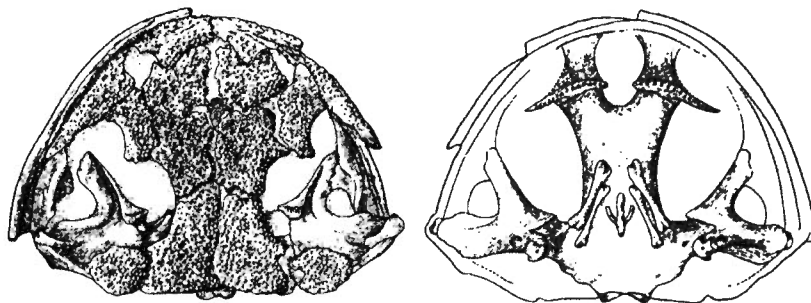
Podle Carrolla a Holmese (1980) mají ocasatí obojživelníci řadu znaků, kterými se odlišují od žab i od temnospondylních obojživelníků; oba autoři předpokládají, že se ocasatí vyvinuli z mikrosaurů, na což usuzují podle absence středoušních struktur a některých výrazných rozdílů v čelistních svalech. Žáby a ocasatí by se podle tohoto názoru tudíž vyvíjeli nezávisle na sobě již od raného karbonu.

Nejstarší nálezy ocasatých obojživelníků pocházejí ze střední jury Anglie a byly popsány (Evansová a kol. 1988) pod rodovým jménem *Marmorerpeton*. Další nálezy jsou z pozdní jury (*Karaurus* z Kazachstánu; obr. 420). Z nejranější spodní křída Belgie je znám neotenický rod *Hylaeobatrachus* a stejně starý

je doposud nepojmenovaný nález z Izraele (Něvo 1963). Kompletně metamorfovaný je *Valdotriton* ze spodní křída Španělska (Evansová a Milner 1996). Jak již bylo naznačeno, má řada zástupců (včetně mesozoických) zachovány zbytky žaberních oblouků, což svědčí o jejich neotении nebo alespoň pedomorfóze. Stejně rysy mají i terciární formy (např. *Andrias*, hojně nacházený i u nás v podkrušnohorských pánvích). Tato evolučně plastická skupina obojživelníků přežila, podobně jako žáby a červoři, bez zjevné újmy vymírání na konci druhohor.

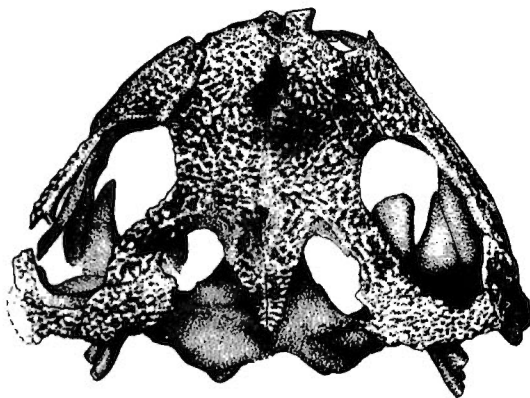
Ocasatí obojživelníci mají kostru redukovanou podobně jako žáby, takže mechanismem jejich vzniku byla nepochybně rovněž pedomorfóza ne-

Obr. 420 *Karaurus sharovi* (Amphibia, Caudata, Karauridae) ze svrchní jury Kazachstánu, jeden z nejstarších paleontologicky doložených ocasatých obojživelníků. Největší šířka lebky 45 mm. Podle Ivachnenka (1978).



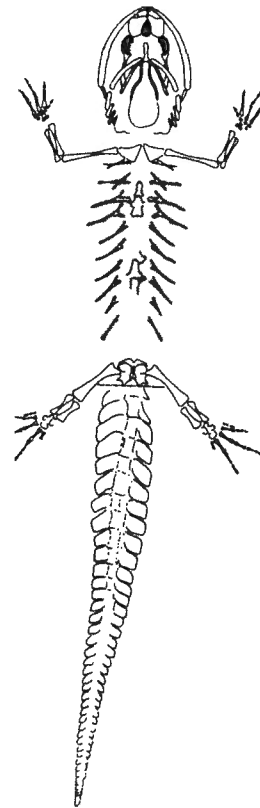
bo dokonce neotenie. Řada forem tuto strategii využívala i nadále (např. *Karaurus*). Neotenie je nejčastější adaptací, kterou ocasatí reagovali na zhoršení klimatických podmínek také ve třetihorách a která jim umožnila přežít až do dnešní doby. Byla zřejmě hlavním evolučním mechanismem, kterým se z teplomilných a plně vyvinutých eoceních forem (např. *Chelotriton*; obr. 421) staly v důsledku oligocenního ochlazení neotenicke larvy (např. *Brachycormus*; obr. 422); z nich se během doby vyvinul (zánikem branchiálního skeletu, avšak persistencí larválně zjednodušené kostry lebky) recentní rod *Triturus*.

Všichni zástupci recentních i fosilních ocasatých obojživelníků většinou pocházejí z Laurasie a mají amficoelní nebo opisthocoelní obratle. Rage a kol. (1993) však našel křídové (maastricht)



Obr. 421 *Chelotriton* sp. (Amphibia, Caudata, Salamandridae) ze svrchního oligocénu Německa (Enspel, Hesensko). Výrazně osifikovaný obojživelník (viz skulptura na povrchu lebky), u kterého se však projevovaly náznaky neotenie (jsou zachována osifikovaná ceratobranchialia). Šířka lebky přibližně 3 cm. (Orig.)

ocasatě obojživelníky z Gondwany (Bolívie) s procoelními obratli. Na jejich základě byla ustavena nová čeleď Notepedontidae, ale nález je značně fragmentární a je potřeba jej ověřit.



Obr. 422 *Brachycormus noachicus* (Amphibia, Caudata, Salamandridae) ze svrchního oligocénu Německa (Rott). Neotenicke obojživelník, stojící strukturálně blízko recentnímu rodu *Triturus*. Rekonstrukce kostry ve ventrálním pohledu, ocasní obratle zakresleny v laterálním pohledu. Celková délka těla přibližně 50 mm. Podle Ročka (1996a).

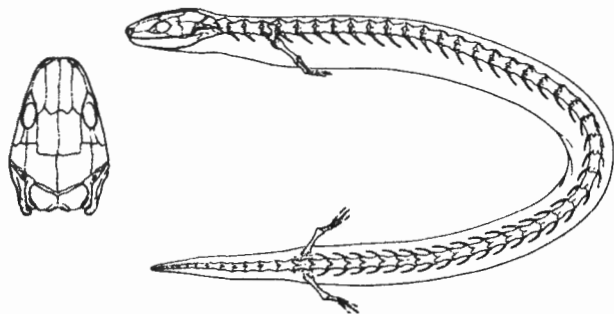
Červoři

Systém: Infratřídaj Apoda (červoři) (sp. jura - récent)
(Podle Carrolla 1993, doplněno) Řád: Gymnophiona (sp. jura - récent)
Čeleď: Eocaeciliidae (sp. jura)
Čeleď: Caeciliidae (svrch, paleocén - récent)
Čeleď: Ichthyophiidae (récent)
Čeleď: Scolecomorphidae (récent)
Čeleď: Typhlonectidae (récent)
Čeleď: Rhinatrematidae (récent)

Diagnóza: Recentním zástupcům chybějí končetiny a pletence; při předním okraji orbity je deprese pro zakotvení tykadla (tentakulární jáma); sluchové pouzdro pevně srostlé s occipitale laterale (celek se nazývá os basale); na spodní čelisti je vyvinut retroartikulární výběžek (tzn. část spodní čelisti, která prominuje za úroveň čelistního kloubu).

Byla již zmínka (str. 234) o tom, že červoři jsou na podkladě lebečních podobností odvozováni od lepospondylní skupiny Microsauria (Carroll a Currie 1975).

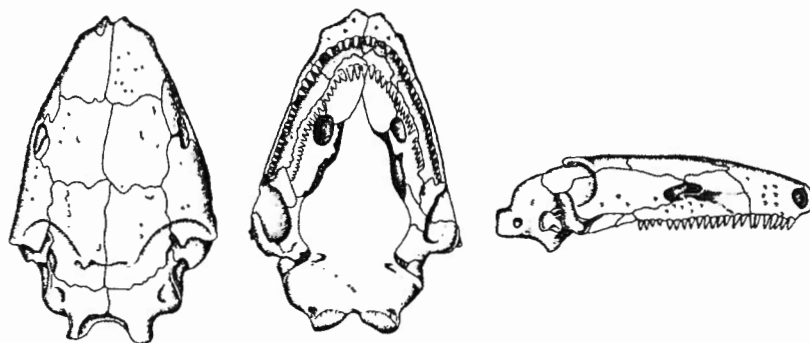
Nejstarší zástupci červořů jsou známi z rané jury (*Eocaecilia*; obr. 423) lokality Gold Spring v Arizoně. Je zajímavé, že pocházejí ze stejné lokality jako nejstarší žába *Prosalirus*. Příslušníci rodu



Obr. 423 *Eocaecilia micropodia* (Amphibia, Apoda, Eocaeciliidae) ze spodní jury Arizony, nejstarší zástupce červorů, u něhož se ještě zachovaly zbytky končetin. Vlevo lebka v dorzálním pohledu. Délka lebky v mediánní linii 12,5 mm. Podle Jenkinse a Walshe (1993).

Eocaecilia ještě měli zachované krátké končetiny, takže se poněkud podobají ocasatým obojživelníkům, liší se však od nich souvislým lebečním krytem (obr. 424) a dalšími diagnostickými znaky červorů. Je tedy zřejmé, že je to přinejmenším stejně starobylá skupina jako žáby a ocasatí (Jenkins a Walsh 1993). Jediné další fosilní záznamy jsou z pozdní křídly Bolívie (Rage 1986) a paleocénu Brazílie (Estes a Wakeová 1972)

Některým recentním červorům chybějí oči, jiní je mají překryty kostmi. Kuriózním případem je východoafrický *Scolecormorphus*, jehož oči jsou přichyceny na bázi tykadlovitých výběžků (tentakule), které jsou spojeny s vomeronasálním orgánem a plní tak funkci chemoreceptorů (O'Reilly a kol. 1996). Červor *Typhlonectes eiselti* je největším recentním bezplicnatým obojživelníkem (Nussbaum a Wilkinson 1995).

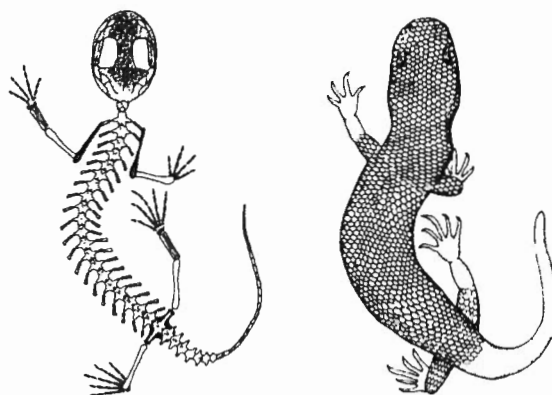


Obr. 424 Lebka recentního červora *Granisonia alternans* (Seychely). Délka lebky v mediánní linii 10 mm. Podle Carrolla a Currieho (1975).

Albanerpetontidae

Byli to drobní ocasatí obojživelníci nejistého systematického postavení, považovaní za zvláštní linii moderních obojživelníků na úrovni ostatních tří podtříd (tedy žab, ocasatých a červorů). Jejich nejstarší zástupci jsou známi ze střední jury (bajocian) Francie (Seiffert 1969). Byli rozšířeni v Euramerice až po Střední Asii a jejich poslední zástupci jsou zaznamenáni v miocénu Francie. Od ostatních tří skupin recentních obojživelníků se liší nepedicelátními trikuspídními zuby, polygonálními dermálními šupinami na povrchu hlavy i celého těla a kraniovertebrálním spojením v podobě dvou týlních hrboľů, což je znak vyskytující se jinak pouze u amniotních obratlovců. Navíc jsou jejich frontalia srostlá v nepárovou kost. Patří sem rod *Celtdens* (obr. 425) ze střední jury Anglie (McGowan 1996) a ze spodní křídly Las Hoyas ve Španělsku (Evansová a McGowan 1995) a rod *Albanerpeton*, známý především z miocénu Francie (Estes a Hoffstetter 1976), v poslední době však nalezený rovněž v křídlo-

vých sedimentech Severní Ameriky (Gardner 1999) a Asie (Gardner a Averianov 1998).



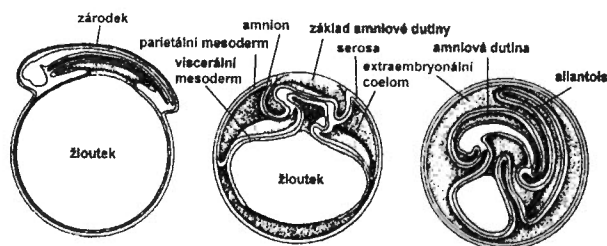
Obr. 425 *Celtdens ibericus* (Amphibia inc. sedis, Albanerpetontidae) ze spodní křídly Španělska. Tělo včetně hlavy bylo pokryto drobnými šupinami, což naznačuje, že se jednalo o převážně terestrické obojživelníky. Celková délka těla přibližně 10 cm. Podle Evansové a McGowana (1995).

Zárodečné obaly - Anamnia versus Amniota

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

Protože zárodečné obaly vznikají primárně jako ochrana před vyschnutím, je logické, že u vodních živočichů se nevyvíjejí, nebo se vyvíjejí v souvislosti s jinou než ochrannou funkcí (např. hydrostatická funkce vnějších rosolovitých obalů vajíček žab, které však zároveň slouží rané larvě jako zdroj živin). Ochranu embrya před vyschnutím zajišťuje okolní vodní prostředí a zárodek se vyvíjí v podobě blastuly a gastruly nebo (zvláště v případech zárodků vyvíjejících se z polylecítálních telolecítálních vajíček) přímo na povrchu žloutkového vaku. Žloutková část se nerýhuje a zárodek se diferencuje dělením buněk při animálním pólu vajíčka. V dalším vývoji se uvnitř tenké vrstvy cytoplasmu na povrchu žloutku dělí pouze jádra, avšak toto dělení není doprovázeno odpovídajícím dělením cytoplasmu. Vzniká tím tenká vrstvička soubuní (syncytia) nazývaná periblast. Periblast (oddělující embryo od masy žloutku) a v něm uzavřený žloutek se nazývají žloutkový vak. Zárodek se vyvíjí přímo na jeho povrchu. S postupným růstem a diferenciací zárodka (doprovázenými vznikem základů tělních orgánů) se mezi žloutkovým vakem a tělem zárodka vytváří tenká žloutková stopka (jako výběžek žloutkového vaku; nemusí však být vytvořena vždy), kterou procházejí žloutkové cévy (venae vitellinae, resp. venae omphalomesentericae). Tyto cévy jsou přímo napojeny na cévní systém embrya. Žloutkový vak se zmenšuje úměrně s tím, jak jsou živiny spotřebovávány. Líhnutí („rozplavání plůdku“) nastává v době, kdy se proráží druhotný ústní otvor a larva díky tomu začne přijímat potravu z vnějšího prostředí. Žloutkový vak poté zcela zaniká jako postupně se zmenšující výduť na ventrálním povrchu těla larvy.

U obratlovců shrnovaných pod název Amniota vznikají extraembryonální obaly částečně z obalů vajíčka, které se vytvářejí po jeho oplodnění sekrecí stěn vejcovodů na povrchu vyvíjejícího se zárodka a žloutkového vaku. Kromě toho se však vytvářejí vlastní zárodečné obaly (obr. 426). Zpočátku se - stejně jako u vodních obratlovců - vytváří mezi embryem a žloutkovým vakem tenká blanka označovaná jako periblast. Z ventrální stěny zárodka prorůstají do žloutkového vaku žloutkové cévy. Okolo celého žloutkového vaku pak expanduje mesoderm, přičemž se člení na dvě vrstvy: vnitřní, směrem k žloutkovému vaku (viscerální mesoderm), a vnější, směřující ke stěně vajíčka (parietální mesoderm). Obě vrstvy mezi sebou uzavírají dutinu, která je výběžkem tělního coelomu. Protože tento coelom vybíhá daleko od vlastního embrya, nazývá se extraembryonální coelom. Vyvíjející se zárodek se zanořuje do nitra vajíčka, přičemž je přerůstán okrajovou řasou parietálního mesodermu, jejíž protilehlé okraje se posléze spojí. Vzniká tak dutina (amniotická dutina), která je dorzálně překryta dvouvrstevnou stěnou: vnitřní vrstva se nazývá amnion, vnější vrstva serosa (chorion). Amniotická dutina je vyplněna amniotickou tekutinou, takže zárodek se stále vyvíjí v ochranném prostředí kapaliny. V tomto uzavřeném celku vzniká však problém s odvodem produktů metabolismu. Odpadní produkty metabolismu (nerozpustné krystaly kyseliny močové) se proto hromadí ve výchlípcce zadní části prvostřeva, v malém váčku zvaném allantois. Allantois je tedy - zjednodušeně řečeno - embryonální močový měchýř. Je logické, že se během vývoje zárodka zvětšuje úměrně se zvyšujícím se množstvím metabolického odpadu a expanduje do extraembryonálního coelomu. Protože se však zároveň žloutkový vak zmenšuje, dochází k prsto-



Obr. 426 Vlevo stavba vajíčka vodních obratlovců a obojživelníků, kde se zárodek vyvíjí nekrytý na povrchu, a proto musí být vajíčka kladena do vody. Vpravo je znázorněno vajíčko kryté vaječnými obaly se zárodkem zanořeným pod povrch do amniotické dutiny. Uprostřed je hypotetické přechodné stadium znázorňující, jak došlo k zanoření zárodka do nitra vajíčka. Podle Romera a Parsonse (1977).

rove kompenzaci. Postupně allantois expanduje po značné části povrchu žloutkového vaku, takže tvoří další, i když neúplně uzavřený embryonální obal, navíc tvořený dvěma vrstvami. Vnější vrstva postupně

získává funkci dýchacího orgánu, protože jí prorůstá pleteň krevních kapilár původem z dorzální aorty. Přes tuto vrstvu dochází k příjmu kyslíku a výdeji oxidu uhličitého.

Potrava a vznik spánkových jam

Primitivní vodní obratlovci získávali potravu tak, že ji proudem vody nasávali nebo - pokud byli predátory - kořist čelistmi uchopovali a polykali ji celou. Zuby na čelistech byly proto jen drobné, zato špicemi většinou zahnuté dozadu, aby se kořist nemohla vysmeknout. Stejně tak tomu bylo u piscivorních nebo insektivorních paleozoických obojživelníků. Je zřejmé, že nepřiliš silný stisk čelistí mohly pro tento účel uspokojivě zajišťovat adduktory, tedy svaly, které se upínaly blízko čelistního kloubu na spodní čelisti a zabíhaly do prostoru mezi sluchovým pouzdrmem (části endokrania) a na povrchu lebky ležícími tenkými krycími kostmi (v oblasti za očnicí, a tudíž v temporální části lebky). Tento omezený prostor zcela vyhovoval pro poměrně málo vyvinuté svaly zmíněných primitivních vodních čelistnantcu a obojživelníků.

Při vzniku amniot se však obratlovci oprostili od závislosti na vodě, což jim umožnilo proniknout a přizpůsobit se nejrůznějším typům terestrického prostředí, a to ve svých důsledcích znamenalo výraznou morfologickou diverzifikaci. Poprvé v evoluci obratlovců se objevily herbivorní typy, které potravu ukusovaly, a jejich existence podminila vznik predátorů, kterým býložravci sloužili jako zdroj potravy. Kořist přitom již nebyla pohlcována celá, ale musela být porcována.

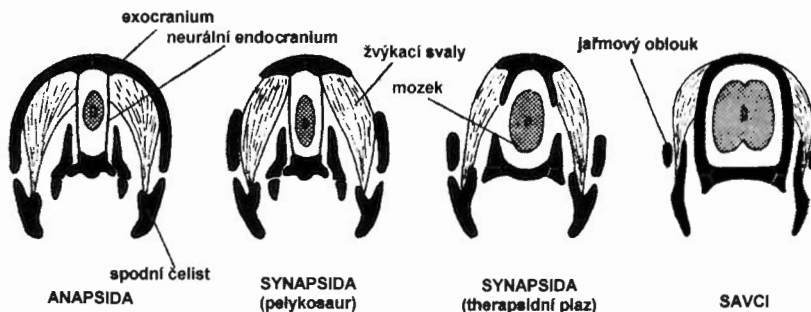
Toto vše kladlo větší nároky na čelistní svaly. Větší síly v čelistech bylo možné dosáhnout jen tak, že by se buď jejich úpony přesunuly do větší vzdálenosti od čelistního kloubu (což však z anatomického hlediska nebylo možné, protože by se tím zmenšil ústní otvor), anebo jejich zmohtnutím. Zbývala pouze druhá možnost, při ní však byl limitujícím faktorem omezený prostor mezi endokranium a der-

málním krytem v temporální oblasti lebky (obr. 427). Proto se tento dermální kryt rozvolnil a na místech styku tří kostí vznikly otvory. Je to logické, protože švy a místa jejich styku jsou méně odolné k mechanickému namáhání než plocha kosti. Protože při průhledu otvorem v exokranium je vidět jako dno stěny endokrania (sluchové pouzdro), označují se tyto otvory jako spánkové jámy.

U amniot jsou v temporální oblasti vždy přítomny kosti označované jako jugale a quadratojugale, nad nimi postorbitale a squamosum a nejvýše parietale. U primitivních karbonských amniotních obratlovců (kteří byli insektivorní, jak lze soudit podle morfologie jejich zubů) byly čelistní svaly ještě poměrně slabé, stejně jako u obojživelníků. Neměli tedy ještě vytvořenou žádnou spánkovou jámu a takový typ lebky se nazývá anapsidní (obr. 428). Protože je stavba lebky anapsidních plazů velmi podobná stavbě lebky obojživelníků, lze primitivní karbonské amniotní obratlovce a obojživelníky jen velmi obtížně od sebe na základě osteologie odlišit.

Poměrně velmi záhy, již během pozdního karbonu, se však na hranici mezi jugale, squamosum a postorbitale vytvořila spánková jáma, kterou při kontrakci žvýkací svaly expandovaly na povrch lebky. Jejím postupným rozšířením došlo k tomu, že se spodní okraj jámy zúžil do podoby úzkého mostu, ve kterém se stýkají jugale a squamosum. Tento most se označuje jako jařmový oblouk a typ lebky s takto umístěnou jámou jako lebka synapsidní (viz též bar. příl. obr. 40, 41). Zároveň se synapsidními obratlovci však vznikl v jiné fylogenetické linii druhý základní typ lebky, kdy ke spodní jámě se dalším zmohtnutím čelistního svalstva přidala i jáma ve vyšší úrovni temporální oblasti, tedy na styku postorbitale,

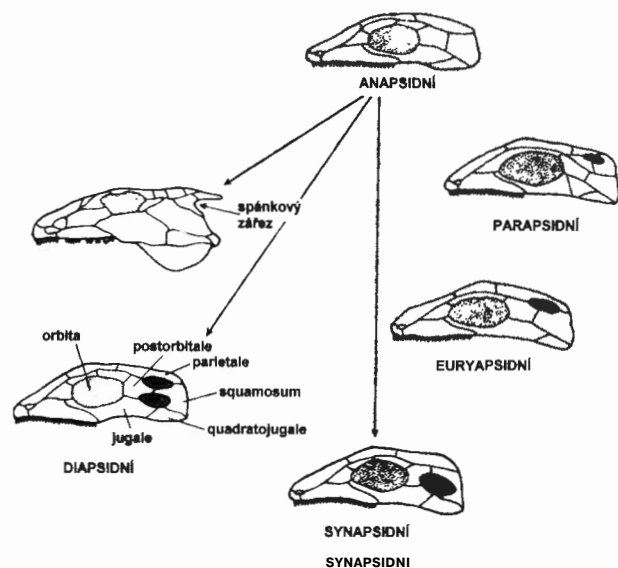
Obr. 427 Schéma lebky na příčném řezu znázorňující úpony žvýkacích svalů u amniot a jejich postupnou expanzi otvorem v temporální oblasti lebky při kontrakcích (tedy při stisku čelistí). Podobný mechanismus jako v linii synapsidů se uplatňoval i v různých liniích diapysidních plazů. Podle Romera, z Ročka (1985a).



squamosa a parietale, případně dalších kostí přiléhající části střechy lebeční. Tento typ lebky se dvěma spánkovými jámami se označuje jako diapsidní.

Postupný vznik synapsidního typu lebky lze velmi dobře pozorovat již u karbonských amniot, pak se však nápadně stabilizoval a přetrval až do současné doby v podobě lebky savců. Jeho variabilita se v uplynulých 300 milionech let projevila pouze v postupném zvětšování spánkové jámy. Naproti tomu diapsidní typ podléhal variabilitě v mnohem větší míře, přičemž tato variabilita spočívala v posunu dorzální jámy, v sekundárním uzavírání některé z nich nebo naopak v redukci až v úplném vymizení jejich zadního okraje; tyto varianty se označují speciálními názvy, ale s velkou pravděpodobností vznikly modifikací diapsidního typu (Benton 1988).

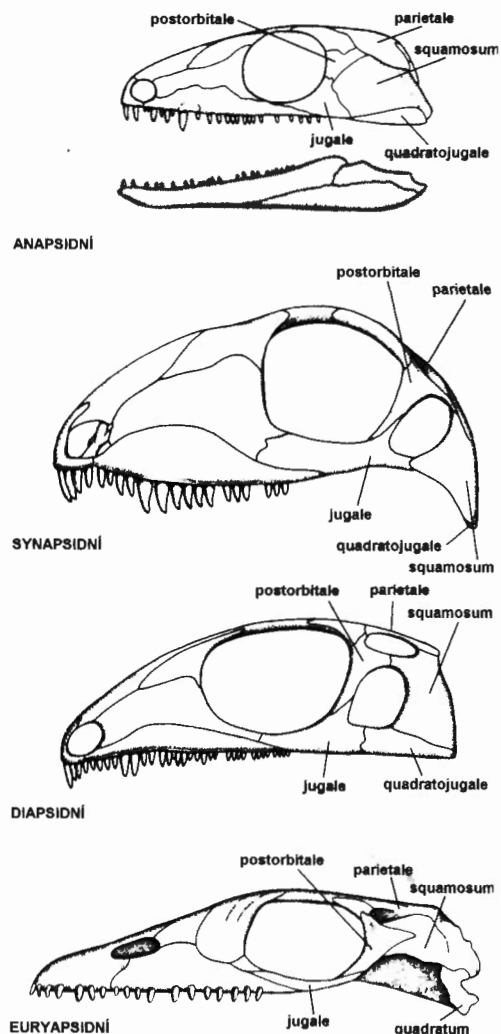
Zvláštní typ lebky mají želvy; označuje se sice jako anapsidní, protože není vytvořena žádná spánková jáma, ale její funkci supluje výrazný zářez v zad-



Obr. 428 Typy lebky amniotních obratlovců podle polohy spánkových jam a utváření temporální oblasti. Výchozím typem byla anapsidní lebka primitivních pozdněkarbonských plazů, z ní přímo odvozený byl synapsidní typ, který vznikl rovněž před koncem karbonu (Synapsida), a diapsidní typ, který vznikl na přelomu karbonu a permu. U želv nahrazuje funkci spánkové jámy hluboký spánkový zářez. Euryapsidní a parapsidní typy lebky vznikly patrně modifikacemi diapsidního typu. Podle Smithe (1960).

ním okraji exokrania, který umožňuje kontrakce čelistního svalstva.

Konfigurace spánkové oblasti se tedy od pozdního karbonu utvářela v různých liniích amniot velmi specifickým způsobem, a proto je již téměř 100 let používána jako jedno z hlavních kritérií jejich klasifikace (obr. 429).



Obr. 429 Utváření temporální oblasti exokrania u hlavních skupin raných amniot. Nahoře karbonský anapsidní rod *Palaeothyris*, pod ním primitivní synapsid *Haptodus*, primitivní diapsid *Petrolacosaurus* a dole euryapsidní nothosaur *Neusticosaurus*. Podle Carolla (1993).

Amniota

Systém:

(podle Carolla 1993)

Podtřída: Amniota (svrch, karbon - récent)

Infratřída: Anapsida (svrch, karbon - svrch, trias)

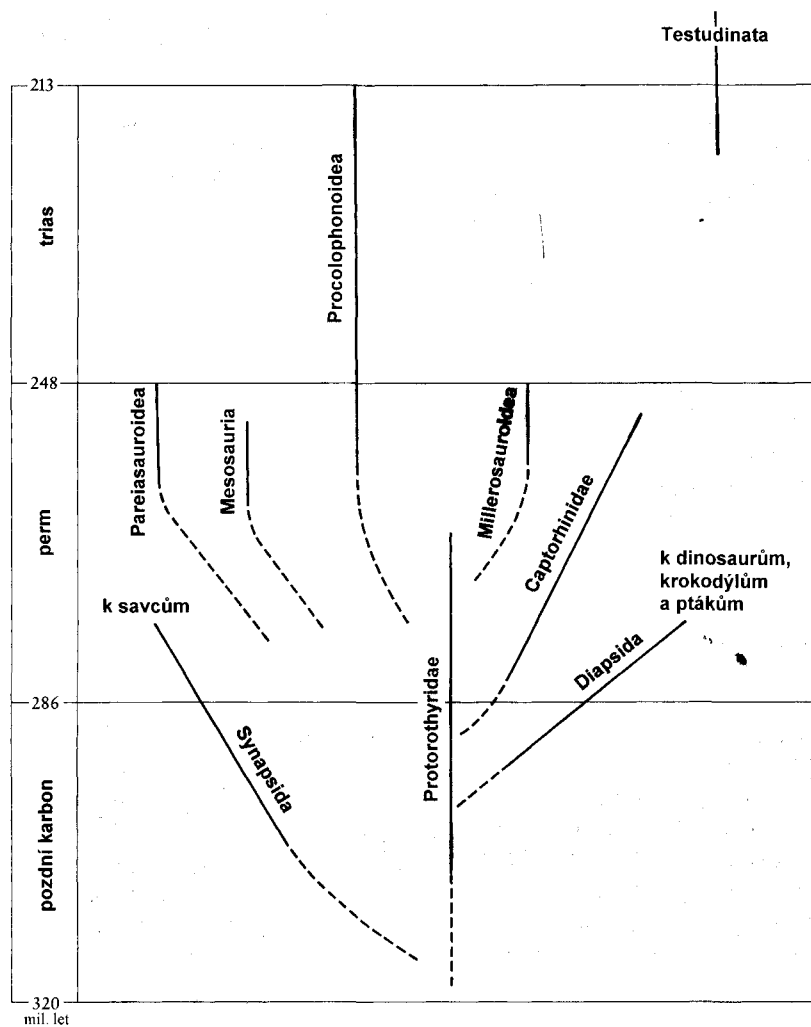
Infratřída: Testudinata (želvy) (svrch, trias - récent)

Infratřída: Diapsida (svrch, karbon - récent)

Infratřída: Synapsida (svrch, karbon - récent)

Diagnóza: Suchozemští obratlovci, jejichž vajíčka jsou kryta obaly zabraňujícími vyschnutí, takže mohou být kladena na souši; ontogenetický vývoj je přímý, bez metamorfozy larvy v dospělec; u paleozoických anapsidních plazů je vyvinuta příčná lišta na pterygoиду; v temporální oblasti je přítomno pouze supratemporale a tabulare, zatímco intertemporale zaniklo.

Poznámka: Výše uvedená diagnóza se vztahuje na příslušníky fylogenetických linií, které vznikly odštěpením od anthrakosaurních obojživelníků a z nichž jednu představují i Synapsida. Protože Synapsida zahrnují i savce, stává se označení plazi (Reptilia) pro Amniota zavádějící. Název Reptilia se dnes používá v mnohem užším slova smyslu (např. jako synonymum pro Diapsida) nebo jako označení pro evoluční stadium předcházející vzniku ptáků a savců (tedy nikoliv ve fylogenetickém smyslu). Ačkoliv návaznost anthrakosaurních obojživelníků a anapsidních plazů čeledi Protorothyridae je zřejmá, je fylogenetický původ ostatních skupin značně nejasný (obr. 430); teoreticky sice mohou být odvozovány od anapsidů typu *Protorothyris*, ale není ani vyloučeno, že se stejnou pravděpodobností mohly navazovat i na jiné skupiny anthrakosaurních nebo dokonce rhachitomních obojživelníků. Je nutné zdůraznit, že Anapsida, Synapsida a Diapsida se objevili téměř ve stejnou dobu (v pozdním karbonu). Diapsida (zahrnující moderní plazy a ptáky) a Synapsida (zahrnující savce) byli navzájem odděleni již v pozdním karbonu (doklady pocházejí z lokality Joggins ve východní Kanadě). Zcela nejasný původ mají želvy, které nelze zařadit ani mezi Anapsida (i když se jejich lebka zjednodušeně, ale ne zcela oprávněně označuje jako anapsidní), a tím méně mezi Diapsida a Synapsida. Rekonstrukce fylogeneze amniot založená na molekulárních údajích (Hedges a Polingová 1999) je ve značném rozporu s morfologickými a paleontologickými údaji.



Obr. 430 Možné fylogenetické vztahy mezi nejstaršími amniotními obratlovci. Přerušovaná linie naznačuje hypotetické dedukce. Podle Carrolla (1982), z Carrolla (1993).

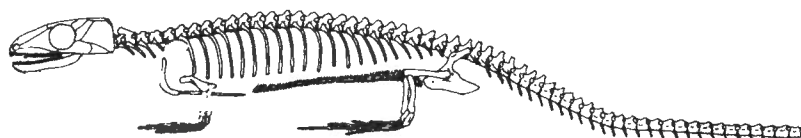
Jediným spolehlivým kritériem, které odlišuje obojživelníky od amniot, jsou obaly na povrchu vajíčka. Protože strukturálně (osteologicky) se obojživelníci od primitivních anapsidních plazů dají odlišit jen velmi obtížně, docházelo v minulosti k častým omylům, při kterých byli obojživelníci

interpretováni jako plazi. Jejich spolehlivé zařazení mezi obojživelníky umožnil až nález larválních stadií s vnějšími žábry (Romer 1939, Špinar 1952). Amniotní vajíčko bylo ve fosilním stavu nalezeno až ve spodním permu (Romer a Price 1939).

Anapsida

Systém:	Infracísta: Anapsida (svrch, karbon - svrch, trias)
(Podle Carrolla 1993)	Řád: Captorhinida (svrch, karbon - svrch, trias)
	Podřád: Captorhinomorpha (svrch, karbon - svrch, perm)
	Čeleď: Protorothyridae (syn. Romeriidae) (svrch, karbon - sp. perm)
	Čeleď: Captorhinidae (sp. perm - svrch, perm)
	Čeleď: Bolosauridae (sp. perm)
	Čeleď: Acleistorhinidae (sp. perm)
	Podřád: Procolophonia (svrch, perm - svrch, trias)
	Čeleď: Nyctiphuretidae (svrch, perm)
	Čeleď: Procolophonidae (svrch, perm - svrch, trias)
	Čeleď: Sclerosauridae (sp. perm)
	Podřád: Pareiasauroida (stř. perm - svrch, perm)
	Čeleď: Rhipaeosauridae (stř. perm)
	Čeleď: Pareiasauridae (stř. perm - svrch, perm)
	Podřád: Millerosauroida (svrch, perm)
	Čeleď: Millerettidae (svrch, perm)
	Řád: Mesosauria (sp. perm)
	Čeleď: Mesosauridae (sp. perm)
	Řád incertae sedis
	Rod: <i>Eunotosaurus</i> (stř. perm)

Diagnóza: Amniota, u nichž temporální oblast lebky není porušena žádnou spánkovou jámou.

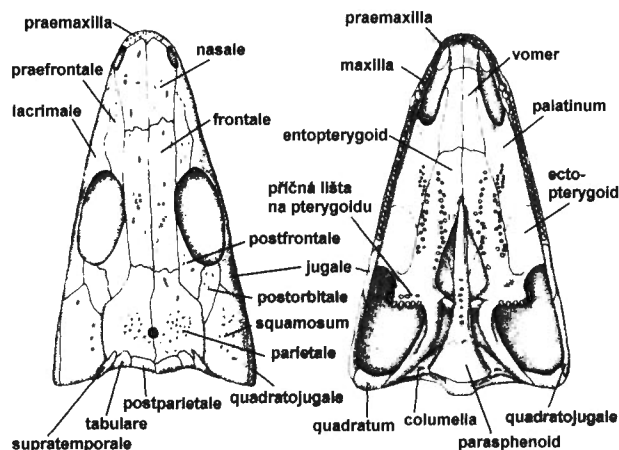


Obr. 431 *Hylonomus lyelli* (Captorhinomorpha, Protorothyridae) ze svrchního karbonu východní Kanady. Nejstarší známý zástupce amniot. Rekonstrukce vytvořená na podkladě izolovaných kostí nalezených ve fosilizovaných dutých pařezech stromové přesličky *Sigillaria*. Délka lebky přibližně 3 cm. Podle Carrolla (1964), z Carrolla (1969).

Původ nejstarších amniot (Captorhinomorpha) se dnes klade do okruhu anthrakosaurních obojživelníků čeledi Gephyrostegidae, jejímž představitelem je rod *Gephyrostegus* (viz obr. 397) (Carroll 1970).

Nejstaršími paleontologicky doloženými amniotními obratlovci jsou *Hylonomus lyelli* (obr. 431) a *Pakothyris acadiana* (obr. 432) ze svrchního karbonu (westfal, před cca 300 mil. let) lokalit Joggins a Florence (Florence je o něco mladší než Joggins) v Novém Skotsku ve východní Kanadě. Nálezy na obou lokalitách pocházejí z dutin pařezů stromových přesliček *Sigillaria*. Protože vnitřní část stonku při odlomení kmene rychle vyhnula, působily tyto pařezy jako přirozené pasti, ve kterých uvázli i větší živočichové. Tato okolnost způsobila, že zbytky živočichů jsou disartikulované, i když nahromaděné ve značných množstvích.

Tito nejstarší amniotní obratlovci spolu s dalšími fylogeneticky příbuznými formami ze svrchního karbonu a spodního permu jsou řazeni do čele-

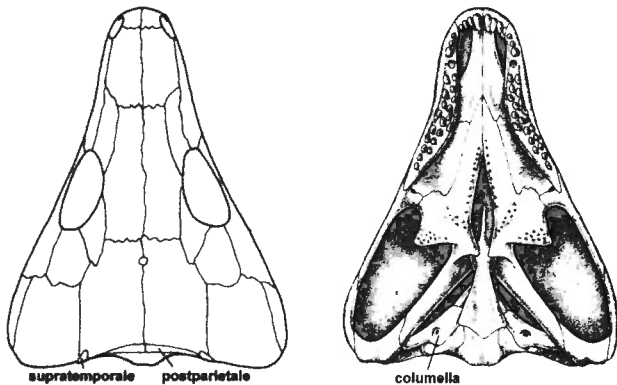


Obr. 432 *Paleothyris acadiana* (Captorhinomorpha, Protorothyridae) ze svrchního karbonu východní Kanady. Podobně jako *Hylonomus* byl i tento primitivní anapsidní plaz nalezen v dutině pařezu stromové přesličky. Lokalita Florence, ze které *Paleothyris* pochází, je však o něco mladší než lokalita Joggins, kde byl nalezen *Hylonomus*. Délka lebky v mediánní linii 27 mm. Podle Carrolla (1969b) a Carrolla a Bairda (1972).

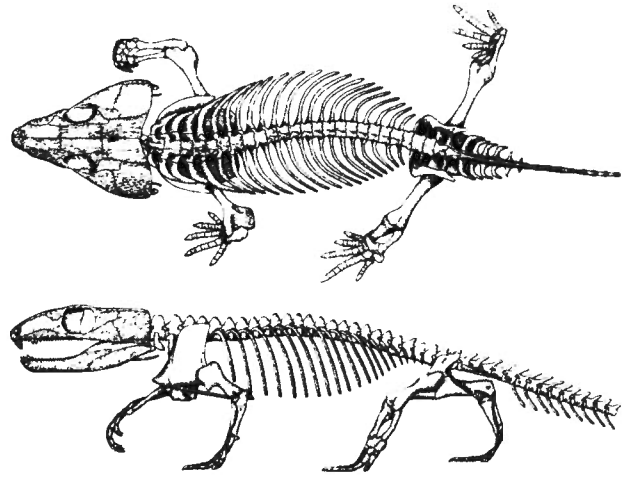
di Protorothyridae podřádu Captorhinomorpha. Byly to drobné inaktivní ještěrkovité typy (cca 10 cm od předního konce hlavy k bázi ocasu), které svojí anatomickou stavbou mohly dobře sloužit jako východisko evoluce permských a mesozoických amniot. Tito živočichové měli velký počet presakrálních obratlů (*Paleothyris* 32) a pravděpodobně i dlouhý ocas, z něhož se však zachovala jen proximální část. Lebka byla poměrně malá, s čelistmi opatřenými drobnými pleurodontními zuby (tedy zuby, které jsou připevněny celou délkou svého kořene k linguálnímu povrchu čelisti; viz obr. 76). Je zajímavé si uvědomit, že kdyby byly vyvinuty spánkové jámy a chybělo postparietale a tabulare, nebyla by tato lebka k rozeznání od lebky recentních ještěrů. Charakteristickým znakem těchto nejstarších plazů je příčná lišta na pterygoиду, kde se upíná m. pterygoideus, největší ze žvýkacích svalů. Je to sval, který se poprvé funkčně i morfologicky diferencoval u plazů tím, že se odštěpil od m. temporalis.

Na rozdíl od ancestrálních antrakosaurů (viz *Gephyrostegus*) však tito amniotní obratlovci (a také pelykosauři, tedy primitivní Synapsida) neměli otický zářez. Pokud je tento zářez vyvinut, je v něm napnut bubínek (membrána tympanica); jeho absence tudíž vyvolává diskuse, jak Captorhinomorpha registrovali zvukové kmity (viz např. Carroll 1969c). Protože se však zachovala masivní columella, je možné, že tito živočichové mohli slyšet zvuky pouze velmi nízkých frekvencí.

Postkraniální kostra je tvořena válcovitými amfioelnými pleurocentry, pevně srostlými s neurálními oblouky. Intercentra jsou naproti tomu redukována na neúplné rohličkovité útvary, zachované



Obr. 433 *Captorhinus aguti* (Captorhinomorpha, Captorhinidae) ze spodního permu Texasu. Je patrná redukce kostí zadního okraje lebky, robustní columella pevně se přimykající ke sluchovému pouzdru a nesměřující do otického zářezu (který není vytvořen) a zuby uspořádané do několika výměnných řad. Délka lebky přibližně 75 mm. Podle Clarka a Carrolla (1973).

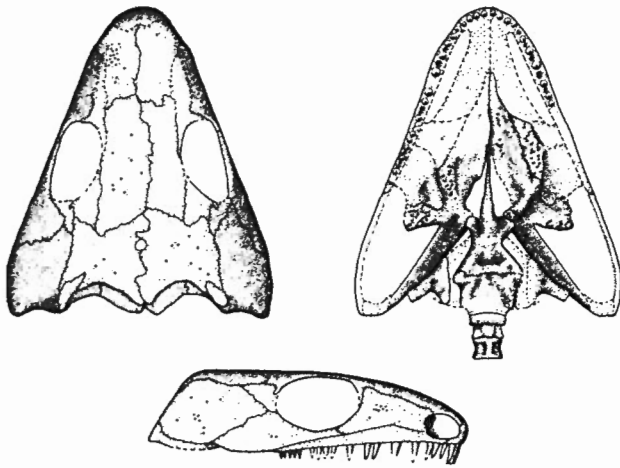


Obr. 434 *Eocaptorhinus laticeps* (Captorhinomorpha, Captorhinidae) ze spodního permu Severní Ameriky. Rekonstrukce lebky a téměř kompletní postkraniální kostry. Délka lebky v mediální linii přibližně 6,5 cm. Podle Heatona a Reiszera (1980).

pouze v trupovém úseku těla mezi pleurocentry. Již tito nejstarší Amniota měli možnost autotomie ocasních obratlů (viz dále str. 269).

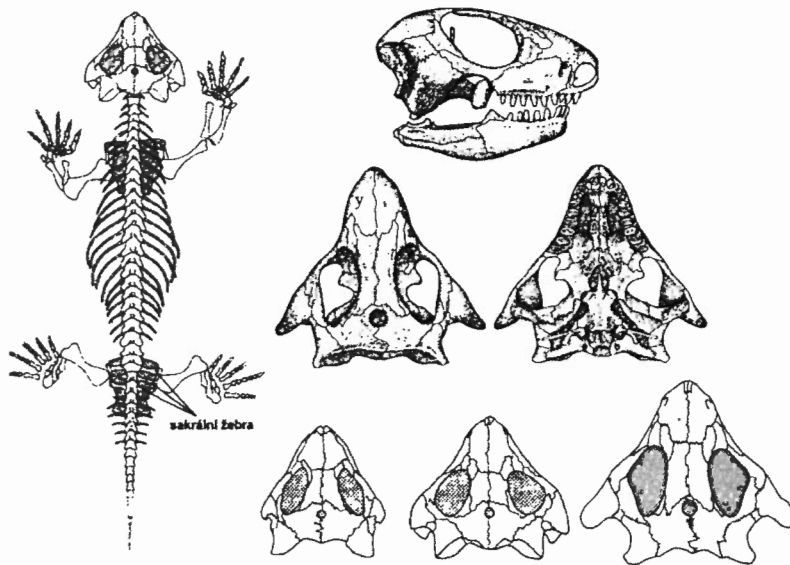
Nejstarší Amniota, patřící do čeledi Protorothyridae, představují fylogenetickou linii, která existovala od pozdního karbonu do raného permu. V raném permu se z ní odštěpila čeleď Captorhinidae, reprezentovaná rody *Captorhinus* (obr. 433) a *Eocaptorhinus* (obr. 434). Tito živočichové dosahovali délky přibližně 50 cm. U těchto forem se však již začal projevovat evoluční trend charakterizovaný výrazným zmenšením či úplným zánikem kostí zadního okraje lebky (tedy supratemporale a tabulare). Pro příslušníky této čeledi je rovněž charakteristické, že jejich zuby byly uspořádány v několika paralelních řadách, které reprezentovaly výměnné vlny, pohybující se po vnitřním povrchu čelisti k její hraně, kde vypadávaly (vzdáleně to připomíná situaci u žraloků). Captorhinidae byli poměrně značně geograficky rozšířeni, o čemž svědčí to, že jsou známi nejen ze Severní Ameriky a Asie, ale také Afriky. Vymřeli před koncem permu. Jedním z posledních zástupců je *Moradisaurus*, jehož lebka dosahovala 42 cm. Anatomicky intermediární pozici mezi čeledí Protorothyridae a Captorhinidae zaujímá rod *Thuringothyris* (obr. 435) ze spodního permu Německa.

Labyrinthodontní stavba zubu v náznaku (s pliocidentinem, modifikací dentinu) persistuje u nejstarších amniot (Captorhinomorpha), ve skupině Ichthyosauria a Varanoidea, avšak právě labyrinthodontní zuby se u amniot již nevyskytují (Schultze 1970).

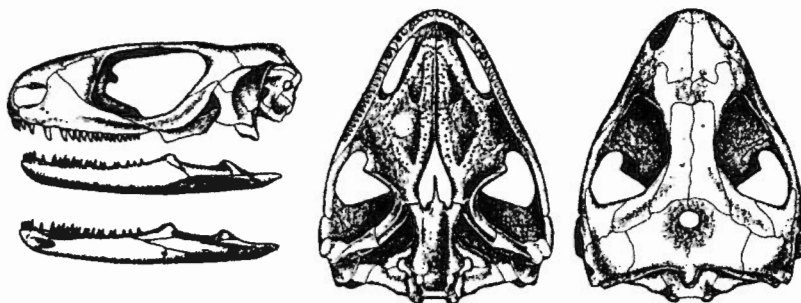


Obr. 435 *Thuringothyris mahlendorffae* (Anapsida, Captorhinomorpha) ze spodního permu Německa tvoří strukturální přechod mezi Protorothyridae a Captorhinidae. Na rekonstrukci lebky ve ventrálním pohledu doplněno intercentrum atlasu (1. obratle) a intercentrum a pleurocentrum čepovce (2. obratle). Skulptura na dorzální straně lebky není zakreslena. Délka lebky přibližně 25 mm. Podle Boye a Martense (1991).

Procolophonia se poprvé objevili ve svrchním permu dnešní jižní Afriky a poté se zvláště během triasu rozšířili po celém světě; četné nálezy pocházejí i z Antarktidy, čímž dokládají spojení obou kontinentů (Colbert a Kitching 1975). Jsou pozoruhodní přítomností žeber na předních ocasních obratlech a tím, že pánev se k páteři připojovala prostřednictvím tří sakrálních žeber (obr. 436). Pozdnětriasové formy měly redukovanou dentici, což může naznačovat přechod k herbivorii, a lebku s velkými orbitami nebo pokrytou různými výrůstky, což naznačuje různé specializace (např. *Hypognathus*). Postkraniální skelet byl naproti tomu stále velmi primitivní (kaudální žebra nebyla srostlá s centry, pánev byla napojena třemi sakrálními žebry). Podle Carrolla (1982) se tyto formy možná vyvinuly v rámci nejstarší radiace amniot ze skupiny Protorothyridae, ale přímý důkaz o tom neexistuje. Všichni zástupci ostatních anapsidních amniot jsou již strukturálně pokročilejší než Procolophonoidea (Captorhinidae např. již



Obr. 436 *Procolophon trigoniceps* (Anapsida, Procolophonoidea) ze spodního triasu jižní Afriky. Lebka sice nemá žádnou spánkovou jámu, její funkci však nahrazuje výrazný zářez na zadním okraji. Dole tři stadia ontogenetického vývoje. Celková délka zobrazeného jedince přibližně 32 cm. Podle Colberta a Kitchinga (1975) a Carrolla a Lindsay (1985).



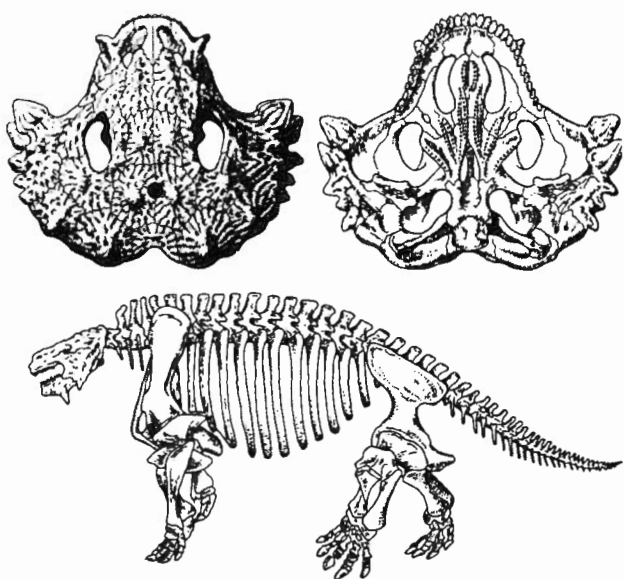
Obr. 437 *Owenetta* sp. (Anapsida, Procolophonoidea) ze svrchního permu až spodního triasu jižní Afriky je podle některých autorů možným předkem želv. Celková délka lebky přibližně 27 mm. Podle Reisz a Laurina (1991).

ztratili ectopterygoid) a to stejné samozřejmě platí o diapsidních amniotech a pelykosaurech, kteří již měli vytvořené spánkové jámy. Považují se za poslední přežilce rané radiace amniotních obratlovců. Jedním ze zástupců této linie je rod *Owenetta* (obr. 437), který je některými autory považován za možného předka želv (viz níže).

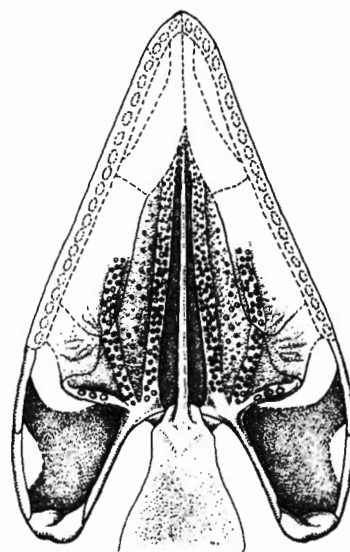
Pareiasauroidea byli primitivní amniotní obratlovci dosahující velikosti slona (délka těla dosahovala až 3 m), s masivní a skulpturovanou lebkou. Jejich zuby měly laterálně komprimované korunky, což připomíná tvar u moderních herbivorních ještěřů. Předpoklad herbivorie byl potvrzen skutečností, že v žaludečním obsahu některých druhů (např. *Protorosaurus speneri*) byla nalezena semena jehličnanů, která byla patrně součástí jejich po-

trávy, i když tato potravní specializace se neprojevuje na utváření dentice (Munk a Sues 1993). Nálezy zástupců této bizarní linie (obr. 438) pocházejí ze středního a svrchního permu Afriky, západní Evropy, Ruska a Číny.

Millerosauroidea byli drobné insektivorní formy (jejich zuby byly jednoduše kónické) podobné dnešním ještěrkám, doložené ze středního a svrchního permu jižní Afriky. Střecha lebeční byla velmi primitivní, což naznačují ještě dobře zachovaná postparietalia, tabularia a supratemporalia. Charakteristickým znakem je spánkový otvor, který nebyl ventrálně ohraničen kostmi, takže quadratojugale a jugale zůstaly navzájem odděleny (obr. 439). U nejstaršího zástupce *Broomia* (obr. 440) ze středního permu však byl temporální otvor ještě

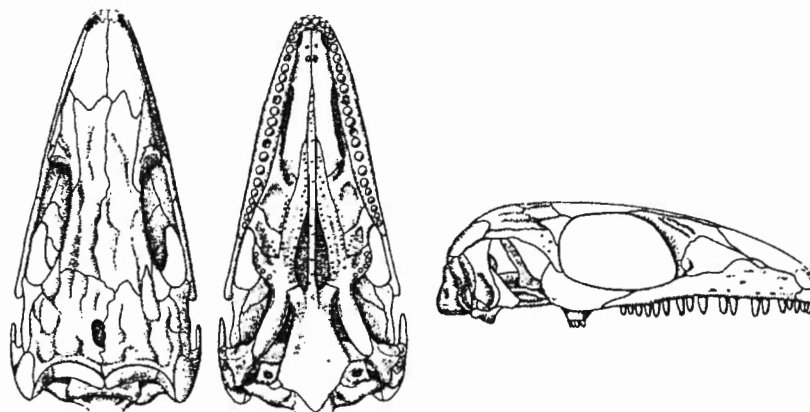


Obr. 438 *Scutosaurus karpinskii* (Anapsida, Pareiasauroidea) ze svrchního permu Ruska. Celková délka těla přesahovala 2 m. Podle Bystrowa (1957).



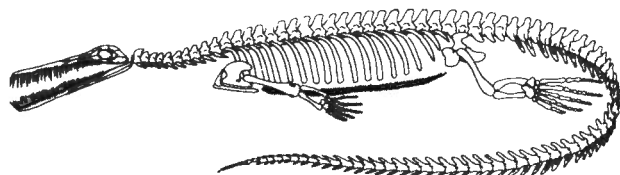
Obr. 440 *Broomia perplexa* (Anapsida, Millerosauroidea) ze středního permu jižní Afriky; rekonstrukce ústního patra. *Broomia* je nejstarším zástupcem této skupiny, spodní okraj temporální oblasti (spojení jugale-quadratojugale) je ještě v celistvosti zachován (srv. *Millerosaurus*). Délka lebky přibližně 30 mm. Podle Thommasena a Carrolla (1981).

Obr. 439 *Millerosaurus* sp. (Anapsida, Millerosauroidea) ze svrchního permu jižní Afriky. Temporální oblast lebky je přerušena rozsáhlým otvorem, který však nemá ventrální ohraničení (jugale a quadratojugale jsou vzájemně odděleny). Na primitivní status této skupiny ukazují především kosti střechy lebeční (např. zachované postparietale). Podle Carrolla (1993).



ohraničen tenkým můstkem tvořeným výběžkem jugale a quadratojugale. Tento můstek však u pozdějších zástupců zanikl.

Vzhledově zcela odlišní byli mesosauři, asi 1 m dlouzí živočichové s protáhlými čelistmi opatřenými dlouhými jehlicovitými zuby, kteří se druhotně přizpůsobili životu ve vodním (mořském) prostředí (obr. 441). Paleontologické doklady pocházejí ze spodního a středního permu jižní Afriky a východní části Jižní Ameriky (což byl indikátor pů-



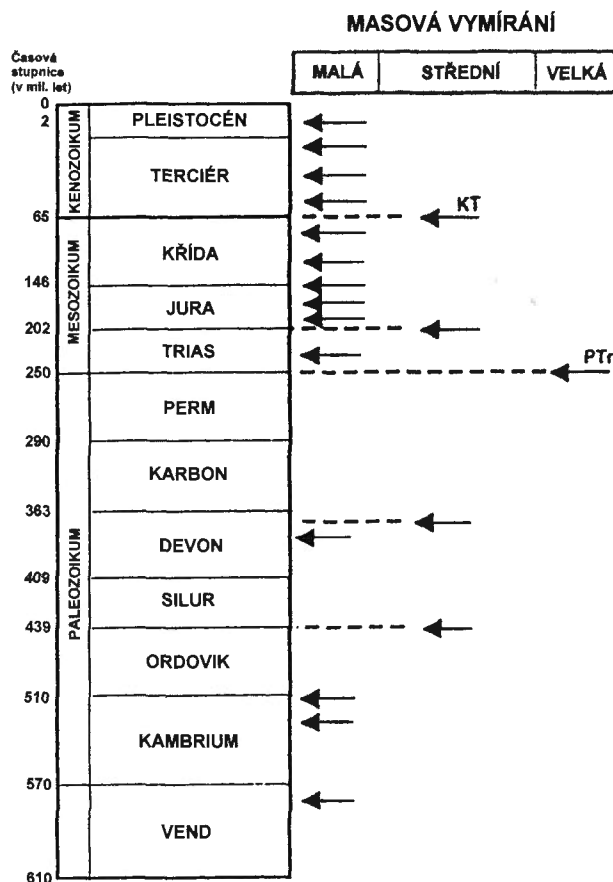
Obr. 441 *Mesosaurus brasiliensis* (Anapsida, Mesosauroidea) ze spodního permu Jižní Ameriky. Mesosauři dokládají, že sekundární návrat k životu do vodního prostředí se u amniot udal poměrně velmi záhy po jejich vzniku. Celková délka těla přibližně 1 m. Podle McGregora (1908), z Carrolla (1993).

vodního spojení obou kontinentů již v době, kdy ještě nebyla formulována teorie o rozpadu kontinentů a o kontinentálním driftu). Jejich kostra stále nese primitivní znaky nejstarších amniot (např. chybějící spankové jámy; starší rekonstrukce jsou v tomto ohledu chybné), i když vnější vzhled je ovlivněn životem ve vodě (preorbitální část výrazně prodloužena, dlouhé a štíhlé zuby naznačují, že se patrně živilo filtrováním drobných koryšů z vody, krk dlouhý, žebra redukována do podoby zahnutých tyček, podobně jako u druhotně ve vodě žijících savců, např. sirén). Končetinové pletence byly poněkud redukovány, ale distální části končetin byly dobře vyvinuté. Články prstů na zadní končetině jsou dokonce poněkud protažené, takže je zřejmé, že se podílely na lokomoci. Je to nejstarší skupina amniot, jejíž zástupci se vrátili k životu ve vodním prostředí. Poněkud překvapivé je, že přestože se jednalo o vodní obratlovce, jejich distální ocasní obratle naznačují možnost autotomie (viz níže, str. 269).

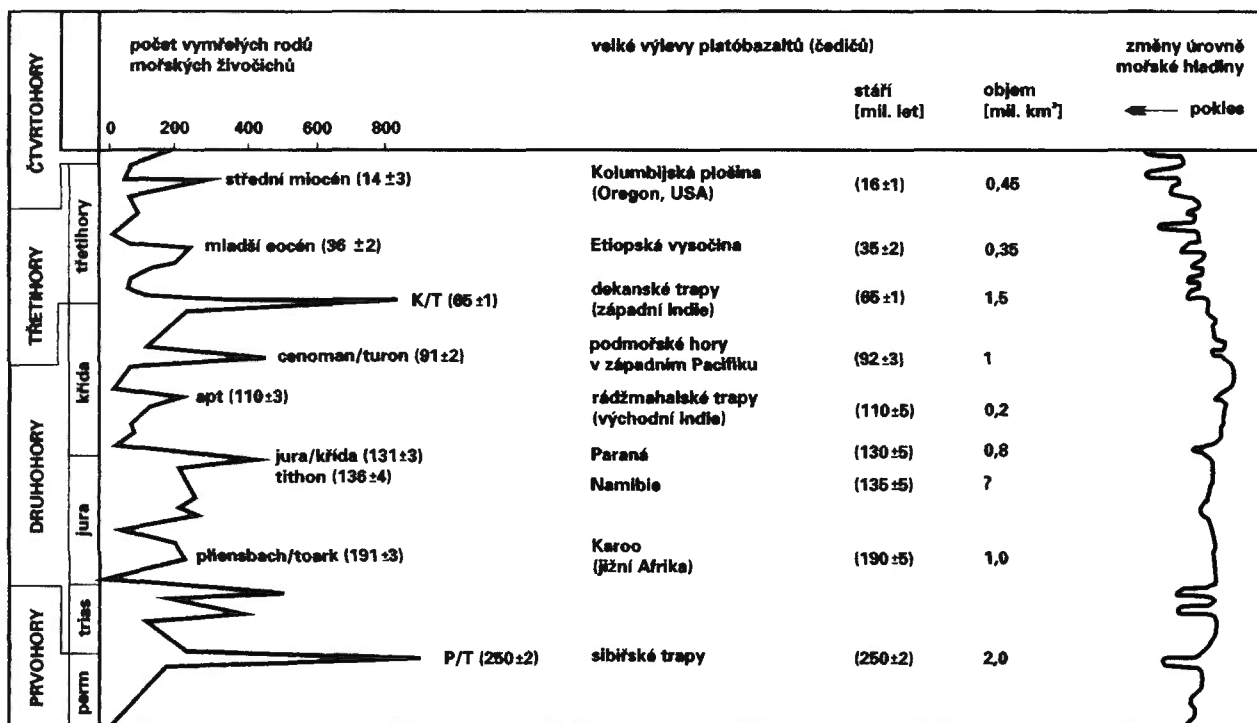
Krize na konci permu

Vymírání na konci permu (-250 mil. let) bylo nejrozsáhlejší globální (celosvětovou) krizí, kdy v poměrně krátké době proběhly intenzivní tektonické, klimatické a geochemické změny, které měly za následek změny ve složení fauny a flóry. Následky této krize byly natolik výrazné, že se jich v biostratigrafii používá pro vyznačení hranice mezi paleozoikem a mesozoikem (obr. 442). Vymřeli živočichové, kteří v paleozoiku dominovali jak v mořích (celkem vymřelo 90 % mořských druhů živočichů, některé na úrovni vyšších taxonů, např. koralí skupin Rugosa a Tabulata, artikulátní brachiopodi, přisedlí ostnokožci, trilobiti), tak na souši.

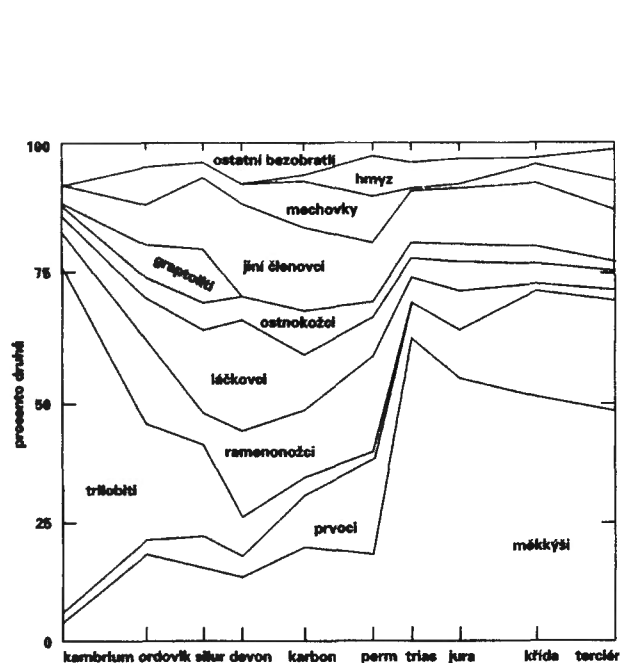
Bráno statisticky (i když s výhradou, že tato statistika může zahrnovat nepřesná vstupní data, v tomto případě ovlivněná různým taxonomickým přístupem), nepřešlo do triasu 77-96 % mořských a suchozemských druhů živočichů (včetně bezobratlých) žijících na konci permu. Vymřelo 75 % čeledí obojživelníků a 80 % čeledí plazů, celkem 70 % suchozemských čeledí obratlovců. Nešlo o katastrofu; byl to pozvolný proces, který měl s největší pravděpodobností příčinu v ústupu mělkých moří na západním a východním okraji superkontinentu Pangey a projevil se globálním ochlazením (Něvo 1995). Za jednu z příčin (obr. 443) se považují obrovské lávové výlevy na Sibiři (dokumentované stopami vulkanismu v Číně) (Renne a kol. 1995). Příмым následkem byly patrně změny globálních teplot, nikoliv prosté oteplení či ochlazení, ale také kolísání teplot během roku doprovázené zvětšováním rozdílů mezi jednotlivými ročními obdobími (Oison a Vaughn 1970). Výrazná byla rovněž aridizace (nízký úhrn srážek).



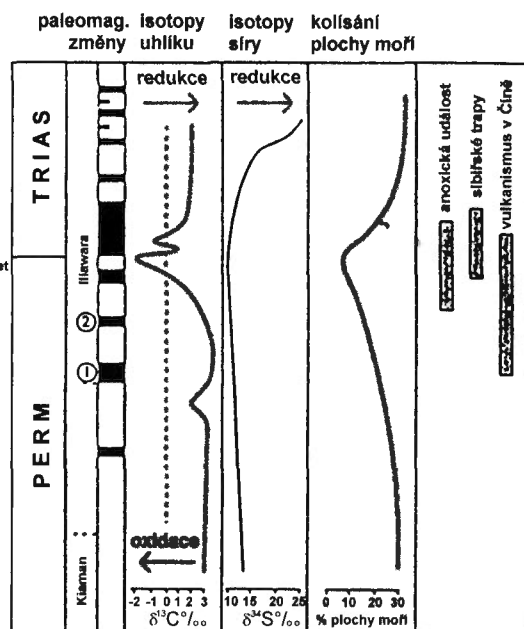
Obr. 442 Kvantitativní vyjádření masových vymírání (dáno počtem vymřelých taxonů) během posledních 600 milionů let historie Země. Z grafu vyplývá, že největší vymírání v tomto období bylo na přelomu permu a triasu (PTr), kdy zaniklo dvakrát více čeledí, rodů a druhů než při vymíráních, která jsou zde klasifikována jako „střední“ a která zahrnují mj. vymírání na hranici křída-terciér (KT). Kategorie „malé“ vymírání zahrnuje zánik až 10 % v té době existujících čeledí a až 50 % druhů a může být pouze regionální; „střední“ vymírání se definuje na základě zániku až 20 % čeledí a 70-85 % druhů, „velké“ zánikem až 50 % čeledí a 96 % druhů. Podle Bentona (1995).



Obr. 443 Těsné časové vztahy mezi některými epizodami intenzivního vymírání mořských bezobratlých, rozsáhlými plošnými výlevy čedičů a globálními eustatickými poklesy úrovně mořské hladiny v posledních 250 milionech let. Z Krhovského (1994).



Obr. 444 Změny podílu některých skupin bezobratlých ve fosilním záznamu mořských sedimentů. Nejvýraznější změna následuje po vymírání na hranici permu a triasu. Diagram zřetelně ukazuje dlouhé postupné snižování diversity trilobitů, což je typickým příkladem časového průběhu vymírání vyššího taxonu. Podle Raupa, z Krhovského (1994).



Obr. 445 Změny v anorganické složce globálního ekosystému na hranici perm-trias (Ptr), které mohly mít kauzální vztah k masovému vymírání: rychlé paleomagnetické zvraty, isotopické změny, snižování hladiny světového oceánu a rozsáhlý vulkanismus. Je zřejmé, že všechny tyto faktory byly dlouhodobé a jejich působení lze odhadovat na miliony let. Podle Erwina (1994), zBentona(1995).

Z marinní sedimentace jsou zřejmé výrazné výkyvy salinity v mořích a zvýšená anoxicita (nízký podíl kyslíku) mořské vody. Příčiny jsou však hledány i jinde, např. v dopadu mimozemského tělesa, takže nabízená vysvětlení jsou často protichůdná (Benton 1995). Zdá se, že se tato krize táhla celým pozdním permem (obr. 444,445), tedy po dobu více než 10 milionů let (Erwin 1994). Z hlediska evoluce obratlovců je důležité, že tento proces je korelovan s nástupem endothermie savcovitých plazů, ale i se vznikem moderních typů obojživelníků.

Želvy

Systém:

(podle Mlynářského 1976, zjednodušeno)

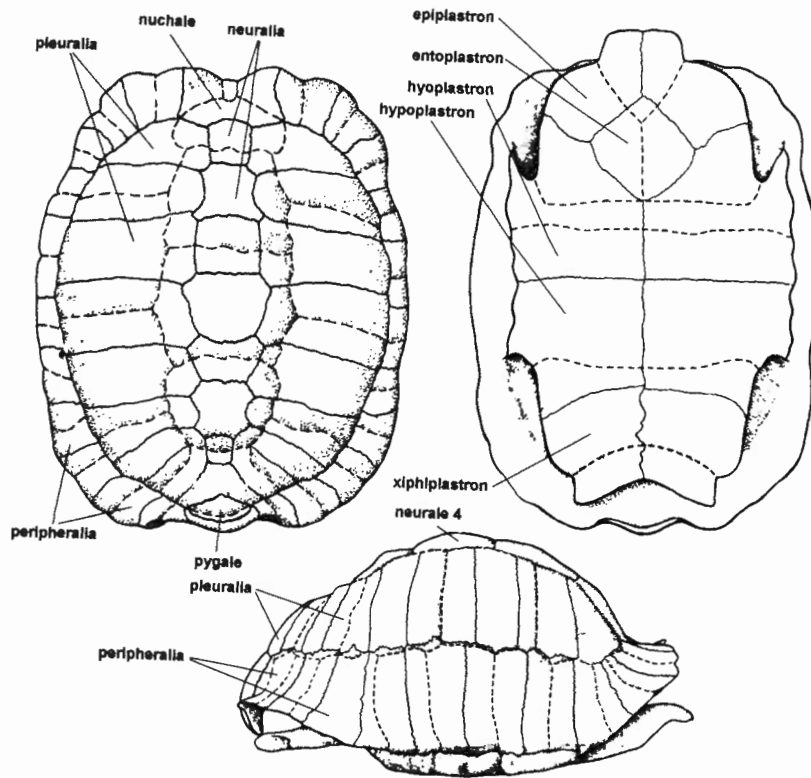
- Infratřída: Testudinata (želvy) (svrch, trias - récent)
 - Rád: Chelonia (svrch, trias - récent)
 - Podřád: Proganochelydida (svrch, trias)
 - Čeleď: Proganochelyidae (svrch, trias)
 - Čeleď: Proterochersidae (svrch, trias)
 - Podřád: Pleurodirida (svrch, jura - récent)
 - Čeleď: Platycheilyidae (svrch, jura)
 - Čeleď: Pelomedusidae (svrch, křída - récent)
 - Čeleď: Eusarkiidae (eocén)
 - Čeleď: Chelidae (svrch, miocén - récent)
 - Podřád: Cryptodirida (svrch, jura - récent)
 - Čeleď: Glyptopsidae (svrch, jura - sp. křída)
 - Čeleď: Baenidae (svrch, jura - eocén)
 - Čeleď: Neurankylidae (svrch, křída - paleocén)
 - Čeleď: Meiolaniidae (svrch, křída - pleistocén)
 - Čeleď: Thalassemyidae (svrch, jura - sp. křída)
 - Čeleď: Protostegidae (sp. křída - oligocén)
 - Čeleď: Toxochelyidae (sp. křída - sp. miocén)
 - Čeleď: Cheloniidae (sp. křída - récent)
 - Čeleď: Dermochelyidae (svrch, křída - récent)
 - Čeleď: Plesiochelyidae (svrch, jura - sp. křída)
 - Čeleď: Macrobaenidae (sp. křída - eocén)
 - Čeleď: Dermatemydidae (? svrch, jura, sp. křída - miocén)
 - Čeleď: Chelydridae (svrch, křída - récent)
 - Čeleď: Kinosternidae (oligocén - récent)
 - Čeleď: Platysternidae (? svrch, křída, stř. oligocén - pliocén)
 - Čeleď: Carettochelyidae (eocén - récent)
 - Čeleď: Trionychidae (svrch, jura - récent)
 - Čeleď: Emydidae (eocén - récent)
 - Čeleď: Testudinidae (eocén - récent)
 - Chelonia incertae sedis
 - Čeleď: Sinemydidae (svrch, jura - sp. křída)
 - Čeleď: Kalkobotiidae (svrch, křída)
 - Čeleď: Pleurosternidae (svrch, jura - svrch, křída)
 - Čeleď: Chelykarapookidae (svrch, křída)

Diagnóza: Tělo je kryto krunýřem tvořeným dermálními kostmi a epidermálním rohovitým pokryvem, přičemž rohovita část vzniká z epidermálních plakod (Cherepanov 1989); lebka je oproti anapsidním amniotním obratlovcům silně pozměněná hlubokým spánkovým zářezem; žebra se vyvíjejí vně kostí pletence lopatkového; počet obratlů uvnitř krunýře vždy deset.

Želvy sice nemají žádnou spánkovou jámu, ale mají místo toho hluboký spánkový zářez, který může funkci spánkové jámy zastávat (viz výše). Pro tento rozdíl je jejich blízký fylogenetický vztah k ostatním skupinám anapsidních amniot v mnohém pochybný. Již triasové formy měly dobře vyvinutý krunýř, i když z většího počtu elementů, než tomu bylo u pozdějších a recentních forem. Počet presakrálních obratlů se u želv redukoval vždy na deset. Želvy jsou jedinou skupinou obratlovců, u nichž jsou žebra umístěna vně od elemen-

tů pletence lopatkového. U vodních želv docházelo k redukci krunýře (*Dermochelys*), ale mořské želvy mnohdy dorůstaly značných velikostí (např. *Archelon* z pozdní křída až 3 m). U skupiny Pleurodirida se zachovala mesoplastra (viz níže, *Proganochelys*), u skupiny Cryptodirida jsou zcela redukována.

Krunýř želv (obr. 446) je společným derivátem epidermis a škály. Jeho vnější rohovita vrstva vzniká z epidermis (pokrývá rovněž čelisti). Pod rohovitou vrstvou je endesmálně vznikající kost osifi-

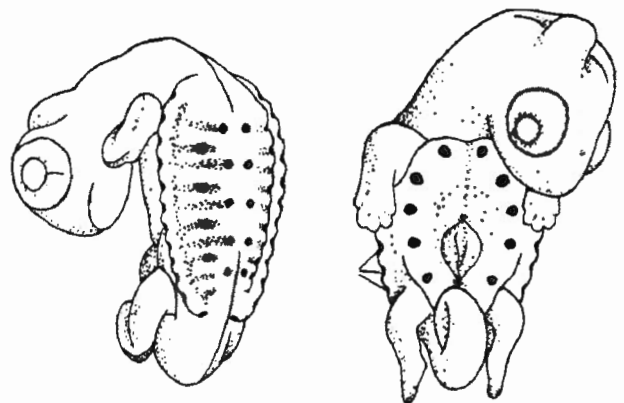


Obr. 446 Obecná morfologie krunýře želv. Podle Romera a Parsonse (1977).

kující ze škáry. Krunýř se člení na klenutou dorzální část (carapax) a spodní plochou část (plastron). Karapax se skládá ze tří hlavních typů desek: okrajové se nazývají marginalia, resp. peripheralia, dorzální mediální řada je tvořena destičkami přirůstajícími k obratlům, a proto zvanými neuralia (přední a zadní destičky v této řadě mají speciální názvy, např. pygale, nuchale) a mezi nimi leží řada destiček zvaných pleuralia, resp. costalia (protože odspodu k nim přirůstají žebra). Plastron je převážně (v úseku mezi předními a zadními končetinami) tvořen párovými deskami (přední hyoplastron, zadní hypoplastron); vpředu při okraji otvoru pro přední končetiny je po obou stranách epiplastron (mezi nimi uprostřed pár endoplastron; sing. endoplastron), vzadu xiphiplastron. Předpokládá se, že epiplastron a endoplastron jsou homologické s dermálními kostmi pletence lopatkového (clavicula a interclavicula). Všechny tyto desky jsou vzájemně spojeny pilovitými švy a rovněž epidermální vrstva je složena ze štítků oddělených výraznými hranicemi. Epidermální štítky a kostěné destičky však spolu alternují, tzn. jejich švy neleží přesně nad sebou. Původ tohoto jevu není dosud objasněn, avšak jeho výsledkem je bezesporu zvýšení mechanické odolnosti krunýře. Rovněž kostěné desky karapaxu se nezakládají v přímé souvislosti s embryonální segmenta-

ci těla, takže pozice těchto desek nenavazuje na pozice obratlů a žebel (i když spolu srůstají). Podle nejnovějších výzkumů se jednotlivé části krunýře primárně zakládají z epidermálních plakod (obr. 447).

Přiřazení želv k amniotním obratlovcům skupiny Anapsida bylo umělé; spánkový zářez nebyl zděděn po anapsidních předcích, ale zřejmě se vyvinul nezávisle. Želvy se od anapsidních amniot liší nejen anatomickou stavbou, ale i biologií. Kru-



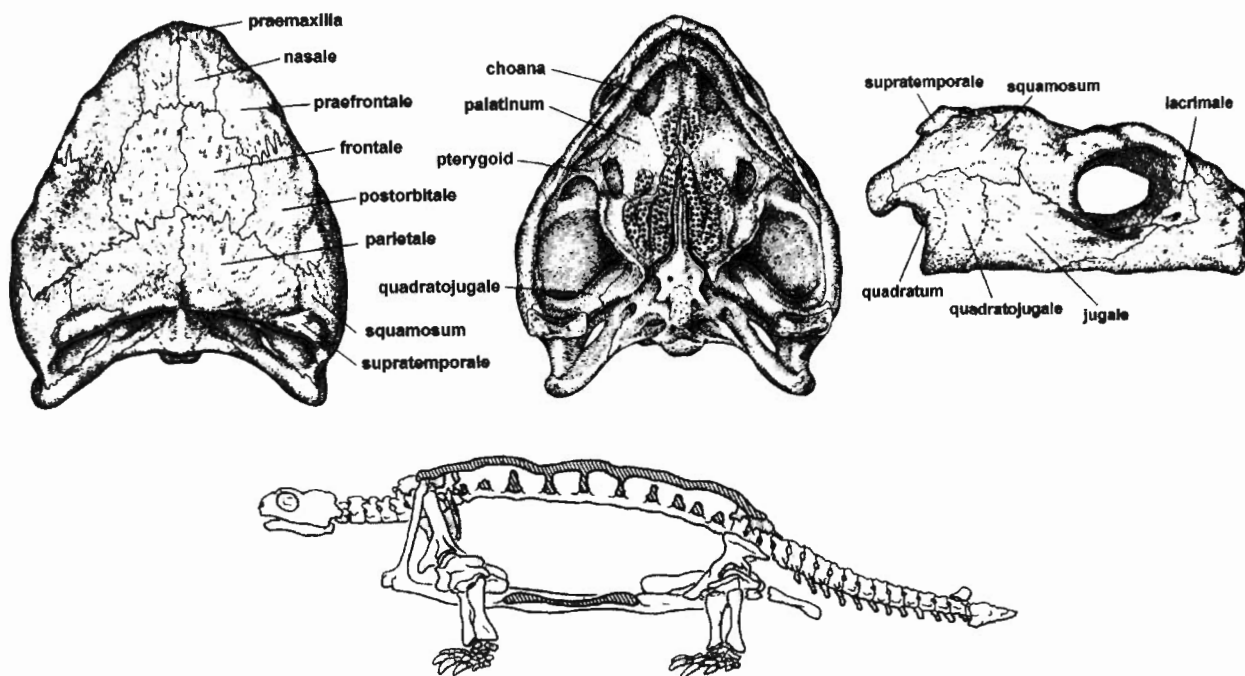
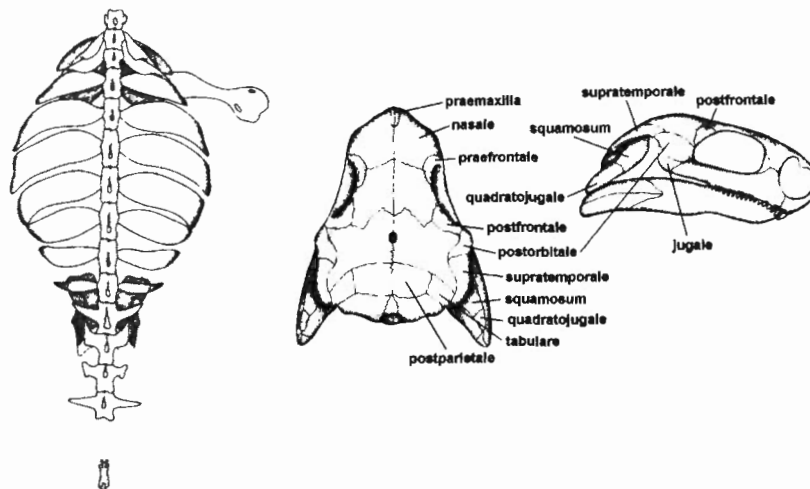
Obr. 447 Rané embryonální stadium recentní želvy *Emys orbicularis* (stadium 15 podle Yntema 1968; velikost pravého exempláře přibližně 12 mm). Krunýř se zakládá z řad epidermálních plakod (poloha plakod je znázorněna černými skvrnami). Podle Cherepanova (1989).

nýř vznikl z osifikačních novotvarů, které se u primitivních želv (*Proganochelys*) zakládaly ve velkém počtu (např. mezi hyoplastron a hypoplastron se vkládaly ještě dva páry mesoplastrer). Je pozoruhodné, že kromě rodu *Proganochelys* se všechny ostatní želvy již dají zařadit do dvou základních skupin Pleurodirida a Cryptodirida.

Želvy jsou jednou z mála skupin recentních amniotních obratlovců (vedle např. krokodýlů a savců), kteří mají fosilní záznam již z triasu. Jednou z forem, které byly v minulosti zařazovány do okruhu možných předků želv, byl *Eunotosaurus*

(obr. 448) ze středního permu jižní Afriky, který měl značně rozšířená žebra a pouze 10 hrudních obratlů se značně protaženými centry. Po určitou dobu se předpokládalo, že tato žebra mohla navzájem splynout a dát tak vznik karapaxu želv. Proti této hypotéze však mluví skutečnost, že nad žebry nebyl nalezen žádný náznak dermálního skeletu. Čelist je ozubená, quadratojugale a quadratum jsou navzájem oddělené. Carroll (1993) klade tento rod do blízkosti čeledi Captorhinidae, fylogenetická souvislost eunotosaura se želvami se dnes všeobecně nepředpokládá.

Obr. 448 *Eunotosaurus africanus* ze středního permu jižní Afriky je primitivní anapsidní plaz s rozšířenými žebry, což bylo dlouho považováno za vývojový předstupeň želvího krunýře. Krunýř se však vyvíjí převážně z ektodermu (žebra naproti tomu z mesodermu). Rovněž lebka eunotosaura nejeví žádné bližší vztahy k želvám. Jeho systematické postavení je proto doposud nejisté. Vlevo postkranialní skelet při pohledu z dorzální strany, vpravo lebka. Podle Coxe (1969) a Keysera a Gowa (1981), z Carrolla (1993).

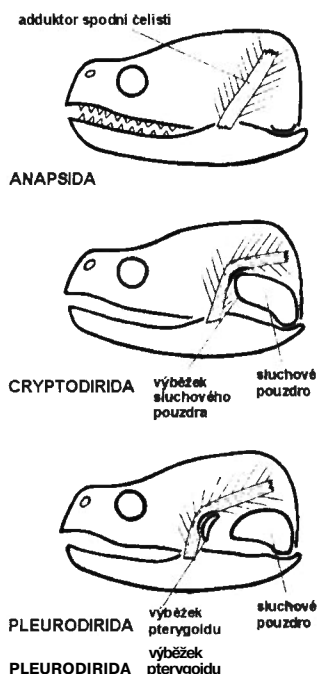


Obr. 449 *Proganochelys quenstedti* ze svrchního triasu Německa, nejstarší paleontologicky doložená želva. Nahoře lebka, dole rekonstrukce skeletu a krunýře v podélném mediánním řezu. Celková délka těla přibližně 1 m, délka krunýře 60 cm. Podle Gaffneye a Meekera (1983) a Gaffneye (1990).

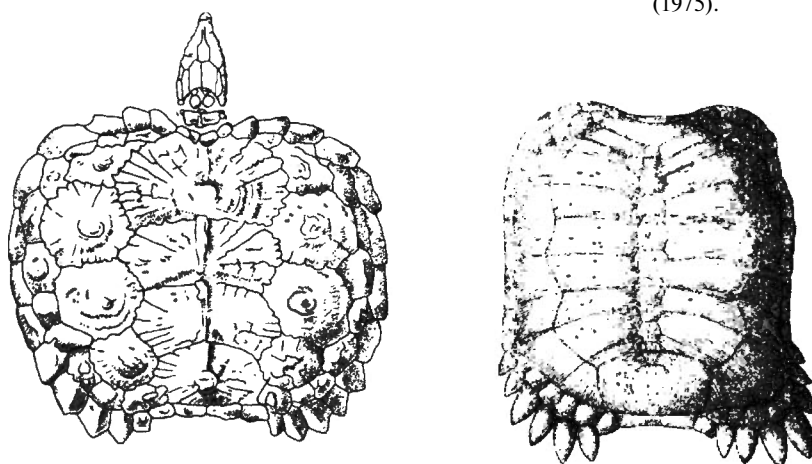
Již výše byla zmínka o tom, že za možného předka želv je dnes považován primitivní rod *Owenetta* z čeledi Procolophonidae (Reisz a Laurin 1991). Tento drobný insektivorní obratlovec ze svrchního permu Karoo Formation v jižní Africe se nejstarším pravým želvám rodu *Proganochelys* ze svrchního triasu Německa podobá stavbou lebky. Ještě nověji byly vysloveny domněnky, založené převážně na molekulárních analýzách (přehled viz Rieppel 1999), o původu želv z diapsidních předků. Logicky však vyvstává námitka, proč a jak by u želv zanikla spánková jáma, která se založila již u nejstarších zástupců této linie.

Nejstarším zástupcem želv je *Proganochelys* (obr. 449) ze svrchního triasu Německa. Tento zástupce měl již vysoce specializovanou lebku, tak jako je tomu u moderních želv. Na čelistech např. zuby již splynuly do podoby zubních listů (zůstávají však ještě zachovány na pterygoidech a vomerech), které jsou spolu s premaxilami, maxilami a dentalii kryty rohovitou vrstvou. Na druhé straně však lacrimale a temporale, které u moderních želv chybí, jsou u rodu *Proganochelys* ještě zachovány. Temporální oblast lebky byla zcela krytá, takže lebku lze označit jako anapsidní. Karapax a plastron byly již vyvinuty dobře, i když některé desky (např. nuchale a pygalia) nejsou ještě srostlé s obratli a na ventrální straně se ještě dobře dají rozlišit clavicula, interclavicula a cleithrum. Od moderních želv se odlišuje rovněž větším počtem desek, především na plastronu. Další triasový zástupce *Triassochelys*, rovněž ze svrchního triasu Německa, je některými autory považován za synonymum *Proganochelys*; výrazné rozdíly však jsou ve tvaru krunýře (obr. 450) a v postkranialním skeletu (Mlynarski 1976). Zbytky želv byly popsány rovněž ze svrchního triasu Thajska (De Broin a kol. 1982). Ze spodní jury Severní Ameriky je znám rod *Kayentachelys* (Gaffney 1987).

Skupiny Pleurodirida a Cryptodirida byly dobře konstituovanými a diferencovanými liniemi již na konci rané jury a obě přežily až do dnešní doby. Pleurodirida zatahují hlavy do krunýře pouhým ohybem krku do strany. Příčné výběžky na krčních obratlech jsou dlouhé, pánev pevně přirůstá ke krunýři. Adduktory spodní čelisti se přetáčejí přes výběžek pterygoиду, nikoliv přes výběžek tvořený stěnou sluchového pouzdra (obr. 451, 453; srv. níže Cryptodirida). Nejstarším zástupcem je mořská želva *Platycheilus* (obr. 452) ze svrchní jury Německa, jejíž krunýř přesahoval svojí délkou jen málo přes 20 cm. Pleurodirida jsou v recentu známi pouze z kontinentů jižní polokoule a přežívají čeledi Pelomedusidae s rody *Pelomedusa*, *Pelusios* (Afri-

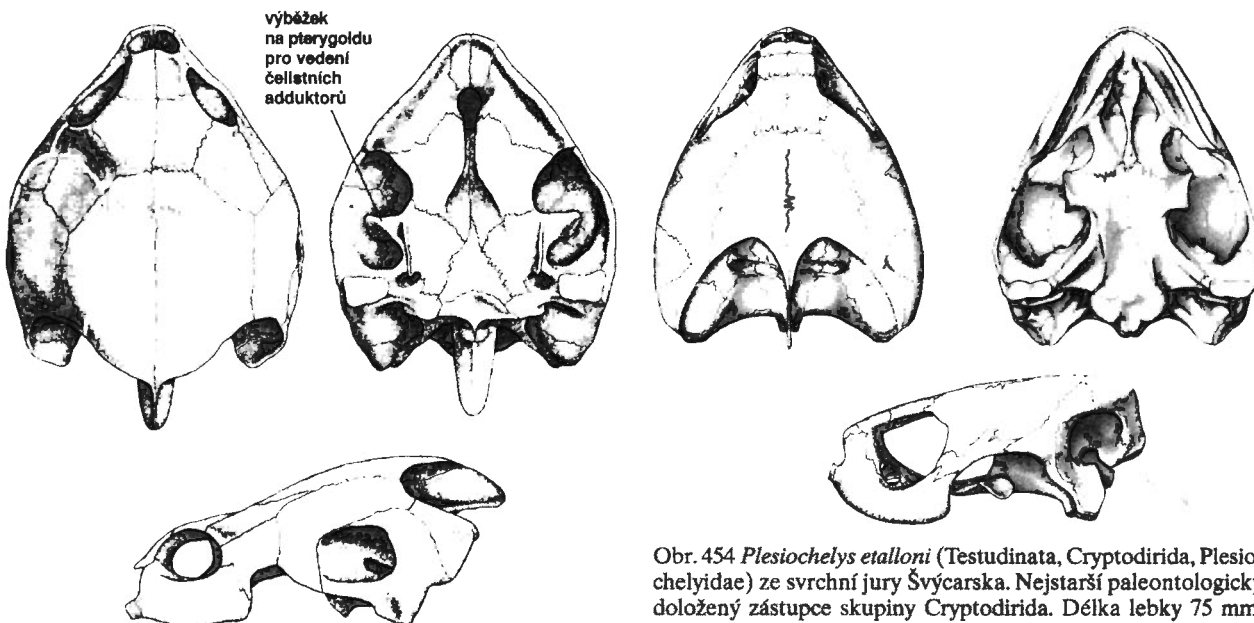
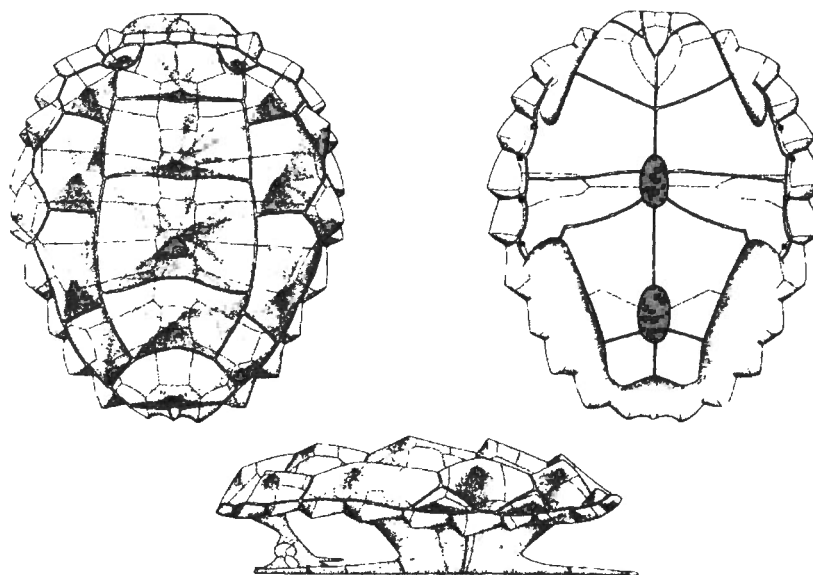


Obr. 451 Schematické znázornění průběhu adduktorů spodní čelisti u anapsidů a želv. Vysvětlení v textu. Podle Gaffneye (1975).



Obr. 450 Vlevo *Triassochelys dux* (Testudinata, Proganochelyidae) ze svrchního triasu Německa. Rekonstrukce karapaxu v dorzálním pohledu. Délka karapaxu přibližně 75 cm. Vpravo pro srovnání krunýř *Proganochelys quenstedti* (délka zobrazeného exempláře přibližně 70 cm). Podle Jäckela (1915) a Fraase (1899).

Obr. 452 *Platyhelys oberndorferi* (Testudinata, Pleurodirida, Platyhelyidae) ze svrchní jury Švýcarska. Dole pohled z pravé strany. Délka krunýře přibližně 22 cm. Podle Bräma (1965).



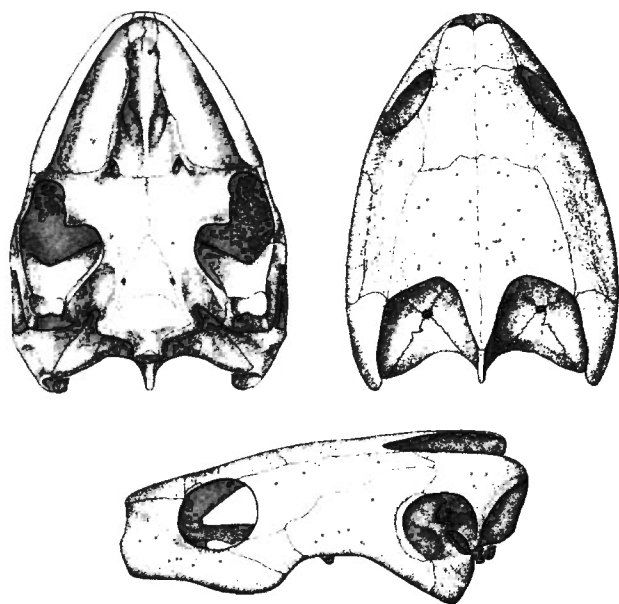
Obr. 454 *Plesiochelys etalloni* (Testudinata, Cryptodirida, Plesiochelyidae) ze svrchní jury Švýcarska. Nejstarší paleontologicky doložený zástupce skupiny Cryptodirida. Délka lebky 75 mm. Podle Gaffneye (1979).

Obr. 453 *Shweboemys antiqua* (Testudinata, Pleurodirida, Pelomedusidae) ze svrchního eocénu Egypta. Při pohledu na ústní patro (vpravo nahoře) je patrný příčný výběžek pterygoidu, přes který se přetáčí adduktor spodní čelisti. Délka lebky 63 mm. Podle Gaffneye (1979).

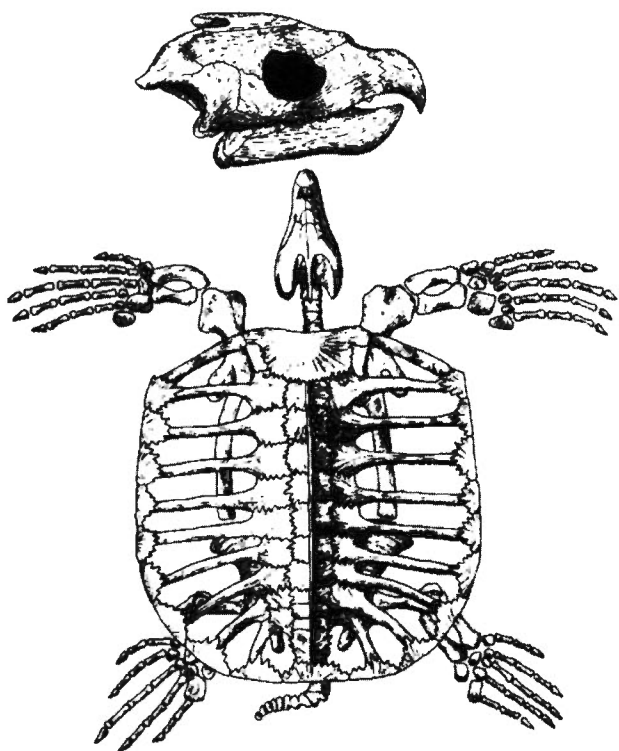
ka, Madagaskar) a *Podocnemis* (Madagaskar a Jižní Amerika) a čeledi Chelidae se sedmi rody (Jižní Amerika, Austrálie a Nová Guinea).

Do skupiny Cryptodirida patří většina želv; jejich charakteristickým znakem je, že zatahují hlavu do krunýře tím způsobem, že se krk skládá ve vertikální rovině. Adduktory spodní čelisti se přetáčejí přes výběžek vnější stěny sluchového pouzdra (viz obr. 451; Gaffney 1975). Na krčních obrat-

lech se jim zachovávají jen malé rudimentární příčné výběžky. Pánev nesrůstá s krunýřem pevně, nýbrž je k němu napojena pomocí vaziva a chrupavky (syndesmoticky a synchondroticky). Lebka je v temporální oblasti výrazně redukováná. Nejstarším zástupcem je *Plesiochelys* (obr. 454) a *Trinitidhelys* (obr. 455). Oproti skupině Pleurodirida jsou Cryptodirida mnohem více diverzifikovaní. Člení se do nadčeledi Testudinoidea, která zahrnuje většinu sladkovodních forem, ale je doložená fosilním záznamem až poměrně pozdě, z raného terciéru, nadčeledi Chelonioidea (mořské želvy



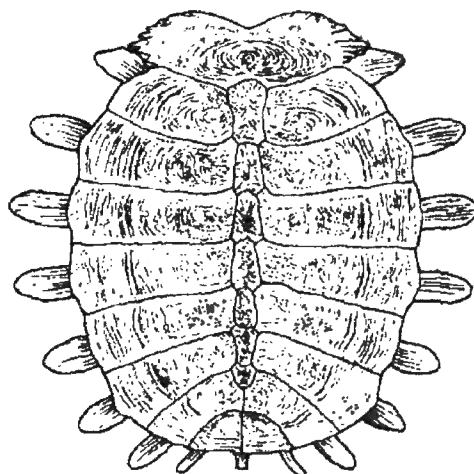
Obr. 455 *Trinitichelys hiatti* (Testudinata, Cryptodirida, Baenidae) ze spodní křídly Texasu. Délka lebky 55 mm. Podle Gaffneye (1979).



Obr. 456 *Archelon ischyros* (Testudinata, Cryptodirida, Protostegidae) ze svrchní křídly Severní Ameriky. Pohled z dorzální strany. Jedna z největších známých mořských želv (délka lebky přes 70 cm). Čelisti byly zcela přetvořeny v zobákovitý útvar a krunýř byl, jako u všech vodních želv, značně redukováný. Podle Wielanda (1896), z Mlynářského (1976).

s redukováným karapaxem a specializovanými končetinami), která je zmíněným rodem *Plesiochelys* doložena již ze svrchní jury; patří sem i křídlové rody *Protostega* a *Archelon* (obr. 456). Poslední nadčeleď jsou Trionychoidea, kteří jsou charakterističtí redukcí rohovitého pokryvu krunýře a jeho náhradou v podobě pouhého kožního pokryvu. Tyto želvy byly primárně karnivorní a vázané na sladkovodní prostředí. Rod *Trionyx* je znám již ze spodní křídly (možná však již ze spodní jury) a je to tedy rod s velmi dlouhým stratigrafickým záznamem. Jeho zástupci byli nalezeni i v miocénu střední Evropy (obr. 457), u nás např. v podkrušnohorských pánvích. Cryptodirida přežívají do recentu rody *Chelonia*, *Dermochelys* (kožnatka, známá pro svou schopnost udržet svalovou aktivitou tělesnou teplotu až o 18 °C vyšší, než je teplota okolní vody; Gréer a kol. 1973), *Trionyx*, *Emys* a *Testudo*. Rod *Geochelone* (v dnešní době omezený pouze na Galapágy) má fosilní záznam z Asie, Afriky i Jižní Ameriky.

Želvy jsou starobyloou skupinou suchozemských obratlovců, kteří přežili vymírání na hranici křída-terciér. Pleurodirida se během své evoluce stáhli na jižní polokouli a z původně mořských i sladkovodních forem se stali v recentu formami výlučně vázanými na sladkovodní prostředí. Cryptodirida byli mnohem úspěšnější, i když během jejich fylogenetického vývoje koncem mesozoika a v terciéru řada forem vymřela. Primitivní formy měly mesoplastra, u pokročilejších forem tyto elementy vymizely.



Obr. 457 *Trionyx rostratus* (Testudinata, Cryptodirida, Trionychoidea) ze svrchního miocénu střední Evropy (Vídeňská pánev). Karapax při pohledu z dorzální strany. U těchto vodních želv docházelo k redukcí karapaxu od okraje (trny jsou ve skutečnosti rudimenty marginálií). Délka přibližně 24 cm. Podle Mlynářského (1976).

Diapsida

Systém:
(Podle Carrolla
1993)

Infratřída: Diapsida (svrch, karbon - récent)

Řád: Araeoscelida (svrch, karbon - sp. perm)

Čeleď: Petrolacosauridae (svrch, karbon)

Čeleď: Araeoscelidae (sp. perm)

Řád incertae sedis

Čeleď: Mesenosauridae (? stř. perm)

Čeleď: Coelurosauravidae (svrch, perm)

Čeleď: Drepanosauridae (svrch, trias)

Čeleď: Endennosauridae (svrch, trias)

Řád: Choristodera (svrch, křída - eocén)

Čeleď: Champsosauridae (svrch, křída - eocén)

Řád: Thalattosauria (stř. trias)

Čeleď: Thalattosauridae (stř. trias)

Čeleď: Askeptosauridae (stř. trias)

Čeleď: Claraziidae (stř. trias)

Nadřád: Lepidosauromorpha

Řád: Eosuchia (svrch, perm - sp. trias)

Čeleď: Acerodontosauridae (svrch, perm)

Čeleď: Younginidae (svrch, perm)

Čeleď: Tangosauridae (svrch, perm - sp. trias)

Čeleď: Galesphyridae (svrch, perm)

Oddělení: Lepidosauria (sp. trias - récent)

Řád: Sphenodonta (sp. trias - récent)

Čeleď: Gephyrosauridae (sp. jura)

Čeleď: Sphenodontidae (sp. trias - récent)

Čeleď: Pleurosauridae (sp. jura - sp. křída)

Řád: Squamata (systém viz níže)

Podřád: Sauria (systém viz níže)

Podřád: Amphisbaenia (systém viz níže)

Podřád: Ophidia (systém viz níže)

Oddělení: Sauropterygia (systém viz níže)

Nadřád: Archosauromorpha (svrch, perm - récent)

Řád: Protosauria (svrch, perm - svrch, trias)

Čeleď: Protosauridae (svrch, perm)

Čeleď: Prolacertidae (sp. trias - svrch, trias)

Čeleď: Tanystropheidae (sp. trias - svrch, trias)

Řád: Trilophosauria (sp. trias - svrch, trias)

Čeleď: Trilophosauridae (sp. trias - svrch, trias)

Řád: Rhynchosauria

Čeleď: Rhynchosauridae (sp. trias - svrch, trias)

Oddělení: Archosauria (systém viz níže)

Diapsida incertae sedis

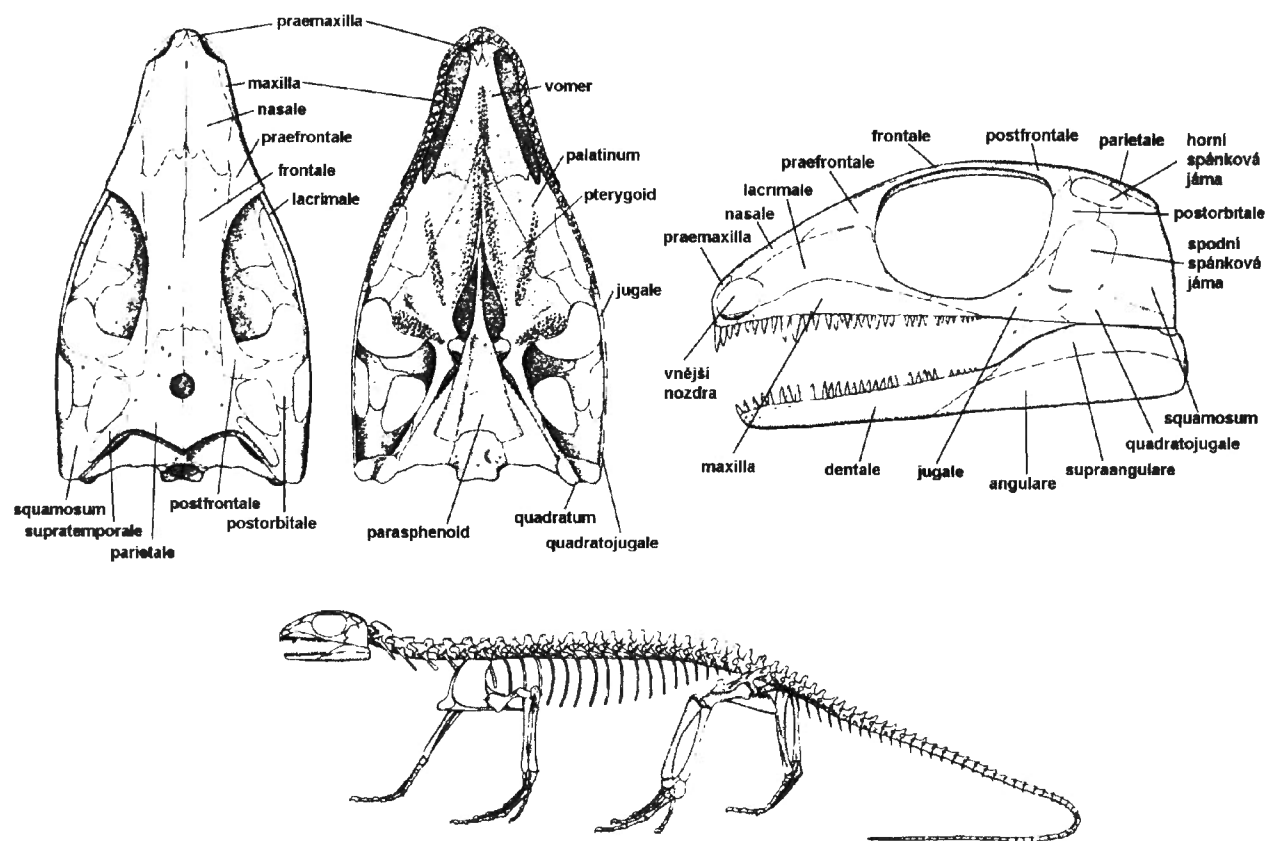
Řád: Ichthyopterygia (systém viz níže)

Diagnóza: Amniota s diapsidním typem lebky (dva otvory ve spánkové oblasti exokrania nad sebou).

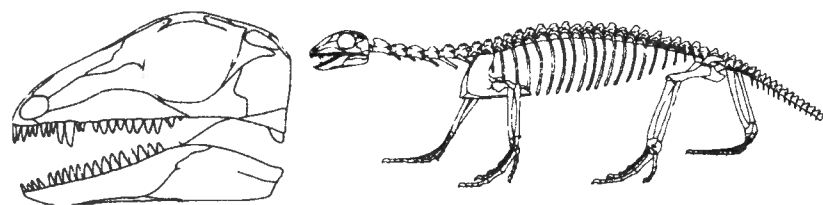
Obě spánkové jámy od sebe odděluje postorbitale a squamosum, spodní spánkovou jámu ohraničuje na ventrální straně jugale a quadratojugale. Toto schéma se konstituovalo již v pozdním karbonu (i když není vytvořeno u všech primitivních diapsidů; viz např. *Araeoscelis*, kde ještě chybí spodní jáma) a zachovalo se beze změny až k moderním diapsidům. *Araeoscelis* pravděpodobně dokazuje, že se na počátku evoluce diapsidů nejprve vytvořila horní spánková jáma a až poté spodní (Carroll 1993). Oblast spodní spánkové jámy totiž podléhala mnohem více evolučním modifikacím než horní spánková jáma. Tato okolnost se promítla do systé-

mu - dnes jsou k diapsidům počítáni také Sauropterygia a patrně také ichthyosauři, jejichž lebka se interpretuje jako pozměněná diapsidní.

U zástupců skupiny Lepidosauria se vyvinulo mohutné sternum, které je jejich důležitým diagnostickým znakem. Je pravda, že podobná kost se vyvinula i u některých zástupců skupiny Archosauria, u ptáků (kteří jsou s nimi fylogeneticky příbuzní) i u savců (jakožto součásti synapsidní linie), ale ta není se sternem lepidosaurů homologní, protože u raných zástupců všech těchto tří skupin chyběla, a jedná se tedy o sekundárně vzniklou strukturu, která má navíc zcela jinou stavbu a funkci.



Obr. 458 *Petrolacosaurus kansensis* (Diapsida, Araeoscelida, Petrolacosauridae) ze svrchního karbonu Severní Ameriky. Nejstarší známý diapsid. Délka lebky přibližně 6 cm. Podle Reisz (1981).

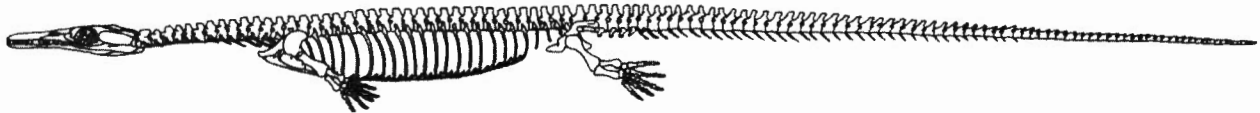
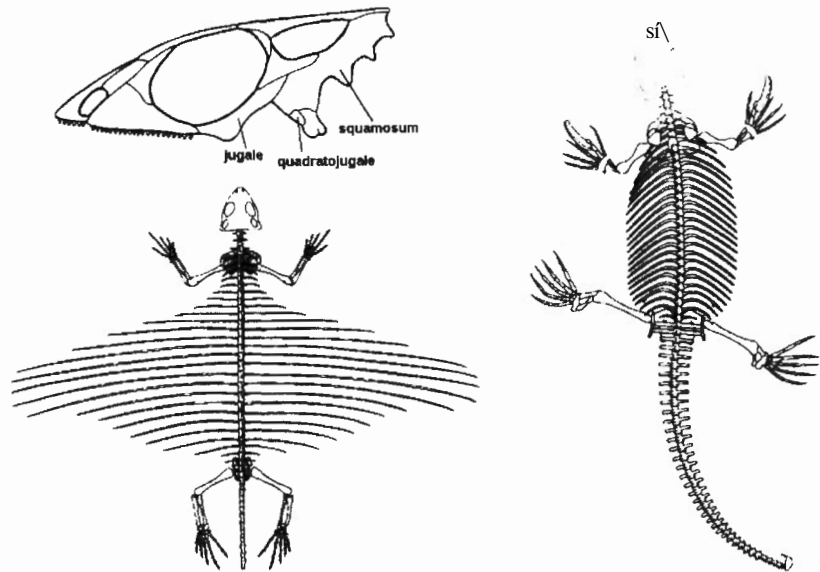


Obr. 459 *Araeoscelis gracias* (Diapsida, Araeoscelida, Araeoscelidae) ze spodního permu Severní Ameriky (Texas). Jeden z nejstarších diapsidů, u něhož ještě nebyla vytvořena spodní spánková jáma. Délka lebky přibližně 5 cm. Podle Reisz *a kol.* (1984), rekonstrukce celé kostry s doplněnými žebry z Carrolla (1993).

Diapsida se s největší pravděpodobností odštěpili od primitivních amniot skupiny Protorothyridae, a to velmi záhy, již v pozdním karbonu. Nejstarším známým diapsidem je drobný *Petrolacosaurus* (obr. 458) ze svrchního karbonu Kansasu (Reisz 1977, 1981). Svoji anatomii se značně podobá rodům *Hylonomus* a *Palaeothyris*. Zachovalo se u něj ještě supratemporale, postparietale i tabulare. Dentice se skládala z množství drobných zoubků, které byly uchyceny na dně mělkého žlábků. O něco pozdější *Araeoscelis* (obr. 459) ze spodního permu neměl ještě vytvořenou spodní spánkovou jámu. Tyto dva nejstarší rody lze shrnout do skupiny Araeoscelida.

Rod *Coelurosauravus* (obr. 460 vlevo) ze svrchního permu Madagaskaru je představitelem raných diapsidů, jimž se výrazně redukovala oblast spodní spánkové jámy. Zmizel u něj zygomatický oblouk, takže spodní spánková jáma není zespodu ohraničena a zadní okraj lebky tvoří squamosum. Žebra byla výrazně prodloužena. Mezi těmito prodlouženými žebry byla nepochybně vytvořena kožní duplikatura, takže se živočich mohl pohybovat klouzavým letem; tím se podobá recentnímu rodu *Draco*. Do této skupiny lze zahrnout vysoce specializované rody, které se našly kromě Madagaskaru ještě v Německu a Velké Británii. Vedle specializovaných forem pohybujiících se klouza-

Obr. 460 Dva příklady výrazné specializace primitivních diapsidů. Vlevo *Coelurosaurus elivensis* (Diapsida, Coelurosauravidae) ze svrchního permu Madagaskaru, který měl kromě nápadně protažených žeber, mezi nimiž byla nepochybně natažena kožní duplikatura, takže se mohl pohybovat klouzavým letem, ještě výrazně redukovanou oblast spodní spánkové jámy (dobře patrné na laterálním pohledu na lebku vlevo nahoře). Délka rekonstruované části těla (bez terminální části ocasu) přibližně 25 cm. Vpravo *Drepanosaurus unguicaudatus* (Diapsida, Drepanosauridae) ze svrchního triasu Itálie, nápadný svým prodlouženým drápem na druhém prstu přední končetiny a zejména obdobným drápem na konci ocasu. Délka těla přibližně 45 cm. Podle Carrolla (1978), Evansové (1982) a Pinny (1986).

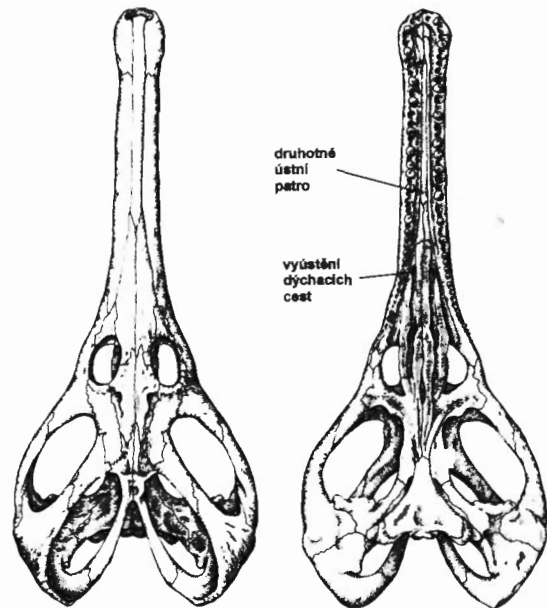


Obr. 461 *Askeptosaurus* sp. (Diapsida, Thalattosauria, Askeptosauridae), primitivní diapsidní plaz ze středního triasu Evropy (Švýcarsko), přizpůsobený vodnímu prostředí. Délka těla přibližně 2 m. Podle Kuhn-Schnydera (1974).

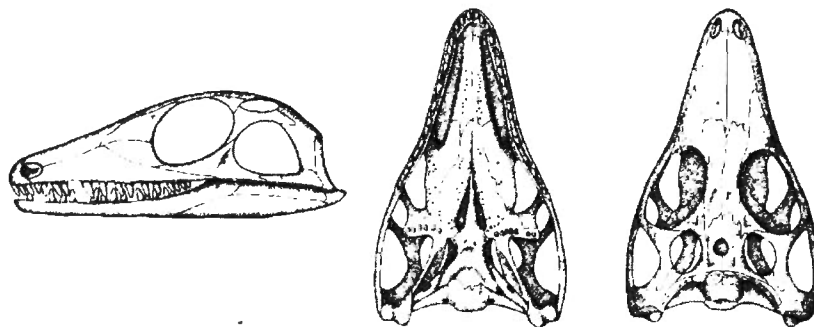
vým letem a shrnovaných do čeledi Coelurosauravidae však existovaly i jiné typy primitivních diapsidů. Velmi záhadný je např. *Drepanosaurus* (obr. 460 vpravo), nalezený v marinních sedimentech svrchního triasu jižního úpatí Alp v Itálii. Je obtížné vysvětlit, k čemu tento mořský amniotní obratlovec používal obrovský drápec na konci druhého prstu přední končetiny a obdobný drápec na konci ocasu.

Kromě zmíněných primitivních, ale výrazně specializovaných diapsidů existovali již v triasu diapsidi, kteří se přizpůsobili permanentnímu životu ve vodním prostředí. Je to například *Askeptosaurus* (obr. 461). Některé fylogenetické linie primitivních diapsidů přežily až do terciéru. Lze jmenovat například Choristodera, kteří mají fosilní záznam až od svrchní křídy, poslední z nich byli zaznamenáni ve spodním miocénu České republiky (doposud nepopsané nálezy z lokality Merkur; Vejvalka 1997). Soudě podle kompletněji zachovaných koster zástupců čeledi Champsosauridae (např. *Champsosaurus*; obr. 462) to byly krokodýlovité, obojživelné typy.

Rod *Youngina* (obr. 463) ze svrchního permu je typickým zástupcem skupiny Eosuchia (tento řád je rovněž označován názvem Younginiformes),

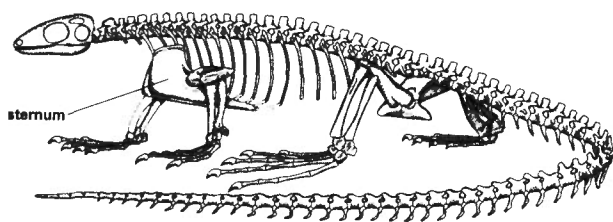


Obr. 462 *Champsosaurus* sp. (Diapsida, Choristodera, Champsosauridae) ze svrchní křídy Severní Ameriky. Primitivní diapsid přizpůsobený vodnímu prostředí. Nozdry byly umístěny na konci rostra a v ústní dutině bylo vytvořeno rozsáhlé druhotné patro, podobně jako u krokodýlů. Vlevo pohled na lebku z dorzální strany, vpravo pohled na ústní patro. Podle Ericksona (1972), z Carrolla (1993).

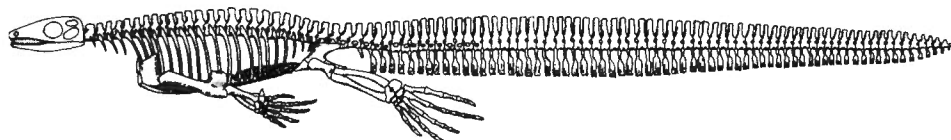


Obr. 463 *Youngina capensis* (Diapsida, Lepidosauromorpha, Eosuchia) ze svrchního permu jižní Afriky byl plaz, jehož anatomická stavba byla základem pro vznik recentních ještěřů a hadů. Délka lebky byla přibližně 4 cm. Podle Carrolla (1981).

jehož příslušníci tvoří strukturální přechod mezi nejstaršími diapsidy, reprezentovanými rodem *Petrolacosaurus*, a moderní skupinou Squamata. Eosuchia a Lepidosauria tvoří dohromady skupinu Lepidosauromorpha, jejich výrazným diagnostickým znakem je dobře vyvinuté sternum. Je to první případ v evoluci obratlovců, kdy je tato struktura paleontologicky doložena. U eosuchií bylo sternum vyvinuto v podobě dvou desek umístěných mezi scapulocoracoidy. Krk byl velmi krátký a skládal se pouze z pěti krčních obratlů. Skupina Eosuchia je základem, ze kterého se vyvinuli i dnešní ještěři a hadi. Kromě terestrických rodů *Youngina* (u něhož prozatím není znám postkranální skelet) a *Thadeosaurus* (obr. 464) sem patří i vodní plazi, jako je poměrně drobný *Hovasaurus* (obr. 465) nebo *Tangasaurus* ze svrchního permu a spodního triasu jižní a východní Afriky a Madagaskaru. Přízpůsobení vodnímu prostředí lze dedukovat zejména podle dlouhého a ze stran zploštělého ocasu, který sloužil jako pohybový orgán.



Obr. 464 *Thadeosaurus colcanapi* (Diapsida, Eosuchia) ze svrchního permu Madagaskaru, který slouží - podobně jako *Youngina*, u něhož však postkranální skelet není znám - jako anatomické východisko evoluce moderních ještěřů a hadů. Délka těla přibližně 70 cm. Podle Currieho a Carrolla (1984), z Carrolla (1993).



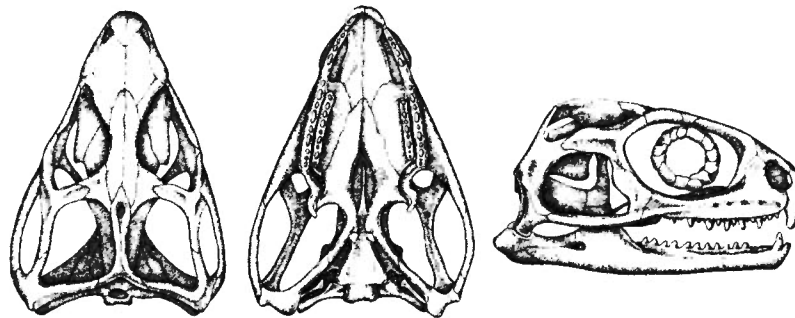
Obr. 465 *Hovasaurus* sp. (Diapsida, Eosuchia) ze svrchního permu Madagaskaru. V jeho dutině břišní byly nalezeny drobné kaménky, které sloužily jako u moderních krokodýlů k vyrovnávání vztlaku ve vodním prostředí. Délka těla přibližně 50 cm. Podle Currieho (1981), z Carrolla (1993).

V žaludku některých exemplářů rodu *Hovasaurus* byly nalezeny drobné kameny, které pravděpodobně sloužily jako zátěž vyrovnávající vztlak, podobně jako je tomu u dnešních krokodýlů. Primitivní rysy eosuchií lze spatřovat například v přítomnosti masivní sluchové kůstky, která nepochybně mohla registrovat jen zvuky nízkých frekvencí.

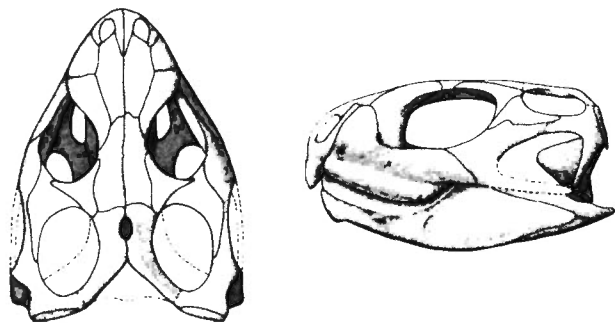
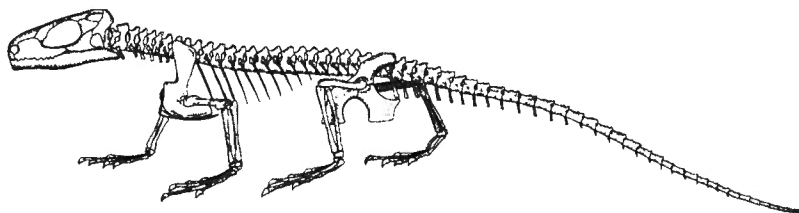
Lepidosauria se od ostatních diapsidů liší přítomností velké kosti prsní (sternum). Sphenodonta a Squamata se od eosuchií a všech ostatních amniot liší tím, že epifyzy jejich dlouhých kostí osifikují ze samostatných osifikačních center. Podobně jako u savců je růst kosti ukončen v době, kdy osifikuje chrupavčitá destička mezi diafýzou a epifyzou. Oproti eosuchiím jsou v mnoha směrech pokročilejší: např. stapes není již robustní a těžká kost, nýbrž tenká a schopná přenášet vysokofrekvenční kmity z vnějšího prostředí.

Skupina Sphenodonta (přežívající do recentu jediným zástupcem, novozélandskou haterií *Sphenodon punctatus*; obr. 466) reprezentuje nejstarší Lepidosauria. Je charakteristická akrodontní denticí a na její primitivní charakter ukazuje spánková oblast lebky s dobře vyvinutými oběma spánkovými jámami a většinou nepřerušnými oblouky mezi nimi. Ale již u některých pozdnětriasových zástupců (např. rod *Planocephalosaurus*; obr. 467) se spodní jařmový oblouk začal poněkud redukovat.

Obr. 466 *Sphenodon* sp. (Diapsida, Lepidosauria, Sphenodontidae), récent. Za povšimnutí stojí akrodontní dentice a ozubené palatinum. Podle Carrolla (1993).



Obr. 467 *Planocephalosaurus robinsonae* (Diapsida, Lepidosauria, Sphenodontidae) ze svrchního triasu Anglie. Délka těla přibližně 16 cm. Podle Fräsera a Waldena (1984), z Carrolla (1993).



Obr. 468 *Clevosaurus bairdi* (Diapsida, Lepidosauria, Sphenodonta) ze spodní jury Severní Ameriky (Nové Skotsko). Délka lebky v mediální linii přibližně 19 mm. Podle Suese a kol. (1994).

V sedimentech mesozoického stáří se jejich fosilní zbytky nacházejí relativně často (*Polysphenodon* byl nalezen ve vrtném jádru; viz též *Clevosaurus* ze spodní jury s kosmopolitním rozšířením; obr. 468), s výjimkou recentní haterie však z kenozoika nejsou známy.

Z primitivních hateriovitých se pravděpodobně vyvinuli pleurosauři (Pleurosauridae, s rody *Pleurosaurus* a *Palaeopleurosaurus*), nalezení ve svrchní juře a spodní křídě Evropy (např. na lokalitách Holzmaden a Solnhofen v Německu). Tito štlhlí a dlouzí amniotní obratlovci (až 57 trupových obratlů a dlouhý ocas) byli nepochybně dobře přizpůsobeni vodnímu prostředí. Na jejich vztah k hateriovitým ukazuje jejich akrodontní dentice.

Squamata

Systém:
(Podle Estese
1983 a Carrolla
1993)

Řád: Squamata (svrch, perm - récent)

Podřád: Sauria (ještěři) (svrch, perm - récent)

Infrařád: Eolacertilia (svrch, perm - svrch, jura)

Čeleď: Paliguanidae (svrch, perm)

Čeleď: Kuehneosauridae (svrch, trias - svrch, jura)

Čeleď: Fulengidae (svrch, jura)

Infrařád: Lacertilia (svrch, jura - récent)

Nadčeleď: Iguania (svrch, jura - récent)

Čeleď: Euposauridae (svrch, jura)

Čeleď: Arretosauridae (svrch, eocén)

Čeleď: Iguanidae (svrch, křída - récent)

Čeleď: Agamidae (svrch, křída - récent)

Čeleď: Chamaeleonidae (? stř. paleocén, sp. miocén - récent)

Nadčeleď: Gekkota (syn. Nyctisauria) (svrch, jura - récent)

Čeleď: Ardeosauridae (svrch, jura)

Čeleď: Bavarisauridae (svrch, jura)

Čeleď: Gekkonidae (svrch, eocén - récent)

Čeleď: Pygopodidae (récent)

- Nadčeleď: Scincomorpha (syn. Leptoglossa) (svrch, jura - récent)
 - Čeleď: Paramacellodidae (svrch, jura)
 - Čeleď: Xantusiidae (stř. paleocén - récent)
 - Čeleď: Teiidae (svrch, křída - récent)
 - Čeleď: Scincidae (svrch, křída - récent)
 - Čeleď: Lacertidae (stř. eocén - récent)
 - Čeleď: Cordylidae (syn. Gerrhosuridae, Zonuridae) (sp. eocén - récent)
 - Čeleď: Dibamidae (récent)
- Nadčeleď: Anguimorpha (syn. Diploglossa) (svrch, jura - récent)
 - Čeleď: Paravaranaeidae (svrch, křída)
 - Čeleď: Bainguidae (svrch, křída)
 - Čeleď: Anguidae (svrch, křída - récent)
 - Čeleď: Anniellidae (récent)
 - Čeleď: Xenosauridae (svrch, paleocén - récent)
 - Čeleď: Dorsetisauridae (svrch, jura)
- Nadčeleď: Varanoidea (syn. Platynota)
 - Čeleď: Necrosauridae (svrch, křída - oligocén)
 - Čeleď: Helodermatidae (svrch, křída - récent)
 - Čeleď: Varanidae (svrch, křída - récent)
 - Čeleď: Lanthanotidae (svrch, křída - récent)
 - Čeleď: Aigialosauridae (svrch, jura - stř. křída)
 - Čeleď: Dolichosauridae (sp. křída - stř. křída)
 - Čeleď: Mosasauridae (svrch, křída)
- Podřád: Amphisbaenia (syn. Annulata) (kroužkovci) (stř. paleocén - récent)
 - Čeleď: Oligodontosauridae (svrch, paleocén)
 - Čeleď: Amphisbaenidae (svrch, eocén - récent)
 - Čeleď: Rhineuridae (stř. paleocén - récent)
 - Čeleď: Hyporhinidae (oligocén)
 - Čeleď: Bipedidae (récent)
 - Čeleď: Trogonophidae (récent)
- Podřád: Ophidia (hadi) (systém viz níže)

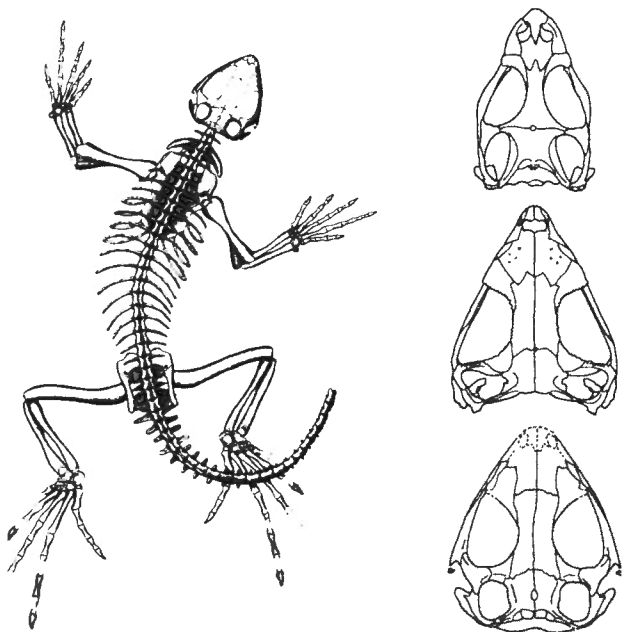
Diagnóza: Je vytvořen párový vychlípitelný hemipenis; dolní okraj spodní spánkové jámy (spodní jařmový oblouk) je redukován; chybí postparietale, tabulare a quadratojugale; pterygoidy se nedotýkají vomerů; na spodní čelisti je vytvořen dlouhý výběžek sahající dozadu za úroveň čelistního kloubu (tzv. retroartikulární výběžek); quadratum (alespoň jak je zjištěno u recentních zástupců) má streptostylní spojení s neurokraniem (jeho vznik má souvislost se schopností široce otevřít ústní otvor).

Squamata jsou doloženi početnými nálezy jak z mesozoika, tak i terciéru a vedle želv a krokodýlů jsou jedinými plazy, kteří přežili až do dnešní doby. Patří k nim ještěři (Sauria), kroužkovci (Amphisbaenia) a hadi (Ophidia). Sauria jsou doloženi nejstarším zástupcem *Paliguana* (obr. 469) již ze svrchního permu jižní Afriky (Carroll 1988). Tyto formy mají ještě původní stavbu lebky (i když spodní jařmový oblouk byl už přerušen). Podobnou stavbu lebky měli Kuehneosauridae ze svrchního triasu až svrchní jury (možná až spodní křída); ti ale byli přizpůsobeni k pohybu klouzavým letem, o čemž svědčí jejich dlouhá žebra, která mohla být v klidu skládána podél těla dozadu, protože na dlouhé příčné výběžky obratlů se připojovala pohyblivým kloubem (obr. 470).

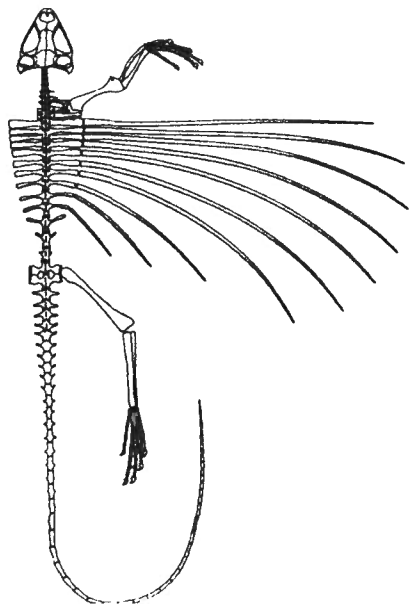
Se zástupci recentních skupin ještěřů (shrnujeme je do skupiny Lacertilia) se poprvé setkáváme až ve střední a svrchní juře. Jejich výrazným znakem je streptostylie, to znamená, že quadratum je k lebce připojeno pohyblivě, prostřednictvím elastických vazů. I další elementy lebky byly navzájem spojeny tak, že se mohly pohybovat na sobě nezá-

visle. U mosasaurů se například vyvinul přídatný kloub na spodní čelisti. To vše mělo za účel pohlcovat bez porcování i velmi objemnou kořist, která svojí velikostí přesahovala průměr lebky. V současné době je známo asi 3000 recentních rodů. Jsou to drobní plazi, kteří jen zřídka přesahují velikost několika desítek centimetrů (například varáni). Zástupci některých vymřelých skupin však dosahovali značných velikostí: např. mosasauri ze svrchní křída (viz níže).

Skupina Iguania shrnuje nejstarší Lacertilia. Jsou to rody *Euposaurus* ze svrchní jury Francie a *Arretosaurus* ze svrchního eocénu Mongolská. Oba mají ještě párová frontalia i parietalia. Přestože jsou známy z doby mnohem pozdější, než jsou Eolacertilia, jejich anatomie má celou řadu primitivních znaků a v mnoha z nich se shodují se zástupci skupiny Eolacertilia. Iguanidae, o něco pokročilejší Agamidae a vysoce specializovaní Chamaeleonidae na tyto původní formy navazují, v jiných znacích (např. v již zmíněném splývání párových kostí střechy lebeční) jsou již odvození. V kontextu recentních skupin je však možné je

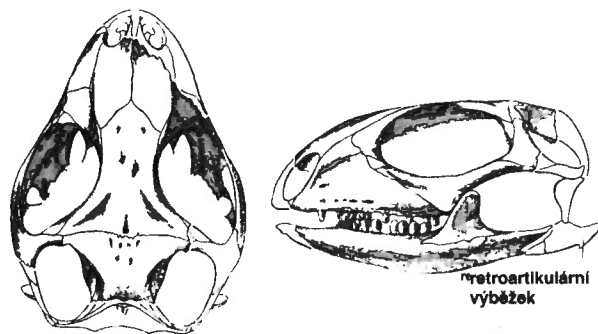


Obr. 469 Vlevo složená rekonstrukce zástupce čeledi Paliguonidae (lebka podle *Paliguana whitei*, postkranální kostra podle *Saurosternon bainii*, obojí ze svrchního permu a spodního triasu jižní Afriky; délka lebky přibližně 15 mm), vpravo modifikace lebky během evoluce ještěřů (dole *Paliguana* ze svrchního permu a spodního triasu, uprostřed *Kuehneosaurus* ze svrchního triasu, vpravo recentní iguanid *Crotaphytus*). Je zřetelný trend ke splývání původně párových kostí (parietalia, frontalia, nasalia), podobně jako u jiných skupin ještěřů (např. Anguimorpha). Drobná izolovaná kost na místě spodního jařmového oblouku u primitivního rodu *Paliguana* je s největší pravděpodobností rudiment quadratojugale. Podle Carrolla (1977).

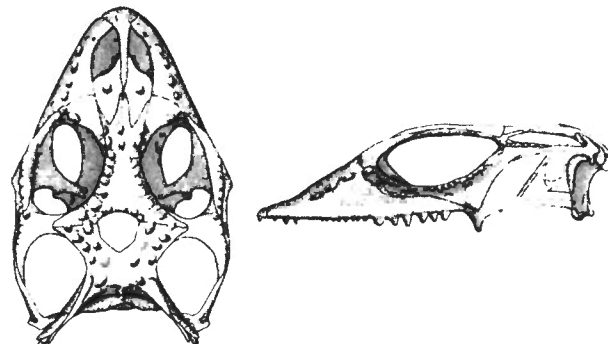


Obr. 470 *Icarosaurus siefkeri* (Squamata, Sauria, Kuehneosauridae), primitivní ještěř ze svrchního triasu Severní Ameriky (New Jersey), schopný pohybovat se klouzavým letem. Podle Colberta (1970).

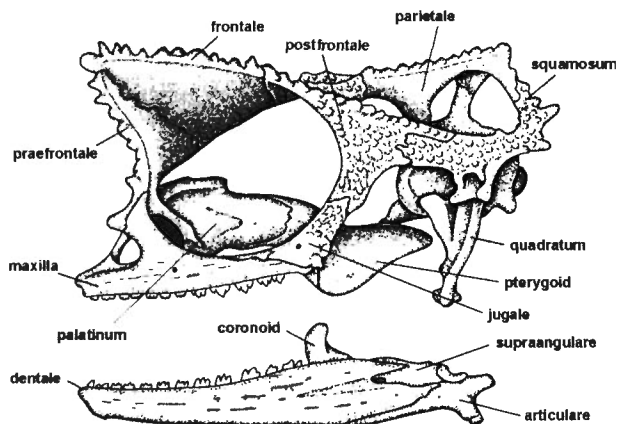
označit jako primitivní. Čeleď Iguanidae je v současné době rozšířena v Severní a Střední Americe, na Madagaskaru a na ostrovech Fidži v Tichém oceánu. Do této čeledi se počítají i drobní eocenní plazi z lokality Geiseltal v Německu (např. rod *Geiseltaliellus*) a rovněž např. paleogenní *Paradipsosaurus* (obr. 471). Nejstarší paleontologické doklady iguanidů pocházejí ze svrchní křídý Jižní Ameriky (*Pristiguana brasiliensis* ze svrchní křídý Brazílie; Estes a Price 1973). Stejněho stáří jsou první doložení zástupci čeledi Agamidae, vyznačující se částečně či kompletně akrodontní denticí. Příkladem je rod *Priscagama* (obr. 472) ze svrchní křídý Gobi. Rod *Arretosaurus* ze svrchního eocénu má lebku stavěnou stejně jako agamy, ale chrup je pleurodontní. Agamám je příbuzná čeleď Chamaeleonidae, což je skupina výrazně specializovaných, primárně arborikolních ještěřů s akrodontní denticí (obr. 473); recentní zástupci se člení pouze do 6 rodů se 109 druhy. Nejstarší fosilní doklady jsou z paleocénu východní Asie. Recentní rod *Chamaeleo* je v Evropě znám již od raného miocénu (Česká republika, Bavorsko) (Moody a Roček 1980).



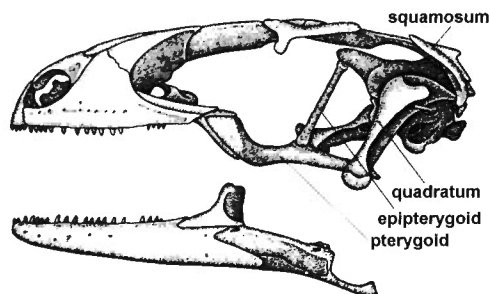
Obr. 471 *Paradipsosaurus mexicanus* (Squamata, Sauria, Iguanidae) z paleocénu Mexika. Délka lebky přibližně 25 mm. Podle Friese a kol. (1955).



Obr. 472 *Priscagama gobiensis* (Squamata, Sauria, Agamidae) ze svrchní křídý Gobi (Mongolsko), jedna z paleontologicky nejstarších agam. Délka lebky v mediánní linii přibližně 30 mm. Podle Borsuk-Bialynické a Moodyho (1984).



Obr. 473 *Brookesia superficialis* (Squamata, Sauria, Chamaeleonidae), recentní chameleón. Délka lebky přibližně 12 mm. Podle Rieppela (1987), ze Sandera (1994).

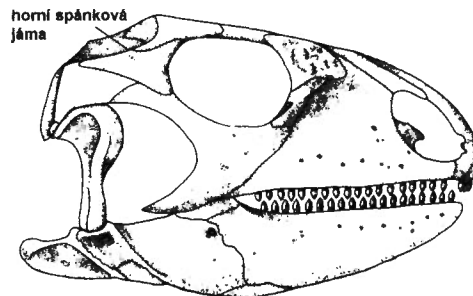


Obr. 474 Recentní gekon *Hemitheconyx caudicinctus* (Squamata, Sauria, Gekkonidae). Dobře je patrná redukce dermálních kostí spánkové oblasti a volné spojení quadrata s neurokraniem. Podle Rieppela (1984) ze Sandera (1994).

Gekkota patří mezi nejstarší doložené formy lacertilií (*Ardeosaurus* a *Bavarisaurus* ze svrchní jury Bavorska) a jejich anatomie se vyznačuje řadou primitivních znaků. Jedním z nich jsou amficoelní obratlová centra (i když jsou již z jury známy formy, které mají procoelní obratle). Otická oblast lebky je výrazně redukována (obr. 474). Sama čeleď Gekkonidae je známa až od pozdního eocénu. Recentní čeleď Pygopodidae je výrazně anatomicky specializovaná v souvislosti s podzemním způsobem života.

Do skupiny Scincomorpha patří ještěrovitě typy, které však po celou dobu existence této fylogenetické linie jeví tendenci k prodloužení těla a redukci končetin. Na povrchu těla se u mnoha druhů vytvořily výrazné dermální štítky. Scincomorpha jsou známi již od konce jury. Jejich nejprimitivnější čeledi jsou Paramacellodidae, zahrnující nepřilíš dobře zachované a většinou disartikulované doklady ze svrchní jury Anglie, Portugalska a Severní Ameriky, a podobné, do recentu přežívá-

jící Cordylidae (od pozdního eocénu rozšířené i v Evropě, včetně České republiky; Roček 1984) a Teiidae. Teiidae jsou dnes rozšířeny v Jižní a Střední Americe (a jen nevýrazně zasahují do Severní Ameriky) a anatomicky stále ještě upomínají na společné předky s leguány. Jejich nejstarší nálezy pocházejí ze svrchní křídy střední Asie a Severní Ameriky (obr. 475).



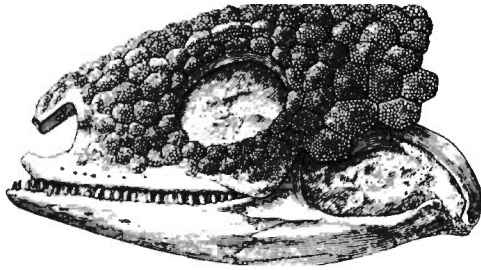
Obr. 475 *Polyglyphanodon sternbergi* (Squamata, Sauria, Teiidae) ze svrchní křídy Mongolska a Utahu. Spodní spánková jáma ohraničena pouze proti orbitě, rovněž svrchní spánková jáma je směrem dozadu otevřená. Délka lebky přibližně 5 cm. Podle Sulimského (1975).

Do skupiny Scincomorpha rovněž patří např. čeledi Lacertidae (od svrchního paleocénu) a Scincidae (od svrchní křídy). Rod *Lacerta* a jemu příbuzný rod *Amblyolacerta* je z našich lokalit znám již od miocénu (Roček 1984). Lacertidae se během terciéru výrazně rozrůznili (o čemž svědčí i markantní rozdíly v dentici; viz např. rod *Dracaenosaurus* z eocénu Francie), miocenní zástupci rodu *Lacerta* jsou již však morfologicky identičtí s recentními. Je rovněž zajímavé, že čeleď Cordylidae během pleistocénu ustoupila z Evropy a dnes je omezena na jižní Afriku a Madagaskar.

Anguimorpha lze charakterizovat rozeklaným koncem jazyka, který je zatažitelný do elastické pochvy, a řadou osteologických znaků. I tato skupina je doložena od svrchní jury (Dorsetisauridae). Vlastní čeleď Anguidae se objevuje ve svrchní křídě a jeví tendenci k redukci končetin a k hadovitě protaženému tělu. Rody *Anguis*, *Ophisaurus* a velkých rozměrů dosahující *Pseudopus pannonicus* jsou známy z miocénu a pliocénu střední Evropy, včetně České republiky (přehled literatury viz Estes 1983 a Roček 1984). Dermální štítky jsou dobře vyvinuty, takže některé tvoří odolný pancíř (např. rod *Glyptosaurus* nebo *Helodermoides*; obr. 476).

Nadčeleď Varanoidea (často rovněž nazývaná Platynota) zahrnuje vymřelou čeleď Necrosauridae, která představuje přechodný článek mezi An-

guimorpha a Varanoidea. Charakteristickým rysem jejich zástupců je, že zuby byly při bázích svísele rýhované. Typickým rodem je *Necrosaurus* z pa-

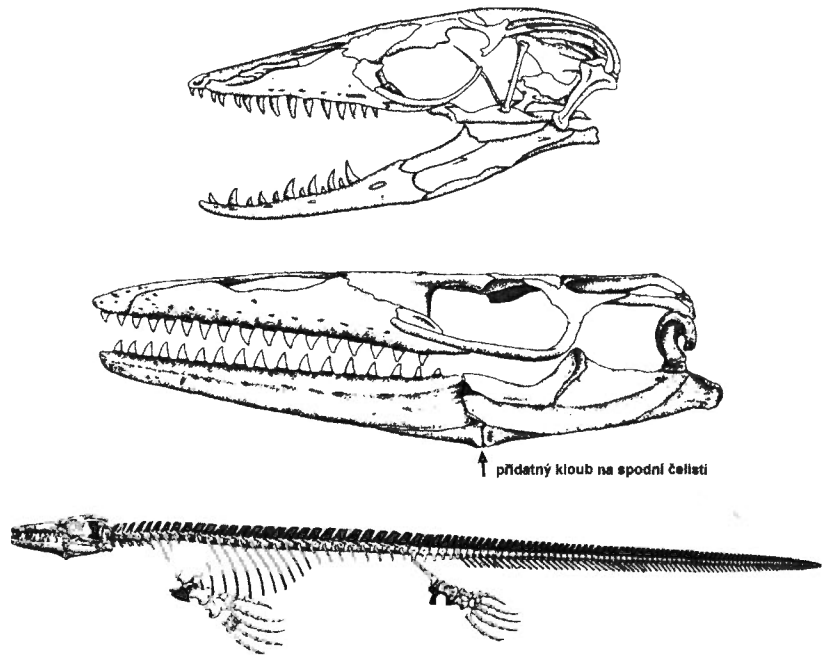


Obr. 476 *Helodermoides tuberculatus* (Squamata, Sauria, Anguillidae) z oligocénu Severní Ameriky (Wyoming). Intermaxila (tzn. vzájemně splynuté premaxily) se nezachovala. K povrchu dermálních kostí lebky jsou přirostlé četné osifikované štítky (osteodermis). Největší délka lebky přibližně 10,5 cm. Podle Gilmora (1926).

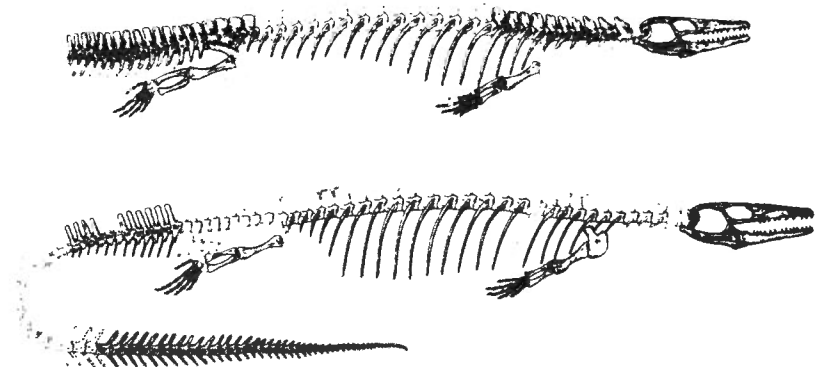
leocénu až oligocénu Evropy a *Parasaniwa* ze svrchní křídy až eocénu Severní Ameriky. Necrosauridae vymřeli v oligocénu. Z jiné starobylé skupiny, čeledi Helodermatidae, která je doložena již ze svrchní křídy, přežil do dnešní doby rod *Heloderma*; je to jediný ještěř, který má jedové zuby. Rovněž čeleď Varanidae (obr. 477) je známa již od svrchní křídy. Patří sem největší známí ještěři (recentní *Varanus comodoensis* dosahuje 3 m a váží až 160 kg; rod *Megalania* z pleistocénu Austrálie dosahoval přibližně 6 m).

K blízkým příbuzným varanů patří i vodní formy ze svrchní jury a z křídy, které se shrnují do čeledi Dolichosauridae, Aigialosauridae a Mosasauridae. Dolichosauri měli protáhlé tělo, krátkou hlavu a redukované končetiny. Aigialosauri (obr. 478) jsou známi ze svrchní jury a střední křídy; nejlépe zachován je rod *Opetiosaurus* ze střední křídy Dalmácie

Obr. 477 Nahoře lebka recentního varana *Varanus salvator*, uprostřed mosasaur *Cliadastes* sp. ze svrchní křídy Severní Ameriky, dole celková rekonstrukce mosasaura *Platecarpus ictericus*, rovněž ze svrchní křídy Severní Ameriky (celková délka těla přibližně 8,5 m). U aigialosaurů a mosasaurů je charakteristickým rysem přidatný kloub na spodní čelisti. Podle Rieppela (1978), Carrolla a de Bragy (1992) a Wilistona (1898).

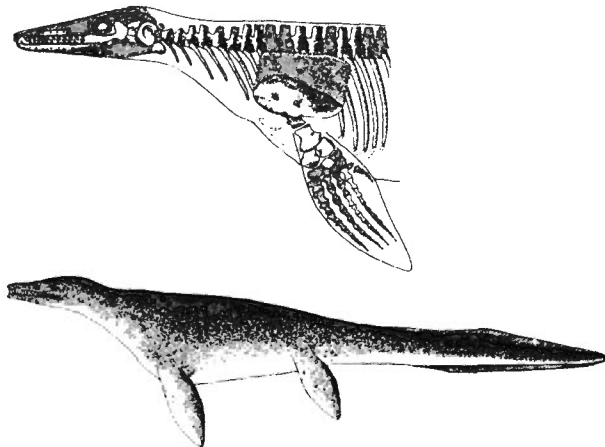


Obr. 478 Nahoře *Aigialosaurus dalmaticus*, dole *Opetiosaurus buccichi* (Diapsida, Sauria, Aigialosauridae), oba ze svrchní křídy Evropy. Délka lebky přibližně 20 cm. Podle Carrolla a de Bragy (1992).



(Kornhuber 1901), který má již poněkud zploštělý ocas, podobně jako je tomu u mořských krokodýlů. Lebkou se značně podobá mosasaurům. Mosasauři, doložení pouze ze svrchní křídy, byli již plně přizpůsobeni životu v mořích (viz obr. 477 dole, 479). Zahrnují přibližně 20 rodů, z nichž některé dosahovaly až 10 m délky (např. rod *Plotosaurus*), protože jen počet trupových obratlů mohl dosahovat mezi 29 až 51 a ocas byl přibližně stejně dlouhý jako presakrální část páteře. Obratle na špici ocasu byly dorzoventrálně rozšířené, což naznačuje přítomnost ocasní ploutve. Končetiny byly modifikované podobným způsobem jako u ichthyosaurů, tzn. pánev ztratila kontakt se sakrálními obratli a prsty se vyznačují polyfalangií. Protože nebyly nikdy nalezeny embryonální kostry, soudí se, že mosasauři vylézali na břeh, kde kladli vejce. Lebka aigialosaurů a mosasaurů se od lebky varanů odlišuje pouze srostlými frontalií, premaxilou protaženou až k frontale a redukovanými nasalii, naopak nápadnou shodou je pohyblivý kloub mezi angulare a spleniale na spodní čelisti, který je v omezené míře vyvinut i u varanů. Zuby mají tvar kužele, avšak specializované formy, jako *Globidens*, měly zuby knoflíkovitě zaoblené, což svědčí o potravní specializaci (drcení schráněk měkkýšů, např. amonitů). Mosasauři vymřeli na konci křídy.

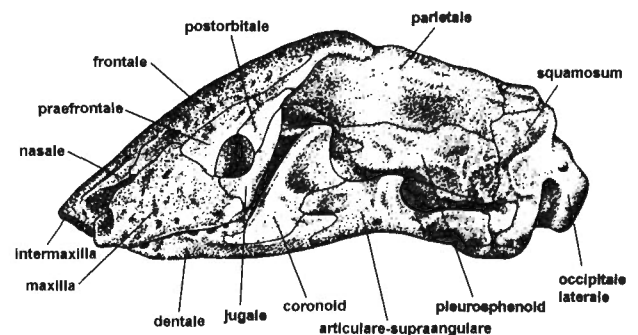
Druhou velkou skupinou řádu Squamata, řazenou na úroveň ještěřů (Sauria) - vedle hadů, o kterých bude podrobněji pojednáno dále - jsou amfisbény (Amphisbaenia). Jejich fylogenetické vztahy jsou ještě v mnohém nejasné; po poslední revizi



Obr. 479 *Plioplatecarpus marshi* (Diapsida, Sauria, Mosasauridae) ze svrchní křídy Belgie. Nahoře rekonstrukce přední části kostry, dole rekonstrukce celkového vzhledu. Podle nezvykle velké lopatky se zdá, že se mosasauři pohybovali střídavými mávavými pohyby ploutvovitých končetin a ocas sloužil pouze jako doplňkový pohybový orgán. Délka těla přesahovala 5 m. Podle Lingham-Soliarové (1992).

(Gans 1978) bylo však navrženo, aby tato skupina byla taxonomicky ustavena na stejnou úroveň jako Sauria a Ophidia. Charakteristickým rysem amfisbén je velmi pevná lebka (obr. 480) a na intermaxile (tzn. srostlých premaxilách) zub stojící v mediální linii. S výjimkou recentního rodu *Bipes*, jehož zástupci mají ještě plně vyvinuté přední končetiny, mají amfisbény končetiny včetně pletenců redukované. Tělo je silně protažené, podobně jako u hadů. Na rozdíl od hadů je však lebka stavěna masivně, dermální kosti neurokrania jsou dobře vyvinuty. Je to způsobeno skutečností, že amfisbény žijí pod zemí a hlavu používají jako rycí orgán. Postorbitální oblast lebky je silně protažena. Počet obratlů kolísá mezi 80 a 175, ale ocas je poměrně krátký a není schopen regenerace. Obratle jsou procoelní.

Amfisbény vznikly nepochybně rovněž z varanovitých typů, podobně jako hadi, ale mnohem později. O tom svědčí řada terciérních forem kroužkoců s částečně redukovanými končetinami (včetně recentního rodu *Bipes*) a rovněž nález nejstaršího zástupce této skupiny, *Sineoamphisbaena hexatabularis*, ze svrchní křídy Mongolská a v poušti Gobi v provincii Vnitřní Mongolsko v Číně (Wu a kol. 1993). Rhineuridae byli hojně rozšířeni v raném a středním terciéru Severní Ameriky, ale do recentu přežívají jediným zástupcem. Amphisbaenidae jsou opačným příkladem: fosilní záznam je chudý, ale v recentu je to nejhojněji zastoupená čeleď. Oligodontosauridae a Hyporhinidae zahrnují pouze fosilní formy z paleocénu, resp. oligocénu. Recentní zástupci žijí v Africe, na Středním východě a ve Střední a Jižní Americe.

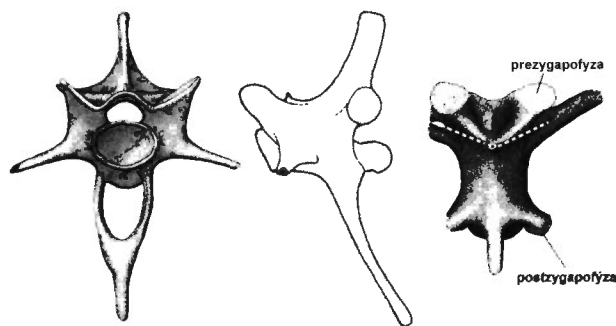


Obr. 480 Lebka amfisbény *Spathorhynchus natronicus* (Squamata, Amphisbaenia, Rhineuridae) ze spodního oligocénu Severní Ameriky (Wyoming). Charakteristická je robustní stavba lebky, přestože v její zadní části se uchovala redukovaná povaha spánkové oblasti; odolnost mozkovny je však zajištěna prostřednictvím parietale, které expandovalo ze střechy lebeční na její stěny, a vznik rozsáhlého pleurospenoidu. Tečkované je znázorněn obrys fenestra ovalis. Délka lebky přibližně 35 mm. Podle Bermána (1977), z Carrolla (1993).

Autotomie a její evoluční význam

Autotomie je obranný mechanismus, při němž jako prostředek úniku před predátory se odvrhují periferní části těla. Není omezena pouze na plazy, ale je v živočišné říši široce rozšířena, například u měkkýšů, korýšů a ostnokožců, kteří mohou odvrhovat chapadla, končetiny nebo ramena. U obratlovců je však jediným orgánem, který může být tímto způsobem odvržen, pouze ocas. Kaudální autotomie (zvaná též urotomie) je známa u některých ocasatých obojživelníků, u novozelandské haterie, u mnoha ještěřů, některých amfispén, několika málo druhů hadů, a dokonce u některých savců (hlodavci).

Anatomicky je schopnost autotomie dána příčnými zónami zlomu, které u plazů neprobíhají mezi obratli, nýbrž napříč obratlovým centrem a neurálním obloukem (jejich pozice je tedy intravertebrální). Pouze u některých ocasatých obojživelníků probíhá zlomová zóna mezi obratli, a je tudíž intervertebrální. Zóna zlomu je na povrchu obratle dobře makroskopicky pozorovatelná, na rozdíl od obdobných zón ve svalech, cévách a míše, které lze pozorovat jen při použití histologických technik. Kromě několika postsakrálních obratlů (tento počet je 4-9; větší je u beznohých forem, např. u slepýše, blavora a amfispén) dělí zlomová zóna každý ocasní obratel, takže ocas se může odlomit těsně za kořenem stejně jako u špičky. Zmíněné postsakrální obratle zůstávají autotomií nedotčeny, protože je v jejich úrovni kloaka, u samců hemipenis, a jsou na ně upevněny rovněž svaly účastníci se lokomoce (*m. caudifemoralis*). Pozice zlomové zóny není zcela stabilní - může být před příčnými výběžky obratle (pokud jsou vyvinuty), ale může být rovněž v úrovni příčného výběžku, takže jej může podélně štěpit (obr. 481).



Obr. 481 Ocasní obratel *Pseudopus pannonicus* (Squamata, Sauria, Anguillidae) z pozdního miocénu východní Evropy (Ukrajina) při pohledu zepředu (vlevo), z levé strany (uprostřed) a v dorzálním pohledu (vpravo). Rovina, v níž dochází k autotomickému rozpadu obratle, je znázorněna přerušovanou čarou. (Orig.)

Příčný zlom obratle je doprovázen přerušením měkkých tkání, protože páteř obklopují podélné vrstvy tukového vaziva, svaly, cévy, nervy a kůže, uvnitř páteřního kanálu pak probíhá mícha. Vlastní mechanismus autotomie je dosti variabilní. Příčinou odlomení ocasu může být vnější síla, tedy většinou predátor, ale může k němu dojít rovněž výlučně činností vlastních ocasních svalů, bez vnějšího dotyku (tzv. spontánní autotomie). Je zajímavé, že k autotomii dochází těsně (max. tři obratle) před místem dotyku; tím se ztrácí jen nezbytná část ocasu. V první fázi autotomie se svaly před a za místem dotyku výrazně kontrahují. Ve většině případů se ocas v důsledku toho ohne, a proto se předpokládá, že k autotomii je nutné, aby ocas byl nějakým způsobem fixován (např. zuby predátora; v případě spontánní autotomie jsou využívány nerovnosti terénu k tomu, aby ocas při autotomii získal nějaký druh opory). Přesný mechanismus funkce ocasních svalů při autotomii není ještě zcela objasněn. Z nemnoha funkčně-anatomických studií je zřejmé, že ocasní svaly, které normálně ohýbají větší úsek ocasu, se při autotomii aktivují jen na velmi omezené části páteře, čímž dochází ke zlomu.

Autotomie má rovněž svůj neurofyziologický aspekt. Již ve dvacátých letech tohoto století bylo zjištěno, že k autotomii dochází i u dekapitovaných ještěrek po jejich stimulaci elektrickým proudem a dokonce i u těch, kde byla mícha přerušena až v sakrální oblasti. Autotomie může dokonce nastat i na izolovaném ocase. Odvržený ocas je schopen prudkých pohybů daných stahy ocasních svalů, což obvykle odvrátí pozornost predátora od unikajícího živočicha, a proto má tento jev pozitivní adaptivní význam. Význam autotomie pro přežití byl doložen i experimentálně, kdy byli útokům přirozeného hadího predátora vystaveni gekoni s normálně vyvinutým ocasem a gekoni, kteří ocas v důsledku autotomie ztratili. Zjistilo se, že 37 % zdravých jedinců uniklo díky autotomii, zatímco všech 100 % bezocasých bylo uloveno.

Evoluční původ autotomie není ještě dopodrobna objasněn, avšak všeobecně se má za to, že zóna zlomu naznačuje původní pozici sept oddělujících embryonální sklerotomy. Protože se embryonální sklerotomy resegmentují a definitivní obratel vzniká z polovin dvou sousedních sklerotomů, dostává se septum původně probíhající mezi sousedními sklerotomy do intravertebrální pozice. Zóna zlomu ocasních obratlů se vykládá jako neúplně osifikované vazivo mezi polovinami původních sklerotomů.

Výskyt autotomie je paleontologicky doložen již u primitivních plazů skupiny Captorhinomorpha z raného permu (např. rody *Captorhinus* nebo *Labidosaurus*) a u řady mesozoických forem. Otázku, proč se v některých liniích plazů autotomie vyvinula v účinný obranný mechanismus a u jiných zanikla tím, že obratle u dospělců osifikovaly v kompaktní útvar, lze zodpovědět na základě znalostí o biologii jednotlivých druhů. Obecně platí, že tam, kde má ocas nějakou významnou funkci (např. uchopovací u chameleónů, obrannou u varanů, lokomoční orgán pro pohyb ve vodě u krokodýlů, balancní orgán u agam), se autotomie nevyvinula.

S autotomií souvisí regenerace, což je schopnost vytvářet relativně složité struktury, které byly v důsledku nejrůznějších příčin ztraceny. Regenerace je mnohem rozšířenější než autotomie (např. znovuvytvoření končetin po poranění). Lze ji rozdělit do několika časových fází: hojení rány, vytvoření blastému, diferenciací a růst. Vlastní rána je pouze relativně malé poškození. Krvácení se téměř ihned zastaví kontrakcí arteriálních sfinkterů a žilních záklopek, svalstvo se zakryje během několika minut kůží, která se kolem rány stáhne. Pozoruhodné je, že konec odlomeného obratle v ocase je osteoklasty rozrušen

a později spolu s nekrotizovaným vazivem odvržen. Konec pahýlu ocasu je tedy tvořen jen malým rudimentem původního obratle. Povrch rány se poté překrývá vícevrstevným epitelem, který vytvoří apikální čepičku. Několik dní po autotomii se ependym obalující odlomený konec míchy začne prodlužovat a vytvářet tak jakousi trubici, která se dostane do styku s vnitřním povrchem apikální čepičky; celek tak vytváří útvar, který se obecně nazývá blastém. Blastémové buňky jsou schopny proliferace a začnou mezi ně vrůstat krevní vlásečnice. Růst začíná asi 15 dní po autotomii a trvá přibližně tři měsíce. Výsledkem je regenerovaný ocas, který může dosáhnout (někdy i přesáhnout) velikosti původního, většinou však dosáhne jen zlomku původní velikosti. Zdá se, že regenerační kapacita je závislá na daném druhu plaza. Je pozoruhodné, že regenerovaný ocas některých druhů nese primitivní znaky jejich ancestrálních příbuzných a že se tedy jedná o jakýsi druh rekapitulace. Například šupiny na regenerovaném ocasu recentní haterie (*Sphenodon*) jsou stejné jako šupiny jejího jurského předka *Homoeosaurus*. Při regeneraci dochází často k odchýlkám od normálního vývoje, takže v přírodě se můžeme například setkat s ještěrkami, které mají dva i více ocasů.

Hadi

Systém:
(Podle Ragea,
ústní sdělení 1999)

Podřád: Ophidia (hadi) (sp. křída - récent)

I - « hadi s rudimenty končetin »

Rod: *Pachyrhachis* (sp. křída)

Rod: *Podophis* (sp. křída)

II - Serpentes

Serpentes *incertae sedis*

Čeleď: Lapparentophiidae (sp. křída)

Čeleď: Dinilysiidae (svrch, křída)

Čeleď: Madtsoiidae (svrch, křída - pleistocén)

Čeleď: Palaeophiidae (svrch, křída - svrch, eocén)

A - Scoleophidia

Čeleď: Anomalepididae (récent)

Čeleď: Typhlopidae (stř. miocén - récent)

Čeleď: Leptotyphlopidae (récent)

B - Alethinophidia

Nadčeleď: Anilioidea

Čeleď: Aniliidae *sensu lato* (? sp. křída, svrch, křída - récent)

Čeleď: Uropeltidae (récent)

Nadčeleď: Booidea

Čeleď: Xenopeltidae (récent)

Čeleď: Boidae (svrch, křída - récent)

Čeleď: Tropidophiidae (paleocén - récent)

Čeleď: Bolyeriidae (holocén - récent)

Nadčeleď: Acrochordoidea

Čeleď: Acrochordidae (stř. miocén - récent)

Čeleď: Nigeroophidae (svrch, křída - stř. eocén)

Nadčeleď: Colubroidea

Čeleď: Anomalophiidae (sp. eocén)

Čeleď: Russellophiidae (svrch, křída - sp. eocén)

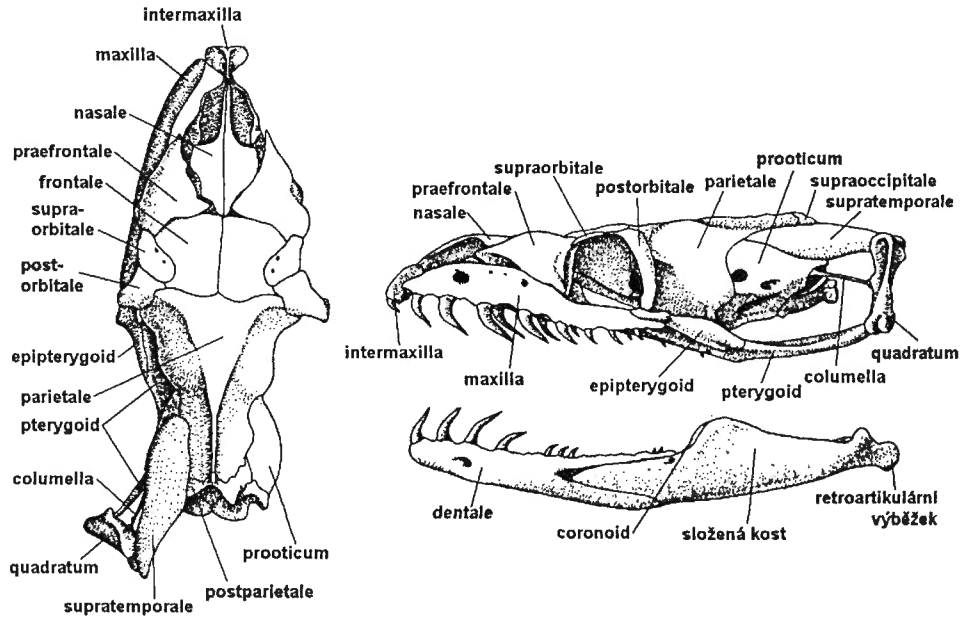
Čeleď: Colubridae (svrch, eocén - récent)

Čeľad: Atractaspididae (récent)

Čeľad: Elapidae (včetně Hydropheidae) (sp. miocén - récent)

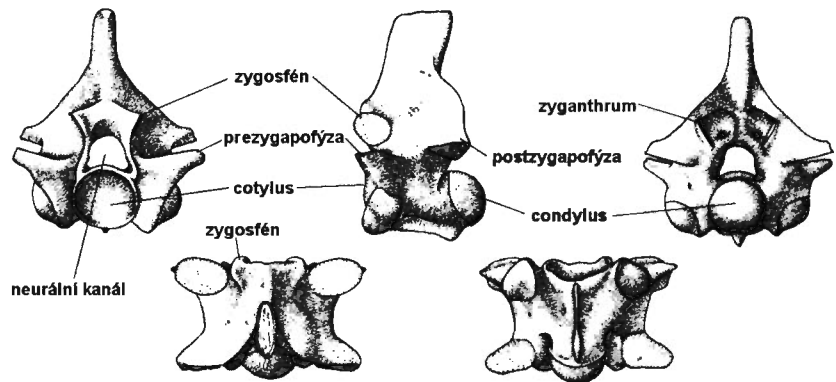
Čeľad: Viperidae (včetně Crotalidae) (sp. miocén - récent)

Diagnóza: Frontalia a parietalia sbíhají i na stěny neurokrania (obr. 482); supraoccipitale se nepodílí na tvorbě okraje foramen magnum, protože je od něj odděleno oběma exoccipitalii (= occipitalia lateralia), která jsou ve vzájemném kontaktu; sklerotikální prstenec chybí; tympanum a Eustachovy trubice jsou zcela redukovány; lacrimale, squamosum a quadratojugale chybějí; v mandibulární symfýze se vytvořilo pohyblivé spojení; oko je překryto průhlednou a nepohyblivou epidermální blankou (srostlá oční víčka); chybí membrána nicticans; obratle s přídatným kloubením pomocí zygosfénu a zyganthra (obr. 483); levá plíce je redukována nebo zcela chybí; pletenec lopatkový a přední končetiny vždy chybějí (u některých forem jsou zachovány rudimenty zadních končetin a pletence pánevního).



Obr. 482 Lebka recentního hada krajty královské *Python regius* v dorzálním pohledu (vlevo; pravá palatomaxilární část lebky odstraněna) a při pohledu z levé strany. Podle Ragea (1984a).

Obr. 483 Obratel recentního hada krajty královské *Python regius* zepředu, z levé strany a zezadu (horní řada) a z dorzální a ventrální strany (dolní řada). Obratle se navzájem kloubí kondylem a kotylem (spojení mezi centry obratlů), prezygapofýzami a postzygapofýzami (na úrovni báze neurálních oblouků), a přídatným kloubením mezi zygosfény a zyganthry (při horním okraji neurálního kanálu). Podle Ragea (1984a).



Hadi mohou mít více než 150 obratlů (počet trupových obratlů kolísá mezi 120 a 454). Jejich obratle mají přídatné kloubením nad úrovní neurálního kanálu prostřednictvím párového zygosfénu (směřujícího dopředu), zapadajícího do párových jamek na sousedním obratli zvaných zyganthra (vytvořených na zadním povrchu obratle). Kostí čelistí a ústního patra jsou spojeny pohyblivě, což umožňuje polykat objemnou kořist. Svrchní čelist

je napojena na neurokranium prostřednictvím pohyblivého quadrata (streptostylie), které hraje v připojení svrchní čelisti podobnou roli jako hyomandibulare u žraloků (hyostylie, viz str. 158). Naproti tomu na spodní čelisti vzniklo nepohyblivé synostotické spojení mezi několika kostmi, takže vznikl element, který se označuje jako „složená kost“. Výrazným znakem v embryonálním vývoji lebky hadů je, že obě trabeculae cranii zůstávají

vzájemně odděleny. U pokročilých skupin hadů se určité zuby na maxile přeměnily na jedové zuby. Někteří zástupci čeledi Colubridae mají takto modifikovány (tzn. zuby na povrchu se žlábkem pro vedení jedu) 2-3 zadní maxilární zuby (skupina označovaná jako *Opisthoglypha*). U čeledi Elapidae zuby opatřené žlábkem nebo jedovým kanálkem jsou na předním konci maxily (*Proteroglypha*). Jedové zuby hadů ze skupiny *Proteroglypha* vznikly ze zubů skupiny *Opisthoglypha* a přesunuly se do přední části dentice. Žlábek vznikl vertikálním záhybem labiálního povrchu zubu (Jackson a Fritts 1995). U čeledi Viperidae je maxila výrazně zkrácena a pohyblivá a je opatřena jediným funkčním jedovým zubem (skupina *Solenoglypha*).

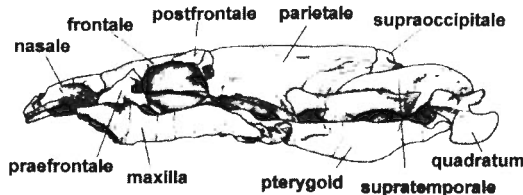
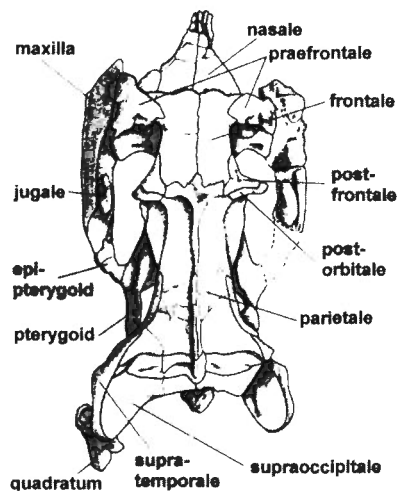
Fylogenetické vztahy hadů naznačuje skutečnost, že hadi mají hemipenis podobně jako Sauria; protože je to znak nepodléhající adaptacím, naznačuje nepochybně fylogenetický vztah obou skupin. Naproti tomu ztráta končetin se v evoluci obratlovců (a dokonce v evoluci plazů; Cohn a Tickle 1999) vyvinula mnohokrát nezávisle na sobě. Haas (1980) odvozoval původ hadů od dolichosaurů. Nejbližšími příbuznými hadů se však zdají být mosasauri; důkazy o tom jsou spatřovány v podobné morfologii zubů (dozadu zahnuté, kónické), v kontaktu prootika a supratemporale a ve volné mandibulární symfýze. *Pachyrhachis problematicus* ze spodní křídly Izraele je již považován za primitivního hada (Lee a kol. 1997, Lee a Caldwell 1998, Zaher 1998). Má přes 140 presakrálních obratlů a kompletně redukované přední končetiny i s pletencem lopatkovým. Marinní prostředí tohoto plaza stejně jako všech mosasaurů naznačuje, že hadi vznikli v mořském prostředí a na souš pronikli až druhotně. To kontrastuje s dosavadním

názorem, že ztráta končetin u hadů byla spojena s dočasným přechodem k životu pod zemí, během něhož došlo k redukci očí (Walls 1942), a že oči dnešních hadů jsou vyvinuty až druhotně. Tento názor se postupně opouští (viz též Scanlon a Lee 2000), protože adaptace k podzemnímu způsobu života často zahrnuje opačné trendy, než byly ty, které vedly ke vzniku hadů (viz např. rigidní osifikace lebky u amfíbén).

První hadi se objevili v křídě. Již zmíněný *Pachyrhachis* ze spodní křídly Izraele je zachován v podobě artikulované kostry, má ještě rudimenty zadních končetin a je spolu s rodem *Podophis* z cenomanu Libanonu (Rage a Escuillié 2000), který má rovněž zachované zbytky končetin, kladen do doposud nepojmenované skupiny „hadi s rudimenty končetin“ (Rage 1999, ústní sdělení). *Lapparentophis* (obr. 484) pochází ze spodní křídly Alžírská a je zachován pouze v podobě trupových obratlů. Je to nejstarší paleontologicky doložený skutečný had a jednalo se již o terestrickou formu (Rage 1984a). *Dinilysia* (obr. 485) ze svrchní křídly



Obr. 484 *Lapparentophis defrennei* (Squamata, Serpentes, Lapparentophiidae) ze spodní křídly Alžírská; jeden z nejstarších paleontologicky doložených hadů. Trupový obratel ve stejných pohledech jako na obr. 483. Délka obratlového centra 12 mm. Podle Hoffstettera (1960), z Ragea (1984a).



Obr. 485 Lebka hada *Dinilysia patagonica* (Squamata, Serpentes, Dinilysiidae) ze svrchní křídly Patagonie. Nejstarší had dochovaný artikulovanou kostrou lebky. Vlevo pohled z dorzální strany, vpravo z levé strany. Délka lebky v mediální linii přibližně 8 cm. Podle Estese a kol. (1970), z Ragea (1984a).

Jižní Ameriky má na lebce již řadu pokročilých znaků. Tyto nejstarší formy lze jen velmi obtížně zařadit do systému hadů, a proto se považují za taxony nejistého systematického postavení. Scolecophidia jsou drobní hadi žijící pod zemí a mající ještě rudimenty zadních končetin; jejich nejstarší fosilní záznam je ze spodního eocénu (lokalita Dormaal, Belgie) a do dnešní doby přežívají rody *Typhlops* a *Leptotyphlops* s velkým geografickým rozšířením (Evropa, jihovýchodní Asie, Afrika, Jižní Amerika, Austrálie). Druhá hlavní skupina hadů, Alethinophidia, zahrnuje nejstarší známé formy (viz výše) a rovněž primitivní formy žijící pod zemí (Aniliidae, Uropeltidae, Xenopeltidae), z nichž některé nemají žádné fosilní doklady.

Většina recentních čeledí hadů se objevila až na počátku oligocénu. Byla vyslovena domněnka, že evoluce hadů úzce souvisela s radiací savců na počátku terciéru. Nejprogressivnější skupinou hadů

v dnešní době je čeleď Colubridae, zahrnující přibližně 300 rodů a 1400 druhů; její nejstarší zástupci pocházejí z pozdního eocénu Evropy. Jedovatí hadi (většinou příslušníci čeledí Elapidae a Viperidae) se objevili až ve spodním miocénu (Evropa) a ve svrchním miocénu (Severní Amerika). Viperidae mohou při polykání stočit maxily, čímž se jedové zuby sklopí. U zástupců podčeledi Crotalinae se vyvinul mezi orbitou a nozdrou thermosenzitivní žlábek, který umožňuje lov v noci.

Isolované obratle hadů jsou na paleontologických lokalitách kenozoického stáří velmi hojné. U nás to jsou například lokality v miocenních podkrušnohorských pánvích, odkud jsou známi příslušníci čeledí Boidae, Elapidae a Viperidae (Rage a Roček 1983, Szyndlar 1987, Ivanov 1997). Tento početný materiál umožňuje rekonstruovat nejen evoluci anatomickou, ale rovněž evoluci celých hadích společenstev.

Sauropterygia

Systém:

(Podle Carrolla
1993 a Sandera 1994)

- Oddělení: Sauropterygia (svrch, perm - svrch, křída)
 Řád *incertae sedis*
 Čeleď: Claudiosauridae (svrch, perm)
 Řád: Nothosauria (stř. trias - svrch, trias)
 Čeleď: Pachypleurosauridae (stř. trias - svrch, trias)
 Čeleď: Simosauridae (stř. trias)
 Čeleď: Nothosauridae (stř. trias - svrch, trias)
 Čeleď: Cymatosauridae (stř. trias)
 Čeleď: Pistosauridae (stř. trias)
 Řád: Plesiosauria (svrch, trias - svrch, křída)
 Čeleď: Plesiosauridae (svrch, trias - sp. jura)
 Čeleď: Cryptocleididae (svrch, jura - svrch, křída)
 Čeleď: Elasmosauridae (sp. jura - svrch, křída)
 Čeleď: Pliosauridae (sp. jura - svrch, křída)
 Řád: Placodontia (sp. trias - svrch, trias)
 Čeleď: Helveticosauridae (stř. trias)
 Čeleď: Placodontidae (sp. trias - stř. trias)
 Čeleď: Cyamodontidae (stř. trias - svrch, trias)
 Čeleď: Henodontidae (svrch, trias)

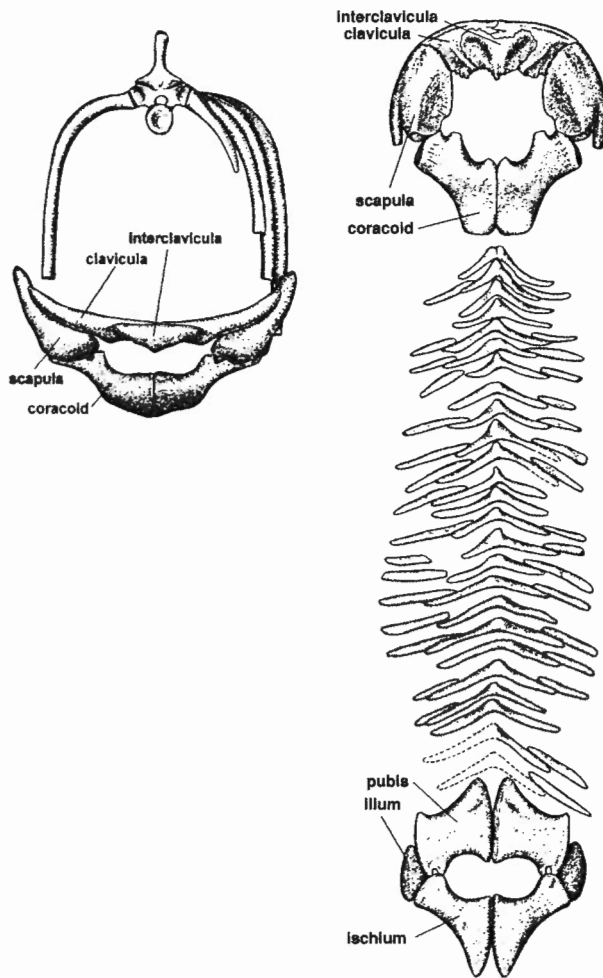
Diagnóza: Vodní plazi, u nichž došlo k inverzi polohy scapuly a claviculy (scapula je uložena při povrchu těla, přestože to je enchondrálně vznikající element, zatímco clavicula je uložena hlouběji, přestože patří mezi krycí, dermální kosti; obr. 486).

Poznámka: Placodontia byli až do nedávné doby považováni za vysoce specializované diapsidy nejistého systematického postavení (podobně jako ryboještěři), nyní se však zahrnují na podkladě zvláštností ve stavbě pletence lopatkového (viz diagnóza) do skupiny Sauropterygia (Storrs 1991).

Zmíněn by měl být rovněž původní a dnes již nepoužívaný taxon Euryapsida (viz např. Špinar 1984), který byl založen na existenci jediné, horní spánkové jámy (viz obr. 428). Dnes se však tato anatomická situace považuje za jednu z variant diapsidního typu lebky, kdy se spodní spánková jáma sekundárně uzavřela.

Sauropterygia byli vysoce specializovaní mořští diapsidi, kteří mohli dobře plavat, a to způsobem, který byl velmi podobný pohybu dnešních mořských želv nebo tučňáků (Robinson 1975). Svědčí o tom elementy pletence lopatkového a pánevního (coracoid, pubis, ischium), které byly rozšířeny

do plochy a sloužily tak jako rozsáhlé úponové plochy pro svaly ovládající velké pádlovité končetiny. Nejstarší zástupci skupiny se však nejspíše ještě pohybovali hadovitým pohybem dlouhého těla a ocasu, končetiny jako hlavní pohybový orgán se přeměnily v ploutve až později (Sander 1994).



Obr. 486 Vlevo pozice enchondrálně (scapula, coracoid) a endsmálně (interclavicula, clavicula) vznikajících elementů pletence lopatkového *Pachypleurosaurus edwardsi* (Sauropterygia, Nothosauria, Pachypleurosauridae) ze středního triasu Evropy; pohled z přední strany. Vpravo rekonstrukce pletenců a břišních žebér u téhož druhu ve ventrálním pohledu. Podle Carrolla a Gaskillové (1985).

Na jejich lebce zanikl spodní jařmový oblouk (ventrální ohraničení spodní spánkové jámy) a to je jeden z důvodů, proč jsou kladeni do okruhu skupiny Lepidosauriomorpha (např. Sues 1987).

Nejstarší Sauropterygia jsou známi ze spodního triasu, ale je možné k nim již počítat svrchnopermský rod *Claudiosaurus*, u kterého se spodní jařmový oblouk přerušil a došlo i k mírnému prodloužení krku. Také redukce osifikace kostry a změny ve velikosti a proporcích končetin naznačují tendence k vodní lokomoci. Anatomické podobnosti sauropterygií s primitivními terestrickými diapsidy typu *Youngina* a *Thadeosaurus* (viz výše) naznačují jejich pravděpodobný fylogenetický původ.

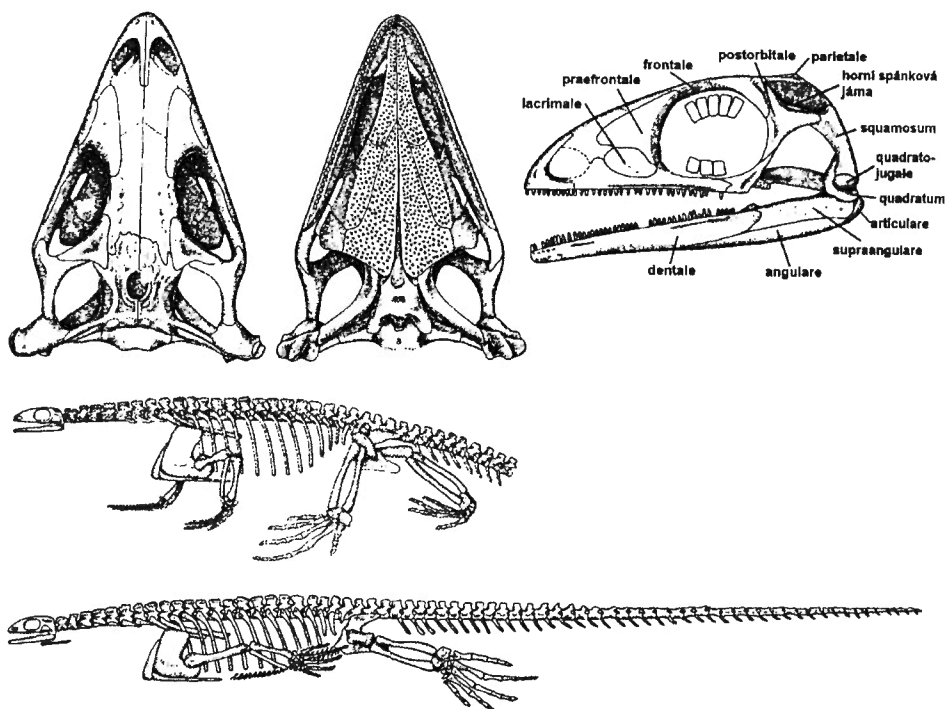
Claudiosaurus (obr. 487) se vzhledově značně podobá nothosaurům a spolu s nimi pravděpodob-

ně představuje přechodné stadium od terestrických předků k plně akvatickým plesiosaurům (Carroll 1981). Je však otázkou, zda plesiosauri mohli skutečně vzniknout z nothosaurů, kteří v mnoha ohledech již byli příliš specializovaní (Carroll a Gaskillová 1985). Ztratili např. již některé znaky na lebce, které se u plesiosaurů ještě rudimentárně zachovaly. Na druhé straně však existovaly formy (např. *Pistosaurus* ze středního triasu), které ve své anatomii kombinují znaky nothosaurů a plesiosaurů.

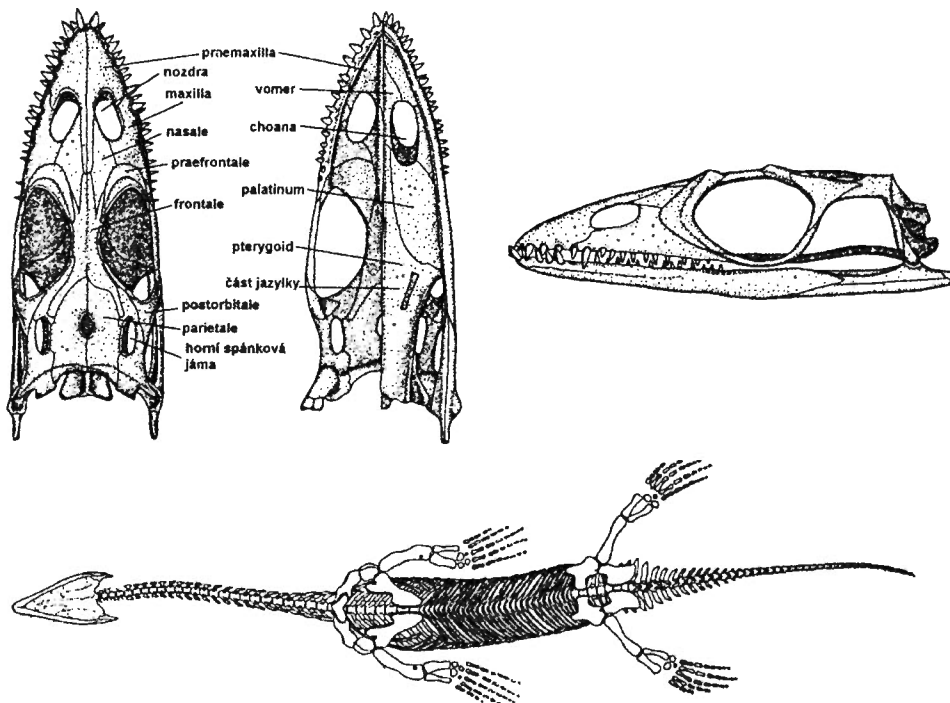
Řád Nothosauria (obr. 488) je znám podle stovek exemplářů, především ze středního triasu Evropy (např. Monte San Giorgio v jižním předhůří Alp, odkud byla popsána dokonce celá ontogenetická série; viz Sander 1989). Je to naleziště, které poskytuje informace o diverzitě sauropterygií v příbřežních zónách rovníkového moře zvaného Tethys. V novější době však byli nothosauri nalezeni také v Severní Americe (Sander *a kol.* 1994). Doposud bylo popsáno přibližně 20 rodů, které lze shrnout do dvou základních skupin klasifikovaných na úrovni čeledí Pachypleurosauridae a Nothosauridae. Pachypleurosauri byli menší a doposud málo specializovaní. Své jméno získali podle sekundární osifikace na žebrech, ke které u zástupců této skupiny často docházelo. Svrchní spánková jáma byla ještě velmi malá. Dosahovali v průměru délky okolo 4 m, ale jsou známy i druhy, které dosahovaly jen 120 cm délky. Měli malou hlavu posazenou na dlouhém a pohyblivém krku. Jejich končetiny byly již výrazně redukovány v souvislosti s vodním způsobem života a patrně se již nemohly v kloubech ohýbat, na což lze usuzovat podle tvaru kloubních ploch. U některých druhů je již naznačena hyperfalangie (zmnožení článků prstů).

Naproti tomu nothosauri byli nepochybně lépe přizpůsobeni životu ve vodě a o jejich schopnosti pohybovat se na souši se pochybuje (pravděpodobně se mimo vodu pohybovali podobně jako dnešní tuleni). Dosahovali mnohem větší velikosti než pachypleurosauri (někteří přes 4 m délky) a jejich dentice dokazuje, že to byli aktivní piscivorní predátoři. Lebka se prodloužila, zejména její temporální část, kde se výrazně zvětšila horní spánková jáma (na rozdíl od řady jiných vodních tetrapodů, u nichž se při sekundárním návratu do vodního prostředí prodloužila preorbitální část lebky; viz např. krokodýli a ryboještěři). Ve vztahu k postkranální kostře se však lebka výrazně zmenšila. Rovněž krční část páteře se protáhla do délky. Distanční část končetin byla již zcela bez možnosti ohybu.

Obr. 487 *Claudiosaurus germani* (Diapsida, Sauropterygia incertae sedis) ze svrchního permu Madagaskaru. Nahoře lebka, dole rekonstrukce kostry při pohybu na souši a ve vodě. Snížená osifikace kloubních hlavic, prodloužený krk a malá hlava mohou u tohoto diapsida naznačovat trendy, které vedly ke vzniku triasových sauropterygií. Délka těla přibližně 60 cm. Podle Carrolla (1981).

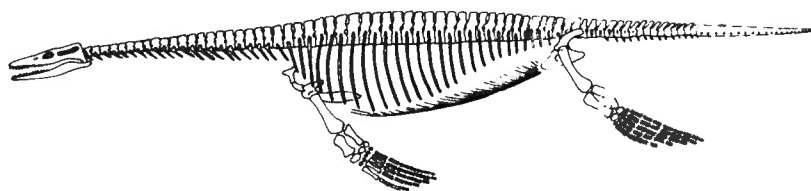


Obr. 488 Nahoře je lebka *Neusticosaurus pusillus* (Sauropterygia, Nothosauria, Pachypleurosauridae; délka lebky je přibližně 25 mm), dole rekonstrukce kostry *Ceresiosaurus calcagnii* (Sauropterygia, Nothosauria, Nothosauridae) při pohledu z ventrální strany, oba ze středního triasu Švýcarska. Délka těla zobrazeného jedince přibližně 115 cm, ale dosahoval délky až 4 m. Na rekonstrukci lebky ve ventrálním pohledu je ústní patro naznačeno pouze na pravé straně. Podle Sandera (1989) a Peyera (1931a).

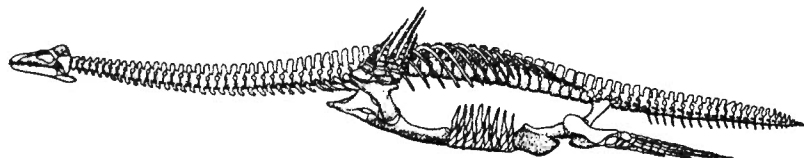


Zmíněný *Pistosaurus* (obr. 489) ze středního triasu představuje, soudě alespoň podle postkranálního skeletu, anatomický mezistupeň mezi nothosaurii a plesiosaury. Plesiosaury byli již plně přizpůsobeni životu ve vodním prostředí. Jejich trup byl široký a dorzoventrálně zploštělý, opatřený

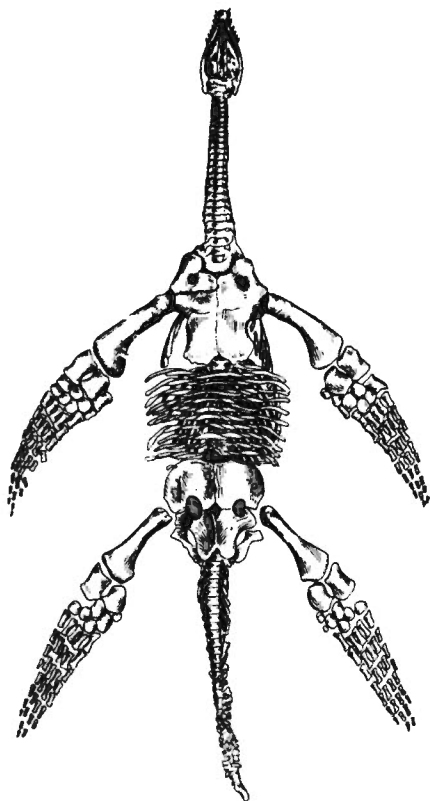
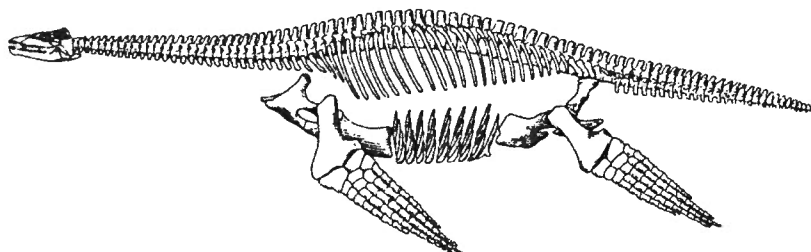
pouze relativně krátkým ocasem. Končetiny byly již zcela přeměněny na mohutné ploutve v podobě pádel, velmi podobné ploutvím ryboještěřů (viz dále). Počet prstů se sice zachoval, ale články prstů se zmnožily (hyperfalangie). Také plesiosaury se rozpadají na dvě odlišné skupiny, které se na první



Obr. 489 *Pistosaurus grandaevus* ze středního triasu Německa a Polska, anatomický mezistupeň mezi nothosaury a plesiosaury. Délka těla přibližně 3 m. Podle von Huenea (1948), z Carrola a Gaskillové (1985).



Obr. 490 *Cryptocleidus oxoniensis* (Sauropterygia, Plesiosauria) ze střední jury Anglie. Rekonstrukce dvou pohybových fází. Délka těla přibližně 3 m. Podle Andrewse (1910) a Browna (1981).



Obr. 491 *Rhomaleosaurus victor* (Sauropterygia, Elasmosauridae) ze spodní jury západní Evropy. Délka těla zobrazeného jedince 3,8 m. Podle Fraase (1910), z Rožděstvenského a Tatarinova (1964).

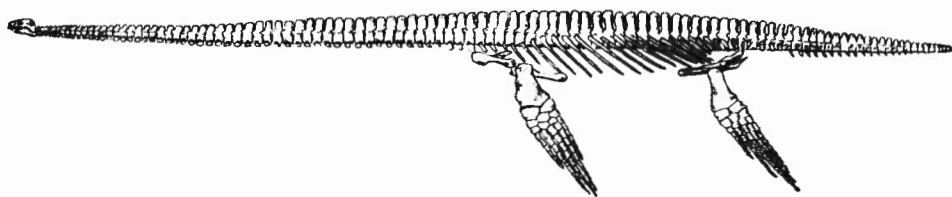
pohled dají dobře rozlišit podle délky krku. Vlastní plesiosaury mají dlouhý krk s malou hlavou, kdežto pliosaury mají krk poměrně krátký a hlavu relativně robustní.

Nejstarší plesiosaury jsou známi ze svrchního triasu, ale v této nejstarší době jejich existence je nelze ještě rozlišit na dlouhokrké a krátkokrké formy. Tyto rozdíly se začaly projevovat až později. Ze spodní jury (např. známá lokalita Holzmaden v Německu) je znám *Plesiosaurus*, ze střední jury *Cryptocleidus* (obr. 490) a ze spodní až střední jury *Rhomaleosaurus* (syn. *Thaumatosauros*) (obr. 491). Vyústěním těchto trendů je vznik bizarních dlouhokrkých forem, jakou byl např. známý *Elasmosaurus* a jemu příbuzné rody (např. *Hydrotherosaurus*; obr. 492) ze svrchní křídy.

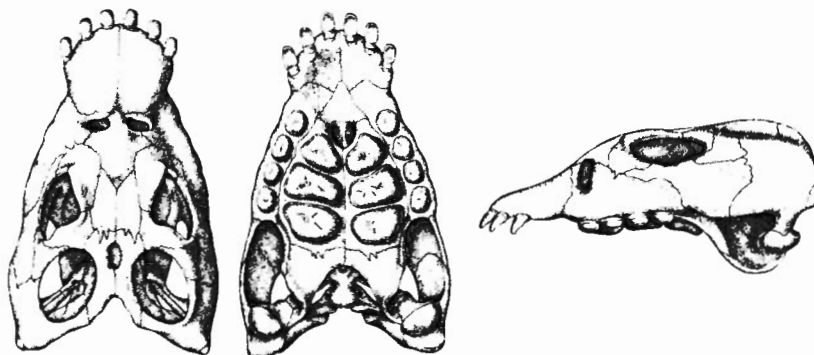
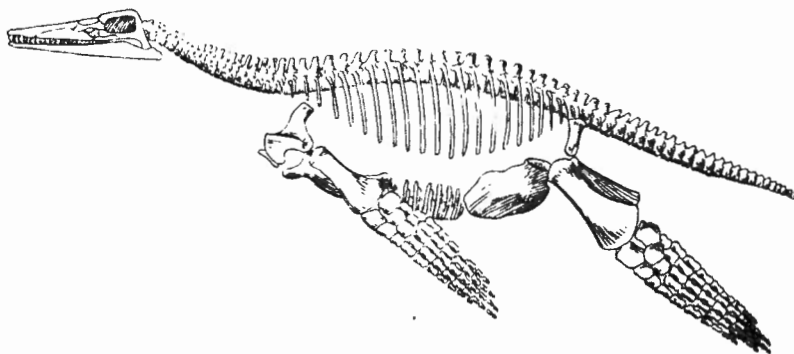
Pliosauři měli naproti tomu poměrně velkou, protáhlou lebku (nozdrý však zůstaly těsně před očnicemi) s velkými zuby, zejména v přední části, a relativně krátký krk. Oproti plesiosaurům tedy mohli lovit poměrně velké živočichy (ať už ryby nebo jiné mořské obratlovce). Známý je *Peloneustes* (obr. 493), *Llopleurodon* ze svrchní jury Anglie nebo *Kronosaurus* ze spodní křídy Austrálie; posledně jmenovaný dosahoval délky až 13 m a byl tak jedním z největších plesiosaurů.

Plesiosauridae a Pliosauridae představují vysoce specializované mořské diapsidy, kteří na konci křídy vymřeli.

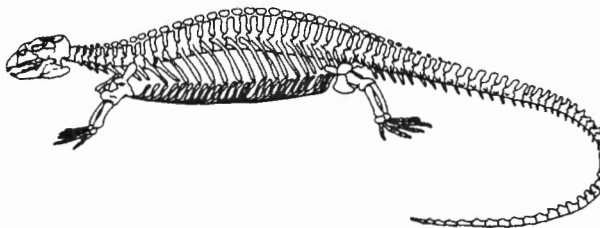
Obr. 492 *Hydrotherosaurus alexandrae* (Sauropterygia, Plesiosauria, Elasmosauridae) ze svrchní křídly Severní Ameriky (Kalifornie). Délka těla přibližně 12 m. Podle Saint-Seinea (1955a).



Obr. 493 *Peloneustes phylarchus* (Sauropterygia, Plesiosauria, Pliosauridae) ze svrchní jury Anglie. Délka těla přibližně 3,2 m. Podle Saint-Seinea (1955a).

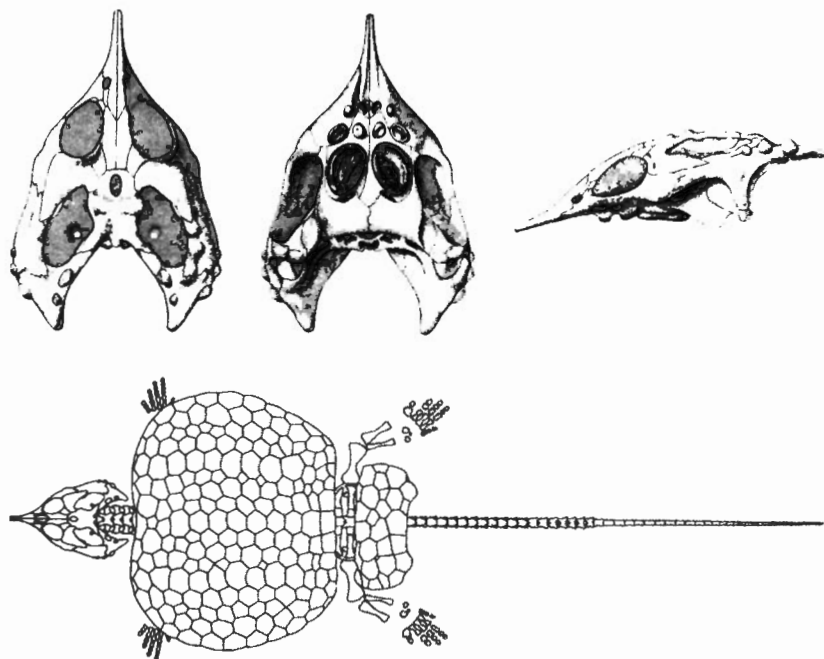


Obr. 494 *Placodus gigas* (Sauropterygia, Placodontia) ze středního triasu Německa. Délka těla přibližně 1,5 m. Podle Peyera a Kuhn-Schnydera (1955) a Peyera (1950).



