

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA UNIVERSITY KARLOVY, PRAHA
Katedra zoologie
SLOVENSKÁ AKADÉMIA VIED, BRATISLAVA
Ústav zoológie

Miloš VATER

**Anatómia kostrovej sústavy mloka vrchovského
(*Triturus alpestris*) a jej ontogenéza**

Doktorandská dizertačná práca

Vedný odbor: Zoológia

školiťel: Doc. RNDr. Zbyněk ROČEK, DrSc.

Praha, Bratislava 2003

POĎAKOVANIE

Na tomto mieste sa chcem poďakovať predovšetkým môjmu školiteľovi Doc. RNDr. Zbyňkovi ROČKOVI, DrSc. (Katedra zoologie Přírodovědecké fakulty UK, Praha), ktorý sa ma ochotne ujal, pomáhal mi v zdoľávaní ťažkostí pri získaní literatúry, za to, že sa mi venoval s veľkou trpezlivosťou. Taktiež ďakujem Doc. RNDr. Leovi SIGMUNDOVI, CSc. (Katedra zoologie Přírodovědecké fakulty UK, Praha), za jeho úvodné vedenie, bol mojím prvým školiteľom.

Nie v menšej miere ďakujem môjmu kolegovi a šéfovi RNDr. Jurajovi HOLČÍKOVI, CSc. (Ústav zoológie SAV, Bratislava), ktorý mi bol vždy ochotný poradiť, pomôcť a prečítať si môj rukopis.

Ďalej chcem poďakovať kolegovi RNDr. Dušanovi ŽITŇANOVI, CSc., za pomoc pri zdoľávaní technických ťažkostí, za dobré rady, taktiež ďakujem RNDr. Petrovi TAKÁČOVI, CSc. a RNDr. Ľubošovi VIDLIČKOVI, CSc., technickú pomoc.

Veľká vďaka patrí Doc. RNDr. Jozefovi KLEMBAROVI, CSc. a RNDr. Ľubošovi PANČIŠINOVI za požičanie bohatej literatúry a za cenné rady.

Taktiež ďakujem Mgr. Pavlovi NĚMCOVI, Mgr. Robertovi ČERNÉMU (obaja Katedra zoologie Přírodovědecké fakulty UK, Praha) za pomoc pri získaní zahraničnej literatúry.

Moja vďaka patrí Mgr. Pavlovi BELANSKÉMU (ŠOP, Varín) a Mgr. Ivanovi BARTÍKOVI (Katedra zoológie Přírodovědecké fakulty, Bratislava) za pomoc pri získaní materiálu a literatúry.

Mgr. Alenke ŠEDIVEJ za pomoc pri zdoľávaní francúzskej literatúry a povzbudenie.

Ďakujem tiež všetkým mojim učiteľom, ktorí ma ochotne viedli.

Poslednými riadkami chcem vyjadriť svoju vďaku manželke Petre, svokrovcovi Karolovi a Erike za pomoc pri zdoľávaní rôznych ťažkostí.

Nakoniec sa chcem poďakovať mojim rodičom a bratom, ktorí mi fandili a boli rôzne nápomocní.

Všetkým srdečne ďakujem!

OBSAH

1	ÚVOD	4
2	LITERÁRNY PREHLAD	5
3	MATERIÁL A METODIKA	9
4	VÝSLEDKY	16
4.1	<i>Triturus alpestris</i> (Laurenti, 1768)	16
4.1.1	Kostrová sústava dospelého jedinca	16
4.1.1.1	<i>Skeleton axiale</i>	16
	Lebka	16
	A) Neurálne endokránium	17
	B) Viscerálne endokránium	40
	C) Exokránium	49
	Chrbtica a rebrá	73
4.1.1.2	<i>Skeleton appendiculare</i>	84
	Kosti hrudníkovej končatiny	85
	Kosti panvovej končatiny	93
4.1.2	Ontogenéza kostrovej sústavy	103
4.1.2.1	Embryonálne obdobie	103
	36. Štádium	103
4.1.2.2	Larválne obdobie	104
	40. Štádium	104
	41. – 45. Štádium	106
	49. Štádium	109
	53. Štádium	112
	54. Štádium	116
	55. Štádium	118
5	DISKUSIA	120
6	SÚHRN	124
7	LITERATÚRA	125

1. ÚVOD

Obojživelníky sú najstaršou skupinou suchozemských stavovcov, ktorých existencia sa datuje približne od prvohôr z obdobia stredného devónu (cca 350 miliónov rokov). Táto skupina predstavuje hranicu medzi suchozemskými a vodnými živočíchmi, ktorá čiastočne začala obsadzovať suchozemské prostredie. Tento jav predstavuje výrazný skok v evolúcii suchozemských stavovcov. Ich samotný vývoj bol však postupný proces, sprevádzaný rôznymi morfológickými, fyziologickými a etologickými adaptáciami na suchozemský život (Rehák 1992). Tieto adaptácie vyústili do vzniku rôznych skupín, ktoré vznikli počas 65 miliónov rokov samostatnej existencie, t.j. jediných suchozemských stavovcov (Roček 1985). Z týchto základných skupín, ktoré predstavujú hlavné fylogenetické línie, vznikli aj recentné obojživelníky: Caudata, Salientia a Apoda.

I keď dnes už nie sú pochybnosti o pôvode obojživelníkov, ktoré sa najpravdepodobnejšie vyvinuli z lalokoplutvých rýb (Crossopterygii) zo skupiny Rhipidistia, ešte stále sa vedú debaty o tom, či sú monofyletické alebo difyletické. Vyriešenie tejto polemiky nie je možné iba na základe výskumu vonkajšej morfológie tela obojživelníkov (vďaka rovnakému životnému prostrediu je tu veľká podobnosť jedincov), alebo len na základe populárnej DNA analýze, ale sú potrebné znalosti aj o ich vnútornej stavbe. To znamená, že sa treba venovať aj výskumu anatomickej stavby dospelých aj larválnych jedincov jednotlivých druhov a ich porovnaniam s ich predkami. Keďže vo fosílnych nálezoch sa väčšinou nachádzajú iba časti kostrovej sústavy (málokedy sa nájde kompletná kostra), je potrebné im venovať im potrebnú pozornosť. Podrobné poznanie anatómie kostry mlokov, ale aj iných živočíchov umožní lepšiu orientáciu vo fosílnych nálezoch ako aj ich identifikáciu.

V poslednej dobe sa v Čechách a v menšej miere aj na Slovensku venuje zvýšená pozornosť výskumu anatómii obojživelníkov, najmä žabám, avšak stále máme nedostatočné vedomosti o druhoch jedinej čeľade chvostnatých obojživelníkov - Salamandridae. Táto čeľaď je najpočetnejšou čeľadou chvostnatých obojživelníkov v Európe (Čihař 1989, Nöllert & Nöllert 1992), ktorá sa objavila v Paleocéne (Špinar 1984). Podľa Duellmana et Trueb (1994) sú o výskyte tejto čeľade v jednotlivých svetadieloch rôzne fosílné nálezy. Obzvlášť dobre sú zastúpené v Európe z obdobia Eocénu až Pleistocénu, z Oligocénu pre Severnú Ameriku a z Miocénu pre Áziu.

Chvostnaté obojživelníky CAUDATA sú v Čechách aj na Slovensku zastúpené rodmi *Salamandra* Laurenti, 1768 a *Triturus* Rafinesque, 1815, čo predstavuje v čísle iba 1/7 z celkového počtu rodov čeľade Salamandridae Gray, 1825. Ak sa pozrieme na počet druhov, tak je to opäť rovnaké číslo pre Českú aj Slovenskú republiku 1/7, čo predstavuje 6 druhov. Číselné údaje sú urobené na základe publikácie Amphibian species of the World (Frost 1985).

Cieľom tejto práce je:

- podať podrobný opis kostrovej sústavy dospelého jedinca druhu *Triturus alpestris*
- opísať ontogenézu kostrovej sústavy
- porovnať s inými druhmi

2. LITERÁRNY PREHĽAD

Výskum obojživelníkov siaha až do obdobia Aristotela, ktorému bol suchozemský mlok dobre známy, a ktorý ho pomenoval ako *Σαλαμάνδρα* (salamánδρα). V tej dobe sa však nezaoberal jeho anatómiou. Salamandry sušili a podávali z medom, údajne ako afrodiaskum. Vodnú formu alebo larvu obojživelníka označil ako *Κορδύλος* (kordýλος) (podľa Coleho z Francisa, 1934).

Veľa prác vzniklo koncom 19. storočia, kde autori porovnávali lebky stavovcov. Napr. Huxley (1858) nepopiera záujem o informácie analógií medzi segmentmi, ktoré vstupujú do kompozície osifikovaného kráňa a stavcov. Na základe porovnávacjej anatomie stanovuje, že všetky takéto informácie musia začať s uznaním základných právd zariadených štúdiom vývoja, ktoré sú zhrnuté do nasledovných propozícií:

- 1) Notochord embrya stavovcov končí v oblasti základu kráňa, ktoré leží za centrom basisfenoidu (*os besisphenoideum*)
- 2) Základ kráňa nie je nikdy segmentovaný
- 3) *Lamina perpendicularis ethmoideum* má rovnakú morfológickú hodnotu ako *presphenoid*
- 4) *Petrosum* má rovnakú morfológickú hodnotu ako *mastoideum*; keď jedno nie je integrálnou súčasťou lebky, potom nie je ani druhé
- 5) Nazálne kosti nie sú *neurapophysis*
- 6) Branchiálne oblúky majú rovnakú morfológickú hodnotu ako *hyoideum* a hyoid ako mandibulárny oblúk
- 7) Mandibuly sú primitívne pripojené za bodom východu z lebky, tretej divízie 5. nervu
- 8) *Praemaxilla* je pôvodne úplne odlišná od palatomaxilárneho oblúka
- 9) Pektorálny oblúk je pôvodne celý odlišný od lebky.

Autor na základe týchto bodov tvrdí, že podľa nich by nemalo byť problém rozlíšiť jednotlivé časti lebky a priblížiť sa tak k poznaniu, že lebka je rozdelená do segmentov, ktorých analógia so stavcami je pravdepodobnejšia tým viac, čím bližšie ležia k okcipitálnej oblasti.

Parker (1877) vo svojej práci podal podrobný opis vývinu lebky axolotla a sirenodona. Podobným prácam sa venovali Gadow (1896), Gegenbaur (1861), kde autori na základe opisu vývinu stavcov určovali fylogenetické vzťahy.

Začiatkom 20. storočia to boli zahraniční prevažne nemeckí vedci ako Wiedersheim (1909) a Stadtmüller (1925, 1928, 1936), ktorí na základe podrobnej morfológie urobili analýzy recentných aj fosílnych obojživelníkov. Podrobne Mookerjee (1930) urobil analýzu vývinu stavcov u Urodela.

Koncom prvej polovice 20. storočia záujem o anatóniu obojživelníkov ustal, až objavmi švédskych paleontológov sa znovu rozprúdili anatomické práce okolo fosílnych aj recentných obojživelníkov.

K takým najznámejším patrí Säve-Söderbergh (1934), ktorý na základe evidentných vzťahov medzi štvornožcami, lalokoplutvými a dvojdyšnými rybami zhrnutých do 7 bodov zaviedol novú systematickú skupinu Choanata. V ďalších prácach (1941, 1945) na základe výskumu dermálnych kostí hlavy *Osteolepis* určil systém postrannej čiary, ktorý interpretoval na primitívne stavovce. Jeho nástupcom bol Jarvik (1967), ktorý homologizoval *os frontale* a *os parietale* u rýb s čelovými a temennými kosťami štvornožcov. Autor hovorí, že paleontológovia stavovcov si hneď nazačiatku osvojili terminológiu kostí anatónov a zoológov vertebrát, hoci terminológia dermálnych kostí

bola použitá na fosilne tetrapódy a ryby pri malých respektíve žiadnych znalostiach o ich endokraniu alebo ich endoskeletálnej štruktúre. Navyše paleontológovia z väčšej časti identifikovali a homologizovali dermálne kosti u fosílií hlavne na základe: (1) tvaru; (2) pozičných vzťahoch jednej kosti s druhou; (3) priestorový vzťah k ľahko rozoznateľným určujúcim bodom lebky ako orbitálne okno, pineálny otvor a pod. Tieto homologizácie sa týkali frontálií a parietálií nižších stavovcov s cicavcami. V ďalšej práci Jarvik (1972) urobil na základe bohatého fisálneho materiálu analýzu strednedevońských a hornodevońských *Porolepiformes* a porovnal ich s urodelami. Autor v obsiahlej dvojdielnej práci (1980) na základe zistení o etmoidálnej oblasti, ktorú porovnal so súčasnými obojživelníkmi došiel k názoru, že sú difiletické. Táto švédska škola predstavovaná Jarvikom mala proti sebe americkú školu Westolla (1938), ktorý s veľkým popularizátorom A. S. Romerom (1933, 1936, 1941), na rozdiel od Jarvika, zastávali názor, že pineálny otvor sa vyskytuje medzi parietálnymi kosťami.

Dva druhy spinálnych nervov a ich nosnú plochu vo fylogénéze salamandry zistil Edwards (1976). Autor uvádza, že obidva druhy spinálnych nervov u všetkých čeľadí mlokov prechádzajú cez *foramina*, a to: tie, ktoré sú v anteriórnych poloviciach stavcov a tie, ktoré sú v posteriórnych poloviciach. Prvý finálny nerv u všetkých salamandier vyúsťuje cez otvor do anteriórnej polovice atlasu. Všetky ostatné posteriórne nervy sú intervertebrálne u čeľadí *Cryptobranchidae*, *Hynobiidae*, *Proteidae*. Posteriórne kaudálne nervy vychádzajú posteriórными polovicami kaudálnych stavcov u čeľade *Amphiumidae*, kým u podčeľade *Dicamptodontinae* a *Rhyacotritoninae* všetky postsakrálne nervy vychádzajú posteriórными polovicami stavcov. Inak tomu je u čeľade *Plethodontidae*, kde len prvé tri nervy vychádzajú posteriórными otvormi. Podobne je to aj u podčeľade *Ambystomatinae*, avšak u čeľadí *Salamandridae* a *Sirenidae* sú to iba prvé dva nervy, ktoré prechádzajú posteriórными otvormi.

Vývinu lebky u *Notophthalmus viridescens* a jej vzťahu k metamorfóze a neoténii sa venoval vo svojej práci Reilly (1986). Autor opísal ontogenetické sekvencie vývinu lebky najmä jej osifikácie počas metamorfózy, u dospelca a čiastočne aj u neotenickej populácie. Zistil, že neotenickej jedinec je v štádiu IV larvy, kedy mal vyvinuté *ossa nasalia* a vytvorený *arcus frontosquamosus*. Autor (1987) porovnal hyobranchiálny aparát u dvoch druhov mlokov *Ambystoma talpoideum* a *Notophthalmus viridescens*, u ktorých zistil dve neotenickej stratégie. U *A. talpoideum* je kompletný larválny hyobranchiálny skelet s osifikovanou *copula posterior*, t.j. je kompletne metamorfická vďaka omeškanej metamorfóze, zatiaľ čo u *N. viridescens* je výsledkom nekompletnej metamorfózy. Komparatívnu ontogénézu tvaru lebky u Salamandier s použitím Resistant Fit Theta Rho analýzy urobil Reilly (1990). Resistant Fit Theta Rho analýza (RFTRA) sa používa pri opisoch ontogenetických zmien tvaru u rôznych druhov, na identifikovanie heterochronie a demonštrovanie fyletických rozdielov v ranom larválnom metamorfickom a postmetamorfickom tvare lebky. Následkom hlavných celkových metamorfických zmien tvaru došlo ku skráteniu frontálneho oblúka u ambystomatíd a k predĺženiu maxily u mlokov. Porovnanie druhov ukázali, že 1) šírka rypáka, 2) vývoj maxily, 3) forma neurocrania, 4) RFTRA morfometrická vzdialenosť sú užitočné fylogenetické znaky. Experimentálnej morfológii, správaniu a ontogénéze akvatickej forme výživy s porovnaním u *Ambystoma tigrinum* a mlokov rôznych čeľadí a taktiež ontogénéze výživy počas larválneho obdobia u salamandry (*Salamandra salamandra*) a jej prechodu na terestrickú výživu ako aj jej kinematike sa vo svojich prácach (1991, 1992, 1995, 1996) venoval vyššie menovaný autor.

Heterotopická vrstva epitelu-mesenchymálnych interakcií u evolúcie čeľustných stavcov urobil Shigetani et al. (2002). Autor zistil, že morfologické porovnanie ukazujú,

že iniciačné gény boli viditeľné v subdivíziách ectomesenchymu u dvoch druhov. Môžeme zhrnúť, že heterotopická vrstva tkanivovej interakcie sa týkala evolúcie čeluste.

Rose & Reiss (1993) podali vo svojej práci súhrn súčasných vedomostí týkajúcich sa úlohy vývojových mechanizmov, hormonálnych a iných v metamorfickom remodelovaní lebky stavovcov. Vybrané hľadisko sa zameriava na remodelovanie perifernej morfológie. Podkladom boli štúdie o anurach, urodelačoch, mihuliach a ploticach. Experimentálne výskumy týchto systémov nepodporujú tvrdenie, že kraniálne remodelovanie pri metamorfóze je mechanisticky rozlíšené od vývoja v nemetamorfických systémoch. Treba zdôrazniť, že podobné vývojové interakcie a celulárne cesty sa zdajú byť použité pri oboch typoch vývojového systému.

Veľkosť a tvar v ontogenéze a fylogenéze je podľa Alberchta et al. (1979) kvantitatívna metóda na opísanie vzťahu heterochronických zmien v ontogenéze voči fyletickým trendom. Je krokom vpred k vytvoreniu a zjednoteniu pohľadu vývojovej biológie a evolučnej ekológie v štúdiu morfolologickej evolúcie. Zjednodušená a logická schéma klasifikácie by mala čiastočne pomôcť pri štúdiu informácií z paleontológie a komparatívnej morfológie a pri analýzach procesov vedúcich k adaptívnej radiácii.

Porovnanie metamorfózy lebky a hyobranchiálneho systému u dvoch druhov neotenických salamandier odhaľuje dva rôzne typy neoténie (Reilly, 1987). *Ambystoma talpoideum* je celá neotenická vzhľadom na neskorú metamorfózu. *Notophthalmus viridescens* preukazuje obmedzenú neoténiu ako výsledok nekompletnej metamorfózy. Morfologické podrobnosti neoténie sa porovnávajú so životným cyklom u oboch druhov.

Evolučné vzťahy u čelade Salamandridae študovali Wake & Özeti (1969), kde výskum robili s informáciami o 40 znakoch, 27 vo vzťahu k ústnemu ústrojenstvu. Porovnávali sa výsledky prijatia a vylúčenia primitívnych znakových štádií. Sú tam významné rozdiely a odporúča sa vylúčiť primitívne znakové štádiá. Autori kladú tu dôraz predovšetkým na ich vlastnú kombinatórnu analýzu, ktorá berie do úvahy zmeny v systéme kŕmenia ako samostatnej komplexnej jednotky a využívajú fenetické metódy, podľa ktorých primitívne znakové štádiá sú vylúčené. Výsledkom je 14 rodov v 4 skupinách. A. *Salamandra*, *Chioglossa*, *Salamandrina*; B. *Triturus*, *Euproctus*, *Neurergus*, *Paramesotriton*, *Cynops*, *Hypselotriton*, *Pachytriton*, *Taricha*, *Notophthalmus*; C. *Pleurodeles*; D. *Tylotriton*.

Podobnosť v morfolologickej forme môže vzniknúť zo spoločného pôvodu, z paralelnej evolúcie, z konvergenencie, alebo z obratu na podmienky očividne zdedené po predkoch (Wake, 1991). Konvergentná evolúcia sa často považuje za jednu z najsilnejších línií dôkazu adaptívnej evolúcie. Alternatívne vysvetlenie pre konvergenziu a iné vyvinuté podobnosti je, že obmedzené vývojové javy sú vyvolané rôznymi druhmi impulzov. Používajú sa príklady z plethodontných salamandier na ilustrovanie prístupu kombinovaných internalistických aj externalistických analytických metód. Pri agresívnej homoplázii, ako u salamandier, sa dá očakávať nesúlad s fylogenetickými analýzami založenými na morfologických súboroch informácií.

Alberch & Gale (1985) autori v tejto štúdiu integrujú informácie z fylogenézy, komparatívnej ontogenézy a experimentálnej embryológie pri pokuse objasniť mechanizmy ovládajúce evolučné trendy smerom k digitálnej redukcii a strate pozorované u amfibií. Experimentálne perturbovali počet buniek u primordia embryonálnej končatiny, aby ukázali, že redukcia v počte mesenchymálnych buniek druhotne spôsobuje vývojový proces vzorovej formácie spôsobujúci znovu usporiadanie skeletálnej morfológie nohy. Rovnaká experimentálna manipulácia má rôzne účinky u žiab porovnávaných so salamandrami. Prišli k záveru, že väčšina vzorov diverzity v digitálnej morfológii amfibií sa dá vysvetliť ako odraz vývojových vlastností.

Výskumu dentícií mlokov sa rozsiahlo venoval nemecký morfológ Clemen (1979a, 1979b), ktorý experimentálnymi prácami na mlokoch *Salamandra salamandra* a *Ambystoma mexicanum* zistil, že vomerálne rohy po odstránení *os palatinum* v larválnom období sa po metamorfóze jedinca nevyskytovali. Z toho vyplýva, že ozubené vomerálne rohy sú pôvodu palatinálneho a preto by sa mala daná kosť správne menovať *os vomeropalatinum*. Taktiež zistil, že dané rohy majú úzku spojitosť s *ramus palatinus n. facialis*.

Paedomorfóze sa vo svojej práci venovali Djorović & Kalezić (2000), ktorí na základe analýzy priečného rezu rôznych ontogenetických štádií *Triturus vulgaris* a *T. alpestris* odhalili široké spektrum vplyvov perenibranchiácie na kraniálnu ontogenézu u európskych mlokov. Tieto vplyvy zahŕňajú príznačnú variáciu u osifikačných stupňov, morfometrickú variabilitu mnohých kraniálnych prvkov a zmeny tvaru lebky pri prechode z larválneho do dospelého štádia. Pri porovnaní s metamorfovanými jedincami, paedotopické mloky mali vyšší stupeň variability ako pri individuálnych kraniálnych znakoch tak aj pri zmenách tvaru. K hlavným zmenám v tvare kráňa u európskych mlokov došlo počas metamorfózy.

Temnospondylným obojživelníkom sa vo svojich prácach venuje Steyer (2000, 2002a, 2002b), kde v prvej práci opisuje novú metódu analýzy na porovnanie ontogenézy a fylogenézy tetrapód. V druhej práci autor urobil revíziu a opätovný opis temnospondylného obojživelníka *Cheliderpeton vranyi*, u ktorého stanovil diagnostické znaky. V poslednej práci (Steyer, 2002b) opísal lebku temnospondylného obojživelníka *Wantzosaurus elongatus* Lehman, 1961, z dolného triasu z Madagaskaru je znovu opísaný na základe nového jedinca, ktorý je doposiaľ najkompletnejší nájdený trematosaurus. Podrobné osteologické pozorovania a porovnania poskytujú nové informácie o anatómii, ontogenéze, paleobiológii a paleoekológii tohto zvláštneho morského obojživelníka. Pravdepodobne bol schopný plávať vlnením sa. Po prevedení fylogenetickú analýzu bolo navrhnuté, že *Wantzosaurus* je odvodený taxón v rámci Trematosauridae. Čeľaď je definovaná na základe odvodených znakových štádií a zdá sa byť monofyletickou.

Zo slovenských aj českých autorov sa veľa venovalo morfológii z hľadiska teraristického záujmu. Takým je súčasný český herpetológ Opatrný, ktorý v súbore prác o mlokoch (1971, 1973, 1985) opísal vonkajšiu morfológiu dospelých a lariev u našich druhov mlokov, ako aj časté deformácie končatín pri regenerácii stratenej časti končatín. Ďalším takým autorom je Rehák (2002), kde opisuje vietnamského pamloka (*Paramesotriton deloustali*) jeho biotop, taxonomické zaradenie, príčiny jeho ohrozenia ako aj možnosti jeho odchovu v zajatí a pod.

Morfológii obojživelníkov sa venuje český paleontológ a morfológ Roček, ktorý sa vo svojich prácach (1981, 1986, 1989) venuje morfológii lebky žiab, konkrétne čeľadi Pelobatidae a etmoidálnej oblasti čeľ. Pipidae. Anatómii a morfológii sa venuje Roček (1974), ktorý urobil geografickú analýzu *Triturus alpestris*, taktiež analyzoval spolu s ruskou autorkou Smirinovou (1976) jeho ročné prírastky na priečnom reze kosti, podľa čoho určili vek skúmaného druhu. Morfológii lebky neotenického mlokov sa venuje v prácach (1996a,b,c), z ktorých v druhej práci z uvedeného roku (1996b), v ktorej opísal štruktúry hyobranchiálneho aparátu (skeletu) druhu *Triturus alpestris*, ktorého neúplná metamorfóza je jeden z dôležitých znakov neoténie. Autor v prácach z roku 1985 a 2002 sa venuje evolúcii stavovcov.

Zo slovenských paleontológov a morfológov sa skupine postavenej medzi obojživelníkmi a plazmi - seymouriamorfným štvornožcom venuje Klembara (1997, 2000), ktorý vo svojich prácach podáva kompletný opis kostry druhu *Discosauriscus austriacus*.

3. MATERIÁL A METODIKA

Študovaný materiál pre opis ontogenézy kostrovej sústavy bol získaný z druhu *Triturus alpestris* (3 páry, lokalita: Oravská oblasť). Na porovnanie boli čiastočne spracované dospelé jedince *T. cristatus* (uhynutá 1 samica, lokalita: neznáma), *T. dobrogicus* (1 samec, lokalita: dolné povodie Moravy a 1 pár, lokalita: Rusovské jazerá) a *Salamandra salamandra* (uhynutá 1 samica, lokalita: lesná studnička pri Bratislave). Dátum zberu a kladenia valec sú uvedené v tabuľke 1. Spracovanie materiálu, keďže opisu vývinu kostry predchádzalo zmapovanie kostrovej sústavy dopelých jedincov, bolo rozdelené na dve časti:

- 1) - opis skeletu dospelých jedincov a
- 2) - opis kostrovej sústavy počas vývinu lariev

Tab. 1. Dátum zberu materiálu a kladenia vajíčok (*T.a.* – *Triturus alpestris*, *T.d.* – *T. dobrogicus*, *T.c.* – *T. cristatus*, *S.s.* – *Salamandra salamandra*)

	<i>T.a.</i>	<i>T.d.</i>	<i>T.c.</i>	<i>S.s.</i>
dátum zberu	18. 05. 1998	27. 05. 1996	25. 09. 1997	21. 04. 2000
dátum znášky	20. 05. 1998	-	-	-

3.1 Chov a fixácia

Páry po odchyte boli umiestnené v 25 l akváriách. Po nakládání vajíčok boli 4 dospelé jedince (2 páry) usmrtené a 1 pár bol vypustený späť na pôvodnú lokalitu. Usmrčovanie mlokov sa robilo zamrazovaním. Po usmrtení boli exempláre vložené do 75 % denaturovaného alkoholu.

Preparovanie skeletu dospelých jedincov u všetkých spomínaných druhov bolo robené manuálne, a to nasledovne:

Pomocou preparačnej pinzety č. 5,5 bola odstránená koža, najhrubšie vrstvy svaloviny a vnútornosti. Potom maceráciou v 2% KOH + 1% H₂O₂ sa odstraňovali zbytky tkanív prichytených na kostre. Dĺžka macerácie bola od 5 do 24 hodín a závisela od veľkosti jedinca. Na noc boli exempláre vkladané do destilovanej vody, aby sa zabránilo prípadnému rozpadnutiu kostry, najmä u lebky. Najjemnejšie zbytky mäkkých tkanív boli odstraňované maceráciou v destilovanej vode najviac na 48 hod., aby sa zabránilo hnilobnému rozkladu kostry (Wuttke 1983). Po odstránení mäkkých častí boli kostry volne sušené, aby nedošlo k zdeformovaniu kostí pri prudkom vysychaní. Napriek tomu však deformácií vplyvom vysychania sa nedalo úplne zabrániť u tenkých kostí, výbežkov a chrupkovitých elementov.

V prípade, že po úhyne nastal rozklad telo bolo treba najprv dehydrovať pomocou alkoholového radu (35%, 50%, 75%), čím sa čiastočne zabránilo nežiadúcemu rozpadu kostry. Pri pokročilom rozklade to pomáha veľmi málo, čo bolo aj v prípade lebky salamndry - lebka sa počas preparácie rozpadla. Na rekonštrukciu tvaru lebky bola použitá práca Francisa (1934). Jednotlivé kosti boli lepené lepidlom Herkules, výrobca družstvo Druchema, Praha 10.

Na štúdiu ontogenézy kostrovej sústavy spomínaného druhu *T. alpestris* boli použité jedince umelo odchované v akváriu, ktoré ako je vyššie uvedené boli získané z 2 párov dospelých jedincov ulovených voľne v prírode v máj 1999. Tieto boli umiestnené do akvária o rozmeroch 25x50x25 cm, kde po aklimatizácii nakládli vajíčka na listy rastlín. Celkovo bolo nakladených 84 vajíčok. Nebolo však možné určiť ich pôvod, nakoľko všetky adulty boli umiestnené spolu, čím sa zabezpečil faktor prirodzeného výberu partnera. Po nakladení všetky páry boli preložené do iného akvária, pre prípadne spárenie ďalších jedincov. Pravdepodobne však pre niektoré jedince bol transport a nové prostredie stresovou situáciou, čo spôsobilo, že sa nepáрили. Vajíčka boli kontrolované každý deň, pričom bol sledovaný priebeh vývinu in vivo. Pre ľahšiu manipuláciu boli vajíčka umiestnené do inkubačných platničiek, ktoré boli umiestnené v pôvodnom akváriu. Vajíčka, ktoré sa nevyvíjali, resp. boli plesnivé boli ihneď zo vzorky vylúčené. Z celkového počtu 84 vajíčok, bolo oplodnených iba 57, čiže takmer 68%.

Vývin vajíčok a neskôr jedincov prebiehal pri teplote vody v rozmedzí 18 – 24 °C a hladine vodného stĺpca v rozpätí 15 – 18 cm. Voda bola okysličovaná pomocou kompresora (typ ELITE 801), s výkonom cca 30 l.h⁻¹. Po začatí liahnutia embryí boli jedince v nepravidelných časových intervaloch (po určitej kvalitatívnej zmene) fixované po 1 – 2 exemplároch, a to v 10% formalíne boli fixované jedince na nižšom stupni vývinu a v 75% denaturovanom etylalkohole to boli jedince na vyššom stupni vývinu. Toto nízke číslo fixovaných exemplárov bolo z dôvodov zachytenia čo najväčšieho ontogenetického časového úseku, ako aj prísnych ochranných opatrení daných Ministerstvom životného prostredia Slovenskej republiky (MŽP SR).¹ Na kŕmenie lariev boli použité najmä nitenky, larvy komárov a pakomárov ale aj iný zooplanktón. Na kŕmenie dospelých jedincov to boli malé dážďovky, ovocné mušky, muchy, slimáky, pavúky a počas vodného života nitenky a tenké pásiky srdcovej a stehennej svaloviny hovädzieho dobytky.

Štádia boli stanovené podľa Harisona (in Rugh 1962) do štádia 46 ako aj podľa Galliena a Durochera (1957), kde vek jedincov bol považovaný čas od nakladenia vajíčok (m:d:h) a totálna dĺžka (TL) bola meraná pomocou posuvného technického meradla (šublera) s presnosťou 0,05 mm.

Obrázky jednotlivých častí skeletu sledovaných druhov boli robené z časti pomocou stereoskopickú lupy Nikon s fotografickým zariadením, z časti pomocou CCD kamery pripojenej na stereoskopickú lupu Olympus. Lebky jednotlivých druhov boli kreslené pomocou kresliaceho zariadenia na stereoskopickú lupu Carl Zeiss. Kontúry jednotlivých štruktúr boli vo zväčšenej mierke prenášané pomocou mriežky na výkresy veľkosti A2 a A3. Fotografické snímky boli skenované a upravované v kresliacom programe Adobe Photoshop 5.0 a Corel Draw 6.

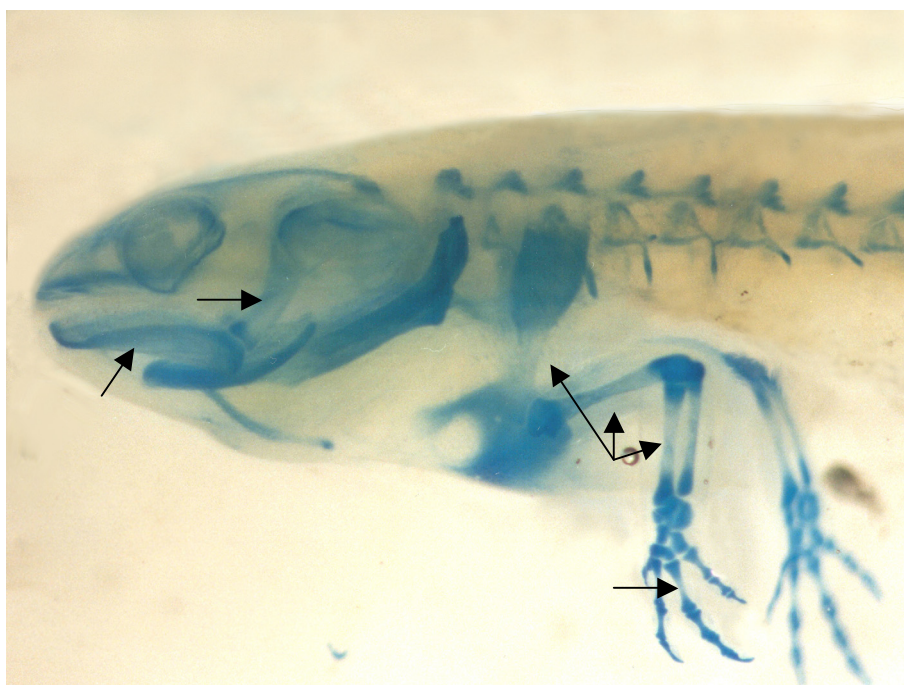
3.2 Diferenciálne farbenie chrupaviek a kostí

Hoci v minulosti, ale aj dnes sa tejto téme venovalo viacero autorov (LaMarca 1966, Taylor 1967, Miller 1969, Bonebrake a Brandon 1971, Wassersug 1976, Dingerkus a Uhler 1977, Whitaker a Dix 1979, Balon a Balonová 1985, Taylor a Van Dyke 1985, Song a Parenti 1995, Marks a Collazo 1998, a ďalší), je potrebné aj naďalej vylepšovať metodiky diferenciálneho farbenia chrupiek a kostí, aby sa čo najmenej poškodzoval

¹ Keďže sa jedná o chránené druhy na Slovensku, pre ich odchyt treba povolenie MŽP SR, ktoré určuje za akých podmienok je možné dané druhy chytať a chovať pre pokusy.

skúmaný materiál. V tejto práci boli vyskúšané 3 metódy, ktorých metodika ako aj účinnosť sú nižšie opísané:

1. **Farbenie podľa Wassersuga (1976)** pozostáva zo 6. krokov – fixácie, eviscerácie, prania, farbenia chrupavky, dehydrácie, macerácie so súčasťou farbením kostí, čistenia a uchovania. Táto metóda má určité nedostatky. Nebolo možné vykonať evisceráciu u jedincov menších ako 2 cm, nakoľko sa tieto rozpadávali a tým bol materiál prakticky nepoužiteľný. Táto eviscerácia je možná iba u väčších jedincov, ktoré majú už dostatočne vyvinuté väzivá, ktoré udržia opornú sústavu pohromade. Farbenie chrupaviek počas 24 – 48 hodín bolo pre niektoré štádiá lariev mloka nepostačujúce, napr. u jedincov menších ako 1 cm. Týmto sa nedajú zistiť prvé chrupkovité elementy (parachordalia a trabekuly). Pri farbení kostí je koncentrácia roztoku *KOH* 0,5% nepostačujúca pre jedince väčšie ako 3,5 cm. Nenastáva dostatočné naviazanie *alizarínu red S* počas 2 dní na kostné tkanivo. Pri čistení pomocou *glycerínu* sa alizín z neho vyplavuje, takže zostane iba zafarbená chrupka (obr. 1).

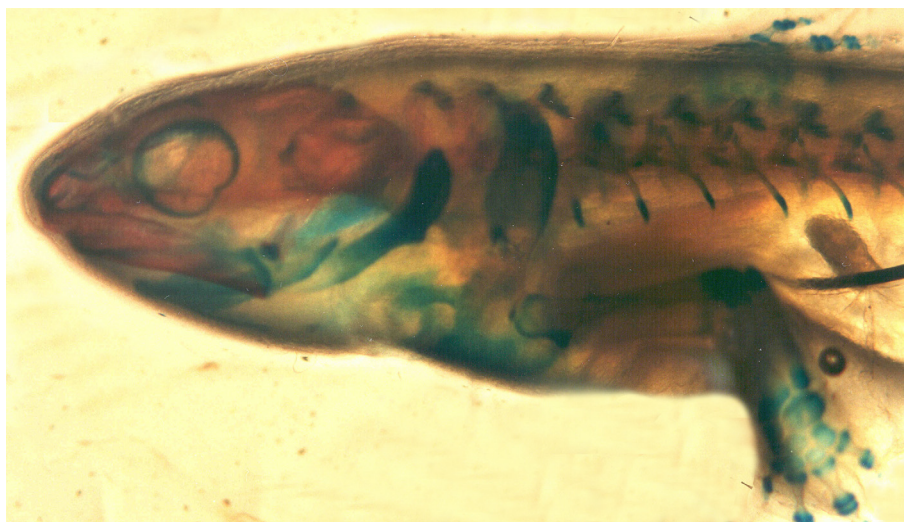


Obr. 1. Zobrazenie kráňa, prednej končatiny a časti chrbtice larvy *Triturus alpestris* v štádiu 53, pred metamorfózou, laterálny aspekt (šípka ukazuje na biele miesta, kde nastalo vyplavenie vápnika).

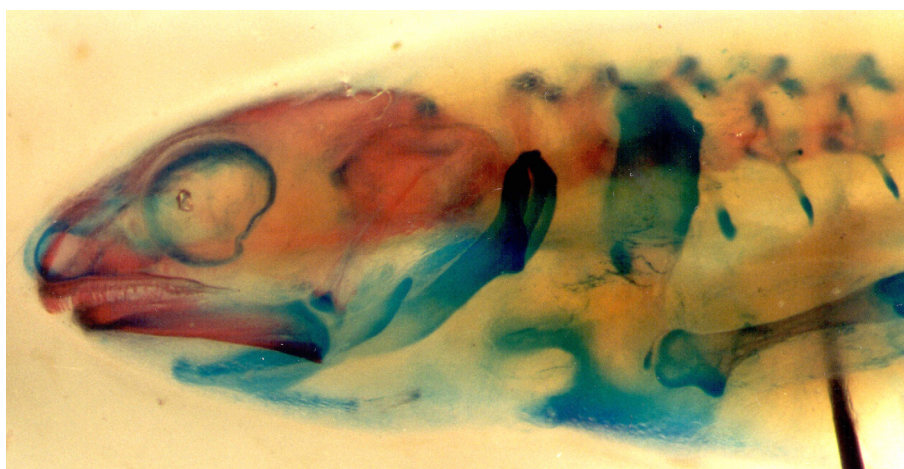
2. **Farbenie podľa Bonebrake & Brandon (1971)** je síce dosť rýchla metóda farbenia chrupaviek a kostí, ale výsledky farbenia neprinášajú želaný efekt. Napríklad fixácia jedincov v 10% formalíne spôsobuje posun zistenia začiatku osifikácie jednotlivých elementov, nakoľko formalín už v 4% koncentrácii vyplavuje vápnik. Ďalším väčším nedostatkom tohto farbenia je premývanie vzoriek s vodou z vodovodu.² Pri použití tejto vody došlo naviazaniu farbiva aj na okolité mäkké tkanivá, čím sa stal preparát nepriehľadným, resp. málo priehľadným (obr. 2). Pravdepodobne kovy alkalických zemín a prípadných ťažkých kovov reagovali s hydroxidom draselným na nerozpustné hydroxidy týchto kovov (Barta 1995,

² Voda bola odstavená, kvôli vyprchaniu chlóru, v otvorenej nádobe na 24 hod., potom bola prefiltrovaná a takto použitá na premývanie vzoriek.

nepublikované). Pri použití destilovanej H_2O bolo okolité tkanivo podstatne menej zafarbené, avšak malé štruktúry však neboli viditeľné (obr. 3). Pravdepodobne by bolo dobre používať deionizovanú vodu, čo nebolo možné zistiť z dôvodu malého počtu materiálu.



Obr. 2. Laterálny pohľad na kráanium, prednú končatinu a časť stavcov *Triturus alpestris*, štádium 54, v tomto prípade bola použitá odstáta voda z vodovodu. Viditeľnosť je veľmi slabá aj pri použití prechádzajúceho svetla.



Obr. 3. Laterálne zobrazenie materiálu, pri ktorom bola použitá destilovaná voda. Rozlíšenie povrchových štruktúr kostry je lepšie, hlbšie vrstvy sú však horšie vidieť.

3. **Farbenie podľa Balona & Balonovej (1985),³** ktoré autori používali na diferenciálne farbenie chrupaviek a kostí rýb. Toto farbenie sa najlepšie osvedčilo aj u obojživelníkov, niektoré postupy boli pre nich prispôbené:

- fixované jedince vo *formaline* prať v *destilovanej vode* po dobu 10 – 30 minút v závislosti od veľkosti jedinca (menší menej, väčší viacej). Výmenu vody robíme 2x. Jedince fixované v 75% alkohole môžeme farbiť bez prátia.

³ Farbiaca metóda je modifikáciou metódy podľa Taylora (1967) a Dinkerkusa a Uhlera (1977). Táto metóda, ako uvádzajú autori, nie je vhodná pre embryá, ktoré majú ešte silný žltok, nakoľko zafarbenie môže byť veľmi slabé alebo splynúť so žltkom, čím sa preparát stane nepriehľadným.

- pri veľkosti TL > 2 cm odstrániť oči a vnútornosti z telovej dutiny, prípadne u väčších jedincov a adultov aj pokožku.
- farbiť jedincov v roztoku alciánovej modrej na 24 a viacej hodín. Tu treba pripomenúť, že je potrebné sledovať priebeh farbenia občas pod stereolupou, aby sa zistilo prenikanie farbiva do chrupaviek až pokiaľ nie sú úplne modré. *Roztok alciánovej modrej = 10 mg laciánovej modrej na 80 ml 95% etanolu a 20 ml ľadovej kyseliny octovej.*
- vložiť preparáty do 95% etanolu na dobu 30 minút (TL < 2 cm) až 3 hodiny (TL > 2 cm), alkohol 2x vymeniť.
- previesť vzorky cez alkoholový rad 75%, 40% a 15% etanol do destilovanej vody (čas a výmena podobne ako u predchádzajúceho bodu).
- odstrániť prebytočné farbivo a spresvitniť preparát pomocou roztoku 3% H₂O₂ a 0,5 – 1% KOH v pomere 1 : 9 za použitia silného svetla. Tu je čas veľmi individuálny, preto treba sledovať preparáty každých 10 minút (TL: 1 – 4 cm = 10 min. – 8 hod.).
- čistiť v tlmivom roztoku trypsinu v 10 násobne väčšom množstve ako je jedinec po dobu 1 hodiny až 2 dní. Priebeh čistenia sledovať každých 10 minút, aby nenastalo úplné rozpadnutie exemplára. *Tlmivý roztok trypsinu = 7 dielov destilovanej vody na 3 diely čistého roztoku nasýteného boristanu sodného (Na₂B₄O₇ • 10 H₂O) + 0,3 – 0,5 g trypsinu.*
- farbiť v roztoku alizarínu, zaliť jedinca 1% KOH a pridať niekoľko kvapiek roztoku alizarínu red S až kým roztok nie je silne fialový. Najlepšie je pridávať kvapky alizarínu proti svetlu, čím nenastane presýtenie roztoku a následné prefarbenie preparátu. *Príprava nasýteného roztoku alizarínu red S = kryštálky alizarínu pridávame do roztoku 5ml 50% ľadovej kyseliny octovej + 10 ml glycerínu + 60 ml 1% chloral hydrátu.* Farbenie sledovať každých 10 minút proti svetlu a farbiť až kým kostné tkanivo nie je silno červené.
- prepláchnuť v destilovanej vode po dobu 5 – 20 minút.
- prebytočné farbivo odstrániť vložением preparátu do roztoku 1% KOH, sledovať tiež každých 10 minút aby nedošlo k úplnej macerácii jedinca a k jeho rozpadnutiu. Vybrať, až keď je viditeľná modrá chrupka a červená kosť. Ak okolité tkanivo je mierne zafarbené, treba ho odfarbiť pomocou 15% roztoku glycerínu s 1% KOH a potom striedavým premiestňovaním do roztoku 30% glycerínu a späť. Koncentrácia roztokov sa môže meniť v závislosti od sily zafarbenia. Odfarbovanie ukončíme, keď sú už jasne rozoznateľné jednotlivé časti skeletu.
- previesť cez glycerínový rad 15%, 40%, 70% do 100% glycerínu a pridať niekoľko kryštálikov thymolu (C₁₀H₁₄O), a takto uchovávať.

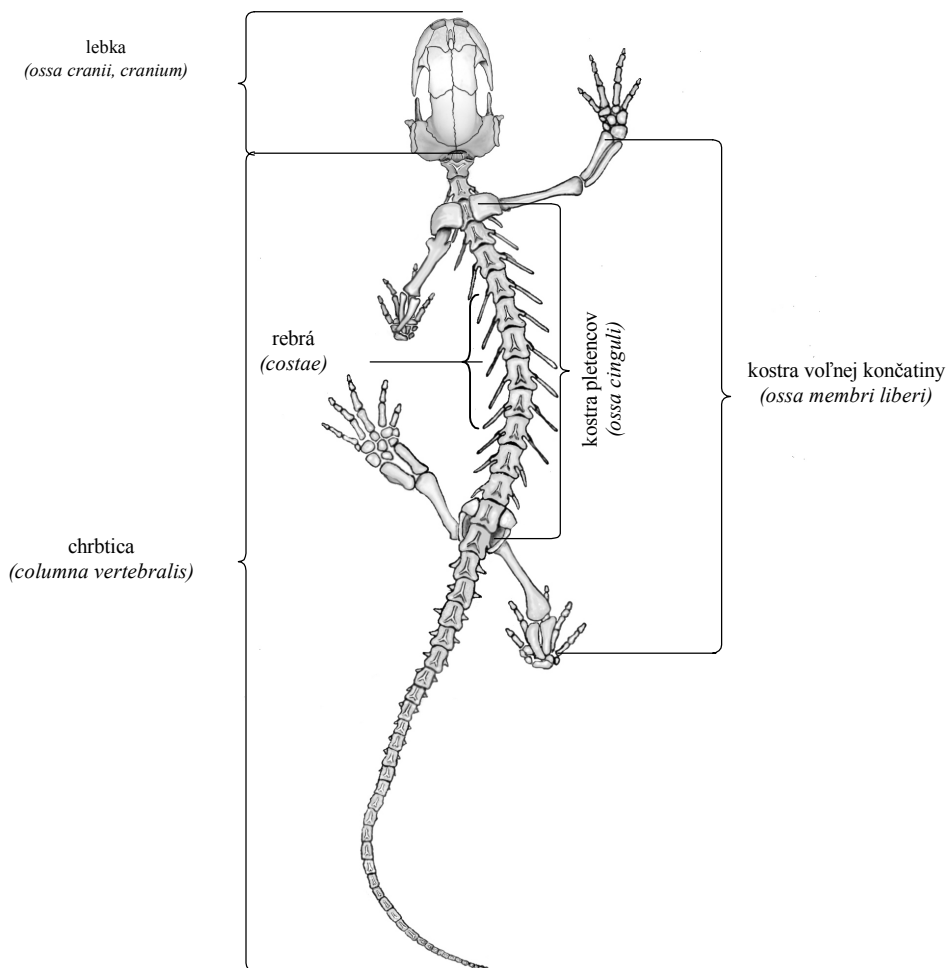
3.3 Kostrová sústava a jej časti

Kedže sú neustále dohady o správnom používaní anatomických mien, v tejto práci som použil anatomické názvoslovie kostrovej sústavy a jej častí podľa Francisa (1934), Stadtmüllera (1936), Ročka (1982, 1996), de Beera (1985), Duellmana & Trueb (1994), a to v súlade s medzinárodným anatomickým názvoslovím Nomina anatomica veterinaria (Popesko et al. 1974). I keď je táto anatomická nomenklatúra určená pre cicavce, konkrétne pre domáce zvieratá, je potrebné používať názvy tam, kde je to možné, najmä

z dôvodov homologizácie kostí a ostatných anatomických štruktúr cicavcov s ostatnými stavovcami. Tam kde to nešlo, bol ponechaný starý názov, alebo bol vytvorený nový.

Kostrová sústava (*systema skeletale*) u mlokov, ako aj u vyšších verebrát, je zložená z kostených orgánov (*pars ossen*) a chrupkových orgánov (*pars cartilaginea*), ktoré sú navzájom spojené a spolu s väzmi vytvárajú kostru (Popesko et al. 1992). Chrupkovitá časť dodáva skeletu, nie len na pružnosti, ale aj na pevnosti. Väčšinou sa nachádza na kĺbových plochách a ako samostatné ich možno nájsť v jazykovom aparáte (*apparatus hyoideus*), pletencoch končatín (*cinguli membrae*) a *sternum*. Kostru (*skeleton*) dospelého mloka (Tab. 2) možno rozdeliť na dva celky, ktoré sa potom delia, podľa toho akú majú funkciu, na ďalšie časti (obr. 4):

- osová kostra (*skeleton axiale*) – tvorí ju kostra hlavy (*ossa cranii*), chrbtica (*columna vertebralis*), rebrá (*costae*) a hrudná kosť (*sternum*), čo v prípade študovaných mlokov rodu *Triturus* nevystihuje skutočný stav tejto anatomickej štruktúry, nakoľko nie je osifikovaná. Z tohto dôvodu by bolo lepšie používať názov hrudná chrupka (*cartilago sterni*) a
- kostru končatín (*skeleton appendiculare*) – delí sa na kostru pletencov (*ossa cinguli*) a kostru voľnej končatiny (*ossa membri liberi*).



Obr. 4. Znáozornenie anatomických celkov na kostre mloka, *Triturus alpestris*, dorzálny aspekt. Upravené podľa Haller-Probst & Schleich (1994).

Tab. 2. Zoznam kostných a chrupkových elementov tvoriacich kostru dospelého mloka *Triturus alpestris*

Celok	Časti kostry	
Skeleton axiale	<i>os nasale</i>	Ossa cranii
	<i>os praefrontale</i>	
	<i>os frontale</i>	
	<i>os parietale</i>	
	<i>capsula otica</i>	
	- <i>os prooticum</i>	
	<i>os exoccipitale</i>	
	<i>os parashenoideum</i>	
	<i>os orbitosphenoideum</i>	
	<i>os vomeropalatinum</i>	
	<i>os praemaxillare</i>	
	<i>os maxillare</i>	
	<i>os pterygoideum</i>	
	<i>os quadratum</i>	
<i>os squamosum</i>		
<i>mandibula</i>	Cartilages cranii	
- <i>os dentale</i>		
- <i>os praearticulare</i>		
- <i>os articulare</i>	Columna vertebralis	
- <i>os mentomadibulare</i>		
<i>copula I</i>		
<i>ceratohyale</i>		
<i>ceratobranchiale I</i>	Costae	
<i>radialia</i>		
<i>ceratobranchiale II</i>		
<i>cartilago Meckeli</i>		
<i>interadiale</i>		
<i>copula II</i>		
<i>atlas-vertebra cervicalis</i>		
<i>vertebrae thoracales</i>		
<i>vertebrae sacrales</i>		
<i>vertebrae caudales</i>		
<i>costae</i>		

Celok	Časti kostry	
Skeleton appendiculare	<i>scapula</i>	Ossa cinguli
	<i>coracoid</i>	
	<i>illium</i>	Ossa membri liberi
	<i>ischium</i>	
	<i>procoracoid</i>	
	<i>epicoracoid</i>	
	<i>suprascapula</i>	
	<i>sternum</i>	
	<i>epipubis</i>	
	<i>humerus</i>	
	<i>radius</i>	
	<i>ulna</i>	
	<i>carpus</i>	
	<i>metacarpus</i>	
<i>femur</i>		
<i>tibia</i>		
<i>fibula</i>		
<i>tarsus</i>		
<i>metarsus</i>		
<i>ossa digitorum</i>		
- <i>phalanx</i>		

4. VÝSLEDKY

Výskumu ontogenézy kostrovej sústavy (*systema skeletale*) predchádza opis kostry dospelého jedinca. Vzhľadom na to, že v morfológii kostry boli zistené len čiastočné pohlavné rozdiely, opis kostry sa vzťahuje na obe pohlavia. Tieto rozdiely budú spomenuté priamo pri opise štruktúr, u ktorých sa vyskytli. Rozdiely medzi pohlaviami boli aj v celkovej dĺžke (*longitudo totalis*), ktorú samice mali väčšiu od samcov v priemere cca o 9 až 27%, čo sa zhoduje v celku s údajmi Ročka (1992), Láca (1968), Diesenera & Reichholfa (1997) a Nöllerta & Nöllertovej (1992).

Celá kostra mlokov pozostáva z dvoch histologicky rôznych tkanív – z chrupky a kosti, z ktorých prvé menované je pravdepodobne fylogeneticky staršie.⁵ Chrupky sa nachádzajú na kĺbových spojoch a na lebke, kde tvoria prvotnú schránku tzv. *chondocranium*, ako ho definitívne pomenoval Huxley (ex de Beer, 1937). Toto chrupkovité kráanium, tiež označované ako primordiálne kráanium (Wiedersheim, 1909; Versluys, 1927; Stadtmüller, 1936; de Beer, 1937; Frankenberger, 1952; Stanek, 1961; Nejedlý, 1965; Vacek, 1992 a ďalší), je neskôr v niektorých oblastiach lebky nahradené pomocou chondrogénnej osifikácie kostným tkanivom. Tak vzniká kosteno-chrupkovitá vnútorná lebka – endokráanium (*endocranium*). Okrem náhradných kostí možno na lebke mloka rozoznať aj krycie kosti dezmozogénneho pôvodu, ktoré vytvárajú exokráanium – (*exocranium, dermatocranium*).

4.1 *Triturus alpestris* (Laurenti, 1768) – Mlok vrchovský

4.1.1 Kostrová sústava dospelého jedinca

Kostru dospelého jedinca mloka *T. alpestris* tvorí celkovo 178 - 180 kostí, z čoho 39 kostí a 5 chrupiek tvorí lebku, 36 kostí predstavujú stavce, 26 kostí sú rebrá, 1 element predstavuje hrudníková chrupka, a na končatiny pripadá 64 kostí a 7 chrupiek. Rozdiel v počte kostí medzi pohlaviami bol iba v chvostových stavcoch, kde u 1 samice bolo o 2 stavce viac.

4.1.1.1 *Skeleton axiale*

Lebka (*cranium, ossa cranii*)

Lebka je zložitá časť kostrovej sústavy. Podľa Staneka (1961) je fylogeneticky pomerne mladšou štruktúrou kostry ako stavce. Chráni u mlokov a ostatných stavovcov mozog (*encephalon, cerebrum*) a 4 dôležité zmysly: čuch – *organum olfactus*, zrak – *organum visus*, sluch – *organum auditus* a chuť – *organum gustus* (latinské názvy ex Popesko, 1992). Prvé tri zmysly sú uložené v púzdrach (*capsulae*), ktoré sa nachádzajú na úrovni mozgovej dutiny (*cavum cranii*), zatiaľ čo chuťové receptory sa nachádzajú v ústnej dutine (*cavum oris*). Z daného vyplýva, že kráanium možno podľa vzťahu k mozgu a ústnej dutine rozdeliť na 2 základné časti – *neurocranium* a *viscerocranium* (*splanchnocranium*).

⁵ Keďže chrupka sa nezachováva u fosílnych nálezov, možno na túto skutočnosť poukázať podľa fylogenetického postavenia recentných živočíchov podkmeňa Vertebrata – Petromyzontiiformes, Chondrichthyes a vyššie stavovce.

Z hľadiska vzniku lebky boli pri opise lebky použité názvy endo- a exokránium, ktoré možno podľa vyššie spomenutého rozdeliť užšie na neurálne endokránium, neurálne exokránium, viscerálne endokránium a viscerálne exokránium.

A) Neurálne endokránium

Podľa väčšiny zahraničných a československých autorov (Wiedersheim, 1909; Francis, 1934; Romer, 1970; Jarvik, 1972, 1980; Frankenberg, 1952; Stanek, 1962; Roček, 1981; Špinar, 1984; Vacek, 1992; a i.) sa neurálne endokránium rozdeľuje na 4 oblasti (*regio*):

- etmoidálna oblasť (*regio ethmoidalis*) je najprednejšia časť endokránia, v ktorej sú uložené nazálne kapsuly – *capsulae nasales*. Nachádza sa v nich čuchový orgán.
- orbitotemporálna oblasť (*regio orbitotemporalis*) je najdlhšia hlavová oblasť, v ktorej sú uložené pohyblivé očné kapsuly – *capsulae orbitales*. Formuje prednú časť mozgovej schránky.
- otická oblasť (*regio oticalis* seu *labyrinthica* sensu Orska, 1976; z Ročka, 1981) je zadná časť endokránia, v ktorej sú sluchové kapsuly – *capsulae oticales*. Je kompletne osifikovaná okrem *opercula*.
- okcipitálna oblasť (*regio occipitalis*) jedná sa vlastne o tzv. záhlavie (Popesko et al., 1992), ktoré je pevne prirastené caudálne k *regio oticalis*. Ohraničuje veľký hlavový otvor – *foramen magnum* a sprostredkováva spojenie lebky s chrbticou – *columna vertebralis*.

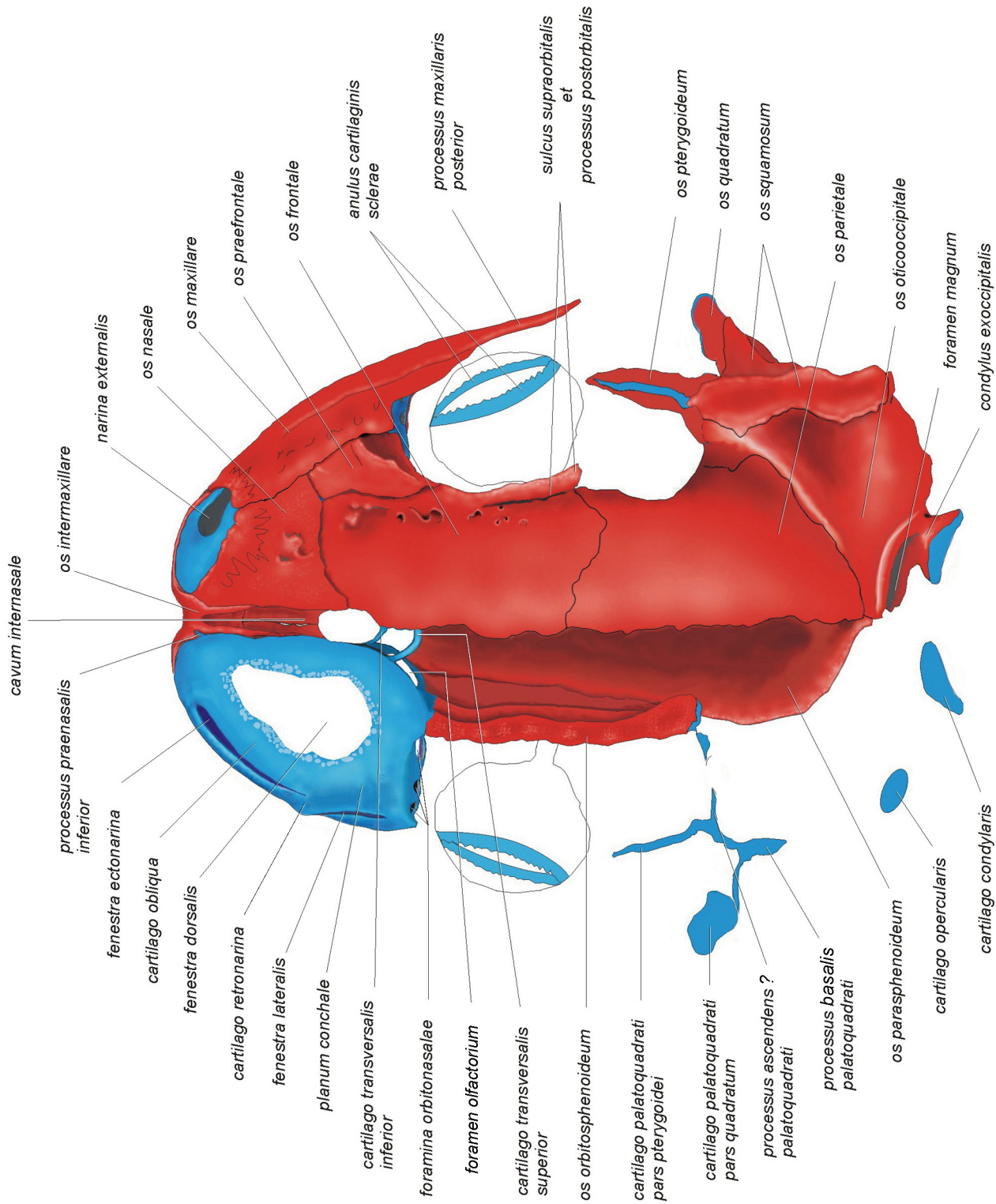
Posledné dve menované oblasti bývajú tiež označované spoločným názvom *regio oticoccipitale* (Duelleman & Trueb, 1994; Kardong, 1998). Taktiež sa v literatúre označujú ako párová kosť *os otooccipitale* (Rehák, 1992).

Neurálne endokránium dospelého jedinca *T. alpestris* je značne osifikované (*ossa orbitosphenoidae*, *ossa otica* a *os occipitale*). Pri pohľade zhora vidíme (obr. 5), po odstránení polovice krycích kostí lebečnej strechy, že lebečná dutina sa smerom dopredu mierne zužuje a ťahá až za nosové kapsule. *Cavum internasale* a *cavum cranii* nie sú oddelené prepážkou – *septum internasale*, ako je to u salamandry (Francis, 1934).

Chrupkovité zostávajú nazálne kapsuly, sklerotikálne prstence očných gúľ, časti palatoquadrata, otických kapsúl a záhlavovej kosti (opis jednotlivých častí vid' ďalej).

Regio ethmoidalis

Ethmoidálna oblasť endokránia *T. alpestris* je na rozdiel od žiab a červoňov jednoduchšej stavby bez nepárovej kosti *os ethmoideum* seu *sphenthemoideum* sensu Roček (1981), z ktorých druhý názov lepšie vystihuje topografickú polohu (orientáciu). Spomínaná kosť zasahuje svojimi časťami do ethmoidálnej aj orbitálnej oblasti, nakoľko sa nachádza na ich rozhraní. Takže *regio ethmoidalis*, ktoré je v prednej - rostrálnej časti lebky, predstavujú vyššie spomínané nosové kapsuly (*capsulae nasales*). Sú od seba oddelené úzkou medzinosovou dutinou (*cavum internasale*, obr. 5), ktorú anteriórne ohraničuje nepárová medzičelúst' (*os intermaxillare*, *intermaxilla* seu *praemaxilla*), po stranách (laterálne) sú to mediálne steny nosových kapsúl, ventrálne čiastočne párová radličná kosť *os vomeropalatinum* a anteriórny okraj nepárovej *ossis parasphenoidae*. V tejto dutine je uložená internazálna žľaza (*glandula internasalis* seu *intermaxillaris* sensu Wiedersheim, 1876; Seifert, 1932; Fanfrenholz, 1937; prevzaté z Jarvika, 1942),



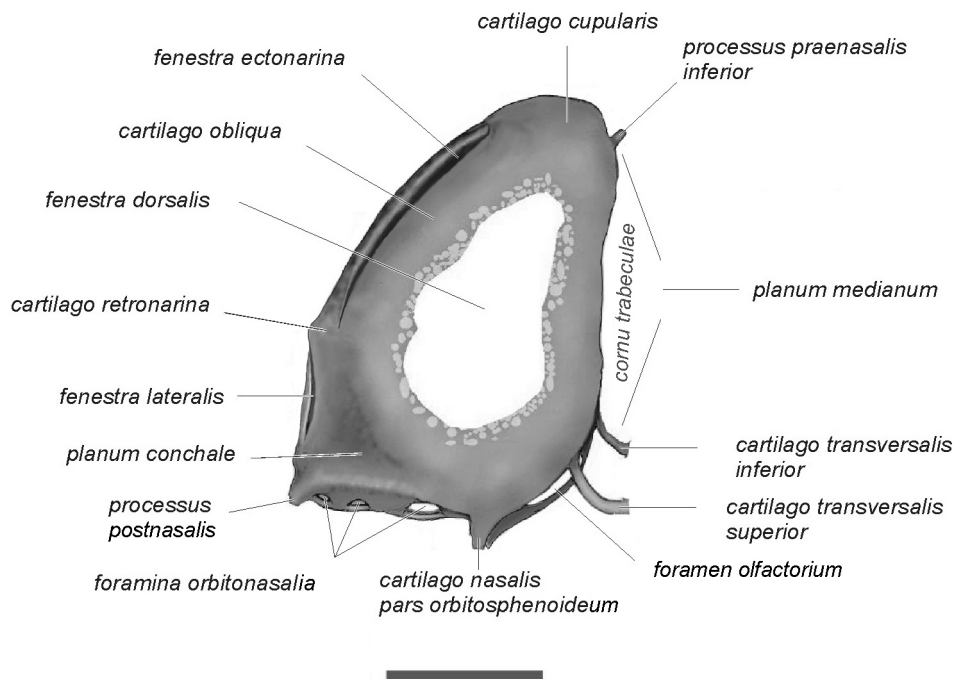
Obr. 5. Dorzálny pohľad lebky dospelého jedinca *Triturus alpestris*, s chondroendokraniálnymi časťami. Červená farba predstavuje kosti a modrá chrupky. Z ľavej polovice kráňa boli odstránené párové krycie kosti, ktoré sú zobrazené na pravej strane. Mierka = 1 mm.

ktorá zabezpečuje zvlhčovanie jazyka a ústnej dutiny sekretom pri posúvaní koristi v ústnej dutine do pažeráka (pozri Seifert, 1932; Francis, 1934). Internazálna dutina kaudálne nie je ohraničená, na rozdiel od salamandry (*Salamandra salamandra*), u ktorej sa vyskytuje *lamina praecerebralis* (*praecerebralis* Stadtmüller, 1924; Jarvik, 1942). Obe nosové kapsuly sú v mediálnej rovine spojené ventrálne pomocou *cartilago transversalis inferior* (*planum internasale*) a dorzálne pomocou *cartilago transversalis superior* (seu *tectum internasalis* sensu Francis, 1934; Stadtmüller, 1936). Jedná sa o úzke chrupkovité pásiky (stuhly) v tvare širokého „U“, ktoré nespája *septum nasi*, ako je to u žiab a väčších mlokov ako napr. salamandry (*Salamandra salamandra*). Medzi nimi sa nachádza okno *fenestra praecerebralis* (Stadtmüller, 1936), ktoré tvorí hranicu medzi *cavum cranii* a *cavum internasale*.

Nasledujúci opis ethmoidálnej oblasti sa bude týkať jednej nosovej kapsuly, nakoľko sú si obe kapsule (*capsula nasalis dextra et sinistra*) veľmi podobné. Má vo svojej dutine (*cavum nasi* sensu Popesko et al., 1992; seu *cavitas nasalis* etiam *cavitas capsulae nasi* sensu Roček, 1981) čuchový orgán, ktorý je opatrený čuchovým epitelom (Rehák, 1992).

Tvar *capsulae nasalis* pri dorzálnom a ventrálnom pohľade pripomína pravouhlý trojuholník, ktorého pravý uhol leží posteromediálne. Je tvorená piatimi stenami, ktorých hrany nie sú ostro rezané, ale pozvoľne prechádzajú jedna v druhú. Všetky steny sú perforované väčšími a menšími otvormi, o ktorých je zmienka nižšie.

