

UČEBNÍ TEXTY  
UNIVERZITY KARLOVY

# ZÁKLADY EMBRYOLOGIE

**Jaroslav Slípka**  
**Zbyněk Tonar**  
**Jan Nevoral**

KAROLINUM

Jaroslav Slípka, Zbyněk Tonar a Jan Nevoral

## Základy embryologie

---

Recenzovaly:

doc. MUDr. Jitka Kočová, CSc.

Ústav histologie a embryologie, Lékařská fakulta v Plzni, Univerzita Karlova

doc. RNDr. Viera Pospíšilová, CSc.

Ústav histologie a embryologie, Lékařská fakulta Univerzity Komenského v Bratislave

MUDr. Lenka Vaňková

Ústav histologie a embryologie, Lékařská fakulta v Plzni, Univerzita Karlova



**Národní  
plán  
obnovy**



**Financováno  
Evropskou unií**  
NextGenerationEU



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,  
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY

Publikace byla vydána za podpory Ministerstva školství, mládeže a tělovýchovy a Národního plánu obnovy v rámci projektu Transformace pro VŠ na UK (reg.č. NPO\_UK\_MSMT-16602/2022).

Vydala Univerzita Karlova  
Nakladatelství Karolinum  
jako učební text pro Lékařskou fakultu UK v Plzni  
Praha 2022  
Sazba DTP Nakladatelství Karolinum  
Třetí, upravené vydání

© Univerzita Karlova, 2022

© Jaroslav Slípka – heirs, Zbyněk Tonar, Jan Nevoral, 2022

ISBN 978-80-246-5447-8

ISBN 978-80-246-5452-2 (online : pdf)



Univerzita Karlova  
Nakladatelství Karolinum

[www.karolinum.cz](http://www.karolinum.cz)  
[ebooks@karolinum.cz](mailto:ebooks@karolinum.cz)

# Obsah

<b>Předmluva k prvnímu vydání</b> .....	7
<b>Předmluva ke druhému vydání</b> .....	9
<b>Předmluva ke třetímu vydání</b> .....	11
<b>I. DĚJINY EMBRYOLOGIE</b> .....	12
<i>Závěr</i> .....	21
<b>II. PROGENEZE</b> .....	22
<b>Gametogeneze</b> .....	22
<b>Oogeneze</b> .....	23
Ovariální cyklus .....	25
Ovulace .....	26
Corpus luteum .....	26
Corpus albicans .....	26
<b>Spermatogeneze</b> .....	27
Spermiohistogeneze .....	28
<b>Meióza (redukční dělení)</b> .....	29
<b>Oplození</b> .....	31
<b>Časný embryonální vývoj a aktivace genomu</b> .....	33
<b>Blastogeneze a klubání</b> .....	33
<b>Implantace (nidace)</b> .....	34
<b>Placentace</b> .....	37
<b>Gastrulace</b> .....	38
Třetí zárodečný list a chorda dorsalis .....	40
Somitogeneze a tvorba embryonálního coelomu .....	42
Deriváty zárodečných listů .....	44
<b>III. NERVOVÝ SYSTÉM</b> .....	45
<b>Přehled</b> .....	45
<b>Centrální nervový systém</b> .....	45

Regionalizace nervové trubice .....	47
Histogeneze nervové trubice .....	50
Komentář k evoluci CNS .....	51
<b>Periferní nervový systém</b> .....	53
Neurální lišta (crista neuralis) .....	53
Hlavová neurální lišta .....	56
Srdeční neurální lišta .....	56
Trupová neurální lišta .....	57
Hlavové neurální plakody .....	57
Čichová (nosní, olfaktorní) plakoda .....	57
Trigeminální plakoda .....	58
Sluchová (otická) plakoda .....	58
Epifaryngové (epibranchiální) plakody .....	58
<b>Smyslové orgány</b> .....	59
Oko .....	59
Ucho .....	61
Vnitřní ucho .....	62
<b>Malformace CNS</b> .....	62
<b>IV. KARDIOVASKULÁRNÍ SYSTÉM</b> .....	63
<b>Krevní ostrůvky</b> .....	63
<b>Časný krevní oběh</b> .....	65
Časný žilní oběh .....	65
Sjednocení bilaterálního oběhu .....	65
<b>Vývoj srdce</b> .....	67
Septace síní .....	69
Septace komor .....	71
<b>Tepenné (aortální) oblouky</b> .....	72
<b>Žilní systém</b> .....	74
Kardinální žíly .....	74
Pupečnickové žíly .....	76
Vitelinní žíly .....	76
<b>Mízní (lymfatické) cévy</b> .....	76
<b>Fetální oběh</b> .....	77
Změny oběhu za porodu .....	79
Vývojové vady .....	80
Vady síňového septa .....	80
Vady komorového septa .....	81
Ductus arteriosus persistens .....	82
Koarktace aorty .....	82

