

# Uparedna morfologija fosilnih kičmenjaka

Katarina Bogičević



Дигитални репозиторијум Рударско-геолошког факултета Универзитета у Београду

**[ДР РГФ]**

Uparedna morfologija fosilnih kičmenjaka | Katarina Bogičević | | 2018 | |

<http://dr.rgf.bg.ac.rs/s/repo/item/0006153>

UNIVERZITET U BEOGRADU  
RUDARSKO-GEOLOŠKI FAKULTET

dr Katarina Bogićević



**UPOREDNA MORFOLOGIJA  
FOSILNIH KIČMENJAKA**



Beograd, 2018

UNIVERZITET U BEOGRADU  
RUDARSKO-GEOLOŠKI FAKULTET

dr Katarina Bogićević

**UPOREDNA MORFOLOGIJA  
FOSILNIH KIČMENJAKA**

Beograd, 2018.

**Autor:** dr Katarina Bogičević, vanredni profesor

**Naslov:** Upporedna morfologija fosilnih kičmenjaka

**Izdanje:** Prvo izdanje

**Glavni i odgovorni urednik:** dr Jelena Milivojević, vanredni profesor

**Recenzenti:** dr Nevenka Đerić, vanredni profesor  
dr Zorica Lazarević, vanredni profesor

**Dizajner korica:** Draženko Nenadić

**Izdavač:** Univerzitet u Beogradu - Rudarsko-geološki fakultet,  
11000 Beograd, Đušina 7, telefon 011/3219-101, telefaks 011/3235-539

**Za izdavača:** dekan dr Zoran Gligorić, redovni profesor

Odobreno za štampu od strane Nastavno-naučnog veća Rudarsko-geološkog fakulteta,  
Univerziteta u Beogradu, odlukom br. 8/125 od 27.11.2018.godine.

**Tiraž:** 100

**Štampa:** Katarina Bogičević

**ISBN broj:** 978-86-7352-332-3

Zabranjeno je svako neovlašćeno umnožavanje, fotokopiranje ili reprodukcija  
publikacije, odnosno delova teksta.

CIP - Каталогизација у публикацији  
Народна библиотека Србије, Београд

567/569]:591.4(075.8)(0.034.2)

БОГИЋЕВИЋ, Катарина, 1973-  
Upporedna morfologija fosilnih kičmenjaka [Elektronski  
izvor] /  
Katarina Bogičević -  
Beograd : Univerzitet, Rudarsko-geološki fakultet, 2018  
(Beograd : Rudarsko-geološki fakultet). - 1  
elektronski optički disk (CD-ROM); 12 cm

Sistemske zahtevi: Nisu navedeni. - Nasl. sa  
naslovne strane dokumenta. Tiraž 100.  
Sadrži bibliografiju.

ISBN 978-86-7352-332-3

a) Фосили – Кичмењаци – Упоредна морфологија  
COBISS.SR-ID 271627532



## Sadržaj

Predgovor	I
Orijentacija skeleta i zuba	II
1. Uvod	1
2. Skeletni sistem kičmenjaka	22
3. Kožni skelet i rožne tvorevine kože	34
4. Osovinski skelet	52
5. Skelet ekstremiteta I. Neparna peraja i pojasevi za sučeljavanje	71
6. Skelet ekstremiteta II. Parni ekstremiteti	86
7. Glaveni skelet	107
8. Zubi	130
9. Dodatak	143
Indeks pojmova	154
Spisak literature	163
Izvori ilustracija	166

## **Predgovor**

Uparedna morfologija fosilnih kičmenjaka je predmet koji se niz godina proučava na Katedri za paleontologiju Rudarsko-geološkog fakulteta u Beogradu, najpre kao deo predmeta Uparedna morfologija fosilnih organizama, a od 2008. godine i kao samostalan predmet. Do sada nije postojao udžbenik, već dve interne Skripte – profesora Milorada Pavlovića (godina nepoznata – za stari kurs) i Katarine Bogićević (iz 2016, za novi kurs).

Cilj ovog udžbenika je da pruži studentima master studija Paleontologije osnovna teorijska i praktična znanja iz UMFK, koja će kasnije moći da nadograđuju pomoću specijalizovane literature za pojedine grupe kičmenjaka. Knjigu je potrebno koristiti uz Praktikum, atlase i osteološki materijal iz Uparedne zbirke, kao putokaz pri određivanju kostiju i zuba.

Udžbenik se sastoji iz dva dela: prvog, u kome se daju opšti podaci o ostacima kičmenjaka u fosilnom stanju, istoriji njihovog proučavanja, kao i o opštim odlikama skeleta pojedinih grupa beskičmenjaka i kičmenjaka. U drugom, većem, delu detaljno su opisani delovi skeleta – kosti i zubi, njihov izgled i evolucija kod raznih grupa kičmenjaka.

Student paleontologije će, posle kursa UMFK, biti u stanju da odredi kom delu skeleta i kojoj grupi kičmenjaka pripada određena kost, a onda će, pomoću uporednih zbirki i odgovarajuće stručne literature, moći da je preciznije odredi, do nivoa roda ili vrste. Takođe će biti u stanju da objasni i primeni principe homologije, analogije, ontogenije i filogenije.

Autor podrazumeva da je student koji čita ovu knjigu već savladao predmet Paleozoologija kičmenjaka; ipak, većina termina je ponovo objašnjena, a odmah posle Predgovora nalaze se šeme koje prikazuju glavne termine koji se koriste pri orijentaciju skeleta i zuba. Termini na srpskom i na latinskom jeziku dati su paralelno – prvi, jer se upotrebljavaju i u svakodnevnom govoru, a drugi, jer će biti od koristi pri praćenju stručne literature.

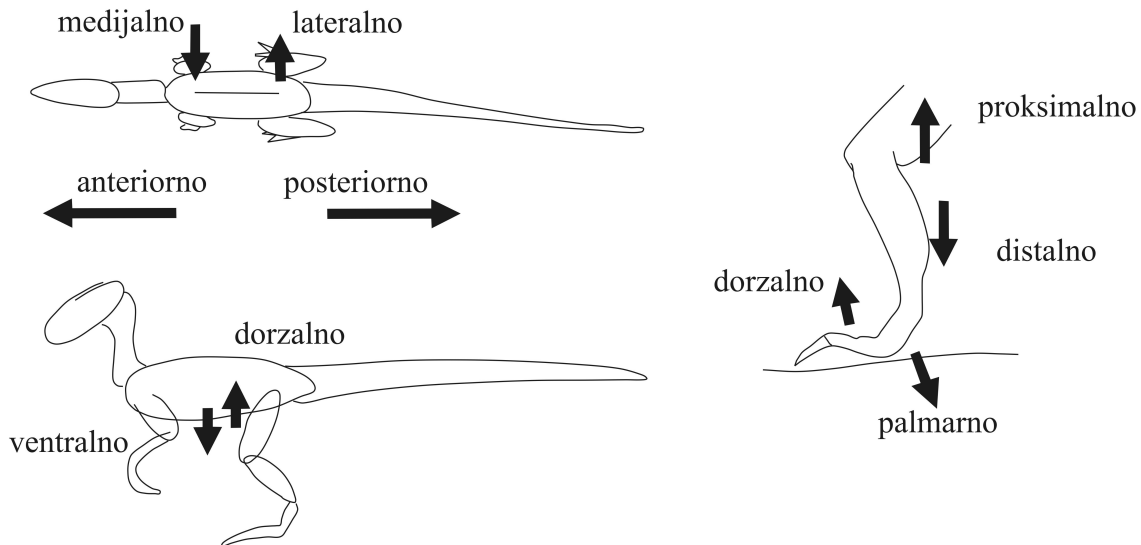
Izrada ovog udžbenika ne bi bila moguća bez pomoći prof. dr Draženka Nenadića, koji je učestovao u pripremi svih ilustracija, pročitao radnu verziju i dao korisne savete. Zahvaljujem se takođe recenzentima, prof. dr Nevenki Đerić i prof. dr Zorici Lazarević, čije su primedbe uticale na poboljšanje kvaliteta teksta.

Katarina Bogićević,  
Beograd, 2018. godine.

## Orijentacija skeleta

Kada se govori o skeletu u celini i njegovim delovima, često se koriste sledeći izrazi:

- sinister (sin.) – levo, levi
- dekster (dext.) – desno, desni
- kranijalno – prema glavi
- kaudalno – prema repu
- dorzalno – leđno
- ventralno – trbušno
- anteriorno – prednje
- posteriorno – zadnje
- proksimalno – gornje
- distalno – donje
- lateralno – bočno
- medijalno – prema sredini tela
- palmarno – sa donje strane stopala

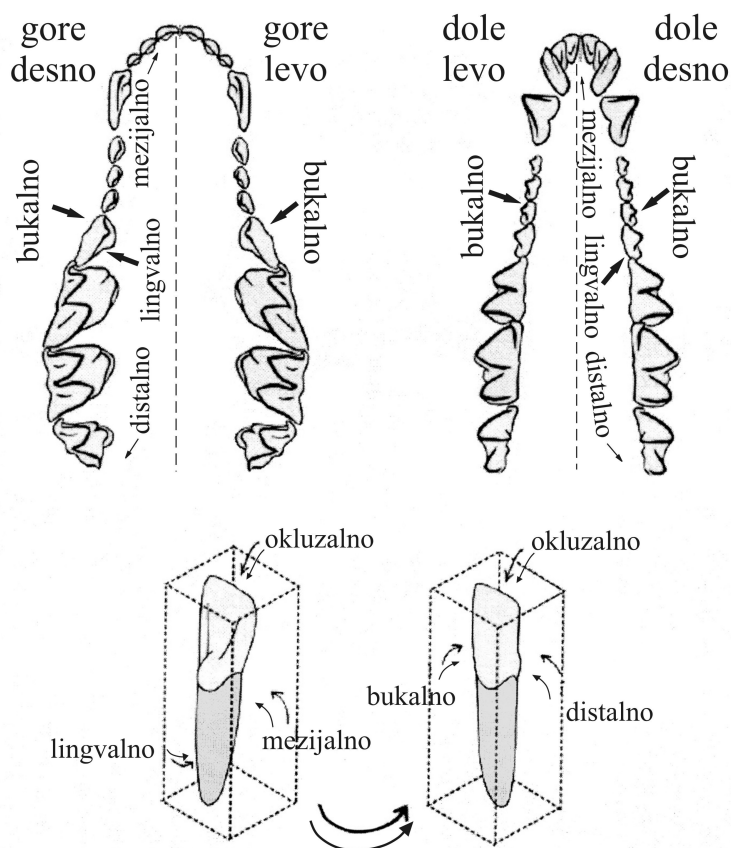


Slika I. Orijentacija skeleta kičmenjaka.

## Orijentacija zuba

Pri opisu zuba koriste se sledeći izrazi:

- okluzalno – gledano odozgo, odnosno odozdo, pod pravim uglom u odnosu na površinu zuba
- labijalno, bukalno – prema spolja (obrazu)
- lingvalno – prema unutra (jeziku)
- mezijalno – napred
- distalno - nazad



Slika II. Orijentacija zuba

Gornji red - levo: gornji zubi; desno: donji zubi

Donji red: incisiv (sekutić) – levo: lingvalno, desno: bukalno.



## 1. Uvod

DEFINICIJA UPOREDNE MORFOLOGIJE FOSILNIH  
KIČMENJAKA; NAJVAŽNIJI POJMOVI  
ISTORIJA DISCIPLINE  
DEFINICIJA SKELETA. SKELET KOD  
BESKIČMENJAKA

SKELET KIČMENJAKA – POREKLO, OPŠTE  
OSOBI NE SKELETA KOD RAZLIČITIH KLASA  
KIČMENJAKA

### **Definicija Uporedne morfologije fosilnih kičmenjaka; najvažniji pojmovi**

Morfologija (*morphe* – „oblik“ na grčkom) je biološka disciplina koja proučava različite aspekte telesne organizacije živih bića – oblik (spoljašnju organizaciju), veličinu i strukturu (unutrašnju organizaciju). Ona takođe proučava promene ove organizacije tokom ontogenetskog i filogenetskog razvoja. Termin „morfologija“ je prvi upotrebio u njegovom današnjem značenju nemački pesnik **Johan Wolfgang Gete** (1749-1832), koji se, između ostalog, bavio i biologijom.

**Uporedna ili Komparativna morfologija** je naučna disciplina koja proučava anatomske osobine organizama različitih vrsta, poređenjem njihovih sličnosti i razlika.

U odnosu na biologiju, koja takođe ima svoju Uporednu morfologiju (odnosno, anatomiju), paleontologija se ne bavi ostacima „mekih delova“, kao što su organi za varenje, disanje i razmnožavanje. Sa paleontološke tačke gledišta, zanimljivi su samo oni delovi koji su čvrsti i koji se mogu fosilizovati, a to su skelet (kosti i zubi) i, ređe, neke tvorevine koje nastaju u koži (kožni skelet i rožne tvorevine). Zato je Uporedna morfologija fosilnih kičmenjaka prvenstveno Uporedna osteologija, to jest poređenje građe *skeleta* fosilnih i savremenih kičmenjaka.

**Funkcionalna morfologija** je deo morfologije koji proučava kako oblik kostiju, odnosno organa, zavisi od uloge koju ta kost (organ) obavlja.

**Evoluciona morfologija** proučava evolutivne promene oblika i funkcije. Tako je, na primer, u nogama primitivnih vodozemaca „zapamćena“ građa peraja koju su imali njihovi preci – ribe iz grupe krospterigija.

Jedan od prvih koraka u identifikovanju nekog organizma je proučavanje njegovog izgleda. Sposobnost poređenja morfologije dve jedinke (dva organizma) predstavlja važnu osnovnu veštinu za paleontologe i biologe. Međutim, u slučaju fosilnih kičmenjaka postoji otežavajuća okolnost, jer se skelet kičmenjaka sastoji od većeg broja kostiju, i u fosilnom stanju se obično ne nalaze čitavi skeleti, već pojedine kosti, koje su pri tome često i polomljene. Zato je za njihovo razlikovanje potrebno temeljno poznavanje izgleda velikog broja kostiju i zuba, dok je, na primer, kod mnogih beskičmenjaka i mikrofosila, dovoljno upamtiti izgled kompletne ljuštore. Činjenica je da postoje hiljade vrsta fosilnih i savremenih kičmenjaka, pri čemu svaka jedinka u svom telu ima stotinu i više kostiju. Pitanje je kako onda paleontolozi koji se bave fosilnim kičmenjacima uspevaju da se snađu? Da li moraju da pamte izgled stotine hiljada različitih

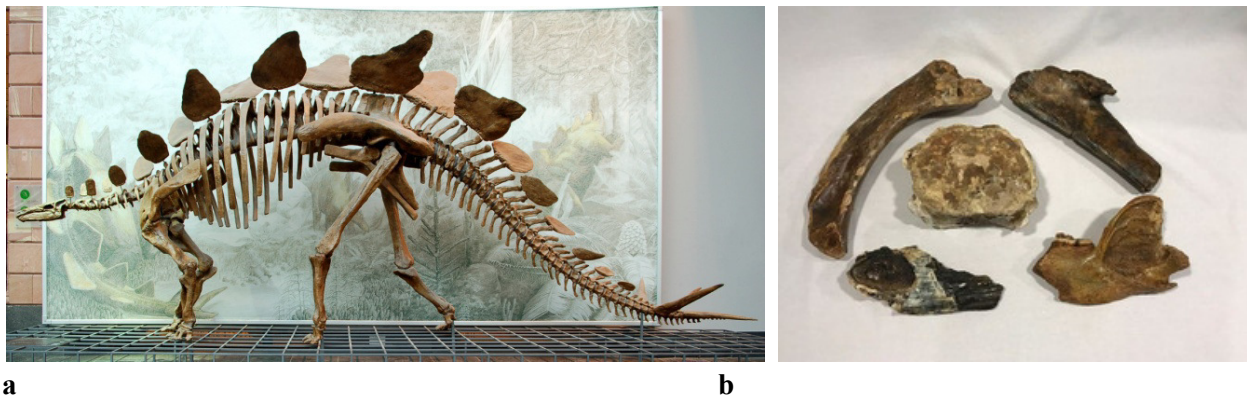
# 1. Uvod

---

kostiju i zuba? Svakako da ne, jer koristeći se uporednom morfologijom fosilnih kičmenjaka imaju mogućnost da raspoznaju kom delu skeleta i kojoj vrsti pripada svaka nađena kost. To je, naravno, moguće ako poznaju opšti plan građe kičmenjaka.

Budući da imaju zajedničko poreklo, kičmenjaci imaju i zajednički **plan građe**. Skelet svakog kičmenjaka sastoji se iz osovinskog dela, koji čine kičma (izgrađena od pršljenova), lobanja i visceralni aparat. Skelet nogu (ekstremiteta) povezan je sa osovinskim skeletom preko pojaseva za sučeljavanje i izgrađen na vrlo sličan način kod svih kopnenih kičmenjaka. Stoga nije neophodno pamtiti izgled hiljada i hiljada potpuno različitih i međusobno nepovezanih kostiju, već je dovoljno poznavati opšti plan skeleta kod raznih grupa kičmenjaka, pojedine kosti koje ga grade, a za detaljnje određivanje (roda, vrste) moguće je služiti se stručnom literaturom.

Treba takođe imati na umu da su samo neki od skeletnih elemenata dovoljno karakteristični da bi se na osnovu njih odredila vrsta, dok su neki gotovo neupotrebljivi u tu svrhu, jer su slično građeni kod mnogih vrsta/rodova (na primer, rebra). Zato je potrebno znati koliko je neka kost karakteristična, da se ne bi nepotrebno gubilo vreme na pokušaje da se odredi vrsta životinje kojoj je pripadala. U fosilnom stanju retki su ostaci celih životinja (slika 1.1a). Pošto se kosti najčešće nalaze izolovane i polomljene (slika 1.1b), odredba je utoliko komplikovanija. Većina kičmenjaka živi na kopnu, gde je manja verovatnoća da se kosti fosilizuju. Zato se kosti većine kičmenjaka ne nalaze u fosilnom stanju u velikom broju kao ostaci beskičmenjaka, a pogotovo mikrofosila. Sve to još više otežava determinaciju fosilnog materijala, pa je potrebno da se dobro prouče i razumeju osnovni tipovi građe pojedinih kostiju kod raznih grupa kičmenjaka.



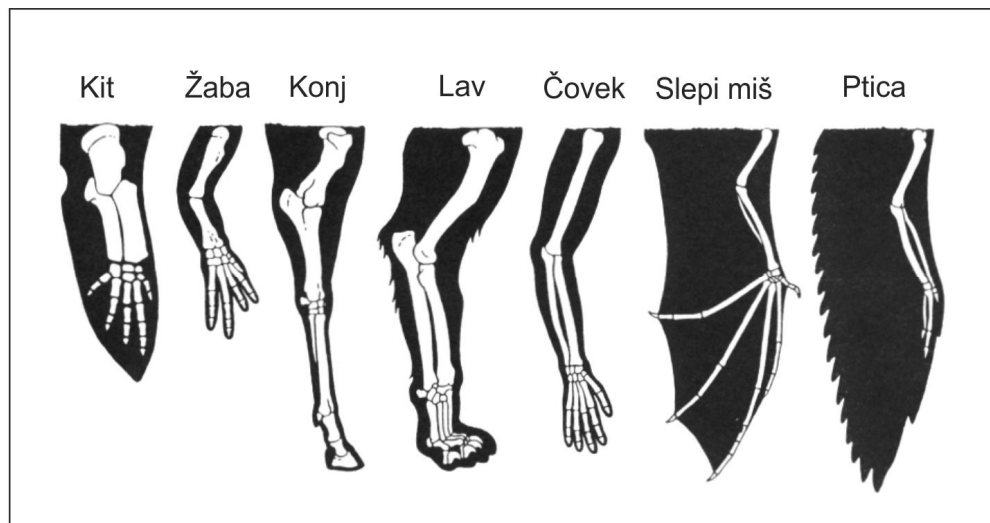
**Slika 1.1.a) Rekonstruisani skelet *Stegosaurusa*. b) Izolovane i fragmentirane fosilne kosti.**

Kod različitih organizama odgovarajući delovi mogu se smatrati sličnima jedni drugima po tri kriterijuma – poreklu, funkciji i izgledu. Termin **homologija** se odnosi na dva ili više delova tela koji dele zajedničko poreklo, **analogija** se odnosi na delove (organe) koji služe sličnoj funkciji, a **homoplazija** na delove koji izgledaju slično. Ovi tipovi sličnosti se ne isključuju međusobno. Tako su, na primer, peraja kornjača i delfina u isto vreme homologa (istog porekla), analoga (obavljaju istu funkciju - plivanje) i homoplastična (slično izgledaju).

# 1. Uvod

---

Za Uparednu morfologiju veliki značaj imaju homolog i analogi, kao i rudimentarni organi. **Homologi organi** su strukture koje su vrlo slične po obliku i embriološkom razvoju, ali obavljaju različitu funkciju. Pošto su toliko slični, oni nagoveštavaju evolucionu srodnost i zajedničko poreklo za vrste koje ih poseduju. Najbolji primer homologih organa su prednje noge kičmenjaka (slika 1.2). Kada se pažljivo ispituju, prednje noge pasa, slepih miševa, konja, i ruke čoveka imaju veoma sličnu građu. Svaka od njih poseduje iste kosti, raspoređene na gotovo isti način. Tokom embrionalnog razvoja one pokazuju još veću sličnost. Do razlika dolazi zbog njihovih različitih funkcija, odnosno prilagođenosti na različite načine kretanja (trčanje, penjanje, letenje, plivanje...).



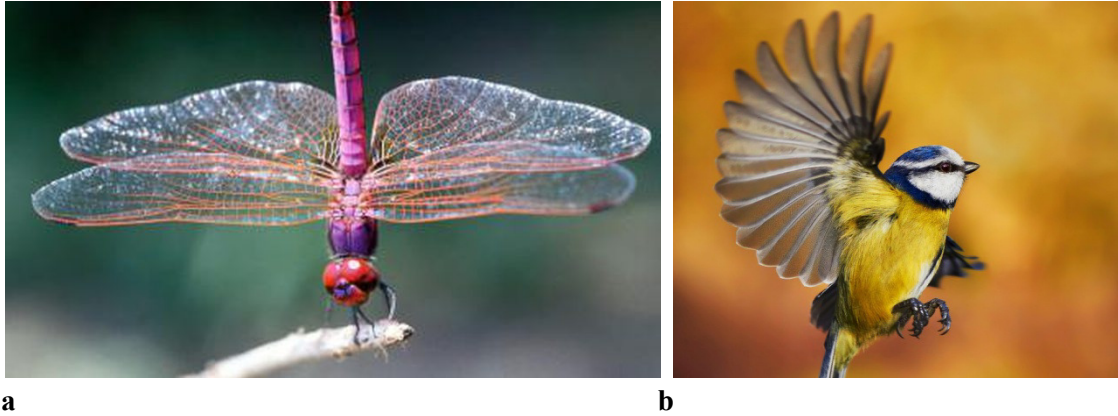
Slika 1.2. Homologi organi – prednje noge kičmenjaka.

Sa druge strane, neke životinje imaju anatomske strukture koje funkcionišu na vrlo sličan način, ali se veoma razlikuju morfološki i embrionalno. To su **analogi organi**. Pošto su ove strukture tako različite, iako imaju istu funkciju, one ne govore o bliskom evolucionom srodstvu. Na primer, krilo ptice i insekta (slika 1.3) služe istoj funkciji (letenju), ali ako uporedimo anatomiju ona su veoma različita. Krilo ptice ima kosti i pokriveno je perjem, a krilo insekta nema ni jedno ni drugo. Analoge strukture su dokaz da su se ove životinje evoluciono razvile nezavisno jedna od druge. Obavljanje slične funkcije u sličnoj sredini dovodi do konvergencije oblika.

**Rudimentarni organi** su strukture koje su još prisutne u organizmu (iako često redukovane), ali više nemaju nikakvu funkciju. Kada uporedimo anatomiju dva organizma, prisustvo neke strukture kod jednog a ostatka te strukture kod drugog organizma je dokaz da oni imaju zajedničkog pretka, i da su, evoluciono gledano, bliski srodnici. Kitovi, koji su evoluirali od kopnenih sisara, imaju rudimentarne kosti zadnjih nogu unutar tela. Iako više ne koriste te kosti za kretanje u morskoj sredini, one nagoveštavaju zajedničko poreklo sa kopnenim sisarima. Ljudi imaju više od 100 rudimentarnih struktura u svojim telima.

# 1. Uvod

---



a b  
**Slika 1.3. Analogi organi – a) krila insekta i b) ptice.**

Uporedna morfologija nam, takođe, daje naučne činjenice i dokaze koje snažno podupiru **teoriju evolucije**. Proučavanjem živih organizama i njihovih izumrlih predaka, zoolozi i paleontolozi mogu izvesti zaključke o njihovom poreklu. Zahvaljujući fosilima, naučnici mogu videti kako su slonovi evoluirali iz malih životinja bez surli ili kako su kitovi nastali od četvoronožnih kopnenih sisara, postepeno gubeći zadnje noge dok su se prilagođavali životu u moru.

Za organizme koji imaju sličnu anatomsku građu pretpostavlja se da su blisko srodnički povezani, i da su imali zajedničkog pretka. Proučavanje evolucionih veza, anatomskih sličnosti i razlika predstavlja važan faktor pri određivanju i ustanovljavanju **klasifikacije organizama**.

## **Istorija discipline**

Fosilne kosti su poznate čoveku još od najstarijih vremena. Utvrđeno je da su već u paleolitu ljudi sakupljali fosile kičmenjaka, najčešće zube riba, i koristili ih kao ukras zbog njihovog lepog izgleda.

U prvo vreme, fosilne kosti su bile predmet raznih mitova i praznoverica. Uglavnom se verovalo da one ne pripadaju životinjama kao što su današnje, već su, naročito ako su bile velikih dimenzija, pripisivane mitskim ličnostima, divovima, kiklopima, junacima...

U Staroj Grčkoj fosilne kosti su inspirisale mnoge legende. Grci i Rimljani su putujući po Sredozemlju pa sve do Indije pronalazili fosilne kosti kičmenjaka. Takvi nalasci se pominju u raznim delima grčkih istoričara, geografa i putopisaca. Tako **Pausanija** govori o ostacima „divova“ u Maloj Aziji, a **Plutarh** opisuje kosti mastodona nađene na ostrvu Samosu, pripisujući ih Amazonkama koje su poginule u borbi protiv Dionisa. **Adrijen Major** (2000) smatra da su mnogi poznati mitovi iz antičkog doba nastali da bi se objasnilo poreklo neobičnih fosilnih kostiju. Prema ovoj autorki, mit o kiklopima inspirisan je pronalascima lobanja patuljastih mamuta na sredozemnim ostrvima (mamuti imaju nosne otvore koji su spojeni, pa podsećaju na jedno oko Kiklopa; slika 1.4a). Ova autorka takođe smatra da grifini iz grčkih mitova (pola ptice – pola lavovi) predstavljaju odjek nalazaka dinosaura iz roda *Protoceratops* u Aziji (slika 1.4b). Jedno vreme je u staroj Grčkoj vladala prava „koštana groznica“, tokom koje su se gradovi prosto takmičili među sobom u tome ko će nabaviti kosti mitskih osnivača svog grada i izložiti

# 1. Uvod

---

ih. Prema **Svetoniju**, rimski vladar Oktavijan Avgust je čak imao zbirku „kostiju džinova“ sa ostrva Kaprija u svom letnjikovcu.



Slika 1.4. a) Lobanja mamuta. b) Poređenje skeleta *Protoceratopsa* i likovne predstave mitskog bića grifina (prema Mayor, 2000).

Međutim, ni stari Grci ni Rimljani se nisu ozbiljno bavili pitanjima unutrašnje građe životinja i ljudi. Čak se i veliki grčki filozof **Aristotel**, koji se smatra ocem biologije, i za koga se zna da je dosta vremena provodio secirajući životinje, više zanimao za beskičmenjake nego za kičmenjake. Redak izuzetak predstavljao je čuveni rimski lekar **Galen**, koji je, da bi upoznao anatomiju sisara, secirao majmune, pse i svinje. Saznanja do kojih je došao primenjivao je zatim na ljudsku anatomiju, pošto je ljude bilo zabranjeno secirati. Njegovi spisi su bili prihvaćeni od strane hrišćanske crkve tokom srednjeg veka i nisu bili proveravani, iako su, kasnije je utvrđeno, mnogi bili netačni.

U srednjem veku nastaju mnogi mitovi o poreklu fosilnih kostiju.

Na primer, zubi fosilnih ajkula su nazivani *glossopetrae* i tumačeni kao jezici zmija koje je sveti Pavle skamenio na Malti. U srednjem veku su ih nosili kao amajlije koje su navodno štatile od zmijskog ujeda, a smatralo se i da mogu neutralisati otrov ubačen u hranu ili piće. Zato su se na renesansnim gozbama nalazila drvca „okićena“ glosopetrama (slika 1.5a), koje su nepoverljive zvanice mogle da umoče u svoje piće, za svaki slučaj.

U srednjem veku su okrugli, dugmetasti zubići ribe *Lepidotus*, zvani *bufoniti* („krastačin kamen“), smatrani za drago kamenje koje nastaje u glavama krastača. Takođe im je pripisivano lekovito i magično dejstvo.

# 1. Uvod

---



**a** **b**  
**Slika 1.5. a) Renensansno drvo sa ajkuljinim zubima. b) Kineska tradicionalna apoteka sa „zmajevim zubima“.**

Izvan Evrope, druge civilizacije su takođe znale za ostatke fosilnih kičmenjaka i imale sopstvena objašnjenja za ove neobične predmete. Dobro očuvane fosilne ribe su tačno interpretirane kao okamenjene životinje od strane kineskih autora već u 12. veku. Potražnja za takvim fosilima bila je tolika da je lokalno stanovništvo već počelo da pravi falsifikate, crtajući obrise riba na stenama; ali najpoznatiji kineski fosili bili su „zmajevi zubi“ i „zmajeve kosti“. To su zapravo ostaci neogenih i pleistocenskih sisara, za koje se pretpostavljalo da imaju medicinska svojstva. U XIX veku su tone ovih fosila izvožene i prodavane izvan Kine, a i danas se mogu naći u nekim tradicionalnim kineskim apotekama (slika 1.5b).

Za ove kineske apoteke znali su i paleontolozi, pa su u njima tražili (i nalazili) neke veoma važne fosile. Među „zmajevim zubima“ nađeni su i ostaci *Homo erectusa* (prvobitno nazvani *Sinanthropus pekinensis* ili „kineski čovek iz Pekinga“), i *Gigantopithecusa*, ogromnog čovekolikog majmuna, za koga se smatra da je bio visok 3 metra.

Na području Sibira lokalno stanovništvo nalazilo je smrznute mamute i pri tome smatralo da su to ostaci životinja koje žive pod zemljom i čiji izlazak na površinu predskazuje nesreću. Prema tadašnjem shvatanju, ove životinje umiru čim budu izložene svetlosti sunca ili meseca (što se slaže sa činjenicom da se mamuti brzo raspadaju nakon vađenja iz sedimenta). Kljove ovih mamuta (fosilna slonovača) korišćene su u Kini hiljadama godina za izradu predivnih umetničkih predmeta.

Zanimljivo je da sličnu ideju o tome kako velike kosti nađene u zemlji pripadaju bićima koja se ukopavaju i žive pod zemljom imaju i plemena u Južnoj Americi, koja su tu priču prenela Čarlsu Darvinu dok je tražio fosile po američkim pampama.

Neosporna je činjenica da je tokom srednjeg veka bila slabo poznata građa i ljudskog, a kamoli životinjskih tela. Ipak, sve će se to promeniti 1543. godine. Ova godina se smatra početkom naučne revolucije, jer tokom nje izlaze dve veoma značajne knjige: **Kopernikova**, koja iznosi saznanje da se Zemlja ne nalazi u centru svemira i **Vežalijusova** o anatomiji čoveka.

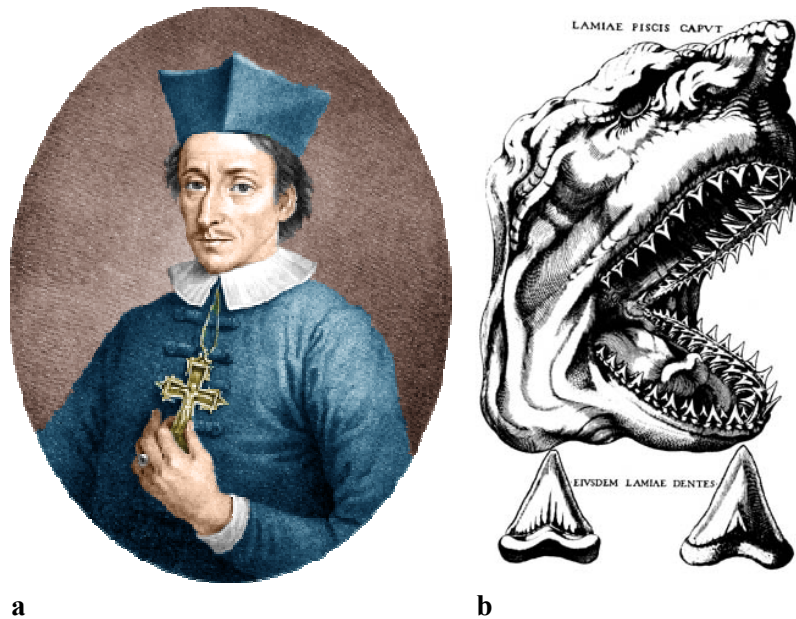
# 1. Uvod

---

**Andreas Vezalijus** (1514-1564), lekar i anatom flamanskog porekla, odbacio je nekritično divljenje Galenu koje je vladalo u srednjem veku, lično izvodio seciranja na predavanjima, i pravio detaljne i tačne crteže anatomske građe tela čoveka.

Ako posmatramo razvoj nauka, možemo reći da je XVI vek - vek anatomije, a XVII vek period kada su se počele razvijati geologija i paleontologija. To je period pronalaska optičkog mikroskopa, koji je veoma uticao na razvoj morfologije i drugih bioloških disciplina.

Ribljzi zubi su bili prvi fosili kičmenjaka koji su dobili manje-više tačnu interpretaciju, kada se shvatilo da glosopetre nisu ništa drugo do zubi ajkula. **Konrad Gesner** prvi je komentarisao sličnost između zuba ajkula i glosopetri, a **Fabio Kolona** (1567-1650) 1616. godine dokazao da su one zaista zubi ajkula.



**Slika 1.6. a) Nikola Steno. b) Ilustracija iz Stenoovog dela iz 1669. na kojoj se vidi da su glosopetre zapravo zubi ajkula.**

Više od 50 godina kasnije (1667) **Nikola Steno** (slika 1.6) potvrđuje to otkriće. On je bio poznat po javnim anatomskim disekcijama koje su izazivale veliku pažnju. Ne zna se da li je Steno znao za Kolonine zaključke; u svakom slučaju u svom radu ih ne spominje. Na istom mestu dokazuje da zubi nisu „izrasli“ u steni pomoću plastične sile, već su pravi ostaci životinja, zatrpani u sedimentu koji je prvobitno bio mekan. Pošto je Stenoov rad bio mnogo poznatiji i uticajniji od radova Kolone i drugih naučnika, njemu je odata počast kao jednom od pionira Uporedne morfologije.

Ali uprkos ovim prvim, genijalnim uvidima u prirodu fosila, i dalje su mnogi laici, pa i značajni naučnici, smatrali da fosilne kosti uopšte nisu ostaci živih bića – ni stvarnih, ni mitoloških, već neobične *igre Prirode*, produkti misteriozne „*vis plastica*“, plastične sile. Ideju o plastičnoj sili koja na neki način stvara fosile prvi je izneo **Teofrast**, najbolji Aristotelov učenik. Prema ovoj

# 1. Uvod

---

teoriji, koja ima različite varijante, fosile je stvorila neka sila unutar Zemlje tako da oni slučajno liče na živa bića. Po drugoj varijanti ove teorije, fosili su neuspješni pokušaji stvaranja, nacrti koji nisu uspjeli da „ožive“. **Edvard Lvid** (1660-1709) smatrao je da fosili rastu „in situ“ u stenama iz semena živih organizama koja su sprana u Zemlju kroz pukotine. Još 1768. **Ž. B. Robine** izneo je neobičnu teoriju, prema kojoj je Priroda „učila kako da napravi čoveka“ stvarajući fosile u obliku različitih organa ljudskog tela.

Od trenutka, kada je prihvaćena činjenica da su pronađene kosti ipak ostaci životinja, one se uglavnom ne pripisuju stvarnim, već mitološkim životinjama i bićima, tako da srednjovekovni mitovi i dalje opstaju, uprkos modernim naučnim tumačenjima.

Tako je skelet džinovskih razmera, koji je pripadao *Deinotheriumu*, drugom po veličini sisaru svih vremena, pronađen u južnoj Francuskoj 1613. godine, i pripisan germanskom kralju Teutobohu. Pronalazač ovog skeleta napravio je turneju po Francuskoj naplaćujući ulaz zainteresovanima koji su želeli da vide kosti „drevnog kralja“.

Iako su mnoge kosti izumrlih kičmenjaka pripisane džinovima, u nekim slučajevima smatralo se da su pripadale mitskim stvorenjima – zmajevima. Najpoznatiji takav slučaj je iz Klagenfurta (južna Austrija), gde je podignut spomenik na kome je prikazana borba Herkula sa četvoronožnim krilatim bićem koje izgleda kao zmaj (slika 1.7a). Spomenik je pravljen u periodu od 1590-1636. godine, a glava mu je urađena po uzoru na lobanju runastog nosoroga koja je nađena u blizini i dugo bila izložena u gradskoj većnici. **Otenio Abel** je nazvao ovu skulpturu „prvom paleontološkom rekonstrukcijom u istoriji“.



a



b

Slika 1.7. a) Spomenik „zmaju“ u Klagenfurtu („prva paleontološka rekonstrukcija u istoriji“). b) Rogovi „jednoroga“ (narvala).

Drugi ostaci „zmajeva“ povezani su sa ostacima pećinskog medveda, koji su nalaženi u velikom broju širom srednje Evrope. Među mnogim pećinama u kojima su otkrivene „zmajeve kosti“ je i



# 1. Uvod

---

čuvena Drachenhöhle („Zmajeva pećina“) kod Miksnica u Austriji, koju je istražio Otenio Abel. Ova pećina je sadržala ostatke hiljada pećinskih medveda i na kartama iz 17. veka je označena kao mesto gde se zmajeve kosti sakupljaju u medicinske svrhe.

Osim „zmajevih“ kostiju, u medicinske svrhe su se koristile i kosti „jednoroga“, čiji je glavni izvor takođe bio pećinski medved, ali i spiralno uvijene kljove narvala (slika 1.7b).

Ipak, uporedno proučavanje kostiju polako počinje da nadvladava maštovita mitološka objašnjenja. U početku, naravno, proćavanja su usmerena prema savremenim životinjama, koje su dostupnije. Nastaju takozvani „kabineti kurioziteta“ (slika 1.8), preteće današnjih muzeja, u kojima bogati i obrazovani pojedinci, često kraljevi i vladari, sakupljaju zanimljive predmete: od antičkih skulptura, preko fosila, minerala i drugih prirodnih objekata.

U drugoj polovini XVII veka dolazi do značajnog napretka u oblasti Uporedne morfologije fosilnih kičmenjaka zahvaljujući disekcijama životinja koje su obavljali neki naučnici, kao što su **Klod Pero** (1613-1688) u Francuskoj i **Edvard Tajson** (1649-1708) u Engleskoj. Na taj način životinjsko telo najzad postaje predmet ozbiljnih proučavanja. To je dovelo do boljeg poznavanja građe mnogih vrsta kičmenjaka, i odbacivanja ideje da su kosti koje su nalažene po Evropi pripadale džinovskim ljudima. Kada su 1688. godine nađene ogromne kosti u Vitorčijanu (Italija), anatom **Kampini** je odlučio da ih uporedi sa kostima savremenog slona iz zbirke porodice Mediči u Firenci. Otkrio je da su poređene kosti veoma slične, i zaključio da većina ostataka „džinovskih ljudi“ iz italijanskih zbirki pripada slonovima.



Slika 1.8. Kabinet kurioziteta iz XVI veka.

Ideja da su fosilne kosti pripadale stvarnim životinjama koje su nekada živele, postaje prihvatljiva sve većem broju naučnika, iako im nije uvek jasno o kakvim životinjama je reć. Tako su 1663. godine kosti nađene u krećnjaćkom kamenolomu kod Kvedlinburga, koje su

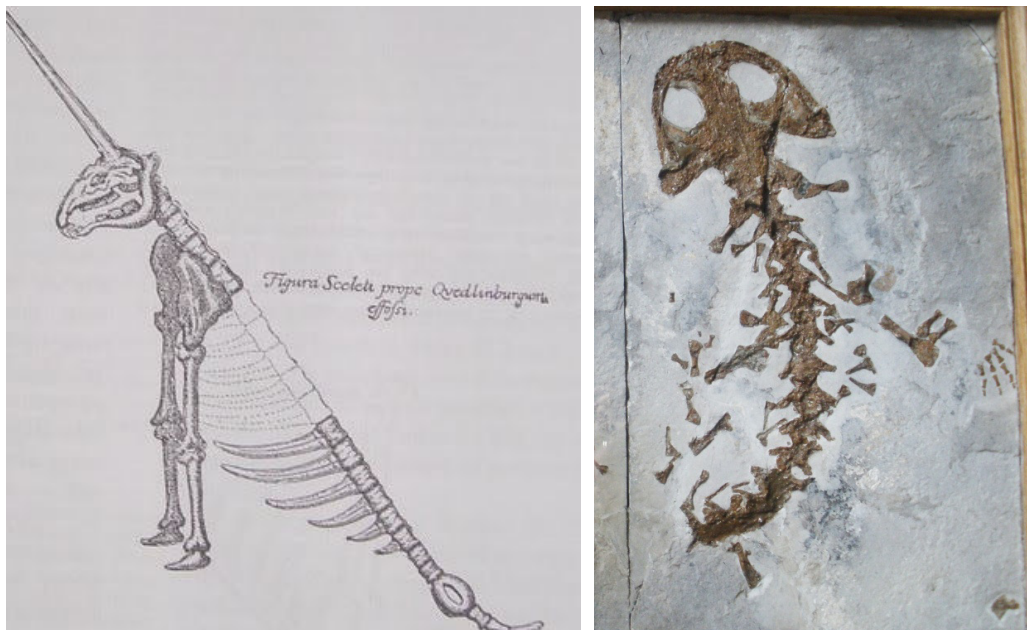
# 1. Uvod

---

pripadale mamutu, a možda i runastom nosorogu, izazvale veliku pažnju naučnika. Među zainteresovanim je bio i čuveni **Oto fon Gerike** (1602-1686), gradonačelnik Magdeburga i izumitelj vakuumske pumpe. On je napravio rekonstrukciju na osnovu nađenih kostiju (slika 1.9a) i poslao je filozofu **G. V. Lajbnicu** (1646-1716). Ta ilustracija se pojavila u Lajbnicovom delu "Protogea", koje je štampano posthumno. Ilustracija jasno pokazuje koliko je Gerike bio pod uticajem priča o jednorogu, jer je glava životinje nalik na konjsku, nosi rog na čelu, a zadnjih nogu uopšte nema.

Iako su stara „mitska“ objašnjenja fosilnih kostiju polako zamenjivana modernijim konceptima tokom 18. veka, kao što vidimo, ona su još dugo opstajala i teško se povlačila pred novim naučnim pogledima.

Koliko je poznavanje skeleta kičmenjaka bilo slabo, vidi se po tome što **Johan Jakob Šojhcer** 1726. opisuje fosil salamandra (slika 1.9b) kao čoveka stradalog u Potopu, i ova odredba godinama nije osporena, sve dok 1811. Kivije nije najzad tačno odredio navedeni skelet. Kada je **Konijers** 1679. godine pronašao u Engleskoj ostatke mamuta i opisao ih kao drevnog slona, doživeo je ismevanje, jer su se svi pitali – otkud slonovi u Engleskoj? (Zanimljivo je da je Konijers, kao apotekar, verovatno lepo zarađivao prodajući lekove od jednorogove kosti, čije postojanje niko nije osporavao.)



a

b

Slika 1.9. a) Gerikeova rekonstrukcija mamuta. b) *Andrias scheuchzeri*.

S razvojem anatomskog znanja, sa rastom fosilnih zbirki i objavljivanjem opisnih kataloga, polako postaje moguće ne samo da se odbace stare priče o zmajevima i džinovima, već i da se pokuša da se identifikuju životinje čiji su fosilni ostaci nađeni u stenama. Ovo je brzo dovelo do teorijskih teškoća, jer su mnoge od ovih životinja pripadale egzotičnim vrstama koje se više ne

# 1. Uvod

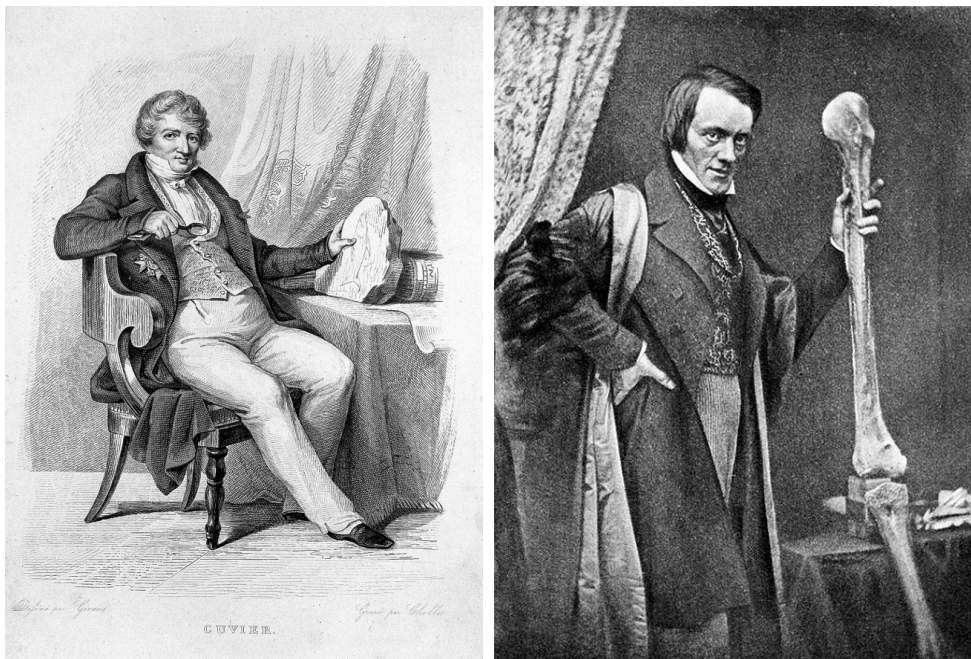
---

mogu naći u umerenoj klimi Evrope, ili je bila reč o potpuno nepoznatim oblicima koji danas nemaju žive srodnike.

Od tog perioda počinje debata o izumiranju.

Postojanje izumrlih životinja do tada niko nije ozbiljno uzimao u razmatranje, jer je, prvo, protivrečilo Bibliji (izumiranje bi dokazalo, ili da Božje Stvaranje nije bilo savršeno, čim su neke životinje izumrle; ili da se Bog predomislio, pa uništio neke od njih), a drugo, jer nije bio dobro proučen životinjski svet, i smatralo se da mnoga stvorenja koja se nama čine nepoznatima možda i dalje negde žive, još neotkrivena. Čak se i američki predsednik **Tomas Džeferson** (1743-1826), inače paleontolog-amater, kada je poslao Luisa i Klarka na čuvenu ekspediciju istraživanja Zapada (1804-1806), potajno nadao da će tamo naći mastodone!

Sve te dileme, protivrečnosti i sumnje razrešio je **Žorž Kivije** (1769-1832) (slika 1.10a), koga nazivamo ocem Upporedne morfologije, jer je od nje napravio ozbiljnu naučnu disciplinu. On je to najpre učinio svojim radom o fosilnim slonovima, u kojem je uporedio savremene slonove sa fosilnim mamutima i mastodonima, i prvi jasno dokazao da su neke životinje čiji se ostaci nalaze u fosilnom stanju – izumrle. Kivije je to mogao utvrditi jer je posedovao ogromno znanje o savremenim i fosilnim kičmenjacima, zahvaljujući fosilnom materijalu koji su mu sa svih strana sveta slali u Pariz.



**a** **b**  
Slika 1.10. a) Žorž Kivije. b) Ričard Oven.

Kivije je takođe bio tvorca Funkcionalne morfologije. Pošto su delovi tela i njihove funkcije neraskidivo povezani, tvrdio je da se organizmi moraju shvatiti kao funkcionalne celine. Određeni delovi uvek idu zajedno, a drugi se međusobno isključuju; zato je broj načina na koji se ti delovi mogu kombinovati u organizam predvidljiv. Nazvao je to *zakonom korelacije*. To je

# 1. Uvod

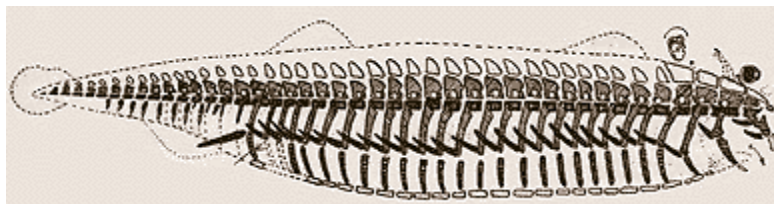
---

razlog zbog kojeg je moguće na osnovu građe jednog dela (kosti) rekonstruisati ostatak tela, što je Kivije uspešno demonstrirao kada je pred publikom izvadio iz stene fosilnog torbara, predvidevši, na osnovu donjovilične kosti, koja je jedina bila vidljiva na površini, kako će izgledati ostatak skeleta.

Delovi organizma, po Kivijeu, podsećaju na delove mašine, jer obavljaju određenu funkciju. Zato, ako bi se neki deo izmenio, funkcija se ne bi obavljala i životinja bi stradala, pa je Kivije zbog toga smatrao da evolucija vrsta nije bila moguća. Životinje su, po njemu, izumirale jer su se tokom Zemljine istorije dešavale razne katastrofe, i to u nekoliko navrata.

Drugi veliki pionir Uporedne morfologije iz XIX veka bio je **Ričard Oven** (1804-1892) (slika 1.10b), čuveni britanski anatom i paleontolog koji je među prvima proučavao dinosaure i dao naziv čitavoj ovoj grupi izumrlih gmizavaca. On je razvio dva važna koncepta Uporedne morfologije – *homologiju*, koja ukazuje na zajedničko poreklo i *analogiju*, površnu sličnost organa usled obavljanja iste funkcije.

Iako je bio protivnik Darwinove teorije evolucije, nije mogao da opovrgne da, na primer, prednje noge različitih sisara imaju isti tip građe. Zašto? Po Ovenovom mišljenju zato što postoji *arhetip* - osnovni, *idealni* plan ili nacrt, po kome su „izgrađeni“ svi kičmenjaci. Po njegovom shvatanju arhetip nije zajednički predak, već idealna, božanska, platonska Ideja. Oven ga je zamišljao sličnim amfioksusu (slika 1.11). Tek su posebne potrebe koje je nametnuo različit način života kod pojedinih vrsta životinja dovele do promena u odnosu na taj osnovni arhetip. Prema tom gledištu, članovi svake velike grupe životinja su izgrađeni po istom osnovnom planu.



Slika 1.11. Ovenov *arhetip* kičmenjaka.

Od sredine XIX veka, zahvaljujući pionirskim radovima Kivijea i Ovena, kao i teoriji evolucije **Darvina** i **Volasa**, te sve brojnijim paleontološkim otkrićima širom sveta, Uporedna morfologija fosilnih kičmenjaka se sve više razvija i postaje prava naučna disciplina.

## **Definicija skeleta. Skelet kod beskičmenjaka**

Životinjski skelet je sistem organa koji, zajedno sa mišićima, služi potpori, zaštiti i kretanju. Za paleontologa, skelet je najvažniji deo životinje, jer se najčešće samo on sačuva u fosilnom stanju. Izgrađen je od čvrstih, mineralizovanih tkiva, što olakšava njegovu fosilizaciju.

Glavni tipovi skeleta su: hidrostatički, egzoskelet i endoskelet.

**Hidrostatički skelet** se javlja kod raznih vrsta crva i mekušaca, oblika sa mekim telom koje se oslanja na tečnost pod pritiskom. Hidrostatički skelet je obično izgrađen od cilindra ili cevi sačinjenih od mekog tkiva, i ispunjenih vodom. Kontrakcijom mišića koji okružuju skelet

# 1. Uvod

---

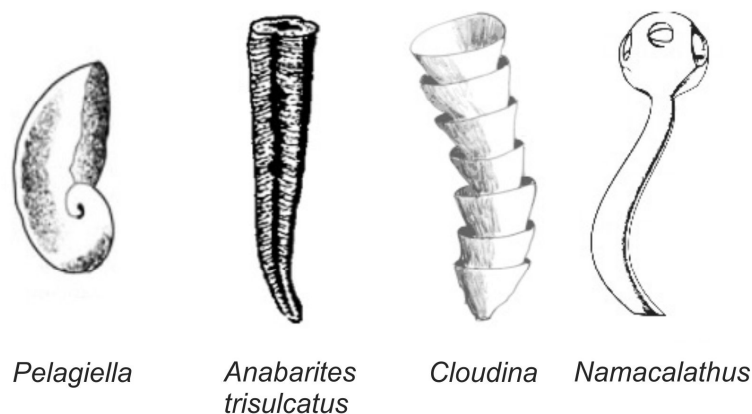
povećava se pritisak, a samim tim i dužina tela. Prednost ovog skeleta je što olakšava kretanje u vodi, provlačenje kroz pukotine i skrivanje, lakše se isceli ako dođe do povrede a iscurila tečnost se lako može obnoviti. Loše strane su što ne predstavlja dovoljnu zaštitu za unutrašnje organe, što ne podržava složene ekstremitete i što mu je potreban stalan pristup vodi da bi se tečnost dopunjavala.

**Egzoskelet** ili spoljašnji skelet nalazi se na spoljašnjoj strani tela, kao oklop, i okružuje i štiti meke organe koji se nalaze unutar tela. Pravi egzoskelet se javlja kod zglavkara, gde se često naziva **kutikula** (mekušci takođe luče spoljašnju ljušturu, ali se ona ne smatra pravim egzoskeletom, pošto tu funkciju već vrši hidrostatički skelet). Kutikula je izgrađena od hitina, materije slične celulozi. Iako lagan, hitin je veoma jak pa pruža životinji zaštitu, a sprečava i gubitak tečnosti iz tela. Ponekad je hitin ojačan drugim organskim sastojcima ili kalcijumom. Egzoskelet se obično sastoji iz povezanih delova, lakih, tankih i šupljih cevčica. Životinje koje imaju egzoskelet obično su malih dimenzija.

**Endoskelet** ili unutrašnji skelet imaju kičmenjaci i bodljokošci. To je pravi endoskelet, koji je mezodermalnog porekla i sastoji se od mineralizovanog tkiva. Osim toga, neka vrsta endoskeleta može se javiti kod izvesnih sunđera i mekušaca (belemniti, sipe).

Najstariji organizmi nisu imali skelete. Prve životinje iz tzv. Edijakara faune imale su meko telo i sačuvane su samo u izuzetnim slučajevima, u vidu otisaka. Ipak i u ovo doba su neki organizmi imali skelet, kao npr. *Cloudina*.

Prve fosilne ljušture se javljaju u većem broju od donjeg kambrijuma (pre oko 542 miliona godina). Ovaj događaj je poznat pod imenom „kambrijska eksplozija“, jer se iznenada, širom sveta, u fosilnom stanju pojavljuju mnoge grupe životinja sa čvrstim skeletom. Najpre su to bili sićušni (milimetarskih dimenzija) skeletni elementi u vidu cevčica, iglica, konusa, sklerita i ljušturica neizvesne taksonomske pripadnosti, koji se često nazivaju SSF - „small shelly fauna“ ili „sitna ljušturasta fauna“ (slika 1.12). Pre oko 521 milion godina javljaju se prvi potpuno sačuvani skeleti životinja koje možemo prepoznati, kao što su trilobiti.



Slika 1.12. „Sitna ljušturasta fauna“.

# 1. Uvod

---

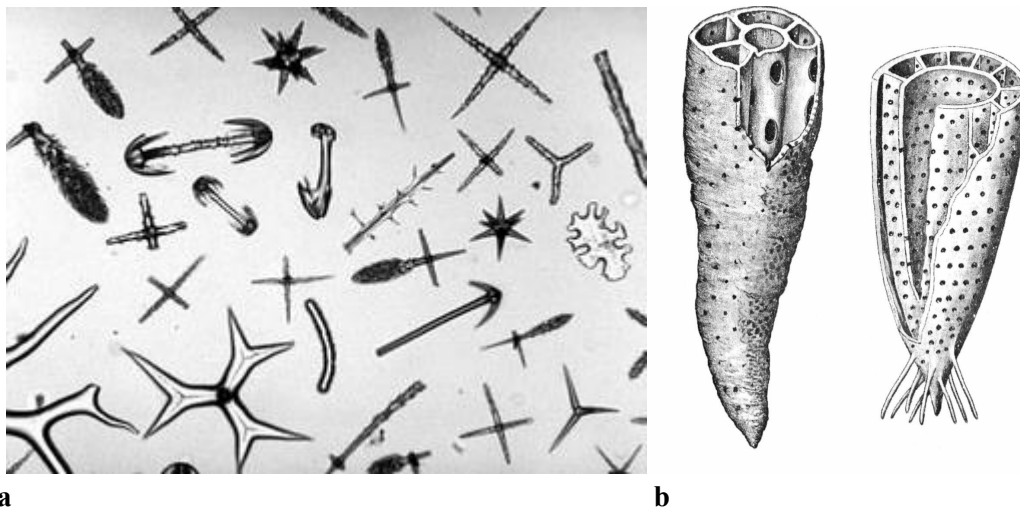
Ovi rani skeleti i ljuštore bili su izgrađeni od istih materijala koji i danas učestvuju u građi skeleta: kalcijum-karbonata, kalcijum-fosfata i silicije.

Smatra se da je uzrok pojave skeleta bio promena hemijskih osobina morske vode - povećanje količine karbonata i kiseonika, čime su životinje dobile velike količine materijala potrebnog za izgradnju zaštitnih struktura i pojava predatora, kojih do tada, u prekambrijumu, nije bilo. Cepanje jedinstvenog superkontinenta stvara veću površinu plitkovodnih šelfova i više hranljivih materija (naročito fosfora - većina fosila iz tog perioda ima fosfatne ljuštore).

Ovde ćemo ukratko opisati najvažnije tipove i oblike skeleta koji se javljaju kod raznih grupa beskičmenjaka.

Mnogi **sunderi** imaju skelet. Skelet može biti izgrađen od želatinaste mase, od organskog materijala (spongina) ili od kalcijum-karbonatnih ili silicijskih iglica (spikula, slika 1.13a), koje se mogu povezati i formirati kompaktan skelet. Karbonatne spikule iz donjeg kambrijuma spadaju među najstarije poznate ostatke životinja.

**Arheocijati**, stratigrafski važna (donjokambrijska) grupa sundera, su imali karakterističan porozni skelet od kalcijum-karbonata (slika 1.13b). Skelet se sastojao od jednog ili češće dva konusa, koji su gradili unutrašnji i spoljašnji zid i nalazili se jedan unutar drugog, i korenaste drške kojom su se pričvršćivali za dno. Unutrašnji i spoljašnji zid su bili spojeni vertikalnim, radijalno raspoređenim pregradama – septama (zidovi i septe su perforirani brojnim porama). Između zidova se nalazio međuprostor koji se naziva interval.



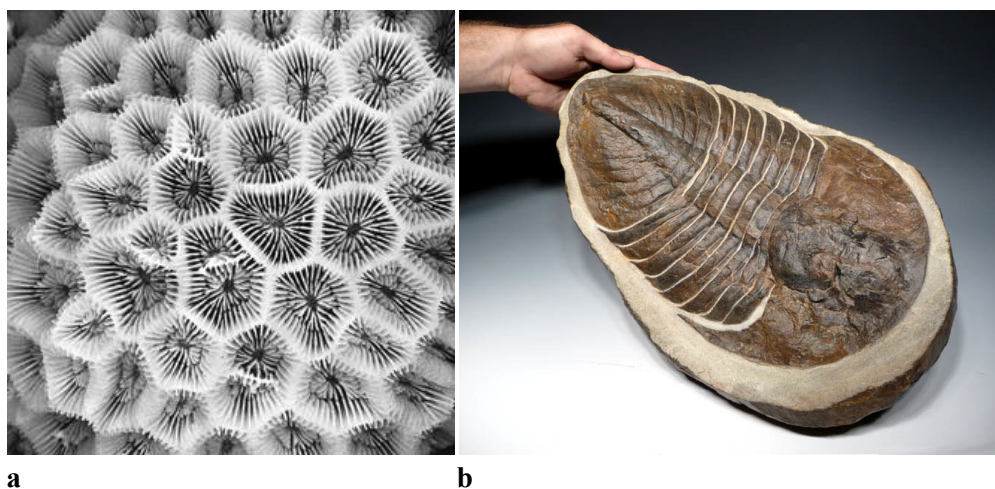
Slika 1.13. a) Spikule sundera. b) Arheocijati.

**Dupljari** najčešće nemaju čvrst skelet, osim **koral**a. Kod koral, meki bazalni delovi polipa luče aragonitsku čašicu ili koralum, koja je kratka i u obliku roga. Spoljašnji rožni deo koraluma pokriven je tankom kalcijum-karbonatnom prevlakom – epitekom, koja se prostire od vrha do gornjeg dela, gde se mogu videti unutrašnji skeletni elementi koral. Unutrašnji skeletni elementi mogu biti vertikalni (septe) i horizontalni (tabule i disepimenta). Usamljeni koralni su najčešće u

# 1. Uvod

obliku povijenog roga, a mogu biti i cilindrični, piramidalni, crvoliki, ili kalceolidni (u obliku konične papučice sa poklopcem). Kod kolonijalnih koralala (slika 1.14a) zajednički skelet (koralum) se stvara aktivnostima mnogobrojnih polipa od kojih svaki stvara svoj koralit.

Najvažnija opšta osobina **zglavkara** je prisustvo čvrstog spoljašnjeg omotača – egzoskeleta (slika 1.14b) i zglavkastih nožica koje služe za kretanje i ishranu. Kutikula egzoskeleta je izgrađena od hitina koji je često ojačan kalcijum-karbonatom ili kalcijum-fosfatom, pa se lako očuva u fosilnom stanju. Kutikula egzoskeleta predstavlja jedan od glavnih razloga evolucionog uspeha zglavkara. Ona štiti životinju od predatora, štiti meko telo od preteranog uticaja spoljašnje sredine, ali omogućava regulaciju temperature i osmotskog pritiska i obezbeđuje mesto za pričvršćivanje unutrašnjih mišića koji omogućavaju kretanje. Skelet obavlja svaki segment (i svaki segment nožica) posebno; egzoskeletni elementi pojedinih segmenata tela nazivaju se skleriti. Između sklerita se nalazi mekana, savitljiva, nemineralizovana kutikula koja omogućava savijanje tela.



Slika 1.14. a) Kolonijalni koral. b) Zglavkar (trilobit).

**Mekušci** čine grupu organizama koji imaju ljušturu izgrađenu od kalcijum-karbonata, veoma različitog oblika.



Slika 1.15. Razne vrste puževa.

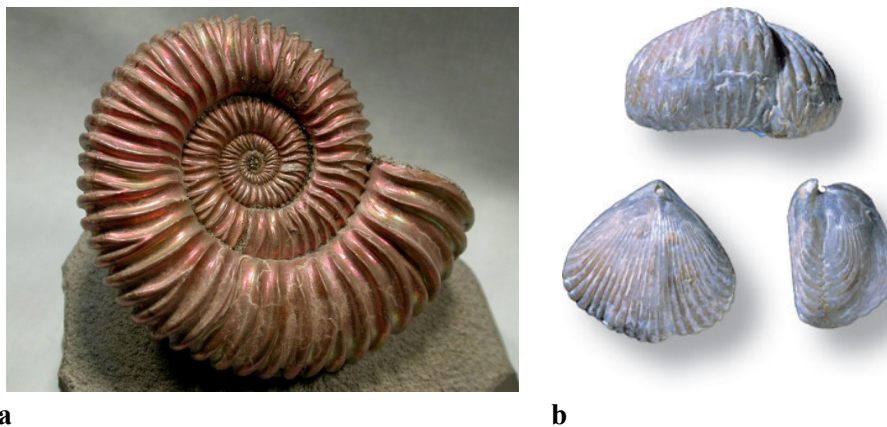
# 1. Uvod

---

Ljuštura **puževa** (slika 1.15) obično predstavlja izduženu koničnu cev (retko pregrađenu septama), koja se može savijati na razne načine – u jednoj ravni (planispiralno) ili u prostoru (turbospiralno). Oblik ljušture najčešće je koničan, kapast, tornjast, nepravilan... U fosilnom stanju se ponekad može naći i ovalni poklopac ljušture puževa – operkulum.

**Školjke** imaju kalcijum-karbonatnu ljušturu sačinjenu od dva približno jednaka kapka spojena dorzalno bravom. **Rudistne školjke** imaju krupne ljušture, sa uvećanim donjim kapkom koničnog oblika i malim gornjim kapkom koji izgleda kao poklopac.

Ljuštura **cefalopoda** može biti spoljašnja ili unutrašnja sa komorama koje su spojene sifonom. Sifon je ispunjen vazduhom, što im omogućava plutanje. Ljuštura je najčešće prava ili spiralno uvijena. **Nautiloidi** imaju jednostavnu spoljašnju ljušturu izdijeljenu na komore, koja može biti prava ili savijena. Životinja živi u poslednjoj (stambenoj) komori. Pregrade između komora nazivaju se septe; šavovi između susednih komora su jednostavne građe (za razliku od amonitskih). **Amoniti** imaju spoljašnju ljušturu izdijeljenu na komore, koja je uvek savijena u manji ili veći broj zavojaka, najčešće planispiralno (slika 1.16a). Šavovi između komora (lobne linije) su složene građe.



Slika 1.16. a) Amonit. b) Brahiopod.

Ljuštura **belemnita** je unutrašnja, izgrađena od kalcijum-karbonata i može se podeliti na tri dela: rostrum – robustni zadnji deo izgrađen od čvrstog kalcita; ovaj deo se najčešće sačuva u fosilnom stanju; u obliku je metka, koplja ili cilindričan; fragmokon – konični deo izdijeljen na komorice koji povećava plovnost, ima sifon i uvlači se u rostrum; i pro-ostrakum, jezičasti nastavak fragmokona koji nosi stambenu komoru; tanak i krt, izgrađen od rožne materije slabo mineralizovane aragonitom.

Ljuštura **brahiopoda** je kalcijum-karbonatna ili organsko (hitinsko)-fosfatna. Meko telo zaštićeno je sa dva kapka – dorzalnim i ventralnim (slika 1.16b). Ventralni kapak je najčešće veći i ispupčen, a dorzalni manji i ravan ili udubljen. Osim spoljašnjeg skeleta, postoji i unutrašnji skelet koji sačinjavaju brava (sastoji se od jama na dorzalnom kapku i zubića na ventralnom) i podupirači ručica (brahijalni skelet) na unutrašnjoj strani dorzalnog kapka.



# 1. Uvod

**Bodljokošci** imaju unutrašnji skelet (endoskelet) sa petozračnom simetrijom, izgrađen od kalcita i male količine magnezijum-oksida. Skelet se sastoji od niza poroznih kalcijum-karbonatnih pločica koje su međusobno spojene, tako da grade čvrst oklop (osim kod holoturija – morskih krastavaca). U sastav skeleta ulaze i bodlje (sekundarni skelet) koje se pričvršćuju za glavni skelet preko zglobnih jama.

Skelet **morskih ježeva** je poluloptastog, koničnog, srcastog ili ovalnog oblika, i gradi ga 10 uzdužnih nizova karbonatnih pločica (5 ambulakralnih i 5 interambulakralnih), koji se razilaze od oralne strane i sastaju na aboralnoj. Svaka pločica predstavlja jedan kristal kalcita. Bodlje mogu biti mikroskopski sitne, pa do džinovskih (30 cm) dimenzija. Različitog su oblika (loptaste, cilindrične, lepezaste, u obliku buzdovana itd.). Osnovne funkcije bodlje su odbrana i kretanje. U fosilnom stanju se uglavnom nalaze izolovane bodlje.

Skelet **morskih zvezda** se sastoji od 5 krakova koji se razilaze sa centralnog diska (slika 1.17a). Usta se nalaze sa donje strane tela, a anus sa suprotne (aboralne). Skelet se posle smrti brzo raspada, tako da su ostaci kompletnih morskih zvezda retki u fosilnom stanju, osim u lagerštatima.

**Morski krastavci** nemaju jedinstven karbonatni skelet kao ostali ehinodermati, već im je telo meko i pokriveno kožom. Skelet se kod većine oblika sastoji od mikroskopskih kalcitskih pločica – sklerita (slika 1.17b), koji su razbacani po telu i mogu biti raznih oblika (točka, sidra, štapića, krsta itd.).



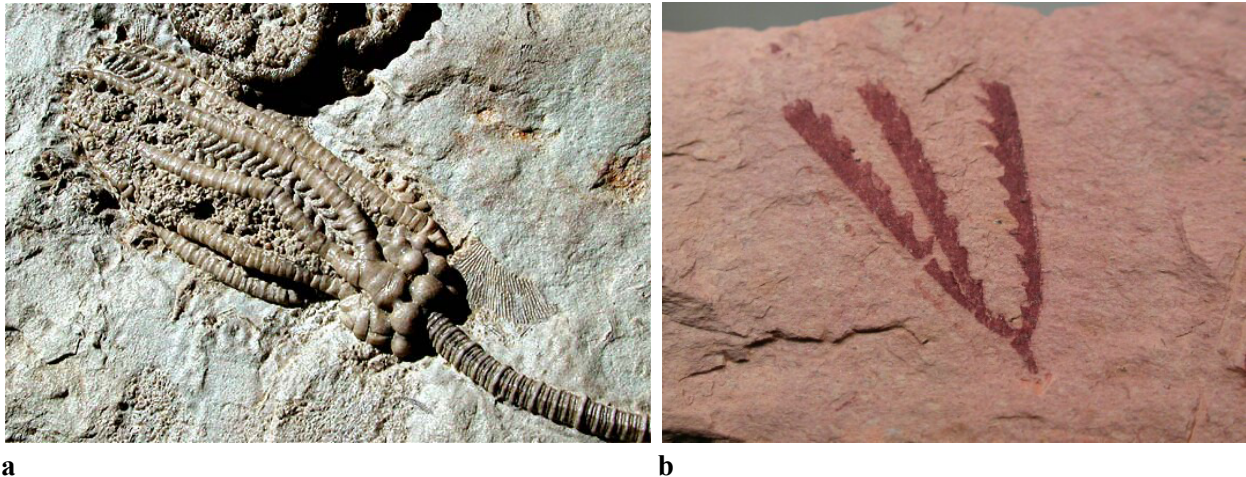
**a** **b**  
Slika 1.17. a) Morska zvezda. b) Skleriti morskih krastavaca (pod mikroskopom).

**Morski krinovi** liče na cvet, jer im se telo sastoji od drške i krune (slika 1.18a) koja obuhvata čašicu sa razgranatim pipcima (ručicama). Čašica se sastoji od većeg broja kalcijum-karbonatnih pločica, i može biti loptasta, konična, tanjirasta... Ručice su retko proste i tada ih ima samo pet, a češće se granaju i imaju veći broj grančica. Izgrađene su od pločica koje se zovu brahijalija. Drška je izgrađena od međusobno jednakih članaka (trohita). Ona se na različite načine pričvršćuje za morsko dno (pomoću korenastih nastavaka, „lengera”, spiralnim uvijanjem oko predmeta...). Članci mogu biti različitog oblika - okrugli, eliptični, petougao, zvezdasti...