Také plakodonti byli mořští obratlovci, jejich existence je doložena pouze z triasu a geograficky jsou omezeni pouze na oblast Tethydy a přilehlých moří. Pravděpodobně měli společné předky s nothosaury, s nimiž jsou často nalézáni na stejných lokalitách (Westphal 1988, Pinna 1990). Prošli velmi rychlou evolucí od vzhledově typických čtyřnohých plazů s dlouhým ocasem, poměrně malou hlavou na krátkém krku a řadou gastralií na ventrální straně trupu (viz *Placodus*; obr. 494) až po formy, jejichž tělo bylo kryto kompaktním kruhým, takže při zběžném pohledu připomínají mořské želvy. Impulsem pro tyto proměny byla

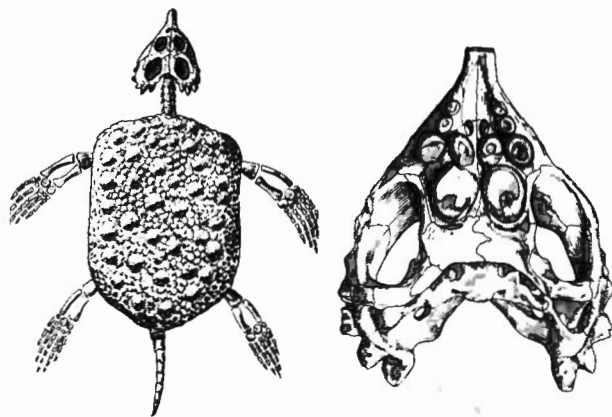
nepochybně potravní specializace, což lze dedukovat z charakteru jejich zubů. Nejprimitivnější formou je rod *Paraplacodus*, který měl ještě relativně velký počet málo pozměněných zubů a na lebce lze rozeznat typické znaky diapsidů. Na jeho příbuzenské vztahy k sauropterygiím lze usuzovat podle stavby pletence lopatkového. Ale již u rodu *Placodus*, který rovněž vzhledově připomíná výchozí formy, je dentice pozměněná do podoby velkých knoflíkovitých zubů rozmístěných jak při okrajích čelistí, tak i po celém ústním patře. Svědčí to o přechodu k durofagii, tzn. schopnosti drtit tvrdou potravu, v tomto případě schránky moř-



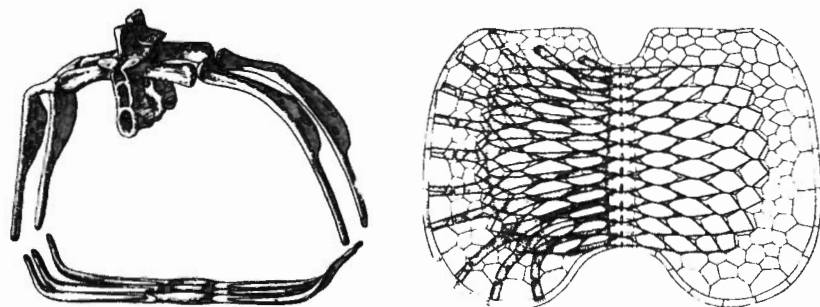
Obr. 495 *Psephoderma alpinum* (Sauropterygia, Placodontia) ze svrchního triasu Itálie (alpské předhůří). Pancíř byl tvořen oddělenou přední a zadní částí a lebka vyběhala ve štíhlé rostrum. Délka těla přibližně 85 cm. Podle Pinny a Nosottioho (1989), ze Sandera (1994).

ských měkkýšů, které plakodonti vyhledávali na dně šelfových moří. Přitom vznikl rozšířením žeber a jejich splynutím s dermálně osifikujícími ventrálními žebry (gastralia) kompaktní krunýř.

Nejpokročilejší (v tomto případě tedy nejvíce specializovaní) jsou příslušníci čeledi Cyamodontidae a Henodontidae. Tuto specializaci lze sledovat jak na lebce (včetně redukce marginálních zubů, jako je tomu u rodu *Psephoderma*; obr. 495), tak na postupně vznikajícím krunýři (rod *Placochelys*; obr. 496). Ten vznikl splynutím obratlů a žeber s dermálními kostmi vznikajícími ve škáře, jako jsou gastralia a kostní štíty (tedy elementů mesodermálního sklerotomu a dermatomu), se štítky epidermálního původu (obr. 497). Vznikl tak krunýř, ve kterém u výsledných stadií, představovaných např. rodem *Henodus*, původní elementy zcela ztratily svoji identitu. Stojí ještě za zmínku, že v rámci postupné specializace plakodontů se u jejich pokročilých forem z nějaké příčiny uzavřela svrchní spánková jáma.



Obr. 496 *Placochdys placodonta* (Sauropterygia, Placodontia) ze svrchního triasu Maďarska. Vpravo pohled na ústní patro a bázi neurokrania. Délka těla přibližně 80 cm. Podle Jaekela (1907).



Obr. 497 Původ a stavba krunýře plakodontů. Vlevo schéma hrudního koše primitivního plakodonta *Paraplacodus broili* ze středního triasu Švýcarska (na příčné výběžky obratlů se připojují žebra, k nim ventrálně soustava břišních žeber, resp. gastralií). Vpravo struktura dorzální strany krunýře pokročilého plakodonta *Henodus chelyops* ze svrchního triasu Německa. Nepravidelné polygony vyznačené tenkou čarou představují dermální kostěný skelet, pravidelné zvýrazněné kosočtverce v centrální části jsou epidermální štítky a tečkované tenké pruhy vyznačují polohu žeber. Podle Reiffa (1942).

Archosauri

<i>Systém:</i> (podle Carrolla 1993)	Oddělení: Archosauria (svrch, perm - récent)
	Rád: Thecodontia (jamkozubí) (svrch, perm - sp. jura)
	Podřád: Proterosuchia (svrch, perm - svrch, trias)
	Čeleď: Proterosuchidae (svrch, perm - sp. trias, ? stf. trias)
	Čeleď: Erythrosuchidae (sp. trias - stf. trias)
	Čeleď: Proterochampsidae (stf. trias - svrch, trias)
	Podřád: Ornithosuchia (syn. Pseudosuchia) (sp. trias - svrch, trias)
	Čeleď: Euparkeriidae (sp. trias)
	Čeleď: Ornithosuchidae (svrch, trias)
	Čeleď: Ligosuchidae (stf. trias)
	Podřád: Phytosauria (svrch, trias)
	Čeleď: Phytosauridae (svrch, trias)
	Podřád: Rausuchia (stf. trias - sp. jura)
	Čeleď: Rausuchidae (stf. trias - svrch, trias)
	Čeleď: Poposauridae (svrch, trias - sp. jura)
	Podřád: Aetosauria (svrch, trias)
	Čeleď: Stagonolepididae (svrch, trias)
	Podřád incertae sedis
	Čeleď: Erpetosuchidae (stf. trias - svrch, trias)
	Čeleď: Ctenosauriscidae (sp. trias - stf. trias)
	Čeleď: Gracilisuchidae (stf. trias)
	Čeleď: Scleromochlidae (svrch, trias)
	Rád: Crocodilia (systém viz níže)
	Rád: Pterosauria (systém viz níže)
	Rád: Dinosauria (systém viz níže)
	Podřád: Saurischia
	Podřád: Ornithischia
	Aves (ptáci) (systém viz níže)

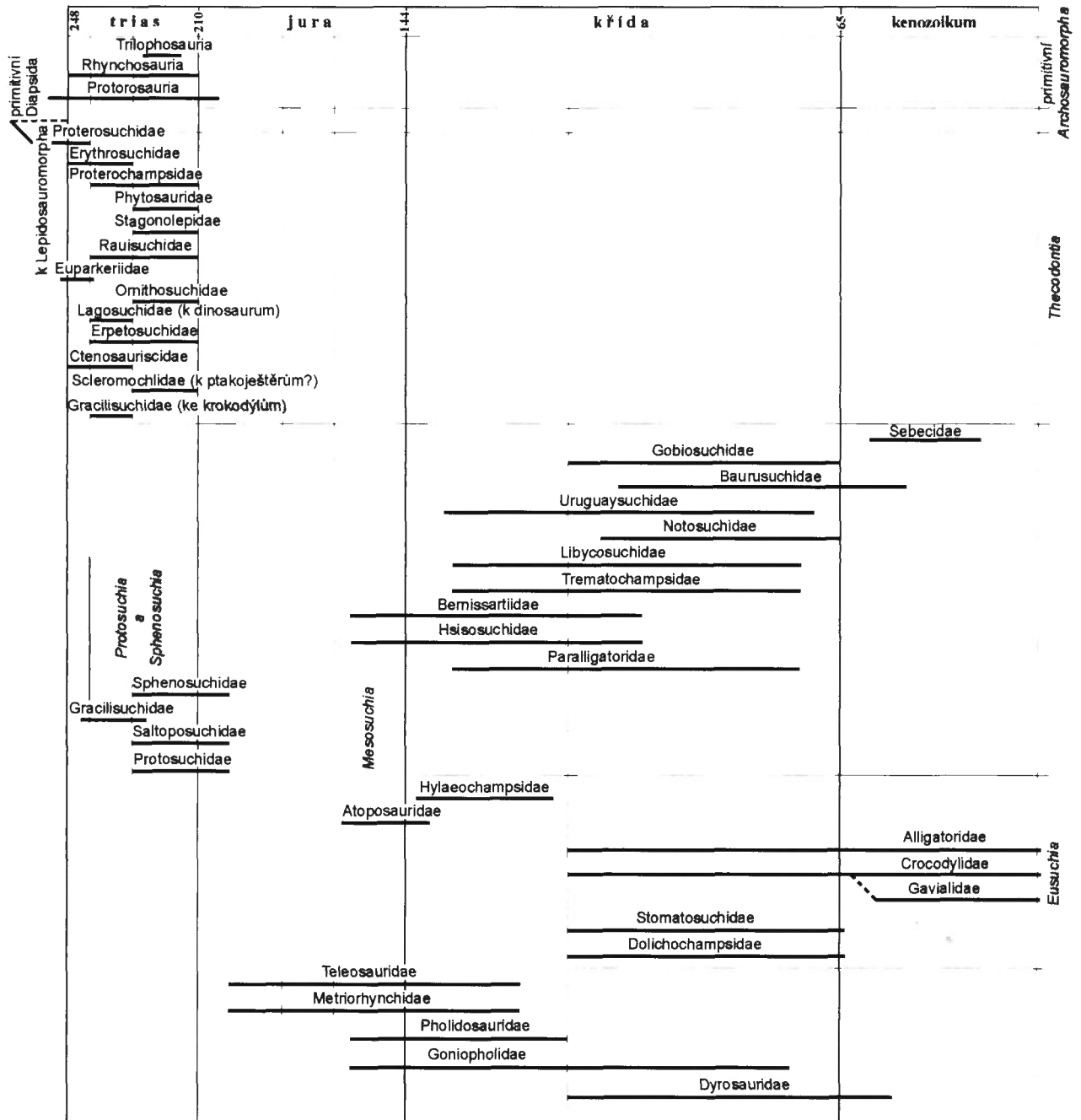
Diagnóza: Amniota s diapsidním typem lebky, z nichž většina může být od ostatních diapsidů odlišena podle přítomnosti antorbitálního okna (výjimkou jsou nejstarších archosaurů), chybějícího sternu, zubů uložených v jamkách (thekodontní, resp. alveolární dentice) a některými detaily tarsu (např. kontaktu mezi astragalem a caicaneem). Zuby na pterygoidech, palatinech a vomerech chybějí.

Archosauromorpha jsou vedle skupiny Lepidosauromorpha druhou hlavní linií diapsidních amniot. Některé z diagnostických znaků (např. alveolární zuby) jsou přítomny již u nejstarších, permských zástupců, jiné (např. antorbitální okno) se vyvinuly až později. O tom, ke které ze zmíněných dvou linií diapsidů patří nejstarší diapsidi, se vedou neustálé diskuse (např. zda skupiny Thalattosauria či Choristodera lze již řadit mezi Archosauromorpha); zdá se však pravděpodobné (viz Carroll 1993), že primitivní diapsidi shrnovaní do řádů Araeoscelida, Thalattosauria, Choristodera a některých dalších (viz výše) neměli ještě typické znaky ani jedné ze zmíněných linií. Naproti tomu Protosauria, Trilophosauria a Rhynchosauria z pozdního permu až triasu lze již považovat za skupiny, které mají nepochybné vztahy k archosaurům. Základní trendy archosaurů jsou u nich alespoň naznačeny.

Antorbitální okno je diagnostickým znakem archosaurů (i když se mohlo zachovat také u některých ptáků). Je umístěno mezi orbitou a nozdrou a komunikuje s dutinou nosní. S výjimkou

ptáků a některých nejprimitivnějších archosaurů je tento otvor umístěn v antorbitální jámě. V tom případě jsou okraje otvoru zanořeny pod povrch lebky a mluví se o vnitřním antorbitálním okně (na rozdíl od vnějšího antorbitálního okna, které je v úrovni povrchu lebky). Protože u semiakvatických krokodýlů (patřících rovněž mezi archosauiry) antorbitální okno zaniklo, zatímco u jejich terestrických předků bylo dobře vyvinuto, lze předpokládat, že jeho existence má souvislost s životem na souši. Osmólska (1983) se domnívá, že tento otvor byl vystlán bohatě cévně zásobeným slizničním epitelem, který se podílel na termoregulaci, nebo že měl určitou úlohu při dýchání (např. tak, že sem zasahovaly dýchací cesty).

Nejstarší z těchto skupin jsou Protosauria (nazývaní rovněž Prolacertiformes) s rodem *Protosaurus* (obr. 499) z pozdního permu Evropy. Byl až 2 m dlouhý a vyznačoval se prodlouženým krkem, čehož bylo dosaženo protažením a zmohtnutěním obratlových těl. Ohraničení spodní spánkové jámy (tedy spodní jařmový oblouk) je přerušeno. Podobnou anatomii měl rod *Prolacer-*



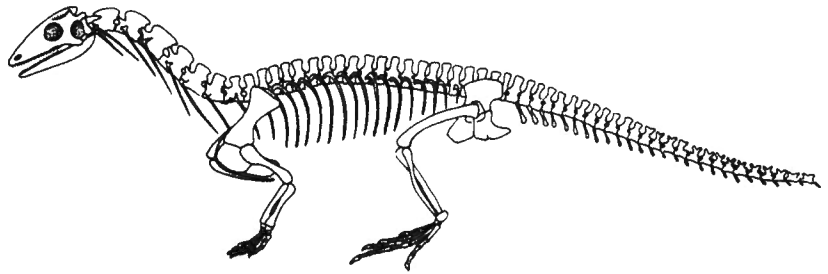
Obr. 498 Stratigrafické rozšíření primitivních archosaurů, jamkozubých a krokodýlů. Stratigrafické rozšíření krokodýlů, navazující na čeleď Gracilisuchidae, je detailněji uvedeno v pravé části obrázku. Podle Carrolla (1993).

ta ze spodního triasu jižní Afriky. Ve středním triasu Evropy byla tato skupina reprezentována bizarním rodem *Tanystropheus* (obr. 500), který měl drobné tělo s dlouhým krkem (dvojnásobek délky trupu!), tvořeným pouze několika enormně protáhlými obratli. Jeho končetiny byly naproti tomu krátké a neúplně osifikované, z čehož je možné usuzovat, že žil převážně ve vodě. Jeho zu-

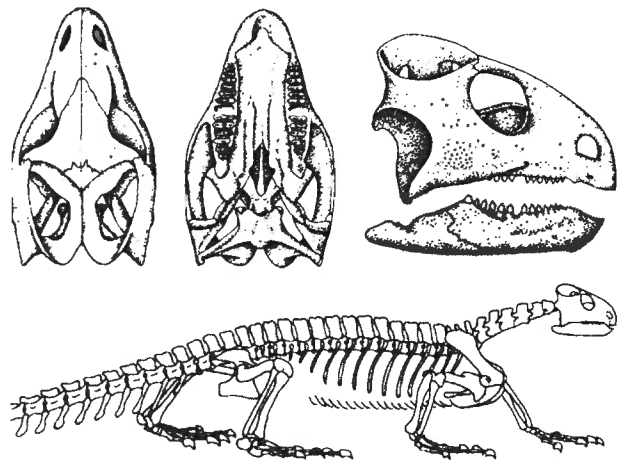
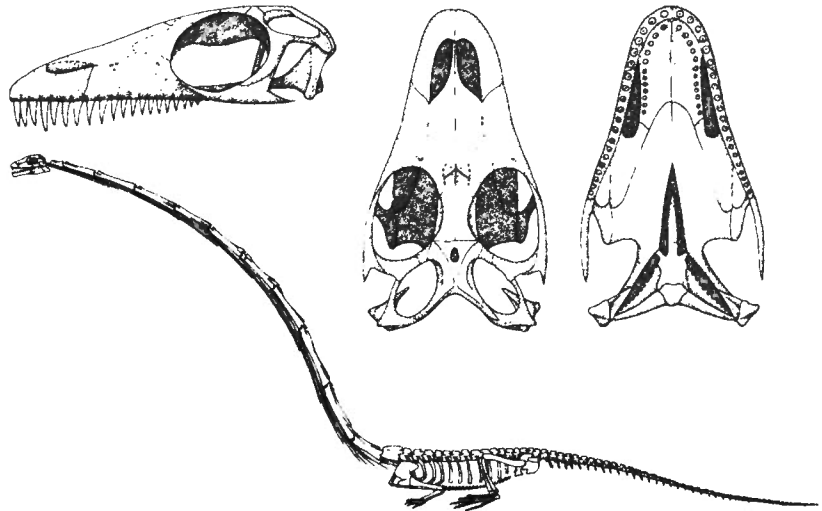
by byly v raných stádiích ontogeneze trikuspidní, později jednoduše kónické. Protosauria přežili do konce triasu až spodní jury rodem *Tanytrachelus*. Považují se za možné předky jamkozubých a krokodýlů.

Rod *Trilophosaurus* (obr. 501) je znám ze svrchního triasu. Vyznačuje se tím, že přední část čelistí byla bezzubá a utvářena do podoby zobáku,

Obr. 499 *Protorosaurus speneri* (Archosauromorpha, Protorosauria) ze svrchního permu Německa (Duryňsko). Jeden z nejstarších diapsidů, v jehož anatomii lze rozpoznat archosaurní znaky. Délka těla přibližně 90 cm. Podle Seeleye (1888), zCarrolla(1993).



Obr. 500 *Tanystropheus longobardicus* (Archosauromorpha, Protorosauria, Tanystropheidae) ze středního triasu Švýcarska (Monte San Giorgio). Bizarní mořský archosaur s nezvykle prodlouženými krčními obratli vyztuženými osifikovanými šlachami, takže krční část páteře mnohonásobně přesahovala délku trupu. Dospělí jedinci (na obrázku) měli jednoduše kuželovité zuby, juvenilní jedinci měli zuby trikuspidní (zakončené třemi vrcholy). Délka celého těla přibližně 310 cm. Podle Wilda (1973), lebka ze Sandera (1994).

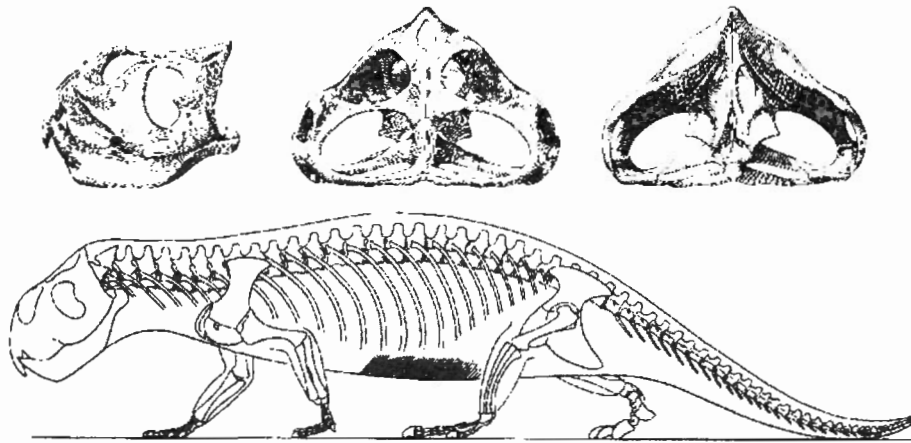


Obr. 501 *Trilophosaurus buettneri* (Archosauromorpha, Trilophosauria) ze svrchního triasu Severní Ameriky (Texas). Dentice (zuby rozšířené do plochy a přední okraj čelisti v podobě zobákovitého ostří) naznačuje, že to byl býložravec. Délka lebky přibližně 9 cm. Podle Gregoryho (1945), ze Sandera (1994).

v zadní části byly zuby rozšířeny do příčných lišt. Ve spánkové oblasti chyběla spodní jáma, svrchní jáma vybíhala v mediální linii do hřebene, který se poněkud podobá sagitálnímu hřebeni šelem. Bezpochyby to má souvislost s mohutnými žvýkacími svaly, což naznačuje i zvláštní typ dentice, přizpů-

sobené s největší pravděpodobností mēlnění odolné rostlinné potravě.

Rhynchosauria jsou nejpočetnější skupinou primitivních archosaurů, s kosmopolitním rozšířením. Na některých triasových nalezištích ve východní Africe a v Jižní Americe byli rhynchosauri dominantní složkou fauny. Vyznačují se specializovanou denticí uspořádanou v několika paralelních řadách, přičemž přední část čelisti byla bezzubá a utvářena do podoby zobáku. Naznačuje to, že se živili rostlinnou potravou a svědčí o tom rovněž jejich robustně stavěné tělo na čtyřech krátkých končetinách. Nejstaršími zástupci jsou *Mesosuchus* a *Howesia* ze spodního triasu jižní Afriky; oba dokumentují postupnou ztrátu marginální čelistní dentice. Pozdější rody se vyznačují výrazným rozšířením lebky a zvětšováním těla. Zuby se nevyměňovaly v pravidelných vlnách a opotřebované zuby nevypadávaly. Jejich zbytky se na kostech zachovávaly, a jestliže i ty byly obroušeny, podílely se na mēlnění potravě přímo kosti. Ze svrchního triasu jsou známy rody *Paradapedon* (obr. 502), *Hyperodapedon* a *Scaphonyx*, často nalézané ve velkých množstvích. Náhlé vymření na konci triasu je dáváno do souvislosti s výraznou změnou vegetace, která nastala ve stejné době.



Obr. 502 *Paradapedon huxleyi* (Archosauromorpha, Rhynchosauria) ze svrchního triasu Indie. Charakteristický je nejen tvar lebky, ale především dentice uspořádaná do podoby ozubených desek, které sloužily k drcení rostlinné potravy. Zobákovité čelisti rostlinnou potravu ukusovaly. Velikost těla do 2,5 m. Podle Chatterjeeho (1974), ze Sandera (1994).

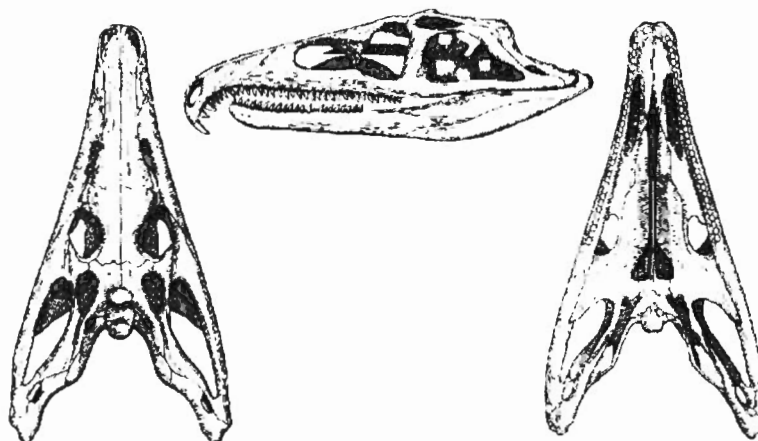
Jamkozubí (thekodonti)

Navzdory svému názvu (thekodontní dentici mají všichni Archosauria) je jedním z nemnoha diagnostických znaků skupiny Thecodontia antorbitální okno, jehož okraj tvoří maxila, lacrimale a jugale. Kromě toho většina z nich má neporušený jařmový oblouk, vymezující ventrálně spodní spánkovou jámu. Thecodontia mají rovněž v původním stavu na spodní čelisti laterální otvor.

Nejstarším zástupcem jamkozubých je *Archosaurus* ze svrchního permu Ruska, který je řazen spolu s rodem *Chasmatosaurus* (sp. trias jižní Afriky a Číny; obr. 503) do čeledi Proterosuchidae. *Erythrosuchus* patřil (v raném) triasu mezi největší suchozemské živočichy, protože jeho lebka dosahovala až 1 m délky a tělo až 5 m. Měl značně protažené čelisti a tento trend (prodlužování čelistí) pokračoval během pozdního triasu i u skupiny Phytosauria (obr. 504), což dávalo těmto plazům vzhled krokodýlů. Od pravých krokodýlů se však lišili tím, že jejich vnější nozdry byly posunuty dozadu před oční, kde byly umístěny na prominující

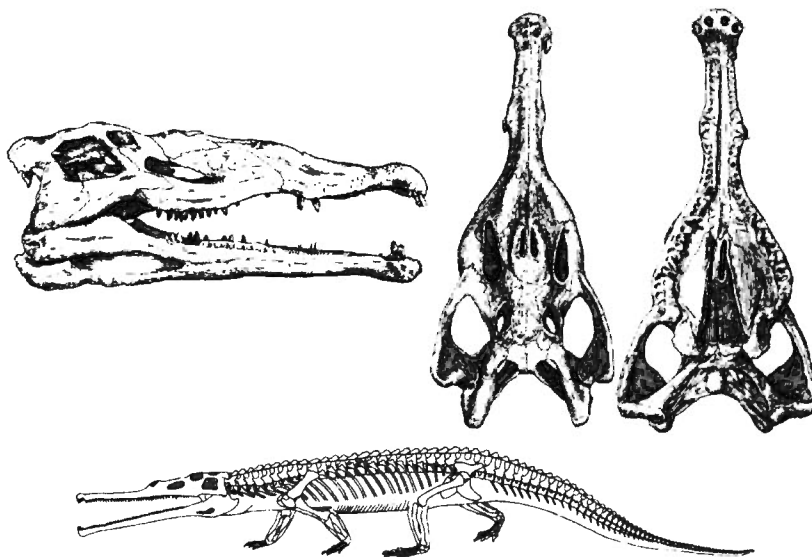
cí vyvýšenině, takže mohly vyčnívat nad hladinu i tehdy, když byla celá hlava ponořená. Jejich ústní patro je v zadní části vyklenuté, což pravděpodobně naznačuje přítomnost měkkého sekundárního patra, a tím částečné oddělení cest dýchacích od ústní dutiny. Fytosauři jsou známi z Eurasie a Severní Ameriky, avšak s výjimkou ojedinelého nálezu na Madagaskaru chybějí na kontinentech Gondwany, tedy v Jižní Americe, Austrálii a v Africe na jih od Sahary.

Aetosauria jsou jinou skupinou jamkozubých, rovněž podobných krokodýlům, ale s lebkou podstatně kratší. Nebyli to predátoři, ale soudě podle zubů, patrně přešli na rostlinnou potravu. Přední část jejich čelistí byla dokonce bezzubá. Z evropských zástupců jsou známy rody *Aetosaurus* a *Stagonolepis* (obr. 505), řada dalších forem je známa rovněž ze Severní a Jižní Ameriky. Celé tělo bylo na dorzální straně pokryto dermálními čtvercovými deskami, které kryly i spodní stranu ocasu a břicho.

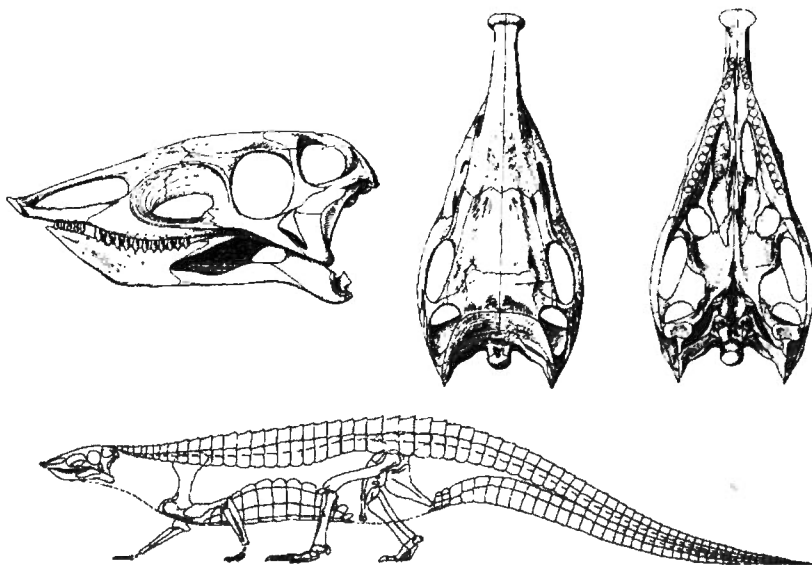


Obr. 503 *Chasmatosaurus* (= *Proterosuchus*) *vanhoepeni* (Archosauria, Thecodontia, Proterosuchidae) ze spodního triasu jižní Afriky. Primitivní jamkozubý plaz s vytvořeným antorbitálním oknem, odděleným od orbity vazivovou přepážkou; mandibulární jáma ještě chyběla. Délka lebky v laterálním pohledu přibližně 45 cm. Podle Broiliho a Schödera (1934), z Rožděstvenského a Tatarinova (1964).

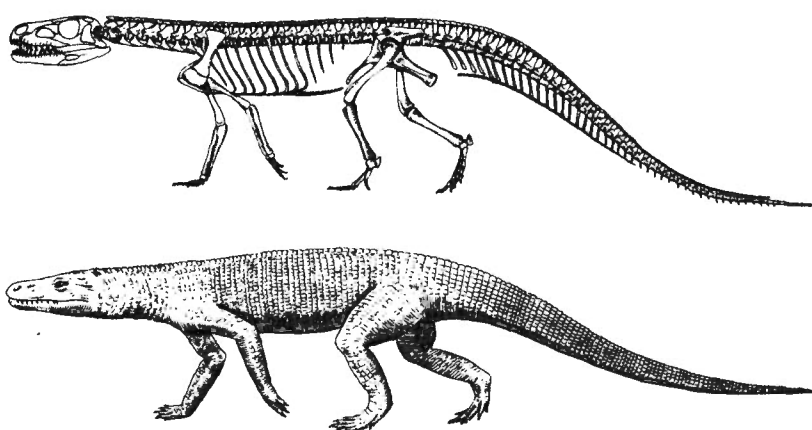
Obr. 504 Nahoře lebka fytosaura *Rutiodon gregorii* (délka v mediánní linii 90 cm) z triasu Severní Ameriky, dole rekonstrukce kostry fytosaura *Parasuchus hislopi* ze svrchního triasu Indie (celková délka 2,5 m). Podle Colberta (1947), Campa (1930) a Chatterjeeho (1978).



Obr. 505 *Stagonolepis robertsoni* (Archosauria, Thecodontia, Aetosauria) ze svrchního triasu Skotska. Herbivorní plazi (viz dentice), jejichž tělo bylo kryto pancířem ze čtvercových kostěných desek, vyběhajících na hřbetě a na spodní straně ocasu do kýlu. Délka těla přibližně 3,3 m. Podle Walkera (1961), ze Sandera (1994).



Obr. 506 *Ticinosuchus ferox* (Archosauria, Thecodontia, Raurisuchidae) ze středního triasu Švýcarska (Monte San Giorgio). Tito plazi měli již hlavici stehenní kosti vykloněnou z podélné osy, takže se nepochybně pohybovali na vzpřímených končetinách. Tělo bylo kryto krunýřem z drobných kostěných destiček. Délka těla přibližně 2,5 m. Podle Krebse (1965).



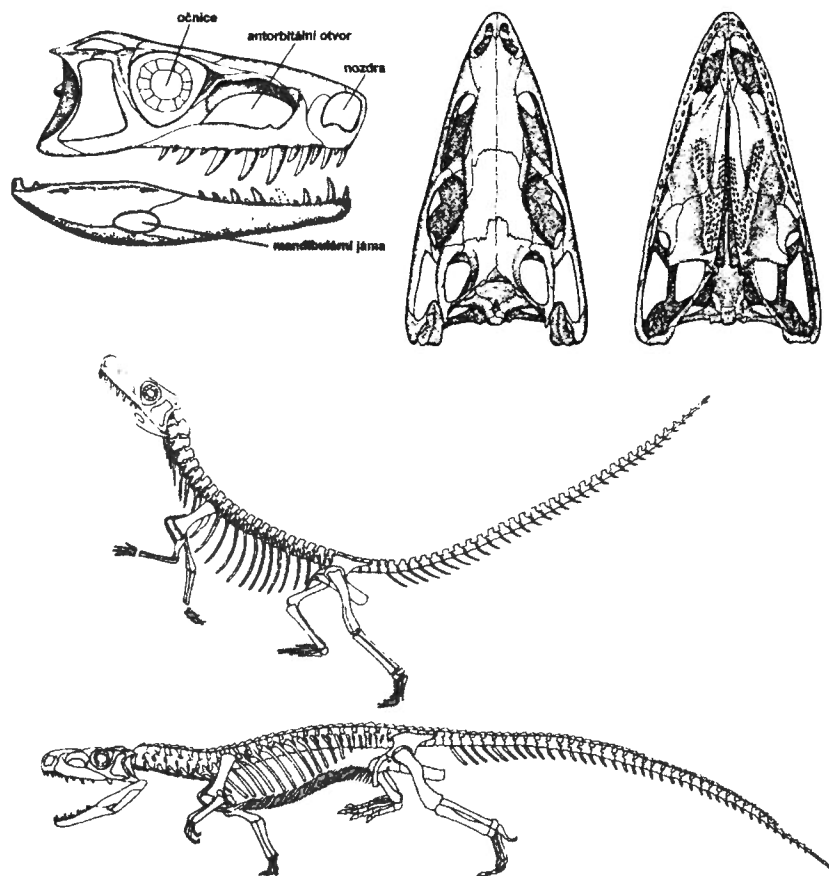
Rauisuchia dosahovali velikosti až 6 m. Nejznámějším představitelem je *Ticinosuchus* (obr. 506) z počátku středního triasu, ale hojně nálezy pocházejí i z Jižní Ameriky a východní Afriky, což svědčí o jejich kosmopolitním rozšíření. Zadní končetiny měly již vertikální postavení (na rozdíl od postavení u primitivních thekodontů a krokodýlů), což se projevilo odkloněním hlavice femuru od osy směrem do acetabula.

Rod *Euparkeria* (obr. 507) byl vedle primitivních jamkozubých krokodýlovitých plazů ze skupiny Proterosuchia výchozím představitelem jiné linie primitivních jamkozubých, u nichž lebka zůstala krátká a velikost těla nepřesahovala 50 cm, ale jinak měl všechny typické znaky archosaurů. Je znám pouze z jižní Afriky a z Číny, ale je významný tím, že se považuje za výchozí stadium fylogenetické linie vedoucí k dinosaurům.

Důležitou skupinou jsou Ornithosuchia (dříve nazývaní Pseudosuchia), zahrnující formy s poměrně velkou lebkou a mírně redukovanými předními končetinami, které dosahovaly přibližně 2/3 délky zadní končetiny (*Ornithosuchus*; obr. 508). Tyto formy se patrně v klidu pohybovaly po všech čtyřech končetinách (kvadrupední pohyb), v pří-

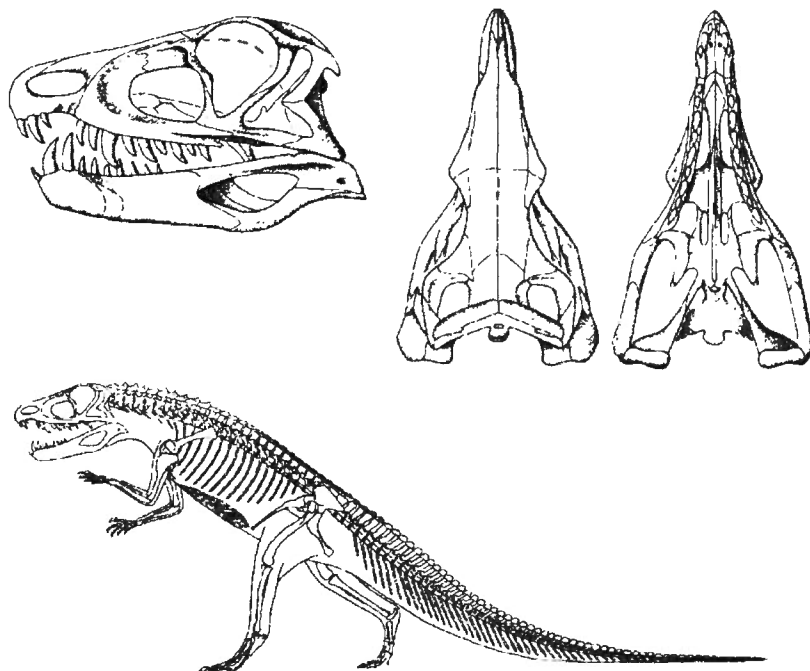
padě nutnosti vztyčením na zadní (bipední pohyb) a u některých (např. *Saltoposuchus*, který je však někdy řazen k primitivním krokodýlům; obr. 509) bipední pohyb již nepochybně převládal. Tato skupina jamkozubých vykazuje jasné vztahy k dinosaurům (*Ornithosuchus* byl dokonce po určitou dobu mezi dinosaury řazen) a je považována za jejich předky; liší se však ještě stavbou pánve a zadní končetiny (např. hlavice femuru není ještě vykloněna z osy kosti). Rod *Lagosuchus* (obr. 510) a jemu velmi blízký *Lagerpeton* ze středního triasu Jižní Ameriky jsou považovány za formy spojující jamkozubé s dinosaury. *Lagosuchus* dosahoval přibližně 30 cm délky, zadní končetiny měl delší než přední a tibia délkou převyšovala femur. To je situace, která je téměř identická s dinosaury.

Velmi bizarním thekodontním plazem je *Longisquama* (obr. 511; bar. příl. obr. 27) ze svrchního triasu Fergany ve střední Asii (Sarov 1970). Jejím nápadným znakem jsou šupiny v podobě peří a srostlé klíční kosti (furcula). Z těchto důvodů se uvádí mezi formami z okruhu předků ptáků (Molnar 1984; viz též níže). Původní taxonomické zařazení mezi Ornithosuchia (= Pseudosuchia) bylo potvrzeno na základě diapsidní lebky a antorbitál-

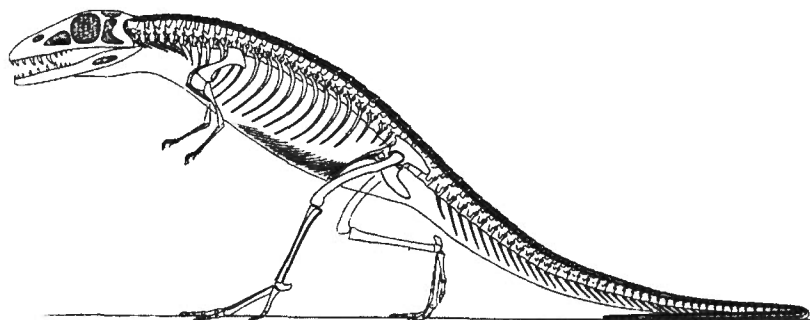


Obr. 507 *Euparkeria capensis* (Archosauria, Thecodontia, Ornithosuchia) ze spodního triasu jižní Afriky. Primitivní jamkozubý plaz, považovaný za počátek fylogenetické linie vedoucí k dinosaurům. Nahoře lebka, dole rekonstrukce kostry v různých pohybových situacích (bipední a kvadrupední pozice). Délka kostry přibližně 60 cm. Podle Ewera (1965) a Paula (1987), z Carrolla (1993) a Sandera (1994).

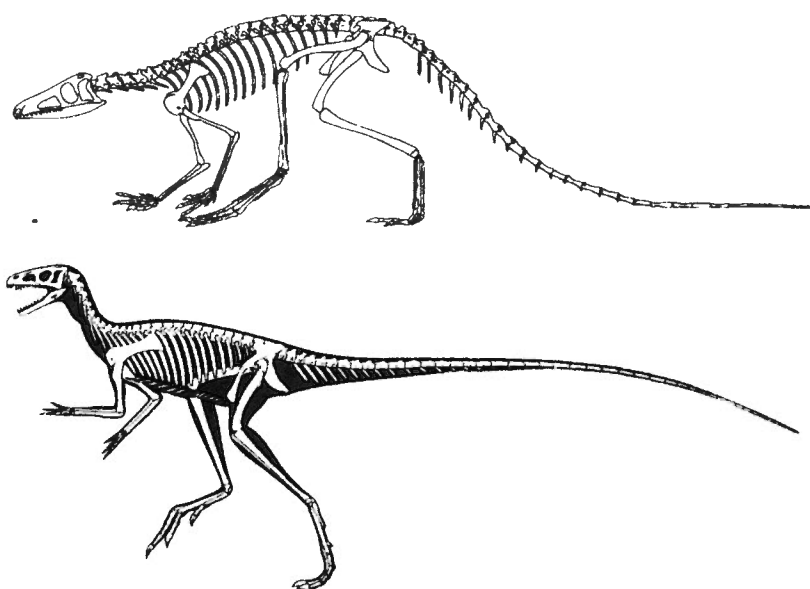
Obr. 508 *Ornithosuchus longidens* (Archosauria, Thecodontia, Ornithosuchidae) ze svrchního triasu Skotska. Ornithosuchidae jsou považováni za formy blíže příbuzné s dinosaury. Délka zobrazeného exempláře přibližně 1 m, ale jsou známy nálezy kostér délky 3,5 m. Podle Walkera (1964), z Krebse (1976) a Serena (1991a).



Obr. 509 *Saltoposuchus longipes* (Archosauria, Thecodontia, ? Ornithosuchidae) ze svrchního triasu Německa. Výrazně bipední thekodontní plaz, blíže příbuzný s dinosaury a krokodýly. Délka exempláře přibližně 1 m. Podle von Huenea (1921), z Krebse (1976).

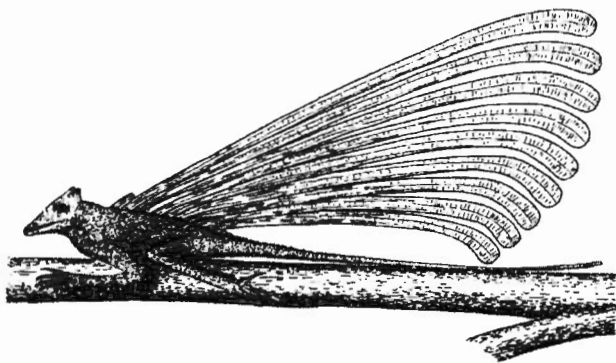


Obr. 510 *Lagosuchus* sp. (Archosauria, Thecodontia, Lagosuchidae) ze středního triasu Jižní Ameriky. Kostra zadních končetin (zejména poměr tibia-femur) se již značně podobá stavu u dinosaurů. Délka přibližně 30 cm. Dole příbuzný *Marasuchus lilloensis*, rovněž ze středního triasu Argentiny. Oba jsou považováni za předky dinosaurů. Podle Bonaparta (1978), z Carrola (1993), dole podle Serena a Arcucciho (1994).



ního okna, ale funkce zvláštních pérovitých útvarů vybíhajících ze hřbetu je stále předmětem nejrůznějších hypotéz (Haubold a Buffetaut 1987).

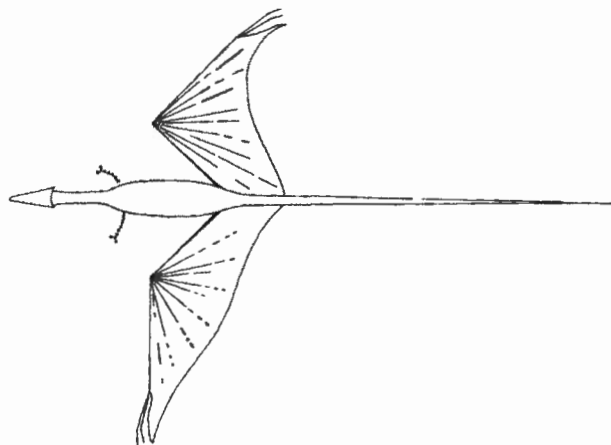
Jiným bizarním plazem ze svrchního triasu z oblasti Fergany v Kirgizii je *Sharovipteryx* (původně popsán jako *Podopteryx*; viz Sarov 1971) *mirabilis* (obr. 512; bar. prii. obr. 28). Byl rovněž zařazen mezi Ornithosuchia, avšak na rozdíl od původního popisu (viz též rekonstrukce publikovaná Špinarem 1984) se později ukázalo, že tento létavý plaz neměl létací blánu mezi předními a zadními končetinami. Hlavním orgánem klouzavého letu bylo uropatagium (blána natažená mezi zadními končetinami



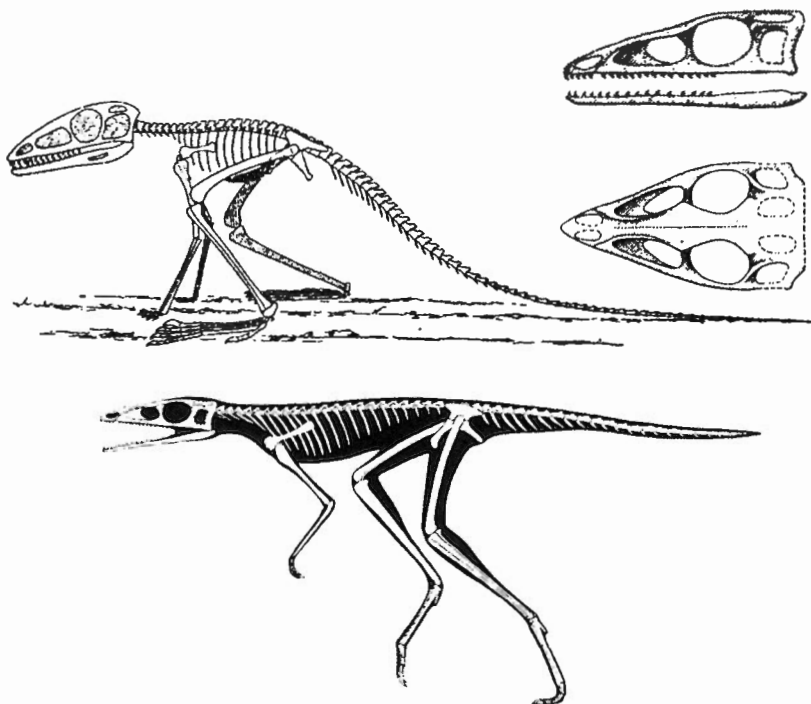
Obr. 511 Lo«gř'afřífamař'í/g«w (Archosauria, Thecodontia, Ornithosuchia inc. sed.) ze svrchního triasu střední Asie (Fergana, Kirgizie). Zvláštní pérovité útvary na hřbetě mohly sloužit jako zařízení pro padákový let. Délka těla přibližně 12 cm. Podle Sarova (1970) Viz též bar. prii. obr. 27.

nami a bázi ocasu), zatímco létací blána navazující na přední končetinu byla malá nebo zcela chyběla. Hlavním orgánem letu tak byly zadní končetiny (Gans a kol. 1987).

Z jamkozubých plazů pozdního triasu je možné ještě zmínit rod *Sderomochlus* (obr. 513), který by mohl být podle některých názorů (Padian 1984) předkem ptakoještěřů.



Obr. 512 *Sharovipteryx mirabilis* (Archosauria, Thecodontia, Ornithosuchia inc. sed.) ze svrchního triasu střední Asie (Fergana, Kirgizie). Zachované otisky létacích blan naznačují, že to byl živočich schopný klouzavého letu. Na rozdíl od všech ostatních, kteří mají tuto schopnost, byly hlavním podpůrným orgánem létacích blan zadní končetiny. Pozice a velikost předních končetin je nejasná. Délka těla přibližně 25 cm. Podle Gans a kol. (1987). Srovnej rekonstrukci ve Špinarovi (1984) a bar. příl. obr. 28.



Obr. 513 *Sderomochlus taylori* (Archosauria, Thecodontia, Scleromochlidae) ze svrchního triasu Skotska. Podle některých názorů možný předek ptakoještěřů. Nahoře rekonstrukce podle von Huene (1914), dole podle Serena (1991a). Délka těla přibližně 25 cm. Lebka podle Serena (1991a).

Vznik druhotného ústního patra

Pomineme-li náznaky existence měkkého sekundárního ústního patra u některých fytozaurů ze svrchního triasu (např. *Parasuchus*), které lze spatřovat ve vyklenutí primárního patra (tedy báze lebeční) za úrovní vnějších nozder, lze první náznaky kostního sekundárního patra (viz obr. 153) zaznamenat u spodnojurských zástupců skupiny Protosuchia (*Protosuchus*, *Nothochampsia*), u nichž palatinum již tvoří část horizontální přepážky mezi dýchacími cestami a dutinou ústní a jejichž pterygoidy v mediální linii navzájem splývají (u rodu *Nothochampsia* je mezi nimi ještě úzká štěrbinina, která však bezpochyby byla překryta slizniční duplikaturou). U mesosuchií palatina expandovala značně dozadu, takže u nich ústní patro přesáhlo úroveň zadního okraje zubní řady.

Druhotné ústní patro však lze v různém stupni vývoje (týká se to i poměru osifikované části k části tvořené ústní sliznicí) pozorovat také u nejrůznějších recentních plazů (např. želv, hadů, krokodýlů) a ptáků. Na skutečnost, že to jsou konvergentně vzniklé struktury, které nejsou homologické s ústním patrem savců, poukázal již Fuchs (1911). Všechny tyto struktury byly vyvolány potřebou oddělit dýchací cesty od dutiny ústní, a usnadnit tak dýchání i v době, kdy je polykána objemná tekutá potrava.

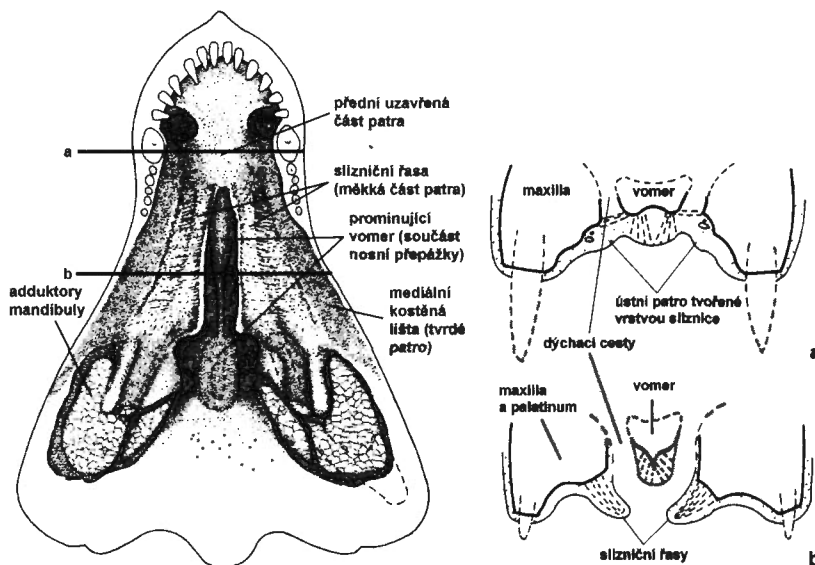
U therapsidů začalo druhotné ústní patro vznikat již v pozdním permu (tedy mnohem dříve než u zmíněných skupin) tím, že z mediální strany premaxil, maxil, palatin a někdy i pterygoidů začala postupně prominovat horizontální lišta, která posléze ponechala neuzavřenou jen podélnou mediální štěrbinu

nad vomery a následně ji zcela uzavřela (viz obr. 514, 635-637). Druhotné ústní patro bylo plně konstituováno již u cynodontů, poté expandovalo směrem dopředu, kde se zachoval pouze rudiment v podobě foramen incisivum, a směrem dozadu, kde na něj navazovalo pohyblivé měkké patro (velum palatinum). Avšak i v rámci therapsidů se druhotné ústní patro vyvíjelo nezávisle a poněkud odlišně v liniích anomodontů, therocephalů a cynodontů. Zdá se tedy, že při vzniku této přepážky hrála malou roli skutečnost, zda se jednalo o karnivora, či herbivora. Poznatky funkční anatomie recentních savců však naznačují, že u mláďat hraje oddělení dýchacích cest od dutiny ústní velmi významnou roli při sání mléka a umožňuje nerušené dýchání. Postupný rozvoj ústního patra u therapsidů je tedy osteologickým znakem, který patrně koreloval s nejdůležitějším savčím znakem, výživou mláďat mateřským mlékem (Mama kol. 1996).

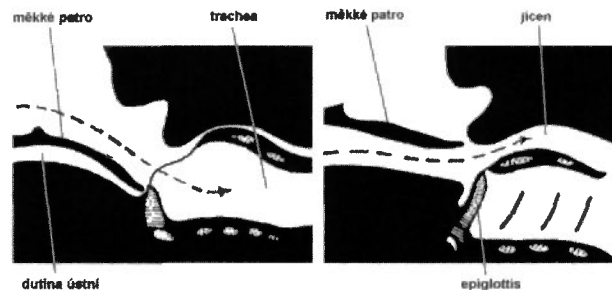
V embryogenezi savců se tento evoluční proces do určité míry rekapituluje, neboť z vazivových základů kostí horní čelisti se vyvíjí horizontální lišta, která expanduje mediálně, až dosáhne ventrální části nosního septa (zahrnující také vomer). Pokud je tento proces nějakým způsobem narušen a nedoběhne do svého konce, dochází k poměrně častým malformacím, které jsou v klinické praxi označovány jako rozštěpy rtu či rozštěpy ústního patra.

Vyústění dýchacích cest do zadní části dutiny ústní je obvykle označováno jako vnitřní nozdry (choany); je nutné si však uvědomit, že tyto otvory nejsou homologické s choanami lalokoploutvých ryb

Obr. 514 Rekonstrukce druhotného ústního patra u *Promoschorhynchus platyrhinus* (Synapsida, Therocephalia, Moschorhynchidae) ze svrchního permu jižní Afriky. Příčné řezy (vpravo) naznačují, že kostěné patro bylo dotvořeno měkkou slizniční řasou, která vpředu (řez a) kompletně překrývala vznikající nosní přepážku, vzadu (řez b) však ponechávala ještě neuzavřenou mediální štěrbinu. Podle Maiera a kol. (1996).



a primitivních tetrapodů, a proto je někteří autoři označují jako sekundární choany. Expanze druhotného ústního patra směrem dozadu má své evoluční limity dané skutečností, že dýchací cesty musejí křížit průběh trávicí trubice, neboť plíce vznikají jako výchlipka z ventrální stěny embryonální trávicí trubice. Proto se u všech savců vždy zachovává určitý úsek trávicí trubice, který slouží zároveň jako dýchací cesta; nazývá se proto nosohltan (nasopharynx). Při průchodu potravy nosohltanem uzavře měkké patro sekundární choany (obr. 515 vpravo), a tak zamezí jejímu průniku do dýchacích cest.



Obr. 515 Schéma funkce druhotného ústního patra u savce (kůň). Vlevo situace při dýchání, kdy je měkké patro sníženo a uzavírá komunikaci do dutiny ústní, vpravo situace při polykání, kdy měkké patro uzavírá vstup do nosních cest a epiglottis vstup do průdušnic. Podle Grodzinského a kol. (1976).

Krokodýli

Systém:

(podle Carrolla 1993)

Řád: Crocodylia* (krokodýli) (stř. trias - récent)

Podřád: Trialestia (svrch, trias)

Čeď: Trialestidae (svrch, trias)

Podřád: Sphenosuchia (svrch, trias - sp. jura)

Čeď: Saltoposuchidae (svrch, trias)

Čeď: Sphenosuchidae (svrch, trias - sp. jura)

Podřád: Protosuchia (svrch, trias - sp. jura)

Čeď: Platyognathidae (sp. jura)

Čeď: Protosuchidae (svrch, trias - sp. jura)

Podřád: Hallopoda (svrch, jura)

Čeď: Hallopidae (svrch, jura)

Podřád: Mesosuchia (sp. jura - miocén)

Čeď: Teleosauridae (sp. jura - sp. křída)

Čeď: Metriorhynchidae (sp. jura - sp. křída)

Čeď: Pholidosauridae (svrch, jura - svrch, křída)

Čeď: Atoposauridae (svrch, jura)

Čeď: Goniopholidae (svrch, jura - svrch, křída)

Čeď: Dyrosauridae (svrch, křída - eocén)

Čeď: Paralligatoridae (sp. křída - svrch, křída)

Čeď: Hsisosuchidae (svrch, křída)

Čeď: Bernissartiidae (svrch, jura - sp. křída)

Čeď: Trematochampsidae (sp. křída - svrch, křída)

Čeď: Libycosuchidae (sp. křída - svrch, křída)

Čeď: Notosuchidae (svrch, křída)

Čeď: Uruguaysuchidae (sp. křída - svrch, křída)

Čeď: Baurusuchidae (svrch, křída - eocén)

Čeď: Sebecidae (? paleocén, eocén - miocén)

Čeď: Gobiosuchidae (svrch, křída)

Čeď: Edentosuchidae (sp. křída)

Podřád: Eusuchia (sp. křída - récent)

Čeď: Hylaeochampsidae (sp. křída)

Čeď: Stomatosuchidae (svrch, křída)

Čeď: Dolichochampsidae (svrch, křída)

Čeď: Gavialidae (eocén - récent)

Čeď: Alligatoridae (svrch, křída - récent)

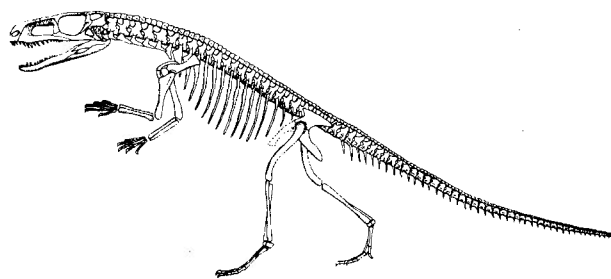
Čeď: Crocodylidae (svrch, křída - récent)

Diagnóza: Archosauři s preorbitalní částí lebky protaženou do podoby rostra, avšak antorbitální okno se během jejich evoluce uzavřelo a u moderních forem chybí; v různém rozsahu je vyvinuto druhotné ústní patro, na jehož stavbě se podílejí premaxily, maxily a palatina; všechny kosti lebky jsou pneumatizovány (systém dutin vyplněných vzduchem).

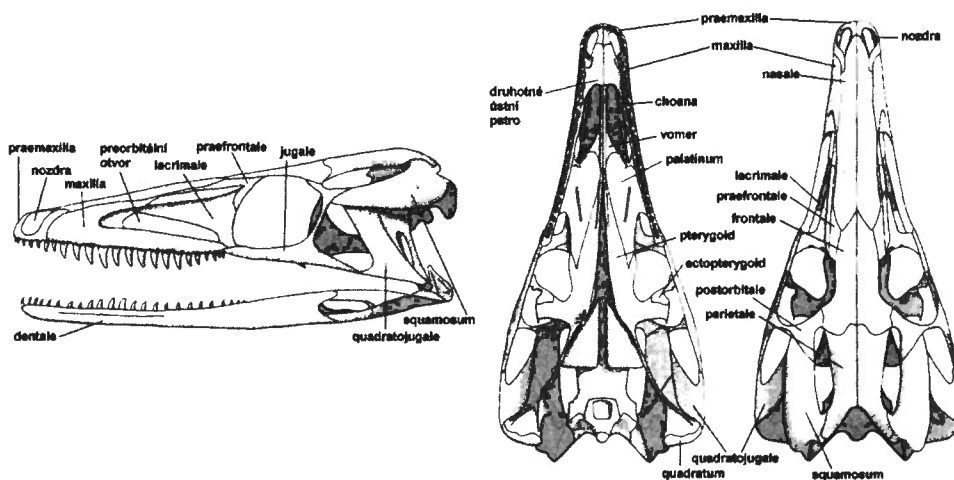
* Gramaticky správný název řádu je Crocodylia Owen, 1842 (nikoliv Crocodylia, jak se často mylně používá).

Hlavní anatomické znaky krokodýlů se konstituovaly již v počátcích jejich existence a v následném období více než 200 mil. let prodělaly jen nepatrné změny. Lebka je masivní, s malými spánkovými jámami, u pozdějších forem bez antorbitálního okna. Zesílení lebky a splynutí některých kostí je dáváno do souvislosti s mohutnými žvýkačnými svaly a potřebou jejich úponů. Všechny tyto svaly jsou umístěny poblíž čelistního kloubu, což umožňuje široké rozevření čelistí. Vzdor svému masivnímu vzhledu je lebka krokodýlů ve značné míře pneumatizovaná jednak průchody z Eustachovy trubice, jednak z dýchacích cest. Frontalia a parietalia obou stran navzájem splynula, zanikla postfrontalia a postparietalia. S výjimkou několika mořských forem mají všichni krokodýli 24 presakrálních obratlů, 2 sakrální obratle a 30-40 obratlů ocasních. U moderních krokodýlů je prvních 9 obratlů označováno jako krční, protože jejich žebra se nedotýkají sternu. Jako sternum se označuje chrupavčitý útvar, který později v ontogenezi kalcifikuje; připojují se k němu žebra, oba coracoidy a interclavicula. Clavicula zanikla již u raných krokodýlů. Za sternem jsou tenká gastralía. Výrazným znakem všech posttriasových forem je vytlačení pubis z acetabula. U primitivních krokodýlů jsou obratlová centra mírně amficoelní, u eusuchií jsou však již procoelní.

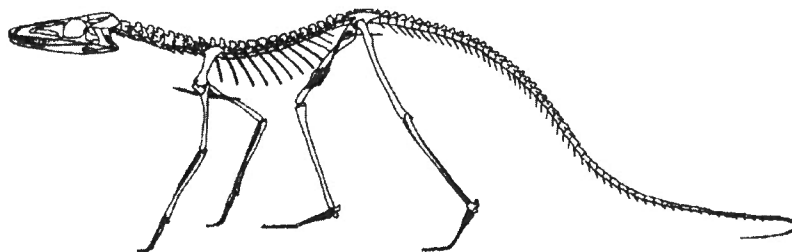
Nejstarší formy se objevily ve středním triasu a jeví takové podobnosti s jamkozubými, že někteří krokodýli skupiny Sphenosuchia (např. *Gracilisuchus*; obr. 516) byli donedávna klasifikováni jako Pseudosuchia (= Ornithosuchia). Do této skupiny primitivních krokodýlů patří ještě *Saltoposuchus* a *Terrestriusuchus* (obr. 517) ze svrchního triasu Evropy (někteří autoři, např. Wu a Chatterjee 1993, však považují rod *Terrestriusuchus* za synonymum rodu *Saltoposuchus*), *Pseudhesperosuchus* z Jižní Ameriky a *Hesperosuchus* ze Severní Ameriky. Byly to pohyblivé, terestrické formy, o čemž svědčí jejich dlouhé a štíhlé končetiny. Pohybovaly se



Obr. 516 *Gracilisuchus stipanicicorwn* (Archosauria, Thecodontia, Crocodilia) ze středního triasu Jižní Ameriky tvoří strukturální přechod mezi jamkozubými ze skupiny Ornithosuchia a primitivními krokodýly. Ke krokodýlům je řazen na základě stavby distální části zadní končetiny (zejména tarsu). Délka těla přibližně 15 cm. Podle Romera (1972).



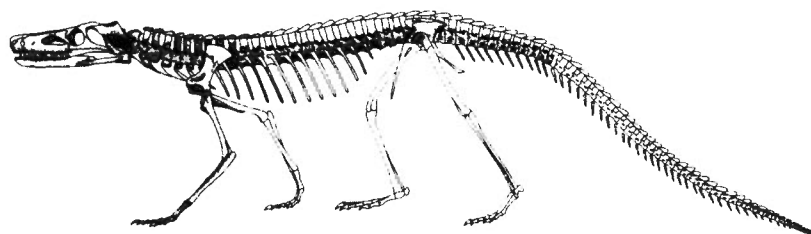
Obr. 517 *Terrestriusuchus gracias* (Crocodilia, Sphenosuchia), primitivní krokodýl ze svrchního triasu Velké Británie. Na lebce bylo ještě dobře vyvinuto antorbitální okno. Celková délka těla přibližně 55 cm. Podle Crushe (1984), ze Sandera (1994).



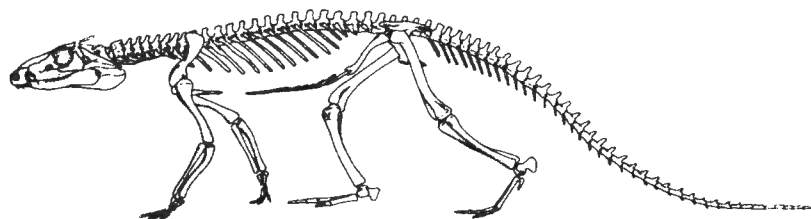
na všech čtyřech (pravděpodobně běháním) nebo příležitostně vztyčeni na zadních a jejich lebka byla poměrně krátká. Protosuchia a Sphenosuchia přežili až do rané jury (např. rod *Sphenosuchus* nebo *Dibolhrosuchus* z Číny; obr. 518).

Všechny tyto znaky se však mění již v rané juře u skupiny Protosuchia. Zejména lebka se protáhla v úzké rostrum (rod *Nothochampsia* a *Protosuchus*; obr. 519) a svrchní spánková jáma a antorbitální okno se zmenšily. Protosuchia měli kosmopolitní rozšíření, což dokládají nálezy z Jižní Ameriky (*Hemiprotosuchus*; jediný zástupce ze svrchního triasu), jižní Afriky (*Nothochampsia*), Severní Ameriky (*Stegomosuchus*) a Číny (*Dianosuchus*). Všechny tyto formy byly ještě terestrické, ale ve srovnání se zástupci skupiny Sphenosuchia se již nepochybně pohybovaly těžkopádněji, jak lze soudit podle jejich celkové konstituce. Přehled forem zahrnovaných do skupiny Protosuchia podávají Osmólska a kol. (1997).

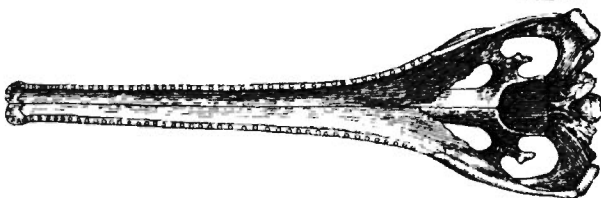
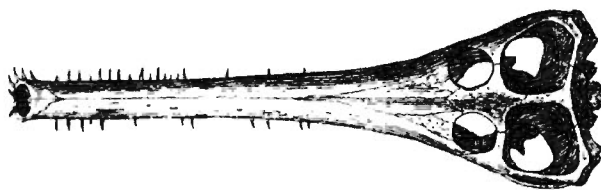
Evoluce jurských krokodýlů byla velmi rychlá, takže již v rané juře existují Mesosuchia, z nichž někteří byli již velmi dobře přizpůsobeni životu ve vodě (např. *Teleosaurus* a *Geosaurus*, u nichž byly končetiny přeměněny v pádla, přičemž přední byly kratší než zadní; obr. 520, 521). Řada forem se přizpůsobila životu v mořích a je nalézána společně s ichthyosaury a plesiosaury (např. *Metriorhynchus* ze svrchní jury; obr. 522). Je pozoruhodné, že jejich ocasní páteř je zalomena ventrálně (podobně jako u ichthyosaurů), což naznačuje přítomnost hypoceršní ocasní ploutve. Svrchní spánková jáma je ve srovnání s formami méně přizpůsobenými akvatickému prostředí značně rozsáhlá, což upomíná na parapsidní typ ichthyosaurů. Jiní zástupci skupiny Mesosuchia naopak zůstali u semiakvatického (*Goniopholis*; obr. 523), či dokonce terestrického způsobu života (např. *Pristichampsus* z raného terciéru). Zuby zástupců čeledi Sebecidae (obr. 524) z paleocénu až miocénu jsou pozoruhodné



Obr. 518 *Dibolhrosuchus elaphros* (Crocodylia, Sphenosuchia), primitivní krokodýl ze spodní jury Číny. Celková délka těla 1,3 m. Podle Wua a Chatterjeeho (1993).

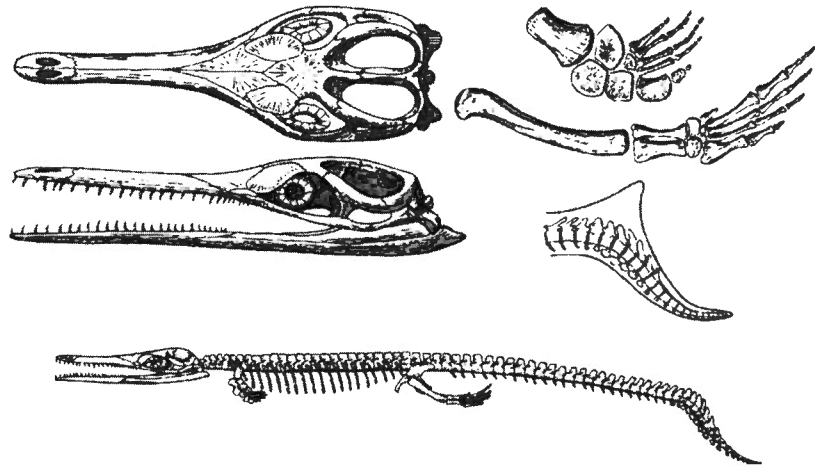


Obr. 519 *Protosuchus richardsoni* (Crocodylia, Protosuchia) ze spodní jury Severní Ameriky. Celková délka těla přibližně 1 m. Podle Colberta a Mooka (1951), Cromptona a Smithe (1980), z Carrola (1993).

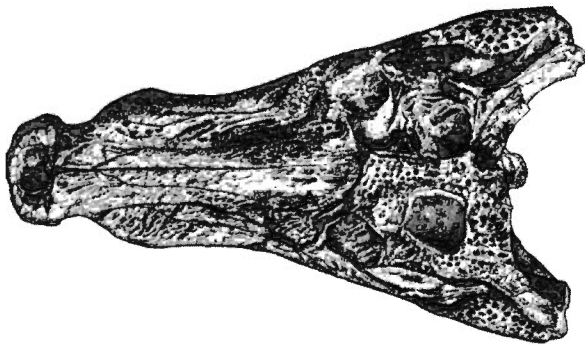
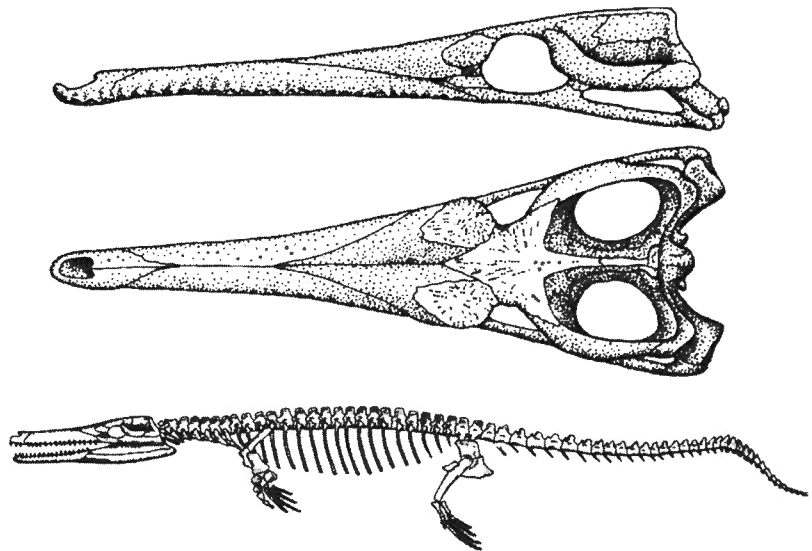


Obr. 520 *Teleosaurus cadomensis* (Crocodylia, Mesosuchia, Teleosauridae), mořský krokodýl ze spodní jury Francie. Délka lebky přibližně 40 cm. Podle Deslongchamps (1870). Srovnej rod *Steneosaurus*; bar. prii. obr. 30.

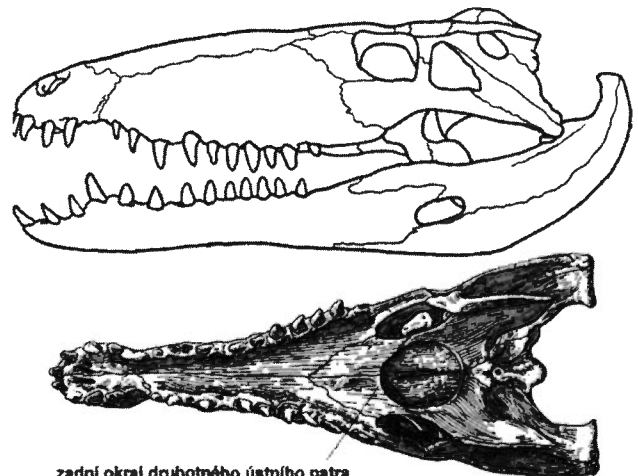
Obr. 521 *Geosaurus suevicus* (Crocodylia, Mesosuchia, Metriorhynchidae), mořský krokodýl ze spodní jury Německa. Vpravo nahoře levá přední a zadní končetina se zřetelnými stopami přeměny v pádlovité ploutve. Ostré zahnutí ocasní části páteře naznačuje, že byla opatřena hypoceršní ocasní ploutví, podobně jako u ichthyosaurů. Délka lebky přibližně 40 cm. Podle Fraase (1902).



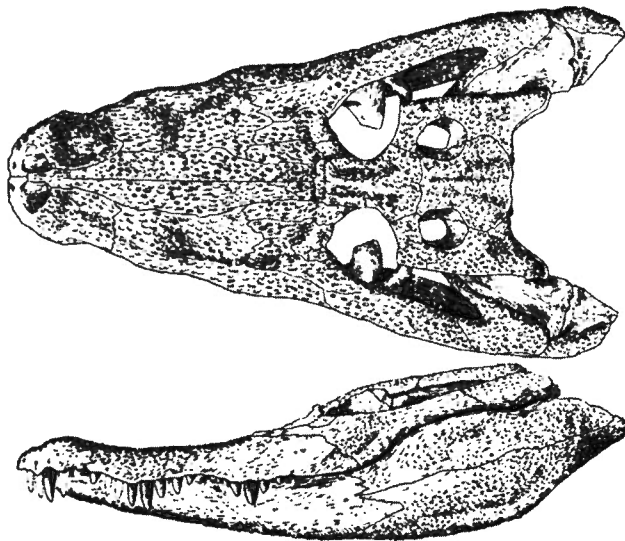
Obr. 522 Nahoře lebka mořského krokodýla *Metriorhynchus superciliosum* (Crocodylia, Mesosuchia, Metriorhynchidae) ze svrchní jury Anglie, z levé a dorzální strany, dole rekonstrukce skeletu. Délka těla přibližně 3 m. Podle Andrewse (1913) a Steela (1975), ze Sandera (1994) a Carrolla (1993).



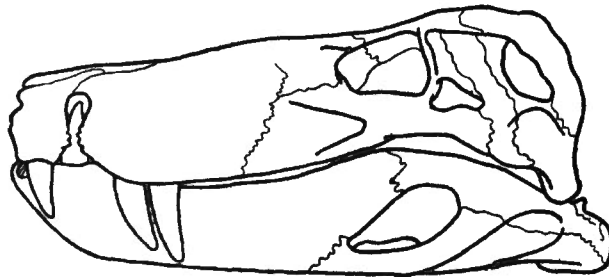
Obr. 523 *Goniopholis sinus* (Crocodylia, Mesosuchia, Goniopholidae) ze svrchní jury Evropy. Lebka v pohledu z dorzální strany. Délka v mediální linii přibližně 35 cm. Podle Owena (1878), z Rožděstvenského a Tatarinova (1964).



Obr. 524 *Sebecus icaerorhinus* (Crocodylia, Mesosuchia, Sebecidae) z eocénu Jižní Ameriky (Patagonie). Délka lebky v mediální linii 45 cm. Podle Colberta (1946).



Obr. 525 *Paralligator gradilifrons* (Crocodylia, Mesosuchia, Paralligatoridae) ze svrchní křídly Mongolská. Délka lebky v mediální linii přibližně 23 cm. Podle Konžukové (1954).

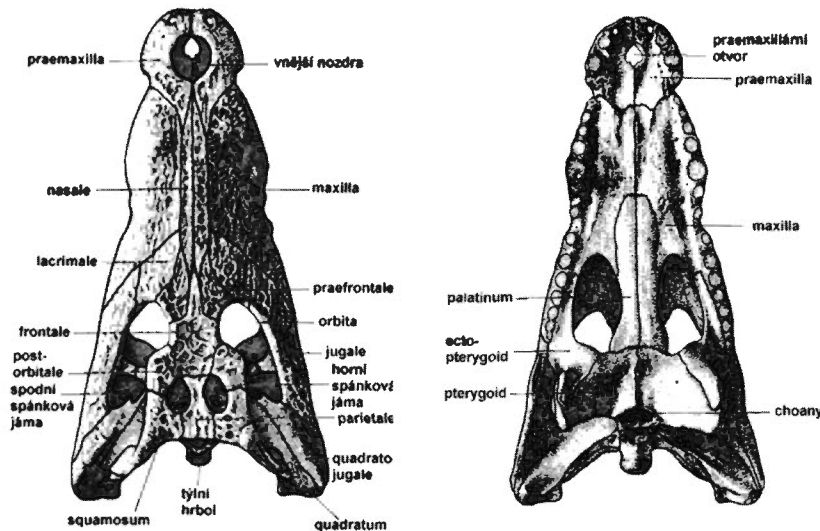


Obr. 526 *Baurusuchus pachecoi* (Crocodylia, Mesosuchia, Baurusuchidae) ze svrchní křídly Brazílie. Délka spodní čelisti přibližně 40 cm. Podle Colberta (1946).

tím, že jsou ze stran mírně stlačené, takže vyběhají v zubovité ostří; tvarem natolik připomínají zuby některých karnivorních dinosaurů, že to vedlo k mylným domněnkám o přežívání některých dinosaurů hluboko do terciéru. Mesosuchia jsou největší skupinou krokodýlů (obr. 525, 526); zahrnují přibližně 70 rodů a představují přechodné stadium k moderním krokodýlům skupiny Eusuchia, jejichž první zástupci žili již v pozdní juře. Největší rozvoj skupiny Eusuchia však nastal v terciéru (např. rod *Gavialis* je znám z miocénu, *Alligator* a *Caiman* z oligocénu, *Crocodylus*, obr. 527, z paleocénu).

Krokodýli byli v mesozoiku zřejmě velice přizpůsobivou skupinou, jak o tom svědčí heterodontní dentice (kónické zuby v přední části čelisti, multikuspidní v její zadní části) u krokodýla nalezeného ve spodnokřídových sedimentech Malawi (jihovýchod střední Afriky). To spolu s diferenciací prominujících „špičáků“ upomíná na situaci u savců. Tato podobnost je ještě více zdůrazněna stavbou čelistního kloubu, který umožňoval posun potravy ústní dutinou; u typických krokodýlů kloub neumožňuje předozadní posun a pohyb čelisti je pouze vertikální (Clark a kol. 1989). U krokodýla popsaného jako *Chimaerasaurus paradoxus* ze spodní křídly Číny, stojícího systematicky blízko skupiny Notosuchidae, byly dokonce zjištěny multikuspidní molariformní zuby, naznačující, že tyto krokodýli byli herbivorní (Wu a kol. 1995).

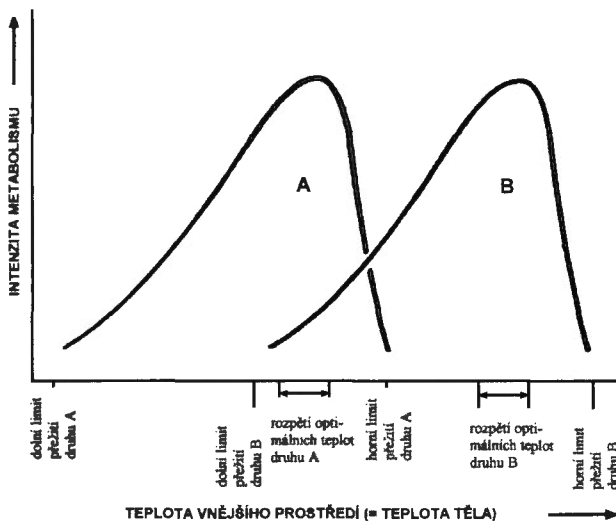
Krokodýli jsou spolu s ptáky jedinými archosauiry, kteří přežili vymírání na konci křídly. V současné době to jsou největší plazi.



Obr. 527 Lebka recentního krokodýla *Crocodylus niloticus* (Crocodylia, Eusuchia, Crocodylidae). Sekundární ústní patro zasahuje až pod zadní část mozkovny. Podle Piveteaua a kol. (1978).

Thermoregulace a její evoluční význam

Primitivní vodní obratlovci mají teplotu svého těla úzce korelovanou s teplotou okolního prostředí. Protože je to teplota většinou mnohem nižší než 36 °C, což je přibližně normální teplota lidského těla, zdají se tito živočichové na dotyk studení. Odtud získali nepřesné, ale vžitě označení „studenokrevní“. Nejsou schopni si vyrábět tělesné teplo vlastním metabolismem a jsou nuceni přijímat jej z okolního prostředí. Takový jev se označuje jako ektothermie. Protože teplota prostředí značně kolísá v závislosti na meteorologických a dalších podmínkách, kolísá i teplota těla ektothermních živočichů. Od tohoto jevu je odvozen termín Poikilothermie. Primitivní živočichové, kteří jsou plně závislí na teplotě okolního prostředí, se proto nazývají ektothermní poikilothermové (obr. 528). Takoví živočichové mají poměrně úzké rozpětí teplot, ve kterých probíhají v optimální míře jejich tělesné funkce. Když se však teplota okolního prostředí (a tedy i tělesná teplota) sníží, snižuje se i aktivita živočicha. Metabolické pochody přitom probíhají velmi pomalu, snižuje se frekvence dýchacích pohybů, tep srdce, trávení a další fyziologické pochody. Pohybová aktivita se zcela zastavuje. Takovým stavem inaktivity je např. hibernace.



Obr. 528 Grafické znázornění vztahu mezi intenzitou metabolismu (zde vyjádřenou reakční rychlostí enzymů) a teplotou u dvou druhů (A, B) vyhraněných ektothermních poikilothermů. Teplota těla je u těchto živočichů shodná s teplotou vnějšího prostředí. Je patrné, že intenzita metabolismu je nejvyšší v rozmezí optimálních teplot. Důvodem vzniku endothermní homeothermie byl selekční tlak, který preferoval jedince schopné udržet si různými termoregulačními mechanismy tělesnou teplotu v optimálním rozpětí. Podle Košťíře (1965) a Janského a Novotného (1981), z Ročka (1985a).

Jestliže se teplota i nadále snižuje, dochází k úplné zástavě biochemických reakcí a živočich hyne; takový teplotní limit se označuje jako letální minimum. Letální minimum pro některé živočichy je až pod bodem mrazu, pokud krev obsahuje látky zamezující jejímu přechodu do pevného stavu (tedy zmrznutí a v důsledku toho potrhání jemných tkání); je to např. u ještěrky živorodé, jejíž letální minimum je -3,5 °C (Grenot a kol. 1998).

Jakmile se teplota prostředí zvyšuje, aktivují se postupně opět všechny metabolické pochody až na úroveň, která odpovídá normální aktivitě živočicha. Avšak zvyšuje-li se teplota prostředí i nadále, intenzita metabolismu (např. klidová spotřeba kyslíku) a pohybová aktivita živočicha zůstávají na stále stejné úrovni. Rozpětí teplot vnějšího prostředí, při kterém živočich je normálně aktivní, se označuje jako optimální teploty. Lze je ohraničit dolním limitem (tzn. nejnižší teplotou, při které je dosaženo např. stabilní úrovně klidové spotřeby kyslíku), ale také horním limitem (to je teplota, nad jejíž úrovní se podmínky pro biochemické reakce zhoršují). Při překročení určité teplotní úrovně živočich hyne, a proto se tato teplotní bariéra nazývá horní limit přezítí, resp. letální maximum.

Všichni ektothermní poikilothermové nemají rozpětí optimálních teplot stejné, a to jak co do šíře rozpětí, tak svojí pozicí na teplotní stupnici. Zmíněná ještěrka živorodá může být aktivní již při relativně nízkých teplotách, stejně tak jako při teplotách poměrně vysokých; proto může žít i v oblastech za polárním kruhem. Naproti tomu tropičtí plazi mají rozpětí optimálních teplot mnohem užší, a jsou proto vůči teplotním výkyvům mnohem citlivější.

Ektothermní Poikilothermie se vyskytovala u nejnižších obratlovců, kteří byli vázáni na vodní prostředí, jež teplotním výkyvům podléhá v mnohem menší míře než souš. Ale již u některých žraloků byla zjištěna schopnost zvyšovat tělesnou teplotu svalovou činností. Svalová činnost je nejprimitivnějším způsobem produkce tepla z endogenních zdrojů, ale u obratlovců sama o sobě nestačí zvýšit tělesnou teplotu do optimálního rozpětí. Avšak např. u varanů se po setmění v důsledku intenzivní pohybové aktivity zpomaluje klesání tělesné teploty, takže je již lze považovat za živočichy, kteří sice ještě nejsou schopni udržovat stálou teplotu těla, jsou ale schopni v omezené míře teplo svalovou činností produkovat. Tento evoluční stav se označuje jako endothermní Poikilothermie. Svalová aktivita je tedy nejprimitivnějším způsobem produkce tepla a zachovala se beze

změny v celé evoluci obratlovců; významně se uplatňuje i u savců včetně člověka (mimovolní svalový třes, vůlí ovládaná svalová aktivita).

S přechodem obratlovců na souš se vyvinuly další thermoregulační mechanismy, jejichž cílem bylo zvýšit co nejrychleji tělesnou teplotu do rozpětí optimálních hodnot a udržet ji zde co nejdéle. Mezi nejprimitivnější patří barvozměna (vyskytující se např. již u obojživelníků); v chladu získávají živočichové tmavší zbarvení, při optimálních a vyšších teplotách se zbarvují světleji.

Thermoregulační funkci má i prosté chování živočichů; ještěrky např. vyhledávají slunná místa, jiní živočichové se při poklesu teploty shlukují, nafukují se nebo se choulí do klubíčka, čímž zmenšují relativní povrch těla, a tím velikost tepelných ztrát.

Mnohem pokročilejším thermoregulačním mechanismem jsou vasomotorické reakce periferního cévního systému. Podchlazený ektotherm má schopnost zúžit podpovrchové vlasečnice (vasokonstrikce), čímž se omezí průtok krve v prochlazených povrchových částech těla (proto u člověka prochlazená kůže zbledá). Naopak při přehřátí organismu se kapiláry v povrchových vrstvách rozšíří (vasodilatace), čímž se průtok krve v těchto částech zvýší. Tento mechanismus tedy slouží k výdeji přebytečného tepla, ale také k rychlému prohřátí, jestliže se náhle zvýší teplota okolního prostředí (při ponoření do horké vody ruce zčervenají). Vasomotorické reakce periferního cévního systému tedy slouží ke zmenšování výkyvů tělesné teploty a přispívají k homeothermii, nejsou však schopny samy o sobě tělesné teplo produkovat.

Toho se dosáhlo až se vznikem endothermie, tedy produkcí tepla prostřednictvím metabolických pochodů. Jde v podstatě o chemickou thermogenezí, která umožnila živočichům být aktivní bez ohledu na teplotu okolního prostředí. Ale i endothermové nejsou vždy schopni udržovat svoji tělesnou teplotu na konstantní úrovni. Příkladem jsou ptakořitní, u nichž tělesná teplota kolísá v rozmezí 26-33 °C a tyto výkyvy by byly ještě větší, kdyby tito živočichové nebyli schopni kompenzovat nízký stupeň metabolické thermogeneze teplem získávaným ze svalového třesu. Tento stav lze označit jako endothermní poikilothermii.

Výsledným evolučním stavem by měla být schopnost produkovat tělesné teplo z endogenních zdrojů a udržovat stálou teplotu těla (endothermní homeothermie). Tento stav však nebyl dosažen ani u nejpokročilejších obratlovců (i u člověka tělesná teplota během dne kolísá) a endogenní thermogeneze je často doplňována i tak primitivními mechanismy, jako je svalový třes.

Vznik endothermie lze celkem s jistotou předpokládat již v permu, tedy přibližně před 250 miliony let. Lze to dedukovat z řady skutečností. Nejprůkaznější z nich je histologická stavba kosti, která se v dobře čitelném stavu zachovává i u fosilií. U poikilothermů přirůstá kost v podobě koncentrických vrstev, podobně jako letokruhy u stromů. Je to důsledek kolísání intenzity metabolických procesů, takže v období aktivity kost přirůstá intenzivněji, zatímco během období snížené aktivity (např. hibernace) jen velmi málo. Naproti tomu endothermní homeothermové, např. placentální savci, mají kost prostoupenou podélnými kanálky vedoucími cévy. U dospělých jedinců se okolo stěn těchto kanálků ukládají koncentricky vrstvičky kostní tkáně, čímž se vytvářejí stavební jednotky zvané osteony nebo Haversovy systémy. Na příčném řezu kostí vytvářejí osteony charakteristické obrazce. Rozdíly v histologické stavbě i u fosilní kosti mohou poměrně jednoduše ukázat, zda se jedná o endothermního, nebo ektothermního obratlovce (viz bar. příl. obr. 32).

Na endothermii můžeme usuzovat nepřímo i z toho, v jakých zeměpisných šířkách (a tudíž v jakých klimatických pásmech) živočichové žili. Podle paleomagnetických údajů lze rekonstruovat původní pozici kontinentů a zemských pólů. Jestliže zrekonstruujeme původní pozici dnešních paleontologických lokalit, na kterých se nacházejí doklady existence synapsidů nebo dinosaurů, pak často zjišťujeme, že žili v oblastech za tehdejší polárním kruhem. V dnešní době z plazů zasahuje v Evropě za polární kruh svým rozšířením jen ještěrka živorodá, slepýš a zmije, tedy takové druhy, které mohou najít vhodné úkryty pro přezimování. Nacházíme-li tedy velké zástupce amniot na územích, která v minulosti ležela za polárním kruhem, dá se předpokládat, že nebyli ektothermní.

Na schopnost endothermie se usuzuje rovněž podle potravních vztahů, které existovaly uvnitř fosilních společenstev. Podle anatomických znaků lze totiž spolehlivě usuzovat, zda fosilní živočich byl predátorem, nebo se živil rostlinnou potravou. Ektothermní predátor (i značně velký, např. varan komodský) je schopen kořist velmi dlouho trávit, a stačí mu tedy omezené potravní zdroje. Naproti tomu srovnatelně velký endothermní predátor (např. levhart) spotřebuje za stejnou dobu mnohonásobně větší množství potravy, a potravní zdroje v podobě potenciální kořisti musejí tedy být mnohem početnější. Ve stabilních přirozených společenstvech se vytvořily dlouhodobým vývojem nejruznější kvalitativní, ale i kvantitativní vztahy mezi predátory a jejich potenciální kořistí. Z analogie s poměry v recentních společenstvech se proto usuzuje, že jestliže i ve fo-

silních společenstvech dosáhl poměr mezi predátory a jejich potenciální kořisti zhruba 20-60 % (predátoři) ku 100 % (kořist), pak šlo o ektothermy, zatímco poměr 1-3 % (predátoři) ku 100 % (kořist) svědčí pro to, že tito predátoři museli být endothermní.

Endothermie byla velmi důležitým evolučním faktorem, který nejen že umožnil obratlovcům rozšířit se i do chladnějších oblastí, ale tím, že jim umožnil být aktivní i při nižších teplotách, je zvýhodnil oproti ektothermům. Lze se oprávněně domnívat, že ve fylogenetickém vývoji obratlovců se tato schopnost objevila několikrát nezávisle na sobě a v různých dobách. Nejstarším dokladem existence endothermie je kost s Haversovými systémy u therapsidů z pozdního permu. Její objevení bylo poměrně náhlé: zatímco primitivní pelykosauři měli ještě kost s koncentrickými přírůstkovými vrstvami, všichni příslušníci skupiny Therapsida měli již histologii kost-

ní tkáně typickou pro endothermy. Vznik endothermie v linii synapsidů je nepochybně v souvislosti s ochlazením a aridizací globálního klimatu na sklonku permu.

Endothermie však vznikla rovněž u jamkozubých (Thecodontia) a dinosaurů, tedy s odstupem několika desítek milionů let a ve zcela jiné fylogenetické linii. Dokladem je nejen histologická stavba jejich kostí (de Ricqlès 1980), ale i výskyt v oblastech za tehdejších polárním kruhem (Riehl a Richová 1989, Chinsamy a kol. 1998), poměry ve fosilních společenstvech a izolační vrstva v podobě peří nebo srsti (viz opeření dinosaurů; str. 310). Endothermie ptakoještěrů, jejichž tělo mělo izolační kryt v podobě srsti, a samozřejmě endothermie ptáků navazují na endothermii thekodontu. Zda se tato vlastnost šířila ve fylogenetických liniích nebo vznikala nezávisle na sobě, je otázkou, která souvisí s rekonstrukcí celkové fylogeneze a nelze ji prozatím zodpovědět.

Ptakoještěři

Systém:

(Podle Wellnhofera 1978)

Rád: Pterosauria (ptakoještěři) (svrch, trias - svrch, křída)

Podřád: Rhamphorhynchoidea (svrch, trias - svrch, jura)

Čeleď: Dimorphodontidae (svrch, trias - sp. jura)

Čeleď: Eudimorphodontidae (svrch, trias)

Čeleď: Campylognathoididae (sp. jura)

Čeleď: Rhamphorhynchidae (svrch, trias - svrch, jura)

Podřád: Pterodactyloidea (stř. jura - svrch, křída)

Čeleď: Dsungaripteridae (? svrch, jura - sp. křída)

Čeleď: Ctenochasmatidae (svrch, jura)

Čeleď: Pterodaustriidae (? sp. křída)

Čeleď: Pterodactylidae (stř. jura - svrch, jura)

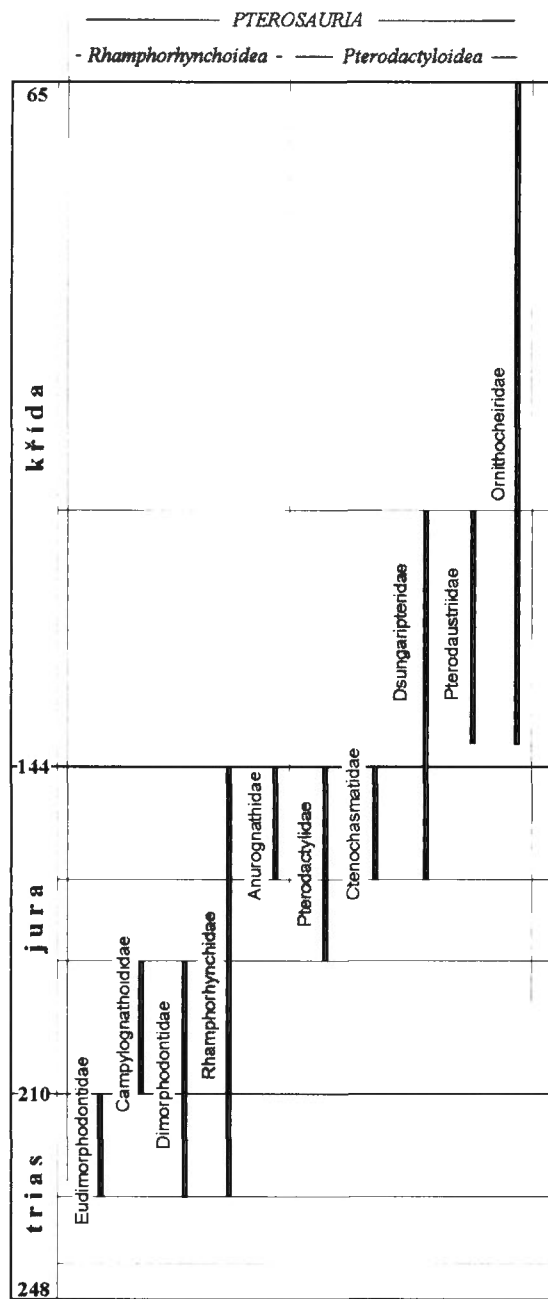
Čeleď: Ornithocheiridae (sp. křída - svrch, křída)

Diagnóza: Endothermní archosauři se schopností aktivního letu pomocí křídel tvořených kožní duplikaturou napnutou mezi trupem a prodlouženým čtvrtým prstem přední končetiny; k přednímu okraji pubis se na každé straně kloubí praepubis.

Ptakoještěři představují první (v pozdním triasu; obr. 529) úspěšný pokus obratlovců o proniknutí do vzdušného prostoru (vedle ptáků, kteří toho dosáhli v pozdní juře, a netopýrů v eocénu). Jsou rovněž (spolu s therapsidy a dinosaury) další skupinou obratlovců, kteří získali schopnost endothermie. Schopnost produkovat tělesné teplo vlastním metabolismem naznačuje srst, fungující jako izolační vrstva, která se u některých exemplářů zachovala v podobě otisků (např. *Sordes pilosus*). Některé druhy dosahovaly značných velikostí (*Quetzalcoatlus* z pozdní křída měl rozpětí křídel až 12 metrů).

Všichni ptakoještěři se vyznačují nápadně velkou lebkou v poměru k velikosti těla, tvořenou však poměrně subtilní strukturou z tenkých tyčkovitých útvarů mezi orbitami, antorbitálním oknem

a spánkovou jámou. Všechny kosti lebky jeví tendenci ke splyvání, podobně jako u ptáků. Nicméně je možné rozeznat, že základní plán se příliš neliší od primitivních archosaurů. Napojení quadrata na neurokranium je streptostylní. Dentice byla značně různorodá: *Pterodaustro* (viz obr. 536) z křída Argentiny a *Ctenochasma* (viz obr. 537) ze svrchní jury Německa měli na spodní čelisti dlouhé kosticovité zuby, o kterých se spekuluje, že mohly sloužit k filtrování potravy z vody. Křídový *Pteranodon* naproti tomu zuby zcela ztratil. Dentice rodu *Eudimorphodon* je výrazně heterodontní (odtud pochází jméno rodu), kdy na premaxile a předním konci dentale jsou drobnější kolíkovité zuby, na maxile však dva výrazné špičáky. Ostatní zuby jsou drobné, s kousací plochou opatřenou mnoha hrboleky (podobně jako zuby primitivních savců).



Obr. 529 Stratigrafický výskyt ptakoještěřů. Důležitou skutečností je, že skupina Rhamphorhynchoidea vymřela před koncem jury a do konce křídly přežili jen nepočetní a výrazně specializovaní zástupci čeledi Ornithocheiridae. Podle Carrolla (1993).

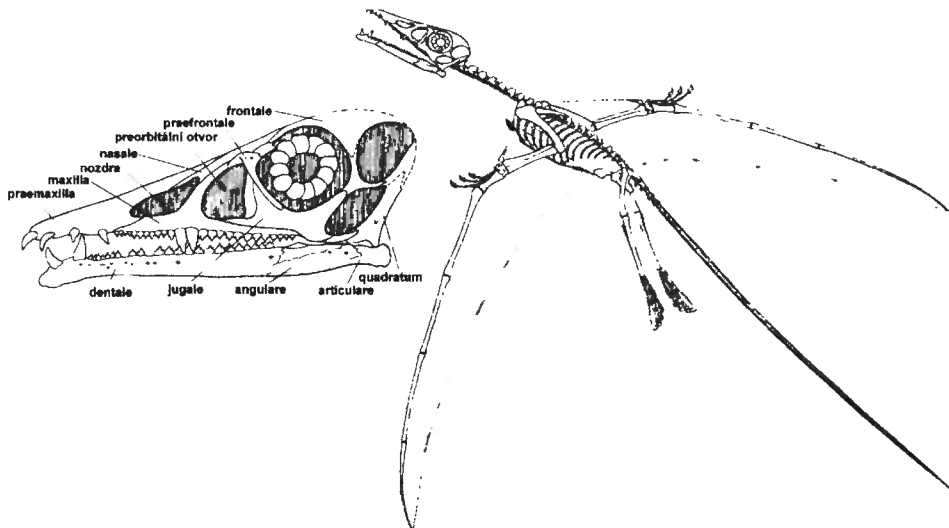
Pokud se týče postkranálního skeletu, má *Eudimorphodon* (obr. 530) osm krčních obratlů, které jsou procoelní, stejně jako u ostatních archosaurů, dvanáct hrudních, které ještě nesou výrazné příčné výběžky, dva bederní a čtyři splynuté křížové obratle. Ocas tvoří přibližně 35 obratlů, které

jsou navzájem vyztuženy osifikovanými šlachami. *Peteinosaurus* má naproti tomu pouze tři sakrální obratle, které ještě navzájem nesplynuly.

Pletenec lopatkový je silně pozměněn a vykazuje některé analogie s pletencem lopatkovým u ptáků. Sternum je výrazně rozšířeno, protože tvořilo úponovou plochu pro mohutné létací svaly. Vytvořil se zde dokonce nízký hřeben. Po stranách se k němu připojují žebra. Elementy dermálního skeletu chybějí; nejsou tedy vyvinuty kosti klíční (výrazný rozdíl oproti ptákům) a scapula a coracoid splynuly v jediný element tvaru písmene L, přičemž coracoid je připojen k přednímu konci sternu. Kloubní jamka pro připojení humeru je položena značně vysoko a má sedlovitý tvar, takže při zdvihu se křídlo otáčelo směrem dopředu. Štíhlé lopatky leží na dorzální straně hrudního koše, stejně jako u ptáků. Humérus je v poměru k ostatním elementům přední končetiny krátký a v proximální části nese výrazný hřeben pro úpon m. deltoideus a mm. pectorales. Distální část humeru se s ulnou a radiem kloubila kladkovým kloubem, který umožňoval ohyb podle jediné osy. U primitivních ptakoještěřů bylo 5 až 6 karpálních elementů, které však u pokročilejších forem splynuly v jediný proximální a jeden distální element. Oba se opět kloubí s předloktím kladkovým kloubem. První tři prsty jsou srovnatelné s prsty primitivních archosaurů a na konci jsou opatřeny ostrými a zahnutými drápy. Metakarpus 4. prstu je výrazně protažen a tvoří bázi 4. prstu, který jako jediný tvořil výztuhu náběhové strany křídla. Na tento metakarpus nasedají čtyři zesílené a prodloužené články prstu. 5. prst se zcela redukoval a není po něm ani stopa. Ke karpu se na náběhové straně pojí tzv. pteroid, což je kost, která se vyskytuje pouze u ptakoještěřů a nepochybně vyztužovala kožní duplikaturu, jejíž přední okraj se odtud táhl směrem ke krku; tím se rozšiřovala plocha křídla.

Křídelní aparát ptakoještěřů byl tudíž stavěn tak, že u rodů *Rhamphorhynchus* a *Pterodactylus* se membrána upínala vzadu na trup, nikoliv jako u netopýrů ke končetinám. Rovněž mezi zadními končetinami pravděpodobně nebyla žádná membrána. Před ramenem a předloktím byla náběhová membrána, kterou vyztužoval pteroid. Upínala se ke krku. Pozoruhodné je, že byla zjištěna kožní duplikatura mezi prsty zadní končetiny, podobná té, která se nachází u plovavých ptáků. Podivným útvarem je rovněž kosočtverečný, svisle postavený útvar na konci dlouhého ocasu u rodu *Rhamphorhynchus*. Kůže na křídlech, která se zachovala, byla vyztužena vlákny orientovanými jedním směrem. Předpokládá se, že vlákna mohla být chru-

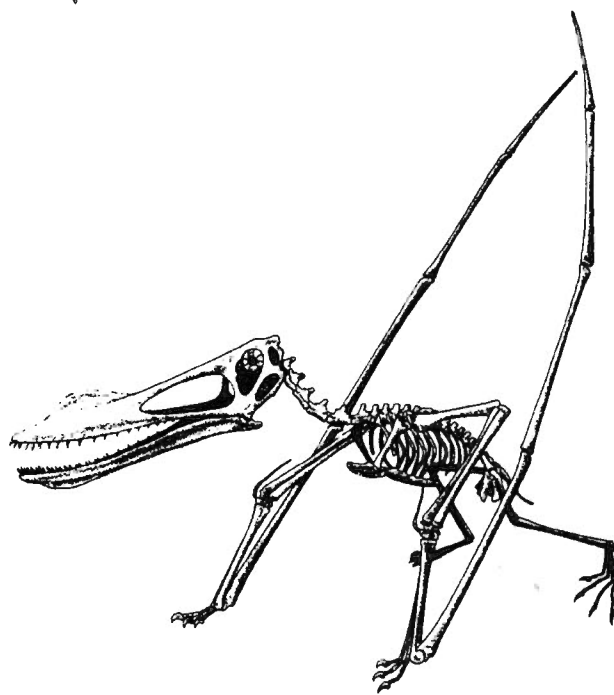
Obr. 530 *Eudimorphodon ranzü* (Archosauria, Pterosauria, Eudimorphosauria, Eudimorphodontidae), primitivní ptakoještěř ze svrchního triasu severní Itálie. Za pozornost stojí multikuspidní zuby v zadní části dentice, což je znak, který se u jamkozubých vyskytuje jen výjimečně. Délka celé kostry přibližně 70 cm. Podle Wilda (1984).



pavčítá nebo alespoň kolagenní, a mohla tak přetvářet křídlo v rigidní plochu. *Sordes pilosus* měl tělo pokryto jemnou srstí.

Dříve se myslelo, že ptakoještěři byli ektothermní poikilothermové, kteří se stávali aktivní pouze za příznivé teploty okolního prostředí a létali plachtěním. Dnes je však k dispozici řada důkazů o tom, že to byli (byť nedokonalí) endothermové. Analýza jejich kostry navíc ukázala, že mohli létat aktivně, podobně jako ptáci (v mnohem větší míře než primitivní pták *Archaeopteryx*). Svědčí o tom sternum s velkými úponovými plochami pro létací svaly a výrazná crista na numeru. Scapulocoracoid měl prominující výběžek, přes který se přetáčela šlacha m. supracoracoideus. Všechny kosti jsou vylehčené (pneumatizované). Mozek měl zvětšené cerebellum a lobi optici. Všechny tyto znaky jsou obdobou stavu u létavých ptáků.

Pletenec pánevní se již u rodu *Eudimorphodon* výrazně odlišuje od pánve ostatních archosauru. Acetabulum bylo totiž položeno velmi vysoko, takže šev mezi pubis a ischiem je dlouhý a vytváří se zde rozsáhlá puboischadičká deska; tato deska je perforovaná jedním otvorem (foramen obturatum). K přednímu okraji pubis se na každé straně kloubně pojí kostní útvar zvaný praepubis (je to tedy párový element), což je charakteristický znak ptakoještěřů. Protože u všech ptakoještěřů je hlavice femuru zahnutá mediálně, soudí se, že pohyb se nelišil od pohybu ostatních archosauru. To dokazují i nálezy stop, které potvrzují schopnost kvadrupedního pohybu (obr. 531). Tibia je výrazně delší než femur (podobně jako u ptáků) a rovněž fibula je redukována do podoby jehlicovité kosti, která se proximálně kloubní na tibií, zatímco distálně je volná a neúplná.



Obr. 531 *Anhanguera santanae* (Archosauria, Pterosauria, Pterodactyloidea) ze spodní křídly Brazílie. Rekonstrukce při pohybu na zemi po všech čtyřech končetinách. Délka lebky přibližně 50 cm. Podle Wellnhofera (1988).

U rodu *Peteinosaurus* a u pokročilejších zástupců podřádu Rhamphorhynchoidea jsou čtyři tarzální kůstky, proximální z nich lze homologizovat s astragalem a calcaneem ostatních plazů. U rodu *Eudimorphodon* a u většiny ostatních ptakoještěřů je tarzální kloub vytvořen mezi kondylem na tibií a dvěma proximálními tarzálními kůstkami. Podobně jako u ptáků a dinosaurů se vytváří mesotarzální kloub mezi astragalem a calcaneem (které nepohyblivě srostly s tibií) na jedné straně a distal-

nimi tarsalii na straně druhé. Na rozdíl od ptáků jsou totiž tyto distální tarzální kůstky nesrostlé s metatarsalii a navzájem nesplynuly. Svědčí to o značné různorodosti pohybu v tomto kloubu. Rovněž metatarsalia si zachovala svoji identitu, podobně jako u ostatních jamkozubých. Pouze 5. metatarsale je redukováno do podoby odstupujícího rudimentu s hákovitě postaveným distálním prstovým článkem. U podřádu Rhamphorhynchoidea má 5. prst dva články, které však u podřádu Pterodactyloidea chybějí. O funkci tohoto útvaru se vedou spory, na první pohled se poněkud podobá osifikovanému výrůstku na calcaneu netopýřů, ke kterému se upíná létací duplikatura.

Živé diskuse se vedou o způsobu pohybu ptakoještěřů na pevné zemi, zejména v souvislosti s jejich dlouhými a křehkými křídly, která jsou v nápadném nepoměru s drobným tělem. Dlouho se předpokládalo, že nemohli vzlétat a dokonce ani pohybovat se po rovném podkladu (ze stejných důvodů jako např. recentní rorýsi), a proto se mělo za to, že žili na vysokých pobřežních skalách. V nedávné době (Unwin a Bakhurina 1997, Bennett 1997) však byly nalezeny stopy dokazující, že se pohybovali tak, že se přední končetina dotýkala podkladu distální částí metakarpu 4. prstu, a že se tedy pohybovali po všech čtyřech končetinách (obr. 531).

U některých forem ptakoještěřů (např. *Sordes pilosus* ze svrchní jury střední Asie, ale i u některých exemplářů ze svrchní jury okolí Solnhofenu) byl dokázán izolační pokryv těla v podobě jemné srsti na hlavě, krku a trupu, nikoliv však na létací bláně. Existence srsti u ptakoještěřů je dávana do souvislosti s intenzivnějším metabolismem těchto živočichů (např. Bakhurina a Unwin 1997).

Pokud se týče fylogenetického původu, nejprimitivnější znaky skupiny nese *Preondactylus*: měl ještě humerus kratší než femur, pteroid byl krátký a scapula a coracoid byly ještě samostatné. To znamená, že jeho zadní končetina byla ještě delší než přední. Délka prstových článků naznačuje, že se prodlužovaly nejdříve distální části prstů, později proximální části. Jako důležitý znak pro posuzování jeho fylogenetických vztahů bylo bráno antorbitální okno (příbuznost s dinosaury), struktura zadních končetin naznačuje návaznost na čeleď Lagsosuchidae.

Tito nejstarší ptakoještěři mají nepochybnou fylogenetickou návaznost na Eosuchia. Největší podobnost s primitivními ptakoještěři má *Scleromochlus*, malý archosaur ze svrchního triasu Skotska. Má poměrně velkou lebku, antorbitální okno a pravděpodobně parasagitální postavení zadních končetin. Je však doložen z doby, kdy již existovali první ptakoještěři, a proto nemůže být jejich před-

kem. Problémem je, že všichni pozdnětriasoví ptakoještěři byli již přizpůsobeni k letu, a jen velmi obtížně lze nalézt nějaké přechodné formy k archosaurům.

Nejstarší skuteční ptakoještěři byli popsáni ze svrchního triasu severní Itálie (Wild 1978). Jsou reprezentováni rodem *Eudimorphodon* (viz obr. 530), který ve své anatomické stavbě spojuje znaky obou podřádu. *Peteinosaurus* je ještě primitivnější, zejména v tom, že jeho křídla dosahují pouze 2/3 délky pozdějších srovnatelných forem. *Preondactylus* je sice znám pouze z fragmentárních zbytků, nicméně jeví se jako nejprimitivnější ze všech známých ptakoještěřů (Wild 1983).

Ptakoještěři existovali asi 150 mil. let (tedy stejně dlouho jako dinosauři). Největší formy existovaly na konci křídly. *Pteranodon* (viz obr. 535) měl rozpětí 7 m a vážil přibližně 17 kg, *Quetzalcoatlus* měl rozpětí 11-12 m a odhadovanou váhu 65 kg. Předpokládá se, že aktivně létající pterosauři nemohli přesáhnout váhu 12-16 kg a větší tedy pouze plachtili.

Bylo popsáno 90 druhů ze všech kontinentů mimo Antarktisu. Jejich nálezy jsou většinou z marinálních mělkovodních sedimentů, ale *Quetzalcoatlus* pochází z naleziště asi 400 km od nejbližší pobřežní čáry té doby. Většina rodů však existovala jen velmi krátce a byla omezena jen na menší geografické celky (přestože létali, a mohli tedy migrovat, nikdy neměli kosmopolitní rozšíření). Jsou doloženi i z úplného konce druhohor (nejsvrchnější křídly), ale hojnější jsou pouze dva rody (*Pteranodon*, *Nyctosaurus*), vzácně *Quetzalcoatlus*. Již během celé křídly se ptakoještěři postupně stávají vzácnější. Výrazným předělem v existenci ptakoještěřů je konec jury, kdy vymřelo několik linií podřádu Rhamphorhynchoidea. Nutno vztít v úvahu, že je to období vzniku ptáků. Kompetice s ptáky byla možnou příčinou definitivního vyhynutí během krize na konci křídly.

Celá skupina se dělí na dva podřády: primitivnější, s hlavním zástupcem *Rhamphorhynchus* (viz obr. 533), a pokročilejší, s charakteristickým rodem *Pterodactylus* (viz obr. 534). Mezi oběma podřády neexistují žádné přechodné formy, i když je nepochybné, že si jsou vzájemně příbuzné. Ptakoještěři se diferencovali do řady nejrůznějších, často bizarních forem. Podle piscivorní dentice a skutečnosti, že se většina fosilií nachází v marinálních sedimentech, se usuzuje, že žili při mořském pobřeží, i když některé nálezy pocházejí i z vnitrozemských sedimentů. Vymřeli na konci křídly spolu s dinosaury, ale tohoto vymírání se dožily jen tři druhy; nešlo tedy o náhlý, katastrofický zánik.

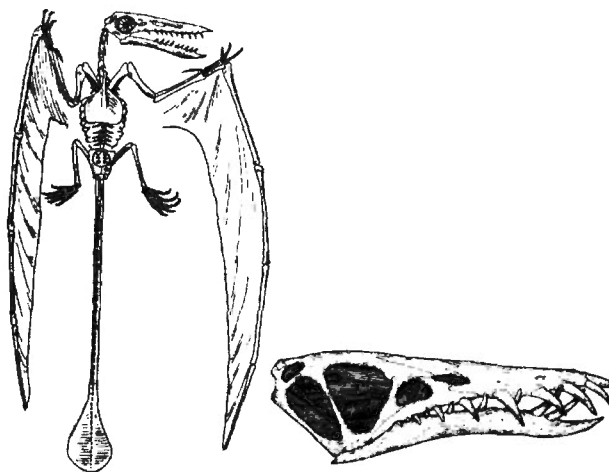
Rhamphorhynchoidea

Příslušníci tohoto podřádu měli tělo opatřeno dlouhým ocasem, krk měli však naopak krátký a krátká byla rovněž preorbitální část lebky. Byli poměrně drobní, někteří nepřesahovali velikost špačka. Nejlépe prostudovaný je rod *Eudimorphodon* (viz obr. 530) ze svrchního triasu severní Itálie. Jemu je blíže příbuzný rod *Campylognathoides*. Rod *Peteinosaurus* je možným předkem známého rodu *Dimorphodon* (obr. 532) ze spodní jury. *Preondactylus* je primitivní zástupce ze svrchního triasu, ale podobá se jurským zástupcům podřádu proporcemi článků prstů. Všechny tyto tři svrchnotriasové rody si jsou vzájemně podobné v řadě primitivních znaků, ale v jiných znacích se

diverzifikovaly již natolik, že jsou řazeny do různých čeledí. Radiace pokračovala celou juru a vyvrcholila na jejím konci. Rod *Rhamphorhynchus* (obr. 533; bar. příl. obr. 31) byl piscivorní, jak lze soudit nejen podle dentice, ale i podle zbytků šupin nalezených v jeho žaludku. Dalším z charakteristických zástupců je *Anurognathus*, který měl krátkou preorbitální část lebky s količkovitými zuby, takže se soudí, že byl insektivorní. Rhamphorhynchoidea vymřeli již na konci jury.



Obr. 532 *Dimorphodon macronyx* (Archosauria, Pterosauria, Dimorphodontidae) ze spodní jury Anglie. Délka lebky až 22 cm. Podle Arthabera (1921).



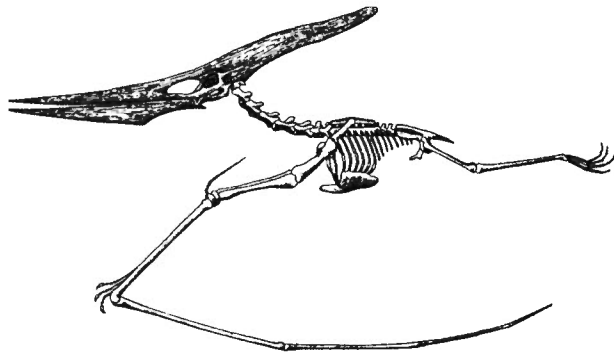
Obr. 533 *Rhamphorhynchus* sp. (Archosauria, Pterosauria, Rhamphorhynchidae) ze svrchní jury Německa (Solnhofen). Dentice naznačuje, že potravou byly ryby (potvrzuje to nález šupin zachovaných v dutině břišní), o funkci rozšířené terminální části ocasu se však stále spekuluje. Délka páteře přibližně 60 cm. Podle Saint-Seinea (1955b) a Ábela (1919).

Pterodactyloidea

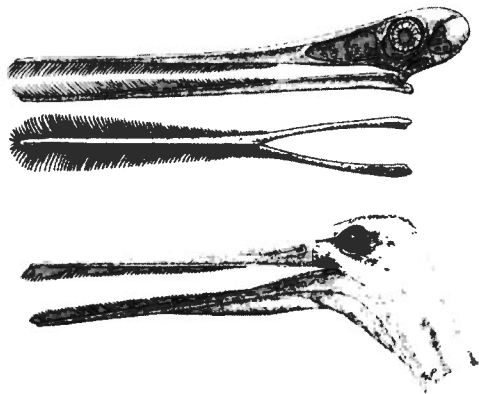
Pterodactyloidea měli ocas výrazně zkrácen, metacarpalia, krk a lebku protaženy a přední trupové obratle splývaly v tzv. notarium, které zpevňovalo oblast pletence; notarium se kloubně pojilo na konec lopatky. Dosahovali značných velikostí, patří mezi ně největší létaví živočichové všech dob (např. *Quetzalcoatlus* (Langston 1981). Redukovaným ocasem se podobají ptákům, ale na rozdíl od nich neměli ocasní letky, které by jim usnadňovaly manévrování. Byli hojní a výrazně diverzifikovaní již ve svrchní juře (lze to doložit analýzou fauny v Solnhofenu). Nacházejí se mezi nimi jak velmi drobní zástupci, náležející např. k rodu *Pterodactylus* (obr. 534), tak i vůbec největší létaví živočichové (kromě zmíněného rodu *Quetzalcoatlus* to byl *Pteranodon*; obr. 535). U posledně jmenovaného



Obr. 534 *Pterodactylus spectabilis* (Archosauria, Pterosauria, Pterodactylidae) ze svrchní jury Německa. Délka lebky přibližně 6,2 cm. Podle Broiliho (1938).

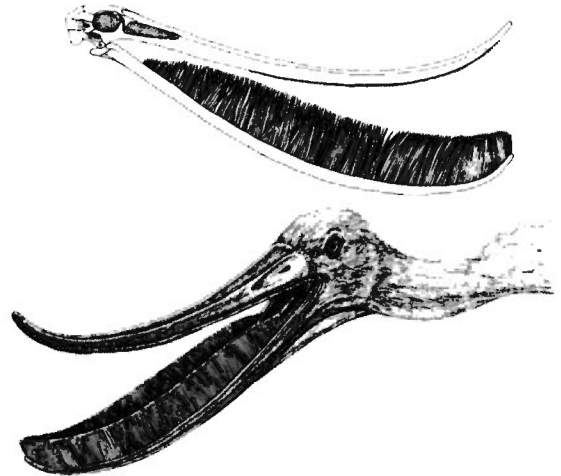


Obr. 535 *Pteranodon ingens* (Archosauria, Pterosauria, Ornithocheiridae) ze svrchní křídly Severní Ameriky. Délka lebky až 1 m. Podle von Huenea (1956).



Obr. 537 Rod *Ctenochasma* (Pterosauria, Pterodactyloidea, Ctenochasmatidae) ze svrchní jury Německa (Solnhofen) a Francie. Nahore lebka při pohledu z levé strany, uprostřed spodní čelist zespodu. Dlouhé jehlicovité zuby naznačují schopnost filtrace drobné potravy. Délka lebky 10,4 cm. Podle Wellnhofera, z Feduccii (1996).

byly pozoruhodné bizarní výběžky z temenní části lebky, které nepochybně musely ovlivňovat pohyb ve vzduchu. Velikost i bizarní vzhled těchto křídlových forem naznačuje vysoký stupeň specializace. O tom přesvědčuje i rod *Pterodaustro* (obr. 536) ze spodní křídly Argentiny, jehož zuby se přeměnily ve štíhlé kostice, umožňující filtrovat drobné bezobratlé, podobně jako je tomu u kytovců (Chiappe a Chinsamy 1996). Podobnou potravní specializaci, i když v menší míře, měly i rody *Ctenochasma* (obr. 537) a *Gnathosaurus* ze střední a svrchní jury Evropy.



Obr. 536 Lebka a rekonstrukce hlavy pterosauria *Pterodaustro guinazui* (Archosauria, Pterosauria, Pterodaustriidae) ze spodní křídly Argentiny, specializovaného k filtrování drobné potravy pomocí tenkých vláknitých zubů na spodní čelisti. Svrchní čelist zapadala mezi řady zubů na spodní čelisti. Délka lebky 23,5 cm. Podle Wellnhofera (1978) a z Feduccii (1996).

Dinosauři

Systém:
(podle různých autorů; viz však alternativní systémy, např. Sereno 1998)

- Řád: Dinosauria (dinosauři) (stř. trias - svrch, křída)
- Podřád: Saurischia (plazopánví) (stř. trias - svrch, křída)
 - Infrařád: Staurikosauria (stř. trias - svrch, trias)
 - Čeleď: Staurikosauridae (stř. trias - svrch, trias)
 - Čeleď: Herrerasauridae (svrch, trias)
 - Infrařád: Theropoda (svrch, trias - svrch, křída)
 - Čeleď: Podokesauridae (svrch, trias - sp. jura)
 - Čeleď: Coelurosauridae (svrch, jura - sp. křída)
 - Čeleď: Shanshanosauridae (svrch, křída)
 - Čeleď: Compsognathidae (svrch, jura)
 - Čeleď: Ornithomimidae (sp. křída - svrch, křída)
 - Čeleď: Deinocheiridae (svrch, křída)
 - Čeleď: Therezinosauridae (svrch, křída)
 - Čeleď: Elmsauridae (svrch, křída)
 - Čeleď: Oviraptoridae (svrch, křída)
 - Čeleď: Dromaeosauridae (sp. křída - svrch, křída)
 - Čeleď: Saurornithoididae (svrch, křída)
 - Čeleď: Megalosauridae (sp. jura - svrch, křída)
 - Čeleď: Allosauridae (stř. jura - svrch, křída)
 - Čeleď: Spinosauridae (sp. křída - svrch, křída)

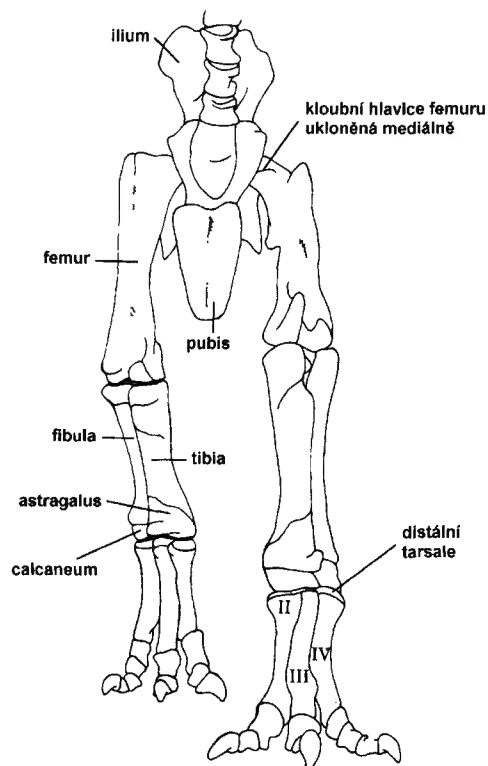
- Čeleď: Ceratosauridae (? stř. jura - svrch, jura)
- Čeleď: Dryptosauridae (svrch, křída)
- Čeleď: Tyrannosauridae (svrch, křída)
- Theropoda inc. sedis: *Avlimimus* (svrch, křída)
- Infrařád: Sauropodomorpha (svrch, trias - svrch, křída)
 - Nadčeleď: Plateosauria (svrch, trias - sp. jura)
 - Čeleď: Anchisauridae (svrch, trias - sp. jura)
 - Čeleď: Melanorosauridae (svrch, trias)
 - Čeleď: Blikanasauridae (svrch, trias)
 - Nadčeleď: Sauropoda (svrch, trias - svrch, křída)
 - Čeleď: Vulcanodontidae (sp. jura)
 - Čeleď: Cetiosauridae (sp. jura - svrch, jura)
 - Čeleď: Diplodocidae (svrch, jura - svrch, křída)
 - Čeleď: Brachiosauridae (stř. jura - sp. křída)
 - Čeleď: Titanosauridae (svrch, jura - svrch, křída)
 - Čeleď: Camarasauridae (svrch, jura - svrch, křída)
 - Čeleď: Euhelopodidae (svrch, jura - svrch, křída)
- Podřád: Ornithischia (ptakopánví) (svrch, trias - svrch, křída)
 - Infrařád: Ornithopoda (svrch, trias - svrch, křída)
 - Čeleď: Fabrosauridae (svrch, trias - sp. křída)
 - Čeleď: Heterodontosauridae (svrch, trias - sp. jura)
 - Čeleď: Dryosauridae (svrch, jura - sp. křída)
 - Čeleď: Hypsilophodontidae (svrch, jura - svrch, křída)
 - Čeleď: Iguanodontidae (svrch, jura - svrch, křída)
 - Čeleď: Hadrosauridae (svrch, křída)
 - Infrařád: Pachycephalosauria (sp. křída - svrch, křída)
 - Čeleď: Pachycephalosauridae (sp. křída - svrch, křída)
 - Čeleď: Homalocephalidae (svrch, křída)
 - Infrařád: Stegosauria (sp. jura - svrch, křída)
 - Čeleď: Scelidosauridae (sp. jura)
 - Čeleď: Stegosauridae (stř. jura - svrch, křída)
 - Infrařád: Ankylosauria (svrch, jura - svrch, křída)
 - Čeleď: Nodosauridae (svrch, jura - svrch, křída)
 - Čeleď: Ankylosauridae (svrch, křída)
 - Infrařád: Ceratopsia (sp. křída - svrch, křída)
 - Čeleď: Psittacosauridae (sp. křída)
 - Čeleď: Protoceratopsidae (svrch, křída)
 - Čeleď: Ceratopsidae (svrch, křída)

Diagnóza: Diapsidní amniota s mnoha znaky jamkozubých, ale lišící se od nich ztrátou postfrontalií; vomery zasahují směrem dozadu až na úroveň antorbitálního okna; měli osifikované sternální destičky (nikoliv však enchondrálně osifikující sternum); minimálně tři sakrální obratle; čtvrtý prst na přední končetině redukován (počet prstních článků je menší než tři nebo prst zcela chybí); na astragalu byl výrazný dorzální výběžek; acetabulum bylo perforované; hlavice femuru byla na mediálně ukloněném krčku; většina kostí byla pneumatizovaná.

Poznámka: Stanovit jednoznačně diagnózu dinosaurů je velmi obtížné a odtud pramení i nejednoznačnost názorů, které formy již mezi dinosaury zahrnout a které nikoliv. Většina autorů se však shoduje v tom, že nejdůležitější anatomické znaky pro vymezení celé skupiny jsou na zadní končetině a mají spojitost s primárně bipedním pohybem. Ostatní znaky již pro diagnózu dinosaurů takovou důležitost nemají a lze je nalézt i u některých dalších thekodontů.

Protože dinosaury nepochybně vznikli z bipedních forem jamkozubých, hrál u nich zřejmě bipední pohyb významnou roli v kompetici s primitivními kvadrupedními savci. Tím lze vysvětlit, že se savci mohli prosadit až během křída a definitivně počátkem terciéru, tedy během období ústupu dinosaurů a po jejich definitivním zániku, Hlavice femuru se u nich vyklonila mediálně, protože se končetiny dostaly do svislé pozice pod tělo (obr. 538). Bezprostředně pod hlavici femuru jsou vyvinuty dva hrbolky (trochanter major a minor), na které se upínaly svaly m. iliofemorales externus a medius. Poněkud distálněji byl na

dorzální straně femuru umístěn další trochanter, na který se upínal velký retraktor. Na distální části končetiny byl vyvinut mesotarzální kloub, který umožňoval ohyb mezi proximálními a distálními tarzálními elementy. Většina dinosaurů proto byla digitigrádní. S výjimkou pánevního kloubu byly všechny klouby zadní končetiny kladkové, tzn. mohly se ohýbat pouze v jedné rovině. Téměř u všech dinosaurů (včetně kvadrupedních) byly zadní končetiny delší než končetiny přední, z čehož se usuzuje, že kvadrupední formy dinosaurů se vyvinuly z bipedních forem (byly tedy sekundárně kvadrupední).

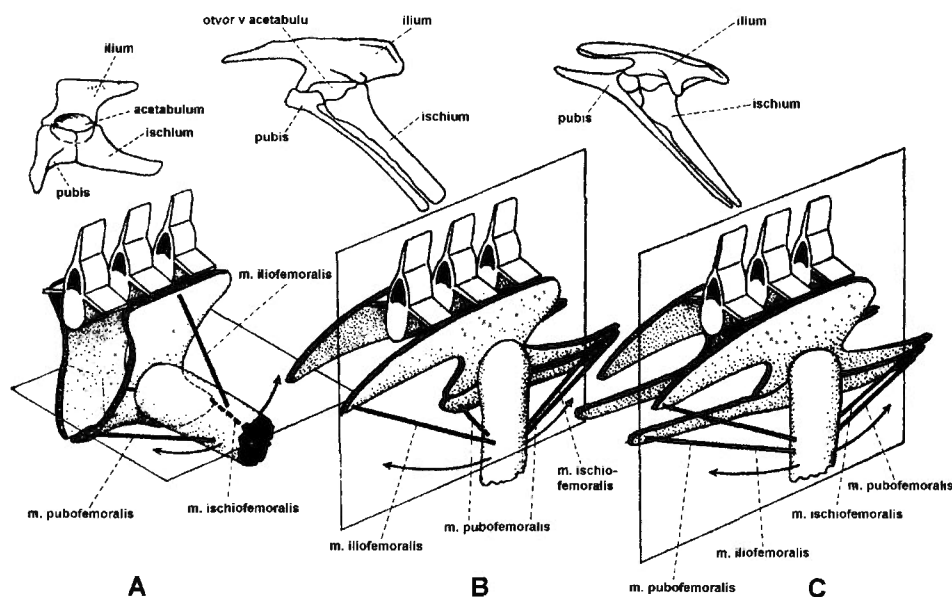


Obr. 538 Postavení zadních končetin bipedního dinosaura *Tyrannosaurus* při pohledu z přední strany. Na rozdíl od primitivních plazů se končetiny dostaly do svislé pozice pod trup, což umožnila mediálně ukloněná hlavice kosti stehenní (podobně jako u bipedních primátů). Pořadí zachovaných prstů je označeno římskými číslicemi. Podle Osborna, z Carrolla (1993).

Důležitým anatomickým znakem, který má nepochybnou souvislost se způsobem pohybu a který se promítá i do systematiky dinosaurů, je tvar pánve (obr. 539). Dinosauri měli pánev tvořenou buď jako ostatní plazi ze tří elementů (ilium, ischium a pubis, vybíhající ve tři odpovídající výběžky) a na tomto základě byla definována skupina Saurischia, nebo měli pánev se čtyřmi výběžky, podobně jako ptáci, protože pubis vysílá dlouhý výběžek podél ischia zvaný parapubis (skupina Ornithischia). Z triasového fosilního záznamu nelze zrekonstruovat fylogenetické vztahy obou skupin, protože se tyto skupiny objevily ve stejnou dobu na geograficky značně rozlehlém území.

K dinosaurům patří největší organismy, které kdy na Zemi žily. Největším doposud nalezeným masožravým dinosaurem byl *Gigantosaurus carolinii* (Theropoda) z křídý Patagonie, který byl větší než *Tyrannosaurus* a *Tarbosaurus* (délka 12,5 m, hmotnost 6-8 tun) (Coria a Salgado 1995). Někteří dinosauri (např. Dromaeosauridae) měli mozkovnu až 7krát větší než krokodýli odpovídající velikosti. Postavení orbit u některých z nich naznačuje, že měli stereoskopické vidění. To by mohlo vysvětlovat jejich evoluční úspěšnost. Některé skupiny dinosaurů měly klíční kosti (claviculae) srostlé do podoby furkuly (furcula), podobně jako ptáci (viz též Makovicky a Currie 1998). Podle Bryanta a Russella (1993) však není furkula dinosaurů homologická s furkulou ptáků.

Z anatomických znaků a nálezových okolností (stopy, sedimentologické poměry) lze vyčíst řadu skutečností týkajících se biologie dinosaurů. Na-

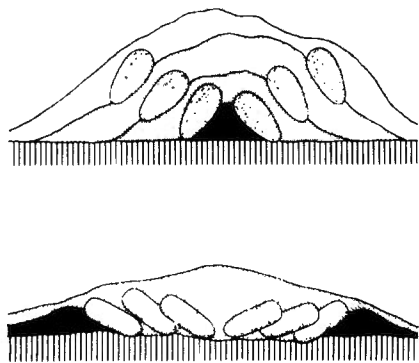


Obr. 539 Schéma evoluce tetrapodní pánve z triadiální. Výchozí situace byla u primitivních suchozemských tetrapodů a primitivních plazů (např. *Euparkerid*) (A), přechodná situace je u primitivních ptakopánvých (např. *Scelidosaurus*) (B), u pokročilých ptakopánvých (např. *Theselosaurus*) je již pánev se čtyřmi výběžky, protože pubis expandovala podél ischia dozadu. Nahoře jsou znázorněny pánve uvedených forem při pohledu z levé strany. Znázorněny jsou i roviny pohybu femuru (na obr. A horizontální, B a C vertikální; šipky znázorňují směr pohybu). Důvodem těchto změn bylo oddálení úponových míst příslušných svalů od acetabula. ZRočka(1985a).

příklad z poměru délky přední a zadní končetiny lze usuzovat, že pohyb dinosaurů mohl být fakultativně bipední, to znamená že v klidu se i bipední formy (s výjimkou těch, které měly přední končetiny zakrnělé do podoby nefunkčních rudimentů, např. *Tyrannosaurus*) mohly pohybovat kvadrupedně (svědčí o tom jak stopy, tak i anatomie).

Významné rozšíření znalostí o dinosaurech představují nálezy vajec a juvenilních jedinců, takže nyní jsou k dispozici dostatečné informace jak o prenatalním vývoji, tak i o všech stádiích až po dosažení dospělosti. Zejména se to týká theropodních dinosaurů, neboť byla nalezena jejich vejce uvnitř se zachovanými osifikovanými kostrami embryí. Podle lebečních znaků se jednalo o příslušníky čeledi Dromaeosauridae, nejspíše o rod *Velociraptor* (Norell a kol. 1994). Celé hnízdo s podobnými vejci bylo objeveno již v roce 1923 pod kostrou dinosaura *Oviraptor philoceratops*, což naznačuje, že se tito dinosauři mohli o hnízdo starat.

Dinosauři se mohli navracet pro kladení svých vajec na stejné místo (hnízdíště) po několik sezón za sebou (Sanz a kol. 1995). Existují nálezy, které dokonce naznačují, že dinosauři mohli hnízdit podobně jako ptáci. Svědčí o tom například zvláštní nález oviraptora ze svrchnokřídových sedimentů pouště Gobi, kde kosterní zbytky jsou zachovány ve stejné pozici, jako je tomu u recentních ptáků (Norell a kol. 1995). Hnízda mohla být vyhrabávána do tvaru kráterů a vejce byla kladena na jejich dno (to patrně dělali ceratopsidi), zatímco ornithopodi kladli vejce ve šroubovici a zároveň je zahrabávali (obr. 540). Do dnešní doby bylo nalezeno velké množství dinosauřích vajec (první již v roce 1869 ve Francii), a to na všech kontinentech s výjimkou Austrálie a Antarktidy (Thulborn 1991).

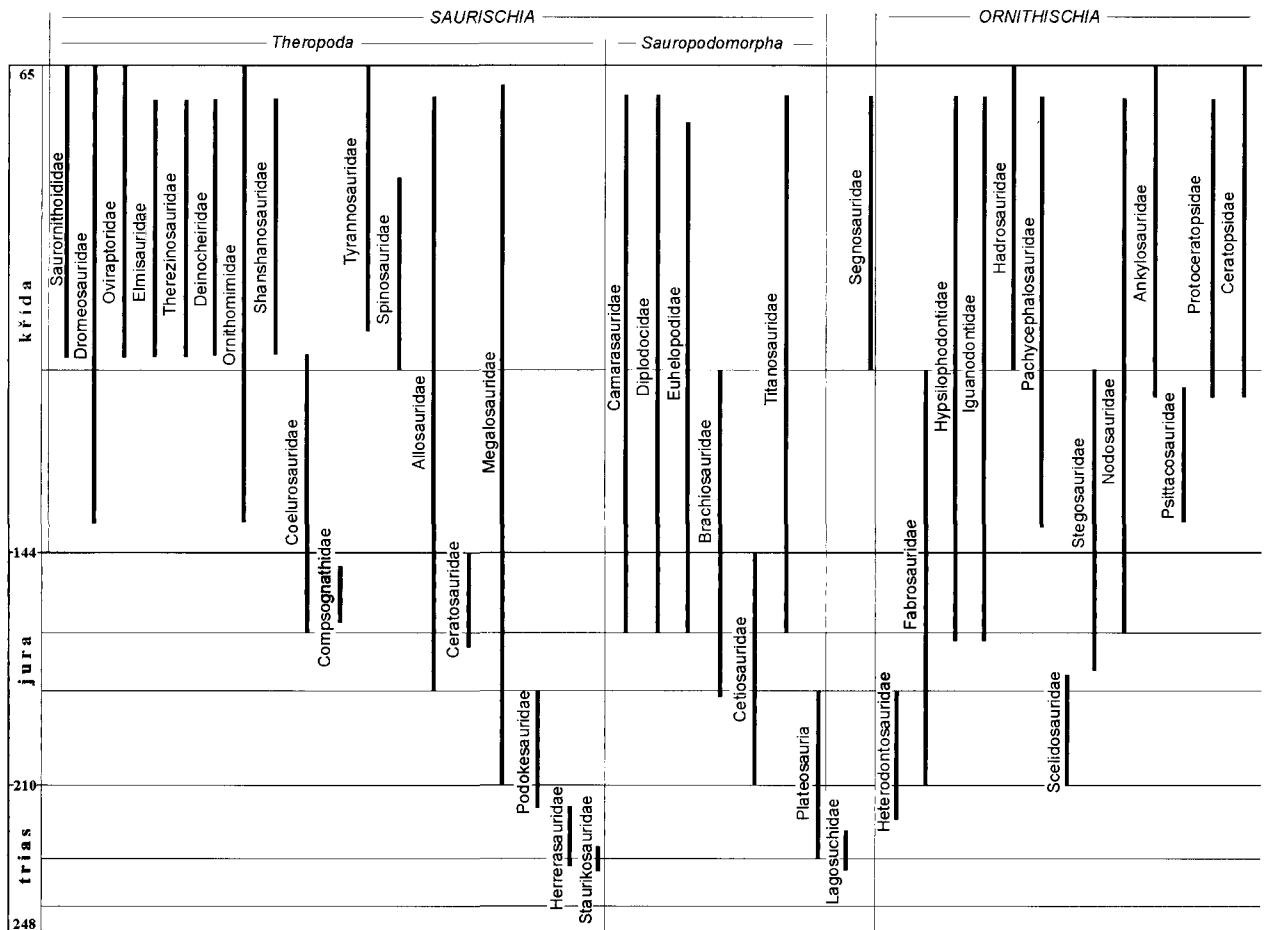


Obr. 540 Schematický řez hnízdem ornithopodního dinosaura (nahore), kde vejce byla kladena ve šroubovici a zároveň zahrabávána; první nakladená vejce jsou tedy uprostřed spirály. *Protoceratops* (dole) kladl vejce do kráterovité prohloubeniny, kterou posléze zasypal. První kladená vejce jsou při jejím vnějším obvodu. Podle Thulborna (1992b).

Kromě vajec a celých hnízd byly popsány i nálezy embryí, především ze svrchní křídly pouště Gobi. Většinou to jsou shluky drobných kostiček, které lze jen zřídka taxonomicky určit. V poslední době však byla ve spodní juře jižní Afriky nalezena vejce obsahující částečně osifikované kostry v typické embryonální pozici, která zřejmě patří prosauropodním dinosaurům (Grine a Kitching 1987). Embrya ornithopodních dinosaurů z čeledi Hypsilophodontidae byla nalezena ve svrchnokřídových sedimentech Severní Ameriky (Montana) ve snůšce 19 vajec (Horner a Weishampel 1988). Asi uhylnula těsně před vylíhnutím, o čemž svědčí relativně pokročilá osifikace a to, že na čelistech již byly vytvořené zuby. V poslední době studium embryí dinosaurů ve stadiu před vylíhnutím pokročilo natolik, že je možné určit jejich taxonomickou příslušnost na úrovni čeledi (Horner 1999).

Velký zájem vyvolává otázka, zda dinosauři, kteří v mnoha případech dosahovali ohromných velikostí, byli ektothermové, a tudíž závislí na teplotě okolního prostředí, nebo zda byli ve svých aktivitách na teplotě okolního prostředí nezávislí, podobně jako ptáci a savci. Podle histologické stavby dlouhých kostí některých theropodních dinosaurů se zdá, že u menších (a tedy mladších) jedinců jejich kosti přirůstaly v podobě koncentrických „letokruhů“. To by naznačovalo, že v raných fázích ontogeneze byli tito dinosauři ektothermní. Protože se z těchto cyklických přírůstků může dedukovat individuální stáří jedinců (i když pro to nejsou přímé důkazy, předpokládá se, že tyto „letokruhy“ skutečně reprezentují roční přírůstky kosti), lze odhadnout stáří těchto jedinců na 18–26 let, přičemž jejich absolutní velikost odpovídá zhruba polovině maximální zjištěné velikosti jedinců stejného druhu (de Ricqlès 1983). Podle těchto dat se usuzuje, že ke zpomalení růstu (u studovaného druhu byla velikost femuru 2/3 maximální zjištěné velikosti) docházelo ve věku přibližně 43 let. Poté se produkce cyklických přírůstků zastavila a u větších (a předpokládané dospělých, starších jedinců) je kost tvořena haverskými systémy (bar. příl. obr. 32c, d), které jsou charakteristické pro endothermní a homeothermní obratlovce. To by znamenalo, že dinosauři byli v rané ontogenezi ektothermní, s dosažením pohlavní dospělosti se však stávali endothermní.

Také další studie potvrdily (např. Varricchio 1993), že alespoň u běhavých dinosaurů byla ontogeneze charakterizována různými typy osteogeneze a kulminovala u dospělců bohatě vaskularizovanou (= cévně zásobenou) haverskou kostí, což naznačuje, že tito aktivní dinosauři byli v dospělosti nezávislí na teplotě okolního prostředí.



Obr. 541 Stratigrafické rozšíření hlavních skupin dinosaurů. Čedř Lagosuchidae se většinou ještě nezahrnuje mezi dinosaury (viz obr. 498 a 542). Podle Carrolla (1993).

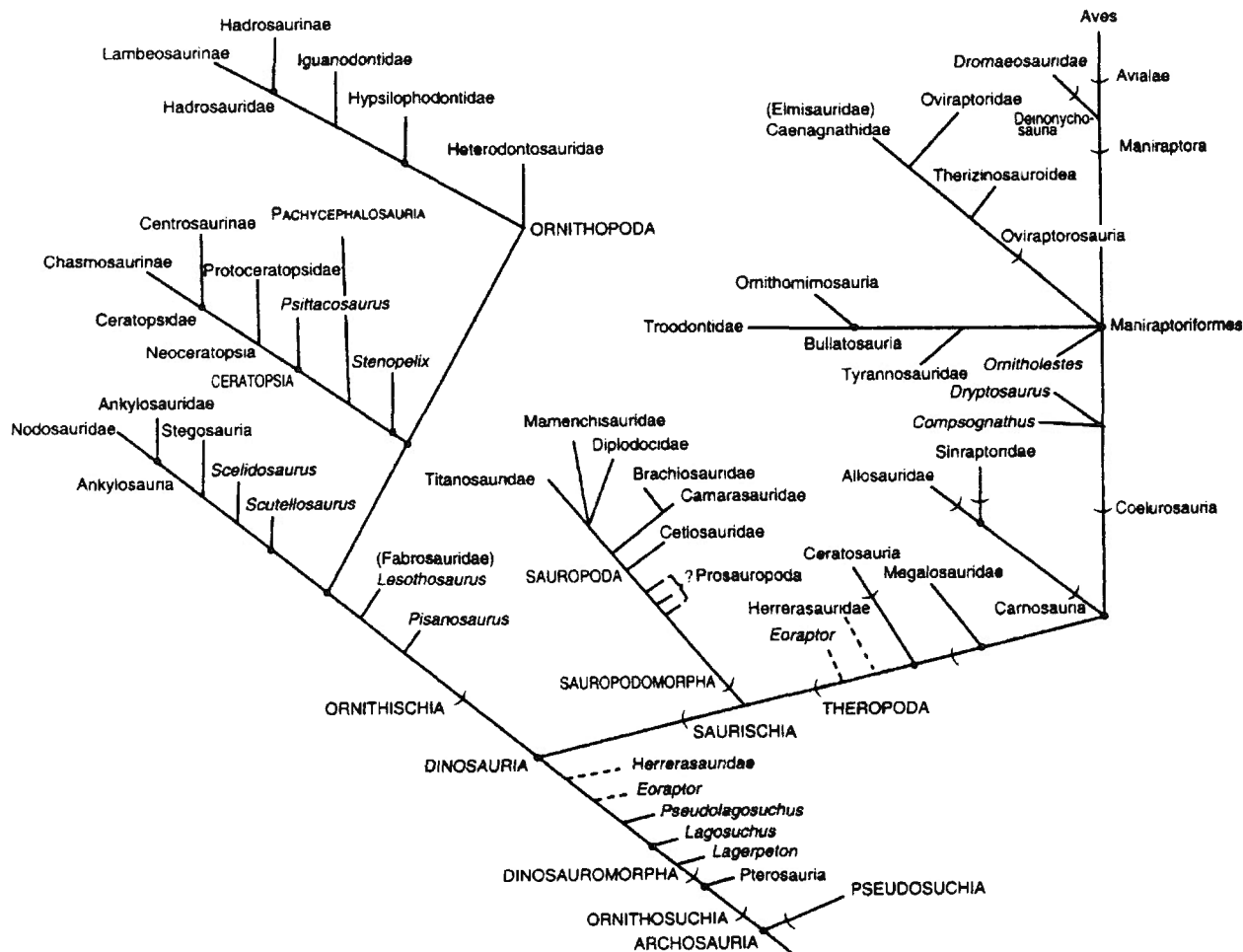
Do dnešní doby bylo popsáno téměř 850 rodů dinosaurů, avšak jako platných se uznává asi 300 (Currie 1997), ostatní jsou synonyma.

Pokud se týče výskytu dinosaurů u nás, pak existuje jen velmi málo dokladů. Jedním z nich jsou dva úlomky dlouhé kosti, které pocházejí z křídly severních Čech a jsou uloženy ve sbírkách Národního muzea v Praze. Mnohem důležitější však je nález tridaktylní stopy v podkrkonošské pánvi (okolí Červeného Kostelce; Zajíc 1998b), který se s pochybnostmi datuje do středního triasu. Velikost této stopy je 14 x 18 cm. Pokud by tato stopa skutečně patřila nějaké formě dinosaura, byl by to doklad jednoho z jejich nejstarších zástupců. Chybění paleontologických nálezů dinosaurů na našem území lze vysvětlit tím, že se jednak terestrické a limnické sedimenty odpovídajícího stáří nezachovaly (byly odneseny povrchovou erozí), jednak bylo v křídovém období celé území severních Čech pokryto mořem, takže se mohla uchovat

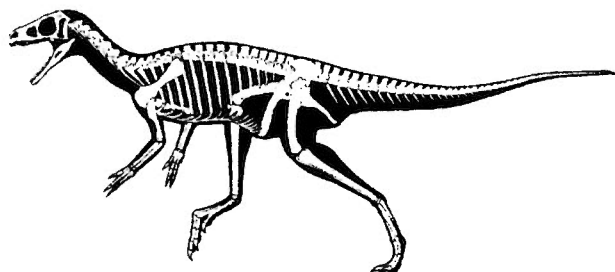
pouze mořská fauna. V sedimentech mořského původu se terestrickí obratlovci zachovávají jen výjimečně (mrtvé tělo muselo být zaneseno na širé moře).

Bylo již řečeno, že dinosaury strukturálně i fylogeneticky navazují na thekodontní formy typu *Lagosuchus* a *Marasuchus* (viz obr. 510), které již mají v acetabulu naznačen malý otvor. Ve svrchním triasu severozápadní Argentiny byl nalezen a popsán rod *Eoraptor* (obr. 543), který je anatomicky blízko primitivním dinosaurům (některými autory je již řazen mezi dinosaury). Jeho lebka však ještě nenese všechny specializace typické pro dinosaury (chybí však již postfrontale). Je důležité, že se pohyboval výlučně bipedně (Sereni a kol. 1993).

V pozdním triasu však žili již nepochybní dinosaury, jak svědčí nálezy ze Spojených států, Kanady, Brazílie, Argentiny, Maroka, Jihoafrické republiky, Lesotha, Indie, Číny, Velké Británie a Německa. Nejstarší fauny dinosaurů pocházejí ze souvrství



Obr. 542 Jedna z představ fylogenetického vývoje dinosaurů. Je zřejmé, že použití nebo naopak vyloučení některých znaků z analýzy ovlivní celkový obsah taxonu (v tomto případě může být z dinosaurů vyloučena čeleď Herrerasauridae a rod *Eoraptor*, vyznačeno přerušovanou čarou jako možné alternativy). Pokud se neberou v úvahu možné důsledky konvergentní evoluce a další faktory (např. stratigrafická pozice a odlišnosti v embryonálním vývoji; viz dále), lze na podkladě mechanického porovnávání znaků zařadit mezi dinosaury i ptáky (Aves). Podle Padiana (1997), srovnej však např. Sereno (1997).



Obr. 543 *Eoraptor lunensis*, primitivní předek dinosaurů ze svrchního triasu Argentiny. Na lebce i na postkranialním skeletu mu ještě chyběly typické znaky dinosaurů, ale některými jinými znaky se již blíží theropodům. Podle Paula (1988), z Novase (1997).

Ischigualasto v severozápadní Argentině a jsou reprezentovány především rodem *Herrerasaurus* (viz níže) a *Pisanosaurus*; ten je však znám jen podle úlomků čelistí a kostí končetin. Přibližně ze stejné doby (suvrství Argana v Maroku) pochází rod *Azandohsaurus*, který je považován za možného prosauropoda, ze suvrství Maleri v Indii rod *Walkeria* a ze spodní části Chinle Group na západě USA (Arizona) pocházejí rovněž fragmentární nálezy dinosaurů; v tomto posledním případě se jedná o nejstarší známé severoamerické dinosaury, starší než pozdnětriasový (pozdní nor) *Rioarribasaurus* (*Coelophysus*). Všechny tyto nálezy se datují do pozdního karnu, tedy do doby před asi 225 miliony let (Lucas a Hunt 1992). Dokumentují téměř současný výskyt prvních dinosaurů na geo-

graficky velmi rozsáhlé rozloze pozdnětriasového kontinentu a zároveň současný první výskyt jak saurischii, tak i „protoornithischii“. V raném noru lze rozlišit již přinejmenším 20 rodů dinosaurů a to naznačuje, že vznik dinosaurů je nutné klást do nejspodnějšího svrchního nebo nejsvrchnějšího středního triasu. Sereno (1997) předpokládá, že počáteční radiace dinosaurů nastala před přibližně

230 miliony let ve středním triasu, ale tento závěr je dedukován pouze z taxonomické a geografické diverzity dinosaurů na počátku pozdního triasu.

Důležitou okolností doprovázející počáteční fázi existence dinosaurů je i skutečnost, že Ornithischia byli velmi vzácní po dobu nejméně 15 milionů let a hojněji se ve fosilním záznamu objevují až od spodní jury.

Plazopánví

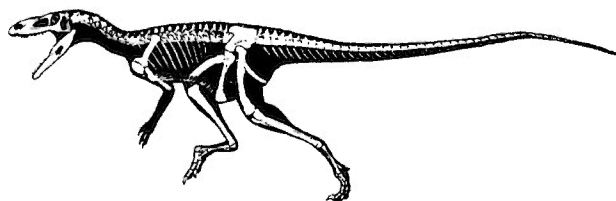
Saurischia lze charakterizovat kromě stavby pánve i méně nápadnými znaky, např. ztrátou či redukcí kontaktu mezi maxilárním výběžkem premaxily a nasále (takže jejich vnější nozdra je značně velká), protaženými zadními krčními obratli (krk je proto relativně delší než u ptakopánvých), distální část přední končetiny je značně dlouhá (více než 45 % součtu délky humeru a předloktí) a je výrazně asymetrická (u jiných skupin dinosaurů je nejdelší prst třetí, u plazopánvých je to vždy prst druhý). Čtvrtý a pátý prst přední končetiny je výrazně redukovaný. Metakarpus prvního prstu je krátký (pouze polovina délky metakarpu

druhého prstu) a na distálním konci nese výrazně asymetrické kloubní hlavice, což nepochybně umožňovalo stavět palec do mnohem variabilnějších poloh než ostatní prsty, které byly pohyblivé v kladkových kloubech, a tudíž jen v jedné rovině. Možná to souvisí i s tím, že na terminálním prstovém článku palce, který byl nejdelší z terminálních falangů všech prstů, byl výrazný dráp.

Plazopánví se dělí - pomineme-li nejprimitivnější formy, o jejichž systematickém zařazení se diskutuje - na Theropoda (dravé formy) a Sauro-poda, resp. Saurodomorpha (býložravé formy).

Staurikosauria

Tato skupina zahrnuje rané formy dinosaurů a je reprezentována hlavně rody *Staurikosaurus* (obr. 544) a *Herrerasaurus* (obr. 545). *Staurikosaurus* z jižní Brazílie pochází podle některých autorů z konce středního triasu, a měl by tak být nejstarším dochovaným dinosaurem (jiní autoři však datování do středního triasu popírají a považují za pravděpodobnější výskyt v nejspodnějším svrchním triasu). Stále však nebyla nalezena kompletní lebka (s výjimkou spodní čelisti, která se zachovala). Stavba pánve odpovídá pokročilejších saurischiiím. Příslušnost k dinosaurům dokazuje tibie, která je delší než femur. Byl přibližně 2 m dlouhý.



Obr. 544 *Staurikosaurus pricei* (Dinosauria, Herrerasauridae) z nejspodnějšího svrchního triasu Brazílie je považován za nejprimitivnějšího paleontologicky doloženého dinosaura. Celková délka těla dosahovala téměř 2 m. Podle Serena a kol. (1993), z Novase (1997).

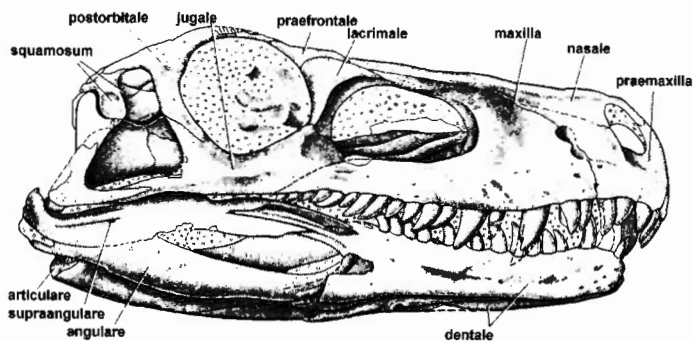
Herrerasaurus ze svrchního triasu Argentiny se zachoval včetně lebky a je jedním z nejlépe prostudovaných triasových dinosaurů. Dosahoval délky až 4 m.

Někteří autoři řadí oba dominantní rody do oddělených čeledí Staurikosauridae a Herrerasauridae. Jejich astragalus a calcaneum jsou integrovány s tibií a fibulou, zatímco distální elementy se teprve začaly redukovat. Zmenšil se však již pátý prst, takže váha těla spočívala pouze na čtyřech prstech. Kostí končetin byly pneumatizovány. O něco později než *Staurikosaurus* a *Herrerasaurus* žil *Chindesaurus*, který je doložen ze Severní Ameriky. Jsou sem řazeny i nepříliš dobře zachované nálezy z Indie (rod *Alwalkeria*) a z jižní Afriky (rod *Aliwalia*). Z toho je patrné, jak široké geografické rozšíření měly tyto primitivní formy dinosaurů.

Staurikosauria nejsou posuzováni jednoznačně - někteří je považují za součást linie vedoucí k dinosaurům, jiní již za primitivní Saurischia (viz obr. 542). Tuto názorovou nejednotnost způsobuje to, že na základě některých znaků (např. pneumatizované kosti postkranálního skeletu) by je bylo možné řadit mezi theropody, na druhé straně jim

však ještě některé typické znaky dinosaurů chybějí (mají např. pánev spojenou s páteří jen prostřednictvím dvou sakrálních obratlů, což je ve srovnání se všemi dinosaurů nejnížší počet). Nicméně blízká fylogenetická příbuznost rodů *Herrerasaurus*

(Argentina), *Staurikosaurus* (Brazílie), *Chindesaurus* (Severní Amerika) a *Agrosaurus* (Austrálie) - přičemž všechny existovaly přibližně ve stejnou dobu (pozdní trias) - naznačuje, že to jsou doklady první globální radiace dinosaurů.



Obr. 545 *Herrerasaurus ischigualastensis* (Dinosauria, Herrerasauridae) ze svrchního triasu Argentiny. Jeden z nejlépe prostudovaných triasových dinosaurů. Dosahoval délky až 4,5 m. Podle Serena (1993) a Serena a Novase (1993).

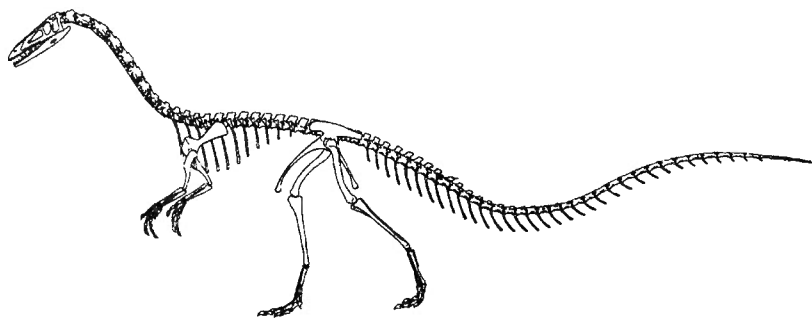
Theropoda

Theropodní dinosauri byli vesměs masožraví dravci, kteří se poprvé objevili v pozdním triasu a přežili až do úplného konce křídly. Na paleontologických nalezištích se nevyskytují příliš hojně, ale taxonomicky se značně diverzifikovali (patří k nim asi 40 % rodů všech doposud popsanych a v současné době uznávaných dinosaurů). Byli to většinou štíhlí, na zadních končetinách se pohybující dinosauri, a byli tudíž rychlejší než všichni herbivoři té doby. Většina z nich měla zuby opatřené pilovitým ostřím a mezi zuby měli zvláštní destičky, které přiléhaly v interdentalních pozicích k bázím zubů. Jejich spodní čelist byla rozdělena mandibulárním kloubem, který měl patrně svůj význam při uchopování kořisti. Přední končetiny byly tříprsté a jejich prsty byly zakončeny dobře vyvinutými zahnutými drápy s ostrou špičí. Na rozdíl od většiny ptakopánvých dinosaurů měli dlouhé kosti končetin vždy duté. Výlučné znaky theropodních dinosaurů jsou soustředěny na lebce: např. lacrimale zasahovalo až na střechnu mozkovny a dobře byl vyvinutý intramandibulární kloub. K výlučným znakům patří i zmíněné „interdentalní“ destičky.

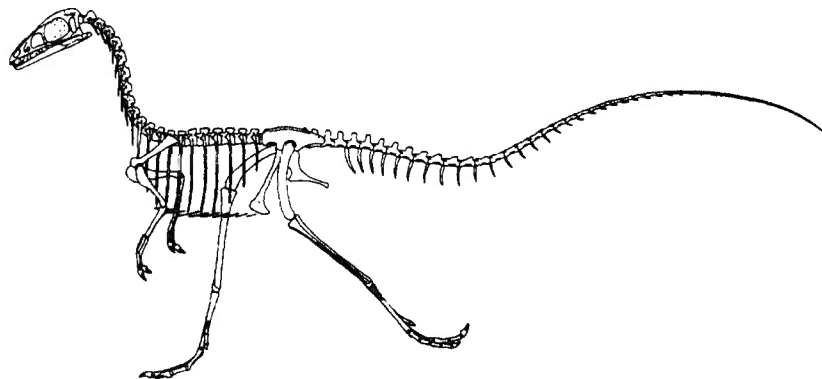
U velkých forem se vytvořila pneumatizace lebečních kostí. Někteří theropodi byli nalezeni v dostatečném počtu, aby u nich bylo možné studovat pohlavní dimorfismus a věkovou strukturu populace.

Nejstarší nepochybní theropodi jsou reprezentováni svrchnotriasovými a spodnojurskými formami, shrnovanými do čeledi Podokesauridae. Je to např. rod *Coelophysis* (obr. 546) ze Severní Ameriky (Nové Mexiko). Dosahoval délky přibližně 2,5 m, přičemž krk byl delší než trupová část těla. Křížová část páteře zahrnovala pět obratlů a na ně navazujících žeber, která u dospělých navzájem splývala a splývala také s ilii. Na konci pubis a ischia ještě nebyly rozšířené inzerční plochy. Ocas byl dlouhý a nepochybně při běhu vyvažoval dlouhý krk. Přední končetiny byly velikostně redukovány a redukován byl i počet prstů (4. a 5. prst byly jen rudimentární). Rod *Syntarsus* ze spodní jury Afriky je charakteristický tím, že astragalus a calcaneum navzájem splývaly a splývala rovněž distální tarsalia (odtud jméno).

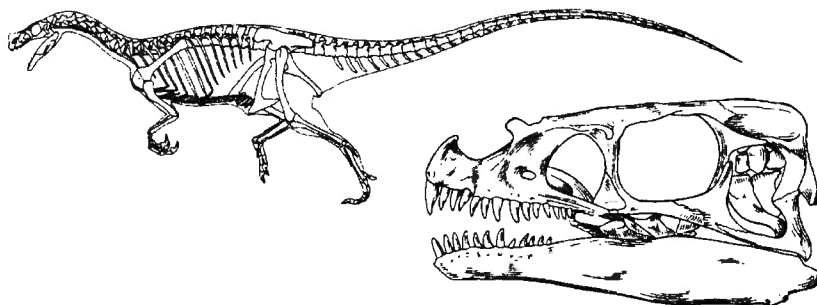
Compsognathidae zahrnují rod *Compsognathus* (obr. 547), který byl nejmenším známým di-



Obr. 546 *Coelophysis* sp. (Dinosauria, Theropoda, Podokesauridae) ze svrchního triasu je jedním z nejstarších dinosaurů. Nálezy kostér a množství stop naznačují, že byl koncem triasu na území dnešního severoamerického kontinentu velmi hojný. Délka těla přesahovala 3 m. Podle Colberta (1972).



Obr. 547 *Compsognathus longipes* (Dinosauria, Theropoda, Compsognathidae) ze svrchní jury Bavorska (Solnhofen). Jeden z nejmenších dinosaurů. Krátký femur a dlouhá tibia a metatarsy naznačují, že mohl rychle běhat. Celková délka páteře přibližně 1 m. Podle Ostroma (1978).



Obr. 548 *Ornitholestes hermani* (Dinosauria, Theropoda, Coelurosauridae) ze svrchní jury Severní Ameriky. Délka těla dosahovala přibližně 2,2 m. Podle Normana (1990) a Osborna (1917).

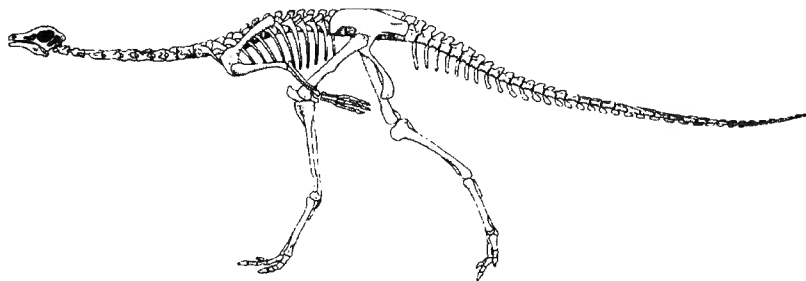
nosaurom. Jeho odhadovaná váha je pouze 3,5 kg. Je znám podle dvou nalezených kostér ze svrchní jury Bavorska (oblast Solnhofenu) a jihovýchodní Francie. Přední končetina u něj byla výrazně redukována (zachovaly se pouze dva prsty, které měly dva a tři články). Tibia byla výrazně delší než femur (známka schopnosti rychlého pohybu) a rovněž metatarsus byl značně prodloužen. Byla to zřejmě drobná dravá forma, která byla schopna lovit i hbité ještěrkovité typy plazů, jak naznačuje také doprovodná fauna.

Z čeledi Coelurosauridae je nejznámější rod *Ornitholestes* (obr. 548), dosahující délky přibližně 2 m. Pozoruhodným znakem příslušníků této skupiny je, že měli zuby omezeny pouze na přední část čelistí a krční obratle byly výrazně opisthocoelní. Kromě toho měly jejich obratle na bocích hluboké žlábký („pleurocoelní obratle“), které předpoklá-

dané umožňovaly zmenšení jejich váhy bez ztráty kvality artikulace. Ocasní obratle měly vyvinuty dlouhé hemální oblouky. Na přední končetině byly pouze tři prsty, 4. prst zcela chyběl. Na rozdíl od ostatních drobných theropodních dinosaurů byla tibia kratší než femur.

Ornithomimidae, jak již jejich název napovídá, se značně podobali ptákům. Pro jejich podobnost s ptáky se rovněž populárně označují jako „pštrosí dinosauri“. Většina jejich nálezů pochází z křídly Severní Ameriky a východní Asie. Znamé jsou rody *Ornithomimus* (obr. 549) a *Struthiomimus*, které dosahovaly velikosti dnešního pštrosa. Podobnost s ptáky navozuje i skutečnost, že se jim zcela redukovaly zuby, lebka byla v poměru k tělu malá, kosti byly silně pneumatizované a tenké a orbity a mozkovna byly značně velké. Sacrum bylo tvořeno šesti obratli. Přední končetiny byly relativně

Obr. 549 *Ornithomimus velox* (Dinosauria, Theropoda, Ornithomimidae) ze svrchní křídý Severní Ameriky (Colorado). Délka těla dosahovala téměř 3 m. Podle Osborna ze Špinara (1984).

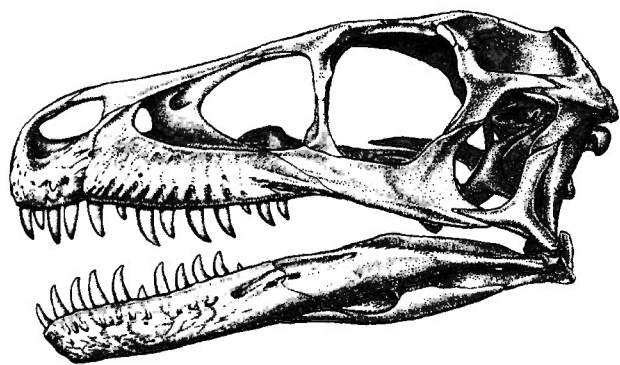


dlouhé, ale v distálním úseku redukované, takže carpalia byla krátká. Prsty na zadní končetině se redukovaly na tři. Jak dokládá nález rodu *Elaphosaurus* ze svrchní jury Afriky, který vykazuje znaky jak čeledi Coelurosauridae, tak i Ornithomimidae, mají obě čeledi přímou fylogenetickou návaznost. Do pozdní křídý přežili Ornithomimidae pouze několika málo druhy, které byly však co do počtu jedinců velmi hojné.

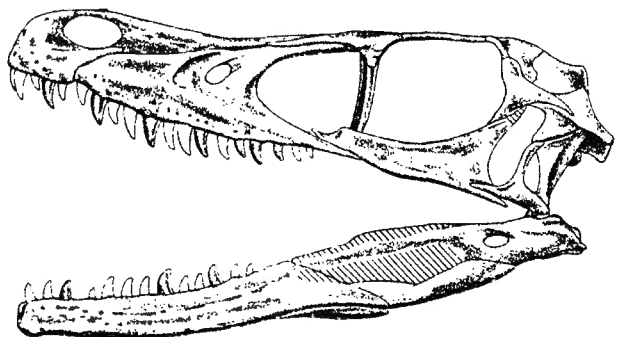
Dromaeosauridae a Saurornithoididae jsou přechodem mezi dříve uznávanými skupinami („Coelurosauria” a „Carnosauria”).

Dromaeosauridae zahrnují nominální rod *Dromaeosaurus* (obr. 550), ale také velmi známé a populární rody *Velociraptor* (obr. 551) ze svrchní křídý Mongolská a *Deinonychus* ze svrchní křídý Montany. Jejich nejnápadnějším znakem je velký zahnutý dráp na druhém prstu zadní končetiny (dvakrát delší než drápy na ostatních prstech). Tento dráp má u všech nálezů na spodní straně zachovanou ostrou hranu a je zakončen ostrou špicí. Z toho se usuzuje, že se při pohybu nedotýkal podkladu (nikdy na něm nebyly zjištěny žádné známky mechanického obroušení). U příbuzného rodu *Deinocheirus* z křídý Mongolská drápy na předních končetinách, které jsou jedinou zachovanou částí kostry, měřily až 30 cm. I když se předpokládá, že tyto končetiny byly v poměru k ostatnímu tělu redukovány podobně jako u dalších zástupců této čeledi, přesto měřily přes 2,5 m. Ocas byl nepochybně nesen v horizontální pozici a nebyl pohyblivý. Svědčí o tom osifikované šlachy, které spojovaly sousední obratle síti křížících se výtuh.

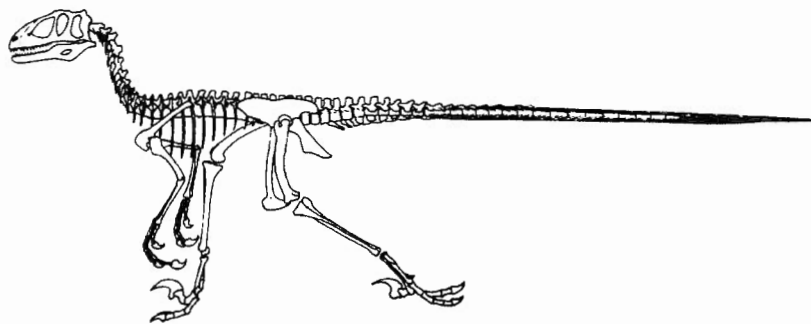
Lebka rodu *Deinonychus* (obr. 552) byla poměrně velká, čelisti byly vybaveny mohutnými zuby (interdentální destičky však chybějí). Tělo bylo drženo téměř v horizontální pozici, přičemž krk a těžká hlava byly vyvažovány ocasem; pozoruhodné je, že na převážné části ocasu vytvořily hernami oblouky podobné výběžky, jako jsou prezygapofýzy na neurálních obloucích, a navíc byly distální obratle (v počtu 8-10) navzájem spojeny osifikovanými šlachami, které umožňovaly jen omezenou pohyblivost ocasu. Je proto logické, že takto vyvážené tělo bylo drženo mohutnou pávní, která se napojovala na pět křížových obratlů. Přední končetiny měly tři prsty vybavené - jak již bylo uvedeno - velkými drápy, zadní končetiny rovněž (zejména na druhém prstu, takže si lze těžko představit, v jaké pozici byl dráp při rychlém pohybu, aby nepřekážel) a jejich tibia byla asi o čtvrtinu delší než femur. To naznačuje, že to byl rychlý predátor. Existují důkazy o tom, že *Deinonychus* lovil ve smečkách (Ostrom a Maxwell 1996).



Obr. 550 *Dromaeosaurus albertensis* (Dinosauria, Theropoda, Dromaeosauridae) ze svrchní křídý Kanady. Dravý theropodní dinosaur s výrazně zvětšeným drápem na druhém prstu zadní končetiny (viz též *Deinonychus*). Délka těla je odhadována mezi 2 až 3 m. Podle Currieho (1997).

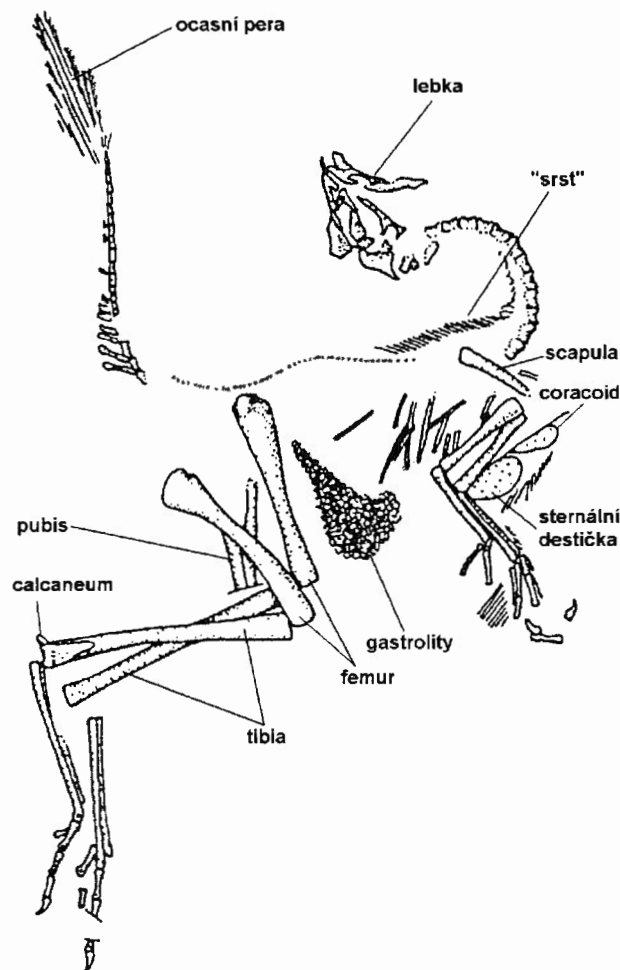


Obr. 551 *Velociraptor mongoliensis* (Dinosauria, Theropoda, Dromaeosauridae) ze spodní křídý Mongolská. Délka lebky přibližně 18 cm. Podle Paula, z Currieho (1997).



Obr. 552 *Deinonychus antinhopus* (Dinosauria, Theropoda, Dromaeosauridae) ze spodní křídly Severní Ameriky (Montana). Byl to dravý dinosaur, o čemž svědčí velký dráp na druhém prstu zadní končetiny a zvětšené drápy i na předních končetinách. Délka těla přibližně 3 m. Podle Ostroma (1976a).

Do okruhu těchto theropodních dinosaurů („Coelurosauria“) a z nich vzniklých skupin je možné klást rody *Protarchaeopteryx* a *Caudipte-*

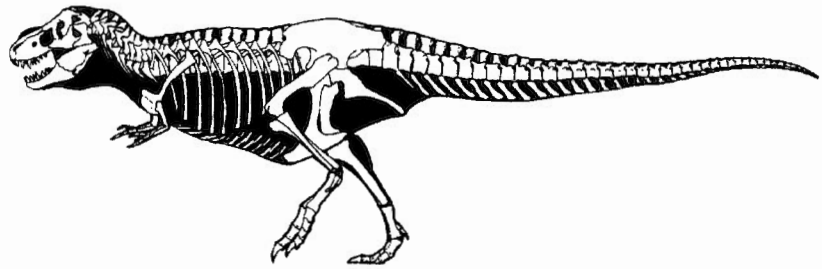


Obr. 553 *Caudipteryx zoui* (Dinosauria, Theropoda inc. sedis), „opeřený“ dinosaur ze spodní křídly severovýchodní Číny. Na dorzální straně krku a trupu jsou zachovány otisky izolační vrstvy v podobě srsti či prachového peří, na ocase a patrně i na konci předních končetin byly vyvinuty symetrické pérovité útvary, které však nesloužily k letu. Délka tibie 20 cm. Podle Jia a kol. (1998).

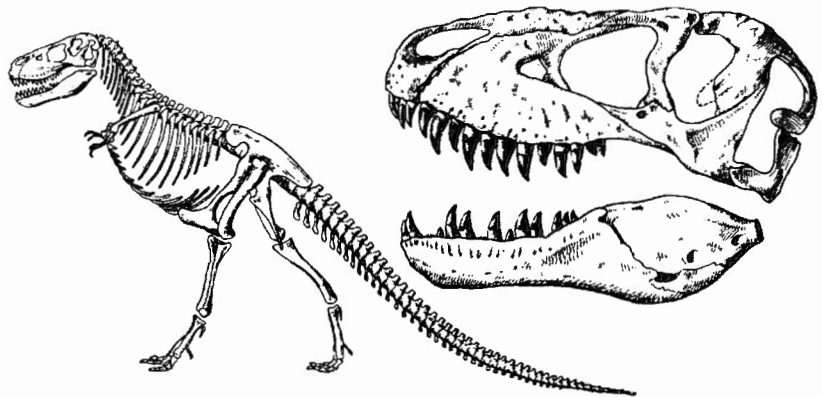
ryx (Ji a kol. 1998). Tyto formy se podobají ptákům tím, že se na povrchu jejich těla zachovalo peří (obr. 553). Nicméně za předky ptáků je nelze považovat (jak by jeden z rodových názvů naznačoval), protože jejich stáří se datuje do rané křídly (tedy do doby, kdy už skuteční ptáci existovali) a také proto, že jejich peří bylo většinou vyvinuté jako prachové, a pokud bylo vyvinuto (např. na ocase) v podobě ostnu a praporu (viz obr. 583), pak byl prapor vždy symetrický, na rozdíl od moderních létavých ptáků a archeopteryxe, kteří mají prapor asymetrický. Asymetrie praporu je proto považována za znak schopnosti létat. Peří opeřených dinosaurů se považuje za izolační vrstvu podporující thermoregulaci a praporcovité peří na ocase mělo pravděpodobně funkci při pozemní lokomoci. Přítomnost peří u těchto forem nemůže být tedy brána jako důkaz toho, že se z nich vyvinuli ptáci. Podobnou pozici má i *Avimimus* ze spodní křídly Mongolská, který měl na těle rovněž vyvinuto peří (Kurzanov 1987, Roček 1988c), a *57-nosauropteryx prima*, rovněž ze spodní křídly, který byl zprvu též považován za primitivního ptáka, později však zařazen mezi theropodní dinosaury podobné rodu *Compsognathus* (Wellnhofer 1998). Vývoj ptačích znaků u křídlových theropodů označuje Kurzanov názvem „ornithizace“.

Rovněž zástupci čeledi Saurornithoididae vykazují četné přechodné znaky mezi umělými skupinami „Coelurosauria“ a „Carnosauria“. Theropoda měli během celé doby své existence tendenci ke zvětšování těla a tento trend kulminoval v pozdní křídly formami řazenými do čeledi Tyrannosauridae, kdy např. *Tyrannosaurus* (obr. 554) dosahoval velikosti 15 m (lebka přes 1 m, tedy téměř polovinu délky presakrální páteře, zub 15 cm) a váhy 7 tun. Přední končetiny byly naproti tomu redukovány do podoby nepatrných rudimentů (pouze 2 prsty), takže nemohly dosáhnout k ústnímu otvoru, a jejich funkce je proto nejasná; zřetelné inserční plochy na jejich kostech však naznačují, že byly ovládány silnými svaly, a že tedy nějakou

Obr. 554 *Tyrannosaurus rex* (Dinosauria, Theropoda, Tyrannosauridae) ze svrchní křídly Severní Ameriky. Ačkoliv obvykle se kostra tyranosaura rekonstruuje v klidové pozici jako vzpřímená, je pravděpodobné, že při lovu a ostatních aktivitách spojených s rychlým pohybem bylo tělo drženo v horizontální pozici a ocas vyvažoval přední část těla. Za povšimnutí stojí výrazná redukce přední končetiny a plecence (zachovaly se pouze dva prsty). Délka těla dosahovala až 15 m. Podle Carpentera (1997).



Obr. 555 *Tarbosaurus efremovi* (Dinosauria, Theropoda, Tyrannosauridae) ze svrchní křídly Mongolská. Délka největších zachovaných exemplářů dosahovala 12 m. Blíže příbuzný tyranosauru, ale lebka byla nižší a protáhlejší. Přední končetina byla rovněž redukována na pouhé dva prsty. Podle Malejeva (1955). Viz též bar. příl. obr. 34.



funkci mít musely (Carpenter a Smith 1995). V souladu s dravým způsobem života je vytvořen hřeben na parietálních, tak jako je tomu u šelem (Carnivora); tento hřeben zvětšoval úponovou plochu pro žvýkací svaly. Na spodní čelisti bylo dentale pohyblivě spojeno s ostatními kostmi, což předpokládáné umožňovalo větší otevření ústního otvoru. U jednoho exempláře tarbosaura se zachoval otisk kůže spodiny dutiny ústní, naznačující přítomnost značně velkého kožního vaku (Carpenter 1997). Zuby tyranosauridů byly kónické, nikoliv ze stran zploštělé jako u jiných theropodních dinosaurů, ale přes toto zesílení se často nacházejí vylomené ve fosilizovaných zbytcích jejich kořisti. Protože pre-orbitální část lebky byla úzká, dostaly se orbity částečně do pozice směřující dopředu, což umožnilo stereoskopické vidění (zorná pole obou očí se tak překrývala, což umožňovalo přesnější odhad vzdálenosti). Okrsky drsných kostních povrchů (např. na lacrimale) by mohly naznačovat přítomnost epidermálních rohů či jiných výrůstků.

Na území dnešní Severní Ameriky žily tři rody patřící do čeledi Tyrannosauridae (*Albertosaurus*, *Daspletosaurus* a *Tyrannosaurus*), ve střední Asii *Tarbosaurus* (obr. 555; bar. příl. obr. 34), *Alioramus* a *Alectrosaurus*. Někteří autoři považují tarbosaura a tyranosaura za totožné formy. Nejstarším zástupcem tyranosaurů je *Siamotyrannus* z rané křídly

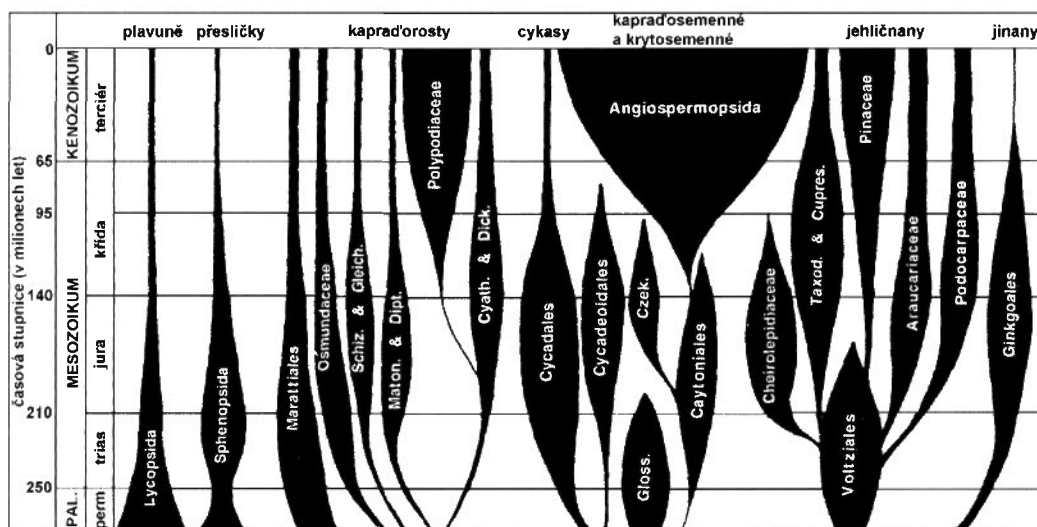
(apt-alb) Thajska (Buffetaut a kol. 1996). Tyrannosauri byli hlavními predátory v pozdněkřídlových ekosystémech.

Megalosauridae jsou dnes vyčleňováni z čeledi Tyrannosauridae, protože ještě nesou řadu znaků charakteristických pro Theropoda z jury a dokonce ze svrchního triasu. Typickým zástupcem je rod *Megalosaurus* ze střední a svrchní jury Anglie; jeho femur dosahoval délky 1 m a rovněž spodní čelist a zuby byly značně velké. Mezi nejranější zástupce této skupiny patří rovněž *Eustreptospondylus* ze střední jury Anglie. Morfologicky značně připomíná rod *Allosaurus*, avšak jak antorbitální okno, tak i pánev (navazující pouze na tři sakrální obratle) jsou ještě značně primitivní. Z okruhu forem řazených do čeledi Megalosauridae vznikly rody *Allosaurus*, *Spinosaurus* a *Ceratosaurus*, které reprezentují odlišné vývojové linie klasifikované na úrovni čeledí. *Spinosaurus* je charakteristický trnovými výběžky obratlů, které dosahovaly až 2 m délky. *Allosaurus* ze svrchní jury je zástupce čeledi Allosauridae, která přetrvávala až do svrchní křídly. Délka jeho těla byla přibližně 12 m, takže v juře to byl největší predátor. Jeho antorbitální okno bylo relativně větší než orbita, což svědčí o trendu k vylehčování lebky. Na přední končetině byly zachovány tři prsty. 2., 3. a 4. metatarsale byla navzájem srostlá, 1. prst byl otočen směrem dozadu; celek tedy připomíná ptačí tarsometatarsus.

Sauropodomorpha

Tato skupina zahrnuje největší terestrické živočichy všech dob (Sauropoda) a jejich předky (Plateosauria, kteří jsou někdy označováni jako Prosauropoda). Byly to většinou herbivorní formy dinosaurů, které lze rozeznat podle kopinatého tvaru zubní korunky, výrazně protažených krčních obratlů a dlouhého trupu (zejména v poměru k délce zadní končetiny). Délka krku naznačuje, že tito živočichové mohli vyhledávat potravu i ve značných výškách (např. v korunách stromů). Z jednoduchého tvaru

zubu lze zase dedukovat, že rostlinná potrava nebyla v ústech zpracovávána, ale přecházela přímo do žaludku, kde byla drcena pomocí gastrolitů (kamenů, které živočich za tímto účelem pozřel). Předpokládá se rovněž, že tuhá a málo výživná rostlinná potrava, která byla součástí vegetace v pozdním triasu a juře (obr. 556), byla v ohromných tělech zpracovávána pomalou fermentací a bakteriálním rozkladem. Existovali současně s theropody a byli bezpochyby hlavní složkou jejich potravy.



Obr. 556 Taxonomické složení vegetace v různých obdobích druhohor. Tloušťka každé linie odpovídá druhové diverzitě a četnosti. Uvedeny jsou jen dominantní skupiny. Je vidět, že již během rané křídě nastupují moderní kaprad'orostry a jehličnany a především kapradosemenné a krytosemenné rostliny. Na druhou stranu v této době zaniká nebo výrazně ustupuje řada skupin, které do té doby byly výraznými složkami vegetace. Zkratky: Schiz. & Gleich. - Schizaeaceae a Gleicheniaceae; Maton. & Dipt. - Matoniaceae a Dipteridaceae; Cyath. & Dick. - Cyatheaceae a Dicksoniaceae; Czek. - Czekanowskiales; Glos. - Glossopteridales; Taxod. & Cupres. - Taxodiaceae a Cupressaceae. Podle Basingera (1997).

Plateosauria

Plateosauri jsou doloženi od svrchního triasu až po spodní juru, přičemž měli kosmopolitní rozšíření (nálezy pocházejí ze všech kontinentů, včetně Antarktidy). Vzhledově to byly jak bipední formy (např. *Thecodontosaurus*), tak kvadrupední (*Riojasaurus*). Jejich charakteristickým rysem je poloha čelistního kloubu, který byl umístěn pod úroveň zubní řady na dentale (viz obr. 557).

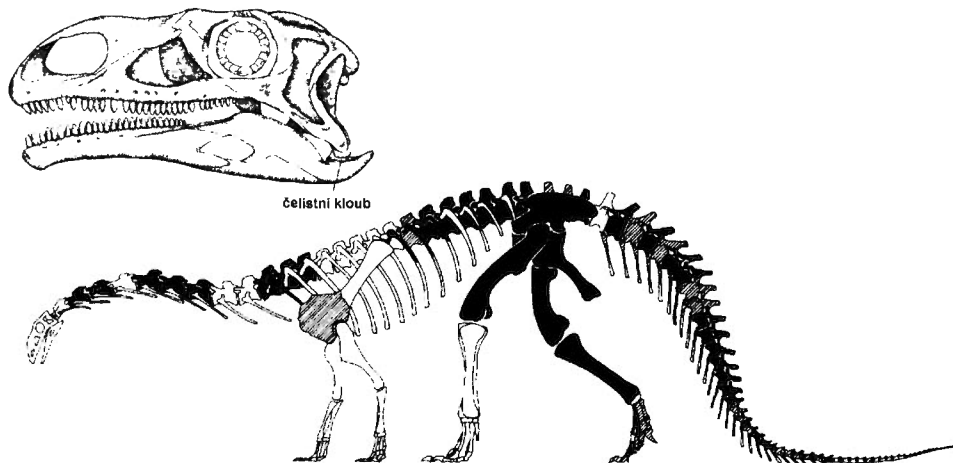
Nejstarším zástupcem prosauropodů je *Azandohsaurus* z nejspodnějšího svrchního triasu Maroka (Gauffre 1994). U rodu *Plateosaurus* (obr. 557) z konce triasu a rané jury Německa, Švýcarska a Francie je již možné rekonstruovat celou kostru. Dosahoval 1-7 m délky. Zadní končetiny

byly mohutnější než přední (zhruba 2/3 délky zadních), a proto je na starších rekonstrukcích zobrazován ve vztyčené bipední pozici; mohl se však nepochybně pohybovat jak na všech čtyřech končetinách, tak i vzpřímeně na zadních (fakultativní bipedie). Hlava byla malá, zuby laterálně stlačené, s ozubeným ostřím, které sloužilo k ukusování rostlinné potravy. Měl tři sakrální obratle, pubis byla perforována velkým foramen obturatum. Na přední končetině bylo zachováno všech pět původních prstů s náznakem zvětšení prvního prstu, který byl zakončen drápem. Na zadní noze se u prosauropodů redukovaly prsty na čtyři, ale *Plateosaurus* měl ještě zachován rudiment pátého prstu.

tu. Končetiny ještě nebyly ve striktně vertikálním postavení pod tělem, a femur byl proto ještě mírně ukloněn.

Do skupiny Prosauropoda se dnes zahrnuje 16 rodů. Soudí se, že mají společné předky s primitivními dinosaur, jako jsou *Staurikosaurus* a *Herre-*

rasaurus. Podle některých autorů jsou za předky sauropodu považováni zástupci čeledi Melanosauridae, jiní však tento názor zpochybňují. Prosauropodi mizí na konci rané jury (posledním známým je rod *Anchisaurus*). Existovali tedy přibližně 50 mil. let.



Obr. 557 *Plateosaurus* sp. (Dinosauria, Sauropodomorpha, Plateosauridae), prosauropodní dinosaur ze svrchního triasu Bavorska. Kostní elementy znázorněné černě pocházejí z jediného individua, šrafované elementy ze stejné lokality, ale z jiného exempláře, zbývající kosti pocházejí z jiných lokalit. Nápadný je nepoměr velikosti předních a zadních končetin, typický pro Sauropodomorpha, a čelistní kloub pod úrovní řady zubů na dentale, což je charakteristický znak prosauropodů. Celková délka těla zobrazeného jedince 7 m. Podle Galtona, z Carrolla (1993); celková rekonstrukce podle Wellnhofera (1993a).

Sauropoda

Sauropodi vznikli na konci triasu. Nejstarším osteologickým dokladem sauropodu je neúplná kostra ze svrchního triasu Thajska (Buffetaut *a kol.* 2000). Primitivní formou sauropodu je *Riojasaurus* ze svrchního triasu Jižní Ameriky. Byl ještě poměrně malý (délka těla 6 m), ale končetiny měl již značně robustní. Pozoruhodné je rozšíření proximální části humeru. Na přední končetině měl ještě pět prstů, z nichž první byl zakončen drápem. Ilium bylo poměrně krátké (přechází pouze tři obratle). Rovněž pubis a ischium byly poměrně krátké. Femur však byl masivní a zřetelně delší než tibie. Lebka se nezachovala. Z geologické hranice trias-jura v Zimbabwe pochází *Vulcanodon* (Upchurch 1997). Anatomickými znaky představuje pojitko mezi skupinami Prosauropoda a Sauropoda, zejména přechodem od digitigrádní k plantigrádní chůzi. Jeho délka se odhaduje rovněž na 6 m. Někdy se oba rody řadí ještě k prosauropodům (viz Carroll 1993).

Mezi nepochybné sauropodní dinosaur se však řadí známé rody, jako *Diplodocus*, *Camara-*

saurus a *Brachiosaurus*, vesměs ze svrchní jury. Mohly dosahovat značných velikostí - váhy až 80 tun a délky 30 m (*Seismosaurus* mezi 38 a 53 m; Gillette 1991). Váha živočicha je odhadována podle váhy vody o stejném objemu, jako je rekonstruované tělo (Colbert 1962). Byli kvadrupední, končetiny byly adaptovány stejně jako u recentních slonů (široká bazální plocha, 5 drobných prstů). Překvapující je rozsáhlý podíl chrupavky na stavbě kloubů. Lebka byla drobná a kraniovertebrální kloub byl velmi subtilní; v důsledku toho se lebka během fosilizace často oddělila, a proto dlouhou dobu byla řada druhů známa jen podle postkranálního skeletu (dodnes jsou to všichni příslušníci čeledi Titanosauridae). Primitivní formy sauropodu měly lebky s nozdrami na předním konci, pokročilejší formy měly nozdry posunuty na dorzální stranu lebky. Zuby byly přizpůsobené k odstřihávání rostlinné potravy, u pokročilejších forem byly pouze na přední části čelistí. Zpracovávání potravy se nepochybně odehrávalo až v trávicím traktu, patrně za účasti gastrolitů (byly např. nalezeny

v břišní dutině zástupce rodu *Seismosaurus*) a symbiotických mikroorganismů. Krk měl 12-19 obratlů, jejichž těla byla značně protáhlá. Trupových obratlů bylo dvanáct a přední z nich se u pokročilých sauropodů morfologicky i funkčně začlenily do krku; sakrálních obratlů bylo čtyři až šest. Obratlová centra byla výrazně pneumatizovaná, tzn. byly v nich rozsáhlé dutiny. U primitivních forem bylo okolo 45 ocasních obratlů, u pokročilejších až 80 (např. *Diplodocus*). Někteří zástupci (např. *Apatosaurus*) měli ventrální stranu trupu vyztuženou břišními žebry (gastralia). Od prosauropodů se sauropodi liší expanzí přední části ilia do podoby výrazného laloku.

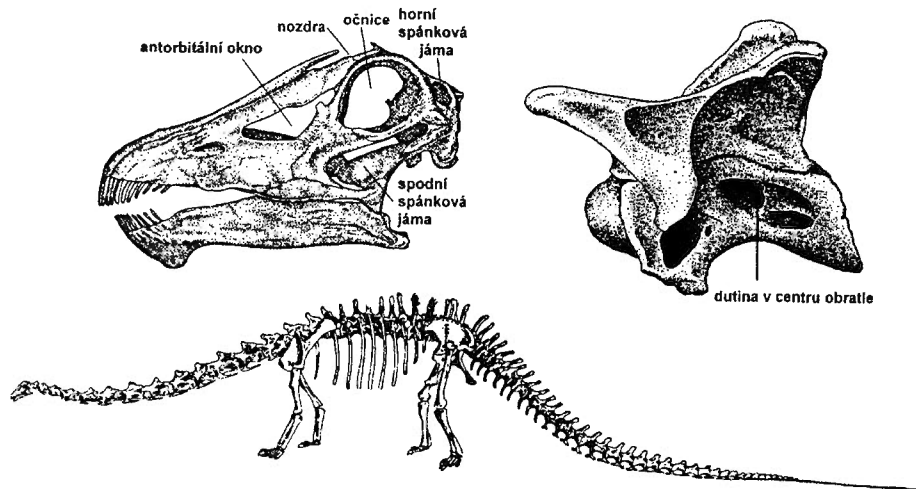
Mezi sauropody se řadí okolo 50 rodů (podle některých autorů až 90). V rané juře byli sauropodi ještě vzácní, avšak přesto již široce geograficky rozšíření - nálezy pocházejí z Afriky, Indie, Číny a dokonce i Evropy (*Ohmdenosaurus* z lokality Holzmaden v Německu). Období rozkvětu prožívali koncem jury, o čemž svědčí nálezy z paleogeograficky značně vzdálených oblastí: je možné uvést Tendaguru (Tanzanie) se čtyřmi rody, např. známým rodem *Brachiosaurus*, S'-čchuan (Čína) se čtyřmi rody a Morrison Formation (USA), odkud je známo 13 rodů, včetně takových, jako např. *Seismosaurus*. V podstatě jsou sauropodi známi ze svrchní jury všech kontinentů s výjimkou Antarktidy. Výrazně však ustoupili již v křídě, což mohlo souviset se změnami ve vegetaci, která jim sloužila jako potrava (viz obr. 556).

Tendence ke gigantismu sauropodů je vysvětlována různými způsoby. Jedním z nich je relativně menší spotřeba energie získávaná z energeticky málo vydatné rostlinné potravy. Velká tělesná váha mohla rovněž významně stabilizovat prostředí pro fyziologické funkce. Nelze pominout ani to, že

gigantické rozměry byly pasivní obranou vůči predátorům nebo že zpomalovaly vyzařování tepelné energie. Výhody však byly vyvažovány i nevýhodami - váha těla vyžadovala zesílení končetin a zřejmě ovlivňovala i chování těchto živočichů. Je velmi pravděpodobné, že fyziologie a způsob života těchto gigantů se mohly lišit od středně velkých a drobných dinosaurů. Obtížně si lze například představit, jak velké muselo být srdce velkého sauropoda, jehož hlava byla o 10 m výše; obdobný problém je u žirafy, která má mozek jen 2 m nad úrovní srdce, řešen velmi výkonným srdcem (takže krevní tlak žirafy je výrazně vyšší než u jiných savců).

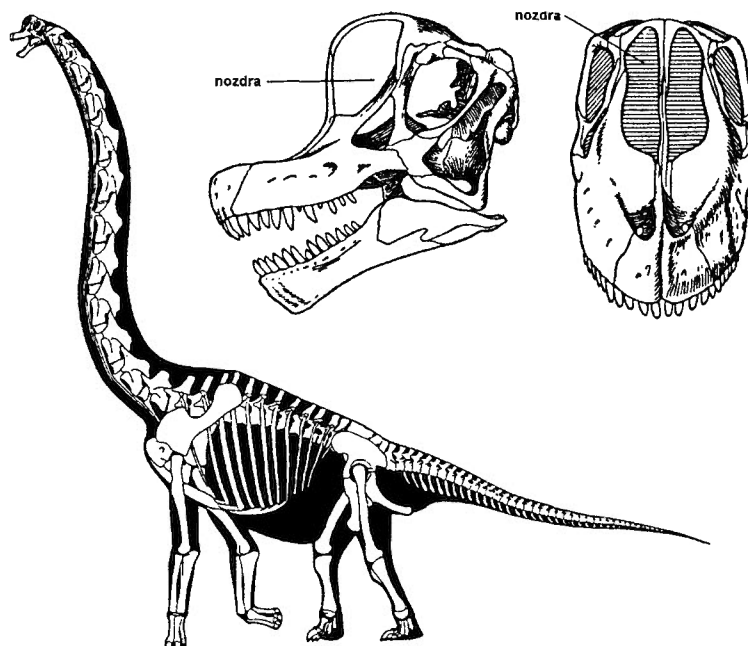
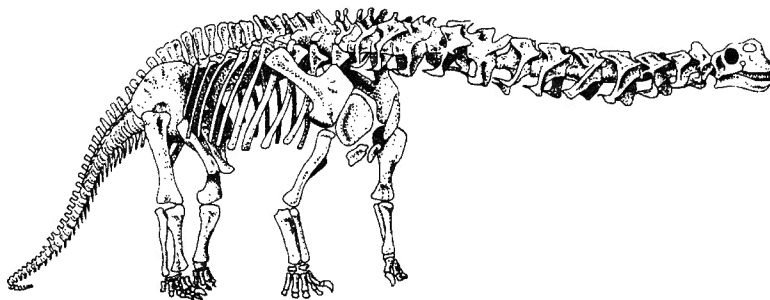
Velikost a některé anatomické zvláštnosti (např. dorzální pozice vnějších nozder u pokročilých sauropodů; viz bar. příl. obr. 35) vyvolávají proto nejrůznější spekulace o způsobu jejich života. Po určitou dobu se předpokládalo, že mohli žít pouze ve vodě, která předpokládaně nadlehčovala jejich tělo (viz např. rekonstrukce Augusty a Buriana). Tomu by nasvědčovaly i dorzálně umístěné nozdry. Naproti tomu stopy po pohybu na souši a mnoho anatomických přizpůsobení na končetinách (podobných slonovitým) naznačují, že sauropodi žili na souši. Dorzálně posunutá nozdry na lebce se nemusí vyvinout pouze v důsledku převážně vodního způsobu života; mají je například živočichové s chobotem. Na jedné lokalitě byli nalezeni zástupci až šesti rodů, což naznačuje výraznou ekologickou diferenciaci, aniž by si jedinci museli konkurovat. Nicméně je zřejmé, že gigantičtí sauropodi museli většinu času trávit přijímáním potravy.

Nejznámějšími sauropody jsou příslušníci čeledi Diplodocidae. Ve svrchní juře byli rozšířeni po všech kontinentech, v pozdní křídě však přežívají již jen ve východní Asii. Nejlépe prostudovanými



Obr. 558 *Diplodocus carnegii* (Dinosauria, Sauropoda, Diplodocidae) ze svrchní jury Severní Ameriky (Colorado). Délka těla přibližně 30 m. Podle Hollanda (1906) a Ostroma a McIntoshe (1966). Viz též bar. příl. obr. 33.

Obr. 559 *Apatosaurus* sp. (syn. *Brontosaurus*) ze svrchní jury Severní Ameriky (Colorado). Lebka rekonstruována podle rodu *Camarasaurus*. Délka těla přibližně 25 m. Podle Younga, ze Špinara (1984).



Obr. 560 *Brachiosaurus brancai* (Dinosauria, Sauropoda, Brachiosauridae) je reprezentantem rodu, který je doložen ze svrchní jury východní Afriky a Severní Ameriky. Nápadná je délka předních končetin a krku, který mohl dosahovat až do výšky 12 m. Vpravo nahoře pohled na lebku z anterodorzální strany s vyznačením velikosti a pozice vnějších nozder. Podle Paula (1988), z McIntoshe (1997), lebka podle Janenschke (1936). Viz též bar. příl. obr. 35.

rody jsou *Diplodocus* (obr. 558) a *Apatosaurus*, známý také pod svým mladším synonymem *Brontosaurus* (obr. 559). Délka těla u diplodoka dosahovala 30 m, lebka 55 cm. Počet krčních obratlů byl 12-19, sakrálních obratlů, které navzájem splynuly, bylo pět. Ocas tvořilo až 80 obratlů, poslední byly tenké a dlouhé, takže se předpokládá bičovitě zakončení. Do čeledi Brachiosauridae je řazen především rod *Brachiosaurus* (obr. 560) z oblasti Tendaguru ve východní Africe (Tanzanie), který dosahoval délky 23 m a hlava se mohla pohybovat ve výšce téměř 12 m. Jako jeden z má-

la sauropodů měl přední končetiny delší než zadní. Titanosauridae zahrnovali poslední formy sauropodů před jejich vymřením na konci křídy. Jejich celkový vzhled však doposud není znám, protože se zatím nenašla kompletní lebka ani artikulovaná kostra. Charakteristickým rysem, který příslušníky této skupiny odlišuje od ostatních sauropodů, jsou ocasní obratle, které již nejsou procoelní, ale opisthocoelní, a náznaky vývoje dermálního pancíře. Jsou doloženi z Rumunska, Francie, Afriky a zejména z Jižní Ameriky (zde např. rodem *Saltasaurus*).