<b>V. TRÁVICÍ SYSTÉM</b> .....	84
<b>Přední střevo</b> .....	84
<b>Primitivní farynx</b> .....	86
<b>Osud faryngových (hltanových) struktur</b> .....	87
Ektodermální faryngové vklesliny (štěrbiny) .....	87
První faryngová vkleslina .....	87
Distální faryngové vklesliny .....	88
Entodermální faryngové kapsy .....	89
První faryngová kapsa .....	89
Druhá faryngová kapsa .....	90
Třetí faryngová kapsa .....	90
Čtvrtá faryngová kapsa .....	91
Faryngové (hltanové) oblouky .....	91
Skelet a svaly faryngových oblouků .....	92
První (mandibulární) oblouk .....	92
Druhý (hyoidní) oblouk .....	93
Distální faryngové oblouky .....	93
Cévní a nervové zásobení faryngových oblouků .....	93
Deriváty dna faryngu .....	95
Vývoj jazyka .....	95
Vývoj hltanové mandle .....	97
Vývoj štítné žlázy .....	97
<b>Stomodeum jako předchůdce dutiny ústní</b> .....	98
Vývoj hypofýzy .....	99
Vývoj zubů .....	99
Sklovinný orgán .....	101
Histogeneze zubu .....	101
<b>Dýchací systém</b> .....	103
<b>Jícen, žaludek a slezina</b> .....	104
Slezina .....	105
Játra .....	105
Slinivka .....	106
Střevo .....	107
<b>VI. UROGENITÁLNÍ SYSTÉM</b> .....	110
<b>Močový systém</b> .....	110
Pronefros (předledvina) .....	111
Mezonefros (prvoledvina) .....	111
Metanefros (definitivní ledvina) .....	112
Rozdělení kloaky a vývoj močového měchýře .....	114

<b>Pohlavní systém</b> .....	114
Indiferentní stadium .....	114
Coelomový epitel .....	115
Primordiální gonocyty .....	115
Paramesonefrický (Müllerův) vývod .....	116
<b>Mužské gonády a pohlavní vývody</b> .....	116
<b>Ženské gonády a pohlavní vývody</b> .....	117
<b>Zevní pohlavní orgány</b> .....	118
<b>Sestup varlat a vaječníků</b> .....	120
<b>VII. KOSTERNÍ SYSTÉM</b> .....	121
<b>Končetiny</b> .....	121
<b>Páteř</b> .....	123
<b>Lebka</b> .....	124
Chondrokranium .....	125
Desmokranium .....	126
<b>Obličej</b> .....	126
Nos .....	127
Rozštěp rtu a čelisti .....	128
<b>Rozštěp patra</b> .....	130
<b>Seznam vyobrazení</b> .....	131
<b>Doporučená literatura</b> .....	138

# Předmluva k prvnímu vydání

Na světě neexistuje nic bez historie. A nelze porozumět ničemu bez znalosti minulosti. Z toho vyplývá, že také nemůžeme porozumět živému organismu, stavbě a funkci jeho těla, bez znalosti jeho historie. Biologická historie znamená poznávání procesů vývoje orgánových struktur, tj. ontogenetických procesů, začínajících splynutím dvou rodičovských pohlavních buněk, a končícím, po průchodu prenatalním a postnatalním období vývoje, smrtí jedince.

Biologická historie člověka má ovšem dvě tváře – ontogenetickou a fylogenetickou, které jsou ve vzájemných závislostech a ovlivňují jedna druhou. Nelze zapomínat, že se v individuálním vývoji odráží i evoluce živočišných předků, která vedla ke vzniku moderního člověka. Pro vývoj jedince, tedy ontogenezu člověka se vžil termín embryologie, i když pokrývá nejen osudy zárodka (embrya), ale průběh celého prenatalního vývoje. K pochopení podstaty embryologie je třeba informovat studující lékařství alespoň o hlavních stádiích vývojové historie.

Celý text je rozdělen do sedmi kapitol. První je věnována historii embryologie, tedy oblasti, která bývá v učebnicích opomíjena, ale podle našeho názoru může podstatně přispět k orientaci vnitř explosivního vědeckého vývoje tohoto předmětu, a ke sledování cesty postupného poznávání zákonitostí celého vývojového procesu.

Vlastní vývojová problematika začíná kapitolou obecné embryologie, označované zde jako progeneze, v níž se zabýváme nejčasnějšími vývojovými stadii, procházejícími od oplození až k utváření všech tří zárodečných listů (gastrulaci) a k neurulaci.

Komplexní proces postupného vývoje nedovoluje ovšem dodržovat chronologický sled ontogenetických stadií jednotlivých struktur, a proto je organogenetická část uspořádána podle anatomických systémů, což má umožnit snadnou orientaci v celé problematice.

Po preembryonální periodě, která zaujímá první čtyři týdny vývoje, v nichž se formuje stavební materiál zárodečných listů, nastává vlastní stadium embryonální, kdy už se zakládají orgánové systémy, a kolem 9. týdne vývoje začíná stadium fetální, v němž plod dozrává a roste až do porodu novorozence ve 40 týdnů intrauterinního vývoje. Po porodu začíná postnatální vývoj nového individua.

Tyto „Základy“ nemají nahrazovat podrobné učebnice embryologie, ale mají sloužit jako stručné souhrny znalostí, které získává student v posluchárně. Mají pomáhat studentům druhého pregraduálního ročníku medicíny v přípravě ke zkoušce a eventuelně dalším zájemcům z jiných oborů k první orientaci ve vývojové problematice.