Dorzálny aspekt (obr. 5, 6): Neúplnú strechu *cavum nasi* vytvára chrupka *tectum nasi* s veľkým otvorom v strede (*fenestra dorsalis* sensu Stadtmüller, 1936), ktorý uzatvárajú tri krycie kosti: *os nasale* a predná časť *os frontale* a *os prae frontale*. Anteriórne sa dorzálna stena zvažuje do kupoly (*cartilago cupularis*), ktoré ohraničuje, resp. v ktorom sa spájajú ďalšie tri steny – ventrálna, laterálna a mediálna. Dorzálne, smerom posterolaterálnym vybieha z *cartilago cupularis* široká chrupka (*cartilago obliqua* seu Born, 1876), ktorá predstavuje hranicu medzi *fenestra dorsalis* a *fenestra*

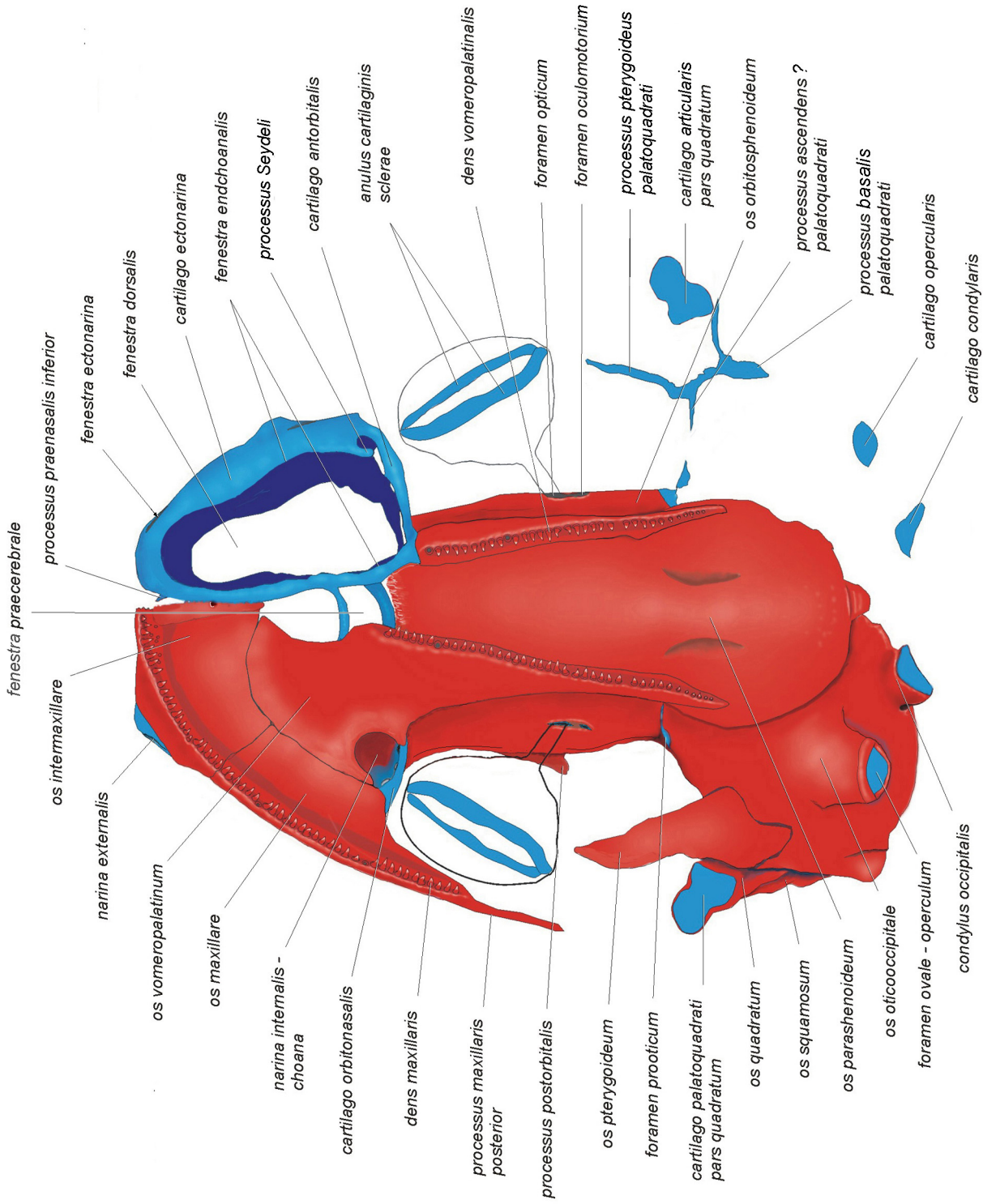


Obr. 6. Anteriórna časť ethmoidálnej oblasti – ľavá nosová kapsula mloka *Triturus alpestris*. Dorzálny pohľad, mierka = 1 mm.

ectonarina (seu *f. narina*, *rostromedialis* sensu Francis, 1934; Stadtmüller, 1936; de Beer, 1937; etiam *f. endonarina* sensu Jarvik, 1942; Roček, 1981, 1996b). Inými slovami povedané, svojím dorzálnym okrajom (*margo dorsalis*) ohraničuje laterálne *fenestra dorsalis* a ventrálным okrajom (*margo ventralis*) ohraničuje z dorzálnej strany *fenestra ectonarina*. Posterolaterálne, za *fenestra dorsalis*, prechádza *cartilago obliqua* do širokého *planum conchale* (obr. 5, 6, 9, 10), ktoré leží presne oproti vnútornej nozdre (*choana*). Je mierne poklesnuté (priehlbina) a jeho zadná časť u niektorých druhov predstavuje nízke *impressio conchalis* (*sulcus nasolacrimalis externus* seu Jarvik, 1942), ktoré nie je u všetkých mlokov rovnako vyvinuté. Napríklad u plethodontných mlokov je na tomto mieste výbežok (sensu Wiedersheim, 1877 zo Stadtmüllera, 1936). Pravdepodobne má táto chrupkovitá priehlbina súvis s *glandula nasalis externa* a *ductus nasolacrimalis*, ktorý v tomto mieste vyúsťuje von medzi *os maxillare* a *os praefrontale*. Posteriórnym smerom *planum conchale* prechádza v *planum antorbitale*, ktoré nadväzuje na *cartilago antorbitalis* (seu *processus antorbitalis* sensu Stadtmüller, 1936). Mediálne medzi anteriórnym *cartilago cupularis* a posterolaterálnym *planum conchale* ohraničuje dorzálny otvor nosovej chrupkovej kapsuly *cartilago trabeculae* (seu *planum trabeculae*). Táto chrupka sa v mieste spoja s *cartilago transversalis superior* mierne stáča laterálnym smerom, kde prechádza v *cartilago nasalis pars orbitosphenoideum*. Jedná sa o chrupkovitú časť *cornu trabeculae* (gen. plur. *cornua trabecularum*), ktorá sa pri raste rostrálnym smerom mierne stáča k mediálnej rovine, približne pod 30 – 40 stupňovým uhlom (obr. 5, 6) a potom znovu narovnáva. V tomto esovitom ohnutí trabekuly je umiestnený otvor pre prvý hlavový nerv – *foramen olfactorium pro nervus olfactorius*.

Ventrálny aspekt (obr. 7, 8): Dolnú stenu – podlahu nosovej kapsule (*solum nasi*) tvorí prevažne veľký otvor (*fenestra endochoanalis* seu *fenestra basalis nasi*, Francis, 1934; *fenestra choanalis*, Stadtmüller, 1936; etiam *fenestra ventralis*, seu *fenestra ventrolateralis* sensu Jarvik, 1972, 1980), ktorý je väčší ako *fenestra dorsalis*. Anteriórne ho ohraničuje dolná časť *cartilago cupularis*, ktoré sa mediálne spája s *cornu trabecula*. Z trabekulárneho rohu na tomto mieste vybieha prenazálny výbežok (*processus praenasalis inferior* seu *processus praenasalis inferior lateralis* sensu Francis, 1934), ktorým sa nosová kapsula fixuje na *os intermaxillare*. Podľa Stadtmüllera (1936) ide o predĺženie – pokračovanie *cornu trabeculae*, ktorá sa opiera o premaxilu. Laterálne ohraničuje *fenestrae endochoanalis* chrupka nazývaná *cartilago ectochoanalis* (obr. 7), ktorá posteriórne spätne vybieha ako malý podnebný výbežok (Seydel, 1895) – *processus Seydeli* (Francis, 1934). U *T. alpestris* sa spomínaný výbežok prichytáva na väčší vomeropalatinálny výbežok (*processus vomeropalatinus major*). Podľa Chunga (1931) je u všetkých mlokov medzi *processus Seydeli* a laterálnou stenou nosovej kapsuly zárez (*incisura ectochoanalis* seu *incisura infraconchalis*), ktorý varíruje vo veľkosti v závislosti od veľkosti Seydelovho výbežku. U niektorých recentných druhov ako *Hynobius tsushimensis*, *H. leechii* (Chung, 1931) a *Onychodactylus japonicus* (Ryke, 1950) je tento zárez spojený s *fenestra lateralis*. U druhu *Pseudotriton ruber ruber* je Seydelov podnebný výbežok veľmi malý, takže je tam len malá indikácia na spomínaný zárez (Joubert, 1961).

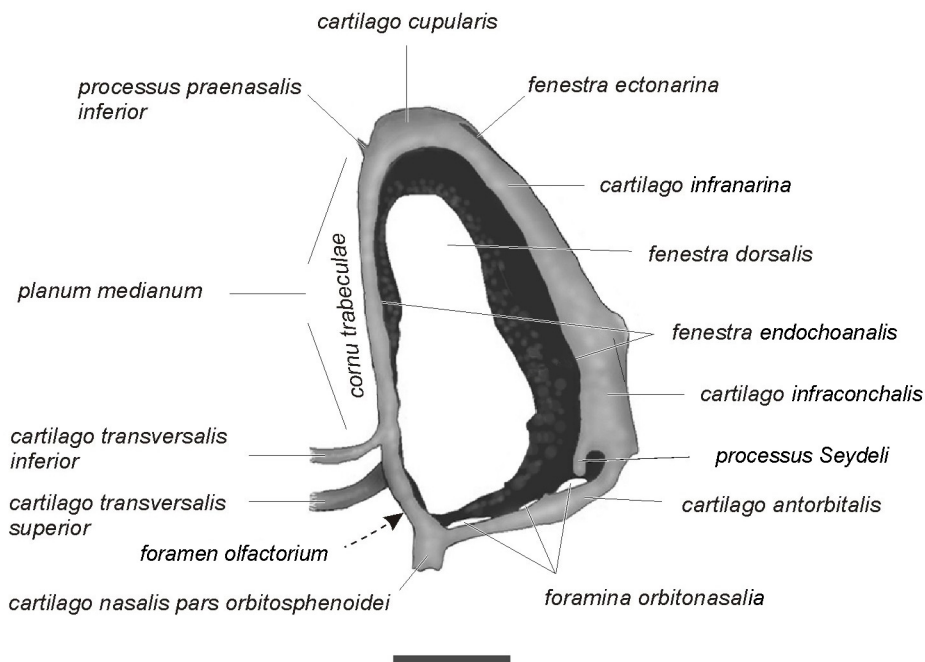
Na tomto mieste treba zdôrazniť, že používanie názvov *cartilago et incisura ectochoanalis* nie je vhodné používať na označenie daných častí nosovej kapsuly, nakoľko je to z topografického hľadiska neprehľadné. Napríklad Stadtmüller (1936) na strane 548 píše: „Dies *Planum conchale* hat hinten oben Anschluß an die Decke und Hinterwand der Kapsel und geht nach unten (vorn) hin durch eine *Cartilago retronarina* in eine basale Spange



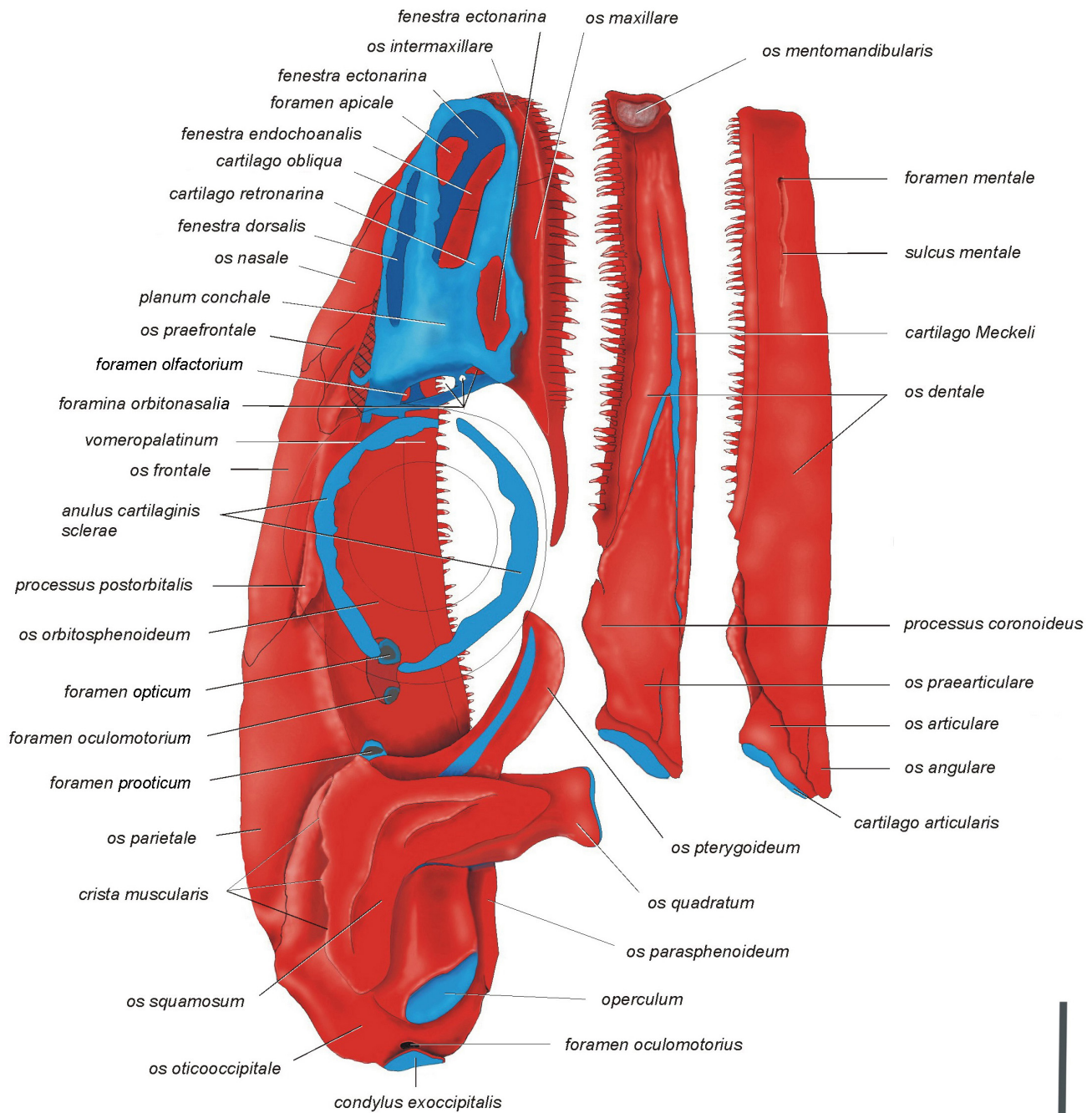
Obr. 7. Ventrálny pohľad lebky dospelého jedinca *Triturus alpestris* s vyobrazenými chondrokraniami. Červená farba = kosť, modrá farba = chrupka. Mierka = 1 mm.

über, die an der vorderen Kuppel beginnt, nach hinten zieht, die beiden seitlichen Fenster als *Cartilago infranarina* und *Cartilago ectochoanalis* ventral begrenzt und nach hinten einerseits in die laterale Ecke des *Planum antorbitale* übergeht, wodurch der hintere Abschluß der *Fenestra lateralis* zustande kommt, ...“, čo v doslovnom preklade znamená: „Toto *planum conchale* má vzadu napojenie na strechu a zadnú stenu kapsule a prechádza smerom dole (vpred) cez *cartilago retronarina* (v tejto práci obr. 5, 7, 8, 10) do bazálnej spony, ktorá začína na prednej kupole, tiahne sa dozadu, ventrálne ohraničuje obe bočné okná ako *cartilago infranarina* a *cartilago ectochoanalis* a smerom dozadu prechádza jednak do laterálneho rohu *planum antorbitale*, čím vznikne zadné ukončenie *fenestra lateralis*,...“. Z predošlého vidieť, že nie je možné z názvu *cartilago ectochoanalis* určiť podľa 4. bodu NAV (Nomina Anatomica Vetrinaria, Popesko et al., 1974) správny topografický vzťah tejto chrupky k okolitým častiam nosovej kapsuly. Preto by bolo vhodnejšie používať názov *cartilago infraconchalis* (obr. 8, 10), ktorý je odvodený od staršieho názvu bočného okna *fenestra infraconchalis*, alebo od *planum conchale*.

Posteriórnu časť *solum nasi*, ktorá ohraničuje vnútornú nozdu (*choana*), tvorí vyššie spomínaná chrupka *cartilago antorbitalis*. Táto sa mediálnym smerom naväzuje na *cornu trabeculae*, ktorá pokračuje posteriórne do malého výbežku, resp. zvyšku orbitotemporálnej časti, ako *cartilago nasalis pars orbithosphenoideum* (seu *rudimentum anterioris orbithosphenoidei* sensu Roček, 1996). Keďže táto časť predstavuje chrupavčitý zvyšok trabekuly, niektorí autori (najmä starší) nazývajú túto časť ako „sferoethmoidálny trakt“ (u *Seironota perspicillata* sensu Parker, 1877) alebo celú ethmoidálnu oblasť ako „nasoethmoidálny región“ (Ayoma, 1930). Laterálnym smerom sa spája *cartilago antorbitalis* so spomínanou priehlbeninou (*planum choanalis*), s ktorou ventrolaterálne vytvára postnazálny výbežok – *processus postnasalis* (*processus maxilaris posterior* sensu Joubert, 1961; seu *rudimentum anterioris palatoquadrati* sensu Roček, 1996).



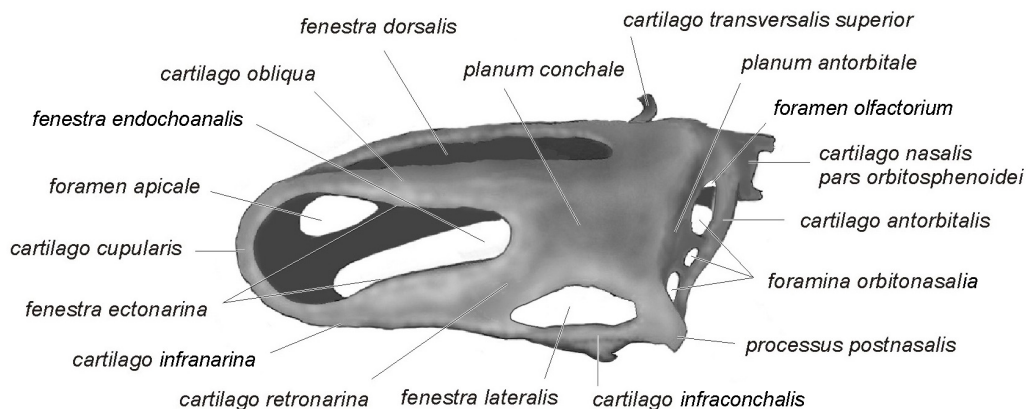
Obr. 8. Anteriórna časť ethmoidálnej oblasti – ľavá nosová kapsula mloka *Triturus alpestris*. Ventrálny pohľad, mierka = 1 mm.



Obr. 9. Laterálny pohľad na lebku dospelého jedinca *Triturus alpestris*, s vyobrazením chondrálnnej ethmoidálnej oblasti. Červená = kosť, modrá = chrupavky. Mierka je 1 mm.

Fenestra endochoanalis je čiastočne uzatvorená krycími kosťami. Ventroanteriórne je to *os intermaxillare*, ventrolaterálne *os maxillare* a ventromediálne *os vomeropalatinum* (seu *vomer*). Posledná kosť svojimi výbežkami (*processus vomeropalatinus major et minor*), spojenými v tvare otočeného „U“, formuje otvor choany.

Laterálny aspekt (obr. 9, 10): Laterálna stena nosovej kapsuly je na rozdiel od predošlých dvoch perforovaná dvoma oknami, z ktorých rostrálne je väčšie a kaudálne je menšie. Na obrázku 10 vidíme, že rostrálne okno – *fenestra ectonarina*⁶ (seu *fenestra narina* sensu Francis, 1934; *fenestra endonarina*, Stadtmüller, 1924, 1936; *fenestra endonarina communis* podľa Jarvika, 1942) je tvaru ležatej kľúčovej dierky rozšírenou časťou smerom dopredu. Užšia časť sa kaudodorzálnym smerom zužuje a zasahuje svojim koncom nad *fenestra lateralis* (seu *fenestra infraconchalis* sensu Francis, 1934; *fenestra retronarina* seu Jarvik, 1942). *Fenestra ectonarina* je približne 3- až 4-krát väčšia než *fenestra lateralis*, ktoré je tvaru širokého rovnoramenného trojuholníka situované viacej ventrálne (obr. 9, 10). Obe okná sú od seba oddelené vyššie spomínanou šikmou chrupkou (*cartilago retronarina*), ktorá vybieha na dorzolaterálnej strane z *planum conchale* a pokračuje anteroventrálne medzi spomínanými oknami k báze nosovej kapsuly, kde sa rozširuje a prechádza rostrálne v *cartilago infranarina* (Stadtmüller 1924; *lamina nariochoanalis* podľa Jarvika, 1942) a kaudálne v *cartilago infraconchalis* (*lamina endochoanalis* – Jarvik, 1942). Tieto chrupky na ventrálnej strane oddeľujú obe laterálne okná od *fenestra endochoanalis*. Na druhej strane ich od *fenestra dorsalis* rostrálne oddeľuje *cartilago obliqua* a kaudálne *planum conchale*. Vpredu ohraničuje laterálnu stenu *cartilago cupularis* a kaudálne je to *planum antorbitale*. Toto *planum antorbitale*, respektíve postnazálna stena vytvára spolu s *cartilago infraconchalis* výbežok *processus postnasalis* (seu *processus maxillaris posterior*, ktorý leží v *sulcus maxillaris* (Joubert, 1961).



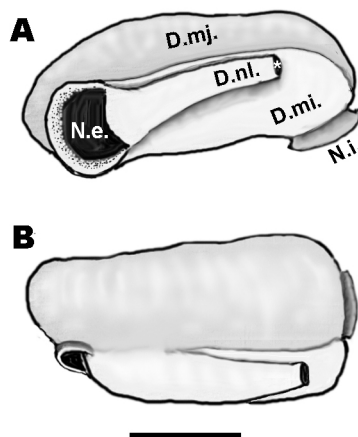
Obr. 10. Anteriórna časť ethmoidálnej oblasti – ľavá nosová kapsula mloka *Triturus alpestris*. Laterálny pohľad, mierka = 1 mm.

⁶ Týmto názvom nahrádzam pôvodný názov *fenestra endonarina*, používaný viacerými autormi, nakoľko nevyhovuje (podľa môjho názoru) nielen topografickým, ale najmä didaktickým požiadavkám. Jarvik (1942, 1980) vo svojich prácach vzťahuje názvy podľa toho, či sa jedná o endokránium alebo exocranium (z toho by vyplývali názvy *fenestra endonarina* a *fenestra exonarina*). Avšak súdiac podľa zavedenej taxonomickej jednotky Choanata (Save-Säderbergh, 1934), u ktorých sa vyskytuje vnútorná nozdra (*naris interna=choana*) je názov *fenestra endonarina* máajúci, obzvlášť, ak tento otvor resp. okno komunikuje s *tubus externus sacci nasalis*. Z tohto dôvodu by bolo vhodnejšie používať názov *fenestra ectonarina*, nakoľko toto okno nie je úplne kryté krycími kosťami (vid' obr. 5).

Zadnú (postnazálnu) stenu perforujú u *Triturus alpestris* tri otvory pre *nervus ophthalmicus* (seu *n. ophthalmicus profundus* sensu Francis, 1934; etiam *n. profundus*, Jarvik, 1942, 1980), ktorý je prvou vetvou piateho hlavového nervu (*nervus trigeminus*). Mediálnym smerom sa nachádza najväčší otvor *foramen orbitonasale mediale* a laterálnym smerom sa nachádzajú dva menšie otvory *foramina orbitonasalia lateralia* (Francis, 1934), ktoré môžu niekedy splývať v jeden veľký otvor. Jarvik (1942) nazýva tieto otvory podľa nervu, ktorý nimi prechádza – *foramina pro n. profundus ramus mediale et rami lateralia*.

Mediálnu stenu nosovej kapsuly nebolo možné zobrazit' z jej strany, nakoľko bola prichytená pomocou *cartilago transversalis inferior et superior* k druhej nosovej kapsule. Pri úplnom uvoľnení by sa nosová kapsula zbortila, čo by znemožňovalo jej skúmanie. Avšak pri celkovom pohľade na ethmoidálnu oblasť (obr. 5, 6, 7, 8, 9, 10) možno zistiť, že mediálnu stenu tvorí ventrálne *cornu trabeculae*. Z nej dorzálne smerom k mediálnemu okraju dorzálneho okna nosovej kapsule postupuje *planum trabeculae*, ktoré anteriórne končí v *cartilago cupularis* a posteriórne prechádza cez esovité zakrivenie do orbitotemporálnej oblasti, kde sa pomocou *cartilago nasi pars orbitosphenoideum* spája s *os orbitosphenoideum*. Trabekulárny roh približne na hranici *cartilago cupularis* a *planum trabeculae* odstupuje a končí na *os intermaxillare* ako chrupavčitý výbežok (*processus praenasalis inferior*). Za ním je *planum trabeculae* perforované oválnym otvorom – *foramen apicale*, ktoré môže byť u *Triturus alpestris* rôznej veľkosti. Chung (1931) zistil, že pozícia tohoto otvoru môže ľahko variovať. O ďalšej štruktúre mediálnej steny (*foramen olfactorius*) už bola zmienka (viď. dorzálny aspekt).

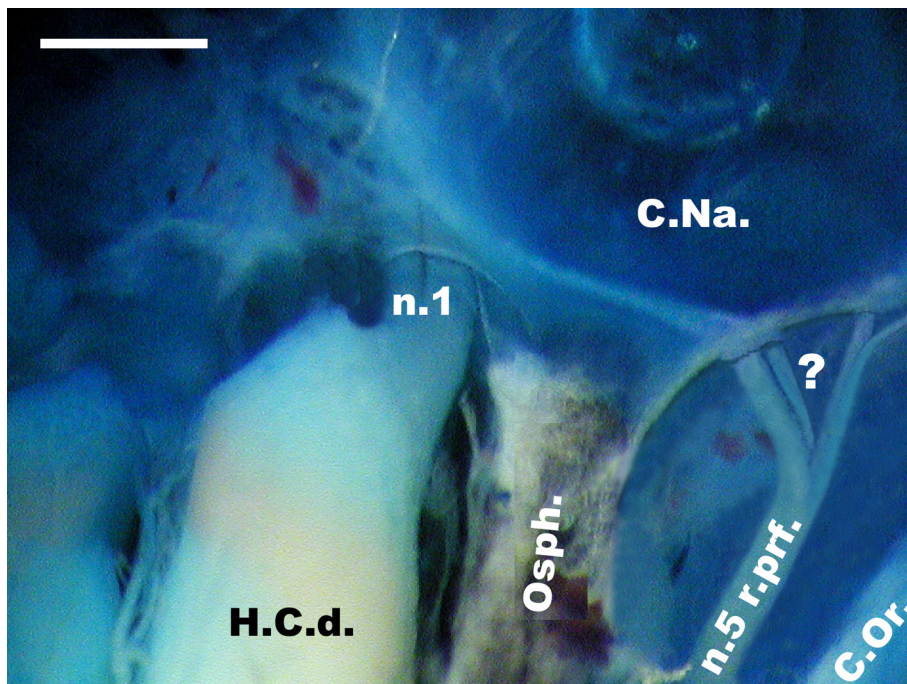
Nosový vak (*saccus nasalis* obr. 11) – výplňa *cavum nasi* (*cavitas nasalis*) nosovej kapsule, ktorá v tomto prípade hrá úlohu „vonkajšej“ kostry. *Saccus nasalis* má vzhľad akéhosi dvojkomorového mechúra, z ktorých väčšia je hlavná (*diverticulum major*) a menšia (*diverticulum minor* seu *lateralis* sensu Jarvik, 1942) je vedľajšia. *Diverticulum major* má 2 otvory. Rostrálne sa nachádza *naris externa* – spája dutinu nosového vaku *cavitas sacci nasalis* s vonkajším prostredím a caudálne je *naris interna* (*choana*) – týmto otvorom vyúsťuje do ústnej dutiny. *Diverticulum minor* je rozdelené na dve oddelenia: *divisio dorsalis* a *divisio ventralis* (Jarvik, 1942, 1980). Nosový vak je obalený cievami (vlásočnice) a jemnými nervami, ktoré sú opísané nižšie v texte.



Obr. 11. Rekonštrukcia ľavého nosového vaku u *Triturus alpestris*. A – laterálna strana, B – dorzálna strana, D.mj. – *diverticulum major*; D.mi. – *diverticulum minor*; D.ni. – *Ductus nasolacrimalis*; N.e. – *naris externa*; N.i. – *naris interna*; mierka = 1 mm.

Podrobnejší výskum dutiny nosového vaku nebolo možné urobiť pomocou pitvy⁷, ktorá bola použitá pri hľadaní inervácie nazálnych kapsúl. Podrobnejšie informácie sú v prácach vyššie uvádzaného autora a tiež v práci Seydela (1895), Schucha (1934), Fukuchiho & Sisida (1936) a ďalších.

Otvory pre inerváciu nosovej kapsuly (obr. 12, 13), o ktorých bola zmienka vyššie, sa nachádzajú 2 na mediálnej strane a 3 na caudálnej strane *capsulae nasale*. Na rozdiel od okien (*fenestrae*) ich ani čiastočne ani úplne neuzatvára žiadna krycia kosť. Slúžia ako vstupy pre nervy a cievy.



Obr. 12. Zobrazenie nervových otvorov a nervov pravej nosovej kapsuly u *Triturus alpestris* z dorzálneho aspektu. H.C.d. – *hemispherium cerebrii dexter*; Osph. – *os orbitosphenoideum*; C.Na. – *capsula nasalis*; C.Or. – *capsula orbitalis*; n.1. – *nervus olfactorius*; n.5 r. prf. – *ramus profundus nervi trigemini*; ? – *nervus facialis ramus palatinus*; mierka = 0,5 mm.

Kaudálno-mediálne, na rozhraní *cavum internasale* (*intermaxilare, praecerebrale*) medzi *processus nasalis orbitosphenoidei* a *cartilago transversalis inferior et superior* (*tectum internasalis et planum internasalis*) sa nachádza otvor *foramen olfactorium* pre prvý hlavový nerv – *nervus olfactorius*. Nerv odstupuje ventrolaterálne tesne pred apikálnym koncom *bulbus olfactorius*, ktorý bez nevýrazného ohraničenia pokračuje v smere hemisféry *telencephala* (Jarvik, 1942). Ešte pred vstupom do *foramen olfactorium* (*fenestra olfactoria* sensu Francis, 1934; Duellman & Trueb, 1994) sa nerv rozdeľuje na dve vetvy – *ramus medialis et lateralis* seu *ramus dorsalis et ventralis* (Francis, 1934) etiam *ramus dorsalis et profundus* (Duellman & Trueb, 1994). Tie prechádzajú krátkym *canalis olfactorius* do *cavum nasi*, kde sa *ramus medialis n. olfactorii* rozvetvuje na ďalšie 2 vetvy (*ramus medialis anterior et posterior*), ktoré sa

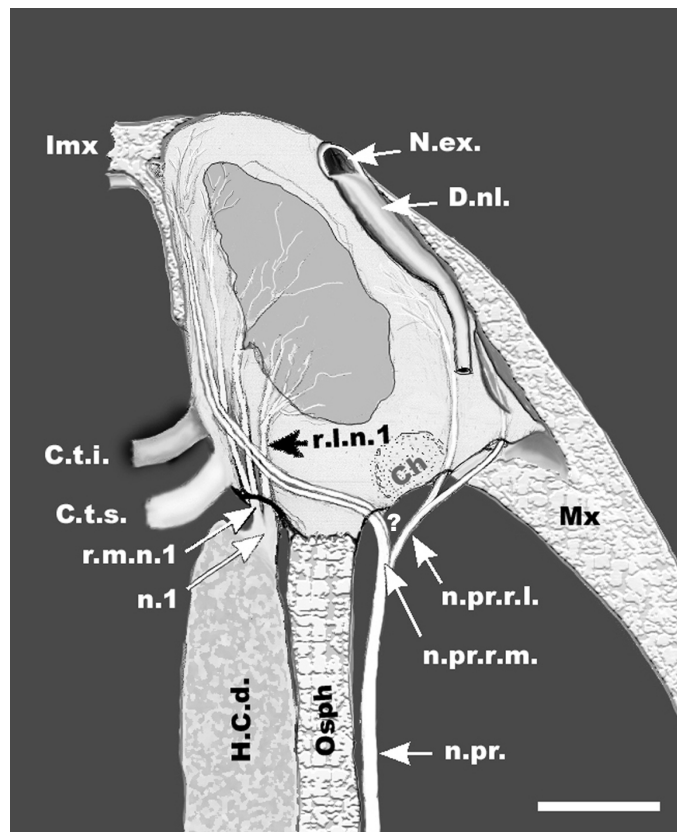
⁷ Na obr. 11 nie sú zachytené všetky štruktúry, lebo pri oddeľovaní krycích kostí boli poškodené resp. odtrhnuté. Preto je potrebné použiť na takéto výskum histologické rezy daného orgánu a pomocou počítača a patričného softvéru dané rezy pospájať do plastického modelu. Taktiež je možné použiť voskovoparafínové modely.

podieľajú na inervácii prednej a strednej časti nosového vaku ako koncové (terminálne) vetvičky – *ramuli terminales*, zatiaľ čo *ramus lateralis n. olfactorii* je kratší a prechádza na dno nosovej kapsuly. Tam sa taktiež rozvetvuje na terminálne vetvičky, ktoré pravdepodobne inervujú vomeronazálny – Jacobsonov orgán (Duellman & Trueb, 1994; Kardong, 1998).

Rostrálno-mediálne, hneď za *processus praenasalis inferior (processus prenasalis inferior lateralis)* je menší otvor *foramen apicale*, cez ktorý prechádzajú podľa Francisca (1934) koncové vetvičky *ramus ophthalmicus profundus medialis (n. profundus ramus medialis* – Jarvik, 1942).

Kaudálne, cez *planum antorbitale* vstupujú do *capsulae nasalis* 3 vetvy *nervus profundus* (Jarvik, 1942, 1980; Romer, 1970; Roček, 1981, 2002), v staršej literatúre označovaný aj ako *nervus ophthalmicus profundus* (Romer, 1970) *ramus ophthalmicus profundus* (Francis, 1934) *ramus ophthalmicus* (Popesko et al., 1992; Kardong, 1998).⁸

Ako vidieť na obrázku 12 *ramus profundus* trojklanného nervu (ďalej *nervus profundus*) sa v orbitotemporálnej oblasti rozvetvuje na *ramus medialis et lateralis*.



Obr. 13. Rekonštrukcia pravej nosovej kapsuly s jej inerváciou u *Triturus alpestris*. Dorzálny aspekt. Imx – *os intermaxillare*; C.t.i., C.t.s. – *cartilago transversalis inferior et superior*; r.m.n.1, r.l.n.1 – *ramus medialis, ramus lateralis n. olfactorii*; n.pr., r.m., r.l – *nervus profundus, ramus medialis, ramus lateralis*; Ch – *choana*; N.ex. – *naris externa*; D.nl. – *ductus nasolacrimalis*; Imx – *intermaxilla*; Osph – *orbitosphenoideum*; Mx – *maxilla*; ? – ako obr. 12; mierka = 1 mm.

Mediálna vetva (*ramus medialis nervus profundus*) je hrubší nerv ako laterálna vetva. Do *capsulae nasale* vstupuje cez *foramen orbitonasale mediale* a spolu s ňou ešte jeden nerv, ktorý u sledovaného druhu nebolo možné presne identifikovať, nakoľko pri

⁸ Posledné dva názvy sa podľa citovaných autorov väčšinou používajú na označenie hornej vetvy trojklanného nervu u cicavcov, ktorá vznikla splynutím *ramus ophthalmicus superficialis* a *ramus ophthalmicus profundus*.

pitve resp. odstraňovaní mäkkých tkanív došlo k jeho pretrhnutiu a nechcenému odstráneniu. Pravdepodobne však ide o ten istý nerv aký opísal u salamandry Francis (1934), podľa ktorého sa jedná o *nervus facialis ramus palatinus*.

Laterálna vetva *nervus profundus* sa rozvetvuje ešte na dve menšie vetvy – ventrálnu (*ramus lateralis ventralis* seu *ramus ventralis* sensu Francis, 1934) a maxilárnu (*ramus lateralis maxillaris*, resp. *ramus lateralis narium proper*). Ventrálna vetva vstupuje do nosovej kapsuly najmenším z 3 orbitonazálnych otvorov (*foramen orbitonasale laterale*₁), ktorý sa nachádza ventrálne pri *cartilago antorbitalis* medzi *foramen orbitonasale mediale* a *foramen orbitonasale laterale*₂.⁹ Smeruje na dno nosovej kapsuly, kde pravdepodobne prechádza do ústnej dutiny a inervuje sliznicu. Vlastná laterálna vetva (maxilárna) vniká do nosovej kapsuly laterálnym otvorom, v tomto prípade *foramen orbitonasale laterale*₂, smeruje ku *foramen laterale (infraconchale)* a jeho terminálne vetvičky prechádzajú cez otvor alebo otvory maxily, kde končia na jej vonkajšej strane pod pokožkou. Niekedy obe laterálne vetvy vstupujú do nosovej kapsuly spoločným otvorom, ktorý sa nachádza pri *processus postnasalis palatoquadrati*. Fox (1959) nazýva tieto dve vetvy u *Hynobius nebulosus* ako „ventral profundus division – *ramus nasalis ventralis profundus V*“ a „middle profundus division – *ramus nasalis externus profundus V*“.

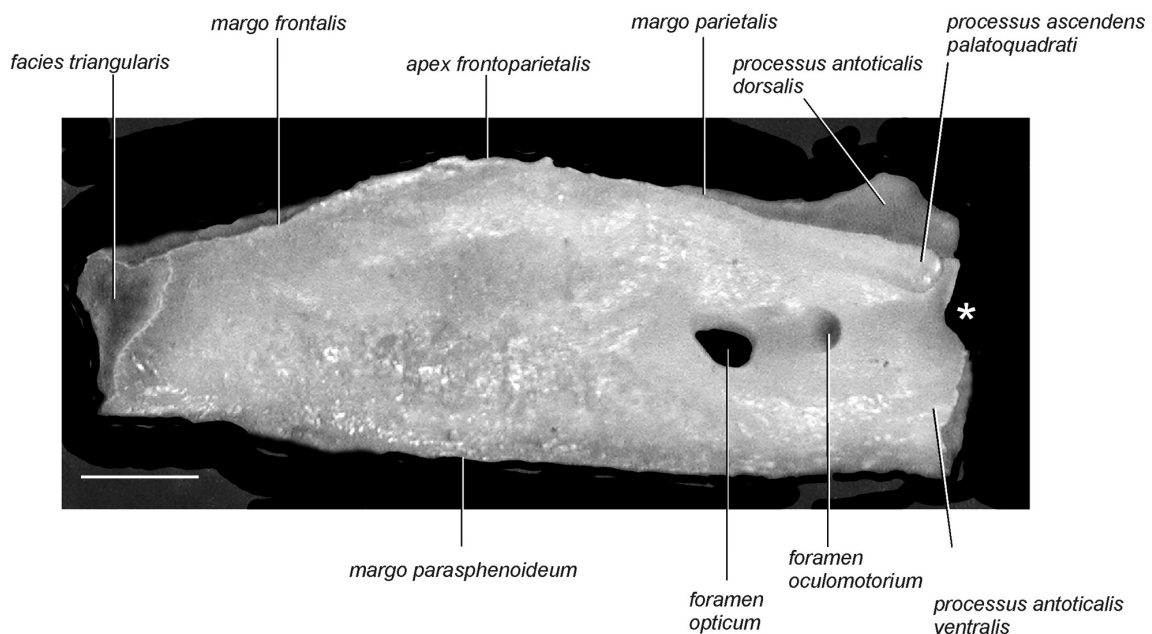
Regio orbitotemporalis

Orbitotemporálna oblasť neurokránie *Triturus alpestris* je najjednoduchšou zo všetkých troch oblastí (obr. 5, 7, 9). Neurokránie v tejto oblasti je slabo vyvinuté. Tvoria ho iba jediná párová kosť – *os orbitosphenoideum* (*os orbitosphenoidale*, obr. 14, 15, 16, 17). To znamená, že mozgová dutina je chránená iba z laterálnych strán a z ventrálnej a dorzálnej strany je otvorená. Krytá je až kryciami kosťami neurálneho exokránie, ktoré v *regio orbitotemporalis* tvoria: dorzálne párové kosti *os frontale*, *os parietale* a ventrálne *os parasphenoideum*. *Ossa orbitosphenoidei* tvoria pre predný mozog schránku v tvare žľabu. Dorzálne okraje oboch kostí sú od seba vzdialené približne dvakrát toľko ako ventrálne okraje, to znamená, že asi pod 45° uhlom sa spájajú orbitosfenoidy s parasfenoidom (*os parasphenoideum*).

Orbitosfenooidálna kosť je vlastne hranicou medzi *cavum cranii* a *fenestra orbitalis*, s ktorou komunikuje dvomi otvormi *foramen opticum* a *foramen oculomotorium*. Okrem toho je spojovacím článkom medzi *regio ethmoidalis* a *regio oticalis* (*otooccipitalis*, Jarvik, 1972). Rostrálne sa na jej rovnú až mierne konkávnú *facies triangularis* (obr. 14, 16A) prichytáva chrupkovitý výbežok nosovej kapsuly – *processus nasalis orbitosphenoidei*. Rostrálna časť *os orbitosphenoideum* na priečnom reze je tvaru otočeného rovnoramenného trojuholníka tak, že základňa je dorzálne a vrchol oproti nej ležiaci je ventrálne. Z toho vyplýva, že dorzálny okraj má dve hrany – vonkajšiu (*crista lateralis*) a vnútornú (*crista medialis*), ktoré mierne vystupujú nad jeho úroveň. Takýto prierez má kosť až po *foramen opticum*, kedy sa začínajú obe hrany od seba vzdalovať, pričom *crista medialis* prechádza v *processus antoticalis dorsalis*, ktorý sa spája s anteriórnym výbežkom sluchovej kapsule (*processus anterioris dorsalis*). Pravdepodobne ide o osifikovanú *taenia marginalis posterior*, dorzálne za *pila prootica* (Lebedkina, 1979 seu *taenia marginalis* sensu Regel, 1963 ex Schmalhausen, 1968). V larválnom období tvorí *taenia marginalis* dorzálny okraj trabekúl, podobne ako to

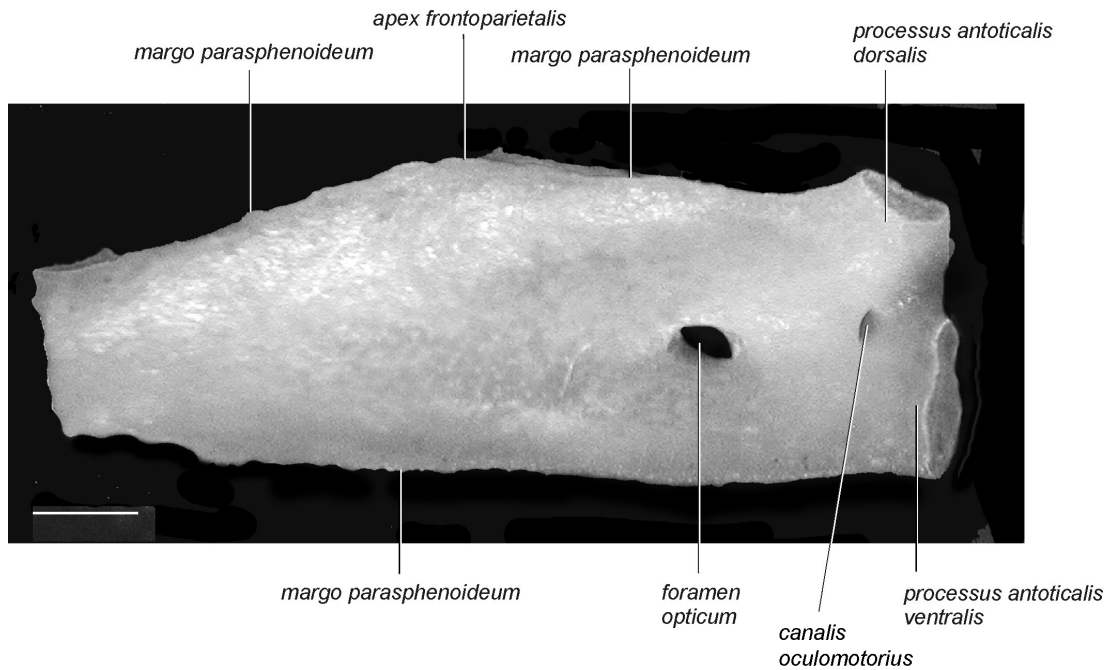
⁹ Otvory na *planum antorbitale* sa môžu vyskytovať v rôznom počte (2 - 5), preto je vhodné všetky laterálne otvory označiť číselným indexom, ako to bolo urobené v tomto prípade.

opisuje u scinka *Mabuya capensis* Skinner (1973). Na druhej strane *crista lateralis* prechádza v *processus ascendens palatoquadrati*, ktorý končí ako voľný výbežok, nepripája sa na otickú kapsulu. Pravdepodobne sa jedná o zostatok z larválneho palatokvadrátu, konkrétne z jeho *processus ascendens*, ktorý počas metamorfózy zrastá s otickou kapsulou. Avšak v mieste prootikálneho otvoru môže tento výbežok z orbitosfenoidálnej strany osifikovať v rôznom rozsahu. To znamená, že môže byť rôznej veľkosti, alebo môže postupne resorbovať, takže v dospelosti chýba. Iný prípad môže nastať, ak z nejakých príčin dôjde k urýchleniu rastu a niektoré štruktúry zostanú v chrupavčitom stave (niektorý z pedomorfických procesov). Medzi oboma výbežkami je široká brázda (*sulcus trochlearis*), ktorou prechádza štvrtý hlavový nerv – *nervus trochlearis*. V strede tejto brázdy, blízko *processus antoticalis dorsalis*, vyrastá malý výbežok (*processus fulciminis* obr. 16B), ktorý pravdepodobne fixuje *nervus trochlearis* v blízkosti *processus antoticalis dorsalis* a zároveň slúži ako podpera pre *os parietale*, ktorá dorzálne ohraničuje *foramen prooticum*. Kladkový nerv podľa rôznych autorov (Gaupp, 1911; Francis, 1934; Stadtmüller, 1936; Fox 1959) môže prechádzať uzatvorený v kanáli *os parietale*, alebo *os orbitosphenoidum* a môže vychádzať medzi orbitosfenoidom a frontálnou a parietálnou kosťou, v mieste ich spojenia nad *apex frontoparietalis orbitosphenoidi*. Alebo môže vychádzať dvomi vetvami z *ossis orbitosphenoidi* (obr. 17). Z toho vyplýva, že miesto výstupu *nervus trochlearis* je veľmi variabilné v závislosti od druhu a individua (Stadtmüller, 1936). Ventrálna strana je tvorená jedinou hranou (*crista parasphenoidum* seu *margo parashenoidum*), ktorá začína rostrálne na ventrálnom vrchole *facies triangularis* a končí kaudálne ako krátky *processus antoticalis ventralis* (obr. 14, 15, 16B), ktorý predstavuje hlavný spoj medzi orbitosfenoidom a prooticom. Spája sa s mierne anteromediálne stočeným výbežkom sluchovej kapsuly (*processus anterioris ventralis*).

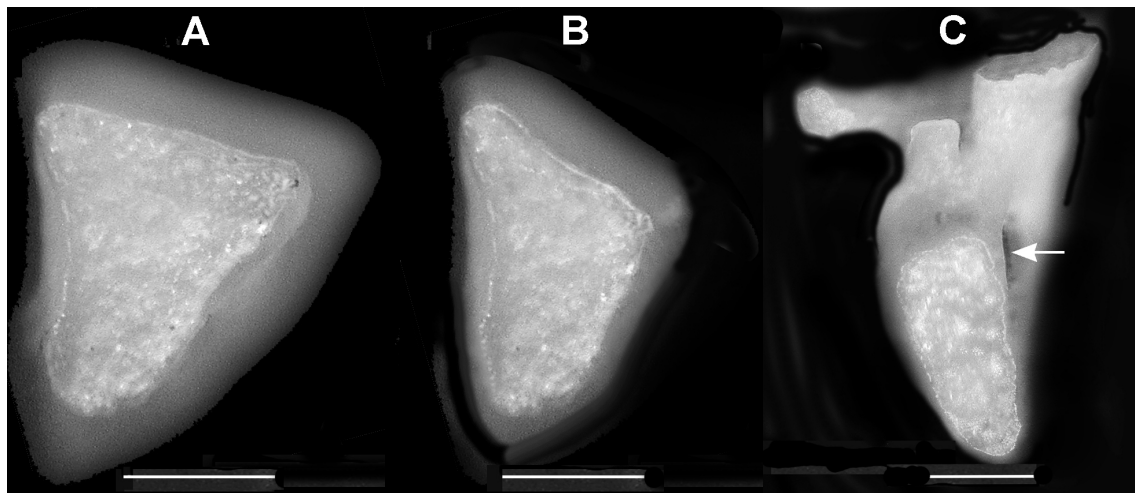


Obr. 14. Laterálny aspekt ľavej orbitosfenoidálnej kosti u *Triturus alpestris* s otvormi pre 2. a 3. hlavový nerv. Hviezdička označuje miesto pre *foramen prooticum*. Mierka = 0,5 mm.

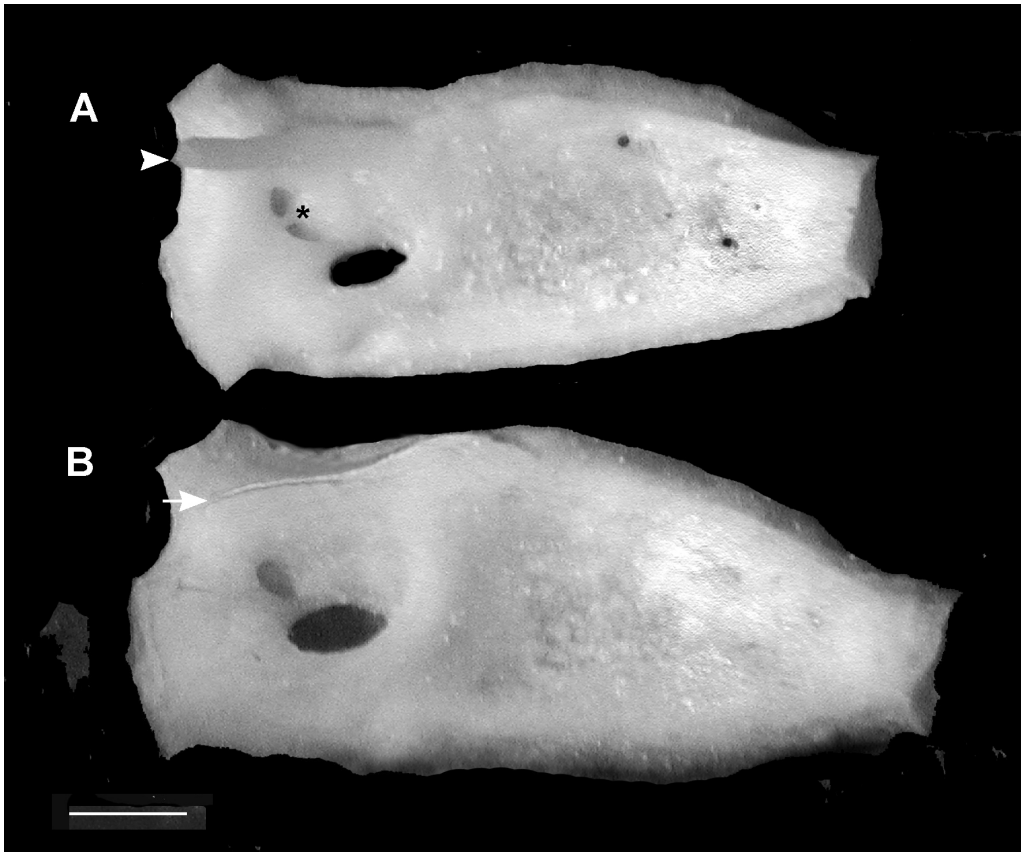
Všetky tri výbežky spája *pila prootica* (*pila antotica* sensu Bellairs & Kamal, 1981), ktorá mediálne ohraničuje prootikálny otvor.



Obr. 15. Mediálny aspekt pravej orbitosfenoidálnej kosti u *Triturus alpestris* s otvorm pre 2. hlavový nerv a kanálovým vstupom pre 3. hlavový nerv.. Mierka = 0,5 mm.



Obr. 16. Detailný pohľad na rostrálny (A – samica, B – samec) a kaudálny koniec (C – obe pohlavia) ľavej orbitosfenoidálnej kosti dospelého jedinca *Triturus alpestris*. Šípka označuje vstup do *canalis oculomotorius*. Mierka = 0,5 mm.



Obr. 17. Zobrazenie dvoch ľavých orbitosfenoidálnych kostí a umiestnenie ich otvorov u juvenilných jedincov *Triturus alpestris* z laterálnej strany. A = s vyvinutým *processus ascendens palatoquadrati* – hlavička šípky, B = bez výbežka - šípka, (*) = označenie septa v *canalis oculomotorius*. Mierka = 0,5 mm.

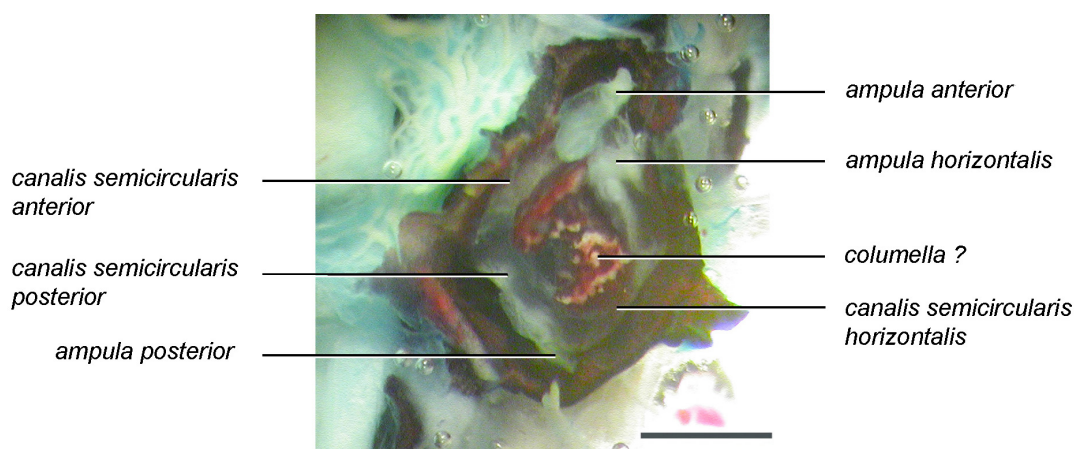
Otvory a kanále orbitosfenoidálnej kosti (obr. 14, 15, 17, 18) – ako už bolo povedané *os orbitosphenoideum* má väčšinou 2 otvory pre druhý a tretí hlavový nerv – *nervus opticus* a *nervus oculomotorius*. Ako vidieť z vyššie uvádzaných obrázkov, oba otvory môžu mať rôznu polohu, tvar a veľkosť. Niekedy môže mať ešte ďalšie otvory v prednej časti pred *foramne opticum* (1 – 2), ktorými vychádza 1 až 2 vetvy *nervus trochlearis*.

Na laterálnej strane sa na *superficies lateralis ossis orbitosphenoidei* nachádza drsnatina pre úpony okohybných svalov (*tuberositas oculi*). Kosť je mierne konkávna, ohýba sa jej predná časť *pila praeoptica*, približne na úrovni *apex frontoparietalis*. Otvory pre druhý a tretí hlavový nerv môžu byť takmer vedľa seba v jednej rovine, oddelené kostenou prepážkou *pila metoptica* (obr. 14). Avšak môžu byť postavené tak, že *foramen opticum* je oválny, postavený ventrálnejšie a siahajúci až pod *foramen oculomotorium*. Ten sa môže nachádzať pod odstupom *processus ascendens palatoquadrati*. Oba môžu byť oddelení tenkou a šikmou *pila metoptica*.

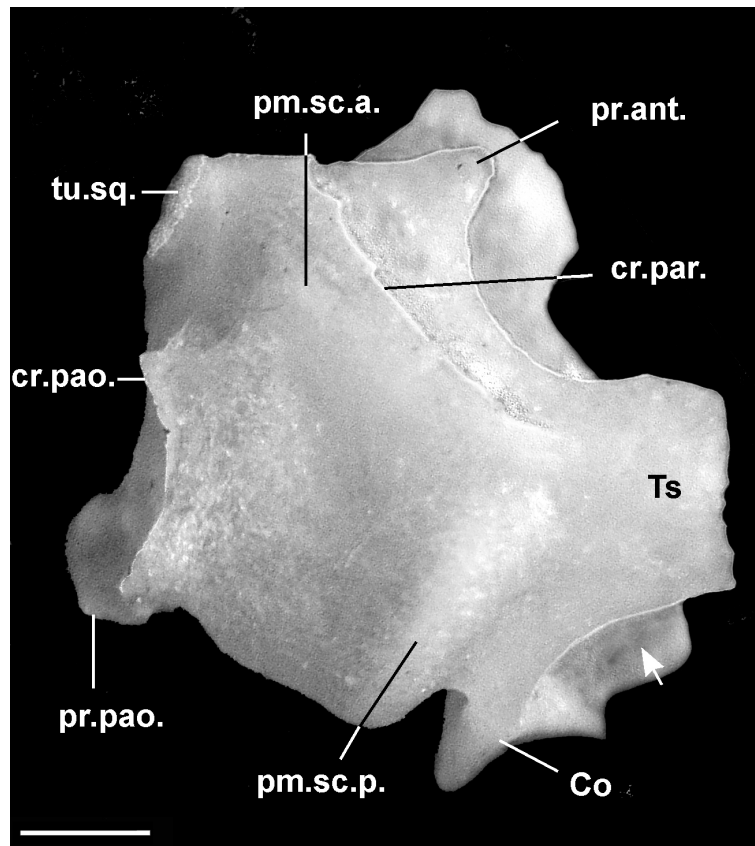
Na mediálnej strane je kosť mierne konvexná a povrch hladký bez výbežkov a drsnatín. Oba otvory sú viacej od seba vzdialené. *Foramen opticum* je z oboch strán priehľadný, nachádza sa na tom istom mieste. Avšak otvor pre vstup do *canalis oculomotorius* je v oblasti *pila prootica* blízko *margo prooticum medialis*. Tento kanál môže byť rozdelený tenkou kostenou prepážkou (*septum oculomotorium*), ktorá odeľuje nerv a cievu (*aorta ophthalmica sensu Francis, 1934*). Takýto prípad bol zistený u juvenilného jedinca (obr. 17A). Zostáva však otázkou, či toto *septum* pretrváva aj v dospelosti?

Regio oticalis (labyrinthica)

Sluchovú oblasť predstavuje striktno konvexná párová kosť (*os prooticum*), ktorá tvorí malú časť neurokránie dospelého jedinca *Triturus alpestris*. Avšak na rozdiel od predošlých dvoch oblastí je najširšou oblasťou. Obe kosti – pravé aj ľavé prootikum sa spájajú kaudálne pomocou chrupavky (*synchondrosis sagitalis*) na dorzálnej strane cez *tectum synoticum* a na ventrálnej strane pomocou *solum synoticum* (Gaupp, 1896). Osifikácia oboch spojov pravdepodobne závisí od veku jedinca, najmä čo sa týka dorzálneho spojenia. Ventrálne bolo u sledovaných jedincov chrupavčité. Tvorí akési lôžko pre *processus odontoideus atlasis*. Týmto spojením vzniká vzadu veľký oválny otvor (*foramen magnum* seu *foramen occipitale magnum*), na ktorom sa podieľa aj štvrtá krátká záhlavná oblasť *regio occipitalis* svojou párovou kosťou *os occipitale* (seu *os exoccipitale*). Sluchovú kapsulu (*capsula otica*) tvorí kostená schránka, ktorá vzniká enchondrálnou osifikáciou. Osifikovaná kapsula má posterolaterálne otvor *foramen vestibuli* (seu *ovale*), ktorý je uzavretý šľachovitou membránou prirastajúcou k chrupavčitému konkávno-konvexnému *operculu*. Pripája sa naň tzv. *musculus opercularis* (Francis, 1934; Stadtmüller, 1936; Duellman & Trueb, 1994), ktorého druhý úpon sa pripája na chrupavčitý *procoracoid*. Podľa Monatha (1965) je tento sval odvodený z *musculus levator scapulae*. Kostená schránka obklopuje členenú sluchovú dutinu (*cavum oticum* seu *auditum*), v ktorej je uložený membránový labyrint (obr. 18). Ten tvoria tri polkruhové kanáliky – *canalis semicircularis anterior, posterior et horizontalis* (*lateralis* sensu Stadtmüller, 1936), ktoré vychádzajú z dorzálneho vaku *utricleus* a končia vo svojich ampullách (*ampulla anterior, posterior et horizontalis* sensu Francis, 1934), ktoré sú spojené cez *recessus utriculus* s ventrálnym váčkom *saculus*. Z neho odstupuje *lagena*. Jednotlivé kanáliky sú od seba oddelené kostenými prepážkami – septami (*septum semicircularis anterior, posterior et horizontalis* seu *lateralis*). Pomocou pitvy otickej kapsuly bola zistená pravdepodobná poloha kolumely (*columella*), ktorá rozšírenou časťou, podľa Stadtmüllera (1936) chodidlovou platničkou (*patina* sensu Widischmann, 1831) prirastá na laterálnu stenu otickej kapsuly v mieste výskytu *os squamosum*. Svojou krátkou stopkou (*stylus* sensu Stadtmüller, 1936) pravdepodobne vytvára (? alebo sa pripája k) *septum semicircularis horizontalis* (*lateralis*).



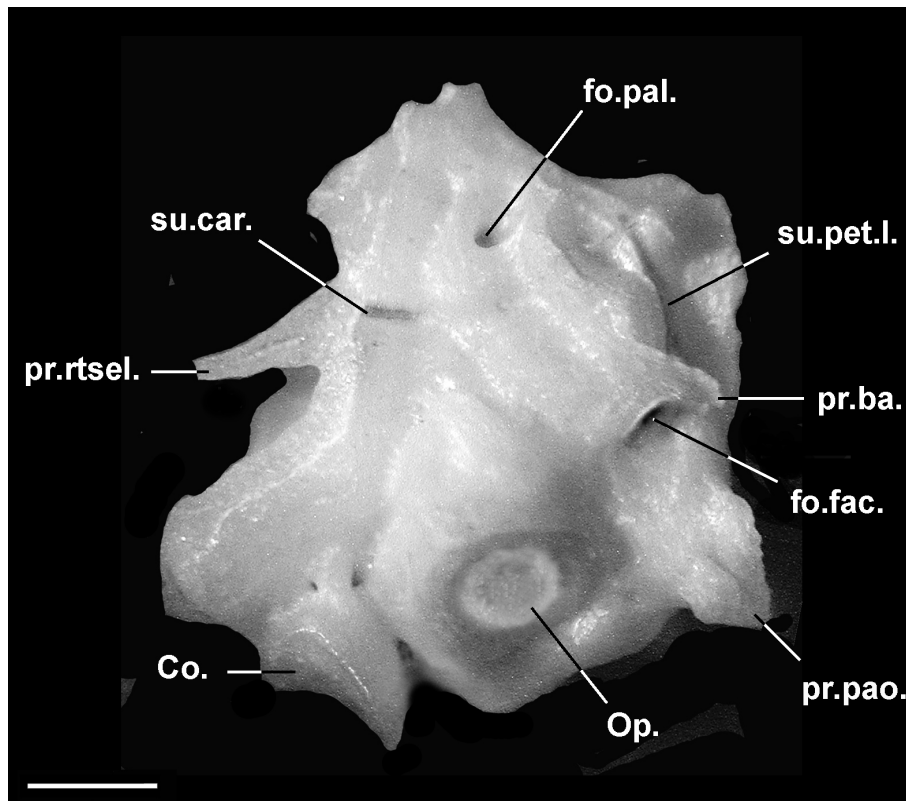
Obr. 18. Zobrazenie blanitého labyrintu pravej sluchovej kapsuly dospelého jedinca *Triturus alpestris*. Mierka = 1 mm.



Obr. 19. Dorzálny pohľad na ľavú sluchovú kapsulu dospelého jedinca *Triturus alpestris*. Co – *condylus occipitalis*, Ts – *tectum synoticum*, cr.par. – *crista parietale*, pr.ant. – *processus anterior*, pm.sc.a. – *prominentia semicircularis anterioris*, pm.sc.p. – *prominentia semicircularis posterioris*, pr.pao. – *processus paroticus*, cr.pao. – *crista parotica*, tu.sq. – *tuber squamosus*, šípka označuje *foramen magnum*. Mierka = 1 mm.

Dorzálny aspekt (obr. 19): Pri dorzálnom pohľade vidieť, že povrch sluchovej kapsuly je veľmi členitý. Anteroposteriórne mediálnym smerom sa ťahá výdutina *prominentia ducti semicircularis anterioris (convexitas anterioris)*, ktorá vybieha do *crista parietalis*. Hrebeň začína anteriórne nad *foramen prooticum* a pokračuje po *tectum semicircularis anterioris* posteromediálnym smerom na *tectum synoticum (tectum posterius sensu Wiedersheima, 1909)*, kde sa pozvoľne stráca. Hrebeň sa spája s *margo oticalis ossis parietale*, ktoré zapadá do akéhosi záhybu a končí ako *margo parietale*. Tento okraj lemuje dorzálny mediokaudálny okraj *tectum cranii posterioris*. Anteriórne vybieha v *processus anterioris dorsalis*, ktorý sa spája s *processus antoticalis dorsalis ossis orbitosphenoides* a kaudálne sa stáča a tvorí predný okraj *tectum synoticum*. Ďalšou výdutinou, ktorá začína pred *tectum synoticum*, tam kde končí *prominentia ducti semicircularis anterioris*, je výdutina *prominentia ducti semicircularis posterioris (convexitas posterioris)*, ktorá končí kaudálne, vedľa *condylus occipitalis*. Na rozdiel od predošlej má povrch hladký. Kaudomediálne prechádza posteriórna výdutina do vonkajšieho okraja, ktorý lemuje *foramen magnum*. Laterálne lemuje *canalis semicircularis horizontalis (lateralis)* silný hrebeň – *crista parotica*, ktorý začína na kaudolaterálnom výbežku *processus paroticus* a končí na hrboli *tuber squamosus* (obr. 19, 21). Staršími autormi je tento hrebeň nazývaný ako *crista muscularis*, pretože sa naň upínajú spino-okcipitálne svaly (Francis, 1934). Anteriórne (rostrálne) ohraničuje *facies dorsalis ossis prootici* jemná drsnatina (*protuberantia pterygoidei*), ktorá slúži na

prichytenie *os pterygoideum*. Drsnatina prechádza do hladkého okraja, ktorý dorzálnne lemuje *foramen prooticum* a končí na anteriornom dorzálnom výbežku otickej kapsuly.

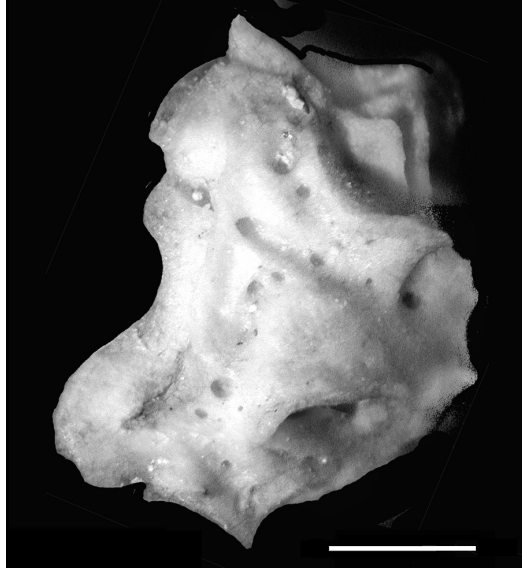


Obr. 20. Ventrálny pohľad na ľavú sluchovú kapsulu dospelého jedinca *Triturus alpestris*. Co. – *condylus occipitalis*, fo.pal. – *foramen palatinum*, Op. – *operculum*, pr.pao. – *processus paroticus*, pr.ba. – *processus basalis*, pr.rtsel. – *processus retrosellaris*, pr.car. – *processus caroticus*. Mierka = 1 mm.

Ventrálny aspekt (obr. 20, 21) – povrch ventrálnej strany (*superficies ventralis*) prootica je konvexný a hrboliatý. Nápadne veľké je *cavum vestibuli*, ktoré ústi von otvorom *foramen vestibuli* (seu *foramen ovale*). Podľa Stadtmüllera (1936) pri zakladaní chrupkovitej ušnej kapsule medzi mezotickou a periotickou chrupavkou vznikne uzatvorená medzera – primárne okno (*fenestra ovalis* seu *vestibuli*), alebo tiež niekedy nazývané ako *fenestra basicapsularis*, ktoré sa pri postupnom raste a mohutnutí chrupavky neustále zužuje do definitívneho otvoru *foramen vestibuli* (*foramen ovalis*). Tento je prikrýty spomínanou operkulárnou chrupkou, ktorá môže u väčších druhov čiastočne osifikovať (Stadtmüller, 1936). Mediálne pri *margo parasphenoideum* pred výbežkom *processus retrosellaris* sa nachádza kanál – *canalis caroticus*, kadiaľ vchádza do mozgovej dutiny *arteria carotis interna*. Tento kanál môže začínať na otickej kapsule hneď za *prominentia vestibuli* tak, že prechádza popod *crista parasphenoideum*, alebo začína taktiež za vestibulárnou výdutinou ako *sulcus caroticus* a v *sutura oticoparashenoidei* spojením oboch kostí vzniká *apertura pro canalis caroticus*. Laterálne, približne oproti *canalis* (resp. *sulcus*) *caroticus* sa nachádza výbežok (*processus basalis*), pri ktorom je otvor *foramen faciale* pre *ramus hyomandibularis n. facialis* (seu *truncus hyomandibularis* etiam *nervus hyomandibularis* sensu Francis, 1934). Anterolaterálne sa od kanála pre *arteria carotis interna* nachádza otvor *foramen palatinum* (Francis, 1934) pre výstup palatinálnej vetvy tvárového nervu (*ramus palatinus n. facialis*), ktorý sa ťahá popri *sutura vomeropalatoorbitosphenoidei*

k *foramen orbitonasalis mediale*, ktorým vstupuje spolu s vetvou *nervus profundus* do nosovej kapsuly.

U juvenilného jedinca (obr. 21) možno na ventrálnej strane okrem spomínaných otvorov vidieť množstvo ďalších malých otvorov pre cievy, ktoré sa neskôr, pravdepodobne v dospelom štádiu, uzatvárajú do kanálov a tie vyúsťujú spoločným otvorom ako napríklad *foramen postoticum*.



