

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie (B-BI)



Kateřina Hejná

Evoluce mozečku u obratlovců

Evolution of the cerebellum in vertebrates

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Pavel Němec, Ph.D.

Praha, 2024

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala mému školiteli, Mgr. Pavlu Němcovi, Ph.D. a mé konzultantce, Mgr. Kristíně Kverkové, Ph.D., za užitečné a věcné rady, trpělivost, přátelský přístup a čas, který mi věnovali při psaní této práce. Dále bych chtěla poděkovat mé rodině a přátelům, kteří mě po celou dobu psaní této práce drželi nad vodou a byli mi velkou oporou.

Děkuji.

Prohlášení autora

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 2. srpna 2024

Kateřina Hejná

Abstrakt

Evoluce mozečku u obratlovců (Vertebrata) představuje fascinující oblast výzkumu, která se zaměřuje na porozumění tomu, jak se mozeček vyvíjel, jak se měnil jeho tvar, velikost a funkční role u různých skupin obratlovců v reakci na jejich životní prostředí, behaviorální potřeby a adaptace. Mozeček je důležitou strukturou centrálního nervového systému, a významně přispívá k senzomotorické integraci, která je nezbytná pro koordinované a přesné pohyby, motorické učení a korekci motorických chyb. Kromě své známé role v motorice, přibývá v posledních letech informací o jeho klíčovém významu, ve vyšších kognitivních funkcích, jako jsou pracovní paměť, emoce a jazyk. Přestože mozeček vykazuje obrovskou rozmanitost v morfologii a funkci mezi jednotlivými skupinami obratlovců, základní principy jeho stavby a zpracování informace jsou v podstatě konzervativní. S výjimkou bezčelistnatců vykazuje mozečková kůra třívrstvé uspořádání, které je až na výjimky u všech skupin obratlovců vysoce stereotypní. Zatímco u ptáků a savců se mozečková kůra výrazně zvětšila a zvrásnila, což s sebou přineslo i nové funkce, u jiných obratlovců, jako jsou například plazi nebo obojživelníci, zůstává mozeček malý a jeho struktura jednodušší. Cílem této literární rešerše je shrnout současné znalosti o struktuře, funkci a spojích mozečku napříč jednotlivými skupinami obratlovců.

Klíčová slova: Evoluce, funkce, konektivita, mozeček, obratlovci

Abstract

The evolution of the cerebellum in vertebrates (Vertebrata) represents a fascinating area of research that focuses on understanding how the cerebellum evolved, how its shape, size and function changed in different groups of vertebrates in response to their environment, behavioral needs and adaptations. The cerebellum is an important structure of the central nervous system that, contributes significantly to sensorimotor integration, which is necessary for coordinated and precise movements, motor learning and correction of motor errors. In addition to its known role in motor skills, a growing body of evidence indicates its importance in higher cognitive functions such as working memory, emotion and language. Although the cerebellum shows enormous diversity in morphology and function across vertebrate lineages, the basic principles of its organization and information processing are essentially conservative. With the exception of jawless vertebrates, the cerebellar cortex exhibits a three-layered arrangement that is, with a few exceptions, highly stereotyped in all groups of vertebrates. In birds and mammals, the cerebellar cortex is highly gyrified (foliated). In other vertebrates, such as amphibians or reptiles, the cerebellum remains small and simply structured. The aim of this bachelor's thesis is to summarize current knowledge about the structure, function and connections in the cerebellum across vertebrates.

Keywords: Evolution, function, connectivity, cerebellum, vertebrates

Obsah

1 Úvod	1
2 Principy zpracování informace v mozečku	3
3 Kruhoústí (Cyclostomata)	4
4 Paryby (Chondrichtyes)	5
5 Paprskoploutvé ryby (Actinopterygii)	8
5.1 Rypounovití (Mormyridae).....	10
6 Dvojdyšné ryby (Dipnoi)	12
7 Latimérie (Actinistia)	13
8 Obojživelníci (Amphibia)	13
8.1 Ocasatí (Caudata)	14
8.2 Žáby (Anura).....	14
9 Plazi (Reptilia)	16
9.1 Ptáci (Aves).....	18
10 Savci (Mammalia)	21
11 Role mozečku v kognitivních funkcích	25
12 Závěr	26
Citovaná literatura	27

Seznam zkratek

BO *bulbus olfactorius*

CC *corpus cerebelli*

ELL elektrosenzorický lalok postranní čáry
(z angl. electrosensory lateral line lobe)

ESL elektrosenzorický lalok

Hyp hypofýza

LI *lobus inferior*

MON mediální oktavolaterální jádro

SV *saccus vasculosus*

Tel *telencephalon*

TO *tectum opticum*

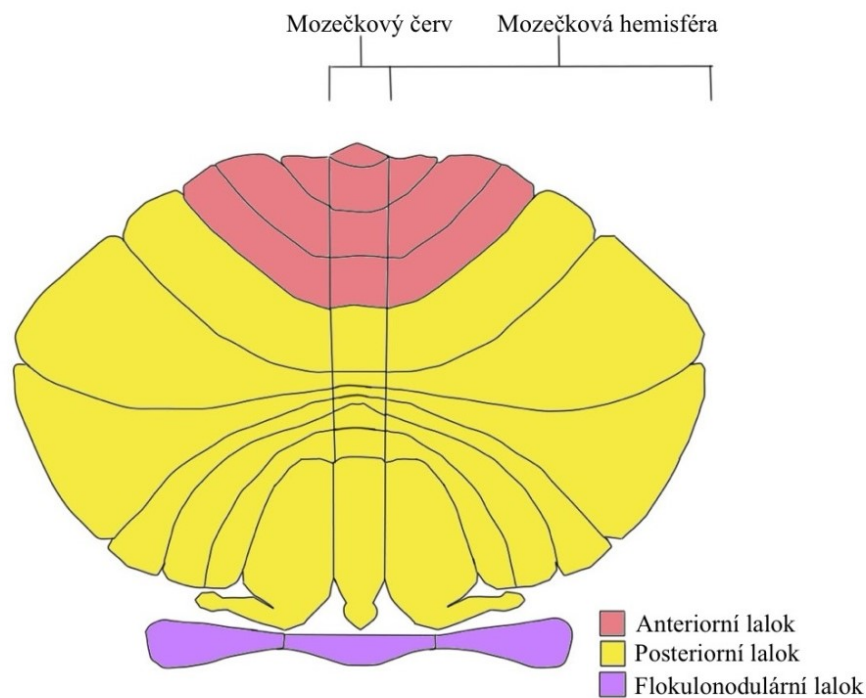
1 Úvod

Mozek (*cerebrum*) je hlavní orgán centrální nervové soustavy. Je složitým a vysoce specializovaným centrem, které řídí a koordinuje všechny naše fyziologické a kognitivní procesy. Skládá se z několika částí, které mají specifické funkce a na různých úrovních mezi sebou spolupracují. Na základě formování neurální trubice během embryonálního vývoje můžeme mozek rozdělit na tři hlavní oddíly: přední mozek (*prosencephalon*), který se skládá z koncového mozku (*telencephalon*) a mezimozku (*diencephalon*), střední mozek (*mesencephalon*) a zadní mozek (*rhombencephalon*), jenž se dále vyvíjí v prodlouženou míchu (*myelencephalon*) a mozeček (*metencephalon*) – ten se člení u savců na Varolův most a vlastní mozeček. Následující odstavec bude věnován morfológické stavbě savčího mozečku podle (Petrovický, 2001).

Mozeček savců (*cerebellum*) se nachází na dorzální straně mozkového kmene, ke kterému je připojen prostřednictvím tří *pedunculli cerebellares*. Na přední plochu mozečku přiléhá zadní plocha týlních laloků mozkových hemisfér. Mezi mozečkem a těmito týlními laloky je v lebce zasunuta duplikatura tvrdé pleny mozkové (*tentorium cerebelli*). Spodní plocha mozečku tvoří strop IV. mozkové komory. Mozeček má stejně jako koncový mozek vrstevnatou strukturu. Na jeho povrchu se nachází mozečková kůra (*cortex cerebelli*), u níž rozlišujeme tři vrstvy: svrchní *stratum moleculare*, střední vrstvu *stratum gangliosum* a nejhlubší vrstvu *stratum granulare*. Mozečková kůra je tvořena šedou hmotou mozkovou, obsahující těla neuronů a množství nervových vláken. Šedá hmota tvoří již zmíněnou kůru mozečku, ale nalezneme ji také v centru, kde nahloučené neurony tvoří jádra (*nuclei*). Kůra mozečku je silně zvrásněná a složená do hlubokých transverzálních řas (*folia cerebelli*). Uvnitř mozečku se nachází bílá hmota (*substantia medullaris*), která vyplňuje prostor mezi kůrou mozečku a jádry (Petrovický, 2001).

Mozeček na základě funkcí rozlišujeme na vestibulocerebellum, spinocerebellum a pontocerebellum (Petrovický, 2001). Vestibulocerebellum je spojeno s vestibulárním systémem. Tvoří jej nejzadnější část mozečku (*flocculus*, *nodulus* a *uvula*). Má hlavní vstup z vestibulárního jádra a moduluje aktivitu motorických jader inervujících šijové a okohybné svaly. Tato část mozečku se podílí na kontrole polohy a pohybů hlavy a zachování směru pohledu při současném pohybu očí a hlavy. Spinocerebellum je propojeno s míchou. Jeho funkcí je udržování polohy a kontrola svalového napětí. Nachází se v předním laloku, ve *vermis* a paravermálních oblastech. Pontocerebellum je spojeno s mozkovou kůrou pomocí

kortiko-ponto-cerebelárních vláken. Koordinuje jemné a cílené pohyby, jejich rychlost a sílu. Pontocerebellum se nachází v laterálních oblastech hemisfér zadního laloku.



Obrázek 1: **Schématické znázornění vývojové klasifikace mozečku**

Fialově je vyobrazen flokulonodulární lalok a zároveň vestibulocerebellum. Žlutou barvou je znázorněn posteriovní lalok a červená barva odpovídá anteriornímu laloku. Také je zde vyznačený mozečkový červ, neboli *vermis*, který odpovídá spinocerebellu a mozečkové hemisféry, odpovídající pontocerebellu (upraveno podle Schmahmann, 2019).

Mozeček se skládá ze tří laloků (anteriorního, posteriovního a flokulonodulárního, znázorněno na obrázku č. 1), dále ho můžeme rozlišit na tři cerebelární zóny – střední *vermis cerebelli*, přiléhající paravermální oblast (*pars paravermalis*) a laterální část hemisféry. Mediální část mozečku (*vermis* a paravermální oblast) je zodpovědná například za koordinaci pohybu a udržování rovnováhy, zastává tedy hlavně motorické funkce, propriorepcepci a také mnohé autonomní funkce. Vnitřní obvody mozečku umožňují efektivní integraci sensorických vstupů a kontrolu motorických výstupů. Existence četných propojení s bazálními ganglii, koncovým mozkiem, mozkovým kmenem a míchou umožňuje bleskové předávání informací a následné mimovolné reakce (D'Angelo, 2018). Laterální části hemisfér, recipročně spojené s mnohými oblastmi mozkové kůry, včetně kůry prefrontální, parietální a temporální, jsou místem integrace informací z různých oblastí kůry a hrají významnou roli v

mnoha kognitivních funkcích (Glickstein a kol., 2011; Schmahmann a kol., 2019; Smaers a kol., 2018; Sokolov a kol., 2017; Strick a kol., 2009). Recentní funkční studie však dokládají, že výše zmíněné funkční členění je do značné míry zjednodušené a jednotlivé funkční domény mozečku neodpovídají jednotlivým lalokům či nijak dobře makroskopicky identifikovatelným oblastem mozečku (King a kol., 2019).

Mozeček má značně konzervativní vnitřní strukturu, především stavbu kůry a vnitřní spoje. Rovněž základní principy zpracování informace v mozečku jsou v podstatě stejné u všech čelistnatých obratlovců (viz např. Carey, 2024; Raymond & Medina, 2018). Mozeček se ale napříč skupinami obratlovců velmi liší svou velikostí a mírou kompartmentalizace (Heuer a kol., 2023; Yopak a kol., 2017). Konkrétní morfologie, spoje s koncovým mozkiem a rozsah specializace mozečku se mohou lišit v závislosti na životním stylu, potřebách a adaptacích dané skupiny obratlovců.

Cílem této literární rešerše je shrnout současné znalosti o struktuře, funkci a spojích mozečku napříč jednotlivými skupinami obratlovců.

2 Principy zpracování informace v mozečku

Mozeček, hraje zásadní roli ve zpracování informací nezbytných pro koordinaci pohybů, motorické učení a korekci motorických chyb (Carey, 2024; Manto a kol., 2012). Největšími neurony mozečku jsou Purkyňovy buňky, které objevil a pojmenoval Jan Evangelista Purkyně (Glickstein a kol., 2009). Tyto buňky představují nejvýraznější cytoarchitektonický rys mozečku. Tvoří vrstvu Purkyňových buněk, jejichž dendrity vytvářejí v molekulární vrstvě rozsáhlé dendritické stromy kolmé na folia mozečku (Yopak a kol., 2017). Vzhledem k tomu, že Purkyňovy buňky jsou GABAergní, je výstup z kůry mozečku inhibiční (Ito, 2002; Nieuwenhuys a kol., 1998). Purkyňovy buňky jsou jedinými výstupními buňkami mozečkové kůry (s výjimkou paprskoploutvých ryb, viz. níže v kapitole o rybách) (Yopak a kol., 2017). Inervují hluboko uložená jádra mozečku, která své projekce vysílají do thalamu (Glickstein a kol., 2011). Purkyňovy buňky mají dva hlavní vstupy (Striedter & Northcutt, 2019).

Prvním z nich jsou malé granulární buňky, obecně považované za nejpočetnější typ neuronů v mozku. Axony granulárních buněk stoupají směrem k povrchu mozečku do molekulární vrstvy, kde se rozdvíjejí do větví ve tvaru písmene T. Tyto axony se nazývají paralelní vlákna, protože jsou rovnoběžné s dlouhou osou mozečkových folií. Granulární buňky na dendritech Purkyňových buněk vytvářejí vždy jednu synapsi, každá Purkyňova buňka však integruje vstupy z mnoha granulárních buněk (Yopak a kol., 2017). Axony z

různých neuronů mozkového kmene, pontu a míchy se projikují do granulární vrstvy jako mechová vlákna (Prati a kol., 2024). Granulární buňky přijímají informace z různých částí mozku prostřednictvím mechových vláken, která jsou zakončena velkou synapsí, v níž se nachází aktivní zóny pro výlev acetylcholinu nebo glutamátu (Prati a kol., 2024).

Druhým hlavním vstupem Purkyňových buněk jsou neurony dolního olivárního jádra (*nucleus olivaris inferior*). Jednotlivé neurony olivárního jádra vysílají k Purkyňovým buňkám své axony, tzv. šplhavá vlákna, která oplétají jejich dendrity jako liána a tvoří zde mnoho synapsí (Apps & Hawkes, 2009). Tento vstup pravděpodobně přenáší informace o rozdílu mezi povelům k akci a aktuálním stavem pohybového nebo kognitivního systému, což signalizuje chybné nastavení plánované činnosti (Ito, 1984).

