

Savčí dentice jako evoluční novinka

Ivan Horáček

Katedra zoologie PŘF UK, Viničná 7, 128 44 Praha 2

horacek@natur.cuni.cz

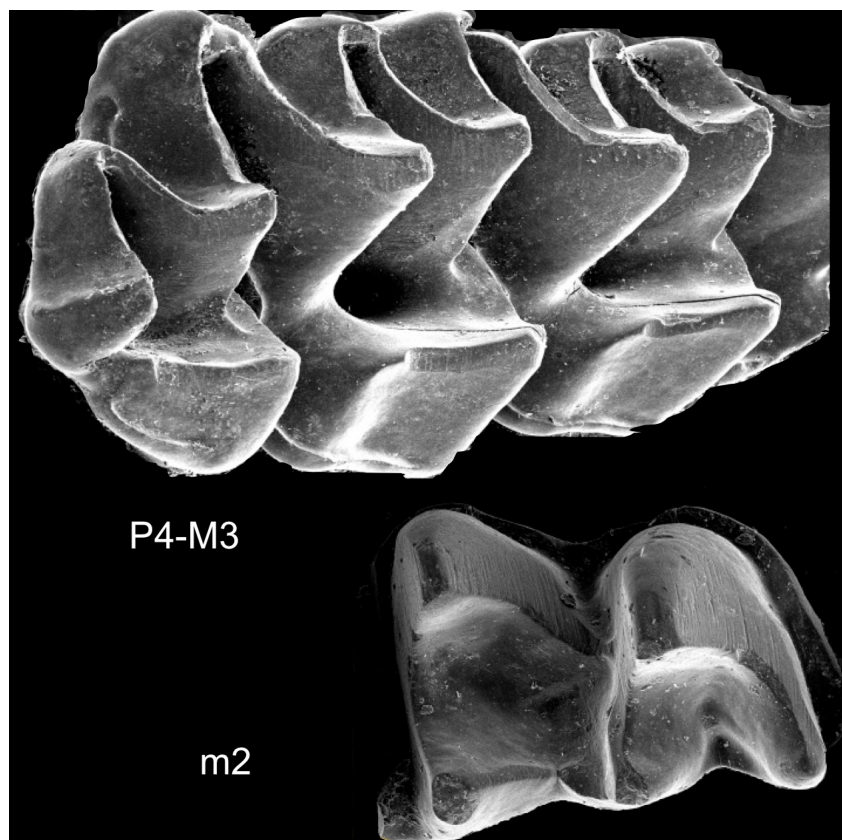
Klíčová slova: Mammalia, dentice, tribosfenický molár

Abstrakt: Znaky spojené s úpravami čelistního aparátu a dentice patří k nejvýznamnějším charakteristikám savčí organizace. Jedním z nejdůležitějších je i výchozí typ savčích stoliček - tribosfenický molár, objevující se u nejstarších fosilních zástupců této skupiny, předků všech dnešních řádů i u četných recentních savců. Příspěvek diskutuje morfologická a ontogenetická specifika tohoto zubního typu, dokládá jejich inovativní charakter a naznačuje, že řada dalších odvozených znaků savčí organizace s těmito specifiky bezprostředně souvisí.