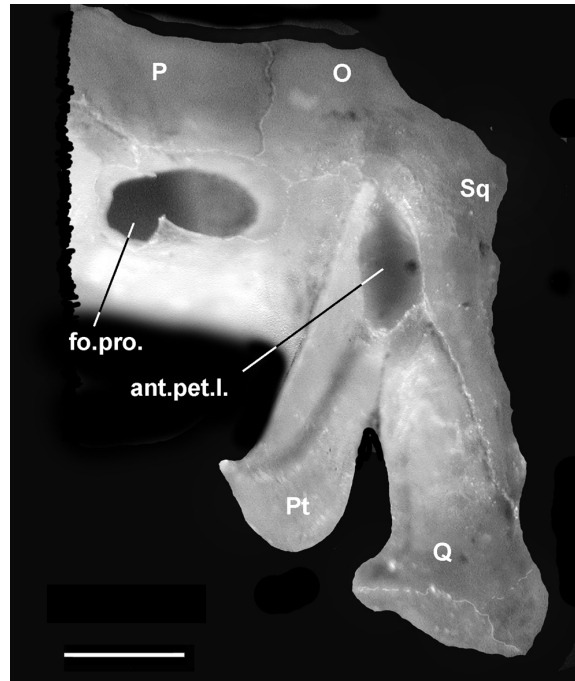
Obr. 21. Ventrálny pohľad na ľavú sluchovú kapsulu juvenilného jedinca *Triturus alpestris* s početnými otvormi (porovnaj s obr. 20.)

Laterálny okraj *facies ventralis* otickej kapsuly kaudálne vybieha do spomínaného *processus paroticus* a rostrálne *tuber squamosum*. Medzi laterálnym okrajom a otvorom pre palatinálnu vetvu tvárového nervu mierne vystupuje *facies pterygoidei*, kde sa pripája *processus basalis ossis pterygoidei* (Francis, 1934). Za touto plochou sa nachádza malý výbežok (*processus basalis*), ktorý artikuluje s *os pterygoideum*. Svojím hrotom sa môže opierať o vnútornú plochu *os squamosum*. Podľa Stadtmüllera (1936) ide o prvotný bazálny výbežok *os quadratum*, ktorý počas osifikácie zrastá s otickou kapsulou. Pod týmto výbežkom prechádza brázda *sulcus petrosus laterale*, oproti ktorej je postavená dorzálna plocha *os quadratum*. Spolu s dvoma krycími kosťami – *os pterygoideus* a *os squamosum* uzatvárajú túto brázdú, čím vytvárajú menšiu dutinu (*antrum petrosus laterale* sensu Drüner, 1901, 1903, 1904; z Francis, 1934 – obr. 22). Je otvorené dvomi otvormi a slúži pre prechod ciev – *arteria et vena petrosa laterale* a vetvy 7. hlavového nervu (*nervus facialis*), pravdepodobne pre jeho vetvu *ramus alveolaris* (*ramus mandibularis internus* sensu Hoffmann, 1902; z Francis, 1934).

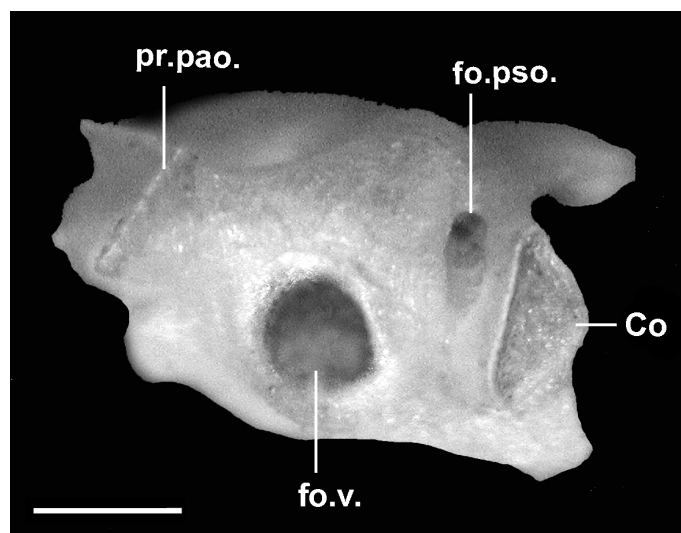
Mediálny okraj (*margo medialis ventralis* seu *parasphenoideum*) je kaudálne mierne stočený mediálnym smerom, kde sa podieľa na tvorbe *solum synoticum*. Približne v strede vystupuje výbežok (*processus retrosellaris*), ktorý môže byť rôznej veľkosti.

Kaudálny okraj je v strede tvaru kupoly a po bokoch laterálnym smerom prechádza do *processus paroticus*. Mediálne sa spája s okcipitálnym segmentom *condylus occipitalis* v brázde *sulcus otocondyloideus*, kde je *foramen postoticum* (Francis, 1934; Duellman & Trueb, 1994; seu *foramen jugulare* sensu Roček, 1981; táto práca obr. 23) pre 9. a 10. hlavový nerv (*nervus glossopharyngeus* a *nervus vagus*), ktoré vychádzajú zo spoločného ganglia (*ganglion glossopharyngovagus*). Podľa Francis (1934) týmto

otvorom u salamandry prechádzajú malé cievy – *vena postoccipitalis* a *vena cranialis postotica*, ktoré odstupujú od *vena occipitalis*. Táto okcipitálna žila je vetvou jugulárnej bočnej žily (*vena jugularis lateralis*), ktorá sa napája na *vena jugularis interna*. Niekedy však môžu vyššie spomínané malé žily vychádzať z lebečnej dutiny samostatnými kanálikmi, ktoré vyúsťujú v žľabe na ventrálnej strane rostrálne za kondylom.

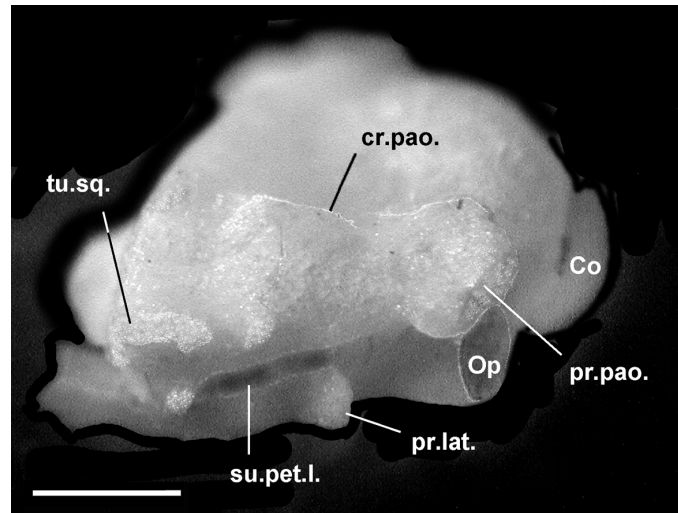


Obr. 22. Anteriórny aspekt ľavej otickej oblasti v mieste pripojenia *palatoquadrata* u dospelého jedinca *Triturus alpestris*. P – *os parietale*, O – *oticum (os prooticum)*, Sq – *os squamosum*, Q – *os quadratum*, Pt – *os pterygoideum*, ant.pet.l. – *antrum petrosum laterale*, fo.pro. – *foramen prooticum*. Mierka pre obidva obrázky = 1 mm.

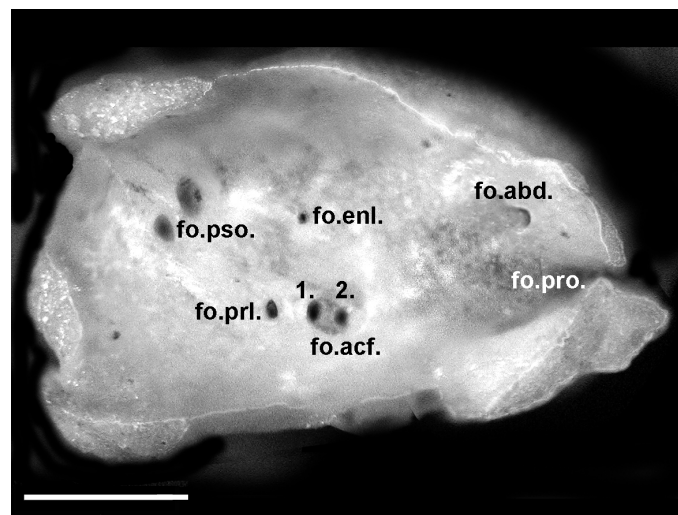


Obr. 23. Ventrolaterokaudálny pohľad na ľavú sluchovú kapsulu dospelého jedinca *Triturus alpestris*, fo.v. – *foramen vestibuli*, fo.pso. – *foramen postoticum*, Co – *condylus occipitalis*, pr.pao. – *processus paroticus*. Mierka = 1 mm.

Laterálny aspekt (obr. 24): Laterálna stena sluchovej kapsuly je nízka, dorzálne je ostro ohraničená hrebeňom *crista parotica*, ktorý prechádza cez *processus paroticus* pokračuje ventrálne smerom k *sulcis petrosus lateralis*. Z tejto brázdy prechádza do *facies ventralis*. Na laterálnu stenu sa pripája *os squamosum* a na hranici laterálnej steny s ventrálnou sa pripája časť palatoquadrata *os quadratum* s *os pterygoideum*. Všetky tri kosti spolu s *os prooticum* vytvárajú laterálne už vyššie spomínané *antrum petrosum laterale*.



Obr. 24. Dorzolaterálny pohľad na ľavú sluchovú kapsulu adultného jedinca *Triturus alpestris*, Co – *condylus occipitalis*, Op – *operculum*, su.pet.l. – *sulcus petrosus lateralis*, pr. lat. – *processus lateralis*, pr.pao. – *processus paroticus*, cr. pao. – *crista parotica*, tu.sq. – *tuber squamosum*. Mierka = 1 mm.



Obr. 25. Mediálny pohľad na ľavú sluchovú kapsulu adultného jedinca *Triturus alpestris*, fo.pro. – *foramen prooticum*, fo.abd. – *foramen abducens*, fo.enl. – *foramen endolymphaticum*, fo.acf. – *foramen acusticofaciale et foramina auditoria* 1. a 2., fo.prl. – *foramen perilymphaticum*, fo.pso – *foramina postotica*. Mierka = 1 mm.

Mediálny aspekt (obr. 25): Sluchová kapsula sa svojou mediálnou stenou podieľa na stavbe kaudálnej časti mozgovej dutiny (*cavum cranii*), ktorú zároveň oddeľuje od vlastnej dutiny (*cavum capsulae oticae* sensu Roček, 1981). *Facies medialis* je konkávná s tromi priehľbeninami (predná, stredná zadná). Ide o akési lôžka pre gangliá. Anteriórne,

medzi výbežkami, ku ktorým sa pripája *os orbitosphenoideum*, čím vzniká *foramen prooticum*, sa nachádza *fovea anterioris*, v ktorej je trigeminálne ganglion (*ganglion trigeminale* seu *ganglion semilunare* sensu Popesko, 1992; podľa starších autorov sa nazýva ako Gasserové ganglion – *ganglion Gasseri* sensu Francis, 1934; Duellman & Trueb, 1994). Za ním sa v strede otickej kapsuly dole nachádza *fovea medialis* pre akusticko-faciálne ganglion (*ganglion acusticofacialis*), z ktorého vychádzajú dva hlavové nervy – *nervus facialis* a *nervus acusticus*. Tretia, *fovea posterioris* sa nachádza pod výbežkom *tectum synoticum*, v ktorej leží ganglion pre deviaty a desiaty hlavový nerv – *ganglion glossopharyngovagus*. Mediálnu stranu ohraničuje dorzálna *margo parietalis*, ventrálne *margo parasphenoideum*. Anteriórne ju sčasti ohraničujú *processus anterioris dorsalis et ventralis* a medzi nimi okraj – *margo prooticum lateralis*. Oba spomínané výbežky sú v šikmom postavení tak, že zvierajú takmer 90° uhol. Kaudálne mediálnu stenu ohraničuje *condylus occipitalis*.

Otvory sluchovej kapsuly (*foramina capsulae oticae*, obr. 20, 22, 23, 24, 25): Sluchovú kapsulu u dospelého jedinca *Triturus alpestris* perforuje celkovo 8 otvorov, z ktorých len jeden ide mimo jej dutinu. Jedná sa konkrétne o *foramen abducens* (obr. 25), ktorým prechádza *nervus abducens*. Tento nemusí byť u *Triturus alpestris* vždy vyvinutý. *Nervus abducens* môže prechádzať popri trigeminálnom gangliu cez *foramen prooticum*. Najväčším otvorom otickej kapsuly je *foramen vestibuli* (*foramen ovale* seu *fenestra vestibuli* sensu Francis, 1934; Stadtmüller, 1924, 1936; Roček, 1981; etiam *fenestra ovalis* sensu Parker, 1877; tu obr. 23), ktorý je prikrýty chrupkovým vekom – *operculum* (obr. 20, 24).

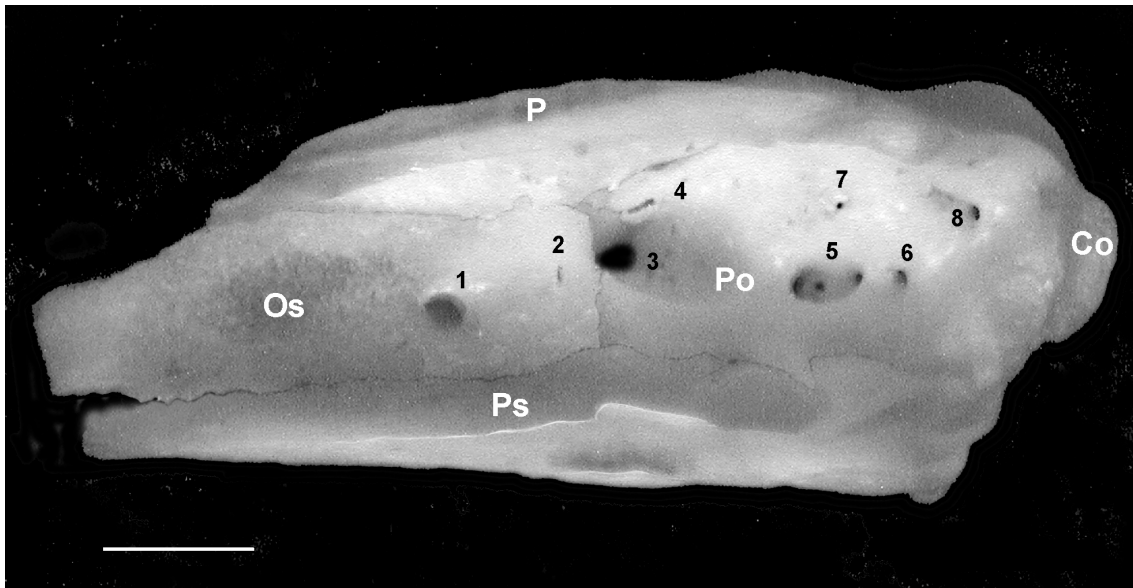
Ďalším otvorom je *foramen acusticofaciale* (obr. 25, platí aj pre ďalšie otvory), ktorým časť ganglia vstupuje do malej dutinky (*antrum*) alebo jamky (*fossa, fossula*). Z nej dva otvory (*foramen acusticum mediale et posterior*) vstupujú priamo do *cavum capsulae oticae* a predný (*foramen acusticum anterior*) sa nachádza v prednej časti ušnej kapsuly. K nemu vedie krátky kanál, do ktorého ústi *foramen patatinum* a *foramen faciale*. Podľa Francisa (1934) týmito otvormi prechádzajú 3 rovnomenné vetvy *nervus acusticus*, sú to:

1. *ramus anterior* – inervuje *recessus utriculi*, *ampulla anterior* a *canalis semicircularis horizontalis*
2. *ramus medianus* – je najtenší nerv, ktorý inervuje iba *sacculus* nachádzajúci sa v hlavnej dutine sluchovej kapsuly – *vestibulum* (*cavum vestibulare commune* sensu Stadtmüller, 1936). Tento nerv spolu s otvorom bol prvýkrát opísaný u salamandry Okajimaom roku 1910 (Francis, 1934).
3. *ramus posterior* – jeho terminálne vetvy inervujú *ampulla posterior*, *lagena* a *neglecta*.

Posteriórne za *foramen acusticofaciale* je prítomný oválny otvor *foramen perilymphaticum*, cez ktorý prechádza *ductus perilymphaticus* do *cavum cranii* (Francis, 1934). Dorzálna, približne v strede *facies medialis*, sa nachádza u *Triturus alpestris* najmenší otvor sluchovej kapsuly – *foramen endolymphaticum*, ktorým prechádza *ductus endolymphaticus*. Posledným otvorom otickej kapsuly je *foramen postoticum internum* pre hlavové ganglion *glossopharyngovagus*, z ktorého vychádza deviaty a desiaty hlavový nerv (*nervus glossopharyngeus* a *n. vagus*). Tento otvor je vstupom pre spomínané ganglion, ktoré svojou kaudálnou časťou vchádza do rozšírenej časti *antrum pro ganglion n. IX.+X.* U sledovaného druhu na ľavej otickej kapsule bolo zistené

v jednom prípade rozdelenie tohto otvoru (obr. 25). Príčinou bolo pravdepodobne postavenie ganglia, ktoré bolo umiestnené rostrálnejšie od otvoru, takže do otvoru vchádzali už len nervy. V ostatných prípadoch sa jednalo vždy o jeden rozšírený otvor. Odtiaľ nervy vedú kanálom k *foramen postoticum externum*, ktorým vychádzajú von z lebečnej dutiny. Z uvedeného vyplýva, že kraniaálne nervy majú u obojživelníkov rôzny priebeh nielen u jedincov v rámci toho istého druhu (Romer & Edingerová, 1942), ale aj v rámci samotného jedinca. To znamená, že priebeh hlavových nervov na pravej strane nesúhlasí s priebehom nervov na ľavej strane.

Otické kapsuly sa ešte podieľajú na vytváraní už spomínaných dvoch otvorov – párový *foramen prooticum*, ktorý spoluvytvárajú *os orbitosphenoideum*, *os parietale*. Pri spojení všetkých týchto troch menovaných kostí vznikne okrem spomínaného otvoru ešte aj akési lôžko pre trigeminálne ganglium (obr. 25). Ďalej sa zúčastňujú na stavbe *foramen magnum*. Tiež sa podieľajú na formovaní kaudálnej časti *fenestra basicranialis communis* (Joubert, 1961), ktorá vzniká čiastočnou alebo úplnou resorpciou *cartilago crista retrosellaris*. Táto chrupka ustupuje osifikácii *os parasphenoideum*, avšak môže niekedy osifikovať, čím vznikne *processus retrosellaris* (obr. 20). Z toho vyplýva, že *fenestra basicranialis anterior* (seu *fenestra hypophyseos* sensu Fox, 1959; etiam *f. hypophysialis* sensu de Beer, 1937; a i.) sa spojí s *fenestra basicranialis posterior* (Francis, 1934; Stadtmüller, 1924, 1936).

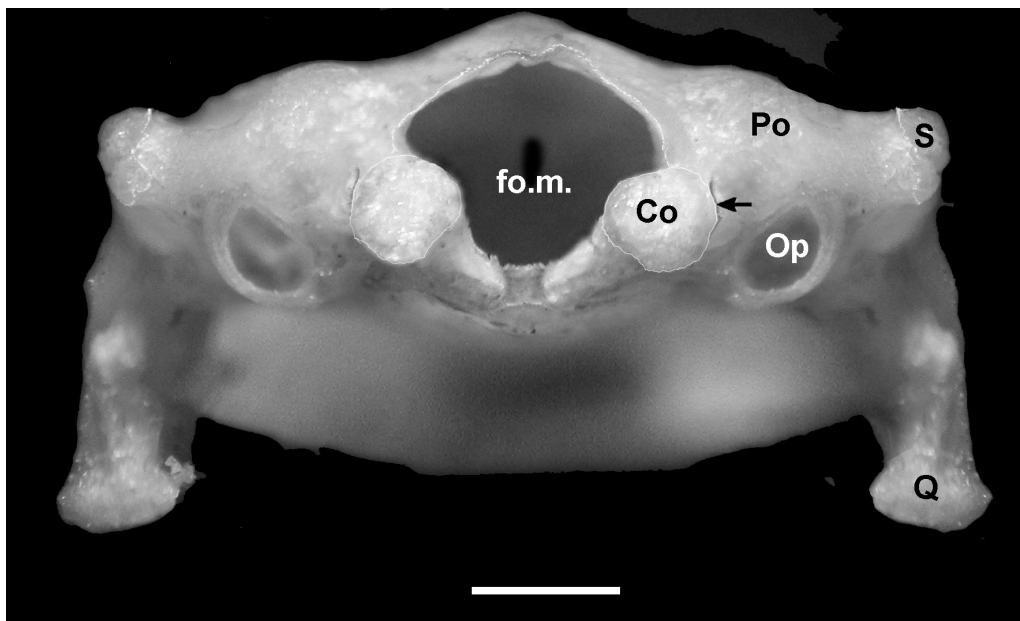


Obr. 25. Zobrazenie lebečnej dutiny dospelého jedinca *Triturus alpestris*, Os – *os orbitosphenoideum*, P – *os parietale*, Ps – *os parasphenoideum*, Po – *os prooticum*, 1 – *foramen oticum*, 2 – *canalis oculomotorius*, 3 – *foramen prooticum*, 4 – *foramen abducens*, 5 – *foramen acusticofaciale et foramina auditoria*, 6 – *foramen perilymphaticum*, 7 – *foramen endolymphaticum*, 8 – *foramen postoticum internum*. Mediálny aspekt. Mierka = 1 mm.

dd) Regio occipitalis (exoccipitalis)

Okcipitálna oblasť je najmenšou oblasťou neurálneho endokránia, ktorá kaudálne ohraničuje *cavum cranii*. Tvoria ju párová kosť *os occipitalis* (seu *exoccipitalis*), ktorá sa podľa Stadtmüllera (1936) zakladá z nepárnej okcipitálnej (hypochordálnej) platničky. Z nej obojstranne vystupuje oblúk, ktorý sa pripája k zadnej stene okcipitálnej kapsule. *Os occipitalis* je veľmi dôležitá, nakoľko sa podieľa na formovaní kraniovertebrálneho

spojenia (Roček, 1981). Toto spojenie sa uskutočňuje pomocou manifestujúcich hrboľov (*condyli occipitales*), ktoré z laterálnej strany ohraničujú veľký otvor (*foramen magnum*). Týmto otvorom komunikuje lebečná dutina s miechovým kanálom (Popesko et al., 1992). Kondyly sú kruhového alebo mierne oválneho tvaru, lateromediálne konkávne a kĺbovými plochami mierne natočené mediálne. Laterálne od kondylov sa v brázde, medzi otickou kapsulou a kondylom, nachádza vonkajší otvor (*foramen postoticum externum seu jugulare*) pre spomínaný deviaty a desiaty hlavový nerv. Kĺbový hrboľ – kondyl – pripomína svojím tvarom hrib s rovným klobúkom a krátkym lateromediálne zúžujúcim sa stylusom, ktorý sa smerom od klobúka mierne zužuje. Dorzálne, nad jugulárnym otvorom, má stylus kondylu malý hrebeň (*crista condyloidea*), ktorý ďalej voľne prechádza v zadný okraj *tectum synoticum*, ktorý dorzálne ohraničuje *foramen magnum* (*foramen occipitalis magnum* Stadtmüller, 1936).



Obr. 25. Kaudálny pohľad na lebečnú dutinu adultného jedinca *Triturus alpestris*, S – *os squamosum*, Q – *os quadratum*, Po – *os prooticum*, Op – *operculum*, Co – *condylus occipitalis*, fo.m. – *foramen magnum*, šípka – *foramen postoticum externum (jugulare)*. Mierka = 1 mm.

B) Viscerálne endokranium

Palatoquadratum (obr. 5, 7, 9, 22) alebo *suspensorium* (podľa starších autorov) je taktiež súčasťou orbitotemporálnej a otickej oblasti endokránia. Pravdepodobne vzniklo z druhého a tretieho žiabrového oblúka, ktoré sa označujú ako premandibulárny a mandibulárny žiabrový oblúk. V larválnom období sa podieľa na tvorbe ústneho podnebia a ako závesný aparát pre *cartilago Meckeli*. Po metamorfóze sa zúčastňuje najmä ako záves pre dolnú čeľusť (*mandibula*) a tiež na spevňovaní čeľustného kĺbu. *Palatoquadratum* má dve časti: *pars palatina* a *pars quadrata*. Palatinálnu časť tvorí chrupkovitý výbežok *processus pterygoideus*, ktorý sa pomocou *ligamentum rostrompterygoideum* (Lebedkina, 1979) u dospelého mloka *Triturus alpestris* rostrálne spája s *capsulae nasalis*, konkrétne s jej *processus postanasalis palatoquadrati*. Ako poznamenal vo svojej práci Roček (1981), *pars palatina* sa redukuje u mlokov, najmä počas metamorfózy. Treba však poznamenať, že sa jedná o neúplnú redukciu rostrálnej časti, ktorá chrupkovitý výbežok čiastočne skrúti, avšak spojenie *palatoquadrata*

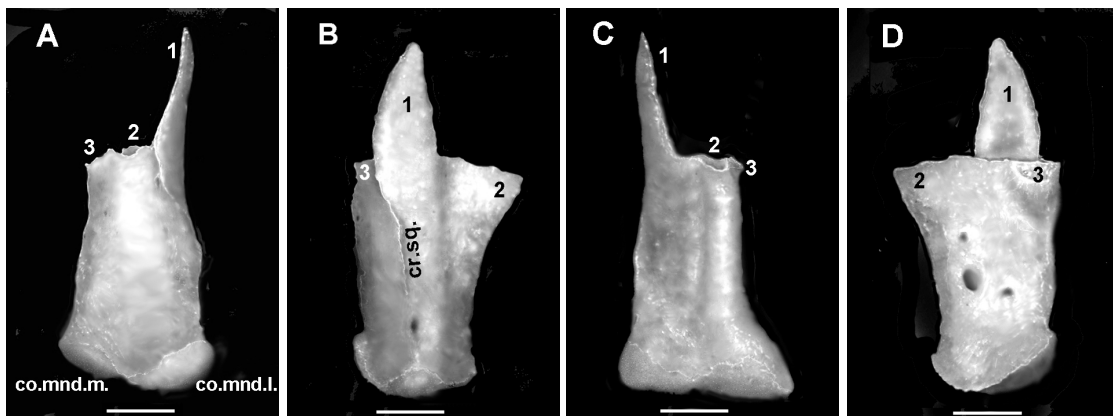
a *capsulae nasi* zostáva zachované pomocou vyššie spomínaného ligamenta. Slúži na spevnenie čeľustného aparátu, najmä kĺbu, ku ktorému sa pripája ešte *ligamentum quadratomaxillare*. Tieto oba spomínané väzy (*ligamenta*) bývajú spoločne označované tiež ako *ligamenta jugalis* (Francis, 1934). Preto po čiastočnej redukcii býva *pars palatina palatoquadrati* označovaná ako *processus pterygoideus* (*cartilago pterygoideum* podľa Francis, 1934), čo je v tomto prípade výstižnejšie, nakoľko chrupkovitú časť tvorí iba pterygoidný výbežok. Ide vlastne o tenkú chrupkovitú tyčinku, ktorá podľa Stadtmüllera (1924) vzniká z nezávislej chondrifikácie. Bola pozorovaná u 35 mm dlhej larvy *Salamandra salamandra (maculosa)*.

Okrem tohto úponu má palatokvadratum upevnenie ešte v ďalších troch bodoch. Jedná sa o tri časti dorzálneho konca *ossis quadrati*, ktorými je pripevnená k sluchovej kapsule: *processus ascendens*, *processus basalis* (*processus lateralis ventralis* sensu Drüner; z Francis, 1934) a *processus oticus* (*processus lateralis dorsalis*, op. cit.). Treba však poznamenať, že táto fixácia palatokvadrata je najmarkantnejšia iba počas larválneho obdobia (viď kap. 4.1.2), ktorá u adultov pravdepodobne vekom postupne zaniká. Vysvetlenie spočíva v enchondrálnej osifikácii *pars quadrata palatoquadrati*, čím vzniká viscerálna kosť *os quadratum*.

Os quadratum (obr. 26 - 29) – je jedinou endokraniálnou kosťou palatokvadrata, distálno-proximálne predĺžená, ktorá je na priereze rohlíkovitého tvaru. Slúži ako záves pre dolnú čeľusť, s ktorou je kĺbovito spojená.

Pri anteriornom pohľade (obr. 26A) na štvorcovú kosť možno vidieť pomerne rovnú stenu, ktorá je z bokov ohraničená laterálnou a mediálnou hranou. Popri okrajoch má jemnú drsnatinu pre úpony *ligamentum quadratomaxilaris*. Na proximálnom konci po oboch okrajoch vyčnievajú 2 výbežky: z laterálnej strany vystupuje pomerne dlhý, špicatý *processus oticus*, ktorý dosahuje $\frac{1}{2}$ dĺžky štvorcovej kosti, zatiaľ čo z mediálnej strany, mierne anteriórne, sa rysujú obrisy malého *processus ascendens*, ktorým sa pripája k *os pterygoideum*. Niekedy je tento výbežok nebadateľný. Distálne stenu ohraničuje obruba (lem, okraj) kĺbových hlavíc (*limbus condylares*), ktorá tvorí hranicu medzi stenami štvorcovej kosti a jej kondylami (*condylus mandibulares ossis quadrati*). Tieto kondyly artikulujú s kĺbovými hlavcami dolnej čeľuste (*condylus mandibulares ossis articularis*) – vytvárajú čeľustný kĺb – *articulatio condylares mandibulae*.

Na laterálnej strane kosti (obr. 26B) je nápadná, dopredu vystupujúca laterálna hrana, ktorá proximálne pokračuje ako *processus oticus*. Tento výbežok svojím tvarom pripomína čepeľ noža. Posteriórnym smerom, od hrany, sa laterálna stena vlnovite



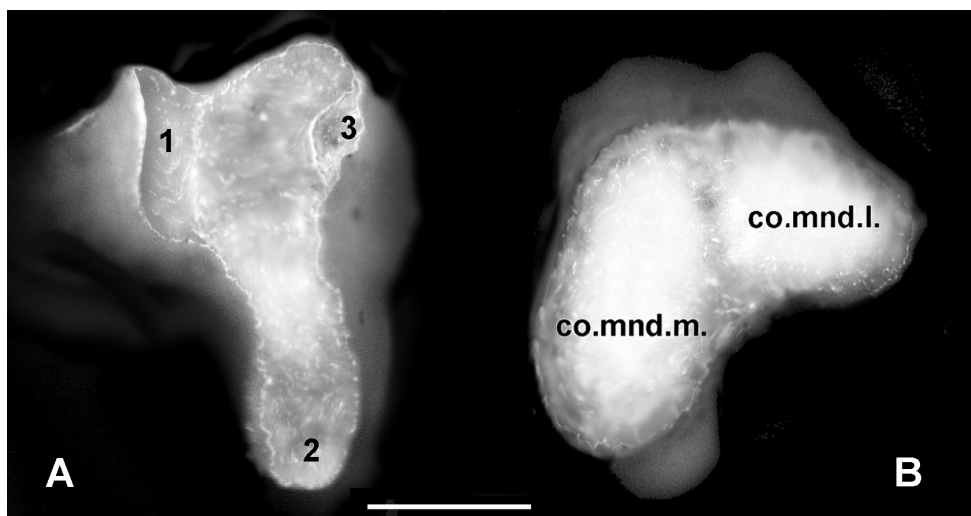
Obr. 26. Zobrazenie ľavej štvorcovej kosti u dospelého jedinca *Triturus alpestris*, A – anteriórne, B – laterálne, C – posteriórne, D – mediálne, 1 – *processus oticus*, 2 – *processus basalis*, 3 – *processus ascendens*, co.mnd.l – *condylus mandibularis medialis*, co.mnd.l. – *condylus mandibularis lateralis*, cr.sq. – *crista squamosi*. Mierka = 0,5 mm.

zvažuje ku posteriórnej hrane. V strede laterálnej hrany možno pozorovať vystupujúci hrebeň (*crista squamosum ossis quadrati*), na ktorý sa pripája *os squamosum*. Proximálnym smerom tento hrebeň plynulo prechádza v predný okraj otického výbežku, alebo postupne splýva s povrchom kosti ešte pred otickým výbežkom. Pod hrebeňom, je otvor pre výstup vetvy hyomandibulárneho nervu. Niekedy možno u sledovaného druhu zistiť dva otvory, ktoré slúžia okrem spomínaného nervu aj pre cievy. Distálne laterálnu stenu ohraničuje lem *condylus mandibularis lateralis*.

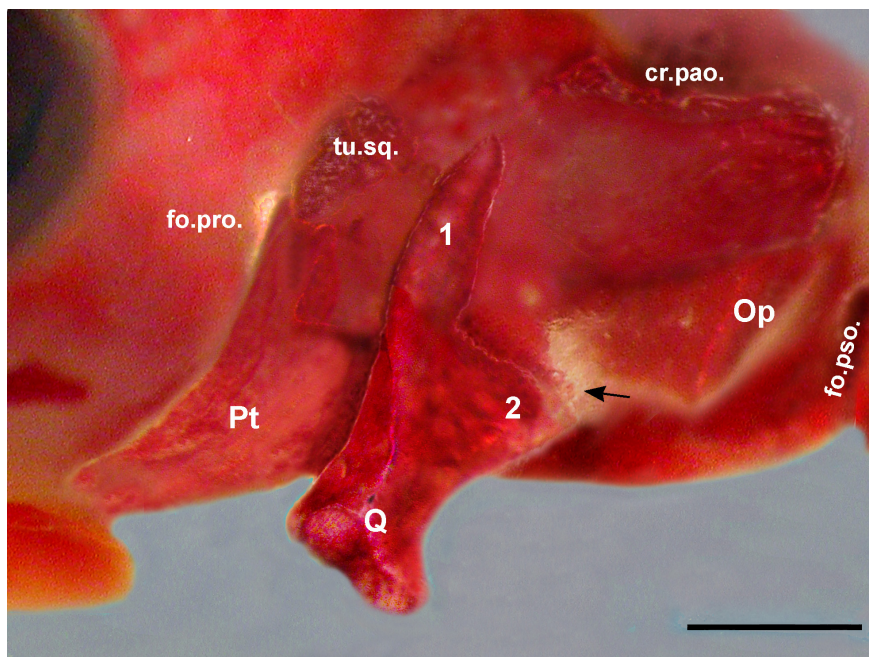
Posteriórnu stenu (obr. 26C) tvorí oblá hrana, ktorá sa približne v strede ohýba a proximálne vybieha do výbežku *processus basalis*. Distálne ju ohraničuje obruba kĺbovej plochy mediálneho kondyla. Medzi touto hranou a laterálnou hranou je plytká brázda (*sulcus squamosum ossis quadrati*), do ktorej zapadá zadný okraj *os squamosum*.

Mediálna stena (obr. 26D) je najširšia zo všetkých stien štvorcovej kosti. Pripája sa na ňu *os pterygoideum*. Horný okraj spája dva výbežky: vpredu malý, mediálnym smerom vyčnievajúci výbežok *processus ascendens* a dozadu sa tiahnucci sekundárny *processus basalis*. Stena je mierne konvexná, distálne ohraničená obrubou mediálneho kondylu. Približne v strede *facies medialis* sa nachádzajú 2 až 3 otvory (*foramina ossis quadrata*), z ktorých najväčším pravdepodobne prechádza druhá vetva VII. hlavového nervu *ramus hyomandibularis n. facialis* (seu *nervus hyomandibularis* sensu Francis, 1934). Ďalšie otvory slúžia pre cievy.

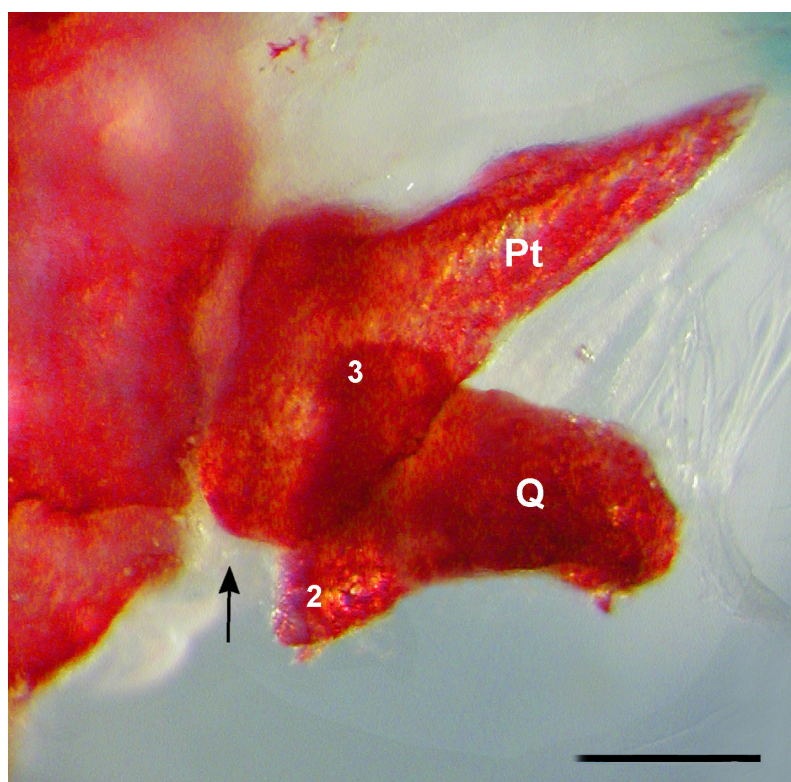
Dorzálna plocha (obr. 27A) je slabo konkávná, približne v strede zúžená. Tvorí dno pre *antrum petrosum laterale*, ktoré slúži ako kanál pre nervy a cievy (pozri tiež str. 20). Svojím tvarom pripomína akési chodidlo, na vonkajšej strane ktorého vyčnieva výbežok *processus oticus* (*processus prooticus* podľa Suschkina, 1927). Tento výbežok svojím hrotom siaha až ku *crista parotica* (obr. 28), s ktorou môže zrastať. Lakjer (1927) toto spojenie označuje ako „kvadrato-labyrinthové spojenie“ (zo Stadtmüllera, 1936). Ďalšie dva vyššie spomenuté výbežky (*processus ascendens et basalis*) sú v dospelom štádiu prerušené – osifikácia otickej kapsuly, štvorcovej kosti a vznik *os pterygoideum*. Obidva spomínané výbežky zrastajú s otickou kapsulou - *processus ascendens* zrastá anterolaterálne a *processus basalis* ventrolaterálne. Na štvorcovej kosti sa zachovávajú buď ako rudimenty (obr. 29), alebo nie sú vôbec prítomné.



Obr. 27. Zobrazenie dorzálnej (A) a ventrálnej (B) plochy ľavej štvorcovej kosti u dospelého jedinca *Triturus alpestris*, 1 – *processus oticus*, 2 – *processus basalis*, 3 – *processus ascendens*, co.mnd.l. – *condylus mandibularis medialis*, co.mnd.m. – *condylus mandibularis lateralis*. Mierka = 0,5 mm.



Obr. 28. Laterálny pohľad na kvadratum adultného jedinca *Triturus alpestris*, Q – *os quadratum*, 1 – *processus oticus*, 2 – *processus basalis*, Pt – *os pterygoideum*, Op – *operculum*, tu.sq. – *tuber squamosum* fo.pso. – *foramen postoticum*, fo.pro. – *foramen prooticum*, šípka – vstup do *antrum petrosum laterale*. Mierka = 1 mm.



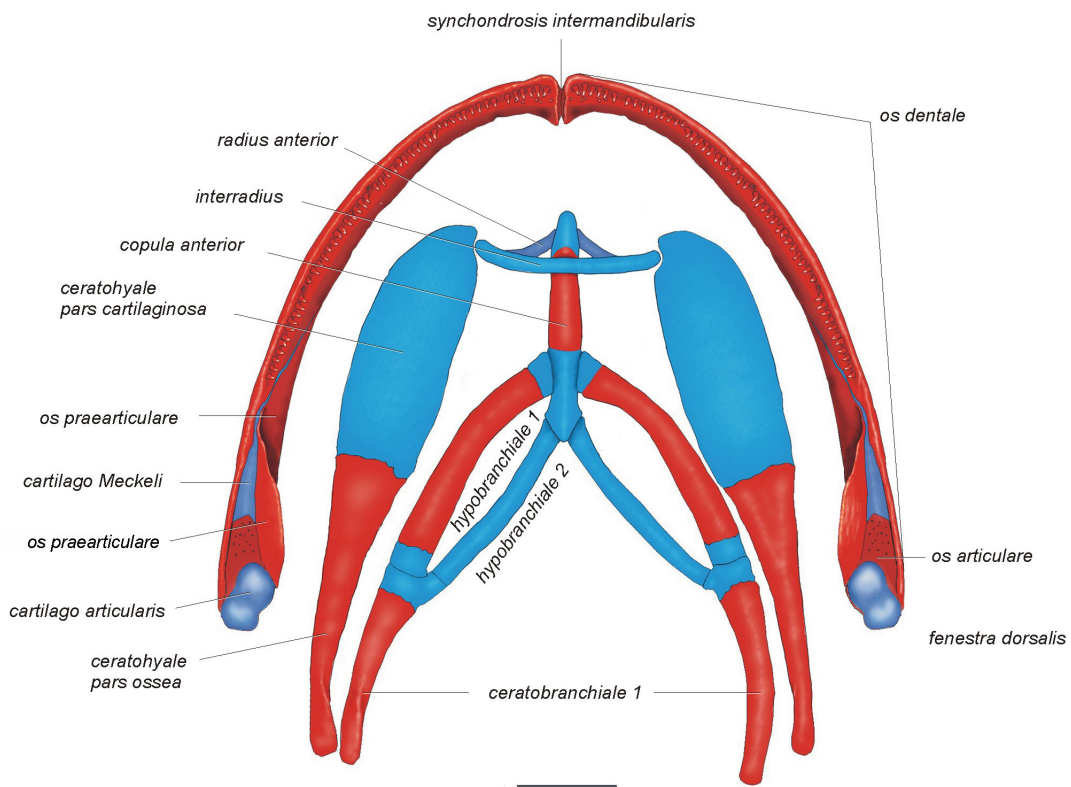
Obr. 29. Ventrálny pohľad na Pavé *os quadratum* a *pterygoideum* adultného jedinca *Triturus alpestris*, Q – *os quadratum*, 2 – *processus basalis*, 3 – *processus ascendens*, Pt – *os pterygoideum*, šípka – vstup do *antrum petrosum laterale*. Mierka = 1 mm.

Podľa Stadtmüllera (1936) *processus basalis ossis quadrati*, ktorý je v dospelom štádiu oddelený od otickej kapsuly *antrum petrosum laterale*, vzniká sekundárne. Primárny bazálny výbežok (obr. 20) je zrastený so sluchovou kapsulou ventrolaterálne, kde sa ako rudimentárny výbežok (*processus basalis ossis prooticum*, *processus lateralis*) podieľa na tvorbe kanála (*canalis facialis*), kadiaľ vychádza *ramus hyomadibularis n. facialis*. Pomocou tohoto výbežku sa štvorcová kosť pripája na *processus basiptygoideus ossis pterygoidei*. Jedná sa o synchondrózu, ktorá sa vyskytuje ako u rodu *Triturus*, tak aj u rodu *Salamandra* (de Beer, 1937). Avšak u rodu *Chioglossa* (Stadtmüller, 1936) a druhov *Hynobius retardatus* a *H. nebulosus* (Fox, 1959), *Ambystoma maculatum* (Theron, 1952) a *A. macrodactylum* (Papendieck, 1954) bola zistená diarthróza, čo je podľa Gauppa (1906) pôvodný stav (primitívny znak).

K tejto „trojbodovej“ fixácii *os quadratum*, ktorá sa osifikáciou porušuje, sa počas metamorfózy pripájajú ešte dve párové krycie kosti – mediálne je to *os pterygoideum* a laterálne *os squamosum*.

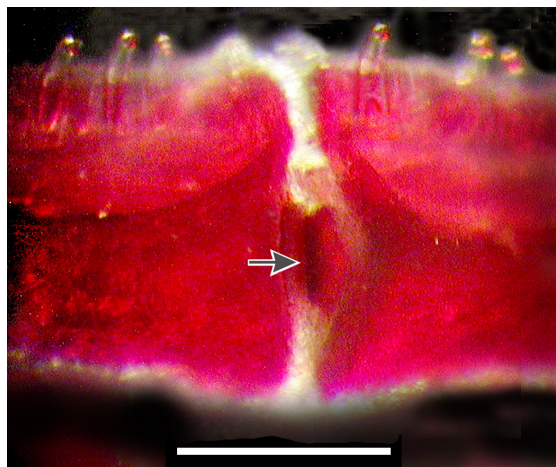
Ventrálna plocha (obr. 27B) je tvorená dvomi kĺbovými výbežkami – kondylmi (pozri str. 25), ktoré spolu s kondylmi *os articularis* vytvárajú čeľusný kĺb.

Cartilago Meckeli a apparatus hyobranchiales (obr. 30) – tieto štruktúry, ktoré sa podieľajú na tvorbe dna ústnej dutiny, vznikli zo žiabrových oblúkov (*arcus branchiales*), podobne ako tomu bolo u palatokvadrata.



Obr. 30. Dorzálny pohľad na mandibulu a hyobranchiálny skelet dospelého jedinca *Triturus alpestris*. Farby ako u obr. 5. Mierka = 1 mm.

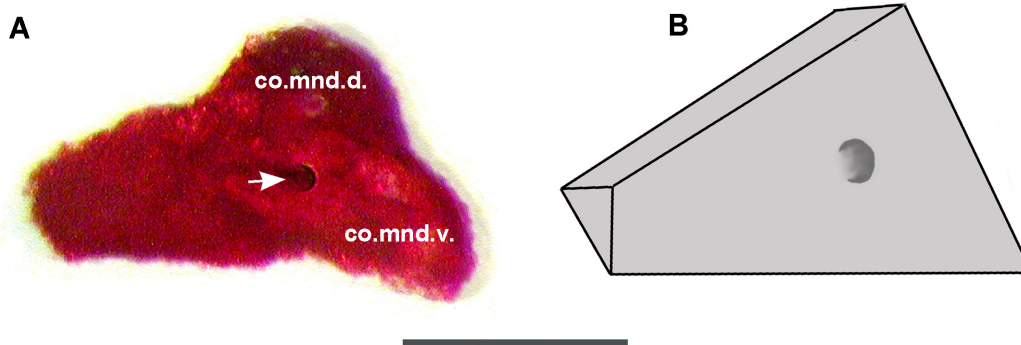
Cartilago Meckeli (obr. 9, 30) je párová štruktúra, ktorá predstavuje primárnu spodnú čeľusť, ktorej rozšírený posteriórny koniec (*pars articularis*) artikuluje s prvotnou štruktúrou palatokvadrata (*pars quadratum*). Anteriórna štíhla časť Meckelovej chrupky sa niekedy označuje ako *pars fibularis* (Fuchs, 1915; Stadtmüller, 1936). U dospelého štádia skúmaného druhu *Triturus alpestris* je Meckelova chrupka z väčšej časti chrupkovitá, okrem oboch spojovacích koncov. Tieto sa podieľajú na vytváraní kĺbových a pevných spojov dolnej čeľusti, preto osifikujú. V larválnom období anteriórne vzniká *cartilago mentomeckeli*, ktoré sa podieľa na spojení oboch Meckelových chrupiek. Jedná sa o veľmi tenkú štruktúru Meckelovej chrupavky, ktorá sa formuje pri vytváraní párovej kosti *os dentale*. Je dobre viditeľná pri osifikácii *os dentale*, najmä v jej prednej časti (viď kapitolu 4.1.2). V juvenilnom období osifikuje mentomeckelova chrupka a vzniká *os mentomandibulare*, ktorá sa podieľa na symfýze dolnej čeľusti (obr. 30, 31). Táto malá kosť tvaru šošovice (čočky) môže v neskoršom veku jedinca postupne zrastať s dentálnou kosťou, ktorá ju postupne obklopuje. Táto skutočnosť pravdepodobne viedla Parkera (1882) k mylnému názoru, že salamandra nemá danú kosť. Podobný prípad zaznamenal u *Cryptobranchus japonicus* Aoyama (1930), ktorý taktiež u dospelého jedinca nemohol identifikovať túto mandibulárnu štruktúru, hoci ju našiel u 145 mm dlhej larvy (pozoroval peri- a enchondálnu osifikáciu v anteriórnej časti mandibuly). Posteriórny koniec Meckelovej chrupky sa podieľa na tvorbe čeľustného kĺbu. Chrupkovitý ostáva len povrch dvoch kĺbových hlavic Meckelovho elementu (*cartilago articularis*), ktoré artikulujú s chrupkovitou časťou štvorcovej kosti. Pod týmito kĺbovými hlavicami je *cartilago Meckeli* premenené enchondrálnou osifikáciou na malú kosť – *os articulare* (*articulare* Parker 1877).



Obr. 31. Zobrazenie symfýzy mandibuly z linguálnej strany u dospelého jedinca *Triturus alpestris*. Šípka označuje *os mentomandibulare*. Mierka = 1 mm.

Os articulare (obr. 9, 30, 32A, B) – ako už bolo spomenuté, sa nachádza na posteriornom konci Meckelovej chrupky, ktorá sa dorzo-ventrálne rozširuje a vybieha do dvoch oblých výbežkov – kondylov (*condylus mandibulares ossis articularis*). Dorzálny kondyl (*condylus mandibularis dorsalis*) je väčší a viac vyčnievajúci v tvare polgule, ventrálny (*condylus mandibularis ventralis*) je menší menej vypuklý (obr. 32A). Ich povrch je mierne zdrsnený, slúži pre uchytenie kĺbovej chrupky – *cartilago articularis*. Anteriórny koniec *os articulare* sa zužuje, upevňuje sa naň Meckelova chrupka. Artikulárna kosť svojím tvarom pripomína trojboký zrezaný ihlan (obr. 32B), ktorý má jednu základňu užšiu (anteriórny koniec) a druhú širšiu (posteriórny koniec). Z mediálnej

strany sa na kosť pripája krycia kosť *os praearticulare*, ktorá svojím otvorom presne dosadá na otvor artikulárnej kosti (*foramen articularis communis*). Tento slúži ako spoločný otvor pre terminálny nerv a cievy vyživujúce artikulárnu kosť. Obe spomínané kosti spolu zrastajú a uzatvárajú veľký *canalis mandibularis* (*canalis primordialis*, *canalis cartilaginis Meckeli*) dolnej čeľusti, ktorým prechádza *cartilago Meckeli*. Z laterálnej strany sa pripája najväčšia mandibulárna krycia kosť *os dentale*.



Obr. 32. Pravá *os articulare* u adultného jedinca *Triturus alpestris*, A – pôvodný tvar, B – geometrický tvar, co.mnd.d. – *condylus mandibularis dorsalis*, co.mnd.v. – *condylus mandibularis ventralis*, šípka označuje *foramen articularis communis*. Mediálny aspekt. Mierka = 0,5 mm.

Apparatus hyobranchiales (obr. 30) spolu s Meckelovou chrupkou tvorí voľnú časť viscerálneho endokránia. Má dôležitú úlohu pri lico-hltanovom (bukkopharyngeálnom) dýchaní a pri prijímaní potravy. V dospelom štádiu sledovaného druhu ho tvorí niekoľko kostených a chrupkovitých postmandibulárnych tyčinkovitých útvarov, z ktorých je 5 párných a 2 nepárne. V spojitosti so svalmi ako sú: *musculus basiradialis*, *m. interradianalis*, *m. genioglossus*, *m. geniohyoideus*, *m. hyoglossus*, *m. subhyoideus*, *m. subarcualis rectus I.* a svaly, ktoré sa druhým koncom upínajú mimo ústnej dutiny ako napr. *m. rectus cervicis superficialis*, *m. rectus cervicis profundus*, umožňujú pohyb jazyka. Terminológia hyobranchiálneho aparátu je dodnes predmetom veľkej polemiky (Özeti & Wake, 1969). U *Triturus alpestris* tvoria hyobranchiálny aparát 1 hyoidný a 2 posthyoidné oblúky.

❖ Hyoidný oblúk

Ceratohyale – tiež označované ako *cornu hyale* (Roček, 1996b), *cornu anterioris* (Duellman & Trueb, 1994) alebo ako *hypohyale* (Noble, 1931), je najväčšou štruktúrou hyobranchiálneho skeletu. Jedná sa o tyčinkovitú štruktúru, ktorá sa anteriórne rozširuje do plochy, takže pripomína veslo. Je tvorené dvomi histologicky odlišnými tkanivami – anteriórne je to chrupkovitá časť a posteriórne je to kostená časť, ktorá je konkávná. Leží ventrolaterálne od branchiálií a svojím posteriórnym koncom je pomocou *ligamentum hyoquadratum* spojené so zadnou hranou *os quadratum*. Taktiež sa spája s mandibulou pomocou *musculus subhyoideus*, zatiaľ čo na prednú časť sa upína *m. subarcualis rectus I.*

Radius anterior (Roček, 1996b) je párová chrupkovitá tyčinka, na ktorú je prichytený jazyk. Na voľné laterálne konce sa upína *m. basiradialis*, ktorý sa upína druhým koncom na hrot *os basibranchiale*, podobne ako samotná chrupka.

Interadius (Wiedersheim, 1936) – rovná nepárová tyčinka, ktorá spája laterálne konce predchádzajúcej párovej *radius anterior*, ktorá podľa Drünera (1901) vznikla druhotne počas metamorfózy z *hypohyale*. Obe chrupky vytvárajú trojuholníkovitý strmeň, pravdepodobne slúži ako výklopka pre zadný koniec jazyka.

❖ Posthyoidné oblúky

1. posthyoidný oblúk je tvorený dvomi kostnými štruktúrami (*hypobranchiale I.* a *ceratobranchiale I.*). Obe časti sú spojené pomocou chrupiek. *Hypobranchiale I.* sprostredkováva spojenie medzi *basibranchiale* a *ceratobranchiale I.*, a anteriórne sa pripája na *basibranchiale*. Posteriórne sa na *ceratobranchiale I.* pripája spomínaný sval (*musculus subarcualis rectus I.*), ktorý sa upína anteriórne na *ceratohyale*.

2. posthyoidný oblúk je tvorený iba jednou chrupkovitou štruktúrou v tvare tyčinky (*hypobranchiale II.*), ktorá sa anteriórnym koncom pripája k posteriórnemu koncu *basibranchiale* a posteriórnym koncom sa spája v spoji oboch častí prvého posthyoidného oblúka na *ceratobranchiale I.*

Basibranchiale I. (*cornu basibranchiale I.* – Tarapani, 1909; *basibranchiale* – Wiedersheim, 1877; *copula* – Reese, 1906; Fox, 1959; *copula I.* – Francis, 1934; *copula anterior* – Roček, 1996b) je nepárová mediálne uložená kosť, s ktorou artikulujú spomínané oblúky. V dospelom štádiu býva celá osifikovaná, avšak niekedy sa môže ojedinele vyskytnúť iba čiastočná osifikácia (obr. 30). Na dorzálnej strane menovej kosti vystupuje malý hrebeň – *crista copulae*, takže na priereze má vajcovitý tvar. Asi v dĺžke 1/3 sa z bokov na ňu pripájajú párové kosti *hypobranchiale I.* a na posteriórny koniec *hypobranchiale II.*

Basibranchiale II. (*cornu branchialia* – Tarapani, 1909; *copula II.* – Francis, 1934; *copula posterior* – Roček, 1996b) túto štruktúru, ktorá sa u lariev vyskytuje ako chrupkovitá tyčinka, spojená s *basibranchiale I.*, nebolo možné u sledovaného druhu zistiť ani pomocou pitvy ani pomocou diferenciálneho farbenia. Pravdepodobne sa v dospelom štádiu vyskytuje ako veľmi tenká, jemná chrupkovitá štruktúra, ktorá sa maceráciou odstráni. Podľa niektorých autorov (Fürbringer, 1922; Hoffmann, 1923; Bogoljubsky, 1924) sa *basibranchiale II.* vyskytuje oddelene od ostatných častí hyobranchiálneho aparátu a leží ako trojuholníkovitá kostená tyčinka (*os thyroideum*) priečne na ventrálnej strane pharynxu. Upínajú sa na ňu 2 svaly – *musculus geniohyoideus* a *m. rectus cervicis superficialis*.

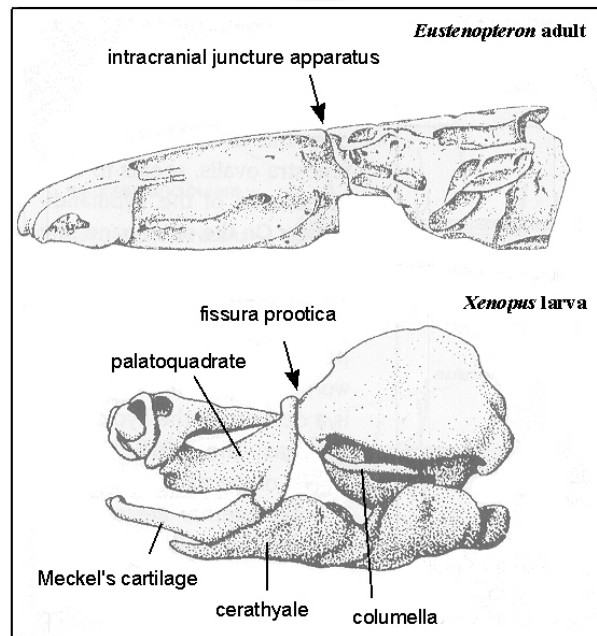
Kinetizmus lebky

Podľa Jarvika (1980) sa na hranici medzi orbitotemporálnou a otikálnou oblasťou nachádza u eustenopteronu intrakraniálny kĺb – *junctiona intracranialis*, ktorý je podľa Ročka (1998) topograficky identický *sfissura prootica* u larvy xenopusa (obr. 33). Romer označil tento kĺb za intrakraniálne spojenie a Bjerring (1978) ako aparát intrakraniálneho spojenia (Roček, 1986).

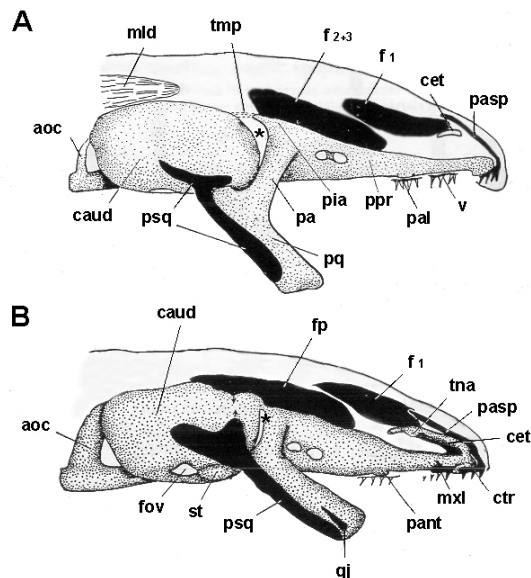
U mlokov podobne ako u xenopusa možno identifikovať intrakraniálny kĺb v larválnom období, resp. jeho stopy v dospelom štádiu jedinca, v oblasti *foramen prooticum*. V tejto oblasti sa pomocou väziva *taenia marginalis posterior* spája chrupkovité orbitosfenoideum s otickou kapsulou (obr. 34). Osifikáciou otickej kapsuli a orbitosfenoиду, ako aj vznikom párovej krycej kosti *os parietale* toto intrakraniálne spojenie zaniká. Môže však niekedy pretrvávajúť vo veľmi malom rozsahu aj u dospelého jedinca, čo bolo zistené u jedného dospelého jedinca *Triturus alpestris*, a to vo forme

chrupkovitých zvyškov (obr. 5, 7, 9). U ďalších dvoch sledovaných adultov chrupkovité stopy neboli zistené.

Ďalší kinetizmus lebky mlokov sa podľa Jordanskeho (1982, 1990, 1998) vyskytuje v spojitosti s palatoquadratom. *Palatoquadratum* má určitú špecifickú vnútrolebečnú pohyblivosť, ktorá je úzko spätá s dvíhaním čelustného oblúka a jeho elementov. Podľa miesta výskytu autor rozlišuje dva typy kinézy lebky: 1 – parakvadrátnu a 2 – rinálnu, ktoré sú najlepšie vyvinuté u Hynobidae a Ambystomatidae.



Obr. 33. Porovnanie endokránia dospelého jedinca *Eustenopteron* s endokránom larvy *Xenopus* s demonštrovaním homológie *apparatus junctura intracranialis* a *fissura prootica*. Podľa Ročka (1986, 1998).



Obr. 34. Grafické znázornenie endokránia larvy axolotla v štádiu 45. a 52. s demonštrovaním topografie výskytu intrakraniálneho kĺbu. Vznikom *taenia marginalis posterior* (tmp) a postupnou osifikáciou sa intrakraniálne spojenie stráca. Skratky: aoc – *arcus occipitalis*, fov – *foramen ovale*, st – *stapes*, psq – *praepreculo-squamosum*, qj – *quadrato-jugale*, pant – *processus antorbitalis*, mxl – *maxillare*, ctr – *cornu trabeculae*, cet – *columna ethmoidalis*, pasp – *processus ascendens praemaxillare*, tna – *tectum nasale*, f1 – *frontale 1*, fp – *fronto-parietale*, caud – *capsula auditoria*. Podľa Lebedkinovej (1979).

U dospelého samčieho jedinca skúmaného druhu bola zistená čiastočná parakvadrátna kinéza lebky, o čom svedčí aj prítomnosť chrupkovitých elementov palatokvadrata (*processus pterygoideus, processus ascendens et basalis palatoquadrati* obr. 5, 7, 9). Ide vlastne o synchondrózu medzi *os quadratum* a *os prooticum*. U samičky tieto rudimenty chrupkovitých výbežkov štvorcovej kosti palatokvadrata neboli zistené, čo však neznamená, že sa u samičiek daná kinéza nevyskytuje. Pravdepodobne ide o individuálny stav, ktorý je ovplyvnený vekom jedinca.

C) Exocranium

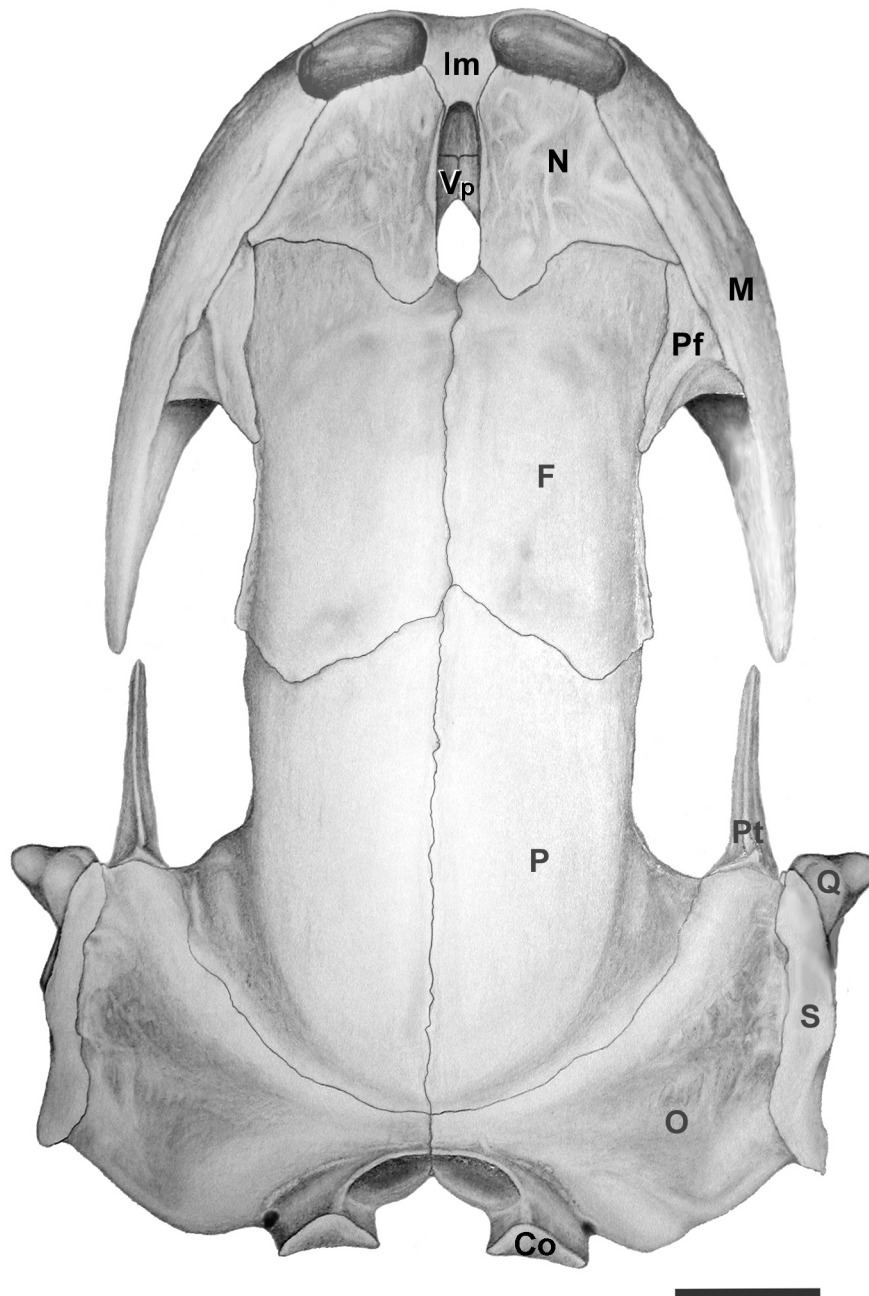
Exokránium – neurálne i viscerálne – vzniká na základe desmogénnej osifikácie priamo z blastému, ktorého bunky sa diferencujú v osteoblasty a tie potom vytvárajú kostné tkanivo (Popesko et al., 1992).

Dorzálny aspekt (obr. 35): Lebka je kaudorostrálne predĺžená, oválneho tvaru. Strecha lebky, ktorú tvoria párové kosti – *ossa nasalia, ossa fontalia* a *ossa parietalia* (nazália + frontália + parietália), je v strede mierne konvexná. Rostrálne sú dobre viditeľné nosové otvory (*foramina nasalia*¹⁰), ktoré ohraničuje nepárová kosť *os intermaxillare* a párové kosti *ossa maxillaria* a *ossa nasalia*, ktoré od seba oddeľuje *cavum internasale*. Najväčšiu časť dorzálnej plochy exokránia tvorí už spomínaná strecha, ktorá chráni celú mozgovú dutinu aj nosovú dutinu. Po oboch stranách sa črtajú veľké očné, ktoré ventrolaterálne ohraničuje maxilárny výbežok – *processus maxillaris posterior* a krídlovitá kosť – *os pterygoideum*. Z laterálnej strany otických kapsúl sú pripojené *ossa squamosa*.

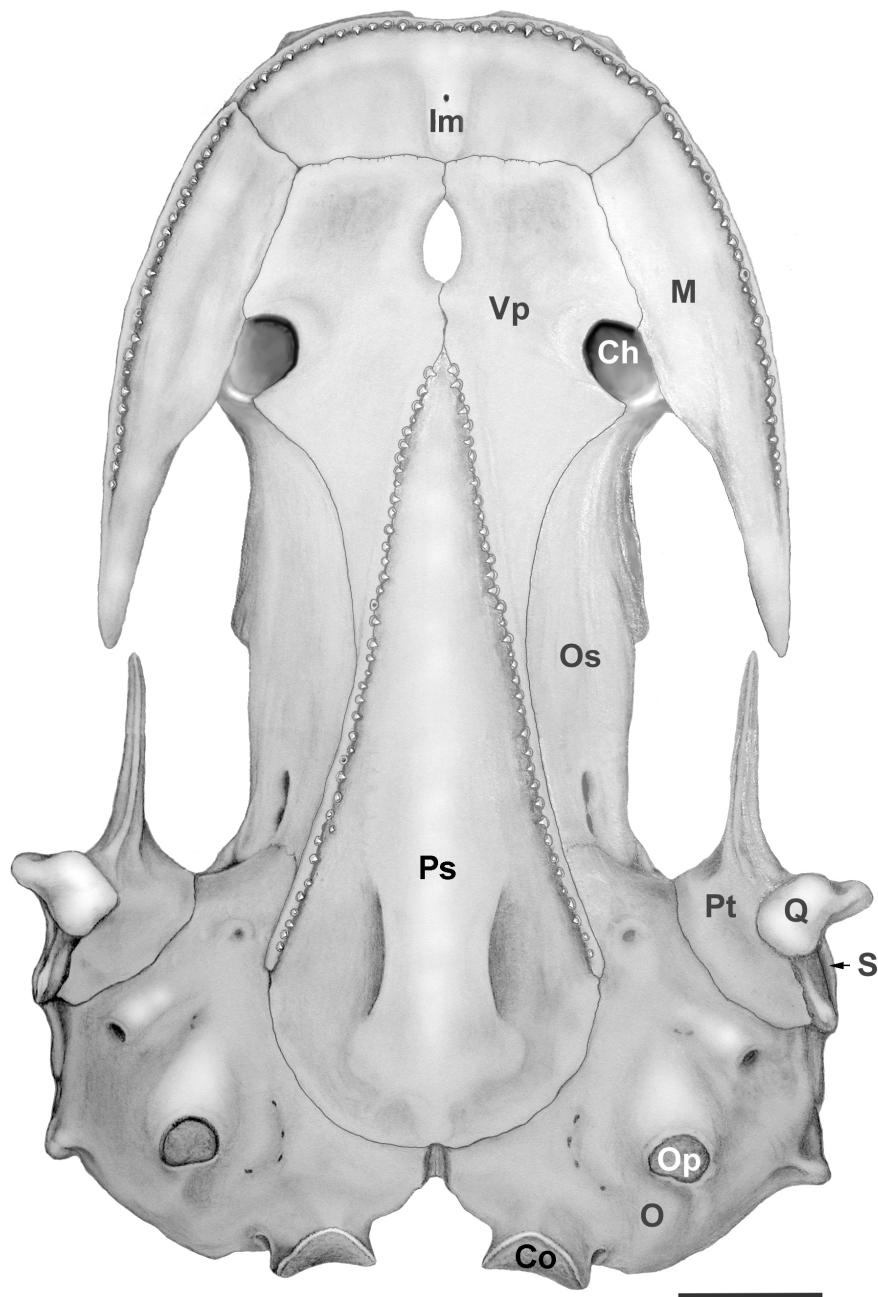
Ventrálny aspekt (obr. 36): Vonkajšie obrysy lebky predstavujú oválny tvar. Krycie kosti na tejto strane lebky vytvárajú ústne podnebie, ktoré je v rostrálnej časti konkávne, zvažujúce sa k vomeropalatinálnemu otvoru (*foramen vomeropalatinum*). Rostrálne podnebie tvorí palatinálny výbežok *os intermaxillare* a laterálne sú to výbežky *ossa maxillaria*. Po vonkajšom obvode lemuje všetky tri kosti dentícia. Na podstatnej časti ventrálnej plochy exokránia (ústne podnebie) sa podieľa nepárová kosť *os parasphenoideum* a párová kosť *os vomeropalatinum*, ktorej palatinálne výbežky vybiehajú až po otvor *foramen caroticum* a nesú 1 rad zubov. Ďalej, v rostrálnej časti na oboch stranách, medzi maxilou a vomeropalatinom, vidieť otvor pre choanu (*foramen choanalis*¹¹). Na parasfenoidálnej kosti, na úrovni konca palatinálnych výbežkov, sa nachádzajú dve priehlbiny (*fossae parasphenoidei*), ktorých význam nie je známy. Po oboch stranách lebky sú veľké očné, ktoré laterálne ohraničujú vyššie spomínané kosti. Mediálne ich ohraničuje párová kosť endokránia *os orbitosphenoideum*. Kaudolaterálne sa *os parasphenoideum* spája s otickými kapsulami, o ktorých už bola zmienka (vid' str. 32). Na laterálnych stranách oboch kapsúl vyčnievajú kondyly štvorcových kostí.