# 1. Uvod

---

Skelet **graptolita** je organskog porekla – izgrađen je od kolagena. Graptolitska kolonija zove se rabdozom (slika 1.18b), i ima razgranat, prav, dorzalno ili ventralno savijen oblik, oblik spirale, itd. Svaki rabdozom polazi od jedne male kupe (sikule), a onda se komore redaju u jednom ili više nizova grana, sačinjenih od teka. U svakoj teki se, za života, nalazila mala jedinka – zooid.



Slika 1.18. a) Morski krin. b) Graptolit.

## **Skelet kičmenjaka – poreklo, opšte osobine skeleta kod različitih klasa kičmenjaka**

Kičmenjaci čine samo 5% životinja (95% su beskičmenjaci) i imaju oko 66,000 savremenih vrsta. Ipak, kad u svakodnevnom govoru koristimo pojam „životinja“, obično mislimo na kičmenjake. Među kičmenjacima se nalaze neke od najkrupnijih i najsloženijih životinja. Njihova veličina, pokretljivost i inteligencija omogućavaju im da dominiraju svim ekološkim nišama u kojima se pojave. Može se reći da su prisutni u celoj biosferi, jer žive na kopnu, u slatkoj i slanoj vodi, ukopavaju se u tlo, a osvojili su i vazdušne prostore.

Kičmenjaci pripadaju kolu Chordata, grupi organizama koja se pojavila u donjem kambrijumu a odlikuje se prisustvom vezivnog organa, horde ili notohorde, tokom celog ili dela života. Kolo Chordata obuhvata tri potkola: Urochordata (plaštaši), Cephalochordata i Vertebrata (kičmenjaci).

Glavna odlika građe kičmenjaka je lobanjska čaura (*kranijum*) koja se formira oko mozga i čulnih organa. Kod najvećeg broja grupa postoje metamerno raspoređene skeletne tvorevine oko kičmene moždine - kičmeni pršljenovi (*vertebre*). Po njima su kičmenjaci dobili ime, iako bi možda bolje bilo da se zovu Craniota ili Craniata, jer pršljenove nemaju svi kičmenjaci, na primer današnje miksine, a verovatno ih nisu imali i neki fosilni oblici.

Skelet kičmenjaka je mezodermalnog porekla i izrađen je od sledećih tkiva: vezivnog, hrskavičavog i koštanog, od dentina i gleđi. Koštano tkivo, dentin i gleđ su jedinstvena tkiva kičmenjaka koja u svom sastavu imaju mineral hidroksiapatit. Ostala potporna tkiva (vezivno i hrskavičavo) postoje i kod nekih drugih grupa životinja.

# 1. Uvod

---

Osnovne komponente skeleta kičmenjaka su kožni i unutrašnji skelet (endoskelet).

Najprimitivniji hordati imaju skelet od vezivnog tkiva (hordu). Urohordati u odraslom stanju nemaju skelet, ali njihova larva ima hordu koja se kasnije, tokom života, gubi.

Smatra se da se rana evolucija kičmenjaka odigrala u morskoj vodi, i to verovatno u tri koraka. Prvi korak je obuhvatao pre-kičmenjake, koji su bili suspenzivori (hranili se materijama rastvorenim u vodi) i ličili na današnjeg amfioksusa. Oni su pomoću trepljica u ždreleu izdvajali hranljive materije iz vode koju su gutali. U drugoj fazi pojavile su se agnate, rani kičmenjaci koji nisu imali vilice, ali su imali mišićavu pumpu pomoću koje su usisavali vodu sa hranom (takođe su bili suspenzivori). Treći korak podrazumeva pojavu gnatostoma, kičmenjaka sa vilicama. Mišićava usta i vilice omogućili su aktivniji način života, veći izbor hrane pa su kičmenjaci najzad mogli da postanu grabljivci (Kardong 2011).

Prvi ostaci kičmenjaka potiču iz donjeg kambrijuma, iz čuvenog nalazišta Čengdžiang faune. To su *Myllokunmingia* i *Haikouichthys*, oblici stari 525 miliona godina. Oni su bili jednostavnog oblika, dugi oko 2,5-3 cm, nalik na amfioksusa, ali su imali glavu, a možda i pršljenove.

Skeletni sistem kičmenjaka će biti detaljno opisan u sledećem poglavlju. Ovde će biti date neke osnovne karakteristike skeleta kod različitih grupa kičmenjaka.

Najstariji kičmenjaci – **agnate** imaju hrskavičav skelet koji se sastoji iz horde, nepotpune lobanje (bez postotičkog dela) i bez vilica. Fosilni oblici su često imali spoljašnji koštani oklop, ali najčešće nisu imali parne ekstremitete (peraja).

**Ribe** imaju hrskavičav ili koštani skelet (slika 1.19), krljušti i peraja – parna i neparna. Među njima se izdvaja nekoliko grupa – Placodermi (oklopnjače) sa dobro razvijenim spoljašnjim koštanim oklopom, Acanthodii – sa većim brojem parnih peraja i jakim bodljama u svakom peraju, Chondrichthyes – ribe sa hrskavičavim skeletom i Osteichthyes – ribe sa koštanim skeletom (košljoribe).



Slika 1.19. Skelet ribe.

Kod plakodermi se često očuva masivan koštani oklop. Ove ribe su bile veoma česte u devonu. Od ajkula se najčešće očuvaju zubi i krljušti sa bodljicom, pošto im je unutrašnji skelet hrskavičav. Akantodije su poznate po ostacima bodlji iz peraja i zuba. (Naravno, postoje i izuzetni slučajevi kada su očuvana tela celih riba, pa stoga više znamo o njihovoj građi).

# 1. Uvod

---

Kosti košljoriba su česte u fosilnom stanju. One su znatno lakše od sisarskih, često imaju vlaknast ili drvenast izgled (površine su im grube, a ne glatke). Nepravilnog su oblika i pljosnate. U fosilnom stanju se najčešće nalaze brojni riblji pršljenovi, koji su udubljeni sa obe strane (spreda i pozadi) i obično nisu dovoljno karakteristični za određivanje vrsta.

**Tetrapodi** (kopneni kičmenjaci) imaju manje ili više okoštao skelet i parne ekstremitete (noge), prilagođene kretanju na kopnu. Skelet nogu je kod svih tetrapoda izgrađen prema istom osnovnom planu. Kosti mnogih tetrapoda su dovoljno karakteristične za preciznija određivanja – do nivoa roda ili vrste. Za razliku od riba, kod kojih se razlikuju samo trupni i repni pršljenovi, pršljenovi tetrapoda izgledaju različito, u zavisnosti od toga u kom se delu kičme nalaze.

Prva osobina koju uočavamo kod **ptičjih** kostiju je njihova mala težina. Kosti su šuplje (nemaju koštanu srž) i tanke, ali su iznutra ojačane trabekulama (slika 1.20); pneumatizovane, tj. ispunjene vazduhom. Kosti ptica imaju Haverzove kanale, ali nemaju osteone. Kosti lobanje nemaju šavove između sebe. Pršljenovi su sedlastog tipa, a neka rebra imaju kratke izraštaje na sebi.



Slika 1.20. Presek ptičje kosti.

Najvažnija osobina u skeletu **sisara** je prisustvo zuba koji se razlikuju po obliku i funkciji (kod ostalih kičmenjaka zubi su manje-više slični). Zato su nalasci izolovanih zuba kod sisara često dovoljni za određivanje vrste. Pršljenovi su zaravnjeni sa obe strane, a kosti nogu snažno razvijene i prilagođene različitim načinima kretanja.

## **Rezime poglavlja:**

Morfologija je biološka disciplina koja proučava oblik, veličinu i strukturu živih bića. **Uporedna morfologija** je naučna disciplina koja proučava osobine organizama različitih vrsta, poređenjem njihovih sličnosti i razlika. **Funkcionalna morfologija** proučava kako oblik organa zavisi od uloge koju taj organ obavlja. **Evolucionarna morfologija** proučava evolutivne promene oblika i funkcije.

**Homologi organi** su strukture koje su slične po obliku i embriološkom razvoju, ali obavljaju različitu funkciju. Oni nagoveštavaju zajedničko poreklo vrsta koje ih poseduju. Strukture koje funkcionišu na sličan način, ali se razlikuju morfološki i embrionalno, su **analogi organi**.

# 1. Uvod

---

**Žorž Kivije** (1769-1832) se smatra ocem Uporedne morfologije. On je uporedio savremene slonove sa fosilnim mamutima i mastodonima, i prvi jasno dokazao da su neke životinje izumrle. Drugi pionir bio je **Ričard Oven** (1804-1892), koji je razvio važne koncepte Uporedne morfologije – *homologiju* i *analogiju*.

**Hidrostatički skelet** se javlja kod oblika sa mekim telom koje se oslanja na tečnost pod pritiskom.

**Egzoskelet** se nalazi na spoljašnjoj strani tela. Pravi egzoskelet se javlja kod zglavkara, gde se često naziva kutikula. **Endoskelet** ili unutrašnji skelet imaju kičmenjaci i bodljokošci.

Skelet **sundera** može biti izgrađen od organskog materijala ili od kalcijum-karbonatnih ili silicijskih iglica (spikula). Usamljeni **korali** su najčešće u obliku povijenog roga. Kod kolonijalnih korala zajednički skelet se stvara aktivnostima brojnih polipa. **Zglavkari** imaju čvrst spoljašnji omotač izgrađen od hitina i zglavkaste nožice.

**Mekušci** imaju ljušturu izgrađenu od kalcijum-karbonata. Ljuštura **puževa** obično predstavlja izduženu cev, koja se savija na razne načine. **Školjke** imaju ljušturu od dva jednaka kapka spojena bravom.

**Nautiloidi** imaju jednostavnu spoljašnju ljušturu, koja može biti prava ili savijena. **Amoniti** imaju spoljašnju ljušturu izdijeljenu na komore, savijenu u manji ili veći broj zavojava. Ljuštura **belemnita** je unutrašnja, izgrađena od kalcijum-karbonata i u obliku metka.

**Bodljokošci** imaju unutrašnji skelet sa petozračnom simetrijom. Skelet **morskih ježeva** je poluloptastog, koničnog, srcastog ili ovalnog oblika, i gradi ga 10 uzdužnih nizova karbonatnih pločica. Skelet **morskih zvezda** se sastoji od 5 krakova koji se razilaze sa centralnog diska. **Morski krastavci** nemaju jedinstven skelet, već mikroskopske kalcijum-karbonatne pločice – sklerite. **Morski krinovi** liče na cvet, jer im se telo sastoji od drške i krune koja obuhvata čašicu sa razgranatim pipcima (ručicama).

Ljuštura **brahiopoda** je kalcijum-karbonatna ili organsko (hitinsko)-fosfatna, izgrađena od dva kapka. Ventralni kapak je najčešće veći i ispupčen, a dorzalni manji i ravan ili udubljen. Skelet **graptolita** je organskog porekla. Graptolitska kolonija zove se rabdozom i ima razgranat, prav ili spiralan oblik.

Fosilne **agnate** su često imale spoljašnji koštani oklop. **Ribe** imaju hrskavičav ili koštan skelet. Kod **plakodermi** se očuva masivan koštani oklop. Od **ajkula** najčešće nalazimo zube i krljušti. **Akantodije** su poznate po ostacima bodlji iz peraja i zuba. U fosilnom stanju su česti pršljenovi **košljoriba**.

**Tetrapodi** imaju manje ili više okoštalo skelet i parne ekstremitete (noge), prilagođene kretanju na kopnu. Kostu **ptica** su lake, šuplje i tanke. Najvažnija osobina skeleta **sisara** je prisustvo zuba koji se razlikuju po obliku i funkciji.

## 2. Skeletni sistem kičmenjaka

---

### 2. Skeletni sistem kičmenjaka

UVOD

VEZIVNI SKELET

HRSKAVICA – OPŠTE OSOBINE I GRAĐA

*Tipovi hrskavice*

KOST

*Razlike između kosti i hrskavice*

*Tipovi kostiju*

*Građa kosti*

*Sastav kostiju*

*Funkcije kostiju*

*Poreklo kostiju*

*Veza između skeletnih elemenata*

DENTIN

GLEĐ

CEMENT

DELOVI SKELETA KIČMENJAKA

### Uvod

Skeletni sistem kičmenjaka je mezodermalnog porekla i unutrašnji (za razliku od skeleta beskičmenjaka koji je najčešće spoljašnji). On daje telu kičmenjaka oblik, podupire njegovu težinu, obezbeđuje sistem poluga koji, zajedno sa mišićima, učestvuje u kretanju i štiti meke delove tela, kao što su nervi, krvni sudovi i unutrašnji organi. Pošto su čvrsti i mineralizovani, delovi skeleta prežive fosilizaciju bolje od mekih delova tela, tako da većina našeg znanja o izumrlim kičmenjacima potiče iz njihovih kostiju.

Skelet kičmenjaka izgrađen je od pet različitih tkiva:

- vezivnog (hordinog) tkiva
- hrskavičavog
- koštanog
- dentina
- gleđi i gleđolikih tkiva

U toku embrionalnog razvića skelet se najpre javlja u vezivnom obliku, a kasnije se zamenjuje prvo hrskavičavim, a zatim koštanim tkivom. Proces stvaranja skeletnih tkiva naziva se **sklerifikacija**. Sklerifikaciju pokreću ćelije koje se zajedničkim imenom nazivaju **skleroblasti**. Postoji više vrsta skleroblasta - **hondroblasti** daju hrskavicu, **osteoblasti** – kost, **odontoblasti** stvaraju dentin a **ameloblasti** – gleđ.

U prvoj fazi sklerifikacije nastaje organski matriks koji se sastoji od amorfne osnovne supstance, a u drugoj fazi dolazi do **mineralizacije**, odnosno formiranja minerala (najčešće hidroksiapatita, fosfata kalcijuma) unutar organskog matriksa.

Osnovni delovi skeleta kičmenjaka su **kožni skelet (egzoskelet)** i **unutrašnji skelet (endoskelet)**, koji se razlikuju po svom ontogenetskom i filogenetskom razvoju. Egzoskelet se formira unutar kože, pri čemu dermis gradi kost a epidermis – rožne tvorevine od keratina (detaljnije u Poglavlju 3). Endoskelet se formira duboko unutar tela, od mezoderma i drugih

## 2. Skeletni sistem kičmenjaka

izvora, a ne direktno od kože. Iako se donedavno smatralo da egzoskelet nastaje isključivo od neuralne kreste, savremeni eksperimenti kod riba iz grupe teleostea su pokazali da egzoskelet može biti i mezodermalnog porekla (Hirasawa & Kuratani 2015).

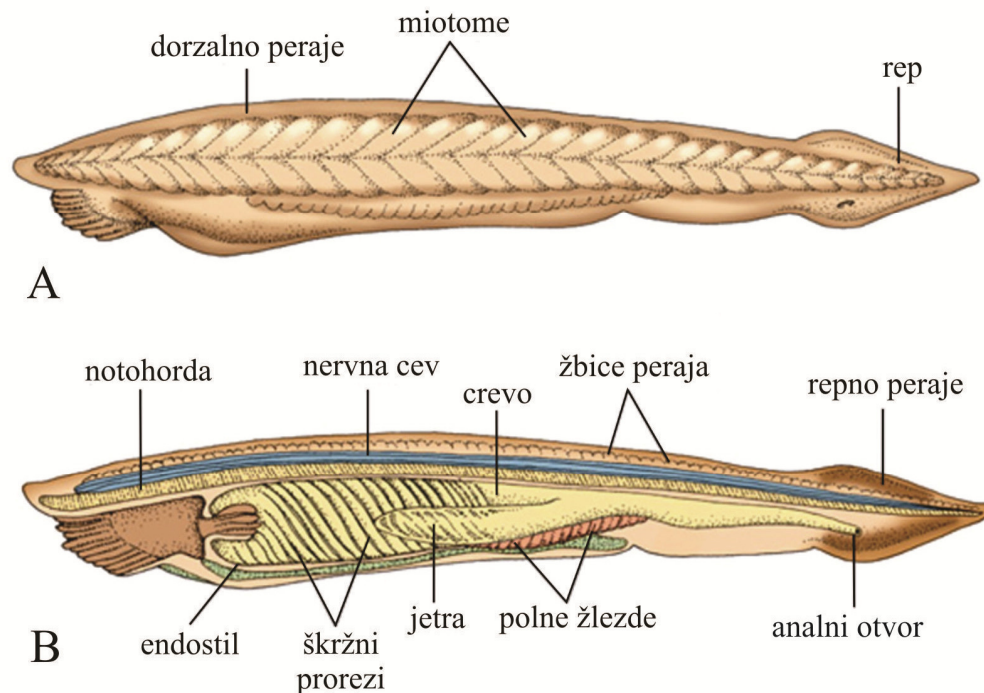
Tokom evolucije kičmenjaka većina kostiju iz egzoskeleta ostala je unutar kože, štiteći površinu tela. Primer su koštani oklop osteodermi („riba oklopnjača“) i krljušti riba. Druge kosti su se spustile dublje u telo, spajajući se sa hrskavicom i kostima endoskeleta i gradeći složene strukture. Zato je ponekad teško razdvojiti elemente endoskeleta i egzoskeleta.

### Veživni skelet

Veživni skelet kod kičmenjaka se obično javlja samo u ranim embrionalnim stadijumima razvoja (tokom celog života se javlja kod srodnika kičmenjaka, cefalohordata – npr. amfioksusa, vidi sliku 2.1).

Glavni deo veživnog skeleta čini **horda**.

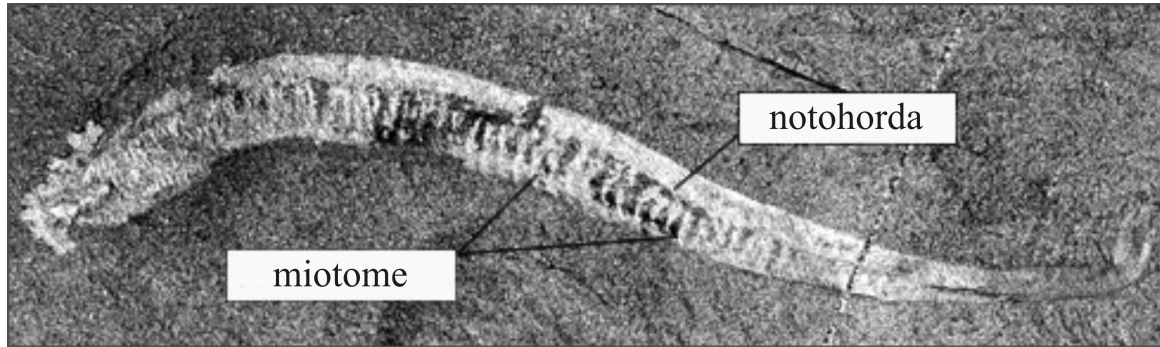
Veživne prirode su i membrane između snopova mišića, **miomera (miotoma)** i između leđne i trbušne muskulature, kao i membrane koje podupiru zid telesne duplje.



Slika 2.1. Građa amfioksusa.

Veživni skelet se javljao i kod najstarijih hordata (kao što je *Pikaia* iz srednjekambrijskih Berdžes škriljaca, Kanada, slika 2.2), što dokazuje da je on filogenetski stariji od hrskavičavog i koštanog skeleta. U fosilnom stanju očuva se izuzetno retko, na primer u lagerštatima.

## 2. Skeletni sistem kičmenjaka



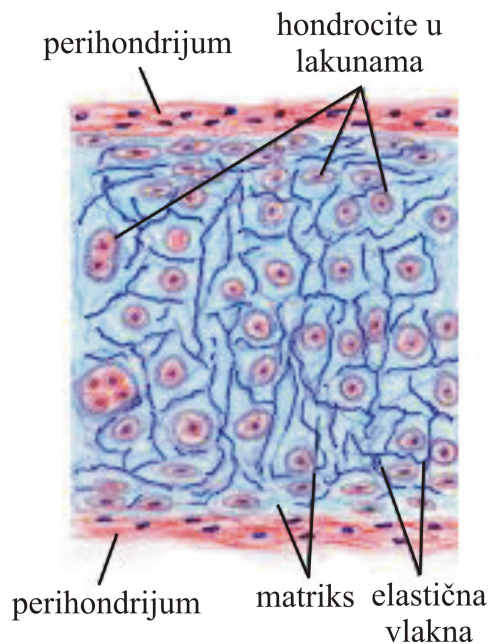
Slika 2.2. *Pikaia*.

### Hrskavica

#### **Opšte osobine i građa**

Hrskavica predstavlja potporno tkivo koje odlikuju čvrstina i elastičnost. Najveći deo hrskavice je mezodermalnog porekla.

Sastoji se od: (1) **ćelija hrskavice (hondrocita ili hondroblasta)** koje se nalaze u šupljinama (**lakunama**) međućelijske mase (slika 2.3), (2) **međućelijske (osnovne) mase (matriksa)** – amorfne mase proteina koja sadrži vlakna kolagena i (3) **omotača** od gustog vezivnog tkiva (**perihondrijuma**) koji formira hondrocite.



Slika 2.3. Građa hrskavice.

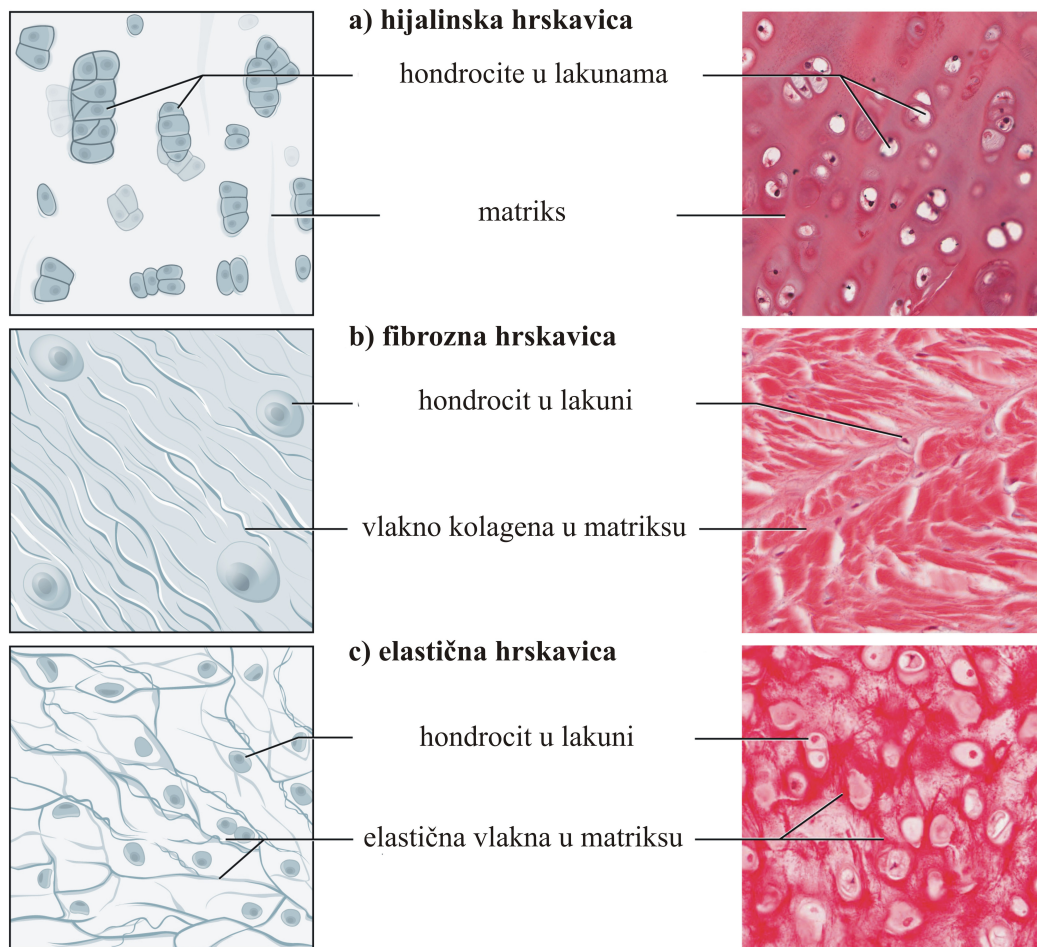


## 2. Skeletni sistem kičmenjaka

### Tipovi hrskavice

Postoje tri tipa hrskavice (slika 2.4):

- **hijalinska** (najzastupljenija u telu), koja se sastoji od velike količine homogene međućelijske materije i malo vlakana,
- **fibrozna (vlaknasta)** sadrži neelastična vlakna kolagena u osnovnoj masi i
- **elastična**, koja sadrži paralelno raspoređena elastična vlakna kolagena u osnovnoj masi.



Slika 2.4. Tipovi hrskavice.

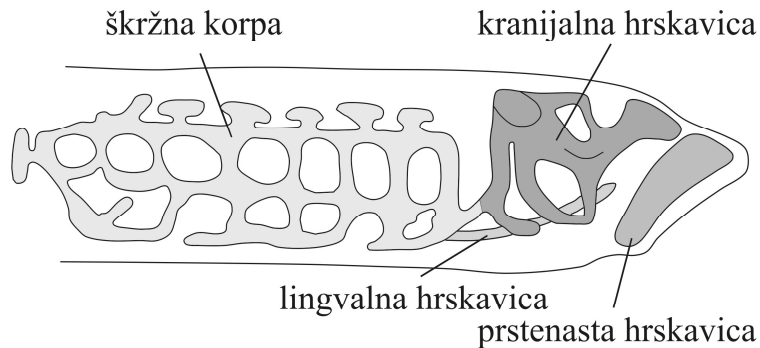
Hrskavica se javlja i kod nekih beskičmenjaka, ali je naročito karakteristična za kičmenjake. Hrskavica beskičmenjaka nikada nije mineralizovana.

Ona predstavlja osnovno potporno tkivo u embrionalnim i juvenilnim stadijumima razvoja kod većine kičmenjaka. Kod agnata (slika 2.5), hrskavičavih riba i nekih košljoriba (hrskavičavi ganoidi) ona čini osnovno skeletno tkivo i kod odraslih jedinki.

Hrskavica se retko očuva u fosilnom stanju, ali fosilni oblici sa hrskavičavim endoskeletom su nam ipak poznati, jer se mogu očuvati zubi i plakoidne krljušti ajkula, koštani oklopi bezviličnih

## 2. Skeletni sistem kičmenjaka

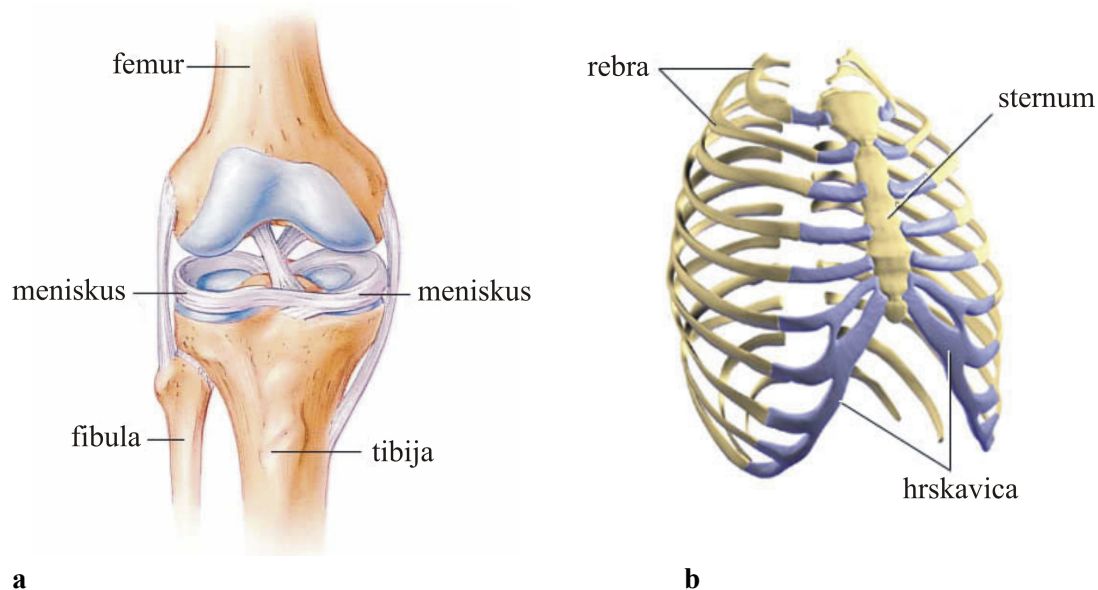
riba i plakodermi i ganoidne krljušti hrskavičavih ganoida. Takođe, pršljenovi i vilice kod ajkula, iako u osnovi izgrađeni od hrskavice, tokom života se mineralizuju, pa se mogu očuvati u fosilnom stanju.



**Slika 2.5. Građa skeleta kod savremenih agnata.**

Kod većine kičmenjaka tokom razvoja hrskavicu zamenjuje kost. Kod odraslih jedinki hrskavica se zadržava:

- na završecima kostiju koje formiraju zglob (slika 2.6a)
- između kičmenih pršljenova
- na mestima gde se rebra spajaju sa grudnicom (sternumom) (slika 2.6b)
- u dušniku i grkljanu, uhu i nosu.



**a** **b**  
**Slika 2.6. a) Hrskavica u zglobu kolena. b) Hrskavica u grudnom košu čoveka.**

## 2. Skeletni sistem kičmenjaka

---

### **Kost**

Kosti su čvrste telesne strukture koje grade najveći deo skeleta kod većine kičmenjaka. One su relativno lake, ali istovremeno jake i čvrste. Kod letećih kičmenjaka kosti su šuplje i ispunjene vazduhom, što im još više smanjuje težinu i olakšava letenje.

### **Razlike između kosti i hrskavice**

U sledećoj tabeli upoređene su glavne osobine kosti i hrskavice:

#### **Kost:**

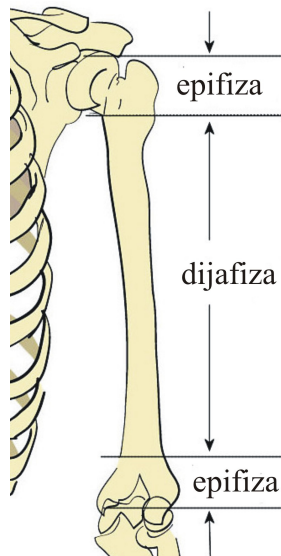
1. čvršća i elastičnija
2. veliki broj pokretno spojenih delova
3. raste po površini
4. glavno skeletno tkivo kod svih suvozemnih kičmenjaka

#### **Hrskavica:**

1. gipkija i plastičnija
2. delovi lako srastaju međusobno
3. raste celom masom
4. glavno skeletno tkivo samo kod nekih vodenih kičmenjaka

### **Tipovi kostiju**

Kosti mogu biti veoma raznolike po svom obliku, strukturi i veličini. Oblik kosti najčešće zavisi od funkcije koju ona obavlja u organizmu.



**Slika 2.7. Građa dugih kostiju.**

Postoji nekoliko glavnih tipova kostiju:

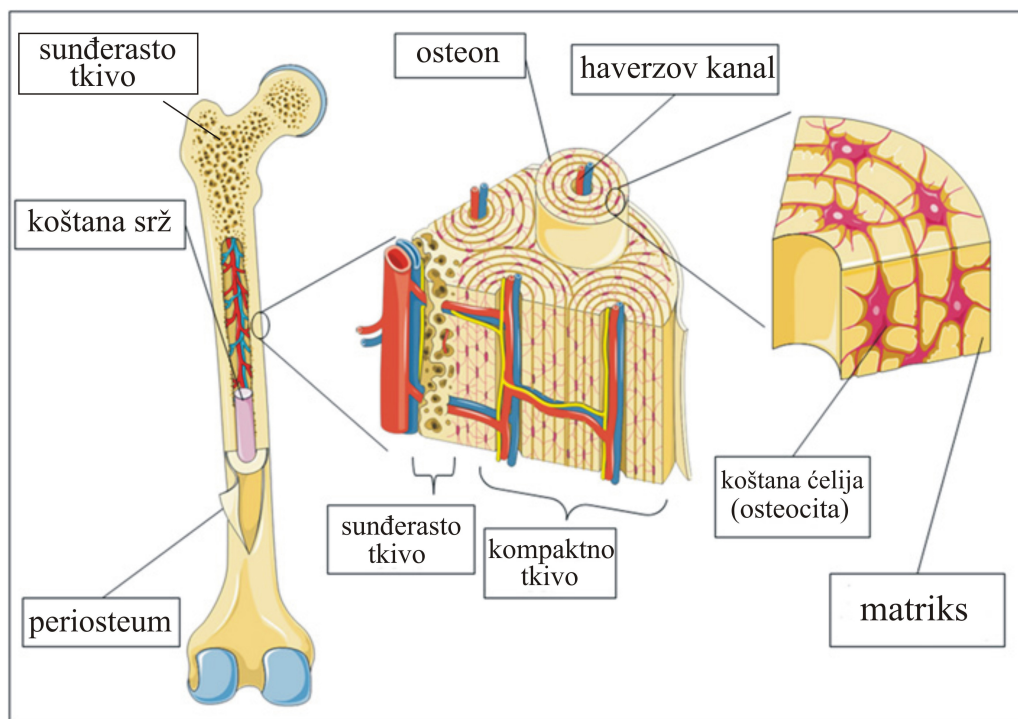
- **duge kosti** (nalaze se u ekstremitetima) na kojima razlikujemo **epifize** – zglobne delove i **dijafizu** – cilindrični deo između zglobova (slika 2.7). Dijafiza ima debelo kompaktno tkivo a tanak suđerasti deo (vidi „Građa kosti“); kod epifiza je obrnuto.
- **kratke** (kosti korena šake i stopala, kolena)
- **pljosnate** (lopatice, kosti lobanje, rebra) izgrađene uglavnom od suđerastog tkiva.
- **nepravilne** (pršljenovi, karlica).

## 2. Skeletni sistem kičmenjaka

Svaka kost ima specifičnu građu i sadrži elemente po kojima se razlikuje od drugih kostiju – zadebljanja, ispupčenja, grebene, žlebove – koji služe za povezivanje (zglobljavanje) sa drugim kostima, mišićima i ligamentima, kao i otvore za prolaz nerava i krvnih sudova. Izgled kostiju se menja tokom života jedinke, kao i usled različitih povreda ili oboljenja, a u izvesnim slučajevima moguće je razlikovati kosti mužjaka i ženke (polni dimorfizam). Kostii mladih jedinki se, osim po veličini, često razlikuju od odraslih po manje izraženoj skulpturiranosti. Pored toga, epifize mladih jedinki nisu srasle sa dijafizom, već predstavljaju posebne elemente skeleta, odvojene od dijafize hrskavicom.

Fosilne kosti mogu biti različitih boja (zavisno od uslova pod kojima su fosilizovane) i često su teže od savremenih kostiju. Možemo ih razlikovati od savremenih po tome što se paljenjem fosilne kosti ne dobija nikakav miris, dok paljenje savremene kosti daje neprijatan miris izgorjele kose.

### Građa kosti



Slika 2.8. Građa kosti.

Na poprečnom preseku jedne duge kosti možemo uočiti sledeće delove:

- **pokosnicu (periosteum)**, gusti sloj vezivnog tkiva na površini kosti u kome nastaju **osteoblasti** ili **osteocite** (koštane ćelije) koje luče osnovnu masu - **matriks** (slika 2.8). Osteocite su zvezdastog oblika, nalaze se u šupljinama i povezane su kanalima.

---

## 2. Skeletni sistem kičmenjaka

---

- **kompaktno tkivo** sa **Haverzovim kanalima** (kroz koje prolaze krvni sudovi i nervi). Osnovna funkcionalna jedinica kompaktnog tkiva je osteon. **Osteon** je cilindrična struktura koja okružuje Haverzov kanal i sastoji se od koncentrično raspoređenih lamela.
- **sunderasto tkivo** (nema Haverzove kanale i u njemu koštane ćelije nisu gusto zbijene kao u kompaktnom tkivu)
- šupljinu u kojoj se nalazi **koštana srž**.

Za razliku od hrskavice, koštano tkivo je snabdeveno krvnim sudovima.

Mikroskopska građa kostiju otkrivena je krajem 17. veka kada su engleski lekar Klopton Haverz (1691) i „otac mikroskopije“ Antoni van Levenhuk (1693) opisali sićušne cevčice koje prolaze kroz kosti i koje su (prema prvome od njih) kasnije nazvane Haverzovi kanali.

### Sastav kostiju

Kost je izgrađena od organske i neorganske komponente. Neorganska komponenta obrazuje se unutar i oko organskog matriksa izgrađenog od kolagena.

Kosti se sastoje od:

- 30% mase organske supstance – **oseina** (kolagena), koji je vlaknast i daje elastičnost kostima. Kolagen se javlja u vidu guste i relativno čvrste želatinaste mase.
- 70% neorganske supstance – kalcijum-fosfata (hidroksiapatit) i manje količine kalcijum-karbonata koji daju čvrstinu.

Sa starenjem se povećava učešće neorganske a smanjuje učešće organske materije, pa kosti postaju krte. Posle smrti jedinke, organska komponenta kostiju brzo se razlaže, dok neorganska može opstati tokom dužeg perioda bez većih promena. Izuzetak je kada kost bude podvrgnuta dejstvu hemijskih supstanci (na primer kiselina) koje rastvaraju kalcijum-fosfat.

### Funkcije kostiju

Oblik i građa kostiju zavise od njihove funkcije. Kosti mogu imati sledeće funkcije:

- štite unutrašnje organe
- daju oblik telu
- učestvuju u proizvodnji krvi (u koštanoj srži dugih kostiju nastaju krvna zrnca)
- deponuju minerale kalcijuma i fosfora (najčešće u vidu hidroksiapatita)
- pomažu pri kretanju, zajedno sa mišićima, tetivama i ligamentima
- vrše detoksikaciju (apsorbuju teške metale i druga štetna jedinjenja iz krvi)
- učestvuju u sprovođenju zvuka.

### Poreklo kostiju

Na osnovu porekla (načina postanka) izdvajamo dve vrste kostiju:

**Primarne** ili **zamenske** kosti nastaju okoštavanjem hrskavice, i to na dva načina:

- **endohondralnom osifikacijom**, pri čemu se hrskavica razlaže, a zatim se stvara koštano tkivo

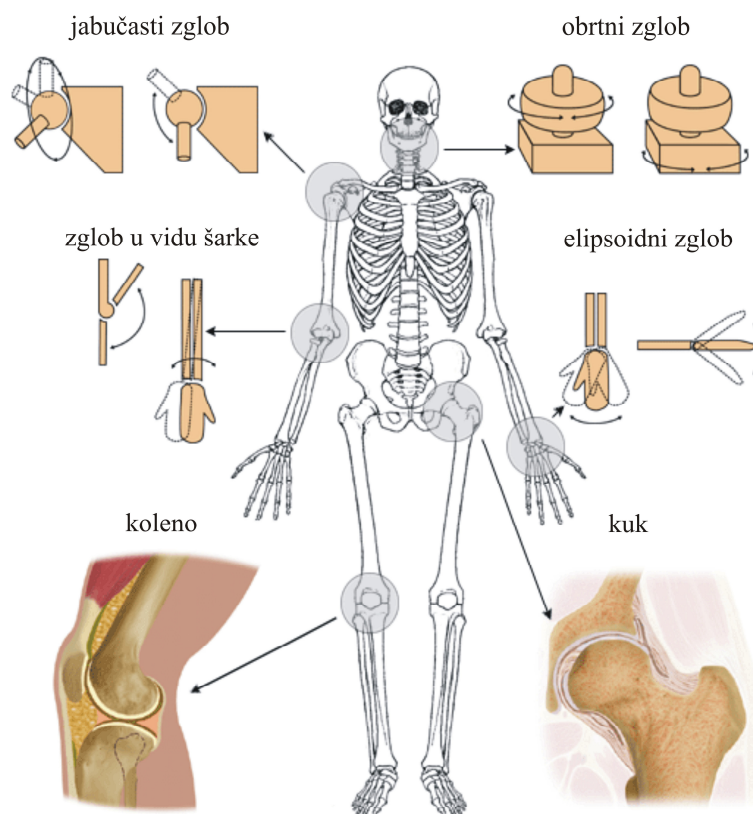
## 2. Skeletni sistem kičmenjaka

- **perihondralnom osifikacijom**, kada se koštani elementi stvaraju u vezivnom omotaču hrskavice (perihondrijumu).

**Sekundarne** ili **pokrovne** kosti nastaju direktnim okoštavanjem vezivnog tkiva, bez prolaska kroz hrskavičavu fazu. Ove kosti se spuštaju dublje u unutrašnjost tela, prepokrivaju delove hrskavičavog skeleta, koji bivaju potisnuti i nestaju.

### Veza između skeletnih elemenata

Mesto gde se spajaju dve ili više kosti naziva se **zglob**. Čine ga zglobne površine, zglobna čaura i zglobna šupljina. Zglob može biti pokretan (diartroza), delimično pokretan (amfiartroza) i nepokretan (sinartroza).

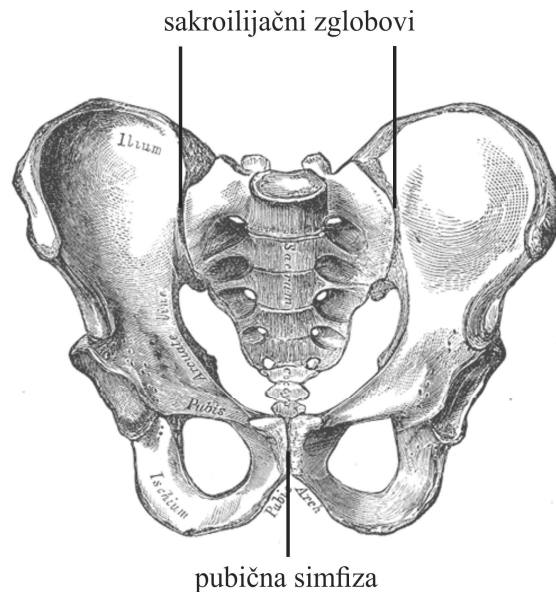


Slika 2.9. Tipovi zglobova (diartroza).

**Diartroza** je pokretna veza između kostiju (zglob u užem smislu reči). Postoje razne vrste zglobova, među kojima se izdvajaju: **sedlasti** zglobovi (imaju dve poprečne osovine okretanja), **jabučasti** zglobovi (pokreti su mogući u svim pravcima), **obrtni**, **elipsoidni** itd. (slika 2.9).

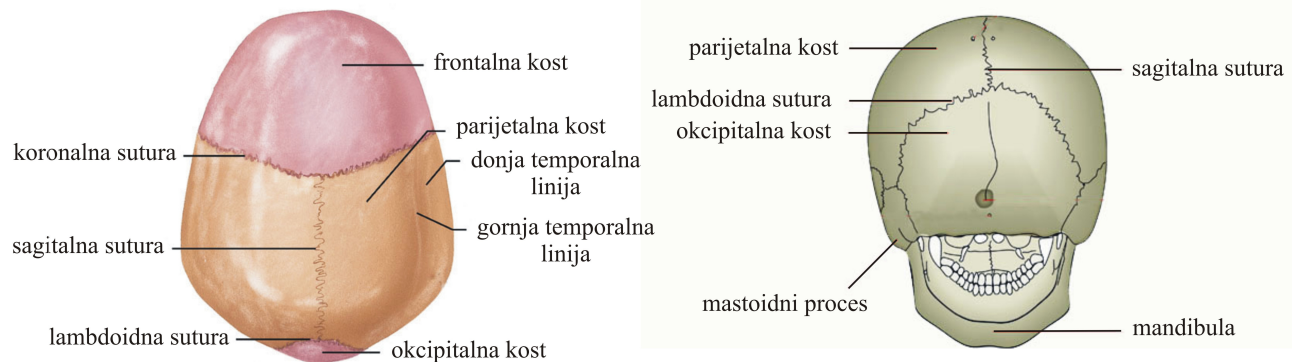
**Amfiartroza** je delimično pokretna veza između kostiju. Linija spajanja naziva se **simfiza** (slika 2.10). Kostiju su povezane hijalinskom hrskavicom. Primer je simfiza između leve i desne grane donje vilice ili između pubičnih kostiju u karličnom pojasu.

## 2. Skeletni sistem kičmenjaka



**Slika 2.10. Primer amfiartroze (karlični pojas čoveka).**

**Sinartroza** je nepokretna veza između kostiju (linija spajanja se naziva **šav** ili **sutura**, a ako ne postoji vidljiva linija između nepokretno spojenih kostiju, radi se o **ankilozi**). Kosti su u tesnom kontaktu a odvojene su samo tankim slojem vezivnog ili hrskavičavog tkiva. Primer sinartroze su šavovi između kostiju lobanje (slika 2.11).



**Slika 2.11. Primeri sinartroza (šavovi na lobanji čoveka).**

### **Dentin**

Dentin izgrađuje osnovnu masu zuba kičmenjaka i glavno je tkivo u izgradnji egzoskeleta. Izgrađen je od 75% neorganske materije, oko 20% organske materije i 5% tečnosti. Uvek se formira u spoljašnjem delu kože, odmah ispod epidermisa, tako da se nalazi iznad kosti. Najčešće je ovo tkivo acelularno, osim kod nekih fosilnih oblika, kao što su pojedine agnate i plakoderme. Grade ga ćelije odontoblaste, koje se nalaze na unutrašnjoj površini dentina odakle puštaju izraštaje kroz kanale dentina i talože osnovnu masu.

---

## 2. Skeletni sistem kičmenjaka

---

### Gleđ

Gleđ pokriva površinu zuba kičmenjaka a često učestvuje i u građi kožnog skeleta. To je veoma mineralizovani, vrlo tvrd, prizmatičan spoljašnji sloj na kičmenjačkim zubima i krljuštima.

Gleđ grade ćelije ameloblaste ektodermalnog porekla. To je najtvrđe tkivo kod kičmenjaka (sa malo organskog materijala – samo oko 0,5%, dok je neorganske supstance 96%), pa se zato najčešće očuva u fosilnom stanju.

### Cement

Cement je tkivo koje učestvuje u građi zuba kod nekih kičmenjaka, pruža potporu zubu i vezuje ga za zubnu kost. Kod nekih kičmenjaka pokriva samo koren, a kod nekih obuhvata čitav zub. Debljina mu takođe može biti veoma različita. Po svom hemijskom sastavu sličan je sastavu kosti.

Postoje tri tipa cementa: krunični, primarni i sekundarni korenski cement.

### Delovi skeleta kičmenjaka

**Kožni skelet** obuhvata skeletne elemente koji nastaju u koži. Oni mogu bili pokriveni dentinom ili nekom od supstanci nalik na gleđ. U koži nastaju i rožni elementi, koji ne pripadaju skeletu, ali će biti opisani u ovom udžbeniku, zbog svoje otpornosti na raspadanje, pa samim tim i mogućnosti da se nađu u fosilnom stanju, naročito u geološkim naslagama manje starosti.

**Unutrašnji skelet** (endoskelet) je izgrađen od hrskavice i kostiju. On obuhvata

- **osovinski skelet** (čine ga kičmenica, rebra, grudnica i lobanja)
- **skelet ekstremiteta** (pojasevi i slobodni delovi ekstremiteta)
- **visceralni skelet** (vilice i podupirači škrga kod riba, kod tetrapodnih kičmenjaka - vilice i jezični luk).

Osovinski skelet se formira oko prvobitnog skeletnog organa (horde). Zadnji deo ima metamernu građu (kičma), a prednji deo (lobanja) nije metameran i služi kao zaštita mozga i čulnih organa.

Visceralni skelet se javlja u nivou prednjeg dela creva ili prednjeg dela tela i osnovna uloga mu je podupiranje škržnog aparata. Delovi visceralnog skeleta kod raznih grupa kičmenjaka preuzimaju ulogu donje vilice, jezičnog luka i skeleta srednjeg uha. Ovaj skelet stupa u vezu sa lobanjom i zajedno formiraju glaveni skelet.

Unutrašnji skelet se može podeliti i na lobanjski i postkranijalni, koji obuhvata osovinski i skelet ekstremiteta.



## 2. Skeletni sistem kičmenjaka

---

### **Rezime poglavlja:**

Skeletni sistem daje telu kičmenjaka oblik, podupire njegovu težinu, obezbeđuje sistem poluga koji učestvuje u kretanju i štiti meke delove tela, kao što su nervi, krvni sudovi i unutrašnji organi.

**Vezivni skelet** kod kičmenjaka se obično javlja samo u ranim embrionalnim stadijumima razvoja. Njegov glavni deo čini **horda**.

**Hrskavica** predstavlja potporno tkivo koje odlikuju čvrstina i elastičnost. Sastoji se od **ćelija hrskavice (hondrocita ili hondroblasta)**, **međućelijske (osnovne) mase (matriksa)** i **omotača** od gustog vezivnog tkiva (**perihondrijuma**) koji formira hondrocite. Ona predstavlja osnovno potporno tkivo u embrionalnim i juvenilnim stadijumima razvoja kod većine kičmenjaka.

**Kosti** su čvrste telesne strukture koje grade najveći deo skeleta kod većine kičmenjaka.

Postoji nekoliko glavnih tipova kostiju: **duge kosti**, na kojima razlikujemo **epifize** – zglobne delove i **dijafizu** – cilindrični deo između zglobova; **kratke** (kosti korena šake i stopala, kolena); **pljosnate** (lopatice, kosti lobanje, rebra) i **nepravilne kosti** (pršljenovi, karlica).

Na poprečnom preseku jedne duge kosti možemo uočiti sledeće delove: **pokosnicu (periosteum)**, **kompaktno tkivo sa Haverzovim kanalima**, **sunderasto tkivo** i šupljinu u kojoj se nalazi **koštana srž**.

Kosti se sastoje od 30% mase organske supstance – **oseina** (kolagena) i 70% neorganske supstance – kalcijum-fosfata (hidroksiapatita) i manje količine kalcijum-karbonata koji daju čvrstinu.

**Primarne** ili **zamenske** kosti nastaju okoštavanjem hrskavice. **Sekundarne** ili **pokrovne** kosti nastaju direktnim okoštavanjem vezivnog tkiva, bez prolaska kroz hrskavičavu fazu.

Mesto gde se spajaju dve ili više kostiju naziva se **zglob**. Zglob može biti pokretan (**diartroza**), delimično pokretan (**amfiartroza**) i nepokretan (**sinartroza**).

**Dentin** izgrađuje osnovnu masu zuba kičmenjaka i glavno je tkivo u izgradnji egzoskeleta. Izgrađen je od 75% neorganske materije, oko 20% organske materije i 5% tečnosti. **Gleđ** pokriva površinu zuba kičmenjaka a često učestvuje i u građi kožnog skeleta. To je najtvrđe tkivo kod kičmenjaka (sa malo organskog materijala – samo oko 0,5%, dok je neorganske supstance 96). **Cement** je tkivo koje učestvuje u građi zuba kod nekih kičmenjaka, pruža potporu zubu i vezuje ga za zubnu kost.

**Kožni skelet** obuhvata skeletne elemente koji nastaju u koži.

**Unutrašnji skelet** (endoskelet) je izgrađen od hrskavice i kostiju. On obuhvata **osovinski, skelet ekstremiteta i visceralni skelet**.

## 3. Kožni skelet i rožne tvorevine kože

---

### 3. Kožni skelet i rožne tvorevine kože

UVOD

GRADA KOŽE

ROŽNE TVOREVINE KOŽE

KOŽNI SKELET

*Koštani oklop kod agnata i plakodermi*

*Agnate*

*Osteostraci (=cefalaspidi)*

*Anaspidi*

*Heterostraci*

*Plakodermi*

*Artrodira*

*Antiarhi*

*Koštane krljušti riba*

*Kosti kožnog porekla kod riba*

*Kosti kožnog porekla kod vodozemaca*

*Kosti kožnog porekla kod gmizavaca*

*Kosti kožnog porekla kod sisara*

#### Uvod

Koža ima zaštitnu i pokrovnu funkciju i po svojoj građi se razlikuje kod vodenih i kopnenih kičmenjaka. Sama koža se retko očuva (mada su sačuvani otisci kože pojedinih životinja, pa čak, u ređim slučajevima, i mumifikovana koža), ali neke od struktura koje nastaju u njoj se odlikuju čvrstinom i otpornošću, pa postoji mogućnost da se očuvaju u fosilnom stanju. O takvim će strukturama biti reč u ovom poglavlju.

Pokožica (površinski sloj kože) proizvodi dlake, pera, kandže i nokte, i neke vrste krljušti gmizavaca. Krzno (dublji sloj kože) stvara kožne kosti i osteoderme reptila. Zajedno, pokožica i krzno učestvuju u stvaranju zuba i krljušti riba.

#### Građa kože

Koža ima nekoliko slojeva (slika 3.1). To su:

**1) Pokožica (epidermis)** se sastoji iz više slojeva pljosnatih ćelija (epidermis kod beskičmenjaka se sastoji od samo jednog sloja ćelija).

Površinski sloj se zove **rožni sloj** ili **stratum korneum**. On se sastoji od mrtvih ćelija i ima zaštitnu ulogu. Ispunjavanjem površinskih ćelija epidermisa rožnom materijom (**keratinom**) dolazi do orožnjavanja (**keratinizacije**), a zatim i do njihove smrti i odbacivanja.

U rožnom sloju nastaju **rožne tvorevine kože**. U njemu se nalaze otvori kroz koje se luče žlezdane izlučevine.

Ovaj sloj je dobro razvijen i višeslojan kod gmizavaca, ptica i sisara, dok je kod vodozemaca relativno tanak i jednoslojan. Kod kolousta i riba orožnali su samo pojedini delovi kože, tako da je veći deo pokožice sastavljen samo od germinativnog sloja.

Površinski rožni sloj se povremeno menja (odbacuje) – tako dolazi do perutanja kod sisara, presvlačenja zmija itd.

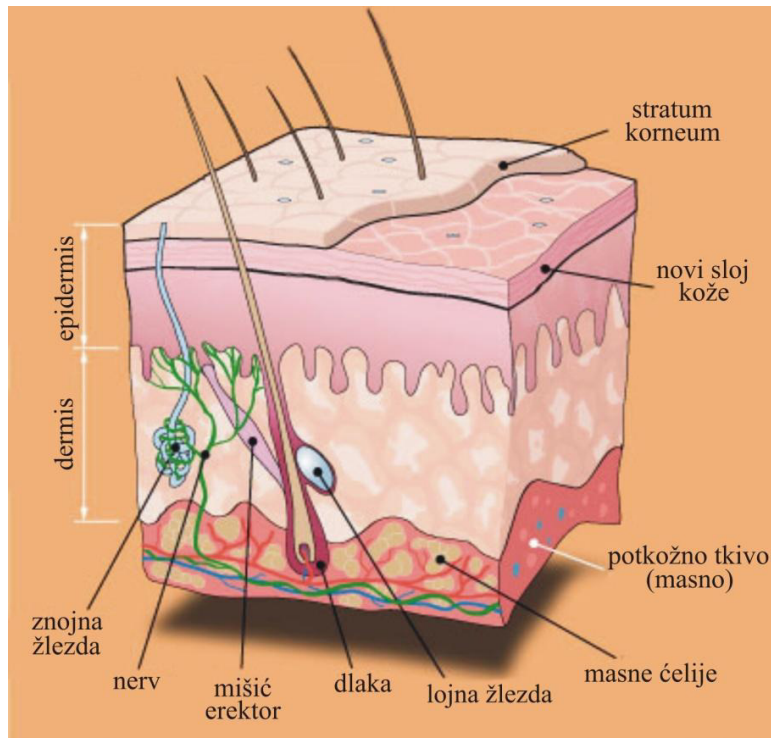
Donji deo kože se naziva **germinativni sloj**, i u njemu se proizvode ćelije gornjih slojeva epidermisa. On se sastoji od izduženih živih ćelija čijom deobom nastaju nove ćelije pokožice.

**2) Krzno (dermis, kutis)** je deo u kome nastaju **koštane krljušti i kožne kosti**. U njemu se nalaze lojne i znojne žlezde, završeci krvnih sudova i nerava, itd. Izgrađeno je od vezivnog tkiva sa puno kolagenih vlakana. Dermis je deblji od pokožice i od nje je odvojen membranom.

### 3. Kožni skelet i rožne tvorevine kože

---

3) **Potkožno tkivo (subkutis, hipodermis)** je deo kože gde se skladište masne materije. Izgrađeno je od rastresitog vezivnog tkiva a kod sisara sadrži i sloj poprečno-prugastih mišića.



**Slika 3.1. Građa kože.**

U ostatku ovog poglavlja biće opisane rožne tvorevine koje nastaju u pokožici i kožni skelet, koji nastaje u krznu.

#### **Rožne tvorevine kože**

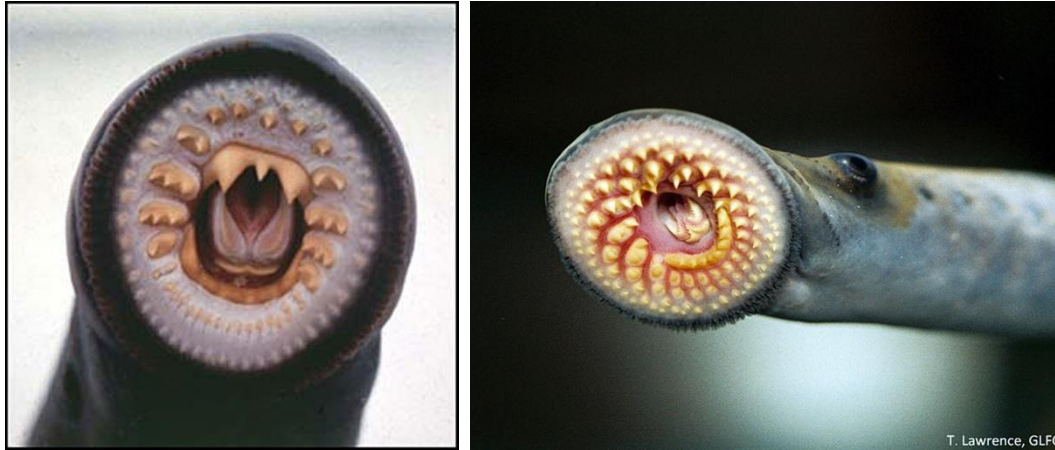
Rožne tvorevine nastaju u površinskom (rožnom) sloju kože i građene su od keratina. Javljaju se kod raznih grupa kičmenjaka:

Kod kolousta su predstavljene rožnim „zubićima“ koji se nalaze na oralnom disku poredani u koncentričnim krugovima oko usnog otvora (slika 3.2), a služe da bi se životinja zakačila za plen kome sisa krv.

Uz mali broj izuzetaka, koža riba je bez rožnog sloja i pokrivena sluzavom materijom. Međutim, kod kopnenih kičmenjaka (tetrapoda) rožni sloj postaje veoma važna osobina kože. On čini kožu otpornijom na abraziju i sprečava prekomerno isušivanje.

Kod vodozemaca se u koži javlja samo jedan sloj orožnalih ćelija, a kod amniota (gmizavci, ptice, sisari) – više slojeva.

### 3. Kožni skelet i rožne tvorevine kože



Slika 3.2. Rožni zubići kolousta.

Kod gmizavaca postoji više vrsta rožnih tvorevina, među kojima su:

**Rožne krljušti** kod današnjih zmija i guštera, kao i kod većine fosilnih gmizavaca, prekrivaju celo telo, poredane su u uzdužnim nizovima a kod zmija ventralno u poprečnim nizovima, što olakšava puženje. Svaka rožna krljušt naleže na kvržicu krzna. Između krljušti pokožica ostaje tanka i savitljiva, bez rožnog sloja, što omogućava pokrete tela.

Krljušti guštera su u obliku kvržice ili pločice, a ponekad se preklapaju. Kod nekih predstavnika, ispod ovih rožnih krljušti nalaze koštane pločice – **osteodermi**.

**Rožne ploče** (kod kornjača i krokodila) se međusobno ne prepokrivaju, a ispod njih su razvijene koštane ploče, koje ne moraju biti istog oblika i veličine kao rožne. Rožne ploče srastaju sa koštanim pločama i grade oklop.

**Kandže** (slika 3.3) se nalaze na vrhovima prstiju i štite ih tokom kretanja; služe za napad i odbranu, dohvatanje hrane... Većina gmizavaca ima kandže. Naročito su poznate kandže dinosaura: vrlo duge (gotovo 1 m) na prednjim nogama *Therizinosaurusa*, za koje se pretpostavlja da su služile da privuku grane drveća; srpoliko povijene na zadnjim nogama raptora kojim su probadali plen; kandža *Iguanodona* na prednjim nogama, za koju se u početku mislilo da se nalazila na nosu...



Slika 3.3. Kandže dinosaura.



Slika 3.4. Dinosaurius sa perjem (*Microraptor gui*).

### 3. Kožni skelet i rožne tvorevine kože

---

**Rogovi** se javljaju kod nekih dinosaura (ceratopsija). Oni su izgrađeni od kostiju, ali navlaka je od keratina (rožna).

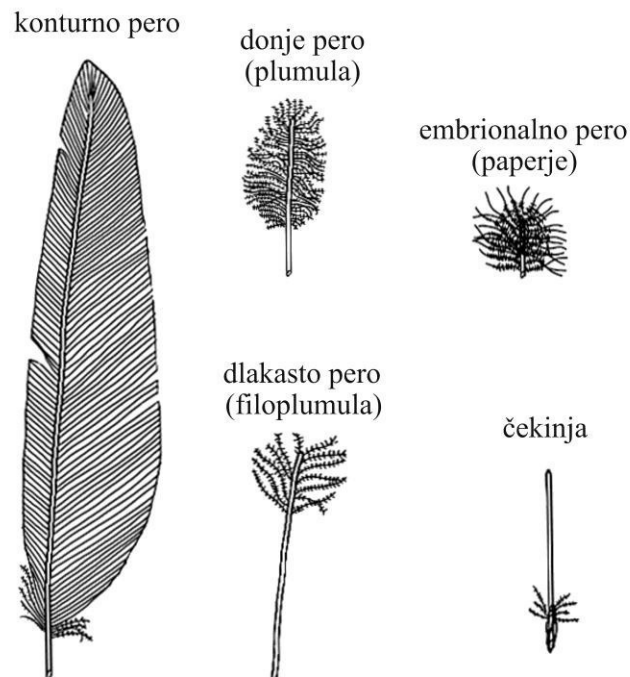
**Perje** se takođe javlja kod nekih dinosaura (slika 3.4). Uglavnom je očuvano kao otisak, ali je 2016. pronađen deo repa dinosaura sa perima u ćilibaru (Xing et al. 2016). Sada se smatra da su mnogi – ako ne i svi! – terapodni dinosauri imali perje. Postojalo je čak i mišljenje da su svi dinosauri imali perje, ali novija istraživanja (Barrett et al. 2015) pokazuju da je ipak većina bila pokrivena krljuštima. Većina pernatih dinosaura nađena je u Kini, u Yixian formaciji.

**Piknofibre** su tanka vlakna koja pokrivaju tela pterozaura i liče na dlaku (mada joj nisu homologe). Piknofibre su kratke, jednostavne građe, plitko usađene u kožu i kroz njih prolazi kanal. Naročito je vrsta *Sordes pilosus* poznata po gustim piknofibrama, zbog čega je i zovu „dlakavi đavo“.

**Kljun** se javlja kod nekih dinosaura i pterozaura bez zuba, gde su vilice prevučene rožnom navlakom – kljunom. Kljun takođe imaju i drugi gmizavci bez zuba – plakodonti, kornjače, neki sisaroliki reptili itd.

**Kod ptica** su najvažnije rožne tvorevine: pera, kljun, kandže i krljušti na nogama.

**Pera** su najslabije rožne tvorevine. Preci ptica su imali rožne krljušti po telu, ali su one redukovane usled razvoja pera (ostaci krljušti kod ptica se zapažaju na nogama).



Slika 3.5. Tipovi definitivnog perja.

### 3. Kožni skelet i rožne tvorevine kože

---

Postoje dve vrste perja:

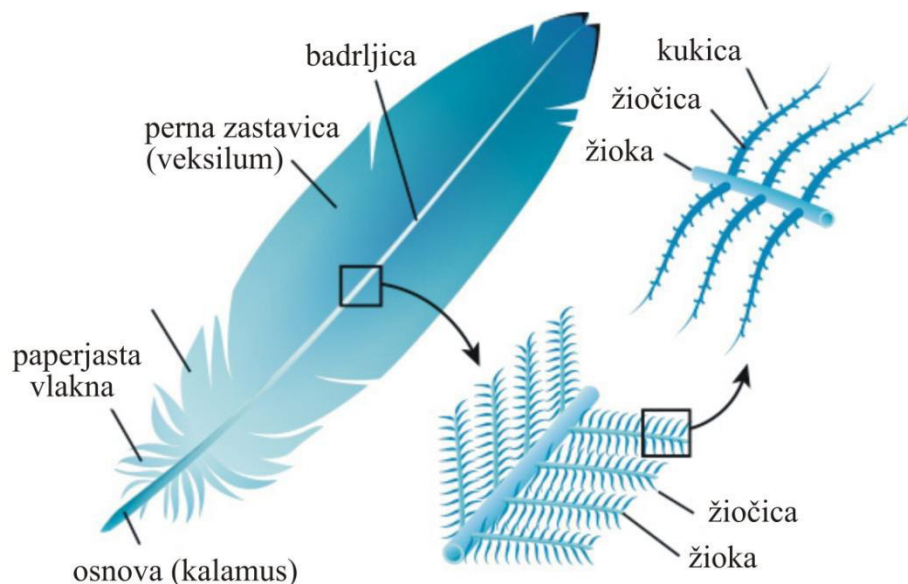
**1. embrionalno ili primalno (“paperje”)**

**2. definitivno (stalno)** koje može biti (slika 3.5):

- **Konturno** perje (**pluma**) je najveće i najsloženije; nalazi se na krilima, telu i repu; u ređim slučajevima je ravnomerno raspoređeno po celom telu, što je primitivna osobina; konturna pera na krilima su asimetrična, a na repu simetrična.
- **Donje** perje (**plumula**) – nalazi se ispod konturnog perja, po celom telu; liči na paperje i učestvuje u termoregulaciji.
- **Dlakasto** perje (**filoplumula**) – rasuto je između drugih pera i ima čulnu funkciju.

Delovi konturnog pera (slika 3.6) su:

- **Osnova (kalamus)** koja je duga, šuplja i usađena u kožu
- **Badrljica (rahis)** čvrsti deo pera, bez šupljine, za koji se vezuje perna zastavica
- **Perna zastavica (veksilum)** koja se sastoji od **žioka** i **žiočica**; žiočice se pomoću **kukica** spajaju, tako da se pero ponaša kao jedinstvena površina. Da bi ptica letela, ova površina mora biti ravna i neprekinuta, pa ptice stalno doteruju svoje perje kljunom.



**Slika 3.6. Delovi konturnog pera.**

**Kljun** - posle mezozoika zubi kod ptica iščezavaju, a vilice su prevučene rožnom navlakom (kljunom ili **ramfotekom**). Najstarija ptica za koju znamo da je imala kljun bila je *Eoconfuciusornis* iz donje krede Kine (pre oko 130 miliona godina, slika 3.7).

Oblik kljuna zavisi od načina ishrane (vidi Poglavlje 7, slika 7.20).

### 3. Kožni skelet i rožne tvorevine kože

---



Slika 3.7. *Euconfuciusornis*.



Slika 3.8. Runo mamuta  
(*Mammuthus primigenius*).

**Kandže** se nalaze na vrhovima prstiju i štite prste tokom kretanja, a mogu služiti za napad i odbranu, prilikom ishrane itd. *Archaeopteryx* i današnji hoacin (*Opisthocomus hoazin*) se odlikuju prisustvom slobodnih prstiju sa kandžama na krilima. Ostale savremene ptice nemaju slobodne prste na krilima.

**Krljušti** se nalaze na donjem delu nogu.

**Kod sisara** se javljaju sledeće rožne tvorevine: dlake, rogovi i nokti.

**Dlake** su rožne tvorevine koje se sreću samo kod sisara. Sastoje se od korena, koji je usađen u površinski deo kože i slobodnog dela dlake. Čelije korena se stalno dele i tako dlaka raste.

Smatra se da imaju potpuno drugačije poreklo od rožnih krljušti. Prvobitno su se razvile kao čulni organi (mehanoreceptori) kod prvih sisara koji su živeli noću i rasle su između krljušti. Pronađeni su otisci dlaka još iz srednje jure, a permski terapsidi (preci sisara) imali su na njušci rupice, koje možda ukazuju da su imali dlake, nalik na vibrise.

Krljušti su ipak sačuvane kod nekih sisara (npr. na repu nekih glodara i insektivora), a u retkim slučajevima i po celom telu (*Pholidota*, *Edentata*), mada se smatra da su kod njih krljušti nastale sekundarno, slepljivanjem dlaka.

Kao i pera, i dlake se periodično obnavljaju (“linjanje”).

Najvažnija uloga dlaka je termoregulacija, ali mogu služiti i kao čulni organi, za kamuflažu, samoodbranu itd.

Posebne vrste dlake su:

- **vuna** (duga i meka dlaka) (**runo** kod runastih nosoroga, mamuta i drugih životinja Ledenog doba; slika 3.8)
- **čekinje** (kratke i krute dlake)
- **sklerotizovane** dlake (bodlje kod ježeva) imaju odbrambenu funkciju
- **čulne dlake (vibrise)** smeštene su na gornjoj usni, npr. kod mačaka („brkovi“)
- **balena**, rožne ploče koje se nalaze u ustima kitova i prikupljaju plankton.

### 3. Kožni skelet i rožne tvorevine kože

---

**Rogovi sisara** mogu biti izgrađeni od (1) rožne materije, (2) osnovne koštane mase prekrivene rožnom materijom ili (3) samo od kosti. Nalaze se na glavi i služe za napad i odbranu.

U potpunosti su izgrađeni od rožne materije samo kod nosoroga (*Rhinocerotidae*) (slika 3.9). Rog nosoroga čini masa dugih keratizovanih (orožnalih) vlakana koja su međusobno čvrsto povezana. On stalno raste, ne zamjenjuje se i predstavlja deo kože. Današnji nosorozi imaju jedan ili dva roga, dok su fosilni često bili bez rogora, kao džinovski *Baluchitherium*. Upravo je korišćenje rogora u tradicionalnoj medicini krivo za drastično smanjivanje populacija današnjih nosoroga.



Slika 3.9. Nosorog i njegov rog.

**Kod šupljorogih preživara** (*Bovidae* i *Antilocapridae*) (slika 3.10) rogovi su izgrađeni od koštanog jezgra i omotača od rožne materije. Nalaze se na izraštajima frontalnih kostiju, šuplji su i predstavljaju stalne tvorevine - ne menjaju se (kod bovida) ili se menjaju jednom godišnje (kod antilopa). Kod antilopa se preko zime menja spoljašnji (rožni) omotač.

Bovidi imaju rogove koji se sastoje od jedne grane (ne račvaju se), a antilokapridi imaju račvaste rogove. Rogove obično imaju i mužjaci i ženke, mada su kod ženki manji i manje zakrivljeni (u slučaju antilokaprida – manji i manje račvasti).

Naravno, u fosilnom stanju se mnogo češće nalazi koštano jezgro od rožne navlake.

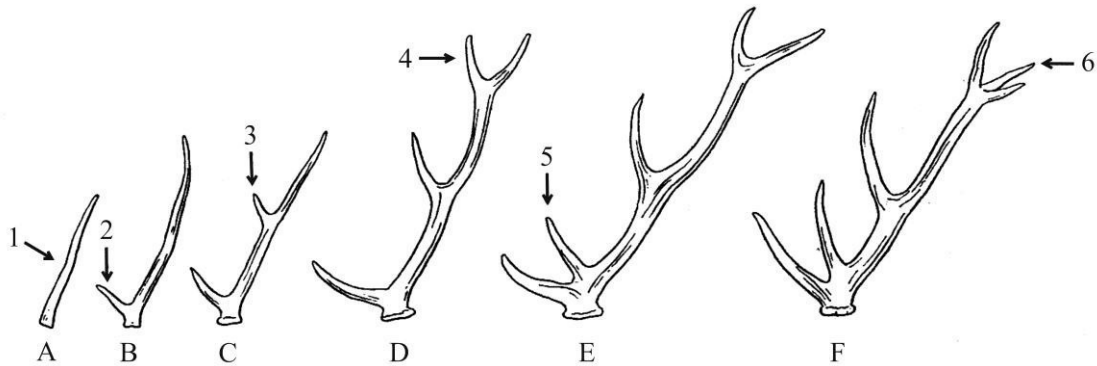


Slika 3.10. Rogovi bizona.