Pokud se na Purkyňově buňce opakovaně sejde akční potenciál ze šplhavého a paralelního vlákna, dojde prostřednictvím tzv. dlouhodobé deprese k oslabení dané synapse s granulární buňkou (Sokolov a kol., 2017). Podstatné je, že tento jev postihne jen ty granulární buňky, které byly aktivní těsně předtím, než k Purkyňově buňce dorazil signál o chybě. Tato schopnost mozečku přizpůsobovat se prostřednictvím učení na základě metody pokus–omyl, je podstatou dopředné kontroly senzomotorických, ale také kognitivních funkcí (Ito, 1984).

Na závěr je důležité zmínit, že cytoarchitektura a spojení v mozečkovém okruhu jsou velmi konzervativní, přestože existují určité rozdíly (Butler & Hodos, 2005; Voogd & Glickstein, 1998).

3 Kruhoústí (Cyclostomata)

U recentních bezčelistnatých obratlovců, sliznatek (Myxini) a mihulí (Hyperoartia) se mozek dělí na přední, střední a zadní mozek, přičemž každý z těchto celků se dělí ještě do dalších vedlejších částí, které se následně vyskytují také u čelistnatých obratlovců. Výjimku zde tvoří mozeček, který u dospělých mihulí a sliznatek nelze identifikovat (Striedter & Northcutt, 2019), nemají tedy mozeček v pravém slova smyslu.

Mihule mají neúplně vyvinutý, rudimentární, mozeček s granulárními buňkami typickými pro pravý mozeček, ale chybí jim Purkyňovy buňky a hluboká mozečková jádra (Lannoo & Hawkes, 1997; Wicht, 1996). Jejich velké neurony podobné Purkyňovým buňkám pravého mozečku, jsou excitační, nikoli inhibiční (GABAergní) a zjevně s nimi nejsou homologické. Na základě této nepřítomnosti inhibičních Purkyňových buněk se tyto oblasti označují jako struktury podobné mozečku (*cerebellum-like structures*). Mezi mozečkem a strukturami podobnými mozečku existují i další rozdíly, například způsob uspořádání inhibičních

interneuronů (Devor, 2000). Granulární buňky mihulí tvořící "mozečkový val", jsou homologní pouze se strukturami podobnými mozečku jiných ryb, nikoli s vlastním mozečkem (Striedter & Northcutt, 2019).

Všichni čelistnatí obratlovci mají jak struktury podobné mozečku, tak pravý mozeček, ve kterém se nachází granulární i Purkyňovy buňky. Mezi struktury podobné mozečku patří například dorzální oktavolaterální jádro mnoha vodních obratlovců, kteří mají elektrosenzorický systém, mediální oktavolaterální jádro většiny vodních obratlovců, elektrosenzorický lalok postranní čáry u elektroreceptivních kostnatých ryb, svrchní vrstva optického tekta u paprskoploutvých ryb, rostrolaterální jádro thalamu některých skupin kostnatých ryb a dorzální kochleární jádro všech savců, kromě ptakořitných (Monotremata) (Bell, 2002; Devor, 2000). Vzhledem k těmto poznatkům se můžeme domnívat, že struktury podobné mozečku se vyvinuly současně s původem obratlovců, a že pravý mozeček je inovací až čelistnatců (Gnathostomata) (Striedter & Northcutt, 2019).

Přestože se takto liší v zapojení, zastávají struktury podobné mozečku, alespoň u nesavčích modelů stejnou funkci jako pravý mozeček: odečítají smyslové vjemy generované pohybem vlastního těla (Striedter & Northcutt, 2019). Tyto struktury podobné mozečku často zastávají role v koordinaci, motorické kontrole, ale i ve vnímání smyslových podnětů (Bell, 2002; Striedter & Northcutt, 2019).

4 Paryby (Chondrichthyes)

Paryby jsou převážně mořští, vzácně sladkovodní čelistnatci s chrupavčitou kostrou, která je zvápenatělá. Třída zahrnuje žraloky (Selachii) a rejnoky (Batoidea), kteří tvoří dvě podskupiny příčnoústých ryb, a také nepočetnou skupinu chimér (Holocephali) (Schnetz a kol., 2024).

První doklad o vzniku mozečku v evoluci je právě u paryb (Yopak a kol., 2017). V rané fázi vývoje se mozeček paryb skládá z jednoduché deskovité struktury, podobné rudimentárnímu mozečku dospělé mihule, ale jeho forma se postupně mění a stává se komplexnějším (Nieuwenhuys a kol., 1998). Ve srovnání s ostatními čelistnatými obratlovci je mozeček paryb velmi vyvinutý a má stejné buněčné a organizační rysy jako jiné skupiny obratlovců, včetně savců (Montgomery a kol., 2012). Velký a složitě stavěný mozeček se vyvinul nezávisle u několika skupin paryb (Yopak a kol., 2017).

Mezi různými druhy a skupinami paryb existují značné rozdíly ve větší formě mozečku, míře zvrásnění, relativní velikosti, a dokonce symetrii *corpus cerebelli* (Lisney a kol., 2008;

Sato a kol., 1983; Yopak a kol., 2017). Tyto rozdíly souvisí jak s fylogenezí, tak s jejich s ekologií. Bazální odvětvené skupiny mají menší mozky, menší a méně zvrásněné mozečky (Yopak a kol., 2007). U paryb podobně jako u savců se hlavní oblasti mozku, které jsou spojené s behaviorální a motorickou funkcí (např. *telencephalon* a *cerebellum*), neúměrně zvětšují s rostoucí velikostí mozku, zatímco ty oblasti, které obsahují primární senzory a motorická centra nikoliv (Yopak a kol., 2010). Větší relativní velikosti mozku koreluje s prostředím, životním stylem a kognitivními schopnostmi prakticky u všech skupin obratlovců (Pollen a kol., 2007), včetně žraloků (Yopak & Frank, 2009), rejnoků (Lisney a kol., 2008) a chimér (Yopak & Montgomery, 2008). U paryb se na relativním zvětšení mozku výrazně podílí mozeček a mozečku podobné struktury prodloužené míchy. Velké a silně zvrásněné mozečky jsou dokumentovány u druhů s velkým tělem, které tráví většinu času ve složitých biotopech, jako jsou korálové útesy nebo otevřená oceánská stanoviště. Kam patří například žralouni (Carcharhiniformes), obrouni (Lamniformes) kladivounovití (Sphyrnidae) (Yopak a kol., 2007; Yopak & Frank, 2009), trnuchy (Dasyatidae), a manty (Myliobatoidei) (Ari, 2011; Lisney a kol., 2008). Přežití v těchto biotopech může vyžadovat vyšší kognitivní funkce, migrace na dlouhé vzdálenosti, složitější sociální interakce a v neposlední řadě dokonalejší motoriku, rychlost a schopnost manévrování, která je zapotřebí při lovu hbité kořisti (Lisney a kol., 2008; Yopak & Frank, 2009). Naopak relativně malé a málo zvrásněné mozečky jsou doloženy u bentických druhů s malým tělem, méně aktivních a u bentofágních druhů žijících v hlubokých mořích, což potenciálně souvisí s pasivnějšími strategiemi predace a těsnou vazbou na substrát (Yopak, 2012).

Obecně lze tedy říci, že chiméry (Holocephali) a žraloci nadřádu Squalomorphii mají menší mozky a nemají tolik zvrásněný a vyvinutý *corpus cerebelli*, zatímco žraloci nadřádu Galeomorphii mají vyvinutější, hodně zvrásněný a hypertrofovaný mozeček, což vede k jeho asymetrii (Sato a kol., 1983; Yopak a kol., 2007). V rámci skupiny rejnoků mají praví rejnoci (Rajiformes) a parejnoci (Torpediniformes) mírně zvrásněný mozeček, zatímco pokročilejší rejnoci (Batoidea) jako je například *Myliobatis*, mají složitě zvrásněný a asymetrický *corpus cerebelli* (Nieuwenhuys a kol., 1998).

Mozeček paryb tvoří dva hlavní oddíly, které mají své homologы u jiných tříd obratlovců: *corpus cerebelli* a vestibulocerebellum. *Corpus cerebelli* je nepárový, dorzálně uložený a u mnoha druhů paryb silně zvrásněný. Vestibulocerebellum tvoří dvě pododdělení, a to mediální vestibulocerebellum a párové laterální *auriculae cerebelli* (Montgomery a kol., 2012). Mediální vestibulocerebellum je spojeno s vestibulárním systémem a navazuje na přední konce *auriculae cerebelli*. Zadní konce *auriculae cerebelli* jsou spojené se strukturami

podobnými mozečku a přivádějí do nich paralelní vlákna (Paul, 1982). Kromě pravého mozečku mají paryby také struktury podobné mozečku. Tyto struktury přiléhají k mozečku a částečně s ním sousedí. Od mozečku se liší například tím, že nemají šplhavá vlákna a jsou čistě sensorické. Přijímají přímý aferentní vstup z periferních sensorických receptorů a předávají své výstupy do sensorických oblastí středního mozku (Montgomery a kol., 2012). Vnitřní uspořádání mozečku paryb je velmi podobné uspořádání mozeček jiných druhů čelistnatců. Dělí se do 4 vrstev – vnitřní granulární vrstva, vrstva nervových vláken (fiber zone), vrstva Purkyňových buněk a vnější molekulární vrstva. Zatímco u většiny obratlovců přiléhá granulární vrstva k Purkyňově vrstvě, u paryb tvoří granulární buňky shluky, které jsou od Purkyňových buněk odděleny drahami bílé hmoty. Purkyňovy buňky tvoří pravidelnou vrstvu o tloušťce 1-2 buňky, která se táhne po celém povrchu *corpus cerebelli* s výjimkou paramediálních oblastí (Nieuwenhuys a kol., 1998). U chimér je však uspořádání Purkyňových buněk méně organizované, netvoří vrstvu, ale jsou rozptýlené po celé molekulární vrstvě (Smeets a kol., 1983). U některých paryb mohou být Purkyňovy buňky roztroušeny jak v molekulární, tak v granulární vrstvě (Northcutt, 2011). U mnoha zástupců přičnoustých je rozlišitelné dolní olivární jádro, které je u savců hlavním zdrojem šplhavých vláken. Mozeček není součástí mozkového kmene, nicméně jsou spolu silně propojeny. Mnoho aferentních vláken mozečku vychází z mozkového kmene a téměř všechna eferentní vlákna mozečku v něm končí (Nieuwenhuys a kol., 1998).

Elektrofyzilogická studie (Tong & Bullock, 1982) odhalila, že mozeček rejnoka trnitého (*Platyrrhinoideis triseriata*) dostává vstupní signál z různých sensorických systémů, konkrétně zrakové, mechanosenzorické, elektrosenzorické a taktilně-proprioreceptivní informace. Zrakové a taktilně-proprioreceptivní oblasti jsou rozsáhlé, zatímco elektrosenzorická oblast je malá. Po ablaci mozečku u vodních živočichů nedochází k tak závažným poruchám pohybového aparátu jako je tomu u savců. Tato skutečnost je ovlivněna vodním prostředím (Nieuwenhuys a kol., 1998). Studie o důsledcích mozečkové ablace pro reflexní pohyb prsní ploutve u máčky (*Scyliorhinus*) poskytly určitý vhled do významu mozečku (Paul & Roberts, 1979). Ukázalo se, že reflex byl u ryb po ablaci značně oslaben, což naznačuje, že mozeček hraje v řízení pohybového aparátu spíše modulační než iniciační roli. Motorické smyčky, které generují pohyby těla a ploutví, se nacházejí v míše a zesílení těchto okruhů je regulováno rhombocefalickou retikulární formací, která je řízena činností mozečku (Paul & Roberts, 1983, 1984). Z toho vyplývá, že různé oblasti těla mohou být regulovány vybranými oblastmi mozečku. V důsledku toho by složité pohyby mohly vyžadovat komplexnější mozeček (Nieuwenhuys a kol., 1998).

5 Paprskoploutvé ryby (Actinopterygii)

Mozeček je u většiny paprskoploutvých ryb výrazně zvětšený (Yopak a kol., 2017), tento trend je nejextrémnější u kostnatých ryb používajících aktivně elektrická pole ke komunikaci a orientaci v prostředí (skupiny Gymnotiformes, Mormyridae), ale i u ryb využívající elektroreceptci pasivně k lokalizaci kořisti, například někteří sumci (Siluriformes) (Striedter & Northcutt, 2019; Sukhum a kol., 2018). Bentické a miniaturizované ryby mají mozeček malý, pravděpodobně sekundárně redukováný.

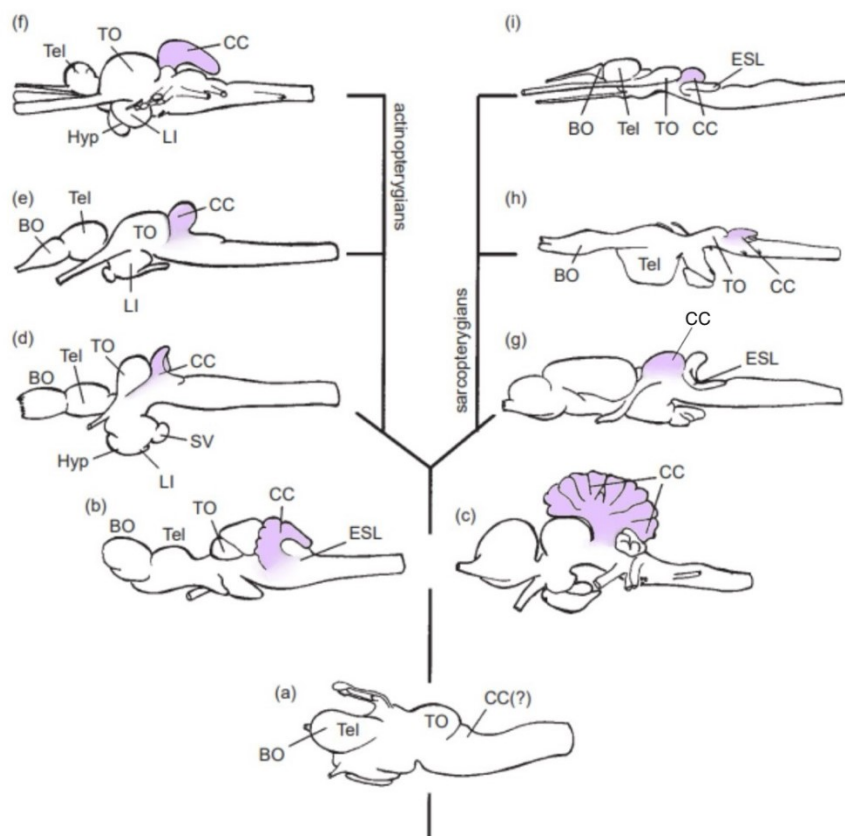
Mozeček paprskoploutvých ryb tvoří tři hlavní části: vestibulocerebellum, které tvoří kaudální lalok s připojenými postranními *auriculae cerebelli*, vpředu umístěné *corpus cerebelli* a *valvula cerebelli* (Wullimann & Northcutt, 1989). Tyto tři části společně zajišťují efektivní pohyb a rovnováhu. Paprskoploutvé ryby mají také struktury podobné mozečku ve formě mediálního octavolaterálního jádra (MON) (Yopak a kol., 2017). Elektroreceptivní kostnaté ryby (např. Gymnotiformes, Osteoglossiformes, Siluriformes) mají mozečku podobný elektrosenzorický lalok postranní čáry (ELL) (Bell, 2002).