Extrémně výkonný čelistní aparát a vysoce odvozená stavba chrupu s funkčně i vývojově jasně odlišenými typy s potenciálem rozsáhlých adaptivních modifikací patří bezpochyby k jednomu z hlavních zdrojů mimořádného evolučního rozmachu savců a rozmanitosti jejich ekologického působení. Nezanedbatelná část komponent tohoto komplexu představuje současně znaky, jimiž učebnicové definice po právu odlišují savce od jiných skupin amniotních obratlovců a jimiž jsou savci jako vývojová jednotka vymezováni. Hlavní pro pořádek vyjmenujeme: (1) mandibula je tvořena jedinou kostí, (2) squamoso-dentální artikulace, s potenciálem funkčních přestaveb polohy a designu čelistního kloubu, (3) ramus mandibulae maximisující pákově-rotační aspekt skusu, (4) heterodontní dentice, jejíž polaritu vymezují (5) zvětšené spíčky v mesialní, difyodontní, části zubní řady a (6) monofyodontní vícehraté stoličky vyvíjející se souběžně s (7) vestibulum oris za úrovní ústního koutku, (8) sklovinový uzol jako embryonální orgán regulující morfogenesi zubních primordií, (9) alternace primárních a sekundárních sklovinových uzlů v morfogenesi stoliček, (10) prismatická sklovina a členitá stavba sklovinového pláště (Koenigswald a Sander 1997), (11) redukovaný a taxonově specifický počet zubů, (12) značná velikost jednotlivých zubů a excesivní početnost buněčných populací zubních primordií, (13) rozpad souvislé zubní lišty po emancipaci jednotlivých zubních primordií, (14) jednotný výchozí typ savčích stoliček, společný všem vývojovým liniím savců (Osborn 1907, Jernvall 1995), a dalekosáhlá homologie zubní morfologie s konstrukčními elementy výchozího typu (srv. Cope-Osbornův model dentální homologie).

Výchozím typem savčích stoliček je tzv. tribosféenický molár. V dnešní fauně se s ním setkáváme u skupin, které neopustily výchozí potravní specializaci savců – mikrofaunivorii, širokospektrou hmyzožravost (hmyzožravci, netopýři, tani, basální primáti aj.). Organizační kostru korunky tribosféenického moláru tvoří několik ostrých zkusných hřebenů tvaru písmene V centralizovaných hlavními hrbolky od nichž se odvíjí model dentální homologie (paraconus, metaconus, protoconus na maxilárních a paraconid, metaconid, protoconid,

hypoconid, entoconid a hypoconulid na mandibulárních molárech) – srv. obr.1. Přesná artikulace hřebenů maxilárních a mandibulárních molárů a souvisejících mezihřebenových prostorů je zdrojem střížného efektu desintegrujícího kutikulu kořisti.

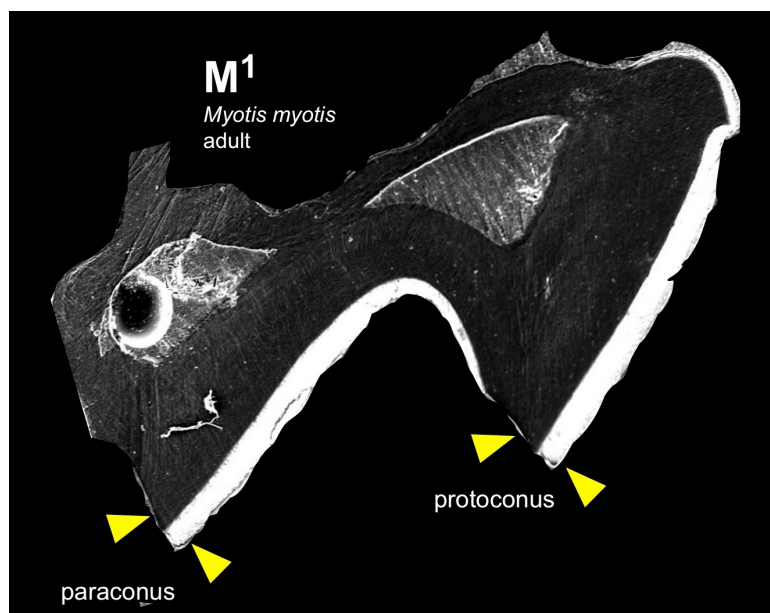


Obr. 1: Standardní úprava tribosfenických stoliček – maxilární řada (P4-M3) a mandibulární molár (m2) s trigonidem a talonidem u netopýra *Hypsugo savii*