¹⁰ Otvory v prednej časti lebky, tvorené jej kosťami, by sa mali z didaktického hľadiska označovať rovnakým menom (*foramen*), ako je to napr. u veľkého hlavového otvoru - *foramane magnum*. Z hľadiska topografického by sa mali nazývať podľa výskytu na lebke (*foramen nasalis*) alebo funkcie (*foramen opticum*). Podľa rôznych autorov sa používa označenie *fenestra exonarina* – okno vonkajšej nozdry, čo by správne malo patriť označeniu veľkého otvoru nosovej kapsuly, ktorý topograficky súvisí s vonkajšou nozdrou a čo je podstatné je buď úplne alebo čiastočne kryté kosťou. Z toho vyplýva, že by bolo vhodnejšie používať buď vyššie uvedený názov, alebo vymeniť slovo *fenestra* za *foramen*, teda *foramen exonarina*.

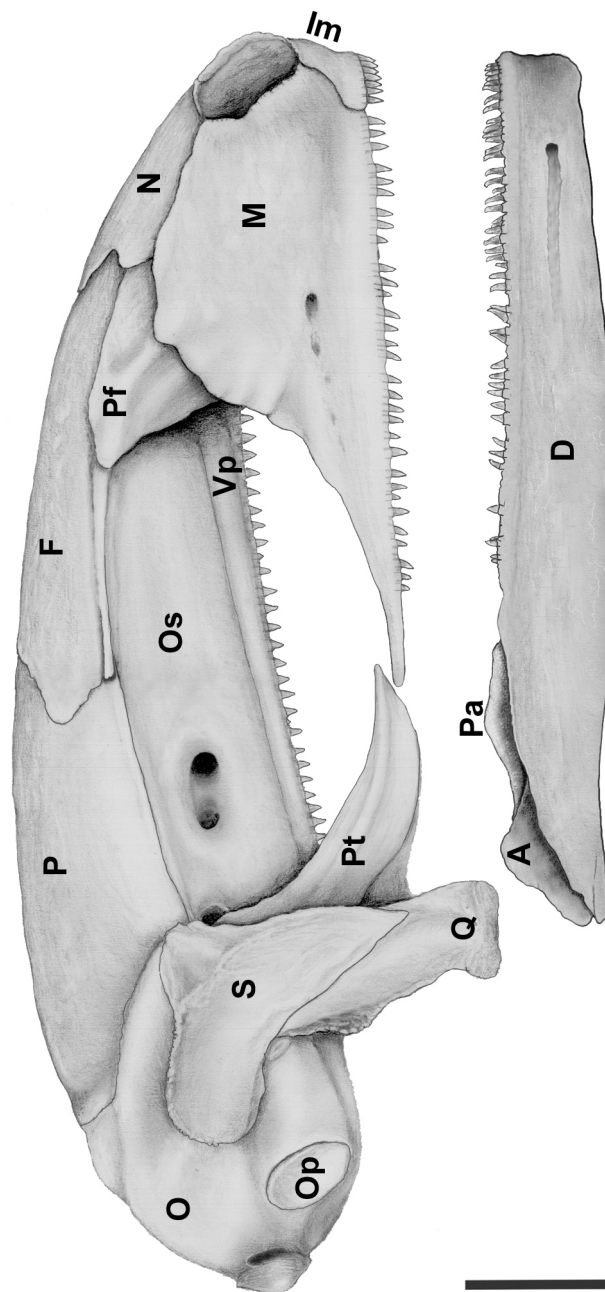
¹¹ Prípomienka ako v predchádzajúcom bode.



Obr. 35. Dorzálny pohľad na lebku dospelého jedinca *Triturus alpestris*; Im – *os intermaxillare*, N – *os nasale*, Vp – *vomeropalatinum*, M – *os maxillare*, Pf – *os praefrontale*, F – *os frontale*, P – *os parietale*, Pt – *os pterygoideum*, Q – *os quadratum*, S – *os squamosum*, O – *os otooccipitale* (*prooticum* + *occipitale*), Co – *condylus occipitalis*. Mierka = 1 mm.



Obr. 36. Ventrálny pohľad na lebku dospělého jedince *Triturus alpestris*; Im – os intermaxillare, M – os maxillare, Vp – vomeropalatinum, Ch – choana, Os – os orbitosphenoidum, Ps – os parashenoidum, Pt – os pterygoideum, Q – os quadratum, S – os squamosum, O – os otooccipitale (prooticum + occipitale), Op – operculum, Co – condylus occipitalis. Mierka = 1 mm.



Obr. 37. Laterálny pohľad na lebku dospelého jedinca *Triturus alpestris*; Im – *os intermaxillare*, M – *os maxillare*, Vp – *vomero-palatinum*, Os – *os orbito-sphenoideum*, Pt – *os pterygoideum*, Q – *os quadratum*, S – *os squamosum*, O – *os oto-occipitale* (*prooticum* + *occipitale*), Op – *operculum*, N – *os nasale*, Vp – *vomero-palatinum*, Pf – *os prae-frontale*, F – *os frontale*, P – *os parietale*, D – *os dentale*, Pa – *os prae-articulare*, A – *os articulare*. Mierka = 1 mm.

Laterálny aspekt (obr. 37): Dorzálny okraj strechy lebky je mierne konvexný, zatiaľ čo ventrálny okraj (maxila-pterygoid) je rovný. Takže obrysy lebky z profilu vykresľujú kruhový výsek. Z laterálnej strany vidieť veľkú očnicu, ktorú vpredu ohraničuje *os maxillare* s *os praefrontale*, vzadu (kaudálne) je to *os prooticum* a časť kosti *os pterygoideum*. Rostrálne, pred maxilou je dobre viditeľný nosový otvor, za ktorým do popredia vystupuje *os maxillare*. Tá sa svojím dorzálnym okrajom spája s *os nasale* a *os praefrontale*. V oblasti očnice je viditeľná časť čelovej a temennej kosti, ktoré sa laterálne spájajú s endokraniálnou kosťou – *os orbitosphenoideum*. Z ďalších otvorov sú viditeľné *foramen opticum* a *foramen oculomotorium*. Poslednou krycou kosťou je *os squamosum*, ktorá sa spája s otickou kapsulou a štvorcovou kosťou.

Kosti hornej čeľusti (os intermaxillare, os maxillare)

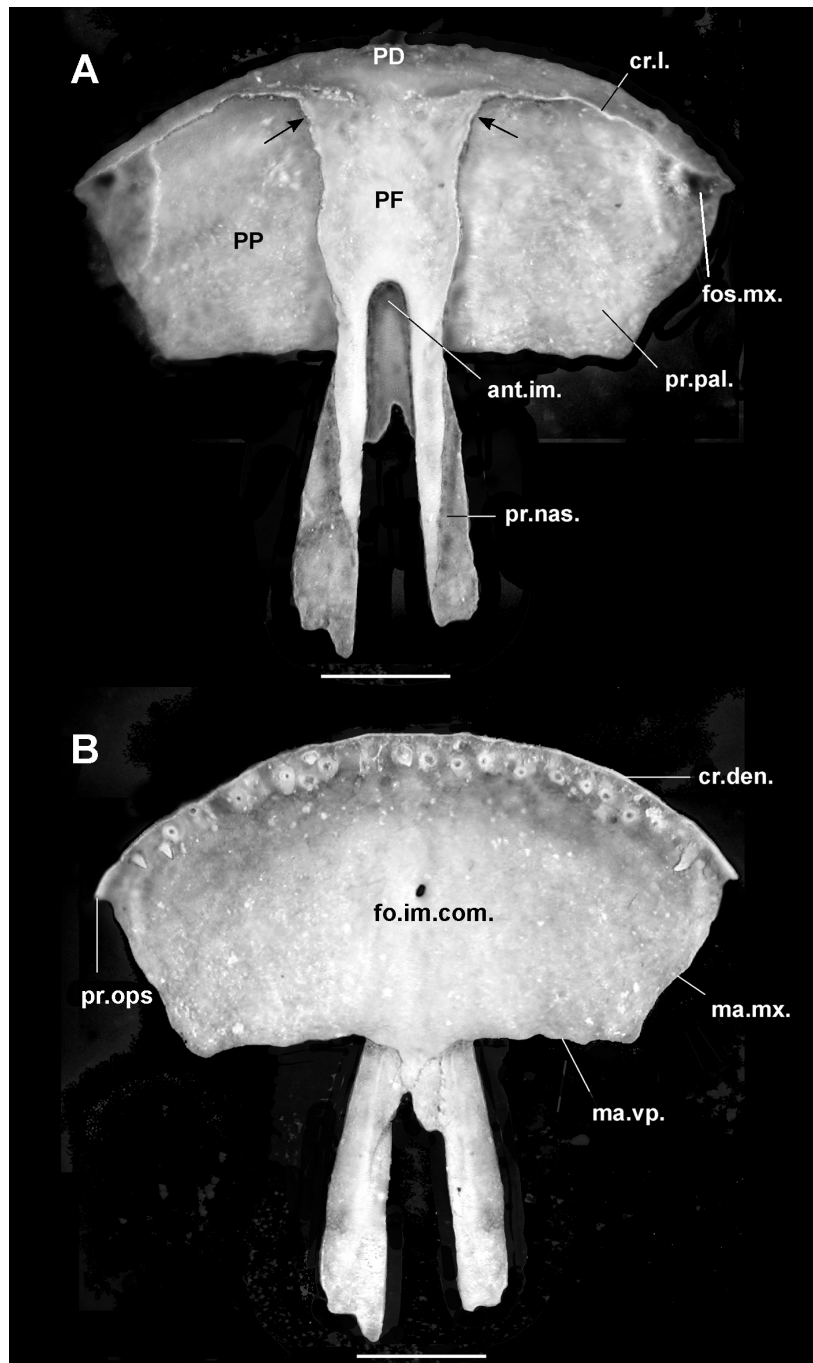
Os intermaxillare¹² (Funk, 1827; Bolkay, 1928 – z Francis, 1934; obr. 38A, B) tiež označovaná ako *os praemaxillare* (*praemaxilla* podľa väčšiny autorov) je plochá nepárová dermálna kosť tvaru „T“ nachádzajúca sa v mediálnej línii najprednejšej časti lebky. Vonkajší okraj, nesúci zuby, je mierne konvexný. Telo *os intermaxillare* sa skladá z troch hlavných častí: *pars dentalis*, *pars facialis* a *pars palatina*, ktoré podľa Stadmüllera vznikajú ako 3 samostatné osifikácie (Francis, 1934).

Pars dentalis tvorí hlavnú časť intermaxily, ktorá na vnútornej strane (*facies lingualis*) nesie pedicelátne bikuspidné zuby v počte 18 – 21. Tieto sú prirastené k ventrálne vybiehajúcemu hrebeňu *crista dentalis*, ktorý tvorí hranicu medzi *facies lingualis* a *facies labialis*. Tento ventrálny hrebeň medzičelusti prechádza na vnútornej strane do plytkého žľabu (*sulcus dentalis*), ktorý je hranicou medzi *pars dentalis* a jej horizontálnou časťou *pars palatina*. Posterolaterálnym smerom vybieha do malého výbežku (*processus opositus*), ktorý zapadá do jamky oproti prednému výbežku maxily – *processus maxillaris anterior*. Na vonkajšej ploche vybieha *pars dentalis*, na oboch laterálnych stranách medzičeluste, do vysokého hrebeňa (*crista lateralis*), ktorý tvorí predný, resp. spodný okraj nosových otvorov. Smerom k *margo maxillaris* sa tento hrebeň stráca a na jeho konci sa vytvára malá jamka (*fossa maxillaris*) pre predný maxilárny výbežok (*processus maxillaris anterior*). Mediálne sa tento hrebeň stáča a prechádza v *margo lateralis pars facialis*.

Pars facialis (obr. 38A, seu *pars praenasalis* etiam *dorsalis* sensu Francis, 1934) sa nachádza v mediálnej rovine, kde približne na úrovni *crista lateralis* prechádza do *pars dentalis*. Z tohto miesta sa dorzokaudálnym smerom rozdeľuje a vytvára dva výbežky (*processus nasales*). Na dorzálny strane každého výbežku vystupuje *crista dorsalis*, ktorou sa pripája medzičelusť k párovej krycej kosti *os nasale*. Anteriórne medzi výbežkami vzniká *antrum intermaxillare*, ktoré je v prednej časti perforované otvorom (*foramen antri intermaxillaris*). Pravdepodobne slúži ako vstup do kanála pre vývod internazálnej žľazy, ktorý vychádza spoločným otvorom pre cievy aj nervy (*foramen intermaxillare communis*) na palatinálnej časti intermaxily. *Pars facialis* vytvára v prednej časti etmoidálnej oblasti, v jej mediálnej rovine, hranicu medzi oboma nosovými kapsulami.

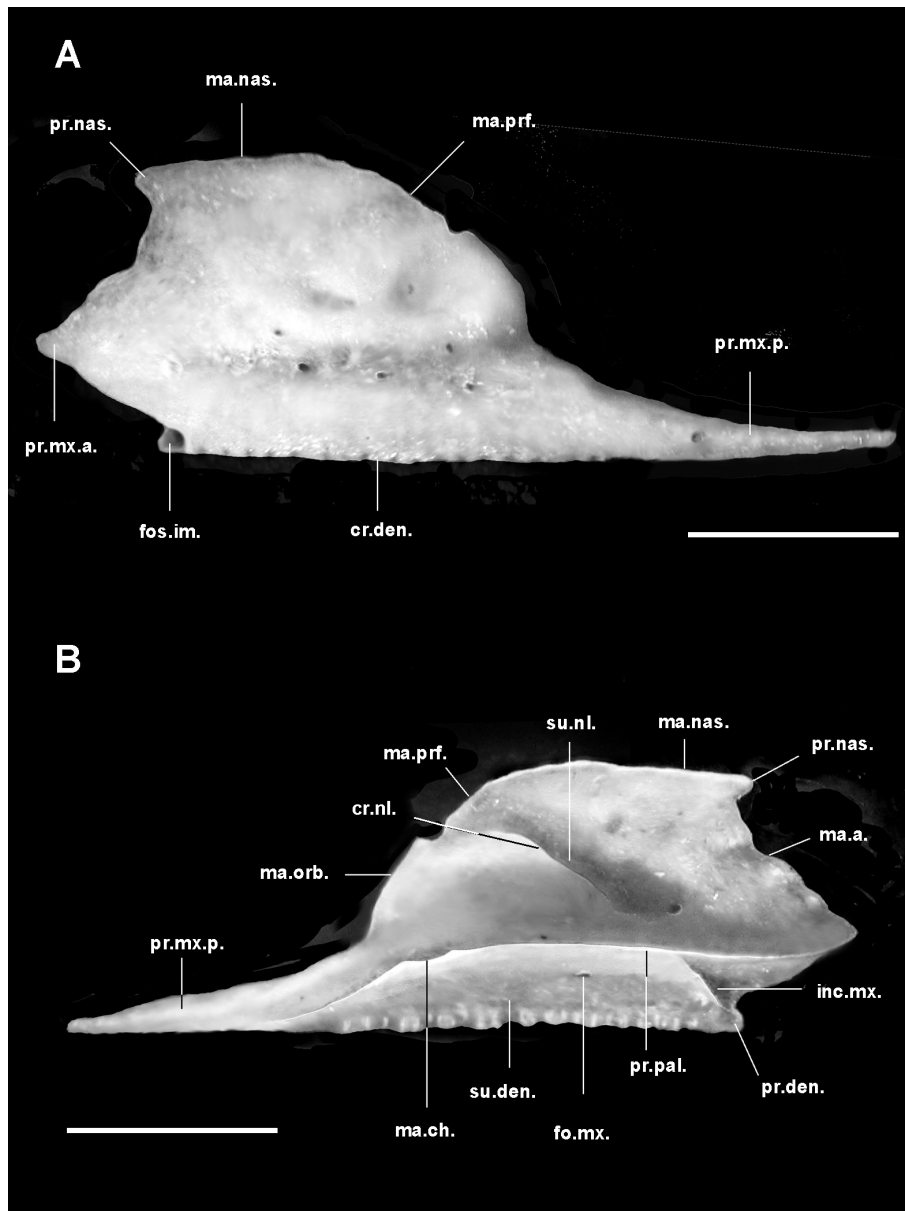
¹² I keď sa táto kosť zakladá ako párová, uprednostnil som použitie názvu intermaxila vzhľadom na to, že v dospelom štádiu jedinca zrastá v jednu kosť. Z hľadiska topografického, na jednej strane, síce sa nachádza rostrálne pred dvoma maxilami, ale na druhej strane ich spája v jeden oblúk hornej čeľusti – robí spojovací článok, teda medzičlánok.

Pars palatina svojou *facies ventralis* (obr. 38B) tvorí prednú časť ústneho podnebia a zároveň svojou *facies dorsalis* (obr. 38A) robí predné dno pre *capsulae nasales*.



Obr. 38. Zobrazenie nepárovej kosti *os intermaxillare* u dospelého jedinca *Triturus alpestris*, A - dorzálny aspekt, B - ventrálny aspekt; PD – *pars dentale*, PF – *pars faciale*, PP – *pars palatina*, cr.l. – *crista lateralis*, fos.mx. – *fossa maxillaris*, pr.pal. – *processus palatinus*, ant.im. – *antrum intermaxillare*, pr.nas. – *processus nasalis*, cr.den. – *crista dentalis*, ma.mx. – *margo maxillaris*, ma.vp. – *margo vomeropalatinum*, fo.im.com. – *foramen intermaxillaris communis*, pr.ops – *processus oppositus*. šípky označujú *recessus marsupiatu*, v ktorom sa nachádza otvor *foramen paraapicale*. Mierka = 0,5 mm.

V mediálnej rovine, v mieste stretu všetkých troch častí intermaxily vzniká prehlbenina, ktorú Bolkay (1919) označil ako *recessus marsupiatius*. V nej sa nachádza na každej strane otvor (*foramen paraapicale*) pre cievy a terminálne nosové vetvy *n. profundus V.* hlavového nervu. *Pars palatina* vlastne predstavuje zrastené palatinálne výbežky, ktoré sa svojím laterokaudálnym okrajom *margo maxillaris dexter et sinister* spájajú s platinálnymi výbežkami *os maxillare* a s kaudálnym okrajom *margo vomeropalatinus* s predným okrajom *os vomeropalatinus*.



Obr. 39. Zobrazenie ľavej párovej kosti *os maxillare* u dospelého jedinca *Triturus alpestris*, A - dorzálny aspekt, B - ventrálny aspekt; PD – *pars dentale*, PF – *pars faciale*, PP – *pars palatina*, cr.l. – *crista lateralis*, fos.mx. – *fossa maxillaris*, pr.pal. – *processus palatinus*, ant.im. – *antrum intermaxillare*, pr.nas. – *processus nasalis*, cr.den. – *crista dentalis*, ma.mx. – *margo maxillaris*, ma.vp. – *margo vomeropalatinum*, fo.im.com. – *foramen intermaxillaris communis*, pr.ops – *processus opsitus*. Šípky označujú *recessus marsupiatius*, v ktorom sa nachádza otvor *foramen paraapicale*. Mierka = 1 mm.

Os maxillare (supramaxillare sensu Stadtmüller, 1936; seu maxillae sensu Francis, 1934; seu maxilla sensu väčšina autorov; obr. 39A, B) je dermálna párová kosť, nachádzajúca sa laterálne v etmoidálnej a sčasti orbitotemporálnej oblasti lebky, ktorá sa taktiež rozdeľuje na 3 časti: *pars dentalis*, *pars facialis* a *pars palatinum* (Francis, 1934).

Pars dentalis svojim rostrálnym koncom sa spája pomocou malého *processus dentalis* s malým *processus oppositus*, ktorý sa nachádza na kaudolaterálnom konci *pars dentalis ossis intermaxillare*. Podľa Francis (1934) dochádza k spojeniu týchto častí pomocou fúzie zubných lôžok oboch kostí. Podobne ako u *os intermaxillare* aj u tejto kosti *facies labialis* vybieha do ventrálneho *crista dentalis* (obr. 39A), ktorý na svojej vnútornej strane (*facies lingualis*) nesie 15 – 18 pedicelátnych bikuspidných zubov. Tieto rastú po začiatok ihlicovitého *processus maxillaris posterior*. *Facies lingualis* prechádza cez *sulcus dentalis* do *facies ventralis pars palatina ossis maxillaris*. Na vonkajšej (labiálnej resp. laterálnej) strane prechádza *pars dentalis* cez miernu priehľbeninu, v ktorej je niekoľko malých otvorov, do ďalšej časti maxily – *pars facialis*.

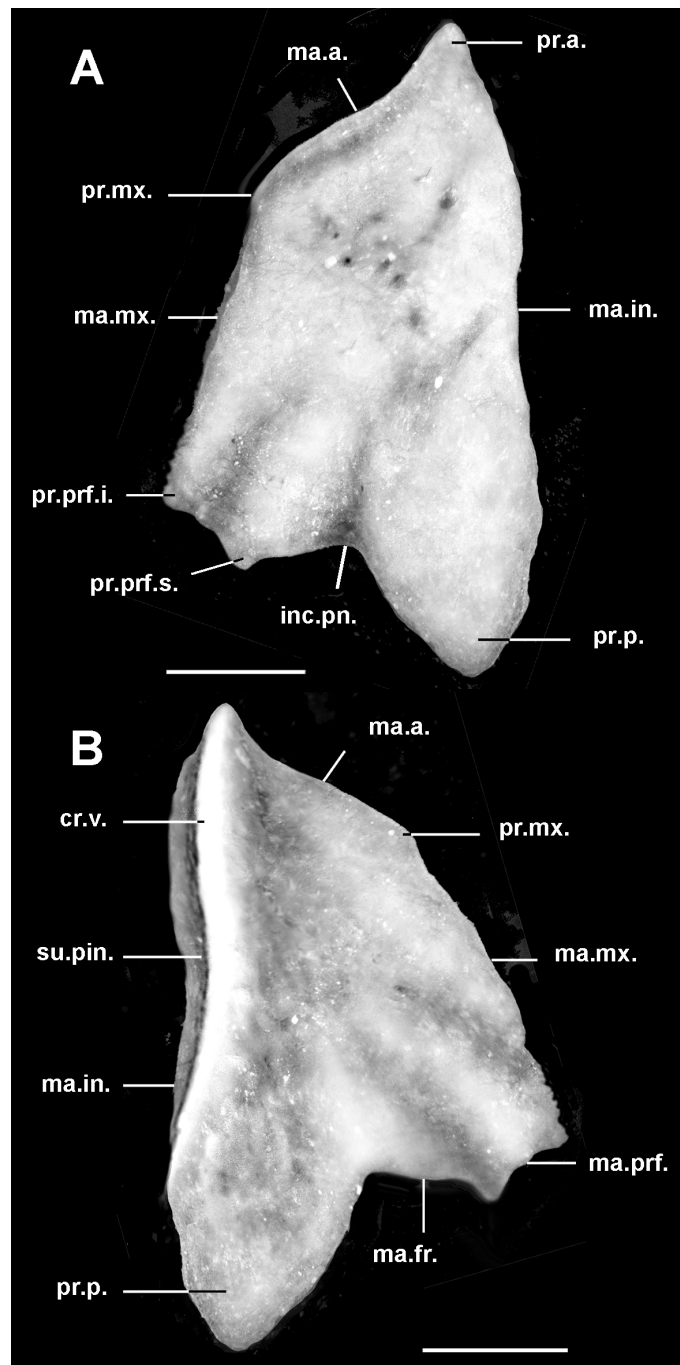
Pars facialis je na svojej vonkajšej strane väčšinou hladká alebo v dolnej časti mierne hrboľatá. Dorzálne ju ohraničuje *margo nasalis*, posterodorzálne *margo praefrontalis*, posteriórne *margo orbitalis* a anteriórne *margo anterioris*, ktoré tvoria zároveň laterálny okraj nosového otvoru. Tento predný okraj maxily je konkávny. Ventrálne vybieha už do spomínaného *processus maxillaris anterior* a dorzálne do *processus nasalis*. Na vnútornej strane je *pars facialis* členitá. Šikmo ňou prechádza pomerne široká brázda (*sulcus nasolacimalis*), ktorej ventrálny okraj, smerom posterodorzálnym, vystupuje do vysokého hrebeňa (*crista nasolacimalis*, obr. 39B). Smerom anteroventrálnym sa hrebeň znižuje až zaniká. Tento hrebeň pravdepodobne slúži ako podpera pre *ductus nasolacimalis*, ktorý vyúsťuje medzi *os maxillare* a *os praefrontale*.

Pars palatina podobne ako pri predchádzajúcej kosti aj v tomto prípade vytvára časť ústneho podnebia, anterolaterálne. Táto časť je vlastne palatinálny výbežok maxily (*processus palatinus*), ktorý je anteriórne ohraničený *margo intermaxillaris*, mediálne *margo vomeropalatinum* a posteriórne *margo antorbitalis*. Medzi poslednými dvoma menovanými okrajmi je malý polkruhový výsek (*margo choanalis*), ktorý vytvára laterálny okraj *foramen choanalis*. *Margo antorbitalis* sa pripája na *processus maxillaris posterior*, kde postupne zaniká. V tomto mieste je mierna priehľbenina, v ktorej sa upínajú *ligament quadratomaxillaris* a *lig. rostromaxillare* (spoločne označované ako *lig. jugalis*). Laterálne sa spája s oboma predchádzajúcimi časťami maxily. Približne v strede spoja všetkých troch častí sa nachádza otvor (*foramen maxillaris*) pre terminálne cievy a nervy maxily.

Kosti lebečnej strechy (os nasale, os frontale, os parietale)

Os nasale (obr. 40A, B) je plochá párová kosť dermálneho pôvodu, ktorá tvorí kryt strechy nosových kapsúl. Je nepravidelného tvaru s piatimi vrcholmi (výbežkami), ktoré tvoria hranice medzi jednotlivými okrajmi. Vonkajšia plocha (*facies dorsalis*) je konvexná bez výraznej skulptúry (ornamentácie) (obr. 40A). Môžu sa vyskytovať priehľbeniny, na dne ktorých sa vyskytujú malé otvorčeky pre výstup terminálnych ciev a nervov pre hornú časť etmoidálnej oblasti. Vnútorňa plocha (*facies ventralis*) je lateromediálne konkávna, pričom smerom k *margo internasalis* vybieha do širokej hrany

– *crista ventralis*. Medzi touto hranou a spomínaným okrajom je široká brázda (*sulcus parainternasalis*), ktorá sa smerom k *processus posterioris* postupne znižuje (obr. 40B). Do tejto brázdy dosadá *processus nasalis ossis intermaxillaris*. Anteriórny okraj *os nasale* predstavuje zároveň dorzálny okraj nosového otvoru. Je ohraničený dvomi výbežkami: anteriórne sa nachádza špicatý *processus anterioris* a posteroventrálne malý *processus maxillaris*. Za týmto výbežkom je *margo maxillaris ossis nasalis*, ktorým sa spája s *margo nasalis ossis maxillaris*. Posteriórnym smerom nazálnu kosť ohraničujú dva okraje (*margo praefrontalis* a *margo frontalis*)(obr. 40).



Obr. 40. Zobrazenie ľavej párovej kosti *os nasale* u dospelého jedinca *Triturus alpestris*, A - dorzálny aspekt, B – ventrálly aspekt; pr.a. – *processus anterioris*, ma.in. – *margo internasalis*, ma.a. – *margo anterioris*, pr.mx. – *processus maxillaris*, ma.mx. – *margo maxillaris*, pr.prf.i. – *processus praefrontalis inferioris*, pr.prf.s. – *processus praefrontalis superioris*, inc.pn. – *incisura postnasalis*, pr.p. – *processus posterioris*, cr.v. – *crista ventralis*, su.pin. – *sulcus parainternasalis*, ma.fr. – *margo frontalis*, ma.prf. – *margo praefrontalis*. Mierka = 0,5 mm.

Margo praefrontalis ohraničujú dva malé výbežky – *processus praefrontalis inferioris* a *processus praefrontalis superioris*, za je ktorým *margo frontalis*. To prechádza cez *incisura postnasalis* do veľkého *processus posterioris*. Za týmto výbežkom je *os nasale* lemovaná najdlhším okrajom (*margo internasalis*), ktorý končí vpredu na spomínanom *processus anterioris*. Obe nazálie sú od seba oddelené *cavum internasale*.

Os frontale (obr. 41A, B) je plochá párová kosť, približne obdĺžnikovitého tvaru, ktorá zakrýva prednú časť *cavum cranii* a zadnú časť *cavum nasi*. Svojou prednou časťou sa spája s *os nasale* a zadnou časťou s *os parietale*.

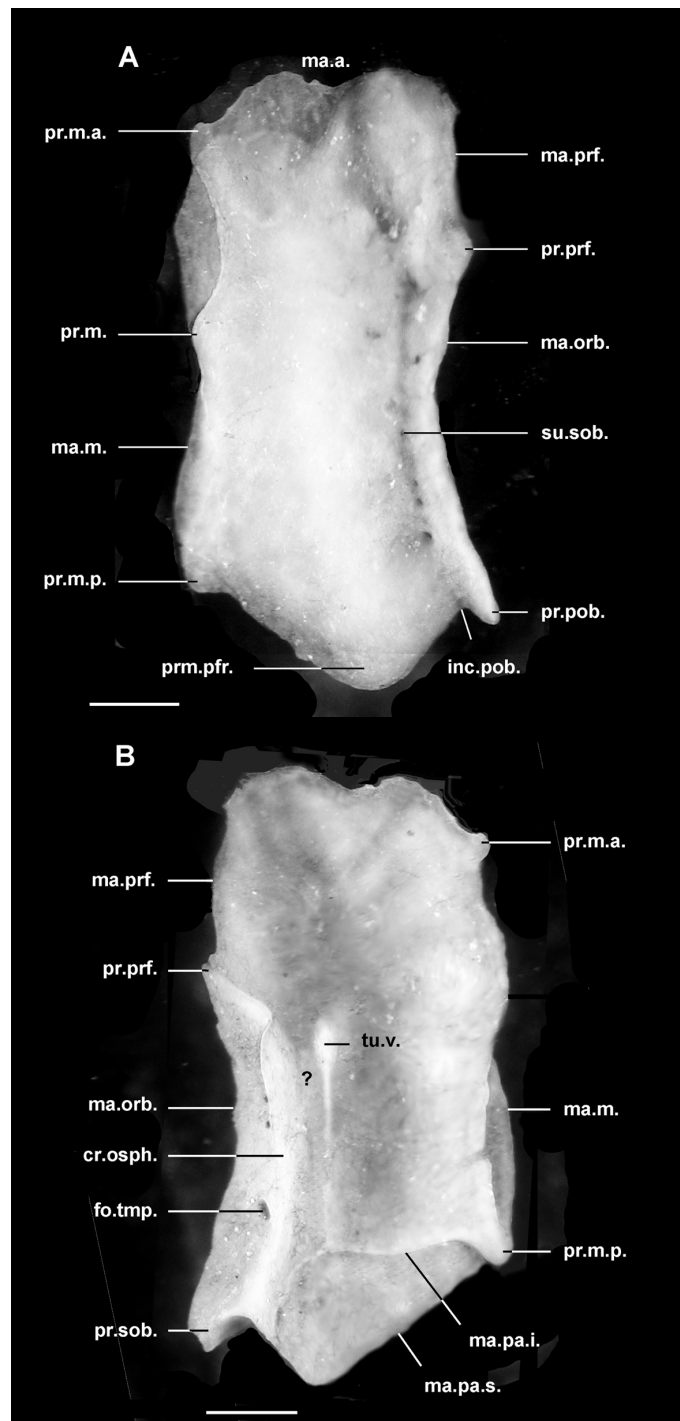
Facies dorsalis je mierne konvexná a hladká bez výraznej ornamentácie, okrem malých priehlbín (jamôk) na laterálnej strane v oblasti *margo praefrontalis* a samotnej brázdy *sulcus supraorbitalis*, v ktorých je niekoľko malých otvorov pre vetvy ciev (*arteria temporalis*, *vena frontalis* sensu Francis, 1934) zásobujúcich dorzálnu časť lebky. Predná časť čelovej kosti sa spája s *processus posterioris ossis nasalis* pomocou *facies nasalis*, na ktorú dosadá menovaný výbežok. Z toho vyplýva, že väčšia časť *margo anterioris* sa spája s *facies ventralis* nazálnej kosti. Mediálne predný okraj čelovej kosti prechádza na malý výbežok (*processus medialis anterioris*), ktorým začína dlhý mediálny okraj – *margo medialis*. Ním sa spája pravá kosť s mediálnym okrajom ľavej čelovej kosti v jednoduchom šve *sutura interfrontalis* (*sutura sagitalis* podľa Francis, 1934). Šev nie je rovný je mierne členitý. Spôsobuje to malý oblý *processus medialis* v strede pravého frontálu. Smerom posteriorným mediálny okraj ukončuje *processus medialis posterioris*, za ktorým prechádza do *margo parietalis superioris* (obr. 41B) lemujúci veľký výbežok *processus postfrontalis* (obr. 41A). Laterálnym smerom sa zadný okraj čelovej kosti v *incisura postorbitalis* rozdeľuje na ventrálnu spojovaciu hranu *crista orbitosphenoideum* a voľný dorzálny okraj *margo orbitalis*, ktorý vybieha posteriorným smerom do čelového výbežku *processus postorbitalis* niekedy označovaný aj ako *processus zygomaticus ossis frontalis*. Orbitálny okraj ohraničuje laterálne dorzálnu plochu a pokračuje anteriorným smerom na malý *processus praefrontalis*, ktorým sa spolu s *margo praefrontalis* spája s *os praefrontalis*. *Margo praefrontalis* antriórne oblúkovito prechádza do *margo nterioris*.

Facies ventralis (seu *facies cerebri, f. interna*) je na rozdiel od dorzálnej strany konkávná. Stena je bez hrboľov okrem laterálnej časti blízko laterálneho okraja, kde sa nachádza veľký hrboľ (*tuber ventralis*), ktorý sa posteriorným smerom znižuje. Medzi ním a laterálnym okrajom je brázda, ktorej bližší význam je nejasný. Pravdepodobne slúži ako priechod pre nejakú cievu. *Facies ventralis* ohraničujú tie isté okraje a výbežky ako dorzálnu stranu s výnimkou laterálneho a zadného okraja. Laterálne ventrálnu plochu čelovej kosti ohraničuje hrana *crista orbitosphenoideum*, s ktorou sa *os frontale* spája s edokraniálnou kosťou *os orbitosphenoideum*. V nej prechádzajú kanáliky pre vetvy vyššie spomínaných ciev, ktoré sú otvorené 4 – 6 otvormi na dorzálnej strane v *sulcus supraorbitalis* a 4 otvormi na laterálnej strane (*facies orbitalis*) medzi *margo orbitalis* a *crista orbitosphenoideum*, z ktorých posledný najväčší je *foramen temporale*¹³. Pravdepodobne cez neho prechádza horná vetva *arteriae temporalis* a to *arteria orbitalis superior*¹⁴ (Francis, 1934). Podľa Foxa (1959) to môže byť *ramus superior*

¹³ Podľa Schallera et al., 1992 sa otvor blízko *processus zygomaticus* - takto označujú čelový výbežok u mlokov starší autori, nazýva *foramen supraorbitale*.

¹⁴ Tento údaj je však potrebné potvrdiť histologickými rezmi, nakoľko citovaný autor danú cievu sledoval u salamandry, ktorá *processus postorbitalis* nemá. Z toho vyplýva, že nemusí ísť o rovnakú cievu. Pri pitve a diferenciálnom farbení kostí a chrupiek sa nedá prasne zistiť o akú cievu ide.

ophthalmicus facialis, čo pravdepodobne podľa Gauppa (1896, 1905) predstavuje *ramus temporalis superior n. ophthalmici profundi* (z Francisa, 1934). Posteriórne je *facies ventralis* ohraničená malým okrajom – *margo parietalis inferioris*. Tento okraj sa spája s predným okrajom temennej kosti (*margo anterioris ossis parietalis*). Za ventrálным zadným okrajom čelovej kosti sa nachádza spojovacia plocha (*facies ventralis*), ktorá sa spája s dorzálnou plochou prednej časti temennej kosti – *facies frontalis ossis parietalis*.

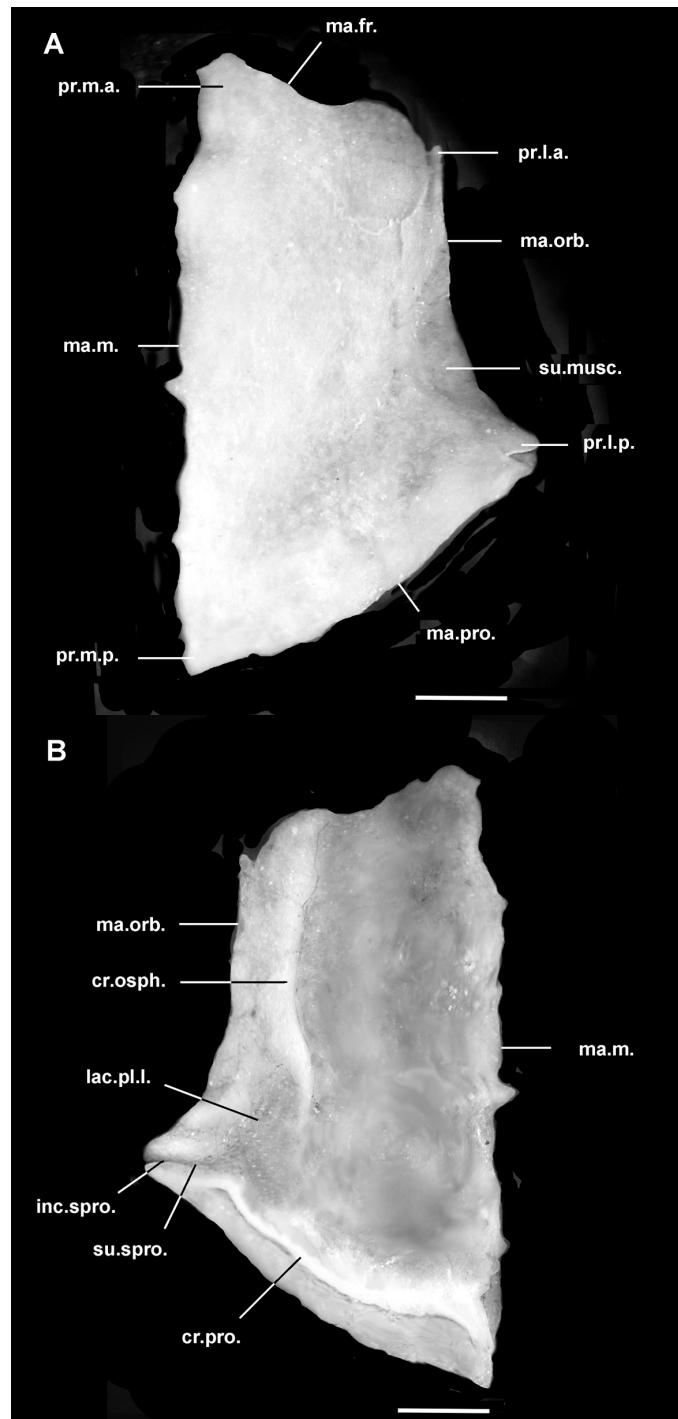


Obr. 41. Zobrazenie pravej párovej kosti *os frontale* u dospelého jedinca *Triturus alpestris*, A - dorzálny aspekt, B – ventrálly aspekt; ma.a. – *margo anterioris*, pr.m.a. – *processus medialis anterioris*, pr.m. – *processus medialis*, ma.m. – *margo medialis*, pr.m.p. – *processus medialis posterioris*, pr.pr.f. – *processus postfrontalis*, inc.pob. – *incisura postorbitalis*, pr.pob. – *processus postorbitalis*, su.sob. – *sulcus supraorbitalis*, ma.orb. – *margo orbitalis*, pr.pr.f. –

processus praefrontalis, ma.prf. – *margo praefrontalis* cr.osph. – *crista orbitosphenoideum*, fo.tmp. – *foramen temporale*, ma.pa.s. – *margo parietalis superioris*, ma.pa.i. – *margo parietalis inferioris*, tu.v. – *tuber ventralis*. Otáznik označuje žľab pravdepodobne pre cievu *arteria orbitonasalis*? Mierka = 0,5 mm.

U opísanej kosti bol zistený rozdiel medzi pohlaviami a to vo veľkosti *processus postorbitalis*, ktorý je u samcov väčší ako u samíc. U samíc je nepatrný alebo môže celkom chýbať.

Os parietale (obr. 42A, B) je taktiež, ako predchádzajúca kosť, plochá párová kosť dermálneho pôvodu, ktorá ukončuje resp. kompletizuje strechu lebečnej dutiny.



Obr. 42. Zobrazenie pravej párovej kosti *os parietale* u dospelého jedinca *Triturus alpestris*, A - dorzálny aspekt, B – ventrálny aspekt; ma.fr. – *margo frontalis*, pr.m.a. – *processus medialis anterioris*, ma.m. – *margo medialis*, pr.m.p. – *processus medialis posterioris*, ma.pro. – *margo prooticum*, pr.l.p. – *processus lateralis posterioris*, su.musc. – *sulcus muscularis*, ma.orb. – *margo orbitalis*, pr.l.a. – *processus lateralis anterioris*, cr.osph. – *crista orbitosphenoidum*, lac.pl.l. – *lacuna pro plexus lateralis*, inc.spro. – *incisura supraprooticum*, su. spro. – *sulcus supraprooticum*, cr.pro. – *crista prooticum*. Mierka = 0,5 mm.

Obe kosti sa nachádzajú posteriórne za frontálami, s ktorými sa spájajú vo šve *sutura frontoparietalis*.

Facies dorsalis je z väčšej časti rovná až mierne konvexná, posterolaterálne konkávna. Touto brázdou (*sulcus muscularis*) prechádzajú žuvacie svaly (*musculus*

levator mandibulae anterior superficialis et profundus), ktoré sa upínajú na *processus coronoideus ossis praearticularis*. Taktiež tadiaľ prechádza *ligamentum mandibularis* (Larsen & Beneski, 1988), ktoré sa upína druhým koncom na prvý stavec *atlas*. Anteriórne dorzálnu plochu ohraničuje *margo frontalis*, ktoré sa pripája na posteriórny okraj frontále (*margo parietalis inferioris*). Posteriórny výbežok čelovej kosti dosadá na *facies frontalis anterior*. Mediálne tvorí okraj *margo medialis*, ktoré sa stretá s predchádzajúcim okrajom vo veľkom výbežku *processus medialis anterioris*. Na oboch menovaných okrajoch je výbežok zreteľne vytýčený marginálnymi výsekmi. Mediálny okraj je po celej svojej dĺžke, na rozdiel od *margo medialis ossis frontalis* jemne vlnitý (pílkovitý), približne v strede taktiež s malým výbežkom ako u *os frontale*. Posteriórne je ukončený malým výbežkom (*processus medialis posterioris*). Za ním je *os parietale* ohraničená šikmým okrajom – *margo prooticum*, ktorý sa laterálne tiahne až na *processus lateralis posterioris* (alebo *processus supraprooticum*). Zadným okrajom sa prichytáva na otickú kapsulu, presnejšie na jej hrebeň *crista parietalis ossis prootica*. Laterálny okraj tvorí *margo orbitalis*, ktorý končí anteriórne na malom výbežku – *processus lateralis anterioris*. Týmto výbežkom sa parietále pripája pod *processus postorbitalis ossis frontalis*.

Facies ventralis je mediolaterálne konkávna a anteroposteriórne prevažne rovná až mierne konkávna, najmä v jej zadnej časti. Anteriórne a mediálne ju ohraničujú rovnaké okraje ako dorzálnu plochu, ale laterálne ju lemuje, podobne ako u frontále *crista orbitosphenoideum*, ktorá sa posteriórnym smerom znižuje a pred *processus lateralis posterioris* mierne stáča a zaniká. Na tomto mieste vnútrolebečná plocha parietále prechádza do malej laterálnej priehlbiny (*lacuna pro plexus lateralis*), ktorou je krytá pravdepodobne cievna sieť (*plexus lateralis sensu Francis, 1934*), ktorá je napojená na *vena cranialis prootica*. Táto odstupuje od *vena petrosa lateralis* a prichádza cez *incisura supraprooticum* a *sulcus supraprooticum* k spomínanej cievnej sieti. Posteriórne *facies ventralis* ukončuje vystupujúci hrebeň *crista prooticum*, ku ktorému sa pripája svojím vnútorným okrajom otická kapsula.

Kosti cirkumorbitálnej série (os praefrontale)

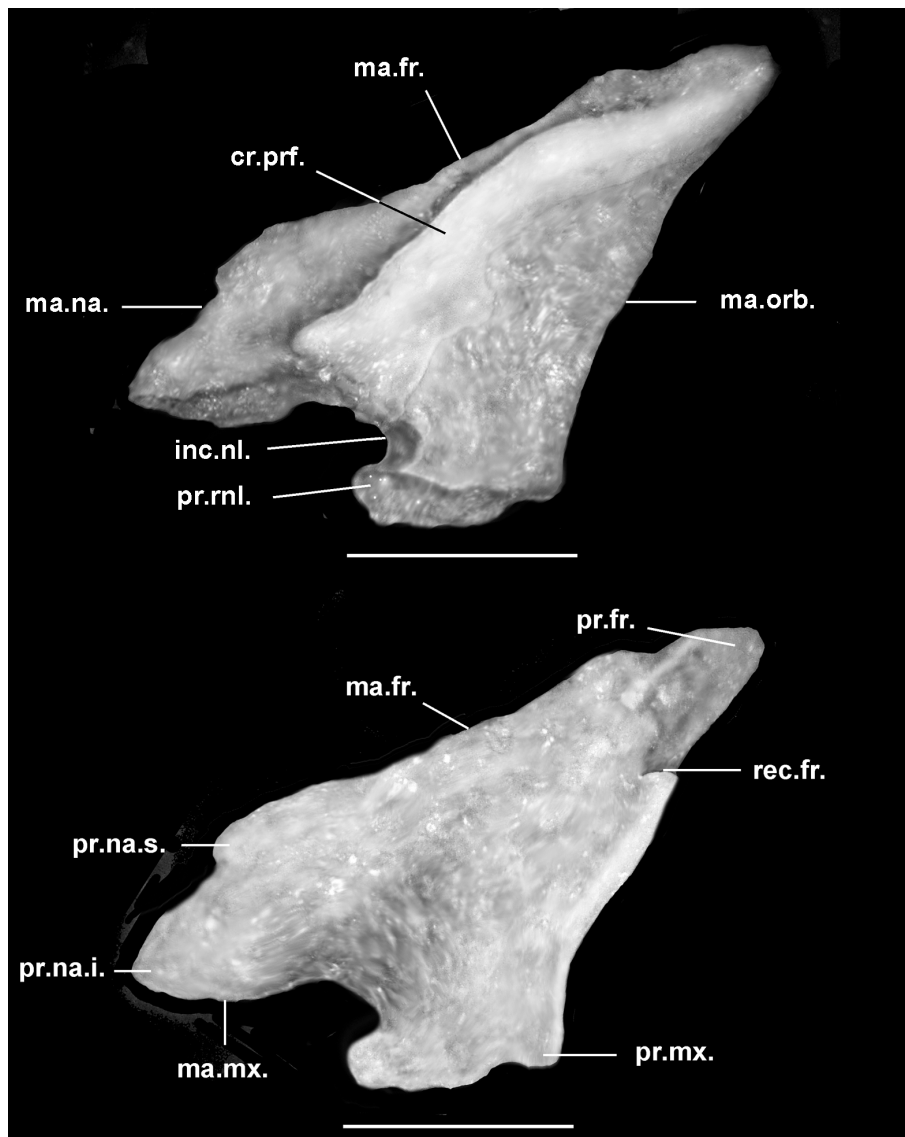
Os praefrontale (seu os supraorbitale anterior obr. 43A, B) je malá párová kosť nachádzajúca sa anteriórne od orbitu. Je približne trojuholníkovitého tvaru s veľkým hrebeňom (*crista praefrontalis*) na dorzálny strane, ktorý je markantný u samcov. U skúmanej samice bol hrebeň naznačený plytkou brázdou, ktorá viedla k *foramen pro ductus nasolacrimalis*.

Facies dorsalis je nápadná spomínaným hrebeňom, ktorého význam pravdepodobne súvisí s *ductus nasolacrimalis*. Povrch kosti je mierne hrboľatý. Anteriórny okraj je smerom dorzoposteriórny mierne lomený, čím možno na kosti rozlíšiť dva okraje: – spodný, menší anteriórny okraj (*margo nasalis*), ktorý sa spája s *os nasale* je ohraničený dvomi malými výbežkami (*processus nasalis inferior* a *processus nasalis posterior*). Za horným výbežkom nazálneho okraja sa nachádza horný, anteriórny okraj (*margo frontalis*), ktorý je približne 3x dlhší ako predchádzajúci okraj. *Margo frontalis ossis praefrontalis* sa spája s *os frontale*. Dorzoposteriórny výbežkom *processus frontalis* sa pripája na *margo orbitalis ossis frontalis*. Posteriórny okraj (*margo orbitalis*) tvorí predný okraj očnice, ktorý cez *processus maxillaris* prechádza na ventrálny okraj – *margo maxillaris*. Týmto okrajom sa *os nasale* spája s maxilou tak, že sa pod ňu vsúva.

Približne v strede okraja je výrez (*incisura nasolacimalis*), ktorý svojím okrajom tvorí dorzálny lem nazálno-slného otvoru.

Pri dôkladnejšom preskúmaní dorzálnej plochy tejto kosti možno na nej rozlíšiť dve hlavné časti – *pars praefrontalis* a *pars lacimalis*, ktoré od seba delí mohutný hrebeň. Preto Dugés pomenúva kosť ako *fronto-lacrymaux* (Francis, 1934). Podľa Stadtmüllera (1936) starší autori túto kosť pomenúvajú aj ako *lacrimale*, *frontale anterior*, *frontolacrimale* alebo *orbitale anterior*.

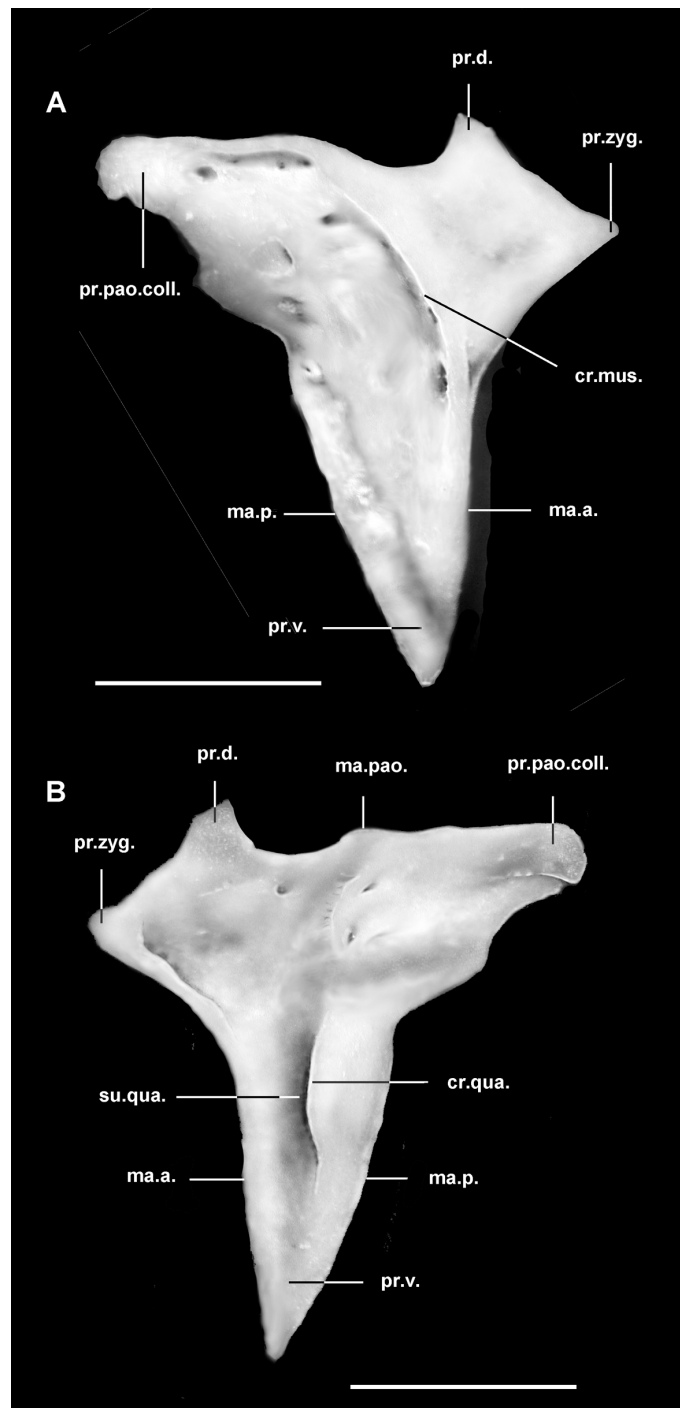
Facies ventralis je oproti vonkajšej (dorzálnej) ploche jednoduchšia s hladkým povrchom. Je bez výbežkov a hrbolčekov, iba ventrálne v okolí *incisura nasolacimalis* je konkávna. Posteriórne na ventrálnej strane, v blízkosti *processus frontalis*, je malý zárez *recessus frontalis*, do ktorého zapadá predný koniec *crista orbitosphenoideum ossis frontalis*.



Obr. 43. Zobrazenie pravej párovej kosti *os praefrontale* u dospelého jedinca *Triturus alpestris*, A - dorzálny aspekt, B - ventrálny aspekt; ma.fr. – *margo frontalis*, cr.pr.f. – *crista praefrontalis*, ma.na. – *margo nasalis*, inc.spro. – *incisura nasolacimalis*, pr.rnl. – *processus retronasolacimalis*, ma.orb. – *margo orbitalis*, pr.fr. – *processus frontalis*, rec.fr. – *recessus frontalis*, pr.mx. – *processus maxillaris*, ma.mx. – *margo maxillaris*, pr.na.i. – *processus nasalis inferioris*, pr.na.s. – *processus nasalis superioris*. Mierka = 0,5 mm.

Kosti preoperkulárnej série (os squamosum)

Os squamosum (obr. 44A, B) je dermálna párová kosť prichytená na laterálnej strane otickej kapsuly (*os prooticum*) a štvorcovej kosti (*os quadratum*). Ďalšie synonymické názvy používané staršími autormi sú: *tympanicum* (Ecker, 1864; Wiedersheim, 1877; Bolkay, 1919), *paraquadratum* (Gaupp, 1893, 1895), alebo ako *supratemporale*, *prosquamosum*, *supramastoid*, *jugale* (Stadtmüller, 1936). Na kosti možno rozlíšiť 3 časti: *pars zygomaticum*, *pars paroticum* a *pars quadratum (ventralis)*.



Obr. 44. Zobrazenie pravej párovej kosti *os squamosum* u dospelého jedinca *Triturus alpestris*, A - dorzálny aspekt, B - ventrálny aspekt; pr.d. – *processus dorsalis*, pr.zyg. – *processus zygomaticus*, cr.mus. – *crista muscularis*, ma.a. – *margo anterioris*, pr.v. – *processus ventralis*, ma.p. – *margo posterioris*, pr.pao.coll. – *processus paroticus collateralis*, ma.pao. – *margo paroticus*, su.qua. – *sulcus quadratus*. Mierka = 0,5 mm.

Facies lateralis (externus) je veľmi členitá s početnými jamkami a malými otvormi (9), ktorými prechádzajú cievy a nervy. *Pars paroticum* je mierne dorzoventrálne konvexná, *pars zygomaticum* a *quadratum* sú rovné. Vonkajšia plocha je nápadná svojím vystupujúcim hrebeňom *crista muscularis*, ktorý začína medzi hornými časťami skvamóza (*pars zygomaticum* a *paroticum*) a pokračuje oblúkovito anteroventrálным smerom na predný okraj *pars quadratum*, kde sa stráca. Na hrebeň sa pripája anteriórne *musculus levator mandibulae externus* a posteriórne sa pripája anteriórna časť *m. depressor mandibulae* (Francis, 1934; Erdman & Cundall, 1984; Duellman & Trueb, 1994; Deban, 1997). Dorzálna kosť ohraničuje *margo parotica*, ktorým sa pripája k hrebeňu otickej kapsuly *crista parotica*. Anteriórnym smerom okraj vybieha do veľkého výbežku *processus dorsalis*, ktorý sa spája s *tuber squamosum ossis prootici*. Za ním smerom dopredu dorzálny okraj pokračuje na *processus zygomaticum*. Tento výbežok môže u samcov vybiehať dopredu tak, že prečnieva cez *os prooticum*. U sledovanej samice neprečnieval. Zo zygomatika pokračuje okraj posteroventrálным smerom ako *margo anterioris*, ktorý končí na ostrom ventrálном výbežku (*processus ventralis*). Z neho pokračuje ako *margo posterioris* dorzoposteriórnym smerom až na *processus paroticus collateralis*, ktorý sa spája s protíahlým výbežkom otickej kapsuly *processus paroticus*.

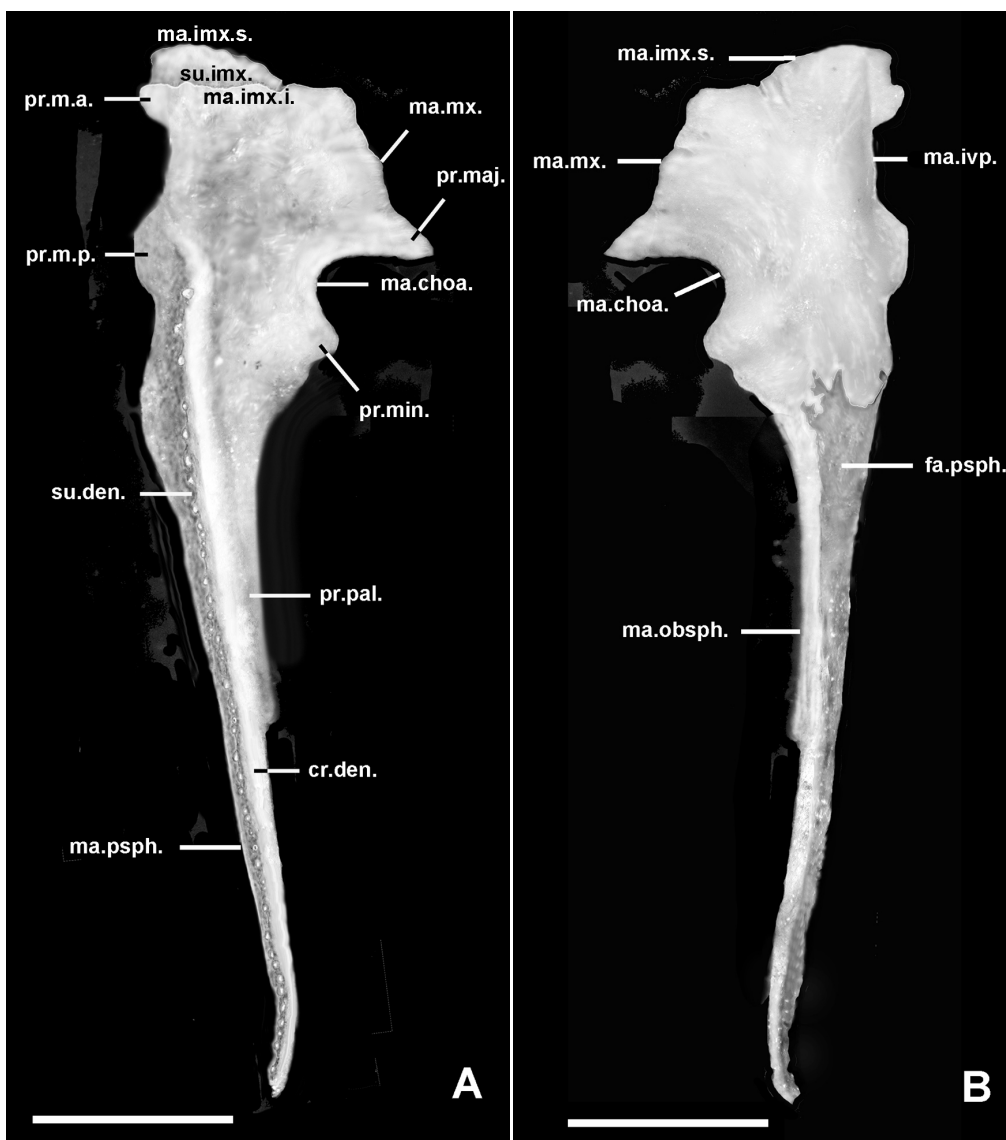
Facies medialis (internus) je podobne ako vonkajšia plocha členitá, avšak na rozdiel od nej je konkávna. Nachádza sa tu 5 – 6 otvorov, z ktorých 2 väčšie sú vo veľkej brázde *sulcus quadratus*. Brázda sa nachádza na *pars quadratum* v jej hornej časti. Nad ňou vystupuje veľký hrebeň (*crista quadrata*), ktorý je nahnutý anteriórnym smerom, zatiaľ čo posteriórne sa oblúkovito zvažuje až k *margo posterioris*. Hrebeň pravdepodobne slúži, súdiac podľa jeho polohy, ako ochrana pre prechádzajúce nervy a cievy v spomínanej brázde. Je však možné, že slúži ako protipól *crista squamosa ossis quadrati* na spevnenie spoja medzi oboma kosťami.

Kosti ústneho podnebia (os vomeropalatinum, os parasphenoidium, os pterygoideum)

Os vomeropalatinum (obr. 45A, B) v literatúre je tiež označovaná ako *vomer*, alebo *prevomer* (Stadtmüller, 1936). Ide o plochú párovú kosť, nachádzajúcu sa anteromediálne v prednej časti ústnej dutiny a smerom dozadu prechádzajúcu na laterálnu stranu. Podľa Hertwiga (1874, ex Stadtmüller, 1936) sa objavuje u mlokov veľmi skoro už ako ozubená kosť. Možno na nej rozlíšiť dve časti (*pars vomeris* a *pars palatina*), čo vyplýva už zo samotného názvu. Podľa Wintrebreta (1910, ex Francis, 1934) by sa mala kosť menovať *vomer*, nakoľko počas metamorfózy *palatinum* chýba. Avšak Stadtmüller (1924), ktorý detailne spracoval vývin lebky salamandry (Francis, 1934), sa priklonil k názoru starších autorov, že radličná kosť má dvojaký pôvod – *vomer* a *palatinum*.

Pars vomeris svojou ventrálnou, resp. vonkajšou stranou (*facies ventralis, externa*), ktorá je mierne konkávna, tvorí mediálne prednú časť ústneho podnebia, zatiaľ čo mierne konvexnou dorzálnou stranou (*facies dorsalis, interna*) tvorí *solum* nosovej dutiny. Predným okrajom (*margo intermaxillaris inferioris*) sa spája s *processus palatinus ossis intermaxillaris*, ktorý dosadá od brázdy – *sulcus intermaxillaris pars vomeris ossis vomeropalatini*. Predný horný okraj (*margo intermaxillaris superioris*) dosadá na dorzálnu plochu palatinálneho výbežku intermaxily. Takto formovaný okraj je pravdepodobne nejakou vývojovou odchýlkou, nakoľko sa vyskytoval iba u jediného jedinca aj to iba na jeho ľavom vomeropalatine. Laterálne sa *pars vomeris* spája

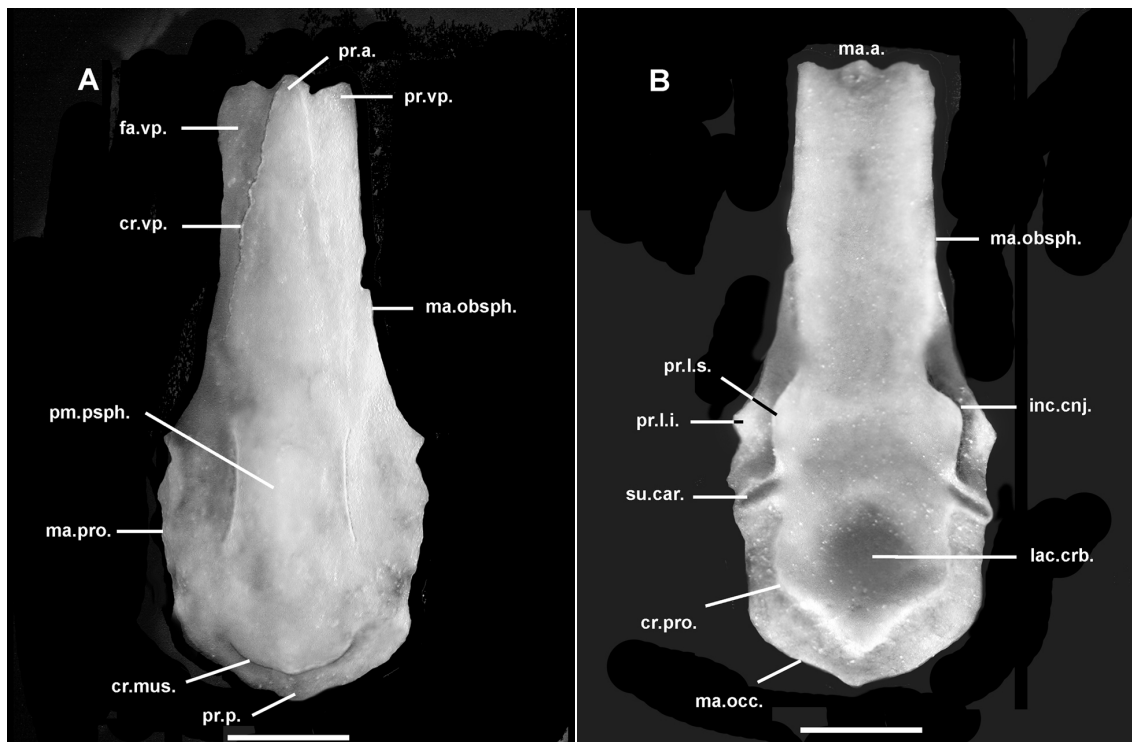
pomocou *margo maxillaris* s palatinálnym výbežkom maxily. Posteriórnym smerom okraj vybieha do *processus vomeropalatinus major*, na ktorý sa prichytáva chrupkovitý výbežok *processus Seydela capsulae nasalis*. Mierne posteromediálne sa nachádza menší výbežok (*processus vomeropalatinus minor*), ktorý je s predchádzajúcim väčším výbežkom spojený oblúkovitým okrajom *margo choanalis*. Od malého výbežku okraj oblúkovito prechádza v *margo orbitosphenoideum pars palatinum ossis vomeropalatini*. Mediálny okraj je väčšiu časť voľný, obe vomeropalatinálne kosti sa spájajú svojimi výbežkami (*processus medialis anterioris* a *processus medialis posterioris*). Obe výbežky sú spojené *margo intervomeropalatinum*, ktoré tvorí s protiľahlým okrajom elipsovité ventrálne otvory pre *cavum internasalis (praecerebralis)*. Od *processus medialis posterioris* vystupuje hrebeň *crista dentalis*, ktorý sa ťahá až na posteriórny koniec *pars palatina*. Z mediálnej strany k nemu prirastajú pedicelátne bikuspidálne zuby, podobné čeľustným zubom. U skúmaného druhu bol počet zubov 36.



Obr. 45. Zobrazenie ľavej párovej kosti *os vomeropalatinum* u dospelého jedinca *Triturus alpestris*, A - ventrálny aspekt, B - dorzálny aspekt; ma.imx.s. - *margo intermaxillaris superioris*, su. imx. - *sulcus intermaxillaris*, ma. imx.i. - *margo intermaxillaris inferioris*, ma.mx. - *margo maxillaris*, pr.maj. - *processus vomeropalatinus major*, ma.choa. - *margo choanalis*, pr.min. - *processus vomeropalatinus minor*, pr.pal. - *processus palatinus*, cr.den. - *crista dentalis*, ma.psp. - *margo parasphenoideum*, ma.obsph. - *margo orbitosphenoideum*, su.den. - *sulcus dentalis*, fa.psp. - *facies parasphenoideis*. Mierka = 0,5 mm.

Pars palatina je vlastne tenký ihlicovitý výbežok (*processus palatinus*) začínajúci za malým *processus vomeropalatinus minor*, približne v mieste začiatku *facies parasphenoideis*, ktorá sa nachádza na dorzálnnej strane. Na ventrálnej strane, po celej dĺžke *processus palatinus*, sa nachádza *crista dentalis*. Po stranách je ohraničený okrajmi – laterálne je to *margo orbitosphenoideum*, ktorým sa pripája na ventrálny okraj orbitosfenoida a mediálne to je *margo parasphenoideum*, ktorým sa spája s laterálnym okrajom parasfenoida.

Os parasphenoideum (obr. 46A, B) je nepárová, plochá a najväčšia kosť na lebke, ktorá ohraničuje mozgovú dutinu ventrálne. Donedávna bola považovaná za kosť charakteristickú pre obojživelníkov, ktorá sa síce nachádza aj u plazov, ale v redukovanom stave (Francis, 1934). Niektorí autori ako napr. Broom (1930, ex Francis, 1934), ktorý sa snažil identifikovať anteriórnu časť parasphenoidu s cicavčím vomerom, ju označil za *vomer*, Kesteven (1916, 1926, ex c.l.) ju označil ako *vomeropterygoid* a tvrdil, že posteriórna časť u amfibií je reprezentovaná u reptílií a cicavcov ako pterygoidy.