Valvula cerebelli je sdíleným odvozeným rysem paprskoploutvých ryb, který nemá u jiných obratlovců známý homolog (Meek a kol., 2008). Valvula vykazuje u různých druhů ryb velké rozdíly ve své velikosti a morfologii. Nejvýraznější specializaci valvuly nacházíme u rypounovitých (Mormyridae), které tuto strukturu zvětšují nad rámec všech alometrických očekávání (Nieuwenhuys a kol., 1998; Shi a kol., 2008). U těchto ryb tvoří mozeček jako celek téměř 80 % celkové hmotnosti mozku, přičemž největší podíl na něm má právě valvula. U rypounovitých ryb mezi valvulou a elektroreceptivními jádry existuje mnoho přímých i nepřímých spojů, které u ostatních paprskoploutvých ryb nenalezneme (Yopak a kol., 2017). Na rozdíl od jiných kostnatých ryb je tedy valvula mormyridů vysoce specializovaná na zpracování elektroreceptních podnětů (Zhang a kol., 2011). Bazální paprskoploutvé ryby, jako jsou jeseteři a bichiři mají malý mozeček, který je na povrchu prodloužené míchy viditelný jako příčný val (Nieuwenhuys a kol., 1998). Tendence ke zvětšení mozečku je patrná již u kostlínů a kaprounů a kulminuje u kostnatých ryb, kde je až na výjimky velký a obsahuje výrazně nadpoloviční většinu všech neuronů v mozku, v extrémních případech je to až 95 % (Francesco Dionigi, nepublikovaná data; Nieuwenhuys a kol., 1998).

Nejvýraznější odlišností ve stavbě mozečku a mozečkového okruhu od ostatních obratlovců nacházíme právě u paprskoploutvých ryb. Kůru jejich mozečku rozlišujeme na povrchovou molekulární vrstvu, vrstvu gangliových buněk a vrstvu granulárních buněk (Nieuwenhuys a kol., 1998). Vrstva gangliových buněk se jeví jako jednovrstevná, ale skládá

se ze dvou typů buněk, Purkyňových a eurydendroidních buněk. Purkyňovy buňky inervují eurydendroidní buňky (Ikenaga, 2022). Tyto buňky jsou řídce rozmístěné ve výše zmíněné gangliové vrstvě a nachází se v blízkosti buněčných těl Purkyňových buněk (Nieuwenhuys a kol., 1998). Přijímají vstupy z axonů Purkyňových buněk, ale i z paralelních vláken granulárních buněk (Ikenaga a kol., 2022). Axony eurydendroidních buněk následně vystupují do mozkového kmene. Jsou tedy hlavními eferentními buňkami rybího mozečku. U všech ostatních obratlovců jsou eferentní buňky mozečku soustředěny v jednom nebo několika párových, hluboce uložených mozečkových jádrech. U paprskoploutvých ryb mozečková jádra chybí a eferentní, eurydendroidní buňky jsou roztroušeny v gangliové vrstvě kůry mozečku (Han a kol., 2006; Yopak a kol., 2017). Vstupy z dolního olivárního jádra, tedy šplhavá vlákna, u paprskoploutvých ryb, obojživelníků a plazů inervují především proximální dendrity Purkyňových buněk, neoplétají tedy dendrity Purkyňových buněk jako u savců. Košičkové buňky se v mozečku ryb a obojživelníků nevyskytují (Striedter & Northcutt, 2019).

Výsledky studií zkoumajících variabilitu relativní velikosti mozečku ve vztahu k behaviorálním a kognitivním schopnostem naznačují, že u kostnatých ryb, podobně jako u paryb, je relativní zvětšení mozečku spojeno s velikostí habitatu, rychlostí plavání a schopností manévrovat, hbitým lovem a manipulací s kořistí, propiocepcí a smyslovým vnímáním (Huber a kol., 1997; Yopak, 2012). Naopak relativně malý mozeček je u ryb s těsnou vazbou na substrát a nižší aktivitou (Northcutt, 1989). Zajímavé je, že zatímco se u cichlid objem mozečku zvětšuje s rostoucí složitostí biotopu, existuje negativní korelace mezi velikostí mozečku a rodičovskou péčí, kterou vykonávají pouze samice. Toto zjištění naznačuje souhru mezi parametry prostředí a pohlavním výběrem (Gonzalez-Voyer & Kolm, 2010). Na základě shromážděných dat lze usuzovat, že mozeček ryb kromě řízení motoriky, hraje klíčovou roli v některých kognitivních funkcích (Kaplan & Aronson, 1969; Yoshida a kol., 2004), včetně prostorové navigace (Durán a kol., 2014; Rodríguez a kol., 2005). Navigace ryb ve složitém trojrozměrném prostředí pravděpodobně klade zvýšené nároky na procesní kapacitu mozečku. Stále však máme o jiných než motorických funkcích mozečku kostnatých ryb jen velmi málo informací.



Obrázek 2: Schématické znázornění mozku, ukazující rozdíly mezi hlavními taxonomickými skupinami rybovitých obratlovců se zaměřením na *corpus cerebelli* (fialové). Kruhoustí (a: *Petromyzon*), příčnoústí (b: *Acanthias*, c: *Cetorhinus*), dvojdyšní (h: *Ceratodus*), (i: *Latimeria*), bichiři (g: *Calamoichthys*), jeseteři a paprskoploutvé ryby (d: *Acipenser*, e: *Amia*, f: *Gadus*). **BO**, *bulbus olfactorius*; **CC**, *corpus cerebelli*; **ESL**, elektrosenzorický lalok; **Hyp**, hypofýza; **LI**, *lobus inferior*; **SV**, *saccus vasculosus*; **Tel**, *telencephalon*; **TO**, *tectum opticum*. (upraveno podle Kotschal a kol., 1998).

5.1 Rypounovití (Mormyridae)

Pozoruhodnou skupinou kostnatých paprskoploutvých ryb, obývajících teplé a sladké vody v Africe, jsou rypounovití (Mormyridae). Rypounovití generují slabá elektrická pole, která umožňuje rybám monitorovat okolní prostředí zejména v kalných vodách či detekovat kořist, slabé elektrické signály využívají také k vnitrodruhové komunikaci (Carlson, 2002b, 2002a). Mozeček těchto elektrických ryb tvoří běžně okolo 80 % hmotnosti celého mozku. Rypounovití zvětšili rostrální část mozečku nazývanou *valvula cerebelli* natolik, že překrývá celý zbytek mozku. Valvula se vyskytuje u všech paprskoploutvých ryb, včetně kostnatých,

ale ani zdaleka nedosahuje tak velkých rozměrů jako u mormyridů (Shi a kol., 2008; Sukhum a kol., 2018).

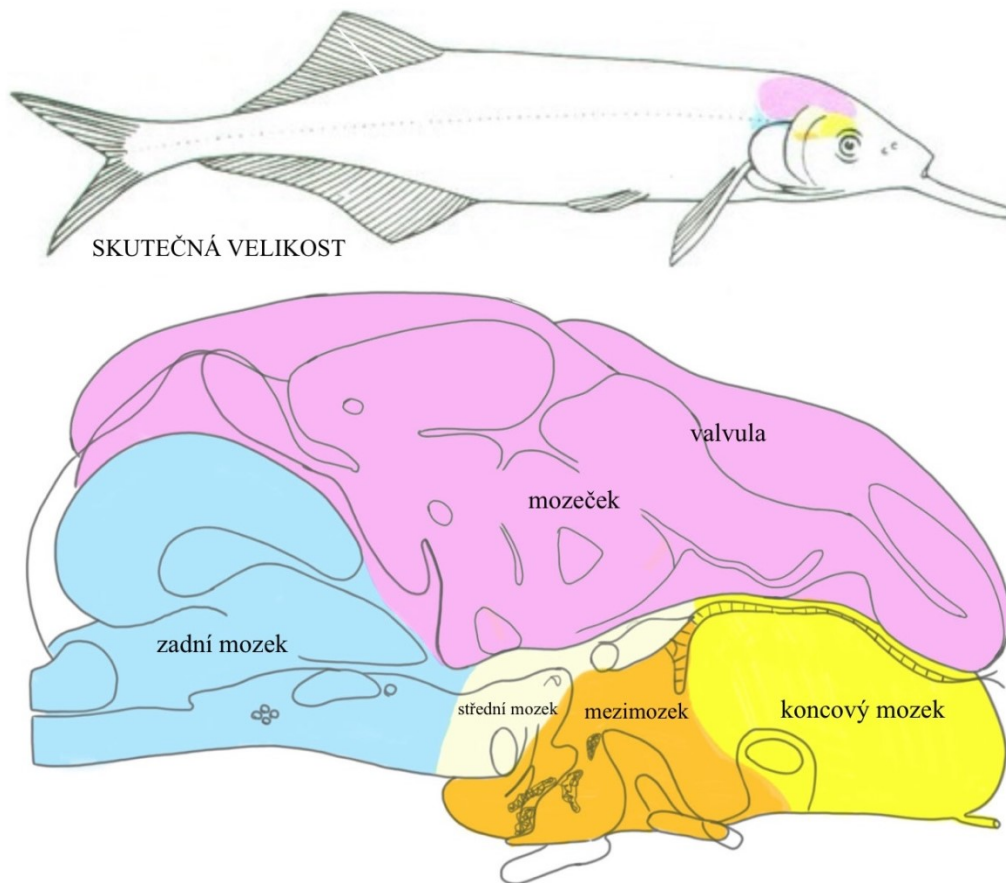
Valvula má vysoce pravidelnou histologickou strukturu. Sdíleným rysem mozečku mormyridů s jinými paprskoploutvými rybami je těsná blízkost Purkyňových buněk s jejich cílovými neurony – eurydendroidními buňkami. Purkyňovy buňky zde mají roli lokálních interneuronů, nevysílají své axony mimo kůru mozečku, jak je tomu u savců, ale místo toho končí na blízkých eferentních buňkách, které vysílají své axony do mozkového kmene a středního mozku. Integrace informací na synapsích Purkyňových buněk a jejich cílových neuronů se u paprskoploutvých ryb zkoumá snadněji než u savců, kde jsou eferentní projekční neurony umístěny v mozečkových jádrech, v určité vzdálenosti od kůry (Zhang a kol., 2011).

Přesná funkce valvuly zůstává neobjasněna, ale nejspíš její hlavní funkce nebude jen motorická, protože mormyridi nijak nevynikají v pohybu nad ostatními kostnatými rybami (Teleostei). Daleko pravděpodobněji bude její funkce spočívat ve zpracování elektrosenzorických informací a jiných sensorických vstupů (Finger a kol., 1981; Schumacher & Carlson, 2022). Pro efektivní použití elektrických polí pro orientaci v kalných vodách, tedy aktivní elektrolokaci, je zásadní odfiltrovat elektrická pole, která vznikají svalovými kontrakcemi asociovanými s vlastním pohybem a dýcháním. To je pravděpodobně jedna z funkcí valvuly rypounovitých. Nelze vyloučit ani její roli v kognitivních funkcích.

Velká výzkumná pozornost byla rovněž věnována elektrosenzorickému laloku postranní čáry (ELL) rypounovitých. ELL je prvním místem, kde dochází ke zpracování informací z elektroreceptorů a je jedním ze sensorických struktur podobných mozečku, kam vstupují primární aferenty z elektroreceptorů (mormyromastů a ampulárních elektroreceptorů) a mechanoreceptorů postranní čáry (Montgomery a kol., 1995). Jejich terminace v granulární vrstvě naznačuje důležitou úlohu této vrstvy v primárním zpracování elektrických signálů (Han a kol., 1999).

Ve *stratum gangliosum* jsou středně velké gangliové buňky. Zastávají roli interneuronů a jsou v mnoha ohledech podobné Purkyňovým buňkám mozečku kostnatých ryb (Han a kol., 1999). Tyto středně velké gangliové buňky se dělí na dva morfologicky odlišné typy podle rozložení jejich bazálních dendritů a axonů. Jsou GABAerní jako pravé Purkyňovy buňky (Meek a kol., 1996; Obata a kol., 1967), a jejich axony neopouštějí kůru ELL, ale končí lokálně na obou typech eferentních buněk, tzv. velkých gangliových a velkých fusiformních buňkách (Meek a kol., 1996). Na základě podrobného studia jejich spojů vznikaly hypotézy o základním obvodu ELL. Jejich funkcí je zvyšovat kontrast mezi "zapnutými" prvky, které jsou excitovány pomocí zvýšené aferentní aktivity, a "vypnutými" prvky, které jsou

inhibovány (Han a kol., 1999). Zájem o středně velké gangliové buňky vyplynul ze zájmu o synaptickou plasticitu a ze zjištění, že středně velké gangliové buňky vykazují takovou plasticitu snadněji než kterýkoliv jiný typ buněk (Bell a kol., 1997). Středně velké gangliové buňky ELL se v tomto ohledu chovají podobně jako Purkyňovy buňky kostnatých ryb (Han a kol., 1999).



Obrázek 3: Schématické znázornění mozku rypouna rodu *Gnathonemus petersii* se zaměřením na pozoruhodně velký mozeček (upraveno podle Meek a kol., 2008).

6 Dvojdyšné ryby (Dipnoi)

Dvojdyšné ryby tvoří spolu se čtyřnožci (Tetrapoda) a latimériemi (Actinistia) monofyletický taxon svaloploutví (Sarcopterygii), jsou tedy blíže příbuzné obojživelníkům než paprskoploutvým rybám (Jørgensen & Joss, 2011). Tomu odpovídá i stavba jejich mozku, která se podobá mozku obojživelníků daleko více než mozku paprskoploutvých ryb. Především mají malý a slabě vyvinutý mozeček s nízkou hustotou neuronů, který se svojí relativní velikostí více podobá mozečku obojživelníků (Striedter & Northcutt, 2019). Skládá

se z deskovitého *corpus cerebelli*, které je u některých druhů téměř zcela zakryto tektem středního mozku a párovými oušky mozečku (*auriculae cerebelli*) (Nieuwenhuys a kol., 1998). Stejně jako u paryb jsou u dvojdyšných ryb spodní listy *auriculae cerebelli* spojené se strukturami podobnými mozečku v oktavolaterální oblasti zadního mozku (Northcutt, 2011).

7 Latimérie (Actinistia)

Mozeček latimérií (*Latimeria*) se skládá z *lobus vestibulolateralis* s výraznými, bočně umístěnými *auriculae cerebelli* a zřetelného, kopulovitého *corpus cerebellum* (Larsell & Jansen, 1967). Latimérie, na rozdíl od paprskoploutvých ryb postrádají *valvulu cerebelli* (Nieuwenhuys a kol., 1998). Přestože latimérie mají poměrně malý mozek, jejich mozeček je dobře vyvinutý a zaujímá přibližně 17% celkové hmotnosti mozku. Je podstatně větší než mozeček dvojdyšných ryb a obojživelníků, ale menší než u většiny paprskoploutvých ryb (Northcutt a kol., 1978). Přítomnost malého *nucleus ruber*, které pravděpodobně přijímá mozečkovou eferentní projekci, může poukazovat na existenci rubrospinnálního traktu, který se u latimérií podílí na řízení pohybů párových ploutví (Nieuwenhuys a kol., 1998).

8 Obojživelníci (Amphibia)

Obojživelníci mají velmi malé, rudimentární mozečky bez foliace (Larsell & Jansen, 1967). Jsou tvořeny vestibulocerebellem a vždy nezvrásněným *corpus cerebelli*. To se jeví jako jediný list, který leží těsně za tektem středního mozku (Yopak a kol., 2017).