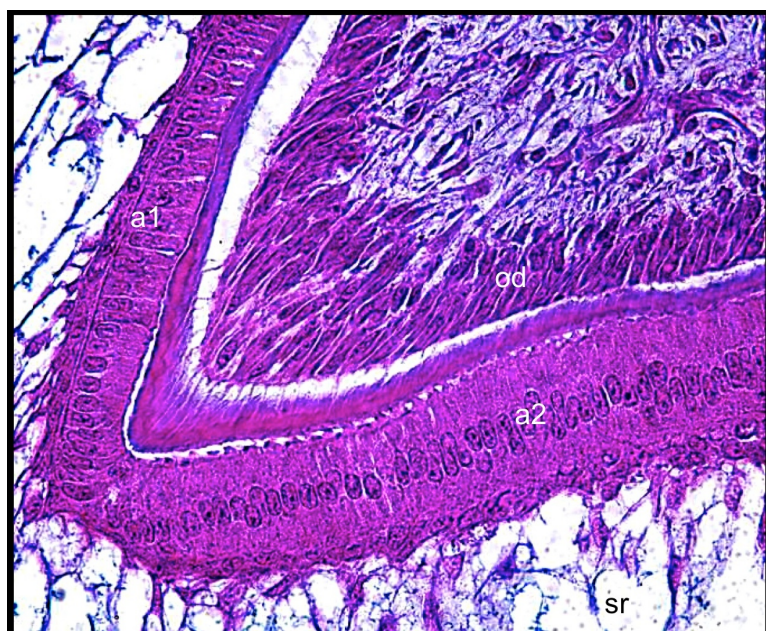
Tyto, na první pohled vcelku banální skutečnosti evokují ovšem hned několik ne zcela triviálních otázek. Jednou z nich je třeba to, jakými vývojovými mechanismy je zajištěna plně efektivní a absolutně přesná střížná artikulace všech jednotlivých hřebenů v rámci celé dentice, jinou třeba to, proč při enormní vývojové plasticitě savců tento výchozí typu savčí stoličky zůstal od dob nejstarších savců na hranici triasu a jury po současnost v základních rysech nezměněn?

V hledání odpovědi jsme v průběhu minulých let zkoumali specifika ontogenetické dynamiky tribosfenického moláru různých skupin savců (zejm. netopýrů) a podrobně analysovali strukturu a ontogenesi jejich sklovinnového pláště, t.j. onu část korunky, která je bezprostředním nositelem funkčních vlastností zubu (srv. Horáček a Špoutil 2012, Špoutil et al. 2010). Z výsledků, rozšířených současně probíhajícími sledováními na jiných taxonech savců a srovnáním s poměry u nesavčích skupin (Zahradníček et al. 2012, Gregorovičová et al. 2013) lze ve stručnosti shrnout následující:

(a) Ostrost zkusných hřebenů je dosažena jednoduchou heterotopii sklovinového pláště – konvexní stěny hřebenů nesou mimořádně silnou sklovinu, konkávní stěny jsou tažka bez sklovinového pláště. Tato heterotopie se zakládá již při histodiferenciaci sklovinového orgánu v časném stadiu zubního zvonku (obr.2,3).