Ptakopánví

Tuto druhou hlavní linii dinosaurů lze charakterizovat tvarem pánve (jako čtvrtý paprsek je vyvinut výběžek pubis, tzv. parapubis); nemá to však souvislost s bipedním pohybem. Na spodní čelisti

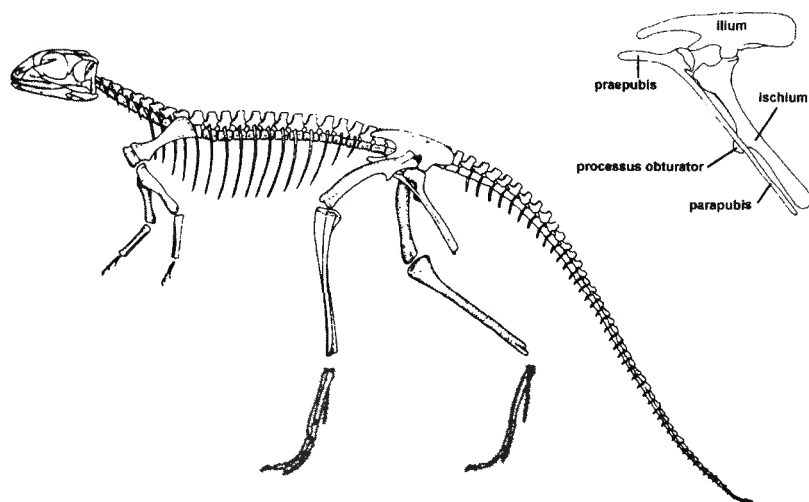
bylo nepárové a bezzubé praedentale (viz obr. 564), které navíc mohlo být kryto rohovitým pokrývkem (podobně jako ptačí zobák nebo želví čelisti); toto praedentale mohlo být u primitivních tri-

asových forem pohyblivě kloubeno (tedy mohlo vykonávat předozadní pohyby) s ostatními kostmi spodní čelisti, u pozdějších forem bylo toto spojení pevné. Zuby byly ze stran zploštělé, tvaru trojúhelníkovitého listu; jejich hrany měly pilovité ostří, schopné ukrájovat rostlinnou potravu. Zubní řada byla poněkud posunuta na vnitřní stranu čelisti. Zuby spodní a svrchní čelisti fungovaly jako nůžky, přičemž horní zuby zapadaly mezi spodní. Nad očnicí byla zvláštní protáhlá kost (viz obr. 564) zvaná palpebrale (možná homologon osifikace v očním víčku krokodýlů), která chyběla u saurischii. Iguanodontidae a Pachycephalosauridae měli tyto kosti dvě. Antorbitální okno bylo většinou menší než orbita. Předpokládá se, že všichni ptakopánví dinosauri byli herbivorní a na počátku své evoluce bipední.

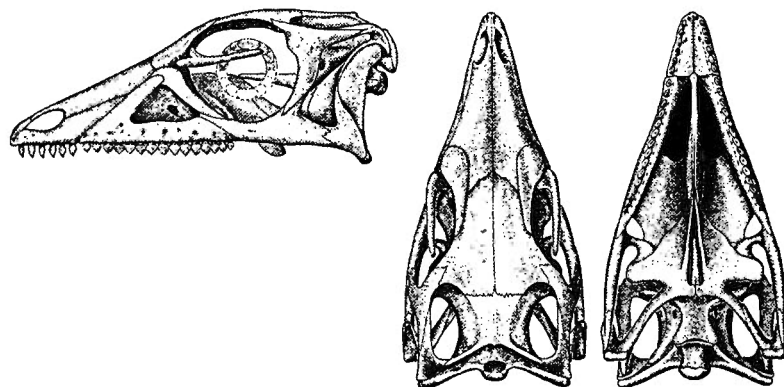
Ornithischia vznikli téměř v současné době se skupinou Saurischia, první zástupci existovali již ve svrchním triasu. Nejstaršími z nich jsou *Pisanosaurus* ze svrchního triasu Jižní Ameriky a *Technosaurus* ze svrchního triasu Texasu. Někteří autoři (Bakker a Galton 1974) našli podobnosti ve stav-

bě chrupu u zástupců Ornithischia a primitivních Saurischia (plateosaurů). Někteří Ornithischia měli dermální pancíř, který je srovnatelný s pancířem jamkozubých; v tomto znaku se tudíž jeví jako primitivnější než Saurischia, jimž pancíř již chyběl. V ocasní a sakrální části měli někteří zástupci zkostnatělé šlachy, což se obvykle klade do souvislosti s bipedním pohybem, avšak tyto šlachy se vyskytují i u některých pozdějších forem, které se pohybovaly po všech čtyřech končetinách.

Charakteristickou skupinou ptakopánvých jsou Ornithopoda, kteří však mohou být jako taxon definováni pouze přítomností výběžku processus obturator na ischium (viz obr. 561), který podpíral dlouhou a štíhlou parapubis (ostatní skupiny ptakopánvých tento výběžek nemají). Patří sem spodnojurští Fabrosauridae, ale nálež izolovaných zubů naznačuje, že existovali již ve svrchním triasu; přežili až na konec jury. *Fabrosaurus* (obr. 561) a *Lesothosaurus* (obr. 562), někdy považovaní za zástupce jediného rodu (Thulborn 1992a), byli lehce stavění drobní dinosauri (délka těla 1 m) ze spodní jury jižní Afriky, kteří se od ostatních zástupců

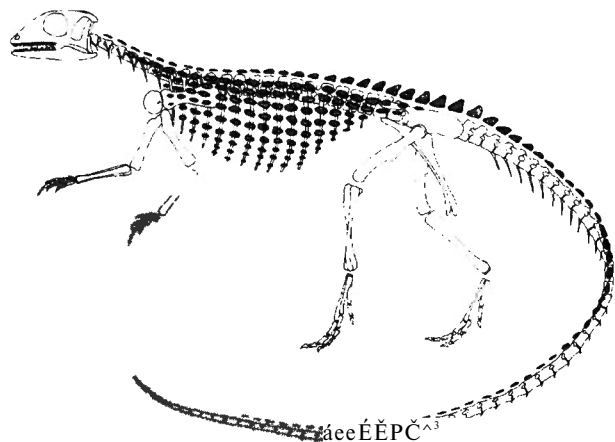


Obr. 561 *Fabrosaurus australis* (Dinosauria, Ornithischia, Fabrosauridae) ze spodní jury jižní Afriky. Lehce stavěný ptakopánvý dinosaur, který dosahoval výšky přibližně 0,5 m. Vpravo nahoře schéma pánve ornithopodních dinosaurů s charakteristickým výběžkem na ischium. Podle Thulborna (1972), z Carrolla (1993).



Obr. 562 *Lesothosaurus diagnosticus* (Dinosauria, Ornithischia) ze spodní jury jižní Afriky. Jeden z nejstarších a nejprimitivnějších ptakopánvých dinosaurů. Délka lebky necelých 7 cm. Podle Serena (1991b).

skupiny výrazněji lišili jen denticí. Jejich zadní nohy byly nápadně dlouhé a štíhlé, tibia splynula s fibulou (fibula je dokonce redukována jako u ptáků, i když ne do takového stupně), přední nohy byly mnohem kratší, z čehož lze soudit na obligatorní bipedii. Nápadné byly rovněž velké orbity, do nichž promínovalo palpebrale. Dentice byla složena z drobných řezákovitých zoubků. Těla trupových obratlů byla ještě mírně amficoelní; presakrálních obratlů bylo 22, křížových pět. V zadní části trupu a v křížové oblasti byly po stranách obratlových těl osifikované šlachy, které páteř vyztužovaly. Kloubní plochy zygapofýz ocasních obratlů byly orientovány vertikálně, což umožňovalo pohyb ocasu nahoru a dolů. Ischium bylo štíhlé a dlouhé, anteroventrálně z něj vybíhal processus obturator,

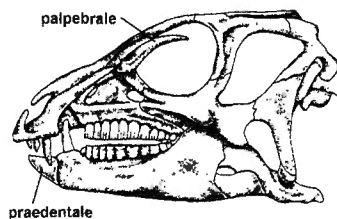


Obr. 563 *Scutellosaurus lawleri* (Dinosauria, Ornithischia, Fabrosauridae) ze spodní jury Severní Ameriky (Arizona). Zakresleny jsou i štítky, které vytvářely zárodek pancíře. Proto bývá někdy tento dinosaur považován za počáteční stadium linie vedoucí k ankylosaurům. Délka těla přibližně 1,5 m. Podle Colberta (1981).

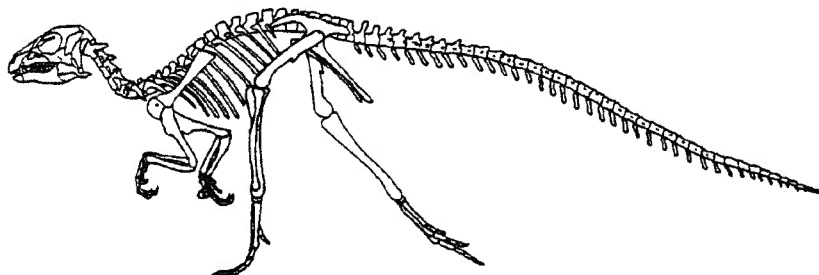
kteřý podpíral parapubis. Pubis vybíhá směrem dopředu jen nepatrným výběžkem (praepubis). Astragalus a calcaneum byly napojeny na tibií a fibulu. Na noze se zachovaly čtyři prsty, pátý chyběl, první byl značně redukovan a otočen mírně dozadu. U příbuzného rodu *Scutellosaurus* (obr. 563) ze Severní Ameriky byl vyvinut primitivní pancíř z izolovaných štítků. Proto bývá tento rod považován za počáteční stadium linie vedoucí k ankylosaurům.

Heterodontosauridae měli těžiště svého rozšíření rovněž ve spodní juře. Byli specializovanou skupinou, která vymřela již na konci rané jury. Rod *Heterodontosaurus* (obr. 564) dosahoval velikosti pouze 1 m. Nápadná byla diferenciace horních a spodních špičáků, které zabíhaly do výklenků na protilehlých čelistech. Výklenek na svrchní čelisti (pro spodní špičák) je v diastemě mezi zuby premaxily a maxily. Zubní řada byla natolik posunutá linguálně, že čelist tvořila výraznou hranu vně zubní řady. Na dlátovitých zubech byly okluzní plošky (na spodních zubech jsou na vnější straně), na jejichž povrchu chyběla sklovina. Obdobné utváření zubů má i *Pisanosaurus* ze svrchního triasu, který se patrně tímto znakem rovněž zařazuje do čeledi Heterodontosauridae, i když nemá diferencované špičáky. *Heterodontosaurus* byl patrně kvadrupední (přední končetiny byly jen nevýrazně kratší než zadní). Čtvrtý a pátý prst přední končetiny se oproti prvním třem ztelně redukoval. Processus obturator na ischium nebyl ještě vyvinut. Tibia a fibula navzájem splynuly. První prst na zadní končetině byl výrazně redukovan, pátý zcela zmizel.

Hypsilophodontidae existovali v pozdní juře (nejstarší doklad v podobě izolovaného zubu je

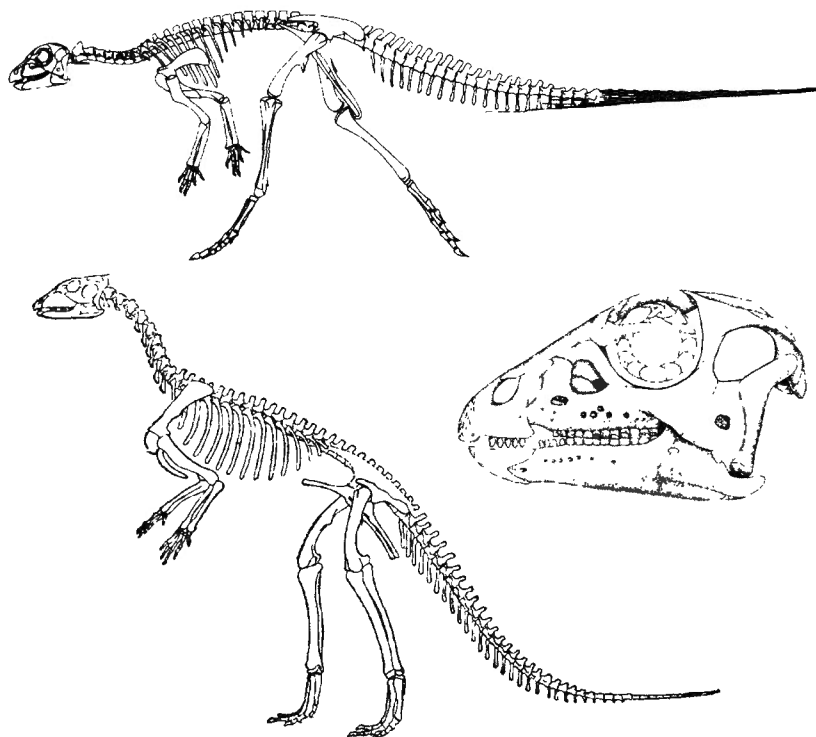


Obr. 564 *Heterodontosaurus tucki* (Dinosauria, Ornithischia, Heterodontosauridae), potravně specializovaný ptakopánvý dinosaur ze spodní jury jižní Afriky. Zakresleny jsou charakteristické znaky ptakopánvých dinosaurů, např. nepárové praedentale a palpebrale. Délka těla přibližně 1 m. Podle Weishampela a Witmera (1990).

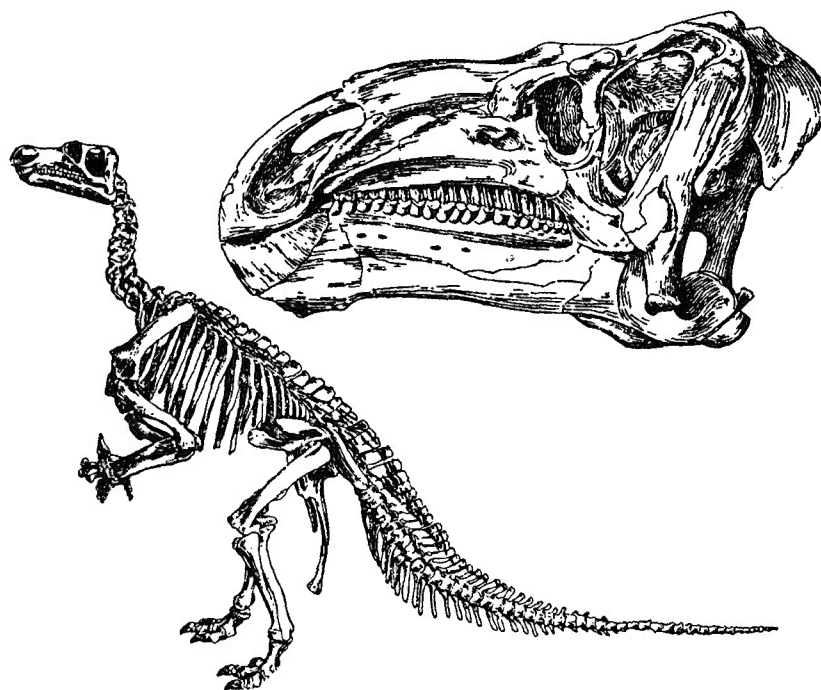


však již ze střední jury; Galton 1975) a v rané křídě a patrně se vyvinuli z čeledi Fabrosauridae, na niž navazují jak časově, tak i anatomicky. Z nich se pravděpodobně dále vyvinuli Iguanodontidae a Hadrosauridae. Hysilophodontidae jsou druhově bohatou skupinou. Rod *Hysilophodon* (obr. 565) ze

spodní křídly Anglie měl zuby uspořádané ve skupinách po třech, což umožňovalo efektivnější stříhání potravy než u primitivních plazů s alternující výměnou zubů. Parietalia vybíhala do podoby hřebene a spodní čelist nesla výrazný koronoidní výběžek; oba znaky svědčí o mohutných žvýkacích



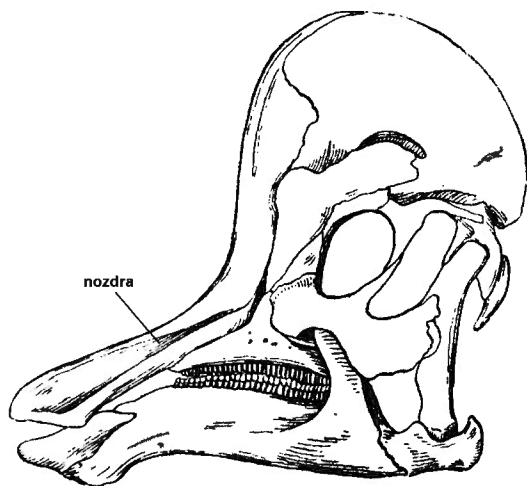
Obr. 565 *Hysilophodon foxi* (Dinosauria, Ornithischia, Hysilophodontidae) ze spodní křídly Anglie. Nahoře rekonstrukce v pohybu, dole klidová pozice. Délka těla přibližně 1,5 m. Podle Gilmora (1909) a Galtona (1974,1975).



Obr. 566 *Iguanodon bernissartensis* (Dinosauria, Ornithischia, Iguanodontidae) ze spodní křídly Belgie. Uvedená původní rekonstrukce podle Dolla z konce minulého století předpokládala bipední pozici. Podle přítomnosti sítě osifikovaných šlach podél páteře, tvaru proximálních ocasních obratlů a proporcí předních a zadních končetin se však zdá, že převládajícím způsobem byl spíše pohyb na všech čtyřech končetinách. Podle Dolla (1883).

svalech. Praepubis byla dobře vyvinutá a zasahovala až na úroveň předního konce ilia. Processus obturator byl mohutný. Celková velikost těla dosahovala okolo 1,5 m.

Iguanodontidae se objevili ve střední juře, největší diverzity dosáhli na konci spodní křídy, ale přežili až do konce mesozoika. *Camptosaurus* dosahoval velikosti až 6 m, což dokumentuje zvětšování tělesných dimenzí v této vývojové linii. Preorbitální část lebky byla protažena, ale antorbitální okno bylo velmi malé. Rovněž zuby na premaxile byly redukovány. Na ostatních ozubených kostech byly zuby jen v jedné řadě, přičemž jako u čeledi Heterodontosauridae měly na okluzní ploše redukovanou sklovinu. Krk byl dlouhý, obratle opisthocelní. Iguanodontidae měli 26-28 presakrálních obratlů, což je oproti primitivním ptakopánvým zvětšení o 4-6. Tibia se oproti femuru zkrátila, prsty na přední končetině byly opatřeny drápy. Rod *Iguanodon* (obr. 566) ze spodní křídy Evropy měl



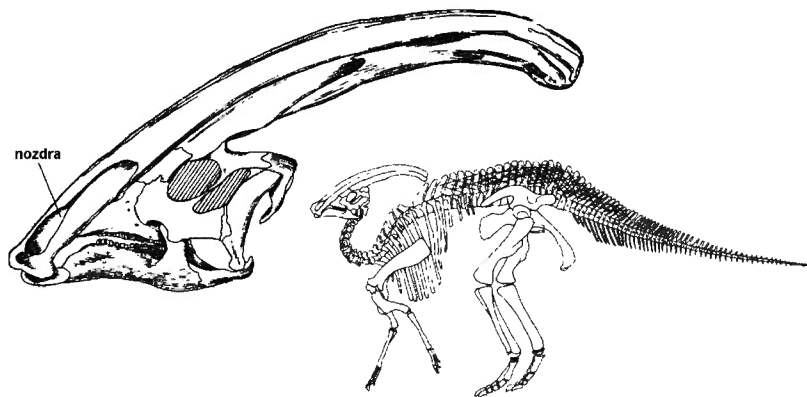
Obr. 567 *Corythosaurus excavatus* (Dinosauria, Ornithischia, Hadrosauridae) ze svrchní křídy Kanady. Přílbovitý hřeben na lebce byl dutý a zabíhal do něj dýchací cesty. Délka spodní čelisti 80 cm. Podle Lulla a Wrighta (1942).

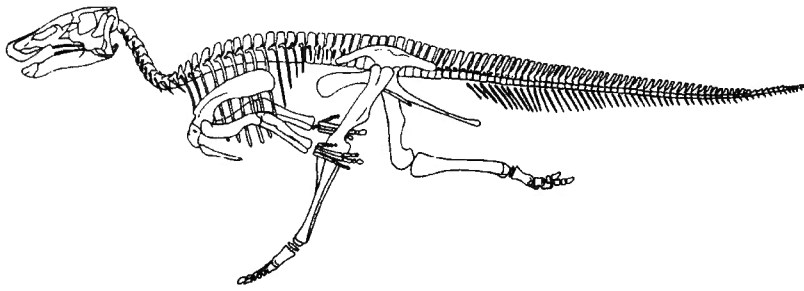
na prvním prstu přední končetiny výrazný dráp, který zaujímal vůči ostatním prstům pravý úhel. Z historického hlediska stojí za zmínku, že je to první známý a vědecky popsáný dinosaur. Rody *Ouranosaurus* a *Probactrosaurus* ze spodní křídy mohou být považovány za formy, z nichž se vyvinuli Hadrosauridae.

Hadrosauři (čeleď Hadrosauridae, zvaní rovněž „kachní dinosauři“) byli nejhojnějšími herbivory velkých rozměrů v pozdní křídě Evropy, Asie a Severní Ameriky; z Jižní Ameriky jsou hlášeny jen ojedinělé nálezy. Dosahovali délky až 15 m a pohybovali se jak ve vzpřímené poloze, tak i na všech čtyřech končetinách. Většinu hadrosaurů je možné rozdělit do dvou skupin: na hadrosauře s dutými výběžky na lebce (podčeleď Lambeosaurinae) a hadrosauře s plochou lebkou (Hadrosaurinae). U zástupců první skupiny (*Lambeosaurus*, *Hypacrosaurus*, *Corythosaurus*) byly zmíněné kraniální výběžky vějířovitého tvaru nebo -jako u rodu *Parasaurolophus* - v podobě trubic. Tyto výběžky byly totiž duté a procházely jimi dýchací cesty, často komplikovaného průběhu. U rodu *Corythosaurus* (obr. 567) procházely tyto cesty uvnitř vějířovitého hřebene, u rodu *Parasaurolophus* (obr. 568) vybíhaly jako pár trubic do dlouhého rohu, poté se otočily o 180° a vracely se zpět. U některých jedinců byla délka těchto cest od vnější nozdry k ústí do nosohltanu přes 2 m. Po stranách navíc tyto cesty vybíhaly v různé divertikuly. Mláďata se s těmito výrůstky nerodila; zakládaly se až během růstu jedince. Bez hřebene, zato však s čelistmi rozšířenými do podoby zobáku byl například *Anatosaurus* (obr. 569) nebo *Edmontosaurus* (obr. 570). Duté výrůstky a hřebeny jsou interpretovány jako rezonanční orgány a předpokládá se proto, že tito dinosauři vydávali zvuky.

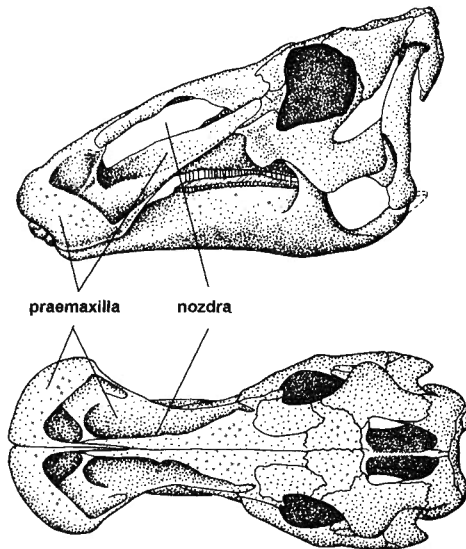
Přední, zobákovitá část čelistí byla bezzubá, pokrytá rohovitou pochvou zvanou rhamphotheca (ta však chyběla na spodní čelisti). Tato rohovitá

Obr. 568 *Parasaurolophus waltheri* (Dinosauria, Ornithischia, Hadrosauridae) ze svrchní křídy Severní Ameriky. Dýchací cesty probíhaly jako pár trubic až do špičky rohu, kde se obrátily a běžely ve spodní části rohu zpět do lebky a okolo předního okraje orbity se stočily ventrálně do nosohltanu. Páteř byla vyztužena pletením osifikovaných šlach. Délka spodní čelisti 70 cm. Podle Lulla a Wrighta (1942) a Normana (1985), celková rekonstrukce ze Sandera (1994).





Obr. 569 *Anatosaurus annectens* (Dinosauria, Ornithischia, Hadrosauridae) ze svrchní křídý Severní Ameriky. Rekonstrukce při běhu. Délka těla do 10 m. Podle Galtona (1970), z Carrolla (1993).



Obr. 570 *Edmontosaurus regalis* (Dinosauria, Ornithischia, Hadrosauridae) ze svrchní křídý Severní Ameriky. Zobákovité zakončení čelistí je tvořeno především rozšířenou premaxií. Délka spodní čelisti přibližně 1 m. Podle Lulla a Wrighta (1942), ze Sandera (1994).

pochva značně přečnívala mimo okraje premaxily, takže sama lebka nedává přesnou představu o tvaru hlavy a velikosti zobáku. Zuby byly umístěny až v zadním úseku čelistí a byly rozloženy v několika řadách, takže na každé čelisti bylo 45-60 zubních pozic, přičemž na každé pozici byly ještě náhradní zuby v několika generacích. Celá dentice takto počítána obsahovala tedy více než 700 zubů (podle některých autorů však bylo v každém kvadrantu 400 zubních pozic, čili celkově dentice obsahovala až 1600 zubů) a z velké části fungovala jako jedolitá drticí plocha, protože mezi jednotlivými zuby nebyly mezery. Během ontogeneze se počet zubů zvyšoval, takže zatímco u juvenilních jedinců bylo pouze 10-12 zubních pozic (s řadami generací náhradních zubů), u dospělých to bylo přibližně 45 pozic. Tento molariformní žvýkáčský aparát byl nutný, protože hadrosauři se převážně živil jehličnany, jak naznačuje zachovaný obsah žaludku u rodu *Edmontosaurus* (Krausel 1922). Byla však vyslo-

vena i domněnka, že takto utvářené zuby mohly sloužit jako filtrační zařízení (srovnatelné se zobákem vrubozobých ptáků).

Na ocase hadrosaurů neurální a hemální oblouky výrazně prominuly, takže ocas byl ze stran zploštěn. Končetiny byly podobné jako u iguanodontidů, ale prsty byly místo drápů ukončeny drobnými kopýtky. Vzdor tomu někteří autoři nepochybují o tom, že hadrosauři byli bipední (Ostrom 1964). Zachovaly se i otisky kůže hadrosaurů, které naznačují, že byla kryta uniformními nebo u jiných druhů naopak různě velkými hrbolky. Otisky kožní duplikatury mezi prsty končetin naznačují, že hadrosauři patrně žili poblíž vody. Tomu by zdánlivě nasvědčoval i ze stran zploštělý ocas. Naproti tomu osifikované epifyzy a šlachy naznačují terestrický způsob života (navíc je zřejmé, že se ocas díky vyztužení nemohl ohýbat). Vedle toho řada nálezů naznačuje, že životním prostředím hadrosaurů byly aridní oblasti, snad dokonce písčité pouště. Pozoruhodné je, že se nikdy nenalezla juvenilní stadia ve společnosti dospělých, což podporuje názor, že vejce byla kladena na nějakých společných hnízdištích, která dospělci po vykladení opouštěli. Důkazem jsou naleziště hromadných hnízdišť v podhůří Skalistých hor a v jižní Francii. Není také vyloučeno, že jejich různí zástupci byli přizpůsobeni odlišným prostředím (je sem řazeno přinejmenším 26 rodů).

V roce 1979 byla objevena kostra juvenilního hadrosaura, která byla později doplněna i nálezy vajec a celých hnízd. Tento nález byl popsán pod rodovým názvem *Maiasaura* (Horner a Makela 1979), ale důležitější je, že dal nahlédnout do problematiky sociálního chování dinosaurů. Tato pozorování byla v poslední době doplněna a potvrzena informacemi získanými na jiném druhu hadrosaura (*Hypacrosaurus*; Horner a Currie 1994). K nejdůležitějším rysům tohoto chování patří to, že mláďata zůstávala po nějakou dobu po vylhnutí na hnízdě (což dokládají nálezy drobných koster s málo osifikovanými epifyzami ve hnízdech) a dospělí jim přinášeli potravu. Je to jeden z nejstarších dokladů existence rodiny jako základní sociální jednotky v rámci populace.

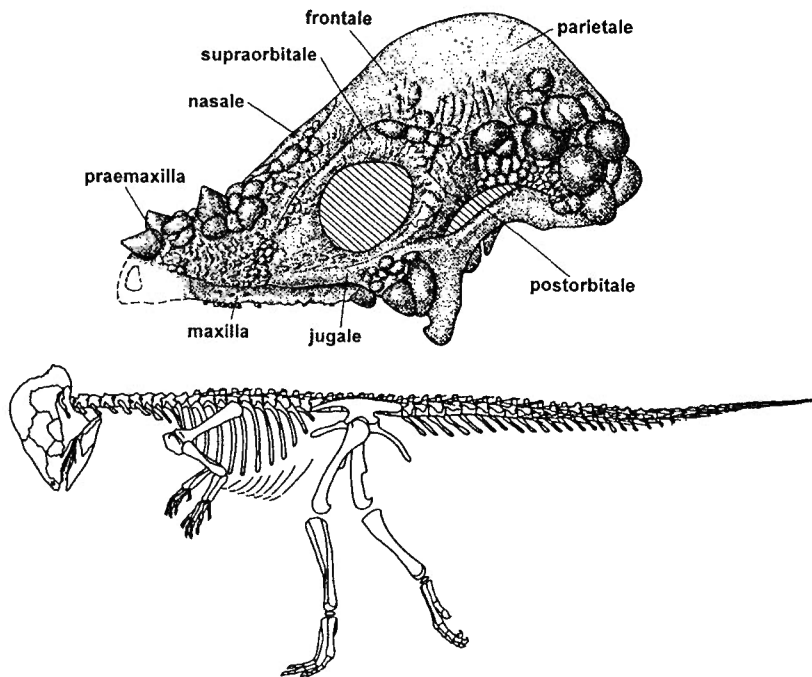
Pachycephalosauria

Pachycephalosauri (název souvisí se zesílením kostí na lebce) se řadou znaků odlišují od ornithopodů, hlavní vývojové linie ptakopaných. Byli spíše drobní, dosahovali maximálních velikostí okolo 5 m. Pohybovali se výlučně na zadních končetinách. Na první pohled nápadným znakem je vyklenutá lebka (frontalia a parietalia byla nápadně zesílena, splynulá do podoby frontoparietale; obr. 571). Zesíleny byly rovněž všechny kosti chránící mozek a kosti mezi orbitami (rovněž vnitřní stěny orbit byly zesíleny a na rozdíl od jiných dinosaurů kompletně osifikované). Nepochybně v souvislosti se zvýšením odolnosti lebky byla také uzavřena svrchní spánková jáma a squamosa vybíhala v mohutný dorzální hrbol. Všeobecně se má za to, že toto vše byla adaptace na vnitrodruhové kompetiční boje, při kterých docházelo k čelním nárazům mezi bojujícími jedinci. Povrchové kosti lebky byly výrazně skulpturované (u některých druhů např. postorbitale a squamosum nesly dlouhé kostní výběžky). Jiným důležitým znakem, i když při zběžném pohledu méně nápadným, je skutečnost, že jugale bylo přímo ve styku s quadratem, nikoliv prostřednictvím quadratojugale. Různý stupeň zesílení uvedených kostí zřejmě souvisí s ontogenetickým vývojem, případně s pohlavním dimorfismem.

Pachycephalosauri měli dentici uspořádanou v jediné řadě, zuby zploštělé, ale na obou stranách kryty sklovinou. Typ dentice naznačuje, že to byli herbivorní dinosauri. Praedentale bylo jen velmi malé. Postkranální kostra nese znaky primitivních ornithopodů, jediným rozdílem je krátká parapubis a naopak velmi dlouhá praepubis. Podél páteře probíhala hustá pleteň osifikovaných šlach, která z ní vytvářela rigidní útvar. Acetabulum bylo lemováno výlučně iliem a ischiem, zatímco drobné pubis bylo z kontaktu s acetabulem vyloučeno.

Pachycephalosauri existovali pouze v křídě. Jejich nejstarším zástupcem je rod *Yaverlandia* ze spodní křídly Anglie, který již měl kosti střechy lebeční zřetelně zesílené, přičemž frontalia navzájem splynula. Těžiště existence pachycephalosauridů bylo ve svrchní křídě Asie a Severní Ameriky; pouze jeden rod je znám z fosilního nálezu na Madagaskaru.

Na území dnešní Asie žily rody *Goyocephale* a *Homalocephale*, které však neměly lebku zesílenou, i když ostatními znaky se s pachycephalosauridy shodují. Byli velmi hojní ve svrchní křídě Mongolská a Číny. Protože neměli zesílenou lebku, bývají řazeni do oddělené čeledi Homalocephalidae.



Obr. 571 Nahoře lebka *Pachycephalosaur wyomingensis* (Dinosauria, Ornithischia, Pachycephalosauridae) ze svrchní křídly Severní Ameriky, bez spodní čelisti. Délka zobrazené části lebky přibližně 70 cm. Dole rekonstrukce kostry zástupce rodu *Stegoceras* ze stejné skupiny. Délka kostry přibližně 90 cm. Podle Suese a Galtona (1987) a Normana (1985), ze Sandera (1994).

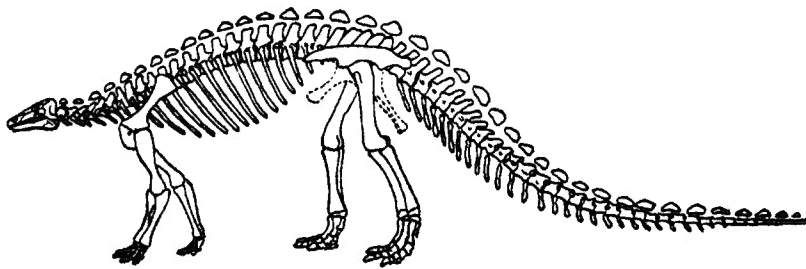
Stegosauria

Bylo již uvedeno, že v rané juře žili ptakopánví dinosauri, kteří měli na povrchu těla primitivní krunýř z dermálních osifikovaných destiček (např. u rodu *Scutellosaurus*; viz obr. 563). Na tyto formy mohl již přímo navazovat rod *Scelidosaurus* (obr. 572) ze spodní jury Anglie, který dosahoval až 4 m délky a až na to, že postrádal kostěné desky na hřbetě a bodce na ocase, připomíná již kvadrupední stegosauři. Pro tyto primitivní znaky je *Scelidosaurus* řazen do zvláštní čeledi, oddělené od vlastních stegosaurů.

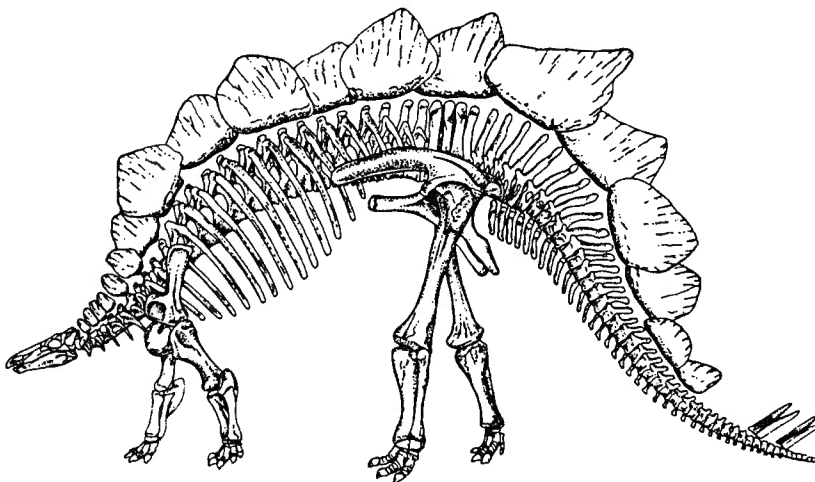
Charakteristickým znakem příslušníků čeledi Stegosauridae jsou dvě řady podélně uspořádaných kolmých a vzájemně alternujících desek na zádech a kostěné bodce na ocase. Jak desky, tak bodce byly ukotveny ve svalech nad těly obratlů a jsou to v podstatě útvary homologické s kostěnými štítky (osteodermi) moderních plazů (např. *Lepidosauromorpha*). Desky nebyly symetrické, a protože alternovaly (jejich postavení na pravé a levé straně těla se střídalo), považují se za derivát jediné mediální řady. Interpretují se jako thermoregulační zařízení, protože povrch desek je zvrasněn sítí žlábků, ve kterých patrně probíhaly podkožní cévy (Buffrénil a kol. 1986). Celek

pravděpodobně fungoval jako jakýsi výměník tepla (sloužil jak k rychlému ohřívání krve, tak i - v případě přehřívání organismu - k jejímu ochlazení). Lebka byla obvykle relativně dlouhá a nízká, Kost křížová vznikla splynutím 6-8 sakrálních obratlů. Byli to kvadrupední herbivoři, dosahující maximální délky okolo 9 m. Páteřní kanál byl v úrovni pánve výrazně rozšířen, neboť v něm byl uložen plexus zadní končetiny. Obdobné rozšíření je i v oblasti krční části páteře, kde je uložen plexus brachialis. Na rozdíl od jiných ptakopánvých nebyla po stranách páteře vytvořena pleteň osifikovaných šlach, což lze dávat do souvislosti s kvadrupedií. Oproti většině ostatních dinosaurů byla také tibia kratší než femur a její distální konec srostl jak s fibulou, tak i s přiléhajícími tarzálními elementy (astragalus, calcaneum). U některých stegosaurů byl zjištěn pohlavní dimorfismus.

Paleontologicky doložené období jejich existence sahá od střední jury (Anglie, Čína) do svrchní křídly (posledním fosilním nálezem je neúplný skelet nalezený v sedimentech koniaku v Indii). Nález ve svrchní křídě Indie se však nepovažuje za průkazný. Největšího rozkvetu dosáhli stegosauři v pozdní juře, kdy byli hojní na územích dnešní



Obr. 572 *Scelidosaurus harrisoni* (Dinosauria, Ornithischia, Scelidosauridae) ze spodní jury Anglie. Primitivní člen vývojové linie vedoucí ke stegosaurům. Krunýř na hřbetní straně těla byl ještě tvořen řadou drobných nediferencovaných desek. Délka těla do 4 m. Podle von Huenea (1956).

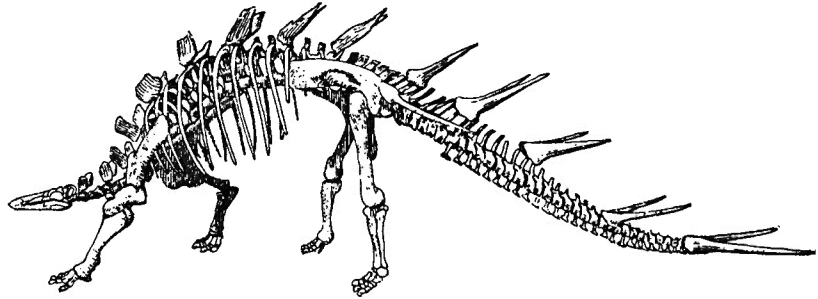


Obr. 573 *Stegosaurus unguulatus* (Dinosauria, Ornithischia, Stegosauridae) ze svrchní jury Severní Ameriky. Délka těla přibližně 6 m. Podle Gilmora, z Carrolla (1993).

Afriky, Asie, Evropy a Severní Ameriky. Nebyli početnou skupinou; dnes je známo něco málo přes deset rodů, což je na celé období jejich existence (řádově 100 milionů let) velmi málo. Nejznámějším rodem je *Stegosaurus* (obr. 573) ze svrchní jury Severní Ameriky, který měl na hřbetě 17 kostě-

ných desek a dva páry ocasních bodců. Rod *Kentrosaurus* (obr. 574) ze svrchní jury východní Afriky (Tendaguru) byl podobný, ale desky byly mnohem menší. *Huyangosaurus* pochází ze střední jury Číny a je někdy považován za výchozí formu stegosaurů.

Obr. 574 *Kentrosaurus aethiopicus* (Dinosauria, Ornithischia, Stegosauridae) ze svrchní jury východní Afriky (Tendaguru). Délka těla přibližně 5 m. Podle Henniga (1915).

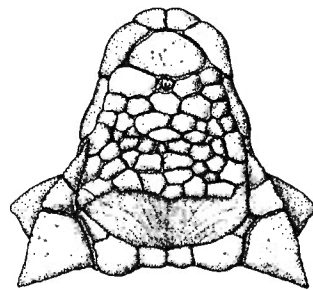


Ankylosauria

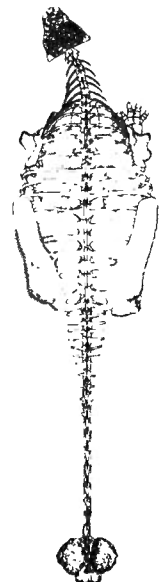
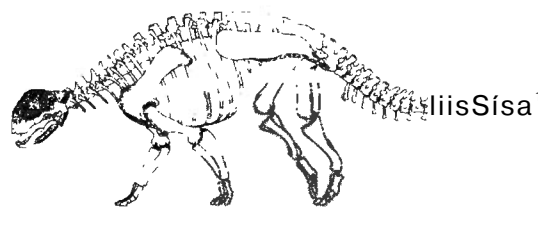
Byli to kvadrupední, herbivorní dinosauři, jejichž tělo bylo kryto kostěným pancířem. Poprvé se objevili ve střední juře. Velikost jejich těla kolísala od 1 m (juvenilní exempláře rodu *Pinacosaurus*) až do 10 m (dospělí jedinci rodu *Ankylosaurus*). Měli ze všech dinosaurů nejuplněnější pancíř, tvořený mozaikou dermálních desek, z nichž větší byly uspořádány do řad. Na krku splynuly do prstenců. Rovněž lebka byla kryta pevně přirostlými osteodermálními deskami (podobnými např. osifikovaným štítkům recentních ještěrek čeledi Lacertidae), takže švy mezi dermálními kostmi nebyly na povrchu lebky patrné. Horní spánková jáma byla

uzavřena. Trnové výběžky obratlů byly nízké, na rozdíl od výběžků u většiny ostatních dinosaurů, což bylo nepochybně ve vztahu s existencí pancíře. Pubis byla drobná a neúčastnila se na formování acetabula. Dno acetabula se druhotně uzavřelo, takže v něm chyběl otvor. Kost křížová byla vytvořena z osmi navzájem srostlých obratlů (synsacrum). Vzhledem k existenci pancíře přirostla žebra některých trupových obratlů k příčným výběžkům. Podobně i na ocase přirostla žebra k obřadovým centřům.

Celá skupina se dělí na dvě dobře definovatelné čeledi, i když některé formy (např. *Minmi*



Obr. 575 Nahoře lebka *Ankylosaurus magniventris* z dorzální strany (délka v mediální linii přibližně 50 cm), dole a vpravo *Euoplocephalus tutus* (Dinosauria, Ornithischia, Ankylosauridae) ze svrchní křídly Severní Ameriky při pohledu z levé a dorzální strany. Celková délka těla mírně přesahuje 4 m. Podle Coombse (1978) a Carpentera (1982), ze Sandera (1994) a Carrola (1993).

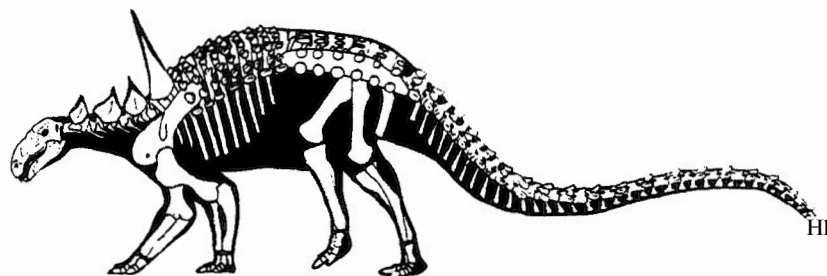


z Austrálie) představují směsici znaků obou. Ankylosauridae jsou charakterističtí osifikovanými zduřeninami na konci ocasu (jsou to ve skutečnosti navzájem srostlé kostěné destičky krunýře, osteodermy) a pevným srůstem palatina s kostmi mozkovny. Jejich lebka byla při pohledu z dorzální strany trojúhelníkovitého tvaru, protože posterolaterálně vybíhala v malé rohy (obr. 575). Tyto rohy jsou však přeměněné desky pancíře. Bylo již uvedeno, že podobné destičky kryly celou lebku, s výjimkou rodu *Pinacosaurus*, u něhož se tyto destičky druhotně redukovaly. Zuby byly v poměru k lebce jen drobné, při bázi však zesílené (toto zesílení se označuje jako cingulum). U rodu *Euoplocephalus* (obr. 575) bylo osifikováno rovněž oční víčko. Je zajímavé, že podobně jako u některých hadrosaurů byly i u ankylosaurů komplikované

dýchací cesty, protože vdechovaný vzduch procházel soustavou dutin v lebce.

Nodosauridae měli naproti tomu na bocích dlouhé trny a kostní útvar na konci ocasu jim chyběl (obr. 576). Čelisti byly úzké, připomínaly zobák a patrně byly přizpůsobené k uštípování rostlinné potravy. U některých primitivních forem (např. rod *Silvisaurus*) se ještě zachovaly premaxilární zuby. U rodu *Edmontonia* splynuly zuby do podoby oválné destičky. U rodu *Polacanthus* je krunýř nad pávní tvořen jedinou rozsáhlou deskou.

V křídě byli ankylosauri rozšířeni na všech kontinentech včetně Antarktidy, kupodivu však nikdy nebyli nalezeni na území dnešní Jižní Ameriky. Tvořili však jen nepatrnou součást fauny dinosaurů, i když na některých lokalitách (např. Djadochta v Mongolsku) jsou dosti hojní.

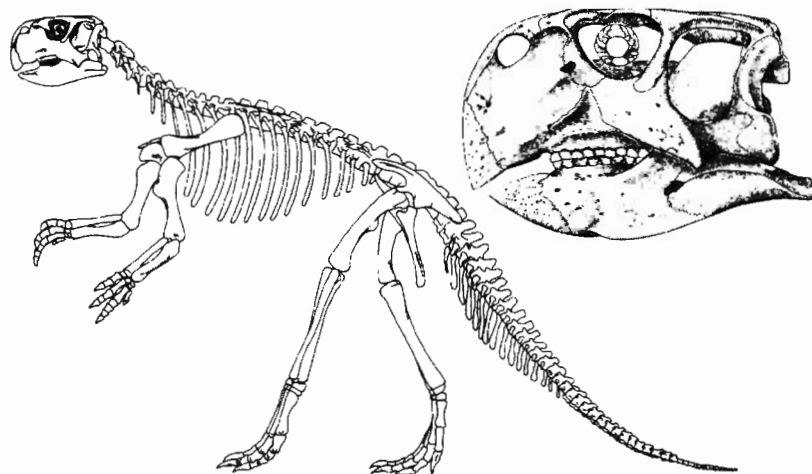


Obr. 576 *Sauropelta* sp. (Dinosauria, Ornithischia, Nodosauridae) ze spodní křídy Severní Ameriky. Podle Carpentera (1997).

Ceratopsia

Tato skupina se souhrnně označuje populárním názvem „rohatí dinosauri“. Byli to výrazně specializovaní (jak již jejich bizarní vzhled naznačuje) herbivoři pozdní křídy. Kromě různých výrůstků na lebce měli čelisti přetvořené do podoby zobáku, což zahrnuje i přítomnost nepárového elementu před premaxilami zvaného rostrale. Společnými

znaky všech ceratopsidů je i malá praepubis a krátká parapubis; chybí processus obturator. Žvýkácké svaly se patrně upínaly na okraj límce (pokud byl vytvořen), přičemž čelist se pohybovala předozadním směrem. Zuby na jedné straně postrádaly sklovinu a je zřejmé, že zubní výměna byla velmi rychlá.



Obr. 577 *Psittacosaurus mongoliensis* (Dinosauria, Ornithischia, Psittacosauridae) ze spodní křídy Mongolská. Primitivní ceratopsid s vyvinutým rostrale, avšak ještě bez límcovitých výrůstků na zadním okraji lebky. Délka těla přibližně 1,3 m. Podle Osborna (1924) a Serena a kol. (1988).

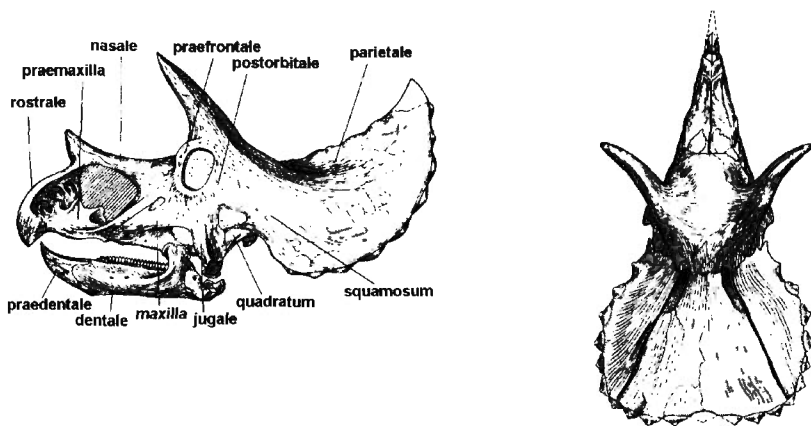
V pozdní křídě byli rozšířeni a celkem hojní na všech nynějších kontinentech severní polokoule, avšak poněkud zaráží, že nálezy z kontinentů jižní polokoule chybějí. Nejstarším zástupcem celé skupiny je *Stenopelix* ze spodní křídly Německa. Je doložen jen jedním exemplářem a navíc lebka chybí (jeho taxonomická příslušnost byla stanovena jen podle pánevních znaků).



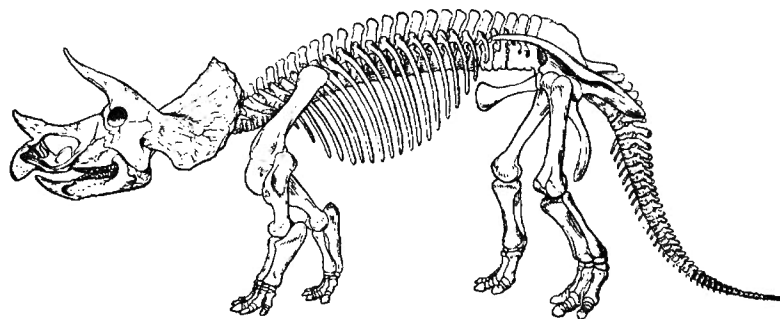
Obr. 578 *Leptoceratops gracilis* (Dinosauria, Ornithischia, Protoceratopsidae) ze svrchní křídly Severní Ameriky. Primitivní ceratopsid s náznakem vývoje krčního límce, avšak ještě bez rohů. Antorbitální okno je ještě vyvinuto, i když pouze jako rudiment. Délka spodní čelisti přibližně 25 cm. Podle Sternberga (1951).

Nejprimitivnější skupinou ceratopsidů jsou Psittacosauridae, reprezentovaní rodem *Psittacosaurus* (obr. 577) ze spodní křídly Asie. Byl ještě bipední, ale jeví již jasné tendence ke kvadrupedii. Patrně tvoří spojovací článek ceratopsidů k základní linii ptakopanvých dinosaurů. Jeho svrchní čelist byla již pozměněna do podoby izolovaného rostrale, a měla proto zobákovitý vzhled (odtud latinský název). Právě důkaz přítomnosti rostrale znamenal přechod tohoto rodu od ornithopodních dinosaurů k ceratopsidům (Mariánská a Osmólska 1975). Krční límec na zadním okraji lebky však ještě chyběl. Měli stejně jako pokročilejší Protoceratopsidae ještě tibií delší než femur, což naznačuje rychlý pohyb. Někteří autoři však pochybují o přímé fylogenetické návaznosti psittacosauridů na ostatní ceratopsidy, protože antorbitální okno u nich chybělo (zatímco u protoceratopsidů je ještě zachováno, i když jen v redukované podobě). Není proto vyloučeno, že obě čeledi představují nezávislé linie vzniklé ze společného základu.

Protoceratopsidi (ze svrchní křídly Severní Ameriky a Asie) byli ještě málo specializovaní. Projevuje se to v doposud nepatrně vyvinutém krčním límcem (viz např. rod *Leptoceratops*; obr. 578) a v absenci jakýchkoliv rohů. Tyto všechny znaky jsou vyvinuty až u příslušníků čeledi Ceratopsidae.



Obr. 579 *Triceratops* (Dinosauria, Ornithischia, Ceratopsidae) ze svrchní křídly Severní Ameriky. Nahoře lebka *T. brevicornis* v pohledu z levé strany a svrchu, dole celková rekonstrukce kostry *T. prorsus*. Délka těla přibližně 7 m. Podle Hatchera, Marshe a Lulla (1907).



Nejpokročilejší ceratopsidi (Ceratopsidae) jsou nacházeni pouze na nalezištích na západě Severní Ameriky. Nejznámějším je rod *Triceratops* (obr. 579). Pohyboval se kvadrupedně, zadní část lebky byla rozšířená do podoby límce, který přesahoval část krku. Límeček (obr. 580) však měl kromě funkce úponové plochy pro žvýkácké svaly (jeho centrální otvor byl potažen vazivovou membránou) také úlohu jako obranný štít a možná sloužil i jako sekundární pohlavní znak; svědčí o tom drobné šupiny a trny na okrajích (u rodů *Triceratops*, *Pentaceratops*), které u některých jedinců zcela chybějí. Není také vyloučeno, že krční límeček a na něm natažená kožní duplikatura hrály určitou roli při thermoregulaci (Barrick a kol. 1998). Na nosních kostech byly často vyvinuty „rohy“. Čelisti byly přeměněny do podoby zobákovitého útvaru, přičemž horní (tvořený nepárovým rost- rale) přesahoval dolní. Možná to byla obdoba praedentale.



Obr. 580 Vlevo nahoře *Monoclonius flexus*, vpravo nahoře *Chasmosaurus belli*, dole *Torosaurus gladius* bez spodní čelisti, všichni příslušníci čeledi Ceratopsidae ze svrchní křídly Severní Ameriky. Za pozornost stojí různý stupeň splývání kostí lebky a vývoj krčního štítu. Podle Lulla (1933) a Lambea (1913).

Vznik aktivního letu

Pomineme-li nesporné náznaky klouzavého letu u primitivních amniot ze spodního permu, pak nejstarším paleontologickým dokladem schopnosti obratlovců aktivně létat je pozdnětriasový ptakoještěř *Preondactylus buffarinii* z naleziště poblíž Bergama v Itálii (Wild 1983). Je to nejprimitivnější ptakoještěř, který se zachoval ve značně disartikulovaném stavu, ale je zřejmé, že jeho femur byl ještě stejně dlouhý jako humerus a tibie dokonce dvakrát delší než humerus. Jinými slovy, zadní končetiny byly ještě dlouhé, podobně jako u thekodontních předků ptakoještěřů, zatímco křídla byla ještě krátká. Z paleontologického záznamu této a dalších nejstarších (tzn. svrchnotriasových) ptakoještěřů rovněž vyplývá, že se na přední končetině nejdříve prodlužovaly distální elementy (terminální články prstů) a teprve později ty, které jsou umístěny proximálněji (metakarpy a předloktí).

Podobně jako v případě ptáků se i u ptakoještěřů vysvětluje původ aktivního letu dvěma teoriemi. První předpokládá, že schopnost letu se vyvinula u pozemních forem, druhá, že let vznikl u plazů pohybujících se ve větvích stromů (arboreální teorie). Pokud se týče fylogenetických vztahů, ani zde nepanuje názorová jednotka. Jedni se domnívají, že se aktivní let ptakoještěřů vyvinul u raných bipedních theropodů, tedy na přechodu mezi thekodonty a dinosaury (Padian 1983, 1984), a opírají své tvrzení o předpokládanou pozici zadních končetin pod tě-

lem a předpoklad digitigrádní chůze u forem, jakou je např. *Scleromochlus* (viz obr. 513). Problém je v tom, že *Scleromochlus* žil v době, ze které jsou již doloženy tři formy ptakoještěřů: *Preondactylus*, *Peteinosaurus* a *Eudimorphodon*.

Naproti tomu arboreální teorie předpokládá, že se aktivní let mohl vyvinout pouze při skocích nebo jiných dočasných pohybech vzduchem. Již triasoví ptakoještěři měli na prvních třech prstech přední končetiny výrazné zahnuté drápy, které byly dvakrát delší než drápy na zadních končetinách a bezpochyby sloužily k přichycování během pohybu ve větších. Fylogenetický původ odvozují zastánci této teorie od raných diapsidů (např. skupiny Eosuchia), u nichž lze ještě doložit řadu znaků, které u jamkozubých poté vymizely. Je to např. malá velikost těla (jen drobní živočichové se mohou vlastní pohybovou aktivitou udržet ve vzduchu), protažené krční obratle, osifikované sternum, protažený čtvrtý prst a další (Wild 1984).

Pro vznik ptačího letu byla důležitou predispozicí bipední chůze, která je známa u thekodontů a archosaurů (především dinosaurů). Avšak pohyb zadních končetin dinosaurů a ptáků se navzájem dosti liší v rozsahu pohybu stehenní kosti; u dinosaurů hrála tato kost ještě dominantní roli v pohybu zadní končetiny (viz obr. 539), zatímco u ptáků je více fixována a pohybuje se především tibiotarsus. Zřejmě to souviselo s redukcí ocasu a tím i redukcí kon-

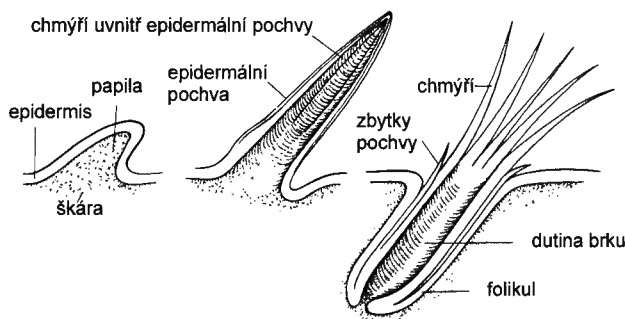
četinových svalů, které se na něj upínaly (Chiappe 1995c).

Vznikem ptačího letu se dnes zabývají dvě teorie, které se různou měrou překrývají. Jedna (zvaná kursoriální) předpokládá, že schopnost letu se vyvinula u drobných karnivorních theropodních dinosaurů z okruhu rodu *Velociraptor*, kteří rychle běhali s roztaženými předními končetinami, do nichž chytali potravu (např. hmyz). Druhá teorie (zvaná arboreální) předpokládá naopak formy pohybující se v korunách keřů nebo stromů, podobně jako mláďata dnešního hoacina, a snářející se dolů klouzavým letem (např. Bock 1985). Další stadium evoluce dokumentuje v obou teoriích *Archaeopteryx*, který se však ještě převážně pohyboval klouzavým letem, protože mu chyběly anatomické předpoklady pro zdvih křídla nad úroveň ramenního kloubu (Ostrom 1976b; viz však Burgers a Chiappe 1999, kteří se domnívají, že archeopteryx mohl aktivně létat). Toho se dosáhlo až u moderních ptáků vznikem acroracoidu, který otočil průběh šlachy m. supracoracoideus, takže ta začala křídlo zdvihát nad úroveň horizontály (obr. 581). S ptačím letem úzce souvisí i přesun těžiště těla dopředu a vznik typicky ptačího držení těla.

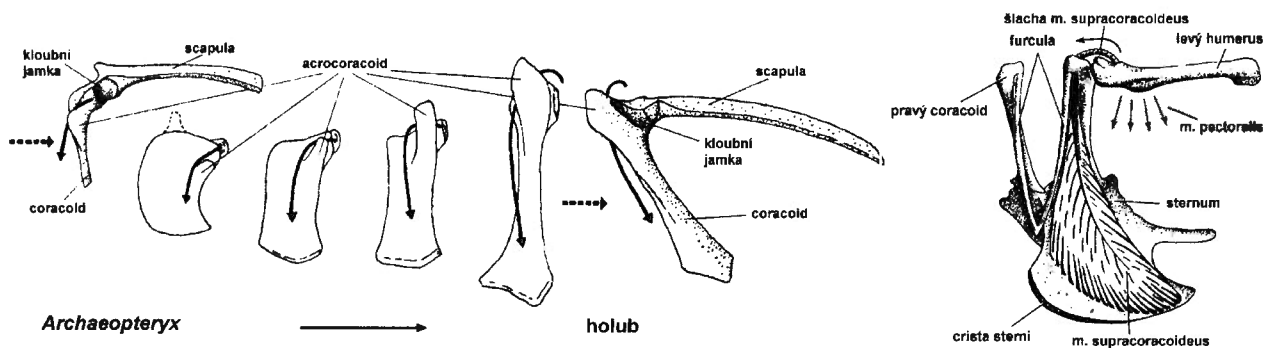
Samostatným problémem je vznik ptačího pera, o němž se dodnes spekuluje. Ptačí pero (obr. 582) embryonálně vzniká - stejně jako plazí šupina - z papily, což je shluk tkáně mesodermálního původu (škára), obsahující drobné krevní cévy. Papila se prodlužuje nad úroveň epidermis, čímž ji vyklenuje do podoby protáhlé kónické pochvy. Až potud se vývoj plazí šupiny a pera shoduje. V případě pera se však celý komplex (včetně epidermální pochvy) zanořuje pod povrch kůže invaginací, takže se vytváří tubulózní váček (folikul). Vnější rohovitá vrstva epi-

dermis (pochva pera) v určitém stadiu vývoje praská a papila, která se růstem mění v pero, se dostává do kontaktu s vnějším prostředím.

Evolučně původnější forma peří, tzv. prachové peří (plumae), kryje celé tělo a je tvořena chlupovitými útvary vyrůstajícími z jednoho místa (válcového brku zanořeného do kůže). Jeho primární funkcí je tepelná izolace, a má tedy význam při thermoregulaci. Prachovému peří je velmi podobný typ, který kryje tělo mláďat, tzv. neoptile; u dospělých ptáků se nahrazuje obrysovým peřím, kterému se říká (kromě názvu uvedeného dále) teleoptile. Peří krycí, resp. obrysové (pennae) má oproti prachovému peří složitější stavební schéma (obr. 583), dané jeho funkcí při aktivním letu. Skládá se z osní části zvané stvol (scapus), která je svým spodním dutým oddí-

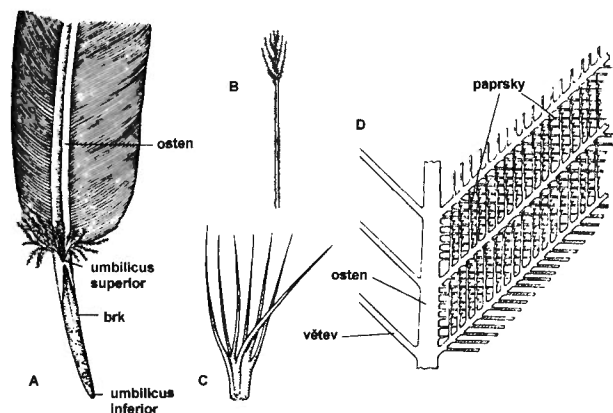


Obr. 582 Embryonální vznik ptačího prachového pera. Na obrázku vlevo je úvodní stadium, představující homologon šupiny plazů; mesoderm s povrchovou epidermis se vychlíplí do podoby papilárního útvaru. Epidermis na povrchu se mění v pochvu, mesodermální papila dává vznik základu vlastního pera. Celek (včetně epidermální pochvy) se posléze částečně zanořuje pod povrch okolní kůže do folikulu; nadpovrchová část pochvy praská a je odvrhována. Dutina brku je však stále v kontaktu s mesodermální vrstvou (tedy škárou) a je z ní vyživována. Podle Romera a Parsonse (1977).



Obr. 581 Hypothetická stadia ve vývoji kosti krkavčí (coracoid) u ptáků. Vlevo rekonstrukce scapulocoracoidu archeopteryxe v laterálním pohledu, vpravo tatáž část pletence lopatkového u moderních létavých ptáků (holub), mezi nimi pohled na mezistadia vývoje coracoidu při pohledu zepředu (tedy ze směru přerušovaných šipek). Změny průběhu šlachy m. supracoracoideus v důsledku expanze výběžku horního konce krkavčí kosti (acroracoidu) jsou vyznačeny tlustou čarou. Zcela vpravo je pro lepší porozumění anatomickému kontextu zakreslena v perspektivním pohledu na pletenec lopatkový moderních ptáků pozice m. supracoracoideus na sternu a coracoidu a pozice furculy. Podle Ostroma (1976b), z Ročka (1977) a Carrolla (1993).

lem zvaným brk (calamus) zanořena do kůže. Tento proximální konec nese otvůrek zvaný spodní pupek (umbilicus inferior), do něhož se během růstu pera zanořuje papila; po dosažení definitivní velikosti pera je dutina brku vyplněna řídkou odumřelou tkání. Horní, pružný oddíl stvolu se nazývá osten (rachis); nese prapor (vexillum) tvořený po obou stranách větvemi (rami, sing. rāmus). Z nich po obou stranách vyrůstají jemné paprsky (radii, sing. rádius). Z proximální části větve odstupují paprsky obloučkovité (radii arcuati), z distální části paprsky háčkovité (radii hamati), které se svými terminálními háčky (hamuli) opírají o proximální část paprsku; tato proximální část se nazývá radiolus (pl. radioli). Tím pero získává značnou pevnost, ale zároveň zůstává elastické. Pták věnuje hodně času tomu, aby při porušení této struktury znovu háčky o sousední radioli zaklesl (tzv. probírání peří). Na hranici mezi brkem a ostnem se nachází druhý otvůrek, tzv. horní pupek (umbilicus superior). V této části pera (při

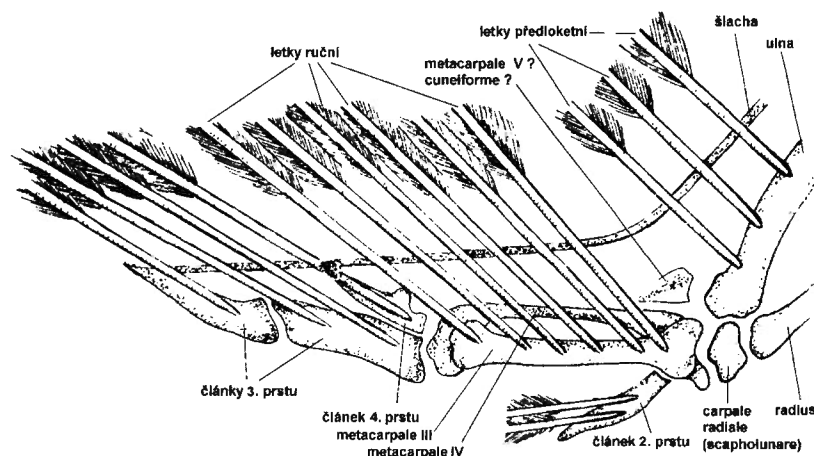


Obr. 583 Různé druhy ptačího peří. Tvarově charakteristické jsou letky a obrysová pera (A), která mají složitou strukturu (D). Evolučně původnější je však peří prachové (B, C), které má stejně jako srst thermoregulační funkci. Podle Gadowa a Bütschliho, z Romera a Parsonse (1977).

bázi praporu) může být různě vyvinutý chomáček chmýří zvaný hyporhachis. Mezi oběma typy existují přechody: peří prachovité (semiplumae) se podobá peří prachovému, má však vyvinutý osten. Peří vlasové (filoplumae) má osten, prapor však chybí.

Speciálním typem krycího peří jsou letky (remiges), umístěné na křídlech (obr. 584) a mající u létavých ptáků asymetrický prapor. Jestliže jsou ukotveny na distálních částech křídla (metakarpech a prstech), nazývají se letky ruční, resp. letky prvního řádu (remiges primariae). Jestliže jsou ukotveny proximálněji (na předloktí), nazývají se letky předloketní, resp. letky druhého řádu (remiges secundariae). Špice jejich brků jsou ukotveny v drobných doličcích na povrchu příslušných kostí (články 3. prstu, metacarpus III, ulna); podle tohoto znaku lze u fosilních ptáků dedukovat schopnost aktivního letu, i když peří samotné se nezachová. Na rudimentu druhého prstu je chomáček drobných per, tzv. alula, která má důležitou funkci při změnách rychlosti letu. Podobnou stavbu jako letky mají pera rýdovací (rectrices), která jsou ukotvena na pygostylu. Letky i rýdovací pera (v menší míře i pera obrysová) jsou ovládnuty svaly, u letek je jejich vzájemná pozice v křídle elasticky fixována šlachou podírající brky. Opeřené okraje kůže se nazývají pernice (pterylia), neopeřené jsou nažiny (apteria). Peří je periodicky odvrhováno a tento jev se nazývá pelichání (ekdysis).

Vesmíš se předpokládá, že peří původně sloužilo jako izolační vrstva usnadňující thermoregulaci (viz též Xu a kol. 2001). Teprve později získalo sekundární funkci při letu (Regál 1985). Tento názor je podporován rekapitulací v ontogenezi, kdy nejdříve vzniká prachové peří s izolační funkcí a teprve později je vyměňováno za útvary podílející se na letu. Avšak důkaz (i když některými paleontology zpochybňovaný; např. de Ricqlès, ústní sdělení) doposud nedokonalé endothermie u Enantiornithes, pře-



Obr. 584 Uspořádání letek na distálním konci ptačího křídla. Tento stav byl vyvinut již u archeopteryxe a vedle toho u některých křídlových dinosaurů (např. *Caudipteryx*, *Avimimus*). Pokud se však týče označení prstů, je u ptáků 1., 2. a 3. ve skutečnosti 2., 3. a 4., protože základy 1. a 5. prstu v embryogenezi zanikají. Podle Nejedlého (1967), terminologie upravena.

stože to již byli opeření a letuschopní ptáci, tuto představu poněkud zpochybňují (Chiappe 1995a). Někdy je proto vznik peří vykládán odlišně, například přímou přeměnou pláží šupin v aerodynamické struktury umožňující v prvních fázích pouze padákový, později klouzavý a nakonec aktivní let (Feduccia 1985, 1995).

Prvním znakem, který se projevil v evoluci mezi archeopteryxem a ptáky, je redukce ocasu do podoby pygostylu. Je vhodné podotknout, že pygostyl se nezávisle vyvinul i u pozdněkřídlových theropodních dinosaurů (Barsbold a kol. 2000). Tato změna nastala ještě dříve, než proběhly změny na páni (Wellnhofer 1995). Ze srovnání archeopteryxe se skupinou Enantiornithes na jedné straně a Ornithurae (moderními ptáky) na druhé straně vyplývá, že evoluce mezi archeopteryxem a oběma těmito nezávislými liniemi byla charakterizována změnami, které se v obou liniích objevily přibližně ve stejnou dobu (Martin 1983b, 1992). Zahnují např. ztrátu prstů a drápů na přední končetině, zkrácení ocasu a jeho přeměnu v pygostyl, vznik osifikovaného sternu s mohutným kylem, protažení coracoidů, přesun ramenní kloubní jamky do postavení směřujícího nahoru a vznik kanálku na spojnici coracoidů, scapuly a humeru. To vše umožnilo zdvihát křídlo nad úroveň horizontály, což bylo důležité pro vzletání ze země. U primitivních raněkřídlových ptáků z Číny a Španělska je zřejmé, že pletenec lopatkový, přední končetiny přeměněné v křídla a sternum byly již definitivně v ptačí podobě, zatímco pletenec pánevní a zadní končetiny zůstaly ještě nezměněny v ancestrální podobě (*Concornis* a *Noguerornis* měly ještě nesrostlé symfýzy mezi oběma částmi páneve). Zdá se proto, že evoluce křídel předbíhala evoluci zadních končetin (Chiappe 1995c, Zhou 1995), což se považuje za skutečnost podporující arboreální teorii o vzniku ptačího letu. Všech nutných dispozic k aktivnímu letu bylo již dosaženo na konci raně křídly (Padian 1996).

Samotná přeměna přední končetiny v křídlo, jehož charakteristickým rysem je redukce počtu prstů a vzájemné splývání distálních článků, je předmě-

tem neustálé diskuse. Vychází-li se z podobnosti s dinosaurů, pak by nejdelší zachovaný prst měl být druhý, na náběhové straně křídla (jako podpora aluly) by měl být rudiment prvního prstu a směrem dozadu by měl být rudiment třetího prstu. To však nesouhlasí se způsobem embryonálního zakládání končetinových paprsků recentních ptáků, kde se nejdříve redukují první a pátý, takže v definitivním stavu u dospělce tvoří osu křídla třetí paprsek, na náběhové straně křídla zůstává druhý a na zadní čtvrtý (Burke a Feduccia 1997, Hinchliffe 1977, 1985, 1997, Hinchliffe a Hecht 1984, Wagner a Gauthier 1999; viz obr. 584).

Při aktivním letu je velmi důležitá alula (drobný chomáček peří na rudimentu 1. prstu; viz obr. 584), neboť dovoluje velmi pomalý let při současném zachování dostatečné stability. Primitivní let musel být velmi prudký, aby se dosáhlo účinnosti kormidlování ocasioní letkami. Existence aluly je doložena již u spodnokřídlového ptáka *Eoalulavis*, který žil před 125 miliony let na území dnešního Španělska (lokality Las Hoyas), a z její přítomnosti lze dedukovat, že mechanismus, který moderním ptákům dovoluje létat a manévrovat i za velmi nízkých rychlostí, vznikl velmi záhy (Padian 1996, Sanz a kol. 1996).

Z nemorfologických změn, které doprovázely ranou evoluci ptáků, je nutné uvést thermoregulaci, která se zřejmě objevila až ve stadiu pozdějším, než je archeopteryx; dokládá to existence přírůstkových vrstev pozorovatelných na výbrusech kostí zástupců skupiny Enantiornithes (Chinsamy a kol. 1994).

Ačkoliv se klíční kosti srostlé do podoby písmene „V“ (furcula) považují za důležitý biomechanický předpoklad pro aktivní let (podle výzkumů založených na rentgenových filmech brání při mávání křídly uskřinutí orgánových struktur probíhajících mezi ramenními klouby) a furcula je typickým ptačím znakem, byly podobné útvary nalezeny i u nejrůznějších skupin dinosaurů (Bryant a Russell 1993). Podle nahodilosti výskytu se usuzuje, že furcula vznikla konvergentním vývojem (nezávisle v různých skupinách), a furcula ptáků proto není homology s obdobně nazývanou strukturou u dinosaurů.

Ptáci

Systém:
(Podle Feduccii
1996)

Třída:* Ptáci (Aves) (svrch, jura - recent)

Podtřída: Sauriurae (svrch, jura - svrch, křída)

Infratřída: Archaeornithes (svrch, jura)

Rád: Archaeopterygiformes (svrch, jura)

Řád: Confuciusornithiformes (sp. křída)

* Viz poznámka za systémem ptáků.

- Infratřída: Enantiornithes (sp. křída - svrch, křída)
 Řád: Sinornithiformes (sp. křída)
 Řád: Cathayornithiformes (sp. křída)
 Řád: Iberomesornithiformes (sp. křída)
 Řád: Gobipterygiformes (svrch, křída)
 Řád: Alexornithiformes (svrch, křída)
 Řád: Enantiornithiformes (sp. křída - svrch, křída)
 Řád: Patagopterygiformes (svrch, křída)
- Podtřída: Ornithurae (sp. křída - recent)
 Infratřída: Odontornithes (sp. křída - svrch, křída)
 Řád: Hesperornithiformes (sp. křída - svrch, křída)
- Infratřída: Neornithes (syn. Carinatae) (sp. křída - recent)
 Nadřád: Ambiortimorphae (sp. křída - svrch, křída)
 Řád: Ambiortiformes (sp. křída)
 Řád: Ichthyornithiformes (svrch, křída)
 Řád: Apatornithiformes (svrch, křída)
- Nadřád incertae sedis
 Řád: Gansuiformes (sp. křída)
 Řád: Chaoyangiaformes (sp. křída)
- Nadřád: Palaeognathae (paleocén - recent)
 Řád: Lithornithiformes (paleocén - eocén)
 Řád: Remiornithiformes (svrch, paleocén)
 Řád: Tinamiformes (svrch, pliocén - recent)
 Řád: Rheiformes (svrch, paleocén - recent)
 Řád: Struthioniformes (stř. eocén - recent)
 Řád: Dromornithiformes (oligocén - recent)
 Řád: Casuariiformes (miocén - recent)
 Řád: Apterygiformes (pleistocén - recent)
 Řád: Dinornithiformes (pleistocén - recent)
 Řád: Aepyornithiformes (pleistocén - recent)
- Nadřád: Neognathae (svrch, křída - recent)
 Řád: Charadriiformes (svrch, křída - recent)
 Řád: Anseriformes (svrch, křída - recent)
 Řád: Gastornithiformes (syn. Diatrymiformes)
 (svrch, paleocén - stř. eocén)
 Řád: Sandcolliiformes (eocén)
 Řád: Sphenisciformes (svrch, eocén - recent)
 Řád: Procellariiformes (? sp. oligocén, svrch, oligocén - recent)
 Řád: Pelecaniformes (sp. eocén - recent)
 Řád: Ciconiiformes (svrch, eocén - recent)
 Řád: Falconiformes (svrch, eocén - recent)
 Řád: Galliformes (sp. eocén - recent)
 Řád: Gruiformes (sp. eocén - recent)
 Řád: Podicipediformes (sp. miocén - recent)
 Řád: Pteroclidiformes (recent)
 Řád: Threskiornithiformes (recent)
 Řád: Phoenicopteriformes (stř. eocén - recent)
 Řád: Gaviiformes (svrch, eocén - recent)
 Řád: Columbiformes (svrch, eocén - recent)
 Řád: Psittaciformes (sp. eocén - recent)
 Řád: Coliiformes (svrch, eocén - recent)
 Řád: Musophagiformes (oligocén - recent)
 Řád: Cuculiformes (eocén - recent)
 Řád: Opisthocomiformes (svrch, miocén - recent)
 Řád: Strigiformes (svrch, paleocén - recent)
 Řád: Caprimulgiformes (sp. eocén - recent)
 Řád: Apodiformes (sp. eocén - recent)
 Řád: Trogoniformes (svrch, eocén - recent)
 Řád: Coraciiformes (sp. eocén - recent)
 Řád: Piciformes (sp. pliocén - recent)
 Řád: Passeriformes (sp. eocén - recent)

Diagnóza: Endothermní obratlovci primárně se schopností aktivního letu; mají vidlicovitě srostlé klíční kosti do podoby útvaru zvaného furcula (není homologon furculy některých dinosaurů; Bryant a Russell 1993); sternum vždy vyvinuto; otvor v acetabulu chybí. Peří se již nepovažuje za diagnostický znak ptáků (viz Wellnhofer 1998).

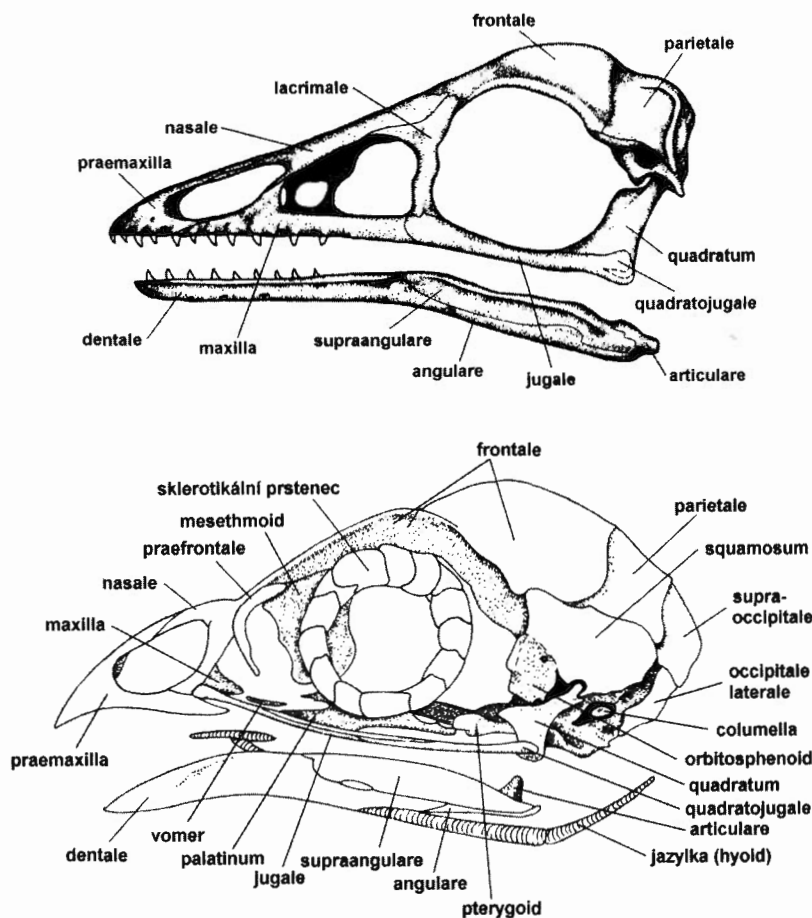
Poznámka: Ptáci jsou tradičně klasifikováni v systému obratlovců jako samostatná třída. Sledujeme-li však zpětně fylogenetický vývoj obratlovců, vidíme, že ptáky lze spolu s thekodonty, krokodýly, ptakoještěry a dinosaury zahrnout do skupiny Archosauria, ty mezi diapsidy a ty - vedle synapsidů a dalších, viz str. 244 - mezi Amniota. Z toho vyplývá, že správnější by bylo klasifikovat ptáky (a podobně i savce; viz str. 347) na mnohem nižší taxonomické úrovni, než jsou např. obojživelníci. Úroveň třídy se však zde zachovává z praktických důvodů, i když to v kontextu fylogeneze všech obratlovců není správné.

Ptáci mohou být charakterizováni řadou znaků na kostře (obr. 585,586,587), avšak mnoho z těchto znaků se vyskytovalo již na evoluční úrovni primitivnějších amniot (např. čelisti přeměněné na zobák, bipední pohyb, splývání kostí na lebce, změny na pánvi, redukce elementů distální části přední končetiny, klíční kosti na ventrálním konci navzájem srostlé apod.). Řada těchto rysů však vznikla konvergentním vývojem ve fylogenetických liniích, které s ptáky nejsou příbuzné; Kurzanov (1983,1987) nazývá tento jev, tedy vznik ptačích znaků v různých fylogenetických liniích „ornithizací“.

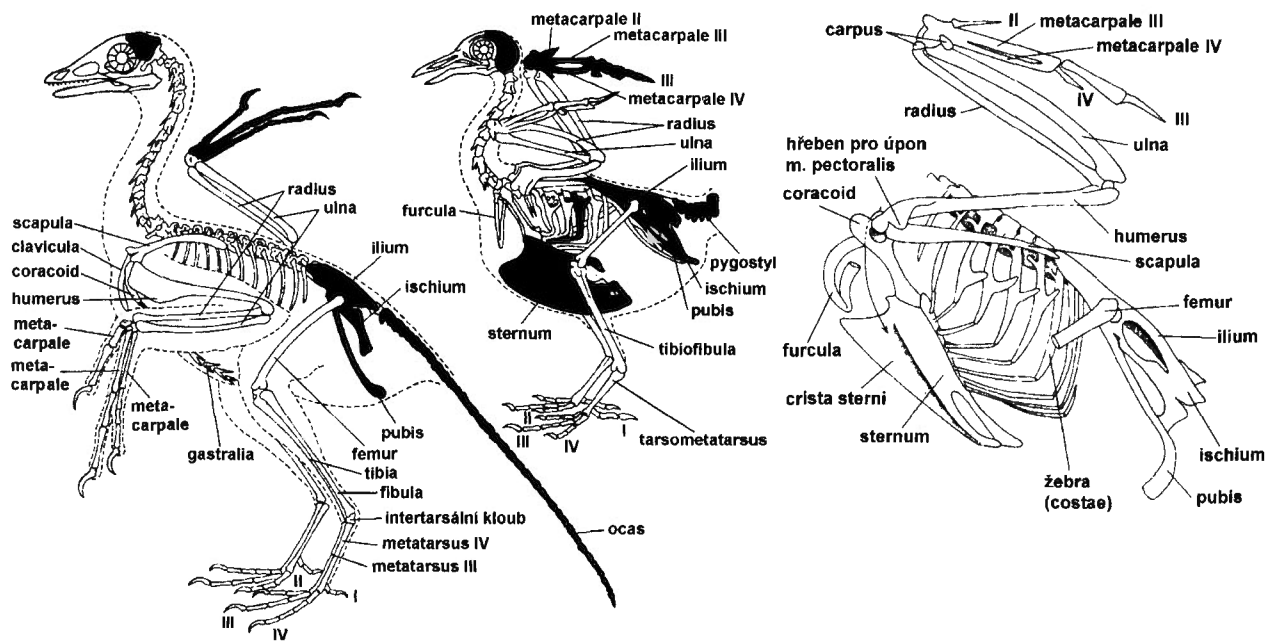
Kromě toho lze ptáky charakterizovat pomocí znaků, které se na fosiliích nezachovávají. Jako příklad je možné uvést relativně malé plíce; efektivnost dýchání je však zvyšována tzv. plicními vaky (obr. 588), které zasahují do nejrůznějších částí těla a dokonce i do dřevěné dutiny některých kos-

tí. Nepodílejí se na výměně plynů, ale jejich hlavní význam je v tom, že umožňují stálý průchod vzduchu plícemi.

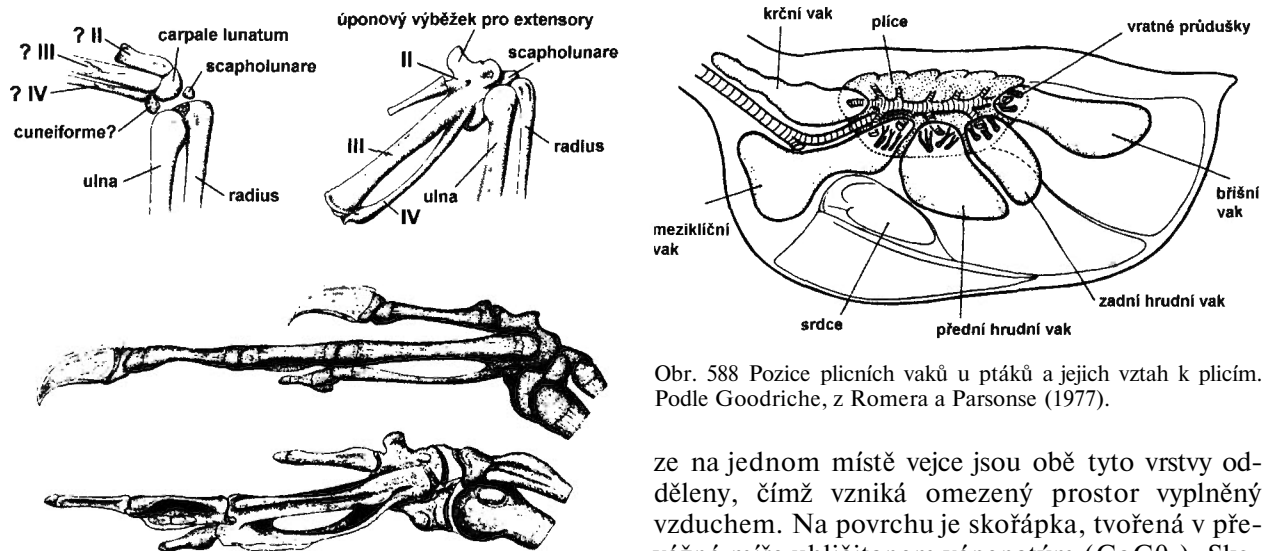
Při charakteristice ptáků je nutné zmínit také ptačí vejce (obr. 589), protože je největším jednobuněčným živočišným útvarům. Je kryto pěti obaly. Primární buněčnou membránu reprezentuje tenká blanka na povrchu žloutku (membrána vitellina), k jejímuž povrchu se přikládá další, obdobně tenká blanka, vyloučená však již stěnou vejcovodu. Dalším obalem je bílek, který je velmi tekutý (obsahuje 85 % vody), a proto je žloutek v této vrstvě polohově fixován zahuštěnými prvky bílku, tzv. chalazami (chalazae); bílek slouží především jako prostředí, ve kterém vajíčko nemůže podlehnout deformaci, a rovněž k výživě zárodku. Na povrchu bílku leží další dvě vrstvy (zvané vnitřní a vnější papírová blána), tvořené navzájem propojenými keratinovými vlákny. Pou-



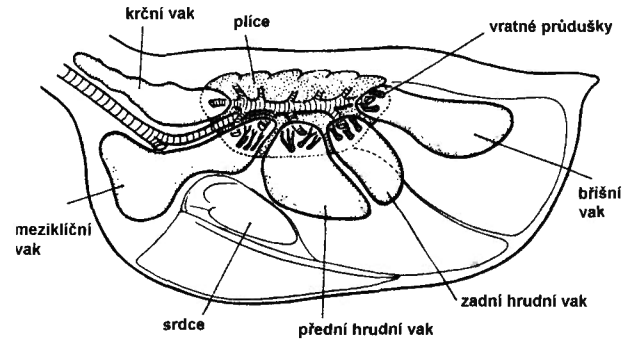
Obr. 585 Porovnání lebky archeopteryxe s lebku kuřete starého 2-3 dny, kdy je ještě zachována identita původních kostí. Podle Martina (1991), z Feduccii (1996) a Jollicheho, ze Špinara (1984).



Obr. 586 Porovnání kostry archeopteryxe (vlevo) s kostrou moderního ptáka (vpravo). Černě jsou vyznačeny elementy, které se při evoluci mezi těmito stadii nejvíce pozměnily (mozek, autopodium, pánev, pygostyl, sternum). Zcela vpravo je část kostry moderního ptáka (*Anser*) s pletencem lopatkovým, křídlem a pánví. Zpevnění hrudního koše je dosaženo příčnými výběžky na žebrech (processus uncinati). Šipka vyznačuje průběh m. supracoracoideus (srv. obr. 581). Podle Kuhn-Schnydera (1977) a Thompsona (1964), ze Špinara (1984).



Obr. 587 Porovnání distální části přední levé končetiny u archeopteryxe (vlevo nahoře) a moderního létavého ptáka (vpravo nahoře). Pod nimi stejná část křídla hoacina v embryonálním stavu a (zcela dole) dospělého hoacina. Metacarpalia jsou označena římskými číslicemi, přičemž se vychází z podobnosti v redukci přední končetiny u theropodních dinosaurů; embryogeneze křídla moderních ptáků však naznačuje, že nejdelší paprsek reprezentuje 3. prst (viz též obr. 586). Podle Ostroma (1976), z Carrolla (1993), a podle Heilmanna (1926).



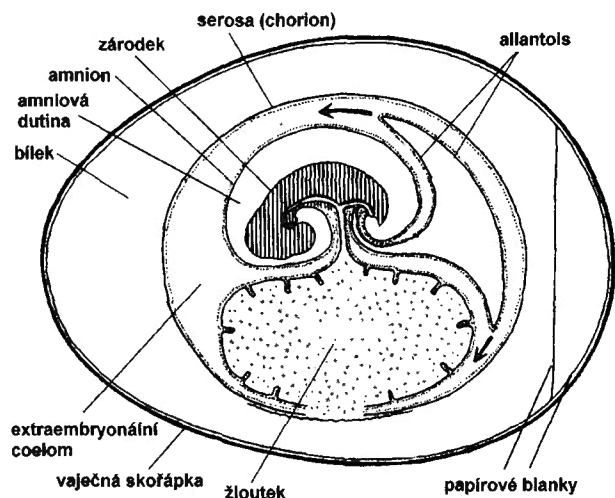
Obr. 588 Pozice plicních vaků u ptáků a jejich vztah k plicím. Podle Goodriche, z Romera a Parsonse (1977).

ze na jednom místě vejce jsou obě tyto vrstvy odděleny, čímž vzniká omezený prostor vyplněný vzduchem. Na povrchu je skořápka, tvořená v převážné míře uhličitánem vápenatým (CaCO_3). Skořápka je porézní, avšak póry jsou vyplněny kolagenním materiálem.

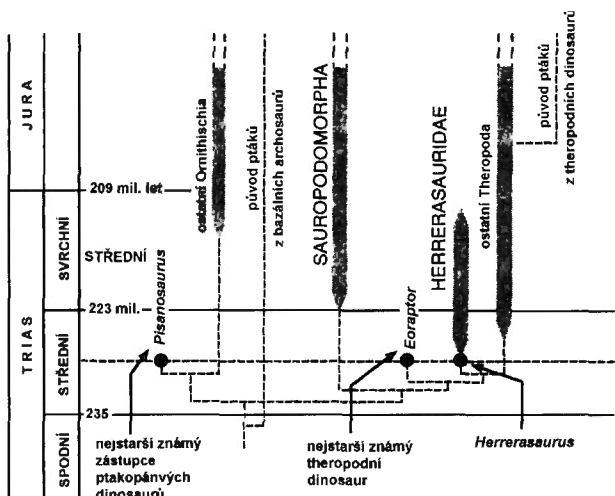
Detailní posloupnost anatomických změn při vzniku ptáků (viz obr. 586) lze rekonstruovat poměrně přesně, od vzniku peří přeměnou plazí šupiny (viz obr. 582) přes redukci zubů, relativní zvětšení mozku (zejména cerebelární části) a změny v ocasní části páteře a na končetinách (vznik pygostylu, splývání elementů distální části přední

končetiny při vzniku křídla apod.). O některých dalších bylo již pojednáno při úvahách o vzniku aktivního letu. Avšak situace je mnohem nepřehlednější, pokud se uvažuje o fylogenetickém původu ptáků. Přehled starších názorů na fylogenetický původ ptáků podává např. Hecht (1985). Současný stav lze charakterizovat tak, že dnes stále existují v zásadě dvě teorie o původu ptáků (obr. 590).

Mezi laiky populární a široce rozšířenou teorií je vznik ptáků z bipedních a dravých theropodních



Obr. 589 Schéma stavby ptačího vejce. Postupná expanze allantois během vývoje zárodku je naznačena šipkami. Podle Balinského (1975).



Obr. 590 Dvě hlavní hypotézy o vzniku ptáků vyjádřené ve stratigrafickém kontextu. *Pisanosaurus* je nejstarším známým ptakopánvým dinosaur (Ornithischia), *Eoraptor* a *Herrerasaurus* jsou podle některých autorů nejstaršími známými theropodními dinosaur (Saurischia, Theropoda). Všechny tyto formy pocházejí ze souvrství Ischigualasto (přibližně -230 mil. let). Podle Serena a kol. (1993), z Feduccii (1996).

jurských dinosaurů podobných rodu *Velociraptor* (např. Ostrom 1973, 1976b). Někdy jsou ptáci dokonce považováni za opeřené dinosaur (Gauthier a Padian 1985, Padian a Chiappe 1997), nebo naopak opeření dinosaurů za ptáky; oba názory jsou poplatné užitým taxonomickým metodám (Wellnhofer 1998). Teorie o blízké fylogenetické příbuznosti ptáků s theropodními dinosaur je založena na široké paletě shod či podobností, avšak není jisté, zda tyto shody nevznikly konvergentním vývojem, jak by mohl naznačovat např. rod *Avimimus* ze svrchní křídly Mongolská (Kurzanov 1987), theropodní dinosaur s množstvím ptačích znaků (Molnar 1984), nebo křídloví opeření dinosaurů ze severovýchodní Číny (viz výše str. 310), kteří jsou doloženi až z doby, kdy ptáci již existovali, nikoliv však z období, které předcházelo vzniku ptáků, tedy z jury. Kromě stratigrafických disproporcí je další překážkou přijetí této teorie embryogeneze některých typicky ptačích struktur (např. distální část křídla; viz výše), která se situací u dinosaurů neshoduje.

Druhá teorie odvozuje ptáky přímo z triasových archosaurních plazů, především thekodontů (Tarsitano a Hecht 1980, Hou a kol. 1999), z nichž mj. vznikli také dinosaurů. Jedním z těchto triasových archosaurů je *Megalancosaurus* (pozdní trias, Udine v Itálii), který i z geochronologického hlediska vyhovuje lépe než křídloví dinosaurů s ptačími rysy. Tento archosaur měl již řadu ptačích znaků, například dozadu vyklenutou mozkovnu s velkým týlním otvorem posunutým do posteroventrální pozice, velké očníce, protáhlé krční obratle a zobákovité čelisti zužující se vpředu do špičky. Zuby na premaxile byly redukovány a většina jich byla na maxile; to odpovídá procesu redukce zubů u křídlových ptáků, kde zuby jsou zachovány jen na maxile. Některými znaky se *Megalancosaurus* podobá archeopteryxovi, např. šavlovitou lopatkou a tím, že distální část přední končetiny je přizpůsobená arboreálnímu způsobu života, s prsty opatřenými drápy. To by mohlo naznačovat arboreální radiaci triasových archosaurů podobných ptákům, která předcházela vzniku ptáků (Feduccia a Wild 1993). V souvislosti s původem ptáků z archosaurů se často zmiňuje i *Longisquama* (viz obr. 511), velmi bizarní thekodont s ptačími znaky (furcula, pérovitě protažené šupiny, které místy připomínají peří). Někteří autoři navazují ptáky dokonce přímo na triasové krokodýly (Walker 1972, Martin 1983a, b, Whetstone 1983, Whetstone a Whybrow 1983), ale to je dáno - stejně jako u dinosaurů - podobností znaků vzniklých paralelní evolucí z thekodontního základu.

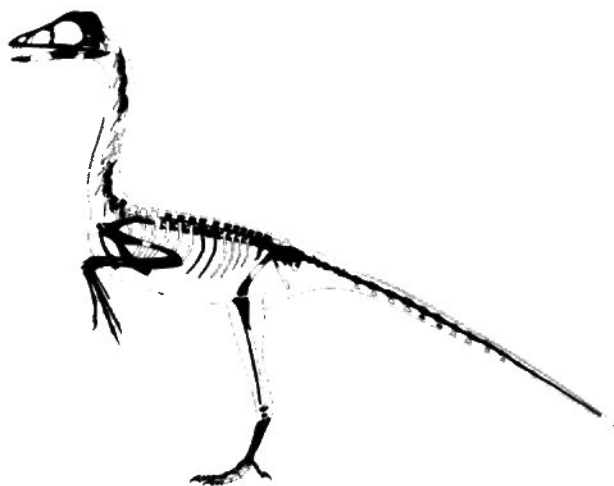
Od původu nejstarších ptáků je nutné odlišit problém původu moderních ptáků (podtřídy Ornithurae). Z tohoto hlediska je nutné z okruhu

předků moderních ptáků vyloučit jak archeopteryxe (Martin 1985), tak i skupinu Enantiornithes (Martin 1995).

Jurští ptáci

V svrchním triasu Severní Ameriky (Texas) byly nalezeny velice neúplné zbytky popsáné jako *Protoavis texensis* (obr. 591; Chatterjee 1991, 1994, 1995, 1998, 1999). Pocházejí z doby před 225 mil. let a předcházejí tedy archeopteryxe o plných 75 mil. let. Podle autora popisu mají řadu znaků identických s moderními ptáky, např. orbitu splynulou s oběma spánkovými jámami, strukturu pánve a další. Kromě toho na ulně byly nalezeny známky ukotvení brků, podobně jako u moderních létavých ptáků. Zuby se zachovaly pouze v přední části čelistí. Tyto interpretace však vyvolaly mohutnou polemiku a dodnes se tento nález nepřijímá jednoznačně.

Ze svrchní jury oblasti Karatau ve střední Asii pocházejí otisky pérovitých útvarů popsáných jako *Praeornis sharovi* (Rautian 1978); později však byly zpochybněny a nyní jsou interpretovány jako otisk listu cykasu (Feduccia 1996). Pomineme-li dále soubor předpokládaných ptačích stop z přelomu triasu a jury Afriky a Severní Ameriky (Ellenberger 1974, Lockley a kol. 1992) a pochybné zbytky z Morisson Formation v Severní Americe (Colorado), souhrnně diskutované Molnarem (1984), je nejstarším obratlovcem, kterého je mož-

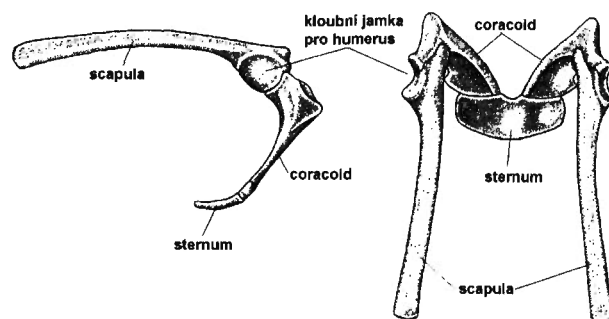


Obr. 591 Rekonstrukce skeletu předpokládaného nejstaršího ptáka *Protoavis texensis* ze svrchního triasu Severní Ameriky (Texas). Výrazně pokročilé jsou zejména znaky na lebce. Tento nález je z vrstev o 75 milionů let starších, než je stáří archeopteryxe, avšak jeho zveřejnění vyvolalo značnou názorovou kontroverzi a jeho hodnověrnost je zpochybňována. Délka těla přibližně 65 cm. Podle Chatterjeeho (1991).

né zařadit bezpečně k ptákům, *Archaeopteryx* (viz obr. 585, 586, 587, 592) ze svrchní jury Bavorska. Anatomie archeopteryxe je známa podle sedmi dostupných exemplářů (přesný počet je však obtížné stanovit, protože některé další jsou možná v soukromém vlastnictví; Viohl 1999, ústní sdělení).

Prvním v pořadí nálezů bylo izolované pero, nalezené v roce 1860. O několik měsíců později byl publikován (v. Meyer 1861) nález kostry s otisky peří, dnes známý jako „londýnský exemplář“, protože byl záhy prodán do Britského muzea. Další kosterní nález pochází z roku 1877 a dnes je znám jako „berlínský exemplář“. Třetí kosterní exemplář byl nalezen až v roce 1955 a byl po dlouhou dobu uložen v soukromém muzeu v Maxbergu. Čtvrtý exemplář, objevený ve stejné oblasti již v roce 1855, byl vystaven jako *Pterodactylus crassipes* v Teylerově muzeu v Haarlemu v Holandsku a jeho správné zařazení k rodu *Archaeopteryx* bylo rozpoznáno až v roce 1970. Pátá kostra byla dlouho považována za mladého jedince theropodního dinosaura rodu *Compsognathus*, protože postrádá otisky peří; dnes je známa jako „eichstátský exemplář“ (bar. příl. obr. 36).

Všechny tyto kostry dokládají, že *Archaeopteryx* měl ještě dlouhý ocas. V přední části měl již dobře vyvinutou furculu (srostlé klíční kosti) v podobě písmene „U“. Poslední objevený exemplář dokládá existenci malého čtvercovitého sternu (viz obr. 592; Wellnhofera 1993b); až do té doby se předpokládalo, že sternum chybělo nebo bylo



Obr. 592 *Archaeopteryx bavarica*. Rekonstrukce pletence lopatkového při pohledu z pravé strany (vlevo) a v dorzálním pohledu. Oproti všem ostatním exemplářům archeopteryxe je zachováno sternum. Podle Wellnhofera (1993b), z Feduccii (1996).

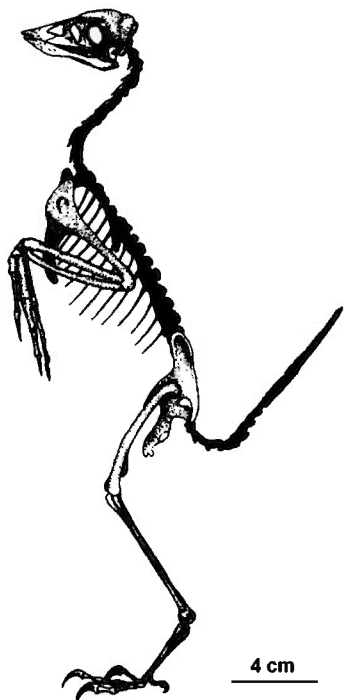
pouze chrupavčité, a tento znak se uváděl mezi důkazy, že *Archaeopteryx* nebyl schopen mávavého letu. Křídlo nemohl ještě zdvihat nad úroveň ramenního kloubu, protože výběžek zvaný acroceraoid (viz obr. 581), který u moderních ptáků otáčí šlachy svalu m. supracoracoideus dorzálním směrem a umožňuje tak křídlo zdvihat a působit proti prsním svalům stahujícím křídlo dolů, nebyl ještě vyvinut. Naopak dobře vyvinuté peří s asymetrickým praporem na křídlech i na ocase se považuje za důkaz jeho dobrých letových schopností (Rietschel 1984), a v důsledku toho se *Archaeopteryx* považuje za poměrně pokročilé stadium v evoluci ptáků (Chiappe 1999).

Směsice pláčích a ptačích znaků způsobila, že se *Archaeopteryx* neinterpretuje jednoznačně: Někteří jej považují za terestrického živočicha, pouze

s omezenou nebo žádnou schopností letu, který buď lovil hmyz v rychlém běhu (Ostrom 1974, 1985, Peterson 1985, Yalden 1985), nebo v mělkých vodách jako volavky a peří na křídlech používal k zastínění vodní hladiny (Thulborn a Hamley 1985). Jiní jej považují za arboreálního živočicha, který byl schopen snášet se na zem klouzavým letem, někteří dokonce za dobrého letce, o čemž by svědčila skutečnost, že byl nalezen v sedimentech mořské laguny v mnohakilometrové vzdálenosti od původní pobřežní linie (Viohl 1985), nebo mohutná cerebelární část mozku (Bühler 1985), charakteristická pro moderní létavé ptáky. Jeho životním prostředím byla křovinná (nikoliv stromová) vegetace složená z jehličnanů a benetitů. Drápy na křídlech mohly tedy sloužit k pohybu ve větvích, nikoliv však ke šplhání po kmenech (Viohl 1985).

Křidovi ptačí

Nejstarší skutečný pták se zobákem a bez zubů je *Confuciusornis* (obr. 593), pocházející z jezerních sedimentů střední spodní křídy (střední barrem) v severovýchodní Číně (provincie Liao-ning, asi 500 km severovýchodně od Pekingů; viz Ji a kol.



Obr. 593 *Confuciusornis sanctus*, primitivní pták ze spodní křídy Číny, který měl již vytvořen zobák, ale křídla byla ještě zakončena volnými prsty s drápy. Zachován byl rovněž ještě dlouhý ocas tvořený izolovanými obratli. Podle Houa a kol. (1995). Viz též bar. příl. obr. 37.

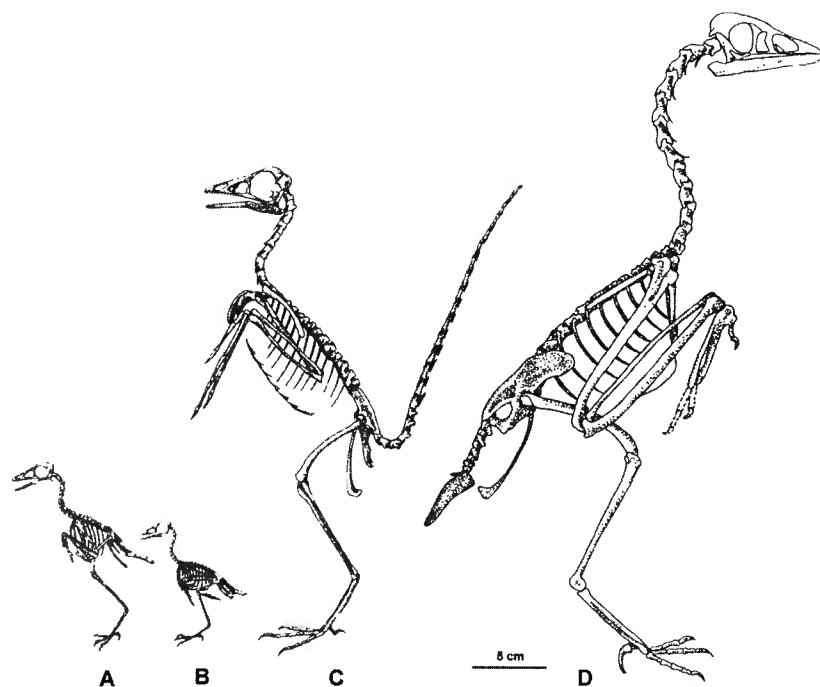
1999). Tyto vrstvy jsou o 20 mil. let mladší (tedy z geochronologického hlediska ukládané později), než je stáří archeopteryxe (Swischer III a kol. 1999; stáří vrstev v Solnhofenu je dnes odhadováno na 150 mil. let; Viohl 1998, ústní sdělení). Podobně jako on má četné primitivní znaky, například volná carpalia, doposud nesrostlá v carpometacarpus, a dlouhé prsty opatřené zahnutými drápy. Z toho se usuzuje, že šplhal. Zachovala se i furcula ve tvaru písmene U (podobně *Archaeopteryx*; všichni ostatní ptáci mají furculu ve tvaru písmene V). Obrysově peří bylo dobře vyvinuto a na fosiliích se zachovalo. Letky mají asymetrický prapor, což naznačuje, že *Confuciusornis* byl schopen aktivního letu. Z pokročilých znaků je možné ještě uvést ocas redukovaný na pygostyl a především zobák. *Confuciusornis* je tak (spolu s nedávno popsaným a blízce příbuzným rodem *Changchengornis* stejného stáří; Ji a kol. 1999) nejstarším ptákem, kterému se čelisti přetvořily v zobák (u rodu *Changchengornis* byl dokonce zobák zahnutý po způsobu dnešních dravců). Od doby prvního popisu v roce 1995 bylo nalezeno několik stovek dalších exemplářů (Hou a kol. 1996, 1999), z nichž některé jsou v tak dokonalém stavu, že umožňují stanovit sekundární pohlavní rozdíly v opeření (Ackerman 1998). Masové množství nálezů napovídá, že to patrně byl koloniální pták žijící na břehu vnitrozemského jezera; vulkanické vložky v souvrství a výborné zachování naznačují, že úhyn byl způsoben erupcemi okolních sopek s následným rychlým zakrytím těl vulkanickým popelem. Doposud byly popsány dva druhy, *Con-*

fuciusornis sanctus a *C. dui*; posledně uvedený má zřetelně diapsidní typ lebky (Hou a kol. 1999). *Confuciusornis* je pro své primitivní znaky řazen do podtřídy Sauriurae.

Mezi Sauriurae jsou řazeni i Enantiornithes (obr. 594), dominantní skupina ptáků v křídě, dobře definovatelná podle zvláštní stavby pletence lopatkového, utváření tarsometatarsu (kosti jsou srostlé v proximální části, nikoliv však v distální) a ramenní kosti, ve které byl velký otvor. Měli však již vyvinuto sternum s kýlem a pygostyl. Je pozoruhodné, že na výbrusech jejich (a rovněž u rodu *Patagopteryx*; Chiappe 1995c) končetinových kostí lze rozeznat přírůstkové letokruhy podobné těm, které jsou u ektothermních obratlovců. Je to možná známka toho, že procházeli ročními metabolickými cykly, projevujícími se v periodách růstu a jeho přerušování. Navíc je z výbrusů zřejmé, že chybělo cévní zásobení kostí, což je rovněž znak ektothermních živočichů. Proto se předpokládá, že měli ještě omezenou schopnost termoregulace a byli tak pouze na půl cesty k plně teplokrevnosti, jak ji známe u recentních ptáků. U jiných skupin křídových ptáků (Hesperornithiformes, Ichthyornithiformes) tyto přírůstkové vrstvy nebyly zjištěny (Chinsamy a kol. 1994, 1995). Enantiornithes dokládají počátek radiace druhohorních ptáků a možná lze jejich vznik datovat až do doby před existencí archeopteryxe (Martin 1995). Přestože byli nejprve popsáni ze svrchní křídly Argentiny (Walker 1981), brzy se ukázalo, že

byli rozšířeni na většině dnešních kontinentů (výjimkou je pouze Evropa, kde z nějakých příčin nalezení nebyli; Mlíkovský 1996b) ve velkém množství nejrůznějších forem, které žily v různých prostředích, avšak s výjimkou nejstarších zástupců v suchozemských, nikoliv při mořském pobřeží (Chiappe 1995a, c).

Zajímavé je, že raněkřídoví zástupci této skupiny vesměs nepřesahovali velikost vrabce. Patří k nim *Noguerornis* ze spodní křídly Španělska (Lacasa Ruiz 1989), který měl již dlouhé předloktí a distální kosti přední končetiny navzájem nepohyblivé, a představující tudíž rigidní část končetiny. Žil jen o několik milionů let později než *Archaeopteryx*. *Iberomesornis* (obr. 595), který pochází rovněž ze spodní křídly Španělska a je jen nepatrně mladší než *Noguerornis* (Sanz a Bonaparte 1992), měl zesílený coracoid široce napojený na sternum, ocas redukovaný jen na několik obratlů a ukončený pygostylem, na noze zakřivené drápy a první prst otočený do protipozice, což naznačuje schopnost uchopování (např. větví). Anatomie přední končetiny i ostatních částí těla naznačuje, jak se u raných ptáků zdokonalovala schopnost letu. *Concornis* (Sanz a Buscalioni 1992) a *Eoalulavis* (Sanz a kol. 1996) jsou další reprezentanti ze spodní křídly Španělska. *Eoalulavis* dokládá ranou existenci aluly, svědčící o vysoké schopnosti manévrovat v letu i při nízkých rychlostech, i když ještě neměl srostlý carpometacarpus; na sternu je již znatelný kýl (crista sterni). Navíc dochovaným



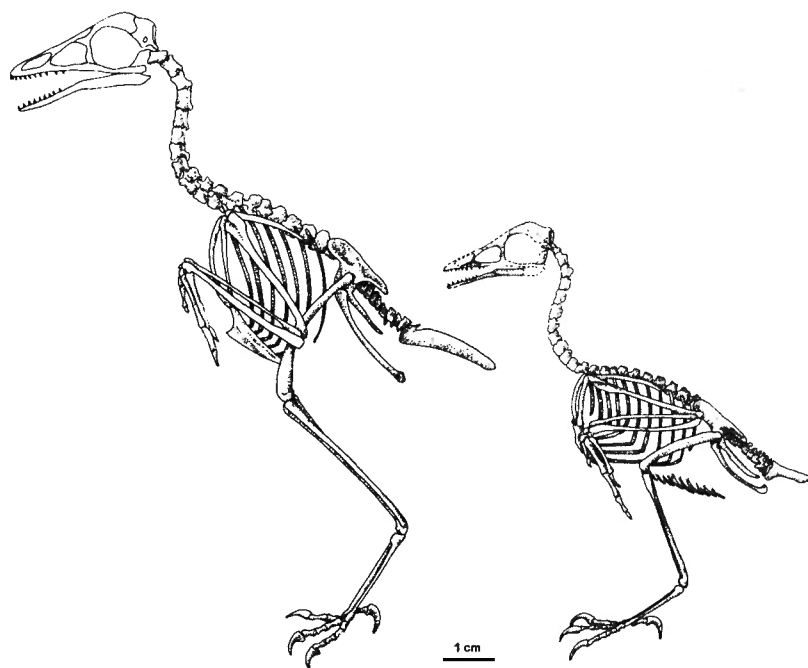
Obr. 594 Rekonstrukce kostry některých zástupců skupiny Enantiornithes a jejich srovnání se skeletem archeopteryxe. A - *Iberomesornis*, B - *Sinornis*, C - *Archaeopteryx*, D - *Enantiornis*. U posledního není lebka známa, a proto byla použita lebka rodu *Gobipteryx* a pygostyl byl ze stejných důvodů rekonstruován podle *Iberomesornis*. Mezi jednotlivými formami jsou zachovány velikostní poměry. Podle Martina (1995).

obsahem žaludku, ve kterém byli koryši, se řadí mezi nejstarší přímé důkazy o složení potravy fosilních ptáků.

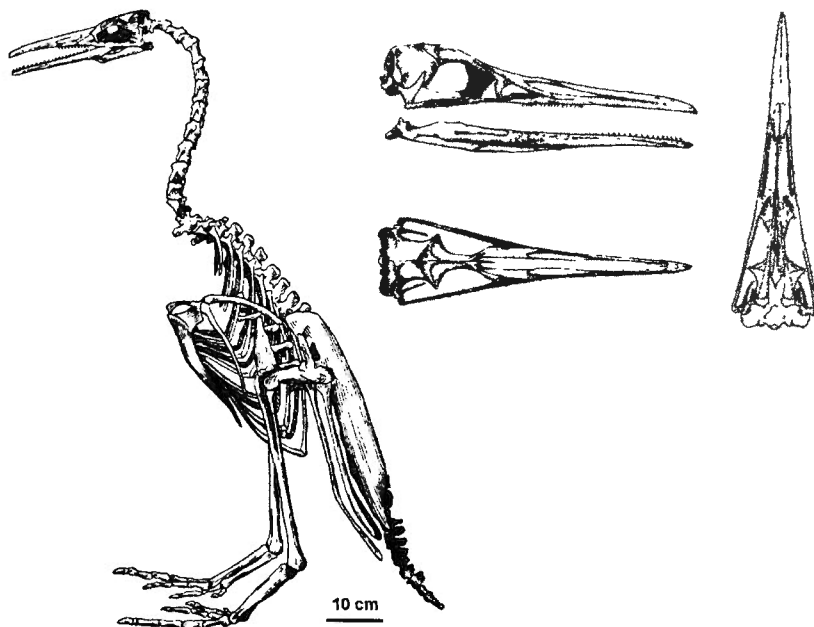
Ze spodní křídly Číny pocházejí *Sinornis* (viz obr. 595; Sereno a Chenggang 1992), *Cathayornis* (Zhou a kol. 1992) a *Liaoningornis* (viz Viohl 1997), kteří dokládají různá stadia raného vývoje ptáků; *Sinornis* má totiž ještě zachovaná gastralgia, čímž se podobá archeopteryxovi (Zhou 1995), i když na hrudní kosti je již dobře vyvinutý kýl. Enantiornithes ze spodní křídly Číny (patří sem ještě velmi fragmentární *Chaoyangia*; Hou a Zhang 1993) se velmi podobají zástupcům ze Španělska především stavbou pletence lopatkového a předních končetin, které byly již transformovány do podoby křídel. *Chaoyangia* je však výjimečný tím, že je to nejstarší pták s uncinátními výběžky na žebrech. *Nanantius* ze spodní křídly Austrálie (Molnar 1986) je dokladem širokého geografického rozšíření raněkřídových Enantiornithes; navíc je poněkud starší (alb) než nálezy ze Španělska a Číny. Ze spodní křídly střední Asie byly popsány rody *Horezmavis*, *Sazavis* a *Kizylkumavis* (Nessov 1984, 1992). Mezi pozdněkřídlové zástupce této skupiny patří *Gobipteryx* z Mongolska (Elzanowski 1977), kterému již chyběly zuby; některými lebečními znaky se značně podobal dinosaurům (Martin 1995), avšak nálezy vajec s drobnými ptáčímí kostrami uvnitř příslušnost k ptákům potvrzují (Elzanowski 1981). Ze svrchní křídly Argentiny byly popsány rody *Nequenornis*, *Yungavolucris*,

Lectavis a *Soroavisaurus* (Chiappe 1993, Chiappe a Calvo 1994) a velký *Enantiornis* (viz obr. 594), který měl rozpětí křídel přes 1 m (Walker 1981). *Alexornis* byl popsán ze svrchní křídly Mexika (Brodkorb 1976) a geochronologicky nejmladším zástupcem skupiny je vedle zmíněných rodů z Argentiny (pouze *Nequenornis* je z koniaku až santonu) *Avisaurus* z nejsvrchnější křídly (maastricht) Severní Ameriky (Varricchio a Chiappe 1995), který byl původně chybně popsán jako dinosaur (Brett-Surman a Paul 1985). Enantiornithes vymřeli na samém konci křídly a nelze je považovat za předky skupiny Ornithurae, tedy moderních ptáků (Martin 1995).

Rovněž Ornithurae - tedy linie vedoucí k recentním ptákům - jsou paleontologicky zaznamenány již ve spodní křídě, a to rodem *Ambiortus* z Mongolska (Kurochkin 1985). Jeho amficoelní obratle by snad mohly naznačovat příbuzenské vztahy k později žijícímu rodu *Ichthyornis*. Většinou se považuje za nejstaršího moderních ptáka (Feduccia 1996). *Enaliornis* ze spodní křídly Velké Británie (Elzanowski a Galton 1991) zcela připomíná anatomii lebeční schránky moderní ptáky. Rody *Gansus* ze spodní křídly Číny (Hou a Liu 1984) a *Palaecursoris* (původně *Limnornis*; Kessler 1984) ze spodní křídly Rumunska (Kessler a Jurcsák 1986) se považují za nejstarší zástupce skupiny Neornithes. Dva pozdněkřídlové druhy známé již od roku 1880, totiž *Hesperornis* (obr. 596) a *Ichthyornis* (obr. 597), z nichž každý je



Obr. 595 *Iberomesornis* (vlevo) a *Sinornis* (vpravo) (Aves, Enantiornithes) ze spodní křídly Španělska a Číny. *Sinornis* ještě neměl vytvořeno sternum. Podle Martina (1995).

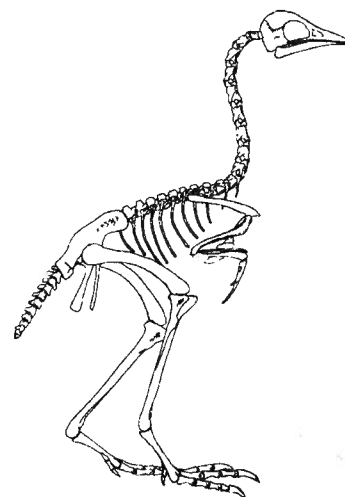


Obr. 596 *Hesperornis regalis* (Aves, Hesperornithiformes) ze svrchní křídly Severní Ameriky (Kansas). Velký pták druhotně přizpůsobený potápění (nohy posunuté výrazně dozadu, křídlo redukované na rudimentární humerus, sternum bez kýlu). Vpravo lebka při pohledu z pravé strany, v dorzálním pohledu a při pohledu na ústní patro (zcela vpravo). Alveolární zuby podléhaly pravidelné výměně. Podle Marshe (1880), lebka podle L. Martina, zFeduccii(1996).



Obr. 597 *Ichthyornis victor* (Aves, Ichthyornithiformes) ze svrchní křídly Severní Ameriky (Kansas). Podle Marshe (1880).

představitelem zvláštní skupiny (Hesperornithiformes, Ichthyornithiformes), jsou již představiteli moderních ptáků. *Hesperornis* navíc dokládá druhotnou ztrátu schopnosti aktivního letu; měl protáhlou lebku s ozubenými čelistmi, krátké přední končetiny a peří podobné srsti. Dozadu posunuté nohy však naznačují, že se dobře potápěl, podobně jako dnešní potápnice. Většina zástupců této skupiny žila při mořském pobřeží (dokumentují to především nálezy ze Severní Ameriky), ale v poslední době byly jejich fosilní zbytky nalezeny rovněž ve sladkovodních sedimentech bývalé Turgajské úžiny, která v křídovém období probíhala



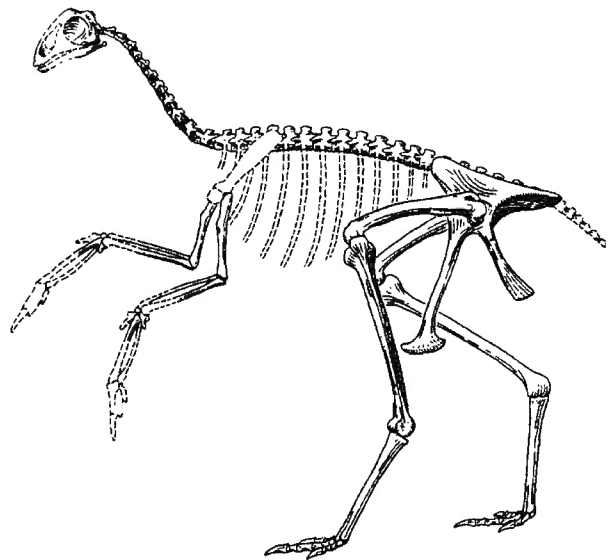
Obr. 598 *Patagopteryx defarrariisi* (Aves, Enantiornithes, Patagopterygiformes) ze svrchní křídly Argentiny, nelétavý pták velikosti slepice. Podle Alvarengy a Bonaparta (1992).

v místě dnešního Uralu. Hesperornithiformes byli poměrně hojně rozšíření, jak taxonomicky, tak i geograficky (je sem řazen rod *Coniornis* ze svrchní křídly Montany, *Baptornis* a *Paraesperornis* ze svrchní křídly Kansasu a *Neogaeornis* ze svrchní křídly Chile). *Ichthyornis* a ostatní zástupci této skupiny měli již velmi zkrácenou páteř a ocas a vysoký hřeben kosti hrudní; to naznačuje, že byli aktivními letci. Na rozdíl od dnešních ptáků však měli ozubený zobák, což jim usnadňovalo uchopování kořisti.

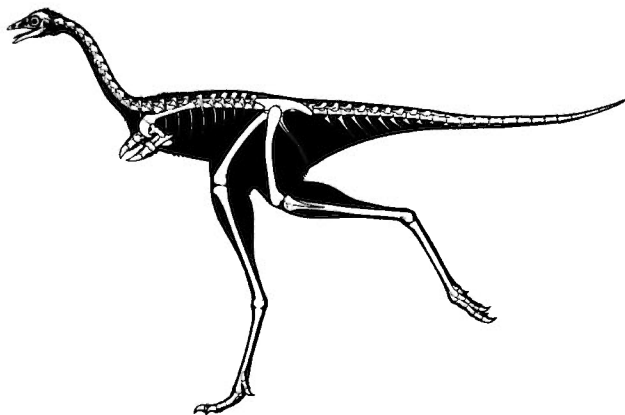
Patagopteryx (obr. 598) ze svrchní křídly Patagonie (Alvarenga a Bonaparte 1992) také již ztra-

til schojnost létat; měl zakrnělá křídla a mohutné nohy. Žil (spolu s velkými dinosaury, krokodýly a ptáky ze skupiny Enantiornithes) v lesnatém prostředí, jehož podklad tvořily písčité dny (Chiappe 1995b). Je představitelem zvláštní skupiny křídlových ptáků, stojící dokonce jak mimo Enantiornithes, tak i Ornithurae (Chiappe 1995c, 1996). I u něho byly na příčném výbrusu kostí zjištěny přírůstkové vrstvy, což naznačuje, že patrně nemusel být plně endothermní.

Za primitivního ptáka je někdy považován *Avimimus* (obr. 599) ze svrchní křídly Mongolská



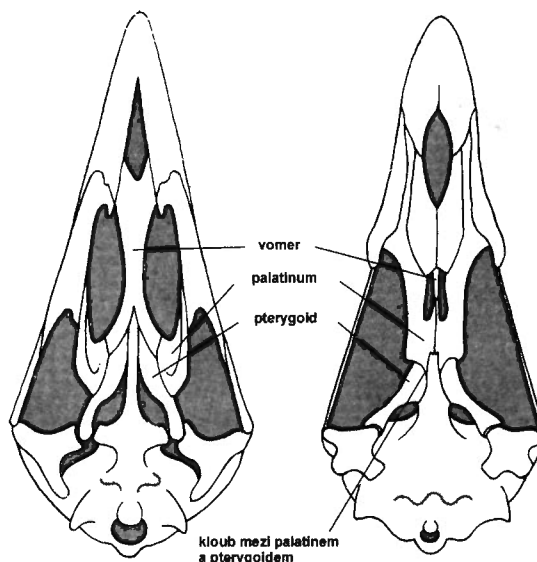
Obr. 599 *Avimimus portentosus* (Dinosauria, Theropoda incertae sedis, s možnými vztahy k čeledi Oviraptoridae; H. Osmólska 1999, ústní sdělení) ze svrchní křídly Mongolská. Jeden z dinosaurů, u kterých se paralelně, ale mnohem později než u ptáků, vyvinuly některé ptačí znaky („ornithizace“). Délka těla přibližně 27 cm. Podle Kurzanova (1987).



Obr. 600 *Mononykus (Methornithes) olecranus* ze svrchní křídly Mongolská, považovaný některými autory za bizarního (pravděpodobně hrabavého) primitivního ptáka. Podle Perleho a kol. (1993).

(Kurzanov 1987) a za hrabavou formu ptáka je některými paleontology považován i *Mononykus (Methornithes)* (obr. 600) ze svrchnokřídlových sedimentů Mongolská (Perle a kol. 1993). Byl velikosti krocana, měl ozubené čelisti, silné, ale krátké přední končetiny a dlouhý ocas. Interpretace této fosilie se značně různí (viz Wellnhofer 1994) a je pravděpodobnější, že se jedná o hrabavého dinosaura, což naznačuje především zvláštní utváření jeho předních končetin. Podle některých zastánců teorie o vzniku ptáků z dinosaurů se jedná o doklad přechodu od theropodních dinosaurů k další skupině křídlových ptáků (kromě těch, které byly uvedeny výše), kteří - podobně jako Enantiornithes - vymřeli před koncem křídly. Tato forma je zde uvedena jen pro ilustraci širší názorů na variabilitu primitivních křídlových ptáků. Podobných nálezů, které se střídavě považují za primitivní ptáky nebo dinosaury, je známo ze svrchní křídly Mongolská více (Altangerel a kol. 1993).

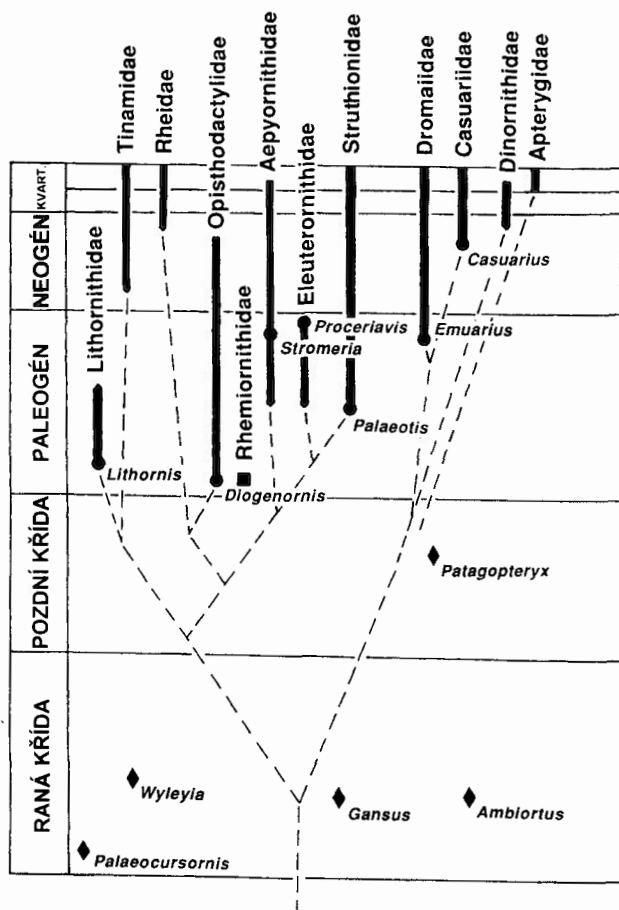
Již v křídě došlo k diferenciaci moderních ptáků na dvě hlavní fylogenetické linie zvané Palaeognathae a Neognathae (obr. 601). Zásadním dělicím znakem mezi zástupci obou linií je struktura ústního patra (Pycraft 1900), konkrétně jejich pevné či pohyblivé kloubení, které se projevuje v pohybu čelistí, a tím v možnostech přijímání potravy. Původnější stav u skupiny Palaeognathae je charakterizován nepohyblivým spojením patrových kostí, pokročilejším stavem je kinetika těchto kos-



Obr. 601 Schéma ústního patra u ptáků skupiny Palaeognathae (vlevo) a Neognathae (vpravo). Zatímco u první skupiny jsou kosti ústního patra spojeny nepohyblivými švy, u druhé skupiny jsou do značné míry navzájem pohyblivé (např. mezi palatinem a pterygoidem). Podle Piveteau a kol. (1978).

ti u skupiny Neognathae. Tyto dva hlavní znaky jsou doprovázeny množstvím dalších, a to jak na lebce, tak i na postkraniálním skeletu (Kurochkin 1995). První zástupci paleognátních ptáků jsou známi ze spodní křídy (neokom) (obr. 602). Neo-

gnátní ptáci vznikli odštěpením z paleognátní linie; to lze doložit jak možností odvodit řadu jejich znaků z původnějšího paleognátního stavu, tak i embryologicky (paleognátní stav se zakládá v jejich ontogenezi dříve a později se mění na neognátní). Uvnitř skupiny Neognathae se výrazně primitivnější stavbou odlišují od všech ostatních Galliformes a Anseriformes (Sibley *a kol.* 1988). Obě linie - Palaeognathae i Neognathae - přežívají až do současné doby.



Obr. 602 Fylogeneze ptáků skupiny Palaeognathae. Podle Kurochkina (1995).

V druhohorách lze nepochybně rovněž hledat evoluční původ rozdílů mezi nidikolními a nidifugními mláďaty. Nidifugní mláďata (schopná samostatného pohybu a vyhledávání potravy ihned po narození) jsou považována za primitivnější, protože se vyskytovala již u nejstarších zástupců skupiny Palaeognathae a u řádu Galliformes, který na ně navazuje (Starek 1993). Stejný typ mláďat se dá předpokládat již u druhohorních Enantiornithes, kde kostry vnitrovaječných embryí připisovaných rodu *Gobipteryx* byly již ve značně vysokém stupni osifikovány (Elzanowski 1985). S tím by souhlasilo i nízké tempo přerušovaného růstu doložené přírůstkovými vrstvami, které bylo zmíněno výše u Enantiornithes; rovněž recentní nidifugní mláďata mají pomalý růst. Naproti tomu nidikolní mláďata (neschopná po narození vyhledávat si sama potravu, a odkázaná proto na rodičovskou péči) rostou rychleji a považují se za evolučně odvozenější (Chiappe 1995c).

Ve druhohorách se během přibližně 85 milionů let odehrála více než polovina historie ptáků na Zemi. Stále se množící nálezy ptáků z křídy dokládají, jak byli ptáci již v této době rozrůzněni. Doklady křídových ptáků pocházejí z nejrůznějších částí světa a stále jsou doplňovány novými nálezy z oblastí, kde dříve chyběly (Foster *a kol.* 1996).

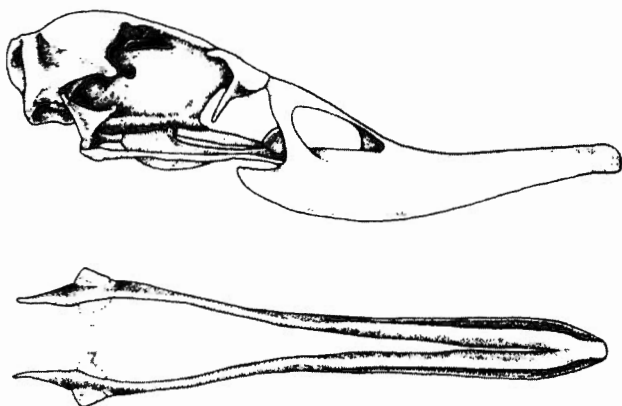
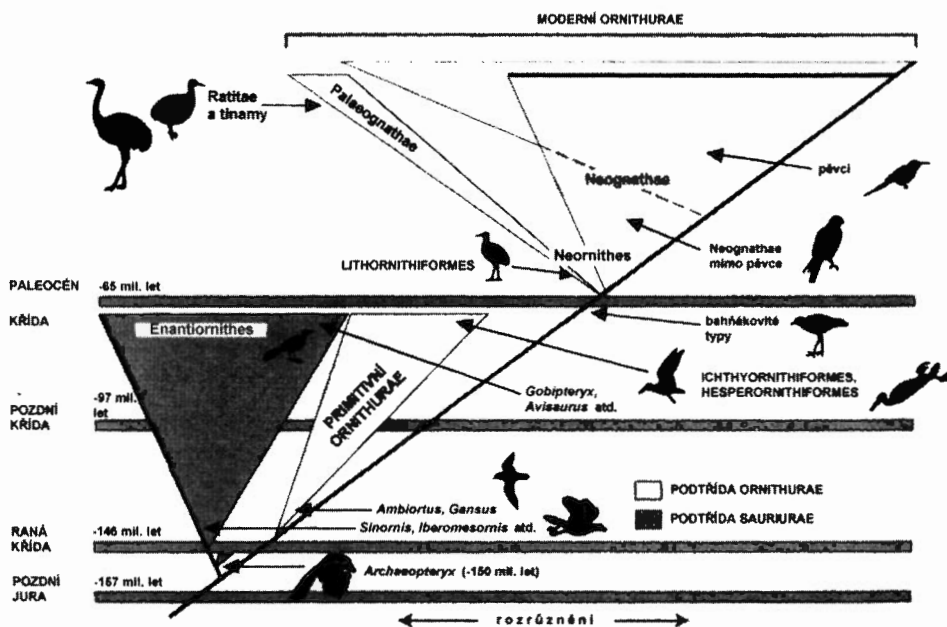
Třetihorní radiace ptáků

Fosilní záznam většiny mesozoických ptáků zasahuje pouze do svrchní křídy (obr. 603) a tuto hranici překračuje jen málo z nich. Vymírání na konci křídy se týká především skupiny Enantiornithes, ale také všech dalších ozubených ptáků. Přes hranici křídy/terciér však přesto přešly některé linie, které existují dodnes (např. bahňáci, potápky, ale i další). Je pozoruhodné, že to jsou všechno typy vázané na pobřeží (ať již mořská nebo břehy sladkovodních nádrží). Je však otázkou, zda se nejedná o selektivní fosilizaci, protože v okolí vodních nádrží je vždy větší pravděpodobnost zachování než v čistě terestrických prostředích. Nicméně zdá

se, že pro moderní ptáky neznamena krize na konci křídy žádnou výraznou katastrofu, i když jejich fosilní záznam je v křídových sedimentech jen velmi vzácný.

Na začátku třetihor, v paleocénu, se objevila celá řada nových forem, jejichž fylogenetické vztahy, systematická příslušnost a zejména návaznost na křídové ptáky nejsou ještě zcela objasněny (např. *Qinornis* z paleocénu Číny). Eruptivní vznik taxonů, které přežily až do dnešní doby, však lze klást až do raného eocénu, tedy do doby před přibližně 53 mil. let. Dokumentuje to různorodost na úrovni čeledí, která byla zjištěna na spodnoeocenních lo-

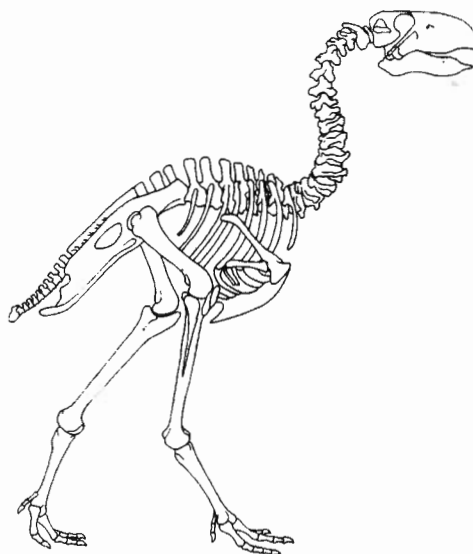
Obr. 603 Schéma fylogeneze ptáků v období pozdního mesozoika a raného kenozoika, ilustrující oddělenou pozici skupiny Enantiornithes a radiaci na počátku třetihor (paleocén). Pokud není paleontologický záznam zkreslen fosilizační selektivitou, překonaly hranici křída-terciér především bahňákovité typy. Pěvci se stali dominantní skupinou ptáků až v miocénu. Podle Feduccii (1995).



Obr. 604 *Presbyornis pervetus* (Aves, Anseriformes) ze spodního eocénu Severní Ameriky (Wyoming), považovaný za nejstarší paleontologický doklad kachnovitých ptáků. Dole spodní čelist při pohledu z dorzální strany. Podle Olsona a Feduccii (1980).

kalitách Naze (Essex v Anglii, odkud byli zjištěni zástupci téměř 50 čeledí, z nich většina přežila do recentu; Daniels 1994) a Green River (Wyoming, USA), středněeocenní lokalitě Messel (Německo) a eocenních-oligocenních lokalitách v oblasti Quercy (Francie). V této rané fázi radiace moderních ptáků vznikli např. Anseriformes, kteří mají nejstarší doklad v podobě rodu *Presbyornis* (obr. 604) ze spodního eocénu souvrství Green River ve Wyomingu a rodu *Telmabates* ze spodního eocénu Patagonie (Feduccia 1996), a rovněž pěvci. Nejstarší pěvci (Passeriformes), kteří jsou druhově nejbohatší skupinou dnes žijících ptáků, jsou doloženi z raného eocénu lokality Murgon v jihovýchodním

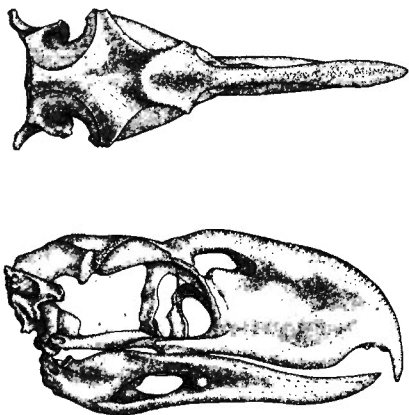
Queenslandu (Austrálie) (Boles 1995a, b). Další australské nálezy pocházejí ze spodního miocénu Riversley (severní Austrálie) a naznačují existenci recentních australských druhů již hluboko ve třetihorách (Boles 1995b). Z raného miocénu Patagonie pochází nejstarší nález pěvců z Jižní Ameriky (Noriega a Chiappe 1993). Australské a jihoamerické nálezy podporují domněnku, že se pěvci vyvinuli na jižní polokouli. V Evropě je nejstarší fo-



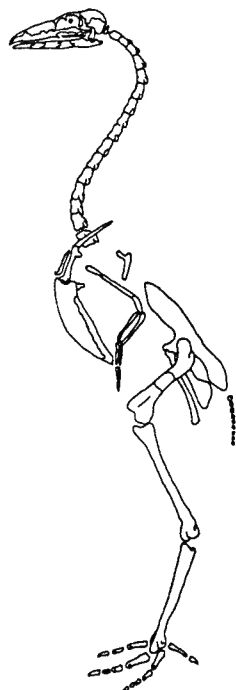
Obr. 605 *Diatryma gigantea* (Aves, Ornithurae, Neognathae, Gastornithiformes), obrovský nelétavý pták ze spodního eocénu Severní Ameriky (Wyoming). Výška těla dosahovala 2,14 m. Podle Matthewa a Granger (1917).

silní záznam pěvců až z pozdního oligocénu Francie (Mourer-Chauviré *a kol.* 1989).

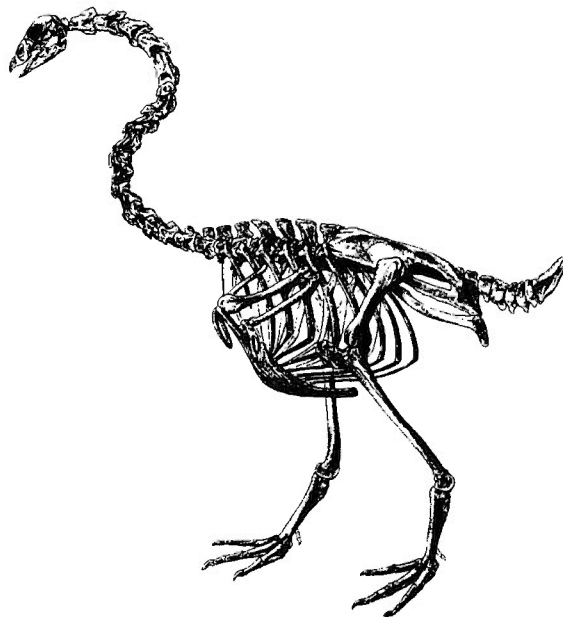
Mezi eocénem a koncem oligocénu je období přibližně 20 mil. let, kdy trval stav konstituovaný během eocenní radiace. Druhá fáze třetihorní radiace ptáků však nastala v pozdním oligocénu až raném miocénu. Je to především období postupu-



Obr. 606 *Phorusrhacos inflatus* (Aves, Neognathae, Phorusrhacidae), obří nelétavý pták z miocénu Jižní Ameriky (Patagonie). Lebka při pohledu z dorzální strany (nahore) a zprava (dole). Délka lebky 35 cm, výška těla největších jedinců je odhadována na 2,75 m. Podle Feduccii (1996).



Obr. 607 *Gastornis edwardsi* (Aves, Gastornithiformes, Gastornithidae), nelétavý pták ze svrchního paleocénu Francie. Zpočátku byl považován za příslušníka rodu *Diatryma*, se kterým se shodoval svojí velikostí. Podle Lemoina (1881), z Feduccii (1996).



Obr. 608 *Cnemiornis*, velká nelétavá husa žila na Novém Zélandu ještě před příchodem člověka. Sternum postrádalo kýl, kosti přední končetiny byly výrazně redukovány. Výška těla přibližně 1 m. Podle Owena (1879).



Obr. 609 *Raphus cucullatus*, známý nelétavý pták dronte, který byl velmi hojný na Maskarénách (Mauricius, Rodrigues a Réunion) v 16. století v době objevení těchto ostrovů Evropany. Avšak již v 17. století byl zcela vyhuben (poslední zmínka o živých jedincích je z roku 1679). Zachovalo se pouze několik vyobrazení ze 17. století, více či méně úplné kostry (zbytky jeho kostry se zachovaly i na Pražském hradě z doby Rudolfa II. a jsou uloženy v Národním muzeu v Praze) a zbytky měkkých tkání (uložených v Oxfordu). Podle Lambrechta (1933).

jící diferenciaci pěvců, kteří na některých miocenních lokalitách ve fosilním záznamu ptáků početně i taxonomicky začínají zcela převládat.

Některé z terciárních forem ptáků byly v mnoha směrech pozoruhodné. Například největší létaví ptáci, kteří kdy na Zemi žili, patřili do čeledi Teratornithidae, která je příbuzná čeledím Ciconiidae a Vulturidae. Značných velikostí dosahoval *Argentavis magnificens*, který žil v pozdním miocenu Jižní Ameriky a je doposud největším létavým ptákem na světě. Jeho váhaje odhadována na 70–80 kg a rozpětí křídel 6–8 m; vzhledem se podobal kondorům (Campbell Jr. 1995).

Pozoruhodná je i evoluce terciárních nelétavých ptáků. Většinou (např. *Aepyornis*, *Dinornis*) to byli herbivoři, specializovaní na rostlinnou potravu v podobě listů; jejich recentní reprezentanti jsou kasuáři a pštrosi. Nicméně rod *Diatryma* (obr. 605) ze spodního eocénu Severní Ameriky (Nové Mexiko) a Evropy je možné považovat za masožravce, stejně tak jako rod *Phorusrhacos* (obr. 606) z Argentiny. Taxonomicky patří rody *Diatryma*, *Gastornis* (obr. 607), *Phorusrhacos* a další (např. *Titanus* z pliocénu Severní Ameriky, který byl přibližně 3 m vysoký) do řádu Gastornithiformes. Se-

kundární ztráta schopnosti létat se však projevila i u skupin, které byly původně létavé; jde především o některé ostrovní druhy, např. rod *Cnemidornis* (obr. 608) z Nového Zélandu, řazený do řádu Anseriformes, nebo dronte (obr. 609) z řádu Columbiformes.

Celkově lze konstatovat, že se v třetihorách konstituovaly všechny hlavní fylogenetické linie ptáků, které tvoří dnešní avifaunu. Celkový počet recentních druhů dosahuje dnes přibližně čísla 9000 (Zink 1996). Z toho pěvci tvoří asi 60 % (přibližně 5700 druhů) (Boles 1995b). V Evropě se dnešní ornithofauna konstituovala již v neogénu poté, co z ní vymizely tropické druhy, charakteristické pro paleogén. Bylo to v souvislosti s celkovým ochlazením klimatu. Na druhé straně např. přítomnost páva nebo sov rodu *Tyto* na lokalitě Polgárdi (Jánossi 1995) naznačují, že v pozdním miocenu bylo klima přece jen teplejší, než je dnešní.

Vývoj ptačí fauny Evropy s detailním výčtem druhů a lokalit publikoval Mlíkovský (1996b). U nás se nacházejí fosilní zbytky ptáků oligocenního a miocenního stáří poměrně často, jde však vesměs o izolované kosti křídel a dolních končetin (Mlíkovský 1996a).

Ryboještěři

Systém:
(podle Carrolla
1993)

Řád: Ichthyopterygia (syn. Ichthyosauria) (ryboještěři) (sp. trias - svrch, křída)

Čeleď: Hupehsuchidae (stř. trias)

Čeleď: Utatusauridae (sp. trias)

Čeleď: Omphalosauridae (sp. trias - stř. trias)

Čeleď: Mixosauridae (stř. trias)

Čeleď: Shastasauridae (stř. - svrch, trias)

Čeleď: Ichthyosauridae (sp. jura - svrch, jura)

Čeleď: Stenopterygiidae (sp. jura)

Čeleď: Protoichthyosauridae (sp. jura)

Čeleď: Leptoptyrygiidae (sp. jura - svrch, křída)

Diagnóza: Permanentně vodní amniotní obratlovci s prodlouženými čelistmi opatřenými množstvím drobných zoubků (piscivorie); mají velké orbity; temporální oblast lebky je oproti diapsidnímu typu silně pozměněna (spánková jáma je umístěna mezi postfrontale a supratemporale, což se deskriptivně označuje jako parapsidní typ); na končetinách je charakteristické zmnožení článků prstů (polyfalangie); je vytvořena hypoceršní ocasní ploutev (i když během pozdějšího vývoje se vně stala symetrickou).

Poznámka: Ryboještěři se v systému často uvádějí v blízkosti skupiny Sauropterygia. Důvodem jsou podobnosti vzniklé konvergentním vývojem v důsledku přechodu do vodního prostředí (např. pozměněné končetiny). Skutečné fylogenetické vztahy ryboještěřů nejsou doposud jasné, a proto se tato skupina považuje v rámci diapsidních amniotů za taxon nejistého systematického postavení.

Byli to specializovaní mošští amniotní obratlovci s končetinami přeměněnými na ploutve (bar. příl. obr. 39), s hypoceršní ocasní ploutví a redukovanou krční částí páteře. Vodní způsob života se projevil i na obratlech, které jsou podobně jako u ryb amficoelní, neurální oblouky byly od nich odděleny chrupavkou a nenesly žádné příčné výběžky. Zebra měla (s výjimkou některých triaso-

vých forem) dvě artikulační hlavice, ale obě se kloubily s centrem, nikoliv tak, že by se dorzální kloubila s příčným výběžkem. Lebka byla výrazně modifikována od původního schématu diapsidů; vyznačuje se velkými orbitami a dlouhým rostrem. Zuby homodontní dentice byly umístěny v rýze, nikoliv v oddělených alveolách (výjimkou jsou spodnotriasové a střednetriasové formy). U větší-

ny zástupců byly zuby štíhlé a mírně ohnuté dozadu, což naznačuje, že potrava se skládala z ryb, ale podle zachovaných obsahů žaludků také z belemnitů (viz níže). Pouze u triasového rodu *Grippia* byly zadní zuby polokulovité a uspořádány ve dvou řadách (navíc byly oproti pozdějším formám uchycené v izolovaných alveolách); přední však byly rovněž štíhle jehlanovité. Nozdry byly posunuty do blízkosti orbit. Ichthysauři z jury a křídly byli ze všech plazů nejlépe přizpůsobeni životu ve vodě; jejich pohyb byl patrně velmi rychlý, o čemž svědčí velká a symetrická ocasní ploutev, která se podobá ploutvi recentních makrel a tuňáků, což jsou ryby, které se rovněž rychle pohybují.

Výchozí stavební plán těla ichthysaurů dokládá *Chensaurus* ze spodního triasu (spath) Číny, který je pravděpodobně přechodnou formou mezi ancestrálním terestrickým diapsidem a ichthysaurem. Měl malou ocasní ploutev, dlouhé a štíhlé tělo a vysoký počet presakrálních obratlů. To vše naznačuje, že se pohyboval podobně jako úhoř. Pozdější ichthysauři si uchovali vysoký počet obratlů, ale získali torpédovitý tvar těla a amficoelní (diskoidní) tvar obratlových center (Motáni a kol. 1996). Návaznost na Diapsida dokládá i přítomnost pineálního otvoru u triasových zástupců ichthysaurů.

Rod *Chensaurus* a další rané formy dokládají, že přechod do vodního prostředí byl poměrně náhlý a odehrál se v raném triasu. U spodnotriasových a střednětriasových zástupců mělo již sice tělo vzhled typických ichthysaurů z pozdější doby, byli však ještě poměrně malí (celková délka těla do 1,5 m), a to i přesto, že presakrálních obratlů mohlo být až 40 (u střednětriasového rodu *Cymbospondylus* až 60). Obratlová centra nebyla ještě tak výrazně amficoelní jako u pozdějších forem (jejich přední i zadní povrch nebyl ještě výrazně konkávní). Ocasní ploutev ještě neměla symetrický tvar, což lze vyčíst z absence zalomení páteře při bázi ploutve. Oba pletence však již byly silně redukovány a pánev ztratila kontakt s páteří. Distální části končetin se doposud málo odchylovaly od podoby známé u terestrických plazů (např. články prstů ještě nebyly zmnoženy). Hyperfalangie se však projevila již u některých střednětriasových forem (např. rod *Mixosaurus*). Byla také ještě zachována gastralía. Lebka již měla velké orbity, ale rostrum bylo poměrně krátké. Bylo již uvedeno, že u raných forem existoval pineální otvor, který však u pozdějších forem zanikl. Na základě heterodontní dentice rodu *Grippia* se zdá, že triasové formy byly ještě specializované různými směry, zatímco pozdější formy byly modelovány

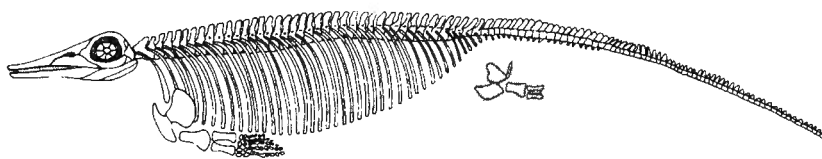
uniformně, což svědčí o jejich unifikovaném způsobu života.

Triasový rod *Nanchangosaurus* má podél páteře řadu dermálních kostních desek (jinak typický znak pro Thecodontia), což naznačuje, že předky alespoň této skupiny by mohli být jamkozubí archosauři (Young a Dong 1972). Z toho by vyplývalo, že *Nanchangosaurus* je představitelem odlišné linie plazů, který je ichthysaurům podobný jen vnějším vzhledem. Nasvědčovala by tomu i morfologie jeho lebky, kde chybí rozšířená orbita a naopak je vytvořeno antorbitální okno (Carroll 1993).

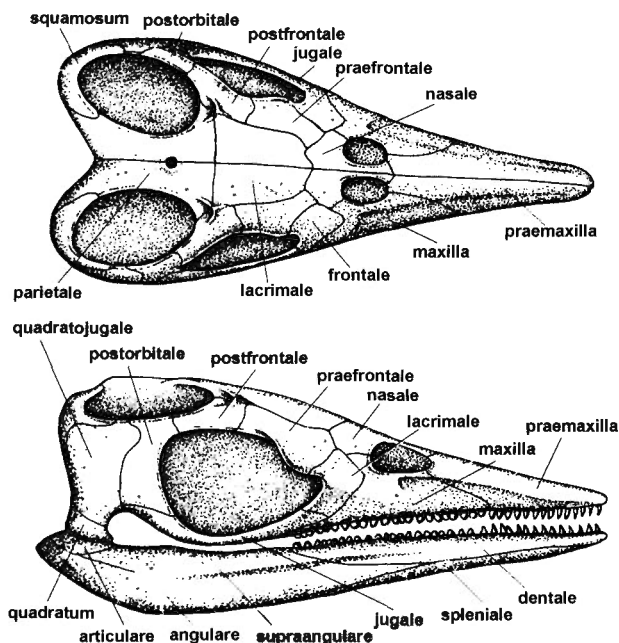
Pokročilé formy z jury a křídly měly tělo torpédovité, s končetinami modifikovanými do podoby ploutví, s velkou a vně symetrickou ocasní ploutví (o čemž svědčí výrazné zalomení páteře při její bázi a prodloužené neurální a hemální oblouky ocasních obratlů). Zygapofýzy kaudálních obratlů (u triasových forem ještě samostatné) u jurských a křídlových forem navzájem srostly, a vytvořily tak polokulovitý kloub, takže ocasní ploutev se mohla pohybovat nejen laterálně, ale i dorzoventrálně a v celé škále pohybů mezi těmito polohami. Zatímco triasové formy měly žebra (s výjimkou krčních) s jedinou hlavicí, u jurských a pozdějších byla trupová žebra zakončena dvěma hlavicemi (kloubila se však pouze s centrem). Párové ploutve se natolik pozměnily v ploutve, že ulna, radius, tibia a fibula se staly pouhými nediferencovanými články v řadě metacarpalií, metatarsalií a článků prstů. Na základě stavby ploutví se rozlišují dvě taxonomické skupiny. Longipinnata měli tři distální carpalia a tři původní prsty, zatímco Latipinnata čtyři distální carpalia a čtyři a více prstů. K oddělení obou linií došlo již na konci triasu.

Potrava ryboještěřů sestávala z ryb, ale ve značné míře také z belemnitů, jak o tom svědčí velké množství jejich háčků zachovaných v periferní části svalnatého žaludku. Toto nahloučení nestrávitelné složky potravy indikuje tvar, polohu a velikost žaludku ichthysaurů. Žaludek byl tvořen dvěma částmi, hlavním žaludkem a jeho slepým výběžkem, tzv. předžaludkem; byl v přední části trupu, tzn. jícen byl jen velmi krátký (Bottcher 1989). Starší nálezy disartikulovaných obratlů drobných jedinců ichthysaurů v břišní dutině větších jedinců byly interpretovány jako důkaz kanibalismu (tzn. že se dospělí jedinci mohli živit drobnějšími jedinci stejného druhu). Avšak novější nálezy samic s větším množstvím (až 12) drobných a v mnoha případech artikulovaných koster v břišní dutině, z nichž žádná nebyla v oblasti žaludku, naznačují, že všechny kostry uvnitř břišní dutiny mateřského jedince jsou zbytky embryí.

Obr. 610 *Utatusaurus hataii* (Ichthyosauria, Utatusauridae), primitivní ryboještěř ze spodního triasu Japonska. Celková délka těla přibližně 1,5 m. Podle Shikama a kol. (1978), z Carrolla (1993).



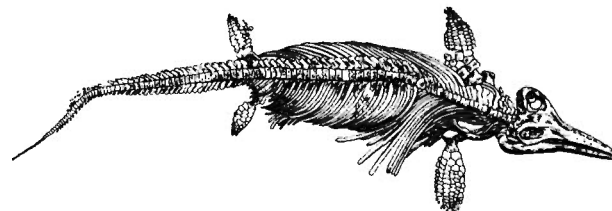
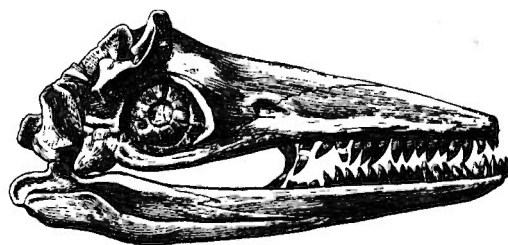
Oprávněnost považovat drobné kostry uvnitř břišní dutiny dospělých jedinců za embrya dokazuje i jejich orientace (všechna embrya jsou orientována hlavou dopředu, tzn. že se mláďata rodila ocasem napřed) a skutečnost, že jsou rozmístěna po celé břišní dutině mateřského jedince. Počet embryí je nezávislý na velikosti samic (až 12 v jediné samici), avšak velikost embrya při narození (u rodu *Stenopterygius* 50-85 cm) koreluje s velikostí samice. Embrya byla v břišní dutině umístěna ve dvou shlucích, každý ventrolaterálně od páteře a nad žaludkem. Z toho je zřejmé, že se vyvíjela ve dvou uterech (Bottcher 1990). Ichthyosauři byli tudíž viviparní, rodili živá mláďata (tento jev se označuje jako nepravá živorodost). Mláďata ještě určitou dobu po opuštění vaječných obalů zůstávala v břišní dutině samice; svědčí o tom orientace embryonálních koster (ve vejcích by byla páteř svinutá). Mláďata se rodila způsobem stejným jako u kytovců (ocasem napřed; zachovala se dokonce samice rodu *Stenopterygius* s mládětem zčásti mimo tělní dutinu, což bylo možná důsledkem stresu při úhynu, a nikoliv přirozený porod, ale modeluje to průběh porodu).



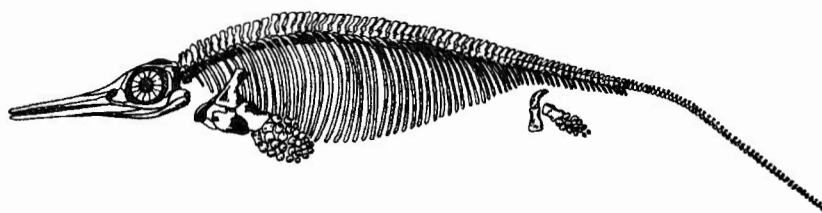
Obr. 611 *Grippia longirostris* (Ichthyosauria, Omphalosauridae) ze spodního triasu Špicberk. Délka lebky přibližně 15 cm. Podle Mazina (1981), z Carrolla (1993).

Nejstarší zástupci ryboještěřů jsou doloženi z nejsvrchnějšího spodního triasu Japonska (*Utatusaurus*, obr. 610), Špicberk (*Grippia*, obr. 611) a Číny (*Chensaurus*, viz výše, *Chaohusaurus*). Pokud se týče rodu *Nanchangosaurus* (syn. *Hupehsuchus*), není jisté, zda jde o skutečného ichthyosaura (viz výše). Ze středního triasu jsou známy rody *Cymbospondylus* (Nevada), dosahující délky až 10 m, a *Mixosaurus*, který patří mezi nejrozšířenější druhy, s kosmopolitním rozšířením (Špicberky, Alpy, USA, Čína, Indonésie). V pozdním triasu žil *Shonisaurus*, který svými 15 m délky patřil mezi největší známé ichthyosauře. Měl poněkud protažený krk a rovněž končetiny připomínají spíše pádla než ploutve; patrně to naznačuje konvergentní trendy, které se ve větší míře projevily u skupiny Sauropterygia. Rody *Shastasaurus*, *Delphinosaurus*, *Toretocnemus* a *Merriamia* ze svrchního triasu Kalifornie jsou známy jen podle částečně zachovaných koster.

V juře a křídě prodělali ichthyosauři bouřlivou radiaci, která se projevila množstvím nových druhů, které si však jsou navzájem značně podobné (což naznačuje uniformní specializaci). Známý je *Ichthyosaurus* (obr. 612) z liasu (spodní jura) a pozdnějurský a raněkřídový rod *Ophthalmosaurus* (obr. 613), nápadný svými velkými očnicemi. Do



Obr. 612 Nahoře lebka *Ichthyosaurus communis* ze spodní jury Anglie (délka spodní čelisti přibližně 75 cm), dole kostra *Ichthyosaurus intermedius*, rovněž ze spodní jury západní Evropy (délka téměř 5 m). Podle Owena (1881), z Rožděstvenského a Tatarinova (1964).



Obr. 613 *Ophthalmosaurus icenicus* (Ichthyosauria, Ichthyosauridae) ze svrchní jury Anglie. Celková délka těla přibližně 3,5 m. Podle Andrewse (1910).



Obr. 614 *Stenopterygius quadriscissus* (Ichthyosauria, Stenopterygiidae) ze spodní křídly Německa. Délka těla přibližně 2,8 m. Podle Huenea (1922).

pozdní křídly přežil jediný zástupce skupiny, rod *Platypterygius*. Měl kosmopolitní rozšíření a také jeho stratigrafické rozšíření je značné - přibližně 45 milionů let. Poslední ichthyosauři mizí z fosilního záznamu dlouho před jinými vodními amnioty (mosasauri a plesiosaury), což svědčí o tom, že příčiny

vymírání na konci křídly byly různorodé a zasahovaly různé skupiny (i když adaptované na vodní prostředí) různě a v různou dobu, a ne vždy musely mít katastrofickou podobu (v tomto případě přichází do úvahy konkurence se žraloky, kteří prodělávali v pozdním mesozoiku svoji výraznou radiaci).

Synapsida

Systém:

(podle
Tatarinova 1974,
Čudinova 1983
a Carrolla 1993)

- Infratřída: Synapsida (syn. Theromorpha) (svrch, karbon - stř. jura)
 - Řád: Pelycosauria (svrch, karbon - svrch, perm)
 - Podřád: Ophiacodontia (svrch, karbon - sp. perm)
 - Čeleď: Ophiacodontidae (svrch, karbon - sp. perm)
 - Podřád: Sphenacodontia (svrch, karbon - sp. perm)
 - Čeleď: Varanopseidae (sp. perm)
 - Čeleď: Eothyrididae (sp. perm)
 - Čeleď: Sphenacodontidae (svrch, karbon - sp. perm)
 - Podřád: Edaphosauria (svrch, karbon - svrch, perm)
 - Čeleď: Edaphosauridae (svrch, karbon - sp. perm)
 - Čeleď: Caseidae (sp. perm - svrch, perm)
 - Řád: Therapsida (stř. perm - stř. jura)
 - Podřád: Eotitanosuchia (syn. Phthinosuchia) (svrch, perm)
 - Čeleď: Biarmosuchidae (svrch, perm)
 - Čeleď: Eotitanosuchidae (svrch, perm)
 - Čeleď: Phthinosuchidae (svrch, perm)
 - Čeleď: Phthinosauridae (svrch, perm)
 - Podřád: Dinocephalia (svrch, perm)
 - Infrařád: Titanosuchia (svrch, perm)
 - Čeleď: Brithopodidae (svrch, perm)
 - Čeleď: Deuterosauridae (svrch, perm)
 - Čeleď: Estemmenosuchidae (svrch, perm)
 - Čeleď: Anteosauridae (svrch, perm)
 - Čeleď: Titanosuchidae (svrch, perm)
 - Infrařád: Tapinocephalia (svrch, perm)
 - Čeleď: Tapinocephalidae (svrch, perm)
 - Čeleď: Styracocephalidae (svrch, perm)
 - Podřád: Anomodontia (svrch, perm - svrch, trias)
 - Infrařád: Venyukoviamorpha (svrch, perm)
 - Čeleď: Venyukoviidae (svrch, perm)
 - Infrařád: Dromasauria (svrch, perm)
 - Čeleď: Galeopsidae (svrch, perm)
 - Infrařád: Eodicynodontia (svrch, perm)
 - Čeleď: Eodicynodontidae (svrch, perm)
 - Infrařád: Endothiodontia (svrch, perm)
 - Čeleď: Endothiodontidae (svrch, perm)

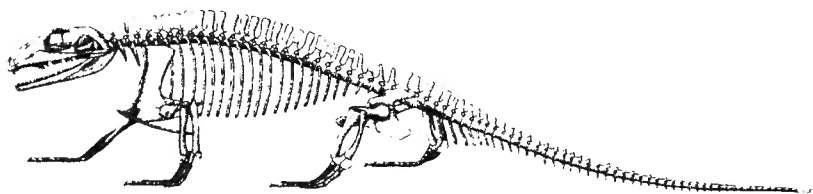
- Infrařád: Pristerodontia (svrch, perm - svrch, trias)
 - Čeľad: Aulacocephalodontidae (svrch, perm)
 - Čeľad: Dicyodontidae (svrch, perm)
 - Čeľad: Kannemeyeriidae (sp. trias - svrch, trias)
 - Čeľad: Lystrosauridae (sp. trias)
 - Čeľad: Oudenodontidae (svrch, perm)
 - Čeľad: Pristerodontidae (svrch, perm)
- Infrařád: Diictodontia (svrch, perm - sp. trias)
 - Čeľad: Emydopidae (svrch, perm - sp. trias)
 - Čeľad: Cistecephalidae (svrch, perm)
 - Čeľad: Robertiidae (svrch, perm)
 - Čeľad: Diictodontidae (svrch, perm)
- Infrařád: Kingoriamorpha (svrch, perm - sp. trias)
 - Čeľad: Kingoriidae (svrch, perm - sp. trias)
- Podřád: Theriodontia (svrch, perm - stř. jura)
 - Infrařád: Gorgonopsia (svrch, perm)
 - Čeľad: Ictidorhinidae (svrch, perm)
 - Čeľad: Hipposauridae (svrch, perm)
 - Čeľad: Burnetiidae (svrch, perm)
 - Čeľad: Gorgonopsidae (svrch, perm)
 - Čeľad: Inostranceviidae (svrch, perm)
 - Čeľad: Rubidgeidae (svrch, perm)
 - Infrařád: Therocephalia (svrch, perm - sp. trias)
 - Čeľad: Crapartinellidae (svrch, perm)
 - Čeľad: Pristerognathidae (svrch, perm)
 - Čeľad: Hofmeyriidae (svrch, perm)
 - Čeľad: Lycideopsidae (svrch, perm)
 - Čeľad: Ictydosuchidae (svrch, perm - sp. trias)
 - Čeľad: Whaitsiidae (svrch, perm)
 - Čeľad: Moschorhinidae (svrch, perm - sp. trias)
 - Čeľad: Eriaciolacertidae (sp. trias)
 - Čeľad: Scaloposauridae (svrch, perm - sp. trias)
 - Čeľad: Simorhinellidae (svrch, perm)
 - Čeľad: Bauriidae (sp. trias)
- Podřád: Cynodontia (svrch, perm - sp. trias)
 - Infrařád: Procynosuchia (svrch, perm - sp. trias)
 - Čeľad: Procynosuchidae (svrch, perm)
 - Čeľad: Dviniidae (svrch, perm)
 - Čeľad: Galesauridae (svrch, perm - sp. trias)
 - Infrařád: Eucynodontia (sp. trias - stř. jura)
 - Čeľad: Cynognathidae (sp. trias)
 - Čeľad: Diademodontidae (sp. trias - stř. trias)
 - Čeľad: Trirachodontidae (sp. trias - svrch, trias)
 - Čeľad: Traversodontidae (sp. trias - svrch, trias)
 - Čeľad: Tritylodontidae (sp. jura - stř. jura)
 - Čeľad: Chiniquodontidae (stř. trias - svrch, trias)
 - Čeľad: Tritheledontidae (svrch, trias - sp. jura)
- Mammalia (savci) (svrch, trias - recent) (systém viz níže)

Diagnóza: Amniota se synapsidním typem lebky.

Synapsida se odštěpili od hlavního vývojového kmene amniot již velmi brzy poté, co se Amniota konstituovali jako samostatná skupina (tedy již v pozdním karbonu; obr. 430). Odštěpení od hlavní linie je dááno do souvislosti s potravní specializací: již u raných synapsidů se totiž prodloužily špičáky a zvětšily se i ostatní zuby (na rozdíl od in-sektivorních plazů skupiny okolo rodu *Protorothyris*). Byli to první opravdu karnivorní suchozemští obratlovci a v souvislosti s tím se vytvořila i velká spánková jáma (mezi postorbitale, squamosem a jugale; na rozdíl od diapsidů se na jejím

ohraničení nepodílí quadratojugale). Nejstarší synapsidi dosahovali velikosti varanů či leguánů, Tendence ke zvětšování těla se však projevila již u pelykosaurů, kteří byli první postranní větví, která se odštěpila od hlavní vývojové linie amniot.

Celková stavba lebky pelykosaurů ještě poněkud upomíná na Anthracosauria. Postparietalia splynula v jediné nepárové interparietale. Naopak primitivním znakem je existence dvou koronoidů na spodní čelisti a velké centrále v tarsu. Zadní okraj lebky spadal kolmo k čelistnímu kloubu, Kosti exokrania ještě nesrůstaly s kostmi endokra-



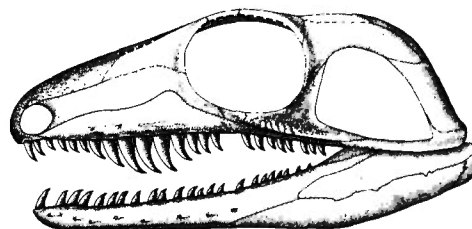
Obr. 615 *Varanops brevirostris* (Synapsida, Pelycosauria, Varanopseidae) ze spodního permu Severní Ameriky. Jeden z nejprimitivnějších pelykosaurů. Délka těla přibližně 1 m. Podle Romera a Pricea (1940), z Langstona a Reisz (1981).

nia, jak je tomu u pokročilejších synapsidů a zejména u savců. Supraoccipitale bylo dobře odděleno od okolních kostí a tento stav se zachoval až do středního permu k rodu *Ophiacodon*. Sluchová pouzdra byla poměrně malá. U pokročilejších pelykosaurů však kosti týlní oblasti lebky navzájem splynuly. Sluchová kůstka byla ještě poměrně velká, takže se podílela více na vyztužení zadní části lebky než na přenosu zvukových kmitů. Postkraniální skelet těchto primitivních pelykosaurů se vyznačoval zesílením kostí a zvýrazněním úponových ploch. Neurální oblouky byly poměrně úzké, zygapofýzy těsně u sebe, trnové výběžky ještě krátké a trojúhelníkovité, teprve později se prodloužily. Souviselo to zřejmě s modifikací epaxiálního svalstva. Prodlužovaly se rovněž příčné výběžky obratlů. Počet trupových obratlů kolísal mezi 24 a 27. Scapulocoracoid osifikoval ze tří center: přední dvě se homologizují s coracoidy, zadní s lopatkou. Na bázi ocasu byla na ilium napojena dvě sakrální žebra. U pokročilejších pelykosaurů byla ještě 2-3 další.

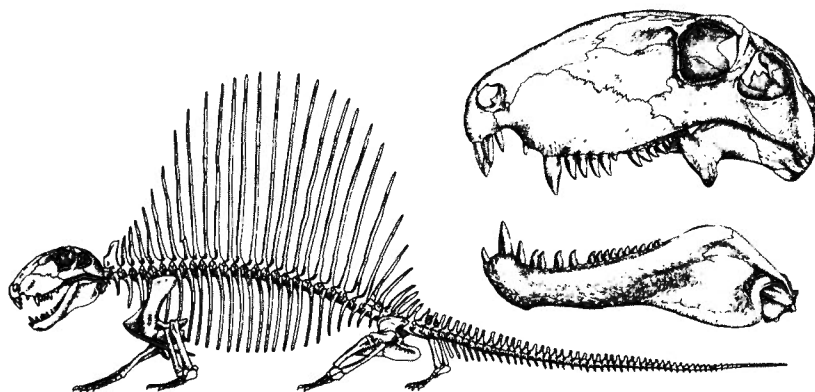
Pelycosauria existovali od počátku karbonu do pozdního permu (ve svrchním karbonu tvoří 50 %, ve spodním permu asi 70 % všech amniot) a diferencovali se do několika linií. Karbonské formy jsou však pouze fragmentární. Nejstarším známým pelykosaurem je *Archaeothyris* ze středního svrchního karbonu. Jeho paleontologický doklad byl zjištěn i ve svrchním karbonu plzeňské pánve (Nýřany) (Reisz 1975). Nejstarší a nejprimitivnější formy se shrnují do čeledi Ophiacodontidae. Vyznačují se dlouhou preorbitální částí lebky, která

je dorzoventrálně zploštělá, možná v souvislosti s piscivorií. Rod *Ophiacodon* dosahoval až 4 m. Karpus a tarsus byly jen částečně osifikované, což vedlo k názoru, že se jednalo o semiakvatické formy. Eothyrididae a Varanopseidae (reprezentovány např. rody *Varanops*; obr. 615, a *Aerosaurus*; obr. 616) měli ještě lacrimale ve styku s vnější nozdrou a čelistní kloub ve stejné úrovni jako zubní řada. Výrazným znakem, kterým se tyto primitivní formy odlišují od ostatních pelykosaurů, je to, že na ohraničení jejich spánkové jámy se ještě částečně posílelo quadratojugale a týlní oblast tvořilo supraoccipitale, které splynulo s některými kostmi zadního dermálního krytu lebky. Ophiacodontidae se objevili až ve spodním permu, v jižní Africe zasahují až do konce svrchního permu. Dosahovali velikosti asi 1 m.

Čeleď Sphenacodontidae je fylogeneticky nejdůležitější skupinou pelykosaurů. Její první zástupci se objevili ve středním až pozdním karbonu a v raném permu byli dominantními obratlovci



Obr. 616 *Aerosaurus wellesi* (Synapsida, Pelycosauria, Varanopseidae) ze spodního permu Severní Ameriky (Nové Mexiko). Délka spodní čelisti přibližně 8,5 cm. Podle Langstona a Reisz (1981).



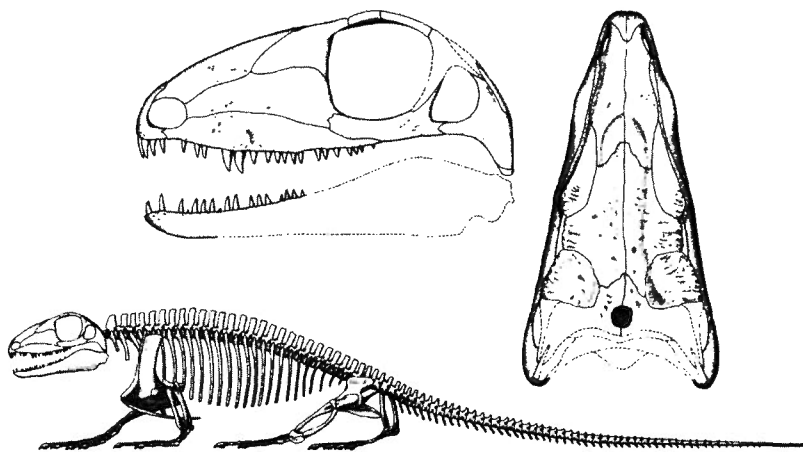
Obr. 617 *Dimetrodon milleri* (Synapsida, Pelycosauria, Sphenacodontidae) ze spodního permu Severní Ameriky (Texas). Mezi protaženými trnovými výběžky trupových obratlů byla napnutá bohatě prokrvená kožní duplikatura, která sloužila jako thermoregulační zařízení. Délka těla byla přibližně 3 m. Podle Romera a Pricea (1940), z Carrolla (1993).

souše. Vznikli z nich Therapsida. Nejznámějšími rody jsou *Dimetrodon* (obr. 617) a *Sphenacodon* ze spodního permu (délka těla až 3 m). Jejich lebka byla ve srovnání s předchozí skupinou vyšší a užší, špičáky nápadně prominující. Maxila expandovala natolik, že izolovala lacrimale od okraje vnější nozdry. Celistní kloub se v souvislosti se zvětšujícím se koronoidním výběžkem dostal pod úroveň dentice spodní čelisti. Articulare bylo markantně zvětšené. Na angulare je typická hrana (lamina reflexa). Sphenacodontidae měli poměrně štíhlé končetiny. *Haptodus* (obr. 618) z pozdního

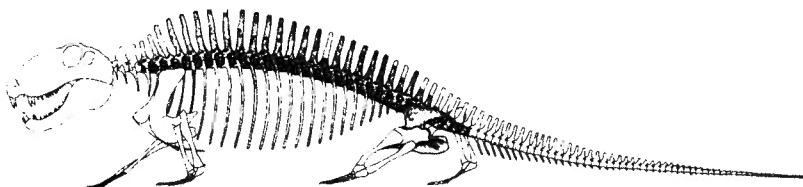
svrchního karbonu až spodního permu je charakteristický velkým lacrimale. Na obratlích všech zástupců této skupiny byly více či méně dlouhé trnové výběžky (např. *Dimetrodon*). Ne všichni Sphenacodontidae však měli prodloužené trnové výběžky; např. u zmíněných rodů *Haptodus* a *Sphenacodon* byly ještě relativně krátké a u rodu *Ctenorhachis* (obr. 619) ze spodního permu jen mírně prodloužené.

Edaphosauridae s rodem *Edaphosaurus* (obr. 620) byli herbivorní a existovali od konce karbonu do raného permu. Měli rovněž protažené spinální

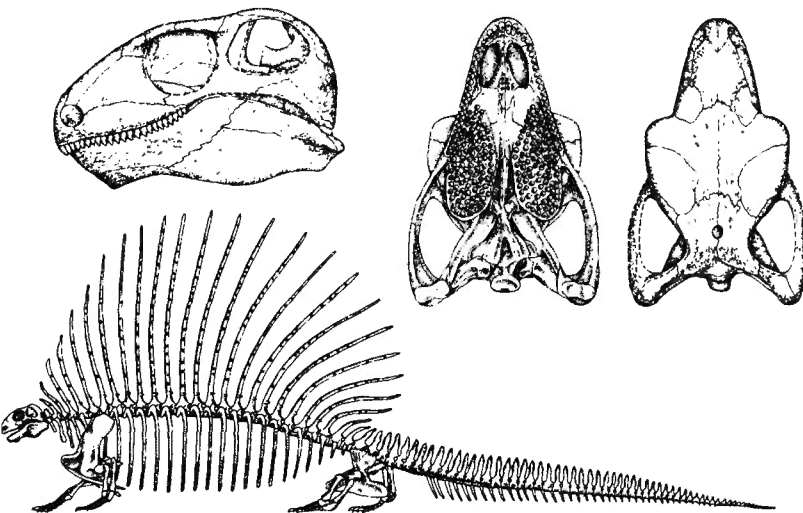
Obr. 618 *Haptodus garnettensis* (Synapsida, Pelycosauria, Sphenacodontidae) z nejvrchnějšího svrchního karbonu Severní Ameriky (Kansas). Délka těla přibližně 55 cm. Podle Currieho (1977).



Obr. 619 *Ctenorhachis jacksoni* (Synapsida, Pelycosauria, Sphenacodontidae) ze spodního permu Severní Ameriky (Texas). Pelykosaur s mírně protaženými trnovými výběžky. Celková délka těla přibližně 2,2 m. Podle Hooka a Hotttona (1991).



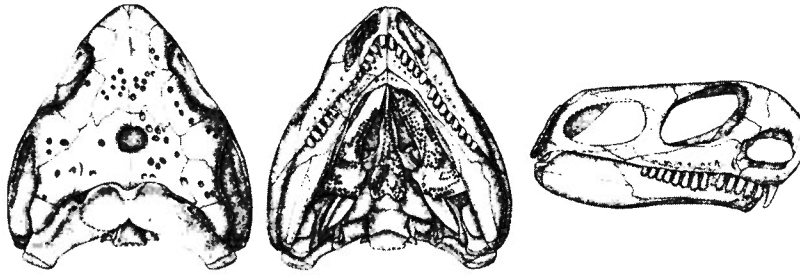
Obr. 620 *Edaphosaurus cruciger* (Synapsida, Pelycosauria, Edaphosauridae) ze svrchního permu Severní Ameriky (Texas). Herbivorní pelykosaur, jehož trnové výběžky - na rozdíl od příslušníků čeledi Sphenacodontidae - byly v určitých vzdálenostech zesílené, což se interpretuje jako důsledek periodického přirůstání. Herbivorie se projevuje hlavně v dentici, která zasahuje i na kosti ústního patra. Podle Romera a Pricea (1940), z Carrolla (1993).



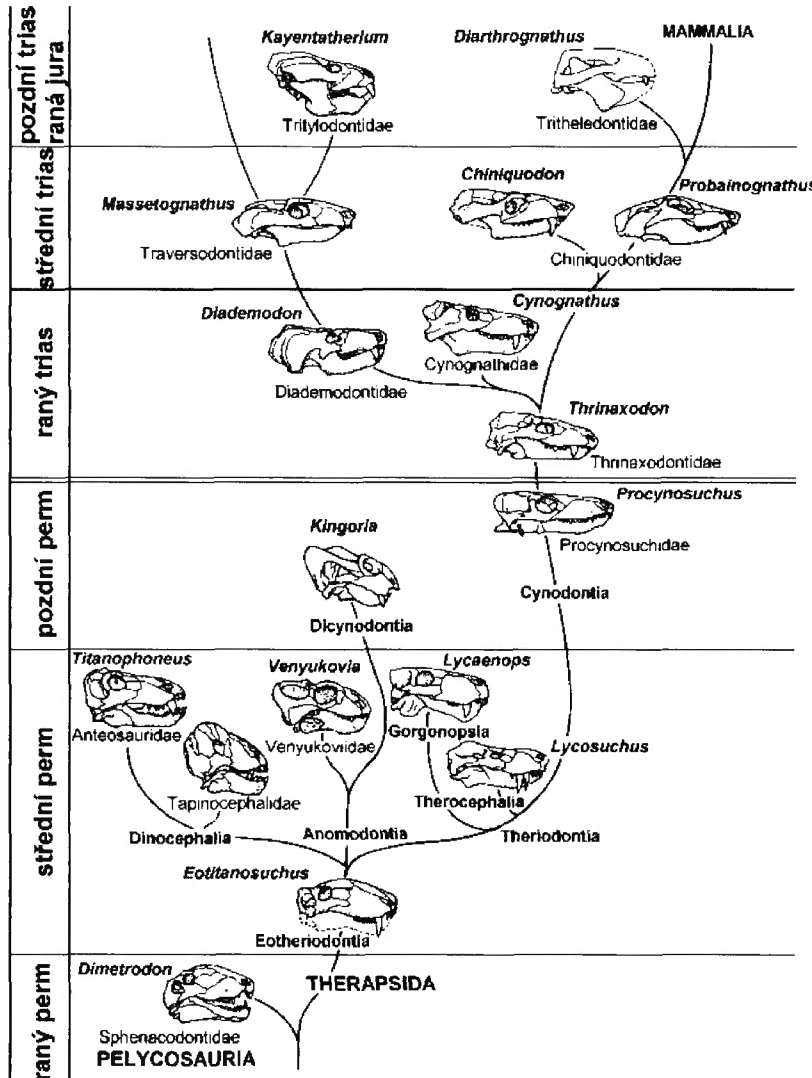
výběžky, které však zřejmě přirůstaly dodatečně a po částech, takže jsou v určitých vzdálenostech rozšířeny. Krátká a široká lebka měla na obou čelistech poměrně homodontní dentici tvořenou kuželovitými zuby, které patrně zpracovávaly měkkou rostlinnou potravu. Dorzální trny patřící zástupci rodu *Edaphosaurus* byly u nás nalezeny například ve svrchním karbonu Boskovické brázdy (Oslava-

ny) a kladenské pánve (Kounov) (Prantl 1943, Fric 1901). *Ianthosaurus* z nejsvrchnějšího karbonu měl rovněž protažené trnové výběžky s horizontálními rozšířeními.

Caseidae byli nejvíce diverzifikovanou skupinou herbivorních pelykosaurů. Existovali od konce raného permu. Neměli dlouhé spinální výběžky a jejich dentice je odlišná od ostatních pelykosau-

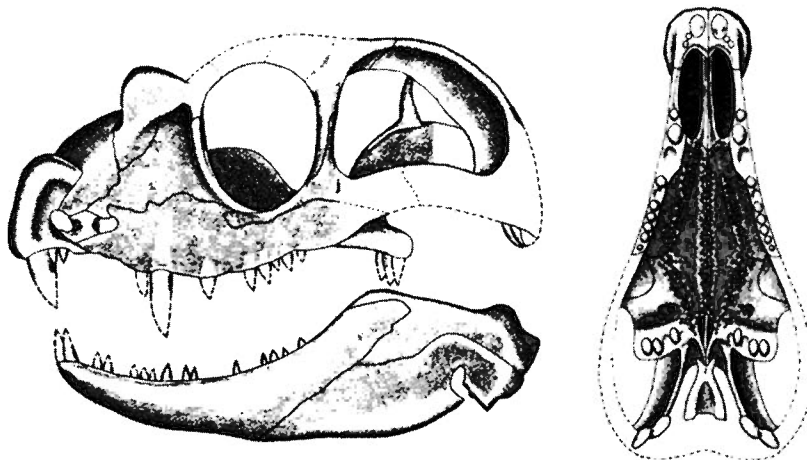


Obr. 621 *Casea* sp. (Synapsida, Pelycosauria, Caseidae) ze středního permu Francie. Specializovaný herbivorní pelykosaur s výrazně klenutou přední částí lebky. Délka lebky přibližně 11 cm. Podle Sigogneau-Russelové a Russela (1974).



Obr. 622 Schéma fylogeneze hlavních skupin therapsidních amniot. Podle Hopsóna, z Kardonga (1995).

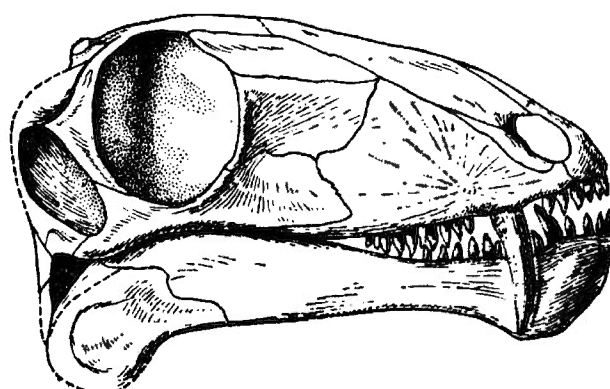
Obr. 623 *Tetraceratops insignis* (Synapsida, Therapsida) ze spodního permu Severní Ameriky (Texas) reprezentuje anatomické mezistadium mezi čeledí Sphenacodontidae a primitivními therapsidy čeledi Biarmosuchidae. Délka lebky přibližně 10 cm. Podle Laurina a Reisz (1996).



rů - zuby na patře byly mnohem drobnější než na čelistech a čelistní zuby byly ze stran komprimovány, takže připomínají zuby moderních herbivorních ještěřů. Spánková jáma a vnější nozdra byly výrazně zvětšené. Nejstarším zástupcem je poměrně malý rod *Casea* (obr. 621), příbuzný rod *Cotylorhynchus* však dosahoval až 3 m a jeho váha se odhaduje na 300 kg. Měli 3-4 sakrální žebra. Na humeru je výrazná hrana (crista supinatoria), která distálně zasahuje až na konec kosti a vytváří foramen ectepicondyloideum.

Pelykosauři svými rysy naznačují, že měli intenzivní metabolismus a aktivní schopnost thermoregulace. Svědčí o tom především dlouhé trnové výběžky, které nesly kožní duplikaturu, a žlábký na povrchu trnů naznačují bohatou vaskularizaci (hustou sít cév). Pelykosauři jsou známi především ze Severní Ameriky a Evropy, pozdní formy rovněž z Ruska a jižní Afriky.

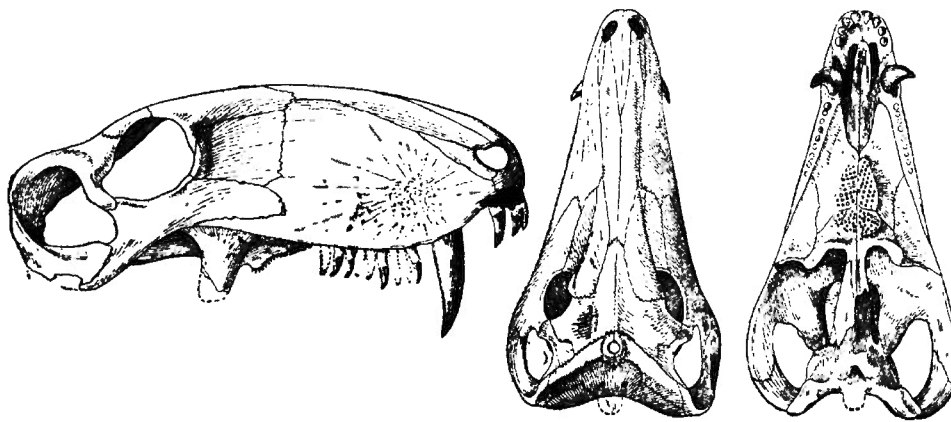
Nejstarším známým therapsidním plazem je podle mínění Laurina a Reisz (1996) rod *Tetraceratops* (obr. 623) ze spodního permu Severní Ameriky. Předpokládá se, že koncem karbonu se linie vedoucí k therapsidům odštěpila od linie reprezentované rodem *Sphenacodon*, o čemž svědčí lamina reflexa na angulare, a *Tetraceratops* je předpokládán nejstarším doloženým zástupcem této therapsidní linie. Therapsida prodělali ihned po svém vzniku výraznou adaptivní radiaci, jejímž výsledkem bylo rozštěpení na linii karnivorních Theriodontia a herbivorních Anomodontia. Nejstarší a nejprimitivnější Therapsida se zahrnují do čeledi Biarmosuchidae ze skupiny Eotitanosuchia (celá skupina Eotitanosuchia je považována za strukturální mezistupeň mezi pelykosauři a therapsidy shrnovanými do skupiny Dinocephalia; Čudinov 1983). Rod *Biarmosuchus* (obr. 624) upomínal ještě na Sphenacodontia, avšak tyl lebky v dorzální



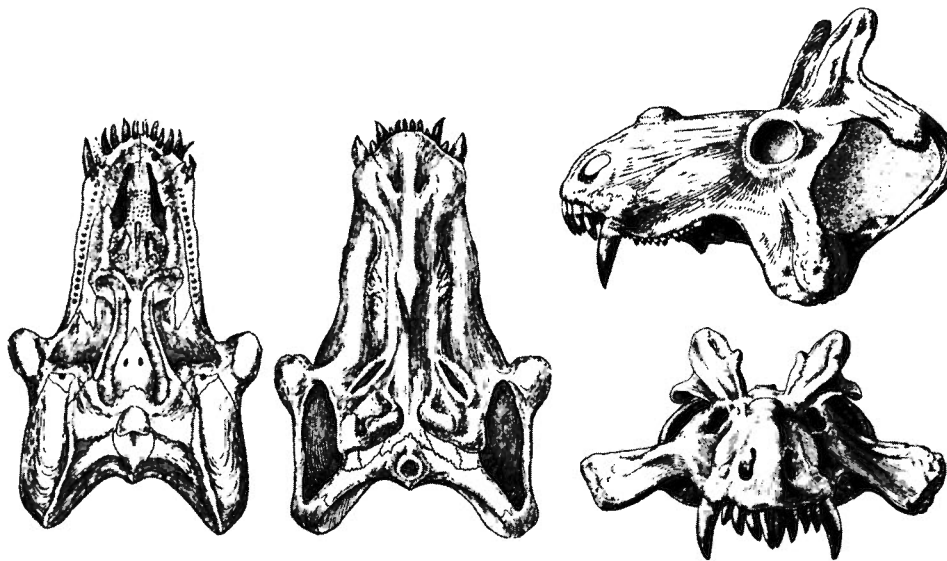
Obr. 624 *Biarmosuchus tener* (Synapsida, Therapsida, Biarmosuchidae) ze svrchního permu Ruska. Primitivní therapsid. Délka lebky 16 cm. Podle Čudinova (1960).

části výrazně promínoval směrem dozadu a chybělo supratemporale. Svrchní špičák byl výrazný, ale nezapadal jako u rodu *Dimetrodon* do žlábků na spodní čelisti. Maxila zasahovala k nosále a izolovala tak lacrimale od nosního otvoru. Na ústním patře byly ještě primitivní znaky, např. ozubení pterygoidu (podobně je tomu u rodu *Eotitanosuchus*; obr. 625). Vomery již částečně srostly. Na ústním patře byla také vytvořena mediální rýha, která částečně oddělovala vdechovaný vzduch od polykané potravy. Columella byla ještě poměrně velká, perforovaná otvorem zvaným foramen stapediale. Lamina reflexa byla velmi výrazná.

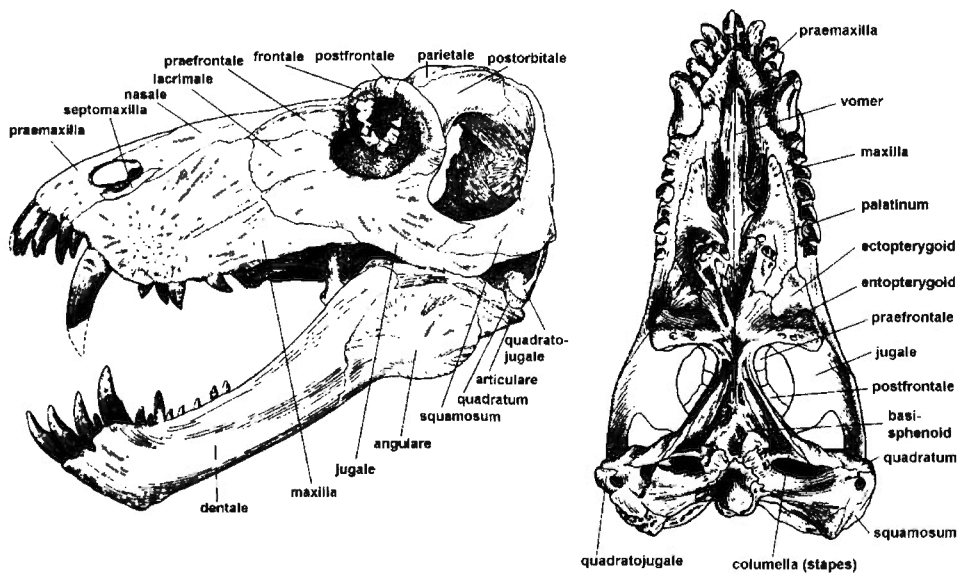
Dinocephalia existovali ve stejnou dobu jako primitivní karnivorní Biarmosuchidae a patří mezi ně nejstarší herbivorní therapsidi (i když řada zástupců této skupiny zůstala karnivorní). Jejich rozšíření se omezuje pouze na svrchní perm Ruska a jižní Afriky. Je to slepá vývojová linie, která na konci permu vymřela. Patří sem například specializovaný rod *Estemmenosuchus* (obr. 626) ze



Obr. 625 *Eotitanosuchus olsoni* (Synapsida, Therapsida, Eotitanosuchidae) ze svrchního permu Ruska. Délka lebky přibližně 40 cm. Podle Čudinova (1960).



Obr. 626 *Estemmenosuchus* (Synapsida, Therapsida, Estemmenosuchidae) ze svrchního permu Ruska. Vlevo lebka *E. uralensis* při pohledu na ústní patro a z dorzální strany, vpravo *E. mirabilis* při pohledu z levé strany a zepředu. Délka lebky *E. uralensis* v mediánní linii 37 cm, délka lebky *E. mirabilis* 35 cm. Podle Čudinova (1960, 1983).

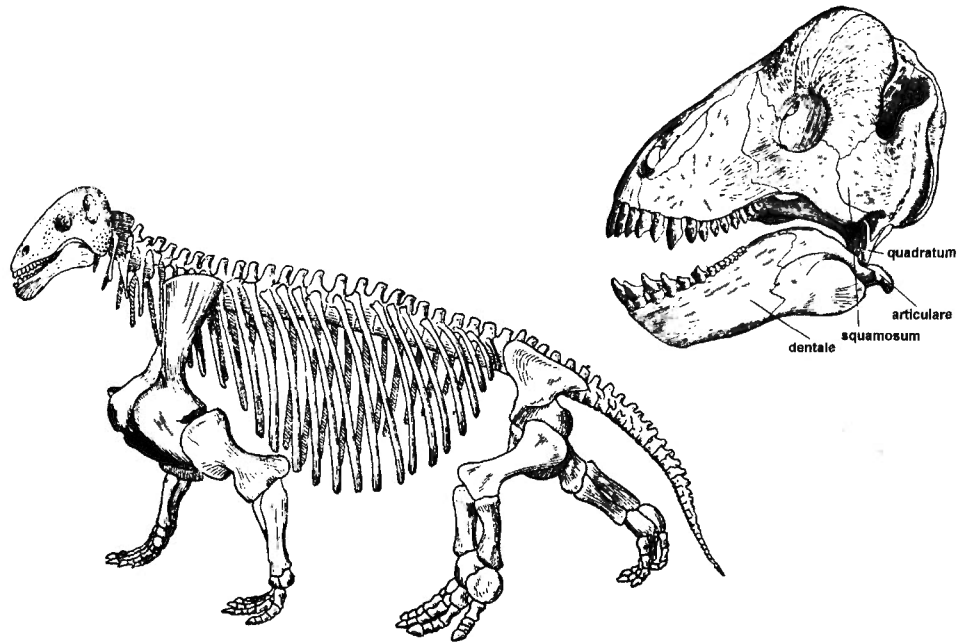


Obr. 627 *Titanophoneus potens* (Synapsida, Therapsida, Brithopodidae) ze svrchního permu Ruska. Délka lebky přibližně 40 cm. Podle Čudinova (1983).

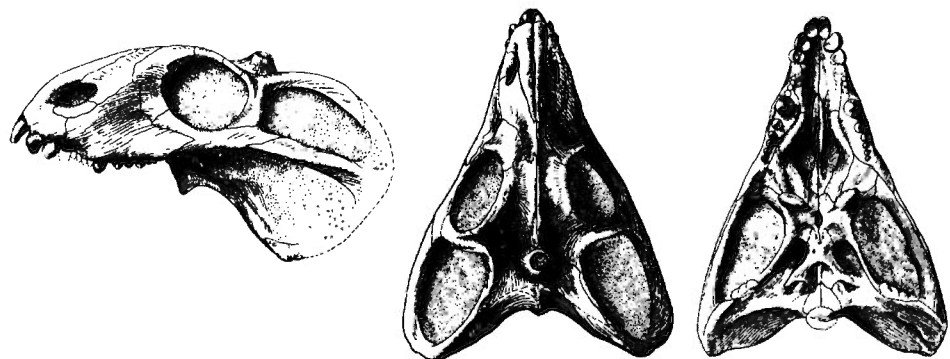
svrchního permu Ruska. Jeho lebka byla velká a masivní, na maxile, frontale, parietale a jugale opatřená zaoblenými růžky. V dentici byly sice prominující špičáky, za nimi byly však zuby velmi drobné. Výrazné zuby byly vepředu, kde měly funkci řezáků. Čeleď Brithopodidae je další primitivní skupinou dinocephalií a je zastoupena rodem *Titanophoneus* (obr. 627). Jeho kostra se podobá kostře primitivních zástupců čeledi Sphenacodontidae (včetně toho, že má dlouhý ocas), ale spánková jáma byla široká, otočená dorzoventrálním směrem a na dorzálním povrchu lebky byl výrazný hřeben pro úpon žvýkacích svalů. Špičáky byly prominující, ale stoličky drobné a opatřené větším množstvím hrbolků, což naznačuje převažující karnivorii. Rovněž řezáky byly dobře vyvinuty a na bázi zesíleny lištou, která tuto část dentice zpevňovala. Pokročilejší zástupci skupiny Dinocephalia jsou známi z jižní Afriky, kde jsou zastoupeni čeleděmi Titanosuchidae a Tapinocephalidae.

Stoličky se zmenšily, ale jejich počet se zmnožil a jsou dlátkovitého tvaru. Špičáky nepřevyšovaly úroveň ostatních zubů. Dentice spolu s nízkou a protaženou preorbitální částí naznačuje specializaci k herbivorii. Kostí střechy lebeční byly extrémně silné (až 10 cm), opatřené dalšími pokrývnými osifikovanými vrstvami. Typickým příkladem této skupiny je rod *Moschops* (obr. 628) z čeledi Tapinocephalidae, dosahující velikosti až 3 m. Od herbivorní čeledi Tapinocephalidae se liší rod *Styracocephalus* ze svrchního permu jižní Afriky, který měl v každém zubním kvadrantu homodontní dentici porušenou zřetelně prominujícím špičákem.

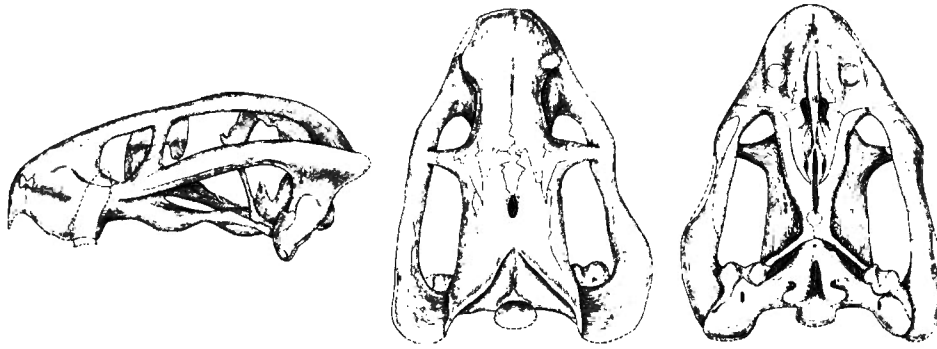
Anomodonti nastoupili po skupině Dinocephalia, která nepřežila konec permu. Jejich nejprimitivnější typy se shrnují do skupiny Venyukoviomorpha, reprezentované rodem *Venyukovia* (obr. 629) ze svrchního permu Ruska. Jejich lebka byla malá a krátká, poněkud připomínající primitivní



Obr. 628 *Moschops* (Synapsida, Therapsida, Tapinocephalidae). Vlevo rekonstrukce kostry *M. capensis* ze svrchního permu jižní Afriky, vpravo lebka *M. svijagensis* ze svrchního permu Ruska. Celková délka těla přibližně 2,3 m. Podle Gregoryho (1926) a Efremova (1940).