Obr. 46. Zobrazenie nepárovej kosti *os parasphenoideum* u dospelého jedinca *Triturus alpestris*, A - ventrálny aspekt, B - dorzálny aspekt; pr.a. – *processus anterioris*, pr.vp. – *processus vomeropalatinus*, ma. obsph. – *margo orbitosphenoideum*, pr.p. – *processus posterioris*, cr.mus. – *crista muscularis*, ma.pro. – *margo prooticum*, pm.psp. – *prominantia parasphenoidea*, cr.vp. – *crista vomeropalatina*, fa.vp. – *facies vomeropalatinis*, ma.a. – *margo anterioris*, inc.cnj. – *incisura coniunctivus*, lac.crb. – *lacuna cerebelli*, ma.occ. – *margo otooccipitalis*, cr.pro. – *crista prootica*, su.car. – *sulcus carotis*, pr.l.i. – *processus lateralis inferioris*, pr.l.s. – *processus lateralis superioris*. Mierka = 0,5 mm.

Facies ventralis (externa) je do laterálnych strán ohnutá (konvexná) s pomerne hladkým povrchom. Anteriórna časť je užšia než posteriórna, po stranách má šikmo t.j. lateromediálne vyčnievajúce hrebene (*crista vomeropalatina dextra et sinistra*), ktorými sa spája s mediálnymi okrajmi (*margo parasphenoideum*) palatinálnych výbežkov párových *os vomeropalatinus dextrum et sinistrum*. Tieto hrebene tvoria akúsi hranicu medzi spojovacími plochami (*facies vomeropalatinis*) a samotnou *facies dorsalis ossis*

parasphenoidei. Anteriórnym smerom vybiehajú hrebene do *processus anterioris*. Posterolaterálnym smerom *cristae vomeropalatinae* splyvajú s ventrálnym povrchom kosti nad jej laterálnymi okrajmi (*marga orbitosphenoidei*). Cez spodné laterálne výbežky – *processus laterales inferiores* pokračuje, kde začína širšia časť kosti, pokračuje okraj na oboch stranách ako *margo prooticum*. Ďalej sa ľavý aj pravý okraj parasfenoida mierne stáčajú mediálnym smerom a pokračujú ako *marga otooccipitales* až na malý posteriorný výbežok – *processus posterioris*, kde sa stretajú. V rozšírenej časti *os parasphenoideum* sú na oboch stranách viditeľné dve hrany, ktoré ohraničujú širokú mediálnu vyvýšeninu *prominentia parasphenoidea*. Táto vyvýšenina sa posteriórne zvažuje svalovému hrebeňu (*crista muscularis*), na ktorý sa upínajú ventrálne svaly – *musculus subvertebralis medialis et lateralis* (Deban, 1997).

Facies dorsalis (interna) je konkávna, na priereze tvaru širokého „U“. Povrch je hladký bez hrebeňov, jám a otvorov s výnimkou okrajov. Užšia predná časť je anteriórne ohraničená, podobne ako ventrálna strana, tromi výbežkami – 1 mediálny (*processus anterioris*) a 2 laterálne (*processus vomeropalatinus dexter et sinister*). Laterálne je na oboch stranách ohraničená *margo orbitosphenoideum*, ktorý sa približne v polovici rozdeľuje, pričom ventrálne vybieha oblúkovito do *processus lateralis inferioris*, ktorý má ostrý uhol. Dorzálne okraj pokračuje priamo a približne na úrovni spodného bočného výbežku vybieha do oblúkovitého horného výbežku – *processus lateralis superioris*. Medzi oboma výbežkami vzniká hlboký zárez, v ktorom sa spája *processus antoticalis ventralis* orbitosfenoidálnej kosti s mierne anteromediálne stočeným výbežkom *processus anterioris ventralis* otickej kapsuly. Laterálne výbežky parasfenoida spevňujú spoj medzi dvoma kosťami endokránia (*os orbitosphenoideum* a *os prooticum*), ktorý predstavuje stopu po intrakraniálnom kĺbe.

V širšej časti parasfenoida, ktorá začína spomínanými bočnými výbežkami, možno ďalej pozorovať u dospelého jedinca sledovaného druhu v zadnej časti širokú okrúhlu prehĺbeninu (*lacuna cerebelli*), ktorá robí akési lôžko pre hypofýzu (*hypophysis, glandula pituitaria*). Toto lôžko ohraničuje hrebeň *crista prootica*, ktorý začína za *sulcus caroticus*. Po spojení s ventrálnym vnútorným okrajom otických kapsúl vzniká vstup *canalis carotis* pre *arteria carotis interna*.

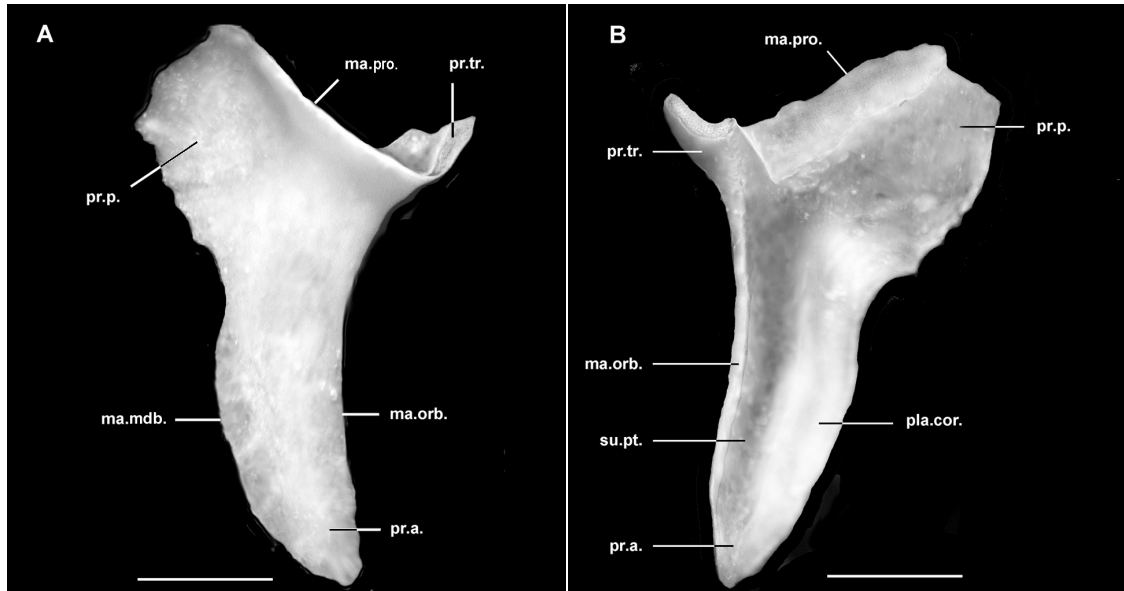
Os pterygoideum (obr. 47A, B) je párová dermálna kosť palatoquadrata, ktorá anteroventrálne prirastá ku *capsula otica* a laterálne k *os quadratum*. Na kosti možno rozlíšiť 3 časti – *processus anterioris (maxillaris)*, *processus posterioris* a *processus transversus*. Inú terminológiu u žiab použil Bolkay (1919, ex Roček, 1981) – *ramus maxillaris, ramus posterior* a *ramus interior*.

Facies medialis predstavuje plochu s hladkým povrchom bez jamôk a hrbolov, ktorá je na prvom menovanom prednom výbežku rovná až mierne konvexná, zatiaľ čo na druhom a treťom je dorzálnym smerom mierne konkávna (obr. 47A).

Facies lateralis je na rozdiel od mediálnej plochy mierne drsná, nakoľko predná časť slúži na prichytenie čeľustných svalov a zadná časť na fixovanie kosti k lebke.

Processus anterioris (maxillaris) je podlhovastá časť krídlovitej kosti, ktorá svojím tvarom pripomína čepeľ noža. Celý výbežok sa zvažuje nadol tak, že svojím hrotom smeruje k *processus maxillaris posterior*, s ktorým je spojená pomocou *ligamentum rostrompterygoideum*, ktoré sa ťahá po dorzálnej strane posteriorného maxilárneho výbežku až k postnazálnemu výbežku nosovej kapsuly. *Processus anterioris* je mierne naklonený tak, že ostrý ventrálny okraj (*margo mandibularis*) smeruje ventrolaterálne k *processus coronoideus ossis praearticularis* a oblý dorzálny okraj (*margo orbitalis*) smeruje dorzomediálne. Dorzálny okraj svojou hrúbkou tvorí spevňovaciu obrubu

výbežku, ktorý slúži ako opora čeľustnému kĺbu. Pravdepodobne slúži aj ako vodiaca lišta čeľustných svalov, najmä *musculus levator mandibularis internus anterior et posterior*, a taktiež pre *ligamentum atlantomandibularis* (Larsen & Beneski, 1987). Na vonkajšej (laterálnej) strane sa po celej dĺžke anteriórneho výbežku, medzi oboma okrajmi tiahne žľab (*sulcus pterygoideus*), v ktorom sa nachádza chrupkovitý výbežok *processus pterygoideus palatoquadrati*.



Obr. 47. Zobrazenie ľavej párovej kosti *os pterygoideum* u dospelého jedinca *Triturus alpestris*, A - mediálny aspekt, B – laterálny aspekt; ma.pro. – *margo prooticum*, pr.tr. – *processus transversus*, ma.orb. – *margo orbitalis*, pr.a. – *processus anterioris*, ma.mdb. – *margo mandibularis*, pr.p. – *processus posterioris*, pla.cor. – *planum coronoideum*, ma.orb. – *margo orbitalis*, su.pt. – *sulcus pterygoideus*. Mierka = 0,5 mm.

Processus posterioris je kratší výbežok ako predchádzajúci. Krídlovitá kosť sa ním pripája pomocou *margo prooticum* ventrolaterálne na *os prooticum* a svojou laterálnou stranou (*facies lateralis*) sa spája s *facies medialis ossis quadrati* (obr. 7, 29, 36), čím vzniká spomínané *antrum petrosum laterale* (str. 32). Dorzálny okraj posteriórneho výbežku krídlovitej kosti zapadá do kĺbovej jamy *fossa ventralis*, ktorá je mierne drsná, konkávno-konvexná a je ukončená posterolaterálne výbežkom *processus basalis* (viď str. 35). *Margo posterioris* je voľné a lemuje úzky zadný otvor *antrum petrosum laterale*. Ventrálnym smerom okraj prechádza v *margo ventralis*, ktoré sa anteriorným smerom spája pomocou *arcus ventralis* s *margo mandibularis processus anterioris*.

Processus transversus je najkratší výbežok, ktorý je priečne postavený voči obom predchádzajúcim výbežkom krídlovitej kosti. Svojím dorzálnym okrajom, ktorý je mierne rozšírený, artikuluje s malou jamkou (*fossula transversa*), ktorá sa anteriorne spája s *fossa ventralis*. Laterálne sa okraj stáča posteriórnym smerom a prechádza v *margo prooticum*. Mediálne sa stáča ventrálnym smerom a prechádza v *margo antri*, ktoré ďalej ventroanteriorným smerom prechádza v *margo orbitalis processus anterioris*.

Kosti dolnej čeľusti (os dentale, os praearticulare)

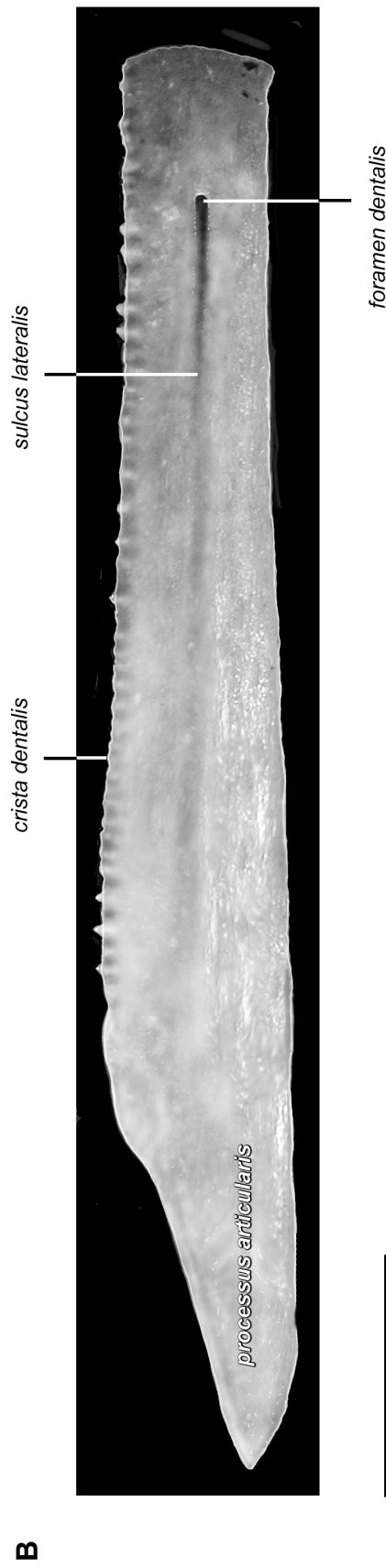
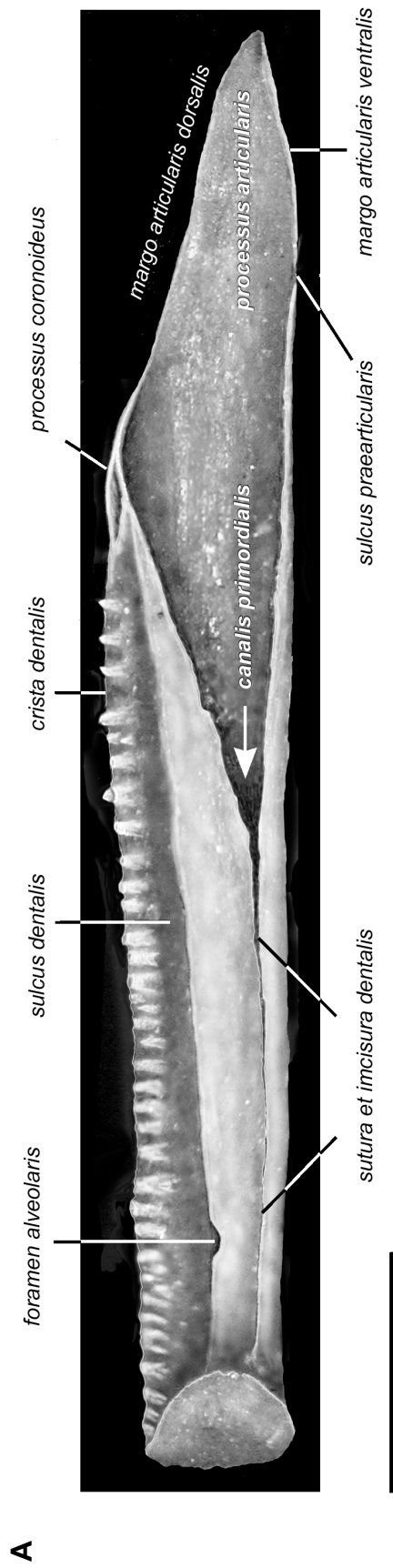
Os dentale (obr. 48A, B) je párová podlhovastá kosť, ktorá tvorí najväčšiu časť mandibuly. Ide o jednoduchú kosť, ktorá obaľuje Meckelovu chrupavku a pomocou párových *os praearticulare* a *os articulare* vytvára spodnú čeľusť – *mandibula*.

Facies lateralis (labialis) má hladký povrch perforovaný jedným otvorom (*foramen dentalis*) v anteriórnej časti *os dentale*, približne na úrovni počiatku ohybu kosti mediálnym smerom. Dorzálne ju ohraničuje hrebeň *crista dentalis*, ktorý posteriórne prechádza cez malý *processus coronoideus* v šikmý dorzálny okraj posteriórneho výbežku dentálnej kosti – *margo articularis dorsalis processus articularis*. Anteriórne končí na okrúhlom *margo medialis*, ktorý ohraničuje spojovaciu plochu *area mentomandibulare*. Ventrálne dentále lemuje okrúhly okraj *margo ventralis*, ktorý posteriórne končí ako *margo articularis ventralis processus articularis* a anteriórne podobne ako *crista dentalis*. Posteriórne je kosť ukončená rovným mohutným výbežkom *processus articularis*.

Facies medialis (lingualis) je na rozdiel od laterálnej plochy členitá a konvexná. Na *crista dentalis* sa z mediálnej strany pripájajú bikuspidné zuby, ktorých je u dospelého jedinca 36 – 39. Mediálna stena *os dentale* obaľuje Meckelovu chrupavku tak, že horná časť steny vybieha dorzomediálne do dorzálneho valu a spodná časť steny vybieha ventromediálne a vytvára ventrálny val. Oba obklopujú *cartilago Meckeli* z mediálnej strany a ich okraje sa spájajú v *sutura dentalis*. Tým vzniká široký *canalis primordialis*. U mladších jedincov nemusí byť toto spojenie vytvorené po celej dĺžke, ale okraje kosti môžu vytvárať zárez (*incisura dentalis*). Okrem posteriórneho otvoru pre vstup Meckelovej chrupky je kanál otvorený anteriórne dvomi otvormi. Prvý otvor (*foramen alveolaris*) vyúsťuje z lingválnej strany v *sulcus dentalis*, slúži pre výstup *ramus alveolaris n. hyomandibularis* a pre koncové vetvy *ramus alveolaris a. mandibularis et v. mandibularis interna*. Druhý otvor (*foramen dentalis*) sa nachádza na labiálnej (laterálnej) strane a slúži pre výstup *ramus mandibularis internus n. facialis*, ako aj pre cievy *ramus labialis a. mandibularis et v. mandibularis interna*. Posteriórnym smerom sa šev rozpojuje a vytvára klinovitú medzeru, do ktorej zapadá *os praearticulare*. Oba valy sa posteriórne stenčujú a končia na okrajoch *processus posterioris ossis dentalis*. Na ventrálnom okraji, v mieste, kde končí ventrálny val, sa nachádza *sulcus ventralis*, ktorý vytvára s protiahlým *sulcus ventralis ossis praearticularis*, pri spojení dentále a preartikuláre *canalis ventralis pro ramus mandibularis externus n. facialis* (Francis, 1934). Podľa citovaného autora dochádza u salamandry k fúzii *os dentale* a *os mentomandibulare*, čo možno predpokladať aj u sledovaného druhu a to na základe zistenia *os mentomandibulare* u jedného jedinca (str.), u ktorého k spomínanej fúzii nedošlo.

Os praearticulare (obr. 49, 50A, B) je dermálna párová kosť, klinovitého resp. trojuholníkovitého tvaru, ktorá tvorí z lingválnej strany spojovací článok medzi *os dentale* a *os articulare*. Taktiež sa na jej masívny dorzálny výbežok upínajú vnútorné (hlboké) žuvacie svaly, o ktorých už bola zmienka vyššie v texte. Podľa starších autorov bola kosť nazvaná, okrem použitého názvu, aj ako *goniale*, *angulare*, *postoperculare*, *postspleniale*, *dermarticulare*, *coronoideum*, *spleniale*, *angulospleniale* (Roček, 1981). Pri dorzálnom pohľade na preartikuláre (obr. 49) vidieť, že kosť je mierne prehnutá mediálne, pričom dorzálny okraj opisuje krivku v tvare pravo-ľavotočivej vlnovky. Pri priečnych rezoch, v oblasti *processus coronoideus*, vidieť rôzne tvary *os praearticulare* – otočené „S“ (obr. 49). Kosť je ohraničená dorzálnym a ventrálnym okrajom, ktoré sa anteriórne spájajú na špicatom konci kosti. Touto časťou sa kosť vkladá do *os dentale*. Posteriórne sa oba okraje spájajú s *margo posterioris*.

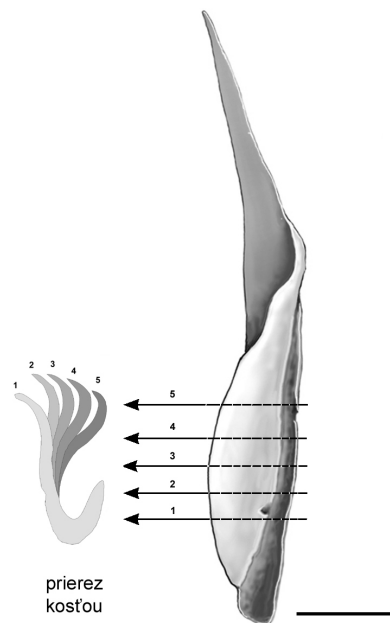
Facies medialis (lingualis), obr. 50A) je plocha prevažne s hladkým povrchom bez drsnatiny. Posteriórne, približne v strede kosti sa nachádza pomerne veľký (vzhľadom na veľkosť kosti) otvor – *foramen praearticulare*, ktorým vchádzajú vyššie spomínané nervy a cievy (pozri *os dentale*).



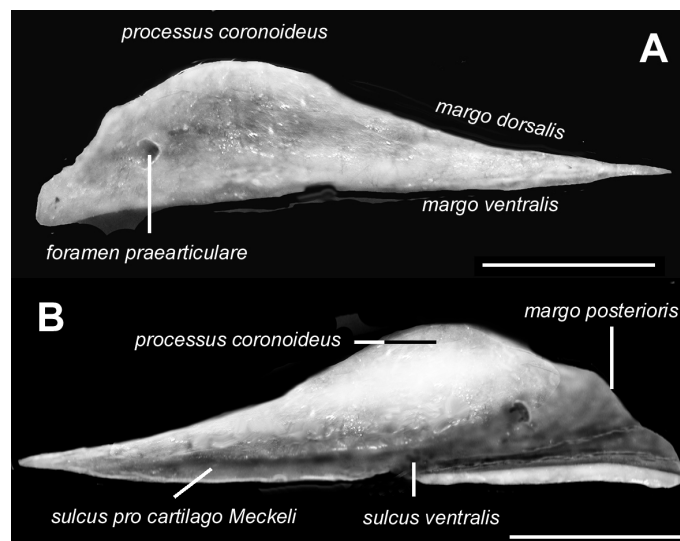
Obr. 48. Zobrazenie pravej párovej kosti *os dentale* u dospelého jedinca *Triturus alpestris*, A - laterálny aspekt, B - mediálny aspekt. Mierka = 1 mm.

Facies lateralis (labialis, obr. 50B) je členitejšia ako protiľahlá strana kosti. Nápadná je veľká brázda (*sulcus pro cartilago Meckeli*), v ktorej sa nachádza Meckelova chrupka. Brázda sa posteriórne, za *sulcus ventralis*, rozširuje a vytvára lôžko pre *os articulare*, s ktorou v dospelom štádiu zrastá. Posteriórne, na hranici medzi koronoidným výbežkom a brázdou pre Meckelovu chrupku sa nachádza otvor ako na linguálnej strane.

Na základe ontogenetického výskumu (str. 100), ako aj na základe pitvy a farbenia kostrovej sústavy dospelého jedinca *Triturus alpestris* bolo zistené, že ventrálnu časť preartikuláre tvorí malá žľabovitá kosť *os angulare*, ktorá počas metamorfózy zrastá s dorzálnou časťou artikuláre. Tá pravdepodobne, podľa starších autorov, vzniká fúziou dvoch kostí – *os goniale* a *os coronoideum*, resp. iných kostí prítomných u predkov obojživelníkov.



Obr. 49. Zobrazenie ľavej párovej kosti *os praearticulare* na priereze a celkové dorzálné u dospelého jedinca *Triturus alpestris*. Mierka = 0,5 mm.

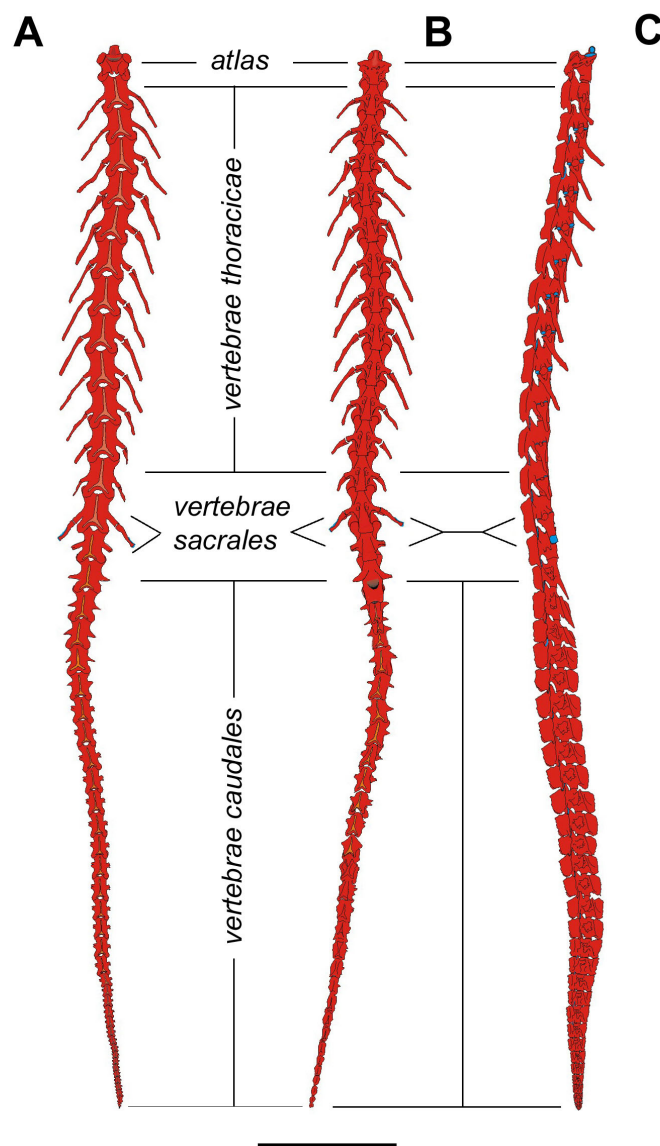


Obr. 50. Zobrazenie ľavej párovej kosti *os praearticulare* u dospelého jedinca *Triturus alpestris*, A - mediálny aspekt, B – laterálny aspekt. Mierka = 1 mm.

Chrbtica a rebrá (*columna vertebralis et costae*)

Columna vertebralis (obr. 51) sa diferencuje na stavce krčné, trupové, krížové a chvostové (Rehák, 1992). Iné používané členenie je na stavce presakrálné – *vertebrae presacrales*, a postsakrálné stavce – *vertebrae postsacrales*.

Ako už bolo na začiatku kapitoly 4. Výsledky spomenuté, chrbticu dospelého jedinca *T. alpestris* tvorí 36 stavcov, z ktorých 1 stavec je nosič – *atlas* a predstavuje krčný stavec (*vertebra cervicalis*), ktorý spája chrbticu s lebkou. Za ním nasleduje 12 trupových stavcov (*vertebrae thoracicae*), ktoré nesú rebrá (*costae*). Potom nasledujú 2 krížové stavce¹⁵ (*vertebrae sacrales*), z ktorých prvý sa kĺbovito spája s panvovým pletencom. Druhý predstavuje akýsi medzičlánok medzi hrudnými a chvostovými stavcami (viď opis ďalej). Nakoniec je to 21 chvostových stavcov (*vertebrae caudales*).



Obr. 51. Zobrazenie chrbtice u dospelého jedinca *Triturus alpestris*, A - dorzálny aspekt, B – ventrálny aspekt. Mierka = 1 mm.

¹⁵ Všetky skúmané dospelé jedince, druhov žijúcich na Slovensku z čeľade Salamandridae, mali vždy rovnaký počet krížových stavcov, t.j. 2 (nepublikované).

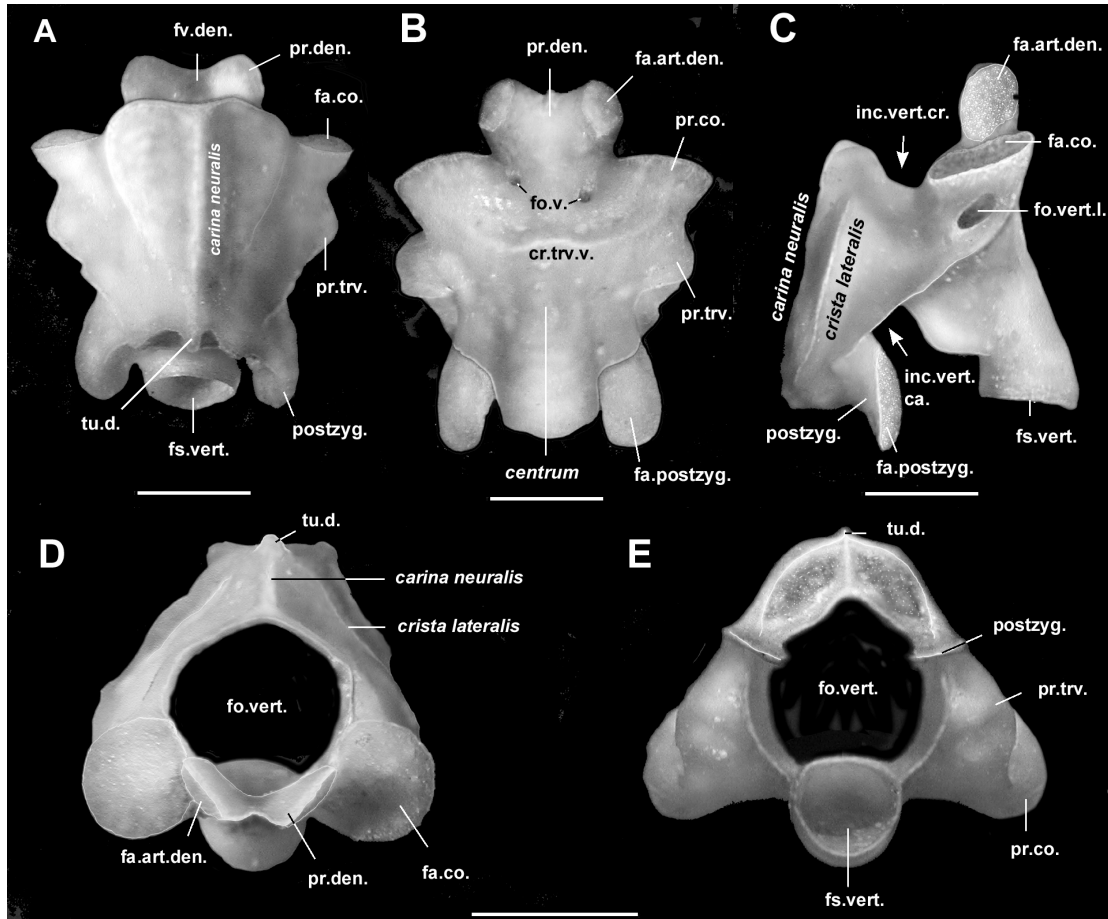
Pevnú – nosnú časť stavca tvorí centrum, ktoré predstavuje telo stavca (*corpus vertebrae*). To vytvára vpredu kĺbovú hlavicu – *caput vertebrae*, ktorá zapadá do kĺbovej jamky predchádzajúceho stavca – *fossa vertebrae* (podľa NAV je to pre kĺbovú hlavicu – *extremitas cranialis* a pre kĺbovú jamku – *extremitas caudalis*, Popesko, 1974, 1992). Takto formované centrum majú všetky stavce okrem prvého (*atlas* – vid' nižšie). Dorzálne (u všetkých stavcov) a ventrálne (u chvostových stavcov) sa vytvárajú stavcové oblúky (*arcus vertebrae*), ktoré sa funkčne označujú ako *arcus neurales* a *arcus hemales*. Z dorzálnych oblúkov, okrem krčného stavca – *atlas*, vybieha craniálne aj caudálne 1 pár malých výbežkov (*zygapophyses*), ktorými sa stavce spolu taktiež spájajú. Pravdepodobne ide o určité zosilnenie kĺbového spojenia medzi stavcami ako aj určitú ochranu proti nechcenému zacvknutiu nervovej trubice. Predné výbežky – *prezygapophyses* majú kĺbové plošky orientované dorzomediálne, zatiaľ čo kĺbové plošky zadných výbežkov (*postzygapophyses*) sú orientované opačne, t.j. ventrolaterálne. Oblúky na oboch stranách vybiehajú do trňovitých výbežkov – *processus spinosus neurales et hemales* (Kardong, 1998). Tiež sa označujú ako *neurospinalia et ventrospinalia* (Baruš & Oliva, 1995). Laterálne od tela stavca odstupujú priečne výbežky (*processus transversales*), ktoré na chvostových stavcoch vystupujú ako drsnatina (*tuberositas muscularis*).

Atlas - nosič (*vertebra cervicalis*, obr. 52A, B, C, D, E) je jediný stavec, ktorý sa svojou morfológiou výrazne odlišuje od ostatných stavcov. Je to jediný krčný stavec spájajúci chrbticu s lebkou. Má prstencovitý tvar, bez výrazného tela, ktoré sa kraniálne formuje do kondylárnych výbežkov (*processus condylares*) a kaudálne do kĺbovej jamky (*fossa vertebrae*). Medzi spomínanými kondylárnymi výbežkami sa nachádza, resp. vyčnieva dopredu výbežok – *processus dentis (dens atlantis)*, ktorý vchádza na začiatok lebky do *foramen magnum*, kde artikuluje pomocou svojich dvoch ventrolaterálnych plôch (*facies articularis dentis*) s ventrálnou stenou zadnej časti lebky. Pôvod tohoto výbežku nie je jasný. Podľa starších autorov je pôvod nosiča dvojitý: *processus dentis* považovali za centrum stavca, ktorý nemá neurálny oblúk a samotný *atlas* predstavuje druhý stavec Amniot. Iný názor je, že zub reprezentuje časť záhlavovej oblasti, konkrétne z nepárnej okcipitálnej platne, z ktorej sa formujú aj okcipitálne oblúky (Stadtmüller, 1936). Napríklad Parker (1877) píše vo svojej práci, že medzi *condylus occipitalis* vznikajú malé oválne posteriórne parachordália (*parachordalia posteriores*), ktoré osifikujú osobitne a objavujú sa ako odontoidný výbežok atlasu. Gadow (1896) považuje tieto Parkerove posteriórne parachordália sériovo homologické s ventrálnymi oblúkmi postkraniálneho skeletu. Podľa Albrechta (1878) je prvý krčný stavec homológom nultému stavcu (*proatlas*) reptílií. Mookerjee (1931) považuje práve zubný výbežok atlasu za *proatlas*.

Centrum nosiča nie je vyvinuté ako u ostatných stavcov. V prednej časti nie je vôbec vyvinuté a približne v polovici dĺžky stavca sa začína kónusovito rozširovať kaudálnym smerom a je ukončené kĺbovou jamkou (*fossa vertebrae*).

Arcus vertebrae, ohraničujúce veľký otvor pre neurálnu trubicu (*foramen vertebrae*), sa dorzálne spájajú a vytvárajú malý hrebeň – *carina neuralis*, ktorá kaudálne vybieha do hrboľa (*tuber neuralis*). Laterálne do neho sa nachádzajú dve hrany (*crista lateralis*), ktoré slúžia ako úpony pre svaly. Pri laterálnom pohľade možno pozorovať u oblúka kraniálne aj kaudálne zárezy (*incisura vertebralis cranialis et caudalis*), ktoré vytvárajú pri spojení so susednými stavcami otvory (*foramina intervertebrales*) pre spinálne gangliá a nervy. Za *processus condylaris* sa nachádza veľký otvor (*foramen transversarium*), ktorým pravdepodobne vychádza I. a II. spinálny nerv. Okrem

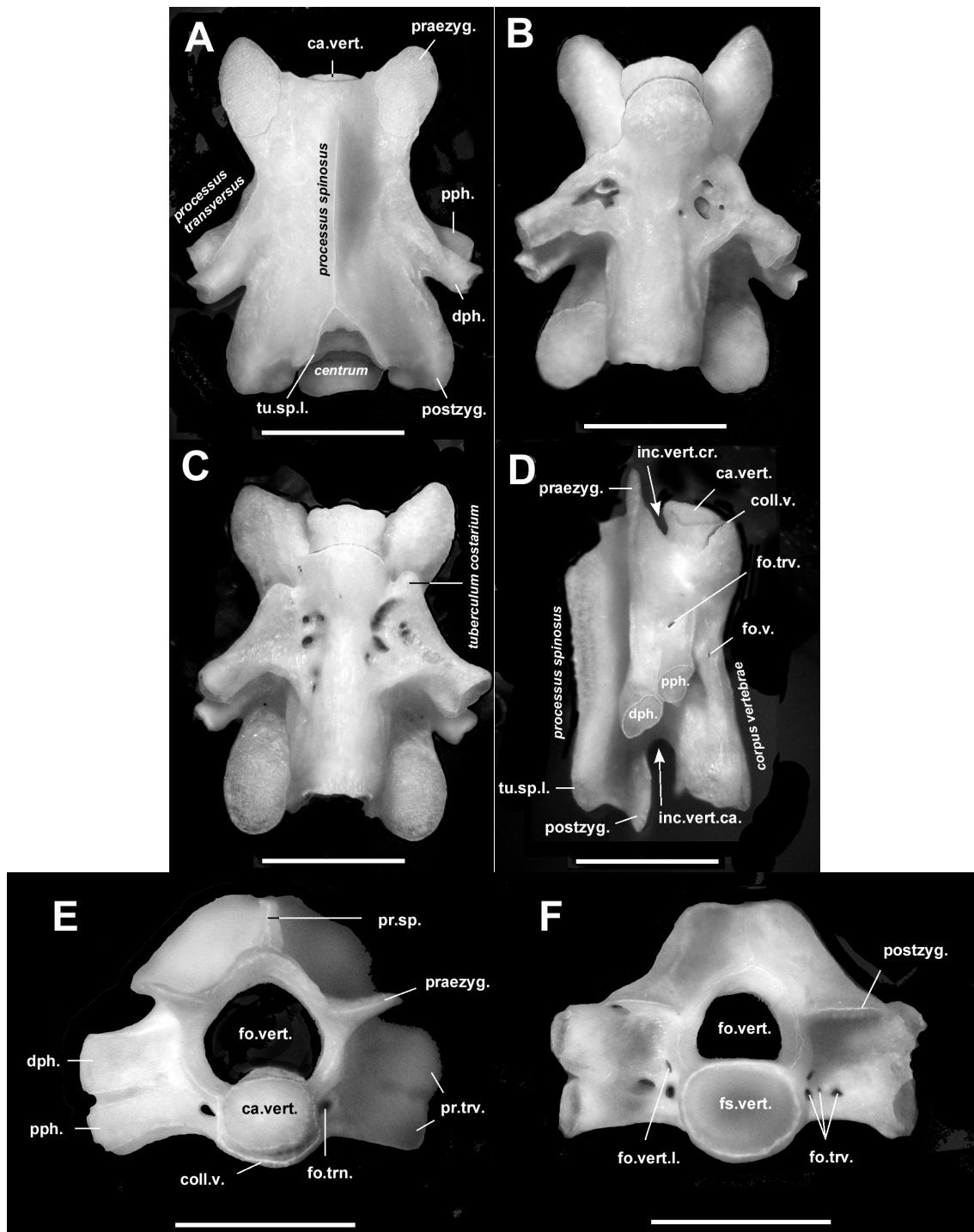
spomínaných otvorov sa na ventrálnej strane vyskytujú 2 malé otvory pre cievy (*foramina nutritia*). Taktiež možno na laterálnej strane pozorovať malé, šikmo postavené oblúkovité výbežky (*processus transversarius*), ktoré pripomínajú viac krídlivé výbežky (*ala atlantis*). Na rozdiel od hrudných stavcov nenesú transverzálne výbežky nosiča rebrá, ale slúžia ako úpony pre svaly.



Obr. 52. Zobrazenie prvého stavca - *atlas* u dospelého jedinca *Triturus alpestris*, A - dorzálny, B - ventrálly, C - laterálny, D - kraniálny, E - kaudálny aspekt. fv.den. - *fovea dentis*, pr.den. - *processus dentis*, fa.co. - *facies condylaris*, fa.art.den. - *facies articularis dentis*, pr.trv. - *processus transversalis*, tu.d. - *tuberculum dorsale*, fs.vert. - *fossa vertebrae*, pr.co. - *processus condylaris*, fo.v. - *foramina ventrales*, cr.trv.v. - *crista transversalis ventralis*, inc.vert.cr. - *incisura vertebralis cranialis*, inc.vert.ca. - *incisura vertebralis caudalis*, postzyg. - *postzygapophysis*, fa.postzyg. - *facies postzygapophysis*, fo.vert. - *foramen vertebrale*, fo.vert.l. - *foramen vertebrale laterale*. Mierka = 1 mm.

Vertebrae thoracicae (obr. 53A, B, C, D, E, F) – jedná sa o 12 stavcov, ktoré majú podobnú morfológiu. Na rozdiel os nosiča (*atlas*) majú dobre vyvinuté telo (*centrum*) a laterálne výbežky (*processus transversales*). Možno na nich rozlíšiť tri hlavné časti: telo – *corpus vertebrae*, neurálny oblúk – *arcus vertebrae* a priečny výbežok – *processus transversus*. Kraniálne, namiesto *processus dentis*, majú vyvinuté *caput vertebrae*, ktoré zapadá do *fossa vertebrae* predného susediaceho stavca. Inými slovami povedané telo stavca je kraniálne ukončené konvexným hrbolom, ktorý je ohraničený morfológicky rozlíšiteľnou vyvýšenou drsnatinou, ktorá obopína telo stavca až ku začiatku odstupujúcich *praezygapophysis*. Na túto drsnatinu sa upínajú väzy, ktoré spájajú telá susediacich stavcov. Inak je to u prvého hrudného stavca (obr. 53D), u ktorého táto drsnatina anteroventrálne vybieha do akéhosi goliera (*collarium ventrale*). Kaudálne je telo stavca ukončené konkávnou plochou – jankou už spomínanej *fossa*

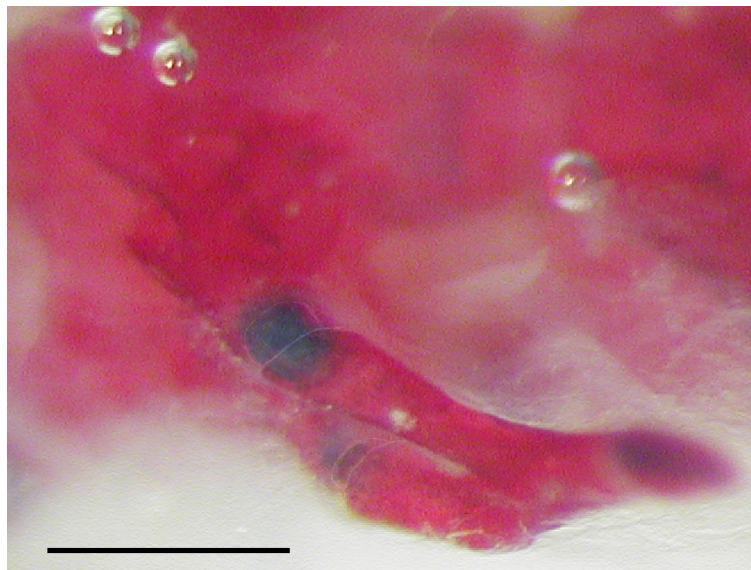
vertebrae. Taktiež sa od nosiča odlišujú svojimi *praezygapophysys*, ktoré sú svojimi artikulačnými ploškami orientované dorzolaterálne, teda sú orientované horizontálne a nie vertikálne.



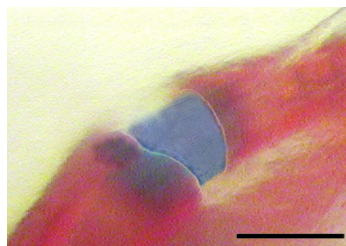
Obr. 53. Zobrazenie prvého hrudného stavca u dospelého jedinca *Triturus alpestris*, A - dorzálny, B - ventrálly, C - ventrálly, D - laterálny, E - kraniálny aspekt, F - kaudálny aspekt; ca.vert. – *caput vertebrae*, praezyg. – *praezygapophysys*, pph. – *parapophysys*, dph. – *diapophysys*, postzyg. – *postzygapophysys*, cr.trvo. – *crista transversoobliqua*, inc.vert.cr. – *incisura vertebralis cranialis*, coll.v. – *collarium ventrale*, fo.trv. – *foramen transversarium*, fo.v. – *foramen ventrale*, inc.vert.ca. – *incisura vertebralis caudalis*, fo.vert.l. – *foramen vertebrale laterale*, fo.vert. – *foramen vertebrale*, fs.vert. – *fossa vertebrae*. Mierka = 1 mm.

Arcus vertebrae, podobne ako u nosiča, ohraničujúce veľký otvor pre neurálnu trubicu (*foramen vertebrae*), ale dorzálne vybieha do markantného neurálneho výbežku (*processus spinosus*). Tento sa kaudálne rozdeľuje do dvoch hrebeňov (*crista transversoobliqua*), ktoré končia na dorzálnej ploche kaudálnych artikuláčnych výbežkov (*facies dorsales postzygapophysyes*).

Pri všetkých pohľadoch (obr. 53) možno vidieť na laterálnych stranách *processus transversalis*, ktorý má dvojitú štruktúru (Schmalhausen, 1968). Dorzálna časť sa nazýva *diapophysis* a ventrálna časť *parapophysis* (sensu Remane, 1936). Prvá časť, resp. výbežok odstupuje z oblúkového základu, zatiaľ čo druhý odstupuje z telového základu stavca. Obe počas vývinu fúzujú a podľa Schmalhausena (1968) sú niekedy tak spojené, že je ťažké v nich vidieť spomínané štruktúry. Sú ukončené dvomi mierne konkávnymi kĺbovými plochami (*fovea costalis diapophysis et parapophysis*). Tieto sa kĺbovito spájajú pomocou chrupky (obr. 54, 55) s kĺbovými plochami rebrových hlavíc – *facies articularis tuberculi et capitis costae*, ktoré sú taktiež konkávne. Za výbežkom *processus transversalis* sa vyskytujú dva až štyri otvory, z ktorých jeden je *foramen vertebrale laterale* a ďalšie sú *foramina transversaria*. Prvým menovaným otvorom prechádzajú spinálne nervy a ostatnými otvormi prechádzajú odstupujúce vetvy tepny *arteria vertebralis*.



Obr. 54. Chrupkovité spojenie prvého hrudného stavca a rebra u dospelého jedinca *Triturus alpestris*. Ventrolaterálny aspekt, pravá strana. Mierka = 1 mm.



Obr. 55. Detailné zobrazenie chrupkovitého spojenia prvého hrudného stavca a rebra u dospelého jedinca *Triturus alpestris*. Ventrokaudálny aspekt, ľavá strana. Mierka = 0,5 mm.

Na ventrálnej strane stavca možno vidieť niekoľko väčších a menších otvorov – *foramina ventralia*, ktorými prechádzajú vyživovacie cievy. U skúmanej samice boli na 9-tich hrudných stavcoch (v poradí 3. – 11.), v blízkosti spojenia *corpus vertebrae* a *processus transversus* sa nachádzajú malé výbežky (*tuberculum costarium*), ktoré vyčnievajú kraniálnym smerom. Podľa Owenovej klasickej schémy stavca (Komárek, 1979) by daný výbežok (zistený u samice) mal byť *parapophysis*, z čoho vyplýva, že *diapophysis* sa nespája so spomínanou *parapophysis*, ale s *pleurapophysis* = *processus costarius*.

Vertebrae sacrales (obr. 56, 57) – predstavujú ich 2 stavce, z ktorých prvý nesie rebrá spájajúce sa s *pelvis*. Jedná sa o 14. a 15. stavec chrbtice.

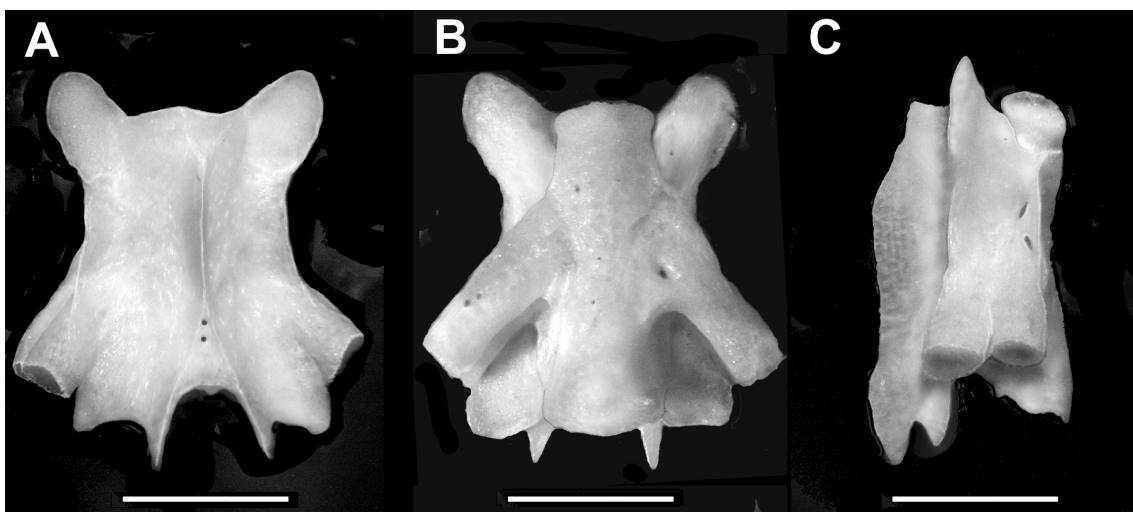
Väčšina autorov (Francis, 1934; Wake, 1966; Porter, 1972; Wake & Lawson, 1973; Reháč, 1992; Duellman & Trueb, 1994 a i.) uvádza, že počet krížových stavcov u čeľade Salamandridae je 1, za ktorým nasledujú chvostové stavce. Tie majú, na rozdiel od ostatných stavcov, hemálny oblúk. Avšak v tomto prípade tomu tak nie je. Medzi krížovým stavcom artikulujúcim s panvovým pletencom a prvým chvostovým stavcom majúci hemálny oblúk sa nachádza ešte jeden stavec, ktorý má podobnú morfológiu ako vyššie opísané hrudné stavce (str. 75).

1. krížový stavec (obr. 56A, B, C) sa svojou morfológiou podobá hrudným stavcom. Možno na ňom rozlíšiť, podobne ako u hrudných stavcov, tri hlavné časti: telo, nervový oblúk a priečny výbežok. Rozdiel oproti hrudným stavcom je v *processus transversus*, ktorý je na oboch stranách silne vyvinutý. Obe časti priečneho výbežku (*diapophysis et parapophysis*) sú v priemere širšie a taktiež dlhšie ako u hrudných stavcov.

Na dorzálnej strane stavca vidieť, že z prezygapofýzy na oboch stranách sa tiahne na priečny výbežok široká *lamina*, ktorá ho z väčšej časti zakrýva. V mieste prechodu *processus spinosus* do dvoch šikmých hrebeňov (*crista transversoobliqua*), ktoré končia na dorzálnej strane postzygapofýz, sa nachádzajú dva otvory pravdepodobne pre vyživovacie cievy. Oba hrebene vybiehajú kaudálne do výbežkov, ktoré presahujú postzygapofýzy.

Ventrálne, na ľavej strane medzi priečnym výbežkom a telom stavca sa nachádza jeden otvor (*foramen ventrale*). *Collarium ventrale* tvorí malý hrebeň.

Na laterálnej strane vidieť dominujúci *processus transversus* a *praezygapophysis*.



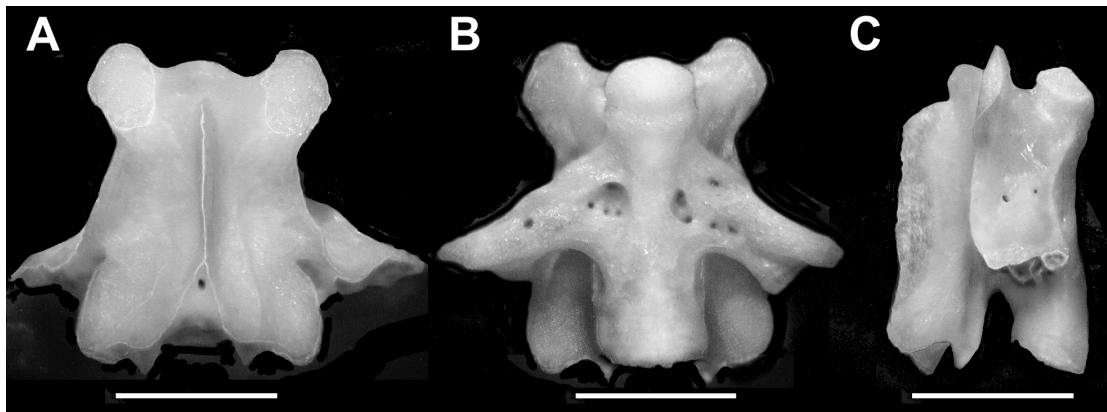
Obr. 56. Zobrazenie prvého krížového stavca u dospelého jedinca *Triturus alpestris*, A - dorzálny, B – ventrálny, C – laterálny aspekt. Mierka = 1 mm.

2. krížový stavec (obr. 57A, B, C) ako už bolo vyššie spomenuté, tento stavec nie je možné označiť ako prvý chvostový stavec, nakoľko nemá vyvinutý hemálny oblúk. Svojou morfológiu je podobný prvému krížovému stavcu, avšak na rozdiel od neho má menšiu dĺžku.

Na dorzálnnej strane stavca sú viditeľné menšie prezygapofýzy, *processus spinosus* sa kaudálne rozdeľuje na malé *cristae transversoobliquae*, ktoré postupne prechádzajú cez malé výbežky na dorzálnu plochu *postzygapophysis*. V mieste bifurkácie spinálneho výbežku sa nachádza len jeden otvor, zatiaľ čo u 1. krížového stavca sú dva. *Diapophysis* je zmenená na transverzálny hrebeň *processus transversus*. *Parapophysis* je nezmenená – má valcovitý tvar a je zakončená konkávnou plochou *fovea costalis parapophysis*, len s tým rozdielom, že sa na ňu neupína žiadne rebro.

Na ventrálnej strane stavca možno pozorovať niekoľko malých otvorov (*foramina ventralia*), anteriórne za *caput vertebrae* je malé *collarium ventrale*.

Z laterálnej strany vystupuje do popredia *processus transversus*, ktorý odstupuje od *corpus vertebrae* pod väčším uhlom než u 1. krížového stavca.

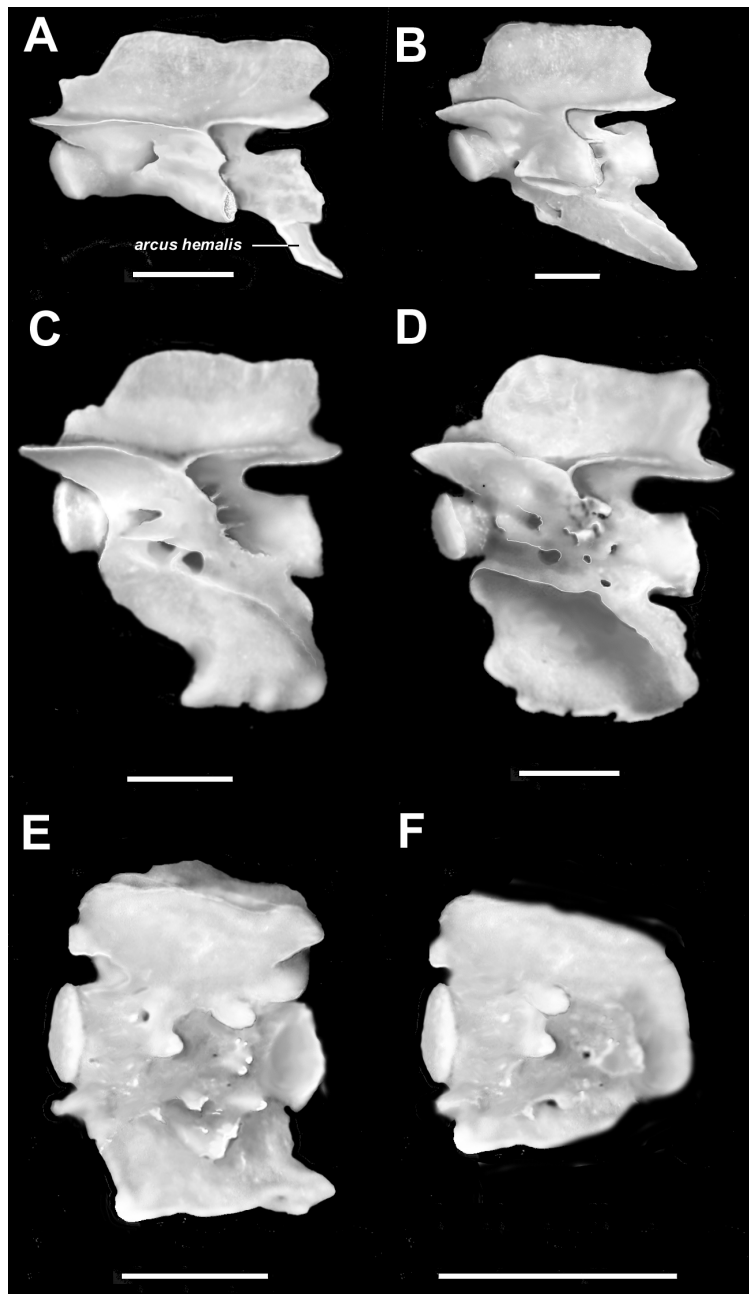


Obr. 57. Zobrazenie druhého krížového stavca u dospelého jedinca *Triturus alpestris*, A - dorzálny, B - ventrálnej, C - laterálny aspekt. Mierka = 1 mm.

Vertebrae caudales (obr. 58, 59) – počet stavcov u sledovaných jedincov bol u samcov 21 a u samíc 23. Pravdepodobne však počet chvostových stavcov varíuje od veľkosti jedinca. Opis sa bude týkať najmä laterálnej strany, nakoľko zmeny v morfológii chvostových stavcov oproti iným stavcom sú najlepšie viditeľné pri laterálnom pohľade.

Dorzálna strana je podobná ako u predchádzajúcich stavcov, len šírka chvostových stavcov sa smerom dozadu znižuje. Sú dobre viditeľné *prae-* a *postzygapophysis* a taktiež je dobre vyvinutý *processus spinosus*.

Laterálna strana (obr. 58A-F) je rozdielna u prvých štyroch stavcov, potom je podobná už u všetkých stavcov, s rozdielom veľkosti. K najmarkantnejším zmenám dochádza u *processus transversus*, nakoľko chvostové stavce nenesú rebrá a tým sa mení jeho funkcia. U 1. chvostového stavca (obr. 58A) je *diapophysis* úzka, vystupuje do hrany a končí špicatým hrotom. *Parapophysis* sa taktiež zúžila, avšak zachováva si svoj pôvodný tvar, t.j. ukončená je malou artikulárnou plochou. Obe štruktúry sú kratšie a odstupujú od tela stavca pod väčším uhlom. Pred priečnym výbežkom sa nachádza *foramen transversarium*, ktorým prechádza *arteria vertebralis*. Kaudálne pod telom stavca vidieť vystupujúci úzky kostný výbežok, ktorý smeruje šikmo dozadu. Ide o hemálny oblúk (*arcus hemalis*, podľa Owena *haemapophyses* ex Komárek, 1979).

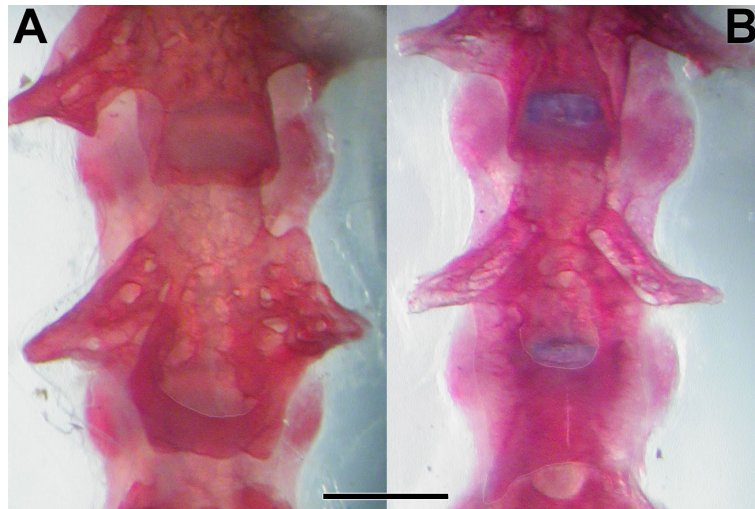


Obr. 58. Lavostranné zobrazenie chvostových stavcov u dospelého jedinca *Triturus alpestris*, A – 1. chvostový stavec, B – 2. chvostový stavec, C – 3. chvostový stavec, D – 4. chvostový stavec, E – 18. chvostový stavec, F – 21. chvostový stavec (terminálny). Mierka: A, B, C, D = 1 mm; E, F = 0,5 mm.

Ventrálna strana je tvarom hemálneho oblúka odlišná u samice aj u samca (obr. 59A, B). Vidieť, že *arcus hemalis* je u samice širší, tvorený úzkym kosteným oblúkom, zatiaľ čo u samca je užší, tvorený ventrálne širokým kosteným oblúkom, ktorý zasahuje až k hemálnemu oblúku 2. chvostového stavca. Zistené morfológické rozdiely u oboch pohlaví majú pravdepodobne súvis so stavbou a funkciou kloaky.

U 2. chvostového stavca (obr. 58B) sa dĺžka stavca ako aj *processus transversus* markantne zmenšili. *Diapophysis* a *parapophysis* sa nedajú rozlíšiť, sú fragmentované na malé laterálne vybežky (*processus laterales*) pospájané prepážkami. Medzi nimi sú otvory cievy a spinálne nervy. *Foramen transversarium* sa nachádza kraniálne pod malým výbežkom na úrovni predného okraja *arcus hemalis*. Hemálny oblúk je

mohutnejší a svojím kaudálnym okrajom siaha až k hemálnemu oblúku 3. chvostového stavca. Kraniálne, nad predným okrajom hemálneho oblúka sa nachádza na ľavej strane otvor pre vetvy ciev *arteria et vena caudalis*.



Obr. 59. Rozdiely v tvare hemálnych oblúkov 1. chvostového stavca u oboch pohlaví dospelých jedincov *Triturus alpestris*; ventrálny aspekt; A – samica, B – samec. Mierka = 1 mm.

3. chvostový stavec má malý *processus transversus* a je v kolmej polohe k telu stavca. Za ním sa nachádzajú 3 – 4 malé otvory. Na rozdiel od predchádzajúceho stavca vyvinutý mohutnejší hemálny oblúk s vystupujúcim hrebeňom (*processus hemalis*), ktorý pripomína lodný kýl. Kraniálne vybieha *margo ventralis processus hemalis* do malého výbežku, z ktorého pokračuje dorzálne cez *incisura hemalis* na predný okraj *arcus hemalis*. Do spomínaného zarezu zapadá zadný okraj *arcus hemalis secunda vertebra cauda*. Laterálne, na kaudálnej časti hemálneho oblúka, možno vidieť šikmo vystupujúci malý hrebeň (*crista hemalis obliqua*). Kaudálny okraj hemálneho oblúka nepresahuje telo stavca. Kraniálne, na úrovni stredu stavca, možno na ľavej strane vidieť 3 otvory: najhornejší je *foramen transversarium* a pod ním ďalšie dva sú otvory pre vetvy ciev *arteria et vena caudalis*.

4. chvostový stavec je stavcom, podľa ktorého možno určiť morfológiu chvostových stavcov po 18. stavec s rozdielom vo veľkosti, ktorá sa postupne zmenšuje. *Processus transversus* je definitívne rozdelený na 3 malé výbežky (*processus laterales*), ktoré sú pospájané prepážkami a medzi ktorými sú malé jamky. Slúžia pre úpon bočných chvostových svalov. Hemálny oblúk je kolmo na telo stavca a nepresahuje jeho okraje. Má vyvinutý veľký *processus hemalis*. Na *arcus hemalis*, šikmo, dorzokraniálne ventrokaudálnym smerom vystupuje napadný hrebeň *crista hemalis obliqua* na každej strane stavca. Otvory sú ako u predchádzajúceho stavca, rozdiel je v ich veľkosti a tvare.

18. chvostový stavec sa svojou morfológiou líši od predchádzajúcich chvostových stavcov. Telo stavca je dobre vyvinuté, oválne, s kĺbovou hlavicou vpredu a kĺbovou jamkou vzadu. Neurálny aj hemálny oblúk je malý. *Processus spinosus* a *processus hemalis* sú dobre vyvinuté. Prezygapofýzy aj postzygapofýzy sú zmenšené, nepresahujú telo stavca. Na laterálnej strane možno vidieť niekoľko malých výbežkov a jeden otvor (*foramen nutrium*) v prednej časti tela stavca. .

21. chvostový stavec (terminálny stavec) je malý s vyvinutými *arcus neuralis et hemalis* v prednej časti stavca. Telo stavca sa kaudálnym smerom kónicky zužuje, nemá

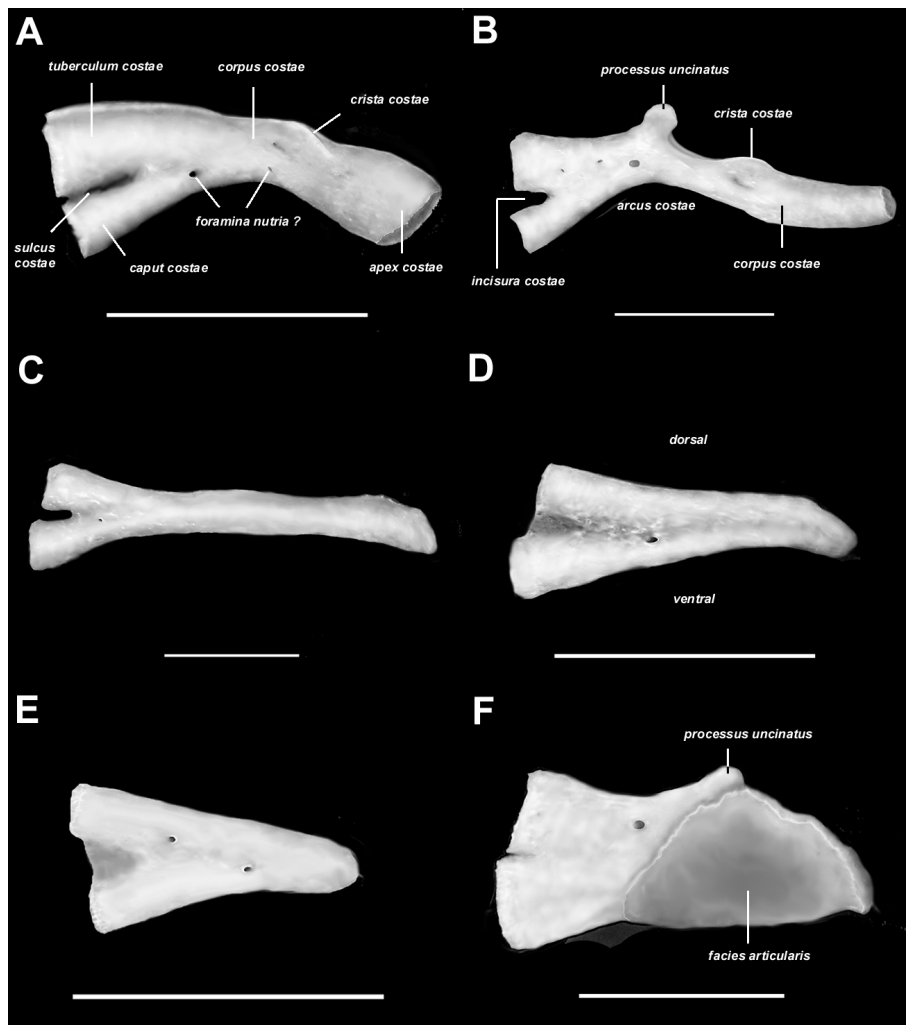
kĺbovú jamku – *fossa vertebrae*. Na laterálnej strane sú dva malé výbežky a dva vyživovacie otvory.

Pri všetkých chvostových stavcoch slúžia laterálne výbežky pre úpon *musculus intervertebralis* a na prvých troch chvostových stavcoch *m. illiocolaudalis* (Francis, 1934; Liem, 1977 ex Duellman & Trueb, 1994).

Costae (obr. 60) – predstavuje 12 párových tyčinkovitých kostí, oblúkovo ohnutých, ktoré sa nachádzajú na všetkých hrudných stavcoch. Väčšinou sa vyskytujú v tvare „Y“ a v menšom počte v tvare „X“ s jednou nožičkou krátkou. Posledný 13. pár sú morfológicky zmenené rebrá, ktoré sú prispôbené na spojenie s panvou, konkrétne s párovou *os illium*.

Každé rebro (*costa*) sa skladá z kosteného rebra – *os costale* a z malej chrupky – *cartilago costalis*, ktorá sa pripája na voľný koniec *os costale*. Chrupka pravdepodobne vekom osifikuje. Rebrá sú ukončené voľne v svalovine, nespájajú sa so *sternum* ako je tomu u vyšších vertebrát.

Na *os costale* možno rozlíšiť kĺbovú časť (*pars articularis costae*) a telo stavca (*corpus costae*).



Obr. 60. Zobrazenie typov rebier u dospelého jedinca *Triturus alpestris*; laterálny aspekt, ľavá strana; A – rebro 1. hrudného stavca, B – rebro na 2. až 4. hrudnom stavci, C – rebro na 5. až 9. hrudnom stavci, D – rebro na 10. hrudnom stavci, E – rebro na 11. a 12. hrudnom stavci, F – rebro 1. krížového stavca. Mierka = 1 mm.

Kĺbová časť sa rozdeľuje na dorzálnu a ventrálnu. Dorzálnu predstavuje hrboľček (*tuberculum costae*) spájajúci sa s *diapophysis* stavca a ventrálnu predstavuje hlava rebra (*caput costae*), ktorá sa pripája na *parapophysis* stavca. So stavcom sa spájajú svojimi kĺbovými plochami – *facies articularis tuberculi et capitis costae*. Obe spomínané časti *pars articularis costae* môžu byť spojené pozdĺž, čím vznikne medzi nimi žliabok (*sulcus costae*) alebo sú oddelené zárezom (*incisura costae*) a sú spojené pomocou *collum costae*.

Vlastné telo stavca predstavuje oblá tyčinka, mierne kranio-kaudálne sploštená. Na dorzálnom okraji možno rozlíšiť hákovitý výbežok (*processus uncinatus*), ktorý je podľa Remaneho (1936) pozostatkom kratšieho horného rebra, ktoré sa spája v strede s dlhším dolným rebrom.