Nejvýznamnější změnou, která zřejmě doprovázela přechod na souš, byla dramatická redukce struktur podobných mozečku, které jsou velmi velké jak u latimérie, tak u paprskoploutvých ryb a paryb, ale u suchozemských obojživelníků jsou špatně vyvinuté. To patrně reflektuje fakt, že obojživelníci mají vodní larvy a ztrácí svůj systém postranní čáry při metamorfóze. U plně suchozemských obratlovců došlo ke ztrátě elektroreceptorů a neuromastů postranní čáry, což vedlo k redukci struktur podobných mozečku na vestibulární a sluchové složky (Striedter & Northcutt, 2019).

U obojživelníků inervuje mozečková kůra jedno párové mozečkové jádro (Yopak a kol., 2017). Z mozečkového jádra žab vychází vzestupná projekce, která vede cestou *brachium conjunctivum*, do kontralaterálního *nucleus ruber* a sestupná projekce do kontralaterálního vestibulárního komplexu (Nieuwenhuys a kol., 1998).

Červoři (Gymnophiona) a ocasatí obojživelníci (Caudata) mají mnohem menší mozeček než žáby (Anura) (Striedter & Northcutt, 2019). U žab tedy pravděpodobně došlo během evoluce k mírnému zvětšení mozečku.

8.1 Ocasatí (Caudata)

Mozeček ocasatých obojživelníků se skládá z *corpus cerebelli* a dvou aurikulárních laloků (Nieuwenhuys, 1967). U bazálně odvětvených ocasatých, např. úhořík (*Amphiuma*) nebo žábronoš (*Necturus*) je *corpus cerebelli* zjevně párová struktura. U „vyšších“ ocasatých jako je axolotl (*Ambystoma*), však obě poloviny *corpus cerebelli* splynuly a mozeček bývá o něco větší (Larsell & Jansen, 1967). Postavení *auriculae cerebelli* na předním pólu prodloužené míchy, kde obloukovitě obepínají postranní prohlubně čtvrté komory mozkové, se mezi jednotlivými druhy ocasatých výrazně liší (Larsell & Jansen, 1967).

Aurikulární lalok i *corpus cerebelli* obsahuje nejméně dva typy buněk, malé granulární buňky a větší Purkyňovy buňky. U axolotla (*Ambystoma*) a u mloka (*Salamandra maculosa*) tvoří Purkyňovy buňky poměrně pravidelnou vrstvu, ale u většiny obojživelníků jsou roztroušeny ve vnější zóně (Larsell, 1920; Nieuwenhuys a kol., 1998). Dendritické stromy Purkyňových buněk, které mají poměrně jednoduchou strukturu a nejsou uspořádány v jedné rovině, zasahují do molekulární vrstvy (Larsell & Jansen, 1967). Axony granulárních buněk stoupají směrem k molekulární vrstvě, kde dávají vznik typickým paralelním vláknům (Nieuwenhuys a kol., 1998). Molekulární vrstva překrývá celý vnější povrch mozečku a pokračuje kaudolaterálně do povrchové zóny oktavolaterální oblasti (Nieuwenhuys, 1967).

8.2 Žáby (Anura)

Mozeček žab je lateroventrálně spojený s bočními stěnami prodloužené míchy (Nieuwenhuys a kol., 1998) a skládá se z velké, deskovité centrální části, nazývané *corpus cerebelli* a dvou *auriculae cerebelli* (Larsell, 1923). Během larválního vývoje žab jsou ouška dobře patrná, ale během metamorfózy zanikají. U dospělých žab jsou ouška redukována na malé postranní výběžky, které mají pouze vestibulární spoje a funkce (Larsell, 1923). Mozky žab jsou napříč taxony velmi podobné, ale vykazují zajímavé adaptace na fosoriální a stromový způsob života (Taylor a kol., 1995).

Žáby mají v mozečku dva hlavní typy neuronů: Purkyňovy buňky a granulární buňky. Purkyňovy buňky jsou jako u ostatních obratlovců GABAergní (Reichenberger a kol., 1993). Spojení mezi těmito typy neuronů jsou podobná spojením nacházejících se u jiných

obratlovců (Striedter & Northcutt, 2019). Právě košičkové buňky se zdají být zcela nepřítomné a mají také nižší počet hvězdicových buněk (Reichenberger a kol., 1993). O inhibičních interneuronech, jako jsou hvězdicové a Golgiho buňky, které modulují tento základní mozečkový okruh, je toho známo poměrně málo (Nieuwenhuys a kol., 1998).

Mozeček žab se skládá ze tří vrstev. První je molekulární vrstva, druhá vrstva obsahuje velké Purkyňovy buňky, které jsou uspořádány v několika vrstvách (Hillman, 1969). Třetí vrstva je vnitřní granulární vrstva, která se skládá z velkého počtu malých granulárních buněk. Obsahuje ale také mnoho myelinizovaných i nemyelinizovaných a aferentních i eferentních vláken (Nieuwenhuys a kol., 1998). V hloubce mozečku je uloženo jedno párové mozečkové jádro, které vysílá projekce mimo mozeček. *Nucleus cerebelli* se skládá z velkých bipolárních buněk, laterálně uložených v mozečkovém penduklu, a menších, mediálně umístěných buněk, které se nacházejí roztroušené v granulární vrstvě mozečku (Gregory, 1974).

I relativně jednoduchý mozeček, jako je mozeček žab, přijímá širokou škálu projekcí. Hlavním zdrojem mozečkových aferentních vláken je prodloužená mícha (Nieuwenhuys a kol., 1998). Tyto projekce jsou v podstatě srovnatelné s aferentními projekcemi mozečku u amniot (Bangma & ten Donkelaar, 1982). Klasické studie založené na vizualizaci anterográdních degenerací a elektrofyziologické studie u rodu *Rana* dokládají vstupy z vestibulárního systému (Gregory, 1972), hřbetní míchy (Joseph & Whitlock, 1968) a dolní olivy (Cochran & Hackett, 1977). Dolní oliva (*oliva inferior*) žab přijímá míšní projekce a představuje precerebelární jádro, které vysílá většinu svých vláken do mozečku (Nieuwenhuys a kol., 1998). Mozeček je jen řídky inervován serotonergními (Ueda a kol., 1984) a noradrenergními vlákny (González & Smeets, 1993). Mozeček žab projikuje prostřednictvím mozečkového jádra do vestibulárního komplexu a do *nucleus ruber*. Jeho rubro-spinální dráha ovlivňuje motoriku (Larson-Prior & Cruce, 1992).

Mozeček žab byl zevrubně studován pomocí elektrofyziologických technik. Výzkum ukazuje, že mozeček obojživelníků je klíčový pro koordinaci pohybů (Nieuwenhuys a kol., 1998). U skokanů rodu *Rana fusca* způsobilo poškození mozečku pouze mírné změny svalového tonu a mírnou ataxii. U stromových rosniček rodu *Hyla arborea* poškození mozečku vedlo k výrazným změnám v postoji a pohybu, což je spojeno s jejich složitější motorikou potřebnou pro šplhání (Nieuwenhuys a kol., 1998). Mozeček těchto stromových žab je větší (Taylor a kol., 1995) a členitější než u žab skokanů rodu *Rana* a obsahuje téměř dvojnásobný počet Purkyňových buněk (Larsell & Jansen, 1967).

Goodmanovy studie (Goodman, 1969) u skokanů rodu *Rana catesbeiana* ukázaly, že motorické abnormality se liší podle místa poškození mozečku. Poškození ventrální části

mozečku na jedné straně vedlo k naklánění hlavy na opačnou stranu a zvýšenému tonu extenzorů a abduktorů ipsilaterálně (na stejné straně). Naopak, poškození zadního okraje mozečku vyvolalo přesně opačný efekt. Tyto výsledky jsou v souladu s údaji získanými elektrickou stimulací (Nieuwenhuys a kol., 1998). Anatomická data také naznačují, že mozeček žab by se mohl podílet na kontrole vymrštění jazyka (Anderson, 2001).

9 Plazi (Reptilia)

Mozeček plazů (s výjimkou ptáků, kteří jsou vnitřní skupinou plazů, ale z praktických důvodů diskutují ptáky zvlášť, protože mají velmi odlišné mozky a chování) je obdobně jako u obojživelníků poměrně malý a jednoduchý. Tvoří ho nezvrásněné vestibulocerebellum a *corpus cerebelli* (Larsell & Jansen, 1967). U hadů dochází ke zmenšení mozečku, u želv a krokodýlů naopak ke zvětšení. I když je mozeček u šupinatých plazů ve srovnání s hady větší, jeví se také jako jediný, relativně jednoduchý list. Ještěřčí mozeček je překlopen dopředu přes tektum, takže granulární vrstva je dorzálně obnažena (Yopak a kol., 2017). Vývoj plaziho mozečku zjevně souvisí se zvýšeným významem končetin pro jejich pohyb (Larsell & Jansen, 1967). Tvar a velikost mozečku se u různých skupin plazů výrazně liší. Nejjednodušší mozeček se pravděpodobně nachází u beznohých ještěřů, jako je *Anniella nigra* (Larsell, 1926), nejvyvinutější mozeček je u krokodýlů (Larsell, 1932). Jejich mozeček stále není zvrásněný, ale dvě mělké štěrby jej rozdělují na tři laloky (Larsell & Jansen, 1967). U želv tvoří mozeček kaudálně orientovaný oblouk, který nabývá tvaru helmy (Larsell, 1932). Larsell (Larsell, 1926) rozdělil *corpus cerebelli* na střední zónu, *pars interposita*, a obou stranách laterální zónu, *pars lateralis*. Larsell si všiml, že oblast *pars interposita* u bezkončetinových ještěřů a hadů je poměrně silná, zatímco *pars lateralis* je redukována. U želv, je naopak *pars lateralis* zvětšený a *pars interposita* redukovaný. Na základě těchto pozorování Larsell předpokládal, že *pars lateralis* je zodpovědná za modulaci pohybů končetin, *pars interposita* za modulaci pohybů osového svalstva (Larsell, 1926).

Mozečková kůra plazů se skládá ze tří typických vrstev, které charakterizují mozeček u obratlovců: svrchní molekulární vrstva, vrstva Purkyňových buněk a vnitřní granulární vrstva. Vrstva Purkyňových buněk se typicky nachází mezi ostatními dvěma vrstvami (Nieuwenhuys a kol., 1998). U hadů, například u krajt (*Malayopython reticulatus* a *Python regius*) se však Purkyňovy buňky většinou nacházejí roztroušené po celé molekulární vrstvě (Nieuwenhuys a kol., 1998; Yopak a kol., 2017). U ještěřů, například u varanů druhu *Varanus exanthematicus*, je vrstva Purkyňových buněk obvykle silná několik buněk. Želva nádherná (*Pseudemys*

scripta elegans) má vrstvu Purkyňových buněk rostrálně složenou z jedné až dvou řad buněk, ale kaudálně se objevuje pouze jedna řada buněk. Na některých místech nejsou přítomny žádné Purkyňovy buňky. Tato místa zřejmě odpovídají poloze rýh na komorové straně a označují hranici mezi *pars lateralis* na obou stranách *corpus cerebelli* (Nieuwenhuys a kol., 1998). V mozečkové kůře krokodýlů se vrstva Purkyňových buněk skládá z jedné řady neuronů (Larsell, 1932; Weston, 1936). Medio-laterálně lze rozlišit čtyři podélné pásy Purkyňových buněk, z nichž každý má jiný cíl. Mediální zóna inervuje mediální mozečkové jádro, střední zóna vestibulární jaderný komplex, laterální zóna laterální mozečkové jádro a vnější zóna opět vestibulární jaderný komplex. Projekce z mozečkových jader jsou odlišné (Nieuwenhuys a kol., 1998).

Mozečková a vestibulární jádra plazů tvoří více či méně souvislý komplex, nacházející se v dorzální oblasti přední části prodloužené míchy. U plazů lze rozlišit dvě mozečková jádra, mediální a laterální (Larsell & Jansen, 1967). Mediální mozečkové jádro je charakterizováno relativně velkými, oválnými nebo polygonálními buňkami, mezi nimiž jsou rozptýleny menší buňky. Laterální mozečkové jádro se skládá převážně z malých a středně velkých buněk. Hranice mezi oběma mozečkovými jádry jsou u většiny plazů nejasné (Nieuwenhuys a kol., 1998). U hatérie novozélandské (*Sphenodon punctatus*) Hindenach (Hindenach, 1931) pozoroval jádra jako jednu nepřetržitou buněčnou masu. U krokodýlů jsou obě mozečková jádra jasně oddělena (Weston, 1936). Mediální mozečkové jádro má především sestupné projekce, zatímco laterální mozečkové jádro má převážně vzestupné projekce přes *brachium conjunctivum* (Nieuwenhuys a kol., 1998).

Stejně jako u ostatních obratlovců má mozečková kůra plazů dva hlavní aferentní systémy (mechová a šplhavá vlákna) a jeden eferentní systém, který tvoří axony Purkyňových buněk (Yopak a kol., 2017). Základní mozečkový okruh je modulován působením inhibičních interneuronů, hvězdicových a Golgiho buněk (Nieuwenhuys a kol., 1998). Rubro-spinální dráha, která hraje důležitou roli v motorice, není přítomna u plazů bez končetin, jako jsou hadi druhů *Python reticulatus* a *Python regius* (Donkelaar, 1976). Její přítomnost pravděpodobně souvisí s existencí končetin nebo struktur podobných končetinám (Donkelaar, 1982).

Provedené ablace a stimulační studie mozečku u různých plazů naznačují, že mozeček plazů je zodpovědný za regulaci svalového tonu a koordinaci pohybu, což umožňuje poměrně přesnou kontrolu postoje i lokomoce (Nieuwenhuys a kol., 1998). Mezi projevy dysfunkce mozečku u plazů, stejně jako u vyšších obratlovců patří ztráta koordinace, která se projevuje ataxií, poruchami chůze a posturálními efekty (Dow & Moruzzi, 1958). Rané studie prokázaly, že

dochází k zotavení z motorických poruch způsobených chirurgickými lézemi mozečku (Flourens, 1824). Některé studie neprokázaly očekávanou ztátu funkce nebo symptomy, které po ablacích mozečku mohou být způsobeny neúplnými lézemi a schopností jiných částí mozečku nahradit funkce zničené lézí (Nieuwenhuys a kol., 1998).

9.1 Ptáci (Aves)

Mozeček ptáků je poměrně velký a u všech druhů tvoří v průměru přibližně 8-15 % celkového objemu mozku (Yopak a kol., 2017). Je komplexně stavěný a dělí se na 10 hlavních folií, označených od přední části k zadní římskými číslicemi I-X. Při pohledu na sagitální řezy mozečku ptáků a savců je vzor jejich foliace velmi podobný, ačkoliv vznikly evidentně nezávisle, tedy konvergentní evolucí (Yopak a kol., 2017).

Hlavní rozdíl mezi ptáky a savci, pokud jde o morfologii mozečku, spočívá v tom, že u ptáků chybí párové hemisféry typické pro savčí mozeček (Striedter & Northcutt, 2019). Pakan (Pakan a kol., 2007) předpokládá, že laterální nezvrásněná kůra ptačího mozečku může reprezentovat malou rudimentární mozečkovou hemisféru. Laterálně z mozečku vystupuje tzv. ouško (*auricula cerebelli*), které je nápadné u všech ptačích druhů a obecně se označuje jako *flocculus*, stejně jako u savců. *Flocculus* je místem, kde dochází ke zrakově-vestibulární integraci a u ptáků a savců je velmi podobný, co se týká fyziologických vlastností a anatomických spojení (Voogd & Wylie, 2004). Tradiční názor byl takový, že většina mozečku u ptáků odpovídá červovité střední části (*vermis*) savčího mozečku. Některé vývojové studie provedené v posledních letech ovšem tento tradiční názor zpochybnilly. Je nejasné, do jaké míry hraje absence párových hemisfér roli v kognitivních funkcích. Spojení ptačího mozečku nemusí být konzervativní, a některé studie to nepřímo naznačují (Gutiérrez-Ibáñez a kol., 2018). Kognitivní funkce (konkrétně inovativnost při získávání a manipulaci s potravou) korelují jak s počtem neuronů v koncovém mozku, tak s počtem neuronů v mozečku (Sol a kol., 2022). Napříč mozky různých druhů ptáků se mozeček velmi liší v míře povrchového zvrásnění. Předpokládá se, že zvýšená mozečková foliace zvyšuje povrch mozečku a tedy počet Purkyňových buněk, který pravděpodobně koreluje s výpočetní kapacitou mozečku (Iwaniuk a kol., 2009).