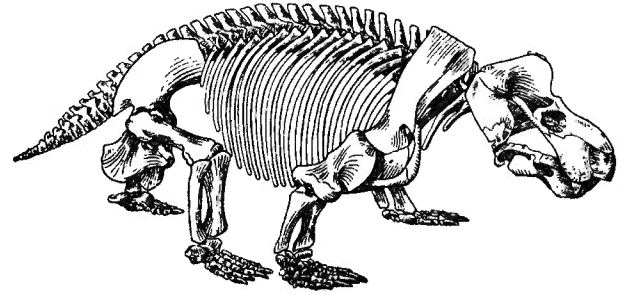
Obr. 629 *Venyukovia prima* (Synapsida, Therapsida, Venyukoviidae) ze svrchního permu Ruska. Délka lebky přibližně 14 cm. Podle Cudinova (1983).



Obr. 630 *Dicynodon grimbecki* (Synapsida, Therapsida, Dicynodontidae) ze svrchního permu jižní Afriky. Nápadný je jediný výrazný špičák na horní čelisti a těsně před pineálním otvorem nepárové praeparietale. Délka lebky v mediální linii 6 cm. Podle Agnewa (1959).

pelykosauři. Jařmový oblouk byl vyklenut dorzálně. Špičáky jen nevýrazně převyšovaly okolní zuby, stoličky byly krátké a zaoblené. Na premaxile se začalo tvořit sekundární patro, zatím v podobě lišty na premaxile. Skupina Dromasauria je zastoupena pouze třemi rody ze svrchního permu jižní Afriky. Podobá se předchozím, ale sekundární ústní patro dosáhlo pokročilejšího stavu.

Pristerodontia jsou oproti předcházejícím skupinám anomodontů nejpočetnější. Objevili se na počátku pozdního permu a existovali až do konce triasu. Na přelomu permu a triasu to byla dokonce nejpočetnější skupina tehdy existujících suchozemských obratlovců. První zástupci byli drobní, pokročilejší však poměrně velcí a jejich zadní končetiny byly postavené kolmo pod tělo (přední končetiny však byly ještě ukotvené do strany). Podle fosilních zbytků lze usuzovat, že žili v nejrůznějších prostředích: zahrnovali totiž jak semiakvatické, tak i hrabavé formy. Oproti postkranialnímu skeletu je však lebka strukturálně uniformní. Její typické znaky je možné ukázat na rodu *Dicynodon* (obr. 630): především se protáhla spánková oblast, na níž začalo dominovat squamosum. Zuby s výjimkou špičáků se redukovaly. Premaxila a dentaria v místě symfýzy splynuly (výjimkou je *Eodicynodon*). Na rostrálních částech čelistních kostí bylo drobné rýhování a perforace; podobné rýhování je u dnešních ptáků a želv tam, kde nasedá rohovitá část zobáku. Proto se soudí, že dicynodonti měli zobákovité čelisti opatřené rohovitou vrstvou. Sekundární patro je již tvořeno premaxilou, maxilou a palatinem, takže choany jsou zatlačeny dozadu a do mediální oblasti patra. Oproti primitivním zástupcům skupiny Anomodontia se změnila také struktura čelistního kloubu, takže articulare a quadratum jsou při pohledu ze strany značně konvexní a mají protáhlé rýhy. To souhlasí s vývojem a diferenciací čelistních svalů, které se upínají daleko za úroveň koronoidního výběžku, takže čelist pravděpodobně vykonávala rovněž předozadní pohyby. Lze soudit, že to byli výhradně



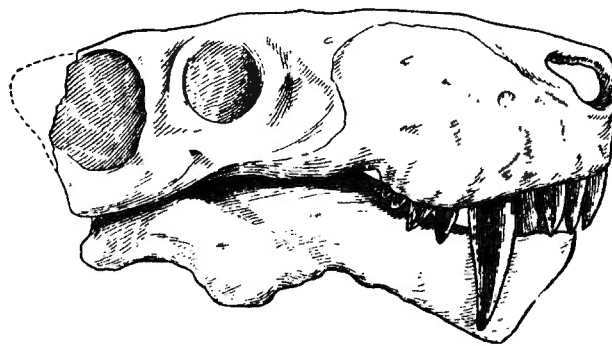
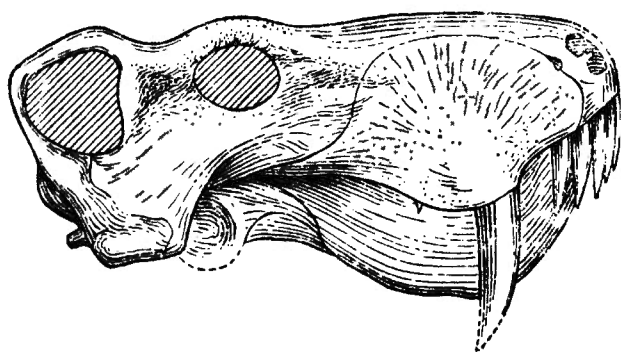
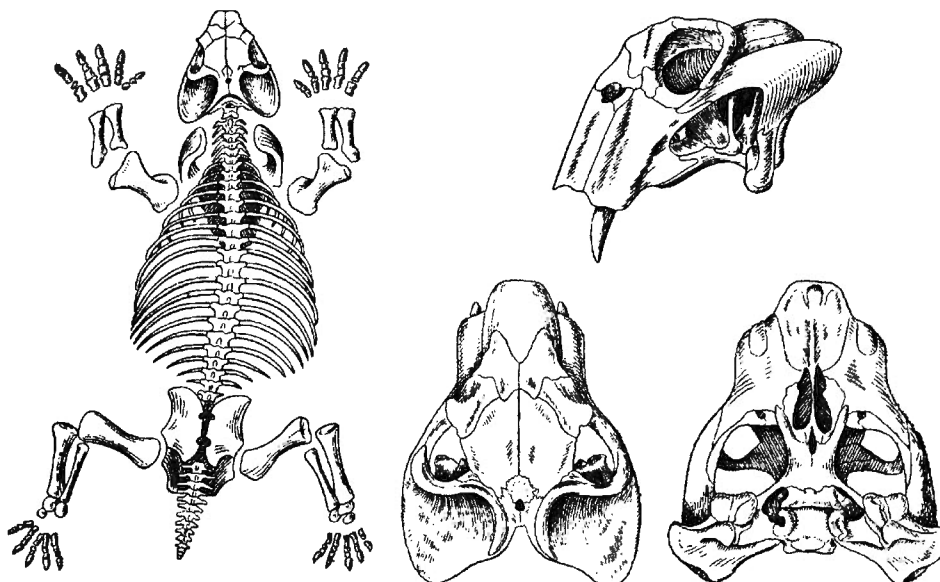
Obr. 631 *Kannemeyeria wilsoni* (Synapsida, Therapsida, Kannemeyeriidae) ze spodního triasu jižní Afriky. Délka těla přibližně 2,5 m. Podle Pearsona (1924), z Rožděstvenského a Tatarinova (1964).

býložravci, kteří se ale specializovali na různé typy rostlin. Obrovské formy, jako *Kannemeyeria* (obr. 631), *Placerias* a *Stahleckeria*, byly terestrickými býložravci, zatímco *Lystrosaurus* (obr. 632) byl semiakvatický a někteří (např. *Cistecephalus*) žili dokonce pod zemí.

Skupina Theriodontia zahrnuje již velmi pokročilé karnivorní typy. Nejprimitivnější z nich jsou Gorgonopsia (obr. 633, 634) ze svrchního permu jižní Afriky, kteří se stavbou lebky a denticí ještě podobají primitivním karnivorním therapsidům. Charakteristickým znakem je, že na střeše lebeční bylo před parietálním otvorem vytvořeno nepárové praeparietale. Spánková jáma se zvětšila na úkor orbity, která byla úměrně tomu menší. Stoličky se velikostně i počtem redukovaly. Postkranialní kostra naznačuje, že mohli poměrně rychle běhat, i když humerus si ještě zachoval horizontální pozici (velmi podobnou jako u dnešních krokodýlů). Mohli patrně střídát pomalý plazivý pohyb s rychlým během. Celkem je známo přes dvacet rodů. Jsou nacházeni převážně v jižní Africe, jen z konce permu také z Ruska. Jejich kořist tvořili především pareiasauři a dicynodonti.

Pokročilejší skupinou jsou Therocephalia ze svrchního permu Ruska a jižní Afriky. Ve srovnání s gorgonopsidy vykazují velmi různorodé adaptace. Například Scaloposauridae byli drobní, prav-

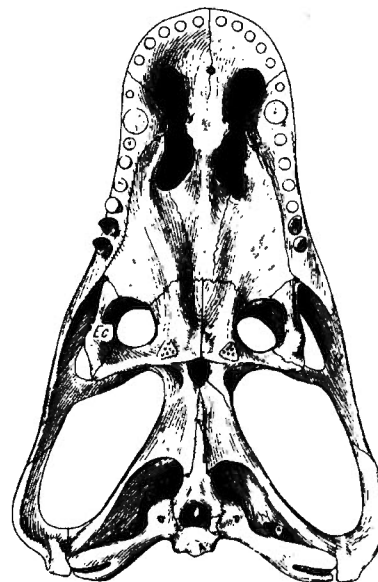
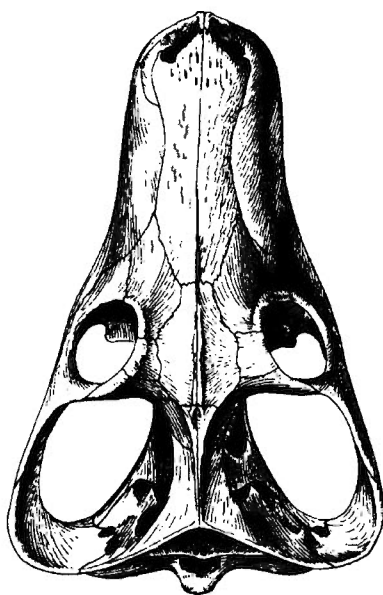
Obr. 632 *Lystrosaurus murrayi* (Synapsida, Therapsida, Lystrosauridae) ze spodního triasu jižní Afriky. Zástupci tohoto rodu byli však nalezeni i na jiných kontinentech, např. v Indii, na Sibiři, Číně a v Antarktidě. Proto se tyto nálezy často uvádějí jako důkaz existence jediného původního kontinentu Pangey. V jižní Africe byl jeden druh lystrosaura nalezen v sedimentech svrchního permu, což dokazuje, že tito živočichové přežili krizi na konci prvohor. Délka těla přibližně 1,3 m. Podle Brooma, z Rožděstvenského a Tatarinova (1964).



Obr. 633 *Rubidgea atrox* (Synapsida, Therapsida, Gorgonopsidae) ze svrchního permu jižní Afriky. Primitivní theriodont dorůstající značné velikosti. Délka lebky 55 cm. Podle Brooma, z Rožděstvenského a Tatarinova (1964).

Obr. 634 *Inostrancevia alexanderi* (Synapsida, Therapsida, Gorgonopsidae) ze svrchního permu Ruska. Délka lebky 56 cm. Podle Pravoslavleva (1927).

Obr. 635 *Annatherapsidus petri* (Synapsida, Therapsida, Moschorhinidae) ze svrchního permu Ruska. Již u těchto dravých theroccephalů bylo vytvořeno v náznacích sekundární ústní patro, tvořené horizontálními lištami premaxil, maxil, palatin a vomeru (který již byl nepárovou kostí, vzniklou z původně párového základu). Délka lebky 22 cm. Podle Tatarinova (1974). Viz též bar. příl. obr. 40.

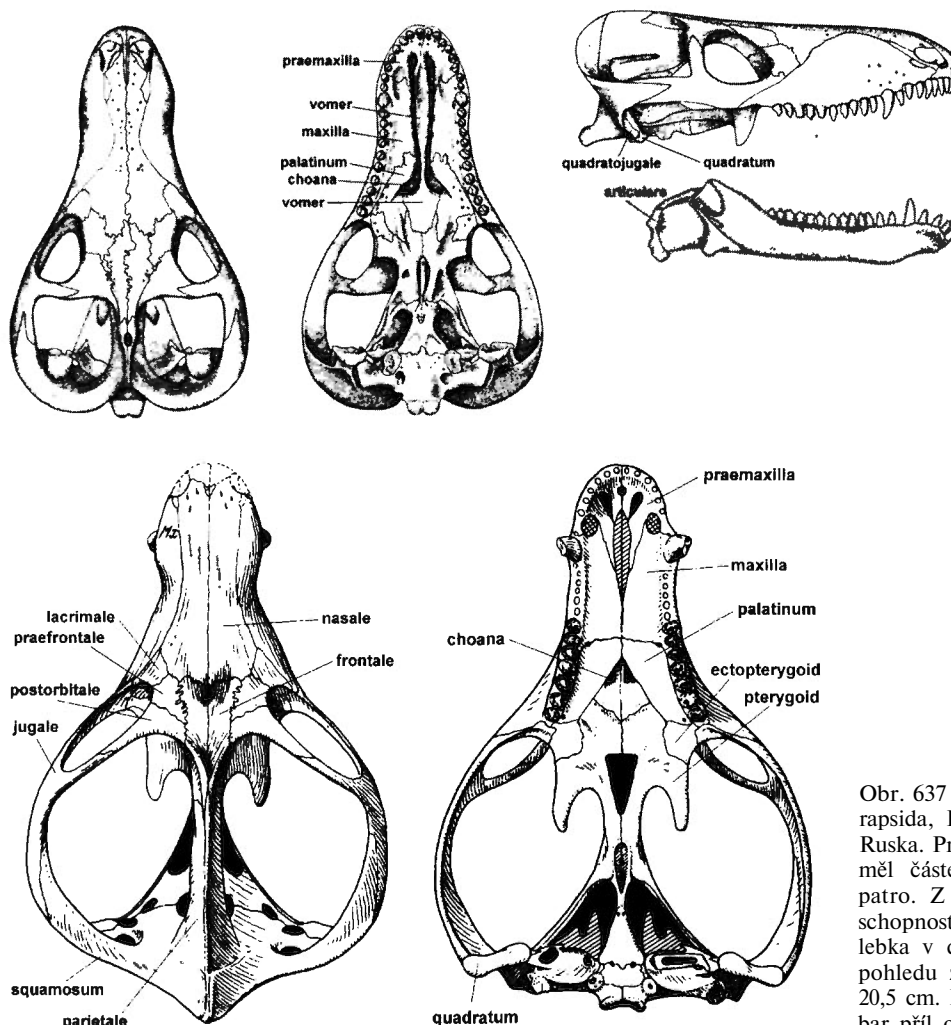


děpodobně insektivorní, Moschorhinidae (obr. 635) a Pristerognathidae středně velcí až velcí karnivoři, Bauriidae herbivoři. Objevili se na začátku pozdního permu a přetrvávali až do konce raného triasu. Jsou doloženi z nálezů z Ruska, Číny, jižní a východní Afriky a Antarktidy. Jejich žvýkací svalstvo bylo již tak mohutné, že zasahovalo až na vrchol lebky, kde byl vytvořen nízký hřeben. Theroccephalia i Cynodontia měli již pokročilé ústní patro, které se však v důležitých detailech liší, takže lze předpokládat, že v obou liniích se vyvinulo nezávisle. Drobní zástupci theroccephalií měli již lebku i skelet velmi podobné jako u savců (břišní žebra byla redukována, ocas zkrácen). V raném triasu byly drobné až středně velké formy theroccephalů s téměř dokonale vytvořeným sekundárním patrem velmi hojné. Současně s nimi však existovala čeleď Bauriidae, která tvořila paralelní linii k cynodontům. I u nich je druhotné patro kompletní, ale na jeho stavbě se neúčastní palati-

num. Stoličky byly široce rozšířené, což svědčí o žvýkání potravy. Orbita se spojila se spánkovou jámou. Dentale bylo velmi mohutné, s výrazným processus coronoideus.

Cynodontia se objevili v raném triasu. Ačkoliv se některé savčí znaky objevily již u starších skupin, teprve u cynodontů začaly dominovat. Kromě toho se u nich vyvinula endothermie spojená se zvýšenou intenzitou metabolismu, která umožňovala aktivně lovit i za tepelně nepříznivých podmínek. Proto se následně diferencoval chrup, který umožňoval jak usmrcovat kořist, tak ji i následně porcovat. Předpokládá se u nich již existence srsti, která je průvodním znakem endothermie (Meng a Wyss 1997).

Z cynodontů je nejdůležitější čeleď Procynosuchidae ze svrchního permu, jejíž zástupci (*Procynosuchus*; obr. 636) mají již téměř kompletní sekundární ústní patro (na jehož stavbě se podílela premaxila, maxila a palatinum), uprostřed rozdě-



Obr. 636 *Procynosuchus ruidgei* (Synapsida, Therapsida, Procynosuchidae) ze svrchního permu jižní Afriky. Dobře je patrné téměř uzavřené druhotné ústní patro. Délka lebky 14 cm. Podle Kempa (1979), z Carrolla (1993).

Obr. 637 *Dvinia prima* (Synapsida, Therapsida, Dviniidae) ze svrchního permu Ruska. Primitivní cynodont, který však již měl částečně uzavřené druhotné ústní patro. Z postavení očí lze soudit na schopnost stereoskopického vidění. Vlevo lebka v dorzálním pohledu, vpravo při pohledu z ventrální strany. Délka lebky 20,5 cm. Podle Tatarinova (1974). Viz též bar. příl. obr. 41.

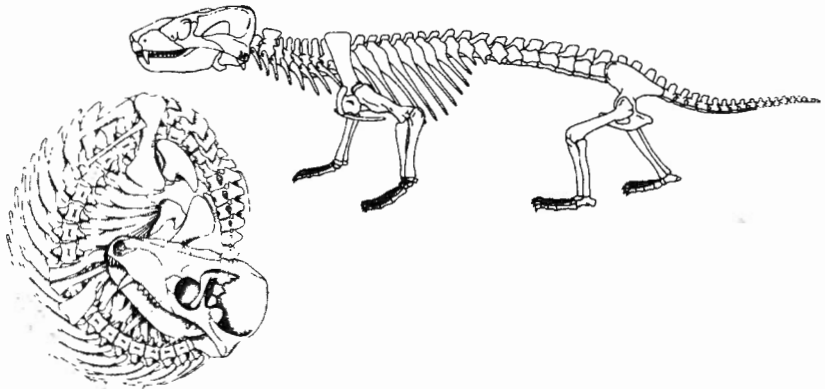
leně pouze úzkou spárou, která však byla nepochybně uzavřena slizniční duplikaturou. Stoličky měly na povrchu řadu hrbolků, a byly proto velmi podobné stoličkám triasových savců. Vyměňovaly se však ještě kontinuálním způsobem, obvyklým u nižších obratlovců (polyfyodontie). Spánková jáma byla enormně velká a jařmový oblouk byl vyklenut do strany. Na anatomické stadium reprezentované rodem *Procynosuchus* navazují formy shrnované do čeledi Dviniidae (např. rod *Dvinia*; obr. 637). Jejich druhotné ústní patro bylo již kompletně uzavřené a na postkraniálním skeletu je nápadná redukce břišních žebér, takže se vytvořil hrudní koš.

Tyto a další savčí znaky se ještě výrazněji formovaly u příslušníků čeledi Galesauridae, která navazuje na předchozí čeleď počátkem triasu. Charakteristický je rod *Thrinaxodon* (obr. 638), což byl agilní predátor asi 50 cm dlouhý. Jeho trup byl protáhlý (27 presakrálních obratlů), s poměrně krátkými plantigrádními končetinami, takže se podobal velké lasičce. Lebka byla asi 10 cm dlouhá, z toho spánková oblast zabírala asi polovinu. Na dorzální straně byl vytvořen sagitální hřeben, ale stále se zachovával pineální otvor. Squamosum promínovalo do stran. Na místě postorbitale a postfrontale byl vyvinut jen jediný element. Sekundár-

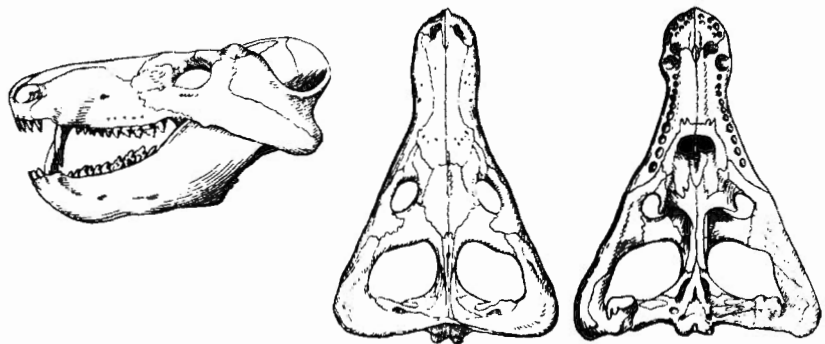
ní ústní patro již bylo v oblasti maxily a palatina zcela uzavřeno. V dentici byly 4 řezáky nahoře a 3 dole, mírně prominující špičáky a 7-9 stoliček na povrchu s hrbolky. Výměna zubů byla však ještě stále kontinuální, v mnoha generacích. Na spodní čelisti dominovalo dentale, jehož koronoidní výběžek vyčníval nad jařmový oblouk. Postdentální kosti však ještě nebyly zcela redukovány a také čelistní kloub byl ještě výlučně mezi quadratem a articulare, tedy primární.

Pokročilí cynodonti (Eucynodontia) jsou reprezentováni velikostně různorodou čeledí Cynognathidae, jejíž příslušníci tvořili od středního triasu do rané jury bohaté druhové spektrum herbivorních i karnivorních forem. Nejprimitivnější z nich byl masožravý *Cynognathus* (obr. 639), který žil na konci raného triasu. Jeho nálezy pocházejí jak z jižní Afriky, tak Jižní Ameriky. Dosahoval délky pouze asi 40 cm. Jeho čenich byl dlouhý, za špičáky poněkud zúžený. Soudí se, že mohl napadat i větší kořist, než byl sám. Spánková jáma směřovala laterálně a poněkud dozadu a kosti, které ji ohraničovaly, byly poněkud zesílené. Stoličky byly labiolingválně komprimované a jejich ostří drobně pilovité. Týlní část promínovala, což svědčí o dobře vyvinutém šijovém svalstvu. Spodní čelist byla mohutná, s výrazným koronoidním výběžkem

Obr. 638 *Thrinaxodon liorhinus* (Synapsida, Therapsida, Galesauridae) ze svrchního permu jižní Afriky. Sekundární ústní patro bylo již dobře vytvořeno a žebra se omezovala pouze na přední část trupu (hrudní koš). Celková délka těla přibližně 50 cm. Vlevo nálezkostř v přirozené svinuté poloze, která naznačuje endothermii. Podle Jenkinse (1984), z Carrolly (1993), a podle Heberera a Wendta (1972), ze Spinara (1984).



Obr. 639 *Cynognathus crateronotus* (Synapsida, Therapsida, Cynognathidae) ze spodního triasu jižní Afriky. Pokročilý cynodont s náznakem redukce quadrata. Délka lebky přibližně 26 cm. Z Romera (1956).



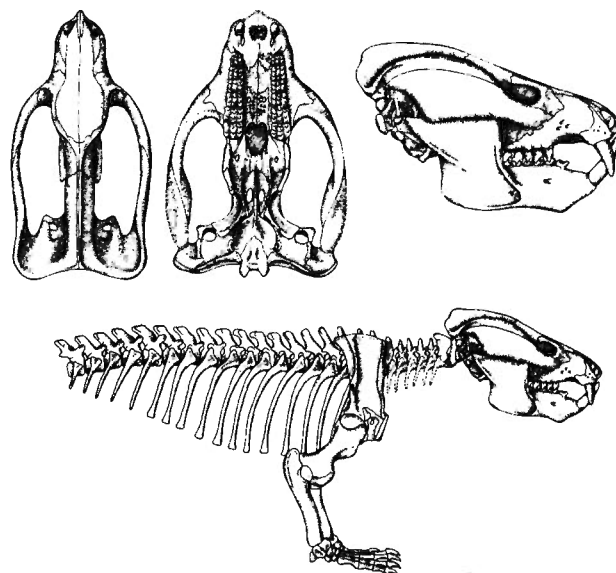
(deprese na jeho vnější straně se označuje jako fossa masseterica).

Pokročilí cynodonti se objevili v raném triasu a reprezentují je hlavně herbivorní typy. Jsou seskupováni do několika čeledí, z nichž dominantní jsou Diademodontidae a Traversodontidae. Primitivnější je rod *Diademodon*, který se značně podobá rodu *Cynognathus*, ale jeho zadní stoličky byly výrazně rozšířeny. Jeho dalším pokročilým znakem je, že squamosum zasahovalo až do oblasti čelistního kloubu. Diademodontidae existovali až do středního triasu. Je zajímavé, že drobné náhradní zoubky nesly velké množství drobných hrbolků. U plně vyvinutých stoliček splývaly do nevýrazných příčných lišt, které se opotřebovávaly, takže na povrch vystoupil dentin. Vyvinul se u nich rovněž skus, při kterém spodní zub zapadá mezi dva svrchní zuby. Traversodontidae existovali až téměř do konce triasu a byli výrazně herbivorní. *Massetognathus* (obr. 640) je jejich nejtypičtějším zástupcem: měl výrazně redukované špičáky a mezi nimi a řezáky na jedné straně a stoličkami na druhé byla vždy malá diastema. Na stoličkách byly dobře vyvinuté příčné lišty, které byly na okrajích spojeny podélnými lištami, takže střední část kousací plochy zubu byla zahlobená.

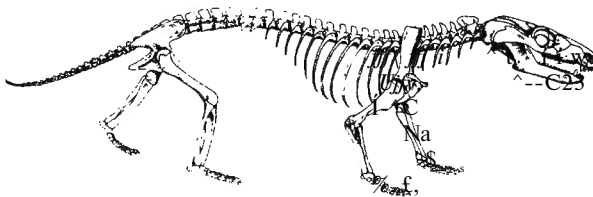
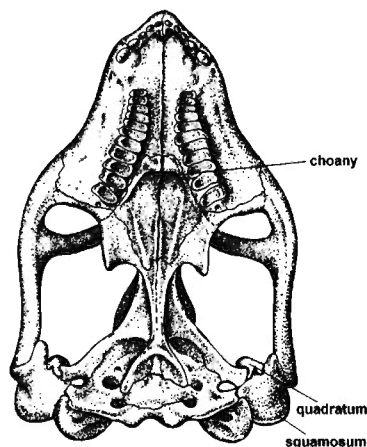
Tritylodontidae byli očividně nejspecializovanější z herbivorních cynodontů. Objevili se až v pozdním triasu a udrželi se až do střední jury (jsou proto nejdéle existující linií therapsidů). Ze svrchního triasu jsou známy jen ojedinělé nálezy, ale ve spodní juře jsou hojní (Čína, západní Evropa, jižní Afrika, Severní Amerika). Ze střední jury Anglie je znám *Stereognathus*, ze Severní Ameriky *Kayentatherium* (obr. 641). Savcovité znaky jsou u nich vyvinuty v pokročilejším stadiu: spánková jáma byla velká, zadní okraj orbity se redukoval, takže se orbita propojila se spánkovou jámou, postorbitale a prefrontale zmizely, zuby pracovaly

jako nůžky. Jeden pár řezáků se zvětšil, ale špičáky naopak zmizely (čímž se tato skupina vyřadila z okruhu možných předků savců). Kousací plocha stoliček byla komplikovaná stejným způsobem jako u savců: svrchní stoličky měly čtvercovitý tvar se třemi podélnými řadami hrbolků, spodní se dvěma řadami. I když jsou velmi podobní savcům, nemohli být jejich předky, protože existovali až ve spodní juře.

Chiniquodontidae jsou poměrně málo početnou skupinou ze středního až svrchního triasu a zahrnují pouze pět rodů. Spánková jáma expandovala, takže zabírala více než polovinu délky lebky. Malá orbita však ještě byla od spánkové jámy oddělena a postorbitale a prefrontale byly ještě zachovány. Sekundární ústní patro bylo tak dlouhé



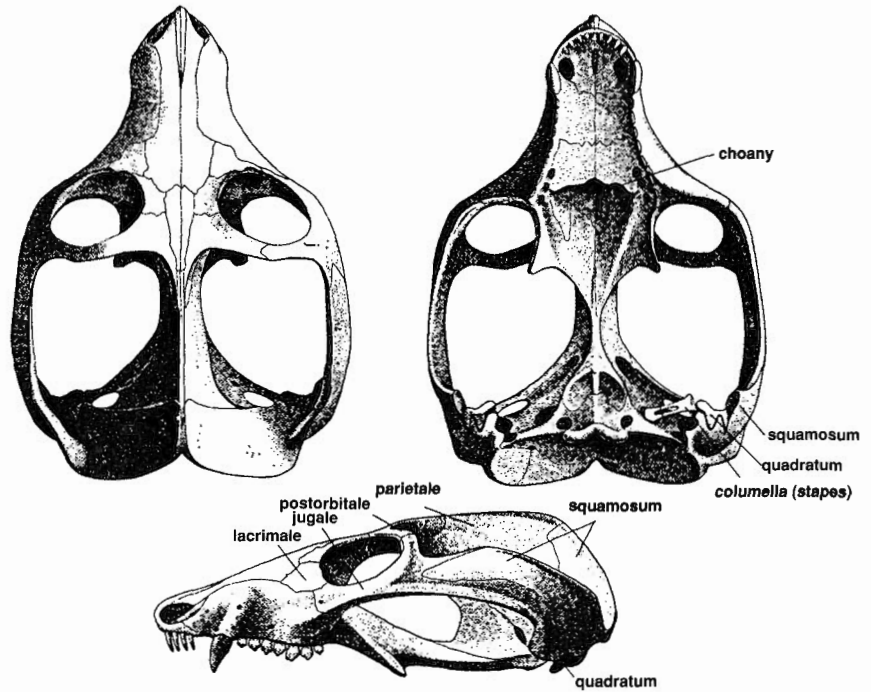
Obr. 641 *Kayentatherium* (Synapsida, Therapsida, Traversodontidae) ze spodní jury Severní Ameriky. Pokročilý cynodont s mnoha savčími znaky, avšak ještě s primárním čelistním kloubem. Podle Suese, z Carrolla (1993).



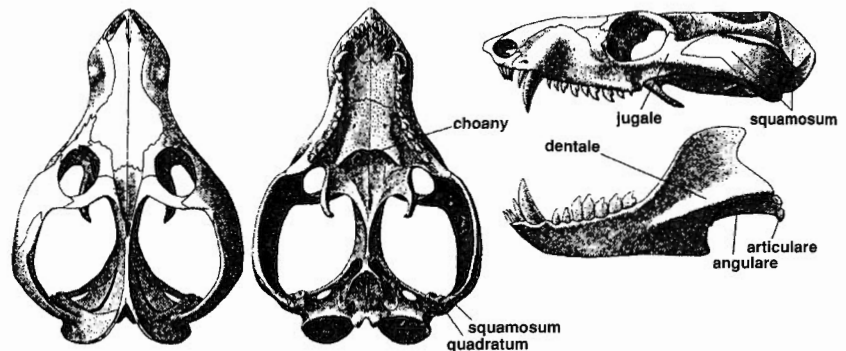
Obr. 640 *Massetognathus pascuali* (Synapsida, Therapsida, Traversodontidae) ze středního triasu Jižní Ameriky. Pokročilý herbivorní cynodont (redukce špičáků, specializace zubů v zadní části zubní řady). Podle Romera (1967), z Carrolla (1993).

jako délka ozubené části čelistí. Patří sem *Probainognathus* (obr. 642), u něhož se již vytvořil sekundární čelistní kloub (vedle doposud existujícího primárního). Je zajímavé, že u mladších jedinců jsou savčí znaky vytvořeny výrazněji než u dospělých (Bonaparte a Crompton 1994). Postkraniaální skelet je znám u rodu *Probelesodon* (obr. 643). Jsou méně podobní savcům než předcházející skupina *Tritylodontidae*, ale stratigraficky odpovídají ancestrální skupině savců lépe.

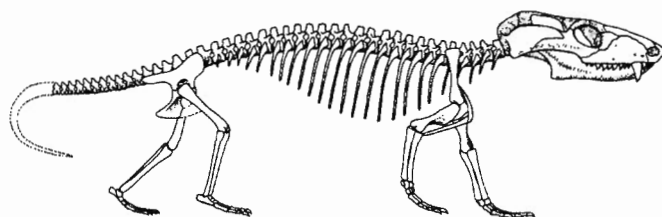
Tritheledontidae (= *Ictidosauria*) zahrnují pět rodů ze svrchního triasu až spodní jury, často však doložené fragmentárním a problematickým materiálem. Jejich lebka byla 3-6 cm dlouhá, orbita nebyla oddělena od spánkové jámy a postorbitale a prefrontale zmizely. Patří sem *Diarthrognathus*, druhá forma s oběma čelistními klouby. Je pozoruhodné, že i u těchto velmi pokročilých „savcovitých plazů“ se stále vyskytovaly znaky primitivních cynodontů.



Obr. 642 *Probainognathus jenseni* (Synapsida, Therapsida, Chiniquodontidae) ze středního triasu Jižní Ameriky (Argentina). Pokročilý cynodont, u něhož byly paralelně funkční oba čelistní klouby (primární, mezi articulare a quadratem, a sekundární, mezi squamosem a dentale). Délka lebky do 7,1 cm. Podle Romera (1970).



Obr. 643 *Probelesodon lewisi* (Synapsida, Therapsida, Chiniquodontidae) ze středního triasu Jižní Ameriky (Argentina). Pokročilý cynodont příbuzný s rodem *Probainognathus*, u něhož však stále funguje primární čelistní kloub. Délka lebky dosahovala 15 cm. Podle Romera (1969) a Romera a Lewise (1973).



Vývoj globálního ekosystému ve druhohorách a krize na hranici křída-terciér

Mesozoikum je období, které trvalo přibližně 165 milionů let. Největší pozornost se soustřeďuje na jeho konec, datovaný do doby před 65 miliony let, který je předpokládán spojen s globální katastrofou, přičítanou dopadu velkého asteroidu. Tato katastrofa byla podle všeobecného mínění příčinou zániku řady dominantních skupin, především dinosaurů (Archibald 1996a, 1996b). Sledujeme-li však vývoj globálního ekosystému během celých druhohor, vidíme, že krize na konci křída byla jen jedna součást - byť z laického hlediska nejspektakulárnější - procesu, který s různou intenzitou probíhal a probíhá neustále. To vyplývá již z prostého statistického sledování počtu vymřelých řádů a čeledí suchozemských obratlovců v celém tomto období (obr. 644). Z tohoto přehledu vyplývá, že v každém období druhohor docházelo k vymírání, i když v pozdním triasu a na konci křída je počet vymřelých taxonů zřetelně vyšší.

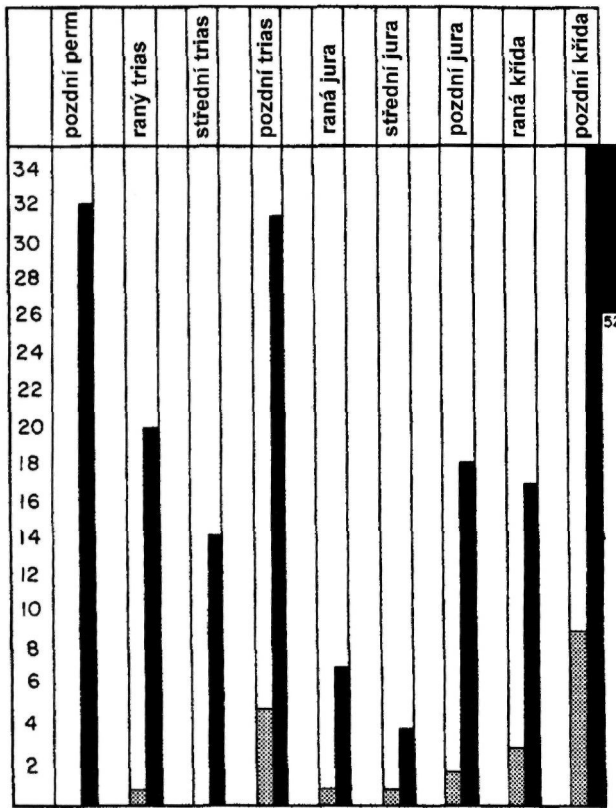
Ne vždy však šlo o katastrofy. Podíváme-li se například jen na polohu a rozsah tehdejších kontinentů (obr. 645), vidíme, že scéna, na které se život odehrával, byla zcela odlišná od dnešní a že musíme velmi opatrně aplikovat naše současné zkušenosti na tehdejší situaci.

V triasu nastala výrazná rejuvenace globálního ekosystému, která se projevila eruptivní radiací těch linií, které překonaly krizi na konci permu. Avšak již v pozdním triasu (na hranici kam a nor, tedy před přibližně 220 miliony let) došlo k první redukci počtu taxonů, která se přičítá masovému vymírání. Mnohem výraznější vymírání však nastalo o několik milionů let později, na konci triasu (přibližně před 202 mil. let), kdy vymřelo přes 20 % všech čeledí (v rámci nichž zaniklo přes 50 % všech tehdy žijících druhů živočichů; Benton 1993). Počtem vymřelých druhů tedy toto pozdnětriasové vymírání odpovídá vymírání na konci křída a dokonce je v určitých parametrech převyšuje (obr. 646). Projevilo se nejen mezi obratlovci, ale výrazně se snížily například i počty druhů amonitů a mlžů a definitivně zanikli konodonti. Příčiny tohoto vymírání nejsou jasné, ale soudí se, že například vymírání thekodontů, obratlovců charakteristických pro trias, bylo pravděpodobně zapříčiněno neúspěšnou kompeticí s evolučně mnohem úspěšnějšími skupinami, které z nich koncem triasu vznikly (dinosauri, ptakoještěři, krokodýli; Colbert 1986). Toto vymírání uvolnilo evoluční prostor pro řadu linií obratlovců, kteří počátkem jury prodělali bouřlivý rozvoj. Na prvním místě mezi nimi je nutné jmenovat dinosaury a v jejich stínu i další.

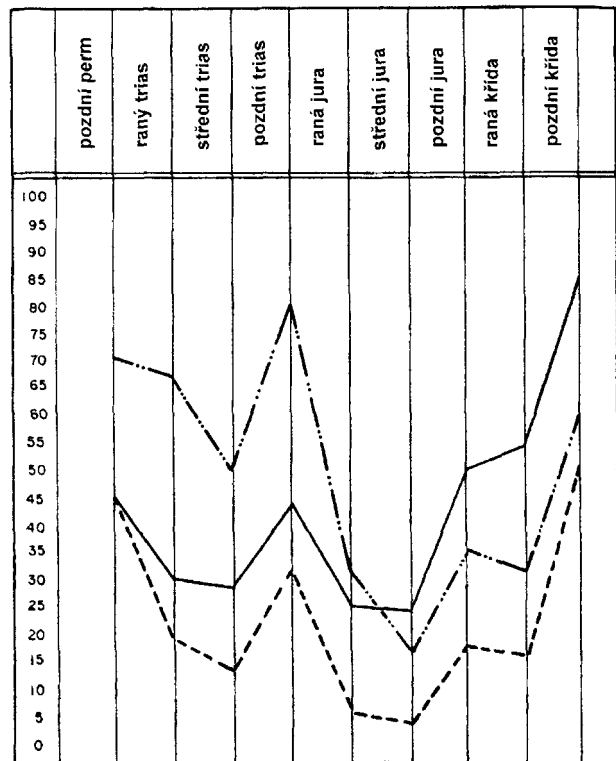
Od pozdní jury počet zanikajících taxonů opět výrazně stoupal. Na konci křída postihlo vymírání nejen dinosaury, ale také pterosaury (je nutné si však uvědomit, že tato skupina prožila již jednu vlnu vymírání na konci jury, což bylo evidentně v souvislosti s nástupem ptáků, a že v křídě přežívalo již jen několik málo, zato však výrazně specializovaných forem) a mořské amniotní obratlovce (plesiosaury, ichthiosaury a do určité míry i mosasaury). Vymírání mořských amniot lze dát do souvislosti s evolučním vzestupem kostnatých ryb.

Podíváme-li se na statistiku druhohorního vymírání, pak zjistíme, že na konci permu vymřelo 71 % čeledí suchozemských tetrapodů, na konci triasu 80 %, na konci křída však jen 61 %. Mezitím však v raném a středním triasu vymřelo 67 a 50 % čeledí, 30 % na konci rané jury, 17 a 36 % na konci střední a pozdní jury a 32 % na konci rané křída (Colbert 1986). Jestliže navíc procentuálně porovnáme počet vymřelých čeledí s celkovým počtem v té době existujících čeledí, pak intenzita vymírání vyjádřená tímto procentuálním poměrem byla mnohem výraznější na konci triasu než na konci křída.

Vymírání je nutné posuzovat nikoliv pouze z hlediska kvantitativního, ale i kvalitativního. Z tohoto úhlu pohledu je zajímavé vysvětlit selektivitu vymírání, tedy proč některé linie zanikly a jiné bez větších problémů přežily. Bylo již naznačeno, že počátek triasu je charakterizován vzestupem archosaurů, kteří byli poté během celého období druhohor velmi úspěšní. Je pravděpodobné, že nástup této úspěšné skupiny s mnoha progresivními specializacemi výrazně ovlivnil ústup therapsidů, kteří ve své většině (s výjimkou fylogenetické linie vedoucí k savcům) zůstali na primitivnějším stadiu. Takto mohly vymírat i skupiny, které měly za sebou dlouhou a úspěšnou existenci. Vymírání se však samozřejmě také dotýkalo skupin, které existovaly jen krátkou dobu a byly jakýmsi evolučními „pokusy“, které nepřežily konkurenci jiných, lépe přizpůsobených forem. Příkladem mohou být plakodonti a jiní.



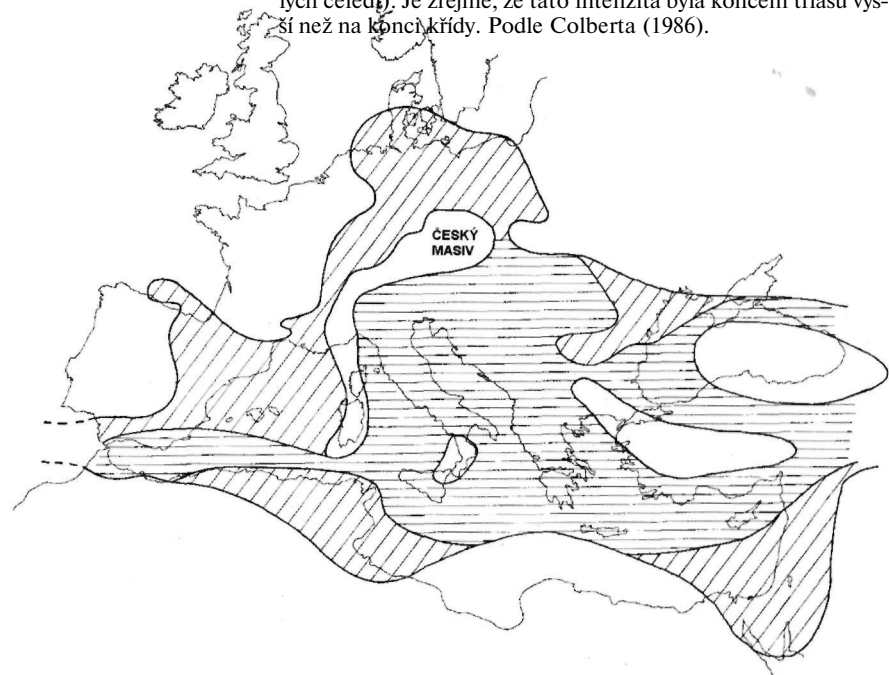
Obr. 644 Vymírání řádů a čeledí suchozemských obratlovců na konci permu a během druhohor. Šedé (levé) sloupce reprezentují počet vymřelých řádů, černé (pravé) sloupce počet vymřelých čeledí. Podle Colberta (1986).



— intenzita vymírání
 - - - celkový počet v té době existujících čeledí
 . . . počet vymřelých čeledí
 — intenzita vymírání
 - - - celkový počet v té době existujících čeledí
 . . . počet vymřelých čeledí

Obr. 646 Druhohorní vymírání suchozemských obratlovců vyjádřené intenzitou vymírání (percentuálním poměrem mezi celkovým počtem v té době existujících čeledí a počtem vymřelých čeledí). Je zřejmé, že tato intenzita byla koncem triasu vyšší než na konci křída. Podle Colberta (1986).

Obr. 645 Mapa Evropy ve středním triasu (přibližně před 230 mil. let) na pozadí dnešní situace. Velkou část dnešní pevniny pokrývalo moře zvané Tethys (vodorovně šrafované plochy); jeho mělké epikontinentální části jsou vyznačeny šikmým šrafováním. Bíle jsou vyznačeny tehdejší souše. ZWilda(1973).



Vymírání na konci křídý se obvykle charakterizuje jako masové vymírání mořských i terestrických živočichů, které trvalo velmi krátce, pouze několik milionů let (viz např. Něvo 1995). Méně se však zdůrazňuje jeho selektivní povaha, tedy skutečnost, že mnoho skupin přežilo. Někdy se uvádí, že selektivní přežívání v křídovém vymírání bylo závislé na absolutní velikosti těla a že přežili jen drobní obratlovci. S tím je však v nesouhlasu přežití varanů, kteří patří do stejné superčeledi jako druhohorní mosasauři, a koneckonců i krokodýlů. Kromě toho bylo zjištěno, že např. vymírání dinosaurů proběhlo nikoliv náhle a současně, nýbrž v geograficky rozdílných oblastech a v odlišné době. Dokonce bylo zjištěno, že v některých případech dinosauri přežili iridiovou anomálii (tedy konec křídý; viz níže) a někde dokonce koexistovali se savci terciérního typu. Například na některých lokalitách v západní části Spojených států byli dinosauri nalezeni ještě ve spodnopaleocenních sedimentech (Rigby *a kol.* 1987, Sloan *a kol.* 1986). Tyto příklady souhrnně diskutoval van Valen (1988).

Popularizace vymírání na konci křídý způsobila, že mnoho lidí jej chápe jako důsledek náhlé katastrofy (Clemens 1986, 1994). Tato představa se rozšířila i mezi některými paleontology, a to v důsledku publikace práce o dopadu velkého extraterestrického tělesa na povrch Země a o jeho důsledcích (Alvarez *a kol.* 1980). Proti tomu stojí názor, že vymírání bylo ryze biologickou záležitostí (např. neschopností konkurovat novým progresivním druhům a důsledkem měnícího se vegetačního složení na Zemi) nebo důsledkem působení abiotických faktorů (globálního vulkanismu, eustatických pohybů hladiny světového oceánu). Ukazuje se však, že na konci křídového období se uplatnily všechny tyto faktory.

Značným problémem je, že kvantitativní (statistické) vyjádření tohoto vymírání je značně rozdílné, a to například z důvodu často nejasné taxonomické identity sledovaných forem. Je například známo, že odhady počtu vymřelých forem v publikacích amerického paleontologa Sepkoského jsou nadsazeny tím, že zahrnul synonymní taxony, navíc z poměrně velkého stratigrafického rozpětí (Patterson a Smith 1988, Smith a Patterson 1988, Sepkoski 1994). Tyto chyby se pak promítají i do následných zevšeobecnění (tedy do vyjádření v taxonech vyšší úrovně, jako např. rod, čeleď atd.). Připouští se, že výsledky, které zdánlivě svědčí pro katastrofickou událost, jsou spíše důsledkem statistických chyb (Hurlbert a Archibald 1995). Dalším neuváděným problémem je, že vymírání obratlovců není doloženo v globálním měřítku a mělo zřejmě v různých oblastech různou intenzitu; svědčí o tom rozdílné výsledky zkoumání faun obratlovců na hranici křída-terciér v různých regionech. S tím souvisí i možná chyba, která zevšeobecňuje vymření určitého druhu v geograficky vymezené oblasti jako jeho celkové vymření. Bylo však dokázáno, že takové druhy mohly přežít, i když třeba v geograficky omezených refugiích (Archibald 1995). Za vymření v pravém slova smyslu se navíc nemá počítat fyletická speciace, při níž z jednoho druhu vzniká anagenezí druh jiný a původní zanikl. Archibald (1993b) odhaduje, že v případě paleogenních savců tímto „nepravým vymíráním“ zaniká až 25 % druhů, a jestliže není rozpoznáno, může silně nadhodnocovat vymírání v důsledku nějaké vnější události. Rovněž frekvence zastoupení druhu ve fosilním záznamu ovlivňuje statistický výsledek: podle údajů Archibalda a Bryanta (1990) vymizí v důsledku stejné události až 91 % vzácných druhů, ale pouze 54 % běžných druhů.

Nicméně statistické údaje uvádějí, že na konci křídý např. zaniklo 20-70 % (v závislosti na zeměpisné šířce) tropických a subtropických druhů rostlin (Něvo 1995) a až 75 % druhů obratlovců (Glenn 1990). Sledováním fauny obratlovců v souvrství Hell Creek ve východní Montaně se zjistilo, že 53-64 % (a po očištění od možných chyb uvedených v předchozím odstavci až 70 %) druhů obratlovců přežilo hranici křída-terciér (Archibald 1995). Ze statistických výsledků mohou být dedukovány některé závěry o povaze příčin vymírání. Například Sheehan a Fastovsky (1992) ve svých rozbořech faun uvádějí, že v jejich konkrétních zkoumaných případech přežilo až 90 % sladkovodních druhů, ale pouze 12 % suchozemských (i když Archibald 1993a korigoval jejich výsledek na poměr 78 % : 28 %). Pokud se do této statistiky zahrne taxonomická příslušnost jednotlivých forem, pak jasně vyplývá již zmíněná selektivní povaha vymírání; ve fauně souvrství Hell Creek byli např. výrazně decimováni žraloci, ještěři a vačnatci (dinosauri zcela vymizeli), zatímco přežilo 100 % druhů obojživelníků a placentálních savců a více než 50 % druhů kostnatých ryb, krokodýlů, želv a multituberkulárních savců (Archibald 1995).

Otázkou tedy je, co způsobilo toto vymírání a proč toto vymírání postihlo jen některé skupiny organismů. Představa o extraterestrické příčině tohoto vymírání je založena na náhlé katastrofě s globálními důsledky. Předpokládají se globální požáry, kouř a mračna prachu měly zakrýt oblohu a slunce, v důsledku toho měly nastat kyselé deště (pH 0-1,5 podle velikosti meteoritu; Prinn a Fegley 1987), snížení teploty a zástava fotosyntézy; následný nedostatek rostlinné potravy měl být příčinou vymizení herbi-

vorních živočichů a konečným článkem v tomto řetězci měl být zánik karnivorních živočichů. Tato představa je podpořena zjištěním tzv. iridiové vrstvičky (iridiová anomálie) ve více než 30 geologických profilech a hlubokomořských vrtech dokumentujících hranici křída/terciér na různých místech po celém světě. Russel (1979) vysvětluje selektivní vymírání dinosaurů (oproti přežívajícím liniím, reprezentovaným většinou drobnými formami) nepoměrem mezi silou a váhou („small ratio of strenght to weight“).

Uvedený scénář náhlé katastrofické změny tedy předpokládá vysoké procento náhle zaniklých taxonů v době po předpokládaném impaktu a toto vymření by mělo postihnout druhy v celém spektru jejich ekologických nároků. Proti tomu však mluví pozvolné změny, které nastaly jak v abiotických, tak i biotických složkách globálního ekosystému již před koncem křída. Například palynologická dokumentace naznačuje nástup pozvolných změn ve vegetačním složení již dlouho před koncem křída a tyto změny jsou interpretované jako důsledek změn v rozloze kontinentů a následného ochlazování podnebí. Ve vegetaci vysokých polárních zeměpisných šířek se přechod křída-terciér neprojevil nijak náhle a vymírání bylo selektivní - velké druhy rostlin přežily (Askin a Jacobson 1995). Pozvolné vymírání v dlouhém časovém intervalu (zasahujícím od rané křída až do terciéru) lze sledovat i na složení společenstev planktonických foraminifer; rovněž zde je nápadná selektivita vymírání, protože vymizely druhy omezené na tropické a subtropické oblasti, zatímco kosmopolitní druhy nebyly vymíráním zasaženy (Keller 1995).

V případě obratlovců by náhlý a rapidní pokles teplot měl především zasáhnout terestrické ektothermní živočichy, tedy obojživelníky a plazy. Endothermové (ptáci a savci) a permanentně vodní ektothermové (ryby) by měli přežít snadněji. S výjimkou ještěřů a dinosaurů však obojživelníci a plazi přežili bez výrazné úhony, což nepodporuje uvedený scénář náhlé globální katastrofy. Navíc absence ektothermních tetrapodů na lokalitách dinosaurů a savců z pozdní křída v oblasti dnešní Aljašky naznačuje, že tito živočichové zde chyběli v důsledku nepříznivých klimatických podmínek (nízkých teplot). Na jižněji položených lokalitách však v té době byli přítomni. Předpokládaný náhlý pokles teplot v důsledku katastrofické události by zřejmě vyhubil i obojživelníky a drobné plazy i v těchto jižnějších oblastech, ale tak tomu není. Navíc kyselá dešť s výše uvedenými extrémními hodnotami by měly vyhubit i vodní obratlovce, což se také nestalo (Archibald 1995). Zdá se, že fosilní záznam obratlovců na hranici křída-terciér nemluví ve prospěch příčin způsobených dopadem mimozemského tělesa.

Je pozoruhodné, že hluboké a poměrně náhlé změny nastaly ve složení společenstev vápnatého nanoplanktonu (Gartner 1995). Hlubokooceánská cirkulace může být významným faktorem ovlivňujícím globální klima. Na podkladě záznamů teploty a salinity oceánů pomocí stabilních izotopů (stable-isotope records) bylo zjištěno, že v pozdní křídě se stávaly hluboké vrstvy oceánů jižní polokoule postupně chladnějšími a méně slanými, což mohlo mít přímý vliv na změny klimatu a ty pak ve svých důsledcích na rozsáhlé změny bioty (MacLeod a Huber 1996). Výrazné klimatické změny v křídě naznačují i změny v morfologii listů vegetace z tehdejších polárních oblastí (Herman a Spicer 1996).

Na hranici křída-terciér se významně podílela na změnách poměru rozlohy kontinentů a moří mořská transgrese. Například v pozdní křídě a raném terciéru se celková plocha souše zvětšila téměř o 30 % (Smith *a kol.* 1994). Je to největší jednorázové zvětšení plochy souše za posledních 250 milionů let historie Země. Proto se považuje za jednu z primárních příčin v jejich řetězci, který vedl k vymírání terestrických obratlovců během křídové krize (Archibald 1995).

Shrme-li fakta, lze konstatovat, že při vymírání na konci křída vymizely především ekologicky specializované formy, tzn. specializované morfotypy adaptované na určitá prostředí (v případě foraminifer např. na určitou hloubku, teplotu, salinitu, symbionty apod.; Keller 1995). Snížení procenta zastoupení těchto druhů ve fosilních společenstvech již dlouho před koncem křída naznačuje, že jejich životní podmínky byly negativně ovlivněny dlouho před touto hranicí. V těchto podmínkách stačilo i poměrně drobné vychýlení od ekologického normálu, aby druh vyhynul. Naopak ekologičtí generalisté, tedy formy nespécializované jen na jeden určitý typ životních podmínek, přežili bez úhony.

Většina autorů se shoduje v tom, že se jednalo o dlouhodobé změny v důsledku kolísání hladiny světového oceánu, které zapříčinilo změny v rozsahu kontinentů. Důsledkem toho bylo zhoršení klimatu (globální ochlazení následované krátkodobým oteplením) a snížení obsahu kyslíku v mořské vodě. To bylo kombinováno se zvýšenou vulkanickou činností na konci maastrichtu a v raném paleocénu a toto vše bylo umocněno impaktem mimozemského tělesa (např. Keller 1995). Kombinace všech těchto faktorů způsobila, že úzce specializované formy vyhynuly, zatímco formy přizpůsobené životu v široké škále různých podmínek přežily.

Vznik savčích znaků

Vznik sekundárního ústního patra savců byl již podrobně zmíněn ve speciální kapitole (str. 287). Podobně jako postupnou evoluci ústního patra lze během fylogeneze therapsidů sledovat i expanzi dentale na spodní čelisti a squamosa na neurokraniu. Přínejmenším v případě spodní čelisti je možné tuto expanzi přičítat zvýšené úloze dentice při získávání a zpracovávání potravy. Chrup se postupně diferencoval v jeden (či více) prominující špičák, řadu drobných řezáků a sérii zadních zubů s náznakem vedlejších hrbolů. Z biomechanického hlediska bylo nepochybně výhodné, aby byla zubní řada upevněna na jediné kosti, ke které se upínaly svaly (adduktory spodní čelisti na výrazně prominujícím processus coronoideus) a která se kloubně připojovala k neurokraniu. Dentale se tak dostalo do kontaktu se squamosem, které vzhledem ke změně konfigurace temporální části lebky expandovalo ventrálně. Vznikl tak kloub, který byl umístěn vně dosavadního kloubu (viz však alternativní názor níže), tvořeného quadratem a articulare. U některých pokročilých cynodontů (např. střednětriasový rod *Probainognathus*; viz obr. 642, nebo spodnojurský rod *Diarthrognathus*) fungoval tento sekundární, squamoso-dentální kloub vedle primárního. Teprve v další evoluci primární čelistní kloub zanikl. Vzniká otázka, co se stalo u savců s jeho dvěma částmi, articulare a quadratem.

U savců se vytvořily - jako u jediné skupiny obratlovců - tři sluchové kůstky, které převádějí zvukové kmity středním uchem (viz obr. 141, 143). Tyto sluchové kůstky se v ontogenezi zakládají z elementů žaberních oblouků, přičemž se až dodnes považovalo za prokázané, že kladívko (malleus) a kovadlinka (incus) se zakládají z čelistního oblouku, třmínek (stapes) z jazylkového (viz obr. 122). Kladívko se v raných fázích embryonálního vývoje diferencuje z proximálního konce Meckelovy chrupavky a záhy se odděluje jako samostatný blastém. Podobně se část palatoquadrata přiléhající k proximálnímu konci Meckelovy chrupavky diferencuje v samostatný blastém, ze kterého později vzniká incus. Rekapituluje se tak stav, který existoval u nižších tetrapodů, kde proximální konec Meckelovy chrupavky osifikoval do podoby articulare, reprezentovaného samostatnou kostí, a okrsek palatoquadrata podílející se na tvorbě primárního čelistního kloubu osifikoval do podoby samostatné kosti zvané quadratum. Na základě těchto shod vyslovil Reichert již v roce 1837 hypotézu, že kladívko a kovadlinka savců jsou homologické struktury s articu-

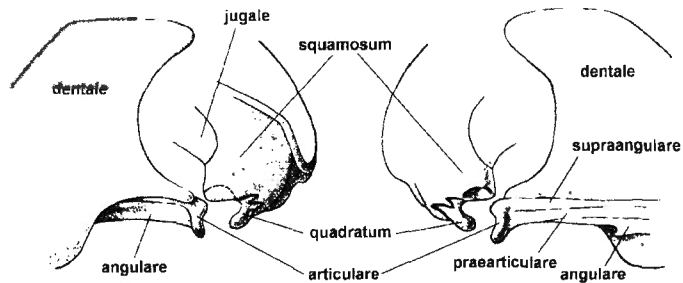
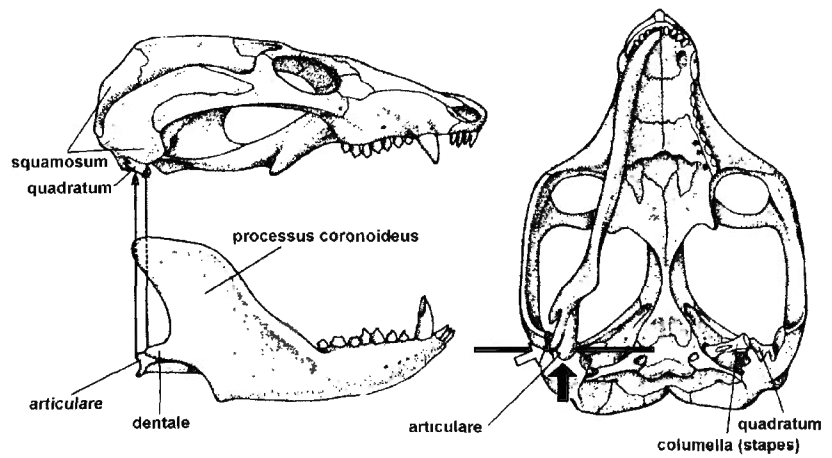
lare a quadratem nižších tetrapodů. Později jeho závěry potvrdil Gaupp (1899, 1913) a dnes je tento názor všeobecně znám jako Reichertova-Gauppova teorie o původu sluchových kůstek savců.

S postupným prohlubováním znalostí o anatomii cynodontů a raných embryonálních stadií savců se však zjistilo, že situace je poněkud složitější. *Manubrium mallei* savců lze sice homologizovat s posteroventrální částí articulare u cynodontů (s tzv. processus retroarticularis), ale přední výběžek kladívka (processus antehor mallei) již nevzniká z Meckelovy chrupavky. Porovnání se situací u cynodontů naznačuje, že tato část kladívka vznikla z krycí kosti spodní čelisti zvané praearticulare; v pozdějších fázích ontogeneze splývá s kostí označovanou u savců jako tympanicum (kostní prstenec, v jehož prostoru je u většiny savců napnut bubínek) v jediný element nazývaný goniale. Tympanicum savců se homologizuje s angulare primitivních amniot. Naproti tomu incus svými dvěma částmi zvanými crus brevis a crus longum jednoznačně odpovídají processus dorsalis a processus stapediale cynodontního quadrata; vznik kovadlinky z quadrata detailně sledovali během přechodu mezi cynodonty a savci Luo a Crompton (1994).

Podobně jednoznačná homologie jako u quadrata a kovadlinky se zdá být i mezi kolumelou (columella auris) a stapes. Objevil se však i názor, že stapes savců je homologon infrapharyngohyale nižších tetrapodů (Zeller 1989). V případě tohoto elementu komplikuje situaci skutečnost, že u řady plazů je jeho distální konec (extracolumella) tvořen chrupavkou, která se vkládá mezi kolumelu a bubínek (tympanum). Podle některých autorů (např. Westoll 1944) se zbytky extrakolumely zachovávají u některých dnešních savců jako tzv. Paauwova nebo Spencova chrupavka. První z nich je zavzata do úponové šlachy m. stapedius, druhá se nachází nad chordou tympani (větev n. VII) mezi stapes a rohem jazylky (cornu hyoidei).

Na samotný proces přetváření primárního čelistního kloubu (articulare-quadratum) v sekundární (squamosum-dentale) existují dva různé názory. Podle prvního názoru, podporovaného paleontologickými doklady, překrylo dentale při své expanzi dozadu ze strany articulare, podobně jako se squamosum dostalo do pozice laterálně od quadrata (obr. 647). Tímto způsobem bylo zajištěno, že po určitou dobu mohly vedle sebe fungovat oba čelistní klouby. Vedle toho však existuje názor, že se sekundární čelistní kloub vytvořil rostrálně od pri-

Obr. 647 Nahoře lebka pokročilého cynodonta *Probainognathus jenseni* z pravé strany (nahore vlevo) a při pohledu z ventrální strany (nahore vpravo; zakreslena je pouze polovina spodní čelisti). Šípky ukazují pozici čelistních kloubů: černá šipka ukazuje na primární čelistní kloub mezi articulare a quadratem, bílá na sekundární kloub mezi squamosem a dentale. Tlustá čára znázorňuje osu otáčení v kloubu. Dole detail stavby kloubu při pohledu z vnější strany (dole vlevo) a z vnitřní strany (dole vpravo). Podle Kardonga (1995) a Romera (1970).

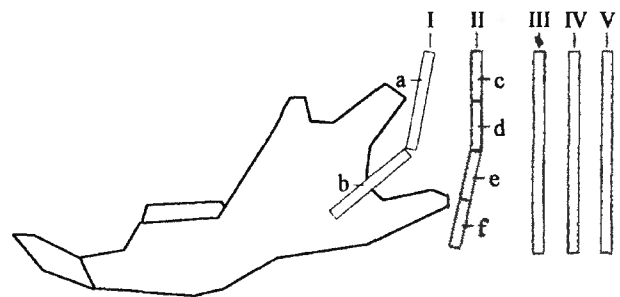


márního, a v tomto případě by oba klouby nikdy nemohly fungovat současně a ve své funkci by se musely vystřídat.

V celé této problematice zůstává ještě mnoho nejasného. Neví se například, jak embryonálně vzniká kloubení mezi kovadlinkou a třmínkem (incudostapediální kloub) ani jak se kladívko a kovadlinka dostávají do středoušní dutiny. Embryonální studie z poslední doby navíc ukazují, že i předpokládané nespornou homologii mezi quadratem a kovadlinkou lze zpochybnit, protože bylo zjištěno (Golden 1997), že incus je derivátem blastému, zakládajícího se jako součást hyoidního oblouku, a že tedy zmíněná klasická Reichertova-Gauppova teorie nemusí platit (obr. 648). Na to již upozornil v roce 1972 Jarvik, který odvozoval všechny tři sluchové kůstky savců z hyoidního oblouku, a to na podkladě topografických vztahů těchto elementů k chordě tympani (viz též Jarvik 1980).

Evoluce znaků typických pro savce byl dlouho trvající proces, který začal v permu a byl završen koncem triasu (60 milionů let, pokud započítáme příslušné změny, které začaly u raněpermských peľkosaurů). Tato evoluce byla pozvolná, a neexistuje proto žádná přirozená hranice, kterou by bylo

možné vložit mezi pokročilé cynodony a první savce. To platí do značné míry i o čelistním kloubu, který se nejčastěji považuje za znak, jímž je možné obě skupiny odlišit.



Obr. 648 Schéma členění embryonálních žabemích oblouků u savců s vyznačením jejich derivátů. I - čelistní (mandibulární) oblouk, II - jazylkový (hyoidní) oblouk, III-V - posthyoidní oblouky, a - blastém, ze kterého se vyvíjí manubrium mallei, b - blastém pro malleus (kladívko), c - blastém pro stapes (třmínek), d - blastém pro incus (kovadlinku), e - blastém pro processus styloideus (jehlicovitý výběžek z báze lebeční), f - blastém pro malý roh jazylky (cornu minus hyoidei). Je patrné, že podle této embryonální studie, prováděné na třech hlodavcích (*Rattus*, *Mus*, *Pachyuromys*), se kovadlinka zakládá z blastému vznikajícího z hyoidního oblouku, což nesouhlasí s Reichertovou a Gauppovou teorií. Podle Goldeny (1997).

Savci

Systém:

(podle

Kielan-Jaworowské

1994, nižší úrovně

částečně podle McKenna a

Bellové 1997)

Třída*: Mammalia (savci) (svrch, trias - recent)

Podtřída incertae sedis

Řád: Triconodonta (svrch, trias - svrch, křída)

Čeleď: Sinoconodontidae (sp. jura)

Čeleď: Morganucodontidae (svrch, trias - stf. jura, ? svrch, jura)

Čeleď: Amphilestidae (stf. jura - sp. křída)

Čeleď: Triconodontidae (svrch, jura - svrch, křída)

Řád: Docodonta (stf. jura - svrch, jura)

Čeleď: Docodontidae (stf. jura - svrch, jura)

Podtřída: Allotheria (svrch, trias - svrch, eocén)

Řád: Multituberculata (svrch, trias - svrch, eocén) (systém viz níže)

Podtřída: Theria (svrch, trias - recent)

Řád: Symmetrodonta (svrch, trias - sp. křída)

Čeleď: Kuehneotheriidae (svrch, trias - sp. jura)

Čeleď: Spalacotheriidae (svrch, jura - sp. křída)

Čeleď: Amphidontoidae (sp. jura - sp. křída)

Řád: Eupantotheria (stf. jura - svrch, křída)

Čeleď: Amphitheriidae (stf. jura)

Čeleď: Peramuridae (stf. jura - svrch, jura)

Čeleď: Paurodontidae (svrch, jura)

Čeleď: Dryolestidae (svrch, jura - sp. křída)

Řád: Monotremata (ptakořiti) (sp. křída - recent)

Čeleď: Kollikodontidae (sp. křída)

Čeleď: Steropodontidae (sp. křída)

Čeleď: Ornithorhynchidae (syn. Platypoda) (ptakopyskovití)

(miocén - recent)

Čeleď: Tachyglossidae (ježurovití) (pliocén - recent)

Infratřída: Metatheria (svrch, křída - recent) (systém viz níže)

Infratřída: Placentalia (syn. Eutheria) (placentálové) (systém viz níže)

Diagnóza: Mláďata jsou vyživovaná mateřským mlékem. Protože je tento znak paleontologicky nepostižitelný (i když výživa mláďat mateřským mlékem patrně úzce koreluje se vznikem sekundárního ústního patra; viz výše str. 287), byly stanoveny znaky na kostře, kterými se savci liší od savcovitých plazů: sekundární (squamoso-dentální) čelistní kloub; tři sluchové kůstky; pohyb spodní čelisti při pohledu zezadu podél stran myšleného trojúhelníku (obr. 649), na rozdíl od karnivorních therapsidů, kde je to jednoduchý dorzoventrální pohyb, nebo herbivorních therapsidů, kde je to předožadní pohyb; stabilní skus mezi zuby horní a spodní čelisti, z čehož vyplývá vznik charakteristických okluzních plošek; diferenciacie dentice v řezáky (incisivi), špičáky (canini), třenáky (premoláry) a stoličky (moláry); premoláry a moláry s rozvětveným kořenem; stoličky nejsou v první generaci zubů („mléčné“ zuby) zastoupeny; ilium má tyčinkovitý tvar; trupová část páteře je charakteristickým způsobem prohnutá (podle Kielan-Jaworowské 1994).

Poznámka: Novější systémy (Rowe 1988, McKenna a Bellová 1997) zahrnují - vzhledem k předpokladu dichotomického štěpení fylogenetických linií - velké množství vložených taxonomických úrovní (mezi úrovní třídy a řádu je to podtřída, infratřída, nadlegion, legion, podlegion, infralegion, nadkohorta, kohorta, velkořád - magnorder, nadřád, velkořád - grandorder, mirorder). Kromě toho je v řadě případů změněna taxonomická úroveň jednotek považovaných do té doby za řády, nebo naopak na úroveň řádů byla postavena řada jednotek do té doby neexistujících či existujících na jiné hierarchické úrovni. Za těchto okolností by nebylo možné zachovat představu o návaznosti na předcházející systémy. Proto byl v případě placentálních savců (Eutheria) převzat s mírným zjednodušením systém z Carrolla (1993), který je - zejména na nejvíce diskutovaných úrovních nad úrovní řádu - přehlednější a nepochybně i stabilnější. Je nutné rovněž podotknout, že definice (ve smyslu taxonomického obsahu) savců se u různých autorů liší podle toho, které znaky považují za diagnostické pro tuto skupinu obratlovců. Například Rowe (1988) některé pozdnětriasové a ranějurské taxony (Morganucodontidae, Kuehneotheriidae a Haramiyidae) běžně řazené k savcům z této třídy vylučuje.

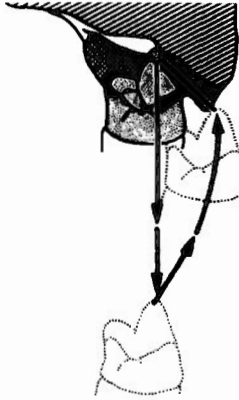
Savci jsou obratlovci, kteří jsou velikostně značně variabilní - nejmenší recentní savec je *Suncus etruscus* (max. délka včetně ocasu 48 mm, váha přibližně 2,5 gramu), zatímco největším je plejtvák obrovský *Balaenoptera musculus*, dosahující délky až 30 m a váhy přibližně 160 tun; je to tedy největší živočich, který kdy na Zemi žil.

U většiny savců probíhá celý embryonální vývoj v těle samice, takže zárodečné obaly se zdají být zbytečné. Protože však savci jsou specializovaná synapsidní Amniota, je pochopitelné, že základní stavba jejich vajíčka včetně vaječných obalů je stejná, liší se jen v proporcích. U vejcorodých se vajíčko ještě vyvíjí mimo tělo samice, obsahuje značné množství žloutku a jeho vývoj je v podstatě stejný jako u ostatních amniot. U vačnatců je

* Viz též poznámka na str. 331.

vyvíjející se embryo již vyživováno matkou, a proto i když se žlutkový vak rudimentárně zakládá, není nikdy využit. Podobná situace je též u nejpokročilejších savců (Placentalia).

Pro všechny savce je charakteristické prodloužení embryonálního vývoje a získávání energie vyvíjejícího se zárodku prostřednictvím uteru (dělohy), případně placenty v prenatalní fázi, v postnatalní pak výživa mláďat mateřským mlékem.



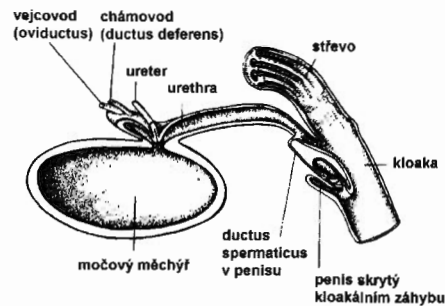
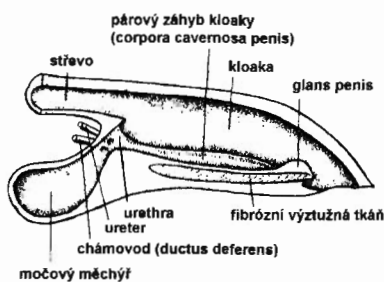
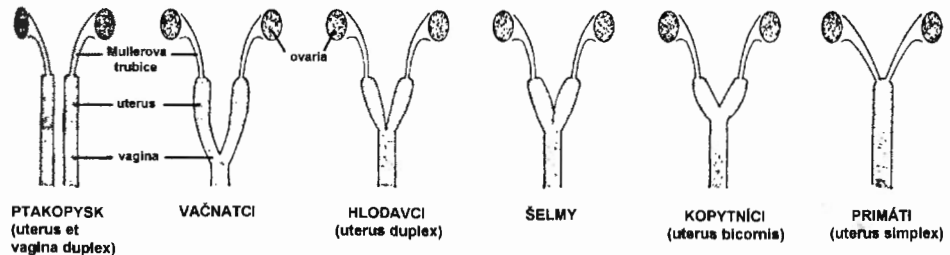
Obr. 649 Schéma pohybu spodní čelisti při pohledu zezadu. Tento pohyb, odpovídající odvěsnám myšleného trojúhelníka, je charakteristický pro savce a lze jej zrekonstruovat i na základě osteologického materiálu. Podle Kielan-Jaworowské (1996).

U všech savců se vejcovod rozlišil na uterus a vagínu (pochvu) a během jejich evoluce lze pozorovat tendenci ke splývání zadního konce párových vejcovodů (obr. 650). Vagina zůstává párová u vejcorodých a vačnatců, ale u všech placentálů splynula do jediného orgánu; uterus však může být párový, částečně nebo zcela (jako u člověka) splynulý.

U předků savců nevycházely urogenitální cesty a trávicí trakt na povrch těla přímo a samostatně, nýbrž ústily nejprve do společné dutiny zvané kloaka (cloaca znamená latinsky stoka) a teprve tato dutina se otevírala jediným otvorem na povrch těla. Embryonálně se kloaka zakládá jako výchlípková trávicí trubice (tedy entodermu), proti níž se zevnějšku vchlipuje ektoderm v podobě proctodea, přičemž po určitou dobu mezi oběma částmi existuje oddělovací membrána (obdobu oropharyngeální membrány, která odděluje stomodeum od entodermálního střeva). Kloaka je tudíž dvojího původu, entodermálního a ektodermálního. Je samozřejmě umístěna v prostoru těsně za pletencem pánevním, v oblasti výústění střeva.

Kloaka se v plném rozsahu zachovala i u ptakořitných, přestože náznak oddělení vývodů střeva a urogenitální soustavy lze pozorovat již zde (obr. 651). Kloaka je zde reprezentována částí, která vzniká z proctodea. Proximální část kloaky je roz-

Obr. 650 Různé stupně splývání distálních částí Mullerovy trubice u savců. Podle Smithe (1960).



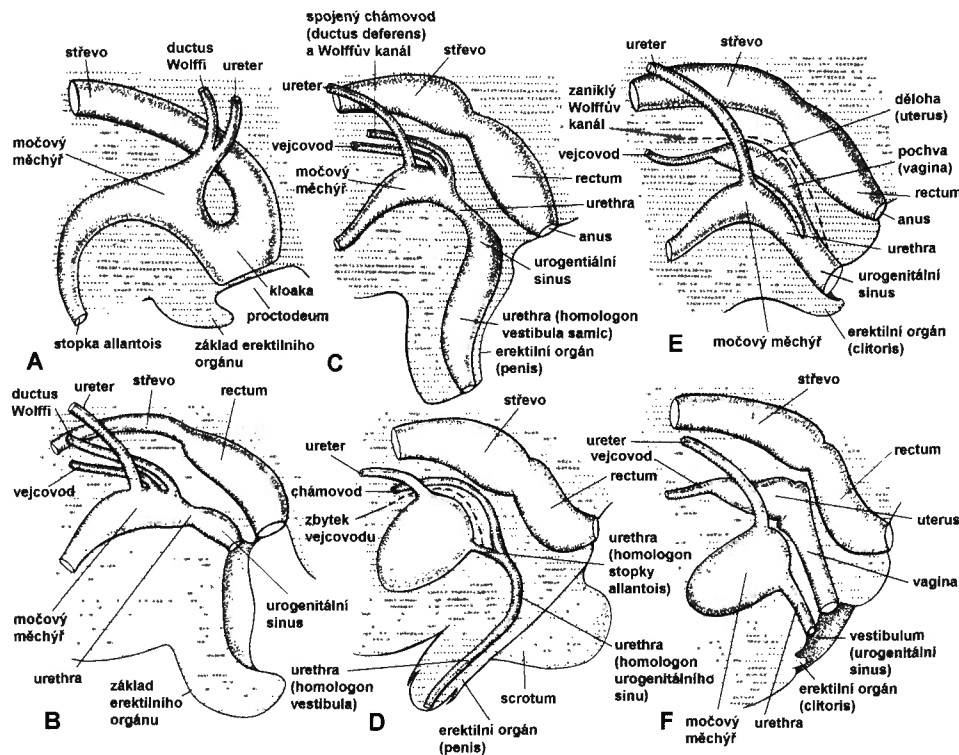
Obr. 651 Schematické podélné řezy kloakální oblastí samce želvy (vlevo) a samce primitivního savce (na příkladu ježury; obrázek vpravo). U želvy vzniká penis jako dva paralelní záhyby stěny kloaky, které se mohou při ejakulaci přiložit těsně k sobě, takže vytvoří dočasnou trubici pro transport spermatu. U ptakořitných je penis již permanentní strukturou, i když v době mimo kopulaci ještě zataženou v kloace. Je nutné upozornit, že urethra zde odvádí moč odděleně od kanálku pro transport spermatu. Zatímco u plazů se ještě uretery otevírají přímo do kloaky na místě vzdáleném od močového měchýře, u savců se jejich ústí posunulo na stěny měchýře. Podle Romera a Parsonse (1977).

šířená do prostoru, kam ústí střevo; tato část se nazývá coprodeum. Do distální části ústí močový měchýř, a proto se nazývá urodeum. Močovody ústí do proximální části urodea (tedy části, která je u vyšších savců přeměněna v uterus), a moč se tudíž nemísí s produkty trávicí soustavy.

U většiny ostatních savců však v dospělém stadiu ústí coprodeum a urodeum na povrch těla odděleně. Coprodeum se přeměnilo na rectum, které ústí na povrch těla análním otvorem. Naproti tomu urodeum se přetvořilo u samců a samic rozdílným způsobem, který však má společný embryonální základ. V pohlavně nerozlišeném stadiu všech placentálních savců (obr. 652A) se kloaka zakládá v podobě rozšíření terminální části entodermálního úseku trávicí trubice, proti níž se zvnějšku vchlipuje ektoderm (tedy vytváří se proctodeum); i zde zůstávají obě části po určitou dobu navzájem odděleny membránou. Kromě páru Wolffových chodeb a vejcovodů sem z ventrální strany ústí allantois. Ještě stále během indiferentního stadia (obr. 652B) se začne vytvářet horizontální přepážka, která kloaku rozdělí na dvě části: dorzální coprodeum zůstává spojeno se střevem a ústí na povrch těla análním otvorem, zatímco ventrální část (urodeum) se mění na urogenitální sinus. Je nutné připomenout, že právě sem ústí Wolffovy chodby, tedy samčí chámovody a samičí vejcovody, a samo-

zřejmě i allantois. Během dalšího vývoje se z allantois začne vytvářet močový měchýř; jeho část se posléze mění na močovou trubici (urethra). Zatímco pohlavní vývody ústí stále do urogenitálního sinu, močovody se od nich zcela odštěpují. V důsledku toho se i jejich vývody oddělují od vývodů pohlavních cest a otevírají se následně do močového měchýře. Proto se u placentálních savců moč dostává přímo do močového měchýře, aniž by předtím procházela kloakou.

Od tohoto stadia se vývoj struktur spojených s urogenitálním sinem u obou pohlaví liší. U samic (obr. 652E, F) se ventrální část kloaky (tedy urogenitální sinus) mění na vestibulum, které může zasahovat hluboko pod povrch těla (např. u šelem) nebo je poměrně mělké (např. u primátů). Otevírá se sem močová trubice (urethra) jakožto krátký vývod z močového měchýře a spojený vývod obou terminálních částí vejcovodů (tedy vagina). Vývody Wolffových chodeb zanikají. U samců (obr. 652C, D) se urogenitální sinus prodlužuje do podoby trubice, která pokračuje do penisu. Ústí sem chámovody (vejcovody zanikají) a trubice od močového měchýře (urethra). Je však nutné upozornit, že močová trubice samců zahrnuje jak tu část, která je u samic vývodem z močového měchýře, tak i vestibulum. Urethra samic je tedy homologic- ká jen s částí stejnojmenné trubice u samců.



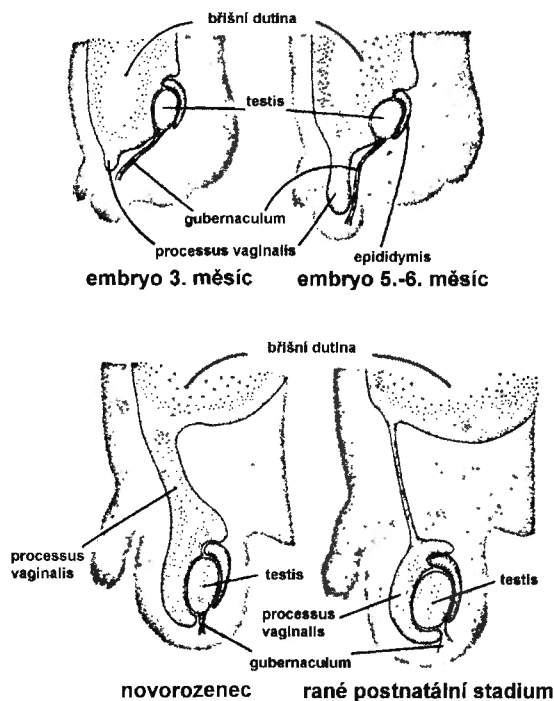
Obr. 652 Embryonální vývoj kloakální oblasti u savců. A - pohlavně indiferentní stadium s nerozdělenou kloakou, do níž ústí střevo i allantois; na stopku allantois je napojen Wolffův kanál a močovod. B - pozdější indiferentní stadium s vyvinutými vejcovody. Wolffův kanál a močovod jsou zcela odděleny, kloaka horizontálně rozdělena na rectum a urogenitální sinus, začíná se vyvinet toporivý orgán. C, D - rané a dospělé vývojové stadium samce. Vejcovody zanikají, Wolffův kanál se mění na chámovod, urethra vzniká ze tří vývojově odlišných úseků. E, F - rané a dospělé stadium samice. Zaniká Wolffův kanál, z allantois se vyvíjí močový měchýř, z embryonálního vejcovodu se diferencuje děloha a pochva. Podle Romera a Parsonse (1977).

Vzájemná pozice močovodů a vejcovodů je znakem, který dobře diagnostikuje hlavní skupiny recentních savců (obr. 652). Vejcovody vejcorodých se otevírají do urogenitálního sinu naproti vyústění močovodů do močového měchýře. U therií se močovody dostávají z původně dorzální pozice v sousedství ductus Wolffii do přímého spojení s močovým měchýřem, ale u vačnatců procházejí mediálně mezi utery, zatímco u placentálů laterálně. Z toho lze vyvodit, že původní příčinou pro přesun zaústění močovodů přímo do měchýře lze spatřovat ve vylučování, nikoliv v reprodukci, ačkoliv důsledky pro rozmnožovací trakt byly výrazné. Zde nastala opravdová dichotomie bez existence intermediálních stadií. Jestliže jsou porovnávány reprodukční procesy všech tří hlavních skupin savců, pak lze nalézt mnoho shodných znaků, např. Graafovy folikuly, funkční corpora lutea, bilaminární blastocyty, sekrece uteru, žlutkový vak placenty, mléčné žlázy a laktaci. Ačkoliv vejcorodí si podržují ještě řadu primitivních znaků (např. kladení vajec), což může naznačovat jejich rané odštěpení od linie vedoucí k theriím (viz níže), porovnání mezi vačnatci a skupinou Placentalia naznačuje spíše vývojovou dichotomii z jednoho společného předka, nikoliv evoluci jedné skupiny z druhé. Většina znaků therií v reprodukci vačnatců je spojena spíše s větším důrazem na laktaci než na embryonální vývoj.

K zásadnímu rozštěpení došlo patrně v kontrole sexuální diferenciaci u therií. U placentálů je ontogenetický vývoj samčích a samicích pohlavních cest výsledkem přítomnosti či absence hormonů produkovaných varlaty zárodku; naproti tomu je u vačnatců několik pohlavně odlišných znaků (scrotum, primordium mléčných žláz, gubernaculum a processus vaginalis; obr. 653) determinováno geneticky. Nyní se ukazuje, že některé sexuálně dimorfní znaky mohou být geneticky determinovány i u placentálů. Tyndale-Biscoe a Renfree (1987) ukázali, že základní způsob reprodukce savců se vyvinul jako součást vzniku savců již v triasu, ale až do konce druhohor zůstal nezměněn, protože pro noční savce byl zcela postačující. Rozdíly v reprodukci recentních skupin savců vznikly až v adaptivní radiaci therií jako odezva na metabolické požadavky zvětšujícího se těla a omezení kladená na tyto savce při jejich pronikání do nových ekologických nik (Renfree 1993).

Charakteristickou strukturou savců jsou chlupy (pili; viz obr. 71), které jsou oproti peří ptáků výlučně epidermálního původu a na jejich stavbě se nepodílí mesodermální papila. Že se nejedná o homologon pera (a tím rovněž plazí šupiny), je zřej-

mé i ze skutečnosti, že u některých recentních ještěřů vyrůstají mezi šupinami chlupovité útvary se speciálními sensorickými funkcemi a vývoj obou struktur je diametrálně odlišný. Chlup je na povrchu kryt kutikulou, pozůstávající z vrstvy zrohovatělých buněk, které se taškovitě překrývají. Pod kutikulou je dřev (medulla), tvořená buňkami s vakuolami a zrnky pigmentu. Tato vrstva ovlivňuje zbarvení chlupu. Mezi dřevem a kutikulou může být v různé míře vyvinuta kůra (cortex); pokud je vyvinuta, jsou takové chlupy tvrdé a nepoddajné. Chlup je možné členit na dva úseky: pod povrchem kůže je kořen, nad povrch vyčnívá stvol. Kořen je uložen hluboko ve škáře, v tzv. váčku (follikulu), a do jeho terminální duté části zabíhá dermální papila tvořená pojivovou tkání a krevními cévami; tato papila zajišťuje výživu během růstu chlupu. Dutá část kořene, která je v kontaktu s papilou, se skládá z buněk majících ještě normální protoplasmu. Jejich růstem a dělením roste chlup do délky. Postupně se tyto buňky vyplňují keratinem a odumírají. Pohyb chlupů ve váčcích („ježe-



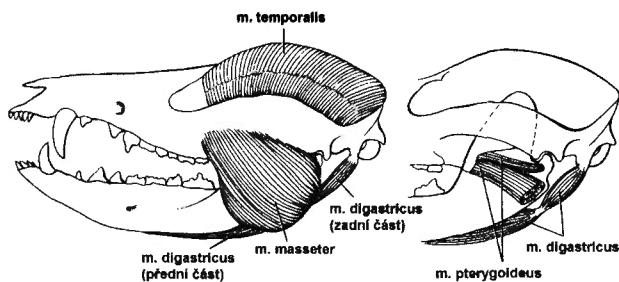
Obr. 653 Posloupnost stadií při sestupu varlat (descensus testicularum) u člověka. Tento proces znamená přesun z původní dorzální pozice, ve které se gonády embryonálně zakládají, do výsledné ventrální pozice. Gubernaculum je záhyb mesenteria, podél něhož se tento sestup uskutečňuje. Processus vaginalis je výběžek coelomové dutiny, který zasahuje do scrota. U mnoha savců zůstává toto spojení otevřené i v době dospělosti jako tzv. inguinální kanál, kterým mohou být varlata v periodách inaktivity zatahována do břišní dutiny (k tomu slouží m. cremaster). Podle Nettera, ze Smiřhe (1960).

ní") zajišťují drobné hladké svaly (mm. arrectores pili), které se upínají na vazivovou pochvu folikulu. Do váčků ústí rovněž mazové žlázy a jsou v nich nervová zakončení (zvláště dobře vyvinutá u hmatových chlupů, tzv. vibrissae).

Zvláštní pozornost při charakteristice savců zasluhuje bránice (diaphragma). Její hlavní funkce se uplatňuje při dýchání. Poloha na pomezí hrudní a břišní dutiny totiž způsobuje, že při poklesu bránice vzniká v hrudní dutině podtlak a do plic se v důsledku toho nasává vzduch. Opačným způsobem je vzduch z plic vytlačován. Bránice však nevzniká jako jediný sval, nýbrž vzniká ze soustavy svalů, jejichž původní pozice byla nepochoybně v krční oblasti. Svědčí o tom inervace prostřednictvím n. phrenicus, táhnoucího se z oblasti krku. To naznačuje, že tyto původně samostatné svaly, které směřují od sternu, žeber a bederních obratlů ke středu těla, vznikly patrně modifikací přední části m. rectus abdominis (resp. jeho odpovídající části v krční oblasti zvané m. rectus cervicis).

U většiny savců zanikl depressor mandibuly. Mechaniku otevírání ústního otvoru u nich převzal jiný sval zvaný m. digastricus (obr. 654), jehož obě části jsou od sebe odděleny úponem k jazylce. Protože u savců se spodní čelist ve své zadní části lomí do vzestupné větve, způsobuje úpon k mandibule před tímto zlomem (angulus mandibulae), že se ústní otvor může jeho smrštěním otevřít. U mezozoických savců, kde spodní čelist byla ještě přímá, však tato výsledná situace ještě vyvinuta nebyla.

Charakteristický je nervový systém savců. Jeho obecná charakteristika, platná pro všechny suchozemské tetrapody, byla již zmíněna výše. U savců je však dobře vyvinutý vegetativní systém (viz obr. 136), rozčleněný do dvou fyziologicky i anatomicky odlišných částí zvaných pars sympathica (anatomické označení je systém cervikothorakolumbální)



Obr. 654 Čelistní svaly primitivního savce (vačice). Vlevo povrchová vrstva, vpravo hluboká vrstva. M. temporalis vystupuje na povrch lebky ve spánkové jámě nad jařmovým obloukem, m. masseter pod ním. Nejhlubší vrstva (m. pterygoideus) se upíná dozadu k pterygoidu. Čelist otevírá m. digastricus, jehož obě části jsou od sebe odděleny úponem k jazylce. Podle Romera a Parsonse (1977).

a pars parasympathica (systém kraniosakrální). Do většiny orgánů přicházejí jak vlákna sympatická, tak i parasympatická, přičemž se funkčně uplatňují jako antagonisté. Například impulsy z pars sympathica způsobují zrychlení činnosti srdce, cévního oběhu a zpomalení trávení, z pars parasympathica naopak činnost srdce a cévního oběhu zpomalují, trávení se naopak urychluje. Všeobecně vzato podněty ze sympatické části jako by připravovaly organismus pro boj či obranu, naopak podněty z parasympatické části působí, když je živočich v klidu. Tyto obecné funkce vyplývají z toho, že sympatická vlákna produkují noradrenalin, v menší míře adrenalin, zatímco parasympatická vlákna acetylcholin.

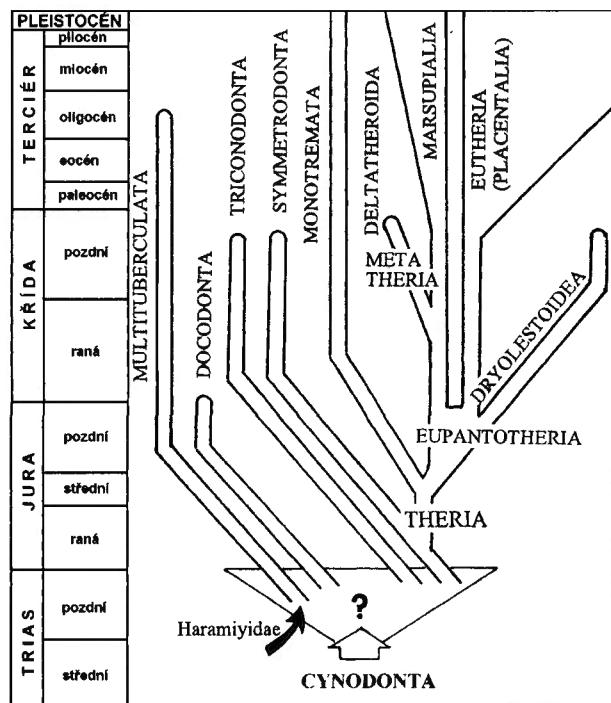
Anatomicky je pars sympathica tvořena vlákny, která vycházejí z míchy převážně ventrálními kořeny krčních, hrudních a předních bederních míšních nervů (viz uvedený alternativní název pro pars sympathica), a dále hlavním kmenem míšního nervu. Po vystoupení nervu z míšního kanálu však od něj ventrálně odstupuje krátká větev zvaná ramus communicans. Je evidentní, že tato část zahrnuje pregangliový segment a vstupuje do vegetativních ganglií. U všech suchozemských tetrapodů jsou tato ganglia podél páteře navzájem spojena v řetězec zvaný truncus sympathicus. V těchto gangliích se nacházejí napojení na postgangliové neurony. Tyto dráhy vedou impulsy k hladkým svalům periferních krevních cév, kůže a kožních žláz. Obecně vzato u nižších obratlovců vedou postgangliová vlákna k příslušným orgánům samostatně (většinou podél cév), u savců se však navracejí do hlavního kmene míšního nervu. Některá sympatická vlákna však procházejí vegetativními ganglii bez přerušení a navracejí se zpět pod páteř, kde v určitých částech vytvářejí ganglia (např. ganglion ciliare) či pleteně (např. plexus coeliacus, plexus mesentericus). Teprve z těchto ganglií či pleteně vyběhají postgangliová vlákna k cílovým orgánům.

Naproti tomu pars parasympathica je soustředěna do přední (hlavové) a zadní (křížové) části těla. V hlavové části běží parasympatická vlákna většinou v rámci bloudivého nervu (n. vagus), jehož průběh sleduje trávicí trubici. V tomto systému nejsou vytvořena proximální ganglia (tedy ganglia soustředěná při páteři). Dlouhá pregangliová vlákna většinou zasahují přímo do příslušných orgánů nebo vytvářejí pleteně ve stěnách cílových orgánů.

Tyto znaky však nelze studovat na fosilním materiálu. Proto pro charakteristiku savců z hlediska paleontologické minulosti jsou důležité znaky na kostře. Kromě těch, které byly uvedeny mezi dia-

gnostickými znaky, jsou to ještě dva týlní hrboly pro spojení s atlasem, jediný otvor v lebce, sloužící pro obě vnější nozdrý, způsob osifikace dlouhých kostí (ze střední diafýzy a koncových epifýz), dále krční žebra, která splývula s příčnými výběžky příslušných obratlů; na bederní části páteře u savců žebra zcela chybějí. Takzvanými processus costarii však mohou být rudimenty žeber, stejně tak jako margines laterales, které jsou pravděpodobně rudimenty sakrálních žeber (Poplewski 1948).

Až do poloviny šedesátých let byli savci všeobecně považováni za polyfyletickou skupinu (Simpson 1928, 1959, 1960, Olson 1944, 1959; Patterson 1956; Kermack 1963). Tento názor pramenil z tehdejších znalostí evoluce savců v pozdním triasu a v rané juře (rhet až lias), z diverzity zubů savců v pozdní juře a z paralelního vývoje savčích znaků v různých liniích therapsidů. V polovině šedesátých let se objevili zastánci difyletického (Mills 1964, Kermack 1967, Kermack a Kielan-Jaworowska 1971) nebo monofyletického původu savců (Hopson 1967, Hopson a Crompton 1969, Parrington 1971, Crompton a Jenkins 1968, 1973, 1979). Představa o difyletickém původu byla založena především na stavbě endokrania mesozoických savců (Kermack 1963; Kielan-Jaworowska 1971), což vedlo k rozdělení savců na non-Theria a Theria. Někteří autoři považovali tyto skupiny pouze za informační jednotky (např. Lillegraven *a kol.* 1979), jiní za platné podtřídy Prototheria a Theria (i když Kermack *a kol.* 1973 poukazovali na skutečnost, že název Prototheria nemůže být z logických důvodů aplikován pro skupinu non-Theria, a navrhli proto název Atheria). Zásadní rozdíl mezi oběma skupinami byl spatřován ve stavbě laterální stěny endokrania, které je u therií tvořeno alisphenoidem a squamosem, zatímco u prototherií (= atherií) přední částí kosti skalní. Avšak na základě jak embryologických (Presley 1981), tak paleontologických (Kermack *a kol.* 1981) důkazů bylo zjištěno, že tyto rozdíly neplatí. Nyní se představa o dichotomickém členění savců všeobecně považuje za mylnou (Clemens 1986; Kemp 1983, 1988, Lillegraven *a kol.* 1987, Miao 1991). Názor o monofyletickém původu savců je založen na dentici. Hopson a Crompton (1969), Crompton (1974) a Crompton a Jenkins (1973, 1979) brali za směrodatný důkaz podobnosti dentice zástupců skupin Morganucodonta a Kuehneotheriidae, které byly ve své době již zahrnovány mezi primitivní Theria; tyto podobnosti naznačovaly podle uvedených autorů předpokládané pozdní odštěpení obou skupin od společného předka. Docodonta jsou odvozováni od trikonodontů a Butler (1988) se domnívá, že Do-



Obr. 655 Schematické znázornění fylogeneze savců v druhohorách. Příčinou úvah o polyfyletickém původu savců je diverzita pozdnětriasových a ranějurských forem, navozující představu, že evoluční přechod mezi cynodontními plazy a savci se udal v několika paralelních fylogenetických liniích. Podle Kielan-Jaworowské (1992).

codonta a Theria se pravděpodobně vyvinuli z ancestrální formy s trikonodontními stoličkami. Tento na první pohled jednoznačný obraz savčí monofylie je rušen pouze nejstaršími multituberkuláty (Haramiyidae), kteří jsou známi z vrstev starších, než jsou vrstvy, v nichž byli nalezeni Morganucodonta a Kuehneotheriidae a navíc se od nich značně liší (Kielan-Jaworowska 1992).

Z toho, co bylo uvedeno, vyplývá, že problém polyfyletického nebo monofyletického původu savců zcela závisí na tom, jak je tato skupina definována. Nejdůležitější diagnostické znaky savců jsou podle následujících autorů (Crompton a Sun 1985; Hopson a Barghusen 1986; Kemp 1988, Lillegraven a Krusat 1991, Miao 1991): (1) squamosodontální čelistní kloub, (2) zánik „alternativní“ výměny zubů u premolárů a molárů; (3) premoláry a moláry s rozvětveným kořenem a (4) vývoj osifikované báze cavum epipticum.

Doposud není také jasné, která čeleď cynodontů byla předkem savců a zda se všichni savci vyvinuli z jediné čeledi, což do určité míry souvisí s problémem monofyletického původu savců. Rozsáhlá literatura, která se tímto problémem zabývá, se spíše omezuje na eliminaci některých če-

ledí z okruhu možných předků savců, než aby nějakou skupinu konkrétně za předka savců označila. Výjimkou jsou Hopson a Crompton (1969), kteří na základě podobností zubů raného cynodonty *Thrinaxodon* a stoličky *Eozostrodon* (= *Morganucodon*) naznačili možný původ savců z čeledi Galesauridae. Tento názor se změnil s objevem cynodonta *Probainognathus* (Romer 1970), takže Crompton a Jenkins (1979) odvozovali savce od formy, která byla předpokládána tomuto rodu blízká. Hopson a Barghusen (1986) považují savce za sesterskou skupinu ictidosaurií, tzn. čledi Tritheledontidae, a stejný názor vyjádřili později i Shubin

a kol. (1991). Zmínění autoři tvrdí, že tyto therapsidi mají podobně jako savci squamoso-dentální čelistní kloub. Jestliže tomu tak skutečně je, pak by tento znak musel být vyloučen ze seznamu diagnostických znaků savců. V současné době však názor, že Mammalia jsou sesterským taxonem skupiny Ictidosauria, resp. čledi Tritheledontidae, převažuje (Kemp 1982; Jenkins 1984; Hopson a Barghusen 1986; Hopson 1991).

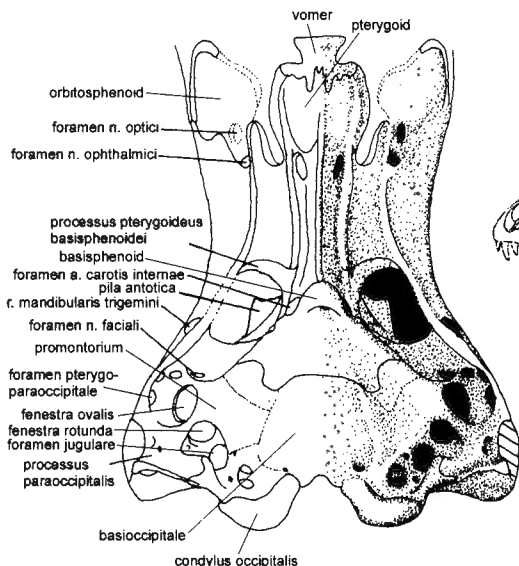
Dnes žijící savci nejsou příliš početnou skupinou; po pleistocenním vymření velkých savců je dnes známo něco málo přes 4 600 druhů (4 629 v roce 1993; Wilson a Reeder 1993).

Primitivní druhohorní savci

Nejstarším paleontologicky doloženým savcem je *Adelobasileus cromptoni* (obr. 656), popsáný ze svrchního triasu (před asi 215 milionů let) západního Texasu Lucasem a Hunttem (1990) a Lucasem a Luem (1993). Nález je reprezentován mozkovnou a nelze jej přesně taxonomicky zařadit. Jediné další paleontologické doklady triasových savců pocházejí ze západní Evropy. Nejstarší je izolovaný zub popsáný pod rodovým názvem *Thomasia* a izolovaná ulna popsána jako *Eoraetia* (byly však vyjádřeny pochybnosti, zda tento druhý nález skutečně reprezentuje savce) z lokality Halberstadt (Německo), datované do doby před přibližně 210 mil. let.

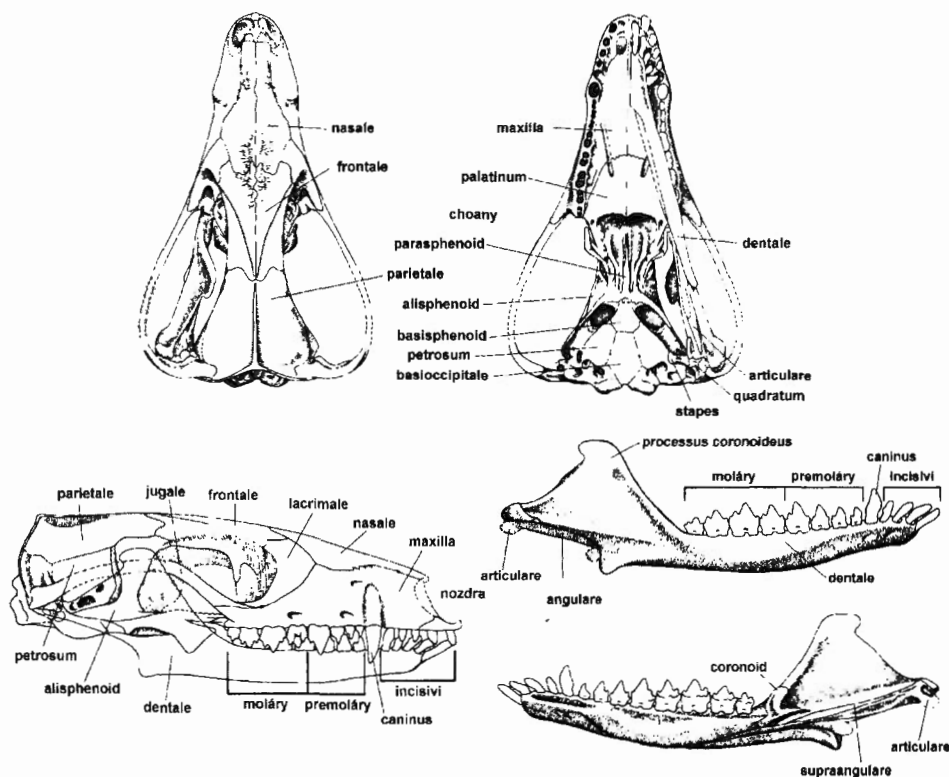
Poněkud lépe - na podkladě kompletní lebky a izolovaných kraniálních a postkraniálních elementů - je prostudován *Morganucodon* (obr. 657) ze spodní jury (lias) Číny a Walesu. Byl to drobný

hmyzožravý savce, patrně s tendencí ke karnivorii. Jeho lebka měřila přibližně 3 cm a dentice byla již kompletně diferencována do všech čtyř typů zubů, přičemž spodní a svrchní stoličky měly naprosto konstantní skus. Kromě toho je nápadná expanze mozkovny, naznačující vzrůst velikosti mozku, především hemisfér telencephala. Na druhé straně však spodní čelist si zachovala ještě rudimenty dermálních kostí mimo dentale (rudimentů a rovněž articulare). Zdá se, že vedle sekundárního kloubu byl do určité míry stále funkční i primární kloub. Ještě lépe je prostudován *Megazostrodon* (obr. 658), kde je známa velká část postkraniálního skeletu v artikulovaném stavu. Z tohoto nálezu vyplývá, že trupová páteř byla stabilně vyklenutá, hrudní koš omezený pouze na přední část trupu, pánev měla dopředu protažené tyčkovité ilium a velký foramen obturatum; oproti těmto pokročil-



Obr. 656 *Adelobasileus cromptoni* ze svrchního triasu (svrchní karn., -225 mil. let) Severní Ameriky (Texas), nejstarší známý savce. Vlevo dochovaný fragment zadní části neurokrania v pohledu z ventrální strany, na obrázku vpravo je rekonstrukce lebky při pohledu z levé strany, kde tento fragment odpovídá vytečkované části. Přední část lebky rekonstruována na podkladě jiného primitivního savce *Sinoconodon*. Délka fragmentu přibližně 1 cm. Podle Lucase a Lua (1993).

Obr. 657 *Morganucodon* (Mammalia, Triconodonta) ze spodní jury (kompletní lebka je známa z Číny, početné fragmenty lebky z Anglie). Primitivní savec s rudimentem primárního čelistního kloubu. Nahoře vlevo pohled na lebku z dorzální strany a vpravo z ventrální strany (zakreslena pouze polovina spodní čelisti), dole pohled na lebku z pravé strany a na spodní čelist z vnější a vnitřní strany (zcela vpravo dole). Délka lebky přibližně 2 cm. Podle Kermacka a kol. (1981), zCarrolla(1993).



Obr. 658 Rekonstrukce vzhledu těla primitivního savce na podkladě paleontologických nálezů rodů *Morganucodon* a *Megazostrodon* (Mammalia, Triconodonta). Celková délka těla do 10 cm. Podle Jenkinse a Parringtona (1976) a Cromptona (1968).

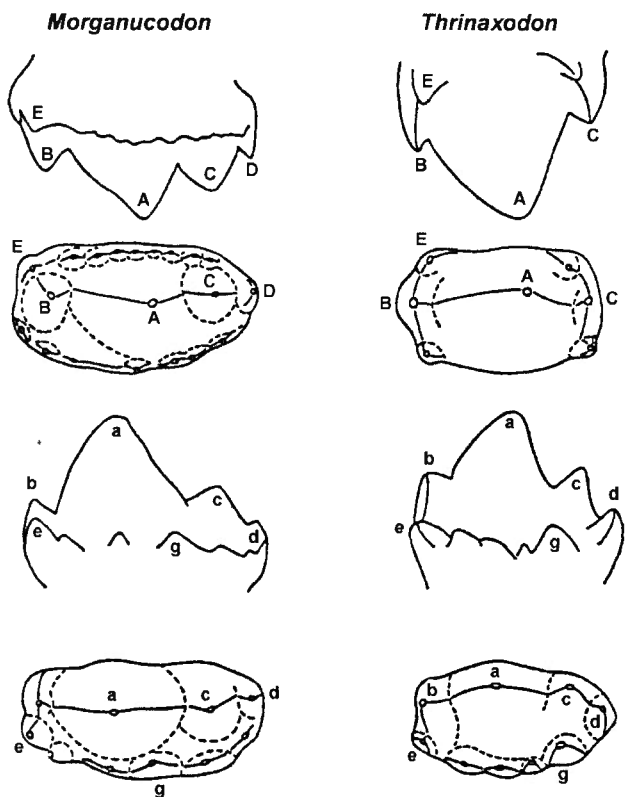


lým znakům byly proximální části končetin ještě horizontálně odtaženy od těla, což je bezesporu primitivní rys upomínající na plazy.

Oba rody je možné řadit do řádu Triconodonta, jehož zástupci představují linii nejprimitivnějších savců. V mnoha ohledech ještě připomínají cynodonty. První se objevili v pozdním triasu (paleontologický doklad představuje zmíněný *Adelobasileus*) a existovali až do pozdní křídly (tedy podobně jako dinosauři celých 150 mil. let). Byly to drobné hmyzožravé nebo karnivorní typy. Podobně jako u pokročilých cynodontů měly jejich stoličky tři hlavní vrcholy uspořádané v jediné předozadní linii (obr. 659). Tyto podobnosti v morfologii stoliček jsou udivující, ale výrazným rozdílem jsou konstantní okluzní plošky u trikonodontů, které u cynodontů ještě chybějí. *Morganucodon* měl ještě rudimentární (a patrně do určité míry funkční) primární čelistní kloub, ostatní trikonodonti

(z pozdní jury a křídly) však již měli bez výjimky sekundární kloub. Předpokládá se tudíž, že měli tři sluchové kůstky, ale zatím pro to neexistuje paleontologický doklad. Nejstarší kompletní kostra pochází z hraničních sedimentů pozdní jury až rané křídly Číny (Qiang a kol. 1999; obr. 660). Ze spodní křídly Severní Ameriky a Asie je znám *Gobiconodon* (obr. 661), který - na rozdíl od velké většiny mesozoických savců - dosahoval značné velikosti (přibližně recentní *Didelphis*). Na druhé straně si však jako jediný savec podržel výměnu stoliček, což je primitivní plazí znak. Někteří autoři se domnívají, že od linie trikonodontů se v raných fázích jejich existence odštěpili Theria.

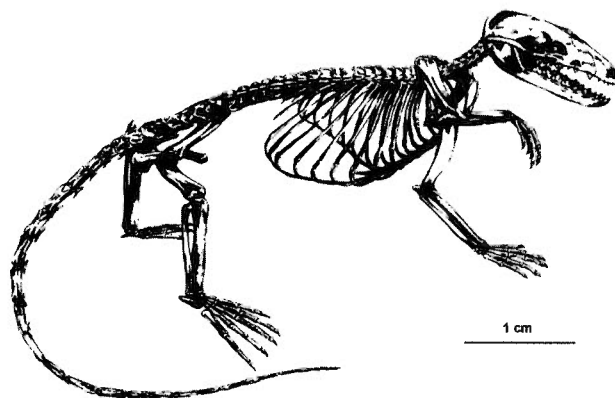
Řád Docodonta zahrnuje velmi drobné savce (velikosti myši) s velmi specializovanými zuby, kteří žili ve střední a pozdní juře. Při pohledu na kousací plochu stoliček mají korunky podobu pravoúhlého čtyřúhelníku, přičemž horní byly širší



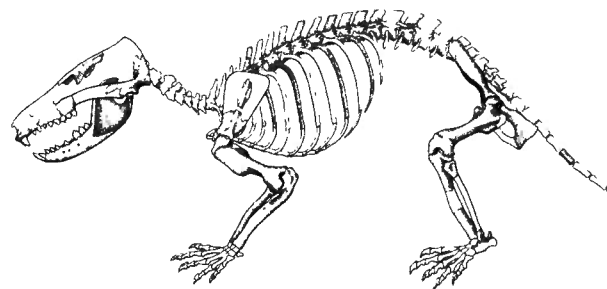
Obr. 659 Porovnání stoliček primitivního trikonodontního savce *Morganucodon* a pokročilého cynodonta *Thrinaxodon* při pohledu z labiální strany a v pohledu na kousací plochu. Odpovídající si vrcholy na svrchních stoličkách jsou označeny velkými písmeny, na dolních stoličkách malými písmeny. Podle Cromptona a Jenkinse (1968).

než spodní (obr. 662). Při zbežném pohledu připomínají stoličky dokodontů pokročilá Theria. Až do roku 1991 byla tato skupina známa jen podle izolovaných zubů, avšak nález kompletní lebky rodu *Haldanodon* (obr. 663), popsáný Lillegravenem a Krušatem (1991) ze svrchní jury Portugalska, ukázal, že i tato skupina je značně primitivní, protože lagena byla ještě přímá jako u trikonodontů a multituberkulátů (cochlea tudíž nebyla ještě vytvořena), a dokonce byl přítomen funkční primární kloub v méně redukovaném stavu než u rodu *Morganucodon*. Postkraniální skelet, který byl nalezen spolu s lebkou, naznačuje, že tento primitivní savec byl přizpůsoben k hrabání.

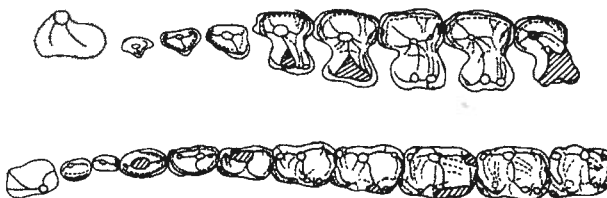
Savci z pozdního triasu až rané jury již patří ke třem hlavním liniím: Morganucodontidae (Triconodonta), Kuehneotheriidae (Symmetrodonta, Theria) a Haramiyidae (Multituberculata) (obě poslední budou detailněji zmíněny níže). Vedle toho jsou známy formy jako *Sinoconodon*, který je považován za představitele sesterské skupiny všech



Obr. 660 *Jeholodens jenkinsi* (Mammalia, Triconodonta) z přelomu svrchní jury/spodní křída Číny. Nejstarší zástupce skupiny Triconodonta, u něhož se zachovala kompletní kostra. Podle Qianga a kol. (1999).



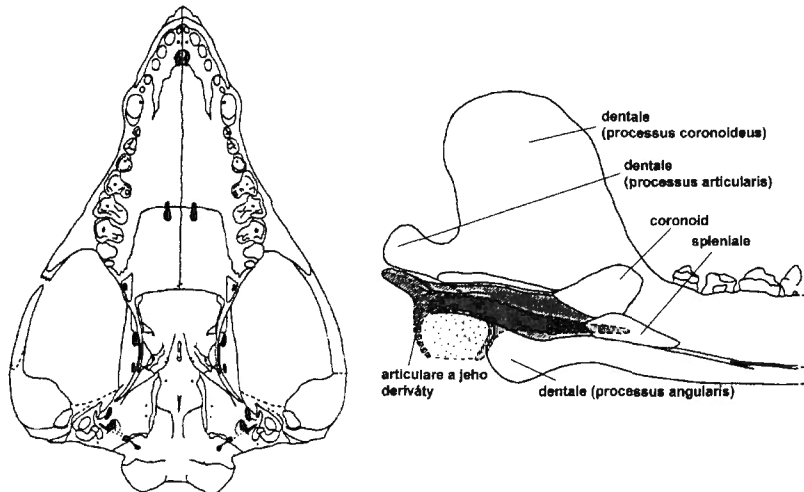
Obr. 661 *Gobiconodon ostromi* (Mammalia, Triconodonta) ze spodní křída Severní Ameriky (Montana). Délka lebky mírně přes 10 cm. Podle Jenkinse a Schaffa (1988).



Obr. 662 Horní a dolní řada zubů posledního jurského dokodonta *Docodon* ze Severní Ameriky. Dobře je patrný pravoúhlý půdorys korunky, ve svrchní části dentice protažený labiolingválně, ve spodní části dentice protažený v podélném směru. Celková délka svrchní dentice přibližně 15 mm. Podle Lillegravena a kol. (1969), z Jenkinse (1969).

ostatních savců (Crompton a Sun 1985), a Theriotheriidae, kteří jsou považováni za savce nejistého systematického postavení (Sigogneau-Russelová a kol. 1986) nebo za Allotheria (Hahn a kol. 1989). Vyplývá z toho, že savci byli na přelomu triasu a jury mnohem více rozrůzněni, než se původně předpokládalo, a nemohou být jednoduše zařazeni do čeledí Morganucodontidae, Kuehneotheriidae a Haramiyidae (viz též Jenkins 1990).

Obr. 663 *Haldanodon expectatus* (Mammalia, Docodonta) z pozdní jury Portugalska při pohledu na ústní patro a bázi mozku. Vpravo pohled na dolní čelist z vnitřní strany s deriváty původního articulare. Je však zřejmé, že articulare plnilo ještě svoji funkci v primárním čelistním kloubu, avšak kromě toho byl již vytvořen sekundární čelistní kloub mezi artikulárním výběžkem dentale a squamosem. Délka lebky přibližně 34 mm. Podle Lillegravena a Krusata (1991).



Zajímavé je sledovat bouřlivou evoluci mozku mesozoických savců, kterou lze rekonstruovat podle výlitků mozgoven (viz obr. 669). Nejstarší savci měli ještě mozek přímý, bez jakékoliv ventrální flexury. Čichové laloky byly velké a hemisféry směrem dozadu divergující. Jejich značná velikost již u nejstarších savců (ale také u pokročilých cynodontů) naznačuje, že na povrchu byl již vyvinut neocortex (Kielan-Jaworowská 1986).

Většina triasových a jurských savců je známa ze zachovaných zubů a úlomků čelistí, které umožňují rekonstruovat čelistní kloub. Jejich hlavní linie se navzájem liší morfologií zubů a v různém stupni i zachováním některých kostí, které byly u savcovitých plazů ještě plně vyvinuty (např. coronoidy). Docodonta jsou známi až ze střední jury; vymřeli koncem jury a jsou považováni za slepou linii raných savců. Symmetrodon a Triconodonta přežili až do konce křídy. Hranici křída-terciér však přežili multituberkuláti (vymřeli až na přelomu eocénu a oligocénu). Diverzita pozdnětriasových a ranějurských savců je hlavním důvodem představy, že savci se vyvinuli z úrovně cynodontů v několika paralelních vývojových liniích.

Z obecných anatomických rysů mesozoických savců lze spekulovat o způsobu jejich života. Protože měli výrazné promontorium (část lebky, ve které je umístěn hlemýžď, cochlea), usuzuje se na schopnost slyšet a rozlišovat vyšší frekvence zvuku, což

u ptáků a plazů vyvinuto není. Struktura a proporce mozku, které lze rekonstruovat z výlitků mozgoven, naznačují přítomnost velkých lóbů olfactorií, a tím dobře vyvinutý čich. Na tomto základě byl vysloven názor (Jerison 1973), že druhohorní savci byli aktivní převážně v noci. To souhlasí i s předpokladem omezené thermoregulace, podobné té, jakou mají dnešní ptakořitní (měli sice srst, předcházející ztrátě tepla vyzařováním, neměli však patrně mechanismy, kterými by se předcházelo přehřívání - např. potní žlázy, schopnost dilatace kožních kapilár apod.). Takto omezenou thermoregulaci (tedy nedokonalé ochlazování) mají i někteří dnešní placentálové, např. šelmy, které postrádají potní žlázy, a ochlazování se děje např. zvýšeným odpařováním přes sliznici jazyka. Srst byla dokázána u paleocenních multituberkulátů v koproliitech (fosilizovaných výkalech) (Meng a Wyss 1997). Málo uvědomovaná skutečnost, že přes 70 % všech druhů recentních savců je aktivních v noci, je patrně dědictvím z druhohor.

Multituberculata, Monotremata, Marsupialia a Placentalia jsou jediné linie savců, které přežily hromadné vymírání na konci křídy a kromě první uvedené skupiny přežívají dodnes. Placentami savci prodělali ve třetihorách výraznou radiaci, jejíž příčinou bylo bezpochyby uvolnění širokého spektra adaptivních zón po vymření dinosaurů.

Multituberculata

Systém:

(podle Kielan-Jaworowské a Huruma 2001)

Podtřída: Allotheria

Řád: Multituberculata (svrch, trias - svrch, eocén)

Čeleď: Haramiyidae (svrch, trias - sp. jura)

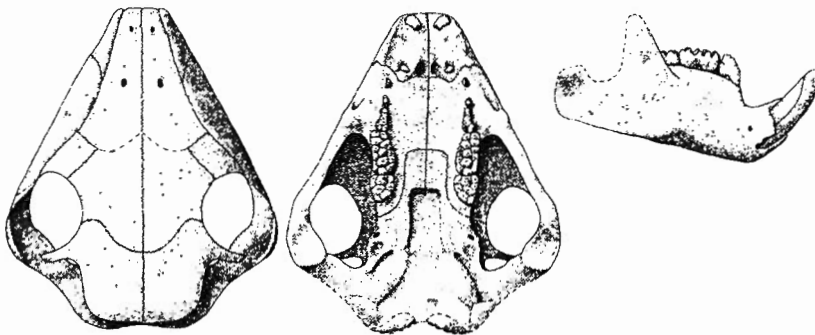
Nadčeleď: Plagiaulacida (svrch, jura - sp. křída)

Čeleď: Paulchoffatiidae (svrch, jura - sp. křída)

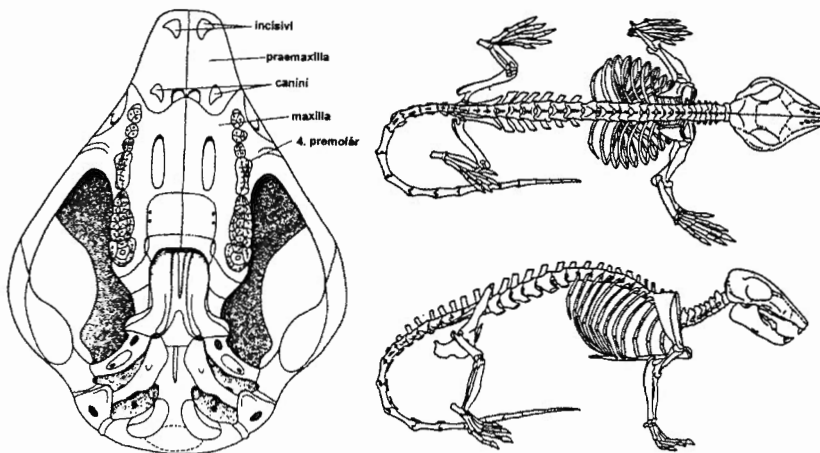
- Čeľad: Hahnodontidae (sp. křída)
- Čeľad: Alldontidae (svrch, jura)
- Čeľad: Plagiaulacidae (sp. křída)
- Čeľad: Albionbaataridae (svrch, jura - sp. křída)
- Čeľad: Alginbaataridae (sp. křída)
- Nadčeľad: Djadochtatherioidea (svrch, křída - ? paleocén)
- Čeľad: Sloanbaataridae (svrch, křída)
- Čeľad: Djadochtatheriidae (svrch, křída)
- Nadčeľad incertae sedis
- Čeľad: Cimolomyidae (svrch, křída - ? sp. paleocén)
- Čeľad: Eucosmodontidae (svrch, křída - sp. eocén)
- Čeľad: Kogaionidae (svrch, křída - paleocén)
- Nadčeľad: Taeniolabidoidea (svrch, křída - sp. eocén)
- Čeľad: Taeniolabididae (svrch, křída - sp. eocén)
- Nadčeľad: Ptilodontoidea (svrch, křída - svrch, eocén)
- Čeľad: Neoplagiaulaciidae (svrch, křída - svrch, eocén)
- Čeľad: Ptilodontidae (svrch, křída - sp. eocén)
- Čeľad: Cimolodontidae (svrch, křída - svrch, paleocén)
- Čeľad: Boffiidae (stř. paleocén)
- Čeľad: Chulsanbaataridae (svrch, křída)

Multituberculata byli velmi úspěšnou skupinou mesozoických savců. Je to zároveň nejdéle existující řád savců, jehož nejstarší zástupci jsou známi z pozdního triasu, nejmladší z pozdního eocénu nebo raného oligocénu (tato nejistota týkající se datování posledního záznamu pramení z debaty o stáří sedimentů, v nichž byly zbytky nalezeny). Většina multituberculátů byli drobní savci, dosahující velikosti rejska, ale v pozdní křídě a v paleo-

génu se projevil trend ke zvětšování těla. Největší zástupci patří do čeledi Taeniolabididae (např. *Catopsalis*; obr. 664, známý také pod synonymem *Djadochtatherium*) ze svrchní křída, kteří dosahovali velikosti 5-14 cm. Typičtí multituberculáti (např. *Nemegtbaatar* ze svrchní křída Gobi; obr. 665) měli dva svrchní a dva spodní řezáky, za nimi ve svrchní i spodní čelisti výraznou diastemu a za ní následovala série multikuspidních premolárů



Obr. 664 *Catopsalis catopsaloides* (Mammalia, Multituberculata, Taeniolabididae) ze svrchní křída Asie (Mongolsko). Podle Kielan-Jaworowské a Sloana (1979).



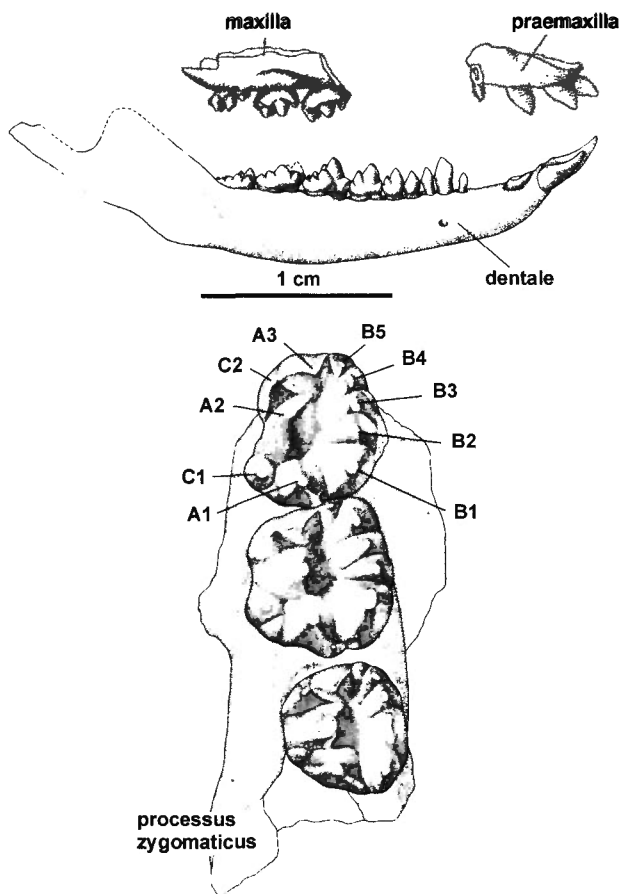
Obr. 665 *Nemegtbaatar* (Mammalia, Multituberculata) ze svrchní křída Asie (Mongolsko). Pohled na dentici horních čelistí. Dobře je patrná pozice mohutných řezáků a za nimi izolovaných špičáků na premaxile. Podobná diastema odděluje souvislou řadu čtyř premolárů (P4 je největší) a dvou molárů na maxile. Vpravo rekonstrukce celé kostry při pohledu z dorzální strany (viz abdukci končetin) a z pravé strany. Délka lebky přibližně 4 cm. Podle Kielan-Jaworowské a kol. (1986) a Kielan-Jaworowské a Gambaryana (1994).

a molárů. *Nemegtbaatar* měl na horní čelisti čtyři premoláry a dva moláry, na dolní čelisti pouze dva typické premoláry, třetí byl drobný, kolíkovitý, poněkud zatlačený zahnutým a zploštělým čtvrtým premolárem, na jehož povrchu byly vyvinuty podélné rýhy. Za tímto zubem následovaly dva moláry. Moláry na horní i spodní čelisti byly pokryty drobnými vrcholy stejné výšky (odtud název Multituberculata).

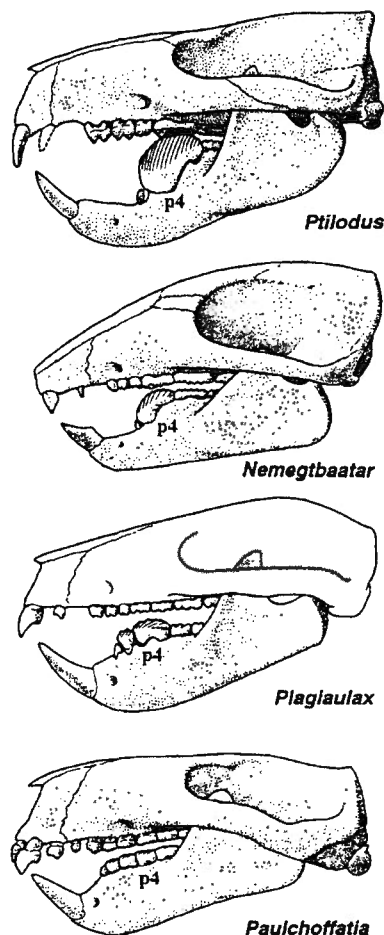
Nejstarší multituberkuláti z pozdního triasu a rané jury jsou známi pouze podle izolovaných zubů a jsou shrnováni do čeledi Haramiyidae (obr. 666). Nejstarší známý haramiyid je rod *Thomasia* (popsaný na základě jednoho zubu; Hahn 1973) z pozdního triasu (nor) Württemberska. Je to jeden z nejstarších dochovaných savců. Od pozdějších multituberkulátů se Haramiyidae liší tím, že vrcholky na jejich zubech jsou ještě nestejně vyso-

ké (podobně jako u jiných skupin raných savců). Mezi spodní a střední jurou je fosilní záznam multituberkulátů velmi chudý. Svrchnojurští multituberkuláti jsou shrnováni do čeledi Paulchoffatiidae; měli na svrchní čelisti tři řezáky, u některých zástupců doposud zachovaný špičák a diastemu ještě velmi úzkou. V další evoluci multituberkulátů lze pozorovat postupnou redukci počtu premolárů, zvětšování diastem a velikosti čtvrtého premoláru. V čeledi Taeniolabididae posléze došlo k redukci až úplnému vymizení čtvrtého premoláru a řezáky se zvětšily, takže hlavní úlohu při porcování měly řezáky, a nikoliv premoláry (obr. 667). Analýza chrupu naznačuje, že to byli omnivorní savci (podobně jako např. hlodavci), jen některé pokročilé typy mohly být striktně herbivorní.

Lebka multituberkulátů byla poměrně robustní a široká, ale mozkovna byla poněkud nízká (na



Obr. 666 *Haramiyavia clemmensensi* (Mammalia, Multituberculata, Haramiyidae) ze svrchního triasu Grónska. Nahoře pohled z pravé strany (patrná je ještě nestejná výška hrbolů na stoličkách), dole pohled na stejný fragment maxily při pohledu na kousací plochu stoliček. Písmena a čísla označují jednotlivé vrcholy. Měřítko se vztahuje k laterálnímu pohledu. Podle Jenkinse a kol. (1997).



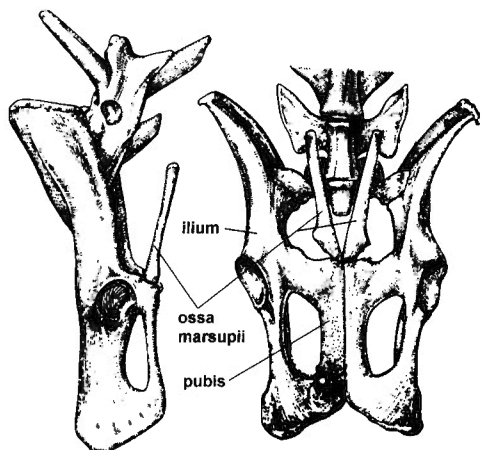
Obr. 667 Evoluce lebky a dentice u multituberkulátních savců. Důležité je zejména zvětšování čtvrtého premoláru (p4) a redukce počtu a velikosti předních premoláru na spodní čelisti. Velikostní rozdíly v zobrazení nejsou zachovány. Podle Kielan-Jaworowské a Nessova (1992).

rozdíl od skupiny Theria, kde je lebka úzká a poměrně vysoká). Lagena byla ještě přímá (podobně jako u trikonodontů), a nebyla tudíž vytvořena cochlea. U rodu *Lambdopsalis* z paleocénu Číny se zachovaly všechny tři sluchové kůstky. Postkranální skelet je charakteristický velmi úzkou páneví, v níž pubes a ischia ventrálně splynuly, takže tvoří kýl; nemohly se tudíž při porodu mláděte oddělit jako u jiných savců, kde je vytvořen vazivový spoj. Multituberkuláti měli vyvinuté vakové kosti (ossa marsupii; obr. 668). Úzká pánev naznačuje, že již nekladli vejce, a byli proto s největší pravděpodobností živorodí, přičemž mláďata se rodila v raném stadiu svého vývoje (podobně jako u recentních vačnatců). Jejich končetiny směřovaly do stran, nikoliv svisle pod tělo, takže trup byl držen nízko nad podkladem. Někteří autoři (např. Krause a Jenkins 1983) se domnívají, že dlouhý ocas

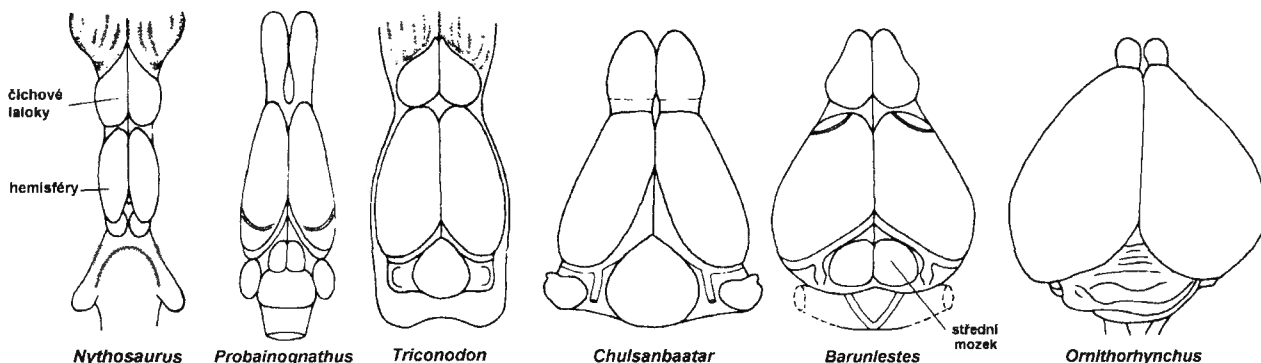
umožňoval pohyb v korunách stromů, podobně jako u řady recentních opic.

Jestliže Haramiyidae skutečně patří k multituberkulátům, pak byla evoluce této skupiny značně nerovnoměrná. Zatímco na konci triasu nepochybně prosperovali, počátkem jury byli vzácní a na konci rané jury a ve střední juře téměř vymizeli. Hojní byli opět až v pozdní juře. První nepochybní multituberkuláti jsou známi ze střední jury. Simpson (1937) považoval Multituberculata na podkladě odlišností charakteristik zubů a „mozaikové“ povaze „prototherijní“ lebky a „metatherijní“ končetiny za samostatnou podtřídu Allotheria, což je názor, který se udržuje i dnes. Rada autorů argumentovala ve prospěch příbuznosti multituberkulátů s vejcorodými (Cope 1888; Broom 1914; Kermack a Kielan-Jaworowska 1971; Kermack a Kermack 1984), Wible a Hopson (1993) považují na základě jediného znaku (basikranium) Multituberculata za sesterskou skupinu ptakořitných. Stejně často však byl tento vztah odmítán (Simpson 1928, 1938; Granger a Simpson 1929; Griffiths 1978; McKenna 1987; Miao 1988). V poslední době se objevil názor o příbuzenských vztazích multituberkulátů se skupinou Theria a někteří autoři dokonce považují tuto skupinu za bližší vačnatcům a placentálním savcům, než jsou předpokládané ptakořitní (Rowe a Greenwald 1987; Rowe 1988). Podle Miao (1993) se Multituberculata odštěpili od linie vedoucí k recentním savcům ještě předtím, než žil společný předek vejcorodých, vačnatců a placentálních savců.

Nález ectotympanica a kladívka v původní poloze podává důkaz o začlenění angulare a praearticulare do středního ucha již u příslušníků této skupiny. Podobná situace je u recentních ptakořitných (ptakopysk, ježura), což by mohlo naznačovat příbuzenské vztahy (Meng a Wyss 1995).



Obr. 668 Pánev recentního vačnatce rodu *Perameles* při pohledu z pravé strany (vlevo) a z ventrální strany (vpravo). Dobře jsou vidět vakové kosti (ossa marsupii), vzniklé osifikací svalů. Podle Piveteau a kol. (1978).



Obr. 669 Velikostní proporce mozku u některých cynodontů (*Nythosaurus*, *Probainognathus*) a primitivních savců (*Triconodon*, *Triconodonta*; *Chulsanbaatar*, Multituberculata; *Barunlestes*, Eutheria; *Ornithorhynchus*, Monotremata). Nejsou zachovány velikostní rozdíly. Podle Kielan-Jaworowské (1986).

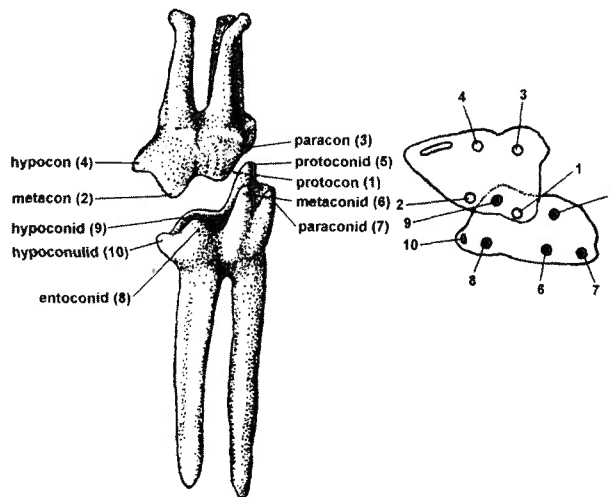
Theria

Theria zahrnují dvě vymřelé druhohorní skupiny (Symmetrodonta a Eupantotheria) a tři skupiny, které přežily až do dnešní doby. Jsou to především vejcorodí (ptakořitní, Monotremata), kteří sem byli přiřazeni v poslední době (Kielan-Jaworowska, Crompton a Jenkins 1987), i když diskuse o jejich taxonomické pozici je stále živá (viz např. McKenna a Bellová 1997), vačnatci (Marsupialia) a placentální savci (Eutheria). Theria jsou pravděpodobně přirozenou jednotkou, ale podat jejich obecnou charakteristiku je značně obtížné, protože druhorní formy (např. Symmetrodonta) se značně liší od dnešních pokročilých skupin. Celkově lze však říci, že křídloví, terciemi a moderní zástupci podtřídy Theria se liší od ostatních savců tím, že lagena je hlemýžďovitě stočená (a proto až zde by se měla označovat jako hlemýžď, resp. cochlea), ale tento znak se patrně vyvíjel postupně během jury.

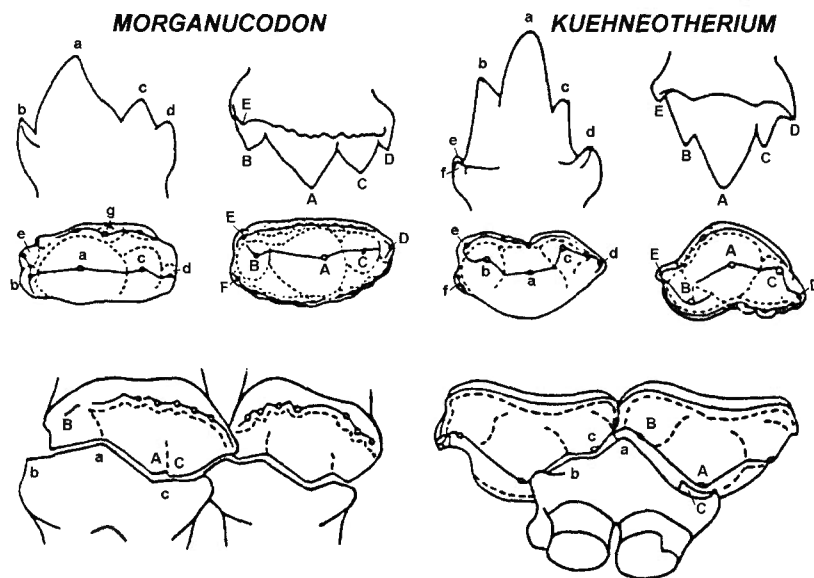
Nejstarší zástupci skupiny Theria se liší od trikonodontů především morfologií stoliček. U symmetrodontů a pozdějších therií jsou vrcholy u svrchních a spodních molárů uspořádány v podobě navzájem opačných trojúhelníků. Z těchto stoliček se postupně vyvinula tribosfénická stolička (obr. 670) nejstarších vačnatců a placentálních savců, která se poprvé objevila v rané křídě. Z tohoto základu se pak vyvinuly všechny pozdější morfologické varianty.

Nejstaršími a nejprimitivnějšími zástupci therií jsou Symmetrodonta, kteří se objevili v pozdním triasu a přetrvali až do pozdní křídly. Jsou doloženi

pouze na základě čelistí a zubů. Horní a dolní stoličky si svojí šířkou odpovídají a hlavní vrcholy jejich kousacích ploch jsou uspořádány do tvaru trojúhelníka (obr. 671). Nejstarším zástupcem je pozdnětriasový až ranějurský rod *Kuehneotherium*, doložený jak zuby, tak i spodní čelistí. Na



Obr. 670 Morfologie tribosfénických stoliček. Vlevo pohled z vnitřní (linguální) strany na svrchní a spodní stoličku primitivního recentního savce (vačice). Vpravo obrysy dvou protilehlých zubů, znázorňující jejich vzájemnou pozici. Zjednodušená terminologie se vztahuje k vrcholům stoliček (u horních stoliček je základem názvu -con, resp. -conus, u spodních -conid nebo -conulid). Zvýšená přední část spodní stoličky (vymezená protoconidem, paraconidem a metaconidem) se nazývá trigonid, zadní snížená část (vymezená entoconidem, hypoconidem a hypoconulidem) talonid. Podle McFarlanda a kol. (1979), z Ročka (1985a).



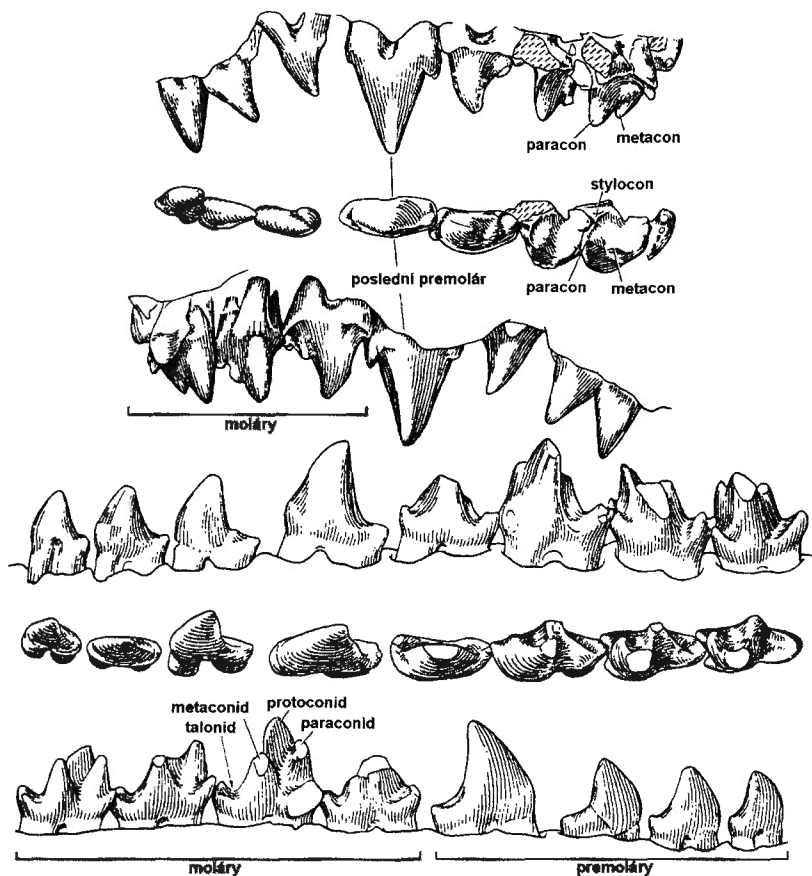
Obr. 671 Porovnání spodních (vrcholy označené malými písmeny) a svrchních stoliček (vrcholy označené velkými písmeny) trikonodontních savců, reprezentovaných rodem *Morganucodon*, a savců ze skupiny Symmetrodonta, reprezentovaných rodem *Kuehneotherium*. V horní řadě pohled ze strany, uprostřed při pohledu na kousací plochu, dole pozice zubů při skusu v laterálním pohledu. U trikonodontů jsou hlavní vrcholy uspořádány v přísmce, zatímco u symmetrodontů (a u všech therií) mají tendenci vytvářet trojúhelník. Podle Kielan-Jaworowské (nepublikováno).

vnitřní straně této čelisti je ještě podélná brázda, ve které byly uloženy další kosti (patrně *angulare*, *supraangulare*, *articulare*). Tyto kosti se nezachovaly, ale zmíněná brázda naznačuje, že rod *Kuehneotherium* ještě měl dvojitý čelistní kloub. Zuby jsou podobné jako u rodu *Morganucodon*, což by mohlo naznačovat, že obě linie vzešly ze společného základu.

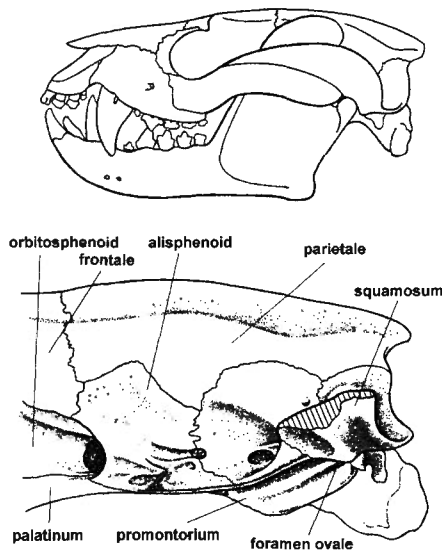
Eupantotheria zahrnují vymřelou skupinu drobných therií (velikosti krtka), která se pravděpodobně odštěpila od symmetrodontů ve střední juře a přežila do konce křídy. Jejich stoličky si zachovaly trojúhelníkovité uspořádání, ale od stoliček symmetrodontů se liší tím, že svrchní jsou širší než spodní. Někteří autoři jsou toho názoru, že Eupantotheria nejsou přirozenou jednotkou, nýbrž že zahrnují dvě oddělené fylogenetické linie označované jako *Peramura* a *Dryolestoidea*, které nejsou v přímém příbuzenském vztahu. *Dryolestoidea* jsou známi pouze podle zubů a čelistí nalázaných v Jižní Americe (Argentina). Hlavním obdobím jejich rozkvětu byla křída. Je možné, že hráli na jižní polokouli stejnou roli jako vačnatci a placentálové v téže době na severní polokouli. Mnohem lépe jsou známi *Peramura*, kteří tvoří součást linie ve-

doucí k formám s tribosfénickými stoličkami. Rod *Peramus* (obr. 672) ze svrchní jury Anglie měl již všechny morfologické atributy tribosfénické stoličky. Přední, zvýšená část spodní stoličky se nazývá trigonid, ohraničený třemi hlavními vrcholy (protoconid, paraconid a metaconid). Zadní, nižší část se nazývá talonid. Trigonid se při skusu dostává mezi dvě sousední svrchní stoličky. Také svrchní stoličky již získaly trojúhelníkovitý tvar, charakteristický pro tribosfénickou stoličku, ale protocon - tedy linguálně umístěný vrchol tribosfénické svrchní stoličky, který směřuje proti talonidu spodní stoličky - nebyl ještě vyvinutý. Proto ani na spodní stoličce nebyla typicky vyvinutá talonidní deprese.

První lebka eupantotherií (a zároveň nejstarší lebka therií) patří rodu *Vincelestes* (obr. 673) z pozdní křídy Argentiny. Mozkovna má již řadu pokročilých znaků, například cochlea je svinutá, ale zároveň ještě stále řadu primitivních rysů, kterými se podobá lebce rodu *Morganucodon* (viz obr. 657). Z eupantotherií vznikli savci s tribosfénickými stoličkami: pravděpodobně ptakořitní (Monotremata), ale zcela určitě skupiny Metatheria a Eutheria.



Obr. 672 Dentice rodu *Peramus* z pozdní jury Anglie, primitivního savce ze skupiny Eupantotheria. Nahoře horní zuby při pohledu z labiální, kousací a linguální strany, dole spodní zuby ve stejných pohledech. Podle Clemense a Millse (1971).



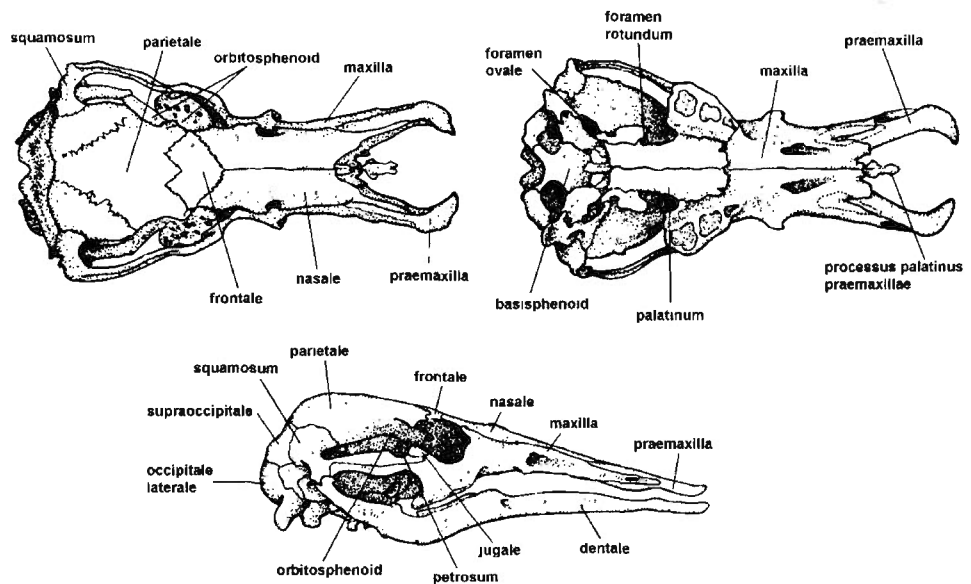
Obr. 673 *Vincelestes neuquenianus* (Mammalia, Theria, Eupantotheria) z pozdní křídy Argentiny. Lebka nejstaršího savce ze skupiny Theria. Nahoře pohled zleva, dole detail mozkovny (zygomatický oblouk odstraněn). Délka lebky 7,2 cm. Podle Bonaparta a Rougiera (1987), z Hopsona a Rougiera (1993).

Ve zcela nedávné době byl však význam tribosfénické stoličky jako znaku, který potvrzuje monofyletický původ vačnatců, placentálních savců, ptakořitných a jejich dalších příbuzných, některými autory zpochybněn (Luo, Cifelli a Kielan-Jaworowska 2001), neboť tribosfénická stolička (byť s drobnými odlišnostmi) se našla i u savců z přelomu jury a rané křídy, kteří žili na původním superkontinentu Gondwaně. Gondwana však byla v té době od severního superkontinentu Laurasie oddělena širokým pásem rovníkového moře, což naznačuje, že savci s tribosfénickými stoličkami nemohli vzniknout ze společného základu. Uvedení autoři proto považují savce s tribosfénickými stoličkami z jižní polokoule za příslušníky nezávislé fylogenetické linie, která do dnešní doby přežila v podobě ptakořitných, a jurské a raně křídové savce s tribosfénickými stoličkami ze severní polokoule považují za odlišnou linii, ze které vznikli recentní vačnatci a placentální savci. Zdá se tedy, že nejen savci jako celek, ale ani recentní savci nemusejí být monofyletickou skupinou.

Ptakořitní

Ptakořitní (Monotremata) jsou nepočetnou skupinou savců kladoucích vejce a dnes omezených svým výskytem jen na australskou oblast. Recentní ptakořitní jsou reprezentováni ptakopyskem rodu *Ornithorhynchus* (obr. 674), ježurou (*Tachyglossus*, syn. *Echidna*) a paježurou (*Zaglossus*); oba poslední rody si jsou blízce příbuzné. V jejich tělesné stavbě lze vysledovat jednak řadu primitiv-

ních znaků zděděných z raných stadií evoluce savců, jednak specializace spojené se způsobem života (např. dospělci nemají zuby; zuby se však u ptakopyska v raných embryonálních stadiích ještě zakládají, během ontogeneze však zanikají). Nicméně všichni mají typické rysy savců v tom, že spodní čelist je tvořena jedinou kostí (dentale), mají tři sluchové kůstky, tělo je kryto srstí a jsou

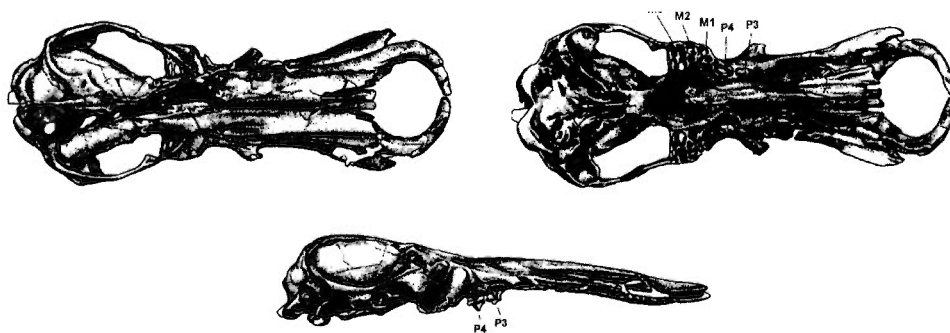


Obr. 674 Lebka recentního ptakopyska *Ornithorhynchus anatinus* (Mammalia, Theria, Monotremata) při pohledu z dorzální strany (vlevo nahoře), z ventrální strany bez spodní čelisti (vpravo nahoře) a z pravé strany (dole). Podle Kardonga (1995).

vytvořeny mléčné žlázy. Od vačnatců se ptakořitní liší tím, že kladou vejce (mláďata mají dočasný vačejný zub, což je výběžek premaxily prominující mezi nozdrami; po vyklubání z vejce atrofuje) a že mají kloaku (odtud název Monotremata, tedy živočichové s jediným otvorem), od therií tím, že stále mají v pletenci lopatkovém několik kostí, které později vymizely nebo splynuly s jinými (interclavicula, clavicula, praecoracoid a coracoid), a uspořádáním ureterů a pohlavních vývodů (Renfree 1993). Samcům chybí scrotum. Cochlea doposud postrádá spirálovité stočení, je pouze zahnutá. Na lebce se zachovává ectopterygoid a septomaxila, což jsou dvě typicky plazí kosti, které se nevyskytují u žádné jiné skupiny savců. Naproti tomu lacrimale a jugale chybějí. Charakteristickým primitivním rysem rovněž je, že proximální část končetin směřuje vodorovně, nikoliv vertikálně pod tělo. Epipubis v pánvi (os marsupii) je zachována, avšak tento znak je u mesozoických savců (Multituberculata, Triconodonta, Symmetrodonta, Marsupialia a dokonce některých křídových zástupců skupiny Eutheria) ještě běžný (Kielan-Jaworowska, osobní sdělení).

Fylogenetický původ ptakořitných byl hledán u vačnatců (např. Gregory 1947), u cynodontů (Young 1962) a dokonce (což je zde uvedeno pouze jako historická kuriozita) u želv (Fitzinger 1826). Tato názorová šíře měla tři příčiny. První spočívala v rozdílech mezi recentními zástupci ptakořitných. Například rudimentární povaha dočasné dentice dnešního ptakopyska (*Omithorhynchus anatinus*) a naproti tomu kompletní ztráta dentice u ježur byla hlavní překážkou při posuzování nejen jejich vzájemných vztahů (a tedy pro definici ptakořitných jako systematické jednotky), ale i při úvahách o možných předcích této skupiny. Druhá spočívala v nedostatečné znalosti takových druhohorních skupin savců, které by předpokládané mohly být předky ptakořitných. Jsou to například skupiny Eupantotheria (zejména Peramuriidae) a Docodonta, o kterých byly nové informace

získány až v poslední době (Hopson *a kol.* 1989, Lillegraven a Krusat 1991, Krebs 1991). Třetí spočívala v absenci dat o fosilních zástupcích samotných ptakořitných. Nepočítaje kontroverzní rod *Ausktribosphenos* ze spodní křídy jižní Austrálie, který byl interpretován jako placentální savec se vztahem k hmyzožravcům (Erinaceidae) nebo jako raný zástupce ptakořitných (Archer 1999, nepublikované sdělení), začala se tato mezera vyplňovat až poměrně nedávno, kdy Woodburne a Tedford (1975) popsali dva izolované zuby a Archer *a kol.* (1978) popsali ilium a úlomek dentale ptakopyska (*Obdurodon insignis*) oligomiocenního stáří z Austrálie. Tento oligomiocenní ptakopysk se stal bází, na jejímž základě byla identifikována čelist pocházející z rané křídy (Wallangula Sandstone) jako nepochybný zástupce ptakořitných s blízkým vztahem k recentnímu ptakopyskovi rodu *Omithorhynchus*. Nález byl popsán pod jménem *Steropodon galmani* (Archer *a kol.* 1985) a je považován za důkaz, že Monotremata se odštěpili od hlavní linie savců předtím, než se u raněkřídových forem vyvinula tribosfénická dentice (*Steropodon* měl na spodních stoličkách zřetelný trigonid, který se vyskytuje pouze u therií). Ze stejné lokality jako *Steropodon* byl popsán další spodnokřídový ptakořitný savec, *Kollikodon ritchei*. Do časové mezery mezi raněkřídovým rodem *Steropodon* a oligomiocenním *Obdurodon* (kromě zmíněného *O. insignis* byl ještě popsán Archerem *a kol.* v roce 1992 ozubený *O. dicksoni* z miocénu známé lokality Riversleigh v severní Austrálii; obr. 675 a bar. příl. obr. 43) zapadá nález ptakopyska rodu *Monotrematum* z raného paleocénu Patagonie (Pascual *a kol.* 1992a, b), který je nejen cenným zdrojem informací (i když se jedná jen o izolovanou svrchní stoličku) o evoluci ptakořitných, ale i prvním nálezem ptakořitných mimo Austrálii. *Obdurodon* mohl být předkem recentního rodu *Omithorhynchus* (Archer *a kol.* 1993). Stojí rovněž za zmínku, že *Steropodon* a *Kollikodon* patřili mezi největší druhohorní savce.

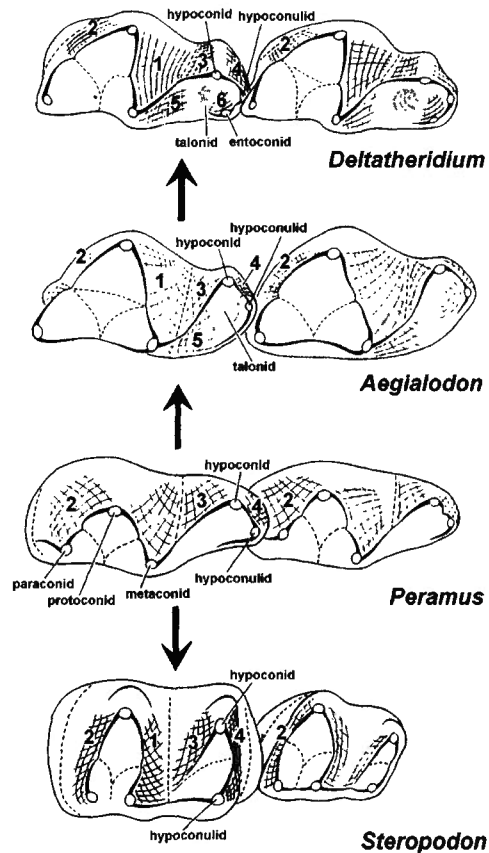


Obr. 675 *Obdurodon dicksoni* (Mammalia, Theria, Monotremata) z miocénu severní Austrálie. Stoličky označeny písmenem M, třenové zuby písmenem P. Délka lebky přibližně 14 cm. Podle Archera *a kol.* (1992). Viz též bar. příl. obr. 43.

Od doby prvního nálezu fosilního ptakopyska se opět oživil zájem o objasnění fylogenetického původu ptakořitných. Většina autorů (Archer *a kol.* 1985; Kielan-Jaworowska *a kol.* 1987) podpořila dřívější názor (Kemp 1983), že ptakořitní se odštěpili někdy na hranici mezi ranou a střední Jurou od hlavní fylogenetické linie vedoucí ke skupině Eutheria (obr. 676). Tento názor je však založen na předpokladu, že se trigonid vyvinul u savců pouze v jediné linii, nikoliv v několika liniích nezávisle na sobě. Wible (1991) při revizi kladistické analýzy, kterou provedl Rowe (1988), potvrdil na podkladě kraniodentálních znaků blízký vztah ptakořitných k vačnatcům a placentálům. Zásadním nedostatkem této revize však byla skutečnost, že se nezabývala všemi aspekty vztahu ptakořitných k druhohorním savcům. Lillegraven *a Krusat* (1991) a Krebs (1991) předpokládali, že ptakořitní se oddělili v rané fázi vývoje savců a získali pokročilé savčí rysy na této skupině nezávisle. Primitivní rysy ve stavbě pletence lopatkového ptakořitných mohou indikovat jak rané odštěpení se od hlavní linie savců (Krebs 1991), tak i přechod k fosoriálnímu způsobu života, který vyžadoval imobilitu pletence, a v důsledku toho vznik speciálních znaků na této struktuře. Proti interpretaci některých zvláštností ptakořitných jako adaptace na fosoriální způsob života mluví to, že mezi nimi jsou takové znaky (např. cynodontní rysy čelistního kloubu nebo vztah ektopterygoidu a tympanika), které takto vysvětlovány být nemohou (Archer *a kol.* 1993). Původ monotremat zůstává proto stále předmětem diskusí. Důležitou okolností hovořící ve prospěch starobylosti vejcorodých je, že vejcorodí jsou jedinou skupinou recentních savců, kteří mají zachovanou septomaxilu (Wible *a kol.* 1990).

Fosilní ježury jsou známy až z pliocénu (rod *Megalibgwilia*; Murray 1978, Griffiths *a kol.* 1991), v pleistocenních jeskynních sedimentech Austrálie a Tasmánie jsou pak již relativně četné. Všechny

fosilní nálezy již postrádají zuby, v čemž se shodují s recentními ježurami, avšak liší se v proporcích lebky (zejména ve tvaru a velikosti rostra).



Obr. 676 Srovnání pretribosfenické stoličky rodu *Peramus* (primitivní Theria) s tribosfenickou stoličkou rodů *Aegialodon* a *Deltatheridium* (představující stadia evoluce k placentálnímu savcům) a ptakopyska *Steropodon galmani* z rané křídy Austrálie. Z tohoto srovnání vyplývá, že zuby primitivních ptakořitných se mohly vyvinout z pretribosfenické stoličky primitivních therií (s níž mají naprosto stejné uspořádání vrcholů, odhlédneme-li od velikostních proporcí zubu), a obě skupiny jsou tedy fylogeneticky příbuzné. Podle Kielan-Jaworowska *a kol.* (1987).

Metatheria

Systém:

(podle Kielan-Jaworowské 1999, osobní sdělení, a Carrolla 1993)

Infratřída: Metatheria (sp. křída - recent)

Čeleď incertae sedis: Aegialodontidae (sp. křída)

Rád: Deltatheroidea (svrch, křída)

Čeleď: Deltatheridiidae (svrch, křída)

Čeleď: Deltatheroididae (svrch, křída)

Rád: Marsupialia (vačnatci) (svrch, křída - recent)

Podřád: Didelphoidea (svrch, křída - recent)

Čeleď: Didelphidae (vačicovití) (svrch, křída - recent)

Čeleď: Pardiomyidae (svrch, křída)

Čeleď: Microbiotheriidae (svrch, oligocén - sp. miocén)

Čeleď: Stagodontidae (svrch, křída - svrch, pliocén)

Čeleď: Thylacosmilidae (svrch, miocén - svrch, pliocén)

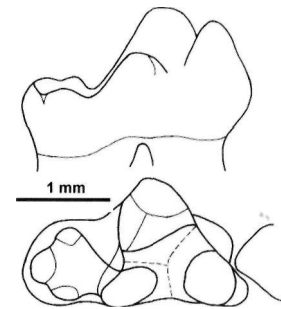
Čeleď: Argyrolagidae (sp. oligocén - sp. pleistocén)

- Podřád: Caenolestoidea (svrch, paleocén - sp. pliocén)
 Čeleď: Caenolestidae (vačkovití) (svrch, oligocén - sp. pliocén)
 Čeleď: Polydolopidae (svrch, paleocén - svrch, eocén)
 Čeleď: Podolophidae (eocén)
 Čeleď: Groeberiidae (svrch, eocén)
 Čeleď: Bonapartheriidae (sp. eocén)
 Čeleď: Necrolestidae (sp. miocén)
- Podřád: Dasyuroidea (stř. miocén - recent)
 Čeleď: Dasyuridae (kunovcovití) (stř. miocén - recent)
 Čeleď: Thylacinidae (vakovlkovití) (svrch, miocén - recent)
 Čeleď: Myrmecobiidae (svrch, pleistocén - recent)
 Čeleď: Notoryctidae (vakokrtovití) (recent)
- Podřád: Parameloidea (stř. miocén - recent)
 Čeleď: Paramelidae (bandikutovití) (stř. miocén - recent)
- Podřád: Diprotodonta
 Čeleď: Phalangeridae (? stř. miocén, sp. pliocén - recent)
 Čeleď: Ektopodontidae (stř. miocén)
 Čeleď: Petauridae (vakoveverkovití) (svrch, miocén - recent)
 Čeleď: Burramyidae (stř. miocén - recent)
 Čeleď: Thylacoleonidae (stř. miocén - pleistocén)
 Čeleď: Macropodidae (klokanovití) (stř. miocén - recent)
 Čeleď: Phascolarctidae (koalovití) (stř. miocén - recent)
 Čeleď: Vombatidae (vombatovití) (stř. miocén - recent)
 Čeleď: Diprotodontidae (stř. miocén - pleistocén)
 Čeleď: Palorchestidae (stř. miocén - pleistocén)
 Čeleď: Wyniardiidae (sp. miocén - stř. miocén)
 Čeleď: Tarsipedidae (recent)

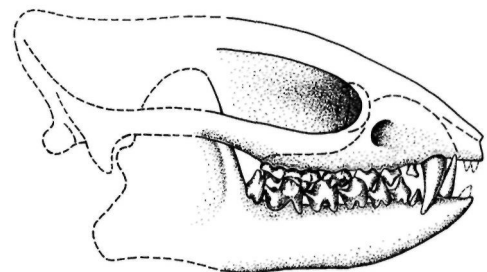
Až téměř do současné doby zahrnovala skupina Metatheria pouze jediný řád (vačnatce, Marsupialia), a Metatheria a Marsupialia byly tudíž považovány sice za dva různé taxony, avšak se stejným obsahem. V roce 1990 však Kielan-Jaworowská a Nesson 1990 přinesli důkaz o tom, že Deltatheroidea, což je zvláštní skupina křídových karnivorních savců paleontologicky doložená z území dnešní Asie a Severní Ameriky, je blíže příbuzná s vačnatci. Tento důkaz spočíval v nálezů typické tribosfénické stoličky rodu *Sulestes* (obr. 677) ze svrchní křídý Uzbekistánu. Dalším charakteristickým znakem řádu Deltatheroidea je skutečnost, že v jejich dentici byly vyvinuty tři premoláry ostře se morfologicky odlišující od série čtyř stoliček (tedy zubní vzorec stejný jako u vačnatců) a že protoconid je vyšší než metaconid. Deltatheroidea se však zřetelně odlišovali od všech křídových vačnatců například tím, že měli tendenci redukovat poslední stoličku (viz např. rod *Deltatheridium*; obr. 678), a morfologií kousací plochy stoliček.

Nejstarší tribosfénická stolička však byla popsána jako rod *Aegialodon* z nejspodnější spodní křídý Velké Británie. Stoličky stejného typu byly popsány z poněkud mladších sedimentů (konec rané křídý) pouště Gobi jako rod *Kielantherium* (obr. 679). Oba tyto rody se shrnují do čeledi Aegialodontidae. Po určitou dobu se předpokládalo (Lillegraven 1974), že to byli savci, z nichž se mohli vyvinout jak vačnatci, tak i placentálové.

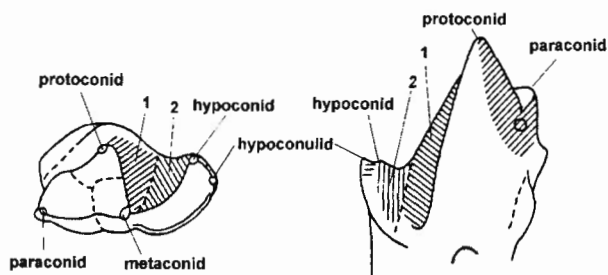
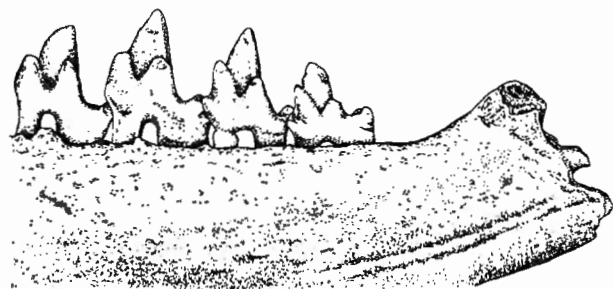
V každém případě však reprezentují nejstarší Metatheria, odlišující se primitivnější stavbou své tribosfénické stoličky od skupiny Deltatheroidea.



Obr. 677 *Sulestes* sp. (Mammalia, Metatheria, Deltatheroidea) ze svrchní křídý střední Asie (Uzbekistán). Levá spodní stolička. Podle Kielan-Jaworowské a Nessova (1990).



Obr. 678 *Deltatheridium* (Mammalia, Metatheria, Deltatheroidea) ze svrchní křídý Mongolská. Délka lebky 3,8 cm. Podle Lillegravena a kol. (1979), z Carrolla (1993).



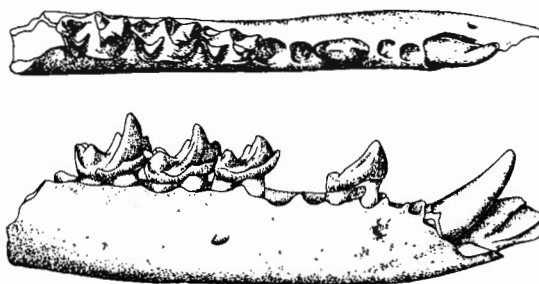
Obr. 679 *Kielantherium* (Mammalia, Metatheria inc. sedis) ze spodní křídý Mongolská. Jeden z nejstarších savců s tříbřsňnickými stoličkami, po určitou dobu považovaný za možného společného předka vačnatců a placentálů. Nahoře pohled na spodní čelist z linguální strany, dole detailní morfologie pravé spodní stoličky při pohledu na kousací plochu (vlevo) a z labiální strany (vpravo); šrafované části povrchu označují dotykové (okluzní) plochy s horními stoličkami. Podle Dashzevega a Kielan-Jaworowské (1984), z Carolla (1993), dole podle Cromptona a Kielan-Jaworowské (1978).

Vačnatci vznikli nepochybně ze společného základu s placentálními savci, o čemž svědčí řada společných morfologických znaků. Hlavní rozdíly jsou ve způsobu rozmnožování a v ontogenezi, ale to mohou být sekundární specializace. Je to například tzv. pseudovaginální kanál samic vačnatců. Avšak to, že se jejich mláďata rodí ve velmi raném stavu a značnou část svého vývoje tráví v marsupiu (břišním kožním vaku samice), pevně přichycená svým ústním otvorem k bradavkám mléčných žláz, lze považovat za primitivní rys všech therií. Také samotné marsupium, vyztužené vakovou kostí (os marsupii), lze považovat za primitivní znak, protože vakové kosti byly vyvinuty i u podstatně starších savců (viz str. 378). Bezpochyby se redukovaly s postupným zdokonalováním a prodlužováním nitroděložního vývoje u placentálů.

Nejstarší vačnatci jsou doloženi ze svrchní křídý (cenoman) Severní Ameriky rodem *Alphadon* (obr. 680), který Clemens (1973) řadí do čeledi Didelphidae, kam patří i recentní vačice opossum. První vačnatci však byli nalezeni i ve svrchní křídě Asie (Trofimov a Szalay 1994). Dnes se předpokládá, že k odštěpení linie vačnatců od placentál-

ních savců došlo patrně již někdy na konci křídý a že obě skupiny vznikly z doposud neidentifikovaných předků skupiny Peramura.

Je zajímavé, že zmínění vačicovití jsou v Severní Americe doloženi od svrchní křídý do miocénu, poté (asi před 25 mil. let) vymizeli a na severoamerický kontinent se znovu vrátili až po vzniku Panamské šíje, která zhruba před 3 miliony let znovu spojila Jižní a Severní Ameriku. V Evropě jsou Didelphidae známi až do raného miocénu rodem *Peratherium*; úlomky čelistí a izolované zuby byly nalezeny i u nás na lokalitě Dolnice v Chebské pánvi (sp. miocén) a v Bechlejovicích u Děčína (svrch, oligocén). Vzhledem k nedávnému nálezu ve svrchní křídě Asie nepřekvapuje, že jsou doloženi i z oligocenních sedimentů tohoto kontinentu (Benton 1985). Blízké formy jsou známy i z eocénu a oligocénu Afriky.



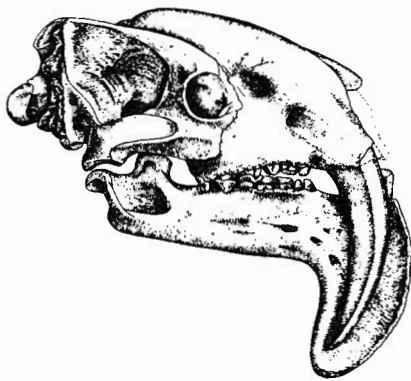
Obr. 680 *Alphadon* (Mammalia, Marsupialia, Didelphidae) ze svrchní křídý Severní Ameriky, nejstarší paleontologicky doložený vačnatec. Spodní čelist v dorzálním a labiálním pohledu. Podle Clemense (1979), z Carolla (1993).

V Jižní Americe se vačnatci objevili až v pozdní křídě a během paleogénu zde prodělali výraznou radiaci. Poměrně nedávno byli nalezeni rovněž v eocénu Seymourova ostrova, který již patří k Antarktidě. Tento nálezní taxonomicky spadá do rámce endemické jihoamerické čeledi Podolophidae a dokazuje zoogeografické spojení mezi Jižní Amerikou a Austrálií, které se dlouhou dobu pouze předpokládalo. V Austrálii jsou však nejstarší vačnatci doloženi až od raného eocénu (je zajímavé, že tento nejstarší nálezní pochází z lokality, kde byli nalezeni rovněž netopýři a jediný autochtonní terestrický australský placentální savec; náležel do skupiny Condylarthra). Předpokládá se tedy, že sem pronikli až relativně pozdě (před 55-70 mil. let) z Jižní Ameriky přes Antarktidu. Předpokládaná oblast vzniku vačnatců tedy byla patrně v oblasti dnešní Severní Ameriky (obr. 681).

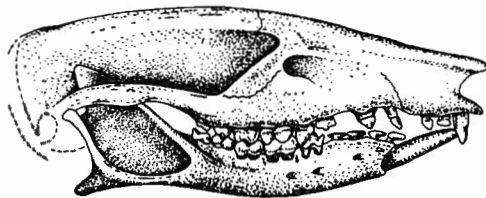
Je všeobecně známo, že vzhledem ke geografické izolaci Jižní Ameriky ve třetihorách zde probě-



Obr. 681 Rozložení kontinentů v pozdní křídě a hypotéza o geografickém původu vačnatců a jejich následném rozšíření. Nové nálezy ve svrchní křídě Asie však naznačují, že k tomuto šíření muselo dojít již v rané křídě, naopak nejstarší doklady vačnatců v Austrálii, které pocházejí až z oligocénu, a eocenní vačnatci v oblasti Antarktidy naznačují, že k expanzi do Austrálie došlo až v paleocénu. Podle Marshalla (1980a).



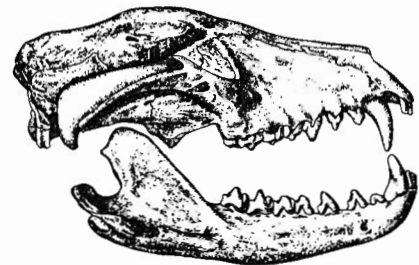
Obr. 682 *Thylacosmilus atrox* (Mammalia, Metatheria, Marsupialia) z miocénu a pliocénu Jižní Ameriky, obdoba placentálního „šavlozubého tygra“. Podle Riggse (1934).



Obr. 683 *Palaeothenes* (Mammalia, Metatheria, Marsupialia) z oligocénu Jižní Ameriky. Zástupce čeledi Caenolestidae, kteří se podobali rejskům. Podle Marshalla (1980b).

hla rychlá adaptivní radiace, během níž vznikly konvergentní evolucioní morfologické typy, které se vyvinuly rovněž u placentálů (např. „šavlozubý tygr“ *Thylacosmilus*; obr. 682, nebo rejskovité typy, jako byl např. rod *Palaeothenes*; obr. 683). Při podobné radiaci v australské oblasti, která proběhla po izolaci Austrálie jak od Antarktidy (ve středním eocénu), tak od Asie (kde byl po dobu 30 mil. let vytvořen jen řetěz poměrně malých a navzájem vzdálených ostrovů), vznikla velmi charakteristická fauna Austrálie.

Dnes se vačnatci udrželi především v australské oblasti a v menší míře v Jižní a Severní Americe. V Eurasii podlehli během neogénu v konkurenci mnohem adaptabilnějších placentálů. Nicméně vymírání vačnatců probíhá v současné době i v Austrálii. Začalo již před 15 mil. let, kdy se Austrálie dostala do dešťového stínu Nové Guineje, což způsobilo vymření mnoha čeledí (např. Miralinidae, Iralhidae, Yalkaparidontidae, Wyniardiidae*). Nový impuls dostalo toto vymírání v pozdním miocénu a raném pliocénu (před 8 až 4,5 mil. let), kdy do Austrálie pronikli hlodavci (především myšovití), a v období před přibližně 120 až 50 tisíci let, kdy sem přišli první hominidi. Následkem toho přibližně před 35 tisíci lety vymřely všechny typy velkých vačnatců (ale ze stejného důvodu i obří typy nelétavých ptáků). Výrazným decimálním zásahem do australské fauny savců byla introdukce psa dingo člověkem před přibližně 4 tisíci lety. Proces pokračuje i v dnešní době, zvláště po kolonizaci Austrálie Evropany, která začala v roce 1788 a měla za následek introdukci původně domestikovaných savců, jejichž konkurenci původní vačnatci nejsou schopni vydržet, ale také přímým vybjíjením (viz např. teprve nedávno vyhubený vakovlk *Thylacinus*; obr. 684).



Obr. 684 Vakovlk *Thylacinus cynocephalus* (Mammalia, Metatheria, Marsupialia), karnivorní vačnatec ze subrecentu Tasmánie. Podle Sinclaira (1906).

* Některé čeledi nejsou jednoznačně přijímány, a proto v systematickém přehledu na str. 383-384 nejsou zahrnuty.

Placentální savci

System:

(kombinováno podle McKenny a Bellové 1997aCarrolla1993)

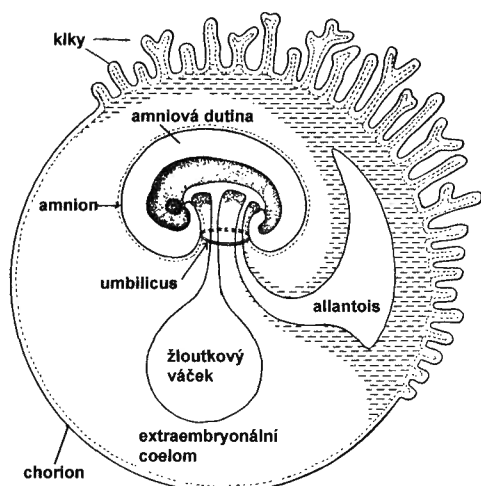
- Infratřída: Eutheria (syn. Placentalia) (placentálové) (sp. křída - recent)
 Řád: Proteutheria (sp. křída - svrch, křída)
 Čeleď: Otlestidae (sp. křída)
 Čeleď: Kennalestidae (svrch, křída)
 Čeleď: Zalambdalestidae (svrch, křída)
 Řád: Apatotheria (stř. paleocén - stř. oligocén)
 Řád: Leptictida (svrch, křída - oligocén)
 Řád: Pantolestia (stř. paleocén - sp. miocén)
 Řád: Scandentia (taný) (pliocén - recent)
 Řád: Macroscelidea (bércouni) (sp. oligocén - recent)
 Řád: Dermoptera (letuchy) (sp. paleocén - recent)
 Řád: Insectivora (hmyzožravci) (stř. paleocén - recent)
 Řád: Tillodontia (sp. paleocén - stř. eocén)
 Řád: Pantodonta (stř. paleocén - sp. oligocén)
 Řád: Dinocerata (svrch, paleocén - svrch, eocén)
 Řád: Taeniodontia (sp. paleocén - svrch, eocén)
 Řád: Chiroptera (letouni) (sp. eocén - recent) (systém viz níže)
 Řád: Primates (primáti) (svrch křída - recent) (systém viz níže)
 Řád: Creodonta (stř. paleocén - svrch, miocén)
 Řád: Carnivora (šelmy) (stř. paleocén - recent) (systém viz níže)
 Řád: Anagalida (stř. paleocén - sp. oligocén)
 Řád: Rodentia (hlodavci) (svrch, paleocén - recent) (systém viz níže)
 Řád: Lagomorpha (zajícovci) (sp. paleocén - recent) (systém viz níže)
 Řád: Condylarthra (svrch, křída - stř. oligocén)
 Řád: Artiodactyla (sudokopytníci) (sp. eocén - recent) (systém viz níže)
 Řád: Mesonychia (syn. Acreodi) (sp. paleocén - sp. oligocén)
 Řád: Cetacea (kytovci) (stř. eocén - recent) (systém viz níže)
 Řád: Perissodactyla (lichokopytníci) (svrch, paleocén - recent) (systém viz níže)
 Řád: Proboscidea (chobotnatci) (sp. eocén - recent) (systém viz níže)
 Řád: Sirenia (sirény) (stř. eocén - recent)
 Řád: Desmostylia (svrch, oligocén - sp. pliocén)
 Řád: Hyracoidea (damani) (sp. oligocén - svrch, pliocén)
 Řád: Embrithopoda (sp. eocén - sp. oligocén)
 Řád: Tubulidentata (hrabáci) (sp. miocén - recent)
 Řád: Notoungulata (svrch, paleocén - stř. pleistocén)
 Řád: Astrapotheria (svrch, paleocén - svrch, miocén)
 Řád: Litopterna (svrch, paleocén - svrch, pleistocén)
 Řád: Xenungulata (svrch, paleocén)
 Řád: Pyrotheria (sp. eocén - svrch, oligocén)
 Řád: Xenarthra (? svrch, paleocén, sp. eocén - recent)
 Řád: Pholidota (luskouni) (stř. eocén - recent)

Poznámka: Placentální savci jsou dnes některými autory (nejnověji např. Madsen *a kol.* 2001) členěni na základě kladistické analýzy do čtyř skupin: Xenarthra, Afrotheria (zahrnující Proboscidea, Sirenia, Hyracoidea, Tubulidentata, Macroscelidea, Chrysochlorida a Tenrecidea), Laurasiatheria (zahrnující Cetartiodactyla, Perissodactyla, Carnivora, Chiroptera a některé Insectivora) a skupinu, kterou tvoří Euarchonta a Glires. Podobně jako jiné systémy vytvořené kladistickou analýzou je i tento značně variabilní (sv. systémy placentálních savců v publikacích Madsena *a kol.* 2001 a Murphyho *a kol.* 2001) a jejich podoba závisí na metodách analýzy a na výběru znaků. V zájmu kontinuity a z dalších praktických důvodů nelze brát každý nově publikovaný systém v úvahu, a proto se přidržuji zjednodušeného systému Carrolla 1993, zčásti modifikovaného podle McKenny a Bellové 1997.

Placentálové jsou nejúspěšnější skupinou savců. Jejich evoluční úspěch je spojen se vznikem trofoblastu, speciální embryonální tkáň, z níž se během embryogeneze vyvíjí placenta. Záhy poté, co se oplozené vajíčko dostane do uteru, dochází k jeho implantaci ke stěně uteru a k zanoření do jeho epithelu, odkud získává vyvíjející se zárodek výživu difúzí z kapilární krve mateřského organismu. Toto funkční a topografické spojení se nazývá placentace. Zárodek se zanořuje pod povrch vajíč-

ka buď způsobem, který se vyskytuje u plazů a ptáků, nebo tak, že se ještě před gastrulací vytvoří nad a pod embryonálním terčíkem dutinky, které jsou srovnatelné s amniovou dutinou a žloutkovým valem jiných amniot. Výsledek je však velmi podobný. Na povrchu vajíčka se chorion (obyčejně v té části, kam přiléhá stěna allantois; vzpomeňme na její úlohu při výměně plynů) zvrásní do podoby klků, které navazují na obdobné klky stěny uteru. Vzniká tak orgán tvořený kombinací tkání vyvíje-

jícího se vajíčka a mateřského organismu nazývaný placenta (obr. 685). Podobný orgán se sice vyvíjí i u některých vačnatců (nazývá se zde žloutková placenta, placenta vitellina), není však homologem placenty pravých placentálů. Může to být jedna z příčin, proč mají vačnatci velmi krátkou dobu intrauterinního vývoje a jejich mláďata se rodí značně nedokonalá. Tím se vysvětluje, proč se u vačnatců nikdy nevyvinuly takové typy, jakými jsou např. kopytníci, jejichž mláďata jsou téměř okamžitě schopna samostatného pohybu, nebo formy zcela adaptované k životu ve vodě. Obojí totiž vyžaduje dlouhou dobu nitroděložního vývoje a jejím výsledkem je značně pokročilá somatogeneze.

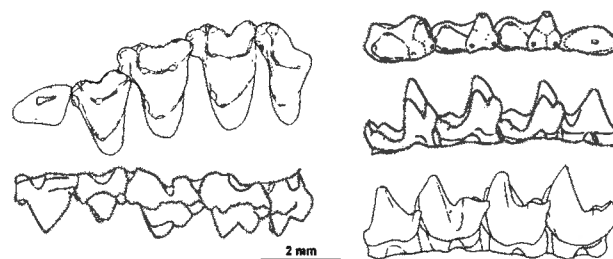


Obr. 685 Schematické znázornění embrya placentálního savce uzavřeného v zárodečných obalech. Placenta (šrafovaná část) vzniká z vnější embryonální vrstvy zvané trofoblast, ze které rovněž vznikají zárodečné obaly a která přerůstá vyvíjející se embryo, ale také z poněkud histologicky pozměněné a zvrásněné stěny uteru. Je tedy orgánem, který vzniká jak z vyvíjejícího se embrya, tak z těla matky. Podle Balinského (1975).

Význam trofoblastu však převyšuje pouze jeho úlohu specializované embryonální tkáně, která se podílí na vzniku placenty. Zárodek u pohlavně rozmnožujících se živočichů je tvořen materiálem, který pochází z obou rodičovských organismů, tedy i ze samčího organismu, který je z hlediska samčího, mateřského organismu považován za cizí. Z tohoto důvodu je embryo pro mateřský organismus cizorodý implantát, a jestliže je období nitroděložního vývoje delší, nastává problém vzniku negativní imunologické reakce mateřského organismu vůči vyvíjejícímu se zárodku. Imunologická reakce vzniká v důsledku přítomnosti antigenů samčího rodičovského organismu v tkáních embrya. Tento problém je u placentálů vyřešen právě

trofoblastem, který umožňuje prodloužení nitroděložního vývoje.

Nejstarší paleontologicky doložení placentálního savci pocházejí z rané křídy Mongolská (Kielan-Jaworowska a Dashzeveg 1989). Byli popsáni jako rod *Prokennalestes* (obr. 686) podle poměrně velkých fragmentů čelistí s denticí, nezachovaly se však další části lebky. Nicméně i z takto omezeného materiálu je zřejmé, že měli typické tribosfénické stoličky a zubní vzorec charakteristický pro placentály (tedy 5 premolárů a 3 moláry, přičemž poslední horní premolár se již morfologicky dosti podobá stoličce, takže mezi premoláry a moláry je postupný přechod). Byli velmi drobní (odhadovaná délka lebky je přibližně 2,5 cm). O něco pokročilejší se zdá být rod *Bobolestes* ze spodní křídy Uzbekistánu (Nessov 1985).

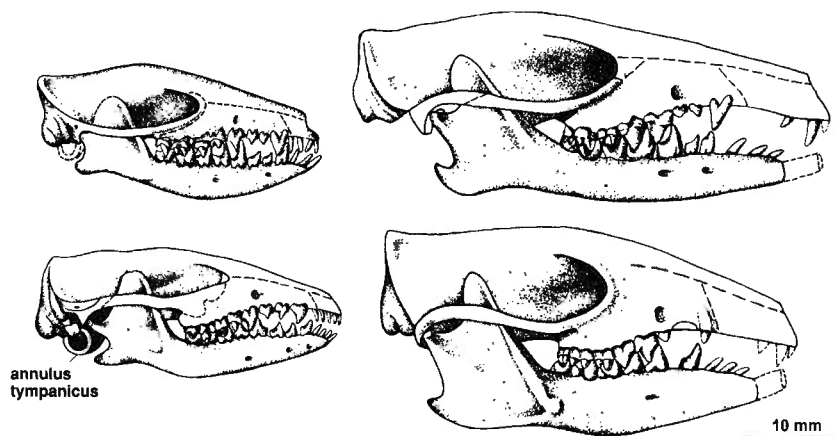


Obr. 686 *Prokennalestes trofimovi* (Mammalia, Placentalia, Otlestidae), nejstarší známý placentální savce. Vlevo maxilární zuby (P^4-M^3) při pohledu na kousací plochy (nahore) a z labiální strany (dole), vpravo část denticie spodní čelisti (P_5-M_3) při pohledu na kousací plochy (nahore), z linguální strany (uprostřed) a labiální strany (dole). Podle Kielan-Jaworowské a Dashzevega (1989).

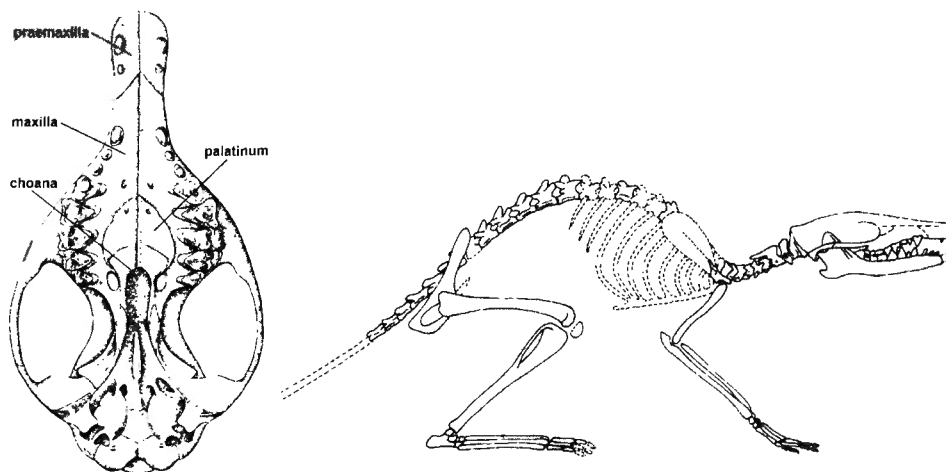
Nejnoveji byl ze spodní křídy Austrálie popsán *Ausktribosphenos nyctos* (Rich a kol. 1997), který je rovněž považován za primitivního placentála. Tato interpretace se však setkala s kritikou (např. Kielan-Jaworowska a kol. 1998), neboť se zdá, že je tento savce morfologií svých zubů i celé spodní čelisti spíše bližší primitivním symmetrodontům, nebo dokonce primitivním ptakořitným (viz též str. 382).

V pozdní křídě byli již placentálové diferencováni do několika rodů, které jsou známy nejen podle lebek, ale i postkranálních koster. Nálezy pocházejí z Mongolská (rody *Kennalestes*, *Asioryctes*, *Zalambdalestes* a *Barunlestes*; obr. 687, 688), ale i Uzbekistánu a Severní Ameriky. U některých lze již rozpoznat tendence k herbivorii, což byl v evoluci savců zcela nový rys. Týká se to zejména zástupců skupiny Condylarttira, kteří byli předky prvních kopytníků, ale i forem, z nichž se vyvinuli zajícovci (Lagomorpha), hlodavci (Rodentia)

Obr. 687 Lebky placentálních savců z pozdní křídy Mongolská. *Kennalestes gobiensis* (vlevo nahoře), *Asioryctes nemegetensis* (vlevo dole), *Zalambdalestes lechei* (vpravo nahoře) a *Barunlestes butleri* (vpravo dole). Podle Kielan-Jaworowské (1975,1980).



Obr. 688 *Zalambdalestes lechei* (Mammalia, Eutheria, Zalambdalestidae) ze svrchní křídy Mongolská. Vlevo pohled na bázi mozkovny a ústní patro, vpravo celková rekonstrukce. Podle Kielan-Jaworowské (1984).



a další. Jiné z těchto pozdněkřídových forem savců byli primitivní hmyzožravci, u nichž lze naopak vysledovat karnivorní adaptace. V Jižní Americe, která se v pozdní křídě izolovala od všech ostatních kontinentů, nebyli křídoví savci s tribosfénickou stoličkou (s výjimkou sedimentů nejsvrchnější křídly) nikdy nalezeni. Místo nich se zde však rozrůznily jiné skupiny savců, např. Dryolestoidea, Triconodonta a Symmetrodonta; Multituberculata zde však byli vzácní a reprezentováni jen vysoce specializovanými formami.

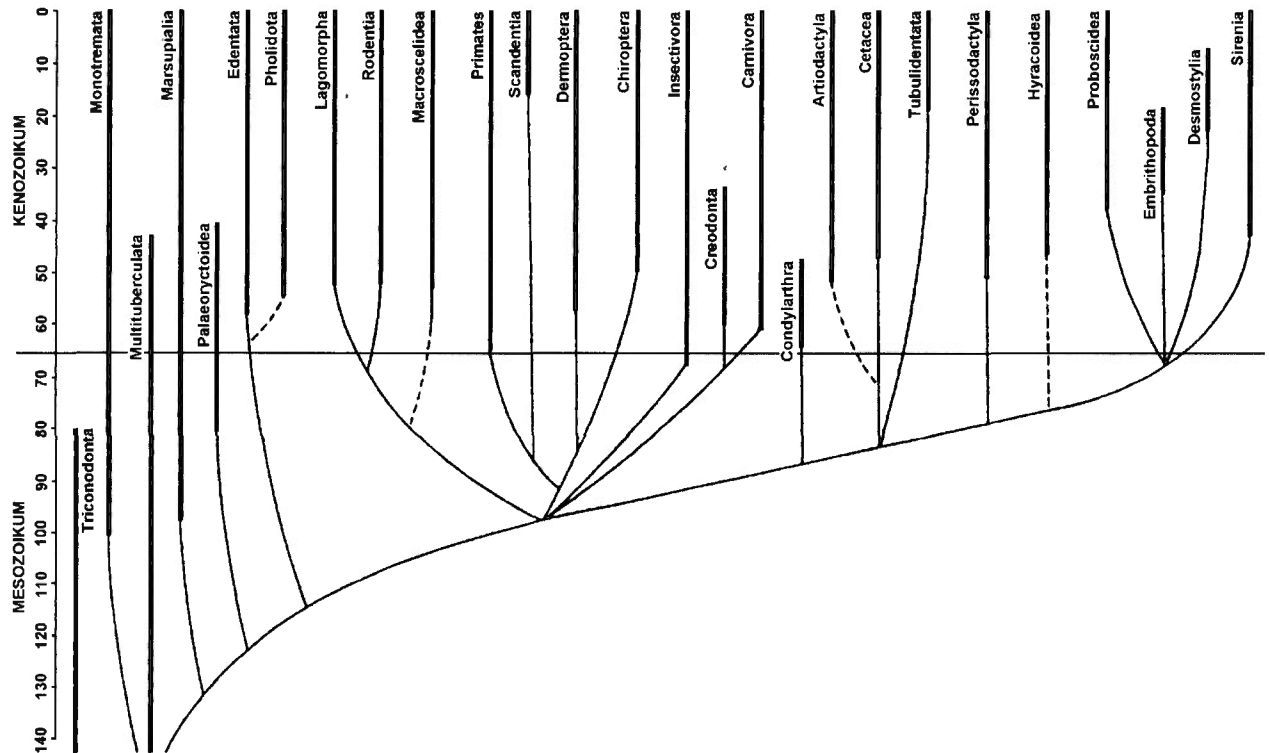
Po této úvodní fázi evoluce placentálů se před 65 miliony let, po masovém vymírání na konci meozoika, které zahrnovalo definitivní zánik dinosaurů a mořských amniot (tedy po uvolnění mnoha různých adaptivních zón), rozběhla jejich velmi rychlá diverzifikace a od začátku třetihor (obr. 689) byli placentální savci dominantními obratlovci všech terestrických ekosystémů. Teprve v této době se začala zvětšovat velikost jejich těla; všechny formy druhohorních savců byly velmi drobné, teprve během třetihorní radiace nastoupily druhy

dosahující váhy stovek kilogramů a později dokonce mnoha tun.

Třetihorní radiace placentálních savců začala téměř současně na všech kontinentech severní polokoule. Na některých profilech v Severní Americe (Hell Creek, Montana) je k dispozici kontinuální vrstevní sled, který počíná hranicí křída-terciér a zasahuje přibližně 1,3 milionu let do paleocénu, což časově pokrývá bázi terciemi radiace placentálů. Podle Riskina (ex Carroll 1995) v tomto časovém rozmezí vznikalo 0,1-1,5 nových druhů za 1 tisíc let. Je obtížné rozhodnout pouze na základě těchto statistických údajů, zda nové druhy vznikaly anagenezí (tedy změnami v rámci jediné fylogenetické linie), či kladogenezi (štěpením fylogenetických linií), nicméně výrazný růst počtu druhů naznačuje nízké procento vymírání a spíše kladogenezi. Během velmi krátké doby 1 milionu let vznikli předci moderních šelem, primátů, dále Condylarthra (což byla skupina zahrnující předky lichokopytníků, sudokopytníků, chobotnatců a kytovců) a řady dalších. Srovnáme-li výsledky

paleocenní radiace placentálu s jejich taxonomickou diverzitou v dnešní době, můžeme konstatovat, že již na konci paleocénu (tedy zhruba

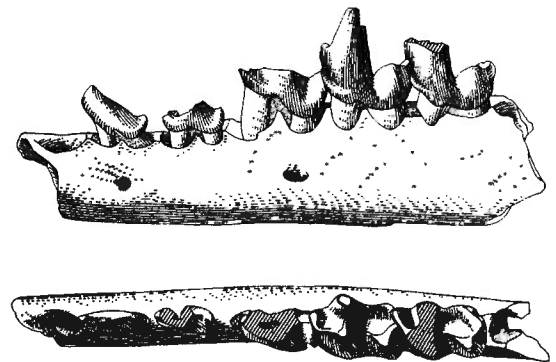
10 milionů let po definitivním zániku dinosaurů) existovaly všechny recentní řády placentálních savců.



Obr. 689 Schéma fylogeneze hlavních skupin savců ve stratigrafickém kontextu. Tlustými čarami jsou vyznačena jejich stratigrafická rozpětí (úroveň nejstaršího a nejmladšího paleontologického záznamu), tenkými linkami předpokládané fylogenetické vztahy. Časové úrovně štěpení linií jsou dedukovány hypoteticky; pravděpodobnější je, že terciární radiace proběhla ve velmi krátkém období na počátku paleogénu, po zániku konkurenčních skupin obratlovců (především dinosaurů) na konci mesozoika. Podle Novaceka (1994a).

Hmyzožravci

Dlouho se mělo za to, že hmyzožravci představují nejprimitivnější recentní placentály, o čemž předpokládáné svědčila jejich dentice, upomínající složením i morfologií na primitivní Proteutheria (kompletní sada zubů; na horní i spodní čelisti 3 řezáky, 1 špičák, 4 premoláry, 3 stoličky). Tvar kousacích ploch stoliček značně upomíná na situaci u rodu *Zalambdalestes* (zalambdadontní stolička, kde paraconus a metaconus jsou spojeny hranou lomící se do tvaru písmene V; vedle toho se ještě rozlišuje dilambdadontní stolička, kde se uvedená hrana láme v podobě písmene W). Dalšími primitivními znaky je dobře vyvinutý čich, spojený s velkými lobi olfactorii mozku, malé a hladké mozkové hemisféry, noční způsob života, plantigrádní chůze a řada dalších. Dokonce se předpokládalo, že hmyzožravci tvořili fylogenetický základ všech

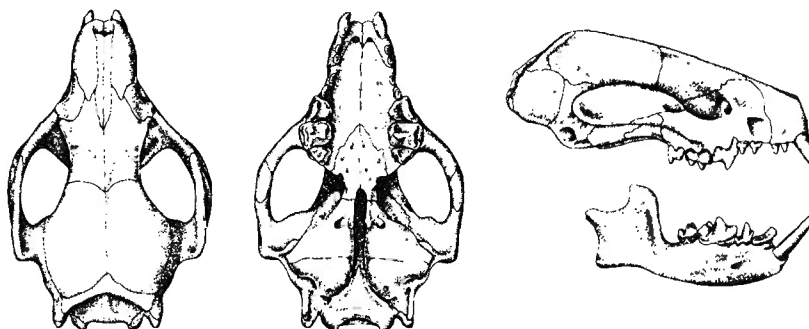


Obr. 690 *Batodon tenuis* (Mammalia, Eutheria, Insectivora) ze svrchní křídy Severní Ameriky (Wyoming), považovaný dnes za nejstarší paleontologický doklad existence řádu Insectivora. Na spodním obrázku (pohled na kousací plochy zubů) je dobře vidět zalambdadontní morfologie nejlépe zachovaného zubu (hrany mezi vrcholy se sbíhají v podobě písmene V). Velikost úlomku přibližně 7 mm. Podle Clemmense (1973).

ostatních placentálů (viz Špinar 1984). Do této skupiny byla zahrnována řada forem, které jsou dnes řazeny jako samostatné řády mimo Insectivora. Jsou to především křídové formy řazené do skupiny Proteutheria (Insectivora mají nejstarší paleontologický záznam až z konce křídy; viz níže), dále pak taný (Scandentia) a bércouni (Macroscelidea).

Takto taxonomicky vymezení hmyzožravci se zdají být přirozeným taxonem, který podle většiny dnešních názorů (např. Butler 1972) zahrnuje podřády Erinaceomorpha (zahrnuje ježky a jim příbuzné rody z čeledi Erinaceidae), Soricomorpha

(velmi početnou skupinu, která je v naší moderní fauně zastoupena např. rejsky, bělozubkami a krtkem; patří sem i rod *Batodon* ze svrchní křídy Severní Ameriky (Wyoming), nejstarší paleontologický doklad existence řádu Insectivora; obr. 690), Tenrecomorpha (nejznámější jsou rody *Tenrec* a *Potamogale*) a Chrysochlorida (zlatokrti). Stojí ještě za zmínku, že recentní rod *Erinaceus* je v Evropě znám od konce miocénu, zástupci čeledi Erinaceidae v Severní Americe (např. rod *Brachyerix*; obr. 691) jsou však již doloženi od začátku miocénu - tam však na konci miocénu vyhynuli.