Rebro 1. hrudného stavca (obr. 60A) je oblúkovitá krátka tyčinka kranio-kaudálne sploštená. *Tuberculum costae* je väčšie ako *caput costae*. Obe časti sa spájajú v *sulcus costae*. V strede na dorzálnom okraji rebra vystupuje hrebeň (*crista costae*), na ktorý sa pripája *musculus thoraciscapularis* (Francis, 1934). Pod týmto hrebeňom, v mieste ohybu rebra sa nachádzajú malé otvory (*foramina nutria*). Pravdepodobne ide o vyživovacie otvory. Distálny koniec – *apex costae* je široký, oblý a plochý. Dĺžka rebra je 1,5 mm.

Rebrá 2., 3. a 4. hrudného stavca (obr. 60B) sú oblúkovité tenké tyčinky kranio-kaudálne sploštené. *Tuberculum costae* je väčšie ako *caput costae*. Obe časti sú oddelené zárezom – *incisura costae*. Rebrá tohto typu sa vyznačujú svojim typickým výbežkom (*processus uncinatus*) na dorzálnnej strane, ktorý sa nachádza presne nad vrcholom rebrového oblúka. Pod výbežkom sa nachádza 1 – 2 otvory. Ďalej laterálne od spomínaného výbežku vystupuje, podobne ako u predchádzajúceho rebra, *crista costae*. Telo rebra je zakončené tenkým *apex costae*. Dĺžka rebra je 2,5 mm.

Rebrá 5. – 9. hrudného stavca (obr. 60C) je najpočetnejší typ rebra, u dospelého jedinca sa vyskytuje v šiestich pároch. Rebro tvorí krátka *pars articularis costae* a dlhé *corpus costae*. Jedná sa o rovnú až mierne ohnutú tyčinkovitú kosť bez výbežkov. *Tuberculum costae* je rovnako veľké ako *caput costae* a sú oddelené krátkou *incisura costae*. Dĺžka rebra je 3 mm.

Rebro 10. hrudného stavca (obr. 60D) je skrátenejší typ predchádzajúceho rebra, ktorého *tuberculum costae* je približne rovnaké ako *caput costae* a sú navzájom spojené tenkou prepážkou. Telo rebra je bez výbežkov. *Apex costae* sa mierne ohýba ventrálnej smerom. Na ventrálnej časti v strede tela rebra sa nachádza jeden otvor. Dĺžka rebra je 1,5 – 1,8 mm.

Rebrá 11. a 12. hrudného stavca (obr. 60E) sú rebrá tvarovo odlišné od predchádzajúcich rebier. *Tuberculum costae* je približne rovnaké ako *caput costae* a sú, podobne ako v predchádzajúcom prípade, navzájom spojené tenkou prepážkou. Telo u 11. rebra je veľmi krátke, bez výbežkov o dĺžke 0,9 mm. Rebro 12. hrudného stavca sa podobá predošlému rebro, avšak nemá vyvinuté telo. Prítomné sú dva otvory. Dĺžka stavca je 0,6 mm.

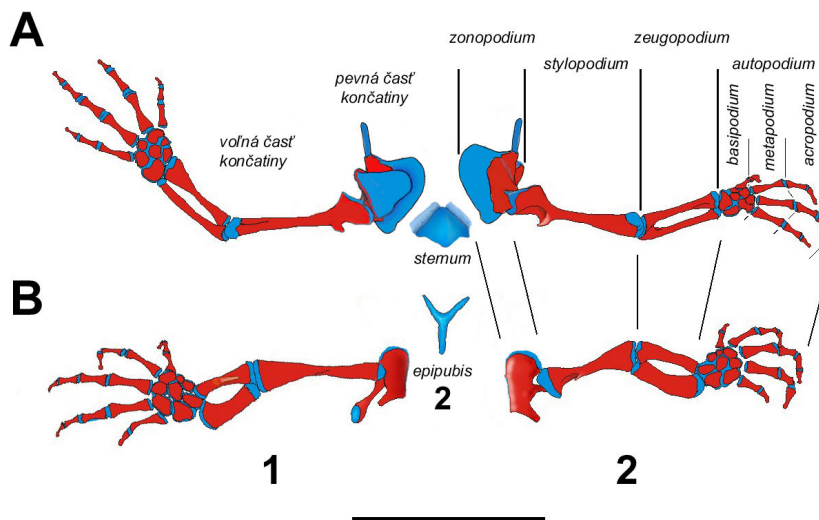
Rebro 1. krížového stavca (obr. 60F) je značne odlišné od ostatných stavcov, najmä svojím telom, ktorého najväčšiu časť tvorí kĺbová jamka (*fovea articularis*) na laterálnej strane. *Tuberculum costae* je približne rovnaké ako *caput costae* spojené podobne ako prvé rebro v *sulcus costae*. Obe časti sú masívnejšie. Na dorzálnom okraji sa môže vyskytovať krátky *processus uncinatus*, ktorý môže byť vyvinutý iba na jednej strane. Pred výbežkom je prítomný jeden otvor. Dĺžka rebra je 2 mm.

Podľa morfológie ako aj podľa topografie je možné rozlišovať 4 typy rebier:

1. **typ** – rebrá pletencov, ktoré sú s nimi spojené prostredníctvom svalu alebo kĺbu. Sú to rebrá stredne dlhé, s krátkym masívnym telom kranio-kaudálne splošteným. Môžu mať vyvinuté buď *crista costae* alebo *processus uncinatus*, ktorý môže byť rôzne veľký. U *Triturus alpestris* sa jedná sa o 1. a 13. rebro (obr. 60A, F).
2. **typ** – hrudníkové rebrá v tvare „X“, pre ktoré je typickým znakom vyvinuté aj *processus uncinatus* aj *crista costae*. Sú to dlhé oblé rebrá s úzkym telom, mierne kranio-kaudálne splošteným. U *Triturus alpestris* sú to 2., 3. a 4. rebro (obr. 60B).
3. **typ** – hrudníkové rebrá v tvare „Y“, ktoré sú rovné až mierne ohnuté bez *processus uncinatus*. *Crista costae* môže byť mierne vyvinutá na dorzálnej strane tela stavca. Sú to dlhé rebrá, s úzkym dlhým telom. U *Triturus alpestris* sú to 5., 6., 7., 8. a 9. rebro.
4. **typ** – brušné rebrá, sú rovné krátke rebrá bez *processus uncinatus* aj *crista costae*. Telo rebra je raz také veľké ako *pars articularis costae*, alebo úplne chýba. U *Triturus alpestris* sa jedná o 10., 11. a 12. rebro.

4.1.1.2 Skeleton appendiculare

Dospelý jedinec *Triturus alpestris* má dva páry končatín, ktorých kostru možno rozdeliť na dva celky: pevná časť – kostra pletencov *skeleton cingula* a voľná časť – kostra voľných končatín (*skeleton membra libera*). Z uvedeného vyplýva, že upevnenie končatiny na tele je zabezpečené pevnou časťou – pletencom, ktoré tvorí tzv. *zonopodium* (Popesko, 1992) a voľná časť predstavuje vlastnú končatinu. Táto začína prvým článkom – *stylopodium*, za ním nasleduje druhý článok – *zeugopodium* a tretí článok tvorí *autopodium*, ktoré je rozdelené na *basipodium*, *metapodium* a *acropodium* (Špinar, 1984; Popesko, 1992; Kardong, 1998)(obr. 61). Podľa Kenta a Millera (1997) tvoria voľnú končatinu tetrapód tieto segmenty: *propodium*, *epipodium* a tretí už spomínané *autopodium*.



Obr. 61. Zobrazenie končatín, sternu a epipubisu u dospelého jedinca *Triturus alpestris*; A – predná končatina, B – zadná končatina; 1 – dorzálny aspekt, 2 – ventrálny aspekt. Mierka = 1 cm.

Kosti hrudníkovej končatiny (*ossa membri thoracici*)

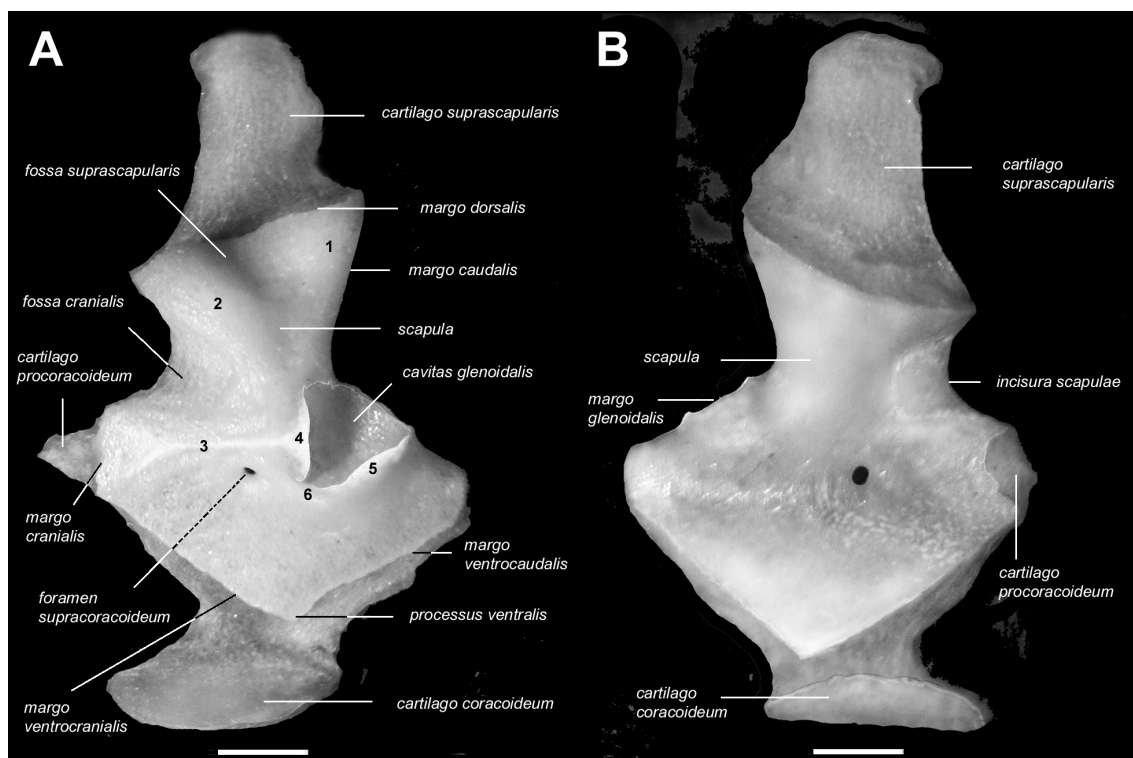
Pevná časť - pletenec

Pletenec hrudníkovej končatiny (*cingulum membri thoracici*) je tvorený kostenou časťou, ktorú tvorí samotná *scapula*. K nej sa pripájajú ďalšie chrupkovité časti, kam patrí *suprascapula*, *coracoid* a *procoracoid*.

Scapula – lopatka (obr. 61) je párová plochá kosť, nepravidelného päťuholníkovitého tvaru, vznikajúca enchondrálné. Je to jediná kostená štruktúra pletenca, na ktorej možno topograficky rozlíšiť tri časti: *pars dorsalis* (*scapularis*), *pars ventralis* (*coracoidalis*) a *pars cranialis* (*procoracoidalis*).

Laterálna plocha (*facies lateralis* – obr. 62A) je členitá a konvexná. Pri *margo caudalis*, približne v strede, sa na jej strane nachádza kĺbová jamka (*cavitas glenoidalis*). *Pars scapularis* je v strede konkávna, vytvára jamu *fossa suprascapularis*. Po stranách vystupuje do dvoch kopcov (*cumulus cranialis et caudalis*), ktoré sa ventrálne zužujú a spájajú nad kĺbovou jamkou v tzv. krčku – *collum scapulae*. Dorzálne lemuje túto časť *margo dorsalis*, ku ktorému sa pripája chrupkovitá časť pletenca *cartilago suprascapularis*. *Cumulus cranialis* je spojené s *pars procoracoidalis* pomocou tenkej platničky, ktorá z laterálnej strany tvorí jamu – *fossa cranialis*.

Na laterálnu stranu *pars scapularis ossis scapulae* sa pripája *musculus dorsohumeralis* (seu *latissimus dorsi sensu Funk, 1827*), na jednej strane a na druhej strane sa upína na *humerus* (Francis, 1934; Duellman & Trueb, 1994)¹⁶.



Obr. 62. Pletenec prednej končatiny dospelého jedinca *Triturus alpestris*; A – laterálny aspekt, B – mediálny aspekt; 1 – *cumulus caudalis*, 2 – *cumulus cranialis*, 3 – *crista scapulae*, 4 – *processus supraglenoidalis*, 5 – *processus coronoideus*, 6 – *incisura glenoidalis*. Mierka = 1 mm.

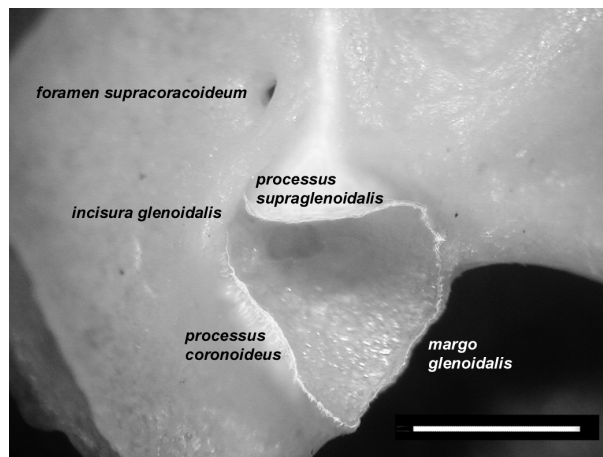
¹⁶ Úpony svalov neboli sledované z technických príčin. Údaje boli prebrané z prác Francis (1934) a Duellman & Trueb (1994). Je potrebné urobiť revíziu nakoľko v literatúre sú určité rozdiely.

Na úrovni *cavitas glenoidalis* prebieha kraniálnym smerom úzky hrebeň (*crista scapulae* seu *spina scapulae* sensu Nauck, 1938). Hrebeň vybieha nad kĺbovou jamkou do *processus supraglenoidalis*. Ventrokraniálne od spomínaného výbežku lemuje okraj kĺbovej jamky *processus coracoideus*. Obidva výbežky sú oddelené zárezom (*incisura glenoidalis*), do ktorého zapadá *crista ventralis humeri*. Pod hrebeňom sa v strede nachádza *foramen supracoracoideum*, cez ktorý prechádzajú spoločne nerv aj cievy (*nervus supracoracoideus*, *arteria et vena supracoracoidea* sensu Francis, 1934).

Kraniálne v úrovni hrebeňa lopatky sa pripája na *margo cranialis* úzka chrupka – *cartilago procoracoideum*, na ktorú sa upína *musculus cucularis* (Francis, 1934).

Ventrálne pod *crista scapulae* je *pars coracoideum* najširšia časť lopatky, trojuholníkovitého tvaru. Povrch je rovný bez hrbolčiekov a jamiek. Okraje *margo ventrocranialis* et *ventrocaudalis* sa spájajú ventrálne vo výbežku *processus ventralis*. Na okraje sa prichytáva chrupkovitá časť pletenca – *cartilago coracoideum*.

Mediálna plocha (*facies medialis* – obr. 62B) je konkávna s hladkým povrchom. V strede, v mieste ohybu lopatky sa nachádza vyššie spomínaný otvor (*foramen supracoracoideum*). Kaudálny okraj pri prechode na širokú časť lopatky (*pars coracoideum*) tvorí *margo glenoidalis*. Za ním pokračuje oblúkovito na *margo ventrocaudalis*, cez *processus ventralis* prechádza ako *margo ventrocranialis* na *margo cranialis*. Dorzálny okraj (*margo dorsalis pars scapularis*) vytvára plochu v tvare „B“, na ktorú sa upína *cartilago suprascapularis*.

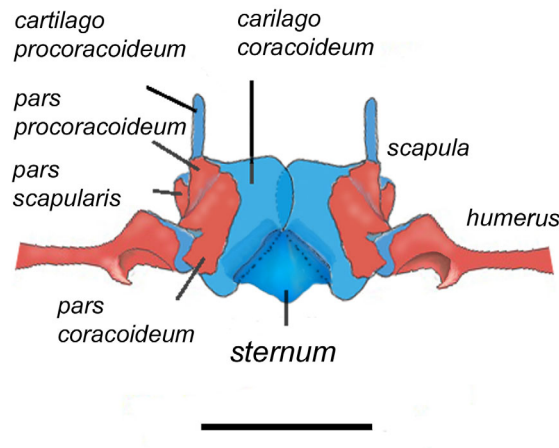


Obr. 63. Detailné zobrazenie *cavitas glenoidalis* pletenca prednej končatiny dospelého jedinca *Triturus alpestris*. Kaudolaterálny aspekt. Mierka = 1 mm.

***Cartilago suprascapularis* (obr. 60, 61)** je podľa Parkera (1868 ex Nauck, 1938) označovaná spolu s kostenou časťou - *pars scapularis* ako *scapula*. Je to chrupka obdĺžnikovitého tvaru z laterálnej strany konvexná a z mediálnej konkávna. Na *facies lateralis* sa upínajú *musculus thoracoscapularis*, a *m. opercularis*, ventrálnym okrajom sa upína na dorzálny okraj lopatky. Dorzálny okraj je voľný a smeruje k stavcom.

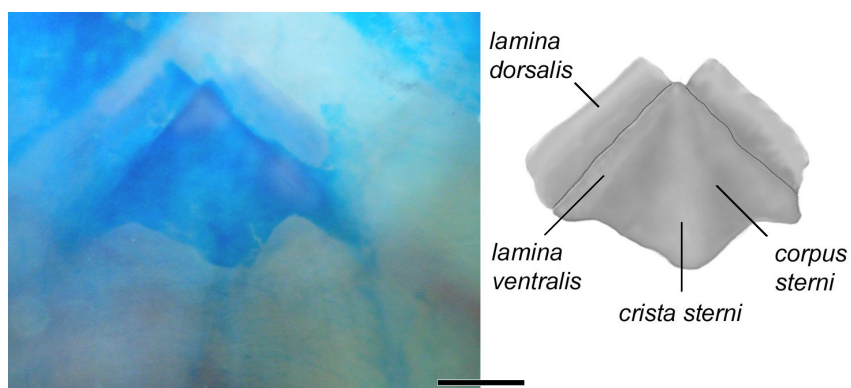
***Cartilago procoracoideum* (obr. 60, 61)** bola staršími autormi označovaná ako *clavicula*, *acromion*, dokonca spolu s korakoidom boli označené za *sternum*. Ako *procoracoid* ju prvý označil Gegenbaur (1865). Je to najtenšia chrupka lopatkového pletenca, ktorá sa svojím kaudálnym okrajom (bázou) pripája na okraj *margo cranialis pars procoracoidalis ossis scapulae*. Na chrupku sa upína *musculus cucullaris*, *m. subscapularis* a *m. procoracohumeralis*.

Cartilago coracoideum (obr. 61, 62) je najväčšia chrupkovitá časť pletenca. Má oválny tvar s mierne kranioventrálne smerujúcim vrcholom. Chrupkovité korakoidy oboch predných končatín sa svojimi vrcholmi navzájom prekrývajú a dlhším, kaudálnym okrajom artikulujú s trojuholníkovou chrupkou – *sternum* (obr. 64).



Obr. 64. Zobrazenie polohy pletencov predných končatín a sterna u dospelého jedinca *Triturus alpestris*. Ventrálny aspekt. Mierka = 5 mm.

Sternum – hrudná chrupka (obr. 65, 66) je jednoduchá chrupkovitá platnička trojuholníkovitého tvaru (u *Salamandra salamandra* Francis, 1934) s kaudálne v mediálnej rovine vyčnievajúcou stopkou. Na rozdiel od predchádzajúceho autora má sternum u dospelého jedinca *T. alpestris*, podľa tvaru stopky, kosoštvorcový tvar (Parker, 1868 ex Remane, 1936), čo predstavuje telo sterna (*corpus sterni*). Jeho ventrálna plocha je mierne konvexná v strede s malým hrebeňom – *crista sterni*.

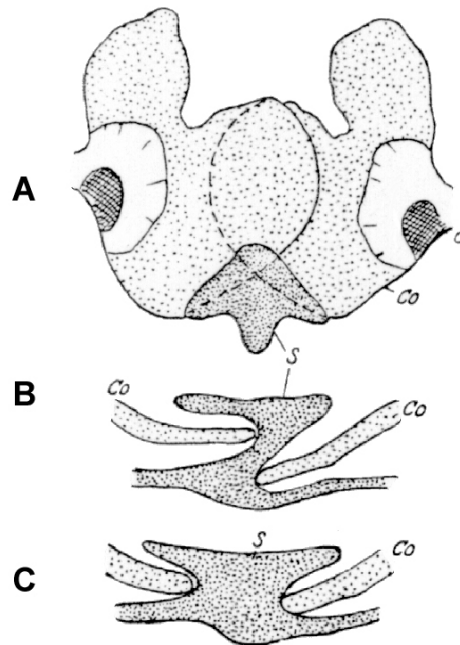


Obr. 65. Vľavo je zobrazenie sterna u dospelého jedinca *Triturus alpestris* po zafarbení alcianovou modrou a vpravo je grafická rekonštrukcia sterna. Ventrálny aspekt. Mierka = 1 mm.

Anterolaterálne okraje sterna sa na oboch stranách jeho tela rozdeľujú do dvoch okrajov – dorzálny a ventrálny, ktoré ohraničujú rovnomenné lamely – *laminae sterni dorsales et ventrales* (obr. 65). Sú to podlhovasté chrupkovité doštičky, resp. lamely, medzi ktorými vzniká žľab (*sulcus sterni*) pre *cartilago coracoideum*. Korakoidy svojím dlhším okrajom zapadajú do spomínaných žľabov. Spojené sú pomocou spojovacieho tkaniva (Duellman & Trueb, 1994), čím je ventrálna časť pletenca prednej končatiny fixovaná.

Chrupkovité časti lopatkového pletenca – korakoidy a sternum pravdepodobne navzájom artikulujú rovnako, ako to u druhu *Salamandra atra* opísal a zobrazil Engler (1929) (obr. 66).

Pôvod sternu nie je doteraz jasný. Túto medzeru sa snažia objasniť 3 teórie – kostálna, korakoidná a autogénna (Remane, 1936; Devillers, 1954), z ktorých najpravdepodobnejšia je tretia (viď kapitolu 2. Literárny prehľad).



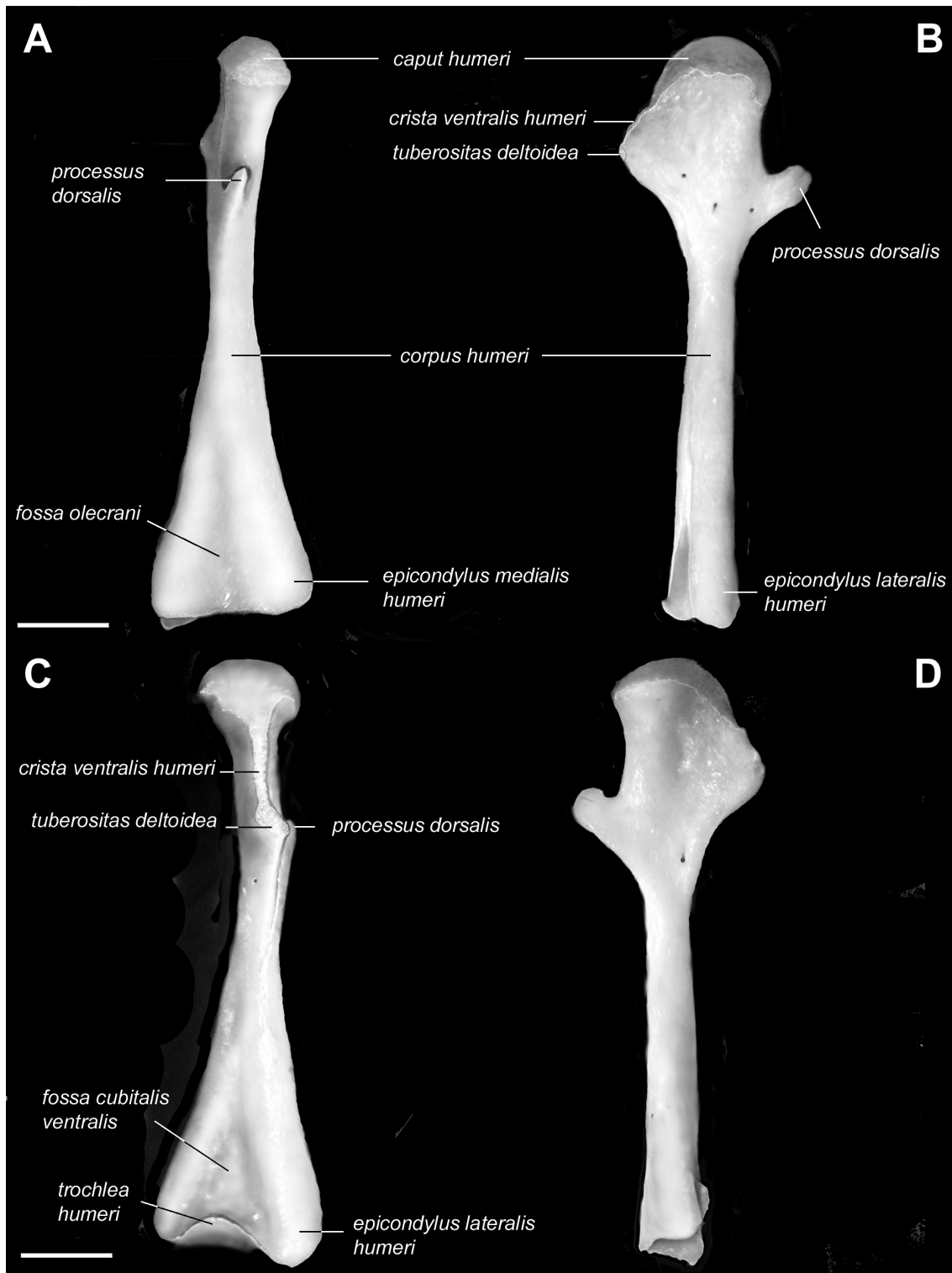
Obr. 66. Artikulácia korakoidov medzi sebou a so sternom u *Salamandra atra* podľa Englera (1929 ex Remane, 1936). A- ventrálny aspekt, B a C – priečný rez, C – *cavitas glenoidalis*, Co – *coracoideum*, S - *sternum*.

Voľná časť – vlastná končatina

Voľná časť prednej končatiny (*membrum liberum*) je tvorená 23 kosťami, ktoré sú podľa NAV (Popesko, 1974, 1992) rozdelené do troch častí:

- ❖ *skeleton brachii* – ramenná kosť (*humerus*),
- ❖ *skeleton antebrachii* – vretenná kosť (*radius*) a lakt'ová kosť (*ulna*),
- ❖ *skeleton manus* – zápästné kosti (*ossa carpi*), záprstné kosti (*ossa metacarpalia*) a kosti prstov (*ossa digitorum manus*). Predná končatina má 4 prsty (prstový vzorec je 2-2-3-2).

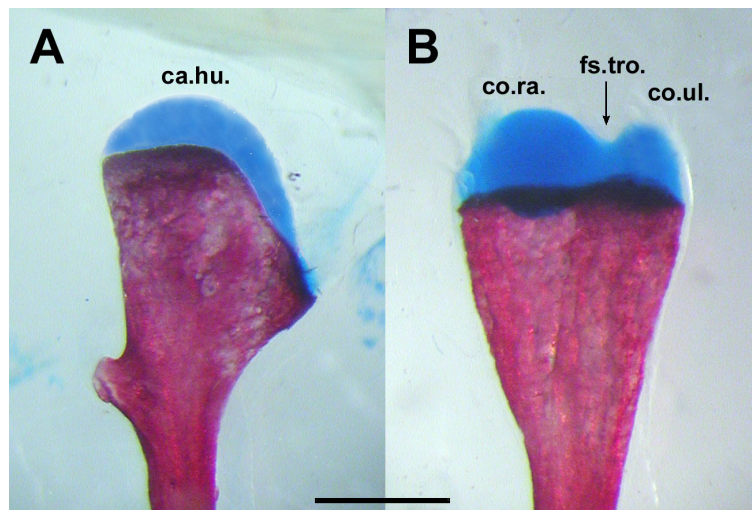
Humerus – ramenná kosť (obr. 67, 68) je dlhá rúrová párová kosť, ktorá spája distálnu časť končatiny s lopatkou (*scapula*). S lopatkou artikuluje pomocou proximálnej epifýzy vytvárajúcu pologul'ovitú hlavicu (*caput humeri* – obr. 68A) a s kosťami predlaktia artikuluje distálnou epifýzou tvoriacu dve kĺbové hlavice – *condylus radialis* (väčší) a *condylus ulnaris* (menší). Obe chrupkovité hlavice sú od seba oddelené priehlbínou – *fossa trochlearis* (obr. 68B). Oba konce ramennej kosti sú sploštené. Proximálny koniec je sploštený kraniokaudálne a distálny dorzoventrálne.



Obr. 67. Pravá ramenná kosť dospelého jedinca *Triturus alpestris*, A – dorzálny, B – kaudálny, C – ventrálny, D – kraniálny aspekt. Mierka = 5 mm.

Na dorzálnnej strane sa pod kĺbovou hlavicou nachádza hákovitý výbežok – *processus dorsalis* (*crista dorsalis humeri* Francis, 1934), ktorého vrchol smeruje dorzálnne ku *caput humeri*. U niektorých jedincov môže výbežok smerovať kolmo na os ramennej kosti (porovnaj obr. 67 a 68A). *Corpus humeri* je na dorzálnnej strane hladké. Distálne sa rozširuje do širokých kĺbových plôch (podhrbolie) – *epicondylus medialis et lateralis*, z ktorých prvé je väčšie ako druhé. Na *epicondylus medialis* sa nachádza

vyššie spomínaný *condylus radialis*, ktorý je guľovitý a vytvára 2/3 kĺbovej plochy. Na *epicondylus lateralis* sa nachádza poloeliptický *condylus ulnaris*. Medzi epikondylami sa nachádza plytká priehlbina (*fossa olecrani*) pre *processus olecrani ossis ulnare*.



Obr. 68. Detailné zobrazenie kĺbových hlavic ramennej kosti u dospelého jedinca *Triturus alpestris*, A - proximálna epifýza, B - distálna epifýza; ca.hu. - *caput humeri*, co.ra. - *condylus radialis*, co.ul. - *condylus ulnaris*, fs.tro. - *fossa trochlearis*. Mierka = 5 mm.

Na ventrálnej strane sa od *caput humeri* ťahá hrebeň - *crista ventralis humeri*, ktorý je na svojom vrchu hrboľatý. Hrebeň sa na svojom vrchole mierne stáča a rozširuje. Tu sa nachádza hrubá drsnatina (*tuberositas deltoidea sensu Popesko, 1974*) slúžiaca pre úpon svalu *musculus dorsalis scapulae (m. deltoideus sensu Duellmana & Trueb, 1994)*. Za drsnatinou hrebeň klesá a stráca sa na ventrálnej strane tela ramennej kosti. Na distálnom konci, medzi epikondylami možno pozorovať hlbokú jamu (*fossa cubitalis ventralis*), do ktorej zapadá pri flexii predlaktia proximálny koniec vretennej kosti (*radius*).

V okolí pod *crista ventralis humeri* a *processus dorsalis* sa nachádzajú na každej strane malé otvory pre vstup a výstup nervov a ciev. Najväčší počet je na kaudálnej strane (3 otvory).

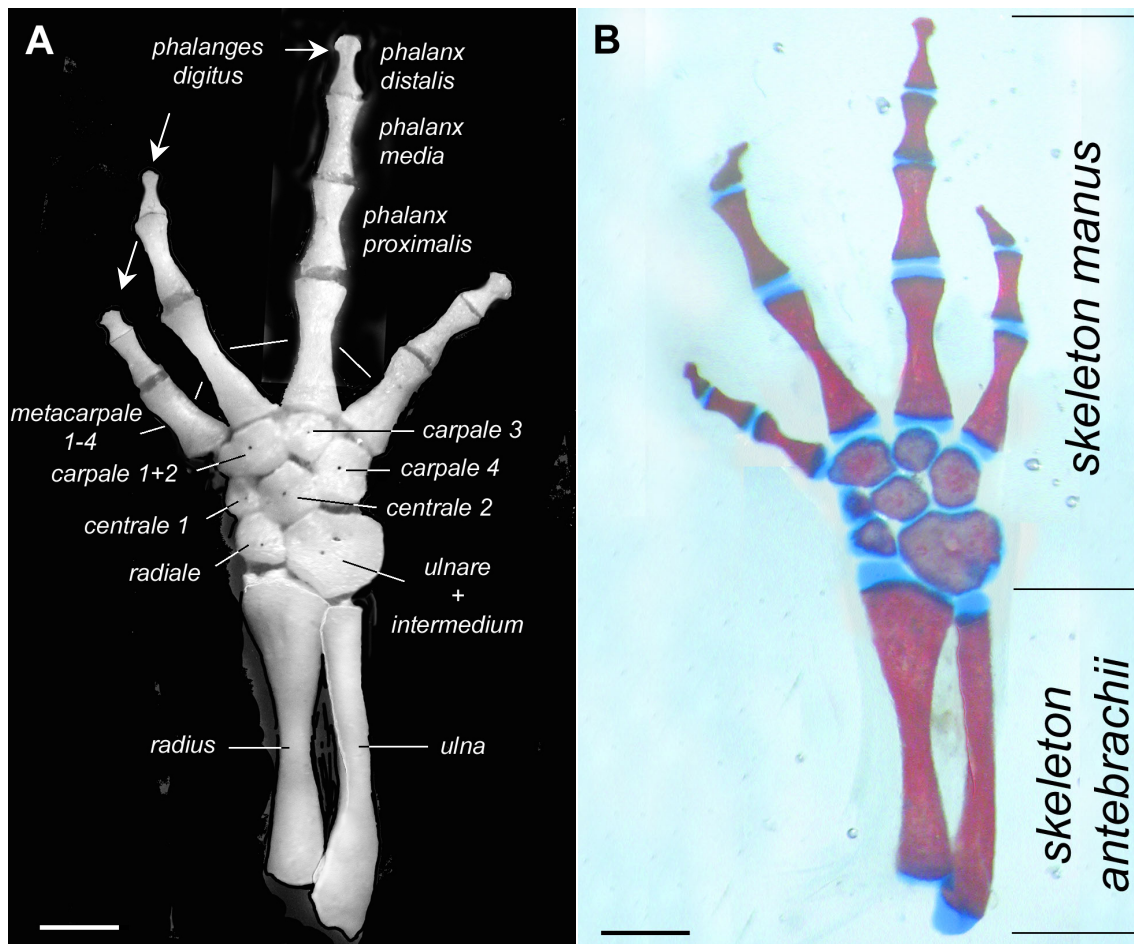
Radius - vretenná kosť (obr. 69, 70) je nosnou kosťou predlaktia. Je to dlhá rúrovitá kosť jednoduchej morfológie s plochými epifýzami. Proximálna epifýza je ukončená kĺbovou jamkou - *fovea capitis*, ktorá dosadá na *condylus radialis* ramennej kosti. Distálna epifýza je širšia ako proximálna a je ukončená chrupkovou hlavicou, ktorá zaberá približne polovicu kĺbovej plochy. Artikuluje s malou zápästnou kostičkou *radiale*. Ďalšia polovica má kĺbovú jamku, do ktorej dosadá svojou stranou zápästná kostička (*ulnare+intermedium*), ktorá vznikla zrastením týchto dvoch kostí (Francis, 1934). Telo vretennej kosti je na priereze väčšinou polkruhovitý, môže však byť až trojuholníkovitý, dorzálny zaoblený. Na ventrálnej strane sa nachádza hrebeň - *crista ventralis radii*.

Ulna - lakt'ová kosť (obr. 69, 70) je tenká, kraniálne konkávna, tyčinkovitá kosť, ktorá spolu s vretennou kosťou tvorí predlaktie. Kraniálnou plochou sa pomocou svojich epifýz prikladá ku kaudálnej ploche epifýz vretennej kosti (obr. 69). Kosti spolu artikulujú pomocou *cirkumferencia articularis*. Proximálna epifýza spolu s proximálnou

epifýzou vretennej kosti a distálnou epifýzou ramennej kosti tvoria lakt'ový kĺb (obr. 70). Obe kosti predlaktia sa kĺbovito spájajú s *condylus radialis* (obr. 70B), pričom lakt'ová kosť zapadá do *fossa trochlearis* a artikuluje aj s menším *condylus ulnaris* (obr. 70A). *Cartilago articularis epiphysis distalis ossis ulnaris* vybieha na kaudálnej strane do chrupkovitého výbežku (*olecranon* seu *processus olecranis* sensu Francis, 1934), ktorý pri extenzii zapadá do *fossa olecrani humeri*, čím je vystretie končatiny v lakt'ovom kĺbe limitované.

Distálna epifýza lakt'ovej kosti je tvorená chrupkovitou kĺbovou hlavicou (*caput ulnae*), ktorá artikuluje s najväčšou zápästnou kosťou (*ulnare+intermedium*).

Na dorzálnej aj ventrálnej strane *corpus ulnae* sa od distálnej epifýzy ťahajú hrebne – *crista dorsalis et ventralis ulnae*, ktoré sa postupne strácajú v strede kosti. Hrebne pravdepodobne slúžia na úpon svalov ohýbajúcich a napriamujúcich prsty.



Obr. 69. Dolná časť pravej končatiny u dospelého jedinca *Triturus alpestris*; A – suchá kostra (samica), B – zafarbená kostra (samec); dorzálny aspekt. Mierka = 1 mm.

Ossa carpi – zápästné kosti (obr. 69) je súbor malých kostí rôznych tvarov, ktoré sú usporiadané v troch radoch.

1. rad – proximálny (ordo proximalis) má v dospelom štádiu 2 kosti:

Os carpi radiale (radiale) – vretenná zápästná kosť nepravidelného tvaru (oválny, trojuholníkovitý), dorzoventrálne sploštená. Proximálne sa kĺbi s vretennou kosťou, kaudálne s najväčšou zápästnou zloženou kosťou (*os carpi intermedioulnare*) a distálne s dvomi centrálnymi zápästnými kosťami (*ossa carpi centralia 1 a 2*). Na dorzálnej strane je jeden malý otvor.

Os carpi intermedioulnare (intermedioulnare) – najväčšia zápästná kosť, ktorá vznikla zrastením dvoch zápästných kostí proximálneho radu – *os carpi intermedium* a *os carpi ulnare*. Kosť je dorzoventrálne sploštená srdcovitého tvaru. Proximálne artikuluje s lakt'ovou a vretennou kosťou, kraniálne s *os carpi radiale* a distálne s *os carpi centrale 2* a *os carpale quartum*. Na dorzálnej strane sa nachádzajú dva otvory (väčší a menší).

2. rad – mediálny (*ordo medialis*) tvoria ho taktiež dve kosti:

Os centrale primum (centrale 1) – najmenšia zápästná kosť, ktorá sa proximálne kĺbi s *os carpi radiale*, kaudálne s *os centrale secundum* a distálne s *os carpale compositum*. Na dorzálnej strane sa nachádza jeden otvor.

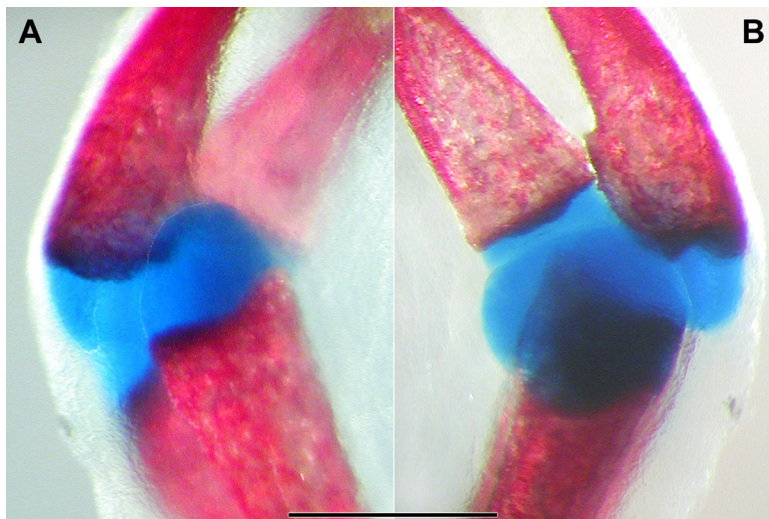
Os centrale secundum (centrale 2) – pomerne veľká kosť, dorzoventrálne sploštená nepravidelného tvaru. Nachádza sa presne v strede zápästia. Proximálne sa kĺbi s oboma kosťami proximálneho radu (*radiale* a *intermedioulnare*). Kaudálne artikuluje s *os carpale quartum*, distálne s *os carpale tertium* a *os carpale compositum*. Na dorzálnej strane je jeden otvor.

3. rad – distálny (*ordo distalis*) obsahuje 3 zápästné kosti:

Os carpale compositum (compositum, carpale 1+2) – podlhovastá kosť nepravidelného tvaru dorzoventrálne sploštená. Vzniká zrastením dvoch zápästných kostí *os carpale primum (carpale 1)* a *os carpale secundum (carpale 2)*. Proximálne sa kĺbi s *os centrale primum et secundum*. Kaudálne artikuluje s *os carpale tertium* a distálne je to *os metacarpale primum et secundum*. Jeden otvor sa nachádza na dorzálnej strane.

Os carpale tertium (carpale 3) – približne trojuholníkovitá až okrúhla kosť dorzoventrálne sploštená. Je najmenšou kosťou distálneho radu. Proximálne sa kĺbi s *os centrale secundum*, kaudálne s *os carpale quartum*, kraniálne s *os carpale compositum*. Distálne artikuluje s záprstnou kosťou najdlhšieho prsta – *os metacarpale tertium*. Otvor nebol zistený.

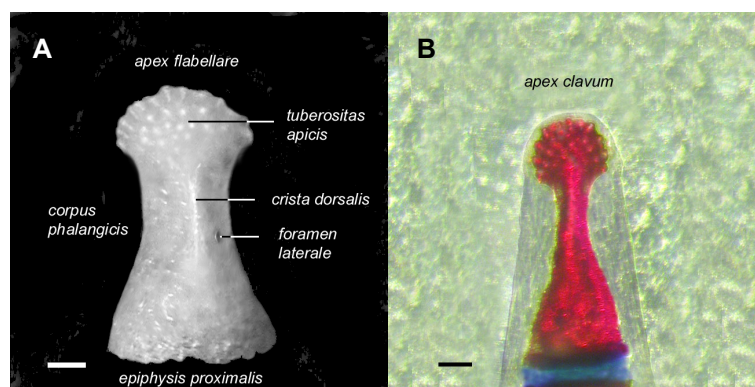
Os carpale quartum (carpale 4) – päťuholníkovitá až okrúhla kosť dorzoventrálne sploštená. Proximálne sa kĺbi s *intermedioulnare*, kraniálne s *centrale 2* a *carpale 3*. Distálne artikuluje s *os metacarpale quartum*. Na dorzálnej strane je jeden otvor.



Obr. 70. Detailné zobrazenie lakt'ového kĺbu pravej končatiny u dospelého jedinca *Triturus alpestris*; A – kaudálna strana, B – kraniálna strana. Mierka = 1 mm.

Ossa metacarpi – záprstné kosti (obr. 69) sú štyri rúrovité kosti nerovnakej veľkosti. Pomocou svojich epifýz sprostredkujú spojenie prstov, konkrétne ich proximálnych článkov, so zápästnými kosťami. Dorzálna strana je hladká konvexná, ventrálna je rovná až konkávna.

Ossa digitorum manus – kosti prstov prednej končatiny (obr. 69) počet prstov prednej končatiny je 4. Každý prst tvoria články – *phalanges* (*phalanx proximalis*, *phalanx media* a *phalanx distalis*), ktoré majú piškótvý tvar s rovnými epifýzami. Výnimku tvorí posledný článok – *phalanx distalis*, ktorého voľný koniec (*apex phalangis*) sa u samici rozširuje do poloblúka v tvare vejára – *apex flabellare* (obr. 71A). U samca (obr. 71B) je voľný koniec *phalanx distalis* vybieha do okrúhleho kyjakovitého tvaru – *apex clavum*. Na dorzálnnej strane tela článku sa u oboch pohlaví nachádza malý hrebeň (*crista dorsalis*) a pod ním otvor *foramen laterale*.



Obr. 71. Dorzálny pohľad na posledný článok prsta pravej prednej končatiny u dospelého jedinca *Triturus alpestris*; A – samica, B – samec. Mierka = 0,1 mm.

Kosti panvovej končatiny (*ossa membri pelvini*)

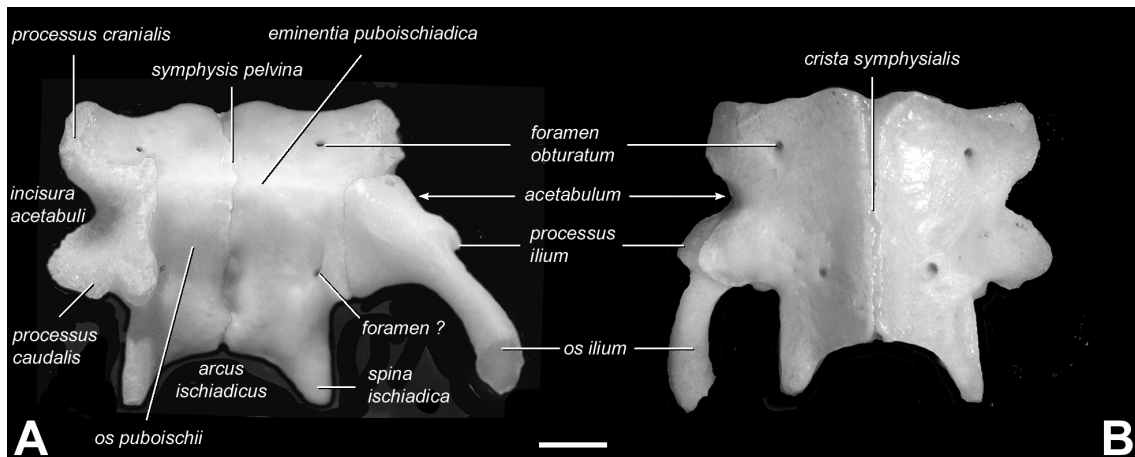
Pevná časť - pletenec

Pletenec panvovej končatiny (*cingulum membri pelvini*) je pevnejšia štruktúra ako pletenec lopatky (Francis, 1934). U samice *T. alpestris* je tvorený párovou tyčinkovou bedrovou kosťou (*os ilium*), ďalej párovými plochými kosťami a to lonovou (*os pubis*) a sedacou kosťou (*os ischii*), ktoré spolu splývajú do jednej *os puboischii* (obr. 72). Avšak iný stav bol zistený u samca, u ktorého bola lonová časť chrupkovitá (*cartilago pubica*, obr. 73). Starší autori označili ventrálnu časť panvy ako *pubo-ischium*, ktoré pozostáva z väčšej kostenej časti – *pars ischiadica* a z menšej chrupkovitej časti – *pars pubica* (Nauck, 1938).

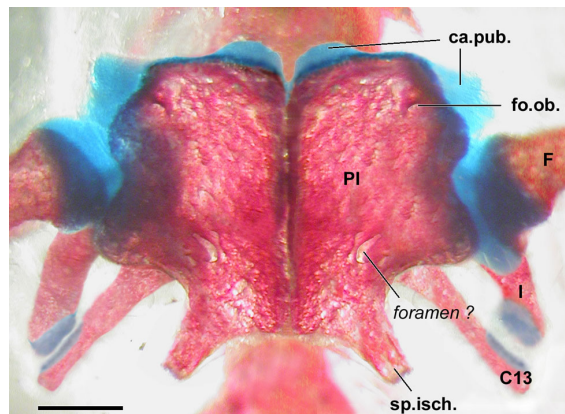
Podľa stavu osifikácie panvového pletenca u samca sa dá predpokladať, že osifikácia lonovej časti závisí od veku jedinca. Avšak túto domnienku resp. predpoklad nebolo možné pre nedostatok dospelých jedincov potvrdiť. Ostáva teda otázkou – jedná sa o trvalý rozdiel medzi pohlaviami, alebo je skutočne osifikácia lonovej časti panvového pletenca závislá od veku? Na túto otázku by dalo čiastočnú odpoveď zistenie veku skúmaných jedincov, čo by bolo už nad rámec výskumnej témy.

Párová *os puboischii* sa spája v mediálnej rovine chrupkovou sponou (*symphysis pelvina*), ktorá vekom osifikuje. Všetky časti panvového pletenca spolu s krížovými stavcami ohraničujú tzv. panvovú dutinu (*cavum pelvis*), ktorá je otvorená dvomi

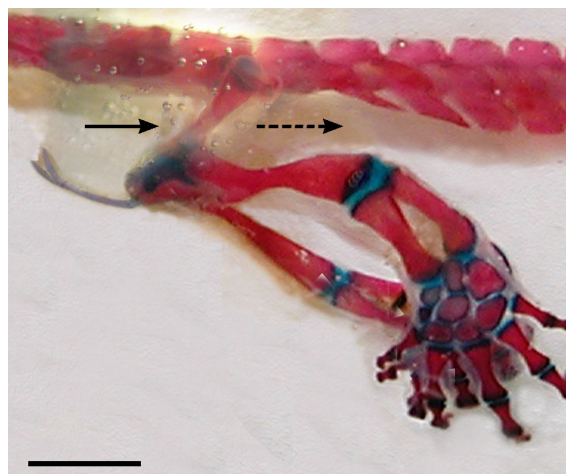
otvormi. Jedná sa o panvový vchod – *apertura pelvis cranialis* a panvový východ – *apertura pelvis caudalis* (obr. 74)(Popesko, 1992).



Obr. 72. Dorzálny pohľad na posledný článok prsta pravej prednej končatiny u dospelého jedinca *Triturus alpestris*; A – samica, B – samec. Mierka = 1 mm.



Obr. 73. Ventrálny pohľad na panvový pletenec dospelého samca *Triturus alpestris*; ca.pub. – *cartilago pubica*, fo.ob. – *foramen obturatum*, F – *femur*, PI – *os puboischii*, I – *os ilium*, C13 – *costa tredecima* (13. rebro – rebro 1. krížového stavca), sp.isch. – *spina ischiadica*. Mierka = 1 mm.



Obr. 74. Laterálny pohľad na panvový pletenec s končatinami u dospelého samca *Triturus alpestris*; šípka s plnou čiarou označuje *apertura pelvis cranialis* a šípka s prerušovanou čiarou označuje *apertura pelvis caudalis*. Mierka = 5 mm.

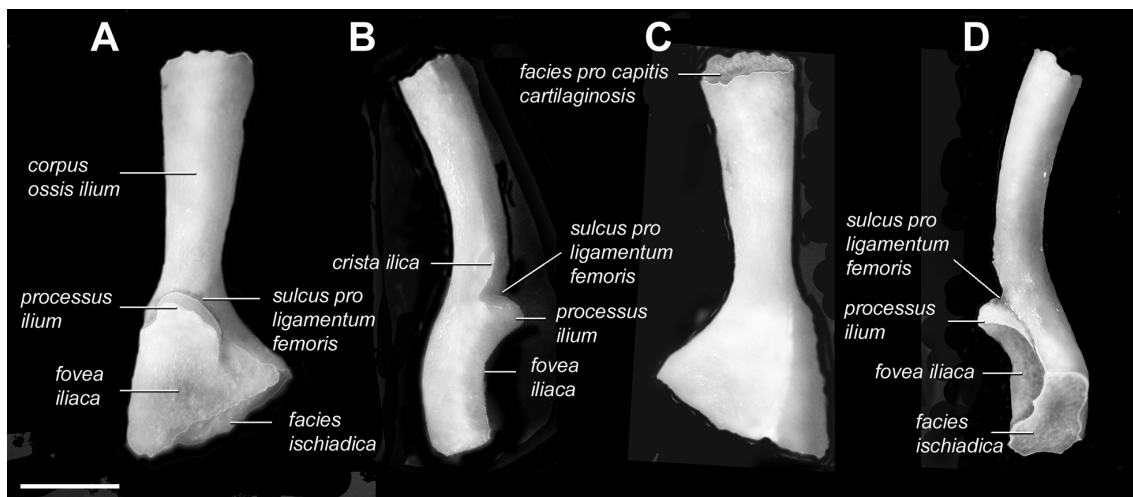
Os illium – bedrová kosť (obr. 75) je párová tyčinková kosť, ktorej oválny *corpus* je proximálne ukončený plochou *facies pro capitis cartilaginosis* pre uchytenie chrupkovej hlavičky. *Caput cartilaginosis ossis ilii* artikuluje s morfológicky upraveným 13. rebrom (*costa tredecima*) konkrétne s jeho *fovea articularis*. Distálne sa telo rozširuje do širokej plochy, ktorá je ukončená *facies ischiadica* artikulujúcu s *pars ischiadica ossis puboischii*. Kosť je mierne šikmo postavená voči chrbtici, čím pri chôdzi tlmi nárazy a nedochádza k odklonu od kolmej osi tela (Humphry, 1860; Nauck, 1923 ex Nauck, 1938).

Z laterálnej strany (obr. 75A) je povrch bedrovej kosti, odhladnúc od výbežka, konkávnokonvexný. Telo kosti vybieha cez *sulcus pro ligamentum femoris* do dorzálneho výbežku *processus ilium* – predstavuje dorzálny okraj kĺbovej jamy (*acetabulum*). Pod výbežkom sa rozširuje do trojuholníkovitej kĺbovej priehlbiny – *fovea iliaca*, ktorá je súčasťou acetabula.

Z kraniálnej strany (obr. 75B) možno pozorovať v mediolaterálnom smere dvojité vlnovité ohnutie kosti v tvare lyžice. Nad výbežkom v kraniálnom smere vystupuje malý hrebeň (*crista ilica*), ktorý sa distálne vytráca na *processus ilium*, čím ohraničuje kraniálne *sulcus pro ligamentum femoris*. Proximálne sa hrebeň stráca na *corpus ossis ilium*.

Z mediálnej strany (obr. 75C) je kosť konvexnokonkávna s hladkým povrchom bez výbežkov, priehlbín a perforácie. Proximálne možno pozorovať oválnu *facies pro capitis cartilaginosis*, ktorá je lemovaná zúbkovitým okrajom.

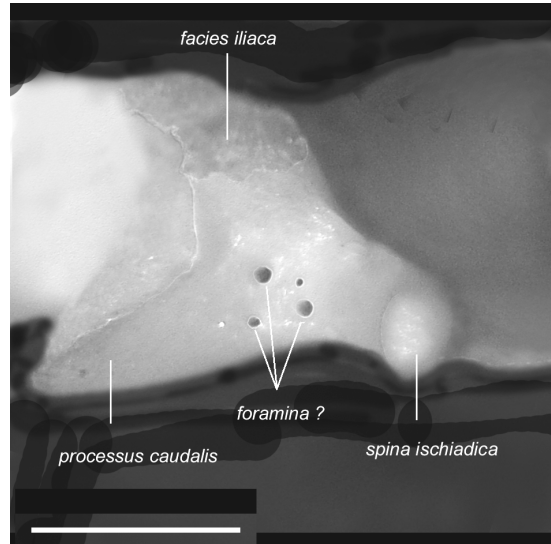
Z kaudálnej strany pripomína kosť svojím tvarom otvorené „S“. Nad *processus ilium* sa nachádza *sulcus pro ligamentum femoris*, ktoré sa ťahá kaudodistálnym smerom približne v strede prerušuje kaudálny okraj *fovea iliaca* a končí na kĺbovej ploche. Distálna kĺbová plocha (*facies ischiadica*) má oblúkovitý tvar a spája s vyššie spomenutou *pars ischii ossis puboischii*, konkrétne artikuluje s *facies iliaca*, ktorá vybieha do *processus ischii*.



Obr. 75. Dorzálny pohľad na posledný článok prsta pravej prednej končatiny u dospelého jedinca *Triturus alpestris*; A – samica, B – samec. Mierka = 1 mm.

Os puboischii – lonovosedacia kosť (obr. 72, 73, 76, 77) je zložená párová plochá kosť, dorzoventrálne sploštená, ktorú tvoria dve dokopy zrastené časti – *pars pubica* a *pars ischiadica*. Obe časti sa spájajú približne v oblasti dorzálnej vyvýšeniny (*eminentia puboischiadica*), alebo v blízkosti predného otvoru (*foramen obturatum*).

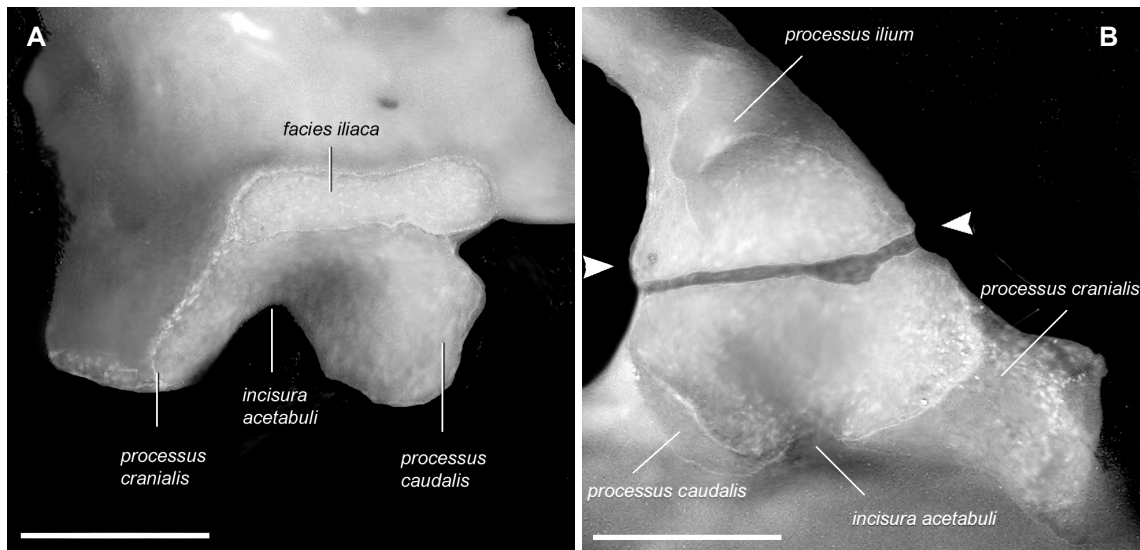
Dorzálna strana (obr. 72A) je pomerne hladká bez drsnatín a priehlbín. V prednej časti kosti sa nachádza vyššie spomínaná vyvýšenina, ktorá laterálne prechádza do výbežku *processus cranialis ossis puboischii*. Kraniálne sa od dorzálnej vyvýšeniny, približne v strede šírky kosti, nachádza už spomínaný *foramen obturatum*, ktorý prechádza kosťou priamo. Prechádzajú ním rovnomenný nerv a cievy (*nervus obturatorius, arteria et vena obturatoria*). Kaudálne od *eminentia puboischadica* sa na úrovni artikulujúcej plochy *processus caudalis* nachádza ďalší otvor (*foramen ischiadicum* ?), ktorý na ventrálnej strane vyúsťuje jedným otvorom (obr. 72B a 73) a za *processus caudalis* na laterálnom okraji 3 – 4 malými otvormi (obr. 76). Kraniálne *os puboischii* ohraničuje úzky okraj (*margo cranialis*), ktorý mediálne tvorí malý hrebeň – *pecten ossis puboischii*, ktorý je u samice kostený a u samca chrupkovitý. Hrebeň laterálne mizne na širokom prednom výbežku acetabula (*processus cranialis, seu processus praepubicis* sensu Wiedersheim, 1875 ex Nauck 1938; Francis, 1934). V tomto výbežku je podobný rozdiel medzi pohlaviami ako u predchádzajúceho hrebeňa. Na povrch tohoto výbežku, ktorý je mierne hrboľatý, sa upína *muculus pubotibialis* (Ashley et al., 1991). Kaudálna strana výbežku sa rozširuje do šikmej kĺbovej priehlbiny – *fovea pubica*. Dorzálny okraj kĺbovej plochy naväzuje na *facies iliaca ossis puboischii*, ktorá končí na úrovni vrcholu *processus caudalis*. Ventrálny okraj predného výbežku pokračuje cez *incisura acetabuli* (obr. 77) na ventrálny okraj *processus caudalis*. Kraniálna strana zadného výbežku tvorí tretiu kĺbovú plochu (*facies ischiadica*). Spojením oboch kĺbových plôch spomínaných výbežkov vzniká medzi oboma výbežkami kĺbová priehlbina (*fovea puboischadica*), ktorá tvorí ventrálnu časť kĺbovej jamky (*acetabulum*). Okraj acetabula lemujú (vyznačujú) všetky tri výbežky po spojení *os iliaca* s *os ischiopubica* (obr. 77B).



Obr. 76. Detailné zobrazenie kaudálnej strany ľavého *processus caudalis ossis puboischii* u dospelého jedinca *Triturus alpestris*; *foramina* ? – otvory spájajúce sa svojimi kanálikmi s *foramen ischiadicum* ?. Mierka = 1 mm.

Za kaudálnym výbežkom vybieha dlhý sedací trň (*spina ischiadica* seu *tuber ischiadicum* sensu Wiedersheim, 1875), ktorý sa oblúkovito spája pomocou *margo caudalis sinister* s protíahlým oblúkovitým *margo caudalis dexter*, čím vzniká medzi sedacími trňmi *arcus ischiadicus*. Spojenie polovic panvového pletenca, konkrétne jeho plochých ventrálnych platní sa uskutočňuje pomocou *facies symphysialis dextra et sinistra*, ktoré vytvárajú *symphysis pelvina*.

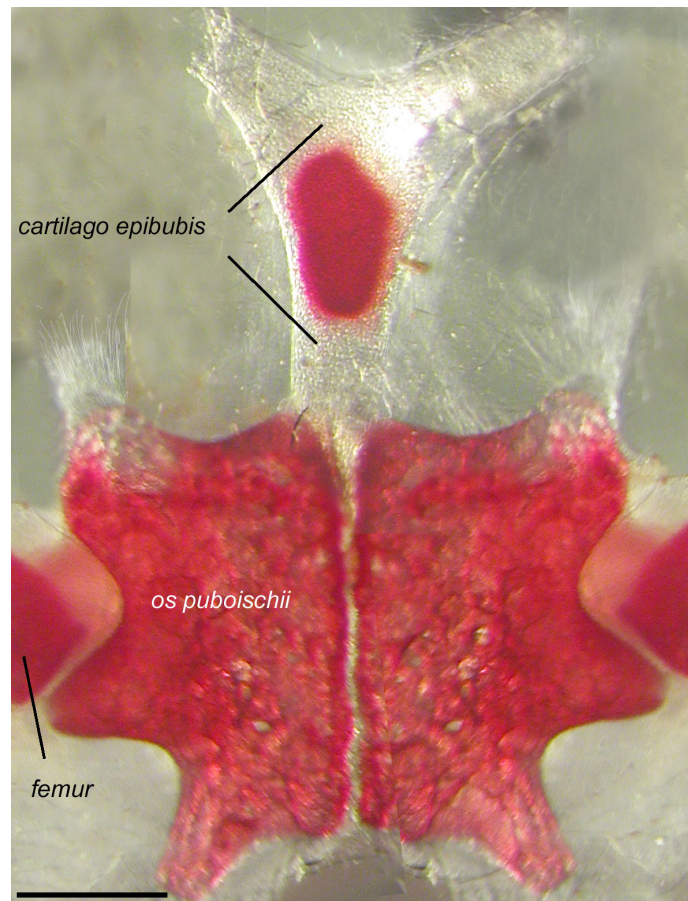
Ventrálna strana (obr. 72B, 73) je hladko pomerne rovná plocha, ktorá je perforovaná dvomi otvormi (*foramen obturatum* a.f. *ischadicum* ?). Kraniálne ju ohraničuje *pecten ossis pubis*, laterálne sú to ventrálne okraje oboch výbežkov *ossis puboischii*. Kaudálne lemuje *facies ventralis ossis puboischii* trňovitý výbežok *spina ischiadica* a *margo caudalis*. Mediálne vybieha ventrálny okraj spolu s protíahlym okrajom do hrebeňa *crista symphysialis*, ktorý slúži podľa Wiedersheima (1890, 1892) k pripojeniu silnej svalstvá pre horné stehno. Pripája sa k nemu svojím širokým úponom *musculus puboischiofemoralis externus* (Francis, 1934; Ashley et al., 1991, Duellman & Trueb, 1994).



Obr. 77. Detailné zobrazenie acetabulum u dospelého jedinca *Triturus alpestris*; A – dorzálny aspekt na ľavú ventrálnu časť acetabula bez *os ilium*, B – laterálny aspekt na pravé kompletne acetabulum. Hlavičky šípiek vyznačujú otvorenú časť kĺbovej jamy, ktorá nie je chránená. Mierka = 1 mm.

Cartilago epipubis – epipubis (obr. 61, 78) je tenká chrupka v tvare „Y“ nachádzajúca sa v mediálnej rovine na brušnej strane v oblasti *linea alba*. Pre svoj tvar bola prvýkrát pomenovaná Towsonom (1795) ako *cartilago ypsiloidea*. Staršími autormi bola homologizovaná s rozdielnymi štruktúrami, čomu nasvedčujú použité názvy ako napr., *c. ypsiloides*, *c. pyramidalis*, *c. marsupialis*, *sternum abdominalis* (ex Francis, 1934 a Nauck, 1938). Najčastejšie je však prirovnávaná k epipubis reptílií. Kaudálnym koncom sa spája so *symphysis pelvina* a čiastočne sa pripája aj na začiatok hrebeňa *pecten ossis puboischii*, zatiaľ čo kraniálne sa vidlicovito rozširuje. U samiči bola zistená čiastočná osifikácia tela epipubis pred jeho bifurkáciou (obr. 78). Podľa Naucka (1938) sa v čeľadi Salamandridae vyskytujú kostnaté ložiská v epipubis. Rohy resp. hroty vidlice môžu byť nepravidelne formované (Hyrtl, 1865 ex Nauck, 1938), môžu byť dokonca uzavreté do kruhu, ako to u rodu *Cryptobranchus* pozoroval Osawa (1902).

Funkcia epipubis spočíva nie len ako úponového miesta brušného svalstva (*musculus ypsiloideus anterior et posterior* Whipple, 1906 ex Francis, 1934), ale má aj hydrostatickú funkciu – kontroluje tvar vzduchom naplnených pľúc (Rehák, 1992).



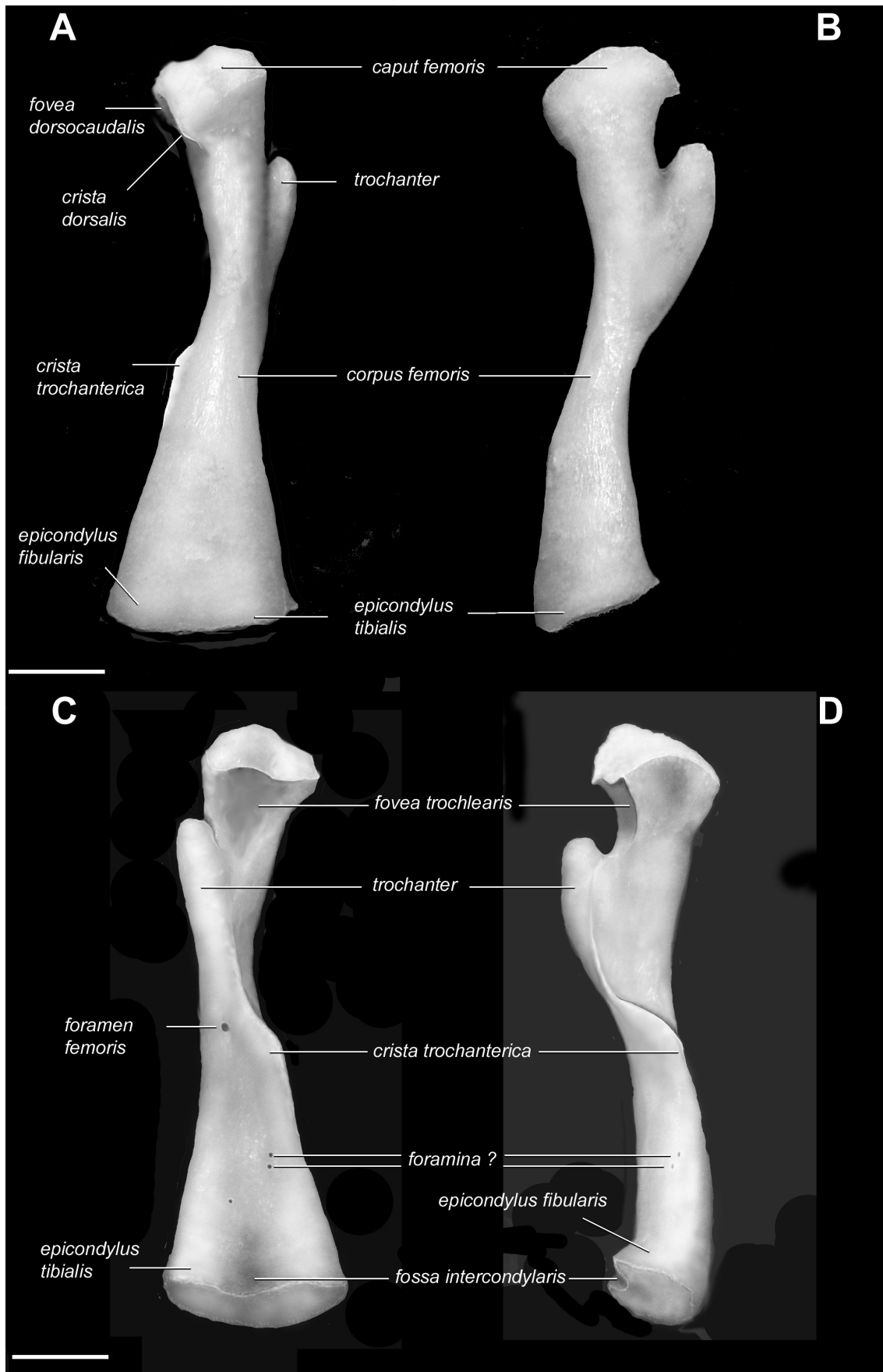
Obr. 78. Ventrálny pohľad na čiastočne osifikované *cartilago epibubis* s *ossa puboischia* u dospeljej samici *Triturus alpestris*. Mierka = 1 mm.