Nárůst mozkové foliace je spojen s kognitivními, anebo behaviorálními rozdíly (Iwaniuk a kol., 2006; Sultan & Glickstein, 2007), což mimo jiné zahrnuje dovednost stavět si složitá hnízda (Hall a kol., 2013) a používat nástroje (Iwaniuk a kol., 2009). Stavba ptačího hnízda vyžaduje značné manipulační dovednosti, které se liší v závislosti na složitosti postaveného hnízda. Ptačí druhy, které si staví strukturně složitější hnízda, mají výraznější mozečkovou

foliaci než druhy, které si staví jednodušší hnízda, což podporuje hypotézu, že mozečková foliace umožňuje lepší jemné motorické dovednosti (Butler & Hodos, 2005). Skupiny krkavcovitých, mořských ptáků a papoušků, mají výrazně více zvrásněný mozeček než jiné ptačí skupiny (Iwaniuk a kol., 2006). Ptáci, kteří používají obratně zobák ke zrakově řízeným akcím, jako jsou například papoušci, vrány a datlové, mají zvětšené laloky VI-IX, což souvisí pravděpodobně s jejich pestrým repertoárem vizuálně řízeného chování využívajícího zobák k dosažení cíle (Sultan, 2005).

Plocha kůry mozečku je lepším prediktorem počtu Purkyňových buněk než objem mozečku. Zvýšení foliace mozečku umožňuje zvýšení procesní kapacity při zachování stejného objemu mozečku. Papoušci a pěvci mohou mít objemově relativně menší mozeček, ale dochází u nich k nárůstu foliace mozečku, což zajišťuje větší povrch a tím i větší počet Purkyňových buněk a procesní kapacitu (Cunha a kol., 2021). Tato adaptace by mohla být nezbytná pro podporu zvětšeného koncového mozku, který je u těchto ptáků spojen s vyššími kognitivními funkcemi a flexibilním chováním (Boire & Baron, 1994; Iwaniuk a kol., 2005; Lefebvre a kol., 1997, 2002; Sol a kol., 2022; Timmermans a kol., 2000). Velikost mozečku pravděpodobně také souvisí s letovými schopnostmi ptáků. U vodních ptáků je zvětšený mozeček spojený s lepší kontrolou pohybu ocasu a zadních končetin, což zlepšuje jejich navigaci a schopnost manévrovat ve vzduchu i na vodě (Boire & Baron, 1994).

Mozeček je cílem aferentních somatosenzorických informací a reprezentuje dvě somatotopické mapy těla (Schulte & Necker, 1998). Jedna se táhne přes přední folia I–VI a druhá zahrnuje zadní folia IX–X. Rozdílná distribuce somatosenzorických informací na přední mapě je taková, že folia III–IV přijímají aferenty z ocasu, zatímco folia IV–V a IV-VIa dostávají projekce z nohou a křídel. Tato přední folia jsou z velké části zodpovědná za zpracování proprioceptivních informací, přičemž kožní somatosenzorické informace jsou z větší části zpracovány jako součást zadní somatotopické mapy (Schulte & Necker, 1998). S oběma mozečkovými somatosenzorickými mapami se překrývají zóny aktivované pohybem, folia V–VII a VIIIb–IXa (Feenders a kol., 2008). Zdá se, že let indukuje aktivitu mozečku, která se během odpočinku neobjevuje (Balanoff a kol., 2024). Jeho velká část je proprioceptivní povahy a je vytvářena svaly nohou, křídel a ocasu.

U ptáků existují dvě dráhy přivádějící do mozečku informace o optickém toku. Jedna dráha končí ve vestibulocerebellu (mozečková folia IX-X). Druhá dráha končí v okohybném mozečku (mozečková folia VI-VIII). Během letu bylo zjištěno výrazné zvýšení aktivity v mozečkových foliích III-VIII. To zahrnuje přední somatotopickou mapu těla, která přijímá hlavně proprioceptivní informace, ale nikoli zadní somatotopickou mapu těla, která

rozpoznává především kožní somatosenzorické informace (Balanoff a kol., 2024). Okulomotorický mozeček je zodpovědný za řízení očních pohybů a integruje optické vstupy s pohybovými signály a somatosenzorickými informacemi, které jsou generovány v různých částech těla během pohybu. Předpokládá se, že první dráha se podílí na jemném řízení osy pohybu při manévrovaném letu. Okulomotorický mozeček pravděpodobně poskytuje důležité informace pro tento proces. Tato hypotéza je v souladu s pozorováním, že ptačí druhy považované za zdatné letce mají tendenci zvětšovat velikost listů VI–VII (Iwaniuk a kol., 2007). Zajímavé je, že okulomotorický mozeček je aktivován, i když holubi pouze sní o letu (Ungurean a kol., 2023).

Rolí vestibulocerebella je analýza a integrace vstupů z půlkruhových kanálků a vestibulárních oblastí vnitřního ucha (Ros & Biewener, 2017; Wylie a kol., 2018). Ptáci se během letu orientují spíše podle pohybu hlavy než podle pohybu očí (Bilo & Bilo, 1978; Ros & Biewener, 2017). To vyžaduje integraci vizuálních a vestibulárních vstupů, a proto by mělo být spojeno se zvýšením aktivity vestibulocerebellární dráhy. Ptáci mají obecně tendenci udržovat vodorovnou orientaci hlavy, i když se jejich těla pohybují a během letu mávají křídly. Aby ptáci dosáhli stabilizace hlavy, využívají protipohybů realizovaných krčními svaly (jejichž somatosenzorická aferentace končí primárně ve foliích I–III a IX (Necker, 2001)), které izolují zrakový a vestibulární systém od vnějších vstupů generovaných pohyby těla (Warrick a kol., 2002). Signál ve vestibulocerebellárních drahách je interpretován tak, že odráží neurofyziologii ptáků, kteří provádějí mírné pohyby těla a udržují horizontálně orientovanou hlavu během jednoduchého letu (Balanoff a kol., 2024). U ptáků provádějících motorické chování, jako je například poskakování, s minimem vizuálních podnětů (v úplné tmě), tyto mozečkové oblasti zůstaly aktivní, zatímco v jiných zrakových drahách se aktivace snížila (Feenders a kol., 2008).

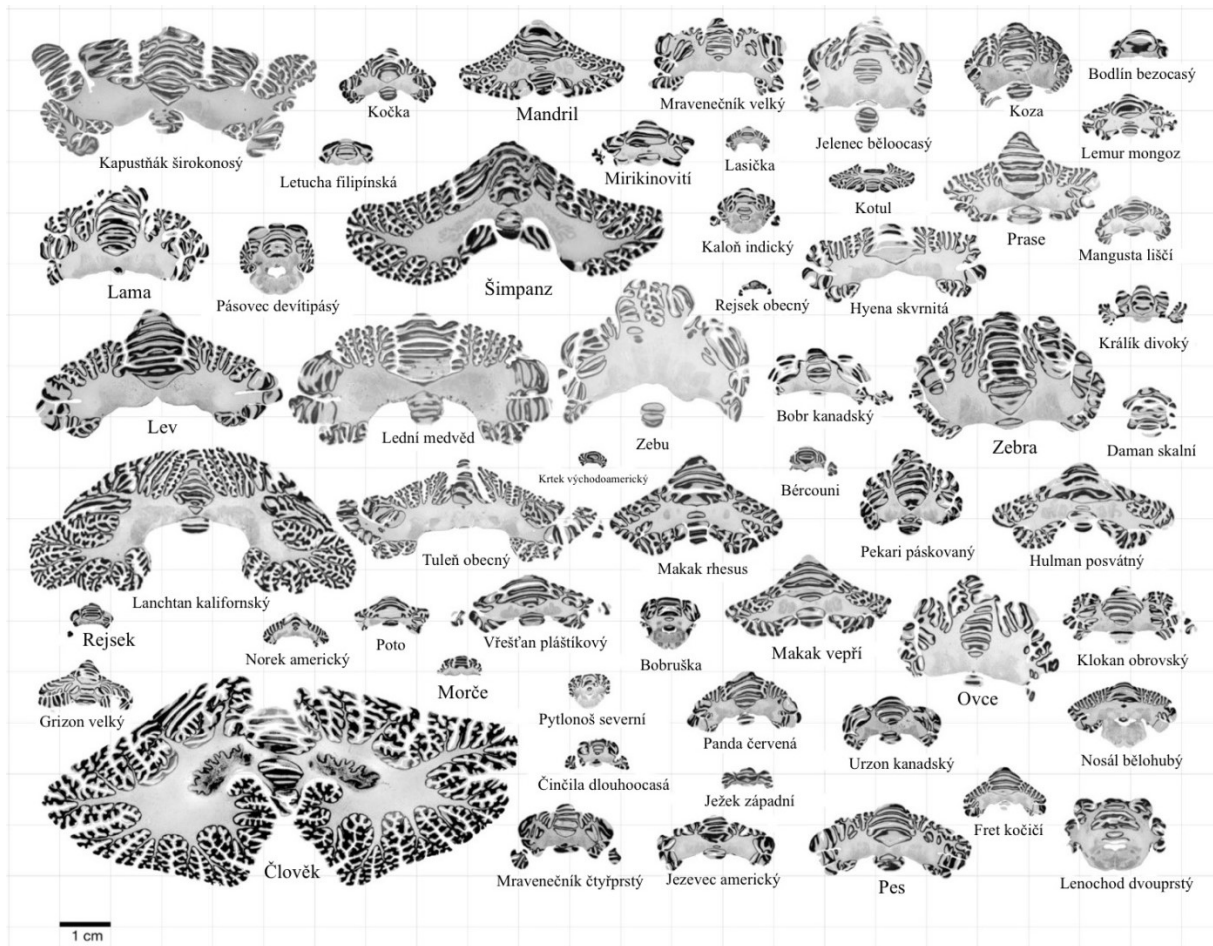
Je zajímavé poznamenat, že ke zvětšení mozečku došlo již před 150 miliony let u teropodních dinosaurů, kteří zřejmě létat neuměli (Balanoff a kol., 2024). Toto zjištění jednoznačně dokládá, že zvětšení mozečku není přímo spjato s evolucí letu. Rozvoj mozečku bezpochyby přinesl lepší kontrolu rovnováhy a motorickou koordinaci. Tyto schopnosti byly posléze využity jako preadaptace pro obratný let, různé způsoby získávání potravy a manipulaci s potravou či jinými předměty. Přesná role mozečku v kognitivních funkcích ptáků však zůstává nejasná.

10 Savci (Mammalia)

Ačkoli je největší výzkumná pozornost zaměřena na koncový mozek, především na savčí šestivrstevný neokortex, je to právě mozeček, který obsahuje většinu neuronů, například lidský mozeček obsahuje přibližně 80 % všech mozkových neuronů (Azevedo a kol., 2009). Naprosto nejpočetnější populací jsou malé granulární buňky. Většina poznatků o mechanismech a funkcích mozečku byla získána zkoumáním savčích modelů. Mozeček jiných (nesavčích) obratlovců vykazuje výrazné rozdíly a určité specializace v porovnání se savci (Nieuwenhuys, 1967; Nieuwenhuys a kol., 1998). Mozeček savců se zvětšuje s pozitivní alorimetrií. Jedním z pravděpodobných důvodů této korelace jsou omezení embryonálního vývoje (Buckner, 2013; Finlay & Darlington, 1995). Mozková kůra se napříč různými druhy zvětšuje v závislosti na růstu celkové velikosti mozku. Společně s rostoucí velikostí mozku od myšího přes opičí až po ten lidský, se zvětšuje i mozeček, i když ne tak rychle jako mozková kůra (Finlay & Darlington, 1995). Nedávné studie zabývající se počítáním neuronů pomocí izotropní frakcionace navíc odhalují, že u různých druhů savců existuje mezi počtem neuronů v mozečku a mozkové kůře relativně stabilní poměr 1 : 4 (Herculano-Houzel, 2010). To naznačuje těsné funkční sepětí a ko-evoluci koncového mozku a mozečku. Je pravděpodobné, že dávný předek měl poměrně malou mozkovou kůru uzpůsobenou převážně k sensoricko-motorickým funkcím s propojením mezi mozečkem a mozkovou kůrou (Buckner, 2013). Tato organizace obvodů se mohla s relativně drobnými změnami přenést do linie primátů a později dál do linie homininů, což vedlo ke vniku velkého mozečku a k jeho následné organizaci, kterou můžeme vidět dnes v našich mozcích (Barton & Venditti, 2014; Buckner & Krienen, 2013).

Savčí mozeček se svou vnitřní strukturou podobá mozečku jiných amniot (Glickstein a kol., 2007; Yopak a kol., 2017), ale některé jeho další vlastnosti jsou zcela unikátní. Na základě morfologických a funkčních poznatků lze mozeček savců rozdělit na tři hlavní oblasti: mediálně umístěný *vermis*, k němu přilehlé paravermální oblasti a hemisféry mozečku (Smaers a kol., 2018). Počet mozečkových jader se mezi hlavními řády amniot liší. Savci jsou v tomto ohledu značně variabilní a mohou disponovat třemi až pěti rozlišitelnými jádry (Nieuwenhuys a kol., 1998). Největší z nich, laterálně uložené mozečkové jádro (*nucleus dentatus*), spojuje mozečkové hemisféry prostřednictvím thalamu s mozkovou kůrou (Yopak a kol., 2017). Mozečkové hemisféry savců přijímají projekce z neokortexu přes mohutně rozvinuté *nuclei pontis*. Tyto Mozečkové hemisféry savců plní jak motorické, tak kognitivní funkce (Schmahmann, 1991). To pravděpodobně vedlo ke vniku velkého mozečku a k jeho

následné organizaci, kterou můžeme vidět u primátů (Barton & Venditti, 2014; Buckner & Krienen, 2013). Relativní velikost hemisfér mozečku a tedy i její význam v kontextu kognitivních funkcí, se však může mezi savčími skupinami lišit.



Obrázek 4: Koronární řezy ve střední části mozečku u různých druhů savců (upraveno podle Heuer a kol., 2023).

Nabízí se tedy spekulace, že tyto vyšší kognitivní funkce byly posíleny se vznikem mozečkových hemisfér u raných savců (Smaers a kol., 2018). U primátů je pozorován zejména vývoj laterálních částí mozečku, které jsou spojeny s asociačními oblastmi prefrontální, parietální a temporální kůry (Balsters a kol., 2010). Laterální mozeček hraje klíčovou roli v kognitivních funkcích a je, mimo jiné, úzce spjat s vizuálními a somatosenzorickými korovými asociačními oblastmi vyššího řádu (Preuss, 2007). Vyvinuly se u nich specializace například pro jemnou, zrakem řízenou motoriku (uchopování), která vyžaduje integraci informací z motorického, zrakového a somatosenzorického systému (Felleman & Van Essen, 1991). Největší rozvoj laterální části mozečku byl pozorován u lidoopů a lidí (Barton & Venditti, 2014; Smaers a kol., 2017).