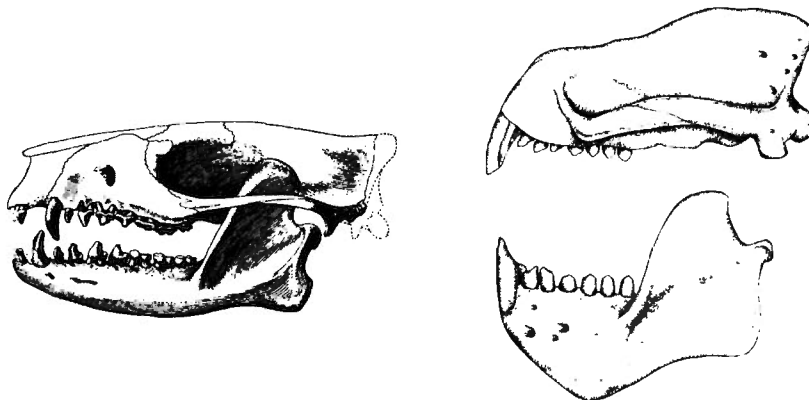
Obr. 691 *Brachyerix* (Mammalia, Eutheria, Insectivora), miocenní ježek ze Severní Ameriky. Délka lebky přibližně 3 cm. Podle Riche (1981) z Carrolla (1993).

Taeniodontia, Tillodontia, Pantodonta, Dinocerata

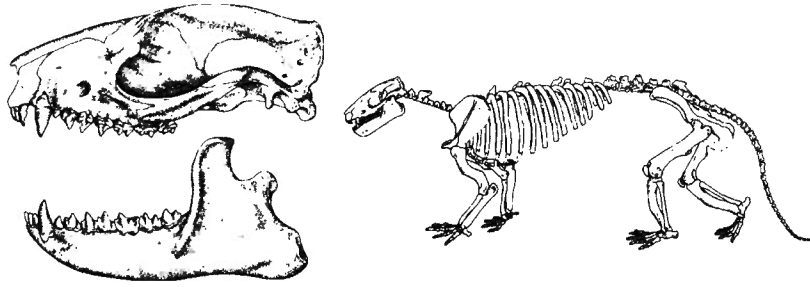
Všechny uvedené skupiny představují primitivní paleogenní placentály, kteří postupně během svého vývoje vykazovali tendence k herbivorii (v každé linii však jiným způsobem). Postupně se u nich zmenšoval špičák a současně s tím se zvětšovaly řezáky. Nejprimitivnější z nich, a to jak postkranialním skeletem, tak i strukturou lebky, jsou taeniodonti, omezení svým výskytem na severoamerický kontinent. Také jejich dentice svým insektivorním charakterem ještě připomíná primitivní typ křídových placentálů, zvláště u primitivních paleocen-

ních rodů (např. *Onychodectes*; obr. 692 vlevo). Pokročilejší typy (např. *Wortmannia*) z eocénu vykazují známky přizpůsobení k rytí v zemi, o čemž svědčí zřetelně modifikace na předních končetinách. Rod *Stylinodon* (obr. 692 vpravo) z raného eocénu dosahoval již velikosti medvěda a jeho dentice je výrazně uzpůsobena k herbivorii.

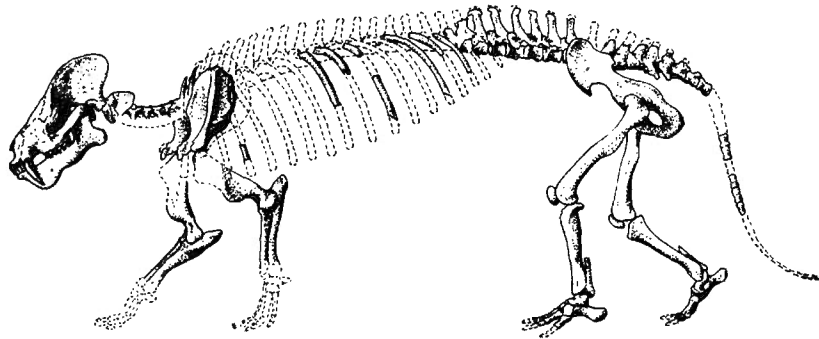
Současně s touto skupinou existovala v Severní Americe i nepočtená skupina tillodontů. Jejich charakteristickým znakem je postupné přetváření a mohutnění druhého řezáku jak na horní, tak i na



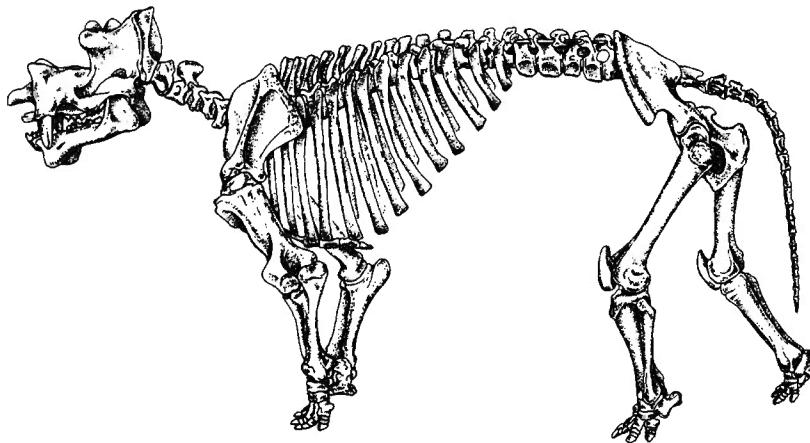
Obr. 692 Srovnání primitivního a pokročilého zástupce skupiny Taeniodontia: vlevo *Onychodectes* ze spodního paleocénu (délka lebky přibližně 10 cm) s primitivní insektivorní denticí, vpravo herbivorní *Stylinodon* ze spodního eocénu (velikost lebky odpovídala dnešním medvědům). Vlevo z Piveteaua a kol. (1978), vpravo podle Schocha (1982), z Carrolla (1993).



Obr. 693 *Pantolambda bathodon* (Mammalia, Eutheria, Pantodonta) ze středního paleocénu Severní Ameriky. Podobně jako jiní paleocenní savci měl i tento zachovanou primitivní insektivorní dentici. Délka lebky přibližně 16 cm, velikost těla odpovídala přibližně ovci. Podle Matthewa (1937) a Simonse (1960), z Carrolla (1993).



Obr. 694 *Mongolotherium plantigradum* (Mammalia, Eutheria, Dinocerata) ze spodního eocénu Mongolská. Herbivorie se projevila ve složení denticce tak, že se řezáky na svrchní čelisti zcela redukovaly (jsou však zachovány na spodní čelisti), funkci klu zastával mohutný špičák (je zachován, i když poněkud menší, i na spodní čelisti) a za diastemou byla na spodní i svrchní čelisti série tří molariformních premolárů a tří stoliček. Paralelně se svrchním špičákem se na spodní čelisti vytvořil nápadný výběžek, který patrně sloužil jako jeho ochrana. Podle Flerova, ze Špinara (1984).



Obr. 695 *Dinoceras* (Mammalia, Eutheria, Dinocerata) ze svrchního eocénu Severní Ameriky. Podobný rodu *Mongolotherium* (obr. 694), ale na lebce dosahující délky až 70 cm byly vytvořeny bizarní výběžky. Podle Gregoryho (1957), z Carrolla (1993).

spodní čelisti, takže výsledek připomíná situaci u hlodavců.

K podobnému trendu došlo i u pantodontů a dinocerátů, avšak s tím, že tyto dvě skupiny byly zastoupeny i v Asii. V mnoha případech je jejich postkranialní skelet znám jen podle fragmentů, ale je zřejmé, že i když paleocenní formy byly ještě relativně malé (viz např. rod *Pantolambda*, který dosahoval velikosti ovce; obr. 693), v eocénu to již byli robustní herbivorní živočichové s mohutnými sloupovitými končetinami. Příkladem je rod *Mongolotherium* (obr. 694), *Uintatherium* nebo *Dinoceras* (obr. 695); oba posledně uvedené rody představovaly ve své době největší živočichy, neboť

dosahovaly velikosti dnešního slona. Trend k herbivorii však nebyl doprovázen mohutněním řezáků; řezáky se naopak redukovaly (u rodu *Gobiotherium* na horní i spodní čelisti) a alespoň u některých rodů (např. *Uintatherium*) přejaly funkci klů mohutné špičáky čnějící z horní čelisti, které se při zavřeném ústním otvoru dostávaly do sousedství ventrálního výběžku ze spodní čelisti.

Dlouho byly všechny tyto skupiny považovány za fylogeneticky příbuzné se skupinou Condylarthra a jejich prostřednictvím s kopytníky, dnes jsou však tyto názory vyvráceny, a i když se zmíněné skupiny považují za vzájemně příbuzné, s recentními řády nemají patrně nic společného.

Letouni

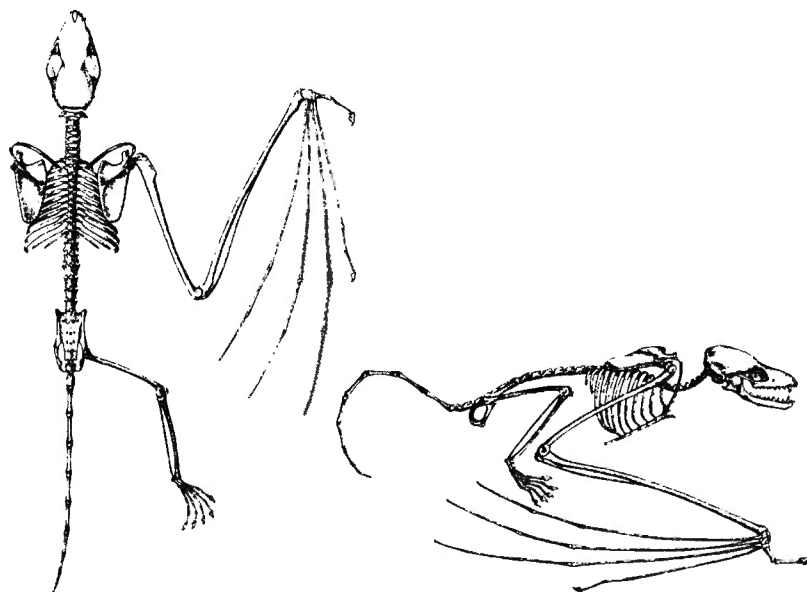
Systém:
(podle Russela
a Sigého 1970,
a Koopmana 1994)

- Řád: Chiroptera (sp. eocén - recent)
 Podřád: Megachiroptera (kaloni) (? sp. oligocén, sp. miocén - recent)
 Čeleď: Pteropodidae (? sp. oligocén, sp. miocén - recent)
 Podřád: Microchiroptera (netopýři) (sp. eocén - recent)
 Nadčeleď: Palaeochiropterygoidea (sp. eocén - sp. oligocén)
 Čeleď: Palaeochiropterygidae (sp. eocén - stf. eocén)
 Čeleď: Icaronycteridae (sp. eocén - ? sp. oligocén)
 Nadčeleď: Emballonuroidea (stf. eocén - recent)
 Čeleď: Rhinopomatidae (recent)
 Čeleď: Craseonycteridae (recent)
 Čeleď: Emballonuridae (stf. eocén - recent)
 Nadčeleď: Rhinolophoidea (stf. eocén - recent)
 Čeleď: Hipposideridae (stf. eocén - recent)
 Čeleď: Megadermatidae (sp. oligocén - recent)
 Čeleď: Rhinolophidae (svrch, oligocén - recent)
 Čeleď: Nycteridae (recent)
 Nadčeleď: Noctilionoidea (sp. oligocén - recent)
 Čeleď: Phyllostomidae (sp. oligocén - recent)
 Čeleď: Noctilionidae (recent)
 Čeleď: Mormoopidae (recent)
 Nadčeleď: Vespertilionoidea (stf. eocén - recent)
 Čeleď: Vespertilionidae (stf. eocén - recent)
 Čeleď: Molossidae (sp. miocén - recent)
 Čeleď: Myzopodidae (sp. pleistocén - recent)
 Čeleď: Natalidae (recent)
 Čeleď: Furipteridae (recent)
 Čeleď: Thyropteridae (recent)
 Čeleď: Mystacinidae (recent)

Letouni (Chiroptera) zahrnují cca 20 % všech známých druhů savců (téměř 950; Koopman 1994), takže jsou po hlodavcích druhým největším řádem savců. Jsou rozšířeni na všech kontinentech s výjimkou Antarktidy. Kaloni se od netopýřů liší tím, že terminální článek 2. prstu promínuje z křídla a je zakončen drápem, orientují se převážně zrakem a čichem a zuby mají jednovrcholovou korunku (souvislost s herbivorií). Ocas jim buď zcela chybí, nebo je krátký. Do tohoto podřádu je řazena jediná čeleď s rozší-

řením v Asii, Africe a Austrálii. Naproti tomu netopýři jsou mnohem více diverzifikováni, mají celosvětové rozšíření a orientují se převážně echolokací.

Vznik letounů je velmi diskutovanou součástí evoluce terciárních savců, protože se ve fosilním záznamu objevili náhle - navíc v definitivní anatomické podobě - ve spodním eocénu (obr. 697), a to jak v Severní Americe (*Icaronycteris* z Wyomingu; obr. 696), tak v Austrálii (*Australonycteris* z Murgonu; Handová a kol. 1994), Evropě a severní Africe.



Obr. 696 *Icaronycteris index* (Mammalia, Chiroptera, Microchiroptera) ze středního eocénu severní Ameriky (Wyoming). Vlevo pohled z dorzální strany. Celková délka 12,5 cm. Podle Jepsena (1970).

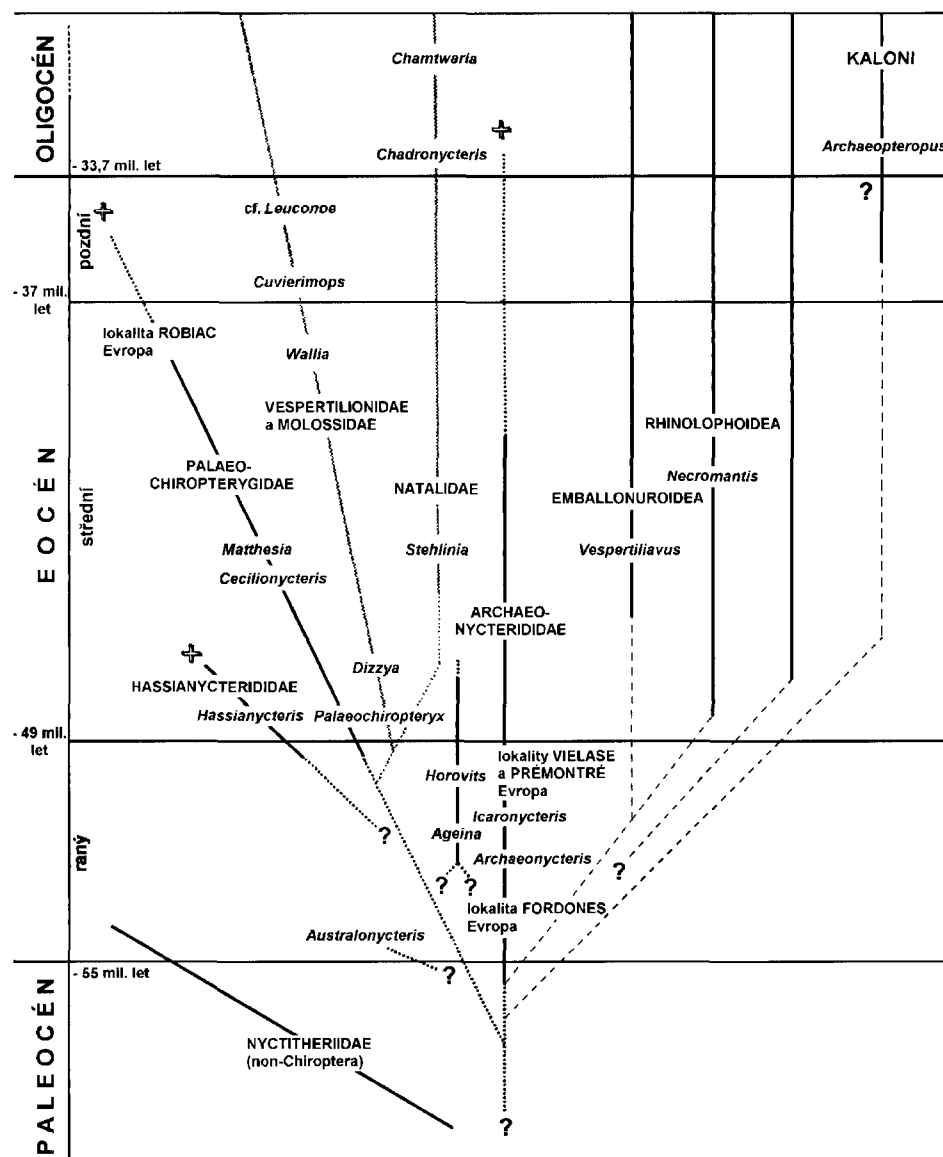
Je pozoruhodné, že již netopýry středního eocénu lze zařadit do recentních čeledí nebo dokonce recentních rodů (např. *Rhinolophus*, *Hipposideros*). Navíc byli již v této době výrazně taxonomicky rozrůzněni (např. ve středním eocénu lokality Messel v Německu byly popsány čtyři rody s osmi druhy; Habersetzer a Storch 1987, Koenigswald 1987). Nejstarším zástupcem kaloňů je *Archaeopteropus transiens* ze spodního oligocénu Itálie, který dosahoval rozpětí až 1 m a měl ještě poměrně dlouhý ocas, dalším je *Propotto leakeyi* ze spodního miocénu východní Afriky (Walker 1969).

Je pravděpodobné, že vznik letounů byl poslední fází paleocenní radiace placentálu, která se ve fosilním záznamu projevila až ve spodním eocénu. Pro výrazné specializace však nelze určit, ze které

paleocenní linie placentálu by se mohli netopýři odštěpit. Nedávno proběhla rovněž diskuse o tom, zda Megachiroptera (kaloňi) a Microchiroptera (netopýři) mají společný původ (Pettigrew 1991).

Nejvýraznější specializací je přeměna přední končetiny v křídlo (ulna a radius částečně srostly, létací blána je natažena mezi 2. a 5. prstem) a echolokace. Z paleontologického materiálu je obtížné dedukovat, zda již tyto rané typy měly vyvinutou echolokaci. Nepřímé důkazy (např. zachovaný obsah žaludku, ve kterém byly nalezeny zbytky mûr) však adaptaci k nočnímu způsobu života naznačují.

Bylo již zmíněno, že recentní rody netopýrů (*Rhinolophus*, *Hipposideros*) jsou známy již od eocénu, *Myotis* a *Tadarida* od oligocénu a *Vespertilio*, *Miniopterus* a *Eptesicus* od miocénu.



Obr. 697 Jeden z možných scénářů rané fylogeneze letounů (Chiroptera). Skupina Nyctitheriidae se považuje za blízkou jejich předkům. Jedním z nejstarších netopýrů je *Australonycteris clarkae* z lokality Murgon ve východní Austrálii. Některé další paleontologické doklady eocenních netopýrů z Evropy a severní Afriky jsou uvedeny pouze pod jménem lokality, bez bližšího taxonomického určení. Vztah kaloňů (Megachiroptera) k netopýřům není dosud uspokojivě vysvětlen; na tomto schématu je jejich původ odvozován hypoteticky od společného předka s netopýry (Microchiroptera), podle jiných názorů však vznikly obě skupiny na sobě nezávisle. Podle přednášky Bernarda Sigého přednesené na 4. kongresu Evropské společnosti pro evoluční biologii v Montpellier (1993).

Primáti

Systém:
(podle Shoshaniho
a kol. 1996)

Řád: Primates (? svrch, křída, sp. paleocén - recent)

Podřád: incertae sedis

Čeleď: Eosimiidae (stř. eocén)

Čeleď: Purgatoriidae (? svrch, křída, sp. paleocén)

Podřád: Plesiadapiformes (stř. paleocén - svrch, eocén)

Čeleď: Palaechthonidae (stř. paleocén - svrch, paleocén)

Čeleď: Microsyopidae (svrch, paleocén - stř. eocén)

Čeleď: Picrodontidae (stř. paleocén - svrch, paleocén)

Čeleď: Plesiadapidae (stř. paleocén - sp. eocén)

Čeleď: Carpolestidae (stř. paleocén - sp. eocén)

Čeleď: Saxonellidae (svrch, paleocén)

Čeleď: Paromomyidae (stř. paleocén - stř. eocén)

Podřád: Micromomyiformes (svrch, paleocén - sp. eocén)

Čeleď: Micromomyidae (svrch, paleocén - sp. eocén)

Podřád: Prosimii (poloopice) (svrch, paleocén - recent)

Čeleď: Notharctidae (sp. eocén - sp. miocén)

Čeleď: Adapidae (stř. eocén - stř. oligocén)

Čeleď: Cheirogaleidae (recent)

Čeleď: Lemuridae (recent)

Čeleď: Megaladapidae (recent)

Čeleď: Indridae (recent)

Čeleď: Daubentoniidae (recent)

Čeleď: Lorisidae (sp. miocén - recent)

Čeleď: Galagidae (sp. miocén - recent)

Čeleď: Plesiopithecidae (svrch, eocén)

Podřád: Tarsiiformes (sp. eocén - recent)

Čeleď: Omomyidae (sp. eocén - sp. miocén)

Čeleď: Tarsiidae (recent)

Podřád: Anthropoidea (syn. Simii, vyšší primáti) (stř. oligocén - recent)

Čeleď: Parapithecidae (svrch, eocén - stř. oligocén)

Infrařád: Platyrrhini (svrch, oligocén - recent)

Čeleď: Atelidae (sp. miocén - recent)

Čeleď: Cebidae (svrch, oligocén - recent)

Infrařád: Catarrhini (stř. oligocén - recent)

Čeleď: Propliopithecidae (svrch, eocén - stř. oligocén)

Nadčeleď: Cercopithecoidea

Čeleď: Victoriapithecidae (sp. miocén)

Čeleď: Cercopithecidae (sp. miocén - recent)

Nadčeleď: Hominoidea

Čeleď: Pliopithecidae (sp. miocén - svrch, miocén)

Čeleď: Oreopithecidae (stř. miocén - svrch, miocén)

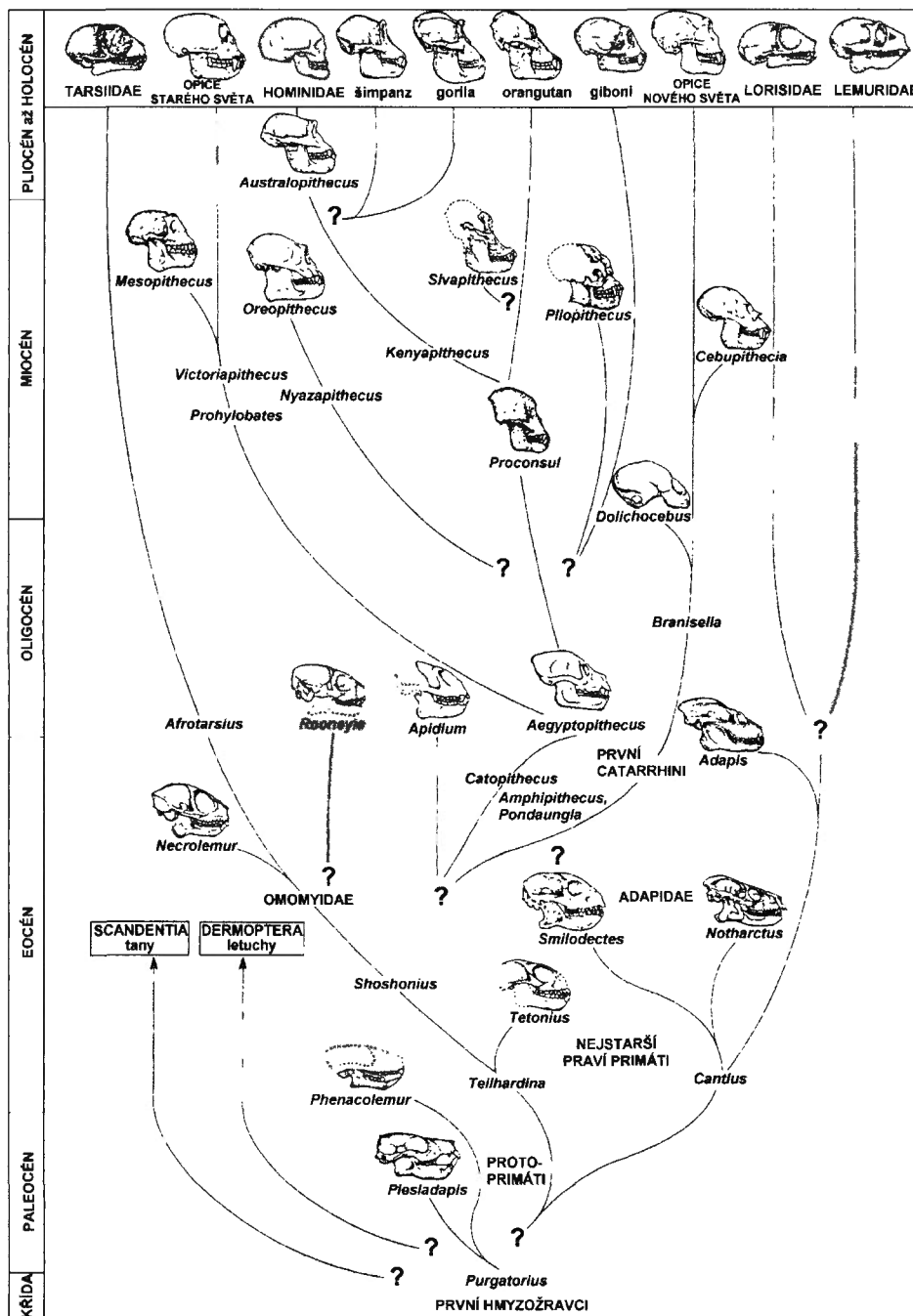
Čeleď: Hylobatidae (stř. pleistocén - recent)

Čeleď: Hominidae (sp. pliocén - recent)

Primáti jsou dnes relativně málo početnou skupinou savců (203 druhů; Purvis 1995), z hlediska fylogeneze obratlovců však mají velký význam, protože se v jejich rámci vyvinul člověk. Proces hominizace je jedním z evolučních trendů, které jsou celkem dobře poznány jak z hlediska anatomickým proměn, tak i z kontextu, ve kterém probíhaly a který je vyvolával. Objektivní správnost těchto poznatků naznačuje skutečnost, že fylogenetické závěry získané studiem paleontologického materiálu odpovídají výsledkům molekulární analýzy (Goodman a kol. 1998) a že tedy obě metody vzájemně správnost svých výsledků potvrzují.

První primáti jsou známi již od samého počátku třetihor (obr. 698) a jsou doloženi z oblastí, které

v té době pokrývaly subtropické až tropické pralesy. Nejstarší možní zástupci pocházejí ze svrchní křída Severní Ameriky; existovali v době mezi 90 a 65 mil. let (Simons 1992). Jsou řazeni do rodu *Purgatorius* (Van Valen a Sloan 1965), který žil na přelomu křída a paleocénu v oblasti dnešní Severní Ameriky (Montana). Někteří paleontologové však zpochybňují stáří těchto nálezů a poukazují na možnost, že jde o zachování v sekundárních, původem mladších uloženinách. Přes tyto pochybnosti je však zřejmé, že první primáti se ještě příliš nelišili od svých křídových předků, kteří byli podobní hmyzožravcům (obr. 699). Jejich stoličky a premoláry měly ostré a prominující vrcholy (naznačující insektivorii). Byli drobní (tak velikosti



Obr. 698 Přehled nejdůležitějších fosilních primátů ve stratigrafickém kontextu, uspořádaných do podoby jednoho z možných fylogenetických schémat. Podle Simonse (1992), ze Shoshaniho a kol. (1996).

myši) a pohybovali se po čtyřech končetinách (kvadrupedie).

Fosilní záznam naznačuje, že úvodní radiace primátů (často jsou označováni jako archaičtí primáti nebo Proprimates) proběhla na severní polokouli a původ celé linie je nutné hledat zde. Jako možní předci jsou uvažovány taný (Scandentia) nebo letuchy (Dermoptera). Ve středním paleocénu (před přibližně 60 mil. let) byli již proprimáti

diverzifikováni do řady dobře konstituovaných linií (shrnovaných do podřádu Plesiadapiformes). Byly to formy značně podobné lemurům, velikosti krysy. Jejich zuby naznačují, že postupně se jejich potravou staly listy a plody; projevilo se to ve snižování a zaoblování hrbolů na stoličkách a premolárech. Pro úplnost je však nutné uvést, že v poslední době je úzký příbuzenský vztah mezi Plesiadapiformes a pozdějšími primáty zpochyb-

ňován a některé rody původně považované za archaické primáty byly dokonce přesunuty mezi Dermoptera.

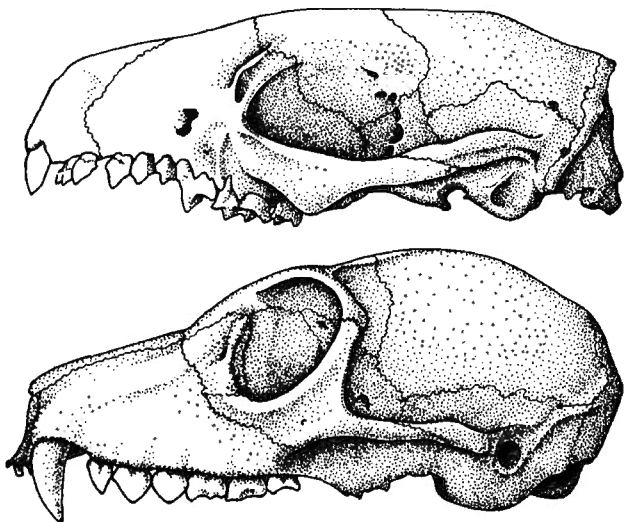
Nejnámější z těchto primitivních forem je *Plesiadapis* (obr. 700) z pozdního paleocenu Evropy a Severní Ameriky. Doposud bylo popsáno několik druhů velikosti veverka až kočky. Jeho charakteristickým rysem je, že měl mohutné a dopředu vykloněné řezáky, za nimiž byla rozsáhlá diastema. Tento specializovaný chrup naznačuje, že nemohl být součástí hlavní vývojové linie směřující k primátům a podobnost s některými lemury (např. rodem *Daubentonia*) je spíše poplatná konvergentní evoluci (Shoshani a kol. 1996).

Vedle zástupců čeledi Plesiadapidae ve středním paleocenu existovali i další archaičtí primáty, kteří se však od nich podstatně lišili. Například příslušníci čeledi Picrodontidae měli zuby podobající se zubům netopýrů, tedy výrazně insekti-

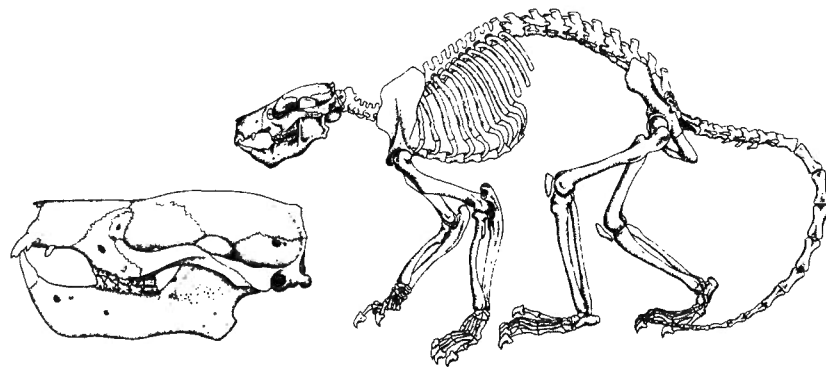
vorního typu, u zástupců čeledi Carpolestidae byly premoláry výrazně specializovány na potravu skládající se především z plodů (tyto zuby byly linguolabiálně zploštěné, s pilovitým ostřím). U následně jmenované čeledi lze díky bohaté paleontologické dokumentaci vysledovat i evoluční trendy, které spočívaly především ve zvětšování posledního spodního premoláru do podoby velké čepele s pilovitým ostřím, směřujícím proti horním premolárům s běžnými zubními hrboly. Je zajímavé, že tato specializace k fruktivorii je téměř totožná se specializacemi některých recentních vačnatců, např. drobného klokana králíkovitého (*Bettongia*).

Primitivní primáty podřádu Plesiadapiformes dosáhli svého největšího rozkvětu v paleocenu; byli rozšířeni v Evropě, Severní Americe a snad i v Asii. V raném eocénu, přibližně před 50 mil. let, však začali ustupovat, možná proto, že se v té době začali prosazovat hlodavci, jejich potravní konkurenti. Na konci eocénu, přibližně před 35 mil. let, tyto primitivní primáty zanikly a byli nahrazeni moderními formami primátů.

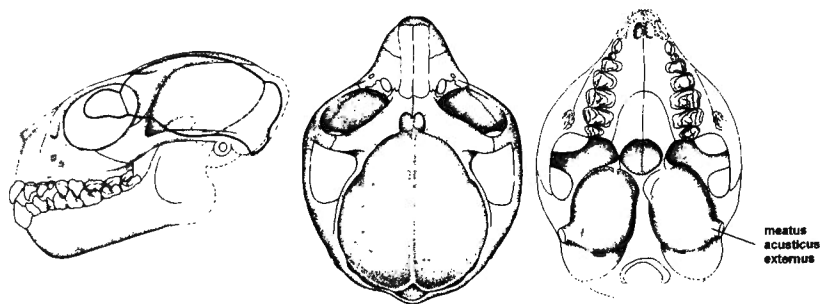
První moderní primáty, poloopice, se objevili v raném eocénu Evropy (Belgie, Francie, Anglie) a Severní Ameriky (Wyoming). Podobně jako u archaických primátů nemusí tato podobnost forem na dvou různých kontinentech překvapovat, protože stále ještě nedošlo k jejich úplnému oddělení a Atlantský oceán byl ještě na severu v místě dnešních Faerských ostrovů, Islandu a Grónska uzavřen přetrvávajícím suchozemským mostem. Tudy docházelo k neustálé výměně suchozemských obratlovců, především savců. Eocenní poloopice lze zhruba rozdělit do dvou skupin: jedna připomíná spíše nártouny a je tvořena příslušníky čeledi Omomyidae (předpokládá se, že byli přímými předky recentních nártounů čeledi Tarsiidae), druhá připomíná outloně (tito zástupci se shrnují do čeledi Notharctidae a Adapidae). Nejstarší poloopice je rod *Teilhardina* (Omomyidae) ze spodního eocénu Belgie a Wyomingu. Dosahovala veli-



Obr. 699 Porovnání lebek a dentice recentního hmyzožravce (jezek, nahoře) a primitivního primáta (lemur, dole). Nejsou zachovány původní velikostní vztahy. Podle Piveteau a kol. (1978).



Obr. 700 *Plesiadapis* (Mammalia, Primates, Plesiadapidae) ze svrchního paleocenu Severní Ameriky a Evropy. Je to primitivní primát, ale specializovaná dentice (výrazné řezáky, za nimiž je rozsáhlá diastema; srv. s obr. 699) naznačuje, že nebyl součástí fylogenetické linie vedoucí k pokročilejším primátům. Délka lebky necelých 10 cm. Podle Simonse (1964) a Piveteau a kol. (1978).

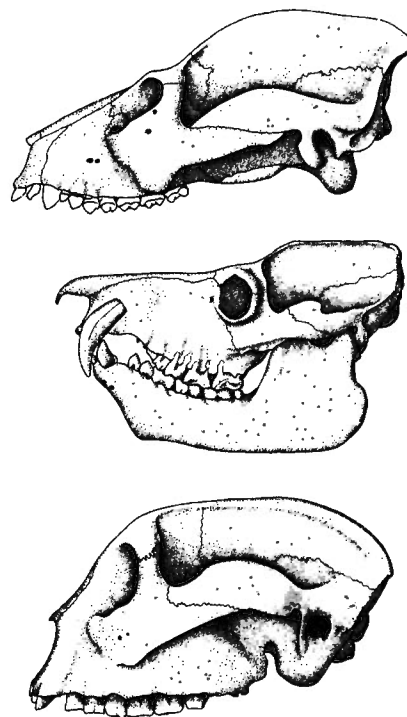


Obr. 701 *Tetonius* (Mammalia, Primates, Omomyidae) ze spodního eocénu Severní Ameriky (Wyoming), primitivní nártoun. Vpravo pohled na lebku z ventrální strany se zdůrazněním trubcovitě protažených vnějších zvukovodů. Vlevo a uprostřed lebka při pohledu z pravé a dorzální strany s vyznačením rozsahu mozkovny. Podle Szalaye (1976), z Carrolla (1993).

kosti myši. Poněkud větší byl *Cantius* (Notharctidae) ze spodního eocénu Anglie a Wyomingu. Každá s těchto dvou forem by teoreticky mohla být předkem všech pozdějších primátů, včetně hominidů, ale přímý paleontologický důkaz o jejich fylogenetickém vztahu k nejstarším anthropoidním primátům z oligocénu Egypta (lokality Fayum) chybí a obě se střídavě považují za předky vyšších primátů a moderních poloopic. V poslední době se objevily analýzy, které se přiklánějí spíše k hypotéze, že původ vyšších primátů je nutné hledat v okruhu čeledi Omomyidae (Ross *a kol.* 1998). Přes tuto polemiku je však zřejmé, že oba rody anatomicky představují stadium linie vedoucí k moderním primátům.

Pokročilejší (soudě podle tvaru zubů) je rod *Tetonius* (Omomyidae; obr. 701). Protože je dokumentován nejen zuby, ale celou lebku (pravděpodobně nejstarší dochovaná lebka primáta), lze registrovat (ve srovnání s archaickými primáty) velkou mozkovnu a relativně malou obličejovou část. Poloopice středního eocénu až raného oligocénu jsou ve fosilním záznamu poměrně dobře zastoupené (rody *Hemiacodon*, *Rooneyia*, *Necrolemur*). Protože mají trubcovitě protažené vnější zvukovody, což je znak, který chybí u nejstarších zástupců pokročilých primátů (*Catopithecus* a *Aegyptopithecus*), lze je vyloučit z okruhu jejich možných předků. Na druhé straně však byl jejich velký týlní otvor posunut dopředu na bázi lebky, což svědčí o velkém mozku a vzpřímené postavě.

Druhá skupina eocenních poloopic je reprezentována - vedle zmíněného rodu *Cantius* - především rody *Adapis* (první popsán primát, již v roce 1821; obr. 702 nahoře) a *Notharctus* z eocénu Severní Ameriky, který se zachoval téměř kompletní, včetně postkraniální kostry. Nicméně fosilních lemurů je známa celá řada a je zajímavé, že někteří z nich, např. rod *Archeolemur* (obr. 702 dole), jevil tendenci ke zvětšování mozkovny a zkracování obličejové části (tedy stejné trendy, které se uplatnily při evoluci vyšších primátů), jiným se naopak



Obr. 702 Lebky fosilních lemurů. Nahoře *Adapis* z eocénu Evropy (délka lebky přibližně 11 cm), uprostřed *Megaladapis* (délka lebky přibližně 30 cm), dole *Archeolemur* (délka lebky 15 cm), oba poslední z pleistocénu severní Afriky. Zatímco u rodu *Archeolemur* se výrazně zvětšila mozkovna a obličejová část se zkrátila, u rodu *Megaladapis* se projevil opačný trend, při kterém se obličejová část prodloužila a mozkovna nápadně zmenšila. Podle Piveteaua *a kol.* (1978).

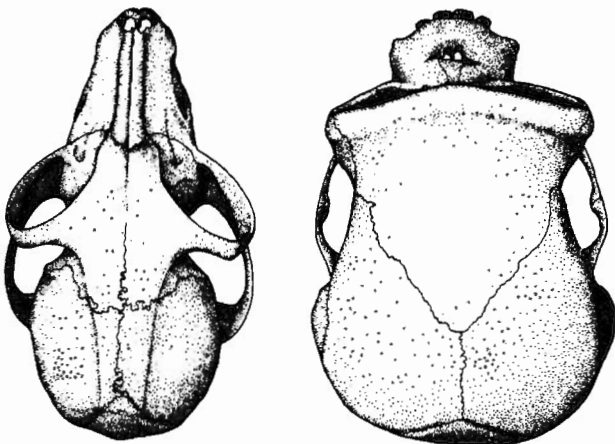
mozkovna zmenšovala a zvětšovala se obličejová část (rod *Megaladapis*; obr. 702 uprostřed).

V nedávné době byl na podkladě části postkraniálního skeletu popsán rod *Eosimias* ze středního eocénu Číny, který se považuje za přechodnou formu mezi poloopicemi (Prosimii) a vyššími primáty (Anthropoidea). Považuje se dokonce za nejstaršího zástupce vyšších primátů (Gebo *a kol.* 2000).

Lépe jsou však prostudováni zmínění nejstarší zástupci vyšších primátů pocházející ze svrchního eocénu oblasti Fayum v Egyptě (vrstevní sled na

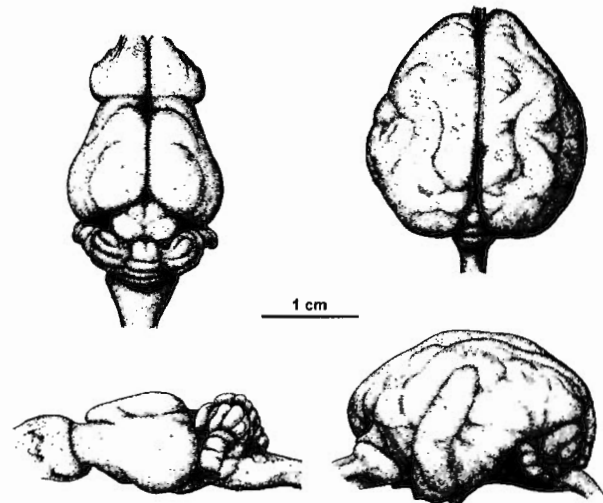
této lokalitě však jde od svrchního eocénu až do spodního oligocénu, což vyjádřeno v časových jednotkách pokrývá období před 37 až 31 miliony let) a jsou již natolik odlišní od poloopic, že je k nim obtížné najít nějaké fylogenetické souvislosti. Afrika v té době byla oddělena od Evropy mořem zvaným Tethys a soudě podle paleobotanické dokumentace, žili tito primáti v tropických pralesích při březích řek, jejichž průtok značně kolísal (podobnost s monsunovými pralesy). Nejznámějším zástupcem vyšších primátů z této lokality je *Catopithecus* (z vrstev pozdněeocenního stáří), který měl již frontalia srostlá (obr. 703). Ze spodního oligocénu pochází *Oligopithecus* a *Qatrania* a poněkud mladší jsou rody *Aegyptopithecus* a *Propliopithecus*. Celkově byla fauna primátů na této lokalitě (je nutné však mít na zřeteli, že pocházela z různých časových horizontů) velmi rozrůzněná - uvádí se 19 druhů náležejících do alespoň šesti čeledí (Simons 1995).

V souvislosti s vyššími primáty je nutné se zmínit o vzájemných vztazích ploskonosých (Platyrrhini, někdy též označované jako „opice Nového světa“, protože jejich dnešní výskyt je omezen na Střední a Jižní Ameriku) a úzkonosých (Catarrhini; „opice Starého světa“, kam patří rovněž hominoidi). Anatomické rozdíly mezi recentními zástupci obou skupin a jejich geografické rozšíření podporovalo ještě poměrně nedávno představu, že obě skupiny vznikly na sobě nezávisle. Například již podle názvů obou skupin je vidět, že některé rozdíly jsou založeny na měkkých znacích - ploskonosé opice mají chrupavčitou nosní přepážku



Obr. 703 Porovnání velikosti obličejové části lebky primitivních primátů (lemur, vlevo) a vyšších primátů (gibon, vpravo). Za pozornost rovněž stojí zvětšení mozkovny a splnutí frontalií v jedinou kost. Pohled na lebky z dorzální strany. Nejsou zachovány původní velikostní vztahy. Podle Piveteaua a kol. (1978).

širokou, a nozdry tudíž navzájem vzdálené, u úzkonosých je tomu naopak. Ukázalo se však, že porovnávání morfologických znaků recentních zástupců je zavádějící (Simons 1967) a že zcela odlišné výsledky dává studium fosilního osteologického materiálu. Nejstarším známým zástupcem ploskonosých opic je rod *Branisella* z pozdního oligocénu Bolívie (Hoffstetter 1969), který se od úzkonosých z oligocénu Fayumu liší poměrně málo. Hoffstetter (1977, 1980) a někteří další proto vyslovili domněnku, že obě skupiny vznikly v oligocénu z čeledi Parapithecidae, a mají tudíž společný (monofyletický) původ. Tento názor podporují i studie založené na nemorfologických (např. biochemických) znacích. Problémem však bylo vysvětlit, jak se Platyrrhini dostali do Jižní Ameriky, která v té době již byla od Afriky oddělena. Hoffstetter a někteří další autoři se přiklánějí k názoru, že překonání této bariéry nemuselo být pro opice (ale i některé další skupiny savců) problémem, protože Atlantský oceán byl v raném oligocénu ještě poměrně úzký.



Obr. 704 Porovnání velikosti mozku u hmyzožravce (tenrek, vlevo) a primitivního primáta (outloň, vpravo). Nahoře pohled z dorzální strany, dole z levé strany. Podle Piveteaua a kol. (1978).

Aegyptopithecus a *Propliopithecus* (obr. 705) z Fayumu již připomínají mnoha svými znaky hominoidy a někteří paleoantropologové je dokonce považují za nejstarší členy této skupiny. *Aegyptopithecus* se pohyboval po všech čtyřech končetinách, ale byl nepochybně schopen také šplhat ve větvích stromů a skákat z větve na větev. Byl u něj již dobře vyvinut pohlavní dimorfismus (různá velikost těla, prominence špičáků, velikost spodní če-

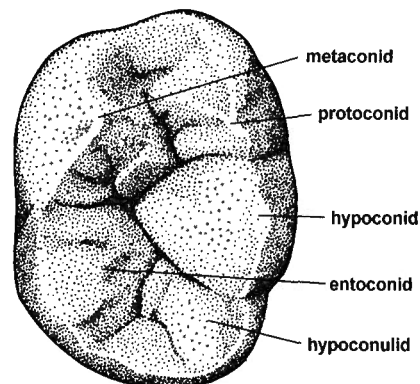
listi). Pro posuzování fylogenetických souvislostí je důležité, že u recentních lidoopů a hominidů pohlavní dimorfismus vyvinut je, zatímco u opic se nevyvinul.

Na eocenní až raněoligocenní primáty z Fayumu navazují raněmiocenní až středněmiocenní formy (23–15 mil. let) z východní Afriky (Keňa a Uganda). Nedávno byl odtud popsán rod *Afropithecus*, jehož lze zřetelně anatomicky navázat na rod *Aegyptopithecus*. Řada z těchto miocenních forem (*Micropithecus*, *Limnopithecus*, *Dendropithecus*) dosahovala velikosti malých opic a má se za to, že z nich vznikli například recentní giboni.

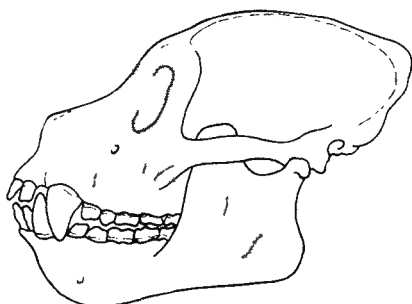
Mezi zmíněnými miocenními východoafrickými formami však zaujímá významné místo *Proconsul* (syn. *Dryopithecus africanus*; obr. 706), v jehož anatomické stavbě lze vysledovat směsici primitivních znaků a znaků naznačujících evoluci hominoidních rysů. Byl ještě kvadrupední (tzn. pohyboval se po všech čtyřech končetinách), na druhé straně měl již výrazně zkrácený ocas a není vyloučeno, že mu ocas dokonce zcela chyběl. I *Proconsul* měl výrazný pohlavní dimorfismus. Teoreticky

je možné z jeho anatomie odvodit všechny pozdější hominoidy.

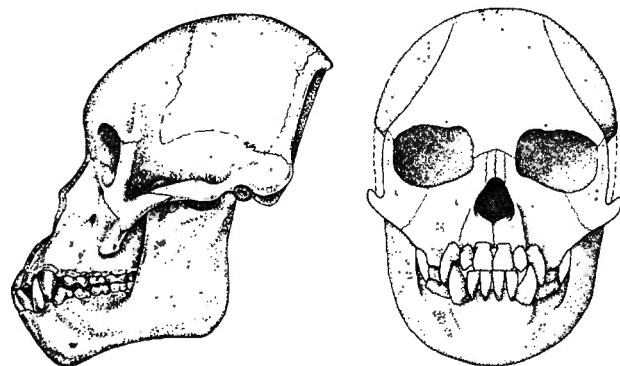
V souvislosti se vznikem hominoidů je nutné zmínit jejich charakteristický rys, kterým je lze celkem spolehlivě odlišit od ostatních vyšších primátů. Je to morfologie kousací plochy stoliček, na níž žlábký mezi jednotlivými hrbolky probíhají v podobě písmene Y (tzv. dryopithekový vzor; obr. 707).



Obr. 707 Dolní stolička zástupce nadčeledi Hominoidea. Dobře lze rozlišit tzv. dryopithekový vzor, což je rýha v podobě ležatého písmene Y (ramena písmene jsou otočena k pravé straně). Podle Piveteaua a kol. (1978).



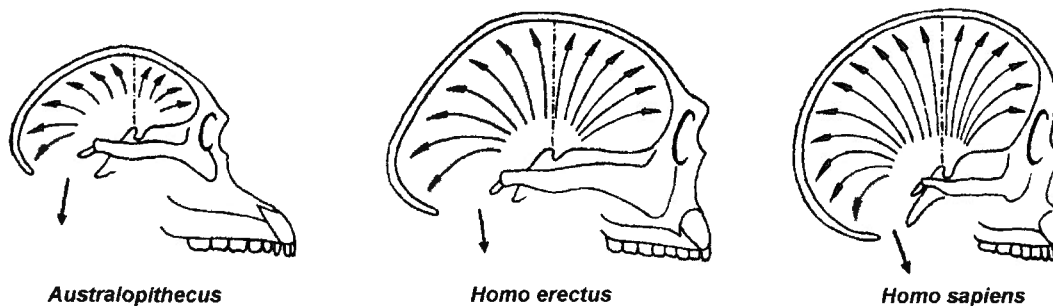
Obr. 705 *Propithecus zeuxis* (Primates, Hominoidea, Propliopithecidae) z oligocénu Egypta (Fayum). Možný předek všech pozdějších zástupců nadčeledi Hominoidea. Podle Jelínka (1972), ze Špinara (1984).



Obr. 706 *Proconsul* (syn. *Dryopithecus africanus*), primitivní hominoid z miocénu východní Afriky. Podle Pilbeama (1984) a Piveteaua a kol. (1978).

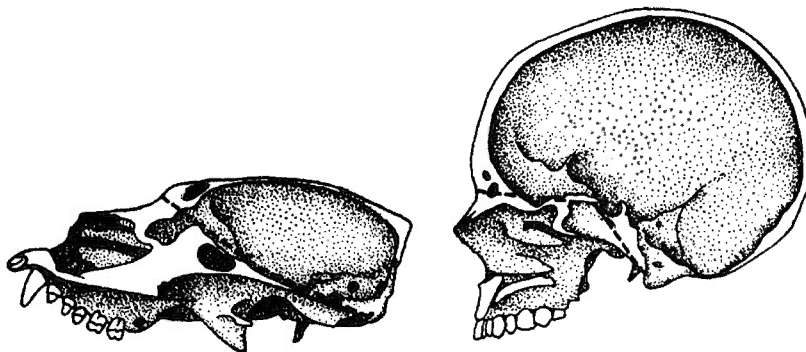
V miocénu prodělali hominoidi výraznou radiaci. V raném miocénu se mezi Afrikou a Asií vytvořil souvislý pevninský most, který pokrývaly tropické lesy. To byla nejspíše cesta, kterou raní hominoidi migrovali z Afriky do Eurasie, o čemž svědčí nálezy v podobě rodů *Sivapithecus* a *Gigantopithecus*; oba rody mají patrně příbuzenský vztah k recentním lidoopům (např. orangutanu). Stojí za to poznamenat, že známý rod „*Ramapithecus*“, který byl dlouho považován za předka rodu *Australopithecus*, nejstaršího zástupce čeledi Hominoidea, je s největší pravděpodobností neplatný, protože se jedná o samici náležející rodu *Sivapithecus*, který s linií vedoucí k člověku nemá bližší souvislost (morfologické podobnosti, které mezi nimi existují, se připisují paralelní evoluci). K odštěpení fylogenetické linie vedoucí k člověku od ostatních opic došlo nepochybně v Africe, takže všechny formy nalezené mimo tento kontinent jsou automaticky z okruhu možných předků hominidů vyloučeny.

Hodnotíme-li úvodní fázi evoluce primátů i z hlediska kontextu, ve kterém se odehrávala, pak lze konstatovat, že během třetihor byli primáti vázáni většinou na lesní prostředí a v tomto prostředí se zcela změnila jejich potrava; z původně insektivorních savců se stali fruktivorními (tzn.



Obr. 708 Evoluce mozkovny ve fylogenetické linii hominidu. Oblé šipky udávají směry, ve kterých se zvětšovala klenba lebeční; přímé šipky naznačují směr, kterým se otvírá velký týlní otvor (foramen magnum). Je zřejmé, že mozkovna se rozšiřovala jak směrem dopředu (následkem čehož se jakoby nasouvala nad nasální oblast), tak směrem dozadu (což mělo za následek posouvání velkého týlního otvoru na bázi lebky). Podle Drvoty (1979), z Ročka (1985a).

Obr. 709 Změny poměru mozkovny vůči obličejové části lebky během evoluce vyšších primátů. Vlevo zástupce ploskonosých opic (Platyrrhini), vpravo člověk. Změna zalomení báze mozkovny v důsledku posunu velkého týlního otvoru je patrná z průběhu přerušované čáry. Podle Genet-Varcinové (1969), z Ročka (1985a).



potravou byly plody). Během terciéru je možné sledovat i stálou tendenci ke zvětšování těla (to se však týká i většiny ostatních linií terciérních savců). U primátů to byla výhoda zejména při pohybu v travním porostu. Zvětšování velikosti těla je výhodné i z hlediska přežití druhu - velcí savci lépe odolávají dravým formám. Fruktivní primáti přešli záhy k arboreálnímu způsobu života, protože v korunách stromů byl dostatek potravy v podobě plodů. Pohyb ve větvích však vyžadoval dokonalý smysl pro rovnováhu a odhad vzdálenosti, který je umožněn stereoskopickým viděním. Proto se orbity přesunuly na obličejovou stranu lebky. To můžeme pozorovat již u eocenních poloopic. Naproti tomu čich nehrál tak velkou roli při vyhledávání potravy, a proto se ethmoidální část lebky zkrátila (viz obr. 703). Výrazně se zvětšila relativní velikost mozku (viz obr. 704), což zvláště vynikne při srovnání s ostatními eocenními savci. V souvislosti s brachiáci (pohybem ve větvích pomocí předních končetin) se ruka - zejména prodloužením prstů - přetvořila v chápavý a na taktilní (dotykový) podněty citlivý orgán, na kterém postupně zmizely drápy a byly nahrazeny nehty.

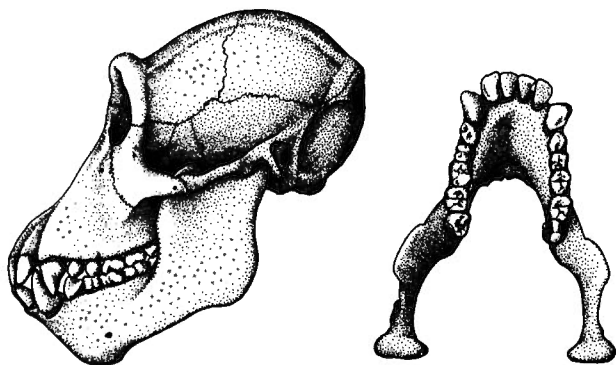
Můžeme se jen domnívat, proč předci hominidu opustili koruny stromů a přešli k životu v otevřených savanách, kde byli vystaveni nebezpečí ze

strany velkých šelem. Důvodem byly patrně klimatické změny, ke kterým došlo na konci miocénu, před přibližně 5,5 mil. let, v důsledku kompletního, i když pouze dočasně vyschnutí Středozemního moře. Následné ochlazení a vysušení (aridizace) klimatu mohlo způsobit ústup pralesů a vznik rozsáhlých savan a stepí. Tato událost spadá přibližně do doby (vypočítané na základě studia genetických vzdáleností), kdy se od sebe odštěpily linie vedoucí ke vzniku člověka (čeleď Hominidae) a lidopů (Pongidae).

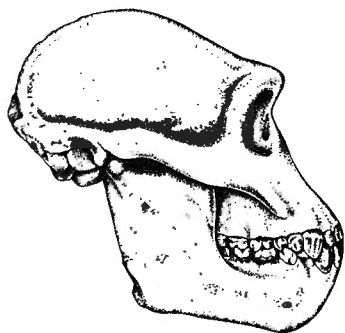
Zvětšení mozkovny v souvislosti s životem ve stromovém prostředí způsobilo zvětšení klenby lebeční (obr. 708), jehož důsledkem bylo přesunutí velkého týlního otvoru na bázi lebky a změna zakřivení báze lebeční (obr. 709). Tato anatomická změna však byla nevýhodná při pohybu na zemi (všechny opice se při rychlém pohybu na zemi pohybují kvadrupedně), protože nutila k nepřírodnému dorzálnímu ohnutí krční páteře. Toto byl patrně hlavní impuls ke vzpřímení pozice těla a k bipednímu pohybu hominidu (na rozdíl od bipedních plazů a ptáků, kdy hlavním impulsem bylo zrychlení lokomoce, tedy běh). Vzpřímená postava uvolnila přední končetiny k jiným činnostem, což umožnilo spustit všechny další složky hominizačního procesu.

Hominidae

Linie hominidů zahrnuje pouze tři rody: *Ardipithecus*, *Australopithecus* a *Homo*. V minulosti se všeobecně přijímal názor, že předek australopitheků (nejstarších hominidů) patřil do okruhu rodu *Sivapithecus* (*Ramapithecus*) a jim podobných. Tyto formy jsou většinou doloženy paleontologickým materiálem v podobě čelistí nacházených v Asii. Klíčovou oblastí evoluce hominoidů je však Afrika a tam v období před 5 až 13,5 mil. let nebyly žádné jejich fosilní pozůstatky nalezeny (ze stejného důvodu neznáme fosilní předky dvou velkých afrických lidoopů, gorily a šimpanze; obr. 710). Rod *Kenyapithecus* z lokality Fort Ternan v Keni, datovaný do doby před 14 mil. let, byl v minulosti považován za afrického reprezentanta rodu *Ramapithecus* (nyní považovaného za synonymum rodu *Sivapithecus*). Tento náález však téměř určitě pochází z doby ještě před rozštěpením linie hominidů (reprezentovaných nejstarším rodem *Australopithecus*) a afrických lidoopů a nemůže být předkem australopitheků. Fylogenetický původ hominidů je proto stále poněkud nejasný.



Obr. 710 Lebka recentního lidoopa šimpanze (*Pan troglodytes*) a pohled na jeho spodní čelist. Podle Piveteaua a kol. (1978).

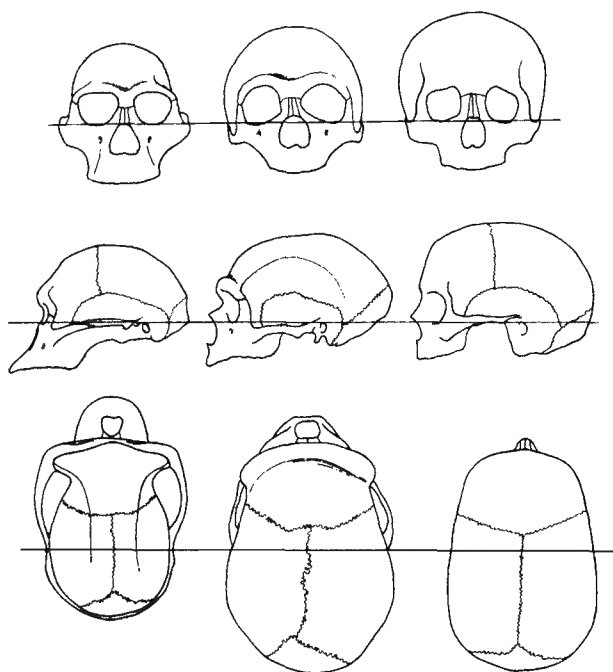


Obr. 711 *Australopithecus afarensis*, primitivní hominid ze svrchního pliocénu východní Afriky. Podle Pilbeama (1984), z Carrolla (1993).

Nejstarším bipedním hominidem byl rod *Ardipithecus* (White a kol. 1994, 1995), považovaný za stadium, které mohlo v hominidní linii předcházet mnohem lépe prostudovanému rodu *Australopithecus* (obr. 711). Nejstarší formy australopitheka jsou známy z doby před 4,2 mil. let. Geograficky byly omezeny převážně na Velký africký prolom a jižní Afriku (White a kol. 1994, Leakey a kol. 1995), přičemž se předpokládá, že se jejich osídlení soustřeďovalo při jezerech a řekách. Kromě toho však byly nalezeny i v Čadu, značně daleko od tehdejšího meandrujícího toku na dně riftu (Brunet a kol. 1995), v sedimentech 3 až 3,5 mil. let starých (střední pliocén). Tato forma žijící v relativně aridním klimatu je taxonomicky nejbližší druhu *A. afarensis*. Nálezy z Etiopie z období před 3 až 3,4 mil. let svědčí o tom, že vývoj těchto nejstarších hominidů byl na dobu 0,9 mil. let přerušen (Kimbel a kol. 1994). I když se všeobecně uznává, že australopithekové byli plně adaptováni k bipední chůzi, jejich mozek nebyl o mnoho větší než u šimpanze (srv. obr. 710 a 711). Měli plochou obličejovou část s málo prominujícími nozdrami a zdá se, že u všech druhů byl dobře vyvinut pohlavní dimorfismus (Wolpoff 1976). U druhu *A. boisei* byl výrazně prominující sagitální hřeben. Je dobře známo, že australopithekové si již v době před přibližně 2,5 až 2 mil. let osvojili schopnost vyrábět kamenné nástroje, které dlouhodobě používali (našly se na lokalitách, kde horniny měly jiné petrografické složení než kámen, z něhož byl nástroj zhotoven, což je důkaz, že byl přenášen z místa na místo). Tato schopnost byla pravděpodobně klíčovou pro další evoluci hominidů.

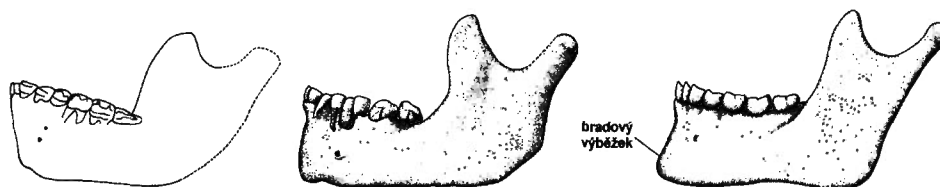
Nejstarší paleontologický doklad rodu *Homo* pochází ze stratigrafické jednotky 3A, která je součástí souvrství Malawi Rift (jeho báze je datována do období již před 8 mil. let) z Malawi. Zde byla nalezena podstatná část spodní čelisti a popsána jako *Homo rudolfensis*. Je považována za důkaz, že raní hominidi se vyvinuli v tropech východní Afriky (Schrenk a kol. 1993, Wood 1994). *Homo habilis* je doložen z lokalit východní a jižní Afriky a anatomicky i stratigraficky na něj navazuje *Homo erectus*, který byl v první vlně radiace, v důsledku níž hominidi pronikli mimo africký kontinent. Avšak na to, kdy pronikli z Afriky na další kontinenty, není doposud spolehlivá odpověď. Nález hominida z raného pleistocénu Číny (Wanpo a kol. 1995) naznačuje, že rod *Homo* byl v Asii rozšířen již před 1,9 mil. let. Byl zřejmě primitivnější než *Homo erectus*, pravděpodobně

blízký *Homo ergaster*, který byl doposud známý jen z Afriky (Wood a Turner 1995). Nejstarší doklad přítomnosti *Homo erectus* v západní Eurasii (a tudíž nejstarší doklad rodu *Homo* v Evropě) pochází z Gruzie (lokalita Dmanisi) a je datován přibližně na hranici pliocén-pleistocén (před 1,8-1,6 mil. let) (Gabunia a Vekua 1995). Jen na okraj lze uvést, že podle patologických změn na kostech *Homo erectus* ze středního pleistocénu (-1,5 mil. let), nalezených u jezera Turkana v Africe,



Obr. 712 Lebky fosilních hominidů. Zcela vpravo moderní člověk (*Homo sapiens sapiens*), uprostřed neandertálec (*H. sapiens neanderthalensis*) a vlevo *Australopithecus*. V horní řadě pohled zepředu, uprostřed pohled z levé strany, dole pohled z dorzální strany. Všechny lebky jsou ustaveny v normalizované poloze podle frankfurtské horizontály (horizontální rovina, která prochází dolním okrajem oční a horním okrajem zvukovodu). Podle Piveteau a kol. (1978).

Obr. 713 Vpravo spodní čelist moderního člověka (*Homo sapiens sapiens*) v porovnání se spodní čelistí neandertálce (*H. sapiens neanderthalensis*) (uprostřed) a australopitheka (zcela vlevo). Bradový výběžek (processus mentalis) je diagnostickým znakem moderního člověka a vyvinul se patrně v souvislosti se vznikem řečové komunikace. Podle Piveteau a kol. (1978).



se zdá, že tyto populace trpěly syfilidou (Rothschild a kol. 1995).

Homo sapiens se nepochybně vyvinul z *H. erectus* a tento přechod se zřejmě odehrával na široké geografické bázi a v různých časových obdobích. Tím lze vysvětlit, proč v usazeninách stejného stáří byli nacházeni příslušníci druhu *Homo sapiens* v různých stupních anatomického vývoje (popisovaní jako poddruhy *H. sapiens*). Nejprimitivnější z nich je *Homo sapiens steinheimensis*, který měl ještě mohutné nadočnicové oblouky (protože čelo ubíhalo dozadu) a relativně malou kapacitu mozkovny. Pochází z doby před 250–200 tisíci let. Pokročilejší byl neandertálec (*H. sapiens neanderthalensis*) z doby před 150–35 tisíci let, který měl robustní postavu (dospělí jedinci dosahovali výšky 160–170 cm) a stále ještě prominující nadočnicové oblouky (obr. 712). Charakteristickým rysem, odlišujícím jej od moderního člověka *H. sapiens sapiens*, byla spodní čelist bez bradového výběžku (obr. 713). Anatomicky přechodným stadiem mezi neandertálcem a moderním člověkem je *H. sapiens palestinensis*, který žil v době mezi 90 a 40 tisíci let.

Homo sapiens sapiens se objevil přibližně před 40–35 tisíci let, takže se časově překrýval s posledními populacemi neandertálce. Jedna z posledních populací neandertálců z Arcy-sur-Cure ve Francii (-34 tis. let) dokládá koexistenci a technokulturní interakce mezi prvními zástupci *H. sapiens sapiens* a posledními neandertálci. Je otázkou, co způsobilo zánik neandertálce; někteří paleoantropologové se domnívají, že to byl vznik řečové schopnosti u moderního člověka, který je doložen mnoha anatomickými znaky na bázi lebeční (sloužící jako úponová místa pro svaly jazyka) a především bradovým výběžkem na spodní čelisti. Schopnost složitější komunikace byla zřejmě tou evoluční výhodou, která umožnila modernímu člověku prosadit se v kompetici s neandertálcem, přestože byl proti neandertálci fyzicky mnohem subtilnější. V minulosti rozšířený názor, že moderní člověk (*H. sapiens*) se mohl vyvinout z neandertálce, je díky těmto okolnostem a anatomickým rozdílům zjištěným v kontaktních populacích moderního člověka a neandertálce vyloučen (Hublin a kol. 1996).

Pokud tedy zrekapitulujeme nejdůležitější události vedoucí ke vzniku člověka, pak klíčové se zdají být klimatické změny na konci miocénu, které se shodovaly s určitým stupněm anatomické evoluce arboreálních hominidů. Můžeme si snadno představit, že kdyby Středozevní moře v určité

dobu nevyschlo nebo kdyby naopak stromoví primáti na konci miocénu již byli tak striktně specializováni na stromový způsob života, že by nepřežili ústup pralesů, pak by se zřejmě člověk na Zemi nikdy neobjevil. Jen souhra náhod umožnila jeho existenci.

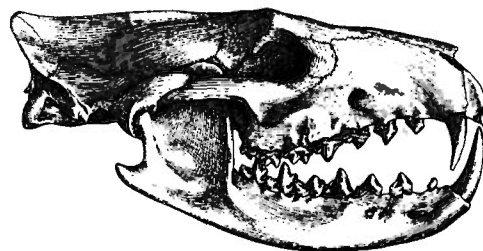
Creodonta

Není bez zajímavosti, že v poměrně velkém počtu fylogenetických linií, které mají svůj původ v paleocenní radiaci placentálů, byly pouze dvě skupiny masožravců, ostatní byli hmyzožraví nebo byla jejich potrava rostlinná. Těmito masožravci byli Creodonta a Carnivora. Obě skupiny mají fosilní záznam od středního paleocénu (šelmy již ze spodního), na rozdíl od šelem však skupina Creodonta koncem miocénu vymřela. Ačkoliv se jejich nejstarší zástupci podobali charakterem své dentice vačnatcům, ukázala se být tato podobnost důsledkem paralelní evoluce a dnes je mimo jakoukoliv pochybnost, že se řadí mezi placentály. Po určitou dobu byli považováni za umělou, evolučně nejednotnou skupinu (Špinar 1984), dnes se však oprávněnost tohoto řádu znovu uznává (viz např. McKenna a Bellová 1997). Od šelem se liší především denticí: u obou skupin se sice zadní zuby přeměnily v tzv. trháky, u šelem to však je čtvrtý horní premolár a první spodní stolička (P^4/M_1), u příslušníků skupiny Creodonta nahoře první nebo druhá stolička (M^1 nebo M^2), dole druhá nebo třetí stolička (M_2 nebo M_3). Dnes po rozsáhlých taxonomických revizích se řád Creodonta člení do dvou čeledí - Hyaenodontidae a Oxyaenidae.

Hyaenodontidae byli v raném eocénu reprezentováni drobnými formami s dlouhým ocasem a digitigrádní končetinou (podkladu se dotýká pouze prsty, nikoliv ploskou nohy). Podobně jako u šelem byl na jejich lebce vyvinut sagitální hřeben, který rozšiřoval úponovou plochu pro adduk-

tory spodní čelisti. Primitivní charakter dentice spočívá v tom, že je tvořena vysokým počtem 44 zubů; trháky byly tvořeny MVM_2 . Charakteristickými rody jsou např. *Proviverra* (obr. 714) ze středního eocénu Geiseltalu (lokalita poblíž Halle v Německu), ale vyskytující se také v Severní Americe, nebo *Quercytherium* ze svrchního eocénu oblasti Quercy v jižní Francii. Během pozdního eocénu a oligocénu se Hyaenodontidae rozšířili i do Afriky a po celém eurasijském kontinentu, takže před svým zánikem koncem miocénu byli rozšířeni po celé severní polokouli. Příslušníci čeledi Oxyaenidae byli celkovým vzhledem podobní, lišili se však denticí (trháky byly tvořeny M^2/M_3) a tím, že si uchovali některé primitivní znaky (např. končetina byla plantigrádní, dotýkala se podkladu celou plochou).

Celá skupina Creodonta před koncem miocénu vymřela.



Obr. 714 *Proviverra grangeri* (Mammalia, Creodonta, Hyaenodontidae) ze středního eocénu Severní Ameriky. Podle Mattheua, z Piveteaua a kol. (1978).

Šelmy

Systém:

(podle McKenna a Bellové 1997, zjednodušeno)

Řád: Carnivora (sp. paleocén - recent)

Podřád: Feliformia (sp. paleocén - recent)

Čeď: Viverravidae (sp. paleocén - svrch, eocén)

Čeď: Nimravidae (? st. eocén, sp. oligocén - svrch, miocén)

Čeď: Felidae (sp. oligocén - recent)

Čeď: Herpestidae (? svrch, oligocén, sp. miocén - recent)

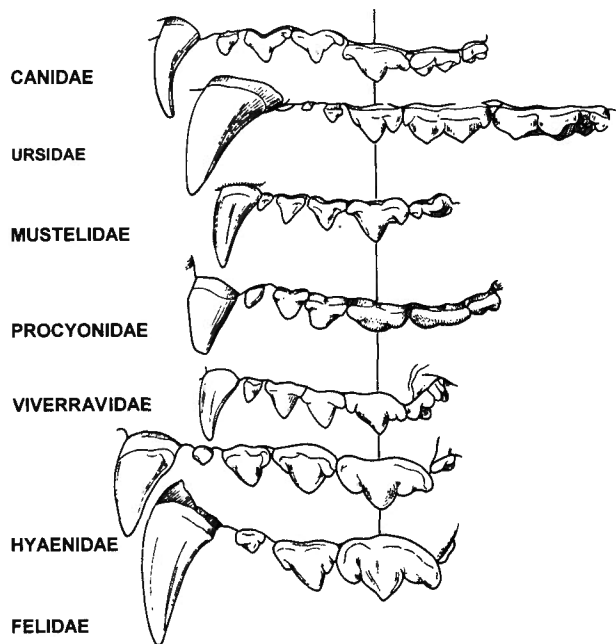
Čeď: Hyaenidae (sp. miocén - recent)

Čeď: Nandiniidae (recent)

Podřád: Caniformia (svrch, paleocén - recent)

- Čeleď: Miacidae (svrch, paleocén - svrch, eocén)
 Čeleď: Canidae (stř. eocén - recent)
 Podřád: Ursida (stř. eocén - recent)
 Nadčeleď: Amphicyonoidea (stř. eocén - svrch, miocén)
 Čeleď: Amphicyonidae (stř. eocén - svrch, miocén)
 Nadčeleď: Ursoidea (svrch, eocén - recent)
 Čeleď: Ursidae (sp. miocén - recent)
 Čeleď: Hemicyonidae (svrch, eocén - sp. pliocén)
 Nadčeleď: Phocoidea (sp. miocén - recent)
 Čeleď: Otariidae (stř. miocén - recent)
 Čeleď: Phocidae (sp. miocén - recent)
 Podřád: Mustelida (svrch, eocén - recent)
 Čeleď: Mustelidae (sp. oligocén - recent)
 Čeleď: Procyonidae (svrch, eocén - recent)

Během paleocenní radiace vznikly vedle masožravců skupiny Creodonta také šelmy (Carnivora). Obě skupiny se nepochybně vyvinuly z hmyzožravých předků. Šelmy jsou velmi diverzifikovanou skupinou (např. potrava je nejen živočišného původu, ale i rostlinná; viz např. medvěd), takže dnes se za jeden z nejvýznamnějších diagnostických znaků považuje dentice, nikoliv vnější vzhled těla nebo způsob života. Z tohoto důvodu byli suchozemské šelmy (dříve shrnované některými autory pod název Fissipedia) a ploutvonožci (nebo také „vodní šelmy“, Pinnipedia) shrnuti do jediného řádu. Charakteristickým znakem šelem je, že mají tendenci k redukci klíční kosti a některých ele-

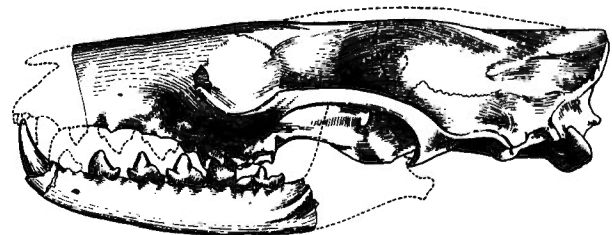


Obr. 715 Část levé svrchní dentice různých skupin šelem. Svislá linie naznačuje pozici horního trháku (4. premoláru, P⁴). U forem, které nejsou výraznými potravními specialisty (např. medvědi), se za trháky zachovaly ještě další zuby, u striktních masožravců (kočky, hyeny) se tyto zuby redukovaly. Podle Grassého, z Piveteaua a kol. (1978).

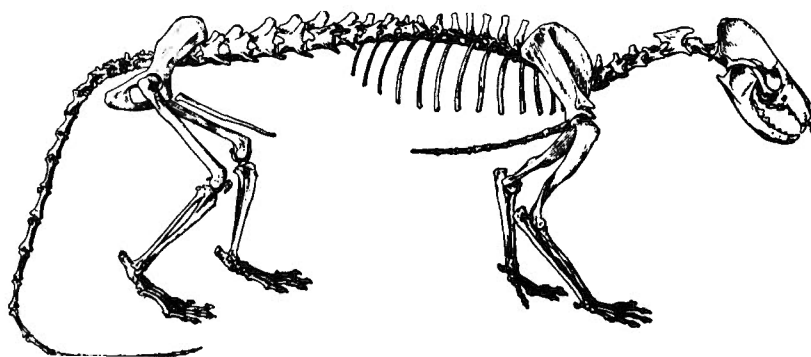
mentu končetin (např. redukce prvního prstu). U striktních masožravců (zejména kočkovitých) se redukovaly zuby ležící za trháky, u méně specializovaných šelem (jejichž potrava zahrnuje i rostlinnou složku) se tyto zuby zachovávají (obr. 715).

Nejstarší šelmy jsou řazeny do čeledi Viverravidae; jedná se o rod *Pappictidops* ze spodního paleocénu Číny a kompletněji zachovaný, ale mnohem pozdější rod *Viverravus* (obr. 716). S výjimkou čeledí Amphicyonidae a Hemicyonidae je možné všechny šelmy, které vznikly po konci eocénu, řadit k liniím, které přežily až do dnešní doby. Nejstarší psovité šelmy jsou reprezentovány rody *Hesperocyon* a *Daphoenus* (obr. 717) ze spodního oligocénu Severní Ameriky. Stojí za zmínku, že do Afriky a Jižní Ameriky pronikly psovité šelmy až v pleistocénu. Moderní rod *Canis* se objevil v pozdním miocénu.

Podobně i nejstarší medvědi jsou spodnooligocenního stáří; reprezentuje je např. rod *Cephalogale*. Moderní medvědi rodu *Ursus* mají svůj původ patrně v rodu *Ursavus* ze spodního miocénu Francie. Přechodné formy jsou známy z raného pliocénu. V pleistocénu žil známý medvěd jeskynní (*Ursus spelaeus*), jehož anatomie je dobře známa díky četným nálezům z jeskynních sedimentů (u nás např. v Moravském krasu). Měl poměrně krátké zadní končetiny. Soudě podle celých, avšak disartikulovaných koster a vyhojených zranění na



Obr. 716 *Viverravus minutus* (Mammalia, Carnivora, Viverravidae) ze středního eocénu Severní Ameriky. Podle Matthewa (1909).



Obr. 717 *Daphoenus vetus* (Mammalia, Carnivora, Canidae) ze spodního oligocénu Severní Ameriky, jeden z nejstarších zástupců psovitých šelem. Podle Piveteaua a kol. (1978).

kostech nalezených ve zbytcích tábořišť neanderťalců, byl jeskynní medvěd jejich častou kořistí. Na konci pleistocénu nebo na samém počátku holocénu vymřel. Rod *Ailuropoda* (panda, známý potravní specialista na bambusové výhonky, přežívající dnes v jihovýchodní Číně) je v Evropě znám od miocénu, *Ailurus* od pliocénu (lokalita Včelaře na Slo-

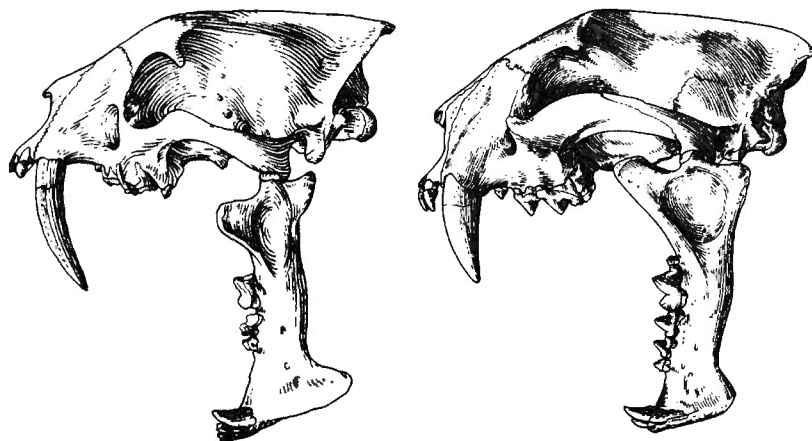
vensku; Kundrát 1997). Pandy se zřejmě odštěpily od raných zástupců čeledi Ursidae (Thenius 1979).

Kočkovité šelmy (Felidae) se vyznačují značně zkrácenou preorbitální částí lebky. Vznikly nepochybně spolu s čeledí Nimravidae ve spodním oligocénu ze společného základu, kterým byla čeleď Viverravidae. Rod *Nimravus* (obr. 718) byl zřejmě základem, z něhož vznikli známí „šavlozubí tygři“, reprezentovaní např. rody *Hoplophoneus* a *Dinictis* (obr. 719). Podobně, i když v mnohem pozdější době, měli prodloužené špičáky „šavlozubí tygři“ z pliocénu a pleistocénu. Ti však patřili již do čeledi Felidae; jsou reprezentováni známými rody *Smilodon*, ale i dalšími, např. *Meganthereon* a *Homotherium* (obr. 720). Také poslední z těchto typických pleistocenních savců vymřel před začátkem holocénu.



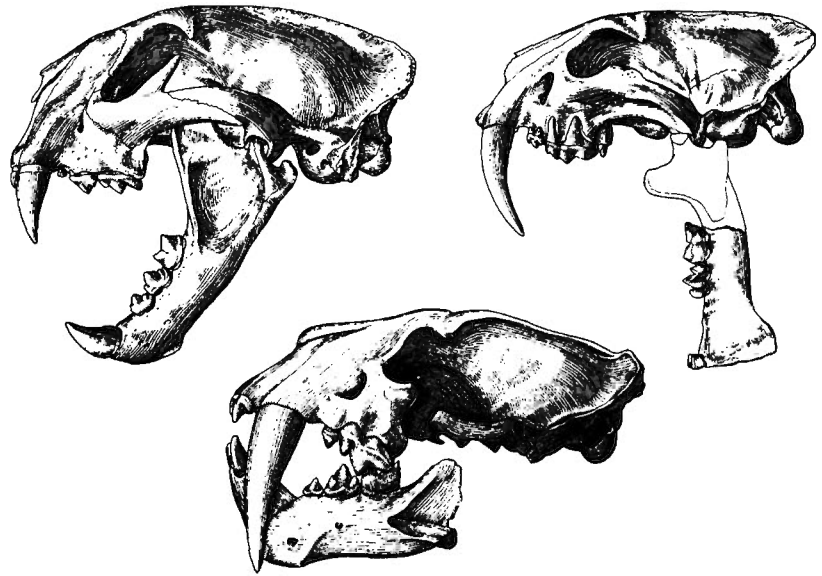
Obr. 718 *Nimravus bumpensis* (Mammalia, Carnivora, Nimravidae) z oligocénu Severní Ameriky. Dosahoval velikosti jaguára až lva. Špičáky a řezáky měl normálně vyvinuty, avšak přední premoláry a stoličky za úrovní trháků se již začaly redukovat. Podle Piveteaua a kol. (1978).

Ploutvonožci (Pinnipedia) se někdy také označují jako „vodní šelmy“ (na rozdíl od „suchozemských šelem“, shrnovaných pod název Fissipedia). V pozdním oligocénu se přizpůsobili vodnímu (mořskému) prostředí, což se projevilo především v změně kostry končetin (prodloužily se články prstů) a redukci ocasu. V důsledku piscivorie se dentice druhotně poněkud unifikovala. Není pochyb o tom, že se ploutvonožci odštěpili z nějaké

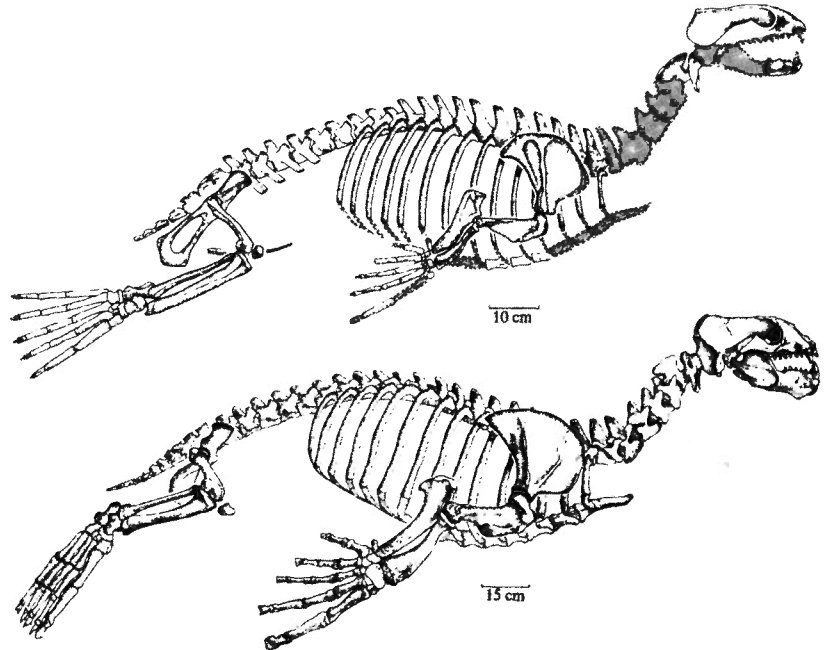


Obr. 719 *Hoplophoneus* (vlevo) a *Dinictis* (vpravo), oligocenní kočkovité šelmy z čeledi Nimravidae. Horní špičáky mohly již dosahovat délky až 10 cm. Na spodní čelisti se vytvořil ventrálně prominující výběžek, který při zavřeném ústním otvoru tvořil pro horní špičák výztuhu (srv. obr. 694,695). Podle Piveteaua a kol. (1978).

Obr. 720 Fossilní zástupci čeledi Felidae. Vlevo rod *Felis*, doložený od spodního pliocénu, vpravo *Meganthereon* a dole *Homothereum*, oba ze svrchního pliocénu Asie. Těmto kočkovitým šelmám předcházeli *Machairodus* ze svrchního miocénu Evropy a jedním z posledních zástupců byl známý *Smilodon*, který v Severní Americe přežil až do konce pleistocénu. Podle Piveteau a kol. (1978).



Obr. 721 Nahoře rekonstrukce primitivního ploutvonožce *Enaliarctos mealsi* ze svrchního oligocénu (? spodního miocénu) Severní Ameriky (Kalifornie), dole pro srovnání recentní *Otaria flavescens*. Na horním obrázku jsou chybějící elementy vytečkovány. Podle Bertové a Raye (1990).



primitivní skupiny terestrických šelem, avšak je sporné, zda z jediné, nebo více (tuleni vznikli podle některých názorů z jiné skupiny než lachtani a mroži; Tedford 1976). Podle Bertové a Raye (1990) jsou však Pinnipedia přirozenou monofyletickou skupinou, která má nejbližší vztahy k čeledi Ursidae. Lachtani jsou paleontologicky nejstarší skupinou ploutvonožců, jejich fosilní záznam pochází již z konce oligocénu až raného miocénu. Na lebce lze vysledovat shodné znaky s primitivními medvědovitými šelmami, což může naznačovat je-

jich původ. Rod *Enaliarctos* (obr. 721) ze svrchního oligocénu nebo spodního miocénu měl ještě články prstů poměrně krátké. Ale i recentní lachtani mají ještě zachované ušní boltce a jejich končetiny mohou být podsunuty pod tělo, a tak umožňovat pohyb na souši. Ze středního miocénu jsou známi mroži, kteří jsou s lachtany bezpochyby blíže příbuzní. O diskusi týkající se původu tulinů byla již zmínka a někteří autoři je odvozují od společného předka s kunovitými šelmami. Jejich nejstarší paleontologické doklady pocházejí

rovněž ze středního miocénu (rody *Leptophoca* a *Montherium*).

Není vyloučeno, že o monofyletickém či polyfyletickém původu ploutvonožců vypovídá rovněž jejich rozšíření (a to jak v minulosti, tak nyní); zatímco lachtani a mroži jsou nacházeni v oblasti Pacifiku, tuleni jsou vázáni na Atlantik a Středozemní moře.

Zajícovci a hlodavci

Systém:

(podle McKenny
a Betlové 1997,
zjednodušeno)

- Řád: Lagomorpha (zajícovci) (? sp. eocén, stř. eocén - recent)
 - Čeleď: Ochotonidae (pišťuchovití) (svrch, eocén - recent)
 - Čeleď: Leporidae (zajícovití) (? sp. eocén, stř. eocén - recent)
- Řád: Rodentia (hlodavci) (svrch, paleocén - recent)
 - Čeleď: Alagomyidae (svrch, paleocén)
 - Čeleď: Laredomyidae (stř. eocén)
- Podřád: Sciuromorpha (svrch, paleocén - recent)
 - Čeleď: Ischyromyidae (svrch, paleocén - sp. miocén)
 - Čeleď: Allomyidae (stř. eocén - stř. miocén)
 - Čeleď: Aplodontidae (svrch, oligocén - recent)
 - Čeleď: Mylagaulidae (svrch, oligocén - sp. pliocén)
 - Čeleď: Theridomyidae (? sp. eocén, stř. eocén - svrch, oligocén)
 - Čeleď: Reithroparamyidae (sp. eocén - stř. eocén)
 - Čeleď: Sciuridae (veverkovití) (svrch, eocén - recent)
 - Čeleď: Eutypomyidae (sp. eocén - stř. miocén)
 - Čeleď: Castoridae (bobrovití) (svrch, eocén - recent)
 - Čeleď: Rhizospalacidae (svrch, oligocén)
- Podřád: Myomorpha (sp. eocén - recent)
 - Čeleď: Protoptychidae (stř. eocén)
 - Čeleď: Armintomyidae (stř. eocén)
 - Čeleď: Dipodidae (tarbíkovití) (sp. eocén - recent)
 - Čeleď: Simimyidae (stř. eocén - svrch, eocén)
 - Čeleď: Muridae (myšovití) (stř. eocén - recent)
 - Čeleď: Myoxidae (sp. eocén - recent)
 - Čeleď: Eomyidae (sp. eocén - pleistocén)
 - Čeleď: Florentiamyidae (sp. oligocén - stř. miocén)
 - Čeleď: Geomyidae (sp. oligocén - recent)
- Podřád: Anomaluromorpha (sp. eocén - recent)
 - Čeleď: Pedetidae (sp. miocén - recent)
 - Čeleď: Parapedetidae (sp. miocén - stř. miocén)
 - Čeleď: Zegdomyidae (sp. eocén - stř. eocén)
 - Čeleď: Anomaluridae (svrch, eocén - recent)
- Podřád: Sciuiravida (sp. eocén - recent)
 - Čeleď: Sciuiravidae (sp. eocén - stř. eocén, ? svrch, eocén)
 - Čeleď: Chapattimyidae (sp. eocén - sp. miocén)
 - Čeleď: Cylindrodontidae (sp. eocén - sp. miocén)
 - Čeleď: Ctenodactylidae (sp. oligocén - recent)
- Podřád: Hystricognatha (svrch, eocén - recent)
 - Čeleď: Tsaganomyidae (sp. oligocén - svrch, oligocén, ? sp. miocén)
 - Čeleď: Hystricidae (dikobrazovití) (? oligocén, sp. miocén - recent)
 - Čeleď: Erethizontidae (svrch, oligocén - recent)
 - Čeleď: Myophiomyidae (sp. oligocén - stř. miocén)
 - Čeleď: Diamantomyidae (svrch, eocén - stř. miocén)
 - Čeleď: Phiomyidae (svrch, eocén - stř. miocén)
 - Čeleď: Kenyamyidae (sp. miocén)
 - Čeleď: Petromuridae (pleistocén - recent)
 - Čeleď: Thryonomyidae (svrch, eocén - recent)
 - Čeleď: Bathyergidae (sp. miocén - recent)
 - Čeleď: Bathyergoididae (sp. miocén)
 - Čeleď: Agoutidae (svrch, eocén - recent)
 - Čeleď: Eocardiidae (svrch, oligocén - svrch, miocén)
 - Čeleď: Dinomyidae (sp. miocén - recent)
 - Čeleď: Caviidae (morčatovití) (stř. miocén - recent)
 - Čeleď: Hydrochoeridae (svrch, miocén - recent)
 - Čeleď: Octodontidae (svrch, oligocén - recent)
 - Čeleď: Echimyidae (svrch, oligocén - recent)

Čeď: Capromyidae (sp. miocén - recent)

Čeď: Heptaxodontidae (svrch, miocén - pleistocén)

Čeď: Chinchillidae (svrch, oligocén - recent)

Čeď: Neoepilemidae (sp. miocén - pliocén)

Čeď: Abrocomidae (sp. miocén)

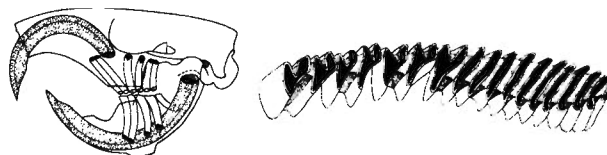
Obě skupiny si jsou fylogeneticky velmi blízké a laici je často považují za jedinou skupinu. Lagomorpha se však liší od hlodavců tím, že mají na horní čelisti vyvinuty dva páry hlodáků (modifikované řezáky), zatímco hlodavci pouze jeden (proto se v minulosti tyto skupiny označovaly jako Duplicidentata a Simplicidentata). Dobře vyvinuté hlodáky jsou jediným společným znakem obou skupin; ostatní části dentice se liší, stejně tak jako řada kosterních znaků.

U zajícovců pár mediálních hlodáků nemá kořeny a roste permanentně během celého života jedince a co do velikosti dominuje. Sklovina je na jejich hlodácích vytvořena pouze na labiální straně. Laterální hlodáky jsou drobné. Za nimi následuje diastema, která je vždy méně rozsáhlá než u hlodavců, protože se u nich zachovávají vždy na horní čelisti tři premoláry (u hlodavců pouze dva), na spodní pouze dva (u hlodavců redukované na jediný). Nejhojnější a nejznámější skupinou zajícovců jsou Leporidae, zahrnující rody *Lepus* (zajíc) a *Oryctolagus* (králík); oba rody jsou známy od raného pliocénu. Nejstarší paleontologické doklady zajícovců však pocházejí již ze středního (a s jistými pochybnostmi ze spodního) eocénu. Z oligocénu je znám kompletně dochovaný *Palaeolagus* (obr. 722). Druhou hlavní skupinou zajícovců jsou pištuchy (Ochotonidae), jejichž nejstarší záznam pochází ze svrchního eocénu. Jsou tedy mladší než zajícovití.

Hlodavci jsou nejpočetnějším řádem savců. Od zajícovců se liší kromě zmíněného jediného páru hlodáků, které jsou bez kořenů, a tudíž perma-

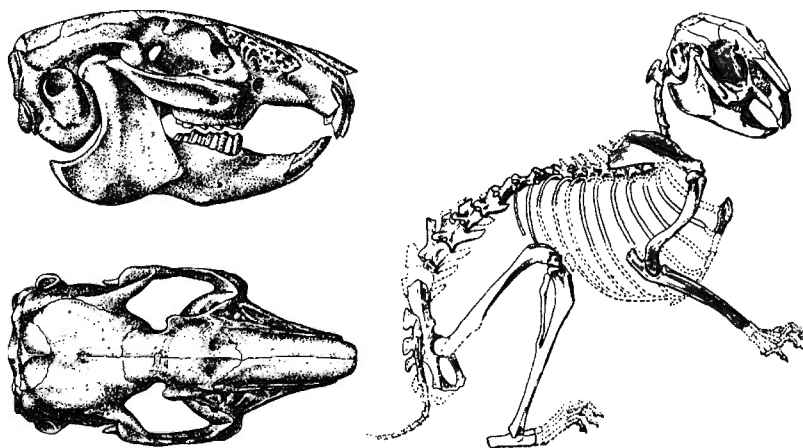
nentně dorůstají (obr. 723), také tím, že mají sklovinu po celém povrchu. Hlodáky permanentně rostou proto, že jejich ostří je neustále obrušováno (jestliže z nějakého nepřírozeného důvodu není růst kompenzován obrušováním, hlodáky s původním zakřivením rostou dále, což v extrémních případech může zamezit pohybu spodní čelisti). Na stoličkách a premolárech, které drtí odolnou rostlinnou potravu, se kousací plochy zubů rovněž obrušují, takže se na povrch dostává vnitřní vrstva dentinu. Poněkud prominující (protože odolnější) vrstva skloviny pak vytváří typický obrazec, který je pro každý druh charakteristický (obr. 723 vpravo), a je proto důležitým určovacím znakem, i když je k dispozici pouze zlomek dentice.

Hlodavci jsou známi od svrchního paleocénu, a jsou tedy paleontologicky starší než zajícovci. Hlavní fylogenetické linie hlodavců se od té doby diverzifikovaly v řadě znaků, z nich nejdůležitější

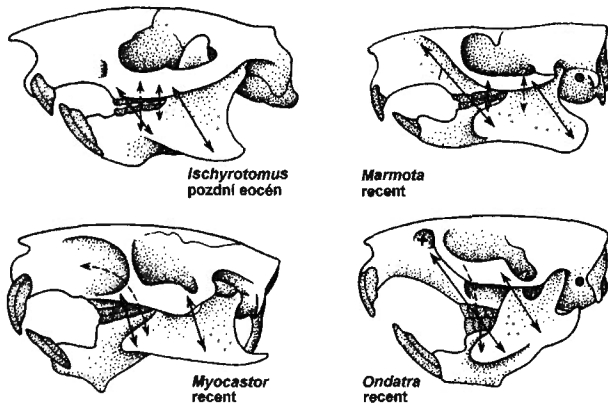


Obr. 723 Vlevo schematické znázornění relativní velikosti horních a spodních hlodavých zubů hlodavců a jejich ukotvení v čelistech (pohled na lebku z levé strany) a pozice premolárů a stoliček za rozsáhlou diastemou. Vpravo poslední premolár a tři stoličky horní čelisti (P^1-M^1) rodu *Hydrochoerus*. Jelikož jsou kousací plochy obroušeny, vystupuje na povrch dentin (znázorněn černě) a povrchová sklovina vytváří charakteristický, často svým průběhem složitý obrazec. Podle Wooda a Schauba, z *Piveteaua a fco.* (1978).

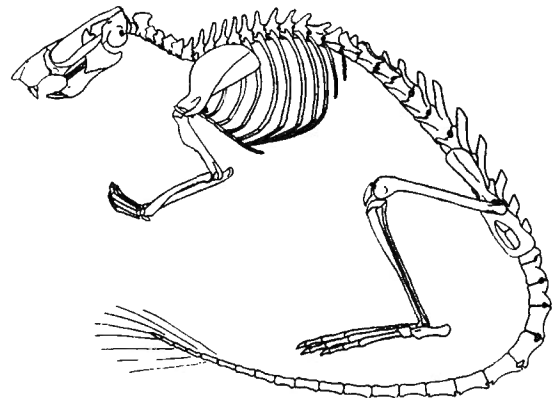
Obr. 722 *Palaeolagus* ze svrchního eocénu až spodního oligocénu Severní Ameriky, jeden z nejstarších zajícovců (Lagomorpha). Na horním levém obrázku je na svrchní čelisti vidět drobný laterální hlodák. Délka těla přibližně 25 cm. Podle Wooda (1940).



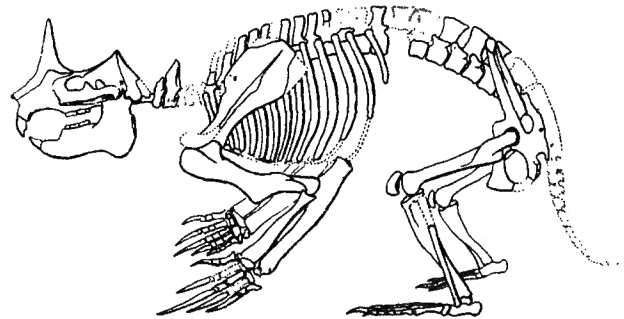
je způsob hlodání, což se projevilo v charakteristickém uspořádání čelistního svalstva (obr. 724). Jejich čelisti se díky tomu mohou pohybovat i v předozadním směru a do stran. V každé hlavní linii hlodavců se tak vytvořil poněkud odlišný svalový systém. Mezi nejstarší hlodavce patří rod *Paramys* a *Reithroparamys* (obr. 725), které jsou fylogeneticky příbuzné dnešním veverkám (Sciuridae). Podobně jako v dnešní době i v minulosti byla mezi hlodavci celá řada hrabavých forem (např. *Epigaulus*; obr. 726). Škála nejrůznějších adaptací hlodavců souvisí s jejich vysokou adaptabilitou, která se projevovala v minulosti i v dnešní době rychlou taxonomickou diverzifikací (viz obr. 2).



Obr. 724 Různé typy uspořádání (průběh a úpony) čelistních svalů hlodavců. Vlevo nahoře zástupce primitivních veverek (podřád Sciuromorpha), vpravo nahoře svišť (recentní zástupce podřádu Sciuromorpha), vlevo dole recentní nutrie (podřád Hystricognatha), vpravo dole ondatra (podřád Myomorpha). Z těchto uspořádání vyplývají různé převládající pohyby čelistí. Podle Piveteau a kol. (1978).



Obr. 725 *Reithroparamys* (Mammalia, Rodentia, Reithroparamyidae) ze spodního až středního eocénu Severní Ameriky. Délka těla přibližně 27 cm. Podle Wooda, z Piveteau a kol. (1978).



Obr. 726 *Epigaulus* (Mammalia, Rodentia, Mylagaulidae), hrabavý hlodavec (viz prodloužené články prstů na přední končetině) z pozdního miocénu až raného pliocénu Severní Ameriky. Celková délka těla přibližně 44 cm. Podle Ábela, z Piveteau a kol. (1978).

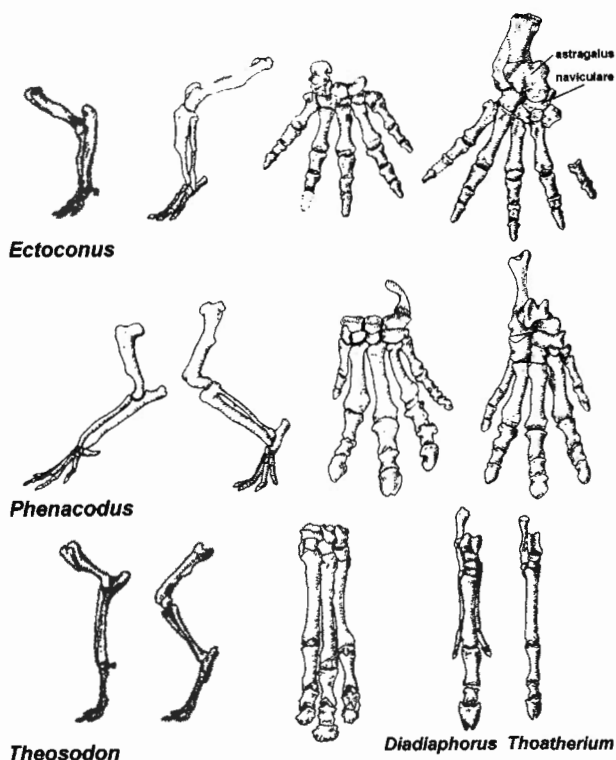
Condylarthra

Název Condylarthra má svůj původ v tom, že astragalus a naviculare (dva tarzální elementy zadní končetiny) jsou spojeny tak, že astragalus vytváří kloubní hlavici, zapadající do kloubní jamky v naviculare (obr. 727 nahoře). Od raněpaleocenních zástupců této skupiny lze velmi dobře anatomicky i stratigraficky odvodit všechny moderní kopytníky, a proto jsou Condylarthra někdy označováni za primitivní kopytníky. Předpokládá se však, že zahrnují předky mnoha dalších řádů placentálních savců, a to jak recentních, tak i vymřelých. Jejich postupné přetváření v moderní skupiny však znesnadňuje odpověď na otázku, kdy vymřeli. Dondávna se mělo za to, že jejich poslední zástupci byli zaznamenáni ze středního miocénu (Hoffstetter

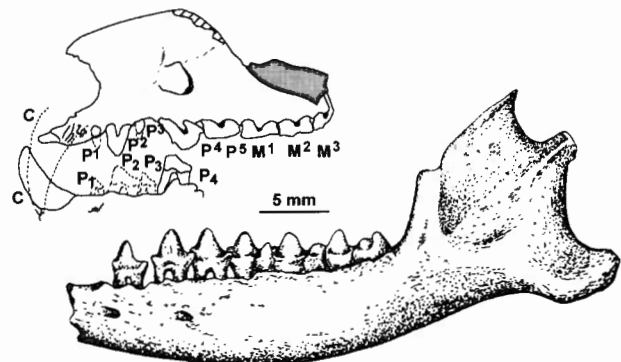
a Soria 1986), jiní autoři však považují tyto pozdní formy za zástupce řádu Litopterna (Cifelli a Guerrero Díaz 1989) a zánik skupiny Condylarthra se klade již do raného oligocénu (Archibald, ex Nessov a kol. 1998).

Stejně tak nejisté je datování jejich vzniku. Za nejstaršího zástupce byl považován *Protungulatum donnae* (obr. 728 dole), původně datovaný do svrchní křídly, nyní do spodního paleocénu. Z tohoto a dalších nálezů v Severní a Jižní Americe je zřejmé, že primitivní kopytníci mají kořeny již v pozdní křídě. To bylo potvrzeno i nálezy ze střední Asie (Nessov a kol. 1998).

Vzhledem k těmto nejasnostem týkajícím se stratigrafického a morfologického vymezení něk-



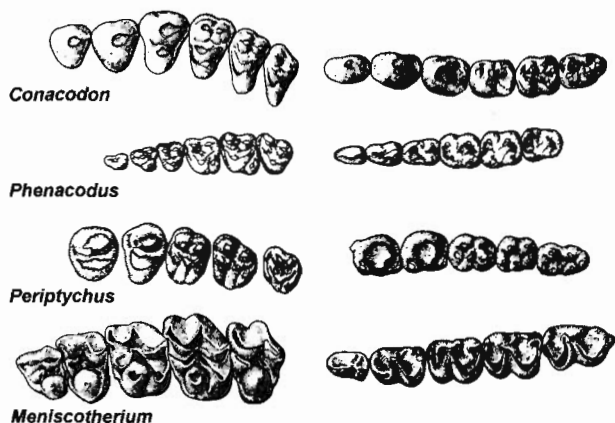
Obr. 727 Evoluční trendy při přetváření končetin primitivních kopytníků. Nahore výchozí stádium u rodu *Ectoconus*, primitivního zástupce skupiny Condylarthra z raného paleocénu Asie a Severní Ameriky. Uprostřed *Phenacodus*, zástupce stejné skupiny z pozdního paleocénu až středního eocénu Evropy a Severní Ameriky. Lze u něj již pozorovat náznaky redukce krajních prstů a naopak prodloužení středního prstu (tedy vývoj směřující k lichokopytníkům). Dole zástupci skupiny Litopterna z miocénu - *Theosodon*, vpravo zadní končetina rodů *Diadiaphorus* a *Thoatherium* v pokročilém stadiu redukce 2. a 4. prstu. Podle Piveteau a kol. (1978).



Obr. 728 Nejstarší archaičtí kopytníci (Condylarthra). Nahore labiální pohled na levou maxilu *Zhelestes temirkazyk* ze svrchní křídý Uzbekistánu, pod ní fragment spodní čelisti *Sorlestes hudan*, rovněž ze svrchní křídý Uzbekistánu. Dole levá spodní čelist *Protungulatum donnae* ze spodního paleocénu (? svrchní křídý) Severní Ameriky. Podle Nessova a kol. (1998) a Sloana a Van Valena (1965).

teří autoři samostatný řád Condylarthra neuznávají a považují jej za umělý taxon (nejnověji Nessov a kol. 1998). Formy do něj řazené označují pouze jako archaické kopytníky. K nim přiřazují i některé formy ze svrchní křídý Asie a Severní Ameriky (čeleď Zhelestidae) a pro toto seskupení byl vytvořen nový taxon Ungulatomorpha. Jeho obsahem jsou podle těchto názorů nejen příslušníci zmíněné skupiny Zhelestidae, zahrnující nejstarší placentály, kteří mají určitý vztah ke kopytníkům, ale i všichni kopytníci (Ungulata). Současné taxonomické přístupy jsou však značně kontroverzní, a proto je zde skupina Condylarthra stále vedena jako samostatný řád.

Nejstaršími placentály, které lze považovat za archaické kopytníky, jsou rody *Zhelestes* (viz obr. 728), *Aspanlestes* a další ze svrchní křídý střední Asie (Uzbekistán). Jsou většinou doloženy jen izolovanými zuby nebo fragmenty ozubených čelistí, ale i z takto omezeného materiálu lze vysledovat podobnost s hlodavci (rod *Tribosphenomys*) nebo primitivními primáty (např. rod *Purgatorius*). O fylogenetických vztazích archaických kopytníků je však obtížné se vyjadřovat, protože podobnosti v utváření dentice mohou být důsledkem konvergentní evoluce (během níž morfologické podobnosti vznikají v důsledku stejného způsobu života i ve zcela nepříbuzných fylogenetických liniích).



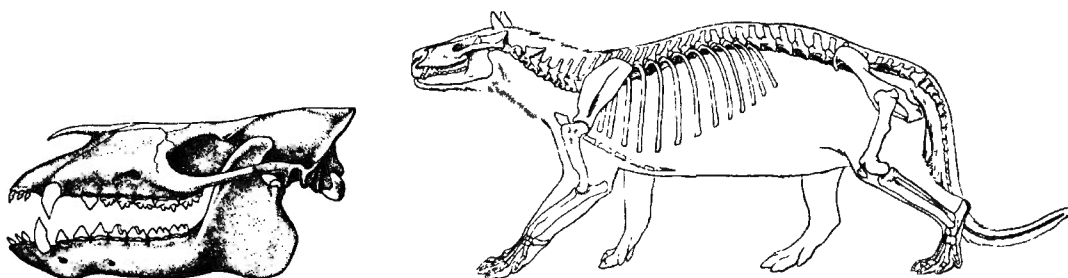
Obr. 729 Změny dentice během evoluce archaických kopytníků (Condylarthra). Vlevo část svrchní dentice, vpravo část spodní dentice. *Conacodon* (P^2-M^3 , P_2-M_3) je ze spodního paleocénu Severní Ameriky, *Phenacodus* ($P^2-M-\backslash$ P_2-M_3) ze svrchního paleocénu až spodního eocénu Evropy a Severní Ameriky, *Periptychus* (P^3-M^3 , P_3-M_3) ze spodního až svrchního paleocénu Severní Ameriky a *Meniscotherium* ($P^3-M-\backslash$ P_3-M_3) ze svrchního paleocénu až spodního eocénu Severní Ameriky. U rodu *Meniscotherium* je již sklovina na kousací ploše porušena a na povrch vystupuje dentin; to je již adaptace k výlučné herbivorii. Podle Piveteau a kol. (1978).

U těchto archaických předchůdců kopytníků lze ještě dobře rozeznat původní insektivorní dentici, avšak hrbolky jsou již širší a zaoblené, z čehož lze usuzovat na postupný přechod na rostlinnou potravu. Trend ve snižování hrbolků a tendence k homodontní morfologii však probíhaly i nadále, což u kopytníků vyústilo v hypsodontní dentici, kdy podobně jako u hlodavců se kousací plocha stoliček obrousila natolik, že na povrch vystupuje dentin (obr. 729).

Paleocenní a eocenní *Condylarthra* však ještě připomínají svým vnějším vzhledem kopytníky jen velmi málo. Většina z nich se spíše podobala šelmám (od nichž je však možné je lehce odlišit podle absence trháků, tedy specializovaných stoliček promínajících nad ostatní). Kromě dentice je však ješ-

tě řada dobrých rozpoznávacích znaků na postkraniálním skeletu, kde se již u paleocenních forem (např. u rodu *Phenacodus*; obr. 730, ale i řady dalších) začínají projevat modifikace končetin, naznačující trendy ke kopytníkům.

Rekapitulujeme-li tedy celou škálu názorů na *Condylarthra*, lze je nejspokojivěji interpretovat jako evoluční mezistupeň, který spojuje primitivní insektivorní křídlové placentály s moderními kopytníky. Bylo by však zjednodušující tvrdit, že tvoří z fylogenetického hlediska přirozený taxon. Jisté však je, že se z okruhu těchto placentálů vyvinuli jak kopytníci (*Artiodactyla*, *Perissodactyla*), tak i jihoameričtí kopytníci (*Litopterna*, *Notoungulata*), ale také chobotnatci (*Proboscidea*) a kytovci (*Cetacea*).



Obr. 730 *Phenacodus primaevus* (Mammalia, *Condylarthra*, *Phenacodontidae*) ze spodního eocénu Severní Ameriky sice ještě vnějším vzhledem připomínal spíše šelmu, na končetinách se však již začaly redukovat vnější prsty (obr. 727) a v dentici se začaly premolary morfologicky přizpůsobovat molárům, což naznačuje přechod od striktní karnivorie k omnivorii (kdy se potrava mohla již částečně skládat i z rostlinné složky). Celková délka těla 1,6 m. Podle Copeho a Scotta, z Romera (1945) a Piveteaua *a kol.* (1978).

Sudokopytníci

Systém:
(podle McKenny
a Bellové 1997)

Řád: *Artiodactyla* (sudokopytníci) (sp. eocén - recent)

Podřád: *Suimorpha* (sp. eocén - recent)

Čeleď: *Raoellidae* (sp. eocén - stř. eocén)

Čeleď: *Choeropotamidae* (stř. eocén - svrch, eocén)

Čeleď: *Suidae* (prasatovití) (? svrch, eocén, sp. oligocén - recent)

Čeleď: *Tayassuidae* (pekarovití) (svrch, eocén - recent)

Čeleď: *Sanitheriidae* (sp. miocén - stř. miocén)

Čeleď: *Hippopotamidae* (hrochovití) (stř. miocén - recent)

Čeleď: *Dichobunidae* (sp. eocén - svrch, oligocén)

Čeleď: *Cebochoeridae* (sp. eocén - sp. oligocén)

Čeleď: *Mixtotheriidae* (sp. eocén - svrch, eocén)

Čeleď: *Helohyidae* (stř. eocén)

Čeleď: *Haplobunodontidae* (? sp. eocén, stř. eocén - svrch, eocén)

Čeleď: *Anthrotheriidae* (stř. eocén - pliocén, ? sp. pleistocén)

Čeleď: *Dacrytheriidae* (sp. eocén - sp. oligocén)

Čeleď: *Anoplotheriidae* (stř. eocén - svrch, oligocén)

Čeleď: *Cainotheriidae* (svrch, eocén - stř. miocén)

Čeleď: *Agriocheridae* (stř. eocén - sp. miocén)

Čeleď: *Oreodontidae* (stř. eocén - svrch, miocén)

Čeleď: *Entelodontidae* (stř. eocén - sp. miocén)

Podřád: *Tylopoda* (stř. eocén - recent)

Čeleď: *Xiphodontidae* (stř. eocén - svrch, eocén, ? sp. oligocén)

Čeleď: *Camelidae* (velbloudovití) (stř. eocén - recent)

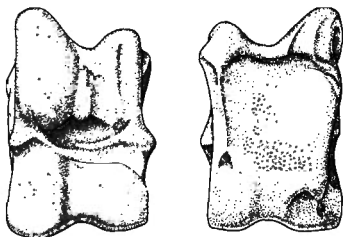
Čeleď: *Oromerycidae* (stř. eocén - svrch, eocén)

Čeleď: *Protoceratidae* (stř. eocén - sp. pliocén)

- Podřád: Ruminantia (přezvýkavci) (sp. eocén - recent)
 Čeleď: Amphimerycidae (sp. eocén - sp. oligocén)
 Čeleď: Hypertragulidae (stř. eocén - stř. miocén)
 Čeleď: Tragulidae (kančilovití) (sp. miocén - recent)
 Čeleď: Leptomerycidae (stř. eocén - stř. miocén)
 Čeleď: Bachitheriidae (sp. oligocén - svrch, oligocén)
 Čeleď: Lophiomerycidae (svrch, eocén - svrch, oligocén)
 Čeleď: Gelocidae (svrch, eocén - svrch, miocén)
 Čeleď: Moschidae (kabarovití) (sp. oligocén - recent)
 Čeleď: Antilocapridae (sp. miocén - recent)
 Čeleď: Palaeomerycidae (? sp. oligocén, svrch, oligocén - svrch, miocén, ? sp. pliocén)
 Čeleď: Hoplitomerycidae (sp. miocén - svrch, miocén)
 Čeleď: Cervidae (jelenovití) (sp. miocén - recent)
 Čeleď: Climacoceratidae (stř. miocén)
 Čeleď: Giraffidae (žirafovití) (sp. miocén - recent)
 Čeleď: Bovidae (turovití) (stř. miocén - recent)

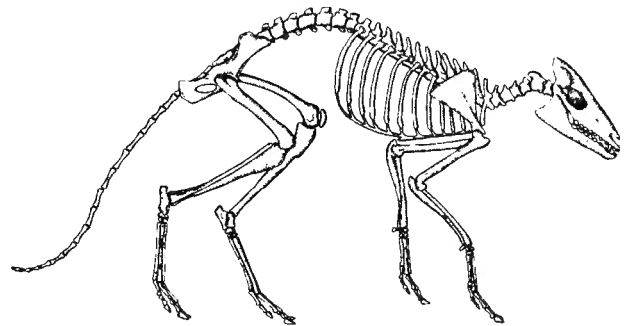
Charakteristickým znakem sudokopytníků je paraxonie, tzn. jejich končetiny se dotýkají podkladu pouze dvěma prsty, třetím a čtvrtým (někdy se proto sudokopytníci nazývají Paraxonia). První prst zcela zanikl, 2. a 5. jsou zachovány jako rudimenty. Ještě v oligocénu však existovali sudokopytníci, kteří měli na přední končetině zachováno všech pět prstů, a pětiprstou končetinu (i když s 1. prstem rudimentárním) měl dokonce ještě rod *Agriochoerus* z raného miocénu. Redukce prstů tedy probíhala rychleji na zadních končetinách a možná to má souvislost i s tím, že zadní končetiny se ve srovnání s předními rychleji prodlužovaly. Tyto změny v počtu prstů s sebou nesly modifikace tarsu a karpu, protože některé z těchto elementů vzájemně splynuly. Typický tvar má astragalus (kost hlezenní), který se podílí svým proximálním i distálním koncem na tvorbě klavického kloubu (obr. 731).

Již z počtu popsanych čeledí je zřejmé, že sudokopytníci byli velmi diverzifikovanou skupinou placentálů, i když jich do dnešní doby přežívá jen poměrně malý počet. Jejich radiace nastala na počátku eocénu, tedy v době značného oteplení, které bylo příznivé pro existenci bohaté vegetace, jejich hlavního potravního zdroje. Mezi nejstarší



Obr. 731 Astragalus (kost hlezenní) soba (*Rangifer*) jako typický příklad morfologie této kosti u sudokopytníků. Proximální i distální konec kosti se podílí na tvorbě klavického kloubu. Vlevo přední strana, vpravo zadní strana. Podle Piveteau a kol. (1978).

zástupce patří *Diacodexis* (obr. 732) ze spodního eocénu Severní Ameriky, Evropy a Asie. Jeho příslušnost k sudokopytníkům je doložena především tvarem astragalu.



Obr. 732 *Diacodexis* (Artiodactyla, Suiformes, Dichobunidae) ze spodního eocénu Evropy, Asie a Severní Ameriky. Jeden z nejstarších sudokopytníků, přibližně velikosti králíka. Podle Rose (1982), z Carrolla (1993).

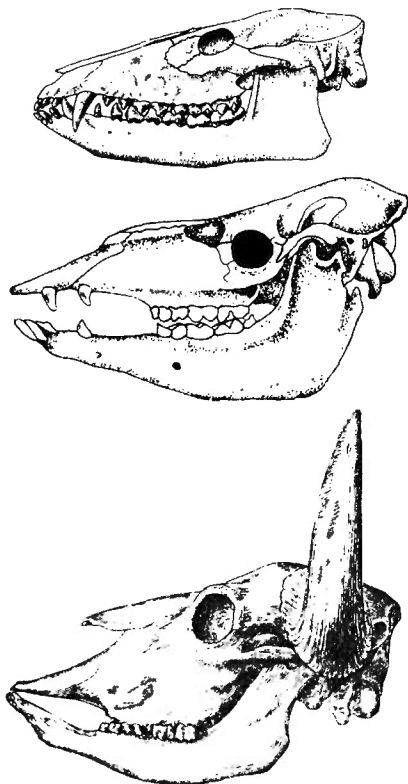
Kromě změn na končetinách se projevily výrazné změny i na dentici. U zmíněných primitivních zástupců byla kompletní, postupně s přechodem k herbivorii se však redukovala. Nejdříve se tato redukce dotkla svrchních řezáků, na rozdíl od špičáků, které zůstaly zachovány nebo dokonce zraohtněly. Spodní špičáky naproti tomu měly tendenci se morfologicky připodobnit řezákům. Nejméně se dentice modifikovala ve skupině Suimorpha, v mnohem větší míře ve skupině Tylopoda a nejvíce u přezvýkavců (obr. 733).

Značně svéráznou skupinou sudokopytníků jsou přezvýkavci (Ruminantia). Striktní herbivorie se u nich projevila nejen na struktuře zubů a složení dentice, ale i výrazným přizpůsobením zažívacího traktu, které umožňuje efektivněji využít jinak obtížně stravitelnou rostlinnou potravu. Žaludek přezvýkavců (obr. 734) se totiž skládá ze čtyř částí: bachoru, čepce, knihy a slezu. V prostorném ba-

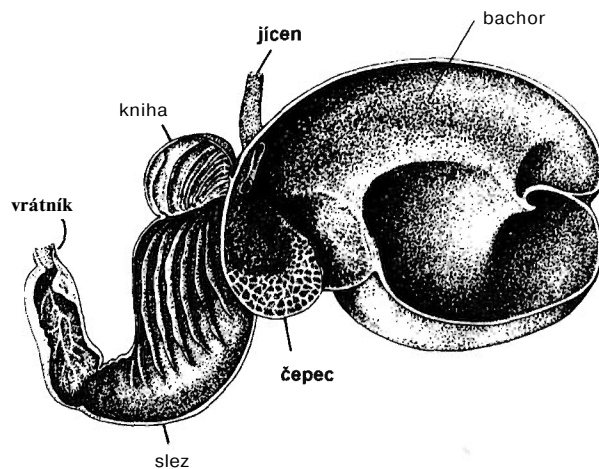
choru (rumen, odtud název Ruminantia), kde je potrava ve větších množstvích shromažďována, a v čepci (reticulum), jehož stěny mají voštinovou strukturu (tím se zvětšuje povrch vylučující trávicí

šťávy), probíhá fermentace potravy činností mikroorganismů (bakterií, prvoků) a část živin se zde vstřebává (např. mastné kyseliny). Takto předtrávená potrava se vrací zpět do ústní dutiny k dalšímu mechanickému mletí (opětnému přežvýkání) a poté znovu putuje do žaludku, tentokrát však první dva úseky míjí, což je umožněno hlubokou rýhou ve stěně čepce, a prochází přímo do knihy (omasum, resp. psalterium). Název této části žaludku pochází od stěn, které jsou tvořeny listovitě složenými vnitřními záhyby. Poté potrava přechází do slezu (abomasum), který jako jediná část žaludku přežvýkavců je homologní s žaludkem ostatních savců (lze jej rozlišit na česlo, fundus a vrátník).

Stojí za zmínku, že nejstarším známým příslušníkem turovitých (Bovidae) je *Eotragus noyei* z miocénu (-18 mil. let) Pákistánu (Solounias a kol. 1995).



Obr. 733 Porovnání lebek zástupců tří hlavních skupin sudokopytníků. Nahoře *Microbunodon minor* (Suiformes, Anthracotheriidae) ze spodního oligocénu Evropy, uprostřed pleistocenní velbloud *Camelops* (Tylopoda, Camelidae) a dole *Bison priscus* (Ruminantia, Bovidae) ze svrchního pleistocénu Ruska. Patrný je rozdílný stupeň redukce zubů. Podle Hiinnermana (1967) a Stahlové, ze Spinara (1984), a podle Gromové (1962).



Obr. 734 Žaludek přežvýkavců. Podle Pernkopfa (1930).

Kytovci

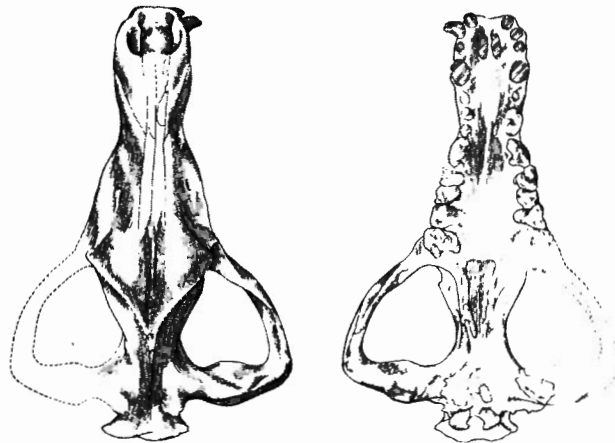
Systém:
(podle McKenny a Bellové 1997, zjednodušeno; viz též Fordyce a Barnes 1994 a Thewissen 1998)

- Řád: Cetacea (kytovci) (sp. eocén - recent)
- Podřád: Archaeoceti (prakytovci) (sp. eocén - svrch, eocén)
- Čeleď: Pakicetidae (sp. eocén)
- Čeleď: Ambulocetidae (stř. eocén)
- Čeleď: Remingtonocetidae (stř. eocén)
- Čeleď: Protocetidae (sp. eocén - stř. eocén)
- Čeleď: Basilosauridae (stř. eocén - svrch, eocén)
- Podřád: Autoceta (? sp. oligocén, svrch, oligocén - pliocén)
- Čeleď: Agorophiidae (svrch, oligocén)
- Čeleď: Squalodontidae (? sp. oligocén, svrch, oligocén - pliocén)
- Čeleď: Rhabdosteidae (sp. miocén - svrch, miocén)
- Podřád: Mysticeti (kosticovci) (sp. oligocén - recent)
- Čeleď: Aetiocetidae (svrch, oligocén)
- Čeleď: Mammalodontidae (? sp. oligocén, svrch, oligocén)
- Čeleď: Cetotheriidae (sp. oligocén - svrch, pliocén)
- Čeleď: Balaenopteridae (plejtvákovití) (? sp. miocén, stř. miocén - recent)

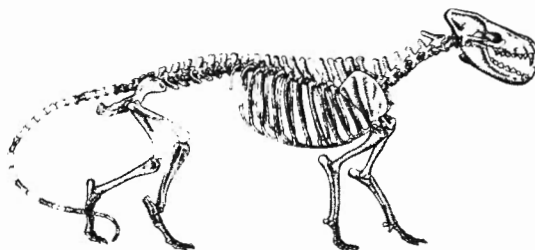
- Čeleď: Balaenidae (velrybovití) (sp. miocén - recent)
 Podřád: Odontoceti (ozubení) (svrch, oligocén - recent)
 Čeleď: Physeteridae (vorvaňovití) (sp. miocén - recent)
 Čeleď: Hyperoodontidae (svrch, oligocén - recent)
 Čeleď: Platanistidae (sp. miocén - recent)
 Čeleď: Delphinidae (delfinovití) (oligocén - recent)
 Čeleď: Pontoporiidae (stř. miocén - recent)
 Čeleď: Lipotidae (miocén)
 Čeleď: Iniidae (? sp. miocén, stř. miocén - recent)
 Čeleď: Kentriodontidae (? svrch, oligocén, stř. miocén - svrch, miocén)
 Čeleď: Monodontidae (narvalovití) (sp. miocén - recent)
 Čeleď: Odobenocetopsidae (pliocén)
 Čeleď: Dalpiazinidae (sp. miocén)
 Čeleď: Acrodelphinidae (sp. miocén - svrch, miocén)
 Čeleď: Phocoenidae (sviňuchovití) (svrch, miocén - recent)
 Čeleď: Albireonidae (svrch, miocén)
 Čeleď: Hemisyntrachelidae (sp. pliocén)

Poznámka: Podle Thewissena (1994) jsou Cetacea, Mesonychia a Artiodactyla shrnováni do společné skupiny Paraxonia. Protože Mesonychia (syn. Acreodi) jsou dnes považováni za fylogenetický základ kytovců (viz níže), shrnují někteří autoři (např. McKenna a Bellová 1997) obě skupiny do jediného řádu s názvem Cete; Mesonychia a Cetacea jsou pak klasifikováni na úrovni podřádů. Kytovci se v důsledku toho posunuli v taxonomické hierarchii o jednu úroveň níže, ale jejich taxonomické členění tím nebylo podstatněji dotčeno. Zde se však pro Cetacea zachovává původní úroveň řádu.

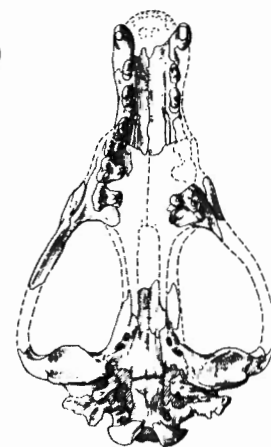
Moderní kytovci jsou cele přizpůsobeni životu ve vodním prostředí (tzn. nejsou schopni pohybovat se na souši) a to se projevilo také ve stavbě jejich středního ucha, jehož pozice se poněkud změnila (Thewissen 1998), a v trendu k uniformitě zubů. Vznikli však ze suchozemských předků blízkých sudokopytníkům. Tuto fylogenetickou návaznost je možné doložit molekulárně (Bertová 1994, Milinkovitch a kol. 1993, Milinkovitch a Thewissen 1997) i paleontologicky. Za pravděpodobný mezičlánek mezi kopytníky a kytovci je považována skupina karnivorních savců Mesonychia (představovaná např. rodem *Andrewsarchus*; obr. 735), blízká sudokopytníkům, nikoliv však šelmám, přestože se jim vzhledově podobá (Novaček 1994b), podobně jako nominální rod *Mesonyx* (obr. 736). Mesonychia dosahovali velikosti lasičky až medvěda a jejich způsob života se pravděpodobně podobal životu dnešních vlků či hyen. Od



Obr. 735 *Andrewsarchus mongoliensis* (Mammalia, Mesonychia) ze svrchního eocénu Číny. Vlevo lebka v dorzálním pohledu, vpravo pohled na ústní patro a mozkovnu z ventrální strany. Blízký příbuzný sudokopytníků a zároveň počáteční stadium fylogenetického vývoje kytovců. Délka lebky přibližně 80 cm. Podle Osborna (1924).



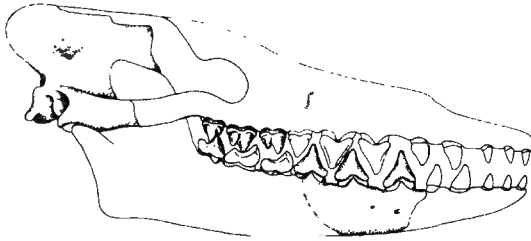
Obr. 736 *Mesonyx* (Mammalia, Mesonychia) ze středního eocénu Severní Ameriky. Vpravo pohled na lebku bez spodní čelisti z ventrální strany. Mesonychia se považují za nejstarší evoluční stadium fylogenetické linie vedoucí ke kytovcům. Podle Scotta (1888), z Carrolla (1993), a podle Matthewa (1909).



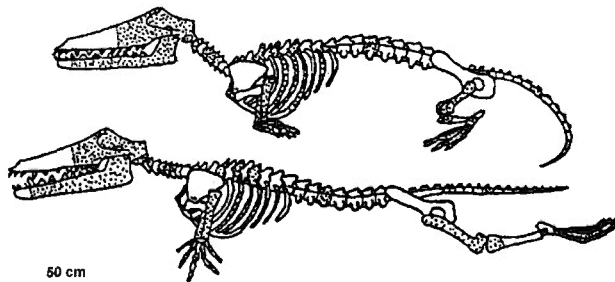
ostatních savců se však lišili svojí denticí, která se již značně podobá dentici kytovců.

Ve fylogenetické posloupnosti směřující ke kytovcům jsou výchozím článkem rody *Pakicetus* (obr. 737), *Nalacetus* a *Ichthyolestes* (čeleď Pakicetidae) ze spodního eocénu severního okraje indického subkontinentu. Tyto rody jsou doloženy pouze zuby a úlomky lebky, ale i z nich je zřejmé, že dentice byla ještě typická pro příslušníky skupiny Mesonychia, struktura ucha však již naznačuje situaci u kytovců (Thewissen 1997). Zmíněné fragmenty nedovolují rekonstruovat celkový vzhled živočichů, protože se však nacházejí v mělkých sladkovodních sedimentech, lze soudit, že to byli ještě víceméně suchozemští živočichové.

Celkovou rekonstrukci vzhledu je možné učinit až u rodu *Ambulocetus* (obr. 738) ze spodního až středního eocénu Pákistánu, který je znám podle téměř kompletní kostry. Mohl se ještě pohybovat po souši (ačkoliv vedl spíše obojživelný způsob života), ale anticipuje již některé vodní adaptace kytovců (Thewissen 1994, Thewissen a kol. 1996), včetně velikosti těla (podle velikosti obratlů je jeho váha odhadována na 720 kg). Je důkazem, že

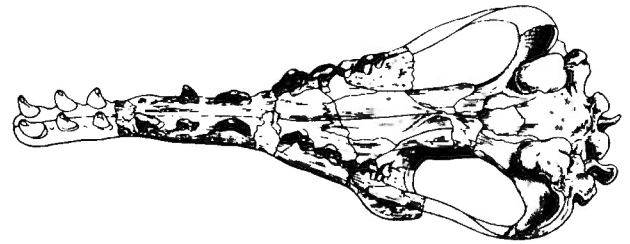


Obr. 737 *Pakicetus* (Mammalia, Cetacea, Pakicetidae) ze spodního eocénu Pákistánu, nejstarší známý kytovec, který žil ještě na souši, podobně jako příslušníci skupiny Mesonychia. Našli se pouze izolované zuby a úlomky neurokrania, délku lebky lze však odhadnout na 30 cm. Podle Gingeriche a kol. (1983).



Obr. 738 *Ambulocetus natans* (Mammalia, Cetacea, Ambulocetidae) ze spodního až středního eocénu Asie (Pákistán). Schematické znázornění pozice těla při pohybu na souši (nahore) a ve vodě (dole). Pohyb ve vodě se uskutečňoval dorzoventrálním pohybem zadních končetin a ocas přitom nehrál žádnou úlohu. Podle Thewissena a kol. (1994).

bezprostřední předci kytovců plavali jako mořská vydra (*Enhydra*), totiž tak, že pohybovali dozadu nataženými zadními končetinami nahoru a dolů, a tím se páteř prohýbala ve vertikální rovině; podobně pohybují ocasní ploutví dnešní velryby. *Ambulocetus* měl ještě poměrně dlouhý ocas (který však nebyl pohybovým orgánem) a také přední a zadní končetiny byly dobře vyvinuty, s funkčními klouby na všech úrovních. Prsty byly zakončeny kopýtky. Reprezentuje klíčové přechodné stadium mezi suchozemskými savci a vodními kytovci (Thewissen a kol. 1994).



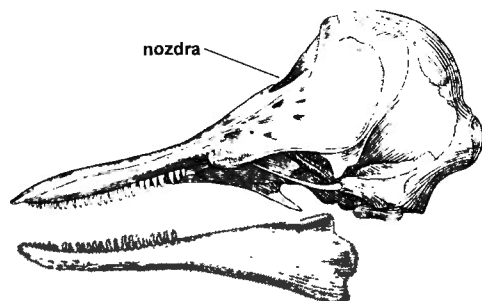
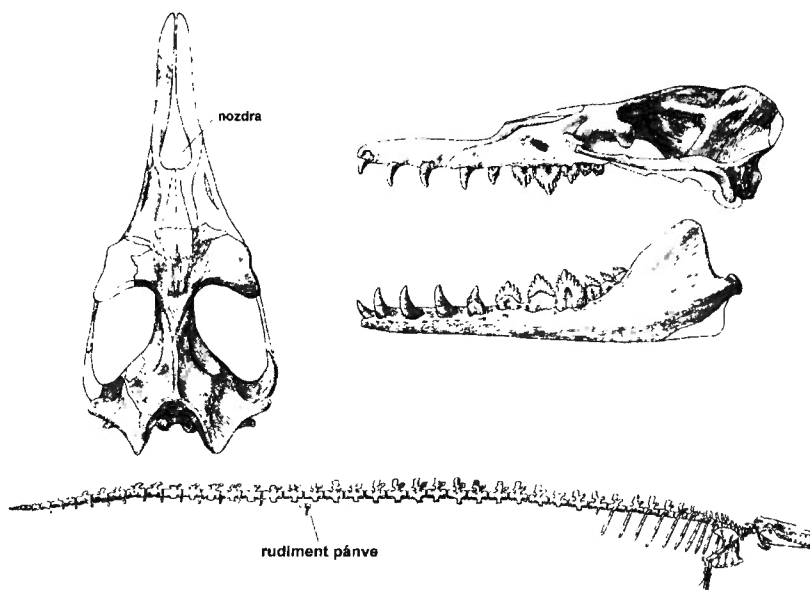
Obr. 739 *Protocetus atavus* (Cetacea, Protocetidae) ze středního eocénu, jeden z nejstarších představitelů fylogenetické linie vedoucí k moderním kytovcům. Podle Fraase, z Peyera (1968).

Pokročilejší formou v evoluci kytovců byl rod *Rodhocetus* z čeledi Protocetidae (Gingerich a kol. 1994). Je geologicky mladší (střední eocén) a má pokročilejší adaptace pro život ve vodním prostředí (krátké krční obratle, velké a oddělené sakrální obratle, redukovaný femur). Byl nalezen, stejně jako rod *Protocetus* (obr. 739), v sedimentech indikujících hlubokomořské prostředí, z čehož lze soudit, že již velmi dobře plaval. Tomu by nasvědčovala i skutečnost, že oproti předcházejícím primitivním formám kytovců měl již kosmopolitní rozšíření.

Všechny jmenované rody nemusejí nutně dokumentovat na sebe navazující stadia fylogenetického vývoje, naznačují však evoluční modifikace, kterými předci kytovců museli projít. Zároveň ale tyto eocenní formy, příslušející do různých fylogenetických linií, naznačují, že trend k přechodu k permanentnímu životu v mořském prostředí nastoupila řada terestrických kopytníků, pouze moderní kytovci však dovedli tento trend do úspěšného konce.

Fylogenetickou souvislost lze vysledovat až u zástupců čeledi Basilosauridae (s rodem *Basilosaurus*; obr. 740) ze svrchního eocénu, kteří se patrně vyvinuli z nějaké formy z okruhu čeledi Protocetidae. Moderní kytovci si buď zachovali zuby (Odontoceti, např. delfín; obr. 741), nebo jim zuby zcela vymizely (Mysticeti; obr. 742) a místo nich

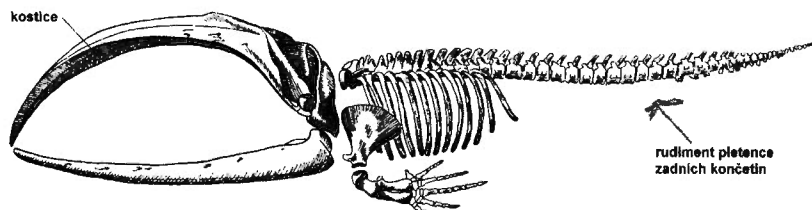
Obr. 740 *Basilosaurus cetoides* (Cetacea, Basilosauridae) ze svrchního eocénu Severní Ameriky. Ačkoliv na lebce se zachovaly ještě některé primitivní znaky (např. heterodontní dentice), postkranální skelet byl již úplně přizpůsoben životu ve vodě. Délka těla největších exemplářů byla 25 m. Podle Kelloga (1936).



Obr. 741 Lebka dnešního delfína *Delphinus delphis* (Cetacea, Odontoceti), představitele moderních ozubených kytovců. Podle Webera (1928).

mají filtrační aparát, kterým získávají potravu v podobě mořského planktonu. Tento filtrační aparát se skládá z tenkostěnných přepážek zvaných kostice, které jsou derivátem rohovitěho epithelu dutiny ústní. Lze ještě připomenout, že u ozubených kytovců se vyvinul zvláštní echolokační systém (chybí u kosticovců), který slouží ke vzájemné komunikaci a pro orientaci. Možná v souvislosti s tím se u nich obě nozdrý spojily v jedinou, která je obklopena asymetricky uspořádanými kostmi střechy lebeční, zatímco u kosticovců se zachovaly obě nozdrý oddělené.

Obr. 742 Kostra recentní velryby grónské *Balaena mysticetus* (Cetacea, Balaenidae). Podle Webera (1928).



Lichokopytníci

Systém:
(podle McKenny
a Bellové 1997)

- Řád: Perissodactyla (lichokopytníci) (sp. eocén - recent)
- Podřád: Hippomorpha (sp. eocén - recent)
 - Čeleď: Equidae (sp. eocén - recent)
 - Čeleď: Palaeotheriidae (sp. eocén - sp. oligocén)
- Podřád: Ceratomorpha (sp. eocén - recent)
 - Čeleď: Brontotheriidae (? sp. eocén, stř. eocén - sp. oligocén)
 - Čeleď: Anchilophidae (stř. eocén - svrch, eocén)
 - Čeleď: Eomoropidae (sp. eocén - svrch, eocén)
 - Čeleď: Chalicotheriidae (svrch, eocén - sp. pleistocén)
 - Čeleď: Hyracodontidae (sp. eocén - sp. miocén)
 - Čeleď: Rhinocerotidae (stř. eocén - recent)
 - Čeleď: Helalietidae (sp. eocén - sp. oligocén, ? svrch, oligocén)
 - Čeleď: Isectolophidae (sp. eocén - stř. eocén)

Čeleď: Lophiodontidae (sp. eocén - svrch, eocén)

Čeleď: Deperetellidae (stř. eocén - sp. oligocén)

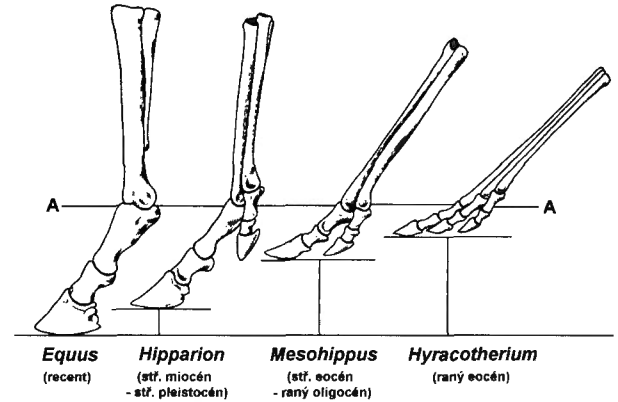
Čeleď: Lophialetidae (stř. eocén - svrch, eocén)

Čeleď: Tapiridae (sp. oligocén - recent)

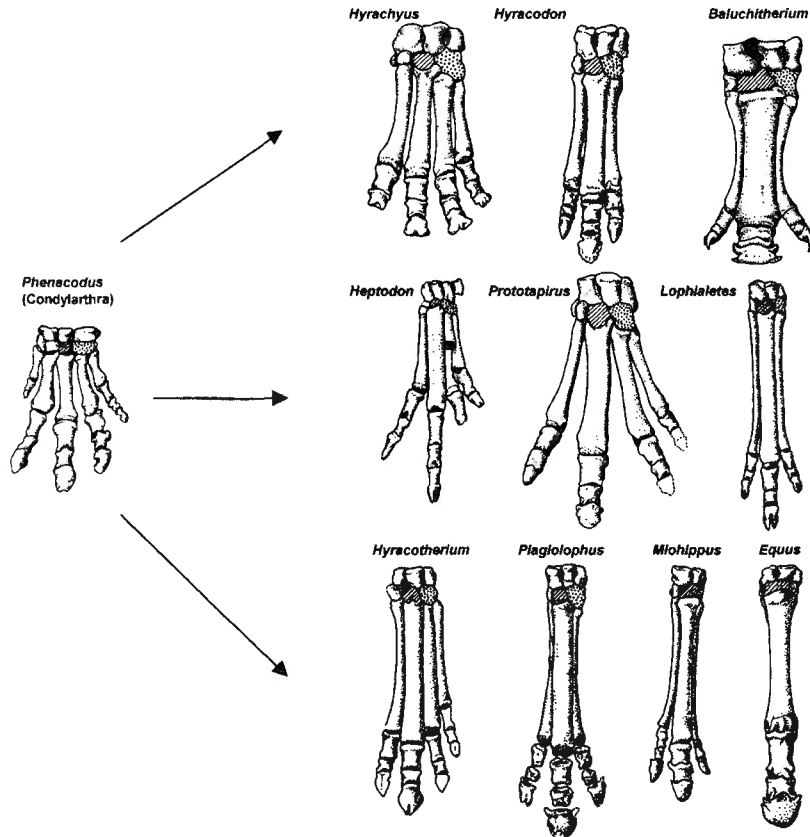
Lichokopytníci jsou skupinou, jejíž příslušníci mají podobně jako sudokopytníci, Mesonychia a nejstarší kytovci končetiny opatřené kopyty (výjimkou je specializovaný *Chalicotherium*), avšak jejich prsty se redukovaly na lichý počet (alespoň na zadní končetině, protože u recentního tapíra a některých vymřelých forem z eocénu a oligocénu se na přední končetině zachovaly čtyři prsty; *Chalicotherium* má dokonce zachován rudiment 1. prstu). Tato redukce prstů (obr. 743) se vyvíjela současně s postupným stavěním končetiny na prsty (digitigrádní chůze), až se končetina posléze dotýkala podkladu pouze kopytem (unguligrádní chůze; obr. 744). Zároveň se prodlužovaly články prstů, a tím celá končetina. Toto vše nepochybně souviselo s rychlým pohybem na travnatých stepích, neboť travní vegetace je hlavním potravním zdrojem většiny lichokopytníků.

Současně s proměnami končetin probíhaly změny na dentici (obr. 745). Zuby nejstarších forem měly ještě kousací plochu opatřenou hrbolky, tak jak tomu bylo u jejich předků ze skupiny Condyl-

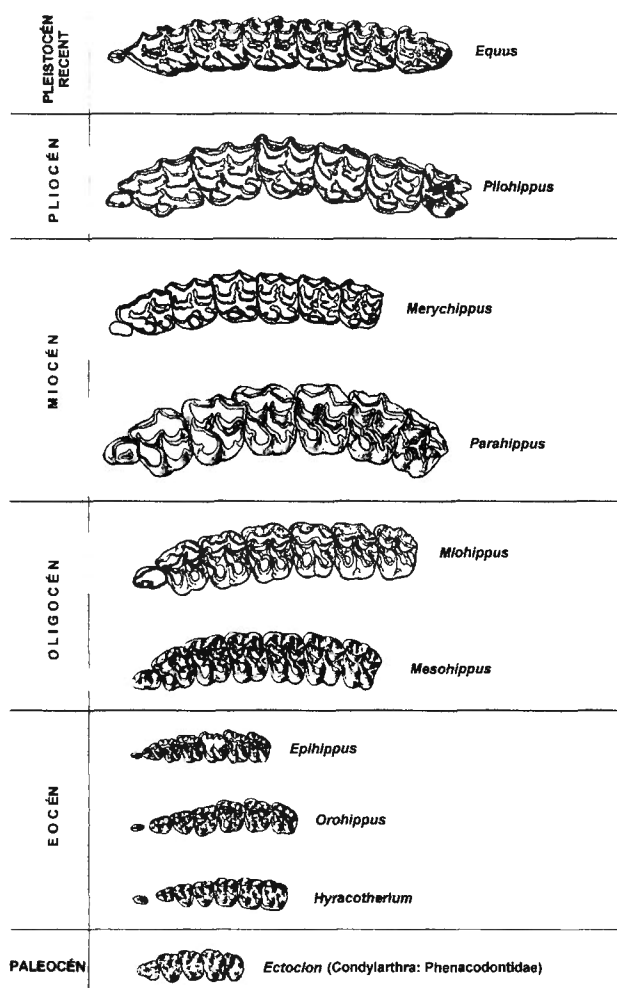
artha (viz výše). Hrbolky později začaly splývat, takže se vytvořily na povrchu kousací plochy zubů ostré hrany; premoláry se přitom morfologicky přizpůsobovaly tvaru stoliček (tzv. molarizace pre-



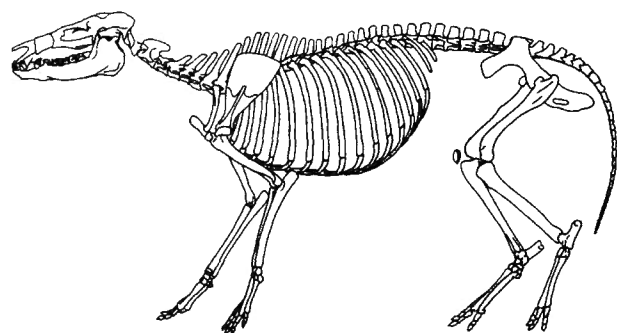
Obr. 744 Evoluce přední končetiny koňovitých. Čára A-A spojuje špičkový kloub. Zřejmá je změna postavení končetiny, protažení článků 3. prstu a redukce ostatních prstů. Podle Sondaara (1969).



Obr. 743 Příkladů paralelní evoluce levé přední končetiny v některých fylogenetických liniích lichokopytníků ze strukturálního základu představovaného archaickým kopytníkem ze skupiny Condylartha (rod *Phenacodus*). V horní řadě evoluce nosorožcovitých - *Hyrachyus* žil v raném až středním eocénu, *Hyracodon* v pozdním eocénu až raném oligocénu, *Baluchitherium* (který je synonymem rodu *Paraceratherium*) v raném miocénu. Uprostřed je evoluce tapírovitých - *Heptodon* z čeledi Helaeletidae žil v raném až středním eocénu, *Prototapirus* ve středním oligocénu a *Lophialetes* v pozdním eocénu. Dole evoluce koňovitých - vlevo *Hyracotherium* z raného eocénu, dále *Plagiolophus* (Palaeotheriidae; postranní slepá linie, která však navazuje na *Hyracotherium*) z pozdního eocénu, *Miohippus* z pozdního oligocénu a zcela vpravo recentní kůň. Podle Piveteau a kol. (1978).



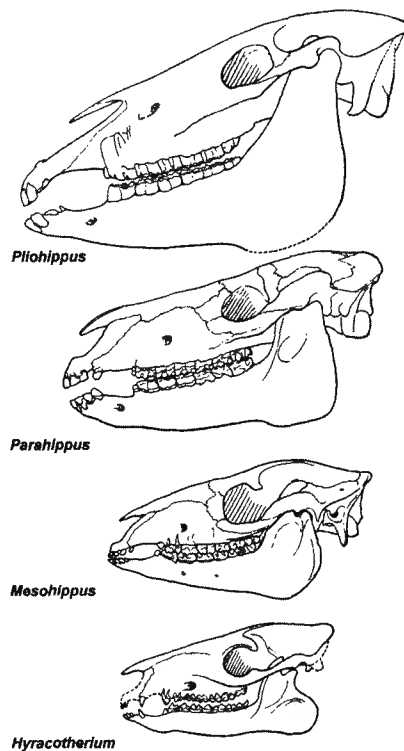
Obr. 745 Nejdůležitější stadia evoluce koňovitých dokumentovaná na stoličkách horní čelisti. Je patrné, že z individuálních stoliček, jejichž kousací plocha byla pokryta hrbolky, se vytvořila unifikovaná soustava stoliček se složitě zvrásněnými kousacími listami, které vznikly spojením původně samostatných hrbolků. Podle Gregoryho (1951).



Obr. 746 *Hyracotherium* (Perissodactyla, Equidae) ze spodního eocénu Severní Ameriky a Evropy. Výchozí stadium evoluce koňovitých. Dosahoval velikosti foxteriéra. Podle Younga (1964), ze Spinara (1984).

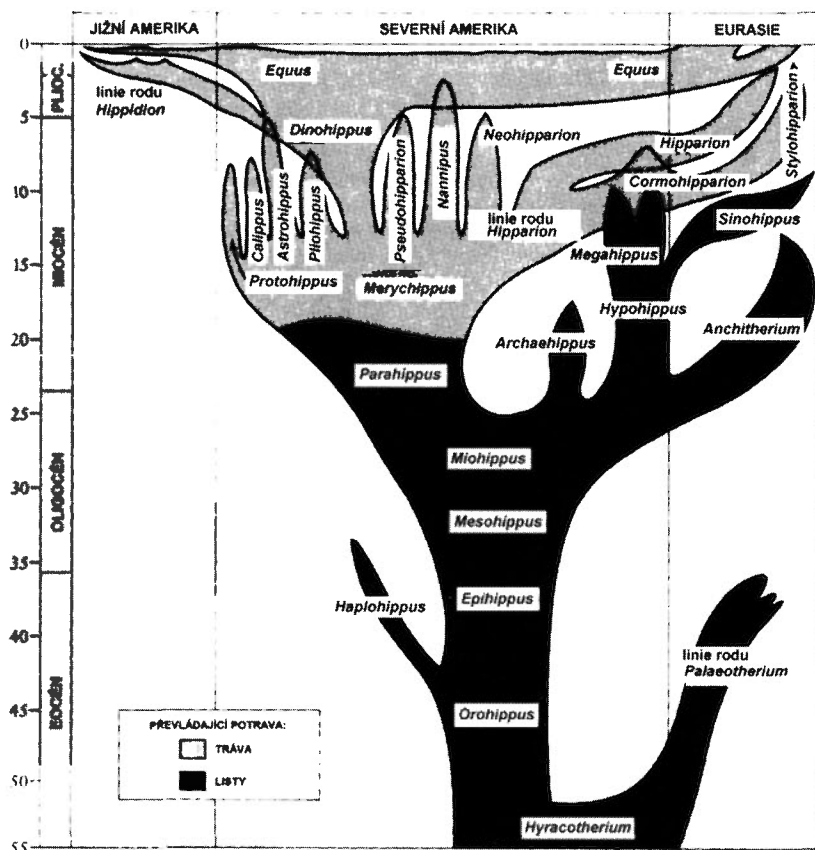
molárů). Zubní korunky se zvyšovaly (nepochybně jako adaptace na zvýšený obrus v důsledku konzumace potravy bohaté na celulózu), takže během evoluce koňovitých se například korunky stoliček zvýšily až na 8 cm (zuby s vysokými korunkami se označují jako hypsodontní dentice). Kousací plochu v depresích mezi kousacími hranami vyplňuje cementová vrstva, která sem přerůstá z periferie zuby.

Lichokopytníci vznikli na přelomu paleocénu a raného eocénu ze skupiny Condylarthra, nejspíše z okruhu čeledi Phenacodontidae (viz obr. 730). Od příslušníků této skupiny lze poměrně dobře odvodit rod *Hyracotherium* (obr. 746)*, který je nejprimitivnějším zástupcem lichokopytníků, a další mezistadia fylogenetické linie koňovitých (viz bar. příl. obr. 46), která je jednou z nejlépe paleontologicky doložených evolučních sekvencí (obr. 747, 748). Příslušníci rodu *Hyracotherium* byli drobní a jejich zubní vzorec byl stejný jako



Obr. 747 Evoluce lebky v rámci fylogenetické linie koňovitých od raného eocénu do pliocénu. Pozornost zasluhuje kromě jiného postupná redukce špičáku. Podle Gregoryho (1951).

* Jeho neplatné synonymum *Eohippus* vzniklo na základě popisu fosilního materiálu, který nepatřil fosilnímu koni, a k materiálu severoamerických fosilních koní bylo vztaheno až později.



Obr. 748 Schéma fylogeneze koňovitých (Equidae). Podle MacFaddena (1985).

u ostatních primitivních placentálů (3 1 4 3 na horní i dolní čelisti). Nicméně již zde byla za špičáky vytvořena diastema. Byli rozšířeni v Severní Americe a v Evropě. Avšak zatímco v Evropě se z tohoto základu vyvinula poměrně nepočetná skupina Palaeotheriidae, jejíž příslušníci se podobali vnějším vzhledem více tapířům než koním, a již v raném oligocénu vymřela, v Severní Americe byli koňovití velmi úspěšní (v eocénu to byli na tomto kontinentu nejhojnější savci) a rychle se vyvíjeli. Ve středním a pozdním eocénu navázaly na rod *Hyracotherium* poněkud větší rody *Orohippus* a *Ephippus*, v oligocénu *Mesohippus*. Ten již dosahoval velikosti ovce a měl 5. prst zcela redukovaný.

Na rod *Mesohippus* navázal v miocénu jako další článek v linii koňovitých rod *Miohippus*, zároveň se však z něj odštěpila linie, která pronikla do východní Asie a Evropy a byla reprezentovaná především známým rodem *Anchetierium* a na něj navazujícími rody *Megahippus* a *Sinohippus*. Tato linie počátkem pliocénu vymřela. Na severoamerickém kontinentu však evoluce koňovitých úspěšně pokračovala rodem *Parahippus* a na něj navazujícím miocenním rodem *Merychippus* (čti merykhipus). Během této fáze evoluce se neustále

zvětšovala velikost těla, zmenšovaly se špičáky a zvětšovala se diastema mezi předními zuby a premoláry. Orbita se zezadu uzavřela a zcela se oddělila od spánkové jámy. Přibližně v této fázi evoluce se začaly deprese na kousací ploše zubů vyplňovat cementem, který tak zvýšil odolnost kousací plochy zubů proti obrusu. Premoláry i stoličky měly již tvar jako u dnešních koňů. Končetiny však měly ještě tři prsty, ale váha spočívala již výlučně na středním. Evidentně se tak zrychlil pohyb a koňovití díky tomu pronikli do otevřených travnatých stepí, které v Severní Americe během miocénu postupně nahrazovaly lesy. Koňovití tak přešli ve své potravě od listů k travní vegetaci.

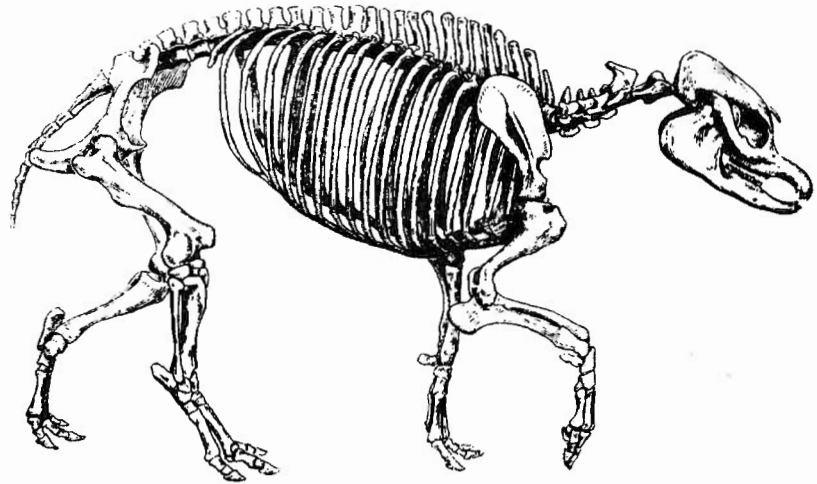
Na přelomu miocénu a pliocénu se z rodu *Merychippus* vyvinul *Hipparion*, charakterizovaný odlišnou morfologií zubů (stále ještě izolovaný protocon na horních stoličkách) a hlubokými orbitami. *Hipparion* (a další příbuzné rody *Cormohipparion* a *Stylohipparion*) představuje druhou vlnu, která pronikla ze Severní Ameriky do Eurasie a dokonce až do Afriky (*Hipparion* zde přežil až do pleistocénu). Avšak i tato linie vymřela.

V Severní Americe však evoluce koňovitých opět úspěšně pokračovala a v miocénu se zde roz-

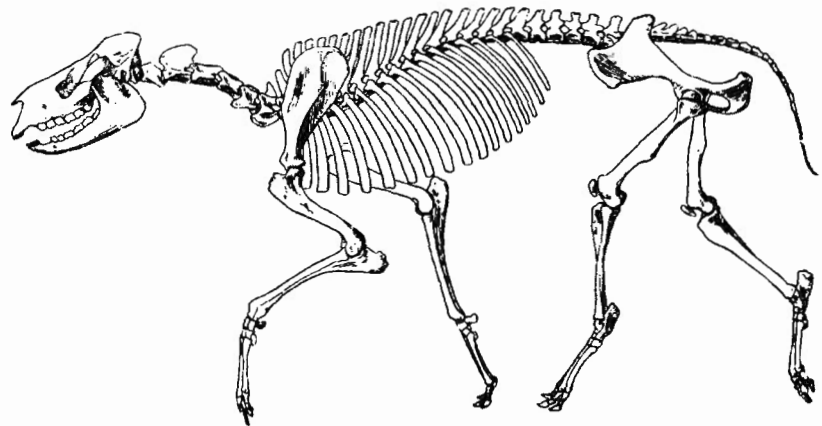
různila do poměrně velkého počtu samostatných linií, reprezentovaných rody *Pliohippus*, *Astrohippus*, *Nannipus* a dalšími, mezi nimiž byl i rod *Dinohippus*. Z něj se v raném pliocénu vyvinul rod *Hippidion*, představitel linie, která po vytvoření pevninského spojení mezi Severní a Jižní Amerikou pronikla na jih, kde však ještě před koncem pleistocenu vymřela. Z rodu *Dinohippus* se však vyvinul i moderní kůň *Equus* a ten pronikl po zachovaném pevninském spojení v Beringově úžině do Eurasie (což byla již třetí invaze koňovitých ze Severní Ameriky na eurasijský kontinent), ale také přes Panamskou šíji do Jižní Ameriky.

Porovnáme-li recentní lichokopytníky s jejich paleocenními předky ze skupiny Condylarthra, pak na nejnižším evolučním stupni zůstali tapíři (obr. 749). Již v raném eocénu byli morfologicky odlišní od nejprimitivnějších koňovitých, přestože s nimi měli shodné geografické rozšíření na všech kontinentech severní polokoule. Z forem podobných tapírům se ve svrchním eocénu odštěpila linie vedoucí k nosorožcům. Jedním z jejích nejstar-

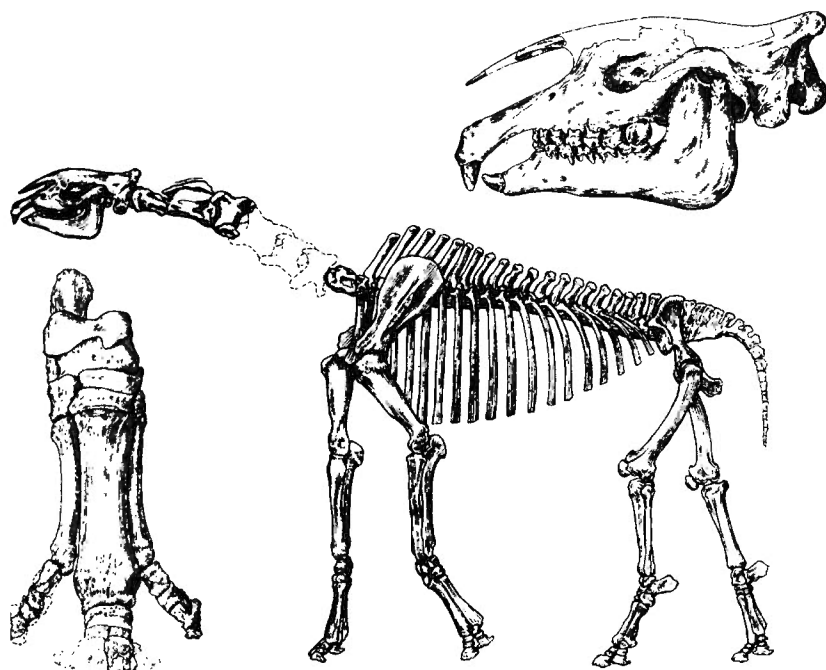
ších zástupců je rod *Hyracodon* (obr. 750), který byl spolu s dalšími zástupci čeledi Hyracodontidae ještě poměrně malý a nepochybně dobře běhal, o čemž svědčí jeho končetiny zakončené třemi prsty. Z těchto forem se pak v Asii během oligocénu vyvinuly obří formy, reprezentované například rodem *Indricotherium* (obr. 751) a *Baluchitherium*. V Severní Americe vznikla druhá vývojová linie, která nedosahovala takových velikostí jako oba zmíněné rody. Výrazným trendem byla redukce přední části dentice, zvláště na horní čelisti, takže řezáky a špičáky vymizely (řezáky se zachovaly pouze na spodní čelisti). Tito zástupci brzy pronikli do Eurasie (obr. 752) a dále do Afriky; na obou kontinentech jsou známi od pozdního oligocénu, resp. od raného miocénu. V Severní Americe během pliocénu vymřeli, avšak v Eurasii byli hojní v pliocénu (např. dvourohý *Dicerorhinus*; obr. 753) a přežili až do pleistocenu (srstnatý nosorožec *Ceolodonta*; obr. 754). Dnešní nosorožci jsou svým rozšířením omezeni pouze na Afriku a jihovýchodní Asii.



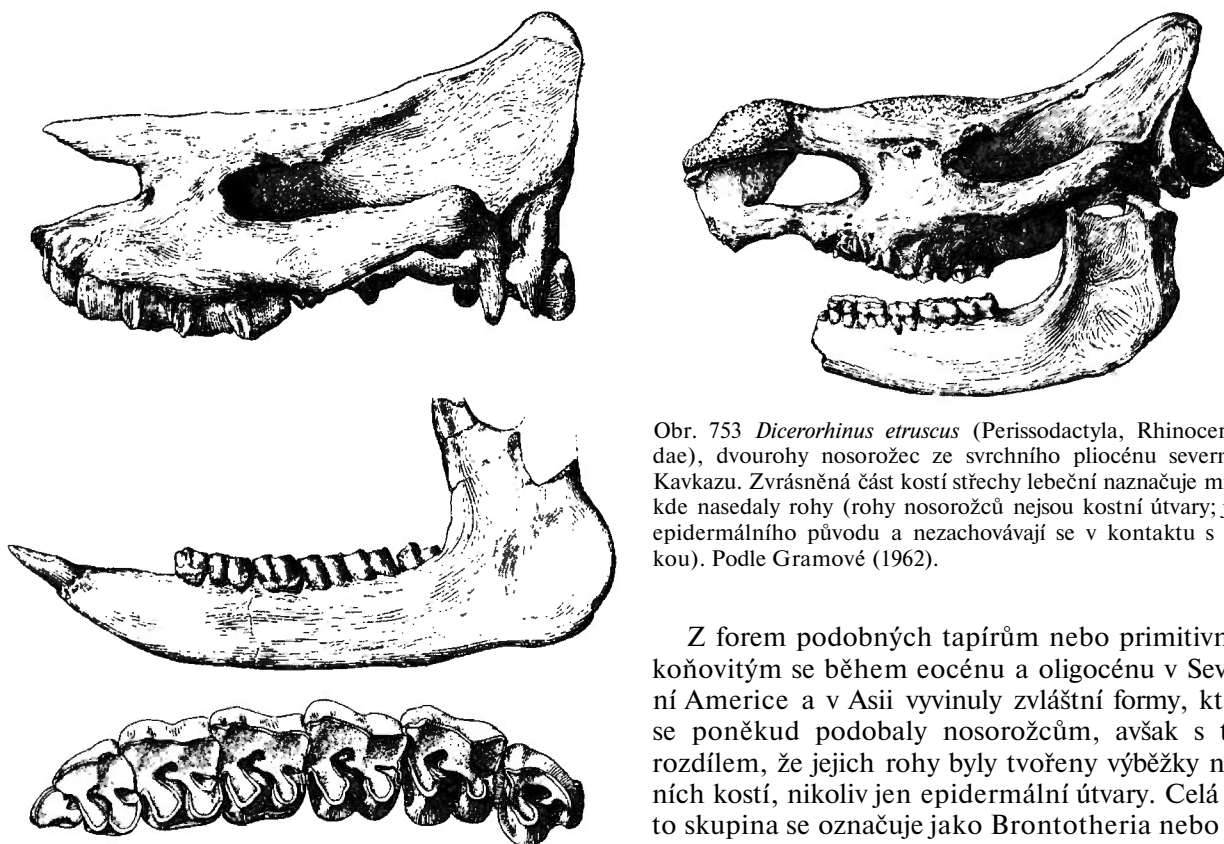
Obr. 749 Tapír jihoamerický (*Tapirus terrestris*; Perissodactyla, Tapiridae) je představitelem nejprimitivnějších recentních lichokopytníků. Navazuje na podobně staré oligocenní a eocenní formy. Podle Gromové (1962).



Obr. 750 *Hyracodon nebraskensis* (Perissodactyla, Hyracodontidae) ze středního eocénu až spodního oligocénu Severní Ameriky. Tyto formy stály na bázi fylogenetické linie vedoucí k dnešním nosorožcům. Délka těla přibližně 1,5 m. Podle Scotta (1896), z Gromové (1962).



Obr. 751 *Indricotherium transouralicum* (Perissodactyla, Hyracodontidae) ze středního oligocénu Kazachstánu. Vpravo nahoře lebka, vlevo část přední končetiny. Dosahoval délky 9 m, čímž se řadil mezi největší suchozemské savce. Podle Gramové (1962).



Obr. 752 Lebka *Aceratherium incisivum* (Perissodactyla, Rhinocerotidae), primitivního zástupce fylogenetické linie nosorožců ze svrchního miocénu Moldávie. Dole řada horních zubů (P¹-M¹). Podle Gramové (1962).

Obr. 753 *Dicerorhinus etruscus* (Perissodactyla, Rhinocerotidae), dvourohy nosorožec ze svrchního pliocénu severního Kavkazu. Zvrásněná část kostí střechy lebeční naznačuje místa, kde nasedaly rohy (rohy nosorožců nejsou kostní útvary; jsou epidermálního původu a nezachovávají se v kontaktu s lebkou). Podle Gramové (1962).

Z forem podobných tapírům nebo primitivním koňovitým se během eocénu a oligocénu v Severní Americe a v Asii vyvinuly zvláštní formy, které se poněkud podobaly nosorožcům, avšak s tím rozdílem, že jejich rohy byly tvořeny výběžky nosních kostí, nikoliv jen epidermální útvary. Celá tato skupina se označuje jako Brontotheria nebo Titanotheria (v systému, který je uveden výše, se této linii přiznává úroveň čeledi). Výchozí formou byl rod *Eotitanops* ze spodního eocénu, který byl zcela bezrohý, a poslední formy z raného a středního

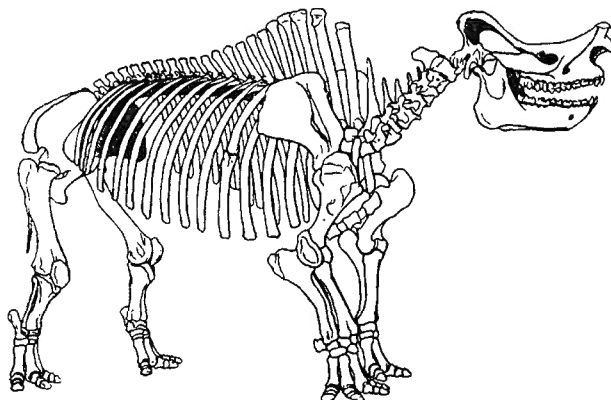
oligocénu, např. rody *Brontops* a *Brontotherium* (obr. 755), měly již na rostrální části lebky výrazné a rozvětvené rohy (obr. 756). Před koncem oligocénu však celá linie vymřela.

Poněkud aberantní skupinou lichokopytníků byla čeleď Chalicotheriidae. Nominální rod *Chalicotherium* (obr. 757) z miocénu Evropy měl zadní končetiny výrazně kratší než přední a má se za to,

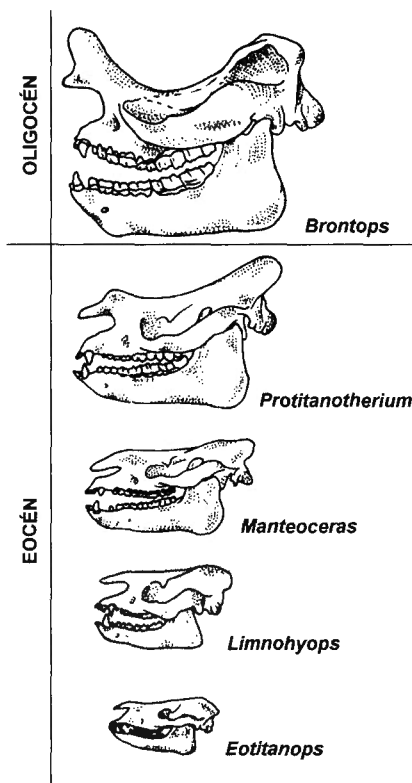
že tato pozice těla mu umožňovala využívat vyšší úroveň stromového porostu. Rod *Morops* měl naproti tomu vzhled robustního koně; na rozdíl od něj však u obou rodů byla končetina víceprstá a prsty byly zakončeny drápotivými rozeklanými kopýtky, která mohla být zatažitelná (podobně jako drápy u kočkovitých šelem). Vymřeli v pliocénu (v Severní Americe až v pleistocénu).



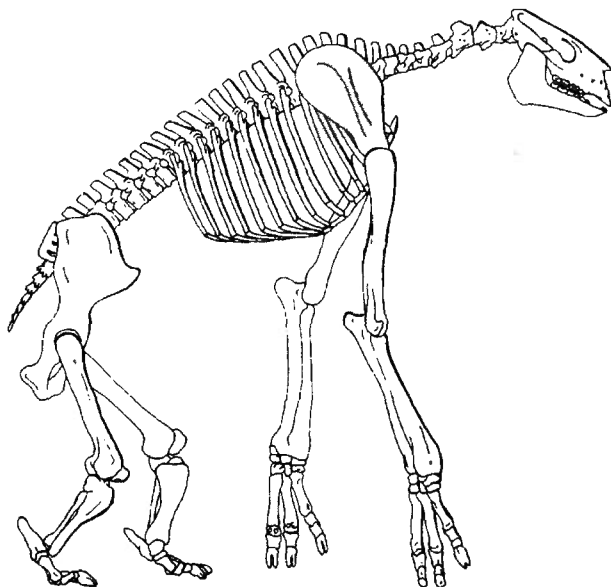
Obr. 754 Nosorožec srstnatý (*Coelodonta antiquitatis*; Perissodactyla, Rhinocerotidae) ze svrchního pleistocénu Ruska. Za pozornost stojí kompletní redukce přední části dentice na obou čelistech. Podle Gromové (1962).



Obr. 756 *Brontops robustus* (Perissodactyla, Brontotheriidae) ze spodního oligocénu Severní Ameriky. Jeden z posledních zástupců vymřelé linie Brontotheriidae. Podle Osborna (1929).



Obr. 755 Změny tvaru a velikosti lebky během evoluce čeledi Brontotheriidae. Podle Thenia, ze Špinara (1984).



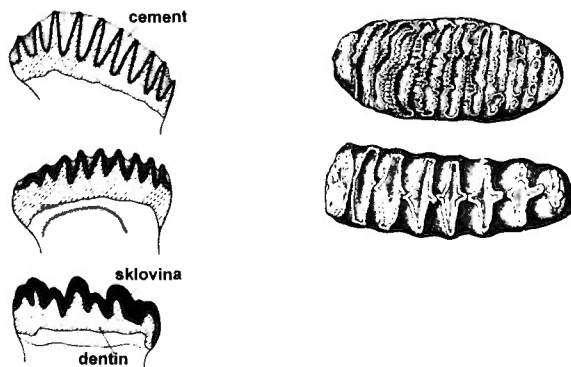
Obr. 757 *Chalicotherium* (Perissodactyla, Chalicotheriidae) z miocénu Evropy. Lichokopytník, jehož disproporčně utvářené přední a zadní končetiny umožňovaly dosáhnout do vyšších úrovní stromové vegetace. Podle Coombse (1983), z Carrolla (1993).

Chobotnatci

Systém:
(podle McKenny
a Bellové 1997)

- Řád: Proboscidea (chobotnatci) (svrch, paleocén - recent)
 Čeleď: Anthracobunidae (sp. eocén - stř. eocén)
 Čeleď: Moeritheriidae (? stř. eocén, svrch, eocén - sp. oligocén)
 Čeleď: Numidotheriidae (svrch, paleocén - sp. eocén)
 Čeleď: Barytheriidae (svrch, eocén - sp. oligocén)
 Čeleď: Deinotheriidae (sp. miocén - sp. pleistocén)
 Čeleď: Palaeomastodontidae (svrch, eocén - sp. oligocén)
 Čeleď: Phiomiidae (svrch, eocén - sp. oligocén)
 Čeleď: Hemimastodontidae (sp. miocén)
 Nadčeleď: Mammutoidea (sp. miocén - pleistocén)
 Čeleď: Mammutidae (sp. miocén - pleistocén)
 Nadčeleď: Elephantoida (sp. miocén - recent)
 Čeleď: Gomphotheriidae (sp. miocén - svrch, pleistocén)
 Čeleď: Elephantidae (slonovití) (sp. miocén - recent)

Chobotnatci jsou velmi charakteristickou skupinou placentálů, během jejichž evoluce lze sledovat postupnou redukci přední části dentice a modifikaci stoliček jako adaptaci na rostlinnou potravu. Nejstarší zástupci měli ještě dentici tvořenou všemi kategoriemi zubů (i když špičáky na spodní čelisti již chyběly). Postupně však špičáky zcela vymizely, i na horní čelisti. Řezáky naopak jsou vždycky zachovány, u primitivních forem (např. *Moeritherium*) tři páry na horní čelisti a dva páry na spodní; postupně se redukovaly, ale téměř vždy zůstává zachován alespoň jeden pár v podobě klů (chybí např. u recentních drobných forem slona indického). Kly rostou neustále během celého života jedince a jejich sklovina je pouze na špičce a i tam se brzy odře. Kel je tedy tvořen z převážné části pouze dentinem. U pokročilých forem jsou kly odděleny od stoliček širokou diastemou.

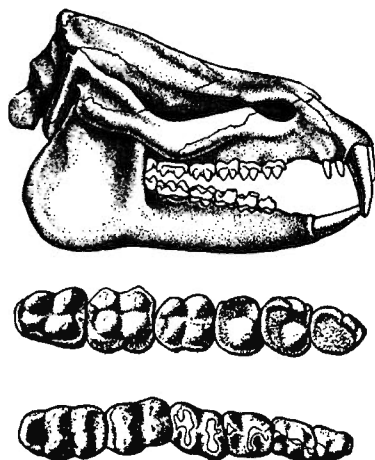


Obr. 758 Vlevo postupná přeměna stoliček primitivních předků chobotnatců s kousací plochou vybíhající v izolované hrbolky a kryté souvislou vrstvou skloviny (dole) ve stoličky moderních zástupců, jejichž kousací plocha je členěna tenkými lamelami skloviny, mezi nimiž se usazoval cement (nahore). Vpravo horní stoličky recentních chobotnatců: slon indický (*Elephas maximus*; nahore) a slon africký (*Loxodonta africana*; dole) při pohledu na kousací plochu. Podle Gromové (1962) a Peyera (1968).

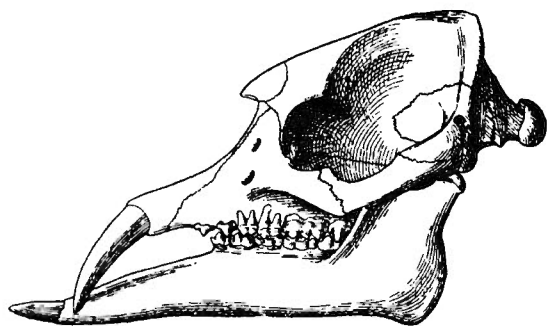
Stoličky byly původně opatřeny na kousacích plochách hrbolky, později se však hrbolky spojily líštami a v depresích mezi nimi se ukládá cement, podobně jako u lichokopytníků. Vzniká tak lamelami struktura stoliček (obr. 758). Stoličky navíc nemají jednorázovou výměnu mléčných za permanentní tak, že by mléčný byl odspodu vytlačen definitivním zubem, jako je tomu u velké většiny savců. U pokročilých slonovitých se výměna zubů rozložila do delšího časového období, nepochybně proto, že jejich kousací plochy podléhají obrusu. Proto se výměna děje tak, že funkční je vždy jen jedna stolička (a přední polovina bezprostředně následujícího zubu) a až se tato stolička obrousí až k bázi, je nahrazena odzadu další. Výměna tudíž probíhá v horizontální rovině, nikoliv ve vertikálním směru.

Zároveň s těmito adaptacemi zubů se postupně zkracovala spodní čelist. Svrchní zůstala zachována v původní velikosti (i když se kly, jako např. u rodu *Deinotherium*, vyvinuly z řezáků spodní čelisti), protože podpírala chobot, velmi charakteristický orgán chobotnatců. V souvislosti s vývojem chobotu se obě nozdrý spojily v jediný otvor, který leží poměrně daleko vzadu na střeše lebeční.

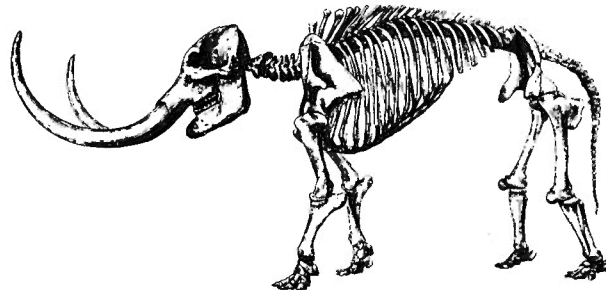
Fylogenetický původ chobotnatců je stále nejasný (viz též Shoshani a Tassy 1996). S největší pravděpodobností vznikli v pozdním paleocénu z nějaké skupiny archaických kopytníků (Condylarthra), ze které se rovněž odštěpili damani (Hyracoidea), sirény (Sirenia) a Embrithopoda. Dokazují to především podobnosti ve stavbě dentice příslušníků čeledi Anthracobunidae a paleocenních zástupců skupiny Condylarthra. Paleontologické doklady naznačují, že k tomuto odštěpení mohlo dojít v Africe, odkud pochází řada náleží raných chobotnatců. Nejstarší chobotnatec (rod *Phosphatherium*, čeleď Numidotheriidae) pochází ze svrchního paleocénu Maroka. Byl ve srovnání



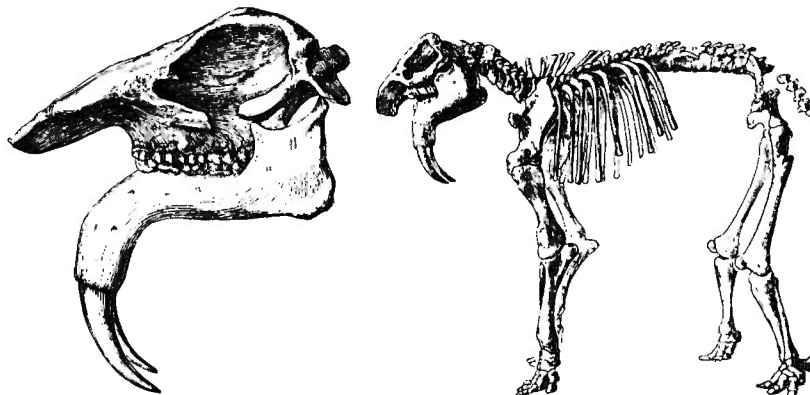
Obr. 759 *Moeritherium* (Proboscidea, Moeritheriidae) ze svrchního eocénu severní Afriky (Egypt). Primitivní chobotnatec, u něhož byly v horní čelisti zachovány 3 páry řezáků a malý špičák. Stoličky horní čelisti (uprostřed) ještě byly kompletně kryty sklovinou, na dolní čelisti (dole) však již hrbolky částečně splynuly do lišt, mezi nimiž se usazoval cement. Celkově je tedy vidět, že redukce a tvarová modifikace dentice na spodní čelisti postupovala rychleji než na horní čelisti. Podle Romera (1945), z Peyera (1968).



Obr. 760 *Palaeomastodon beadnelli* (Proboscidea, Gomphotheriidae) ze svrchního eocénu až spodního oligocénu severní Afriky (Egypt). Primitivní chobotnatec představující stadium, ze kterého je možné anatomicky odvodit všechny pozdější zástupce tohoto řádu. Podle Zittela (1923), z Peyera (1968).



Obr. 761 *Mastodon americanus* (Proboscidea, Mastodontidae) z pleistocénu Severní Ameriky. Není totožný s mamutem, který žil ve stejné době v Eurasii. Podle Osborna (1936).

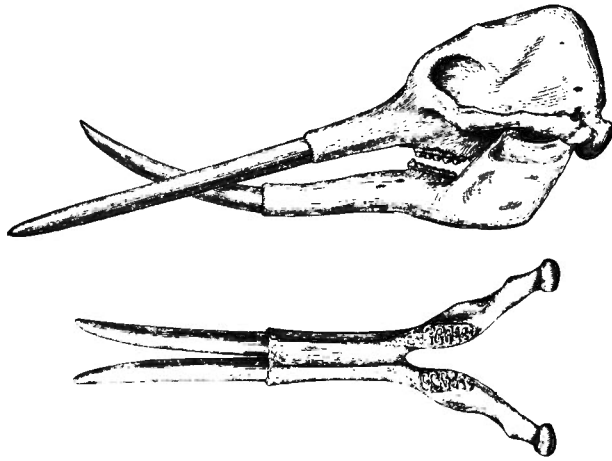


Obr. 762 *Deinotherium* (Proboscidea, Deinotheriidae) z miocénu a pliocénu Evropy. Vlevo lebka *D. giganteum* z miocénu Německa, vpravo téměř kompletní kostra *D. bavaricum*, která byla nalezena u Franťškových Lázní. Podle Osborna (1936).

s pozdějšími zástupci poměrně malý. Patří mezi důkazy velmi rané radiace moderních řádů placentálních savců (Gheerbrant a kol. 1996). Poněkud pokročilejší je *Numidotherium* ze spodního eocénu Alžírská. I když dosahoval výšky pouze 1 m, měl již sloupovité končetiny, které byly predispozicí k pozdějšímu zvětšování těla. Sloupovité končetiny byly nepochybně adaptací k pohybu v bahnitěm prostředí.

Moeritherium (obr. 759) z pozdního eocénu až raného oligocénu severní Afriky byl chobotnatec, který dosahoval velikosti tapíra. V dentici horní čelisti se zachovaly špičáky, spodní čelist se však již zkracovala (i když zkrácení doposud kompenzovaly řezáky). Byl nalezen i kompletní postkraniální skelet, který potvrdil, že raní chobotnatci byli obojživelní a sloupovité končetiny vznikly jako adaptace k pohybu po měkkém bahnitěm podkladu.

Eocenní a raněoligocenní evoluce chobotnatců je dokumentována řadou fosilních zástupců, které lze odvodit od primitivních rodů *Palaeomastodon* (obr. 760) nebo *Phiomia*. Stojí za zmínku, že v některých liniích dominovaly svrchní řezáky a měnily se v kly (mamuti a sloni; obr. 761), v jiných (např. u rodu *Deinotherium*; obr. 762) spodní řezáky,



v některých (např. rod *Tetralophoidon*; obr. 763) se vytvořily kly na spodní i horní čelisti.

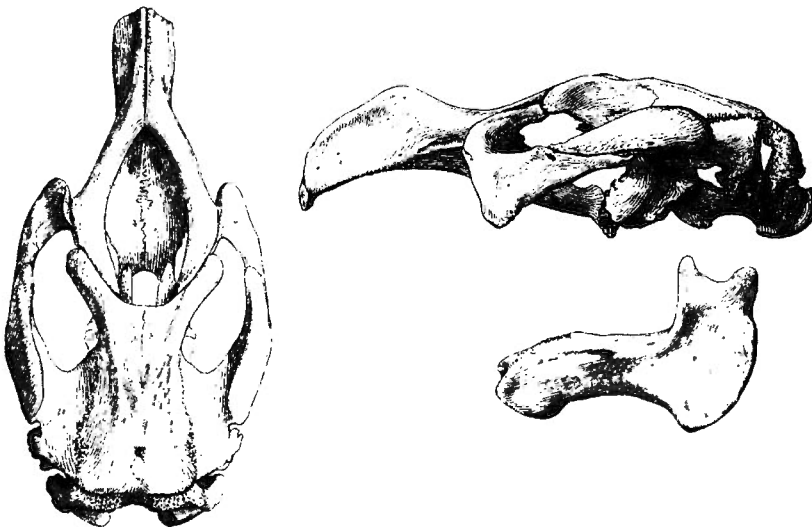
Je vhodné také upozornit, že rod *Mammut* Blumenbach, 1799 (syn. *Mastodon* Rafinesque, 1814) není totožný se známým mamutem (rod *Mammuthus* Brookes, 1828), neboť první představuje samostatnou čeleď, odlišnou od slonovitých, druhý patří do čeledi Elephantidae, a je tedy blíže příbuzný se slonem.

•^ Obr. 763 *Tetralophoidon grandincisivum* (Proboscidea, Elephantidae) ze spodního pliocénu Maďarska, primitivní zástupce slonovitých. Dole spodní čelist při pohledu shora. Podle Schlesinger (1922).

Sirény

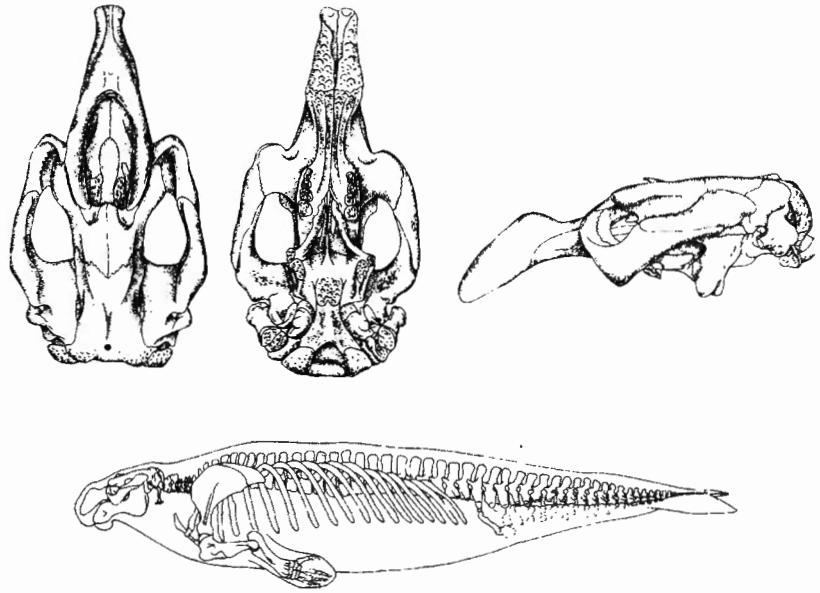
Sirény jsou středně velcí vodní býložravci (výjimka mezi savci), kteří jsou dnes zastoupeni pouze dugongem (*Dugong*), několika druhy kapustňáka (*Trichechus*) a do poloviny 19. století žijícím koroumem, zvaným též mořská kráva (*Hydrodamalis*; obr. 764). Nejstarší sirény jsou známy podle fragmentárních zbytků ze spodního eocénu Maďarska a středního eocénu lokality Fayum v severní Africe (rody *Eotheroides* a *Protosiren*), Francie a Jamajky (*Prorastomus*). Tyto rané formy byly ještě poměrně malé (délka těla nepřesahovala 1,5 m) a měly kompletní dentici. Na lebce byly ještě zachovány některé kosti, které u pozdějších zástupců chybějí (např. nasalia a lacrimalia). *Eotheroides* měl ještě zachovány funkční zadní končetiny. V miocénu a pliocénu byly sirény velmi hojné, i když druhově nepříliš rozmanité. V této době žily například

v dolních tocích evropských řek. Jejich nejlépe prostudovanými zástupci jsou rody *Halitherium* z oligocénu až spodního miocénu Evropy a *Dusisiren*, jehož nejstarší nález pochází z miocénu, z doby před přibližně 19 miliony let. Na rod *Dusisiren* (obr. 765) je možné anatomicky navázat zmíněný recentní rod *Hydrodamalis*, který je znám na základě paleontologických dokladů již z pliocénu, z doby před přibližně 7 mil. let. Podle těchto dokladů je zřejmé, že ještě v subrecentu byli korouni hojní v celém severním Pacifiku, poté však před 20 tisíci lety nápadně ustoupili (patrně v souvislosti s klimatickými změnami). Živí byli objeveni Beringovou expedicí v roce 1741, ale již o 20 let později byli téměř vyhubeni a poslední záznam o jednotlivých exemplářích je z pobřeží Beringových ostrovů před 150 lety (Gromova 1962).



Obr. 764 *Hydrodamalis stelleri*, nedávno vyhubený druh sirény (Sirenia, Hydrodamalidae). Lebka při pohledu z dorzální a levé strany. Za pozornost stojí kompletní ztráta denticce. Délka těla dosahovala přibližně 10 m. Podle Gromové (1962).

Obr. 765 *Dusisiren*, miocenní předchůdce recentního vyhubeného rodu *Hydrodamalis*. Na lebce byly ještě zachovány zuby, ale tvar těla byl již definitivně přizpůsoben životu ve vodě. Celková délka těla 4 m. Podle Domninga (1978).

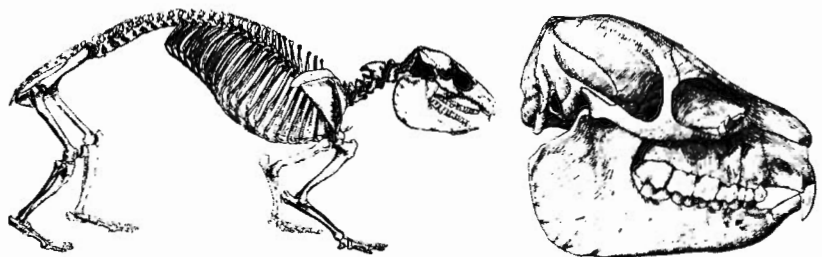


Damani a hrabáči

Historie damanů (Hyracoidea) se patrně odehrávala převážně na africkém kontinentu, jak o tom svědčí paleontologické nálezy i současné rozšíření. Jedinou výjimkou jsou rody *Pliohyrax* z pliocénu Řecka a recentní rod *Procavia* (obr. 766), který pronikl na Blízký východ. Nejstarší zástupci tohoto řádu jsou známi ze svrchního eocénu západní Sahary a ze spodního oligocénu severní Afriky (lokality Fayum v Egyptě). Vnější vzhledem poněkud připomínajícím velkého sviště se příliš neodlišovali od recentních damanů, variabilita se však projevovala v morfologii zubů, na jejichž základě byly již tyto spodnoohgocenní typy rozlišeny do řady rodů (*Bunohyrax*, *Magalohyrax*, *Titanohyrax*, *Sagatherium*). Někteří dosahovali značných velikostí: např. rod *Megalohyrax* dosahoval velikosti tapíra a měl lebku 30 cm dlouhou. Všichni damani jsou herbivorní, dnešní zástupci žijí ve skalnatém prostředí (*Procavia*), v otevřených stepích (*Heterohyrax*) a dokonce na stromech (*Dendrohyrax*). Dlouho byli považováni za blízké příbuzné chobotnatců, dnes se však považuje za pravděpodob-

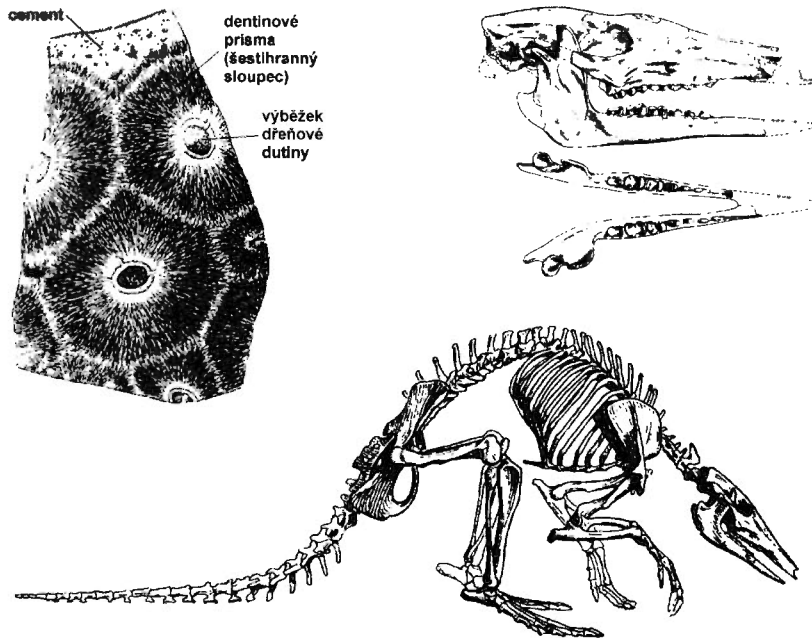
nější, že vznikli v okruhu skupiny Condylarthra podobně jako řada dalších a jejich nejbližší příbuzenské vztahy jsou s lichokopytníky (Fisher 1986, 1989, 1992).

Rovněž hrabáči (Tubulidentata) jsou starobylou linií, která se v paleocénu nebo již v křídě odštěpila od skupiny Condylarthra. O jejich archaické povaze svědčí například mozek s malými a nezbrzděnými hemisférami, primitivní stavba sluchové části lebky apod. Latinský název skupiny je odvozen od toho, že dentinovou vrstvou jejich zubů prochází velké množství tenkých trubiček. Zub je totiž tvořen dentinem uspořádaným do šestihránných prismatických, jejichž centrem probíhá úzký výběžek dřevné dutiny. Z těchto dřevných divertikulů zabíhají do dentinových sloupců tenké trubičky (obr. 767). Hrabáči se živí mravenci a termity, podobně jako mravenečníci a luskouni, kterým se také podobají štíhlými čelistmi a protáhlou preorbitální částí lebky. Zuby se zakládají ve velkém počtu, což rovněž svědčí o primitivním charakteru skupiny, ale záhy vypadávají, takže u dospělců chybějí řezá-



Obr. 766 *Procavia siriaca*, recentní daman. Vpravo lebka jiného recentního druhu *Procavia capensis*. Podle Blainvillie (1939) a Webera (1928), z Peyera (1968).

ky a špičáky, na stoličkách není vyvinuta sklovina, povrch zubů je kryt pouze cementovou vrstvou a zuby nemají kořeny, a proto permanentně dorůstají (podobně jako řezáky hlodavců). Pro tyto podobnosti v redukci dentice následkem potravní specializace byli v minulosti řazeni mezi chudozubé (řád Edentata), předtím než se ukázalo, že je to umělé seskupení navzájem nepřibuzných forem. Postkranální kostra hrabáčů je uzpůsobena k hrabání (od toho je odvozen jejich český název).



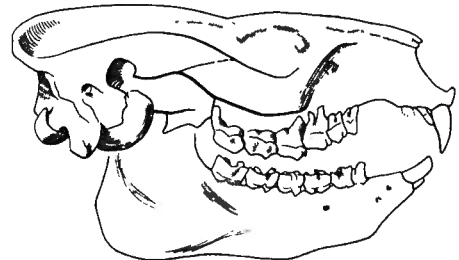
Nejstarší hrabáči jsou známi ze spodního miocénu Afriky (*Myorycteropus*), recentní rod *Orycteropus* je paleontologicky doložen již od svrchního miocénu. Ze spodního pliocénu Řecka (ostrov Samos) byl popsán *Orycteropus gaudryi* (viz obr. 767), který se od recentního *O. afér* liší pouze větším počtem stoliček a robustnějším vzhledem. Další fosilní nálezy rodu *Orycteropus* pocházejí z Francie a Moldávie. Recentní rozšíření se však omezuje pouze na Afriku jižně od Sahary.

Obr. 767 *Orycteropus gaudryi* (Placentalia, Tubulidentata) ze spodního pliocénu Řecka. Vpravo nahoře lebka (délka zachované části 16 cm). Vlevo nahoře příčný řez zubem recentního druhu *Orycteropus afér*, na kterém jsou patrné výběžky dřevné dutiny probíhající středem šestibokého dentinového hranolu: z těchto dřevných dutin vybíhá do hranolu množství tenkých trubicovitých výběžků. Podle Colberta (1941) a Duvernoye, z Peyera (1968).

Notoungulata, Litopterna, Astrapotheria

Tyto a další skupiny (Pyrotheria, Xenungulata a Trigonostylopoidea) jsou kopytníci, kteří se svým geografickým rozšířením omezovali pouze na Jižní Ameriku. Tento kontinent byl totiž během terciéru zcela izolován, a to jak od ostatních gondwanských kontinentů (Austrálie, Antarktis, Afrika), tak i od Severní Ameriky. Spojení se severoamerickým kontinentem se obnovilo v podobě Panamské šíje až koncem pliocénu. Tato přibližně 60 milionů let trvající izolace byla příznivým předpokladem pro vývoj endemické fauny placentálů, ale původ těchto kopytníků se spatřuje - podobně jako u řady předcházejících skupin placentálů rozšířených na kontinentech bývalé Laurasie a Afriky - ve skupině Condylarthra. Condylarthra jsou z Jižní Ameriky doloženi čeledí Didolodontidae, která zde existovala od pozdního paleocénu do středního miocénu. Všechny zmíněné skupiny ji-

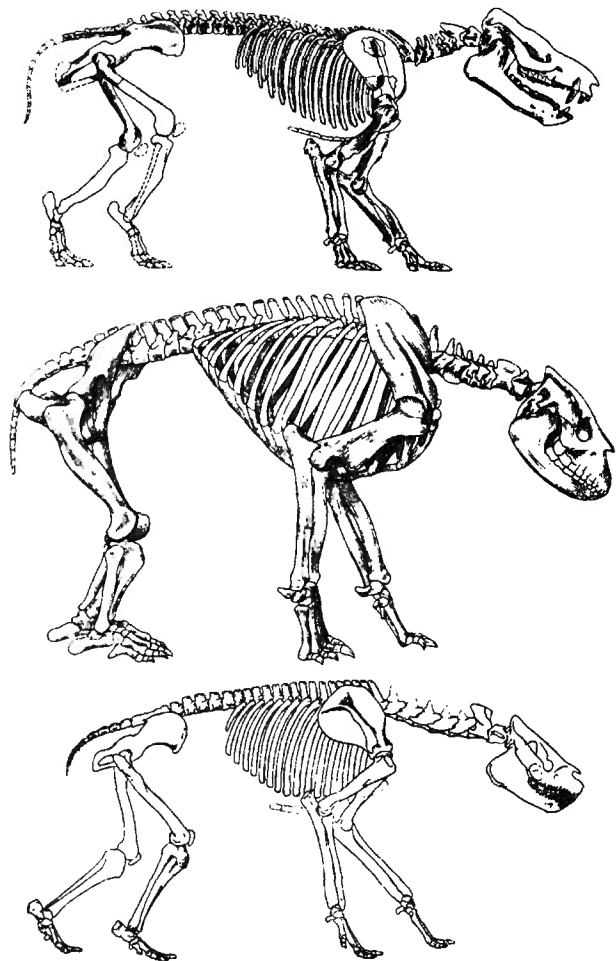
hoamerických kopytníků vymřely v důsledku invaze šelem ze severoamerického kontinentu, která následovala po zmíněné rekonstrukci suchozemského spojení mezi oběma kontinenty.



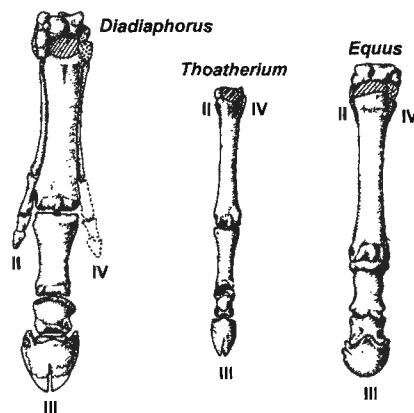
Obr. 768 Lebka rodu *Notostylops*, primitivního zástupce skupiny Notoungulata z eocénu Jižní Ameriky. Dobře jsou patrné typické znaky celé skupiny: mohutný jařmový oblouk a očníce spojená se spánkovou jámou. Délka lebky 14 cm. Podle Simpsona, z Piveteaua a kol. (1978).