### 3. Kožni skelet i rožne tvorevine kože

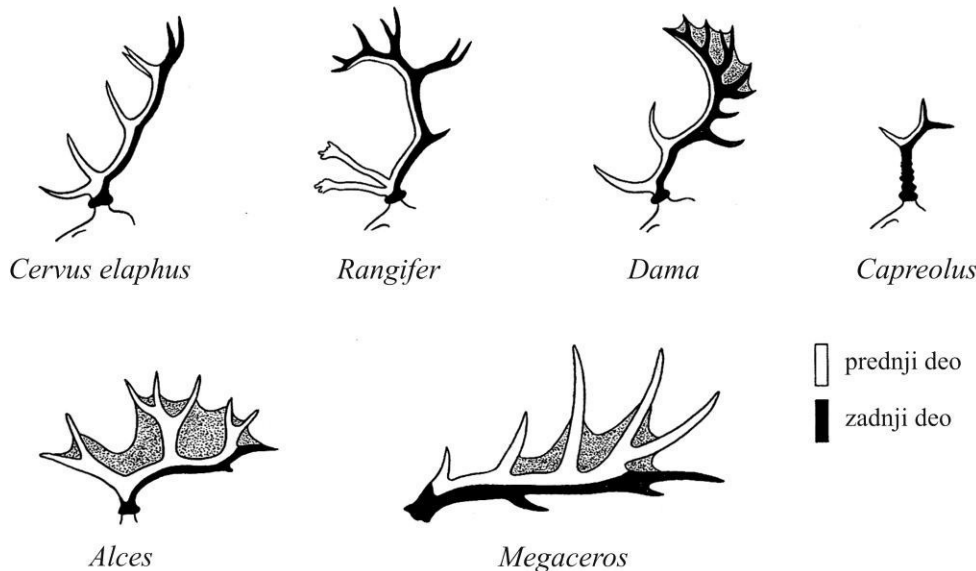
**Kod punorogih preživara** (jeleni – Cervidae) rogovi su u potpunosti izgrađeni od kosti i menjaju se više puta tokom života. Prekriveni su kožom samo u mladosti. Razgranati su, a ogranci (parošci) izrastaju određenim redosledom (vidi sliku 3.11). Neki oblici imaju „rozetu“ u obliku pljosnate lepeze, sa koje zatim rastu pojedini parošci (slika 3.12).



**Slika 3.11. Redosled izbijanja parožaka kod jelena.**

1 - stablo, 2 – nadočnjak, 3 – srednjak, 4 – vučjak, 5 – ledenjak, 6 – kruna.

Lovci imaju posebne nazive za pojedine paroške – tako se prvi parožak koji izbiye naziva **nadočnjak**, iznad njega su **ledenjak**, **srednjak**, **vučjak** i na vrhu **kruna**.



**Slika 3.12. Izgled rogova kod raznih predstavnika familije Cervidae (jeleni).**

Rogovi se najčešće javljaju samo kod mužjaka jelena (osim kod irvasa - rod *Rangifer*, gde robove imaju i ženke). Menjaju se svake godine, otpadaju preko zime, a u proleće ponovo

### 3. Kožni skelet i rožne tvorevine kože

---

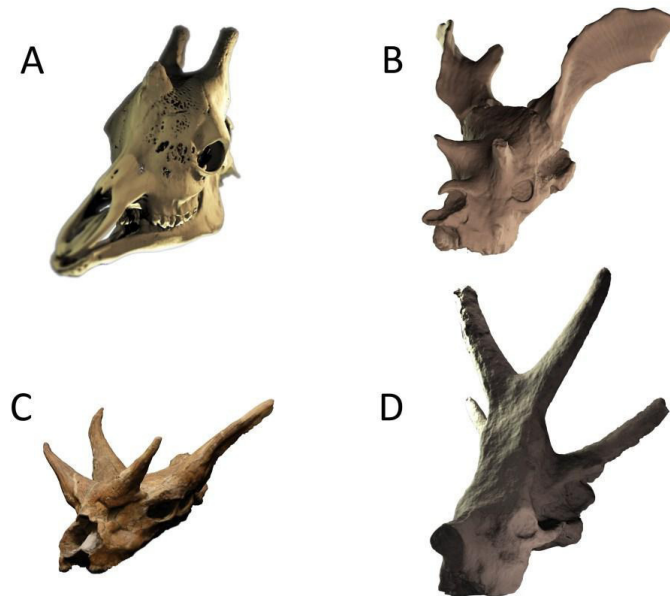
izrastaju, svaki put sa većim brojem parožaka, tako da se na osnovu njihovog broja može odrediti starost jedinke. Mladi jeleni imaju rogove u vidu kratkih i jednostavnih, nerazgranatih roščića.

Rogovi, između ostalog, služe prilikom borbe oko ženki. Pojedini oblici su imali rogove ogromnih dimenzija (džinovski ili irski jelen – *Megaloceros giganteum* imao je rogove raspona 3.6 m).

Rogove imaju i **žirafe** (Giraffidae), koje su u geološkoj prošlosti bile mnogo više rasprostranjene i raznovrsnije nego danas. Rog današnjih žirafa (**osikon**) obrazuje se od hrskavičavih izraštaja koji okoštavaju i srastaju sa lobanjom, i tokom života ostaju pokriveni kožom.

Kod žirafa (slika 3.13), različite vrste mogu imati različit broj, oblik i položaj osikona. Kod većine vrsta, ženke nemaju osikone (današnje žirafe su izuzetak). Najranije žirafe su imale po jedan par osikona iznad očiju. Složenije građeni osikoni smešteni su više kaudalno i medijalno (npr. kod roda *Samotherium*). Neki rodovi imaju po dva para - drugi par osikona kod roda *Sivatherium* je račvast, što je jedinstven slučaj za žirafe.

Rogove su imali i mnogi izumrli sisari egzotičnog izgleda – *Arsinoitherium* iz eocena-oligocena severne Afrike, sa dva ogromna roga na nosu i dva mala između očiju, *Uintatherium*, *Brontotheriidae* itd.



Slika 3.13. Rogovi kod žirafa. (A) *Giraffa camelopardalis*. (B) *Sivatherium giganteum*. (C) *Giraffokeryx punjabiensis*. (D) *Bramatherium megacephalum*.

**Rožne tvorevine na prstima** se nalaze na vrhovima prstiju i štite ih tokom kretanja. Nalaze se sa gornje (dorzalne) strane prsta i sastoje se od kompaktnih i čvrsto povezanih orožnalih ćelija.

U zavisnosti od izgleda i funkcije, ove rožne tvorevine kod sisara se nazivaju:

- **Nokti** (kod primata), koji su ravni i pljosnati, tako da ne smetaju kod hvatanja.

---

### 3. Kožni skelet i rožne tvorevine kože

---

- **Kandže**, koje su najbolje razvijene kod mesoždera (Carnivora). One su duge, zakrivljene, bočno spljoštene i oštre tvorevine kojima se životinje brane i napadaju. Kod mačaka se mogu uvlačiti.
- **Kopita** (kod kopitara - Perissodactyla) su rožne navlake koje okružuju treću falangu na prstima. One su izgrađene od više lamela.
- **Papci** (kod papkara - Artiodactyla) su parne („rascepljene“) tvorevine koje pokrivaju vrhove prstiju.

#### **Kožni skelet**

Kožni skelet obuhvata sve koštane elemente koji najčešće nastaju u krznu (dubljem delu kože). On nikad ne prolazi kroz stadijum hrskavice. Ima zaštitnu ulogu i filogenetski je veoma star - javlja se već u kambrijumu.

Kod najstarijih fosilnih kičmenjaka čitavo telo bilo je pokriveno koštanim oklopom od kožnih kostiju. Tokom evolucije riba nastajale su manje i tanje koštane krljušti. Dermalni koštani oklop se gubi kod ptica i sisara, osim kod nekih oblika (*Glyptodon*, armadiljo).

Neke kosti lobanje i ramenog pojasa su takođe kožnog porekla, jer su nastale u koži, a kasnije su se spustile dublje i povezale sa ostatkom skeleta. Ove kosti i dalje postoje kod sisara i ptica i biće opisane u odgovarajućim poglavljima ovog udžbenika, zavisno od toga kom delu skeleta funkcionalno pripadaju.

Kožni skeletni delovi primarno se sastoje od sledećih elemenata: gleđolike supstance na površini, dentina (ispod nje) i osnove izrađene od koštanog tkiva.

Prva dva sloja se redukuju kod tetrapoda i mnogih riba, tako da ostaje samo koštani sloj.

U kožni skelet spadaju: koštani oklop agnata i plakodermi, krljušti riba, osteoderme tetrapoda, zubi, dermalne komponente (kožne kosti) glavenog skeleta i ramenog pojasa i zraci u neparnim perajima riba.

U ovom poglavlju biće opisane samo prve tri tvorevine, dok će zubi, kožne kosti i zraci u perajima biti opisani zajedno sa delom skeleta kojem funkcionalno pripadaju.

#### **Koštani oklop kod agnata i plakodermi**

Najstarije grupe kičmenjaka (agnate) imale su dobro razvijen spoljašnji kožni skelet, izgrađen od koštanih ploča i manjih elemenata - sitnih pločica i krljušti. Najčešće su koštane ploče pokrivala prednji deo tela, a krljušti zadnji. Kod nekih oblika, celo telo je bilo pokriveno krljuštima.

Ovi koštani elementi su kod agnata i plakodermi izgrađeni iz četiri sloja: osnovu čini lamelarna kost, iznad koje se nalazi sunderasto tkivo puno kanala, zatim dentin i površinsko tkivo nalik na gleđ.

Ovde će biti opisani koštani oklopi kod nekoliko najvažnijih grupa agnata i plakodermi.

### 3. Kožni skelet i rožne tvorevine kože

---

#### Agnate

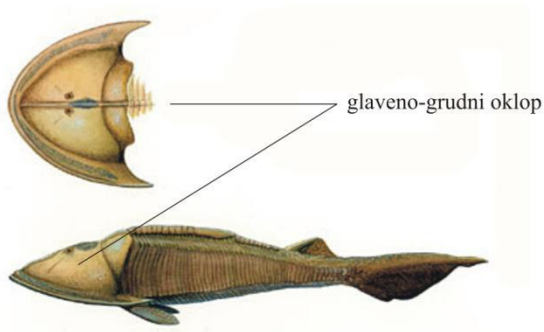
##### Osteostraci (=Cefalaspidi)

Glava je pokrivena jedinstvenim, masivnim glaveno-grudnim koštanim oklopom, a ostatak tela manjim, paralelnim kostima (slika 3.14). Glaveno-grudni oklop mogao je biti izduženog, polukružnog, pravougaonog, ili šestougonaog oblika, sa izraštajima nalik na rogove.

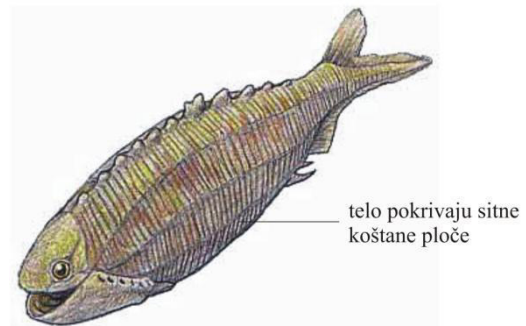
Kosti su prekrivene bradavičastim slojem dentina.

##### Anaspidi

Nema jedinstvenog oklopa; telo je prekriveno sa 4-5 uzdužnih redova koštanih pločica (slika 3.15). Pločice su izgrađene od osnovne mase bez ćelija, sa mnogobrojnim vlaknima; ovakva materija se zove **aspidin** i po sastavu je slična dentinu.



Slika 3.14. *Cephalaspis* (predstavnik osteostraka).



Slika 3.15. *Birkenia* (predstavnik anaspida).

##### Heterostraci

Glaveno-grudni oklop se sastoji iz većeg broja koštanih ploča različite veličine i oblika (*heteros* = različit) (slika 3.16). Zadnji deo tela pokriven je krljuštima. Postoje i dorzo-ventralno spljošteni oblici, kod kojih se između glavnih koštanih ploča nalaze sitne krljušti – **tesere**.

Kosti su izgrađene od aspidina pokrivenog dentinom.



Slika 3.16. *Pteraspis* (predstavnik heterostraka).



Slika 3.17. *Pterichthyodes* (predstavnik antiarha).

### 3. Kožni skelet i rožne tvorevine kože

---

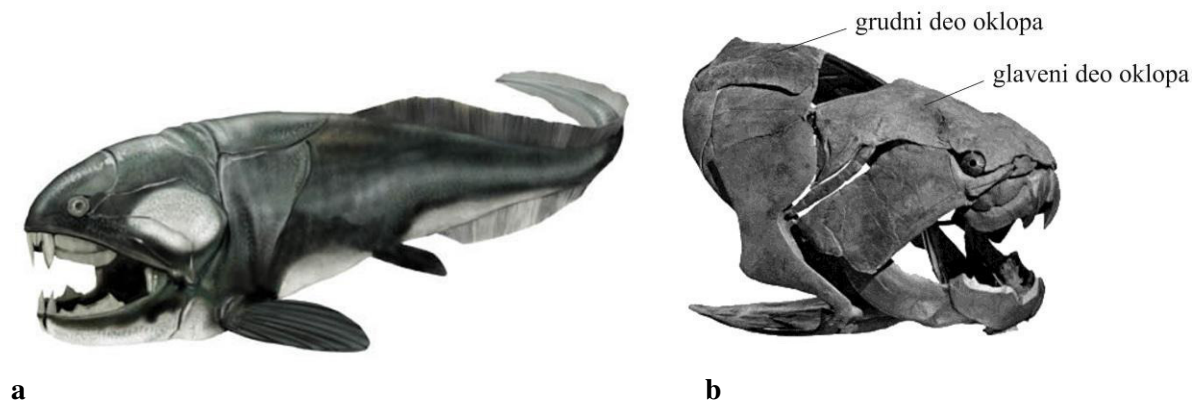
#### Plakodermi (ribe oklopnjače)

##### Antiarhi

Oklop se sastoji iz dva, pokretno zglobljena, dela – **glavenog** i **grudnog**. Glaveni deo oklopa je znatno manji od grudnog (slika 3.17). Zglobna jabučica se nalazi na glavenom delu, a jamica na grudnom delu oklopa. Grudna peraja su takođe pokrivena pokretno zglobljenim koštanim pločicama.

##### Artrodira

Oklop se sastoji iz dva dela, od kojih prednji pokriva glavu i škrge, a zadnji grudnu oblast (slika 3.18). Glaveni i grudni deo oklopa su pokretno zglobljeni posredstvom dvojnog zgloba koji se nalazi na leđnoj strani. Zglobna jabučica se nalazi na grudnom, a jama na glavenom delu. Zadnji deo tela pokriven je krljuštima (koje se retko očuvaju u fosilnom stanju) ili je go.



**Slika 3.18.** *Dunkleosteus* (predstavnik artrodira). a) Rekonstrukcija cele ribe. b) Glaveno-grudni oklop.

#### Koštane krljušti riba

Koža većine riba pokrivena je krljuštima, koje mogu da budu različitog oblika i veličine. Nastaju u dermisu (krznu), po čemu se razlikuju od krljušti gmizavaca, koje nastaju u površinskom sloju kože (epidermisu). Krljušti pružaju telu zaštitu od mehaničkih uticaja, sprečavaju gubitak vode i prodiranje patogena.

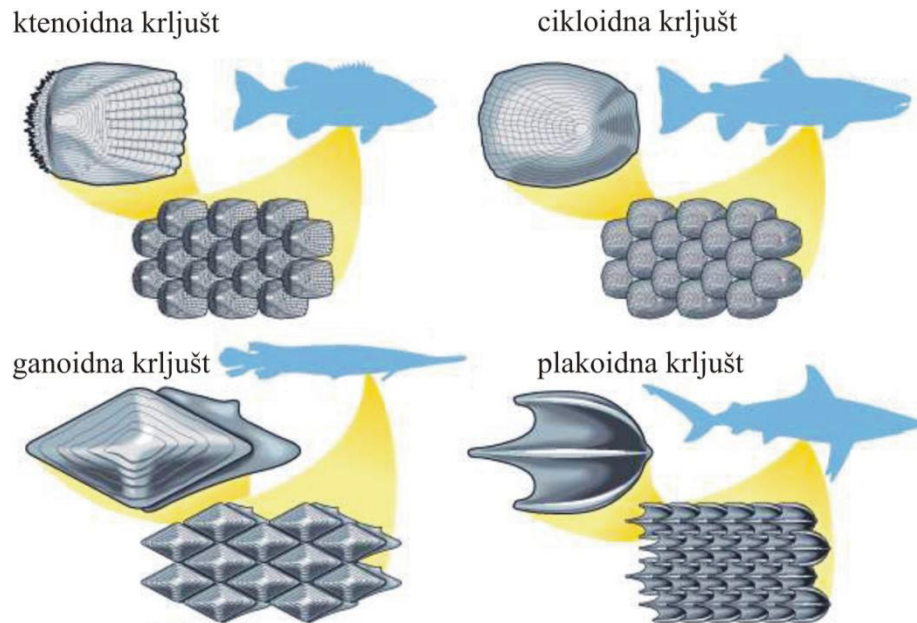
Postoje 4 glavna tipa krljušti kod riba (slika 3.19):

**Plakoidne** krljušti (javljaju se kod hrskavičavih riba) sastoje se iz male, rombične ploče u krznu i zubića koji polazi sa nje, probija epidermis i štrči. Zubić je okrenut prema repu ribe. Struktura je identična strukturi kičmenjačkog zuba (homologi su – izgrađeni su od dentina, gleđolike supstance - **vitrodentina** i zubne pulpe sa krvnim sudovima), pa se smatra da zubi potiču od neke vrste plakoidnih krljušti koje su se „preselile“ u unutrašnjost usta. Ponekad se nazivaju i „kožnim zubićima“, zbog svog izgleda.

Plakoidne krljušti ne rastu, već se tokom individualnog rasta ribe dodaju nove krljušti. Srastanjem plakoidnih krljušti mogu nastati bodlje kod nekih vrsta ajkula, raža i himera.

### 3. Kožni skelet i rožne tvorevine kože

**Kosmoidne** krljušti (kod krosopterigija i nekih fosilnih dipnoa) predstavljaju snažne, debele koštane ploče. Izgrađene su od **kosmina**, jedne vrste dentina sa razgranatim sistemom kanala i šupljina. Unutrašnji sloj krljušti gradi lamelarna kost. Prave kosmoidne krljušti javljaju se samo kod fosilnih oblika. Verovatno su nastale srastanjem plakoidnih krljušti.



Slika 3.19. Glavni tipovi krljušti riba.

**Ganoidne** krljušti (kod hrskavičavih ganoida) su nešto tanje od kosmoidnih, debele, sjajne, rombičnog oblika. Izgrađene su od debelog sloja gleđolike supstance (**ganoina**), ispod kojeg se zadržava kosmin. Za razliku od drugih vrsta krljušti, ne preklapaju se međusobno.

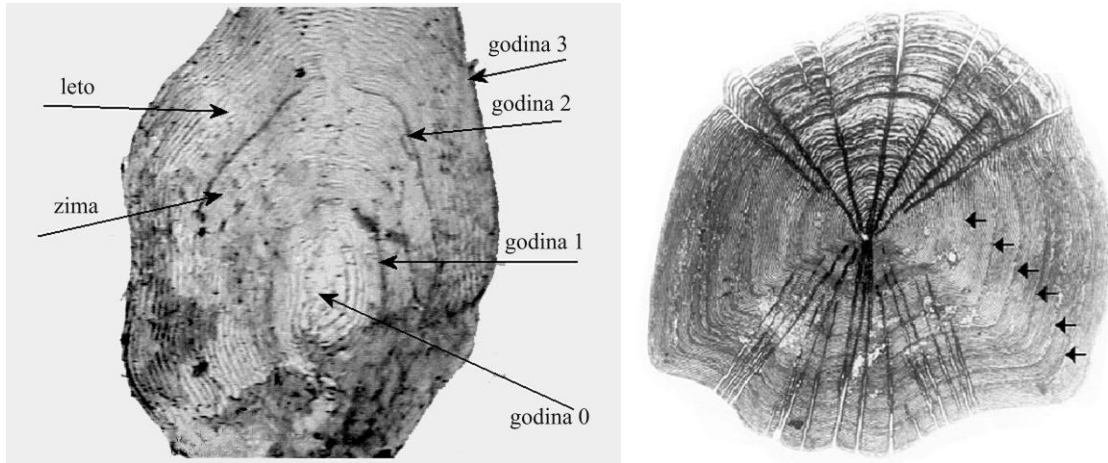
Uglavnom se javljaju kod fosilnih oblika, a retko kod današnjih riba (npr. kod jesetre i morune, kao i kod mnogoperki - Polypteridae). Pretpostavlja se da su nastale od kosmoidnih krljušti.

**Leptoidne** krljušti (kod većine današnjih košljoriba) su tanke koštane pločice, smeštene u posebnim udubljenjima u krznu, gde se prepokrivaju kao crepovi. Ovakav raspored krljušti smanjuje otpor vode i olakšava plivanje. Kako riba raste, dodaju se novi slojevi na krljušt, u vidu koncentričnih krugova, koji se nazivaju **naraštajne linije** ili **anuli** (slika 3.20). Krljušt brže raste tokom letnjeg perioda. Na osnovu broja i izgleda naraštajnih linija mogu se odrediti starost ribe i vremenski uslovi pod kojima je živela.

U leptoidne krljušti spadaju:

- **cikloidne** krljušti, kod kojih je zadnji obod gladak
- **ktenoidne** krljušti – kod kojih je zadnji obod nazubljen (*ctenos*=češalj). One su česte kod riba sa bodljama u perajima (Acanthopterygii).

### 3. Kožni skelet i rožne tvorevine kože



Slika 3.20. Naraštajne linije na krljušti.

#### Kosti kožnog porekla kod riba

Kod riba kosti kožnog porekla nastaju naročito u oblasti glave. One se po pravilu spuštaju dublje i dolaze u kontakt sa unutrašnjim skeletom, dajući pokrovne kosti glave.

U kožne kosti spadaju i bodlje u perajima akantodija.

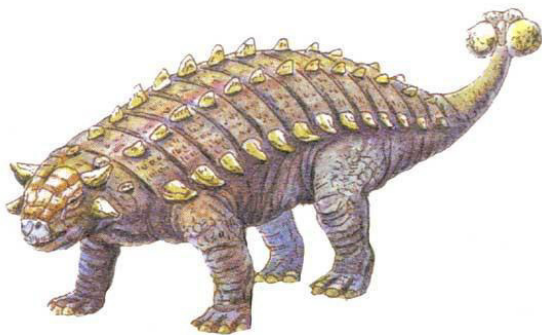
#### Kosti kožnog porekla kod vodozemaca

Kod raznih vrsta vodozemaca (naročito fosilnih stegocefala), kao i kod riba, kožne kosti se javljaju u regionu glave. Danas neki vodozemci (Gymnophiona, neke žabe) imaju redukovane krljušti.

Iako se današnji vodozemci odlikuju golom, ljigavom kožom, mnogi fosilni vodozemci su bili pokriveni krljuštima a neki su čak imali spoljašnji oklop, npr. temnospondili kao što su *Cacops* ili *Platyhystrix*.

#### Kosti kožnog porekla kod gmizavaca

Neki oblici dinosaura imaju spoljašnji koštani oklop, npr. ankilozauri (slika 3.21); kožnog porekla su i ploče na leđima stegozaura (slika 3.22).



Slika 3.21. *Ankylosaurus*.



Slika 3.22. *Stegosaurus*.

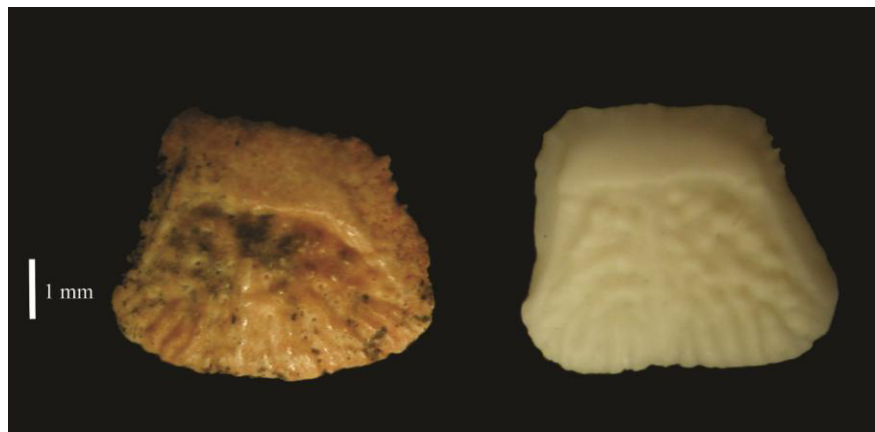
### 3. Kožni skelet i rožne tvorevine kože

---

Svi ankirozauri imaju oklop preko većeg dela tela, uglavnom sastavljen od **ploča** i **nodula**, ponekad i sa velikim bodljama. Ploče ili **skute** su pravougaonog do ovalnog oblika, poredane u poprečne nizove. Manje nodule i pločice popunjavaju prostore između velikih ploča.

*Stegosaurus* ima oklop u vidu dvostrukog niza vertikalno poredanih ploča oblika trougla do dijamanta (ukupno 17) i dva para bodlji na repu. Bodlje na repu su verovatno imale odbrambenu ulogu dok su ploče na leđima možda učestvovala u termoregulaciji, plašile suparnike ili privlačile ženke.

Površina tela guštera je često pokrivena rožnim krljuštima, ispod kojih se nalaze koštani elementi (**osteodermi**, slika 3.23). Osteodermi na lobanjskom krovu srastaju sa kožnim kostima ispod. Gušteri obično imaju dva uzdužna niza osteoderma koja idu duž vrata, trupa i repa. Tokom vremena, razvijaju se i horizontalni nizovi sa ventralne strane tela.



Slika 3.23. Osteoderm beznogog guštera *Pseudopusa* (levo – fosilni iz Beočina; desno – savremeni; foto D. Đurić).

Krokodili imaju veoma vaskularizovane osteoderme, koji osim zaštitne uloge, služe i pri termoregulaciji. Postoje dva uzdužna i najmanje 12 horizontalnih nizova pravougaonih osteoderma, koji se pružaju duž leđa (osim na vrhu repa).

**Oklop kornjača** je izgrađen od dorzalnog, ispupčenog dela (**karapaks**) i ventralnog, zaravnjenog (**plastron**) (slika 3.24).

Oklop pokriva veći deo tela; postoje samo otvori za glavu, noge i rep (koji se mogu uvući kroz te otvore). Kičma je nepokretno srasla sa oklopom.

**Karapaks** se sastoji iz pet nizova koštanih pločica (slika 3.25): središnji niz čine **neuralne pločice** (srastaju sa spinoznim nastavcima kičme). Prva ploča neuralnog niza pokriva vrat i zove se **nuhalna**; pretposlednja ploča se zove **suprapigalna** a poslednja – **pigalna**. Bočno od njih su dva niza širokih pločica – **pleuralne pločice**, koje srastaju sa rebrima. Na ivicama karapaksa nalaze se dva niza ivičnih pločica – **periferne pločice**, koje se spajaju sa plastronom.



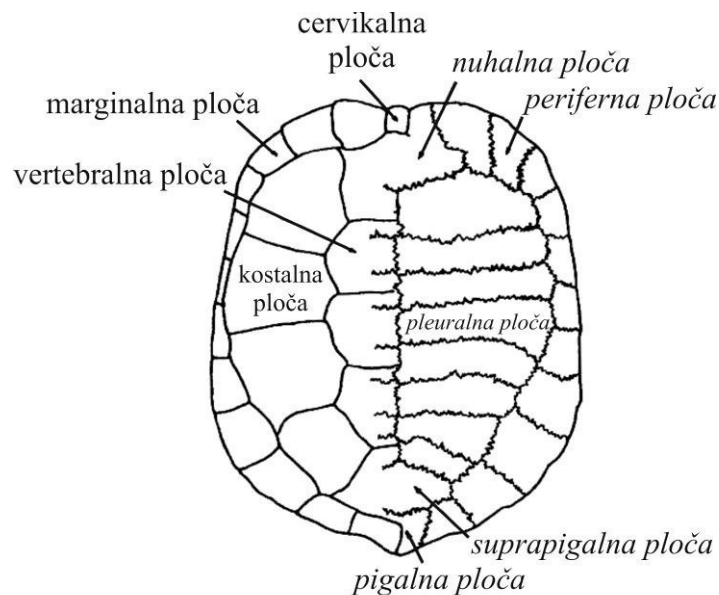
### 3. Kožni skelet i rožne tvorevine kože

---



Slika 3.24. Izgled karapaksa i plastrona kornjače.

**Plastron** je manji deo oklopa koji pokriva stomak. Sastoji se iz dva niza koštanih ploča. Prednji par ploča homolog je ključnjačama ostalih gmizavaca.



Slika 3.25. Građa karapaksa kornjače  
(na desnoj strani crteža su prikazane koštane ploče  
a na levoj rožne ploče koje ih pokrivaju).

#### Kosti kožnog porekla kod sisara

**Kod sisara** koštani oklop imaju oklopnici – današnji armadiljo i njegov izumrli rođak, džinovski *Glyptodon* (slika 3.26). Njihovi oklopi se sastoje od debelih ploča (osteodermi) i pokrivaju glavu, trup i rep. Glavni deo oklopa (koji pokriva trup) je delimično čvrsto srastao sa kičmom, a neki delovi su pokretno zglobljeni. Osteodermi su međusobno povezani kolagenim vlaknima, a povezani su i sa nervima, mišićima, žlezdama i vezivnim tkivom, gradeći osetljiv kožni sistem. Kod fosilnih gliptodona, oklop je težio i do 400 kilograma.

### 3. Kožni skelet i rožne tvorevine kože

---



Slika 3.26. *Glyptodon* (levo – rekonstrukcija cele životinje; desno – deo oklopa).

#### Rezime poglavlja:

Koža ima zaštitnu i pokrovnu funkciju i po svojoj građi se razlikuje kod vodenih i kopnenih kičmenjaka.

**Pokožica** (površinski sloj kože) proizvodi rožne tvorevine: dlake, pera, kandže i nokte, i neke vrste krljušti gmizavaca. **Krzno** (dublji sloj kože) stvara kožne kosti i osteoderme gmizavaca. Zajedno, pokožica i krzno učestvuju u stvaranju zuba i krljušti riba.

Rožne tvorevine su **kod kolousta** predstavljene rožnim „zubićima“ koji se nalaze na oralnom disku poređani u koncentričnim krugovima oko usnog otvora.

**Kod gmizavaca** postoji više vrsta rožnih tvorevina, među kojima su: **rožne krljušti** kod današnjih zmija i guštera, kao i kod većine fosilnih gmizavaca; **rožne ploče** (kod kornjača i krokodila) ispod kojih su razvijene koštane ploče; **kandže, rogovi, perje** (kod nekih dinosaura); **piknofibre** (tanka vlakna koja pokrivaju tela pterozaura i liče na dlaku); **kljun** (kod nekih dinosaura i pterozaura bez zuba) itd.

**Kod ptica** su najvažnije rožne tvorevine: **pera, kljun, kandže i krljušti** na nogama. **Pera** su najsloženije rožne tvorevine. Postoje dve vrste perja: **embrionalno** ili **primalno** („paperje“) i **definitivno (stalno)**, koje može biti: **konturno perje (pluma)**; **donje perje (plumula)** i **dlakasto perje (filoplumula)**. Delovi konturnog pera su: **osnova (kalamus)**, **badrljica (rahis)**, **perna zastavica (veksilum)** od **žioka i žiočica**.

**Kod sisara** se javljaju sledeće rožne tvorevine: **dlake, rogovi i nokti**.

Posebne vrste dlake su: **vuna** (duga i meka dlaka), **čekinje** (kratke i krute dlake), **sklerotizovane dlake** (bodlje kod ježeva), **čulne dlake** (vibrise) na gornjoj usni, **balena**, rožne ploče u ustima kitova.

**Rogovi sisara** mogu biti izgrađeni od rožne materije, osnovne koštane mase prekrivene rožnom materijom ili samo od kosti. U potpunosti su izgrađeni od rožne materije samo kod nosoroga. **Kod šupljorogih preživara** rogovi su izgrađeni od koštanog jezgra i omotača od rožne materije, šuplji su i predstavljaju stalne tvorevine - ne menjaju se (kod bovida) ili se menjaju jednom godišnje (kod antilopa).

**Kod punorogih preživara** (jeleni) rogovi su u potpunosti izgrađeni od kosti i menjaju se više puta u životu. Razgranati su a ogranci izrastaju određenim redosledom. Rogove imaju i **žirafe** (Giraffidae), koje su u geološkoj prošlosti bile mnogo raznovrsnije nego danas, kao i neke grupe izumrlih sisara.

**Rožne tvorevine na prstima** kod sisara mogu biti: **nokti** (kod primata), **kandže, kopita i papci**.

**Kožni skelet** obuhvata sve kožne koštane elemente koji najčešće nastaju u krznu (dubljem delu kože). Neke kosti lobanje i ramenog pojasa su takođe kožnog porekla, jer su nastale u koži, a kasnije su se spustile dublje i povezale sa ostatkom skeleta.

### 3. Kožni skelet i rožne tvorevine kože

---

Koža većine riba pokrivena je **krljuštima**. Postoje 4 glavna tipa krljušti kod riba: **plakoidne, kosmoidne, ganoidne i leptoidne (cikloidne i ktenoidne)**.

Najstarije grupe kičmenjaka (agnate i ribe plakoderme) imale su dobro razvijen spoljašnji **kožni oklop**, izgrađen od koštanih ploča i manjih elemenata - sitnih pločica i krljušti. Kod nekih oblika, celo telo je bilo pokriveno krljuštima. Kod plakodermi su i parna peraja mogla biti pokrivena koštanim pločicama.

Mnogi fosilni vodozemci su bili pokriveni krljuštima a neki su čak imali spoljašnji oklop, npr. temnospondili kao što su *Cacops* ili *Platyhystrix*.

Neki oblici dinosaura imaju spoljašnji koštani oklop, npr. ankilozauri; kožnog porekla su i ploče na leđima stegozaura. Površina tela guštera je često pokrivena rožnim krljuštima, ispod kojih se nalaze koštani elementi (**osteodermi**).

**Oklop kornjača** je izgrađen od dorzalnog, ispupčenog dela (**karapaks**) i ventralnog, zaravnjenog (**plastron**). **Karapaks** se sastoji iz pet nizova koštanih pločica. **Plastron** je manji deo oklopa koji pokriva stomak.

**Kod sisara** koštani oklop imaju oklopnici – današnji armadiljo i njegov izumrli rođak, džinovski *Glyptodon*. Njihovi oklopi se sastoje od debelih ploča (osteodermi) i pokrivaju glavu, trup i rep.

---

## 4. Osovinski skelet

---

### 4. Osovinski skelet

DELOVI OSOVINSKOG SKELETA

HORDA (NOTOHORDA)

*Građa horde*

KIČMENICA – DEFINICIJA, FUNKCIJE

*Građa pršljena*

*Telo pršljena*

REBRA

GRUDNICA (STERNUM)

FILOGENETSKI RAZVOJ OSOVINSKOG SKELETA I

NJEGOVE OSOBINE KOD RAZNIH GRUPA

KIČMENJAKA

*Osovinski skelet urohordata*

*Osovinski skelet cefalohordata*

*Osovinski skelet bezviličnih riba (agnata)*

*Osovinski skelet riba*

*Osovinski skelet vodozemaca*

*Osovinski skelet žaba*

*Osovinski skelet amniota*

*Osovinski skelet gmizavaca*

*Osovinski skelet ptica*

*Osovinski skelet sisara*

### Delovi osovinskog skeleta

Osovinski skelet kičmenjaka obuhvata:

- glaveni i škržni skelet
- **hordu (notohordu) ili kičmenicu (kolumna vertebralis)**
- **rebra (koste)**
- **grudnicu (sternum).**

Zbog svoje složenosti i važnosti za paleontologiju, glaveni i škržni skelet biće opisani u posebnom poglavlju.

### Horda (notohorda)

Horda je izdužen, kontinuiran, štapićast organ izgrađen od vlaknastog vezivnog tkiva (kolagena). Pruža se duž tela, ventralno od nervne cevi a dorzalno od creva, okružujući jezgro od tečnosti ili ćelija ispunjenih fluidom. Mezodermalnog je porekla. Izgrađena je od jezgra od glikoproteina i omotača od kolagenih vlakana.

U ranom stadijumu razvoja horda je izgrađena od **hordocita** (krupne, ovalne, jako spljoštene ćelije, sa krupnim jedrom) koje su poređane u uzdužni niz. U kasnijim stadijumima u ćelijama nastaju krupne vakuole, gube se jasne granice između ćelija, citoplazma i jedra se potiskuju prema periferiji, a centralni deo zauzimaju vakuole nalik na mrežu.

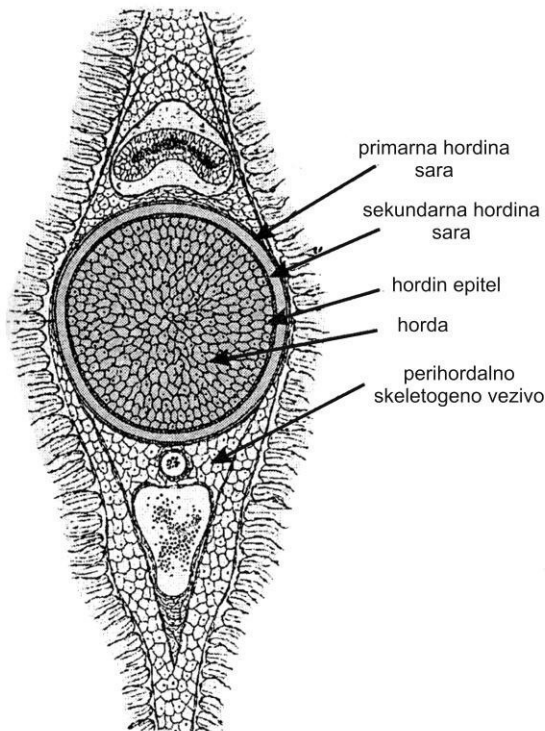
### Građa horde

Na poprečnom preseku (slika 4.1) se vidi da hordu okružuje nekoliko omotača:

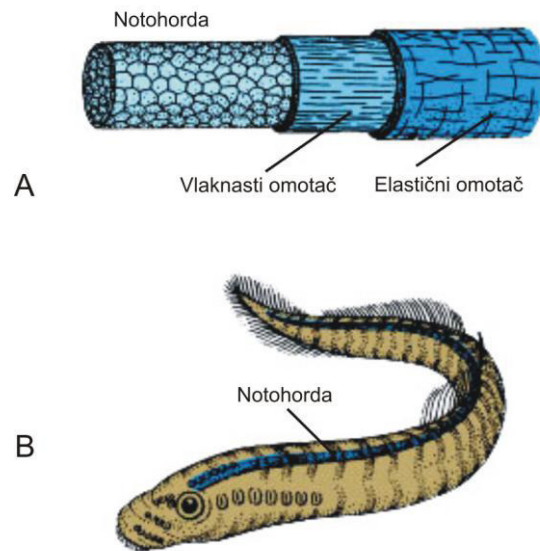
- **bazalna membrana**, koja leži na samoj hordi i omotava je celom dužinom
- **primarna (elastična) sara**: tanak spoljašnji omotač koji luče hordocite
- **sekundarna (vlaknasta) sara**: deblji unutrašnji omotač koji se luči kasnije tokom ontogenetskog razvoja

## 4. Osovinski skelet

- **perihordalno skeletogeno vezivno tkivo:** omotač oko horde i nervne cevi, od kojeg u kasnijim fazama ontogenetskog razvoja nastaju pršljenovi.



Slika 4.1. Poprečni presek horde.



Slika 4.2. Građa horde (gore) i položaj horde kod bezviličnih riba (dole).

Glavna funkcija horde je da se za nju pričvršćuju mišići. Predstavlja glavni skeletni organ embriona u razvoju.

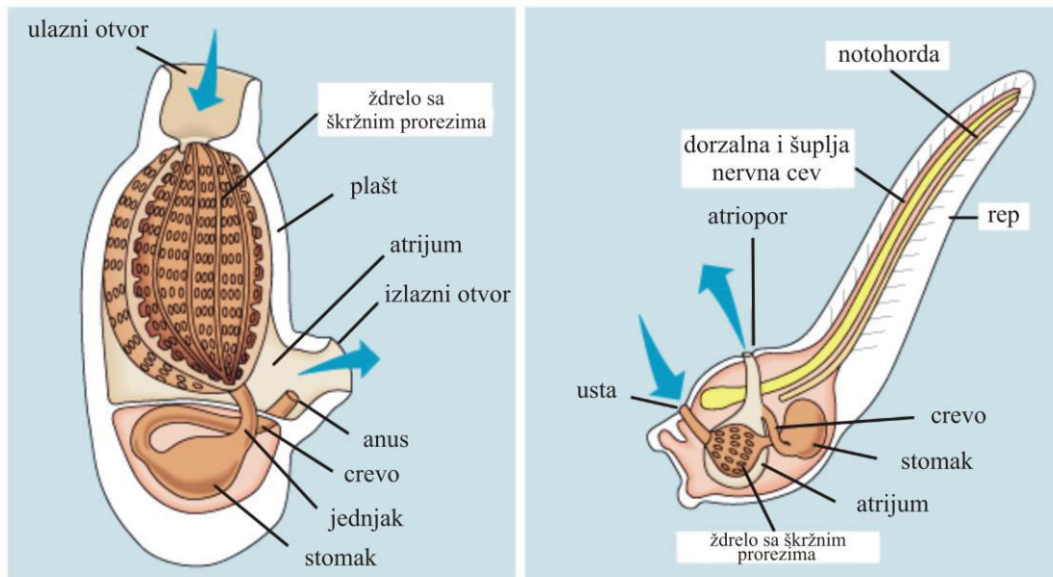
Horda je organ koji definiše hordate. Organ sličan hordi (**stomohordu**) imaju i hemihordati, ali se smatra da je reč o konvergentnom razvoju a ne o homologim organima. Svi hordati u nekom stadijumu svog razvoja imaju hordu, mada se kod većine gubi tokom života. Samo slabi plivači imaju hordu tokom celog života (slika 4.2), a već kod hrskavičavih riba ona je znatno redukovana i zamenjena kičmenicom. Kod odraslih amniota se potpuno gubi.

Kod cefalohordata i agnata horda je razvijena tokom celog života.

Kod plaštaša (urohordata) horda je razvijena u larvenom stadijumu, dok se kod odraslih jedinki, koje žive pričvršćene za dno, redukuje (slika 4.3).

Tokom ontogenetskog razvića, horda se javlja kao prvi skeletni element, a tokom kasnijeg razvića potiskuju je kičmeni pršljenovi koji se formiraju oko nje unutar perihordalnog skeletogenog tkiva.

## 4. Osovinski skelet



Slika 4.3. Plaštaš – odrasla jedinka (levo) i larva (desno).

### Kičmenica – definicija, funkcije

Kod većine hordata glavni deo osovinskog skeleta je kičmenica (kičma, *kolumna vertebralis*). Kičmenica se kod svih kičmenjaka sastoji iz niza kičmenih pršljenova.

Kičmeni pršljen se sastoji iz tela pršljena, jednog ili dva para lukova i nastavaka koji polaze sa tela i/ili lukova. Izgrađen je od hrskavice ili kosti.

Prvobitna funkcija pršljenova bila je da okružuju i štite kičmenu moždinu i dorzalnu aortu, kasnije su se za njih pričvršćivali mišići, a kod kopnenih kičmenjaka imaju važnu ulogu u potpori tela i kretanju na kopnu.

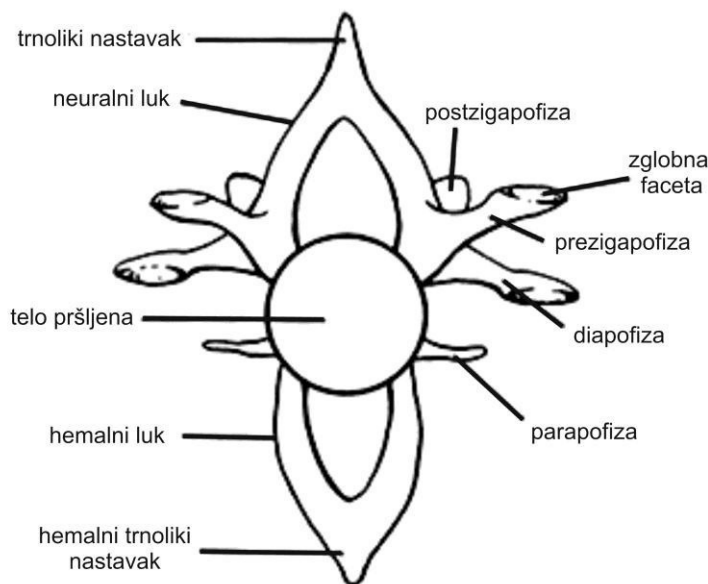
### Grada pršljena

Pršljen sačinjavaju sledeći delovi (slika 4.4):

- **telo pršljena** nastaje proširivanjem osnova neuralnih luka; kod nekih kičmenjaka je odsutno, pa se takav pršljen zove **aspondilan**. Ako pršljen ima jedno telo (što je najčešći slučaj) zove se **monospondilan**, a ako ima dva tela (**intercentrum** i **pleurocentrum**) - **diplospondilan**. Kod amniota je telo pršljena jedinstveno i nastaje od pleurocentra; kod nekih drugih kičmenjaka jedinstveno telo može nastati na račun intercentra.
- **neuralni luci** – polaze sa dorzalne strane tela pršljena i spajaju se; kroz kanal koji grade prolazi kičmena moždina. Pored neuralnih sa dorzalne strane se mogu javiti i **interneuralni (interkalarni) luci**. Spajanjem neuralnih luka nastaje **trnoliki (spinozni) nastavak**. Ponekad neuralni luci mogu biti veoma visoki, kada nose leđno jedro (*Dimetrodon*, *Edaphosaurus*) ili kada služe za vezivanje snažnih ligamenata koji pomažu u podupiranju velike i teške glave (*Bison*).

## 4. Osovinski skelet

- **hemalni luci** polaze sa ventralne strane tela pršljena u repnom regionu i zatvaraju važne krvne sudove. Njihovim spajanjem nastaje **hemalni trnoliki nastavak**.
- **bočni nastavci (parapofize)** polaze sa tela pršljena u trupnom regionu i na njih se naslanjaju rebra. Kod nekih kičmenjaka izdvajaju se dva bočna nastavka: **diapofiza** i **parapofiza**.
- **zigapofize** se razvijaju dorzalno, na osnovi neuralnih luka, i to po par na prednjoj strani pršljena (**prezigapofize**) i par na zadnjoj strani (**postzigapofize**); one omogućavaju čvršće međusobno zglobljavanje pršljenova i sprečavaju uvrtnje kičme.



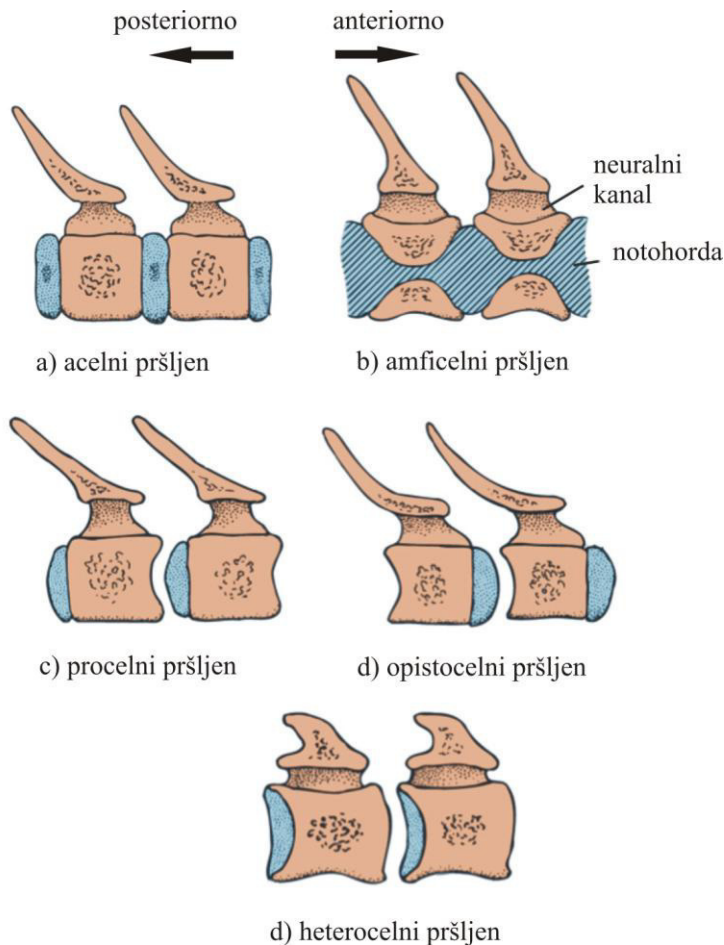
Slika 4.4. Građa pršljena.

### Telo pršljena

Telo pršljena ima različit oblik kod raznih grupa kičmenjaka. Postoje sledeći tipovi, zavisno od oblika prednje i zadnje površine tela pršljena (slika 4.5):

- **amficelni** pršljen (najprimitivniji, sa telom levkasto udubljenim sa obe strane – spreda i pozadi) - javlja se kod najvećeg broja riba, kao i kod nekih vodozemaca i gmizavaca. Prostor između dva amficelna pršljena ispunjen je vezivnim tkivom, hrskavicom ili ostacima horde.
- **procelni** pršljen (prednja strana tela pršljena je levkasto udubljena, zadnja ispupčena) – javlja se kod većine današnjih gmizavaca i žaba.
- **opistocelni** pršljen (zadnja strana levkasto udubljena, prednja ispupčena) – odlikuje neke vodozemce, a javlja se i u vratnim pršljenovima nekih sisara (papkara, kopitara).
- **heterocelni** pršljen (i prednja i zadnja strana su sedlasto udubljene) - javlja se u vratu ptica.
- **platicelni (acelni)** pršljen (prednja i zadnja strana tela pršljena zaravnjene) - javlja se kod sisara.

## 4. Osovinski skelet



Slika 4.5. Tipovi pršljena.

### Rebra

Rebra su dugi i savijeni hrskavičavi ili koštani elementi koji se prednjim delom vezuju za kičmene pršljenove a zadnjim za grudnicu. Ona štite unutrašnje organe, obezbeđuju mesto za pričvršćivanje mišića, a kod amniota učestvuju i u procesu disanja. Zajedno sa grudnicom čine grudni koš u kome su smešteni važni unutrašnji organi (srce, pluća, organi za varenje).

Postoje dve vrste rebara kod riba: dorzalna i ventralna (ili pleuralna), dok se kod tetrapoda ventralna rebra gube i ostaju samo dorzalna.

### Grudnica (sternum)

Grudnica je medioventralno postavljeni hrskavičavi ili koštani element skeleta suvozemnih kičmenjaka za koji se vezuju distalni delovi rebara i elementi ramenog pojasa. Ona doprinosi čvrstini grudnog koša koji štiti unutrašnje organe a služi i kao površina za pričvršćivanje mišića prednjih ekstremiteta. Kod nekih amniota učestvuje i u disanju.



## 4. Osovinski skelet

### **Filogenetski razvoj osovinskog skeleta i njegove osobine kod raznih grupa kičmenjaka**

Osovinski skelet je filogenetski stariji od ostalih delova endoskeleta, jer se prvi javlja u fosilnom stanju. Najpre se javlja horda, zatim kičmenica, pa glaveni skelet, a tek onda skelet neparnih i parnih ekstremiteta. Neuralni i hemalni luci su filogenetski stariji od ostalih delova pršljena. Osovinski skelet se javlja i kod hordata koji nisu kičmenjaci, pa će i oni ukratko biti opisani.

#### **Osovinski skelet urohordata**

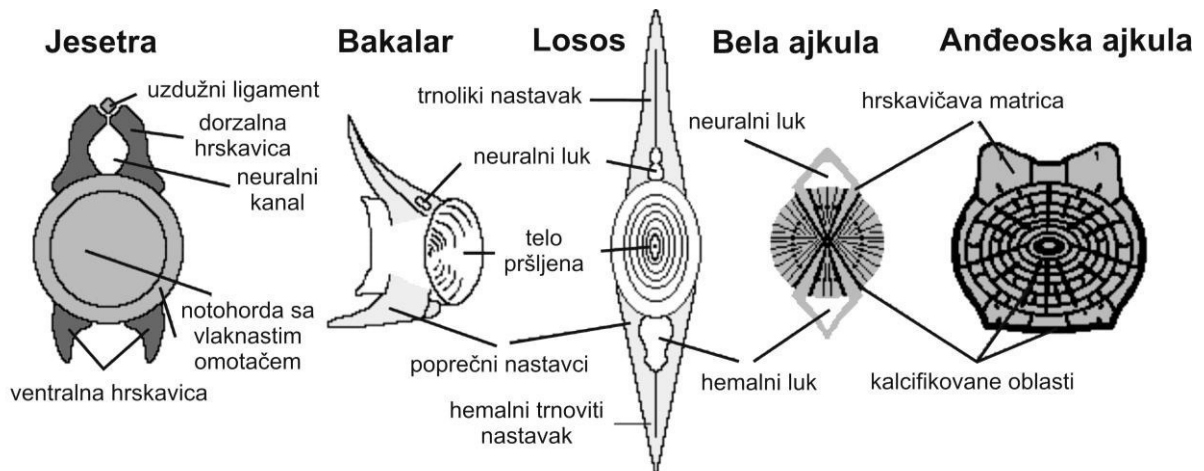
Odrasli urohordati nemaju osovinski (niti bilo kakav drugi) skelet, ali njihove larve (ascidije) koje veoma liče na cefalohordate, imaju hordu (slika 4.3). Ona se gubi kada se pričvrste za morsko dno i dobiju vrećast oblik tela karakterističan za odrasle jedinke.

#### **Osovinski skelet cefalohordata**

Cefalohordati kao što je današnja *Branchiostoma* (amfioksus) ili fosilna *Pikaia* imaju osovinski skelet (hordu) od vezivnog tkiva (slika 2.1) i to je jedini skeletni element koji se javlja kod njih.

#### **Osovinski skelet bezviličnih riba (agnata)**

Osovinski skelet se javlja prvi put u donjem kambrijumu, u Chengjiang fauni, gde se kod roda *Haikouichthys* mogu uočiti kvadratne strukture duž tela, koje su verovatno predstavljale pršljenove. Kod kasnijih agnata horda ima dominantan položaj (slika 4.2), dok su ostaci pršljenova slabo poznati, možda zato što su bili izgrađeni od hrskavice, pa se nisu očuvali u fosilnom stanju. Kod nekih heterostraka, osteostraka i galeaspida očuvali su se otisci pršljenova. Današnje agnate (vijuni) imaju nepotpune pršljenove koje čine mali neuralni luci izgrađeni od hrskavice, dorzalno od horde. Možda su i fosilne agnate imale slične pršljenove. Druga grupa savremenih agnata – miksine - ima samo notohordu, baš kao i njihovi srodnici iz paleozoika.

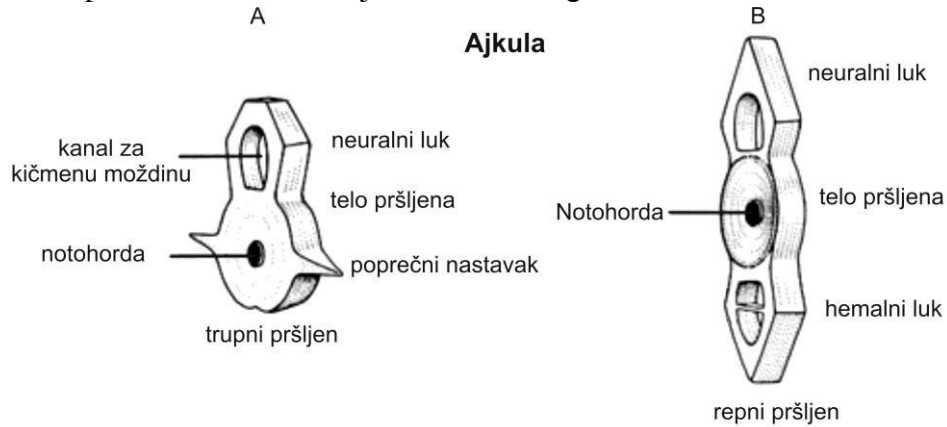


**Slika 4.6. Građa pršljenova kod koštanih (levo) i hrskavičavih (desno) riba.**

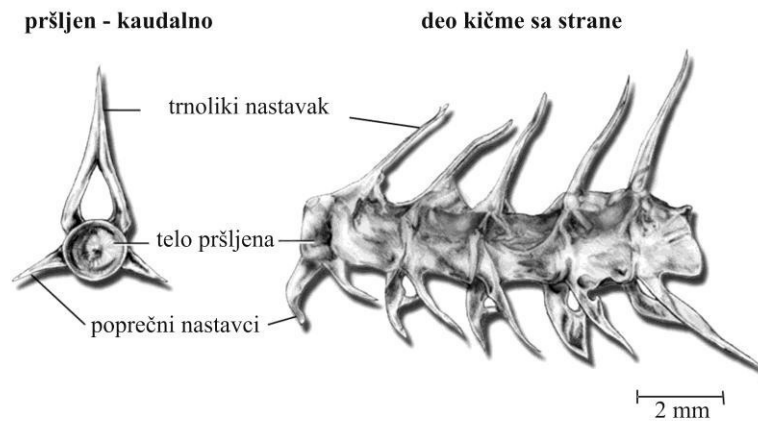
## 4. Osovinski skelet

### Osovinski skelet riba

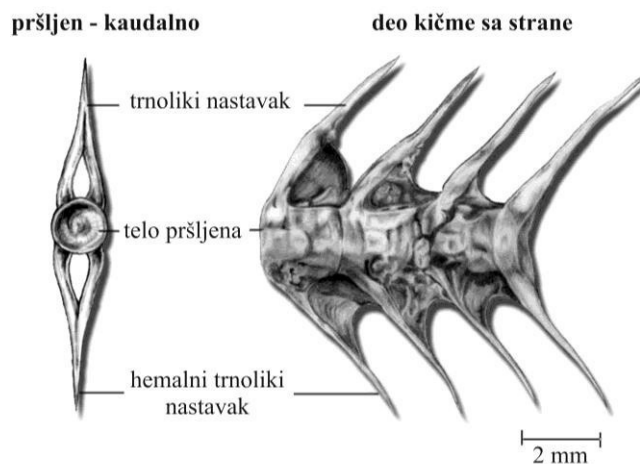
Kod primitivnih riba, horda i dalje ima veoma važnu ulogu, dok se pršljenovi sastoje samo iz hrskavičavih dorzalnih i ventralnih lukova, bez tela pršljena. Takve pršljenove imaju primitivne hrskavičave ribe, plakoderme, akantodije i hrskavičavi ganoidi.



Slika 4.7. Građa trupnog (A) i repnog pršljena (B) kod hrskavičavih riba (ajkule).



Slika 4.8. Građa trupnog pršljena kod košljoriba.



Slika 4.9. Građa repnog pršljena kod košljoriba.

---

## 4. Osovinski skelet

---

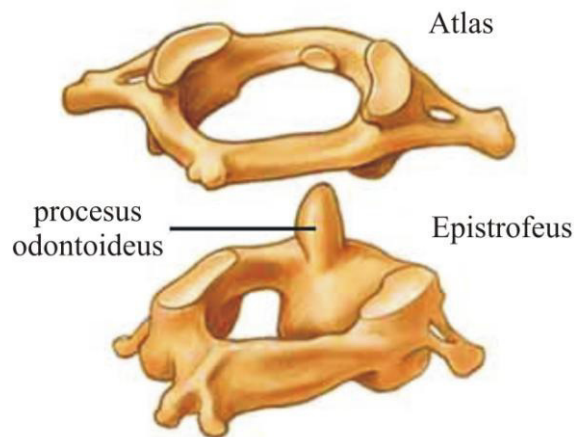
Kičmenica riba predstavlja jedinstven, čvrst i prilično savitljiv stubić. Srasla je sa lobanjom nepokretno, što omogućava lakše probijanje kroz vodu. Ne postoji pokretni zglob između kičme i glave kao kod tetrapodnih kičmenjaka. Stepenn diferenciranosti je najmanji, jer postoje samo dva regiona, trupni i repni (slika 4.6, 4.7). Pršljenovi u repnom regionu su relativno brojni. Oni se odlikuju prisustvom hemalnih lukova koji srastaju u hemalni trnoliki nastavak (slika 4.8, 4.9). Kod hrskavičavih riba pršljenovi se sastoje od dve hrskavičave cevčice – dorzalne, koju grade neuralni luci i koja okružuje kičmenu moždinu, i ventralne, koja okružuje notohordu (slika 4.7). Cevčica koja okružuje notohordu često je ojačana sa nekoliko kalcifikovanih slojeva (slika 4.6). Postoje po dva para rebra – dorzalna i ventralna. Ajkule i mnoge košljoribe nemaju dorzalna rebra a bezvilične ribe i plakoderme uopšte nemaju rebra, pošto nemaju ni pršljenova za koje bi se rebra vezivala. Svi, ili gotovo svi, pršljenovi kičmenice nose rebra. Ribe nemaju grudnicu (sternum).

### Osovinski skelet vodozemaca

U kičmi vodozemaca se razvijaju neke strukture kojih nema kod riba, a vezane su za njihovo prilagođavanje na život na kopnu.

Kao prvo, gubi se veza između zadnjeg dela lobanje i ramenog pojasa, što omogućava slobodnije pokretanje glave, tako važno za kopnene životinje. To se dešava već kod prvih vodozemaca, kao što su *Acanthostega* i *Ichthyostega*.

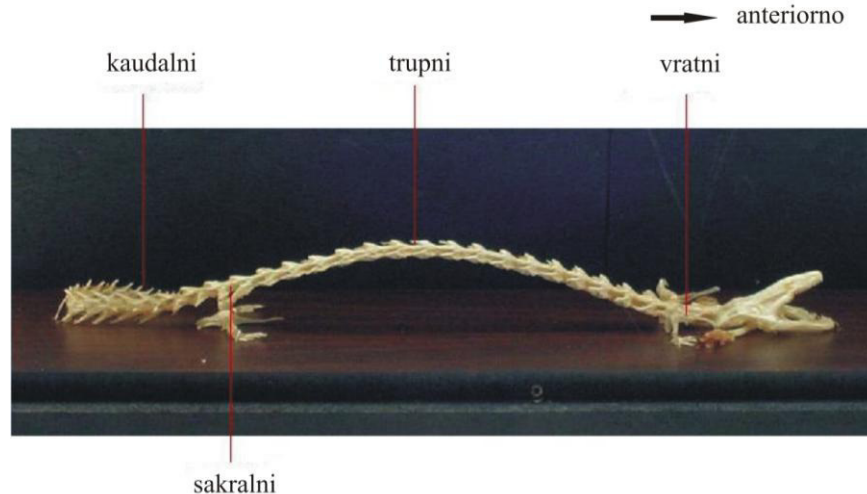
Kod vodozemaca po prvi put u evoluciji dolazi do izdvajanja **prvog vratnog pršljena (atlasa)**. Između lobanje i atlasa uspostavlja se pravi zglob. **Atlas** nema telo pršljena već je u obliku koštanog prstena čiji gornji deo grade neuralni, a donji hemalni luci (slika 4.10). Prošireno telo atlasa snabdeveno je na prednjoj površini sa dve zglobne površine za zglobljavanje sa lobanjom i malim neparnim nastavkom koji zalazi između potiljačnih gležnjeva. Kod nekih fosilnih vodozemaca i gmizavaca postoji i **proatlas**, membranska kost koja se nalazi između atlasa i lobanje, a sačinjavaju je samo neuralni luci.



Slika 4.10. Građa atlasa i epistrofeusa.

## 4. Osovinski skelet

Izdvaja se sakralna oblast (najčešće je čini samo jedan pršljen), mesto gde se pričvršćuje karlični pojas za kičmu (slika 4.11). To nije bilo potrebno kod riba, ali je potrebno životinjama koje se kreću po kopnu, jer kod njih zadnje noge imaju veliku ulogu u kretanju i nose veliku težinu.



Slika 4.11. Regioni kičmenice kod vodozemaca.

Broj repnih pršljenova je kod vodozemaca (i ostalih tetrapoda) znatno manji nego kod riba. Kod vodozemaca se po prvi put javljaju zigapofize na pršljenovima. One su tako orijentisane da dozvoljavaju savijanje u vertikalnom i horizontalnom pravcu, ali sprečavaju uvrtanje kičme. Tokom evolucije vodozemaca se razvija veći broj tipova pršljena (rahitomni, embolomerni, stereospondilni – vidi sliku 4.12). Ipak, postoje dva osnovna stanja – prvo, kada su svi elementi pršljena međusobno razdvojeni naziva se **aspidospondilija**. Intercentar, pleurocentar i nervni luci su zasebne okoštale jedinice. U drugom slučaju, svi elementi su srasli, i takav slučaj se zove **holospondilija**. Telo pršljena u tom slučaju obično potiče od pleurocentra. Intercentar, ako je prisutan, ostaje kao neokoštali dodatak hrskavici između pršljenova.

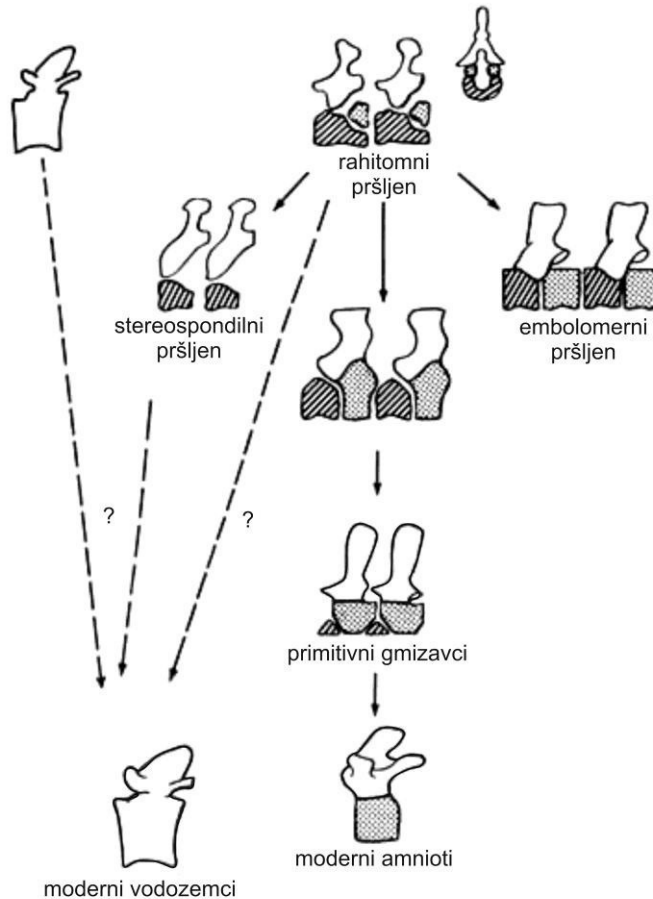
Kod primitivnih vodozemaca telo pršljena je izgrađeno iz dva dela – **intercentra (hipocentra)** i **pleurocentra**. **Rahitomni** pršljenovi su najbliži tim primitivnim oblicima, imaju velike intercentre i male pleurocentre koji se nalaze između njih. Oba elementa nose neuralni luk i druge nastavke. Od rahitomnog pršljena nastao je **stereospondilni** pršljen – kod njega se pleurocentar gubi i celo telo pršljena je izgrađeno od intercentra. Ova dva tipa pršljenova javljaju se kod izumrlog reda vodozemaca, Temnospondyli.

Kod **embolomernog** pršljena intercentar i pleurocentar su skoro iste veličine i grade dva prstena. Ovakav pršljen se javlja kod nekih antrakozaura.

**Lepospondilni** pršljen su imali mnogi sitni izumrli paleozojski vodozemci (redovi Aistopoda, Nectridea, Microsauria). Kod njih je telo pršljena izgrađeno od jedinstvene šuplje cevčice (holospondilni pršljen) kroz koju je prolazila horda. Ono nije nastalo ni od pleurocentra ni od hipocentra, već intramembranskim okoštavanjem.

## 4. Osovinski skelet

Ranije su ovi tipovi pršljenova korišćeni za razvrstavanje vodozemaca u različite redove, međutim, kasnije se pokazalo da slična građa pršljenova nije dokaz za blisku filogenetsku vezu, pa je takav način klasifikacije napušten.

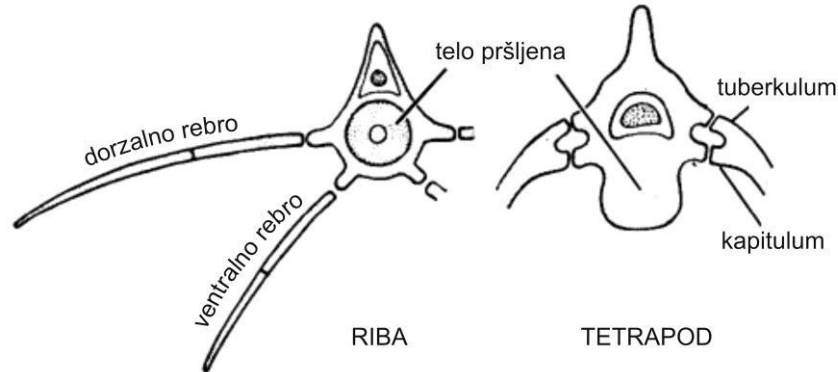


**Slika 4.12. Evolucija pršljenova.**

Kod vodozemaca i drugih tetrapoda postoji samo po jedan par rebara (homologih dorzalnim rebrima riba, iako se zapravo nalaze na mestu gde su bila ventralna rebra, slika 4.13).

Rani tetrapodi imaju po par rebara na svakom pršljenu, ali su torakalna rebra najbolje razvijena. Rebra su kratka i srasla sa bočnim nastavcima. Slobodno se završavaju. Već kod najranijih tetrapoda javlja se račvasti početni deo rebra. Neki labirintodonti imaju rebra i u post-sakralnom regionu, ali je u većini slučajeva repni region tetrapoda bez rebara.

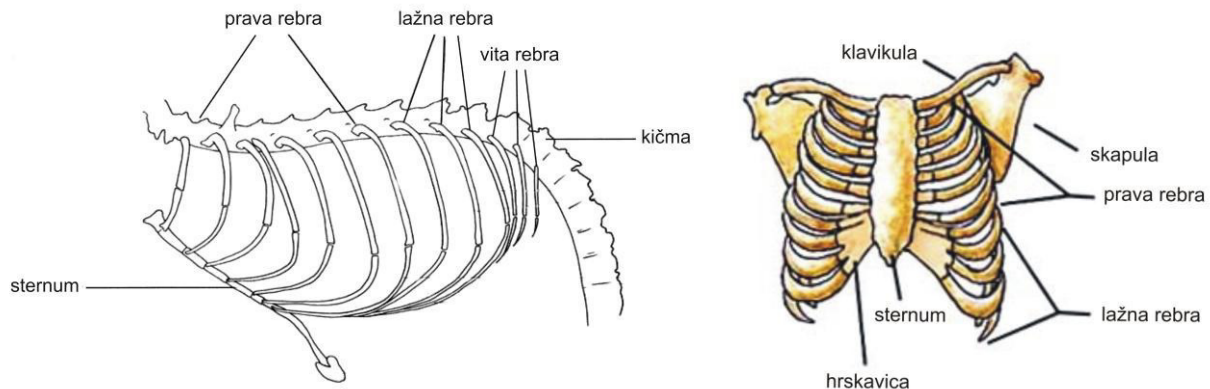
## 4. Osovinski skelet



Slika 4.13. Rebra kod riba i kod tetrapodnih kičmenjaka.