Na závěr vyjadřuje autor poděkování všem, kteří se zasloužili o přípravu tohoto textu. Jsou to především moji přátelé – kolegové a spolupracovníci na Ústavu histologie embryologie LF UK v Plzni, ale také moji studenti, kteří mne léta poslouchají, posuzují, učí mne v diskusích a činí moji práci smysluplnou.

*prof. MUDr. RNDr. Jaroslav Slípka, DrSc.  
Plzeň, 2011*



# Předmluva ke druhému vydání

Embryologie se dotýká každého z nás. Každý jedinec kdysi prošel vývojovým stadiem oplozeného vajíčka, zygoty, moruly a blastocysty. Vy, kdo máte možnost číst tyto řádky, jste uspěli jako plodová vejce implantovaná do děložní sliznice, zatímco jste procházeli gastrulací, během níž se zcela zásadně zakládal základní stavební plán Vašeho těla. Tohoto úspěchu však dosahuje jen menšina oplozených lidských vajíček a počatých lidských zárodků. Dále jsme všichni prošli organogenezí, růstem a zráním a narodili jsme se. Pokud Vás zajímá, co se pod těmito pojmy a pochody skrývá, čtěte dále, toto skriptum je určeno pro Vás.

Smyslem pregraduální výuky lékařské embryologie je, aby studující pochopili základy vývojových pochodů, které se odehrávají před narozením. Přibližně jde o období počínající oplozením vajíčka spermií a končící porodem novorozence. I samotný vývoj pohlavních buněk a jejich příprava na oplození jsou předmětem našeho zájmu, podobně jako poporodní adaptace novorozence. Současná úroveň poznání dokáže vysvětlit jen malou část pochodů odehrávajících se během prenatálního vývoje. Ve výuce se zaměřujeme zejména na ty, které se z dnešního pohledu nejvýznamněji uplatní ve Vašem budoucím povolání lékaře. Embryologie Vám rovněž vysvětlí mnohé poznatky z anatomické stavby lidského těla, která je výslednicí vývojových pochodů. Učiní Vám srozumitelnější chápání normální variability nebo i vývojových odchylek anatomických struktur a orgánů, s nimiž se budete u jednotlivých pacientů setkávat. Přestože toto skromné skriptum pokrývá převážně normální prenatální vývoj, může Vám pomoci pochopit i řadu vývojových vad.

První vydání tohoto skriptu bylo připraveno v letech 2010–2012 profesorem Jaroslavem Slípkou (1926–2013), který byl velmi oblíbeným a pro několik generací budoucích lékařů inspirujícím učitelem a vědeckým pracovníkem Ústavu histologie a embryologie LF UK v Plzni. Druhé vydání

z roku 2018 odráží některé drobné posuny ve výuce embryologie, k nimž mezitím došlo, nicméně ponechává všechny ilustrace a koncept skript, která prof. Slípka na základě své více než padesátileté zkušenost vysokoškolského učitele sestavil. Doporučujeme toto skriptum pro opakování a shrnutí základů oboru před zkouškou, nicméně rovněž výrazně doporučujeme čerpat z literatury uvedené v závěru. V odkazovaných učebnicích embryologie naleznete totiž jako odměnu např. velmi užitečná barevná obrazová schémata, reálné fotografie a pro Vaši profesi důležité souvislosti s diagnostickými a klinickými lékařskými obory. Protože vývoj lidského těla se řídí zákonitostmi společnými pro další skupiny živočichů, jejichž je člověk jedním z mnoha zástupců (placentální savci, amniota, obratlovci, strunatci, triblastika atd.), jsou pro zájemce o hlubší pochopení připojeny i odkazy zdroje o evoluční biologii.

Vítejte ve světě embryologie! Přejeme Vám, aby Vám přinesla nejen poučení a hlubší porozumění lidskému tělu, ale i radost z poznání!

*Zbyněk Tonar  
Plzeň, 2018*

# Předmluva ke třetímu vydání

Tato skripta, která shrnují základy embryologie, patří i nadále k nejméně rozsáhlým podkladům, které při studiu lékařství provázejí libovolný celosemestrální přednáškový cyklus. Nové vydání přináší kromě drobných oprav přepracování kapitoly o progenezi tak, aby lépe odrážela současné poznání biologických zákonitostí vzniku gamet, oplození a prvních dnů vývoje raného embrya. Význam těchto znalostí je zcela zásadní pro budoucí orientaci v oblasti technik asistované reprodukce. Přepracování kapitoly a dalších úprav se ujal doc. Ing. Jan Nevoral, Ph.D., vedoucí Laboratoře reprodukční medicíny Biomedicínského centra naší fakulty. Naší ambicí je, aby čtenář získal jednak úvodní vhled do kapitol přednáškového cyklu embryologie, jednak závěrečné shrnutí při rekapitulaci před zkouškou. Nezměrná složitost prenatálního vývoje člověka nutně vyžaduje při rozsahu skript četná zjednodušení tak, aby text zůstal srozumitelný. I v tom byl přínos nové recenzentky posledního vydání.