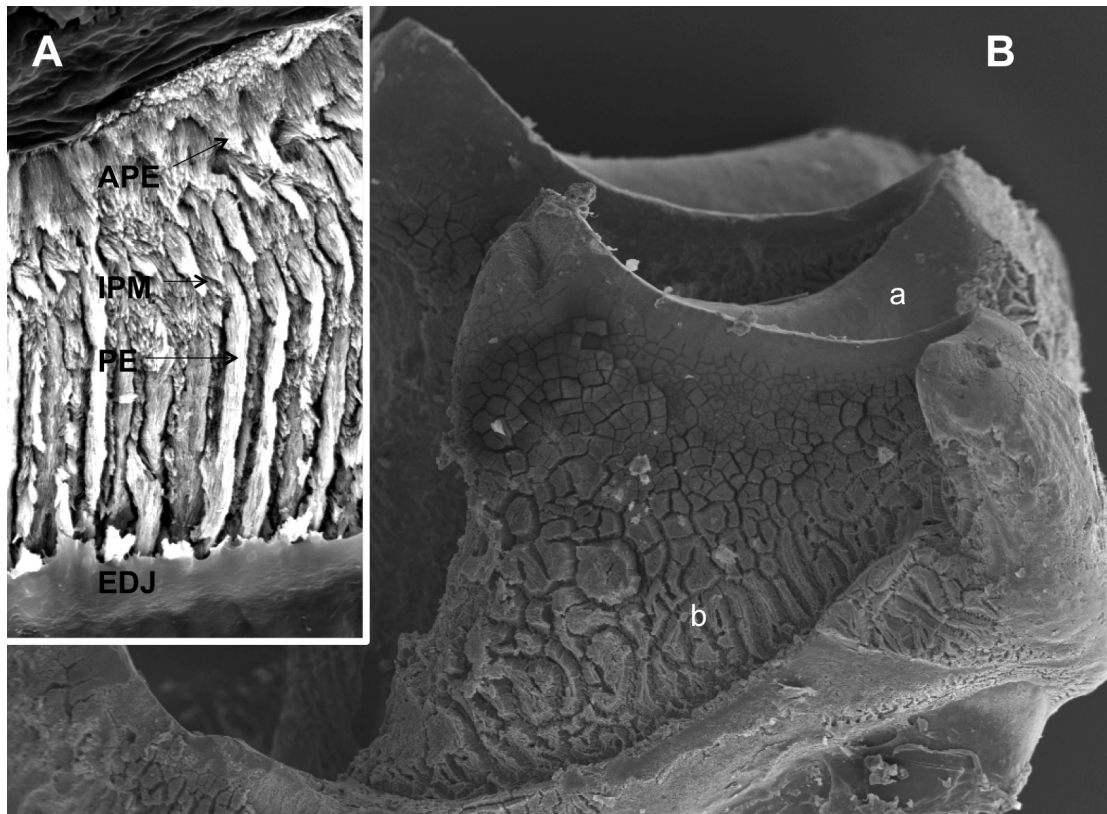
Obr. 2: řez M1
adultního netopýra
velkého (*Myotis myotis*):
síla skloviny v
jednotlivých úsecích
zubu



Obr. 3: řez M2 vačice
Monodelphis domestica
(postnatální
den 4): příklad
heterotopické
histogese
sklovinového orgánu –
nediferencované
buňky vnitřního
sklovinotvorného
epitelu na konkávní
stěně hřebenu (**a1**) vs.
funkční ameloblasty s
Tomesovými výběžky
na konvexní stěně
hřebenu (**a2**). **od** –
funkční odontoblasty,
sr – hvězdicové
retikulum.

(b) Organizační kostru sklovinového pláště konvexních stěn tvoří radiální sloupce prismatické skloviny. Tato komponenta se vyvíjí od počátku amelogenese (obr. 4), vyplní interprismatické krystalitové hmoty a povrchovou jemně krystalickou aprismatickou sklovinou je doplňována teprve