Postoje:

- **prava rebra** – vezana za grudnicu
- **lažna rebra** – vezana međusobno ali ne i sa grudnicom
- **vita rebra** – završavaju se slobodno (slika 4.14).



Slika 4.14. Grudni koš kod mačke (levo) i čoveka (desno).

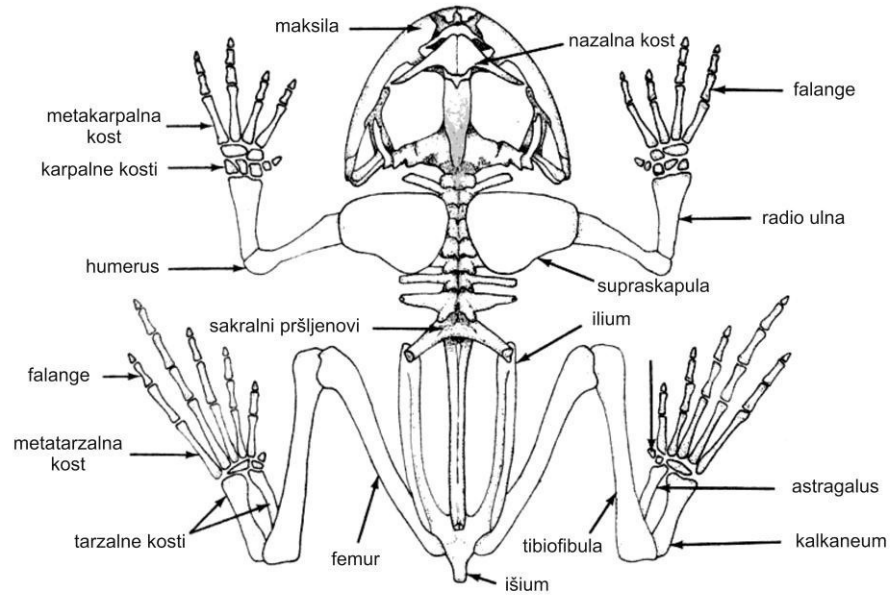
Najprimitivniji vodozemci nisu imali grudnicu, ali se ona javlja kod današnjih vodozemaca. Kod beznogih i repatih vodozemaca je redukovana.

### Osovinski skelet žaba

Kičmenica žabe prilagođena je skokovitom kretanju. Telo je skraćeno i broj pršljenova smanjen – imaju najviše devet slobodnih (presakralnih) pršljenova (slika 4.15). Sakralni pršljen nosi snažne poprečne nastavke, koji su pokretno spojeni sa pelvisom.

## 4. Osovinski skelet

Pršljenovi kaudalnog regiona srastaju u **urostil**, cevastu tvorevinu karakterističnog izgleda paralelnu ilijumu, koja služi za ojačavanje pelvisa.



**Slika 4.15. Građa skeleta žabe.**

Rebra su kod žaba redukovana, osim sakralnih koja čine deo karlice (vidi slike 4.15 i 4.24). Sternum postoji, ali služi za pričvršćivanje nekih grudnih mišića, a ne i rebara (pošto žabe nemaju prava rebra).

Najstarije žabe koje su živjele u donjem trijasu (*Triadobatrachus*) imale su nešto duže telo, sa 26 pršljenova, od kojih je 10 gradilo rep (nisu srastale u urostil). Rebra su bila redukovana.

### Osovinski skelet amniota

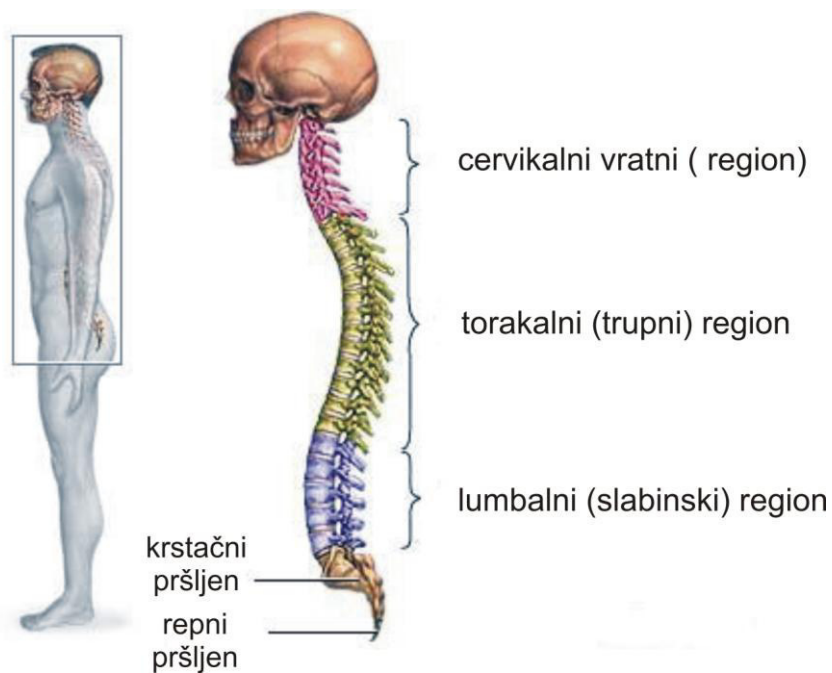
Amnioti filogenetski nasleđuju pršljenove od antrakozaura, tako da je telo pršljena izgrađeno od pleurocentra, dok intercentar učestvuje u izgradnji intervertebralne hrskavice, a kod mnogih oblika se gubi. Kod primitivnih gmizavaca i grupa koje su nastale od njih (uključujući ptice i sisare) pleurocentri su sve bolje razvijeni, a kod današnjih amniota intercentar se gubi (osim u atlasu) i telo pršljena je potpuno izgrađeno od pleurocentra.

Kičmenica je diferencirana na pet regiona (slika 4.16):

- **vratni (cervikalni)** – omogućava pokretnu vezu između glave i kičme. Broj vratnih pršljenova je različit: ptice mogu imati i do 25, a većina sisara u vratu ima sedam pršljenova. Kod nekih sisara vratni pršljenovi srastaju i takve životinje nemaju jasno izražen vrat (na primer, kitovi).

## 4. Osovinski skelet

- **grudni (torakalni)** – nosi rebra
- **slabinski (lumbalni)** – ne nosi rebra
- **krstačni (sakralni)** – na mestu oslonca zadnjih ekstremiteta kod suvozemnih kičmenjaka javlja se veći broj krstačnih pršljenova, koji često srastaju u jednu kost – **sakrum**. Krstačni pršljenovi imaju snažne poprečne nastavke koji se nepokretno vezaju za karlični pojas. Ovi nastavci verovatno potiču od rebara. Gmizavci i većina ptica imaju po 2 krstačna pršljena a sisari 3-5.
- **repni (kaudalni)** – od manjeg značaja za kretanje nego kod riba.



Slika 4.16. Regioni kičmenice kod čoveka.

U zglobljavanju lobanje i kičmenice učestvuju prva **dva** vratna pršljena - atlas i epistrofeus (slika 4.10). Kod amniota glava rotira prvenstveno na ova dva pršljena.

**Epistrofeus** (za razliku od atlasa) ima dobro razvijeno telo pršljena. Na prednjoj strani nosi **zuboliki nastavak (procesus odontoideus)** – to je, zapravo, telo atlasa koje je sraslo sa epistrofeusom. On zalazi u donji deo atlasa i omogućava okretanje epistrofeusa.

Većina rebara amniota sastoji se iz dva dela: proksimalnog - **pars vertebralis** (koji se vezuje za kičmu) i distalnog dela, **pars sternalis** (koji se vezuje za grudnicu).

Proksimalni deo rebra je račvast i grade ga (slika 4.13):

- **kvržica (tuberkulum)** – gornji deo proksimalnog kraja; oslanja se na diapofizu pršljena
- **glavica (kapitulum)** – donji deo proksimalnog kraja; oslanja se na parapofizu ili na telo pršljena



## 4. Osovinski skelet

---

Distalni deo rebra vezuje se za grudnicu.

### Osovinski skelet gmizavaca

Za kičmenicu gmizavaca važi većina stvari koje su navedene za sve amniote, ali pojedine grupe imaju specifične osobine, zavisno od građe tela i načina života.

Kod kornjača je kičma, osim vratnog i repnog dela, smeštena unutar oklopa, nepokretna i srasla sa njim. Osam pari rebara je takođe sraslo sa oklopom, a grudnica je redukovana. Kornjače su jedini kičmenjaci kod kojih se osovinski skelet nalazi unutar grudnog koša, a ne sa njegove spoljašnje strane.



Slika 4.17. Skelet zmije.

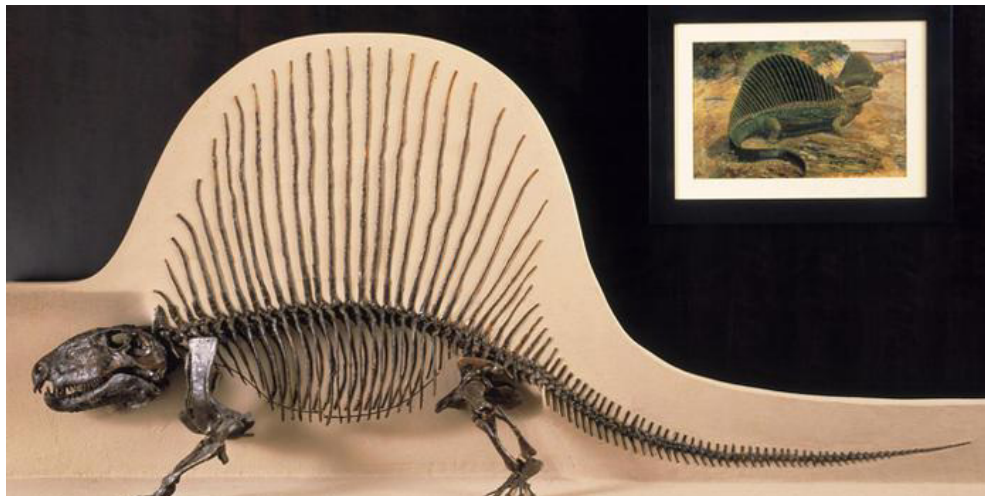
Kod zmija postoje specijalni nastavci na pršljenovima koji omogućavaju lakše savijanje kičme (**zigosfen i zigantrum**). Imaju rebra po celom trupu (slika 4.17), koja igraju veliku ulogu pri kretanju, pošto zmije nemaju noge. Grudnica je redukovana.

Među dinosaurima, najzanimljiviju kičmenicu imaju zauropodi – džinovski četvoronožni dinosauri, čiji vratovi su dostizali i do 15 metara. Imali su i do 19 vratnih pršljenova, koji su bili dugi i šupljikavi, ispunjeni vazduhom, što je smanjivalo težinu vrata i omogućavalo lakše disanje. Međutim, smatra se da nisu mogli da podignu glavu znatno iznad visine ramena.

Među pelikozaurima se javljaju oblici koji su imali leđno jedro, kao što su *Dimetrodon* (slika 4.18) i *Edaphosaurus*. Leđno jedro je bilo prekriveno kožom i prožeto krvnim sudovima a podržavali su ga veoma izduženi spinozni nastavci, koji su kod *Edaphosaurusa* imali i poprečne izraštaje. Njihova funkcija nije potpuno razjašnjena. Smatra se da su služili za termoregulaciju, ali postoje mišljenja i da su pomagala pri kamuflaži, udvaranju, kao oslonac za mišiće, kao jedro pri plovljenju itd.

## 4. Osovinski skelet

---



Slika 4.18. Skelet *Dimetrodona*.

Rani ihtiozauri imaju zadnje leđne pršljenove u obliku diska, kao kod tipičnih riba. Kod kasnijih oblika i prednji dorzalni pršljenovi postaju diskovi. Postepeno se većina nastavaka gubi, uključujući one za pričvršćivanje rebara. Tela pršljenova postaju znatno kraća, a njihova prednja i zadnja strana udubljene, kao kod pravih ribljih amficelnih pršljenova. Jedino se zadržavaju neuralni luci (koji ne srastaju sa telom pršljena) i spinozni nastavak, za koji se pričvršćuju dorzalni mišići.

Pleziozauri imaju kičmenicu relativno jednolike građe. Najviše se razlikuju po dužini vrata. Grupa pleziozaura u užem smislu ima duge vratove (čak i do 76 pršljenova), dok pliozauri imaju kraći vrat i veću glavu. Sami pršljenovi podsećaju na pršljenove kopnenih gmizavaca, tj. imaju tipične nastavke i nisu diskoidni kao kod ihtiozaura.

Ipak, rekorder po dužini vrata je *Tanystropheus*, trijaski gmizavac iz centralne Evrope (grupa prolacertiformes). Njegov vrat je bio dvaput duži od trupa, iako se sastojao iz samo 9-12 pršljenova. Svaki pršljen nosio je duga i tanka cervikalna rebra, koja su bila usmerena unazad i za koja su se možda vezivali snažni vratni mišići (slika 4.19). Funkcija ovako dugog vrata nije potpuno razjašnjena.



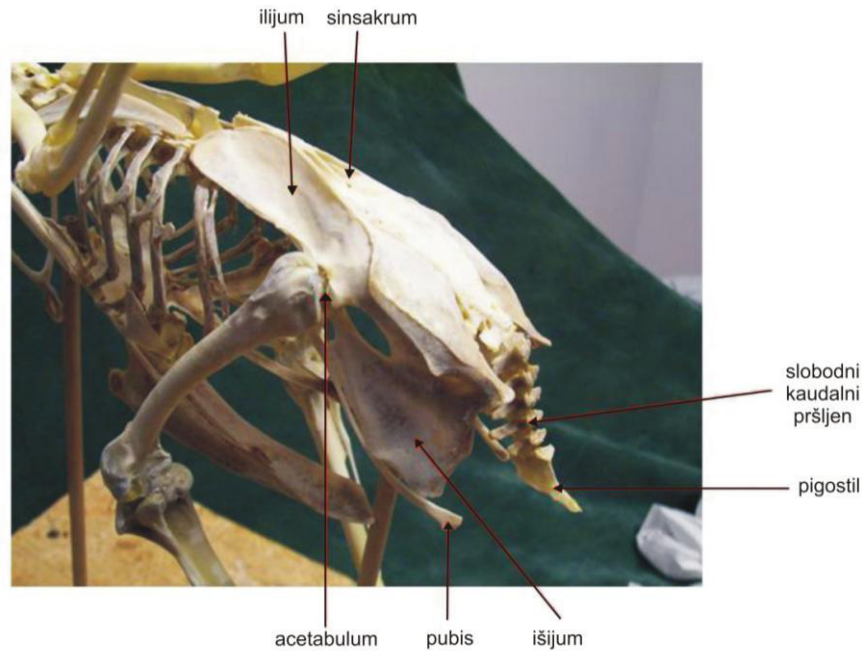
Slika 4.19. *Tanystropheus*.

## 4. Osovinski skelet

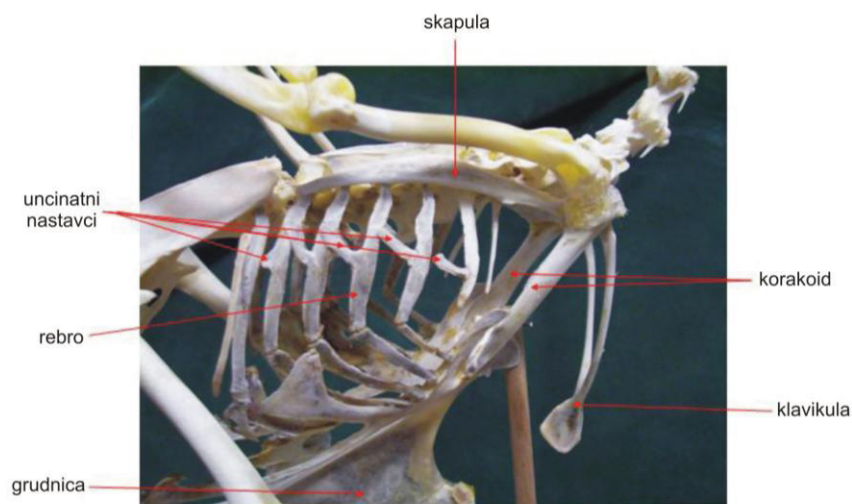
### Osovinski skelet ptica

Kičmenica ptica je prilagođena letenju. Pršljenovi su uglavnom međusobno srasli i grade nepokretne strukture, koje omogućavaju da telo bude kompaktno i da lakše leti.

Prednji pršljenovi grudnog regiona međusobno srastaju i grade **notarijum**. Srastanjem pršljenova zadnjeg dela torakalnih, svih lumbalnih, dva sakralna i dela repnih pršljenova (slika 4.20) nastaje **sinsakrum** za koji se vezuju ilijačne kosti. Iza sinsakruma se nalazi nekoliko slobodnih repnih pršljenova, a zadnji deo repnih pršljenova srasta u **pigostil** na koji se naslanjaju repna pera.



Slika 4.20. Kičmenica ptica.



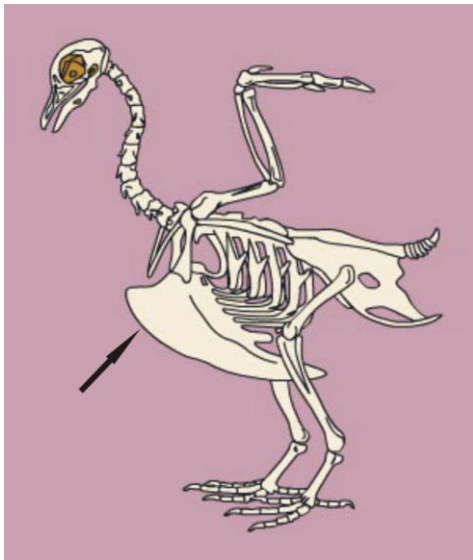
Slika 4.21. Grudni koš i rameni pojas ptica.

## 4. Osovinski skelet

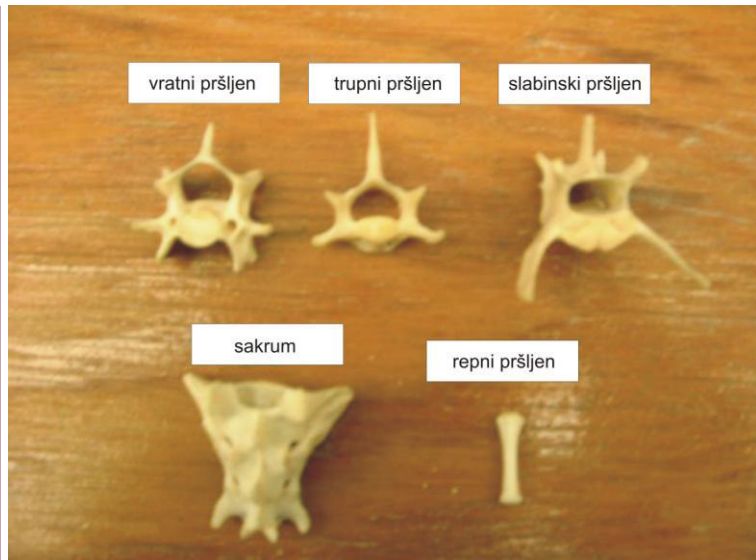
Tako da su u kičmi ptica slobodno pokretni samo vratni pršljenovi, koji daju glavi veliku pokretljivost i slobodu.

Rebra se nalaze uglavnom na torakalnim pršljenovima, iako postoje i mala rebra srasla sa cervikalnim pršljenovima. Prvih nekoliko rebara je slobodno, dok se sledeća rebra vezuju za grudnicu (kod sisara je obrnuto).

Imaju kratke pločaste **uncinatne nastavke** koji naležu na susedno rebro i daju čvrstinu grudnom košu. Za njih se vezuju rameni mišići (slika 4.21), kao i mišići koji šire i skupljaju grudni koš prilikom disanja.



Slika 4.22. Skelet ptice; strelica pokazuje grudnu kost.



Slika 4.23. Pršljenovi mačke.

Distalni deo rebara je okoštao (kod gmizavaca i sisara je hrskavičav).

Kod ptica je grudnica veoma razvijena, sa spoljašnjim grebenom (**kobilica – krista sterni**; javlja se samo kod ptica letačica; slika 4.22). Za kobilicu se vezuju snažni mišići krila.

### Osovinski skelet sisara

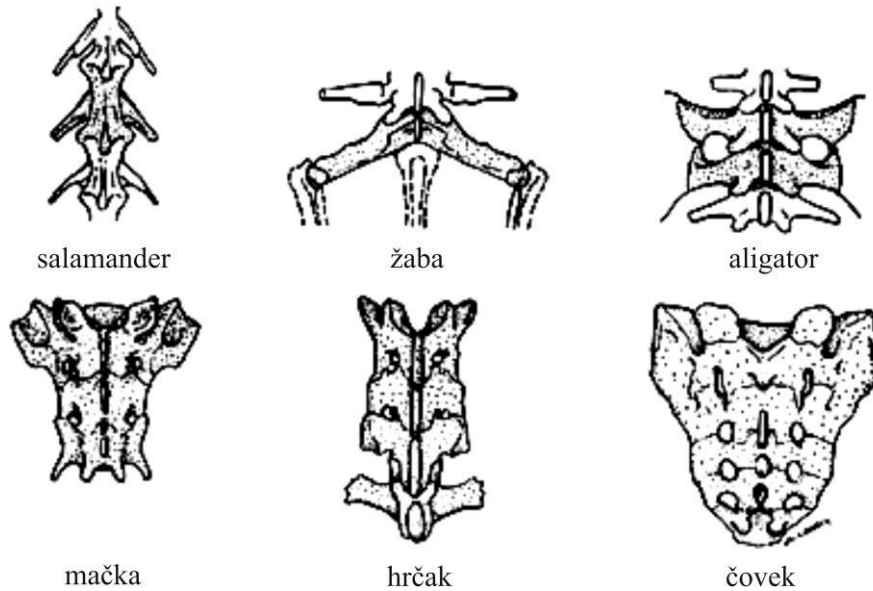
Za sisare je karakteristično da im je kičmenica (kao i kod svih amniota) podeljena na 5 regiona (slika 4.23), i da je broj pršljenova u tim regionima manje-više stalan.

Broj pršljenova po regionima je:

- cervikalni – 7
- torakalni – 12-15
- lumbalni 4-7
- sakralni 3-5 (često srastaju u jednu kost – **sakrum**; slika 4.24)
- kaudalni – broj pršljenova veoma varira. Rep je mnogo manje masivan nego kod gmizavaca i obično ne igra tako važnu ulogu u kretanju.

## 4. Osovinski skelet

Vodeni sisari kao što su kitovi imaju dugu i prilično krutu kičmu. Vrat je skraćen i izgubio je pokretljivost, vratni pršljenovi su zbijeni i ponekad su stopljeni da bi se stabilizovala glava u vodi i smanjila potrošnja energije.

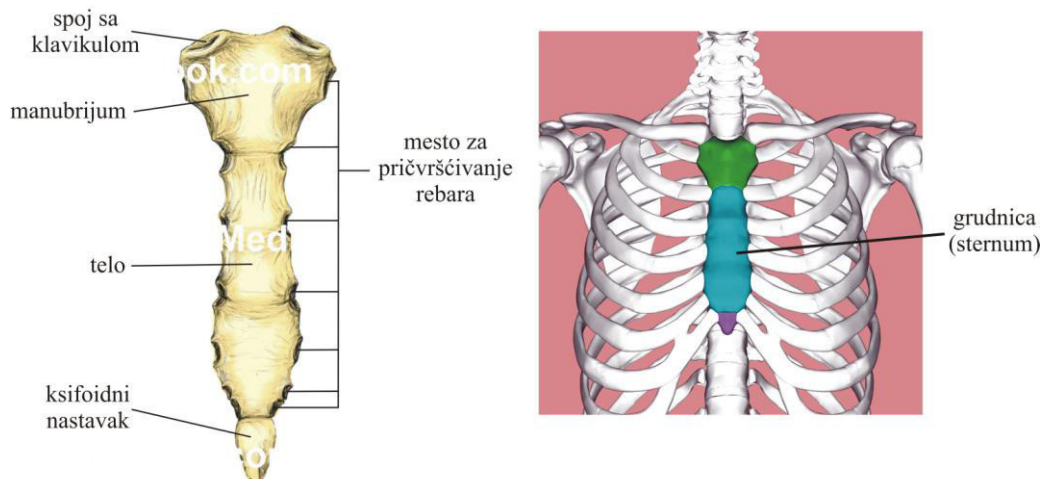


Slika 4.24. Građa sakruma kod raznih vrsta kičmenjaka.

Rebra su uglavnom vezana za torakalne pršljenove (monotremati imaju i cervikalna rebra a torbani i placentalni sisari ostatke cervikalnih i lumbalnih rebara u vidu poprečnih nastavaka sraslih sa pršljenovima, koji se nazivaju **pleurapofize**).

Za razliku od gmizavaca, nikada nisu prisutna kaudalna rebra.

Kod sisara je grudnica uska, izdužena, okoštala; najčešće sastavljena iz međusobno povezanih članaka (slika 4.25).



Slika 4.25. Grudnica kod čoveka (levo: izdvojena; desno – u okviru grudnog koša).

## 4. Osovinski skelet

---

### Rezime poglavlja:

Osovinski skelet obuhvata: glaveni i škržni skelet, **hordu (notohordu)** ili **kičmenicu (kolumna vertebralis)**, **rebra (koste)** i **grudnicu (sternum)**.

Horda je izdužen, kontinuiran, štapićast organ izgrađen od vlaknastog vezivnog tkiva (kolagena), koji se pruža duž tela, okružujući jezgro od tečnosti ili ćelija ispunjenih fluidom. Na poprečnom preseku se vidi da hordu okružuje nekoliko omotača: **bazalna membrana**, **primarna (elastična) sara**, **sekundarna (vlaknasta) sara**, **perihordalno skeletogeno vezivno tkivo**.

Tokom ontogenetskog razvića, horda se javlja kao prvi skeletni element, a tokom kasnijeg razvića potiskuju je kičmeni pršljenovi koji se formiraju oko nje unutar perihordalnog skeletogenog tkiva.

Kod većine hordata glavni deo osovinskog skeleta je **kičmenica**. Kičmenica se kod svih kičmenjaka sastoji iz niza kičmenih pršljenova. Pršljen sačinjavaju sledeći delovi: **telo pršljena**, **neuralni luci** i **trnoliki (spinozni) nastavak**; **hemalni luci** i **hemalni trnoliki nastavak**; **bočni nastavci (parapofize i diapofize)**; **zigapofize (prezigapofize i postzigapofize)**.

Postoji nekoliko tipovi pršljena, zavisno od oblika prednje i zadnje površine tela pršljena: **amficelni**, **procelni**, **opistocelni**, **heterocelni** i **platicelni (acelni)** pršljen.

**Rebra** su dugi i savijeni elementi koji se prednjim delom vezuju za kičmene pršljenove a zadnjim za grudnicu. **Grudnica** je medioventralno postavljeni skeletni element tetrapoda za koji se vezuju distalni delovi rebara i elementi ramenog pojasa.

Kod **agnata** horda ima dominantan položaj, dok su ostaci pršljenova slabo poznati. Kod primitivnih riba, pršljenovi se sastoje samo iz hrskavičavih dorzalnih i ventralnih lukova, bez tela pršljena. Kičmenica **riba** predstavlja jedinstven, čvrst i prilično savitljiv stubić. Postoje samo dva regiona, trupni i repni.

U kičmi **vodozemaca** po prvi put u evoluciji dolazi do izdvajanja **prvog vratnog pršljena (atlasa)**. Između lobanje i atlasa uspostavlja se pravi zglob. Izdvaja se **sakralna oblast** (najčešće je čini samo jedan pršljen), mesto gde se pričvršćuje karlični pojas za kičmu. Tokom evolucije vodozemaca se razvija veći broj tipova pršljena (**rahitomni**, **embolomerni**, **stereospondilni**).

Kičmenica amniota diferencirana je na pet regiona: **vratni (cervikalni)**, **grudni (torakalni)**, koji nosi rebra, **slabinski (lumbalni)**, **krstačni (sakralni)**, za koji se vezuju zadnje noge i **repni (kaudalni)**.

U zglobljavanju lobanje i kičmenice amniota učestvuju prva **dva** vratna pršljena - **atlas** i **epistrofeus**.

Kičmenica ptica je prilagođena letenju. Pršljenovi su uglavnom međusobno srasli i grade nepokretne strukture. Prednji pršljenovi grudnog regiona međusobno srastaju i grade **notarijum**. Srastanjem pršljenova zadnjeg dela torakalnih, svih lumbalnih, dva sakralna i dela repnih pršljenova nastaje **sinsakrum** za koji se vezuju ilijačne kosti, a zadnji deo repnih pršljenova srasta u **pigostil** na koji se naslanjaju repna pera. Rebra imaju kratke pločaste **uncinatne nastavke** koji naležu na susedno rebro i daju čvrstinu grudnom košu. Grudnica je veoma razvijena, sa spoljašnjim grebenom (**kobilicom**).

Za sisare je karakteristično da je broj pršljenova u regionima kičmenice manje-više stalan. Rebra su vezana za torakalne pršljenove. Grudnica je uzana, izdužena, sastavljena iz povezanih članaka.

## 5. Skelet ekstremiteta I. Neparna peraja i pojasevi za sučeljavanje

---

### 5. Skelet ekstremiteta I. Neparna peraja i pojasevi za sučeljavanje

#### UVOD

#### NEPARNA PERAJA

*Skelet neparnih peraja*

*Leđno (dorzalno) peraje*

*Analno peraje*

*Repno peraje*

*Filogenetska starost i poreklo neparnih peraja*

#### SKELET PARNIH EKSTREMITETA

#### POJASEVI ZA SUČELJAVANJE

#### RAMENI POJAS

#### FILOGENETSKI RAZVOJ RAMENOG POJASA

*Rameni pojas hrskavičavih riba*

*Rameni pojas košljoriba*

*Rameni pojas tetrapoda*

*Rameni pojas amniota*

*Rameni pojas primitivnih gmizavaca*

*Rameni pojas kornjača*

*Rameni pojas sisarolikih reptila*

*Rameni pojas dinosaura*

*Rameni pojas ptica*

*Rameni pojas sisara*

*Rezime o evoluciji ramenog pojasa tetrapoda*

#### KARLIČNI POJAS

#### FILOGENETSKI RAZVOJ KARLIČNOG POJASA

*Karlični pojas riba*

*Karlični pojas tetrapoda*

*Karlični pojas žaba*

*Karlični pojas gmizavaca*

*Karlični pojas dinosaura*

*Karlični pojas ptica*

*Karlični pojas sisara*

*Karlični pojas primata (hominina)*

### Uvod

Pod ekstremitetima podrazumevamo završne delove tela, koji prvenstveno služe za kretanje, mada mogu učestvovati i u drugim životnim aktivnostima, kao što su ishrana, napad i odbrana, itd.

Ekstremiteti kičmenjaka mogu biti neparni i parni.

**Neparni ekstremiteti** su zapravo neparna peraja i javljaju se samo kod vodenih kičmenjaka, to jest kod agnata, riba i nekih kičmenjaka koji su sekundarno prešli na život u vodi.



Slika 5.1. Ihtiozaur.

## 5. Skelet ekstremiteta I. Neparna peraja i pojasevi za sučeljavanje

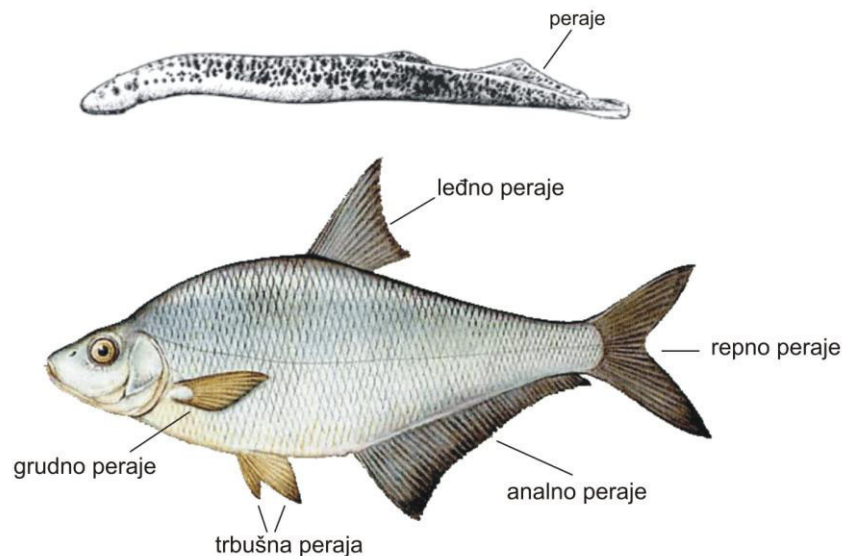
**Parni ekstremiteti** mogu biti peraja i noge. Parna peraja se javljaju kod riba a noge kod suvozemnih kičmenjaka – tetrapoda. *Tetrapoda* doslovno znači „četvonošci“ i u ovu grupu spadaju vodozemci, gmizavci, ptice i sisari. Naravno, to ne znači da se svi tetrapodi kreću na četiri noge. Neki su dvonožni (ljudi, ptice, mnogi dinosauri...); kod suvozemnih kičmenjaka koji se kreću puženjem (npr. zmije, cecilije itd.) noge su zakržljale. Tetrapodi koji su sekundarno prešli na život u vodi (npr. ihtiozauri), kreću se plivanjem i ekstremiteti im spolja gledano liče na peraja, ali njihova unutrašnja struktura odgovara tipičnom tetrapodskom ekstremitetu (slika 5.1).

### Neparna peraja

Neparni ekstremiteti se javljaju kod agnata i riba i obuhvataju **leđno, analno i repno** peraje (slika 5.2). **Peraja** su široki kožni nabori poduprti sitnim i tankim hrskavičavim ili koštanim elementima - zracima. Ovi zraci nastaju u koži, na granici između epidermisa i dermisa, a zatim tonu dublje u dermis (zato se često nazivaju **dermalni zraci**).

Neparna peraja se ponekad nazivaju i medijalnim perajima, jer prate središnju liniju tela, dorzalno i ventralno, dok se parna peraja mogu nalaziti na bokovima tela.

Glavna funkcija neparnih peraja je da regulišu bočna kretanja. Osim toga, peraja često nose bodlje koje služe za napad i odbranu; intenzivno obojena peraja služe u vizuelnoj komunikaciji.



Slika 5.2. Neparna i parna peraja riba.

### **Skelet neparnih peraja**

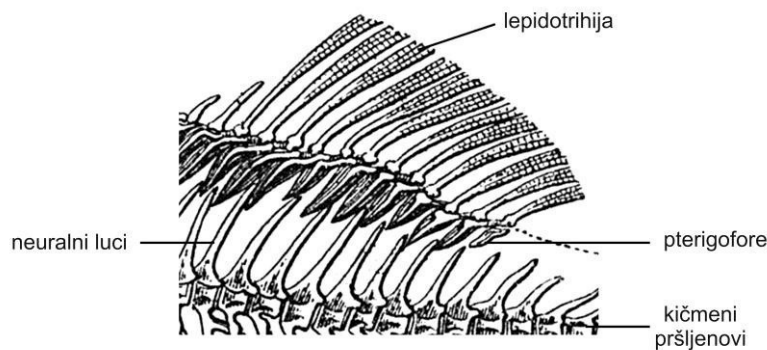
Sva neparna peraja imaju sličnu građu skeleta. Njihov skelet čine osnova i slobodni deo peraja.

**Osnova ili nosač peraja** je izgrađena od hrskavičavih ili koštanih štapića (**radije** ili **pterigofore**) (slika 5.3). Radije se naslanjaju na spinozne nastavke neuralnih ili hemalnih lukova.



## 5. Skelet ekstremiteta I. Neparna peraja i pojasevi za sučeljavanje

---



Slika 5.3. Osnova ili nosač peraja.

Na radije se oslanjaju skeletni elementi slobodnog dela peraja.

Kod košljoriba se radije nalaze skoro isključivo u osnovi peraja, a kod hrskavičavih riba mogu se javiti i u slobodnom delu peraja.

**Slobodni deo peraja** čine **ceratotrihije** – nesegmentirani zraci izgrađeni od fibroznog vezivnog tkiva (kod hrskavičavih riba) ili **lepidotrihije** – segmentirani zraci nastali od dermalnih krljušti (kod košljoriba).

### Leđno (dorzalno) peraje

Leđno peraje se nalazi na leđima riba (slika 5.2). Oslanja se na niz hrskavičavih ili koštanih elemenata koji čine nosač peraja i leže iznad spinoznih nastavaka (slika 5.3). Njegova glavna funkcija je da stabilizuje telo i spreči prevrtanje, kao i da omogući menjanje pravca prilikom plivanja. Obično postoji jedno ili dva leđna peraja, ali ribe iz familije Polypteridae imaju veći broj peraja i svako nosi bodlju.

Između leđnog i repnog peraja, na dorzalnoj strani tela, ponekad se nalazi mali kožni nabor bez skeleta, nazvan **adipozno peraje**. Njegova funkcija nije u potpunosti razjašnjena.

I drugi vodeni kičmenjaci mogu imati dorzalno peraje – na primer, kitovi ili ihtiozauri (slika 5.1), ali ova peraja nisu homologa ribljim, izgrađena su od gustog vezivnog tkiva i nemaju unutrašnju podršku (skelet).

### Analno peraje

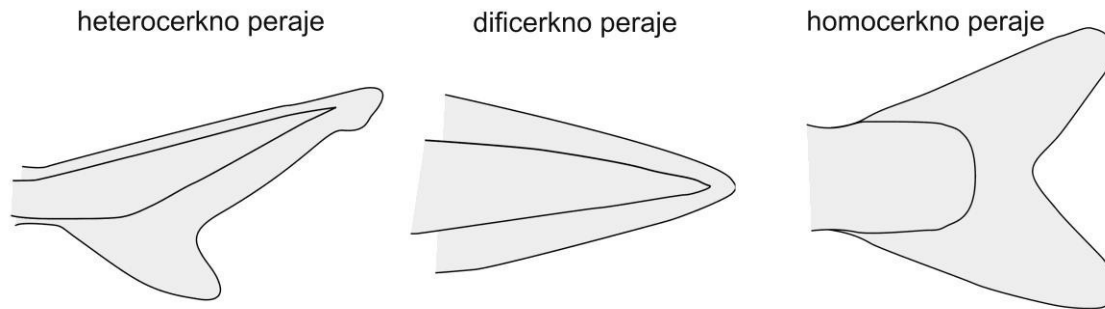
Analno peraje (slika 5.2) se nalazi ispred analnog otvora i takođe služi za stabilizovanje tela tokom plivanja. Od svih peraja, ono ima najkonzervativniju građu, odnosno pokazuje najmanju raznovrsnost kod različitih vrsta riba. Kod nekih košljoriba, analno peraje može biti pretvoreno u muški organ za razmnožavanje.

### Repno peraje

Repno peraje se oslanja neposredno na izraštaje poslednjih kičmenih pršljenova, dakle nema poseban nosač kao ostala neparna peraja. To je jedino od peraja koje je u neposrednom kontaktu sa kičmom.

## 5. Skelet ekstremiteta I. Neparna peraja i pojasevi za sučeljavanje

Ono ima najveću ulogu u kretanju ribe, jer se riba kreće udarcima repnog peraja levo-desno.



Slika 5.4. Tipovi repnog peraja.

**Repno peraje** po svojoj građi može biti (slika 5.4):

- **heterocerkno**, kod koga zadnji deo kičmenice savija nagore i zalazi u gornji režanj peraja (javlja se kod većine ajkula, hrskavičavih ganoida, geološki starijih dipnoa i krospterigija). Ovaj tip peraja je asimetričan i gornji režanj je bolje razvijen. Gornji i donji režanj odvojeni su malim usekom.
- **hipocerkno** – donji deo peraja je znatno razvijeniji i kičma povija u njega (Anaspida).
- **dificerkno** peraje često nastaje spajanjem repnog, analnog i leđnog peraja (kod kolousta, dipnoa, nekih paleozojskih ajkula i *Protopterus*). Kičmenica se pruža pravo, a peraje je simetrično.
- **homocerkno** peraje je, spolja gledano, simetrično, sa jednakim gornjim i donjim režnjem, ali u samoj osnovi peraja kičmenica naglo povija naviše. Javlja se kod košljoriba iz grupe teleostea. Hemalni luci se proširuju i grade strukture koje podupiru peraje i zovu se **hipurali**. Za njih se pričvršćuje ostatak peraja. Izgled homocerknih peraja može biti veoma različit – zaobljen, usečen, polumesečast, rašljast itd.

Kod najranijih kičmenjaka, repno peraje nije bilo simetrično. Većina agnata imala je heterocerkno ili hipocerkno peraje. Simetrična peraja (dificerkno i homocerkno) su nastala kasnije, i to od predaka sa asimetričnim perajima.

Leđna i analna peraja mogu biti izdužena i spojena sa repnim perajem (kod nekih kolousta i teleostea, npr. dipnoa; slika 5.5), pa tada izgleda kao da riba ima samo jedno peraje.

Neparna peraja (repno i leđno) mogu se sekundarno javiti i kod nekih tetrapoda koji žive u vodi, ali ne postoji skeletna potpora kao kod riba (vidi sliku 5.1).

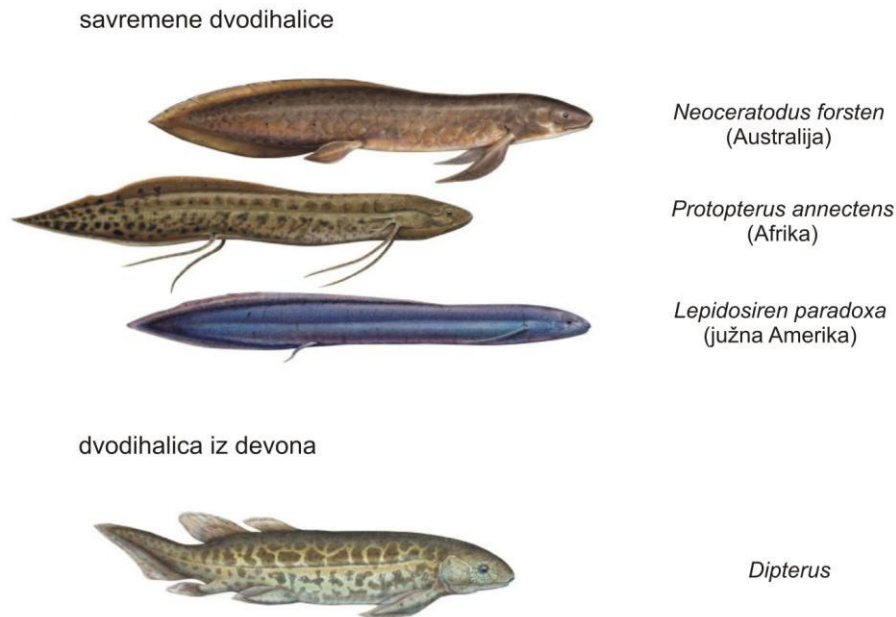
### Filogenetska starost i poreklo neparnih peraja

Neparna peraja su filogenetski starija od parnih, jer se javljaju i kod najstarijih grupa bezviličnih riba – kambrijskih agnata. Većina agnata ima repno, a mnoge i leđno i analno peraje.

Neparna peraja su verovatno nastala od medijalnog leđno-repno-trbušnog kožnog nabora, kakav se danas sreće kod amfioksusa.

## 5. Skelet ekstremiteta I. Neparna peraja i pojasevi za sučeljavanje

---



Slika 5.5. Predstavnici dvodihalica.

### Skelet parnih ekstremiteta

Parni ekstremiteti kod riba su **grudna i trbušna peraja**.

Kod suvozemnih kičmenjaka (tetrapoda) parni ekstremiteti su **prednje i zadnje noge** (odnosno, ruke i noge kod čoveka, krila i noge kod ptica itd.).

Skelet parnih ekstremiteta i kod jednih i kod drugih oblika se sastoji od:

- **pojaseva za sučeljavanje (ramenog i karličnog)** koji povezuju ekstremitete s kičmom i
- **skeleta slobodnog dela ekstremiteta** (pokretno zglobljenog sa pojansom).

### Pojasevi za sučeljavanje

Parna peraja i parni ekstremiteti se oslanjaju na pojaseve za sučeljavanje. Oni se pojavljuju već kod bezviličnih riba, iako tek kod kopnenih tetrapoda dobijaju pravi značaj jer služe podržavanju težine tela na kopnu.

### Rameni pojas

Rameni pojas čini osnovu za koju se vezuje skelet slobodnog dela prednjih ekstremiteta i istovremeno povezuje ekstremitete sa osovinskim skeletom. To je jedini deo postkranijalnog skeleta u kome učestvuju i elementi kožnog porekla.

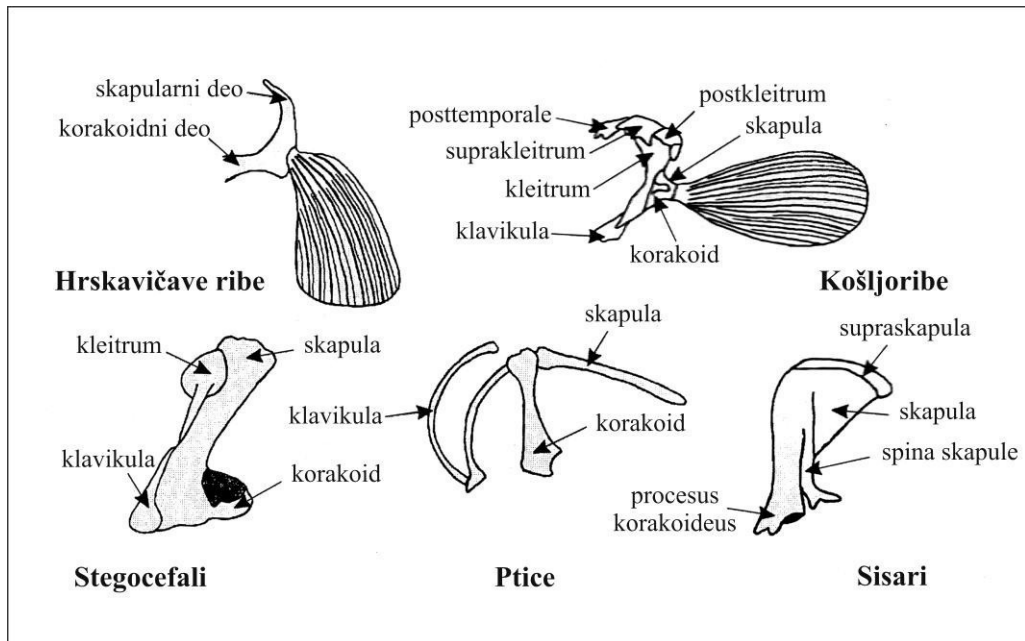
Za razliku od karličnog pojasa, koji je tokom filogenetskog razvoja zadržao prilično konzervativnu građu, građa ramenog pojasa i njegov položaj u odnosu na osovinski skelet su se veoma menjali tokom evolucije kičmenjaka.

## 5. Skelet ekstremiteta I. Neparna peraja i pojasevi za sučeljavanje

### Filogenetski razvoj ramenog pojasa

Prve ribe koje su imale rameni pojas bile su agnate iz grupe Osteostraci. One su imale primitivan skapulokorakoid sa 2-3 otvora kroz koje su prolazili krvni sudovi i nervi.

### Rameni pojas hrskavičavih riba



Slika 5.6. Rameni pojas kod raznih grupa kičmenjaka.

Kod hrskavičavih riba rameni pojas grade (slika 5.6) jednostavni hrskavičavi lukovi koji leže ventralno, odmah iza poslednjeg škržnog luka. Ventralni delovi lukova (levog i desnog) srastaju, dok su dorzalni slobodni.

Na sredini luka nalazi se jama za zgloabljanje slobodnog dela ekstremiteta (**fosa glenoidalis**). Ona deli luk na dva dela: **skapularni** (leđni) i **korakoidni** (trbušni).

Čak ni najranije hrskavičave ribe nisu imale kožne komponente u ramenom pojasu.

### Rameni pojas košljoriba

Rameni pojas košljoriba je dvojakog porekla, izgrađen delimično od zamenskih, ali uglavnom od pokrovnih kostiju. **Skapulokorakoid** je zamenska kost koja nastaje srastanjem ili povećanjem nekoliko bazalnih elemenata peraja. On funkcioniše kao površina za koju se vezuje peraje i kod tetrapoda noge. Za njega se vezuje muskulatura prednjih nogu.

Pokrovne komponente nastaju od kožnih kostiju sa površine tela. Kod riba plakodermi, ove kosti grade spoljašnji koštani oklop. Pokrovne kosti u ramenom pojasu riba su daleko važnije od zamenskih: to su **klavikula**, **klejtrum**, **postklejtrum**, **supraskapula**, **posttemporale**. Klejtrum

## 5. Skelet ekstremiteta I. Neparne peraja i pojasevi za sučeljavanje

---

je preko supraklejtroma i posttemporalea gotovo nepokretno vezan za lobanju. Ova kost je veoma dobro razvijena kod košljoriba, a kod vodozemaca se javlja kao rudiment (slika 5.6).

Kod riba krosopterigija (predaka tetrapoda) pojavljuje se **interklavikula**, neparne kost umetnuta između obe polovine ramenog pojasa.

### Rameni pojas tetrapoda

Kod suvozemnih kičmenjaka (tetrapoda) rameni pojas ima mnogo veću ulogu, jer se na njega naslanjaju prednje noge koje nose telo na kopnu. On se ne oslanja direktno na osovinski skelet, već se vezuje za grudni koš.

Za razliku od riba, potpuno je strukturno i funkcionalno odvojen od skeleta glave.

Rameni pojas grade dve zamenske kosti: **skapula** i **korakoidna kost**, kod kojih distalni delovi mogu biti hrskavičavi, a od pokrovnih kostiju najčešće je zastupljena **ključna kost – klavikula**.

Pokrovne kosti, koje su kod riba povezivale rameni pojas sa glavom, imaju manju ulogu od zamenskih i teže da se redukuju, za razliku od košljoriba, gde su pokrovne kosti važnije. Gube se posttemporalna (u lobanji), supraklejtrom i postklejtrom (u ramenom pojasu). Razvija se i središnja neparne kost – **međuključnjača (interklavikula)**, takođe pokrovnog porekla (ovu kost imaju i krosopterigije), koja povezuje obe polovine ramenog pojasa.

Paleozojski vodozemci imaju karakterističnu skulpturiranost na spoljašnjoj strani pokrovnih kostiju. Skapulokorakoid, koji je kod riba jedinstven element, već kod ranih tetrapoda se razdvaja na dva dela – skapulu i prokorakoid.

Kod modernih vodozemaca se sve dermalne kosti gube (kod salamandra), ili ostaju, ali gube svoju važnost (kod žaba).

### Rameni pojas amniota

Najvažnija promena u ramenom pojasu amniota (gmizavaca, ptica i sisara) je što zamenske kosti postaju veće i važnije od pokrovnih. Kod gmizavaca i ptica, zamenski trodelni rameni pojas (skapula, prokorakoid, korakoid) se zadržava, ali njegova evolucija se razlikuje kod različitih grupa. Većina guštera ima ove tri kosti, iako se prokorakoid redukuje. I kod drugih gmizavaca skapula i korakoid opstaju, a prokorakoid ima različitu sudbinu. Naprimera, kod krokodila se tokom embrionalnog razvika priključuje skapuli, i ne može se videti granica između njih.

Kožne kosti ipak opstaju u ramenom pojasu mnogih amniota. Kod većine gmizavaca, postoje klavikule i interklavikula; a kod nekih postoji i klejtrom. Klavikula se gubi kod nekih modernih gmizavaca, ali je mnogi zadržavaju.

### Rameni pojas primitivnih gmizavaca

Kod bazalnih amniota postoje tri primarna zamenska elementa – dorzalno skapula i ventralno, stari „korakoid“ (nasleđeni od starijih tetrapoda) i novi „korakoid“. Da bi se izbegla zabuna, stari element homolog sa korakoidom ranih tetrapoda zove se prokorakoid (=prednji korakoid) a novi korakoid samo „korakoid“.

Od kožnih kostiju klavikula i interklavikula opstaju, ali klejtrom je obično odsutan.

## 5. Skelet ekstremiteta I. Neparna peraja i pojasevi za sučeljavanje

---

### Rameni pojas kornjača

Rameni pojas kornjača je ukljopljen u grudni koš i ima trokraku građu. Poreklo ta tri dela nije jasno – dorzalni deo je svakako skapula, ali se ne zna šta predstavljaju dva ventralna dela – s kojim su kostima ona homologa. Interklavikula je uključena u plastron i gradi **entoplastron** a klavikula **epiplastron**.

### Rameni pojas sisarolikih reptila

Neki sisaroliki reptili imaju dve korakoidne kosti (prokorakoid i korakoid) pored skapule. Od dermalnih kostiju tu su samo klavikule i interklavikule, mada one teže da budu manje.

### Rameni pojas dinosaura

Rameni pojas dinosaura nema klejtrum, a kod mnogih ni klavikulu. Glavne kosti su skapula i korakoid, obe direktno zglobljene sa klejtrumom. Klavikula je prisutna kod zaurišija, ali uglavnom odsutna kod ornitišija.

### Rameni pojas ptica

Kod ptica, parne klavikule obično srastaju sa neparnom interklavikulom i grade složeni **jadac (furkulu)**. I skapula i prokorakoid obično opstaju. Oni postaju važniji element ramenog pojasa kod savremenih ptica. Skapule su izdužene i paralelne kičmi. Prokorakoid je snažno razvijen i zglobljen sa sternumom.

### Rameni pojas sisara

Kod monotremata je rameni pojas građen slično kao kod gmizavaca. Klavikula i interklavikula su prisutne, kao i oba korakoida.

Torbari gube interklavikulu i prokorakoid, a korakoid i klavikula se znatno redukuju po veličini. Skapula postaje glavni element u ramenom pojasu.

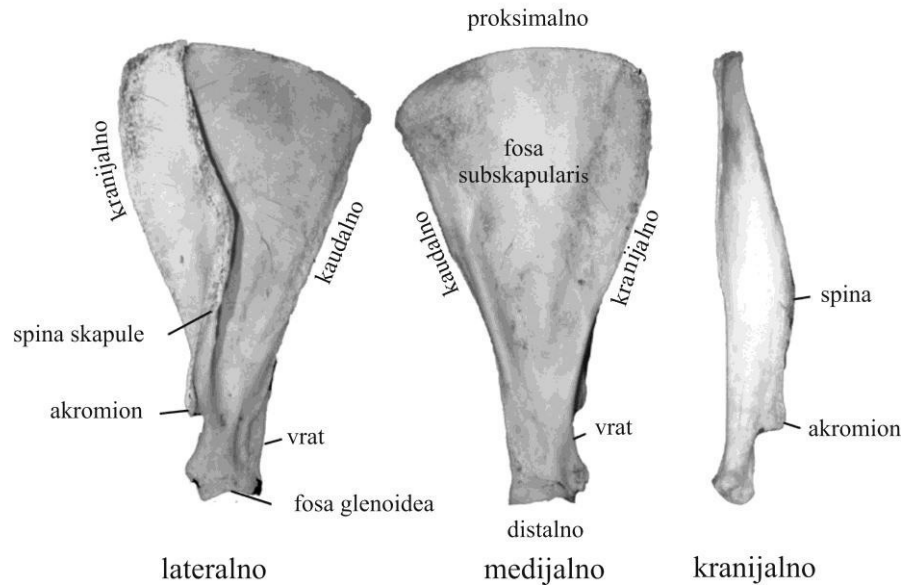
Kod placentarnih sisara dolazi do redukcije nekih kostiju ramenog pojasa, dok su druge dobro razvijene. Skapula predstavlja glavni element u ramenom pojasu. Ona je široka i snažna, sa dugim grebenom (**spina skapule**) koji dopire do **akromijalnog nastavka (akromiona)** (slika 5.7), na koji se naslanja ključna kost. Na donjem delu se nalazi **glenoidna fosa**, koja služi za zglobljavanje sa humerusom.

Korakoid je zakržljao i srastao sa lopaticom, čineći njen nastavak (**procesus korakoideus – gavrانov kljun**), koji se kod čoveka zadržava sve do 25. godine.

Prokorakoid srasta sa sternumom.

Interklavikula se gubi, a klavikula je redukovana. Ona iščezava kod sisara koji se jednolično kreću (brzo trčanje, plivanje), tako da kod njih uopšte nema dermalnih elemenata u ramenom pojasu. Kod čoveka je dobro razvijena.

## 5. Skelet ekstremiteta I. Neparna peraja i pojasevi za sučeljavanje



Slika 5.7. Građa skapule (lopatice) bizona.

### Rezime evolucije ramenog pojasa tetrapoda

Evolucija ramenog pojasa kod tetrapoda odvija se u pravcu gubljenja dermalnih elemenata, dok zamenski elementi stiču veći značaj. Jedinstveni zamenski element, skapulokorakoid, prisutan je kod riba, ali kod ranih tetrapoda umesto njega se javljaju dve odvojene kosti, skapula i prokorakoid. Kod primitivnih amniota, pojavljuje se treća zamenska kost, korakoid, zajedno uz filogenetski starije - skapulu i prokorakoid. Ove tri kosti opstaju kod primitivnih sisara, a samo dve (skapula i korakoid u vidu nastavka na skapuli) se zadržavaju kod torbara i placentarnih sisara. Kod modernih gmizavaca i ptica skapula i korakoid su prisutni a prokorakoid je redukovan ili se gubi kod odraslih jedinki.

### Karlični pojas

Karlični pojas je drugi pojas za sučeljavanje kod kičmenjaka. On služi kao potpora zadnjim ekstremitetima – trbušnim perajima i zadnjim nogama. Kod riba se karlični pojas ne oslanja na kičmu, ali se zato kod svih tetrapoda vezuje za kičmu u sakralnoj oblasti.

Karlični pojas tetrapoda grade isključivo zamenske kosti, i to: dorzalno položena **bedrenjača (ilijum)** koja je najbolje razvijena, i ventralno položene **sednjača (išijum)** i **preponjača (pubis)** (slika 5.8). Preko ilijuma karlični pojas je vezan za kičmu u njenom sakralnom delu, koji se prvi put pojavljuje kod tetrapoda. Po tome se razlikuje od ramenog pojasa koji nije direktno vezan za kičmu. Druga je razlika prisustvo isključivo zamenskih kostiju u karličnom pojasu.

Na mestu spajanja tri kosti nalazi se **acetabulum** – mesto za zglobljavanje sa slobodnim delom ekstremiteta (femurom). Levi i desni išijumi i pubisi srastaju u simfizu, osim kod ptica.

## 5. Skelet ekstremiteta I. Neparne peraja i pojasevi za sučeljavanje

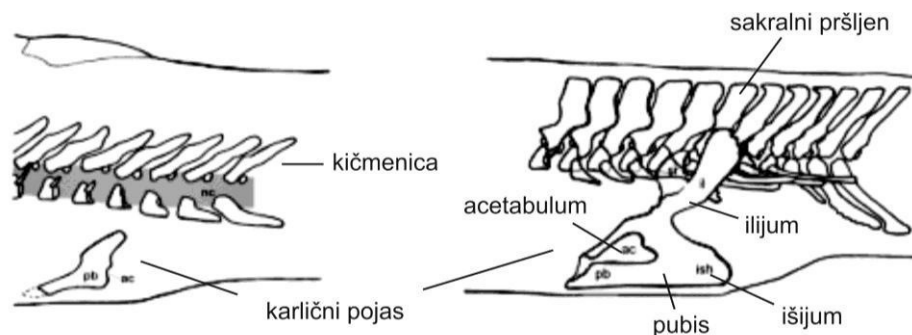
### Filogenetski razvoj karličnog pojasa

Filogenetski razvoj karličnog pojasa je mnogo jednostavniji od razvoja ramenog pojasa. Od njegovog prvog pojavljivanja u fosilnom zapisu, kod riba plakodermi, izgrađuju ga isključivo zamenske kosti. Nastao je od pterigofora u peraju, verovatno više puta tokom evolucije. Kod većine riba i ranih tetrapoda se javlja samo jedna ventralna ploča (**išiopubična ploča**), sa otvorom za prolaz nerava (**kanalis obturatorius**), i leva i desna strana trbušnog dela srastaju u simfizu; kasnije (kod tetrapoda) se javljaju pomenute tri zamenske tri kosti (ilijum, išijum i pubis).

### Karlični pojas riba

Karlični pojas je filogenetski mlađi od ramenog. Nijedna grupa agnata nije imala karlični pojas niti trbušna peraja. On se po prvi put pojavio kod plakodermi i akantodija.

Karlični pojas riba je slabije razvijen od ramenog, jer se za njega vezuju trbušna peraja koja imaju neznatnu ulogu u kretanju i nikada se ne oslanja na osovinski skelet (slika 5.8).



Slika 5.8. Građa karličnog pojasa riba (levo) i tetrapoda (desno).

Prvi karlični pojas pojavio se kod plakodermi. On se sastojao od jedne hrskavičave tvorevine. Kod hrskavičavih riba je slabo razvijen – naročito kod ajkula, a kod raža i himera nešto bolje. Kod ajkula je razvijen u vidu neparne hrskavičave ploče na čijim se bokovima nalaze površine za zgloabljanje slobodnog dela peraja. Dorzalno iznad zglobne površine nalazi se nastavak – **ilijačni deo**.

Kod košljoriba se sa svake strane nalazi štapičasta ili trouglasta kost (**išiopubična kost**), sa otvorima za prolaz nerava. Kod mnogih riba, ove kosti srastaju u neparnu skeletnu ploču.

Kod krosopterigija se karlični pojas više razvija, počinje da se proširuje dorzalno i po prvi put stupa u vezu sa kičmom. Kod prelaznih oblika između krosopterigija i vodozemaca već se javljaju sve tri kosti koje srastaju međusobno, ali ne i sa kostima sa druge strane.

### Karlični pojas tetrapoda

Kod suvozemnih kičmenjaka (slika 5.8) karlični pojas je daleko snažniji i bolje razvijen nego kod riba i vezan je za kičmenicu, jer se za njega vezuju zadnje noge koje nose telo (ponekad i čitavu težinu tela, u slučaju bipednih životinja kao što je čovek).



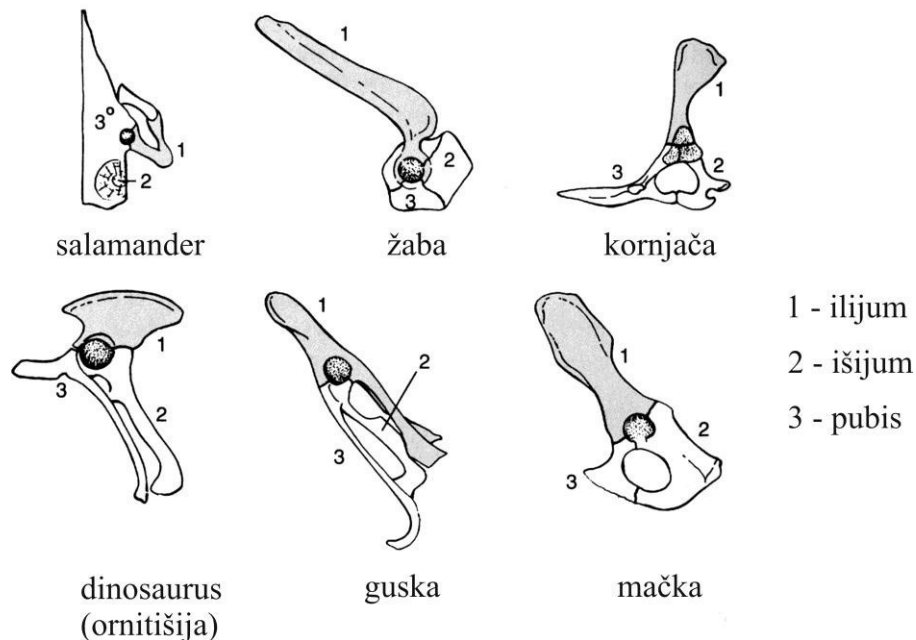
## 5. Skelet ekstremiteta I. Neparna peraja i pojasevi za sučeljavanje

Ilijum je dobro razvijen i vezan za kičmu ili direktno, ili preko krstačnih rebara.

Ventralni deo pojasa je znatno bolje razvijen; formiraju se posebni pubis i išijum. Pubisi (ponekad i išijumi) srastaju međusobno u simfizu. Pubis ima otvor (**foramen obturatum**) kroz koji prolaze nervi. Na taj način stvara se koštani prsten (pelvis) koji uokvirava završne delove digestivnog i urogenitalnog sistema. Izvodni kanali ovih sistema prolaze kroz otvor na pelvisu.

### Karlični pojas žaba

Karlični pojas žaba (slika 5.9) ima specifičnu građu, vezanu za njihov način kretanja. Ilijum je veoma izdužen, ide paralelno sa urostilom i prednjim krajem se vezuje za poslednji pršljen pre urostila. On predstavlja veoma karakterističnu kost i važan je pri određivanju vrsta žaba. Išijum i pubis su male i trouglaste hrskavičave tvorevine koje srastaju sa ilijumom u jednu kost.



Slika 5.9. Građa karličnog pojasa kod raznih grupa kičmenjaka.

### Karlični pojas gmizavaca

Karlični pojas gmizavaca grade tri kosti, a kod nekih se javlja i postpubis. Kod različitih grupa ima različitu građu, a najspecifičnije je građen kod dinosaura.

### Karlični pojas dinosaura

Kod dinosaura postoje dva tipa karličnog pojasa, koji se razlikuju prema orijentaciji pubisa. Na osnovu njihove građe je izvršena sistematika dinosaura:

- **zaurišijski („gušteroliki“) pojas** – kosti su trokrako raspoređene, sa pubisom usmerenim napred; pubis i išijum su jako izduženi, a ilijum relativno kratak.

## 5. Skelet ekstremiteta I. Neparna peraja i pojasevi za sučeljavanje

- **ornitišijski („pticoliki“) pojas** – od pubisa se odvaja dugačak zadnji nastavak (**postpubis**) paralelan sa išijumom, pa karlični pojas postaje četvorokrak.

Važna osobina karlice dinosaura je perforirani acetabulum – dinosauri jedini među tetrapodima imaju tu osobinu. Na mestu gde se spajaju tri kosti karlice, nalazi se šupljina u koju se zglobljava glava femura.

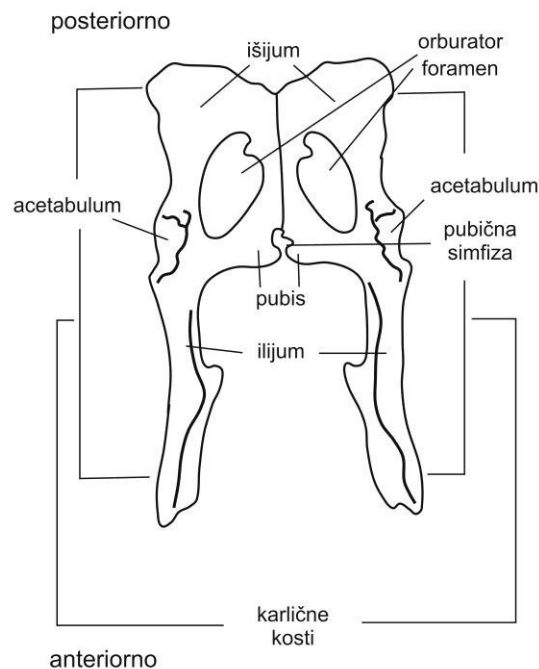
### Karlični pojas ptica

Glavna osobina karlice ptica je njena otvorenost: dve polovine karličnog pojasa nisu srasle u simfizu, već su široko rastavljene, čime se omogućava prolaz za jaja sa čvrstom ljuskom. Sve tri kosti su srasle u **os inominatum** i ne vide se nikakvi šavovi između njih.

Išijum i pubis su dugi i uzani, okrenuti unazad i paralelni sa ilijumom (kao kod ornitišijskih dinosaura). Ilijum u vidu snažne koštane ploče pre pokriva veliki deo kičme i sa njom nepokretno srasta. Ovakva građa ilijuma obezbeđuje stabilan položaj tela ptica pri dvonožnom kretanju.

### Karlični pojas sisara

Kod odraslih sisara sve kosti karlice srastaju u **os inominatum (bezimenu kost)** i čvrsto su srasle sa sakrumom.



Slika 5.10. Građa karličnog pojasa mačke.

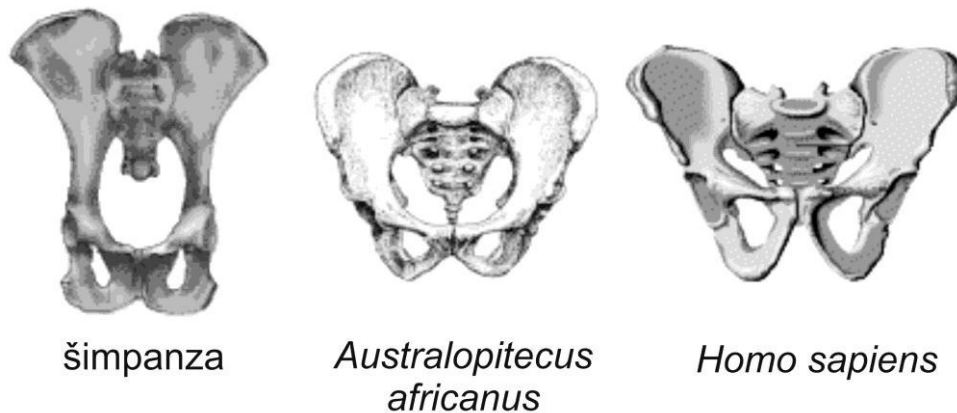
Na karličnom pojasu javlja se **acetabulum** na mestu gde se spajaju tri kosti. To je udubljenje u koje ulazi glava femura (slika 5.10). Između pubisa i išijuma nalazi se prostrani otvor – **obturator foramen**, kroz koji prolaze nervi i krvni sudovi.

## 5. Skelet ekstremiteta I. Neparna peraja i pojasevi za sučeljavanje

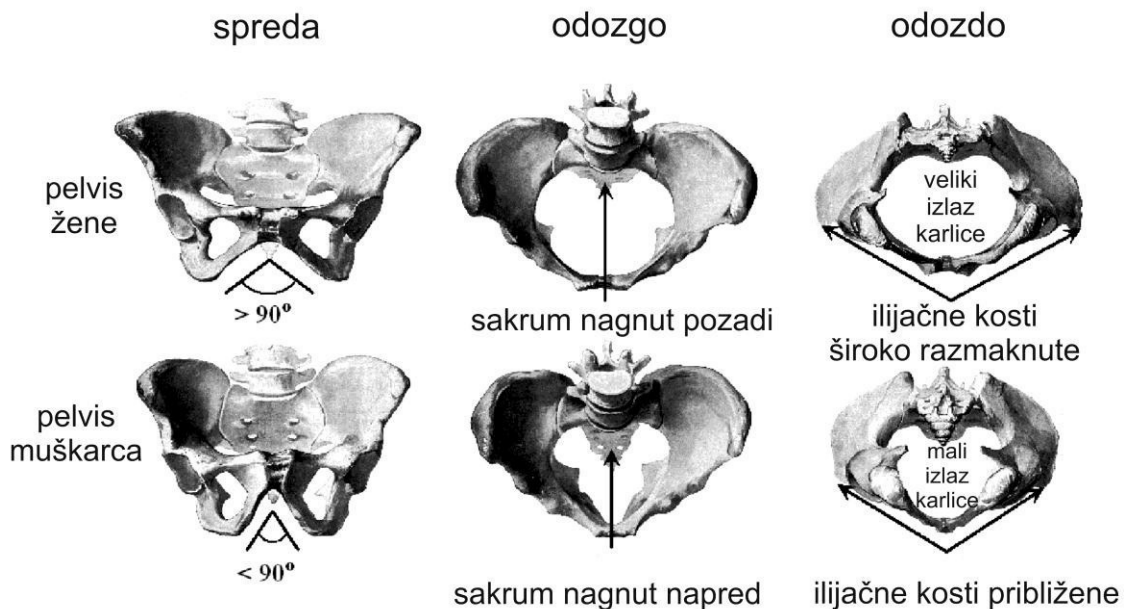
Najprimitivniji današnji sisari (Monotremata i Marsupialia) imaju malu **epipubičnu** kost koja štrči napred sa pubičnih kostiju. Kod torbara ova kost se zove **marzupijalna**, jer podupire torbu (*marsupium*, „džep“) u kojoj torbari nose svoje nerazvijene mladunce. Međutim, pošto ovu kost imaju i oblici bez torbe, to verovatno nije bila njena prvobitna namena.