Voľná časť – vlastná končatina

Voľná časť zadnej končatiny (*membrum liberum*) je tvorená 28 kosťami, ktoré sú rozdelené do troch celkov, podobne ako voľná časť prednej končatiny (obr. 61). Rozdiel oproti prednej končatine je v počte tarzálnych kostičiek (o 1 viac) a v počte prstov a ich článkov (5 prstov s prstovým vzorcom: 2-2-3-3-2). Podľa NAV (Popesko, 1974, 1992) sa kostra voľnej časti zadnej končatiny rozdeľuje do troch častí:

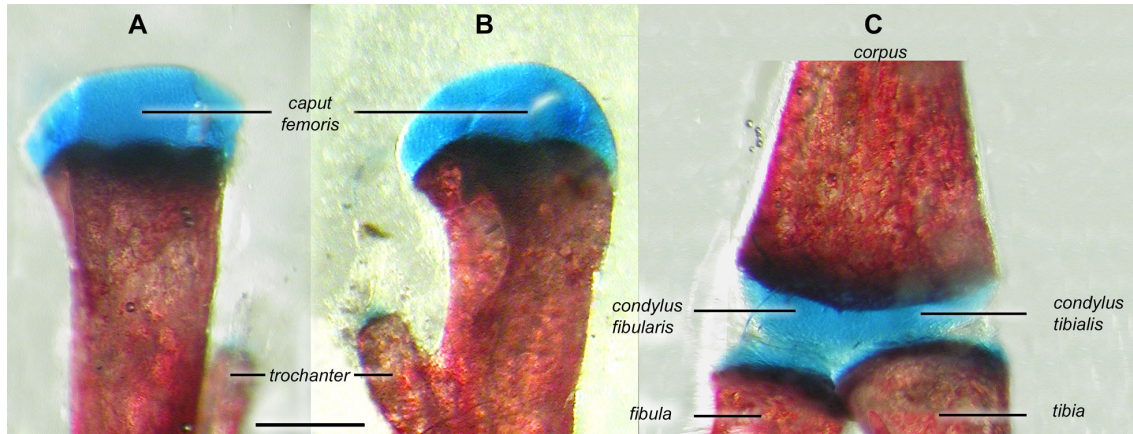
- ❖ *skeleton femoris* – stehenná kosť (*femur*),
- ❖ *skeleton cruris* – holenná kosť (*tibia*) a lýtková kosť (*fibula*),
- ❖ *skeleton pedis* – predpäťové kosti, tarsus (*ossa tarsi*), podpäťové kosti, metatarsus (*ossa metatarsalia*) a kosti prstov (*ossa digitorum pedis*)

Femur – stehenná kosť (obr. 79, 80) je mohutná rúrovitá párová kosť, ktorá spája distálnu časť končatiny s panvou (*pelvis*). Proximálna epifýza tvorí oblúkovitú hlavicu (*caput femoris*), na ktorú sa pripája chrupkovitá poglobulovitá hlavica (*cartilago capitis ossis femoris*). Kĺbová hlavica nemá klasický okrúhly prierez, ale je v tvare srdca resp. širokého „U“. *Cartilago capitis ossis femoris* zapadá do acetabula tak, že *processus caudalis ossis puboischii* artikuluje, pri pohybe končatiny smerom dozadu, s *fovea trochlearis ossis femoris*, ktorá sa nachádza ventrálne pod kĺbovou hlavicou stehennej kosti. Ďalšie dva výbežky acetabula (*processus cranialis* a *processus ilium*) artikulujú s plytkými priehlbínami (*fovea cranialis* a *fovea caudalis*).



Obr. 79. Pravá stehenná kosť dospelého jedinca *Triturus alpestris*, A – dorzálny, B – kraniálny, C – ventrálny, D – kaudálny aspekt. Mierka = 1 mm.

Distálna epifýza stehennej kosti sa rozširuje do dvoch kĺbových plôch (*epicondylus tibialis?* a *epicondylus fibularis?*), na ktoré nasadajú chrupkovité oblé kĺbové hrbole – *condylus tibialis* a *condylus fibularis*. Oba hrbole sú od seba oddelené pomocou *fossa intercondylaris*, ktorá pokračuje na ventrálnej strane medzi epikondylami (obr. 79C, D).



Obr. 80. Zobrazenie kĺbových hlavíc stehennej kosti u dospelého jedinca *Triturus alpestris*, A – dorzálny, B – kaudálny aspekt proximálnej epifýzy, C – dorzálny aspekt distálnej epifýzy. Mierka = 0,5 mm.

Na dorzálny strane¹⁷ je povrch *os femoris* hladký. Na okraji proximálnej epifýzy vystupuje malý krátky hrebeň – *crista dorsalis*, ktorého okraj smeruje kaudálnym smerom a vytráca sa na dorzálny strane *corpus femoris*. Hrebeň oddeľuje *fovea caudalis* od obľej dorzálny plochy proximálnej epifýzy. Proximálna polovica tela stehennej kosti je mierne konkávna a približne v strede kosti, na úrovni *crista trochanterica*, prechádza v konvexnú distálnu polovicu *corpus ossis femoris* (obr. 79A). Pri dorzálnom pohľade vidieť časť masívneho výbežku (*trochanter* Duellman & Trueb, 1994; *processus trochanteris* Francis, 1934), ktorá vyčnieva z ventrálnej strany kranialným smerom.

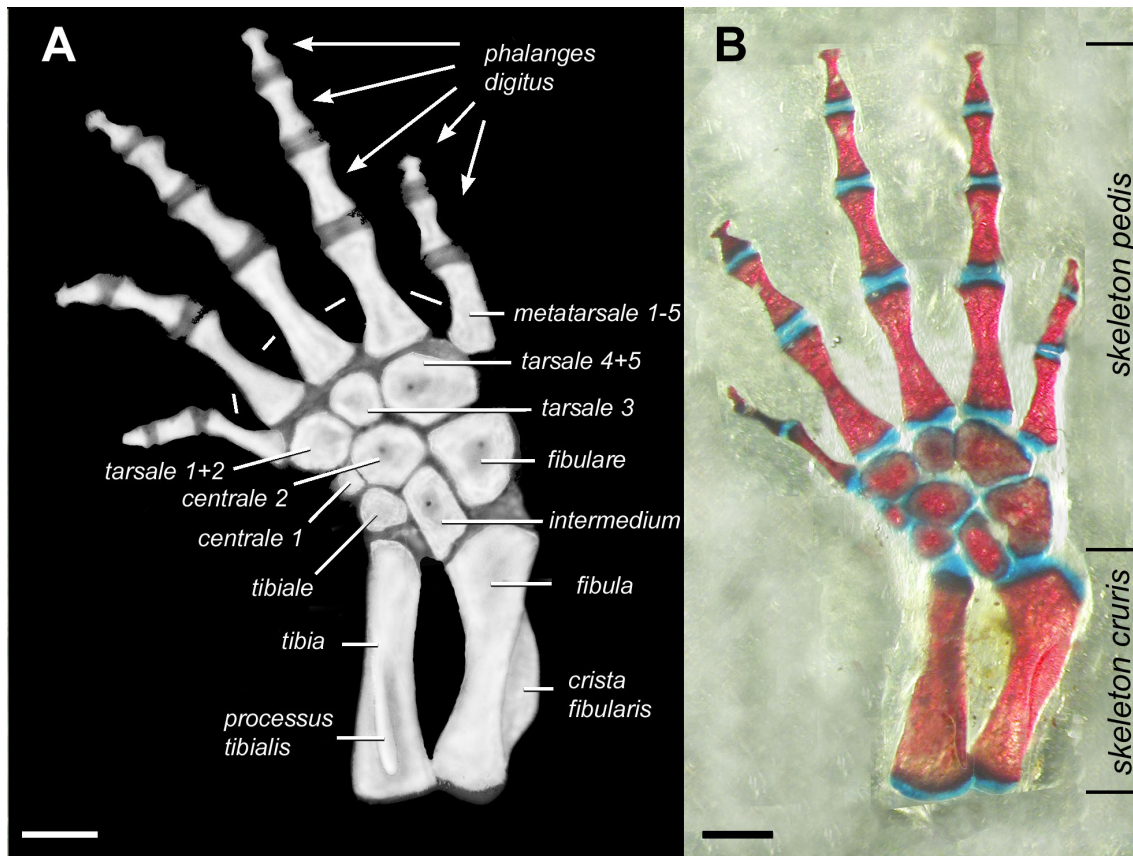
Na kranialnej strane je povrch kosti takmer rovný a hladký. Z tejto strany vidieť esovité zakrivenie kosti, ako to bolo vyššie spomenuté (obr. 79B). Pod *caput ossis femoris* sa nachádza mohutný hákovitý výbežok (*trochanter*), ktorého hrot smeruje proximálne.

Na ventrálnej strane (obr. 79 C) má stehenná kosť zložitú modeláciu. Kĺbová hlavica proximálnej epifýzy vystupuje do strán malými výbežkami, ktoré oddeľuje *fovea trochanterica* končiacia pri vyššie spomenutom výbežku - *trochanter*. Tento mohutný výbežok odstupuje od tela stehennej kosti širokou základňou. Distálnym smerom od neho odstupuje esovito zatočený hrebeň (*crista trochanterica*), ktorý sa vytráca dorzokaudálne na dolnej časti tela femuru. V mieste odstupu hrebeňa od trochantera sa nachádza otvor *foramen femoris*. Distálna epifýza je členená na dva epikondyli (?), ktoré pokračujú chrupkovitými hrboľmi (*condylus tibialis* a *condylus fibularis*). Medzi nimi je *fossa intercondylaris*, nad ktorou sú rozmiestnené tri malé otvory (*foramina* ?).

Na kaudálnej strane stehennej kosti (obr. 79D) vystupuje približne v strede hrebeň *crista trochanterica*, ktorý *corpus ossis femoris* rozdeľuje na dve polovice – proximálnu a distálnu. Na hrebeň sa upína sval *musculus caudofemoralis* (Ashley et al., 1991). Povrch kosti je hladký, pod *caput femoris* mierne konkávny (*fovea caudalis*).

¹⁷ Anatomické názvy strán sa vzťahujú na polohu vystretej končatiny oddelenej od panvového pletenca. U niektorých častí však boli prebraté z literatúry pôvodné názvy kvôli homologizácii daných štruktúr.

Tibia – holenná kosť (obr. 81) je malá párová kosť trojuholníkovitého tvaru, ktorej na dorzálnej strane, približne v strede *corpus tibialis*, vybieha proximálnym smerom *processus tibialis*, na ktorý sa upína *musculus iliotibialis anterior et posterior*. Distálnym smerom môže vybiehať u samici malý hrebeň (*crista tibialis*), ktorý sa stráca na kranálnej strane tela kosti. Proximálna epifýza sa kraniokaudálne rozširuje a kľbí sa s *condylus tibialis ossis femoris*. Z kaudálnej strany epifýza holennej kosti artikuluje s kranálnou stranou proximálnej epifýzy *fibulare* pomocou kĺbovej plôšky – *facies articularis fibularis*. Distálna epifýza je úzka, artikuluje kranálne s *tibiale* a kaudálne s *intermedium*.



Obr. 81. Dorzálny pohľad na dolnú časť pravej zadnej končatiny u dospelého jedinca *Triturus alpestris*, A – samica, B – samec. Mierka = 1 mm.

Fibula – lýtková kosť (obr. 81) je malá párová kosť, ktorej proximálna epifýza je menšia ako distálna. Na kaudálnej strane vystupuje u samíc nápadný hrebeň – *crista fibularis*. Proximálna epifýza pomocou kĺbovej hlavičky (*caput fibulare*) artikuluje s *condylus fibularis ossis femoris*. Distálna epifýza artikuluje svojou širokou plochou kranálne s podlhovastou kostičkou – *intermedium* a kaudálne s veľkou kosťou *fibulare*.

Ossa tarsi – predpäťové kosti, tarzália (obr. 81) sú malé kosti, väčšinou okrúhleho tvaru a rôznej veľkosti, ktorých celkový počet je 8. Tarzálné kosti sú usporiadané do troch radov, podobne ako je to u zápästných kostiach (*ossa carpi*), len s tým rozdielom, že proximálny rad (*ordo proximalis*) má 3 kosti. Krajné kosti sú malé *tibiale* a veľké *fibulare*, ktoré artikulujú s rovnomennými kosťami predkolenia. Medzi

tibiale a *fibulare* je vklinená obdĺžnikovitá kosť *intermedium*. Ostatné rady sú bez zmeny, t.j. 2. mediálny rad (*ordo medialis*) tvoria dve kosti (*centrale 1* a *2*) a 3. distálny rad (*ordo distalis*) tvoria tri kosti (*tarsale 1 – 3*).

Ossa metatarsalia – podpäťové kosti, metatarzália (obr. 81) sú tenké rúrovité kosti, ktorých má zadná končatina 5, rovnako ako je počet prstov. Piaty metatarzus pribudol na kaudálnej strane chodidla.

Ossa digitorum pedis – kosti prstov zadnej končatiny (obr. 81) sú malé kosti tvaru piškóty, ktoré majú rôznu veľkosť. Ako už bolo vyššie spomenuté zadná končatina má päť prstov, tri dvojčlánkové a dva trojčlánkové (prstový vzorec vid' vyššie v texte). Jednotlivými článkami (*phalanx proximalis, media a distalis*) sa končatiny medzi sebou nelíšia.

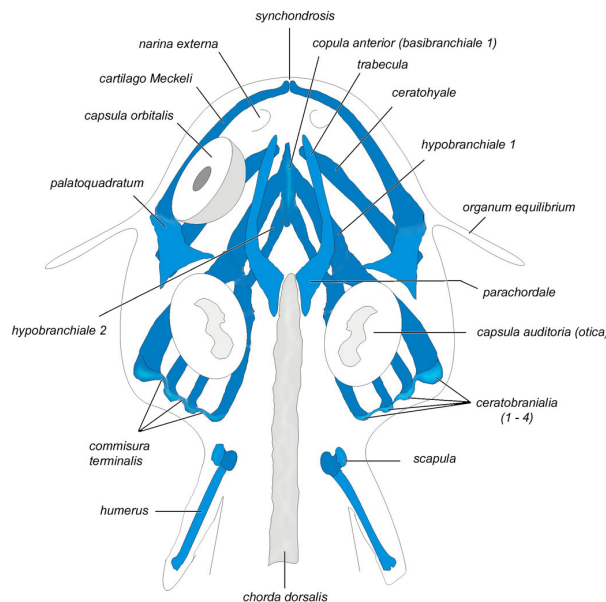
4.1.2 Ontogenéza kostrovej sústavy

4.1.2.1 Embryonálne obdobie

Vývin skeletu začína v embryonálnom období vývinom prvotného chrupkovitého kránia (*chondrocranium*), konkrétne vznikom párových tyčínok *parachordalia*, a pred nimi párových tyčínok *trabeculae* (*praechordalia*). Ďalej sú to čuchové, sluchové a zrakové púzdra, z ktorých prvé dva menované sú pevne spojené lebečnou základňou. A nakoniec sú to žiabrové oblúky, z ktorých vzniká viscerálny skelet. Tieto štruktúry sa formujú ešte pokiaľ je embryo v plodových obaloch a väčšiu časť tela tvorí žltkový vak, ktorý znemožňuje diferenciálne farbenie rannejších embryí. Z tohoto dôvodu boli použité štádiá po vyliahnutí.

36. ŠTÁDIUM (vek: 9⁺ dní; celková dĺžka >>ďalej len TL<< : 4,9 mm; obr. 82)

Cranium (leбка). V tomto štádiu malo embryo vyvinutú jednoduchú lebku, ktorej základ tvoria do oblúka spojené *trabeculae* a *parachordlia*. Anteriórny koniec oboch trabekúl smeruje mediálne a končí na úrovni predného okraja oka. Zmyslové kapsuly boli ešte voľné, resp. prichytené nejakou ligatúrou. Ústa sú v tomto štádiu prerezané, avšak nepohyblivé. Párové *cartilago Meckeli* a *palatoquadratum* tvorili spolu jeden nepohyblivý celok. Na úrovni balančného orgánu (*organum equilibrium*) bolo viditeľné chrupkovité zhrubnutie – formovanie čeľustného kĺbu. *Cartilago Meckeli* tvorí primárny skelet dolnej čeľuste. Od palatokvadrátu smeruje oblúkovito anteromedálne ako tenká oblá tyčinka. Svojím anteriórnym koncom sa spája s protiľahlou časťou Meckelovej chrupky, čím vzniká oblúk dolnej čeľuste. *Palatoquadratum* je malá hrubá chrupka, od



Obr. 82. Rekonštrukcia stavu vývinu lebky a prednej končatiny embrya *Triturus alpestris* po vyliahnutí, štádium 36. A – dorzálny aspekt. Mierka = 0,5 mm.

ktorej dorzomediálnym smerom vybieha *processus ascendens palatoquadrati*, ktorým sa palatokvadrátum spája s dorzálnym okrajom *pila antotica*. Za palatokvadrátom sa nachádzala párová elipsovité sluchová kapsula, na ktorej bol viditeľný obrys okna *fenestra ovalis*. Z *hyobranchiálneho skeletu* boli všetky elementy navzájom spojené, okrem *ceratohyale*, ktoré bolo od *basibranchiale 1* oddelené. Svojím posteriornym koncom zasahuje až na úroveň *pars quadrati palatoquadrati*. *Basibranchiale 2* nebolo viditeľné. Zuby neboli pozorované, avšak v tomto štádiu by mali byť prítomné, nakoľko po vyliahnutí má embryo žltok spotrebovaný¹⁸ a je schopné prijímať potravu, (Epperlein & Junginger, 1982).

Vertebrae, costae (stavce, rebrá). V tomto štádiu stavce a rebrá neboli prítomné.

Membra, sternum, epipubis (končatiny, sternum, epipubis). Prednú končatinu tvorili chrupkovitá *scapula* a *humerus*. Lopatka predstavovala vertikálne postavenú oválnu tyčinku, ktorá sa distálnym koncom rozširovala, kde sa pripájala ramenná tenká dlhá chrupkovitá tyčinka. *Radius* a *ulna*, ako aj ďalšie distálne časti končatiny neboli vytvorené. Zadná končatina v tomto štádiu chýba.

37. a 38. ŠTÁDIUM (z technických príčin¹⁸ nebolo pozorované)

4.1.2.2 Larválne obdobie

Larválne obdobie podľa väčšiny autorov začína momentom, kedy jedinec (larva) začne exogénnu výživu nie len aktívne prijímať, ale aj vyhľadávať. Podľa použitých vývinových tabuliek od Glaesnera (1925), Galliena a Durochera (1957) spadajú do tohto obdobia štádiá v rozmedzí od 39. až 56. Niektoré štádiá boli opísané naraz, nakoľko sa stavbou kostry výrazne anatomicky nelíšili. Na druhej strane niektoré štádiá neboli pozorované, nakoľko neboli zachytené.

39. ŠTÁDIUM (nebolo zachytené)

40. ŠTÁDIUM (vek: 9⁺ dní; TL = 7,4 – 9,6 mm; obr. 83)

Cranium. V tomto štádiu bolo vo vývine zaznamenaných niekoľko zmien. Laterálnu stenu neurokránie tvoria po oboch stranách chrupkovité trabekuly, ktoré sa dvíhajú pred otickou kapsulou. Trabekuly v niektorom predchádzajúcom štádiu (pravdepodobne v 37. – 39.) vyvírajú pred *nervus opticum* a za *nervus oculomotorium* dorzálnym smerom rastúce výbežky (*pila praeoptica* a *pila prooptica*), ktoré sa nad spomínanými nervami spájajú tenkou chrupkou *taenia marginalis*.¹⁹ Tým dôjde

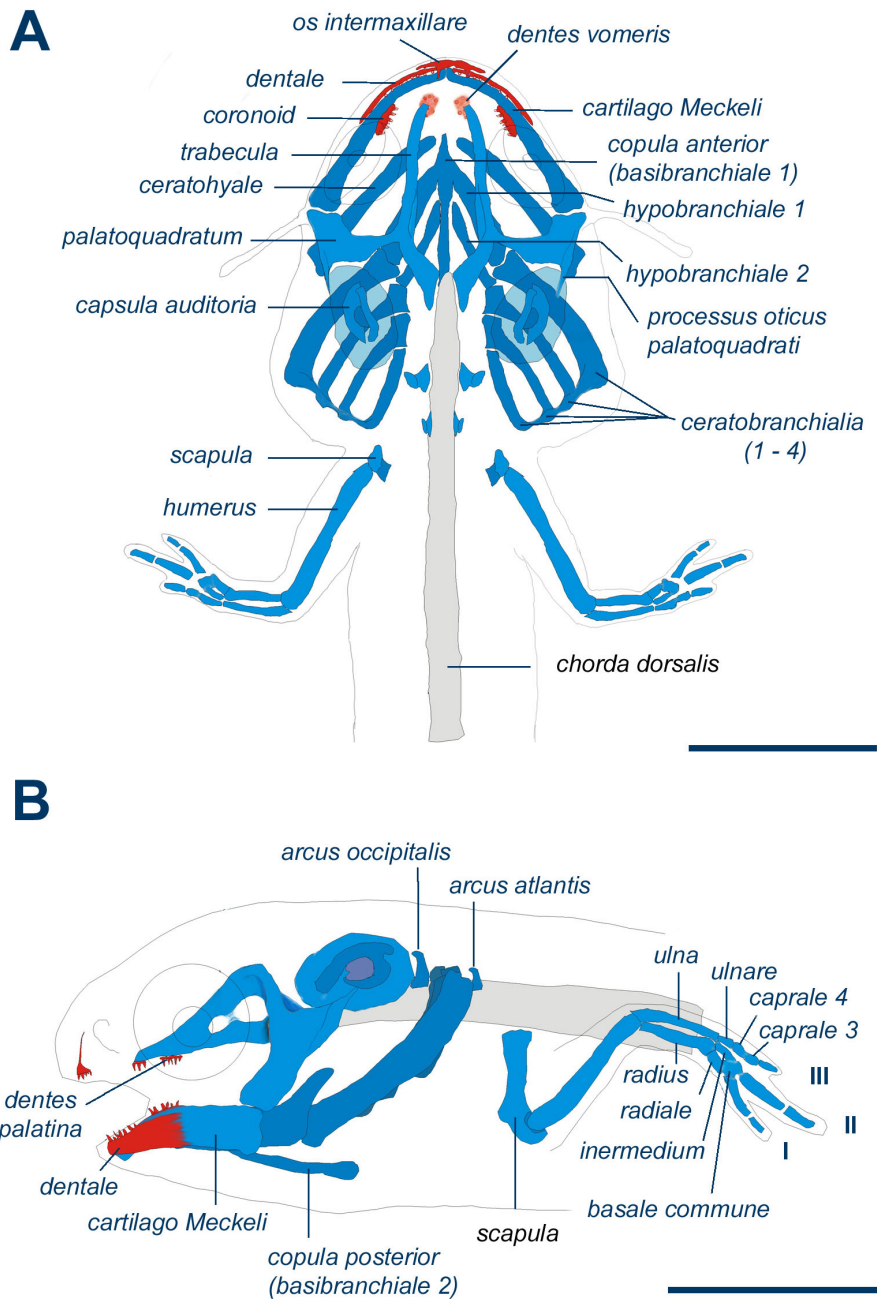
¹⁸ Embryá mali v tomto štádiu ešte žltok, čo sa nezhoduje s údajmi Epperleina a Jungingera (1982). Pravdepodobne rozdiel vznikol iným spôsobom odchovu, čomu nasvedčuje aj odlišná pozorovaných jedincov v rovnakých vývinových štádiách.

Embryá so žltkom sa špatne macerujú, dochádza k vyplavovaniu farbiva a väčšinou sa rozpadnú. Ich chrupkovitý skelet pravdepodobne obsahuje malé množstvo kolagénnych vlákien II. typu Preto sa dnes na rekonštrukciu skeletu viac používajú histologické rezy, podľa ktorých sa robia plastové preparáty, alebo sa digitalizujú a pomocou počítačového vybavenia prevedú do trojrozmerného priestoru, ako to priviedol vo svojich prácach Haas (1996a, 1996b, 1997, 1999).

¹⁹ Niektorými autormi je označovaná ako orbitálna chrupka, čo je anatomicky nesprávne, nakoľko zrastením s trabekulou celá štruktúra tvorí orbitálnu chrupku.

k obklopeniu daných nervov a vznikne jedno veľké okno resp. veľký otvor (*fenestra orbitalis*). V tomto štádiu sa orbitálne okno začne predeľovať tak, že z dorzálne aj ventrálnej strany okna vyrastajú proti sebe chrupkovité výbežky (obr. 83B), ktoré sa neskôr spoja, čím vzniknú dva samostatné otvory pre vyššie menované nervy. Anteriórnym smerom sa laterálne steny *cavum cranii* zmenšujú a v etmoidálnej oblasti vybiehajú do trabekulárnych rohov (*cornua trabeculae*). V *pila prootica* sa trabekula spája s palatokvadrátom, konkrétne s jeho *processus ascendens*.

Parachordália sa rozširujú anteriórne k prednému koncu chorde, ale nie sú ešte navzájom spojené.



Obr. 83. Zobrazenie lebky a prednej končatiny larválneho jedinca *Triturus alpestris*, štádium 40. A – dorzálny, B – laterálny aspekt. Mierka = 1 mm.

Palatoquadratum okrem vyššie uvedeného výbežku sa s neurochondrokrániom spája pomocou *processus oticus*. Otický výbežok vybieha z dorzálnej strany *pars quadratum palatoquadrati* smerom dorzoposteriorným, kde dosadá na laterálnu stenu otickej kapsule. Distálne sa palatokvadrátum vytvára s *cartilago Meckeli* primárny čeľustný kĺb, ktorý v 36. štádiu nebol ešte vytvorený.

Capsula auditoria (otica) je oválneho tvaru podobne ako v 36. štádiu, avšak okrem *fenestra ovalis* sú dobre viditeľné *canalis semicircularis anterior et posterior*, *ampula posterior* a *saculus*. Avšak toto zistenie treba doplniť resp. potvrdiť histologickými rezmi. Sluchové kapsuly nie sú v tomto štádiu navzájom spojené, ale sú fixované k základni lebky pomocou *commissura basicapsularis* a *com. basitrabecularis* (Lebedkina, 1979). Za kapsulami sa sú viditeľné *arcus occipitales*, ktoré nie sú k nim prirastané.

Viscerálne chondrokranium je tvorené už spomínanou Meckelovou chrupkou, palatokvadrátom a úplne diferencovaným hyobranchiálnym aparátom (*apparatus hyobranchiales*) (obr. 83A). Okrem chrupkovitého viscerokránia sú v tomto štádiu štruktúry, ktoré nesú v ústnej dutine (*cavum oris*) zuby. Sú to: horná čeľusť – *os intermaxillare (intermaxilla)*, *vomer*, *palatinum* a dolná čeľusť – *os dentale (dentale)* a *coronoideum*.

Medzičeľusť je tenká nepárová kosť v tvare dvojitého „T“ (TT) s dobre rozlíšiteľnými, avšak nie úplne vyvinutými časťami *pars dentalis* a *pars facialis*. Tretia časť *pars palatina* nebola vyvinutá. Kosť nesie 6 – 8 monokuspidných zubov v 1 rade.

Párová kosť radličná a podnebná sa vyskytujú ako drobné ploché kostičky nepravidelného tvaru. Nachádzajú sa na úrovni predného konca trabekúl. Počet monokuspidných zubov sa pohybuje v rozpätí 5 – 6 pre *vomer* na každej strane a 6 – 7 pre *palatinum*.

Dentale je párová kosť, ktorá sa ťahá po vonkajšej strane Meckelovej chrupky a svojim posteriornym okrajom siaha približne do polovice jej dĺžky. Anteriórne vytláča *cartilago Meckeli* ventroposteriórne, čím vzniká medzi nimi úzka štrbina. Kosť nesie približne rovnaký počet zubov ako *intermaxilla*, t.j. 4 – 6 monokuspidných zubov na každej strane.

Coronoideum je pozdĺžna párová kosť, ktorá sa nachádza z linguálnej strany Meckelovej chrupky na úrovni vomeru a palatina. Počet monokuspidných zubov sa pohybuje od 7 do 9 na každej strane.

Vertebrae, costae. V tomto štádiu boli viditeľné chrupkovité oblúky krčného stavca atlasu (*arcus atlantis*). Oblúky dosahovali približne 2/3 výšky *arcus occipitales*.

Membra, sternum, epipubis. Prednú končatinu tvorí podlhovastá lopatka (*scapula*) s dobre vyvinutou kĺbovou jamkou – *acetabulum*. Pred acetabulom vybieha malý chrupkovitý výbežok, pravdepodobne ide o *procoracoid*. Ramenná kosť (*humerus*) je dlhá, distálne sú od nej diferencované krátke *radius* a *ulna*. Z nich sa ďalej diferencujú *ossa carpalia*, a to z distálnej časti vretennej chrupky vznikajú *radiale*, *intermedium* a *bassale commune*, ako aj *metacarpus 1* a *2* s prvým článkom prstov. Z distálnej časti lakt'ovej chrupky sú *caprale 3* a *4*, *metacarpus 3*.

41.- 45. ŠTÁDIUM (vek: 21⁺ – 27⁺ dní; TL = 10,2 – 18,1 mm; obr. 84, 85)

Štádia tohto obdobia tzv. obdobia formovania prednej končatiny, resp. končatín nepredstavuje žiadne markantné anatomické zmeny vo vývine kránia, preto sú štádia zhrnuté do jednej state, v ktorej budú zhrnuté vývinové rozdiely.

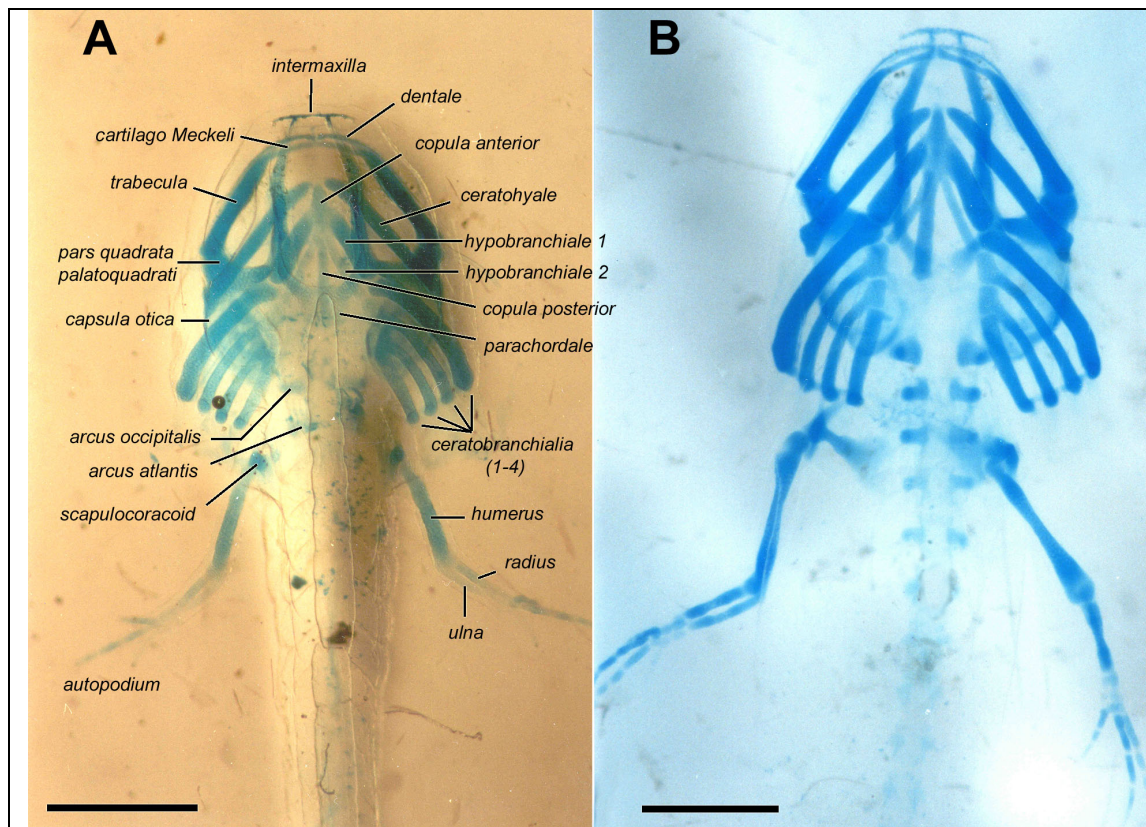
Cranium. V 41. štádiu mala larva *Triturus alpestris*, oproti predchádzajúcemu štádiu, spojené parachordália bazálnou platničkou. Trabekuly sa anteriórne predĺžili. Približne na antorbitálnej úrovni sú ohnuté mediálne, pričom ich konce smerujú v línii s *pars facialis ossis intermaxillare*. Ohnuté konce trabekúl tvoria rohy - *cornua trabeculae*. Otické kapsule sa taktiež zväčšili sú fixované zo strany *cavum cranii* parachordáliami a okcipitálnymi oblúkmi, čím vznikol otvor (*foramen postoticum externum* = *f. jugulare*) pre *nervus glossopharyngeus et vagus*. Z laterálnej strany je otická kapsula fixovaná otickým a bazálnym výbežkom palatokvadráta (*processus oticus et basalis palatoquadrati*).

Palatoquadratum okrem uvedených spojení vyššie v texte, sa v tomto štádiu spája pomocou *ligamentum ethmopterygoideum* s trabekulami v mieste ich prechodu do trabekulárnych rohov. Pravdepodobne tento spoj nastáva u sledovaného druhu už skôr, nakoľko sa u *Pleurodeles valtlii* objavuje už v 34. štádiu vývinu (Lebedkina, 1979).

Ozubené kosti hornej aj dolnej čeľuste sa predĺžili, najviac však dentále, ktorého posteriorný okraj končí pred kĺbovou hlavicou *cartilago Meckeli*.

Z hyobranchiálneho aprátu došlo v 41. štádiu k zmene iba u *copula posterior* (*basibranchiale 2*), ktorá sa predĺžila posteriorným smerom a voľný koniec sa rozšíril do otvoreného „Y“.

Vyššie opísaný stav bol na lebke podobný aj u štádia 42., 43., 44 a 45. Rozdiely boli iba v počte zubov, ktoré sú uvedené v tabuľke 3 a taktiež vo veľkosti jednotlivých štruktúr.

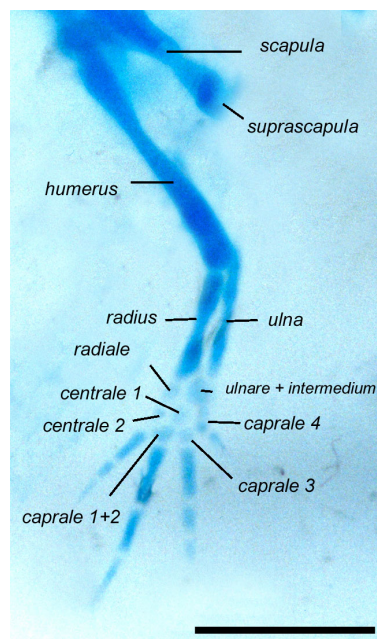


Obr. 84. Dorzálny pohľad na chondrokránia larválneho jedinca *Triturus alpestris*. A – 41. štádium, B – 45. štádium. Jednotlivé štruktúry ako u obr. 83. Mierka = 1 mm.

Vertebrae, costae. V tomto štádiu oproti predchádzajúcemu boli zistené rozdiely v počte stavcov, na ktorých sa začali formovať neurálne oblúky. U 41. štádia došlo oproti 40. štádiu iba k malej zmene. Vplyvom narastania sluchových kapsúl ako aj *arcus occipitales* došlo na pravej strane k spojeniu oboch štruktúr. Na ľavej strane zostala pre vyššie spomínané nervi *fissura metotica*. u 42. štádia boli obe okcipitálne oblúky spojené s otickou kapsulou. V štádiu 43. bol počet stavcov s vyvíjajúcimi sa neurálnymi oblúkmi 3 a so základmi pre *arcus neurales* taktiež 3. V 44. štádiu sa zvýšil počet stavcov s oblúkmi na 4, zatiaľ čo v 45. štádiu sa zvýšil na 6. Veľkosť jednotlivých oblúkov vo všetkých spomínaných štádiách sa kaudálnym smerom znižovala. Rebrá neboli v týchto štádiách pozorované, ani ich základy.

Tab. 3. Počet zubov na ozubených dermálnych kostiach (zuby, ktoré boli zistené v radoch sú oddelené pomlčkou).

štádium	intermaxila	vomer	palatinum	dentale	coronoideum
41.	8-4	20	22	12	30
42.	12-6	28	24	16-8-4	32
43.	12-6-4	28	30	18-6-4	42
44.	18-10-3	32	34	18-10-6	46
45.	18-10-8	32	40	24-12-10	46



Obr. 85. Dorzálny pohľad na ľavú prednú končatinu larválneho jedinca *Triturus alpestris* v 45. štádiu vývinu. Mierka = 1 mm.

Membra, sternum, epipubis. V štádiu 45. sa dĺžka predných končatín zvýšila, s čím súvisí aj zvýšený počet prstov, ich článkov metakarpálií a karpálií. Zonopodium tvoria 3 chrupkovité elementy *scapula*, nad ňou je *suprascapula*. V okolí ramenného kĺbu smeruje kraniálne malý výbežok – *procoracoid*, od ktorého sa ventrálne nachádza *coracoid* (*epicoracoid*). Stylopodium predstavuje *humerus*, na ktorom možno už rozoznať jednotlivé štruktúry, a to: *corpus humeri*, *caput humeri*, *condylu radialis* a *condylus ulnaris*. Distálne na humer sa pripájajú *radius* a *ulna*, na ktoré naväzujú

autopodium. Karpálne chrupky sú diferencované ako u dospelého jedinca, okrem *caprale 4* a *ulnare a intermedium*, ktoré nie sú úplne oddelené, čo môže predstavovať len začiatok tvorby 4 prsta končatiny (Blanco & Alberch, 1992; Vorobyeva & Hinchliffe, 1996). Počet článkov prstov vyjadruje prstový vzorec, ktorý je 2-2-2-1.

Zadná končatina v tomto štádiu bola vo forme nožného púčika (Glaesner, 1925), zo skeletu zadnej končatiny nebola zistená žiadna časť. Pravdepodobne sa formuje iba panvový pletenec.

46.-48. ŠTÁDIUM (z technických príčin nepozorované)

49. ŠTÁDIUM (vek: 27⁺ - 33⁺ dní; TL = 18,1 – 20,8 mm; obr. 86, 87, 88, 89)

V tomto štádiu boli zistené výrazne zmeny vo vývine skeletu, najmä čo sa týka osifikácie exokránia, stavcov a predných končatín.

Cranium. Etmoidálna oblasť kránia je tvorená trabekulami, ktoré siahajú až k *os intermaxillare*, kde sa stáčajú laterálnym smerom a vytvárajú *cornua trabeculae*. V mieste ohybu trabekúl (začiatok *cornua trabeculae*) vytvára sa tenké *cartilago transversalis inferior*, ktoré obe trabekuly spája. Na tej istej úrovni laterálne vybieha z trabekúl malý chrupkovitý výbežok (*cartilago antorbitalis*), na ktorý sa pripája *ligamentum ethmoptygoideum* (Lebedkina, 1979). Z ventrálnej strany trabekúl sa pripájajú podnebné kosti *vomer* (má 11 - 13 zubov) a *palatinum* (20 – 22 zubov). Na palatínium sa posteriórne pripája *os pterygoideum*, takže spolu vytvárajú *pterygopalatinum*. Medzera medzi vomerom a palatínium sa zmenšila. Priestor medzi trabekulami (*cavum cranii*) z ventrálnej strany zakrýva *os parasphenoideum*, ktorá anteriórnym okrajom, resp *margo anterioris* dosahuje úroveň *foramen opticum*. Anteriórne kryje, ale iba čiastočne, *os intermaxillare*, u ktorej sa *pars palatina* ešte nezačalo formovať. *Maxilla*, *nasale* a *praefrontale* nie sú prítomné.

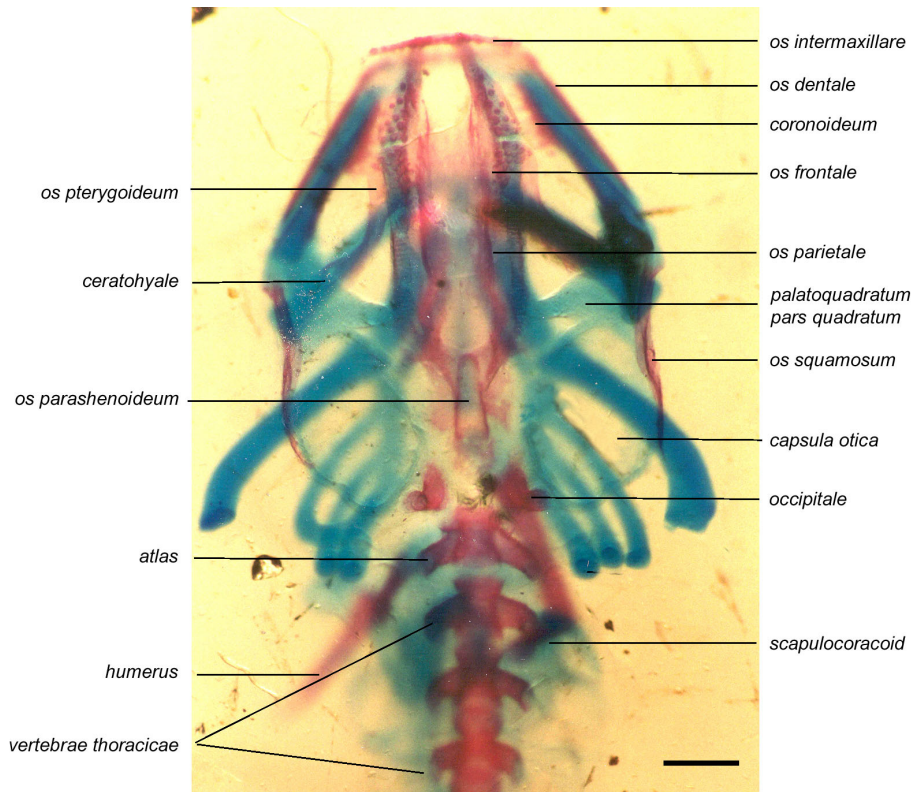
Orbitotemporálna oblasť je tvorená orbitotemporálnou chrupkou, ktorá osifikuje na dorzálnom okraji v okolí *foramen opticum*. Dorzálna nad prednou časťou trabekúl sa nachádzajú *ossa frontalia*, ktoré podľa Lebedkinovej (1979) osifikujú v 3 osifikačných centrách nad trabekulami. V tomto prípade sa jedná o jeden celok, ktorý má podlhovastý nepravidelný tvar. Mediálny okraj je zúbkovitý, laterálny hladký a oblý. Medzi čelovými kosťami je v strede medzera, takže osifikácia prebieha z laterálnej strany na mediálnu, kde sa potom párové kosti spájajú. Posteriórne sa na frontália pripájajú *ossa parietalia*. Tieto sú kratšie než frontália. Ich posteriórny okraj končí na úrovni *os squamosum* (obr. 87A).

Otookcipitálna oblasť je tvorená otickými kapsulami, ku ktorým sa ventrálne pripája *os parasphenoideum*. Posteriórne sú k obojstranným otickým kapsulám pripevnené osifikované *arcua occipitalia*, na ktorých boli prítomné malé kondyly. Z laterálnej strany sa pripája tenká osifikovaná *os squamosum*. Ventroanteriórne sa pripája pomocou svojich výbežkov palatokvadrátum časť kvadrátum.

Palatokvadrátum má osifikované len *pterygoideum*, ktoré sa anteromediálne spája s ozubeným *os palatinum*. Ku orbitosfenoidálnej chrupke je pripojené pomocou *processus ascendens*, ktoré nie je ešte osifikované.

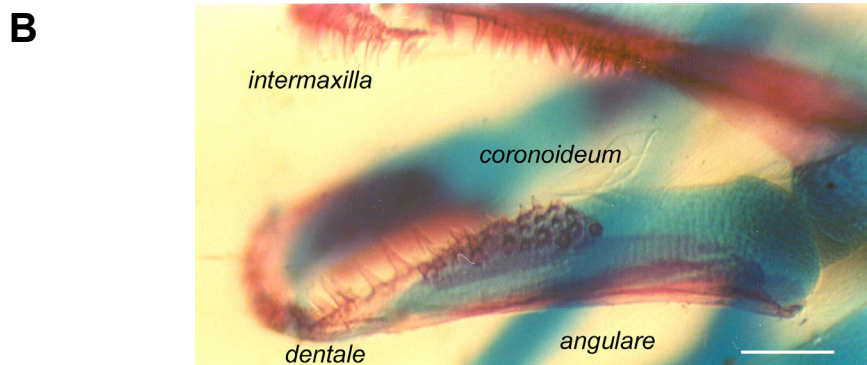
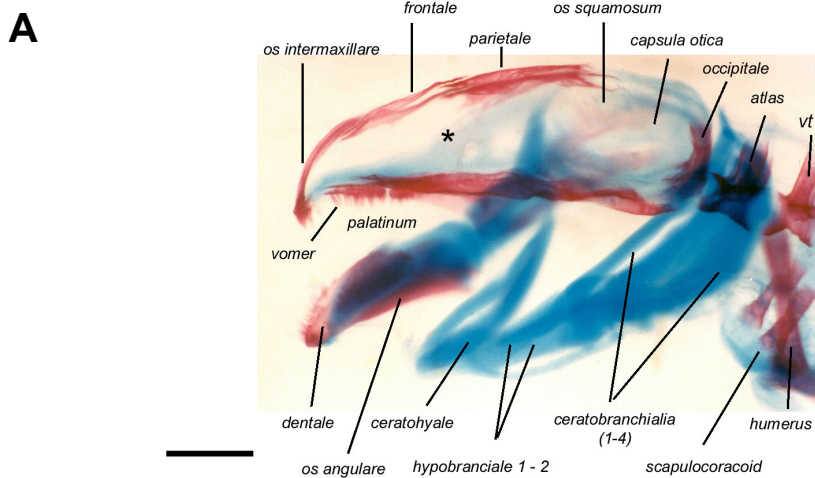
Mandíbula je tvorená chrupkovitým oblúkom – *cartilago Meckeli*, ktoré je anteriórne uzavreté kosťou *os dentale*. Vytvára tak krátky úsek meckelovej chrupky medzi dentáliami (*cartilago mentomeckeli*), ktoré v dospelom štádiu osifikuje spolu s *os dentale* a v mieste *symphysis mandibulae* vytvára *os mentomandibulae*.

Hyobranchiálny aparát zostal v tomto štádiu nezmenený.



Obr. 86. Dorzálny pohľad na krániu larválneho jedinca *Triturus alpestris*. A – 41. štádium, 45. štádium. Jednotlivé štruktúry ako u obr. 83. Mierka = 1 mm.

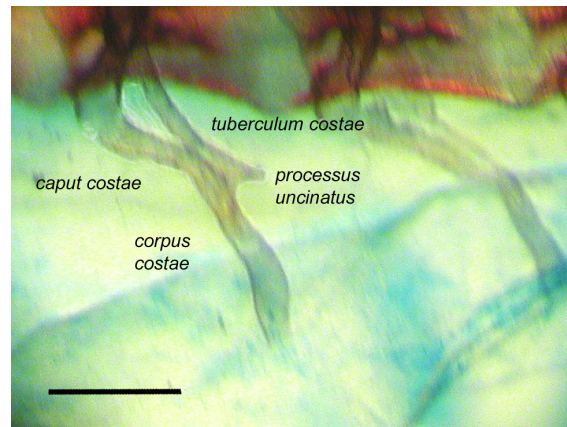
B –



Obr. 87. Larva *Triturus alpestris* v štádiu 49., A – laterálny pohľad na krániu, B – detailné zobrazenie mandibulárnych kostí.. * - osifikácia orbitosfenoida, vt1 – *vertebra thoracica prima*. Mierka = 1 mm.

Vertebrae, costae. Centrá stavcov sú osifikované až po chvostové stavce, na ktorých osifikácia len začína. Na centrá sa pripájajú *arcus neuralis* z každej strany. Obopínajú neurálnu trubicu a nad ňou sa svojimi chrupkovitými koncami spájajú. Atlas už mal vytvorený malý *processus dentis* a taktiež boli prítomné malé kondylárne výbežky – *processus condylares*. (obr. 86).

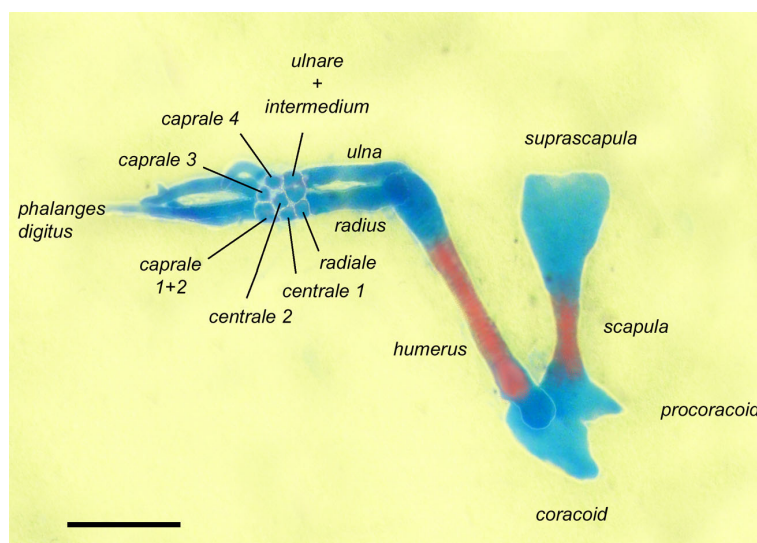
Rebrá boli prítomné na prvých šiestich hrudných stavcoch ako tenké tyčinky v tvare ohnutého „Y“. Na prvých dvoch začala osifikácia.



Obr. 88. Laterálny pohľad na rebro druhého hrudníkového stavca u larvy *Triturus alpestris* v 49. štádiu. Mierka = 1 mm.

Membra, sternum, epipubis. Na prednej končatine boli vytvorené všetky časti, okrem prstov, ktorých články sú v náznakoch. Kĺby článkov predstavuje stenčená chrupka. Osifikácia bola lokalizovaná na celom *corpus ossis humeri* a *corpus scapulae*. Chrupkovité ostali niektoré časti zonopodia a stylopodia (*suprascapula*, *procoracoid*, *coracoid*, *epiphysis proximalis et distalis ossis humeri*) a celé zeugopódium a autopódium.

Na zadnej končatine bol prítomný chrupkovitý *femur*, ktorý sa v distálnej časti rozširoval – pravdepodobne ide o diferenciáciu časti *tibia* a *fibula*. *Cingulum memri pelvini* bolo chrupkovité bez rozoznatelných častí.



Obr. 89. Laterálny pohľad na prednú končatinu larvy *Triturus alpestris*, 49. štádiu. Mierka = 1 mm.

50., 51., 52. ŠTÁDIUM (z technických príčin nebolo pozorované)**53. ŠTÁDIUM** (vek: 53⁺ - 63⁺ dní; TL = 24,4 - 32 mm; obr. 90, 91, 92, 93, 94, 95)

Cranium. Vekom a rastom lariev v tomto štádiu postúpila významne aj osifikácia lebky. Ako vidieť z obrázku 90 lebečná strecha je takmer uzavretá, tvorí ju viac kostných častí než chrupkových.

Etmoidálna oblasť je formovaná vývinom nosových kapsúl, ktoré v tomto štádiu tvorila chrupka z trabekúl. V štádiu 49. tvorili oporu nosovým vakom (*saculus nasales*) trabekulárne rohy, ktoré sa v *recessus marsupiatius ossis intermaxillare* laterálne rozširujú. V tomto štádiu bola anteriórne v mieste pod *pars facialis ossis intermaxillare* vyvinutá ohnutá tyčinkovitá chrupka *collumna ethmoidalis* (Fox, 1959), ktorá sa spája so svojím párom na konci dorzálného výbežku intermaxily pomocou chrupkovitého premostenia – *tectum internasale* (obr. 91A). Podľa Lebedkinovej (1979) sa chrupka u čeľade Salamandridae zakladá neskôr, zatiaľ čo u Hynobiidae zároveň s premaxilami. Trabekulárne rohy sa stenčili a predĺžili laterálnym smerom až po úroveň vonkajších nozdier. *Cartilago antorbitalis* sa taktiež predĺžilo do mediolaterálne, predstavuje ventrokaudálnu stenu nosovej kapsuly. Z laterálnej strany je nosová kapsula otvorená jedným veľkým oknom (*fenestra communis*), z ktorého sa neskôr stanú dve okná – *fenestra lateralis* a *fenestra ectonarina* (f. *endonarina* sensu Jarvik, 1980, Roček, 1996b). Predný okraj spoločného okna lemuje zhrubnutá chrupka, dorzálna je to *cartilago obliqua* a ventrálne *cartilago infranarina*. Ventrálne je vytvorené veľké okno (*fenestra endochoanalis*), ktoré z veľkej časti zakrýva rozrastajúci sa *vomer*. Z dorzálnaj a mediálnej strany je nosová kapsula bez chrupky, kryt tvorí pravdepodobne väzivová blana. Hranicu medzi nimi tvorí spomínaná *collumna ethmoidalis*. Anteriórne je medzi *cartilago obliqua*, *collumna ethmoidalis* a *cornu trabeculae* vytvorené malé *cartilago cupularis*, v ktorom sa tieto tenké chrupky stretajú.

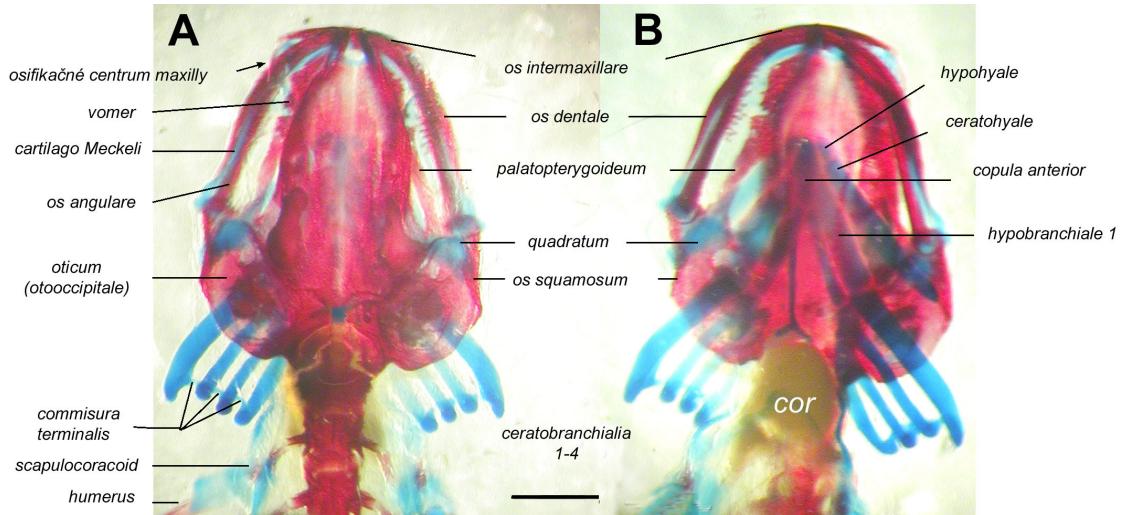
Z krycích kostí sa v etmoidálnej oblasti objavila *maxilla* (obr. 91), ktorej osifikačné centrum sa nachádza pod *fenestra ectonarina* na konci *processus dentalis ossis intermaxillare*. Pravdepodobne začiatok osifikácie maxily súvisí so vznikom *ductus nasolacrimalis*. Anteriórne ohraničuje etmoidálnu oblasť *os intermaxillare*, ktorá má prítomne, podobne ako v 49. štádiu, len dva výbežky – *pars dentalis* a *pars facialis*. Obe časti sa narástli do dĺžky, prvá časť zasahuje až k spomínanému *fenestra ectonarina* a druhá časť svojím koncom siaha až k *margo anterioris ossis frontalis*. Na konci výbežku *pars facialis* sa nachádza osifikačné centrum *os nasale*, ktorého osifikácia postupuje laterálne smerom k *os maxillare*. Intermaxila v tomto štádiu nesie 21 – 24 zubov v jednom rade.

Na ventrálnej strane neurokránie sa na oboch stranách nachádza nepárová kosť *os parasphenoidum*, ktorá svojím anteriórnym koncom siaha až k párovej kosti *vomer*. Na povrchu je hladká bez ozubenia. Kaudálne sa spája s otickými kapsulami. Ďalej podnebie tvorí párová *os vomeris* a kaudálne za ňou *os palatinum* a *pterygoideum*.

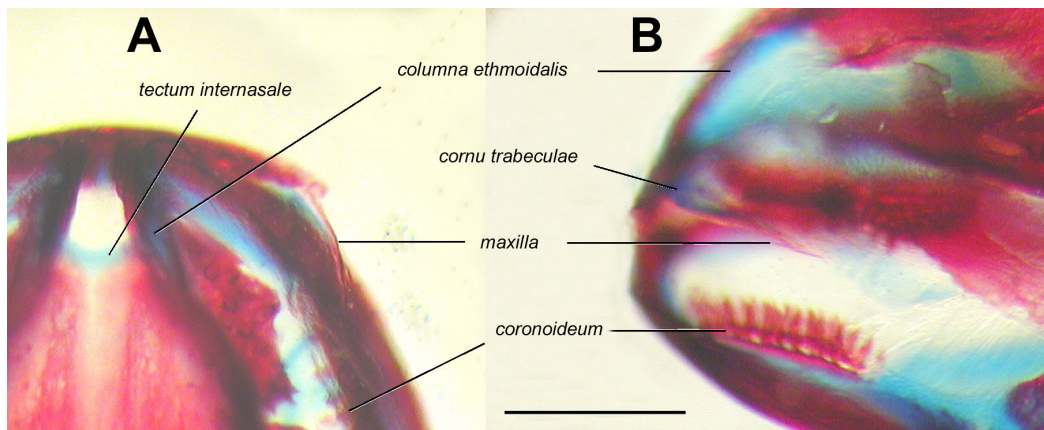
Vomer sa anterolaterálnym smerom rozšíril. Laterálny okraj už nemá oblý tvar, ale je vykrojený, čím vzniklo *margo choanalis*, ktoré ohraničujú *processus major et minor*. Svojím mediálnym okrajom sa spája s trabekulou. Počet zubov na jednom vomeri bol 23.

Os palatinum je malá kosť kaudálne spojená s *os pterygoideum* do jedinej kosti *palatopterygoideum*. Svojím mediálnym okrajom sa môže priamo spájať s parasfenoidom. *Palatinum* je malá kosť oválneho tvaru. Na povrchu jednej kosti sa

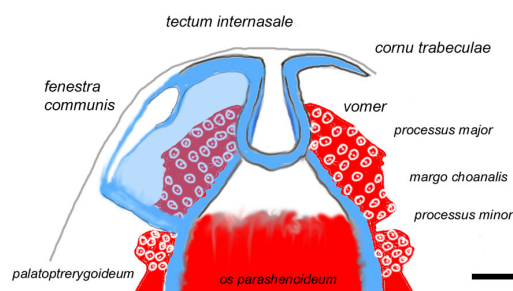
nachádza 11 – 12 zubov. Medzi vomerom a palatínom sa v tomto štádiu vývinu, na rozdiel od predchádzajúceho vyššie opísaného štádia, zmenšila štrbina. Môžu byť spojené malými anteromediálnymi výbežkami, na ktorých sa môžu nachádzať 1 až 2 zuby. Zuby u všetkých menovaných kostí sú jednohroté – monokuspidné.



Obr. 90. Osifikácia kráňa larvy *Triturus alpestris* v 53. štádiu vývinu. A – dorzálny, B – ventrálny aspekt. Mierka = 1 mm.

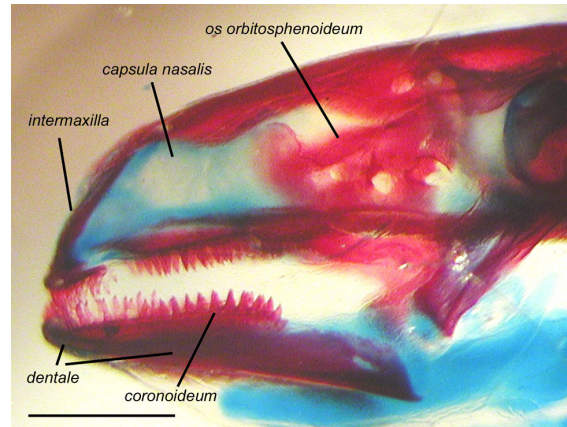


Obr. 91. Detailné zobrazenie etmoidálnej oblasti s vyznačením osifikačného centra maxily u larvy *Triturus alpestris* v 53. štádiu vývinu. Mierka = 1 mm.



Obr. 92. Rekonštrukcia nosovej kapsuly, vomeru a palatína u larvy *Triturus alpestris* v 53. štádiu vývinu. Dorzálny aspekt; čiara vľavo je kontúra spodnej čeľusti. Mierka = 0,5 mm.

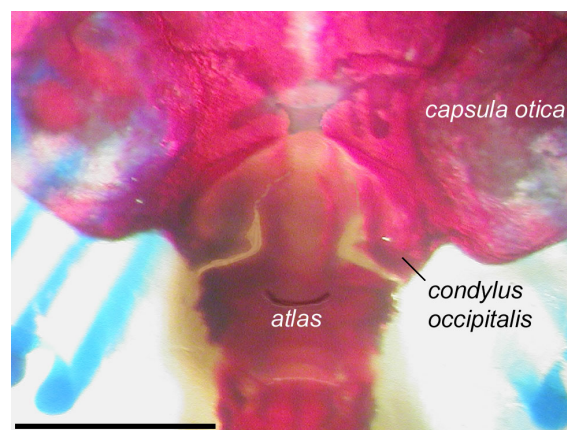
Orbitálna oblasť je tvorená na spojoch orbitosphenoidálnou chrupkou (orbitálna chrupka podľa niektorých autorov), konkrétne kaudálne pri spojení s otickou kapsulou a palatokvadrátom, anteriórne pri spojení s nosovou kapsulou. V strede okolo *foramen opticum pro nervus opticus* a neúplne okolo *foramen oculomotorium pro nervus oculomotorius* je tvorená kosteným tkanivom, z čoho vyplýva, že v tomto štádiu osifikovala *pila praeoptica, metoptica* (obr. 93).



Obr. 93. Laterálny pohľad na etmoidálnu a orbitotempórnu oblasť u larvy *Triturus alpestris* v 53. štádiu vývinu. Mierka = 1 mm.

Ako je z vyššie uvedeného obrázku vidieť orbitosfenoid anteriórne osifikoval najprv *pila praeoptica* a *pila metoptica*. Potom osifikácia pokračovala anteriórne, sa na *os orbitosphenoidum* vytvoril dorzálny výbežok, pravdepodobne sa jedná o najširšie miesto kosti u dospelého jedinca (obr. 14). Dorzálne sa svojím okrajom spojil s *os parietale* a ventrálne s *os parasphenoidum*. Spojenie s *processus ascendens* je v tomto štádiu zachované.

Otookcipitálna oblasť je takmer úplne osifikovaná okrem prednej časti v okolí *foramen prooticum* a okrem *tectum synoticum*. Anteriórne sa spája s *processus ascendens quadrata*, laterálne sa spája s ďalšími dvoma výbežkami kvadráta - *processus basalis* a *processus oticus*. Laterodorsálne vystupuje malá hrana (*crista parotica*), na ktorú sa pripájajú tenké *os squamosum*. Kaudálne sa spája s vyvinutým atlasom (obr. 94) pomocou okcipitálnych kondylov (*condylus occipitalis*), ktoré sú úplne osifikované. Všetky otvory vyvinuté ako aj *operculum* a časti vnútorného ucha.



Obr. 94. Dorzálny pohľad na okcipitálnu oblasť u larvy *Triturus alpestris* v 53. štádiu vývinu. Mierka = 1 mm.

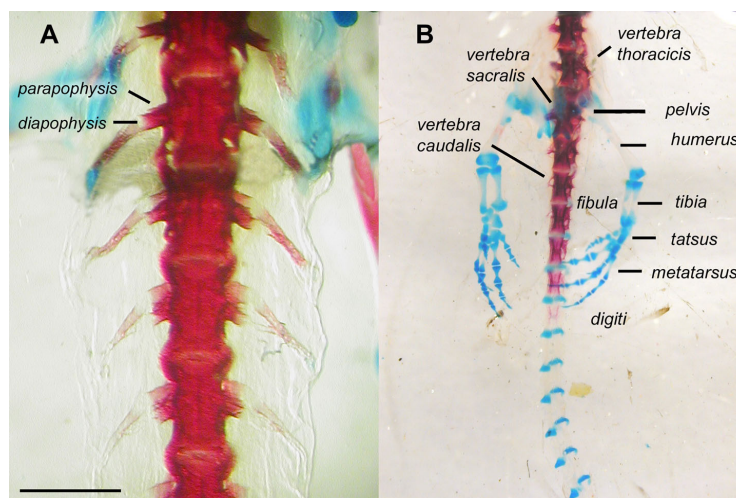
Palatokvadrátum v tomto štádiu má osifikované nie len *pterygoideum*, ktoré sa anteromediálne spája s ozubeným *os palatinum*, ale taktiež je osifikovaná distálna časť *pars quadrata palatoquadrati* (obr. 93) okrem kĺbových hrboľov – *condylus mandibulares ossis quadrati*. Osifikácia prebehla až na úroveň spojenia s *os palatopretygoideum*. Proximálna časť ostala chrupkovitá

Vývin mandibuly pokročil oproti 49. štádiu. Okrem prítomnej chrupkovitej *cartilago Meckeli*, *os dentale*, *os angulare* sa objavila tenká kosť z mediálnej (linguálnej) strany *os praearticulare*. Kosť sa ventrálne spája s *os angulare* a má vytvorený *foramen praearticulare* pre vetvu hyomandibulárneho nervu – *ramus alveolaris* a pre rovnomenné vetvy ciev *arteria et vena mandibularis*. Dorzálny okraj preartikuláre vybieha do malého výbežku – *processus coronoideus*. Dentálna kosť z laterálnej strany sa pripája ku *os coronoideum*, pri ktorej končí svojou ozubenou časťou. Stav Meckelovej chrupky je rovnaký ako v 49. štádiu.

Hyobranchiálny aparát – tu pribudla jedna časť (obr. 90B) a to anteriórne od *ceratohyale* sa objavila na každej strane malá chrupka *hypohyale*, z ktorej sa pravdepodobne neskôr vyvinú *radius anterior* a *interadius*. V ostatných častiach ostal *apparatus hyobranchialis* v tomto štádiu nezmenený.

Vertebrae, costae (obr. 95). V tomto štádiu boli stavce osifikované až po 6 chvostový stavec. Mali úplne vyvinuté neurálne oblúky, ktoré boli dorzálnne spojené a osifikované. *Atlas* (obr. 94) mal vyvinutý kompletne *processus dentis* a *processus condylares* s kĺbovými plochami (*facies condylaris*). *Vertebrae thoracicae* mali na laterálnych stranách vyvinuté *diapophysis* a *parapophysis*, ktoré tvorili *processus transversalis*. Na priečne výbežky sa upínali rebrá, ktorých prvých šesť bolo v rôznom stupni osifikácie (95A). Krížové stavce mali taktiež vyvinuté obidva priečne výbežky na ktoré sa upínali ešte nezmenené rebrá. Z chvostových stavcov bolo osifikovaných 4 – 5 ostatné boli pravdepodobne chrupkovité. Neurálne aj hemálne oblúky boli spojené chrupkovými sponami.

Membra, sternum, epipubis. Predné končatiny sa od predchádzajúceho 49. štádia líšili osifikáciou predlaktia a to *radius* a *ulna* u vekovo starších jedincov bola počiatočná osifikácia záprstia (*metacarpus*). Články prstov boli chrupkovité. Zadná končatina mala 5 prstov. *Pelvis* tvorili diferencované časti – chrupkovité *puboischium*, *ilium* (v počiatkoch osifikácie) a dorzálnne osifikovaný krížový stavec. Vlastná (voľná) končatina mala osifikovaný iba *femur*. Ostatné časti boli chrupkovité.

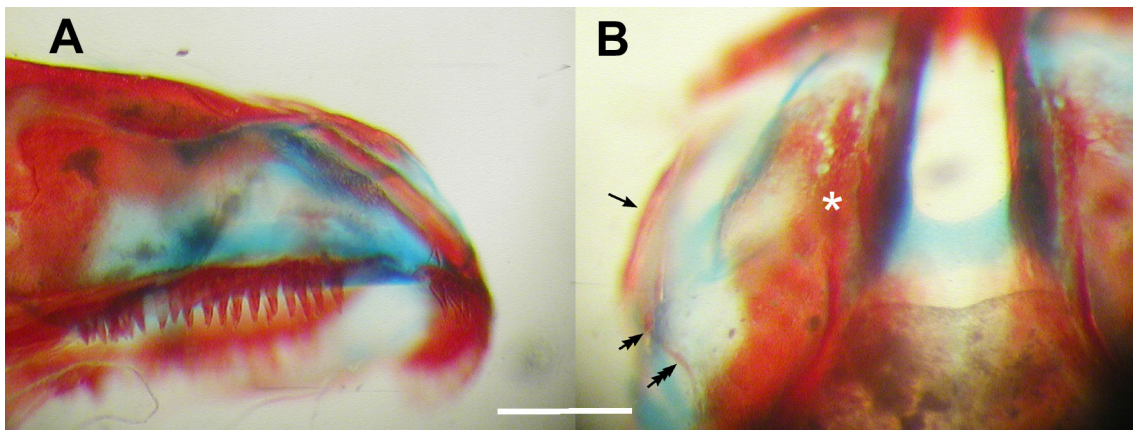


Obr. 95. Detailné zobrazenie osifikovaných stavcov u larvy *Triturus alpestris* v 53. štádiu vývinu. A – hrudné stavce, B – krížové a chvostové stavce. Mierka = 1 mm.