Notoungulata této endemické fauny dominovali. Byli taxonomicky velmi rozrůznění (celkem je známo 13 čeledí), ale přesto je lze charakterizovat společnými znaky (obr. 768). Jedním z nich je mohutný jařmový oblouk probíhající značně vysoko, takže spánková jáma se otevírá dorzálně. Očnice

nebyla nikdy oddělena od spánkové jámy. Dentice je téměř kompletní, pouze u pozdějších forem je přerušena diastemami. Vnější zvukovod je protažený do podoby kostěné trubice. Končetiny si zachovaly primitivní stav, takže byly pětiprsté a podkladu se dotýkaly celou ploškou (plantigrádní chůze). Nejstarší zástupci jsou doloženi ze středního paleocénu a poté v pozdním paleocénu a raném eocénu prodělali explozivní radiaci (obr. 769). Poslední zástupci jsou doloženi z pleistocénu. Je zajímavé, že Notoungulata jako jediní zástupci endemické jihoamerické fauny kopytníků byli nalezeni rovněž v Severní Americe (rod *Arctostylops*) a Asii (např. rod *Palaeostylops* ze svrchního paleocénu Mongolská). Není tudíž vyloučeno, že Notoungulata mohli vzniknout na severní polokouli a na jihoamerický kontinent imigrovat krátce předtím, než se izoloval od ostatních. Tím by se vysvětlila i skutečnost, že raní zástupci skupiny Notoungulata z Asie a Jižní Ameriky si jsou značně podobní, zatímco pozdější se diferencovali různými směry. Jiným možným vysvětlením však je, že podobnosti mezi jihoamerickou skupinou Notoungulata a asijskými formami vznikly konvergentním vývojem, a že tudíž tyto skupiny nejsou příbuzné.

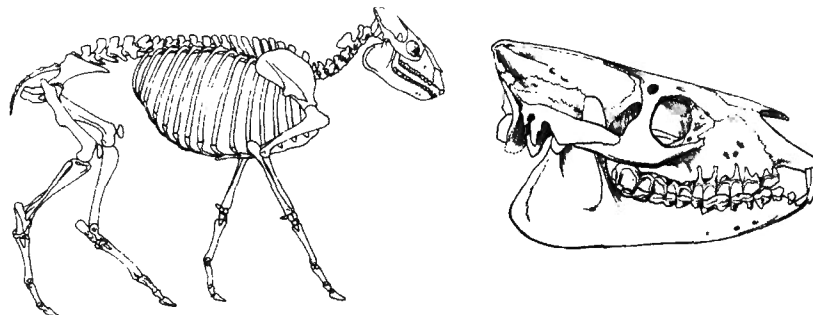


Obr. 769 Tři zástupci skupiny Notoungulata. Nahoře *Thomas-huxleya* ze spodního eocénu (délka těla 1,25 m), uprostřed *Homalodotherium* ze spodního miocénu (délka těla přibližně 2 m), dole *Scarittia* z oligocénu (délka těla přibližně 2,5 m). Podle Simpsona, Riggsa a Chaffee, z Piveteaua a kol. (1978).



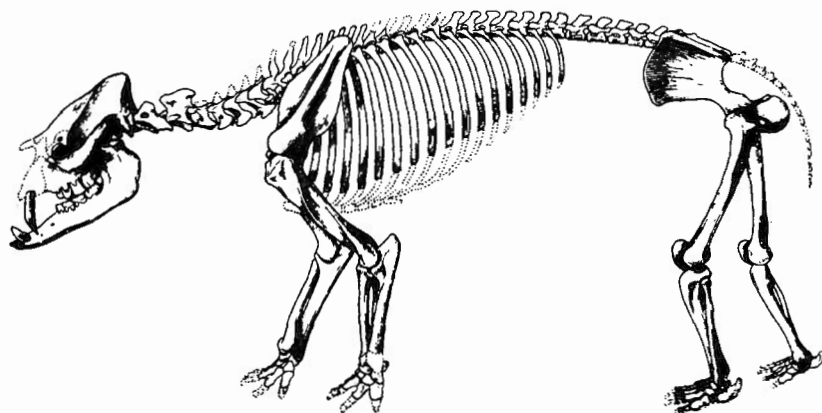
Obr. 771 Vlevo končetina dvou zástupců řádu Litopterna, vpravo pro srovnání recentní kůň. Podle Piveteaua a kol. (1978).

Obr. 770 *Diadiaphorus* (Litopterna) z miocénu Jižní Ameriky s monodaktylní končetinou podobnou končetině lichokopytníků. Očnice byla zcela oddělena od spánkové jámy. Podle Gregoryho (1951), z Carrolla (1993), a podle Scotta (1937).



Litopterna byli jihoameričtí kopytníci, kteří se poněkud podobali koňům nebo velbloudům. Na rozdíl od předchozí skupiny však měli orbitu oddělenou od spánkové jámy (obr. 770) a prsty se redukovaly na jediný (3.), 2. a 4. jsou zachovány jako rudimenty. U primitivních zástupců jsou však ještě v kontaktu s podkladem. Litopterna tak částečně prošli vývojem, kterým ve větší úplnosti prošli rovněž lichokopytníci (obr. 771). Jsou známi od svrchního paleocénu do pleistocénu.

Astrapotheria jsou třetí významnější skupinou jihoamerických terciárních kopytníků. Nejstarší zástupci jsou známi ze svrchního paleocénu, vymřeli však již v miocénu, tedy dříve než ostatní skupiny. Mezi nejprimitivnější patří *Albertogaudrya* ze spodního eocénu s doposud málo velikostně diferencovanými zuby. Pokročilejší rody (např. *Astrapotherium* z oligocénu Patagonie; obr. 772) měly již dentici značně diferencovanou: především se zvětšily zadní stoličky a výrazně začal promínovat svrchní špičák.



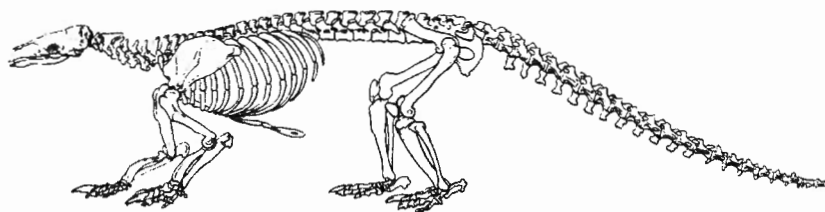
Obr. 772 *Astrapotherium* (Astrapotheria), primitivní plantigrádní kopytník z oligocénu Jižní Ameriky (Patagonie). Délka těla přibližně 2 m. Podle Riggse, z Piveteau a kol. (1978).

Pholidota a Xenarthra

Pod název Edentata (chudozubí) se shrnovaly skupiny, které jsou dnes považované za samostatné řády. Jedná se především o asijské a africké luskouny (Pholidota) a skupinu Xenarthra, která zahrnuje pásovce, lenochody a mravenečníky. K nim patří ještě vymřelá skupina Palaeonodonta ze spodního terciéru Severní Ameriky. Již z této stručné charakteristiky vyplývá, že je to značně heterogenní skupina, jejímž společným znakem je redukce či ztráta chrupu, doprovázená redukcí skloviny na těch zubech, které se zachovaly. Kromě toho se jim redukovaly i čelisti (u mravenečníků dokonce navzájem srůstají), protože potrava je drcena až ve svalnatém žaludku a její transport ústní dutinou zajišťuje dlouhý a tenký jazyk. Již v souvislosti s hrabáči byla zmínka o tom, že ztráta zubů byla důsledkem potravní specializace (potravu recent-

ních zástupců vesměs tvoří mravenci, termiti nebo jiný sociální hmyz), ale je nutné si uvědomit, že řada vymřelých „chudozubých“ byla specializována na rostlinnou potravu. Proto se dnes považují jednotlivé skupiny za samostatné řády a tomu navštědčují i zoogeografické důvody.

Luskouni (Pholidota) jsou poprvé doloženi ve středním eocénu Německa (Messel) rodem *Eomanis*, u něhož byly již vyvinuty epidermální šupiny. Poté fosilní záznam pokračuje nálezy popsány jako rody *Necromanis* a *Leptomanis* z oligocénu Francie (oblast Quercy). Téměř současně (raný oligocén) však v Severní Americe existoval rod *Patriomanis*. Fosilní záznam luskounů pokračuje v Evropě přes miocén (rod *Teutomanis*) až do pliocénu. V současné době přežívají luskouni rody *Manis* (Afrika na jih od Sahary; obr. 773) a *Phata-*

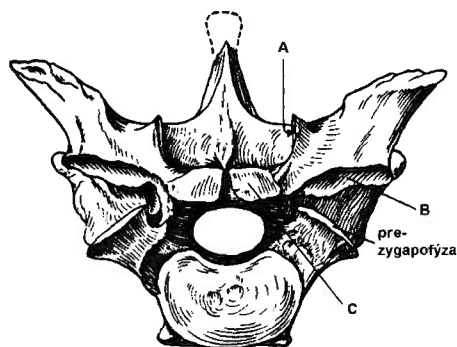


Obr. 773 *Manis tetradactyla*, recentní zástupce luskounů (Pholidota). Podle Cuviera, z Gromové (1962).

ginus (jihovýchodní Asie včetně přilehlých ostrovů). Jsou to většinou hrabavá a úzce potravně specializovaná zvířata, která úplně postrádají zuby a velikostně se jim redukovala i spodní čelist.

Xenarthra jsou taxonomicky značně diverzifikovanou skupinou (zvláště v pleistocénu), která má však jako společný znak vedlejší kloubení zadních hrudních a bederních obratlů (odtud název; obr. 774). Většinou je také vytvořeno splynutím sakrálních obratlů s příčnými výběžky předních ocasních a zadních bederních obratlů *synsacrum*. Je to bezesporu v souvislosti s hrabáním, protože stromové druhy takto tvořené *synsacrum* nemají. Jsou omezeni na jihoamerický kontinent, pouze někteří z nich pronikli na konci pliocénu do Severní Ameriky.

Cingulata, kam patří i pásovcí, se vyznačují pancířem z větších či menších kostěných desek. Nejstarší fragmentární doklady pásovců byly nalezeny ve středním až svrchním paleocénu Jižní Ameriky. Ze spodního eocénu je znám artikulovaný skelet (rod *Utaetus*). Již tyto rané formy měly redukované zuby (postrádaly např. kořeny), měly však ještě

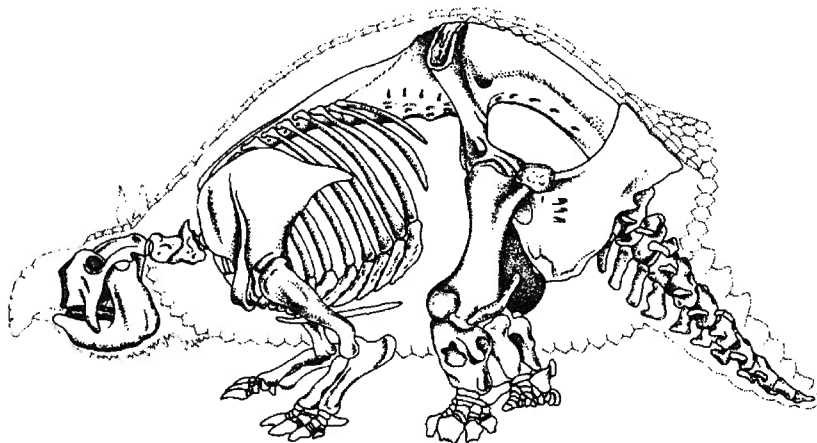


Obr. 774 Bederní obratel zástupce skupiny Xenarthra při pohledu z přední strany. Kromě kloubení prostřednictvím zygapofýz bylo u příslušníků této skupiny vyvinuto ještě trojí další kloubení (označeno písmeny A, B, C). Podle Hoffstettera, z Piveteaua a kol. (1978).

na linguální a labiální straně zachovanou sklovinu. Na kousací ploše nebyly vyvinuty žádné hrboly. Celá skupina se v terciéru vyvíjela pouze na jihoamerickém kontinentu, po spojení se Severní Amerikou však pronikla na sever, kde přežila dodnes druhem *Dasyopus novemcinctus*. Řada recentních druhů jihoamerických pásovců je známa již od pliocénu, z čehož je patrná jejich relativně (vzhledem k ostatním skupinám savců té doby) pomalá evoluce. Vedle pásovců existovala i další skupina (čeleď Glyptodontidae), jejíž příslušníci měli nepohyblivý pancíř složený z mnoha drobných destiček. I ti pronikli koncem pliocénu do Severní Ameriky, odkud je znám především rod *Glyptotherium* (obr. 775). Blízce příbuzný byl rod *Glyptodon* z pleistocénu Jižní Ameriky.

Pilosa zahrnují především lenochody. Jejich charakteristickým znakem je redukce chrupu na malý počet navzájem izolovaných stoliček a především redukce jařmového oblouku. Byli hojní již v raném miocénu a ve srovnání s pozdějšími formami neměli ještě na přední končetině vyvinuty dlouhé zahnuté drápy. Během pliocénu se z nich vyvinuly velké pozemní formy, které pak kulminovaly rody *Megalonyx* v Jižní Americe (obr. 776) a *Nothrotherium* a *Megatherium* v Severní Americe. Recentní lenochodi (rody *Choloepus* a *Bradypus*) se od nich zásadně odlišují tím, že terminální části jejich končetin jsou přetvořeny v háky, na kterých visí dolů. Vzhledem k této inverzní pozici se změnila i vzájemná poloha některých orgánů (nejtěžší se přemístily do zadové části dutiny břišní). Na zemi se pohybují jen velmi obtížně. Jsou to výluční herbivoři, jejichž žaludek je stavěn velmi složitě a trávení celulosy probíhá za podpory žaludeční mikrofauny.

Mravenečníci jsou řazeni do skupiny Vermilina a jak její jméno naznačuje, potravní specializace v podobě výlučné myrmekofagie způsobila, že

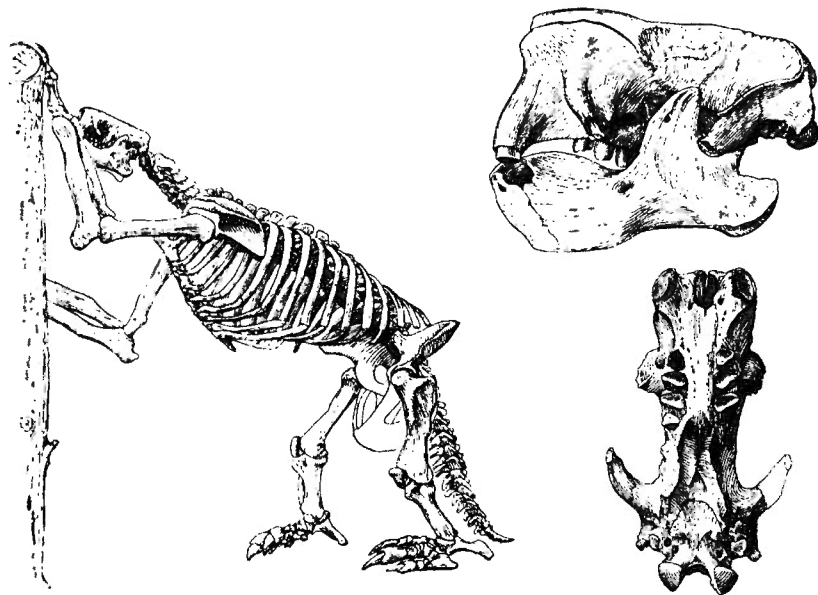


Obr. 775 *Glyptotherium*, obří zástupce skupiny Cingulata z pleistocénu Severní Ameriky. Délka těla 2-2,5 m. Vyznačen i krunýř a měkké části těla. Pozoruhodná je velká pánev se *synsacrem* zasahujícím i hradní obratle, která podpírala krunýř zevnitř. Velké molariformní zuby naznačují, že to byl býložravec. Podle Giletta a Raye (1981), z Carrolla (1993).

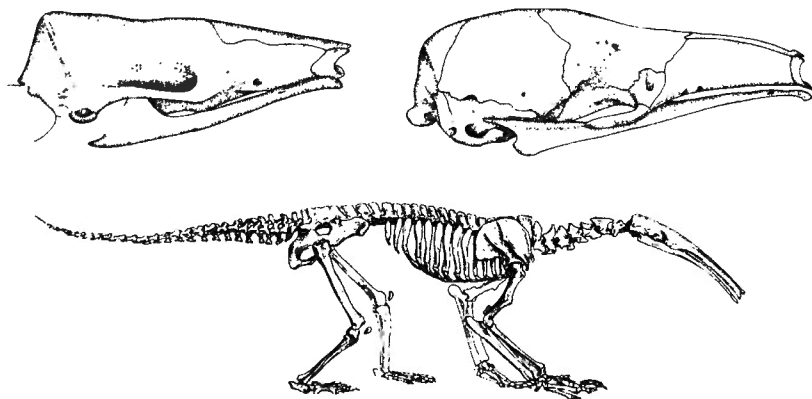
dlouhý a bičovitý jazyk se vysouvá z trubkovitých a částečně srostlých bezzubých čelistí. Protože zaniklo i čelistní svalstvo, zcela chybějí jařmové oblouky. Tyto specializace byly vyvinuty již u fosilních zástupců ze středního miocénu Jižní Ameriky. Z paleogeografického hlediska je zajímavé, že nejstarším paleontologicky doloženým mravenečníkem je *Eurotamandua* (obr. 777) ze středního eocénu Německa (Storch 1981). I když se ve většině znaků shoduje s recentními zástupci, má ještě za-

chován tenký jařmový oblouk. Tato anomálie v geografickém rozšíření vyvolala spekulace o tom, zda tato forma nedokumentuje společný původ mravenečníků a luskounů mimo Jižní Ameriku.

Se skupinou Xenarthra je blíže příbuzná skupina Palaeodonta, která je doložena několika rody (*Propalaeonodon*, *Ernanodon*, *Amelotabes*) ze svrchního paleocénu. Tato skupina má mnoho společných znaků s primitivními placentály a patrně se od nich oddělila již počátkem terciéru.

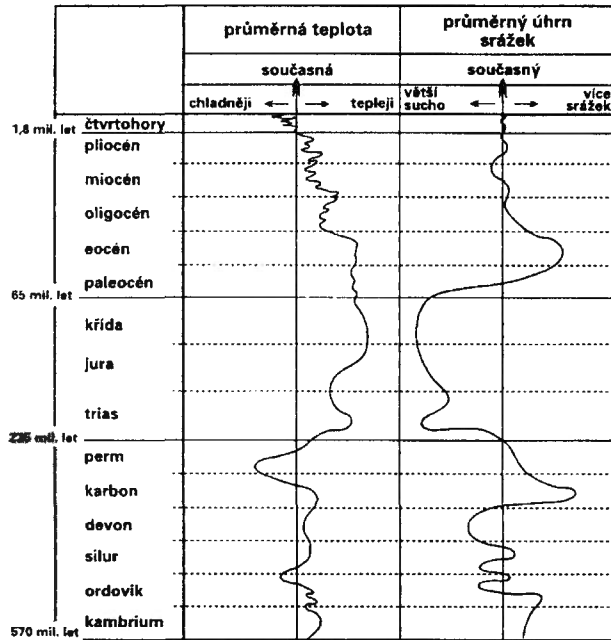


Obr. 776 *Megalonyx jeffersoni* (Xenarthra, Pilosa), obří pozemní lenochod z pleistocénu Jižní Ameriky. Vpravo nahoře lebka při pohledu z levé strany, vpravo dole neurokranium při pohledu na ústní patro (přední konec lebky směřuje nahoru). Dobře je patrný přerušovaný jařmový oblouk. Z Gromové (1962).

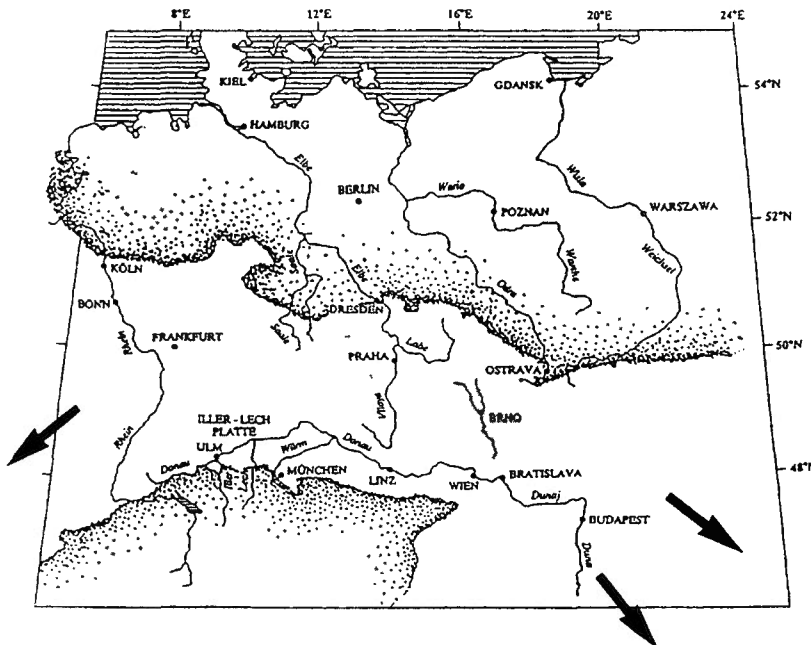


Obr. 777 Kostra recentního mravenečníka *Tamandua tetradactyla*. Vpravo nahoře jeho lebka, vlevo nahoře lebka příslušníka rodu *Eurotamandua* ze středního eocénu Německa (Messel) s doposud zachovaným tenkým jařmovým obloukem, ale spodní čelisti již zřetelně redukovanou. Podle Storch (1981), z Carrolla (1993), a Grassého (1955), z Piveteau a kol. (1978).

ledovcem způsobil, že s výjimkou rezistentních druhů (např. homeothermní savci) byla fauna Evropy rozdělena na východní a západní část (obr. 780). Druhy, které byly původně rozšířené po celém evropském kontinentu (např. skokani rodu *Rana*, diskoglosidní žába *Latonia*, ocasatí obojživelníci *Palaeopleurodeles* a *Chelotriton*, blavoři rodu *Pseudopus*, chameleóni, řada druhů hadů), ustoupily na jihozápad a jihovýchod Evropy (nebo se zachovaly pouze v těchto refugiálních oblastech). Následná izolace způsobila jejich evoluční změny, takže chameleón *Chamaeleo caroliquarti* ze spodního miocénu lokality Dolnice v západních Čechách se liší od recentního druhu *C. chamaeleon* z jihu Iberského poloostrova, miocenní *Palaeopleurodeles* od recentního rodu *Pleurodeles* rozšířeného tamtéž a v severní Africe nebo oligocenní až pliocenní *Chelotriton*, který je dnes reprezentován modifikovanými formami *Tylotriton* a *Echinotriton* v jihovýchodní Asii (Roček 1996a, 1997). Pokud byly takto rozděleny původní souvislé



Obr. 779 Kolísání průměrných ročních teplot a srážkových úhrnů v geologické historii Země. Z hlediska klimatu ve třetíhořech je patrný výrazný pokles teploty a srážek na přelomu eocén-oligocén. Křivky jsou konstruovány jako odchylky od dnešního stavu. Podle Frakese (1979), z Ročka (1996b).



Obr. 780 Rozsah kontinentálního ledovce na severu a alpského ledovce na jihu během pleistocenního zalednění ve střední Evropě. Oba ledovce a drsné klimatické podmínky v koridoru mezi nimi - během würmského glaciálu dosahovaly průměrné lednové teploty na úrovni Prahy $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ a průměrné červencové teploty maximálně okolo $10\text{ }^{\circ}\text{C}$; Klute (1951) ex Ložek (1973) - vytlačily původní herpetofaunu střední Evropy na jihovýchod a v menší míře na Iberský poloostrov. Mapa podle Kukly (1977), z Cílka (1995).

populace, projevila se následná izolace v jejich diverzifikaci. Tak lze například rozlišit dvojice druhů *Bombina bombina* a *B. variegata*, *Rana lessonae* a *R. ridibunda*; první z vyjmenovaných druhů ve dvojicích se vyvinul z populací zatlačených na západ Evropy, druhý na východ. Po ústupu kontinentálního ledovce se tyto druhy dostaly opět do vzájemného geografického kontaktu a podle stupně dosažené reprodukční izolace se mohly křížit (např. střeoevropský druh *R. esculenta* velmi pravděpodobně vznikl hybridizací *R. lessonae* a *R. ridibunda*).

Během pleistocénu však docházelo k velmi četným teplotním výkyvům, takže kontinentální ledovec periodicky ustupoval k severu a naopak expandoval k jihu (na našem území však nikdy nepřekročil zmíněná sudetská pohoří). Tyto krátkodobé cykly (ochlazení spojené se zaledněním zvané glaciál, resp. v oblastech mimo zalednění stadiál, následované oteplením zvaným interglaciál, resp. interstadiál) trvaly přibližně 41 tisíc let a ve střeoevropském prostoru je možné je sledovat i ve složení paleontologického obsahu jeskynních sedimentů. Z těchto analýz vyplývá, že i v krátkých meziledových dobách se obojživelníci a plazi (reprezentováni již moderními druhy) dokázali šířit na sever za ustupujícím ledovcem a opakovaně byli zatlačováni do mediteránních refugií. Zhruba před 17 tisíci lety je zaznamenán poslední krátkodobý postup kontinentálního ledovce, následovaný zhruba před 10 tisíci lety výrazným ústupem. Ten vyznačuje konec pleistocénu a nástup moderní doby označované jako holocén.

Na přelomu těchto dvou období nastalo další celosvětové vymírání. Bylo však v různých oblastech různě intenzivní (např. málo se projevilo v Africe, výrazněji v Severní a Jižní Americe, Eurasii a v Austrálii). V Jižní Americe během této doby vymřelo 46 z 58 rodů savců (= 80 %), v Austrálii 15 ze 16 (= 94 %), v Severní Americe 33 ze 45 (= 73 %); naproti tomu v Africe však pouhých 7 ze 49 rodů (= 14 %) a v Africe na jih od Sahary dokonce jen 2 ze 44 rodů (= 5 %). V Evropě by stejný poměr 7 z 24 (= 29 %). Toto poslední vymírání zasáhlo především velké savce; mořská společenstva zasažena nebyla. Z toho se soudí, že hlavní příčinou mohlo být poledové oteplování umocněné anthropogenním faktorem (Něvo 1995).

O vysvětlení příčin tohoto vymírání velkých savců na hranici pleistocén-holocén se v poslední době pokusila řada autorů. Například Lister a Sher (1995) vidí příčinu vymření mamutů v ustálení klimatu. Mamuti byli ještě v pozdním pleistocénu (-14 tis. let) hojní v celé severovýchodní Eurasii. Potravně byli závislí na ostrůvkovité vegetaci tundrového typu, která se vyvinula v podmínkách výrazných klimatických výkyvů, o kterých byla zmínka výše. Tato tundra nemá ekvivalent v žádném moderním ekosystému; nejbližší paralela je v pobřežních ekosystémech dnešního Grónska. Zmíněná klimatická fluktuace koreluje se značnou diferenciací spodnopleistocenní bioty. Před 11,5 tis. lety však došlo k náhlé klimatické události, která se projevila množstvím drobných jezer a nástupem lesů, a tedy zánikem původního tundrového ekosystému. Klima přestalo kolísat a stalo se ustálenějším. Tyto rysy charakterizují hranici pleistocén-holocén a mohly být příčinou vymření mamutů i jiných velkých herbivorních savců a v jejich sledu i velkých šelem.

Vymírání velkých savců, adaptovaných na chladné podnebí na konci pleistocénu, bylo poslední výraznou událostí v evoluci fauny severní polokoule. Od této doby je jedním z nejvýraznějších faktorů ovlivňujících evoluci obratlovců vliv člověka.

DOSLOV

Tato kniha se nemusí číst jako román od začátku do konce a přesto i její letmé prolistování - a dokonce pouhé prohlížení obrázků - může navodit představu o tom, jak se z jednoduchých výchozích forem vytvořila dnešní různorodá plejáda živočichů označovaných jako strunatci. Historie začíná od těch nejjednodušších, kteří trávili většinu svého života zahrabáni v mořském bahně a živili se mikroorganismy filtrovanými ze svého nejbližšího okolí, a kulminuje obratlovci, kteří dnes svojí činností mění ke svému prospěchu či neprospěchu celou planetu. Tento proces trval stovky milionů let a neprobíhal samovolně a cíleně, ale v neustálé interakci s prostředím. Proto jedním z mnoha poučení, která poznání této historie nabízí, je to, že prostředí, ve kterém se evoluce organismů odehrávala, je nejdůležitějším faktorem tohoto procesu. Teprve na druhém místě jsou organismy samotné, se svojí schopností či neschopností se danému prostředí a jeho změnám přizpůsobit. Život má totiž své limity, za které nemůže zajít bez nebezpečí, že zanikne.

Dalším důležitým poznáním je to, že vztahy organismů ke svému okolí jsou velmi složité, takže to, co se v evoluci obratlovců může při povrchním pohledu jevit jako jednoduchý vztah příčiny a následku, může být ve skutečnosti složitým komplexem vztahů, jejichž pochopení přesahuje rámec úzké vědní specializace. Pro správné pochopení povahy a rozsahu příčin, které ovlivňovaly evoluci obratlovců v některých jejích důležitých fázích (např. během tolik populární krize na konci druhohor), nestačí pouhá statistická registrace počtu taxonů živočichů před touto krizí a po ní, nýbrž je zapotřebí mít také informace o klimatických změnách a jejich příčinách, o rostlinstvu, o poloze kontinentů, o složení atmosféry a mnoha dalších faktorech životního prostředí. Poznatky z biologie (fyziologie, anatomie) se tak prolínají s informacemi získanými z geologie (zejména ze sedimentologie, stratigrafie), z fyziky (funkční anatomie) a to vše se navzájem doplňuje, takže výsledný celek umožňuje vytvořit si mnohem přesnější a věrohodnější obraz. Z tohoto pohledu se pak vymření dinosaurů výlučně v důsledku pádu obřího meteoritu jeví jako zjednodušená a povrchní historka.

A ještě jedno vyplývá z poznávání historického vývoje organismů a jeho zákonitostí. Známe-li dostatečně přesně stav, ve kterém se organismy a prostředí nacházely před nějakou zásadní událostí, například před globálním vymíráním, známe-li stav, ve kterém se tento komplex nacházel po této krizi, a známe-li také faktory této krize, pak můžeme zpětným pohledem zhodnotit, které organismy přežily a díky čemu. Můžeme dokonce - přes složitost vztahů v ekosystému a neopakovatelnost historického vývoje - predikovat, co by se s určitou mírou pravděpodobnosti mohlo stát, kdyby podobné krizové podmínky nastaly dnes. Míra těchto krizí je totiž měřitelná právě prostřednictvím organismů, které ji přežily. Některé události mohly určité organismy přežít bez viditelných následků, jiné však pro ně znamenaly zánik a z toho lze dedukovat jejich relativní rozsah. Jestliže dnes zaznamenáváme zánik některých druhů živočichů, kteří přežili vymírání na konci druhohor, není to nic jiného než indikace toho, že globální ekosystém prochází v dnešní době větší krizí, než byla ta, v důsledku níž vymřeli dinosauři. To by mělo být nejdůležitějším poučením z četby této knihy.

POUŽITÁ LITERATURA

- ABEL, O., 1919: Neue Rekonstruktion der Flugsauriergattungen *Pterodactylus* und *Rhamphorhynchus*. - *Naturwissenschaften* 7:661-665.
- ACKERMAN, J., 1998: Dinosaurs take wing. - *National Geographic* 194:75-99.
- ADELMANN, H. B., 1932: The development of the prechordal plate and mesoderm of *Amblystomapunctatum*. - *J. Morph.* 54:1-67.
- AGNEW, J. D., 1959: Cranio-osteological studies in *Dicynodon grimbeeki* with special reference to the sphenethmoid region and cranial kinesis. - *Paleont. Afr.* 6:77-107.
- AHLBERG, P. E., 1991: Tetrapod or near-tetrapod fossils from the Upper Devonian of Scotland. - *Nature* 354:298-301.
- AHLBERG, P. E., 1995: *Elginerpeton pancheni* and the earliest tetrapod clade. - *Nature* 373:420-425.
- AHLBERG, P. E., J. A. CLACK a E. LUKŠEVIČS, 1996: Rapid braincase evolution between *Panderichthys* and the earliest tetrapods. - *Nature* 381:61-64.
- AHLBERG, P. E., E. LUKŠEVIČS a O. LEBEDĚV, 1994: The first tetrapod finds from the Devonian (Upper Fammenian) of Latvia. - *Philos. Trans. R. Soc. London, B* 343:303-328.
- AHLBERG, P. a A. R. MILNER, 1994: The origin and early diversification of tetrapods. - *Nature* 368:507-514.
- ALDRIDGE, R. J. a P. C. J. DONOGHUE, 1998: Conodonts: a sister group of hagfishes? Pp. 15-31 in: J. M. Jorgensen, J. P. Lomholt, R. E. Weber a H. Malte (eds): *The biology of hagfishes*. - Chapman and Hall, Londýn.
- ALLIS, E. P., 1889: The anatomy and development of the lateral line system in *Amia calva*. - *J. Morph.* 2:463-540.
- ALLIS, E. P., 1897a: The cranial muscles and cranial and first spinal nerve in *Amia calva*. - *J. Morph.* 12:487-809.
- ALLIS, E. P., 1897b: The morphology of the petrosal bone and of the sphenoidal region of the skull of *Amia calva*. - *Zool. Bull.* 1:1-26.
- ALLIS, E. P., 1923: The cranial anatomy of *Chlamydoselachus anguineus*. - *Acta Zool.* 4:123-221.
- ALTANGEREL, R., M. A. NORELL, L. M. CHIAPPE a J.-M. CLARK, 1993: A new flightless primitive bird from the Upper Cretaceous of Mongolia. - *Nature* 362:623-626.
- ALVARENGA, H. M. F. a J. F. BONAPARTE, 1992: A new flightless land bird from the Cretaceous of Patagonia. In: K. E. Campbell (ed.): *Papers in avian paleontology honoring Pierce Brodkorb*, pp. 51-64. - Los Angeles County Museum Sci. Ser. 36.
- ALVAREZ, L. W., W. ALVAREZ, F. ASARO a H. V. MICHEL, 1980: Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. - *Science* 208:1095-1108.
- ANDERSSON, K. A., 1907: Die Pterobranchier der Schwedischen Südpolarexpedition 1901-1903, nebst Bemerkungen über *Rhabdopleura normani* Allman. - *Wissenschaftliche Ergebnisse schwed. Südpolarexped.* 5(1) Zoologie: 1-122.
- ANDREWS, S. W., 1910: A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay. Část I. - *The British Museum (Natural History)*, Londýn. 202 stran.
- ANDREWS, S. W., 1913: A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay. Část II. - *The British Museum (Natural History)*, Londýn. 206 stran.
- ANDREWS, S. M. a R. L. CARROLL, 1991: The order Adelelospodii: Carboniferous lepospondyl amphibians. - *Trans. R. Soc. Edinburgh, Earth Sci.* 82:239-275.
- ARCHER, M., T. F. FLANNERY, A. RITCHIE a R. E. MOLNAR, 1985: First Mesozoic mammal from Australia - an early Cretaceous monotreme. - *Nature* 318:363-366.
- ARCHER, M., F. A. JENKINS Jr., S. J. HAND, P. MURRAY a H. GODTHEL 1992: Description of the skull and non-vestigial dentition of a Miocene platypus (*Obdurodon dicksoni* n. sp.) from Riversleigh, Australia, and the problem of monotreme origins. In: M. L. Augee (ed.): *Platypus and echidnas*, pp. 15-27. - The Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney.
- ARCHER, M., P. MURRAY, S. J. HAND a H. GODTHEL 1993: Reconsideration of monotreme relationships based on the skull and dentition of the Miocene *Obdurodon dicksoni*. In: F. Szalay, M. Nováček, M. McKenna (eds): *Mammalian phylogeny*, pp. 75-94. - Springer Verlag, New York.
- ARCHER, M., M. D. PLANE a N. S. PLEDGE, 1978: Additional evidence for interpreting the Miocene *Obdurodon insignis* Woodburne and Tedford, 1975, to be a fossil platypus (Ornithorhynchidae: Monotremata) and a reconsideration of the status of *Ornithorhynchus agilis* De Vis, 1895. - *The Aust. Zoologist* 20: 9-27.
- ARCHIBALD, J. D., 1993a: Major extinctions of land-dwelling vertebrates at the Cretaceous-Tertiary boundary, eastern Montana: Comment. - *Geology* 21: 90-92.
- ARCHIBALD, J. D., 1993b: The importance of phylogenetic analysis for the assessment of species turnover: A case history of Paleocene mammals in North America. - *Paleobiology* 19:1-27.
- ARCHIBALD, J. D., 1995: Testing extinction theories at the Cretaceous-Tertiary boundary using the vertebrate fossil record. Pp. 373-397 in: N. MacLeod a G. Keller (eds): *Cretaceous-Tertiary mass extinctions: Biotic and environmental changes*. - Norton and Comp., New York.
- ARCHIBALD, J. D., 1996: Dinosaur extinction and the end of an era: what the fossils say. - Columbia University Press, New York.
- ARCHIBALD, J. D. a L. BRYANT, 1990: Differential Cretaceous-Tertiary extinctions of non-marine vertebrates: Evidence from northeastern Montana. Pp. 549-562 in: V L. Sharpton a P. Ward (eds): *Global catastrophes in Earth history: An interdisciplinary conference on impacts, volcanism, and mass mortality*. - Geological Society of America Special Paper 247.
- ARTHABER, G., 1921: Studien über Flugsaurier auf Grund der Bearbeitung des Wiener Exemplares von *Dorygnathus banthensis*. - *Denkschr. Kaisr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl.* 97: 391-464.
- ASKIN, R. A. a S. R. JACOBSON, 1995: Palynological change across the Cretaceous-Tertiary boundary on Seymour Island, Antarctica: Environmental and depositional factors. Pp. 7-25 in: N. MacLeod a G. Keller (eds): *Cretaceous-Tertiary mass extinctions: Biotic and environmental changes*. - Norton and Comp., New York.

- BÁEZ, A. M. a J.-C. RAGE, 1998: Pipid frogs from the Upper Cretaceous of In Beceten, Republic of Niger, west-central Africa. - *Palaeontology* 41:669-691.
- BAIRD, D., 1978: Studies on Carboniferous freshwater fishes. - *Am. Mus. Novitates* 2641:1-22.
- BAKHURINA, N. N. a D. M. UNWIN, 1997: Pterosaur 'hair'. - *J. Morph.* 232:231.
- BAKKER, R. T. a P. M. GALTON, 1974: Dinosaur monophyly and a new class of vertebrates. - *Nature* 248:168-172.
- BALINSKY, B. I. 1975: An introduction to embryology. - 5. vydání. Saunders, Philadelphia. 648 stran.
- BARDACK, D., 1991: First fossil hagfish (Myxinoidea) - a record from the Pennsylvanian of Illinois. - *Science* 254:701-703.
- BARDACK, D. a E. S. RICHARDSON, 1977: New agnathous fishes from the Pennsylvanian of Illinois. - *Fieldiana, Geol.* 33:489-510.
- BARDACK, D. a R. ZANGERL, 1968: First fossil lamprey: A record from the Pennsylvanian of Illinois. - *Science* 196:1265-1267.
- BARDACK, D. a R. ZANGERL, 1971: Lampreys in the fossil record. In: M. W. Hardisty a I.C. Potter (eds): *The Biology of lampreys* 1: 67-84. - Academic Press, London.
- BARRACLOUGH FELL, H., 1966: Ancient echinoderms in modern seas. - *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 4: 233-245.
- BARRICK, R. E., M. E. STOCKOPF, J. D. MARCOT, D. A. RUSSELL a W. J. SHOWERS, 1998: The thermoregulatory functions of the *Triceratops* frill and horns: heat flow measured with oxygen isotopes. - *J. Vert. Paleo.* 18:746-750.
- BARRINGTON, E. J. W., 1965: The biology of Hemichordata and Protochordata. - Edinburgh. 176 stran.
- BARSBOLD, R., P. J. CURRIE, N. P. MYHRVOLD, H. OS-MÖLSKA, K. TSOGTBAATAR a M. WATABE, 2000: A pygostyle from a non-avian theropod. - *Nature* 403:155-156.
- BASINGER, J. F, 1997: Mesozoic Floras. In: P. J. Currie a K. Padian (eds): *Encyclopedia of dinosaurs*, pp. 422-432. - Academic Press.
- BATESON, W., 1886: The ancestry of the chordata. - *Quarterly Journal of Microscopical Science* 26:535-571.
- BEAUMONT, E. H., 1977: Cranial morphology of the Loxomatidae (Amphibia: Labyrinthodontia). - *Philos. Trans. R. Soc. London, B* 280:29-101.
- de BEER, G. R., 1937: The development of the vertebrate skull. - Oxford University Press, Oxford.
- BELL, M. A., 1993: Convergent evolution of nasal structure in sedentary elasmobranchs. - *Copeia* 1993:144-158.
- BEMIS, W. E., 1986: Feeding system of living Dipnoi: anatomy and function. - *Journal of Morphology, Supplement* 1: 249-275.
- BENDIX-ALMGREEN, S. E., 1975: The paired fins and Shoulder girdle in *Cladoseleache*, their morphology and phyletic significance. - *Colloq. Int. Cent. Natl. Rech. Sci.* 218:111-123.
- BENNETT, S. C, 1997: Terrestrial locomotion of pterosaurs: a reconstruction based on *Pteraichnus* trackways. - *J. Vert. Paleo.* 17:104-113.
- BENTON, M. J., 1985: The first marsupial fossil from Asia. - *Nature* 318: 313.
- BENTON, M. J., 1988 (ed.): The phylogeny and classification of the tetrapods. 2 díly. - Systematics Association Special Volume, 35A, 35B. Clarendon Press, Oxford.
- BENTON, M. J., 1995: Mass extinction, biotic and abiotic. - *Encyclopedia of Environmental Biology*, Vol. 2. Academic Press, Inc.
- BERG, L. S., 1955: Sistema ryboobraznych i ryb, nyne živuščich i iskopajemych. - *Trudy Zool. Inst. Leningr.* 20:1-286.
- BERGSTRÖM, I., 1989: The origin of animal phyla and the new phylum Procoelomata. - *Lethaia* 22:259-269.
- BERKNER, L. V. a L. C. MARSHALL, 1965: On the origin and rise of oxygen concentration in the Earth's atmosphere. - *J. Atmosph. Sci.* 22:225-261.
- BERTA, A., 1994: What is a whale? - *Science* 263:180-181.
- BERTA, A. a C. E. RAY, 1990: Skeletal morphology and locomotor capabilities of the archaic pinniped *Enaliarctos mealssi*. - *J. Vert. Paleo.* 10:141-157.
- BJERRING, H. C, 1977: A contribution to structural analysis of the head of craniate animals. - *Zool. Scr.* 6:127-163.
- BJERRING, H. C, 1978: The 'intracranial joint' versus the 'ventral otic fossure'. - *Acta Zool. (Stockholm)* 59:203-214.
- BJERRING, H. C, 1984: Major anatomical steps toward cranioteness: a heterodox view based largely on embryological data. - *J. Vert. Paleo.* 4:17-29.
- BJERRING, H. C, 1986a: Tofstjærtfiskarnas elsinnesorgan. - *Fauna och flora* 81:215-222.
- BJERRING, H. C, 1986b: Electric tetrapods? In: Z. Roček (ed.): *Studies in Herpetology, Proceedings of the European Herpetological Meeting Prague 1985*: 29-36. - Karolinum, Praha.
- BJERRING, H. C, 1997: The question of the Eotriassic tetrapod genus *Weiługasaurus* in Greenland and thoughts on the fossa coniformis entopterygoidea. - *Meddelelser om Grønland, Geoscience* 34:1-25.
- BLOT, J., 1969: Holocéphales et Elasmobranches: Systématique. In: J. Piveteau (ed.): *Traité de Paléontologie*, 4: pp. 702-776. - Masson, Paris.
- BOCK, W. J., 1985: The arboreal theory for the origin of birds. In: M. K. Hecht, J. H. Ostrom, G. Viohl a P. Wellhofer (eds): *The beginnings of birds*, pp. 199-207. - Proceedings of the International Archaeopteryx Conference Eichstätt 1984.
- BOLES, W. A., 1995a: The world's oldest songbird. - *Nature* 374:21-22.
- BOLES, W. A., 1995b: A preliminary analysis of the Passeriformes from Riversleigh, Northwestern Queensland, Australia, with the description of a new species of Lyrebird. In: D. S. Peters (ed.): *Acta Palaeornithologica*, pp. 163-170. - Courier Forsch.-Inst. Senckenberg 181:1-361.
- BOLT, J. R., 1975: Functional morphology of the skull in *Lysocephalus*: a snake-like Paleozoic amphibian (Lepospondyli). - *Paleobiology* 1:320-332.
- BOLT, J. R., 1977: Dissorophoid relationships and ontogeny, and the origin of the Lissamphibia. - *Journal of Paleontology* 51: 235-249.
- BONAPARTE, J. E, 1978: El Mesozoico de America del Sur y sus Tetrapodos. - *Opera Lilloana* 26:1-526.
- BONAPARTE, J. F. a A. W. CROMPTON, 1994: A juvenile probainognathid cynodont skull from the Ischigualasto Formation and the origin of mammals. - *Revista Mus. Argent. Ciencias Naturales „Bernardino Rivadavia”, Paleont.*, 5,1:1-12.
- BOROVANSKÝ, L. a kol., 1976: *Soustavná anatomie člověka*. - Avicenum, Praha. 1055 stran.
- BORSUK-BIALYNICKA, M. a S. M. MOODY, 1984: Priscagamidae, a new subfamily of the Agamidae (Sauria) from the Laté Cretaceous of the Gobi Desert. - *Acta Palaeontologica Polonica* 29:51-81.
- BOSSY, K. V. H., 1976: Morphology, paleoecology and evolutionary relationships of the Pennsylvanian urocordylid neotridians (Subclass Lepospondyli, Class Amphibia). - PhD Thesis, Yale University (ex Carroll a kol. 1998).
- BÖTTCHER, R., 1989: Über die Nahrung eines *Leptopterygius* (Ichthyosauria, Reptilia) aus dem süddeutschen Posido-

- nienschiefer (Unterer Jura) mit Bemerkungen über den Magen der Ichthyosaurier. - Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. B, 155:1-19.
- BÖTTCHER, R., 1990: Neue Erkenntnisse über die Fortpflanzungsbiologie der Ichthyosaurier. - Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. B, 164:1-51.
- BOY, J. A., 1971: Zur Problematik der Branchiosaurier (Amphibia, Karbon - Perm). - Paläont. Zeitschr. 45:107-119.
- BOY, J. A., 1978: Die Tetrapodenfauna (Amphibia, Reptilia) des saarpfälzischen Rotliegenden (Unter-Perm; SW-Deutschland). 1. *Branchiosaurus*. - Mainzer Geowiss. Mitt., 7:27-76.
- BOY, J. A., 1992: Evolution bei den Amphibien. - Veröff. Übersee-Mus., Nat. Wiss. (Bremen) 11:27-40.
- BOY, J. A., 1993: Über einige Vertreter der Eryopoidea (Amphibia: Temnospondyli) aus dem europäischen Rotliegend (Thöchstes Karbon - Perm). 4. *Cheliderpeton latirostre*. - Paläont. Zeitschr. 67:123-143.
- BOY, J. A., 1995: Über die Micromelerpetontidae (Amphibia: Temnospondyli). 1. Morphologie und Paläoökologie des *Micromelerpeton credneri* (Unter-Perm; SW-Deutschland). - Paläont. Zeitschr. 69:429-457.
- BOY, J. A. a T. MARTENS, 1991: Ein neues captorhinomorphes Reptil aus dem thüringischen Rotliegend (Unter-Perm; Ost-Deutschland). - Paläont. Z. 65:363-389.
- BRÄM, H., 1965: Die Schildkröten aus dem oberen Jura (Malm) der Gegend von Solothurn. - Schweiz. Pal. Abhandl. 93:1-109.
- BRASIER, M. D., 1992: Nutrient-enriched waters and the early skeletal fossil record. - J. Geol. Soc, London 149: 621-629.
- BRETT-SURMAN, M. K. a G. S. PAUL, 1985: A new family of bird-like dinosaurs linking Laurasia and Gondwanaland. - J. Vert. Paleo. 5:133-138.
- BREYER, J. A., A. B. BUSBEY, R. E. HANSON a E. C. ILL, 1995: Possible new evidence for the origin of metazoans prior to 1 Ga: Sediment-filled tubes from the Mesoproterozoic Allamore Formation, Trans-Pecos Texas. - Geology 23: 269-272.
- BRIGGS, D E. G, E. N. K. CLARKSON a R. J. ALDRIDGE, 1983: The conodont animal. - Lethaia 16:1-14.
- BROAD, D. S. a D. L. DINELEY, 1973: *Torpedaspis*, a new Upper Silurian and Lower Devonian genus of Cyathaspidae (Ostracodermi) from Arctic Canada. - Bull. Geol. Surv. Can. 222:53-82.
- BRODKORB, P., 1976: Discovery of a Cretaceous bird apparently ancestral to the Orders Coraciiformes and Piciformes (Aves: Carinatae). - Smith. Contr. Paleobiol. 27:67-73.
- BROILL, F., 1938: Beobachtungen an *Pterodactylus*. - Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Abt. (1938): 139-154.
- BROILL, F. a J. SCHRÖDER, 1934: Über *Chasmatosaurus vanhoepeni* Houghton. - Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Abt. (1934): 225-264.
- BROOM, R., 1914: On the structure and affinities of the Multituberculata. - Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 33:115-134.
- BROWN, D. S., 1981: The English Upper Jurassic Plesiosauroidea (Reptilia), and a review of the phylogeny and classification of the Plesiosauroidea. - Bull. Brit Mus. (Nat. Hist.), Geol. 35:253-347.
- BRUNET, M., A. BEAUVILAIN, Y. COPPENS, E. HEINTZ, A. H. E. MOUTAYE a D. PILBEAM, 1995: The first australopithecine 2,500 kilometres west of the Rift Valley (Chad). - Nature 378:273-275.
- BRUSCA, R. C. a G. J. BRUSCA, 1990: Invertebrates. - Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts. 922 stran.
- BRYANT, H. N. a A. P. RUSSELL, 1993: The occurrence of clavicles within Dinosauria: implications for the homology of the avian furcula and the utility of negative evidence. - J. Vert. Paleo. 13:171-184.
- BRZOBOHATÝ, R. a V. KALABIS, 1970: Die Fishzähne aus Pouzdřany (Pouzdřansschichten, Oligozän). - Acta Mus. Moraviae, Sei. Nat. 55:41-50.
- BUFFETAUT, E., V. SUTEETHERN, G. CUNNY, H. TONG, J. LE LOEUFF, S. KHANSUBHA a S. JONGAUTCHARIYAKUL, 2000: The earliest known sauropod dinosaur. - Nature 407:72-74.
- BUFFETAUT, E., V. SUTEETHERN a H. TONG, 1996: The earliest known tyrannosaur from the Lower Cretaceous of Thailand. - Nature 381:689-691.
- BUFFRÉNIL, V de, J. O. FARLOW a A. de RICQLÈS, 1986: Growth and function of *Stegosaurus* plates. Evidence from bone histology. - Palaeobiology 12:459-473.
- BÜHLER, P., 1985: On the morphology of the skuli of *Archaeopteryx*. In: M. K. Hecht, J. H. Ostrom, G. Viohl a P. Wellnhofer (eds): The beginnings of birds, pp. 135-140. - Proceedings of the International Archaeopteryx Conference Eichstätt 1984.
- BURGERS, Ph. a L. M. CHIAPPE, 1999: The wing of *Archaeopteryx* as a primary thrust generátor. - Nature 399:80-82.
- BURGGREN, W W. a K. JOHANSEN, 1986: Circulation and respiration in Lungfishes (Dipnoi). - Journal of Morphology, Supplement 1:217-236.
- BURKE, A. C. a A. FEDUCCIA, 1997: Developmental patterns and the identification of homologies in the avian hand. - Science 278:666-668.
- BUTLER, P. M., 1972: The problém of insectivore classification. In: K. A. Joysey a T. S. Kemp (eds): Studies in vertebrate évolution, pp. 253-265. - Oliver and Boyd, Edinburgh.
- BUTLER, P. M., 1978: Docodont molars as tribosphenic analogues (Mammalia, Jurassic). In: D. E. Rüssel, J.-R. Santoro a D. Sigogneau-Rüssel (eds): Teeth revisited. Proceedings of the 11th International Symposium on Dental Morphology. - Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, C, 53:329-340.
- BYSTROW, A. P., 1935: Morphologische Untersuchungen der Deckknochen des Schädels der Wirbeltieren. I. Mitteilung. Der Schädel der Stegocephalen. - Acta Zoologica 16: 65-141.
- BYSTROW, A. P., 1938: *Dvinosaurus* als neotenische Form der Stegocephalen. - Acta Zoologica 19:209-295.
- BYSTROW, A. P., 1944: *Kotlassia prima* Amalitzky. - Bull. Geol. Soc. Am. 55:379-416.
- BYSTROW A. P., 1957: Prošloje, nastojaščeje, buduščeje čeloveka. - Medgiz, Leningrad. 314 stran.
- CAMP, C. L., 1930: A study of the phytosaurs. - Mem. Univ. Calif. 10:1-174.
- CAMPBELL, K. E. Jr., 1995: Additional spécimens of the Giant Teratom, *Argentavis magnificens*, from Argentina (Aves: Teratornithidae). In: K. E. Campbell (ed.): Papers in Avian paleontology honoring Pierce Brodkorb, pp. 199-201. - Los Angeles County Museum Sei. Ser. 36.
- CAMPBELL, K. S. W a R. E. BARWICK, 1986: Paleozoic lungfishes - A review. - Journal of Morphology, Supplement 1:93-131.
- CAMPBELL, K. S. W a R. E. BARWICK, 1995: The primitive dipnoan dental plate. - J. Vert. Paleo. 15:13-27.
- CAMPBELL, K. S. W. a M. W BELL, 1977: A primitive amphibian from the late Devonian of New South Wales. - Alcheringa 1:369-381.

- CANFIELD, D. E. a A. TESKE, 1996: Latě Proterozoic rise in atmospheric oxygen concentration inferred from phylogenetic and sulphur-isotope studies. - *Nature* 382: 127-132.
- CAPETTA, H., 1987: Chondrichthyes II. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. In: H.-P. Schultze (ed.): *Handbook of Paleichthyology* 3B. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart - New York. 193 stran.
- CARPENTER, K., 1997a: Ankylosauria. In: P. J. Currie a K. Padian (eds): *Encyclopedia of dinosaurs*, pp. 16-21. - Academic Press. London a New York
- CARPENTER, K., 1997b: Tyrannosauridae. In: P. J. Currie a K. Padian (eds): *Encyclopedia of dinosaurs*, pp. 766-768. - Academic Press. London a New York
- CARPENTER, K. a M. B. SMITH, 1995: Osteology and functional morphology of the forelimb in Tyrannosauridae as compared with other theropods (Dinosauria). - *J. Vert. Paleol.* 15 (Suppl.): 21A.
- CARROLL, R. L., 1967: Labyrinthodonts from the Joggins Formation. - *J. Paleontol.* 41:111-142.
- CARROLL, R. L., 1969a: Origin of Reptiles. In: C. Gans (ed.): *Biology of the Reptilia*, Vol. 1, Morphology A, pp. 1-44. - Academic Press, London a New York.
- CARROLL, R. L., 1969b: A Middle Pennsylvanian captorhinomorph, and the interrelationships of primitive reptiles. - *Journal of Paleontology* 43:151-170.
- CARROLL, R. L., 1969c: Problems of the origin of reptiles. - *Biological Reviews* 44:393-432.
- CARROLL, R. L., 1970: The ancestry of reptiles. - *Philos. Trans. R. Soc. London, B* 257:267-308.
- CARROLL, R. L., 1977: The origin of lizards. In: S. M. Andrews, R. S. Miles a A. D. Walker (eds): *Problems in Vertebrate Evolution*, pp. 359-396. - Linnean Society Symposium Séries No. 4. Academic Press, London a New York.
- CARROLL, R. L., 1978: Permo-Triassic "lizards" from the Karoo systém. Part II. A gliding reptile from the Upper Permian of Madagaskar. - *Palacont. Afr.* 21:143-159.
- CARROLL, R. L., 1981: Plesiosaur ancestors from the Upper Permian of Madagaskar. - *Philos. Trans. R. Soc. London, B* 293:315-383.
- CARROLL, R. L., 1982: Early évolution of reptiles. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13:87-109.
- CARROLL, R. L., 1988: An articulated gymnarthrid microsauro (Amphibia) from the Upper Carboniferous of Czechoslovakia. - *Acta Zool. Cracov.* 31:441-450.
- CARROLL, R. L., 1993: *Paläontologie und Evolution der Wirbeltiere*. - Georg Thieme Verlag Stuttgart, New York. 684 stran.
- CARROLL, R. L., 1995: *Patterns and Processes of Vertebrate Evolution*. - Cambridge University Press. 437 stran.
- CARROLL, R., 1996: Revealing the patterns of macroevolution. - *Nature* 381:19-20.
- CARROLL, R. L. a D. BAIRD, 1968: The Carboniferous amphibian *Tuditanus [Eosauravus]* and the distinction between microsaur and reptiles. - *American Museum Novitates*, No. 2337:1-50.
- CARROLL, R. L. a D. BAIRD, 1972: Carboniferous stem-reptiles of the family Romeriidae. - *Bull. Mus. Comp. Zool.* 143:321-364.
- CARROLL, R. L., K. A. BOSSY, A. C. MILNER, S. M. ANDREWS a C. F. WELLSTEAD, 1998: *Lepospondyli*. Dr. Friedrich Pfeil, München. 216 stran.
- CARROLL, R. L., P. BYBEE a W. D. TIDWELL, 1991: The oldest microsauro (Amphibia). - *J. Paleontol.* 65:314-332.
- CARROLL, R. L. a P. J. CURRIE, 1975: Microsaur as possible apodan ancestors. - *Zool. J. Linn. Soc.* 57:229-247.
- CARROLL, R. L. a M. DE BRAGA, 1992: Aigialosaurs: mid-Cretaceous varanoid lizards. - *J. Vert. Paleol.* 12:66-86.
- CARROLL, R. L. a P. GASKILL, 1978: The order Microsauria. - *The American Philosophical Society, Philadelphia*. 211 stran.
- CARROLL, R. L. a P. GASKILL, 1985: The nothosaur *Pachypleurosaurus* and the origin of plesiosaurs. - *Philos. Trans. R. Soc. London, B* 309:343-393.
- CARROLL, R. L. a R. HOLMES, 1980: The skull and jaw musculature as guides to the ancestry of Salamanders. - *Zool. J. Linn. Soc.* 68:1-40.
- CARROLL, R. L. a W. LINDSAY, 1985: Cranial anatomy of the primitive reptile *Procolophon*. - *Can. J. Earth Sci.* 22: 1571-1587.
- CASTER, K. E. a J. H. EATON, 1956: Microstructure of the plates in the carpod echinoderm *Paranacystis*. - *Journal of Paleontology* 30:611-614.
- CIFELLI, R. L. a J. GUERRERO DÍAZ, 1989: New remains of *Protoatherium colombianus* (Litopterna, Mammalia) from the Miocène of Colombia. - *J. Vert. Paleol.* 9:222-231.
- CÍLEK, V., 1994: Klima minulosti a budoucnosti I. - *Ochrana přírody* 49:263-268.
- CÍLEK, V., 1995: Klima minulosti a budoucnosti IV. - *Ochrana přírody* 50:50-53.
- CLACK, J. A., 1994: The earliest known tetrapod braincase and the évolution of the stapes and fenestra ovalis. - *Nature* 369:392-394.
- CLACK, J. A., 1998: The neurocranium of *Acanthostega gunnari* Jarvik and the évolution of the otic region in tetrapods. - *Zoological Journal of the Linnean Society* 122:61-97.
- CLACK, J. A. a M. I. COATES, 1995: *Acanthostega gunnari*, a primitive, aquatic tetrapod? - *Bull. Mus. Nati. Hist. Nat., Paris, 4. ser.*, 17:359-372.
- CLARK, J. a R. L. CARROLL, 1973: Romeriid reptiles from the Lower Permian. - *Bull. Mus. Comp. Zool.* 144:353-107.
- CLARK, J. M., L. J. JACOBS a W. R. DOWNS, 1989: Mammal-like dentition in a Mesozoic crocodylian. - *Science* 244: 1064-1066.
- CLEMENS, E. S., 1986: Of asteroids and dinosaurs: The role of the press in the shaping of scientific debatě. - *Social Studies of Science* 16:421-156.
- CLEMENS, E. S., 1994: The impact hypothesis and populár science: Conditions and conséquences of interdisciplinary debatě. In: W. Glen (ed.): *The mass extinction debates: How science works in a crisis*, pp. 92-120. - Stanford University Press, Stanford.
- CLEMENS, W. A. Jr., 1973: Fossil mammals of the type Lance Formation Wyoming. Part III. Eutheria and summary. - *Univ. of California Publ. Geol. Sci.* 94:1-102.
- CLEMENS, W. A. Jr., 1986: On Triassic and Jurassic mammals. In: K. Padian (ed.): *The beginning of the âge of dinosaurs*, pp. 237-246. - Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- CLEMENS, W. A. a J. R. E. MILLS, 1971: Review of *Peramus tenuirostris* Owen (Eupantotheria, Mammalia). - *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Geol.* 20:87-113.
- CLOUTIER, R. a P. E. AHLBERG, 1996: Morphology, characters, and the interrelationships of basai sarcopterygians. In: M. L. J. Stiassny, L. R. Parenti a G. D. Johnson (eds): *Interrelationships of fishes*, str. 445-179. - Academic Press.
- COATES, M. I. a J. A. CLACK, 1991: Fish-like gills and breathing in the earliest known tetrapod. - *Nature* 352:234-236.
- COATES, M. I. a J. A. CLACK, 1995: Romer's gap: tetrapod origins and terrestriality. - *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris* 17:373-388.
- COHN, M. J. a C. TICKLE, 1999: Developmental basis of limbeness and axial patterning in snakes. - *Nature* 399: 474-479.

- COLBERT, E. H., 1941: A study of the *Orycteropus gaudryi* from the Island of Samos. - Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 78: 305-351.
- COLBERT, E. H., 1946: *Sebecus*, representative of a peculiar suborder of fossil Crocodylia from Patagonia. - Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 87:219-270.
- COLBERT, E. H., 1947: Studies of the phytosaurs *Machaerops* and *Rutiodon*. - Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 88: 55-96.
- COLBERT, E. H., 1962: The weight of dinosaurs. - Am. Mus. Novit. 2076:1-16.
- COLBERT, E., 1970: The Triassic gliding reptile *Icarosaurus*. - Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 143: 85-142.
- COLBERT, E. H., 1972: Vertebrates from the Chinle Formation. In: S. Carol a W. J. Breed (eds): Investigations in the Triassic Chinle Formation. - Museum of Northern Arizona Bulletin 47:1-111.
- COLBERT, E. H., 1981: A primitive ornithischian dinosaur from the Kayenta Formation of Arizona. - Museum of Northern Arizona Press, Bulletin 53:1-61.
- COLBERT, E. H., 1986: Mesozoic tetrapod extinctions: a review. In: D. K. Elliott (ed.): Dynamics of extinction, p. 49-62. - John Wiley, Inc.
- COLBERT, E. H. a J. W. KITCHING, 1975: The Triassic reptile *Procolophon* in Antarctica. - Am. Mus. Novitates 2566: 1-23.
- COLBERT, E. H. a C. C. MOOK, 1951: The ancestral crocodylian *Protosuchus*. - Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 97:147-182.
- CONWAY-MORRIS, S., 1976: *Nectocaris pteryx*, a new organism from the Middle Cambrian Burgess Shale of British Columbia. - N. Jb. Geol. Palaeont. Mh. 1976: 705-713.
- CONWAY-MORRIS, S., 1992: Burgess-Shale-type faunas in the context of the 'Cambrian explosion': a review. - J. Geol. Soc., London 147:631-636.
- CONWAY-MORRIS, S., 1997: The first chordates: evidence from the Cambrian. - Journal of Morphology 232:243.
- CONWAY-MORRIS, S. a H. B. WHITTINGTON, 1979: The animals of the Burgess Shale. - Scientific American 241: 122-133.
- COOK, P. J., 1992: Phosphogenesis around the Proterozoic-Phanerozoic transition. - J. Geol. Soc., London 149: 615-620.
- COOMBS, W. P., 1978: The families of the ornithischian dinosaur order Ankylosauria. - Palaeontology 21:143-170.
- COPE, E. D., 1888: The Multituberculata monotremes. - Naturalis 22:259.
- CORIA, R. A. a L. SALGADO, 1995: A new giant carnivorous dinosaur from the Cretaceous of Patagonia. - Nature 377: 224-226.
- COSTA, O. G., 1834: Cenni Zoologici, ossia descrizione delle specie nuove di animali scoperti in diverse contrade del regno nell' anno 1834. - Annuario Zoologico 12(90).
- COSTANZO, J. P. a R. E. LEE, 1994: Biophysical and physiological responses promoting freeze tolerance in vertebrates. - NIPS 9:252-256.
- COSTANZO, J. P., R. E. LEE, Jr. a P. H. LORTZ, 1993: Physiological responses of freeze-tolerant and -intolerant frogs: clues to evolution of anuran freeze tolerance. - Am. J. Physiol. 265: R721-R725.
- COX, C. B., 1969: The problematic Permian reptile *Eunotosaurus*. - Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) 18:165-196.
- CROMPTON, A. W., 1968: The enigma of the evolution of mammals. - Optima 18:137-151.
- CROMPTON, A. W., 1974: The dentitions and relationships of the southern African Triassic mammals *Erythrotherium parringtoni* and *Megazostrodon rudneme*. - Bulletin of the British Museum (Natural History) 24:397-437.
- CROMPTON, A. W. a F. A. JENKINS, Jr., 1968: Molar occlusion in Late Triassic mammals. - Biological Reviews 43: 427-458.
- CROMPTON, A. W. a F. A. JENKINS, Jr., 1973: Mammals from reptiles: a review of mammalian origins. - Annual Review of Earth and Planetary Sciences 1:131-155.
- CROMPTON, A. W. a F. A. JENKINS, Jr., 1979: Origin of mammals. In: J. A. Lillegraven, Z. Kielan-Jaworowska a W. A. Clemens (eds): Mesozoic mammals: The first two-thirds of mammalian history, pp. 59-73. - University of California Press, Berkeley.
- CROMPTON, A. W. a Z. KIELAN-JAWOROWSKA, 1978: Molar structure and occlusion in Cretaceous therian mammals. In: P. M. Butler & K. A. Joysey (eds.): Studies in the Development, Function and Evolution of Teeth, pp. 249-289. - Academic Press, London a New York.
- CROMPTON, A. W. a K. K. SMITH, 1980: A new genus and species of crocodylian from the Kayenta Formation (Late Triassic?) of Northern Arizona. In: L. L. Jacobs (ed.): Aspects of Vertebrate History, pp. 193-217. - Museum of Northern Arizona Press, Flagstaff.
- CROMPTON, A. W. a A. SUN, 1985: Cranial structure and relationships of the Liassic mammal *Sinoconodon*. - Zool. J. Linn. Soc. 85:99-119.
- CROWTHER, P. R., 1981: The fine structure of graptolite periderm. - The Palaeontological Association, Special Papers in Palaeontology 26:1-119.
- CRUSH, P. I., 1984: A late Triassic sphenosuchid crocodylian from Wales. - Palaeontology 27:131-157.
- CURRIE, P. J., 1977: A new haptodontine sphenacodont (Reptilia: Pelycosauria) from the Upper Pennsylvanian of North America. - J. Paleont. 51: 927-942.
- CURRIE, P. J., 1997a: Raptors. In: P. J. Currie a K. Padian (eds): Encyclopedia of dinosaurs, p. 626. - Academic Press.
- CURRIE, P. J., 1997b: Theropoda. In: P. J. Currie a K. Padian (eds): Encyclopedia of dinosaurs, pp. 731-737. - Academic Press.
- CURRIE, P. J. a R. L. CARROLL, 1984: Ontogenetic changes in the eosuchian reptile *Thadeosaurus*. - J. Vert. Paleo. 4: 68-84.
- ČUDINOV, P. K., 1960: Verchnepermiskije terapsidy ježovskovo mestonachožděnjia. - Paleont. Zurn. (1960), 4: 81-94.
- ČUDINOV, P. K., 1983: Rannye terapsidy. - Nauka, Moskva. 229 stran.
- DAESCHLER, E. B., N. H. SCHUBIN, K. S. THOMSON a W. W. AMARAL, 1994: A Devonian tetrapod from North America. - Science 265:639-642.
- DANIELS, M., 1994: Report on birds from the Naze London Clay. - Society of Avian Paleontology and Evolution Newsletter 8:10-12.
- DASHZEVEG, D. a Z. KIELAN-JAWOROWSKA, 1984: The lower jaw of an aegialodontid mammal from the Early Cretaceous of Mongolia. - Zool. J. Linn. Soc. 82:217-227.
- DAWYDOFF, C., 1948: Embryologie des échinodermes. In: P.-P. Grasse (ed.): Traité d'embryologie comparée des invertébrés, vol. 11:277-363. - Masson et Cie, Paris. 930 stran.
- De BROIN, F. F. INGAVAT, P. JANVIER a N. SATTAYRAK, 1982: Triassic turtle remains from northeastern Thailand. - J. Vert. Paleo. 2:41-46.
- DECHASEAUX, C., 1955: Lepospondyli. In: J. Piveteau (ed.): Traité de Paléontologie V, pp. 275-305. - Masson et Cie, Paris.

- DENISON, R. H., 1941: The soft anatomy of *Bothriolepis*. - J. Palaeont. 15:553-561.
- DENISON, R., 1978: Placodermi. In: H.-P. Schultze (ed.): Handbook of Paleichthyology 2. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart - New York. 128 stran.
- DENISON, R., 1979: Acanthodii. In: H.-P. Schultze (ed.): Handbook of Paleichthyology 5. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart - New York. 62 stran.
- DESLONGCHAMPS, J. A. E., 1870: Note sur les reptiles fossiles appartenant à la famille des Téléosauriens. - Bull. Soc. Géol. France 2,27:299-351.
- DICK, J. R. F., 1978: On the Carboniferous shark *Tristychius arcuatus* Agassiz from Scotland. - Trans. R. Soc. Edinburgh 70, 4:63-109.
- DILLY, P. N., 1993: *Cephalodiscus graptoloides* sp. nov. a probable extant graptolite. - Journal of Zoology 229:69-78.
- DOLLO, L., 1883: Troisième note sur les dinosauriens de Bernissart. - Bull. Mus. R. Hist. Nat. Belgique 2: 85-120.
- DOMNING, D. P., 1978: Sirenian evolution in the North Pacific Ocean. - Univ. Calif. Publ. Geol. Sci. 118:1-178.
- DOMNING, D. P., 1982: Evolution of manatees: A speculative history. - J. Paleont. 56: 599-619.
- DONG, Z., 1985: A Middle Jurassic labyrinthodont (*Sinobrachyops platicephalus* gen. et sp. nov.) from Dashanpu, Zigong, Sichuan Province. - Vertebrata Palasiatica 23: 301-307.
- DONOGHUE, P. C. I, P. L. FOREY a R. J. ALDRIDGE, 2000: Conodont affinity and chordate phylogeny. - Biol. Rev. 75: 191-251.
- DOOLITTLE, R. F. D. F. FENG, S. TSANG a kol., 1996: Determining divergence times of the major kingdoms of living organisms with a protein clock. - Science 271:470-477.
- EDMUND, A. G., 1969: Dentition. Str. 117-200 in: C. Gans (ed.): Biology of the Reptilia 1. Morphology A. - Academic Press, London a New York.
- EDWARDS, D. a J. FEEHAN, 1980: Records of *Cooksonia*-type sporangia from the late Wenlock strata in Ireland. - Nature 287:41-42.
- EFREMOV, I. A., 1940: *Ulemosaurus svjagensis* Riab. - ein Deinocephale aus den Ablagerungen des Perm der UdSSR. - Nova Acta Leopold. (N.F.) 9:155-205.
- ELLENBERGER, P., 1974: Contribution à la classification des pistes de vertébrés du Trias: les types du Stormberg d'Afrique du Sud (Ilème partie: le Stormberg supérieur I. Le biome de la zone B/1 ou niveau de Moyen: ses biocénoses). - Paléovertebrata, Mém. Extraordin. 1974:1-141, Montpellier.
- ELZANOWSKI, A., 1977: Skulls of *Gobipteryx* (Aves) from the Upper Cretaceous of Mongolia. - Palaeontol. Polon. 37: 153-165.
- ELZANOWSKI, A., 1981: Embryonic bird skeletons from the late Cretaceous of Mongolia. - Palaeontol. Polon. 42: 147-179.
- ELZANOWSKI, A., 1985: The early evolution of parental care in birds with special reference to fossil embryos. Pp. 178-183 in: Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici, V. D. Ilyichev & V. M. Gavrillov (eds) - Nauka, Moskva.
- ELZANOWSKI, A. a P. M. GALTON, 1991: Braincase of *Enaliornis*, an Early Cretaceous bird from England. - J. Vert. Paleo. 11:90-107.
- ERWIN, D.H., 1994: The Permo-Triassic extinction. - Nature 367:231-236.
- ESTES, R., 1981: Gymnophiona, Caudata. In: P. Wellnhofer (ed.): Handbuch der Paläoherpetologie 2. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart a New York. 113 stran.
- ESTES, R., 1983: Sauria terrestria, Amphisbaenia. In: P. Wellnhofer (ed.): Handbuch der Paläoherpetologie 10A. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart a New York. 249 stran.
- ESTES, R. a R. HOFFSTETTER, 1976: Les Urodèles du Miocène de La Grive-St. Alban (Isère, France). - Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris, 3rd. Ser., no. 398, Sciences de la terre 57:297-343.
- ESTES, R. a L. PRICE, 1973: Iguanid lizard from the Upper Cretaceous of Brazil. - Science 180:748-751.
- ESTES, R., Z. V. ŠPINAR a E. NEVO, 1978: Early Cretaceous pipid tadpoles from Israel (Amphibia: Anura). - Herpetologica 34:374-393.
- ESTES, R. a M. H. WAKE, 1972: Caecilian fossil found. - Nature 239:228-231.
- EVANS, S. E., 1982: The gliding reptiles of the Upper Permian. - Zool. J. Linnean Soc. 76:97-123.
- EVANS, S. a M. BORSUK-BIALYNICKA, 1998: A stem-group frog from the Early Triassic of Poland. - Acta Palaeontologica Polonica 43:573-580.
- EVANS, S. E. a G. MCGOWAN, 1995: Albanerpetontid amphibians from the Cretaceous of Spain. - Nature 373:143-145.
- EVANS, S. E. a A. R. MILNER, 1996: A metamorphosed Salamander from the early Cretaceous of Las Hoyas, Spain. - Philos. Trans. R. Soc. London, B: 351:627-646.
- EVANS, S. E., A. R. MILNER a F. MUSSETT, 1988: The earliest known Salamanders (Amphibia, Caudata): a record from the Middle Jurassic of England. - Geobios 21(5): 539-552.
- EWER, R. F., 1965: The anatomy of the thecodont reptile *Euparkeria capensis* Broom. - Philos. Trans. R. Soc. London 248:379-435.
- FEDUCCIA, A., 1985: On why the dinosaur lacked feathers. In: M. K. Hecht, J. H. Ostrom, G. Viohl a P. Wellnhofer (eds): The beginnings of birds, pp. 75-79. - Proceedings of the International Archaeopteryx Conference Eichstätt 1984.
- FEDUCCIA, A., 1995: The aerodynamic model for the evolution of feathers and feather misinterpretation. In: D. S. Peters (ed.) Acta Palaeornithologica, pp. 65-77. - Courier Forsch.-Inst. Senckenberg 181:1-361.
- FEDUCCIA, A., 1996: The origin and evolution of birds. - Yale University Press, New Haven and London. 420 stran.
- FEDUCCIA, A. a R. WILD, 1993: Birdlike characters in the Triassic archosaur *Megalancosaurus*. - Naturwissenschaften 80:564-566.
- FIELD, K. G., G. J. OLSEN, D. J. LANE, S. J. GIOVANNONI, M. T. GHISELIN, E. C. RAFF, N. R. PACE a R. A. RAFF, 1988: Molecular phylogeny of the animal kingdom. - Science 239:748-753.
- FISCHER, M. S., 1986: Die Stellung der Schliefer (Hyracoidea) im phylogenetischen System der Eutheria. Zugleich ein Beitrag zur Anpassungsgeschichte der Procaviidae. - Courier Forsch.-Inst. Senckenberg 84:1-132.
- FISCHER, M. S., 1989: Hyracoids, the sister-group of Perissodactyls. In: D. R. Prothero a R.M. Schoch (eds): The evolution of Perissodactyls, pp. 37-56. - Oxford Univ. Press, New York. 538 stran.
- FISCHER, M. S., 1992: Hyracoidea. In: J. Niethammer, H. Schliemann a D. Starek (eds): Handbuch der Zoologie, Bd. 8. - Walter de Gruyter, Berlin. 169 stran.
- FITZINGER, L. I., 1826: Neue Classification der Reptilien. - J. G. Heubner Verlag, Viedeň.
- FORDYCE, R. E. a L. G. BARNES, 1994: The evolutionary history of whales and dolphins. - Annu. Rev. Earth Planet. Sci. 22:419-455.

- FOSTER, C. A., L. M. CHIAPPE, D. W. KRAUSE a S. D. SAMPSON, 1996: The first Cretaceous bird from Madagascar. - *Nature* 383:532-534.
- FRAAS, E., 1899: *Proganochelys quenstedtii* Baur (*Psammocheilus keuperina* Quenstedt). Ein neuer Fund der Keuperschildkröte aus dem Stubensandstein. - *Jahresh. Vereins Vaterl. Naturk. Württemberg* 55:401-424.
- FRAAS, E., 1902: Die Meer-Crocodilier (Thalattosuchia) des oberen Jura unter spezieller Berücksichtigung von *Dracosaurus* und *Geosaurus*. - *Palaeontographica* 49:1-72.
- FRANCIS, E. T. B., 1934: The anatomy of the Salamander. - The Clarendon Press, Oxford. 381 stran.
- FRANZ, V., 1927: Morphologie der Akranier. - *Ergebnisse Anat. Entwickl.* 27:464-692.
- FRASER, N. C. a G. M. WALKDEN, 1984: The postcranial skeleton of the Upper Triassic sphenodontid *Planocephalosaurus robinsonae*. - *Palaeontology* 27: 575-595.
- FRICKE, H., K. HISSMANN, J. SCHAUER, M. ERDMANN, M.K. MOOSA a R. PLANTE, 2000: Biogeography of Indonesian coelacanth. - *Nature* 403:38.
- FRIC, A., 1875: Über die Fauna der Gaskohle der Pilsner und Rakovnitzer Beckens. - *Vest. Král. česl. spol. nauka, tř. mat.-přír.* 1875:70-79.
- FRIC (FRITSCH), A., 1883: Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. 1. - Praha.
- FRIC (FRITSCH), A., 1889: Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. 2:1-114. - Praha.
- FRIC (FRITSCH), A., 1895: Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. 3:1-132. - Praha.
- FRIC (FRITSCH), A., 1901: Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. 4:1-143. - Praha.
- FRIES, C. C. HIBBARD a D. DUNKLE, 1955: Early Cenozoic vertebrates in the red conglomerate at Guanajuato, Mexico. - *Smithson. Misc. Coll.* 123:1-25.
- FUCHS, H., 1911: Bemerkungen über das Munddach der Amnioten, insbesondere der Schildkröten und Schlangen. - *Anat. Anz.* 38:609-637.
- GABBOTT, S. E., R. J. ALDRIDGE a J. N. THERON, 1995: A giant conodont with preserved muscle tissue from the Upper Ordovician of South Africa. - *Nature* 374:800-803.
- GABUNIA, L. a A. VEKUA, 1995: A Plio-Pleistocene hominid from Dmanisi, East Georgia, Caucasus. - *Nature* 373: 509-512.
- GAFFNEY, E. S., 1975: A phylogeny and classification of the higher categories of turtles. - *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 155: 387-413.
- GAFFNEY, E. S., 1979: Comparative cranial morphology of recent and fossil turtles. - *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 164: 65-376.
- GAFFNEY, E. S., 1990: The comparative osteology of the Triassic turtle *Proganochelys*. - *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 194: 1-263.
- GAFFNEY, E. S. a L. J. MEEKER, 1983: Skull morphology of the oldest turtles: A preliminary description of *Proganochelys quenstedtii*. - *J. Vert. Paleo.* 3:25-28.
- GAFFNEY, E. S., J. H. HUTCHINSON, F. R. JENKINS a L. J. MEEKER, 1987: Modern turtle origins: the oldest known cryptodire. - *Science* 237:289-291.
- GAGNIER, P.-Y., A. R. M. BLIECK a G. S. RODRIGO, 1986: First Ordovician vertebrate from South America. - *Geobios* 19 (fasc. 5): 629-634.
- GAISLER, J., 1983: *Zoologie obratlovců*. - Academia, Praha. 534 stran.
- GAISLER, J., 1991: *Úvod do zoologie obratlovců*. - Masarykova universita, Brno. 275 stran.
- GALTON, P. M., 1970: The posture of hadrosaurian dinosaurs. - *J. Paleont.* 44:464-473.
- GALTON, R. M., 1974: The ornithischian dinosaur *Hypsilophodon* from the Wealden of the Isle of Wight. - *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.), Geol.* 25:1-152.
- GALTON, P. M., 1975: English hypsilophodontid dinosaurs (Reptilia: Ornithischia). - *Palaeontology* 18, Part 4: 741-752.
- GANS, C., 1978: The characteristics and affinities of the Amphisbaenidae. - *Trans. Zool. Soc. London* 34:347-416.
- GANS, C. I., DAREVSKY a L. RTATARINOV, 1987: *Sharovipteryx*, a reptilian glider? - *Paleobiology* 13:415-426.
- GANS, C. a R. G. NORTH CUTT, 1983: Neural crest and the origin of vertebrates: a new head. - *Science* 220: 268-274.
- GANS, C. a E. SAIFF, 1996: Bibliography of the lancelets. - *Israel Journal of Zoology* 42:315-142.
- GARDINER, B. G., 1967a: Further notes on palaeoniscoid fishes with a classification of the Chondrostei. - *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology* 14: 145-206.
- GARDINER, B. G., 1967b: The significance of the preopercular in actinopterygian evolution. - *J. Linn. Soc. London, Zool.* 47:197-209.
- GARDINER, B. G., J. G. MAISEY a D. T. J. LITTLEWOOD, 1996: Interrelationships of basai neopterygians. In: M. L. J. Stiassny, L. R. Parenti a G. D. Johnson (eds): *Interrelationships of fishes*, str. 117-146. - Academic Press.
- GARDNER, J. D., 1999: New albanerpetontid amphibians from the Albian to Coniacian of Utah, USA - bridging the gap. - *J. Vert. Paleo.* 19: 632-638.
- GARDNER, J. D. a A. O. AVERIANOV, 1998: Albanerpetontid amphibians from the Upper Cretaceous of Middle Asia. - *Acta Palaeontol. Polonica* 43:453-467.
- GARSTANG, S. L. a W. GARSTANG, 1926: On the development of *Botrylloides* and the ancestry of the vertebrates. - *Proceedings of the Leeds Philos. Lit. Society, Sei. Sect. 1:* 81-86.
- GARSTANG, W., 1894: Preliminary note on a new theory of the phylogeny of the Chordata. - *Zoologischer Anzeiger* 17: 122-125.
- GARTNER, S., 1995: Calcareous nannofossils at the Cretaceous-Tertiary boundary. Pp. 27-47 in: N. MacLeod a G. Keller (eds): *Cretaceous-Tertiary mass extinctions: Biotic and environmental changes*. - Norton and Comp., New York.
- GAUFFRE, F.-X., 1994: The prosauropod dinosaur *Azendohsaurus laaroussii* from the Upper Triassic of Morocco. - *Palaeontology* 36:897-908.
- GAUPP, E., 1899: Ontogenese und Phylogenese des schalleitenden Apparats bei den Wirbeltieren. - *Erg. Anat. Entwickl. Gesch.* 8:990-1149.
- GAUPP, E., 1913: Die Reichertsche Theorie. - *Arch. Anat. Physiol., Suppl.* (1913). 416 stran.
- GAUTHIER, J. a K. PADIAN, 1985: Phylogenetic, functional, and aerodynamic analyses of the origin of birds and their flight. Pp. 185-197 in: M. K. Hecht, J. H. Ostrom, G. Viohl a P. Wellnhofer (eds): *The beginnings of birds*. *Proceedings of the International Archaeopteryx Conference Eichstätt* 1984.
- GEBO, D. L., M. DAGOSTO, K. Ch. BEARD, T. QI a J. WANG, 2000: The oldest known anthropoid postcranial fossils and the early evolution of higher primates. - *Nature* 404: 276-278.
- GEGENBAUR, C., 1872: Über das Archipterygium. - *Jena Zeitschr. Naturwiss.* 7:131-141.
- GEINITZ, H. B., 1861: Dyas I. Die animalischen Ueberreste der Dyas. - Leipzig.

- GHEERBRANT, E., J. SUDRE a H. CAPETTA, 1996: A Palaeocene proboscidean from Morocco. - *Nature* 383:68-70.
- GILETTE, D. D., 1991: *Seismosaurus halli*, gen. et sp. nov., a new sauropod dinosaur from the Morrison Formation (Upper Jurassic/Lower Cretaceous) of New Mexico, USA. - *J. Vert. Paleo. il*: 417-433.
- GILMORE, C. W., 1909: Osteology of the Jurassic reptile *Camptosaurus*. - *Proc. U.S. Nat. Mus.* 36:197-332.
- GINGERICH, P. D., 1976: Paleontology and phylogeny: Patterns of evolution at the species level in early Tertiary mammals. - *American Journal of Science* 276:1-28.
- GINGERICH, P. D., S. M. RAZA, M. ARIF a X. ZHOU, 1994: New whale from the Eocene of Pakistan and the origin of cetacean swimming. - *Nature* 368:844-847.
- GINGERICH, P. D., N. A. WELLS, D. E. RÜSSEL a S. M. I. SHAH, 1983: Origin of whales in epicontinental remnant seas: New evidence from the Early Eocene of Pakistan. - *Science*: 403-406.
- GISLÉN, T., 1930: Affinities between the Echinodermata, Enteropneusta and Chordonia. - *Zool. Bidr. Uppsala* 12: 199-304.
- GLAESNER, L., 1925: Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des gemeinen Wassermolchs (*Molge vulgaris*). - *NormTaf. EntwGesch. Wirbeltiere* 14:1^19.
- GLAESNER, M. F., 1971: Distribution and time range of the Ediacara Precambrian fauna. - *Geological Society of America Bulletin* 82: 509-514.
- GLAW, F. a J. KÖHLER, 1997: Amphibian species diversity exceeds that of mammals. In: Z. Roček, a S. Hart (eds): *Herpetology '97*. - Third World Congress of Herpetology, Praha, pp. 79-80.
- GLENN, W., 1990: What killed the dinosaurs? - *American Scientist* 78: 354-370.
- GODFREY, S., 1986: The skeletal anatomy of *Greerpeton burkenmorani* Romer 1969, an Upper Mississippian temnospondyl amphibian. - *Disertační práce*, McGill University, Montreal.
- GOLDEN, I., 1997: Die Entwicklung der skelettalen Visceralbogenderivate bei *Mus musculus*, *Rattus norvegicus* und *Pachyuromys duprasi*. - *Doktorská disertace*, Johann Wolfgang Goethe Universität, Frankfurt a. M.
- GOODMAN, M., C. A. PORTER, J. CZELUSNIAK, S. L. PAGE, H. SCHNEIDER, J. SHOSHANI, G. GUNNELL a C. P. GROVES, 1998: Toward a phylogenetic classification of primates based on DNA evidence complemented by fossil evidence. - *Molecular Phylogenetics and Evolution* 9: 585-598.
- GOODRICH, E. S., 1958: *Studies on structure and development of vertebrates*. - Dover Publ., New York.
- GOTTFRIED, M. D., 1987: A new long-snouted actinopterygian fish from the Pennsylvanian of North-central New Mexico. - *New Mexico Journal of Science* 27:7-19.
- GOTTFRIED, M. D., 1992: A new deep-scaled "palaeoniscoid" from the Kinney Quarry, Late Pennsylvanian of New Mexico. - *New Mexico Bureau of Mines & Mineral Resources Bulletin* 138:189-196.
- GOULD, S. J., 1977: *Ontogeny and phylogeny*. - Belknap Press, Cambridge, Mass., London. 501 stran.
- GOULD, S. J., 1995: Of it, not above it. - *Nature* 377: 681-682.
- GRAHAM, J. B., R. DUDLEY, N. M. AQUILAR a C. GANS, 1995: Implications of the late Palaeozoic oxygen pulse for physiology and evolution. - *Nature* 375:117-120.
- GRAHAM-SMITH, W. a T. S. WESTOLL, 1936-37: On a new long-headed Dipnoan Fish from the Upper Devonian of Scaumenac Bay, P.Q. Canada. - *Trans. R. Soc. Edinburgh* 59: 241-266.
- GRANDE, L., 1999: The first *Esox* (Esocidae: Teleostei) from the Eocene Green River Formation, and a brief review of esocid fishes. - *J. Vert. Paleo.* 19:271-292.
- GRANDE, L. a W. E. BEMIS, 1991: Osteology and phylogenetic relationships of fossil and recent paddlefishes (Polyodontidae) with comments on the interrelationships of Acipenseriformes. - *J. Vert. Paleo.* 11, Suppl. No. 1: 1-121.
- ORANGER, W. a G. G. SIMPSON, 1929: A revision of the Tertiary Multituberculata. - *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 56: 601-676.
- GREER, A. E., J. D. LAZELL a R. M. WRIGHT, 1973: Anatomical evidence for a countercurrent heat exchanger in the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*). - *Nature* 244: 181.
- GREGORY, J. T., 1945: Osteology and relationships of *Trilophosaurus*. - *Univ. Texas Publ.* 401:273-359.
- GREGORY, J. T., 1948: A new limbless vertebrate from the Pennsylvanian of Mazon Creek, Illinois. - *Am. J. Sci.* 246: 636-663.
- GREGORY, W. K., 1926: The skeleton of *Moschops capensis* Broom, a dinocephalian reptile from the Permian of South Africa. - *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 56:179-251.
- GREGORY, W. K., 1933: Fish skulls: A study of the evolution of natural mechanisms. - *Trans. Am. Philos. Soc.* 23:75^181.
- GREGORY, W. K., 1934: Polyisomerism and anizomerism in cranial and dental evolution among vertebrates. - *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 20:1-9.
- GREGORY, W. K., 1947: The monotremes and the palimpsest theory. - *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 88:5-52.
- GREGORY, W. K., 1951: *Evolution emerging*. - The MacMillan Co., New York.
- GRENOT, C. J., L. GARCIN a Y. VOITURON, J.-P. HEROLD a H. TSÉRÉ-PAGÈS, 1999: Nutritional budget and cold tolerance, during natural hibernation, in the European Common lizard (*Lacerta vivipara*). Pp. 147-159 in C. Miaud a R. Guyétant (eds): *Current studies in herpetology*. - *Proc. 9th OGM Societas Europaea Herpetologica*, Le Bourget du Lac.
- GRIFFITHS, M., 1978: *The biology of the monotremes*. - Academic Press, New York.
- GRIFFITHS, M., T. T. WELLS a DJ. BARRIE, 1991: Observations on the skulls of fossil and extant echidnas (Monotremata: Tachyglossidae). - *Australian Mammalogy* 14:87-101.
- GRINE, F. E. a J. W. KITCHING, 1987: Early Jurassic prosauropod eggs and the evolution of sauropod egg shell structure. - *J. Vert. Paleo.* 7 (Suppl. 3): 17A.
- GRODZINSKI, Z., A. JASIŃSKI, J. ORSKA a H. SZARSKI, 1976: *Anatomia porównawcza kregowców*. - Pan. Wyd. Naukowe, Warszawa. 773 stran.
- GROMOVA, V. I., 1962: Mlekopitajšičje. In: *Osnovy paleontologii*. - Moskva, 421 stran.
- GROSS, W., 1959: Arthrodiren aus dem Obersilur der Prager Mulde. - *Palaeontographica Abt. A* 113:1-35.
- GROSS, W., 1961: *Lunaspis broili* und *Lunaspis heroldi* aus dem Hunsrückschiefer (Unterdevon, Rheinland). - *Notizbl. Hess. Landesamt. Bodenforsch.* 89:17-43.
- GROSS, W., 1963: *Gemuendina sturtzi* TRAUQUAIR, Neuuntersuchung. - *Notizbl. Hess. Landesamt. Bodenforsch.* 91: 36-73.
- GROSS, W., 1967: Über das Gebiss der Acanthodier und Placodermen. In: C. Patterson a P. H. Greenwood (eds): *Fossil vertebrates*. - *J. Linn. Soc., Zool.* 47:121-130.
- GROSS, W., 1968: Fragliche Actinopterygier-Schuppen aus dem Silur Gotlands. - *Lethaia* 1:184-218.

- GROSS, W., 1969: *Lophosteus superbus* Pandër, ein Teleostome aus dem Silur Osesels. - *Lethaia* 2:15-47.
- GROSS, W., 1973: Kleinschuppen, Flossenstacheln und Zähne von Fischen aus europäischen und nordamerikanischen Bonebeds des Devons. - *Palaeontographica* Abt. A 142: 51-155.
- GUBIN, Yu. M., 1991: Permskije archegosaurnyje amfibii SSSR. - *Trudy Paleont. Inst.* 249:1-141.
- GUBIN, Yu. M., 1997: Skull morphology of *Archegosaurus decheni* Goldfuss (Amphibia, Temnospondyli) from the Early Permian of Germany. - *Alcheringa* 21:103-121.
- HAAS, G., 1980: Remarks on a new ophiomorph reptile from the Lower Cenomanian of Ein Jabrud, Israel. In: L. L. Jacobs (ed.): *Aspects of vertebrate history*, pp. 177-192. - *Museum of Northern Arizona Press*, Flagstaff.
- HABERSETZER, J. a G. STORCH, 1987: Klassifikation und funktionelle Flügelmorphologie paläogener Fledermäuse (Mammalia, Chiroptera). - *Courier Forsch. Inst. Senckenberg* 91:117-150.
- HAECKEL, E., 1873: *Natürliche Schöpfungsgeschichte. Gemeinverständliche wissenschaftliche Vorträge über die Entwicklungslehre im Allgemeinen und diejenige von Darwin, Goethe und Lamarck im Besonderen.* - G. Reimer, Berlin. 688 stran.
- HAHN, G., 1973: Neue Zähne von Haramiyiden aus der Deutschen Ober-Trias und ihre Beziehungen zu den Multituberculaten. - *Palaeontographica* A 142:1-15.
- HAHN, G., D. SIGOGNEAU-RUSSEL a G. WOUTERS, 1989: New data on Theroteinidae - their relations with Paulchoffiidae and Haramiyidae. - *Geologica et Palaeontologica* 23:205-215.
- HAND, S., M. NOVAČEK, H. GODTHELP a M. ARCHER, 1994: First Eocene bat from Australia. - *J. Vert. Paleol.* 14: 375-381.
- HATCHER, J. B., D. C. MARSH a R. S. LULL, 1907: The Ceratopsia. - *U. S. Geol. Surv.* 49.300 stran.
- HATSCHKE, B., 1881: Studien über die Entwicklung des Amphioxus. - *Arb. Zool. Inst. Univ. Wien* 4:1-88.
- HAUBOLD, H. a E. BUFFETAUT, 1987: Une nouvelle interprétation de *Longisquama insignis*, reptile énigmatique du Trias supérieur d'Asie centrale. - *C. R. Acad. Sci. Paris* 305: 65-70.
- HEATON, M. J. a R. R. REISZ, 1980: A skeletal reconstruction of the Early Permian captorhinid reptile *Eocaptorhinus latieps* (Williston). - *J. Paleontol.* 54:136-143.
- HEDGES, S. B. a L. L. POLING, 1999: A molecular phylogeny of reptiles. - *Science* 283: 998-1001.
- HECHT, M. K., 1985: The biological significance of *Archaeopteryx*. Pp. 149-160 in: M. K. Hecht, J. H. Ostrom, G. Viohl a P. Wellnhofer (eds): *The beginnings of birds. Proceedings of the International Archaeopteryx Conference Eichstätt 1984.*
- HEIDER, K., 1922: Ueber Organverlängerungen bei der Echinodermen-Metamorphose. - *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, Jahresb.* 22:239-251.
- HEILMANN, G., 1926: *The origin of birds.* - Witherby, Londýn.
- HEINTZ, A., 1929: Die downtonischen und devonischen Vertebraten von Spitsbergen. 2. Acanthaspida. - *Skr. Svalbard. Ishavet* 22:1-81.
- HEINTZ, A., 1939: Cephalaspida from Downtonian of Norway. - *Skr. Norské Vidensk.-Akad., Mat.-Naturw. Kl.* 5: 5-117.
- HENNIG, E., 1915: *Kentrosaurus aethiopicus*, der Stegosauridae des Tendaguru. - *Sitzungsber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin* (1915): 219-247.
- HERMAN, A. B. a R. A. SPICER, 1996: Palaeobotanical evidence for a warm Cretaceous Arctic ocean. - *Nature* 380:330-333.
- HERTWIG, O., 1906: *Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere.* - G. Fischer, Jena.
- HINCHLIFFE, J. R., 1977: The chondrogenic pattern in chick limb morphogenesis: A problem of development and evolution. In: Ede, D. A., Hinchliffe, J. R. a M. Balls (eds) *Vertebrate limb and somite morphogenesis*, pp. 293-309. - Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- HINCHLIFFE, J. R., 1985: „One, two, three“ or „two, three, four“: an embryologist's view of the homologie of the digits and carpus of modern birds. In: M. K. Hecht, J. H. Ostrom, G. Viohl a P. Wellnhofer (eds): *The beginnings of birds*, pp. 141-147. *Proceedings of the International Archaeopteryx Conference Eichstätt 1984.*
- HINCHLIFFE, J. R., 1997: The forward march of the bird-dinosaurs halted? - *Science* 278: 596-597.
- HINCHLIFFE, J. R. a M. HECHT, 1984: Homology of the bird wing skeleton: embryological versus paleontological evidence. - *Evolutionary Biology* 18: 21-39.
- HOFFSTETTER, R., 1960: Un serpent terrestre dans le Crétacé inférieur du Sahara. - *Bull. Soc. Géol. Fr.* (1959) 1:897-902.
- HOFFSTETTER, R., 1969: Un primate de l'oligocène inférieur Sud Américain: *Branisella boliviana* gen. et sp. nov. - *C. R. Acad. Sci., sér. D* 269:434-437.
- HOFFSTETTER, R., 1977: Phylogenie des primates. - *Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris* 4: 327-346.
- HOFFSTETTER, R., 1980: Origin and deployment of New World monkeys emphasizing the southern continents route. In: R. L. Ciochon a A. B. Chiarelli (eds): *Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental Drift*, pp. 103-122. - Plenum Press, New York.
- HOFFSTETTER, R. a M. F. SORIA, 1986: *Neodolodus colombianus* gen et sp. nov., un nouveau Condylarthre (Mammalia) dans le Miocène de Colombie. - *C. R. Acad. Sci., Paris (Sér. II)* 303:1619-1622.
- HOLLAND, W. J., 1906: The osteology of *Diplodocus* Marsh. - *Mem. Carneg. Mus.* 2:225-264.
- HOLMES, R., 1984: The Carboniferous amphibian *Proterogyrinus scheelei* Romer, and the early evolution of tetrapods. - *Philos. Trans. R. Soc. London, B* 306:431-527.
- HOLMES, R. a R. CARROLL, 1977: A temnospondyl amphibian from the Mississippian of Scotland. - *Bull. Mus. Comp. Zool.* 147:489-511.
- HOLMES, R. B., R. L. CARROLL a R. R. REISZ, 1998: The first articulated skeleton of *Dendrerpeton acadianum* (Temnospondyli, Dendrerpetontidae) from the Lower Pennsylvanian locality of Joggins, Nova Scotia, and a review of its relationships. - *J. Vert. Paleol.* 18:64-79.
- HOOK, R. W., 1983: *Colosteus scutellatus* (Newberry), a primitive temnospondyl amphibian from the Middle Pennsylvanian of Linton, Ohio. - *Am. Mus. Novit.* 2770:1-41.
- HOOK, R. W. a D. BAIRD, 1986: The Diamond Coal Mine of Linton, Ohio, and its Pennsylvanian-age vertebrates. - *J. Vert. Paleol.* 6:174-190.
- HOOK, R. W. a N. HOTTON, 1991: A new sphenacodontid pelycosaur (Synapsida) from the Wichita Group, Lower Permian of north-central Texas. - *J. Vert. Paleol.* 11:37-44.
- HOPSON, J. A., 1967: Mammal-like reptiles and the origin of mammals. - *Discovery* 2:25-33.
- HOPSON, J. A., 1991: Systematics of the non-mammalian Synapsida and implications for patterns of evolution of synapsids. In: H.-P. Schultze a L. Trueb (eds): *Origins of the higher groups of tetrapods: Controversy and consensus*, pp. 635-693. - Cornell University Press, Ithaca.

- HOPSON, J. A. a H. R. BARGHUSEN, 1986: An analysis of therapsid relationships. In: N. Hotton, P. D. MacLean, J. J. Roth a E. C. Roth (eds): *The Ecology and Biology of mammal-like reptiles*, pp. 83-106. - Smithsonian Institution Press, Washington.
- HOPSON, J. A., J. F. BONAPARTE a C. W. ROUGIER, 1989: Braincase structure of a non-tribosphenic therian mammal from the early Cretaceous of Argentina. - *J. Vert. Paleo.* 9, 25A.
- HOPSON, J. A. a A. W. CROMPTON, 1969: Origin of mammals. In: T. Dobzhansky, M. K. Hecht a V. C. Steere (eds): *Evolutionary Biology* 3, pp. 25-72. - Appleton-Century-Crofts, New York.
- HOPSON, J. A. a G. W. ROUGIER, 1993: Braincase structure in the oldest known skull of a therian mammal: implications for mammalian systematics and cranial evolution. - *Am. J. Sei.* 293A: 268-269.
- HORÁČEK, I. a V. LOŽEK, 1988: Palaeozoology and the Mid-European Quarternary past: scope of the approach and selected results. - *Rozpravy ČSAV, ř. mat.-přír.* 98,4:1-102.
- HORIGOME, N, M. MYOJIN, T UEKI, S. HIRANO, S. AIZAWA a S. KURATANI, 1999: Development of cephalic neural crest cells in embryos of *Lampetra japonica*, with special reference to the evolution of the jaw. - *Developmental Biology* 207:287-308.
- HORNER, J. R., 1999: Egg clutches and embryos of two hadrosaurian dinosaurs. - *J. Vert. Paleo.* 19:607-611.
- HORNER, J. R. a P. I CURRIE, 1994: Embryonic and neonatal morphology and ontogeny of a new species of *Hypacrosaurus* (Ornithischia, Lambeosauridae) from Montana and Alberta. In: K. Carpenter, K. F. Hirsch a J. R. Horner (eds): *Dinosaur eggs and babies*, pp. 312-336. - Cambridge Univ. Press, Cambridge (UK).
- HORNER, J. R. a R. MAKELA, 1979: Nests of juveniles provides evidence of family structure among dinosaurs. - *Nature* 282:296-298.
- HORNER, J. R. a D. B. WEISHAMPEL, 1988: A comparative embryological study of two ornithischian dinosaurs. - *Nature* 332:256-257.
- HORST, van der, C. 1, 1939: Hemichordata. In: Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. 4, Abt. 4, Buch 2, Abt. 2. - Leipzig, 737 stran.
- HOTCHKISS, F. H. C, 1998: A „rays-as-appendages“ model for the origin of pentamerism in echinoderms. - *Paleobiology* 24:200-214.
- HOU, L. a Z. LIU, 1984: A new fossil bird from Lower Cretaceous of Gansu and early evolution of birds. - *Scientia Sinica* 27:1296-1302.
- HOU, L., L. D. MARTIN, Z. ZHOU, A. FEDUCCIA a F. ZHANG, 1999: A diapsid skull in a new species of the primitive bird *Confuciusornis*. - *Nature* 399:679-682.
- HOU, L.-H. a J. ZHANG, 1993: A new fossil bird from Lower Cretaceous of Liaoning. - *Vertebrata Palasiatica* 7:217-224.
- HOU, L.-H., Z. ZHOU, L. D. MARTIN a A. FEDUCCIA, 1995: A beaked bird from the Jurassic of China. - *Nature* 377:616-618.
- HOU, L., L. D. MARTIN, Z. ZHOU a A. FEDUCCIA, 1996: Early adaptive radiation of birds: evidence from fossils from northeastern China. - *Science* 274:1164-1167.
- HOU, L. a J. ZHANG, 1993: A new fossil bird from Lower Cretaceous of Liaoning. - *Vert. Pal Asiatica* 7:217-224.
- HOUŠA, V, 1980. *Základy taxonomie pro zoopaleontologie*. - Státní pedagogické nakladatelství, Praha. 169 stran.
- HOUŠA, V, 1992: *Systematika*. In: *Pokorný a kol., Všeobecná paleontologie*, str. 43-56. - Univerzita Karlova, Praha. 296 stran.
- HUBLIN, J.-I, F SPOOR, M. BRAUN, F ZONNEVELD a S. CONDEMI, 1996: A latě Neanderthal associated with Upper Palaeolithic artefacts. - *Nature* 381:224-226.
- HUENE von, F., 1914: Beiträge zur Geschichte der Archosaurier. - *Geol. Paläontol. Abhandl.*, n.F. 13:1-53.
- HUENE von, F., 1921: Neue Pseudosuchier und Coelurosaurier aus dem Württembergischen Keuper. - *Acta Zoologica* (1921): 329-403.
- HUENE von, F., 1922: Bemerkungen über das Becken von *Ichthyosaurus quadriscissus*. - *Zbl. Mineral., Geol. Paläontol.* (1922): 277-282.
- HUENE von, F., 1948: *Pistosaurus*, a Middle Triassic plesiosaur. - *Am. J. Sei.* 246:46-52.
- HUENE von, F., 1956: Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden. - Jena. 716 stran.
- HURLBERT, S. H. a J. D. ARCHIBALD, 1995: No Statistical support for sudden (or gradual) extinction of dinosaurs. - *Geology* 23:881-884.
- HYMAN, L. H., 1959: The invertebrates: smaller coelomate groups, Chaetognatha, Hemichordata, Pogonophora, Phoronida, Ectoprocta, Brachiopoda, Sipunculida, the coelomate Bilateralia. Vol. V - McGraw-Hill. New York, Toronto, London. 763 stran.
- CHANG, M.-M., 1982: The braincase of *Youngolepis*, a Lower Devonian crossopterygian from Yunnan, South-Western China. - *Swedish Museum of Natural History*, pp. 3-113.
- CHANG, M.-M., 1991: „Rhipidistians“, dipnoans, and tetrapods. In: H.-P. Schultze a L. Trueb (eds): *Origins of the higher groups of tetrapods*. Pp. 2-28. - Cornell University Press, Ithaca, New York.
- CHANG, M.-M. a M. M. SMITH, 1992: Is *Youngolepis* a porolepiform? - *J. Vert. Paleo.* 12:294-312.
- CHANG, M.-M. a X. YU, 1984: Structure and phylogenetic significance of *Diaboliichthys speratus* gen. et sp. nov., a new dipnoan-like form from the Lower Devonian of eastern Yunnan, China. - *Proc. Linn. Soc. N.S.W.* 107:171-184.
- CHATTERJEE, S., 1974: A rhynchosaur from the Upper Triassic Maleri Formation of India. - *Philos. Trans. R. Soc. London*, B 267:209-260.
- CHATTERJEE, S., 1978: A primitive parasuchid (phytosaur) reptile from the Upper Triassic Maleri Formation of India. - *Palaeontology* 21:83-127.
- CHATTERJEE, S., 1991: Cranial anatomy and relationships of a new Triassic bird from Texas. - *Philos. Trans. R. Soc. London*, B: 332:277-342.
- CHATTERJEE, S., 1994: *Protoavis* from the Triassic of Texas: the oldest bird. - *Journal für Ornithologie* 135:330.
- CHATTERJEE, S., 1995: The Triassic bird *Protoavis*. - *Archaeopteryx* 13:15-31.
- CHATTERJEE, S., 1998: The avian status of *Protoavis*. - *Archaeopteryx* 16:99-122.
- CHATTERJEE, S., 1999: *Protoavis* and the early evolution of birds. - *Palaeontographica* Abt. A 254:1-100.
- CHEN, J.-Y, J. DZIK, G. D. EDGECOMBE, L. RAMSKÖLD a G. Q. ZHOU, 1995: A possible Early Cambrian chordate. - *Nature* 377:720-722.
- CHEN, J.-Y, D.-Y. HUANG a Ch.-W LI, 1999: An early Cambrian craniate-like chordate. - *Nature* 402:518-522.
- CHEREPANOV, G. O., 1989: New morphogenetic data on the turtle shell: discussion on the origin of the horny and bony parts. - *Studia Palaeocheloniologica* 3: 9-24.
- CHIAPPE, L. M., 1993: Enantiornithine (Aves) tarsometatarsi from the Cretaceous Lecho Formation of northwestern Argentina. - *Am. Mus. Novitates* 3083:1-27.
- CHIAPPE, L. M., 1995a: The phylogenetic position of the Cre-

- taceous birds of Argentina: Enantiornithes and *Patagopteryx deferrariisi*. In: D. S. Peters (ed.): Acta Palaeornithologica, pp. 55-63. - Courier Forsch.-Inst. Senckenberg 181: 1-361.
- CHIAPPE, L. M., 1995b: A diversity of early birds. - Natural History 6:52-55.
- CHIAPPE, L. M., 1995c: The first 85 million years of avian evolution. - Nature 378:349-355.
- CHIAPPE, L. M., 1996: Latè Cretaceous birds of southern South America: Anatomy and systematics of Enantiornithes and *Patagopteryx deferrariisi*. - Münchner Geowiss. Abh. A, 30:203-244.
- CHIAPPE, L. M. a J. O. CALVO, 1994: *Neuquenornis volans*, a new Latè Cretaceous bird (Enantiornithes: Avisauridae) from Patagonia, Argentina. - J. Vert. Paleo. 14:230-246.
- CHIAPPE, L. M. a A. CHINSAMY, 1996: *Pterodaustro's* true teeth. - Nature 379:211-212.
- CHINSAMY, A., L. M. CHIAPPE a P. DODSON, 1994: Growth rings in Mesozoic birds. - Nature 368:196-197.
- CHINSAMY A., L. M. CHIAPPE a R. DODSON, 1995: Mesozoic avian bone microstructure: physiological implications. - Paleobiology 21:561-574.
- CHINSAMY, A., T. RICH a P. VICKERS-RICH, 1998: Polar dinosaur bone histology. - J. Vert. Paleo. 18:385-390.
- INSOM, E., A. PUCCI a A. M. SIMONETTA, 1995: Cambrian Protochordata, their origin and significance. - Bolletino di Zoologia 62:243-252.
- ISHING, 1987: Vertebrate paleontology and stratigraphy of Xinjiang. In: Geological Department of Academia Sinica séries on „The évolution of the Junggar Basin and the formation of its petroleum and gas fields“, pp. 1-61. I. V. P. P. (v čínštině).
- IVACHNENKO, M., 1978: Chvostatyje amfibii iz triasa i jury srednej Azii. - Paleontologičeskij Žurnál 12:362-368.
- IVANOV, M., 1997: Hadi evropského kenozoika. - Disertační práce. Masarykova univerzita, Brno.
- JACKSON, K. a T. H. FRITTS, 1995: Evidence from tooth surface morphology for a posterior maxillary origin of the proteroglyph fang. - Amphibia-Reptilia 16:273-288.
- JAEKEL, O., 1906: Neue Rekonstruktionen von *Pleuracanthus sessilis* und von *Polyacrodus (Hybodus) hauffianus*. - Sitz.-Ber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin (1906): 155-159.
- JAEKEL, O., 1907: *Placochelys placodonta* aus der Obertrias des Bakony. Resultate des wiss. Erforsch. des Balatonsees, Bd. 1, T. 1. Anhang: Palaeontol. 90 stran.
- JAEKEL, O., 1915: Die Wirbeltierfauna aus dem Keuper von Halberstadt. II. Testudinata. 1. *Stegocheilus dux* nov. gen., nov. sp. - Palaeont. Zeitschr. 2:88-214, 251.
- JANENSCH, W., 1936: Die Schädel der Sauropoden *Brachiosaurus*, *Barosaurus* und *Dicraeosaurus* aus den Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrikas. - Palaeontographica, Suppl. Bd. 7, Reihe 1, Teil 2:147-298.
- JÁNOSSI, D., 1995: A Late Miocene avifauna from Polgárdi, western Hungary. In: D. S. Peters, (ed.): Acta Palaeornithologica, pp. 203-206. - Courier Forsch.-Inst. Senckenberg 181:1-361.
- JANVIER, Ph., 1977: Contribution à la connaissance de la systématique et de l'anatomie du genre *Boreaspis* Stensiö (Agnatha, Cephalaspidomorpha, Osteostraci) du Dévonien inférieur du Spitzberg. - Ann. Paléont. (Vert.) 63:1-32.
- JANVIER, Ph., 1995: Conodonts join the club. - Nature 374: 761-762.
- JANVIER, Ph. a R. LUND, 1983: *Hardistiella montanensis* n.gen. et sp. (Petromyzontida) from the Lower Carboniferous of Montana, with remarks on the affinities of the lampreys. - J. Vert. Paleo. 2:407-413.
- JARVIK, E., 1942: On the structure of the snout of crossopterygians and lower gnathostomes in général. - Zool. Bidr. Uppsala 21:235-675.
- JARVIK, E., 1948: On the morphology and taxonomy of the middle Devonian osteolepid fishes of Scotland. - K. Svenska VetenskAkad. Handl. 25:1-301.
- JARVIK, E., 1950: Middle Devonian vertebrates from Canning Land and Wegeners Halvo (East Greenland). 2. Crossopterygii. - Medd. Grönland 96:1-132.
- JARVIK, E., 1959: Dermal fin-rays and Holmgren's principle of delamination. - K. Svenska VetenskAkad. Handl. 6:1-51.
- JARVIK, E., 1964: Specializations in early vertebrates. - Annals Soc. R. Zool. Belg. 94:1-95.
- JARVIK, E., 1966: Remarks on the structure of the snout in *Megalichthys* and certain other rhipidistid crossopterygians. - Ark. Zool. (2) 19:41-98.
- JARVIK, E., 1967: On the structure of the lower jaw in dipnoans: with a description of an early Devonian dipnoan from Canada, *Melanognathus canadensis* gen. et sp. nov. In: C. Patterson a P. H. Greenwood (eds): Fossil vertebrates. - J. Linn. Soc. (Zool.) 47:155-183.
- JARVIK, E., 1968: Aspects of vertebrate phylogeny. In: T. Örvig (ed.): Current problems of lower vertebrate phylogeny. Nobel. Symp. 4:497-527. - Almquist a Wiksell, Stockholm.
- JARVIK, E., 1975: On the Saccus endolymphaticus and adjacent structures in osteolepiforms, anurans and urodeles. - Colloq. Int. Cent. Natl. Rech. Sei. 218:198-211.
- JARVIK, E., 1980: Basic structure and évolution of vertebrates. 2 díly. - Academie Press. 575 stran a 337 stran.
- JARVIK, E., 1996: The Devonian tetrapod *Ichthyostega*. - Fossils and Strata 40:1-213.
- JEFFERIES, R. J. P., 1990: The soluté *Dendrocystoides scoticus* from the Upper Ordovician of Scotland and the ancestry of chordates and echinoderms. - Palaeontology 33:631-679.
- JEFFERIES, R. P. S., 1986: The ancestry of the vertebrates. - British Museum (Natural History). 376 stran.
- JENKINS, F. A., Jr., 1969: Occlusion in *Docodon* (Mammalia, Docodonta). - Postula, Yale Peabody Museum 139:1-234.
- JENKINS, F. A., Jr., 1984: A survey of mammalian origins. In: T. W. Broadhead (ed.): Mammals: Notes for a short course. - University of Tennessee, Dept. Geol. Sei., Studies in Geology 8:32-47.
- JENKINS, F. A., Jr., 1990: Monotremes and the biology of Mesozoic mammals. - Netherlands J. Zool. 40:5-31.
- JENKINS, F. A., Jr., S. M. GATESY, N. H. SHUBIN a W. W. AM ARAL, 1997: Haramiyids and Triassic mammalian evolution. - Nature 385:715-718.
- JENKINS, F. A., Jr. a F. R. PARRINGTON, 1976: The postcranial skeleton of the Triassic mammals *Eozostrodon*, *Megazostrodon* and *Erythrotherium*. - Philos. Trans. R. Soc. London, B 273:387-431.
- JENKINS, F. A., Jr. a C. R. SCHAFF, 1988: The early Cretaceous mammal *Gobiconodon* (Mammalia, Triconodonta) from the Cloverly Formation in Montana. - J. Vert. Paleo. 8: 1-24.
- JENKINS, F. A., Jr. a N. H. SHUBIN, 1998: *Prosalirus bitis* (Shubin and Jenkins 1995) and the anuran caudopelvic mechanism. - J. Vert. Paleo. 18:495-510.
- JENKINS, F. A., Jr. a D. M. WALSH, 1993: An Early Jurassic caecilian with limbs. - Nature 365:246-249.
- JEPSEN, G. L., 1970: Biology of bats 1. Bat origins and evolution. - Academie Press, New York a Londýn.
- JERISON, H. J., 1973: Evolution of the Brain and Intelligence. - Academie Press, New York a Londýn. 482 stran.

- JESSEN, H., 1966: Struniiformes. In: J. Piveteau (ed.): *Traité de Paléontologie*, 4, pp. 387-398. - Masson, Paris.
- JESSEN, H., 1968: *Moythomasia nitida* Gross und *M. cf. striata* Gross, devonische Palaeonisciden aus dem Oberen Plattenkalk der Bergisch-Gladbach-Paffrather Mulde (Rheinisches Schiefergebirge). - *Palaeontographica* 128:87-114.
- JESSEN, FL, 1972: Schultergürtel und Pectoralflosse bei Actinopterygiern. - *Fossils and Strata* 1:1-101.
- JESSEN, FL, 1973: Weitere Fishreste aus dem oberen Plattenkalk der Bergisch-Gladbach - Paffrather Mulde (Oberdevon, Rheinisches Schiefergebirge). - *Palaeontographica Abt. A* 143:159-187.
- JI, Q., P. J. CURRIE, M. A. MORELL a S.-A. JI, 1998: Two feathered dinosaurs from northeastern China. - *Nature* 393:753-761.
- JI, Q., L. M. CHIAPPE a S.-A. JI, 1999: A new Late Mesozoic confuciusornithid bird from China. - *J. Vert. Paleo.* 19: 1-7.
- JUPP R. a A. A. WARREN, 1986: The mandibles of the Triassic temnospondyl amphibians. - *Alcheringa* 19:99-124.
- KALABIS, V., 1957: Řád Syngnathiformes Berg, 1940 (Pisces) z moravského paleogenu. - *Cas. Minerai. Geol.* 2 (3): 261-274.
- KANISHKIN, M. N., 1990: New Jurassic actinopterygians from Fergana. - *Paleontological Journal* 1990:77-82.
- KAPPERS, C. U.A., G.C. HUBER a E.C. CROSBY, 1960: The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man. - Hafner, New York.
- KARATAJŮTÉ-TALIMAA, V, 1973: *Elegestolepis grossi* gen. et sp. nov., ein neuer Typ der Placoidschuppe aus dem oberen Silur der Tuwa. - *Palaeontographica Abt. A* 143:35-50.
- KARDONG, K. V., 1995: Vertebrates. Comparative anatomy, function, evolution. - Wm. C. Brown Publishers, Dubuque, Iowa; Melbourne, Australia; Oxford, England. 777 stran.
- KAZMIERCZAK, I, V. ITTEKOT a E. T. DEGENS, 1985: Biocalcification through time: environmental challenge and cellular response. - *Paläontologischer Zeitschrift* 59:15-33.
- KELLER, G, 1995: The Cretaceous-Tertiary mass extinction in planktonic foraminifera: Biotic constraints for catastrophe theories. Pp. 49-84 in: N. MacLeod a G. Keller (eds): *Cretaceous-Tertiary mass extinctions: Biotic and environmental changes*. - Norton and Comp., New York.
- KELLOG, R. M., 1936: A review of Archaeoceti. - *Publ. Carnegie Inst.* 482:1-366.
- KEMP, A. a R. S. NICOLL, 1995: The protochordate affinities of conodonts. Pp. 235-245 in: R. Mawson a J. Talent (eds): *Contributions to the First Australian Conodont Symposium (AUSCPS 1) held in Sydney, Australia, 18-21 July 1995*.
- KEMP, T. S., 1979: The primitive cynodont *Procynosuchus*: Functional anatomy of the skull and relationships. - *Philos. Trans. R. Soc. London, B* 285:73-122.
- KEMP, T. S., 1982: Mammal-like reptiles and the origin of mammals. - *Academie Press*, New York.
- KEMP, T. S., 1983: The relationships of mammals. - *Zool. J. Linn. Soc.* 77:353-384.
- KEMP, T. S., 1988: A note on the Mesozoic mammals and the origin of therians. In: M. J. Benton (ed.): *The phylogeny and classification of the tetrapods, 2. Mammals*, pp. 23-29. - *The Systematic Assoc., Spec. Vol. 35B*. Clarendon Press, Oxford.
- KERMACK, K. A., 1963: The cranial structure of the triconodonts. - *Philos. Trans. R. Soc. London, B* 246:83-103.
- KERMACK, K. A., 1967: The interrelationships of early mammals. - *J. Linn. Soc. (Zool.)* 47:241-249.
- KERMACK, D. M. a K. A. KERMACK, 1984: *The evolution of mammalian characters*. - Croom Helm Ltd., Sydney.
- KERMACK, K. A. a Z. KIELAN-JAWOROWSKA, 1971: Therian and non-therian mammals. In: D. M. Kermack a K. A. Kermack (eds): *Early mammals*. - *Zool. J. Linn. Soc.* 50, Supplement 1:103-115.
- KERMACK, K. A., F. MUSSETT a H. W. RIGNEY, 1973: The lower jaw of *Morganucodon*. - *Zool. J. Linn. Soc.* 53:87-175.
- KERMACK, K. A., F. MUSSETT a H. W. RIGNEY, 1981: The skull of *Morganucodon*. - *Zool. J. Linn. Soc.* 71:1-158.
- KERR, R. A., 1999: Earliest animals growing younger? - *Science* 284:412.
- KESSLER, E., 1984: Lower Cretaceous birds from Cornet (Romania). In: W-E. Reif a F. Westphal (eds): *Third Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Short Papers*, pp. 119-121. - *Attempo Verlag*, Tübingen.
- KESSLER, E. a T. JURCSÁK, 1986: Fossil bird remains in the bauxite from Cornet (Romania, Bihor County). - *Travaux du Muséum d'Histoire Naturelle „Grigore Antipa”* 24:289-295.
- KIAER, J., 1932: The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. IV Suborder Cyathaspida (a preliminary report edited by A. Heintz). - *Skr. Svalb. Ish.* 52:1-26.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z., 1971: Skull structure and affinities of the Multituberculata. - *Palaeontologia Polonica* 25:5-41.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z., 1975: Preliminary description of two new eutherian genera from the Late Cretaceous of Mongolia. - *Palaeontologia Polonica* 33:5-15.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z., 1980: Les premières mammifères. - *Recherche* 11:146-155.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z., 1984: Evolution of the therian mammals in the Late Cretaceous of Asia. Part V. Skull structure in Zalambdalestidae. - *Palaeontologia Polonica* 46:107-117.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z., 1986: Brain evolution in Mesozoic mammals. - *Contributions to Geology, University of Wyoming, Spec. Paper* 3:21-34.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z., 1992: Interrelationships of Mesozoic mammals. - *Historical Biology* 6:185-202.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z., 1994: Late Paleozoic and Mesozoic terrestrial amniote vertebrates. - *Nepublikované poznámky k přednášce Avansert Paleontologi GL 362 na univerzitě v Oslo*.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z., 1996: Pochodzenie ssaków: odkrycia i kontrowersje. - *Kosmos (Varšava)* 45:603-622.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z., R. L. CIFELLI a Z. LUO, 1998: Alleged Cretaceous placental from down under. - *Lethaia* 31:267-268.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z., A. W. CROMPTON a F. A. JENKINS, Jr., 1987: The origin of egg-laying mammals. - *Nature* 326:871-873.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z. a D. DASHZEVEG, 1989: Eutherian mammals from the Early Cretaceous of Mongolia. - *Zoologica Scripta* 18: 347-355.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z. a P. P. GAMBARYAN, 1994: Postcranial anatomy and habits of Asian multituberculate mammals. - *Fossils and Strata* 36:1-92.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z. a J. H. HURUM, 2001: Phylogeny and systematics of multituberculate mammals. - *Palaeontology* 44:389-429.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z. a L. A. NESSOV, 1990: On the metatherian nature of the Deltatheroidea, a sister group of the Marsupialia. - *Lethaia* 23:1-10.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z. a L. A. NESSOV, 1992: Multituberculate mammals from the Cretaceous of Uzbekistan. - *Acta Palaeontologica Polonica* 37:1-17.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z. a R. E. SLOAN, 1979: *Catopsalis* (Multituberculata) from Asia and North America and the problem of Taeniolabidid dispersal in the Late Cretaceous. - *Acta Palaeontologica Polonica* 24:187-197.

- KIELAN-JAWOROWSKA, Z., R. PRESLEY a C. POPLIN, 1986: The cranial vascular system in taeniolabidoid multituberculatae mammals. - *Philos. Trans. R. Soc. London*, B 313: 525-602.
- KIMBEL, W. H., D. C. JOHANSON a Y. RAK, 1994: The first skull and other new discoveries of *Australopithecus afarensis* at Hadar, Ethiopia. - *Nature* 368:449-451.
- KITSCHING, J. W. a M. A. RAATH, 1984: Fossils from the Elliot and Clarens Formations (Karoo Séquence) of the Northeastern Cape, Orange Free State and Lesotho, and a suggested biozonation based on tetrapods. - *Paleontologia Africana* 25:111-125.
- KLEMBARA, J., 1996: The lateral line system of *Discosauriscus austriacus* (Makowsky 1876) and the homologization of skull roof bones between tetrapods and fishes. - *Palaeontographica Abt. A*, 240:1-27.
- KLEMBARA, J., 1997: The cranial anatomy of *Discosauriscus* Kuhn, a seymouriamorph tetrapod from the Lower Permian of the Boskovice Furrow (Czech Republic). - *Philos. Trans. R. Soc. London*, B 352:257-302.
- KNOLL, A. H., 1992: The early evolution of eukaryotes - a geological perspective. - *Science* 256: 622-627.
- KOENIGSWALD, W. von, 1987: Fossilien der Messel-Formation. - *Hessisches Landesmuseum, Darmstadt*. 159 stran.
- KONŽUKOVA, E. D., 1954: Novyje iskopaemyje krokodily iz Mongolu. - *Trudy Paleontol. Inst. AN SSSR* 48:171-193.
- KOOPMAN, K. F., 1994: Chiroptera: Systematics. - *Walter de Gruyter, Berlin a New York*. 217 stran.
- KOZŁOWSKI, R., 1949: Les graptolithes et quelque nouveaux groupes d'animaux du Tremadoc de la Pologne. - *Palaeontologia Polonica* 3:1-235.
- KOZŁOWSKI, R., 1966: On the structure and relationships of graptolites. - *J. Paleont.* 40:489-501.
- KRAUSE, D. W. a F. A. JENKINS, Jr., 1983: The postcranial skeleton of North American multituberculates. - *Bull. Mus. Comp. Zool.* 150:199-246.
- KRAUSEL, R., 1922: Die Nahrung von *Trachodon*. - *Paläontol. Zeitschr.* 4: 80.
- KREBS, B., 1965: *Ticinosuchus ferox* nov. gen. nov. sp. Ein neuer Pseudosuchier aus der Trias des Monte San Giorgio. - *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen* 81:1-140.
- KREBS, B., 1976: Pseudosuchia. In: P. Wellhofer (ed.): *Handbuch der Paläoherpetologie* 13: Thecodontia, pp. 40-98. - *Gustav Fischer Verlag, Stuttgart a New York*.
- KREBS, B., 1991: Das Skelett von *Henkeloitherium guimarotae* gen. et sp. nov. (Eupantotheria, Mammalia) aus dem Oberen Jura von Portugal. - *Berliner Geowiss. Abh.* 133:1-121.
- KREJSA, BRINGAS a SLAVKIN, 1990: A neontological interpretation of conodont elements based on agnathan cyclostome tooth structure, function, and development. - *Lethaia* 23:359-378.
- KRHOVSKY, J., 1994: Hromadná vymírání bořící a tvořící. - *Vesmír* 73:435-438.
- KUKLA, G. J., 1975: Loess stratigraphy of Central Europe. In: K. W. Butzer a G. L. Isaac (eds): *After Australopithecus*, pp. 99-188. - *Mouton Publishers, The Hague*.
- KUNDRÁT, M., 1997: A morphological resolution to the enigma of Lesser Panda phylogeny. - *J. Morph.* 232:282.
- KURATANI, S., I. MATSUO a S. AIZAWA, 1997: Developmental patterning and evolution of the mammalian viscerocranium: genetic insights into comparative morphology. - *Developmental Dynamics* 209:139-155.
- KUROCHKIN, E. N., 1985: A true carinate bird from Lower Cretaceous deposits in Mongolia and other evidence of early Cretaceous birds in Asia. - *Cretaceous Research* 6: 271-278.
- KUROCHKIN, E. N., 1995: Morphological differentiation of palaeognathous and neognathous birds. In: D. S. Peters (ed.): *Acta Palaeornithologica*, pp. 79-88. - *Courier Forsch.-Inst. Senckenberg* 181:1-361.
- KURZANOV, S. M., 1983: *Avimimus* i problema proischoždě-nija ptic. - *Sovmest. Soviet.-Mongol. Exped., Trudy Paleont. Inst.* 24:104-109.
- KURZANOV, S. M., 1987: Avimimidy i problema proischoždě-nija ptic. - *Sovmestnaja sovietsko-mongolskaja paleontologičeskaja ekspedicija, Trudy* 31:1-92.
- KÜKENTHAL, W. a M. RENNER, 1978: Leitfaden für das Zoologische Praktikum. - *VEB Gustav Fischer Verlag, Jena*. 475 stran.
- LACALLI, T. C., 1996: Landmarks and subdomains in the larval brain of the *Branchiostoma*: vertebrate homologs and invertebrate antécédents. - *Israel Journal of Zoology* 42: 131-146.
- LACASA RUIZ, A., 1989: Nuevo genero del Ave Fossil del Yacimiento Neocomiense del Montsec (Provincia de Lerida, Espana). - *Estud. Geol.* 45:417-425.
- LAMBE, L. M., 1913: A new genus and species of Ceratopsia. - *Ottawa Naturalist* 27:109-116.
- LAMBRECHT, K., 1933: *Handbuch der Paläornithologie*. - *Berlin*. 1024 stran.
- LANGILLE, R. M. a B. K. HALL, 1988: Role of neural crest in development of the trabeculae and branchial arches in embryonic sea lamprey, *Petromyzon marinus* (L.). - *Development* 102:301-310.
- LANGSTON, W., 1981: Pterosaurs. - *Scientific American* 244: 122-136.
- LANGSTON, W. Jr. a R. R. REISZ, 1981: *Aerosaurus wellsi*, new species, a varanopseid mammal-like reptile (Synapsida: Pelycosauria) from the Lower Permian of New Mexico. - *J. Vert. Paleo.* 1:73-96.
- LAURIN, M. a R. R. REISZ, 1996: The osteology and relationships of *Tetraceratops insignis*, the oldest known therapsid. - *J. Vert. Paleo.* 16:95-102.
- LEAKER, M. G., C. S. FEIBEL, I. McDOWELL a A. WALKER, 1995: A new four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. - *Nature* 376:565-571.
- LEBEDEV, O. A., 1984: Pervaja nachodka devonskovo četveronogovo pozvonočnovo v SSSR. - *Doklady Akademii nauk SSSR* 278:1470-1473.
- LEBEDEV, O. A. a J. A. CLACK, 1993: Upper Devonian tetrapods from Andreyevka, Tula Region, Russia. - *Palaeontology* 36, Part 3:721-734.
- LEBEDEV, O. A. a M. I. COATES, 1995: The postcranial skeleton of the Devonian tetrapod *Tulerpeton curtum* Lebedev. - *Zoological Journal of the Linnean Society* 114: 307-348.
- LEE, M. S. Y. a M. W. CALDWELL, 1998: Anatomy and relations of *Pachyrhachis problematicus*, a primitive snake with hindlimbs. - *Philos. Trans. R. Soc. London*, B 353: 1521-1552.
- LEE, M., I. SCANLON a M. CALDWELL, 1997: Pythonomorph phylogeny and the origin of snakes. In: Z. Roček a S. Hart (eds): *Herpetology '97*, p. 125. - *Third World Congress of Herpetology, Praha*.
- LEHMAN, J.-R., 1955: Amphibiens (Amphibia Linné) Généralités. In: J. Piveteau (ed.): *Traité de Paléontologie*, 5, pp. 3-52. - *Masson, Paris*.
- LEHMAN, J.-R., 1966: Actinopterygii, Dipnoi, Crossopterygii, Brachiopterygii. In: J. Piveteau (ed.): *Traité de Paléontologie*, 4, pp. 1-387, 398-420. - *Masson, Paris*.
- LEMOINE, V., 1881: Sur le *Gastornis edwardsii* et le *Remiornis*

- heberti* de l'éocène inférieur des environs de Reims. - C. R. Acad. Sci. 93:1157-1159.
- LILLEGRAVEN, J. A., 1974: Biogeographical considerations of the marsupial-placental dichotomy. - Annu. Rev. Ecol. Syst. 5:263-283.
- LILLEGRAVEN, J. A., Z. KIELAN-JAWOROWSKA a W. A. CLEMENS (eds), 1979: Mesozoic mammals: First two-thirds of mammalian history. - University of California Press, Berkeley.
- LILLEGRAVEN, J. A. a G. KRUSAT, 1991: Cranio-mandibular anatomy of *Haldanodon expectatus* (Docodontia, Mammalia) from the late Jurassic of Portugal and its implications to the evolution of mammalian characters. - Contr. Geol. Univ. Wyoming 28:39-138.
- LILLEGRAVEN, J. A., S. D. THOMPSON, B. C. MCNAB a J. L. PATTON, 1987: The origin of eutherian mammals. - Biol. J. Linn. Soc. 32:281-336.
- LINGHAM-SOLIAR, T., 1992: A new mode of locomotion in mosasaurs: subaqueous flying in *Plioplatecarpus marshi*. - J. Vert. Paleo. 12:405-421.
- LISTER, A. M. a A. V. SHER, 1995: Ice cores and mammoth extinction. - Nature 378:23-24.
- LOCKLEY, M. G., S.-Y. YANG, M. MATSUKAWA, F. FLEMING a S.-K. LIM, 1992: The track record of Mesozoic birds: Evidence and implications. - Philos. Trans. R. Soc. 336: 113-134.
- LONGMAN, H. A., 1941: A Queensland fossil amphibian. - Memoirs of the Queensland Museum 12:29-32.
- LOŽEK, V., 1973: Příroda ve čtvrtohorách. - Academia, Praha. 372 stran.
- LUCAS, S. G. a A. P. HUNT, 1990: The oldest mammal. - New Mexico Journal of Science 30:41-49.
- LUCAS, S. G. a A. P. HUNT, 1992: The oldest dinosaurs. - Naturwissenschaften 79:171-172.
- LUCAS, S. G. a Z. LUO, 1993: *Adelobasilileus* from the Upper Triassic of west Texas: the oldest mammal. - J. Vert. Paleo. 13:309-334.
- LULL, R. S., 1933: A revision of the Ceratopsia or horned dinosaurs. - Mem. Peabody Mus. Yale Univ. 3(3): 1-135.
- LULL, R. S. a N. E. WRIGHT, 1942: Hadrosaurian dinosaurs of North America. - Spec. Pap. Geol. Soc. Am. 40:1-242.
- LUND, R., 1978: Anatomy and relationships of the family Phlegethontiidae (Amphibia, Aistopoda). - Annals Carnegie Museum 47:53-79.
- LUND, R., 1985: The morphology of *Falcatus falcatus* (St. John and Worthen), a Mississippian stethacanthid chondrichthyan from the Bear Gulch Limestone of Montana. - J. Vert. Paleo. 5:1-19.
- LUND, R. a Ph. JANVIER, 1986: A second lamprey from the Lower Carboniferous (Namurian) of Bear Gulch, Montana (U. S. A.). - Geobios 19:647-652.
- LUND, R. a R. ZANGERL, 1974: *Squatinauctis caudispinatus*, a new elasmobranch from the Upper Mississippian of Montana. - Ann. Carnegie Mus. 45:43-54.
- LUO, Z.-X., R. L. CIFELLI a Z. KIELAN-JAWOROWSKA, 2001: Dual origin of tribosphenic mammals. - Nature 409: 53-57.
- LUO, Z. a A. W. CROMPTON, 1994: Transformation of the quadrate (incus) through the transition from non-mammalian cynodonts to mammals. - J. Vert. Paleo. 14: 341-374.
- MAC ALPIN, A., 1947: *Palaeopsephurus wilsoni*, a new Polyodontid Fish from the Upper Cretaceous of Montana with a discussion of allied fishes, living and fossil. - University of Michigan, Contributions of the Museum of Paleontology 6.
- MACFADDEN, B. J., 1985: Patterns of phylogeny and rates of evolution in fossil horses: Hipparions from the Miocene and Pliocene of North America. - Paleobiology 11:245-257.
- MACLEOD, K. G. a B. T. HUBER, 1996: Reorganization of deep ocean circulation accompanying a Late Cretaceous extinction event. - Nature 380:422-425.
- MADSEN, O., M. SCALLY, C. J. DOUADY, D. J. KAO, R. W. DeBRY, R. ADKINS a H. M. AMRINE, 2001: Parallel adaptive radiations in two major clades of placental mammals. - Nature 409:610-614.
- MAIER, W., J. van den HEEVER a F. DURAND, 1996: New therapsid specimens and the origin of the secondary hard and soft palate of mammals. - J. Zool. Syst. Evol. Research 34:9-19.
- MAISEY, J. G., 1975: The interrelationships of phalacanthous selachians. - Neu. Jahrb. Geol. Paläontol. Mh. 9:553-567.
- MAISEY, J. G., 1983: Cranial anatomy of *Hybodus basanus* Egerton from the Lower Cretaceous of England. - Am. Mus. Novitates 2758:1-64.
- MAKOVICKY, P. J. a Ph. J. CURRIE, 1998: The presence of a furcula in tyrannosaurid theropods, and its phylogenetic and functional implications. - J. Vert. Paleo. 18:143-149.
- MALEJEV, E. A., 1955: Gigantskije chiščnyje dinozavri Mongolu. - Dokl. AN SSSR 104:634-637.
- MALLATT, J., 1984: Early vertebrate evolution: pharyngeal structure and the origin of gnathostomes. - J. Zool., London 204:169-183.
- MALLATT, J., 1996: Ventilation and the origin of jawed vertebrates: a new mouth. - Zool. J. Linn. Soc. 117:329-404.
- MARIÁNSKÁ, T. a H. OSMÓLSKA, 1975: Pachycephalosauria, a new suborder of ornithischian dinosaurs. - Palaeontologia Polonica 30:45-102.
- MARINELLI, W. a A. STRENGER, 1959: Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wirbeltiere. Vol. 3, pp. 173-308. - F. Deuticke, Wien.
- MARSH, O., 1880: Odonthornithes. - Washington, 201 stran.
- MARSHALL, L. G., 1980a: Marsupial paleobiogeography. In: L. L. Jacobs (ed.): Aspects of vertebrate history, pp. 345-386. - Museum of Northern Arizona Press, Flagstaff.
- MARSHALL, L. G., 1980b: Systematics of the South American marsupial family Caenolestidae. - Fieldiana, Geology, new ser. 5:1-145.
- MARTIN, L. D., 1983a: The origin of birds and avian flight. - Curr. Ornithol. 1:105-129.
- MARTIN, L. D., 1983b: The origin and early radiation of birds. In: A. H. Brush a G. A. Clark, Jr. (eds): Perspectives in Ornithology, pp. 291-338. - Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- MARTIN, L. D., 1985: The relationship of *Archaeopteryx* to other birds. Pp. 177-183 in: M. K. Hecht, J. H. Ostrom, G. Viohl a P. Wellnhofer (eds): The beginnings of birds. Proceedings of the International Archaeopteryx Conference Eichstätt 1984.
- MARTIN, L. D., 1992: Mesozoic birds and the origin of birds. In: H. P. Schultze a L. Trueb (eds): Origins of the higher groups of tetrapods: Controversy and consensus, pp. 485-540. - Cornell Univ. Press, Ithaca a Londýn.
- MARTIN, L. D., 1995: The Enantiornithes: Terrestrial birds of the Cretaceous. In: D. S. Peters (ed.): Acta Palaeornithologica, pp. 23-36. - Courier Forsch.-Inst. Senckenberg 181: 1-361.
- MATTHEW, W., 1909: The Carnivora and Insectivora of the Bridger Basin, middle Eocene. - Mem. Am. Mus. Nat. Hist. 9:201-567.
- MATTHEW, W. D. a W. GRANGER, 1917: The skeleton of *Diatryma*, a gigantic bird from the Lower Eocene of Wyoming. - Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 37:307-326.

- MATVEEV, B. S. a N. N. GURTOV, 1978: Prakticeskaja zootomija pozvonočnych. - Vysšaja škola, Moskva. 405 stran.
- MAZIN, J.-M., 1981: *Grippia longirostris* Wiman, 1929, un Ichthyopterygia primitif du Trias inférieur du Spitsberg. - Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. 3:317-340.
- McGOWAN, G. J., 1996: Albanerpetontid amphibians from the Jurassic (Bathonian) of southern England. - Museum of Northern Arizona Bulletin 60:227-234.
- McINTOSH, J. S., 1997: Sauropoda. In: P. J. Currie a K. Padian (eds): Encyclopedia of dinosaurs, pp. 654-658. - Academic Press.
- McKENNA, M. C., 1987: Molecular and morphological analysis of high-level mammalian interrelationships. In: C. Patterson (ed.): Molécules and morphology in évolution: Conflict or compromise?, pp. 55-93. - Cambridge University Press, Cambridge.
- McKENNA, M. C. a S. K. BELL, 1997: Classification of mammals above the species level. - Columbia University Press, New York. 631 stran.
- McKERRROW, W. S., C. R. SCOTese a M. D. BRASIER, 1992: Early Cambrian continental reconstructions. - J. Geol. Soc. London 149:599-606.
- MENG, J. a A. R. WYSS, 1995: Monotreme affinities and low-frequency hearing suggested by multituberculate ear. - Nature 377:141-144.
- MENG, J. a A. R. WYSS, 1997: Multituberculate and other mammal hair recovered from Paleogene excerta. - Nature 385:712-714.
- MEYER, H. von, 1861: *Archaeopteryx lithographica* (Vogel-Feder) und *Pterodactylus* von Solnhofen. - Neues Jahrb. Mineral. Geol. Paläontol. 1861:678-679.
- MIAO, D., 1988: Skull morphology of *Lambdopsalis bulla* (Mammalia, Multituberculata) and its implications to mammalian évolution. - Univ. of Wyoming Spec. Paper 4:1-104.
- MIAO, D., 1991: On the origins of mammals. In: H.-P. Schultze a L. Trueb (eds): Origins of the higher groups of tetrapods: Controversy and consensus, pp. 579-597. - Cornell University Press, Ithaca.
- MIAO, D., 1993: Cranial morphology and multituberculate relationships. In: F. S. Szalay, M. J. Novacek a M. C. McKenna (eds): Mammal Phylogeny: Mesozoic differentiation, multituberculates, monotremes, early therians, and marsupials, pp. 63-74. - Springer-Verlag, New York.
- MIKULÁŠ, R., 1997: Padesát let ediakarské fauny. - Vesmír 76: 16-18.
- MILES, R. S., 1966: The acanthodian fishes of the Devonian Plattenkalk of the Pfarrath Trough in the Rhineland, with an appendix containing a classification of the Acanthodii and a revision of the genus *Homalocanthus*. - Ark. Zool. (2) 18:147-194.
- MILES, R. S., 1967: The cervical joint and some aspects of the origin of the Placodermi. - Colloq. Int. Cent. Nat. Rech. Sei. 163:49-71.
- MILES, R. S., 1969: Features of placoderm diversification and the évolution of the arthrodire feeding mechanism. - Trans. R. Soc. Edinburgh 68:123-170.
- MILES, R. S., 1971: The Holonematidae (placoderm fishes), a review based on new specimens of *Holonema* from the Upper Devonian of Western Australia. - Philos. Trans. R. Soc. London, B 263:101-234.
- MILES, R. S., 1973: Articulated acanthodian fishes from the Old Red Sandstone of England, with a review of the structure and évolution of the acanthodian shoulder-girdle. - Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.), Geol. 24:113-213.
- MILES, R. S. a T. S. WESTOLL, 1968: The placoderm fish *Cocosteus cuspidatus* Miller ex Agassiz from the Middle Old Red Sandstone of Scotland. Part I. Descriptive morphology. - Transactions of the Royal Society of Edinburgh 67:373-476.
- MILINKOVITCH, M. C. G. ORTI a A. MEYER, 1993: Revised phylogeny of whales suggested by mitochondrial ribosomal DNA séquences. - Nature 361:346-348.
- MILINKOVITCH, M. C. a J. G. M. THEWISSEN, 1997: Evented fingerprints on whale ancestry. - Nature 388:622-624.
- MILLER, S. L., 1992: The prebiotic synthesis of organic compounds as a step toward the origin of life. In: J. W. Schöpf (ed.): Major events in the history of life, pp. 1-28. - Jones and Barlett Publishers, Boston. 190 stran.
- MILLOT, J., J. ANTHONY a D. ROBINÉAU, 1978: Anatomie de *Latimeria chalumnae*, 3. - Cent. Natl. Rech. Sei., Paris.
- MILLS, J. R. E., 1964: The dentition of *Peramus* and *Amphitherium*. - Proc. Linn. Soc. London 175:117-133.
- MILNER, A., 1989: Late extinctions of amphibians. - Nature 338:117.
- MILNER, A., 1996: Early amphibians globetrotters? - Nature 381:741-742.
- MILNER, A. C., 1980: A review of the Nectridea. In: A.L. Panchen A. L. (ed.): The terrestrial environment and the origin of land vertebrates, pp. 377-405. - Academic Press, London a New York.
- MILNER, A. R., 1980: The tetrapod assemblage from Nýřany, Czechoslovakia. - In: A. L. Panchen (ed.): The terrestrial environment and the origin of land vertebrates, pp. 439-496. - Academic Press, London a New York.
- MILNER, A. R., 1993: Amphibian-grade tetrapoda. In: M. J. Benton (ed.): The fossil record 2, pp. 665-679. - Chapman & Hall, London.
- MILNER, A. R. a S. E. K. SEQUEIRA, 1994: The temnospondyl amphibians from the Viséan of East Kirkton, West Lothian, Scotland. - Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sei., 84:331-361.
- MIN, Z., 1998: Early Silurian sinacanth (Chondrichthyes) from China. - Palaeontology 41:157-171.
- MLÍKOVSKÝ, J., 1996a: Tertiary avian localities of the Czech Republic. - Acta Universitatis Carolinae, Geol. 39:551-557.
- MLÍKOVSKÝ, J., 1996b: Tertiary avian faunas of Europe. - Acta Universitatis Carolinae, Geol. 39:777-818.
- MLYNARSKI, M., 1976: Testudines. In: O. Kuhn (ed.): Handbuch der Paläoherpetologie, 7. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York. 130 stran.
- MOLNAR, R. E., 1984: Alternatives to *Archaeopteryx*: A survey of proposed early or ancestral birds. In: M. K. Hecht, J. H. Ostrom, G. Viohl a P. Wellnhofer (eds): The beginnings of birds, pp. 209-217. - Proceedings of the International Archaeopteryx Conference Eichstätt 1984.
- MOLNAR, R. E., 1986: An enantiornithine bird from the lower Cretaceous of Queensland, Australia. - Nature 322: 736-758.
- MOODY, S. a Z. ROČEK, 1980: *Chamaeleo caroliquarti* (Chamaeleonidae, Sauria): a new species from the Lower Miocene of central Europe. - Věstník Ústředního ústavu geologického (Praha) 55:85-92.
- MOTANÍ, R., H. YOU a C. McGOWAN, 1996: Eel-like swimming in the earliest ichthyosaurs. - Nature 382:347-348.
- MOURER-CHAUVIRE, C., M. HUGUENEY a P. JONET, 1989: Découverte de Passeriformes dans l'Oligocène supérieur de France. - CR. Acad. Sei. Paris (ser. 2) 309:843-849.
- MOY-THOMAS, J. A., 1936: The évolution of Elasmobranchs. - Rep. Br. Assoc, Blackpool.
- MOY-THOMAS, J. A. a R. S. MILES, 1971: Palaeozoic fishes. - Chapman and Hall Ltd., London. 259 stran.
- MUNK, W. a H.-D. SUES, 1993: Gut contents of *Parasaurus* (Pareiasauria) and *Protosaurus* (Archosauromorpha)

- from the Kupferschiefer (Upper Permian) of Hessen, Germany. - *Paläont. Zeitschr.* 67:169-176.
- MURPHY, W. I., E. EIZIRIK, W. E. JOHNSON, Y. R. ZHANG, O. A. RYDER a S. J. O'BRIEN, 2001: Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. - *Nature* 409: 614-618.
- MURRAY, P., 1978: Latě Cainozoic monotreme anteaters. - *Australian Zoologist* 20:29-55.
- MÜLLER, J., 1841: Mikroskopische Untersuchungen über den Bau und die Lebenserscheinungen des *Branchiostoma lumbricum* Costa, *Amphioxus lanceolatus* Yarrell. - Jahresber. Kgl. Akad. Wiss. Berlin 1841:396-411.
- NEJEDLÝ, K., 1967: Biologie a soustavná anatomie laboratorních zvířat. - Státní pedagogické nakladatelství, Praha. 630 stran.
- NELSON, J. S., 1984: *Fishes of the World*. - Wiley and Sons, New York. 600 stran.
- NELSON, J. S., 1994: *Fishes of the World*. - 3. vydání. John Wiley & Sons, Inc. 599 stran.
- NESSOV, L. A., 1984: Upper Cretaceous pterosaurs and birds from central Asia. - *Paleontological Journal, USA* 18: 38-49.
- NESSOV, L. A., 1985: Novyje kritičnyje mlekopitajučšije iz Kizylkuma. - *Vestn. Leningr. Gos. Univ., Geol. Geogr.* 17: 8-18.
- NESSOV, L. A., 1988: Latě Mesozoic amphibians and lizards of Soviet Middle Asia. - *Acta Zoologica Cracoviensia* 31: 475-486.
- NESSOV, L. A., 1990: A latě Jurassic labyrinthodont (Amphibia, Labyrinthodontia) among other relict groups of vertebrates from northern Fergana. - *Paleontological Journal* 1990: 82-90.
- NESSOV, L. A., 1992: Mesozoic and Paleogene birds of the USSR and their paleoenvironments. In: K. E. Campbell (ed.): *Papers in Avian paleontology honoring Pierce Brodkorb*, pp. 466-478. - Los Angeles County Museum Sci. Ser. 36.
- NESSOV, L. A., J. D. ARCHIBALD a Z. KIELAN-JAWOROWSKA, 1998: Ungulate-like mammals from the Latě Cretaceous of Uzbekistán and phylogenetic analysis of Ungulatomorpha. - *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.* 34:40-88.
- NETTER, F. H., 1953: The Ciba collection of medical illustrations. Vol. 1, Nervous systém. In: N. J. Summit (ed.): *Ciba Pharmaceutical Products*.
- NEVO, E., 1963: Fossil urodeles in Early Lower Cretaceous deposits of Makhtesh Ramon. - *Nature* 201:415-416.
- NEVO, E., 1995: Evolution and extinction. In: *Encyclopedia of Environmental Biology*, sv. 1:717-745.
- NEWMAN, M. J. a N. H. TREWIN, 2001: A new jawless vertebrate from the Middle Devonian of Scotland. - *Palaeontology* 44: 43-51.
- NEWTH, D. R., 1951: Experiments of the neural crest of the Lamprey embryo. - *Journal of Experimental Biology* 28: 247-260.
- NICOLL, R. S., 1995: Conodont element morphology, apparatus reconstructions and element function: a new interpretation of conodont biology with taxonomic implications. Pp. 247-262 in: Mawson, R. a J. Talent (eds): *Contributions to the First Australian Conodont Symposium (AUSCPS 1)* held in Sydney, Australia, 18.-21. July 1995.
- NIELSEN, G., 1995: *Animal evolution: Interrelationships of the living phyla*. - Oxford University Press, New York. 467 stran.
- NIEUWENHUYNS, R., 1977: The brain of the lamprey in a comparative perspective. In: S. J. Dimond a D. A. Blizard (eds): *Evolution and lateralisation of the brain*, pp. 97-145. - *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 299:480 stran.
- NILSSON, T., 1937: Ein Plagiosauride aus dem Rhät Schöness. Beiträge zur Kenntnis der Organisation der Stegocephalen-gruppe Brachyopoidei. - *Acta Univ. Lund* 34,2:1-75.
- NISBET, E. G. a C. M. R. FOWLER, 1996: Some liked it hot. - *Nature* 382:404-405.
- NORELL, M. A., J. M. CLARK, D. DASHZEVEG, R. BARSBOLD, L. M. CHIAPPE, A. R. DAVIDSON, M. C. MCKENNA, A. PERLE a M. J. NOVAČEK, 1994: A theropod dinosaur embryo and the affinities of the Fläming Cliffs dinosaur eggs. - *Science* 266:779-782.
- NORELL, M. A., J. M. CLARK, L. M. CHIAPPE a D. DASHZEVEG, 1995: A nesting dinosaur. - *Nature* 378:774-776.
- NORIEGA, J. I. a L. M. CHIAPPE, 1993: An early Miocene passeriform from Argentina. - *The Auk* 110:936-938.
- NORMAN, D. B., 1985: *The illustrated encyclopedia of dinosaurs*. - Salamander Books, Londýn. 208 stran.
- NORMAN, D. B., 1990: Problematic Theropods: „Coelurosaurians“. In: D. B. Weishampel, R. Dodson a H. Osmólska (eds): *The Dinosauria*, pp. 280-305. - Univ. of California Press, Berkeley.
- NORTHCUTT, R. G., 1996: The origin of eraniates: neural crest, neurogenic placodes, and homeobox genes. - *Israel J. Zool.* 42:273-313.
- NOVAČEK, M. J., 1986: The primitive eutherian dental formula. - *J. Vert. Paleo.* 6:191-196.
- NOVAČEK, M. J., 1994a: The radiation of placental mammals. In: D. R. Prothero a R. M. Schoch (eds): *Major features of vertebrate evolution*, pp. 220-237. - University of Tennessee Paleontol. Soc, Knoxville.
- NOVAČEK, M. J., 1994b: Whales leave the beach. - *Nature* 368:807.
- NOVAS, F. E., 1997: *Herrerasauridae*. In: P. J. Currie a K. Padian (eds): *Encyclopedia of dinosaurs*, pp. 303-311. - Academic Press.
- NOVICKAJA, L. I., 1983: *Morfologija dřevných bezčeljustných*. - *Trudy Paleontol. Instituta* 196:1-183.
- NOVICKAJA, L. I. a D. V. OBRUČEV, 1964: *Class Acanthoidei*. In: *Osnovy paleontologii* 11: 175-194. - Akademia Nauk SSSR, Moskva.
- NUSSBAUM, R. A. a M. WILKINSON, 1995: A new genus of lungless tetrapod - a radically divergent caecilian (Amphibia, Gymnophiona). - *Proc. Roy. Soc. London, B* 261: 331-335.
- NYBELIN, O., 1966: On certain Triassic and Liassic representatives of the family Pholidophoridae s. str. - *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Geol.* 11:351-432.
- OBRHELOVA, N., 1970: Die Osteologie der Vorläufer von *Tinea tinca* (Pisces) aus dem Süßwassertertiär der ČSSR. - *Abh. Staatl. Mus. Mineral. Geol. Dresden* 16:99-209.
- OBRHELOVA, N., 1978: Die Gattung *Umbra* Walbaum (Pisces) im nordböhmischem Tertiär. Entwicklungsgeschichte der Esocoidei Berg im Lichte der funktionalen Analyse. - *Acta Musei Nationalis Pragae* 34B: 119-171.
- OBRHELOVA, N., 1985: Osteologie a ekologie dvou druhů rodu *Prolebias* Sauvage (Pisces, Cyprinodontidae) v západočeském spodním miocénu. - *Acta Musei Nationalis Pragae* 41B: 85-140.
- OBUT, A. M., 1974: New graptolites from the Middle Cambrian of the Siberian Platform. - *The Palaeontological Association, Special Papers in Palaeontology* 13:9-13.
- OELOFSEN, B. W. a J. C. LOOCK, 1981: A fossil cephalochordate from the Early Permian Whitehill Formation of South Africa. - *South African J. Sci.* 77:178-180.

- OLSON, E. A. a P. P. VAUGHN, 1970: The changes of terrestrial vertebrates and climates during the Permian of North America. - *Forma et Functio* 3:113-138.
- OLSON, E. C., 1944: Origin of mammals based upon cranial morphology of the therapsid suborders. - *Geological Society of America, Special Paper* 55:1-136.
- OLSON, E. C., 1959: The evolution of mammalian characters. - *Evolution* 13:344-353.
- OLSON, S. L. a A. FEDUCCIA, 1980: *Presbyornis* and the origin of the Anseriformes (Aves: Charadriomorphae). - *Smithsonian Contributions to Zoology* 323:1-24.
- O'REILLY, J. C. R. A. NUSSBAUM a D. BOOME, 1996: Vertebrate with protrusible eyes. - *Nature* 382:33.
- ORVIG, T., 1957a: Notes on some Paleozoic lower vertebrates from Spitsbergen and North America. - *Norsk Geol. Tidsskr.* 37:285-353.
- ORVIG, T., 1957b: Palaeohistological notes. I. On the structure of the bone tissue in the scales of certain Palaeonisciformes. - *Ark. Zool.* (2) 10:481-190.
- ORVIG, T., 1958: *Pycnaspis splendens*, new genus, new species, a new ostracoderm from the Upper Ordovician of North America. - *Proc. U.S. Natl. Mus.* 108:1-23.
- ORVIG, T., 1960: New finds of acanthodians, arthrodires, crossopterygians, ganoids and dipnoans in the Upper Middle Devonian calcareous flags (Oberer Plattenkalk) of the Bergisch Gladbach-Paffrath trough. - *Paläontol. Zeitschr.* 34:295-335.
- ORVIG, T., 1967: Some new acanthodian material from the Lower Devonian of Europe. - *J. Linn. Soc. (Zool.)* 47:131-153.
- ORVIG, T., 1986: A vertebrate bone from the Swedish Palaeocene. - *Geol. Foeren. Stockholm. Foerh.* 108:139-141.
- OSBORN, H. F., 1917: Skeletal adaptations of *Ornitholestes*, *Struthiomimus*, *Tyrannosaurus*. - *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 35:733-771.
- OSBORN, H., 1924: *Andrewsarchus*, giant Mesonychid of Mongolia. - *Am. Mus. Novit.* 146:1-5.
- OSBORN, H. F., 1929: The titanotheres of ancient Wyoming, Dakota and Nebraska. - *U. S. Geol. Surv., Mon.* 55:1-953.
- OSBORN, H., 1936: Proboscidea. Díl 1.802 stran.
- OSMÓLSKA, H., 1983: Antorbital fenestra of archosaurs and its suggested function. In: H.-R. Duncker a G. Fleischer (eds): *Functional morphology in vertebrates*. - *Fortschritte der Zoologie* 30:159-162.
- OSMÓLSKA, H., S. HUA a E. BUFFETAUT, 1997: *Gobiosuchus kielanae* (Protosuchia) from the Late Cretaceous of Mongolia: anatomy and relationships. - *Acta Palaeontol. Polonica* 42:257-289.
- OSTROM, J. H., 1964: A reconsideration of the paleontology of hadrosaurian dinosaurs. - *Am. J. Sci.* 262:975-997.
- OSTROM, J. H., 1973: The ancestry of birds. - *Nature* 242:136.
- OSTROM, J. H., 1974: *Archaeopteryx* and the origin of flight. - *Q. Rev. Biol.* 4:27-47.
- OSTROM, J. H., 1976a: On a new specimen of the Lower Cretaceous theropod dinosaur *Deinonychus antirrhopus*. - *Breviora* 439:1-21.
- OSTROM, J. H., 1976b: *Archaeopteryx* and the origin of birds. - *Biol. J. Linn. Soc.* 8:91-182.
- OSTROM, J. H., 1978: The osteology of *Compsognathus longipes*. - *Zitteliana* 4:73-118.
- OSTROM, J. H., 1985: The meaning of *Archaeopteryx*. In: M. K. Hecht, J. H. Ostrom, G. Viohl a P. Wellnhofer (eds): *The beginnings of birds*, pp. 161-176. - *Proceedings of the International Archaeopteryx Conference Eichstätt 1984*.
- OSTROM, J. H. a J. S. McINTOSH, 1966: *Marsh's Dinosaurs*, the collection from Como Bluff. - *Yale Univ. Press, New Haven*. 388 stran.
- OWEN, R., 1879: *Memoirs on the extinct wingless birds of New Zealand*. - *John van Voorst, Londýn*.
- OWEN, T., 1881: *Monograph of the fossil Reptilia of the Liassic Formations. Part 3*. - *Monogr. Palaeontogr. Soc. London* 35:83-104.
- PADIAN, K., 1983: A functional analysis of flying and Walking in pterosaurs. - *Palaeobiology* 9:218-239.
- PADIAN, K., 1984: The origin of pterosaurs. In: W.-E. Reif a F. Westphal (eds): *Third symposium on Terrestrial Mesozoic Ecosystems Proceedings*, pp. 163-168. - *Attempto Verlag, Tübingen*.
- PADIAN, K., 1996: Early bird in slow motion. - *Nature* 382:400-401.
- PADIAN, K., 1997: Phylogeny of Dinosaurs. In: P. J. Currie a K. Padian (eds): *Encyclopaedia of dinosaurs*, str. 546-551. - *Academie Press*.
- PADIAN, K., J. R. HITCHINSON a T. R. HOLTZ, Jr., 1999: Phylogenetic definitions and nomenclature of the major taxonomic categories of the carnivorous Dinosauria (Theropoda). - *J. Vert. Paleo.* 19:69-80.
- PADIAN, K. a L. M. CHIAPPE, 1997: Bird Origin. In: P. J. Currie a K. Padian (eds): *Encyclopaedia of dinosaurs*, str. 71-79. - *Academie Press*.
- PANCHEN, A. L., 1964: The cranial anatomy of two coal measures anthracosaurs. - *Philos. Trans. R. Soc. London, B* 247:593-637.
- PANCHEN, A. L., 1970: *Handbuch der Paläoherpetologie* 5A: Batrachosauria, Anthracosauria. - *Fischer Verlag*. 84 stran.
- PANCHEN, A. L., 1972: The skull and skeleton of *Eogyrinus attheyi* Watson (Amphibia: Labyrinthodontia). - *Philos. Trans. R. Soc. London, B* 263:279-326.
- PANCHEN, A. L., 1973: On *Crassigyrinus scoticus* Watson, a primitive amphibian from the Lower Carboniferous of Scotland. - *Palaeontology* 16:179-193.
- PANCHEN, A. L., 1985: On the amphibian *Crassigyrinus scoticus* Watson from the Carboniferous of Scotland. - *Philos. Trans. R. Soc. London, B* 309:505-568.
- PANCHEN, A. L. a T. R. SMITHSON, 1990: The pelvic girdle and hind limb of *Crassigyrinus scoticus* (Lydekker) from the Scottish Carboniferous and the origin of the tetrapod pelvic skeleton. - *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sci.* 81:31-44.
- PARRINGTON, F. R., 1971: On the Upper Triassic mammals. - *Philos. Trans. R. Soc. London, B*, 261:231-272.
- PARSONS, T. S. a E. E. WILLIAMS, 1963: The relationships of the modern Amphibia: A re-examination. - *Q. Rev. Biol.* 38:26-53.
- PASCUAL, R., M. ARCHER, E. ORTIZ JAUREGUIZAR, J. L. PRADO, H. GODTHELP a S. H. HAND, 1992a: First discovery of monotremes in South America. - *Nature* 356:704-706.
- PASCUAL, R., M. ARCHER, E. ORTIZ JAUREGUIZAR, J. L. PRADO, H. GODTHELP a S. H. HAND, 1992b: The first non-Australian monotreme: an early Paleocene South American platypus (Monotremata, Ornithorhynchidae). In: M. L. Augée (ed.): *Platypus and echidnas*, pp. 1-14. - *The Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney*.
- PATON, R. L., T. R. SMITHSON a J. A. CLACK, 1999: An amniote-like skeleton from the Early Carboniferous of Scotland. - *Nature* 398:508-513.
- PATTERSON, B., 1956: Early Cretaceous mammals and the evolution of mammalian molar teeth. - *Fieldiana, Geology* 13:1-105.
- PATTERSON, C., 1965: The phylogeny of the Chimaeroids. - *Philos. Trans. R. Soc. London, B* 249:101-219.

- PATTERSON, C, 1993: Osteichthyes: Teleostei. In: M. J. Benton (ed.): The fossil record 2. - Chapman & Hall, London.
- PATTERSON, C, 1994: Bony fishes. In: D. R. Prothero a R. M. Schoch (eds): Major features of vertebrate evolution. Short courses in Paleontology, No. 7, str. 57-84. - University of Tennessee, Knoxville.
- PATTERSON, C. a A. B. SMITH, 1988: Is periodicity of mass extinctions a taxonomie artefact? - Nature 330:248-251.
- PAUL, C. R. C. a A. B. SMITH, 1984: The early radiation and phylogeny of echinoderms. - Biological Review 59: 443-81.
- PAUL, G, 1988: Predatory dinosaurs of the World. - Simon a Schuster, New York. 464 stran.
- PEIGNOUX-DEVILLE, J., C. A. BAUD, F. LALLIER a B. VIDAL, 1985: Perichondral ossification of vertebral arches from dogfish to man. In: H.-R. Duncker a G. Fleischer (eds): Vertebrate Morphology: 65-68. - Fortschritte der Zoologie 30. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- PENA, A. de la a R. SOLER-GIJÓN, 1996: The first siluriform fish from the Cretaceous-Tertiary interval of Eurasia. - Lethaia 29:85-86.
- PERLE, A., M. A. NORELL, L. M. CHIAPPE a J. CLARK, 1993: Flightless bird from the Cretaceous of Mongolia. - Nature 362:623-626.
- PERNKOPF, E., 1930: Beiträge zur vergleichende Anatomie des vertebraten Magens. - Zeitsch. Anat. 91:329-390.
- PETERSON, A., 1985: The locomotor adaptations of *Archaeopteryx*: Glider or Cursor? Pp. 99-103 in: M. K. Hecht, J. H. Ostrom, G. Violh a P. Wellnhofer (eds): The beginnings of birds. Proceedings of the International Archaeopteryx Conference Eichstätt 1984.
- PETTIGREW, J. D., 1991: Wings or brain? Convergent evolution in the origins of bats. - Syst. Zool. 40:199-216.
- PEYER, B., 1931a: Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. IV *Ceresiosaurus calgagnii* nov. gen. nov. sp.. - Abhandl. Schweiz. Palaeontol. Ges. 51:3-68.
- PEYER, B., 1931b: *Paraplocodus broili* nov. gen. nov. sp., ein neuer Placodontier aus der Tessiner Trias. - Zbl. Mineral., Geol. Paläontol., Abt. B (1931): 570-573.
- PEYER, B., 1950: Geschichte der Tierwelt. - Bücher. Gutenberg, Zürich.
- PEYER, B., 1968: Comparative odontology. - Univ. Chicago Press, Chicago a London. 347 stran.
- PEYER, B. a E. KUHN-SCHNYDER, 1955: Placodonta. In: J. Piveteau (ed.): Traité de Paléontologie 5, pp. 458-486.
- PICKFORD, M., J. MORALES a D. SORIA, 1993: First fossil camels from Europe. - Nature 365:701.
- PILBEAM, D., 1984: The descent of hominoids and hominids. - Scientific American 250: 84-96.
- PINNA, G., 1986: On *Drepanosaurus unguicaudatus*, an Upper Triassic lepidosaurian from the Italian Alps. - J. Paleont. 60: 1127-1132.
- PINNA, G., 1990: Notes on stratigraphy and geographical distribution of placodonts. - Atti. Soc. Ital. Sei. Nat. Museo Civico Stor. Nat. Milano 131:145-156.
- PINNA, G. a S. NOSOTTI, 1989: Anatomia, morfologia funzionale e paleoecologia del rettile placodonte *Psephoderma alpinum* Meyer, 1858. - Mem. Soc. Ital. Sei. Nat. Museo Civico Stor. Nat. Milano 25:17-50.
- PINNA de, M. C. C., 1996: Teleostean monophyly. In: M. L. J. Stiassny, L.R. Parenti a G. D. Johnson (eds): Interrelationships of fishes, str. 147-162. - Academie Press.
- PIVETEAU, J., J.-R. LEHMAN a C. DECHASEAUX, 1978: Précis de paléontologie des vertébrés. - Masson, Paris. 677 stran.
- POKORNÝ V., 1992: Vývoj globálního ekosystému. In: Pokorný V. a kol.: Všeobecná paleontologie, str. 222-236. - Univerzita Karlova, Praha. 296 stran.
- POPLEWSKLR., 1948: Anatomia ssakow. - Czytelnik, Warszawa.
- POPLIN, C, 1974: Étude de quelques paléoniscides pennsylvaniens du Kansas. - Cahiers de paléontologie, CNRS Paris. 151 stran.
- POSS, S. G. a H. T. BÖSCHUNG, 1996: Lancelets (Cephalochordata: Branchiostomatidae): How many species are valid? - Israel Journal of Zoology 42:13-66.
- POUYAUD, L., S. WIRJOATMODJO, I. RACHMATIKA, A. TJAKRAWIDJAJA, R. HADIATY a W. H ADIE, 1999: A new species of Coelacanth. - C. R. Acad. Sci., ser. III, 322: 261-267.
- PRANTL, F., 1943: Vzácný nález v moravském permokarbonu. - Věda přírodní 22: 93-97.
- PRAVOSLAVLEV, A. N, 1927: Gorgonopsidae iz Severo-Dvinskich raskopok V. P. Amalickogo, 3. - Vydavatelství AV SSSR, Moskva. 118 stran.
- PRESLEY, R., 1981: Alisphenoid équivalents in placentals, marsupials, monotremes and fossils. - Nature 294:668-670.
- PRESLEY, R., T. J. HORDER a J. SLÍPKA, 1996: Lancelet development as evidence of ancestral chordate structure. - Israeli Zool. 42:97-116.
- PRINN, R. G. a B. FEGLEY, Jr., 1987: Bolide impacts, acid rain, and biospheric traumas at the Cretaceous-Tertiary boundary. - Earth and Planetary Science Letters 83:1-15.
- PURNELL, M. A., 1995a: Microwear on conodont éléments and macrophagy in the first vertebrates. - Nature 374: 798-800.
- PURNELL, M. A., 1995b: Large eyes and vision in conodonts. Lethaia 28:187-188.
- PURNELL, M. A., 1995c: Microwear, mastication, and microphagy in conodonts. P. 568 in: R. Mawson a J. Talent (eds): Contributions to the First Australian Conodont Symposium (AUSCPS 1) held in Sydney, Australia, 18.-21. July 1995.
- PURNELL, M. A. a R. J. ALDRIDGE, 1998: Conodont anatomy, chordate phylogeny and vertebrate classification. - Lethaia 31:211-219.
- PURVIS, A., 1995: A composite estimate of primate phylogeny. - Philos. Trans. R. Soc. London, B 348:405-421.
- PYCRAFT, W. P., 1900: On the morphology and phylogeny of the Palaeognathae (Ratitae and Crypturi) and Neognathae (Carinatae). Part 11. - Trans. Zool. Soc. London 15:149-290.
- QIANG, J, L. ZHEXI a J. SHU-AN, 1999: A Chinese triconodont mammal and mosaic evolution of the mammalian skeleton. - Nature 398:326-330.
- RAGE, J.-C, 1984a: Serpentes. In: P. Wellnhofer (ed.): Handbuch der Paläoherpétologie, Part 11. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart a New York. 80 stran.
- RAGE, J.-C, 1984b: La „Grande Coupure“ éocène/oligocène et les herpétofaunes (Amphibiens et Reptiles): problèmes du synchronisme des événements paléobiogéographiques. - Bull. Soc. Géol. France 26:1251-1257.
- RAGE, J.-C, 1986: Le plus ancien Amphibien apode (Gymnophiona) fossile. Remarques sur la répartition et l'histoire paléobiogéographique des Gymnophiones. - C. R. Acad. Sei. Paris, Ser. 2 302:1033-1036.
- RAGE, J.-C. a F. ESCUILLIÉ, 2000: Un nouveau serpent bipède du Cenomanien (Crétacé). Implications phylétiques. - C. R. Acad. Sei. Paris, Sciences de la Terre et des planètes 330:513-520.
- RAGE, J.-C, L. G. MARSHALL a M. GAYET, 1993: An enigmatic Caudata (Amphibia) from the Upper Cretaceous of Gondwana. - Geobios 26:515-519.

- RAGE, J.-C. a Z. ROČEK, 1983: *Dolniceophis lehmani* (Serpentes, Colubridae), a new fossil snake from the Lower Miocene of Czechoslovakia. - Čas. Min. Geol. (Praha) 28: 17-21.
- RAGE, J.-C. a Z. ROČEK, 1989: Redescription of *Triadobatrachus massinoti* (Piveteau, 1936), an anuran amphibian from the Early Triassic. - Palaeontographica Abt. A 206: 1-16.
- RAUTIAN, A. S., 1978: Unikálnoje pero pticy iz otloženij jur-skogo ožera v chrebtě Karatau. - Paleont. Žurnál (1978) 4: 106-114.
- REGAL, Ph. J., 1985: Common sense and reconstructions of the biology of fossils: *Archaeopteryx* and feathers. In: M. K. Hecht, J. H. Ostrom, G. Viohl a P. Wellnhofer (eds): The beginnings of birds, pp. 67-74. - Proceedings of the International Archaeopteryx Conference Eichstätt 1984.
- REICHERT, G., 1837: Über die Visceralbögen der Wirbeltiere im allgemeinen und deren Metamorphose bei den Vögeln und Säugetieren. - Arch. Anat. Physiol. (1837): 120-222.
- REIFF, W., 1942: Ergänzungen zum Panzerbau von *Henodus chelyops* Huene. - Palaeontographica Abt. A, 94:31-42.
- REISZ, R., 1975: Pennsylvanian pelycosaur from Linton, Ohio and Nýřany, Czechoslovakia. - J. Paleontol. 49:522-527.
- REISZ, R. R., 1977: *Petrolacosaurus*, the oldest known diapsid reptile. - Science 196:1091-1093.
- REISZ, R. R., 1981: A diapsid reptile from the Pennsylvanian of Kansas. - University of Kansas Museum of Natural History Special Publication No. 7: 1-74.
- REISZ, R. R., D. S. BERMAN a D. SCOTT, 1984: The anatomy and relationships of the Lower Permian reptile *Araeoscelis*. - J. Vert. Paleo. 4: 57-67.
- REISZ, R. R. a M. LAURIN, 1991: *Owenetta* and the origin of turtles. - Nature 349:324-326.
- REMANE, A., V. STORCH a V. WELSCH, 1976: Systematische Zoologie. - VEB Gustav Fischer, Jena.
- RENFREE, M. B., 1993: Ontogeny, genetic control, and phylogeny of female reproduction in monotreme and therian mammals. In: F. S. Szalay, M. J. Nováček a M. G. McKenna (eds): Mammal phylogeny: Mesozoic differentiation, multituberculates, monotremes, early therians, and marsupials, pp. 4-20. - Springer Verlag, New York.
- REPETSKI, J. E., 1978: A fish from the Upper Cambrian of North America. - Science 200:529-531.
- RICQLÈS de, A. J., 1980: Tissue structures of dinosaur bone. Functional significance and possible relation to dinosaur physiology. In: R. D. J. Thomas a E. C. Oison (eds): A cold look at the warm blooded dinosaurs, pp. 103-139. - Am. Assoc. Adv. Sci. Symposium 28.
- RICQLÈS de, A. J., 1983: Cyclical growth in the longlimb bones of a sauropod dinosaur. - Acta Palaeont. Polonica 28: 225-232.
- RIEPPPEL, O., 1978: The phylogeny of cranial kinesis in lower vertebrates, with special reference to the Lacertilia. - N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 156:353-370.
- RIEPPPEL, O., 1980: The edopoid amphibian *Cochleosaurus* from the Middle Pennsylvanian of Nova Scotia. - Palaeontology 23, Pt. 1:143-149.
- RIEPPPEL, O., 1982: A new genus of shark from the Middle Triassic of Monte San Giorgio, Switzerland. - Palaeontology 25: 399-412.
- RIEPPPEL, O., 1984: The structure of the skull and jaw adductor musculature in the Gekkota, with comments on the phylogenetic relationships of the Xantusiidae (Reptilia: Lacertilia). - Zool. J. Linn. Soc. 82:292-318.
- RIEPPPEL, O., 1985: Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen XXV. Die Gattung *Saurichthys* (Pisces, Actinopterygii) aus der mittleren Trias des Monte San Giorgio, Kanton Tessin. - Schweizerische Paläontologische Abhandlungen 108: 1-103.
- RIEPPPEL, O., 1987: The phylogenetic relationships within the Chamaeleonidae, with comments on some aspects of cladistic analysis. - Zool. J. Linn. Soc. 89:41-62.
- RIEPPPEL, O., 1999: Turtle origins. - Science 283:945-946.
- RIETSCHHEL, S., 1984: Feathers and wings of *Archaeopteryx*, and the question of her flight ability. In: M. K. Hecht, J. H. Ostrom, G. Viohl a P. Wellnhofer (eds): The beginnings of birds, pp. 251-260. - Proceedings of the International Archaeopteryx Conference Eichstätt 1984.
- RIGBY, J. K., Jr., K. R. NEWMAN, J. SMIT, S. van der KAARS, R. E. SLOAN a J. K. RIGBY, 1987: Dinosaurs from the Paleocene part of the Hell Creek Formation, McCone County, Montana. - Palaios 2:296-302.
- RIGBY, S., 1993: Graptolites come to life. - Nature 362: 209-210.
- RIGGS, E. S., 1934: A new marsupial saber-tooth from the Pliocene of Argentina and its relationships to other South American predacious marsupials. - Trans. Am. Philos. Soc., New Ser. 24:1-32.
- RICH, T. H. a P. V. RICH, 1989: Polar dinosaurs and biotas of the Early Cretaceous of southeastern Australia. - National Geographic Research 5:15-53.
- RICH, T. H., P. VICKERS-RICH, A. CONSTANTINE, T. A. FLANNERY, L. KOOL a N. von KLAVEREN, 1997: A tribosphenic mammal from the Mesozoic of Australia. - Science 278:1438-1442.
- RITCHIE, A., 1964: New light on the morphology of the Norwegian Anaspida. - Skr. Norske Vidensk.-Akad. Mat.-Naturw. Kl. 14:3-35.
- RITCHIE, A., 1968: New evidence on *Jamoytius kerwoodi* White, an important ostracoderm from the Silurian of Lanarkshire, Scotland. - Palaeontology 11:21-39.
- ROBINSON, J. A., 1975: The locomotion of plesiosaurs. - N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 149:286-332.
- ROČEK, Z., 1977: Původ ptáků a vznik ptačího letu. - Vesmír 56:232-234.
- ROČEK, Z., 1981: Cranial anatomy of frogs of the family Pelobatidae Stannius, 1856, with outlines of their phylogeny and systematics. - Acta Univ. Carol., Biol. (1980): 1-164.
- ROČEK, Z., 1984: Lizards (Reptilia: Squamata) from the Lower Miocene locality Dolnice (Bohemia, Czechoslovakia). - Rozpravy Československé akademie věd, ř. mat.-přír., 94 (1): 1-69.
- ROČEK, Z., 1985a: Evoluce obratlovců. - Academia, Praha. 212 stran.
- ROČEK, Z., 1985b: Tooth replacement in *Eusthenopteron* and *Ichthyostega*. - Fortschritte der Zoologie 30:249-252.
- ROČEK, Z., 1986: An 'intracranial joint' in frogs. In: Z. Roček (ed.): Studies in Herpetology, pp. 49-54. - Societas Europaea Herpetologica a nakl. Karolinum, Praha.
- ROČEK, Z., 1988a: List of fossil amphibians of Czechoslovakia. - Acta Zool. Cracov. 31:513-540.
- ROČEK, Z., 1988b: Origin and evolution of the frontoparietal complex in anurans. - Amphibia-Reptilia 9:385-403.
- ROČEK, Z., 1988c: *Avimimus* - pták či dinosaur? - Vesmír 67: 604.
- ROČEK, Z., 1993: Palatoquadrate in a Devonian fish *Eusthenopteron*: evidence of its dual origin. - Z. Zool. Syst. Evol.-Forsch. 31:38-46.
- ROČEK, Z., 1995: Heterochrony: response of Amphibia to cooling events. - Geolines (Praha) 3:55-58.
- ROČEK, Z., 1996a: The Salamander *Brachycormus noachicus* from the Oligocene of Europe, and the role of neoteny in the evolution of Salamanders. - Palaeontology 39, Part 2:477-495.

- ROČEK, Z., 1996b: Evoluce neotenii. - *Vesmír* 75:72-75.
- ROČEK, Z., 1997: The salamandrid amphibian *Chelotriton* (Amphibia: Salamandridae) and related forms from the Tertiary of Europe. In: Z. Roček a S. Hart (eds): *Herpetology '97*, - Abstracts of the Third World Congress of Herpetology, str. 175. Praha.
- ROČEK, Z., 1998: Stammesgeschichte und Evolution. In: R. Hofrichter (ed.): *Amphibien. Evolution, Anatomie, Physiologie, Ökologie und Verbreitung, Verhalten, Bedrohung und Schutz*, pp. 20-31. - Natur Buch Verlag, Augsburg. 264 stran.
- ROČEK, Z., 2000: Mesozoic Anurans. In: R. L. Carroll a H. Heatwole (eds): *Amphibian Biology, Vol. 4 - Paleontology*, pp. 1297-1333. - Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, Australia.
- ROČEK, Z. a P. LAMAUD, 1995: *Thaumastosaurus bottii* de Stefano, 1903, an anuran with Gondwanan affinities from the Eocene of Europe. - *J. Vert. Paleo.* 15:506-515.
- ROČEK, Z. a J.-C. RAGE, 2000a: Anatomical transformations in transition from temnospondyl to proanuran stages. In: H. Heatwole a R. Carroll (eds): *Amphibian Biology, Vol. 4 - Paleontology*, pp. 1276-1284. - Surrey Beatty & Sons.
- ROČEK, Z. a J.-C. RAGE, 2000b: Proanuran stages (*Triadobatrachus*, *Czatkobatrachus*). In: H. Heatwole a R. Carroll (eds): *Amphibian Biology, Vol. 4 - Paleontology*, pp. 1285-1296. - Surrey Beatty & Sons.
- ROMER, A. S., 1939: Notes on branchiosaurs. - *Am. J. Sci.* 237: 748-761.
- ROMER, A. S., 1945: *Vertebrate paleontology*. - The University of Chicago Press, Chicago.
- ROMER, A. S., 1946: The primitive reptile *Limnoscelis* restudied. - *Am. J. Sci.* 244:149-188.
- ROMER, A. S., 1947: Review of the Labyrinthodontia. - *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.* 99: 7-368.
- ROMER, A. S., 1956: *The osteology of the Reptilia*. - Chicago. 772 stran.
- ROMER, A. S., 1967: The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. III. The new gomphodonts, *Massetognathus pascuali* and *M. teruggii*. - *Breviora* 264:1-25.
- ROMER, A. S., 1969: The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. V A new chiniquodontid cynodont, *Probeleserpeton lewisi* - cynodont ancestry. - *Breviora* 333:1-24.
- ROMER, A. S., 1970: The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VI. A chiniquodontid cynodont with an incipient squamosal-dentary jaw articulation. - *Breviora* 344:1-18.
- ROMER, A. S., 1972: The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XII. An early ornithosuchid pseudosuchian, *Gracilisuchus stipanicorum*, gen. et sp. nov. - *Breviora* 389:1-24.
- ROMER, A. S. a A. D. LEWIS, 1973: The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XIX. Postcranial material of the cynodonts *Probesodon* and *Probainognathus*. - *Breviora* 407:1-26.
- ROMER, A. S. a T. S. PARSONS, 1977: *The vertebrate body*. - V. B. Saunders Company, Philadelphia, London, Toronto. 624 stran.
- ROMER, A. S. a L. W. PRICE, 1939: The oldest vertebrate egg. - *Am. J. Sci.* 237: 826-829.
- ROMER, A. S. a L. W. PRICE, 1940: Review of the Pelycosauria. - *Geol. Soc. Am. Spec. Pap.* No. 28:1-538.
- ROSEN, D. E., R. FOREY, B. G. GARDINER a C. PATTERSON, 1981: Lungfishes, tetrapods, paleontology and plesiomorphy. - *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 167:163-275.
- ROSS, C. B. WILLIAMS a R. F. KAY, 1998: Phylogenetic analysis of anthropoid relationships. - *J. Hum. Evol.* 35: 221-306.
- ROTHSCHILD, B. M., I. HERSHKOVITZ a Ch. ROTSCCHILD, 1995: Origin of yaws in the Pleistocene. - *Nature* 378: 343-344.
- ROWE, T., 1988: Definition, diagnosis, and origin of Mammalia. - *J. Vert. Paleo.* 8:241-264.
- ROWE, T. a N. S. GREENWALD, 1987: The phylogenetic position and origin of Multituberculata (Abstract). - *J. Vert. Paleo.* 7:24A.
- ROŽDĚSTVENSKIJ, A. K. a L. P. TATARINOV, 1964: Zemnovodnyje, presmykajuščijesja i ptici. In: *Osnovy paleontologii*. - Nauka, Moskva. 722 stran.
- RUNNEGAR, B., 1982: Oxygen requirements, biology and phylogenetic significance of the Latě Precambrian worm *Dickinsonia*, and the evolution of the burrowing habit. - *Alcheringa* 6:223-239.
- RUNNEGAR, B., 1991: Prekambrian oxygen levels estimated from the biochemistry and physiology of early eukaryotes. - *Global Planet Change* 97: 97-111.
- RUNNEGAR, B., 1992: Evolution of the earliest animals. In: J. W. Schöpf (ed.): *Major events in the history of life, str. 65-93*. - Jones and Barlett Publishers, Boston. 190 stran.
- RÜSSEL, D. A., 1979: The enigma of the exetinction of the dinosaure. - *Annu. Rev. Earth Planet. Sei.* 7:163-182.
- RÜSSEL, D. E. a B. SIGÉ, 1970: Révision des chiroptères lutétiens de Messel (Hesse, Allemagne). - *Palaeovertebrata* 3: 83-182.
- SAINT-SEINE, I., 1955a: Sauropterygia. In: J. Piveteau (ed.): *Traité de Paléontologie* 5, pp. 429-456. - Masson, Paris.
- SAINT-SEINE, J., 1955b: Pterosauria. In: J. Piveteau (ed.): *Traité de Paléontologie* 5, pp. 963-990. - Masson, Paris.
- SAINT-SEINE, P., 1949: Les poissons des calcaires lithographiques de Cerin (Ain). - *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon* 2: 1-357.
- SANDER, M., 1989: The pachycephalosaurids (Reptilia: Nothosauria) from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland) with the description of a new species. - *Philos. Trans. R. Soc. London, B* 325:561-670.
- SANDER, M., 1994: Reptilien. In: H. K. Erben, G. Hillmer a H. Ristedt (eds): *Haeckel Bücherei* 3. - Enke Verlag, Stuttgart. 226 stran.
- SANDER, P. M., O. RIEPPEL a H. BUCHER, 1994: New marine vertebrate fauna from the Middle Triassic of Nevada. - *J. Paleont.* 68:676-680.
- SANCHÍZ, B., 1998: Salientia. In: P. Wellnhofer (ed.): *Handbuch der Paläoherpetologie* 4. - Dr. Friedrich Pfeil, München. 275 stran.
- ŠANSON, I. J., M. P. SMITH a M. M. SMITH, 1994: Dentine in conodonts. - *Nature* 368:591.
- SANZ, J. L. a J. F. BONAPARTE, 1992: A new order of birds (Class Aves) from the lower Cretaceous of Spain. In: K. E. Campbell (ed.): *Papers in Avian paleontology honoring Pierce Brodkorb*, p. 39-19. - LACM Sei. Ser. 36.
- SANZ, J. L. a A. D. BUSCALIONI, 1992: A new bird from the early Cretaceous of Las Hoyas, Spain, and the early radiation of birds. - *Paleontology* 35:829-845.
- SANZ, J. L., J. J. MORATALLA, M. DÍAZ-MOLINA, J. LÓPEZ-MARTÍNEZ, O. KÁLIN a M. VIANEY-LIAUD, 1995: Dinosaur nests at the sea shore. - *Nature* 376: 731-732.
- SANZ, J. L., L. M. CHIAPPE, B. P. PÉREZ-MORENO, A. D. BUSCALIONI, J. J. MORATALLA, F. ORTEGA a F. J. POYATO-ARIZA, 1996: An Early Cretaceous bird from Spain and its implications for the evolution of avian flight. - *Nature* 382: H2-AA5.
- SAUNDERS, J. W. a J. F. FALLON, 1967: Cell death in ontoge-

- nesis. In: M. Locke (ed.): Major problems in developmental biology, pp. 289-314. - Academic Press, New York.
- SAVE-SÖDERBERGH, G., 1932: Preliminary note on Devonian stegocephalians from East Greenland. - Meddr. Grönland 94:1-107.
- SÄVE-SÖDERBERGH, G., 1936: On the morphology of Triassic stegocephalians from Spitsbergen, and the interpretation of the endocranium in the Labyrinthodontia. - K. Svenska VetenskAkad. Handl. 16:1-181.
- SÄVE-SÖDERBERGH, G., 1937: On *Rhynchodipterus elginensis* (n. g., n. sp.) representing a new group of Dipnoan-like Choanata from the Upper Devonian of East Greenland and Scotland. - Arkiv för Zoologi 29b: 1-8.
- SCANLON, J. D. a M. S. Y. LEE, 2000: The Pleistocene serpent Wonambi and the early evolution of snakes. - Nature 403: 416-420.
- SCOTSESE, C. R. a J. GOLONKA, 1993: PALEOMAP Paleogeographic Atlas, PALEOMAP Progress report #20. - Dept. of Geology, University of Texas, Arlington.
- SCOTT, W. B., 1888: On some new and little known creodonts. - J. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 9:155-185.
- SCOTT, W., 1937: The Astrapotheria. - Proc. Am. Philos. Soc. 77:309-393.
- SEELEY, H. G., 1888: Researches on the structure, Organization and classification of the fossil Reptilia. I. On *Protosaurus speneri* (von Meyer). - Philos. Trans. R. Soc. London, B 178:187-213.
- SEIFFERT, J., 1969: Sternalelement (Omosternum) eines mitteljurassischen Anuren von SE-Aveyron/Südfrankreich. - Zeitschr. Zool. Syst. Evolutionsforsch. 2:145-154.
- SEILACHER, A., 1989: Vendozoa: Organismic construction in the Proterozoic biosphere. - Lethaia 22:229-239.
- SEPKOSKI, J. J., Jr., 1994: What I did with my research career: Or how research on biodiversity yielded data on extinction. Pp. 132-144 in: W. Glenn (ed.): The mass extinction debates: How science works in a crisis. - Stanford University Press, Stanford.
- SEQUEIRA, S. E. K. a A. M. MILNER, 1993: The temnospondyl amphibian *Capetus* from the Upper Carboniferous of the Czech Republic. - Palaeontology 36, Part 3:657-680.
- SERENO, P., 1991a: Basal archosaurs: phylogenetic relationships and functional implications. - J. Vert. Paleo. 11, Suppl. No 4:1-53.
- SERENO, P., 1991b: *Lesothosaurus*, „fabrosaurids“, and the early evolution of Ornithischia. - J. Vert. Paleo. 11:168-197.
- SERENO, P., 1993: The pectoral girdle and forelimb of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. - J. Vert. Paleo. 13:425-450.
- SERENO, P. C., 1997: The origin and evolution of dinosaurs. - Ann. Rev. Earth Planet. Sci. 25:435-489.
- SERENO, R., 1998: A rationale for phylogenetic definitions, with application to the higher-level taxonomy of Dinosauria. - N. Jb. Geol. Paläontol., Abh. 210:41-83.
- SERENO, P. C. a A. B. ARCUCCI, 1994: Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina: *Marasuchus lilloensis*, gen. nov. - J. Vert. Paleo. 14:53-73.
- SERENO, P. C. C. A. FOSTER, R. R. ROGERS a A. M. MONETTA, 1993: A primitive dinosaur from Upper Triassic of Argentina. - Nature 361: 64-66.
- SERENO, P. C. S. CHAO, Z. CHENG a R. CHENGGANG, 1988: *Psittacosaurus meileyingensis* (Ornithischia: Ceratopsia), a new psittacosaur from the Lower Cretaceous of northeastern China. - J. Vert. Paleo. 8:366-377.
- SERENO, P. C. a R. CHENGGANG, 1992: Early evolution of avian flight and perching: new evidence from the lower Cretaceous of China. - Science 255:845-848.
- SERENO, P. a F. E. NOVAS, 1993: The skull and neck of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. - J. Vert. Paleo. 13:451-476.
- SHEEHAN, P. M. a D. E. FASTOVSKY, 1992: Major extinctions of land-dwelling vertebrates at the Cretaceous-Tertiary boundary, eastern Montana. - Geology 20:556-560.
- SHIKAMA, T., T. KAMEI a M. MURATA, 1978: Early Triassic Ichthyosaurus, *Utatusaurus hataii* gen. et sp. nov., from the Kitakami Massif, Northeast Japan. - Tohoku Univ., Sei. Rept., 2nd Ser., Geol. 48:77-97.
- SHISHKIN, M. A., 1991: A Late Jurassic labyrinthodont from Mongolia. - Paleontological Journal 1991:78-91.
- SHOSHANI, J., C. P. GROVES, E. L. SIMONS a G. F. GUNNELL, 1996: Primate phylogeny: morphological vs molecular results. - Molecular Phylogenetics and Evolution 5: 102-154.
- SHOSHANI, J. a P. TASSY, 1996: The Proboscidea, evolution and Palaeoecology of éléphants and their relatives. - Oxford University Press.
- SHU, D.-G., H.-L. LUO, S. CONWAY MORRIS, X.-L. ZHANG, S.-X. HU, L. CHEN, J. HAN, M. ZHU, Y. LI a L.-Z. CHEN, 1999: Lower Cambrian vertebrates from south China. - Nature 402:42-46.
- SHU, D., X. ZHANG a L. CHEN, 1996: Reinterpretation of *Yunnanozoon* as the earliest known hemichordate. - Nature 380:428-430.
- SHUBIN, N. H. a P. ALBERCH, 1986: A morphogenetic approach to the origin and basic organisation of the tetrapod limb. - Evolutionary Biology 20:319-387.
- SHUBIN, N. H., A. W. CROMPTON, H.-D. SUES a P. E. OLSEN, 1991: New fossil evidence on the sister-group of mammals and Early Mesozoic faunal distribution. - Science 251: 1063-1065.
- SHUBIN, N. H. a F. A. JENKINS, Jr., 1995: An Early Jurassic jumping frog. - Nature 377:49-52.
- SCHAEFFER, B., 1972: A Jurassic fish from Antarctica. - Am. Mus. Novitates 2495:1-17.
- SCHAUMBERG, G., 1977: Der Richelsdorfer Kupferschiefer und seine Fossilien, III. Die tierischen Fossilien des Kupferschiefers. 2. Vertebraten. - Aufschluss 28:297-352.
- SCHAUMBERG, G., 1979: Neue Kenntnisse über die Anatomie von *Janassa bituminosa* (SCHLOTHEIM), Holocephali, Chondrichthyes aus dem permischen Kupferschiefer. - Paläont. Zeitschr. 53:334-346.
- SCHEPOTIEFF, A., 1907: Die Pterobranchier. Anatomische und histologische Untersuchungen über *Rhabdopleura normani* Allman und *Cephalodiscus dodecalophus* MTnt. 2. Teil. *Cephalodiscus dodecalophus* MTnt. 1. Abschnitt. Die Anatomie von *Cephalodiscus*. - Zoologische Jahrbücher, Abt. Anatomie 24:553-608.
- SCHLESINGER, G., 1922: Die Mastodonten der Budapester Sammlungen. - Geol. Hungarica II, Fase. 1:1-284.
- SCHOCH, R. R., 1999: Comparative osteology of *Mastodonsaurus giganteus* (Jaeger, 1828) from the Middle Triassic (Lettenkeuper: Longobardian) of Germany (Baden-Württemberg, Bayern, Thüringen). - Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. B, Geol., Nr. 278:1-175.
- SCHÖPF, J. W., 1992: The oldest fossils and what they mean. In: J. W. Schöpf (ed.): Major events in the history of life, pp. 29-63. - Jones and Barlett Publishers, Boston. 190 stran.
- SCHRENK, F., T. G. BROMAGE, C. G. BETZLER, U. RING a Y. M. JUM AYEYI, 1993: Oldest *Homo* and Pliocene biogeography of the Malawi Rift. - Nature 365:833-836.
- SCHULTZE, H.-P., 1968: Palaeoniscoidea-Schuppen aus dem Unterdevon Australiens und Kanadas und aus dem Mitteldevon Spitzbergens. - Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Geol.) 16: 341-368.