### Karlični pojas primata (hominina)

Najzanimljiviju građu među sisarima ima karlični pojas ljudi i njihovih izumrlih predaka. Njihova karlica prilagođena je dvonožnom načinu kretanja, zbog čega je kraća i šira nego kod majmuna, što joj daje stabilnost (slika 5.11).



Slika 5.11. Karlični pojas šimpanze i hominina.



Slika 5.12. Poređenje karličnog pojasa žene i muškarca.

## 5. Skelet ekstremiteta I. Neparna peraja i pojasevi za sučeljavanje

---

Karlica muškaraca se razlikuje od karlice žena po manjem „izlazu“ (kod žena je izlaz velik zbog rađanja beba sa velikim mozgom), nagibu sakruma ka napred i manjem uglu između pubičnih kostiju (vidi sliku 5.12).

### **Rezime poglavlja:**

Ekstremiteti kičmenjaka mogu biti neparni i parni.

**Neparni ekstremiteti** su zapravo neparna peraja i javljaju se samo kod kičmenjaka koji žive u vodi, to jest kod agnata i riba i nekih kičmenjaka koje su sekundarno prešli na život u vodi.

**Parni ekstremiteti** mogu biti peraja i noge. Parna peraja se javljaju kod riba a noge kod suvozemnih kičmenjaka – tetrapoda.

Neparni ekstremiteti se javljaju kod agnata i riba i obuhvataju **leđno, analno i repno** peraje. Peraja su široki kožni nabori poduprti hrskavičavim ili koštanim elementima - zracima. Sva neparna peraja imaju sličnu građu skeleta. Njihov skelet čine **osnova i slobodni deo peraja**.

**Leđno peraje** se nalazi na leđima riba. Njegova glavna funkcija je da stabilizuje telo i spreči prevrtanje, kao i da omogući menjanje pravca. **Analno peraje** se nalazi ispred analnog otvora i takođe služi za stabilizovanje tela tokom plivanja. **Repno peraje** se oslanja neposredno na izraštaje poslednjih kičmenih pršljenova. Ono ima najveću ulogu u kretanju ribe, jer se riba kreće udarcima repnog peraja levo-desno.

**Repno peraje** po svojoj građi može biti **heterocerkno**, kod koga zadnji deo kičmenice savija nagore i zalazi u gornji režanj; **hipocerkno**, sa znatno razvijenijim donjim delom peraja; **dificerkno** peraje gde se kičmenica pruža pravo, a peraje je simetrično; **homocerkno** peraje je, spolja gledano, simetrično, sa jednakim gornjim i donjim režnjem, ali u samoj osnovi peraja kičmenica naglo povija naviše.

Skelet parnih ekstremiteta se sastoji od: **pojaseva za sučeljavanje (ramenog i karličnog)** koji povezuju ekstremitete s kičmom i **skeleta slobodnog dela ekstremiteta** (pokretno zglobljenog sa pojasom).

**Rameni pojas** čini osnovu za koju se vezuje skelet slobodnog dela prednjih ekstremiteta i istovremeno povezuje ekstremitete sa osovinskim skeletom.

Prve ribe koje su imale rameni pojas bile su agnate iz grupe Osteostraci. Kod hrskavičavih riba rameni pojas grade jednostavni hrskavičavi lukovi: **skapularni** (leđni) i **korakoidni** (trbušni).

Rameni pojas košljoriba je dvojakog porekla, izgrađen delimično od zamenskih, ali uglavnom od pokrovnih kostiju. **Skapulokorakoid** je zamenska kost koja nastaje srastanjem ili povećanjem nekoliko bazalnih elemenata peraja. Pokrovne kosti u ramenom pojasu riba su daleko važnije od zamenskih: to su **klavikula, klejtrum, postklejtrum, supraklejtrum, posttemporale**.

Evolucija ramenog pojasa kod tetrapoda odvija se u pravcu gubljenja dermalnih elemenata, dok zamenski elementi stiču veći značaj. Kod ranih tetrapoda se umesto skapulokorakoida javljaju dve odvojene kosti, **skapula i prokorakoid**. Kod primitivnih amniota, pojavljuje se treća zamenska kost, **korakoid**, zajedno uz ove dve, filogenetski starije kosti. Ove tri kosti opstaju kod primitivnih sisara, a samo dve (skapula i korakoid u vidu nastavka na skapululi) se zadržavaju kod torbara i placentalnih sisara. Kod modernih gmizavaca i ptica skapula i korakoid su prisutni a prokorakoid je redukovan ili se gubi kod odraslih jedinki.

**Karlični pojas** je drugi pojas za sučeljavanje kod kičmenjaka. On služi kao potpora zadnjim ekstremitetima – trbušnim perajima i zadnjim nogama. Karlični pojas tetrapoda grade isključivo zamenske kosti, i to: dorzalno položena **bedrenjača (ilijum)** koja je najbolje razvijena, i ventralno položene **sednjača (išijum)** i **preponjača (pubis)**. Preko ilijuma karlični pojas je vezan za kičmu u njenom sakralnom delu, koji se prvi put pojavljuje kod tetrapoda. Filogenetski razvoj karličnog pojasa je

## 5. Skelet ekstremiteta I. Neparna peraja i pojasevi za sučeljavanje

---

mного jednostavniji od razvoj ramenog pojasa. Od njegovog prvog pojavljivanja u fosilnom zapisu, kod riba plakodermi, izgrađuju ga isključivo zamenske kosti. Kod većine riba i ranih tetrapoda se javlja samo jedna ventralna ploča (**išiopubična ploča**), sa otvorom za prolaz nerava (**kanalis obturatorius**), i leva i desna strana trbušnog dela srastaju u simfizu; kasnije (kod tetrapoda) se javljaju pomenute tri zamenske tri kosti (ilijum, išijum i pubis).

Kod odraslih sisara sve kosti karlice srastaju u **os inominatum (bezimenu kost)** i čvrsto su srasle sa sakrumom.

## 6. Skelet ekstremiteta II. Parni ekstremiteti

### 6. Skelet ekstremiteta II. Parni ekstremiteti

SLOBODNI DELOVI EKSTREMITETA

PARNA PERAJA

FILOGENETSKI RAZVOJ PARNIH PERAJA

*Parna peraja agnata*

*Parna peraja plakodermi*

*Parna peraja akantodija*

*Parna peraja hrskavičavih riba*

*Parna peraja košljoriba*

*Teorije o nastanku parnih peraja*

IZGLED TELA RIBA U ZAVISNOSTI OD NAČINA ŽIVOTA

*Dobri plivači*

*Loši plivači*

*Ribe koje „lete“*

*Život u koralnim sprudovima*

*Morsko dno*

*Obale i priobalna područja*

GRAĐA SLOBODNIH DELOVA EKSTREMITETA

TETRAPODA

POLOŽAJ NOGU U ODNOSU NA TELO

NAČIN GAŽENJA

PRILAGOĐENOST NOGU TETRAPODA NA RAZNE

NAČINE KRETANJA

*Primitivni vodozemci*

*Dinosauri*

*Vodeni tetrapodi*

*Beznogi kičmenjaci*

*Leteći kičmenjaci*

*Kičmenjaci koji žive na drveću*

*(arborealni)*

*Kičmenjaci koji kopaju (fosorijalni)*

*Kičmenjaci koji skaču*

*Dobri trkači*

### Slobodni delovi ekstremiteta

Slobodni delovi ekstremiteta su delovi peraja i nogu koji se mogu slobodno pokretati, za razliku od pojasa za sučeljavanje, koji su manje pokretni i služe za povezivanje sa osovinskim skeletom.

### Parna peraja



Slika 6.1. Izgled peraja kod raznih vrsta riba.

## 6. Skelet ekstremiteta II. Parni ekstremiteti

---

Parna peraja se javljaju samo kod riba i mogu biti **grudna** i **trbušna** (slika 6.1). Ona služe za stabilizaciju tela u vodi. Peraja, naročito trbušna, treba da spreče rotaciju tela. Grudna peraja takođe imaju ulogu u održavanju tela na odgovarajućoj dubini, a služe i za kočenje i skretanje. U specijalnim slučajevima ona mogu da služe za puzanje po morskom dnu, kretanje po kopnu, ili veranje po drveću, pa čak i za preletanje kraćih rastojanja.

Kod košljoriba trbušna peraja mogu sasvim da iščeznu, ili da se pomere sasvim napred, ispred grudnih.

Skelet parnih peraja se sastoji od niza metamerno raspoređenih radija. Spajanjem bazalnih delova ovih radija nastaju pojasevi (grudni i karlični).

Skelet slobodnog dela parnih peraja sličan je skeletu neparnih peraja. U osnovi se nalaze **radije** (hrskavičave ili koštane), na koje se naslanjaju **kožni zraci**.

Slobodni delovi parnih peraja mogu imati **široku** ili **suženu** osnovu.

Peraja sa širokom osnovom imaju unutrašnji skelet izgrađen od niza paralelnih hrskavičavih ili koštanih žbica poređanih uniserijalno. Kod drugog tipa peraje ima suženu osnovu i unutrašnju segmentiranu osovinu, koja se proksimalnim krajem zglobljava sa pojasom. Zraci mogu biti raspoređeni sa jedne ili obe strane osovine (uniserijalno ili biserijalno).

### Filogenetski razvoj parnih peraja

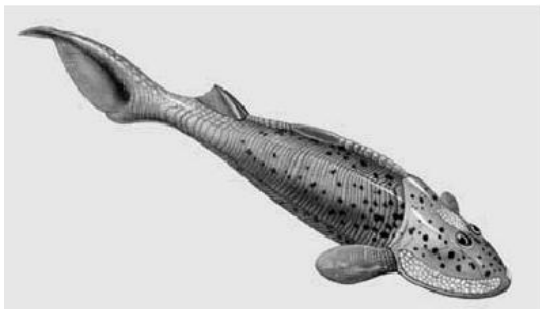
#### **Parna peraja agnata**

Odlučujući korak u formiranju parnih peraja odigrao se delimično kod agnata, ali uglavnom kod riba gnatostomata.

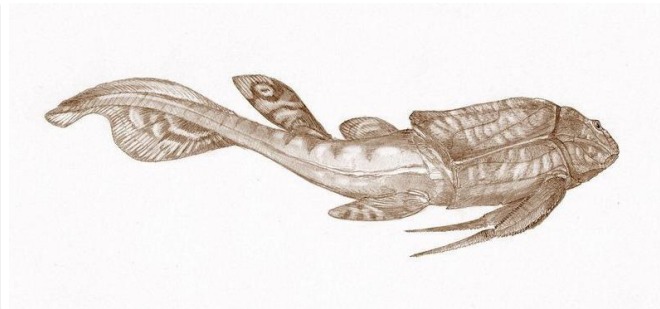
Najstarije ribe nemaju parna peraja, iako neke rane agnate imaju jednostavne kožne nabore duž bokova. Ove tvorevine verovatno nisu imale unutrašnji skelet, tako da nisu homologe parnim perajima riba. Trbušna peraja kod agnata nikada nisu prisutna.

Anaspidi su imali parna peraja ali se ne vidi da su ona bila povezana sa osovinskim skeletom (McGonnell 2001).

Kod osteostraka (slika 6.2) se prvi put vidi da su parna peraja u vezi sa glavenim štitom. Moguće je da je deo ramenog pojasa nastao od delova tog glavenog štita. Ova peraja su imala unutrašnji skelet izgrađen od hrskavice.



Slika 6.2. *Hemiclaspis*, predstavnik osteostraka.



Slika 6.3. *Bothriolepis*.

## 6. Skelet ekstremiteta II. Parni ekstremiteti

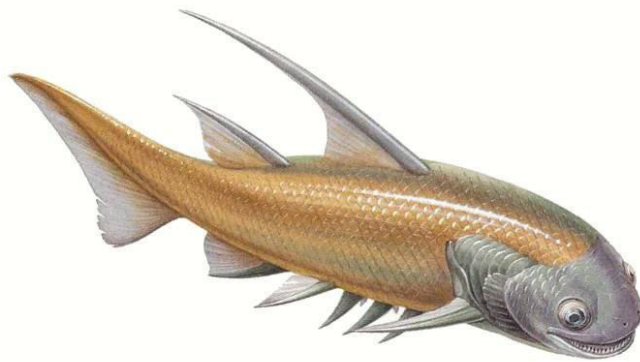
Neki heterostraci, kao što je *Pteraspis*, su takođe imali parne izraštaje nalik na peraja, koji su polazili sa glavenih štitova, ali izgleda da su to bili konvergentne tvorevine a ne prava peraja. Savremene agnate uopšte nemaju parna peraja.

### Parna peraja plakodermi

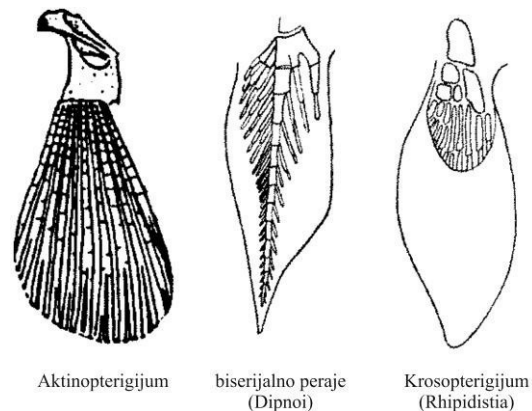
To su bile prve ribe koje su imale i grudna i trbušna parna peraja. Kod nekih plakodermi, kao što su antiarhi, grudno “peraje” bilo je specijalizovano, zaštićeno koštanim pločicama. Primitivni oblici imali su kratka i debela peraja, a napredniji, kao *Bothriolepis* (slika 6.3) duga peraja sa nekom vrstom lakatnog zgloba. *Bothriolepis* je takođe imao kožne nabore na truhu, dok njegov srodnik *Pterichthyodes* nije imao nikakva trbušna peraja.

### Parna peraja akantodija

Ribe bodljašice su imale veći broj parnih peraja (slika 6.4). Na prednjem delu parnih (i neparnih, osim repnog) peraja javljaju se snažne koštane bodlje (**ihthodoruliti**). Kod nekih akantodija grudna bodlja je bila zglobljena sa skapulokorakoidom, a trbušna bodlja nije imala kontakt sa karličnim pojasom.



Slika 6.4. Akantodija.



Slika 6.5. Tipovi parnih peraja.

### Parna peraja hrskavičavih riba

Kod fosilnih hrskavičavih riba posebno su dobro bile razvijene bazalne radije na parnim perajima.

Primitivne hrskavičave ribe kao što su rane ajkule, imale su grudna i trbušna peraja, koja su prvobitno bila stabilizatori. Ona se sastoje od bazalnih elemenata i gusto pakovanih žbica koje podupiru peraja; pojaseve za sučeljavanje gradili su jedinstveni, uvećani bazalni elementi.

Moderne ajkule poseduju tri uvećane pterigiofore u osnovi grudnih peraja. Zadnja od njih je **metapterigijum**, srednja **mezoptergijum** a prednja **proptergijum**. To su uvećane varijante žbica, za koje se vezuju ostali, znatno manji elementi koji zauzimaju mali deo samog peraja. Ostali deo peraja poduprt je nesegmentisanim zracima (**ceratotrihijama**).



## 6. Skelet ekstremiteta II. Parni ekstremiteti

---

### Parna peraja košljoriba

Kod riba sa koštanim skeletom postoji nekoliko tipova parnih peraja (slika 6.5):

**Aktnopterigijum**, koji je građen u vidu jednostavnog kožnog nabora. Osnova je proširena, sa nizom proksimalnih koštanih radija na koje se oslanjaju segmentisani i razgranati koštani zruci – **lepidotrihije**. Ribe koje imaju ovakva peraja zovu se popularno zrakoperke.

**Zarkopterigijum (arhipterigijum)** je suženo peraje u čiju osnovu zalazi muskulatura. Pokriveno je krljuštima. Postoje dva tipa zarkopterigijuma:

- **Biserijalno peraje (biserijalni arhipterigijum)** kod koga je centralni niz elemenata međusobno povezan u uzdužnu osovinu. Sa obe strane osovine polaze kratke, člankovite radije. Ovakvo peraje se javlja kod dipnoa, nekih krosopterigija i nekih ajkula. Peraje je izduženo i špicasto u distalnom delu.
- **Krosopterigijum (uniserijalni arhipterigijum)** ima skraćenu centralnu osovinu. Radije su postavljene samo sa jedne strane osovine. Peraje je skraćeno, prošireno i sa zaobljenim distalnim krajem. Od ovakvog peraja nastali su parni ekstremiteti (noge) tetrapoda. Ribe sa ovakvim perajima zovu se šakoperke.

### Teorije o nastanku parnih peraja

Prvi kičmenjaci nisu imali parna peraja, samo neparna. Kako su nastala parna peraja?

Postoje dve teorije o njihovom nastanku. To su:

I **arhipterigijum** ili **Gegenbaurova teorija**, koju je izneo Karl Gegenbaur 1870-ih godina. On je tvrdio da su parna peraja i pojasevi za sučeljavanje nastali od škržnih podupirača i smatrao je da je prvobitno peraje bilo arhipterigijskog tipa, sa osnovom koju čini centralno stablo na koje se oslanja niz radija. Ova centralna osovina povezana je sa ramenim pojasom i izgrađena je od više zglobljenih hrskavičavih delova. Peraja su zatim migrirala ka zadnjem delu tela.

Ova teorija nije objašnjavala nastanak karličnog pojasa, prisustvo kožnih kostiju u ramenom pojasu, niti različit embriološki razvoj škržnih podupirača i ramenog pojasa.

Postoje neki dokazi u fosilnom zapisu koji idu u prilog ovoj teoriji, ali za sada ništa ne ukazuje da se trbušno peraje tokom evolucije pomeralo unazad.

II **metamerna teorija**. Negde u isto vreme, morfolozi Balfur i Tačer (1877) nezavisno jedan od drugog došli su do ideje da su parna peraja nastala od niza jednostavnih kontinuiranih ventrolateralnih kožnih nabora ojačanih nizom pterigiofora, koje su se pojavile kasnije, nezavisno od ostatka skeleta. Zatim su delovi spoljašnjeg kožnog oklopa pridodati u rameni pojas da bi pojačali parna peraja.

Postoji više dokaza za ovu teoriju. Kao prvo, najprimitivniji među kičmenjacima (*Myllokunmingia*, *Haikouichthys*) zaista poseduju kožne nabore, baš kao i neke primitivne ribe. Akantodije su imale veći broj parnih peraja, koja su mogla nastati deobom prvobitnog parnog nabora. Sličan kontinuirani kožni nabor javlja se u embrionima riba i vodozemaca.

## 6. Skelet ekstremiteta II. Parni ekstremiteti

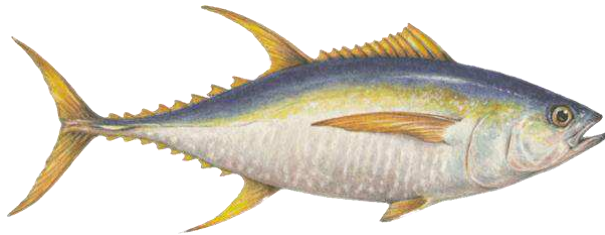
---

Niz savremenih studija vezanih za ontogenetski razvoj i genetiku otkrio je da nekoliko gena koji rukovode stvaranjem parnih peraja takođe učestvuju i u razvoju škržnih lukova i medijalnih peraja, podupirući istovremeno oba koncepta o nastanku parnih peraja.

### **Izgled tela riba u zavisnosti od načina života**

U ovom poglavlju biće dati primeri kako način života i stanište u kome žive utiču na izgled tela i peraja riba. Na taj način, uporedno-morfološka proučavanja mogu se primeniti u paleogeografske i paleoekološke svrhe.

Većina zaključaka izvedena je na osnovu zavisnosti izgleda od načina života kod savremenih riba.



Slika 6.6. Dobar plivač (tuna).



Slika 6.7. „Leteća“ riba.

### **Dobri plivači**

Ribe sa vretenastim i hidrodinamičnim oblikom tela žive na otvorenom moru i dobri su plivači. Najbolji plivač među ribama je tuna (može dostići brzinu od 70 km/h). Ona ima dodatne „perajice“ duž ventralne i dorzalne medijalne linije tela koje smanjuju otpor vode (slika 6.6).

Takođe, dobri plivači imaju polumesečasto repno peraje. Zaobljeno ili usečeno peraje ukazuje na snažne, ali sporije plivače. Rašljast rep ukazuje na plivače koji mogu dugo i kontinuirano da plivaju.

### **Loši plivači**

Ribe sa skraćenim i kvadratnim telom su slabi plivači. One se oslanjaju na kamuflažu da bi ulovile plen i sakrile se od predatora. Isto važi i za ribe sa zaobljenim (loptastim) telom.

### **Ribe koje „lete“**

Pojedine ribe mogu da „lete“ - iskoče iz vode pa „jedre“ kroz vazduh i nekoliko desetina metara da bi izbegle predatore. Kod njih su grudna (a ponekad i trbušna) peraja uvećana (slika 6.7), sa krutim žbicama i mogu da se savijaju. Imaju aerodinamičan oblik, nalik obliku krila kod ptica. Rep je rašljast, sa donjim režnjem jačim od gornjeg. Telo je takođe aerodinamičnog, torpednog oblika.

## 6. Skelet ekstremiteta II. Parni ekstremiteti

---

### Život u koralnim sprudovima

Kod riba koje žive na koralnim grebenima telo je visoko i bočno spljošteno, grudna peraja su pomena visoko na telu, a trbušna se nalaze tačno ispod grudnih (slika 6.8). One mogu lako da zaokreću i brzo da plivaju ali ne kontinuirano, nego u kratkim intervalima. Ovakav oblik tela je pogodan za manevrisanje po koralnim grebenima i mestima sa puno prepreka.

### Morsko dno

Na morskom dnu ili blizu njega žive oblici sa dorzo-ventralno spljoštenim telom, kao što su raže (slika 6.9). Kod njih su grudna peraja uvećana, stoje sa strane tela i povećavaju njegovu ukupnu površinu. Raže plivaju talasastim pokretanjem grudnih peraja.

Na dnu žive i zmijoliki oblici, kao što su jegulje. One imaju izdužena i tanka tela. Ako su prisutna, dorzalna i analna peraja su izdužena. Parna peraja su redukovana ili odsutna, što im omogućava da se provlače kroz gusto rastinje na dnu mora. Ovakve ribe mogu da se skrivaju u rupama i šupljinama, kao i između biljaka na dnu. Tamo mogu da čekaju u zasedi neprimećene i da love druge životinje.



Slika 6.8. Stanovnica koralnog grebena.



Slika 6.9. Raža.

### Obale i priobalna područja

Najpoznatije savremene ribe koje mogu da puze su skokunice (slika 6.10) koje žive u mangrovim šumama. Mogu da se penju na korenje i stabla drveća. Ova riba čak može i da skače, odbacujući se repom. Žbice u grudnim perjima su duge i štrče iz telesnog zida. Na taj način se stvaraju dva zgloba – prvi između klejtruma i radijalija, i drugi unutar peraja, između radijalija i zraka.

Prelazni oblici između krospterigija i vodozemaca, kao što je *Tiktaalik* (slika 6.11), takođe su mogli da hodaju. Ovaj rod predstavlja prvi oblik koji je imao vrat, odnosno rameni pojas odvojen od glave. On je imao osnovne kosti karpusa i jednostavne zrake, nalik na prste. Peraja su očito nosila težinu, jer je rameni pojas snažan, izgrađen od proširene skapule i korakoida i pričvršćen za koštani oklop. Na ventralnoj površini humerusa vide se veliki mišićni ožiljci. Kostii prednjih

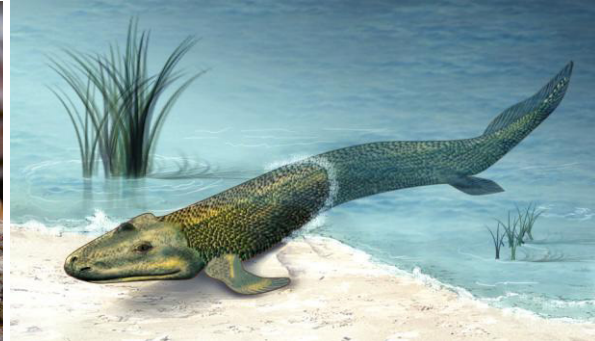
## 6. Skelet ekstremiteta II. Parni ekstremiteti

---

peraja imaju velike facete za mišiće, što govori da su peraja bila mišićava i da su mogla da se savijaju kao zglob šake.



Slika 6.10. Skokunica.



Slika 6.11. Tiktaalik.

### Grada slobodnih delova ekstremiteta tetrapoda

Skelet slobodnog dela ekstremiteta tetrapoda sastoji se od niza pokretno zglobljenih poluga (kostiju) (slika 6.12). U daljem tekstu reč „ekstremiteti“ će, radi jednostavnosti, biti zamenjena rečju „noge“, mada treba imati na umu da nisu svi parni ekstremiteti tetrapoda noge (npr. peraja kod vodenih oblika, ili ruke kod čoveka).

Noge tetrapoda nose na sebi celokupnu težinu tela i služe za kretanje. Njihov skelet je najčešće potpuno okoštao.

Skelet prednjih i zadnjih nogu građen je po istom principu – u njegov sastav ulaze tri osnovna dela:

**Stilopodijum** – proksimalni (gornji) deo, zglobljen za rameni, odnosno karlični pojas. Čini ga jedna duga kost, i to **mišićna (ramena) kost - humerus** na prednjim i **butna kost - femur** na zadnjim nogama.

**Zeugopodijum** – srednji segment; sastoji se od dve duge, međusobno paralelne kosti. Na prednjim nogama to su: napred **žbica (radius)** i pozadi **lakatna kost (ulna)**, a na zadnjim – napred **golenjača (tibija)** i pozadi **lišnjača (fibula)**.

**Autopodijum** (distalni deo) čine šaka ili stopalo. Sastoji se od proksimalnog i distalnog dela. Proksimalni deo autopodijuma na prednjim nogama zove se **koren šake (karpus)**. Čine ga tri niza sitnih kostiju:

**1) radijale, ulnare, intermedijum (proksimalne karpalne kosti)**

**2) centralne karpalne kosti (2-4 koščice)**

**3) distalne karpalne kosti (5 koščica).**

Proksimalni deo autopodijuma na zadnjim nogama zove se **koren stopala (tarzus)**. Čine ga tri niza sitnih kostiju:

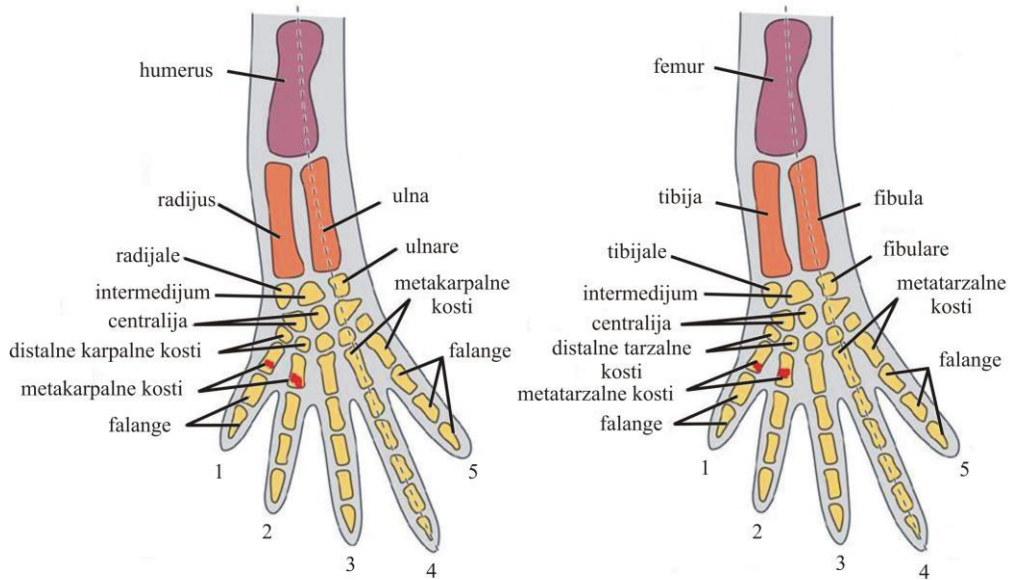
**1) tibijale, fibulare, intermedijum (proksimalne tarzalne kosti)**

**2) centralne tarzalne kosti (2-4 koščice)**

**3) distalne tarzalne kosti (5 koščica).**

## 6. Skelet ekstremiteta II. Parni ekstremiteti

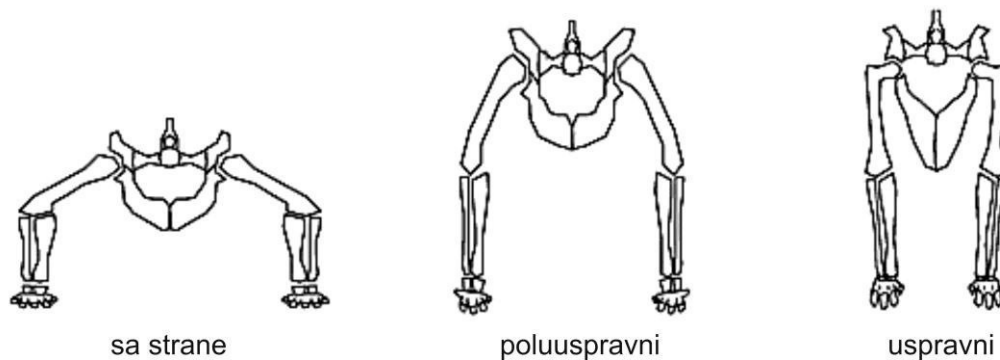
Distalni deo autopodijuma sačinjavaju na prednjim nogama **metakarpus** (pet izduženih cevastih kostiju) i **falange** (kosti prstiju; najčešće po tri u svakom prstu), a na zadnjim nogama **metatarzus** (pet izduženih cevastih kostiju) i falange (kosti prstiju). Tipičan tetrapodni ekstremitet sa pet prstiju označen je kao **petoprsti** ili **pentadaktilni**.



Slika 6.12. Plan građe prednjih i zadnjih nogu tetrapoda.

U Dodatku su dati morfološki termini vezani za duge kosti nogu, koji će biti od koristi studentima koji nameravaju da se ozbiljnije bave fosilnim kičmenjacima.

### Položaj nogu u odnosu na telo



Slika 6.13. Položaj nogu u odnosu na telo.

Noge, i prednje i zadnje, mogu imati različit položaj u odnosu na trup. Od tog položaja zavisi način kretanja i brzina životinje.

## 6. Skelet ekstremiteta II. Parni ekstremiteti

---

**Noge koje se nalaze sa strane** (slika 6.13, levo) u odnosu na trup (raširene) predstavljaju primitivan način gaženja, pri kojem su humerusi i femuri gotovo horizontalni, a ostali deo nogu pod gotovo pravim uglom u odnosu na njih. Telo se drži blizu zemlje i kretanje je relativno sporo. Javlja se kod mnogih vodozemaca, većine gmizavaca, kao i kod primitivnih sisara - kljunara.

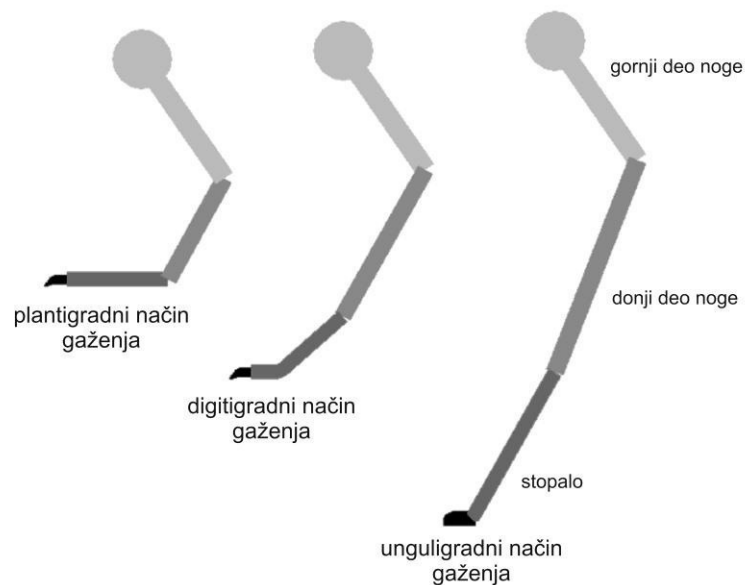
**Poluspravni** položaj nogu predstavlja prelaz između raširenog i uspravnog, i javlja se kod krupnih guštera.

**Uspravni** položaj javlja se kod sisara, ptica, dinosaura. Kostu nogu su raspoređene u pravoj liniji i nalaze se tačno ispod tela. Ovakav položaj nogu često se povezuje sa endotermijom (toplokrvnošću).

### Način gaženja

Način gaženja zavisi od položaja distalnih delova nogu u odnosu na tlo.

Kod **plantigradnog** (slika 6.14) načina gaženja gazi se celim stopalom i šakom. To je primitivan način gaženja. Javlja se kod vodozemaca, mnogih gmizavaca i sisara (npr. čoveka, majmuna, insektivora, nekih mesoždera).



**Slika 6.14. Načini gaženja.**

Kod **semiplantigradnog gaženja** samo koren šake i stopala ne dodiruju podlogu, dok ostali delovi (metakarpus, metatarzus, prsti) dodiruju.

Prilikom **digitigradnog gaženja** metatarzus i metakarpus se izdižu iznad podloge. Prvi prst je redukovano ili se gubi. Po pravilu, ovaj način kretanja je brži i tiši od plantigradnog, i koriste ga ptice, karnivori, glodari i zečevi.

**Unguligradno gaženje** predstavlja maksimum izdizanja noge iznad podloge - hodanje na vrhovima prstiju. Broj prstiju se redukuje, a nokti transformišu u kopita ili papke, koji štite

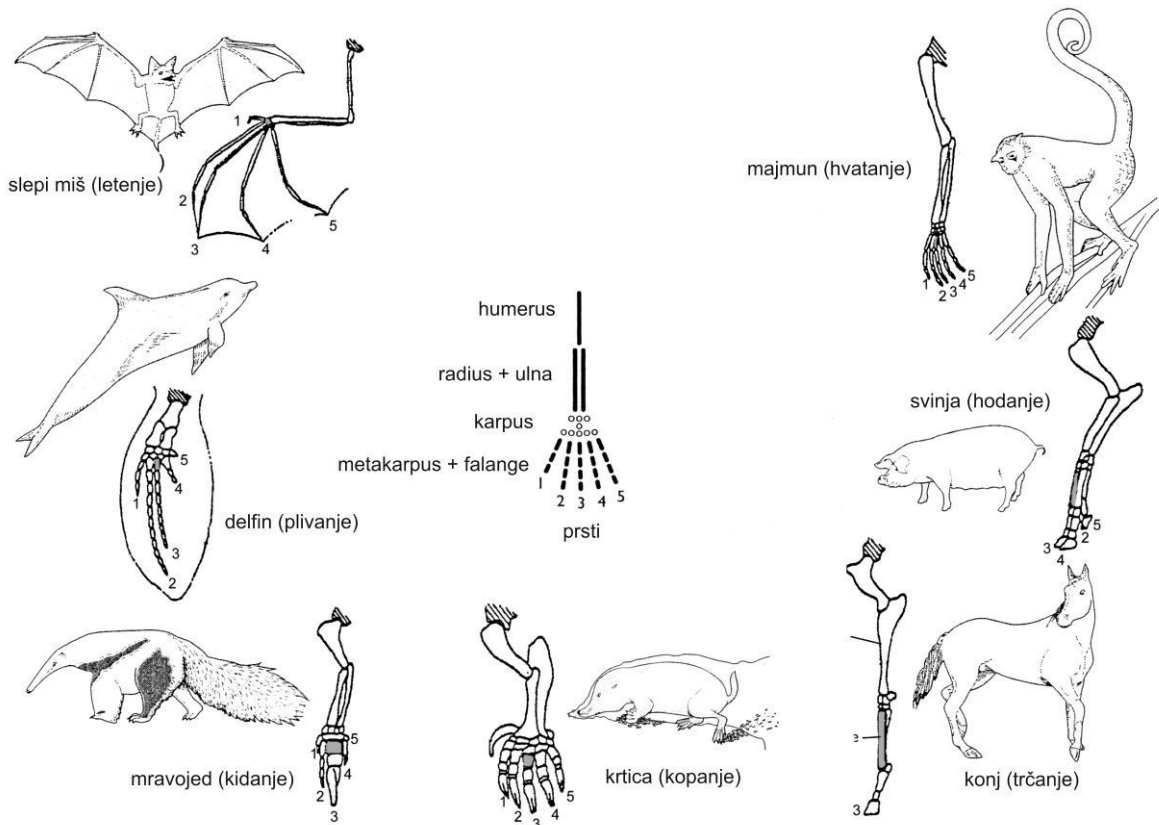
## 6. Skelet ekstremiteta II. Parni ekstremiteti

vrhove prstiju. Ovakvo gaženje imaju kopitari i papkari, i ono omogućava postizanje velikih brzina.

### Prilagodjenost nogu tetrapoda na razne načine kretanja

Prednje noge tetrapoda su odličan primer homologih organa (slika 6.15). Spolja gledano, one se međusobno veoma razlikuju, u zavisnosti od funkcije koju obavljaju (odnosno načina kretanja), ali njihov skelet je izgrađen po istom modelu (stilopodijum-zeugopodijum-autopodijum).

Zadnje noge su manje specijalizovane, ali i njihova građa odražava način kretanja kičmenjaka. One mogu biti prilagođene za različite načine kretanja: skakanje, plivanje, trčanje, hodanje na dve ili četiri noge...



Slika 6.15. Prilagodjenost prednjih nogu na razne načine kretanja.

U daljem tekstu biće dato nekoliko primera u kojima se vidi kako skelet nogu zavisi od načina kretanja kod raznih grupa kičmenjaka.

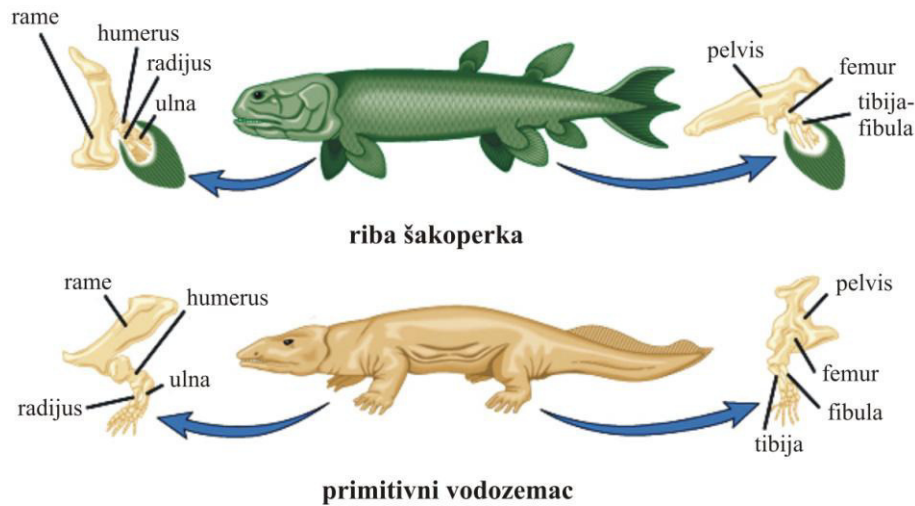
### **Primitivni vodozemci**

Kod većine primitivnih vodozemaca i gmizavaca, građa prednjih i zadnjih nogu je slična; one se nalaze sa strane tela i gaze celim stopalom.

Kod najranijih vodozemaca, noge su služile za održavanje ravnoteže u vodi a ne za stvarno kretanje po kopnu. One pokazuju prelaznu građu između građe peraja riba krospterigija i progresivnijih kičmenjaka (slika 6.16). Bile su kratke i imale veći broj prstiju (rod *Acanthostega*

## 6. Skelet ekstremiteta II. Parni ekstremiteti

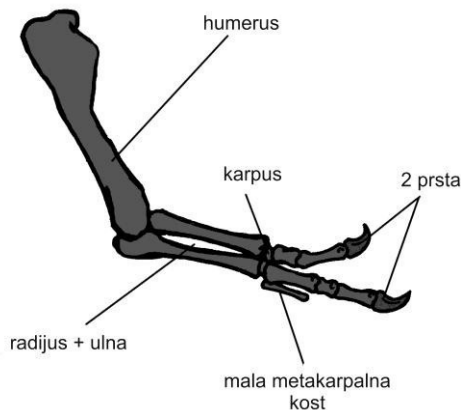
imao je 8 prstiju na prednjim, a *Ichthyostega* 7 na zadnjim nogama). Glavnu ulogu u kretanju kod najprimitivnijih vodozemaca imao je rep, a ne noge, baš kao kod riba.



Slika 6.16. Parna peraja krosopterigija i noge primitivnih vodozemaca – poređenje.

### Dinosauri

Kod dinosaura se javljaju dva glavna načina kretanja: dvonožno (bipedno) i četvoronožno (kvadrupedno). Noge se nalaze ispod tela i nose ga, slično kao kod sisara. Dvonožno kretanje je verovatno bilo prilagodba na život u otvorenim prostorima, i ono je omogućilo bolji pregled okoline.



Slika 6.17. Prednja noga *Tyrannosaurusa*.



Slika 6.18. *Therizinosaurus* (rekonstrukcija).

Svi mesožderi dinosauri su bili bipedni, ali i među biljojedima ima dvonožnih oblika. Kod dvonožnih dinosaura prednje noge su bile slabije razvijene od zadnjih. Prednje noge kod roda *Tyrannosaurus* su nesrazmerno sitne i imaju samo dva prsta (slika 6.17). Kod roda *Therizinosaurus* prednje noge nose ogromne kandže koje su verovatno služile za sakupljanje biljne hrane (slika 6.18). Kod roda *Iguanodon* prvi prst je imao falangu u obliku bodlje sa



## 6. Skelet ekstremiteta II. Parni ekstremiteti

mogućnošću oponiranja (suprotstavljanja) ostalim prstima. Ornitoidni dinosauri su imali intertarzalni zglob, karakterističan za ptice.

Svi kvadrupedni oblici su bili biljojedi.

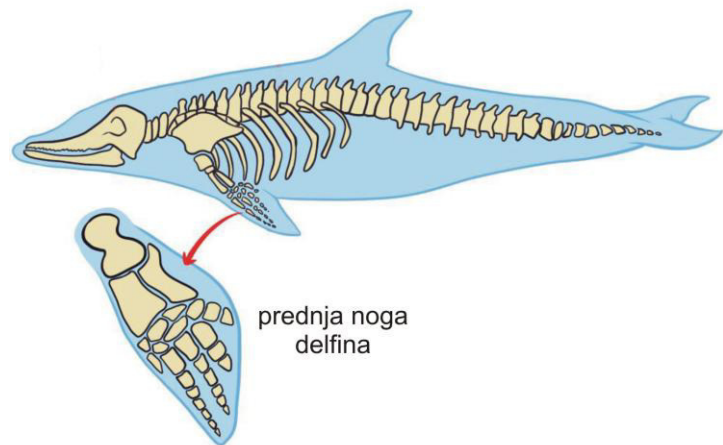
Neki dinosauri su mogli da se kreću na dva načina: dvonožno – kada trče, i četvoronožno, sporije – kada pasu.

### Vodeni tetrapodi

Oblici koji su se sekundarno vratili životu u vodi prilagodili su svoje ekstremitete plivanju, ali se pritom zadržala osnovna građa karakteristična za suvozemne kičmenjake, naročito u gornjim delovima ekstremiteta. U distalnim delovima obično dolazi do promena, kao što su hiperfalangija i hiperdaktilija. **Hiperfalangija** je pojava većeg broja falangi kod sekundarno vodenih kičmenjaka (slika 6.19). Javlja se kod ihtiozaura, pleziozaura, kitova - neki ihtiozauri imali su do 26 falangi u jednom prstu! **Hiperdaktilija** je pojava većeg broja prstiju kod sekundarno vodenih kičmenjaka (ihtiozaura, pleziozaura). Na ovaj način noge dobijaju perajast ili veslast oblik koji olakšava plivanje.



Slika 6.19. Građa peraja ihtiozaura.



Slika 6.20. Skelet delfina.

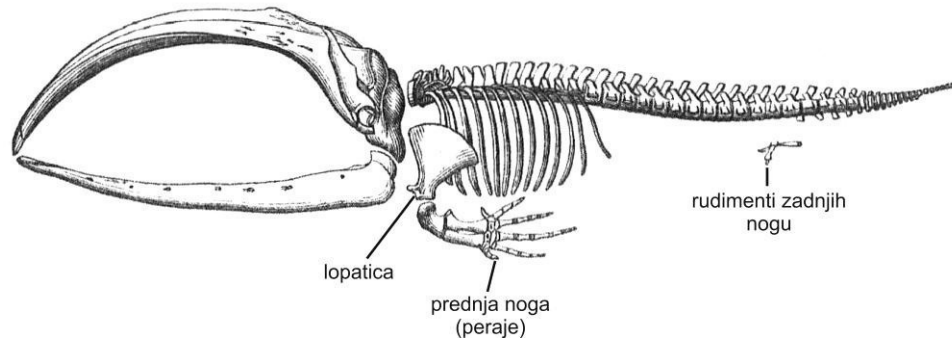
Kod nekih vodenih oblika javlja se **plovna opna** između prstiju (npr. kod vodenih kornjača).

Kod nekih vodenih tetrapoda se građa nogu ne menja bitno (npr. kod većine krokodila). Međutim, kod takvih oblika se o njihovom vodenom načinu života može zaključiti po slabije razvijenim kostima ekstremiteta, njihovoj nepotpunoj okoštalosti itd.

Neki vodeni oblici zadržali su *samo* prednja peraja (kitovi, delfini, salamandri; slika 6.20), dok su zadnja redukovana. Ponekad su sačuvani rudimenti slobodnog dela i pojaseva nevezani sa osovinskim skeletom (slika 6.21).

Kod ihtiozaura skelet ekstremiteta je veoma skraćen (slika 6.19), a samo su humerus i femur nešto duži. Zadnja peraja su obično kraća od prednjih. Kostii šake i stopala su kratke, okrugle ili pravougaone. Ekstremiteti mogu biti suženi (sa 3-4 prsta) ili prošireni (sa 5 i više prstiju). Ihtiozauri su imali i leđno i repno peraje, nalik na riblja, ali bez ikakve skeletne potpore.

## 6. Skelet ekstremiteta II. Parni ekstremiteti



Slika 6.21. Skelet kita.

Pleziozauri su imali drugačiju prilagođenost na život u vodi. Oni nisu imali riboliko telo kao ihtiozauri, ali su njihovi parni ekstremiteti bili u vidu veoma izduženih peraja (često dugih kao ceo trup), i međusobno vrlo slično građeni. Imali su skraćene proksimalne kosti i jako izraženu hiperfalangiju (do 18 falangi u jednom prstu). Humerus i femur su bili prošireni i spljošteni u distalnom delu. Kretali su se pokrećući peraja gore-dole, kao da lete.

Prednji ekstremiteti kitova su pretvoreni u peraja (slika 6.20) i služe za održavanje ravnoteže. Pokretni su samo u ramenom zglobu i veoma skraćeni u odnosu na telo. II i III prst su veoma izduženi. Sve kosti su povezane međusobno hrskavicom i kožom i skoro nepokretne. Zadnje noge su potpuno odsutne, osim rudimenata karličnog pojasa. Kod mnogih kitova prisutno je i leđno i repno peraje. Ona ne sadrže kosti, a rep kitova je horizontalan i kreće se gore-dole (za razliku od repnih peraja riba koja su vertikalna i kreću se levo-desno).

Kod perajara (kao što su foke, morževi itd.) zadnje noge su usmerene unazad, duže su od prednjih, sa bolje razvijenim plovnim kožicama. One su u obliku vesala, skraćene, sa zglobovima u ramenu i laktu. Manje su izmenjene u odnosu na noge tetrapoda nego noge prethodno spomenutih grupa. Prednje noge su organ upravljanja u vodi i za pridržavanje tela na kopnu. Za razliku od mnogih vodenih oblika, perajari se mogu kretati i po kopnu, mada nisu tako spretni kao u vodi.

### Beznogi kičmenjaci



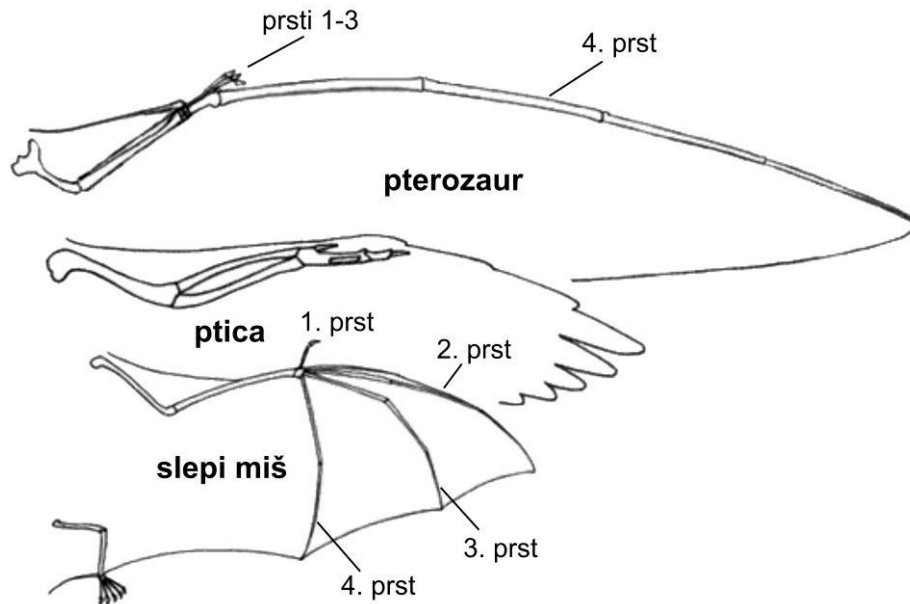
Slika 6.22. Skelet zmijske i gimnofiona (cecilije).

## 6. Skelet ekstremiteta II. Parni ekstremiteti

### Leteći kičmenjaci

Kod kičmenjaka koji su se prilagodili letenju, građa prednjih i zadnjih nogu veoma se razlikuje.

Prednje noge su preobražene u krila i to na različite načine kod tri glavne grupe letućih kičmenjaka (slika 6.23).



Slika 6.23. Poređenje građe prednjih nogu (krila) kod letućih kičmenjaka.

Kod ptica su stilopodijum (humerus) i zeugopodijum (radijus, ulna) razvijeni normalno, slično kao kod ostalih tetrapoda. Do promena dolazi u korenu šake i šaci (slika 6.24): sama šaka je izdužena, i na nju se oslanjaju velika krilna pera. Lakat i zglobovi šake veoma su savitljivi. Prsti se gube, a mnoge kosti srastaju međusobno. U karpusu se nalaze dve slobodne koščice, a u metakarpusu tri kosti koje srastaju i zajedno sa distalnim karpalnim kostima grade **karpometakarpus**. Od prstiju ostaju rudimenti I, II i III prsta. Nema slobodnih prstiju, osim kod fosilnih predstavnika. Mladi hoacini koji predstavljaju žive fosile takođe imaju slobodne prste na krilima, koji se tokom života gube.

Kod šišmiša (Chiroptera) su, za razliku od ptica, dobro razvijena četiri prsta na krilima. Izdužene metakarpalne kosti (II-V) i falange zajedno podupiru **patagijum** (letnu kožicu). Prvi prst je kratak i slobodan i nosi kandžicu, a II, III i IV izduženi. Patagijum se nalazi između tela, prednjih i zadnjih nogu i repa.

Kod pterozaura je izdužen samo jedan prst (IV) i on podupire patagijum (za razliku od slepih miševa, koji imaju tri izdužena prsta). Prva tri prsta (I-III) su slobodna i nose kandžice. U karpusu se javlja dodatna kost koja podupire **propatagijum**, prednju letnu kožicu, između vrata i spoljašnje strane prednjih ekstremiteta („krila“).



## 6. Skelet ekstremiteta II. Parni ekstremiteti



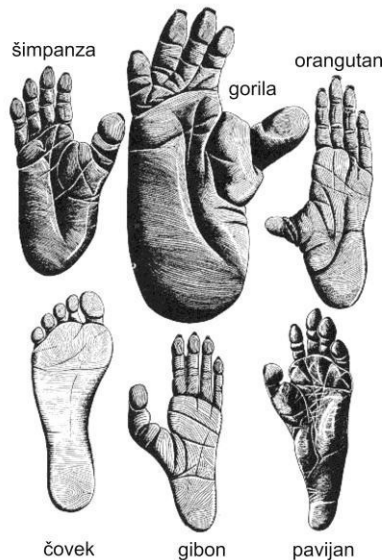
**Slika 6.26. Kostu nogu ptica: 2 femura, 2 tibiotarzusa sa fibulama i 2 tarzometatarzusa.**



**Slika 6.27. Skelet gorile.**

Zadnje noge pterozaura su bile male, petoprste ili četvoroprste. Repati oblici imali su zadnju letnu kožicu (**uropatagijum**) između zadnjih nogu i repa. Uglavnom se smatra da pterozauri nisu mogli dobro da hodaju na dve noge kao ptice, već su se oslanjali i na prednje ekstremitete. Sličan slučaj je i kod slepih miševa, koji takođe puze na sve četiri noge.

### **Kičmenjaci koji žive na drveću (arborealni)**



**Slika 6.28. Izgled stopala kod raznih vrsta majmuna, čovekolikih majmuna i čoveka (levo); izgled šake kod čoveka i gorile (desno).**

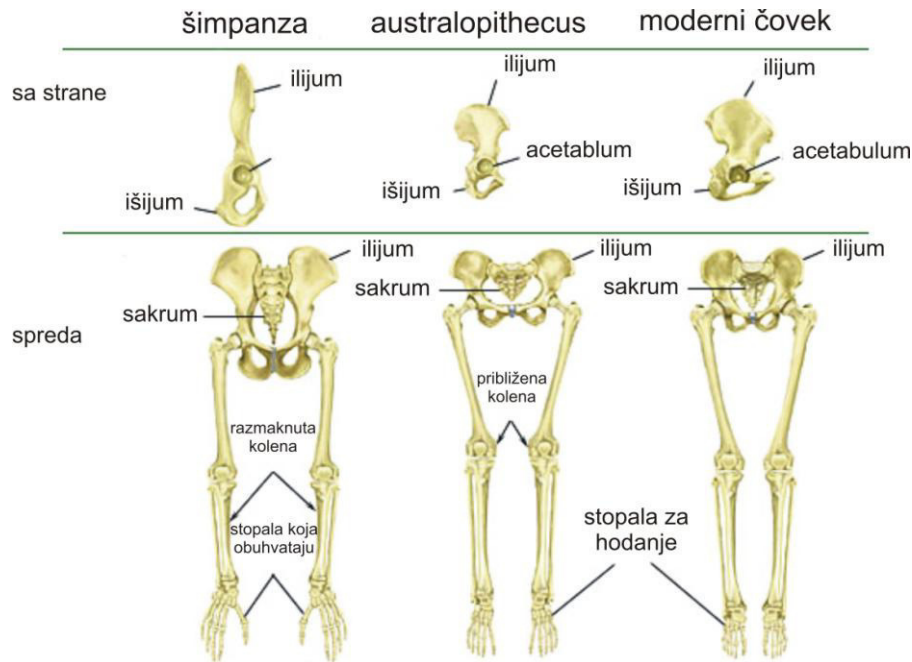
## 6. Skelet ekstremiteta II. Parni ekstremiteti

Kod oblika koji žive na drveću (npr. majmuni, veverice) javlja se **oponirajući palac** (prst koji se može suprotstaviti drugim prstima i tako omogućava hvatanje grana i drugih predmeta).

Verovatno je kao prilagođenost na život na drveću kod prvobitnih sisara nastala i osobina žbice da se može samostalno okretati oko svoje uzdužne ose, koju danas ima čovek i neki drugi sisari. Kostu ruku pri tom zauzimaju dva osnovna položaja: **pronacio** – pri kojem je dlan okrenut nagore, a žbica i lakatna kost su paralelne i **supinacio** – dlan je okrenut nadole, žbica i lakatna kost su ukrštene.

Kod sisara koji žive na zemlji ova osobina se delimično gubi.

Današnji primati mogu biti četvoronožni, dvonožni, **brahijatori** (sa dugim prednjim nogama, žive na drveću i kreću se ljuljanjem sa grane na granu) ili povremeno dvonožni sa oslanjanjem na zglobove šaka („**knuckle walking**“: gorile, šimpanze; slika 6.27). Kod svih ovih oblika ključnjača je uvek dobro razvijena, a prednje i zadnje noge (kod hominina samo prednje) imaju oponirajući palac kojim mogu obuhvatiti granu (slika 6.28). Na završnim falangama prstiju imaju nokte, a ne kandže.



**Slika 6.29.** Položaj femura u odnosu na karlicu kod *Homo sapiens*, *Australopithecusa afarensisa* i šimpanze.

Kod hominina su zadnje noge jače od prednjih (ruku), i femur je najkrupnija kost u skeletu; palac je krupniji od ostalih prstiju i leži paralelno sa ostalima (ne oponira).

U fosilnom stanju je moguće prepoznati koji su primati bili dvonožni, na osnovu ugla koji femur zaklapa u odnosu na uzdužnu osu tela, izgleda karličnog pojasa (kratak i širok kod hominina),

## 6. Skelet ekstremiteta II. Parni ekstremiteti

---

kao i položaja foramena magnuma na lobanji (nalazi se ispod lobanje kod dvonožnih oblika; pozadi kod četvoronožnih) (slika 6.29).

### **Kičmenjaci koji kopaju (fosorijalni)**

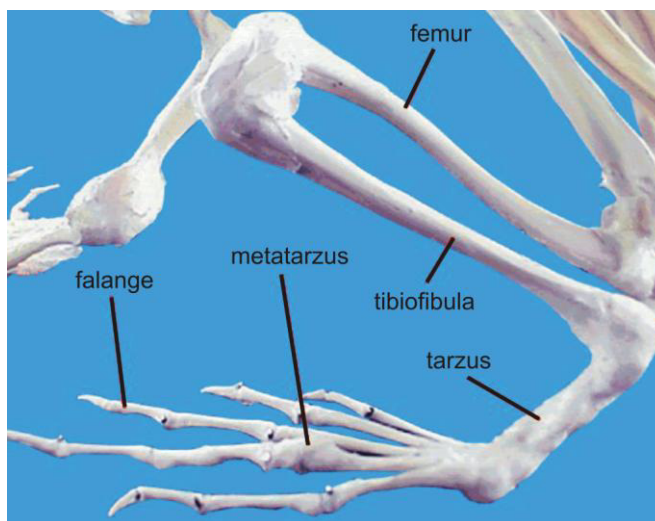
Oblici koji kopaju prepoznaju se po kratkim i debelim prednjim nogama, sa širokim i snažnim šakama (slika 6.30). Osim toga, često imaju i velike, oštre i snažne kandže.



Slika 6.30. Fosorijalni oblik (*Talpa* - krtica).

### **Kičmenjaci koji skaču**

Među kičmenjacima se više grupa prilagodilo kretanju skakanjem. Svi ovi oblici su dvonožni. Zadnje noge su snažne i izdužene, a pripadnici pojedinih grupa imaju različite specifičnosti u građi njihovog skeleta.

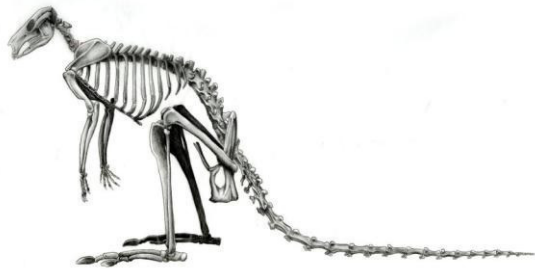


Slika 6.31. Skelet zadnje noge žabe.

## 6. Skelet ekstremiteta II. Parni ekstremiteti

---

Kod žaba, na primer, kosti nogu su jako izdužene, naročito tibija i fibula, koje međusobno srastaju u **tibio-fibulu** (slika 6.31). Kosti tarzusa se izdužuju i stvaraju novi segment u zadnjim nogama.



Slika 6.32. Skelet kengura (levo) i zadnje noge kengura sa izduženim četvrtim prstom (desno).

Kenguri takođe imaju izdužene zadnje noge, naročito stopala i potkolenice, dok je natkolenica kraća. Četvrti prst je izdužen (slika 6.32).

Kod skočimiševa se bočni prsti redukuju. Tri metatarzalne kosti srastaju u jedinstvenu kost, sa razdvojenim distalnim delovima (slika 6.33).



Slika 6.33. Levo – skočimiš; desno - metatarzusi skočimiševa nastali srastanjem tri metatarzalne kosti (samo distalni delovi su razdvojeni).

### Dobri trkači

Dobri trkači najčešće spadaju među mesoždere, kojima je potrebna velika brzina da bi ulovili plen ili među krupne biljojede – kopitare i papkare, koji beže od grabljivaca.

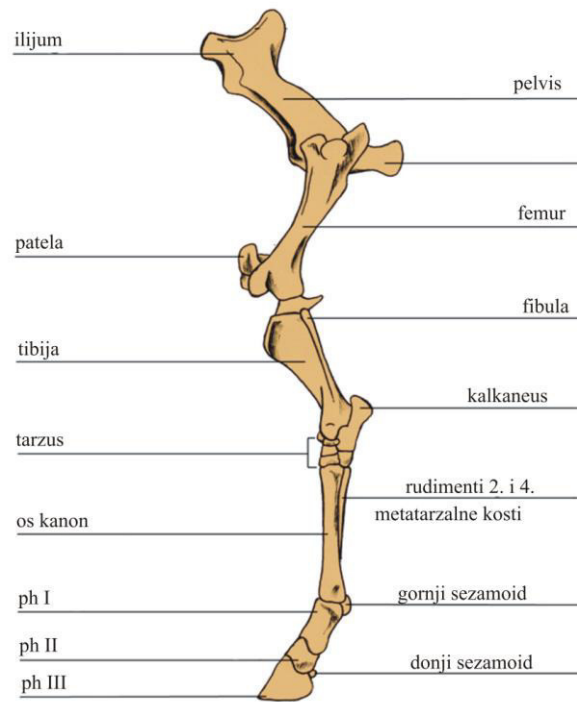
Dobri trkači obično imaju noge sa izduženim kostima i stopalom izdignutim od zemlje (digitigradne ili unguligradne). Klavikula se gubi, što omogućava skapuli da se kreće napred-nazad, čime se produžava korak.

Kod arciodaktila i perisodaktila bočni prsti i bočne metatarzalne kosti zakržljavaju i gube se (slika 6.34).



## 6. Skelet ekstremiteta II. Parni ekstremiteti

---



**Slika 6.34. Građa kostiju zadnje noge konja.**

Kod papkara se prvi prst gubi, drugi i treći su snažno razvijeni, a četvrti i peti se redukuju. Uporedo sa prstima redukuju se i metapodijalne kosti. Treća i četvrta su najbolje razvijene i ponekad srastaju u jednu kost – **kanon**, cevastu kost sa uzdužnom brazdom na prednjoj i zadnjoj površini.

Kod kopitara se redukuju manje-više svi prsti osim trećeg. Kod konja (slika 6.34) je zadržan samo jedan prst (može se pratiti postepena redukcija prstiju tokom evolucije konja).

Među pticama takođe ima dobrih trkača, a smatra se da ih je bilo i među dinosaurima. U svakom slučaju, dobri trkači su uvek toplokrvne životinje, jer je za kontinuirano trčanje potrebna velika količina energije.

### **Rezime poglavlja:**

Parna peraja se javljaju samo kod riba i mogu biti **grudna** i **trbušna**. Skelet slobodnog dela parnih peraja sličan je skeletu neparnih peraja. U osnovi se nalaze **radije** (hrskavičave ili koštane), na koje se naslanjaju **kožni zraci**.

Plakoderme su bile prve ribe koje su imale i grudna i trbušna peraja. Ribe bodljašice su imale veći broj parnih peraja. Moderne ajkule poseduju tri uvećane pterigiofore u osnovi grudnih peraja. Ostali deo peraja poduprt je nesegmentisanim zracima (**ceratotrihijama**). Kod riba sa koštanim skeletom postoji nekoliko tipova parnih peraja: **aktinopterigijum** i **zarkopterigijum (arhipterigijum)**. Postoje dva tipa zarkopterigijuma: **biserijalno peraje (biserijalni arhipterigijum)** i **krosopterigijum (uniserijalni arhipterigijum)**.

Postoje dve teorije o nastanku parnih peraja. To su: **arhipterigijum** ili **Gegenbaurova teorija** i **metamerna teorija**. Karl Gegenbaur je tvrdio da su parna peraja i pojasevi za sučeljavanje nastali od

## 6. Skelet ekstremiteta II. Parni ekstremiteti

---

škržnih podupirača. Druga teorija govori da su parna peraja nastala od niza jednostavnih kontinuiranih ventro-lateralnih kožnih nabora koji su bili ojačani nizom pterigiofora.

Ribe sa vretenastim i hidrodinamičnim oblikom tela žive na otvorenom moru i dobri su plivači. Ribe sa skraćenim i kvadratnim telom su slabi plivači. Kod riba koje „lete“ su grudna (a ponekad i trbušna) peraja uvećana, sa krutim žbicama i mogu da se savijaju. Ribe koje žive na koralnim grebenima imaju visoko i bočno spljošteno telo, grudna peraja su pomerena visoko na telu, a trbušna peraja se nalaze tačno ispod grudnih. Na morskom dnu ili blizu njega žive oblici sa dorzo-ventralno spljoštenim telom, kao što su raže. Najpoznatije savremene ribe koje mogu da puze su skokunice koje žive u mangrovim šumama. Prelazni oblici između krosopterigija i vodozemaca, kao što je *Tiktaalik*, takođe su mogli da hodaju.

Skelet prednjih i zadnjih nogu građen je po istom principu – u njegov sastav ulaze tri osnovna dela: (1) **stilopodijum** – proksimalni (gornji) deo, izgrađen od jedne kosti, i to **mišićne kosti - humerusa** na prednjim i **butne kosti - femura** na zadnjim nogama. (2) **zeugopodijum** – srednji segment; sastoji se od dve duge, međusobno paralelne kosti. Na prednjim nogama to su: napred **žbica (radijus)** i pozadi **lakatna kost (ulna)**, a na zadnjim – napred **golenjača (tibija)** i pozadi **lišnjača (fibula)**. (3) **autopodijum** (distalni deo) čine šaka ili stopalo. Proksimalni deo autopodijuma na prednjim nogama zove se **koren šake (karpus)**, a na zadnjim nogama **koren stopala (tarzus)**. Distalni deo autopodijuma sačinjavaju na prednjim nogama **metakarpus** (pet izduženih cevastih kostiju) i **falange** (kosti prstiju), a na zadnjim nogama **metatarzus** (pet izduženih cevastih kostiju) i falange (kosti prstiju).

U odnosu na trup, noge mogu biti smeštene **sa strane**, imati **poluuspravan** i **uspravan** položaj. Način gaženja zavisi od položaja distalnih delova nogu u odnosu na tlo, i može biti **plantigradan**, **semiplantigradan**, **digitigradan** i **unguligradan**.

Kod većine primitivnih vodozemaca i gmizavaca, građa prednjih i zadnjih nogu je slična; one se nalaze sa strane tela i gaze celim stopalom. Kod dinosaura se javljaju dva glavna načina kretanja: dvonožno (bipedno) i četvoronožno (kvadrupedno). Noge se nalaze ispod tela i nose ga, slično kao kod sisara.

Oblici koji su se sekundarno vratili životu u vodi prilagodili su svoje ekstremitete plivanju, ali se pritom zadržala osnovna građa karakteristična za suvozemne kičmenjake, naročito u gornjim delovima ekstremiteta. U distalnim delovima obično dolazi do promena, kao što su **hiperfalangija** i **hiperdaktilija**.

Kod oblika koji se kreću puženjem skeletni delovi nogu su potpuno redukovani. Kod kičmenjaka koji su se prilagodili letenju, građa prednjih i zadnjih nogu veoma se razlikuje. Prednje noge su preobraćene u **krila** i to na različite načine kod tri glavne grupe letećih kičmenjaka. Kod oblika koji žive na drveću javlja se **oponirajući palac** (prst koji se može suprotstaviti drugim prstima i tako omogućava hvatanje). Oblici koji kopaju prepoznaju se po kratkim i debelim prednjim nogama, sa širokim i snažnim šakama. Kod oblika koji skaču zadnje noge su snažne i duge, a pripadnici pojedinih grupa imaju različite specifičnosti u građi njihovog skeleta. Dobri trkači obično imaju noge sa izduženim kostima i stopalom izdignutim od zemlje (digitigradne ili unguligradne).

## 7. Glaveni skelet

### 7. Glaveni skelet

DELOVI GLAVENOG SKELETA

OSNOVNI TIPOVI LOBANJE

FILOGENETSKI RAZVOJ LOBANJE KOD RAZNIH

GRUPA KIČMENJAKA

*Lobanja agnata*

*Poreklo vilica*

*Način pričvršćivanja vilica za lobanju*

*Lobanja hrskavičavih riba*

*Lobanja plakodermi*

*Lobanja akantodija*

*Lobanja košljoriba*

*Lobanja vodozemaca*

*Osnovne osobine lobanje*

*Građa lobanje*

*Lobanja primitivnih vodozemaca*

*Lobanja žaba*

*Lobanja gmizavaca*

*Lobanja kornjača*

*Lobanja zmija i guštera*

*Lobanja dinosaura*

*Lobanja sisarolikih reptila (terapsida)*

*Lobanja ihtiozaura*

*Lobanja pterozaura*

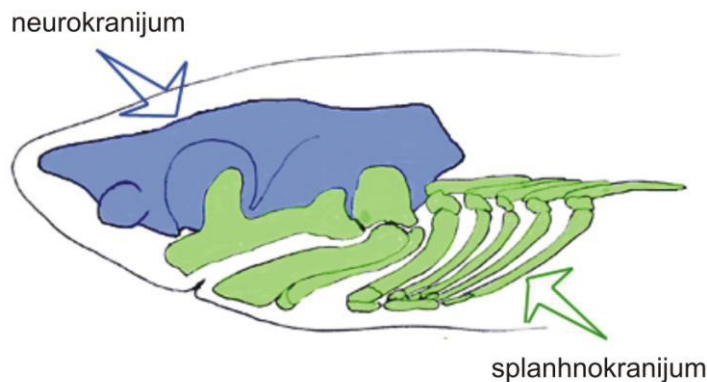
*Lobanja ptica*

*Lobanja sisara*

### Delovi glavenog skeleta

Prisustvo glave i glavenog skeleta je jedna od najkarakterističnijih osobina kičmenjaka.

Glaveni skelet kičmenjaka se sastoji iz tri dela (slika 7.1): prednji deo čini **hondrokranijum (neurokranijum)**, skeletna (hrskavičava ili koštana) čaura koja obuhvata prednji deo nervne cevi i glavne čulne organe. Njoj se pridružuju kosti kožnog porekla (**dermatokranijum**), koje kod kasnijih kičmenjaka čine najveći deo spoljašnjeg omotača lobanje. Ova dva dela često se jednim imenom nazivaju **lobanja**. Najstariji deo glavenog skeleta je **splanhnokranijum (visceralkranijum)**, ili **visceralni skelet**, koji je nastao od škržnih podupirača protohordata.



Slika 7.1. Građa glavenog skeleta kod hrskavičave ribe (neurokranijum i splanhnokranijum).