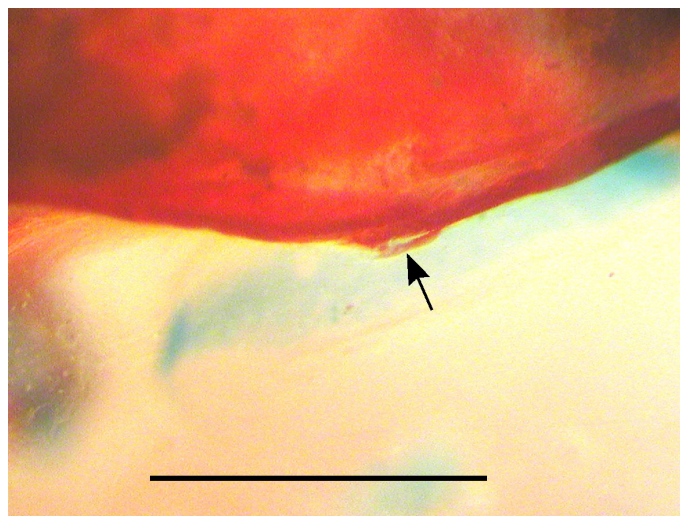
54. ŠTÁDIUM (vek: 63⁺ - 72⁺ dní; TL = 33,3 – 36,1 mm; obr. 96, 97, 98, 99, 100)

Cranium. Ethmoidálna oblasť má takmer kompletnú nosovú kapsulu ako u dospelého jedinca, má vyvinutý malý otvor *fenestra lateralis*, Chýba len ventrálne premostenie trabekúl – nie je ešte vyvinuté *cartilago transversalis inferior*. Samotné trabekuly sa stenčili, sú spojené s radličnou kosťou (*vomer*).

V tomto štádiu sa vyvíjajú najmä krycie kosti ethmoidálnej oblasti. *os nasale* a *os maxillare* postupujú osifikáciou proti sebe. Posterolaterálne od nosovej kosti a posterodorzálne od maxily sa nachádzajú osifikačné centrá *os lacrimale* a *os praefrontale*, ktoré rastú voči sebe. *Cavum cranii* takmer celú zakrývajú *os frontale* a *os parietale*, Medzi ktorými je úzka štrbina. Na *os frontale* sa na laterálnom okraji objavil malý osifikovaný výbežok (budúci *processus postfrontalis*, obr. 97), ktorý ako sa zdá vzniká ako samostatná kostička. Pravdepodobne ide buď o pozostatok *os postfrontale*, alebo ide o ďalšie osifikačné centrum čelovej ktkosti. *Os parietale* sa svojimi laterálnymi okrajmi ťahá nad *processus ascendens ossis quadrati*, ktorá v osifikácii nepostúpila, úroveň osifikácie je ako u predchádzajúceho štádia.

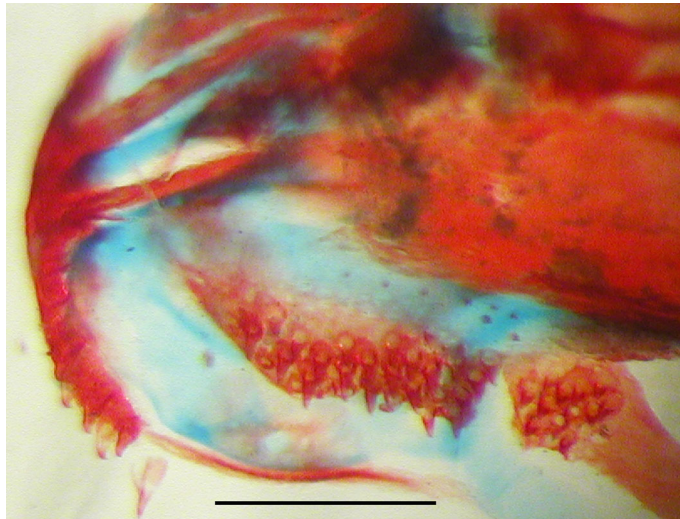


Obr. 96. Detailné zobrazenie osifikačných centier krycích kostí ethmoidálnej oblasti u larvy *Triturus alpestris* v 54. štádiu vývinu. A – laterálny, B – dorzálny aspekt, * - *os nasale*, jednoduchá šípka označuje *os maxillare*, dvojité šípka označuje *os lacrimale*, trojitá šípka označuje *os praefrontale*. Mierka = 1 mm.



Obr. 97. Detailné zobrazenie pravdepodobného osifikačného centra *processus postfrontalis* u larvy *Triturus alpestris* v 54. štádiu vývinu. Šípka označuje predpokladané osifikačné miesto. Mierka = 1 mm.

Ústne podnebie je tvorené anteriórne malým výbežkom *pars palatina ossis intermaxillaris*. Nesie rovnaký počet zubov ako v predchádzajúcom štádiu. Anterolaterálne je ústne podnebie tvorené vomerom a palatínom a posteriórne kosťou *os parasphenoideum*. Vomer sa predĺžil anteromediálne a laterálne (obr. 98), čím došlo roztvoreniu štrbiny medzi oboma kosťami. *Os palatinum* je stále spojená s *os pterygoideum* zostáva v tomto štádiu ako *os palatopterygoideum*. Avšak pterygoid sa približne v strede stenčil, čo poukazuje na počiatok zmeny postavení oboch kostí. Počet zubov na vomeri a palatíne bol rovnaký ako v predchádzajúcom 53. štádiu.



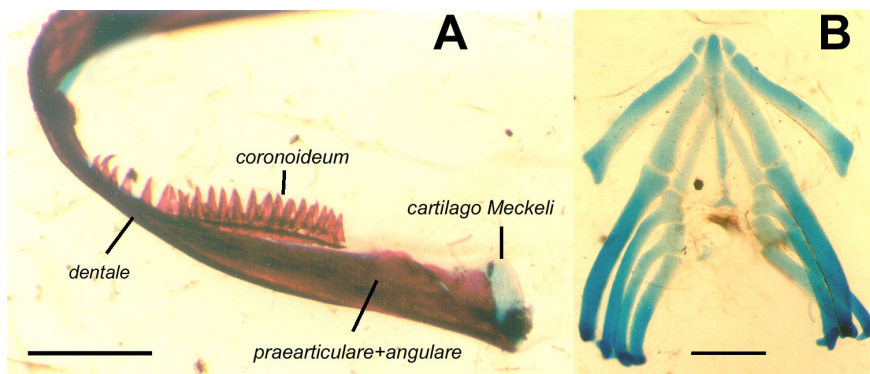
Obr. 98. Zobrazenie vomeru a palatína u larvy *Triturus alpestris* v 54. štádiu vývinu. Mierka = 1 mm.

Orbitálna oblasť je predstavovaná jedinou kosťou *os orbitosphenoideum*, ktorej osifikácia postúpila mierne anteriórnym smerom.

Otická oblasť zostala bez zmeny oproti predchádzajúcemu štádiu. Otické kapsuly sú oblé na dorzálnej strane vyčnievajú vydutiny po semicirkulárnych kanáloch. Laterálne sa otickú kapsulu upína *os squamosum*, ktorá sa predĺžila anterokaudálnym smerom.

Mandibula (obr. 99A) sa oproti predchádzajúcemu štádiu zmenila minimálne, došlo k posunutiu *os coronoideum* kaudálnym smerom. *Cartilago Meckeli* anteriórne osifikuje.

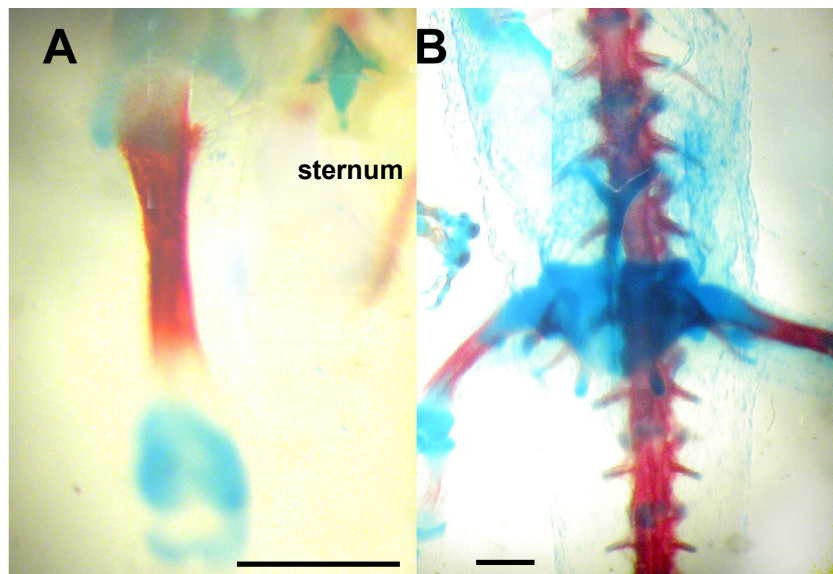
Hyobranchiálny aparát zostal oproti štádiu 53. nezmenený, iba *copula posterior* sa výrazne stenčila (obr. 99B).



Obr. 99. Zobrazenie mandibuly a hyobranchiálneho aparátu u larvy *Triturus alpestris* v 54. štádiu vývinu. Mierka = 1 mm.

Vertebrae, costae. V tomto štádiu sú osifikované takmer všetky stavce okrem posledných 10 chvostových stavcov. Rebrá sú osifikované všetky.

Membra, sternum, epipubis. Osifikácia prednej končatiny prebieha na článkoch prstov, zatiaľ čo na zadnej končatine prsty boli chrupkovité. Pletence oboch končatín (*cingula membra*) boli úplne vyvinuté. *Scapulocoracoid* bol osifikovaný, *suprascapula*, *procoracoid* a *coracoid* boli chrupkovité. Kaudálne od korakoidov bolo viditeľné *sternum* v tvare kosoštvorca (obr. 100A). Na dorzálnnej strane ramennej kosti sa objavil malý výbežok *processus dorsalis*. Panvový pletenec bol diferencovaný na *os ilium*, ktorá v strede tela osifikovala a chrupkovité *puboischium*. Anteriórne v mediálnej rovine sa pripája na *symphysis pelvina*.



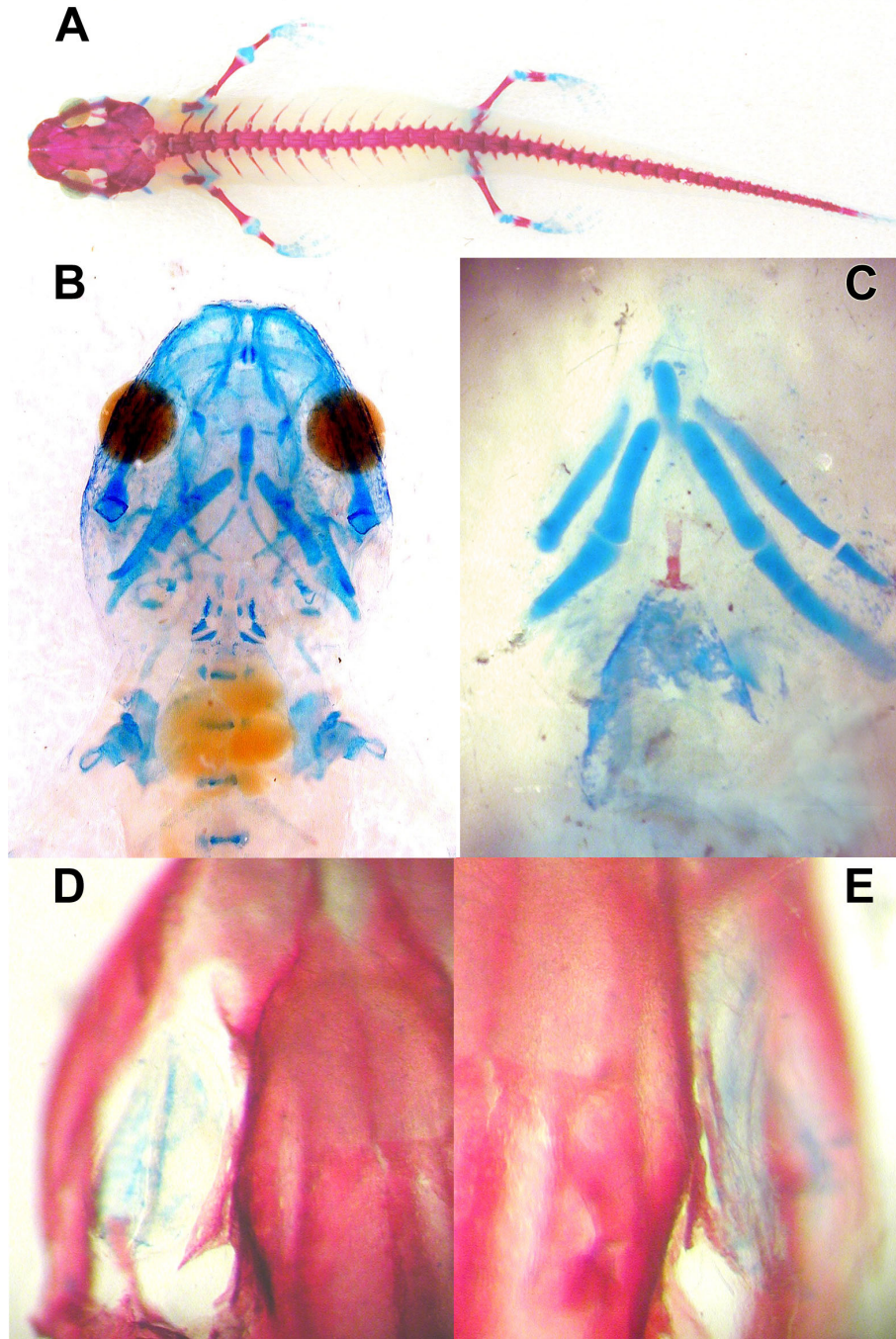
Obr. 100. Zobrazenie ramennej kosti (A) a hyobranchiálneho aparátu u larvy *Triturus alpestris* v 54. štádiu vývinu. Mierka = 1 mm.

55. ŠTÁDIUM (vek: 75⁺ - 80⁺ dní; TL = 36 – 40 mm; obr. 101)

V tomto štádiu sú larvy strácajú žiabre a s nimi aj 3 žiabrové oblúky. Lebka je kompletne vyvinutá ako u dospelého jedinca, avšak s tým rozdielom, že hyobranchiálny aparát zostal chrupkovitý. Zmeny hyobranchiálneho skeletu sa týkali ako bolo vyššie spomenuté troch ceratobranchiálií (2-4), ktoré sa metamorfózou rozpadajú na malé chrupky. Ďalšia zmena sa týka *copula posterior*, ktorá počas metamorfózy osifikovala, okrem funkcie pre úpony svalov má táto kostička pravdepodobne aj funkciu ako sternum u cicavcov – drží osrdcovník (*pericardium*). Poslednou štruktúrou je *hypohyale*, ktoré sa pravdepodobne rozpadlo na dve tenké chrupkovité tyčinky (*radius anterior et posterior*), alebo sa resorbovali a na ich mieste vznikli dve úplne nové štruktúry. Spojením oboch chrupiek *radius posterior* vzniká v juvenilnom období nepárová chrupka *interadius*. Mandibulu tvorí veľké *dentale*, ktoré obklopuje *cartilago Meckeli*. To ostalo chrupkovité. Ozubené *coronoideum* taktiež zmenilo svoju polohu a funkciu. Ako sa zdá bol začlenený buď k *os dentale* na koniec dentície, alebo sa stal súčasťou *os praearticulare*. Nakoniec treba spomenúť *os frontale* a jeho výbežok (*processus postfrontalis*). Ako už bolo vyššie spomenuté, pravdepodobne tento výbežok osifikuje samostatne s vlastným osifikačným centrom. Svedčí o tom spôsob jeho vzniku. Tiež však

treba brať do úvahy, že sa jedná o ďalšie osifikačné centrum frontálií, avšak to je dosť málo pravdepodobné, nakoľko výbežok vzniká po utvorení a spojení osifikačných centier frontálií. Túto domnienku je potrebné overiť na histologických rezoch.

Carpus a *tarsus* ostávajú po metamorfóze chrupkovitý pravdepodobne až do dospelosti.



Obr. 101. Larva *Triturus alpestris* v 55. štádiu vývinu. A – dorzálny pohľad na kostru metamorfovaného jedinca, B – ventrálly pohľad na hyobranchiálny skelet (rozpad branchiálií), C – dorzálny pohľad na hyobranchiálny aparát metamorfovaného jedinca (osifikácia *copula posterior*), D a E – dorzálny pohľad na rôzne tvary postfrontálneho výbežku a jeho osifikačné centrum. Bez mierky.

5. DISKUSIA

Pôvod obojživelníkov, ako aj ich fylogenéza sú dodnes diskutovanými témami. Ak dnes chceme zistiť, či ten alebo tamten druh sú príbuzné druhy v rámci rodu alebo čeľade urobíme DNA analýzu. Avšak o vývojovom trende toho ktorého druhu nám uvedená analýza nič nepovie. Na to je potrebné poznať, okrem iného, aj morfológiu resp. anatómiu kostry. Znalosti o kostre v určovaní fylogenetických vzťahov v dnešnej dobe najviac využívajú paleontológovia.

5.1 Porovnanie adultov v rámci čeľade

Druhy v rámci čeľade sa značne líšia, čo niektorých autorov donútilo rozdeliť ich do dvoch skupín – vlastné salamandry a mloky (čolky). Do prvej skupiny sú zaradené rody *Chioglossa*, *Mertensiella* a *Salamandra*, do druhej skupiny sú zaradené ostatné taxóny so všetkými vyhynutými rodmi (Titus & Larson, 1995).

Sledovaný druh *Triturus alpestris* sa od salamandry (*Salamandra salamandra*) líšil v niekoľkých znakoch.

Lebka: Prvým takým rozdielnym znakom je etmoidálna oblasť. Zatiaľ čo u mloka *T. alpestris* sú *capsulae nasales* oddelené medzinosovým priestorom (*cavum internasale*) u salamandry sa v jeho posteriórnej časti nachádza *septum internasale*, ktoré je dorzálne kryté *tectum internasale*. Anteriórne vybieha do rostrálnej chrupky (*cartilago rostralis* seu *rostrum praenasale*). Na základe rozdielu v utváraní nosovej kapsuly Jarvik (1942, 1962, 1972, 1980) vo svojich prácach hovorí o dvoch rozdielných skupinách: osteolepiformy vedúce k anurám a porolepiformy vedúce k urodelám. Podľa spomenutého autora je u osteolepiform aj anúr internazálna stena tvorená prepážkou – *septum nasi*, zatiaľ čo u porolepiform a urodel je internazálna stena prezentovaná internazálnou dutinou (*cavum internasale*) a *septum nasi* je zastúpené v priečnej stene – *lamina praecerebralis*. Je preto zaujímavé, prečo sa v posteriórnej časti *cavum internasale* nachádza u salamandry vyššie spomínané – *septum internasale* (Francis, 1934), kým u sledovaného druhu tvorí spojovací článok oboch chrupkovitých kapsúl *cartilago transversalis superior et inferior*, medzi ktorými je precerbrálne okno (*fenestra praecerebralis*). Vysvetlenie možno hľadať v starobylosti rodu *Salamandra*. To znamená, že pôvodne mal predchodca rodu *Salamandra* rozdelené *cavum internasale* na dve dutiny (*cavum internasale dexter et sinister*) podobne ako u porolepiformnej ryby *Glyptolepis groenlandica* (Jarvik, 1972).

Ďalším rozdielnym znakom je *os intermaxillare*, ktorá je u *T. alpestris* spojená v jedinú kosť, na rozdiel od salamandry, u ktorej sú vyvinuté dve *praemaxillaria*. Jedná sa taktiež o starobylý znak po predkoch. Ak sa pozrieme na lebečnú strechu zistíme ihneď, že *os frontale* má u triturusu na laterálnej strane výbežok (*processus postfrontalis*), kým u salamandry sa tento výbežok nenachádza. Tu sa nám natíska otázka: nejde v tomto prípade o redukciu? Ak sa pozrieme do minulosti ponúka sa kladná odpoveď. Veď pri prechode stavovcov na súš mali hlavu ťažkú a pri ich spôsobe pohybu museli každú chvíľu odдыхovať. Z tohoto dôvodu je pochopiteľné, prečo sa lebka odľahčovala počas evolúcie obojživelníkov. Hoci dnes už nemajú obojživelníky tak kostnatú lebku, tento trend pravdepodobne stále pretrváva. Najčastejšie sa ukazujú redukcia prstov, ktorú opísali vo svojich prácach mnohí autori, ako Hanken (1985), Yeh (2002) a iní.

Vomeropalatinum – u salamandry je esovité, zatiaľ čo u triturusu je rovné až mierne ohnuté.

Otické kapsuly sa líšili v polohe *foramen abducens*, ktorý sa u salamandry nachádza na ventrolaterálnej strane, zatiaľ čo u *T. alpestris* sa nachádza na dorzálnej strane v blízkosti *foramen prooticum*.

Oba druhy sa líšili taktiež aj v hyobranchiálnom aparáte, konkrétne v anteriórne časti *radius anterior et posterior*. U skúmaného druhu *radius posterior* nie je. Namiesto neho sa tam nachádza *interradius*. Taktiež sa líšili v osifikovaných častiach. Salamandra mala hyobranchiálny aparát chrupkovitý celý (Francis 1934) avšak *Triturus alpestris* mal osifikované *copula naterior (basibranchiale 1)*, *ceratohyale* len proximálnu polovicu, taktiež *ceratobranchiale, hypobranchiale*.

Končatiny: tu sa oba druhy navzájom od seba líšili. Salamandra má na oboch končatinách (*carpus* a *tarsus*) dva elementy chrupkovité – *cartilago prepolialis, cartilago radiale* a *cartilago prehallucis, cartilago tibiale*. *Triturus alpestris* má všetky časti prednej aj zadnej končatiny osifikované. Taktiež bol rozdiel v počtoch článkov prstov, kde u mloka *Triturus alpestris* bol prstový vzorec 2-2-3-2 a u salamandry bol 1-2-3-2. V pletenoch sa líšili v osifikovanej ploche, kde u salamandry osifikácia nebola okolo celého ramenného kĺbu. avšak u mloka bola. U panvového pletenca to bolo rovnako.

Podobné znaky ako *Salamandra salamandra* vykazujú aj veľmi príbuzné druhy *Mertensiella cauacsica* a *M. luschani* (Özeti, 1967), len s tým rozdielom, že u oboch druhov je prstový vzorec podobný ako u *Triturus alpestris*.

U sledovaného druhu neboli zistené žiadne odchýlky na rozdiel od *Triturus carnifex*, ktorého sa vyskytli prirodzené variácie v počte článkov prstov ako aj v karpálií a tarzálií (Zaffaroni et al., 1996).

5.2 Porovnanie vývinových štádií v rámci čeľade

Ontogenéza lebky: vývin lebky u *Triturus alpestris* začína veľmi skoro, najmä čo sa týka osifikácie dermálnych kostí. I keď z technických príčin sa nepodarilo zachytiť všetky vývinové štádiá, možno v ontogenéze zistiť dôležité časové momenty, resp. ich predpokladať.

Vývin skeletu začína lebkou. Ešte vo vaječných obaloch sa začínajú formovať *parachordalia* a *trabeculae*, za nimi sa vyvíja *cartilago Meckeli* a *palatoquadratum*.

Chondrokranium

Etmoidálna oblasť: sa začína formovať po dosiahnutí trabekúl k *os intermaxillare*, kde sa potom v jej *recessus marsupiatius* stáčajú a vytvárajú laterálne rohy čo predstavuje neskoré štádium (53). Neskoré vytváranie nasálnych kapsúl potvrdila aj Lebedkinová (1979), ktorá to pozorovala u *Triturus cristatus karelini*. U *Pleurodeles waltlii* je okrem spomínaných rohov vyvinuté aj *planum basale* a *crista sellaris*, ktorými sú podľa (Hefzibah & Zinberg, 1964) parachordália aj trabekulária spojené. Správne sa však jedná anteriórne o *planum ethmoidalis*, ktorá sa vytvára v oblasti trabekulárnych rohov a *planum basale* sa vytvára anteriórne pred chordou – spája parachordáliu. U *Triturus vulgaris* sa bazálna platnička objavuje v 40. štádiu. Podľa Lebedkinovej (1979) je v tomto štádiu už vytvorená *columna ethmoidalis*, ktorá sa spája pomocou svojho dorzálneho základu s mezenchymálnou časťou *pila praeoptica*. Formovanie nosových kapsúl je úplné v 54 štádiu, čo u *Pleurodeles waltlii* predstavuje štádium D (čo je asi 53. št.), pri veľkosti larvy 42 mm.

Podľa Wiedersheima (1909) v *regio ethmoidalis* nachádzajúce sa chrupkovité časti nosovej kapsule vznikajú sčasti samostatne a niektoré sú v spojitosti na orálnym smerom konvergujúce trabekuly (*planum internasalis, cornua processus antorbitalis*

trabecularum). Tomu nasvedčuje aj stavba *cartilago nasalis*, nakoľko chrupky trabekulárneho pôvodu sú hrubšie, zatiaľ čo chrupky pôvodom z epidermálnej plakódy sú tenšie. To isté o tom svedčí aj *septum nasi* u žiab, ktoré sa vytvorilo z *trabeculae cranii* (Toerien & Roussouw, 1977).

Palatoquadratum: tvorí ho už v 36. štádiu nepohyblivá, alebo veľmi málo pohyblivá Meckelová chrupka, ktorá sa anteromediálne spája v *synchondrosis intermandibularis*. Pravdepodobne bolo v tomto štádiu už vyvinuté spojenie medzi *pars quadrata palatoquadrati* a *cartilago orbitosphenoidalis* (*c. orbitalis*) pomocou *processus ascendens*, avšak pomocou diferenciálneho farbenia to nebolo možné určiť. Bol viditeľný vyššie uvedený výbežok, ktorý zasahoval pred otickú kapsulu. Naproti tomu u *Pleurodeles waltlii* (Hefzibah & Zinberg, 1964) už bolo spojenie *palatoquadrata* s orbitálnou chrupkou vyvinuté, ako aj artikulácia medzi *cartilago Meckeli* a *pars quadrata palatoquadrati*. Pohyblivý čeľustný kĺb u *Triturus alpestris* bol v 40. štádiu vývinu.

Hyobranchiálny aparát (skelet): sa vyvíja veľmi skoro. Artikulácie medzi jednotlivými branchiálmi sa objavujú spolu s vonkajšími žiabrami. Ich metamorfóza začína 54. štádiom – objavením sa *hypohyale* a končí 55. štádiom avšak ostávajú celé chrupkovité.

Exokránium

Bolo zistené, že exokránium najprv osifikuje u kostí, ktoré nesú zuby. Podľa Lebedkinovej (1979) a Corsina (1966) sa naraz objavujú *premaxillare* (*intermaxillare*), *vomer*, *palatinum* a ako protipól na dolnej čeľusti je to *dentale* a *coronoideum*. Všetky tieto kosti sa objavujú veľmi skoro, u *Pleurodeles waltlii* je to podľa Lebedkinovej (c.l.) v 34. štádiu, kedy je na každej kosti počet zubov 1 – 2. Reilly (1986) zistil okrem vyššie spomenutých častí lebky u *Notophthalmus viridescens* osifikované *squamosum*, čo predstavuje podľa stupňa osifikácie lebky štádium I (podľa Corsina - c.l. ide o štádium 41). U *Triturus alpestris* sa ozubené kosti objavujú pravdepodobne už v ebyronálnom období v 36. štádiu, na čo poukazuje tvar Meckelovej chrupky. Primárna kosť nie je dostatočne osifikovaná preto nebolo možné zobrazit' spomínané kosti. V 39. štádiu sú už viditeľné spomínané kosti, ktoré v ďalších štádiách zväčšujú svoju veľkosť a nesú väčší počet zubov. Kosti lebečnej strechy, *os frontale* a *os parietale*, boli v 49. štádiu spolu spojené a nachádzali sa nad osifikujúcim *orbitosphenoideum*. V mediálnej rovine zostáva štrbina medzi kosťami až do metamorfózy. Podľa Lebedkinovej (1979) obe kosti osifikujú v 3 centrách nad trabekulami. U *Triturus cristatus karelini* autorka zistila *frontale* v 47. štádiu a *parietale* v 50. štádiu a u *Pleurodeles waltlii* sa v 38. štádiu objavilo *frontale* a 44. štádiu *parietale* s čím sa zhoduje aj údaj Corsina (1966). Podobne je tomu aj u *Notophthalmus viridescens* (Reilly, c.l.). Z uvedeného vyplýva, že u mlokov najprv osifikuje orbitotemporálna oblasť, potom otická a až nakoniec etmoidálna oblasť. Palatoquadratum osifikuje najprv *pterygoidom* a potom *quadratom*. Mandibula osifikuje, ako je vyššie uvedené, najprv kosťou *dentale*, *coronoideum*, potom *angulare* a nakoniec *preartikuláre*. *Os articulare* vzniká niekedy v juvenilnom období. *Os parasphenoideum* osifikuje po celej dĺžke v 49. štádiu.

Ako posledné z kostí osifikuje *nasale*, *maxilla* a *praefrontale*. *Nasale* sa objavuje v 54. štádiu nad výbežkami intermaxily, potom pokračuje laterálnym smerom oproti maxile. Čo je zaujímavosťou, tak to, že maxily nenesú zuby po objavení sa ako to bolo u predchádzajúcich kostiach.

Os praefrontale je z hľadiska vzniku zaujímavá kosť. Jej vývin ako aj vývin maxily je podmienený (pravdepodobne) vývinom *capsula nasalis* a *ductus nasolacrimalis*. Prefrontália vznikajú ako dve samostatné centrá, dorzálne ventrálne pred očnicou.

Spájajú sa naraz s maxilou. Tu sa natíska otázka, či ventrálne osifikačné centrum je v skutočnosti *os lacrimale*, alebo *prae frontale* je vlastné *lacrimale* a *prae frontale* zrastá anteriórne s laterálnym okrajom *os frontale*.

Na tomto mieste je potrebné spomenúť *os frontale*, u ktorej z laterálnej strany sa v štádiu metamorfózy objavuje tenká kostená štruktúra. Pravdepodobne ide o pozostatok *os postfrontale*, ktorá po metamorfóze prirastá k laterálnemu okraju čelovej kosti a tvorí *processus postfrontalis*. Túto domnienku však treba overiť histologickými rezmi.

Ontogenéza chrbtice: Ako prvý segment axiálneho skeletu sa objavujú okcipitálne oblúky, ktoré svojím voľným koncom sa stáčajú k otickej kapsule (štádium 40). Ďalej sa objavujú oblúky stavcov postupne smerom kaudálnym. Osifikácia nastáva v mieste pripojenia sa k telu stavca a postupuje dorzálnym smerom. Osifikácia jednotlivých stavcov prebieha postupne kaudálnym smerom. Okcipitálie prirastajú k otickým kapsulám v 49. štádiu a sú úplne osifikované. Aj atlas má v tomto štádiu vyvinuté kondylárne výbežky a *processus dentis*. Úplná osifikácia všetkých stavcov je dokončená v štádiu 55.

Ontogenéza končatín: Ako prvá sa objavuje chrupkovitá *scapula a humerus* (36. štádium). Vývin končatín je tiež postupný ako u stavcov. Najprv sa objavuje pletenec prednej končatiny, *humerus, radius a ulna*, z ktorých sa diferencujú distálne časti končatiny – autopódium. Zadná končatina začína vývin v 49. štádiu, keď bola na prednej končatine prítomná osifikácia *scapuly a humerusu*. Vývin oboch končatín bol ukončený v 53. štádiu, avšak *carpus a tarsus* zostávajú chrupkovité.

5.3 Porovnanie s neotenickým jedincom *Triturus alpestris*

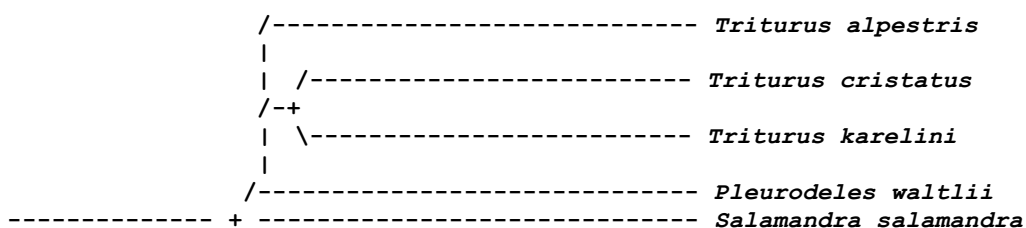
Početné neoténie v čeľadi Salamandridae sa vyskytujú podľa Fuhna (1963) u druhu *Triturus alpestris* a *T. vulgaris* a zriedkavejšie *T. cristatus*. Autor ďalej uvádza, že „doteraz boli zisťované iba v alpských jazerách vo výške 2000 m n.m., preto je dôležité zaznamenať každý nový nález, najmä ak môže byť doplnený novými ekologickými faktormi“.

Hoci neoténia bola prvýkrát definovaná Kollmanom roku 1885, morfológický opis podal vo svojej práci až Roček (1996b). Porovnaním opísaných štruktúr neotenického trituru s vývinovými štádiami opísaných v tejto práci možno konštatovať, že vývin neotenického *T. alpestris* skončil začiatkom posledného štádia 55. Poukazuje na to prítomnosť *radius anterior et posterior*, ktoré sa v tomto štádiu vyskytujú. Neskôr sa v juvenilnom štádiu vytvára *interadius*, ktorý nie je prítomný u neotenického jedinca. Rozdielnou štruktúrou je *copula posterior*, ktorá je spojená s *hypobranchiale 2*. V 55. štádiu sa uvedené *hypobranchiale 2* kĺbovito pripája pomocou chrupky k *ceratobranchiale 1*, čo taktiež nie je v prípade neoténie sledovaného druhu. Taktiež zaujímavým rozdielom je *tectum internasale* (seu *cartilago transversalis superior*), ktoré sa u neotenického jedinca vyskytuje v anteriórnej časti *cavum internasale* tak, že spája dorzálne obe *cartilaga cupulares* nazálnych kapsúl, zatiaľ čo u normálne sa vyvíjajúceho jedinca je táto chrupka v posteriórnej časti medzinosovej dutiny.

Ako to vypadá s kryciami kosťami lebky ako aj ďalšími časťami kostry nie je možné porovnať, nakoľko nie je o tom záznam.

6. SÚHRN

- ❖ Po prvýkrát bola urobená anatómia kostrovej sústavy mloka vrchovského *Triturus alpestris* a jej ontogenéza, kde sa autor zameriaval na jej zvláštnosti. Bolo spracovaných 2 páry dospelých jedincov a 53 lariev pre ontogenézu kostry.
- ❖ Kostru dospelého jedinca mloka *T. alpestris* tvorí celkovo 178 - 180 kostí, z čoho 39 kostí a 5 chrupiek tvorí lebku, 36 kostí predstavujú stavce, 26 kostí sú rebrá, 1 element predstavuje hrudníková chrupka, a na končatiny pripadá 64 kostí a 7 chrupiek.
- ❖ Rozdiel v počte kostí medzi pohlaviami bol iba v chvostových stavcoch, kde jedna samica mala o 2 chvostové stavce viac.
- ❖ Na lebke sa nachádzajú bikuspidné zuby, ktoré sú na *os intermaxillare*, *os maxillare*, *vomeropalatinum* a *os dentale*.
- ❖ Obe nosové kapsuly sú v mediálnej rovine spojené ventrálne pomocou *cartilago transversalis inferior (planum internasale)* a dorzálne pomocou *cartilago transversalis superior (tectum internasale)*.
- ❖ *Processus praefrontalis* je väčší u samcov ako u samíc. Pravdepodobne sa jedná o zbytok *os postfrontale*, čo bolo zistené na základe ontogenézy. V 55. štádiu pri laterálnom okraji *os frontale* sa objavila tenká kostená tyčinka.
- ❖ Na základe morfológických znakov boli zistené 2 krížové stavce, pravdepodobne druhý stavec tvorí akýsi prechod medzi krížovým a chvostovým stavcom. Ak platí, že hemálny oblúk sa nachádza na chvostových stavcoch, tak by sa mal objaviť aspoň základ hemálneho oblúka v niektorom štádiu, čo nebolo pozorované..
- ❖ Bol zistený rozdiel medzi samicou a samcom v tvare hemálneho oblúku na 1. chvostovom stavci, kde samice majú oblúk široký s tenkými stenami a samce úzky s hrubými stenami. U oboch pohlaví oblúky presahujú dĺžku tela stavca.
- ❖ Bol zistený rozdiel v tvare rostrálneho konca *os orbitospenoidei* medzi samicou a samcom. Samica má širší trojuholníkovitý a samec má užší rostrálny koniec.
- ❖ Bolo zistené *septum* v *canalis oculomotorius*.
- ❖ Pozostatok *processus ascendens palatoquadrati* na orbitosfenoidnej kosti.
- ❖ Počas ontogenézy bolo zistené, že chrupkovitá nasálna kapsula sa diferencuje neskoro v 53. štádiu. Trabekulárneho pôvodu sú hrubšie chrupkovité časti nosovej kapsuly a tenké chrupkovité časti vznikajú samostane z okolitého väziva.
- ❖ Po metamorfóze ostávajú chrupkovité hyobranchiálny skelet, karpália a tarzália, ktoré osifikujú v juvenilnom období.
- ❖ Vzhľadom na rozdiel v morfológii oproti *Salamandra salamandra*, *Pleurodeles waltlii*, *Triturus karelini* a *Triturus cristatus*, ako aj na základe zistených nových skutočností (vznik *os praefrontale* a *processus postfrontalis*) možno predpokladať, že druh *Triturus alpestris* je fylogeneticky mladší konzervatívny druh, pre ktorý platí nasledujúci strom analyzovaný pomocou programu PAUP v 4.0b na základe výberu 11 morfológických znakov.



Obr. 102. Strom znázorňujúci príbuzenské vzťahy medzi 5 taxónmi.

7. LITERATÚRA

- Albrecht, P., Gould S. J., Oster, G. F. & Wake, D. B., 1979: Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology*, 5: 296-317.
- *Albrecht, P., 1878: Ueber einen Proccessus odontoides des Atlas bei den Urodelen Amphibien. *Centralbl. f. med. Wiss.*, 16: 577-578 (705-706).
- *Albrecht, P., 1880: Ueber den Proatlas, einen zwischen dem Occipitale und dem Atlas der amnioten Wirbelthiere gelegenen Wirbel, und den Nervus spinalis I s. Proatlanticus. *Zool. Anz.*, 3: 450-454 (472-478).
- Aoyama, F., 1930: Die Entwicklungsgeschichte des Kopfskelettes des *Cryptobranchus japonicus*. *Z. Anat. Entwickl.*, 93: 107-181.
- *Aristoteles: *Historia Animalium*, Book V, chap. xvii.
- Balon, E. K. & Fleger-Balon, C., 1985: Microscopic techniques for studies of early ontogeny in fishes: problems and methods of composite descriptions. In: E. K. Balon (ed.): *Early life histories of fishes*, pp 33-55. – Dr W. Junk Publishers, Dordrecht, 280 pp.
- Baruš, V. & Oliva, O., 1995: Kosterní soustava. In: Baruš, V. & Oliva, O. (eds.) *Fauna ČR a SR, Mihulovci – Petromyzontes a ryby – Osteichthyes* (1), pp. 144-162. – Academia, Praha, 624 pp.
- Bellaïrs, A. d'A. & Kamal, A. M., 1981: The Chondrokranium and the development of the skull in recent reptiles. *Biology of the Reptilia*, 11 (F): 1-263.
- Bjerring, H. C., 1978: The "intracranial joint" versus "ventral otic fissure". *Acta zool.*, Stockh., 59: 203-214.
- *Bogoljubsky, S. N., 1925: Morphologie des hyoid-apparatus bei den Amphibien. III. Teil. *Rev. Zool. Russe*, 5, 3-25.
- Bolk, L. & kolektiv, 1936: *Handbuch der vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*. Band 1 – 6. (1931-1938).
- *Bolkay, S. J., 1919: Osnove uporedne osteologije anurstih batrahija. *Glasnik Zamajskog Musea Bosni a Hercegovini*: 277-357.
- *Bolkay, S. J., 1928: Die Schädel der Salamandriden mit besonderer Rücksicht auf ihre systematische Bedeutung. *Zeitschr. f. ges. Anat.*, 85: 259-319.
- Bonebrake, J. E. & Brandon, R. A., 1971: Ontogeny of cranial ossification in the small-mouthed salamanders, *Ambystoma texanum* (Matthes). *J. Morphol.*, 133: 189-204.
- *Born, G., Ueber die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien. *Morph. Jahrb.*, 2: 577-646.
- Brame, A. H., 1967: A list of the world's recent and fossil salamanders. *Herpeton*, 2: 1-26.
- Brandon, R. A., 1961: A Comparison of the Larvae of Five Northeastern Species of *Ambystoma* (Amphibia, Caudata). *Copeia*, 1961: 377-383.
- *Broom, R., 1930: *The origin of the human skeleton*. London.
- Clemen, G., 1979a: Experimentelle Veränderungen am knöchernen Gaumenbogen der Axolotl-Larve und ihre Auswirkungen während der Metamorphose. *Zool. Anz.*, 203: 23-34.
- Clemen, G., 1979b: Die Bedeutung des *Ramus palatinus* für die Vomerspangenbildung bei *Salamandra salamandra* (L.). *Wilhelm Roux's Archives*, 187: 219-230.
- Čihák, R., Královec, K. & Roček, Z., 2002: Developmental origin of the frontoparietal bone *Bombina variegata* (Anura: Discoglossidae). *J. Morphol.*, 255: 122-129.
- Čihař, J., 1989: *Teraristika*. Práce, Praha, 248 pp.
- *de Beer, G. R., 1926: The orbito-temporal region of the skull. *Quart. J. Micr. Sci.*, 70, 263-370.
- de Beer, G. R., 1937: *The Development of the Vertebrate Skull*. Oxford Univ. Press, London.
- Deban, S. M., 1997: *Development and Evolution of Feeding Behavior and Functional Morphology Salamanders of the Family Plethodontidae*. Ph.D. Thesis, Univ. California, Berkely, 244 pp.
- Devillers, Ch., 1954: Le sternum. In: Pierre-P. Grassé (ed.): *Traité de zoologie – anatomie, systématique, biologie*, XII: pp. 698-709. – Masson, Paris.
- Diesener, G. & Reichholf, J., 1997: *Obojživelníci a plazi*. Ikar, Praha, 288 pp.

- *Dingerkus, G. & Uhler, L. D., 1977: Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Techn.*, 52: 229-232.
- Djorović, A. & Kalezić, M., 2000: Paedogenesis in European newts (*Triturus*: Salamandridae): Cranial morphology during ontogeny. *J. Morphol.*, 243: 127-139.
- *Drüner, L., 1901: Studien die Muskulatur des Visceralskeletts der Urodelen. *Anat. Anz.*, 23: 545-571.
- *Drüner, L., 1903: Über die Muskulatur des Visceralskeletts der Urodelen. *Anat. Anz.*, 23: 545-571.
- *Drüner, L., 1904: Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskulatur der Urodelen. II. Teil. *Zool. Jahrb. Abt. F. Morphol.*, 19: 361-690.
- Duellman, W. E. & Trueb, L., 1994: *Biology of amphibians*. McGraw-Hill Co., New York. (Reprint).
- *Ecker, A., 1864: *Die Anatomie des Frosches I*. Braunschweig, 139 pp.
- Edwards, J. L., 1976: Spinal Nerves and their Bearing on Salamander Phylogeny. *J. Morphol.*, 148: 305-328.
- *Engler, E., 1929: Untersuchungen zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Brustschulterapparates der Urodelen. *Acta zool., Stockh.*, 10: 144-229.
- Epperlein, H. H. & Junginger, M., 1982: The normal development of the newt, *Triturus alpestris* (Daudin). *Amphibia-Reptilia*, 2: 295-308.
- Erdman, S. and Cundall, D., 1984: The feeding apparatus of the salamander *Amphiuma tridactylum*: morphology and behavior. *J. Morphol.*, 181: 175-204.
- *Erdmann, K., 1933: Zur Entwicklung des Knöchernen Skelets von *Triturus* und *Rana* unterbesonderer Berücksichtigung der Zeitfolge der Ossifikationen. *Zeit. Anat. Entw.*, 101: 566-651.
- Evans, S. E. & Milner, A. R., 1996: A metamorphosed salamander from the early Cretaceous of Las Hoyas, Spain. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 351: 627-646.
- Eyal-Giladi, H. & Zinberg, N., 1964: The development of the chondrocranium of *Pleurodeles waltli*. *J. Morphol.*, 114: 527-548.
- Fanfrenholz, C., 1925: Über die Entwicklung des Gesichtes und der Nase bei der Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans*). *Gegenbaurs morph. Jb.*, 54: 421-503.
- Fanfrenholz, C., 1937: Drüsen der Mundhöhle. In: L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius, and W. Lubosch (eds): *Handbuch der vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*. Berlin-Wien: Urban & Schwanzenberg, 115-200 pp.
- Finch, R. A., 1960: The Influence of the Nerve on Lower Jaw Regeneration in the Adult Newt, *Triturus viridescens*. *J. Morphol.*, 129: 401-414.
- Fox, H., 1959: A study of the development of the head and pharynx of the larval urodele *Hynobius* and its bearing on the evolution of the vertebrate head. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 242: 151-204.
- Francis, E. T. B., 1934: *The Anatomy of the Salamander*. Oxford Univ. Press, London, 407 pp.
- Frankenberger, Z., 1952: *Embryologie*. Zdravotnické nakladatelství, Praha, 256 s.
- Frost, R. D., (ed.) 1985: *Amphibien species of the world*. Lawrence, Kansas: Assoc. Syst. Coll., 735 pp.
- Fuhn, I. E., 1963: Sur un nouveau cas de néoténie en masse du triton vulgaire (*Triturus v. vulgaris* L.). *Věst. čs. Společ. zool.*, 27: 62-69.
- Fuchs, H., 1905: Herkunft und Entwicklung der Gehörknöchelchen. *Arch. Anat. Physiol., Suppl.*, 1-176.
- Fuchs, H., 1911: Ueber des Septomaxillare eines rezenten Säugetieres (*Dasypus*) nebst einigen vergleichend-anatomischen Bemerkungen überhaupt. *Anat. Anz.*, Bd. 38.
- *Fukuchi, Y. and Sisida, M., 1936: Studien über die Entwicklung der Nasenhöhle der *Hynobius leechii*. *Osaka Iji Ss.*, Bd. 7, Heft 8.
- *Funk, A. F., 1827: *De Salamandre terrestri vita, evolutione, Formatione Tractatus*, Berolini.
- *Fürbringer, M., 1922: Das Zungenbein der Wirbeltiere insbesondere der Reptilien und Vögel. *Abh. heidel. Akad. Wiss.*, 11: 1-164.

- Gadow, H., 1896: On the evolution of the vertebral column of Amphibia and Amniota. Phil. Trans. R. Soc. London, 187: 1-57.
- Gallien, L. & Durocher, M., 1957: Table chronologique du développement chez *Pleurodeles waltli* Michah. Bulletin Biologique, 91: 97-114.
- *Gaupp, E., 1893: Beiträge zur Morfologie des Schädels. 1. Primordial-Cranium und Kieferbogen von *Rana fusca*. Morph. Arb. 2: 275-481.
- *Gaupp, E., 1896: A. Ecker's und R. Wiedersheim's Anatomie des Frosches. 2 vols., Braunschweig: Friedrich. Vieweg und Sohn.
- *Gaupp, E., 1906: Die Entwicklung des Kopfskelettes. In: D. Hertwig (ed.): Handbuch der Vergleichende und Experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Viena, Vol. 3: 573-890.
- *Gaupp, E., 1911: Nachträgliche Bemerkungen zur Kenntnis des Unterkiefers der Wirbeltiere, insbesondere der Amphibien. Anat. Anz., Bd. 40.
- *Gegenbaur, C., 1865: Schultergürtel der Wirbeltiere. Unters. z. vergl. Anat. d. Wirbelt. 2, Leipzig.
- Glaesner, L., 1925: Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des gemeinen Wassermolchs (*Molge vulgaris*). Verlag von G. Fischer, Jena, 49 pp. (mit 3 Tafeln).
- Haas, A., 1996a: Das larvale Cranium von *Gastrotheca riobambae* und seine Metamorphose (Amphibia, Anura, Hylidae). Verh. naturwiss. Ver. Hamburg, 36: 33-162.
- Haas, A., 1996b: Non-feeding and feeding tadpoles in hemiphractine frogs: larval head morphology, heterochrony, and systematic of *Flectonotus goeldii* (Amphibia: Anura: Hylidae). J. Zoo. Syst. Evol. Research, 34: 163-171.
- Haas, A., 1997: The larval hyobranchial apparatus of discoglossoid frogs: its structure and bearing on the systematics of the Anura (Amphibia: Anura). J. Zoo. Syst. Evol. Research, 35: 179-197.
- Haas, A., 1999: Larval and metamorphic skeletal development in the fast-developing frog *Pyxicephalus adspersus* (Anura, Ranidae). Zoomorphology, 119: 23-35.
- Haller-Probst, M. & Schleich, H. H., 1994: Vergleichende osteologische Untersuchungen an einigen Urodelen Eurasiens (Amphibia: Urodela, Salamandridae, Proteidae). Courier Frosch. Inst. Senckenberg, 173: 23-77.
- Hanken, J., 1985: Morphological novelty in the limb skeleton accompanies miniaturization in salamanders. Science, 229: 871-874.
- Harrison, R.G. 1969. Harrison stages and description of the normal development of the spotted salamander, *Ambystoma punctatum*(Linn.). In: R.G. Harrison. (ed.), Organization and development of the embryo. Yale University Press, New Haven, Conn., 44-66 pp.
- *Hertwig, O., 1874: Über das Zahnsystem der Amphibien, und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle. Arch. f. mikr. Anat., Suppl., 11: 1-208.
- *Hoffmann, C. K., 1902: Zur Entwicklungsgeschichte des Sympatheticus II. Die Entwicklungsgeschichte des Sympatheticus bei den Urodelen. Verh. kon. Akad. Wet. Amsterdam, D. 8 (3): 101 pp.
- *Hoffmann, F., 1923: Das Hyobranchialskelett von *Salamandra maculosa*. Anat. Anz., Bd. 56.
- Huxley, T. H., 1858: The Croonian Lecture:—"On the theory of the vertebrate skull." Phil. Trans. Roy. Soc. London, 9: 381-457.
- Chung, I. 1929: Über die morphologischen Studien der Nasenregion bei den Urodelen. I. Beiträge zur Morphologie des Nasialen bei den japanischen Urodelen. Acta med. Keijo, 12, 81-97.
- Chung, I. 1931: Morphologische Studien über die Nasenregion der Urodelen. IV. Über das knorpelige Nasenskelett der japanischen Urodelen. Keijo J. Med., 2, 368-381.
- Iordansky, N. N., 1982: Cranial kinesis in the Urodela. Zool. Zh., 61: 56-66 (In Russian).
- Iordansky, N. N., 1990: Evolution and adaptation of jaw apparatus in the Lacertilia. Zool. Zh., 69: 89-102 (In Russian).
- Iordansky, N. N., 1998: Ontogenesis and evolution of cranial kinesis in amphibians and reptiles. Zool. Zh., 77: 928-941(In Russian).

- Jarvik, E., 1942: On the structure of the snout of Crossopterygians and lower Gnathostomes on general. Zool. Bidr. Uppsala, 21: 237-675.
- Jarvik, E., 1962: Les porolépiformes et l'origine des urodèles. Colloques int. Cent. natn. Rech. scient., 104: 87-101.
- Jarvik, E., 1967: The homologies of frontal and parietal bones in fished and tetrapods. Colloques int. Cent. natn. Rech. scient., 163: 181-213.
- Jarvik, E., 1972: Middle and upper devonian Porolepiformes from East Greenland with special reference to *Glyptolepis groenlandica* n. sp. Medd. Gronland, 187: 1-307.
- Jarvik, E., 1980: Basic structure and evolution of vertebrates. Volume 1 – 2. Academic Press, 575 pp. a 337 pp.
- Joubert, P. J., 1961: Contributions to the cranial morphology of *Pseudotriton ruber ruber* (Sonnini). Ann. Univ. Stell., 36, 389-418.
- Kardong, K. V., 1998: Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution. The McGraw-Hill Companies, 747 pp.
- Kent, G. C. & Miller, L., 1997: Comparative anatomy of the vertebrates. McGraw-Hill Co., Wm. C. Brown Publishers, 487 pp.
- *Kesteven, H. L., 1916: The relation of the amphibian parasphenoids. Jour. Anat. and Physiol., London, 2: 303-307.
- *Kesteven, H. L., 1926: A third contribution on the homologies of the parasphenoid, ectopterygoid and pterygoid bones and of the metapterygoid. Jour. Proc. Roy. Soc., N. S. Wales, 59: 41-107.
- Klembara, J., (1997): The cranial anatomy of *Discosauriscus* Kuhn, a seymouriamorph tetrapod from the Lower Permian of the Boskovice Furrow (Czech Republic). Phil. Trans. R. Soc. London B, 352: 257-302.
- Klembara, J. & Bartík, I., (2000): The postcranial skeleton of *Discosauriscus* Kuhn, a seymouriamorph tetrapod from the Lower Permian of the Boskovice Furrow (Czech Republic). Trans. R. Soc. Edinburgh, Earth Sciences, 90: 287-316.
- Komárek, V., 1979: Anatomia avium domesticarum. Příroda, Bratislava, 162 pp.
- Lác, J., 1968: Oboživelníky Slovenska. Biologické práce, SAV Bratislava, 9: 76 pp.
- *Lakjer, T., 1927: Studien über die Gaumenregion bei Saurien im Vergleich mit Anamnien und primitiven Sauropoiden. Zool. Jahrb. Abt. Anat., 49: 57-356.
- LaMarca, M. J., 1966: A simple technique for demonstrating calcified annuli in the vertebrae of large Elasmobranchs. Copeia, 1966: 351-352.
- Larsen, J. H., Jr. & Beneski, J., Jr., 1988: Quantitative analysis of feeding kinematics in dusky salamanders (*Desmognathus*). Can. J. Zool., 66: 1309-1317.
- Lebedkina, N. S., 1979: Evolution of the amphibians skull. Nauka, Moscow, (Лебедкина, Н. С.,: Эволюция черепа амфибий. Наука, Москва,) 284 pp (In Russian).
- *Liem, K. F., 1977: Musculoskeletal system. In: A. G. Kluge (ed.): Chordate structure and function. – New York: Macmillan Publ. Co., 179-269 pp.
- Marks, Sh. B., & Collazo, A., 1998: Direct development in *Desmognathus aeneus* (Caudata: Plethodontidae): A Staging Table. Copeia, 3: 637-648.
- Miller, R. V., 1969: Additional procedures for effective enzyme clearing and staining of fishes. Copeia, 4: 829-830.
- Monath, T., 1965: The opercular apparatus of salamanders. J. Morphol., 116: 149-170.
- Mookerjee, K. H., 1931: On the development of the vertebral column of Urodela. Phil. Trans. Roy. Soc. London, 218: 415-446.
- Nejedlý, K., 1965: Biologie a soustavná anatomie laboratorních zvířat. SPN, Praha, 636 pp.
- Nauck, E. Th., 1938: Extremitätenskelett der Tetrapoden. In L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius, and W. Lubosch (eds): Handbuch der vergleichende Anatomie der Wirbeltiere – 5. Berlin-Wien: Urban & Schwandenberg, 71-248 pp.
- Noble, G. K., 1921: The anterior cranial elements of *Oedipus* and certain other salamanders. Am. Mus. Natur. Hist. Bull., 44: 1-6.
- Noble, G. K., 1931: Biology of the Amphibia. McGraw-Hill, New York.
- Nöllert, A. und Nöllert, Ch., 1992: Die Amphibien Europas: Bestimmung, Gefährdung, Schutz. Francfh-Kosmos Verlags-GmbH & Co., Stuttgart, 384 pp.

- Opatrný, E., 1971: Poznáte naše čolky a mloky? Akvárium a Terárium, 14: 104-106.
- Opatrný, E., 1973: Poznáte larvy našich čolků a mloků? Akvárium a Terárium, 16: 20-21.
- Opatrný, E., 1985: Deformace končetin u obojživelníků ocasatých Caudata. Akvárium a Terárium, 28: 26-27.
- *Orska, J., 1976: Szkielet. In: Szarski, H. (ed.): Anatomia Porownaacza Kregowcow. Warszawa
- *Owen, R., 1866: The anatomy of vertebrates, vol. 1: Fishes and reptiles. Longmans, Green, and Co., London.
- Özeti, N. & Wake, D. B., 1969: The Morphology and Evolution of the Tongue and Associated Structures in Salamanders and Newts (Family Salamandridae). Copeia, 1969: 91-123.
- Özeti, N., 1967: The Morphology of the Salamander *Mertensiella luschani* (Steindachner) and the Relationships of *Mertensiella* and *Salamandra*. Copeia, 1967: 287-298.
- *Papendieck, H. I. C. M., 1954: Contribution to the cranial morphology of *Ambystoma macrodactylum* Baird. Ann. Univ. Stellenbosch, 30: 151-178.
- *Parker, W. K., 1868: A monograph on the structure and development of the shoulder-girdle and sternum in the Vertebrata. Ray Society, London.
- Parker, W. K., 1877: On the structure and development of the skull in the Urodelous Amphibia. Part I. Phil. Trans. Roy. Soc. London, 167: 529-597.
- *Parker, W. K., 1882: On the morphology of the skull in Amphibia Urodela. Trans. Zool. Soc., London, 6: 171-214.
- Popesko, P., Hájovská, B. & Kaman, J., 1974: Nomina anatomica veterinaria. Příroda, Bratislava, 222 pp.
- Popesko, P., Hájovská, B., Komárek, V., Marvan, F., Vrzguľová, M., Dvorský, P. & Postníková, V., 1992: Anatomia hospodárskych zvierat. Příroda, Bratislava, 693 pp.
- Porter, K. R., 1972: Herpetology. W. B. Saunders Co., Philadelphia-London-Toronto,
- Reese, A. M., 1906: Anatomy of *Cryptobranchus allegheniensis*. American Naturalist, 40: 287-326.
- Regal, P. J., 1966: Feeding specializations and the classification of terrestrial salamanders. Evolution, 20: 392-407.
- *Regel, E. D., 1963: Development of the chondrocranium in *Hynobius keyserlinggii*. Tr. Zool. Ints. Akad. Nauk SSSR, 33.
- Rehák, I., 1991: Ocasatý obojživelník I (*Caudata: Cryptobranchidae, Ambystomatidae*). Akvárium a Terárium, 34: 28-29.
- Rehák, I., 1992: Fylogenetický vývoj obojživelníků. In: Baruš, V. & Oliva, O. (eds.) Fauna ČSFR, Obojživelníci – Amphibia, pp. 70-74. – Academia, Praha.
- Rehák, I., 2000: Pačolek vietnamský – vymírající klenot z Tam Dao. Živa, 5: 223-227.
- Reilly, S. M., 1986: Ontogeny of cranial ossification in the eastern newt, *Notophthalmus viridescens* (Caudata: Salamandridae), and its relationship to metamorphosis and neoteny. J. Morphol., 188: 315-326.
- Reilly, S. M., 1987: Ontogeny of the hyobranchial apparatus in the salamanders *Ambystoma talpoideum* (Ambystomatidae) and *Notophthalmus viridescens* (Salamandridae): The ecological morphology of two neotenic strategies. J. Morphol., 191: 205-214.
- Reilly, S. M., 1990: Comparative Ontogeny of Cranial Shape In Salamanders Using Resistant Fit Theta Rho Analysis. In: F. J. Rohlf and F. L. Bookstein, (eds). Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop. Univ. Michigan Mus. Zool., Special Publication, 2: 311-321 pp.
- Reilly, S. M., 1995: The ontogeny of aquatic feeding behavior in *Salamandra salamandra*: stereotypy and isometry in feeding kinematics. J. exp. Biol., 198:701-708.
- Reilly, S. M., 1996: The metamorphosis of feeding kinematics in *Salamandra salamandra* and the evolution of terrestrial feeding behavior. J. exp. Biol., 199: 1219-1227.
- Reilly, S. M. & Lauder, G. V., 1988: Ontogeny of aquatic feeding performance in the eastern newt, *Notophthalmus viridescens* (Salamandridae). Copeia, 1988: 87-91.
- Reilly, S. M. & Lauder, G. V., 1990: Metamorphosis of Cranial Design in Tiger Salamanders (*Ambystoma tigrinum*): A Morphometric Analysis of Ontogenetic Change. J. Morphol., 204: 121-137.

- Remane, A., 1936: Wirbelsäule und ihre Abkömmlinge. In L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius, and W. Lubosch (eds): Handbuch der vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Berlin-Wien: Urban & Schwandenberg, 1-206 pp.
- Roček, Zb., 1974: Biometrical investigations of Central European populations of the Alpine newt – *Triturus alpestris* (Laurenti, 1768) (Amphibia: Urodela). Acta Univ. Carol. – Biologica, 1972: 295-373.
- Roček, Zb., 1981: Cranial anatomy of frogs of the family *Pelobatidae* Stannius, 1856, with outlines of their phylogeny and systematics. Acta Univ. Carol. – Biologica, 1980: 1-168.
- Roček, Zb., 1985: Evoluce obratlovců. Academia, Praha, 216 pp.
- Roček, Zb., 1986: An 'Intracranial Joint' in Frogs. In: Roček Zb. (ed.): Studies in Herpetology, 49-54.
- Roček, Zb., 1989: Developmental patterns of the ethmoidal region of the anuran skull. Fortschritte der Zoologie/ Progress in Zoology. In: Splechtna/Hilgers (Eds.): Trends in Vertebrate Morphology. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York. Vol. 35
- Roček, Zb., 1990: Ethmoidal endocranial structures in primitive tetrapods: their bearing on the search for anuran ancestry. Zoological Journal of the Linnean Society, 99: 389-407.
- Roček, Zb., 1996a: The Salamander *Brachycormus noachicus* from the Oligocene of Europe, and the Role of Neoteny in the Evolution of Salamanders. Paleontology, 39: 477-495.
- Roček, Zb., 1996b: Skull of the Neotenic Salamandrid Amphibian *Triturus alpestris* and Abbreviated Development in the Tertiary Salamandridae. J. Morphol., 230: 187-197.
- Roček, Zb., 1996c: Evoluce neotenií. Vesmír, 75: 72-75.
- Roček, Zb., 1998: Developmental story of the anuran skull: does it provide any phylogenetic information? In: Miaud, C. & Guvétant, R. (eds), Le Bourget du Lac, France, SEH 1998: 35-50.
- Roček, Zb., 2002: Historie obratlovců (evoluce, fylogeneze, systém). Academia, Praha, 512 pp.
- Roček, Zb., & Veselý, M., 1989: Development of the Ethmoidal Structures of the Endocranium in the Anuran *Pipa pipa*. J. Morphol., 200: 301-319.
- *Romer, S. A., 1933: Vertebrate paleontology. Univ. Chicago Press, 491 pp.
- *Romer, S. A., 1936: Review of G. Säve-Söderbergh: On the dermal bones of the head in labyrinthodont stegocephalians and primitive Reptilia. J. Geol., 44: 3 pp.
- *Romer, S. A., 1941: Notes on the crossopterygian hyomandibular and braincase. J. Morph., 69: 141-160.
- Romer, S. A., 1970: The vertebrate body. W.B. Saunders Company. Philadelphia, London, Toronto, 601 pp.
- Romer, S. A. and Edinger, T., 1942: Endocranial casts and brains of living and fossil Amphibia. J. Comp. Neur., 77: 153-174.
- Rose, C. S. & Reiss, J. O., 1993: Metamorphosis and the vertebrate skull: Ontogenetic patterns and developmental mechanisms. In: Hanken, J. & Hall, B. K. (eds): The skull, vol. 1. Univ. Chicago Press, Chicago, London, 289-346.
- *Rugh, R., 1962: Experimental embryology techniques and procedures, 3rd ed. Mineapolis, Burgess., 501 pp.
- *Ryke, P. A. J., 1950: Contributions to the cranial morphology of the asiatic Urodele *Onchodactylus japonicus* (Houttuin). Ann. Univ. Stellenbosch, 26: 2. (Section A).
- Save-Söderbergh, G., 1934: Some points of view concerning the evolution of the vertebrates and the classification of this group. Ark. Zool., 26A: 1-20.
- Save-Söderbergh, G., 1941: Notes on dermal bones of the head in *Osteolepis macrolepidotus* Ag. and the interpretation of the lateral line system in certain primitive vertebrates. Zool. Bird. Upps., 20: 489-516.
- Save-Söderbergh, G., 1945: Notes on the terminal musculature in non-mammalian tetrapods. Nova Acta R. Soc. Scient. Uppsal., 13: 1-59.
- *Seifert, H., 1932: Untersuchungen über die Mundhöhlendrüsen der urodelen Amphibien. Morphol. Jahrb., Bd. 1xx: 173-216.
- *Seydel, O., 1895: Über die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ der Amphibien. Morphol. Jahrb., Bd. xxiii, 453-543.

- Schmalhausen, I. I., 1968: The Origin of Terrestrial Vertebrates. Academic Press, New York & London, 314 pp.
- *Schuch, K., 1934: Das Geruchsorgan von *Triton alpestris*. Eine morphologische historische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Zool. Jahrb. Abt. Anat. & Ont., Bd. 59. Heft 1 & 2.
- Sigetani, Y., Sugahara, F., Kawakami, Y., Murakami, Y., Hirano, S. & Kuratani S., 2002: Heterotopic shift of epithelial-mesenchymal interactions in vertebrate jaw evolution. Science, 296: 1316-1319.
- Skinner, M. M., 1973: Ontogeny and adult morphology of the skull of the South African skink, *Mabuya capensis* (Gray). Ann. Univ. Stellenbosch, 48: 1-116.
- Smirina, E. & Roček, Z., 1975: On the possibility of using annual bone layers of Alpine newts, *Triturus alpestris* (Amphibia: Urodela), for their age determination. Věst. čs. Společ. zool., 40: 232-237.
- Song, J. & Parenti, L. R., 1995: Clearing Staining Whole Fish Specimens for Simultaneous Demonstration of Bone, Cartilage, and Nerves. Copeia, 1995: 114-118.
- *Stadtmüller, F., 1924: Studien am Urodelenschädel. I. Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfskeletts der Salamandra maculosa. Zeitschr. f. ges. Anat. Entwicklungsgesch., 75: 145-225.
- *Stadtmüller, F., 1929: Studien am Urodelenschädel. II. Nachweis eines Basisoccipitale bei einem rezenten Amphibien. Zeitschr. f. ges. Anat. Entwicklungsgesch., 90: 144-152.
- Stadtmüller, F., 1936: Kraniaum und Visceralskelett der Stegocephalen und Amphibien. In: L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius, and W. Lubosch (eds): Handbuch der vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Berlin-Wien: Urban & Schwanzenberg, 501-698 pp.
- Stanek, I., 1962: Embryológia človeka. Vydavateľstvo SAV, Bratislava, 404 pp.
- Steyer, J.-S., 2000: Ontogeny and phylogeny in temnospondyls: a new method of analysis. Zool. J. Linn. Society, 130: 449-467.
- Steyer, J. S., 2002a: Revision of *Cheliderpeton vranyi* Fritsch, 1877 (Amphibia, Temnospondyli) from the Lower Permian of Bohemia (Czech Republic). Paläontologische Zeitschrift, 76: 149-162.
- Steyer, J. S., 2002b: The first articulated trematosaur 'amphibian' from the Lower Triassic of Madagascar: Implications for the phylogeny of the group. Paleontology, 45: 771-793.
- *Stöhr, P., 1880: Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels. Z. Wiss. Zool., 38: 477-526.
- *Suschkin, P. P., 1927: On the modification of the mandibular and hyoid arches and their relationsv to the brain case, etc. Paleontol. Z. 8.
- Špinar, Z. V., 1984: Paleontologie obratlovců. Academia, Praha, 864 pp.
- *Tarapani, H., 1909: Zur Entwicklungsgeschichte des Hyobranchialskeletts von *Salamandra atra* und *Triton alpestris*. Jenaische Zeitschr. Naturw., Bd. 45.
- Taylor, W. R., 1967: An enzyme method of clearing and staining small vertebrates. Proc. U. S. Nat. Mus., 122: 1-17.
- Taylor, W. R. & Van Dyke, G. C., 1985: Revised procedure for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. Cybium, 9: 107-119.
- *Theron, J. G., 1952: On the cranial morphology of *Ambystoma maculatum* (Shaw). S. Afr. J. Sci., 48: 343-365.
- Titus, T. A. & Larson, A., 1995: A molecular phylogenetic perspective on the evolutionary radiation of the salamander family Salamandridae. Syst. Biol., 44: 125-151.
- *Toerien, M. J. & Rossouw, R. J., 1977: Experimental studies on the origin of the parts of the nasal capsule. South African Journal of Science 73: 371-374.
- Vorobyeva, E. I. & Hinchliffe, J. R., 1996: Developmental pattern and morphology of *Salamanderlla keyserlingii* limbs (Amphibia, Hynobiidae including some evolutionary aspects). Russian Journal of Herpetology, 3: 68-81.
- Wake, D. B., 1966: Comparative osteology and evolution of the lungless salamanders, family Plethodontidae. Mem. S. Calif. Acad. Sci., 4: 1-111.

- Wake, D. B., 1991: Homoplasy: The result of natural selection, or evidence of design limitations? *American Naturalist*, 138: 543-567.
- Wake, D. B. & Özeti, N., 1969: Evolutionary Relationships in the Family Salamandridae. *Copeia*, 1969: 124-137.
- Wake, D. B., & Lawson, R., 1973: Developmental and Adult Morphology of the Vertebral Column in the Plethodontid Salamander *Eurycea bislineata*, with Comments on Vertebral Evolution in the Amphibia. *J. Morph.*, 139: 251-300.
- Wassersug, R. J., 1976: A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin-fixed vertebrates. *Stain Technology*, 51: 131-134.
- Westoll, T. S., 1938: Ancestry of the tetrapods. *Nature, Lond.*, 141: 127.
- *Whitaker, J. & Dix, K. M., 1979: Double staining technique for rat foetus skeleton in teratological studies. *Lab. Animals*, 13: 309-310.
- *Wiedersheim, R., 1877: Das Kopfskelet der Urodelen. *Morph. Jahrb.*, 3: 325-548.
- Wiedersheim, R., 1909: *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*. Gustav Fischer Verlag, Jena. 936 pp.
- *Wintrebert, P., 1910: Sur la voûte palatine de *Salamandra maculosa*. *Bull. Soc. Zool. France*, 35: 53-54.
- Yeh, J., 2002: The effect of miniaturized body size on skeletal morphology in frogs. *Evolution*, 56: 628-641.
- Zaffaroni, N. P., Arias, E., Lombardi, S. & Zavanella, T., 1996: Natural Variation in the Appendicular Skeleton of *Triturus carnifex* (Amphibia: Salamandridae). *J. Morph.*, 230: 167-175.

* - uvedenú literatúru nepoznám v origináli