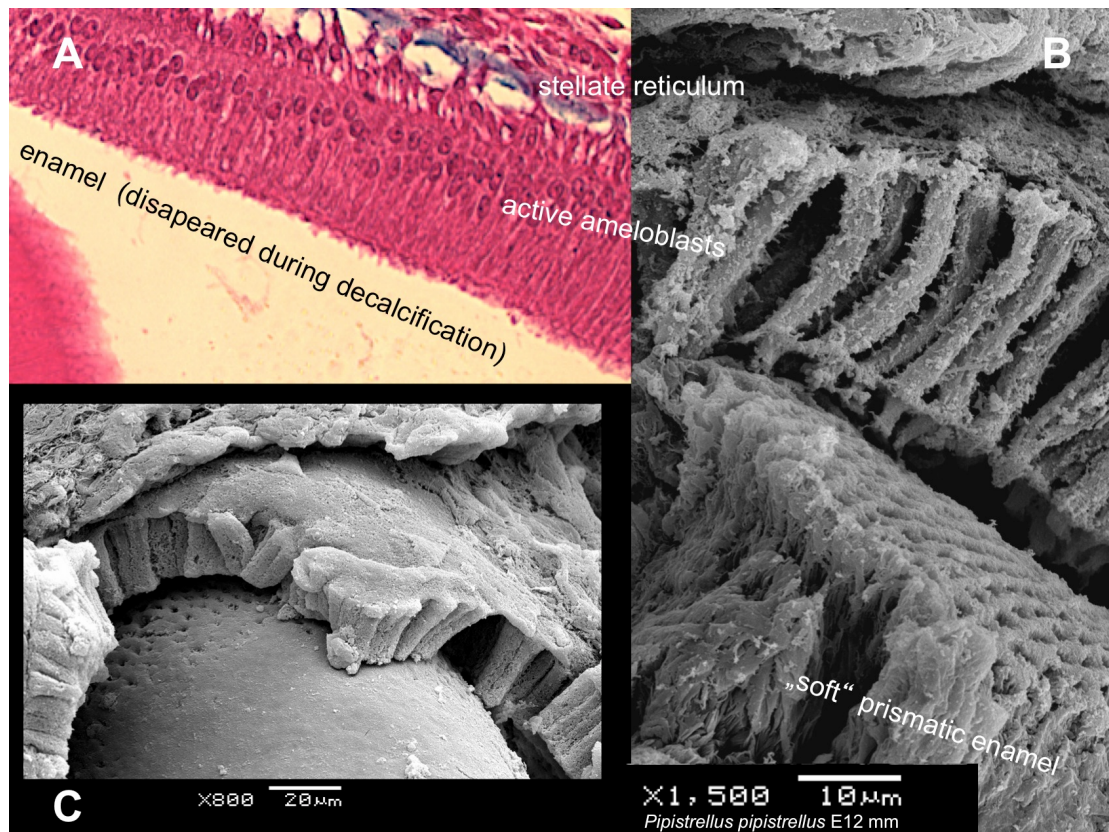
bezprostředně před erupcí příslušného úseku (obr. 5), podobně jako povrch konkavit, kde prismatická sklovina chybí.



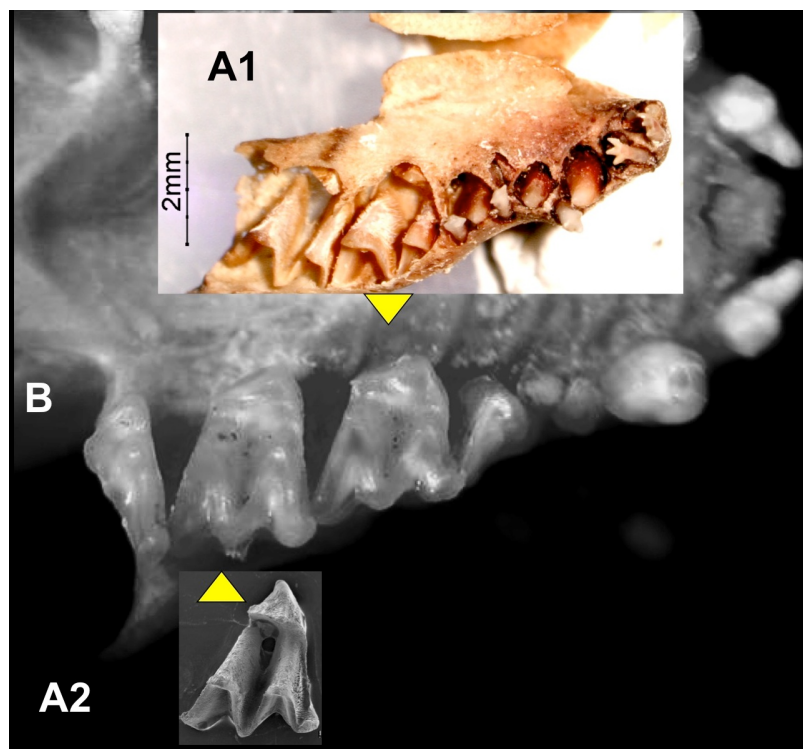
Obr. 4: Sklovinový plášť tribosfenického moláru (*Myotis myotis*). **A** – řez sklovinou adultního zubu: PE –prismatická sklovina, IPM – interprismatická matrix, APE – aprismatická sklovina, EDJ – rozhraní dentinu a skloviny. **B** – distální pohled na M1 ve stadiu erupce: **a** – plně maturovaná sklovina na hraně skusných hřebenů vs. **b** – nezpevněný povrch sklovinových prismatic na stěnách zubu před erupcí.