U vezi sa glavenim skeletom, često se koristi i izraz **moždana čaura**, koji se odnosi na kosti koje neposredno okružuju i štite mozak. U građi moždane čaure mogu da učestvuju elementi dermatokranijuma, hondrokranijuma, pa čak i splanhnokranijuma.

---

## 7. Glaveni skelet

---

**Visceralni skelet** čini sistem parnih skeletnih lukova koji se javljaju u nivou prednjeg dela creva i prvobitno su služili kao škržni podupirači. Često se naziva i **splanhnokranijum** ili **visceralkranijum**. On spada među filogenetski najstarije skeletne strukture, jer se javlja već kod nekičmenjačkih hordata (cefalohordata i urohordata), gde služi za filtriranje hrane. Kod vodenih kičmenjaka, glavna funkcija mu je podupiranje škrge, a služi i kao mesto za pričvršćivanje respiratornih mišića.

Prva dva para visceralnih lukova se kod gnatostomata, a to su svi kičmenjaci osim agnata, spajaju sa lobanjom, menjaju funkciju i stvaraju **vilično-nepčani** i **jezični** skeletni aparat.

Većina tetrapoda (kopnenih kičmenjaka) nema škrge niti škržne podupirače u odraslom stadijumu, tako da visceralni skelet obuhvata vilično-nepčani i jezični skeletni aparat, kao i košćice srednjeg uha, koje vode poreklo od elemenata ovog skeleta.

### Osnovni tipovi lobanje

Prema osnovnom tipu građe lobanja kičmenjaka može biti:

- **platibazična** – sa širokom osnovom i široko rastavljenim bočnim zidovima orbita, između kojih se prostire moždana duplja.
- **tropibazična** – sa uzanom osnovom, jako približenim zidovima orbita i suženom moždanom dupljom između njih. Približeni zidovi orbita često se dodiruju i na tom mestu obrazuju **interorbitalnu pregradu**.

### Filogenetski razvoj lobanje kod raznih grupa kičmenjaka

#### **Lobanja agnata**

Najprimitivniji kičmenjaci iz donjeg kambrijuma (*Haikouichthys*) već su imali razvijenu neku vrstu lobanje, jer je mozak bio okružen hrskavičavim zaštitnim tkivom i postojala je parna nosna kapsula.

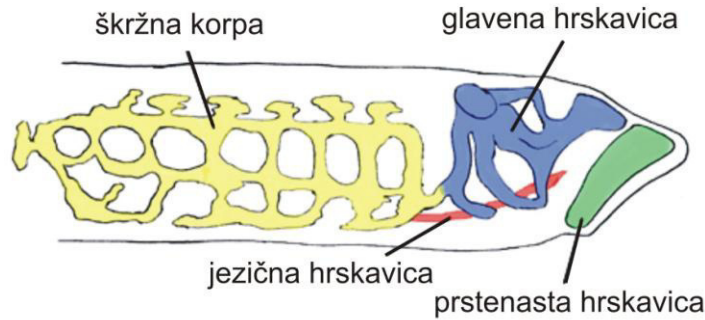
Osteostraci su imali glaveni štit koji je bio izgrađen od jedne kompaktne i zasvođene dermalne kosti, sa dva dorzalno smeštena i bliska oka, između kojih se nalazio **pinealni otvor**. Nosni otvor se nalazio ispred pinealnog. Na bočnim stranama lobanje nalazila su se polja, za koja se smatra da su predstavljala električne receptore ili neki rani sistem bočne linije koji je otkrivao pokrete vode.

Anaspide su umesto jedinstvenog glavenog oklopa imale nizove malih koštanih krljušti koje su prekrivale glavu. Oči su bile smeštene sa strane, sa pinealnim otvorom između njih i jednim nosnim otvorom napred.

Heterostraci su imali glave pljosnatog do torpednog oblika, pokrivene sa nekoliko sraslih koštanih ploča. Oči su bile male i smeštene lateralno, sa medijalnim pinealnim otvorom, ali bez medijalnog nosnog otvora.

## 7. Glaveni skelet

---



**Slika 7.2. Građa glavenog skeleta kod savremene agnate (vijuna).**

Lobanja današnjih agnata je hrskavičava (slika 7.2), primitivna, mala i nepotpuna, i sastoji se iz elemenata koje je teško uporediti sa koštanim delovima u glavenom skeletu gnatostomata.

Lobanjski krov (a ponekad i bočni delovi) gotovo u potpunosti je izgrađen od vezivnog tkiva.

Potiljačni deo ne postoji, lobanja se završava slušnim čaurama, pa je njen zadnji deo otvoren i nezaštićen. Imaju jedan nosni i jedan pinealni otvor (miksine nemaju pinealni otvor).

Najkarakterističnija osobina glavenog skeleta agnata je odsustvo vilica.

Visceralni skelet se sastoji najčešće od hrskavičavih **škržnih lukova** povezanih među sobom u jednostavnu škržnu kotaricu. Prednji škržni luci mogu biti delimično vezani za lobanju.

Škrge su kod agnata kružnog oblika (za razliku od riba, kod kojih su u obliku proreza), a ima ih više, 7-15 (u odnosu na 5-6 kod riba).

### **Poreklo vilica**

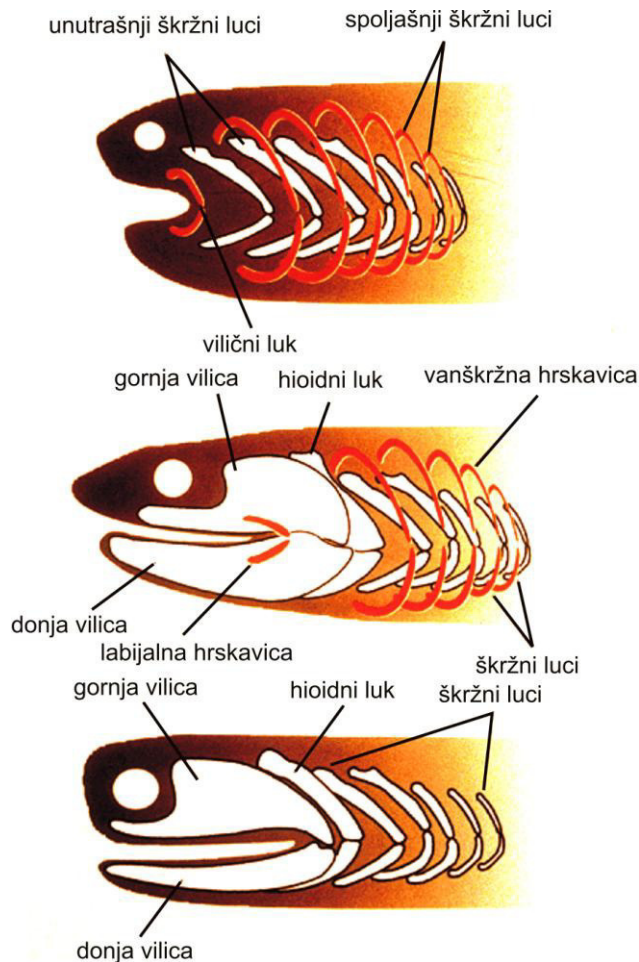
Vilični aparat je verovatno nastao preobražajem prednjeg visceralnog luka (slika 7.3). Pritom su plakoidne krljušti koje su pokrivale telo i obod usta prešle u usta i preuzele ulogu pravih zuba.

Pojava vilica sa zubima je omogućila aktivniji, grabljivi način ishrane, kao i ishranu raznovrsnom i čvrstom hranom, i zaštitu od neprijatelja.

Međutim, ne zna se tačno da li su vilični luci nastali od prvog, drugog, trećeg ili četvrtog škržnog luka! Najčešće se smatra da je donja vilica nastala od prvog (ili možda drugog) škržnog luka, a jezični luk od sledećeg.

Erik Džarvik, švedski paleontolog, predložio je **kompozitnu teoriju**, po kojoj su primitivni oblici kičmenjaka imali po 10 pari škržnih lukova, kojima je dao ime: završni, premandibularni, mandibularni, hloidni, i 6 „običnih“ škržnih lukova. Za razliku od shvatanja po kome svaki deo viličnog i jezičnog aparata potiče od posebnog luka, on je pretpostavio složeni proces gubljenja i srastanja između pojedinih delova nekoliko lukova koji su međusobno izgradili jednu vilicu. Po njegovom mišljenju, donja vilica je nastala srastanjem delova premandibularnog i mandibularnog luka primitivnih (agnatnih) kičmenjaka. Na sličan način su nastale palatokvadratna i Mekelova hrskavica, kao i hloidni luk – kombinacijom delova više prednjih škržnih lukova. Zadnji škržni lukovi nisu se menjali, a neki delovi prednjih lukova su nestali ili su srasli sa lobanjom.

## 7. Glaveni skelet



Slika 7.3. Poreklo vilica kod gnatostomata.

### Načini pričvršćivanja vilica za lobanju

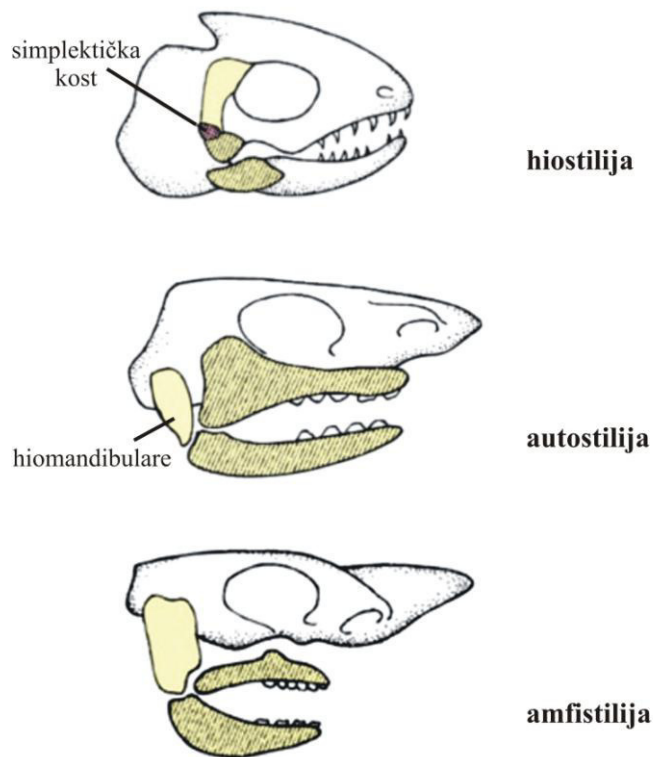
Veza između visceralnog skeleta i lobanje ostvarena je preko vezivnog tkiva ili zglobova.

Postoji nekoliko tipova pričvršćivanja vilica (slika 7.4):

- **protostilija** – najprimitivniji (hipotetički) tip – prvi i drugi visceralni luk vezani su nezavisno jedan od drugog.
- **amfistilija** – prednji kraj palatokvadratnog dela pomoću malog izraštaja vezan je za osnovu lobanje, a zadnji kraj, takođe pomoću izraštaja, za slušni deo lobanje. Postoji veza i preko hiomandibularnog luka.
- **hiostilija** – prednji kraj palatokvadratnog dela vezan je za lobanju u nivou nosnih čaura ili orbita posredstvom veziva ili jednog hrskavičavog izraštaja. Zadnji deo palatokvadratnog dela vezan je posredno, preko hiomandibularnog dela drugog (hioidnog, jezičnog) luka (ova veza se javlja kod većine riba). Često postoji i dodatna, simplektička kost, koja učestvuje u vezivanju vilice.
- **autostilija** – palatokvadratni deo je neposredno vezan za lobanju i prednjim i zadnjim krajem, tako da hiomandibularni deo ne učestvuje u toj vezi (javlja se kod nekih riba – na primer himera i kod suvozemnih kičmenjaka).

## 7. Glaveni skelet

---



Slika 7.4. Način pričvršćivanja vilica kod raznih gnatostomata.

Kod tetrapoda vilice su vezane za kvadratnu kost. Hiomandibularna kost ne učestvuje u vezivanju, od nje nastaje **kolumela** ili **stapes**, prva od slušnih košćica. Ostali elementi drugog i trećeg luka učestvuju u građi jezičnog luka, koji podupire jezik i dno usne duplje.

Kod sisara, veza vilice je **kraniostilna**. Cela gornja vilica vezana je za moždanu čauru, a donja za dermalnu skvamoznu kost. Donja vilica sisara sastoji se samo iz jedne kosti – dentalne, koja je takođe dermalnog porekla. Tako da kod sisara splanhnokranijum ne učestvuje u građi vilica, već samo jezičnog aparata i slušnih košćica.

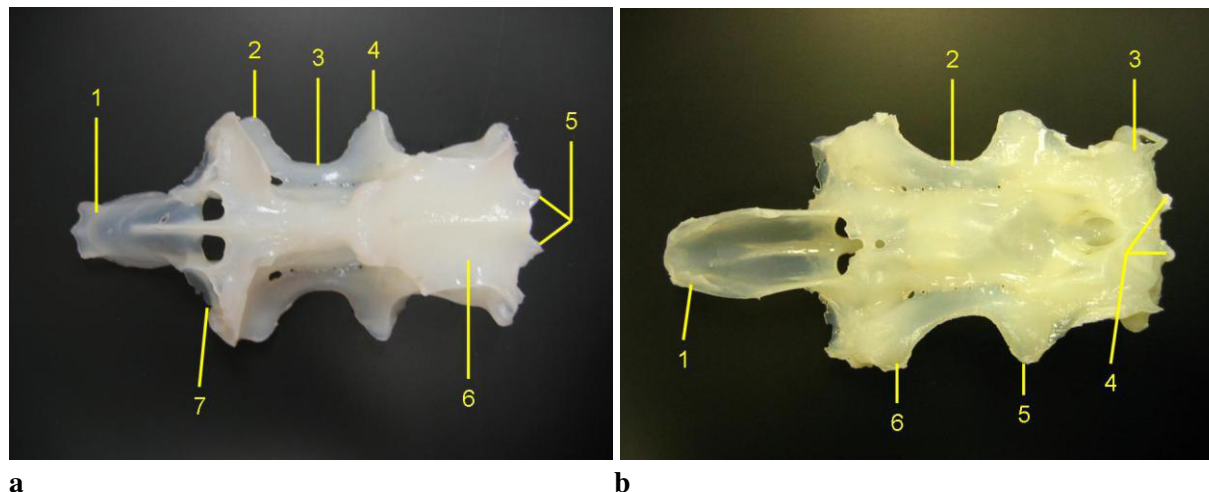
### Lobanja hrskavičavih riba

Glaveni skelet hrskavičavih riba predstavlja polazni tip glavenog skeleta ostalih kičmenjaka.

Lobanja je sa širokom osnovom (platibazičnog tipa), izgrađena od hrskavice. Jednostavna je, neizdeljena, sužena u oblasti orbita a proširena u prednjem i zadnjem delu.

Kod ajkula, prednji deo lobanjske čaure izvučen je u **rostrum** (slika 7.5).

## 7. Glaveni skelet



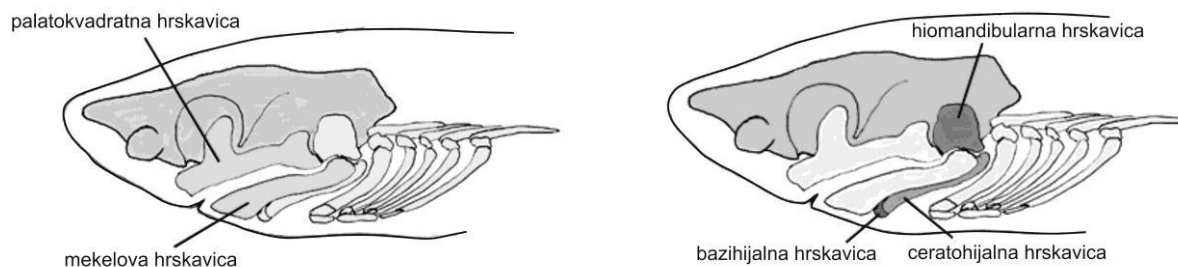
Slika 7.5. Građa lobanje kod hrskavičave ribe (a – odozgo; b – odozdo).

a) 1 – rostrum; 2 – supraorbitalna kresta; 3 – otička kapsula; 4 – okcipitalni kondil; 5 – postorbitalni proces; 6 – preorbitalni proces.

b) 1 – rostrum; 2 – preorbitalni proces; 3 – supraorbitalna kresta; 4 – postorbitalni proces; 5 – okcipitalni kondil; 6 – bazalna ploča; 7 – nazalna kapsula.

Na lobanji hrskavičavih riba razlikujemo četiri regiona: **potiljačni (okcipitalni)** (relativno slabo razvijen), **slušni (otički)**, **očni (orbitalni)** i **nosni (etmoidni)**. Podsetimo se da kod agnata ne postoji potiljačni deo lobanje, on se razvio kasnije tokom filogenetskog razvoja, na račun prednjih kičmenih pršljenova. Lobanjski krov je nepotpun i ima jedan prostran otvor bliže prednjem kraju, zatvoren samo vezivnom opnom.

Visceralni skelet se sastoji iz 7-9 potpuno hrskavičavih visceralnih lukova.



Slika 7.6. Građa visceralnog skeleta kod hrskavičavih riba (levo – vilični luk; desno – jezični luk).

Prva dva para visceralnih lukova stupaju u vezu sa lobanjom i grade vilični ili mandibularni luk (sastoji se od **palatokvadratne hrskavice**, koja odgovara gornjoj vilici i **Mekelove hrskavice**, koja odgovara donjoj vilici; slika 7.6, levo) i jezični ili hioidni luk (grade ga **hiomandibulare+hiijale**). Zglob između palatokvadratne i Mekelove hrskavice odgovara zglobu donje vilice. Gornji deo jezičnog luka (hiomandibulare; slika 7.6 desno) se zglobljava sa slušnim regionom lobanjske čaure i sa viličnim lukom, i na taj način čini vilični nosač, pošto je palatokvadratna hrskavica prednjim krajevima vezana za lobanju.



---

## 7. Glaveni skelet

---

Između prvog (viličnog) i drugog (jezičnog) luka nalazi se **spirakulum** - rudimentaran prorez, homolog prvom škržnom prorezu. Kod bentoskih formi sa jako spljoštenim telom spirakulum se nalazi na gornjoj strani tela i služi za prolaz vode u škržni aparat. Kod nekih ajkula i kod većine savremenih košljoriba, spirakulum je potpuno iščezao. Kod tetrapodnih kičmenjaka iz spirakuluma se razvija slušni kanal ili bubna duplja.

Veza između vilica i lobanje kod hrskavičavih riba najčešće je amfistilna ili hiostilna, retko autostilna (kod himera). Hrskavičave ribe nemaju škržne poklopce, za razliku od košljoriba.

### Lobanja plakodermi

Veliki deo tela plakodermi (trećina do polovina) pokriven je glaveno-grudnim oklopom od kožnih kostiju. Moždana čaura je veoma okoštala, a gornje vilice su pričvršćene za nju. Za razliku od drugih kičmenjaka, nazalne kapsule nisu srasle sa moždanom čaurom.

### Lobanja akantodija

Glava je krupna i pokrivena većim koštanim pločama. Oči su krupne, smeštene napred i okružene sitnim kostima koje čine **sklerotski prsten**. Moždana čaura je uska i dobro okoštala, kao i otičke kapsule. Usni otvor se nalazi napred.

### Lobanja košljoriba

Kod hrskavičavih ganoida lobanja je primitivna. U suštini, to je hrskavičava lobanja kao kod ajkula, koja je pokrivena kostima kožnog porekla (pokrovnim kostima). Te kosti naležu na zid hrskavičave lobanje, ali su od nje odvojene slojem vezivnog tkiva i lako se odvajaju. Ovo je jedinstven slučaj dvoslojnog lobanjskog krova kod kičmenjaka. Te pokrovne kosti su pločastog izgleda i liče na velike krljušti. Tako ovaj stupanj razvoja lobanje predstavlja prelaz između hrskavičavih i viših koštanih riba.

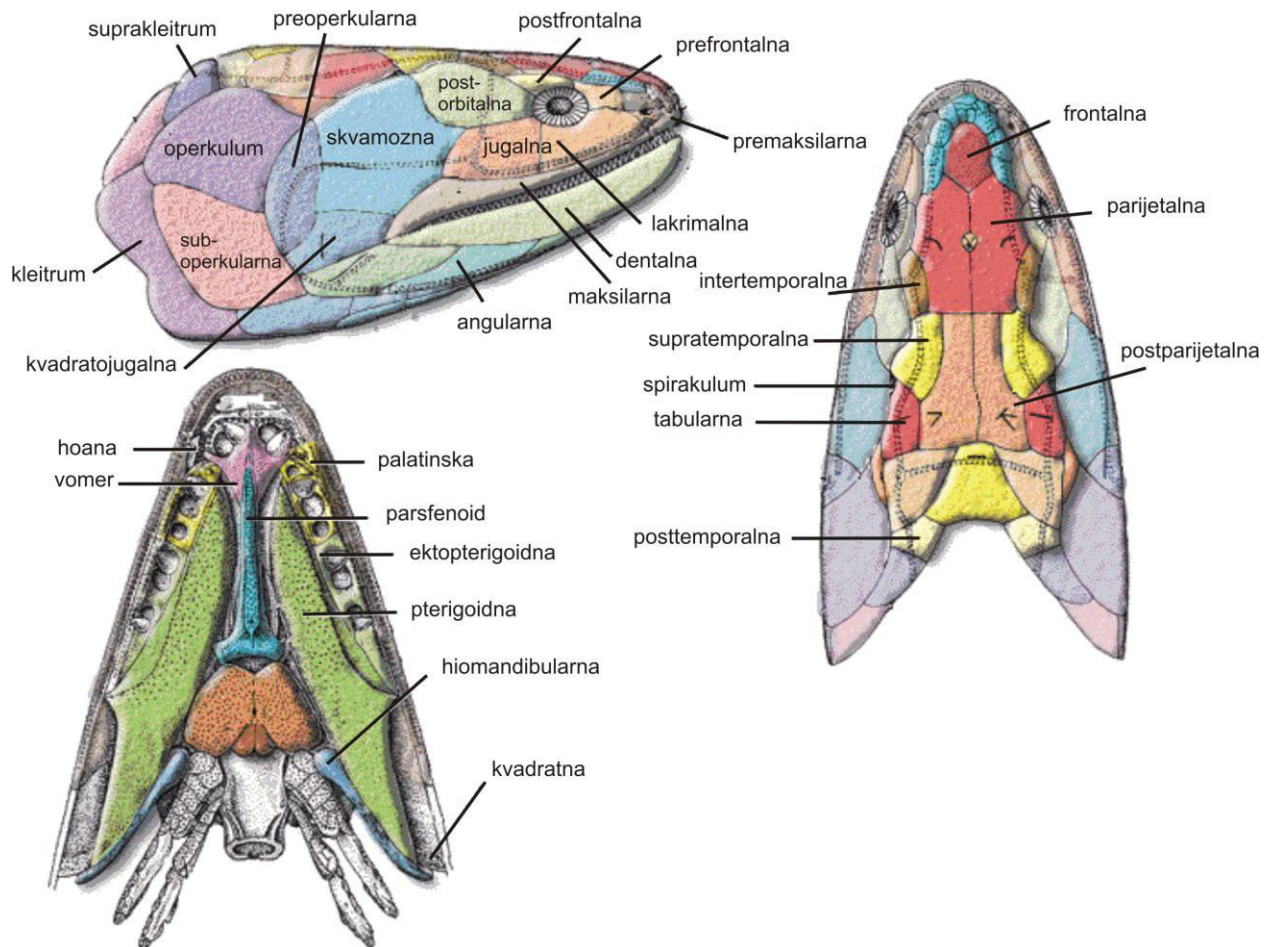
Kod viših košljoriba (holostea i teleostea) glaveni skelet okoštava i primarna hrskavičava lobanja se redukuje.

Lobanja viših riba je po pravilu tropibazična. Broj i raspored kostiju u lobanji viših riba jako varira (slika 7.7). Tokom evolucije se smanjuje broj kostiju, a povećava stepen okoštalosti.

U građi lobanje viših košljoriba učestvuju zamenske i pokrovne kosti.

**Zamenske kosti lobanje.** Broj zamenskih kostiju u lobanji riba je veći nego kod ostalih kičmenjaka. **Potiljačne (okcipitalne) kosti** su četiri kosti koje se nalaze oko otvora za prolaz kičmene moždine (**foramen magnum**). To su: **donja potiljačna kost (baziokcipitalna)**, **dve bočne potiljačne kosti (egzokcipitalne)** i **gornja potiljačna kost (supraokcipitalna)**.

## 7. Glaveni skelet



Slika 7.7. Građa lobanje košljoriba (rod *Eusthenopteron*).

U slušnom regionu se javlja niz **otičkih** kostiju: **zadnja (opistotička)**, **prednja (prootička)**, **gornja (epiotička)**, **pterotička** i **sfenotička**. Poslednje dve kosti nalaze se dorzalno u odnosu na prethodne (prva srasta sa supratemporalnom a druga sa postfrontalnom).

**Osnovna klinasta kost (bazisfenoidna)** se nalazi u nastavku donje potiljačne kosti na bazi lobanje. Pored nje se nalaze i **bočne klinaste kosti (laterosfenoidne, alisfenoidne)**.

U nosnom regionu okoštalost je slaba, hrskavica se obično zadržava tokom celog života. Tu se javljaju sledeće kosti: **srednja etmoidna kost (mezetmoidna)** i dve bočne **etmoidne kosti (ektoetmoidne)**.

**Dermalne kosti** koje učestvuju u građi lobanje pripadaju dermatokranijumu. Filogenetski, ove kosti potiču od koštanog oklopa ranih riba i spuštaju se u kožu gde se povezuju sa hondrokranijumom i splahnokranijumom. Koštani elementi oklopa takođe se povezuju sa zamenskim elementima ramenog pojasa dajući dermalne komponente ovog pojasa.

Delovi dermatokranijuma kod modernih riba i vodozemaca teže da se izgube ili srastaju tako da je njihov broj smanjen i lobanja pojednostavljena. Kod amniota, kosti dermatokranijuma preovlađuju, gradeći veći deo moždane čaure i donje vilice.

## 7. Glaveni skelet

**Dermalne (pokrovne) kosti** su još brojnije od zamenskih. One pokrivaju lobanju čineći pravi koštani oklop kod košljoriba. Struktura i površina kod ovih kostiju pokazuju da su one homologe sa kožnim krljuštima.

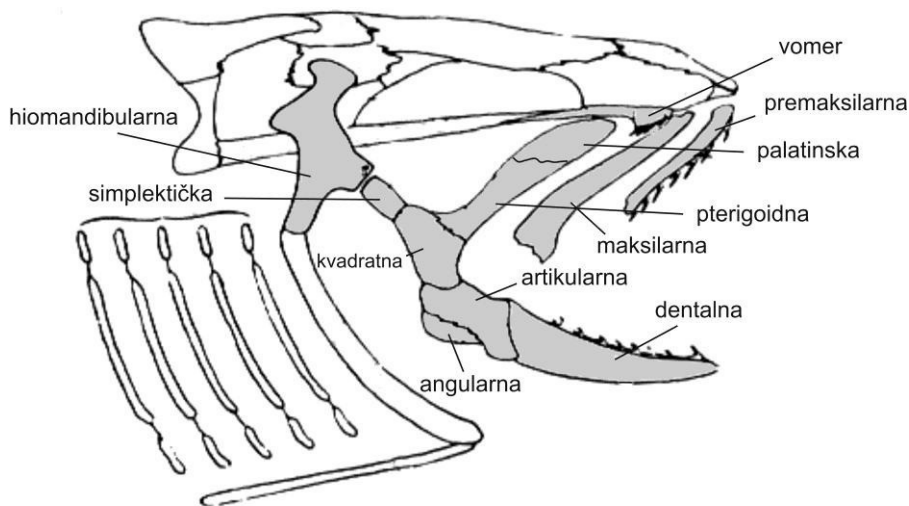
Broj pokrovnih kostiju jako varira. Više ih je kod primitivnijih i izumrlih oblika.

Na **osnovi lobanje** kod viših riba sreće se **parasfenoidna** ili **parabazalna** kost – duga i uzana kost koja pokriva lobanjsko dno skoro celom dužinom. Ispred nje je **ralo (vomer)**, parna ili neparna kost koja leži na osnovi lobanje u etmoidnom regionu i po pravilu nosi zubiće.

U **lobanjskom krovu** nalazi se niz snažnih pokrovnih kostiju koje leže neposredno ispod kože gradeći oklop, ostavljajući nepokrivena samo mesta gde se nalaze oči, mirisni organi i spirakulum. Pozadi se nalaze parne **temene (parijetalne) kosti**, ispred njih **čeaone (frontalne)**, zatim **nosne (nazalne)** i **gornja etmoidna kost (supraetmoidna)**. Između parijetalnih kostiju obično se nalazi **parijetalni (pinealni, temeni) otvor**, povezan sa pinealnom žlezdom.

Na **bokovima** lobanje u oblasti orbita razvija se venac malih **orbitalnih kostiju** koje mogu biti dosta brojne, ali ponekad i svedene na samo jednu kost iza orbita (**postorbitalnu**). **Obrazne (jugalne)** kosti smeštene su više pozadi na bokovima lobanje.

Gornji nivo orbita okružen je nizom pokrovnih kostiju: **prednje čeaone (prefrontalne)** (ispred očiju), **suzne (lakrimalne) kosti** (ispred očiju), **zadnje čeaone (postfrontalne)** (iza očiju), **skvamozne** (takođe iza očiju) i **gornje slepoočne (supratemporalne) kosti** (iznad slušnih čaura).



Slika 7.8. Građa visceralnog skeleta košljoriba.

**Prvi škržni (vilični) luk.** Pokrovne kosti u viličnom luku su (slika 7.8): **pterigoidna kost** koja nastaje okoštavanjem prednjeg dela palatokvadratne hrskavice; **kvadratna kost**, koja se zglobljava sa donjom vilicom a nastaje okoštavanjem zadnjeg dela palatokvadratne hrskavice.

Sem toga, u nivou palatokvadratne hrskavice javljaju se i sledeće pokrovne kosti: **palatinska (nepčana) kost**, **ektopterigoidna** i **entopterigoidna**. Na obodu ovih kostiju, u nivou gornje

## 7. Glaveni skelet

---

vilice javljaju se **međuvilična (premaksilarna)** i **gornjovilična (maksilarna) kost**, pri čemu obe nose zube.

Celom dužinom donje vilice leži pokrovna **donjovilična (dentalna) kost** koja nosi zube. Iza se nalaze **ugaona (angularna), splenijalna i supraangularna kost**. U donjoj vilici se kod viših košljoriba javljaju sledeće zamenske kosti: **artikularna** ili **zglobna** koja se zglobljava sa kvadratnom iz gornje vilice, **zadnja artikularna (retroartikularna)** i **koronoidna (krunična)**.

Leva i desna mandibula (donja vilica) se obično sastaju anteriorno u mandibularnoj simfizi.

**Drugi škržni (jezični) luk.** Jezični (hioidni) aparat je deo visceralnog skeleta koji se nalazi iza vilica a ispred škržnih lukova. Kod riba, podupire dno usne duplje. Elementi hioidnog aparata su nastali iz ventralnih delova hioidnog luka i delova prvih škržnih lukova.

Gornji deo građe dve zamenske kosti: **hiomandibularna** – velika gornja kost, zglobljena sa lobanjom u nivou slušne oblasti; **simplektička** – mala kost vezana za kvadratnu.

Donji luk je vezan za hiomandibularnu kost posredstvom jedne male kosti – **interhijale**. Donji deo čine tri dela: **ceratohijale I, ceratohijale II** i **hipohijale** (a ponekad se javlja još jedna pokrovna kost – **urohijale**).

Škržni prorezi su pokriveni koštanim poklopcem (**operkulumom**).

U nivou škržnog poklopca se uglavnom razvijaju četiri para operkularnih kostiju: **operkulum** (krupna kost), **preoperkulum** (prednja kost), **suboperkulum** (donja kost) i **interoperkulum** (srednja kost).



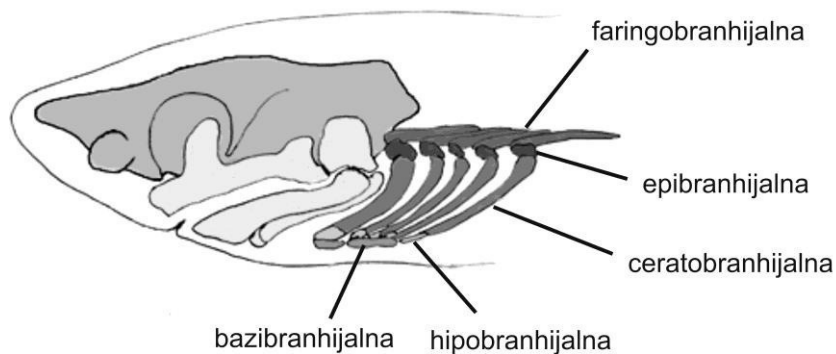
Slika 7.9. Škržni zubi.

Kod košljoriba obično postoji pet pari škržnih lukova. Kod nekih riba (Cyprinidae – šarani), poslednji par škržnih lukova modifikovan je u snažno razvijene škržne zube (slika 7.9).

Svaki visceralni ili škržni luk sastoje se od četiri dela (iste građe su i škržni luci hrskavičavih riba, vidi sliku 7.10): dva glavna, dorzalni (**epibranhijale**) i ventralni (**ceratobranhijale**), iznad dorzalnog - kratki **faringobranhijale**, ispod ventralnog - **hipobranhijale**.

Neparni ventralni skeletni delovi (**bazibranhijalija**) povezuju duž medioventralne linije lukove istog para.

## 7. Glaveni skelet

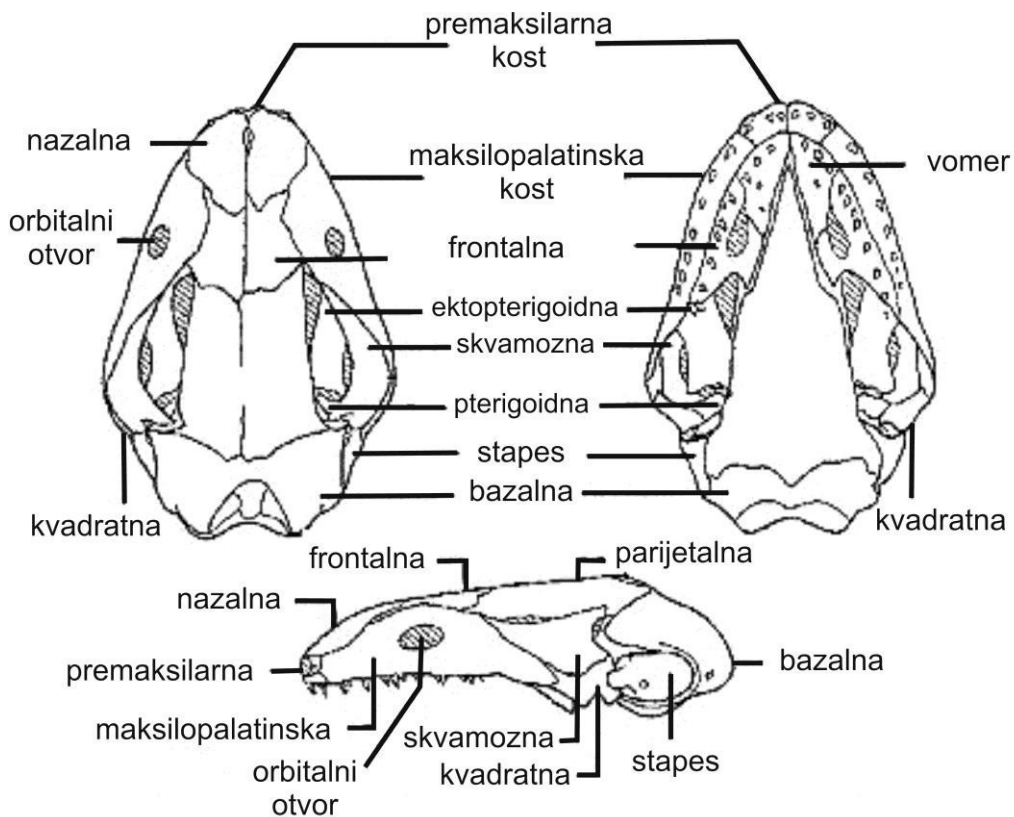


Slika 7.10. Građa škržnih lukova.

### Lobanja vodozemaca

#### Osnovne osobine lobanje

Građa lobanje vodozemaca slična je kao kod riba iz grupe krossopterigija, koje su bile njihovi neposredni preci.



Slika 7.11. Građa lobanje savremenog vodozemca.

## 7. Glaveni skelet

---

Lobanja je niska, široka, platibazična; kod fosilnih vodozemaca **stegalna** (tj. sa potpuno zatvorenim lobanjskim krovom i malim brojem otvora) (slika 7.11). Između lobanje i kičmenice razvija se pokretni zglobov preko parnih potiljačnih gležnjeva.

Na lobanjskom krovu dolazi do delimične redukcije pokrovnih kostiju. Kod starijih oblika kosti lobanjskog krova često su skulpturirane (u vidu grbica, jamica, kanala, grebena). Kod savremenih vodozemaca nema skulpture lobanjskog krova.

Kosti lobanjskog krova kod mnogih fosilnih oblika imaju žlebove ili **kanale bočne linije**. To su otisci čulnih organa koji su služili za otkrivanje pokreta vode i u vidu linearnog udubljenja su se protezali duž celog tela. Takvi organi su karakteristični za vodene oblike; kod kopnenih iščezavaju. Savremeni vodozemci nemaju žlebove bočne linije.

Kod modernih vodozemaca lobanja je veoma pojednostavljena u odnosu na lobanje njihovih fosilnih predaka, jer se mnoge dermalne kosti gube ili međusobno srastaju gradeći kompozitne kosti.

### Građa lobanje

Od zamenskih kostiju kod suvozemnih kičmenjaka se najčešće zadržavaju: četiri potiljačne ili okcipitalne kosti (u potiljačnom regionu) i tri para otičkih kostiju (u slušnom regionu). Zatim, na osnovi se javljaju dve neparne klinaste kosti – bazisfenoidna i presfenoidna. Bočno od njih leže parne bočne sfenoidne i **orbitosfenoidne**. **Sitasta (etmoidna) kost** nalazi se u nosnom regionu.

Oko očiju se, naročito kod fosilnih oblika, često obrazuju prstenovi od 20-30 sitnih koščica (**sklerotski prstenovi**).

Pokrovne kosti su temene (parijetalne), čeone (frontalne) i nosne (nazalne). Prednje i zadnje čeone (prefrontalne i postfrontalne) takođe se sreću kod mnogih vodozemaca.

Bokove lobanje karakterišu sledeće pokrovne kosti: skvamozne, kvadratojugalne, jugalne. Prednji obod lobanjske osnove čine gornjovilične kosti (maksilarne i premaksilarne) i ralo (vomer). Parasfenoidna kost zadržava se još samo kod vodozemaca, dok se kod amniota gubi.

Veće promene nastaju u građi visceralnog skeleta vodozemaca. Suvozemni način života dovodi do redukcije škržnog aparata i jezičnog luka i do promene njihovih prvobitnih funkcija.

Palatokvadratna hrskavica srasta s lobanjom, zbog čega hiomandibularni deo jezičnog luka gubi funkciju viličnog nosača i postaje slušna koščica (**stapes** ili **uzengija**). Pojava slušne koščice je karakteristična osobina vodozemaca, tj. njihovog glavenog skeleta. Ova kost se zadržava i dalje kod gmizavaca i ptica.

Škržni lukovi koji čine jezično-škržni aparat podupiru spoljašnje škrge kod larvenih oblika („punoglavaca“), ali kada se metamorfoza završi, ovi lukovi se redukuju u hioidni aparat koji podupire jezik.

Kod krospterigija je hiomandibula/stapes mogla da učestvuje u udisanju i izdisanju vazduha u pluća i iz pluća, preko spirakuluma.

Iznad skvamozne kosti se formira jedan usek, označen kao **ušni** ili **slušni zarez**, koji je ostatak prvog škržnog otvora – spirakuluma. Odrasli oblici nemaju operkulum (jer se i škrge gube), osim

## 7. Glaveni skelet

---

kod najprimitivnijih oblika kao što je *Ichthyostega*, koja zadržava rudiment operkuluma. Nepčani svod je otvoren, a primitivni oblici imaju velike interpterigoidne jame, koje se javljaju između parasfenoidne i pterigoidnih kostiju.

### Lobanja primitivnih vodozemaca

Prototip glavenog skeleta suvozemnih kičmenjaka predstavlja glaveni skelet izumrlih vodozemaca. Glaveni skelet suvozemnih kičmenjaka veoma je sličan glavenom skeletu izumrlih riba krosopterigija (slika 7.12), ali je broj kostiju manji. Pinealni otvor se nalazi između parijetalnih kostiju, a kod krosopterigija je bio između frontalnih. Lobanja je velika, sa zatvorenim lobanjskim krovom. Potiljačni gležanj je u početku bio jednodelan, a kasnije postaje dvodelan.



Slika 7.12. Lobanja primitivnog vodozemca (dorzalno).

Primitivni vodozemci nastali su od krosopterigija i zadržali mnoge od osobina njihove lobanje, uključujući i veći deo kostiju dermatokranijuma. Mnoge kosti u nosnom regionu su redukovane, ostavljajući samo izraženu nosnu kost.

### Lobanja žaba

Lobanja žaba je platibazična, sa mnogo otvora. Ima vrlo velike oči i međupterigoidne jame. Broj pokrovnih kostiju na krovu je smanjen, a moždana čaura ne okoštava u potpunosti. Čeone i temene kosti međusobno srastaju u **frontoparijetalne kosti**. Na krovu lobanje nema kanala bočne linije, ni pinealnog otvora.

### Lobanja gmizavaca

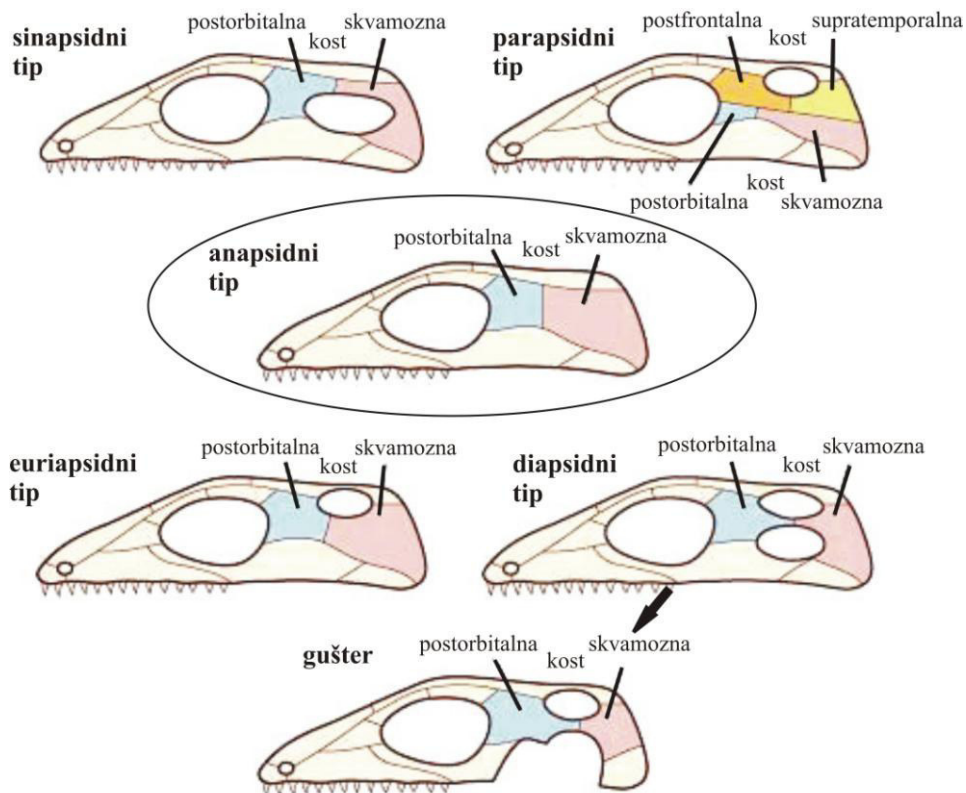
Glaveni skelet je okoštao a po svojoj građi se razlikuje kod raznih grupa.

Lobanja gmizavaca je izdignuta, tropibazična, sa suženom osnovom i dobro razvijenom vezivno-hrskavičavom interorbitalnom pregradom. Najprimitivniji gmizavci imali su platibazičnu lobanju. Lobanja zmija i nekih guštera je takođe sekundarno platibazična.

Potiljačni region čine četiri zamenske potiljačne kosti, koje nekad srastaju u jedinstvenu kost. Na bazi lobanje parasfenoidna kost se redukuje u trnoliki nastavak. Na nepčanom svodu obrazuju se

## 7. Glaveni skelet

**primarno** i **sekundarno** nepce, i primarne i sekundarne hoane (unutrašnji nosni otvori). Zmije i gušteri imaju otvoren nepčani svod kao vodozemci, ali kod krokodila i kornjača formira se sekundarno nepce, proširivanjem donjih ivica maksilarnih, pterigoidnih i palatinskih kostiju. Čvrsto nepce odvaja nosno-ždrelne puteve od usne duplje i formira sekundarne hoane, pomerajući ih unazad.



Slika 7.13. Tipovi lobanje kod gmizavaca.

Potiljačni gležanj je neparan i obrazuju ga donja i bočne potiljačne kosti. On nije homolog sa istim zglobovom kod vodozemaca, pošto su u potiljačni region gmizavaca ušla još tri pršljena.

Lobanjski krov kod primitivnih amniota bio je izgrađen od kožnih kostiju (dermatokranijuma), sa otvorima za oči, pinealnim otvorom i nosnim otvorima. U lobanjskom krovu gmizavaca u toku evolucije dolazi do delimične redukcije lobanjskih kostiju. Ova redukcija naročito zahvata slepoočni region, pa se formiraju **slepoočne jame (temporalni otvori)**. Slepoočne jame kod primitivnih izumrlih oblika relativno su male. Kasnije se povećavaju tako da se lobanjski krov oko jama svodi na tanke mostove od pokrovnih kostiju označene kao **jabučni luci**.

Lobanja bez slepoočnih jama, koja karakteriše primitivne vodozemce, a od gmizavaca primitivne izumrle oblike i današnje kornjače, naziva se **stegalna (anapsidna)** (slika 7.13).

Lobanja sa slepoočnim jamama je **zignalna**. Postoji nekoliko tipova zignalnih lobanja, zavisno od broja i položaja slepoočnih jama.



## 7. Glaveni skelet

---

**Parapsidna** lobanja ima visoko postavljenu slepoočnu jamu oivičenu samo gornjim lukom, izgrađenim od postfrontalne i supratemporalne kosti. Ovakvu lobanju imaju ihtiozauri.

**Evriapsidni tip** ima niži otvor sa lukom od skvamozne i postorbitalne kosti.

Ako je slepoočna jama niska, odozdo ograničena skvamoznim i jugalnim kostima, onda je lobanja **sinapsidna**. Javlja se kod sisarolikih reptila i sisara.

Lobanja sa dve slepoočne jame je **diapsidna (dizigalna)**. Ona ima donji i gornji jabučni luk (ispod donjeg i gornjeg slepoočnog otvora). Gornji luk čine postorbitalna i skvamozna kost, a donji jugalna i kvadratojugalna kost. Javlja se kod arhozaura i lepidozaura.

Oblast gornje vilice kod gmizavaca odlikuje se formiranjem čvrstog sekundarnog nepca i **sekundarnih hoana**.

**Otvoren nepčani krov** karakteriše guštere i zmije.

**Zatvoreni nepčani svod** grade nepčane i pterigoidne kosti koje se dodiruju duž medio-ventralne linije. Kod istih oblika formira se i **sekundarno čvrsto nepce**.

Gornjovilične kosti se proširuju duž svojih donjih oboda i obrazuju pločaste nastavke koji prekrivaju nepčani svod. U građi sekundarnog čvrstog nepca mogu uzeti učešća i nepčane i pterigoidne kosti, pored gornjoviličnih. Na ovaj način se i sekundarne hoane pomeraju unazad.

Nepčano-vilični deo lobanje je slično građen kao kod vodozemaca. Kod mnogih izumrlih gmizavaca i nekih savremenih guštera i haterija karakteristična je jedna posebna kost koja se zove **epipterigoid** ili **stubić (kolumela)**. Ona stoji vertikalno između pterigoidne i parijetalne kosti i povezuje nepčani svod sa krovom lobanje.

Kvadratna kost može biti pokretno zglobljena sa lobanjom kod oblika koji se hrane lako pokretljivim plenom (zmije, gušteri), što se naziva **streptostilija**, ili nepokretno spojena – kod svih ostalih oblika – **monimostilija**. Streptostilija predstavlja prilagođenost viličnog aparata za hvatanje živog i pokretljivog plena.

Za donju vilicu gmizavaca karakteristično je da je i dalje čini veći broj kostiju (dentalna, angularna, artikularna, supraartikularna...)

### Lobanja kornjača

Lobanja je zatvorenog tipa (anapsidna), široka, sa skraćenim licem i ispupčenim krovom (slika 7.14). Mnoge kosti srastaju međusobno. Nosni otvori se često spajaju u jedan (neparan) nosni otvor. Parijetalnog otvora nema.

Vilice su presvučene rožnom navlakom u obliku kljuna.

## 7. Glaveni skelet

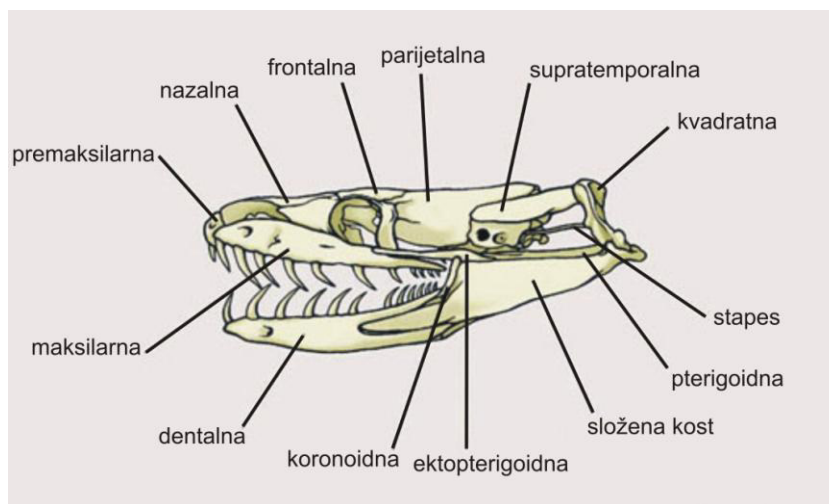
---



Slika 7.14. Glaveni skelet kornjače.

### Lobanja zmija i guštera

Lobanja je pokretljiva – kinetična (**streptostilija**). Pokretljivost lobanje naročito je izražena kod otrovnih zmija kod kojih je vilični aparat sastavljen od dugačkih i jako pokretljivih kostiju, koje su međusobno i sa lobanjom povezane elastičnim ligamentima. Grane vilice su takođe povezane ligamentima i simfiza nije čvrsta, kao kod ostalih kičmenjaka. Usled pokretljivosti lobanje, donja slepoočna jama je otvorena sa donje i zadnje strane, pa se sačuva samo gornja slepoočna jama (slika 7.15).



Slika 7.15. Glaveni skelet zmijske.

### Lobanja dinosaura

Kod dinosaura (kao i kod drugih arhozaura), lobanja je diapsidna, a osim dva slepoočna otvora razvijen je i **preorbitalni (antorbitalni) otvor**. Lobanja dinosaura-mesoždera je velika. Samo primitivni prozaupodi imaju rudimentaran pinealni otvor.

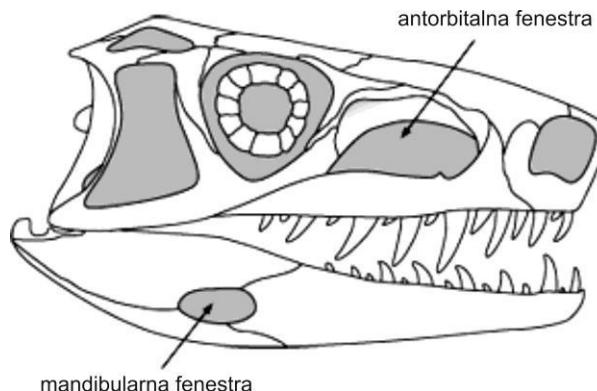
Mnogi dinosauri imaju koštane izraštaje na lobanji – rogove, okovratnike, kreste, zadebljanja... čija funkcija nije u potpunosti razjašnjena (slika 7.16).

## 7. Glaveni skelet

---



Slika 7.16. Lobanja *Triceratopsa*.



Slika 7.17. Otvori na lobanji i mandibuli dinosaura.

Ceratopsije imaju vrlo veliku glavu. Zadnji deo se produžuje u okovratnik, narastanjem temenih i skvamoznih kostiju. Na nazalnim kostima se nalazi rog, a i na kostima postorbitalne oblasti mogao je da bude još jedan ili dva para rogova.

Donja vilica takođe često ima otvor (**mandibularna fenestra**) (slika 7.17). Kod ornitišija se u donjoj vilici javlja **predentalna**, a u gornjoj – **rostralna** kost. Prednji deo vilica kod ornitišija je bez zuba i prevučen rožnom navlakom.

### Lobanja sisarolikih reptila (terapsida)

Sisaroliki reptili imaju izdignutu lobanju sinapsidnog tipa sa velikim slepoočnim jamama. Jabučni luci su ispupčeni (kao kod sisara). Skvamozna kost je velika a kvadratna mala. Progresivniji oblici imaju sekundarno nepce. Primitivni oblici imaju neparan, a progresivni paran potiljačni gležanj. Većina oblika ima pinealni otvor, što je arhaična osobina. Očni otvori su sa strane.

Kod nekih oblika postojao je **dvojni zglob** između lobanje i donje vilice – pored „reptilskog“ (između zakržljalih artikularnih i kvadratnih kostiju) postoji i „sisarski“ (između dentalne i skvamozne kosti) (vidi sliku 7.18 u sredini). Kod progresivnijih oblika kvadratna i skvamozna kost se transformišu u slušne koščiće.

Dentalna kost narasta a ostale kosti donje vilice su redukovane.

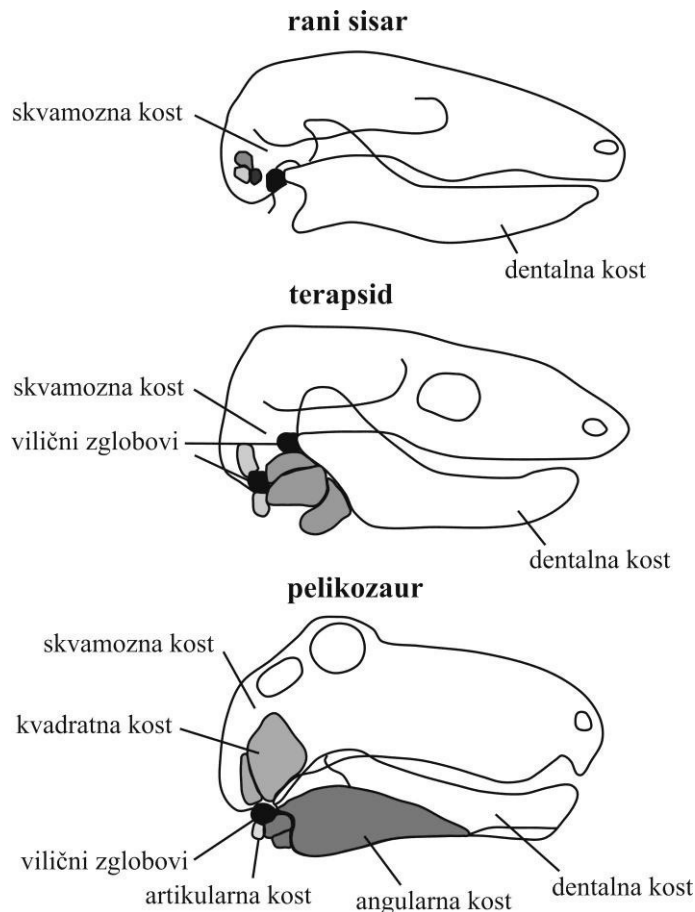
### Lobanja pterozaura

Lobanja ima mnogo otvora a šavovi između kostiju se gube, što dovodi do smanjenja težine. Moždana čaura je veoma velika, sa dobro razvijenim očnim, a slabo razvijenim mirisnim regionom. Očni otvori su vrlo veliki, sa sklerotskim prstenovima.

Prednji deo lobanje izvučen je u vidu kljuna, koji je kod bezubih oblika prevučen rožnom navlakom (**ramfotekom**). Kod krednih pteranodona temene kosti su izvučene u jedan dugačak greben koji se pruža unazad kao protivteža kljunu.

Kljun grade izdužene premaksilarne i dentalne kosti, presvučene rožnom navlakom.

## 7. Glaveni skelet



**Slika 7.18. Razvoj slušnih koščica i građa donje vilice od pelikozaura do sisara.**

### Lobanja ptica

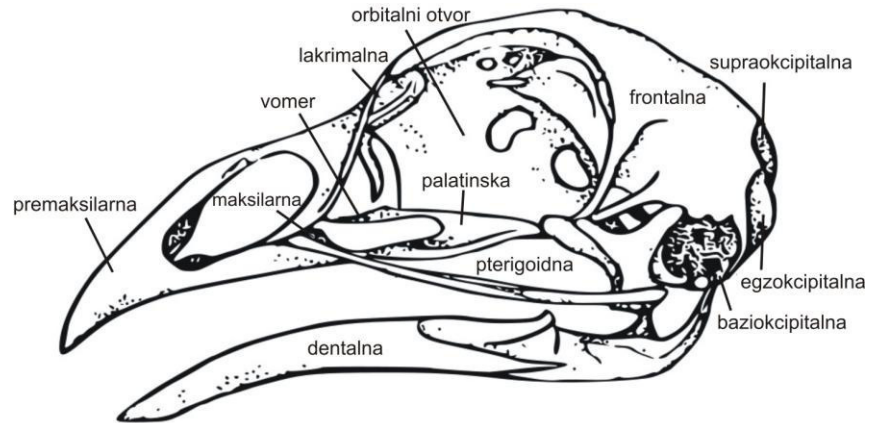
Lobanja ptica u suštini ima istu građu kao lobanja gmizavaca. Ona je tropibazična, sa okoštalom tankom interorbitalnom pregradom (slika 7.19). Lobanjske kosti su tanke i čvrsto srastaju među sobom, a šavovi se gube. Moždana čaura je vrlo prostrana zbog dobro razvijenog mozga. Lobanja ptica ima neparan potiljačni gležanj kao i lobanja gmizavaca, ali je on, zbog velikog povećanja moždane čaure, pomeren nadole.

Orbitalni otvori su veoma veliki, a postoje i preorbitalni otvori, kao kod dinosaura. U slepoočnoj oblasti razvijen je samo donji jabučni luk. Slepoočne jame su spojene međusobno i sa orbitalnim otvorima.

Prednji deo lobanje je izvučen u kljun. Oblik kljuna zavisi od načina ishrane (vidi sliku 7.20).

Premaksilarna kost je jako izdužena napred i čini gornji deo kljuna. Kvadratna kost kod ptica pokretno je zglobljena sa lobanjom. Ova kost je snažna, visoka, s jedne strane se zglobljava sa skvamoznom, s druge sa zadnjim krajevima pterigoidnih kostiju. Lobanja ptice nema pravo sekundarno nepce.

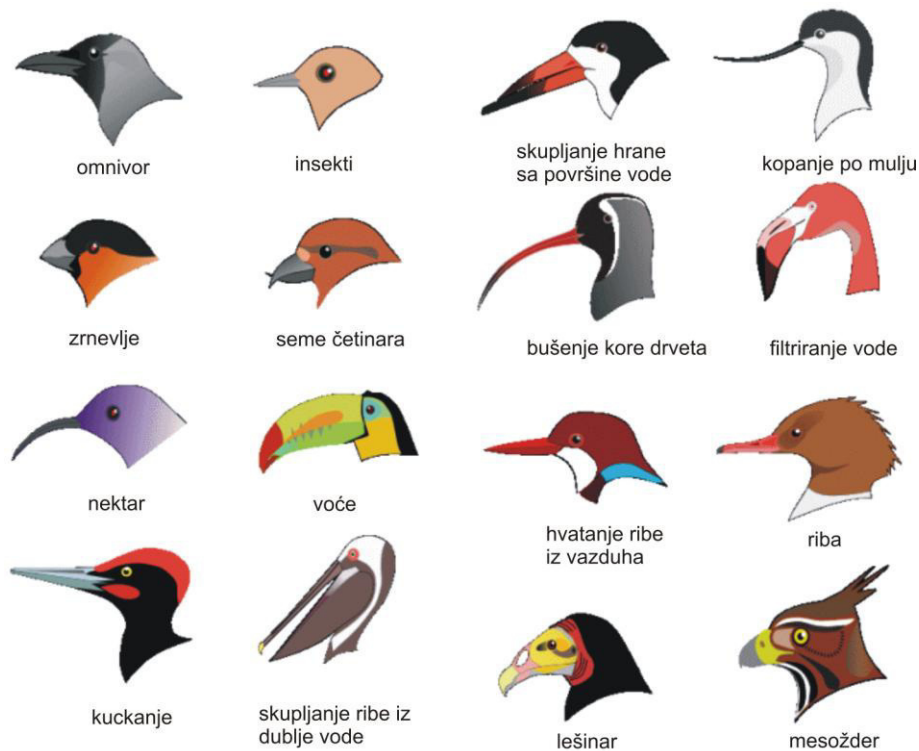
## 7. Glaveni skelet



Slika 7.19. Građa lobanje kod ptica.

Pterigidne kosti su vezane zglibom za nepčane, a ove za maksilarne. Ceo taj sistem kostiju može da se pokreće slično kao kod guštera i zmija, mada je znatno manje pokretljiv nego kod njih.

Razlikujemo dva tipa lobanje kod ptica: sa pokretljivim kostima nepčanog svoda (**neognat**) – javlja se kod većine ptica, i sa nepokretnim kostima nepčanog svoda (**paleognat**) – kod nižih ptica (Ratitae).



Slika 7.20. Oblik kljuna ptica zavisno od načina ishrane.

## 7. Glaveni skelet

**Kolumela (slušna koščica)** je slična reptilskoj.

U donjoj vilici javlja se tipičan reptilski niz pokrovnih kostiju: dentalna, angularna, supraangularna, splenijalna i koronoidna.

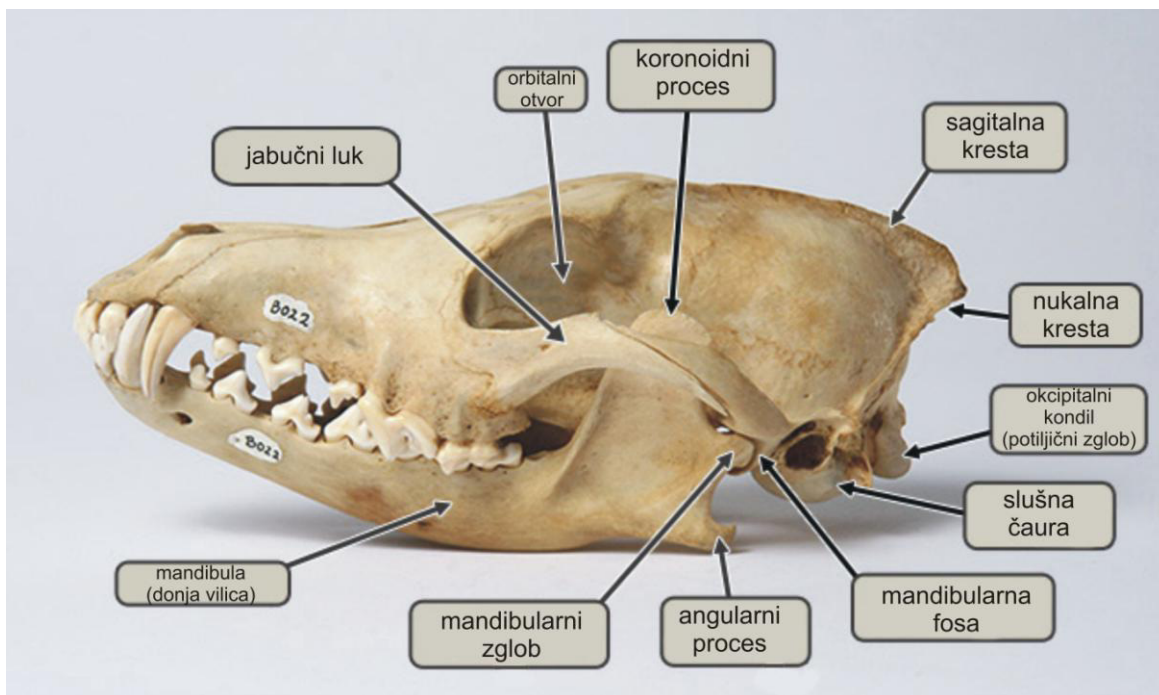
### Lobanja sisara

Glaveni skelet sisara veoma se razlikuje od glavenog skeleta gmizavaca. Lobanjske kosti pokazuju tendenciju međusobnog srastanja. Sadrži manji broj kostiju nego lobanja ostalih kičmenjaka. Razni dermalni elementi se gube, naročito kod terijskih sisara, uključujući prefrontalne, postorbitalne, postfrontalne, kvadratojugalne i supratemporalne kosti. Postparijetalne kosti, koje su parne kod gmizavaca, srastaju u neparnu (**interparijetalnu**) kost kod sisarolikih reptila (sinapsida), a kod sisara ova kost se može spojiti sa tabularnom i okcipitalnim kostima.

Monotremati zadržavaju neke rane sinapsidne osolbine, kao što su prisustvo prefrontalnih, postfrontalnih i razdvojenih okcipitalnih kostiju, ali takođe imaju i neke specijalizovane osobine: nemaju lakrimalne kosti, a jugalne kosti su im male.

Lobanja sisara je, usled velikog razvoja mozga postala **sekundarno platibazična**, sa prostranom moždanom dupljom.

Potiljačni region je dobro razvijen i nosi **dva potiljačna gležnja** (slika 7.21). Gotovo kod svih sisara potiljačne kosti srastaju u jednu **potiljačnu kost**. U njoj se nalazi **foramen magnum** (otvor za prolaz kičmenje moždine) a ova kost zatvara i zadnji deo moždane čaure.



Slika 7.21. Glaveni skelet sisara.

## 7. Glaveni skelet

---

Lobanjska duplja se proširuje, što izaziva jaku zasvođenost krova, tako da slušne čaure leže gotovo ventralno na bokovima lobanje. U slušnom regionu prednja i zadnja otička kost srastaju u jednu kost koja se zove **petrozna (kamena)** u koju je smešteno unutrašnje uho. To je najtvrđa kost u telu sisara. Tu se razvija i nova kost, **bubna (timpanička)**, koja nastaje od angularne kosti. Ona je cevastog oblika i opkoljava slušni kanal. Kod većine sisara petrozna, skvamozna i bubna kost srastaju u jednu, **slepoočnu (temporalnu) kost**. Kod monotremata i ponekad torbara, slušni prsten okružuje koščice srednjeg uha, ali kod većine viših sisara postoji ispupčena slušna čaura u kojoj su smeštene te koščice.

Postoji samo jedan jabučni luk, koji čine jugalna i skvamozna kost. Slepoočni prostor nije ograničen, u odnosu na orbite, koje su relativno male. Razvijeno je sekundarno nepce.

U lobanjskom krovu najbolje su razvijene temene i čeone kosti, koje često srastaju u neparnu kost, naročito kod čoveka i majmuna.

Lobanja primata se skraćuje u procesu evolucije, povećava se njen zadnji deo, a skraćuje predeo lica. Moždana čaura narasta, a foramen magnum i potiljačni gležnjevi pomeraju nadole, sve dok uzdužna osa lobanje ne stoji u odnosu na kičmu gotovo pod pravim uglom. Očni otvori se pomeraju sasvim napred, naročito kod hominida.

Važna osobina lobanje sisara je prisustvo sekundarnog nepca, koje je povezano sa žvakanjem. Sekundarno nepce obuhvata **tvrdno nepce**, izgrađeno od kostiju i **meko nepce** od mekog tkiva. Čvrsto nepce izgrađeno je od koštanih nastavaka premaksilarnih, maksilarnih i palatinskih kostiju koje se sastaju po sredini, u vidu koštane platforme. Ovo tvrdno nepce i njegov mekani produžetak efikasno odvijaju deo za hranu (ispod nepca) i deo za disanje (iznad). Neke kornjače i krokodili takođe imaju sekundarno nepce, i prednosti koje dolaze od odvajanje puteva hrane i vazduha. Ali naročito je kod sisara razdvajanje ovih puteva važno jer sisari žvaću, a žvakanje zahteva da se hrana duže zadržava u ustima. Sekundarno nepce omogućava da životinja istovremeno žvaće i diše.

Dve kosti gornje vilice nose zube: premaksilarna i maksilarna. Premaksilarne kosti nose incisive, a maksilarne sve ostale zube. Kod čovekolikih majmuna i čoveka premaksilarna i maksilarna kost srastaju u jedinstvenu gornjoviličnu kost.

Dve važne promene u donjoj vilici označavaju prelazak između terapsida i sisara. Jedna od njih je gubitak postdentalnih kostiju u donjoj vilici. Druga je prisustvo tri koščice srednjeg uha.

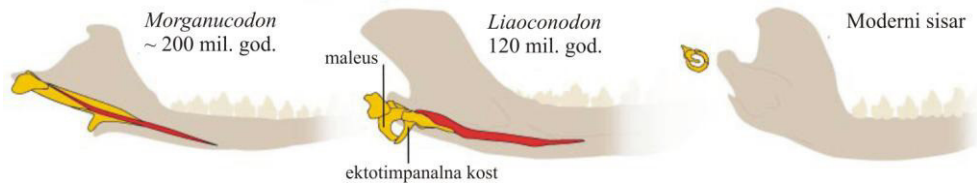
Razvoj zgloba donje vilice spada među najznačajnije događaje u evoluciji glavenog skeleta sisara.

Prvobitni zglob, koji su činile kvadratna i artikulatna kost, prešao je u slušni region i dao zglob između slušnih koščica, **nakovnja i čekića**.

**Zglob donje vilice** sisara nalazi se između dentalne i skvamozne kosti i predstavlja novu tvorevinu. Kod sisarolikih reptila mogu se pratiti prelazni stupnjevi između prvobitnog (reptilskog) i sisarskog zgloba. Zubna (dentalna) kost se povećava i širi prema oblasti

## 7. Glaveni skelet

donjoviličnog zgloba, dok se sve ostale kosti u toj oblasti gube (slika 7.22). Kod izvesnih terapsida morao je postojati dvojni zglob. Pored prvobitnog zgloba donje vilice, koji je sve više gubio tu ulogu, razvijao se novi zglob između dentalne i skvamozne kosti, kakav imaju sisari. Oblik donjoviličnog zgloba zavisi od načina kretanja donje vilice. Kod oblika kod kojih se vilica kreće gore-dole (mesožderi) zglob je cilindričan i postavljen popreko, kod onih gde se pokreće napred-nazad (glodari) cilindričan i postavljen uzdužno, a kod kružnog kretanja (biljojedi, naročito preživari) zglobna jabučica je kuglasta.

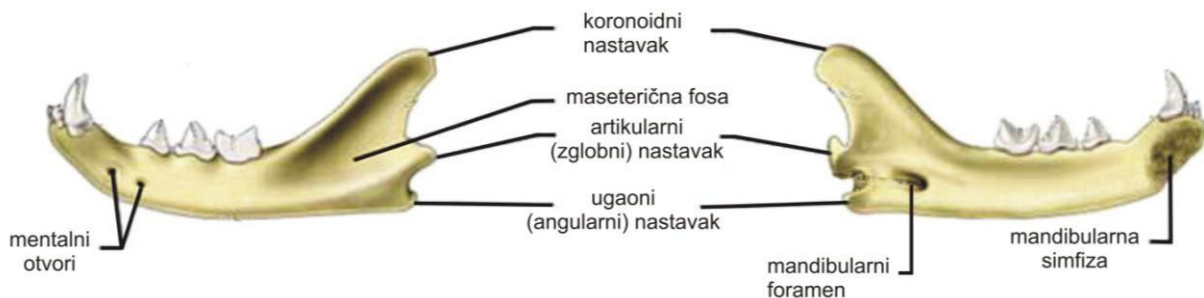


Slika 7.22. Razvoj donje vilice i slušnih košćica kod primitivnih i savremenih sisara.