Přejeme Vám radost ze samotného procesu poznávání lidského vývoje i z uplatnění nabytých znalostí v navazujících oborech. K tomu slouží interaktivní část našich přednášek a rovněž volitelný předmět Aplikovaná embryologie, do něhož naše studentky a studenti srdečně zveme.

*Zbyněk Tonar,  
Plzeň, 2022*

# I. Dějiny embryologie

Předpokládáme, že základní údaje o prenatalním vývoji znali už staří Egypťané, kteří měli možnost pozorovat při balzamování zemřelých těhotných žen různá vývojová stadia plodů a dokonce zárodků. Známe také celý seznam vývojových vad u potracených plodů, které sloužily už před pěti tisíci lety babylonským kněžím k předpovídání budoucnosti. Starověký člověk se nažil vysvětlit tyto náhodné nálezy jako výsledek činnosti nadpřirozených sil a stejně jako většinu antropologických informací o vývoji člověka je zařazoval do náboženských kategorií.

Názory na vývojové procesy během těhotenství také nacházíme už v posvátných písmech hinduistického náboženství, které považuje graviditu za výsledek spojení mateřské krve s otcovským semenem. Staří indiští kněží měli však již také určité zkušenosti genetické a radili, jakou si vybrat ženu, aby se předešlo dědičným chorobám. Staří Řekové znali rovněž význam zevního prostředí v době těhotenství a radili, aby byla žena obklopena jen krásou. Během svatby zakazovali novomanželům pít vína.

Tyto názory byly přijaty starořeckou vědou a „otec medicíny“ *Hippocrates* (460–377 př. Kr.) už dokonce srovnával vývoj člověka s vývojem kuřete. První vážné znalosti o vývojových pochodech však shromáždil *Aristoteles* (384–322 př. Kr.), který prohlašoval relativně správně, že zárodek člověka vzniká z materiálu jak matky, tak otce. Matka dodává základní materiál (postmenstruační výtok) a otec dodává svým semenem jakýsi organizační impuls (obdobný novověkými embryology uvažovanému principu organizátoru). Různé orgány jsou nejdříve utvářeny ve zjednodušené formě, než se stanou tvarově a funkčně komplexní. Jeho epigenetické názory na postupný vývoj orgánů (např. srdce se objevuje dříve než plíce) ovlivňoval jeho následovníky a svým způsobem odpovídá i našim dnešním názorům.

Výjimečnou pozici mezi starořeckými učiteli zaujímal Galenos (130–201 po Kr.), který se ve svých anatomických studiích snažil popisovat také výživu zárodka a svojí humorální teorií ovlivnil i celou pozdější středověkou medicínu.

Římané přidali jen málo k základním teoriím Řeků a víceméně přijali jejich názory. Významným byl *Gaius Plinius Secundus* (23–79 po Kr.) který ve svém obsáhlém díle o 37 svazcích „*Historia naturalis*“ zahrnul ve formě encyklopedie veškeré tehdejší znalosti o přírodě včetně medicíny.

Po pádu Římské říše došlo v Evropě k velké stagnaci vědeckého myšlení. V arabských zemích se však objevilo v sedmém století nové kulturní hnutí v souvislosti s Mohamedem a vývojem nového náboženství. Už v Koráně a pak v tzv. rčeních (haddithy) je naznačen postupný vývoj zárodka a dokonce se mluví o 42 dnech, kdy jsou vytvořeny hlavní části těla, k nimž se přidává, sluch, zrak a kůže, svaly a kosti.

Islám se po smrti *Mohameda* (632?) rozšířil po všech zemích Blízkého východu, do Persie a přes severní Afriku do Španělska. Arabové přijali velmi rychle kulturu podrobených národů a vytvořili si svoji vlastní kulturu jako syntézu staroindické, perské, řecké a římské vědy, kterou obohatili zvláště o rozvoj experimentálních metod. Tak se v době evropského kulturního temna rozvíjelo období arabského osvícenství považovaného za zlatou éru této kultury v 9.–13. století.

Mezi perskými učiteli tohoto období, kteří se věnovali medicíně a vývoji člověka, byli *Ibn Rhazes* (850–923) a *Ibn Sina – Avicena* (980–1037), kteří vycházeli z Aristotela a Galena a Avicena se stal uznávaným a slavným ve svém díle „*Kánon lékařství*“. Jiný arabský autor byl *Ibn Heitham* (965–1038), který vyvrátil staré názory na funkci oka a dokázal, že zrak záleží na průchodu světelných paprsků okem. Jinou vědeckou osobností zvl. v medicíně byl *Ibn Rushd – Averroes* (1126–1198), který komentoval Aristotelovy spisy a sám je dále rozvíjel.

Mezi arabskými učiteli byli také autoři, kteří věřili v evoluční vývoj živých organismů a dokonce kladli člověka na vrchol vývojové linie živočichů (*Al Masudi*), takže lze mluvit o jakémsi „řetězci bytí“, nebo dokonce s nadsázkou o „darwinistech“ 10. století. Perská a arabská věda ovlivnila celou Evropu a na zakládaných prvních univerzitách se v té době požadovalo studium latinských překladů arabských autorů.