Mezi různými skupinami savců existují významné rozdíly v relativní velikosti laterálních mozečkových hemisfér. U lidoopů, delfinů a ploutvonožců jsou laterální mozečkové hemisféry v poměru k celému mozečku neobvykle velké, 2,3 až 4,4krát větší než lze předpokládat na základě alometrických predikcí. Tyto skupiny si však nejsou blízké příbuzné, jedná se tedy o konvergenci (Smaers a kol., 2018). Zvětšené laterální mozečkové hemisféry se u nich vyvinuly nezávisle, pravděpodobně v kontextu konvergentního rozvoje kognitivních funkcí (Smaers a kol., 2018). Jedna z hypotéz předpokládá, že důležitým faktorem byla vokální komunikace. Jen několik málo druhů savců vykazuje schopnost učit se zvuky, které nepatří do jejich vrozeného repertoáru (Janik & Slater, 2000): lidé, sloni (Stoeger a kol., 2012), delfíni (Reiss & McCowan, 1993), ozubení kytovci (Foote a kol., 2006), ploutvonožci (Ravignani a kol., 2016) a netopýři (Vernes, 2017). Všechny tyto skupiny s výjimkou netopýřů mají zvětšené laterální mozečkové hemisféry (Smaers a kol., 2018). Sloni mají největší relativní velikost mozečku ze všech dosud studovaných savců (Maseko a kol., 2012). Také ozubení kytovci (Odontoceti) mají mozečky, které jsou zvětšené v podobném rozsahu. Naopak sudokopytníci mají laterální mozečkové hemisféry 3,3 až 4,4krát menší než lze předpokládat z alometrie (Smaers a kol., 2018). Navíc mají jak v mozkové kůře, tak v mozečku nižší denzity neuronů a tedy nižší celkové počty neuronů než primáti (Kazu a kol., 2014). U netopýřů je mozeček relativně velký vůči koncovému, to je však spíše způsobeno malým koncovým mozkiem než zvětšením mozečku (Herculano-Houzel a kol., 2020). Tomu odpovídá i fakt, že netopýři mají velkou vermální část, ale relativně malé hemisféry mozečku. Obecně lze říci, že evoluce hemisféry mozečku je daleko dynamičtější, než evoluce jeho vermální části (Smaers a kol., 2018). V tomto kontextu je evoluce mozečku modulární/mozaikovitá (Barton & Harvey, 2000; de Winter & Oxnard, 2001).

Silné funkční sepjetí mezi asociačními korovými oblastmi a laterální mozečkovou hemisférou je patrné i v načasování vývoje. Zatímco se mediální mozeček vyvíjí poměrně brzy, laterální mozeček se naopak vyvíjí později společně s mozkovými asociačními oblastmi (Tiemeier a kol., 2010). Laterální části mozečkových hemisfér jsou propojeny s mnoha mozkovými asociačními oblastmi, mezi něž patří například prefrontální, temporální a parietální mozková kůra a hrají důležitou roli v řadě kognitivních funkcí (Middleton & Strick, 1998, 2001; Sokolov a kol., 2017). Tyto spoje mají povahu uzavřených smyček. Určitá část mozečku dostává prostřednictvím *nuclei pontis* informaci z konkrétní části kůry mozkové a tato část mozečku následně vysílá přes *nucleus dentatus* a talamus informaci do téže oblasti kůry.

Pozoruhodným faktem je, že na rozdíl od mozečkových hemisfér vyžadují *vermis* a paravermální oblasti u savců pro svůj přirozený vývoj fibroblastový růstový faktor 8 (Fgf8), zatímco mozeček ptáků se může vyvíjet nezávisle na Fgf8 (Butts a kol., 2014). Na základě těchto informací zde vznikají dvě hypotézy, z nichž jedna naznačuje, že ptačí mozeček je homologní se savčími mozečkovými hemisférami, anebo že se ve vývoji mozečkové *vermis* a paravermálních oblastí během fylogeneze amniot změnila role Fgf8. Upřednostňována je spíše druhá hypotéza (Striedter & Northcutt, 2019). Další fascinující morfologická změna, která se u všech dospělých savců během evoluce objevuje je přítomnost četných příčných záhybů (neboli folií). Zvětšení foliace umožňuje zvětšení plochy mozečku (Striedter, 2005), což vede ke zvýšení počtu neuronů, (zejména Purkyňových buněk) a tím pádem i k navýšení výpočetní kapacity mozečku, která patrně souvisí nejen s jemnou regulací motoriky, ale také s novými kognitivními funkcemi (Iwaniuk a kol., 2007; Sudarov & Joyner, 2007; Sultan & Glickstein, 2007).

Savci jsou si s ptáky podobní v tom, že obě skupiny mají hodně zvrásněné mozečky, ačkoliv savci je mají zvrásněné daleko víc. Foliace mozečku se u savců i ptáků vyvinula nezávisle na sobě (Yopak a kol., 2017). Je známo, že mozečková kůra expanduje rychleji do plochy, nikoliv do tloušťky, což naznačuje podobnost v mechanismech formování mozečkové kůry a neokortexu (Fernández a kol., 2016; Striedter a kol., 2015; Wang a kol., 2019). Avšak mechanismy, zodpovědné za foliaci mozečku nejsou dobře známé (Heuer a kol., 2023; Sudarov & Joyner, 2007).

Další aspekty mikrostrukturální anatomie mozečku mohou také vykazovat významné funkční rozdíly napříč fylogenetickými liniemi. Například mozečkové buňky (většinou granulární buňky) jsou u hmyzožravců, slonů a primátů ve srovnání s ostatními zkoumanými savci daleko hustěji uspořádány (Herculano-Houzel a kol., 2015). Byly zaznamenány pozoruhodné rozdíly v poměru počtu granulárních a Purkyňových buněk, přičemž největší podíl granulárních buněk na jednu Purkyňovu buňku byl zjištěn u primátů, ozubených kytovců a slonů (Lange, 1975). Další studie navíc prokázaly, že morfologie mozečkových neuronů se mezi různými savci liší, přičemž sloni mají nápadně rozsáhlé dendritické větvení Lugarových buněk (Jacobs a kol., 2014). Funkční dopad těchto druhových rozdílů v mikrostrukturální anatomii není objasněn (Smaers a kol., 2018).

11 Role mozečku v kognitivních funkcích

Neurovědci a neurologové déle než jedno století zastávali názor, že hlavní funkcí lidského mozečku je koordinace pohybu. Jeho obecnou funkcí je dopředná kontrola senzomotorických a kognitivních funkcí pomocí učení z předchozích chyb (Sokolov a kol., 2017). V posledních letech však neurobehaviorální a funkční neurozobrazovací studie vyvolaly kontroverze a zpochybnily do té doby zakořeněný názor, že mozeček přispívá výhradně k plánování a provádění pohybu. Tyto studie naznačují, že mozeček se podílí i na řadě nemotorických funkcí, jako je například pozornost, pracovní paměť, verbální učení a komplexní řešení problémů (Allen a kol., 1997; Gao a kol., 1996; Kim a kol., 1994). Při poškození mozečku u lidí dochází k narušení prostorové orientace, exekutivních funkcí, pozornosti, emoční reaktivity, sociálních kompetencí a jazykových schopností (Schmahmann, 2019; Schmahmann & Sherman, 1998). Konkrétní funkce jednotlivých částí mozečku jsou definovány jejich spoji s ostatními oblastmi mozku (King a kol., 2019). Mozeček je součástí komplexní kortikálně-subkortikální sítě, která zprostředkovává kognitivní funkce (Middleton & Strick, 1997; Schmahmann & Pandya, 1997). Na základě funkční lateralizace mozkové kůry a křížení cerebello-kortiko-cerebelárních spojení by levá mozečková hemisféra měla hrát roli v prostorové orientaci, neverbálním řešení problémů, pozornosti a vizuoprostorovém fungování a pravá mozečková hemisféra by se měla podílet na exekutivních funkcích, logickém uvažování a jazykových dovednostech (Baillieux a kol., 2010). Funkční důsledky cerebello-cerebrální konektivity však stále vyvolávají mnoho otázek. Výsledky experimentálních studií demonstrují roli mozečku v systému odměny a v sociálním chování myši (Carta a kol., 2019; Wagner & Luo, 2020).

Většina dosavadních poznatků o funkcích mozečku pochází z výzkumů prováděných na savcích. Pravděpodobně proto, že laterální části mozečkových hemisfér, které jsou u savců velmi zvrásněné a nabývají velkých rozměrů, hrají důležitou roli v řadě kognitivních funkcí (Finlay & Darlington, 1995; Schmahmann, 1991; Yopak a kol., 2017). Avšak relativní velikost této části mozečku a také její důležitost v kognici se napříč jednotlivými taxony liší. Detailní shrnutí dat podporujících roli savčího mozečku v kognitivních funkcích výrazně přesahuje rámec a prostorové možnosti této bakalářské práce.

12 Závěr

V této bakalářské práci stručně shrnuji dostupné informace o evoluci mozečku u obratlovců. Mozeček je klíčovou mozkovou oblastí, která hraje významnou roli v adaptaci obratlovců na různé prostředí a životní strategie. Vývoj mozečku a jeho základní cytoarchitektura je do značné míry napříč všemi obratlovci konzervativní, což naznačuje jeho kritickou úlohu v řízení motorických funkcí a koordinaci pohybů. Dostupná data fyziologických a neuroanatomických studií zdůrazňují, že mozeček není jen centrem motorické koordinace, ale také významně přispívá k vyšším kognitivním funkcím, jako je paměť, učení a sociální chování. Tento multifunkční charakter mozečku se pravděpodobně vyvinul v důsledku komplexní interakce mezi genetickými faktory a selekčními tlaky prostředí. Během evoluce obratlovců došlo k několika významným změnám a specializacím mozečku, které odrážejí specifické adaptace obratlovců na různé ekologické niky. Mozeček se v evoluci obratlovců mnohokrát nezávisle zvětšil, v mnoha případech není přesný důvod znám. Velký mozeček se vyvinul nezávisle u paryb a paprskoplouvných ryb. Na základě dostupných dat se zdá, že zvětšení mozečku paryb a elektrosenzorických ryb souvisí s jejich jedinečnou schopností procesovat elektrické informace a následně odečítat elektrické proudy, které produkují svoji vlastní aktivitou. Naopak u bentických a miniaturizovaných ryb dochází ke zmenšení mozečku, pravděpodobně se jedná o sekundární redukci, nejspíše pedomorfni stav spjatý se zkrácením ontogeneze. U obojživelníků, zejména u ocasatých a červorů, je mozeček velmi malý. Mozečky plazů jsou ve srovnání s obojživelníky větší, přičemž další zvětšení je pozorováno u želv a krokodýlů. Největší pozornost je věnována mozečku ptáků a savců, který se u obou skupin vyvinul nezávisle na sobě a dosahuje maximálních velikostí. I přes stále stoupající zájem o studium kognitivních funkcí, je práci zabývajících se kognitivními schopnostmi mimo ptáky a savce poměrně málo. Pokračující výzkum v této oblasti má potenciál odhalit další detaily o funkčním významu mozečku.

Citovaná literatura

- Allen, G., Buxton, R. B., Wong, E. C., & Courchesne, E.** (1997). Attentional activation of the cerebellum independent of motor involvement. *Science*, 275(5308), 1940–1943.
- Anderson, C. W.** (2001). Anatomical evidence for brainstem circuits mediating feeding motor programs in the leopard frog, *Rana pipiens*. *Experimental Brain Research*, 140(1), 12–19.
- Apps, R., & Hawkes, R.** (2009). Cerebellar cortical organization: A one-map hypothesis. *Nature Reviews Neuroscience*, 10(9), 670–681.
- Ari, C.** (2011). Encephalization and brain organization of mobulid rays (Myliobatiformes, Elasmobranchii) with ecological perspectives. *The Open Anatomy Journal*, 3.
- Azevedo, F. A. C., Carvalho, L. R. B., Grinberg, L. T., Farfel, J. M., Ferretti, R. E. L., Leite, R. E. P., Filho, W. J., Lent, R., & Herculano-Houzel, S.** (2009). Equal numbers of neuronal and nonneuronal cells make the human brain an isometrically scaled-up primate brain. *Journal of Comparative Neurology*, 513(5), 532–541.
- Baillieux, H., De Smet, H. J., Dobbeleir, A., Paquier, P. F., De Deyn, P. P., & Mariën, P.** (2010). Cognitive and affective disturbances following focal cerebellar damage in adults: A neuropsychological and SPECT study. *Cortex*, 46(7), 869–879.
- Balanoff, A., Ferrer, E., Saleh, L., Gignac, P. M., Gold, M. E. L., Marugán-Lobón, J., Norell, M., Ouellette, D., Salerno, M., Watanabe, A., Wei, S., Bever, G., & Vaska, P.** (2024). Quantitative functional imaging of the pigeon brain: Implications for the evolution of avian powered flight. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 291(2015), 20232172.
- Balsters, J. H., Cussans, E., Diedrichsen, J., Phillips, K. A., Preuss, T. M., Rilling, J. K., & Ramnani, N.** (2010). Evolution of the cerebellar cortex: The selective expansion of prefrontal-projecting cerebellar lobules. *NeuroImage*, 49(3), 2045–2052.
- Bangma, G. C., & ten Donkelaar, H.** (1982). Afferent connections of the cerebellum in various types of reptiles. *The Journal of Comparative Neurology*, 207(3), 255–273.
- Barton, R. A., & Harvey, P. H.** (2000). Mosaic evolution of brain structure in mammals. *Nature*, 405(6790), 1055–1058.
- Barton, R. A., & Venditti, C.** (2014). Rapid evolution of the cerebellum in humans and other great apes. *Current Biology: CB*, 24(20), 2440–2444.
- Bell, C. C.** (2002). Evolution of cerebellum-like structures. *Brain Behavior and Evolution*, 59(5–6), 312–326.
- Bell, C. C., Han, V. Z., Sugawara, Y., & Grant, K.** (1997). Synaptic plasticity in a cerebellum-like structure depends on temporal order. *Nature*, 387(6630), 278–281.
- Bilo, D., & Bilo, A.** (1978). Wind stimuli control vestibular and optokinetic reflexes in the pigeon. *Naturwissenschaften*, 65(3), 161–162.
- Boire, D., & Baron, G.** (1994). Allometric comparison of brain and main brain subdivisions in birds. *Journal für Hirnforschung*, 35, 49–66.
- Buckner, R. L.** (2013). The cerebellum and cognitive function: 25 years of insight from anatomy and neuroimaging. *Neuron*, 80(3), 807–815.
- Buckner, R. L., & Krienen, F. M.** (2013). The evolution of distributed association networks in the human brain. *Trends in Cognitive Sciences*, 17(12), 648–665.