Donju vilicu kod sisara čini samo jedna pokrovna kost – **dentalna** (slika 7.23).

**Vertikalni deo** donje vilice ima tri nastavka – **krunični (koronoidni)**, **zglobni (artikularni) i ugaoni (angularni)**. Angularni nastavak kod torbara uvek jako povija unutra.

**Horizontalni deo** donje vilice nosi zube.



Slika 7.23. Građa donje vilice kod sisara.

U toku embrionalnog razvića sisara, od zubnog dela nepčano-kvadratne hrskavice nastaje kvadratna kost, dok od zadnjeg dela Mekelove hrskavice nastaje artikularna. Od prve zatim postaje slušna košćica **nakovanj (inkus)** a od druge **čekić (maleus)**. Zglob između te dve košćice je prvobitni zglob donje vilice reptila. Treća slušna košćica sisara (**uzengija=stapes**), ustvari je homologa hiomandibularnom delu jezičnog luka, odnosno slušnoj košćici (kolumeli) vodozemaca, gmizavaca i ptica. Tako se obrazuje sistem tri pokretno zglobljene slušne košćice: uzengije, nakovnja i čekića.



## 7. Glaveni skelet

---

### **Rezime poglavlja:**

Glaveni skelet kičmenjaka se sastoji iz **lobanje i visceralnog skeleta**. **Visceralni skelet** čine parni lukovi koji su prvobitno služili kao škržni podupirači. Prva dva para visceralnih lukova se kod gnatostomata spajaju sa lobanjom i stvaraju **vilično-nepčani i jezični** skeletni aparat.

Lobanja kičmenjaka može biti: **platibazična** (sa širokom osnovom) i **tropibazična** (sa uzanom osnovom).

Lobanja agnata je hrskavičava, primitivna i nepotpuna. Najvažnija osobina je odsustvo vilica.

Lobanja hrskavičavih riba je platibazičnog tipa. Na njoj postoje četiri regiona: **potiljačni (okcipitalni), slušni (otički), očni (orbitalni) i nosni (etmoidni)**. Prva dva para visceralnih lukova grade **vilični (palatokvadratna i Mekelova hrskavica) i jezični luk (hiomandibulare+hijale)**.

Lobanja viših riba je po pravilu tropibazična. Broj zamenskih kostiju je veći nego kod ostalih kičmenjaka. **Potiljačne (okcipitalne) kosti** se nalaze oko otvora za prolaz kičmene moždine (**foramen magnum**). U slušnom regionu se javlja niz **otičkih** kostiju. **Osnovna klinasta kost (bazisfenoidna)** se nalazi na bazi lobanje.

**Dermalne (pokrovne) kosti** su još brojnije od zamenskih. Na **osnovi lobanje** je **parasfenoidna** ili **parabazalna** kost. Ispred nje je **ralo (vomer)**, kost koja leži na osnovi i po pravilu nosi zubiće. U **lobanjskom krovu** se nalaze parne **temene (parijetalne) kosti**, ispred njih **čeoone (frontalne)** zatim **nosne (nazalne) i gornja etmoidna kost (supraetmoidna)**. Na **bokovima** lobanje razvija se venac malih **orbitalnih kostiju**. **Obrazne (jugalne) kosti** su pozadi na bokovima lobanje. Gornji nivo orbita okružen je nizom pokrovnih kostiju.

Pokrovne kosti u viličnom luku su: **metapterigoidna kost; kvadratna kost, palatinska (nepčana) kost, ektopterigoidna i entopterigoidna**. Na obodu ovih kostiju, u nivou gornje vilice javljaju se **međuvilična (premaksilarna) i gornjovilična (maksilarna) kost**.

Celom dužinom donje vilice leži pokrovna **donjovilična (dentalna) kost** koja nosi zube. Iza se nalaze **ugaona (angularna), splenijalna, supraangularna**, a od zamenskih: **artikularna** ili zglobna koja se zglobljava sa kvadratnom iz gornje vilice, **zadnja artikularna (retroartikularna) i koronoidna (krunična)**.

Lobanja vodozemaca je niska, široka, platibazična; kod fosilnih vodozemaca **stegalna** (sa malim brojem otvora). Između lobanje i kičmenice razvija se pokretni zglob preko parnih potiljačnih gležnjeva.

Lobanja gmizavaca je izdignuta, tropibazična. Potiljačni gležanj je neparan. Na bokovima lobanje formiraju se **slepoočne jame (temporalni otvori)**. Lobanja bez slepoočnih jama naziva se **anapsidna**. **Parapsidna** lobanja ima visoko postavljenu slepoočnu jamu. **Evriapsidni tip** ima niži otvor. Ako je slepoočna jama niska, onda je lobanja **sinapsidna**. Lobanja sa dve slepoočne jame je **diapsidna (dizigalna)**.

Lobanja sisara sadrži mali broj kostiju. Potiljačni region je dobro razvijen i nosi **dva potiljačna gležnja**. U slušnom regionu prednja i zadnja otička kost srastaju u **petroznu (kamenu) kost**. Tu se javlja i **bubna (timpanička)**, koja nastaje od angularne kosti. Petrozna, skvamozna i bubna kost srastaju u **slepoočnu (temporalnu) kost**. Važna novina kod sisara je pojava sekundarnog nepca.

U donjoj vilici je razvijena samo jedna, dentalna kost. Zglob donje vilice nalazi se između dentalne i skvamozne kosti. U srednjem uhu se nalaze tri koščice (**čekić, nakovanj i uzengija**).

## 8. Zubi

UVOD

GRAĐA ZUBA

NAČINI PRIČVRŠĆIVANJA ZUBA

DIFERENCIJACIJA ZUBA

ZAMENJIVANJE ZUBA

FILOGENETSKI RAZVOJ ZUBA KOD RAZNIH

GRUPA GNATOSTOMATA

*Zubi hrskavičavih riba*

*Zubi košljoriba*

*Zubi vodozemaca*

*Zubi gmizavaca*

*Zubi ptica*

*Zubi sisara*

ADAPTIVNA RADIJACIJA ZUBNIKA SISARA

*Zubi glodara*

*Zubi kopitara i papkara*

*Zubi svaštojeda*

*Zubi mesoždera*

### Uvod

Zubi kičmenjaka su tvorevine homologe plakoidnim krljuštima riba, a karakteristični su za sve gnatostome. Kod najprimitivnijih kičmenjaka čitava sluzokoža usne duplje pokrivena je sitnim plakoidnim zubićima, tj. krljuštima koje su sa oboda prešle unutar usta.

U toku evolucije broj zuba se redukuje, vrši se postepena diferencijacija i lokalizacija u nivou vilica.

Kod amniota zubi su ograničeni na gornju i donju vilicu.

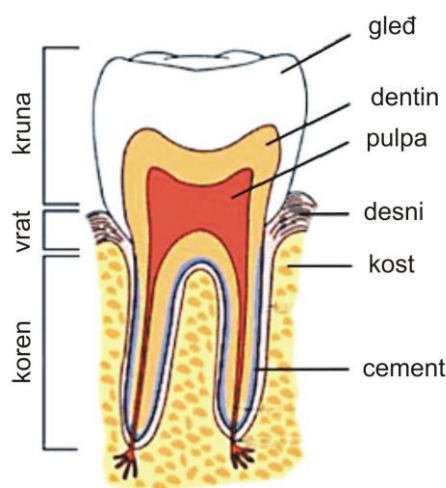
### Građa zuba

Na zubu se razlikuju (slika 8.1): **kruna**, **koren** i prelazni deo između krune i korena (**vrat**).

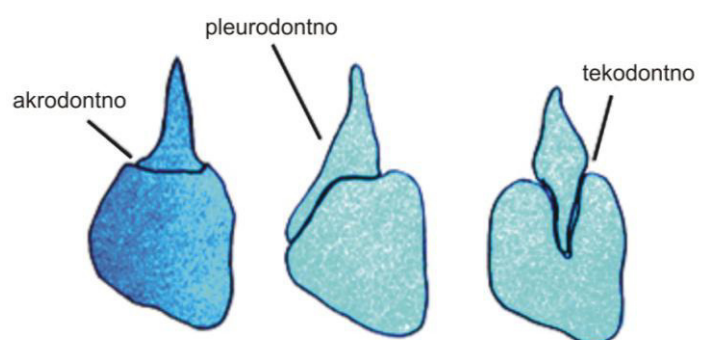
Glavnu masu zuba izgrađuje **dentin**. To je vrlo čvrsto tkivo, slično koštanom. Na površini zuba nalazi se **gled** – najčvršća supstanca u životinjskom organizmu.

Koren često pokriva **zubni cement**, koji takođe može da se taloži između glednih nabora hipsodontnih sisarskih zuba.

Šupljina zuba ispunjena je **zubnom pulpom**, koja se sastoji od vezivnog tkiva sa krvnim sudovima i nervima.



Slika 8.1. Građa zuba.



Slika 8.2. Načini pričvršćivanja zuba.

## 8. Zubi

---

### Načini pričvršćivanja zuba

Način pričvršćivanja zuba za odgovarajuće kosti ili hrskavicu se menjao i usavršavao tokom vremena.

Najvažniji načini pričvršćivanja su sledeći (slika 8.2):

- **akrodontni** – zub se pričvršćuje čitavom širinom osnove za hrskavicu ili kost pomoću vezivnog tkiva. Ovakav tip pričvršćivanja se javlja kod riba i vodozemaca.
- **pleurodontni** – zubi se pričvršćuju bočno za vilicu (kod nekih primitivnih vodozemaca, guštera i zmija).
- **prototekodontni** – koren zuba leži u plitkoj jami i srasta sa vilicom (neki primitivni vodozemci, primitivni gmizavci).
- **tekodontni** – koren je izdiferenciran i usađen u jamicu ili alveolu viličnih kostiju (sisari, neki gmizavci).

### Diferencijacija zuba

Zubi kičmenjaka mogu biti međusobno isti (slični) ili različiti.

**Izodontcija (=homodontcija)** je pojava da su zubi u jednom zubniku isti po obliku i funkciji.

Javlja se kod riba, vodozemaca i većine gmizavaca (slika 8.3).



Slika 8.3. Homodontni i heterodontni zubi.

**Heterodontcija** je diferencijacija zuba po obliku i funkciji. Javlja se kod nekih sisarolikih reptila i kod sisara.

### Zamenjivanje zuba

Kod kičmenjaka se zubi menjaju ili više puta tokom života ili samo jednom. U retkim slučajevima, zubi se uopšte ne menjaju.

**Polifiodontizam** je pojava da se zubi menjaju više puta tokom života jedinke, bez naročitog reda, tj. kada se istroše. Ovakva smena karakteristična je za životinje koje imaju izodontni zubnik.

**Difiodontizam** je postojanje samo dve generacije zuba – **mlečne** i **stalne**. Karakteristična je za sisare.

**Monofiodontizam** je pojava samo jedne generacije zuba. Javlja se kod nekih grupa sisara (neki insektivori, perajari, kitovi).

### Filogenetski razvoj zuba kod raznih grupa gnatostomata

Agnate nemaju vilice, pa prema tome ni zube. Kod plakodermi (oklopnjača) ne postoje pravi zubi, već su vilice nazubljene. Kod svih ostalih riba javljaju se zubi.

## 8. Zubi

### Zubi hrskavičavih riba

Zubi ajkula su raznovrsni po obliku i veoma brojni – oni su najčešći ostaci ove grupe riba u fosilnom stanju. Oni mogu biti (slika 8.4) sa širokom osnovom; visokim centralnim i nižim bočnim konusima; prošireni i trouglasti sa testerastim ivicama; u vidu bodeža; široki i niski, prilagođeni drobljenju ljuštura mekušaca; poređani u spiralu (*Helicoprion*); različiti u zubniku iste individue (kod heterodontnih ajkula). Zubi mogu biti **ortodontinski** (izgrađeni samo od dentina) ili **osteodontinski** (izgrađeni od mešovito koštano-dentinskog tkiva).



Slika 8.4. Zubi ajkula.



Slika 8.5. Zubi raža.

Zubi raža imaju široku ravnu površinu i poređani su u vidu kaldrme (slika 8.5). Zubnik je prilagođen mrvljenju tvrde hrane, kao što su puževi, školjke, rakovi.

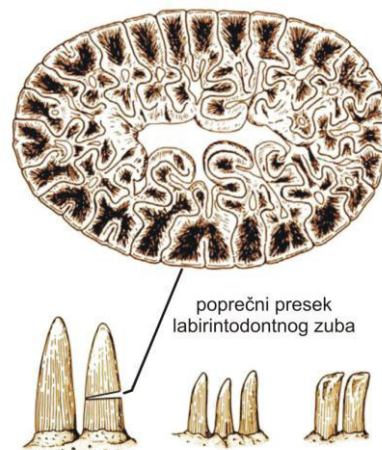
### Zubi košljoriba

Zubi se nalaze na viličnim kostima, a često i na kostima nepca, unutrašnjoj strani donje vilice i parasfenoidu. Riba mesožderke kao što su štuke, imaju snažne i oštre zube.

Kod nekih riba kod kojih se gube vilični zubi, oni se mogu javiti na ventralnim elementima visceralnih lukova – npr. ždrelni zubi kod oblika srodnih šaranu.



Slika 8.6. Zubi dipnoa.



8.7. Labirintodontni zubi.

## 8. Zubi

Kod dipnoa (slika 8.6) se umesto običnih zuba u gornjoj vilici nalazi jedan par zubnih pločica na pterigoidnim kostima i par manjih na prevomeru. Prvom paru iz gornje vilice odgovara par pločica na koronoidnim kostima donje vilice.

Ontogenetski, ove pločice nastaju srastanjem velikog broja zuba i služe za gnječenje i sitnjenje životinja sa čvrstom ljuštrom i vodenih biljaka.

Kod krosopterigija zubi su konični. Ovi zubi se nazivaju **labirintodontnima**, jer se na njihovom poprečnom preseku zapaža složeno vijuganje dentina i gleđi, što daje utisak lavirinta (slika 8.7).

### Zubi vodozemaca

Zubi vodozemaca su prosti, nisu diferencirani (homodontni su) i menjaju se više puta tokom života (polifiodontni). Prvobitno su bili raspoređeni u dva niza. Kod primitivnih vodozemaca na preseku se uočava labirintodontna građa zuba (nabiranje gleđi u vidu lavirinta, a šupljina pulpe je jako sužena). Zubi se nalaze na svim kostima, kao kod riba krosopterigija (na kostima donje i gornje vilice i na nepčanim kostima). Lepospondilni, filospondilni i bezrepi vodozemci imaju proste zube sa prostranom šupljinom za pulpu.

### Zubi gmizavaca

Zubi gmizavaca su najčešće prosti, konični, sa jednim korenom, polifiodontni i homodontni. Kod sisarolikih reptila (terapsida) dolazi do izvesne diferencijacije zuba, pa se javljaju zubi koji liče na sisarske i imaju funkciju sisarskih sekutića, očnjaka i kutnjaka. Terapsidi takođe nemaju nepčane zube.

Najstariji oblici kornjača su imali rudimentarne zube. Današnje kornjače nemaju zube.



Slika 8.8. Plakodonti i njihovi pločasti zubi (u sredini i desno – lobanja gledana odozdo).

Trijaska grupa plakodonata (konvergentno slična vodenim kornjačama i pleziozaurima) imala je pločaste zube na nepčanim kostima (slika 8.8).

Ihtiozauri su imali jake, konične, izbrazdane zube sa radijalno nabranim dentinom, pa podsećaju na labirintodontne. Ponekad se javlja više redova zuba, prilagođenih drobljenju ljuštura. Može ih biti i do 200.

## 8. Zubi

Zubi dinosaura su tekodontni i raspoređeni u vilicama - nema nepčanih zuba. Mesožderi imaju velike i oštre zube nalik na bodeže ili sečiva (slika 8.9). Biljojedi imaju raznovrsne zube – u obliku prostih stubića, listova (slika 8.10) i slično.



Slika 8.9. Zubi dinosaura-mesoždera.



Slika 8.10. Zubi dinosaura-biljojeda.

Pterozauri imaju konične, tanke i oštre zube, poređane u jednom nizu. Prednji su često veći od zadnjih. Kod jurskih pterozaura zubi su prisutni; kod krednih oblika sa kratkim repom oni se gube.

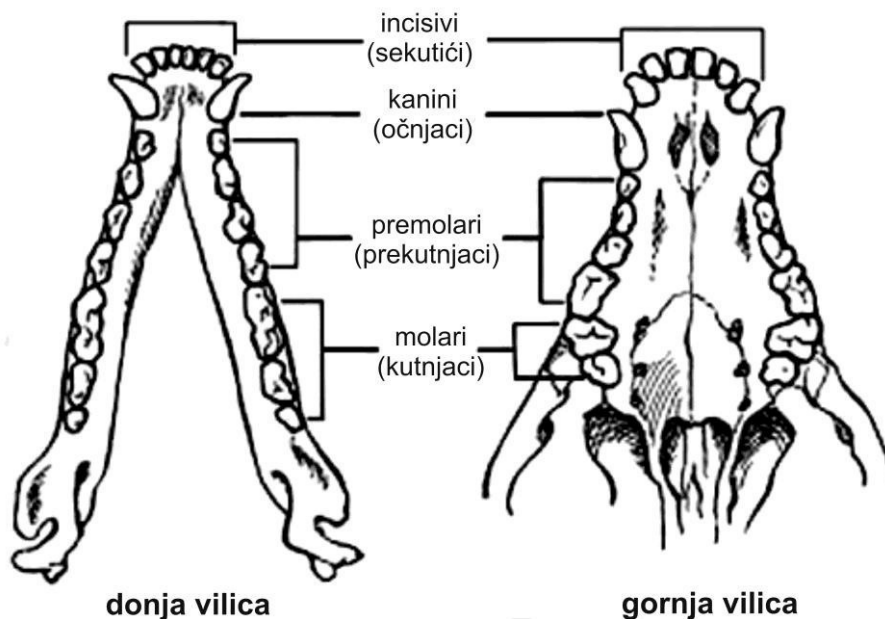
### Zubi ptica

Današnje i kenozojske ptice nemaju zuba, dok su ih neki mezozojski oblici imali.

### Zubi sisara

Kod sisara obično postoje dve denticije (generacije zuba) – mlečna i stalna. Mlečna zahvata incisive, kanine i premolare, dok su molari uvek stalni zubi i nemaju mlečne prethodnike.

Neki sisari imaju samo jednu generaciju zuba – neki bubojedi, perajari, kitovi zubani, torbari.



Slika 8.11. Šematski prikaz tipova zuba u donjoj i gornjoj vilici sisara.

## 8. Zubi

Heterodoncija je najvažnija karakteristika zubnog sistema sisara. Ona predstavlja nov kvalitet u evoluciji i značajnu osobinu sisara. To znači da zubi različito izgledaju i imaju različitu funkciju u ishrani (slika 8.11). Neki sisari, kao što su oklopnici ili kitovi zubani, imaju homodontne zube.

**Sekutići (incisivi)** su prednji zubi, smešteni u međuviličnim kostima i prednjim delovima donje vilice, dletastog oblika i služe za prihvatanje i sečenje hrane.

**Očnjaci (kanini)** su koničnog oblika i služe za raskidanje hrane.

**Prekutnjaci (premolari)** i **kutnjaci (molari)** su složeno građeni, sa grbičastom ili naboranom krunicom, služe za žvakanje i usitnjavanje hrane.

Diferenciranje zubnog sistema povećava njegovu funkcionalnu sposobnost, ali dovodi i do redukcije broja generacija i opšteg broja zuba.

Progresivna redukcija takođe je bitna karakteristika zubnog sistema kod sisara. Za primitivne placentalne sisare karakterističan je broj zuba 44, i taj broj se može uzeti kao polazni uglavnom za sve sisare. Kod viših sisara broj zuba postepeno opada. Redukcija može ići do potpunog iščezavanja zuba (kod mravojeda, krezubica i dr.).

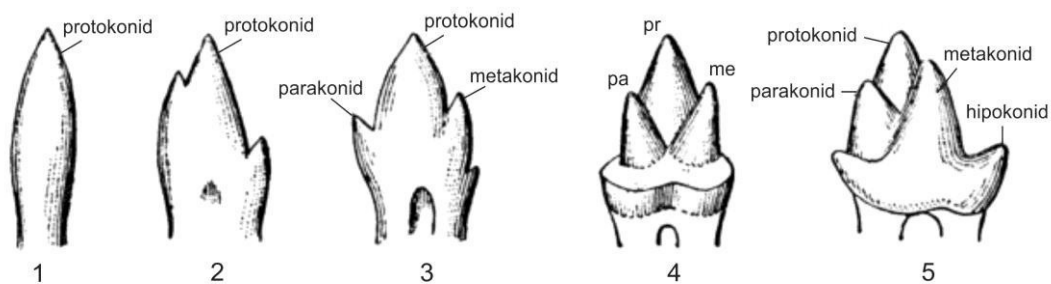
Prazan prostor na vilici na mestu iščezlih zuba naziva se **dijastema**.

Broj pojedinih kategorija zuba u jednom zubnom sistemu, kao i ukupan broj, izražava se **zubnom formulom** koja sadrži broj zuba *jedne polovine* gornje i *jedne polovine* donje vilice.

Npr. 2.1.2.3. znači 2 incisiva, 1 kanin, 2 premolara i 3 molara. Horizontalna linija u formuli odvaja formule u gornjoj i donjoj vilici.

Evoluciju zubnog sistema sisara, tj. progresivno diferenciranje i komplikovanje građe pojedinih zuba, naročito kutnjaka, objašnjava **diferencijaciona** ili **trituberkulatna teorija** Kopa i Osborna (slika 8.12). Po ovoj teoriji, zubi sisara složene građe nastaju putem postepene diferencijacije običnih koničnih zuba kakvi se sreću kod gmizavaca.

Početni stupanj čine **haplodontni zubi**, tj. prosti konični zubi poredani u jedan niz po obodu vilica, sa naizmeničnim položajem u gornjoj i donjoj vilici.



**Slika 8.12. Trituberkulatna teorija. 1 – haplodontni zub, 2 – protodontni zub, 3 – trikonodontni zub, 4 – ttrituberkulatni, 5 – kvadrituberkulatni.**

Iz haplodontnog zuba nastaje **protodontni zub** tako što se ispred i iza glavnog konusa stvara po jedan sporedni konus. Ovakav zub ima tri konusa (jedan veliki i dva manja) poredana u jednoj liniji i srećemo ga kod primitivnih izumrlih sisara iz trijasa i kod sisarolikih reptila.

Iz protodontnog tipa zuba razvija se **trikonodontni zub**, kod kojeg su sporedni konusi razvijeni približno kao i glavni. Glavni (središnji) konus naziva se **protokon** u gornjoj, a

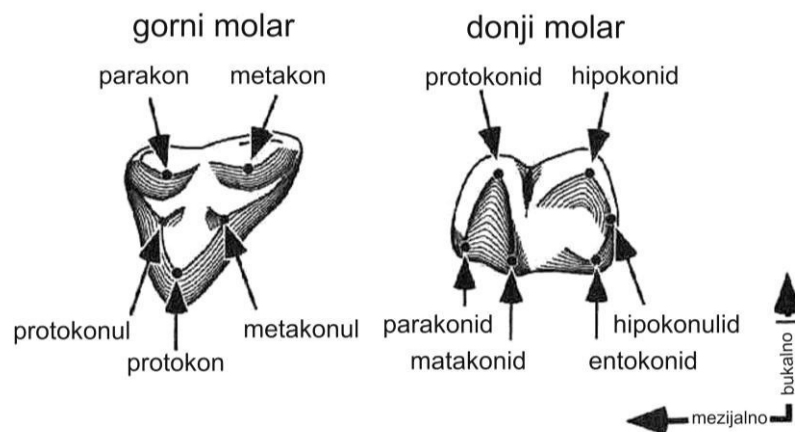
## 8. Zubi

**protokonid** u donjoj vilici; prednji sporedni naziva se **parakon** u gornjoj a **parakonid** u donjoj vilici; zadnji sporedni je **metakon** u gornjoj i **metakonid** u donjoj vilici. Sva tri konusa kod ovog tipa zuba su još poređana u jednoj liniji. Prednji i zadnji vršak zuba leže na jednom prstenastom naboru osnove zuba koji se naziva **cingulum**. Ovaj tip zuba karakteriše izumrle jurske sisare čije sistematsko mesto nije sigurno utvrđeno.

U toku dalje evolucije dolazi do pomeranja konusa na zuba i to: u gornjoj vilici protokon se pomera ka unutrašnjoj (lingvalnoj) strani, a u donjoj vilici na suprotnu (spoljašnju) stranu. Na ovaj način se iz trikonodontnog zuba razvija **trituberkulatni**, kod kojeg su grbice (konusi) poređane u vidu trougla. Tri glavne grbice čine **trigon** u gornjoj i **trigonid** u donjoj vilici. Trituberkulatni zub je karakterističan za izumrle sisare iz mezozoika, kao i za primitivnije placentalne (više) sisare, kako izumrle, tako i današnje.

Od trituberkulatnog zuba nastaje **kvadrituberkulatni** (slika 8.13), tako što se na osnovi zubne krunice, pozadi, javlja jedna izbočina, proširenje osnovne krunice koje se naziva **talon** u gornjoj i **talonid** u donjoj vilici. Na talonu, odnosno talonidu, izrasta nova grbica – **hipokon** u gornjoj i **hipokonid** u donjoj vilici, i kad se ova, četvrta grbica, razvije do veličine ostale tri, zub postaje kvadrituberkulatni, tj. **četvorogrbi**. Broj grbica se može povećati stvaranjem dopunskih (sporednih, akcesornih) grbica.

Kvadrituberkulatni zub i njegove različite varijante karakterišu većinu sisara.



Slika 8.13. Građa kvadrituberkulatnog molara – gornjeg i donjeg.

Površina zubne krunice (**žvatna** ili **okluzalna površina**) sisara, u prvom redu kutnjaka, a delimično i prekutnjaka, diferencira se zavisno od vrste hrane koju životinja jede. Prema morfologiji žvatne površine zubne krunice izdvaja se nekoliko tipova sisarskih zuba (slika 8.14):

**Bunodontni** zubi na površini imaju niske tupe grbice (konuse) bez oštrih ivica. Karakterišu omnivore (primati, svinje, medvedi i dr.).

**Sekodontni** zubi su u stvari bunodontni sa oštrim vrhovima i ivicama konusa (zastupljeni kod mesoždera).

**Lofodontni** zubi nastaju spajanjem grbica u grebene ili **lofove**. Grebena može biti dva ili više. Karakterišu herbivorne sisare.

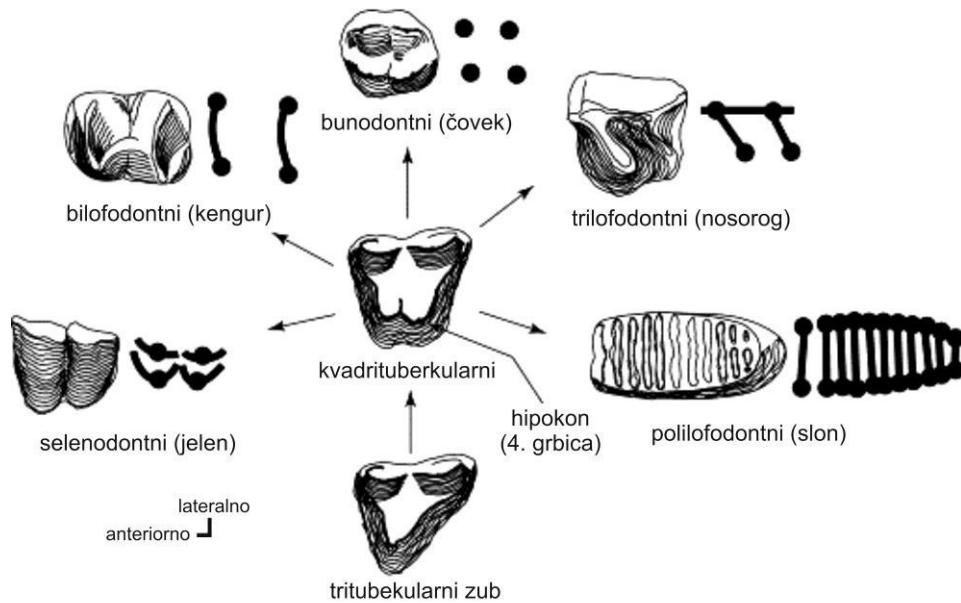


## 8. Zubi

**Polilofodontni** ili složeni lofodontni zubi nastaju povećanjem broja poprečnih grebena ili lamela. Karakteristični zubi elefantida (slonova).

**Selenodontni** zubi postaju transformacijom grbica u polumesece. Ovakve zube imaju herbivorni sisari koji se hrane čvršćom biljnom hranom (jeleni, goveda...)

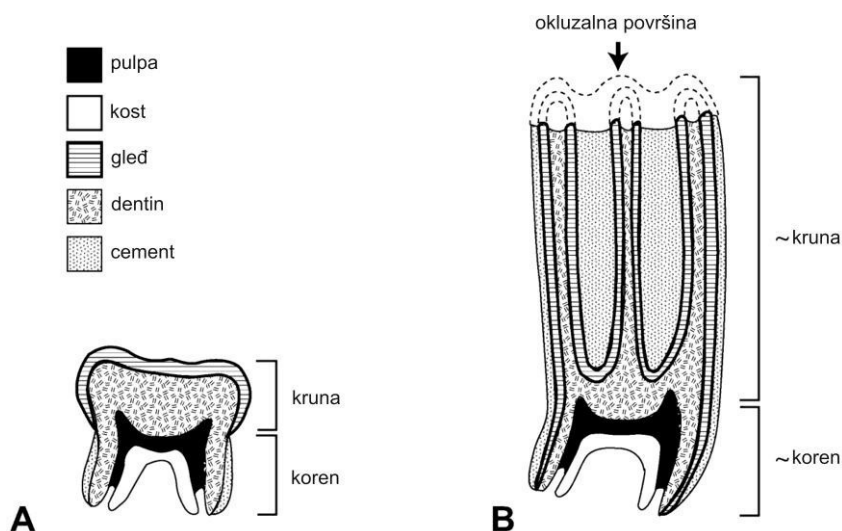
**Složeni selenodontni** tip zuba nastaje povijanjem linija polumeseca. Ovakvi su premolari i molari konja.



**Slika 8.14. Razvoj raznih vrsta zuba od kvadrituberkulatnog.**

Pored navedenih, postoje i složeni tipovi kutnjaka na čijim krunama se nalaze mešani elementi osnovnih tipova. Tri osnovna tipa su bunodontni, selenodontni i lofodontni, a kombinovanjem njihovih elemenata dobijamo mnogobrojne prelazne tipove koji su karakteristični za pojedine današnje i izumrle životinje.

**Bunoselenodontni** tip karakteriše prisustvo i grbica i polumeseca. Ovakav tip je razvijen kod izumrlih antrakoterija, a sreće se i kod nekih izumrlih kopitara.



**Slika 8.15. Brahiodontni (A) i hipsodontni (B) zub.**

## 8. Zubi

**Lofobunodontni** tip izgrađuju lofovi i grbice. Ovakvi su prekutnjaci tapira.

**Lofoselenodontni** tip izgrađuju lofovi (grebeni) i polumeseci. Ovakav zub karakteriše izvesne izumrle konje (*Anchitherium*).

U pogledu visine zubne krunice razlikujemo dva tipa zuba: **brahiodontni** i **hipsodontni** (slika 8.15).

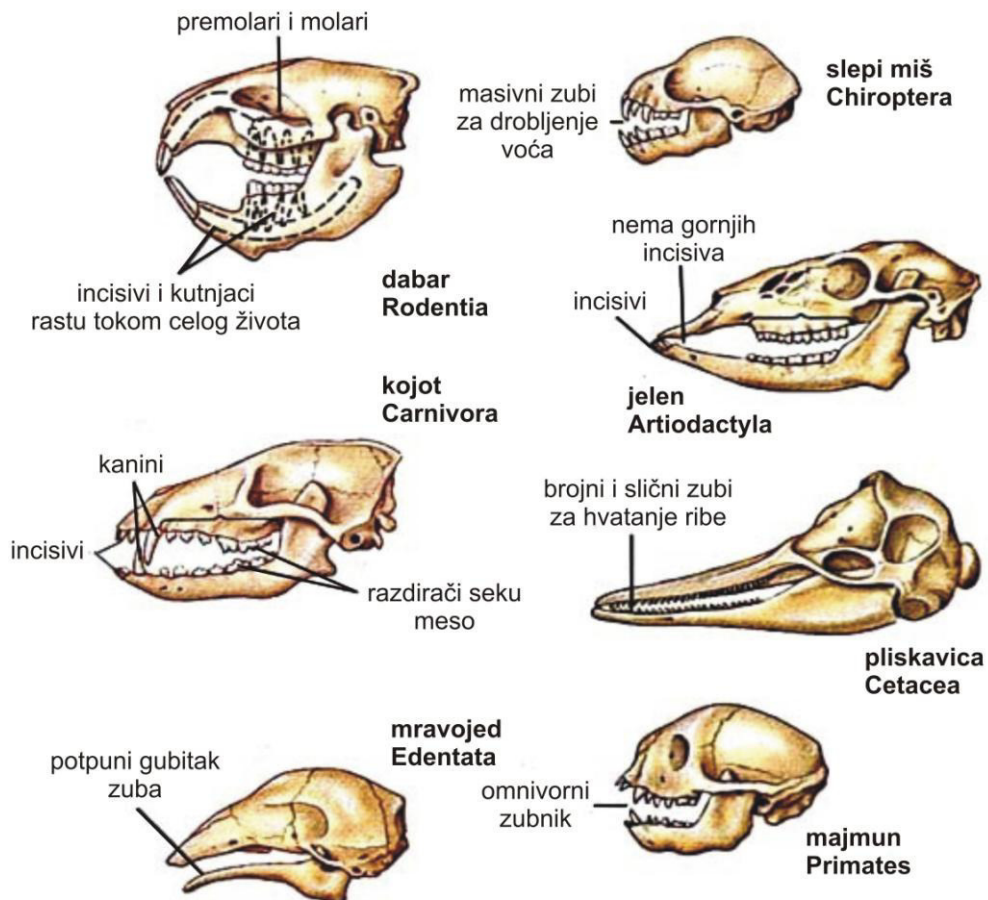
**Brahiodontni** zubi imaju nisku krunicu i jasno diferenciran snažan koren. Njihov rast je ograničen.

**Hipsodontni** zubi nemaju pravog korena, kruna stalno raste, postaje jako visoka i prizmatičnog oblika (npr. kod konja). Na njihovoj osnovi stalno funkcioniše gleđni organ prstenastog oblika, koji proizvodi nove količine gleđi i dentina. Ovakav oblik zuba nastaje kao prilagođavanje biljojeda na tvrđu hranu, kao što je slučaj sa slonovima i konjima.

### Adaptivna radijacija zubnika sisara

Zubnik sisara je dobar primer adaptivne radijacije (slika 8.16). Naime, sisari su se tokom kenozoika prilagodili na život u mnogim sredinama, i na različite načine ishrane, što se sve odrazilo na broj i građu njihovih zuba.

Ovde će biti prikazani zubnici nekoliko najvažnijih grupa sisara.



Slika 8.16. Izgled zubnika kod raznih vrsta sisara, zavisno od načina ishrane.

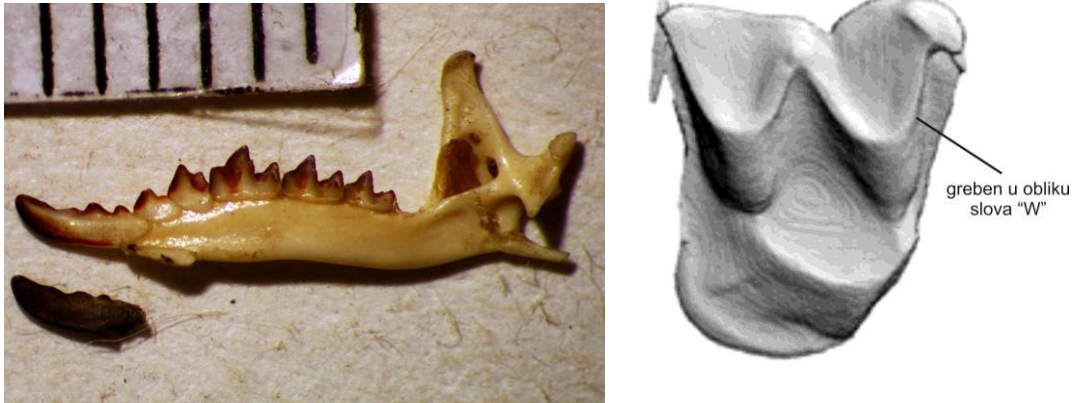
## 8. Zubi

### Zubi insektivora i hiroptera

Obično su prisutne sve četiri vrste zuba (incisivi, kanini, premolari i molari), a ponekad je zubnik kompletan (ima 44 zuba), što je primitivna osobina za sisare.

Zubi su najčešće brahiodontni i sekodontni.

Molari su često **dilambdodontnog tipa** (na gornjim molarima se javljaju grebeni u vidu slova W) (slika 8.17).



Slika 8.17. Donja vilica insektivora (rod *Sorex*) – levo; dilambdodontni zub – desno.

### Zubnik glodara

Prvi incisivi (glodnjaci) su dobro razvijeni i sastoje se od spoljašnjeg sloja gleđi i unutrašnjeg dela od mekog dentina koji se brže troši, pa je zub uvek oštar. Glodnjaci su bez korena, rastu celog života, dugački su i lučno povijeni (gornji nadole, donji nagore). Ostali incisivi i kanini, kao i deo premolara (ili svi) se gube, tako da se javlja prostrana dijastema (mnogi glodari imaju zubnu formulu u obe vilice – 1.0.0.3). Premolari i molari mogu biti bunodontni ili lofodontni, brahiodontni ili hipsodontni, zavisno od načina ishrane (slika 8.18).



Slika 8.18. Zubi (molari) glodara – levo zub miševa (*Muridae*), a desno puhova (*Gliridae*).

### Zubnik kopitara i papkara

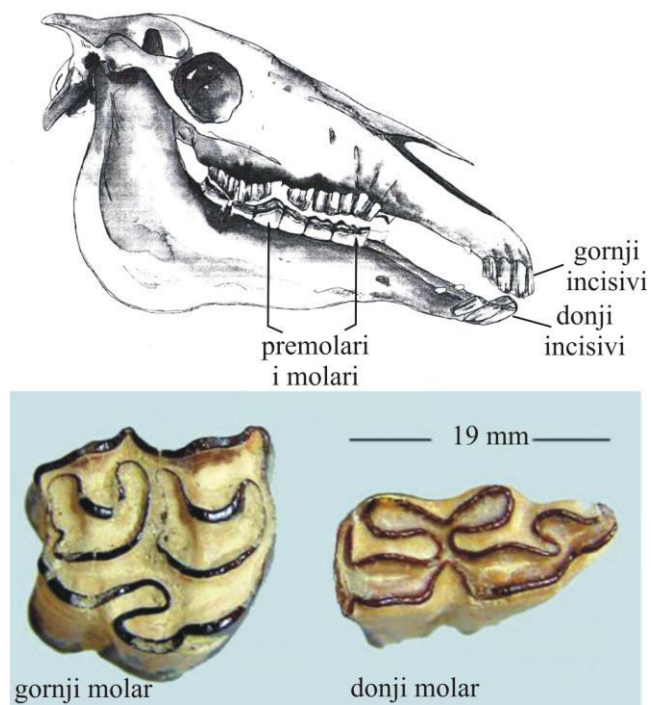
Kod preživara se gube gornji incisivi a često i kanini, pa se i u gornjoj i u donjoj vilici javlja dijastema. Konji i bovidi imaju hipsodontne zube, sa složenom okluzalnom površinom – selenodontnom ili složeno selenodontnom (slika 8.19). Nosorozi imaju molare sa dobro razvijenim lofovima. Kod nosoroga i konja dolazi do molarizacije premolara, koja zahvata sve premolare osim prvog. Sekutići su uvek dobro razvijeni, očnjaci najčešće ne postoje. Kod najstarijih oblika premolari i molari su bunodontni, kasnije postaju lofodontni, lofoselenodontni, lofobunodontni ili selenodontni.

---

## 8. Zubi

### Zubnik svaštojeda (primata, svinja, medveda)

Zubnik sadrži sve četiri vrste zuba. Kod većine svaštojeda kanini su dobro razvijeni, naročito kod mužjaka (npr. veprova). Kod čoveka su kanini slične građe i veličine kao incisivi, čime se razlikuju od kanina čovekolikih majmuna, koji su dobro razvijeni, naročito kod mužjaka. Premolari i molari su brahiodontni i bunodontni – sa niskim grbicama (slika 8.20).



Slika 8.19. Zubi konja.



Slika 8.20. Zubi pećinskog medveda.

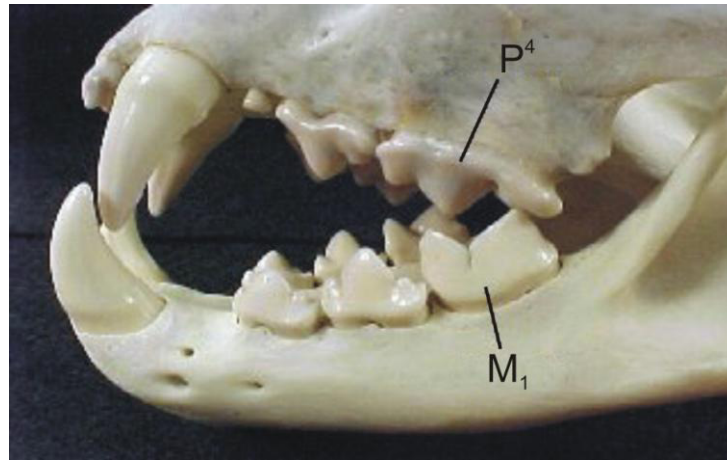
### Zubnik mesoždera

Mesožderi imaju zube sekodontnog tipa (sa oštrim grbicama). Kanini su dobro razvijeni i služe za hvatanje i usmrćivanje plena. Oni nekad mogu da dostignu džinovske razmere, kao kod sabljozubih mačaka, gde se povijaju sabljasto i imaju oštre i nareckane ivice. Ovakvi zubi su služili za klanje krupnih životinja. Četvrti gornji premolar i prvi donji molar su veoma

## 8. Zubi

snažni i nazivaju se **razdirači**, i znatno su veći od ostalih molara i premolara – služe za kidanje mesa, žila i kostiju (slika 8.21).

Kod mesoždera iz familije Felidae (mačke) broj premolara i molara je redukovan.



Slika 8.21. Zubi mesoždera (označeni su razdirači).

### Rezime poglavlja:

Zubi kičmenjaka su tvorevine homologe plakoidnim krljuštima riba, a karakteristični su za sve gnatostome.

Na zubu se razlikuju: **kruna**, **koren** i prelazni deo između krune i korena (**vrat**). Glavnu masu zuba izgrađuje **dentin**. Na površini zuba nalazi se **gled** – najčvršća supstanca u životinjskom organizmu. Koren često pokriva **zubni cement**. Šupljina zuba ispunjena je **zubnom pulpom**.

Najvažniji načini pričvršćivanja zuba su sledeći: **akrodontni** (čitavom širinom), **pleurodontni** (bočno), **prototekodontni** (zubi su u plitkoj jami), **tekodontni** (zubi su u jami).

Zubi kičmenjaka mogu biti međusobno isti (**homodontni**) ili različiti (**heterodontni**). Kod kičmenjaka se zubi menjaju ili više puta tokom života (**polifiodontizam**) ili samo jednom (**difiodontizam**). U retkim slučajevima, zubi se uopšte ne menjaju (**monofiodontizam**).

Zubi ajkula su raznovrsni po obliku i veoma brojni. Zubi raža imaju široku površinu i poređani su u vidu kaldrme. Ribe mesožderke kao što su štuke, imaju snažne i oštre zube. Kod krosopterigija zubi su labirintodontni, jer su na poprečnom preseku dentin i gled izuvijani u obliku lavirinta.

Zubi vodozemaca i većine gmizavaca su prosti, homodontni i menjaju se više puta tokom života (polifiodontni).

Kod sisarolikih reptila (terapsida) dolazi do izvesne diferencijacije zuba, pa se javljaju zubi koji liče na sisarske i imaju funkciju sisarskih sekutića, očnjaka i kutnjaka.

Današnje i kenozojske ptice nemaju zuba, dok su ih neki mezozojski oblici imali.

Heterodontija je najvažnija karakteristika zubnog sistema sisara. Ona predstavlja nov kvalitet u evoluciji i značajnu osobinu sisara. **Sekutići (incisivi)** su prednji zubi, smešteni u međuviličnim kostima i na prednjim delovima donje vilice, dletastog oblika i služe za prihvatanje i sečenje hrane.

**Očnjaci (kanini)** su koničnog oblika i služe za raskidanje hrane. **Prekutnjaci (premolari)** i **kutnjaci (molari)**, složeno građeni, služe za žvakanje i usitnjavanje hrane.

Evoluciju zubnog sistema sisara objašnjava **trituberkulatna teorija** Kopa i Osborna. Po ovoj teoriji, početni stupanj čine **haplodontni zubi**, tj. prosti konični zubi. Iz haplodontnog zuba nastaje **protodontni zub** tako što se ispred i iza glavnog konusa stvara po jedan sporedni konus. Iz protodontnog tipa zuba razvija se **trikonodontni zub**, kod kojeg su sporedni konusi razvijeni približno kao i glavni. Iz trikonodontnog zuba razvija se **trituberkulatni**, kod kojeg su grbice ili konusi poređani u vidu trougla. Od trituberkulatnog zuba nastaje **kvadrituberkulatni**, na taj način što se na osnovi zubne krunice, pozadi, javlja proširenje osnovne krunice na kojem izrasta nova grbica i kad se ova, četvrta grbica, razvije do veličine ostale tri, zub postaje kvadrituberkulatni, tj. **četvorogrbi**.

## 8. Zubi

---

Prema morfologiji žvratne površine zubne krune izdvaja se nekoliko tipova sisarskih zuba: **bunodontni** zubi (sa tupim grbicama), **sekodontni** (sa oštrim grbicama), **lofodontni** (sa grebenima), **polilofodontni** (sa mnogo grebena), **selenodontni** zubi (sa polumesecima)...

**Brahiodontni** zubi imaju nisku krunicu i jasno diferenciran snažan koren. **Hipsodontni** zubi nemaju pravog korena, kruna stalno raste, postaje jako visoka i prizmatičnog oblika (npr. kod konja).

Kod insektivora i hiroptera su obično prisutne sve četiri vrste zuba, a ponekad je zubnik kompletan (ima 44 zuba), što je primitivna osobina za sisare. Zubi su najčešće brahiodontni i sekodontni. Molari su često **dilambdodontnog tipa** (na gornjim molarima se javljaju grebeni u vidu slova W).

Kod glodara su prvi incisivi (**glodnjaci**) dobro razvijeni i sastoje se od spoljašnjeg sloja gleđi i unutrašnjeg dela od mekog dentina koji se brže troši, pa je zub uvek oštar. Ostali incisivi i kanini, kao i deo premolara (ili svi) se gube, tako da se javlja prostrana dijastema (mnogi glodari imaju zubnu formulu u obe vilice – 1.0.0.3). Premolari i molari mogu biti bunodontni ili lofodontni, brahiodontni ili hipsodontni, zavisno od načina ishrane.

Kod preživara se gube gornji incisivi a često i kanini, pa se i u gornjoj i u donjoj vilici javlja dijastema. Konji i bovidi imaju hipsodontne zube, sa složenom okluzalnom površinom – selenodontnom ili složeno selenodontnom.

Kod većine svaštojeda kanini su dobro razvijeni, naročito kod mužjaka (npr. veprova). Premolari i molari su brahiodontni i bunodontni – sa niskim grbicama.

Mesožderi imaju zube sekodontnog tipa. Kanini su dobro razvijeni i služe za hvatanje i ubijanje plena. Četvrti gornji premolar i prvi donji molar su veoma snažni i nazivaju se **razdirači**, znatno veći od ostalih molara i premolara – služe za kidanje mesa, žila i kostiju.

### 9. Dodatak

#### KOSTI PREDNJIH NOGU

*Humerus (=ramena kost)*  
*Radius (žbica)*  
*Ulna (lakatna kost)*  
*Karpalne kosti (koren šake) - karpus*  
*Metakarpalne kosti (metakarpus)*  
*Prsti*

*Femur (butna kost)*  
*Tibija (golenjača)*  
*Fibula (lišnjača)*  
*Tarzalne kosti (koren stopala) - tarzus*  
*Metatarzalne kosti (metatarzus)*  
*Prsti*

#### OBELEŽAVANJE ZUBA SISARA

#### KOSTI ZADNJIH EKSTREMITETA

### Kosti prednjih nogu

Na narednim stranama biće opisane kosti koje grade skelet prednjih i zadnjih nogu. Dati su takođe i nazivi delova tih kostiju. Treba, međutim, naglasiti, da se od studenata master studija ne očekuje poznavanje ovih termina, ali će oni biti od koristi onim studentima koji se prilikom izrade diplomskog rada, ili kasnije, budu bavili proučavanjem fosilnih kičmenjaka.

### **Humerus (=ramena kost)**

Humerus je najmasivnija kost na prednjim nogama.



Slika 9.1. Građa humerusa roda *Castor* (A – glava humerusa; B – deltoidni tuberositas).

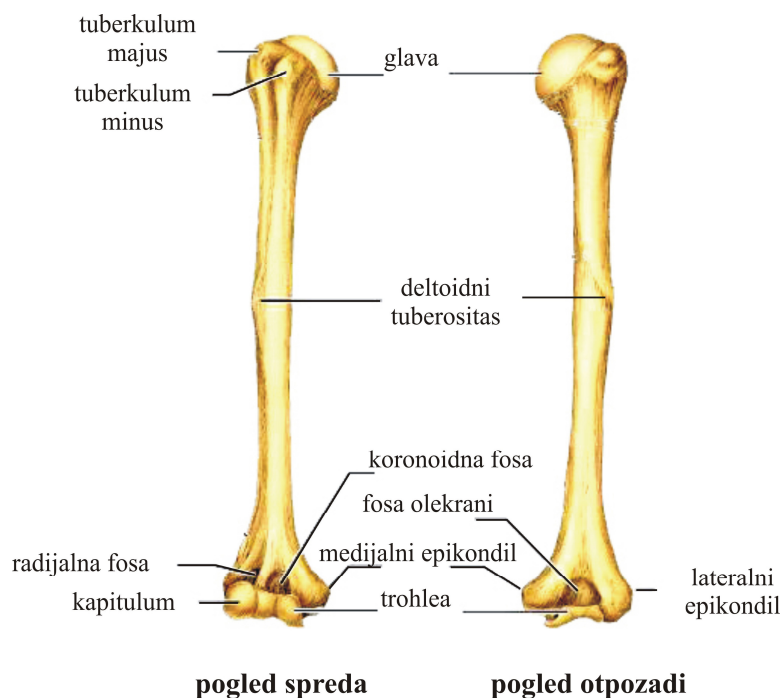
Najvažniji delovi su:

- **glava humerusa** (zaobljeni deo na proksimalnom kraju) zglobljava se sa glenoidnom fosom skapule

## 9. Dodatak

---

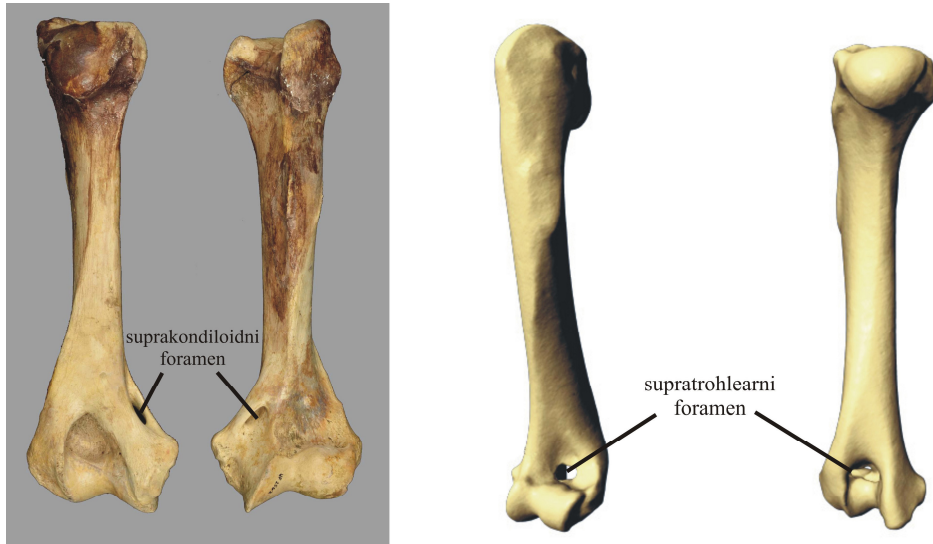
- **trohlea** (=zglobni valjak na distalnom delu) zglobljava se sa ulnom, a
- **kapitulum** (=zglobni valjak na distalnom delu) zglobljava se sa radijusom
- **deltoidni tuberositas** – služi za pričvršćivanje deltoidnog mišića; jako razvijen kod oblika koji kopaju prednjim nogama; vidi sliku 9.1).
- **lateralni epikondil** (slika 9.2)
- **medijalni epikondil**
- **tuberkulum majus** – smešten lateralno u odnosu na glavu humerusa
- **tuberkulum minus** – smešten napred i medijalno (za ova dva ispupčenja vezuju se skapulohumeralni mišići)



**Slika 9.2. Humerus čoveka – morfološki elementi.**

- **fosa olekranii** – trouglasto udubljenje sa zadnje strane humerusa, iznad trohlee, u koje ulazi olekranon ulne (kada je prednja noga ispružena)
- **suprakondiloidni otvor** – otvor na mediodistalnom delu humerusa kroz koji prolaze neki nervi i krvni sudovi (slika 9.3)
- **supratrohlearni otvor** – otvor na distalnom delu humerusa, iznad trohlee



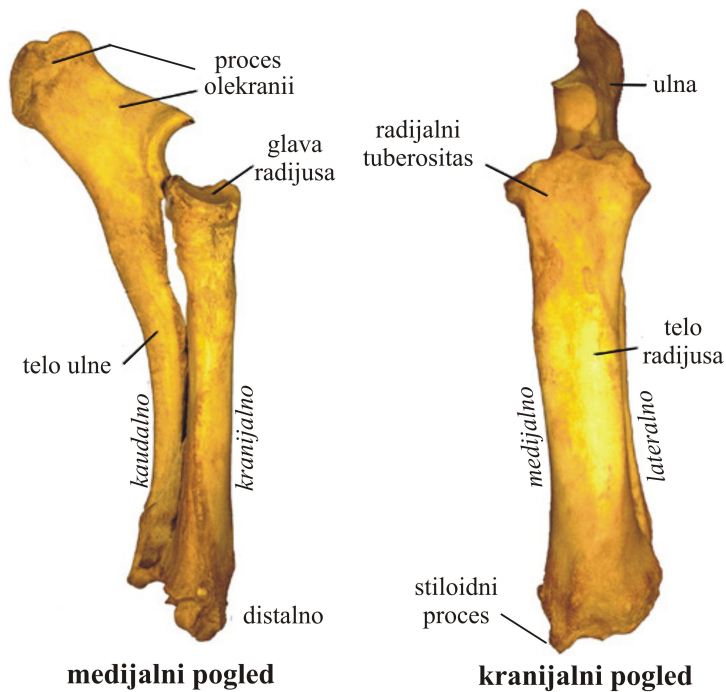


Slika 9.3. Otvori na distalnom delu humerusa kod sabljozubog tigra (levo) i psa (desno).

### Radijus (žbica)

Radijus ili žbica je kost srednjeg dela prednje noge (zeugopodijuma).

Najvažniji delovi su (slika 9.4):



Slika 9.4. Građa radijusa i ulne bizona.

## 9. Dodatak

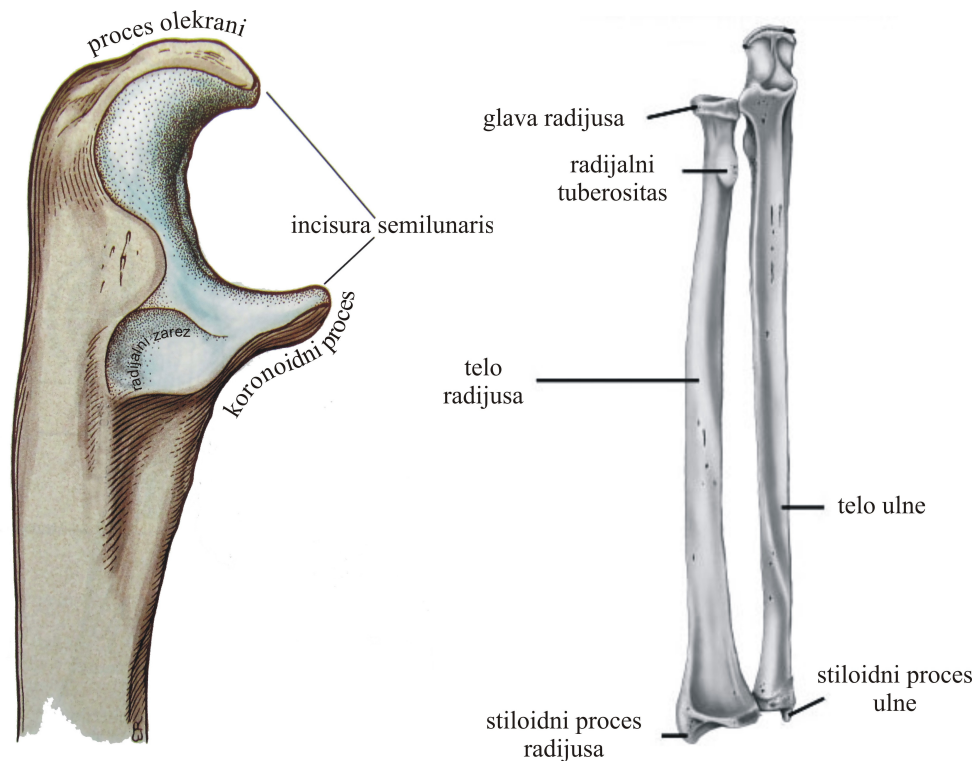
- **proksimalna zglobna površina (glava)** koja se zglobljava sa humerusom i ulnom
- **telo** radijusa
- **radijalni tuberositas** – ispupčenje na proksimalnom delu radijusa, sa medijalne strane
- **distalna zglobna površina** koja se zglobljava sa ulnom i karpalnim kostima
- **stiloidni proces** – izraštaj na distalnom delu radijusa

### Ulna (lakatna kost)

Ulna ili lakatna kost je kost srednjeg dela prednje noge (zeugopodijuma).

Najvažniji delovi su (slika 9.5):

- **proces olekranii** – ispupčeni proksimalni deo ulne, koji viri iza lakta
- **incisura semilunaris** (ili trohlearna, sigmoidna incisura) – udubljenje na proksimalnom delu ulne, koje služi za zglobljavanje sa trohleom humerusa
- **koronoidni proces** – ispupčeni deo ispod incisure semilunaris
- **stiloidni proces** – izraštaj na distalnom delu ulne za koji se pričvršćuju ligamenti i mišići šake

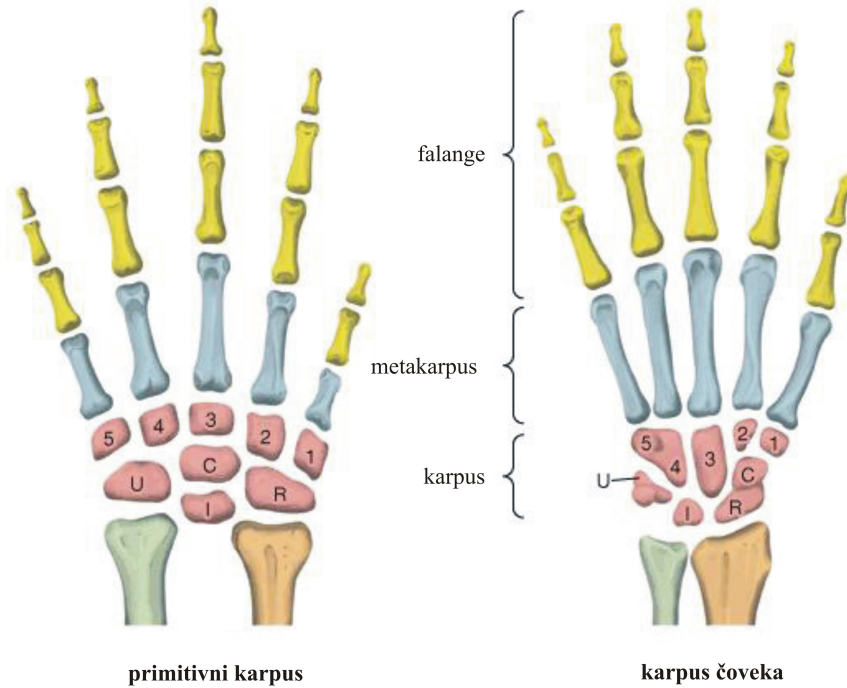


Slika 9.5. Građa ulne (levo), radijusa i ulne (desno) čoveka.

## 9. Dodatak

### Karpalne kosti (koren šake) - karpus

Koren šake čini sistem sitnih i nepravilnih kostiju, na koji se nadovezuju izdužene metakarpalne kosti (slika 9.6).

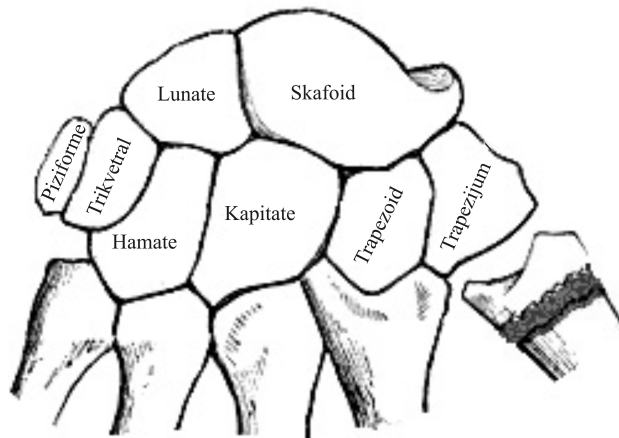


Slika 9.6. Karpalne kosti primitivnog tetrapoda i čoveka.

Maksimalan broj karpalnih kostiju je 8.

Karpalne kosti čoveka raspoređene su u 2 reda i zovu se (slika 9.7):

- u proksimalnom redu: **skafoid, lunate, trikvetrum, piziforme**
- u distalnom redu: **trapezijum, trapezoid, kapitite, hamate**



Slika 9.7. Karpalne kosti čoveka.

## 9. Dodatak

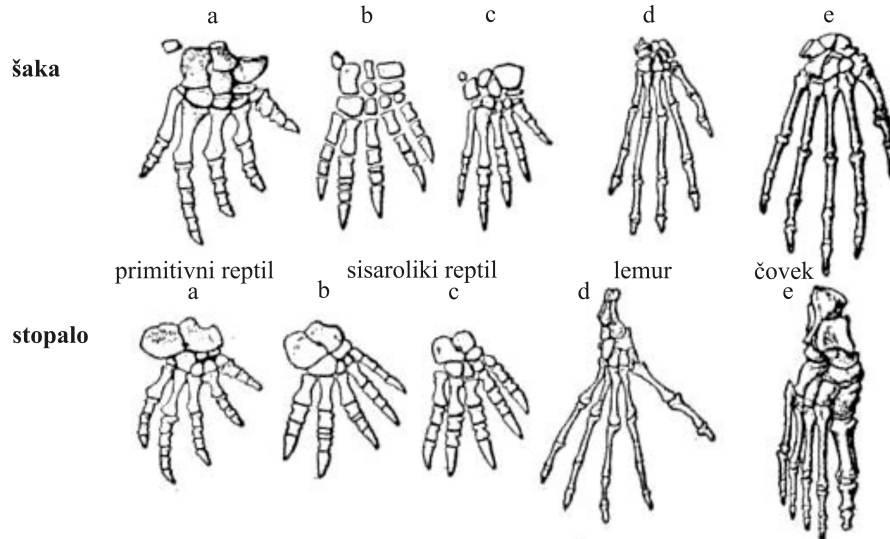
### Metakarpalne kosti (metakarpus)

Metakarpalne kosti su izdužene kosti čiji broj odgovara broju prstiju.

Kod preživara ove kosti srastaju u jednu krupnu kost, sa žlebom po sredini (**kanon**).

### Prsti

Prsti se sastoje iz kostiju koje se zovu **falange** (najčešće 3) i obeležavaju se rimskim brojevima (ph I, ph II, ph III).



**Slika 9.8. Građa šake i stopala kod raznih kičmenjaka (primitivnog gmizavca, sisarolikih gmizavaca, lemura i čoveka).**

Kod kopnenih kičmenjaka (osim najprimitivnijih) osnovni (primitivni) broj prstiju je 5 – **pentadaktilni ekstremiteti** (sa formulom falangi 2-3-3-3-3; po dve falange na palcu, i po 3 na svim ostalim prstima) (slika 9.8).

Primitivni vodozemci (*Acanthostega*, *Ichthyostega*) iz gornjeg devona imali su veći broj prstiju.

Kod mnogih oblika, kao prilagođenost na razne načine kretanja, može da dođe do redukcije – smanjivanja broja prstiju.

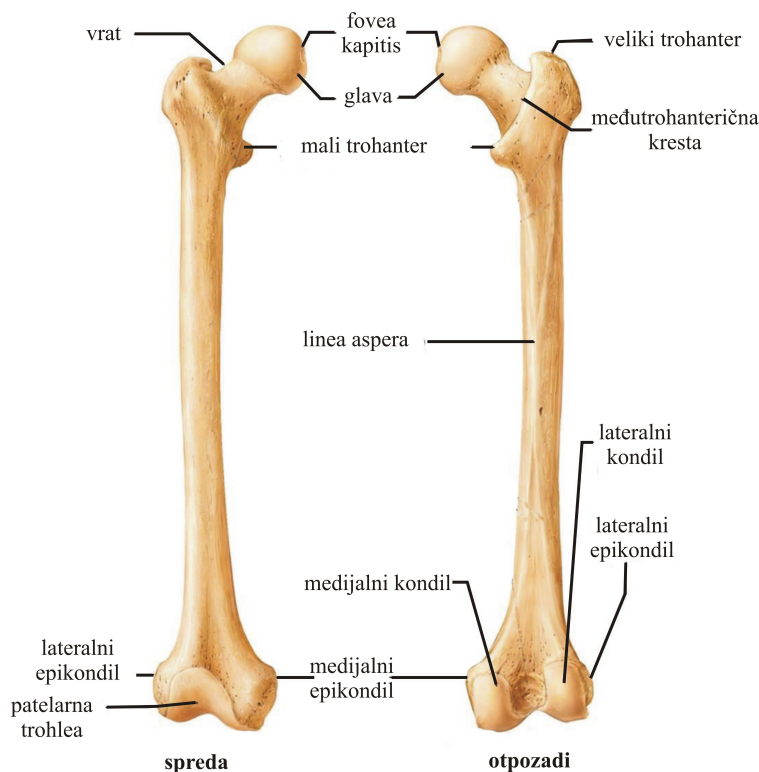
### Kosti zadnjih ekstremiteta

#### Femur (butna kost)

Femur je kost gornjeg (proksimalnog) dela zadnje noge (stilopodijuma). Obično najduža i najjača kost u skeletu.

Gornji deo femura zglobljava se sa acetabulumom pelvisa (karlični zglob, kuk), a donji deo sa tibijom i fibulom (koleno).

## 9. Dodatak



Slika 9.9. Građa femura kod čoveka.

Najvažniji delovi femura su (slika 9.9):

- **glava (kaput femoris)** – poluloptasta površina na proksimalnoj i medijalnoj površini koja se zglobljava sa acetabulumom pelvisa. Na njoj se nalazi udubljenje – **fovea kapitis**.
- **trohanter major (veći trohanter)** – izdignuće lateralno od glave, za koje se pričvršćuju mišići kuka.
- **trohanter minor (manji trohanter)** – ispupčenje na zadnjoj strani femura, odmah ispod glave.
- **patelarna trohlea** – glatko i plitko udubljenje na prednjem distalnom delu femura, koje služi za zglobljavanje sa patelom.

(**Patela** je mala kost trouglastog do ovalnog oblika koja pokriva i štiti zglob kolena.)

### Tibija (golenjača)

Tibija je krupnija od dve kosti u srednjem delu zadnje noge (zeugopodijumu).

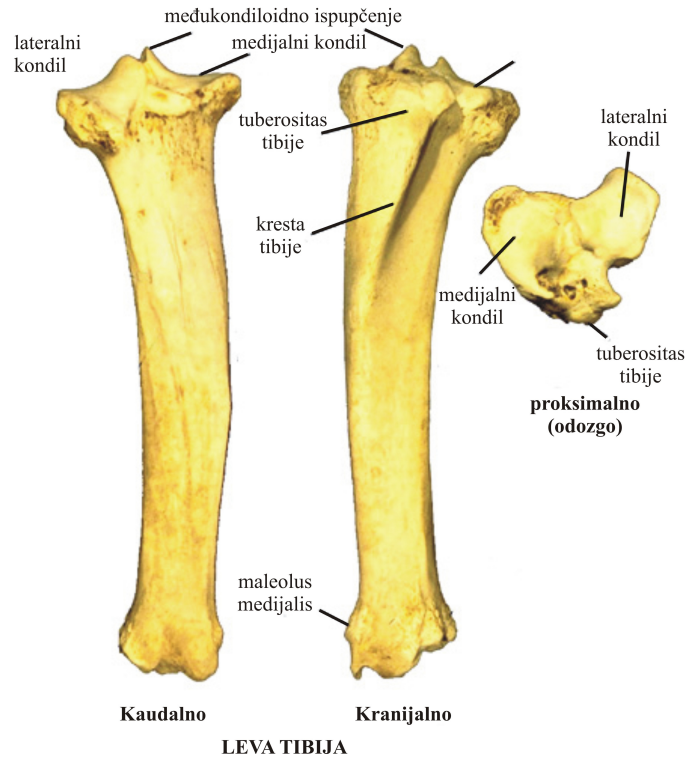
Njen gornji deo se zglobljava sa femurom, a distalni sa kostima tarzusa.

Kod mnogih sisara tibija i fibula srastaju.

Najvažniji delovi tibije su (slika 9.10):

## 9. Dodatak

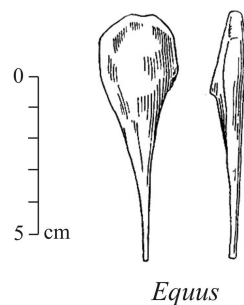
- **tuberositas tibije** – ispuččenje na proksimalnom i prednjem delu tibije, za koji se vezuje patelarni ligament.
- **krista tibije** – greben koji kreće sa tuberositas tibije, i pruža se nadole, na prednjoj strani.
- **maleolus medijalis** – distalni produžetak tibije na medijalnoj strani; veoma izražen kod čoveka.



Slika 9.10. Građa tibije kod bizona.