Aristoteles a arabští autoři byli v Evropě dále rozpracováni až v době renesance. Velkou osobností časně renesance byl *Leonardo da Vinci* (1452–1519), umělec, který však také zkoumal lidské tělo a jeho vývoj.

V Bologni *Volcher Coiter* (1534–1576) a *Ulisse Aldrowandi* (1552–1605) studovali vývoj kuřete od počátku inkubace do vylíhnutí. Oba jsou považováni za skutečně zakladatele embryologie.

Zakladatel vědecké anatomie byl *Andreas Vesalius* (1514–1564), autor první moderně ilustrované učebnice anatomie „*De humani corporis fabrica liber septem*“. Jeho následovníci byli v Padově *Fallopianus* (1514–1562), který popsal ženské pohlavní orgány a placentu, a jeho žák *Fabricius* (1537–1619), který studoval vývojová stadia některých živočichů a srovnával je se zárodky a plody člověka. Ten ovlivnil jednoho svého studenta v Padově, Angličana *Williama Harweyho* (1568–1657), který je sice více znám jako objevitel systému krevní cirkulace, ale zajímal se také o problémy vývojové a oproti Aristotelovi byl přesvědčen, že život začíná jedině ve vajíčku, které produkuje další vajíčka – jeho heslem bylo: „*Omne vivum ex ovo*“.

Harwey byl ve styku s mnohem mladším českým učencem *Marcem Marcim* (1595–1667), slavným vědcem Pražské univerzity, známým svými objevy ve fyzice. Marek aplikoval své optické výzkumy na vývoj zárodku a srovnával optické ohnisko s vývojovými centry v zárodku a tím vlastně předpověděl moderní teorii existence morfogenetických polí.

Primární význam vajíčka pro počátky vývojových procesů silně propagoval *Malpighi* (1628–1694), který se domníval, že pozoroval náznaky různých částí zárodků v neinkubovaných vejcích slepice. Stal se tak reprezentantem preformační teorie v její „ovistické“ formě. Ovisté předpokládali, že vajíčko tvoří startovací materiál pro vývoj a mužské semeno je jen jakýsi spouštěč vývojových procesů.

Jiní preformisté zastávali opačný názor a viděli zdroj počátků zárodku v semeni a považovali muže za nositele celého vývoje. Tato teorie „animakulistů“ vznikla po vynálezu mikroskopu v 17. století. *Antony van Leeuwenhoek* (1632–1723) z Leidenu a jeho žák *Ham* byli první, kteří při použití primitivního mikroskopu mohli pozorovat mužskou spermii a domnívali se, že vidí v její hlavičce preformovaného človíčka, kterého označili jako *homunculus*.

V Itálii *Lazzaro Spallanzani* (1729–1799) prováděl experimenty s regenerací některých orgánů obojživelníků a dokonce se pokoušel o fertilizaci přidáním spermií do vajíček různých živočichů, ale neopustil svůj ovistický názor na preformovaného jedince už ve vajíčku.

Tyto primitivní preformační názory opravil až během 18. století *Caspar Friedrich Wolff* (1734–1794), který ve své „*Theoria generationis*“ (1759) tvrdil, že vývoj začíná z homogenní substance a pokračuje postupnou,

tj. epigenetickou diferenciací tkání a orgánů jako výsledek síly zvané „vis essentialis“.

Ve stejné době *Jean Baptiste Lamarck* (1744–1829) předložil svoji teorii evoluce na základě adaptace organismu na prostředí a tvorby orgánů podle jejich funkcí a svoji teorii o dědičnosti získaných vlastností.

Jinou významnou lékařskou osobností v této době byl *Jiří Procházka* (1749–1820), který obhajoval epigenetické názory a kritizoval Spalanzaniho preformaci. Jeho hlavním vědeckým přínosem byla jeho koncepce nervového reflexu, zajímal se však také o extrauterinní nidaci zárodku a popsal některé malformace plodů člověka.

Jednotný vývojový plán (v německy hovořících zemích zvaný *Bauplan*) všech živých struktur obhajoval *Johann Wolfgang Goethe* (1749–1832). Slavný německý básník a romantický přírodovědec podporoval názory na orgánové homologie (např. os incisivum u různých savců) vysvětloval hlavovou segmentaci jako výsledek přeměny obratlů cervikální páteře.

Stejný jednotný plán v přírodě zastával také *Étienne Geoffroy Sint-Hilaire* (1772–1844). Studoval vrožené vývojové vady a zrůdy považoval za deviace ontogeneze a vytvořil termín teratologie (obor zabývající se vývojovými vadami, z řeckého *teras*, *teratos*, zrůda). Byl přesvědčen, že současné organismy vznikly z vyhynulých a tím přispěl ke vzniku moderního pohledu na evoluci. Jeho současníkem byl geolog a polyhistor *George Cuvier* (1769–1832), který na základě geologických a aleontologických nálezů své doby obhajoval tzv. teorii „katastrof“ a stal se známým též jako zakladatel srovnávací anatomie.