- SCHULTZE, H.-R., 1970: Folded teeth and the monophyletic origin of tetrapods. - *American Museum Novitates* 2408:1-10.
- SCHULTZE, H.-R., 1973: Crossopterygier mit heterozeker Schwanzflosse aus dem Oberdevon Kanadas, nebst einer Beschreibung von Onychodontida-Resten aus dem Mitteldevon Spaniens und aus dem Karbon der USA. - *Palaeontographica Abt. A* 143:188-208.
- SCHULTZE, H.-P., 1993: Osteichthyes: Sarcopterygii. In: M. J. Benton (ed.): *The fossil record* 2, pp. 657-63. - Chapman and Hall, Londýn.
- SCHWIMMER, D. R., J. D. STEWART a G. D. WILLIAMS, 1994: Giant fossil coelacanths of the Late Cretaceous in the eastern United States. - *Geology* 55:503-506.
- SIBLEY, C. G., J. E. AHLQUIST a B. L. MONROE, Jr., 1988: A classification of the living birds of the world, based on DNA-DNA hybridization studies. - *Auk* 105:409-423.
- SIGMUND, L., V. HANÁK a O. PRAVDA, 1994: *Zoologie strunatců*. - Karolinum, Praha. 501 stran.
- SIGOGNEAU-RUSSEL, D. a D. E. RÜSSEL, 1974: Étude du premier Caséid (Reptilia, Pelycosauria) d'Europe occidentale. - *Bull. Mus. Nati. Hist. Nat., Ser. 3, No. 230,38*:145-215.
- SIGOGNEAU-RUSSEL, D., R. M. FRANK a J. HEMMERLÉ, 1986: A new family of mammals from the lower part of the French Rhaetic. In: K. Padian (ed.): *The beginning of the âge of dinosaurs*, pp. 99-108. - Cambridge University Press, Cambridge.
- SIMONS, E. L., 1964: The early relatives of man. - *Sci. Am.* 211, 7: 50-62.
- SIMONS, E. L., 1967: The earliest apes. - *Sci. Am.* 217:28-35.
- SIMONS, E. L., 1992: The fossil history of primates. In: S. Jones, R. Martin a D. Pilbeam (eds): *The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution*, pp. 199-200, 202-208. - Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- SIMONS, E. L., 1995: Skulls and anterior teeth of *Catopithecus* (Primates: Anthroipoidea) from the Eocene and anthropoid origins. - *Science* 268:1885-1888.
- SIMONETTA, A. M., 1988: Is *Nectocaris pteryx* a chordate? - *Bolletino di Zoologia* 55:63-68.
- SIMONETTA, A. M. a E. INSMO, 1993: New animals from the Burgess Shale (Middle Cambrian) and their possible significance for the understanding of the Bilateralia. - *Bolletino di Zoologia* 60:97-107.
- SIMPSON, G. G., 1928: A catalogue of the Mesozoic Mammalia in the Geological Department of the British Museum. - Oxford University Press, London.
- SIMPSON, G. G., 1937: Skull structure of the Multituberculata. - *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 73:727-763.
- SIMPSON, G. G., 1938: Osteography of the ear region in monotremes. - *Am. Mus. Novitates* 978:1-15.
- SIMPSON, G. G., 1959: Mesozoic mammals and the polyphyletic origin of mammals. - *Evolution* 13:405-414.
- SIMPSON, G. G., 1960: Diagnosis of the classes Reptilia and Mammalia. - *Evolution* 14:388-392.
- SINCLAIR, W. I., 1906: Mammalia of the Santa Cruz beds. Marsupialia. - *Rep. Princeton Univ. Exped. Patagonia, 1896-1899, 4(3)*: 1-110.
- SLEERN, H., K. J. ZAHNLE, J. F. KASTING a H. J. MOROWITZ, 1989: Annihilation of ecosystems by large asteroid impacts on the early Earth. - *Nature* 342:139-142.
- SLOAN, R. E., J. K. RIGBY, Jr., L. M. VAN VALEN a D. GABRIEL, 1986: Gradual dinosaur extinction and simultaneous ungulate radiation in the Hell Creek Formation. - *Science* 232:629-633.
- SLOAN, R. E. a L. VAN VALEN, 1965: Cretaceous mammals from Montana. - *Science* 148:220-227.
- SMITH, A. B. a C. PATTERSON, 1988: The influence of taxonomic method on the perception of patterns of evolution. - *Evolutionary Biology* 23:127-216.
- SMITH, A. G., D. G. SMITH a B. M. FUNNEL, 1994: *Atlas of Mesozoic and Cenozoic coastlines*. - Cambridge Univ. Press, London.
- SMITH, H. M., 1960: *Evolution of chordate structure*. - Holt, Rinehart and Winston, Inc. New York, Chicago, San Francisco, Toronto, London. 529 stran.
- SMITH, M. M. a M. M. CHANG, 1990: The dentition of *Diabulichthys speratus* Chang and Yu, with further considération of its relationships and the primitive dipnoan dentition. - *J. Vert. Paleo.* 10:420-433.
- SMITH, M. P., I. J. SANSON a J. E. REPETSKI, 1996: Histology of the first fish. - *Nature* 380:702-704.
- SMITHSON, T. R., 1982: The cranial morphology of *Greerpeton burkenmorani* Romer (Amphibia: Temnospondyli). - *Zool. J. Linn. Soc.* 76:29-90.
- SMITHSON, T. R., 1989: The earliest known reptile. - *Nature* 342:676-678.
- SMITHSON, T. R., 1994: *Eldeceeon rolfei*, a new reptilomorph from the Viséan of East Kirkton, West Lothian, Scotland. - *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sci.*, 84:377-382.
- SMITHSON, T. R. a W. D. IAN ROLFE, 1990: *Westlothiana* gen. nov.: naming the earliest known reptile. - *Scot. J. Geol.* 26:137-138.
- SMITHSON, T. R., R. L. CARROLL, A. L. PANCHEN a S. M. ANDREWS, 1994: *Westlothiana lizziae* from the Viséan of East Kirkton, West Lothian, Scotland, and the amniote stem. - *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sci.*, 84:384-412.
- SOEHN, K. L. a M. V. H. WILSON, 1990: A complete, articulated heterostracan from Wenlockian (Silurian) beds of the Delorme Group, Mackenzie Mountains, Northwest Territories, Canada. - *J. Vert. Paleo.* 10:405-419.
- SOLOUNIAS, N., J. C. BARRY, R. L. BERNOR, E. H. LINDSAY a S. M. RAZA, 1995: The oldest bovid from the Siwaliks, Pakistan. - *J. Vert. Paleo.* 15:806-814.
- SONDAAR, P. Y., 1969: Some remarks on horse evolution and classification. - *Zeitschr. Säugetierkunde* 34:307-311.
- SORDINO, P., F. van der HOEVEN a D. DUBOULE, 1995: *Hox* gene expression in teleost fins and the origin of vertebrate digits. - *Nature* 375:678-681.
- SPENCER, W. K., 1938: Some aspects of evolution in Echinodermata, p. 287-303. In: G. R. De Beer (ed.): *Evolution: Essays presented to E. S. Goodrich*. - Oxford
- SPRIGG, R. C., 1947: Early Cambrian (?) jellyfishes from the Flinders Ranges, South Australia. - *Transactions of the Royal Society of South Australia* 71:212-224.
- SRDÍNKO, O., 1911: *Učebnice embryologie člověka i obratlovců*. - Buršík a Kohout, Praha. 372 stran.
- STARCK, J. M., 1993: Evolution of Avian Ontogenies. - *Curr. Ornithol.* 10:275-366.
- STEEL, R., 1975: Die fossile Krokodile. - *Die Neue Brehm Bücherei* 488. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt. 76 stran.
- STEEN, M. C., 1931: The British Museum collection of Amphibia from the Middle Coal Measures of Linton, Ohio. - *Proc. Zool. Soc. London* 1930:849-891.
- STEEN, M. C., 1938: On the fossil Amphibia from the Gas Coal of Nýřany and other deposits of Czechoslovakia. - *Proc. Zool. Soc.*, B 108:205-283.
- STENSIÖ, E., 1927: The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. I. Cephalaspidae. - *Skr. Svalb. Ish. No.* 12:1-391.
- STENSIÖ, E., 1932: Triassic fishes from East Greenland collec-

- ted by the Danish Expeditions in 1929-1931. - Meddr. Grönland 83:1-305.
- STENSIÖ, E., 1937: On the Devonian coelacanthids of Germany with special reference to the dermal skeleton. - Kungl. Sven. VetenskAkad. Handl. 3(16): 1-56.
- STENSIÖ, E., 1958: Les cyclostomes fossiles ou ostracodermes. In: P.-P. Grasse (ed.): *Traité de Zoologie*. Vol. 13:173-125. - Masson, Paris.
- STENSIÖ, E., 1959: On the pectoral fin and Shoulder girdle of the arthrodires. - K. Svenska VetenskAkad. Handl. (4)8:1-229.
- STENSIÖ, E., 1963a: Anatomical studies on the arthrodiran head. Pt. 1. Preface, geological and geographical distribution, the organisation of the arthrodires, the anatomy of the head in the Dolichothoraci, Coccosteomorphi and Pachyosteomorphi. - K. Svenska VetenskAkad. Handl. (4)9:1-419.
- STENSIÖ, E., 1963b: The brain and cranial nerveš in fossil, lower craniate vertebrates. - Skr. Norske VidenskAkad. Oslo, Mat.-Naturv. Kl. (1963) 1-120.
- STENSIÖ, E., 1964: Les Cyclostomes fossiles ou Ostracodermes. In: J. Piveteau (ed.): *Traité de Paléontologie IV*, 1: 96-382.
- STENSIÖ, E., 1969: Arthrodires. In: J. Piveteau (ed.): *Traité de Paléontologie IV*, 2:71-692.
- STEPHENSON, D. G., 1974: Pentamerism and the ancestral echinoderm. - *Nature* 250:82-83.
- STERNBERG, C. H., 1951: Complète skeleton of *Leptoceratops gracias* Brown from the Upper Edmonton member on Red Deer River, Alberta. - *Bull. Nat. Mus. Canada* 123: 225-255.
- STONE, L. S., 1926: Further experiments on the extirpation and transplantation of mesectoderm in *Ambystoma mexicanum*. - *J. Exp. Zool.* 4:95-131.
- STORCH, G., 1981: *Eurotamandua jorensi*, ein Myrmecophagide aus dem Eozän der „Grube Messel“ bei Darmstadt (Mammalia, Xenarthra). - *Senckenbergiana Lethaea* 61: 247-289.
- STORRS, G. W., 1991: Anatomy and relationships of *Corosaurus alcovensis* (Diapsida: Sauropterygia) and the Triassic Alcova Limestone of Wyoming. - *Bull. Peabody Mus. Nat. Hist. Yale Univ.* 444:1-151.
- STÖSSEL, I., 1995: The discovery of a new Devonian tetrapod trackway in SW Ireland. - *Geol. Soc. London* 152:407-413.
- STREETER, G. L., 1942: Developmental horizons in human embryos. - *Contr. Embryol. Carn. Institution* 30:211-245.
- STREETER, G. L., 1945: Developmental horizons in human embryos. - *Contr. Embryol. Carn. Institution* 31:29-64.
- SUES, H.-D., 1987: On the skull of *Placodus gigas* and the relationships of the Placodontia. - *J. Vert. Paleo.* 7:138-144.
- SUES, H. D. a P. M. G. ALTON, 1987: Anatomy and classification of North American Pachycephalosauria (Dinosauria: Ornithischia). - *Palaeontographica A* 198:1-40.
- SUES, H.-D., N. H. SHUBIN a P. E. OLSEN, 1994: A new sphenodontian (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the McCoy Brook Formation (Lower Jurassic) of Nova Scotia, Canada. - *J. Vert. Paleo.* 14:327-340.
- SULIMSKI, A., 1975: Results of the Polish-Mongolian Palaeontological Expeditions. Part VI. Macrocephalosauridae and Polyglyphanodontidae (Sauria) from the Late Cretaceous of Mongolia. - *Palaeontologia Polonica* 33:25-102.
- SUN, A. L., 1962: Discovery of neorhachitinous vertebrae from Lufeng, Yunnan. - *Vertebrata Palasiatica* 6:109-110.
- SWISCHER III, C. C. Q.-Y. WANG, X.-L. WANG, X. XU a Y. WANG, 1999: Cretaceous âge for the feathered dinosaur of Liaoning, China. - *Nature* 400:58-61.
- SZYNDLAR, Z., 1987: Snakes from the Lower Miocene locality of Dolnice (Czechoslovakia). - *J. Vert. Paleo.* 7:55-71.
- SAROV, A. G., 1970: Svojeobraznaja reptilia iz nižnego triasa Fergany. - *Paleont. Žurnál* 1970,1:127-130.
- ŠAROV, A. G., 1971: New flying reptiles from the Mesozoic of Kazakhstan and Kirghizia. - *Trudy Paleontol. Instituta Akademii Nauk SSSR* 130:104-113.
- ŠIŠKIN, M. A., 1973: Morfologija dřevných zemnovodnych i problémy evolucii nižšich tetrapod. - *Nauka, Moskva*. 260 stran.
- ŠIŠKIN, M. A., 1986: On the morphological évolution of plagiosaurs (Amphibia: Labyrinthodontia). In: Z. Roček (ed.): *Studies in Herpetology*, pp. 41-44. - *Karolinum, Praha*.
- ŠMIDT, G. A., 1960: Embryologie živočichů 2. Speciální embryologie. - *Nakladatelství Československé akademie věd, Praha*. 467 stran.
- ŠPINAR, Z. V., 1952: Revise některých moravských Diskosauriscidů (Labyrinthodontia). - *Rozpravy Ústředního ústavu geologického* 15: 1-159. Přírodovědecké nakladatelství, Praha.
- ŠPINAR, Z. V., 1972: Tertiary frogs from central Europe. - *Academia, Prague*. 286 stran.
- ŠPINAR, Z. V., 1984: Paleontologie obratlovců. - *Academia, Praha*. 859 stran.
- ŠTAMBERG, S., 1983: Revision of the genus *Sceletophorus* (Actinopterygii) from the Carboniferous of the Plzeň Basin. - *Acta Musei Reginahradecensis S. A., Sei. Nat.* 18: 43-74.
- ŠTAMBERG, S., 1994: Actinopterygians of the central Bohemian Carboniferous basins. - *Sborník Nár. musea v Praze B* 47(1991): 25-104.
- ŠTORCH, P., 1999: Graptoliti - podivuhodný zooplankton paleozoických moří. - *Živa* 47:73-76.
- TARSITANO, S. a M. K. HECHT, 1980: A reconsideration of the reptilian relationship of *Archaeopteryx*. - *Zool. J. Linn. Soc, London* 69:149-182.
- TATARINOV, L. P., 1974: Teriodonty SSSR. - *Nauka, Moskva*. 250 stran.
- TEDFORD, R. H., 1976: Relationships of pinnipeds to other carnivores (Mammalia). - *Syst. Zool.* 25:363-374.
- THENIUS, E., 1969: Stammesgeschichte der Säugetiere (einschliesslich der Hominiden). - *Handbuch der Zoologie* 48. Walter de Gruyter & Co., Berlin. 722 stran.
- THENIUS, E., 1979: Die Ahnen des grossen Panda. - *Kosmos* 75:478-480.
- THEWISSEN, J. G. M., 1994: Phylogenetics of cetacean origins: A morphological perspective. - *Journal of Mammalian Evolution* 2:157-184.
- THEWISSEN, J. G. M., 1997: Cetacea. In: *Yearbook of Science and Technology*, pp 80-82. - *McGraw-Hill, New York*.
- THEWISSEN, J. G. M., 1998: Cetacean origins. In: J. G. M. Thewissen (ed.): *The emergence of whales*, pp. 451-464. - *Plenum Press, New York*.
- THEWISSEN, J. G. M., S. T. HUSSAIN a M. ARIF, 1994: Fossil evidence for the origin of aquatic locomotion in Archaeocete Whales. - *Science* 263:210-212.
- THEWISSEN, J. G. M., S. I. MADAR a S. T. HUSSAIN, 1996: *Ambulocetus natans*, an Eocene cetacean (Mammalia) from Pakistan. - *Courier Forsch.-Inst. Senckenberg* 191: 1-86.
- THOMAS, A. L. R., 1997: The breath of life - did increased oxygen levels trigger the Cambrian Explosion? - *Tree* 12: 44-45.
- THOMMASEN, H. a R. L. CARROLL, 1981: *Broomia*, the oldest known millerettid reptile. - *Palaeontology* 24, Part 2, 379-390.

- THOMSON, K. S., 1969: Gill and lung function in the evolution of the lungfishes (Dipnoi): an hypothesis. - *Forma Functio* 1:250-262.
- THOMSON, K. S., 1973: Observations on a new rhipidistian fish from the Upper Devonian of Australia. - *Palaeontographica Abt. A* 143:209-220.
- THULBORN, R. A., 1972: The postcranial skeleton of the Triassic ornithischian dinosaur *Fabrosaurus australis*. - *Palaeontology* 15:29-60.
- THULBORN, R. A., 1992a: Taxonomic characters of *Fabrosaurus australis*, an ornithischian dinosaur from the Lower Jurassic of Southern Africa. - *Geobios* 25(2): 283-292.
- THULBORN, R. A., 1992b: Nest of the dinosaur *Protoceratops*. - *Lethaia* 25:145-149.
- THULBORN, R. A. a HAMLEY, T. L., 1985: A new palaeoecological role for *Archaeopteryx*. In: M. K. Hecht, J. H. Ostrom, G. Viohl a P. Wellnhofer (eds): The beginnings of birds, pp. 81-89. - Proceedings of the International Archaeopteryx Conference Eichstätt 1984.
- THULBORN, T. 1991: The discovery of dinosaur eggs. - *Modern Geology* 16:113-126.
- THULBORN, T., A. WARREN, S. TURNER a T. HAMLEY, 1996: Early Carboniferous tetrapods in Australia. - *Nature* 381:777-780.
- TÍMA, V., 1986: Revision of *Macropoma speciosum* Reuss, 1857 (Crossopterygii, Coelacanthiformes). - *Věstník Ústředního ústavu geologického* 61:209-216.
- TOWE, K. M., 1970: Oxygen-collagen priority and the early metazoan fossil record. - *Proc. Natl. Acad. Sci.* 65:781-788.
- TRAQUAIR, R. H., 1877: The ganoid fishes of the British Carboniferous formations. Part I. Palaeoniscidae. - *Palaeontographical Society, London.* 60 stran.
- TRAQUAIR, R. H., 1879: Evidence as to the predaceous habits of the larger Palaeoniscidae. - *Proc. R. Phys. Soc. Edinburgh* 5:128-130.
- TRAQUAIR, R. H., 1905: Supplementary report on fossil fishes collected by the Geological Survey of Scotland in the Upper Silurian rocks of Scotland. - *Trans. R. Soc. Edinburgh* 40: 879-880.
- TRAQUAIR, R. H., 1914: A monograph of the fishes of the Old Red Sandstone of Britain. Part II. The Asterolepidae. - *Palaeontogr. Soc. Mon.* 47:63-134.
- TRBUSEK, J., 1999: Upper Cretaceous sharks and rays from the Prokop opencast mine at Březina near Moravská Třebová. - *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis, Fac. Rer. Nat., Geologica* 36:51-61.
- TROFIMOV, B. A. a F. S. SZALAY, 1994: New Cretaceous marsupial from Mongolia and the early radiation of Metatheria. - *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91:12569-12573.
- TYLER, J. C. a R. GREGOROVÁ, 1991: A new genus and species of Boxfish (Tetraodontiformes: Ostraciidae) from the Oligocene of Moravia, the second fossil representative of the family. - *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 71:1-20.
- TYNDALE-BISCOE, C. H. a M. B. RENFREE, 1987: Reproductive physiology of marsupials. - *Cambridge Univ. Press.*
- UBAGHS, G., 1967: General characters of Echinodermata. In: R. C. Moore (ed.): *Treatise on invertebrate paleontology. Part 5: Echinodermata, Vol. 1*, pp. S3-S85. - The Geological Society of America a The University of Kansas. 296 stran.
- UNWIN, D. M. a N. N. BAKHURINA, 1997: The significance of soft tissue preservation for understanding the paleobiology of pterosaurs. - *J. Morph.* 232:333.
- UPCHURCH, P., 1997: Sauropodomorpha. In: P. J. Currie a K. Padian (eds): *Encyclopedia of dinosaurs*, pp. 658-660. - *Academie Press.*
- VALENTINE, I. D. ERWIN a D. JABLONSKI, 1996: Developmental evolution of metazoan bodyplans: the fossil evidence. - *Developmental Biology* 173:373-381.
- VAN VALEN, L. M., 1988: Paleocene dinosaurs or Cretaceous ungulates in South America. - *Evol. Monogr.* 10:1-79.
- VAN VALEN, L. a R. E. SLOAN, 1965: The earliest primates. - *Science* 150:743-745.
- VARRICCHIO, D. J., 1993: Bone microstructure of the Upper Cretaceous theropod dinosaur *Troodon formosus*. - *J. Vert. Paleol.* 13:99-104.
- VARRICCHIO, D. J. a L. M. CHIAPPE, 1995: A new enantiornithine bird from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation of Montana. - *J. Vert. Paleol.* 15:201-204.
- VIOHL, G., 1985: Geology of the Solnhofen lithographie limestone and the habitat of *Archaeopteryx*. In: M. K. Hecht, J. H. Ostrom, G. Viohl a P. Wellnhofer (eds): The beginnings of birds, pp. 31-44. - Proceedings of the International Archaeopteryx Conference Eichstätt 1984.
- VIOHL, G., 1997: Chinesische Vögel im Jura-Museum. - *Archaeopteryx* 15: 97-102.
- VOIGT, E., 1934: Die Fische aus der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales. - *Nova Acta Leopoldina, n. ser.*, 2.
- VOROBYEVA, E. I., 1977: Morfologija i osobennosti evoljucii kistepterych ryb. - *Trudy Paleontol. Instituta* 162: 1-239. *Nauka, Moskva.*
- WAGNER, G. P. a J. A. GAUTHIER, 1999: 1,2,3 = 2,3,4: a solution to the problem of the homology of the digits in the avian hand. - *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96:5111-6116.
- WALKER, A., 1969: True affinities of *Propotto leakeyi* Simpson, 1967. - *Nature* 223:647-648.
- WALKER, A. D., 1964: Triassic reptiles from the Elgin area: *Ornithosuchus* and the origin of carnosaurs. - *Philos. Trans. R. Soc. London, B* 248:53-134.
- WALKER, A. D., 1972: New light on the origin of birds and crocodiles. - *Nature* 237:257-263.
- WALKER, C. A., 1981: New subclass of birds from the Cretaceous of South America. - *Nature* 292:51-53.
- WALKER, W. F., 1970: *Vertebrate dissection.* - *Sounders Co., Philadelphia, London, Toronto.* 402 stran.
- WALLS, G. L., 1942: The vertebrate eye and its adaptive radiation. - *Bull. Cranbrook Inst. Sci.* 19:1-785.
- WANPO, H., R. CLOCHON, G. YUMIN, R. LARICK, F. QIREN, H. SCHWARCZ, C. YONGE, J. de VOS a W. RINK, 1995: Early *Homo* and associated artefacts from Asia. - *Nature* 378:275-277.
- WARREN, A. A. a M. N. HUTCHINSON, 1983: The last labyrinthodont? A new brachyopoid (Amphibia, Temnospondyli) from the Early Jurassic Evergreen Formation of Queensland, Australia. - *Philos. Trans. R. Soc. London, B* 303:1-62.
- WARREN, A. A. a M. N. HUTCHINSON, 1988: A new capitosaurid amphibian from the Early Triassic of Queensland, and the ontogeny of the capitosaur skull. - *Palaeontology* 31, Part 3:857-876.
- WARREN, A. A., R. JUPP a B. R. BOLTON, 1986: Earliest tetrapod trackway. - *Alcheringa* 10:183-186.
- WARREN, A. A., L. KOOL, M. CLEELAND, T. H. RICH a P. VICKERS RICH, 1991: An Early Cretaceous labyrinthodont. - *Alcheringa* 15:327-332.
- WARREN, A., T. H. RICH a P. VICKERS-RICH, 1997: The last last labyrinthodonts? - *Palaeontographica A* 247:1-24.
- WARREN, J. W. a J. N. WAKEFIELD, 1972: Trackways of tetrapod vertebrates from the Upper Devonian of Victoria, Australia. - *Nature* 238:469-470.
- WATSON, D. M. S., 1937: The acanthodian fishes. - *Philos. Trans. R. Soc. London, B* 228:49-146.

- WEBER, M., 1928: Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der rezenten und fossilen Mammalia. Bd. II. - Gustav Fischer, Jena.
- WEISHAMPEL, D. B. a L. M. WITMER, 1990: Heterodontosauridae. In: D. B. Weishampel, P. Dodson a H. Osmólska (eds): The Dinosauria, pp. 486-497. - Univ. of California Press, Berkeley.
- WELLNHOFER, P., 1978: Pterosauria. In: P. Wellnhofer (ed.): Handbuch der Paläoherpetologie 19. - G. Fischer, Stuttgart. 82 stran.
- WELLNHOFER, P., 1988: Terrestrial locomotion in pterosaurs. - Hist. Biol. 1:3-16.
- WELLNHOFER, P., 1993a: Prosauropod dinosaurs from the Feuerletten (Middle Norian) of Ellingen near Weissenburg in Bavaria. - Revue de Paléobiologie 7:263-271.
- WELLNHOFER, R., 1993b: Das siebte Exemplar von *Archaeopteryx* aus den Solnhofener Schichten. - Archaeopteryx 11: 1-48.
- WELLNHOFER, R., 1994: New data on the origin and early evolution of birds. - CR. Acad. Sei., Paris (ser. II) 319: 299-308.
- WELLNHOFER, P., 1995: Reply to comments of Chiappe, Norell and Clark on my CR. Acad. Sei. Paris, 1994: On the origin and early evolution of birds. - CR. Acad. Sei., Paris (ser. IIa) 320:1033-1034.
- WELLNHOFER, R., 1998: „Urvögel“ und „befiederte“ Dinosaurier aus China. - Archaeopteryx 16:131-136.
- WELLS, G. A., 1917: The skull of *Acanthias vulgaris*. - J. Morph. 23:417-432.
- WERDELIN, L. a N. SOLOUNIAS, 1991: The Hyenidae: taxonomy, systematics and evolution. - Fossils and Strata 30:1-104.
- WESTOLL, T. S., 1937: The Old Red Sandstone fishes of the north of Scotland particularly of Orkney and Shetland. - Proc. Geol. Soc. London 48:13-45.
- WESTOLL, T. S., 1938: Ancestry of the tetrapods. - Nature 141: 127.
- WESTOLL, T. S., 1944: New light on the mammalian middle ear ossicles. - Nature 154:770.
- WESTPHAL, F., 1988: Pflasterzahnsaurier (Placodonten) aus dem süddeutschen Muschelkalk (Mitteltrias). In: H. Hagdorn (ed.): Neue Forschungen zur Erdgeschichte von Crailsheim - Sonderband der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg, 1:150-165. Goldschneck Verlag, Korb.
- WHETSTONE, K. N., 1983: Braincase of Mesozoic birds: I. New preparation of the „London“ *Archaeopteryx*. - J. Vert. Paleo. 2:439-452.
- WHETSTONE, K. N. a P. WHYBROW, 1983: A „cursorial“ crocodylian from the Triassic of Lesotho (Basutoland), South Africa. - Occasion. Papers Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 106:1-37.
- WHITE, E. I., 1935: The ostracoderm *Pteraspis* Kiaer and the relationships of the agnathous vertebrates. - Philos. Trans. R. Soc. B 225: 381-457.
- WHITE, T. E., 1939: Osteology of *Seymouria baylorensis* Broili. - Bull. Mus. Comp. Zool. 85: 325-409.
- WHITE, T. D., G. E. SUWA a B. ASFAW, 1994: *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. - Nature 371:306-312.
- WHITE, T. D., G. E. SUWA a B. ASFAW, 1995: *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. Corrigendum. - Nature 375: 88.
- WIBLE, J. R., 1991: Origin of Mammalia: the craniodental evidence re-examined. - J. Vert. Paleo. 11:1-28.
- WIBLE, J. R. a J. HOPSON, 1993: Basicranial evidence for early mammal phylogeny. In: F. S. Szalay, M. C. McKenna a M. J. Nováček (eds): Mammal phylogeny: Mesozoic differentiation, multituberculates, monotremes, early therians, and marsupials, pp. 45-62. - Princeton University Press, Princeton.
- WIBLE, J. R., D. MIAO a J. A. HOPSON, 1990: The septomaxilla of fossil and recent synapsids and the problem of the septomaxilla of monotremes and armadillos. - Zool. J. Linn. Soc. 98:203-228.
- WILD, R., 1973: Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XXIII. *Tanystropheus longobardicus* (Bassani) (Neue Ergebnisse). - Schweizerische Paläontologische Abhandlungen 95: 1-163.
- WILD, R., 1978: Die Flugsaurier (Reptilia, Pterosauria) aus der Oberen Trias von Cene bei Bergamo, Italien. - Boll. Soc. Paleont. Italiana 17:176-256.
- WILD, R., 1983: A new pterosaur (Reptilia, Pterosauria) from the Upper Triassic (Norian) of Friuli, Italy. - Gortania - Atti del Museo Friulano di Storia Naturale 5:45-62.
- WILD, R., 1984: Flugsaurier aus der Obertrias von Italien. - Naturwissenschaften 71:1-11.
- WILEY, E. O., 1981: Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics. - John Wiley & Sons, Inc. 439 stran.
- WILLISTON, S. W., 1898: Mosasaurs. - Univ. Geol. Surv. Kansas 4:83-221.
- WILLISTON, S. W., 1910: *Cacops*, *Desmospondylus*: New genera of Permian vertebrates. - Bull. Geol. Soc. America 21: 249-284.
- WILLISTON, S. W., 1912: Restoration of *Limnoscelis*, a cotylosaur reptile from New Mexico. - Am. J. Sci. 4:457-468.
- WILSON, D. E. a D. M. REEDER, 1993: Mammal species of the World: A taxonomy and géographie reference. - Smith. Instit., Washington.
- WILSON, M. V. H. a M. W. CALDWELL, 1993: New Silurian and Devonian fork-tailed 'thelodonts' are jawless vertebrates with stomachs and deep bodies. - Nature 361:442-444.
- WILSON, M. V. H. a M. W. CALDWELL, 1998: The Furcacaudiformes: a new order of jawless vertebrates with thelodont scales, based on articulated Silurian and Devonian fossils from Northern Canada. - J. Vert. Paleo. 18:10-29.
- WOLPOFF, M. H., 1976: Some aspects of the evolution of early hominids and sexual dimorphism. - Current Anthropol. 17:579-606.
- WOOD, A. E., 1940: Lagomorpha. In: W. B. Scott a G. L. Jepsen (eds): The mammalian fauna of the White River Oligocene. Part 111. - Trans. Am. Philos. Soc., New. Ser., 28:271-362.
- WOOD, B., 1994: The oldest hominid yet. - Nature 371: 280-281.
- WOOD, B. a A. TURNER, 1995: Out of Africa and into Asia. - Nature 378:239-240.
- WOODBURNE, M. O. a R. H. TEDFORD, 1975: The first Tertiary monotreme from Australia. - Am. Mus. Novit. 2588: 1-16.
- WU, C. D. B. BRINMAN, A. P. RÜSSEL, Z. DONG, P. J. CURRIE, L. HOU a G. CUI, 1993: Oldest known amphisbaenian from the Upper Cretaceous of Chinese Inner Mongolia. - Nature 366:57-59.
- WU, X.-C. a S. CHATTERJEE, 1993: *Dibothrosuchus elaphros*, a crocodylomorph from the Lower Jurassic of China and the phylogeny of the Sphenosuchia. - J. Vert. Paleo. 13: 58-89.
- WU, X.-C. H.-D. SUES a A. SUN, 1995: A plant eating crocodyliform reptile from the Cretaceous of China. - Nature 376:678-680.
- XU, X., Z.-L. TANG a X.-L. WANG, 1999: A therizinosauroid dinosaur with integumentary structures from China. - Nature 399: 350-354.

- XU, X., Z.-H. ZHOU a R. O. PRÜM, 2001: Branched integumental structures in *Sinornithosaurus* and the origin of feathers. - *Nature* 410:200-204.
- YALDEN, D. W., 1985: Forelimb function in *Archaeopteryx*. Pp. 91-97 in: M. K. Hecht, J. H. Ostrom, G. Viohl a P. Wellnhofer (eds): *The beginnings of birds*. - Proceedings of the International Archaeopteryx Conference Eichstätt 1984.
- YOUNG, C. C. a Z. M. DONG, 1972: On the aquatic reptiles of the Triassic in China. - *Vert. Paleont. Mem.* 9:1-34.
- YOUNG, I., 1962: *The life of vertebrates*. - Oxford Univ. Press, Oxford.
- YU, X. A., 1998: A new porolepiform-like fish, *Psarolepis romeri*, gen. et sp. nov. (Sarcopterygii, Osteichthyes) from the Lower Devonian of Yunnan, China. - *J. Vert. Paleo.* 18: 261-274.
- ZÄHER, H., 1998: The phylogenetic position of *Pachyrhachis* within snakes (Squamata, Lepidosauria). - *J. Vert. Paleo.* 18: 1-3.
- ZAJÍC, J., 1998a: Acanthodians of the Bohemian limnic Stephanian. - *Práce Českého geologického ústavu* 10:1-14.
- ZAJÍC, J., 1998b: The first find of the dinosaurian footprint in the Czech Republic (the Krkonoše Piedmont Basin) and its stratigraphic significance. - *J. Czech. Geol. Soc.* 43:273-275.
- ZAJÍC, J. a S. ŠTAMBERG, 1985: Summary of the Permocarboniferous freshwater fauna of the limnic basins of Bohemia and Moravia. - *Acta Mus. Reginahradecensis S.A: Sci. Nat.* 20:61-82.
- ZANGERL, R., 1981: Chondrichthyes I. In: H.-P. Schultze (ed.): *Handbook of Paleichthyology* 3A. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart - New York. 115 stran.
- ZANGERL, R. a G. R. CASE, 1976: *Cobelodus aculeatus* (Cope), an acanthous shark from Pennsylvanian Black Shales of North America. - *Palaeontographica* 154:107-157.
- ZELLER, U., 1989: Die Entwicklung des Schädels von *Ornithorhynchus anatinus* (Mammalia: Prototheria: Monotremata). - *Abh. Senckenb. Naturf. Ges.* (1989): 1-188.
- ZHOU, Z., 1995: The discovery of Early Cretaceous birds in China. In: D. S. Peters (ed.): *Acta Palaeornithologica*, pp. 9-22. - *Courier Forsch.-Inst. Senckenberg* 181:1-361.
- ZHOU, Z., F. JIN a J. ZHANG, 1992: Preliminary report on a Mesozoic bird from Liaoning, China. - *Chinese Sci. Bull.* 37(160): 1365-1368.
- ZHU, M. a P. JANVIER, 1994: Un Onychodontide (Vertebrata, Sarcopterygii) du Dévonien Inférieur de Chine. - *C. R. Séances Acad. Sci., Ser. 2*, 319:951-956.
- ZHU, M. a H.-P. SCHULTZE, 1997: The oldest sarcopterygian fish. - *Lethaia* 30:293-304.
- ZHU, M., X. YU a P. JANVIER, 1999: A primitive fossil fish sheds light on the origin of bony fishes. - *Nature* 397: 607-610.
- ZIDEK, I., 1976: Kansas Hamilton Quarry (Upper Pennsylvanian) *Acanthodes*, with remarks on the previously reported North American occurrence of the genus. - *Univ. Kansas, Paleont. Contr.* 83:1-41.
- ZIDEK, J., 1993: *Acanthodii*. In: M. J. Benton (ed.): *The Fossil Record* 2:587-590. - Chapman and Hall, London.
- ZINK, R. M., 1996: Bird species diversity. - *Nature* 381:566.

Rejstřík taxonomických názvů

- A
Abramis 186
 Abrocomidae 409
Acanthaspis 149
Acanthodes 152-154
 - *bridgei* 155
 - *bronni* 152,155
 - *gracilis* 155
 - *sulcatus* 153
 Acanthodidae 151,152,154,155
 Acanthodiformes 151-156
 Acanthodii 143-145,151-156,170,201,202
Acanthodopsis 151
Acanthorhina 169
 - *jaekeli* 169
Acanthostega 202-211,215,216,218,228
 - *gunnari* 210
 Acanthostegidae 210,216
 Acanthothoraci 145,147-149
Acentrophorus 179
 - *varions* 179
Aceraspis 140
Aceratherium incisivum 422
 Acerodontosauridae 259
Acipenser 95
 Acipenseridae 172
 Acipenseriformes 172,177,178
 Acipenseroides 172,177
 Acleistorhinidae 246
 Acrania 27,45
 Acreodi 387,415
 Acritarcha 24
 Acrodelpinidae 415
Aerodus 163
 Acrochordidae 270
 Acrochordoidea 270
 Acrolepididae 172,175,176
Acrolepis 175
 - *gigas* VS
Acronemus 164
 - *tuberculatus* 164
 Acrotretida 25
 Actinistia 193,196,198-201
 Actinolepina 145
 Actinopterygii 33, 53, 55, 61- 63, 74, 75, 77,
 82-85, 89, 91-93, 95, 103,111,114,116,119,
 126, 144, 152, 153, 169-171, 173-188, 193,
 194,196,197,202,204
 Adapidae 395-397
Adapis 396,398
Adelobasileus 373
 - *cromptoni* 372
 Adelogyrinidae 228,233
Adelogyrinus 232
 - *simorhynchus* 233
 Adelospondyli 228,232,233
 Aeduliidae 172
 Aeduliiformes 172,176
Aedulla 176
Aegialodon 383,384
 Aegialodontidae 383,384
Aegyptopithecus 396,398- 400
Aepyornis 343
 - *wellsi* 348
 Aetiocetidae 414
 Actosauria 279,282,283
Aetosaurus 282
Afropithecus 400
Afrotarsius 396
 Afrotheria 387
 Agamidae 263-265,433
 agamy 270
Ageina 394
Aglaephyton major 144
 Agnatha 51,132
 Agorophiidae 414
 Agoutidae 408
 Agriocheridae 412
Agriocherus 413
Agrosaurus 307
 Acherontiscidae 229
 Aigialosauridae 264,267
Aigialosaurus dalmaticus 267
 aigialosaufi viz Aigialosauridae
 Ailuropoda 406
Ailurus 406
 Aistopoda 228,231,232
 aistopodi viz Aistopoda
 akantostega viz *Acanthostega*
 akantodi viz Acanthodii
 Alagomyidae 408
Alapis macrotuberculata 140
Albanerpeton 241
 Albanerpetontidae 208,241
Albertogaudrya 430
Albertosaurus 311
 Albionbaataridae 376
 Albireonidae 415
 Albuliformes 182
Alburnus 186
Alectrosaurus 311
 Alethinophidia 270,273
Alexornis 337
 Alexornithiformes 330
 Alginbaataridae 376
 aligátor viz *Alligator*
Alioramus 311
Aliwalia 306
Alligator 85,292
 Alligatoridae 280,288
 Allodontidae 376
Allognathosuchus gaudryi 433
 Allomyidae 408
 Allosauridae 300,304,305,311
Allosaurus 311
 Allotheria 366,374,375,378
 Almasauridae 217
 Almasauroidea 217
Alosa 186
Alphadon 385
Alwalkeria 306
Alytes obstetricans 30
 Ambiortiformes 330
 Ambiortimorphae 330
Ambiortus 337,340,341
Amblyolacerta 266
 Amblypteridae 172
 Ambulocetidae 414,416
Ambulocetus 416
 - *natans* 416
Ambystoma tigrinum 204
 Ambystomatidae 239
 Ambystomatoidea 239
Amelotabes 432
 amčísbény 264,268,269,272,433
 /lm/fl74,180,182
 - *calva* 180
 Amiidae 178-180,183
 Amiiformes 178,179,180
Amiopsis 180
 Amniota 13,16,53,56,58,63,65,72,75,81-85,
 93, 95, 96,102,109,117,118,121,124,145,
 212, 213, 216, 225, 227, 241-247, 259, 260,
 263, 279, 326, 331, 343, 347, 348, 364, 366,
 387
 amniotní obratlovci viz Amniota
 amoniti 268,360
 Amphiaspida 132,137
Amphibamus 221
Amphibamus laticeps 221
 Amphibia 29,55-60,63,65,70,75,79,81,82,83,
 85, 87, 89, 91, 92, 94, 97,103- 105,107,108,
 112,115,117,120,121,123,124,127,143,145,
 187, 188, 193, 202-209, 211-213, 215-218,
 221, 224, 227- 229, 231, 233-235, 237, 238,
 240,241,243,245,251,253,294,362,363,433,
 435
 Amphicentridae 172
 Amphicyonidae 405
 Amphicyonoidea 405
 Amphilestidae 366
 Amphimerycidae 413
 Amphiodontidae 366
Amphiopsis dolloi 180
Amphioxus 45
Amphipithecus 396
 Amphisbaenia 259,264,268
 Amphisbaenidae 264,268,433
 Amphitheriidae 366
 Amphiumidae 239
 Amphiumoidea 239
Anableps 218
 Anagalida 387
 Anamnia 81,242
 Anapsida 243-246,248-250,254,256
 anapsidní plazi viz Anapsida
 Anaspida 132,138,140,141,
Anatolepis 60,135,136
Anatosaurus 319
 - *annectens* 320
Andrewsarchus 415
 - *mongoliensis* 415
Andrias 239
Anemone 34
Anglaspis 136
 - *heintzi* 136

- Anguillidae 264,266,267,269
Anguillavus 185
 Anguilliformes 182,185
 Anguimorpha 264-267
Anguis 266
Anhanguera santanae 297
 Anchilophidae 417
 Anchisauridae 301
Anchisaurus 313
Anchitherium 420
 Aniliidae 270,273
 Anilioidea 270
 Ankylosauria 301,305,317,323
 Ankylosauridae 301,304,305,323,324
Ankylosaurus 323
 - *magniventris* 323
 ankylosauri viz Ankylosauria
Annatherapsidus petri 355
 Anniellidae 264
 Annulata 264
 Anomalepididae 270
 Anomalophiidae 270
 Anomaluridae 408
 Anomaluromorpha 408
 anomodonti viz Anomodontia
 Anomodontia 287,346,350,351
 Anoplotheriidae 412
Anser 332
 Anseriformes 330,340,341,343
 Antarctaspina 145
 Anteosauridae 346,350
 Anthracobunidae 424
 Anthracosauria 209,212,213,215-219,225-228,
 245-247,347
 Anthracotheriidae 412,414
 anthrakosaurní obojživelníci viz Anthracosauria
 anthrakosauri viz Anthracosauria
 Anthroleptidae 235
 Anthropoidea 395,398
 Antiarchi 145,146,147,150,151
 Antilocapridae 413
 Anura 117,234,236-238
 Anurognathidae 296
Anurognathus 299
Apateon 221
 Apatornithiformes 330
Apatosaurus 314,315
 Apatotheria 387
Apidium 396
 Aplodontidae 408
 Apoda 208,209,229,234,240,241
 Apodiformes 330
Appendicularia 43
 Aptyerygidae 340
 Aptyerygiformes 330
 Araeoscelida 259,260,279
 Araeoscelidae 259,260
Araeoscelis 259,260
 - *gracilis* 260
 Arandaspidia 132,134-136
Arandaspis 135,136
 Araucariaceae 312
Arctaspis hoeli 146
Arctostylops 429
 Ardeosauridae 263
Ardeosaurus 266
Ardipithecus 402
Argentavis magnificens 343
 Argyrolagidae 383
Argyropeleucus cosmovicii 186
Archaehippus 420
 Archaeoceti 414
 Archaeocyatha 25
 Archaeonycteridae 394
Archaeonycteris 394
Archaeopteropus 394
 - *transiens* 394
 Archaeopterygiformes 329
Archaeopteryx 15, 297, 310, 327, 329, 331-336,
 341
 - *bavarica* 334
 Archaeornithes 329
Archaeothyris 348
 Archegosauridae 217,222
Archegosaurus 223
 - *dyscriton* 223
Archelon 253,258
 - *ischyros* 258
Archeolemur 398
 archéoptéryx viz *Archaeopteryx*
 Archeriidae 217
Archidesmus 202
 archosauri viz Archosauria
 Archosauria 29, 77, 259, 279, 282-286, 288,
 289, 292, 295, 297, 299, 300, 305, 326, 333,
 344,360
 archosaurní plazi viz Archosauria
 Archosauromorpha 259,279,281,282
Archosaurus 282
 Armintomyidae 408
 Arretosauridae 263
Arretosaurus 264,265
 Arthrodira 145-151,169
 Arthropoda 42
 artikulátní brachiopodi 251
 Artiodactyla 387,390,412,413,415
 Ascidiacea 43
Asioryctes 388
 - *nemegetensis* 389
 Askeptosauridae 259,261
Askeptosaurus 261
Aspanlestes 411
 Aspidorhynchidae 178,182
 Aspidorhynchiformes 178,182
Aspidorhynchus 181
 - *acutirostris* 182
 Asteroidea 39
Asterosteus 147
 Astrapotheria 387,428,430
Astrapotherium 430
 Astraspida 132,136
Astraspis 135,136
 - *desiderata* 136
Astrohippus 421
 Atelidae 395
Athenaegis 136
 Atheria 371
 Atheriniiformes 183
Atopacanthus 152
 Atoposauridae 280,288
 Atractaspididae 271
 Aulacocephalodontidae 347
 Aulopiformes 182
Ausktribosphenos 382
 - *nyetos* 388
Attstralonycteris 393,394
 - *clarkae* 394
Australopithecus 396,400,401,402,403
 - *afarensis* 402
 - *boisei* 402
 Autoceta 414
 Aves 117,145,279,305,329,337,338,341,342
 Avialae 305
Avimimus 310,328,339
 - *portentosus* 339
Avisaurus 337,341
 axolotl 29
Azandohsaurus 305,312
- B**
 Baenidae 253,258
 bahňáci 340
 bahňáci viz Dipnoi
 Bachitheriidae 413
 Bainguidae 264
 bakterie 414
Balaena mysticetus A\|
 Balaenidae 415,417
Balaenoptera musculus 366
 Balaenopteridae 414
Balanerpeton 213
 - *woodi* 214,217
Baluchitherium 418,421
 bandikutovití 384
Bandringa 164
Bandringa rayi 164
Baphetes bohémienis 215
 - *kirkbyi* 215
Baptornis 338
Barbus 186
Barunlestes 378,388
 - *butleri* 389
 Barytheriidae 424
 Basilosauridae 414,416,417
Basilosaurus 416
 - *cetoides* 417
 Bathyergidae 408
 Bathyergoididae 408
 Batoidei 156,166,167
Batodon 391
 - *tenuis* 390
 Batrachoidiformes 183
 Batrachosauria 217
 Batrachosauroididae 239
 Bauriidae 347,356
 Baurusuchidae 280,288,292
Baurusuchus pachecoi 292
 Bavarisauridae 263
Bavarisaurus 266
 belemniti 344
 Beloniformes 183
Belonostomus 181
 běložubka 391
 benetity 335
 Benthosuchidae 217,223
Benthosuchus 223
 - *sushkini* 223
 bércouni 387,391
 Bernissartiidae 280,288
 Bcryciformes 183
Bettongia 397
 bezčelistní 51,132,133
 bezlebeční 27,41,45,46,93,119,126,127,133
 bezocasí viz Záby
 Biarmosuchidae 346,351
Biarmosuchus 351
 - *tener* 351
 bichir viz *Polypterus*
 bichifi viz *Polypterus*
 Bipedidae 264
Bipes 268
Birgeria 177
 - *groenlandica* 177
 Birgeriidae 172,177
Birkenia 138,139
 - *elegans* 138
 Birkeniidae 139
Bison priscus 414
 Bivalvia 25
 blavor 269,434
 Blikanasauridae 301
 Bobastraniidae 172
Bobolestes 387

- bobrovití 408
 Boffiidae 376
 Boidae 270,273
Boii crassidens 230
 Bolosauridae 246
 Bolyeriidae 270
Bombina bombina 435
 - *variegata* 435
 Bonapartheriidae 384
 Booidea 270
Boreosomus 177
 - *gillioli* 176
Bothriolepis 147,150,151
 - *canadensis* 151
Bourbonella 176
 Bovidae 413,414
 Bradoriina 25
Brady pus 431
Brachideiris 145
Brachierpeton 222
 Brachiopoda 225
 Brachiosauridae 301,304,305,315
Brachiosaurus 313,314,315
 - *brancai* 315
 Brachycephalidae 235
Brachycormus 240,433
 - *noachicus* 240
Brachydectes 232
Brachy erix 391
 Brachyopidae 217
 Brachyopoida 217,225,228
 Brachytelechidae 228
 branchiosauři viz Branchiosauridae
 Branchiosauridae 216,221,224
Branchiosaurus 221
 - *caducus* 221
Branchiostoma 45,48
 - *lanceolatum* AI
 Branchiostomatidae 45
Branisella 396,399
Brsateryx vireti 433
 Brithopodidae 346,352,353
Brontops 423
 - *robustus* 423
Brontosaurus 315
 Brontotheria 422
 Brontotheriidae 417,423
Brontotherium 423
Brookesia superficialis 266
Broomia 249
 - *perplexa* 249
 Buřionidae 235
 Bullatosauria 305
Bunohyrax 427
 Burnettidae 347
 Burramyidae 384

 C
Cacops 221
 - *aspidephorus* 221
Cadurceryx filholi 433
Cadurecobia insolita 433
 Caeciliidae 240
 Caenagnathidae 305
 Caenolestidae 384,386
 Caenolestoidea 384
 Caerorhachidae 216
Caerorhachis 213
 - *bairdi* 214
Caiman 292
 Cainotheriidae 412
 Camarasauridae 301,304,305
Camarasaurus 313,315
 Camelidae 412,414
 Camelops 414
 Camptosaurus 319
 Campylognathoides 299
 Campylognathoididae 295,296
 Canidae 405,406
 Caniformia 404
Canis 405
Canowindra 197
 - *grossi* 198
 Canowindridae 193,197,198
 Canfui 396,398
Capetus 220
 - *palustris* 221
 Capitosauridae 217,223,224,227,234
 Capitosauroida 217,223
Capitosaurus 16
 Caprimulgiformes 330
 Capromyidae 409
 Captorhinida 246
 Captorhinidae 245-248,255
 Captorhinomorpha 246-248,270
Captorhinus 247,270
 - *aguti* 247
 Carassius 186
 Cardipeltida 132,137
Cardipeltis 137
 Carettochelyidae 253
Carcharias 165,166
Carcharodon 165
 Carinatae 330
 Carnivora 117,311,387,390,404-406
 Carnosauria 305,309,310
 Carpoidea 41
 Carpolestidae 395,397
Carycinacanthus 154
 - *lopatini* 155
Casea 350,351
 Caseidae 346,350
 Castoridae 408
 Casuariidae 340
 Casuariiformes 330
Casuaris 340
 Catarrhini 395,396,399
Cathaymyrus diadexus 49
Cathayornis 337
 Cathayornithiformes 330
Catopithecus 396,398,399
Catopsalis 376
 - *catopsaloides* 376
 Caturidae 178,180
Caturus 180
 - *furcatus* 180
 Caudata 117,208,234,239,240
Caudipteryx 310,328
 - *zoui* 310
 Caviidae 408
 Caytoniales 312
 Cebidae 395
 Cebochoeridae 412
Cebupithecia 396
Cecilionycteris 394
Celtdens 241
 - *ibericus* 241
Centriscus 187
 Centrolenidae 235
 Centrosaurinae 305
 Cephalaspida 132,138,139,140
 Cephalaspidomorpha 132,138-142
Cephalaspis 134,140
 - *gigas* 139
 - *signata* 134
Cephalodiscus 36,37,41
 - *graptolitoides* 34
Cephalogale 405
 Cephalochordata 27,45
 Ceratodontidae 187,190
Ceratodus 190
 Ceratomorpha 417
Ceratophrys 234,237
 Ceratopsia 301,305,324
 Ceratopsidae 301,304,305,326
 Ceratosauria 305
 Ceratosauridae 301,304
Ceratosaurus 311
 Cercopithecidae 395
 Cercopithecoidea 395
Ceresiosaurus calcagnii 275
 Cervidae 413
 Cetacea 387,390,412,414-417
 Cetartiodactyla 387
 Cete 415
 Cetiosauridae 301,304,305
Cetorhinus 166
 Cetotheriidae 414
 Ciconiidae 330
 Ciconiiformes 330
 Cimolodontidae 376
 Cimolomyidae 376
 Cingulata 431
Ciona 48
 Cistecephalidae 347
Cistecephalus 354
Cladodus 159
Cladoselache 160
 - *fyleri* 160
 Cladoselachida 156,158,160
 Claraziidae 259
 Claudiosauridae 273
Claudiosaurus TIA
 - *germaini* 275
Clevosaurus 263
 - *bairdi* 263
Clidastes 267
 Climacoceratidae 413
 Climaťiidae 151,154
 Climaťiiformes 151,152,153,154,156
 Climaťioidei 151
Climatius 152,153,154
 - *reticulatus* 154
Clupea 186
 Clupeiformes 182,185
Cnemionis 342,343
 Cnidaria 42
Cobelodus 160
 - *aculeatus* 161
Coccolepis 176
 Coccosteina 145
Cocosteus cuspidatus 146,150
 Cocytinidae 228
Cocytinus 232
 Coelacanthidae 193,199
 Coelacanthiformes 142,200
 Coelacanthoidei 193,195
Coelodonta 421
Coelodonta antiquitatis 423
 Coelolepida 141
Coelophys 305,307,308
 Coelurosauravidae 259,261
Coelurosauravus 260
 - *elivensis* 261
 Coelurosauria 305,309,310
 Coelurosauridae 300,304,308,309
 Cochleosauridae 216,220
Cochleosaurus 220,221
 - *bohemicus* 220
 - *florensis* 220
 Coliiformes 330
 Colosteidae 209,216,219

- Colosteoidea 216
Colosteus 219
Coluber cadurci 433
 Colubridae 270,272,273
 Colubroidea 270
 Columbiformes 330,343
Comonecturoides 239
 Compsognathidae 300,304,307,308
Compsognathus 305,307,310,334
 - *longipes* 308
Conacodon 411
Concornis 329,336
 Condylarthra 385, 387-390, 392, 410^112,418,
 419,421,424,427,428
Confuciusornis 15,335,336
 - *dui* 336
 - *sanctus* 335,336
 Confuciusornithiformes 329
Conchopoma 190,191
 Conchopomatidae 187
Contiophis 433
Contiornis 338
Cooksonia 144
 Coraciiformes 330
 Cordylidae 264,266
Cormohipparion 420
Comovichthys 138
 Cornuta 42
 Coronodontida 164
Corythosaurus 319
 - *excavatus* 319
 Cosmoptychiidae 172,175
Cotylorhynchus 351
 Craniota 27,51
 Crapartiniidae 347
 Craseonycteridae 393
Crassigyrinus 209,211,216,219
 - *scoticus* 212
 Creodonta 387,390,404,405
Cretodus 166
Cretolamna 166
Cretoxyrhina 166
 Crocodylia 279,288,289,290,291,292
 Crocodylidae 280,288,292
Crocodylus 292
 - *niloticus* 292
 Crossopterygii 18, 56,61, 85, 89,107, 111,112,
 114, 116, 144, 145, 169-171, 175, 187, 188,
 192-202,204- 209,213,215,217,229
 Crotalidae 271
 Crotalinae 273
Crotaphytus 265
 Crustacea 25
 Cryptobranchidae 239
 Cryptobranchioidea 239
Cryptobranchus 433
 Cryptocleididae 273
Cryptocleidus 276
 - *oxoniensis* 276
 Cryptodirida 253,255-258
 Ctenacanthida 156,163,164
Ctenacanthus 164
 - *costellatus* 164
 Ctenodactylidae 408
 Ctenodontidae 187
Ctenodus 189
Ctenochasma 295,300
 Ctenochasmatidae 295,296,300
Ctenopleuron 139
Ctenorhachis 349
 - *jacksoni* 349
 Ctenosauriscidae 279,280
Ctenurella 148
 - *gladbachensis* 148
 Cuculiformes 330
 Culmacanthidae 151
 Cupressaceae 312
Cuvierimops 394
 Cyamodontidae 273,278
 Cyathaspida 132,136
 Cyatheaceae 312
 Cycadales 312
 Cycadeoidales 312
Cyclobatis 166
 - *longicaudus* 167
Cyclolepis 185
 Cyclomyaria 45
 Cyclostomata 51,132
 cykasy 312
 Cylindrodontidae 408
 Cymatosauridae 273
Cymbospondylus 344,345
 Cynodonta viz Cynodontia
 cynodonti viz Cynodontia
 Cynodontia 287, 347, 350, 356, 358, 364, 365,
 371,373-375,378,382
 Cynognathidae 347,350,357
Cynognathus 350,357,358
 - *crateronotus* 357
 Cypriniformes 182,186
 Cyprinodontiformes 183,186
Cyprinus 186
Czatkobatrachus 236
 Czekanowskiales 312

Č
 čelistnatci viz Gnathostomata
 čelistnatí obratlovci viz Gnathostomata
 červoři 80,81,121,208,223,229, 231,233,234,
 239-241
 členovci 26,31,42,252
 člověk 15,17,60,69,70,81,83,92,100,101,109,
 115,117,126,127,369,395,401

D
 Dacrytheriidae 412
 Dalpiazinidae 415
 damani 387,424,427
Daphoenus 405
 - *vetus* 406
Dartmouthia 140,141
Daspletosaurus 311
Dasyopus novemcinctus 431
 Dasyuridae 384
 Dasyuroidea 384
Daubentonia 397
 Daubentoniidae 395
 Deinocheiridae 300,304
Deinocheirus 309
 Deinonychosauria 305
Deinonychus 309
 - *antirrhopus* 310
 Deinotheriidae 424,425
Deinotherium 424,425
 - *bavaricum* 425
 - *giganteum* 425
 delfin 416,417
 delfinovití 415
 Delphinidae 415
Delphinosaurus 345
Delphinus delphis 417
 Deltatheridiidae 383
Deltatheridium 383,384
 Deltatheroidea 371,383,384
 Deltatheroididae 383
Denaia 160
Dendrerpeton 219
 - *acadianum* 219
 Dendrerpetontidae 216
 Dendrobatidae 235
Dendrohyrax 427
Dendroptihucus 400
 Deperetellidae 418
 Dermatemyidae 253
 Dermochelyidae 253
Dermochelys 253,258
 Dermoptera 387,390,396,397
 Desmiodontida 164
 Desmospongia 25
 Desmostylia 387,390
 Deuterosauridae 346
 Deuterostomia 27,28,35,37,110,111,130
 Diabolichthyidae 187
Diabolichthys 190
 - *speratus* 189
Diadocedexis 413
 Diadectidae 217
Diademodon 350,358
 Diademodontidae 347,350,358
Diadiaphorus 411,429
 Diamantomyidae 408
Dianosuchus 290
Diaphus 186
 Diapsida 243-245, 249, 259-263, 267, 268,
 273-277,279-281,301,326,331,343,344,347
 diapsidi viz Diapsida
 diapsidní amniota viz Diapsida
 diapsidní plazi viz Diapsida
Diarthrognathus 350,359,364
Diatryma 342,343
 - *gigantea* 341
 Dibamidae 264
Dibothrosuchus 290
 - *elaphros* 290
 Dicamptodontidae 239
Dicerorhinus 421
 - *etruscus* 422
 Dicksoniaceae 312
Dicynodon grimbecki 354
 Dicynodontia 350
 Dicynodontidae 347,354
 Didelphidae 383,385
Didelphis 373
 Didelphoidea 383
 Didolodontidae 428
 Dichobunidae 412,413
 Diictodontia 347
 Diictodontidae 347
 dikobrazovití 408
Dimetrodon 349,350,351
 - *milleri* 348
Dimorphodon 299
 - *macronyx* 299
 Dimorphodontidae 295,296,299
 dingo 386
Dinictis 406
Dinichthys 145,150
Dinilysia 272
 - *patagonica* 272
 Dinilysiidae 270,272
 Dinocephalia 346,350,351,353
Dinoceras 392
 Dinocerata 387,391,392
Dinohippus 420,421
 Dinomyidae 408
Dinornis 343
 Dinornithidae 340
 Dinornithiformes 330
 dinosaufi viz Dinosauria
 Dinosauria 19, 98, 245, 279, 280,284, 285, 294,
 295, 298, 300-307, 309-311, 313-331, 333,
 337,339,360,362,363,373,375

- Dinosauromorpha 305
Diogenornis 340
 Diplacanthidae 151
 Diplacanthoidei 151
 Diplocaulidae 228,232
Diplocaulus 229,231
Diploceraspis 229,231
 Diplocercidae 193
Diplocercides 199
 Diplocercidoidei 193
Diplocynodon 433
 Diplodocidae 301,304,305,314
Diplodocus 313-315
 - *carnegii* 314
Diplosoma 44
Diplovertebron 227
 - *punctatum* 226
 Dipnoi 53, 61, 62, 82, 83, 85, 91,119-122,127,
 144,160,169-171,187-192,202,211
Dipnorhynchus 190
 - *kurikae* 189
 - *susmilchi* 189
 Dipodidae 408
 Diprotodonta 384
 Diprotodontidae 384
 Dipteridaceae 312
 Dipteridae 187
Dipterus 188,189,190,191
 - *valenciennesi* 190,192
 dírkonošci 25
 Discoglossidae 11,234,236
 Discoglossoidei 234
Discoglossus 234
 - cf. *giganteus* 433
 Discosauriscidae 217,226,227
Discosauriscus 226,227
 - *austriacus* 226
 - *pulcherrimus* 226
 Dissorophidae 216,221
 dissorophidní obojživelníci viz Dissorophidae
Distaplia 44
Dithyrosternon cf. *valense* 433
Dizya 394
 Djadochtatheriidae 376
 Djadochtatherioidea 376
Djadochtatherium 376
Docodon 374
 Docodonta 366,371,373,375,382
 Docodontidae 366
Doleserpeton 222
 - *annectens* 222
 Doleserpetontidae 216,222,224,234
Dolichocebus 396
 Dolichochampsidae 280,288
Dolichopareias 232
 Dolichosauridae 264,267,272
 dolichosauři viz Dolichosauridae
Dolichosoma 233
Doliolum 44
Domeykos 185
 Dorsetisauridae 264,266
Doryaspis 137
 Dorypteriformes 172
Dracaenosaurus 266
Draco 260
 Drepanaspida 132,136,137
Drepanaspis 41,137
 - *gemuendensis* 137
 Drepanosauridae 259,261
Drepanosaurus 261
 - *unguicaudatus* 261
 Dromaeosauridae 300,302-305,309,310
Dromaeosaurus 309
 - *albertensis* 309
 Dromaiidae 340
 Dromasauria 346
 Dromornithiformes 330
 dronte 342,343
 druhoústí viz Deuterostomia
 Dryolestidae 366
 Dryolestoidea 371,380,389
Dryopithecus africanus 400
 Dryosauridae 301
 Dryptosauridae 301
Dryptosaurus 305
 Dsungaripteridae 295,296
 dugong viz *Dugong*
Dugong 426
Dunkleosteus 145,150
Dunnophis cadurensis 433
 Duplicidentata 409
Dusisiren 426,427
Dvinia 357
 - *prima* 356
 Dviniidae 347,356,357
 Dvinosauridae 217,224
Dvinosaurus 224,225
 - *primus* 224
 dvojdyšní viz Dipnoi
 dvojdyšné ryby viz Dipnoi
 Dyrosauridae 280,288

 Ecaudata 208,234,237
Ectocion 419
Ectoconus 411
Ectosteorhachis 196,197
 Edaphosauria 346
 Edaphosauridae 346,349
Edaphosaurus 349,350
 - *cruciger* 349
 Edentata 390,428
 Edentosuchidae 288
 Edestida 156,160,161
Edmontonia 324
Edmontosaurus 319,320
 - *regalis* 320
 Edopidae 216,219
 Edopoidea 216,221
Edops 219
Echelurus 185
Echidna 381
 Echimyidae 408
 Echinodermata 25,34,37,42
 Echinoidea 39
Echinorhinus 166
Echinotriton 434
 Ektopodontidae 384
Elaphosaurus 309
 Elapidae 271,272,273
 Elasmobranchii 116,156-158,160,161,163-169
 Elasmosauridae 273,276,277
Elasmosaurus 276
Eldeceon 212
 - *rolfei* 213
 Elephantidae 424,426
 Elephantoidea 424
Elephas maximus 424
 Eleuteornithidae 340
Elginerpeton 205,209,210
 Elginerpetontidae 216
Ellisella 185
 Elmisauridae 300,304,305
 Elopiformes 182,185
 Elpistostegalia 193
Elpistostege 198,218
 Emballonuridae 393
 Emballonuroidea 393,394
 Embolomeri 217,225
 Embrithopoda 387,390,424
Emuarius 340
 Emydidae 253
 Emydopidae 347
Emys 258
 - *orbicularis* 254
Enaliarctos 407
 - *mealsi* 407
Enaliornis 337
Enantiornis 336,337
 Enantiornithes 328-330,334,336-341
 Enantiornithiformes 330
Endeiolepis 138
 - *aneri* 138
 Endennasauridae 259
 Endothiodontia 346
 Endothiodontidae 346
Enhydra 416
Enigmatosaurus bottii 433
 Entelodontidae 412
 Enteropneusta 33,49
 Entoprocta 26
Eoalulavis 329,336
Eoanilius europae 433
Eocaecilia 240,241
 - *micropodia* 241
 Eocaeciliidae 240,241
Eocaptorhinus 247
 - *laticeps* 247
 Eocardiidae 408
 Eodiscina 25
Eodiscoglossus 237
 Eodicynodontia 346
 Eodicynodontidae 346
Eoeugnathus 180
 - *megalepis* 180
 Eogyriidae 217,226,227
Eogyrinus 227
 - *athei* 226
 Eoherpetontidae 217
Eohippus 419
 Eolacertilia 263,264
Eomanis 430
 Eomoropidae 417
 Eomyidae 408
Eopelobates 433
Eoraetia 372
Eoraptor 304,305,333
 - *lunensis* 305
Eosimias 398
 Eosimiidae 395
 Eosuchia 259,261,262,298,326
 Eotheriodontia 350
Eotheroides 426
 Eothyrididae 346,348
Eotitanops 422,423
 Eotitanosuchia 346,351
 Eotitanosuchidae 346,352
Eotitanosuchus 350,351
 - *olsoni* 352
Eotragus noyei 414
Eozostrodon 372
Epiceratodus 190
Epigaulus 410
Epigonichthys 45
Ephippus 419,420
Eptesicus 394
 Equidae 417,419
Equus 418-421,429
 Erethizontidae 408
Ergylemys 433
 Eriolacertidae 347
 Erinaceidae 382,391

- Erinaceomorpha 391
Erinaceus 391
 Eriptychiida 132,136
Eriptychius 136
Ernanodon 432
Erpetoichthys 178
 Erpetosuchidae 279,280
 Errollichthyidae 172
Errollichthys 177
Erromenosleas 150
 - *concauus* 150
Eryodus 229
 Eryopidae 216,219,220
 Eryopoidea 216
Eryops 219
 - *megacephalus* 219
 Erythrosuchidae 279,280
Erythrosuchus 282
Escuminaspis 141
 Esocidae 185
 Esociformes 182,185
Esox 185
 - *masquinongy* 185
 Estemmenosuchidae 346,352
Estemmenosuchus 351,352
 - *mirabilis* 352
 - *uralensis* 352
 Euarchonta 387
 Eucosmodontidae 376
 Eucynodontia 347,357
Eudimorphodon 295-299,326
 - *ranii* 297
 Eudimorphodontidae 295,296,297
 Eugeneodontida 160
 Euhelopodidae 301,304
 Eukaryota 23,24,42
 eukaryotní organismy viz Eukaryota
Eunosaurus 246,255
 - *africanus* 255
Euoplocephalus 324
 - *tutus* 323
 Eupantotheria 366,371,379-382
Euparkeria 284,302
 - *capensis* 284
 Euparkeriidae 279,280
Euporosteus 199
 Euposauridae 263
Euposaurus 264
Eurheloderma gallicum 433
Eurotamandua 432
 Euryapsida 273
Eurypharynx pelecanoides 187
 Eusarkiidae 253
 Euselachii 156
 Eusthenopteridae 193
 eusthenopteron viz *Eusthenopteron*
Eusthenopteron 188, 194-196, 198, 202, 204,
 206,218
 - *foordi* 142,193,196
Eustreptospondylus 311
 Eusuchia 280,288,292
 Euthacanthidae 151
Euthacanthus 154
 - *macnicolis* 154
 Eutheria 366, 371,378, 379, 382, 383, 387, 389,
 390,391,392
Euthynotus 181
 - *incognitus* 181
 Eutypomyidae 408
- Fabrosauridae 301,304,305,316-318
Fabrosaurus 316
 - *australis* 316
- Fadenia* 161
 - *crenulata* 161
Falcatus 160
 Falconiformes 330
 Felidae 404-407,423
 Feliformia 404
 Fefc 407
Ferganobatrachus riabinini 227
 Fissipedia 405,406
Fleurantia 190
 - *denticulata* 190
 Florentiamyidae 408
 Foraminifera 25
 Foraminiferida 25
 foraminifery 25,162,363
 foxteriér 419
 Fulengidae 263
 Furcacaudiformes 142
 Furipteridae 393
 fytosauři viz Phytosauria
- Gadiformes 183,186
Gadus 186
 Galagidae 395
 Galeaspida 132,141
Galeaspis 141
 Galeoidei 156,165,166
 Galeomorpha 159
 Galeopsidae 346
 Galesauridae 347,357,372
 Galesphyridae 259
 Galliformes 330,340
 Gansuiformes 330
Gansus 337,340,341
 Gasterosteiformes 183,341,343
Gastornis 343
 - *edwardsi* 342
 Gastornithidae 342
 Gastornithiformes 330,342
 Gastropoda 25
Gaudrya 220,221
 Gavialidae 280,288
Gavialis 292
 Gaviiformes 330
Geiseltaliellus 265
 Gekkonidae 263,266,433
 Gekkota 263,266
 gekon viz gekoni
 gekoni 266,269
 Gelocidae 413
Gemuendina stuertzi 147
Geochelone 258
 Geomyidae 408
Geosaurus 290
 - *suevicus* 291
 Gephyrosauridae 259
 Gephyrostegida 217
 Gephyrostegidae 217,226,227,246
Gephyrostegus 227,247
 - *bohemicus* 226
 Gerrhosauridae 264
Gerrothorax 225,229
 - *rhaeticus* 225
 giboni 396,399,400
Gigantopithecus 400
 - *carolinii* 302
Gilpichthys 139
 Ginkgoales 312
 Giraffidae 413
 Gleicheniaceae 312
 Glires 387
Globidens 268
 Glossopteridales 312
- Glyptocomus* 196
Glyptodon 431
 Glyptodontidae 431
Glyptolepis 196
 Glyptopsidae 253
Glyptosaurus 266
Glyptotherium 431
Gnathorhiza 190
 Gnathorhizidae 187
Gnathosaurus 300
 Gnathostomata 33, 69, 70, 76, 80, 83, 85, 102,
 103, 109, 114, 116, 118, 127, 133, 142-144,
 152,193
Gobiconodon 373
 - *ostromi* 374
Gobio 186
Gobiops desertus 227
 Gobirosuchidae 280,288
Gobiotherium 392
 Gobipterygiformes 330
Gobipteryx 336,337,340,341
Gobius 186
 Gomphotheriidae 424,425
 Goniopholidae 280,288,291
Goniopholis 290
 - *sinus* 291
 Gonorhynchidae 228,231
 Gonorhynchif ormes 182
 Gonostomatidae 186
 Gorgonopsia 347,350,354
 Gorgonopsidae 347,355
 gorila 17,396,402
Goyocephale 321
 Gracilisuchidae 279,280
Gracilisuchus 289
 - *stipaniceorum* 289
Grandisonia alternans 241
 graptoliti 37,40,42,252
Greerpeton 213,219
 - *burkenmorani* 215
Griphognathus 189,190
 - *sculpta* 190
 - *whitei* 188
Grippia 344,345
 - *latirostris* 345
 Groeberiidae 384
Grossius 201
 Gruiformes 330
Grypania spiralis 24
 Gymnarthridae 228
 Gymnophiona 107,240
 Gymnotiformes 182,185
Gymnotus 78
 Gyrocantidae 151
Gyroptychius 196,197
- H**
 had 120,121,271
 hadi 54,57,70,107,108,110,115,233,262,264,
 268-270,272,273,287,433,434
 Hadronectoridae 193
 Hadronectoroidea 193
 Hadrosauridae 301,304,305,318-320,324
 Hadrosaurinae 305,319
 hadrosauři viz Hadrosauridae
Hadrosteus 150
 - *rapax* 150
 Hahnodontidae 376
Haikouella 49
Haldanodon 374
 - *expectatus* 375
 Halecomorphi 178
 Halecostomi 183
Halitherium 426

- Hallopidae 288
 Hallopoda 288
 Haplobunodontidae 412
Haplohippus 420
 Haplolepididae 172
 Haplolepidiformes 172,176
Haplolepis 176
 Hapsidopareiodontidae 228
Haptodus 244,349
 - *garnettensis* 349
Haramiyavia clemmensensi 311
 Haramiyidae 366,371,374,375,377,378
Hardistiella montanensis 139
 Hassianyceritidae 394
Hassianyceris 394
 haterie 76,121,262,263,269,270
 haterioviti 263
 havýš186,187
 Helaletidae 417,418
Helicoprion 161
 - *bessonovi* 161
 Helicoprionida 156,160,161
Heloderma 267
 Helodermatidae 264,267
Helodermoides 266
 - *tuberculatus* 267
 Helodontidai56,169
Helodus 169
 -*simplex* 158,169
 Helohyidae 412
 Helveticosauridae 273
Hemicodon 398
Hemicyclaspis 138,140
 - *murchisoni* 133,140
 Hemicyonidae 405
 Hemichordata 34,35
 Hemimastodontidae 424
Hemiprotosuchus 290
 Hemisidae 235
 Hemisyntrachelidae 415
Hemitheconyx caudicinctus 266
 Henodontidae 273,278
Henodus 278
 - *chelyops* 278
 Heptaxodontidae 409
Heptudon 418
Heptanchias 166
 Herpestidae 404
 Herrerasauridae 300,304-307,333
Herrerasaurus 305-307,313,333
 - *ischigualastensis* 307
Hesperocyon 405
Hesperornis 337,338
 - *regalis* 338
 Hesperornithiformes 330,336,338,341
Hesperosuchus 289
 Heteractinida 25
 Heterodontidae 165
 Heterodontosauridae 301,304,305,317,319
Heterodontosaurus 317
 -*tucki* 317
Heterodontus 159,165,166
Heterohyrax 427
 Heterosteina 145
 Heterostraci 132,135-138
 Hexactinellida 25
 Hexanchoidei 156,165
Hexanchus 165,166
Hipparion 418,420
Hippidion 420,421
Hippocampus 187
 Hippomorpha 417
 Hippopotamidae 412
 Hipposauridae 347
 Hipposideridae 393
Hipposideros 394
Hirella (Aceraspis) robusta 140
Hirella (Micraspis) gracios 133
 hlodavci 77, 269, 367, 377, 386-388, 392, 393,
 397,408,409,411,412,428
 hmyz 19,202,252
 hmyzožravci 382,387,389,390,395-397,399
 hoacin 327,332
 Hofmeyriidae 347
 Holocephali 148,156-158,167-169
Holonema 149
 - *westolli* 149
 Holoptychiida 196
 Holoptychiidae 192,197
Holoptychius 196,197
 Holosteii71,178,181,183
 Holothuroidea 39
 holub 327
Homalocephale 321
 Homalocephalidae 301,321
Homalodotherium 429
Homeosaurus 270
 Hominidae 386,395,396,400-402
 hominidi viz Hominidae
 Hominoidea 395,399,400
 hominoidi viz Hominoidea
Homo 402,403
 - *erectus* 401-403
 - *ergaster* 403
 - *habilis* 402
 - *rudolfensis* 402
 - *sapiens* 401,403
 - *neanderthalensis* 403
 - *palestinensis* 403
 - *sapiens* 403
 - *steinheimensis* 403
Homotherium 406,407
 Hoplitomerycidae 413
Hoplophoneus 406
Horezmavis 337
Horovitis 394
Hovasaurus 262
Howesia 281
 Howittacanthidae 151
 hraháči387,427,430
 hrochoviti 412
 hroznýš královský 271
 Hsisosuchidae 280,288
 Hupehsuchidae 343
Hupehsuchus 345
Huyangosaurus 323
 Hyaenidae 404,405
Hyaenodontidae 404
 hybodonti viz Hybodontida
 Hybodontida 156,163,164,166
Hybodus 163,164,166
 Hydrodamalidae 426
Hydrodamalis 426,427
 - *stellen* 426
 Hydrochoeridae 408
Hydrochoerus 409
 Hydrophidae 271
Hydrotherosaurus 276
 - *alexandreae* 277
 hyeny 405,415
Hylaeobatrachus 239
 Hylaeochampsidae 280,288
 Hylidae 235
 Hylobatidae 395
 Hylloidea 235
Hylonomus 246,260
 - *lyelli* 246
 Hyloplesiodontidae 228
Hymenochirus 237
Hynerpeton T.Ü5,2m,2l
 Hynobiidae 239
Hypacrosaurus 319,320
Hyperodapedon 281
 Hyperoliidae 235
 Hyperoodontidae 415
 Hypertragulidae 413
Hypohippus 420
 Hyporhinidae 264,268
Hypsilophodon 318
 -/ox(318
 Hypsilophodontidae 301,303- 305,317,318
Hypsodus 12
 - *latidens* 12
 - *loomisi* 12
 - *lysitensis* 12
 - *mentalis* 12
 - *minor* 12
 - *miticulus* 12
 - *powellianus* 12
 - *simplex* 12
 - *walcottianus* 12
 - *wortmani* 12
Hypsognathus 248
Hyracodon 418,421
 - *nebraskensis* 421
 Hyracodontidae 417,421,422
 Hyracoidea 387,390,424,427
Hyracotherium 418-420
Hyrachyus 418
 Hystricidae 408
 Hystricognatha 408,410
 CH
Chadronycteris 394
Chagrinia 199
 Chalicotheriidae 417,423
Chalicotherium 418,423
Chamaeleo 265,266
 - *caroli quarti* 434
 - *chamaeleon* 434
 Chamaeleonidae 263-266,270,434
 chameleón viz *Chamaeleo*
 chameleóni viz Chamaeleonidae
 Champsosauridae 259,261
Champsosaurus 261
Chamtwaria 394
Changchengornis 335
Chaohusaurus 345
Chaoyangia 337
 Chaoyangiaformes 330
 Chapattimyidae 408
 Characiformes 182
 Charadriiformes 330
Chasmatosaurus 282
 - (=Proterosuchus) *vanhoepeni* 282
 Chasmosaurinae 305
Chasmosaurus belli 326
 Cheiracanthidae 151,155
Cheiracanthus 154
 - *latus* 155
 Cheirogaleidae 395
 Cheirolepididae 171
 Cheirolepidiaceae 312
Cheirolepis 174,175
 Chelidae 253,257
Cheliderpeton 220
 - *latirostre* 220
 - *vranysi* 220
 Chelonia 253
Chelonia 258
 Cheloniidae 253
 Chelonioidea 257

- Chelotriton* 240,433,434
 Chelydridae 253
 Chelykarapookidae 253
Chensaurus 344,345
 Chigutisauridae 217
Chimaera 169
 - *collieri* 158
Chimaerasaurus paradoxus 292
 Chimaeridae 169
 Chimaeriformes 156,169
 Chimaeroidei 156
 chiméry 85, 89,91,148,156,158,160,167,168,
 190
Chindesaurus 306,307
 Chinchillidae 409
Chiniquodon 350
 Chiniquodontidae 347,350,358
Chirodipterus 189
 Chiroptera 387,390,393,394
Chlamydoselachus 165,166
 - *anguineus* 157
 chobotnatci 387,389,412,424,425,427
 Choeropotamidae 412
Choloepus 431
Chondrenchelys 168
 - *problematica* 168
 Chondrichthyes 53,61,77,79,84,103,113,114,
 117, 126-128, 135, 143, 145, 147, 149,
 156-159,168,202
 Chondrostei 171,173,174,175,177,179
 Chondrosteidae 172
 Chondrosteoidei 172
 Chordata 27,42,49
 Choristodera 259,261,279
 Chroniosuchidae 217
 Chrysochlorida 387,391
 chřestýš 86,110
 chudozubí 428
Chulsanbaatar 378
 Chulsanbaataridae 376
- I**
Ianthosaurus 350
Iberomesornis 336,337,341
 Iberomesornithiformes 330
 Icaronycteridae 393
Icaronycteris 393,394
 - *index* 393
Icarosaurus uefkeri 265
 Ictidorhynidae 347
 Ictidosauria 359,372
 Ictydosuchidae 347
 Iguania 263,264
 Iguanidae 263,264,265
Iguanodon 319
 - *bernissartensis* 318
 Iguanodontidae 301,304,305,316,318-320
 iguanodontidi viz Iguanodontidae
 Ichthyodectiformes 182,184,185
Ichthyolestes 416
 Ichthyophiidae 240
 Ichthyopterygia 259,343
Ichthyornis 337,338
 - *victor* 338
 Ichthyornithiformes 330,336,338,341
 Ichthyosauria 247,343,345,346
 Ichthyosauridae 343,346
Ichthyosaurus 345
 - *communis* 345
 - *intermedius* 345
 ichthyosauři 83,134,259,268,290,291,344,360
 ichthyostega viz *Ichthyostega*
Ichthyostega 188, 202-207, 209, 210, 215, 216,
 218,228
- *stensioi* 210
 Ichthyostegalia 204,210,216,218,219
 Ichthyostegidae 216
Ichthyostegopsis 219
 Indobrachyopidae 217
Indricotherium 421
 - *transouralicum* 422
 Indridae 395
 Iniidae 415
 Iniopterygia 156,168
Iniopteryx 168
 - *rushlaui* 168
Inostrancevia alexanderi 355
 Inostranceviidae 347
 Insectivora 117,387,390,391
 Irallidae 386
 Isectolophidae 417
 Ischnacanthidae 151-153
 Ischnacanthiformes 151,153,156
Ischnacanthus 152,153
 - *gracilis* 153
Ischyodus 169
 - *schuebleri* 169
 Ischyromyidae 408
Ischyrotomus 410
Isurus 166
- J**
 jaguár 406
 jamkozubí viz Thecodontia
Jamoytius 138
 - *kerwoodi* 138
Janassa 162
 - *bituminosa* 162
 jehličnany 312,335
Jeholodens jenkinsi 314
 jelenovití 413
 jeseter 55,175-178
 jeseteři 61,171,172,269
 ještěr 67,68,72,85,120,121
 ještěrka 59,64
 - živorodá 293,294
 ještěři 54,107,108,247,249,262-265,268,362,
 363,369,433
 ježci 391,397
 ježura 378,381
 ježurovití 366,367,382
 ježury viz ježurovití
 jinany 312
- K**
 kabarovití 413
 kachní dinosauři viz Hadrosauridae
 kachnovití ptáci viz Anseriformes
 Kallokibotiidae 253
 kaloni 393,394
Kampecaris 202
 kančilovití 413
Kannemeyeria 354
 - *wilsoni* 354
 Kannemeyeriidae 347,354
Kansasiella 172
 - *eatoni* 174
 kapr 183,186
 kapradbrosty 144,312
 kapradosemenné 312
 kaprouni 183
 kaprovití 186
 kapustňák 426
 karas 186
 Karauridae 239
 Karauroidea 239
Karaurus 239,240
 - *sharovi* 239
- kasuáři 343
Katporus rhizoides 142
Kayentachelys 256
Kayentatherium 350,358
Kennalestes 388
 - *gobiensis* 389
 Kennalestidae 387
 Kentriodontidae 415
Kentrosaurus 323
 - *aethiopicus* 323
 Kenyamyidae 408
Kenyapithecus 396,402
Keraterpeton 229
Kielantherium 384,385
Kieraspis auchenaspidoides 134
Kingoria 350
 Kingoriomorpha 347
 Kingoriidae 347
 Kinosternidae 253
Kizylkumavis 337
 klokan králíkovitý 397
 klokanovi 384
 koalovití 384
 kočkovité selmy viz Felidae
 kočkovití viz Felidae
 kočky 405
 Kogaionidae 376
Kollikodon 382
 - *ritchei* 382
 Kollikodontidae 366
 koncoústí 145,169
 kondoři 343
 koně viz koňovití
 konodonti 50,360
 koňovití 418,420-422,430
Koolasuchus 217
 - *cleelandi* 227
 kopinatci 29,32,33,43,47,49,72,75,113,118,
 119,129,130-132
 kopinatec 28,29,31,35,36,46,47,53,119,133
 kopytníci 367,388,392,410-412,415,418,424,
 428-430
 korali 24,251
 koroun 426
 koryš viz koryši
 koryši 26,50,269,337
Kosoraspis 148
 - *peckai* 148
 kosticovci 414,417
 kostlín 61,171,181
 kostlní viz kostlín
 kostnaté ryby 62,76,77,362
Kotlareczyjia bathybia 186
Kotlassia 227
 - *prima* 227
 Kotlassiidae 217,227
 Kourerpetontidae 217
 kožnatka 258
 králík 15,409,413
 kráva 15
 krokodýl viz krokodýli
 krokodýli 54,57,77,108,110,120,124,126,127,
 245,255,261,262,264,270,274,279,280,282,
 284,285,287,288,292,302,316,331,333,339,
 354,360,362,433
Kronosaurus 276
 kroužkovci viz amfisbény
 krtek 380,391
 kruhosvalé salpy 45
 kruhoústí 32,33,41,51,53,69,70,79,80,81,83,
 84,85,89,94,100,102,104,107,108,109,111,
 113,114,116,121,126,127,128,132,133,135,
 170,202
 krytolepci viz Stegocephali

- krytosemenné 312
 křídložábří 34,37,40,42
 ktenakanti viz Ctenacanthida
 Kuehneosauridae 263-265
Kuehneosaurus 265
 Kuehneotheriidae 366,371,374
Kuehneotherium 379,380
Kujdanowiaspis 147,149,150
 kuň 288,418,423,429
 kuňky 85
 kunovcovití 384
 kunovité šelmy viz Mustelidae
 Kutorginida 25
 kytovcí 300,345,387,389,412,414-416,418
- L**
Labidosaurus 270
 Labyrinthodontia 122,145,196, 208, 213, 214,
 216,218-228
 labyrinthodontní obojživelníci viz Labyrintho-
 dontia
Lacerta 266
 Lacertidae 264,266,323
 Lacertilia 263,264
 láčkovci 252
Lagerpeton 284,305
 Lagomorpha 387,388,390,408,409
 Lagosuchidae 279,280,285,298,304
Lagosuchus 284,285,304,305
 lachtani 407
 lalokoploutvé ryby viz Crossopterygii
 lalokoploutví viz Crossopterygii
Lambdopsalis 378
 Lambeosaurinae 305,319
Lambeosaurus 319
Lamna 165
 Lampridiformes 182
Lanarkia 141
 Lanthanosuchidae 217
 Lanthanotidae 264
 Lapparentophiidae 270,272
Lapparentophis 272
 - *defrennei* 272
 Laredomyidae 408
 Larvacea 43,45
Lasanius 138
 lasička 415
Latimeria 75,85,196,198
 - *chalumnae* 199,200
 - *menadoensis* 199
 latimerie viz *Latimeria*
 Latimeriidae 193,200
 Latipinnata 344
Latonina 434
Latvius 197
 - *niger* 198
Laugia 198,199
 - *groenlandica* 199
 Laugiidae 193,199
 Laurasiatheria 387
Lectavis 337
 leguáni 266,347
 Leiopelmatidae 234,236,237
Leiosteus 150
 Lemuridae 395-399
 lemuři viz Lemuridae
 lenochodi 430,431,432
Lepidopus glarisianus 186
 Lepidosauria 117,259,262,263
 Lepidosauromorpha 259,262,274,279,280,322
Lepidosiren 187,191,192
 Lepidosirenidae 187,190
Lepidotes 179
 - *minor* 179
- *roxoi* 179
 Lepisosteidae 178,179
 Lepisosteiformes 178,181,182
Lepisosteus 171,181,182
 - *tristoechus* 182
 Leporidae 408,409
 Lepospondyli 145,208,222,228-233
 lepospondylní obojživelníci viz Lepospondyli
 Leptictida 387
Leptoceratops 325
 - *gracilis* 325
 Leptodactylidae 235,237,238
Leptodactylus 207
 Leptolepiformes 182,184
Leptolepis 185
 - *coryphaenoides* 184
Leptomanis 430
 Leptomerycidae 413
Leptophoca 408
 Leptoptyrygiidae 343
Leptosteus 150
 - *bickensis* 149
 Leptotyphlopidae 270
Leptotyphlops 273
Lepus 409
Lesothosaurus 305,316
 - *diagnosticus* 316
 Lethiscidae 228
 letouni 387,393
 letuchy77,387,396
Leuciscus 186
*Leuconoe*394
 lev 406
 levhart 294
Liaoningornis 337
 Libycosuchidae 280,288
 lidoopi400,401,402
 lichokopytníci 387,389,411,417-419,421,424,
 427,430
Limnogyrinus 222
 - *elegans* 222
 - *laticeps* 222
Limnohyops 423
Limnopithecus 400
Limnormis 337
 Limnoscelidae 217,227,228
Limnoscelis palustris 228
 Lingulida 25
Liopleurodon 276
 Lipotidae415
 Lissamphibia 234
 Lithornithidae 340
 Lithornithiformes 330,341
Lithornis 340
 Litopterna 387,410^112,428,429,430
Logania 141
 Longipinnata 344
Longisquama 284,333
 - *insignis* 286
Lophialetes 418
 Lophialetidae 418
 Lophiiformes 183
 Lophiodontidae 418
 Lophiomerycidae 413
 Lorisidae 395,396
 lososovití 185
Loxodonta africana 424
Loxomma 213
 Loxommatidae 213,216,219
 Loxommatoidea 209,213,215,216,218
Luganoia lepidosteoidea 177
 Luganoiiformes 172,177
Lunaspis 149
 - *broili* 148
- luskouni 387,427,430,432
Lycaenops 350
 Lycideopsidae 347
 Lycophyta 144
 Lycopsida 312
Lycosuchus 350
 Lydekkerinidae 217
Lyrocephalus 225
 - *euri* 223
 Lysorophia228,232
Lysorophus 232
 Lystrosauridae 347,355
Lystrosaurus 354
 - *murrayi* 355
- M**
 macaráť 207
 Macrobaenidae 253
Macromesodon macropterus 181
 Macropodidae 384
Macropoma 199
 - *speciosum* 199
 Macroscelidea 387,390,391
 Macrosemiidae 178
 Macrosemiiformes 178,181
 Madtsoiidae 270
Machairoodus 407
Maiaosaura 320
 makrelovití 186
 makrely 344
 Mamenchisauridae 305
 Mammalia 13,145,347,350,366,372-377,381,
 382, 384-386, 388-393, 397, 398, 404-406,
 410,412,415,416
 Mammalodontidae 414
Mammut 426
Mammuthus 426
 Mammutidae 424
 Mammutoidea 424
 mamut 425,426
 Maniraptora 305
 Maniraptoriformes 305
Manis 430
 - *tetradactyla* 430
Manta 167
Manteoceras 423
Marasuchus 304
 - *lilloensis* 285
 Marattiales 312
Marmorerpeton 239
Marmota 410
 Marsupialia 13,371,375,379,382-384,386,390
Massetognathus 350,358
 - *pascuali* 358
Mastodon 426
 - *americanus* 425
 Mastodontosauridae 217,223,224
Mastodontosaurus 225
 - *gigantem* 224
 Mastodontidae 425
 Matoniaceae 312
Matthesia 394
 Mawsoniidae 193
Mayomyzon pieckoensis 139
 medvěd 391,405,415
 -jeskynní 405,406
 medvědovitě šelmy viz Ursidae
 Megadermatidae 393
Megahippus 420
 Megachiroptera 393,394
 Megaladapidae 395
Megaladapis 398
Megalancosaurus 333
Megalia 267

- Megalibgwilia* 383
Megalichthys 196
Megalocephalus pachycephalus 215
Megalocoelacanthus 199
Megalognathus 190
Megalohyrax 427
Megalonyx 431
- *jeffersoni* 432
Megalosauridae 300,304,305,311
Megalosaurus 311
Megalotriton 433
Meganthereon 406,407
Megapleuron 190
Megatherium 431
Megazostrodon 372,373
mechrosty 144
mechovky 26,252
Meioliidae 253
měkkýši 42,145,252,268,269
Melanerpeton 227
Melanorosauridae 301,313
Melosauridae 217
Meniscotherium 411
Merriamia 345
Merychippus 419,420
Mesacanthidae 151
Mesacanthus 154
- *mitchelli* 152,155
Mesenosauridae 259
Mesobatrachia 234
Mesohippus 418-420
Mesonychia 387,415,416,418
Mesonyx 415
Mesopithecus 396
Mesosauria 245,246,250
Mesosauridae 246
Mesosauroida 250
Mesosaurus brasiliensis 250
mesosauři viz Mesosauria
Mesosuchia 287,288,291,292
Mesosuchus 281
Mesturus 181
- *verrucosus* 181
Metatheria 366,371,380,383-386
Metaxygnathus 203,209,210
Methornithes 339
Metoposauridae 217
Meloposauroida 217
Metriorhynchidae 280,288,291
Metriorhynchus 290
- *superciliosum* 291
Miacidae 405
Microbiotheriidae 383
Microbrachidae 228,230
Microbrachis 229
- *pelikáni* 230
Microbrachomorpha 228
Microbumodon minor 414
Microhylidae 235
Microhyloidea 235
Microchiroptera 393,394
Micromelerpeton 222
- *credneri* 221
Micromelerpetontidae 216,221,222,224
Micromomyidae 395
Micromomyiformes 395
Micropithecus 400
Microsauria 209,228-231,234,239,240
Microsopidae 395
Miguashaia 199
- *bureaui* 199
Miguashaiidae 193,199
mihule 75, 84, 103, 111, 121, 129, 132, 135,
137-142,146
mikrosauři viz Microsauria
Millerettidae 246
Millerosauroida 245,246,249
Millerosaurus 249
Mimetaspis 141
- *hoeli* 133
Mimia 174,175
Miniopteris 394
Minmi 323
Miohippus 418-420
Miralinidae 386
Mitrata 42
Mitsukurina 166
Mixosauridae 343
Mixosaurus 344,345
Mixotheriidae 412
mlok 121
mlži 360
mnohoštětinatý červ 49
M obula hypostoma 167
Moeritheriidae 424,425
Moeritherium 424,425
Molgophis 232
Mollusca 25,42
Molossidae 393,394
Mongolotherium 392
- *plantigradum* 392
Monoclonius flexus 326
Monodontidae 415
Mononykus 339
- (*Methornithes*) *olecranus* 339
Monoplacophora 25
Monotremata 13,366,371,375,378-382,390
Monotrematum 382
Montherium 408
Moradisaurus 247
morčatovití 408
Mordex calliprepes 221
Morganucodon 372-374,379,380
Morganucodonta 371
Morganucodontidae 366,374
Mormoopidae 393
Morops 423
mořská vydra 416
mořský koník 186
mosasaur viz Mosasauridae
mosasauři viz Mosasauridae
Mosasauridae 264,267,268,272,346,360,362
Moschidae 413
Moschops 353
- *capensis* 353
- *svijagensis* 353
Moschorhinidae 347,355,356
Moschorhynchidae 287
Moythomasia 175,176
- *nitida* 173
- cf. *striata* 175
mravenci 427,430
mravenečníci 427,430,431
mravenečník 432
mroži 407
Mugiliformes 183
Multituberculata 362, 366, 371, 374, 375-378,
382,389,390
multituberkuláti viz Multituberculata
multituberkulátní savci viz Multituberculata
Muraena 185
murény 185
Muridae 408
Mus 365
Musophagiformes 330
Mustelida 405
Mustelidae 405,407
Myctophiformes 182
Myctophiidae 186
Mylagaulidae 408,410
Myliobatiformes 156,167,186
Myobatrachidae 235
Myocastor 410
Myomorpha 408,410
Myophiomyidae 408
Myorycteropus 428
Myotis 394
Myoxidae 408
Myriacanthoidei 156
Myriacanthus 169
Myrmecobiidae 384
Mystacinidae 393
Mysticeti 414,416
myšovití 386,408
Myxinikela široka 138
Myxinoidea 132
Myzopodidae 393

N
nahosemenné rostliny 144
Nalacetus 416
Nanantius 337
Nandiniidae 404
Nanchangosaurus 344,345
Nannipus 421
nártouni 397,398
narvalovití 415
Natalidae 393,394
neandertálec 403,406
hlecrolemur 396,398
Necrolestidae 384
Necromanis 430
Necromantis 394
Necrosauridae 264,266,267
Necrosaurus 267
- *cayluxi* 433
Nectaspiformes 140
Nectaspis areolata 133
Nectocaris pteryx 49,50
Nectridea 228,229,231,232
Necturus 234
Nemegbaatar 376,377
Neobatrachia 235
Neoceratodontidae 187,190
Neoceratodus 120,188,190-192
- *forleri* 190,192
Neoceratopsia 305
Neoeplemidae 409
Neogaeornis 338
Neognathae 330,339-342
Neohipparion 420
Neoplagiulaciidae 376
Neopterygii 171,178-183
Neornithes 330,337,341
Neoselachii 156,164-166
Nequenornis 337

Nesides 199
- *heiligenstockiensis* 199
- *schmidti* 142,143,193,200
netopýři 128,295,296,298,385,393,394,397
Neurankylidae 253
Neusticosaurus 244
- *pusillus* 275
Nigerophidae 270
Nimravidae 404,406
Nimravus 406
- *bumpensis* 406
Noctilionidae 393
Noctilionoidea 393
Nodosauridae 301,304,305,324
Noguerornis 329,336
non-Chiroptera 394

- non-Theria 371
 nosorožci 421
 nosorožcovití 418
 nosorožec 86,422
 -srstnatý 421,423
Nostolepis 153
 Notepodontidae 240
 Notharctidae 395,397,398
Notharctus 396,398
Nothochampsia 287,290
 nothosaur viz Nothosauria
 Nothosauria 244,274,275
 Nothosauridae 273,274,275
 nothosauri viz Nothosauria
Nothrotherium 431
Notobatrachus 235
 - *degiustoi* 237
 Notoryctidae 384
Notostylops 428
 Notosuchidae 280,288,292
 Notoungulata 387,412,428,429
 Numidotheriidae 424
Numidotherium 425
 nutrie 410
Nyazapithecus 396
 Nycteridae 393
 Nycteroleteridae 217
 Nyctiphuretidae 246
 Nyctisauria 263
 Nyctitheriidae 394
Nyctosaurus 298
Nyctosaurus 378
- O
- Obdurodon* 382
 - *dicksoni* 382
 - *insignis* 382
 obojživelníci viz Amphibia
 obojživelník viz Amphibia
 Obolellida 25
 obratlovci 27,49,51,72,251,269
Obruchevichthys 209,210
 ocasatí viz ocasatí obojživelníci
 ocasatí obojživelníci 15, 53, 70, 71, 75, 83,106,
 110,120,121,122,123,125,127,129,204,207,
 208,223,231,234,239-241,269,433,434
 ocasatý obojživelník viz ocasatí obojživelníci
 Octodontidae 408
 Odobenocetopsidae 415
 Odontopentodontidae 228
 Odontoceti 415-417
 Odontornithes 330
Ohioaspis 147
Ohmdenosaurus 314
 ohnivky 43
 Ochotonidae 408,409
Oikopleura dioica 45
Oldmanesox 185
 Olenellina 25
 Oligobranchiata 140
 Oligodontosauridae 264,268
Oligolactoria bubiki 186,187
Oligopithecus 399
 Omomyidae 395-398
 Omphalosauridae 343,345
 ondatra viz *Ondatra*
Ondatra 410
Onchopristis 167
 - *numidus* 167
Onychodectes 391
 Onychodontida 193,195,201
 Onychodontidae 193
Onychodus 201
Onychoselache traquairi 163
- Opetiosaurus* 267
 - *buccichi* 267
Ophiacodon 348
 Ophiacodontia 346
 Ophiacodontidae 346,348
Ophiderpeton 233
 - *amphiuminus* 233
 - *granulosum* 233
 - *vicinum* 233
 Ophiderpetontidae 229,233
 Ophidia 259,264,268,270
 Ophidiiformes 183
Ophiopsis 181
 - *procera* 181
Ophisaurus 266,433
 Ophiuroidea 39
Ophthalmosaurus 345
 - *icenicus* 346
 opice 77,400
 Opisthocomiformes 330
 Opisthodactylidae 340
 Opisthoglypha 272
 orangutan 396,400
 Oreodontidae 412
Oreochima 183
 Oreopithecidae 395
Oreopithecus 396
 Ornithischia 279, 301, 302, 304-307, 315-325,
 333
 Ornithocheiridae 295,296,300
Ornitholestes 305,308
 - *hermani* 308
 Ornithomimidae 300,304,308,309
 Ornithomimosauria 305
Ornithomimus 308
 - *velox* 309
 Ornithopoda 301,305,316
 ornithopodní dinosaury viz Ornithopoda
Ornithoprion 158,161
 Ornithorhynchidae 366
Ornithorhynchus 378,381,382
 - *anatinus* 381,382
 Ornithosuchia 279,284,286,289,305
 Ornithosuchidae 279,280,285
Ornithosuchus 284
 - *longidens* 285
 Ornithurae 329,330,334,337,339,341
 Orodontidae 156,162
Orodus 162
 - *micropterygius* 162
 - *ramosus* 162
Orohippus 419,420
 Oromerycidae 412
Orthacanthus 162,163
 Orthida 25
 Orthobranchiata 140
Orycteropus 428
 - *afér* 428
 - *gaudryi* 428
Oryctolagus 409
 Osmundaceae 312
 Osteichthyes 77,81,103,107,114,117,118,128,
 143,145,169-171,179,180,189,197,198,204
 Osteoglossiformes 182
 Osteolepidida 196
 Osteolepididae 193,196,218
 Osteolepiformes 193,196-198,201,206,209
Osteolepis 196
 - *macrolepidota* 197
 Osteostraci 132,134,135,137,138,140,141
 ostnokožci 26-28, 34, 35, 37-42, 99, 128, 162,
 251,252,269
 Ostodolepidae 228
 Ostraciidae 186
- Ostracodermi 60,133
Otaria flavescens 407
 Otariidae 405
 Otlestidae 387,388
 Oudenodontidae 347
Ouranosaurus 319
 outloň 397,399
 ovce 420
Oviraptor philoceratops 303
 Oviraptoridae 300,304,305,339
 Oviraptorosauria 305
Owenetta 248,249,256
 Oxyaenidae 404
 ozubení 415
 ozubení kytovci viz Odontoceti
- P
- Pachybatrachus taqueti* 237
 Pachycephalosauria 301,305,321
 Pachycephalosauridae 301,304,316,321
Pachycephalosaurus wyomingensis 321
 pachycephalosauri viz Pachycephalosauria
 Pachycormidae 178
 Pachycormiformes 178,181,182
 Pachyosteina 145
 Pachypleurosauridae 273,274,275
Pachypleurosaurus edwardsi 21A
 pachypleurosauri viz Pachypleurosauridae
Pachyrhachis 270,272
 - *problematicus* 272
Pachyuromys 365
 paježura 381
 Pakicetidae 414,416
Pakicetus 416
 Palaeonodonta 430
 Palaeochthonidae 395
 Palaeobatrachidae 235,237,238
Palaeobatrachus grandipes 238
Palaeocursorius 337,340
 Palaeodonta 432
Palaeoesox fritzschei 185
 Palaeognathae 330,339-341
Palaeogyrynis 225
 - *decorus* 225
Palaeocheilus 433
 Palaeochiropterygidae 393,394
 Palaeochiropterygoidea 393
Palaeochiropteryx 394
Palaeolagus 409
Palaeomastodon 425
 - *beadnelli* 425
 Palaeomastodontidae 424
 Palaeomerycidae 413
Palaeomolgophis 232
 Palaeoniscidae 172,174
 Palaeonisciformes 171,173- 177
 Palaeoniscoidei 171
Palaeoniscus 175
 Palaeophiidae 270
Palaeophonus 202
Palaeopleurodeles 434
Palaeopleurosaurus 263
Palaeopsephurus 11
 - *wilsoni* 178
Palaeopython cadurcensis 433
 -*filholi* 433
 Palaeoryctoidea 390
 Palaeoselachii 156
Palaeostylops 429
Palaeotheres 386
 Palaeotheriidae 417,418,420
Palaeotherium 420
Palaeothyris 244,260
Palaeotinea 186

- *egeriana* 186
Palaeotis 340
 paleoniskové 171
Paleothyris 246,247
 - *acadiana* 246
Paliguana 264,265
 - *whitei* 264
 Paliguanidae 263,265
 Palorchestidae 384
Pan troglodytes 402
 pancířnatí viz Placodermi
 panda 406
 Panderichthyida 193
 Panderichthyidae 193,209,218
Panderichthys 196,198,202,204,208,218
 - *rhombolepis* 198
 Pantodonta 387,391,392
Pantolambda 392
 - *bathodon* 392
 Pantolesta 387
 Pantylidae 228
Pappictidops 405
 paprskoploutvá ryba viz Actinopterygii
 paprskoploutvé ryby viz Actinopterygii
 paprskoploutví viz Actinopterygii
Paraceratherium 418
Paraceratodus 190
Paradapedon 281
 - *huxleyi* 282
Paradipsosaurus 265
 - *mexicanus* 265
Parahesperornis 338
Parahippus 419,420
Paralligator gradilifrons 292
 Paralligatoridae 280,288,292
 Paramacellodidae 264,266
 Paramblypteridae 172
 Paramblypteriformes 172,176
 Paramelidae 384
 Parameloidea 384
Paramys 410
Paranomotodon 166
 Parapedetidae 408
 Parapitheciidae 395,399
Paraplacodus 277
 - *broili* 278
Parasaniwa 267
Parasaurolophus 319
 - *waltheri* 319
 Parasemionotidae 178,180,183
 Parasemionotiformes 183
Parasemiontus 179
 - *labordei* 179
Parasuchus 287
 - *hislopi* 283
Paratarsius 176
 Paravaraniidae 264
 Paraxonia 413,415
 Pareiasauridae 246
 Pareiasaurioidea 245,246,249
 parejnoci 78
Parexus 152,154
 - *recurvus* 154
 Parioxyidae 217
 Paromomyidae 395
Parotosuchus 224
 - *aliciae* 223
 paryby viz Chondrichthyes
 pásovcí 63,430,431
 Passeriformes 330,341
 Patagopterygiformes 330,338
Patagopteryx 336,338,340
 - *defarrastisi* 338
 Paterinida 25
Patriomanis 430
 paúhoři 78
Paulchoffatia 377
 Paulchoffatiidae 375,377
 Paurodontidae 366
 páv 343
 Pedetidae 408
 Pediomyidae 383
 pekaroviti 412
 Pelecaniformes 330
 pelligelidní „plži“ 25
Pelobates 235
 Pelobatidae 235
 Pelobatoidea 235
 Pelodryadidae 235
Pelodytes 433
 Pelodytidae 235
Pelomedusa 256
 Pelomedusidae 253,256,257
Peloneustes 276
 - *phylarchus* 277
 Peltobatrachidae 217
 Peltopleuriformes 172
Pelusius 256
 Pelycosauria 13, 243, 247, 249, 295, 346-348,
 350,351,365
 pelykosaur viz Pelycosauria
 pelykosauři viz Pelycosauria
Pentaceratops 326
Pentlandia 191
 Peramura 380,385
 Peramuridae 366,382
Peramus 380,383
Peratherium 385
 Perciformes 183,186
 Percopsiformes 183
Periophthalmus 218
Perytychus 411
 Perissodactyla 387,390,412,417,419,421-423
 Perleidiformes 172
 Petalichthyida 145,148,149
 Petalodontida 156,162
Petalolepis 186
 Petauridae 384
Peteinosaurus 296-299,326
 Petrolacosauridae 259,260
Petrolacosaurus 244,260,262
 - *kansensis* 260
 Petromuridae 408
Petromyzon 140
 Petromyzontida 132,139
 pěvci 341,343
 Phalangeridae 384
Phallusia mammilata AA
 Phaneropteuridae 187
Phaneropteuron 191
 Phanerorhynchiformes 177,178
Phanerotheon 176
 Phanerorhynchiformes 172,177
Phanerorhynchus armatus 178
Pharyngolepis 138,139
 - *oblongus* 138
 Phascolarctidae 384
Phataginus 430
 Phenacodontidae 412,419
Phenacodus 411,412,418
 - *primaevus* 412
Phenacolemur 396
Phiomia 425
 Phiomiidae 424
 Phiomyidae 408
Phlebolepis 142
 - *elegans* 142
Phlegethontia 229,233
 - *longissima* 233
 Phlegethontiidae 229,233
 Phlyctaenina 145
 Phocidae 405
 Phocoenidae 415
 Phocoidea 405
 Phoenicopteriformes 330
Pholidogaster 213,219
 Pholidophoriformes 182-184
Pholidophorus 183
 - *bechei* 184
 Pholidopleuriformes 172
 Pholidosauridae 280,288
Pholidosteus 150
 Pholidota 387,390,430
Phorcynis 166
 - *catulina* 166
 Phorusrhacidae 342
Phorusrhacos 343
 - *inflatus* 342
Phosphatherium 424
 Phosphatocopina 25
 Photichthyidae 186
 Phthinosauridae 346
 Phthinosuchia 346
 Phthinosuchidae 346
 Phyllolepidal 145,146,149
 Phyllolepidina 145
Phyllolepis 145,149
 Phyllostomidae 393
 Physteridae 415
 Phytosauria 279,282,283,287
 Phytosauridae 279,280
 Piciformes 330
 Picrodontidae 395,397
Pikala gracilens 49
 Pilosa 431,432
 pilouni 167
 Pinaceae 312
Pinacosaurus 323,324
 Pinnipedia 405-407
Pipa 237
 Pipidae 235-238
Pipiscius zangerlri 139
 Pipoidea 235
Pisanosaurus 305,316,317,333
 Pistosauridae 273
Pistosaurus 21 A, 275
 - *grandaevus* 276
 pišťuchovití 408
 pišťuchy 409
 Placentalia 13,294,362,366-369,371,375,378,
 379-381, 383, 385-390, 404, 410-413, 420,
 424,425,428,432
 placentální savci viz Placentalia
 placentálové viz Placentalia
Placerias 354
 Placodermi 84,143,144-147,149-151,153,156,
 170,202
 Placodontia 273,277,278,360
 Placodontidae 273
Placodus 277
 - *gigas* 277
Placochelys 278
 - *placodonta* 278
Placosaurus 433
 Plagiaulacida 375
 Plagiaulacidae 376
Plagiaulax 311
Plagiolophus 418
 Plagiosauria 225
 Plagiosauridae 217,225,229
 Plagiosaurioidea 217
 Plagiostomi 144

- Plagiosuchus* 229
 plakodonti viz Placodontia
Planocephalosaurus 262
 - *robinsonae* 263
 pláštěnci 27,32,41,43,47,49,72,116,118,130
 Platanistidae 415
Platecarpus ictericus 267
 Plateosauria 301,304,312,316
 Plateosauridae 313
Plateosaurus 312,313
 plateosaufi viz Plateosauria
Platyacanthus 163
 Platycheilyidae 253,257
Platycheilus 256
 - *oberndorferi* 257
 Platynota 264,266
 Platyognathidae 288
Platyops 223
 - *watsoni* 222
 Platyopoda 366
Platypterygius 346
 Platyrrhini 395,399,401
Platysella 176
 Platysomidae 172,177
 Platysomoidei 172
Platysomus 177
 - *suberbus* 177
Platyspondylia 433
 - *leptá* 433
 Platysternidae 253
 plavuně 312
 plaz 70,120,121,124,212
 plazi 52,54,58,65-70,79,81,82,85, 91- 94, 97, 104,106,108,109,110,112,122,123,124,145, 226-228,231,234,245,247,251,264,269,272, 287,344,363,364,367,373,375,387,433,435
 plazopánvi viz Saurischia
 plejtvák obrovský 366
 plejtvákovití 414
 Plesiadapidae 395,397
 Plesiadapiformes 395,396,397
Plesiadapis 396,397
 Plesiocheilyidae 253,257
Plesiocheilus 257,258
 - *etallonii* 257
Plesiolacerta lydekkeri 433
 Plesioptithecidae 395
 Plesiosauria 273-277,290,346,360
 Plesiosauridae 273,276
Plesiosaurus 275
 plesiosaufi viz Plesiosauria
 Plethodontidae 239
 Plethodontoidea 239
 Pleuracanthida 162
Pleuracanthus 163
Pleurodeles 434
 Pleurodirida 253,255-258
 Pleuronectiformes 183
 Pleuropholidae 183
Pleuropteryx 232
 Pleurosauridae 259,263
Pleurosaurus 263
 pleurosaufi 263
 Pleurosternidae 253
Pliohippus 419,421
Pliohyrax 427
 Pliopithecidae 395
Pliopithecus 396
Plioplatecarpus marshi 268
 Pliosauridae 273,276,277
 pliosaufi viz Pliosauridae
 ploskonosé opice viz ploskonosí
 ploskonosí 399,401
 ploštěnci 35
Plotosaurus 268
 ploutvonožci 405-407
 Podicipediformes 330
 Podocarpaceae 312
Podocnemis 257
 Podokesauridae 300,304,307,308
 Podolophidae 384,385
Podophis 270,272
Podopteryx mirabilis 286
 Pogopteridae 172
Polacanthus 324
 poloopice 395,397-399
 polostrunatci 34-38,40,89,99
Polybranchiaspis 141
 Polydolopidae 384
Polyglyphanodon sternbergi 266
 Polychaeta 49
 Polymixiformes 183
Polyodon 111
 Polyodontidae 172
 Polyodontoidei 172,177
 Polypodiaceae 312
 Polypteriformes 171,172,178
Polypterus 61, 75, 95, 114, 116, 127, 171, 172, 178,204
Polysentor 168
 - *gorbairdi* 168
Polysphenodon 263
Pondaungia 396
Pongidae 401
 Pontoporiidae 415
 Popsauridae 279
 Porifera 25
 Porolepididae 192,197
 Porolepiformes 192,196,197
Porolepis 196,197
Potamogale 391
 potápky 340
 potáplice 338
Powichthys 197
Praeorinis sharovi 334
 prakytovci 414
 prasatovití 412
 prase 15
Preondactylus 298,299,326
 - *buffarinii* 326
Presbyornis 341
 - *pervetus* 341
 Primates 387,390,395,397,398
 primáti 72, 75, 77, 367, 368, 387, 389, 395, 397, 399,401,411
Priscaagama 265
 - *gobiensis* 265
 Pristerodontia 347
 Pristerodontidae 347
 Pristerognathidae 347,356
Pristiguana 265
Pristichampsus 290
 - *rollinai* 433
 Pristiophoroidei 156,165
Pristiophorus 165
Prisas 167
 Proanura 234,237
Probactrosaurus 319
Probainognathus 350,359,364,372,378
 - *jenseni* 359,365
Probelesodon 359
 - *lewisi* 359
 Proboscidea 387,390,412,424,425
Procavia 427
 - *capensis* 421
 - *siriaca* 427
 Procellariiformes 330
Proceriavis 340
Procolophon trigoniceps 248
 Procolophonia 246,248
 Procolophonidae 246,256
 Procolophonoidea 245,248
Proconsul 396,400
 Procynosuchia 347
 Procynosuchidae 347,350,356
Procynosuchus 350,356,357
 - *rubidgei* 356
 Procyonidae 405
 Proganochelydida 253
 Proganochelyidae 253,256
Proganochelys 253,255,256
 - *quenstedtii* 255,256
Progyrolepis 175
Prohylobates 396
 Prokaryota 23
Prokennalestes 387
 - *trofimovi* 387
Prolacerta 279
 Prolacertidae 259
 Prolacertiformes 279
Prolebias 186
 - *chebiansu* 186
Promexyle 168
 - *peyeri* 168
Promoschorhynchus platyrhinus 287
Propalaeonodon 432
 Propliopithecidae 395,400
Propliopithecus 399
 - *zeuxis* 400
Propotto leakeyi 394
Prorastomus 426
Prosalirus 240
 - *bitis* 235,236,237
 Prosauropoda 303,305,312,313
 prosauropodní dinsaufi viz Prosauropoda
Proscorpius 198
 Prosimii 395,398
 Prosirenidae 239
 Prosirenoidea 239
Protarchaeopteryx 310
 Proteidae 239
 Proteoidea 239
 Proteroglypha 272
 Proterogyrinidae 217,225
Proterogyrinus 212,225
 - *scheelei* 213
 Proterochampsidae 279,280
 Proterochersidae 253
 Proterosuchia 279,284
 Proterosuchidae 279,280,282
Proteus 207,234
 Proteutheria 387,390,391
Protitanotherium 423
Protoavis texensis 334
 Protoceratidae 412
Protoceratops 303
 Protoceratopsidae 301,304,305,325
 Protocetidae 414,416
Protocetus atavus 416
Protoclupea 185
Protohippus 420
 Protoichthyosauridae 343
 Protoprimates 396
 protoprímáti viz Protoprimates
Protopterus 120,187,190- 192
 - *aethiopicus* 192
 Protoptychidae 408
 Protorosauria 259,279,280,281
 Protorosauridae 259
Protorosaurus 279
 - *speneri* 249,281
 Protorothyridae 245-248,260

- Protorothyris* 245,347
Protosiren 426
Protospinax annectans 165
Protostega 258
 Protostegidae 253,258
 Protostomia 28
 Protosuchia 280,287,288,290
 Protosuchidae 280,288
Protosuchus 287,290
 - *richardsoni* 290
Prototapirus 418
 Prototheria 371
Protungulatum donnae 410,411
Proviverra 404
 - *grangeri* 404
 prvoci 252,414
 prvoústí 27,28
 přesličky 312
 přežvýkavci 413
 příčnoustí 145-149,151,152,156-158,160,170
Psammolepis 137
 Psammosteida 132
Psammosteus 137
Psarolepis 170
 - *romeri* 170
Psephaspis 136
Psephoderma 278
 - *alpinum* 278
Pseudacanthodes 155
 Pseudidae 235
Pseudohesperosuchus 289
Pseudolacerta 433
Pseudolagosuchus 305
 Pseudopetalichthyida 145,147
Pseudopus 434
 - *pamonicus* 266,269
 Pseudosuchia 279,284,289,305
 psilofyty viz Psilophyta
 Psilophyta 144
 Psittaciformes 330
 Psittacosauridae 301,304,324,325
Psittacosaurus 305,325
 - *mongoliensis* 324
 psovité šelmy viz Canidae
 pštrosi 85,343
 pštrosí dinosauři viz Ornithomimidae
 ptáci 15,17,52,54,58,65,66,67,70,71,75,77,
 79,81,82,84,85,91-93,97,100,104,108-110,
 113,115,121-125,127,128,145,216,245,259,
 279,292,295-299,302,303,305,310,317,326,
 329,331,339,340,343,360,363,375,387
 pták viz ptáci
 ptakoještěři viz Pterosauria
 ptakopánví viz Ornithischia
 ptakopánví dinosauři viz Ornithischia
 ptakopysk 367,378,381,382
 ptakopyskovití 366
 ptakořitní 85,366,367,375,378-383,388
Pteranodon 295,298,299
 - *ingens* 300
 Pteraspida 132,136,137
 Pteraspidomorphi 132,135-138,141,142
Pteraspis 135,137
 - *rostrata* 137
Pterichthyodes 150
 - *milleri* 151
 Pterobranchia 34
 Pteroclidiformes 330
 Pterodactylidae 295,296,299
 Pterodactyloidea 295-300
Pterodactylus 296,298,299
 - *crassipes* 334
 - *spectabilis* 299
 Pterodaustriidae 295,296,300
Pterodaustro 295,300
 - *guinazui* 300
 Pteropodidae 393
 Pterosauria 279,280,286,295-300,305,326,
 332,360
 Ptilodontidae 376
 Ptilodontoidea 376
Ptilodus 377
 Ptyctodontida 145,148
Ptychodus 163,166
Ptychogaster 433
Ptychotrygon 166
Pyonius 231
 Purgatoriidae 395
Purgatorius 395,396
Pycnaspis splendens 136
 Pycnodontidae 178,181
 Pycnodontiformes 178,181
Pycnodus 181
 Pygopodidae 263,266
 Pygopteridae 175
Pyritocephalus 176
 - *sculptas* 176
 Pyrosomida 43
 Pyrotheria 387,428
Purgatorius 411
Python regius 271
- Q**
Qatrania 399
Qinornis 340
Quebecius 201
Quercytherium 404
Quetzalcoatlus 295,298,299
- R**
 Radiolaria 25
Radotina 147-149
 - *kosorensis* 148
 - *prima* 148
 - *tesselata* 148
Raja 166
 - *clavata* 166
 Rajidae 166
 Rajiformes 156,166
Ramapithecus 400,402
 ramenonožci 162,252
Raná 33,434
 - *esculenta* 435
 - *lessonae* 435
 - *ridibunda* 435
Rangifer 413
Rankinian 186
 Ranidae 235,433
 Ranoidea 235
 Raoellidae 412
Raphus cucullatus 342
 Ratitae 341
Rattus 365
 Rausuchia 279,284
 Rausuchidae 279,280,283
 Redfieldiiformes 172
 Redličhiina 25
 Reithroparamyidae 408,410
Reithroparamys 410
 rejnoci 148,156,162,163,165-167
 rejsek 376,391
 rejskové viz rejskovití
 rejskovití 12,386
Remigolepis 151
 Remingtonocetidae 414
 Remiornithiformes 330
 Reptilia 145,245
Rhabdopleura 37
 Rhabdosteidae 414
 Rhacophoridae 235
 rhachitomní oboživelci 245
 Rhamphorhynchidae 295,296,299
 Rhamphorhynchoidea 295-299
Rhamphorhynchus 296,298,299
 Rhandodermatidae 193
 Rheidae 340
 Rheiformes 330
 Rhemiornithidae 340
 Rhenanida 145,147
 Rheobatrachidae 235
Rheobatrachus 238
 Rhinatrematidae 240
Rhincodon 165
 - *ty pus* 166
 Rhinesuchidae 217,223
 Rhinesuchoidea 217
 Rhineuridae 264,268
 Rhinchopteridae 187
 Rhiniophyta 144
 Rhinocerotidae 417,422,423
 Rhinodermatidae 235
Rhinodipterus 190
 Rhinolophidae 393
 Rhinolophoidea 393,394
Rhinolophus 394
 Rhinophryniidae 235
 Rhinopomatidae 393
 Rhipaeosauridae 246
 Rhipidistia 85,107,171,192,195-198,204,215,
 217,218,229
 Rhizodontida 192
 Rhizodontidae 192
 Rhizodopsidae 193
Rhizodopsis 198
Rhizodus 198
 Rhizospalacidae 408
Rhomaleosaurus 276
 - *victor* 276
Rhynchodipterus 190
 - *elginensis* 190
 Rhynchosauria 259,279-282
 Rhynchosauridae 259
 rhynchosauři viz Rhynchosauria
Rhyniella 202
 Rhytidosteidae 217
 Rhytidosteioidea 217
Riftia pachyptila 24
Rioarribasaurus 305
Riojasaurus 312,313
 Robertiidae 347
 Rodentia 387,388,390,408,410
Rodhocoeetus 416
 rohatka viz *Ceratophrys*
 Romeriidae 246
Rooneyia 396,398
 ropuchovití 85
 ropuchy 85
 ropuška vejconosná 30
 rorýs 298
 Rostroconchia 25
 roztoči 144
Rubidgea atrox 355
 Rubidgeidae 347
 Rugosa 251
 Ruminantia 413,414
 Russellophiidae 270
Rutilus 186
Rutiodon gregorii 282
 ryba viz ryby
 ryboještěři 57,273-275,343
 ryby 15,82,85,123,363
 ryby kostnaté 145,169

- R
řasy 202
- Sacabambaspis* 136
Saccoglossus 35
Saccopharyngiformes 182,187
Sagatherium ATI
Sagenodontidae 187
Sagenodus 190
Salamandra salamandra 204
Salamandridae 239,240,433
salamandridi 85
Salamandroidea 239
Salientia 208,209,234
Salmonidae 185
Salmoniformes 182,185
salpy 43,45
Saltasaurus 315
Saltoposuchidae 280,288
Saltoposuchus 284,289
- *longipes* 285
Sandcolliformes 330
Sanitheriidae 412
Sarcodina 25
Sarcoprion 161
Sarcopterygii 171,187
Saurerpetontidae 216
Sauria 259,263-269,272
Saurichthyiformes 172,177
Saurichthys ornatus 177
Saurischia 279,300,302,304,305,306,316,333
Sauriurae 329
Sauropleta 324
Sauropleura 231,232
-*scalaris* 231,232
Sauropoda 301,305,306,312-315
sauropodi viz Sauropoda 314
Sauropodomorpha 301,304-306,312,313,333
Sauropsida 13
Sauropterygia 259,273,274-278,343,345
Saurornithoididae 300,304,309,310
savci 13,19,29,54,58,61,62,65-71,77,79,81,
83-85,92,94-96,104,106,108,109,112,
114-117,119,121-127,145,209,216,243,
245,250,255,259,262,269,292,301-303,
314,347,348,356,358,360,362-372,375,
376,379,383,387,393,395,397,399,409,416,
420,424,426,435
savcovití plazi viz Therapsida
savec 120,121,124,288
Saxonellidae 395
Sazavis 337
Scaloposauridae 347,354
Scandentia 387,390,391,396
Scapanorhynchus 166
Scapherpetontidae 239
Scaphiopodidae 235
Scaphonyx 281
Scarittia 429
Scaumenacia 191
Sceletophorus 176
- (*Phanerosteon*) *biserialis* 176
Scelidosauria 301
Scelidosauridae 301,304,322
Scelidosaurus 302,305,322
- *harrisoni* 322
Scincidae 264,266
Scincomorpha 264,266
Scincosauridae 228
Scincosaurus 232
- *crassus* 232
Sciuravida 408
Sciuravidae 408
Sciuridae 408,410
Sciuromorpha 408,410
Scleromochlidae 279,280,286
Sderomochlus 286,298,326
- *taylori* 286
Sclerosauridae 246
Sclerotheracidae 217
Scolecomorphidae 240
Scolecomorphus 241
Scolecephidia 270,273,433
Scopeloides glarisianus 186
Scorpaeniformes 183
Scutellosaurus 305,317,322
- *lawleri* 317
Scutosaurus karpinskii 249
Scyliorhinus 166
Scylium 64
Sebecidae 280,288,290,291
Sebecus icaeorhinus 291
Segnosauridae 304
Seismosaurus 313,314
Selachii 156,165
Semionotidae 178,179,182
Semionotiformes 178
Semionotus 179
- *capensis* 179
Serpentes 270,272
Seymouria baylorensis 227
Seymouriamorpha 217,218,227
Seymouriidae 217,227
Shanshanosauridae 300,304
Sharovipteryx mirabilis 286
Shastasauridae 343
Shastasaurus 345
Shomronella jordanica 238
Shonisaurus 345
Shoshonius 396
Shweboemys antiqua 257
Schizaeaceae 312
Schizolepis 176
- *mazanitaensis* 172,176
Siamotyrrannus 311
Sibirhynchus 168
- *denisoni* 168
Siderops kehli 227
Sigillaria 246
Siluriformes 182,186
Silurus 186
Silvisaurus 324
Simii 395
Simimyidae 408
Simorhinellidae 347
Simosauridae 273
Simplicidentata 409
Sinemydidae 253
Sineoamphisbaena hexatabularis 268
sinice 23,202
Sinobrachyops placenticephalus 227
Sinoconodon 372,374
Sinoconodontidae 366
Sinohippus 420
Sinornis 336,337,341
Sinornithiformes 330
Sinosauropteryx prima 310
Sinraptoridae 305
Sirenia 387,390,424,426
Sirenidae 239
sirény 250,387,424,426
Sivapithecus 396,400,402
skokani 434
sleďovití 186
slepýš 269,294
sliznatky 84,103,107,132,133,135,137,138,142
Sloanbaataridae 376
slon 392,426
- africký 424
- indický 424
sloni viz slonoviti
slonoviti 314,424-426
Smilodectes 396
Smilodon 406,407
sob 413
Solenodontosauridae 217
Solenoglypha 272
Sooglossidae 235
Sorbitorhynchus 190
Sordes pilosus 295,297,298
Soricidae 12
Soricomorpha 391
Sorlestes budan 411
Soroavisaurus 337
sovy 343
Spalacotheriidae 366
Sparodus 231
Spathobatis 166
- *bugesiacus* 166
Spathorhynchus natronicus 268
Speonesydrium 190,191
Sphaerolepis 176
- *kounoviensis* 176
Sphenacodon 349,351
Sphenacodontia 346,351
Sphenacodontidae 346,348-351,353
Sphenisciformes 330
Sphenodon 72,76,263,270
- *punctatus* 262
Sphenodontia 259,262,263
Sphenodontidae 259,263
Sphenodus 165
Sphenopsida 312
Sphenosuchia 280,288-290
Sphenosuchidae 280,288
Sphenosuchus 290
Spinarichthys \b
- *dispersas* 176
Spinosauridae 300,304
Spinosaurus 311
Squalodontidae 414
Squaloidei 156,165
Squaloraja 169
- *polyspondylus* 169
Squalorajoidei 156
Squalus 73,165,166
-*acanthias* 157-159
Squamata 259,262-269,272
Squatina 165
- *dumerili* 165
Squatinactida 156,162
Squatinactis 162
- *caudispinatus* 162
Squatinoidei 156,165
Stagodontidae 383
Stagonolepididae 279,280
Stagonolepis 282
- *roberisoni* 283
Stahleckeria 354
Staurikosauria 300,306
Staurikosauridae 300,304,306
Staurikosaurus 306,307,313
- *pricei* 306
Stegocephali 209
Stegoceras 321
Stegomosuchus 290
Stegops 222
- *trivariata* 222
Stegosauria 301,305,322,323
Stegosauridae 301,304,322,323
Stegosaurus 323

- *ungulatus* 322
 stegosauři viz Stegosauria
 Stegotrachelidae 171,175
Stegotrachelus 175
 -*finlayi* 175
Stehlinia 394
Stenopelix 305,325
 Stenopterygiidae 343,346
Stenopterygius 345
 - *quadriscissus* 346
Stensioella 147
 - *heintzi* 147
 Stensioellida 145
Stereognathus 358
 Sternoptychidae 186
Steropodon 382,383
 - *galmani* 382,383
 Steropodontidae 366
Siethacanthus 160
 -*altonensis* 161
 Stephanoberycif ormes 183
 Stomatosuchidae 280,288
 Stomiiformes 182,186
 stonožky 202
 Strigiformes 330
Stromeria 340
 strunatci 26-29,32-35,37,42,43,46,113
 Struniiformes 193,195,201
Strunius 201
Strunius walteri 201
Struthiomimus 308
 Struthionidae 340
 Struthioniformes 330
Stylinodon 391
Stylohipparion 420
 Stylophora 41
 Styracocephalidae 346
Styracocephalus 353
 sudokopytníci 387,389,412-415,418
 Suidae 412
 Suiformes 413,414
 Suimorpha 412,413
Sulestes 384
 sumec 186
 sumky 45
 sumýši 27,33,37,39
Suncus etruscus 366
Superstrogrynus ultimus 227
 sviňuchoviti 415
 svišť 410,427
 Symmetrodonta 366, 371, 374, 375, 379,
 382,388,389
 symmetrodonti viz Symmetrodonta
 Symmoriida 156,160,161
Symmorium 160
 Synapsida 13, 77, 243-245, 247, 287, 294, 295
 331,346-359
 synapsidi viz Synapsida
 synapsidní obratlovci viz Synapsida
 Synbranchiformes 183
 Syngnathiformes 183,187
Syngnathus 187
Syntarsus 307
- Š
- šelmy 108,311,367,368,375,387,389,401,404
 405,412,415,428,435
 šimpanz 17,396,402
 štika 185
 štífi 144
- T
- Tabulata 251
Tadarida 394
 Taeniodontia 387,391
 Taeniolabidae 376,377
 Taeniolabidoidea 376
 Tachyglossidae 366
Tachyglossus 381
Tamandua tetradactyla 432
 Tangasauridae 259
Tangasaurus 262
 taný 387,391,396
Tanyrhynchichthys 176
 - *mcallisteri* 172,176
 Tanystropheidae 259,281
Tanystropheus 280
 - *longobardicus* 281
Tanytrachelus 280
 Tapinocephalia 346
 Tapinocephalidae 346,350,353
Tapinosteus 150
 tapír 418,425,427
 -jihomoerický 421
 Tapiridae 418,420-422
 tapírovití 418
Tapirus terrestris 421
 tapíři viz Tapiridae
 tarbikovití 408
Tarbosaurus 302,311
 -*efremovi* 311
 Tarrasiiformes 172,176
Tarrasius 176
 - *problematicus* 176
 Tarsiidae 395,396,397
 Tarsiiformes 395
 Tarsipedidae 384
 Taxodiaceae 312
 Tayassuidae 412
 Tegeolepidae 171
Technosaurus 316
 Teiidae 264,266
Teihardina 396,397
 Teleosauridae 280,288,290
Teleosaurus 290
 - *cadomensis* 290
 Teleostei 61,79,81-83,103,109,118,120,121,
 171,174,178,179,181-187,218
 Teleostomi 145,169
Telmabates 341
 Temnospondyli 11, 19, 209, 213, 214, 216,
 218-225,227,234,235,236,239
 temnospondylní obojživelníci viz Temnospondyli
Tenrec 391,399
 Tenrecidae 387
 Tenrecomorpha 391
 tenrek viz *Tenrec*
 Teratornithidae 343
 termiti 427,430
Terrestrisuchus 289
 - *gracilis* 289
Tersomius 222
 - *texensis* 222
Tesseraspis 136
 Testudinata 244,245,253,256,258
 Testudinidae 253
 Testudinoidea 257
Testudo 258
Tetoniuss 396,398
Tetraceratops 351
 - *insignis* 351
Tetralophoidon 426
 - *grandincisivum* 426
 Tetraodontiformes 183,186,187
 Tetrapoda 16, 54,59,77, 82, 83, 85, 89, 92,108,
 111, 112, 114, 116, 118, 123-127, 143, 145,
 187,202,204-206,209,210,215,216,227,235
 tetrapodi viz Tetrapoda
Teutomantis 430
Thadeosaurus 262,274
 - *colcanapi* 262
 Thalassemyidae 253
 Thalattosauria 259,261,279
 Thalattosauridae 259
 Thaliacea 43
Thaumastosaurus 237
 - *bottii* 238
Thaumatosaurus 276
 Thecodontia 279, 280, 282-286, 289, 295, 298,
 301,316,326,331,333,344
Thecodontosaurus 312
 thekodonti viz Thecodontia
 thelodonti 132,134,141,142
Thelodus 141
 - *parvidens* 142
Theosodon 411
 Therapsida 13, 62,112, 234, 243, 253, 287, 295,
 346,350-360,364,366,371,372
 therapsidi viz Therapsida
 therapsidní plazi viz Therapsida
 Therezinosauridae 300,304
 Therezinosauroida 305
 Theria 13, 366, 369, 371, 373, 374, 378, 379,
 381-383
 Theridomyidae 408
 Theriodontia 347,350,351,354
 Therocephalia 287,347,350,354,356
 Theromorpha 346
 Theropoda 300,302-311,333,339
 theropodní dinosauři viz Theropoda
 Theroteinidae 374
Thescelosaurus 302
Thoatherium 411,429
Thomashuxleya 429
Thomasia 372,377
 Threskiornithiformes 330
Thrinaxodon 350,357,372,374
 - *liorhinus* 357
 Thrinaxodontidae 350
Thrissops formosus 185
 Thyronomyidae 408
Thuringothyris 247
 - *mahlendorffae* 248
Thursius 196,197
 Thylacinae 384
Thylacinus 386
 - *cynocephalus* 386
 Thylacoleonidae 384
 Thylacosmilidae 383
Thylacosmilus 386
 - *atrox* 386
 Thyropteridae 393
Ticinosuchus 284
 -*ferox* 283
 Tillodontia 387,391
 Tinamidae 340
 Tinamiformes 330
 tinamy 341
Tinea 186
Titanohyrax 427
Titanophoneus 350,353
 - *potens* 352
 Titanosauridae 301,304,305,313,315
 Titanosuchia 346
 Titanosuchidae 346,353
 Titanotheria 422
Titanus 343
 Tokosauridae 217
Toretocnemus 345
Torosaurus gladius 326
Torpedaspis 136
 - *elongata* 136

- Torpediniformes 156,167
Torpedo 78
 Toxochelyidae 253
 Tragulidae 413
Traquairichthys 155
 - *pygmaeus* 155
 Traversodontidae 347,350,358
Tremataspis 140,141
 Trematochampsidae 280,288
 Trematopsidae 216
 Trematosauridae 217,223,225
 Trematosauroidea 217
Trematosurus 225
 - *brauni* 223
 treskovití 186
 Triadobatrachidae 234
Triadobatrachus 236
 - *massinoli* 237
 Trialestia 288
 Trialestidae 288
Triassocheilus 256
 - *dux* 256
Triazegacanthus 154,156
 - *affinis* 155
Tribosphenomys 411
Triceratops 325,326
 - *brevicornis* 325
 - *prorsus* 325
Triconodon 378
 Triconodonta 366,371,373- 375,378,379,382,
 389,390
 Triconodontidae 366
 Trigonostylopoidea 428
 Trihecatontidae 228
Trichechus 426
 trikonodonti viz Triconodonta
 trikonodontní savci viz Triconodonta
 Trilobita viz Trilobita
 trilobiti 25,26,251,252
 Trilophosauria 259,279-281
 Trilophosauridae 259
Trilophosaurus 280
 - *buettneri* 281
 Trimerorhachidae 216
 Trimerorhachoidea 216
Trinitichelys 257
 - *hiatti* 258
 - *rostratus* 258
 Trionychidae 253,258
 Trionychoidea 258
Trionyx 258
 Trirachodontidae 347
 Trissolepididae 172,176
Tristychius 163
 - *arquatus* 163
 Tritheledontidae 347,350,359,372
Triturus 54,240
 Tritylodontidae 347,350,358,359
 trnoploutví viz Acanthodii
 Trogoniformes 330
 Trogonophidae 264
 Troodontidae 305
 Tropicidophiidae 270
 Tsaganomyidae 408
 Tseajaiidae 217
 Tubulidentata 387,390,427,428
 tučňáci 273
 Tuditanidae 228,229,230
 Tuditanomorpha 228
Tuditanus punctulatus 230
 tuleni 274,407
Tulerpeton 203,205,209,211,216
 tuňáci 344
 Tunicata 27,43

Turinia 142
 turovití 413,414
 Tylopoda 412,413,414
Tylostotriton 434
Typhlonectes eiselti 241
 Typhlonectidae 240
 Typhlopidae 270
Typhlops 273
 Tyrannosauridae 301,304,305,310,311
Tyrannosaurus 302,303,310,311
 - *rex* 311
Tyto 343

 V
 Uarbychthyidae 178
 úhoř 118,185,344
 úhoři viz úhoř
Uintatherium 392
Umbra 185
 - *prochazkai* 185
 Ungulata 411
 Ungulatomorpha 411
Uraniacanthus 153
 - *spinosus* 153
 Uranolphidae 187
 t/ranofop/ius 188,190,191
 Urocordylidae 228,231
Urocordylus 231,232
 Urodela 208,209,239
 Urochordata 27,43
 Uronemidae 187
Uronemus 191
 Uropeltidae 270,273
Ursavus 405
 Ursida 404
 Ursidae 405,406,407
 Ursoidea 405
Ursus 405
 - *spelaeus* 405
 Uruguaysuchidae 280,288
Utaetus 431
Utaherpeton 228,230
 Utatsusauridae 343,345
Utatsusaurus 345
 - *hataii* 345
 úzkonosí 399

 vačice 65-68,370,379
 vačice opossum 385
 vačicovití 383,385
 vačíkovití 384
 vačnatci 77,85,128,362,367,369,378-386,388,
 397,404
 vakoveverkovití 384
 vakovlk 386
 vakovlkovití 384
Valdotriton 239
 varan komodský 294
 varani 267,270,293,347,362
 Varanidae 264,267
 Varanoidea 247,264,266,267
Varanops 348
 - *brevirostris* 348
 Varanopseidae 346,348
Varanus comodoensis 267
 - *salvator* 267
Varhostichthys 186
 - *brevis* 186
 vejcorodí 77,366,367,369,378,379,383
 velbloudi 430
 velbloudovití 412
 velemlok 433
Velociraptor 303,309,327

 - *mongoliensis* 309
 velryba grónská 417
 velrybovití 415
Ventastega 203,209,211
 - *curonica* 211
Venyukovia 350,353
 - *prima* 353
 Venyukoviamorpha 346,353
 Venyukoviidae 346,450,353
 Vermilingua 431
 Vertebrata 27,51
Vespertiliavus 394
Vespertilio 394
 Vespertilionidae 393,394
 Vespertilionoidea 393
 veverkovití 408
 veverky 410
 Victoriapithecidae 395
Victoriapithecus 396
Vieraella 235
Vincelestes 380
 - *neuquenianus* 381
Vinciguerria obscura 186
 Viperidae 271-273
 Viverravidae 404-406
Viverravus 405
 - *minutus* 405
 vlci 415
 volavky 335
 Voltziales 312
 Vombatidae 384
 vombatovití 384
 vorvaňovití 415
 vráskozubí viz Labyrinthodontia
 vršenky 45
 vrubozobí 320
Vulcanodon 313
 Vulcanodontidae 301
 vyšší primáti 395,398,399

 W
Walkeria 305
Wallia 394
Watsonichthys 175
 - *sphaerosideritarum* 175
Westlothiana 212
 - *lizziae* 212
 Whaitsiidae 347
 Whiteiidae 193
Wodnika 163
 - *striatula* 163
Wortmannia 391
 Wuttagoonaspina 145
Wyleyia 340
 Wyniardiidae 384,386

 Xantusiidae 264
 Xenacanthida 156,158,160,162,163,168
Xenacanthus 158,162,163
 - (*Triodus*) 163
 - (*Triodus sessilis*) 162
 Xenarthra 387,430,431,432
 Xenopeltidae 270,273
Xenopus 19,86,91,237
 Xenosauridae 264
 Xenungulata 387,428
 Xiphodontidae 412
Xylacanthus 153
 - *grandis* 152

 Yalkaparidontidae 386
Yaverlandia 321

<i>Youngina</i> 261,262,274	zajícovití 408	207,208,222,223,234-236,238,239,241,433
- <i>capensis</i> 261	<i>Zalambdalestes</i> 388,390	žahavci 26,34,35,42,99,130
Younginidae 259	- <i>lechei</i> 389	žaludovci 33-35,37,40,49
Younginiformes 261	<i>Zalambdalestidae</i> 387,389	žaludovec viz žaludovci
Youngolepididae 192,197	<i>Zatrachyidae</i> 217,222	želva viz želvy
Youngolepiformes 192	<i>Zatrachys</i> 222	želvy 15,70,84-86,108,120,121,205,244,245,
<i>Youngolepis</i> 197	<i>Zegdoumyidae</i> 408	248,249,253,254,256,258,264,287,362,367,
- <i>praecursor</i> 197	<i>Zeif ormes</i> 183	382,433
<i>Yungavolucris</i> 337	<i>Zhelestes</i> 411	žirafa 314
<i>Yunnanozoon lividum</i> 49	- <i>temirkazyk</i> 411	žirafovití 413
	<i>Zhelestidae</i> 411	živočišné houby 25
<i>Zaborichthys</i> 175	zlatokrti 391	žraloci 33,61,69,70,73,74,76,79,83,85,91,
<i>Zaglossus</i> 381	<i>Zonuridae</i> 264	103,107,111,114,118-122,129,153,156,
zajíc 409		157,160-163,165-168,170,247,293,346,
zajícovci 387,388,408,409	Ž	362
	žáby 19,72,75,89,91,105,125,127,143,205,	žralok viz žraloci

Věcný rejstřík

- A
- a. axillaris 126
- brachialis 126
 - afferens 121; viz aa. branchiales afferentes; přírodně žaberní arterie
 - efferens 121; viz aa. branchiales efferentes; odvodně žaberní arterie
 - carotis communis 121; viz krkavice
 - - externa 119-121,124,125,192
 - - interna 116,120,121,124-126
 - caudalis 120; viz ocasní arterie
 - cerebralis 192
 - anterior 192
 - media 192
 - coeliaca 120,125,192
 - efferens 120,124
 - femoralis 126
 - hypobranchialis 119,192
 - iliaca120,126
 - ischiadica 126
 - lingualis124,192
 - mesenterica 125,192
 - anterior 120
 - - posterior 120
 - orbitalis 124,192
 - peronea 126
 - poplitea 126
 - pseudobranchialis efferens 192
 - pulmonalis 121, 124, 192; viz arteria pulmonalis; arteriae pulmonales; plicní arterie
 - stapediales 125
 - subclavia 120,122,125,126,192
 - - anterior 124
 - submentalis 192
 - velaris 121
- aa. branchiales afferentes 114,192; viz a. branchialis afferens; přírodně žaberní arterie
- efferentes 114; viz a. branchialis efferens; odvodně žaberní arterie
 - efferentes 124; viz arteriae efferentes
- abdominální pór 48; viz poruš abdominalis
- abducens 101; viz n. abducens; nervus abducens; n. VI; odtahovací nerv
- abdukce 65
- končetin 376
- abiotické faktory 362
- abomasum 414; viz slez
- aborální ektoderm 41
- zóna 42
- abrazní plošky 10
- accessorius 101; viz n. accessorius; přídatný nerv
- acelulární aspidin 142
- dermální kost 152
 - dermální štít 60
 - kost 132,135,153,159,168
 - struktura 60
- acetabulum 206, 284, 289, 297, 301, 302, 304, 321,323,330
- acetaldehyd 22
- acetylcholin 370
- acrococoroid 327,335
- actinotrichia 61
- adamantoblasty 51
- adaptabilita 410
- adaptace 16,18,79,232
- hlodavců 410
 - jako proces 18
 - k nočnímu způsobu života 394
 - na rostlinnou potravu 424
 - zubů 424
- adaptivní radiace 27,351,386
- addukce 65
- adduktor viz adduktory
- adduktory 76,243
- mandibuly 287
 - spodní čelisti 174,256,257,364,404
 - žaberních oblouků 77
- adenohypofýza 90,115,116,130
- adrenalin 118,370
- adult viz adultus
- adultus 16
- aerobní bakterie 23
- aferentní arterie 129; viz a. afferens; aa. afferentes; přírodně arterie
- funkce 98
 - nervová vlákna 98
- afričský kontinent 427
- Afrika 180, 185, 191, 202, 229, 231, 247, 249, 250, 256, 258, 262, 268, 281, 282, 284, 292, 307,309,314,315,316,323,334,356,385,393, 394, 398- 400, 402, 426, 427, 428, 430, 434, 435
- Achillova šlacha 68,69
- akomodace 109
- akrodontní dentice 62,262,263,265
- akrochordální destička 58
- akromiální část lopatky 67
- aktivita živočicha 293
- aktivní let 17,295,326,329,330,338
- pohyb 43,50,111,129
- aktuopaleontologická pozorování 208
- akusticko-laterální systém 94,96
- alb 227
- alisphenoid 58,88,371,373,381
- Aljaška 363
- Allamoore 24
- allantois 242,243,333,368,387,388
- alpínské vrásnění 433
- alpínský ledovec 433; viz alpský ledovec
- alpský ledovec 434
- Alpy 186,261,274,345,433
- alternující výměna zubů 318
- alula 336
- alveola62,115,343,344
- alveolární zuby 61,62,338
- alveoli viz alveola
- Alžírsko 272
- ambulakrální rýha 35
- soustava 38
- amficoelní centrum viz amphicoelní obratlová centra
- obratle 240,337,343
 - obratlová centra 55,56,230,266,344
 - tvar obratlových center viz amphicoelní obratlová centra
- amfistylie89,158,160
- amgan 25
- aminokyseliny 19,21,22
- amnion 242,333,388
- amniotní obratlovci 66,71,77
- obratlovec viz amniotní obratlovci
 - vajíčko 245
- amniová dutina 242,333,387,388
- tekutina 242
- amoniak 21
- ampulla 103
- anterior 103
 - lateralis 103
 - posterior 103
- anaerobní heterotrofní bakterie 23
- prostředí 21; viz anoxické prostředí; bezkyslíkaté prostředí
- anageneze 362,389
- anální otvor 38-41, 72, 85, 368; viz řiť; řitní otvor
- ploutev 151,158,198; viz řitní ploutev
 - spojka 31
 - analýza bílkovin 26,42
 - nukleových kyselin 26,42
- anapsidní lebka 243,244
- plazi 245
 - typ lebky viz anapsidní lebka
- anastomosis iliaca 126
- subcardinalis 126
- anatomická struktura 204
- anatomické znaky krokodýlů 289
- anatomie 436
- larev 43
- Anglie 24,153,155,162,169,178,179,184,225, 226,239,241,263,266,291,299,318,321,322, 341,345,346,358,373,380,397,398
- angulare 260, 268, 307, 311, 331, 345, 349, 351, 352,359,364,365,373,378,380
- angulus mandibulae 370
- animální pól vajíčka 242
- annulus tympanicus 389
- anocleithrum 178,194,205,211
- anorganická složka ekosystému 18
- anorganické prostředí 21
- anoxicita 253
- anoxická událost 252
- anoxické prostředí 23, 41; viz anaerobní prostředí; bezkyslíkaté prostředí
- Antarktis 149,183,202,248,298,303,312,314, 324,355,356,385,386,393,428
- anthropogenní faktor 435
- anthropoidní primáti 398
- antigeny samčího rodičovského organismu 388
- Antoingt 433
- antorbitale 182,385
- antorbitální okno 282, 284, 288, 289, 290, 295, 298,301,311,314,316,319,32,344
- anulární chrupavka 139,142
- anus 27, 36, 37, 44, 84, 113, 368; viz řiť; řitní otvor
- aorta 52,53
- dorsalis 31,80,119-121,124,125,284; viz dorzální aorta

- ventralis 46,119-123,125,192; viz břišní aorta; ventrální aorta
- aortální oblouk viz aortální oblouky
- oblouky 73,74,120,121,122,125; viz arteriální žaberní oblouky
- apikální čepička 270
- orgán 41; viz apikální smyslový orgán
- smyslový orgán 40,41
- aponeurosis palmaris 66; viz aponeuróza; dlaňová aponeuróza; palmární aponeuróza
- aponeuróza 66,67,69
- apoptóza 63,64
- apozice 61
- apoziční růst 37,137,146,172
- apt 167,227,228,252
- apt-alb311
- apteria 328; viz zažiny
- aquaeductus Sylvii 96
- arachnoidea 96,97; viz pavučnice
- arboreální hominid 404
- teorie 326,329
- způsob života 333,401
- živočich 335
- arborikolní ještěři 265
- arcus branchiales 88, 114; viz žaberní oblouk; žaberní oblouky
- Arcy-sur-Cure 403
- area centralis 109
- Argentina 285,295,300,304- 307,336,337,338, 343,359,380,381
- archaičtí kopytníci 411
- primáti 396-398
- archaikum 22
- archencephalon 89,90,129
- archenteron 27, 28, 29, 30, 90,111,131; viz prvostřevo
- archipallium 92,93
- aridizace 234,251
- klimatu 18,208,227,401
- aridní klima 402
- oblasti 320
- prostředí 79
- Arizona 240,241,305,317
- arteria afferens 33; viz a. afferens
- caudalis 125; viz a. caudalis; ocasní arterie
- efferens 33; viz a. efferens
- pulmonalis 120,123; viz plicní arterie
- renalis 80
- arteriae 119; viz tepny
- afferentes 119; viz aa. afferentes
- efferentes 119; viz aa. efferentes
- pulmonales 123; viz plicní arterie
- arteriální oblouk 5 121
- oblouk 6 125
- arteriální oblouky 119, 120, 123, 129, 204; viz arcus branchiales; žaberní oblouky
- sfinktery 270
- systém 204
- žaberní oblouky 121; viz arcus branchiales
- arteriola afferens 78
- efferens 78
- articulare 88, 89, 106, 143, 185, 207, 266, 331, 345, 349, 352-354, 356, 357, 359, 364, 365, 372,373,375,380
- articulare-supraangulare 268,307
- artikulace 308
- artikulační hlavice 343
- asexuální rozmnožování 23
- Asie 180,185,203,227,247,258,265,266, 273, 284,286,298,308,314,319,321,323,325,334, 337, 373, 376, 384-386, 392, 393, 397, 400, 402, 407, 410, 411, 413, 416, 420-422, 429, 431,434
- asociační centra mozkových hemisfér 92
- aspidin 60,136
- asteroid 360
- astragalus 279,297,301,302,306,307,317,322, 410,411,413; viz kost hlezenní
- asymetrické larvy 49
- asymetrie praporu 310
- atdaban 25,26
- Atlantik viz Atlantský oceán
- Atlantský oceán 397,399,408
- atlas 217,248,371
- atmosféra 22,24
- Jupiteru 22
- Saturnu 22
- atmosférický kyslík 119
- atriální sifon 43,44,45
- atrioporus 32,46,47,48
- atrioventrikulární chlopně 123
- atrium 43,46,48,119,122; viz předsíň
- dextrum 123; viz pravá předsíň
- sinistrum 123; viz levá předsíň
- auriculae laterales 94
- auricularia 39
- Austrálie 22-24, 135, 136, 148, 162, 190, 197, 198, 202, 203, 209-211, 216, 223, 227, 228, 257,267,273,282,303,307,324,337,341,382, 383,385,386,388,393,394,428,435
- australská oblast 381
- autochtovní terestrický australský placentální savc 385
- autonomní eferentní vlákna 101
- ganglia 99,118
- inervace těla 91
- nervy 99
- systém 98,99; viz vegetativní soustava; vegetativní systém
- autopalatinum 146; viz pars autopalatina; pars autopalatina palatoquadrate
- autopodium 65,66,332
- autoreprodukce 22
- autostylie 147,187,189
- autotomie 247,250,269,270
- autotrofie 24
- autotrofní živočichové 24
- autun 154
- avifauna 343
- axiální komplex 44
- lalok 196
- skelet 135; viz osový skelet
- somatické svalstvo 69
- svalstvo 41,70,71,129; viz svalstvo trupu; trupové svalstvo
- svaly 69; viz axiální svalstvo; svalstvo trupu; trupové svalstvo
- axis 217
- axocoel 28,38,39
- axony sensorických nervů 44
- B**
- baculum 128
- bahnitý podklad 425
- bachor 413,414; viz rumen
- bajocian 241
- bakterie 23
- Baltica 25
- Barrande 148
- barrem 335
- barvoměna 118,294
- barvozměna viz barvoměna
- basale viz basalia
- basalia 88,153,158,160,163,170,171,174; viz basibranchialia
- basibranchialia 76,88,188; viz basale
- basibranchiale 2 74,87
- basibranchialia 51; viz basalia
- basihyale 188
- basikraniální destička 51
- sval 98
- svaly 74,75
- basikranium 378
- basioecipitale 58,214,372,373
- basisphenoid 58,352,372,373,381
- Bavorsko 165,180,181,265,266,308,313,334
- bazální destička 58,194
- ganglia 92,93
- membrána 105
- nervová pleteň 42
- báze DNA 19
- lebeční 58,59,124,287,365,398,401
- lebky viz báze lebeční
- mozkovny 74,375,389,401
- plakoidní šupiny 156,158
- bederní obratle 296,370,431
- běh 354,401
- běhák ptáků 86
- Bechlejovice 185,385
- Belgie 180,239,268,273,318,397
- Belcher 22
- bělma 58,59,108-110; viz sciera; skiera
- Belt 22
- benthický způsob života 151
- Bergamo 326
- Beringová expedice 426
- úžina 421
- Beringovy ostrovy 426
- bezkrídly hmyz 144
- bezokyslíkaté prostředí 21, 22; viz anaerobní prostředí; anoxické prostředí
- bezobratlí 119,150,202
- bezplícnatí obojživelníci 241
- bérec 68
- bílá hmota 96,97; viz substantia alba
- bilaminární blastocyty 369
- bilaterální souměrnost viz bilaterální symetrie
- symetrie 38,46,48
- Bílé moře 24
- bílek 331,333
- bílkoviny 19; viz proteiny
- bílkový váček 52
- biodiverzita 18
- biologická systematika 11,14
- biologický systém 13
- biologie 436
- dinosaurů 302
- biomineralizace 24,25,50
- biostratigrafie 251,312
- biota 363,435
- bipedie 317
- bipední formy dinosaurů 301
- chůze 326,402
- pohyb 284,301,315,316,331,401
- pozice 312,318
- primáti 302
- savci 72,91
- theropodi 326
- bipinnaria 39,42
- biseriální archipterygium 158,162,163
- Bitter Springs 22
- bituminózní břidlice 163
- blanitý hlemýžď 104,105
- labyrint 99,101-104,138
- blastemy 64,65,270
- blastém 364,365
- blastémové buňky 270
- blastocoel 28
- blastoporus 27,28,34,38,40,41,110; viz prvousta
- blastula 16,27,28,242
- Blízký východ 427

- blokáda osifikačního procesu 207
 bloudivý nerv 101,102,370; viz desátý hlavový nerv; n. vagus; nervus pneumogastricus; nervus vagus; n. X; vagus
 BMP 19; viz bone morphogenetic proteins
 bodce na ocase 322
 Bolívie 136,185,240,241,399
 boltec 106
 bone morphogenetic proteins 19; viz BMP; kostní morfogenetické bílkoviny
 Boningen 433
 Boskovická brázda 155,175,226,350
 Botallioho spojka 121
 botom 25
 Bowmanův váček 78,79,80
 bradový výběžek 403
 brachia conjunctiva 95; viz brachium conjunctivum
 - pontis 95; viz brachium pontis
 brachiace 401
 brachiolaria 39
 brachium conjunctivum 94; viz brachia conjunctiva
 - pontis 94; viz brachia pontis
 brachiae 114; viz žábry
 branchiale 88; viz branchialia
 branchialia 88,105; viz elementy žaberních oblouků
 branchiální aparát 138
 - deska 137
 - destičky 135
 - hlavový nerv 100
 - chrupavky 132
 - otvor 137; viz branchiální otvory
 - otvory 138,142
 - ploténka 74
 - skelet 133,211,240
 - svaly 74, 75, 102; viz svalstvo žaberních oblouků; žaberní svalstvo; žaberní svaly
 branchiostegální paprsky 173, 198; viz radii branchiostegi
 bránice 29,54,77,115,370; viz diaphragma
 brázdy 93; viz gyri
 Brazílie 241,292,297,304,306,307
 brk 327,328; viz calamus
 bronchi 114; viz průdušky
 bronchioli 114; viz průdušinky
 Broumov 175
 Broumovsko 155,163,220
 brvy 46,49,50,129; viz cirri
 brzlík 81,117; viz thymus
 Březina u Moravské Třebové 163
 břišní aorta 31; viz aorta ventralis; ventrální aorta
 - část coelomové dutiny 54
 - dutina 53,70,71,84,314,345,369,370
 - kožní vak 385; viz marsupium
 - pár ploutví 48,147,155,181,199
 - ploutev 64,173; viz břišní ploutve
 - ploutve 84,151,158,160,168,181
 - stěna 72
 - vak 332
 - žebra 62,274,314,356,357; viz gastralía
 bubínek 106,213,217,247,364; viz tympanum; sluchový bubínek
 bubínková blána 213; viz membrána tympani; membrána tympanica
 bucohypofyzální kanálek 90
 bulbilli 31,46; viz srdíčka
 bulbus arteriosus 119,120
 - olfactorius 90-92,107,133,141
 buněčné jádro 19,23,24
 buňky neurální lišty 87,88
 burgesská fauna 49; viz fauna burgesských břídlíc
 burgesské břídlíce 49,50,131,132
 bursa Fabricii 85
 - omentalis 55
 býložravci 243, 354, 431; viz herbivoři; herbivorní typy
 býložravé formy 306

 C
 calamus 328; viz brk
 calcaneum 69,297,298,302,306,307, 310,317, 322
 campotrichia 192
 canini 62,366,376; viz špičky
 carapax 254; viz karapax
 cardia 113; viz česlo
 carpale 328
 - lunatum 332
 carpalia 309,335,344; viz carpale; karpální elementy
 carpometacarpus 335
 carpus 209,218,332; viz karpus; zápěstí
 cartilago arytеноidea 88,89
 - cricoidea 88,89
 - puboischia dica 158
 - thyroidea 88,89; viz chrupavka štítná
 cavitas cranii 59
 cavum cranii 59; viz cavitas cranii
 - epiptericum 371
 - praecerebrale 158
 - subarachnoideale 97
 celosvětové oteplení 26
 - rozšíření 393; viz kosmopolitní rozšíření
 - vymírání 435; viz globální vymírání
 celulární kost 145,146,151,153,159
 celulóza 113,419
 cement 420,424,425,428
 cementová vrstva 419
 cenoman 167,252,272,385
 centra obratlů 164,217; viz obratlové centrum
 - statoakustického vnímání 134
 centrale 347
 centrální deska 146
 - jádro mozečku 94
 - nervová soustava 27,45,51,89,129; viz centrální nervový systém; CNS
 - nervový systém 47,52,89,96,102; viz centrální nervová soustava; CNS
 centrum viz centrum obratle
 - obratle 54,55,57,229,314; viz obratlové centrum
 - zrakových reflexů 94
 ceratale 88; viz ceratobranchiale
 ceratobranchiale 76, 88, 89, 152, 158, 207; viz ceratale
 - čelistního oblouku 143; viz ceratomandibulare
 - hyoidního oblouku 88; viz ceratohyale
 ceratobranchialia 77,88,188,240
 ceratohyale 88,158,178,188,200,211; viz ceratobranchiale hyoidního oblouku
 ceratohyalia viz ceratohyale
 ceratomandibulare 143; viz ceratobranchiale čelistního oblouku
 ceratotrichia 61,156,158,160
 cerebelární část mozku 335
 cerebellum 90,91,94,95,141,297; viz mozeček
 cerebrospinální tekutina 91; viz liquor cerebrospinalis; mozkomíšní mok; mozkomíšní tekutina
 Cérin 166
 cévnaté rostliny 144
 cévnatka 108,109; viz chorioidea
 cévní oběh 370
 - pletěň 91
 - soustava 43,46
 - systém embrya 242
 - zásobení hlavy 124
 - končetin 125
 - kosti 336
 - mozkou 124
 - - plíc 120
 - - těla 125
 cévy 269
 ciliární tělísko 109,110; viz ciliární sval
 - sval 109,110
 - výběžek 109
 cingulum 324
 cirkulace krve 204
 cirkumflexe 65
 cirri 46,47,50; viz brvy
 clavicula 173,174,178, 182,188,195, 205, 254, 256, 273, 274, 289, 302, 332, 382; viz klíční kost; kosti klíční
 cleithrum 173-175,177,178,184,185,188,194, 195,196,205,256
 clitoris 84,368
 cloaca 84,367; viz kloaka
 CNS 86, 129; viz centrální nervová soustava; centrální nervový systém
 coeloblastula 45
 coelom 27-30, 32, 35-38, 41, 51-54, 73, 74, 80, 82, 83,114,119,129,242; viz druhotná dutina tělní
 coelomová arterie 36
 - dutina 29,34-36, 40, 43,51-55,64,78, 80,83, 84,102,119,126,369; viz coelomové dutiny
 - tekutina 78
 coelomové dutiny 73,82; viz coelomová dutina
 - trubice 74
 - váčky 28,53; viz coelomové váčky
 coelomový epithel 118
 - váček 27,30; viz coelomové váčky
 Cochlea 104,374,375,378,379,380,382; viz hlemýžď
 colliculi inferiores 94
 - superiores 94
 Colorado 309,314,315,334
 columella viz columella auris; kolumela; sluchová kůstka
 columella auris 88, 89, 105, 106, 219, 233, 239, 246,247,271,331,351, 352,359,364; viz kolumela; sluchová kůstka
 columna vertebralis 57; viz páteř
 columnae 95
 commissura anterior 93; viz přední komisura
 - iliaca 126
 - posterior 90
 condylus occipitalis 372; viz týlní hrbole
 conjunctiva 108,109; viz spojivka
 conus arteriosus 119,122,123,192; viz tepenný násadec
 coprodeum 368
 cor 119; viz srdce
 coracoid 66,67,152,273,274,289,296,298,310, 327,329,332,334,336,348, 382; viz kost krkavčí
 corium 59; viz škára
 cornea 108,109; viz rohovka
 cornu hyoidei 364
 - minus hyoidei 365; viz malý roh jazyčky
 - trabeculae 58; viz trabekulární rohy
 cornua anteriores 89; viz přední rohy jazyčky
 - posteriores 89; viz zadní rohy jazyčky
 - trabecularum 58; viz cornu trabeculae; trabekulární rohy
 coronoid v/z coronoidy
 coronoidy 143,266,268,271,373,375; viz koronoidy; ossa coronoida

- corpora cavernosa penis 367
 - geniculata 92
 - lutea 369
 - mammilaria 91
 - quadrigemina 94; viz čtvrohrbolí
 corpus callosum 93
 - cavernosum 84
 - cerebelli 94,95
 - geniculatum laterale 92
 - - mediale 92
 - hyoidei 89; viz tělo jazyky
 - spongiosum 84
 - striatum 92,93
 - ultimobranchiále 117
 corpusculum renis 78; viz ledvinové tělísko
 cortex 82,118,369; viz mozková kůra; pallium
 Cortiho orgán 104,105
 - ústrojí 101; viz Cortiho orgán
 costae 332; viz žebra
 costalia 254
 Cowperovy žlázy 84
 crista ampullaris 103,104
 - na humeru 297
 - sterni 327,332,336
 - supinatoria 351
 crura cerebri 94
 crus brevis 364
 - longum 364
 cunéiforme 328,332
 cutis 59; viz derma; kůže
 cykas 334
 cykloidní šupiny 61,150,151,171,174,184,196,
 199
 cylindrické buňky 59
 cytoplasma 60,242
- Č**
 Čad 402
 Čechy 199,304,434
 čelisti 76, 100,122,129,142,143,145,146,149,
 150,153,184,187,204,243,247,250,253,255,
 256,258,271,313,320,324,326,331,334,343,
 350,351,354,379,402,410,423,427,430,432
 čelistní (mandibulární) oblouk 365; viz mandi-
 bulární oblouk
 - adduktory 179
 - aparát 142,239
 - kloub 13, 77, 89,101,143,178,179, 200, 240,
 243, 264, 289, 292, 312, 313, 347-349, 354,
 357,358,375,380,383
 - klouby 359,364,365
 - kosti 354
 - oblouk viz čelistní žaberní oblouk
 - somit 74
 - sval viz čelistní svaly
 - svalstvo 74,410,432; viz čelistní svaly
 - svaly 100,239,243,354,370
 - - hlodavců 410
 - zuby 351
 - žaberní oblouk 142,364
 čelo 403
 čenich 77,357
 čepec 413,414; viz reticulum
 čepovec 248; viz epistropheus
 černé komíny 21
 červené usazeniny 22
 Červený Kostelec 304
 česká křída 199
 Česká republika 148, 155, 163, 165, 175, 176,
 185, 186, 199, 215, 220-223, 226, 227, 230,
 231,233,261,265,266
 České středohofí 186
 Český masiv 361
 česlo 113,414; viz cardia
- Česka 68; viz patella
 četnost 312
 Čcheng-tiang 49,131
 čich 92,93,129,160,375,390,393,401
 čichová buňka 107
 - centra 91
 - oblast 74,158,193
 - pouzdra 58,59,111,193,194
 - sliznice 107
 čichové dráhy 91,92
 - kapsuly 160; viz čichová pouzdra; ethmoidál-
 ní pouzdra
 - laloky 375, 378; viz lobi olfactorii; lobus ol-
 factorius
 - nervy 133; viz čichový nerv; nervus olfactori-
 us; olfactorius
 - orgány 94,131
 - plakody 100,141
 - pouzdro 63,172; viz ethmoidální pouzdro
 - pouzdro lebky 107,132,158; viz čichové pou-
 zdro
 - váčky 86,149; viz čichový váček
 - vlásky 107
 čichový epitel 92,96,99,106,107,108,149; viz
 epitel čichového orgánu
 - nerv 95, 99,100,102; viz čichové nervy; ner-
 vus olfactorius; olfactorius
 - orgán 58, 91, 92, 99, 107, 111, 133, 135, 138,
 140,141
 - váček 75,90,91,111; viz čichové váčky
 Čína 25,26,49,157,170,189,190,197,201,227,
 249,251,268,282,284,290,292,304,310,314,
 321-323,329,333,335,337,340,344,345,355,
 356,358,372-374,378,398,402,405,406,415
 činnost mikroorganismů 414
 - srdce 370
 čipky 109
 článek 2. prstu 328
 články 3. prstu 328
 - prstů 66,206,344,406,407,410,418
 členění mozku 90
 - žaberního oblouku 88
 - žaludku 113
 čočka 91,108,109,110; viz lens; oční čočka
 čtverohrbolí 94; viz, corpora quadrigemina
 čtvrtá komora 96, 98; viz čtvrtá mozková ko-
 mory; ventriculus quartus
 4. komora 91; viz čtvrtá mozková komora; ven-
 triculus quartus
 čtvrtá mozková komora 95; viz čtvrtá mozková
 komora; 4. komora; ventriculus quartus
 čtvrtohory 251,434
 čtvrtý hlavový nerv 100; viz n. trochlearis; n. IV;
 nervus trochlearis
 -prst 295,326
 čtyřhlavý sval stehenní 67; viz m. quadriceps
 femoris
- D**
 Dalmácie 267
 definice savců 366
 definitivní ledvina 82
 - zub 424
 degenerativní procesy 47
 dehydratace organismu 79
 děkanské trapy 252
 děloha 83,367,368; viz uterus
 dendrity 48; viz dostředivá nervová vlákna
 dens 61; viz zub; zuby
 dentale 143, 145, 173, 182-185, 187-189, 194,
 207, 224, 256, 260, 266, 268, 271, 295, 307,
 311-313, 325, 331, 345, 352-354, 356, 357,
 359,364,365,372,373,375,377,381,382
 dentalia viz dentale
- dentální desky 168,188,189,190,192; viz zubní
 desky
 - destičky 88
 dentalo-spleniale 177,182
 dentés 61; viz zuby
 dentice 62,112,177,198,211,219,248,249,260,
 266,274,28-283,295,299,317,320,321,349,
 350,353,354,357,364,371,372,374,376,380,
 390-392, 397, 404-406, 411, 412, 416,
 424-426,429,430; viz chrup
 - kytovců 416
 - spodní čelisti 388
 dentin 33,50,60,61,62,131,141,142,146,153,
 172,174,195,196,199,212,217,218,229,247,
 358,380,409,411,412,424,427; viz zubovina
 dentinová korunka 153
 - vrstva zubů 427
 dentinové kanálky 60,142
 - prisma 428
 -zoubky 168,189
 dentinový sloupec 427
 dentiony 167
 depressor mandibule 370; viz m. depressor
 mandibulae
 derivát coelomu 31,79
 -dermatomu 131
 - ektodermu 63,114,130,159; viz deriváty ek-
 todermu
 - epidermis 62,86
 - mesodermu 159
 - neurální listy 87, 114; viz deriváty neurální
 listy
 - neuroektodermu 102
 - škáry 60,62
 deriváty ektodermu 33,37; viz derivát ektoder-
 mu
 - entodermu 33
 - epaxiálních svalů 75
 —ocasu 78
 —trupu 78
 - hlavového mesodermu 74
 - neurální listy 19,131
 - okohybných svalů 78
 - žaberních oblouků 76,88
 - svalů 78
 derma 59; viz cutis; kůže
 dermální část pletence lopatkového 153,154
 - části pletence lopatkového 205; viz exokrani-
 ální část pletence lopatkového
 - čtvercové desky 282
 - desky 148,323
 - exokranium 194
 - exoskelet 156
 - kost 152,174,273; viz dermální kosti
 - kostěné štítky 62
 - kosti 19,51,60,88,112,114,143,147,151,153,
 159,171,172,188,189,191,193,196,201,205,
 253,266,323
 - - lebky 62,86,206,267
 - - neurokrania 344
 - kryt lebky 243,348
 - osifikace 59,154, 221; viz desmogenní osifi-
 kace; endesmálně osifikace; endesmálně
 vznikající kosti
 - osifikované destičky 322
 - pancíř 146,147,315,316
 - papila 369
 - skelet 139,159,255,296; viz exoskelet
 - štítky 266; viz dermální kostěné štítky
 - šupiny 225,241
 dermatocranium 128, 130; viz desmocranium;
 exocranium; exokranium
 dermatom 51,52,56,59,72,156
 dermatopalatinum 194; viz dermopalatinum

- dermis 59; viz corium; škára
dermohyale 171,173
dermopalatinum 172, 207; viz dermatopalatinum
dermopteroticum 173
dermosphenoticum 173
desátý hlavový nerv 102; viz bloudivý nerv; n. X; n. vagus; nervus vagus
descensus testiculorum 84,369; viz sestup varlat
desmální osifikace 128; viz endesmální osifikace
desmatocranium 128; viz dermatocranium; desmocranium; exocranium; exokranium
desmocranium 128; viz dermatocranium; desmatocranium; exocranium; exokranium
desmogenní osifikace 59,128; viz dermální osifikace; endesmálně vznikající kosti; endesmální osifikace
dešťový stín 386
deuteroencephalon 90
devátý hlavový nerv 102; viz glossopharyngeus; n. glossopharyngeus; n. IX; nervus glossopharyngeus
devon 18,133,155,157,171,187,188,191,193, 196,197,199,202,215,216,251,252,434
devonská radiace 144
diafýza 262,371
diagenese 22
diaphragma 54,115,370; viz bránice
diapophysis 57
diapsidní ještěř 76
- lebka 284; viz diapsidní typ; diapsidní typ lebky
- typ 343
- typ lebky 244,259,273,336
diastema 317, 358, 376, 377, 392,397,409, 420, 424,429
diencephalon 48, 89-92, 94, 96, 100, 110, 115, 116; viz mezimozek
diferenciace 270
- coelomu 53
- dentice 366
- gonád 82
- mužských pohlavních orgánů 27
- nephrotomů 80
- somitů 63,80
- ženských pohlavních orgánů 82
diferenční přežívání genotypů 18
difúze 37
difuzní pletěň 34
difýcerkní ocasní ploutev 148, 174, 191, 196-198; viz difýcerkní ploutev
- ploutev 158,160,170,183,190,191,196,218
difýletický původ savců 371
digitigrádní chůze 313,326,418
- končetina 404
- pozice 69
dichotomické větve 144
dílbádadontní stolička 390
dilatace kožních kapilár 375
dinosauři 390
- ektothermní 303
dinosauři vejce 303
dipleurula 39,40,41
Dismal Lakes 22
distální části křídla 333
- tarsale 302,307
- tubulus 79
divertikulum 319
diverzifikace 24,144,435
- fylogenetických linií 20
Djadochta 324
dlaňová aponeuróza 66; viz aponeurosis palmaris; aponeuróza; palmární aponeuróza
- plocha 67; viz palmární plocha
dlaždicový epitel 59
Dmanisi 403
DNA 17,18,19,21
dno dutiny ústní 133,198
- pánevní 69
doba aktivity 234
- hibernace 234
- Rudolfa II. 342
dočasná dentice 382
Dolnice 385,434
dolní čelist 375, 377, 420, 425; viz mandibula; spodní čelist
- dutá žíla 125; viz v. cava inferior; véna cava inferior
- končetiny 343
- limit přežití 293
- stoličky 374
domestikovaní savci 386
donau 433
dopad mimozemského tělesa 253; viz impakt; impakt mimozemského tělesa
Dormaal 273
dorzální aorta 31, 49, 52, 55, 57, 87, 125, 126, 133,192,243; viz aorta dorsalis
- céva 36
- deska 135
- disk 137
-hlavový nerv 98,99,100
- kořen 97,99; viz dorzální kořen míšního nervu; dorzální kořeny míšních nervů
- kořen míšního nervu 90
- kořeny míšních nervů 102
- mesenterium 53,54,80
- mesocardium 53
- nervy 47
- ploutev 147,160, 162,164,180,190,198; viz hřbetní ploutev
- ploutevní lem 44,47,50; viz hřbetní ploutevní lem
- statoakustické pole 133,134,140
- sval krku 76; viz levatory postmandibulárních žaberních oblouků; m. cucullaris; m. trapezius; mm. levatores
- svalstvo 47
- svaly ocasu 72
- trupu 97
- trny 137,164,350
- váček 38,39
- větve 98
- závěs jater 53,54; viz Omentum minus
dorzolaterální plakody 86
dostředivá nervová vlákna 98; viz dendrity
Doupovské vrchy 186
dráp 306,312,313,319; viz drápy
- na konci ocasu 261
drápy 33,86,261,296,393,401,423,431
- na křídlech 335
dravci 142; viz predátoři
dravé formy 306; viz predátoři
druh 13
druhohorní savci 375, 382, 389; viz mesozoičtí savci
- vymírání 360
druhohory 190,252,298,340,360,361; viz mesozoikum
druhotná tělní dutina 28; viz coelom
druhotné patro viz druhotné ústní patro
- pohlavní znaky 118; viz sekundární pohlavní znak; sekundární pohlavní rozdíl
- ústní patro 261,287,288,291,356,357; viz sekundární ústní patro
druhotný přední mozek 89; viz koncový mozek; telencephalon
- ústní otvor 242
druhá diverzita 312
druhý hlavový nerv 91; viz nervus opticus
dryopithekový vzor 400
dřeň 82,369
- nadledvín 88,118
dřeňová dutina 60, 61,142, 157, 159,195, 331, 427,428
dřeňové diverticulum 427
- dutinky 142
- dutiny viz dřeňová dutina
- pyramidy 82
ductuli efferentes 84
ductus arteriosus 124; viz ductus Botalli
- Botalli 121,124; viz ductus arteriosus
- buccohypophysialis 116
- caroticus 120,121,124
- cochlearis 104
- Cuvieri 31,120,122,125-127; viz véna cardinalis communis; venae cardinales communes
- deferens 84,367,368
- endolymphaticus 102,103
- nasolacrimalis 110; viz slzovod
- perilymphaticus 104
- semicirculares 103; viz polokruhové chodby; polokruhové kanálky
- semicircularis anterior 103
- - lateralis 103
- - posterior 103
- spermaticus 367
- thyroglossus 117
- Wolffii 78,80,83,368,369; viz Wolffova chodba; Wolffův vývod
duhovka 108,109,110
duplikatura coelomové stěny 53
dura mater 96, 97, 102, 104; viz tvrdá plena mozková
durofágní dentice 163,262
Duryňsko 281
dutina břišní 29,431
- hradní 29,54,77
- perikardiální 29; viz dutina perikardu
- perikardu 54
- středního ucha 106,117
- ústní 33,34,62,74,100,112,114,115,133,140, 149,207,222,287,288,417; viz ústní dutina
dutiny v mozku 96
dvanáctník 113
dýchací cesty 114,287,288,289,324
- orgán 54,120,243
- orgány 32,51,113
- soustava 52
- trubice 78
dýchání 113,123,130,204,205 288,331,370
- atmosférického kyslíku 120; viz dýchání vzdušného kyslíku
- plicní 204
- stěvní sliznici 187
- vzdušného kyslíku 191; viz dýchání atmosférického kyslíku
E
East Kirkton Quarry 211
ectomeninx 96,97
ectopterygoid 172,194,207,212,214,246,249, 292,352,356,382
ectotympanicum 378
ediacar 25
Ediacara 22,24
ediakarská fauna 24; viz ediakarští živočichové; vendobionti; vendská fauna
ediakarští živočichové 26; viz vendobionti; vendská fauna

- eferentní arterie 129; viz odvodná arterie
 - funkce 98
 - nervová vlákna 98
 - vlákna gangliových buněk 99
 Egypt 167,257,398,400,425,427
 echinopluteus 39
 echolokace 393,394
 echolokační systém 417
 ejakulace 367
 ekdysis 328; viz pelichání
 ekologická diferenciacie 314
 ekologicky specializované formy 363
 ekologický posun 50
 ekologičtí specialisté 363
 ekosystém 23,435
 ektoderm 27-29,32,33,35,40,43,45,46,51-53,
 59,60,73,84,102,109,111,114,127,129,130,
 255,367,368
 - strunatců 33
 ektodermální část žaberní štěrbině 34
 - původ 51,61,84,103,109,130,145,156,170
 - struktury 26
 ektomesenchym 129
 ektoneurální pruh 34, 35; viz ektoneurální
 systém
 - systém 34,35,37
 ektopterygoid 383
 ektothermie 293,336
 ektothermní obratlovci 336
 - poikilothermové 293,297; viz studenokrevní
 - predátor 294
 - tetrapodi 363
 - živočišné 234, 293, 336, 363; viz ektother-
 mové
 ektothermové 303; viz ektothermní živočicho-
 vé; studenokrevní
 elasmoidní šupina 61,171
 elastická bazální vrstva kosti 61
 - pochva 30,266
 elektrická buňka 78
 - pole 128
 elektrické destičky 78
 - orgány 78
 - svalového původu 77
 - ploténky 78
 - výboje 159
 - - v atmosféře 21
 elektrický orgán 213,215
 - proud 78
 elektrorecepce 128
 elektroreceptory 128
 elementy žaberních oblouků 75; viz branchia-
 le; branchialia
 email 61; viz sklovina
 embolomerní stavba obratle 212
 embrya 344,345
 - dinosaurů 303
 - ornithopodních dinosaurů 303
 embryo 16,19,52,242,344,367; viz zárodek
 - kopinatce 52
 - obratlovce 73
 - ocasatého obojživelníka 87
 - placentárního savce 388
 - savce 52
 - žáby 33
 - žraloka 51,62,64,116; viz zárodek žraloka
 embryogeneze 17,51,54,69,74,75,81,82,110,
 119,387; viz vývoj zárodku
 - neurálního endokrania 59
 - žaberních štěrbin 32
 embryologie 102
 embryonální coelom 53
 - kostra 268,345
 - ledviny 81
 - mesenchym 59
 - mesenteria 54
 - močový měchýř 242
 - obal 243; viz zárodečné obaly
 - pokožka 59
 - původ kůže 59
 - - nefronu 78
 - - zaber 33
 embryonální terčík 387
 - tkáň 387
 embryonální vývoj 305, 366, 367; viz embry-
 ogeneze
 - kopinatce 30
 - - nervové soustavy 34
 - žaberní oblouky 365
 encefalizace 50
 endemická fauna 429
 endemické fauny placentálů 428
 endesmělně vznikající kosti 60; viz dermální
 osifikace; desmogenní osifikace; endesmělní
 osifikace
 endesmělní kost 131
 - osifikace 85,205; viz dermální osifikace; des-
 mogenní osifikace; endesmělně vznikající
 kosti
 endocardium 54
 endocranium 130; viz endokrania; endokran-
 ium; chondrocranium; chondrocranium; le-
 beční endoskelet
 endochondrální osifikace 128,170; viz chond-
 rogenní osifikace; osifikace z chrupavky
 endokrania 147
 endokraniální část pletence lopatkového 150,
 151; viz enchondrální část pletence lopatko-
 vého; enchondrální pletenec lopatkový
 endokranium 130,139,145, 207, 208,233, 243,
 347; viz endocranium; endokrania; chond-
 rocranium; chondrocranium; lebeční endo-
 skelet
 - mesozoických savců 371
 endokrinní funkce 118
 - tkáň 113
 - žlázy 115,116
 endolymfa 102-104
 endolymfatický vak 103
 endomesenchym 129
 endoplastron 254
 endoskelet 135,139,145
 endostyl 27,31,32,43-46,49,111,112,118,134
 endothermie 234, 253, 294, 295, 328, 356, 357;
 viz teplotnost
 - ptakoještěřů 295
 - ptáků 295
 - thekodontů 295
 endothermní homeothermie 293,294
 - obratlovci 128,303,330
 - Poikilothermie 293,294
 - predátor 294
 endothermové 363
 enchondrální část pletence lopatkového 170,
 232; viz endokraniální část pletence lopat-
 kového; enchondrální pletenec lopatkový
 - kost 114,131
 - osifikace 55,57,205
 - pletenec lopatkový 154; viz endokraniální
 část pletence lopatkového; enchondrální
 část pletence lopatkového
 Enspel 240
 enterocoelie 27,34,37
 entoconid 379,383,400
 entoderm 27-30,32-35,45,51,52,54,73,81,84,
 113,129,133,367
 entodermální část žaberní štěrbině 34
 - původ 84,110,114
 - střevo 84,367
 entopterygoid 143,194,200,212,214,246,352
 eocén 178,180-182,186,253,259,266,267,288,
 291,295,330,342,371,375,384,385,391,392,
 394, 396, 397, 405, 413, 418-420, 422, 423,
 428,433,434
 eocenní primáti 400
 - radiace 342
 eocenní-oligocenní lokality 341
 epale 88; viz epibranchiale; epibranchialia
 epaxiální část 69,74
 - myomery 70; viz epaxiální myomery
 - lalok 171
 - myomery 70,74; viz epaxiální část myomery
 - série 74
 - svalstvo 47, 70, 71, 72, 74, 348; viz epaxiální
 svaly
 - svaly 64,65,71,72
 ependym 44,96,118,270
 ependymální buňky 44
 epibranchiale 76,88,152,158,207,219; viz epa-
 le; epibranchialia
 - čelistního oblouku 142,143; viz epibranchia-
 le mandibulárního oblouku; epimandibula-
 re
 - hyoidního oblouku 89,105; viz epihyale
 - mandibulárního oblouku 88; viz epibranchia-
 le čelistního oblouku; epimandibulare
 - předčelistního oblouku 142,143
 epibranchialia 77, 89, 188; viz epale; epiban-
 chiale
 epibranchiální plakody 86,97
 - rýha 31,32,47
 epicardium 43
 epidermální papily 86
 - plakoda viz epidermální plakody
 - plakody 19, 51, 86, 96, 97, 99, 101-104,
 107-109,111,130,133,140,253,254; viz pla-
 kody
 - pochva 327
 - původ 369,422
 - rohovitý pokryv 253
 - rohy 311
 - sluchové plakody 86
 - štítky 254
 - šupiny 63,85,430
 - nervová pleteň 130
 epidermis 29,30,34,37,38,43,44,52,59,60,61,
 63,85,87,104,109,111,253,327
 - členovců 33
 epididymis 84,369; viz nadvarle
 epifýza 262,320; viz epifýzy; epiphysis
 epifýzy 371
 epiglottis 88,114,288
 epihyale 152; viz epibranchiale hyoidního ob-
 louku
 epichordální lalok 188,196
 epikondyly 67
 epikontinentální moře 26
 epimandibulare 88, 143; viz epibranchiale
 mandibulárního oblouku
 epiphysis 48,90; viz epifýza; epifýzy
 epiplastron 254
 epipterygoid 88,266,271,272
 epipubis 382
 epistriatum 93
 epithalamus 91,92,110
 epithel 270
 - čichového orgánu 100; viz čichový epithel
 - chordy 43
 - ústní dutiny 152
 epitheliální buňky 33,34,44
 erektilní orgán 368; viz topořivý orgán

- erythrocorin 133
 erythrocyty 133
 Escamps 433
 Essex 341
 ethmoidální část lebky 401; viz nasální oblast
 - destička 58
 - pouzdra 58; viz čichová pouzdra; čichové kapsuly
 ethmosphenoid 58
 Etiopie 402
 Etiopská vysočina 252
 Euramerika 241
 Eurasie 282,386,400,403,420,421,425,435
 eurasijský kontinent 421
 Euroamerika 202
 euryapsidní typ lebky 244
 Eustachova trubice 106,107,117, 271, 289; viz tuba Eustachii
 eustatické pohyby 362
 - poklesy 252
 Euzet 433
 evaginace 38
 - hltnu 33
 everze 92,93
 evoluce 16,24,119
 - archaických kopytníků 411
 - hadů 273
 - hominidů 402
 - hominoidních rysů 400
 - chobotnatců 425
 - koňovitých 418-420
 - křidel 329
 - mnohobuněčných živočichů 24
 - mozkovny 401
 - mozku mesozoických savců 375
 - nosorožcovitých 418
 - obratlovců 18
 - placentálů 389
 - primátů 400
 - přední končetiny 418
 - ptakořitných 382
 - savců 371,388
 - tapírovitých 418
 - tercierních savců 393
 - ústního patra 364
 - vyšších primátů 398,401
 - zadních končetin 329
 evoluční blokáda osifikačního procesu 59
 - mechanismus 240
 - původ autotomie 269
 - sekvence 15
 - strategie 234
 - trendy 397
 - změny 20,204
 Evropa 148, 162, 164, 166, 169, 180, 185, 197, 202,203,213,216,227,230,231,249,258,261, 263, 265-267, 273, 274, 279, 291, 294, 300, 314,319,323,336,341,343,345,351,358,361, 372,385,391,393,394,397,399,403,406,407, 411,413,414,419,420,423,425,426,430,433, 434,435
 evropský kontinent 434
 exhalační otvor 107,111
 - pár nozder 152
 - sířon 44
 exocranium 130; viz dermatocranium; desmatocranium; desmocranium; exocranium
 exogenní vlivy 21
 exokraniální část pletence lopatkového 174; viz dermální části pletence lopatkového
 exocranium 62,77,105,112,143,170-172,175, 179, 181, 187-189, 193, 194, 196, 243, 244, 347; viz dermatocranium; desmatocranium; desmocranium; exocranium
 exokrinní tkáň 113
 exooccipitale 58,271
 exoskelet 128,135; viz dermální skelet
 expanze druhotného ústního patra 288
 extensory 64,66,67
 - femuru 68
 exteroceptivní vlákna 98
 extracoelomový prostor 54
 extracolumella 364
 extraembryonální coelom 52,242,333,388
 - obaly 242
 - struktury 242
 extrascapulare laterale 173
 -mediale 173,218
 extraskapulární deska 146
 extraterestrické příčiny vymírání 362
 - těleso 362
 extraterestrický původ 22
 F
 facialis 101; viz lícni nerv; n. facialis; n. VII; nervus facialis; sedmý hlavový nerv
 Faerské ostrovy 397
 fagocytóza 43
 faktory vnitřního prostředí organismu 19
 - životního prostředí 436
 fakultativně aerobní bakterie 23
 fakultativní bipedie 312
 famen 209,210
 fascie 76
 fauna Austrálie 386
 - burgesských břídlíc 26; viz burgesská fauna
 - dinosaurů 304
 - Evropy 434
 - primátů 399
 - severní polokoule 435
 Fayum 206, 284, 297, 298, 301, 302, 306, 308-311, 313, 319, 322, 325, 326, 331, 398, 399,400, 416,426,427
 fenestra 59
 - basicranialis 58,131; viz fenestra hypophysealis; fenestra hypophyseos
 -Cochleae 104
 - exonarina anterior 173
 - - posterior 173
 - hypophysealis 58; viz fenestra basicranialis; fenestra hypophyseos
 - hypophyseos 131; viz fenestra basicranialis; fenestra hypophysealis
 - ovalis 172,207,268,372; viz foramen ovale
 - rotunda 372; viz foramen rotundum
 fenotypová vlastnost 18
 Fergana 227,284,286
 fermentace 414
 fetus 16
 FGF 19; viz fibroblast growth factors; fibroblastové růstové faktory
 fibroblast growth factors 19; viz FGF; fibroblastové růstové faktory
 fibroblastové růstové faktory 19; viz fibroblast growth factors; FGF
 fibroblasty 128
 fibrosní kolagen 34
 fibula 65,198,297,302,306,317,322,332
 Fidži 265
 Fig Tree 22
 filaolfactoria 90,91,92
 filoplumae 328; viz peří vlasové
 filtrace 300
 - detritu 50
 - potravy 50
 filtrační aparát 417
 filtrování potravy z vody 295
 fissura chorioidea 108
 - rhinalis 93
 flexory 64,67
 - předloktí 66
 Flinders Ranges 24
 flocculi 94; viz flocculus
 flocculus 94
 Florence 246
 fluktuační klimatu 12; viz klimatické fluktuační klimatické výkyvy
 folikul 327,369,370
 fontanella 59; viz fontanelly
 fontanelly 59
 foramen 59
 - a. carotis internae 372
 - caecum 117
 - entepicondyloideum 351
 - incisivum 287
 -jugulare 372
 - Magendii 96
 - magnum 58,59,271,401; viz velký týlní otvor
 - n. faciali 372
 - n. ophthalmici 372
 - n. optici 372
 - obturatum 297,312,372
 - ovale 59,105,106,207,381; viz fenestra ovalis
 - Panizzae 124
 - perilymphaticum 105
 - pterygoparaoccipitale 372
 - rotundum 381; viz fenestra rotunda
 -stapediale 351
 Fordones 394
 formace Deadwood 136
 formaldehyd 22
 fornix cerebri 93
 Fort Ternan 402
 Fortescue 22
 fosfogenní událost 18,24-26
 fosfokalcitové soli 55
 fosfor 26
 fosforečnan vápenatý 61,128
 fosforečnanové schránky 25
 fosforescentní bakterie 85
 fosforitová ložiska 24
 fosilie 15,18
 - nejistého systematického postavení 50
 fosiliferní sedimentární horniny 15,22
 - sedimenty viz fosiliferní sedimentární horniny
 fosilizované exkrementy viz fosilizované výkaly; koprolity
 - výkaly 160,375; viz koprolity
 fosilní graptoliti 34
 - ježury 383
 - ptakopysk 383
 - společenstva 294,295,363
 - stromatolity 23
 - záznam 15,26,362
 - známky života 22
 fosoriální způsob života 383
 fossa masseterica 358
 fotoautotrofní růstová zóna 23
 fotodisociace vodních par 21
 fotoreceptor 45,46,48,91; viz fotoreceptory
 fotoreceptory 47,108,109
 fotosensitivní orgány 110
 fotosyntetické bakterie 23
 - sinice 23
 fotosyntetizující organismy 23
 fotosyntéza 23,24
 fovea centralis 109
 Francie 166, 181, 185, 241, 264, 266, 290, 300, 303, 308, 312, 315, 320, 342, 350, 397, 403-405,426,428,430,433

- frankfurtská horizontála 403
Františkovy Lázně 425
frasn 209
frekvence dýchacích pohybů 293
- štěpení 13
- zastoupení druhu 362
Fric 176
frontale 173, 187, 194, 214, 222, 228, 239, 246,
255,260,266,268,272,292,321,331,345,352,
353,356,373,381; viz frontalia
frontalia 110, 233, 241, 264, 265, 268, 271, 289,
321,399
frontální oko 47,48
frontoparietale 233,321
fruktivorie 397
fruktivorní primáti 401
- savci 400
fulcra 151,175,184; viz fulcrum; hřbetní šupiny
fulcrum 175; viz hřbetní šupiny
fundus 113,414
funkce 16
funkční anatomie 436
- hermafroditismus 82
furcula 284,302,327,329,330,332-335; viz fur-
kula
furkula 302
- dinosaurů 302
- ptáků 302
fyletická speciace 362
fylogenetická diference obratlovců 202
-linie 12,13,17,26,49
--hominidů 401
-posloupnost 416
- souvislost 50
- vzdálenost taxonů 26
fylogenetické linie viz fylogenetická linie
-schéma 13,14
- vztahy 49
--konodontů 51
fylogenetický původ ptakořitných 382,383
- vývoj 12
- dinosaurů 305
-- kytovců 415
fylogenezell, 12, 15-17
-čelistnaticů 122
- koňovitých 420
- letounů 394
- savců 371
fytoplankton 26
fyzika 436
fyziologické pochody 293
fyziologie 436
- G
Galapágy 258
ganglia dorzálních kořenů míšních nervů 88
- hlavových nervů 86
- míšních nervů 97; viz ganglia spinálních ner-
vů; spinální ganglia; spinální ganglion
- spinálních nervů 99; viz spinální ganglia; spi-
nální ganglion
ganglion ciliare 370
- Gasserů 100
- lícního nervu 102
- trojklaného nervu 102
ganoidní šupiny 61,171,172,174,179,182
ganoin 61,172,174,183,184
Garstang 41
gaster 113
gastralia 62,63,225,289,314,332,337,344; viz
břišní žebra
gastroderm 34,35
gastrolity 113,310,312,313
gastrula 16,242
gastrulace 27,30,35,40,45,110,387
Gaussovy křivky 13
gedin 157
Geiseltal 185
genetická informace 18-20
-příbuznost 17
- variabilita 23
genetické mechanismy 27
- procesy 19,20
- řízení regulačních procesů 19
- vztahy mezi organismy 17
genetický kód 17,19
genitální poruš 83,84; viz gonoporus
Genoa River 209
genom 16
genotyp 18
genotypová kombinace 18
genová exprese 18-20
geny 18,19
geografické rozšíření 421,428
geografický kontakt 435
- původ vačnatců 386
geochemická data 202
geochemické poměry 26
geologická historie Země 434
- minulost 18
geologické profily 363
geologický kontext paleontologického zázna-
mu 18
geologie 436
georeceptory 102
Gieseltal 265,404
gigantismus sauropodů 314
glaciál viz glaciály
glaciály 12,433,435
glandula thyroidea 117; viz štítná žláza
glandulae lacrimales 110; viz slzní žlázy
- mammae 85; viz mléčné žlázy
- parathyreoidea 116; viz příštítné žlázy
- sebaceae 85; viz mazové žlázy
- sudoriparae 85; viz potní žlázy
- suprarenales 118; viz nadledviny
glans viz glans penis
glans penis 84,367
globální (celosvětová) krize 251
- ekosystém 202,252,360,436
- katastrofa 363
- klima 363
- měřítka 362
- ochlazení 363
- požáry 362
- radiace dinosaurů 307
- vulkanismus 362
- vymírání 436; viz celosvětové vymírání
- zalednění 26,42
glomerulární moč 79
glomerulum 36,37,78-80; viz klubičko; klubko
cév
glomerulus 91
glossopharyngeus 101; viz devátý hlavový
nerv; jazykohltanový nerv; n. glossopharyn-
geus; n. IX; viz nervus glossopharyngeus
glottis 114
glukagon 118
glukóza 79
gnathalia 150
Gobi 227,265,268,303,376,384
Gold Spring 240
gonády 45,47,49,82,83,139,369; viz pohlavní
žlázy
Gondwana 25,202,203,234,240,282,381
gondwanské kontinenty 428
goniale 364
gonochoristé 82
gonopodium 84
gonoporus 32,83,85; viz genitální poruš
gonotom 47
Gowganda 22
Graafovy folikuly 369
Grampiany 209
grande coupure 433; viz velký předěl
Gray bull 12
Green River 341
Grónsko 22,23,26,161,177,197,199,203,210,
215,218,219,377,397,435
Gruzie 403
guanin 108
gubernaculum 84,369
gulare laterale 173
- mediale 173
gularial 189,191
Gunflint 22
günz 433
gyri 93; viz brázdy
gyrifikace mozkové kůry 93; viz zvrásnění
mozkové kůry
- H
Haarlem 334
hadice 39
Haeckel, Ernst 15
háky 431
Halberstadt 372
Halle 404
Hammersley 22
hamuli 328
Harderova žláza viz Harderovy žlázy
Harderovy žlázy 110,109
Hatschekova jamka 46,47
haverská kost 303
haverské systémy viz Haversovy systémy; os-
teony
Haversovy systémy 128,294,295,303; osteony
Hell Creek 389
hemální kanál 55,57
- oblouk ocasních obratlů 231
- oblouky 55, 57, 147, 152,158,160,184,190,
308,309,320,344
- výběžek viz hemální výběžky
- výběžky 57,230
hemapofýzy 160
hematit 23
hemibranchiae 114
hemipenis 84,264,269,272
hemisféry 92-94,375,378,427
- telencephala 372
hemocoel 31,43,46,119,129
hemoglobin 133
Henleova klíčka 79
Hennig, Willi 17
hepar 113; VÍZ játra
herbivor viz herbivoři; býložravci
herbivorie 248,249,349,353,388,391-393,411,
413
herbivorní cynodonti 358
- dinosaurů 321,323
- formy dinosaurů 312
-ještěři 351
- krokodýli 292
- pelykosauri 349,350
- plazi 283
- savci 435
- therapsidi 351,366
- typy 243; viz býložravci; herbivoři
- živočichové 362,392
herbivoři 319,343,356,431; viz býložravci
hermafroditismus 82
herpetofauna střední Evropy 434

- Hesensko 240
heteroceršní ocasní ploutev 61, 151,164, 171, 182,184,191,196,197,199,201
- ploutev 158,170,191; viz heteroceršní ocasní ploutev
heterodifcyeršní ploutev 196
heterodontní dentice 62,159,165,292,295,344, 417
- chrup viz heterodontní dentice
heterochronie 19,49
heterotrofie 24
hibernace 293,294
Himaláje 186
hippocampus 92,93
histologická stavba dlouhých kostí 303
- - kosti 294
histologie kostní tkáň 295
historický vývoj organismů 436
historie Země 251
hladina světového oceánu 362
hladké svalstvo 78,98,100,102; viz hladké svalstvo
- svaly 99,370
hlasový aparát 76
- orgán 114
- orgán ptáků 114
hlava 111,127,129,135,274,312
- obratlovců 130
hlavice femuru 301, 302; viz hlavice stehenní kosti
- stehenní kosti 283
hlavní postranní čára 173
hlavohrudní krunýř 133, 135, 150; viz hlavohrudní krunýře; hlavohrudní pancíř; hlavohrudní štít
- krunýře 60
- pancíř 141,145; viz hlavohrudní krunýř; hlavohrudní štít
- štít 134,139,140,146; viz hlavohrudní krunýř; hlavohrudní pancíř
hlavová část embrya 19
- krunýře 150
- - těla 43,51
- flexe 74
- ledvína 81
hlavové metamery 74,117
- myomery 74
- myotomy 100
- nervy 95,97-99,101; viz kraniální nervy
hlavový krunýř 133,147
- mesoderm 72,81,117
- štít 134,151
hlemýžď 375,379; viz Cochlea
hlodáky 409
hlodání 410
hloubka 363
hltan 31,32,33,36,41,43-47,49,50,54,73,74, 100,102,106,112,114,116,118,126,207; VÍZ pharynx
hltanový skelet 129
hlubokomořské prostředí 416
- vrty 363
hlubokomořský červ 24
hlubokoceánská cirkulace 363
hmatové chlupy 370; viz vibrissae
hmyzožravý savec 372; viz insektivorní savci
hnízdíště 303,320
hnízdlo 303,320
- ornitopodního dinosaura 303
Holandsko 334
holobranchiae 114
holocén 270,396,406,435
holonephros 80-82
holostylie 158,167,169
Holzmaden 263,314
homeobox 19
Homeobox-Gene 18; viz homeoboxové geny
homeoboxové geny 18,19
homeothermie 294
homeothermní obratlovci 303
- savci 434
hominidní linie 402
hominizační proces 401
homoceršní ocasní ploutev 160,174,176-178, 184
- ploutev 158,170,183; viz homoceršní ocasní ploutev
homodontní dentice 62,343,350,353
- chrup viz homodontní dentice
- morfologie 412
homologické struktury 19
- znaky 17
homologizace kostí lebky 104
Hoogbutsel 433
horizontální kýl 137
- septum 47,69,70
hormon 118; viz hormony
hormony 115,116
- štítné žlázy 32
horní čelist 182, 184, 233, 354, 376, 377, 409, 419-421,424,426; viz svrchní čelist
- limit přežití 293
- pupek 328; viz umbilicus superior
- spánková jáma 259, 260, 266, 273, 292, 314, 323; viz svrchní spánková jáma
- stoličky 385; viz svrchní stoličky
- špičáky 317; viz svrchní špičák
houbovitá kost 128; viz spongiosa; spongiozni kost
Hox-geny 18
hrabání 374,428,431
hrabavé formy 354,410
hrabavý dinosaur 339
hranice eocén-oligocén 433; viz přelom eocén/oligocén
- karn a nor 360
- křída-terciér 251,340,341,360,362,363,375, 389
- namur-westfal 230
- perm-trias 223,225
- permu a triasu 252; viz hranice perm-trias; přelom permu a triasu
- pleistocén-holocén 435
- trias-jura 227
hrtanové chrupavky 89
hrudní část coelomové dutiny 54
- dutina 70,370
- kost 206,337; viz prsní kost; kost hrudní; sternum
- koš 71,205,218,296,332,357,372
- krunýř 147
- obratle 296,431
- žebra 71
hřbetní mícha 94,95,97; viz medulla spinalis
- ploutev 63,64,154,173,174,194,218; viz dorzální ploutev
- ploutevní lem 63; viz dorzální ploutevní lem
- ploutve viz hřbetní ploutev
- šupiny 173
hřeben kostí hrudní 338
hřebínek 109; viz pecten
humérus 62,64-67,195,198,205,213,296,298, 306,313,326,327,329,332,334,338,351,354; viz ramenní kost
hyaloin 135
hybridizace 435
hydrocoel 28,38,39
hydroporus 38,39,41
hydroskelet 30
hydrostatická funkce 208,242
hydrostatický orgán 113,114,156,170
- tlak 159
hydroxyapatit 61,128,129
hyobranchiální aparát 114,188,233
- skelet 131,221,224,225
hyoid 331; viz hyoideum; jazylka
hyoideum 88,89; viz jazylka
hyoidní oblouk viz hyoidní žaberní oblouk; jazylkový (hyoidní) oblouk; jazylkový žaberní oblouk
- ploténka 74
- somit 73
- štěrbin 156
- žaberní oblouk 73, 87, 89,101,105,106,152, 156, 157, 167, 178, 365; viz hyoidní oblouk; jazylkový (hyoidní) oblouk; jazylkový žaberní oblouk
hyomandibula 156-158, 179,198, 207, 208; viz hyomandibulare
hyomandibulare 16, 88, 89,100, 105, 106,157, 172,178,179,187,188,200,213,271 ; viz hyomandibula
hyoplastron 254,255
hyostylie 156, 158,160,172, 219; viz hyostylní spojení
hyostylní spojení 89
hypale 88; viz hypobranchiale
hypapofýza 57
hypaxiální část 69,74
- - myomery 70
- série 74
- svalstvo 47,70,71,74,98; viz hypaxiální svaly
- svaly 64,65,70-72
hyperfalangie 274,344
hyperosifikace 221
hyperosifikované typy 222
hyperstriatum 93
hypertonické prostředí 79
hypobranchiale 76,88,143; viz hypale
- čelistního oblouku 89
hypobranchiální rýha 31,32,47,118
- série 76; viz hypobranchiální svaly
- svaly 71,74-76,102
hypoceršní ocasní ploutev 134, 135, 139, 290, 291,343
- ploutev 142; viz hypoceršní ocasní ploutev
hypocon 379
hypoconid 379,383,385,400
hypoconulid 379,383,385,400
hypoderm 28, 29, 51-53, 63, 65, 72-74, 76, 78, 100,129,130; viz laterální ploténka
hypofýza 44, 58, 91, 92,111,115,116,124,129, 137, 146; viz hypophysis cerebri; podvěšek mozkový
- savce 115
hypofyzální kanálek 116,140,141
- otvor 140
- váček 111
hypoglossus 101; viz n. hypoglossus; nervus hypoglossus; podjazykový nerv
hypohyale 178,183,188
hypochoordální lalok 173
hyponeurální systém 35,37
hypophysis cerebri 92,115; viz hypofýza; podvěšek mozkový
hypoplastron 254,255
hyporhachis 328
hypotéza o vzniku ptáků 333
hypothalamus 9-92,99,115,116
hypotonické prostředí 79
hypsodontní dentice 412

- CH
chalazae 331; viz chalazy
chalazy 331
chámovod 81,83-85,367,368
chámovody viz chámovod
chapidéla 36,37,49
chapidla 269
chebská pánev 186,385
chemická komunikace 115
- thermogeneze 294
chemické produkty neuronů 115
chemický přenos vzruchů 115
chemismus oceánských vod 18,24
chemoreceptor 106-108; viz chemoreceptory
chemoreceptory 198,241
chemosymbióza 24
Chiarugiho váček 73,74
chiasma opticum 72,90,91,93,95,115,116,129,
131; viz křížení zrakových drah; křížení zra-
kových nervů
Chichkan 22
Chile 338
Chinle Group 305
chitin 129
chlopeč 119
chloroplast 23
chlup viz chlupy
chlupy 60,369; viz pili
chmýří 327
choana 107, 108, 111, 112, 114, 171, 187, 189,
190, 194, 196- 198, 204, 255, 287, 292, 354,
356, 358, 359, 373, 389; viz vnitřní nozdra;
vnitřní nozdry; naris interna
choany viz choana
- lalokoploutvých ryb 287
chobot 314,424
chodidlová strana 69
chondrocranium 128, 130; viz endocranium;
chondrokranium
chondrogenní osifikace 128; viz endochondrální
osifikace; osifikace z chrupavky
chondrokranium 59; viz chondrocranium
chorda viz chorda dorsalis; struna hřbetní; no-
tochord
chorda dorsalis 28-30,32,35,41,43-47,49-53,
55-58, 78, 80, 90, 97-99, 125, 126, 129,
130-132, 135, 139, 147, 152, 158, 160, 176,
177,190,194,195,208,218, 225; viz chorda;
notochord; struna hřbetní
-tympani 101,364,365
chordální kanál 146
- mesoderm 28; viz chordamesoderm
chordamesoderm 27, 28, 30, 51, 129, 131; viz
chordální mesoderm
chorioidea 108,109; viz cévnatka
chorion 242,333,387,388
chromatofory 87,115
chrup 62,112,356,364; viz dentice
- heterodontní 62
- homodontní 62
chrupavčitá část palatoquadrata 88
- mandibulare 88
- destička bělimy 110
- nosní přepážka 399
chrupavčitý endoskelet 156
chrupavka 127,129-131,135,143,146,156,157,
170,193,207,343,364
chrupavka štítná 74,76,89; viz cartilago thyre-
oidea
Chuar 22
chuťové buňky 96
-orgány 130
- papily 106
- pohárky 98,102; viz chuťový pohárek
- receptory 106
chuťový pohárek 98,106,107; viz chuťové po-
hárky
Iberský poloostrov 434
ichnofosilie 26
ichnotaxony 26
ilia 72; viz ilium; kost kýče lni; kyčelní kost
ilium 68,69,72,126,211,274,302,307,313,314,
316,319,321,332,348,366,372,378,382; viz
ilia; kost kyčelní; kosti kyčelní; kyčelní kost
Illawara 252
Illinois 139,211,233
illit 50
imago 16
impakt 363; viz dopad mimozemského tělesa;
impakt mimozemského tělesa
- mimozemského tělesa 363
implantace ke stěně uteru 387
incisivi 62,366,373,376; viz řezáky
incudostapediální kloub 365
incus 88,89,106,364,365; viz kovadlinka
Indický oceán 200
indický subkontinent 416
Indie 24,252,282,283,304- 306,314,322,355
indiferentní stadium 82; viz indiferentní stadi-
um pohlavního vývoje; nediferencované
stadium
- stadium pohlavního vývoje 83
- základ 82
individuální variabilita 20
Indonésie 199,345
indukce vzniku končetiny 63
- vzniku nadpočetných končetin 63
indukovaná končetina 63
inervace 74,75,78
-neuromastů 101
-zaber 141
infans 16
infragnathale 149,150; viz infragnathalia
infragnathalia 146,147
infraorbitale anterior 173
-posterior 173
infraorbitalia 170,179,182
infrapharyngobranchiale 88,158
infrapharyngohyale 364
infundibulární buňky 47,48
infundibulum 48,90,92,95,115,116,141
inguinální kanál 84,369
inhalační otvor 107,111
- pár nozder 152
- sifon 44
iniciace srdečních kontrakcí 124
insektivorie 395
insektivorní dentice 391,392,412
- paleozoičtí obojživelníci 243
- plazi 347
- savci 400; viz hmyzožravý savec
inserční plochy 310
insulin 118
Insuzi 22
intenzita metabolismu 293,356
- vymírání 361
intercentra 247; viz intercentrum
intercentrum 56,57,193-195,208,217,218,219,
225,229,230,248
interclavicula 205,254,256,274,289,382
interdentální destičky 307,309
- pozice 307
interglaciál 12,435
interlobulární arterie 113
intermaxila 267,268,271
intermedium 210
interneurony 48
interní epigenetické vlivy 20
interoceptivní vlákná 98
interoperculare 172,178,179,181,182,184,185
interorbitalia 181
interparietale 347
intersectiones tendinae 71
intersegmentální pozice 57
- septa 56
interstadial 435
intersticiální tkáňová tekutina 119
- trny 151,153; viz vmezežené trny
intertarsální kloub 332
intertemporale 212,214,215,218,245
intervertebrální disky 30; viz meziobratlové
ploténky
intestinum 113; viz střevo
intracelulární orgány 24
intrakraniální kloubní aparát 59, 75,170, 189,
193,197,198,200,201,208,211
intramandibulární kloub 307
intrauterinní vývoj 388
intravertebrální pozice 269
invaginace 35,42,327
- blastuly 45
- ektodermu 35,43
- entodermu 73
invaze obratlovců na souš 18
inverze 92
inverzní pozice 431
- sítnice 109
Iowa 211
iridiová anomálie 362,363
- vrstvička 363
iris 108
Irsko 209,232
Ischigualasto 305,333
ischium 69,72,206,211,273,274,297,302,307,
313,316,317,321,332,378; viz kost sedací
Island 397
isopedin 172,174,179,183,195,196
isotopy síry 252
- uhliku 252
isthmus 90
Isua 22
Itálie 177,180,261,297,298,299,326,333,394
izolace 435
- Austrálie 386
- Jižní Ameriky 385
izostatické linie 128
Izrael 239,272
J
Jacobsonův orgán 108; viz vomeronasální or-
gán
jádra 95
Jamajka 426
Japonsko 345
jařmový oblouk 243, 282, 354, 357, 370, 428,
429,432; viz zygomatický oblouk
jaterní buňky 126
-lalůčky 113, 126
- oběh 126
-parenchym 113
-sinusoidy 126
- vak 47
- vrátnicová žlá 31; viz v. portae hepatis; véna
portae hepatis
- vrátnicový oběh 119; viz vrátnicový oběh jater
- výběžek střeva 32
játra 51,53,54,113,119,125,126,127,139,156;
viz hepar
jazyk 74,102,106,108,112,125,132,138,139,
207,432; viz lingua