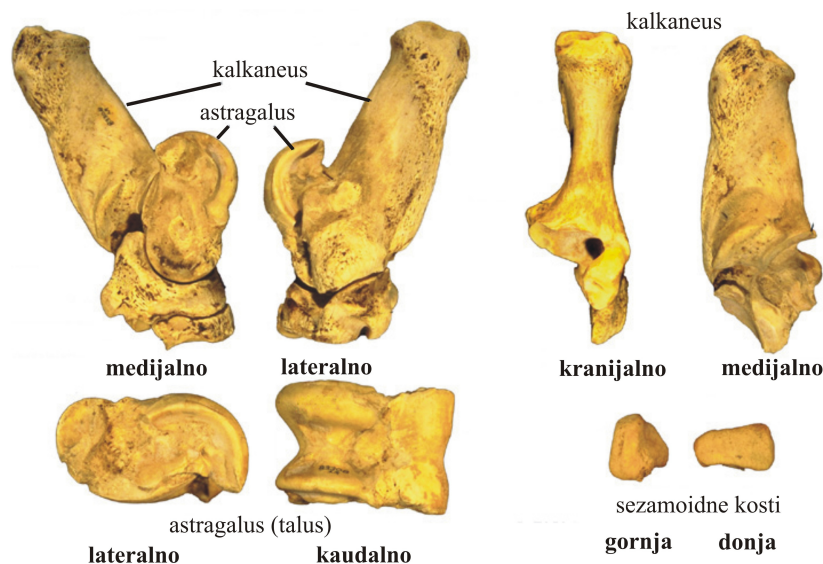
### Fibula (lišnjača)

Fibula je vitka, duga kost, koja se kod mnogih oblika redukuje ili gubi (preživari je nemaju). Kod konja, karakterističnog je oblika (kao suza) pa je u praistoriji služila kao dleto (slika 9.11).



Slika 9.11. Fibula konja (u prirodi je najčešće srasla sa tibijom).

## 9. Dodatak



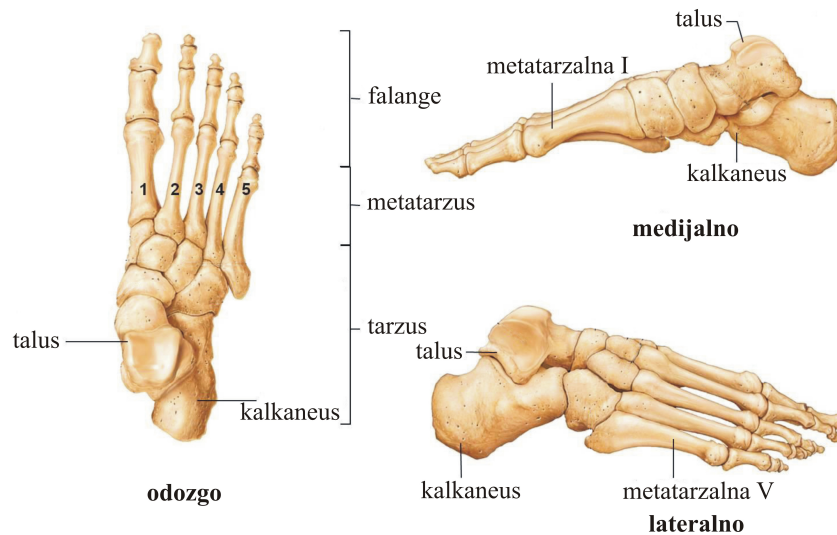
Slika 9.12. Građa tarzalnih kostiju bizona.

### Tarzalne kosti (koren stopala) - tarsus

U tarsusu se nalazi veći broj kostiju – 7 kod čoveka (**talus, kalkaneus, navikulare, kuneiforme I-III, kuboideum**).

Najkarakterističnije kosti tarsusa su (slika 9.12):

- **kalkaneus (petna kost)** – duži je od astragalusa i štrči pozadi u stopalu (peta).
  - kod ungulata ima trouglast vrh, a kod ostalih sisara vrh je „odsečen“ ili pravougaonog oblika.
- **astragalus (talus)** (slika 9.13)



Slika 9.13. Građa stopala čoveka.

## 9. Dodatak

---

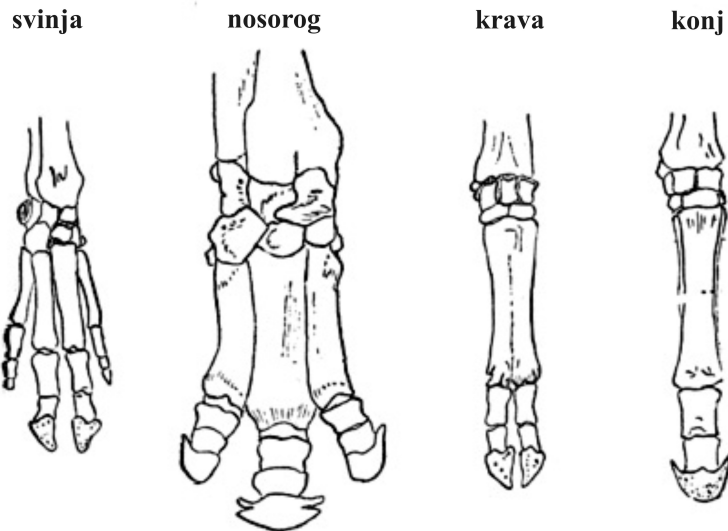
### Metatarzalne kosti (metatarzus)

Metatarzalne kosti su slično građene kao metakarpalne (slika 9.14). Broj metatarzalnih kostiju odgovara broju prstiju, osim kod preživara, gde srastaju u jednu kost – **kanon** (slika 9.15).

Razlika između metakarpalnih i metatarzalnih kostiju preživara prikazana je na slici 9.16.



Slika 9.14. Metatarzalne kosti medveda.

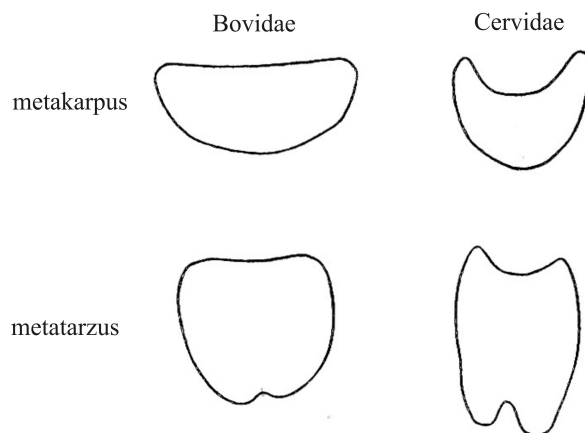


Slika 9.15. Kostii donjeg dela noge kod raznih kopitara i papkara.



## 9. Dodatak

---



**Slika 9.16. Razlika između metakarpalnih i metatarzalnih kostiju bovida i cervida (na slici je prikazan poprečni presek kosti u proksimalnom delu).**

### **Prsti**

Građa prstiju je veoma slična građi prstiju na prednjim ekstremitetima.

Kod čoveka i drugih čovekolikih majmuna nožni palac gubi sposobnost oponiranja.

### **Obeležavanje zuba sisara**

Incisivi se obeležavaju slovom I, kanini – C, premolari – P, a molari – M.

Gornji zubi se često obeležavaju skraćeno kao **sup.** (od „*superior*“ = gornji) a donji – **inf.** (od „*inferior*“ – donji); tako da je M sup. – gornji molar, a M inf. – donji molar.

Ako postoji više zuba istog tipa u zubniku, oni se obeležavaju brojem u superskriptu ili subskriptu. Npr. P<sup>4</sup> – četvrti gornji premolar.

Takođe se može obeležiti strana vilice na kojoj se zub nalazi. Levo je **sin.** (*sinistralis*), a desno – **dext.** (*dextralis*).

## Indeks pojmov:

- Abel Otenio – 8, 9  
*Acanthostega* – 59, 95, 148  
Acetabulum – 79, 82, 148, 149  
Adipozno peraje - 73  
Agnate – 19, 21, 25, 26, 31, 34, 43, 44, 51, 52, 53, 57, 70, 71, 72, 74, 76, 80, 84, 86, 87, 88, 107, 108, 109, 112, 129, 131  
Aistopoda - 60  
Ajkule – 5, 6, 7, 19, 21, 25, 26, 45, 58, 59, 74, 80, 88, 89, 105, 111, 113, 132, 141  
Akantodije – 19, 21, 47, 58, 80, 86, 88, 89, 107, 113  
Akantopterigije - 46  
Akrodontni zubi – 131, 141  
Akromijon - 78  
Aktinopterigijum – 89, 105  
Ameloblasti – 22, 32  
Amfiartroza – 30, 31, 33  
Amficelni pršljen – 55, 66, 70  
Amfioksus (*Branchiostoma*) – 12, 19, 23, 57, 74  
Amfistilija – 110, 113  
Amnioti – 35, 52, 53, 54, 56, 63, 64, 65, 68, 70, 71, 77, 79, 84, 114, 118, 120, 130  
Amoniti – 16, 21  
Analno peraje – 71, 72, 73, 74, 84, 91  
Analogi organi – 2, 3, 4, 21  
Analogija – 2, 12, 21  
Anapsidna lobanja – 120, 121, 129  
Anaspidi – 34, 44, 74, 87, 108  
*Anchitherium* - 138  
Angularna kost – 116, 121, 126, 127, 129  
Angularni (ugaoni) nastavak - 128  
Ankilozauri – 47, 48, 51  
*Ankylosaurus* - 47  
Antiarhi – 34, 45, 88  
Antilocapridae (antilope) – 40, 50  
*Archaeopteryx* - 39  
Arheocijati - 14  
Arhetip kičmenjaka - 12  
Arhipterigijum ili Gegenbaurova teorija – 89, 105  
Aristotel – 5, 7  
Armadiljo – 43, 49, 51  
*Arsinoitherium* - 42  
Artikularna (zglobna) kost – 116, 121, 123, 128, 129  
Artikularni (zglobni) nastavak - 128  
Artrodira – 34, 45  
Aspidin - 44  
Aspidospondilija - 60  
Aspondilan pršljen - 54  
Astragalus - 151  
Atlas – 59, 63, 64, 70  
Autopodijum – 92, 93, 95, 106  
Autostilija – 110, 113  
Badrljica (rahis) – 38, 50  
Balena – 39, 50  
*Baluchitherium* - 40  
Bazibranhijalija - 116  
Baziokcipitalna kost - 113  
Bazisfenoidna kost – 114, 118, 129  
Belemniti – 13, 16, 21  
Berdžes škrljci - 23  
*Birkenia* - 44  
Biserijalno peraje – 89, 105  
*Bison* - 54  
Bodljokošci – 13, 17, 21  
*Bothriolepis* – 87, 88  
Bovidae – 40, 50, 139, 142, 153  
Brahijalni skelet - 16  
Brahijatori - 102  
Brahiodontni zubi – 137, 138, 139, 140, 142  
Brahiopodi – 16, 21  
Brontotheriidae - 42  
Bubna (timpanička) kost – 127, 129  
Bufoniti - 5  
Bunodontni zubi – 136, 137, 139, 140, 142  
Bunoselenodontni zubi - 137  
*Cacops* – 47, 51  
Cefalohordati – 18, 23, 52, 53, 57, 108  
Cefalopodi - 16

Cement – 22, 32, 33, 130, 141  
*Cephalaspis* - 44  
 Ceratobranhijale - 116  
 Ceratohijale I i II - 116  
 Ceratopsije – 37, 123  
 Ceratotrihije – 73, 88, 105  
 Cervidae (jeleni) – 41, 42, 50, 137, 153  
 Chengjiang fauna - 57  
 Cikloidne krljušti – 46, 51  
 Cingulum - 136  
*Cloudina* - 13  
 Crvi - 12  
 Čekić (maleus) – 127, 128, 129  
 Čekinje – 39, 50  
 Čulne dlake (vibrise) – 39, 50  
 Darwin Čarls – 6, 12  
*Deinotherium* - 8  
 Delfini – 2, 97  
 Deltoidni tuberositas – 143, 144  
 Dentalna (donjovilična) kost – 111, 116, 121, 123, 126, 127, 128, 129  
 Dentin – 18, 22, 31, 32, 33, 43, 44, 45, 46, 130, 132, 133, 138, 139, 141, 142  
 Dermatokranijum – 107, 114, 119, 120  
 Diapofize – 55, 64, 70  
 Diapsidna (dizigalna) lobanja – 121, 122, 129  
 Diartroza – 30, 33  
 Dificerkno peraje – 74, 84  
 Difiodontizam – 131, 141  
 Digitigradno gaženje – 94, 104, 106  
 Dijafiza – 27, 28, 33  
 Dijastema – 135, 139, 142  
 Dilambdodontni zubi – 139, 142  
*Dimetrodon* – 54, 65, 66  
 Dinosauri – 4, 12, 36, 37, 47, 50, 51, 65, 71, 72, 78, 81, 82, 86, 94, 96, 97, 105, 106, 107, 122, 123, 124, 134  
 Diplospondilan pršljen – 54, 131  
 Dlakasto perje (filoplumula) – 38, 50  
 Donje perje (plumula) – 38, 50  
 Dupljari – 14, 50  
 Dvojni vilični zglob – 123, 128  
 Džarvik Erik - 109  
 Džeferson Tomas – 11  
 Džinovi – 5, 8, 9, 10  
*Edaphosaurus* – 54, 65  
 Edentata - 39  
 Egzokcidualna kost - 113  
 Egzoskelet – 12, 13, 15, 21, 22, 23, 31, 33  
 Ektoetmoidna kost - 114  
 Ektopterigoidna kost – 115, 129  
 Elastična hrskavica - 25  
 Embolomerni pršljen – 60, 70  
 Endoskelet – 12, 13, 17, 19, 21, 22, 23, 25, 32, 33, 57  
 Entoplastron - 78  
 Entopterigoidna kost – 115, 129  
*Eoconfuciusornis* – 38, 39  
 Epibranhijale – 116  
 Epifiza – 27, 28, 33  
 Epiotička kost - 114  
 Epiplastron - 78  
 Epipterigoid (stubić, kolumela) – 111, 121, 126  
 Epipubična kost - 83  
 Epistrofeus – 59, 64, 70  
 Etmoidna kost - 118  
 Evriapsidna lobanja – 121, 129  
 Falange – 43, 93, 96, 97, 98, 99, 102, 106, 148  
 Faringobranhijale - 116  
 Femur – 79, 82, 92, 94, 97, 98, 100, 101, 102, 106, 143, 148, 149  
 Fibrozna (vlaknasta) hrskavica - 25  
 Fibula – 92, 100, 101, 104, 106, 143, 148, 149, 150  
 Fibulare - 92  
 Foramen magnum – 103, 113, 126, 127, 129  
 Foramen obturatum – 81, 82  
 Fosa olekranii - 144  
 Frigmokon - 16  
 Frontalne (čeone) kosti – 40, 115, 118, 119, 127, 129  
 Frontoparijetalne kosti - 119  
 Galen – 5, 7  
 Ganoidne krljušti – 26, 46, 51  
 Ganoin - 46

Gegenbaur Karl – 89, 105  
 Gerike Oto fon - 10  
 Gesner Konrad - 7  
 Gete Johan Volfgang - 1  
*Gigantopithecus* - 6  
 Glavica (kapitulum) - 64  
 Gleđ – 18, 22, 32, 33, 43, 130, 133, 138, 141, 142  
 Glenoidna fosa – 76, 78, 143  
 Glodari – 39, 94, 128, 130, 139, 142  
 Glodnjaci – 139, 142  
 Glossopetrae – 5, 7  
*Glyptodon* – 43, 49, 50, 51  
 Gmizavci – 12, 34, 35, 36, 37, 45, 47, 49, 50, 52, 55, 59, 63, 64, 65, 66, 68, 69, 71, 72, 77, 78, 79, 81, 84, 94, 95, 106, 107, 118, 119, 120, 121, 124, 126, 128, 129, 130, 131, 133, 135, 141, 148  
 Gnatostome (gnatostomate) – 19, 87, 108, 109, 110, 111, 129, 130, 131, 141  
 Graptoliti – 18, 21  
 Griffin – 4, 5  
 Grudna peraja – 45, 75, 87, 88, 90, 91, 105, 106  
 Grudni koš – 26, 56, 62, 65, 67, 68, 69, 70, 77, 78  
 Grudnica (sternum) – 26, 32, 52, 56, 59, 62, 63, 64, 65, 68, 69, 70, 78  
 Gušteri – 36, 48, 50, 51, 77, 94, 107, 119, 120, 121, 122, 125, 131  
 Gymnophiona (cecilije) – 47, 72, 98  
*Haikouichthys* – 19, 57, 89, 108  
 Hamate - 147  
 Haplodontni zubi – 135, 141  
 Haverz Klopton - 29  
 Haverzovi kanali – 20, 29, 33  
*Helicoprion* - 132  
 Hemalni luci – 55, 57, 59, 70, 72, 74  
 Hemalni trnoliki nastavak – 55, 70  
 Heterocelni pršljen – 55, 70  
 Heterocerkno peraje – 74, 84  
 Heterodoncija – 131, 132, 135, 141  
 Heterostraci – 34, 44, 57, 88, 108  
 Hidrostatički skelet – 12, 13, 21  
 Hijale – 112, 129  
 Hijalinska hrskavica – 25, 30  
 Himere – 45, 80, 110, 113  
 Hioidni (jezični) luk – 109, 110, 112, 116, 118  
 Hiomandibularna hrskavica (kost) – 110, 111, 112, 116, 118, 128, 129  
 Hiostilija – 110, 113  
 Hiperdaktilija – 97, 106  
 Hiperfalangija – 97, 98, 106  
 Hipobranhijale - 116  
 Hipocerkno peraje – 74, 84  
 Hipohijale - 116  
 Hipokon - 136  
 Hipokonid - 136  
 Hipsodontni zubi – 130, 137, 138, 139, 142  
 Hipurali - 74  
 Hitin – 13, 15, 16, 21  
 Hoacin (*Opisthocomus hoazin*) – 39, 99  
 Holospondilija - 60  
 Hominini – 71, 83, 102, 127  
*Homo erectus* - 6  
 Homocerkno peraje – 74, 84  
 Homologi organi – 2, 3, 21, 37, 45, 49, 53, 61, 73, 77, 78, 87, 95, 113, 115, 120, 128, 130, 141  
 Homologija – 2, 12, 21  
 Homoplazija - 2  
 Hondroblasti (hondrociti) – 22, 24, 33  
 Hondrokranijum (neurokranijum) – 107, 114  
 Horda – 18, 19, 22, 23, 32, 33, 52, 53, 55, 57, 58, 59, 60, 70  
 Hrskavica – 18, 19, 21-33, 42, 43, 54-60, 63, 68, 70, 72, 73, 76, 77, 80, 81, 84, 87, 89, 98, 105, 107, 108, 109, 110, 111, 112, 113, 114, 115, 116, 129, 131  
 Hrskavičave ribe – 19, 25, 45, 53, 57, 58, 59, 71, 73, 76, 80, 84, 86, 88, 107, 111, 112, 113, 116, 129, 130, 132  
 Hrskavičavi ganoidi – 25, 26, 46, 58, 74, 113  
 Humerus – 78, 91, 92, 94, 97, 98, 99, 106, 143, 144, 145, 146  
*Ichthyostega* – 59, 96, 119, 148

*Iguanodon* – 36, 96  
 Ihtiodoruliti - 88  
 Ihtiozauri – 66, 71, 72, 73, 97, 98, 121, 133  
 Ilijum (bedrenjača) – 63, 79, 80, 81, 82, 84, 85  
 Incisivi (sekutići) – 127, 133, 134, 135, 139, 140, 141, 142, 153  
 Incisura semilunaris - 146  
 Insektivori (bubojeđi) – 39, 94, 131, 134, 139, 142  
 Intercentrum (intercentar) – 54, 60, 63  
 Interhijale - 116  
 Interklavikula (međuključnjača) – 77, 78  
 Intermedijum - 92  
 Interneuralni (interkalarni) luci - 54  
 Interoperkulum - 116  
 Interparijetalna kost - 126  
 Intertarzalni zglob – 97, 100  
 Išijum (sednjača) – 79, 80, 81, 82, 84, 85  
 Išiopubična ploča – 80, 85  
 Izodoncija (homodoncija) – 131, 133, 135, 141  
 Izumiranje – 11, 12  
 Jabučni luci – 120, 121, 122, 123, 124, 127  
 Jadač (furkula) - 78  
 Jednorog – 8, 9, 10  
 Jež – 39, 50  
 Kabineti kurioziteta - 9  
 Kalkaneus - 151  
 Kambrijska eksplozija - 13  
 Kampini - 9  
 Kanali bočne linije – 118, 119  
 Kanalis obturatorius – 80, 85  
 Kandže – 34, 36, 37, 39, 43, 50, 96, 99, 102, 103  
 Kanini (očnjaci) – 133, 134, 135, 139, 140, 141, 142, 153  
 Kanon – 105, 148, 152  
 Kapitate - 147  
 Kapitulum humeri - 144  
 Kaput femoris - 149  
 Karapaks – 48, 49, 51  
 Karlični pojas (pelvis) – 27, 30, 31, 33, 60, 62, 63, 64, 70, 71, 75, 79-85, 87, 88, 89, 92, 98, 102, 148, 149  
 Karpometakarpus - 99  
 Karpus – 91, 92, 99, 106, 143, 146, 147  
 Katastrofe - 12  
 Keratin – 22, 34, 35, 37  
 Kičmenica – 2, 18, 20, 32, 48, 49, 52-55, 57, 59, 60, 62-70, 73, 74, 75, 78, 79, 80, 81, 82, 84, 118, 127, 129  
 Kitovi – 3, 4, 39, 50, 63, 69, 73, 97, 98, 131, 134, 135  
 Kivije Žorž – 10-12, 21  
 Klavikula – 49, 76, 77, 78, 84, 102, 104  
 Klejtrum – 76, 77, 78, 84, 91  
 Kljun – 37, 38, 50, 121, 123, 124, 125  
 Knuckle walking - 102  
 Kobilica (krista sterni) – 68, 70  
 Kolagen – 18, 24, 25, 29, 33, 34, 49, 52, 70  
 Kolona Fabio - 7  
 Kompozitna teorija o poreklu vilica - 109  
 Konijers - 10  
 Konturno perje (pluma) – 38, 50  
 Konji – 3, 10, 105, 137, 138, 139, 140, 142  
 Kop i Ozborn (trituberkularna teorija) – 135, 141  
 Kopernik - 6  
 Kopita – 43, 50, 94, 95  
 Kopitari (Perissodactyla) – 43, 55, 104, 105, 130, 137, 139, 152  
 Korakoid – 76-79, 84, 91  
 Korakoidni nastavak (procesus korakoideus) - 78  
 Korali – 14-15, 21, 86, 91, 106  
 Koren zuba – 32, 130, 131, 133, 138, 139, 141, 142  
 Kornjače – 2, 36, 37, 48, 49, 50, 51, 65, 71, 78, 97, 107, 120, 121, 122, 127, 133  
 Koronoidna kost – 116, 126, 129, 133  
 Koronoidni (krunični) nastavak donje vilice - 128  
 Koronoidni proces ulne - 146

Kosmin - 46  
 Kosmoidne krljušti – 46, 51  
 Košljoribe – 19, 20, 21, 25, 46, 58, 59, 71, 73, 74, 76, 77, 80, 84, 86, 87, 89, 107, 113-116, 130, 132  
 Koštana srž – 20, 29, 33  
 Kožni skelet – 1, 19, 22, 32, 33, 34-35, 43-51, 89, 113  
 Kraniostilija - 111  
 Krilo – 3, 4, 38, 39, 68, 75, 90, 99, 100, 106  
 Krista tibije - 150  
 Krokodili – 36, 48, 50, 77, 97, 120, 127  
 Krosopterigije – 1, 46, 74, 77, 80, 89, 91, 95, 96, 106, 117, 118, 119, 133, 141  
 Krosopterigijum – 89, 105  
 Kruna roga - 41  
 Kruna zuba – 130, 135-138, 141, 142  
 Krzno (dermis) – 22, 34-36, 43, 45, 46, 50, 72  
 Ktenoidne krljušti – 46, 51  
 Kuboideum - 151  
 Kuneiforme - 151  
 Kutikula – 13, 15, 21  
 Kutnjaci (molari) – 133-137, 139-142, 153  
 Kvadratna kost – 111, 115, 116, 121, 123, 124, 127, 129  
 Kvadrituberkulatni zubi – 135-137, 141  
 Kvržica (tuberkulum) - 64  
 Labirintodonti - 61  
 Labirintodontni zubi – 132, 133, 141  
 Lajbnić G. V. - 10  
 Lateralni epikondil - 144  
 Laterosfenoidne kosti - 114  
 Lažna rebra - 62  
 Ledenjak - 41  
 Leđno peraje – 71-74, 84, 97, 98  
 Lepidotrihije – 73, 89  
*Lepidotus* - 5  
 Leptospondilni pršljen – 60, 133  
 Leptoidne krljušti – 46, 51  
 Levenhuk Antoni van - 29  
 Lobanja – 2, 4, 5, 8, 18, 19, 20, 27, 31, 32, 33, 42, 43, 48, 50, 59, 64, 70, 77, 103, 107-127, 129, 133  
 Lobne linije - 16  
 Lofobunodontni zubi – 138, 139  
 Lofodontni zubi – 136, 137, 139, 142  
 Lofoselenodontni zubi – 138, 139  
 Lofovi – 136, 138, 139  
 Luis i Klark (ekspedicija) - 11  
 Lunate - 147  
 Major Adrijen - 4  
 Maksilarna (gornjovilična) kost – 116, 118, 120, 121, 125, 127, 129  
 Maleolus medijalis - 150  
 Mamut – 4, 5, 6, 10, 11, 21, 39  
 Mandibularna fenestra 123  
 Marzupijalna kost - 83  
 Mastodon – 4, 11, 21  
 Medijalni epikondil - 144  
*Megaloceros giganteum* (džinovski jelen) - 42  
 Mekelova hrskavica – 109, 112, 128, 129  
 Mekušci – 12, 13, 15, 21, 132  
 Mesožderi (Carnivora) - -43, 94, 104, 128, 130, 136, 140-141, 142  
 Metakarpus – 93, 94, 99, 106, 143, 147, 148, 152, 153  
 Metakon - 136  
 Metakonid - 136  
 Metamerna teorija – 89, 105  
 Metapterigijum - 88  
 Metatarzus – 93, 94, 100, 104, 106, 143, 152-153  
 Mezetmoidna kost - 114  
 Mezopterigijum - 88  
 Microsauria - 60  
 Miksine – 18, 57, 109  
 Miomere - 23  
 Mlečni zubi – 131, 134  
 Monimostilija - 121  
 Monofodontizam – 131, 141  
 Monospondilan pršljen - 54  
 Morske zvezde -17, 21  
 Morski ježevi – 17, 21

Morski krastavci – 17, 21  
 Morski krinovi – 17, 18, 21  
 Moždana čaura – 107, 111, 113, 114, 119, 123, 124, 126, 127  
*Myllokunmingia* – 19, 89  
 Nadočnjak - 41  
 Nakovanj (inkus) – 127-129  
 Naraštajne linije (anuli) – 46-47  
 Narval – 8, 9  
 Nautiloidi 16, 21  
 Navikulare - 151  
 Nazalne (nosne) kosti – 115, 118, 119, 123, 129  
 Nectridea - 60  
 Neognat nepčani svod - 125  
 Neparni ekstremiteti (peraja) – 19, 43, 57, 71, 72-74, 84, 87, 88, 89, 105  
 Neuralne pločice - 48  
 Neuralni luci – 54, 55, 57, 59, 60, 66, 70, 72  
 Nokti – 34, 39, 42, 50, 94  
 Nosorozi (Rhinocerotidae) – 40, 50, 139  
 Notarijum – 67, 70  
 Nuhalna pločica - 48  
 Odontoblasti – 22, 31  
 Okluzalna površina zuba – 136, 139, 142  
 Oktavijan Avgust - 5  
 Operkulum (kod puževa) - 16  
 Operkulum (kod riba) – 116, 118, 119  
 Opistocelni pršljen – 55, 70  
 Opistotička - 114  
 Oponirajući palac – 102, 106  
 Orbitosfenoidne kosti – 118  
 Ornišijske – 78, 82, 123  
 Ornišijski pojas - 82  
 Ortodontinski zubi - 132  
 Os inominatum (bezimena kost) – 82, 85  
 Osein – 29, 33  
 Osikon - 42  
 Osnova pera (kalamus) – 38, 50  
 Osovinski skelet – 2, 32, 33, 52-70, 75, 77, 80, 84, 86, 87, 97  
 Osteoblasti – 22, 28  
 Osteodontinski zubi - 132  
 Osteodermi - 23, 34, 36, 43, 48, 49, 50, 51  
 Osteon – 20, 29  
 Osteostraci – 34, 44, 57, 76, 84, 87, 108  
 Otičke kosti – 114, 118, 129  
 Oven Ričard – 11, 12, 21  
 Palatinska kost – 115, 120, 127, 129  
 Palatokvadratna hrskavica – 109, 110, 112, 115, 118, 129  
 Paleognat nepčani svod - 125  
 Papci – 43, 50, 55, 94  
 Papkari (Artiodactyla) – 43, 95, 104, 105, 130, 139, 152  
 Parakon - 136  
 Parakonid - 136  
 Parapofize – 55, 64, 70  
 Parapsidna lobanja – 121, 129  
 Parasfenoidna kost – 115, 118, 119, 129, 132  
 Parijetalne (temene) kosti – 115, 118, 119, 121, 123, 127, 129  
 Patagijum - 99  
 Patela - 149  
 Patelarna trohlea - 149  
 Pausanija - 4  
 Pećinski medved – 8, 9, 140  
 Pelikozauri – 65, 124  
 Pentadaktilni ekstremiteti – 93, 148  
 Perajari – 98, 131, 134  
 Periferne pločice - 48  
 Perihondrijum – 24, 30, 33  
 Periosteum (pokosnica) – 28, 33  
 Perje – 3, 36, 37-38, 50  
 Perna zastavica (veksilum) – 38, 50  
 Pero Klod - 9  
 Petrozna kost – 127, 129  
 Pholidota - 39  
 Pigalna pločica - 48  
 Pigostil – 67, 70  
*Pikaia* – 23, 24, 57  
 Piknofibre – 37, 50  
 Pinealni (parijetalni, temeni) otvor – 108, 109, 115, 119, 120, 121, 122, 123  
 Piziforme - 147

Plakoderme – 19, 21, 26, 31, 34, 43, 45, 51, 58, 59, 76, 80, 85, 86, 88, 105, 107, 113, 131  
 Plakodonti - 37, 133  
 Plakoidne krljušti – 25, 45, 46, 51, 109, 130, 141  
 Plantigradno gaženje – 94, 106  
 Plastron – 48, 49, 51, 78  
 Platibazična lobanja – 108, 111, 118, 119, 126, 129  
 Platicelni (acelni) pršljen – 55, 70  
*Platyhystrix* – 47, 51  
 Pleuralne pločice - 48  
 Pleurapofize - 69  
 Pleurocentrum – 54, 60, 63  
 Pleurodontni zubi – 131, 141  
 Pleziozauri – 66, 97, 98, 133  
 Pliozauri - 66  
 Plutarh - 4  
 Pojasevi za sučeljavanje – 2, 75-85, 86, 88, 89, 105  
 Pokožica (epidermis) – 22, 31, 34, 45, 72  
 Polifiodontizam – 131, 133, 141  
 Postklejtrum – 76, 77, 84  
 Postparijetalne kosti - 126  
 Posttemporalne kosti – 76, 77, 84  
 Postzigapofize – 55, 70  
 Potiljačne (okcipitalne) kosti – 113, 118, 119, 120, 126, 129  
 Potiljačni gležanj – 59, 118, 119, 120, 123, 124, 126, 127, 129  
 Prava rebra – 62, 63  
 Predentalna kost - 123  
 Prekutnjaci (premolar) – 134, 135, 137, 139, 140, 141, 142, 153  
 Premaksilarna (međuvilična) kost – 116, 118, 123, 124, 127, 129, 135, 141  
 Preoperkulum - 116  
 Preorbitalni (antorbitalni) otvor – 122, 124  
 Prezigapofize – 55, 70  
 Primarne (zamenske) kosti – 29, 33  
 Primati – 42, 50, 70, 83, 102, 127, 136, 140  
 Proatlas - 59  
 Procelni pršljen – 55, 70  
 Proces olekranii - 146  
 Prokorakoid – 77-79, 84  
 Pronacio - 102  
 Pro-ostrakum - 16  
 Prootička kost - 114  
 Propatagijum - 99  
 Propterigijum - 88  
 Protodontni zubi – 135, 141  
 Protokon – 135, 136  
 Protokonid - 136  
 Protostilija - 110  
 Prototekodontni zubi – 131, 141  
 Pršljen – 2, 18, 19, 20, 21, 26, 27, 33, 52-70, 73, 81, 84, 112, 120  
*Pteraspis* – 44, 88  
*Pterichthyodes* – 44, 88  
 Pterigoidna kost – 115, 119, 120, 121, 124, 125, 129, 133  
 Pterotička kost - 114  
 Ptice – 3, 4, 20, 21, 34, 35, 37, 38, 39, 43, 50, 52, 55, 63, 64, 67-68, 70, 71, 72, 75, 77, 78-79, 82, 84, 90, 94, 97, 99-101, 105, 107, 118, 124-125, 128, 130, 134, 141  
 Pubis (preponjača) – 30, 79, 80-85  
 Puževi – 15, 16, 21  
 Rabdozom – 18, 21  
 Radijale - 92  
 Radijalni tuberositas - 146  
 Radije (pterigofore) – 72, 73, 80, 87-89  
 Radijus (žbica) – 92, 99, 106, 143, 144-146  
 Rahitomni pršljen – 60, 70  
 Ralo (vomer) – 115, 118, 129  
 Rameni pojas – 43, 50, 56, 59, 67, 70, 71, 75-79, 80, 84, 85, 87, 89, 91, 92, 114  
 Ramfoteka – 38, 123  
*Rangifer* (irvas) - 41  
 Razdirači – 141, 142  
 Raže – 91, 106  
 Rebra – 2, 20, 26, 27, 32, 33, 48, 52, 55, 56, 59, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 68, 69, 70, 81



Repno peraje – 71-74, 84, 88, 90, 97, 98  
 Reptilski zglob donje vilice – 123, 127  
 Retroartikularna kost – 116, 129  
 Rogovi – 8, 10, 14, 15, 21, 37, 39-42, 44, 50, 122, 123  
 Rostralna kost - 123  
 Rostrum (ajkule) – 111-112  
 Rostrum (belemnita) - 16  
 Rožne krljušti – 36, 48, 50, 51  
 Rožne ploče – 36, 49, 50  
 Rožne tvorevine – 1, 22, 32, 34-43, 50, 121, 123  
 Rudimentarni organi - 3  
 Rudistne školjke - 16  
 Runasti nosorog – 8, 10, 39  
 Runo - 39  
 Sakrum – 64, 68, 69, 82, 84, 85  
 Salamander – 10, 77, 97  
*Samotherium* - 42  
 Sekodontni zubi – 136, 139, 140, 142  
 Sekundarne (pokrovne, kožne) kosti – 30, 33, 47, 76, 77, 84, 113, 115, 116, 118, 119, 120, 126, 128, 129  
 Sekundarno nepce – 120, 121, 123, 124, 127, 129  
 Selenodontni zubi – 137, 139, 142  
 Semiplantigradno gaženje – 94, 106  
 Septe – 14, 16  
 Sfenotička kost - 114  
 Sifon - 16  
 Sikula - 18  
 Simfiza – 30, 79, 80, 81, 82, 85, 116, 122  
 Simplektička kost – 110, 116  
 Sinapsidna lobanja – 121, 123, 129  
 Sinartroza – 30, 31, 33  
 Sinsakrum – 67, 70  
 Sipe – 13  
 Sisari – 3, 4, 5, 6, 8, 12, 20, 21, 34, 35, 39, 40, 42, 43, 49, 50, 51, 52, 55, 63, 64, 68, 69, 70, 71, 72, 77, 78, 79, 82, 83, 84, 85, 94, 96, 102, 106, 107, 111, 121, 124, 126-128, 129, 130, 131, 133, 134-139, 141, 142, 143, 149, 151, 153  
 Sisaroliki reptili (terapsidi) – 37, 39, 71, 78, 107, 121, 123, 126, 127, 128, 131, 133, 135, 141, 148  
*Sivatherium* - 42  
 Skafoid - 147  
 Skapula (lopatica) – 27, 33, 77-79, 84, 91, 104, 143  
 Skapulokorakoid – 76, 77, 79, 84, 88  
 Skleriti – 13, 15, 17, 21  
 Skleroblasti - 22  
 Sklerotizovane dlake – 39, 50  
 Sklerotski prsten – 113, 118, 123  
 Skokunica – 91, 92, 106  
 Slepoočna (temporalna) kost – 127, 129  
 Slepoočne jame (otvori) – 120-124, 129  
 Slonovi – 4, 9, 10, 11, 21, 137, 139  
 Spikule – 14, 21  
 Spina skapule - 78  
 Spinozni (trnoliki) nastavak – 48, 54, 65, 66, 70, 72, 73  
 Spirakulum – 113, 115, 118  
 Splenijalna kost – 116, 126, 129  
 Spongina - 14  
 Srednjak - 41  
 SSF (small shelly fauna) - 13  
 Stalni zubi - 134  
 Stambena komora - 16  
 Stapes (uzengija) – 111, 118, 128, 129  
 Stegalna lobanja – 118, 120, 129  
 Stegocefali - 47  
*Stegosaurus* – 2, 47, 48  
 Stegozauri – 47, 51  
 Steno Nikola - 7  
 Stereospondilni pršljen – 60, 70  
 Stiloidni proces (radijusa) - 146  
 Stiloidni proces (ulne) - 146  
 Stilopodijum – 92, 95, 99, 106, 148  
 Streptostilija – 121, 122  
 Suboperkulum - 116  
 Sundeasto tkivo – 27, 29, 33, 43  
 Sunderi – 13, 14, 21  
 Supinacio - 102  
 Supraangularna – 116, 126, 129  
 Supraetmoidna – 115, 129  
 Supraklejtum – 76, 77, 84

Suprakondiloidni otvor - 144  
 Supraokcipitalna kost - 113  
 Supratemporalna kost – 114, 115, 121, 126  
 Supratrohlearni otvor - 144  
 Svetonije - 5  
 Šišmiši (slepi miševi, hiroptera) – 3, 99, 101, 139, 142  
 Školjke – 16, 21, 132  
 Škržni lukovi (škržni skelet) – 32, 52, 70, 76, 89, 90, 106-109, 113, 115-118, 129  
 Škržni zubi - 116  
 Šojhcer Johan Jakob - 10  
 Tačer i Balfur (1877) – metamerna teorija – 89, 105  
 Tajson Edvard - 9  
 Talon - 136  
 Talonid - 136  
 Talus - 151  
*Tanystropheus* - 66  
 Tarzometatarzus (pisak) – 100-101  
 Tarzus (tarzalne) kosti – 92, 100, 104, 106, 143, 149, 151  
 Tekodontni zubi – 131, 134, 141  
 Temnospondili – 47, 51, 60  
 Teofrast - 7  
 Tesere - 44  
 Tetrapodi – 20, 21, 32, 35, 43, 56, 59-62, 70-72, 74-77, 79, 80, 82, 84, 86, 89, 90-99, 108, 111, 113, 147  
*Therizinosaurus* – 36, 96  
 Tibija – 92, 100, 104, 106, 143, 148-150  
 Tibijale - 92  
 Tibio-fibula - 104  
 Tibiotarzus – 100-101  
*Tiktaalik* – 91-92, 106  
 Torbari – 12, 69, 78, 79, 83, 84, 127, 128, 134  
 Trapezijum - 147  
 Trapezoid - 147  
 Trbušna peraja – 75, 79, 80, 84, 87-91, 105, 106  
*Triadobatrachus* - 63  
 Trigon - 136  
 Trigonid - 136  
 Trikonodontni zubi – 135, 136, 141  
 Trikvetrum - 147  
 Trilobiti – 13, 15  
 Trituberkularna teorija – 135, 141  
 Trituberkulatni zubi – 135, 136, 141  
 Trohanter major - 149  
 Trohanter minor - 149  
 Trohiti - 17  
 Trohlea – 144, 146  
 Tropibazična lobanja – 108, 113, 119, 124, 129  
 Tuberkulum majus - 144  
 Tuberkulum minus - 144  
 Tuberositas tibije - 150  
*Tyrannosaurus* - 96  
*Uintatherium* - 42  
 Ulna – 92, 99, 106, 143-146  
 Ulnare - 92  
 Uncinatni nastavci – 68, 70  
 Unguligradno gaženje – 94, 104, 106  
 Urohijale - 116  
 Urohordati (plaštaši) – 18, 19, 52, 53, 54, 57, 108  
 Uropatagijum - 101  
 Urostil – 63, 81  
 Ušni (slušni) zarez - 118  
 Vezalijus Andreas – 6, 7  
 Vezivno tkivo – 18, 19, 22-24, 28, 30, 31, 33, 34, 35, 49, 52, 53, 55, 57, 70, 73, 109, 110, 112, 113, 130, 131  
 Vijuni – 57, 109  
 Vilični aparat – 108, 109, 121, 122, 129  
 Vis plastica - 7  
 Visceralkranijum (splanhnokranijum) – 107, 108, 111, 114  
 Vita rebra - 62  
 Vitrodentin - 45  
 Vodozemci – 1, 34, 35, 47, 51, 52, 55, 59, 60, 61, 62, 70, 72, 77, 80, 86, 89, 91, 94, 95, 96, 106, 107, 114, 117-121, 128, 129, 130, 131, 133, 141, 148  
 Volas Alfred Rasel - 12  
 Vrat zuba – 130, 141

Vratni pršljenovi – 55, 59, 63, 64, 65,  
68, 69, 70  
Vučjak - 41  
Vuna – 39, 50  
Zakon korelacije - 11  
Zarkopterigijum (arhipterigijum) – 89,  
105  
Zaurišijski pojas - 81  
Zauropodi - 65  
Zečevi - 94  
Zeugopodijum – 92, 95, 99, 106, 145,  
146, 149  
Zglavkari – 13, 15, 21  
Zglob – 26-28, 30, 33, 45, 59, 70, 88, 91,  
92, 97-100, 102, 110, 112, 118, 120,  
123, 125, 128, 129, 148, 149  
Zigalna lobanja - 120  
Zigantrum - 65  
Zigapofize – 55, 60, 70  
Zigosfen - 65  
Zmajeve kosti – 6, 9  
Zmajeви – 6-10  
Zmije – 5, 34, 36, 50, 65, 72, 98, 107,  
119, 120, 121, 122, 125, 131  
Zooïd - 18  
Zubna formula – 135, 139, 142  
Zubna pulpa – 45, 130, 133, 141  
Zuboliki nastavak (procesus  
odontoideus) - 64  
Žabe – 47, 52, 55, 62-63, 71, 77, 81,  
104, 107, 109  
Ždrelni zubi - 132  
Žioke i žiočice – 38, 50  
Žirafe (Giraffidae) – 42, 50

### Spisak literature:

- Abel, O. 1912. *Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere*. 712 pp. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung Nägele und Dr Sproesser, Stuttgart.
- Barrett, P.M., Evans, D.C., Campione, N.E. 2015. Evolution of dinosaur epidermal structures. *Biol. Lett.* 11: 20150229. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2015.0229>
- Benton, M. J. 2005. *Vertebrate Paleontology*, 3rd edition. 455 pp. Blackwell Science Ltd.
- Carroll, R.L. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. 698 pp. WH Freeman and Company, New York.
- Davis, S. 1987. *The Archaeology of Animals*. 208 pp. New Haven, Yale University Press.
- De Iuliis, G. & Pulerà, D. 2007. *Dissection of Vertebrates – a Laboratory Manual*. 275 pp. Elsevier, Amsterdam et al.
- France, D. L. 2009. *Human and nonhuman bone identification : a colour atlas*. 584 pp. Taylor and Francis Group, Boca Raton.
- Hansen, T. A., Slesnick, I. L. & Miller, D. W. 2006. *Adventures in Palaeontology: 36 Classroom Fossil Activities*. 129 pp. NSTA Press, Arlington.
- Hillson, S. 1999. *Mammal Bones and Teeth: An Introductory Guide to Methods of Identification*. 64 pp. Institute of Archaeology, London.
- Hillson, S. 2005. *Teeth*, 2nd edition. 373 pp. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hirasawa, T. & Kuratani, S. 2015 . Evolution of the vertebrate skeleton: morphology, embryology, and development. *Zool. Lett.*, 1, 2: 1-17.
- Kalezić, M. 1995. *Osnovi morfologije kičmenjaka*, treće izdanje. 365 str. Savremena administracija, Beograd.
- Kardong, K.V. 2012. *Vertebrates. Comparative Anatomy, Function, Evolution*, 6th edition. 794 pp. McGraw Hill, New York.
- Mayor A. 2000. *The First Fossil Hunters: Paleontology in Greek and Roman Times* (Princeton University Press 2000). 361 pp.
- McGonnell, I. M. 2001. The evolution of pectoral girdle. *J. Anat.* 199: 189-194.
- Mitrović, J. & Pavlović, M. 1980. *Paleozoologija*. 869 str. Zavod za regionalnu geologiju i paleontologiju, Beograd.
- Орлов Ю.А. и др. (ур.) 1962. *Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР*. Том 13. Млекопитающие.

- Pavlović, M. *Uporedna morfologija fosilnih organizama (životinjski svet)*. 71 str. Rudarsko-geološki fakultet, Beograd (autorizovana skripta).
- Radović, I. & Petrov, B. 2001. *Raznovrsnost života 1 – struktura i funkcija*. 423 str. Biološki fakultet Beograd i Stylos, Novi Sad, Beograd.
- Reitz, E. & Wing, E. 2001. *Zooarchaeology*. 455 pp. Cambridge University Press, Cambridge.
- Romer, A.S. 1945. *Vertebrate Paleontology*, 2nd edition. 687 pp. University of Chicago Press, Chicago.
- Ryder M. L. 1968. *Animal Bones in Archaeology*. 65 pp. Mammal Society Handbooks, Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh
- Schmid, E. 1972. *Atlas of Animal Bones (Tierknochenatlas)*. 159 pp. Elsevier Publishing Company, New York and Amsterdam.
- Xing, L., McKellar, R.C., Xu, X., Li, G., Bai, M., Scott Persons IV, W., Miyashita, T., Benton, M.J., Zhang, J., Wolfe, A.P., Yi, Q., Tseng, K., Ran, H., Currie, P.J. 2016. A Feathered Dinosaur Tail with Primitive Plumage Trapped in Mid-Cretaceous Amber. *Current Biology* 26: 1-9; doi: 10.1016/j.cub.2016.10.008

## Izvori ilustracija

I – <http://archosaurmusings.wordpress.com/2009/11/24/to-me-%E2%80%93-to-you-directions-and-descriptions/>

II – Hillson, 2005: Teeth

## Poglavlje 1

1a - Stegosaurus - <http://www.digitaljournal.com/science/wicked-time-lapse-museum-rebuilds-stegosaurus-dinosaur-skeleton/article/419025>; b - [https://www.lot-art.com/auction-lots/Vario-Lot-various-Fossil-bones-mammoth-cave-bear-Mammuthus-primigenius-Ursus-spelaeus-2338/14468577-vario\\_variou-31.10-catawiki](https://www.lot-art.com/auction-lots/Vario-Lot-various-Fossil-bones-mammoth-cave-bear-Mammuthus-primigenius-Ursus-spelaeus-2338/14468577-vario_variou-31.10-catawiki)

2 - <http://bytesizebio.net/2009/07/15/distant-homology-and-being-a-little-pregnant/>

3a - <http://animals.mom.me/adaptive-characteristics-dragonfly-8616.html>; b -

<http://www.tomchambers.co.uk/product-category/bird-care/bird-stations/>

4a - <http://modernnotion.com/the-real-life-animal-that-inspired-the-cyclops/>; b - <http://what-when-how.com/dinosaurs/dinosaurs-facts-and-fiction/>

5a - <http://www.medievalists.net/2014/11/fossil-sharks-teeth-medieval-safeguard-poisoning/>; b -

<https://theglyptodon.wordpress.com/2011/07/15/dragon-teeth-fossils-in-chinese-medicine/>

6a -

[https://sr.wikipedia.org/sr/%D0%9D%D0%B8%D0%BA%D0%BE%D0%BB%D0%B0%D1%81\\_%D0%A1%D1%82%D0%B5%D0%BD%D0%BE#/media/File:Niels\\_stensen.png](https://sr.wikipedia.org/sr/%D0%9D%D0%B8%D0%BA%D0%BE%D0%BB%D0%B0%D1%81_%D0%A1%D1%82%D0%B5%D0%BD%D0%BE#/media/File:Niels_stensen.png), b -

<http://www.ucmp.berkeley.edu/history/steno.html>

7a - <https://hiveminer.com/Tags/lindworm>; b -

<https://www.restorationhardware.com/catalog/product/product.jsp?productId=prod2461561>

8 - [https://en.wikipedia.org/wiki/Cabinet\\_of\\_curiosities](https://en.wikipedia.org/wiki/Cabinet_of_curiosities)

9a - <http://historyofgeology.fieldofscience.com/2010/09/fossil-legends-mammoth-as-unicorn.html>; b -

[https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Andrias\\_scheuchzeri\\_5.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Andrias_scheuchzeri_5.jpg)

10a - [https://en.wikipedia.org/wiki/File:Portrait\\_of\\_Baron\\_Georges\\_Cuvier\\_Wellcome\\_L0016365.jpg](https://en.wikipedia.org/wiki/File:Portrait_of_Baron_Georges_Cuvier_Wellcome_L0016365.jpg); b -

<https://teara.govt.nz/en/photograph/45460/richard-owen-with-moa-bones>

11 - <http://friendsofdarwin.com/articles/owen/>

12 - <https://eltamiz.com/elcedazo/wp-content/uploads/2013/05/?C=N;O=D>

13a - <https://allencentre.wikispaces.com/Sponges>; b - <http://www-personal.umich.edu/~wstoddar/archaeocyatha.html>

14a - <https://coral.aims.gov.au/info/structure-skeleton.jsp>; b - <https://www.paleodirect.com/trx-020-rare-undescribed-large-spiny-asaphid-trilobite/>

15 – <http://mkohl1.net/FWshells.html>

16a - <http://www.fossilmuseum.net/EdResources/AmmoImages.htm>; b -

<http://www.bgs.ac.uk/discoveringGeology/time/Fossilfocus/brachiopod.html>

17a - <http://www.nhm.ac.uk/our-science/our-work/origins-evolution-and-futures/echinoderm-research.html>; b - <https://www.geol.umd.edu/~tholtz/G331/lectures/331echin2.html>

18a - <http://palaeo.gly.bris.ac.uk/Palaeofiles/Fossilgroups/Crinoidea/page4.html>; b -

<http://www.fossilmuseum.net/fossils/hemichordata/Phyllograptus-fructicosus/graptolite.htm>

19 - <https://www.dkfindout.com/us/animals-and-nature/fish/fish-skeleton/>

20 - <https://flowvella.com/s/gn1/DEBE40BE-4800-4E36-8B2B-EECBE6DDB9B4>

## Poglavlje 2

1 - [http://higheredbcs.wiley.com/legacy/college/levin/0471697435/chap\\_tut/chaps/chapter12-07.html](http://higheredbcs.wiley.com/legacy/college/levin/0471697435/chap_tut/chaps/chapter12-07.html)

2 – [http://evolution.berkeley.edu/evolibrary/article/O\\_O\\_0/cambrian\\_11](http://evolution.berkeley.edu/evolibrary/article/O_O_0/cambrian_11)

3 - <http://www.vetmed.vt.edu/education/curriculum/vm8054/Labs/Lab7/lab7.htm>

4 - [http://commons.wikimedia.org/wiki/File:412\\_Types\\_of\\_Cartilage-new.jpg](http://commons.wikimedia.org/wiki/File:412_Types_of_Cartilage-new.jpg)

- 5 - <http://www.ucumberlands.edu/academics/biology/faculty/kuss/courses/skeletal%20system/skullLamprey.htm>
- 6a - <http://jubileesportsphysio.com.au/dealing-injuries/dealing-with-a-meniscal-injury-of-the-knee/>; b - <http://www.webmd.com/heart/rib-cage>
- 7 - [http://www.teachpe.com/anatomy/bone\\_structure.php](http://www.teachpe.com/anatomy/bone_structure.php)
- 8 - <http://www.aokainc.com/compact-bone-function-and-structure/>
- 9 - <http://www.lpch.org/DiseaseHealthInfo/HealthLibrary/arthritis/joint.html>
- 10 - <http://www.wikiwand.com/en/Pelvis>
- 11a - <http://www.rci.rutgers.edu/~uzwiak/AnatPhys/APFallLect9.html>; b - [http://www.infovisual.info/03/016\\_en.html](http://www.infovisual.info/03/016_en.html)
- 12 - <http://archosaurmusings.wordpress.com/2009/11/24/to-me-%E2%80%93-to-you-directions-and-descriptions/>
- 13 – knjiga „Teeth“

### **Poglavlje 3**

- 1 - <http://health.howstuffworks.com/skin-care/information/anatomy/skin1.htm>
- 2a - <http://www.ripleys.com/weird/daily-dose-of-weird-wtf-blog/crazy-animals/the-science-of-sea-lampreys/>; b - [http://greatlakesmapping.org/great\\_lake\\_stressors/2/sea-lamprey](http://greatlakesmapping.org/great_lake_stressors/2/sea-lamprey)
- 3 - <http://science.nationalgeographic.com/wallpaper/science/photos/jurassic-period/jurassic-claws/>
- 4 - <http://en.wikipedia.org/wiki/Microraptor>
- 5 - <http://www.poultryhub.org/physiology/body-systems/integumentary-surface-of-the-bird/>
- 6 - <http://askabiologist.asu.edu/explore/feather-biology>
- 7 - <https://gizmodo.com/feathers-on-this-130-million-year-old-fossil-still-cont-1789217974>
- 8 - <http://petrifiedwoodmuseum.org/freezing.htm>
- 9 a - <http://www.telegraph.co.uk/news/uknews/crime/6790269/PLEASE-PIC-Auctioneer-sold-rhino-horn-for-Chinese-aphrodisiac-market.html>; b - <http://plettenbergbaygamerreserve.blogspot.com/2013/07/legalising-rhino-horn-trade-south-africa.html>
- 10 - <http://www.billsbearrugs.com/bison-buffalo-mounts/>
- 11 – Atlas (Schmid)
- 12 – Atlas (Schmidt)
- 13 - <https://www.palaeontologyonline.com/articles/2016/fossil-focus-giraffidae-where-weve-been-and-where-were-going/>
- 14 - <http://www.lifebeforethedinosaurs.com/2012/02/cephalaspis.html>
- 15 - <http://es.dino.wikia.com/wiki/Birkenia>
- 16 - <http://es.prehistrico.wikia.com/wiki/Pteraspis>
- 17 - <http://www.devonianlife.com/Pterichthyodes%202.htm>
- 18a - <http://www.avph.com.br/dunkleosteus.htm>; b - <http://thepoormouth.blogspot.com/2006/11/leviathan.html>
- 19 - <http://www.britannica.com/EBchecked/media/157635/Scales-and-scale-configurations-of-representative-bony-and-cartilaginous-fishes>
- 20a - <http://naturescrusaders.wordpress.com/category/sea-life/>; b - <http://www.esrf.eu/UsersAndScience/Publications/Highlights/2002/SCMatter/SCM5>
- 21 - <http://foto.internetara.com/?a=ankylosaurus&id=157127>
- 22 - <http://www.howitworksdaily.com/history/stegosaurus-anatomy/>
- 23 – foto: Dragana Đurić
- 24 - [http://en.wikipedia.org/wiki/Turtle\\_shell](http://en.wikipedia.org/wiki/Turtle_shell)
- 25 - [http://courses.washington.edu/chordate/453photos/skin\\_photos/special\\_integument2.htm](http://courses.washington.edu/chordate/453photos/skin_photos/special_integument2.htm)
- 26a - <http://en.wikipedia.org/wiki/Glyptodon>; b - <http://www.prehistoricstore.com/item.php?item=1600>

## **Poglavlje 4**

- 1 – Raznovrsnost žvota
- 2 - [http://www.eplantscience.com/index/general\\_zoology/the\\_chordates.php](http://www.eplantscience.com/index/general_zoology/the_chordates.php)
- 3 - <http://www.mun.ca/biology/scarr/Urochordata.html>
- 4 - <http://people.eku.edu/ritchisong/342notes2.htm>
- 5 - [http://dinosaurrenaissance.blogspot.com/2013\\_05\\_01\\_archive.html](http://dinosaurrenaissance.blogspot.com/2013_05_01_archive.html)
- 6 - <http://www.earthlife.net/fish/skeleton.html>
- 7 - <http://people.eku.edu/ritchisong/342skellab.htm>
- 8 - <http://faculty.nmu.edu/jileonar/roundgobyID/>
- 9 - <http://faculty.nmu.edu/jileonar/roundgobyID/>
- 10 - [http://www.ibri.org/Books/Pun\\_Evolution/Chapter2/2.5.htm](http://www.ibri.org/Books/Pun_Evolution/Chapter2/2.5.htm)
- 11 - [http://webs.wofford.edu/davisgr/bio342/frog\\_skeleton.htm](http://webs.wofford.edu/davisgr/bio342/frog_skeleton.htm)
- 12 - <http://anatomiasinful.bligoo.com/content/view/588925/Columna-Vertebral.html>
- 13 - <http://people.eku.edu/ritchisong/342notes2.htm>
- 14a - <http://www.informatics.jax.org/cookbook/figures/figure32.shtml>; b - <http://www.exploringnature.org/db/detail.php?dbID=24&detID=29>
- 15 - <http://www.spineuniverse.com/anatomy/vertebral-column>
- 16 - <http://campus.murraystate.edu/academic/faculty/tderting/anatomyatlas/boonewhitenecturusatlas.htm>
- 17 - <http://paoloviscardi.com/tag/snake-skeleton/>
- 18 - <https://www.amnh.org/exhibitions/permanent-exhibitions/fossil-halls/hall-of-primitive-mammals/dimetrodon>
- 19 - [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Tanystropheus\\_longobardicus\\_4.JPG](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Tanystropheus_longobardicus_4.JPG)
- 20 - [http://campus.murraystate.edu/academic/faculty/tderting/anatomyatlas/murray/New\\_Folder/axial.htm](http://campus.murraystate.edu/academic/faculty/tderting/anatomyatlas/murray/New_Folder/axial.htm)
- 21 - [http://campus.murraystate.edu/academic/faculty/tderting/anatomyatlas/murray/New\\_Folder/axial.htm](http://campus.murraystate.edu/academic/faculty/tderting/anatomyatlas/murray/New_Folder/axial.htm)
- 22 - <http://projectbeak.org/adaptations/skeletal.htm>
- 23 - <http://logiudice.cos.ucf.edu/zoo3713/CVA%20Atlas/Osteology%20Labelled%20Illustration/Cat%20Osteology/>
- 24 - <http://people.eku.edu/ritchisong/342notes2.htm>
- 25a - <http://www.pray40.com/anatomy-of-the-sternum/>; b - <http://en.wikipedia.org/wiki/Sternum>

## **Poglavlje 5**

- 1 - <http://www.urweltmuseum.de/en/fossils/gallery-of-unique-fossils/>
- 2 - [http://www.gma.org/fogm/Petromyzon\\_marinus.htm](http://www.gma.org/fogm/Petromyzon_marinus.htm); <http://www.earthlife.net/fish/fins.html>
- 3 - <http://www.fsbio-hannover.de/oftheweek/adipose.htm>
- 4 - [http://en.wikipedia.org/wiki/Fish\\_anatomy](http://en.wikipedia.org/wiki/Fish_anatomy)
- 5 - <http://www.aquariumadvice.com/forums/f12/cool-fish-nobody-has-heard-about-before-283169.html>
- 6 – Raznovrsnost žvota
- 7 - <http://lamar.colostate.edu/~lctodd/scapula.htm>
- 8 - [http://openi.nlm.nih.gov/detailedresult.php?img=3186808\\_pbio.1001168.g001&req=4](http://openi.nlm.nih.gov/detailedresult.php?img=3186808_pbio.1001168.g001&req=4)
- 9 - <http://www.uta.edu/faculty/shreyas/labnotes%201.htm>
- 10 - <http://www.katzenzeitung.eu/en/Anatomy/Skeleton/>
- 11 - <http://www.sciencehelpdesk.com/unit/bg4/4>
- 12 - <http://inside107and109.blogspot.com/2014/10/telling-pelves-apart.html>

## **Poglavlje 6**

- 1 - <http://petsbunch.com/different-kinds-of-fish-2.html>
- 2 - <http://palaeos.com/vertebrates/cephalaspidomorphi/osteostraci.html>
- 3 - <https://kahless28.deviantart.com/art/Bothriolepis-151740598>
- 4 - <http://users.atw.hu/fishindex/fossilzia%20taxa/acanthodii/acanthodii.htm>



- 5 - <http://people.eku.edu/ritchisong/342notes5.htm>
- 6 - <https://www.seafoodwatch.org/seafood-recommendations/groups/tuna/overview>
- 7 - <https://www.nwf.org/Educational-Resources/Wildlife-Guide/Fish/Flying-Fish>
- 8 - <https://eatlas.org.au/content/relationship-between-corals-and-fishes-great-barrier-reef>
- 9 - <https://www.niwa.co.nz/news/summer-series-5-is-it-a-fish-is-it-a-bird--its-an-eagle-ray>
- 10 - <https://www.express.hr/znanost/otkrili-nisu-nas-iz-mora-na-kopno-izvukle-noge-nego-vid-9502>
- 11 - [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Tiktaalik\\_roseae\\_life\\_restor.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Tiktaalik_roseae_life_restor.jpg)
- 12 - <https://www.studyblue.com/notes/note/n/mt2-postcranial-skeleton-pt2-appendicular-skeleton/deck/5499428>
- 13 - <http://www2.nau.edu/~gaud/bio372/class/extinction/olsen10.htm>
- 14 - <http://www.geol.umd.edu/~jmerck/bsci392/lecture11/lecture11.html>
- 15 - <https://evodevogeno.wordpress.com/2010/05/24/regulatory-divergence-modifies-limb-length-between-mammals/>
- 16 - <http://www.mhhe.com/biosci/genbio/maderbiology7/student/olc/chap35-outline.mhtml>
- 17 - <http://en.academic.ru/dic.nsf/enwiki/18682>
- 18 - <http://www.sporepedia2.com/t15857-therizinosaurus-cp>
- 19 - <http://mygeologypage.ucdavis.edu/cowen/historyoflife/ch14images.html>
- 20 - <http://www.dragoart.com/tuts/6275/1/1/how-to-draw-dolphins.htm>
- 21 - [http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Whale\\_skeleton.png](http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Whale_skeleton.png)
- 22 a - <http://becuo.com/snake-skeleton>; b - <http://paoloviscardi.com/2010/04/>
- 23 - <http://www.ornithopter.org/birdflight/wings.shtml>
- 24 - <http://people.eku.edu/ritchisong/skeleton.html>
- 25 - [http://en.wikipedia.org/wiki/Bird\\_feet\\_and\\_legs](http://en.wikipedia.org/wiki/Bird_feet_and_legs)
- 26 - [http://courses.washington.edu/chordate/453photos/skeleton\\_photos/amniote\\_skeleton\\_photos.htm](http://courses.washington.edu/chordate/453photos/skeleton_photos/amniote_skeleton_photos.htm)
- 27 - [http://www.skullsunlimited.com/record\\_species.php?id=2848](http://www.skullsunlimited.com/record_species.php?id=2848)
- 28 - <http://www.bigfootencounters.com/images/primatefeet.htm>, Šake - <https://www.quora.com/What-would-most-likely-happen-if-cats-and-dogs-grow-to-develop-opposable-thumbs>
- 29 - <http://www.britannica.com/EBchecked/topic/275670/human-evolution/250601/Increasing-brain-size>
- 30 - <http://www.freenatureimages.eu/animals/Mammalia,%20Zoogdieren,%20Mammals/Talpa%20europaea,%20Mole/index.html#Talpa%20europaea%205%2C%20Mol%2C%20Saxifraga-Rudmer%20Zwerver.jpg>
- 31 - <http://mcsd-ws.mcbarons.manheimcentral.org/~williamst/Frog/frog.htm>
- 32a - <http://marshaluhs.deviantart.com/art/Kangaroo-Overlay-Skeleton-189229176> ; b - <http://svpow.com/2009/11/06/things-to-make-and-do-part-3b-wallaby-feet/>
- 33 – Osnovy paleontologii
- 34 - [http://www.ponybox.com/news\\_details.php?title=your-horse-from-the-ground-up-the-hindquarters&id=2415](http://www.ponybox.com/news_details.php?title=your-horse-from-the-ground-up-the-hindquarters&id=2415)

## **Poglavlje 7**

- 1 - <http://www.ucumberlands.edu/academics/biology/faculty/kuss/courses/skeletal%20system/skullChondrichthyes.htm>
- 2 - <http://www.ucumberlands.edu/academics/biology/faculty/kuss/courses/skeletal%20system/skullLamprey.htm>
- 3 - <http://www.geol.umd.edu/~jmerck/honr219d/notes/11.html>
- 4 - <http://quizlet.com/27650589/exam-2-pictures-flash-cards/>
- 5 - [http://campus.murraystate.edu/academic/faculty/tderting/cva\\_atlases/shark\\_skeleton/page3.htm](http://campus.murraystate.edu/academic/faculty/tderting/cva_atlases/shark_skeleton/page3.htm)

- 6 - <http://www.ucumberlands.edu/academics/biology/faculty/kuss/courses/skeletal%20system/skullChondrichthyes.htm>
- 7 - <http://palaeos.com/vertebrates/sarcopterygii/osteolepiformes.html> 7a - <http://www.earthlife.net/fish/skeleton.html>
- 8 - <http://people.eku.edu/ritchisong/342notes4.htm>
- 9 - <http://www.hiltonpond.org/ThisWeek030301.html>
- 10 - <http://www.ucumberlands.edu/academics/biology/faculty/kuss/courses/skeletal%20system/skullChondrichthyes.htm>
- 11 - 1 - <http://palaeos.com/vertebrates/lissamphibia/lissamphibia.html>
- 12 - [http://tolweb.org/Temnospondyli\\_\(Parotosaurus\)](http://tolweb.org/Temnospondyli_(Parotosaurus))
- 13 - <http://www.britannica.com/EBchecked/topic/578231/Synapsida>
- 14 - <http://www.skullsite.co.uk/Turtle/turtle.htm>
- 15 - <http://becuo.com/snake-skull-anatomy>
- 16 - <http://www.lvmnh.org/6.html>
- 17 - <http://www.ucmp.berkeley.edu/taxa/verts/archosaurs/archosauria.php>
- 18 - <http://www.thestudentroom.co.uk/showthread.php?t=748686&page=70>
- 19 - <http://pixgood.com/bird-skull-diagram.html>
- 20 - [http://memespp.com/different-bird-beaks/www.exploringnature.org\\*graphics\\*matching\\_bird\\_beaks72.jpg/eliteasphaltinc.ca\\*ssfm\\*differentbirdbeaks/](http://memespp.com/different-bird-beaks/www.exploringnature.org*graphics*matching_bird_beaks72.jpg/eliteasphaltinc.ca*ssfm*differentbirdbeaks/)
- 21 - <http://www.deanza.fhda.edu/faculty/mccauley/6a-labs-skulls-01.htm>
- 22 - <http://www.newscientist.com/article/mg21028083.700-hear-my-chewin-how-jawbones-evolved-into-ear-bones.html#.VJ7kSeABA>
- 23 - <http://www.studyblue.com/notes/note/n/zoo-3713-study-guide-2013-14-motta/deck/9571779>

## **Poglavlje 8**

- 1 - <http://levitanyjludovick.blogspot.com/2010/06/tooth-diagram.html>
- 2 - <http://www.ucumberlands.edu/academics/biology/faculty/kuss/courses/Digestive%20system/TeethOf%20Vertebrates.htm>
- 3 - <http://www.ucumberlands.edu/academics/biology/faculty/kuss/courses/Digestive%20system/TeethOf%20Vertebrates.htm>
- 4 - <https://daniellesdives.wordpress.com/2012/05/25/shark-teeth-101-beach-hunting-tips/>
- 5 - <http://www.clas.ufl.edu/users/pciesiel/gly3603c/fossils.html>
- 6 - [https://www.flickr.com/photos/the\\_fossil\\_store/4400872305/](https://www.flickr.com/photos/the_fossil_store/4400872305/)
- 7 - <http://www.athenapub.com/aria1/>
- 8 - <https://croftss.wordpress.com/placodont-tooth-morphology/>
- 9 - <https://www.fossilera.com/pages/spinosaurus>
- 10 - <https://www.weekendnotes.co.uk/dinosaur-isle-museum/>
- 11 - [https://streaming.wcp.muohio.edu/groups/ecologicalrestoration2012/wiki/0740b/IC1\\_wetland\\_restoration.html](https://streaming.wcp.muohio.edu/groups/ecologicalrestoration2012/wiki/0740b/IC1_wetland_restoration.html)
- 12 - [https://en.wikipedia.org/wiki/Molar\\_\(tooth\)](https://en.wikipedia.org/wiki/Molar_(tooth))
- 13 - <http://ib.berkeley.edu/courses/ib173/lectures/lecture4/lecture4.html>
- 14 - <http://www.cell.com/trends/ecology-evolution/fulltext/S0169-5347%2897%2901273-1>
- 15 - <http://imgkid.com/parahippus-leonensis.shtml>
- 16 - [http://www.tanlam.com/science/botany\\_zoology/zoology\\_Sem2/zooQ2/16zomammal.htm](http://www.tanlam.com/science/botany_zoology/zoology_Sem2/zooQ2/16zomammal.htm)

17 - <http://www.tarpits.org/blog>; b - <http://users.monash.edu.au/~arevans/research.html>  
18a - <http://paleobiol.geoscienceworld.org/content/34/1/46.abstract>; b - <http://palaeo-electronica.org/content/2013/180-385/520-gliridae-from-anatolia-figures>  
19a - <http://www.thinklikeahorse.org/index-5.html>; b -  
<http://www.thefossilforum.com/index.php?gallery/image/3527-three-toed-horse/>  
20a - <https://www.bonhams.com/auctions/17517/lot/16/>; b -  
<http://www.primitivepast.com/product/romanian-fossil-cave-bear-molar>  
21 - [http://www.wtamu.edu/~rmatlack/Mammalogy/puma\\_concolor\\_skull.htm](http://www.wtamu.edu/~rmatlack/Mammalogy/puma_concolor_skull.htm)

## **Poglavlje 9**

1 - <https://www.etsy.com/listing/161624284/x2-large-beaver-humerus-bones-grade-a>  
2 - <http://becuo.com/humerus-bone-quiz>  
3a - <http://www.flmnh.ufl.edu/vertpaleo/fossil/species/smilodonfatalis.htm> (Smilodon fatalis); b -  
[http://vettech.sheridancollege.ca/dog\\_forelimb.html](http://vettech.sheridancollege.ca/dog_forelimb.html)  
4 - <http://lamar.colostate.edu/~lctodd/radius.htm>  
5a - <http://ittcs.wordpress.com/2010/10/15/notes-on-anatomy-and-physiology-the-elbow-forearm-complex/>; b - <http://www.midwestcentral.org/Page/414>  
6 - <http://www.britannica.com/EBchecked/media/138389/Carpal-bones-of-a-primitive-humanoid-and-a-human>  
7 - [http://www.ganfyd.org/index.php?title=Carpal\\_bones](http://www.ganfyd.org/index.php?title=Carpal_bones)  
8 - <http://universe-review.ca/R10-19-animals10.htm>  
9 - <https://www.studyblue.com/notes/note/n/thigh-osteology/deck/11158673>  
10 - <http://lamar.colostate.edu/~lctodd/tibiata.htm>  
11 – Schmidt Atlas  
12 - <http://lamar.colostate.edu/~lctodd/text.htm>  
13 - <https://www.studyblue.com/notes/note/n/week-5-appendicular-skeleton/deck/5518524>  
14 - <http://www.ebay.com/itm/B-J-F-CAVE-BEAR-Paw-belonging-to-Ursus-spelaeus-Large-/380610493508>  
15 -  
[http://en.wikisource.org/wiki/Popular\\_Science\\_Monthly/Volume\\_52/January\\_1898/Feet\\_and\\_Hands\\_I](http://en.wikisource.org/wiki/Popular_Science_Monthly/Volume_52/January_1898/Feet_and_Hands_I)  
16 – Schmidt Atlas