Jedním z jeho následovníků byl *Johann Friedrich Meckel* (1781–1833), který stejně jako jeho otec a děd, zavedl také v Německu studium srovnávací anatomie a významně přispěl k vývoji nervového a trávicího systému.

Skutečným zakladatelem moderní embryologie byl následovník Wolffův – *Karl Ernst von Baer* (1792–1876), který popsal vajíčko člověka (1828) a studoval zárodky různých živočichů. Studoval podobnosti vývojových procesů u různých druhů obratlovců a prohlásil, že zárodek vychází z obecných tvarů ke specifickým tvarům svého druhu. Zjišťoval také podobnosti zárodků vyšších forem s dospělci evolučně nižších živočichů.

Ve stejné době jeho současník *Heinrich Christian Pander* (1794–1865) prováděl základní studia vývoje kuřete a zjistil jako první existenci tří zárodečných listů, které později pojmenoval *Robert Remak* (1815–1869) jako ektoderm, entoderm a mezoderm. Jiný von Baerův student *Martin Heinrich Rathke* (1793–1860) popsal žaberní oblouky u zárodků ptáků a savců.

Všechny tyto nálezy připravily cestu k revolučním objevům 19. století, které zasáhly a stimulovaly všechna odvětví biologie, včetně embryologie.

Mezi tyto nejdůležitější mezníky je nutno především klást proklamaci buněčné teorie, označované většinou jako Schwann-Schleidenova buněčná teorie.

*Mathias Jakob Schleiden* (1804–1881) studoval buňky zárodků rostlin a popsal buněčný růst z jejich jader (1838). Příští rok *Theodor Schwann* (1810–1882) využil Schleidenovu teorii o formaci rostlinných buněk a pozoroval v chrupavce pulců buňky, podobné buňkám rostlinným a publikoval 1839 svůj slavný spis o strukturální identitě živočišných a rostlinných těl.

O buněčné skladbě rostlinných a živočišných těl existovaly ovšem už dříve náznaky. Už v 17. století *Robert Hooke* (1635–1730) mluvil roku 1665 o rostlinných buňkách pozorovaných v mikroskopu. Na počátku 19. století jsou už dokonce zmínky o buněčné skladbě živočišných tkání (*Blaiville*, *Lamarck*).

Nejblíže k oficiální deklaraci buněčné teorie měl *Jan Evangelista Purkyně* (1787–1869), kterého lze považovat za jednoho z největších geniů v oblasti biologického výzkumu. Objevil „zárodečný měchýřek“ (jádro) ve slepičím vejci (1825), popsal řasinky ve vejcovodu, velké buňky v kůře mozečku, vlákna převodního systému v srdci atd. Na sjezdu přírodovědců v Praze r. 1837 popsal stavbu nervového systému, složného ze „zrnček“ (tj. buněk). Dokonce jeho asistent *Gabriel Valentin* (1810–1883) popsal shodu stavby buněčné tkáně u živočichů i rostlin už v r. 1835, tedy čtyři roky před Schwannem!

Známým propagátorem nové buněčné teorie se stal *Rudolf Virchow* (1821–1902), který studoval patologické změny buněk a razil heslo „*omne cellula e cellula*“ tj. že buňky nemohou vzniknout z jiných forem než zase jenom z buněk.

Jeho mladší současník – *Wilhelm His sen.* (1831–1904) byl prvním kauzálním embryologem, který věřil, že embryonální pochody jsou mechanickým výsledkem diferenciálního růstu v buňkách. Popsal celé série časných zárodků člověka a snažil se vytvořit ucelený systém vývojových stadií člověka. Publikoval podrobný spis o vývoji kuřete, v němž mimo jiné jako první popisuje nervovou lištu.

Koncepce buňky, jako základní jednotky těla organismů byla přijata okamžitě a bez této koncepce si nelze představit úspěchy dalších revolučních objevů.



Byla to především formulace evoluční teorie, kterou vyslovil *Charles Robert Darwin* (1810–1882) ve svém díle „O vzniku druhů přírodním výběrem“ (1859), v němž vysvětloval evoluci jako pasivní adaptaci organismu na životní prostředí přírodním výběrem – tj. opačně než před ním Lamarck, který považoval adaptaci za aktivní proces.

V tomto spise, stejně jako ve své další knize, „O původu člověka a pohlavním výběru“ (1871), v níž dokazuje, že se člověk vyvinul z živočišných forem, používal mnoho anatomických a embryologických argumentací z prací svých předchůdců. Mluvil také o významu dědičnosti u druhových odchylek, které se mohou vyvinout ve variety a nakonec v nové druhy. Nemohl však ještě znát zákony genetiky.

Nová evoluční teorie vzbudila ovšem nemalý criticismus u oponentů – zejména kreacionistů – ale ozývali se i Darwinovi zastánci. Byl to zejména *Alfred Russel Wallace* (1823–1913), který ve stejné době formuloval velmi podobnou teorii, a zejména *Thomas Hentry Huxley* (1825–1895, vynikající anglický vědec, srovnávací anatom a embryolog, zastánce významu zárodečných listů a společných původních strukturálních typů (archetypů) pro evoluční vývoj organismů.