(c) Heterochronie organizační maturace skloviny dovoluje přederupční a perierupční změny velikosti a tvaru zubní korunky. Až do vyplnění interprismatických prostor v perierupčním úseku může příslušná část zubu celkem neomezeně růst. Uspořádání korunky ve formě prostorově autonomních strukturních modulů (jednotlivých hřebenů s centrálními hrbolky), vzájemně oddělených plochami bez omezujícího sklovinového pláště, umožňuje velmi úsporné prostorové uspořádání zubního promordia. V omezeném prostoru embryonálních čelistí lze tak připravit relativně velký zub, jehož strukturní jednotky expandují do adultních funkčních uspořádání teprve v průběhu erupce (obr. 6).

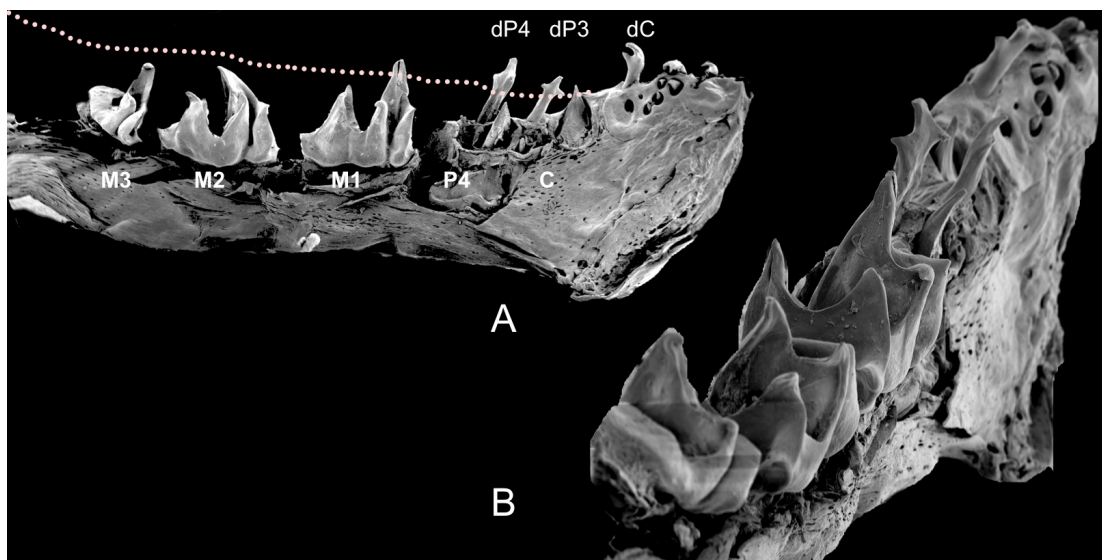
(d) Vlastním agens realizace tvarového plánu zubu je mesenchymatická papila připravující kolagení předobraz adultní korunky na nějž je aponován vlastní sklovinový plášť (obr. 7). Heterotopickým růstem v perierupčním úseku kompenzuje mesenchymatická papila rovněž oklusní nepřesnosti maxilárních a mandibulárních zubů (o interaktivní mechanorecepci odotoblastů viz např. Lee et al. 2010). Jinými slovy: bezchybnost střížného uspořádání celé dentice není výsledkem složité hereditární regulace, ale celkem jednoduché