- jazykohltanový nerv 102; viz devátý hlavový nerv; glossopharyngeus; n. glossopharyngeus; n. IX; nervus glossopharyngeus
 jazyk 71,74,76,89,114,207,331,364,370; viz hyoid; hyoideum
 jazykový (hyoidní) oblouk 33,365; viz hyoidní oblouk; hyoidní žaberní oblouk; jazykový žaberní oblouk
 - oblouk viz jazykový žaberní oblouk; hyoidní žaberní oblouk
 - žaberní oblouk 73, 179, 364; viz hyoidní oblouk; hyoidní žaberní oblouk; jazykový (hyoidní) oblouk
 jednobuněčné fotosyntetické řasy 24
 - řasy 23
 - žlázy 85
 jednotka geologického času 13
 jednvrcholová korunka 393
 jedové zuby 267,272,273
 jehlicovité zuby 300
 Jeseníky 433
 jeskynní sedimenty 435
 jezerní sedimenty 335
 jícen 33, 39, 44, 54, 73,111, 113, 115,133, 159, 288,344,414; viz Oesophagus
 Jihoafrická republika 304
 jihoamerický kontinent 429,431
 jihoameričtí kopytníci 412
 jihomoravský terciér 166
 jizvy 60
 jižní Afrika 22,23,179, 223, 227,248, 252, 255, 256, 262, 264- 266, 281, 282, 284, 287, 290, 303,306,317,348,351,353- 358
 - polokoule 203,216,258,341,363,380
 Jižní Amerika 180,186,191,202,250,257,258, 265, 268, 273, 291, 313, 315, 316, 319, 324, 341-343, 357-359, 380, 385, 386, 389, 399, 405,410,420,421,428,430-432,435
 jilové minerály 50
 jod 118
 Joggins245,246
 jugale 194,212,214,222,228,232,243,246,249, 250,255,259,260,266,268,272,282,292,307, 321,325,331,345,347,352,353,356,359,365, 373,381,382
 Jün-nan49,227
 jura 157,163,178,180, 251, 252, 266, 334, 344, 345,371,378,379,381,434
 jurští ptáci 334
 juvenilní jedinci 303
 - kruhoústí 82
 - stadia 320
 juvenis 16
- K
 kalcifikace chrupavky 156
 kalcifikovaná chrupavka 143,145,157,169
 -žebra 158
 kalcifikované oblouky 168
 -tkáně 131
 - vazivo 128
 kalcit 38,128
 kalcitonin 117
 kalcitový stereom 38
 Kalifornie 24,345,407
 kambrická exploze 26,27,49
 kambrium 24,25,26,50,202,251,252,434
 kamenná chodba 38,39
 kamenné nástroje 402
 Kanada 135, 136, 138, 140-142, 151, 155, 180, 185, 190, 197-199, 201, 211, 219, 245, 246, 304,309,319
 kanibalismus 344
 Kansas 26,338,349
- kapacita mozkovny 403
 karapax 254,256,258; viz carapax
 Karatau 334
 karbon 145, 149, 154-156, 177, 190, 193, 218, 219,225,244,251,252,348,349,351,434
 kardinální žíly 31,125; viz venae cardinales
 karnivorie 353,372,412
 karnivorní dinosaui 292
 - adaptace 389
 - suchozemští obratlovci 347
 - therapsidi 354,366
 - theropodní dinosaui 327
 - vačnatec 386
 - živočichové 363
 karnivoři 356; viz masožravci
 Karoo 252; viz Karoo Formation
 Karoo Formation 256
 karpální elementy 205,296; viz carpalia
 - kloub 64
 karpatské předhůří 433
 Karpaty 186
 karpus 348,413; viz carpus
 katastrofická událost 362
 kaudální autotomie 269
 - obratle 344; viz obratle ocasní; ocasní obratle
 - žebra 248
 Kavkaz 422
 Kazachstán 239,422
 kel 392
 kelloway 227
 Keňa 400,402
 kenozoikum 263,312,390
 keratin33,60,61,369
 keratinová vlákna 331
 - vrstva epidermis 85
 keratohyalinová zrna 60
 Kiaman 252
 kinethomoideum 186
 kinetika 339
 Kirgizie 286
 kladení vajec 115,369
 kladenská pánev 350
 Kladensko 175
 kladistická analýza 17,387
 kladívko 89,106,364,365,378; viz malleus
 kladkové nervy 91; viz čtvrtý hlavový nerv; kladkový nerv; n. trochlearis; n. IV; nervus trochlearis; trochlearis
 kladkový kloub 413
 - nerv 100; viz čtvrtý hlavový nerv; kladkové nervy; n. trochlearis; n. IV; nervus trochlearis; trochlearis
 kladogeneze 389
 kladogram 17
 klenba lebeční 401
 klíční kost 66,79,80,82,83,84,85,113,206,284, 302, 329, 330, 331, 334; viz clavícula; kosti klíční
 klidová spotřeba kyslíku 293
 klima 12,234,434,435
 klimatická fluktuace 435; viz fluktuace klimatu; klimatické výkyvy
 klimatické podmínky 240,434
 - výkyvy 435; viz fluktuace klimatu; klimatická fluktuace
 - změny 202,234,363,401,404,426,436
 klky 388
 kloaka 44,84,269,367,368,382; viz cloaca
 kloakální dutina 43,44,45
 -otvor 44,71,139
 kloub 145,146,193; viz klouby
 kloubem' obratlů 206
 kloubní hlavice 410
 -jamka 327,410
- plochy 210
 -spojení 151
 --obratlů 193
 klouby 416; viz kloub
 - kladkové 69
 - zadní končetiny 301
 klouzavý let 260, 261, 264, 265, 286, 326, 327, 329,335
 klubičko 78; viz glomerulum; klubko cév
 klubko cév 37; viz glomerulum; klubičko
 kly 424,425
 kmen 13
 kniha 413,414; viz omasum; psalterium
 koexistence 403
 kolagen 129
 kolagenní pochva 44
 - vazivo 129
 - vlákna 30,128,129,136
 kolenní kloub 64,69
 kolísání hladiny světového oceánu 363
 - intenzity metabolických procesů 294
 - plochy moří 252
 - teplot 251
 Köllikerova jamka 30,47,48
 kolonie 37
 - graptolitů 34
 kolonizace Austrálie 386
 - souše rostlinami 143
 Kolumbijská plošina 252
 kolumela 364; viz columella; columella auris; sluchová kůstka
 komora 119,120,122-124; viz ventriculus
 Komorské ostrovy 199
 komory 96; viz ventriculi
 kompletní sada zubů 390
 komplex atlas-axis 218; viz komplex atlas-epistropheus
 - atlas-epistropheus 231; VÍZ komplex atlas-axis
 komunikace 417
 komůrky 115
 koncentrace iontů 20
 - kyslíku v atmosféře 24,26; viz obsah kyslíku v atmosféře; procento kyslíku v atmosféře
 koncový mozek 89; viz druhotný přední mozek; telencephalon
 končetina viz končetiny
 - lichokopytníků 429
 končetinové pletence 250; viz pletence
 - pupeny 63-65
 - svaly 65
 - svaly axiálního původu 72
 končetinový blastem 64
 - pupen viz končetinové pupeny
 - základ 64,65
 končetiny 19,63,72,125,209-211,213,218,219, 220,227,229,230,232,240,241,250,258,268, 269,273,274,289,290,302,320,349,373,378, 405^107,412,413,418,420,421,423,425,429, 431
 konečník 113; viz rectum
 koniak 322,337
 konkrece uhličitánu vápenatého 103
 konodontové zoubky 50,138
 kontinentální drift 250
 -ledovec 433,434,435
 - zalednění 22,24
 kontinenty jižní polokoule 202,256,325
 - severní polokoule 325
 kontrakce čelistního svalstva 244
 kontraktální cévy 31
 - úseky cév 31
 konvergentní evoluce 77,305,386,397,411; viz konvergentní vývoj
 -vývoj 17,329,331,333,343

- koprolity 160, 375; viz fosilizované exkrementy; fosilizované výkaly
 kopulace 367
 kopulační orgán 84,158
 kopyta 86,418
 kopýtka 320,416,423
 kornuální deska 137
 koronární ligament 54
 koronoidní výběžek 12,179,318,349,354,357; viz processus coronoides
 koronoidy 183, 347; viz coronoidy; ossa coronoida
 kortikoidy 118
 korunka 62,165,234; viz korunky
 korunky 166,249,373,419
 kořen 62,369
 kořenové ganglion 98
 kořenový systém 144
 kořeny 202,409
 - aorty viz kořeny dorzální aorty
 - dorzální aorty 31,119,120,124
 kosmické záření 21
 kosmický prach 21
 kosmin61,170,187,188,195
 kosminová vrstva 61,191,195,196,199
 kosmoidní šupiny 61,187,193,195,196
 kosmopolitní druhy 363
 - rozšíření 136,149,155,169,175,179,263,281,284,290,312,345,346,416; viz celosvětové rozšíření
 kosočtverečné šupiny 196
 kost 127,129,295
 - acelulární 128
 - čtvercová 143; viz quadratum
 - endesmalní 128
 - enchondrální 128
 - hlezenní 413; viz astragalus
 - hrudní 71,74; viz hrudní kost; prsní kost; sternum
 - krkavčí 327; viz coracoid
 - křížová 322,323; viz sacrum
 - kyčelní 68, 126, 206; viz ilia; ilium; kosti kyčelní; kyčelní kost
 - sedací 206; viz ischium
 - skalní 371; viz petrosum
 - stydká 67,206; viz pubis
 kostěná destička 85
 kostěné dermální destičky 62
 -desky 140,145,150,322,323,431
 - destičky 254
 - - krunýře 324
 - elementy lebky 19
 - ústní patro 112; viz palatum durum
 kostěný labyrint 135
 - pancíř 135,323
 kosterní destička 39
 - tyčinka 39
 kosti klíční 296; viz clavicula; klíční kost
 - kyčelní 72; viz ilia; ilium; kost kyčelní
 - pletence lopatkového 194
 - stehenní 302
 kostice 417
 kostní buňky 50, 60,128,136,146; viz osteoblasty; osteocyty
 -desky 151
 - destičky 59
 - morfogenetické bílkoviny 19; viz BMP; bone morphogenetic proteins
 - tkáň 18,51,55,127,128,150,172,196
 kostra 51, 52, 210, 219, 226, 227, 250, 331; viz skelet
 - nepárových ploutví 194
 - ostnokožců 37; viz skelet ostnokožců
 -ploutve 171,174
 - vnitrovaječných embryí 340
 Košťálov 223
 Kounov 163,176,350
 kousací lišty 419
 - plochy 379,418,419,424,431; viz kousací plochy zubů; okluzní plošky
 - plochy stoliček 384,390,400,412
 - plochy zubů 409, 420; viz kousací plochy; okluzní plošky
 - pohyby 77
 kovadlinka 89,106,364,365; viz incus
 kožní duplika tura 260, 261, 295, 296, 326, 348, 351
 -vak 311
 - žlázy 370
 krabi 162
 kraniální nervy 58,99,149; viz hlavové nervy
 kraniodontální znaky 383
 kraniovertebrální spojení 146,241
 krček 62
 krční část páteře 205,274,281,322,343; viz krční páteř
 -- těla 54
 - límeč 325,326
 - oblast 125,370
 - obratle 74, 257, 262, 281, 296, 306, 308, 312, 315,326,333,416
 - - ptáků 57
 - páteř 218,401; viz krční část páteře
 - vak 332
 -zebra 71,371
 krev 37,61,78,116,118,119,135,204
 krevní buňky 128
 - cévy 370
 - kapiláry viz krevní vlásečnice
 - plasma 79
 - tlak 314
 - vlásečnice 36,170,204,243
 krize na konci druhohor 436; viz krize na konci křídly
 - na konci křídly 360, 363; viz krize na konci druhohor
 - na konci permu 251, 360; viz krize na konci prvohor
 - na konci prvohor 355; viz krize na konci permu
 krk 53,71,74,250,262,274,299,314
 krkavice 125; viz a. carotis
 Krkonoše 433
 krunýř 24,49,50,134,253-255,258,322,431
 -želv 59,62,253
 krunýře 33,63
 krvetvorná funkce kostní tkáně 135
 krycí kosti 243; viz dermální kosti
 - kosti lebky 128; viz dermální kosti lebky
 - peří 328
 krystaly kyseliny močové 242
 křemičité houby 25
 křída 157,164,167,179,181,185,186,228,251,252,267,268,272,295,296,298,301,302,304,307-309,312,314,315,321,324,336,337,341,344,345,360,363,371,373,375,380,391,395,396,427,434
 křídelní aparát ptakoještěřů 296
 křídla 326-328,337,339,343,393; viz křídlo
 křídlo 67,295,332,335,394
 křídlová krize viz krize na konci křídly; krize na konci druhohor
 křídlové vymírání 362
 křídloví dinosauri 328
 - karnivorní savci 383,384
 - ptáci 335,339,340
 - savci 389
 křížení zrakových drah 72, 90; viz chiasma opticum; křížení zrakových nervů
 - zrakových nervů 131; viz chiasma opticum;
 křížení zrakových drah
 křížová část páteře 307
 -oblast 317
 křížové obratle 70,71,206,296,309; viz sakrální obratle
 křovinná vegetace 335
 ktenoidní šupiny 61,171
 kutikula 33,202,369
 kůra 82,369
 - cerebella 95
 - nadledvin 118
 kůže 51, 59, 60, 97, 98, 102, 125, 160, 191, 269, 328,370; viz cutis, derma
 - na křídlech 296
 kvadrupedie 322,325,396
 kvadrupední formy 312
 - dinosaurů 301
 - herbivoři 322
 - pohyb 284,297
 kyanoacetylen 22
 kyčelní kost 71; viz ilia; ilium; kost kyčelní
 kyselá dešť 362,363
 kyselina chlorovodíková 113
 kyslík 21,22,49,120,243
 kyslík v atmosféře 24; viz koncentrace kyslíku v atmosféře; obsah kyslíku v atmosféře; procento kyslíku v atmosféře
 kyslíkatá atmosféra 23

 L
 labiální chrupavky 157
 labyrintodontní zuby 195,218,247
 lacrimale 182,194,211,214,222,228,246,255,256,260,271,282,292,307,311,331,345,348,349,351,352,356,359,373,382,426
 La Débruge 433
 lagena 103,104,105,374,378,379
 Lakhandá 22
 laktace 369
 Iakuna 157; viz lakuny
 lakuny 128,136,145,146
 laloky 93
 lamelami aspidin 60,61,135
 - kost 61; viz laminární kost
 - struktura stoliček 424
 - tělísko 47,48
 - tkáň 60
 lamina dentalis 61,62
 - reflexa 349,351
 - terminalis 90,92
 laminární kost 146; viz lamelami kost
 Langerhansovy ostrůvky 113,118
 larva 16,38,139,209
 - hadic 39
 - hvězdic 39
 -ježovek 39
 - kopinatce 46-49; viz larvy kopinatců
 - křídložábřích 40
 - mihule 32,111,131; viz minoha; larvy mihulí
 - obratlovce 42; viz larvy obratlovců
 - ocasatého obojživelníka 87, 219; viz larvy ocasatých
 - ostnokožce 38,39; viz larvy ostnokožců
 - pláštěnce 48; viz larvy pláštěnců
 - primitivních strunatců 41
 - salpy 44
 - sumky 43; viz larvy sumek
 - sumyšů 39
 - žaludovců 37,40,41
 larvální labyrintodonti 234
 - obal 44
 - obojživelníci 221,234
 - ploštěnci 89

- specializace 41
- stadia 245
- obojživelníků 221
- ryb 81
- vodních čelistnatců 102
- symetrie 38
- vývoj 209
- larvy 227
- dvojdýšných 114
- kopinatce 4,42,45,47,48; viz larva kopinatce
- kruhoústých 118
- mihulí 112; viz larva mihule; minoha
- násadcoploutvých ryb 114
- obojživelníků 85,89,104,114
- obratlovců 49; viz larva obratlovce
- ocasatých 239; viz larva ocasatého obojživelníka
- ostnokožců 41; viz larva ostnokožce
- pláštěnců 43,45,49; viz larva pláštěnce
- polostrunatců 41
- strunatců 41
- sumek 43,44,45; viz larva sumky
- temnospondylního labyrinthodonta 234
- larynx 114
- LasHoyas241,329
- laterální destička 28, 65, 80, 100, 130; viz laterální destičky
- destičky 133
- ganglion 98
- nerv 98
- ouška 94
- ploténka 29,51,52,63,72,74; viz hypoderm
- smyslová linie 95; viz postranní sensorická linie; postranní smyslová čára; postranní smyslová linie
- statoakustické pole 133,134,140
- Laurasie240,381,428
- Laurentia 25
- láčka 34,99
- lávové výlevy 251
- Lebach 152
- lebeční báze 58
- endoskelet 141; viz endocranium; endokranium; chondrocranium
- kryt 241
- schránka 58, 59, 110,134, 207, 337; viz mozgovna
- skelet 132
- lebka 19, 51, 54, 57-59, 74, 127, 131, 153, 156, 170,171,178,187,191,195,196,199,204,205, 209,211,218,220,224,225,228,229,232,233, 240, 241, 243, 247-249, 253, 255-257, 259, 261, 262, 264-268, 271, 273, 284, 289, 290, 295,299,300,305,309,310,343,344,349,350, 353,354,359,365,371,372,374,378,381,388, 389, 391, 397, 398, 404, 407, 414-417, 419, 422,423,426-428,432
- aigialosaurů 268
- diapsidní 244
- eupantotherií 380
- krokodýlů 289
- mosasaurů 268
- multituberkulátů 377
- pelykosaurů 347
- savců 244
- synapsidní 243
- žaby 234
- lebky fosilních hominidů 403
- ledovec 434,435
- ledvína 53, 55, 79-81, 83, 84,118,125,127; viz ren
- obojživelníků 82
- ryb 82
- ledvinová pánevka 82; viz pelvis renalis
- ledvinové tělísko 78,79; viz corpusculum renis
- ledviny viz ledvína; ren
- savců 82
- Leistershire 24
- lenian 25
- lens 108,109; viz čočka; oční čočka
- lepidotrichia 61, 170, 171, 174, 175, 179, 190, 196,199,211;Wzlepidotrichium
- lepidotrichium 153
- leptomeninx 96,97
- Les Chaplins 433
- lesní prostředí 400,420
- Lesoto 304
- lesy viz lesní prostředí
- letální maximum 293
- minimum 293
- letky 328,335; viz remiges
- druhého řádu 328; viz letky předloketní; remiges secundariae
- prvního řádu 328; viz letky ruční; remiges primariae
- předloketní 328; viz letky druhého řádu; remiges secundariae
- ruční 328; viz letky prvního řádu; remiges primariae
- leukocyty 128
- levá komora 123
- předsíní 123,124; viz atrium sinistrum
- levatory postmandibulárních žaberních oblouků 77; m. dorzální sval krku; m. cucullaris 76; m. trapezius; mm. levatores
- levý aortální oblouk 124
- létací blána 286,298,394
- svaly 296,297
- létavý plaz 286
- pták 310
- Liao-ning 335
- lias 345,371,372
- Libanon 165,166,167,272
- lícní část lebky 77; viz lícní oblast lebky
- nerv 77,100; viz facialis; n. facialis; n. VII; nervus facialis; sedmý hlavový nerv
- oblast lebky 179; viz lícní část lebky
- líč 86
- lidský zárodek 83,86
- ligamenta hlasového aparátu 76
- ligamentum falciforme 53,54; viz ventrální závěs jater
- líhnutí 242
- liljice 39
- límeč 34,37
- linea alba 71
- lingua 112; viz jazyk
- linguální chrupavka 111
- Linnéovy kategorie 13
- Linton 231
- liquor cerebrospinalis 96; viz cerebrospinální tekutina; mozkomíšní mok; mozkomíšní tekutina
- listy 202,420
- litorál 144
- Little Dal 22
- Litva 209,211
- lobi 93
- inferiores 91
- laterales 91
- olfactorii 375, 390; viz čichové laloky; lobus olfactorius
- optici 91,94,95,297; viz lobus opticus
- lobus nervosus 116
- olfactorius 93,141; viz čichový lalok; lobi olfactorii
- opticus 91; viz lobi optici
- pyriformis 93
- lochkov 157
- lokální pohyb kůže 77
- loketní kloub 64,66,67
- lokomoce 48,69,114,218,234,250,310,401
- lokomoční orgány 36,135
- lopatka 65-67, 71, 106, 268, 299, 333, 348; viz scapula; scapulare
- lopatkový pletenec 71; VÍZ pletenec lopatkový
- Lorenzinio ampuly 159
- Lost cabin 12
- ložiska páskovaných železných rud 22
- ložiska železných rud 23
- lymfocytopoetická funkce 81
- Lysite 12
- M
- m. abductor pollicis longus 66
- pollicis longus et indicis 66
- adductor 76
- et extensor hallucis et indicis 68
- femoris 67,69
- longus 67
- magnus 67
- mandibulae 76,77
- ambiens 67,68
- anconeus 66
- biceps 65,67
- femoris 67,69
- brachialis 65-67
- caudofemoralis 269
- cleidomastoideus 76
- constrictor 77
- superficialis 76
- coracobrachialis 65,66
- cornealis 32
- costocervicalis 72
- cremaster 84,369
- crurococcygeus 67
- cucullaris 76; viz dorzální sval krku; levatory postmandibulárních žaberních oblouků; m. trapezius; mm. levatores
- cutaneus maximus (axilární část) 77
- deltoideus 65-67,296
- (pars clavicularis) 65
- (pars scapularis) 65
- depressor mandibulae 76, 77; viz depressor mandibuly
- digastricus 77,370
- dorsalis trunci 70,71
- epibranchialis 32
- epitrochleoanconeus 66
- extensor carpi ulnaris 66
- - digiti quinti 66
- - digitorum communis 66,68
- - hallucis brevis 68
- - longus 68
- - pollicis 66
- - proprius 66
- - femorotibialis 67,68
- - flexor carpi radialis 66
- - carpi ulnaris 66
- - digitorum longus 68
- - profundus 66
- - sublimis 66
- - hallucis longus 68
- - palmaris profundus 66
- - superficialis 66
- - tibialis externus 67,69
- - internus 67,69
- - gastrocnemius 68,69
- - lateralis et soleus 68
- - medialis 68
- - geniobranchialis 74
- - genioglossus 74

- geniohyoideus 74
- gluteus 69; viz sval hýžďový
- maximus 67
- - médius 67
- minimus 67
- gracilis 67,69
- hyoglossus 74
- iliacus 67
- iliococcygeus 72
- iliocostalis 70,72
- iliofemoralis 67,68,302
- - externus 301
- - médius 301
- iliofibularis 67,69
- iliotibialis 67,68
- infraspinatus 65-67
- interarcualis 76
- intercostalis externus 70
- - internus 70
- intermandibularis 76,77
- ischiofemoralis 302
- ischiochantericus 69
- latissimus 66,67
- - dorsi 65,66
- levator 76; viz m. levator palatoquadrati
- - palatoquadrati 76
- - palpebrae superior 75
- - scapulae 71,72
- longissimus cervicocapitalis 72
- - dorsi 70,72
- masseter 77,370
- mylohyoideus 76
- obliquus externus 71
- - externus profundus 70
- - superficialis 70
- - inferior 74,75; viz musculus obliquus inferior
- - internus 70,71,75
- - superior 75
- obturator externus 67,69
- - internus 67,69
- omohyoideus 72,74
- opercularis 75,239; viz musculus opercularis
- palmaris longus 66
- panniculus carnosus 77
- pectineus 67
- pectoralis 65,66,71,327,332; viz prsní sval
- peronaotibialis 68
- peroneus brevis 68
- - longus 68
- - tercius 68
- plantaris 68
- popliteus 68
- praeorbitalis 76
- probranchialis 32
- pronator profundus 66,68
- quadratus 66
- - teres 66
- psoas 67
- pterygoideus 77,247,370
- pubofemoralis 302
- puboischiofemoralis externus 67,69
- - internus 67
- puboischiotibialis 67,69
- pubotibialis 67,69
- pyriformis 67,69
- quadratus femoris 67,69
- quadriceps femoris 67; viz čtyřhlavý sval stehenní
- rectus 70,71
- - abdominis 71,72,370; viz přímý břišní sval
- - capitis 72
- - cervicis 74,370
- - externus 75
- femoris 67,68
- inferior 75; viz musculus rectus inferior
- internus 75
- superior 75; viz musculus rectus superior
- retractor bulbi 75
- rhomboideus 65,71
- sacrospinalis 70
- sartorius 67
- scapulohumeralis anterior 65,66
- semimembranosus 69
- semitendinosus 67,69
- serratus anterior 71
- - ventralis 71,72
- sphincter colli 77
- spinalis capitis 72
- splenialis 72
- stapedius 364
- sternalis 77
- sternocleidomastoideus 76
- sternohyoideus 71,72,74
- sternomastoideus 76
- subcoracoscapularis 65,66
- subcostalis 70
- subocularis 32
- subscapularis 65,66
- subvertebralis 70,71
- supinator 66
- supracoracoideus 65,67,297,327,332,335
- supracostalis 70
- supraspinatus 65-67
- temporalis 77,247,370
- teres major 65,66
- - minor 65,66
- tibialis anterior 68
- posterior 68
- transversospinalis 70,72
- transversus viz m. transversus abdominis
- - abdominis 70-72
- trapezius 76,77; viz dorzální sval krku; levatory postmandibulárních žaberních oblouků; m. cucullaris; mm. levatores
- triangularis 72
- triceps 65,66
- vastus 67
- maastricht 240,337,363
- macula lagenae 103,104
- lutea 109
- sacculi 103
- utriculi 103
- Madagaskar 176, 177, 179, 257, 260-262, 265, 266,282,321
- Maďarsko 426
- magnetické póly 203
- magnetit 23
- makroevoluční změny 204
- makrofágní predátoři 50
- Malawi 292,402
- malformace 287
- malleus 88,89,106,364,365; viz kladívko
- Malpighiho tělísko 78
- malý roh jazyky 365; viz cornu minus hyoidei
- mandibula 77,227; viz dolní čelist; spodní čelist
- mandibulare 62, 87, 88, 89, 142, 143, 152, 155, 157,159,178,239; viz Meckelova chrupavka; Meckelův element
- mandibulární jáma 282
- kloub viz čelistní kloub
- mesoderm 29
- oblouk viz čelistní oblouk; mandibulární žaberní oblouk
- ploténka 74; viz mandibulární svalová ploténka
- somit 73,74
- svalová ploténka 73,74
- symfýza 271,272
- žaberní oblouk 73,87,89,106,142
- mandle lhtanová 117
- manifestace ancestrálních morfologických struktur 19
- manubrium mallei 364,365
- marginalia 254,258
- marginální čelistní dentice 281
- marginales laterales 371
- marinní fauna 304
- mělkovodní sedimenty 298
- prostředí 272; viz mořské prostředí
- sedimentace 253
- sedimenty 225,261
- Maroko 304,305,312,424
- marsupium 385; viz břišní kožní vak
- Maskarény 342
- masová vymírání viz masové vymírání
- masové vymírání 223,251,252,360,362
- masožravci 343,404,405; viz karnivoři
- masné kyseliny 414
- mateřské mléko 366
- mateřský organismus 388
- Mauricius 342
- Maxberg 334
- maxila 107,143,145,177-184,188,207,272,273, 282,287,295,331,333,349,351,353,354,357, 376,381,411 ; viz maxilla; maxily
- maxilární komplex 185
- výběžek premaxily 306
- zuby 388
- maxilla 172, 173, 179, 182, 184, 185, 187, 194, 214,222,246,260,266,271,272,292,307,321, 325, 345, 352, 356, 373, 377, 389; viz maxila; maxily
- maxilloturbinale 58
- maxily 112,174,196,198,256,288,317,355; viz maxila; maxilla
- mayan 25
- Mazon Creek 138,139
- mazové žlázy viz mazové žlázy
- mazové žlázy 60,85,370; viz glandulae sebaceae
- meatus acusticus externus 106, 398; viz vnější zvukovod
- Meckelova chrupavka 89, 143, 152, 158, 207, 364; viz mandibulare; Meckelův element
- Meckelův element 87,142,147,152; viz mandibulare; Meckelova chrupavka
- mediastinum 54
- mediteránní refugia 435
- medulární část 90
- část mozku 93,95, 100,115,135
- medulla 82,90,118,369; viz mícha
- oblongata 89,90,93,95,131,141 ; viz myelencephalon; prodloužená mícha
- spinalis 90,97; viz hřbetní mícha
- mechanické mělnění 414
- mechanismus autotomie 269
- procesu adaptace 18
- mechanorecepce 129
- mechanoreceptor 104,128; viz mechanoreceptory
- mechanoreceptory 105
- Meibomovy mazové žlázy 109,110
- žlázy viz Meibomovy mazové žlázy
- melanin 85
- melatonin 118
- membrána nicticans 110,271 ; viz mžurka
- tectoria 105
- tympani 105; viz bubínková blána; membrána tympanica; sluchový bubínek
- tympanica 247; viz bubínková blána; membrána tympani; sluchový bubínek
- vitellina 331

- méninges 96; viz meninx; pleny
meninx 96; viz méninges; pleny
mentomandibulare 89,143,147
Merkur 261
mesencephalon 48, 89-96,100,131; viz střední mozek
mesenchym 30,35,43
- neurální lišty 73
mesenteria 54, 55; viz mesenterium; závěs trávicí trubice
mesenterium 35,39,52,53,82-84,369; viz mesenteria; závěs trávicí trubice
mesethmoid 331
Měsíc 21
mesocardium 53
mesocoel 28,37
mesodentin 151,156,157
mesoderm 28, 29, 30, 33, 35, 37, 38, 43[~]15, 47, 51,52,59,60,63,73,87,96,100,114,127,242, 255,327
mesodermální derivát 37
- mesenchym 108
- papila 327,369
- původ 51,59,61,78,86,88,108,118,119,128, 156,327
- segment 28,52
- somity 19; viz somit; somity; somitická část mesodermu; somitická segmentace
- struktury 26
- trubice 73
- vřetky 30
mesodermové segmenty viz mesodermální segment
mesoglea 34
mesomera 51, 52, 78; viz mesomery; nephrotom; nephrotomy
mesomery 73, 79; viz mesomera; nephrotom; nephrotomy
- hlavových somitů 73
mesomesenchym 129
mesonephros 81-83,126
mesoplastra 253,255,258
mesopterygium 158
mesorchium 55
mesosalpinx 55
mesotarální kloub 297,301
mesotubarium 55
mesovarium 55,83
mesozoičtí ptáci 340
- savci 370,373,382; viz druhohorní savci
mesozoikum 178, 199, 213, 228, 251, 258, 264, 312,319,346,360,390; viz druhohory
Messel 341,394,430,432
metabolické pochody 293
metabolismus 26,55,128,135,242,293,331
metacarpale II 332
-111328,332
- IV 328,332
- V 328
metacarpalia 299,344
metacarpus III 328
metacoel 28,36,37
metacon 379,380
metaconus 390
metaconid 379,380,383-385,400
metakarpus 1. prstu 306
- 4. prstu 296
metakarpy 326,328
metamera 97; viz metamery
metameri svalstvo 47
metamery 46,47,65; viz metamera
metamorfovaný kopinát 47
metamorfóza 16,38,40,43,45,48,209,234,245
- hvězdice 39
- kopinátce 46
metanefridie 37,80
metanephros 81,82
metapleurová teorie 143
metapleury 32,46,48,143; viz ploutevní lem
metapterygium 160,161
metatarsus 298,308,311,344
- III 332
- IV 332
metathalamus 92
metatherijní končetiny 378
metencephalon 89, 90, 93-95, 131; viz zadní mozek
meteorit Murchison 22
meteoritické bombardování Země 21
meteority 22
methan 21
Mexiko 265,337
mezibuněčná hmota 19
mezihvězdný prach 22
meziklíční vak 332
meziledové doby 435; viz interglaciál
mezimozek 89; viz diencephalon
meziobratlové kloubem' 206
- ploténky 31; viz intervertebrální disky
- prostory 30,55; viz meziobratlový prostor
- svaly 57,71
meziobratlový prostor 57, 229; viz meziobratlové prostory
meziplanetární prostor 21
mezižeberní svaly 71,72; viz mm. intercostales
měkké patro 114,287,288; viz měkké ústní patro; palatum molle
- ústní patro 112; viz palatum molle
migrace buněk neurální lišty 87
mícha 54, 59, 90, 94, 95, 97, 99, 102, 118, 125, 129,130,269,370; viz medulla
mikrografie 153
mikrořágové 156
mikrofosilie 23
mikroorganismy 436
mikrořasy 24
mimika obličejového svalstva 77
mimoděložní těhotenství 83
mindel 433
mineralizovaná kostra 26; viz mineralizovaný skelet
- schránka 26
mineralizované sklerity 24
mineralizovaný skelet 24, 33, 50; viz mineralizovaná kostra
minoha 32,131,139; viz larva mihule; larvy mihulí
miocén 182, 183, 186, 241, 253, 258, 266, 288, 290,382,385,386,391,394,396,400,401,404, 406, 411, 414, 415, 419, 420, 423, 425, 426, 429,430,433,434
míra evolučních změn 13
míšní kanál 96,97,370
- nerv 1,99
- nervy 95,97-100,102,370; viz spinální nervy
- očka 47
mitochondrie 23
mitóza 24
mitrální buňky 91,92
mixipterygium 158,163
mláďata 319
mladší eocén 252
mléčné zuby 366
- žlázy 85, 369, 382, 385; viz glandulae mammae
mm. arrectores pilorum 77,370
- caudifemorales 67
- longus et brevis 69
- coracoarcales 74
- extensores carpi radiales 66
- digitorum breves 66,68
- hypobranchiales 32
- interbranchiales 76
- intercostales externí 71, 72; viz mezižeberní svaly
- interní 71,72; viz mezižeberní svaly
- dorsales 72
- ventrales 72
- interossei dorsales 66
- levatores 76; viz dorzální sval krku; m. cucularis; levatory postmandibulárních žaberních oblouků; m. trapezius
- pectorales 296
- subcostales 71
- supracostales 71,72
- transversospinales 70
mnohobuněční 27; viz mnohobuněční živočichové
- živočichové 35
moč 79,81,82,367,368
močopohlavní orgány 113
- soustava 51, 52; viz urogenitální soustava; urogenitální systém
močová trubice 84, 368; viz Urethra
močovina 79
močovod 81,82,84,85,368,369; viz Ureter
močový měchýř 78,82,84,85,113,367-369; viz vesica urinaria
moderní primáti 397
modifikace dentinu 61
- viscerokrania 88
molariformní premoláry 392
- zuby 431
- žvýkáč aparát 320
molarizace 418
moláry 62,366, 371,373,376,377,380,388; viz stoličky
Moldávie 422,428
molekulární analýza 395
- fylogeneze 17
- úroveň 17
- vodík 21
Mongolsko 264-266, 268, 292, 309-311, 321, 324,333,337,339,376,384,385,388,389,392, 429
monodaktylní končetina 429
monofyletický původ 399
- původ savců 371
- původ vačnatců 381
monomery 21
monsunové pralesy 399
Montalban 433
Montana 139,303,309,310,338,374,389,395
Monte San Giorgio 274,281,283
Montmartre 433
Moodies 22
Moravský kras 405
morfologická diferenciacie 16
- evoluce 18
- struktura 18
morfolgie listů 363
- stoliček 373,379
- zubů 420,427
Morrison Formation 314,334
morula 28
mořská laguna 335
- společenstva 435
- transgrese 363
- voda 79,253
mořské prostředí 27,191,406,416; viz marinní prostředí
- ryby 79

- želvy 273
 mořský plankton 417
 mošti obojživelníci 225
 Mosambik 199
 motoneurony 48
 motorická inervace hlavy 101
 - jádra 95
 - odstředivá vlákna 98
 -vlákna 101
 motorické nervové zakončení 98
 -neurony 100,130
 - sloupce 95
 mozaiková evoluce 204,215
 mozeček 94-96; viz cerebellum
 mozečková jádra 95
 mozek 29,45,48-51,57,59,73,74,89,91,93-96,
 99,101,102,106-108,110,111,116,129,131,
 134,135,140,141,149,199,243,297,314,321,
 332,372,375,398,399,402,427
 - mihule 141
 mozkomíšni mok 96; viz cerebrospinalní tekutina; liquor cerebrospinalis; mozkomíšni tekutina
 - tekutina 96; viz cerebrospinalní tekutina; liquor cerebrospinalis; mozkomíšni mok
 mozková jádra 91
 - kůra 92; viz cortex; pallium
 mozkové ganglion 43,44
 - hemisféry 91,92,94,96,390
 - pleny 116
 mozkovna 57, 59, 93, 105, 124, 125, 127, 134,
 141,193,199,268,292,302,308,324,333,372,
 375, 377, 380, 381, 398, 399, 401, 415; viz lebeční schránka
 mozkový kmen 91-93
 - váček 45,47,48
 mřížovina 38; viz stereom
 mukosní buňky 106,107
 Müllerova chodba viz Müllerova trubice
 - trubice 83,367
 multikuspidní molariformní zuby 292
 - premolary 376
 - zoubky 156
 -zuby 162
 multipolární buňka 42; viz multipolární buňky
 -buňky 42,48
 Murgon341,393,394
 musculus obliquus inferior 100; viz m. obliquus inferior
 - opercularis 106; viz m. opercularis
 - rectus anterior 100
 - - inferior 100; viz m. rectus inferior
 - - posterior 100
 - superior 100; viz m. rectus superior
 mutace 23
 mutační rozrůznění genotypu 18
 myelencephalon 89,90,93,95,131; viz medulla oblongata; prodloužená mícha
 myelinová pochva 99
 myocardium 53,54,78; viz myokard; svaly srdce
 myocoel 53
 myocommata 69
 myokard 54; viz myocardium; svaly srdce
 myomera viz myomery
 myomery 31,32,47,49,50,69,70,74
 myosepta 31,47,50,56,57,63,69,70,125,170
 myotom 51,52,56,57,80,160; viz myotomy
 myotomy 31,46,50,64,65,69,129,153
 myrmekofagie 431
 mžurka 110; viz membrána nicticans

N

n. abducens 75, 99, 100; viz abducens; nervus abducens;n. VI

- accessorius 102; viz. accessorius
 - cochlearis 105
 - facialis 77, 96, 99; viz facialis; lícní nerv; n. VII; nervus facialis; sedmý hlavový nerv
 - glossopharyngeus 96, 99; viz devátý hlavový nerv; glossopharyngeus; jazykohltanový nerv; n. IX; nervus glossopharyngeus
 - hypoglossus 90, 96, 99; viz hypoglossus; nervus hypoglossus; podjazykový nerv
 - occipitalis 75,90,99; viz okcipitální nervy
 - oculomotorius 74,75,96,99; nervus oculomotorius; okoohybný nerv
 - phrenicus 54,370
 - rarus 75,99; viz nervus rarus
 - tenuis 75,90,99
 - terminalis 99,100; viz nultý nerv
 - trigeminus 76, 77, 96, 99; viz n. V; nervus trigeminus; trojklaný nerv
 - trochlearis 75, 91, 96, 99; viz čtvrtý hlavový nerv; kladkové nervy; kladkový nerv; n. IV; nervus trochlearis; trochlearis
 - vagus 96, 99,102,370; viz bloudivý nerv; desátý hlavový nerv; n. X; nervus pneumogastricus; nervus vagus; vagus
 - vestibulocochlearis 103; viz n. VIII; n. statoacusticus; nervus statoacusticus; nervus vestibulocochlearis; osmý hlavový nerv; sluchový a rovnovážná nerv
 - III 90; viz n. oculomotorius; nervus oculomotorius; okoohybný nerv
 - IV 90; viz čtvrtý hlavový nerv; kladkové nervy; kladkový nerv; n. trochlearis; nervus trochlearis; trochlearis
 - V 90; viz n. trigeminus; nervus trigeminus; páťý hlavový nerv; trigeminus; trojklaný nerv
 - VI 90; viz abducens; n. abducens; nervus abducens; odtahovací nerv; šestý hlavový nerv
 - VII 90; viz facialis; n. facialis; lícní nerv; nervus facialis; sedmý hlavový nerv
 - VIII 90; viz n. vestibulocochlearis; nervus statoacusticus; nervus vestibulocochlearis; osmý hlavový nerv; sluchový a rovnovážný nerv
 - IX 90; viz devátý hlavový nerv; glossopharyngeus; jazykohltanový nerv; n.glossopharyngeus, nervus glossopharyngeus
 - X 90; viz bloudivý nerv; desátý hlavový nerv; n. vagus; nervus pneumogastricus; nervus vagus; vagus
 nadledviny 118; viz glandulae suprarenales
 nadočnicové oblouky 403
 nadvarle 84; viz epididymis
 náhradní zuby 61,320
 nálezy embryí 303
 - vajec 303
 Namibie 24,252
 namur209,211
 naris externa 107,114; viz vnější nozdra; vnější nozdry
 - externa anterior 189; viz přední vnější nozdra
 - externa posterior 189
 - interna 114; viz vnitřní nozdra; vnitřní nozdry; choana
 Národní muzeum v Praze 342
 nasale 173,182,185,212,214,222,228,246,255,
 260,265,268,271,272,292,306,307,321,325,
 331,345,351,352,356,373,381,426; viz nosní kosti
 nasální oblast 401; VÍZ ethmoidální část lebky
 nasohypofyzální kanál 138; viz nasohypofyzální kanálek
 - kanálek 133,138-141
 - otvor 138
 nasopharynx 112,288; viz nosohltan
 nasoturbinal 58

nástup lesů 435
 naviculare 410,411
 Naze 341
 nažiny 328; viz apteria
 nediferencované stadium 82; viz indiferentní stadium; indiferentní stadium pohlavního vývoje
 nefrogenní tkáň 81
 nefron 37,78,79,81; viz nefrony
 nefrony 73,82,84
 negativní imunologická reakce 388
 nehty 86,401
 nejstarší obratlovec 131
 - sedimentární horniny 22
 největší létaví ptáci 343
 nekrotizované vazivo 270
 nekton 142
 nektionický způsob života 150
 nelétavá husa 342
 nelétavý pták 342,343,386
 nemakit-daldyn 25
 Německo 136,137,147-149,150,152,162,163,
 173, 181, 185, 197-200, 220, 221, 223, 224,
 240,247,248,255,260,265,281,285,291,295,
 299,300,304,312,314,325,341,346,372,394,
 404,425,430
 neocortex 93,375
 neogén 343,386
 neognátní ptáci 340
 neokom 340
 neonatus 16; viz novorozenec
 neopallium 93
 ncoptile 327
 neotenické formy 120,229
 - formy obojživelníků 433
 - larvy 240
 neotenický obojživelník viz neoteničtí obojživelníci
 neoteničtí obojživelníci 114,221,222,240
 - ocasatí obojživelníci 122
 neotenie 16,19,208,225,234,239,240
 nepárové ploutve 177,188,198
 nephros 79
 nephrostom 78,80
 nephrotom 51, 52, 78, 80, 81; viz mesomera; mesomery; nephrotomy
 nephrotomy 73, 79,117; viz. mesomera; mesomery; nephrotom
 nepravá živorodost 345
 nepravé vymírání 362
 nervová páska 45
 - pleteň 35
 - síť 34
 - soustava 29,35,37,45,47,130,141; viz nervový systém
 - trubice 41,43-46,48,96,102,129; viz neurální trubice
 - vlákna 44,95,97
 - zakončení 60
 nervové buňky 115
 - ganglion 36,40,45
 nervový prstenec 35
 - systém 45; viz nervová soustava
 - systém savců 370
 nervus abducens 100; viz n. abducens; abducens; n. VI
 - facialis 100; viz facialis; n. facialis; n. VII; sedmý hlavový nerv
 - glossopharyngeus 102; viz devátý hlavový nerv; glossopharyngeus; jazykohltanový nerv; n. glossopharyngeus; n. IX
 - hypoglossus 102; viz hypoglossus; n. hypoglossus; podjazykový nerv
 - oculomotorius 100; viz n. oculomotorius; n. III; okoohybný nerv

- olfactorius 90-92, 99; viz čichové nervy; čichový nerv; olfactorius
- ophthalmicus profundus 100
- opticus 90, 91, 99, 197; viz. druhý hlavový nerv; opticus; zrakové nervy; zrakový nerv
- pneumogastricus 102; viz bloudivý nerv; desátý hlavový nerv; n. vagus; n. X; nervus vagus; vagus
- rarus 99; viz. n. rarus
- statoacusticus 101; viz nervus vestibulocochlearis; osmý hlavový nerv; sluchový a rovnovážný nerv
- trigeminus 100; viz n. trigeminus; n. V; pátý hlavový nerv; trigeminus; trojklaný nerv
- trochlearis 91, 100; viz čtvrtý hlavový nerv; kladkové nervy; kladkový nerv; n. trochlearis; n. IV; trochlearis
- vagus 99,102; viz bloudivý nerv; desátý hlavový nerv; n. vagus; n. X; nervus pneumogastricus
- vestibulocochlearis 101; viz osmý hlavový nerv; n. VIII; n. vestibulocochlearis; nervus statoacusticus
- neurulia 254
- neurální destička 131; viz neurální ploténka
- endocranium 130,208; viz neurální endocranium
- endokranium 58,59,77,88,146,149,150,170,172,174,179,189,193,194,196,197,201,211,243
- exocranium 130; viz neurální exocranium
- exokranium 76,178,179
- kanál 48,55,195,271
 - páteře 97; viz páteřní kanál
- lalok hypofýzy 90
- lišta 19, 51, 58-60, 62, 73, 74, 86-88, 97, 99-101,102,109,118,127,129,130,133,142
- oblouk 56-58,183,195,269,271,320,343; viz neurální oblouky
- - ocasních obratlů 231
- oblouky 55,57,70,132,152,158,160,184,190,229,247,344,348; viz neurální oblouk
- ploténka 29, 30,40,41,43, 86, 87, 90,130; viz neurální destička
- trubice 28-30,32,40-53,55-57,63,73,78,80,86,87,90,100,102,111,129,130; viz nervová trubice
- výběžky 230
- záhyb 87
- žláza 116
- neurity mitrálních buněk 92
- neurocoel 44
- neurocranium 88,130; viz neurokranium
- neuroektoderm 29,30,51,89,108,129,130,142
- neuroenterický kanálek 29,30,47
- neuroepifýza 91,110,118,131
- neurogenní obrvené pruhy 41
- neurohemální orgán 116,118
- zakončení 118
- neurohormony 115,118
- neurohypofýza 115,116,118
- neurokranium 57-59, 76, 77, 88, 89, 112, 126, 127, 130-132, 133, 145, 146, 151, 156-158, 160-162, 165, 167, 168, 170, 180, 187, 189, 199,207,209,219,224,264,266,271,295,364,372,416,432; viz neurocranium
- neuromasty 94,98,101,103,104,129,159
- neurony 93,97,115,130
- neuroplakody 86,97
- neuroporus 29,30,35,46-48,87,90
- neurosekreторické buňky 115,116,118
- neurotransmitery 115,116
- neurula 86,129
- čolka 87
- Nevada 24,345
- New Foundland 24
 - Jersey 265
- nidifugní mláděta 340
- nidikolní mláděta 340
- nika 27
- nitroděložní vývoj 388
- noční obratlovci 109
 - savci 369
 - způsob života 390
- nody 17
- noha 64
- nor 377
- noradrenalin 118,370
- Normandie 184
- Norsko 138,140
- nosní cesty 288
 - dutina 110
 - kosti 32,422; viz nasale
 - otvor 351; viz nozdry; nozdry
 - septum 287
- nosohltan 112,114,288,319; viz nasopharynx
- notarium 299
- notochord 29; viz chorda; chorda dorsalis; struna hřbetní
- Nová Guinea 257,386
- Nové Mexiko 307,343,348
 - Skotsko 211,219,220,246,263
- Novgorod 209
- novorozenec 369; viz neonatus
- Nový Zéland 169,342,343
- nozdra viz nozdry; nosní otvor
- nozdry 32,159,198,223,224,261,273,313-315,319,320,344,348,349,351,371,373,382,399,402,417,424; viz nosní otvor
- nuclei 95
 - habenulae 92; viz nucleus habenulae
 - paraventriculi 116
 - salivatorii 95
 - supraoptici 116
 - vestibuläres 95
 - nucleus ambiguus 95,96
 - cochlearis dorsalis et ventralis 95
 - gustatorius 95
 - habenulae 90,91; VÍZ nuclei habenulae
 - pulposus 31,55
 - solitarius 95
 - nuchale 254,256
 - nuchální deska 146
 - nukleotidy 21
 - nultý nerv 100; viz n.terminalis
 - numerická taxonomie 11
- Nýřany 176,215,220-222,226,227,230-233,348
- O
- obaly centrální nervové soustavy 96
 - mozku 96
- oběhová soustava 31, 51, 119; viz oběhový systém
- oběhový systém 31, 36, 37, 51, 115, 119, 123, 127,192
- oblast akustická 95
 - evoluce hominoidů 402
 - laterální smyslové linie 141
 - vzniku vačnatců 385
- obličejová část viz obličejová část lebky
- část lebky 60,398,399,401,402
- obojživelný způsob života 416
- obránný štít 326
- obratel viz obratle
- obratle 55, 57, 64,127,131,157,195, 206, 213, 217, 221, 225, 229, 233, 254-256, 268, 269, 271,273,307,308,313,349,416
- ocasní 289; viz ocasní obratle; kaudální obratle
- opisthocoelní 319; viz opisthocoelní obratle
- procoelní 268
- obratlová centra viz centra obratlů; obratlové centrum
- obratlové centrum 55-57,70,125,158,160,165,166,182,184,193,206,208,212,213,218,225,229,231,233,269,272,289,314,323,344; viz centra obratlů; obratlové tělo; tělo obratle
- amficoelní 229
- oblouky 57,70
- tělo 208; viz centra obratlů; obratlové centrum
- obrus 420,424
- obrvené buňky 128
 - smyslové buňky 42
- obrvěný epithel 76
 - pruh 39
- obrysové peří 327,335; viz peří obrysové; peří krycí; pennae; teleoptile
- krycí 327; viz pennae
- obsah kyslíku v atmosféře 18,26; viz koncentrace kyslíku v atmosféře; kyslík v atmosféře; procento kyslíku v atmosféře
- kyslíku v mořské vodě 363
- vápníku ve vodě 26
- žaludku 320,337,344,394
- obústní brvy 47,50
- lamela 37
- ocas 27,45,69,71,72,86,125,218,227,230-232,239, 247, 261-263, 268-270, 296, 299, 307, 309, 315, 320, 334-336, 338, 339, 345, 348, 353,356,378,393,394,400,404,416
- ocasní arterie 55; viz a. caudalis; arteria caudalis
- bodce 323
- část 50,71
- -páteře 291,332
- lem 205,210,211
- letky 299,329; viz pera rýdovací; rectrices
- ocasní nerv 44
- obratle 86, 240, 248, 250, 269, 308, 314, 315, 318,344; viz kaudální obratle; obratle ocasní
- páteř 290
- pera 310
- ploutev 50, 60, 135, 139, 141, 142, 153, 158, 160, 162, 164-166, 177, 179, 181, 190, 194, 198,218,219,268,344,416
- - difýcerkní 146,147,168,183,194
- heterocerkní 146,147,149,188,194
- homocerkní 180
- ploutevní lem 46
- ploutvička 46-48,131
- pupen 46
- sensorické nervy 44
- svalstvo 43
- svaly 269
- žíla 31; viz vena caudalis
- occipitale 207
 - laterale 58,240,268,271,331,381
- oceánská cirkulace 26
- ocelli viz ocellus
- ocellus 44,45,47,48; viz ocelli; očko
- oculomotorius 101; viz n. oculomotorius; n. III; nervus oculomotorius; okohybný nerv; třetí hlavový nerv
- oči 49,50,91,131,135,149,160,193,218,241
- očko 43,44,47,48; viz ocellus
- oční bulva 58,75; viz oční bulvy
- bulvy 48,222
- čočka 19,86; viz čočka; lens
- jamka 108; viz orbita; očníce
- nerv 108,110; druhý hlavový nerv; nervus opticus; opticus; zrakové nervy; zrakový nerv
- pohárek 19,108,109

- pouzdro 108,130; viz optická pouzdra; zrakové pouzdro
- stopka 108
- váček 108
- víčka 109,110,316,324
- očníce 134,135,181,196,215,243,282,314,316,345,356,403,428,429; viz orbita; orbity; oční jamka
- odontoblasty 61,88
- odontocyty 146
- odpadní produkty metabolismu 242
- odstředivá nervová vlákna 98
- odstředivé viscerální dráhy 99
- odtahovací nerv 100; viz abducens; n. abducens; nervus abducens; n. VI; šestý hlavový nerv
- odvodná arterie 120; viz eferentní arterie
- odvodné cévy plic 119
- žaberní arterie 192; viz a. brachialis efferens; aa. branchiales efferentes
- Oesophagus 113; viz jícen
- Ohio 231,232
- ohnisková vzdálenost 109
- ohřátí oceánu 21
- ohřívání krve 322
- ochlazení 234,435; viz ochlazování
- klimatu 227
- ochlazování 433; viz ochlazení
- podnebí 363
- ochranné obaly 208,209
- okcipitální nervy 102; viz n. occipitalis
- oblouky 51; viz týlní oblouk
- okluzní plošky 317,366,373; viz kousací plochy zubů
- oko 19,29,32,48,50,59,87,108-110,139,146,152,215,271
- okohybné svaly 50,74,75,96,98-100,109,193
- okohybný nerv 100; viz n. oculomotorius; n. III; nervus oculomotorius; oculomotorius; třetí hlavový nerv
- okružní věnec brv 40
- olecranon 66
- olfactorius 101; viz čichové nervy; nervus olfactorius
- oligocén 165, 180, 185, 186, 253, 264, 267, 268, 273, 292, 330, 342, 371, 375, 385-387, 394, 396, 398-400, 404, 406-409, 413, 415, 418-423,426,429,430,433,434
- oligocenní ochlazování 240
- oligolecitální vajíčka 52
- omasum 414; viz kniha; psalterium
- Omentum majus 54
- minus 53,54; viz dorzální závěs jater
- omnivorie 412
- omnivorní savci 377
- ontogenetická diferenciacie 18
- stadia 220
- lebky 231
- ontogenetický vývoj 16, 18, 27, 46, 119, 245, 248,321,369
- žaludovce 40; viz ontogeneze žaludovce
- ontogeneze 15,16,19,20,58, 82,111,224,340,385
- žaludovce 35
- Onverwacht 22
- operculare 33,105,173,177,179,181,182,184,185,188,189,192,194,200,206
- operculum 145,156,160
- fenestrae ovalis 75
- operkulární element 167
- oblast 152
- série 179,181
- operkulum viz operculum
- opeřená okrsky kůže 328; viz pernice; pterylia
- opeření 335
- dinosauři 333; viz opeřený dinosaur
- křídloví dinosauři 15
- opeřený dinosaur 310; viz opeření dinosauři
- ophiopluteus 39
- opice Nového světa 396,399
- Starého světa 396,399
- opisthoceální centrum 55,56
- obratle 240,308; viz obratle opisthoceální
- opisthonephros 80-82,84
- opisthoticum 58,59
- oplozené vajíčko 387
- optická pouzdra 58; viz oční pouzdro; zraková pouzdra; zrakové pouzdro
- oblast 127
- opticus 101; viz druhý hlavový nerv; nervus opticus; oční nerv; opticus; zrakové nervy; zrakový nerv
- optimální hodnoty 294
- teploty 293
- orální destičky 135
- zóna 42
- orbita 75,126,127,152,182,197,213,232,334,344,356,358,359,420,430; viz oční jamka; očníce; orbity
- orbitální deska 137
- chrupavka 132
- větev n. abducentis 99
- orbitosphenoid 58,59,331,372,381
- orbitosphenoidy viz orbitosphenoid
- orbitotemporální část 167
- oblast 193
- orbity 77,133,134,139,141,143,146,147,151,172,174,181,218,222,248,295,308,311,317,319,321,343,354,401; viz oční jamka; očníce; orbita
- ordovik 26,128,136,202,251,252,434
- Oregon 252
- organické sloučeniny 21,22
- organismus 16
- organismy hypertermofilní 21
- organogeneze 46
- organ letu 286
- orgány ektodermálního původu 85
- entodermálního původu 110
- mesodermálního původu 47
- postranní smyslové čáry 86,94,159; viz orgány postranní smyslové linie
- - smyslové linie 223,229
- středního ucha 104
- orientace 417
- ornithizace 310,331,339; viz vývoj ptačích znaků
- ornithofauna 343
- orobranchiální dutina 133,134,140
- oropharyngeální membrána 33,84,111,367
- orthodontin 151,156,157,160,195
- os basale 240
- cornu 86
- marsupii 128, 385; viz ossa marsupii; vakové kosti
- penis 128
- osifikace 128,130,132
- dlouhých kostí 371
- lebky 199
- svalů 378; viz osifikace ve svalech
- ve svalech 128
- ve šlachách 128
- z chrupavky 128; viz endochondrální osifikace; chondrogenní osifikace
- osifikační centra 262
- dermálních kostí 104, 128; viz osifikační centra krycích kostí
- - krycích kostí 135
- osifikační proces 108
- osifikovaná tkáň 55
- osifikované kostry embryí 303
- prstence 147
- šlachy 281,296,309,317,318,319,321,322
- štítky 323
- tkáň 157
- zduřeni 324
- Oslavy 350
- osmotický tlak 79
- osmý arteriální oblouk 120,121
- hlavový nerv 101,103; viz nervus vestibulo-cochlearis; osmý hlavový nerv
- osový skelet 206; viz axiální skelet
- ossa coronoida 183; viz coronoidy; koronoidy
- marsupii 378, 382; viz os marsupii; vakové kosti
- osten 310,328; viz rhachis
- osteoblasty 128; viz kostní buňky
- osteocyty 128,146; viz kostní buňky
- Osteodentin 156,160,195
- osteodermální desky 323
- osteoderm 62,63,85,267,322,324; viz kostěné dermální destičky
- osteoklasty 86,128,270
- osteony 294; viz haverské systémy; Haversovy systémy
- oteplení 413,435
- otická část lebky 218,266; viz otická oblast lebky; sluchová část lebky; sluchová oblast
- - neurokrania 146,152
- oblast lebky 75; viz otická část lebky; sluchová část lebky; sluchová oblast
- pouzdra 58; viz otické pouzdro; sluchová pouzdra
- otické pouzdro 87,132,172,207,229; viz otická pouzdra; sluchové pouzdro; sluchová pouzdra; sluchové kapsuly
- otický zářez 213,214,217,219,222,229,247
- otisk kůže 311,320
- otolit 43-45,48; viz otolity
- otolity 103,139,152,183
- otvor ústní 111; viz ústní otvor
- ovaria 82; viz vaječníky
- oviductus 83,367; viz vejcovod; vejcovody
- ovoviviparie 83
- Oxford 342
- oxid uhličitý 22,243
- oxidace železa 23
- ozónová vrstva 144
- ozubení ptáci 340
- ozubený zobák 338
- ožaberní dutina 43; viz peribranchiální dutina; peribranchiální prostor
- prostor 32, 114; viz ožaberní dutina; peribranchiální dutina; peribranchiální prostor

P

- Paauwova chrupavka 364
- Pacifik 408,426; viz Tichý oceán
- padákový let 286,329
- Paired-box 19
- Paired-box-Gene 19
- Pákistán 414,416
- palaeopallium 92,93
- palatina viz palatinum
- palatinum 112,174,212,214,222,246,255,260,263,266,287,288,292,324,331,339,352,354-357,373,381,389
- palatoquadratum 16, 73, 76, 77, 87-89, 105, 142, 143, 146, 152, 155-161, 167, 168, 172, 187, 189, 193, 194, 207, 219, 239, 364
- palatum durum 112; viz kostěné ústní patro
- molle 112; viz měkké patro; měkké ústní patro

- paleobotanická dokumentace 399
paleocenní multituberkuláti 375
- radiace placentalů 390,394,404
- savci 392
paleocén 156,182,183,186,239,241, 253, 265, 267,268,270,288,290,292,330,340,341,363, 371,376,378,389,390,394-396,397,419,434
paleogenní placentalové 391
- savci 362
paleogén 180,187,265,343,376,385,386,390
paleogeografie 202,209
paleognátní ptáci 340
paleomagnetické údaje 294
- změny 252
paleontologický materiál 204
- záznam 12,17, 18,21,26
paleontologie 15
paleozoické bezčelistné ryby 60
- kostnaté ryby 59
paleozoičtí kruhoústí 42
paleozoikum 25,157,251; viz prvohory
Pallas 46
pallium 92-94; viz cortex; mozková kůra
palmární aponeuróza 67; viz aponeurosis palmaris; aponeuróza; dlaňová aponeuróza
palmami plocha 67; viz dlaňová plocha
palpebrale 316,317
Panamská šije 385,421,428
pancíř 137,146,218,266,317,324,431
pancreás 113,118; viz slinivka břišní
pánev 67,69,71,72,205,206,211,248,256,257, 268,284,302,307,309,311,315,316,322,324, 329,331,332,334,344,372,378,382,431
pánevní kloub 301
- pletenec 71; viz pletenec pánevní
Pangea 251,355
papila 327,328
papilla basilaris 104
- urogenitalis 84; viz urogenitální papila
papilární nerv 44
papírová blána 331
papírové blanky 333
paprsky 328
- obloučkovité 328
paracon 379,380
paraconus 390
paraconid 379,380,383,385
parachordale viz parachordalia
parachordalia 51,58,59,87,170
parachordální části lebky 193
- mesoderm 129
paralelní evoluce 148,400,404,418; viz paralelní vývoj
- vývoj 17
paralýza 91
Páraná 252
paranuchální deska 146
paraphysis 90,91
parapineální část 110
- orgán 90,91,141,146
parapofýza 195; viz parapophysis
parapophysis 57
parapsidní typ 343; viz parapsidný typ lebky
- typ lebky 244
parapubis 302,315-317,321,324
parasfenoid viz parasphenoid
parasphenoid 75, 116, 174, 178, 190, 194, 197, 213,214,218,246,260,373
parasympathicus 102
Paratethys 186
paraxonie 413
parazitismus 28
parietale 110,173,179,187,194, 214,219, 225, 228, 233, 239, 243, 246, 260, 264-266, 268, 271,272,289,292,311,318,321,325,331,345, 352,353,356,359,373,381
parietalia viz parietale
parietální mesoderm 242
- otvor 354
- Peritoneum 53
paroh 86
parotinální žlázy 85
párové končetiny 48,63,143,145,198
- ploutve 63, 71, 133, 135, 139, 142, 171, 191, 194,344
- smyslové orgány 57
párový ploutevní lem 63
pars autopalatina 89,143, 146; viz autopalatinum; pars autopalatina palatoquadrati
- palatoquadrati 200; viz autopalatinum; pars autopalatina
-cochlearis 101,105
- distalis adenohipofýzy 115,116
- externa plectri 105
-intermedia adenohipofýzy 115,116
-nervosa 116
- optica retinae 109
- orbitalis 110
-palpebralis 110
- parasympathica 370
- pterygoquadrata 89, 143, 146; viz pterygoquadratum
- quadrata palatoquadrati 178,179,200
- sympathica 370
- tuberalis adenohipofýzy 115,116
- vestibularis 101
partenogenetické druhy 82
pálicí orgán 156
páskované železné rudy 22,23
Patagonie 272,291,302,338,341,342,382,430
patella 67; viz Česka
páteř 55, 57, 65, 66, 70, 71, 125, 145, 147, 150, 167, 168, 170, 205, 206, 211-213, 218, 248, 269, 299, 307, 317-319, 321, 338, 344, 416, 427; viz columna vertebralis
páteřní kanál 57,97,98,103,269,322; viz neurální kanál páteře
pátý hlavový nerv 100; viz n. trigeminus; n. V;
nervus trigeminus; trigeminus; trojklaný nerv
pátý prst 312
pavučnice 97; viz arachnoidea
fta-geny 19
pecten 110; viz hřebínek
pedicel 234
pedicelární zub 234
pedomorfický obojživelník 224
pedomorfoza 16,19,191,208,225,234,239
pedunculi cerebellares 95
- - inferiores 95
- - medii 95
- - superiores 95
pedunculus cerebellaris inferior 94
- - medius 94
- - superior 94
Peking 335
pektorální trny 153
pelichání 328; viz ekdysis
pelvis renalis 82; viz ledvinová pánvička
penis 83,368
- savců 84
pennae 327; viz obrysově peří krycí; peří krycí;
peří obrysově
Pensylvánie 211
pepsin 113
pera obrysová 328
- rýdovací 328; viz ocasní letky; rectrices
perforace tělní stěny 33
periblast 242
peribranchiální dutina 43,44,45,46,50,138; viz ožaberní dutina; ožaberní prostor; peribranchiální prostor
- prostor 31, 32, 46,48,135; viz ožaberní dutina; ožaberní dutina; peribranchiální dutina
- rýha 31
pericardium 53; viz perikard
periferní část nervové soustavy 19; viz periferní nervová soustava
- nervová soustava 51,88,102
- nervový systém viz periferní nervová soustava
-nervy 102
perichondrální osifikace 170
perichordálně kalcifikovaná centra 168
perikard 29,36,37,54; viz pericardium
perikardiální dutina 53,54
perilymfa 105
perilymfatická dutina 105
perilymfatický prostor 104,105
periost 193
peripheralia 254
peristaltické kontrakce 123
-pohyby 51,113
Peritoneum 53,80,87; viz pobřišnice
periviscerální pletěň 130
perm 154,162,190,202,217,219,222,223,234, 244,245,247,251,252,294,295,312,351,353, 360,361,365,434
pernice 328; viz opeřené okrsky kůže; pterylia
Perrière 433
peří 118,284,295,310,330,333,335,369
- krycí 328; viz peří obrysově; pennae
- obrysově 328; viz peří krycí; pennae; teleoptile
- prachové 328; viz plumae
- prachovité 328; viz semiplumae
- vlasové 328; viz filoplumae
petrografické složení 402
petrosus 373,381; viz kost skalní
pevninské spojení 421
pevninský most 400
pětipaprscitá souměrnost 42
pětiprstá končetina 413
pH 20
phanerozoická fauna 24
phanerozoikum 22
pharyngeale 88; viz pharyngobranchiale; pharyngobranchialia
pharyngobranchiale 152; viz pharyngeale; pharyngobranchialia
pharyngobranchialia 76,88
pharyngotremie 32,72
pharynx 112; viz hltan
pia mater 96,97
pigmentová skvrna 47,48
- vrstva retiny 108,109
pigmentové buňky 19,60
pila antotica 372
pili 369; viz chlupy
pilovité ostří 316,397
pineální část 110
- deska 146
- destička 139,151
- orgán 48,90,91,141,146
- otvor 91,110,135,139,141,151,173,196,197, 344,354,357
pinealocyty 118
piscivorie 343,348,406
piscivorní dentice 298
- paleozoičtí obojživelníci 243
- predátoři 274
písčité pouště 320
placenta 367,369,387,388

- vitellina 388; viz žloutková placenta
- plakoda N.VII 86
- plakody 129; viz epidermální plakody
- N. V 86
- N. IX a N. X 86
- plakoidní šupina 62,156-160,169
- šupiny viz plakoidní šupina
- plankton 112,142
- planktonofágní žralok 166
- plantární aponeuróza 68
- plantigrádní chůze 313,390,404,429
- kopytník 430
- pozice 69
- plastron 62,254,256
- plášť měkkýšů 33
- plášťová buňka 107
- Platysma 77
- plazi 283,329
- plazí šupina 327,369
- plazivý pohyb 354
- pleistocenní jeskynní sedimenty 383
- velbloud 414
- zalednění 433,434
- pleistocén 251,253,266,267,270,330,371,384, 398, 405- 409, 419-421, 423-425, 429-433, 435
- pleny 96; viz méninges; meninx
- pletence 240; viz končetinové pletence
- pletenc lopatkový 62, 65, 66, 71, 72, 74, 76, 106, 128, 152, 153, 154, 158, 162, 164, 166, 168-170, 174, 175, 183, 195, 206, 211, 239, 253, 254, 271- 274, 296, 327, 329, 332, 334, 336,337,382; viz lopatkový pletenec
- - ptakořitných 383
- pánevní 71,72,84,126,147,158,164,170,174, 175,198,205,206,211,271,297,329,367; viz pánevní pletenec
- prsních ploutví 158
- pleuralia 254
- pleurální žebra 170
- pleurocentra 56,57,193,195,208,212,213,217, 218,225,229,247,248
- pleurocentrum viz pleurocentra
- pleurocoelní obrátle 308
- pleurodontní dentice 61
- chrup 265
- zuby 61,247; viz zuby pleurodontní
- pleuroperikardiální membrána 29,54
- pleuroperitoneální membrána 29,54
- pleurosphenoid 268
- plexus brachialis 98,322
- coeliacus 370
- chorioideus 116
- anterior 91,96
- - posterior 96
- lumbosakralis 98
- mesentericus 370
- zadní končetiny 322
- plica encephali viz plica encephali ventralis
- - ventralis 90
- plicidentin 247
- plicní arterie 124; viz a. pulmonalis; arteria pulmonalis; arteriae pulmonales
- dýchání 89,120,192
- oběh 123,127,204
- vaky 54,115,331,332
- žíla 126; viz v. pulmonalis; vena pulmonalis; venae pulmonales
- žíly 123; viz v. pulmonalis; vena pulmonalis; venae pulmonales
- pliensbach 252
- pliocén 169,185,186,253,266,343,366,371,383, 386,387,396,406,409,412,414,415,419-421, 423,425^127,430,431,433,434
- plíce 33, 53,54,90,113,114,115,119,120,123, 124,127,170,192,204,271,288,331,332,370; viz pulmo
- ploska nohy 69,404
- ploténkové vícejaderné buňky 78
- ploutevní lem 43,44,63,131,139,143,155,158, 176,191,218,231; viz metapleury
- paprsky 137,139,153,156,170,178,192,198, 210,218
- trn 155
- výběžek 133
- ploutve 63-65,125,151,153,160,190,210,218, 273,343,344
- ploutvovitě končetiny 268
- plovací měchýř 127,135; viz plovací měchýře; plynový měchýř
- měchýře 33; viz plynový měchýř
- plumae 327; viz peří prachové
- plynový měchýř 114,119,133,156,170,192,198, 199,204; viz plovací měchýř; plovací měchýře
- plzeňská pánev 155,175,176,215,220,222,226, 227,230,231,233,348
- Plzeňsko 215
- pneumatizace lebečních kostí 307
- pneumatizované kosti
- Pobaltí 136,197
- pobřížnice 54; viz Peritoneum
- počáteční radiace dinosaurů 306
- počet embryí 345
- jedinců 18
- obratlů 233,253,268
- presakrálních obratlů 344
- prstů 307
- zubů 320
- poddruhy 18
- podíl chrupavky 313
- podjazykový nerv 102; viz hypoglossus; n. hypoglossus; nervus hypoglossus
- podkožní cévy 322
- svaly 77
- tkáň 86
- vazivo 60
- Podkrkonoší 163,175
- podkrkonošská pánev 223,304
- podkrušňohorské pánve 239,258,273
- Podolí 149
- podpovrchové vlasečnice 294
- podpurná buňka 107; viz podpurné buňky
- pletiva 144,202
- podpurné buňky 96
- trny 227
- tyčinky 35,36
- podvěsek mozkový 92, 115; viz hypofýza; hypophysis cerebri
- podzemní ložiska ropy 21
- způsob života 266
- pohlavně nerozlišené stadium 368
- pohlavní buňky 81,82,118
- cesty 369
- dimorfismus 156,158,160,166,307,321,322, 399,400,402
- dospělost 47,234
- dospívání 115
- lišta 82,83
- orgány 46,47,53,55,82,118,208
- rozmnožování 16,24
- soustava 83
- vývody 368,382
- žláza 36; viz gonády; pohlavní žlázy
- žlázy 118; viz gonády
- pohrudnice 54
- pohyb čelistí 339
- dinosaurů 303
- na souši 407,416
- ptakoještěřů 298
- spodní čelisti 367
- ušních boltců 77
- v korunách stromů 378
- ve vodě 416
- pohyblivý kloub 268
- pohybová aktivita 293
- pohybový orgán 268,273,416
- pochva 30,83,367,368; viz vagina
- pera 327
- struny hřbetní 47
- Poikilothermie 293
- pojiva 51
- pojivová tkáň 61,107,128
- pojivové tkáně kůže 78
- podkoží 78
- pokožka 59,60,85
- polární chrupavka 75
- kruh 209,293-295
- oblasti 202,363
- Polgárdi 343
- polokruhové chodby 146,152
- kanálky 103,133,145; viz ductus semicircularis; polokruhové chodby
- Polsko 136
- polydaktilní končetina 205
- Polydaktylie 211
- polyfalgie 268,343
- polyfyodontie 357; viz polyphyodontní dentice
- polygonální destičky 140
- šupiny 137
- polylecitální vajíčka 52,242
- polymery 21
- polyp 34
- polyphyodontní dentice 159; VÍZ polyfyodontie
- polysacharidy 130
- poměr tibia-femur 285
- pons Varoli 94,96
- poplicnice 54
- populace 18,434
- porod 345
- Portugalsko 265,374,375
- poruš abdominalis 47; viz abdominální pór
- postcleithrum 183
- postfrontale 214, 222, 228, 246, 255, 260, 266, 272,289,301,304,325,343,345,352,357
- postgangliová vlákna 99
- postgangliové neurony 99
- posthyoidní arteriální oblouk 192
- oblouk 33,167; viz posthyoidní oblouky
- oblouky 89,365
- postkranialní elementy 228
- kostra 247, 265, 321, 354, 388, 398, 428; viz postkranialní skelet
- skelet 128, 196, 248, 255, 256, 296, 306, 313, 340,348,354,357,359,372,374,378,391,392, 412,417,425
- postmandibulární oblouky 119; viz postmandibulární žaberní oblouky
- somity 74
- žaberní oblouky 198
- postnasální deska 146
- postorální obrvený pruh 40
- pruh 40; viz postorální obrvený pruh
- postorbitale 194, 214, 222, 228, 232, 243, 246, 255,259,260,268,271,272,292,307,321,345, 347,356,357,358,359
- postorbitální část lebky 222; viz postorbitální oblast lebky
- deska 146
- oblast lebky 268; viz postorbitální část lebky
- výběžky 158
- postparietale 212, 214, 218, 222, 228, 246, 247, 249,255,260,264,271,289,347,352

- postparietalia viz postparietale
 postranní smyslová čára; proudový orgán
 - sensorická linie 188; viz laterální smyslová linie; postranní smyslová čára; proudový orgán
 - smyslová čára 69,103,104,135,152,154,171,173,207; viz laterální smyslová linie; postranní sensorická linie; proudový orgán
 - - linie 94,96,101,102,128,149,189,213,227; viz laterální smyslová linie; postranní smyslová čára; proudový orgán
 postrostrale 173,177
 - mediale 194
 postsakrální obratle 269
 - skelet 226
 postspiraculare 173
 postsuborbitální deska 146,147
 posttemporale 173,205
 postzygapofýzy 57,206,208,210,211,271
 potápění 338
 potní žláza viz potní žlázy
 - žlázy 60,375; viz glandulae sudoriparae
 potrava 162,243,249,287,314,344,400,414,420,430
 - fosilních ptáků 337
 - ryboještěřů 344
 potravní konkurenti 397
 -specialisté 405,406
 - specializace 249,268,300,347,428,430,431
 - vztahy 294
 -zdroje 294,413,418
 pouštní savci 79
 pouzdra smyslových orgánů 131
 povrchový epitel 107
 pozdněkARBONSKÉ společenstvo obojživelníků 221
 pozdněkřídlové ekosystémy 311
 pozdněkřídloví theropodní dinosaury 329
 pozdnětřiasové vymírání 360
 pozdní devon 137,147,150,189,190,191,196-198,202-204,209,228
 - eocén 266,273,376,410,418,420,425
 - jura 180,227,239,292,295,317,322,341,360,361,371,373,375,378,380,404
 - kambrium 60,132
 - karbon 169,176,203,213,219,223,231,243-245,247,259,260,347,348
 - kam 305
 - křída 163,180,185,187,241,253,295,309,310,314,319,324,325,341,346,361,363,373,376,379-381,385,386,388,389,410
 - mesozoikum 341
 - miocén 269,343,386,405,410
 - nor 305
 - oligocén 342,399,406,418,421
 -ordovik 136,144
 - paleocén 397,411,424,428,429
 - paleozoikum 202
 - perm 227,253,287,295,348,350,354,356,361
 - pleistocén 435
 -silur 144,201,202
 - trias 162,163,181,282,286,295,304,306,307,333,345,350,358,360,361,371,373,374,376,377,379
 pozice těla 416,423
 - zaber 33
 praarticulare 382,364,365,378
 praeracoid 382
 praedentale 315,317,321,325,326
 praefrontale 212,214,222,228,246,255,260,266,268,271,272,292,307,325,331,345,352,356
 praechordalia 58,87,171; viz trabeculae trabeculae crania
 praemaxilla 172,173,181,182,183,184,185,194,212,214,222,228,246,255,260,292,307,320,321,324,325,331,345,352,356,377,381,389; viz premaxila; premaxily
 praemaxilární otvor 292
 praeperculare 173,177,179,180,182,184,185,194,206,210,211,212,218; viz praeperculum
 praeperculum 211; viz praeperculare
 praeorbitalia 182
 praeparietale 354
 praepubis 295,297,316,317,319,321
 praesphenoid 58
 prag!88
 Praha 434
 prachové peří 310,327; viz plumae
 pralesy 401
 prapor 310,328; viz vexillum
 prapor asymetrický 310
 pravá komora 123,124
 - kost 128,136,14; viz pravá kostní tkáň
 -kostní tkáň 158,170
 - předšň 120,123,124; viz atrium dextrum
 praví primáti 396
 pravý aortální oblouk 124
 Pražský hrad 342
 preanální nepárový ploutevní lem 138
 prebiotická syntéza 22
 prebiotické organické sloučeniny 21,22
 predátor viz predátoři
 predátoři 50,129,211,269,282,294,309,311,314,357; viz dravci
 prefrontale 358,359
 pregangliový neuron 99
 prechordální část lebky 218
 - destička 129; viz prechordální ploténka
 -ploténka 130
 prekambrium 18,22,24,26,42
 prekardiální chrupavka 132
 premandibulární metamera 74
 - oblast 74
 - oblouk 89; viz premandibulární žaberní oblouk
 -somit 73,74,131
 - svalová ploténka 73
 - žaberní oblouk 73; viz premandibulární oblouk
 premaxila 107,143,145,181,187,188,207,268,287,295,333,354,376; viz praemaxilla; premaxily
 premaxilární zuby 324
 premaxily 112,170,174,256,267,268,288,317,319,355,382; viz premaxila
 premedulární část 90; viz premedulární část mozku
 - část mozku 91
 premoláry 62,366,371,373,376,377,380,384,388,395,396,397,404,406,409,418-420; viz zuby třenové; třenáky; třenové zuby
 prenatalní fáze 367
 - vývoj 303
 preorální dutina 47
 -lalok 36,37,39,40
 - obrvený pruh 40
 - pruh 40; viz preorální obrvený pruh
 preorbitální část lebky 211,222,223,274,288,299,311,319,348,406,427
 -deska 146
 preotická část lebky 131
 preputium 84
 presakrální část páteře 268; viz presakrální páteř
 - obratle 213,219,227,232,247,253,272,289,317,319,357
 - páteř 70,310; viz presakrální část páteře
 prespirakulární arteriální oblouk 119
 pretribosfenická stolička 383
 prevertebrální stadium 80
 prezygapofýzy 57,206,208,210,211,271,309
 Prémontre 394
 primární čelistní kloub 358,359,364,365,372-375
 - čichová vlákna 141
 - kloub viz primární čelistní kloub
 - končetinové svaly 64; viz primární svaly končetin
 - moč 79
 - motorické centrum 47,48
 - patro 287; viz primární ústní patro
 - přepážky 35,36,47
 - septa viz primární přepážky
 - svaly končetin 64,65; viz primární končetinové svaly
 - štěrby 35
 - ústní patro 112; viz primární patro
 - zraková centra 91; viz primární zrakové centrum
 - zrakové centrum 92
 primitivní kopytníci 410
 - obratlovec 88
 - savci 378
 - strunatec 50,51
 prisma 427
 proboscis 33,40
 procento kyslíku v atmosféře 23; viz koncentrace kyslíku v atmosféře; kyslík v atmosféře; obsah kyslíku v atmosféře
 proces hominizace 395
 processus angularis 375
 - anterior mallei 364
 - articularis 375
 - basiptyergoideus 172
 - coronoideus 12,65,356,364,365,373,375; viz koronoidní výběžek
 - costarii 371
 - dorsalis 364
 - falciformis 109
 - mentalis 403
 - obturator 316,317,319,324
 - opercularis 105
 - palatinus praemaxillare 381
 - paraoccipitalis 372
 - pterygoideus basisphenoidei 372
 - retroarticularis 364
 - spinosus 57
 - stapediale 364
 - styloideus 88,89,365
 - transversus 57
 - uncinati 332; viz uncinátní výběžek
 - vaginalis 369
 - zygomatikus 377
 procoelní centrum 55,56
 obratle 240,266,296
 procoracoid 152
 proctodeum 27,43,84,111,113,367,368
 prodloužená mícha 89,93,94,95,96,98,101; viz medulla oblongata; myelencephalon
 prodlužování čelistí 282
 - nitroděložního vývoje 385
 produkce tepla z endogenních zdrojů 293
 proliferace 270
 proměny končetin 418
 Promontorium 372,375,381
 pronephros 80,81
 prooticum 58,59,207,271,272
 proporce lebky 383
 proprioceptivní vlákna 98
 proprioceptory 102

- propterygium 158
 propulzivní pohyb 70
 prosencephalon 90, 92, 96, 108, 111; viz přední mozek
 prostata 84
 prostředří 16, 18
 - aerobní 23
 - anaerobní 23
 - pro fyziologické funkce 314
 proteiny 21; viz bílkoviny
 proteoglycidy 129
 proterozoické sedimenty 24
 proterozoikum 22, 25
 protocoelel 28, 36, 37, 38
 protocon 379, 380, 420
 protoconid 379, 380, 383, 384, 385, 400
 protoplasma 369
 prototherijní lebky 378
 protovertebráti 72
 proudový orgán 104; viz laterální smyslová linie; postranní smyslová čára; postranní smyslová linie
 proximální hlavice žebra 57
 proximální svaly ocasu 72
 - tubulus 79
 prsní kost 66; viz hrudní kost; kost hrudní; sternum
 - ploutve 64, 194, 205; viz prsní ploutve
 - ploutve 143, 147, 148, 150-152, 158, 160-163, 165, 168, 171, 173-175, 196, 199
 - sval 66, 71; viz m. pectoralis
 prsty 63, 206, 209-211, 218, 219, 225, 230, 232, 250, 268, 296, 328, 344, 413, 416, 418, 421, 423, 430
 průdušinky 114; viz bronchioli
 průdušky 114; viz bronchi
 průdušnice 114, 288; viz trachea
 průměrná teplota 434
 průměrné červencové teploty 434
 - lednové teploty 434
 - roční teploty 434
 průměrný úhrn srážek 434
 první primáty 395
 - **prst** 312
 prvohory 252; viz palaeozoikum
 prvostřevo 27, 28, 29, 30, 34, 38, 40, 41, 43, 45, 51, 52, 62, 74, 110, 111, 129, 140, 242; viz archenteron
 prvotní tělní dutina 28
 prvousta 27, 28, 29, 30, 40, 110; viz blastoporus
 předci kytovců 416
 - ptáků 284
 předek dinosaurů 305
 předloktí 67, 296, 306, 326, 328, 336
 přední dorzolaterální deska 146
 - hrudní vak 332
 - hřbetní ploutev 139
 - kardinální žíly 119; viz venae cardinales anteriores; v. cardinales anteriores
 - komisura 93; viz commissura anterior
 - komora oční 109
 - končetina 64, 106, 127, 205, 209, 210, 219, 225, 230, 232, 254, 261, 268, 271, 284, 286, 291, 295, 296, 298, 301, 306-313, 319, 326, 329, 331, 333, 337, 339, 342, 354, 391, 394, 401, 410, 413, 416, 418, 422, 423, 431
 - končetiny viz přední končetina
 - laterální deska 146
 - mozek 90, 111; viz prosencephalon
 - rohy jazyky 89, 207; viz cornua anteriores
 - vnější nozdra 177; viz naris externa anterior
 - předší 119, 122, 123; viz atrium
 předžaludek 344
 přehřívání organismu 222
 přechod obratlovců na souš 198, 204, 207
 přechodná zóna 42
 přelom eocén/oligocén 434; viz hranice eocén-oligocén
 - permu a triasu 354; viz hranice perm-trias; hranice permu a triasu; přelom permu a triasu
 přeměna stoliček 424
 přenos zvukových kmitů 348
 převodní jádra 92
 přezimování v larválním stavu 234
 přezvukání 414
 příčiny vymírání 346, 362
 příčná lišta na pterygoidu 246, 247
 - septa 206
 - velární lišta 133
 příčné pruhované svalové vlákna 78
 - pruhované svalstvo 43, 78
 příčné septum 29, 53, 54; viz septum transversum
 - výběžky 343
 - křížových obratlů 71
 - - obratlů 70, 71, 234, 264, 269, 323, 348
 příčný kloub 146
 - výběžek 57, 195
 přídavné kloubem' 271
 - meziobratlové kloubem' 206
 - žlázy savčího oka 110
 přídavný kloub na spodní čelisti 264, 267
 - nerv 102; viz accessorius; n. accessorius
 příjem potravy 130
 přímý břišní sval 71; viz m. rectus abdominis
 přírodní výběr 16, 18
 přirozený taxon 13
 - výběr viz přírodní výběr
 přírůstkové linie 60
 - vrstvy 339
 přísavka 32, 36, 39, 41
 přísavná papila 43, 44
 přišití žlázy 116, 117; viz glandulae parathyreoideae
 přívodně cévy plic 119
 - žaberní arterie 31, 192; viz a. branchialis afferens; aa. branchiales afferentes
 psalterium 414; viz kniha; omasum
 pseudobranchiae 114
 pseudocoel 30
 pseudorostrum 137
 pseudovaginální kanál samic vačnatců 385
 ptačí kostry 337
 - pero 33, 86, 327
 - tarsometatarsus 311
 - vejce 331, 333
 - zárodek 52
 - znaky 333, 339
 - zobák 315
 pteroid 296, 298
 pterygoid 245, 255-257, 260, 339, 351, 356, 370, 372; viz pterygoidy
 pterygoidy 77, 219, 222, 264
 pterygopodia 158, 160, 168
 pterygoquadratum 146, 147; viz pars pterygoquadrata
 pterygia 328; viz opeřené okrsky kůže; pernice
 ptyalin 112
 pubes 378; viz pubis; kost stydká
 pubis 62, 69, 206, 211, 273, 274, 289, 295, 297, 302, 307, 310, 312, 313, 315, 317, 321, 323, 331, 378; viz kost stydká
 puboischadičká deska 297; viz puboischadičká destička
 - destička 164
 půdní pokryv 18
 půdorys korunky 374
 pulci 57, 113, 114
 - žab 239
 pulmo 115; viz plíce
 pulsatilní orgán 37
 pupilla 108, 109; viz zornice
 puriny 21
 Purkyňovy buňky 95
 původ končetinových svalů 64
 - ploutvozočů 408
 - ptáků 15
 - sluchových kůstek savců 364
 - strunatců 41
 pygale 254, 256
 pygostyl 85, 328, 329, 332, 335, 336
 pylorická žláza 44
 pylorus 113; viz vrátník
 pyramidové dráhy 93, 94
 pyrimidiny 21
 pyritické konglomeráty viz pyritické kongrece
 - kongrece 22, 23
 Q
 Queensland 223, 227, 341
 quadratojugale 177, 178, 182, 183, 194, 196, 214, 222, 243, 246, 249, 250, 255, 259, 260, 264, 265, 271, 292, 321, 331, 345, 347, 348, 352, 356
 quadratum 88, 89, 106, 143, 174, 183, 185, 187, 207, 214, 222, 246, 255, 260, 264, 266, 271, 272, 292, 295, 321, 325, 331, 345, 352-354, 356-358, 359, 364, 365; viz kost čtvercová
 Quercy 341, 404, 430
 R
 r. anterior 98
 - basioticus n. abducentis 75; viz r. basioticus n. abducentis
 - communicans 97; viz r. communicans
 - hyoideus 100
 - hyomandibularis 100
 - mandibularis 101; viz r. mandibularis
 - palatinus 101
 - pharyngeus 98
 - posttrematicus 98
 - pretrematicus 98
 radiace 360
 - druhohorních ptáků 336
 - moderních ptáků 341
 - mořských bakterií 24
 - primátů 396
 - savců 273
 - temnospondylních obojživelníků 222
 - temnospondylů 219
 radiale 55, 328; viz radialia
 radialia 50, 158, 160, 164, 170, 171, 174, 175, 179, 194, 196, 198, 199, 211
 radiální rýhování vajíčka 27
 radii arcuati 328
 - branchiostegi 198; viz branchiostegální paprsky
 - hamati 328
 radioaktivní záření 21
 radiolus 328
 radius 65, 67, 195, 198, 296, 328, 332, 344, 394
 radix dorsalis 97
 - ventralis 97
 rádzmahalské trapy 252
 rakovnická pánev 176
 Rakovnicko 175
 ramena 37, 269
 ramenní kloub 327, 329, 335
 - kost 336; viz humerus
 rameno 36, 296
 ramphotheca 319
 rámus 328
 - abdominalis 102

- abdominalis n. vagi 99
- alveolaris n. faciali 99
- basioticus n. abducentis 99; viz r. basioticus n. abducentis
- communicans 98,370; viz r. communicans
- dorsalis 97,98
- hyomandibularis n. faciali 99
- mandibularis 100; viz r. mandibularis
- mandibularis n. trigemini 99,372
- maxillaris 100
- ophthalmicus 100
- palatinus n. faciali 99
- pharyngeus n. glossopharyngei 99
- profundus n. trigemini 99
- profundus 100
- ventralis 97,98
- raná evoluce ptáků 329
- jura 157,169,227,240,256,290,312,314,317, 322,350,357,360,361,371,374,377,378,383
- křída 166, 176, 177, 216, 225, 227, 310, 311, 312, 318, 329, 341, 360, 361, 363, 373, 379, 381-384,386,388
- rané formy dinosaurů 306
- kambrium 26,42,49
- kenozoikum 341
- raněkarbonské fauny obojživelníků 211
- raněoligocenní primáti 400
- raní hominidi 402
- raný devon 144,145,150,152,189,202,203
- eocén 340, 385, 391, 397, 404, 418, 419, 421, 429
- karbon 147,168,176, 202, 203, 211,212,213, 215,219,223,225,23,341
- miocén 265, 341,342, 385,400,407, 413,418, 421,431
- nor 306
- oligocén 376,420,430
- paleocén 163,177,185,382,411
- perm 152, 163, 197, 219, 229, 231, 247, 269, 270,348,349,350
- pleistocén 402
- pliocén 386,405,409,410,421
- silur 142,155
- terciér257,258,290,363
- trias 179,199,223,282,344,350,356,357,358, 360,361
- Rathkeho váček 73,111,113,115,116,133,140, 141
- výchlipka viz Rathkeho váček
- reakční rychlost enzymů 293
- récent 27, 45, 51, 132, 144, 145, 156, 165,167, 169, 171, 172, 177, 178, 182, 183, 186-188, 191-193, 200, 208, 234 , 239, 240, 244, 253, 288,329,330,347,366,383,384,387,393,395, 404,405,408-410,412^415,417-419,424
- recentní graptolit 34
- ježury 383
- opice 378
- ptakořím378,381
- stromatolity 23
- vačnatec 378
- receptory 19,102
- rectrices 328; viz ocasní letky; pera rýdovací
- rectum 113,159,368; viz konečník
- redukce 55
- arteriálních oblouků 120
- dentice 428
- dermálního exoskeletu 156
- chrupu 430,431
- jařmového oblouku 431
- karapaxu 258
- klíční kosti 405
- končetin 232,266
- krajních prstů 411
- krunýře 253
- ocasu 326,329,406
- oči 272
- osifikace 191
- počtu prstů 329
- přední části dentice 421,423,424
- přední končetiny 311
- prstů 413,418
- prvného prstu 405
- pterygoidů 225
- quadrata 357
- skloviny 430
- střechy lebeční 234
- 6. arteriálního oblouku 124
- špičáku 419
- ústního patra 224,234
- zubů 332,333,414
- žaberních tepen 120
- redukční atmosféra 21
- redukované končetiny 267
- přední končetiny 272
- redukovaný skelet 234
- refugia 362
- refugiální oblasti 434
- regenerace 270
- ztracených částí 115
- regenerační kapacita 270
- regenerovaný ocas 270
- regulace 20
- individuálního vývoje 19
- tělesné teploty 92
- regulační geny 19
- úrovně 19
- Reichert 364
- Reichertova-Gauppova teorie 364,365
- Reissnerova vlákna 90
- rejuvenace globálního ekosystému 360
- rekapitulace 270
- v ontogenezi 328
- rektální žláza 159
- relativní povrch těla 294
- velikost mozku 401
- relaxin 118
- remiges 328; viz letky
- primariae 328; viz letky prvního řádu; letky ruční
- secundariae 328; viz letky druhého řádu; letky předloketní
- ren 79; viz ledvina
- renální tubulus 63
- reprodukce 115,369
- reprodukční izolace 435
- resegmentace 69
- sklerotomu 56,57
- resorbce sodíku 79
- vody 79
- z moči 79
- rete Halleri 84
- mirabilis 124
- testis 84
- reticulum 414; viz čepec
- retina 91,108,109; viz sítnice
- retraktor 301
- retroartikulární výběžek 77,240,264,271
- reziduální tubuly 84
- rezistentní druhy 434
- rezonanční orgány 319
- Réunion 342
- rhabdosomy 34
- rhachis 328; viz osten
- rhachitomní obratle 227
- rhet 371
- rhombencephalon 48,90,96
- řít 402
- riss 433
- Riversleigh 341,382
- RNA 21,26
- Robiac 394,433
- roční přírůstkové vrstvy 61
- přírůstky kosti 303
- rod 13
- rodina 320
- Rodrigues 342
- rohací dinosauri 324
- Rohdeho buňky viz Rohdeho smyslová buňka
- smyslová buňka 42
- rohovitá část zobáku 354
- pochva 319
- vrstva epidermis 327
- rohovité epidermální šupiny 63
- hrbolky 85
- pokryvy šupin 33
- rohovité epithel 417
- pokryvy 315
- - zobáku 86
- rohovka 108-110; viz Cornea
- rohy 33,86,324,326,422,423
- nosorožců 422
- rosolovitá extracelulární hmota 78
- rosolovité obaly 208,242
- rostlinná potrava 113,281,312,314,316,324,343, 350,362,412,413
- rostrale 182,324-326
- mediale 170,174
- rostralia 178
- rostrální část lebky 423
- deska 137,146
- komplex 172
- nervy 47,48
- proloučce 51,72,90,92,100,127,131
- rostrum 92, 107, 135, 137, 156, 158-160, 162, 164-167, 177, 178, 181, 222, 261, 288, 290, 343,344,383
- rotace 65
- Rott 240
- rovník 202
- rovníkové moře 381
- pásmo 202
- rovnovážný orgán 47,48,104
- rozeklaný konec jazyka 266
- rozložení kontinentů 202,386
- rozmnožovací hormony 118
- orgány 82
- trakt 369
- rozmnožování 208,234,385
- rozpětí křídel 295,343
- optimálních teplot 293
- rozštěp ústního patra 112,287
- rozštěpy rtu 287
- rudiment páne 417
- pletence zadních končetin 417
- rudimentární končetiny 229
- rudimenty zadních končetin 272,273
- Rudník v Podkrkonoší 155
- rumen 414; viz bachor
- Rumunsko 315,337
- Rusko 24, 133, 155, 157, 161, 190, 197, 209, 222-225,227,249,282,351-356,414,423
- růst 115,270
- buněk 19
- kostí 262
- pera 328
- růstové faktory 19
- rytí v zemi 391
- Ř
- řady zubů 313
- řasinkový epithel 51

- kanál 44
 - pruh 40,44
 Řecko 427,428
 řečová komunikace 403
 řezáky 62,353,357,358,364,366,376,377,391,
 392,397,406,409,413,421,424,425,428; viz
 incisivi
 - spodní čelisti 424
 řiť 113; viz anus
 řitní otvor 27, 28, 36, 38-41, 43, 46-48, 71; viz
 anální otvor; anus
 řitní ploutev 63, 64, 84,138,139,145,147,164,
 166,173,174,192,194, 218; viz anální plou-
 tev
 říční sedimenty 12
 řídicí mechanismy 20

S

sacculus 102,103,105,146
 Saccus endolymphaticus 103,104
 - perilymphaticus 105
 - vasculosus 90,116
 sacrum 308; viz kost křížová
 sagitální hřeben 357,402,404
 Sahara 282,427,428,430,435
 sacharidy 21
 sakrální obratle 206, 268, 289, 296, 301, 307,
 311, 312, 314, 315, 416, 431; viz křížové
 obratle
 -žebra 248,348,351,371
 salinita 363
 - oceánů 363
 samčí gonády 82
 - kopulační orgán placentálních savců 84
 - kopulační orgán plazů 84
 - kopulační orgány 84
 - pohlaví 82
 - pohlavní buňky 82,84
 - pohlavní orgán 82,148
 samice 366
 samičí gonády 82
 - pohlaví 82
 - pohlavní buňky 82
 Samos 428
 santon 337
 savany 401
 savcovité znaky viz savčí znaky
 savčí znak viz savčí znaky
 - znaky 287,356-359
 sání mléka 287
 sběrači 145
 sbírky Národního muzea v Praze 304
 scala tympani 104,105
 -vestibuli 104,105
 scapholunare 328,332
 scapula 152,273,274,296,298,310,327,329,332,
 334; viz lopatka
 scapulare viz lopatka; scapula
 scapulocoracoid 62,147,150,151,152,158,160,
 164,168,174,175,188,194,205,262,297,327,
 348
 scapus 327; viz stvol
 Scat Craig 209
 scavengers 145
 sciera 58,108,109; viz bělima
 serotum 84,368,369,382; viz
 šourek
 S'-čchuan 227,314
 sdílené odvozené znaky 17
 sedimentace 22,70
 sedimentární horniny 18
 - původ 23
 sedimentologický charakter hornin 18
 sedimentologie 191,436

sedmý arteriální oblouk 121
 - hlavový nerv 100; viz facialis; lícní nerv; n. fa-
 cialis; n. VII; nervus facialis
 segmentace hlavového mesodermu 131
 - hlavy 100
 - svalstva 31
 segmentální pozice 57
 segmentovaná svalovina 45
 segmentované ocasní svalstvo 43
 - svalstvo 2,41,45,49,50,64,129
 segmentovaný skelet 131
 segmenty 69
 Seymourův ostrov 385
 sekrece uteru 369
 sekretorické buňky 48
 -buňky jater 113
 sekundární čelistní kloub 359, 364, 365, 366,
 372,373,375; viz squamoso-dentální čelist-
 ní kloub; squamoso-dentální kloub
 - čichová vlákna 92,141
 - choany 288
 - kloub viz sekundární čelistní kloub
 - osifikace na žebrech 274
 - pohlavní rozdíly 335
 - znak 326
 - přepážky 35,36,47
 - septa viz sekundární přepážky
 - svaly končetin 64,65
 - ústní patro 112, 114, 292, 354-358, 364, 366;
 viz druhotné ústní patro
 sekvence aminokyselín 23
 selekce 18
 selekční tlak 293
 - tlak prostředí 17
 selektivita vymírání 360,363
 selektivní fosilizace 340
 - přežívání 362
 semena jehličnanů 249
 semenné vajíčky 84; viz vesiculae séminales
 semenotvorné kanálky varlete 84; viz tubuli
 seminiferi
 semiakvatické formy 348,354
 semiakvatický způsob života 290
 semidentin 146
 semiplumae 328; viz peří prachovité
 senex 16
 sensitivní dostředivá vlákna 98
 - jádra 95
 - neuroblasty 102
 - neurony 100
 - sloupce 95
 - vlákna 101
 - - hlavových nervů 100
 - - n. vagi 104
 - vrstva retiny 109
 sensorická ganglia hlavových nervů 130
 sensorické kanálky 171
 -linie 140,191,195,211,219
 - orgány 146,159
 sensorický řasinkový epithel 41
 septa 115,170
 septomaxilla 352,382,383
 septum 172
 - horizontale 70
 - transversum 29,53; viz příčné septum
 seriálně homologické struktury 18
 seriální homologon 77
 sestup varlat 84, 369; viz descensus testiculo-
 rum
 severní polokoule 202, 203, 216, 229, 230, 380,
 389,396,404,421,429
 Severní Amerika 136, 148, 155, 160-162, 168,
 174,176,178,180,185,186,190,202,213,215,
 216, 219, 220, 222, 225, 228, 230-233, 247,

256, 258, 260, 261, 263, 265, 266-268, 273,
 274, 281-283, 289, 290, 300, 303, 306-309,
 311, 314, 315, 317, 319-326, 334, 338, 343,
 348, 349, 351, 358, 372-374, 384-386,
 388-393, 395, 397, 398, 404-410, 409-413,
 415,417,419-423,425,428-431,433,435
 severoamerický kontinent 385,391,428
 severský ledovec 433
 sexuální diferenciaci 369
 - reprodukce 24
 Seychely 241
 sezamská kost 67
 Shark Bay 23
 shidertin 25
 schizocoelie 27
 Siberia 25
 Sibiř 137,202,251,355
 sibiřské trapy 252
 signální kaskáda 19
 - mechanismy 19,20
 - molekuly 19
 silur 128,133,142,203,251,252,434
 sinaurikulární chlopně 123
 Sin-ťiang 227
 sinus venosus 31, 120, 122, 124, 126; viz žilný
 splav
 sirovodík 49
 sítnice 91,100,108-110; viz retina
 Skalisté hory 320
 skelet 38; viz kostra
 -jazylky 112
 - ostnokožců 128; viz kostra ostnokožců
 - žaberních oblouků 51
 skeletogenní materiál 51,55,74
 - tkáň 55
 - vazivo 30
 skiera 59; viz bělima; sciera
 sklerocysty 128
 sklerotikální destičky 146
 -chrupavka 138
 - prsteneček 58, 59, 108, 110, 139, 152, 173, 271,
 331
 sklerotom 30,51,55,56,57,72,87,127,131 ; viz
 sklerotomy
 sklerotomy 69,73,269
 sklivelc 109,110
 sklovina 61,62,128,131,146,156,160,165,167,
 172,179,187,195,317,319,320,324,409,411,
 424,425,428,431; viz email
 skořápka 332
 Skotsko 138, 146, 150-155, 163, 164,168,175,
 176,177,190,197,202,209,211-213,286,298
 skřele 33,62,76,77,114,145,152,205,207
 skřelové kosti 210,218; viz operculare
 skřelový otvor 114
 socha 146
 skus 358,372
 sladkovodní nádrže 340
 -prostředí 191,258
 - ryby 79
 Slánsko 155
 slepá skvrna 109
 -střeva 113
 slez 413,414; viz abomasum
 slinivka břišní 51,53,54,113,118,119; viz panc-
 réas
 slinné žlázy 112
 sliz 85
 sliznice dutiny ústní 111,157
 - jazyka 375
 - střeva 33
 slizniční duplikatura 287,357
 - řasa 287
 slizová žláza 60

- Slovensko 406
složená kost 271
složení atmosféry 22,144,202,436
-dentice 413
složky globálního ekosystému 363
sluch 94,104,129
sluchová část lebky 427; viz otická část lebky;
otická oblast lebky
- kůstka 105,106,207,213,229,262,348; viz columella; columella auris; kolumela
- kůstka žab 16
- oblast 158,193; viz otická část lebky
- plakoda 86
- pouzdra 58, 59, 133, 193, 348; viz otická pouzdra; otické pouzdro; sluchové kapsuly; sluchové pouzdro
sluchové dráhy 94
- kapsuly 58, 134; viz otické kapsuly; otická pouzdra
- kůstky 13,89,364,365,366,373,378,381
- orgány 94
- pouzdro 98,102,104,105,131,132, 134,139, 143,158,207,240,243,247,256,257; viz otické pouzdro; sluchové kapsula
- váčky 86; viz sluchový váček
sluchový a rovnovážný nerv 101; viz n. VIII; n. vestibulocochlearis; nervus vestibulocochlearis; nervus statoacusticus; osmý hlavový nerv
- bubínek 106; viz bubínková blána; membrána na tympani; membrána tympani
- orgán 92,94,96,104
- váček 75,73,86,87
sluneční záření 21
slzní váček 110
- žláza mžurky 110
slzní žlázy 110; viz glandulae lacrimales
slzovod 110; viz ductus nasolacrimalis
směr pulsace 43
smyslová jamka 50
smyslové buňky 44,96,102
- hlavové nervy 101
- orgány 45,102,111,129,130,131
- receptory 128,130
smyslový epithel 41,42,103- 105,198
-váček 43-45,48
snížení teploty 362
sociální chování dinosaurů 230
- hmyz 430
sokolovská pánev 186
Solnhofen 165,166,263,298- 300,308,335
somatická aferentní vlákna 98
- eferentní vlákna 98
- motorická vlákna 100,101
- sensitivní vlákna 101
- vlákna 98
somatické arterie 125
-buňky 18
- svalstvo 47,64,75,77; viz somatické svaly
- svaly 65
somatický motorický sloupec 95,96
- oběh 127; viz tělní oběh
- sensitivní sloupec 95,96
somatocoel 28,38,39
somatogeneze 16,208,234,388
somatopleura 51-54,63
somit 30,47,51,53,55,56,59,74,78,87,131; viz mesodermální somit; somity
somatická část mesodermu 55; viz mesodermální somit; somit; somity
- segmentace 73; viz mesodermální somit
somatický mesoderm 72, 87, 12, 130, 131; viz mesodermální somit; somit; somity
somity 28,29,51,52,57,65,72,73,79; viz mesodermální somit; somit
- sopečná činnost 21; viz vulkanická činnost; vulkanismus
soubuní 24,38,128,242; viz syncytium
souš 18,363,415
souvství Argana 305
- Malawi Rift 402
- Maleri 305
spánková jáma 246,248,253,295,343,347,348, 351, 354, 356-358, 370, 420, 428-130; viz spánkové jámy; spánkový otvor
- oblast exokrania 259
- - lebky 13,77,244,262,266,268,281,354,357; viz temporální oblast
- viz spánková oblast lebky; temporální oblast lebky
spánkové jámy 76, 77, 243, 244, 247, 249, 250, 259, 262, 264, 289, 334, 353, 359; viz temporální otvor
spánkový otvor viz spánkové jámy; temporální otvor
- zářez 244,253,254
spath 344
specializované formy 363
- smyslové hlavové nervy 100,269
speciální somatická sensitivní vlákna 101
- viscerální motorická vlákna 101
- viscerální sensitivní vlákna 101
Spencova chrupavka 364
spěnkový kloub 418
sperma 84,367
sphenethmoid 58,207,214,222
spinální deska 146
- ganglia 102; viz ganglia míšních nervů; ganglia spinálních nervů; spinální ganglion
- ganglion 90,97
- nervy 97; viz míšní nervy
- výběžky 350; viz trnové výběžky
spino-cerebellární dráhy 94
spiraculum 73, 75, 88, 106, 114, 117, 119, 156, 159,167,172
spirakulum viz spiraculum
spirální rýhování vajíčka 27
-řasa 113,151,159,160
splanchnocoel 53
splanchnopleura 51-54,63,78
splanchnotom 53
spleniale 182,268,345,375
spodina dutiny ústní 77,115,140,141,311
spodní čelist 12,77,101,112,119,142,143,147, 150,152,159,161,165,183,185,189,198,207, 209,210,215,224,233,240,243,264,268,271, 282,292,295,300,306,307,311,315,316,318, 319, 321, 326, 341, 345, 347, 348, 351, 357, 364-366, 370, 372, 373, 379, 381, 385, 392, 399,402,403,406,409,411,415,421,424,426, 431,432; viz dolní čelist; spodní čelist
- devon 132-134, 136, 137, 140-142, 144, 145, 147-149, 151, 152, 153, 154, 156, 157, 169-171, 174, 187-193, 197, 201, 208, 209, 216,228
- eocén 12,169,182,183,185,264,270,273,330, 341, 343, 376, 384, 387, 391-395, 397, 398, 408-414,416,417-419,422,424,429-431
- - Alžírská 425
- famen 210
- frasn 198
- jařmový oblouk 262,264,265,274
- jura 156,164,169,171,172,181-184,208,227, 229, 234, 240, 241, 256, 291, 295, 299-301, 303,306,307,312,316,317,322,343,345,347, 358,359,366,372,373,375,377
- kambrium 26,27,42,45,49,131
- karbon 132,137,138,144,145,151,155,156, 160, 162-164, 168, 172, 176, 177, 187, 191-193, 198, 203, 208, 211, 212-217, 219, 225,228-230,232
- křída 165, 172, 178-180, 182, 208, 216, 234, 239,241,253,258,259,263,264,270,272,288, 292,295,297,300,301,309,310,318,319,321, 324, 325, 329, 330, 335-337, 340, 346, 366, 373-376,382-385,387,388
- miocén 165,167,186, 208, 239, 253, 261,263, 271, 273, 330, 341, 383-385, 387, 393-395, 404, 405, 407, 408, 409, 412-415, 417, 424, 426,428,429,434
- moláry 379
- namur 211
- oligocén 167,183,239,268,330,383,387,393, 394, 399, 404-406, 408, 409, 412-414, 417, 418,421,423-425,427
- ordovik 42,135
- paleocén 156,165,167,186,199,376,387,391, 395,404,405,410,411
- perm 144, 151, 152, 154-156, 161, 163, 172, 187, 191-193, 216, 217, 220-223, 226-230, 232, 245-248, 250, 259, 260, 326, 346, 348, 349,351
- pleistocén 383,393,412,417,424
- pliocén 239, 330,384,387, 395,405, 407,412, 413,415,426,428
- pupek 328; viz umbilicus inferior
- silur 138,141,144,145,151,154,156
- spánková jáma 259-261, 264, 266, 273, 274, 282,292,314
- stoličky 372,380,382,385
- špičky 317
- terciér 430
- trias 156,172,176-178,179,187,190,193,199, 208,216,223,224,234,246,248,259,262,265, 273, 274, 281, 282, 284, 343-345, 347, 354, 355,357
- visé 209
spodnopermské limnické pánve 227
- sladkovodní fauny 232
Spojené státy 180,199,304
spojení patrových kostí 339
spojivka 108,109; viz conjunctiva
společensva planktonických foraminifer 363
- vápnitého nanoplanktonu 363
spongiosa 128; viz houbovitá kost; spongiózní kost
spongiózní kost 61 ; viz houbovitá kost; spongiózní kost
- osa
spontánní autotomie 269
sporangia 144
spory 144
spotřeba energie 314
squamosa viz squamosum
squamoso-dentální čelistní kloub 364,366,371, 372; viz sekundární čelistní kloub; sekundární kloub
- kloub viz squamoso-dentální čelistní kloub; sekundární čelistní kloub
squamosum 171,194,196, 212- 214, 222, 228, 231,232,243,246,255,259,260,266,268,271, 292,307,321,325,331,345,347,352,353,354, 356- 359,364,365,371,375,381
srážkové úhryny 434
srdce 29,31,34,36,37,43,44,46,49,53,54,119, 121-127,129,192, 204,314,332; viz cor
srdceční sinus 36
- svalstvo 53,78,99
srdíčka 31,46; viz bulbilli
srovnávací anatomie 17,204
- embryogeneze 42
srst 118,295,297,298,310,356,375,381
stabilizátory 162
stabilní izotopy 363

- stable-isotope records 363
 stadial 435
 stadium chrupavky 59
 standardní odchylka 12
 Stanniova tělíska 117
 stapes 88, 89, 104, 106, 262, 352, 359, 364, 365, 373; viz třmínek
 starobylá společenstva 21
 statistické chyby 362
 statoakustická pole 134, 140
 statoakustické ústrojí viz statoakustický orgán
 statoakustický nerv 101, 102; viz n. VIII; nervus vestibulocochlearis; nervus statoacusticus; osmý hlavový nerv
 - orgán 58, 99, 104, 156, 207
 statoconia 103, 146; viz statokonia
 statoecysta 43, 102
 statokonia 156; viz statoconia
 statolity 103, 146, 152, 156
 stavba kloubů 313
 - končetin 205
 - pánve 306
 stehenní kost 326
 stěna mozku 19
 stenofágní formy 145
 Stensiö, Erik 149
 stěny cév 78
 - pohlavních vývodů 78
 stepi 401, 418, 420, 427
 stereom 38, 128; viz mřížovina
 stereoskopické vidění 302, 311, 356, 401
 stereospondylní intercentrum 227
 sternální destičky 301, 310
 - chrupavky 158
 sternum 62, 71, 259, 262, 289, 296, 297, 301, 326, 327, 329, 330, 332, 334, 336, 337, 342, 370; viz hrudní kost; kost hrudní; prsní kost
 stoličky 12, 62, 353, 354, 356-358, 366, 373, 374, 380, 382, 384, 392, 395, 396, 400, 404, 406, 409, 418-420, 424, 425, 428, 430, 431; viz moláry
 - dokodontů 374
 - symmetroodontů 380
 stolon 44
 stomodeum 27, 33, 34, 40, 46, 62, 73, 74, 84, 111, 113, 116, 140, 141, 367
 stomochord 34-37, 40
 stopka 37
 stopy obojživelníků 203
 - po činnosti červů 24
 stratigrafické rozšíření 346
 - - dinosaurů 304
 - - obojživelníků 433
 - - plazů 433
 - úrovně 13
 stratigrafie 18, 50, 436
 stratům corneum 60
 - germinativum 59
 - granulosum 60
 streptostylie 89, 264, 271; viz streptostylní spojení
 streptostylní spojení 264
 stroma 38, 128
 stromatolity 23
 stromová vegetace 144, 423
 stromové přesličky 246
 stromoví primáti 404
 stromový porost 423
 - způsob života 404
 struktura 16
 - ucha 416
 - zubů 413
 struna hřbetní 27-30, 44, 49, 50, 51, 57, 58, 73, 75, 95, 129, 130, 135, 138, 193; viz chorda; chorda dorsalis; notochord
 střední devon 42, 132, 136, 137, 144-146, 149-151, 154-156, 160, 163, 171, 175, 187, 190-193, 196, 197, 199, 203, 204
 - dorzální deska 146
 - eocén 183, 186, 187, 190, 264, 330, 386, 387, 393, 394, 395, 398, 404, 405, 408*18, 420, 421, 424, 425, 430
 - - Německa 432
 - - famen 211
 - jura 169, 178, 182, 208, 217, 227, 234, 239, 241, 264, 295, 300, 301, 311, 318, 319, 322, 323, 346, 347, 358, 360, 361, 366, 373, 375, 377, 378, 380, 383
 - kambrium 26, 42, 49, 50, 131, 132
 - karbon 172, 192, 193, 230, 348
 - křída 264, 267
 - miocén 165, 252, 270, 384, 395, 405, 407, 408, 410, 412-415, 418, 428, 432
 - mozek 48, 89, 93, 96, 378; viz mesencephalon
 - oligocén 186, 187, 253, 387, 395, 418, 422
 - ordovik 132, 136
 - paleocén 263, 264, 376, 387, 392, 395, 396, 397, 404, 42, 431
 - perm 246, 249, 250, 255, 259, 348, 350
 - pleistocén 387, 395, 403, 418
 - pliocén 402
 - silur 132, 202, 203
 - terciér 268
 - trias 164, 172, 177, 178, 180, 182, 183, 184, 193, 217, 259, 261, 273, 274, 281, 283, 284, 285, 288-300, 304, 306, 343, 345, 347, 350, 357-361
 - ucho 75, 77, 101, 105, 125, 213, 229, 231, 364, 378, 415
 - visé 211
 Střední Amerika 265, 266, 268, 399
 - Asie 241
 - východ 268
 středoušní dutina 105, 365
 Středozevní moře 401, 404, 408, 433
 střecha lebeční 148, 187-190, 193, 201, 214, 215, 222, 231, 233, 244, 249, 264, 268, 321, 353, 354, 417, 422, 424
 - mozkovny 307
 střešní dýchání 33
 - klky 113
 střevo 29, 35, 36, 39, 44, 45, 47, 49, 50, 52, 53, 80, 84, 85, 110, 111, 113, 126, 131, 151, 159, 160, 367, 368; viz intestinum
 - žraloka 113
 studenokrevní 293; viz ektothermové; ektothermní poikilothermové; ektothermní živočichové
 stupeň osifikace 221
 sturt 25
 stvol 36, 37, 327, 369; viz scapus
 stylocon 380
 stylohyale 200
 stylopodium 64
 subarachnoidální prostor 96
 subepidermální pletěň 37
 - vazivo 128
 subkomisurální orgán 90
 sublinguální tyčinka 74
 submarginální deska 146
 suboperculare 173, 178, 179, 182, 184, 185, 188, 194, 206, 210, 218
 suboperculární prostor 114
 suborbitální deska 146
 substantia alba 93, 97
 - grisea 92, 93, 97
 subtermínální hlavice žebra 57
 subtropické oblasti 363
 sudetská pohoří 433, 435
 suchozemské prostředí 221, 225, 242
 - rostliny 144, 202
 - spojení 428
 - šelmy 405, 406
 suchozemský most 397
 suchozemští obratlovci 57, 360, 361
 - živočichové 416
 Sukhaya-Tunguska 22
 sulcus spermaticus 84
 supraangulare 183, 260, 266, 331, 345, 365, 373, 380
 supracleithrum 173, 174, 178, 194, 205
 supragnathale anterior 149
 - posterior 149
 supragnathalia 146, 147, 149
 supramaxila 180, 181, 183; viz supramaxilla; supramaxillae; supramaxillare; supramaxily
 supramaxilla 185
 supramaxillae 184, 185; viz supramaxila; supramaxillare; supramaxily
 supramaxillare 179; viz supramaxila; supramaxilla; supramaxily
 supramaxily 178, 179, 183, 184; viz supramaxilla; supramaxillare
 supraneurale 195
 supraoccipitale 58, 59, 271, 272, 331, 348, 381
 supraorbitalia 182, 271, 321
 supraorbitopostorbitale 173
 suprpharyngobranchiale 76, 88
 suprscapulare 152
 supratemporale 212, 214, 215, 219, 222, 228, 245, 246, 247, 249, 255, 260, 271, 272, 343, 351
 supratemporalia viz supratemporale
 sval hýžďový 69; viz m. gluteus
 svalová aktivita 294; viz svalová činnost
 - činnost 293
 - ploténka 73; viz svalové ploténky
 - soustava 31; viz svalový systém
 - - končetin 69
 - vláčna 50, 70
 svalové dno pánve 72
 - ploténky 73, 74; viz svalová ploténka
 svalovina 50, 127
 svalový pupen 64
 - systém 410; viz svalová soustava
 - třes 294
 svalstvo obratlovců 32
 - somatické 32
 - trupu 69, 70, 71; viz axiální svalstvo; trupové svalstvo
 - vnitřních orgánů 78; viz viscerální svaly
 - žaberních oblouků 74, 77; viz branchiální svalstvo; žaberní svalstvo
 svaly 51, 52, 125, 269
 - čelistí 76
 - epibranchiální 32
 - hlavové oblasti 75
 - hypobranchiální 32; viz svaly hypobranchiální série
 - série 77
 - jazyka 75, 77, 112, 403
 - - a hltanu 101
 - jazykového oblouku 77
 - krční oblasti 75
 - ocasu 72
 - pánve 67
 - párových končetin 65
 - přední končetiny 65, 66
 - srdce 102; viz myocardium; myokard
 - stehna 67
 - trupu 72, 102; viz axiální svaly; trupové svaly
 - žaberního oblouků 73, 75, 76, 98, 99, 100, 101; viz branchiální svaly; žaberní svaly
 Svazisko 22
 svěrače análního otvoru 72

- kloakálního otvoru 72
- světelné orgány 85
- světločivná funkce 91
- světločivné orgány viz světločivný orgán
- světločivný orgán 45,47,48
- svrchní čelist 125, 142,143, 147,181,182,186, 224,271,300,325,392; viz horní čelist
- dentice 405
- devon 132, 138,140,141, 144, 145, 147-151, 156, 160-162, 164, 171, 173-175, 187, 188, 190-193, 196-199, 201, 203, 209-211, 216-219
- eocén 257, 263, 264, 265, 270, 330, 366, 375, 376,384,387,392,395,399,404,405,408,409, 412-418,421,424,425,427
- famen 211
- frasn 209
- jura 156,165,166,178,180-182,185,193,234, 239,253,257,258,263,264,266,267,288,290, 308, 309, 311, 313- 315, 322, 323, 329, J34, 343,346,366,374-376,380
- kambrium 27,51,132,136
- karbon 132,138,139,145,151,153,155,156, 160-164, 168, 169, 172, 174-177, 187, 193, 215, 216, 217, 219-222, 225-233, 244, 246, 259,260,346,348,349,350
- karn 372
- křída 156, 165-167, 172, 178, 180, 182, 183, 185-187,190,193,199,239,253,258,259,261, 263-268,270,272,273,276,277,288,295,300, 301, 303, 309, 311, 319-323, 325, 326, 329, 330, 333, 336- 340, 343, 366, 376, 383-387, 389-391,395,410,411
- miocén 182,183,185, 253,258,273,292,330, 383, 384, 387, 395, 405, 407-409, 412, 414, 415,422,428
- moláry 379
- oligocén 185,240,330,383,384,385,387,393, 395,407-409,412~115,417
- ordovik 51
- paleocén 182,239,240,264,266,330,342,376, 384,387,395,397,404,405,408,409,411,424, 430-432
- perm 156, 161-163, 171, 172, 178, 179, 193, 208,216,217,224,227,228,246,248,249,256, 259-265, 273, 281, 282, 287, 346-349, 351-357
- pleistocén 384,387,414,423,424
- pliocén 330,383,387,407,413,414,422
- silur 132,136,138,140,140,142,144,145,151, 153,156,157,169-171,174
- spánková jáma 274,290,321; viz horní spánková jáma
- stoličky 372,374,380,382; viz horní stoličky
- špičák 351; viz horní špičáky
- trias 50,156,172,178,181,217,225,244,246, 253, 255, 256, 259, 261, 263-265, 281-290, 295, 297-301, 304-308, 311-313, 316, 317, 343,345-347,358,359,366,372,375,377
- včiko 75
- svrchnokřídové sedimenty 303
- syfilis 403
- symbionti 363
- symbiotické mikroorganismy 314
- symetrická ocasní ploutev 344
- symfýza 206,329,354
- spodní čelisti 74
- stydkých kostí 118
- symfyzální zubní spirála 161
- symplecticum 178,179,200
- symplektikum viz symplecticum
- synapomorfie 17
- synapsidní linie 259
- typ lebky 244,347
- synarcuale 158,166,168,169
- syncytium 30,38,128; viz soubuní
- synsacrum 323,431; viz synsacrum
- synsacrum 431
- syntéza kolagenu 24
- organických sloučenin 21
- syrix 114
- systém cervikothorakolumbální 370
- kraniosakrální 370
- postranní linie 220
- sensorických linií 129
- Š
- šavlozubí tygři 406
- šedá hmota 92,93,97; viz substantia grisea
- šelfová moře 144,202
- šestý arteriální oblouk 121
- hlavový nerv 100; viz abducens; n. abducens; n. VI; nervus abducens; odtahovací nerv
- šjové svalstvo 357
- škára 51,59,60,61,62,85,88,131,253,254,327; viz dermis
- šlachy 320
- šourek 84; viz scrotum
- Španělsko 186,239,241,329,336,337
- Spicberky 133,134,136,137,140,141,142,152, 177,197,223,345
- špičák viz špičáky; canini
- špičáky 62,347,349,353,354,357,358,364,366, 376,377,391,392,420,430; viz canini
- štěpení fylogenetických linií 13,389
- štítná žláza 32,113,115,117,118; viz glandula thyroidea
- šupinový pokryv 233
- šupiny 61, 139, 146, 151, 153, 156, 157, 160, 177-179,183,184,188,191,230,233,241,270, 333,369
- cykloidní 172,187,188
- ganoidní 172
- Švédsko 199,225
- švy 243
- Švýcarsko 257,261,281,283,312
- T
- tabulare 212, 213, 214, 215, 218, 219, 222, 223, 225, 228, 229, 231, 232, 245-247, 249, 255, 260,264
- tabularia viz tabulare
- talonid 379,383
- talonidní deprese 380
- Tanzanie 314,315
- tapetům lucidum 108
- nigrum 108
- tarsometatarsus 332,336
- tarsus 209,210,218,289,298,347,348,413
- tarzální elementy 205,301,322,410
- kloub 297
- Tasmánie 383,386
- taxonomická diverzifikace viz taxonomické rozrůznění
- diverzita 390
- taxonomické rozrůznění 24,26,410
- složení vegetace 312
- úrovně 13,14
- taxonomický obsah 366
- taxony vyšších kategorií 18
- tecta 59; viz tectum; tektum
- tectum 47,48,91-93,95; viz tecta; tektum
- opticum 48,90,91,141
- synoticum 51
- tegmentum 92,94,141
- technokulturní interakce 403
- tektokraniální svaly 74,75
- tektum viz tectum; tecta
- těla chorioidea 90,96
- anterior 91,92
- subcutanea 60
- těla obratlů 322; viz obratlová centra; obratlové tělo
- telencephalon 48, 89-92, 94, 95, 131, 135; viz druhotný přední mozek; koncový mozek
- teleoptile 327; viz obrysové peří
- tělesná teplota 258,294; viz teplota těla; tělesné teplo
- váha 314
- tělesné funkce 293
- teplo 293; viz teplota těla; tělesná teplota
- tělní disk 166
- dutina 55,71
- kryt 33
- oběh 125,204; viz somatický oběh
- šupiny 135
- tekutiny 79,128,209
- tělo 37
- jazylky 89,207; viz corpus hoyoidei
- mozečku 94
- obratle 56, 208; viz centra obratlů; obratlové centrum; obratlové tělo
- telolecitální vajíčka 242
- temenní část lebky 300
- tempo evoluce 23
- morfologické evoluce 196
- temporale 256
- temporální oblast 244, 245, 249; viz spánková oblast; spánková oblast lebky
- lebky 243, 246, 343; viz spánková oblast; spánková oblast lebky; temporální oblast
- okno 233
- otvor 249; viz spánková jáma; spánkové jámy
- Tendaguru 314,315,323
- tentakulární jáma 240
- tentakule 241
- teorie arboreální 327
- kursoriální 327
- tep srdce 293
- tepelná izolace 327
- tepenný násadec 122; viz conus arteriosus
- teplotkrevnost 336; viz endothermie
- teplota 20,159,363
- oceánů 363
- těla 293; viz tělesná teplota
- vnějšího prostředí 293
- teplotní stupnice 293
- výkyvy 435
- tepny 119,125; viz arteriae
- terciér 186,187,199,251,252,258,261,264,266, 273,292,301,312,363,371,401,428,431,432; viz třetihory
- terciemi savci 401
- terestrické adaptace 227
- ekosystémy 389
- formy 232
- prostředí 243,340
- šelmy 407
- terestrický diapsid 344
- živočich 335
- způsob života 290,320
- terestriční býložravci 354
- obojživelníci 241
- plazi 344
- terminální články prstů 326
- háčky 328
- hypoderm 73
- oblouk 74,89
- prstový článek palce 306
- somit 73,74,131
- stadia normální ontogeneze 234
- svalová plátěnka 73

- tesserae 137,148,149,151,152,154
testes 82,83,369; viz varlata
testis viz testes
Tethys 186,274,399
tetrapodí 195,370
tetraradiální pánev 302
Texas 24, 221, 227, 247, 258, 260, 281, 316, 334, 348,349,351,372
Teylerovo muzeum 334
Thajsko 256,311,313
thalamus 91,92,94
theca 62; viz thěka
thěka 36,37,38
thekodontní dentice 62,282
- plaz 285
thelodontní šupiny 142
thermoreceptory 110
thermoregulace 85,234,293,310,326-329,336, 351,375
thermoregulační funkce 294
- mechanismy 293,294
- zařízení 322,348
thermosensitivní žlábk 273
thymus 81; viz brzlík
thyroglobulin 32
thyroxin 32,118
tibia 65,67,198,284,297,302,306,308,309,310, 313,317,319,322,325,326,332,339,344
tibiale 210
tibiofibula 332
tibiotalar 326
Tichý oceán 265; viz Pacifik
tithon 252
toark 252
tommat 25,26
topořivý orgán 368; viz erektilní orgán
tornaria 37,40,41
tourmai 209,211
toyon 25
trabecula viz trabeculae cranii
- communis 58
- cranii viz trabeculae cranii; praechordalia
trabeculae cranii 58, 59, 87, 132, 171, 271; viz praechordalia
trabekulární část lebky 193,218
- dentin 151,156,160
- rohy 58; viz cornu trabeculae; cornua trabecularum
trabekulární úsek lebky viz trabekulární část lebky
trabekuly 58
tractus olfactorius 90,92
-opticus 91,92
trachea 114,115,288; viz průdušnice
tracheální chrupavky 88
transport potravy 51,112
Transvaal 22
tráva 420
trávení 293,370
-celulosa 431
-chemické 113
-mechanické 113
trávicí epitel 34,35
- soustava 32,52,110,112,113
--žraloka 159
- šňávy 414
- trakt 113,139,313,367; VÍZ trávicí trubice; za-živací trakt
- trubice 24,27,28,31,32- 35,37,41,43,47,48, 51,53- 55,64,73,82,84,88,98, 99,102,110, 113-116, 130, 134, 142, 162, 170, 204, 288, 367,370
- žláza 54; viz trávicí žlázy
- žlázy 78
travní porost 401; viz travní vegetace
- vegetace 418,420
trháky 404-406,412
trias 156, 164, 177,179,188,190, 227, 245, 248, 251,252,255,281,283,296,304,308,312,313, 333,334,354,357,358,360,365,369,371,378, 434
triasoví savci 372
tribosférická dentice 382,383
tribosférické stoličky 379, 380, 384, 385, 388, 389
tridaktylní stopy 304
trigeminus 101; viz n. trigeminus; n. V; nervus trigeminus; pátý hlavový nerv; trojklaný nerv
trigonid 379,380,382,383
trijodthyronin 118
trikonodontní stoličky 371
trikuspidní zuby 241
triradiální pánev 302
trn 153
- řitní ploutve 154
trnové výběžky obratlů 70, 221, 230, 323, 311, 348,349,351; v/z spinální výběžky
trnový výběžek 57; viz trnové výběžky obratlů
trny 227,324
- břišních ploutví 154
- intersticiálních ploutví 154
- prsních ploutví 154
trofoblast 387,388
trochanter 301
- major 301
- minor 301
trochlearis 101; viz čtvrtý hlavový nerv; kladkové nervy; kladkový nerv; n. trochlearis; n. IV; nervus trochlearis
trojklaný nerv 76, 100; viz n. trigeminus; n. V; nervus trigeminus; trigeminus
tropibazická lebka 172
tropické klima 144; viz tropické podnebí
- lesy 400
- oblasti 363
-pásmo 203,215
- podnebí 203; viz tropické klima
- pralesy 399
truncus arteriosus 123
- pulmonalis 123,124
- sympathicus 370
trup 37,74,232,378
trupová část embrya 19
- krunýře 151
- - páteře 366
--těla 43
- žebra 344
trupové ganglion 98
- obratle 263, 268, 271, 272, 299, 314, 317, 323, 348
- somity 73
- svalstvo 72; viz axiální svalstvo; svalstvo trupu; trupové svaly
- svaly 69; viz axiální svaly
trupový mesoderm 73
- štít 149
Třemošná 176,221
třenáky viz třenové zuby
třenové zuby 366,382; viz premoláry; třenáky; zuby třenové
třetí hlavový nerv 100; viz n. oculomotorius; n. III; nervus oculomotorius; okohybný nerv
- komora 96, 115; viz třetí mozková komora; ventriculus tertius
- mozková komora 115; viz ventriculus tertius
třetíhorní radiace 389
- - placentálních savců 389
- - ptáků 340,342
třetihory 120,191, 240, 252, 340, 341, 343, 385, 389,395,400,434; viz terciér
třmínek 106,364,365; viz stapes
tuba Eustachii 106; viz Eustachova trubice
- uterina 83; viz oviductus; vejcovod; vejcovody
tuber calcanei 68,69
- cinereum 91
tuberculum posterius 95
tubulární dentin 135,142,167,168,190
tubuli seminiferi 84; VÍZ semenotvorné kanálky
varlete
tubulus 78-81
tukové buňky 60
- vazivo 269
tundra 435
tundrový ekosystém 435
tunica 43,44; viz tunika
- elastica 30
- externa 30
- fibrosa 30
tunicin 43
tunica viz tunika
tuor 25
turbinalia 58
Turkana 403
turon 199,252
Tuva 155,157
tvar obratlů 343
tvrdá plena mozková 97; viz dura mater
tyčinky 109
týl lebky 351
týlní hrboly 231, 241, 292, 371; viz. condylus occipitalis
- oblast 193; viz týlní oblast lebky
- oblast lebky 348
- oblouk 58,59; viz okcipitální oblouky
tympanicum 364; viz tympanikum
tympanikum 383
tympanum 271,364; viz bubínek
typy ledvin 81
- obratlových center 55; viz obratlová centra; obratlová těla; centra obratlů; těla obratlů
U
Udine 333
Uganda 400
uhelná ložiska 144
uhličitan vápenatý 37,128,332
Ukrajina 24,149,269
ukusování rostlinné potravy 312
ulna 65,66,67,195,198,296,328,332,334,344, 372,394
ultimobranchiální tělíska 117
ultrafialové záření 21,22,144
umbilicus 388
- inferior 328; viz spodní pupek
- superior 328; viz horní pupek
uncinální výběžek 337; viz processus uncinati
unguligrádní chůze 418
uniformita zubů 415
unipolární buňky 146
uniseriální archiapterygium 143,158
úponová plocha 311,404
Ural 24,338
určování stáří jedince 61
Ureter 82,83,367,382; viz močovod
Urethra 84,367,368; viz močová trubice
urodeum 368
urofýza 118
urogenitální cesty 84,367
- papila 85; viz papilla urogenitalis
- sinus 83,85,368,369

- soustava 85,367; viz močopohlavní soustava; urogenitální systém
 - systém 125; viz močopohlavní soustava; urogenitální soustava
 - urohyale 74
 - uroneuralia 183
 - uropatagium 286
 - uropygiální žláza 85
 - urostyl 72
 - urotomie 269
 - USA 136,137,139,150,211,252,305,314,341,345
 - ústa 34,41,45,46,50,156
 - ústní dutina 32,102,106,107,134,189,198,261,414; viz dutina ústní
 - epithel 62
 - otvor 27,28,32-41,44,46,62,74,77,114,129,132,133-135,137-139,142,149,153,159,165,167,198,243,264,310,311,370,406; viz otvor ústní
 - patro 112,172,174,187,189,190,194,213,214,218-220,222,225,249,257,261,271,282,287,338,339,349,351,352,356,375,389,415,432
 - přísavka 32,139
 - rýha 44
 - sifon 43,44
 - ústrojí 142,191
 - ústup pralesů 404
 - ušní boltce 77; 407
 - Utah 211,266
 - uterus 83,345,367,368,387; viz děloha
 - bicornis 367
 - duplex 83,367
 - et vagina duplex 367
 - simplex 83,367
 - utery viz děloha; uterus
 - utriculus 102,103,105
 - uzavřený cévní oběh 119
 - Uzbekistán 227,384,388,411
- V
- v. abdominalis lateralis 120
 - azygos 126; viz véna azygos
 - cardinalis anterior 120; viz přední kardinální žíly; venae cardinales anteriores; vv. cardinales anteriores
 - communis 120,126; viz ductus Cuvieri; venae cardinales communes
 - posterior 120,127
 - cava 126
 - anterior 124,127
 - posterior 124,127
 - superior 127; viz horní dutá žíla; véna cava superior
 - hemiazygos 126,127
 - hepatica 120,127
 - iliaca communis 126
 - jugularis communis 127
 - externa 127
 - interna 126,127
 - portae hepatis 120; viz jaterní vrátnicová žíla; véna portae hepatis
 - renalis 120,127; viz véna portae renalis
 - pulmonalis 124,127; viz plicní žíla; plicní žíly; véna pulmonalis; venae pulmonales
 - renalis 126,127; viz véna renalis
 - sacralis mediana 126
 - subcardinalis 126
 - subclavia 120,126; viz véna subclavia
 - supracardinalis 126
 - suprarenalis 126,127
 - testicularis 126
 - váček 369
 - Plattové 73,74
 - vagina 83,367,368; viz pochva
 - vagus 101; viz bloudivý nerv; desátý hlavový nerv; n. vagus; n. V; nervus pneumogastricus; nervus vagus
 - vaječná skořápka 333
 - vaječné obaly 345
 - vaječníky 82-84; viz ovaria
 - vaječný obal 44,45,83
 - zub 382
 - vajíčka 208,209,245; viz vajíčko
 - vajíčko 16,52,83,242; viz vejce
 - vakové kosti 378,385; viz os marsupii; ossa marsupii
 - valvula cerebelli 95
 - vápník 26,117
 - vápnité schránky 25
 - varang 25
 - variační šffe 12
 - varjata 81-84,369; viz testes
 - Varolův most 95,96
 - vaskularizace 351
 - vaskularizovaný dentin 172,179
 - vaskulární aspidin 60,61,128,135
 - kanálky 174
 - kost 146
 - prostory 61
 - vrstva pancíře 135
 - vasodilatace 294
 - vasokonstrikce 294
 - vasomotorické reakce 294
 - reakce periferního cévního systému 294
 - vazivo 127,130
 - Včelaře 406
 - vegetace 18,202,312,413
 - tundrového typu 435
 - vegetační pokryv 144
 - složení 362,363
 - vegetativní ganglia 97,99,102,370
 - soustava 47; viz autonomní systém; vegetativní systém
 - systém 98,99,370; viz autonomní systém
 - vejce 268,332,337,381,382; viz vajíčko
 - vejcovod 83,85,331,367; viz oviductus; tuba uterina; vejcovody
 - vejcovody 242,368,369; viz oviductus; tuba uterina
 - věková struktura populace 307
 - velární chapadélka 47
 - velikost těla 399,420
 - tepelných ztrát 294
 - velikostní proporce mozku 378
 - Velká Británie 133,136,137,140,260,289,304,337,384
 - Velký africký prolom 402
 - velký lýtkový sval 69
 - předěl viz grande coupure
 - týlní otvor 59,333,398,401; viz foramen magnum
 - Velna-Ala 209
 - velům 47
 - palatinum 287
 - transversum 90,91
 - véna azygos 125,127; viz v. azygos
 - cardinalis anterior 125,126,127; viz v. cardinalis anterior; přední kardinální žíly; venae cardinales anteriores
 - communis 122,125; viz ductus Cuvieri; venae cardinales communes
 - accessoria 31
 - posterior 53,125,127; viz v. cardinalis posterior; zadní kardinální žíly
 - caudalis 31,125,126; viz ocasní žíla
 - cava anterior 124
 - inferior 125; viz dolní dutá žíla; v. cava inferior
 - posterior 126,127
 - centralis 126
 - hepatica 31,122,123,125; viz v. hepatica
 - iliaca 125
 - jugularis 125
 - interna 125
 - parietalis communis 31
 - portae 125,126; viz vrátnice
 - portae hepatis 31; viz jaterní vrátnicová žíla; v. portae hepatis
 - portae renalis 125; viz v. portae renalis
 - postcava 123
 - praecava 123
 - pulmonalis 123; viz plicní žíla; v. pulmonalis; véna pulmonalis; venae pulmonales
 - renalis 80,125; viz v. renalis
 - subclavia 125,127; viz v. subclavia
 - subintestinalis 31,52,125,126
 - venae 119; viz žíly
 - cardinales 126; viz kardinální žíly
 - cardinales anteriores 31,126; viz v. cardinalis anterior; vena cardinalis anterior; vv. cardinales anteriores; přední kardinální žíly
 - cardinales communes 31,119,126; viz ductus Cuvieri
 - cardinales posteriores 31,126; viz v. cardinalis posterior; vena cardinalis posterior; vv. cardinales posteriores; zadní kardinální žíly
 - hepaticae 31,122,126; viz vv. hepaticae
 - interlobulares 126
 - omphaloentericae 242
 - parietales communes 31
 - pulmonales 123; viz plicní žíla; plicní žíly; v. pulmonalis
 - vitellinae 242; viz žloutkové cévy
 - vend 251
 - vendobionti 49; viz ediakarská fauna; ediakarská živočichové; vendská fauna
 - vendská fauna 24; viz ediakarská fauna; ediakarská živočichové; vendobionti
 - Ventersdorp 22
 - ventrální aorta 31,49,119-121,123,124; viz aorta ventralis; břišní aorta
 - céva 36
 - deska 135
 - disk 137
 - fissura 172
 - hlavové nervy 102; viz ventrální hlavový nerv
 - hlavový nerv 98-100
 - kořen 90,97,99
 - kořeny hlavových nervů 100
 - míšních nervů 102
 - mesenterium 52-54
 - mesocardium 53
 - nucleus 92
 - ploutevní lem 44,47,48,50
 - svaly ocasu 72
 - svaly trupu 97
 - závěs jater 53,54; viz ligamentum falciforme
 - žebra 57,225
 - ventriculí 96; viz komory; ventriculus
 - ventriculus 93,96,113,119,122; viz komora
 - lateralis 96
 - quartus 96; viz čtvrtá komora; čtvrtá mozková komora; 4. komora;
 - tertius 96; viz třetí komora; třetí mozková komora
 - ventrolaterální kýly 135
 - lem 63,142; viz ventrolaterální ploutevní lem
 - lišta 140
 - metapleury 46,48; viz ventrolaterální ploutevní lem

- ploutevní lem 138; viz ventrolaterální metapleury
- vesica fellea 113; viz žlučník
- urinaria 82; viz močový měchýř
- vesiculae seminales 84; viz semenné vajíčky
- vestibulum 105,368
- ústního otvoru 39
- větve 328
- n. glossopharyngei 99
- n. oculomotorii 99
- vexillum 328; viz prapor
- vchlípení ektodermu 62,113
- vchlípaní ektodermu 45,110
- vibrissae 370; viz hmatové chlupy
- vícebuněčné žlázy 85
- Vídeňská páně 258
- Vielase 394
- Vietnam 170
- villi 113**
- vinculum 89
- Vindhya 24
- vřivý orgán 47
- viscerální afarentní vlákna 98,99
- centra hypothalamu 92
- část hlavového nervu 98
- endocranium 130; viz viscerální endokranium; viscerální endoskelet
- endokranium 88,130
- endoskelet 87; viz viscerální endocranium
- exocranium 130; viz viscerální exokranium
- exokranium 130
- ganglion 44
- mesoderm 242
- motorická jádra 96
- motorická vlákna 98,100
- motorické sloupce 96; viz viscerální motorický sloupec
- motorický sloupec 95
- nervy 99
- Peritoneum 53
- sensitivní sloupec 95
- vlákna 101
- skelet 87; viz viscerocranium
- svaly 97; viz svalstvo vnitřních orgánů
- vlákna 98
- viscerocranium viz viscerální skelet; viscerocranium
- viscerocranium 19, 58, 62, 74, 88, 89,105,130, 131,145,152; viz viscerální skelet
- visé 209,211
- vitellaria 39,40
- vitrodentin 61,157
- vlákna příčné pruhovalých svalů 78
- vláknitá pochva 30
- vláknité zuby 300
- vlásečnice 119
- vmezežené páry končetin 143
- ploutvičky 154
- trny 151,153,155,156; viz intersticiální trny
- vnější kostra 24
- nepárová nozdra 138
- nozdra 107,140,182,193,292,306; viz vnější nozdry; naris externa
- nozdry 114,135,171,181,182,187,190,196-198, 282,287; viz vnější nozdra; naris externa
- pohlavní orgány člověka 82
- prostředí 18
- ucho 106
- zubní oblouk 145,174,208,209
- zvučivost 106,398,429; viz meatus acusticus externus
- žaberní arterie 36
- žábry 114,120,192,225,227,229,230,245
- vnitrobuněčný turgor 29
- vnitrodruhové kompetiční boje 321
- vnitřní kostra 157
- - ploutve 153,198
- Mongolsko 268
- nozdra 107; viz naris interna; vnitřní nozdry; choana
- nozdry 114,171,172,287; viz. vnitřní nozdra; naris interna; choana
- oplození 83,156
- svaly oka 98,108
- ucho 86,94,96,101,106,133,220
- zubní oblouk 174,207,209,212,229
- žaberní arterie 36
- vodivá pletiva 144,202
- vodní adaptace kytovců 416
- býložravci 426
- čelistnatci 29,65,75,81
- (mořské) prostředí 250
- obratlovci 57,59,242,243
- páry 21
- prostředí 18,204,205,242,261-263,274,293, 343,344,415
- ptáci 112
- šelmy 405,406
- způsob života 219,232
- vodný roztok organických sloučenin 21
- vole 113
- vomer 174,183,194,207,208,212,214,222,246, 256, 260, 287, 30, 331, 339,352, 356, 372; viz vomery
- vomeronasální orgán 108, 241; viz Jacobsonův orgán
- vomery 264,351,355; viz vomer
- vrátné průdušky 332
- vrátnice 126; viz vena portae
- vrátnicové žíly hypofýzy 116
- vrátnicový oběh 119
- - adenohipofýzy 116
- - jater 31; viz jaterní vrátnicový oběh
- ledvin 125,126,127
- vrátník 113,414; viz pylorus
- vrcholy stoliček 379
- vulkanická činnost 363; viz sopečná činnost; vulkanismus
- vulkanický popel 335
- vulkanismus 251,252; viz sopečná činnost; vulkanická činnost
- v Číně 252
- vv. cardinales anteriores 127; viz přední kardinální žíly; venae cardinales anteriores
- cardinales posteriores 127; viz v. cardinalis posterior; venae cardinales posteriores; zadní kardinální žíly
- hepaticae 127; viz venae hepaticae
- subcardinales 127
- supracardinales 127
- výběr 18
- výdej přebytečného tepla 294
- vyhledávání potravy 50
- vyhojená zranění 405
- výchlípka břišní dutiny 84
- východní Evropa 269
- výkyvy salinity 253
- výlevy čedičů 252
- platobazaltů 252
- výlisky mozku 375
- vylučovací orgány 47,51,78
- soustava 52,73,78,83,85
- vylučování 37,369
- výměna plynů 33,242,387
- stoliček 373
- suchozemských obratlovců 397
- zubů 357,424; viz zubní výměna
- výměník tepla 322
- vymírání 360,362,435
- dinosaurů 362; viz vymření dinosaurů; zánik dinosaurů
- mořských bezobratlých 252
- na hranici křída-terciér 258
- na konci druhohor 239,436; viz vymírání na konci mesozoika
- na konci křídly 292,340,362,363,375
- na konci mesozoika 389; viz vymírání na konci druhohor
- na konci permu 227,251
- obratlovců 362
- terestrických obratlovců 363
- thekodontů 360
- vačnatců 386
- velkých savců 435
- vymření dinosaurů 436; viz zánik dinosaurů
- mamutů 435
- vyrovnávání vztaku 262
- výstup obratlovců na souš 208
- rostlin na souš 144
- vyšší primáty 398
- vyústění dýchacích cest 261
- vývodné močové cesty 82
- vývody pohlavních cest 368
- vývoj gonád 234
- larev 234
- mozku 90
- ptačích znaků 310; viz ornithizace
- zadní duté žíly 126
- zárodku 18; viz embryogeneze
- zemské atmosféry 22
- vývojové linie 19
- vyzařování tepelné energie 314
- výztučná tyčinka 35
- výživa mláďat mateřským mlékem 287,367
- zárodku 331
- vznik aktivního letu 326,333
- amniot 243
- bezobratlých 18
- biologické organizace 21
- čelistí 89
- člověka 401,404
- dinosaurů 306
- druhotného ústního patra 287
- křídla 333
- letounů 393,394
- mnohobuněčných organismů 24
- moderních obojživelníků 234
- obojživelníků 18
- obratlovců 18,21
- ozoňové vrstvy 22
- peří 332
- ptačího letu 327,329
- - pera 327
- řečové schopnosti 403
- savčích znaků 364
- spánkových jam 243
- suchozemských rostlin 18
- Země 22
- žab 222,234
- žaberních šterbin 32
- života 21,22
- vzpřímená postava viz vzpřímená pozice těla
- pozice těla 69,398
- vztahy organismů 436
- W
- Wales 372
- Wallangula Sandstone 382
- Warrawoona 22
- westfál 246
- Wolffova chodba viz Wolffův vývod; ductus Wolffii

- lišta 63,64,143
- Wolffův kanál viz Wolffův vývod
- vývod 80-84,368; viz ductus Wolffii; Wolffova chodba
- würm 433,434
- würmský glaciál viz würm
- Württembergsko 377
- Wyoming 12,136, 267, 268, 341, 390, 391, 393, 397,398
- X
- xiphiplastron 254
- Y
- Yellowstonský park 21
- Z
- zadní dorzolaterální deska 146
- dutá žíla 54,127; viz v. cava posterior; vena cava posterior
- hrudní vak 332
- hřbetní ploutev 139
- kardinální žíly 119; viz v. cardinalis posterior; vena cardinalis posterior; venae cardinales posteriores
- komora oční 109
- končetina viz zadní končetiny
- končetiny 206, 218, 225, 250, 271, 284, 285, 286, 289, 291, 296, 298, 301, 302, 309, 312, 321,326,329,354,405,410,411,413,416,418, 423
- laterální deska 146
- mozek 48,89,93,94; viz metencephalon
- pár ploutví 206
- rohy jazyky 89,207; viz cornua posteriores
- ventrolaterální deska 146
- vnější nozdra 177,189
- záhyb atria 46
- zachování sedimentárních hornin 22
- základní hmota kostní 128
- sociální jednotka 320
- zakřivení báze lebeční 401
- zálambdadontní stolička 390
- zalednění 144,435
- zánárti 205,206,209
- zánik dinosaurů 389; viz vymírání dinosaurů; vymření dinosaurů
- zaostřování 109
- Západní Karpaty 186
- Virginie 211
- zápěstí 205,206,209; viz carpus; karpus
- záprstí 206; viz metacarpus; metakarpy
- zárodečné obaly 242,366,388; viz embryonální obal
- zárodečný epitel 82
- zárodek 52,73,208,242,333; viz embryo
- amniot 53
- kuřete 64
- obojživelníka 63
- žraloka 73; viz embryo žraloka
- zástava biochemických reakcí 293
- fotosyntézy 362
- zastoupení kyslíku v atmosféře 202
- závěs trávicí trubice 53; viz mesenteria; mesenterium
- závěsný ligament 109
- zažívací trakt 413; viz trávicí trakt; trávicí trubice
- zbarvení chlupu 369
- kůže 85
- Země 21,24,42,144,202,224,302,363,404
- zemětřesení 21
- zemské těleso 21
- zeugopodium 65
- Zimbabwe 313
- zkošťnatělé šlachy 316
- zkrácení ocasu 329
- ontogeneze 16
- změna chemismu oceánských vod 26
- klimatu 433
- postavení končetiny 418
- vegetace 281; viz změny ve vegetaci
- změny na dentici 413,418
- na končetinách 413
- úrovně mořské hladiny 252
- v biodiverzitě 18
- v počtu prstů 413
- v potravní nabídce 18
- v rozloze kontinentů 363
- v rozsahu kontinentů 363
- ve vegetaci 314; viz změna vegetace
- zmrznutí tělních tekutin 209
- zobák 281,320,324,331,335
- zobákovitá část čelisti 319
- zobákovité čelisti 282,333,354
- zóna zlomu 269
- zoogeografické spojení mezi Jižní Amerikou a Austrálií 385
- zooid 36,37
- zornice 108,109; viz pupilla
- zpracovávání potravy 313
- způsob života 415
- zrak 129,393
- zraková centra 91,94,134
- oblast 158
- pouzdra 58
- zrakové dráhy 94
- nervy 72,91,93; viz druhý hlavový nerv; nervus opticus; zrakový nerv
- orgány 91,131
- pouzdro 59; viz optická pouzdra; oční pouzdro
- zrakový nerv 91,94,99,100,109; viz druhý hlavový nerv; nervus opticus; zrakové nervy
- pohárek 91
- váček 73
- zrnka pigmentu 369
- zrohovatělé buňky 369
- ztráta dentice 382,426; viz ztráta chrupu; ztráta zubů
- chrupu 430
- končetin 272
- prstů 329
- schopnosti létat 343
- zubů 430; viz ztráta dentice; ztráta chrupu
- zub viz zuby
- zubní desky 168,169,187,188,191; viz dentální desky
- hrboly 397
- korunky 312,419
- lišty 256
- oblouky 207
- papíla 62
- pozice 195,217,320
- řada 348,364; viz zubní řady
- řady 312,316,317
- výměna 324; viz výměna zubů
- vzorec 388,419
- zubovina 61; viz dentin
- zuby 33, 51, 61, 62,142,145,153,156,157,159, 160,162,166,167,187,189,195,196,198,208, 209,217,227,229,234,239,243,247,249,250, 267,268,272,281,292,307,308,311-313,316, 318,319,320,324,333,334,337,343,344,350, 354,358,372,381,379,381,393,397,398,405, 411,416,418,422,427,428,430,431; viz dentés
- alveolární 62
- insektivorního typu 397
- linguolabiálně zploštěné 397
- monokuspidní 152
- multikuspidní 152
- pleurodontní 62; viz pleurodontní zuby
- savců 371
- s pilovitým ostřím 397
- trikuspidní 281
- třenové 62; viz premoláry; třenáky; třenové zuby
- uniformní 62
- zvětšování kostních štítů 60
- velikosti těla 401
- zvrásnění mozkové kůry 93; viz gyrifikace mozkové kůry
- zvrásněný dentin 218
- zvukovod 403
- zygantrum 57,271,431
- zygapofýzy ocasních obratlů 317
- zygomatický oblouk 260, 381; viz jařmový oblouk
- zygosfén 57,271
- zygota 16
- Ž
- žaberní aparát 46,53,129,211
- arterie 37,46,211
- cévy 36
- dýchání 121,188,204
- epitel 114
- hlavové nervy 102
- hlavový nerv 100
- jednotka 98
- kapiláry 120,192
- koš 138
- kryt 152
- oblouk viz žaberní oblouky
- oblouky 32, 49, 71, 74, 76, 87, 88, 89, 96, 98, 105, 114, 119, 122, 131, 133, 139, 142, 145, 152, 160, 167, 168, 172, 187, 188, 194, 206, 207, 219, 229, 239, 364; viz arcus branchiales
- otvor 138,147; viz žaberní otvory
- otvory 135,140,198
- paprsky 73,88,114
- přepážka 49
- skelet 130,132
- soustava 31
- svalstvo 32, 114, 129; viz branchiální svaly; svalstvo žaberních oblouků; žaberní svaly
- svaly 102; viz branchiální svaly; svaly žaberních oblouků
- šterbina 76,121,152; viz žaberní šterbiny
- šterbiny 15, 31-37, 40, 43- 47, 49, 53, 72-76, 81, 86, 88, 99, 105-107, 112, 114-118, 126, 129, 130, 132-134, 139-141, 156, 159, 160, 165, 198, 229
- trubice 111
- tyčinky 114
- váček viz žaberní váčky
- váčky 36,87,130
- vak 43,44
- žábry 27, 31-33, 50, 54, 76, 79, 114, 117, 119-121, 123, 124, 129, 133, 145, 188, 192, 206; viz branchiae
- čelistnateců 51
- ektodermálního původu 33
- entodermálního původu 33
- žalud 33,34,37,40
- žaludeční mikrofauna 431
- obsah 249
- žaludek 36,39,45,54,55,112,113,115,125,142, 159,262,299,312,344,345,413,414,430,431
- přežvýkavců 414
- žebník 115
- žebra 56,57,63,66,70,71,72,147,152,160,163,

- 170, 190, 195, 205, 206, 210-213, 218, 233, 234, 248, 250, 253-255, 260, 261, 264, 289, 296,307,323,332,343,344,357,370,371 ; viz costae
 žebro viz žebra
 železité minerály 23
 želví čelist 315
 žilní soustava 126; viz žilní systém
 -systém 31,119,123
 - záklopy 270
 žilný splav 31,119, 122,123,124, 126; viz sinus venosus
- žíly 119,125; viz venae
 živá hmota 21
 živiny 414
 živorodí plazi⁸³
 život 21,22,23
 - ve vodě 417
 životní prostředí 22
 živoucí fosilie 132
 žláza s vnitřní sekrecí 32,92,115
 žlázové políčko 41
 žlázový parenchym 113
 žlázy 99,102
- s vnitřní sekrecí viz žláza s vnitřní sekrecí
 žloutek 43,51,52,331,333,366
 žloutková placenta 388; viz placenta vitellina
 - stopka 242
 žloutkové cévy 242; viz venae vitellinae
 žloutkový vak 52,111,113,242,243,367,387
 - vak placenty 369
 - váček 388
 žluč 113
 žlučník 113; viz vesica fellea
 žvýkací svaly 243, 247, 281, 289, 311, 318, 324, 326,353,356



doc. RNDr. Zbyněk Roček, DrSc.

Historie obratlovců

Evoluce, fylogeneze, systém

Vydala Academia, nakladatelství Akademie věd České republiky
 Legerova 61,120 00 Praha 2
 s finanční podporou Akademie věd České republiky

Vazbu s použitím fotografií autora, Roberta Hofrichtera a Miroslava Fridricha navrhl Oleg Man
 Redaktorky publikace RNDr. Eva Leinerová, Ing. Jitka Zykánová
 Techničtí redaktoři Antonín Bartoušek, Michaela Blažejova (bar. příloha)

Vydání 1., Praha 2002
 Ediční číslo 4931

Sazba Šerifa, s. r. o., Jinonická 80, Praha 5
 Tisk Těšínská tiskárna, a. s., Štefánikova 2,737 36 Český Těšín

ISBN 80-200-0858-6

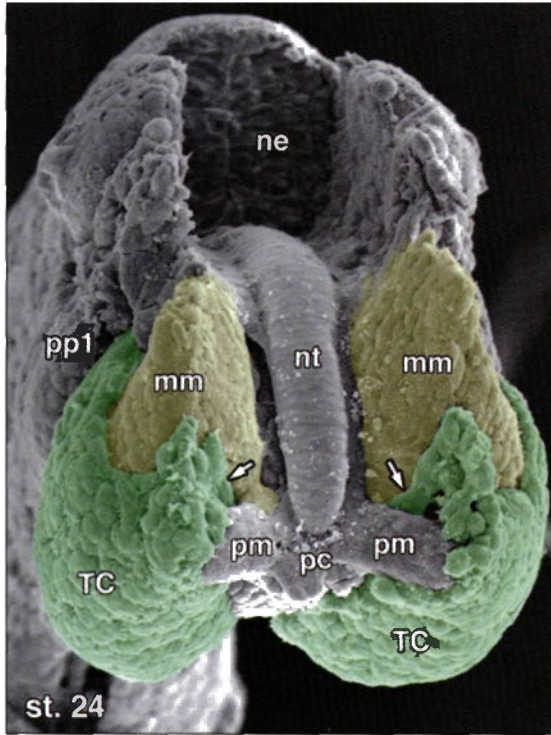


1a



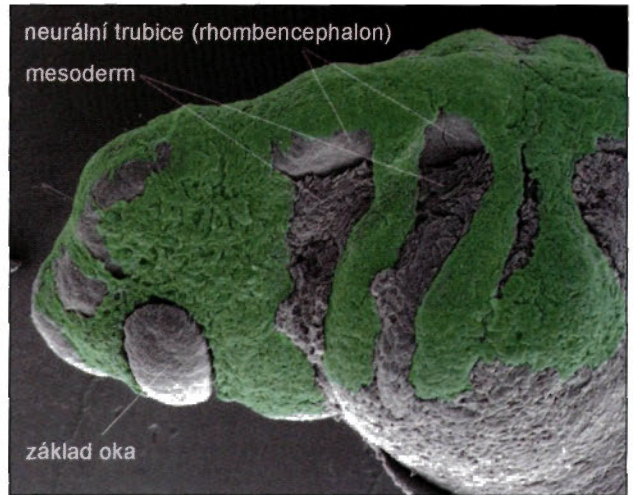
1b

Obr. 1 Ediakarské fosilie z doby před 590-570 miliony let reprezentují jedinou dobře definovanou skupinu mnohobuněčných organismů, které je možné považovat za prekambričné živočichy. Způsob jejich života však zůstává stále záhadou, protože neměli žádnou výztuhu těla ani trávicí trubici, a - *Charniodiscus* sp., b - *Dickinsonia costata*. Exempláře ze sbírek Museum of South Australia, Adelaide.



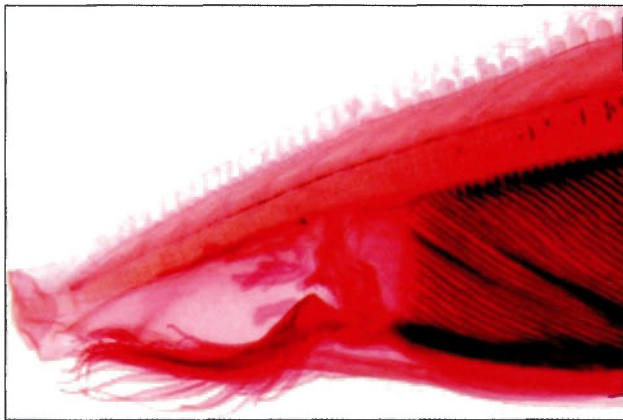
2

Obr. 2 Čelní pohled na hlavovou část raného embrya mihule *Lampetra japonica* po odstranění povrchového ektodermu. Rostrální část neurální trubice (ne) je odříznuta. Struna hřbetní (nt) a rostrální část neurální trubice jsou jako u všech obratlovců zahnuty ventrálně. Váhy po obou stranách reprezentují mesoderm, který směrem dopředu pokračuje dobře odlišitelnými úseky (mm a pm; hranice mezi nimi je vyznačena šipkami); před koncem chordy jsou oba spojeny tzv. prechordální destičkou (pc). Z tohoto mesodermu vzniká svalstvo ovládající žaberní oblouky. Vně nasedá na mesoderm vrstva buněk původem z neurální lišty (TC a ppi), z níž vznikají žaberní oblouky viscerokrania (tedy kosterní výztuha přepážek mezi žaberními štěrbinami). Z části označené zeleně (TC) vzniká část viscerokrania související s trojklaným nervem (n. trigeminus), ze zadnější části (ppi) vznikají žaberní oblouky přiléhající k hltanu. Foto Shigeru Kuratani, otištěno se svolením Academie Press.



3

Obr. 3 Dorzolaterální pohled na hlavovou část raného embrya ocašatého obojživelníka *Ambystoma mexicanum* po odstranění ektodermu (J^{100} zbytky jsou patrné v dolní části obrázku). Zeleně jsou vyznačeny proudy buněk původem z neurální lišty. Neurální lišta je jedním z nejdůležitějších diagnostických znaků obratlovců. Část neurální trubice, ze které v dalším vývoji vznikne zadní část embryonálního mozku, se nazývá rhombencephalon. Je vidět rovněž somitický mesoderm, ze kterého vzniknou svaly a parachordální část lebky. Oční plakoda (na spodním okraji přední části hlavy) je dobrým orientačním bodem. Foto Jürgen Berger a Hans Epperlein.



4

Obr. 4 Přední část těla kopinatce (*Branchiostoma*) při pohledu z levé strany. Dobře je vidět, že u kopinatce - na rozdíl od obratlovců - zasahuje neurální trubice i struna hřbetní až do přední části těla. Ústní otvor na spodní straně je lemován věncem brv (cirri), hltan je perforován velkým množstvím úzkých šikmých žaberních štěrbin, které ještě ústí do peribranchiálního prostoru (modifikovaného coelomu). Anatomie kopinatce naznačuje, jak byla organizována struktura těla primitivních kambrických strunatců typu *Pikala*. Exemplář ze sbírek katedry zoologie Přírodovědecké fakulty UK v Praze.



5

Obr. 5 Hlavová část rané larvy čolka horského (*Triturus alpestris*) při pohledu z ventrální strany (rostrální konec směřuje nahoru). Je vidět, že vývojově nejstarší část lebky je viscerokranium, které je zde reprezentováno šikmými elementy, směřujícími posterolaterálně (na obrázku do stran a dolů); jsou to ceratobranchialia a hypobranchialia. Dva mírně lomené elementy, zasahující až do přední části hlavy, jsou trabeculae cranii, které jsou rovněž původem z neurální lišty, a náležejí tudíž k viscerokranium, i když z nich vzniká báze neurokrania. Nepárové elementy ležící v mediální linii jsou basibranchialia, která jsou jako jedině elementy viscerokrania původem z mesodermu. Struna hřbetní (transparentní tyčinkovitý útvar uprostřed spodní části obrázku) zasahuje jako u všech obratlovců pouze na úroveň předního okraje otcických pouzder (průsvitné sférické útvary v pozadí žaberních oblouků). Barveno toluidinovou modří. Foto Miloš Vater. Srovnej též obr. 360 vlevo.



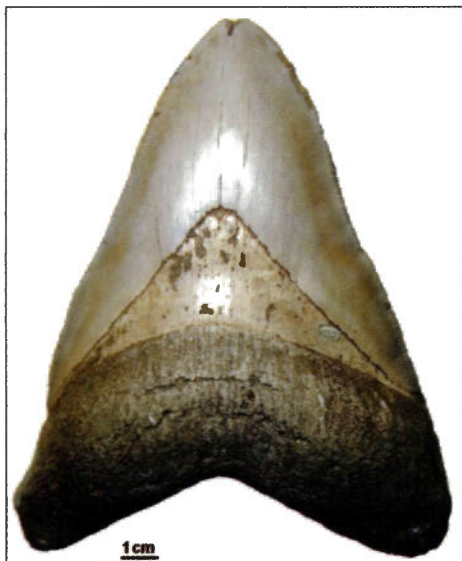
6

Obr. 6 Zvětšený voskový model přední části embrya žraloka *Squalus acanthias* o celkové délce těla 5,5 mm po odstranění ektodermu (pohled z levé strany). Dorzální část tvoří neurální trubice, ke které po stranách přiléhá mesoderm (z něhož v hlavové části vznikají branchiální svaly, v oblasti čelistí pak čelistní svaly). Výrazný útvar na spodní části předního konce hlavy je zrakový váček, výchlipka prosencephala. Srovnej obr. 95. Obdobné modely umožňují lépe porozumět prostorovým vztahům anatomických struktur drobných zárodků. Model vytvořil Hans C. Bjerring ze zvětšených příčných histologických řezů.

Obr. 7 Vypreparovaný mozek a přední část míchy žraloka *Squalus* při pohledu z dorzální strany. Mozek se u paryb ještě člení pouze do tří částí (čichové, zrakové a sluchové) a hlavových nervů je pouze deset. Dobře je vidět dorzální část žaberních štěrbin, jejich komunikace s hltanem se však nachází hlouběji. Paryby jsou nejstarší skupinou čelistnatců, kteří přežili až do dnešní doby (ze siluru, tedy z doby před více než 400 mil. lety), a jsou proto cenným zdrojem informací o anatomii měkkých částí těla primitivních paleozoických obratlovců. Preparát ze sbírek katedry zoologie Přírodovědecké fakulty UK v Praze.

7





8

Obr. 8 Obří zub terciérního žraloka *Carcharodon megalodon*. Korunka tvořená dentinem je krytá hladkou a lesklou sklovinou (vznikající z ameloblastů, tedy buněk původem z neurální lišty), bazální část (kořen) je endesmální kost vznikající ve škáře sliznice dutiny ústní. Přechodná část mezi nimi se nazývá krček. Tato základní stavba zubu se zachovala v celé evoluci obratlovců a má původ v kostních destičkách kryjících povrch těla primitivních paleozoických obratlovců (Placodermi, Acanthodii, Chondrichthyes). Exemplář ze soukromé sbírky Václava Houši.



10

Obr. 10 Zvláštní okolnosti zachování fosilizovaných živočichů někdy umožňují lépe porozumět jejich biologii. Na této fotografii je dravá ryba *Caturus furcatus* (srovnej obr. 300), která uhynula v okamžiku, kdy polykala rybu *Tharsis dubius*. Tyto exempláře z expozice Jura-Museum v Eichstättu vypovídají nejen o potravních vztazích v tehdejších marinních ekosystémech, ale také o náhlých změnách životních podmínek (v tomto případě zřejmě o náhlém promísení hlubokých anoxických vrstev s podpovrchovými vrstvami vody uvnitř laguny, která se rozkládala v oblasti dnešních měst Eichstätt a Solnhofen v Bavorsku). Foto Robert Hofrichter.



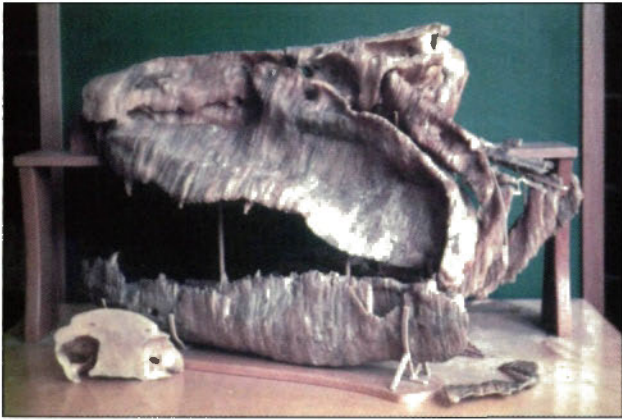
9

Obr. 9 Primitivní rejnok *Spathobatis* ze svrchní jury Bavorska (Solnhofen), u něhož lze ještě rozlišit původní párové ploutve. Délka těla přibližně 50 cm. Viz též obr. 260. Jura-Museum, Eichstätt. Foto Robert Hofrichter.



11

Obr. 11 *Gyrodus hexagonus* je zástupce primitivních Teleostei ze svrchní jury oblasti Solnhofenu (Bavorsko), který však byl už výrazně specializován. Soudě podle vysokého těla a silných čelistí to byla typická korálová ryba žijící na útesech při vnějším okraji pobřežní laguny. Jura-Museum, Eichstätt. Foto Robert Hofrichter.



Obr. 12 *Eusthenopteron fordi* je nejlépe prostudovaná devonská lalokoploutvá ryba, patří do okruhu předků suchozemských tetrapodů, přestože vnější vzhled tomu nenasvědčuje (viz obr. 340). Téměř neporušená lebka exempláře ze svrchnědevonských sedimentů lokality Escouminac Bay ve východní Kanadě byla postupně odbrusována v nepatrných vrstvách (200 um), přičemž na zvětšených (10krát) zobrazeních výbrusových ploch byly zakreslovány všechny zastižené fosilizované struktury (především kosti). Zvětšené výbrusy v podobě voskových destiček (v celkovém počtu 530) byly poté sestaveny do trojrozměrného modelu. Tato práce trvala s přestávkami téměř 25 let (blíže viz Jarvik 1980a: 99-104). Přibližně 1 m dlouhý model lebky, která ve skutečnosti měřila jen asi 10 cm, je uložen v paleozoologickém oddělení Naturhistoriska Riksmuseet ve Stockholmu. Viz též obr. 333 a 335.

12

Obr. 13 *Panderichthys* je devonská lalokoploutvá ryba, jejíž lebka se liší od ostatních zástupců výrazným dorzoventrálním zploštěním a orbitami prominujícími nad úroveň kostí střechy lebeční (podobně jako u krokodýlů). Vzhledem k těmto rysům byla krátce po svém objevu považována za tetrapoda. Až po detailní preparaci ventrální části lebky (obrázek 13b) byly odkryty neporušené žaberní oblouky a tak přinesen důkaz o tom, že to byl ještě vodní obratlovec, neschopný dýchat atmosférický kyslík. Paleontologický institut Ruské akademie věd, Moskva.



13a

13b

Obr. 14 Tato řada stop zachovaných ve spodnodevonských sedimentech lokality denisia v pohoří Grampiany v australském státě Victoria byla považována za nejstarší doklad existence suchozemského obratlovce. Zcela nedávno však bylo stáří sedimentů posunuto až k hranici silur/devon a to bylo hlavním důvodem, proč tyto stopy přestaly být považovány za stopy obojživelníků. Jaký organismus však tyto stopy po sobě zanechal, zůstává záhadou. Shire of Dundas Civic Centre, Hamilton, Victoria.



14



15a



15b



15c



15d

Obr. 15 *Ichthyostega stensioei* ze svrchnědevonských sedimentů východního Grónska je nejlépe prostudovaným devonským tetrapodem. Nejdříve byla nalezena ocasní část s ploutevním lemem (obr. 15a), u níž však lepidotrichia na spodní straně byla mechanicky obroušena, což u ryb není obvyklé. Nález učiněný během následující expedice (obr. 15b) nezvratně dokázal, že se jednalo o živočicha vystupujícího na souš, protože spolu s ocasem byla zachována pánev a zadní končetiny se 7 prsty. Poté se našel i hrudní koš skládající se z masivních žeber (obr. 15c) a kompletní lebka (obr. 15d). Dohromady téměř 200 exemplářů nalezených ve východním Grónsku (historie objevu viz Jarvik 1996) umožnilo rekonstruovat téměř úplnou kostru. Chybějící tarsus, masivní hrudní koš a obroušena lepidotrichia na spodní straně ocasu naznačují, že *ichthyostega* se na souši pohybovala posunováním těla po podkladu neohebnými končetinami, podobně jako velké mořské želvy, nikoliv kráčováním. Exempláře ze sbírek Geologického muzea v Kodani.



16a

Obr. 16 *Acanthostega gunnari* je jiným pozdnědevonským tetrapodem z východního Grónska. Dokládá ranou (pozdnědevonskou) diverzifikaci tetrapodů, protože pochází ze stejné lokality a stejného stratigrafického horizontu jako *Ichthyostega*. Byla výrazně vázána na vodní prostředí, ale dobře vyvinuté končetiny opatřené prsty naznačují, že se jednalo o druhotný návrat k permanentně vodnímu způsobu života. Jehlicovité zuby jsou dokladem piscivorie. Nahoře holotyp (obr. 16a), dole (obr. 16b) prostorově zachovaná lebka; oba exempláře ze sbírek Geologického muzea v Kodani.

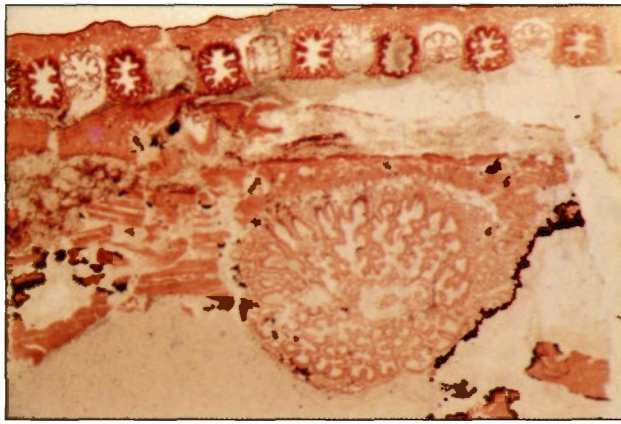


16b

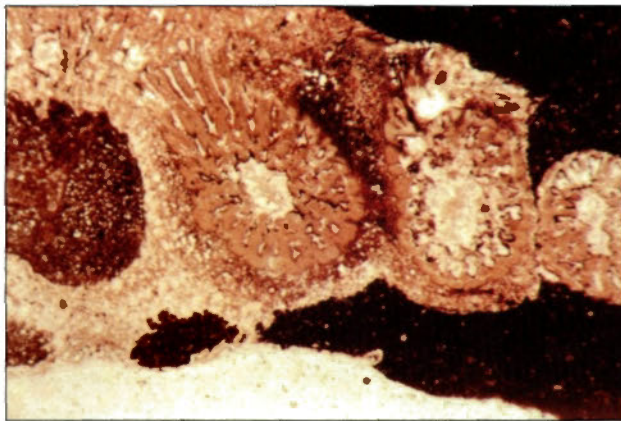


17

Obr. 17 *Tulerpeton curtum* pochází z pozdnědevonských sedimentů Ruska (okolí města Tula). Přestože je doložen pouze disartikulovanými částmi kostry, končetina suchozemského tetrapoda, zřetelně zachovaná na jednom z úlomků, nepřipouští o jeho taxonomickém zařazení žádné pochybnosti. Paleontologický institut Ruské akademie věd, Moskva.



18a



18b

Obr. 18 Labyrinthodontní dentice devonské lalokoploutvé ryby *Eusthenopteron* (obr. 18a) a pozdnědevonského obojživelníka *Ichthyostega* (obr. 18b) na horizontálních výbrusech. U *eusthenopteron* na reprezentuje řada drobných zubů při okraji obrázku vnější zubní oblouk, velké tesáky s mnohonásobně zvrásněným povrchovým dentinem tvoří vnitřní zubní oblouk. Zvrásněný dentin je typickým rysem osteolepiformních lalokoploutvých ryb a labyrinthodontních obojživelníků, chybí však u druhé velké skupiny paleozoických obojživelníků, zvané Lepospondyli. Výbrusy ze sbírek paleozoologického oddělení Přírodovědeckého muzea ve Stockholmu.



19

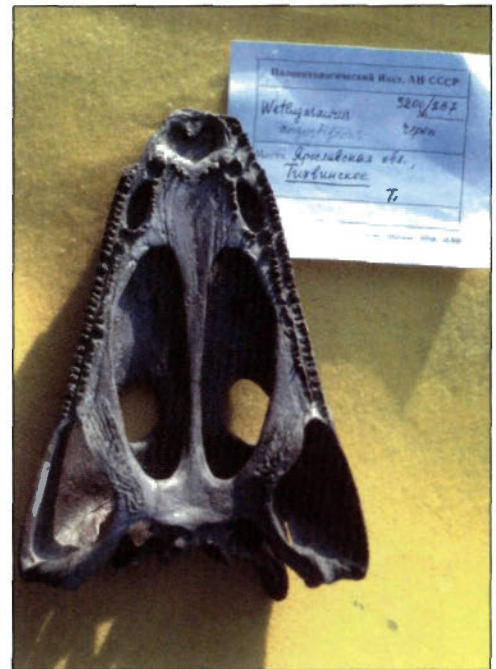
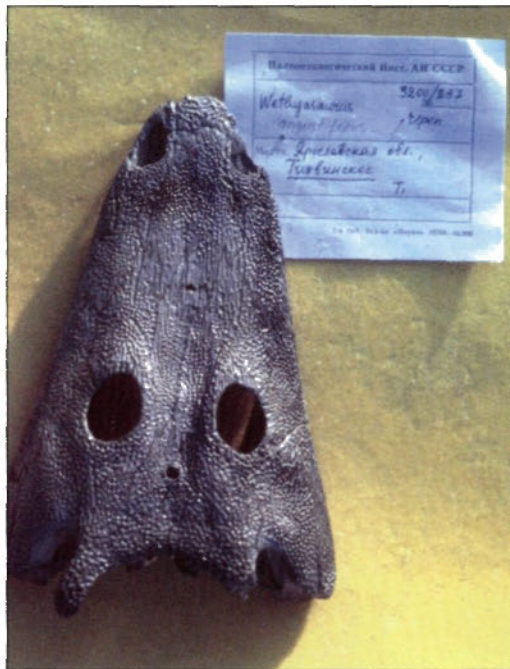
Obr. 19 Téměř neporušená dorzální část lebky *Discosauriscus pulcherrimus*, zástupce jedné ze dvou hlavních linií labyrinthodontních obojživelníků, označované jako Anthracosauria. Přestože to je linie, v jejímž rámci vznikli v pozdním karbonu nejstarší amniotní obratlovci, zástupci čeledi Discosauriscidae byli stále ještě plně vázání na vodní prostředí, o čemž svědčí orgán postranní smyslové čáry, uložený v kanálcích a žlábkách dermálních kostí lebky. Viz též obr. 398.

Obr. 20 *Koolasuchus cleelandi* je poslední známý zástupce labyrintodontních obojživelníků, nalezený ve spodnokřídových sedimentech jižního pobřeží Austrálie. Dosahoval značné velikosti, jak o tom svědčí neúplná spodní čelist na obrázku. Exemplář ze sbírek La Trobe University, Bandoora.



20

Obr. 21 *Wetugasaurus angustifrons* ze spodního triasu Ruska v dorzálním (obr. 21a) a ventrálním (obr. 21b) pohledu. Lebka zachovaná v kongreci rozpuštěné slabou kyselinou je velmi dobře zachovaná, takže na ní lze studovat (pomocí latexových výltek) i tvar vnitřních dutin, ve kterých byly za živa uloženy chrupavčité struktury. Ve ventrálním pohledu jsou vidět některé primitivní znaky (např. zachovaný vnitřní zubní oblouk), ale také znaky pokročilé, jejichž evoluce kulminovala u žab (např. rozsáhlé otevřené primární ústní patro a velké otvory pro adduktory spodní čelisti; následkem toho se pterygoid transformoval do podoby kosti o třech výběžcích). Exemplář ze sbírek Paleontologického institutu Ruské akademie věd v Moskvě.



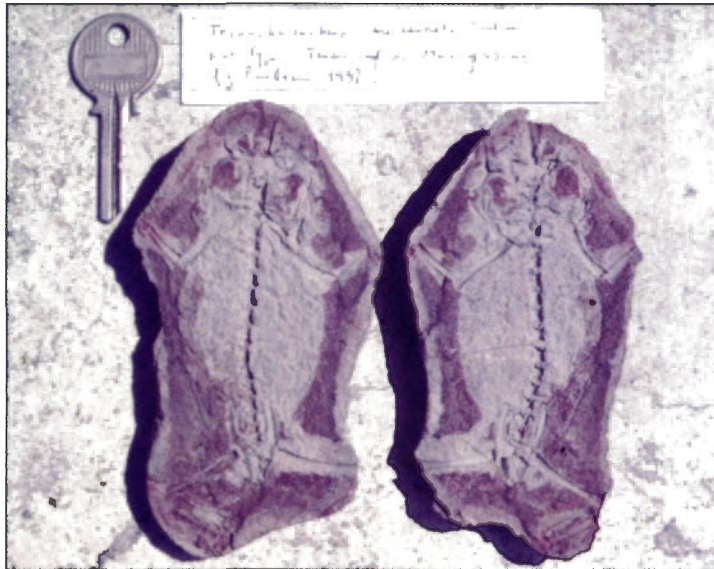
21a

21b



22

Obr. 22 Vývojová stadia lebky obojživelníka *Parotosuchus aliciae* ze spodního triasu Queenslandu, která dokládají možný mechanismus vzniku struktury lebky žab v důsledku zkrácení somatogeneze. Lze si představit, že zkrácení ontogeneze o terminální stadia (lebka dospělé je vpravo) a přesun schopnosti pohlavního rozmnožování do ranějších stadií (subadultní a juvenilní stadia jsou vlevo) měly za následek vznik anatomických rysů, které charakterizují žáby (krátká preorbitální část, relativně velké orbity apod.; viz zvětšený obrázek vlevo). Materiál ze sbírek La Trobe University, Bandoora.



Obr. 23 *Triadobatrachus massinoti* ze spodního triasu Madagaskaru dokumentuje stádium evoluce ve fylogenetické linii obožživelníků, která již nepochybně směřovala k žábám. Zároveň je příkladem evoluční heterochronie: zatímco lebka je až na drobné detaily již typicky žabí (frontoparietalia, typický parasphenoid, velké orbity a další), postkraniální skelet nese ještě většinou primitivní znaky (velký počet obratlů, žebra na všech obratlech, rudiment ocasu, doposud oddělené kosti předloktí a bérce, stejná délka předních a zadních končetin). Doposud je znám pouze jediný exemplář, který byl náhodně nalezen v rozlomené konkrerci; je uložen ve sbírkách Paleontologického ústavu Přírodovědeckého muzea v Paříži. Viz též obr. 414.

23



24a



24b

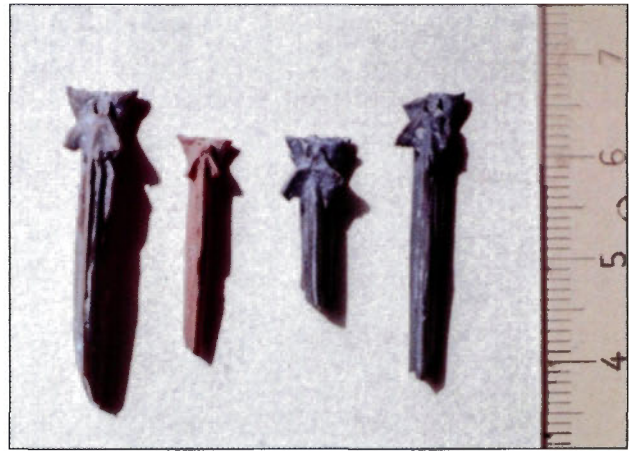


24c

Obr. 24 Žáby čeledi Palaeobatrachidae (na obrázku 24a *Palaeobatrachus grandipes* ze spodního oligocénu lokality Bechlejovice) jsou jedinou skupinou žab, která vymřela. Jejich zánik byl patrně spojen s permanentně vodním způsobem života (podobně jako u žab čeledi Pipidae), který byl během pleistocenního zalednění nevhodnou - vodní nádrž v oblasti kontinentálního zalednění kompletně zamrzly. Vpravo nahoře (obr. 24b) metamorfující jedinec ze stejné lokality, vpravo dole (obr. 24c) obří pulce (kompletní délka těla 18 cm) z lokality Randecker Maar v Německu. Snímky rovněž dokládají, že ve fosilním stavu se mohou zachovat i subtilní vývojová stadia. Foto pulce Wolfgang Böhme.



25a



25b

Obr. 25 V některých případech se zachovávají ve fosilním stavu pouze izolované kosti, které však mnohdy mají pro taxonomii větší výpovědní hodnotu než kompletní exempláře. Vlevo (obr. 25a) kompletní kostra terciární diskoglosidní žáby *Latonia seyfriedi* ze spodního miocénu lokality Öhningen v Německu, vpravo (obr. 25b) izolované urostyly různých starých jedinců stejného druhu.

Obr. 26 O fylogenetických vztazích, které mají své kořeny v dávné geologické minulosti, vypovídají raná ontogenetická stadia, jako například tento „pulec“ jihoamerické žáby *Pipa pipa*.

26



27

Obr. 27 *Longisquama insignis* byl drobný thekodontní plaz, který žil v pozdním triasu Střední Asie. Na hřbetní straně těla měl dlouhé pčrovité útvary, které připomínají letky ptáků (srovnej rekonstrukci na obr. 511). Je to jeden z mnoha příkladů vymřelých živočichů, kteří v dnešní době nemají obdobu, a proto je obtížné představit si, jak žili. Exemplář ze sbírek Paleontologického institutu Ruské akademie věd v Moskvě.



Obr. 28 *Sharovipteryx mirabilis* z pozdního triasu byl nepochybně létavým thckodontem, jak o tom svědčí otisk složené kožní duplikatury na jeho končetinách, nepatří však mezi ptakoještěry. Na rozdíl od ostatních létavých plazů byly hlavním orgánem klouzavého letu zadní končetiny, přední se redukovaly do podoby malých nefunkčních rudimentů. Exemplář ze sbírek Paleontologického institutu Ruské akademie věd v Moskvě. Viz též obr. 512.

28



30

Obr. 30 Lebka mořského krokodýla *Steneosaurus bollensis* ze spodnojurských břidlic oblasti Holzmaden v Německu. Vpředu jsou drobné orbity, za nimi rozsáhlé svrchní spánkové jámy typické diapsidní lebky. Urwelt-Museum Hauff, Holzmaden. Foto Robert Hofrichter.



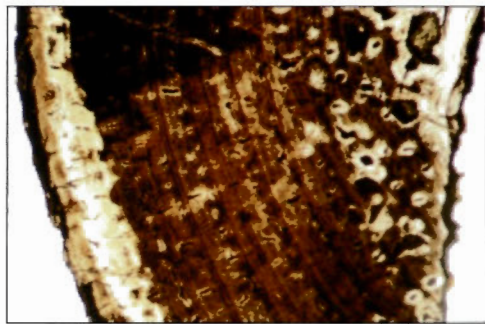
29

Obr. 29 Fossilní hadi se obvykle zachovávají jen v podobě izolovaných, zato však dobře trojrozměrně zachovaných obratlů. Mnohem vzácnější jsou jejich kompletně zachované kostry, ze kterých můžeme usuzovat na variabilitu jejich obratlů v rámci páteře a na celkovou velikost. Na snímku je přes 2 metry dlouhý had *Palaeopython fischeri* ze středního eocénu lokality Messel u Darmstadtu v Německu. Foto Forschungsinstitut Senckenberg, Abteilung Messelforschung.

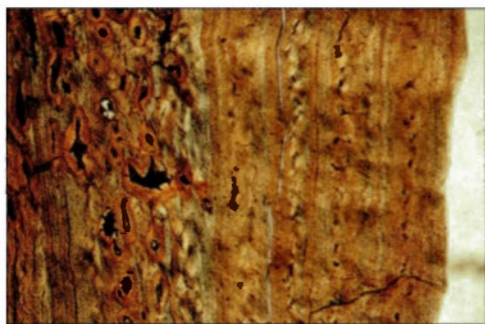


31

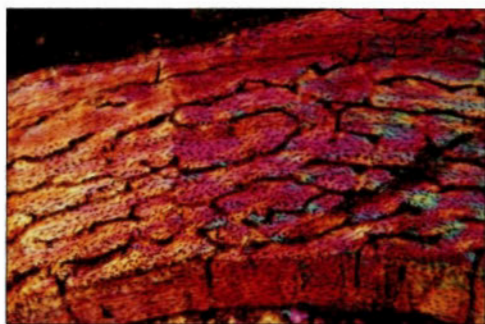
Obr. 31 Ptakoještěři byli v době před vznikem ptáků zcela běžní, o čemž svědčí množství nálezů z některých lokalit. Na snímku zástupce rodu *Rhamorhynchus* ze svrchní jury oblasti Solnhofenu v Bavorsku. Měl ještě zachovaný dlouhý ocas a výrazné, dopředu ukloněné zuby na protažených čelistech naznačují, že lovil převážně ryby. Na levé přední končetině je dobře patrné, že křídlo vyztužuje pouze 4. prst, další byly redukované. Bürgermeister Müller Museum, Solnhofen. Foto Robert Hofrichter.



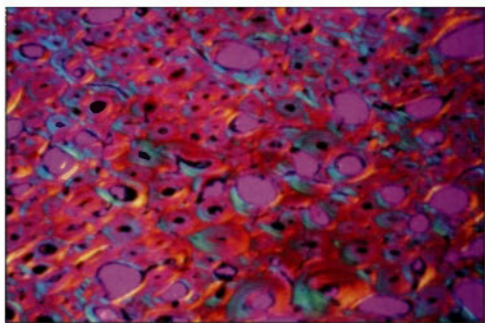
32a



32b



32c



32d



32e

Obr. 32 Histologické uspořádání jeví se na příčných výbrusech dlouhých kostí u různých fosilních živočichů může naznačovat, zda jejich tělesná teplota byla závislá na teplotě vnějšího prostředí (živočiškové ektothermní) nebo zda byli na teplotě vnějšího prostředí nezávislí (živočiškové endothermní). a - *Diplocynodon* sp. (Crocodylia, Eusuchia; eocén Francie) má dobře rozlišitelné přírůstkové zóny, což naznačuje, že se jednalo o ektothermního živočicha, jehož metabolismus byl závislý na teplotních výkyvech, b - Neidentifikovaný fytosaur (Phytosauria) z triasu Francie má podobnou histologickou strukturu, což naznačuje, že žil stejně jako krokodýli, c - Humérus sauropodního dinosaura postrádá pravidelné přírůstkové vrstvy a jsou zde rozlišitelné primární osteony. Naznačuje to přechod k endothermii. d - *Lapparentosaurus* (sauropodní dinosaur, stří. jura, Madagaskar) měl typické Haversovy systémy, což naznačuje endothermního živočicha, e - Primitivní pták *Confuciusornis* (Aves, raná křída, Čína) měl histologickou strukturu kostí podobnou dinosaurům a byl to nepochybný endothermní živočich. Všechny fotografie Armand de Ricqlès.



33

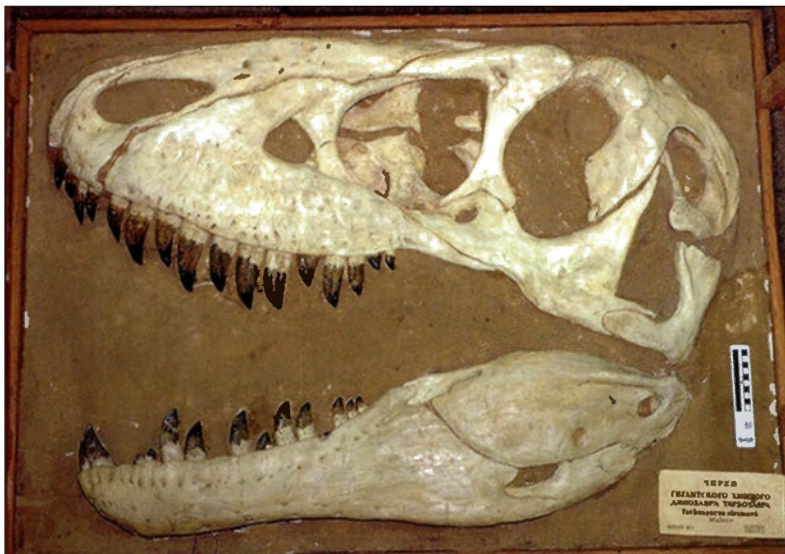
Obr. 33 Lebka obřích sauropodního dinosaura rodu *Diplodocus* z pozdní jury Severní Ameriky, jednoho z největších suchozemských obratlovců, kteří kdy na Zemi žili, byla v poměru k tělu drobná a dosahovala délky něco málo přes půl metru (tato lebka je přibližně 70 cm dlouhá), i když délka těla včetně bičovitěho ocasu mohla dosáhnout až 30 metrů. Tento velikostní nepoměr vynikne, uvědomíme-li si, že to byl vyhraněný býložravec, o čemž svědčí hřebíkovitá dentice, která byla velmi chudá a omezená jen na přední část čelistí. Potrava tedy přecházela do dalších úseků trávicí trubice bez jakéhokoliv žvýkání či mletí. Foto Larry Witmer.

Obr. 34 Lebka theropodního dravého dinosaura *Tarbosaurus efremovi* ze svrchní křídy Mongolská. Byl blíže příbuzný se severoamerickým rodem *Tyrannosaurus*, kterému se podobal nejen stavbou lebky, ale i enormně zakrnělými předními končetinami, takže byl výhradně bipední (viz obr. 555). Oko bylo umístěno ve svislém otvoru nad nevýrazným koronoidním výběžkem spodní čelisti, zatímco velký otvor v úrovni zadního konce zubní řady je antorbitální okno, charakteristický znak archosaurů. Vertikální otvor při zadním okraji lebky je spodní spánková jáma. Sbírký Paleontologického institutu Ruské akademie věd v Moskvě. Foto Larry Witmer.



35

Obr. 35 Lebka obřích sauropoda *Brachiosaurus*, který žil v pozdní juře na území dnešní Severní Ameriky a východní Afriky. Jeho lebka byla v poměru k tělu mohutnější než u jiných býložravých dinosaurů (asi 1/15 délky těla, které dosahovalo délky 20 metrů). Byl to jeden z mála dinosaurů, kteří měli přední končetiny delší než zadní (odtud rodové jméno). Za pozornost rovněž stojí nozdry posunuté těsně před úroveň orbit (osifikovaná část přepážky je výrazně obloukovitě vyklenuta, takže nozdry byly patrně umístěny na nejvyšší části střechy lbeční), což v minulosti zavedlo příčinu k úvahám o převážně vodním způsobu života těchto živočichů. Viz též obr. 560. Foto Larry Witmer.



34



36

Obr. 36 Opeřený obratlovec *Archaeopteryx* ze svrchní jury oblasti Solnhofenu v Bavorsku je i po mnoha letech intenzivního studia stále předmětem kontroverzních diskusí. Jedni jej považují za evoluční stadium odpovídající thekodontním předkům ptáků, jiní za formu blízkou dinosaurům z okruhu rodu *Compsognathus*. Na snímku exemplář uložený v Jura-Museum v Eichstättu. Foto Robert Hofrichter.



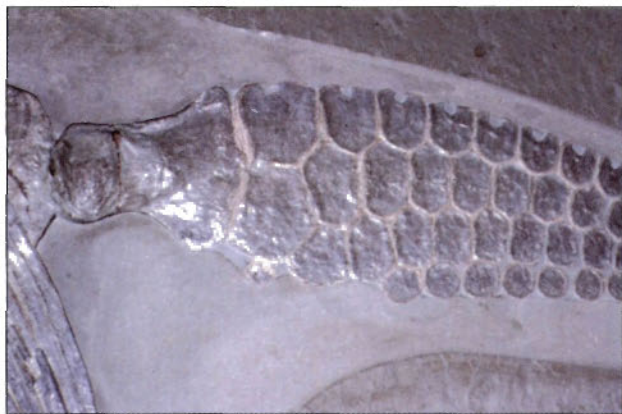
38

Obr. 38 Terciemi ptáci již patří k moderním skupinám, jejichž kostra je značně pneumatizovaná a v terestrickém prostředí rychle podléhá destrukci. V příznivých fosilizačních podmínkách (např. po uhnutí v bažině) se však zachovává nejen kostra, ale i peří a někdy -jako v tomto případě - i obsah žaludku (na snímku shluk semen označených šipkou). Na snímku *Primizygodactylus major* ze středního eocénu Německa, který se vzhledem a způsobem života podobal datlům, nebyl s nimi však příbuzný. Foto Forschungsinstitut Senckenberg, Abteilung Messelforschung.



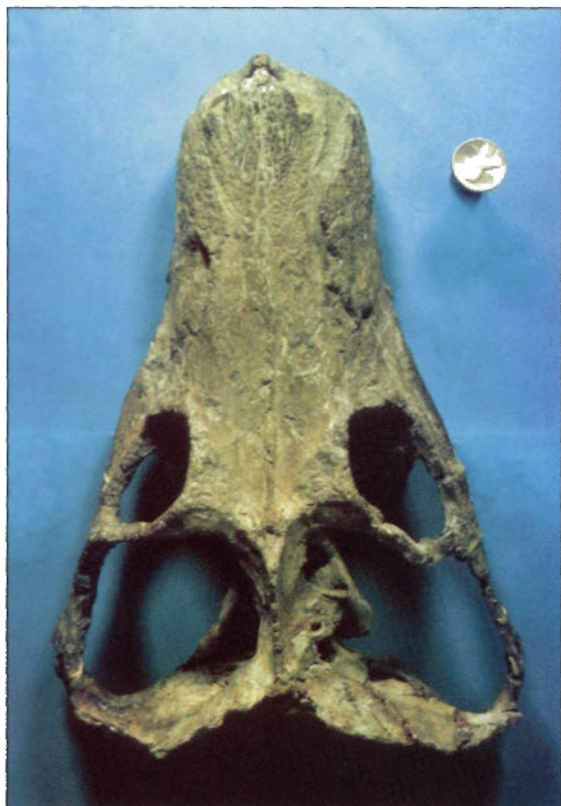
37

Obr. 37 Nejstarším nepochybným ptákem je nedávno objevený *Confuciusornis sanctus* ze spodní křídly severovýchodní Číny. Jeho čelisti měly již podobu bezzubého zobáku a počet ocasních obratlů se výrazně zredukoval. Někteří jedinci naznačují, že se u něho vyvinuly výrazné pohlavní rozdíly v opeření. Na křídlech však měl ještě zachované drápy, podobně jako *Archaeopteryx*. Exemplář ze sbírek Jura-Museum v Eichstättu. Foto Robert Hofrichter.



39

Obr. 39 Končetina ichthyosaura byla z hlediska funkční anatomie dokonalou ploutví, ale na její kostře lze rozeznat všechny základní elementy původní končetiny suchozemského obratlovce: proximální humérus (resp. femur), distálně na něj navazující ulnu a radius (resp. tibii a fibulu), a teprve v distální části jsou všechny elementy tvarově uniformní a zmnožené, takže nelze rozeznat karpální, resp. tarzální elementy od článků prstů. V důsledku toho získala ploutev ichthyosaurů podobu rigidního pádla. Umwelt-Museum Hauff, Holzmaden. Foto Robert Hofrichter.



40

Obr. 40 Pokročilí synapsidi měli jedinou, zato však rozsáhlou spánkovou jámu, ve které byly uloženy mohutné žvýkácí svaly. Její spodní okraj tvořil subtilní jařmový oblouk, uložený jako u savců těsně pod kůží. Mozková schránka (uprostřed) však byla relativně malá. Na snímku dorzální pohled na lebku příslušníka rodu *Annatheraspis* ze skupiny Thercephalia (Moschorhinidae; svrchní perm Ruska). Exemplář ze sbírek Paleontologického institutu Ruské akademie věd. Foto Michail Šiškin. Viz též obr. 635.



41

Obr. 41 Rod *Dvinia* ze svrchního permu Ruska byl již velmi blízký savcům, jak se lze přesvědčit i při letném pohledu na lebku (na snímku pohled z pravé strany). O tom, že to byl predátor, svědčí obrovská spánková jáma, kde se při skusu čelisti kontrahovaly mohutné žvýkácí svaly, a heterodontní dentice, vpředu vybavená mohutnými špičáky. Přitom nebyl nijak velký, jak o tom svědčí mince použitá jako měřítko. Sbírký Paleontologického institutu Ruské akademie věd. Foto Michail Šiškin. Viz též obr. 637.



42

Obr. 42 Postupná tvorba druhotného ústního patra, tak jak proběhla v evoluci synapsidů, se rekapituluje i v ontogenezi člověka. Některá stadia vývojových procesů dokládají příklady z patologické anatomie. Na snímku těžký rozštěp ústního patra, spojený s absencí té části svrchní čelisti, která je homologická s premaxilami. Exemplář ze sbírek Ústavu pro histologii a embryologii Lékařské fakulty UK v Plzni.

Obr. 43 *Obdurodon dicksoni* je miocenní ptakopysk nalezený na lokalitě Riversleigh v severovýchodní Austrálii. Jeho lebka se již značně podobala dnešnímu ptakopyskovi *Ornithorhynchus anatinus*, měla však ještě zachované stoličky a zadní třenáky (srovnej obr. 675). Na snímcích replika originálu, kterou vytvořil Jan Nedvěd (vlevo dorzální pohled, vpravo pohled na ústní patro; spodní čelist se nezachovala). Úsečka reprezentuje 1 cm.



Obr. 44 Netopýři se objevili ve fosilním záznamu poměrně náhle (posuzováno z hlediska geologického času), v raném eocénu, a již tito jejich nejstarší zástupci měli všechny základní znaky skupiny, především přední končetiny přetvořené v létací aparát. Na snímku *Palaeochiropteryx tupaiodon* ze středního eocénu lokality Messel. Foto Forschungsinstitut Senckenberg, Abteilung Messelforschung.



43

44



45a

45a

Obr. 45 Pro studium vnitřních struktur lebky fosilních živočichů lze někdy použít metod, které jsou obvyklé spíše v medicíně. Na této lebce eocenního netopýra *Hessianycteris messelensis* lze zvnějšku dobře studovat dentici, ale rentgenový snímek (obr. 45b) ukazuje i další struktury, např. dutiny vnitřního ucha, ve kterých bylo uloženo stotoakustické ústrojí. Podobnosti v morfologii těchto dutin a dalších částí lebky u těchto více než 50 milionů let starých netopýrů a jejich dnešních zástupců naznačují, že již tehdy byla vyvinuta u netopýrů echolokace. Foto Forschungsinstitut Senckenberg, Abteilung Messelforschung.



45 b

Obr. 46 *Propalaeotherium parvulum* je drobný eocenní lichokopytník z lokality Messel u Darmstadtu (v kohoutku vysoký zhruba 55-60 cm). Dokumentuje evoluční stadium, z jehož okruhu se postupným vývojem vyvinul dnešní kůň. Foto Forschungsinstitut Senckenberg, Abteilung Messelforschung.



Všechny snímky Zbyněk Roček, pokud není uvedeno jinak.