V Německu to byl *Ernst Haeckel* (1834–1919), který významně přispěl k rozvoji darwinismu. Přinášel spousty důkazů o správnosti evoluční teorie a na základě studia vývojových procesů formuloval svoji verzi „biogenetického zákona“, který ve své zjednodušené formě tvrdí, že ontogeneze rekapituluje fylogenezi. Toto zjednodušené pojetí bylo později opraveno, protože se dnes nedomníváme, že by např. savci procházejí „životními stadii“ jednobuněčných prvků, láčkovců, ryb, obojživelníků apod., jak Haeckel předpokládal. Dlužno též přiznat, že vzájemnou podobnost některých vývojových stadií, která měla podporovat Haeckelovo pojetí, si tento autor ve svých vývojových grafických tabulích poněkud přizpůsobil. Jeho kniha „*Anthropogenie*“ (1874) je první vědeckou učebnicí embryologie člověka.

Zákony dědičnosti formuloval teprve náš krajan *Johann Gregor Mendel* (1822–1884) který na základě matematického shrnutí pečlivě dokumentovaných experimentů publikoval v r. 1866 v Brně svůj spis „*Pokusy s rostlinnými kříženci*“, v němž popisuje dědičnost vlastností u zahradního hrachu. Uvádí, že fenotyp je kontrolován vlohami, (dnes známým jako geny). Tyto faktory existují v páru a separují se během tvorby gamet, takže každá zralá gameta dostává jeden člen genového páru. V době publikace Mendelových pokusů ještě nebylo známé mitotické a meiotické dělení chromozómů.

Mendelova práce byla zapomenuta a až teprve v roce 1900 ji nezávisle objevili *Hugo de Vries* (1848–1935), *Carl Correns* (1864–1933) a *Erich Tschermak* (1871–1962). Mendelismus se v prvních dekádách 20. století rychle rozvíjel a Mendelovy zákony se staly součástí cytologie. Termínu „genetika“ pro vědu o dědičnosti prvně použil *William Bateson* (1861–1926).

Ještě v polovině 20. století se uvádělo, že diploidní počet chromozómů u člověka je 48 a haploidní 24. Teprve v roce 1956 *J. H. Tijo* a *A. Levan* objevili, že člověk má jen 46 chromozómů a brzy na to *Jerome Lejeune* (1959) popsal první genetickou poruchu, způsobenou abnormálním počtem chromozómů – Downův syndrom. Už v r. 1941 však popsal *G. Greg* vztah spalniček těhotných žen s malformacemi u novorozenců a zvýšený zájem o teratologii vzbudily výsledky použití atomových bomb v Japonsku (1945) a thalidomidová katastrofa (lék Contergan, předepisovaný mj. ke zmírnění těhotenské nevolnosti) v Německu v letech 1952–1962. V roce 1971 vznikla Mezinárodní teratologická společnost.

První následovníci G. Mendela považovali genetickou teorii o spontánních mutacích za skutečné vysvětlení evolučního procesu a za náhradu Darwinovy teorie. Ale už v prvních desetiletích 20. století na základě postmendelovských objevů genetických mechanismů populační genetiky a explozi obecně biologických a paleontologických znalostí docházelo postupně ke kombinaci Darwinovy teorie evoluce přírodním výběrem a mendelovské teorie dědičnosti. Tyto kombinační názory, propracovali ve svých pracích zvláště *T. H. Huxley*, *T. Dobzhansky*, *B. Reench*, *E. Mayr* a jiní a vytvořili na evoluci nový, sjednocující pohled, nazvaný „Neo-darwinismus“. Tato „moderní syntéza“ genetiky a evoluční biologie pak pomohla zdokonalit vysvětlení původu a udržování variací uvnitř populací a problémy původu druhů.

Spolu se shromažďováním nových výsledků embryologického výzkumu zesiloval zájem vývojové biologie o vztahy mezi ontogenezí a fylogenezou. Nový pohled na tyto vztahy přinášel *Alexei Nikoljevič Severcov* (1866–1936), autor teorie fylembryogeneze, která mimo jiné vysvětluje, že evoluční změny mohou zasáhnout do kteréhokoli stadia vývoje, a že změny v počátečních stadiích jsou víc evolučně významnější než změny ve stadiích pozdějších. Jeho následovník *Ivan Ivanovič Šmalgauzen* (1884–1963) tvrdil, že genetická informace je zachována v ontogenezi na molekulární úrovni ve fenotypu individua a je pod vlivem selekce. Tyto názory vedly ke vzniku speciální disciplíny, označované jako „Evo-devo“ (zkratka ze slov evolution

and development), která se stala základem pro „postmoderní syntézu“, v níž je vývojová biologie kombinována s genetickou a evoluční teorií.

Na konci 19. století dosáhli biologové významných objevů v cytologii, např. k identifikaci chromozómů, které označil *Wilhelm Waldeyer* (1836–1921) za buněčnou složku, obsahující geny. *Thomas Hunt Morgan* (1866–1945) dokázal, že genetické faktory jsou hmotné a jsou obsaženy na chromozómech, čímž se zasloužil o spojení genetiky s embryologií.