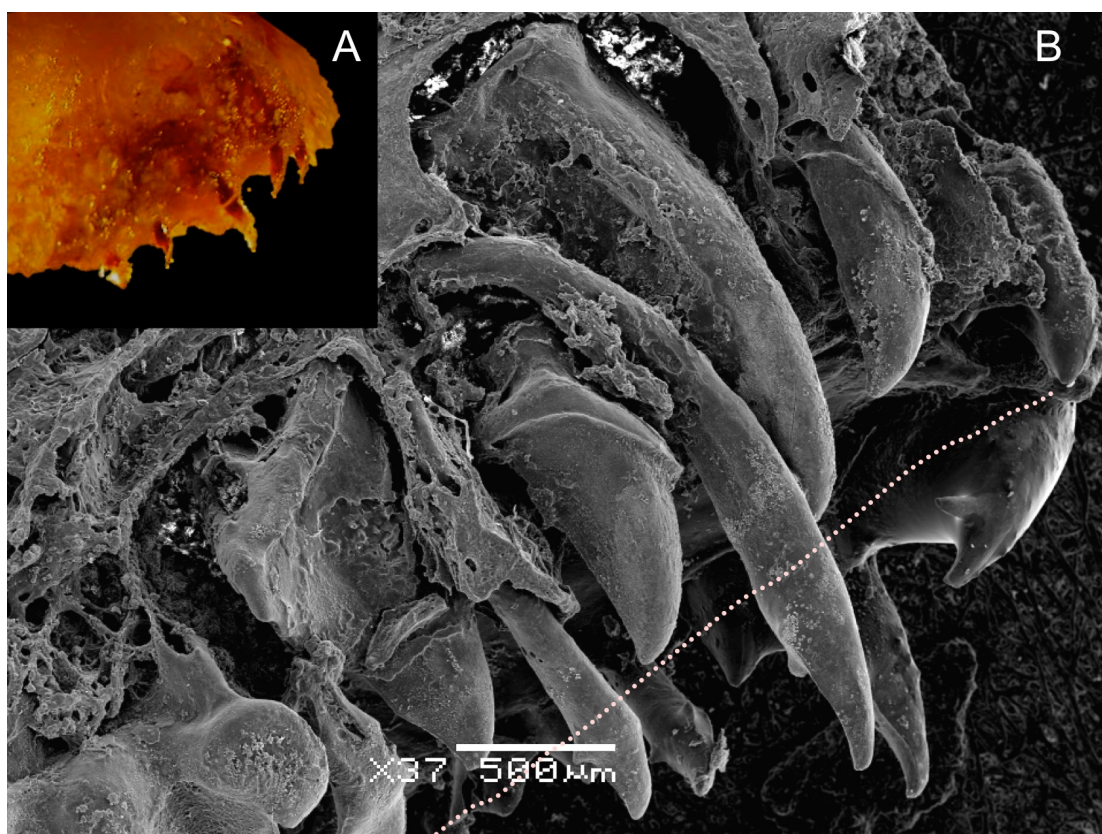
Obr. 5: Amelogenese tribosfenického moláru. **A** – řez M1 vačice *Monodelphis domestica* (postnatální den 12) s aktivními ameloblasty a mohutnou vrstvou skloviny, **B** – totéž u embrya netopýra *Pipistrellus pipistrellus*, 12 mm (SEM) s visualisací charakteru aponované skloviny: jde o prismatickou sklovinu, **C** – přerupční terminální fáze amelogenese (*Pipistrellus pipistrellus*, 12 mm, P4): aposice IPM/APE.



Obr. 6: Dentice netopýra *Myotis myotis*. **A** – postnatální stadium 1 (ca 1. týden po narození), **A1** – stav maxilární dentice, **A2** – M2, **B** – adultní dentice (ve stejném měřítku). Tvarové rozdíly M1, M2 dokládají perierupční prostorovou expansi



Obr. 7: Totálně dekalcifikovaná mandibula netopýra *Myotis myotis* (stadium 1 postnatálního vývoje): daleko před dokončením amelogenese jsou všechny struktury zubů adultní dentice preformovány kolagenovým povrchem dentinu. Tečkovaná čára – úroveň gingivy.



Obr. 8: Maxilární dentice novorozeného netopýra *Myotis emarginatus*. **A** – celkový laterální pohled, **B** – laterální pohled po odpreparování maxily. Tečkovaná čára – úroveň gingivy.

Všechny fotografie: Ivan Horáček

mechanické interakce okludujících struktur v průběhu prodloužené perierupční fáze.