- Butler, A. B., & Hodos, W.** (2005). *Comparative vertebrate neuroanatomy: Evolution and adaptation*. John Wiley & Sons.
- Butts, T., Green, M. J., & Wingate, R. J. T.** (2014). Development of the cerebellum: Simple steps to make a ‘little brain’. *Development*, *141*(21), 4031–4041.
- Carey, M. R.** (2024). The cerebellum. *Current Biology*, *34*(1), R7–R11.
- Carlson, B. A.** (2002a). Electric signaling behavior and the mechanisms of electric organ discharge production in mormyrid fish. *Journal of Physiology-Paris*, *96*(5), 405–419.
- Carlson, B. A.** (2002b). Neuroanatomy of the mormyrid electromotor control system. *Journal of Comparative Neurology*, *454*(4), 440–455.
- Carta, I., Chen, C. H., Schott, A. L., Dorizan, S., & Khodakhah, K.** (2019). Cerebellar modulation of the reward circuitry and social behavior. *Science (New York, N.Y.)*, *363*(6424), eaav0581.
- Cochran, S. L., & Hackett, J. T.** (1977). The climbing fiber afferent system of the frog. *Brain Research*, *121*(2), 362–367.
- Cunha, F., Gutiérrez-Ibáñez, C., Racicot, K., Wylie, D. R., & Iwaniuk, A. N.** (2021). A quantitative analysis of cerebellar anatomy in birds. *Brain Structure & Function*, *226*(8), 2561–2583.
- D’Angelo, E.** (2018). Chapter 6—Physiology of the cerebellum. In M. Manto & T. A. G. M. Huisman (Ed.), *Handbook of Clinical Neurology* (Roč. 154, s. 85–108). Elsevier.
- De Winter, W., & Oxnard, C. E.** (2001). Evolutionary radiations and convergences in the structural organization of mammalian brains. *Nature*, *409*(6821), 710–714.
- Devor, A.** (2000). Is the cerebellum like cerebellar-like structures? *Brain Research Reviews*, *34*(3), 149–156.
- Donkelaar, H. J. T.** (1982). Organization of descending pathways to the spinal cord in amphibians and reptiles. In H. G. J. M. Kuypers & G. F. Martin (Ed.), *Progress in Brain Research* (Roč. 57, s. 25–67). Elsevier.
- Dow, R. S., & Moruzzi, G.** (1958). *The Physiology and Pathology of the Cerebellum*. U of Minnesota Press.
- Durán, E., Ocaña, F. M., Martín-Monzón, I., Rodríguez, F., & Salas, C.** (2014). Cerebellum and spatial cognition in goldfish. *Behavioural Brain Research*, *259*, 1–8.
- Feenders, G., Liedvogel, M., Rivas, M., Zapka, M., Horita, H., Hara, E., Wada, K., Mouritsen, H., & Jarvis, E. D.** (2008). Molecular mapping of movement-associated areas in the avian brain: A motor theory for vocal learning origin. *PLoS ONE*, *3*(3), e1768.
- Felleman, D. J., & Van Essen, D. C.** (1991). Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cerebral Cortex*, *1*(1), 1–47.
- Fernández, V., Llinares-Benadero, C., & Borrell, V.** (2016). Cerebral cortex expansion and folding: What have we learned? *The EMBO Journal*, *35*(10), 1021–1044.
- Finger, T. E., Bell, C. C., & Russell, C. J.** (1981). Electrosensory pathways to the valvula cerebelli in mormyrid fish. *Experimental Brain Research*, *42*(1), 23–33.
- Finlay, B. L., & Darlington, R. B.** (1995). Linked regularities in the development and evolution of mammalian brains. *Science*, *268*(5217), 1578–1584.
- Flourens, P.** (1824). *Recherches experimentales sur les proprietes et les fonctions du systeme nerveux: Dans les animaux vertebres*. Chez Crevot (ex Nieuwenhuys a kol., 1998).

- Foote, A. D., Griffin, R. M., Howitt, D., Larsson, L., Miller, P. J. O., & Rus Hoelzel, A.** (2006). Killer whales are capable of vocal learning. *Biology Letters*, 2(4), 509–512.
- Gao, J.-H., Parsons, L. M., Bower, J. M., Xiong, J., Li, J., & Fox, P. T.** (1996). Cerebellum implicated in sensory acquisition and discrimination rather than motor control. *Science*, 272(5261), 545–547.
- Glickstein, M., Oberdick, J., & Voogd, J.** (2007). 3.30—Evolution of the cerebellum. In J. H. Kaas (Ed.), *Evolution of Nervous Systems* (s. 413–442). Academic Press.
- Glickstein, M., Strata, P., & Voogd, J.** (2009). Cerebellum: History. *Neuroscience*, 162(3), 549–559.
- Glickstein, M., Sultan, F., & Voogd, J.** (2011). Functional localization in the cerebellum. *Cortex*, 47(1), 59–80.
- González, A., & Smeets, W. J.** (1993). Noradrenaline in the brain of the South African clawed frog *Xenopus laevis*: A study with antibodies against noradrenaline and dopamine-beta-hydroxylase. *The Journal of Comparative Neurology*, 331(3), 363–374.
- Gonzalez-Voyer, A., & Kolm, N.** (2010). Sex, ecology and the brain: Evolutionary correlates of brain structure volumes in tanganyikan cichlids. *PloS one*, 5, e14355.
- Goodman, D. C.** (1969). Behavioral aspects of cerebellar stimulation and ablation in the frog and alligator and their relationship to cerebellar evolution. In *Neurobiology of cerebellar evolution and development*. Am. Med. Assn., Chicago.
- Gregory, K. M.** (1972). Central projections of the eighth nerve in frogs. *Brain, Behavior and Evolution*, 5(1), 70–88.
- Gregory, K. M.** (1974). The stato-acoustic nuclear complex and the nucleus cerebelli of the frog. A golgi study. *Brain, Behavior and Evolution*, 10(1–3), 146–156.
- Gutiérrez-Ibáñez, C., Iwaniuk, A. N., & Wylie, D. R.** (2018). Parrots have evolved a primate-like telencephalic-midbrain-cerebellar circuit. *Scientific Reports*, 8(1), 9960.
- Hall, Z. J., Street, S. E., & Healy, S. D.** (2013). The evolution of cerebellum structure correlates with nest complexity. *Biology Letters*, 9(6), 20130687.
- Han, V. Z., Bell, C. C., Grant, K., & Sugawara, Y.** (1999). Mormyrid electrosensory lobe in vitro: Morphology of cells and circuits. *Journal of Comparative Neurology*, 404(3), 359–374.
- Han, V. Z., Meek, J., Campbell, H. R., & Bell, C. C.** (2006). Cell morphology and circuitry in the central lobes of the mormyrid cerebellum. *The Journal of Comparative Neurology*, 497(3), 309–325.
- Herculano-Houzel, S.** (2010). Coordinated scaling of cortical and cerebellar numbers of neurons. *Frontiers in Neuroanatomy*, 4.
- Herculano-Houzel, S., Catania, K., Manger, P. R., & Kaas, J. H.** (2015). Mammalian brains are made of these: A dataset of the numbers and densities of neuronal and nonneuronal cells in the brain of Glires, Primates, Scandentia, Eulipotyphlans, Afrotherians and Artiodactyls, and their relationship with body mass. *Brain Behavior and Evolution*, 86(3–4), 145–163.
- Herculano-Houzel, S., Da Cunha, F. B., Reed, J. L., Kaswera-Kyamakya, C., Gillissen, E., & Manger, P. R.** (2020). Microchiropterans have a diminutive cerebral cortex, not an enlarged cerebellum, compared to megachiropterans and other mammals. *Journal of Comparative Neurology*, 528(17), 2978–2993.

- Heuer, K., Traut, N., de Sousa, A. A., Valk, S. L., Clavel, J., & Toro, R.** (2023). Diversity and evolution of cerebellar folding in mammals. *eLife*, *12*, e85907.
- Hillman, D. E.** (1969). Morphological organization of frog cerebellar cortex: A light and electron microscopic study. *Journal of Neurophysiology*, *32*(6), 818–846.
- Hindenach, J. C. R.** (1931). The Cerebellum of *Sphenodon punctatum*. *Journal of Anatomy*, *65*(Pt 3), 283–318.
- Huber, R., Van Staaden, M. J., Kaufman, L. S., & Liem, K. F.** (1997). Microhabitat use, trophic patterns, and the evolution of brain structure in African Cichlids. *Brain, Behavior and Evolution*, *50*(3), 167–182.
- Ikenaga, T.** (2022). Teleost fish. In M. U. Manto, D. L. Gruol, J. D. Schmähmann, N. Koibuchi, & R. V. Sillitoe (Ed.), *Handbook of the Cerebellum and Cerebellar Disorders* (s. 1647–1665). Springer International Publishing.
- Ikenaga, T., Shimomai, R., Hagio, H., Kimura, S., Matsumoto, K., Kato, D., Uesugi, K., Takeuchi, A., Yamamoto, N., & Hibi, M.** (2022). Morphological analysis of the cerebellum and its efferent system in a basal actinopterygian fish, *Polypterus senegalus*. *Journal of Comparative Neurology*, *530*(8), 1231–1246.
- Ito, M.** (1984). *The Cerebellum and Neural Control*. Raven Press.
- Ito, M.** (2002). Historical review of the significance of the cerebellum and the role of Purkinje cells in motor learning. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *978*(1), 273–288.
- Iwaniuk, A., Hurd, P., & Wylie, D.** (2007). Comparative morphology of the avian cerebellum: II. Size of folia. *Brain, behavior and evolution*, *69*, 196–219.
- Iwaniuk, A. N., Hurd, P. L., & Wylie, D. R. W.** (2005). The Comparative morphology of the cerebellum in Caprimulgiform birds: Evolutionary and functional implications. *Brain Behavior and Evolution*, *67*(1), 53–68.
- Iwaniuk, A. N., Hurd, P. L., & Wylie, D. R. W.** (2006). Comparative morphology of the avian cerebellum: I. Degree of foliation. *Brain Behavior and Evolution*, *68*(1), 45–62.
- Iwaniuk, A. N., Lefebvre, L., & Wylie, D. R.** (2009). The comparative approach and brain–behaviour relationships: A tool for understanding tool use. *Canadian Journal of Experimental Psychology / Revue canadienne de psychologie expérimentale*, *63*(2), 150–159.
- Jacobs, B., Johnson, N. L., Wahl, D., Schall, M., Maseko, B. C., Lewandowski, A., Raghanti, M. A., Wicinski, B., Butti, C., Hopkins, W. D., Bertelsen, M. F., Walsh, T., Roberts, J. R., Reep, R. L., Hof, P. R., Sherwood, C. C., & Manger, P. R.** (2014). Comparative neuronal morphology of the cerebellar cortex in afrotherians, carnivores, cetartiodactyls, and primates. *Frontiers in Neuroanatomy*, *8*, 24.
- Janik, V. M., & Slater, P. J. B.** (2000). The different roles of social learning in vocal communication. *Animal Behaviour*, *60*(1), 1–11.
- Jørgensen, J. M., & Joss, J.** (2011). *The biology of lungfishes*. Science Publishers.
- Joseph, B. S., & Whitlock, D. G.** (1968). Central projections of selected spinal dorsal roots in anuran amphibians. *The Anatomical Record*, *160*(2), 279–288.
- Kaplan, H., & Aronson, L. R. Lester R.** (1969). *Function of forebrain and cerebellum in learning in the teleost Tilapia heudelotii macrocephala*. *Bulletin of the AMNH*; v. 142, article 2.

- Kazu, R. S., Maldonado, J., Mota, B., Manger, P. R., & Herculano-Houzel, S.** (2014). Cellular scaling rules for the brain of Artiodactyla include a highly folded cortex with few neurons. *Frontiers in Neuroanatomy*, 8, 128.
- Kim, S.-G., Uğurbil, K., & Strick, P. L.** (1994). Activation of a cerebellar output nucleus during cognitive processing. *Science*, 265(5174), 949–951.
- King, M., Hernandez-Castillo, C. R., Poldrack, R. A., Ivry, R. B., & Diedrichsen, J.** (2019). Functional boundaries in the human cerebellum revealed by a multi-domain task battery. *Nature neuroscience*, 22(8), 1371–1378.
- Kotrschal, K., Van Staaden, M. J., & Huber, R.** (1998). Fish brains: Evolution and environmental relationships. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 8(4), 373–408.
- Lange, W.** (1975). Cell number and cell density in the cerebellar cortex of man and some other mammals. *Cell and Tissue Research*, 157(1), 115–124.
- Lannoo, M. J., & Hawkes, R.** (1997). A search for primitive Purkinje cells: Zebrin II expression in sea lampreys (*Petromyzon marinus*). *Neuroscience Letters*, 237(1), 53–55.
- Larsell, O.** (1920). The cerebellum of *Amblystoma*. *Journal of Comparative Neurology*, 31(4), 259–282.
- Larsell, O.** (1923). The cerebellum of the frog. *Journal of Comparative Neurology*, 36(2), 89–112.
- Larsell, O.** (1926). The cerebellum of reptiles: Lizards and snake. *Journal of Comparative Neurology*, 41(1), 59–94.
- Larsell, O.** (1932). The cerebellum of reptiles: Chelonians and alligator. *Journal of Comparative Neurology*, 56(2), 299–345.
- Larsell, O., & Jansen, J.** (1967). *The comparative anatomy and histology of the cerebellum, from myxinooids through birds / by Olof Larsell, edited by Jan Jansen*. Univ. of Minnesota Press.
- Larson-Prior, L. J., & Cruce, W. L.** (1992). The red nucleus and mesencephalic tegmentum in a ranid amphibian: A cytoarchitectonic and HRP connectional study. *Brain, Behavior and Evolution*, 40(6), 273–286.
- Lefebvre, L., Nicolakakis, N., & Boire, D.** (2002). Tools and brains in birds. *Behaviour*, 139(7), 939–973.
- Lefebvre, L., Whittle, P., Lascaris, E., & Finkelstein, A.** (1997). Feeding innovations and forebrain size in birds. *Animal Behaviour*, 53(3), 549–560.
- Lisney, T. J., Yopak, K. E., Montgomery, J. C., & Collin, S. P.** (2008). Variation in brain organization and cerebellar foliation in Chondrichthyans: Batoids. *Brain Behavior and Evolution*, 72(4), 262–282.
- Manto, M., Bower, J. M., Conforto, A. B., Delgado-García, J. M., Da Guarda, S. N. F., Gerwig, M., Habas, C., Hagura, N., Ivry, R. B., Mariën, P., Molinari, M., Naito, E., Nowak, D. A., Oulad Ben Taib, N., Pelisson, D., Tesche, C. D., Tilikete, C., & Timmann, D.** (2012). Consensus paper: Roles of the cerebellum in motor control—the diversity of ideas on cerebellar involvement in movement. *The Cerebellum*, 11(2), 457–487.
- Maseko, B. C., Spocter, M. A., Haagenen, M., & Manger, P. R.** (2012). Elephants have relatively the largest cerebellum size of mammals. *The Anatomical Record*, 295(4), 661–672.
- Meek, J., Grant, K., Sugawara, Y., Hafmans, T. G. M., Veron, M., & Denizot, J. P.** (1996). Interneurons of the ganglionic layer in the mormyrid electrosensory lateral line lobe:

- Morphology, immunohistochemistry, and synaptology. *Journal of Comparative Neurology*, 375(1), 43–65.
- Meek, J., Yang, J. Y., Han, V. Z., & Bell, C. C.** (2008). Morphological analysis of the mormyrid cerebellum using immunohistochemistry, with emphasis on the unusual neuronal organization of the valvula. *Journal of Comparative Neurology*, 510(4), 396–421.
- Middleton, F. A., & Strick, P. L.** (1997). Chapter 32 Dentate output channels: Motor and cognitive components. In C. I. De Zeeuw, P. Strata, & J. Voogd (Ed.), *Progress in Brain Research* (Roč. 114, s. 553–566). Elsevier.
- Middleton, F. A., & Strick, P. L.** (1998). The cerebellum: An overview. *Trends in Cognitive Sciences*, 2(9), 305–306.
- Middleton, F. A., & Strick, P. L.** (2001). Cerebellar projections to the prefrontal cortex of the Primate. *Journal of Neuroscience*, 21(2), 700–712.
- Montgomery, J., Bodznick, D., & Yopak, K.** (2012). The cerebellum and cerebellum-like structures of Cartilaginous fishes. *Brain, behavior and evolution*, 80, 152–165.
- Montgomery, J., Coombs, S., Conley, R., & Bodznick, D.** (1995). Hindbrain sensory processing in lateral line, electrosensory, and auditory systems: A comparative overview of anatomical and functional similarities. *Auditory Neuroscience*, 1, 207–231.
- Necker, R.** (2001). Spinocerebellar projections in the pigeon with special reference to the neck region of the body. *The Journal of Comparative Neurology*, 429(3), 403–418.
- Nieuwenhuys, R.** (1967). Comparative anatomy of the cerebellum. In C. A. Fox & R. S. Snider (Ed.), *Progress in Brain Research* (Roč. 25, s. 1–93). Elsevier.
- Nieuwenhuys, R., Ten Donkelaar, H. J., & Nicholson, C.** (1998). *The Central Nervous System of Vertebrates*. Springer Berlin Heidelberg.
- Northcutt, R. G.** (1989). Brain variation and phylogenetic trends in elasmobranch fishes. *Journal of Experimental Zoology*, 252(S2), 83–100.
- Northcutt, R. G.** (2011). Evolving large and complex brains. *Science*, 332(6032), 926–927.
- Northcutt, R. G., Neary, T. J., & Senn, D. G.** (1978). Observations on the brain of the coelacanth *Latimeria chalumnae*: External anatomy and quantitative analysis. *Journal of Morphology*, 155(2), 181–192.
- Obata, K., Ito, M., Ochi, R., & Sato, N.** (1967). Pharmacological properties of the postsynaptic inhibition by Purkinje cell axons and the action of γ -aminobutyric acid on Deiters neurones. *Experimental Brain Research*, 4(1), 43–57.
- Pakan, J. M. P., Iwaniuk, A. N., Wylie, D. R. W., Hawkes, R., & Marzban, H.** (2007). Purkinje cell compartmentation as revealed by Zebrin II expression in the cerebellar cortex of pigeons (*Columba livia*). *Journal of Comparative Neurology*, 501(4), 619–630.
- Paul, D. H.** (1982). The cerebellum of fishes: A comparative neurophysiological and neuroanatomical review. In O. Lowenstein (Ed.), *Advances in Comparative Physiology and Biochemistry* (Roč. 8, s. 111–177). Elsevier.
- Paul, D. H., & Roberts, B. L.** (1979). The significance of cerebellar function for a reflex movement of the dogfish. *Journal of Comparative Physiology*, 134(1), 69–74.
- Paul, D. H., & Roberts, B. L.** (1983). The activity of cerebellar nuclear neurones in relation to stimuli which evoke a pectoral fin reflex in dogfish. *The Journal of Physiology*, 342(1), 465–481.

- Paul, D. H., & Roberts, B. L.** (1984). Projections of cerebellar Purkinje cells in the dogfish, *Scyliorhinus*. *Neuroscience Letters*, *44*(1), 43–46.
- Petrovický, P.** (2001). *Anatomie s topografií a klinickými aplikacemi* (1. vyd). Osveta.
- Pollen, A. A., Dobberfuhl, A. P., Scace, J., Igulu, M. M., Renn, S. C. P., Shumway, C. A., & Hofmann, H. A.** (2007). Environmental complexity and social organization sculpt the brain in lake Tanganyikan cichlid fish. *Brain Behavior and Evolution*, *70*(1), 21–39.
- Prati, J. M., Pontes-Silva, A., & Gianlorenço, A. C. L.** (2024). The cerebellum and its connections to other brain structures involved in motor and non-motor functions: A comprehensive review. *Behavioural Brain Research*, *465*, 114933.
- Preuss, T. M.** (2007). Evolutionary Specializations of Primate Brain Systems. In M. J. Ravosa & M. Dagosto (Ed.), *PRIMATE ORIGINS: Adaptations and Evolution* (s. 625–675). Springer US.
- Ravignani, A., Fitch, W. T., Hanke, F. D., Heinrich, T., Hurgitsch, B., Kotz, S. A., Scharff, C., Stoeger, A. S., & de Boer, B.** (2016). What pinnipeds have to say about human speech, music, and the evolution of rhythm. *Frontiers in Neuroscience*, *10*, 274.
- Raymond, J. L., & Medina, J. F.** (2018). Computational principles of supervised learning in the cerebellum. *Annual Review of Neuroscience*, *41*(1), 233–253.
- Reichenberger, I., Streit, P., Ottersen, O. P., & Dieringer, N.** (1993). GABA- and glycine-like immunoreactivities in the cerebellum of the frog. *Neuroscience Letters*, *154*(1), 89–92.
- Reiss, D., & McCowan, B.** (1993). Spontaneous vocal mimicry and production by bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*): Evidence for vocal learning. *Journal of Comparative Psychology*, *107*(3), 301–312.
- Rodríguez, F., Durán, E., Gómez, A., Ocaña, F. M., Alvarez, E., Jiménez-Moya, F., Broglio, C., & Salas, C.** (2005). Cognitive and emotional functions of the teleost fish cerebellum. *Brain Research Bulletin*, *66*(4–6), 365–370.
- Ros, I. G., & Biewener, A. A.** (2017). Pigeons (*C. livia*) Follow their head during turning flight: Head stabilization underlies the visual control of flight. *Frontiers in Neuroscience*, *11*.
- Sato, Y., Takatsuji, K., & Masai, H.** (1983). Brain organization of sharks, with special reference to archaic species. *Journal Fur Hirnforschung*, *24*(3), 289–295.
- Shi, Z., Zhang, Y., Meek, J., Qiao, J., & Han, V. Z.** (2008). The neuronal organization of a unique cerebellar specialization: The valvula cerebelli of a Mormyrid fish. *The Journal of comparative neurology*, *509*(5), 449–473.
- Schmahmann, J. D.** (1991). An emerging concept: The cerebellar contribution to higher function. *Archives of Neurology*, *48*(11), 1178–1187.
- Schmahmann, J. D.** (2019). The cerebellum and cognition. *Neuroscience Letters*, *688*, 62–75.
- Schmahmann, J. D., Guell, X., Stoodley, C. J., & Halko, M. A.** (2019). The theory and neuroscience of cerebellar cognition. *Annual Review of Neuroscience*, *42*(1), 337–364.
- Schmahmann, J. D., & Pandya, D. N.** (1997). The cerebrocerebellar system. In J. D. Schmahmann (Ed.), *International Review of Neurobiology* (Roč. 41, s. 31–60). Academic Press.
- Schmahmann, J. D., & Sherman, J. C.** (1998). The cerebellar cognitive affective syndrome. *Brain*, *121*(4), 561–579.

- Schnetz, L., Dunne, E. M., Feichtinger, I., Butler, R. J., Coates, M. I., & Sansom, I. J.** (2024). Rise and diversification of chondrichthyans in the Paleozoic. *Paleobiology*, *50*(2), 271–284.
- Schulte, M., & Necker, R.** (1998). Processing of spinal somatosensory information in anterior and posterior cerebellum of the pigeon. *Journal of Comparative Physiology A*, *183*(1), 111–120.
- Schumacher, E. L., & Carlson, B. A.** (2022). Convergent mosaic brain evolution is associated with the evolution of novel electrosensory systems in teleost fishes. *eLife*, *11*, e74159.
- Smaers, J. B., Gómez-Robles, A., Parks, A. N., & Sherwood, C. C.** (2017). Exceptional evolutionary expansion of prefrontal cortex in great apes and humans. *Current Biology*, *27*(5), 714–720.
- Smaers, J. B., Turner, A. H., Gómez-Robles, A., & Sherwood, C. C.** (2018). A cerebellar substrate for cognition evolved multiple times independently in mammals. *eLife*, *7*, e35696.
- Smeets, W. J. A. J., Nieuwenhuys, R., & Roberts, B. L.** (1983). *The central nervous system of cartilaginous fishes: Structural and functional correlations*. Springer-Verlag.
- Sokolov, A. A., Miall, R. C., & Ivry, R. B.** (2017). The cerebellum: Adaptive prediction for movement and cognition. *Trends in cognitive sciences*, *21*(5), 313–332.
- Sol, D., Olkowitz, S., Sayol, F., Kocourek, M., Zhang, Y., Marhounová, L., Osadnik, C., Corssmit, E., Garcia-Porta, J., Martin, T. E., Lefebvre, L., & Němec, P.** (2022). Neuron numbers link innovativeness with both absolute and relative brain size in birds. *Nature Ecology & Evolution*, *6*(9), 1381–1389.
- Stoeger, A. S., Mietchen, D., Oh, S., de Silva, S., Herbst, C. T., Kwon, S., & Fitch, W. T.** (2012). An asian elephant imitates human speech. *Current Biology*, *22*(22), 2144–2148. 2
- Strick, P. L., Dum, R. P., & Fiez, J. A.** (2009). Cerebellum and nonmotor function. *Annual Review of Neuroscience*, *32*(1), 413–434.
- Striedter, G. F.** (2005). *Principles of brain evolution* (s. xii, 436). Sinauer Associates.
- Striedter, G. F., & Northcutt, R. G.** (2019). *Brains through time: A natural history of vertebrates*. Oxford University Press.
- Striedter, G. F., Srinivasan, S., & Monuki, E. S.** (2015). Cortical folding: When, where, how, and why? *Annual Review of Neuroscience*, *38*(1), 291–307.
- Sudarov, A., & Joyner, A. L.** (2007). Cerebellum morphogenesis: The foliation pattern is orchestrated by multi-cellular anchoring centers. *Neural Development*, *2*(1), 26.
- Sukhum, K. V., Shen, J., & Carlson, B. A.** (2018). Extreme enlargement of the cerebellum in a clade of Teleost fishes that evolved a novel active sensory system. *Current Biology: CB*, *28*(23), 3857–3863.e3.
- Sultan, F.** (2005). Why some bird brains are larger than others. *Current Biology: CB*, *15*(17), R649–650.
- Sultan, F., & Glickstein, M.** (2007). The cerebellum: Comparative and animal studies. *The Cerebellum*, *6*(3), 168–176.
- Taylor, G. M., Nol, E., & Boire, D.** (1995). Brain regions and encephalization in anurans: Adaptation or stability? *Brain, Behavior and Evolution*, *45*(2), 96–109.

- Ten Donkelaar, H. J.** (1976). Descending pathways from the brain stem to the spinal cord in some reptiles. II. Course and site of termination. *Journal of Comparative Neurology*, 167(4), 443–463.
- Tiemeier, H., Lenroot, R. K., Greenstein, D. K., Tran, L., Pierson, R., & Giedd, J. N.** (2010). Cerebellum development during childhood and adolescence: A longitudinal morphometric MRI study. *NeuroImage*, 49(1), 63–70.
- Timmermans, S., Lefebvre, L., Boire, D., & Basu, P.** (2000). Relative size of the hyperstriatum ventrale Is the best predictor of feeding innovation rate in birds. *Brain, Behavior and Evolution*, 56(4), 196–203.
- Tong, S. -liang, & Bullock, T. H.** (1982). The sensory functions of the cerebellum of the thornback ray, *Platyrhinoidis triseriata*. *Journal of Comparative Physiology*, 148(3), 399–410.
- Ueda, S., Nojyo, Y., & Sano, Y.** (1984). Immunohistochemical demonstration of the serotonin neuron system in the central nervous system of the bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Anatomy and Embryology*, 169(3), 219–229.
- Ungurean, G., Behroozi, M., Böger, L., Helluy, X., Libourel, P.-A., Güntürkün, O., & Rattenborg, N. C.** (2023). Wide-spread brain activation and reduced CSF flow during avian REM sleep. *Nature Communications*, 14(1), 3259.
- Vernes, S. C.** (2017). What bats have to say about speech and language. *Psychonomic Bulletin & Review*, 24(1), 111–117.
- Voogd, J., & Glickstein, M.** (1998). The anatomy of the cerebellum. *Trends in Cognitive Sciences*, 2(9).
- Voogd, J., & Wylie, D. R. W.** (2004). Functional and anatomical organization of floccular zones: A preserved feature in vertebrates. *Journal of Comparative Neurology*, 470(2), 107–112.
- Wagner, M. J., & Luo, L.** (2020). Neocortex-cerebellum circuits for cognitive processing. *Trends in Neurosciences*, 43(1), 42–54.
- Wang, Y., Necus, J., Rodriguez, L. P., Taylor, P. N., & Mota, B.** (2019). Human cortical folding across regions within individual brains follows universal scaling law. *Communications Biology*, 2(1), 1–8.
- Warrick, D., Bundle, M., & Dial, K.** (2002). Bird maneuvering flight: Blurred bodies, clear heads. *Integrative and comparative biology*, 42, 141–148.
- Weston, J. K.** (1936). The reptilian vestibular and cerebellar gray with fiber connections. *Journal of Comparative Neurology*, 65(1), 93–199.
- Wicht, H.** (1996). The brains of lampreys and hagfishes: Characteristics, characters, and comparisons. *Brain, Behavior and Evolution*, 48(5), 248–261.
- Wullimann, M. F., & Glenn Northcutt, R.** (1989). Afferent connections of the valvula cerebelli in two teleosts, the common goldfish and the green sunfish. *Journal of Comparative Neurology*, 289(4), 554–567.
- Wylie, D. R., Gutiérrez-Ibáñez, C., Gaede, A. H., Altshuler, D. L., & Iwaniuk, A. N.** (2018). Visual-cerebellar pathways and their roles in the control of avian flight. *Frontiers in Neuroscience*, 12.
- Yopak, K. E.** (2012). Neuroecology of cartilaginous fishes: The functional implications of brain scaling. *Journal of Fish Biology*, 80(5), 1968–2023.

- Yopak, K. E., & Frank, L. R.** (2009). Brain size and brain organization of the whale shark, *Rhincodon typus*, using magnetic resonance imaging. *Brain Behavior and Evolution*, *74*(2), 121–142.
- Yopak, K. E., Lisney, T. J., Collin, S. P., & Montgomery, J. C.** (2007). Variation in brain organization and cerebellar foliation in chondrichthyans: Sharks and holocephalans. *Brain, Behavior and Evolution*, *69*(4), 280–300.
- Yopak, K. E., Lisney, T. J., Darlington, R. B., Collin, S. P., Montgomery, J. C., & Finlay, B. L.** (2010). A conserved pattern of brain scaling from sharks to primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *107*(29), 12946–12951.
- Yopak, K. E., & Montgomery, J. C.** (2008). Brain organization and specialization in deep-sea Chondrichthyans. *Brain Behavior and Evolution*, *71*(4), 287–304.
- Yopak, K. E., Pakan, J. M. P., & Wylie, D.** (2017). The cerebellum of nonmammalian vertebrates. In *Evolution of Nervous Systems* (s. 373–385). Elsevier.
- Yoshida, M., Okamura, I., & Uematsu, K.** (2004). Involvement of the cerebellum in classical fear conditioning in goldfish. *Behavioural Brain Research*, *153*(1), 143–148.
- Zhang, Y., Shi, Z., Magnus, G., Meek, J., Han, V. Z., & Qiao, J. T.** (2011). Functional circuitry of a unique cerebellar specialization: The valvula cerebelli of a mormyrid fish. *Neuroscience*, *182*, 11–31.