Pravá éra molekulární biologie se započala v r. 1944, kdy *Oswald Theodor Avery* zjistil, že genetický materiál je tvořen deoxyribonukleovou kyselinou, a poté v r. 1953, kdy *James Dewey Watson* a *Francis Crick* zkonstruovali model DNA jako primárního strukturálního nosiče genetické informace. Tato genetická informace, zakódovaná v genech, kontroluje buněčné proteiny a musí být přenesena z DNA pomocí RNA, která pak realizuje její překlad do molekuly proteinu. Toto „centrální dogma molekulární biologie“ reprezentuje mezník ve vývoji všech odvětví biologie, včetně embryologie, ač muselo být ve světle pozdějších objevů doplněno.

Genetici začali rozlišovat mezi genotypem, který reprezentuje preformované stadium, řídící vývoj vlastního fenotypu. Připomíná toto pojetí preformační přesvědčení prvních embryologů? Je třeba si uvědomit, že klasičtí preformisté mluvili o preformovaných strukturách, zatímco moderní koncepce zdůrazňuje zakódované genetické instrukce, které svým způsobem mohou nahradit hybnou vývojovou sílu „vis essentialis“ vitalistických biologů. Genetické instrukce, podle nichž probíhá vývoj, jsou tedy preformované, ale jejich realizace je epigenetická, závislá na interakcích embryonálních buněk. Stručně toto pojetí vyjádřil známý *Peter Medawar* heslem „genetics proposes, epigenetics disposes“ (genetika plánuje, epigenetika uspořádává, tj. realizuje). Proto vývojové procesy, tedy rozvoj fenotypu, jsou sice epigenetické, ale zároveň preformované, protože už zygota obsahuje zděděný genetický program, který pak determinuje genotyp. Zygota reprezentuje primární totipotentní kmenovou buňku, která přechází během své diferenciaci do kaskády kmenových buněk s postupně se omezujícím vývojovým potenciálem.

Pokrok v molekulární genetice vedl k bouřlivému rozvoji genového inženýrství, využívaného zprvu hlavně ve veterinární praxi, ale postupně zasahoval i do humánní medicíny ve formě umělého oplozování (IVF – in vitro fertilization). Technologii této metody úspěšně vyvinuli v sedmdesátých letech *Robert Edwards* a *Patrick Steptoe*, takže se už 28. 7. 1978 narodilo první „dítě ze zkumavky“ (Luise Brown).

Formulace buněčné teorie a poznání zákonitostí evolučního vývoje a dědičnosti se staly největšími vědeckými přínosy v historii biologie. Darwinismus a mendelismus spolu s buněčnou teorií se staly základnou, z níž vychází moderní biologie a zvláště embryologie.

Po tehdejších zaměření embryologů, ovlivněných Haeckelovou rekapitulační teorií, vysvětlit fylogenetické vztahy při vzniku struktur, nebo vysvětlit vývoj působením mechanických sil (His), se posunul zájem o zavádění experimentů do embryologie a ke snahám o vysvětlení buněčné diference.

Byli to *Wilhelm Roux* (1880–1924) a *Hans Driesch* (1867–1941), kteří začali provádět pokusy s vývojovou potencií blastomer.

Vzájemné vztahy buněk a tkání během vývoje studoval *Hans Spemann* (1869–1941) a formuloval spolu s *Hilde Mangold* (1898–1924) koncept indukce, který dále propracoval *Julian Huxley* (1887–1975). Chemickou povahu organizátoru studoval *Joseph Needham* (1900–1995) a *Conrad Waddington* (1905–1977), oba známí svým biochemickým přístupem k embryologii.

Významné pojetí indukce závisí na existenci organizátoru, který představuje součást zárodka schopnou ovlivňovat morfogenetickými stimuly jinou část embrya. Tato koncepce se postupně vyvinula v pojetí vývoje jako řetězce postupných indukcí, které vycházejí původně z jednoho pole primárního organizátoru. Toto pojetí „morfogenetického pole“ nám připomíná našeho *Jana Marka z Lanškrouna* (Marcus Marci e Kronland) a jeho „orgán-formující ohniska“.

Poznání, že indukce jsou spojeny s buněčným pohybem, vedlo k formulaci konceptu „poziční informace“, který propracoval *Lewis Wolpert* (\*1929), který tvrdí, že buňky mají svoji pozici předem určenou a vysvětluje jejich poziční hodnotu diferenciací specifickým způsobem.

K velkým osobnostem 19. století určitě patří francouzský vědec *Claude Bernard* (1813–1878), který pracoval v experimentální fyziologii a zásadně přispěl k pochopení významu rovnováhy mezi vnitřním a zevním prostředím, tedy tzv. homeostázy. Zajistit udržení fyziologické homeostatické rovnováhy vyžaduje ovšem existenci systému regulačních mechanismů, které řídí a regulují životní funkce organismu – tj. systém nervový a humorální.

Zájem morfologů o neuroanatomii je starého data, a osvětluje vlastně vývoj celé morfologie, která začínala jako pouze deskriptivní věda a postupně se měnila z klasické anatomie na moderní morfologii, která musí doplňovat morfometrický pohled o hledisko funkční a vývojové.