(e) Prodloužení odontogenese a zpomalení erupční dynamiky, dosažitelné např. prodloužením embryonálního vývoje a zejména pak postembryonální ontogenese je v těchto souvislostech klíčovým faktorem efektivitu celého procesu. Prodloužení amelogenese však současně výrazně zvyšuje výsledné mechanické vlastnosti skloviny a tím, v neposlední řadě, i potenciální délku života. Synergickým faktorem těchto relací, selektovaným rovněž funkčním dopadem zvětšení zubu a zkusných hřebenů, je prodloužení inciálních fází odontogenese a zmnožení buněčných populací zakládajících zubní zárodek. Koordinovaná interakce velmi početných buněčných populací předpokládá však již přítomnost specialisované regulační intervence, takové jakou v odontogenesi savčích zubů zajišťuje embryonální orgán sklovinového uzlu (Butler 1956, Thesleff 2003).

(f) Funkční specialisace mléčné generace mesiálních elementů zubní řady představuje v kombinaci s laktací klíčový faktor prodloužení ontogenese molárů, zdroj excesivního zvětšení jejich velikosti a v neposlední řadě i potenciálu jejich dokonalé tvarové a funkční specialisaci. Kompaktní vyplnění prostoru čelistí zubními zárodky (Obr. 8) však současně představuje nekompensovatelný mechanický faktor desintegrace zubní lišty a vlastní příčinu omezení zubní obměny savců na obligatorní difyodoncii. Ukončením tělesného růstu (další z typicky savčích znaků) lze však za těchto okolností dosáhnout nejpráhovější poměr velikosti dentice a těla a tedy maximisovat efektivitu energetického příjmu.

Závěr: Shora ukázané výsledky analýzy vývojových specifík tribosfenické stoličky naznačují, že většina z inovativních charakteristik savčí odontogenese vzniká jako součást znakového komplexu jehož morfologickým výrazem je právě výchozí typ savčí stoličky – tribosfenický molár. Synergický efekt všech dílčích komponent zmíněného procesu je nejen robustním vysvětlením mimořádné stability tohoto zubního typu ve fylogenesi savců, ale velmi pravděpodobně i jedním z hnacích motorů přestaveb čelistního aparátu a specifických inovací naší ontogenetické dynamiky.

Literatura

Butler, P. M. (1956). The ontogeny of molar pattern. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 31, 30–70.

Gregorovičová M., Zahradníček O., Tucker A. S., Velenský P. & Horáček I. (2012). Embryonic development of the monitor lizard, *Varanus indicus*. *Amphibia-Reptilia*, 33: 451–468.

Horáček I. & Špoutil F. (2012): Why tribosphenic? On variation and constraints in developmental dynamics of chiropteran molars. Pp.: 410–455. In: Gunnell G. F. & Simmons N. B. (eds.): *Evolutionary History in Bats: Fossils, Molecules and Morphology. Cambridge Studies in Morphology and Molecules – New Paradigms in Evolutionary Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, xii+572 pp.

Jernvall, J. (1995). Mammalian molar cusp patterns: developmental mechanisms of diversity. *Acta Zoologica Fennica*, 198, 1–61.

Koenigswald, W. von and Sander, P. M. (eds.). (1997). Tooth Enamel Microstructure. Rotterdam: Balkema.

Lee, S.-K., Lee, C.-Y., Kook, Y.-A., Lee, S.-K. and Kim, E.-C. (2010). Mechanical stress promotes odontoblastic differentiation via the heme oxygenase-1 pathway in human dental pulp cell line. *Life Sciences*, 86, 107–114.

Osborn, H. F. (1907). Evolution of Mammalian Molar Teeth To and From the Triangular Type. New York and London: Macmillan.

Špoutil, F., Vlček, V. and Horáček, I. (2010). Enamel microarchitecture of a tribosphenic molar. *Journal of Morphology*, 271, 1204–1218.

Thesleff, I. (2003). Epithelial-mesenchymal signaling regulating tooth morphogenesis. *Journal of Cell Science*, 116, 1647–1648.

Zahradníček O., Horáček I. Tucker A. S. (2012): Tooth development in a model reptile: functional and null generation teeth in the gecko *Paroedura picta*. *Journal of Anatomy*, **221**: 195–208.